

博士論文

農地景観におけるミヤマシジミの メタ個体群の保全に向けた草刈り管理体系の探索

出戸 秀典

目次

第1章：序論.....	3
第2章：局所個体群サイズが攪乱頻度とタイミングから受ける影響	10
2.1 はじめに	10
2.2 方法	13
2.3 結果	18
2.4 考察	20
2.5 図表	23
第3章：草刈り実験による攪乱強度の効果の検証.....	30
3.1 はじめに	30
3.2 方法	32
3.3 結果	35
3.4 考察	37
3.5 図表	40
第4章：局所の攪乱レジームの改変がメタ個体群の生息地ネットワークに及ぼす影響	45
4.1 はじめに	45
4.2 方法	48
4.3 結果	51
4.4 考察	52
4.5 図表	54
第5章：総合考察.....	58
5.1 図表	67
引用文献	68
謝辞.....	82
摘要.....	83

第 1 章：序論

・生物多様性の損失とその原因

近年の生物多様性の損失は、深刻な速度で進行しており、人間社会にも大きな影響を及ぼしている(Resch et al. 2022)。生物多様性の損失を抑え、回復させていくことは国際的な主要な課題の一つであり、2021 年からの 10 年間を「国連生態系回復の 10 年」として定められている (United Nations 2019)。その損失の主な要因には、気候変動や侵略的外来種、汚染などが挙げられるが、それ以上に大きな要因として土地改変が指摘されており (IPBES 2020)、それによる生息地面積の減少や生息地の分断化が進行している (Haddad et al. 2015; Brudvig et al. 2015)。生息地の面積が減少すると、維持できる個体数が減り、局所絶滅が生じやすくなる (Hanski 1998)。また生息地の分断化が進むほど、生物の移動分散による再定着やレスキュー効果が生じにくくなり、遺伝的多様性の減少や占有する生息地パッチの減少を招いてしまう (Hanski 1994, 1999; Ojanen et al. 2013)。したがって、土地改変に伴い生息地がパッチ状になってしまった景観の中で生物多様性を保全するためには、生息地パッチで成立する局所個体群が生息地パッチ間の移動分散によって連結して形成されるメタ個体群の視点が極めて重要となっている (Johansson et al. 2017; Howell et al. 2018, 2020)。

・メタ個体群と攪乱

メタ個体群とは、パッチ状の生息地にそれぞれ成立する局所個体群がある程度独立しているものの、生物の移動分散によって緩く繋がった空間構造のある個体群を指す (Hanski 1999; Baguette 2004)。メタ個体群の持続性には移動分散と局所個体群動態およびその同調性の程度が重要である (Schtickzelle et al. 2007; Baguette et al. 2011)。古典的なメタ個体群理論では、移動分散や同調性は生息地パッチ間の距離に、局所個体群動態は生息地パッチの面積に強く影響を受けるとされ、この 2 つの変数によってメタ個体群構造を説明できると

考えられてきた(Hanski 1999; Ellner and Fussmann 2003)。しかし、近年では生息地パッチ内部の要因（生息地の質）がメタ個体群動態を駆動することが指摘されている(Thomas et al. 2001; Fleishman et al. 2002; Hodgson et al. 2009; Baguette et al. 2011)。生息地の質は局所個体群の増加率に影響を与えるだけでなく、移出入や定着のプロセスにも影響を与えるため(Stevens et al. 2010; Baguette et al. 2011)、局所個体群の絶滅やメタ個体群全体の存続にも寄与する。生息地の質を 2 つに大別すると、生物的なもの（餌、天敵、共生者など）(Dennis et al. 2003; Yamanaka et al. 2009; Altermatt et al. 2012; Senft et al. 2017)と物理的なもの（攪乱や微気候、微地形など）(Fortuna et al. 2006; Altermatt et al. 2012)とがあり、物理的なものが直接、あるいは生物的なものを介して間接的に局所個体群に影響すると考えられる。攪乱は生息地の質と局所個体群動態を大きく改変し、メタ個体群全体の安定性や持続性に影響を及ぼすことが指摘されている(Caruso et al. 2010; Johansson et al. 2012, 2017)。

・攪乱レジーム（頻度・強度・タイミング）

攪乱は、生態系や生物多様性の維持や崩壊に大きな影響力を持っている(Sousa 1984; van der Maarel 1993)。干ばつ(Pollock et al. 1998; Fernández et al. 2016)や山火事(Fortuna et al. 2006)、台風(Spiller and Schoener 2007)などの自然由来のものから、放牧(Bullock and Pakeman 1997; Frank 2005; Johansson et al. 2017)や草刈り(Johst et al. 2006; Uchida and Ushimaru 2014; Nakahama et al. 2016)、火入れ(Anderson et al. 2014; DeSiervo et al. 2015; Mutz et al. 2017)、伐採(Caruso et al. 2010; Fedrowitz et al. 2012; Zartman et al. 2012)などの人間活動由来のものまである。特に最近の気候変動に伴う洪水や山火事は生物多様性の損失を加速させていることが指摘されている(Kelly et al. 2020)。しかし、攪乱がもたらす影響は攪乱のレジーム（種類や頻度、強度、タイミングなど）によって様々である(Miller et al. 2011; Hall et al. 2012)。例えば草地で生じる攪乱でも、火入れや草刈り、放牧によって、生

態系にはそれぞれ異なる影響が及び(Sousa 1984; van der Maarel 1993)、更に放牧と一言で言っても、家畜の種類によって影響が異なることが知られている(Bullock and Pakeman 1997; Ellis 2003)。また、攪乱頻度や強度は中規模であると種多様性が高まることが多くの研究から示唆されており(Connell 1978; Huston 1979; Buckling et al. 2000; Molino and Sabatier 2001; Cadotte 2007; Uchida and Ushimaru 2014)、攪乱のタイミングも種の共存や種組成に影響を及ぼすことが指摘されている(Crawley 2004; Smith 2006; Hall et al. 2012)。一方で、陸上植物や植物プランクトンなどの生産者群集や個体群に対する攪乱の効果はこれまで多くの研究で示唆されてきたが、消費者群集に対する効果については研究が不足しており、消費者個体群に対する効果についてもほとんどわかっていない(Humbert et al. 2012b; Jakobsson et al. 2018)。消費者の種多様性は生産者の種多様性に影響される場合もあるが、状況依存性が高く(Shinohara and Yoshida 2021)、攪乱レジームによってもその関係性は大きく変化するかもしれない。消費者個体群は多様な生産者を餌とする場合もあるが、特定の餌種に依存することも多く、餌種の攪乱応答によって影響が異なるだろう。また、消費者は生産者に比べて移動性で勝るため、攪乱レジームによっては直接のダメージを受けにくいかもしれない。消費者の移動分散によって形成されるメタ個体群に対しても多様な攪乱レジームが及ぼす影響について理論的な示唆は複数あるものの(Ellner and Fussmann 2003; Johst and Drechsler 2003; Wilcox et al. 2006)、実際の野外ではあまり検証されていない。

・草地生態系とチョウ類

人為攪乱によって維持されている代表的な生態系の一つに半自然草地があげられる。アジアモンスーン地域などで見られる高温多湿な気候は草地を森林へと遷移させるが、放牧や草刈り、火入れ等の人間活動によって遷移がリセットされることで、多くの草地が維持されてきた(Ushimaru et al. 2018; Ohwaki 2018)。しかし、化石燃料の普及や生活様式の変化

などに伴い、人為攪乱のレジームが近年大きく変化したことで、半自然草地の生物多様性の損失が深刻化している(大窪 2002; Ushimaru et al. 2018)。

草原性チョウ類は草地の生物多様性を指標する分類群として知られているが(Oostermeijer and van Swaay 1998; Stefanescu et al. 2005)、近年の草原の縮小や劣化、分断化によって、その多くが絶滅の危機に瀕している。例えば、オオウラギンヒョウモンやオオルリシジミ、チャマダラセセリなどは放牧や採草、火入れによって維持されてきた草地に生息していたが、乱獲や生息地の破壊だけでなく、草資源の利用価値が失われたことによる人為攪乱の減少や、スキーやゴルフ等の利用目的の変化などにより、生息環境が大きく改変され、全国各地で絶滅した(Nakamura 2011)。したがって、草原性チョウ類にとっての最適な攪乱レジームを明らかにすることは草原性チョウ類の保全、ひいては半自然草地の生物多様性を保全していく上で重要である。

草原性のチョウ類は農地の脇や放牧地などのパッチ状の半自然草原に暮らしている種も多く、生息地パッチ間を移動することでしばしばメタ個体群を形成する(Wahlberg et al. 2002; Johst et al. 2006; Hodgson et al. 2009; Kőrösi et al. 2014; Schwarz and Fartmann 2021)。このことからメタ個体群研究の対象として多く扱われてきた歴史があり(Thomas and Harrison 1992; Ojanen et al. 2013)、また、生息地パッチでは攪乱が頻発するため、草原性チョウ類のメタ個体群に及ぼす攪乱の影響の強さについても近年示唆されている(Johst et al. 2006; Hodgson et al. 2009; Johansson et al. 2017)。つまり攪乱の効果は、局所個体群だけでなく、生息地パッチの生物学的な質の変化とそれによる移出入や定着のプロセスを通して、メタ個体群全体に波及する可能性がある。したがって、草原性チョウ類のメタ個体群を保全していく上では、メタ個体群の生息地ネットワーク構造を理解し、適切な生息地パッチに適切な攪乱レジームを生じさせることが求められる。

・対象種ミヤマシジミと調査地

草原性チョウ類の 1 種であるミヤマシジミ *Plebejus argyrognomon* は、ヨーロッパから東アジアまでユーラシア大陸に広く分布し、北アメリカ大陸の一部にも生息する (GBIF 2023)。日本のミヤマシジミは亜種に分けられており、本州中部を中心に、関東や東北南部にも分布する (Zhang and Miyashita 2018)。ヨーロッパでは年 2 回 (Settele et al. 2008)、日本では年 3~5 回ほど (福田ほか 1984) 発生する多化性で、日本では幼虫はマメ科小低木のコマツナギ *Indigofera pseudotinctoria* のみを食べるスペシャリストである (川副 & 若林 1976)。幼虫期と蛹期はアリとの共生関係が知られている。幼虫はアリの好む体表成分とアミノ酸を多く含む分泌物でアリを誘引し、集まってきたアリに分泌物を与えて天敵から身を守っており、蛹も体表にアリの好む成分を有している (渡辺 & 萩原 2004; 大村ら 2009)。食草のコマツナギは展葉する 4 月末~5 月上旬から、落葉する 10 月下旬~11 月中旬までの間で、洪水や火入れ、草刈り等の攪乱が度々生じてもシュートや葉、花を再生する能力を持ち、河川敷や堤防、農地の畔や土手など適度に攪乱が生じる場所に生えるため、ミヤマシジミも河川沿いや農地周辺、山地の採草地などの攪乱環境に広く生息していた (清 1983)。しかし近年では、洪水や草刈りなどの攪乱レジームの改変や河川改修に伴い、多くの生息地で絶滅が報告されている (萩原ら 2009)。現在でも複数の生息地で安定して発生が確認されているのは長野県のみであり、山梨県、栃木県、静岡県、富山県、岐阜県では生息地が非常に限られており、2012 年に環境省の絶滅危惧 I B 類に指定されている (Nakamura 2011)。

長野県南部は現在でも天竜川とその支流の堤防に生息地が点々と残されているが、飯島町と中川村には未だに農地景観に数多くの生息地がパッチ状に点在し、それらが成虫の移動分散によって連結することでメタ個体群を形成している (Miyashita et al. 2021)。飯島町と中川村の農地景観に生息するミヤマシジミは、年 3 回発生し、卵で冬を越した後、コマツナギが展葉する 4 月末~5 月上旬に 1 世代目の幼虫が孵化し、成長して羽化した成虫は 5 月下旬~6 月中旬に発生する。2 世代目の幼虫は 6 月下旬~7 月中旬に見られ、成虫は 7 月中旬~8 月上旬に発生する。3 世代目になると発生がばらつき、幼虫は 8 月中旬~9 月中旬、

成虫は9月上旬～10月中旬に見られ、越冬卵は9月下旬以降にコマツナギの根元近くに産み付けられる。農地景観の生息地の多くは畔や土手、農道の法面にあり、多様な頻度やタイミング、強度での草刈りが行われているが、近年改良が進む草刈り機の普及に伴い、ミヤマシジミを始めとする多くの草原性生物の生息が脅かされている。

・本研究の目的

本研究では、絶滅危惧種ミヤマシジミのメタ個体群動態への草刈り管理体系（草刈り頻度・タイミング・強度）の効果を明らかにすることで、メタ個体群の保全策を提言することを目的とする。調査は、日本でミヤマシジミが最も多く生息する長野県上伊那郡飯島町と中川村の農地景観で行った。調査地は天竜川とその支流の河岸段丘上にあり、中央アルプスの裾に広がる森林や段丘林、溪谷に囲われている。ミヤマシジミが段丘林や溪谷を超えて長距離移動することは考えづらいため、調査地の個体群を一つのメタ個体群と捉えた。

まず、草刈りの頻度とタイミングがミヤマシジミの局所個体群に影響を及ぼすかを明らかにするために、第2章では、全ての生息地パッチの連結性を評価したうえで、草刈り頻度とタイミングや、局所個体群サイズ、植生、共生アリを調べ、最適な草刈り頻度とタイミングを推定した。次に第3章では、第2章で示唆された5～8月に1回の草刈り頻度と成虫期の草刈りタイミングの効果を検証することと、草刈り強度の効果を評価することを目的に、4年間に及ぶ草刈り実験を行った。実験区には地際刈区と10 cm高刈区、20 cm高刈区の3つの処理区を設け、攪乱レジームが局所個体群動態に及ぼす影響を、食草や共生アリ、連結性の効果を加味して推定した。第4章では、草刈り実験による攪乱レジームの改変の効果が、局所だけでなく、メタ個体群やモジュール構造に波及するかを示すために、生息地ネットワークを明示し、保全上重要な生息地パッチを選定した。第5章の総合考察では、第2～4章の結果を受けてミヤマシジミのメタ個体群維持に資する攪乱レジームについて概説し、ミヤマシジミを含めた草原性生物のメタ個体群保全に対し、本研究の結果がどのように

貢献できるかを議論した。

第2章：局所個体群サイズが攪乱頻度とタイミングから受ける影響

2.1 はじめに

攪乱が生態系や生物多様性に及ぼす影響は大きく、そのレジームによって個体群や群集を維持にも崩壊にも導く(Sousa 1984; van der Maarel 1993)。攪乱レジームの中でも、攪乱の頻度については理論研究や実証研究で特に注目されており(Miller et al. 2011; Hall et al. 2012)、その効果の強さが多く示唆されてきた。攪乱頻度が中程度で、増加率は高いが競争に弱い種と増加率は低いが競争に強い種とが共存可能となるという中規模攪乱仮説は多くの研究から支持されており(Connell 1978; Huston 1979; Buckling et al. 2000; Molino and Sabatier 2001; Cadotte 2007; Uchida and Ushimaru 2014)、競争に弱く増加率も高くない希少種も生息できるようになることが多い(Uchida and Ushimaru 2014)。一方で、攪乱は一時的に生物の生息環境を破壊するだけでなく、生物に直接ダメージも及ぼすため、頻度だけでなくタイミングも大きな影響を及ぼすはずである。

理論や実験研究によれば、攪乱が対象とする種や分類群のどの生活史段階で生じるかは、その種の個体群動態に大きな影響を及ぼす可能性がある(Brys et al. 2004; Jantunen et al. 2007; Gignoux et al. 2009)。例えば植物においては、開花期と草刈りタイミングが一致すると遺伝的多様性の減少(Nakahama et al. 2016)や繁殖成功率の減少が生じたり(Jantunen et al. 2007; Nakahama et al. 2016)、火入れが初夏の場合は春の場合より植物の開花数(Fill et al. 2012)や発芽率(Shepherd et al. 2012)を高めたりすることが野外でも確かめられている。しかし、野外において攪乱のタイミングの重要性を明らかにした研究は少なく、生産者に比べると、昆虫などの消費者に対する攪乱タイミングの影響はまだほとんどわかっていない(Humbert et al. 2012b; Jakobsson et al. 2018)。昆虫のような消費者は幼虫と成虫とでは活動性や行動圏が大きく異なるため、また、植物とは異なり体の損傷部位を再生させることが

難しいため、植物と比べて攪乱タイミングの効果がより大きいかもしれない。

草原性チョウ類は人為攪乱によって成立する半自然草地を代表する分類群であり (Oostermeijer and van Swaay 1998; Stefanescu et al. 2005)、半自然草地の減少や質の劣化に伴い、草原性チョウ類も大きく減少している (Nakamura 2011)。その主要原因である攪乱レジームの改変は、チョウ類の群集や個体群サイズにも大きく影響を与える (Wahlberg et al. 2002; Johansson et al. 2017)。既存研究では、草刈り頻度が年に 1 回のとき、チョウ類の多様性も個体数も最大となると報告されている (Johst et al. 2006; Kőrösi et al. 2014; Schwarz and Fartmann 2021)。攪乱タイミングに関しては、幼虫期の草刈りや放牧によって死亡率が高まること (Courtney and Duggan 1983; Humbert et al. 2010; van Noordwijk et al. 2012) や、成虫期の草刈りによって移出が促進されること (Popović and Nowicki 2023) などが知られている。昨今、草原性チョウ類の衰亡が深刻化する中で、草原性チョウ類をいかに保全していくかは生息地の管理（人為攪乱）にかかっていると言っても過言ではないが、局所個体群やメタ個体群にとって望ましい管理の頻度やタイミングについては議論の余地が多く残されている。

本章では、農地景観に生息するミヤマシジミのメタ個体群を対象に、攪乱の頻度やタイミングが個体群動態に与える影響を明らかにすることを目的とする。本種が生息する農地景観では、生息地パッチがある畔や土手によって管理する農家がしばしば異なるため、局所個体群が受ける攪乱の頻度やタイミングは様々である。植物が成長する 5～8 月での草刈り頻度は場所によって 0～5 回のばらつきがある (図 S2.2)。本種の食草であるコマツナギは小低木であるが、草地に生育し、他の植物との競争に弱いいため、5～8 月に 1 回程度の草刈りによって遷移が抑えられ、生育しやすくなると考えられる。したがって、ミヤマシジミも同様の草刈り頻度の生息地で個体数が増えると予想される。また、本種の成虫は丈の低い草を好むため (福田ほか 1984)、成虫期の草刈りによる移出は少なく、むしろ幼虫期の草刈りは直接の死亡に加えて餌不足を引き起こすと考えられるため、影響がより大きいかもしれ

れない。また本種は調査地において年 3 回発生するため、世代により最適な攪乱タイミングが異なるかもしれない。加えて、本種が幼虫期に専食するコマツナギや、幼虫期や蛹期に任意共生関係を築くアリも、攪乱の影響を受けるだろう。

本研究では、攪乱の回数とタイミングの影響を分離して評価するため、2 段階の解析ステップをとる（表 2.1）。その理由は、回数は年単位の要因であるが、タイミングは世代ごとに評価でき、また回数とタイミングは相関するため、一括した解析は難しいからである。第一段階では、年間の平均局所個体群サイズと攪乱頻度の関係から、適切な攪乱頻度を明らかにする。この際、局所個体群サイズに影響する生息地の連結性とパッチの面積を共変量として考慮する。第二段階では、第一段階の解析で明らかになった適切な草刈り頻度のもとで、局所個体数を最大化する攪乱タイミングを推定する。その際に局所個体群に影響する生息地の連結性に加え、生息地の質の効果も同時に評価する。

