1. 多種共存の生態学

種内競争，種間相互作用，環境との相互作用を通じて，多様な種が共存する条件・機構を調べる，生態学の主要な研究分野．実証研究にもとづく様々な仮説が提唱されている．大きくは，種間競争を通じたニッチ分割による平衡状態 (equilibrium state) としての共存と，捕食や環境による擾乱を通じた競争的排除の抑制による非平衡状態 (nonequilibrium state) としての共存に分れる．数理的には，2 ないしは 3 種の共存条件が重点的に調べられてきた．近年は，解析計算とシミュレーションの両面から多種系の研究が進みつつあり，大規模群集に対する実証研究の進歩にともなって，理論予測が観測データと定量的に比較されるようになってきた．

多種共存の数理的研究において，もっともよく調べられているもののひとつがロトカ･ヴォルテラ (Lotka-Volterra:LV) 系

$$\frac{\mathrm{d}x_i(t)}{\mathrm{d}t} = x_i(t)\left(r_i + \sum_{j=1}^{N} a_{ij}x_j(t)\right) \tag{1.1}$$

$(i = 1, 2, \cdots, N)$ である．ただし，N は種数，$x_i(t)$ は i 番目の種の時刻 t における個体数もしくはバイオマス (biomass) である．$\boldsymbol{r} = (r_1, \cdots, r_N)$ は各種の内的自然増加率 (intrinsic growth rate) であり，相互作用行列 (interaction matrix)A の要素 a_{ij} は，j 番目の種が i 番目の種の増殖に及ぼす影響を表す．例えば，$(a_{ij}, a_{ji}) = (-,-)$ は競争，$(+,+)$ は相利共生，$(-,+)$ は j による i の捕食など．相互作用は定数とみなされる場合が多いが，その時間変動が共存をもたらす場合もある．

以下では，LV 系，特にその解が解析的に調べられているものを中心に，多種が共存する解の存在条件と安定条件を示す．まず 2 種および 3 種からなる系の性質を概観する．さらに，任意の種数の系の重要な性質を示す．また，LV 系以外のモデルについてもよく知られたものをとりあげる．

数学的には，$\forall i \lim_{t\to\infty} \inf x_i(t) > 0$ ならば，多種が共存しているといえる．これは必ずしも平衡点に限らず，リミットサイクル (limit cycle) やカオス (chaos) などのようにそれぞれの種の個体数が時間的に変動しつつ共存する場合もある．また，(1.1) 式のように，密度依存型の増殖率をもつ系は，相空間の境界 $(x_i = 0)$ に無限に漸近する場合があり，厳密に $x_i = 0$ でなくても実質的に共存とはいえない場合もある．このような状況に対しては，動的な共存解の安定性を，境界からのマージン $\lim_{t\to\infty} \inf x_i(t) > \delta$ の存在で定義することがある．$\delta = 0$ の場合，有界な系は存続的 (persistent) であるといい，$\delta > 0$ の場合を永続的 (permanent) であるという．後者の場合，境界はリペラー (repeller) となり，δ より小さい擾乱に対して共存解は安定である．たとえば，(1.1) 式が，大域的に安定な (globally stable) 内部平衡点 (internal fixed point) $\hat{\boldsymbol{p}} = -A^{-1}\boldsymbol{r}^t$ $(> 0; A^{-1}$ は行列 A の逆行列，$\boldsymbol{r}^t$ は内的自然増加率の縦ベクトル) を持つならば，明らかに系は永続的である．

