

博士論文

都市近郊の草地に生息するバッタ類の
分布の規定要因と保全への提言

中島 一豪

目次

第1章 序論	5
第2章 都市近郊の二次草地におけるバッタ-植物群集間の分布の対応	9
2.1 序	9
2.2 方法	10
2.2.1 調査地	10
2.2.2 野外調査	12
2.2.2.1 バッタ類	12
2.2.2.2 植生調査	12
2.2.3 統計解析	13
2.2.3.1 バッタ類	13
2.2.3.2 植物	13
2.3 結果	15
2.3.1 バッタ類の分布	15
2.3.2 二次草地の植生	16
2.4 考察	17
2.4.1 バッタ群集-植物群集間の分布の対応	17
2.4.2 バッタ類の有する草地環境の指標性	20
2.4.3 課題	20
2.5 図表	22

第3章 草地におけるバッタ類の個体数規定要因	33
3.1 序	33
3.2 方法	34
3.2.1 調査地および対象種	34
3.2.2 野外調査	34
3.2.3 生息地面積・維持年数・景観要素の導出	35
3.2.4 空間自己相関解析	36
3.2.5 統計解析	36
3.3 結果	38
3.4 考察	40
3.4.1 局所要因に対するバッタ類の応答	41
3.4.2 景観要因に対するバッタ類の応答	42
3.4.3 バッタ類の分布を規定する複数の空間スケール	43
3.5 図表	45
第4章 餌資源の質はバッタ類の分布を規定するか	58
4.1 序	58
4.2 方法	59
4.2.1 対象種と餌植物候補	59
4.2.2 室内実験	60
4.2.3 統計解析	61
4.3 結果	61
4.4 考察	62
4.5 図表	65

第5章 総合考察	73
5.1 バッタ類の有する草地環境の指標性	73
5.2 多様な草原生物との共存に向けた草地管理	74
5.3 新たな草原性生物の生息地としての造成跡地	74
5.4 空間明示的な保全の必要性	75
5.5 北総地域における草地の保全に向けて	76
5.5.1 北総地域における草原性生物の生息地の現状	76
5.5.2 課題の解決に向けて	77
5.6 図表	79
謝辞	80
摘要	81
引用文献	84

第1章 序論

世界の陸域の約 40%を占める草地は最も生物多様性の高い系の一つであり、小スケールの植物の種多様性は熱帯雨林にも匹敵する (Wilson et al.. 2012)。草地は生物の生息地であると同時に、炭素集積・土壌の浸食防止など、多くの生態系サービスの面からも重要とされている (Zhao et al. 2020)。自然植生としての草地はヨーロッパやモンゴルなど、寒冷または乾性気候帯を中心に広く分布している (Robin & Rohweder 2000; Habel et al.. 2013; 大黒ら 2015)。温暖かつ湿潤なアジアモンスーン気候帯に属する日本では、自然条件下で草地植生は成立し難い。代わりに、火入れや草刈りといった人為的攪乱によって、半自然草地が約一万年の間維持されてきた (須賀ら 2012)。こうした半自然草地は最終氷期以降、大陸由来の草原性生物のレフュージアとして機能している (井上&高橋 2009; 須賀 2010; 須賀ら 2012)。しかし、20 世紀以降の燃料革命に伴う管理放棄や、戦後の都市開発を経て、現在その面積は 19 世紀初頭の約 100 分の 1 にまで減少した (小椋 2006)。その結果、オオルリシジミ (*Shijimiaeoides divinus barine*)・オオウラギンヒョウモン (*Fabriciana nerippe nerippe*) などのチョウ類や、キキョウ (*Platycodon grandiflorus*)・オミナエシ (*Patrinia scabiosaefolia*) などの植物に代表される多くの草原性生物が絶滅の危機に瀕している (大窪 2002; 須賀 2010; Nakahama et al.. 2018)。

現在、日本の草地は阿蘇や富士山麓などの大規模な火入れ草原に加え、耕作地周辺の土手や畔など、農地景観にもある程度の面積が残されている (須賀ら 2012; 石田ら 2013; 松村ら 2014; Uchida et al.. 2015)。草地はより都市化の進んだ地域にも分布している。そこでは農業目的とは別に、環境保全や自然体験の場として地元の有志によって長期間維持されている草地や、造成後の空地や道路沿いなどに、開発の副産物として新たに成立した草地が存在する (小柳ら 2007; 金子ら 2009)。農地景観と都市景観の境に位置する郊外地域には、様々なタイプの二次草地がモザイク状に分布している (Noda et al.. 2019)。それらの内、道路沿いの刈り取り地・造成跡地・放棄農地などには草原性植物が出現する場合がある (金子ら

2009; 小柳ら 2009; Tsuzuki et al.. 2019)。

都市近郊に残る良好な二次草地は生物多様性保全に加え、環境教育の場としての利用が期待される。近年は愛知目標や持続可能な開発目標 (SDGs) の達成に向け、こうした緑地環境の保全と活用が推進されている (環境省自然環境局 2014)。具体的な取り組みとしては、生物多様性地域戦略や緑の基本計画に沿った生物の生息地としての緑地の管理、緑地間のネットワークの構築が地域レベルで行われている (環境省自然環境局 2014; 国土交通省都市局 2018; 国土交通省都市局公園緑地・景観課 2018)。これらの施策を推し進める上で、生物の分布状況に関する定量的な調査や、希少種の保全に適した緑地環境・立地条件の評価が急務となっている。

都市近郊における草原性生物の分布に関して、国内では主に植物を対象に調査が行われてきた。草原性植物の分布は圃場整備や土地造成による土壌の物理化学性の変化 (小柳ら 2007; 山戸ら 1999; Tsuzuki et al.. 2019)、草刈りの頻度とタイミングなど (小柳ら 2009; 金子ら 2012)、過去と現在の土地利用から影響を受けることが分かっている。

植物の分布の変化は植食者の分布に影響する (Schaffers et al. 2008)。植食者は採餌による植物の分解や光環境を巡る植物の種間競争の緩和など、草地生態系に重要な役割を果たしている (Belovsky & Slage 2000; Borer et al. 2014; Belovsky & Slage 2018)。良好な草地生態系の保全に向け、草原性植物に加えて、植食者にも配慮した二次草地の管理が必要となる。

草地の管理による植食者への影響は、里山景観でチョウ類を対象とした調査が行われており、草刈り・火入れ・放牧などの攪乱に応じて、出現する種数と種組成が変化することが報告されている (Kitahara, Sei & Fujii 2000; Kitahara & Sei 2001; Uchida & Ushimaru 2014; Ohwaki 2019)。しかし、開発の進んだ都市近郊では草原性チョウ類は既に消滅しており、現存する他の草原性植食者も今後の存続が危ぶまれる。

都市近郊に複数種が分布する植食性昆虫にバッタ類がある (養父ら 2000)。バッタ類は、その多くが生涯を通して草地に優占するイネ科植物を餌とする、草地に依存した代表的な

植食者である（日本直翅目学会 2006, 正木 2012）。バッタ類は植生の遷移や攪乱に応じて種組成が変化することから、海外では草地環境の指標種として利用されることもある（Fartmann et al. 2012; Borchard et al. 2013; Eckert et al. 2017）。日本でも、アカハネバッタ (*Celes skalozubovi akitanus* Shiraki) の様な一部の希少種が草原性植物の出現する伝統的な半自然草地に依存することが知られる（Uchida et al. 2016; Yamamoto & Uchida 2018）。都市近郊において、草原性植物と対応して分布するバッタ類が存在する場合、それらは良好な草地環境の指標となるが、今後の開発によって消滅する可能性がある。都市近郊におけるバッタ類の分布規定要因を明らかにすることで、潜在的な草原性種の特定やその保全策に資する知見が得られるだろう。

バッタ類の分布規定要因はヨーロッパやアメリカにおいて研究が行われてきた。バッタ類には体温調節・産卵場所に適した微環境や（Joern 1982; Willot 1997）、一部のイネ科または広葉草本に対して種特異的な選好性を持つ種が存在する（Joern 1979; Picaud et al. 2003）。そのため、放牧や火入れなど、管理強度による植生高や植物種数の変化に応じて、出現種数や個体数が変化することが報告されている（Kruess et al. 2002; Joern 2005; Moran 2014）。日本の都市近郊に存在する二次草地は、草刈りなどの管理強度に加えて、その履歴も森林・宅地・農用地など様々である（Noda et al. 2019）。土地利用履歴は土壌の改変や種の先住効果によって、攪乱とは別に植生を変化させる（Johnson et al. 2018; Tsuzuki et al. 2019）。従って、都市近郊におけるバッタ類の分布は、二次草地の現在の管理強度と土地利用履歴に応じて変化することが予想される。

都市近郊におけるバッタ類の分布は二次草地内の植生に加えて、周辺の景観要素からも影響を受ける可能性がある。ヨーロッパで行われた研究では、主に市街地や森林がバッタ類の移動の障壁となることが報告されている（Keller et al. 2013; Melliger et al. 2017; Poniatowski et al. 2016）。都市近郊の二次草地は周辺を市街地や森を含む複数の土地利用タイプに囲まれている。そうした状況下では、バッタ類は景観要素から強い影響を受ける可能性がある

(Eckert et al. 2017)。

本研究ではバッタ類を対象に、都市近郊における各種の分布規定要因を明らかにし、バッタ類が有する草地環境の指標性と、それらの保全に適した草地の管理手法・立地について提言する。第2章では、都市近郊に存在する半自然草地・造成跡地・放棄農地・畑地の縁・水田の畔の5タイプ二次草地において、植物とバッタ類の網羅的な分布調査を行い、バッタ群集—植物群集間の分布の対応からバッタ類の有する草地環境の指標性を評価した。第3章では、生息地内のバッタ類の個体数に対する生息地内の局所要因と生息地周辺の景観要因の影響を調査し、生息地スペシャリスト種と生息地ジェネラリスト種間で個体数の規定要因がどのように異なるのかを明らかにした。第4章では、バッタ類の分布規定メカニズムについて、第2章、第3章の結果から餌資源に着目し、生息地スペシャリスト種の生息地とその他の二次草地タイプの指標植物の中からイネ科植物6種を選び、それらを与えた場合の生息地スペシャリスト種と生息地ジェネラリスト種の生存率と成長率を室内実験によって比較した。第5章の総合考察では、都市近郊に残された二次草地環境の指標種としてのバッタ類の有用性、バッタ類を含む草原性生物の保全に効果的な保全地の選定とその管理方法について議論する。

第2章 都市近郊の二次草地におけるバッター植物群集間の分布の対応

2.1 序

開発や放棄など、土地利用の変化による生息地の消失・分断化は生物多様性低下の主要因の一部である (Sala et al 2000; Brooks et al 2002; Fahring 2003)。我が国においても、開発や放棄による生息地環境の悪化は、生物多様性第一の危機・第二の危機として、自然共生社会の形成を目指す上で大きな課題となっている (環境省 2012)。土地利用の変化は特定の環境に依存した生息地スペシャリスト種により強い影響を与える可能性がある (Bender, Contreras & Fahrig 1998)。生息地スペシャリスト種の中でも、半自然草地の様な二次的自然環境に依存する生物は、土壌や植生など、土地利用に応じて変化する生息地環境に対して敏感に応答する (Auffret et al 2018; Baur et al 2006; Batáry et al 2007; Hopfenmüller et al 2014)。人為的な攪乱によって維持される草原生態系は、土地利用形態の変化に影響を受け易く (Sala et al 2000)、我が国においても半自然草地に生息する草原性生物の絶滅が危惧される (須賀 2010; Nakahama et al. 2018)。

キキョウやオミナエシに代表される我が国の草原性植物は、貧栄養な土壌と適度な攪乱を受ける草地環境に依存する生息地スペシャリスト種であり (平館ら 2008; Nagata & Ushimaru 2016)、大規模な火入れ草原に加えて、刈り取りによって伝統的に維持されている里山の土手や水田の畔に出現する (須賀ら 2010, 2012)。二次草地はより開発の進んだ都市近郊にも見られるが、植生の大部分が伝統的な半自然草地とは異なり (小柳ら 2007; Noda et al. 2019)、草原性植物は畑地雑草の様な生息地ジェネラリストに置き換わっている (金子ら 2009; 小柳ら 2007)。都市近郊における草原性植物の消滅は、草原性生物にとって重要な草地の特定を困難にすることが予想される。

植生の変化は植食者の分布に波及する (Schaffers et al 2008; Van der Plas, Anderson & Olff 2012; Prather et al 2019)。植食者の中には草原性植物に比べ、都市近郊にも複数の種が分布

し、個体数の多いものが存在する。生息地スペシャリスト種—生息地ジェネラリスト種の分布勾配に植物と植食者間の対応がある場合、生息地スペシャリスト種の植食者は自身を含む草原性生物の生息適地の指標となり得る。しかし、これまで都市近郊の二次草地では、複数の栄養段階を跨いだ草原性生物の網羅的な分布調査は行われてこなかった。

植食者の中でも都市近郊に複数の種が分布するものにバッタ類がある(正木 2012)。ヨーロッパやアメリカで行われた研究では、生息地スペシャリスト種のバッタ類は草地内の植物の種組成や空間構造に応じて出現種数が変化することが報告されている(Knuff, Staab, Frey, Helbach & Klein 2019; Poniatowski et al 2018)。従って、バッタ類は都市近郊における草原性生物の生息適地の指標となる可能性がある。しかし、我が国におけるバッタ類の分布傾向は、一部の希少種を除きこれまでほとんど明らかにされていない。都市近郊における草原性生物の保全に向け、植物と共に網羅的な分布調査を行う必要がある。

千葉県北総の都市近郊には、かつて広大な半自然草地が存在したが、開発や放棄、農業形態の変化によってその多くが消失した。現在、北総地域には極わずかな半自然草地に加えて、造成跡地と農用地周辺に成立した二次草地がモザイク状に分布している。開発は今尚進んでおり、希少な草原性植物が姿を消しつつあるため、生息地の保全に向け、保全価値の高い二次草地タイプの特定が望まれる。

第2章では、千葉県柏市・白井市・印西市に分布する半自然草地・造成跡地・放棄農地・畑地の縁・水田の畔において、出現する草本植物とバッタ類を網羅的に調査し、生息地スペシャリスト—生息地ジェネラリストの分布勾配が、植物とバッタ類で対応するかを明らかにすることで、バッタ類の有する二次草地環境の指標性を明らかにする。

2.2 方法

2.2.1 調査地

調査地は首都圏から約 30km 圏内に位置する千葉県北総地域 (35°47'48.58"N,

140°5'59.37"E)である。年平均気温と年間降水量はそれぞれ 15.7°C, 1284.5 mm であり (気象庁 web site)、典型的なアジアモンスーン気候帯に属する。8 世紀から 19 世紀半ばにかけて、広大な半自然草地と疎林が維持されてきたが (千葉県企画部広報県民課 1983)、20 世紀初頭に開墾され始めると、20 世紀後半には、その約 63.4%が農用地に転換された (白浜 1963; 千葉県企画部広報県民課 1983; 中村 2007; Noda et al. 2019)。それらの多くは戦後、1950 年代から 70 年代の高度経済成長期に 住宅地として開発されたが、1990 年代のバブル崩壊によって、一部は造成後に建物が建設されず、空地として残された。それらの中には、土地所有者や地元のボランティアによる草刈りが行われているものも存在する (Noda et al. 2019)。

本研究では、過去と現在の土地利用の異なる 150 ヶ所の二次草地を対象に調査を行った (図 2.1; 表 2.1)。二次草地は以下の基準で 5 タイプに分けた。**半自然草地**: 森林または農地から草地に転換されたもので、その過程で土地造成による表土の剥ぎ取りを経験していないもの (10 サイト)。それらは年 1~4 回の草刈りによって維持されており、追加的な耕起などの攪乱にさらされていない。半自然草地は比較的長い期間維持されており、最も若いものでも 30 年以上維持されている。**造成跡地**: ここ 50 年の内に森林・農用地・草地から土地造成を経て草地となったもの (38 サイト)。それらの多くは年 1 回以上の草刈りで維持されている。全体の内 7 つは一度建蔽地となってから再び造成されて草地となった。全てのサイトは造成の際に重機による表土の剥ぎ取りを受けており、一度植生がリセットされている。若いものは遷移段階の初期にあたり、草刈りが行われていないものでも植生はまばらである。**休耕畑地**: 既に耕作が行われておらず、草地的な植生が成立しているもの (37 サイト)。全てのサイトは年 1 回または数年に 1 回の耕起によって維持されている。いくつかのサイトでは、雑草の防除のため、耕起に加えて不定期に草刈りが行われている。**畑の縁** (32 サイト)、**水田の畔** (33 サイト): それぞれ耕作地に隣接した細長い線形の部分である。これらは里山の草原性生物の研究で対象となる畦畔の様な斜面 (Ishida et al 2013; Uematsu & Ushimaru 2013; Uchida et al. 2015) とは異なり、水平かつ狭い範囲に草地的な植生が成立して

いる。水田の畔は 1 か所を除き、2000 年頃までには圃場整備が行われ、皆同様の形状をしている。畑地の縁と水田の畔は年数回の草刈りに加え、農作業の際に踏みつけや耕起などの追加的な攪乱にさらされている。

土地利用履歴の調査は過去の航空写真から判読した。航空写真は 1946 年から 2005 年のものは国土地理院（Geographical Information Authority of Japan [GSI], <https://mapps.gsi.go.jp/maplibSearch.do#1>）、2006 年から 2018 年のものは Google Earth を用いた。草地が成立した年は、ある 2 枚の航空写真の前後で草地への変換が確認できた場合、その中間の年とした。現在の管理方法に関しては、現地での観察と聞き込みに基づいて評価した。

2.2.2 野外調査

2.2.2.1 バッタ類

バッタ類の調査は二次草地内に設定したトランセクト上で行った。各二次草地の面積や外形は著しく異なっていたため、それらに応じてトランセクトの本数（1–14 本）と面積（1.5 to 49.5 m²）を調節し、それぞれの二次草地内の代表的な植生の部分をカバーした（表 2.1）。

バッタ類のカウント調査は、2018 年に幼体期（6 月後半）と成体期（8 月後半–9 月上旬）の 2 時期で行った。調査は晴れた風の弱い日を選んで、午前 8 時から午後 6 時半の間に行った。調査中は 1m を 30 秒で歩きながら、細長い棒を使い植生をつつきながら、個々のバッタ類（Acrididae）の個体数をカウントした。

2.2.2.2 植生調査

植生調査はバッタ類のカウント調査と同じ期間に行った。バッタ類のカウント調査の後に、トランセクトの中央に 1-m²のコドラートを設定し、低木を除く全ての草本植物の被度を記録した。植物の形質（千葉県の絶滅危惧種となっているか、草原性の種か）は、既存の文献に基

づいて行った (Koyanagi & Furukawa 2013; 千葉県環境生活部自然保護課 2017)。また、コドラート内の植被率と植生高 (13 ヶ所) を測定した。

2.2.3 統計解析

2.2.3.1 バッタ類

主成分分析 (PCA) を用いてバッタ類の分布と二次草地タイプとの関係性を評価した。草地間でトランセクトの本数や面積が異なるため、解析には各二次草地タイプにおけるバッタ類各種の個体群密度を用いた。個体群密度は、出現したバッタ類の個体数を二次草地タイプごとに合計し、対応する二次草地タイプ内のトランセクトの総面積で割ることで算出した。

PCA に加えて、以下の Shannon–Wiener 指数を用いてバッタ類各種のニッチ幅を算出した。

$$\text{Shannon–Wiener index: } H = -\sum P_{ij} * \log P_{ij}$$

このとき、 P_{ij} は二次草地タイプ j における全てのバッタ類の個体群密度に対するバッタ種 i の個体群密度の割合を示す。

2.2.3.2 植物

二次草地タイプ間で植物の多様性がどの程度変化するかを調べるため、各二次草地タイプにつき 3 種類の多様度指数 (α , β , γ) を評価した。 α 多様性はコドラートごとの種数を、 γ 多様性は総種数を示す。 β 多様性は $\gamma - \alpha$ から算出し、各二次草地タイプにおけるコドラート間の種組成の違いを示す。二次草地タイプ間でコドラートの数に違いがあるため、多様度指数の算出に用いるコドラート数は最もコドラート数の少ない二次草地タイプに合わせた (6 月 : 45, 8–9 月 : 50, 表 2.1)。各二次草地タイプについて、決められたコドラート数をランダムに抽出し、それらのデータを用いて多様度指数を算出した。この工程を 1000 回繰り返し、平均をとったものをその後の解析に用いた。これらの多様度指数は、全ての植物種を対象にしたものと、草原性植物を対象にしたものをそれぞれ算出した。

多様度指数に加えて、植物の種組成が二次草地タイプ間で異なるか否かを検証するため、各コドラートで計測された個々の植物種の被度から Bray–Curtis の非類似度行列を算出し、ノンパラメトリック多変量分散分析 (PERMANOVA) (Anderson 2001) を適用した。PERMANOVA には、多様度指数の算出の時と同じデータ数をランダムに抽出したものを用い、5000 回のパーミュテーションテストを行った。この工程を 1000 回繰り返し、結果の有意性を確認した ($P < 0.01$)。二次草地タイプ間の種組成に有意な違いが検出された場合、それらを非計量多次元尺度法 (NMDS) によって可視化した。NMDS には全コドラートのデータを用いて算出した Bray–Curtis の非類似度行列を用いた。NMDS は被類似度距離を基に、各コドラートを低次元空間に座標付けすることが出来る。最適な次元数は、NMDS の適合度の指標であるストレス値に基づいて算出した (Legendre and Legendre 2012)。視認性の向上のため、結果は選択した次元数に関わらず、2次元軸上で図示した。

種組成の違いを確認した後、各二次草地タイプの指標種を以下の 2 段階の工程に基づいて特定した。まず、NMDS から算出された各コドラートの座標データに、k-means 法を用いた非階層クラスタリング法を適応し、Calinski–Harabasz 値に基づいて最適なグループ数に分割した。次に、各グループの指標種を以下の IndVal 値に基づいて特定した。

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

この時、 A_{ij} は各二次草地タイプにおける種 i の平均被度の合計値に対する二次草地タイプ j における種 i の平均被度の割合を示す。 B_{ij} は二次草地タイプ j における種 i の出現するコドラートの割合を示す。すなわち、IndVal 値は二次草地タイプ j に対する種 i の特化度 (A_{ij}) と、二次草地タイプ j における種 i の普遍性 (B_{ij}) をまとめたものである。IndVal 値は、種 i が二次草地タイプ j の全てのコドラートに出現し、他の二次草地タイプに出現しない場合に最大値をとる (Dufrêne & Legendre 1997)。統計的有意性は、10000 回のランダムマイゼーション検定によって決定した。

植物の種組成に加え、二次草地タイプ間で植生構造に違いが見られるかどうかを検証す

るため、各二次草地タイプにおける平均植生高と平均植被率、植生高と植被率それぞれの変動係数に主成分分析 (PCA) を適用した。平均値の算出方法は、植物の多様度指数を算出した時と同じ方法を用いた。

全ての統計解析は R 3.6.2 (R Core Team 2019) を用いた。PCA・PERMANOVA・NMDS とその可視化には、vegan パッケージの“prcomp,” “adonis,” “metaNMDS,” “orditorp”関数を、指標種分析には labdsv パッケージの“cascadeKM”と“indval”関数を用いた。

2.3 結果

2.3.1 バッタ類の分布

カウント調査の結果、12 種 5673 個体のバッタ類を記録した (表 2.2)。種組成は幼体期と成体期で類似していたが、一部の種については個体数が顕著に変化した。幼体期では、ショウリョウバッタ (*Acrida cinerea*) が最も個体数が多く (n = 1462) 全体の約 50%を占め、次いでショウリョウバッタモドキ (*Gonista bicolor*) (496) とクルマバッタモドキ (*Oedaleus infernalis*) (347) の個体数が多かった。成体期ではショウリョウバッタモドキが最も多く (1034)、全体の約 37%を占め、次いでヒナバッタ (*Chorthippus biguttulus*) (593) とクルマバッタモドキ (475) の個体数が多かった。幼体期から成体期にかけ、一部の種 (ショウリョウバッタ, ナキイナゴ (*Mongolotettix japonicus*), イナゴモドキ (*Mecostethus parapleurus*)) を除き、バッタ類各種の個体数は増加した。これは、成体個体の高い発見率によるものと推測される。バッタ類の内、以下の条件に当てはまる種は解析には含めなかった; 出現サイトが 5 ヶ所以下で、個体数が 10 個体未満の種 (成体期のナキイナゴ, イナゴモドキ, イボバッタ (*Trilophidia japonica*), マダラバッタ (*Aiolopus thalassinus tamulus*)); 森林や河川敷など、草地以外も生息地として利用可能な種 (ツチイナゴ (*Patanga japonica*) とトノサマバッタ (*Locusta migratoria*))。最終的に、7 種のバッタ類 (ショウリョウバッタモドキ, ショウリョウバッタ, クルマバッタ (*Gastrimargus marmoratus*), クルマバッタモドキ, ヒナバッタ,

コバネイナゴ (*Oxya yezoensis*) を解析に用いた。

バッタ類の個体群密度を用いた PCA 解析の結果、第 1、第 2 主成分によってデータのばらつきの約 80 パーセントが説明された。二次元軸上で各バッタ類の個体群密度は特定の二次草地タイプに偏る傾向が確認された(図 2.2)。ショウリョウバッタモドキ、クルマバッタ、ナキイナゴは半自然草地と造成跡地に、ショウリョウバッタ、クルマバッタモドキ、ヒナバッタは畑地の縁に分布の偏りが確認された。コバネイナゴの分布は水田の畔に顕著に偏る傾向が確認された。

Shannon–Wiener の指数に基づくニッチ幅は種間で異なり、ショウリョウバッタモドキ、クルマバッタ、ナキイナゴ、コバネイナゴは、ショウリョウバッタ、クルマバッタモドキ、ヒナバッタに比べ、狭いニッチ幅が確認された(図 2.3)。これらの結果は、ショウリョウバッタモドキ、クルマバッタ、ナキイナゴ、コバネイナゴの 4 種が生息地スペシャリスト種であり、ショウリョウバッタ、クルマバッタモドキ、ヒナバッタが生息地ジェネラリスト種であることを示唆している。

2.3.2 二次草地の植生

植物の種組成は季節間で異なったが、検出された傾向は似通っていた。そのため、結果は 8 月–9 月のものを示す(6 月の結果の図表は後頁に付け加えた)。

植生調査の結果、52 種類の草原性植物を含む 251 種の植物が記録された (Koyanagi & Furukawa 2013)。草原性植物の中でも、タチフウロ、スズサイコ、ノジトラノオは千葉県絶滅危惧種に指定されていた(千葉県 2017)。全植物種を対象に算出した α 多様性には草地間の違いは確認されなかったが、 β 多様性と γ 多様性は半自然草地で最も高くなった (Fig. 4)。草原性植物を対象に算出した α 、 β 、 γ 多様性は全て半自然草地と造成跡地のものが他の二次草地タイプのものより高くなった(図 2.4)。絶滅危惧種は半自然草地でのみ確認された。