本研究では、以下の 3 つの疑問を検証する。

- ① 連結性が高いパッチでは成虫の移入によって局所個体群サイズ（幼虫個体数）が底上げされるか。
- ② 本種の発育期間のうちに 1 回草を刈る生息地で局所個体群サイズ（幼虫個体数）が最大となるか。
- ③ 成虫期（6 月上旬、7 月下旬）に草を刈ることで局所個体群サイズ（幼虫個体数）が最大となるのか。

2.2 方法

調査地と対象種

調査は長野県飯島町と中川村の農地景観(東経 137 度 55 分、北緯 35 度 40 分、標高 687m)で行い、図 2.1 に示した範囲を一つのメタ個体群と捉えた。この範囲内に生えている食草のコマツナギ群落の位置を網羅的に踏査し、ミヤマシジミ成虫の行動圏の観察をもとに、生息地パッチを各食草群落から 10m バッファを発生させて重なりあう範囲と定義した(Thomas and Harrison 1992; Ojanen et al. 2013)。2018 年に生息地パッチ 143 個(食草群落 286 個)、2019 年には新たに見つけたものも含めて生息地パッチ 159 個(食草群落 339 個)で調査した。食草群落は畔や土手、道の法面に主にあり、ため池の土手や人家の庭、グラウンドの端、林縁などにもある。それらは放棄された場所を除いて全て草刈りによって維持されており、農家や住民などの草刈り主体は食草群落ごとによって異なるため、距離的に近くても草刈り管理体系が大きく異なることが多い。更に、食草群落によっては一部のみ草が刈られたり、草刈りタイミングが部分的に異なったりする。

ミヤマシジミは幼虫期に、コマツナギのみを食べる以外にアリとの共生関係があることが知られている。調査地ではミヤマシジミの幼虫に 6 種類近くのアリが随伴していることを確認した(図 S2.1)。本種は多化性であり食草の根元付近に産み付けられた卵で越冬後、調査地では年間に 3 回(1 世代目: 5 月下旬~6 月中旬、2 世代目: 7 月中旬~8 月上旬、3 世代目: 9 月上旬~10 月中旬)成虫が発生する。

チョウの個体数

草刈りによる影響の程度が異なると考えられる、成虫と幼虫のそれぞれの個体数を調べた。調査は 2018 年と 2019 年の 2 年間行った。調査は各世代で行い、成虫は 2 週間に 1 回全ての生息地パッチで、幼虫はピーク時に 1 回全ての食草群落で調べた。成虫については重複カウントを避けるために、生息地パッチ中を歩き、各個体の位置を地図にプロットして個

体数を調べた。生息地パッチの多くが線上であり、面積も大きくはないため（中央値：1073 m²）、この調査方法で局所個体数を評価できると考えられる。実際に 2020 年 6 月に 9 か所の生息地パッチで 3 回の繰り返し調査を行ったところ、3 回とも同様の個体数を記録できた（1 回目と 2 回目の相関係数 $r = 0.906$ 、2 回目と 3 回目の相関係数 $r = 0.954$ ）。幼虫は特徴的な食べ跡を食草に残すため、食痕の有無を全ての株で調べた。幼虫を見つけた場合は随伴アリも記録した。各食草群落の幼虫の個体数は、実際に見つけた幼虫数と、食痕のみ見つけた数を足した値を用いた（Wahlberg et al. 2002）。幼虫調査は雨天時以外、成虫の調査は天気の良い風の弱い日に午前 9 時から 16 時まで行った。

植生調査

食草の量を調べるために、2m×2m のコドラートを各食草群落に設置し、コドラート内の食草の被度と草丈、全体の植生被度と草丈を記録した。コドラートは群落の面積や形状に応じて数も増やし（1～12 個）、食草群落を平均する被度や草丈を推定できるようにした。調査は 2018 年と 2019 年の 6 月と 7 月と 9 月に行った。

アリ個体数

幼虫と共生するアリの相対密度を調べるために、各食草群落に設置したコドラートの中心にピットフォールを仕掛けた。ピットフォールには直径 5 cm・深さ 4 cm の円筒状の容器（ねじ口 U 式容器（スチロール管瓶）、池田理化）を使用した。容器の中に 3 倍希釈のはちみつ水溶液と魚肉ソーセージ 1 cm 角、中性洗剤数滴の他に、哺乳類などによる掘り返しを防ぐための唐辛子を入れ、設置して 24 時間後に回収した。トラップは 2018 年と 2019 年の 6 月と 8 月の 24 時間雨が降らない日に設置した。

草刈りの記録

5～10 月は 1 週間に 1 回以上のペースで全ての食草群落に訪れ、植生コドラートごとに刈られたかどうかを記録した。コドラートごとの草刈り頻度の平均回数をその食草群落の草刈頻度とし、過半数のコドラートが刈られた日をその食草群落の草刈日とした。

統計解析

攪乱頻度と攪乱タイミングの効果を別々に評価するために、2 段階の解析ステップをとった（表 2.1）。最初のステップでは、年間の平均局所個体群サイズと草刈頻度の関係から、適切な草刈頻度を明らかにした。幼虫期は攪乱の影響が強く出ると考えられるため、局所個体群サイズは幼虫の個体数とした。そのため、1 世代目の幼虫がいる 5 月初めから 3 世代目の幼虫がいる 8 月末までの期間に草刈りされた回数を草刈り頻度とした。次のステップでは、草刈り頻度 1 回の下で局所個体数を最大化する草刈日を推定した（結果より）。

1. 草刈り頻度の効果

幼虫個体数と草刈頻度の関係を明らかにするために非線形性を考慮できる GAMM を用いて解析した。解析は 2018 年と 2019 年でそれぞれ行った。

統計モデルは以下である。

$$\log(L_i) = \beta_0 + \beta_1 s(F_i) + \beta_2 Area_i + \beta_3 S_i + I + \varepsilon \quad \dots(1)$$

目的変数 L は全世代（1～3 世代）の幼虫個体数を平均した値とした。説明変数には 5～8 月の草刈頻度 F と食草群落面積 $Area$ 、連結性指標 S を入れた。草刈頻度 F にのみ非線形性を考慮した（ $s()$ は平滑化スプラインを表す）。 i は食草群落を表し、 I は食草群落が属する生息地パッチの ID であり、ランダム効果を表す。 β は係数、 ε_e はゼロ過剰負の二項分布に従う誤差項を表す。連結性指標 S は以下の式で表現できる。

$$S_i = \sum_{l \neq j} N_j \exp(-\alpha d_{lj}) \quad \dots(2)$$

d_{IJ} は生息地パッチ I の辺縁と生息地パッチ J の辺縁とを結ぶ線分のうち、最短となる線分の距離を表し、 N_J は生息地パッチ J における全世代の平均成虫個体数とした。 α は移動分散のパラメータであり、 $1/\alpha$ (km) が移動平均を表す (Hanski 1999)。

最もモデルの予測性の高い移動分散スケールを推定するために、既存研究に基づいて異なるスケールのモデルをそれぞれ作成した ($\alpha = 1, 2, 4, 10$ 、順に 1000m、500m、250m、100m の平均移動能力を表す) (Zhang and Miyashita 2018)。その後 WAIC を用いて最も予測性の高いモデルを選択した。ベストモデルの各説明変数の効果も評価した。

全ての説明変数は標準化して用いた。解析では R の {brms} パッケージ(Bürkner 2017)を用いてベイズ手法による GAMMを作成し、{MuMin} パッケージ(Barton 2019)を用いて WAIC に基づいてモデル選択した。推定では 5 本のマルコフ連鎖を 5000 回繰り返し、最初の 1000 回は除外した (burn-in)。収束性は Gelman-Rubin (\hat{R}) を用いて評価し、全てのパラメータが $\hat{R} < 1.05$ であった。各説明変数の係数の事前分布はほとんどを無情報とした (表 S2.1)。

2. 草刈りタイミングの効果

最初の解析ステップの結果、草刈り頻度が少ないほど幼虫個体数が多いことが示唆されたが、草刈り頻度が 1 回未満はサンプル数が少なく (図 S2.2)、推定誤差が大きかった (図 2.5)。したがって、草刈り頻度 1 回のみの食草パッチのみのデータを用いて、各世代で個体数を最大化する草刈りタイミングを明らかにした。1 世代目の幼虫が発生する 5 月に草刈りが行われるパッチが極めて少ないことから、2 世代目と 3 世代目について解析した。解析は非線形性を考慮できる以下の GAMMを用いて世代ごとに行った。

$$\log(L_{i,t}) = \gamma_0 + \gamma_1 s(D_i) + \gamma_2 Host_{i,t} + \gamma_3 Ant_{i,t} + \gamma_4 Area_i + \gamma_5 N_{I,t-1} + \gamma_6 S_{I,t-1} + I + \varepsilon$$

...(3)

目的変数は各世代の幼虫個体数 L 、説明変数には草刈日 D （食草が芽生え始める 5 月 1 日を 0 とした日数）、食草被度 $Host$ ・共生関係が想定されるアリ種（クロヤマアリ・クロオオアリ）の存在不在 Ant （図 S2.1、Mizuno et al. 2019）、親世代の成虫個体数 N_{t-1} 、連結性指標 S_{t-1} 、食草群落面積 $Area$ を入れた。 i は食草群落、 I は生息地パッチ（ランダム効果）、 t は世代を表し、 β は係数、 ε_e はゼロ過剰負の二項分布従う誤差項を表す。草刈日 D にのみ非線形性を考慮した（ $s()$ は平滑化関数を表す）。連結性指標 S_{t-1} は以下で表現できる。

$$S_{I,t-1} = \sum_{I \neq J} N_{J,t-1} \exp(-\alpha d_{I,J}) \quad \dots(4)$$

この指標は親世代の成虫の他パッチからの潜在的な移入数を表すことができる。 α は第 1 ステップで推定された値で固定した。

食草被度と共生アリは草刈日との相関が弱く、共線性は弱いと考えられた。説明変数はすべて標準化した。MCMC の連鎖数と繰り返し数、burn-in、収束評価は最初の解析と同じとした。ほぼすべてのパラメータに無情報事前分布を用いた（表 S2.2）。

2.3 結果

攪乱頻度の効果

植生とアリのデータに欠損があったため、解析で用いた食草パッチ数は、2018 年は 274 (生息地パッチ 132)、2019 年は 334 (生息地パッチ 159 か所) であった。2 年間で発見した幼虫の総数は 3775 匹であった。

まず連結性の効果と移動分散のスケールを調べたところ、連結性を入れないモデルに比べ連結性を入れたモデルの方が WAIC がかなり小さく、 $\alpha=2$ の場合で WAIC が最小となった。この結果は 2018 年、2019 年ともに同じであった (図 2.3)。次に $\alpha=2$ の連結性指標を用いたモデル(1)の各説明変数の効果を調べたところ、攪乱頻度、面積、連結性の全てで強い予測性を示し、連結性の効果は 2018 年よりも 2019 年の方が効果が大きかった (図 2.4)。攪乱頻度は多いほど幼虫個体数が減少したが、2 回以上の攪乱頻度で特に負の効果が強いと示唆され、これも 2018 年も 2019 年も同じ傾向であった (図 2.5)。

各世代の幼虫個体数と攪乱タイミングの関係

解析には草刈りが 1 回行われた食草群落のデータのみを使用したため、解析対象の食草群落は 2018 年に 71 個 (生息地パッチ 46 個)、2019 年に 106 個 (生息地パッチ 70 個) であった。

草刈日の非線形項の事後分布は各世代各年で 95%信用区間が 0 を跨がなかった (図 2.6)。3 世代目幼虫の解析では、2018 年と 2019 年ともに幼虫個体数が最大となる草刈日が現れ、それがおよそ 70~80 日目であるとわかった (図 2.7)。一方で 2 世代目幼虫の個体数が最大となる草刈日は 2019 年のみ 50 日目付近にあるように見えたが、全体として不明瞭であった (図 2.7)。したがって 2 世代目では明確な結果が得られなかったが 3 世代目の解析結果から、幼虫個体数を減少させない草刈時期は成虫期であり、成虫期の草刈りは次世代の幼虫個体数を最大化させると示唆された。

パッチの面積は全ての解析で強い正の効果が見られた（図 2.6）。1 世代前の成虫個体数も 2, 3 世代目で強い予測性を示した。食草被度と共生アリ密度は、2018 年と 2019 年ともに 2 世代目はある程度高い効果が見られたが、3 世代目では効果がほとんど見られなかった。連結性の指標は 2018 年、2019 年ともに 3 世代目に比べて 2 世代目の方が正の効果が強いと示唆された（図 2.6）。

2.4 考察

近年の草原性生物の減少に伴い、保全のための草地管理について多く研究されており (Tälle et al. 2016; Jakobsson et al. 2018; Filazzola et al. 2020)、攪乱の頻度や強度とともに攪乱のタイミングの重要性も強く指摘されている (Jantunen et al. 2007; Humbert et al. 2012b; Nakahama et al. 2016; Tian et al. 2021)。しかし、草地の生物を保全するうえで、適切な頻度とタイミングを同時に評価した研究はこれまでほとんどなかった (Johst et al. 2006; Körösi et al. 2014)。本研究では、まず頻度については、発育期間に草刈り頻度を少なくすることで局所個体群サイズを増加させると示唆された。これは、草刈り頻度の減少に伴う食草の被度や共生アリの密度の増加によるパッチの質の向上が関係しているからかもしれない (図 S2.3)。一般に、食草の利用可能性はボトムアップ効果を強化し、アリの密度は捕食者や寄生者からのトップダウン効果を緩和する (Weeks 2003; Hill et al. 2022) ため、この推測の妥当性は高いだろう。次に草刈りタイミングについては、第 3 世代では、親世代の成虫期に相当する 7 月中旬 (7 月 10 日~20 日) が適していると示唆され、明確ではないが第 2 世代でも、親世代の成虫期に相当する 6 月中旬 (2019 年 6 月 20 日) が適していると示唆された。これらを総合すると、成虫期の草刈りは次世代幼虫の個体数を最大化すると考えられる。

この時期が好適である理由は 3 つあると考えられる。1 つ目は、蝶の幼虫期の攪乱は幼虫の死傷や餌の不足によって、個体群に強い負の影響が生じるのに対し (Courtney and Duggan 1983; Humbert et al. 2010)、成虫期では飛翔によって直接のダメージから逃れられるため、その効果が弱いことである。2 つ目は、攪乱直後の生息地にメスが好んで産卵することで、個体数が増える可能性があることである (Haan and Landis 2019; Knight et al. 2019)。食草のコマツナギは地を這う樹形の低木のため、草刈り直後でも部分的に残った枝やシュートにメスが産卵できるだろう。3 つ目として、攪乱直後の生息地は食草の餌としての質も高く (Martinsen et al. 1998; Takagi and Miyashita 2012)、天敵も少ないと予想される (Haan and

Landis 2019; Yeh et al. 2021)ので、メスの産卵選好性が高いのかもしれない (preference-performance linkage)。一方で成虫期の草刈りは成虫が多く移出してしまうデメリットも報告されている (Feber et al. 1996; Aviron et al. 2007; Popović and Nowicki 2023)。しかし、本研究の場合は草刈り後の移動は一時的なものであると思われる。なぜなら、ほとんどの生息地パッチはすぐ近くに畔や路肩の植生や圃場内の農作物などのマトリクスで囲まれているためである。これらの植生には食草がないためミヤマシジミが繁殖することはないが、一時的な避難場所として機能している可能性が高い。草刈り後に近隣の植生に移動した個体はすぐに元の食草群落に戻ることで、成虫期の草刈りによる強い負の影響を免れているのかもしれない。

ミヤマシジミのパッチレベルの個体数には生息地の連結性がプラスに効いていることもわかった。しかし、連結性の効果は一定ではなく、2019 年でより強く、また 2 世代目では強いが 3 世代目では弱かった。連結性の効果が 2019 年でより強い理由についてはよくわからないが、世代による違いは、成虫の吸蜜資源の量の違いによるのかもしれない。2 世代目成虫が飛ぶ 7 月頃は、成虫が多く吸蜜に訪れる食草のコマツナギが大量に開花しており (図 S2.4)、パッチからの移出が低く、結果として 3 世代目の幼虫には連結性の効果が効きにくかったかもしれない。パッチの質が移動分散や定着に及ぼす影響は多く知られており (Fleishman et al. 2002; Matter et al. 2009; Baguette et al. 2011; Akeboshi et al. 2015)、ミヤマシジミの場合もパッチの質の季節変化によって世代間の違いが生じたのかもしれない。

パッチの生物的な質として、随伴アリの密度は強い効果を持つことが示唆された。アリは陸上生態系における強力な捕食者であり、アリとの絶対共生関係を築くシジミチョウの生存に対してその存在の有無が大きな影響を及ぼすことが知られている (Weeks 2003; Hill et al. 2022)。一方で、ミヤマシジミのようなアリとの任意共生関係を築く種においては、アリによる個体群レベルの影響を示唆した例はほぼない。室内実験からは、本種が他のシジミチョウと比べてより高栄養の液体を分泌し、幼虫の体表だけでなく蛹の体表にもアリの好む

成分を持つことがわかっている(Mizuno et al. 2019)。つまり、本種はアリとの防衛共生に対してより大きなコストを払っており、本章の結果と組み合わせると、本種の生息にはアリの存在が重要であると考えられる。しかし、本章の結果の理由は、アリが幼虫の生存率を高められているからだけでなく、アリのいる環境をメスが好んで産卵しているからであるとも考えられる。今後は、クロヤマアリとクロオオアリの存在が、メスの産卵選好性に影響するのかについて、そしてその 2 種の随伴によって防衛効果に違いがあるのかについて、野外で検証していく必要があるだろう。

本章の結果から、局所個体群にとって草刈り頻度とタイミングが大きな影響力を持つことが示唆された。特に草刈りタイミングが成虫期（6 月中旬、7 月中旬）の場合、それ以外の場合と比べて、幼虫個体数が数倍程度増加させることがわかった。さらに、この効果はメタ個体群動態にも波及するため、メタ個体群全体の保全においても重要な示唆を得られただろう。しかし、本章の結果は野外パターンの解析によるものに過ぎず、実際の個体群動態やメタ個体群全体への波及効果が明らかになったわけではない。この課題については本論文の第 3 章と第 4 章で取り組む。

2.5 図表

表 2.1 ミヤマシジミの局所個体群サイズに及ぼす草刈り頻度と草刈りタイミングの効果をそれぞれ評価するために 2 段階の解析を行った。

第 1 段階では、年単位の草刈り頻度が 2 世代の平均幼虫個体数に及ぼす効果を推定した。
第 2 段階では、第 1 段階で推定された適した頻度で草刈りされた食草群落において、草刈りタイミングが各世代の幼虫個体数に及ぼす効果を推定した。

解析 ステップ	時間 スケール	目的変数	説明変数				
第1段階	年	幼虫の 平均個体数	草刈頻度	パッチ 面積	パッチ 連結性		
第2段階	世代	幼虫の 個体数	草刈日	パッチ 面積	パッチ 連結性	生息地の質 (食草&アリ)	1世代前の 成虫個体数

