

階層組織化理論に基づいた  
チビサラグモの個体数決定機構の解明

2007

高田 まゆら

## 目次

第1章 序論	..... 3
第2章 下位空間レベルの個体数決定機構における上位空間レベルからの影響の役割	10
2-1. 序	..... 10
2-2. 方法	..... 14
2-2-1. 調査地と対象生物	..... 14
2-2-2. パッチレベルにおける個体数制限要因	..... 14
2-2-3. ランドスケープレベルの環境要因がもたらす相加効果と非相加効果	..... 16
2-3. 結果	..... 21
2-3-1. パッチレベルにおける個体数制限要因	..... 21
2-3-2. パッチレベルの個体数に及ぶランドスケープレベルからの相加効果と非相加効果	..... 21
2-4. 考察	..... 23
第3章 チビサラグモ個体群の時空間変動に影響を与える複数の環境要因	..... 36
3-1. 序	..... 36
3-2. 方法	..... 38
3-2-1. ランドスケープレベルの個体数とそれに影響を与える環境要因	..... 38
3-2-2. 統計解析	..... 38
3-3. 結果	..... 40

3-4. 考察	..... 41
第4章 チビサラグモの個体数決定機構における創発事象のメカニズム	..... 47
4-1. 序	..... 47
4-2. 方法	..... 49
4-2-1. パッチのネットワーク構造がもたらすクモの死亡率の変化	..... 49
4-2-2. 密度依存的死亡のメカニズム	..... 52
4-3. 結果	..... 55
4-3-1. パッチのネットワーク構造がもたらすクモの死亡率の変化	..... 55
4-3-2. 密度依存的な移動頻度の増加とそれに伴う死亡率の上昇	..... 55
4-4. 考察	..... 57
第5章 総合考察	..... 67
謝辞	..... 71
摘要	..... 72
引用文献	..... 77

## 第1章 序論

生物の個体数を決定する要因は、同じ生物種であっても様々である。その大きな理由のひとつは、注目する空間スケールによって要因が異なることである(Wiens 1989, Levin 1992, Menge et al. 1997, Godfray and Lawton 2001, Williams et al. 2002)。例えば、野外実験などが行われる小さな空間スケールでは、捕食や競争といった生物的要因により影響を受けることが多いが(Schluter and Ricklefs 1993 など)、それよりずっと大きな地域スケールでは気温や降水量などの気象条件が重要となる(Zhao et al. 2006 など)。こうした決定要因の違いについては、生物学派(Nicholson 1957 など)vs 気候学派(Andrewartha and Birch 1954 など)の論争のなかで古くから議論されてきたが、最近では野外実験生態とマクロエコロジーの対比として注目されている。

しかし、これらのスケールの違いに起因する要因の違いは、対立軸としてではなく統合すべきものとして捉えるべきである。その理由は、小スケールは大スケールに内包されるという階層性があるため、小スケールでの個体数決定要因は、大スケールからの要因と無関係ではありえないからである(Menge and Sutherland 1987, Beck 1997, Angermeier and Winston 1998, Polis et al. 1998b, Ovadia and Schmitz 2004)。こうした考え方は、これまでしばしば指摘されてきた個体数決定機構の状況依存性を克服することにつながるはずである(Noda 2004)。このように、個体数が決まるプロセスを輪切りではなく階層縦断的に捉えようという考えは、最近生態学の分野でも提唱されている階層組織化理論(Hierarchical organized theory)に集約されると思われる。階層組織化理論は、生物集団を複数の階層をもつシステムとして捉え、対象とする空間レベルの性質が、隣接する上下の空間レベルとの相互作用によって決まるというものである(O'Neill et al. 1989, King 1997 など)。こうした概

念は、メタ個体群やランドスケープエコロジーの分野が深く関係しているが、明示的に階層組織化理論を意識した研究や解析は少ない。

階層組織化理論を用いて個体数決定機構を解明するうえで、特に重要と思われる視点は2点ある。1つは、上位空間レベルから対象空間レベルに及ぶ影響が対象空間レベルのネットワークの外から生じるものなのか(Extra hierarchical constraint)、それともネットワーク構造自体から生じるものかを区別することである(表 1-1, 図 1-1)。前者は上位レベルからの影響が下位レベルへ一方的に押し付けられるものであり、気温や降水量(Chalcraft and Andrews 1999、海岸での波の強さ(Menge and Olson 1990, Menge et al. 2002)がもたらす効果などが挙げられる。後者は対象空間レベル間の相互作用で生じる創発事象(Emergent property)である(表 1-1)。例えば、生息パッチの間で生じる生物の移動分散や物質の移動などにより、その上位空間レベルでの個体数が決定され、その効果がパッチレベルにフィードバックされることが挙げられる。こうした効果の重要性は、主にメタ個体群動態の研究で理論的に示されている。例えば Holt (1985)は、シンクとソースの2パッチからなるメタ個体群モデルを用いて、パッチ間移動時の死亡率やパッチの環境収容力、各パッチ内での増加率などの程度により、メタ個体群サイズが個々のパッチの総和から予想されるものより大きくも小さくもなりうることを示した。さらにこれらの概念は、より多くのパッチからなるメタ個体群モデルに拡張され、パッチ間移動時の死亡率とパッチの存続確率により、メタ個体群全体の個体数や存続確率が決まり、それが各パッチにもフィードバックされることが、多くの理論研究から示されている(Hanski 1999 など)。

階層組織化理論の視点を適用するうえで重要と考えられる2つめの点は、上位空間レベルから及ぶ影響が、対象空間レベルだけでなくその構成要素である下位空間レベルの性質を変化させるかどうか(下位空間レベルの分解可能性の検討)に注目することである。上位

空間レベルの影響がもたらす下位空間レベルの性質の変化は、対象空間レベルでの環境要因と個体数の関係性の変化として現れると考えられる。一方下位空間レベルの性質が変化しない場合、上位空間レベルからの影響は、対象空間レベルの環境要因とは独立に個体数を変化させるだろう。以下、前者を非相加効果、後者を相加効果と呼ぶ(表 1-1, 図 1-1)。これら 2 つの効果を区別することは、対象空間レベルの個体数決定機構の説明力をあげるうえで不可欠であると思われる。

上記 2 つの視点の重要性は、メタ個体群やランドスケープエコロジーの野外研究の分野で明らかになりつつあるが、現段階では不十分な点も多い。まず第 1 の問題は、これらの多くが単一のランドスケープ(メタ個体群)内でのパッチを単位として解析されていることである。そのため、局所的に生じる創発事象は検出できても、ランドスケープ(メタ個体群)全体で生じる効果を検出することは原理的に困難である。これはランドスケープ(メタ個体群)構造自体が変化した場合の反応を予測する際、つまり外挿する際には大変大きな問題となるはずである。2 つめの問題点は、多くの研究において、上位レベルからの非相加効果が明示的に解析されていないことである(例外として Thrush et al. 2000, Bonte et al. 2004, Schmidt et al. 2005)。例えばメタ個体群モデルでは、総パッチ数が減少すると個体群全体の存続確率や個体数が非線形に減少することが知られているが(Hanski and Ovaskainen 2000)、これはパッチ面積と個体数の関係性が変化するという非相加効果を含んでいる可能性がある。また、ランドスケープエコロジーの分野では、統計解析に非相加効果に相当する項、つまり階層の異なる要因間の交互作用項をそもそも入れていないことが多い(Schooley and Wiens 2005)。以上のことから、より説明力の高い個体数決定機構を明らかにするためには、多数の独立なランドスケープを対象とし、上位空間レベルから及ぶ影響がネットワーク内外のどちらで生じたものか、またそれらはどのような相加効果と非

相加効果をもたらすのかに注目することが必要である。

本研究で扱うチビサラグモ(*Neriene brongersmai*)という造網性クモは、階層組織化理論をもとに野外での個体数決定機構を解明するうえで優れた特徴を持っている。まず第1の点は、生物にとって意味のある空間階層を特定しやすいことが挙げられる。つまり造網性クモは、造網時の採餌プロセスと造網場所間の移動プロセスという空間スケールの異なる2つの生態的プロセスに明確に区分されるという特徴を持っていることである。以下、本研究では前者が生じるスケールをパッチレベル、後者が生じるスケールをランドスケープレベルと定義する(表 1-1)。パッチレベルでは餌や棲み場所をめぐる競争が、ランドスケープレベルでは移動時の死亡などがそれぞれ個体数を制限すると考えられる。また造網性クモ類では、造網時よりも移動時の死亡率が高いことが知られているため(Vollrath 1980, Vollrath 1985, Lubin et al. 1993)、造網場所(棲み場所)の量的変化や空間分布により、移動時の死亡率が変化することが考えられる。これはランドスケープレベルでの個体数に影響を与え、その影響がさらにパッチレベルでの個体数に反映されるという、ネットワーク構造がもたらす創発事象の存在を示唆している。第2の利点として、チビサラグモは、主にスギ林床のリター上に造網し、それ以外の林では極めて少ないことが事前調査により明らかになっていることが挙げられる(2-2-3 節参照)。そのため、スギ林をチビサラグモの個体群が成り立っている空間レベルとみなすことができ、多数の個体群を対象に野外調査を行うことが可能である。本研究では、チビサラグモのパッチレベルの個体数が、パッチとランドスケープの2つの空間レベルからどのような影響を受けて決定されているかを、1)ランドスケープレベルからパッチレベルに及ぶ影響はネットワーク内外のどちらから生じているのか、また2)こうした要因がどのような相加効果、非相加効果をもたらすのか、という2点に注目して解明することを目的とする。まず第2章では、野外の16個体群を対象

として、ランドスケープレベルからパッチレベル個体数に及ぶ相加効果、非相加効果の存在を明らかにし、それぞれの効果をもたらしているランドスケープレベルでの環境要因を特定した。パッチレベルでは、造網に必要なパッチレベルでの空間量(以下、棲み場所量)を制限要因と考え、ランドスケープレベルでは、パッチ密度と餌条件、スギ林の面積の3つを要因候補とした(表 1-1)。ここで言うパッチ密度とは、メタ個体群生態学におけるパッチの孤立度に相当するものである。すなわちパッチ密度が高いランドスケープほど、造網場所(パッチ)間の距離が短く、また棲み場所量が多いことを意味する。調査の結果、パッチレベルでの個体数は、パッチレベルでの棲み場所量に増加することに加え、パッチ密度が高いランドスケープほど底上げされるという相加効果と、パッチレベルでの棲み場所量と個体数の関係性が、パッチ密度が高いほど強まるという非相加効果が検出された。相加効果には、パッチ密度が高いランドスケープでは、造網場所移動時の死亡率が低下することが関与しており、また非相加効果については、相加効果により密度が全体に底上げされたためパッチレベルでの競争が激しくなり、密度依存的に造網場所移動の頻度が高まった結果生じたと考えられた。これら2つの仮説を検証するため、まず第3章では、16個体群を対象とした野外パターン解析からランドスケープレベルのパッチ密度および個体数がクモの死亡率に影響を与えているかどうかを調べた。次に第4章では、複数の野外実験を用いて上記2つの仮説を検証した。第1の仮説については、パッチ密度を操作した大型の実験区を設け、こうした操作に伴う個体数の変化を調べた。第2の仮説については、ランドスケープでの個体数と移動率の関係性、および移動率と死亡率の関係性をそれぞれ実験的に明らかにした。第5章の総合考察では、階層組織化理論を用いて個体数決定機構を探ることの意義を、特に空間レベルの認識と創発事象の存在を中心に議論する。



表1-1. 本論文で使用する重要な用語の説明

用語	説明
ネットワーク構造	物理的に隔たっている複数の空間が生物や物質の移動によりつながった場合、そのつながり方を意味する。
創発事象	対象レベルの間で生じる相互作用が上位レベルの特性を決定し、さらにその影響が再び対象レベルにフィードバックされること(Kawata 1995, Bissonette 1997)。本論文では、ネットワーク構造が上位空間レベルの生物や物質の量を決定し、その効果が再び対象空間レベルにフィードバックされるという意味で使用する。
相加効果	対象空間レベルの要因とは独立に上位空間レベルから対象空間レベルに及ぶ影響
非相加効果	対象空間レベルの要因と上位空間レベルの要因との相互作用が対象空間レベルに与える影響
パッチレベル	チビサラグモの造網時の採餌、休息プロセスに影響を与えうる空間スケール。ある個体を中心としてその周辺に造網している2～3の他個体の網を含んだ広さを想定している。
ランドスケープレベル	パッチレベルの上位空間レベルであり、チビサラグモの造網場所の移動に影響を与えうる空間スケールのこ と。連続した1つのスギ林の広さかそれ以下を想定している。
パッチレベルでの棲み場所量	造網に必要な空間量がパッチ内にどのくらいあるかを表したものの。パッチレベルでのスギリターの厚さの平均値を指標としている。
パッチ密度	ランドスケープレベルでの造網場所の密度を指し、造網場所の連続性を意味する。チビサラグモは、スギのリ ターが薄い場所では造網できないことから、本研究では、ランドスケープレベルでのスギのリターの厚さの平均 値を指標としている。

## 上位空間レベルから影響を及ぼす要因

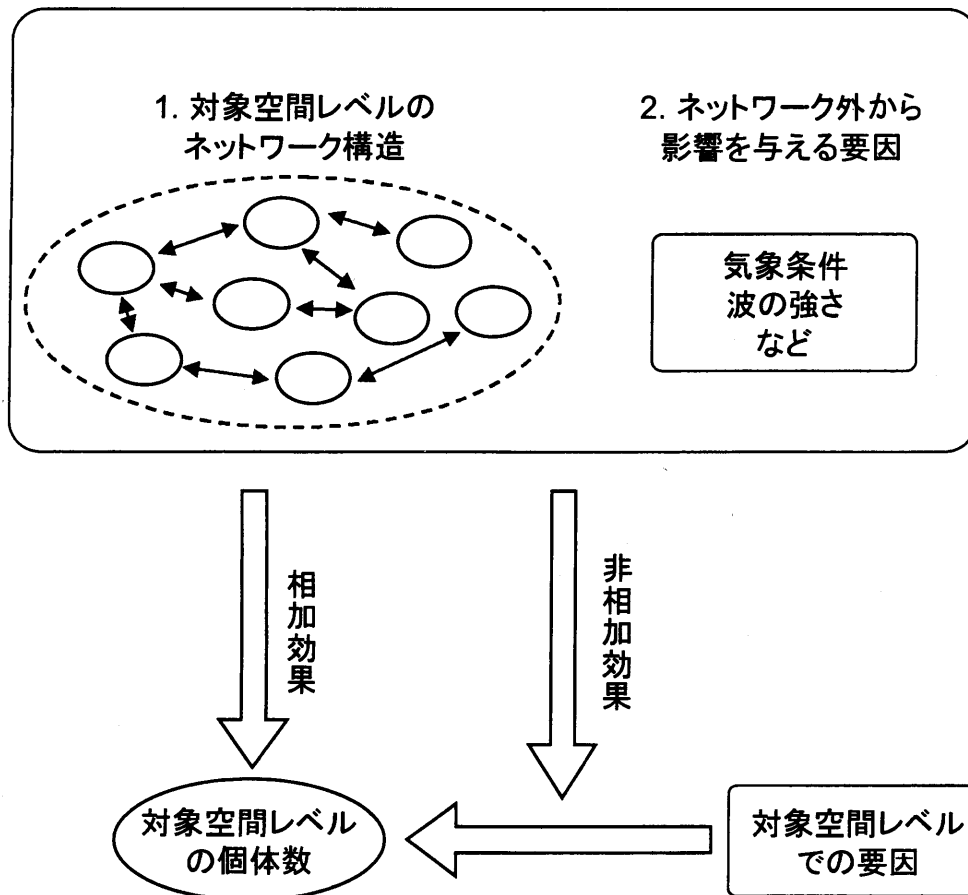


図1-1.対象空間レベルに影響を及ぼす上位空間レベルでの2つの要因およびそれらがもたらす相加効果と非相加効果  
黒い矢印は、対象レベル間での個体や物質の移動を表す。

## 第 2 章 下位空間レベルの個体数決定機構における上位空間レベルからの影響の役割

### 2-1. 序

造網性クモ類の個体数制限要因については、主にボトムアップ制限の観点から研究が進められてきた(Wise 1975, Spiller 1984)。その結果、餌制限の重要性は広く認められたが、それ以外にも造網空間量(Schaefer 1978, Riechart 1981)や捕食者(Spiller and Schoener 1995, Polis et al. 1998a)も重要であることが明らかになった(Wise 1983, 宮下 1996, Langellotto and Denno 2004)。こうした結果は、造網性クモ類にとっての重要な個体数制限要因が状況依存的に変化することを示している。そのため、造網性クモ類の個体数決定機構をより統一的に理解するためには、こうした状況依存性が生じるメカニズムを明らかにする必要がある(Polis et al. 1998b, Clough et al. 2005)。