各二次草地タイプにおける植物の種組成について、PERMANOVA の結果、二次草地タイプ間で有意な種組成の違いが確認された ($P < 0.01$)。NMDS の結果、最適な次元数として 3 次元が選択され (ストレス値 = 0.136)、植物群集は以下の 2 つのグループに大別された: 半自然草地 + 造成跡地, 休耕畑地 + 畑地の縁 + 水田の畔 (図 2.5)。

各二次草地グループの指標種に関して、指標種分析の結果、イネ科植物のチガヤ, シバ, ススキが半自然草地と造成跡地の指標種として選択され、畑地雑草のメヒシバ, エノキグサ, エノコログサが休耕畑地, 畑地の縁, 水田の畔の指標種として選択された (表 2.3)。

二次草地の植生構造に関して、PCA の結果、第 1 軸によって全体のばらつきの 80% が説明され、半自然草地 & 造成跡地と畑地の縁 & 水田の畔で相反する植生構造が確認された。前者のグループは後者のグループに比べ、高い植生高・植被率・植生高の変動係数と低い植被率の変動係数を示した (図 2.6)。休耕畑地には明瞭な傾向は確認されなかったが、比較的高い植生高の変動係数が確認されたのみであった (図 2.6)。以上の結果から、半自然草地と造成跡地における植物の種多様性, 種組成, 植生構造は、他の二次草地タイプとは明確に異なることが示された。

2.4 考察

2.4.1 バッタ群集—植物群集間の分布の対応

本研究では、都市近郊に存在する 5 タイプの二次草地における網羅的な調査から、異なる二次草地タイプに成立する植物群集に応じて、各バッタ類が特異的な分布傾向を示すことが明らかとなった。特に、バッタ類は生息地スペシャリスト種 (ショウリョウバッタモドキ, クルマバッタ, ナキイナゴ, コバネイナゴ) と生息地ジェネラリスト種 (ショウリョウバッタ, クルマバッタモドキ, ヒナバッタ) に区分された。特筆すべきは、稲作害虫であるコバネイナゴを除き (Ando & Yamashino 1993; Ishiguro 1994; Kidokoro & Kondo 1998)、生息地スペシャリスト種の分布が、半自然草地と造成跡地に顕著に偏っていたことである (図 2.3)。

一般に、生息地スペシャリストは特定の餌資源や微環境に依存する (Clavel et al. 2011)。これはバッタ類においても同様である (Poniatowski & Fartmann 2008; Schirmel et al. 2011; Fertmann et al. 2012)。本研究で対象としたバッタ類に関して、餌資源や微環境への選好性に関する情報は乏しく、不透明な部分が多い。しかしながら、半自然草地と造成跡地がチガヤ、ススキなどの草原性イネ科草本によって特徴づけられ (図 2.4, 表 2.3)、互いに類似した植生高と植被率が確認されたことから (図 2.6)、こうした植生の特徴が生息地スペシャリスト種のバッタ類に好適な餌資源ないし微環境をもたらしている可能性がある。

二次草地内の植物群集と植生構造は現在の攪乱体制から影響を受ける傾向がある。草刈りや耕起の頻度・強度など、現在の攪乱体制は直接的に植物の種数や植生構造を変化させる (Nagata & Ushimaru 2016; Yuan et al. 2016; Tsuzuki et al. 2019)。半自然草地とほとんどの造成跡地は年 1 回以上の草刈りによって維持されている。しかし、畑地の縁や水田の畔は、農作業時の踏みつけや耕起など、より強い攪乱を頻繁に受けている。休耕畑地は他の二次草地タイプに比べ、攪乱の頻度こそ弱い、毎回の攪乱は土を掘り返す程に強いものである。中程度の攪乱は植物の種数を増加させるのに対し、過剰な攪乱は植物の種数を減少させ、植生構造を均質化することが分かっている (Collins et al. 1995; Moriss 2000; Woodcock et al. 2009; Uchida & Ushimaru 2014; Yuan et al. 2016)。以上から、農用地周辺の二次草地では、強度な攪乱によって生息地スペシャリスト種のバッタ類の宿主植物を含むイネ科植物種のバイオマスが減少するだけでなく、植生高や植被率によって形成される微環境が生息地スペシャリスト種の生息に適さないものとなった可能性がある。

現在の攪乱体制が草地内の植生を直接的に変化させるのに対し、過去の土地利用履歴は間接的に植生に影響する。日本の関東平野において、半自然草地は黒ボク土と呼ばれる貧栄養土壌に成立しており (須賀 2010; 須賀ら 2012)、草原性の生息地スペシャリストや希少種はそういった場所に出現する (平館ら 2008, Nagata & Ushimaru 2016)。半自然草地は長期間施肥の影響を受けておらず、農用地周辺の二次草地に比べ、土壌の栄養塩のレベルが低く

なっている可能性が高い。半自然草地と類似した植物群種が確認された造成跡地は、土地造成に伴い表土が剥ぎ取られることで、過去の土地利用にかかわらず、貧栄養な土壌が創出されたと推測される (Olsson et al. 2014; Resch et al. 2019)。半自然草地と造成跡地の指標種の内、生息地スペシャリスト種のバッタ類の宿主植物候補であるススキやチガヤなどのイネ科は、農用地周辺の二次草地にも出現する。従って、土地利用履歴は生息地スペシャリスト種のバッタ類の分布規定要因として重要ではない可能性がある。半自然草地と造成跡地に分布する生息地スペシャリスト種のバッタ類は植生高や特定のイネ科植物の被度などに依存しており、それらは主に現在の攪乱体制によって規定されていると推測される。

生息地スペシャリスト種とは対照的に、生息地ジェネラリスト種には比較的広い分布とニッチ幅が確認された。しかし、それらの個体群密度は他の二次草地タイプに比べて、畑地の縁で高くなる傾向が見られた (図 2.3)。この傾向は土壌の富栄養化に伴う餌植物の質の変化にバッタ類が応答したものと推測される。農用地周辺の二次草地グループの指標種であるメヒシバは、施肥によってバイオマスと栄養塩濃度が増加することが報告されている (小林ら 2005; Teutsch 2004)。こうした施肥に対する植物の応答は、それらを利用する植食性昆虫の個体数を増加させる (Cease et al. 2012; Schade et al. 2003)。畑地の縁における生息地ジェネラリスト種の個体群密度の増加は土壌の富栄養化による餌植物の質を介したボトムアップ効果によって生じた可能性が高い。

施肥の影響に加えて、農用地周辺では農薬の使用も、対象外の植食性昆虫に負の影響を及ぼす可能性がある (Michaud & Vargas. 2010; Bohnenblust et al. 2013; Prosser et al. 2016)。生息地スペシャリスト種のバッタ類は生息地ジェネラリスト種に比べ、より農薬に敏感であるかもしれない。しかし、殺虫剤は一般に農用地の縁ではなく内部に散布され、除草剤の影響も植物群集を介した間接的なものである可能性が高い。従って、農薬による影響はバッタ群集の主な規定要因ではないと推測される。

これまでの内容から、都市近郊において、バッタ類に確認された生息地スペシャリスト種

一 生息地ジェネラリスト種の分布勾配は、植物に確認されたものと良く対応しており、それらは主に現在の攪乱体制によって規定されていることが示された。こうした分布勾配の検出は本研究で行った網羅的な調査の主要な成果である。より詳細には、半自然草地で確認された草原性植物の種多様性と生息地スペシャリストのバッタ類の個体群密度は、造成跡地で確認されたものよりも高かった (図 2.3-4)。この違いは二次草地が創出されてからの経過時間の差によって生じた可能性がある。造成跡地は土地造成によって植生が一度リセットされており、未だに移行期間にある可能性が高い (Schadek et al. 2009; Albrecht et al. 2011)。しかし広いスケールで見ると、半自然草地と造成跡地の植生タイプは他の二次草地タイプのものよりも似通っていた。

2.4.2 バッタ類の有する草地環境の指標性

本研究の結果、バッタ類の分布と植物群集との対応関係が確認されたことから、バッタ類が二次草地の質に関して指標性を持つことが示唆された。一般に、環境の評価に用いる指標生物は、同定が容易であり、生息地内にある程度の個体数が生息しているものが適している (徳丸 1992; 柴田 2011)。本研究において調査した半自然草地には、タチフウロ・スズサイコ・ノジトラノオなど、レッドリストに記載された希少な草原性植物が分布していた。しかし、それらは数ヶ所のサイトに分布が制限され、被度も極めて低かったため、指標種として用いるには適していない。それに対し、バッタ類は生息地内に比較的多くの個体数が生息し、発見と同定も容易である。様々な人為的介入を受けた都市近郊の草原環境をモニタリングするための指標種として、バッタの利用を提案する。

2.4.3 課題

本章では、各二次草地タイプに出現するバッタ群集－植物群集間の強い関係性が確認された。しかし、都市近郊に見られる様なモザイク景観に生息する生物は、局所要因に加えて

生息地間の連結性や周辺のマトリクスなど、景観要因からも影響を受ける (Hanski 1999; Öckinger et al. 2012; Doriscol et al 2013; Bonthoux et al. 2014; Kormann et al. 2015; Sutcliffe et al. 2015)。先行研究では、半自然草地に生息する生息地スペシャリスト種の昆虫や植物は、生息地ジェネラリストに比べてより景観要因から影響を受けやすいことが示されている (Brückmann et al. 2010; Gámez-Virués et al. 2015; Deák et al. 2018; König & Krauss 2019)。本章の結果を踏まえ、第 3 章では二次草地内の局所要因に加えて景観要因への応答評価を試みた。

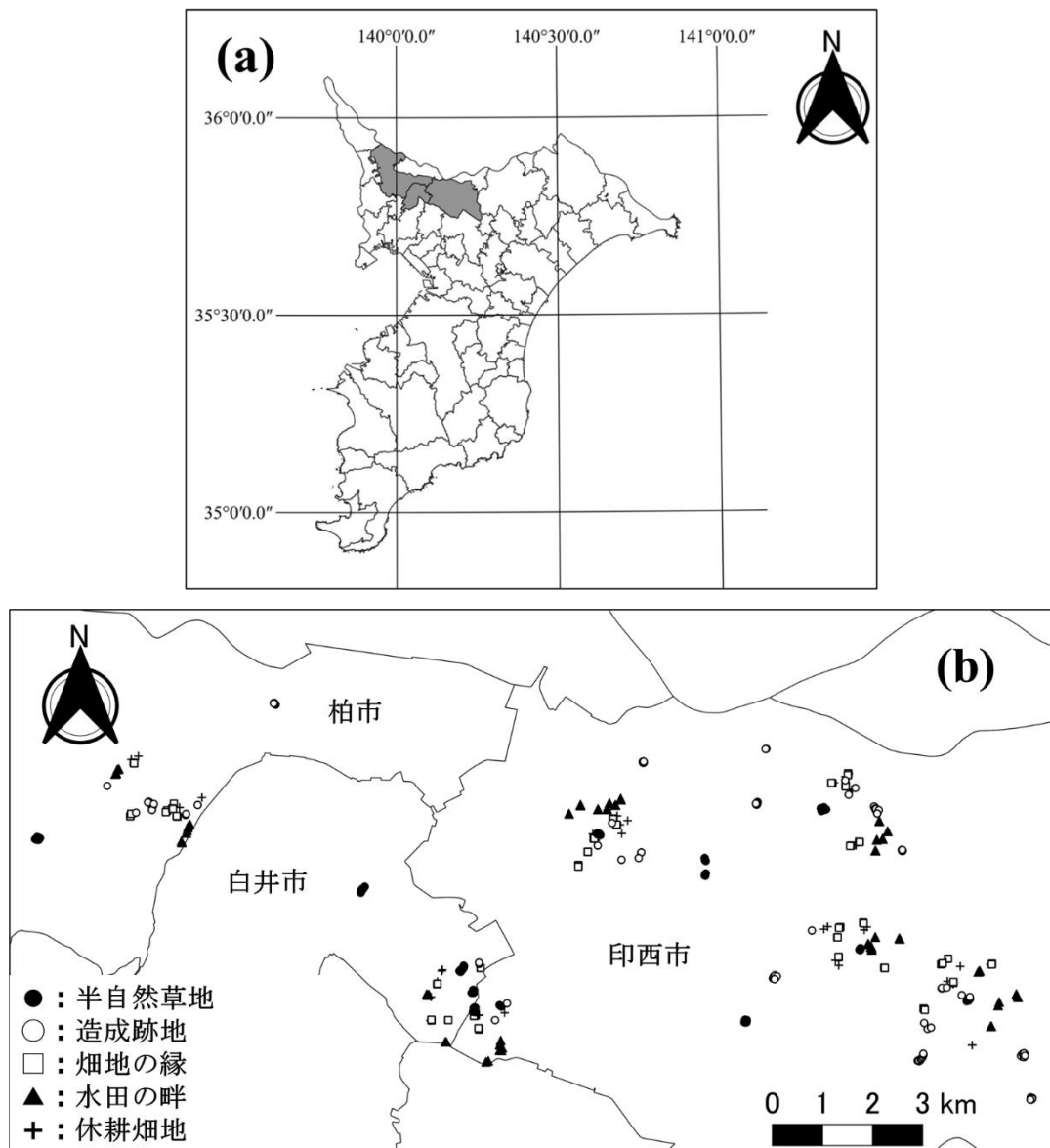


図 2.1 調査地

(a) 調査地の位置 (千葉県柏市, 白井市, 印西市)

(b) 二次草地タイプごとのトランセクトの分布

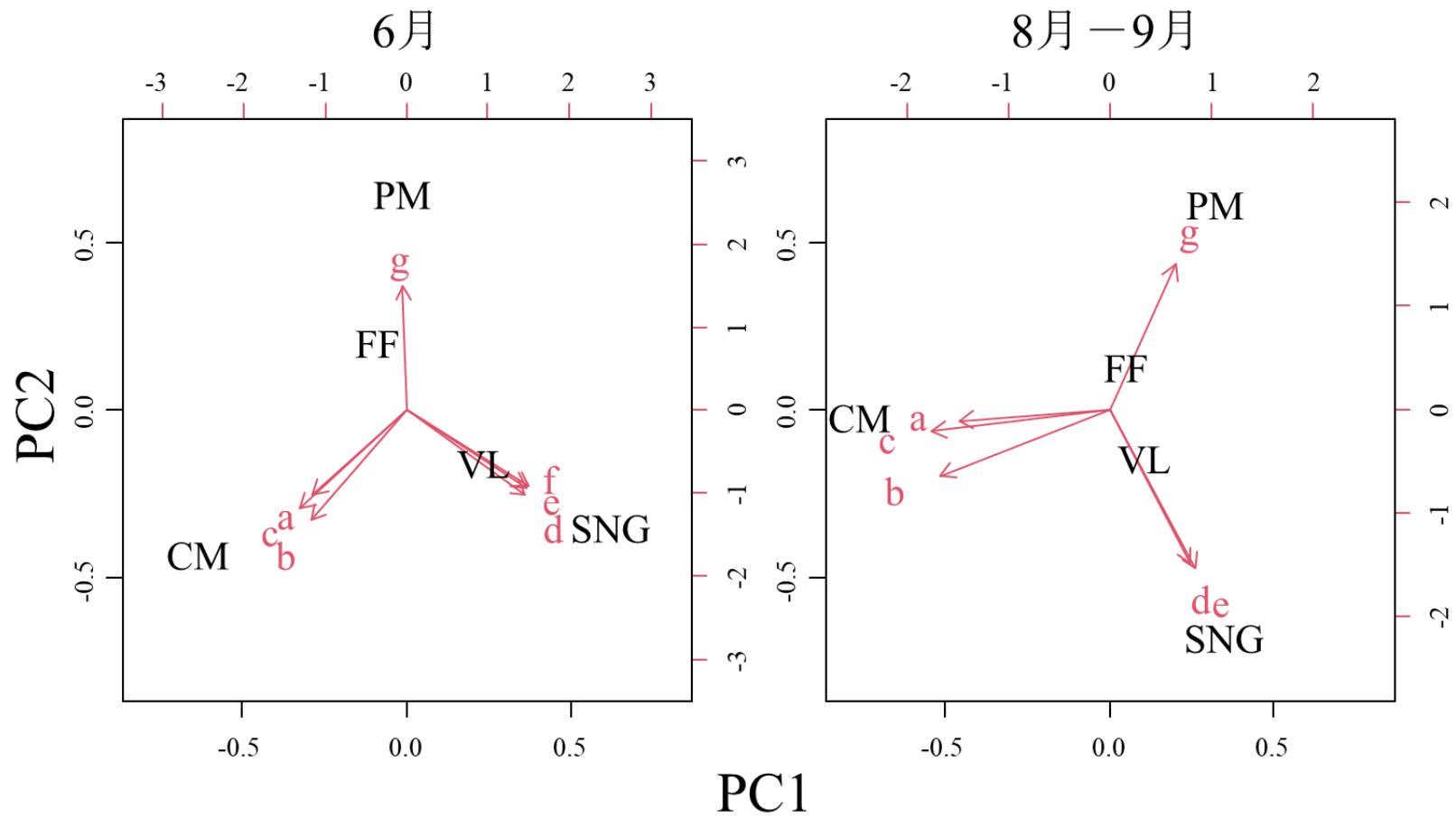


図 2.2 各バツタ類の個体数密度の PCA

a ショウリョウバツタ, b ヒナバツタ, c クルマバツタモドキ, d クルマバツタ,

e ショウリョウバツタモドキ, f ナキイナゴ, g コバネイナゴ

SNG: 半自然草地, VL: 造成跡地, FF: 休耕畑地, CM: 畑地の縁, PM: 水田の畔

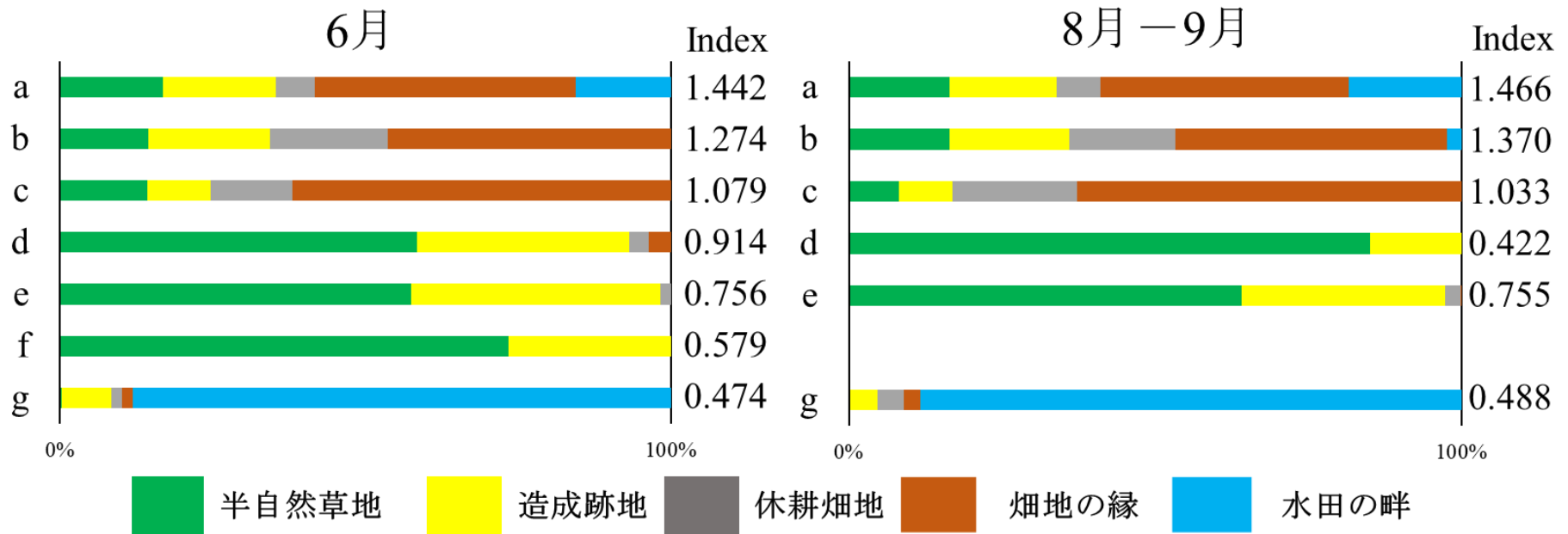


図 2.3 二次草地タイプごとのバツタ類各種の個体群密度の割合

各バツタ類は生息地スペシャリスト種 (e ショウリョウバツタモドキ, d クルマバツタ, f ナキイナゴ, g コバネイナゴ) と生息地ジェネラリスト種 (a ショウリョウバツタ, b ヒナバツタ, c クルマバツタモドキ) に分かれた

Index は各バツタ類の Shannon – Wiener のニッチ重複度指数を示す

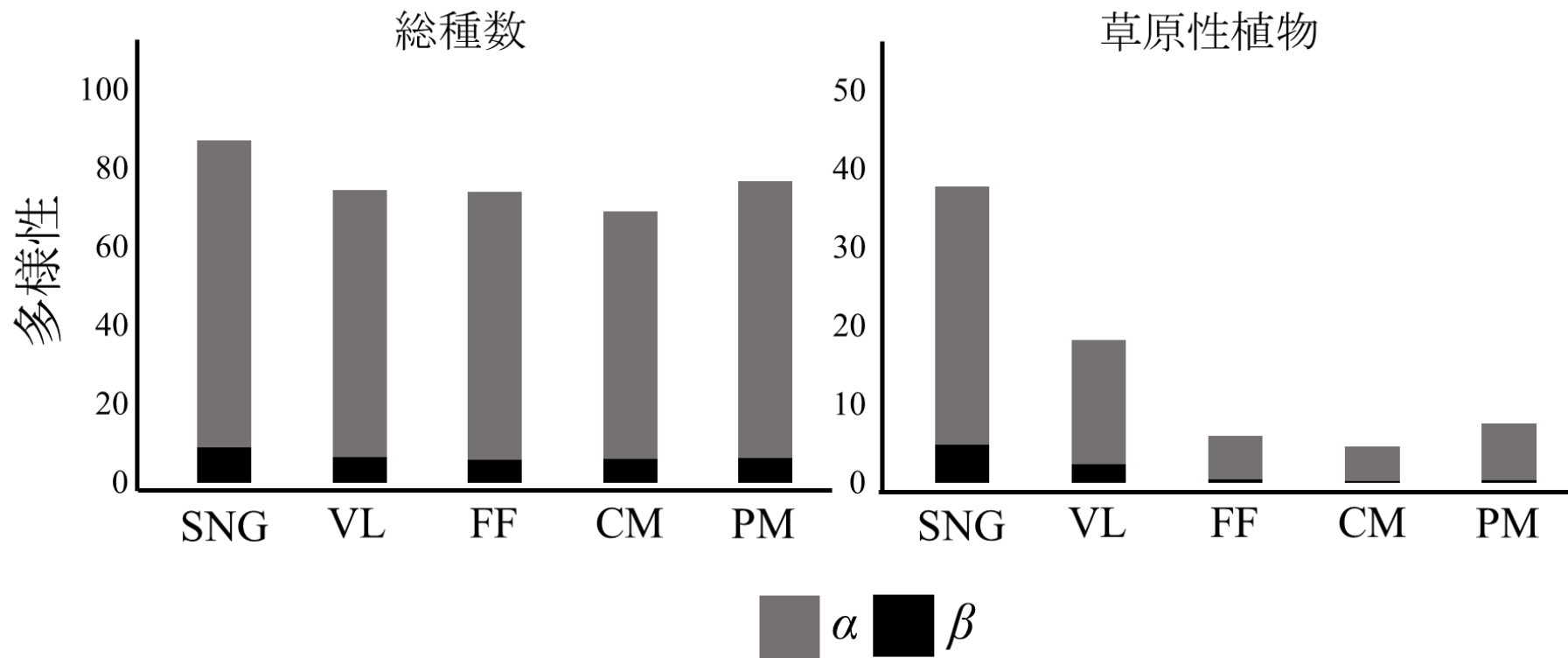


図 2.4 各二次草地タイプ間における植物の多様性の比較 (8月-9月)

α 多様性と β 多様性の合計は γ 多様性

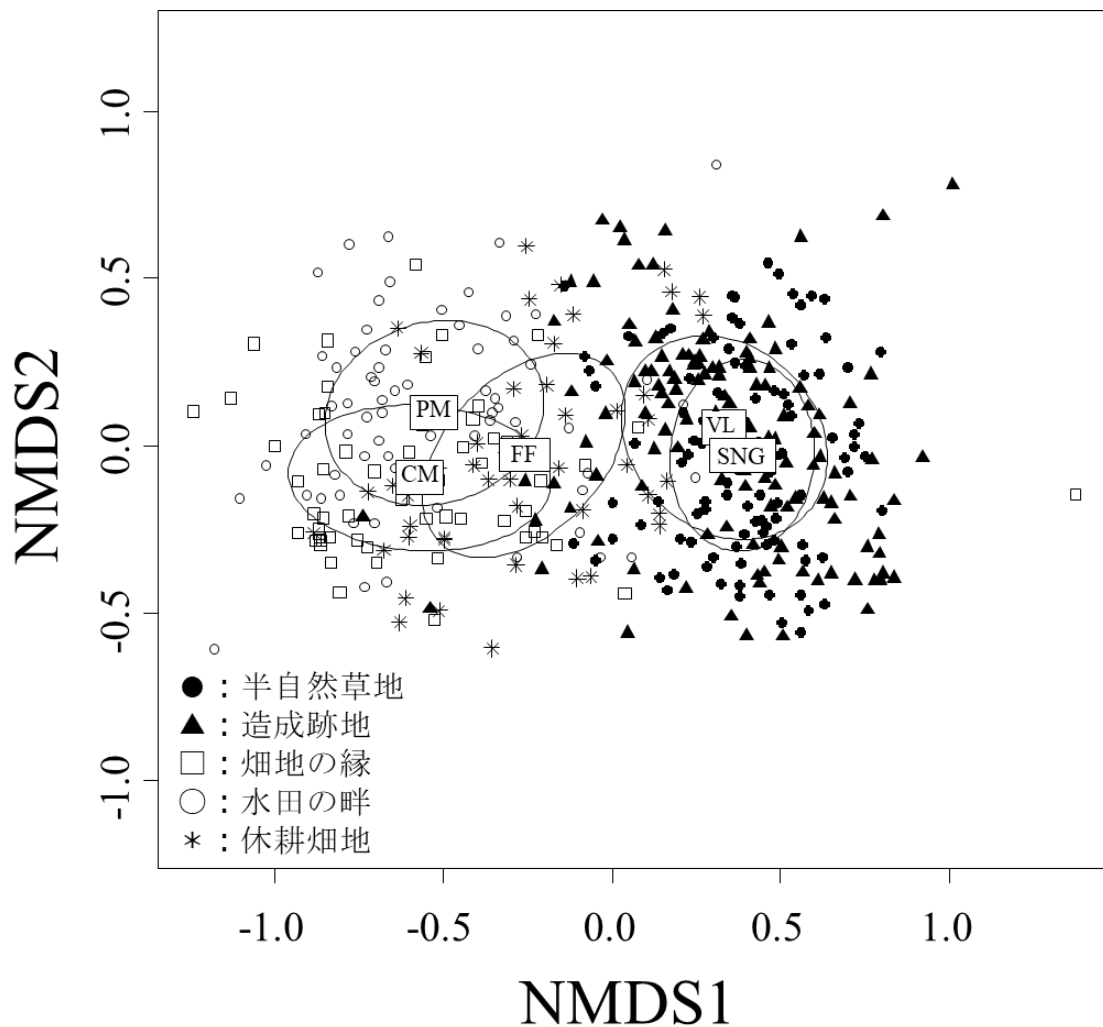


図 2.5 二次草地タイプごとの植物の種組成を NMDS の 2 次元軸上に図示したもの (8 月 -9 月)