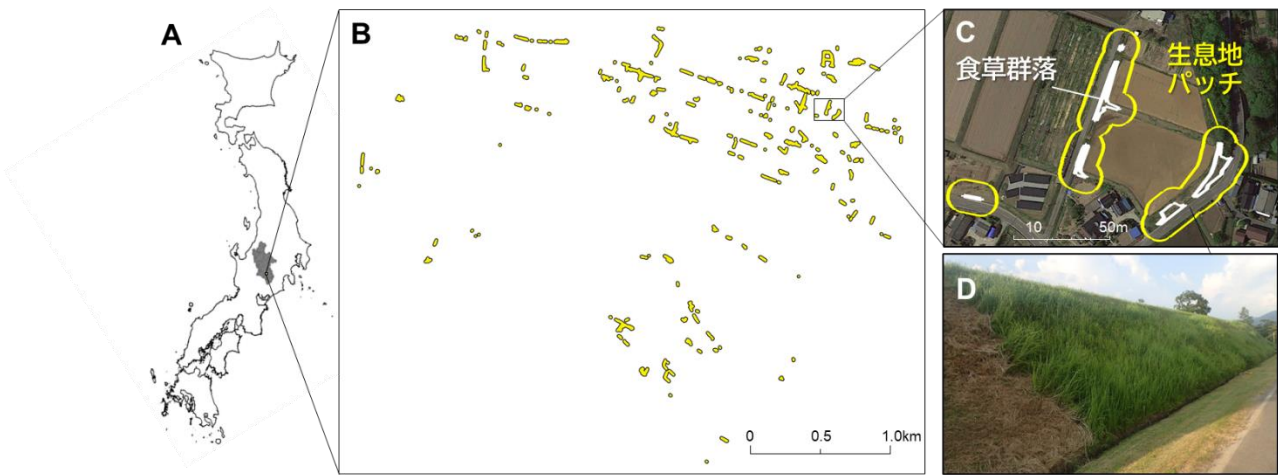


図 2.1 (A) 調査地の位置、(B)159 個の生息地パッチの空間分布、(C、D)生息地パッチと食草群落の一例の写真 (C は上空から、D は地上から)



図 2.2 (A) 食草のサヤを食べる終齢幼虫、(B) 幼虫が食草の葉につけた食べ跡

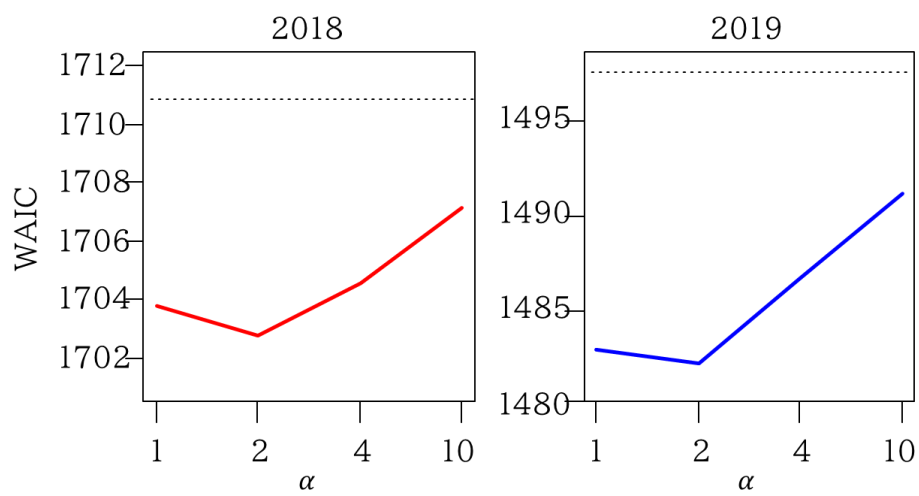


図 2.3 移動分散パラメータ α による WAIC の変化。破線は連結性指標を含まないモデルの WAIC を表す。

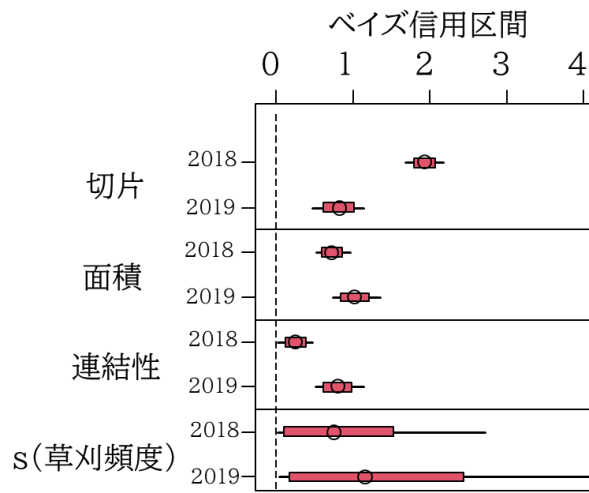


図 2.4 幼虫の平均個体数に及ぼす各要因の効果。横棒は信用区間の 95% を、箱の横幅は 75% を、丸は中央値を表し、75% の区間が 0 を跨がない場合は箱と丸が赤で塗りつぶされている。

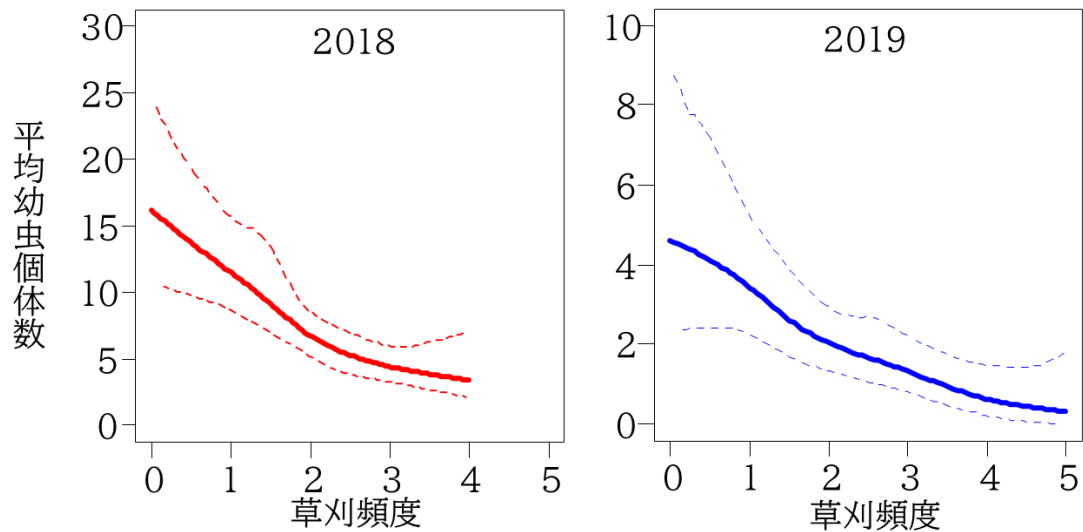


図 2.5 2018 年と 2019 年における、草刈り頻度と平均幼虫個体数の関係。実線が平均値、破線が 95% 信用区間を表す。線の色は年を表す。

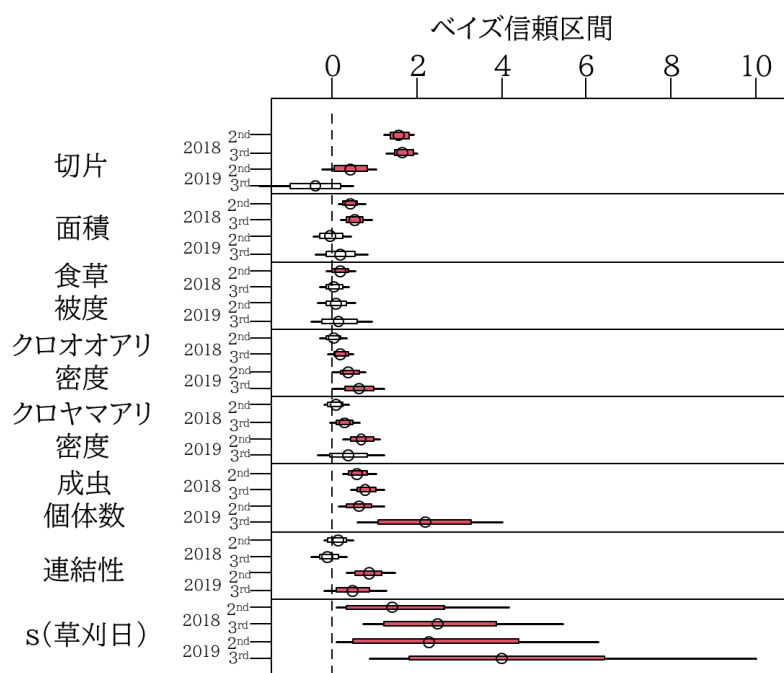


図 2.6 各世代の幼虫個体数に及ぼす各要因の効果。横棒は信用区間の 95%を、箱の横幅は 75%を、丸は中央値を表し、75%の区間が 0 を跨がない場合は箱と丸が赤で塗りつぶされている。

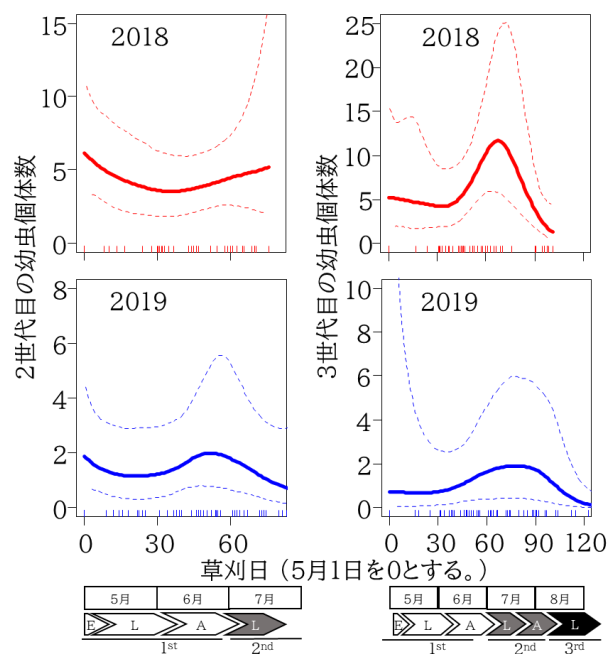


図 2.7 2018 年と 2019 年における、草刈日と 2 世代目・3 世代目の幼虫個体数の関係。実線が平均値、破線が 95%信用区間を表す。線の色は年を表す。横軸上の縦線はラグ分布を示す。ミヤマシジミの発育段階と世代は図の下部に示す (E：卵期、L：幼虫期、A：成虫期)。

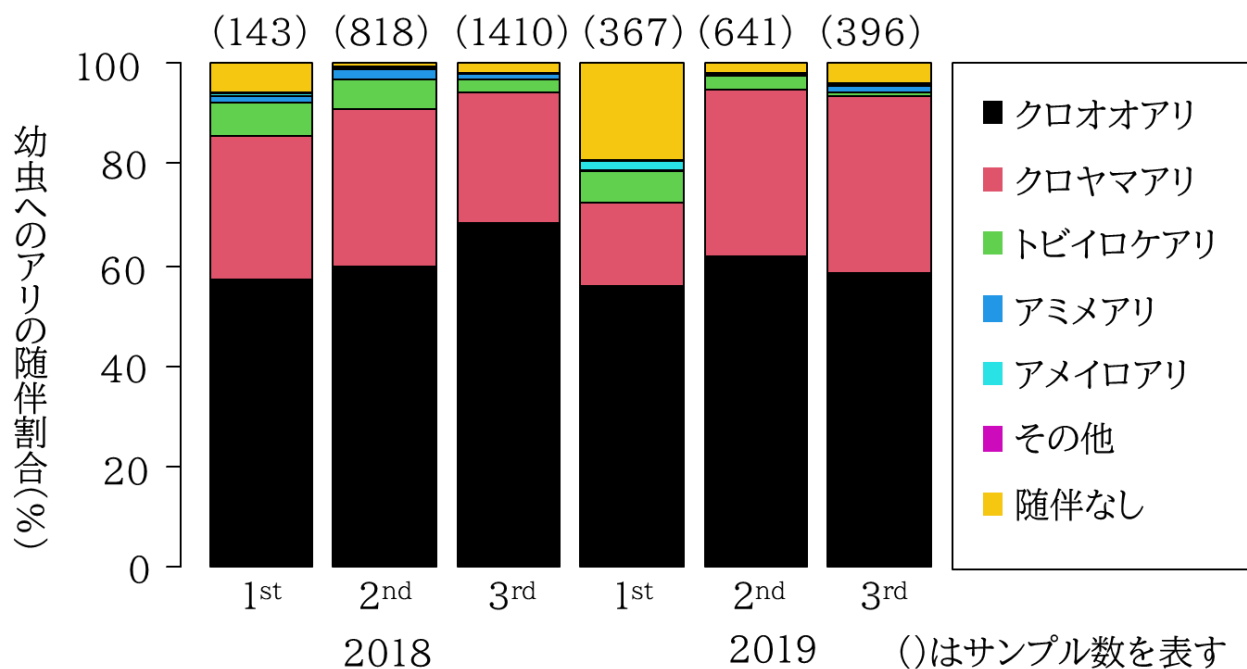


図 S2.1 2018 年と 2019 年の各世代での幼虫へのアリの随伴割合 (%)

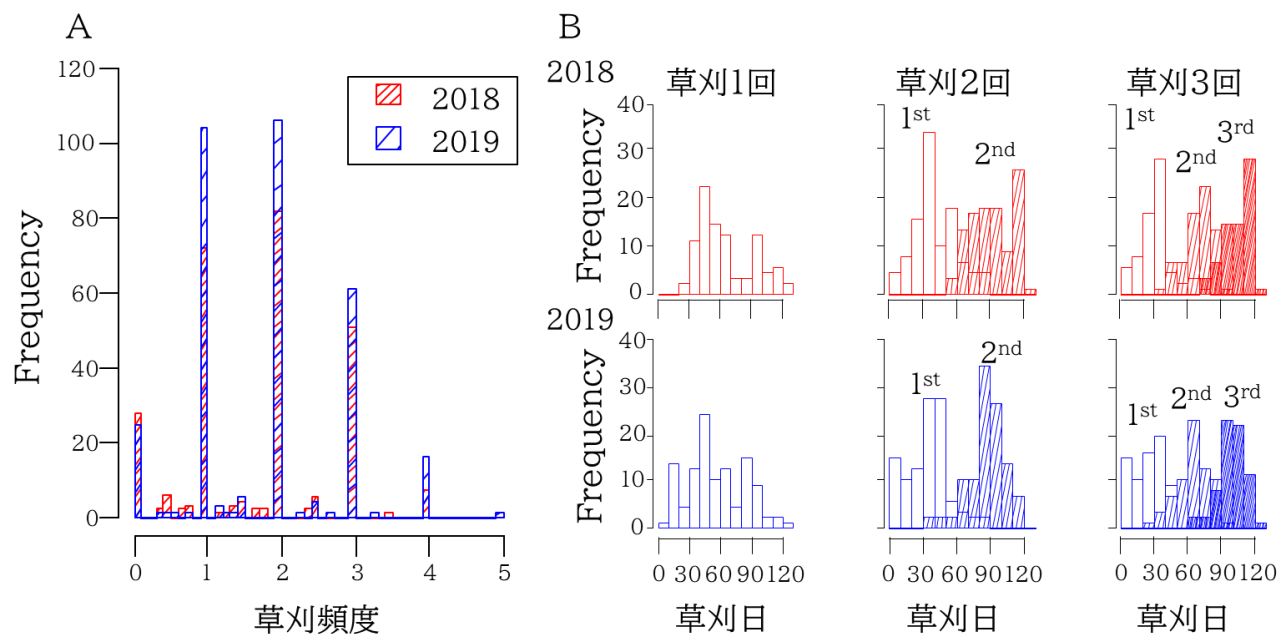


図 S2.2 (A) 草刈頻度のヒストグラム、(B) 草刈頻度ごとの草刈日のヒストグラム

表 S2.1 年平均幼虫個体数のモデルで扱うパラメータ事前分布（第 1 段階の解析）

Parameter	Symbol	Prior(2018)	Prior(2019)
Intercept on average annual model	beta0	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of mowing frequency on larva abundance	beta1	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of habitat area on larva abundance	beta2	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of connectivity on larva abundance	beta3	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Standardized spline coefficients	beta1	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Random effect of habitat patches	-	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Standard deviations of random effect	-	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 3.4)
Standard deviations of spline coefficients	-	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 3.4)
Shape parameter	shape	gamma(0.01, 0.01)	gamma(0.01, 0.01)
Zero-inflation probability	zi	beta(1, 1)	beta(1, 1)

表 S2.2 年平均幼虫個体数のモデルで扱うパラメータ事前分布（第 1 段階の解析）

Parameter	Symbol	Prior(2018, 2 nd)	Prior(2018, 3 rd)	Prior(2019, 2 nd)	Prior(2019, 3 rd)
Intercept on each generation model	gamma0	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of mowing date on larva abundance	gamma1	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of host plant coverage on larva abundance	gamma2	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of <i>C. japonicus</i> abundance on larva abundance	gamma3	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of <i>F. japonica</i> abundance on larva abundance	gamma3	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of habitat area on larva abundance	gamma4	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of adults on larva abundance	gamma5	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Effect of connectivity on larva abundance	gamma6	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Standardized spline coefficients	gamma1	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Random effect of habitat patches	-	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)	Uniform($-\infty, \infty$)
Standard deviations of random effect	-	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 3.4)	student_t(3, 0, 2.5)
Standard deviations of spline coefficients	-	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 2.5)	student_t(3, 0, 3.4)	student_t(3, 0, 2.5)
Shape parameter	shape	gamma(0.01, 0.01)	gamma(0.01, 0.01)	gamma(0.01, 0.01)	gamma(0.01, 0.01)
Zero-inflation probability	zi	beta(1, 1)	beta(1, 1)	beta(1, 1)	beta(1, 1)

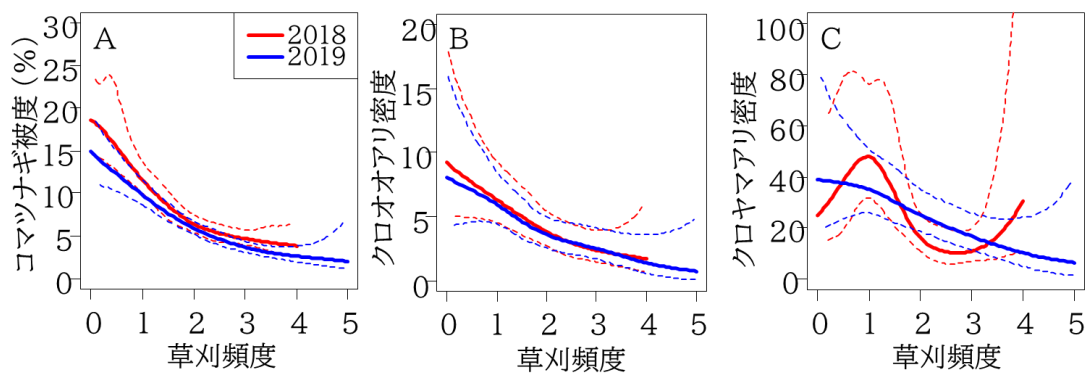


図 S2.3 (A)食草被度と、(B)クロオオアリ密度と、(C)クロヤマアリ密度と、草刈頻度との関係。実線が平均値、破線が 95%信用区間を表す。線の色は年を表す。