生物の個体数決定機構が状況依存的に変化する理由として、ある空間レベルでの個体数とその上位の空間レベルの環境要因からも影響を受けていることがあげられる。第1章で述べたとおり、上位空間レベルから及ぶ影響の役割を明らかにするうえで重要となる視点は2つあり、造網性クモ類を対象とした研究においても、これらの視点に注目したものがある。1つめの視点である上位空間レベルからの影響をネットワーク内外の効果に区別することの重要性については、Thorbek and Topping (2005)の理論研究により指摘されている。彼らは農地に生息するサラグモ類のシステムを、各畑内で行われる採餌や繁殖、そして周辺畑へのバレーニングによる移動という2つの生態的プロセスから、畑の集合体からなるメタ個体群として捉えた。メタ個体群内には、畑だけでなく休耕田や牧草地というクモ類のソースや refuge としての役割を持つハビタットも含まれる。こうした質の異なるハビ

タットやそれらの空間的配置の効果を評価するため、個体ベースモデルを用いて、個体群サイズや各畑内でのサラグモ類の個体数が、個体群内に含まれるソースハビタットの量(ネットワーク外要因)及び畑やソースハビタットの空間配置(ネットワーク内要因)から受ける影響を理論的に検証し、それぞれの要因の重要性を示した。このように、ネットワーク内外の効果を区別することの重要性は理論研究で注目されているが、実証研究に適用された例は、筆者の知る限り存在しない。

また 2 つめの視点である上位空間レベルから及ぶ相加効果と非相加効果を分けて評価した研究として、農業が造網性クモ群集へ与える影響を評価した Schmidt et al. (2005)をあげることができる。彼らは、畑に施す農業の効果に加え、畑の周辺に位置する休耕田が農業とクモ類との関係性を改変する効果も同時に評価した。すなわち、畑内の造網性クモ類個体数を目的変数とした統計モデルを用いて、農業の処理と周辺の休耕田の面積割合という 2 つの独立の効果(相加効果)とこれらの交互作用(非相加効果)を検証したのである。しかしそれぞれの要因の独立な効果しか検出されず、非相加効果については、その可能性が指摘されただけであった。

以上のように、上位空間レベルの役割の解明を目指した研究の中には、上記 2 つの視点の重要性を主張したものがいくつかあるものの、そのような研究は非常に少なく、また同時に両者を評価したものはほとんど存在しない。本章では、まずパッチレベルにおけるチビサラグモの個体数制限要因を明らかにし、次に上位空間レベルであるランドスケープレベルから及ぶ相加効果と非相加効果をもたらす環境要因を特定することを目的とする。それらの結果から、ランドスケープレベルからパッチレベルに及ぶ影響はネットワーク内外のどちらから生じているのか、また検出された相加効果及び非相加効果はどのようなメカニズムで生じるのかを考察する。

まずパッチレベルでの個体数制限要因として注目したものは、棲み場所量と餌量の2つである。前者は棲み場所空間としての環境収容力(Schaefer 1978, Riechert 1981, Uetz 1991, Wise 1993, Samu et al. 1996)、後者は最適採餌の結果として小空間スケールでの造網性クモ個体数に影響を与えられ(olive 1982, Vollrath 1985, Gillespie and Caraco 1987, Tanaka 1989)。これら2つの要因の影響を評価するため、4つの個体群において、パッチレベルの個体数と各要因との関係を調査した。その結果、棲み場所量のみが個体数を説明していたことが明らかになったため、次に野外実験によりパッチレベルの棲み場所量を操作してそれに伴う個体数の反応を調べた。

次に、ランドスケープレベルからパッチレベルの個体数に及ぶ相加効果、非相加効果の存在を検証するため、野外の16個体群を対象に、3段階の発育ステージで3世代にわたって調査を行った(図 2-1)。前述の結果をもとに、パッチレベルでの制限要因を棲み場所量とし、各個体群において15パッチを対象に、棲み場所量と個体数の関係を調べた。それと同時にランドスケープレベルの環境要因として、パッチ密度、餌条件、個体群が占める面積の3つを調査した。パッチ密度は、メタ個体群生態学におけるパッチの孤立度に相当するものであり、ネットワーク構造から生じる効果を表す要因である。パッチ密度が高いランドスケープほど、造網場所(パッチ)間の距離が短く、また棲み場所量が多いことを意味する。餌条件は、クモの繁殖率を変化させるというボトムアップ効果と(Wise 1975, Spiller 1984, Miyashita et al. 1998)、パッチの滞在時間を介して移動頻度に影響を与え、死亡率を変化させるというトップダウン効果の2つをもたらすことが考えられる。前者の仮説はネットワーク外から生じる効果、後者の仮説はネットワーク内から生じる効果にそれぞれ相当する。3つめの要因である個体群が占める面積は、メタ個体群生態学での総パッチ数に相当し、rescue effect により個体群密度を高めることが考えられた(Hanski 1999,

Gaston 2003)。

本研究で注目する相加効果は、ランドスケープレベルの環境要因がパッチレベルの棲み場所量とは独立にパッチ内個体数に与える効果で、非相加効果は、ランドスケープレベルの要因がパッチレベルでの棲み場所量と個体数との関係の強さを変化させる効果である(図 2-2)。本研究では、パッチレベルでの個体数と棲み場所量を両対数軸で評価している。その理由は、2 者の関係をスケールフリーにし、以下の相加効果と非相加効果を区別して評価するためである。相加効果とは、個体群間でパッチレベルの個体数に差があるが、その比率がパッチレベルの棲み場所量に関係なく一定である場合と定義し、また非相加効果とは個体群間でのパッチレベル個体数の比率が、パッチレベルの棲み場所量の増減に応じて変化する場合と定義する(図 2-2)。非相加効果については、両対数レベルにおけるパッチレベルでの棲み場所量と個体数との関係の傾きの差と(以下、非相加効果 1)、その関係からのばらつきの差(以下、非相加効果 2)という 2 つの指標から検討した(図 2-2)。こうした相加効果及び非相加効果をもたらすランドスケープレベルの要因を、パッチレベルの個体数を目的変数とした階層線形モデルを用いて特定した。

## 2-2. 方法

### 2-2-1. 調査地と対象生物

調査地である千葉県房総半島は、日本の中央部に位置し(35°N, 140°E)、月平均気温は夏 23.7℃、冬 6.4℃であり、年降水量は 2349.5 mm である(東京大学農学生命科学研究科附属演習林 2006)。森林は、タブノキ、スダジイ、マテバシイ、カシ類などの常緑広葉樹林と、スギ、ヒノキの人工林などが混在して分布する。

本研究の対象生物であるチビサラグモ(*Nerienne brongersmai*)は、森林林床のリター上部にサラ網を張る造網性クモであり、メス成体の体長は約 8mm である。6-7 月に新世代が現れ、亜成体で越冬し、4-5 月に繁殖する年に 1 世代の生活史を持つ。チビサラグモの網は水平な捕獲面と迷網部で構成されている(図 2-3)。本調査地では、特にスギ林に高密度で生息しており、餌としてはハエ目などの飛翔性の昆虫やトビムシ、コオロギ幼体などを捕食することが観察されている。

### 2-2-2. パッチレベルにおける個体数制限要因

パッチレベルの棲み場所量及び餌量がチビサラグモ個体数の制限要因としての役割をもっているかを検証するため、以下の野外パターン調査と野外実験を行った。

#### a. 野外パターンによる個体数制限要因の推定

個体群密度が高いほど、密度依存的な要因の重要性が大きくなると考えられることから(e. g. Whittaker 1971, Elliot 1987)、個体群密度に伴い各制限要因の重要性が変化する可能性がある。そこで高密度および低密度の個体群それぞれ 2 ヶ所ずつを対象に、以下の野外パターン調査を行った。各個体群の中心部で 15 個のパッチを設置し、幼体中期(2004 年 11

月)と成体期(2004 年 5 月)にパッチ内の個体数と棲み場所量および餌量を調査した。ここで定義するパッチとは、明確な物理的境界により認識されるものではなく、造網している個体間で棲み場所や餌をめぐる干渉型競争が生じうる空間範囲である。チビサラグモの網の平均直径をもとに(幼体期: 7.4cm ( $n = 196$ )), 成体期: 17.2cm ( $n = 187$ )), パッチの空間スケールを幼体期では  $50 \times 50 \text{cm}^2$ 、成体期では  $70 \times 70 \text{cm}^2$  と定義した。パッチ内の個体数は、チビサラグモの網の数を数えることで把握した。パッチ内の棲み場所量として、ランダムに選んだ 10 点において、チビサラグモが造網に利用できる比較的新しいリターの厚さを測定し、その平均値とした。またパッチ内の餌量を推定するため、各パッチの中心に  $10 \times 10 \text{cm}^2$  の粘着トラップを 1 枚ずつ垂直方向に設置し、6 日間後回収した。トラップに付着した節足動物類の体長(mm)を測定し、以下の式からバイオマス(mg)を計算した。

$$\text{Mass} = 0.0305 * \text{length}^{2.62} \quad (\text{Rogers et al. 1976})$$

これらの調査結果をもとに、発育ステージごとにパッチ内の個体数(Number)を目的変数とした以下の一般線形混合モデルでの解析を行った。

$$\text{Number}_{ij} = \beta_{00} + \beta_{01}\text{Population}_i + \beta_{10}(\text{Web site})_j + \beta_{20}\text{Prey}_i + b_{i0} + \varepsilon_{ij}$$

固定要因は 3 種類で、個体群レベルでのクモ密度(多い vs. 少ない) (Population)、パッチレベルでの棲み場所量(Web site)と餌量(Prey)である。ランダム要因は個体群とした。 $i (= 1, 2, 3, 4)$  は各個体群を、 $j (= 1, 2, \dots, 15)$  は個体群内での各パッチをそれぞれ指す。 $\beta_{01}, \beta_{10}, \beta_{20}$  は各固定要因の効果に対する傾きを、 $\beta_{00}$  は共通の切片を、 $b_{i0}$  はランダム要因の切片を表す。等分散性を満たすため、パッチ内個体数は  $\ln(x + 1)$  変換した。

#### b. 棲み場所量による個体数制限を検証するための野外実験

上記の野外パターン調査から、パッチレベルの棲み場所量と個体数との間にのみ正の関



係がみられたことから、次に棲み場所量の制限要因としての重要性を実験的に検証した。

2005 年 10 月上旬、東京大学千葉演習林千石地域のスギ林において、 $50 \times 50 \text{ cm}^2$  のエンクロージャを数十 cm～数 m 間隔で 8 個設置し、4 個にはリターを豊富に入れ、残りの 4 個にはリターを少量入れる処理を施し、パッチレベルの棲み場所量を操作した。エンクロージャの壁面は、透明な塩ビ製の板を用いて地上に約 35cm 突き出るよう設置した。各エンクロージャに 40 個体導入し、導入した個体がほぼ造網したと考えられた 6 日後、リターのみを造網場所として使っている個体の数と棲み場所量を測定した。棲み場所量は前節と同様、エンクロージャ内でランダムに選んだ 10 地点において、チビサラグモが造網に利用できる比較的新しいリターの厚さを測定し、その平均値とした。実験終了の 1 週間後、同様の実験を繰り返し行った。ただし、各エンクロージャには前回の実験と逆の処理を施した。

パッチレベルの棲み場所量が個体数を制限しているかを検証するため、目的変数をパッチレベルの個体数、独立変数をパッチレベルの棲み場所量と実験時期(1 回目 vs. 2 回目)とした一般線形モデルでの解析を行った。等分散性を満たすため、パッチレベルの個体数は  $\ln(x + 1)$  変換した。

### 2-2-3. ランドスケープレベルの環境要因がもたらす相加効果と非相加効果

2002 年 8 月～2005 年 5 月の計 3 世代にわたり、幼体初期(7 月～8 月)、幼体中期(10 月～11 月)、成体期(4 月～5 月)の 3 つの発育ステージにおいて、以下の調査を図 2-1 のデザインで行った(2002 年の世代は、幼体初期と成体期の 2 ステージでのみ調査した)。

#### a. ランドスケープレベルの要因調査

スギ林の面積やスギのリター量がばらつくように、16ヶ所のスギ林を調査地として選定した(図 2-4)。スギ林間の平均距離は  $718 \pm 833$  m (SD)、平均林齢は  $43 \pm 15.3$  年、各スギ林の中心部での胸高直径合計の平均は  $4.04 \pm 1.17$  cm/m<sup>2</sup> である。

本研究では、各スギ林を個体群が成り立っている単位とみなした。その 1 つめの理由は、スギ林内におけるチビサラグモの成体期の平均密度は 4.9 匹/m<sup>2</sup> だったのに対し、広葉樹林とヒノキ林における平均密度は、0.6 匹/m<sup>2</sup> と非常に低いことである。2 つめの理由は、以下の実験からスギ林間での個体の移動が稀であると考えられたことである。スギ林およびそこに隣接する広葉樹林の林内に、複数のスギリターのパッチ(50×50 cm<sup>2</sup> の空間にリターを敷き詰めた)を 2 週間設置したところ、パッチへのチビサラグモの加入率(匹/日/m<sup>2</sup>)が、スギ林内では 2.94 であったのに対し、スギ林から 100m ほど離れた広葉樹林内では 0.17 であったことから、スギ林からの個体の移出は少ないと考えられた。

本研究ではランドスケープレベルでの要因として、個体群が占める面積、パッチ密度、餌条件を候補として考えた。個体群が占める面積は、東京大学千葉演習林作成の林相図および 2000 年撮影の航空写真からスギ林分の面積を測定することで求めた。パッチ密度については直接測定することが困難なため、その指標としてランドスケープレベルでのスギのリターの厚さの平均値を測定した。具体的には、個体群の中心部に 2×2 m<sup>2</sup> のプロットを数 m 間隔で 10ヶ所ランダムに選定し、各プロット内の 100-160 地点でチビサラグモが造網に利用できる比較的新しいリターの厚さを測定した。この値は、目視で測定したスギ林内の裸地の被度との間に負の相関関係がみられたことから(幼体初期(2004 年 7 月):  $r = -0.695$ ,  $t_{13} = -3.486$ ,  $P = 0.004$ ; 幼体中期(2004 年 11 月):  $r = -0.571$ ,  $t_{13} = -2.508$ ,  $P = 0.026$ ; 成体期(2005 年 5 月):  $r = -0.844$ ,  $t_{13} = -5.683$ ,  $P < 0.001$ )、パッチ密度とみなすことは妥当であると考えられた。餌条件は、粘着トラップによる推定値と成体メスの体サイズによる推定

値の2つの指標を用いた。前者は短期的な餌量を表し、後者は世代を通した累積的な餌量をそれぞれ表す(Miyashita 1992)。造網性クモ類では、餌をめぐる競争が生じにくいことが知られているため(Wise 1983, Miyashita 1992)、これら2つの指標が個体数から影響を受ける可能性は低く、潜在的餌量を反映していると考えられた。1つめの指標であるトラップによる餌量の推定は、各個体群の中心部に数 m 間隔で10枚の10×10cm<sup>2</sup>の粘着トラップを6日間設置し、前節と同様の方法で節足動物類のバイオマスを測定することで行った。こうしたトラップによる調査は、2002-2003年の世代および2003-2004年の世代を対象に幼体中期と成体期にのみ行った。2つめの指標である成体メスの体サイズは、各個体群について15個体を対象に測定した。網上にいる個体を同じ距離からデジタルカメラで撮影し、その写真から頭胸部幅を測定した。

#### b. パッチレベルでの要因および個体数調査

各個体群の中心部に15個のパッチを設置し、その中の棲み場所量と個体数を前節と同様の方法で調べた。パッチ内の棲み場所量は、ランドスケープレベルでのパッチ密度と同様にスギのリターの厚さの平均値を指標としている。これら2要因のパッチ内個体数への効果を統計的に分離しやすくするため、各個体群での15のパッチを、個体群間でパッチ内の棲み場所量のレンジが重なるように選択した。

#### c. ランドスケープからパッチ内個体数に及ぶ相加効果と非相加効果の検証

まず、パッチレベルの個体数と棲み場所量との関係を線形近似し(2-1節参照)、これら2者の直線関係の位置(相加効果)や傾き(非相加効果 1)が個体群間で異なるか(図 2-2)、またこうした差をもたらすのは上記3つのランドスケープレベルでの要因のうちどれかを、発

育ステージごとに階層線形モデルを用いて検証した(Raundenbush and Bryk 2002)。次にその階層線形モデルからのばらつきが個体群間で異なるかを検証するため(非相加効果 2, 図 2-2)、モデルの等分散性の検定を行い、最後にこうした個体群間での不等分散もたらずランドスケープレベルの要因を特定するための重回帰分析を行った。