視認性向上のため、外れ値が確認された 3 か所のコードラート (休耕畑地×2, 造成跡地×1) は取り除いた

二次草地タイプの略称が記されている四角形は、各二次草地タイプに属するコードラートの NMDS 軸上の重心を示し、周辺の円は標準誤差を示している

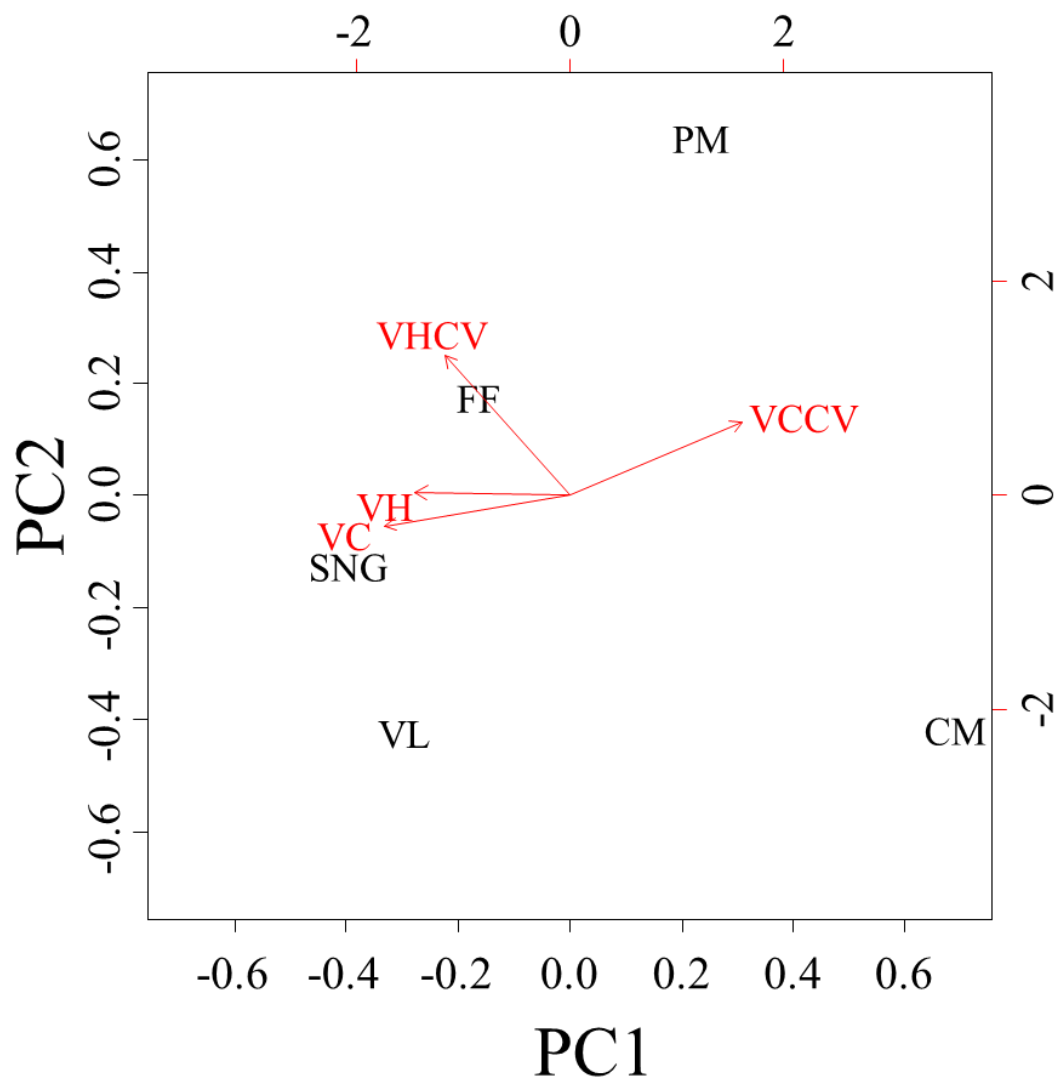


図 2.6 主成分分析の結果確認された各二次草地タイプの植生構造 (8 月 - 9 月)

VH: 植生高, VC: 植被率, VHCV: 植生高の変動係数, VCCV: 植被率の変動係数

表 2.1 調査サイトの基本情報

調査サイトの情報	季節	SNG	VL	FF	CM	PM
サイト数	6月	10	36	31	31	30
	8月－9月	10	38	37	32	33
トランセクトの数	6月	108	128	45	59	63
	8月－9月	102	131	50	60	68
各サイトの平均トランセクト数	6月	10.40	3.56	1.45	1.90	2.10
	8月－9月	10.20	3.62	1.11	1.88	2.06
各サイトの平均トランセクト面積 (m ²)	6月	108.00	41.39	22.58	19.66	24.62
	8月－9月	102.00	40.53	22.16	19.84	23.38
過去に耕作されていたサイトの割合 (%)	6月	20.00	44.44	100.00	現在も利用	
	8月－9月	20.00	50.00	100.00		

SNG : 半自然草地, VL : 造成跡地, FF : 休耕畑地, CM : 畑地の縁, PM : 水田の畔

表 2.2 各二次草地タイプにおけるバッタ類の個体数

種	各二次草地タイプで確認された個体数					合計	出現サイト数
	SNG	VL	CM	PM	FF		
6月							
ショウリョウバッタ	302	460	433	192	75	1462	88
ヒナバッタ	22	42	40	0	19	123	39
クルマバッタモドキ	69	68	168	0	42	347	45
ショウリョウバッタモドキ	247	242	0	0	5	494	23
クルマバッタ	28	23	1	0	1	53	9
ナキイナゴ	10	5	0	0	0	15	5
コバネイナゴ	1	46	4	248	5	304	28
トノサマバッタ*	1	1	1	1	2	6	6
ツチイナゴ*	0	1	1	0	2	4	4
イナゴモドキ*	107	0	0	0	0	107	1
イボバッタ*	0	0	1	0	0	1	1
8月-9月							
ショウリョウバッタ	32	51	49	27	11	170	70
ヒナバッタ	109	196	183	12	93	593	72
クルマバッタモドキ	51	81	242	0	101	475	57
ショウリョウバッタモドキ	570	445	1	0	18	1034	35
クルマバッタ	98	26	0	0	0	124	14
ナキイナゴ*	0	1	0	0	0	1	1
コバネイナゴ	0	12	3	115	6	136	31
トノサマバッタ*	6	14	18	13	5	56	28
ツチイナゴ*	10	46	2	1	31	90	26
イナゴモドキ*	62	0	0	0	0	62	1
マダラバッタ*	0	16	0	0	0	16	3

アスタリスクは解析から除外した種を示す

表 2.3 指標種分析から明らかになった各二次草地タイプにおける指標種 (8月-9月)

SNG, VL		FF, CM, PM	
指標種	IndVal値	指標種	IndVal値
チガヤ	0.635	メヒシバ	0.789
シバ	0.381	エノキグサ	0.282
アオスゲ	0.364	エノコログサ	0.275
メリケンカルカヤ	0.354	スベリヒユ	0.272
セイタカアワダチソウ	0.29	スギナ	0.264
ススキ	0.233	カヤツリグサ	0.212
アズマネザサ	0.226	コニシキソウ	0.198
クズ	0.203	ツユクサ	0.176
メドハギ	0.171	カタバミ	0.168
トダシバ	0.162	オヒシバ	0.138

IndVal 値の上位 10 種を示す (P < 0.05)

第3章 草地におけるバッタ類の個体数の規定要因

3.1 序

第2章の結果から、郊外地域に分布するバッタ類は、半自然草地と造成跡地に分布が限定されるスペシャリスト種と、ほぼすべての草地タイプに分布する生息地ジェネラリスト種に分けられた。生息地スペシャリスト種の分布は草原性植物とも対応していたため、半自然草地と造成跡地において生息地スペシャリスト種の生息に適した環境を維持することは、草原性植物の生息地環境の維持にも貢献しうる。第2章では草地内の植生高と特定のイネ科植物の存在量が生息地スペシャリスト種の分布を規定する可能性が示唆された。それらの局所環境に加えて、生物は周辺の景観要素からも影響を受ける可能性がある。調査地域の半自然草地と造成跡地は森林や農地などによって隔たれパッチ状に分布している。景観内に残されたパッチの総面積の減少や生息地の孤立は、パッチ内の個体群を減少させる可能性がある (Fahrig 2003; Franklin et al. 2002)。また、造成跡地の様な新たに創出された生息地への移入は即座に起きるわけではなく、生息地環境の熟成度 (Rácz et al. 2013; Waldén et al. 2017) や分散制限により (Woodcock et al. 2010)、ふつう時間の遅れを伴う。したがって、都市近郊における草原性生物の保全には、生息地の局所環境に加えて、生息地間の移動のし易さである“連結性”を維持する必要がある (Öckinger et al. 2009)。

生息地間の連結性は生息地周辺のマトリクスから影響を受ける (Taylor et al. 1993)。マトリクスには、は移動への障壁となる要素に加えて、長期間の生息には適さないが、個体の維持に必要な一部の資源が存在することで一時的に利用可能な要素も含まれる (Dunning et al. 1992; Driscoll et al. 2013)。それらを利用できるか否かは、各種の持つ移動能力や特定の環境への選好性など、種の形質に依存する (Ewers & Didham 2006)。従って、マトリクスの影響を考慮した“機能的連結性”への応答は対象種によって異なることが推測される (Öckinger et al. 2012; Prevedello & Vieira 2010; Tschardt et al. 2012; Van Halder et al. 2017)。

機能的連結性に対する生物の応答は、種数や全種を混みにした総個体数について評価されたものが多い (Brückmann et al. 2010; Miller et al. 2015; Rösch et al. 2013)。しかし、種数や総個体数では各景観要素に対する応答の異質性が検出され難いため (Batáry et al. 2007; Krauss et al. 2003)、機能的連結性に対する応答は個々の種を対象に評価すべきである (Betts et al. 2014)。

生息地スペシャリスト種は生息に適した環境の幅が狭いことが予想され (Clavel et al. 2011)、生息地ジェネラリスト種に比べ各環境要因に対してより敏感に応答する可能性がある。本章では、環境要因に対する応答を生息地スペシャリスト—ジェネラリスト間で比較すべく、両者を含むバッタ類 5 種を対象に、半自然草地と造成跡地の局所要因 (草丈・草地イネ科の被度・生息地パッチの面積と維持年数) と景観要因 (周辺の生息地・移動への障壁) に対する各種の個体数の応答を評価した。具体的な仮説は以下の通りである。

- ① 局所要因と景観要因に対する応答は、生息地スペシャリスト—生息地ジェネラリスト間で異なる
- ② 生息地スペシャリスト種の個体数は、草地の維持年数とともに増加する

3.2 方法

3.2.1 調査地および対象種

本章の調査地は半自然草地 10 ヶ所と造成跡地 12 ヶ所の計 22 ヶ所とした (図 3.1)。対象種は第 2 章の結果から生息地スペシャリストまたは生息地ジェネラリストとして特定されたバッタ類のうち、比較的多くの個体が確認されたショウリョウバッタモドキ・クルマバッタ・ショウリョウバッタ・クルマバッタモドキ・ヒナバッタの計 5 種とした。

3.2.2 野外調査

二次草地内に設定した 2m×5m トランセクト上で、バッタ類のカウント調査を行った。各

二次草地の面積や外形が異なっていたため、それらに応じてトラセクトの本数（3 - 14 本）を決定した。カウント調査は、2017 年と 2018 年に幼体期（6 月後半）と成体期（7 月 - 9 月上旬）の 2 時期に計 4 回行った。調査は晴れた風の弱い日を選んで、午前 8 時から午後 6 時半の間に行った。調査中は 1m を 30 秒で歩きながら、細長い棒を使い植生をつついて、バッタ類の個体数を種ごとにカウントした。バッタの移動によるダブルカウントを避けるために、トランセクトは 5m~10m の距離を開けて設定した。

バッタ類のカウント調査と同期間に、草地内の植生調査を行った。トラセクトの中央に 1-m²のコドラートを設定し、バッタ類のカウント調査の直後に植生高（13 ヶ所）と植被率を測定した。また、低木を除く全ての草本植物の被度を記録した。第 2 章で半自然草地と造成跡地の指標種として特定されたススキ・チガヤ・シバ・メリケンカルカヤ・トダシバ・アズマネザサの 6 種を「草地イネ科」と定義し、それらの合計被度を解析に用いた。

3.2.3 生息地面積・維持年数・景観要素の導出

サイトの維持年数は、第 2 章と同様に過去の航空写真から判読した。航空写真は 1946 年～2005 年のものは国土地理院（Geographical Information Authority of Japan [GSI]）、<https://mapps.gsi.go.jp/maplibSearch.do#1>）、2006 年から 2018 年のものは Google Earth を用いた。解析に用いる際は、草地の成立年から 2017 年と 2018 年の中間までの年数を用いた。

景観要因は調査サイト周縁にバッファを発生させ、生息地スペシャリストの生息地として半自然草地と造成跡地、バッタ類の移動への障壁となることが報告されている森林の面積率を算出した（Poniatowski et al. 2016）。市街地もバッタ類の移動の障壁となることが報告されているが（Melliger et al. 2017）、調査地域の市街地には道路沿いや公園に小さな草地的環境が含まれ、明確な障壁として機能しない可能性があることから、ここでは中立なマトリクスとして扱った。バッタ類を対象とした研究では比較的狭い 200m 以内の景観要因に対し応答が検出されているため（Melliger et al. 2017）、本研究ではバッタ類の応答スケールと

して、半径 100m と 500m バッファー内で景観要因を算出した。景観要因とサイト面積は ArcGIS 10.5 と QGIS version 3.10 を用いて、国土数値情報の土地利用データを現在の航空写真を基に修正したものから算出した。

3.2.4 空間自己相関解析

調査したパッチ間の空間自己相関の影響を考慮するため、Legendre and Legendre (2011) を参考に、以下の手順で Moran's eigenvector map (MEM) を算出した：

①：調査パッチの座標をもとにパッチ間の隣接関係を定義し、空間隣接行列（隣接 1, 非隣接 0 のパッチ間行列）を作成した。隣接関係の定義にはドローネ三角網やガブリエルグラフなど、複数の手法があるが、ドローネ三角網は調査範囲の両端のパッチなど、距離が大きく離れたパッチ間にも隣接関係を定義してしまう場合があるため、本研究ではガブリエルグラフを用いた (Bauman et al. 2018)。ガブリエルグラフは特定のパッチ 2 ヶ所を対象に、パッチ間距離を直径とする円内に他のパッチが含まれないように隣接関係を定義する。

②：空間隣接行列を基に、隣接パッチ間に重み付けを行うことで、空間重み付け行列 (Spatial weighting matrix: SWM) を算出した。重みの値はパッチ間の距離を基に以下の式で算出した：

$$1 - d_{ij}/\max(d_{ij})$$

この時、 d_{ij} はパッチ i - j 間の距離を、 $\max(d_{ij})$ は最大のパッチ間距離を示す。

③：②により作成した SWM から、主座標分析 (PCoA) により正の固有値 (空間構造を示す) を持つ固有ベクトルを抽出した。固有ベクトルのうち、距離に対して有意な相関が確認されるものを Moran's I 検定 ($P < 0.01$) によって抽出した (以降 MEM 軸と称する)。その結果、3 つの MEM 軸が抽出され、後の統計解析に用いた。

3.2.5 統計解析

局所要因と景観要因に対するバッタ類の個体数の応答を評価するため、一般化線形混合

モデルを用いた。応答変数には 2017 年～2018 年の各調査回においてトランセクト内でカウントされたバッタ類各種の個体数を用いた。説明変数には、局所要因としてトランセクトレベルの草丈、草地イネ科の被度、調査パッチ面積、調査パッチの維持年数、景観要因、MEM 軸を用いた。さらにパッチをランダム効果とした。調査は複数の期間に行ったため、調査回をランダム切片として加えた。

解析の前に、説明変数間の相関を Spearman の相関係数を用いて評価し、高い相関 ($r > 0.4$) が確認された変数は同じモデルには含めなかった。また、説明変数は全て平均 0、分散 1 に標準化したものを用いた。

目的変数である個体数にはゼロデータが多く、通常のポアソン分布では過分散が想定されたため、解析はゼロ過剰ポアソン分布モデルを用いてベイズ法によるパラメーターの推定を行った：

$$Y \sim \text{Poisson}(\mu)$$

$$\mu = \lambda \times z + 0.00001$$

$$z \sim \text{Bernoulli}(\text{psi}) \quad \text{psi} \sim \text{uninf}(0,1)$$

$$\log(\lambda) = \alpha + \beta_i \times X_i + \varepsilon$$

$$\alpha \sim N(\alpha_2, \sigma^2) \quad \sqrt{\sigma^2} \sim \text{uninf}(0,100)$$

$$\alpha_2 \sim N(0, \sigma^{2'}) \quad \sqrt{\sigma^{2'}} \sim \text{uninf}(0,100)$$

$$\varepsilon \sim N(0, \sigma^{2''}) \quad \sqrt{\sigma^{2''}} \sim \text{uninf}(0,100)$$

このモデルでは、バッタ類の平均個体数 μ が線形予測子 λ と出現率 z の積で表されている。 0.00001 はポアソン分布のパラメーターである μ が 0 になることを回避するために加えた。 β_i は説明変数 X_i の回帰係数、 ε は誤差項を示す。調査は複数の時期に行っているため、切片 α は調査時期ごとに変動するランダム切片とした。

事前分布に関して、出現率 z のパラメーター psi の事前分布には 0~1 の値をとる無情報事前分布を与えた。ランダム切片 α は平均 α_2 、分散 σ^2 の正規分布に従うものとした。正規分布の

パラメーターに関しては、標準偏差 $\sqrt{\sigma^2}$ について平均 0、分散 100 の無情報事前分布を指定した。 α_2 は平均 0、分散 $\sigma^{2'}$ の正規分布に従うものとし、超パラメーターとして標準偏差 $\sqrt{\sigma^{2'}}$ に平均 0、分散 100 の無情報超事前分布を指定した。誤差項 ε は平均 0、分散 $\sigma^{2''}$ の正規分布に従うものとし、パラメーター $\sqrt{\sigma^{2''}}$ に平均 0、分散 100 の無情報事前分布を指定した。

事後分布の推定には、R-3.6.0 と JAGS 4.20 を用いて、Malkov chain Monte Calo (MCMC) 法により行った。4 つの独立な chain それぞれから、事前分布に基づくランダムな初期値を発生させ、パラメーター推定を 50000 回繰り返した。初期値の影響を排除するため、最初の 25000 回は切り捨て、残りの 25000 回から 5 回おきに推定値を抽出したものを事後分布とした。パラメーターの収束判定は Rhat 値 (< 1.01) を用いて行った。

WAIC を用いてより節約的なモデルを選択し、ベストモデルに含まれる説明変数の回帰係数の 95%信用区間を求めた。ベストモデルの説明変数との相関が大きく、同じモデルに含めることが出来なかった説明変数に関しては、その変数が含まれる全てのモデルにおいて、以下の①②を同時に満たす場合は対象種の個体数にとって意味のある説明変数とした：①他の変数の組み合わせを固定してその変数を抜くと WAIC の値が 2 以上高くなり、②回帰係数の 95%信用区間が常にゼロを跨がず、その符号も変化しない。

3.3 結果

全調査期間を含めて 5151 個体の対象種が記録された (表 3.1)。最も個体数の多かった種はショウリョウバッタモドキ (2688 個体) で、全体の約 52%を占めていた。次いでショウリョウバッタ (1266 個体; 約 25%)、ヒナバッタ (494 個体; 約 10%) となった。各種の個体数はカウント時期ごとに変動し、ショウリョウバッタモドキ・クルマバッタ・クルマバッタモドキ・ヒナバッタには幼体期から成体期にかけてカウント数の増加が確認された (表 3.1)。これは翅の発達した成虫が採餌や繁殖の際に活発に動くことで、カウントされ易くなったことが原因と考えられる。

モデル選択の結果、局所要因と景観要因に対する応答は個々の種で異なったが、全ての対象種で植生高の標準化回帰係数の値が景観要因に確認されたものよりも高く、対象種の個体数は局所要因によって強く規定される可能性が示された（図 3.2, 表 3.2）。

生息地スペシャリストのショウリョウバッタモドキでは、草丈と草地イネ科の被度に正の応答、100m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に弱い正の応答、100m 以内の森林率に負の応答が確認された（図 3.2a）。同じくスペシャリストのクルマバッタでは、草丈に強い負の応答、草地イネ科の被度に弱い正の応答、パッチの維持年数に正の応答、100m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に正の応答が確認された（図 3.2b）。

維持年数に対する応答が移入の遅れによる可能性を明らかにするため、まず平均的な維持年数が異なる半自然草地と造成跡地間で上記 2 種の個体数を比較した。その結果、ショウリョウバッタモドキは造成跡地にも多くの個体が分布していたのに対し、クルマバッタの分布は半自然草地に偏る傾向が確認された（図 3.3）。そこで、クルマバッタに関してデータを半自然草地と造成跡地に分け、ベストモデルと同じ説明変数を用いて再度 GLMM を行った。その結果、造成跡地のデータを用いた場合にのみ、パッチの維持年数への正の応答が確認された（図 3.4）。

以上から、生息地スペシャリスト間にも、局所環境に対する応答の違いが確認された。景観要因に対しては、両種ともに比較的狭い 100m 以内の連結性から正の影響を受けており、またショウリョウバッタモドキでは 100m 以内の森林が移動への障壁となる可能性が示された。

生息地ジェネラリストのショウリョウバッタでは、草丈に強い負の応答、草地イネ科の被度に正の応答、パッチの維持年数に負の応答が確認され、景観要因への応答は確認されなかった（図 3_2c）。クルマバッタモドキにはベストモデルと競合するモデルが 1 つ確認された（WAIC の差 < 2）（図 3.2d,d2）。クルマバッタモドキは草丈に強い負の応答、パッチ面積に正の応答、500m 以内の森林率に正の応答が確認された。ヒナバッタにはベストモデルに加

えて、競合するモデルが2つ確認された (WAIC の差 < 2) (図 3.2 e, e2, e3)。ヒナバッタは草丈に強い負の応答、パッチ面積に正の応答、パッチの維持年数に弱い負の応答、500m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に正の応答、500m 以内の森林率に負の応答が確認された。

以上から、生息地ジェネラリスト種も環境要因に対する応答が種間で異なることが示された。景観要因への応答は 500m 以内で確認され、生息地スペシャリスト種に比べて広いスケールの影響を受けることが示された。

空間自己相関については、全ての対象種において、いずれかの MEM 軸 (図 3.5) との有意な関係が確認された (図 3.2)。そこで、MEM 軸と環境要因との相関を調べた結果、MEM2 にのみ、草刈り頻度とパッチの維持年数との強い正の相関が確認された ($r > 0.38$) (表 3.3-4)。MEM2 の値の空間分布から、強い空間自己相関を示す3つのグループが確認された (図 3.6a)。各グループ間で草刈り頻度と維持年数を比較した結果、草刈り頻度が高く、維持年数も比較的長いパッチが固まって分布していることが明らかになった (図 3.6b,c)。以上から、MEM2 との正の関係が確認されたクルマバッタ・ショウリョウバッタ・クルマバッタモドキは、好適な生息地が景観内で集中して分布することで、局所的な個体数が底上げされている可能性がある。

3.4 考察

本章では、開発の進行する郊外地域において、半自然草地と造成跡地に出現するバッタ類5種を対象に、局所要因と景観要因に対する個体数の応答を評価した。その結果、予想に反して、局所要因への応答は生息地スペシャリストであっても種間で異なり、それぞれ異なるマイクロハビタットを利用していることが示された。草地の維持年数に対しては、生息地スペシャリスト種のクルマバッタでのみ正の応答が確認された。景観要因に対する応答は、生息地スペシャリスト種と生息地ジェネラリスト種の両方に確認され、生息地スペシャリスト

種が 100m 以内で、生息地ジェネラリスト種が 500m 以内で応答していた。これらの結果は、生息地スペシャリスト—ジェネラリストに関わらず、バッタ類の個体数がそれぞれ異なる環境要因によって規定されることを示している。以下に各環境要因への応答に関して考察する。

3.4.1 局所要因に対するバッタ類の応答

バッタ類の個体数は局所要因によって強く規定されている可能性が示された。局所要因の中でも植生高への応答は全ての対象種で確認された。特筆すべきは、生息地スペシャリスト種間で応答の方向性が異なったことである (図 3.2a,b)。ショウリョウバッタモドキが植生高に対し正の応答を示した一方で、クルマバッタは強い負の応答を示した。これは種間の行動の違いによって生じた可能性がある。2019 年に両種の幼体を用いて行った観察実験において、ショウリョウバッタモドキは常に宿主植物上に留まり、移動の際も植物間をジャンプして移動していたのに対し、クルマバッタは頻繁に地面に降り、歩いて植物間を移動するといった行動の違いが観察されている (図 S1; 表 S1)。半自然草地や造成跡地に優占する草地イネ科は、ススキやチガヤなど、比較的植生高が高い種で構成されている。ショウリョウバッタモドキはそれらの植物体の上を生活の場とし、植生高の高い場所に出現したと推測される。一方、クルマバッタの植生高に対する強い負の応答は、ジェネラリスト種と共通しており、バッタ類で一般的にみられる微環境への選好性を示している。海外の先行研究では、バッタ類は体温調節や産卵地選定のため、裸地や遷移の初期段階など、特定の植生に対して選好性を持つことが明らかになっている (Fartmann et al. 2012; Joern 1982; Wunsch et al. 2012)。以上から、確認されたバッタ類の植生高に対する応答は、各種の系統的な特徴を反映していると推測される。

草地イネ科の被度に対し、生息地スペシャリスト 2 種と生息地ジェネラリスト種のショウリョウバッタに正の応答が確認された (図 3.2)。これは餌資源量に対する応答を示してい