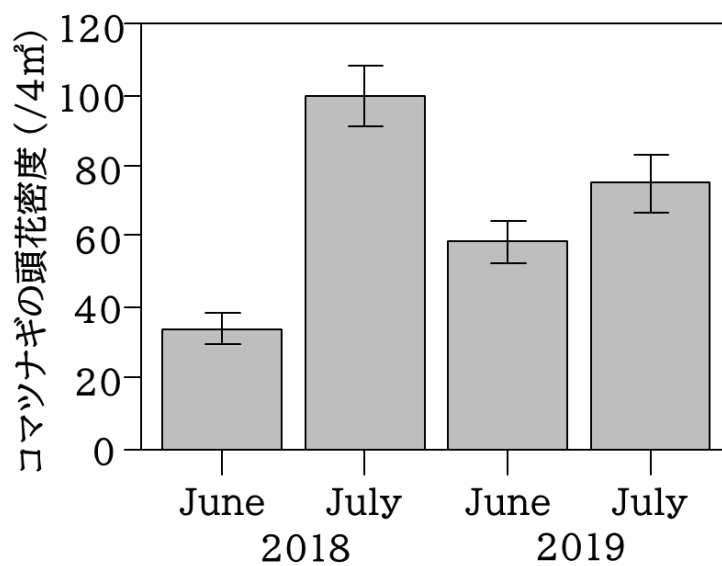


図 S2.4 1 世代目と 2 世代目の成虫の発生時期における食草の頭花密度。平均値を棒グラフで表し、標準誤差は縦線で示した。

第3章：草刈り実験による攪乱強度の効果の検証

3.1 はじめに

攪乱レジームを構成する要素の中でも、草地で最もよく調べられているのが攪乱強度である(Miller et al. 2011; Hall et al. 2012)。陸地の46%を占める草地のうち(Shantz 1954)、半自然草地の大半が家畜の放牧によって成立しており(Petermann and Buzhdygan 2021)、放牧頭数が攪乱強度と直結するからである。放牧の時期や期間にもよるが、放牧頭数が牛や馬で0.2頭/ha、羊で1頭/ha程度の攪乱強度は植物の種多様性を高め(Bullock and Pakeman 1997; Ellis 2003)、希少な蝶の個体数を増やすことが知られている(Schtickzelle et al. 2007; Konvicka et al. 2008; Johansson et al. 2017)。

一方で草刈りも草地管理の主要な方法の一つであり、放牧や火入れ以上に草地の生物多様性に影響することが知られている(Leone et al. 2023)。草刈りによって管理されることが多い畦畔や道路沿いなどの小規模あるいは線状の草地は、足し合わせると大きな面積があり、近年、草原性生物のレフュージアやコリドーとしての機能も注目されている(Kells and Goulson 2003; Pywell et al. 2004; Vickery et al. 2009; Koyanagi et al. 2012)。草刈りの強度は地際からの刈り高として捉えられ、近年では気候変動緩和の文脈で炭素や窒素のフラックスに及ぼす影響(Lu et al. 2015)および、農地や畦畔の草地管理の省力化や害虫防除(Dobbs and Potter 2014; Inagaki et al. 2020)の点でも注目されている。しかし、生物多様性保全の文脈で地際より高めに刈る「高刈り」の効果を調べた研究は乏しく(but see Inagaki et al. 2020)、希少種の個体群に及ぼす効果についてもよくわかっていない。さらに、どの程度の高さで草を刈ることが生物多様性保全に貢献するかどうかについてもこれまでほとんど議論されてこなかった。近年注目が集まっている高刈りが希少種保全に及ぼす効果について科学的エビデンスに基づいて提示することは、高刈りの普及や草原性生物の保全に大

きな影響を及ぼすだろう。

本章では、ミヤマシジミに及ぼす高刈りの効果を検証するために、生息地パッチにおいて野外操作実験を行った。実験による検証は、野外パターンからの推定以上に因果を評価できるため優れているが、これまでの草刈りによる操作実験は短期的なものがほとんどであり、評価が十分とは言えない。長期操作実験と継続したモニタリングによって得られる長期データを解析することで、処理区ごとの個体数の動態や変動のパラメータを推定でき、より頑健な評価となるだろう。本章では、2章で適していると示唆された草刈り頻度とタイミングで高刈りを行い、その効果を4年にわたって実験的に検証することで、局所個体群にとって最適な攪乱レジームを解明することを目的とする。2019年より実験区と慣行区をそれぞれ用意し、実験区には、刈り高さの効果を評価するために地際刈と10 cm高刈、20 cm高刈の3つの草刈り強度の処理区を設けた。解析ではゴンベルツ型の個体群成長モデルを適用し、処理区ごとの環境収容力を推定した。草刈りとその後の植物の再成長によって生息地の質は劇的に変化すると考えられるため、環境収容力は草刈り時と草刈りから時間が経過した時の2時点で別個に評価した。また、実験による個体群への効果には食草や共生アリといった生息地の質と連結性も影響を及ぼすと考えられるので、共変量として加えた。したがって、以下の疑問を検証する。

1. 実験区は慣行区に比べて環境収容力が高くなるのか。
2. 局所個体群の環境収容力は刈り高によって異なるのか。
3. 環境収容力は草刈り時と草刈りから時間が経過した時とで変化するのか。
4. 生息地の質と連結性は密度増加率に影響を及ぼすのか。

3.2 方法

草刈り実験

2019 年に 24 か所の食草群落を実験区とし、実験区を 3 分割して、地際刈処理区（以下 0 cm 区）/10 cm 高刈処理区（以下 10 cm 区）/20 cm 高刈処理区（以下 20 cm 区）を設置した（図 3.1）。さらに 12 か所の食草群落を慣行区とした。実験区も慣行区も主に農地の土手であり、実験区は長さが 15.0~31.1m、幅 1.8m~8.5m、慣行区は長さが 17.7~59.5m、幅 3.3~9.4m であった。草刈りは作業量の制約のため、成虫の発生期である 6 月中旬（1 世代目）、7 月下旬（2 世代目）、9 月中旬（3 世代目）、発生時期以外では越冬卵期である 11 月中旬または 4 月上旬のタイミングで行い、各実験区で草刈り頻度が年 2 回となるようにした。ただし、実験区の所有者の依頼により実験開始の 2019 年のみ年 3 回草刈りを行った。草刈りは刈り払い機を用いて行い、刈り草は毎回の草刈り後すぐに実験区外に持ち出した。慣行区では刈り払い機または自走式草刈機による従来の草刈りが継続されており（表 3.1）、草刈りのタイミングは継続してモニタリングした。

蝶の調査

調査は 2018 年から 2022 年まで、各世代で行った。ミヤマシジミは 1 年に 3 世代発生するが、2020 年の 1 世代目は新型コロナの感染対策のために調査できなかったため、計 14 世代をモニタリングした。モニタリング方法は 2 章と同様で、実験区の 3 つの処理区と慣行区でそれぞれの幼虫と成虫の個体数を網羅的に記録した。ただし、若齢幼虫の発見率は一定ではないため、確実に発見できる 3 齢以上（体サイズが 5mm 以上）の幼虫のみを解析に用いた。

植生調査

植生の変化を調べるために、各処理区と慣行区に 2m×2m のコドラートを設置し、処理

区では 2018 年～2021 年まで、慣行区では 2018 年～2020 年まで、毎年 7 月にコマツナギの被度や丈、全体の被度や丈を調べた。コドラートは処理区に 1 個ずつ設置したが、面積の大きい処理区にのみ 2 個設置した。

統計解析

処理区ごとの個体群動態から環境収容力を推定するために、個体数の時系列データにゴンベルツ型の個体群成長モデル(5)を適用した。ゴンベルツモデルはある時点の個体数密度の増加率の対数がその時点の対数密度に依存するという密度依存のモデルである。

$$\log \frac{L_{t+1} + 1}{L_t + 1} = a - b \times \log((L_t + 1)/area) + \sigma \quad \dots (5)$$

L は幼虫個体数、 $area$ は処理区面積、 a は内的増加率、 a/b は環境収容力、 t は世代を表し、 σ には共変量とランダム効果を加えた。

解析にはベイズ手法による線形混合モデルを用い、(5)の a と b を推定した。(5)と同様に目的変数は幼虫個体数 L_t の密度増加率 $\log(L_{t+1} + 1/L_t + 1)$ とし、説明変数は幼虫の対数密度 $\log((L_t + 1)/area)$ の他に、 σ に含まれる共変量として、実験開始前(2018年)の生息地パッチの質(食草被度とクロヤマアリ密度、クロオオアリ密度)と各世代の連結性指標 S_t とした。連結性指標 S_t は(6)で表現できる。

$$S_{i,t} = \sum_{i \neq j} N_{j,t} \exp(-\alpha d_{i,j}) \quad \dots (6)$$

$N_{j,t}$ はパッチ j の成虫個体数を、 $d_{i,j}$ はパッチ i とパッチ j 間の辺縁間距離行列を表す。 α は第2章で推定された値 $\alpha = 2$ で固定した。また、ランダム効果として実験区と慣行区の ID を入れた。パッチの質と連結性の値は標準化して用いた。

環境収容力 a/b は幼虫の密度増加率 $\log(L_{t+1} + 1/L_t + 1) = 0$ のときの幼虫密度 $(L_t + 1)/area$ にあたるので、解析から得られた密度と増加率の関係を表す回帰直線の x 切片を環境収容力として推定した。また、内的増加率は幼虫個体数 $L_t = 0$ のときの密度増加率

$\log(L_{t+1} + 1/L_t + 1)$ であるが、今回は幼虫密度 $(L_t + 1)/area$ が x 軸にあたるので、幼虫密度 $=1/(areaの平均値)$ のときの密度増加率を内的増加率として推定した。

環境収容力は処理区（0 cm区・10 cm区・20 cm区・慣行区）ごとに異なり、さらに、草刈り直後と草刈りから時間が経過した後とでは植生量が大きく異なるため、環境収容力も時間変化すると考えられる(Solbu et al. 2015; McMullen et al. 2017)。したがって、各処理区は2時点（ $t+1 =$ 草刈り直後 T_0 ・草刈りから1、2世代分時間経過後 T_1 ）で異なる環境収容力を持つと考えた。そこで、この $4 \times 2 = 8$ 通りのデータセットについてゴンペルツモデルを適用し、環境収容力を推定する解析を行った。対象は、移動性が低く、その場の生息環境からの影響を強く受ける幼虫期とした。最後に、環境収容力が何で決まるかを推定するため、食草バイオマス（＝食草被度×食草丈）と環境収容力の関係を調べた。食草被度は数年で大きく変化しているため（図 S3.1）、食草バイオマスは実験開始1年目から4年目までの平均値を用いた。ただし、草刈り直後 T_0 に植生調査ができていないので、草刈りから1、2世代分時間経過後 T_1 における環境収容力との関係を解析した。解析は処理区単位で行い、環境収容力は処理区ごとに推定された値の平均値とした。解析は線形混合モデルを用い、目的変数は環境収容力の対数 $\log K$ 、説明変数は食草バイオマスとし、ランダム効果に実験区の ID を入れた。慣行区は食草被度のデータが乏しいため、解析から除外した。

環境収容力を求める解析には R の {brms} パッケージを用い、ベイズ推定では3本のマルコフ連鎖を5000回繰り返し、初めの1000回は除外した(burn-in)。収束性は Gelman-Rubin (\hat{R}) を用いて評価し、全てのパラメータが $\hat{R} < 1.05$ であった。各説明変数の係数の事前分布は全て無情報とした。環境収容力と食草バイオマスとの相関を調べる解析には R の {lme4} パッケージを用いた。それぞれの説明変数間に共線性は見られなかった。

3.3 結果

幼虫密度は慣行区で増減なしかあるいは減少傾向が見られたのに対し、実験区では草刈り実験の2年目以降、顕著な増加傾向が見られた(図 3.2)。実験区では、実験開始前(2018年)に幼虫密度が 0.2 個体/m²程度であったが、実験開始4年後(2022年)には 0.7 個体/m²程度にまで増加した。実験区では成虫の発生時期に草刈りを行ったのに対し、慣行区では幼虫期の草刈りが繰り返されていたことがわかった(表 3.1)。

草刈り直後 T_0 の環境収容力は 10 cm区と 20 cm区が同程度(中央値がおおよそ 0.14)で、0 cm区と慣行区が同程度(中央値がおおよそ 0.07)と推定された。草刈りから時間が経過した後 T_1 の環境収容力は、高い順に、10cm 区と 20 cm区(中央値がおおよそ 0.7)、0 cm区(中央値がおおよそ 0.3)、慣行区(中央値がおおよそ 0.1)と推定された(図 3.3C)。つまり、両時点で 10 cm区と 20 cm区が最も環境収容力が高いことと、環境収容力は草刈りから時間が経過するにつれて大幅に高まることがわかった。ただし、慣行区に限っては、草刈りから時間が経っても環境収容力はあまり変化しなかった。なお、環境収容力は食草バイオマスが多い処理区で高いことがわかった(p 値=0.056、回帰係数=0.284)(図 3.4)。

草刈り直後 T_0 の内的増加率は、0 cm区と 10 cm区が同程度(中央値がおおよそ 1.2)で、20 cm区と慣行区が同程度(中央値がおおよそ 0.9)と推定された。草刈りから時間が経過した後 T_1 の内的増加率は、高い順に、0cm 区(中央値がおおよそ 2.1)、10 cm区(中央値がおおよそ 1.5)、20 cm区と慣行区(中央値がおおよそ 0.7)と推定された(図 3.3C)。つまり、内的増加率は環境収容力とは異なり、0cm 区が最も高く、10 cm区が次点であること、また、内的増加率は草刈りから時間が経過するにつれて高まるものの、環境収容力ほどの高まりではないことがわかった。ただし、20 cm区と慣行区では草刈りから時間が経過すると内的増加率の低下が見られた。

連結性は増加率に対して、草刈り直後は処理にかかわらず負の効果を持ち、草刈りから時間が経過した後も 10 cm区と 20 cm区で負の効果を示した。一方で食草被度は、20 cm区の草

刈り時を除く全てで増加率に対して正の効果を示し、クロヤマアリ密度も草刈りから時間が経過後に 10 cm区と 20 cm区と慣行区で正の効果を示した（図 3.5）。

3.4 考察

放牧頭数や火入れ燃焼温度などの攪乱強度は草原性生物の群集や個体群に強い影響を及ぼすことが知られていたが(Johansson and Reich 2005; van Noordwijk et al. 2012; Yuan et al. 2016; Heuss et al. 2019; He et al. 2019; Kelly et al. 2020)、草刈りにおける強度「高刈り」が希少種に及ぼす影響についてはこれまで示唆されていなかった。本章の結果から、高刈りによってミヤマシジミの局所個体群の環境収容力が高まる効果が明らかとなった一方で、地際刈りでは内的増加率が高まることもわかった。生息地の質と連結性もそれぞれ個体群動態に影響を及ぼすことが示唆された。

環境収容力は地際刈り<10 cm高刈り≒20 cm高刈りの順で高くなり、この傾向は草刈り時でも草刈りから時間が経過した時でも大きく変わらなかった(図 3.3C)。高刈りによって環境収容力が高まる理由として、実験操作の継続によって地際刈りは食草被度がおよそ 1.5 倍程度の増加に留まったのに対して、高刈りではおよそ 2 倍にまで増加した点が挙げられる(図 S3.1)。食草被度の増加は、より多くの幼虫の餌を賄えるようになるだけでなく、開花期は成虫の蜜源としての機能も高まる。加えて、オス成虫にとってメスを面的に探索する時間が増え、メス成虫にとっても産卵できる空間が増えるため、より多くの個体が生息できるようになると考えられる。実際に環境収容力と食草バイオマスは正の相関があり(図 3.4)、高刈りによって食草の量が増加したことが環境収容力を高めた一因であると考えられる。しかし、20 cm高刈りは幼虫への寄生が高まることがわかっており(Yeh et al. 2021; 図 S3.3)、今回扱った幼虫個体数には反映されない死亡が成虫になるまでに生じるはずである。したがって、羽化成虫の平衡個体数は 10 cm高刈りで最も多くなると考えられる。

また、環境収容力は草刈りから時間が経過するにつれて大きく高まることもわかった(図 3.3C)。このことから、草刈り頻度が増えると草刈りの間隔が短くなるため、環境収容力が高まる時間を減らしてしまうことが示唆できる。この示唆は、草刈り頻度を減らすほど局所個体群サイズが大きくなるという 2 章の結果を支持する。しかし今回の結果は、草刈りか

らの経過時間が 1, 2 世代の時に限定しており、草刈りから更に時間が経過してしまうと、遷移が進んでしまうため、環境収容力が下がってしまうのかもしれない。

内的増加率は地際刈りで最も高かったが、これはメスの産卵選好が大きく影響したと考えられる (図 3.3C)。既存研究から草原性シジミチョウのメスは周囲の草丈よりも食草の丈が相対的に高く、食草が目立つ場所を好んで産卵することが知られている (Valdés and Ehrlén 2018; Zhang and Miyashita 2018)。食草のコマツナギは地に這う樹形であり、地際刈りで他の植物が刈り払われても一部が刈り取られずに残ることがしばしばあるため、地際刈りで産卵が最も促されたのかもしれない。今回の実験では、生息地パッチ内に異なる処理区を隣接して設けており、成虫は処理区間を行き来して採餌や産卵が可能である。したがって、ここでの内的増加率は、本来の閉鎖個体群でのものではなく、移入を通じた応答を含んだものである点に注意すべきである。仮に生息地パッチがすべて地際刈りされてしまえば、周辺からの加入はあまり期待できず、内的増加率も推定された値より低くなるはずである。実際に草刈り直後の成虫個体数を調べてみると、地際刈りでは 0 に近い (図 S3.2)。したがって、今回の結果は地際刈りの内的増加率を高く見積もっている可能性が高く、実際のところ 10 cm 高刈りと同程度か、それより低い可能性もあるだろう。

連結性の効果は仮説と反して増加率に負の効果があった (図 3.5)。この効果は草刈り時に一貫して検出され、草刈りから 1, 2 世代分時間が経過後は高刈り区でも検出された。草刈り時に負の効果が見られたのは、草刈りによる攪乱により、近隣に生息パッチが多いほど移出が促されるためと考えられる。一方、草刈りから時間が経過すると高刈り区で連結性が負の効果が生じる理由は明らかではないが、産卵に適した食草株が少なくなることや、天敵が好む草丈の高い場所で周囲からの天敵の移入が多くなり、増加率が減ったのかもしれない。

食草の被度は、草刈り時と草刈りから時間が経った時ともに、増加率に貢献したが、クロヤマアリ密度は主に草刈りから時間が経った時のみ貢献していた (図 3.5)。これは、ボトム

アップ効果を支える食草の量は常に重要であるが、トップダウン効果を抑制する共生アリは草刈りから時間が経過した時にのみ増加率に貢献するということを示唆する。草刈りから時間が経過すると草丈が伸び、寄生者からのトップダウン効果が高まるため(Yeh et al. 2021; 図 S3.3)、アリによる防衛がより重要になってくるのだろう。効果が検出されたクロヤマアリに対して、クロオオアリの効果が検出されなかったのは 2 章の結果とも一致するが、これはピットフォールトラップによるサンプリングの影響かもしれない。アリ種ごとの防衛能力の違いについては幼虫の個体レベルでの検証が今後必要となるだろう。