1-1 2 種系

1-1-1 2 種 LV 競争系

(1.1) 式において，$N = 2$, $\forall i, j$ $a_{ij} < 0$ で定義される 2 種 LV 競争系は，$\boldsymbol{p}_0 \equiv (0,0), \boldsymbol{p}_1 \equiv (-r_1/a_{11}, 0), \boldsymbol{p}_2 \equiv (0, -r_2/a_{22})$ の 3 個の境界上の平衡点と，条件によって内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}(> 0)$ をもつ．これらの解の安定性は，パラメータに依存して以下の 4 つに場合に分類される．(1) $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$，$r_1/a_{12} < r_2/a_{22}$ かつ $r_1/a_{11} < r_2/a_{21}$ のとき，$\hat{\boldsymbol{p}}$ は存在せず，$\boldsymbol{p}_0, \boldsymbol{p}_2$ が不安定となり，$\boldsymbol{p}_1$ が大域的安定点となる．(2) $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$，$r_1/a_{12} > r_2/a_{22}$ かつ $r_1/a_{11} > r_2/a_{21}$ のとき，$\hat{\boldsymbol{p}}$ は存在せず，$\boldsymbol{p}_0, \boldsymbol{p}_1$ が不安定となり，$\boldsymbol{p}_2$ が大域的安定点となる．(3) $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$，$r_1/a_{12} < r_2/a_{22}$ かつ $r_1/a_{11} > r_2/a_{21}$ のとき，$\hat{\boldsymbol{p}}$ が大域的安定点となり，他は不安定となる．(4) $a_{11}a_{22} < a_{12}a_{21}$，$r_1/a_{12} > r_2/a_{22}$ かつ $r_1/a_{11} < r_2/a_{21}$ のとき，$\hat{\boldsymbol{p}}$ は不安定で，初期状態に依存して $\boldsymbol{p}_1, \boldsymbol{p}_2$ のいずれかに収束する（双安定）．(3) より，種内競争が種間競争よりも強いときには 2 種が共存しやすいことがわかる．2 種の間の競争は，それらのニッチの重なりの度合いに応じて強まると考えられており，2 種 LV 競争系の結果は，同じ生態学的地位を占める 2 種は共存できないという原則,「ガウゼの法則 (Gause's law)」を理論的に裏付けるものである．

1-1-2 2 種 LV 捕食系

(1.1) 式において，$N = 2, r_1 > 0, r_2 < 0, a_{11} = a_{22} = 0, a_{12} < 0, a_{21} > 0$ の場合は，種 1 が被食者 (prey)(餌生物，資源 (resource))，種 2 が捕食者 (predator)(消費者 (consumer)) となる．この系は，不安定平衡点 $\boldsymbol{p}_0 \equiv (0,0)$ と，内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}} = (-r_2/a_{21}, -r_1/a_{12})$ をもち，初期状態に依

存して $\hat{\boldsymbol{p}}$ のまわりの稠密な周期軌道が現れる．周期軌道の時間平均は $\hat{\boldsymbol{p}}$ に等しい．各軌道上で関数 $V(\boldsymbol{x}) = r_2 \log x_1 - r_1 \log x_2 + a_{21}x_1 - a_{12}x_2$ は一定の値となるので，2 種 LV 捕食系は保存系 (conservative system) である．$\hat{\boldsymbol{p}}$ は中立安定 (neutrally stable) であり，系は構造安定 (structurally stable) ではない．種内競争 $(a_{11}, a_{22} < 0)$ がある場合，周期軌道は存在せず，内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ は（それが存在するならば）大域的安定点となる．ここでも種内競争はより安定な共存をもたらす．

1-2 3 種以上の系

一般に (1.1) 式は内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ を高々1 個しかもたない．唯一の $\hat{\boldsymbol{p}}$ の存在は永続的であることの必要条件である．3 種以上の LV 系では，パラメータ $\boldsymbol{r}, A$ に依存して，リミットサイクル，ヘテロクリニックサイクル (heteroclinic cycle)，カオスなど，2 種系とは本質的に異なる，複雑な振る舞いが現れることが示されている．$\hat{\boldsymbol{p}}$ が存在するとき，それは軌道の時間平均に等しい．$\hat{\boldsymbol{p}}$ がないとき，軌道は，境界，もしくは無限大にむかう．行列 A が正則でないときには，複数の内部平衡点が連続体をなす．

1-2-1 3 種系

3 種 LV 偏害競争系

(1.1) 式において，$N = 3, r_i > 0, a_{ii}/r_i = -1$, $a_{ij} < 0\,(i > j)$, $a_{ij} = 0(i < j)$ は，番号 i の小さな種から大きな種に対してのみ偏害が一方的に及ぶ場合に相当する．内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}} = (1, 1 + a_{21}/r_2, 1 + (a_{31} + a_{32})/r_2 + (a_{21}a_{32})/r_2r_3)$ が存在するならば，それは大域的に安定であり，軸上および軸面上の平衡点は全て不安定である．