ると推測される。調査した半自然草地と造成跡地に分布するイネ科植物は、ほぼ「草地イネ科」によって占められており、平均的にイネ科全体の約 90%を占めていた。上記 3 種は餌資源量に応じて個体数が増加したと推測される。他のジェネラリスト 2 種は、食性の幅が広いが、草地イネ科のイネ科植物を主な餌としているのかもしれない。

生息地パッチの維持年に関しては、クルマバッタで造成跡地の年数に対して負の相関、つまり移入の遅れが確認されたのに対し、ショウリョウバッタモドキでは維持年数との関係は確認されなかった（図 3.2ab, 図 3.4）。この要因として、生息地スペシャリスト間で草地環境への依存度や、マトリクス内の移動のし易さが異なっていたことが想定される。新たな生息地における種の定着の遅れは、周辺の個体群からの分散制限や（Johnson et al. 2018; Woodcock et al. 2010）、生息地環境が未熟な場合に生じる（Rácz et al. 2013; Waldén & Lindborg 2016）。クルマバッタには半自然草地への分布の偏りが確認されたことから（図 3.3）、ショウリョウバッタモドキに比べ、草地環境への依存度が高かった可能性がある。また、ショウリョウバッタモドキはクルマバッタに比べ、植生高の高い草地も利用可能であるため、マトリクス内の道路沿い等に成立する小さな草地も移動経路として、速やかに造成跡地に移入した可能性がある。一方、生息地ジェネラリストのショウリョウバッタとヒナバッタにはパッチの維持年数に対する弱い負の応答が確認された（図 3.2 c,e）。これは長く維持された草地で個体数が減少するという傾向を示しており、妥当な解釈が困難である。個体数と維持年数との散布図に明確な関係性が視認できないことから、実際の因果関係はない可能性がある。

3.4.2 景観要因に対するバッタ類の応答

生息地スペシャリスト種と一部の生息地ジェネラリスト種に、連結性とマトリクスに対する応答が確認された（図 3.2）。生息地スペシャリスト種のショウリョウバッタモドキとクルマバッタでは、100m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に対して正の応答が確認され

たことから、周辺からの移入によって個体数が底上げされていると推測される。ショウリョウバッタモドキに関しては、100m 以内の森林率に対する負の応答も確認された(図 3_2a)。森林がバッタ類の移動への障壁として機能的連結性を低下させる例は先行研究においても示されており (Poniatowski et al. 2016)、ショウリョウバッタモドキは 100m 以内の森林によって移動が阻害されている可能性がある。

生息地ジェネラリスト種はヒナバッタに 500m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に対する正の応答と、500m 以内の森林率に対する負の応答が確認された(図 3_2e1~3)。クルマバッタモドキにも 500m 以内の森林率へ正の応答が確認されたが、その要因は不明である(図 3.2d1-2)。ヒナバッタにのみ明瞭な景観要因への応答が確認された理由は不明だが、体サイズや移動能力など、他種との形質の違いが影響した可能性がある (Ewers & Didham 2006)。

以上から、バッタ類は機能的連結性に対してそれぞれ異なる応答を示すことが明らかとなった。機能的連結性に対する生息地スペシャリスト種と生息地ジェネラリスト種の応答は、多くの先行研究において種数や総個体数を対象に行われている (Brückmann et al. 2010; Miller et al. 2015; Öckinger et al. 2012 Rösch et al. 2013)。そうした研究には、結果として生息地スペシャリストに種にも生息地ジェネラリスト種にも景観要因への応答が確認されないものがある (Krämer et al. 2012; Löffler & Fartmann 2017)。それらの結果は、対象種間の応答の異質性によって種数や総個体数の応答が検出されない可能性がある。複数種の保全を目的とする場合、個々の種を対象とした評価は重要な知見をもたらすに違いない (Betts et al. 2014; Ewers & Didham 2006)。

3.4.3 バッタ類の分布を規定する複数の空間スケール

本章の結果、バッタ類の個体数に空間自己相関が確認された。空間自己相関のうち、MEM2 は長く維持され、草刈りが頻繁に行われているパッチが集中して分布する傾向を表してい

た(図 3.6)。この生息地パッチの配置は、局所スケールでバツタ類の個体数を底上げしている可能性がある。特筆すべきは、バッファ解析において 100m 以内の連結性に正の応答が確認されたクルマバツタが、MEM2 で示されるより広いスケール(約 500m~1km)の生息地の配置にも応答したことである。これは、クルマバツタの個体数が 2 つの空間スケールの生息地ネットワークによって規定されることを示唆している。これはメタ個体群生態学や景観生態学の分野でもあまり注目されてこなかった発見である。今後の生息地スペシャリスト種の保全には、通常が生息地間の連結性に加えて、こうした生息地ネットワーク内の階層構造を意識する必要があるだろう。

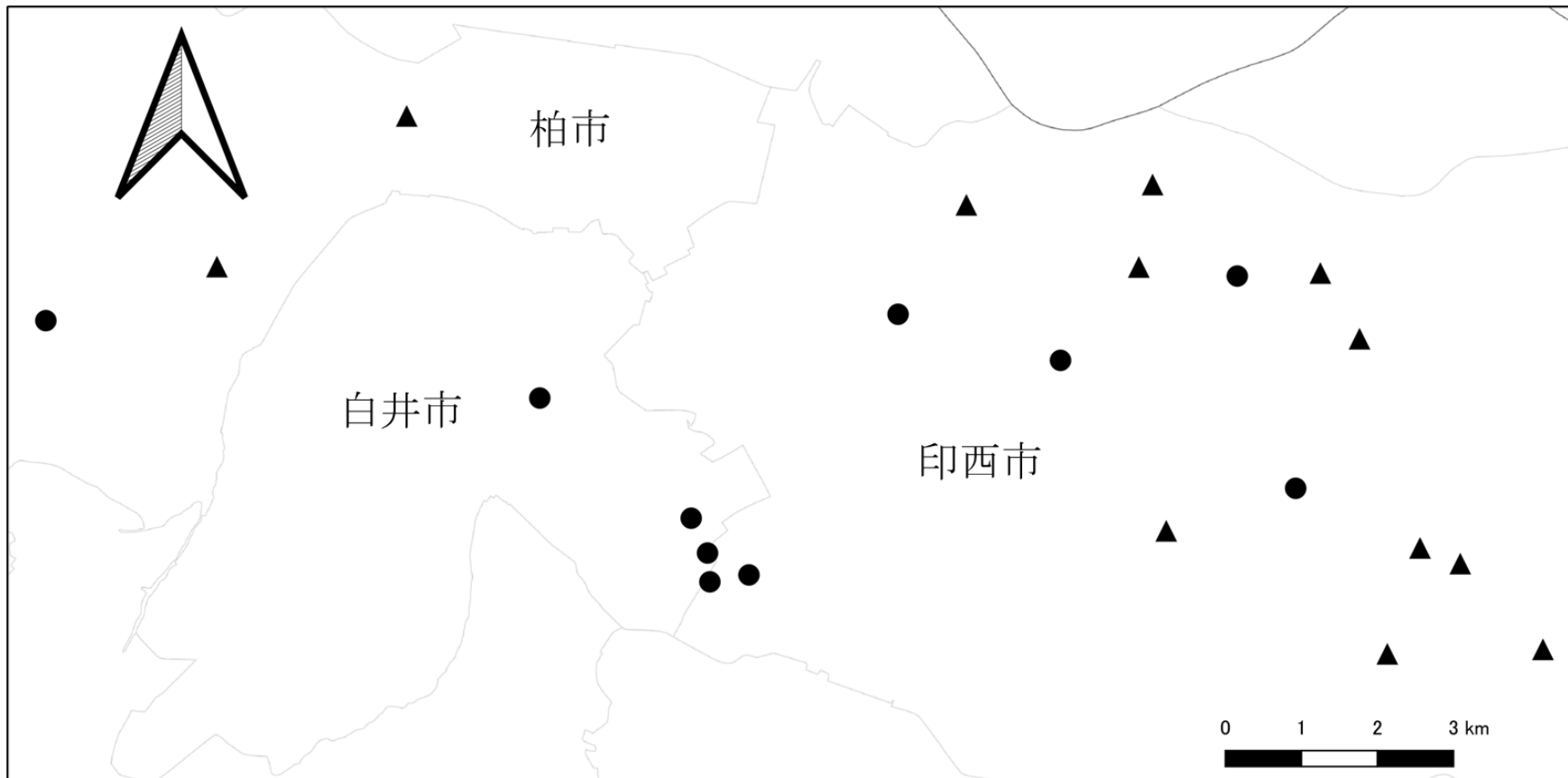


図 3.1 調査サイト

● : 半自然草地, ▲ : 造成跡地

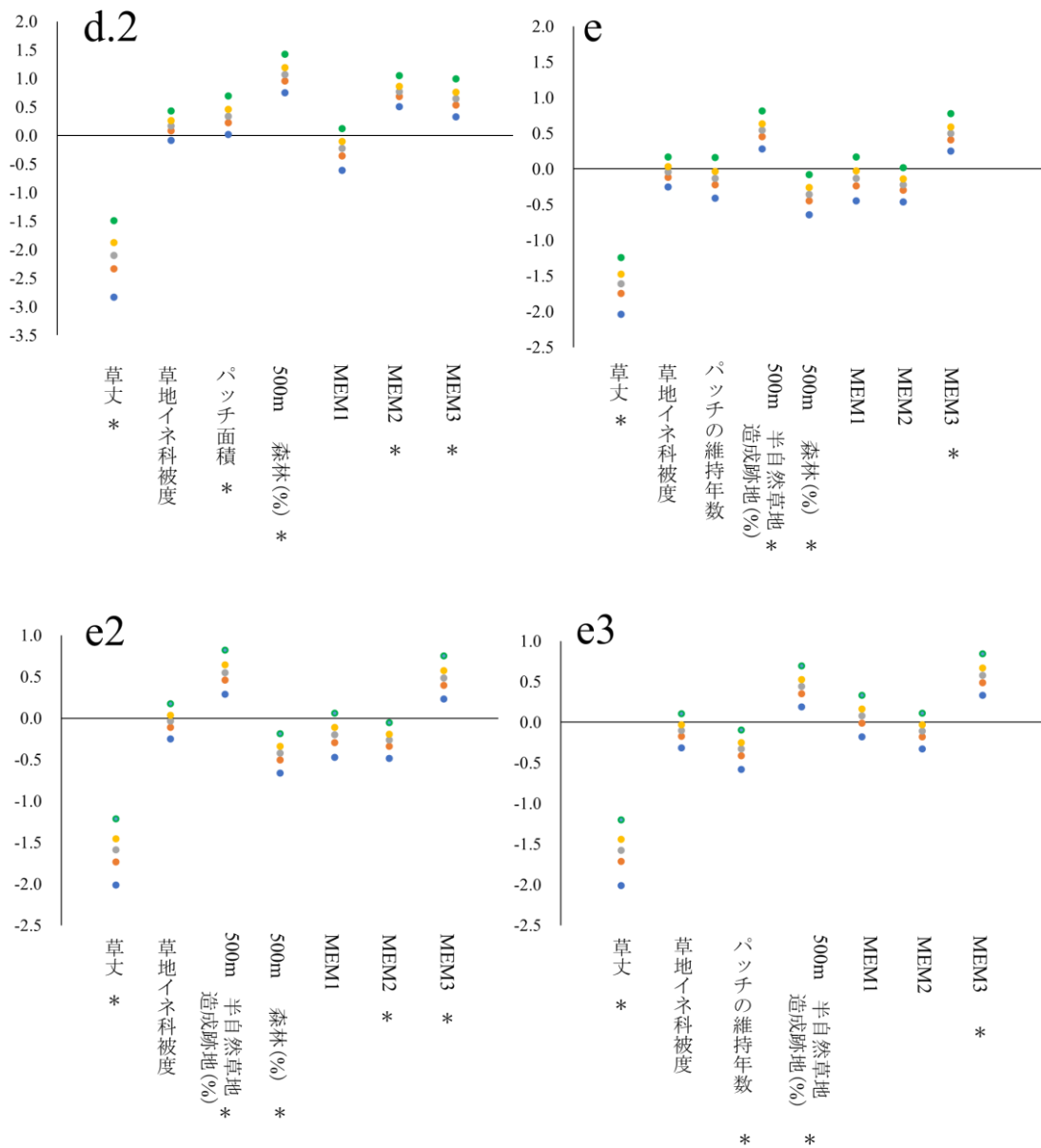


図 3.2; GLMM 解析結果

目的変数：各バタ類の個体数

a; ショウリョウバタモドキ, b; クルマバタ, c; ショウリョウバタ, d; クルマバタモドキ, e & e.2; ヒナバタ

* : 回帰係数の推定値の 95%信用区間が 0 を跨がなかったもの

・ : 回帰係数の推定値の 95%信用区間がわずかに 0 を跨いだもの

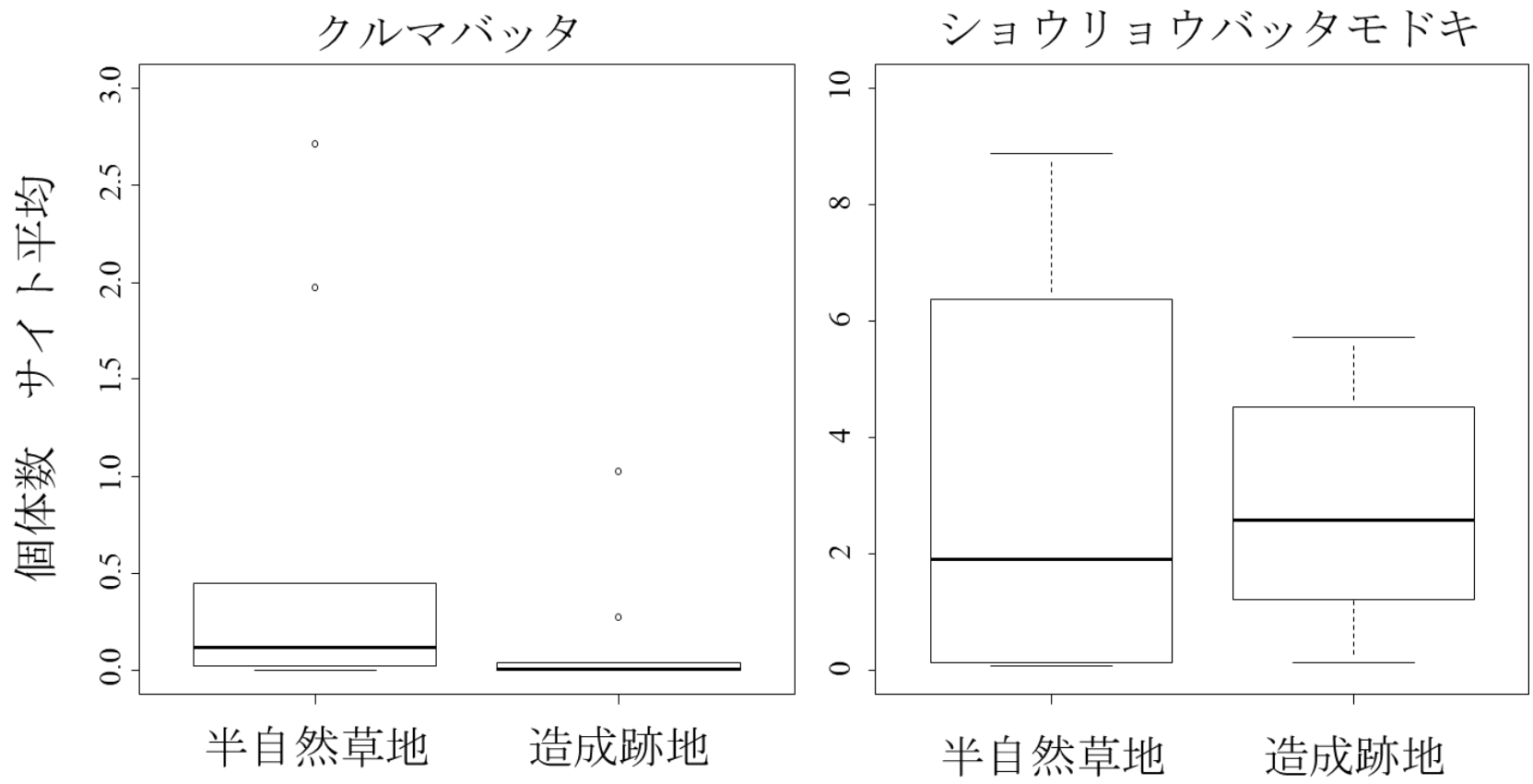


図 3.3; 半自然草地と造成跡地におけるクルマバッタとショウリョウバッタモドキの個体数の分布

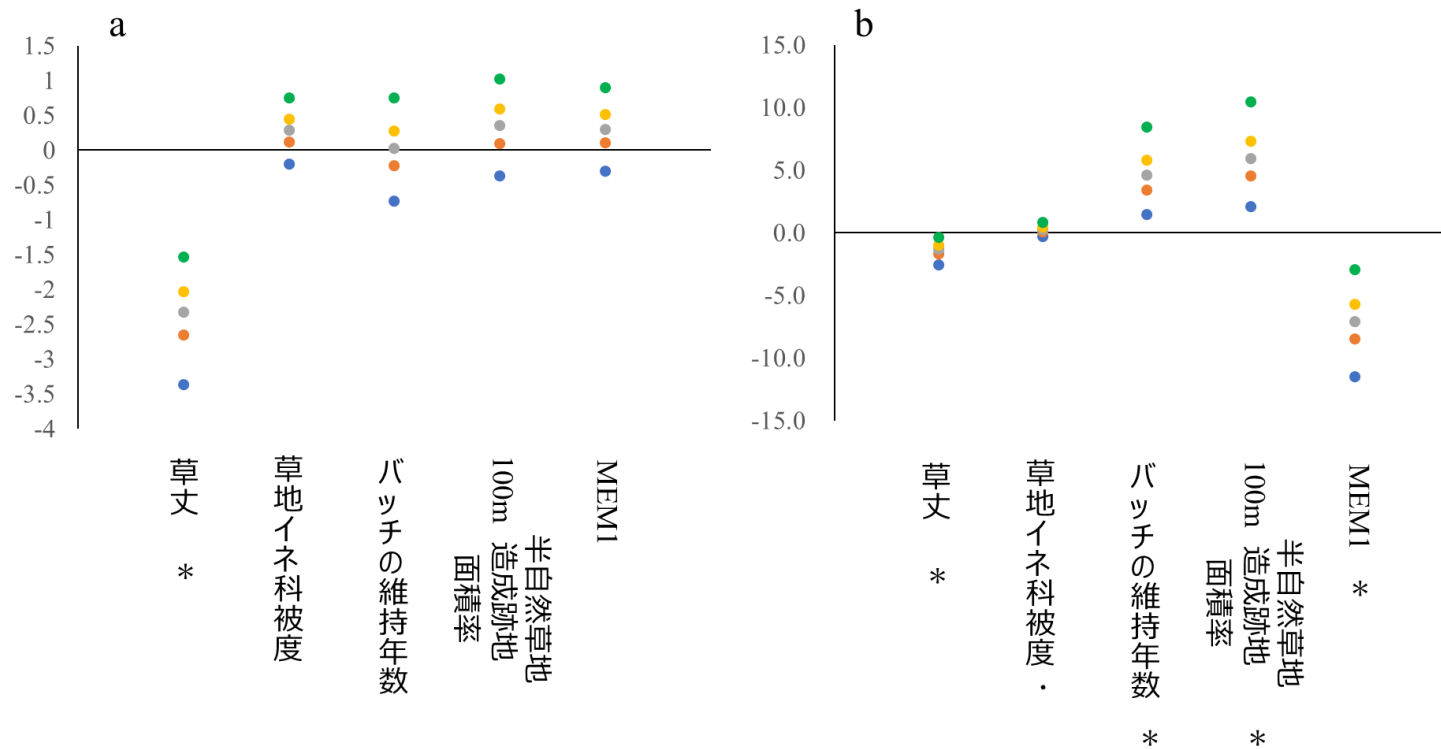


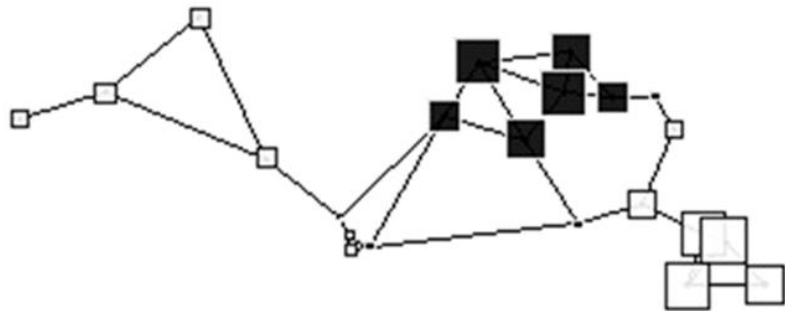
図 3_4 クルマバツタの個体数と環境要因の GLMM

a: 半自然草地のデータを用いたもの、b: 造成跡地のデータを用いたもの

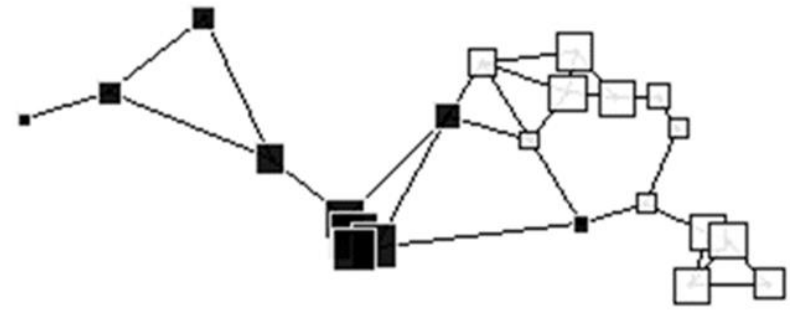
モデルは各バツタ類の解析に用いたものと同じで、説明変数にはクルマバツタのベストモデルに含まれた変数を用いた

MEM は半自然草地と造成跡地について新たに算出したものを用いた

MEM1



MEM2



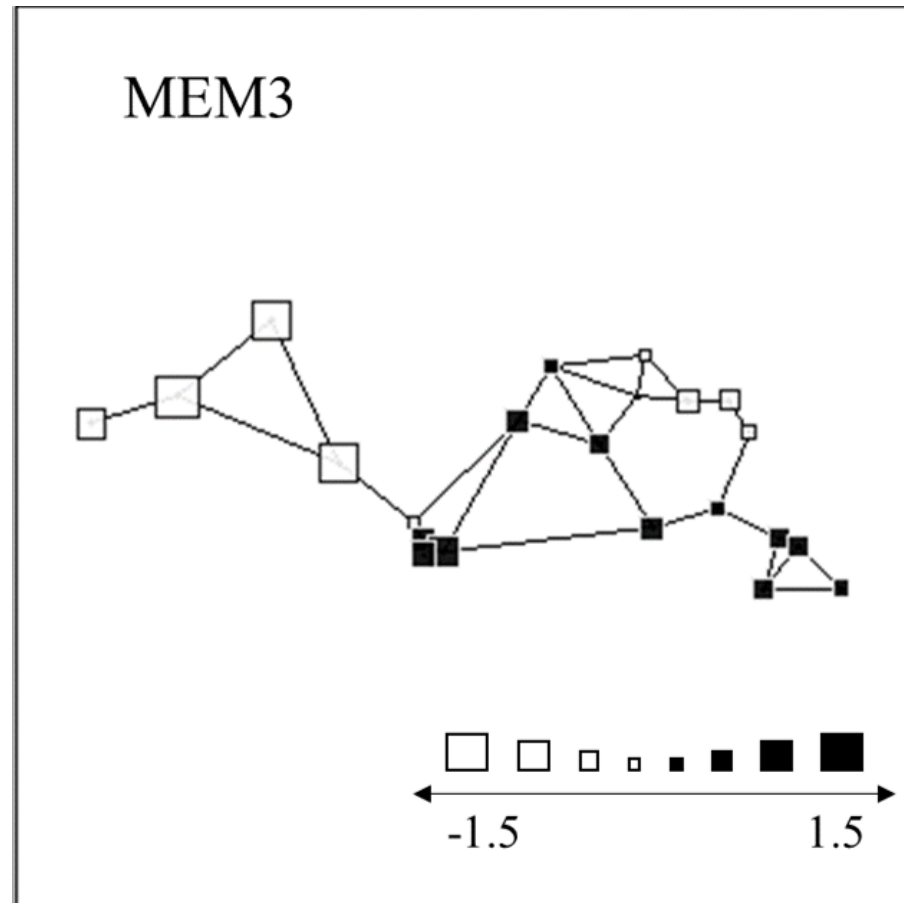
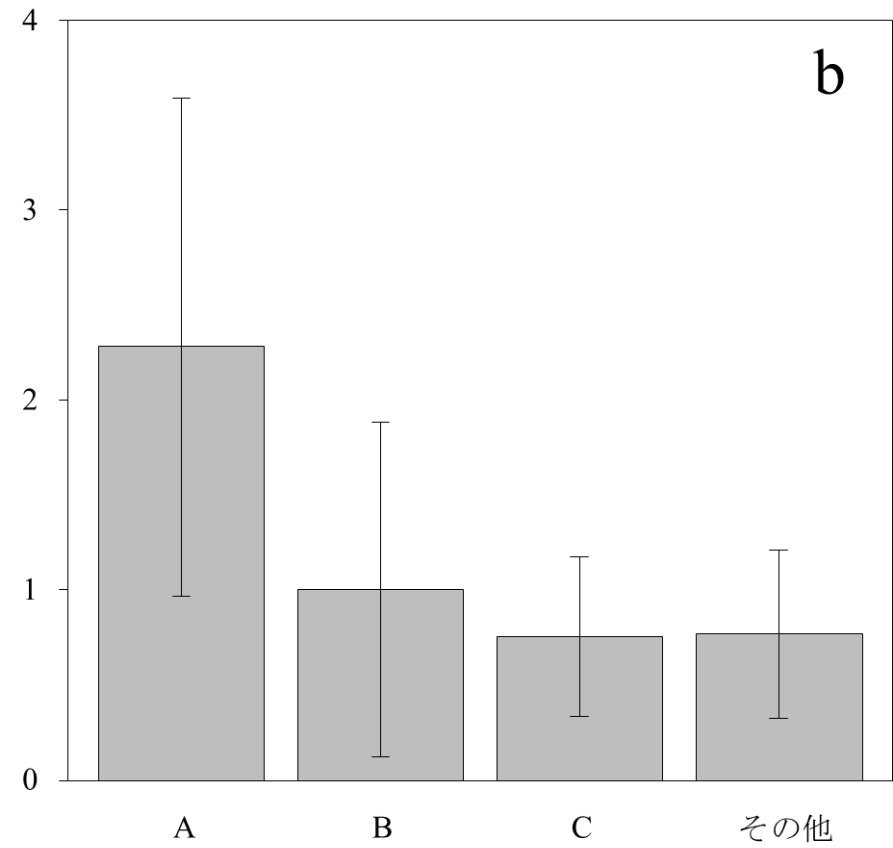
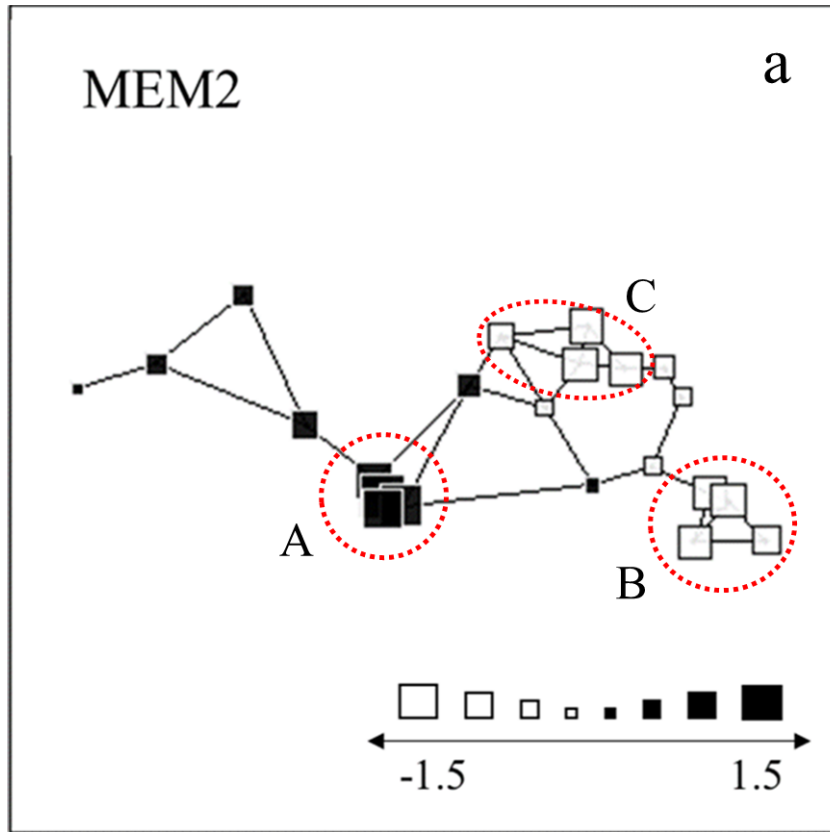