今回の実験で、慣行区に比べて実験区で個体数が大きく増加した(図 3.2)。実験区では 2 章で得られた示唆をもとに、2019 年から発生時期のうちの成虫期に 1 回草刈りを行ったが、それだけが実験区の個体数が増加した理由ではないだろう。考えられる別の理由の 1 つとして、実験区内で内的増加率の高い地際刈り区と環境収容力の高い高刈り区が隣接していることで、成虫の行動を通して、実験区レベルでの個体数を相乗的に増加させた可能性がある。さらに別の理由としては、慣行区では草刈り後刈り草を放置したが、実験区では刈り草を回収したことも関係しているかもしれない。刈り草を回収することは、メカニズムはよくわかっていないが、植物の種多様性(Jakobsson et al. 2018)に加えて、土壌徘徊性節足動物の種多様性や総個体数(Noordijk et al. 2010)にも貢献することはいくつかの研究で示唆されており、今回の実験区でのみ食草被度が大幅に増加した一因だろう。また、刈り草があると食草を被陰してしまうため、ミヤマシジミの産卵や移出入にも影響が出てくるかもしれない。今後は共生アリへの影響も含めて検証する必要があるだろう。

本章では草刈り強度の効果を検証した。4 年間の操作実験の結果、地際刈りと 10 cm 高刈りによって内的増加率が高まり、10 cm 高刈りと 20 cm 高刈りによって環境収容力が高まった結果、実験区で個体数が数倍に増加した。この増加や実験的草刈りによって他のパッチへの移出の増加も示唆された。4 章ではこの効果が生息地ネットワーク構造やメタ個体群動態にまで波及しているのかについて検証する。

3.5 図表

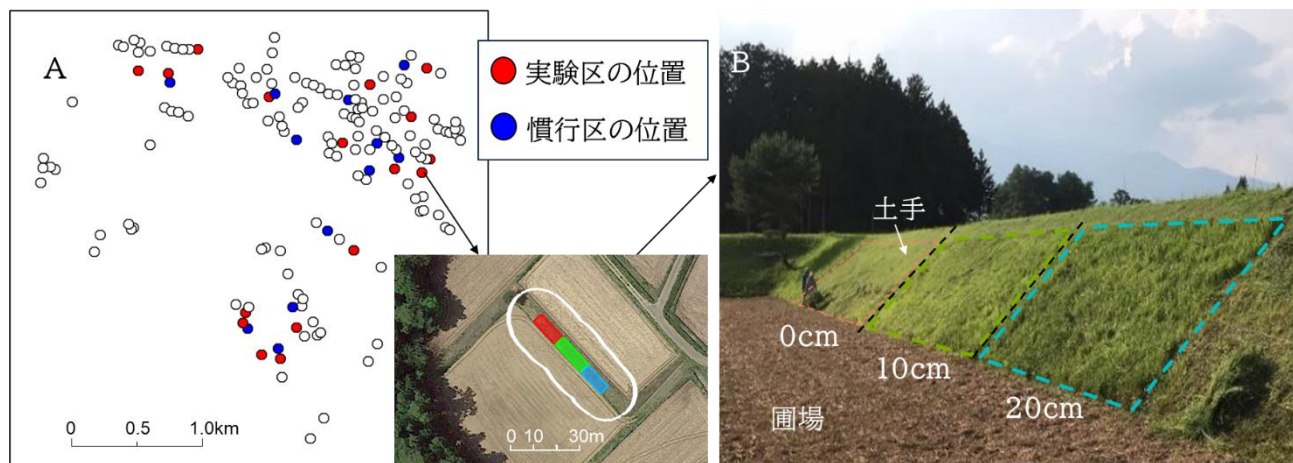


図 3.1 A は実験区と慣行区の位置を、B は実験区の草刈り直後の写真を示す。B の実験区は奥から 0 cm 区（赤色の枠）、10 cm 区（緑色の枠）、20 cm 区（青色の枠）となっている。

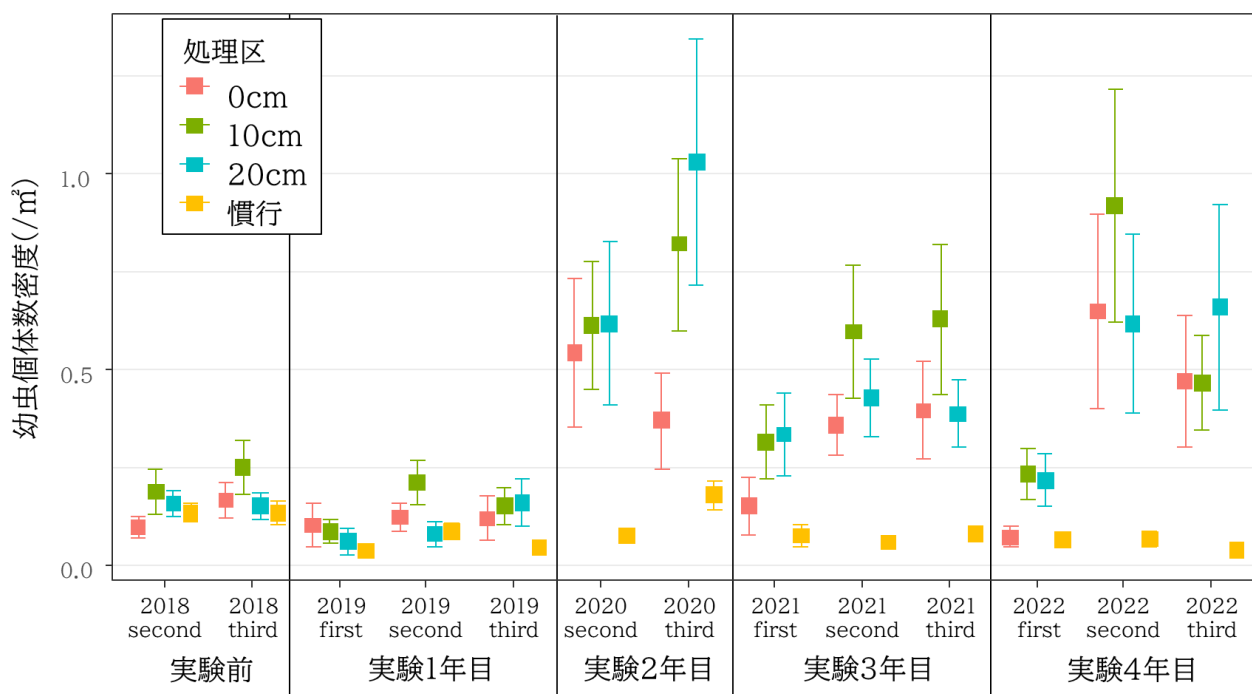


図 3.2 草刈り実験開始前から開始後 4 年までの幼虫密度の処理区ごとの変化。

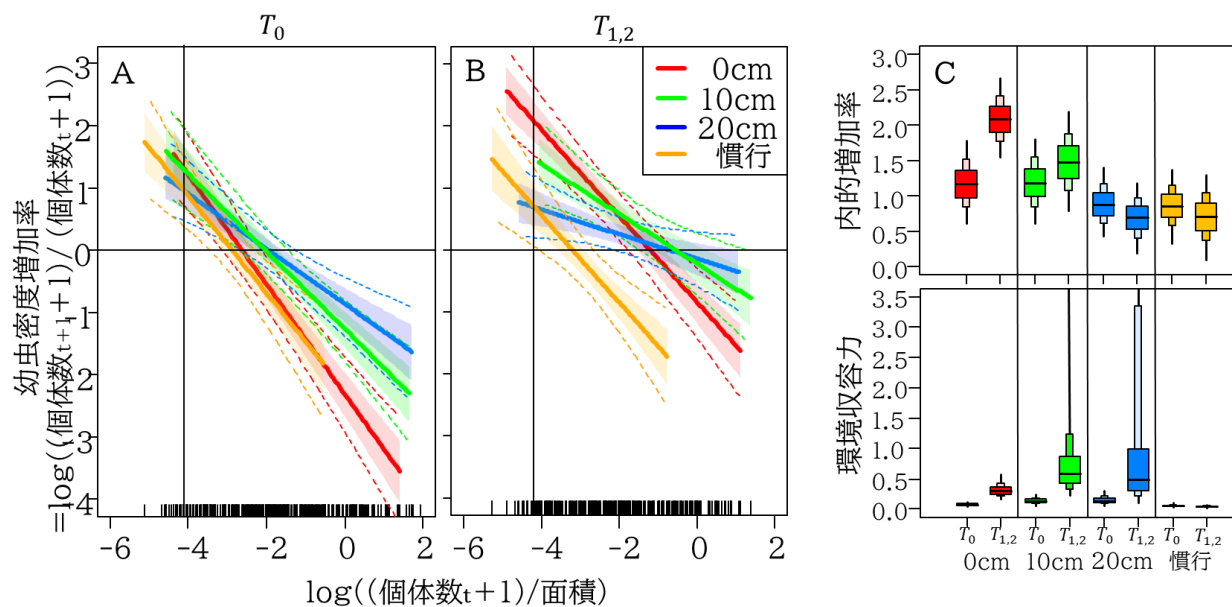


図 3.3 (A)草刈り直後と、(B)草刈りから 1, 2 世代時間が経過した後の、各処理区 (0cm/10cm/20cm/慣行) の幼虫密度と増加率の関係。実線はベイズ信用区間の平均値を、網掛けは 75%信用区間を、破線は 95%信用区間を表す。(C)各処理区と 2 時点での環境収容力と内的増加率の推定値。横棒は中央値を、横長の箱は 50%信用区間を、縦長の箱は 75%の信用区間を、縦棒は 95%信用区間を表す。

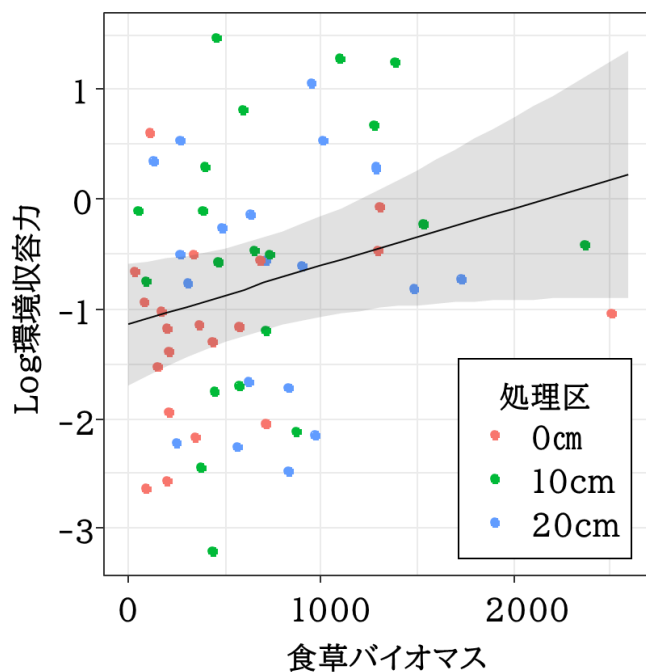


図 3.4 草刈りから 1, 2 世代時間が経過した後の、環境収容力と食草バイオマスの関係。実線は推定された回帰線を、破線は 95%信頼区間を表す。

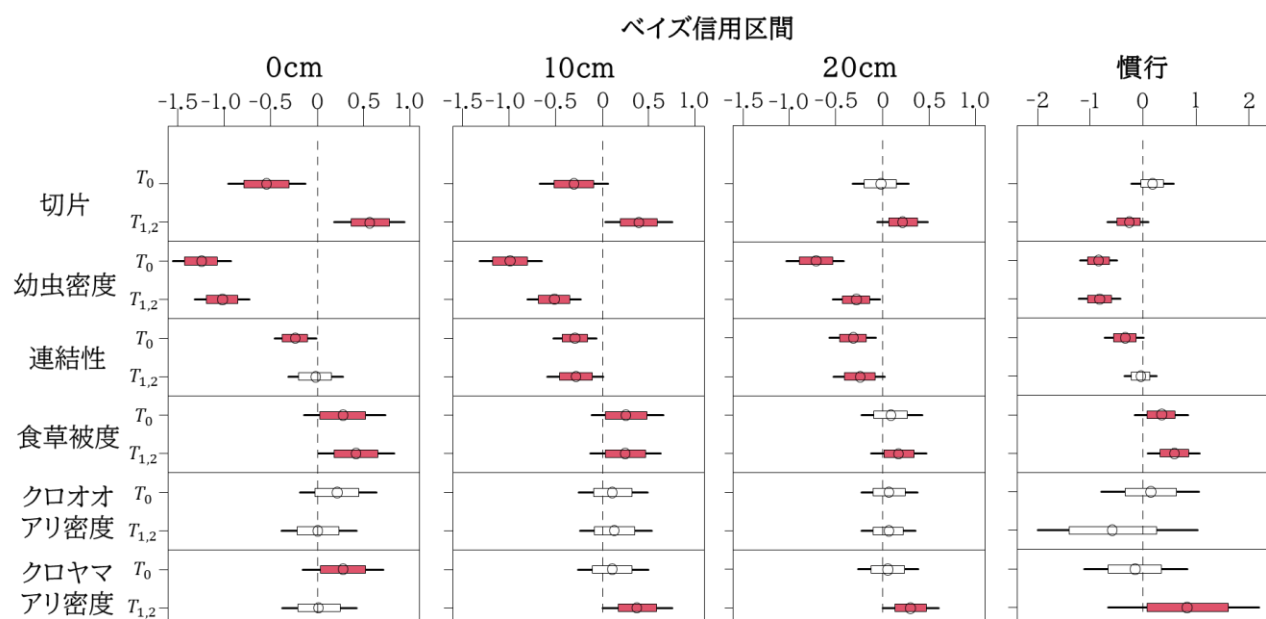


図 3.5 各処理区 (0cm/10cm/20cm/慣行) と各時点 (T_0 草刈り直後/ T_1 草刈りから 1,2 世代経過後) での各説明変数のベイズ信用区間。横棒は信用区間の 95% を、箱の横幅は 75% を、丸は中央値を表し、75% の区間が 0 を跨がない場合は箱と丸が赤で塗りつぶされている。

	年	2019							2020							2021							2022						
	月	5	6	7	8	9	10	4	5	6	7	8	9	10	4	5	6	7	8	9	10	4	5	6	7	8	9	10	
	发育段階	L	A	L	A	L	A	E	L	A	L	A	L	A	E	L	A	L	A	L	A	E	L	A	L	A	L	A	E
草刈 頻度	0-1																												
	1																												
	1																												
	1-2																												
	2																												
	2																												
	2																												
	2																												
	2																												
	2																												
3																													
3-4																													
4																													

表 3.1 慣行区での草刈りタイミング。各行が各慣行区を表し、草刈りがされた時期を黒塗りしてあるが、2020 年の 1~6 月は草刈りの有無は不明である。慣行区は草刈り頻度が低い順に上から並んでいる。发育段階の L が幼虫期、A が成虫期、E が卵期を表している。

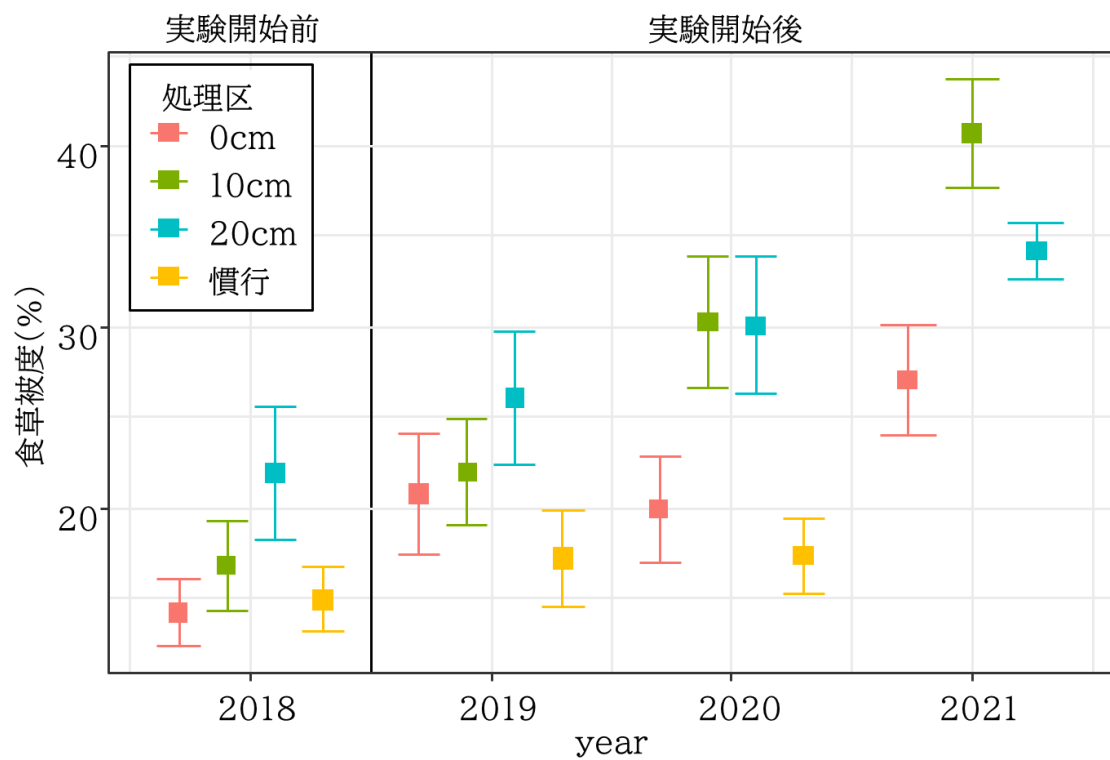


図 S3.1 草刈り実験開始前から開始後3年までの食草被度の処理区ごとの変化。

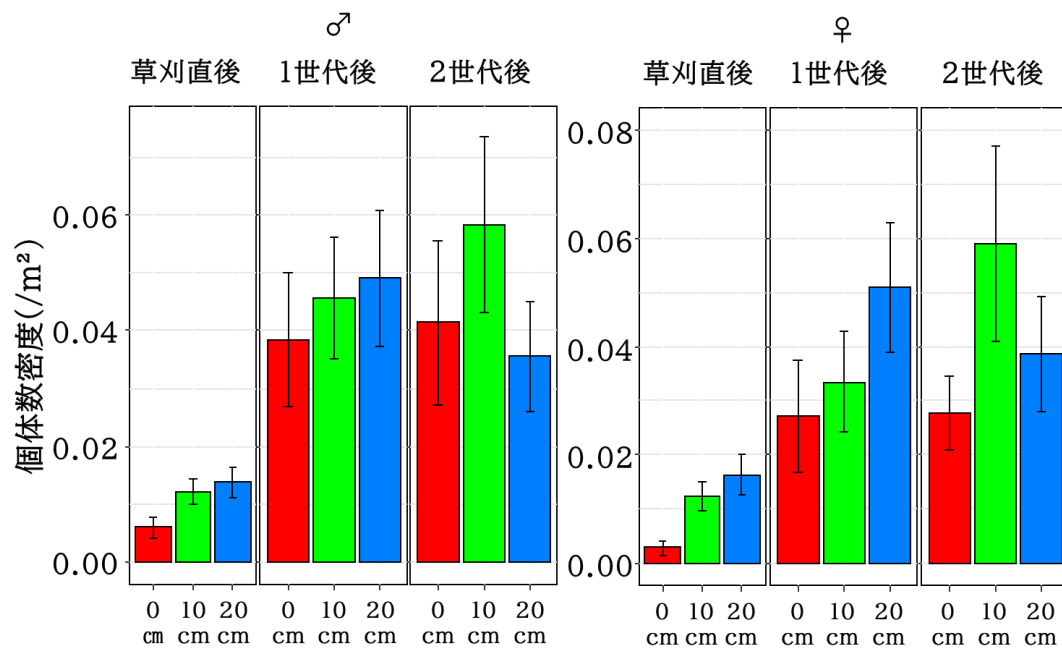


図 S3.2 草刈り直後と草刈りから時間が経過したときの、処理区 (0cm/10cm/20cm) の成虫個体数密度(2020 年の調査結果)。左図はオス、右図はメスを表す。標準誤差でばらつきを示した。