3 種 LV 対称競争系

(1.1) 式において，$N = 3, r_i = r > 0, a_{ii}/r_i = -1$, $a_{ij}/r_i = a < 0(i \neq j)$ は，種の交換に対して対称である．このとき，共存解 $\hat{\boldsymbol{p}} = (1, 1, 1)/(1 - 2a)$ は，$a > -1$ ならば大域的に安定であり，$a < -1$ ならば不安定となる．境界面上の平衡点はつねに不安定である．軸上 3 個の平衡点 $(1, 0, 0), (0, 1, 0), (0, 0, 1)$ は，$a > -1$ のときには不安定だが，$a < -1$ では安定である．このとき，軌道は初期状態に依存していずれかに収束し，1 種のみが生き残る．

3 種 LV 巡回競争系

(1.1) 式において，$N = 3, r_i = r > 0, a_{ii}/r_i = -1$, $a_{12}/r_1 = a_{23}/r_2 = a_{31}/r_3 = -\alpha(< 0)$, $a_{13}/r_1 = a_{21}/r_2 = a_{32}/r_3 = -\beta(< 0)$, $(0 < \alpha < 1 < \beta,\ \alpha + \beta > 2)$ は，種の交換に関して，巡回的な対称性をもつ．$\alpha + \beta < 2$ のとき，内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}} = (1, 1, 1)/(1 + \alpha + \beta)$ は大域的に安定である．$\alpha + \beta = 2$ のときには，初期状態に依存して，中立安定な $\hat{\boldsymbol{p}}$ を中心とする，平面 $\sum_i x_i = 1$ の上にある同心円状の周期軌道のいずれかに収束する．$\alpha + \beta > 2$ のときには，すべての初期状態は，不安定な軸上の 3 点 $(1, 0, 0), (0, 1, 0), (0, 0, 1)$ の近傍を順番に巡るヘテロクリニックサイクルへと向かう．各点近傍での滞在時間は指数 $(\beta - 1)/(1 - \alpha)(> 1)$ で指数関数的に長くなる．ヘテロクリニックサイクルは存続的であり，有限の擾乱により種の絶滅が起こるので，現実の生態系でこのような運動が限りなく続くことはありえないが，一般的な多種 LV 系の運動の複雑さを示す一例となっている．

2 捕食者-1 被食者系

1 種の被食者を利用する 2 種の捕食者からなる 3 種系が詳細に調べられている．一般に，内部平衡点は安定ではないが，3 種が共存するリミットサイクルが現れることが示されている．また，捕食者の密度効果や捕食者間の競争を考慮すると系が永続的になる場合があることなども示されている．

1 捕食者-2 被食者系

1-1-1 のような 2 種競争系において共存がない場合にも，捕食者が 1 種加わることにより，内部平衡点が安定化したり，リミットサイクルやカオスにより共存する場合がある．また，LV 系を拡張して，捕食者の採餌行動を考慮することによっても，リミットサイクルやカオスが現れることが示されている．

逆に，もともと直接的な競争関係にない 2 種に，共通の捕食者が加わることで，見かけの競争 (apparent competition) が生じることがある．一方の内的自然増加率 $r_{1(2)}$ の増大が捕食者の個体数増大を介して，平衡点における他者の個体数 $p_{2(1)}$ を減らすため，巻き添え競争とも呼ばれている．

1-2-2 N 種系

一般の N 種系に対する (1.1) 式の共存解の安定性と，相互作用行列 A の代数的性質との関係が調べられている．たとえば，全ての $\forall i \neq j\, a_{ij} \geq 0$ であるような相利共生系が内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ をもつとき，行列 A が安定 (全ての固有値の実部が負) であることと $\hat{\boldsymbol{p}}$ が大域的に安定であることは同値である．

最も強い安定性の概念は，ヴォルテラ・リアプノフ (VL:Volterra-Lyapunov) 安定と呼ばれるもので

ある．行列 A は，対称行列 $DA + A^t D$ が負定値となるような正の対角行列 $D(> \mathbf{0})$ が存在するとき，VL 安定であり，(1.1) 式は内的自然増加率 $\boldsymbol{r}$ によらず大域的に安定な内部平衡点をもつ．D の各対角要素を d_i とすると，$V(\boldsymbol{x}) \equiv \sum_i^N d_i(p_i \log x_i - x_i)$ は $\hat{\boldsymbol{p}}$ で最大値をとるリアプノフ関数となる．

一般の競争系

N 種が $M(< N)$ 種の資源を取り合いながら競争している状況では，M 種以上の種の共存はありえないことが示されている (競争的排除則).