1 つめの解析は、以下の階層線型モデルを用いて行った。

$$\begin{aligned} \ln(\text{Number}_{ij} + 1) \\ = \{ \beta_{00} + \beta_{01}(\text{Patch density})_i + \beta_{02}(\text{Prey})_i + \beta_{03}\ln(\text{Area}_i) + b_{i0} \} \\ + \{ \beta_{10} + \beta_{11}(\text{Patch density})_i + \beta_{12}(\text{Prey})_i + \beta_{13}\ln(\text{Area}_i) + b_{i1} \} \ln(\text{Web site}_j + 1) + \varepsilon_{ij} \end{aligned}$$

Number はパッチ内個体数、Patch density はパッチ密度、Prey は餌条件、Area は個体群が占める面積、Web site はパッチ内の棲み場所量をそれぞれ表す。これら 4 つの独立変数を固定要因、個体群をランダム要因とした。 $i (= 1, 2, \dots, 16)$  は各個体群を、 $j (= 1, 2, \dots, 15)$  は個体群内の各パッチをそれぞれ指す。 $\beta_{00}$  と  $\beta_{10}$  は、パッチ内棲み場所量の効果に対する共通の切片と傾きをそれぞれ表す。各ランドスケープレベルの主要因( $\beta_{01}, \beta_{02}, \beta_{03}$ )は相加効果に、またそれらとパッチ内棲み場所量との交互作用( $\beta_{11}, \beta_{12}, \beta_{13}$ )は非相加効果 1 にそれぞれ相当する。 $b_{i0}$  と  $b_{i1}$  は、パッチ内棲み場所量の効果に対するランダム要因の切片と傾きをそれぞれ表す。上記のモデルをフルモデルとし、傾きを表す項から固定要因を順次除去していき、BIC(Basian Information Criterion)の最も低いモデルを選択した。

個体群が占める面積は、その分布に偏りがみられたため対数変換して解析を行った。幼体初期と幼体中期における餌条件はその世代のメス成体の体サイズを、また成体期ではメス成体の体サイズと粘着トラップから推定された節足動物量との主成分を用いた。幼体中期では粘着トラップデータもあったが、捕獲された節足動物量が非常に少なかったため、使用しなかった。また成体期で主成分を用いた理由は、両者に正の相関があったからであ

る(2003 年成体期:  $r = 0.567$ ,  $t_{14} = 2.571$ ,  $P = 0.022$ 、2004 年成体期:  $r = 0.819$ ,  $t_{13} = 5.149$ ,  $P < 0.001$ )。

次に、パッチレベルの個体数と棲み場所量との直線関係からのばらつきが個体群間で等しいかを検証するため(非相加効果 2, 図 2-2)、上記の解析で選択されたモデルの尤度と以下の variance function を加えたモデルの尤度を比較した。使用した variance function は、ある特定のグループ(個体群)内の分散を基準とし、その値とその他の個体群内の分散との比をそれぞれ算出し、その比を用いて各個体群の分散構造を事後的に重み付けするものである。この variance function を加えたモデルの尤度がもとのモデルの尤度よりも有意に高いことは、個体群間で不等分散性が認められたことを意味する(Pinheiro and Bates 2000)。

こうした非相加効果 2 をもたらすランドスケープレベルの要因を特定するため、個体群間で不等分散が認められた発育ステージのみを対象に、上記の variance function を加えたモデルから算出された各個体群内の分散の比を目的変数、3 つのランドスケープレベルの要因を独立変数とした重回帰分析を行った。

なお、一般線形混合モデルおよび階層線形モデルに関する解析には、すべて S-Plus(version 6.1)を用いた。

## 2-3. 結果

### 2-3-1. パッチレベルにおける個体数制限要因

野外パターン調査の結果、幼体期および成体期とも個体群密度にかかわらず、パッチレベルの棲み場所量のみがチビサラグモの個体数を説明していた(幼体期: パッチ内棲み場所量:  $t_{54} = 3.45$ ,  $P = 0.001$ ; パッチ内餌量:  $t_{54} = -0.97$ ,  $P = 0.336$ , 個体群密度:  $t_2 = -2.88$ ,  $P = 0.102$ ; 成体期: パッチ内棲み場所量:  $t_{54} = 5.59$ ,  $P < 0.001$ , パッチ内餌量:  $t_{54} = 0.17$ ,  $P = 0.865$ , 個体群密度:  $t_2 = -3.15$ ,  $P = 0.088$ )。また野外実験でも同様、パッチ内の個体数は棲み場所量に応じて変化した(パッチ内の棲み場所量:  $F_{[1, 13]} = 45.81$ ,  $P < 0.001$ , 実験時期:  $F_{[1, 13]} = 0.15$ ,  $P = 0.339$ )。これら 2 つの調査から、パッチレベルにおける個体数制限要因は、棲み場所量であることが示唆された。

### 2-3-2. パッチレベルの個体数に及ぶランドスケープレベルからの相加効果と非相加効果

階層線形モデルでの解析の結果、2005 年の成体期を除いた 7 つの発育ステージで、パッチレベルの棲み場所量とランドスケープレベルのパッチ密度という 2 つを独立変数としたモデルが選択された(表 2-1, 図 2-5)。これら 2 つの要因はパッチ内の個体数に正の影響を与えていたことから、パッチ内個体数は棲み場所量とともに増加するが、さらにパッチ密度が高いランドスケープほど個体数が底上げされること(相加効果)が明らかになった。2005 年の成体期は、パッチレベルの棲み場所量のみを説明変数としたモデルが選択された(表 2-1, 図 2-5)。このことは、パッチ内での個体数と棲み場所量との関係性が個体群間で一定であることを意味する。また全ての発育ステージで、パッチレベルでの棲み場所量とランドスケープレベルでの要因との交互作用の効果は選択されなかったことから、非相

加効果 1 は検出できなかった。

個体群間での不等分散性が検出された発育ステージは、2002 年 8 月、2003 年 7 月、2004 年 7 月の幼体初期と、2003 年 10 月の幼体中期であった(表 2-2)。これら 4 つの発育ステージにおいて、個体群内の分散を説明するランドスケープレベルでの要因を特定するための重回帰分析を行ったところ、2003 年 10 月(幼体中期)と 2004 年 7 月(幼体初期)でパッチ密度が高い個体群ほど分散が小さいことが明らかになった(表 2-3, 図 2-6)。こうした関係は、幼体初期および幼体中期にのみみられたことから、幼体期では、パッチ密度が高いランドスケープほどパッチレベルでの棲み場所量と個体数との関係性が強くなることが示された。

## 2-4. 考察

パッチレベルにおけるチビサラグモの個体数は、幼体期成体期とも、パッチレベルの棲み場所量に制限されていることが明らかとなった。それに加え野外の 16 個体群を対象とした広域調査から、ほとんどの発育ステージにおいてランドスケープレベルのパッチ密度が高いほどパッチレベルの個体数が底上げされるという相加効果の存在が明らかとなった。では、こうしたパッチ密度がもたらす影響は、どのようなプロセスでパッチレベルの個体数に及んでいるのだろうか？

まずランドスケープレベルでの餌条件は、どの発育ステージでも有意ではなかった。餌条件の指標として用いた餌量やメス成体の体サイズは、産卵数と強い正の相関があることが知られているので(Miyashita 1986, Wise 1993, Miyashita 1999)、ボトムアップ効果によるクモの増殖率の変化が個体数の底上げをもたらしたとは考えられない。したがって、個体群間での死亡率の違いが原因であると思われる。

チビサラグモの死亡率の差が生じた理由としては、パッチ密度の変化によりチビサラグモとその捕食者類との関係性が変化したことが考えられる。まずチビサラグモ側の変化として考えられるのは、パッチ密度の増加によりクモの造網場所移動の際の死亡リスク(Vollrath 1980, Vollrath 1985, Lubin et al. 1993)が低下することである。造網性クモは、最適採餌(Olive 1982, Vollrath 1985, Gillespie and Caraco 1987, Tanaka 1989)や雨風による網の破壊(Hodge 1987, Leclerc 1991)により、造網場所を頻繁に移動することが知られている。パッチ密度が低いランドスケープでは、1 回の移動に伴う距離が長くなり、その結果死亡率が高くなることが考えられる。

一方、捕食者側の変化として考えられるのは、主に捕食者の量と捕食効率の 2 つであるが、前者の可能性は低いだろう。なぜなら、クモ類の主な捕食者であると考えられる徘徊



性クモ類などの捕食性節足動物類の量がパッチ密度の増加で減少するとは考えにくいからである。一方、捕食効率の変化は関係しているかもしれない。パッチ密度が高いランドスケープではスギのリターが豊富に存在するため、チビサラグモにとって refuge が多く、移動中の被捕食率が低下する可能性があるからである(e. g., Gunnarsson 1990)。以上のように、パッチ密度がもたらすチビサラグモとその捕食者類との関係性の変化は、2つのメカニズムが考えられたが、どちらの場合も、パッチのネットワーク構造というランドスケープレベルでの性質から生じているといえる。これらの仮説については、第4章での複数の野外実験により検証する。

ランドスケープレベルのパッチ密度は、パッチレベルでの棲み場所量と個体数との関係性の強さも変化させていた(非相加効果)。これは、対象とする空間レベルでの個体数決定機構に対して、上位空間レベルの環境要因が相乗的な作用を及ぼしていることを意味している。パッチ密度が高いランドスケープでは、個体数の底上げによりパッチレベルでの棲み場所量に対し個体数が飽和状態になっていると考えられる。そのため、干渉型競争が激化し、パッチレベルでの棲み場所量と個体数との関係が強まったと解釈される。成体期ではこうした効果が検出されなかったが、その理由としては発育ステージの推移に伴い個体数が大幅に減少したため、高密度個体群でも非平衡状態になったからと考えられる。

以上の結果から、チビサラグモのパッチ内個体数決定機構は次のように推測された。パッチレベルでは棲み場所量に伴い個体数が増加するが、ランドスケープレベルでのパッチ密度が高い場合には死亡率が低下するため、パッチレベルでの個体数は底上げされる。このことは干渉型競争を助長し、棲み場所に対する平衡状態をもたらす。

個体数制限要因としての棲み場所量の重要性は、地表面にできたくぼみなどに造網するクサグモ類や(Riechart 1981, Heidger 1988)やサラグモ類(Samu et al. 1996)を対象とした研究

においても同様に示されている。地表面のように2次平面上の限定された空間を造網場所として利用するクモ類では、棲み場所量の制限を受けやすいと考えられる(島崎・宮下2000)。一方、もう1つの重要な制限要因と考えられた餌条件は、パッチおよびランドスケープレベルともに個体数との間に関係がみられなかったため、チビサラグモはボトムアップ制限を受けていないと考えられた。しかし、餌量と産卵数の指標であるメス成体の体サイズとの間には相関がみられたため、ボトムアップ制限の必要条件は満たされていた。餌条件の空間変動が小さかったため、ボトムアップ効率が統計的に検出できなかったのかもしれない。

本章ではランドスケープレベルからパッチレベルの個体数に及ぶ影響として、パッチのネットワーク構造とネットワークの外部から及ぶ効果の双方に注目した。造網性クモ類の大スケールでの個体数決定機構を明らかにした研究では、降水量(e. g., Spiller and Shoener 1998)や周辺に存在するソースハビタット(Schmidt et al. 2005)などの重要性が示されてきた。しかし対象とする空間レベルのネットワーク構造から生じる要因に注目した研究は、一部の理論研究(Thorbeck and Topping 2004 など)を除き非常に少ない。その理由としては、これまで造網性クモ類の個体群に内在する階層構造に対する認識が足りなかったことが考えられる。既に述べたとおり造網性クモ類は、網上での採餌と、造網場所移動やバレーニングによる移動というスケールの異なる生態的プロセスをもっている。そのため、パッチのネットワーク構造がランドスケープレベルでの個体数に影響を与えることは十分に考えられる。こうした効果は、従来認識されていた以上に造網性クモ類の個体数決定機構において重要な役割を果たしているだろう。

本章の結果から、パッチ密度が個体群間でのクモの死亡率に差をもたらしていると考えられた。そこで続く第3章では、チビサラグモの死亡率とパッチ密度との関係を、2世代

16 個体群を対象とした個体数調査から明らかにする。既に述べたとおり、パッチ密度が高い個体群では移動時の捕食率の低下を通して死亡率が低下すると推測されたが、一方でその結果生じる高密度化は造網空間に対する密度の平衡状態をもたらした。これは、個体間の干渉型競争を助長し、造網場所移動率を高め、その結果、個体群レベルでの死亡率の増加をもたらす可能性が高い。したがって、パッチ密度は方向性が拮抗する2つのプロセスを通してチビサラグモの個体群動態に影響を与えている可能性がある。第3章では、死亡率の指標となる個体群密度の変化率を発育ステージ間で算出し、それがパッチ密度や初期ステージでの個体群密度とどのように関係しているか明らかにする。上記2つのプロセスが異なる時期に働く場合には、密度の時間変化を利用してこれらの効果を検証できると思われる。



表2-2. 各発育ステージで選択された階層線型モデルにおける  
個体群間での等分散性の検証結果

選択された階層線形モデルとそれにvariance functionを加えたモデル(本文参照)との尤度比及びその有意性を示す。後者のモデルの尤度が有意に高いことは、個体群間で不等分散性が認められたことを意味する。

2002年-2003年世代

幼体初期			成体期		
尤度比	df	P	尤度比	df	P
40.488	14	<0.001	19.019	14	0.164

2003年-2004年世代

幼体初期			幼体中期			成体期		
尤度比	df	P	尤度比	df	P	尤度比	df	P
50.666	14	<0.001	50.977	14	<0.001	20.398	14	0.118

2004年-2005年世代

幼体初期			幼体中期			成体期		
尤度比	df	P	尤度比	df	P	尤度比	df	P
32.717	14	0.003	10.368	12	0.584	10.643	13	0.641