図 3.5 MEM 軸

■ : 正の空間自己相関, □ : 負の空間自己相関



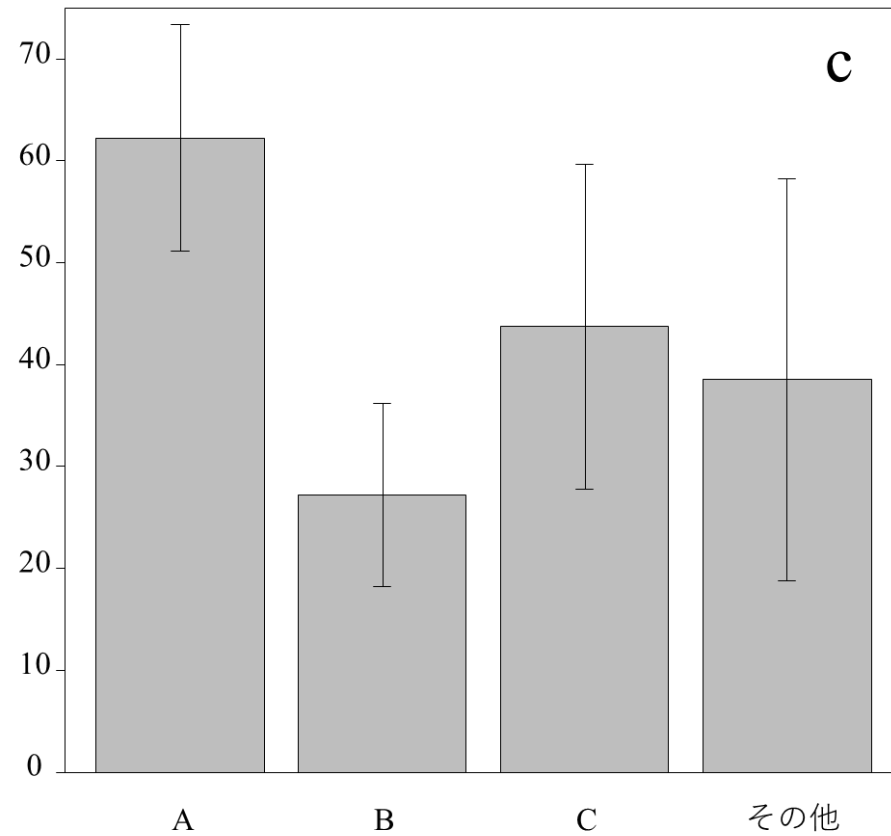


図 3.6 草刈頻度と維持年数の空間自己相関

b: 草刈り頻度, c: パッチの維持年数 : それぞれ各グループの平均値の比較を示し、バーは標準偏差を示す

グループ A~C は MEM2 の内、比較的大きな空間自己相関が確認されたパッチの集まりで、その他はグループに含まれなかったパッチ

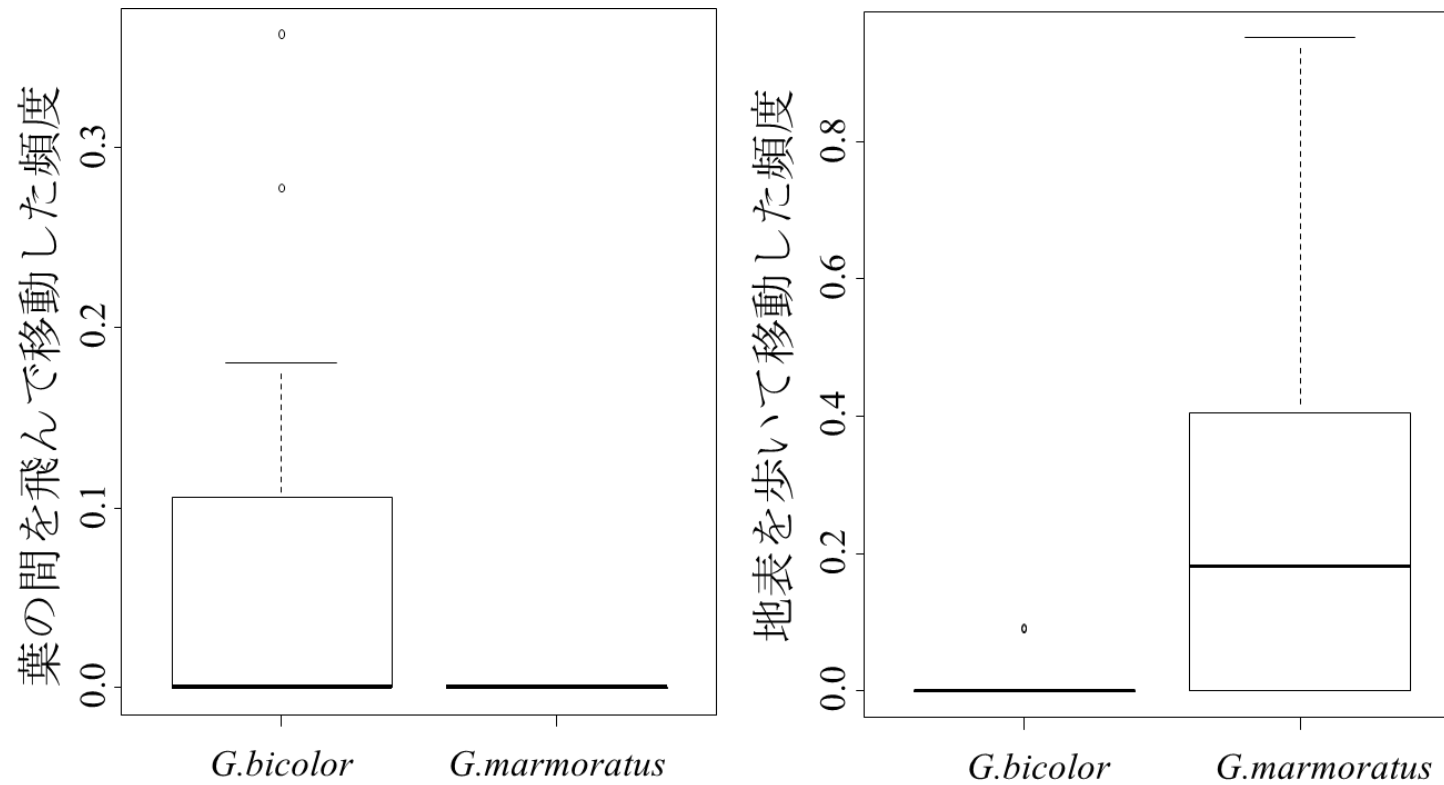


図 S1 2019 年に行ったバッタの行動実験の結果

ショウリョウバッタモドキ (*G. bicolor*) とクルマバッタ (*G. marmoratus*) の幼体を 6 個体ずつ、2 日～4 日間ずつ日中の行動を観察

表 3.1 バッタ類のカウント個体数

種	2017		2018		2017&2018	2017&2018	
	幼体期	成体期	幼体期	成体期	合計	幼体期	成体期
ショウリョウバッタモドキ	254	991	465	978	2688	359.5	984.5
クルマバッタ	83	72	50	123	328	66.5	97.5
ショウリョウバッタ	418	144	639	65	1266	528.5	104.5
クルマバッタモドキ	75	121	92	87	375	83.5	104
ヒナバッタ	24	207	46	217	494	35	212

表 3.2 GLMM 解析結果

種	植生高	草地イネ科被度	パッチ面積	パッチの維持年数	半自然草地造成跡地面積率	森林率	MEM1	MEM2	MEM3	WAIC Null model - Best model
<i>G.bicolor</i>	↗	↗	→		↗	↘	→	↘	→	153.318
<i>G.marmoratus</i>	↘	↗		↗			↘	↗	↘	139.583
<i>A.cinerea</i>	↘	↗		↘			→	↗	↘	248.567
<i>O.infernalis</i>	↘	→	↗	→		↗	→	↗	↗	153.052
<i>O.infernalis 2</i>	↘	→	↗			↗	→	↗	↗	153.289
<i>C.biguttulus</i>	↘	→		→	↗	↘	→	↘	↗	129.825
<i>C.biguttulus 2</i>	↘	→			↗	↘	→	↘	↗	1101.087
<i>C.biguttulus 3</i>	↘	→		↘	↗		→	→	↗	1101.888

矢印は応答の方向性を示す。

横矢印はベストモデルには含まれたが、回帰係数の 95%信用区間が 0 を跨いだもの。

表 3.3a MEM 軸と環境要因との相関係数

MEM	植生高	草地イネ科被度	パッチ面積	草刈り頻度	パッチの維持年数	100m以内半自然草地造成跡地(%)	100m以内森林(%)	500m以内半自然草地造成跡地(%)	500m以内森林(%)
MEM1	0.113	-0.002	0.140	-0.030	0.324	-0.168	-0.108	0.230	-0.202
MEM2	-0.095	0.090	0.059	0.384	0.419	0.002	0.275	0.192	-0.170
MEM3	-0.160	0.036	0.004	0.328	0.210	-0.151	0.093	0.224	-0.098

表 3.3b MEM2 と草刈り頻度 (A) と維持年数 (B) との単回帰の結果

A	Estimate	Std. Error	t value	P値
切片	-0.683	0.296	-2.304	0.032 *
草刈頻度	0.630	0.213	2.964	0.008 **

B	Estimate	Std. Error	t value	P値
切片	-0.849	0.512	-1.660	0.113
維持年数	0.020	0.011	1.815	0.085 .

第4章 餌資源の質はバッタ類の分布を規定するか

4.1 序

第2章では、都市近郊において生息地スペシャリスト種のバッタ類が半自然草地と造成跡地に偏って分布することが明らかとなった。バッタ類の分布に偏りが生じた要因の一つとして、餌植物の分布が挙げられる。餌植物の利用可能性はチョウ類などに代表される植食者の生息地を規定する重要な要因である (Dennis et al 2003, 2012)。利用可能な餌資源の幅が広い種は狭い種に比べ、より広い分布を示す傾向がある (Slove & Janz 2011)。我が国に分布するバッタ類の多くは幅広いイネ科植物を利用し、里山から都市近郊に至るまで広く分布する (日本直翅目学会 2006)。しかし、植食者にとって全ての餌植物が餌として等価とは限らない。幅広い餌植物を利用可能な種であっても、餌植物の種内、または種間で窒素などの栄養塩含有率に差がある場合、利用した際の生存率や体重変化率 (パフォーマンス) は異なる (Cease et al 2012; Craig & Ohgushi 2002; Schade et al. 2003)。餌植物に対するバッタ類のパフォーマンスの違いは、害虫防除の観点から研究されており、植物体内の C:N など、特定の栄養塩バランスがポテンシャルに作用することが明らかになっている (Bernier et al 2005; Cease et al 2012; Joern & Behmer 1997; Raubenheimer & Simpson 2003)。また、植食性昆虫のパフォーマンスには、葉の硬度の様な物理的形質も影響する (Mir et al 2019)。バッタ類の餌植物であるイネ科は成長過程でケイ素を葉内に蓄積し、硬度を増すことで植食者に対する物理的防御戦略をとることが明らかになっている (Ma & Yamaji 2006; Mir et al 2019)。栄養塩比率と同様に、物理的防御形質は種間で異なる場合もあれば、生育環境によって植物種内で異なる場合もある (Mir et al 2019)。景観内の植物の分布や植物体内の栄養塩含有率は、攪乱や施肥など、土地利用に応じて容易に変化する (Cease et al 2012; Nagata & Ushimaru 2016; Schade et al. 2003; Teutsch 2004; Yuan et al. 2016)。さらに、バッタ類を含む直翅目は、植物の種組成に応じて分布する種が異なることが明らかになっている (Fartmann et al 2012; Masloski et al 2014; Stoner & Joern 2004)。従って、バッタ類は餌植物の土地利用タイプに対する応答に応じて分布が決まっている可能性がある (Cease et al 2012; Trisnawati, Tsukamoto & Yasuda 2015; Zhu et al 2020)。

我が国において、バッタ類の分布をその餌植物に対するパフォーマンスの観点から明らかにした研究はイナゴで知られている。Trisnawati, Tsukamoto & Yasuda (2015) は水田への施肥がイネの窒素含有率を介してイナゴの個体数を伝統農法に比べて慣行農法の水田で増加させることを示した。これは餌植物種内の質の差に着目した研究例である。一方で、個別の餌植物種に対するバッタ類のパフォーマンスの違いとバッタ類の分布との関係は不明の

ままである。第3章では、半自然草地と造成跡地を特徴づけるススキ・チガヤ・シバ・メリケンカルカヤ・アズマネザサの合計被度に対して、生息地スペシャリスト種の個体数に正の応答が確認された。生息地スペシャリスト種のバッタ類では、一部のイネ科植物が餌としてのパフォーマンスが高い場合、それらのイネ科植物が土地利用の変化によって消失することで、生息地スペシャリスト種の個体数は減少する可能性がある。

第4章では、生息地スペシャリスト種のショウリヨウバッタモドキとクルマバッタ、生息地ジェネラリスト種のショウリヨウバッタとクルマバッタモドキを対象に、草地性の種と畑地イネ科を含むススキ・チガヤ・シバ・メリケンカルカヤ・メヒシバ・エノコログサについて、バッタ類のパフォーマンスを室内実験により比較した。具体的な仮説は以下のとおりである。

仮説1: 生息地スペシャリスト種は畑地イネ科よりも草地性のイネ科植物を与えた場合に生存率と体重変化率が高くなる。

仮説2: 生息地ジェネラリスト種は与えたイネ科植物種間で生存率も体重変化率も変わらない。

4.2 方法

4.2.1 対象種と餌植物候補

本章で対象とするバッタ類は、第2章の結果から生息地スペシャリスト種または生息地ジェネラリスト種として特定された種のうち、比較的個体数の多かったクルマバッタ (*Gastrimargus marmoratus*)・ショウリヨウバッタモドキ (*Gonista bicolor*)・ショウリヨウバッタ (*Acrida cinerea*)・クルマバッタモドキ (*Oedaleus infernalis*) の4種とした。対象種のうち、クルマバッタとクルマバッタモドキは比較的近縁な属であり (Ma et al 2009)、ショウリヨウバッタモドキが最も系統的に離れている (Amorim et al 2020)。

餌植物候補は第2章の指標種分析の結果、半自然草地・造成跡地と農用地周辺の二次草地の指標種として特定された種の中から、被度が比較的高かい (平均被度 > 5%) のものを選んだ。半自然草地と造成跡地の指標種に関しては種数が多かったため、系統的に離れたものや、在来種と外来種を含む様に選定した。その結果、半自然草地+造成跡地の餌植物候補としてススキ、チガヤ、シバ、メリケンカルカヤを、農用地周辺の二次草地の餌植物候補としてメヒシバを用いた。被度は低かったが (<5%)、エノコログサも農用地周辺で頻繁に確認されたため、生息地スペシャリスト種に関してはエノコログサについても実験を行った。各餌植物候補の系統関係と生息環境に関して、図4.3と表4.1に示した。

4.2.2 室内実験

実験に用いたバッタ類は全て千葉県白井市の半自然草地 2 ヶ所 (図 4.1) から採取した。幼体期の実験では 1 齢と推測される個体を採取して実験に用いた。成虫期の実験では終齢の雌個体を採取し、実験に用いた全てのイネ科植物を利用可能な条件下で成虫まで育て、脱皮後 1 日経過したものを実験に用いた。

餌植物は東京大学生態調和農学機構の圃場において、農薬や施肥が行われていない場所から採取した。野外において頻りに食痕が確認される葉の部位は中央から先端部までであったことから、餌として与える部位は、葉を 3 等分した場合の先端部と中央部を用いた。

室内実験は 2018 年に対象種の幼体期 (5 月後半~6 月初め) と成体期 (8 月~9 月) に東京大学生態調和農学機構において行った。2018 年時にバッタ類の個体が足りなかったため、2019 年に追加実験を行った。実験には、バッタ類 1 種につき 5 個体 × 餌植物候補 6 種の計 30 個体を用いた。採取した個体は絶食させた後で実験に用いた。絶食期間は生存率への影響を考慮し、幼体は半日、成体は 1 日とした。その後、生重量を計測して飼育容器に入れ、単一の餌植物候補を十分量 (バッタ類の生重量の倍以上) 与えて飼育した。実験中の温度は外気に合わせた (6 月 24~26°C, 8 月約 28~30°C)。日照は人工照明 (LED ライト) によって 6 時~18 時までの 12 時間に設定した。幼体の体サイズは 1 cm 以下と非常に小さく、成体に比べ実験前後の体重の差が計測可能になるまで時間を要することが想定された。そのため幼体の実験期間は 8 日間、成体は 2 日間とした。幼体の実験時に餌は 2 日に一度の間隔で新しいものに取り換え、その際与えた餌に食跡があるか否かを記録した。実験終了後に生存個体の生重量を再度計測し、実験前後の体重変化率を算出した :

$$\text{体重変化率} = \log (\text{実験後生重量} / \text{実験前生重量})$$

飼育容器は高さ 9.5cm 体積 860cm³ のプリンカップ 2 個をメッシュネットで連結したものをを用いた (図 4.2)。幼体期の実験では、幼体へのストレスを軽減するため、プリンカップ内部に小粒の赤玉土を高さ 2cm まで敷き詰めて地面を再現し、中央に餌植物候補を挿した水差しを埋め込んだ。植物へのアクセスがし易いように、水差しの口と餌植物との間に出来た隙間にはスポンジをカットしたものを詰め込んだ。乾燥を防ぐため、土には事前に霧吹きを行って湿らせた。成体期の実験では幼体期に比べて与える餌量が増えたため、プリンカップ底面に水を含ませたスポンジを高さ 2cm まで敷き詰め、そこに直接イネ科植物を挿した。

2019 年に行った実験に用いたバッタ類と餌は 2018 年と同じ場所から採取した。2019 年に行った実験は東京練馬区の自宅に設営したビニールハウス内で行った。ハウス内は 2018 年の実験時と同様の温度 (6 月 25°C, 8 月 29°C) と日照時間 (6 時~18 時) に設定し、飼育

容器・測定器・照明などの実験器具は2018年と同じものを使用した。2018年との温度設定の違いによって結果が変化する可能性を考慮し、2019年に追加個体が得られた6月のクルマバッタ・ショウリョウバッタモドキ・クルマバッタモドキと8月のクルマバッタに関して、シバとメヒシバを用いた実験を2018年時と同じ個体数を用いて再度行い、結果を2018年のものと比較した。

餌植物のポテンシャルと物理的形質との関係性を評価するため、利用した全ての餌植物候補について、葉の硬度を測定した。物理的形質は植物体の成長と共に、季節に応じて変化することが予想されたため、2018年と2019年の6月~7月と8月に行った。硬度測定はペネトロメーターを用いて葉の先端部と中央部の硬度を測定し、平均値を解析に用いた。ペネトロメーターは備え付けられた針が葉を貫通する際の圧力を測定するため、測定の際はペネトロメーターの針が葉脈に触れないように配慮した。硬度測定に用いた餌植物候補は、6月~7月は各種15枚、8月は各種10枚ずつ、なるべく別々の株から採取したものをを用いた。ススキに関しては株数が少なかったため、1株から2枚程採取した。

4.2.3 統計解析

2018年と2019年の結果には違いが確認されなかったため、解析は一括して行った。

与えたイネ科植物による体重変化率の差を明らかにするため、分散分析を行った。分散分析は事前にバートレット検定を用いて等分散性を確認した上で行った。分散分析の結果に有意差が認められた場合 ($P < 0.05$)、与えたどのイネ科植物間に差があるのかを明らかにするため、テューキー・クレーマーの多重比較検定を用いた ($P < 0.05$)。

植物種の葉の硬度に関して、データに不等分散が確認されたため、硬度の差の有無はクラスカル・ウォリス検定によって比較した。その結果有意差が確認された場合 ($P < 0.05$)、どの餌植物候補間に硬度の差があるのか明らかにするため、スティール・ドゥアス検定を用いた ($P < 0.05$)。

4.3 結果

幼体と成体で実験の結果は異なった (図 4.3-5)。生息地スペシャリストに関して、クルマバッタの幼体は与えた植物種によって生存率は変わらず、体重変化率はエノコログサを与えた個体が最も高くなったが ($P < 0.05$)、その他の植物種間に差は確認されなかった (図 4.4a, 表 4.2a)。成体の体重変化率はチガヤとエノコログサに比べ、ススキを与えた個体が若干低かった以外、差は確認されなかった (図 4.5a)。ショウリョウバッタモドキの幼体はメヒシバとエノコログサを与えた場合、半数以上の個体が死亡した (図 4.3b)。1個体を除いて、

実験期間中メヒシバとエノコログサには採餌した痕跡が確認されず、生存個体の体重変化率も低かった (図 4.4b)。体重変化率はススキとチガヤを与えた場合に最も高くなったが、差は有意とはならなかった (図 4.4b)。成体の体重変化率は幼体期と同様の傾向を示し、ススキ≒チガヤ > シバ≒メリケンカルカヤ > メヒシバ≒エノコログサの順に有意差が確認された ($P < 0.05$) (図 4.5b)。メヒシバとエノコログサには、採餌された痕跡がほぼ確認されなかった。以上から、生息地スペシャリストの中には、利用可能な餌植物の幅が狭い種と広い種が含まれており、利用可能な植物種間においても餌としてのポテンシャルが異なることが示された。

生息地ジェネラリスト種に関して、ショウリョウバッタの幼体は与えた植物種によって生存率に差は確認されなかった (図 4.3c)。成長率はチガヤとメヒシバを与えた個体で最も高く、メリケンカルカヤを与えた個体が最も低かった ($P < 0.05$) (図 4.4c)。成体の体重変化率もメリケンカルカヤを与えた場合に最も低くなったが、有意差は確認されなかった (図 4.5c, 4.3c)。クルマバッタモドキの幼体は、メヒシバを与えた場合に生存率と成長率が最も高くなった ($P < 0.05$) (図 4.3d,4d)。チガヤとメリケンカルカヤの生存率は顕著に低く ($P < 0.05$)、採餌した痕跡も確認されなかった。成体の体重変化率はメヒシバを与えた場合に最も高く、メリケンカルカヤを与えた場合に最も低くなった ($P < 0.05$) (図 4.5d)。幼体と同様に、メリケンカルカヤには採餌した痕跡が確認されなかった。以上から、生息地ジェネラリスト種間で利用可能な餌植物の幅は異なること、利用可能な餌植物種間でも餌としてのポテンシャルが異なることが示された。

各植物種の物理的防御形質に関して、葉の硬度に種間で有意な差が確認された ($P < 0.05$) (図 4.6)。6-7月と8月で若干の違いはあったが、傾向として葉の硬度は、チガヤ > シバ ≒ メリケンカルカヤ > ≒ ススキ > メヒシバ ≒ エノコログサの順となった。従って、草地性のイネ科は畑地のイネ科に比べ、葉の硬度が高いことが明らかになった。

4.4 考察

餌資源の質は植食性昆虫の生存・繁殖にとって重要な要素であり (Awmack & Leather 2002)、景観レベルで植食性昆虫の分布を変化させる可能性がある (Cease et al 2012; Trisnawati, Tsukamoto & Yasuda 2015; Zhu et al 2020)。本章の結果、バッタ類は種間で利用可能な植物の幅が異なることが明らかとなった (図 4.3-5)。生息地スペシャリスト種の中に草地性の植物種のみを利用するものと、畑地イネ科を含めた全ての植物種を利用するものがあり、仮説①は部分的に支持された。また、生息地ジェネラリスト種であっても、利用可能な植物の幅はバッタ類間で異なっており、仮説②は支持されなかった。これらの結果は、バッタ類の餌植

物が生息地スペシャリスト種と生息地ジェネラリスト種間で対応していないことを示している。以下に餌植物のポテンシャルとバッタ類の分布との関係に関して考察した。

一般に、生息地スペシャリスト種は生息地ジェネラリスト種に比べ、利用可能な資源の幅が狭いことが予想される (Clavel et al. 2011)。ショウリョウバッタモドキは成体期と幼体期を通して、草地イネ科のススキとチガヤに高いパフォーマンスを示し、畑地イネ科のメヒシバとエノコログサには、葉の硬度が低いにもかかわらず (図 4.6)、餌植物として利用していなかった。ショウリョウバッタモドキはススキやチガヤが優占する二次草地や造成地を選好すること (第 2 章)、さらに草地性イネ科の被度に対する個体数の正の応答が確認されたこと (第 3 章) から、本種では生息地選択と餌植物に対するパフォーマンスがリンクしていること (preference-performance linkage) が示された (図 4.4,5b)。こうした餌植物と植食性昆虫の関係は系統的に決まっている可能性がある (Ehrlich & Raven 1964; Forister et al 2015; Futuyma & Agrawal 2009)。本章で利用した植物のうち、最もパフォーマンスが高かったススキチガヤと、利用されていなかったメヒシバエノコログサは、それぞれ同じ族 (tribe) に含まれ、他の植物種に比べ、系統的に近縁であった (Clayton et al 2006; Soreng et al 2017) (表 4.1)。従って、メヒシバとエノコログサの属する *Panicaceae* 族のイネ科植物は、ショウリョウバッタモドキの餌植物として利用されていない可能性がある。