さらに，連続的なニッチ軸 z 上での種 i の利用曲線 $f_i(z)$ を考え，(1.1) 式の相互作用を

$$a_{ij} = a_{ij} = -\int f_i(z) f_j(z) \mathrm{d}z \Big/ \int |f_i(z)| \mathrm{d}z (> 0) \tag{1.2}$$

と定める連続ニッチモデル (niche model) を考えることにより，共存するための資源利用の類似度の限界や，共存可能な種数などを計算することができる (種の詰め込み (species packing) の問題).

一般の N 種対称競争系 $\forall i,j\, a_{ij} = a_{ji} \le 0$ が，内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ をもつとき，$V(\boldsymbol{x}) \equiv \sum_{i,j}(x_i - \hat{p}_i) a_{ij} (x_j - \hat{p}_j)$ は $\boldsymbol{x} = \hat{\boldsymbol{p}}$ で最小値をとるリアプノフ関数となり，$\hat{\boldsymbol{p}}$ は大域的に安定である．

食物連鎖

(1.1) 式において，$r_1 > 0, r_n < 0 \quad (n = 2, \cdots, N)$, $a_{ii} < 0$(種内競争あり) とし，i 種は $i-1$ 種を捕食し ($a_{i,i-1} > 0$)，$i+1$ 種に捕食される ($a_{i,i+1} < 0$) ものとする．また隣り合う番号の種以外との相互作用はないものとする ($a_{ij} = 0$, ($|i-j| > 1$))．これは食物連鎖 (food chain) を表す．この系においては内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ は（それが存在するならば）大域的安定点となる．最近では，隣り合う番号の種以外との相互作用 (雑食) が運動に与える影響なども調べられている．

食物網

多種系の実証研究がもっとも進んでいるのは食物網 (food web) である．古典的には，栄養段階のレベル数や種あたりのリンク数など，捕食関係のトポロジーに関する研究が行われてきたが，現在では個体群動態や捕食関係の時間変動などの定量的な研究が盛んになりつつある．数理的には，解析的取り扱いは困難なため，シミュレーションをもちいて，複雑な食物網の上での個体群動態とその安定性が調べられている．最近では，少数の強い相互作用と多数の弱い相互作用が混在していることが群集を安定化させる要因となることや，捕食者の採餌行動の適応的な時間変動などが食物網の多種共存解を安定化させることなどが指摘されている．

特別な構造をもつ群集

相互作用行列 A の各成分について，$a_{ij} \neq 0$ のとき，矢印 $j \rightarrow i$ を引くことにより有向グラフ (directed graph)$G(A)$ が得られる．相異なる添字の組 $i_1, i_2, \cdots, i_k$ に対して，積 $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1}$ が 0 にならないものを A における長さ k のサイクルと呼ぶ．$G(A)$ が長さ 3 以上のサイクルをもたず，$a_{ii} < 0$ かつ $\forall i \neq j\, a_{ij} a_{ji} \le 0$ のときには，(1.1) 式は VL 安定である．これの特別な場合が，上の食物連鎖である．ここでの結果は，相互作用の個々の値ではなく，符号の情報だけから系の安定性が判定されることを示している．

ランダム群集モデル

種数 N が十分大きい大群集を想定して，パラメータ $\boldsymbol{r}, A$ の各要素に，ある分布に従うランダムな値を割り当てるモデルをランダム群集モデル (random community model) という．1970 年代に，ランダム行列の理論などにより，(1.1) 式がランダムな相互作用パラメータをもつ場合に，内部平衡点 $\hat{\boldsymbol{p}}$ の局所安定条件が導かれた．これが，それ以前の「複雑で大規模な群集ほど安定である」という観察結果と全く反対の予測を与えたため，「生態学のパラドクス」として以後の生態学研究に大きな影響を与えた．