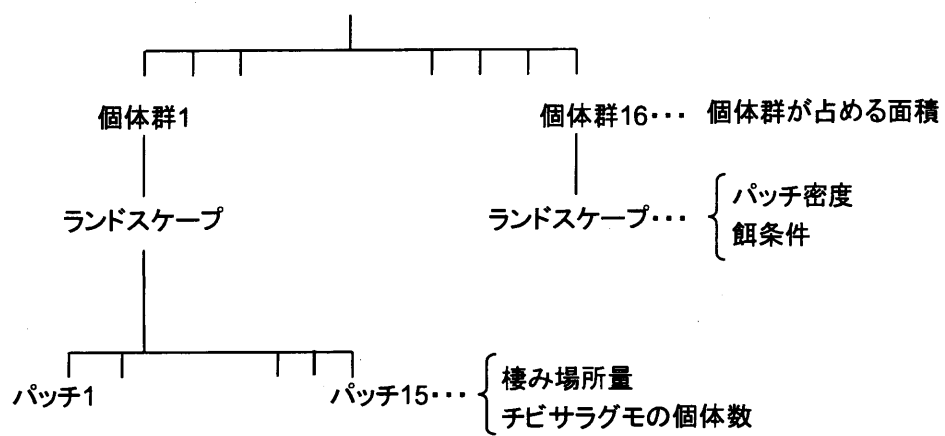


図2-1. 16個体群を対象とした野外調査のデザインと各空間レベルにおける調査項目

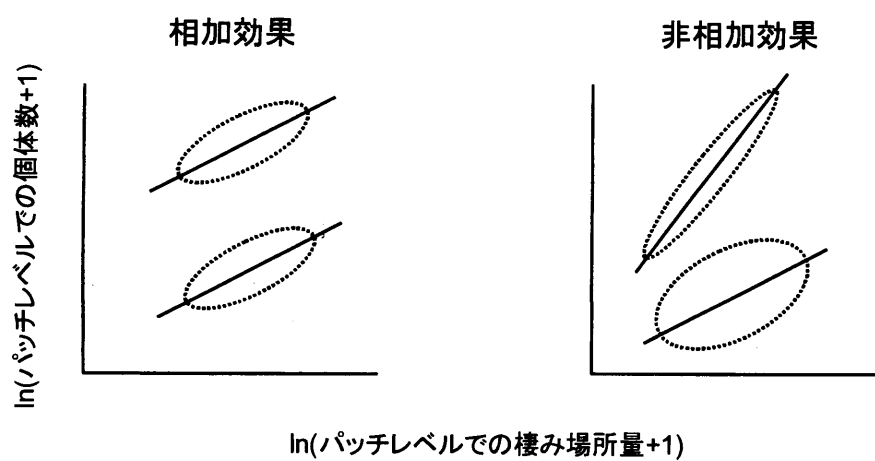


図2-2. 本研究で注目する相加効果及び非相加効果の概念図

各回帰直線が1つの個体群におけるパッチレベルでの個体数と棲み場所量との関係を表す。



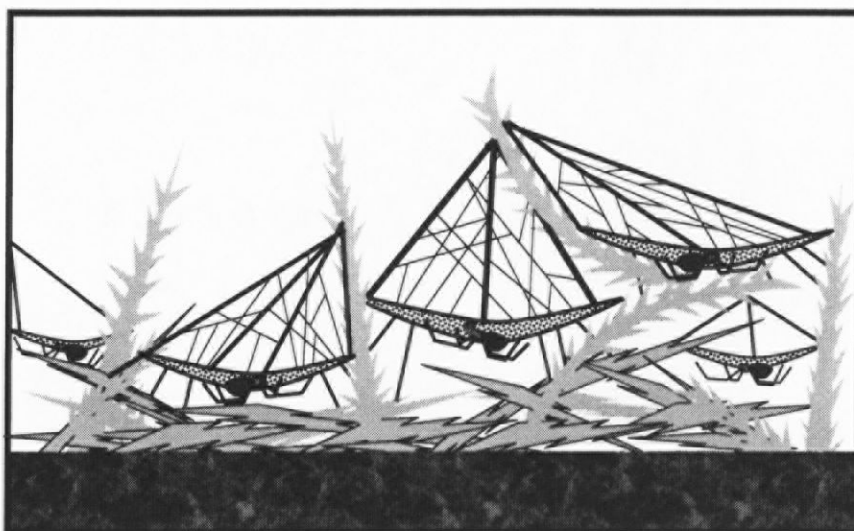


図2-3. スギのリター上で造網するチビサラグモの様子  
チビサラグモは、比較的新しいリターを使って造網する。

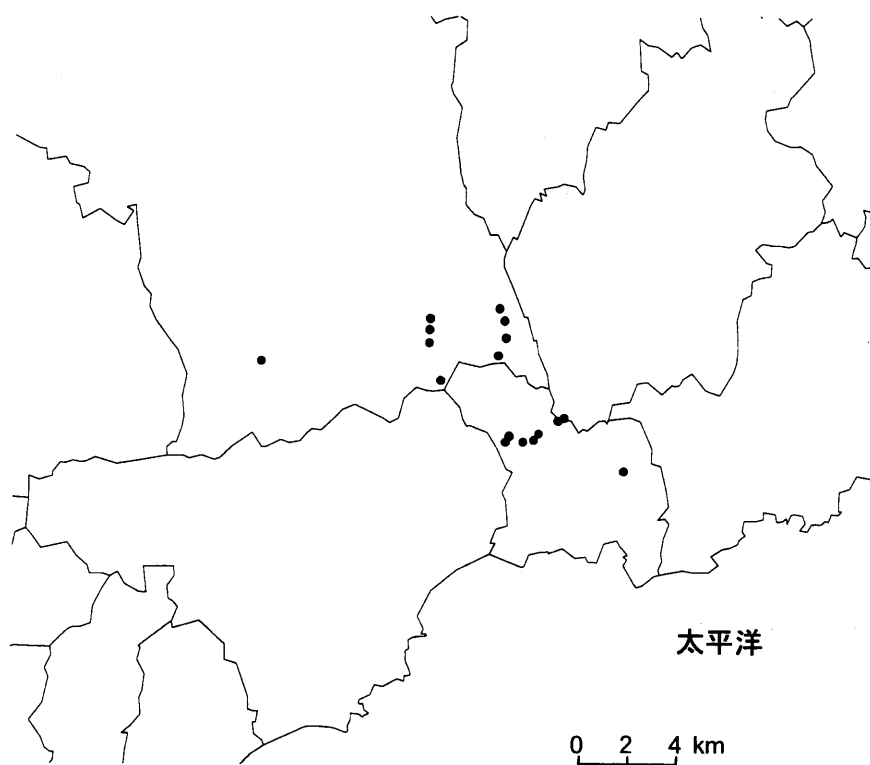


図2-4. 調査地地図

●が調査対象とした各個体群(スギ林)の位置を表す。

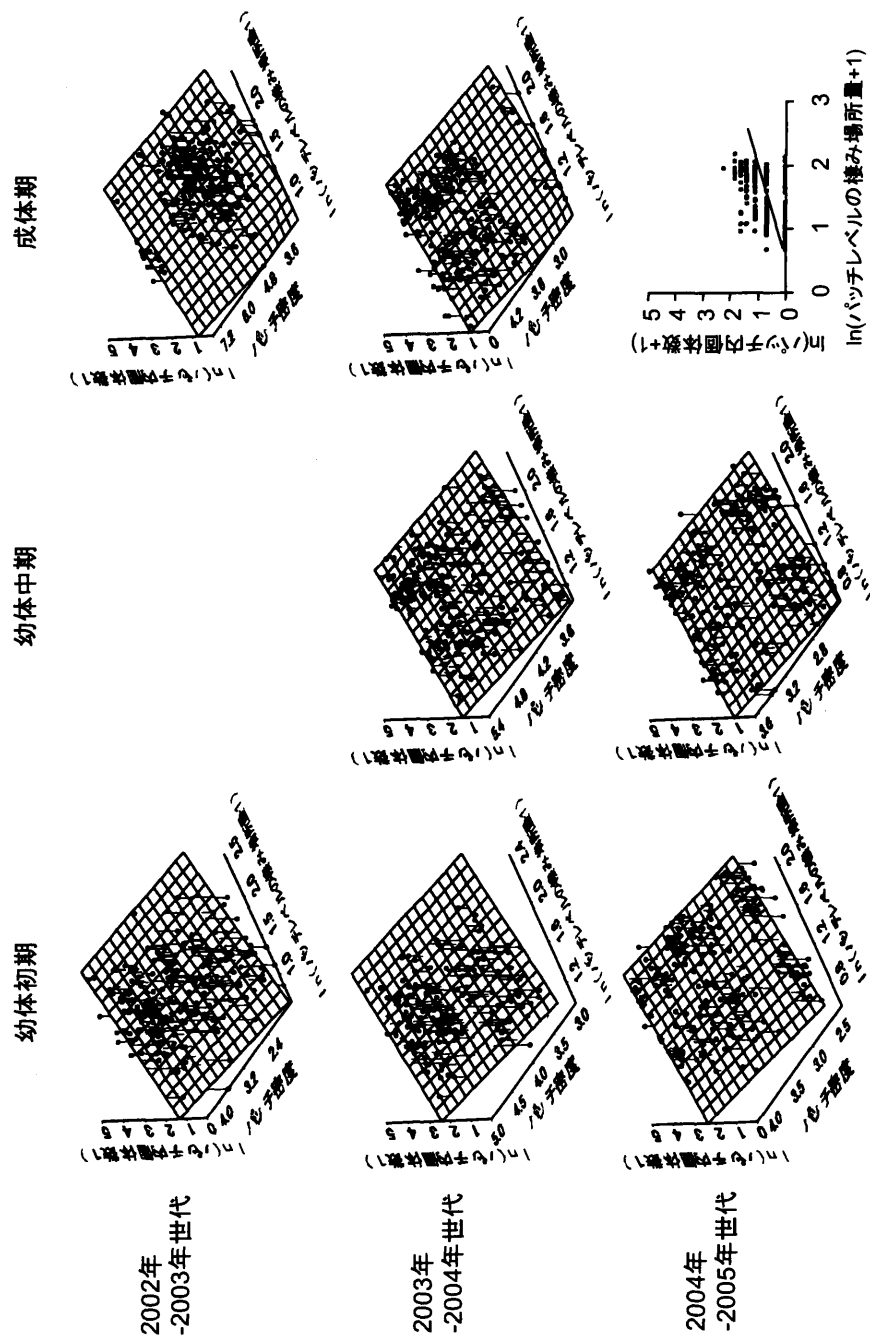
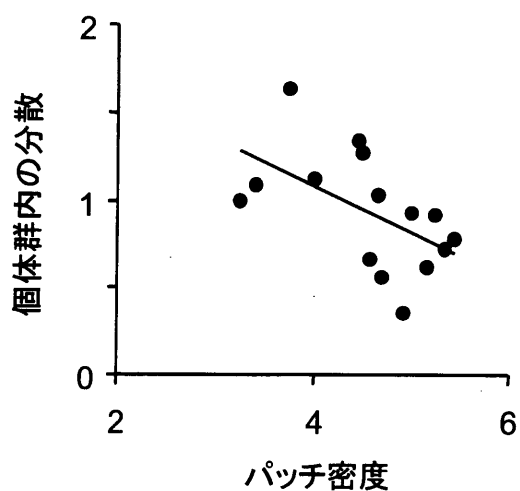


図2-5. 各发育ステージにおけるパッチ内個体数とそれを説明する要因との関係

図中の回帰平面は、これらの関係性を視覚的にみやすくするためのものであり、実際の統計解析で算出されたものとは異なる。

2003年10月(幼体中期)



2004年7月(幼体初期)

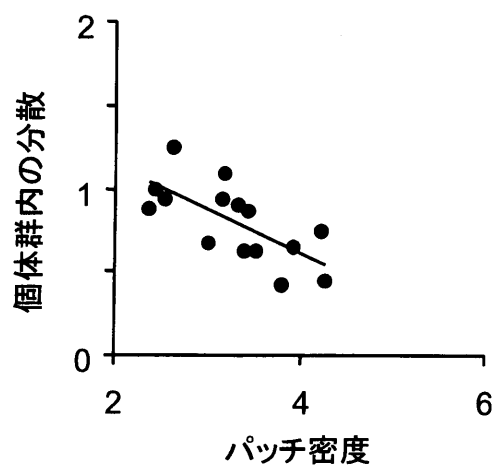


図2-6. 階層線型モデルにおける個体群内の分散と  
ランドスケープレベルのパッチ密度との関係  
各個体群内の分散は、ある個体群の分散を基準  
とし、その値との比で表されたものである。

### 第3章 チビサラグモ個体群の時空間変動に影響を与える複数の環境要因

#### 3-1. 序

第2章では、チビサラグモのパッチレベルにおける個体数に影響を与えるパッチおよびランドスケープレベルでの環境要因を特定するため、16 個体群を対象とした広域密度調査を行った。その結果、パッチレベルの個体数は、パッチレベルの棲み場所量に加えランドスケープレベルのパッチ密度から影響を受けて決定されていることが明らかとなった。これらの結果から、ランドスケープからパッチに及ぶ影響は、パッチ密度というネットワーク構造がランドスケープレベル全体の個体数を底上げすることで生じると考えられた。この仮説は、第1章で述べた階層組織化理論における創発現象の存在を示唆するものである。すなわち、パッチレベルの個体数は、パッチのネットワーク構造がランドスケープレベルの性質に影響を与え、その効果が再びパッチにフィードバックされることで決定されたと考えられた。この仮説を検証するためには、パッチ密度がランドスケープレベルの性質を変化させているかどうかを明らかにする必要がある。

ランドスケープレベルの性質の変化として推測されたのは、パッチ密度が高いランドスケープほど、移動距離が短縮する、もしくは移動時に捕食されにくくなることで死亡率が低下することである。しかし一方で、その結果生じる干渉型競争は、造網場所移動頻度の増加を通して密度依存的な死亡率を上昇させるという新たな仮説も考えられた。このように、パッチ密度は方向性が拮抗する2つのプロセスをとおしてチビサラグモのランドスケープレベルの個体数に影響を与えている可能性がある。そこで本章では、パッチ密度がランドスケープ間でのチビサラグモ死亡率に差をもたらすかどうかを、2 世代 16 個体群を対象とした密度調査から明らかにすることを目的とする。上記2つのプロセスが異なる時

間に働く場合には、密度の時間変化を利用してこれらの効果を検証できると思われる。各世代において、幼体期および成体期の死亡率はパッチ密度や初期ステージ個体数から影響を受けているか、そして世代を通した死亡率はパッチ密度が高いランドスケープほど低いかどうかという2つの仮説を、変動主要因分析を用いて明らかにする。

### 3-2. 方法

#### 3-2-1. ランドスケープレベルの個体数とそれに影響を与える環境要因

2003 年 5 月から 2005 年 5 月の間に、幼体初期、中期、成体期の 3 つの発育ステージにおいて、以下の調査を行った。第 2 章のランドスケープレベルの環境要因調査（2-2-3a 節参照）を行った 16 ヶ所のスギ林で、ランドスケープレベルのパッチ密度、餌条件、チビサラグモの個体数を調査した。パッチ密度と餌条件は、第 2 章での調査で既に調べたものを用い、ランドスケープレベルの個体数には、各スギ林の中心部にランダムに配置した 15 個のパッチ内の個体数を測定し、その平均値を用いた。2-2-3b 節で行ったパッチレベルの個体数調査と異なる点は、15 個のパッチを各スギ林内にランダムに配置し、ランドスケープレベルでの平均的な個体数を調べたことである。

#### 3-2-2. 統計解析

各発育ステージの個体数変化率として使用した値は、

$$k_i = \log N_{i-1} - \log N_i$$

である。 $N$ はランドスケープレベルの個体数で、 $i(=1, 2, 3)$ は各発育ステージを表す。この値は、変動主要因分析で使われる死亡率の指標に相当するものである。 $k_1$ を前世代の成体期から幼体初期の個体数変化率、 $k_2$ を幼体初期から幼体中期の個体数変化率、 $k_3$ を幼体中期から成体期の個体数変化率とした。 $k_2$ および $k_3$ は、各発育ステージ間の死亡率を表しているが、 $k_1$ は世代をまたいだ個体数変化率であるため、死亡率と繁殖率の両方の効果を含んでいる。

各発育ステージの個体数変化率に影響を与える環境要因を特定するため、目的変数を $k_i$ 、独立変数をパッチ密度、餌条件、 $N_{i-1}$ の 3 つとした backward stepwise 重回帰分析を行

った。パッチ密度と餌条件は、2-2-3c 節で行った統計解析に用いた値の発育ステージ間での平均値を用いた。



### 3-3. 結果

各個体群における個体数変動パターンは図 3-1 のとおりである。各発育ステージにおける個体数変化率を目的変数とした重回帰分析の結果、2003 年の世代では、 $k_1$  を説明する変数は選択されなかったが、 $k_2$  はパッチ密度と幼体初期個体数が選択され( $\text{tolerance} = 0.429$ )、 $k_3$  は幼体中期個体数のみが選択された(表 3-1, 図 3-2)。これらの結果は、パッチ密度が高いランドスケープでは幼体初期から中期のクモ死亡率が低くなり、また密度依存的な死亡が幼体初期から成体期にわたり働くことを示している。

2004 年の世代では、 $k_1$  では餌条件が、 $k_2$  ではパッチ密度が、 $k_3$  では幼体中期個体数がそれぞれ選択された(表 3-1, 図 3-2)。つまり 2003 年と同様、パッチ密度が高いランドスケープでは幼体初期から中期のクモ死亡率が低くなることが示され、また密度依存的な死亡は幼体中期から成体期にのみ検出された。それに加え、新たに成体期から次世代の幼体初期の個体数変化率が餌条件とともに増加することが明らかとなった。

### 3-4. 考察

両世代とも、パッチ密度が高いランドスケープほど幼体期のクモ死亡率が低いことが明らかになった。この結果から、第2章で示されたパッチ密度がもたらすランドスケープレベルの個体数の底上げは、クモの死亡率の低下により生じていることが示された。そのメカニズムは既に述べたように、パッチのネットワーク構造が移動時の被捕食率に影響を与えることが関与していると考えられる。しかし、この結果がパッチのネットワーク構造とクモ死亡率との間の因果関係を示しているとは限らない。そのため次章において、パッチ密度を操作する野外実験を行い、こうした操作に伴い実験区内のクモの死亡率が変化するかどうかを検証する。このような効果が成体期で生じなかった理由は不明であるが、成長に伴うクモの体サイズの変化や捕食者相の季節的变化が関与している可能性がある。

またもう1つの仮説であった密度依存的プロセスの存在も両世代とも支持された。すなわち、パッチ密度がもたらすランドスケープレベルでの個体数の増加は、密度依存的プロセスが働くことで再び抑えられるのである。しかし第2章において、パッチ密度がもたらす個体数の底上げ効果は世代を通して認められたことから、密度依存的な死亡はこうしたランドスケープ間での個体数の差を完全に打ち消してしまうほど強くは働かないと考えられた。

密度依存的な死亡が生じるメカニズムとは、どのようなものなのだろうか？第2章において、パッチ密度が高いランドスケープほど、パッチ内個体数は棲み場所に対しより飽和状態だったことが明らかになっている。この結果から密度依存的プロセスは、高密度化によりパッチ内での棲み場所をめぐる競争が強くなることで、移動頻度が高まった結果生じると考えられた。この仮説を検証するため、次章では、高密度個体群でクモの移動頻度が高まるのか、また移動頻度と死亡率との間に関係があるかどうかを明らかにする野外実験