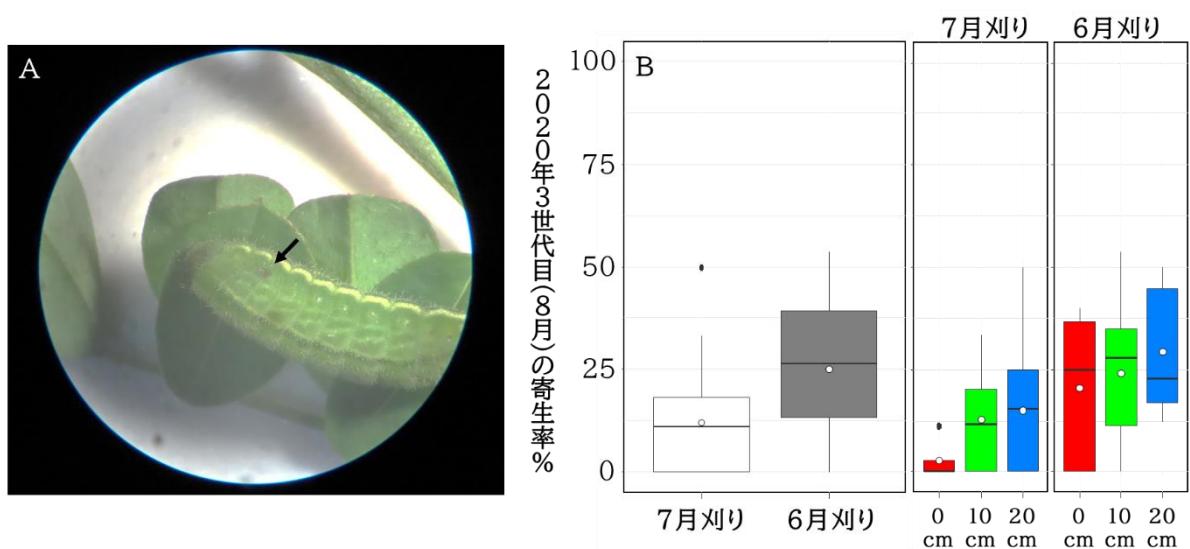


図 S3.3 (A)ミヤマシジミ幼虫の体表に見られるサンセイハリバエ幼虫の後部気門の写真、(B)草刈りから時間が経過したときの、各処理区 (0cm/10cm/20cm) でのサンセイハリバエからの寄生率 (2020 年 8 月の調査結果)。寄生の有無は、サンセイハリバエ幼虫の後部気門の有無で判断し、野外観察で記録した。

第 4 章：局所の攪乱レジームの改変がメタ個体群の生息地ネットワークに及ぼす影響

4.1 はじめに

狭義のメタ個体群は全ての局所個体群が絶滅と再定着を繰り返し、全体では動的平衡状態で存続する個体群をいう(Hanski 1999)。しかし実際には、パッチの面積も質も様々であり、個体の発生源となる生息地パッチ（ソースパッチ）や吸収源となる生息地パッチ（シンクパッチ）、それらの中間的なパッチもある(Baguette and Mennechez 2004; Baguette 2004)。このような移動分散の時空間的な不均一性は生息地パッチの配置や局所個体群動態などにも起因し、メタ個体群の持続性に大きく影響することが指摘されている(Vuilleumier et al. 2007; Poli et al. 2020)。したがって、移動分散を主な対象とするネットワーク理論をメタ個体群動態の理解に役立てる研究が進展している(Fletcher et al. 2013; Gilarranz et al. 2017; Howell et al. 2018, 2020; Poli et al. 2020)。

メタ個体群の持続性を高めるためには、パッチの質の向上やパッチ面積の拡大などのパッチレベルの方法と、パッチの数の増加や配置の変更などの景観レベルの方法がある(Gilarranz and Bascompte 2012; Gilarranz 2020)。ネットワーク理論による複数の理論研究からは、生息地管理の向上などのパッチレベルの方法を優先して実践することが重要であり、ソースパッチで実践することが最も効果的であるとされている。実際に海洋保護区などでは、ソースとなるような海域を指定して保全することで保護区ネットワークの持続性が高まり(Harrison et al. 2020)、保護区で個体数や種多様性が回復した効果が保護区外にも波及している(Pettersen et al. 2022; Medoff et al. 2022)。したがって野外でメタ個体群の持続性を高めるには、まずは生息地パッチの重要度を明らかにすることが必要である。メタ個体群におけるパッチの重要度は連結性行列の固有ベクトルで表せることがこれまで示されて

いるが(Hanski 1998)、それはネットワーク理論におけるネットワーク中心性の1つの指標に過ぎない。ネットワーク理論では様々な指標をもとに、多角的に重要度を評価する。近年は最適化手法の発展により、ネットワーク理論を用いたハブパッチの選別がより容易となり、保護区の選定に関する研究が進んでいる。

更に最近では、生息地パッチ単位の影響だけでなく、生息地パッチの配置と連結性によって生じるモジュール単位の影響がメタ個体群の持続性に強く影響することが示唆されている(Fletcher et al. 2013; Reichert et al. 2016; Gilarranz et al. 2017; Fletcher et al. 2018)。モジュールはあらゆるネットワークに恒常的に形成されるが(Gilarranz 2020)、モジュール構造が存在することによって、局所の負の影響がモジュール内で緩和され、メタ個体群全体の安定性が高まる可能性(Gilarranz et al. 2017; Peña et al. 2017)や、モジュール構造を保持することでメタ個体群の持続性が高まる可能性(Fletcher et al. 2018)が実験的に検証されている。したがってメタ個体群の持続性を高めるにはモジュール性を高めることが重要である。

加えて、局所個体群動態によって生息地パッチのネットワーク構造が時間変化することにも注目する必要があるだろう。特に絶滅危惧種の場合は全体として個体群サイズが縮小傾向にある一方で、生息パッチ単位での保全によって局所個体群サイズがパッチ単位で回復することもあるため、ネットワーク上のパッチの重要度はそれぞれのパッチでダイナミックに時間変化するかもしれない(Harrison et al. 2020)。ネットワーク構造の時間変化を組み込んだ上での保護区の選定はより効果的な保全に繋がるはずである。

本章では、生息地パッチでの保全の効果がメタ個体群スケールに及ぼす影響を明らかにするために、第3章の攪乱実験によって変動した局所個体群サイズがメタ個体群のネットワーク構造に及ぼす影響を評価する。そのためにまず本メタ個体群のモジュール構造を把握し、モジュール性やモジュール内間の重要度の時間変化を明らかにする。具体的には以下の疑問を検証する。

1. モジュール構造が存在し、それが時間変化するか。

2. 局所の草刈りレジームの改変によって、メタ個体群における実験区の重要度がモジュール内・間それぞれで高まるか。
3. 慣行区ではモジュール内・間の重要度が変化するか。

4.2 方法

実験パッチと慣行パッチ

「実験パッチ」を 3 章で設定した実験区を含む生息地パッチとする (図 4.1)。実験パッチには複数の実験区が含まれることもあるため、実験区が 24 か所であったのに対し、実験パッチは 17 か所となる。「慣行パッチ」は慣行区を含む生息地パッチとするが、慣行パッチは慣行区と同じく 12 か所である。

チョウのモニタリング

2 章と同じ方法で成虫のモニタリングを行った。モニタリングは 2017 年から 2022 年まで行ったが、コロナの影響で 2020 年の 1 世代目は調査ができなかったため、計 15 世代分の時系列データを得た。

ネットワーク解析

実験前後での生息地ネットワークの変化を明らかにするために、まず、各時点での連結性行列を作成した。この行列から各時点でのモジュール性やモジュールの配置を最適化アルゴリズムに基づいて求め、その時間変化を示した。次に、明らかになったモジュール構造から、パッチの重要度のネットワークの指標を計算し、指標の時間変化の違いを実験パッチと慣行パッチとで比較した。

ある時点 t の連結性行列 $M_{ij,t}$ を以下で表した。

$$M_{ij,t} = A_j N_{i,t} \exp(-\alpha d_{ij})$$

A_j はパッチ j の面積、 $N_{i,t}$ は時点 t でのパッチ i の成虫個体数、 α は移動分散スケールを表すパラメータ、 d_{ij} はパッチ i とパッチ j の辺縁間距離行列である。これまでのメタ個体群研究で使われてきた連結性行列では、移出の大きさを表す部分に成虫個体数 $N_{i,t}$ ではなくパッチ面積 A_i が使われてきた (Hanski 1999) が、今回は連結性が時間変化することを明示的に表す

ため、各時点での成虫個体数 $N_{i,t}$ を用いた。一方で、移入の大きさを表す部分のパッチ面積 A_j は、ターゲット効果として知られており (Hanski 1998)、今回も同じく A_j を用いた。 α は2章で推定された値 $\alpha=2$ で固定した。

以上の連結性行列から、生息地ネットワークのモジュール構造を明らかにするために、モジュール性の指標 Q_t を各時点で計算した (Girvan and Newman 2002; Guimerà and Amaral 2005)。

$$Q_t = \frac{1}{2m_t} \sum_{ij} (M_{ij,t} - P_{ij,t}) \delta(C_{i,t}, C_{j,t})$$

$2m_t$ は移動総数、 $M_{ij,t}$ は連結性行列であり、 $\delta(C_{i,t}, C_{j,t})$ はパッチ i とパッチ j が同じモジュールに含まれる場合は $\delta(C_{i,t}, C_{j,t})=1$ 、異なるモジュールに含まれる場合は $\delta(C_{i,t}, C_{j,t})=0$ となる。 $P_{ij,t}$ はモジュール構造がないと仮定した場合の連結性行列を意味し、パッチ間の移出数 $\sum_i M_{ij,t}$ と移入数 $\sum_j M_{ij,t}$ の外積を移動総数 $\sum_{ij} M_{ij,t}$ ($=\sum_i M_{ij,t} + \sum_j M_{ij,t}$) で割った行列で、

$$P_{ij,t} = (\sum_i M_{ij,t} \times \sum_j M_{ij,t}) / \sum_{ij} M_{ij,t}$$

と表される ($\sum_{ij} M_{ij,t} = \sum_{ij} P_{ij,t} = 2m_t$ を満たす)。 Q_t は0以上1以下の値であり、1に近いほどモジュール性が強いことを表す。

モジュール性 Q_t を最大化するパッチの組み合わせを探索するために、最適化アルゴリズムの1つであるシミュレーテッドアニーリングを用いた (Fletcher et al. 2013; Reichert et al. 2016)。200回の試行を繰り返すことで、パッチの最適な組み合わせを探索し、求められた組み合わせに再現性があるかを確認するために、同じ手順を4回繰り返した。4回とも同じ組み合わせが求められたことを確認した上で、全体の Q_t と、それに寄与するモジュールごとのモジュール性を計算した。この計算を各時点で行い、15時点分のモジュール性の時系列データから、自己回帰モデルを用いて時間変化を推定した。

最後に、パッチごとに、モジュール内の移動分散の量を表す指標 $z_{i,t}$ (Within-module strength) と、モジュール間の移動分散の量を表す指標 $P_{i,t}$ (Participation coefficient) をそ

れぞれ導出する。それぞれの指標は以下の式で表される (Girvan and Newman 2002)。

$$z_{i,t} = \frac{w_{ig,t} - \bar{w}_{g,t}}{\sigma_{K_{gi,t}}}$$

$$P_{i,t} = 1 - \sum_{i=1}^{Nm} \left(\frac{w_{ig,t}}{w_{i,t}} \right)^2$$

$\sigma_{K_{gi,t}}$ はモジュール g に含まれるパッチ i の総リンク数、 $w_{ig,t}$ はパッチ i とモジュール g の内部のパッチとの間のリンク数、 $\bar{w}_{g,t}$ はモジュール g 内のリンク数平均、 Nm はモジュール g に含まれるパッチ数を表す。この 2 つの指標を実験パッチ 17 か所と慣行パッチ 12 か所で全ての時点で計算し、実験パッチと慣行パッチでの時間変化の違いを図示した。

4.3 結果

本研究で扱ったメタ個体群はパッチ占有率が 5 割程度で安定して推移していたが、総個体数は変動が激しいものの増加傾向が見られた（図 4.2）。ネットワーク解析の結果、15 世代全てでモジュールを特定でき、モジュール数は 3 つ（K、H、S と名付けた）で変わらなかった。モジュール H と S に比べ、K はモジュール間の重要度 $P_{i,t}$ の大きいパッチが多い特徴をもつことがわかった。モジュールの配置（モジュールに所属するパッチ）はほとんど変わらず、モジュールどうしが接する範囲でのみ、パッチの所属モジュールが変化した（図 4.3B）。

全体のモジュール性は実験前と実験 1 年目は減少傾向を示したが、実験 2 年目以降は増加傾向に転じたことがわかった（図 4.4A）。各モジュールにおけるモジュール性の変化はモジュールごとに異なったが、実験 3 年目以降は全てのモジュールで増加傾向にあるとわかった（図 4.4B）。

実験パッチと慣行パッチにおいて、モジュール内とモジュール間の重要性の時間変化で比較したところ、モジュール内の重要度 $z_{i,t}$ が慣行パッチでは変化が見られないのに対し、実験パッチで増加傾向にあることがわかった（図 4.5）。実験パッチでの増加はモジュール K と H で顕著であった。一方で、モジュール間の重要度 $P_{i,t}$ の変化は実験区と慣行区で違いは見られなかった（図 4.6）。

4.4 考察

本章では、パッチ単位の攪乱レジームの実験的改変によって、全体のモジュール性が実験前後で減少傾向から増加傾向に転じたことが明らかとなった（図 4.4A）。更に、モジュール内と間のそれぞれのネットワーク構造が変化するかについて、実験区と慣行区とで比較したところ、モジュール内でのみネットワーク構造が変化したことを示すことができた（図 4.5）。これまでにモジュールの重要性を実験的に示した例はあったが（Gilarranz et al. 2017; Fletcher et al. 2018）、局所の影響がモジュール内と間へ波及する違いについて野外で実験的に示した例はない。今回の結果は、メタ個体群の持続性に及ぼす局所の正の影響を実験的に示唆した初めての例かもしれない。

本章では、2 章で示唆された分散スケールを用いて生息地ネットワークを記述した。この 500m という分散スケールは、ミヤマシジミの鬼怒川の個体群で推定された 250~500m という分散スケール（Zhang and Miyashita 2018）と、富士山の個体群で標識再捕獲法で示された最長移動距離 1200m（渡辺 & 萩原 2006）との間にあり、近縁のヒメシジミでも 500m ほどの分散スケールが報告されていることから（Thomas and Harrison 1992）、妥当性は高いと考えられる。

既存研究から、モジュール内の移動分散はモジュール内で生じた影響を即座に緩和することで、メタ個体群の持続性に短期的に貢献するが（Gilarranz et al. 2017）、モジュール間の移動分散は、頻度は少ないものの局所絶滅に対するレスキュー効果や地域全体の占有率を底上げする効果を持ち、メタ個体群の持続性に長期的に貢献すると示唆されている（Fletcher et al. 2013; Gilarranz 2020）。つまり、3 章の実験によって実験パッチの局所個体群サイズが増加した影響は、モジュール内の移動分散ネットワークを変化させたものの、モジュール外への波及は検出されなかったと言える。ただし、実験によってモジュール内のネットワークが緊密になったことで、メタ個体群全体のモジュール性が向上し、メタ個体群の持続性が高まったと言えるだろう。

今回の解析では頑健なモジュールが 3 つ存在することが明らかとなったが、モジュールごとに特性が異なり、実験による影響も異なることも示唆された。モジュール H と S は全体のモジュール性の大半に貢献しており、実験によってモジュール内の総個体数も増加している (図 4.4C)。一方でモジュール K はモジュール性が低く、実験による総個体数の顕著な増加傾向も見られていない (図 4.4B)。さらにモジュール K はモジュール間の重要度の値が他の 2 つと比べて大きく (図 4.3B)、モジュール間を繋げる機能の高いモジュールと言える。したがって大まかに言えば、メタ個体群の持続性に対して、モジュール H と S は短期的に、モジュール K は長期的に貢献する可能性が高いため、それぞれのモジュールの機能を意識した管理を今後検討していく必要があるだろう。モジュール内の重要度を実験区と慣行区で比較すると、モジュール K と H で実験区の値が高まったが、モジュール S では変化が見られなかった (図 4.5)。これは、モジュール内の総個体数に占める個体数の割合が、モジュール K と H では実験区で増加して慣行区で減少しているのに対し、モジュール S では実験区でも慣行区でも増加していることが原因と考えられる (図 S4.1)。

モジュール内の重要度は実験パッチで向上したが、12 か所の慣行パッチでは向上しなかった (図 4.5)。この原因の 1 つとして、実験継続の時間不足が考えられる。定着やレスキュー効果に寄与する移動分散が生じる確率はそもそも高くはないため、今後も実験を継続することで、移動分散が生じる機会が増えることで慣行パッチでも向上するかもしれない。しかし、実験パッチから慣行パッチへどれだけ個体が供給されても慣行パッチの生息地の質が高まらなければ、シンクパッチのままでモジュール内の重要度はあまり向上しないのかもしれない。既に生息地の質が高いもののこれまで個体の供給頻度が少なかったパッチに注目してみることで、周囲への波及効果を検証できるかもしれない。

4.5 図表

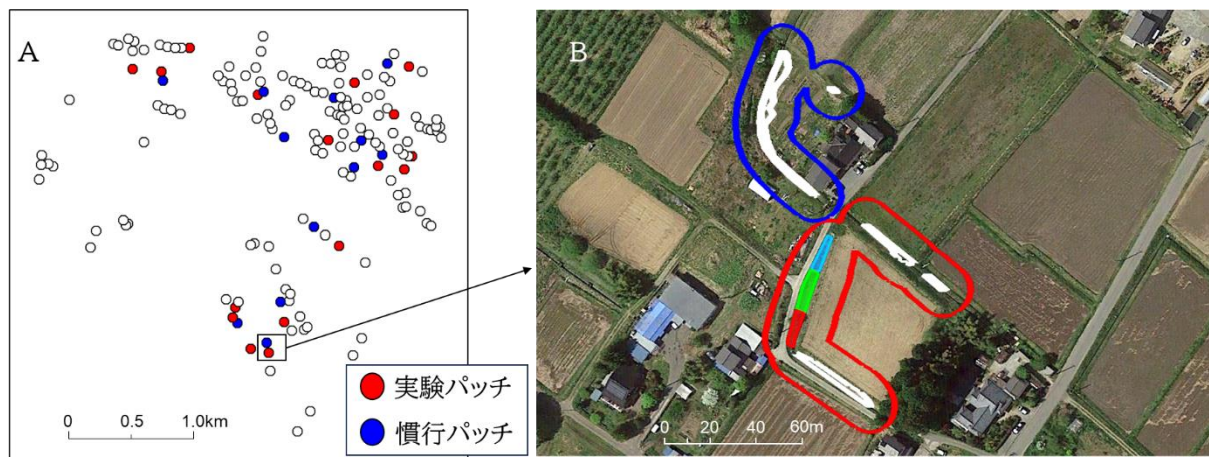


図 4.1 (A)実験パッチと慣行パッチの位置、(B) 実験パッチと実験区の関係と、慣行パッチと慣行区の関係。実験区は赤・緑・青が並ぶ場所で、実験パッチは他の食草群落（白いポリゴン）も含んだ赤い線で囲われた領域。慣行パッチは青い線で囲われた領域。