ショウリョウバッタモドキとは対照的に、同じ生息地スペシャリスト種のクルマバッタは、全ての餌植物候補を利用し、成体期には餌植物候補間のパフォーマンスの差はほぼ確認されなかった (図 4.4,5a, 表 4.1)。従って、第 2 章で明らかになったクルマバッタの草地タイプの選好性は、餌植物の分布ではなく、現在の攪乱体制など、他の環境要因によって規定されている可能性がある。

生息地ジェネラリスト種のショウリョウバッタとクルマバッタモドキは草地性イネ科と畑地イネ科の両方にある程度のパフォーマンスが確認された。従って、土地利用タイプによらず一定量の餌植物が分布していたことが、生息地ジェネラリスト種の幅広い分布を可能にしたと推測される。しかし、全ての餌植物を同程度に利用できる訳ではなかった。メリケンカルカヤを利用した場合のパフォーマンスは、幼体期・成体期を通してショウリョウバッタとクルマバッタモドキで低い傾向が確認された (図 4.5-6c,d)。理由として、メリケンカルカヤが外来植物であったことが挙げられる。外来植物は、それが在来の餌植物と近縁であっても、匂いや栄養素のわずかな違いによって、在来の植食者が餌植物として利用しない場合がある (Gillespie & Wratten 2011; Tallamy et al 2020)。本章で用いたメリケンカルカヤは 1940 年頃に日本で分布を広げ始めた北米原産の外来植物である (国立環境研究所 web site)。また、メリケンカルカヤはススキとチガヤに族レベルで近縁であるが (Clayton et al 2006; Soreng

et al 2017)、生息地スペシャリスト種のショウリヨウバッタモドキが利用した際のパフォーマンスはススキとチガヤに比べて低くなっていた (図 4.5-6b)。在来のバッタ類のうち、分布が餌植物によって規定される種は、外来種のメリケンカルカヤに適応しきれていない可能性がある。

ショウリヨウバッタの幼体期とクルマバッタモドキに関して、畑地イネ科のメヒシバに比較的高いパフォーマンスを示した (図 4.5c,d, 6d)。第 2 章において確認された畑地の縁における生息地ジェネラリスト種の個体数密度の上昇は、施肥による餌植物を介したボトムアップ効果に加えて (Trisnawati, Tsukamoto & Yasuda 2015)、メヒシバが餌として高い質をもっていたことが原因かもしれない。

本章では、植物候種間に物理的防御形質 (葉の硬度) の有意な差が確認されたが (図 4.7)、バッタのパフォーマンスに対する影響は検出されなかった。イネ科植物は葉の物理的防御形質を発達させているが (Ma & Yamaji 2006; Mir et al 2019)、バッタ類は発達した顎によって植物の物理的防御を突破することが出来る (Bernays 1991; Miura & Ohsaki 2004)。本章で用いたイネ科の物理的防御はバッタ類が克服可能なレベルであったと推測される。

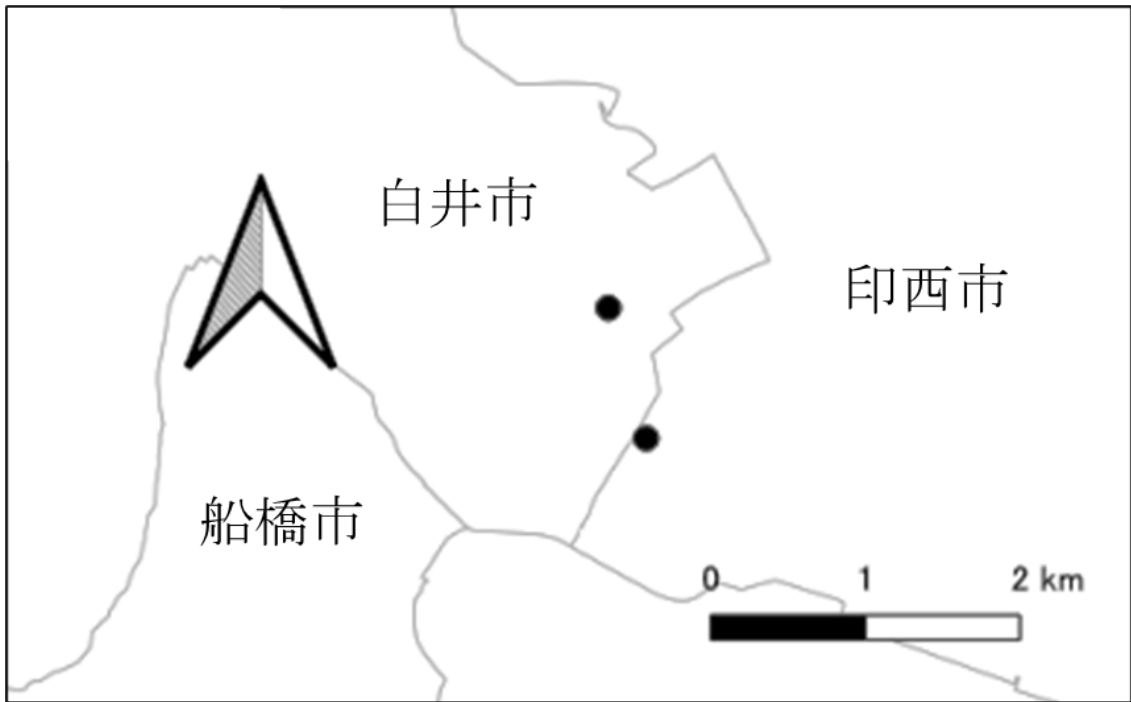


図 4.1 サンプル採取地点

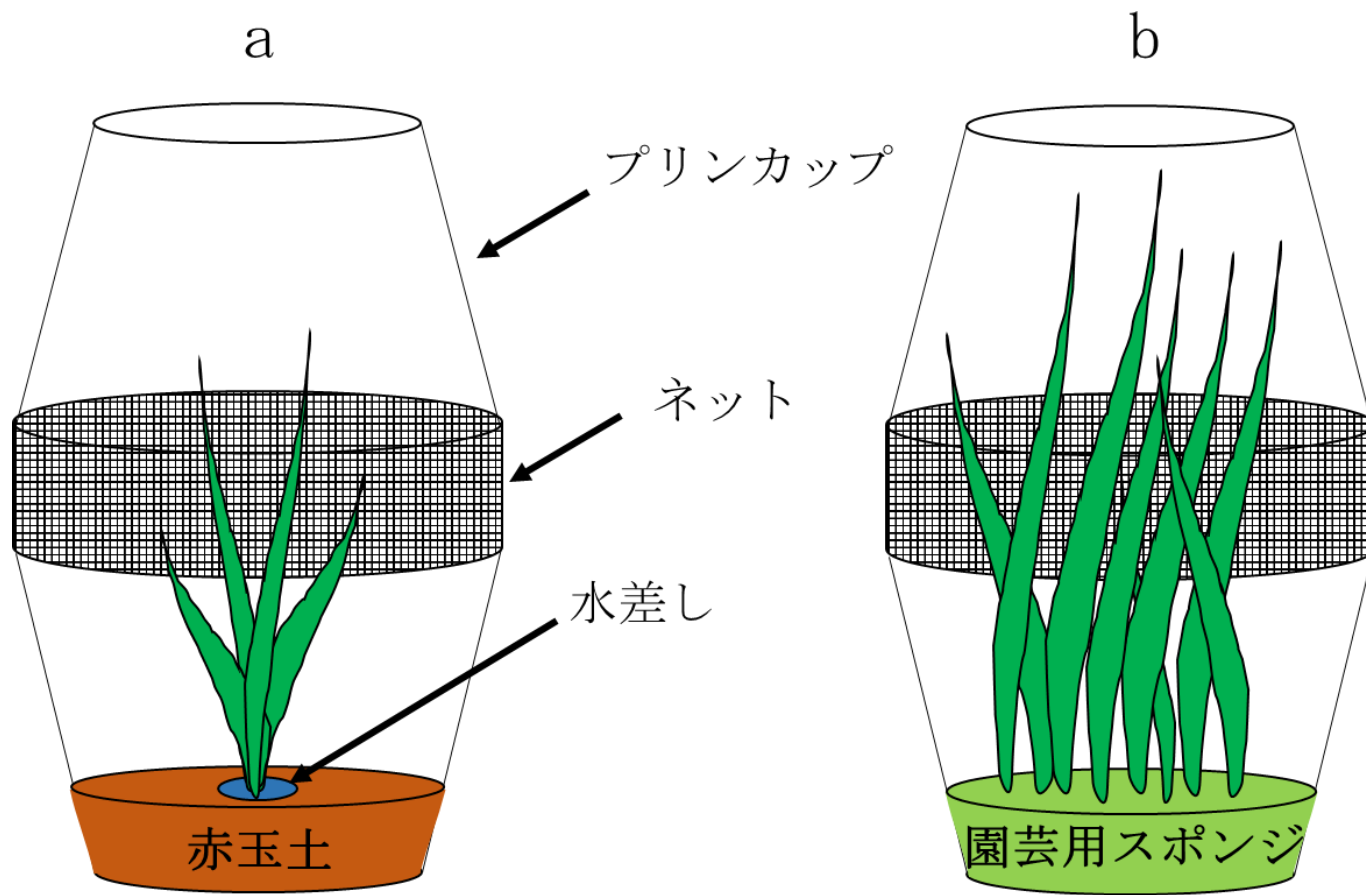


図 4.2 飼育容器

a : 幼体期, b : 成体期

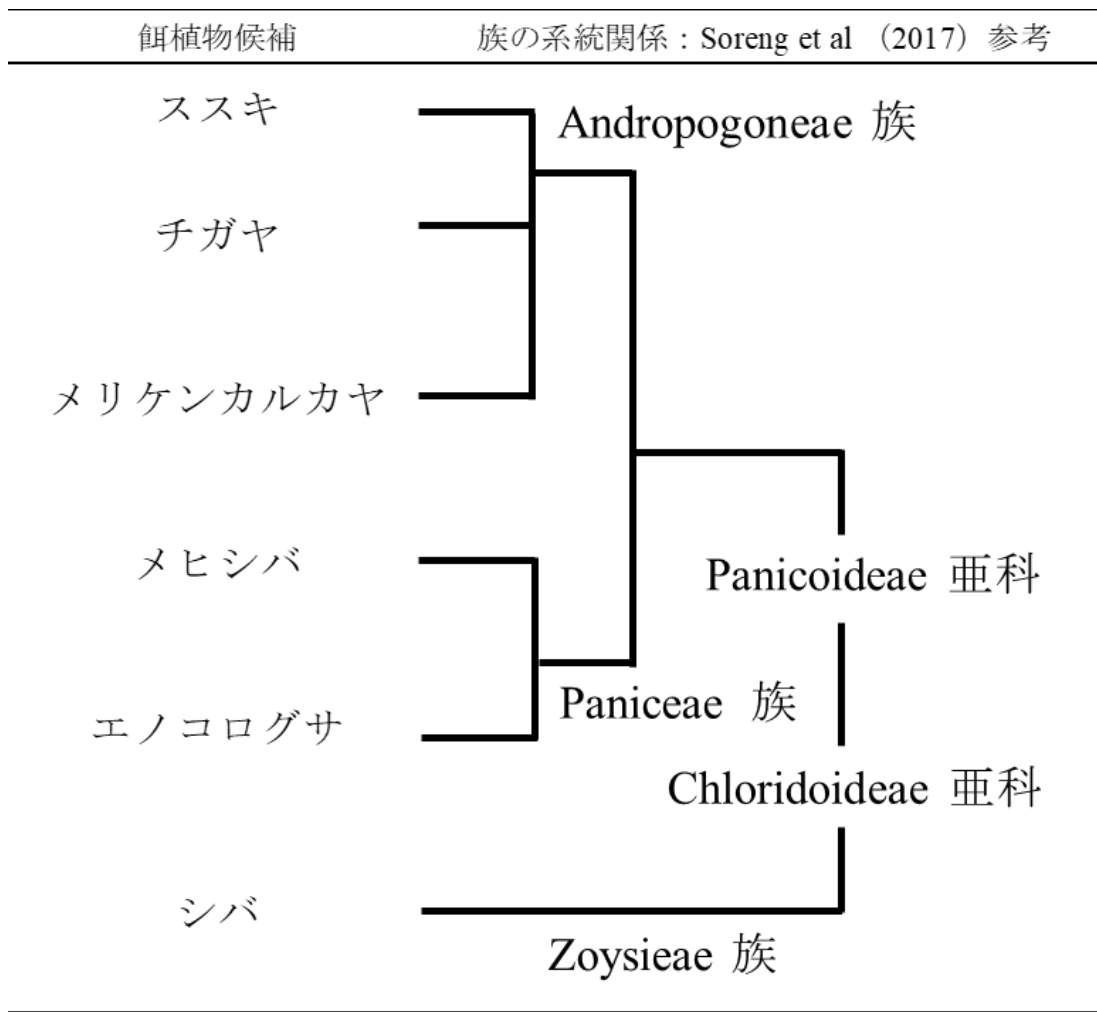


図 4.3 餌植物候補の系統関係

Soreng et al (2017) が行った分子系統解析の結果をもとに作成した。

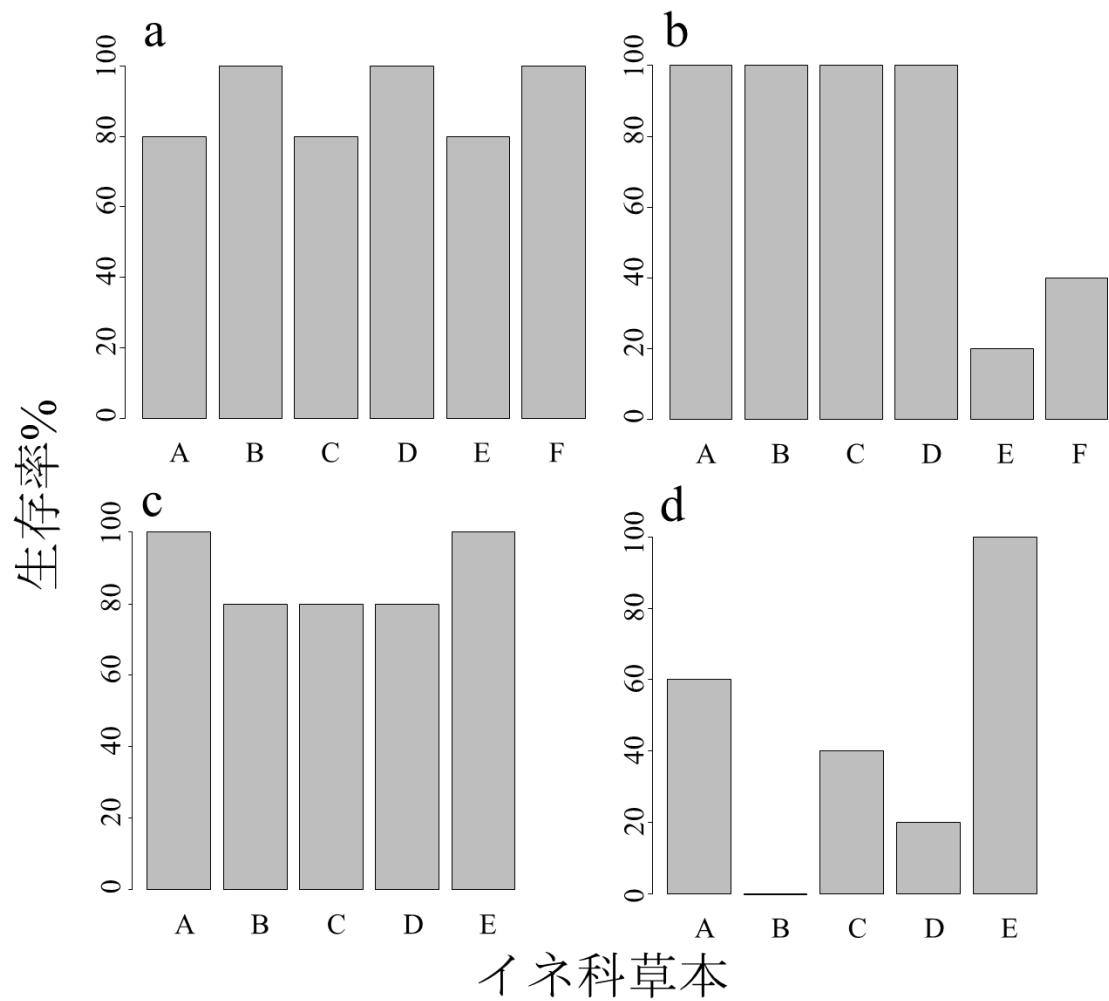


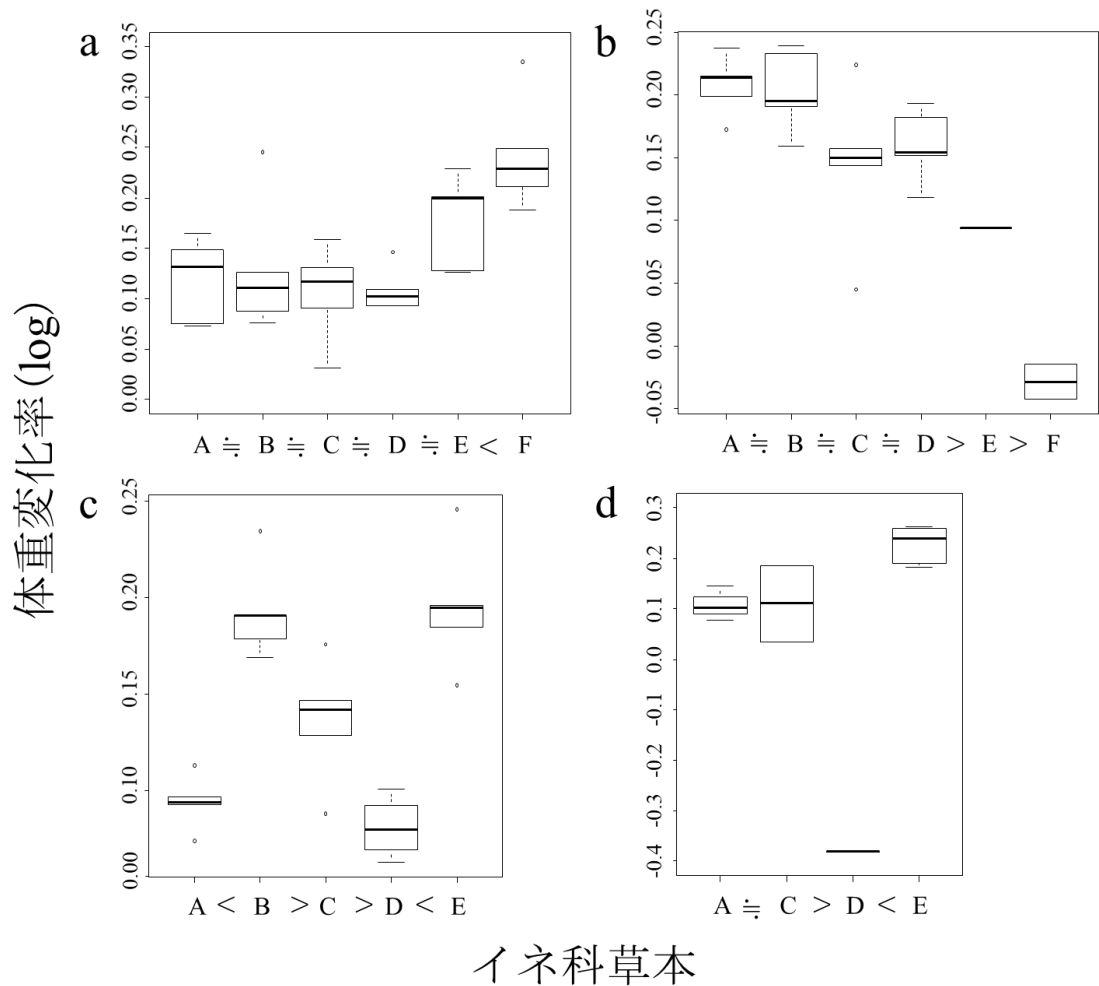
図 4.4 幼体の生存率 (6月)

バツタ類 a: クルマバツタ, b: ショウリョウバツタモドキ, c: ショウリョウバツタ, d:

クルマバツタモドキ

イネ科植物 A: ススキ, B: チガヤ, C: シバ, D: メリケンカルカヤ, E: メヒシバ, F:

エノコログサ



イネ科草本

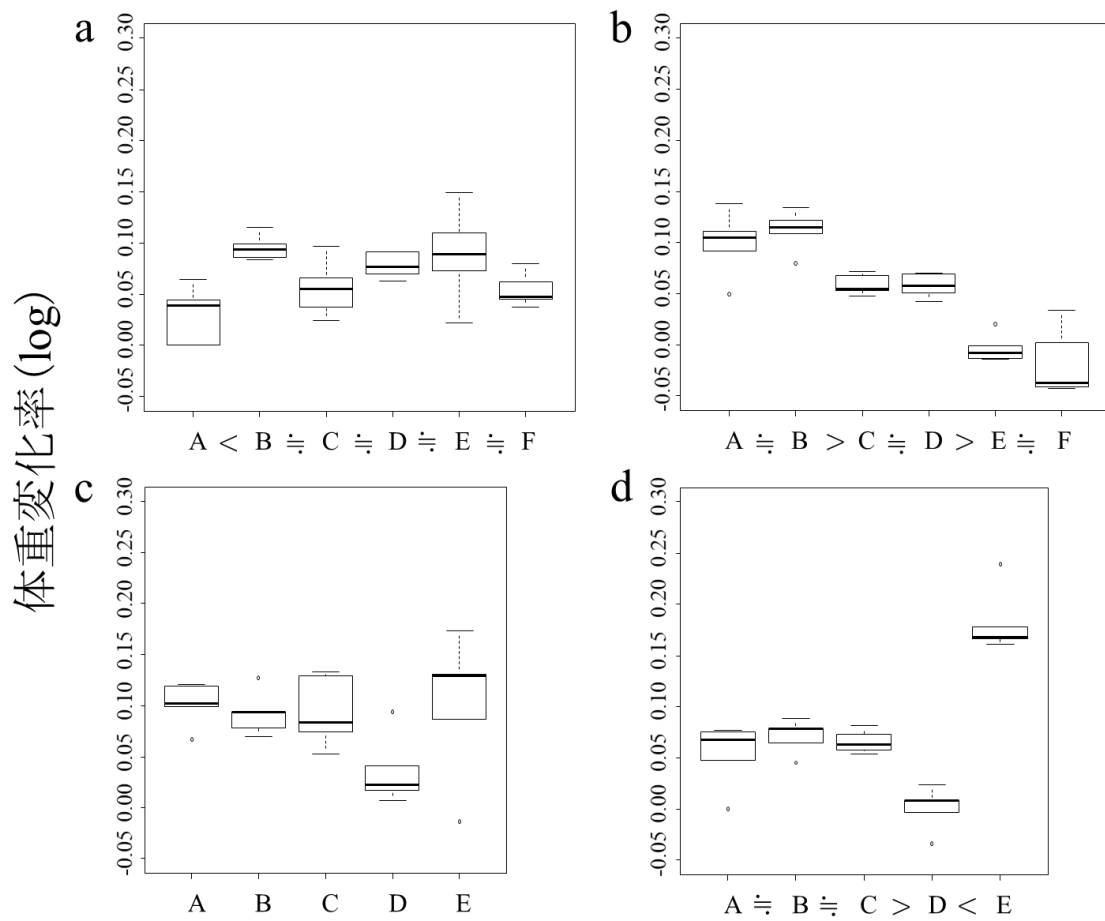
図 4.5 幼体の成長率 (6 月)

符号は多重比較検定で確認された有意差を基にしたパフォーマンスの差を示す

b のショウリヨウバッタモドキでは、エノコログサとメヒシバを与えた場合に生存個体が少なく解析できなかったが、パフォーマンスは低いものとした

c のショウリヨウバッタでは、チガヤ(B)とメヒシバ(E)の間に差は確認できなかった

d のクルマバッタモドキでは、メリケンカルカヤを与えた場合に全ての個体が死亡したため、パフォーマンスは低いものとした



イネ科草本

図 4.6 成体の成長率 (8月)

符号は多重比較検定で確認された有意差を基にしたパフォーマンスの差を示す

cのショウリョウバッタでは、分散分析の段階で有意差が確認されなかった

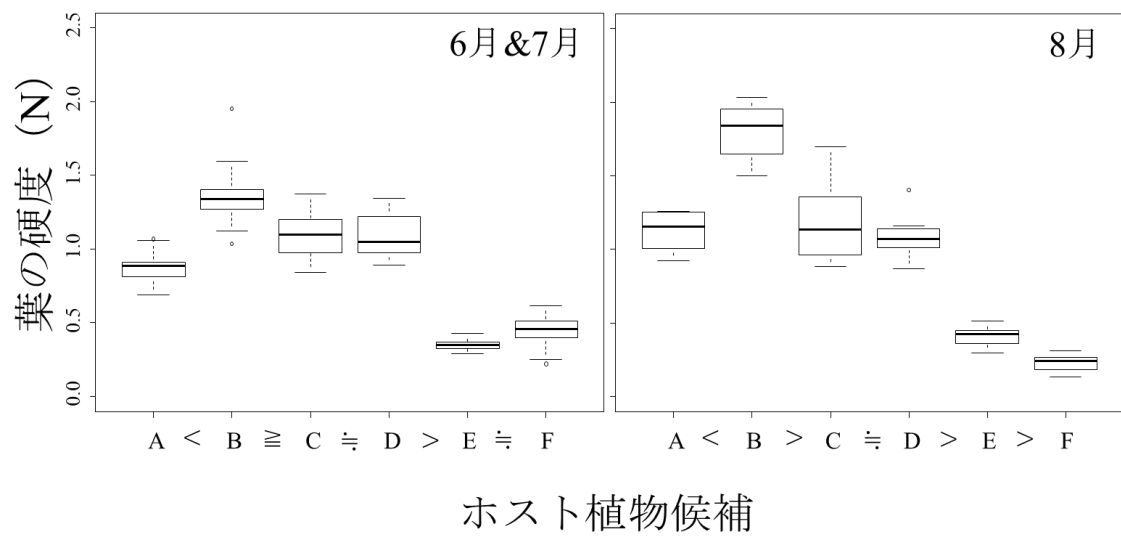


図 4.7 葉の硬度比較

符号は多重比較検定で確認された有意差を基にした硬度の差を示す

表 4.1 ホスト植物の分布

餌植物候補	分布	生息地環境	引用
ススキ	アジア圏に広く分布	貧栄養な土壌を好み、半自然草地に出現する。	堀江 & 根本 1990 長田 1989
チガヤ	アジア, アフリカ, オーストラリア	生育可能な土壌条件の幅が広い。攪乱耐性を持ち、刈り取り地で優占する。	富永ら 2007 長田 1989
メリケンカルカヤ	北米原産だが日本を含め、多くの国に帰化している 日本では1940年頃から分布を広げ始めた	酸性土壌に耐性があり、造成地や草地に侵入して広がっている。	国立環境研究所 web site 環境省 web site Clayton et al 2006 長田 1989
メヒシバ	世界の温帯～熱帯域に広く分布	畑地雑草 生育可能な土壌条件の幅が広く、富栄養な土壌では爆発的に増える。	小林ら2005 堀江 & 根本 1990 長田 1989
エノコログサ	世界の温帯域に広く分布	畑地雑草 様々な環境に適応しており、畑地から都市のアスファルトの隙間にも確認できる。	長田 1989
シバ	日本, 朝鮮, 中国	刈り取り頻度の高い草地に優占する。 酸性土壌に対して耐性を持ち、半自然草地にも出現する。	浅野 & 本間 1998 長沼 2012 長田 1989