を行う。

以上の結果は、ランドスケープレベルの個体数が、パッチレベルの間で生じる相互作用により増加するが、再び密度依存的プロセスによって抑えられることで決定することを示唆している。チビサラグモの個体群は、こうした下位空間レベルと上位空間レベルの間で生じるフィードバックにより維持されていると考えられた。このような個体群維持機構は、階層組織化理論で述べられている創発事象に相当するものである(Kawata 1995, King 1997)。空間階層構造をもつ個体群において、下位空間レベルの間での相互作用が生じただけでは各個体群は発散もしくは絶滅に向かうだろう。しかし、密度依存的プロセスのような上位から下位へのフィードバックが働くことで個体群は維持されることが考えられる。

2004 年では、餌条件が良好なランドスケープほど、前世代の成体期から幼体初期までの増加率が高かった。つまり死亡率が低いもしくは繁殖率が高いことがわかった。餌条件が死亡率と繁殖率のどちらに影響を及ぼしたかを特定することはできないが、第2章において餌条件と産卵数の指標であるメス成体の体サイズとの間に正の相関があることが明らかになったことから、餌条件は繁殖率に影響を与えている可能性が高い。このようにボトムアップ制限の可能性が示唆された一方、第2章においてクモ個体数と餌条件の間には関係がみられなかった。既に述べたように、餌条件の空間変動がより大きければボトムアップ効果の存在が検出されるかもしれない。

本章により、チビサラグモの個体群動態における幼体期でのトップダウン効果の重要性および繁殖期でのボトムアップ効果の重要性が示唆された。造網性クモ類の個体数決定機構は、古くはボトムアップ効果に注目して研究がなされてきたが(e. g., Wise 1975, Spiller 1984)、近年ではトップダウン効果の重要性を示した研究もいくつかある(e. g. Spiller and Schoener 1995)。このように、これまでの研究はどちらか一方の効果の重要性を明らかに

したものがほとんどであった(例外として Polis et al. 1998*a*)。その理由として、こうした研究の多くでは、小さい時間スケールもしくは空間スケールでしか個体数調査が行われていなかったことが考えられる。本研究で明らかになったように、これら2つの効果の重要性が時空間により変化する場合、こうした効果を検出するためには複数の時間及び空間を対象とした個体数調査を行うことが必要であると考えられる(Polis et al. 1998*b*)。

本章では、各発育ステージの個体数変化率に影響を及ぼす環境要因を明らかにすることで、パッチ密度が高いランドスケープほどクモの死亡率が低下するというプロセスと、その結果生じるランドスケープレベルでの個体数増加が密度依存的な死亡により再び抑えられるというプロセスの存在を明らかにすることができた。次章では、本章で明らかになった2つのプロセスが生じるメカニズムを野外実験により明らかにする。

表3-1. 各发育ステージの個体数変化率( $k_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ )に影響を与える環境要因を特定するためのstepwise重回帰分析結果

2003年-2004年世代

	選択された要因	標準化偏回帰係数	$t$	df	$P$
$k_1$	-				
$k_2$	パッチ密度	-0.746	-2.139	12	0.054
	幼体初期個体数	0.932	2.673	12	0.020
$k_3$	幼体中期個体数	0.733	3.730	12	0.003

2004年-2005年世代

	選択された要因	標準化偏回帰係数	$t$	df	$P$
$k_1$	餌条件	-0.759	-4.040	12	0.002
$k_2$	パッチ密度	-0.603	-2.726	12	0.017
$k_3$	幼体中期個体数	0.593	2.552	12	0.025

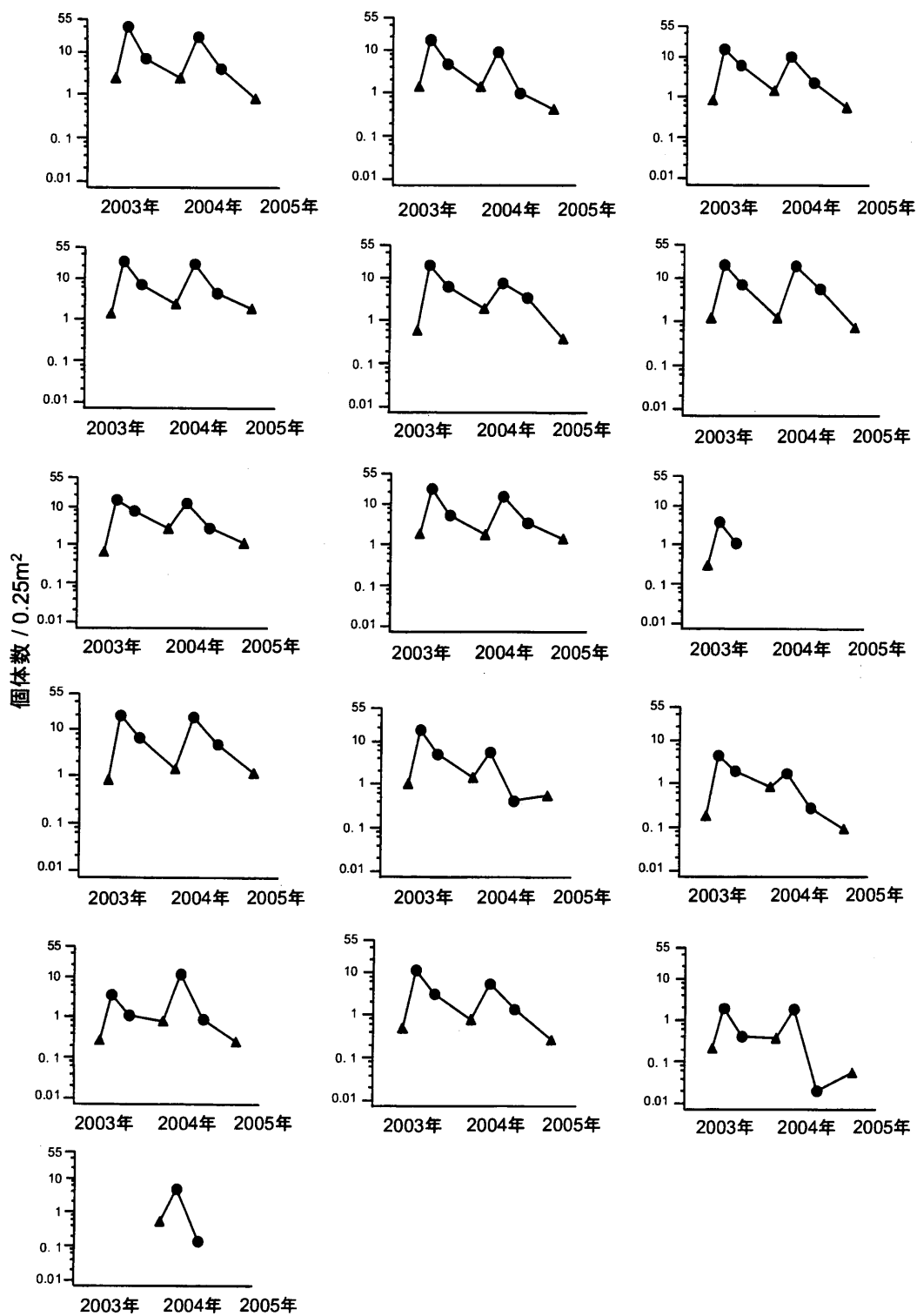
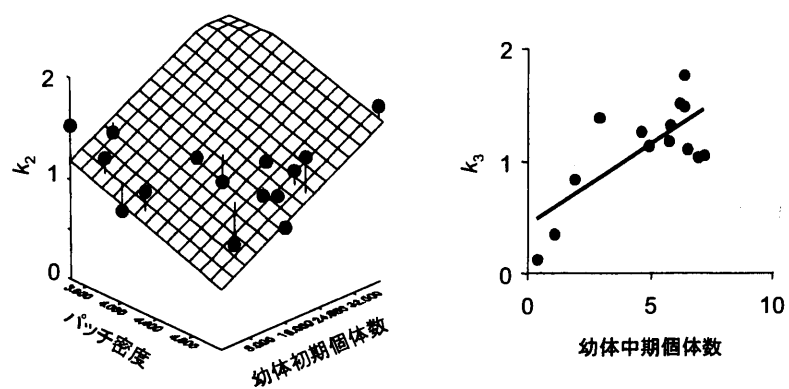


図3-1. 各個体群における個体数変動パターン ●は幼体期を、▲は成体期を表す。左上からパッチ密度が高い順に個体群が並ぶ。

2003年-2004年世代



2004年-2005年世代

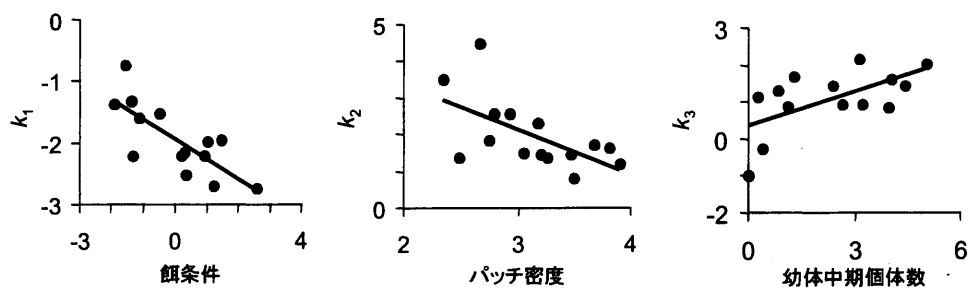


図3-2. 各発育ステージの個体数変化率とそれを説明する環境要因との関係

## 第4章 チビサラグモの個体数決定機構における創発事象のメカニズム

### 4-1. 序

第2章により、チビサラグモのパッチレベルでの個体数は、パッチレベルの棲み場所量に伴い増加するだけでなく、パッチ密度の高いランドスケープほど個体数が底上げされることがわかった。さらにパッチレベルの棲み場所量と個体数との関係性もパッチ密度の高いランドスケープでは強まることが明らかとなった。こうしたパッチ密度の効果は、クモの死亡率の変化によりもたらされると考えられた。そこで第3章ではチビサラグモのランドスケープレベルの個体数に注目し、パッチ密度が各発育ステージ間の個体数変化率に及ぼす影響を調べた。その結果、パッチ密度が高いランドスケープほど幼体期のクモ死亡率が低下するというプロセスと、それによってもたらされる個体数増加が密度依存的な死亡を引き起こすというプロセスの存在が明らかになった。

造網性クモ類では、採餌戦略(Olive 1982, Vollrath 1985, Gillespie and Caraco 1987, Tanaka 1989)やかく乱(Hodge 1987, Leclerc 1991)による外的要因により、造網場所をしばしば移すことが知られている。こうした移動中は網上にいる場合よりも死亡率が高いことが報告されている(Vollrath 1980, Vollrath 1985, Lubin et al. 1993)。したがってパッチ密度というランドスケープレベルでのネットワーク構造が、移動の際の死亡率に影響を与え、結果としてパッチ密度による個体数の底上げが生じていると考えられた。また後者の密度依存的プロセスは、造網場所をめぐる干渉型競争が働き、移動頻度が高まった結果生じたと考えられた。干渉型競争による密度調節は地表に網を張るクモ類で知られている(Riechart 1981, Heidger 1988, Samu et al. 1996)。これら2つの仮説が正しければ、チビサラグモの個体数決定機構には、クモのパッチ間移動が深くかかわっており、これがパッチ密度の効果を生じ



させたと言えるだろう。すなわち、これはパッチ密度の変化がもたらす非線形な効果であり、階層組織化理論で述べられている創発事象であると言える。

本章では、上記2つの仮説を野外実験により検証することを目的とする。まず第1の仮説である「パッチ密度が高いランドスケープほど、幼体期における1回あたりの移動時の死亡率が低い」を検証するため、パッチ密度を操作した2種類のスケールの異なる野外実験を行い、処理に伴うクモの死亡率の変化を調べる。まず1つめの実験では、パッチ間移動時の死亡率がパッチ密度により変化するかを検証するため、移動頻度をクモの網を壊すことで人為的に制御し、移動あたりの死亡率を評価した。この実験は、移動と死亡の因果関係を調べるには適しているが、自然状態での個体数変化を再現できていないわけではない。そこで2つめの実験では、ランドスケープレベルに比較的近い空間スケールの実験区を複数設置し、実験区内のパッチ密度のみを操作して、幼体期の長期的な個体数変化を観察した。以下、1つめの実験を小スケール実験、2つめの実験を大スケール実験と呼ぶ。

第2の仮説である「個体群密度が高いほど足場をめぐる競争が強まり、その結果移動頻度が増加することで死亡率が高まる」を検証するため、個体群密度とクモの移動頻度の関係、および移動頻度と死亡率との関係を明らかにする野外実験を行う。前者の実験では、複数の高密度および低密度個体群においてクモを除去したパッチを設け、その後のパッチ内への移入率を調べた。後者の実験では、エンクロージャ内でのクモの移動頻度を網の破壊頻度を変化させることで操作し、これによりクモの死亡率が変化するかを調べた。

## 4-2. 方法

### 4-2-1. パッチのネットワーク構造がもたらすクモの死亡率の変化

#### a. 小スケール実験

2004 年 9 月、東京大学千葉演習林千石地域のスギ林に 2×2m のエンクロージャを 8 個ランダムに設置した。エンクロージャは透明な塩ビ製の板を用いて作成し、壁面となる 4 枚の板が地上に約 35cm 突き出るように設置した。エンクロージャ内のスギリター量を操作し、4 個のエンクロージャではパッチ密度を高め( $45.38 \pm 5.71(\text{SD})\text{mm}$ )、残り 4 個ではパッチ密度を低くした( $29.69 \pm 0.90\text{mm}$ )。これらの値は、2004 年 7 月の広域個体数調査(第 2 章参照)で得られた上位及び下位 3 個体群のパッチ密度にほぼ相当する。上位 3 個体群のパッチ密度は  $41.33 \pm 1.84(\text{SD})\text{mm}$  であり、下位 3 個体群は  $24.40 \pm 0.87\text{mm}$  であった。

その後、各エンクロージャに 15 個体を放した。エンクロージャ内に放したクモの密度は  $3.75 \text{ 匹}/\text{m}^2$  であるが、これは野外個体群に対して十分に低い値である(2004 年 7 月の平均密度:  $42.46 \text{ 匹}/\text{m}^2$ )。そのため、個体間の干渉により移動が生じる可能性は低いといえる。放した個体がすべて網を張ったことを確認した後、約 3 日間隔でエンクロージャ内のクモ個体数を調べた。造網性クモ類は、網の破損をきっかけにして移動することが知られている(Hodge 1987, Chmiel et al. 2000)。この性質を利用して、3 日に 1 回すべての網を破壊することでエンクロージャ間での移動頻度を一定にした。

このエンクロージャは、本研究で扱うランドスケープレベルに比べはるかに小規模ではある。しかし 2003 年 10 月に比較的パッチ密度の高い野外個体群において、44 個体をマークして約 1 ヶ月間移動を追跡したところ、1 回あたりの移動距離は  $50.1 \pm 31.0(\text{SD})\text{cm}$  ( $n = 15$ )であった。この移動スケールから判断すると、エンクロージャのサイズは自然状態での移動に伴うリスクをある程度反映できていると思われる。

パッチ密度の操作は、パッチのネットワーク構造だけでなく餌条件や捕食者数の変化をもたらす可能性がある。そこでエンクロージャ内での餌条件と捕食者数も同時に調べた。餌条件については、腹部のサイズ(縦長×横長)と頭胸部幅のアロメトリ回帰式からの残差を指標とした。こうした値を指標にした理由は、クモ類では、数週間程度の餌量が腹部のサイズに表れるからである(e. g., Walker et al. 2006)。実験終了後、エンクロージャ内の個体をすべて回収し、上記の各サイズを測定した。捕食者数については、実験終了直後に各エンクロージャにピットフォールトラップを4個設置し、1週間後に回収して、チビサラグモの体サイズ(約5mm)よりも大きい捕食性節足動物の数を測定した。

観察されたクモの個体数減少が死亡により生じたとみなすためには、エンクロージャ内外での個体の移出入を防ぐ必要がある。そこで実験中の夜間のみブルーシートでエンクロージャにフタをした。昼間にフタをしなかった理由には2つある。1つめは、餌となる飛翔性昆虫の移出入を妨げないことであり、もう1つは、造網性クモ類は主に夜間に造網場所移動を行うことが知られていることである。後者を確認するため、本野外実験と同じサイズのエンクロージャ(2×2m)を室内に1つ設置し、その中にスギのリターを敷き詰めた後、5個体を放して、昼間のエンクロージャ外への移出頻度を調べる実験を行った。毎日すべての個体の網を早朝に壊して移動を促し、4日間早朝と夕方に各個体の位置を観察した。その結果、1匹の個体が1回だけ昼間にエンクロージャの外へ移出したことが確認された。このことから、チビサラグモの昼間の移動は、実験期間である2週間の間では非常に低頻度であると考えられた。