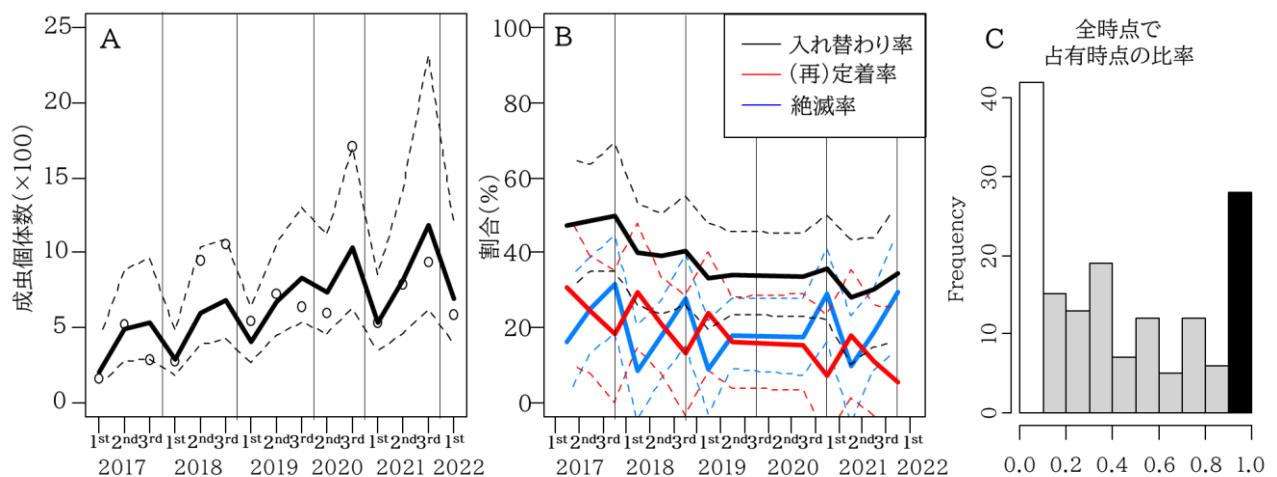


図 4.2 (A)ミヤマシジミの成虫総個体数の推移と、(B) パッチの絶滅率・(再)定着率・不在入れ替わり率の推移と、(C) 15世代のうちで占有されていた世代の比率のヒストグラム。白棒は一度も占有されていないパッチの数を、黒棒は一度も絶滅していないパッチの数を表す。

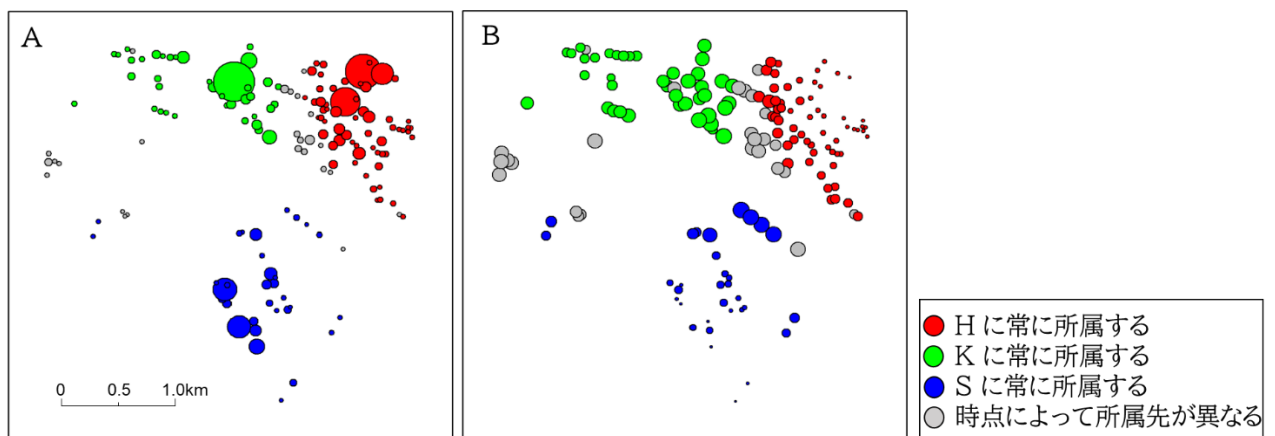


図 4.3 ネットワークの地図。パッチごとの (A) モジュール内の重要度 z と (B) モジュール間の重要性 P の 15 世代の平均値を丸の大きさで表し、丸の色は所属モジュールを表す。

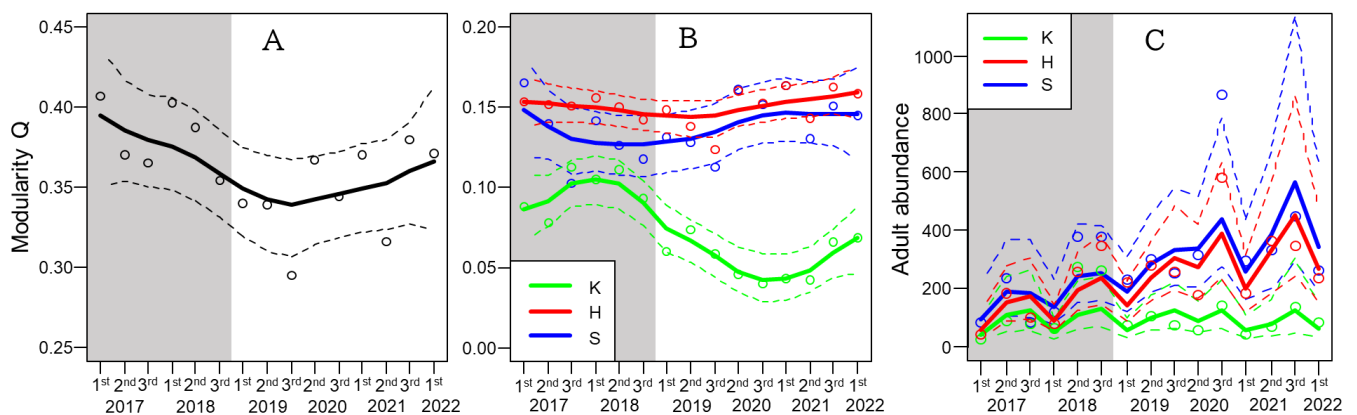


図 4.4 A は全体のモジュール性の指標 Q の時間変化を表す。実線は自己回帰モデルから推定された中央値を、破線は 95% 信用区間を表す。B は各モジュールのモジュール性の推移を、C は各モジュールの成虫の総個体数の推移を表す。緑色の線がモジュール K を、赤色の線がモジュール H を、青色の線がモジュール S の変遷を表す。背景の灰色の網掛けされた時期が実験開始前、網掛けなしの時期が実験開始後。

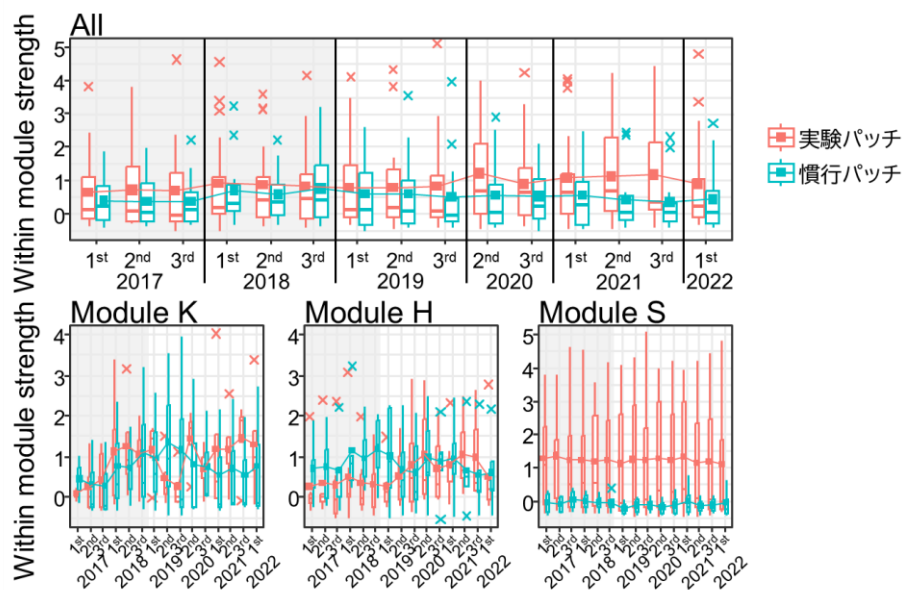


図 4.5 全体と各モジュールにおける、実験パッチと慣行パッチでの、モジュール内の重要度 z (Within module strength) 時間変化の違い。箱ひげ図の赤は実験パッチを、青は慣行パッチを表す。

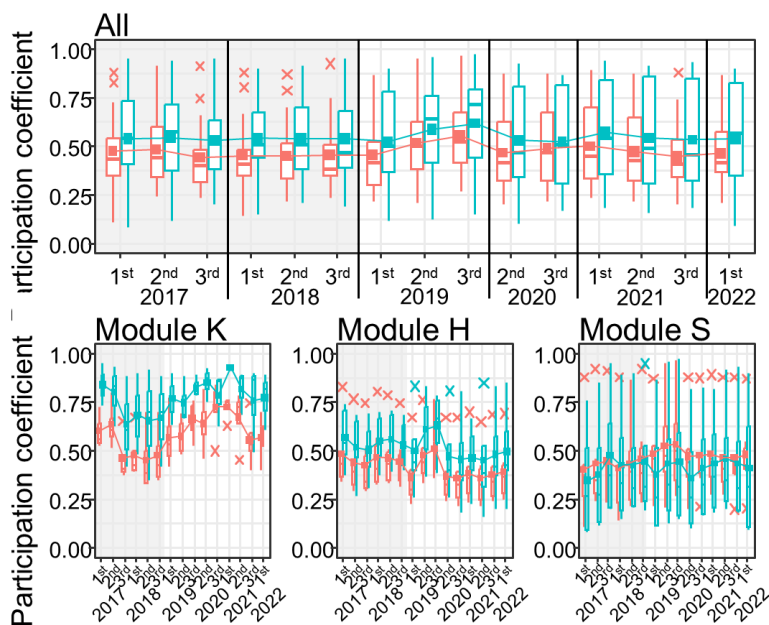


図 4.6 全体と各モジュールにおける、実験パッチと慣行パッチでの、モジュール間の重要度 P (Participation coefficient) 時間変化の違い。箱ひげ図の赤は実験パッチを、青は慣行パッチを表す。

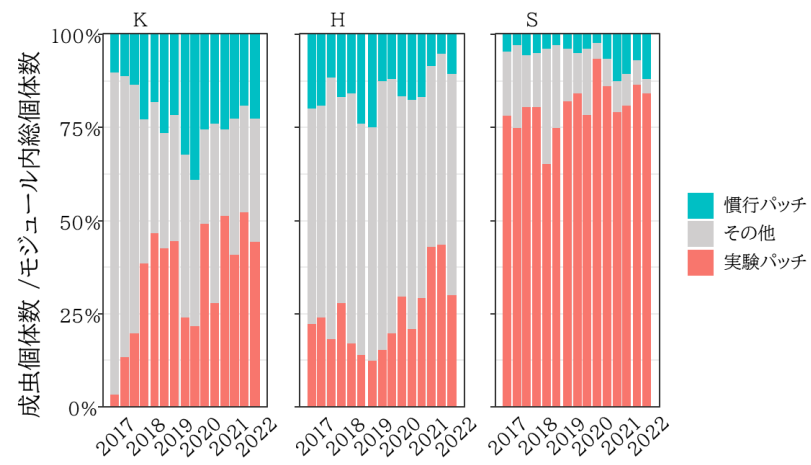


図 S4.1 各モジュール内の総成虫個体数に占める、慣行パッチと実験パッチとその他パッチの成虫個体数の比率。グラフの赤色は実験パッチを、青色は慣行パッチを、灰色はその他パッチを表す。

第5章：総合考察

・各章のまとめ

これまでメタ個体群に及ぼす攪乱の効果は、理論やメソコスム、野外において数多く示唆されてきた。しかし攪乱レジームは様々であり、特に野外の消費者の個体群動態に及ぼす攪乱頻度やタイミング、強度の効果についてはよくわかっていなかった。本論文では、草地に生息するミヤマシジミを対象に、攪乱としての草刈りに焦点をあて、その効果を検証した。第2章では草刈りの頻度とタイミングについて、第3章では草刈り強度が局所個体群の動態に及ぼす影響について明らかにした。第4章では局所の草刈りレジームの改変が生息地ネットワーク構造に及ぼす影響を明らかにし、メタ個体群の存続性への示唆を得た。次節以降は2～4章で得られた知見をもとに、局所スケールから地域スケールへと議論を展開する。

・適した局所管理とは

2章の結果から、ミヤマシジミの発生時期（5～8月）の中で草刈り頻度を減らし、草刈りを成虫期に行うことで、局所個体群サイズを増加できることを明らかにした。これは2018年と2019年の2年間の網羅的な調査とデータ解析から得られたものだが、2020年以降も一部のパッチでの調査の継続と3章の結果から、草刈り頻度に関して更なる知見を得た。年間を通して草刈りをしない食草群落を観察したところ、植生が遷移し、競争に強い木本が優占して食草が常に被陰されるようになった（図S5.1）。また、幼虫の発生期間以外（9～4月）に1回だけ草刈りする場合においても、草丈が高くなり、3世代目の個体数が急減するパターンが見られた。3章の野外実験では、幼虫の発生期間（5～8月）に1回と発生期間以外（9～4月）に1回の年2回の草刈りを継続したことで、局所個体群サイズや食草を増加させることができた。つまり、2章の結果は短期的な草刈りの影響を捉えたに過ぎず、実際に局所個体群が安定して維持されるには、発生期間に1回、成虫期に草刈りすることが

必要であると考えられる。

また 3 章の野外実験から、局所個体群サイズを大きくするうえで適した草刈り強度を明らかにできた。ただ実験区の中で処理区が隣接することで、成虫や天敵が処理区間を個体が行き来できることから、小スケールでのソース・シンク関係のような状況が生じていたと考えられ、管理効果の処理区間の差を、実際よりも過少評価していたと思われる。さらに、幼虫期末期には、20 cmの高刈りで他の区よりも寄生率が高いことが知られている(Yeh et al. 2021)。したがって、10 cm高刈りが羽化成虫の環境収容力（平衡密度）がもっと高くなると考えられる。

一方で、今回の実験区のように、生息パッチ内で高刈りの場所と地際刈りの場所がともに存在することは、局所的に多様な生息環境を創出することに繋がる。チョウは成虫期に多様な花蜜を摂取し、交尾や産卵、飛翔、休息などで多くの環境を利用するため(Dennis et al. 2003)、高い環境異質性は局所個体群の持続性にとって重要であると考えられる。しかし、メタ個体群研究でパッチ内の環境異質性の効果を扱ったものはほとんどなく(Dennis et al. 2003; Baguette and Mennechez 2004)、局所個体群の持続性や移動分散に及ぶ影響についてもよくわかっていない。刈り草を緑肥や牛馬の餌に利用していた当時は、草が伸びてきた場所から小面積ずつ順々に採草しており(山内 & 原 1990)、また草刈りも手鎌を使っていたため、草丈も様々であったと考えられ、図らずも生息地パッチ内の環境異質性を生みだしていたと推察される。

さらに刈り草の除去もミヤマシジミにとって生息地パッチの質を高める上で効果的に違いない。年 2 回の草刈りでは草丈が数十cmに成長するため、草刈り後に刈り草を放置すると、食草が覆われてしまいメスの産卵が妨げられると考えられる。加えて、刈り草の除去は土壌を貧栄養にすることにも繋がる。日本の在来植物の多くは酸性土壌を好み、窒素やリンなどの栄養塩が少ない土壌に生育することが知られている(Tsuzuki et al. 2020)。ミヤマシジミの食草であるコマツナギも同様に、硝酸態窒素や交換性カリウムなどが少ない土壌に

生育するため（出戸ほか未発表）、刈り草の除去によって長期的に食草や在来植物の生育を助けることに貢献できるだろう。

以上をまとめると、幼虫の発生期間のうち成虫期に 1 回、10 cm を基準に地際から 20 cm までの刈り高の幅をもたせた草刈りを行い、草刈り後は刈り草を回収することが、生息地パッチにおける適切な管理と言えるだろう。

・管理の実現可能性と課題

農地景観は言うまでもなく営農の場であり、希少種の保全に取り組むためには、営農活動と両立可能な管理が求められる。調査地の農地周辺の草地は年 2 回以上草刈りされており、主要な農作物である米やソバ、麦の栽培の関係上、草の伸びが速い 5～8 月に 1 回は草刈りされることが多い（図 S2.2）。この頻度はミヤマシジミの保全と相反しない。

10 cm 高刈りは成長点が地際より高い広葉草本の被度を高めることで、成長点が地際にあるイネ科植物を抑える効果があり、その結果、イネ科植物を餌とする斑点米カメムシの防除にも効果があると報告されている (Inagaki et al. 2020)。斑点米カメムシによる米への吸汁は稲作で最も大きい被害の一つとして多くの農家が懸念しており、10 cm 高刈りはミヤマシジミの保全と害虫防除を両立できる技術として提案されている。また、畦畔で育ったカメムシが水田に移動して被害をもたらすのを防ぐには、イネの出穂時期の 2 週間ほど前である 7 月中～下旬に畦畔の草刈りを行うことが重要であると言われている（寺本 2003; 小野 2007）。この時期はミヤマシジミの成虫期にあたり、保全のための草刈りを行う時期と合致しているため、草刈り時期においても希少種保全と害虫防除を両立できるだろう。したがって 7 月中旬の高刈りは、短期的にはカメムシの被害を減らし、長期的にはカメムシの個体数自体を低減できると考えられるため、希少種にとっての重要な生息地においても、農家の合意が得やすい管理法と言える。

しかし近年は、草刈りに使用される機械が肩掛け式の刈り払い機から自走式草刈機やラ

ジコン草刈機へと変化している。自走式草刈機やラジコン草刈機は草丈が高くなると草刈りの効率性が落ちることから、農地周辺の草刈り頻度が増加している。これらの草刈機は草を粉砕しながら進むため、刈り払い機に比べてバッタや蝶の死亡率を数倍高めると指摘されており(Humbert et al. 2010, 2012a)、今後の普及によって草原性生物に大きな影響を及ぼしかねない。草刈機の仕様では、刈り高を最大 7 cm に設定できるため、負の影響を多少は抑えられるかもしれない。しかし、希少種の生息地や種多様性が高い場所は、草刈機が入りづらい急峻な土手や凹凸のある土手にあることが多く、土壌が貧栄養で頻繁な草刈りが不要な場合もある。そうした場所は可能な限りこれまで通り、刈り払い機による粗放的な管理を推奨していくことが必要だろう。