5 章 総合考察

5.1 バッタ類の有する草地環境の指標性

我が国の半自然草地は、20 世紀以降の開発や放棄に伴って衰退の一途を辿っている。これまで明らかにされてきた全国的な草原性生物の減少は、そうした over use と under use の現状を反映しており、生物多様性や伝統的景観の保全の観点からより多くの人々に認知されるべきである。都市近郊における草原性生物の生息地は、生物多様性保全に加えて、都会の人々にとっての環境教育の場としての役割が期待される（環境省 2014; 印西市 2020）。都市近郊では現在も開発が進行しており、保全価値の高い草地の特定や管理方法の模索が急務である。本研究では、草地に依存した植食性昆虫であるバッタ類を対象に、草地環境の指標性の有無と草地における個体数の規定要因の解明に取り組んだ。

第 2 章では、生息地スペシャリスト種のバッタ類と草原性植物との分布に対応関係が確認されたことから、生息地スペシャリスト種が草地環境の指標性を持つことが明らかとなった。また、第 3 章では生息地スペシャリスト種のクルマバッタが長期間維持された半自然草地に分布が偏る傾向が確認されたことから、生息地スペシャリスト種の中でもより優れた指標性を有する可能性が示された。生息地スペシャリスト種のバッタ類は生息地では個体数が比較的多く発見が容易なこと、同定に高い専門性が要求されないことから、モニタリングの対象として扱いやすい性質を有している（徳丸 1992; 柴田 2011）。海外ではヨーロッパの市街地に存在する放棄地において、土地利用強度に応じた草地の遷移段階と生物多様性との関係評価にバッタ類が用いられた例がある（Eckert et al. 2017）。我が国においても、一部の都道府県または市町村ではバッタ類を含む直翅目昆虫に草地環境の指標性が認められているが（札幌市環境局環境都市推進部環境共生推進課 2016; 多摩市役所環境部環境政策課 2013; 京都府環境部自然環境保全課 2015）、全国的な利用は行われていない。調査地の存在する千葉県では、白井市において、草地環境の指標種として草原性植物と共にクルマバッタが挙げられているが、これまで詳細な分布の傾向がつかめていなかった（白井

市環境建設部 2010)。本研究は、クルマバツタの有する草地環境の指標性を裏付けるものとなった。今後は都市近郊の草原環境をモニタリングするための指標種としてバツタ類の活用を提言する。

5.2 多様な草原性生物との共存に向けた草地管理

本研究で明らかになった生息地スペシャリスト 2 種の出現する草地環境の維持は、他の草原性生物の保全に貢献することが期待できる。第 3 章では、生息地スペシャリスト 2 種において草地内の植生高に対する真反対の応答が確認された。調査した半自然草地と造成跡地の植生高は草刈りによって維持されているため、生息地スペシャリスト 2 種の共存は草刈り頻度によって間接的に規定されている可能性がある。我が国において草刈りと草原性生物との関係は植物を対象に多くの研究が行われており、年 2 回程度の草刈りを継続することで草原性植物の種数が増加することや (Uchida and Ushimaru 2014; 金子ら 2012)、草刈りのタイミングが個々の種の個体群の維持に影響することが明らかになっている (金子ら 2013; Nakahama et al 2016)。Tsuzuki et al (2020) が、本研究と同地域の半自然草地と造成跡地に出現する植物を対象に行った研究では、多くの草原性植物の出現率が草刈り頻度に対して負の応答を示した一方で、一部の種には草刈り頻度に対する正の応答が確認されている。本研究の結果を踏まえ、複数の草原性植物と生息地スペシャリスト種のバツタ類の共存には、草刈り頻度の異質性が必要であり、画一的な管理は適さないと推測される。

5.3 新たな草原性生物の生息地としての造成跡地

第 2 章では、半自然草地に加えて造成跡地にも生息地スペシャリスト種と草原性植物が分布することが明らかとなった。造成跡地は都市近郊における草原性生物の代替生息地となることが期待される (Öckinger et al. 2009; Anderson & Minor 2020)。しかし、半自然草地に比べ、造成跡地では生息地スペシャリスト種の個体数密度と草原性植物の種数は低か

った。加えて、第3章では造成跡地へのクルマバタの移入の遅れが示された。これは分散制限に加えて、造成跡地の植生が回復途上にあることが要因と推測される。保全価値の高い造成跡地を特定し、草刈りによる適切な管理を今後も続けることで、草原性生物の再定着が期待できるだろう (Gardiner et al. 2013; Klaus 2013; Tsuzuki et al. 2020)。

保全上重要な造成跡地の特定に関して、生息地スペシャリスト種のバタ類は草原性植物よりも指標として適している可能性がある。理由として、草原性植物とバタ類とで移入の速度が異なることが挙げられる。植物に関して、攪乱後の群集の回復は埋土種子と周辺からの移入に依存する (Bakker et al 1996)。しかし、ツリガネニンジン (*Adenophora triphylla* var. *Japonica*) やワレモコウ (*Sanguisorba officinalis* L.) など、多くの草原性植物は埋土種子を形成しない可能性が指摘されている (小柳ら 2011; 小山ら 2016)。加えて、これらの種には散布能力の低いものが含まれるため (Koyanagi & Furukawa 2013)、環境条件が整っていたとしても移入が遅れる可能性がある。こうした移入の遅れ、すなわち colonization credit (Cristofoli et al 2010; Török & Helm 2017) は、草原性植物による造成跡地の評価を困難にすることが予想される。バタ類はチョウ類には及ばないが、ある程度の移動能力を有しているため、草原性植物と比較して早期に移入する可能性がある。しかし、造成跡地は通常の半自然草地に比べて、土壌の栄養塩濃度や pH などが草原性植物の生育に適していない可能性があることにも留意する必要がある (Tsuzuki et al 2020)。保全上重要な造成跡地の特定には、生息地スペシャリスト種の出現の有無を確認した後、土壌環境など、草原性植物の生育に関わる環境要因の調査を行う必要があるだろう。

5.4 空間明示的な保全の必要性

生物個体群の保全には、生息地環境の維持に加えて、生息地間のネットワークの維持も重要となる。生息地スペシャリスト2種の個体数は、100m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率によって底上げされることが確認された。この応答スケールは、チョウ類で確認されて

いる数キロメートルに比べ非常に狭い (Bruckmann et al 2010; Kajzer-Bonk et al 2016; Öckinger et al 2012)。同じ北総の半自然草地において Akeboshi et al (2015) がジャノメチョウを対象に標識再捕獲法を用いて行った研究では、ジャノメチョウが最大 4.4km の範囲で生息地ネットワークを形成することが明らかにされている。バッタ類は草原性のチョウ類に比べて狭い空間スケールで生息地ネットワークを形成していると推測され、草原性生物の生息地ネットワークの保全には、対象種に応じて異なる空間スケールを考慮する必要がある。

さらに注目すべきは、クルマバッタが 100m 以内の生息地間の連結性に加えて、景観内の生息地パッチの配置によってより広い 500m~1km の空間スケールで、個体数が底上げされている可能性が示されたことである。この生息地パッチの配置の効果は、歴史的効果と草地の保全活動によって生じた可能性がある。Noda et al (2019) の土地利用図によると、底上げ効果が示唆された生息地パッチのグループは、1880 年代から疎林ないし半自然草地が維持されている区域に位置しており、パッチ周辺には 1980 年頃まで疎林が広がっていた。従って、確認された底上げ効果は、かつて広範に存在した生息地の影響 (extinction debt) の可能性がある。また、それらの草地は 2010 年頃から現在に至るまで、貴重な里山景観の保全や、環境学習の場として、積極的な草刈り管理が行われており (矢野 2010)、個体数の底上げ効果は、人々による積極的な保全管理が行われたことによって発揮された可能性もある。

以上から、草原性生物の保全は、局所的な生息地環境の維持に加えて、狭い空間スケールでの生息地ネットワークと、より広い空間スケールでの保全地の配置を考慮して、空間明示的に行っていく必要がある。

5.5 北総地域における草地の保全に向けて

5.5.1 北総地域における草原性生物の生息地の現状

調査地の存在する千葉県北総地域には、8 世紀から 19 世紀半ばにかけて広大な半自然草

地と疎林が存在した（千葉県企画部広報県民課 1983）。それらは 20 世後半までに農用地へと転換され、続く昭和 44 年～平成 26 年の千葉ニュータウンの開発を経て、現在はわずかに伝統的な半自然草地と造成跡地が残されている（Noda et al 2019）。それらのうち、半自然草地は土地所有者や地元のボランティアによって積極的に管理されている一方で、造成跡地は近年の再開発によって建蔽地へと姿を変えつつある。千葉ニュータウン開発予定地区の造成跡地に存在した草深原も、2013 年に保全の要望書が 3 つの学会から提出されたにもかかわらず（日本自然保護協会 2013）、2016 年頃には最造成によって消失した。本研究の調査期間の 2017 年～2018 年にも、生息地スペシャリスト種のバッタ類や草原性植物の生息地となっていた複数の造成跡地が再開発によって失われた（Figure5_1）。今後も開発が進行することで、バッタ類の様に比較的狭いスケールで生息地ネットワークを維持している種の絶滅のリスクが高まってゆくと推測される。

草地の開発に加えて、現在行われている草地の管理方法にも課題がある。草刈り管理によって維持されている半自然草地や造成跡地の中には、比較的良好な環境が維持された草地がある一方で、画一的に強度な刈り取りが行われることで、ショウリョウバッタモドキや草原性植物がエッジ付近に追いやられている草地も存在する。現地での観察と聞き込みから、こうした植生は、人手不足解消や管理の簡略化、景観の美化を目的として、機械によって地表面付近まで植生が刈り取られることや、年に高頻度で刈り取りが行われることで生じていた。これらの草地は個人が管理する草地や市の管理する緑地公園などであり、草地の管理に草原性生物の保全の意図は存在しないことが伺える。草地の減少に加えて、草地内の環境の悪化が草原性生物の減少に拍車をかけている可能性がある。

5.5.2 課題の解決に向けて

上記の問題の解決に向け、現存する半自然草地に加えて、優先的に保全すべき造成跡地の特定と、保全に適した管理方法の普及が必要となる。保全優先地の特定に関して、これまで

に東邦大学をはじめ複数の機関が連携した牧プロジェクト (<http://makipro.web.fc2.com/>) において、多様な草原性植物が出現する草地の地図化を目的に、指標性のある草原性植物 7 種を牧の七草として選出し、一般市民から分布情報の提供を募るなどの活動が行われている。これらの草原性植物に加えて、生息地スペシャリスト種のバツタ類を用いることで、保全価値の高い草地の特定に繋がることが期待される。

草地の管理に関して、複数の草原性生物の共存を目的とする場合、画一的な管理や強度な刈り取りは望ましくない。具体的には、刈り取りの頻度を草原性植物の維持が可能な 2 回から 3 回程度に抑え (Uchida and Ushimaru 2014; 金子ら 2012)、刈り取りの頻度やタイミングを草地内または隣接する草地間で変えることで、複数種の草原性植物の出現を促すとともに、植生高の異質性と、特定の植生に依存した種の避難場所を創出することで、生息地スペシャリストのバツタ類 2 種の共存を目指すことが望ましい。少なくとも、刈り取り頻度の高い草地において刈り取りの回数を抑えることに関しては、コストの面からも実現可能性が見込まれる。

保全活動の遂行には、保全上重要な草地の所在やその管理方法が、行政－保全団体－市民間で共有されることが重要である。北総地域には地域ごとに環境保全を目的とした組織が複数存在しており、それらの団体が行政や土地の所有者と連携する必要がある。保全価値の高い草地の所有者に草地の価値や管理方法をレクチャーすると共に、その位置情報を行政と共有し地図化してゆくことで、生息地ネットワークの構築にも貢献できる可能性がある。北総地域では 2006 年に複数の団体が合同で北総里山クラブを設立し、市民・企業・有識者・行政と連携して 2009 年には元々企業庁用地であった谷田武西の草地を含む谷津一帯の保全活動を実現した実績があり (矢野 2010)、市民－保全団体－行政間の連携の素地が存在する。今後はより強固な連携の下、北総地域一帯で草原性生物の保全に向けた取り組みを行ってゆく必要があるだろう。

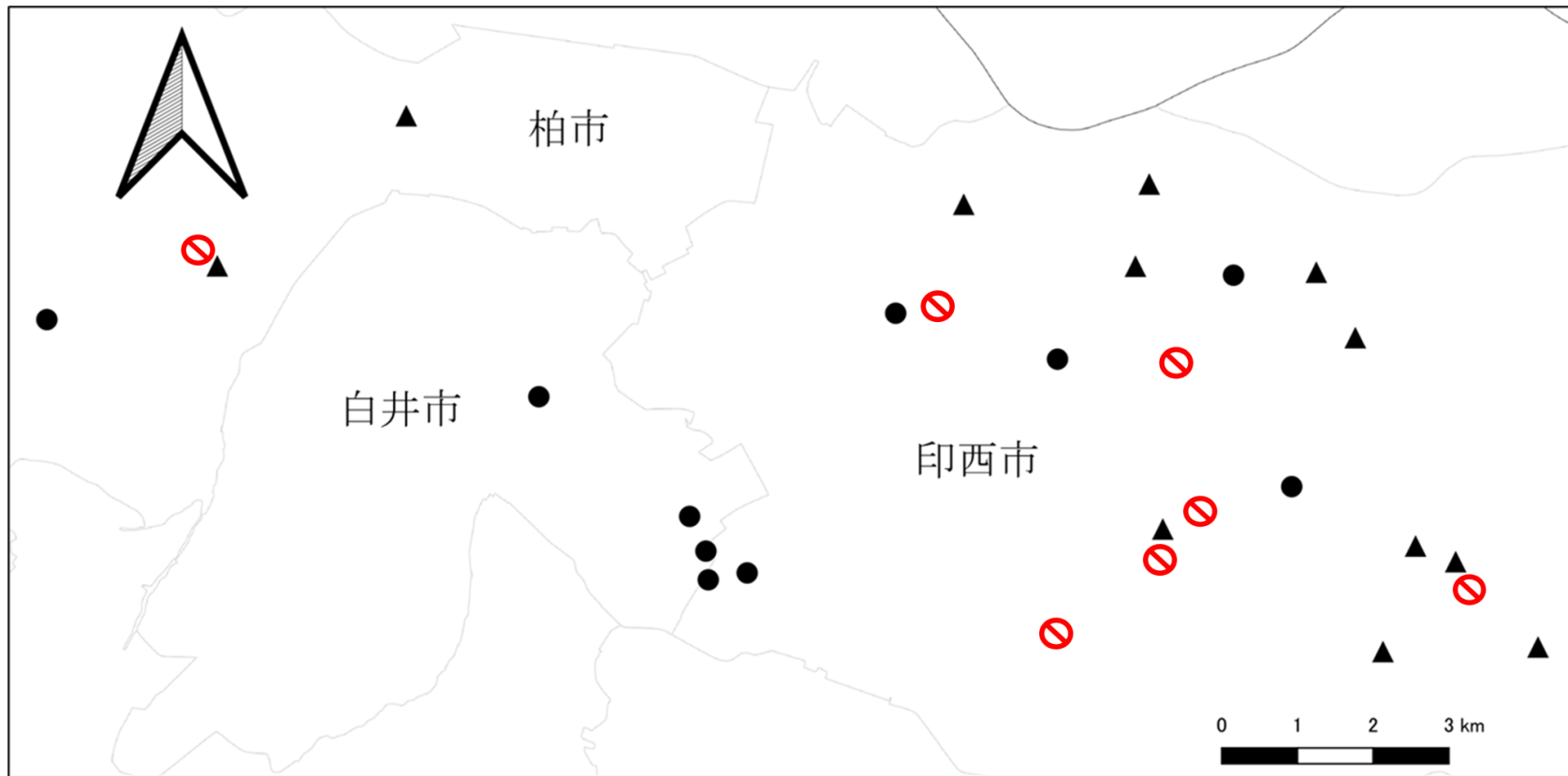


Figure5_1 第3章の調査プロットと2017年～2018年の間に開発された草地

🚫 は開発された造成跡地と半自然草地 (1~10ha)

草地には草原性植物をはじめ、ショウリョウバッタモドキやクルマバッタなどが出現していた

謝辞

本研究を遂行するに当たり、ご協力を賜ったすべての方々に心から御礼申し上げます。修士課程から博士課程の指導教員である宮下直教授には、熱心かつ質の高いご指導や、励ましの言葉をいただきました。東京大学大学院農学生命科学研究科の瀧本岳准教授、藤田剛助教授には、研究の姿勢に関する助言や励ましの言葉をいただきました。現、中央大学理工学部人間総合理工学科の高田まゆら准教授には、生態調和農学機構における実験の際に受け入れ教員になっていただき、実験機器や部屋の利用に関して多くのご配慮をいただきました。東京大学大学院農学生命科学研究科附属、生態調和農学機構の深野祐也助教授、山崎和久特任研究員には、高田准教授と共に機構での実験の日程調整や安否確認にご助力いただきました。東邦大学理学部の長谷川正美教授には、野外調査の宿泊先の斡旋や現地のNPOの方々とのやり取りにご助力いただきました。国立研究開発法人国立環境研究所、気候変動適応センターの西廣淳室長には、現地のNPOの活動に関する情報を提供していただきました。

谷田武西の原っぱと森の会の矢野真理氏には調査地の情報や草刈りに関するデータを提供していただきました。谷田武西原っぱと森の会のメンバーの方々には、現地での調査にご協力いただきました。小林牧場の服部紹司氏には、牧場での調査協力や印西市の水田などを案内していただきました。東京大学生物多様性科学研究室の皆様には、多くのご支援や励ましの言葉をいただきました。谷川昭男博士、渡邊彰子氏、筒井優氏、山下大志氏、都築洋一氏（現、北海道大学大学院、環境科学院、生態遺伝学コース、博士1年）、西本誠氏には調査や解析など、様々な面でご助力いただきました。

摘要

我が国の草原生態系の多くは、最終氷期以降のさまざまな人為的攪乱によって維持されてきた。しかし現在、開発や放棄によってその面積は明治初頭の約 100 分の 1 にまで減少し、多くの草原性生物の絶滅が危惧されている。

都市部と農村の中間に位置する郊外地域は、生物多様性の保全に加え、多様な生態系サービスを供給している点で近年注目を集めている。一方、郊外地域には、半自然草地に加え、造成跡地、農用地周辺などに複数タイプの二次草地が存在している。郊外地域における草原性生物の分布とその規定要因を解明することで、保全優先地の選定とその管理法の模索に資する知見が得られるだろう。本研究では草地環境に依存した植食者として、農村から都市にかけて広く分布するバッタ類を対象とし、上記の課題に取り組んだ。

第 1 章では千葉県北総の台地（柏市・白井市・印西市）に点在する 5 タイプの草地（半自然草地、造成跡地・休耕畑地、畑地の縁、水田畦畔の草地）を対象に、そこに出現する草本植物とバッタ類の網羅的な調査を行い、草原性植物と対応した分布を示すバッタ類を抽出した。

その結果、バッタ類は生息地スペシャリストとジェネラリストに区分され、生息地スペシャリストは半自然草地と造成跡地に分布が制限された。その分布は希少種を含む草原性植物の分布とほぼ一致した。これは、中程度の管理圧によって、好適な餌資源と空間構造が草地内に創出されたことが原因と推測された。

第 3 章では、半自然草地と造成跡地内に生息する生息地スペシャリスト 2 種（クルマバッタ、ショウリョウバッタモドキ）および生息地ジェネラリスト 3 種（クルマバッタモドキ、ヒナバッタ、ショウリョウバッタ）を対象に、生息地内の植生構造や生息地の維持年数・周辺の景観要素に対する応答を比較した。

その結果、各環境要因への応答は対象種各種で異なった。局所環境への応答は生息地スペシャリスト 2 種間で顕著に異なり、それぞれ異なるマイクロハビタットを利用していることが明らかとなった。また、生息地スペシャリスト種のクルマバッタは草地の維持年数に対して正に反応し、追加解析の結果、造成跡地への移入の遅れが示唆された。景観要素への反応は、生息地スペシャリストが生息地ジェネラリストに比べ、より狭い 100m 以内の半自然草地と造成跡地の面積率に正の、森林率に負の反応を示した。さらに、生息地スペシャリスト種のクルマバッタの個体数は、500m~1km 以内の空間スケールにおける良好な生息地の集成的な分布に正の反応を示した。従って、生息地スペシャリスト種の個体数の底上げには、近隣の生息地との連結性（移動しやすさ）に加えて、より広いスケールの生息地パッチの配置が重要であることが示唆された。

第 4 章では、バッタ類の分布を規定するメカニズムを解明するため、餌植物に対するパフォーマンスを飼育実験で明らかにした。生息地スペシャリストと生息地ジェネラリストのバッタ類各 2 種を対象に、イネ科草本の中から、半自然草地・造成跡地と農用地で優占する計 6 種のイネ科植物を餌として与え、バッタ類の生存率と成長率を比較した。

その結果、生息地スペシャリストのうち一方は、半自然草地・造成跡地の指標種を与えた場合に生存率・成長率ともに高く、餌資源によって分布が規定されることが示された。もう一方の種は与えたイネ科間で差は確認されなかった。一方、生息地ジェネラリストでは、半自然草地・造成跡地の指標種も農用地の指標種も餌として利用可能であること、農用地の指標種で高い生存率と成長率を示すことが明らかとなった。

総合考察では、上記の結果を基に、都市近郊に存在する二次草地の保全へのアプローチについて議論した。二次草地の環境指標として、これまでバッタ類の積極的な活用は行われてこなかったが、本研究の結果は生息地スペシャリストのバッタ類が草原性植物を含む草地環境の指標種として適した特性を有することを示した。

保全に関して、生息地スペシャリスト種は異なるマイクロハビタットを利用していたこと

から、草地の画一的な管理は保全上有効ではないことが推測された。また、本研究の結果、半自然草地に加えて造成跡地も草原性生物の生息地として機能することが明らかになった。保全価値の高い造成跡地の特定には、生息地スペシャリスト種のバッタ類を指標とした簡易的な評価が有効となるだろう。

生息地スペシャリスト種が、草原性チョウ類と比較して狭い 100m 以内で生息地ネットワークが構築されている可能性が示されたこと、そのネットワークに加えてより上位の空間スケールの草地の配置も草地内の個体数を底上げする可能性が示されたことから、都市近郊における草原性生物の保全には、草地環境の管理とともに、複数の空間スケールで生息地ネットワークを意識した空間明示的な保全政策を行ってゆく必要がある。そうした保全活動の実現には、行政－保全団体－市民のさらなる連携の強化が望まれる。

引用文献

- Auffret, A. G., Kimberley, A., Plue, J., & Waldén, E. (2018). Super-regional land-use change and effects on the grassland specialist flora. *Nature communications*, 9(1), 1-7.
- Akeboshi, A., Takagi, S., Murakami, M., Hasegawa, M., & Miyashita, T. (2015). A forest–grassland boundary enhances patch quality for a grassland-dwelling butterfly as revealed by dispersal processes. *Journal of Insect Conservation*, 19(1), 15-24.
- Albrecht, H., Eder, E., Langbehn, T., & Tschiersch, C. (2011). The soil seed bank and its relationship to the established vegetation in urban wastelands. *Landscape and Urban Planning*, 100(1-2), 87-97.
- Albrecht, H., & Haider, S. (2013). Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and conservation*, 22(10), 2243-2267.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1), 32-46.
- Anderson, E. C., & Minor, E. S. (2020). Management effects on plant community and functional assemblages in Chicago's vacant lots. *Applied Vegetation Science*.
- ANDO, Y., & YAMASHIRO, C. (1993). Outbreaks and delayed hatching after hibernation in the rice grasshopper, *Oxya yezoensis* Shiraki (Orthoptera: Catantopidae). *Applied Entomology and Zoology*, 28(2), 217-225.
- Awmack, C. S., & Leather, S. R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual review of entomology*, 47(1), 817-844.
- Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., & Thompson, K. (1996). Seed banks and

- seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta botanica neerlandica*, 45(4), 461-490.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I., & Erdős, S. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions*, 13(2), 196-202.
- Bauman, D., Drouet, T., Fortin, M. J., & Dray, S. (2018). Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology*, 99(10), 2159-2166.
- Belovsky, G. E., & Slade, J. B. (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26), 14412-14417.
- Belovsky, G. E., & Slade, J. B. (2018). Grasshoppers affect grassland ecosystem functioning: Spatial and temporal variation. *Basic and Applied Ecology*, 26, 24-34.
- Bender, D. J., Contreras, T. A., & Fahrig, L. (1998). Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79(2), 517-533.
- Bernays, E. A. (1991). Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 333(1267), 257-264.
- Berner, D., Blanckenhorn, W. U., & Körner, C. (2005). Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos*, 111(3), 525-533.
- Betts, M. G., Fahrig, L., Hadley, A. S., Halstead, K. E., Bowman, J., Robinson, W. D., ... & Lindenmayer, D. B. (2014). A species-centered approach for uncovering generalities in organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography*, 37(6), 517-527.
- Bohnenblust, E., Egan, J. F., Mortensen, D., & Tooker, J. (2013). Direct and indirect effects of the synthetic-auxin herbicide dicamba on two lepidopteran species. *Environmental entomology*,
- Bonthoux, S., Brun, M., Di Pietro, F., Greulich, S., & Bouché-Pillon, S. (2014). How can wastelands

- promote biodiversity in cities? A review. *Landscape and Urban Planning*, 132, 79-88.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Rylands, A. B., Konstant, W. R., ... & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation biology*, 16(4), 909-923.
- Borchard, F., Schulte, A. M., & Fartmann, T. (2013). Rapid response of Orthoptera to restoration of montane heathland. *Biodiversity and conservation*, 22(3), 687-700.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., ... & Biederman, L. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508(7497), 517-520.
- Brückmann, S. V., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2010). Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 799-809.
- Cease, A. J., Elser, J. J., Ford, C. F., Hao, S., Kang, L., & Harrison, J. F. (2012). Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335(6067), 467-469.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228.
- Clayton, W.D., Vorontsova, M.S., Harman, K.T. and Williamson, H. (2006 onwards). GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [accessed 08 November 2006; 15:30 GMT] 2020.12.30 閱覽
- Craig, T. P., & Ohgushi, T. (2002). Preference and performance are correlated in the spittlebug *Aphrophora pectoralis* on four species of willow. *Ecological Entomology*, 27(5), 529-540.
- Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrêne, M., Bizoux, J. P., & Mahy, G. (2010). Colonization credit in restored wet heathlands. *Restoration Ecology*, 18(5), 645-655.
- Collins, S. L., Glenn, S. M., & Gibson, D. J. (1995). Experimental analysis of intermediate disturbance

- and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 76(2), 486-492.
- Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., Bede, Á., Csathó, A. I., & Tóthmérész, B. (2018). Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands. *Landscape Ecology*, 33(7), 1117-1132.
- DeMalach, N., Zaady, E., & Kadmon, R. (2017). Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, 20(1), 60-69.
- Dennis, R. L. (2012). A resource-based habitat view for conservation: butterflies in the British landscape. John Wiley & Sons.
- Dennis, R. L., Shreeve, T. G., & Van Dyck, H. (2003). Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 417-426.
- Driscoll, D. A., Banks, S. C., Barton, P. S., Lindenmayer, D. B., & Smith, A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in ecology & evolution*, 28(10), 605-613.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 169-175.
- Eckert, S., Möller, M., & Buchholz, S. (2017). Grasshopper diversity of urban wastelands is primarily boosted by habitat factors. *Insect Conservation and Diversity*, 10(3), 248-257.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 586-608.
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews*, 81(1), 117-142.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology*,

- evolution, and systematics, 34(1), 487-515.
- Fartmann, T., Krämer, B., Stelzner, F., & Poniatowski, D. (2012). Orthoptera as ecological indicators for succession in steppe grassland. *Ecological Indicators*, 20, 337-344.
- Forister, M. L., Novotny, V., Panorska, A. K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P. T., ... & Dyer, L. A. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(2), 442-447.
- Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. (2002). What is habitat fragmentation?. *Studies in avian biology*, 25, 20-29.
- Futuyma, D. J., & Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18054-18061.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., ... & Gardiner, M. M., Burkman, C. E., & Prajzner, S. P. (2013). The value of urban vacant land to support arthropod biodiversity and ecosystem services. *Environmental entomology*, 42(6), 1123-1136.
- Geographical Information Authority of Japan (GSI), <https://mapps.gsi.go.jp/maplibSearch.do#1>.
- Gillespie, M. A. R. K., & Wratten, S. D. (2011). Oviposition preference of *Lycaena salustius* for, and larval performance on, a novel host plant: an example of ecological fitting. *Ecological Entomology*, 36(5), 616-624.
- Habel, J. C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., & Wiezik, M. (2013). European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2131-2138.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324(5927), 636-638.