パッチ密度の処理によりクモの死亡率が異なるかどうかを確認するため、目的変数をエンクロージャ内の個体数、独立変数をパッチ密度の処理(between subject factor)と日(within subject factor)とした repeated measures ANOVA による検定を行った。餌条件が処理によ

て異なるかを検定するため、目的変数を餌条件の指標、独立変数を処理とし、エンクロージャを処理に nest した one-way nested ANOVA を行った。トラップで捕獲された捕食者の数は非常に少なかったため、エンクロージャ内に設置した 4 つのトラップを 1 サンプルとし、目的変数をエンクロージャ内の捕食者数、独立変数を処理とした one-way ANOVA を行った。

#### b. 大スケール実験

本実験は 2005 年 8 月～11 月に、上記のスギ林内で新たに設置した 2 つの大型実験区を用いて行った。実験区のサイズは 10×10m であり、高さ約 1m の寒冷紗で周囲を囲んだ。このサイズは、第 2 章で行った広域個体数調査でランドスケープレベルとみなした空間スケール(10×20m)に比較的近い。実験区の一方はリターの厚さを 30.17mm とし、パッチ密度を高め、もう一方はリターの厚さを 18.83mm とし、パッチ密度を低くする処理を施した。これも 2005 年 5 月の広域個体数調査で得られたパッチ密度のレンジを参考にして設定した(上位 3 個体群のパッチ密度:  $39.26 \pm 1.20$ (SD)mm, 下位 3 個体群のパッチ密度:  $25.04 \pm 2.60$ mm)。この実験では、各処理に対する繰り返しを設けることができなかったため、同様の実験を 2006 年の 8 月～11 月に 2 種類の実験処理の場所を交代させて再度行った。両年とも実験区内で干渉型競争が生じるのを避けるため、自然状態の平均(2004 年 7 月の平均密度: 42.46 匹/m<sup>2</sup>)よりも低密度に設定した。2005 年の初期個体数は、パッチ密度が高い実験区で 13.93 匹/m<sup>2</sup>、低い実験区で 12.89 匹/m<sup>2</sup>であり、2006 年では、パッチ密度が高い実験区で 5.42 匹/m<sup>2</sup>、低い実験区で 4.74 匹/m<sup>2</sup>であった。2005 年と 2006 年で個体数が大きく異なった理由は不明であるが、両年とも自然状態よりも十分低密度であることから、パッチ密度が個体数変化パターンに与える影響を検証するには問題ないと考えられた。そ

の後定期的に個体数を測定し、実験区間で個体数変化率を比較した。

実験区内外での個体の移出入を可能な限り防ぐため、以下の2つの処理を施した。まず実験区の壁面である寒冷紗から50cm以内にあるリターを実験区の内外で除去し、クモの造網場所を取り除いた。この操作により壁面自体に個体が近づきにくいようにした。また2つめの処理として、寒冷紗の表面での歩行を妨げるため、寒冷紗の上部に粘着物質(金竜)を定期的に塗布した。

パッチ密度の処理が、捕食者数および餌条件に影響を与えているかを確かめるため、まず2006年の9月に各実験区にピットフォールトラップをランダムに10個設置し、チビサラグモよりも大きな捕食性節足動物類の数を測定した。また餌条件の推定のため、2005年と2006年の9月の1週間各実験区に粘着トラップを10枚設置し、2-2-1節と同様の方法を用いて飛翔昆虫の量を測定した。

クモの生存率が処理間で異なるかを明らかにするため、各実験区の累積生存曲線  $S(t)$  を

$$S(t) = e^{-\lambda t} \quad (t: \text{観察日})$$

に近似し、目的変数を各個体の  $\lambda$ (hazard rate)、独立変数を処理および年とした two-way log-linear hazard model(Crawley 2002)による解析を行った。また捕食者数が処理により異なるかを確かめるため、目的変数をピットフォール当たりの捕食者数、独立変数を実験処理とした one-way ANOVA を行った。同様に、餌条件が処理により異なるかどうかを検定するため、目的変数を粘着トラップ当たりの節足動物量、固定要因を実験処理、そしてランダム要因を年とした two-way ANOVA を行った。

#### 4-2-2. 密度依存的死亡のメカニズム

##### a. 個体群密度に伴う移動頻度の変化

広域個体数調査を行った 16 個体群のうち(第 2 章参照)、高密度および低密度のそれぞれ上位 2 個体群を対象に野外実験を行った。各個体群の 2003 年 7 月の密度は、高密度の 2 個体群で 154.36 匹/m<sup>2</sup>と 91.53 匹/m<sup>2</sup>、低密度の 2 個体群で 15.02 匹/m<sup>2</sup>と 13.58 匹/m<sup>2</sup>であった。またこれら 4 個体群は、粘着トラップあたりの飛翔昆虫量が高密度個体群で 6.53mg と 10.60mg、低密度個体群で 11.86mg と 8.48mg(調査方法は 2-2-3 節参照)であったことから、餌条件に大きな差はないと考えられた。

本実験は 2003 年 8 月に行った。まず各個体群の中心部に 12 個のパッチ(50×50cm)を設け、そこに網を張っている全てのチビサラグモを網ごと除去した。その後 1 週間、約 3 日に 1 回パッチ内の個体数を数えた。高密度個体群では個体当たりの移動頻度が高いと予想されたことから、パッチへの移入個体数を除去直前の個体数で割った値が個体群密度により異なるかを検定した。目的変数を各観察日における(個体数)/(除去直前個体数)、独立変数を個体群密度(高密度 vs. 低密度)および日とした repeated measures ANOVA を行った。なお、パッチレベルでの棲み場所量がパッチ内への移入プロセスに与える影響を一定に保つため、個体群間でパッチ内の棲み場所量のレンジが重なるように 12 パッチを選択した。このことを確認するため、目的変数を各個体群の平均パッチ内棲み場所量、独立変数を個体群密度とした one-way ANOVA を行ったところ、パッチ内棲み場所量は個体群密度により異ならなかった( $F_{[1, 2]} = 0.028, P = 0.883$ )。

#### b. 移動頻度に伴う死亡率の上昇

2003 年 9 月に、4-2-1 節の実験 a で用いた 8 個のエンクロージャを用いて実験を行った。すべてのエンクロージャ内には高いパッチ密度に相当する量のスギリターを入れ、その後クモを 100 匹導入した。エンクロージャ内の密度 25 匹/m<sup>2</sup>は、16 野外個体群の平均密度

にほぼ相当する(2003 年 10 月:  $17.20 \pm 9.88(\text{SD})$  匹/ $\text{m}^2$ )。4 個のエンクロージャにはクモの移動頻度を高めるため 3 日に 1 回網を壊す処理を施し、残り半分をコントロールとした。その後 12 日間の間 3 日 1 回個体数を測定した。エンクロージャ内外の個体の移出入を防ぐため、4-2-1 節の実験 a と同様、夜間にはブルーシートでフタをした。処理間で個体数減少率に差があるかを検定するため、目的変数を各観察日の個体数、独立変数を処理および日とした repeated measures ANOVA を行った。

網を壊すという処理は、採餌時間の減少や造網回数の増加に伴うエネルギーコストの増加をもたらす可能性がある。クモ類は一般的に飢餓耐性が非常に強いので(Nakamura 1987)、それによる餓死は考えにくいだが、その可能性を確かめるため、以下の実験を行った。野外実験を行っている間、10 個体をそれぞれプラスチックカップに入れて飼育し、3 日 1 回網を壊す処理を施し、水だけを与えた。その結果、実験終了時までにはすべての個体が生き残った。このことから、各エンクロージャでの飢餓による死亡率は極めて低いと考えられた。また捕食者の数は直接調べていないが、処理間でスグリター量がほぼ一定であること、また 4-2-1 節の実験 a においてエンクロージャ間で捕食者数に差が検出されなかったことから、本実験においても異ならないと考えられた。

なお、本章で行った野外実験の概要をまとめて表 4-1 に示す。

### 4-3. 結果

#### 4-3-1. パッチのネットワーク構造がもたらすクモの死亡率の変化

小スケールの野外実験の結果、実験処理の主効果(between-subject factor)は有意であったが( $F_{[1,6]} = 7.54, P = 0.033$ )、処理と時間の交互作用の効果(within-subject factor)は有意ではなかった( $F_{[4,24]} = 1.96, P = 0.133$ (H-F 補正); 図 4-1)。実験開始時の個体数は処理間でほぼ等しかったことから、こうした結果はパッチ密度が低いエンクロージャほどクモの個体数減少率が高い傾向があることを示していると思われる。またエンクロージャ内の餌条件には、処理間で差が見られなかった( $F_{[1,6]} = 0.998, P = 0.356$ ; 図 4-2)。ピットフォールトラップでは、カニグモ類やよびムカデ類といった捕食性節足動物が採集された。その数は各エンクロージャにつき 1 個体のみであったため、処理間での差を検定することができなかった。

また大スケールの野外実験の結果、クモの生存率は、処理( $\chi^2 = 27.32; P < 0.001$ )及び年( $\chi^2 = 46.94, P < 0.001$ )により異なっていたことから、パッチ密度が低い実験区でクモの生存率が低いことが示された(図 4-3)。またパッチ密度の処理により餌条件( $F_{[1,1]} = 2.371, P = 0.367$ )や捕食者数( $F_{[1,18]} = 0.101, P = 0.754$ )には違いがみられなかった(図 4-4)。

#### 4-3-2. 密度依存的な移動頻度の増加とそれに伴う死亡率の上昇

調査対象とした 4 つの個体群とも、個体除去後、パッチ内個体数は徐々に増加した(図 4-5)。実験開始時のパッチ内個体数が 0 でない理由は、個体除去の際、数匹をパッチ内で取りこぼしてしまったためである。Repeated measures ANOVA の結果、個体群密度の主効果(between-subject factor)は有意であり ( $F_{[1,2]} = 30.21, P = 0.032$ )、処理と時間の交互作用(within-subject factor)の効果にも傾向が見られた( $F_{[3,6]} = 3.32, P = 0.106$ (H-F 補正))。この結果は、高密度個体群では移動頻度が高い傾向があることを示している。



移動頻度と死亡率との関係を検証した結果、主効果( $F_{[4, 24]} = 8.01, P < 0.001$ )及びそれと時間の交互作用( $F_{[4, 24]} = 8.01, P < 0.001$  (H-F 補正))ともに有意であったことから、移動頻度と死亡率との間には正の関係があることが示唆された(図 4-6)。

#### 4-4. 考察

パッチ密度がチビサラグモのパッチ間移動時の死亡率に影響を与えるという仮説を検証するため、小規模なエンクロージャを用いて野外実験を行った結果、パッチ密度が低いエンクロージャほど死亡率が高くなることが示唆された。本実験では人為的に網を壊すことでエンクロージャ間での移動頻度を一定にする処理を行ったことから、処理による死亡率の変化は、移動あたりの死亡を反映したものであると考えられる。既に述べたように、造網性クモ類では移動時の捕食リスクが網上にいる場合より高いことが知られていることから(Vollrath 1980, Vollrath 1985, Lubin et al. 1993)、この結果は、造網場所移動時の捕食リスクの差により生じたと考えられた。

移動あたりの死亡率の変化は、捕食リスクの差以外にも考えられないわけではない。例えば、網上での餌の捕獲可能な時間が減少することで、餌捕獲量が減少し、死亡率が高まるシナリオを考えることも可能である。しかし本システムではありえないことである。なぜなら同期間絶食させたクモでも全く死亡が見られなかったからである。これはクモが絶食に強い生物であることからすれば当然のことであろう(Nakamura 1987)。したがって、本実験で検出された死亡率の差は、移動に伴う捕食効率の差と考えて差し支えない。

次に捕食効率の差をもたらす要因についてであるが、これにはパッチ密度に伴う捕食者数の減少、移動距離の短縮、refuge の増加による移動時の瞬間死亡率の低下の3つが考えられる。第2章で既に述べたとおり、クモ類の主な捕食者であると考えられる捕食性節足動物類がパッチ密度の増加に伴い減少することは考えにくい。そのため捕食効率の差は、残り2つのメカニズムが関与していると考えられる。本実験からはどちらが原因かを特定することはできないが、2つともパッチのネットワーク構造がもたらす効果であるといえる。

上記の実験結果は、パッチ密度の増加がクモの移動時の死亡率の低下をもたらすという因果関係を示唆するものである。しかしこの実験の空間スケールが小さいことと、クモの移動を人為的に高頻度に操作していることから、自然状態で生じる個体数変化の時空間スケールとのギャップが大きい。2つめの野外実験はこうした欠点を補うために、ランドスケープレベルに近いサイズの実験区を用いてパッチ密度を操作し、クモの個体数変化を観察した。結果は1番目の実験と同様、パッチ密度が低い実験区でクモの死亡率が高いことが示された。処理による餌条件や捕食者数の変化は検出されなかったため、この結果もパッチ密度が移動時の死亡率に影響を与えていることを示している。以上の結果は、第2章で示されたパッチ密度がもたらす個体数の底上げや第3章の広域個体数調査で検出されたパッチ密度とクモ死亡率との負の関係を実験的に再現したものと考えられる。つまり、野外個体群で観察されたパッチ密度とクモ死亡率との負の関係は、パッチのネットワーク構造がクモの移動時の死亡率を低下させることで生じたと考えて差し支えないだろう。

また本章のもう1つの主要な仮説である「個体群密度の上昇」→「棲み場所をめぐる競争による移動頻度の増加」→「死亡率の上昇」というシナリオも、以下の2つの野外実験により支持された。まず1番目の実験で、高密度個体群ほど個体あたりの移入率が高いという仮説を、個体除去パッチを作って検証した。予想通り、高密度個体群では個体の移入率が高いことが示唆され、移動頻度が密度依存的に高まることが立証された。こうした関係は棲み場所をめぐる干渉型競争の結果もたらされると思われる。このプロセスは第2章においてパッチ密度が高いランドスケープほどパッチ内個体数が棲み場所量に対し飽和状態に近いというパターンを説明するものである。餌をめぐる消費型競争については、実験に用いた4個体群間で餌条件に大きな差が見られなかったことから考えにくい(4-2-2a 節参照)。

2つめの実験では、移動頻度が高いほど死亡率が高いという仮説を、網を破壊することで人為的に移動頻度を変化させて検証した。結果は予想通りであった。この場合も、既述のとおり移動率の変化に伴う死亡率の変化以外はほとんど考えられない。

本章で行った複数の野外実験により、第1の仮説である「パッチ密度が高いランドスケープほど移動あたりの死亡率が低い」及び第2の仮説である「個体群密度が高いほど足場をめぐる競争が強まり、その結果移動頻度が増加することで死亡率が高まる」が支持された。こうした結果は、第2章と第3章の広域個体数調査で示されたランドスケープレベルのパッチ密度がもたらす個体数の底上げ効果、及びそれを抑える密度依存的死亡のメカニズムを説明するものである。

表4-1. 第4章の各節において行った野外実験の目的及び方法の概要

4-2-1. パッチのネットワーク構造がもたらすクモの死亡率の変化						
	実験の目的	実験の空間 スケール	実験期間	処理	処理の繰り 返し数	実験期間中に行った操作
a. 小スケール実験	パッチ密度と移動あたりの死亡率との関係を検証する。	2×2m <sup>2</sup>	2週間	パッチ密度(高いvs. 低い)	4	クモの移動頻度をそろえるため、全ての実験区でクモの網を3日に1回破壊した。
b. 大スケール実験	パッチ密度の操作に伴い自然状態での個体数変化のパターンに差が生じるかを検証する。	10×10m <sup>2</sup>	約4ヶ月	パッチ密度(高いvs. 低い) 年(2005年 vs. 2006年)	1	

4-2-2. 密度依存的死亡のメカニズム						
	実験の目的	実験の空間 スケール	実験期間	処理	処理の繰り 返し数	実験内容
a. 個体群密度に伴う移動頻度の変化	個体群密度により移動頻度が異なるかを検証する。	個体群	1週間	個体群密度(高いvs. 低い)	2	各個体群において15のパッチを設け、パッチ内の全ての個体を除去し、パッチへの加入率を調べた。
b. 移動頻度に伴う死亡率の上昇	移動頻度の操作によりクモの死亡率が変化するかを検証する。	2×2m <sup>2</sup>	12日	クモの移動頻度(高いvs. 低い)	4	