最近では，対称性 ($a_{ij} = a_{ji}$) や反対称性 ($a_{ij} = -a_{ji}$) の条件を付加したランダム群集モデルが調べられている．これらに対してはリアプノフ関数が知られていて，特に前者は，一般に（境界上の）複数の局所平衡点のいずれかに収束する．共存する種数は，種内競争 $a_{ii}(< 0)$ の強さと種間相互作用の分散の比で決まり，種内競争が強いほど共存する種数は多い．後者においては，初期種数を N として，平均 $N/2$ 種からなる部分系が存続的に共存する．部分系の内部平衡点は中立安定であり，一般に系は保存系のカオスとなる．前者後者それぞれに対して，個体数分布が生態系の生産力や成熟度などに関係するパラメータに依存して理論的に導かれている．

群集アセンブリ

少数種から始めて，連続的な種の侵入や進化を通じて食物網のような大群集が形成される過程や系の安定要因を調べるための理論モデルを群集アセンブリモデル (community assembly model) という．実証研究および群集アセンブリモデルのシミュレーションなどにより，群集形成には，(1) 地域群集 (種プール (species pool)) の多様性，(2) 局所群集間の分散

と局所群集への種の移入順序，(3) 一次生産性と擾乱などの環境の影響，(4) 群集内部の種間相互作用，などが影響することが指摘されている．微生物実験系をもちいた検証も試みられている．

1-3　共存の様相

1-3-1　情報論的な多様性指標

総個体数を $M \equiv \sum_i^N x_i$ とするとき，

$$H' \equiv -\sum_i^N \frac{x_i}{M} \log\left(\frac{x_i}{M}\right)$$

を，シャノン－ウィーナー (Shannon-Wiener) の多様度指数という．もともと情報理論において提案された．種数 N が大きいほど大きい．種数一定の場合は，相対個体数が均一 $(x_i/M = 1/N)$ のとき，最大値 $H'_{\max} = \log N$ をとる．比 $0 \le H'/H'_{\max} \le 1$ は公平度 (equitability) とよばれる．

群集中から 2 個体を取り出したときに，それらが~~異なる~~種である確率
同じ

$$D \equiv \sum_i^N \left(\frac{x_i}{M}\right)^2$$

をシンプソン (Simpson) の単純度指数という．これは，N が大きく個体数が均一であるほど小さくなるので，$1 - D$ や $1/D$ などがシンプソンの多様度指数とよばれる．

これらの多様度指数には，単一の数値によって群集の多様性を表すことができる簡便さの反面，その適用限界も指摘されている．そこで，以下のように，個体数の分布や種数のスケール依存性などが調べられている．

1-3-2　種の豊富さのパターン

個体数 x_i を大きい順に並べ，横軸をその順位 (ランク)n，縦軸を個体数とした $x(n)$ は，種の豊富さのパターン (species abundance pattern) とよばれる．縦軸を対数スケールで表すことが多い．これは定義上，非増加関数であるから逆関数をもつ．逆関数 $n(x)$ は，x 以上の個体数をもつ種数であり，いわゆる生存関数 (survival function) であるから，種数の多い極限で n が連続とみなしうる場合には，その微分 $\mathrm{d}n/\mathrm{d}x$ により，個体数 x をもつ種の数，個体数分布 (abundance distribution) に関係づけられる．

典型的な種の豊富さのパターンは，高位と低位ランクで急激に落ち，中位ランクでなだらかな S 字カーブとなる．この縦軸が対数スケールの場合には，対応する個体数分布は，対数軸上の単峰型となり，しばしば対数正規分布があてはめられる．個体数分布は，場所，環境条件に依存して，多様なパターンが観測され，対数正規分布以外にも，指数分布 (MacArther の折れ棒モデル)，対数級数，べき分布など様々な分布があてはめられる．これらの分布が生み出されるメカニズムについても，ニッチ分割やロトカ・ヴォルテラ方程式にもとづくものなど，様々なモデルが提唱されている．

1-3-3　種数面積関係

生態系の調査面積 A と観測される種数 S の間には，$S = q + CA^z (q, C, z > 0$ は定数) のベキ関係が成り立つことが知られていて，種数面積関係 (species-area relationship) とよばれている．一般に総個体数 $N = \sum_{i=1}^S x_i$ が面積に比例すると考えられるので，種数は面積に比例するほどには増えず，現実の生態系においては $z < 1$ である．