- Helm, J., Dutoit, T., Saatkamp, A., Bucher, S. F., Leiterer, M., & Römermann, C. (2019). Recovery of Mediterranean steppe vegetation after cultivation: Legacy effects on plant composition, soil properties and functional traits. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 71-84.
- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I., & Holzschuh, A. (2014). Trait-specific responses of wild bee communities to landscape composition, configuration and local factors. *PLoS One*, 9(8), e104439.
- Joern, A. (1979). Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia*, 38(3), 325-347.
- Joern, A. (1982). Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *The Southwestern Naturalist*, 197-209.
- Joern, A. (2005). Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology*, 86(4), 861-873.
- Joern, A., & Behmer, S. T. (1997). Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia*, 112(2), 201-208.
- Johnson, A. L., Borowy, D., & Swan, C. M. (2018). Land use history and seed dispersal drive divergent plant community assembly patterns in urban vacant lots. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 451-460.
- Johnson, A. L., Borowy, D., & Swan, C. M. (2018). Land use history and seed dispersal drive divergent plant community assembly patterns in urban vacant lots. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 451-460.
- Johnson, A. L., Tauzer, E. C., & Swan, C. M. (2015). Human legacies differentially organize functional and phylogenetic diversity of urban herbaceous plant communities at multiple spatial scales. *Applied Vegetation Science*, 18(3), 513-527.

- Kajzer-Bonk, J., Skórka, P., Nowicki, P., Bonk, M., Król, W., Szpiłtyk, D., & Woyciechowski, M. (2016). Relative contribution of matrix structure, patch resources and management to the local densities of two large blue butterfly species. *PloS one*, 11(12), e0168679.
- Kitahara, M., & Sei, K. (2001). A comparison of the diversity and structure of butterfly communities in semi-natural and human-modified grassland habitats at the foot of Mt. Fuji, central Japan. *Biodiversity & Conservation*, 10(3), 331-351.
- Kitahara, M., Sei, K., & Fujii, K. (2000). Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance: further analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology*, 42(2), 135-144.
- Klaus, V. H. (2013). Urban grassland restoration: a neglected opportunity for biodiversity conservation. *Restoration Ecology*, 21(6), 665-669.
- Knuff, A. K., Staab, M., Frey, J., Helbach, J., & Klein, A. M. (2019). Plant composition, not richness, drives occurrence of specialist herbivores. *Ecological Entomology*, 44(6), 833-843.
- König, S., & Krauss, J. (2019). Get larger or grow longer wings? Impacts of habitat area and habitat amount on orthopteran assemblages and populations in semi-natural grasslands. *Landscape ecology*, 34(1), 175-186.
- Kormann, U., Rösch, V., Batáry, P., Tschardtke, T., Orci, K. M., Samu, F., & Scherber, C. (2015). Local and landscape management drive trait-mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, 21(10), 1204-1217.
- Koyanagi, T. F., & Furukawa, T. (2013). Nation-wide agrarian depopulation threatens semi-natural grassland species in Japan: sub-national application of the Red List Index. *Biological conservation*, 167, 1-8.
- Krämer, B., Poniatowski, D., & Fartmann, T. (2012). Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. *Biological Conservation*, 152, 253-

261.

- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., & Tschamntke, T. (2003). How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies?. *Journal of Biogeography*, 30(6), 889-900.
- Kruess, A., & Tschamntke, T. (2002). Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*, 16(6), 1570-1580.
- Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Löffler, F., & Fartmann, T. (2017). Effects of landscape and habitat quality on Orthoptera assemblages of pre-alpine calcareous grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 248, 71-81.
- Ma, J. F., & Yamaji, N. (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in plant science*, 11(8), 392-397.
- Masloski, K., Greenwood, C., Reiskind, M., & Payton, M. (2014). Evidence for diet-driven habitat partitioning of Melanoplinae and Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) along a vegetation gradient in a western Oklahoma grassland. *Environmental entomology*, 43(5), 1209-1214.
- Melliger, R. L., Rusterholz, H. P., & Baur, B. (2017). Habitat-and matrix-related differences in species diversity and trait richness of vascular plants, Orthoptera and Lepidoptera in an urban landscape. *Urban ecosystems*, 20(5), 1095-1107.
- Michaud, J. P., & Vargas, G. (2010). Relative toxicity of three wheat herbicides to two species of Coccinellidae. *Insect Science*, 17(5), 434-438.
- Milchunas, D. T., & Lauenroth, W. K. (1995). Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecological applications*, 5(2), 452-458.
- Miller, J. E., Damschen, E. I., Harrison, S. P., & Grace, J. B. (2015). Landscape structure affects specialists but not generalists in naturally fragmented grasslands. *Ecology*, 96(12), 3323-3331.
- Mir, S. H., Rashid, I., Hussain, B., Reshi, Z. A., Assad, R., & Sofi, I. A. (2019). Silicon

- supplementation of rescuegrass reduces herbivory by a grasshopper. *Frontiers in plant science*, 10, 671.
- Miura, K., & Ohsaki, N. (2004). Relationship between physical leaf characteristics and growth and survival of polyphagous grasshopper nymphs, *Parapodisma subastris* (Orthoptera: Catantopidae). *Population Ecology*, 46(2), 179-184.
- Moran, M. D. (2014). Bison grazing increases arthropod abundance and diversity in a tallgrass prairie. *Environmental Entomology*, 43(5), 1174-1184.
- Morris, M. G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological conservation*, 95(2), 129-142.
- Nakahama, N., Uchida, K., Ushimaru, A., & Isagi, Y. (2018). Historical changes in grassland area determined the demography of semi-natural grassland butterflies in Japan. *Heredity*, 121(2), 155-168.
- Nakahama, N., Uchida, K., Ushimaru, A., & Isagi, Y. (2016). Timing of mowing influences genetic diversity and reproductive success in endangered semi-natural grassland plants. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, 20-27.
- Nagata, Y. K., & Ushimaru, A. (2016). Traditional burning and mowing practices support high grassland plant diversity by providing intermediate levels of vegetation height and soil pH. *Applied Vegetation Science*, 19(4), 567-577.
- Noda, A., Kondoh, A., & Nishihiro, J. (2019). Changes in land cover and grassland area over the past 120 years in a rapidly urbanised area in Japan. *One Ecosystem*, 4, e37669.
- Norton, B. A., Bending, G. D., Clark, R., Corstanje, R., Dunnett, N., Evans, K. L., ... & Hilton, S. (2019). Urban meadows as an alternative to short mown grassland: effects of composition and height on biodiversity. *Ecological Applications*, 29(6), e01946.
- Öckinger, E., Dannestam, Å., & Smith, H. G. (2009). The importance of fragmentation and habitat

- quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning*, 93(1), 31-37.
- Öckinger, E., Bergman, K. O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., ... & Bommarco, R. (2012). The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology*, 27(1), 121-131.
- Ohwaki, A. (2018). How should we view temperate semi-natural grasslands? Insights from butterflies in Japan. *Global ecology and conservation*, 16, e00482.
- Olsson, P. A., & Ödman, A. M. (2014). Natural establishment of specialist plant species after topsoil removal and soil perturbation in degraded calcareous sandy grassland. *Restoration ecology*, 22(1), 49-56.
- Ohwaki, A. (2019). Entire-area spring burning versus abandonment in grasslands: butterfly responses associated with hibernating traits. *Journal of Insect Conservation*, 23(5), 857-871.
- Picaud, F., Bonnet, E., Gloaguen, V., & Petit, D. (2003). Decision making for food choice by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): comparison between a specialist species on a shrubby legume and three graminivorous species. *Environmental Entomology*, 32(3), 680-688.
- Poniatowski, D., & Fartmann, T. (2008). The classification of insect communities: Lessons from orthopteran assemblages of semi-dry calcareous grasslands in central Germany. *European Journal of Entomology*, 105(4).
- Poniatowski, D., Löffler, F., Stuhldreher, G., Borchard, F., Krämer, B., & Fartmann, T. (2016). Functional connectivity as an indicator for patch occupancy in grassland specialists. *Ecological Indicators*, 67, 735-742.
- Poniatowski, D., Stuhldreher, G., Löffler, F., & Fartmann, T. (2018). Patch occupancy of grassland specialists: habitat quality matters more than habitat connectivity. *Biological conservation*, 225, 237-244.

- Prather, R. M., & Kaspari, M. (2019). Plants regulate grassland arthropod communities through biomass, quality, and habitat heterogeneity. *Ecosphere*, 10(10), e02909.
- Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, 19(5), 1205-1223.
- Prosser, R. S., Anderson, J. C., Hanson, M. L., Solomon, K. R., & Sibley, P. K. (2016). Indirect effects of herbicides on biota in terrestrial edge-of-field habitats: A critical review of the literature. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 59-72.
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Rácz, I. A., Déri, E., Kisfali, M., Batiz, Z., Varga, K., Szabó, G., & Lengyel, S. (2013). Early changes of orthopteran assemblages after grassland restoration: a comparison of space-for-time substitution versus repeated measures monitoring. *Biodiversity and conservation*, 22(10), 2321-2335.
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2003). Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *Journal of Experimental Biology*, 206(10), 1669-1681.
- Resch, M. C., Schütz, M., Graf, U., Wagenaar, R., van der Putten, W. H., & Risch, A. C. (2019). Does topsoil removal in grassland restoration benefit both soil nematode and plant communities?. *Journal of Applied Ecology*,
- Robin, W. S. M., & Rohweder, M. (2000). Pilot analysis of global ecosystem: grassland ecosystems. World Resource Institute, Washington, DC, 49, 29-37.
- Rösch, V., Tschardtke, T., Scherber, C., & Batary, P. (2013). Landscape composition, connectivity and

- fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 387-394.
- Rudolph, M., Velbert, F., Schwenzfeier, S., Kleinebecker, T., & Klaus, V. H. (2017). Patterns and potentials of plant species richness in high-and low-maintenance urban grasslands. *Applied Vegetation Science*, 20(1), 18-27.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774.
- Schade, J. D., Kyle, M., Hobbie, S. E., Fagan, W. A., & Elser, J. J. (2003). Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore. *Ecology Letters*, 6(2), 96-101.
- Schadek, U., Strauss, B., Biedermann, R., & Kleyer, M. (2009). Plant species richness, vegetation structure and soil resources of urban brownfield sites linked to successional age. *Urban Ecosystems*, 12(2), 115-126.
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & Ter Braak, C. J. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89(3), 782-794.
- Scherber, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, 6(1), 1-8.
- Schirmel, J., Mantilla-Contreras, J., Blindow, I., & Fartmann, T. (2011). Impacts of succession and grass encroachment on heathland Orthoptera. *Journal of Insect Conservation*, 15(5), 633-642.
- Slove, J., & Janz, N. (2011). The relationship between diet breadth and geographic range size in the butterfly subfamily Nymphalinae—A study of global scale. *PLoS One*, 6(1), e16057.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Romaschenko, K., Davidse, G., Teisher, J. K., Clark, L. G., ... & Zuloaga, F. O. (2017). A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(4), 259-290.

- Stoner, K. J., & Joern, A. (2004). Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications*, 14(5), 1306-1320.
- Sutcliffe, L. M., Batáry, P., Becker, T., Orci, K. M., & Leuschner, C. (2015). Both local and landscape factors determine plant and Orthoptera diversity in the semi-natural grasslands of Transylvania, Romania. *Biodiversity and conservation*, 24(2), 229-245.
- Tallamy, D. W., Narango, D. L., & Mitchell, A. B. (2020). Do non-native plants contribute to insect declines?. *Ecological Entomology*.
- Tallowin, J. R. (2009). Responses of invertebrate trophic level, feeding guild and body size to the management of improved grassland field margins. *Journal of Applied Ecology*, 46(4), 920-929.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- Teutsch, C. D., & Tilson, W. M. (2004). Nitrate accumulation in crabgrass as impacted by nitrogen fertilization rate and application timing. *Forage and Grazinglands*, 2(1), 0-0.
- Török, P., & Helm, A. (2017). Ecological theory provides strong support for habitat restoration. *Biological Conservation*, 206, 85-91.
- Trisnawati, D. W., Tsukamoto, T., & Yasuda, H. (2015). Indirect effects of nutrients in organic and conventional paddy field soils on the rice grasshopper, *Oxya japonica* (Orthoptera: Acrididae), mediated by rice plant nutrients. *Applied entomology and zoology*, 50(1), 99-107.
- Tschamtko, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... & Ewers, R. M. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685.
- Tsuzuki, Y., Koyanagi, T. F., & Miyashita, T. (2020). Plant community assembly in suburban vacant lots depends on earthmoving legacy, habitat connectivity, and current mowing frequency. *Ecology and Evolution*, 10(3), 1311-1323.

- Uchida, K., Takahashi, S., Shinohara, T., & Ushimaru, A. (2016). Threatened herbivorous insects maintained by long-term traditional management practices in semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, 156-162.
- Uchida, K., & Ushimaru, A. (2014). Biodiversity Has Been Maintained with Intermediate Disturbance in Traditional Agricultural Lands. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 95(4), 439-443.
- Uchida, K., & Ushimaru, A. (2015). Land abandonment and intensification diminish spatial and temporal β -diversity of grassland plants and herbivorous insects within paddy terraces. *Journal of Applied Ecology*, 52(4), 1033-1043.
- Uematsu, Y., & Ushimaru, A. (2013). Topography-and management-mediated resource gradients maintain rare and common plant diversity around paddy terraces. *Ecological Applications*, 23(6), 1357-1366.
- Van der Plas, F., Anderson, T. M., & Olf, H. (2012). Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology*, 93(4), 836-846.
- Van Halder, I., Thierry, M., Vиллемey, A., Ouin, A., Archaux, F., Barbaro, L., ... & Benot, M. L. (2017). Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 10(1), 64-77.
- Waldén, E., & Lindborg, R. (2016). Long term positive effect of grassland restoration on plant diversity-success or not?. *PloS one*, 11(5), e0155836.
- Willott, S. J. (1997). Thermoregulation in four species of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Functional Ecology*, 705-713.
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: the world records. *Journal of vegetation Science*, 23(4), 796-802.

- Woodcock, B. A., Potts, S. G., Tscheulin, T., Pilgrim, E., Ramsey, A. J., Harrison-Cripps, J., ... & Yamamoto, S., & Uchida, K. (2018). A generalist herbivore requires a wide array of plant species to maintain its populations. *Biological conservation*, 228, 167-174.
- Woodcock, B. A., Vogiatzakis, I. N., Westbury, D. B., Lawson, C. S., Edwards, A. R., Brook, A. J., ... & Brown, V. K. (2010). The role of management and landscape context in the restoration of grassland phytophagous beetles. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 366-376.
- Wünsch, Y., Schirmel, J., & Fartmann, T. (2012). Conservation management of coastal dunes for Orthoptera has to consider oviposition and nymphal preferences. *Journal of Insect Conservation*, 16(4), 501-510.
- Yuan, Z. Y., Jiao, F., Li, Y. H., & Kallenbach, R. L. (2016). Anthropogenic disturbances are key to maintaining the biodiversity of grasslands. *Scientific Reports*, 6(1), 1-8.
- Zeeman, B. J., & Morgan, J. W. (2018). Increasing and declining native species in urban remnant grasslands respond differently to nitrogen addition and disturbance. *Annals of botany*, 121(4), 691-697.
- Zhu, Y., Veen, G. F., Wang, D., Wang, L., Zhong, Z., Ma, Q., ... & Bakker, E. S. (2020). Herbivore phenology can predict response to changes in plant quality by livestock grazing. *Oikos*, 129(6), 811-819.
- 石田弘明, 黒田有寿茂, 栃本大介, & 江間薫. (2013). 兵庫県北部の棚田, 放棄棚田, 圃場整備水田における畦畔法面草原の生態的特性の比較. *植生学会誌*, 30(1), 51-69. *The Society of Vegetation Science*, 30(1), 51-69.
- 石黒清秀. (1994). 水稲におけるコバネイナゴの要防除密度. *山形県立農業試験場報告*, 28, 57-68.
- 井上雅仁, & 高橋佳孝. (2009). 半自然草原の保全と再生に向けた新しい取り組み. *景観生態*

学, 14(1), 1-4.

印西市. (2020). 印西市 緑の基本計画 第一検討委員会資料 印西市

京都府環境部自然環境保全課 (2013) 京都府レッドデータブック 2015, 京都府 web site

<https://www.pref.kyoto.jp/kankyo/rdb/bio/insect.html>. 2021.01.24 閲覧

小椋純一. (2006). 日本の草地面積の変遷. 京都精華大学紀要, 30, 159-172.

大窪久美子. (2002). 日本の半自然草地における生物多様性研究の現状 (〈特集〉草地学と
保全 2. 草原生物多様性の保全の現場). 日本草地学会誌, 48(3), 268-276.

大黒俊哉, 吉原佑, & 佐々木雄大. (2015). 草原生態学: 生物多様性と生態系機能. Tōkyō
Daigaku Shuppankai.

金子是久, 明星亜理沙, 長谷川雅美, & 宮下直. (2013). 千葉県北総地域の半自然草原での
長期間の刈り取り管理の違いが春季に開花する草原性植物の生育に及ぼす影響. 景
観生態学, 18(2), 189-199.

金子是久, 谷川正樹, & 長谷川雅美. (2012). 千葉県白井市谷田地区における半自然草原の
地上部刈り取り回数による植生の比較. 景観生態学, 16(2), 71-77.

金子是久, 三村啓太, 天野誠, & 長谷川雅美. (2009). 千葉県白井市における管理形態の異
なる草地の植物相. 景観生態学, 14(2), 163-176.

環境省. (2019). 環境省レッドリスト 2019 web site

<https://www.env.go.jp/press/106383.html>. 2020.03.18 閲覧

環境省自然環境局. (2014). 生物多様性地域政策の手引き (改訂版) 環境省自然環境局
自然環境計画課生物多様性地球戦略企画室

城所隆, & 近藤義典. (1998). 東北地方におけるコバネイナゴに対する農家の意識の違いと
発生経過の地域差. 北日本病害虫研究会報, 1998(49), 109-112.

国土交通省都市局. (2018). 都市緑地法運用指針 平成 30 年改訂版

国土交通省都市局公園緑地・景観課. (2018). 生物多様性に配慮した緑の基本計画策定の手引

き

国立環境研究所. 侵入生物データベース

<https://www.nies.go.jp/biodiversity/invasive/DB/detail/81450.html>. 2020.12.30 閲覧

気象庁 ホームページ 過去の気象データ検索 年ごとの値

http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/annually_a.php?prec_no=45&block_no=0916&year=2018&month=&day=&view=p1. 2019.04.10 閲覧

小柳知代, 楠本良延, 山本勝利, 大黒俊哉, 井手任, & 武内和彦. (2007). 関東地方平野部におけるススキを主体とした二次草地の過去と現在の種組成の比較. ランドスケープ研究, 70(5), 439-444.

小柳知代, 楠本良延, 山本勝利, 大久保悟, 北川淑子, & 武内和彦. (2011). 管理放棄後樹林化したススキ型草地における埋土種子による草原生植物の回復可能性. 保全生態学研究, 16(1), 85-97.

小山明日香, 小柳知代, 野田顕, 西廣淳, & 岡部貴美子. (2016). 都市近郊に位置する孤立草地の埋土種子相に隠されたリスク: 草原性植物の残存個体群の保全に向けた課題. 保全生態学研究, 21(1), 41-49.

埼玉県環境部みどり自然課. (2018). 埼玉県レッドデータブック動物編 2018 (第4版) 埼玉県環境部みどり自然課.

札幌市環境局環境都市推進部環境共生推進課. (2006). 札幌市版レッドリスト 2016 ガイドブック, 札幌市環境局環境都市推進部環境共生推進課. 札幌市

柴田るり子. (2011). 県民参加型生物モニタリング「生命のにぎわい調査団」の報告について. 千葉県生物多様性センター研究報告, (3), 77-96.

白浜兵三. (1963). 下総台地における明治開墾集落. 地理, 8(5). 21-30

白井市環境建設部環境課 指標種図鑑: 白井市生物多様性調査. web site

https://www.mnc.toho-u.ac.jp/v-lab/bioltop/shiroi/02shihyou_zukan/002.htm. 2020.01.2 閲覧

- 須賀丈. (2010). 半自然草地の変遷史と草原性生物の分布 (〈特集〉生物多様性と半自然草地-成立と維持に向けた戦略-). 日本草地学会誌, 56(3), 225-230.
- 須賀丈, 岡本透, & 丑丸敦史. (2012). 草地と日本人 日本列島草原 1 万年の旅. 築地書館, 東京.
- 多摩市役所環境部環境政策課. (2013). 生き物環境調査 確認状況, 多摩市 web site
<http://www.city.tama.lg.jp/0000001295.html>. 2021.01.24 閲覧
- 千葉県企画部広報県民課. (1983). 千葉県のあゆみ. 千葉県企画部広報県民課編
- 千葉県環境生活部自然保護課. (2017). 千葉県の保護上重要な野生生物 千葉県レッドリスト植物・菌類編. 千葉県環境生活部自然保護課
- 徳丸久衛. (1992). 一身近な生きもの調査をめぐる一考察一. 環動昆, 4(1), 45-55.
- 東京都環境局自然環境部. (2013). 「東京都の保護上重要な野生生物種」(本土部)～東京都レッドリスト～2013 年, 東京都環境局自然環境部
- 中村 勝. (2007). 『歴史ガイドかしわ』 柏市教育委員会 website.
<http://www.city.kashiwa.lg.jp/soshiki/280400/p007312.html>, 2020.3.25 閲覧
- 日本直翅学会. (2006). バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑. 北海道大学出版会
- 日本自然保護協会. (2013). 全国的にも貴重な奇跡の原っぱ「そうふけっぱら」(千葉・印西)の保全を求めて 3 つの学会が要望書を提出 公益財団法人 日本自然保護協会 プレスリリース
- 平舘俊太郎, 森田沙綾香, & 楠本良延. (2008). 土壌の化学特性が外来植物と在来植物の住み分けに与える影響 (特集 外来植物のリスク評価と蔓延防止 (2)). 農業技術, 63(10), 469-474.
- 正木進三. (2012). 村井貴史・伊藤ふくお, 2011, 「バッタ・コオロギ・キリギリス生態図鑑」, 北海道大学出版会, 四六版
- 牧プロジェクト web site. <http://makipro.web.fc2.com/>. 2021.01.20 閲覧

- 松村俊和, 内田圭, & 澤田佳宏. (2014). 水田畦畔に成立する半自然草原植生の生物多様性の現状と保全. 植生学会誌, 31(2), 193-218.
- 養父志乃夫, 山田宏之, 中島敦司, 中尾史郎, & 松本勝正. (2000). 大規模市街地内から郊外地にかけてのバッタ類生息密度の変化について. ランドスケープ研究, 64(5), 595-600.
- 矢野眞理. (2010). 生きものの生息をベースとした地域の保全計画の立案. ランドスケープ研究 74(2), 94-97
- 山戸美智子, 服部保, & 浅見佳世. (1999). 兵庫県三田市の基盤整備地と非整備地における畦畔法面上のチガヤ群落の比較. 雑草研究, 44(3), 170-179.
- 山本冬人, & 生方秀紀. (2009). 釧路湿原周辺部における直翅目昆虫 10 種の環境選好性. 釧路論文集, 北海道教育大学釧路校研究紀要 No.41: 97 - 104
- 吉尾政信, 加藤倫之, & 宮下直. (2009). 水田環境におけるバッタ目昆虫の分布と個体数を決定する環境要因 ~ 佐渡島におけるトキの採餌環境の管理にむけて. 応用生態工学, 12(2), 99-107.