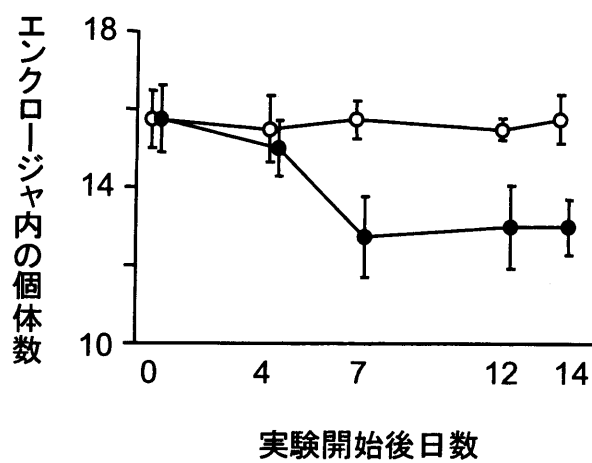


図4-1. 小スケール実験におけるパッチ密度と個体数変化との関係

プロットは各観察日の個体数(平均 $\pm$ SE)を表す。

○はパッチ密度が高いエンクロージャを、●はパッチ密度が低いエンクロージャを表す。

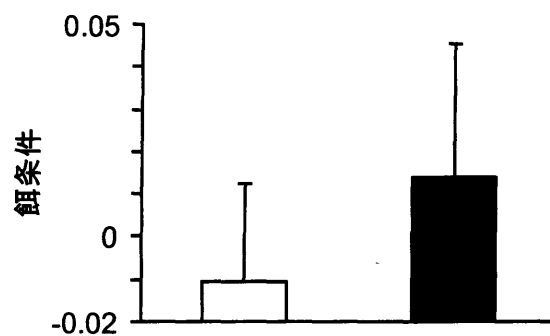


図4-2. 小スケール実験におけるパッチ密度と餌条件(平均値 ± SE)との関係

白いバーはパッチ密度が高いエンクロージャを、黒いバーはパッチ密度が低いエンクロージャを表す。  
餌条件は、腹部のサイズ(縦長×横長)と頭胸部幅のアロメトリ回帰式からの残差で表されている(本文参照)。

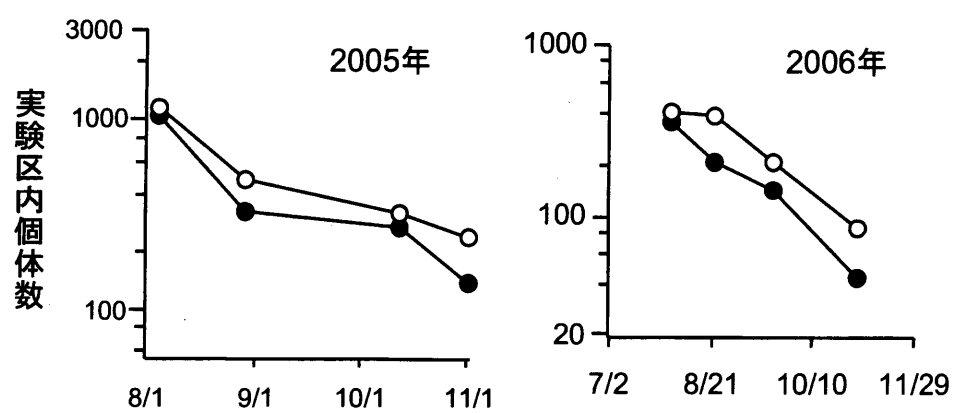


図4-3. 大スケール実験における各年のパッチ密度と  
個体数変化率との関係

○はパッチ密度が高い実験区を、●はパッチ密度  
が低い実験区を表す。



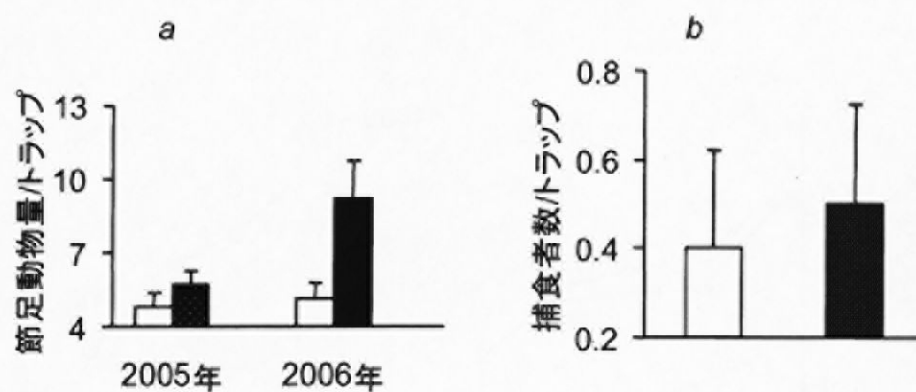


図4-4. 大スケール実験におけるパッチ密度と餌条件(a)および捕食者数(b)との関係

白いバーはパッチ密度が高い実験区を、黒いバーはパッチ密度が低い実験区を表す。捕食者数は、2006年の実験でのみ調査した。

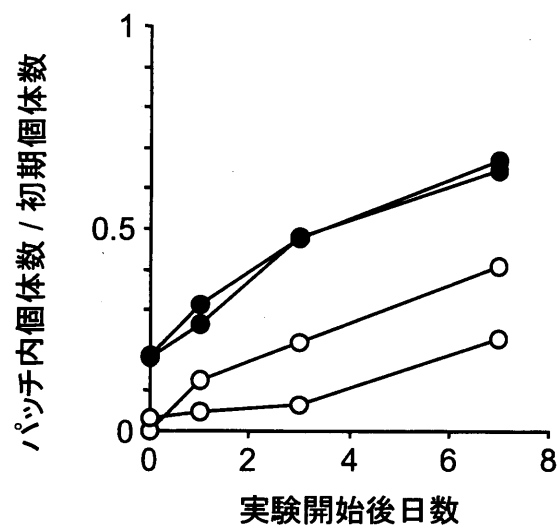


図4-5. 個体群密度と移動頻度との関係

●は高密度個体群を、○は低密度個体群を表す。

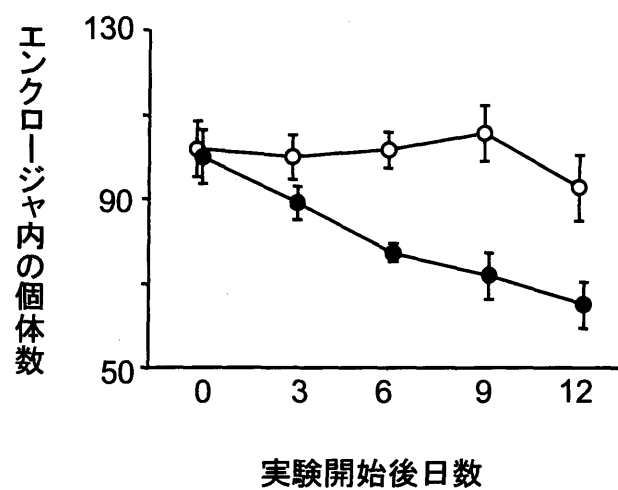


図4-6. 移動頻度の操作と個体数変化との関係

プロットは各観察日の個体数(平均±SE)を表す。●は処理を施したエンクロージャを、○はコントロールのエンクロージャを表す。

## 第5章 総合考察

本研究では、チビサラグモのパッチレベルにおける個体数決定機構を明らかにすることを目的とし、まず第2章において野外の16個体群を対象とした広域個体数調査を行った。その結果、パッチレベルでの個体数はパッチ内の棲み場所量とともに増加することに加え、ランドスケープレベルでのパッチ密度が高いほど個体数全体が底上げされるという相加効果が明らかになった。さらにパッチ密度が高いほどパッチレベルでの棲み場所量と個体数の関係性が強まるという非相加効果も検出された。こうしたランドスケープレベルのパッチ密度がもたらす2つの効果は、クモの死亡率の変化によりもたらされると考えられた。そこで第3章では、ランドスケープレベルでのクモの個体数変化に注目し、ランドスケープレベルのパッチ密度および個体数がクモの死亡率に影響を与えているかどうかを、2世代16個体群を対象とした個体数調査から解明した。その結果、パッチ密度が高いランドスケープほど幼体期のクモ死亡率が低下するというプロセスと、それによってもたらされる個体数増加が密度依存的な死亡を引き起こすというプロセスの存在が明らかになった。第4章では、こうしたプロセスが生じるメカニズムを明らかにするための野外実験を行った。まず「パッチ密度が高いランドスケープほど、移動当たりの死亡率が低い」という仮説を検証するため、パッチ密度を人為的に操作した野外実験を行い、処理に伴うクモの死亡率の変化を調べた。その結果、予想通りパッチ密度が高い実験区でクモの死亡率が低いことが示された。次に「個体群密度が高いほど造網場所をめぐる競争が強まり、その結果移動頻度が増加することで死亡率が高まる」という仮説を検証するため、個体群密度とクモの移動頻度の関係、および移動頻度と死亡率との関係を明らかにする野外実験を行った。その結果、どちらの実験においても仮説は支持された。これらの結果から推測されたチビ

サラグモの個体数決定機構は、以下のとおりである。パッチレベルでの個体数は、パッチ内棲み場所量に伴い増加するが、ランドスケープレベルでのパッチ密度が高いほど、造網場所移動時の死亡率が下がることで個体数がさらに底上げされる。一方、こうした個体数増加は、造網場所をめぐる干渉型競争とそれに伴う移動頻度と死亡率の増加をもたらし、結果的に密度依存的プロセスを誘発する。チビサラグモの個体群は、こうしたパッチレベルとランドスケープレベルの間で生じる相互作用により維持されていると考えられた。このような機構は、階層組織化理論 (O'Neill et al. 1989, King 1997) で述べられている創発事象に相当するものである。

個体群生態学の分野では、これまでさまざまな理論研究により、ハビタットの空間構造がもたらす創発事象の重要性が主張されてきた。メタ個体群モデルを用いた研究では(e. g., Levins 1969, Bascompte and Solé 1996, Hanski 1999, Hanski and Ovaskainen 2000)、個体間相互作用がパッチ内で生じ、かつ他パッチへの移入率がハビタットの分断化の程度により変化すると、ハビタットの総量がゼロになる前に個体群が絶滅する可能性があることが示されている。また Holt(1985)はソース・シンクモデルを用いて、ソースパッチでの増加率とシンクパッチでの減少率の関係性、及びパッチ間移動率の変化により、個体群サイズがハビタットの総量から期待されるより大きくも小さくもなることを示した。これらの理論研究における共通の主張は、個体群が下位の空間レベル(パッチ)をもつことで、ハビタットの利用可能量と個体群サイズとの間に非線形関係が生じることである。

こうした理論研究にもとづき、メタ個体群生態学やランドスケープエコロジーの分野では、さまざまな野外研究が行われてきた。それらの研究の多くは、単一のランドスケープ(メタ個体群)を対象に、パッチを単位としたパターン解析を行っているという特徴を持っている(Harrison and Bruna 1990, Hanski 1999)。こうしたアプローチでは、パッチのネット

ワーク構造の効果自体に独立性の保障がないため、局所的な創発事象を検出することしかできず、上記の理論研究で注目されているような個体群レベルで生じる創発事象を検出することが原理的に困難である。こうした欠点を克服し、個体群維持における創発事象の重要性を検証した野外研究としては、Thomas and Harrison (1992)や Hanski らが行っているグランヴィルヒョウモンモドキを対象とした研究をあげることができるが(e. g., Hanski and Ovaskainen 2000)、そのような研究は決して多くはない(Hanski 1999, 嶋田ら 2005)。

本研究では、チビサラグモの個体群をパッチとランドスケープという2つの空間レベルからなるシステムと捉え、16 個体群を対象とした野外パターンの解析を行うことで、ハビタットの空間構造がもたらす創発事象がパッチレベルおよびランドスケープレベルの個体数を決定していることが示された。このように本研究は、上述したような従来の多くの野外研究がもつ欠点を克服したものであることから、この分野に関する理論研究と野外研究とのギャップを埋める重要な研究の1つと言えるだろう。

上述の理論研究で示されているハビタットの空間構造がもたらす創発事象は、これまで分断化された森林や島など物理的境界のあるシステムを中心に注目されてきた。しかし、本研究で扱ったチビサラグモのハビタットであるスギのリターには、物理的に明確に区別できるいわゆるパッチが存在するわけではない。造網性クモには、造網場所での定着と移動という2つの行動プロセスが存在し、それらとリターの不均一性が相まって個体群レベルでの創発事象が生じたのである。これは言い換えると、個体群の空間構造に由来する創発事象は、従来型のパッチネットワーク構造をもつ個体群に限らず生じていることを示している。

ハビタットの物理的構造からは空間レベルを定義しにくいシステムは、野外には普遍的に存在する(Addicott et al. 1987, Ray and Hastings 1996, Maron and Harrison 1997)。例えば、

本研究で扱った待ち伏せ型捕食者のような局所的な採餌と採餌場所の探索を繰り返す生物や、幼体期と成体期で有効な空間スケールが大きく異なる多くの昆虫類などがそれに相当するだろう。階層組織化理論では、こうした見逃されやすい空間レベルを持つシステムにおいても創発事象が生じる可能性があることが述べられている(O'Neill et al. 1989, Bissonette 1997, King 1997)。本研究はこの階層組織化理論をチビサラグモ個体群に適用することで、ハビタットの利用可能量の変化に伴い空間的な不均一性が生じ、その不均一性が個体の移動プロセスに影響を与え、その結果、ハビタットの利用可能量と個体群サイズとの間に非線形関係が生じることを示した。こうした創発事象を上記のようなシステムで認識することは、様々なスケールにおける個体数決定機構の説明に有効であるとともに、個体群維持のために必要な生息地面積を予測するといった応用面でも必要不可欠な視点であると考えられる。

## 謝辞

本研究をまとめるにあたっては、数多くの方々のご協力をいただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科の宮下 直助教授には、調査の進め方や論文のまとめ方にいたるまで、研究全般にわたり懇切なご指導や数多くの励ましをいただいた。この場をかりて厚くお礼申し上げたい。東京大学大学院農学生命科学研究科の樋口広芳教授、藤田 剛助手、東京大学総合研究博物館の高槻成紀助教授には、演習などの場においてさまざまなご助言やご指摘をいただいた。国武陽子博士、馬場友希氏、加藤直子氏、堀 正和博士、亘 悠哉氏、小林頼太氏、千葉大学大学院自然科学研究科の仲岡雅裕助教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の加賀谷隆助手、西廣 淳助手、角谷 拓氏、山浦悠一博士には、本稿の草稿段階で貴重なご指摘や情報をいただいた。

谷川明男博士には、本研究の材料となったチビサラグモについて、島崎 彩博士と馬場友希氏にはチビサラグモの餌となる節足動物類について、同定のご協力をいただくとともに生態に関するさまざまな情報をご教授いただいた。また農業環境技術研究所の山村光司研究員には統計解析について貴重な情報をいただいた。

本研究は、約5年間にわたる野外調査をもとにしたものであり、その間には多くの方々のお世話になった。東京大学大学院農学生命科学研究科附属科学の森教育研究センター千葉演習林の教員および職員の方々には調査のために便宜を図っていただいたと同時に、生活面においてもさまざまなご配慮をいただいた。加藤直子氏、寺田佐恵子氏、柳 洋介氏、谷川明男博士、堀 正和博士、馬場友希氏、吉野彰人氏、山野井貴浩氏には、複数回にわたり調査を手伝っていただいた。

最後に、研究生生活をあらゆる面から支えてくれた父母に心から感謝したい。



## 摘要

生物の個体数を決定する要因は、同じ生物種であっても一様ではないことが知られている。その大きな理由のひとつとして、対象とする空間スケールによって要因が異なることが挙げられる。空間スケールの違いがもたらす決定要因の違いは、従来このように個別的に認識されていたが、本来は統合的に捉えるべきものである。個体数が決まるプロセスをこのように階層縦断的に捉えようという考えは、最近生態学の分野でも提唱されている階層組織化理論に集約される。階層組織化理論とは、生物集団を複数の階層をもつシステムとして捉え、対象とする空間レベルの性質が、隣接する上下の空間レベルとの相互作用によって決まるという考えである。こうした概念は、メタ個体群やランドスケープエコロジーの分野が深く関係しているが、階層組織化理論を明示的に意識した研究は少ない。

個体数決定機構を階層組織化理論の視点から解明するうえで、重要と思われる点は2つある。1つは、上位空間レベルから対象空間レベルに及ぶ影響が、対象空間レベルのネットワークの外から生じるものなのか、それともネットワーク構造自体から生じるものかを区別することである。前者は上位レベルからの影響が下位レベルへ一方的に押し付けられるものであり、例えば気温や降水量、海岸の波の強さなどがもたらす大スケールでの影響を挙げることができる。後者は対象レベル間の相互作用で生じる創発現象であり、これまでメタ個体群研究などで注目されてきた効果である。仕組みとしては、パッチ間で生じる生物の移動分散や物質の移動などにより上位レベルでの個体数が決定され、その効果がパッチレベルにフィードバックされることが挙げられる。2つめの重要な点は、上位空間レベルから及ぶ影響が、対象空間レベルだけでなくその構成要素である下位空間レベルの性質を変化させるかどうか注目することである。なぜなら上位空間レベルからの影響は、