対数正規分布をはじめ，さまざまな個体数分布からベキ型の種数面積関係が導かれている．島の面積と棲息種数の間にも同様の関係が成り立つことが知られており，大陸から島へと種が移入する簡単なモデルからもベキ型の種数面積関係が得られる．その場合指数 z は移入率や死亡率により決まる．

種数面積関係における切片 q は，単一の型の生息地内の多様性 (α 多様性) を表す．傾き $\mathrm{d}S/\mathrm{d}A$ は生息地間の多様性 (β 多様性) の指標となる．さらに，多数の生息地にまたがる地域全体の種数を，地理的多様性 (γ 多様性) と呼ぶことがある．

1-4　共存のメカニズム

1-4-1　ロッタリーモデル

森林における樹木や岩礁潮間帯におけるフジツボなどのような，固着性生物群集においては，成体の一部が環境要因や捕食などにより枯死・剥離し除去される．その空いたすき間に，種子や移動性の幼体が定着するが，どの種が定着するかは，くじを引くようにランダムに選ばれると考えられ，このような状況をモデル化したものをロッタリーモデル (Lottery model) という．種 i の，単位時間に除去される成体の割合を δ_i，出産・定着率を β_i と書くと，時間ステップ $t+1$ での個体数 $x_i(t+1)$ は，

$$x_i(t+1) = (1-\delta_i)x_i(t) + \frac{(\sum_j \delta_j x_j(t))\beta_i x_i(t)}{\sum_j \beta_j x_j(t)} \tag{1.3}$$

$(i = 1, 2, \cdots, N)$ と書かれる．パラメータ δ_i, β_i が時間に依存しない定数の場合には，2 種以上の共存

解は存在しないが，β_i が時間的に変動し，各種ごとに定着に有利な時期が入れかわるときには，N 種が動的に個体数を変動させながら共存する場合があることが示されている．

1-4-2 中立モデル

熱帯雨林などでは，種の間には増殖率や生存率に実質的に差がないという，**中立理論** (neutral theory) が提唱されている．初期には数値シミュレーションにより研究されたが，最近では解析解も得られている．中立モデルにおいては，メタ群集 (種プール) からの移入が続く場合に，多種の共存が実現し，実際に観測される個体数分布をよく再現するが，帰無仮説としての対数正規分布との比較なども行われ，その妥当性については論争が続いている．

1-4-3 空間と環境変動の効果

本節では空間が種の共存に及ぼす影響については触れなかったが，偏微分方程式や格子モデルを用いた研究が行われており，本稿で扱ったような，空間を考慮しないモデルとは全く異なる振る舞いが現れて，種の共存にも寄与することが知られている．また，環境のランダム変動や季節変動の効果などについても多くの研究がある．**メタ個体群** (metapopulation) モデルなどの，生物の移動や分散と空間分布を考慮した理論研究も発展している．質の異なる 2 パッチ環境を移動する 2 種競争系や 1 捕食者-2 被食者の共存の条件などが調べられている．ロッタリー・モデルにおいても，各パッチでパラメータが異なる場合には共存解が現れることが示されている．不均一環境に生息する 3 種以上の群集の動態や共存の研究については今後の発展が期待される．「空間生態学」の節も参照．

参 考 文 献

1) J. ホッフバウアー・ K. シグムンド, 生物の進化と微分方程式, 現代数学社, 1990.
2) 寺本英 著, 川崎廣吉・重定南奈子・中島久男・東正彦・山村則男 編集, 数理生態学, 朝倉書店, 1997.
3) 巌佐庸, 数理生物学入門, 共立出版, 1998.
4) Robert M. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems* (Princeton Landmarks in Biology), Princeton Univ. Press, 2001.
5) 巌佐 庸・松本忠夫・菊沢喜八郎／日本生態学会 編集, 生態学事典, 共立出版, 2003
6) 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭, 動物生態学 新版, 海游舎, 2005.
7) 平尾聡秀・村上正志・小野山敬一，群集集合に影響を及ぼす要因，日本生態学会誌 **55**:29-50, 2005