対象空間レベルの環境要因とは独立に個体数を変化させる場合もあるが、環境要因と個体数との関係性自体を改変することもあるからである。以下、前者を相加効果、後者を非相加効果と呼ぶ。階層組織化理論に基づいた上記2つの視点は、生物の個体数決定機構の状況依存性を統合し、より一般的な原理を探るうえで必要不可欠なものであると考えられる。

本論文で研究対象とするチビサラグモ(*Neriene brongersmai*)は、主にスギ林に生息し、林床のリター上部に皿網を張る造網性クモである。造網性クモ類の個体群は、網上での採餌や休息を中心としたプロセスと網場所移動のプロセスという空間スケールが明確に異なる2つの生態的プロセスをもつ。造網場所移動時には採餌は行えず、死亡のリスクが高まることが知られている。そのため階層組織化理論をもとに個体数決定機構を解明するうえで優れた材料であるといえる。本論文では、前者のプロセスが生じる空間スケールをパッチレベル、後者が生じるスケールをランドスケープレベルと定義する。

本研究では、チビサラグモのパッチレベルの個体数が、パッチとランドスケープの2つの空間レベルからどのような影響を受けて決定されているかを、パッチのネットワークの性質から生じる創発効果の存在と、それがパッチレベルにもたらす非相加効果の存在の2点に注目して個体数決定機構を解明することを目的とする。

第2章では、野外の16個体群を対象に、ランドスケープレベルからパッチレベルの個体数に及ぶ相加効果と非相加効果の存在を明らかにし、それぞれの効果をもたらすランドスケープレベルでの環境要因を特定した。その結果、パッチレベルでの個体数はパッチ内の棲み場所量とともに増加するが、ランドスケープレベルでのパッチ密度(造網可能な場所の量)が高いほど個体数全体が底上げされるという相加効果が明らかになった。さらにパッチ密度が高いほどパッチレベルでの棲み場所量と個体数の関係性が強まるという非相加効果も検出された。相加効果には、パッチ密度が高いランドスケープほど造網場所移

動時の死亡率が低下することが、また非相加効果については、相加効果による高密度化がパッチレベルでの棲み場所をめぐる競争を激化させ、密度依存的死亡を引き起こしたことが関与していると考えられた。

第2章の結果から、ランドスケープ間でのクモの死亡率の違いはパッチ密度によりもたらされていることが示唆された。そこで第3章では、ランドスケープレベルでのクモの個体数変化に注目し、チビサラグモの死亡率とパッチ密度との関係を、2世代16個体群を対象とした個体数調査から解明した。各世代において、ランドスケープレベルでの個体数の変化率(発育ステージ間)を死亡率の指標として算出し、幼体期および成体期の死亡率がパッチ密度から影響を受けているかを検証した。その結果、パッチ密度が高いランドスケープほどクモの死亡率が低下するというプロセスが明らかとなった。また、それに伴う高密度化は密度依存的な死亡を引き起こすというプロセスの存在も明らかになった。

第4章では、まず「パッチ密度が高いランドスケープほど、移動当たりの死亡率が低い」という仮説を検証するため、パッチ密度を人為的に操作した野外実験を行い、処理に伴うクモの死亡率の変化を調べた。その結果、パッチ密度が高い実験区でクモの死亡率が低いことが示された。すなわち野外のパターン解析で明らかになったパッチ密度とクモ死亡率との負の関係は、パッチのネットワーク構造がクモの移動時の死亡率を低下させることで生じたと考えられた。次に「個体群密度が高いほど造網場所をめぐる競争が強まり、その結果移動頻度が増加することで死亡率が高まる」という仮説を検証するため、個体群密度とクモの移動頻度の関係、および移動頻度と死亡率との関係を明らかにする野外実験を行った。前者の実験では、複数の高密度および低密度個体群においてクモを除去したパッチを設け、高密度個体群ほどパッチ内への移入率が高いかどうかを検証した。後者の実験では、人為的な網の攪乱によりクモの移動頻度を高める操作を行い、それによりクモの死亡

率が高まるかを調べた。その結果、どちらの実験においても仮説は支持された。

以上の結果をもとに第5章では、階層組織化理論を用いて個体数決定機構を探ることの意義を中心に総合考察を行った。まず本研究から推測されたチビサラグモの個体数決定機構は、以下のとおりである。パッチレベルでの個体数は、パッチ内棲み場所量に伴い増加するが、ランドスケープレベルでのパッチ密度が高いほど、造網場所移動時の死亡率が下がることで個体数がさらに底上げされる。一方、こうした個体数増加は、造網場所をめぐる干渉型競争とそれに伴う移動率と死亡率の増加をもたらし、結果的に密度依存的プロセスを誘発する。チビサラグモの個体群は、こうしたパッチレベルとランドスケープレベルの間に生じる相互作用により維持されていると考えられた。このような個体数決定機構は、階層組織化理論で述べられている創発現象に相当するものである。

これまでさまざまな理論研究により、個体群の空間構造がもたらす創発効果の重要性が主張されてきた。特に、個体群が空間構造をもつことで生じる「生息地量と個体群サイズ」関係の非線形性は基礎的にも応用的にも注目されてきた。こうした創発現象に注目した野外研究は、分断化された森林や島など物理的に明確な境界のあるシステムを対象にメタ個体群生態学やランドスケープエコロジーの分野で活発に展開されてきた。しかし、チビサラグモの生息場所であるスギ林内のリターには、明確に区別できるいわゆるパッチ構造が存在するわけではない。造網性クモには、造網場所での定着と移動という2つの行動プロセスが存在し、それらとリターの不均一性が相まって創発事象が生じたのである。これは言い換えると、個体群の空間構造に由来する創発効果は、従来型の明確なパッチネットワーク構造をもつ個体群に限らず、空間レベルが定義されにくいシステムでも普遍的に存在すると考えられる。このような認識は、多くの野外システムにおける個体数決定機構の状況依存性の克服につながるとともに、個体群動態の予測性を高めるうえでも大きく貢献で

きると思われる。

## 引用文献

- Addicott, J. F., J. M. Aho, M. F. Antolin, D. K. Padilla, J. S. Richardson and D. A. Soluk. 1987  
Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346
- Andrewartha, H. G., and Birch, L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. University  
of Chicago Press, Chicago.
- Angermeier, P. L. and M. R. Winston. 1998 Local vs. regional influences on local diversity in  
stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79: 911-927
- Bascompte, J., and R. V. Sole. 1996 Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially  
explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65: 465-473
- Beck, M. W. 1997 Inference and generality in ecology: current problems and an experimental  
solution. *Oikos* 78: 265-273
- Bissonette, J. A. 1997 Scale-sensitive ecological properties: historical context, current meaning. In  
Wildlife and Landscape Ecology Effects of pattern and scale.(ed. J. A. Bissonette), pp.  
3-31. Springer, New York
- Bonte, D., B. L. Lens, and J. -P. Maelfait. 2004 Effects of aerial dispersal, habitat specialisation,  
and landscape structure on spider distribution across fragmented grey dunes. *Ecography*  
27: 343-349
- Chalcraft, D. R. and R. M. Andrews. 1999 Predation on lizard eggs by ants: species interactions in  
a variable physical environment. *Oecologia* 119: 285-292
- Chmiel, K., M. E. Herberstein and M. A. Elgar. 2000 Web damage and feeding experience  
influence web site tenacity in the orb-web spider *Argiropo keyserlingi* Karsch. *Animal*

Behavior 60: 821-826

Clough, Y., A. Kruess, D. Kleijn, and T. Tschamtkke. 2005 Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography* 32: 2007-2014

Crawley, M. 2002. *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis Using S-Plus*. John Wiley & Sons Ltd., England.

Elliot, J. M. 1987 Population regulation in contrasting populations of trout *Salmo trutta* in two lake district streams. *Journal of Animal Ecology* 56: 83-98

Gaston, K. J. 2003 *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press. New York.

Gillespie, R. G. and T. Caraco. 1987 Risk-sensitive foraging strategies of two spider populations. *Ecology* 68: 887-899

Godfray, H. C. and J. H. Lawton. 2001 Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 400-404

Gunnarsson, B. 1990 Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal of Animal Ecology* 59: 743-752

Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York.

Hanski, I. and O. Ovaskainen. 2000 The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404: 755-758

Harrison, S. and E. Bruna. 1999 Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225-232

Heidiger, C. 1988 Ecology of spiders inhabiting abandoned mammal burrows in South African

- savanna. *Oecologia*: 76 303-306
- Hodge, M. A. 1987 Factors influencing web site residence time of the orb weaving spider, *Micrathena gracilis*. *Psyche* 94: 363-371
- Holt, R. D. 1985 Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical population biology* 28: 181-208
- Kawata, M. 1995 Emergent and effective properties in ecology and evolution. *Research on Population Ecology* 37: 93-96
- King, A. W. 1997 Hierarchy Theory: a guide to system structure for wildlife biologists. In *Wildlife and Landscape Ecology Effects of pattern and scale*.(ed. J. A. Bissonette), pp.185-212 .Springer, New York
- Langellotto, G. A., and R. F. Denno 2004 Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1-10
- Leclerc, J. 1991 Optimal foraging strategy of the sheet-web spider *Lepthyphantes flavipes* under perturbation. *Ecology* 72: 1267-1272
- Levin, S. A. 1992 The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967
- Levins, R. 1969 Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240
- Lubin, Y., S. Ellner, and M. Kotzman. 1993 Web relocation and habitat selection in a desert window spider. *Ecology* 74: 1915-1928
- Maron J. L. and S. Harrison. 1997 Spatial Pattern Formation in an Insect Host-Parasitoid System. *Science* 278: 1619-1621
- Menge, B. A. and J. P. Sutherland. 1987 Community regulation: variation in disturbance,



- competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-757
- Menge, B. A. and Olson, A.M. 1990 Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57
- Menge, B. A., B. A. Daley, P. A. Wheeler, E. Dahlhoff, E. Sanford, and P. T. Strub. 1997 Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of National Academy USA* 94: 14530-14535
- Menge, B. A., Sanford, E., B. A. Daley, T. L. Freidenburg, G. Hudson, and J. Lubchenco. 2002 Inter-hemispheric comparison of bottom-up effects on community structure: Insights revealed using the comparative-experimental approach. *Ecological Research* 17: 1-16
- Miyashita, T. 1986 Growth, egg production, and population density of spider, *Nephila clavata* in relation to food conditions in the field. *Research on Population Ecology* 28: 135-149
- Miyashita, T. 1992 Food limitation of population density in the orb-web spider, *Nephila clavata*. *Research on Population Ecology* 34: 143-153
- 宮下 直. 1996 造網性クモ類における種間、種内競争 *Acta Arachnologica* 45: 81-88
- Miyashita, T. 1999 Life-history variation in closely related generalist predators living in the same habitat: a case study with three *Cyclosa* spiders. *Functional Ecology* 13: 307-314
- Miyashita, T., A. Shinkai, and T. Chida. 1998 The effects of forest fragmentation on web spider communities in urban areas. *Biological Conservation* 86: 357-364
- Nakamura, K. 1987 Hunger and starvation. In *Ecophysiology of Spiders* (ed. E. Nentwig), pp. 287-295. Springer, Berlin
- Nicholson, A. J. 1957. The self adjustment of populations to change. Cold Spring Harbor

Symposium on Quantitative Biology 22:153-172.

Noda, T. 2004 Spatial hierarchical approach in community ecology: a way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Population Ecology* 46: 105-117

Olive, C. W. 1982 Behavioral response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gain. *Ecology* 63: 912-920

O'Neill, R. V. 1989. Perspectives in hierarchy and scale. In *Perspectives in ecological theory* (ed. J. Roughgarden), pp. 140-156. Princeton University Press, Princeton

Ovadia, O. and O. J. Schmitz. 2004. Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. *Oecologia* 140: 398-406

Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in s and S-Plus*. Springer, New York.

Polis, G. A., S. D. Hurd, C. T. Jackson, and F. Sanchez-Pinero. 1998a Multifactor population limitation: Variable spatial and temporal control of spiders on Gulf of California islands. *Ecology* 79: 490-502

Polis, G. A., D. H. Wise, S. D. Hurd, F. Sanchez-Pinero, J., D. Wagner, C. T. Jackson, and J. D. Barnes. 1998b The interplay between natural history and field experimentation. In *Experimental Ecology: issues and perspectives* (ed. J. R. William and J. Bernardo), pp. 254-280. Oxford University Press, New York

Raudenbush, S. W., and A. S. Bryk. 2002. *Hierarchical linear models: applications and data analysis methods*. Sage Publications, California.

Ray, C. and A. Hastings. 1996 Density dependence: are we searching at the wrong spatial scale? *Journal of Animal Ecology* 65: 556-566

- Riechert, S. E. 1981 The consequences of being territorial: spiders, a case study. *American Naturalist* 117: 871-892
- Rogers, L. E., W. T. Hinds, and R. L. Buschbom. 1976 A general weight vs. length relationship for insects. *Annals of the Entomological Society of America* 69: 387-389
- Samu, F., K. D. Sunderland, C. J. Topping, and J. S. Fenlon. 1996 A spider population in flux: selection and abandonment of artificial web-sites and the importance of intraspecific interactions in *Lepthyphantes tenuis* (Araneae: Linyphiidae) in wheat. *Oecologia* 106: 228-239
- Schaefer, M. 1978 Some experiments on the regulation of population density in the spider *Floronia bucculenta* (Araneida: Linyphiidae). *Symposia of the Zoological Society of London* 42: 203-210
- Schluter, D. and R. E. Ricklefs. 1993 Species diversity: an introduction to the problem. In *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (ed. R. E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 1-10. University of Chicago Press, Chicago
- Schmidt, M. H., I. Roschewitz, C. Thies, and T. Tschardt. 2005 Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42: 281-287
- Schooley, R. L., and J. A. Wiens. 2005 Spatial ecology of cactus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology* 86: 1627-1639
- 島崎 彩, 宮下 直. 2000 個体群と群集. In *クモの生物学*. (ed. 宮下 直), pp.227-248. 東京大学出版会, 東京
- 嶋田 正和, 粕谷 英一, 山村 則男, 伊藤 嘉昭. 2005 動物生態学. 海游舎, 東京

- Spiller, D. A. 1984 Competition between two spider species: experimental field study. *Ecology* 65: 909-919
- Spiller, D. A. and T. W. Shoener. 1995 Long-term variation in the effect of lizards on spider density is linked to rainfall. *Oecologia* 103: 133-139
- Tanaka, K. 1989 Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia* 81: 459-464
- Thomas, C. D. and S. Harrison. 1992 Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *Journal of Animal Ecology* 61: 437-446
- Thorbek, P. and C. J. Topping. 2005 The influence of landscape diversity and heterogeneity on spatial dynamics of agrobiont linyphiid spiders: An individual-based model. *BioControl* 50: 1-33
- Thrush, S. F., J. E. Hewitt, V. J. Cummings, M. O. Green, G. A. Funnell, and M. R. Wilkinson. 2000 The generality of field experiments: interactions between local and broad-scale processes. *Ecology* 81: 399-415
- 東京大学農学生命科学研究科附属演習林. 2006. 東京大学演習林気象報告. In 演習林第45号, (ed. 東京大学 農学生命科学研究科附属演習林), pp. 271-295. 東京大学農学生命科学研究科附属演習林, 東京
- Uetz, G. W. 1991 Habitat structure and spider foraging. In *Habitat structure : the physical arrangement of objects in space*. (ed. S. S. Bell, E. D. McCoy, and H. R. Mushinsky), pp. 325-348. Chapman and Hall, London
- Vollrath, F. 1980 Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 53: 61-78

- Vollrath, F. 1985 Web spider's dilemma: a risky move or site dependent growth. *Oecologia* 68: 69-72
- Walker, S. E., S. D. Marshall, and A. L. Rypstra. 1999 The effect of feeding history on retreat construction in the wolf spider *Hogna helluo*(Araneae, Lycosidae) *Journal of Arachnology* 27: 689-691
- Whittaker, J. B. 1971 Population changes in *Neophilaenus lineatus* (L.) (Homoptera: Cercopidae) in different parts of its range. *Journal of Animal Ecology* 42: 163-172
- Wiens, J. A. 1989 Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397
- Williams, S. E., H. Marsh, and J. Winter. 2002 Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in australian tropical rain forest. *Ecology* 83: 1317-1329
- Wise, D. H. 1975 Food limitation on the spider *Linyphia marginata*: experimental field studies. *Ecology* 56: 637-646
- Wise, D. H. 1983 Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders (Araneae: Araneidae). *Oecologia* 58: 1-9
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, New York.
- Zhao, S., J. Fang, C. Peng, and Z. Tang. 2006 Relationships between species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates in China: analyses based on data of nature reserves. *Diversity and distributions* 12: 189-194