・本メタ個体群の特徴

本研究で扱ったメタ個体群は、河岸段丘上の農地景観 4 km × 4 km ほどの範囲で維持されている。緩い傾斜のある段丘面と水平の圃場の狭間に生まれる斜面には、大小様々な草地が成立しており、コマツナギやミヤマシジミが生息するパッチが点在している。圃場サイズは数十 m × 数十 m のため、食草群落の面積も平均 130 m² 程度である。最近傍の生息パッチ間の距離も圃場サイズの影響で平均 55 m と比較的短い。生息パッチはトータルで 160 個近くもあり、それらが 3 つのモジュールを構成し、平均的な分散スケールよりもかなり広い空間スケールの中に小パッチが多数あるシステムであると言える。また、草地の管理主体は圃場単位で決まっていることが多いため、隣り合う圃場でも大きく異なる管理が行われていることが多い。したがって、パッチや食草群落ごとに草刈りのタイミングや強度などの攪乱が多様であり、ミヤマシジミの局所個体群動態も多様である。一方、マトリクスには、ミヤマシジミの移動分散の障壁となる大きな森林や河川などの景観要素がほとんどなく、主要な要素である農地ではイネやソバ、大麦など、圃場や季節により多様な作物が栽培されている。特に主要な作物の一つであるソバは、圃場一面で一斉開花する時期があり、大量の吸蜜資源

を提供している可能性があるため、今後移動分散に及ぼす影響などを検証していく必要がある。

本研究で扱ったシステムは、個体数の多いパッチほど絶滅が生じにくく、連結性が高いパッチほど（再）定着が生じやすいという特徴を持つ（出戸ほか 未発表）。さらに 2 章の結果から、生息地の連結性による局所個体群サイズの底上げ効果が示唆されており、このシステムは、生息パッチ間の個体の移動が局所個体群を維持するうえで少なからずの役割を果たしているメタ個体群であると言える。加えて、パッチの絶滅率と（再）定着率が 10~30% 程度と低く、在不在入れ替わり率が 40~50% であることから（図 4.2）、4 分の 1 近くのパッチは長期間占有され続け、3 分の 1 近くのパッチは不在のまま続くことの多いシステムである。このような、個体の供給源となるパッチ（ソースパッチ）と吸収源となるパッチ（シンクパッチ）で大別されるメタ個体群は、占有パッチと不在パッチがダイナミックに入れ替わることで安定して維持される狭義のメタ個体群とは異なる。しかし実際のところは、チョウ類では狭義のメタ個体群を形成する例は限られ、ソース・シンク動態によって維持されるメタ個体群は多いと考えられる (Baguette 2004)。またミヤマシジミの食草であるコマツナギが木本であることも、メタ個体群が安定して維持されている理由の 1 つかもしれない。これは草原性チョウ類の食草の大多数が草本であるのと対照的である。コマツナギの個体の寿命は数十年に及ぶと考えられるため、この特徴が生息地パッチの持続性を高めているに違いない。

・ネットワークの崩壊とミヤマシジミの衰亡

今回は農地景観に生息するミヤマシジミのメタ個体群を対象としたが、ミヤマシジミにとっては河川景観も主な生息環境の 1 つである。しかし、河川沿いの生息地は近年、次々と絶滅が報告されている。河川敷にはかつて川の蛇行にあわせて広大な草地が右岸や左岸に連続的に広がっていたが、ダム建設等の治水事業によって洪水の頻度が減少したことで草

地の遷移が進み、ミヤマシジミの生息地が消失・分断化してしまった。その結果、多数の生息地パッチが連結して複数のモジュールを持つネットワークが、少数の生息地パッチを含む単一モジュールのネットワークへと変化してしまったと考えられる。静岡県安部川流域でのミヤマシジミの衰退と絶滅は、その一例であると思われる（図 S5.2）。単一モジュールは局所攪乱の負の影響を緩和できず（Gilarranz et al. 2017; Peña et al. 2017）、またパッチは近接するため、火入れや草刈り、洪水などの攪乱を同時期に受け、地域絶滅したと考えられる。

調査地近くの飯島町日曾利地区の天竜川沿いでは、2018 年まで 2～3 個の小パッチからなる単一モジュールがあったが、2019 年の草刈り後に地域絶滅してしまった。飯島町を流れる与田切川中流域にも 2019 年まで 3～4 個のパッチからなる単一モジュールがあったが、2020 年以降発生が途絶えてしまった。この 2 つのモジュールは発見当時からすでに完全に孤立してしまっており、絶滅の負債を観測したに過ぎないと思われる。

伊那谷の農地景観においても、かつては天竜川西岸の段丘面上部を中心に、百 km スケールでミヤマシジミが広域に生息していた（井原 2014; 宮下私信）。しかし近年はそのほとんどが消滅し、モジュール単位で数か所の地域に残されるだけとなった。このうち、飯島町田切地区では、10 年ほど前に絶滅してしまった。阿智村ではごく最近まで 2 つのモジュールが隔離して残されていたが、2023 年についに発生が確認されなくなった。農地景観は河川景観と異なり、パッチが小さいもののパッチ数が多く、多様な攪乱が生じる点で持続性が高いと考えられるが、単一のモジュールでは個体群が持続する可能性は低いのだろう。

・ネットワークの観点からのメタ個体群の保全

本研究により、ミヤマシジミの保全にとって適切な草刈り管理についての知見を得ることができたが、局所個体群にとって望ましい攪乱を景観全体に一律に適用することは、メタ個体群レベルでは望ましくない結果をもたらす可能性がある。これまでのメタ個体群の研

究から、局所個体群に対して同調した攪乱が生じるとレスキュー効果が機能しなくなり、メタ個体群の安定性と持続性が損なわれる可能性が示唆されている (Dey and Joshi 2006; Vasseur and Fox 2009; Vogwill et al. 2009; Fox et al. 2011)。そこで、生息地パッチ単位だけでなく、モジュール単位、あるいは景観全体で攪乱の多様性を維持していくための保全指針が求められるだろう。生息地パッチ単位では、モジュール内とモジュール間で、それぞれ移動分散のハブとなる生息地パッチを優先的に管理することで、メタ個体群のネットワークの持続性を高めることに繋がるだろう。加えて、レスキュー効果が生じる空間スケールで攪乱を非同調に生じさせるのも一つの方法だと考えられる。移動分散はレスキュー効果や(再)定着を通してメタ個体群の持続性に貢献する一方で、局所個体群動態の同調性を生むため、中程度の移動分散が重要であると知られているが(Johst and Drechsler 2003)、レスキュー効果が生じるより近い空間スケールでは、同調性を回避する攪乱の重要性がより高まるはずである。加えて、モジュールが異なると空間的に離れるため、標高や気温、土壌条件、景観構造だけでなく、共生者や天敵などの生物要因も違ってくると考えられるため、局所個体群の動態や発消長も同調性が弱まるだろう。したがって、各モジュールの特徴にあった管理策を検討していくことで、モジュール単位の持続性が高まり、モジュール間のレスキュー効果もより強めることに繋がるだろう。

一方で、食草を植栽して新たな食草群落を作ることネットワークの維持や強化に効果的である (Vuilleumier et al. 2007)。この効果は、ソースパッチの近隣であるほどメタ個体群の存続に貢献すると既存研究では予測されている (Johansson et al. 2017)。または、パッチ間やモジュール間の移動を促すための飛び石パッチを作っていくことも重要かもしれない。あるいは、ソースパッチの中や周囲に食草を植栽してパッチの質や面積を増強することで局所個体群を補強することもできるだろう。モジュール S の中心部にある実験パッチでも慣行パッチでもないパッチでは、2021 年に 50 株の食草を植えて面積を拡大させたところ、従来の食草群落以上の個体数密度の幼虫が発生しており (出戸ほか 未発表)、局所個体群

の持続性を高めるだけでなく、個体の供給を通して他のパッチへも効果が波及していく可能性もあるだろう。

さらに、自然の移入による定着が長年見られないパッチ群には飼育個体を放して補強することも検討の余地があるだろう。実際に、地域絶滅した場所への再導入によって生息地ネットワークが再建された例が知られている(van Langevelde and Wynhoff 2009; Wynhoff et al. 2011)。調査地の近くの飯島町田切地区や松川町上片桐地区でも、ミヤマシジミの再導入による生息地ネットワークの補強を目指す取り組みが行われているが、孤立したパッチ群では上手くいっていない(秋山ほか 未発表)。一方で、飯島町田切地区の中で食草群落が多く残っており、更に食草の植栽が始まっている地域では、再導入後、放チョウパッチ以外へも成虫が分散し定着したことで占有パッチが増えており、生息地ネットワークが復活する兆しが見えつつある。このネットワークが確立し、モジュールの1つとして既存のメタ個体群と連結されれば、メタ個体群の持続性はより高まっていくだろう。

・本研究の結び

本研究では、生息地がパッチ状に分断化された農地景観において、ミヤマシジミのメタ個体群の保全に資する攪乱レジームの効果を検証した。その検証のために、本研究は新規性の高い3つの点に取り組んだ。1つは、半自然草地において主要な攪乱レジームである草刈りの頻度とタイミングと強度について、その効果を統合して評価した点である。これまでは各々の重要性が別々に支持されてきたが、一つのシステムで3つの攪乱要素の影響をすべて明らかにし、最適な管理を提案した事例は皆無と言える。本研究では、適した頻度・タイミング・強度を組み合わせることで局所個体群サイズやパッチの質を数倍にも増大できることを示唆できた。2つ目は、草地の攪乱が内的増加率と環境収容力に及ぼす影響を実験的に示した点である。草地の攪乱が草原性生物の個体群や群集を大きく変化させることは多くの既存研究で示唆されてきたが、時系列データを基に希少種の個体群パラメータの応答

を明らかにした例は、皆無であった。3つ目は、局所の攪乱操作が生息地パッチのネットワーク構造に正の影響を及ぼすことを示した点である。局所的な攪乱がネットワークの持続性に与える負の影響は、ミクロコスム実験や野外実験、海洋資源の収穫等で知られていたが、攪乱による正の効果を示唆した例は恐らくこれまでにない。特に草地管理についての研究分野では、これまで移動分散や景観構造の影響をほとんど取り扱ってこなかった。今回の成果は、当該分野に対して強いインパクトを与えるに違いない。

今後は、局所管理から地域スケールでのメタ個体群の存続性を予測できる空間明示モデルの開発が必要である。全てのパッチで生じる全ての攪乱レジームをシミュレーションすることで、それらが生息地パッチの環境収容力やモジュール構造、ネットワークの持続性に及ぼす効果を予測することができるだろう。そうした知見やアイディアは、ミヤマシジミの保全や再導入に役立つのはもちろん、分断化された草原に生息する絶滅危惧種全般の保全施策についても有用な指針を与えることができるに違いない。

5.1 図表



図 S5.1 草刈り頻度が年間 0 回で継続した食草群落の (A) 2018 年 10 月と (B) 2022 年 4 月の写真。写真手前側（道沿い）だけは年に 1 度草刈りがされる。

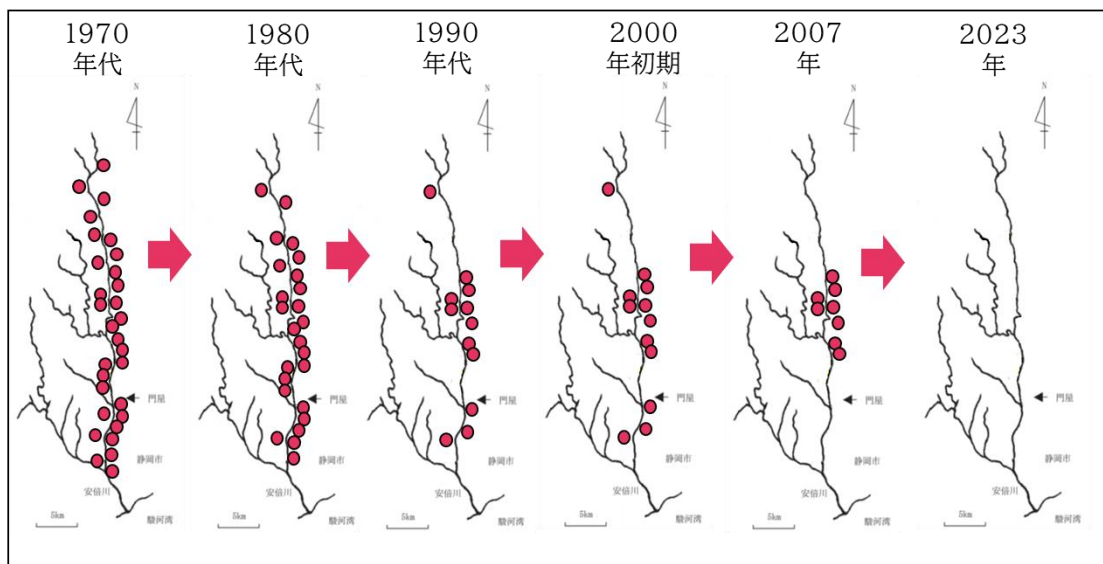


図 S5.2 静岡県安倍川沿いの個体群の衰亡（萩原ら 2009 を改変）。2019 年の自身での調査と、2022 年のチョウ類保全協会による調査から、既に地域絶滅したと思われる。

引用文献

- Akeboshi A, Takagi S, Murakami M, et al (2015) A forest--grassland boundary enhances patch quality for a grassland-dwelling butterfly as revealed by dispersal processes. *J Insect Conserv* 19:15–24
- Altermatt F, Bieger A, Morgan SG (2012) Habitat characteristics and metapopulation dynamics of the copepod *Tigriopus californicus*. *Mar Ecol Prog Ser* 468:85–93. <https://doi.org/10.3354/meps09994>
- Anderson AN, Ribbons RR, Petit M, Parr CL (2014) Burning for biodiversity: highly resilient ant communities respond only to strongly contrasting fire regimes in Australia's seasonal tropics. *J Appl Ecol* 51:1406–1413
- Aviron S, Kindlmann P, Burel F (2007) Conservation of butterfly populations in dynamic landscapes: The role of farming practices and landscape mosaic. *Ecol Modell* 205:135–145. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.012>
- Baguette M (2004) The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic Appl Ecol* 5:213–224. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.03.001>
- Baguette M, Clobert J, Schtickzelle N (2011) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: experimental changes in habitat quality induced negative density-dependent dispersal. *Ecography* 34:170–176. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06212.x>
- Baguette M, Mennechez G (2004) Resource and Habitat Patches, Landscape Ecology and Metapopulation Biology: A Consensual Viewpoint. *Oikos* 106:399–403
- Barton K (2019) Package 'mumin.' cran.microsoft.com
- Brudvig LA, Damschen EI, Haddad NM, et al (2015) The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology* 96:2669–2678. <https://doi.org/10.1890/14-2275.1>
- Brys R, Jacquemyn H, Endels P, et al (2004) The effects of grassland management on plant performance and demography in the perennial herb *Primula veris*. *J Appl Ecol* 41:1080–1091. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00981.x>

- Buckling A, Kassen R, Bell G, Rainey PB (2000) Disturbance and diversity in experimental microcosms. *Nature* 408:961–964. <https://doi.org/10.1038/35050080>
- Bullock JM, Pakeman RJ (1997) Grazing of lowland heath in England: Management methods and their effects on heathland vegetation. *Biol Conserv* 79:1–13. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00117-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00117-6)
- Bürkner P-C (2017) brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J Stat Softw* 80:1–28. <https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>
- Cadotte MW (2007) Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88:823–829. <https://doi.org/10.1890/06-1117>
- Caruso A, Thor G, Snäll T (2010) Colonization-extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. *Oikos* 119:1947–1953. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18713.x>
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Courtney SP, Duggan AE (1983) The population biology of the Orange Tip butterfly *Anthocharis cardamines* in Britain. *Ecol Entomol* 8:271–281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1983.tb00508.x>
- Crawley MJ (2004) Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology* 85:3277–3288. <https://doi.org/10.1890/03-0804>
- DeSiervo MH, Jules ES, Safford HD (2015) Disturbance response across a productivity gradient: postfire vegetation in serpentine and nonserpentine forests. *Ecosphere* 6:1–19. <https://doi.org/10.1890/es14-00431.1>
- Dey S, Joshi A (2006) Stability via Asynchrony in *Drosophila* Metapopulations with Low Migration Rates. *Science* 312:434–436. <https://doi.org/10.1126/science.1125317>
- Dobbs EK, Potter DA (2014) Conservation biological control and pest performance in lawn turf: does mowing height matter? *Environ Manage* 53:648–659. <https://doi.org/10.1007/s00267-013-0226-2>
- Ellis S (2003) Habitat quality and management for the northern brown argus butterfly *Aricia artaxerxes* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North East England. *Biol Conserv* 113:285–294. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00376-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00376-2)

- Ellner SP, Fussmann G (2003) Effects of successional dynamics on metapopulation persistence. *Ecology* 84:882–889. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0882:eosdom\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0882:eosdom]2.0.co;2)
- Feber RE, Smith H, MacDonald DW (1996) The Effects on Butterfly Abundance of the Management of Uncropped Edges of Arable Fields. *J Appl Ecol* 33:1191–1205. <https://doi.org/10.2307/2404698>
- Fedrowitz K, Kuusinen M, Snäll T (2012) Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem. *J Appl Ecol* 49:493–502. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02113.x>
- Fernández N, Román J, Delibes M (2016) Variability in primary productivity determines metapopulation dynamics. *Proc Biol Sci* 283:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2998>
- Filazzola A, Brown C, Dettlaff MA, et al (2020) The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis. *Ecol Lett* 23:1298–1309. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>
- Fill JM, Welch SM, Waldron JL, Mousseau TA (2012) The reproductive response of an endemic bunchgrass indicates historical timing of a keystone process. *Ecosphere* 3:art61. <https://doi.org/10.1890/es12-00044.1>
- Fleishman E, Ray C, Sjogren-Gulve P, et al (2002) Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conserv Biol* 16:706–716. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00539.x>
- Fletcher RJ Jr, Reichert BE, Holmes K (2018) The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99:2176–2186. <https://doi.org/10.1002/ecy.2467>
- Fletcher RJ Jr, Revell A, Reichert BE, et al (2013) Network modularity reveals critical scales for connectivity in ecology and evolution. *Nat Commun* 4:2572. <https://doi.org/10.1038/ncomms3572>
- Fortuna MA, Gómez-Rodríguez C, Bascompte J (2006) Spatial network structure and amphibian persistence in stochastic environments. *Proc Biol Sci* 273:1429–1434. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3448>
- Fox JW, Vasseur DA, Hausch S, Roberts J (2011) Phase locking , the Moran effect and distance

- decay of synchrony : experimental tests in a model system. *Ecology Letters* 14:163–168. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01567.x>
- Frank DA (2005) The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia* 143:629–634. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0019-2>
- Gignoux J, Lahoreau G, Julliard R, Barot S (2009) Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *J Ecol* 97:484–495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01493.x>
- Gilarranz LJ (2020) Generic Emergence of Modularity in Spatial Networks. *Sci Rep* 10:8708. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65669-8>
- Gilarranz LJ, Bascompte J (2012) Spatial network structure and metapopulation persistence. *J Theor Biol* 297:11–16. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.11.027>
- Gilarranz LJ, Rayfield B, Liñán-Cembrano G, et al (2017) Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science* 357:199–201. <https://doi.org/10.1126/science.aal4122>
- Girvan M, Newman MEJ (2002) Community structure in social and biological networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:7821–7826. <https://doi.org/10.1073/pnas.122653799>
- Guimerà R, Amaral LAN (2005) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *J Stat Mech* 2005:nihpa35573. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2005/02/P02001>
- Haan NL, Landis DA (2019) Grassland disturbance increases monarch butterfly oviposition and decreases arthropod predator abundance. *Biol Conserv* 233:185–192. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.007>
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1:e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hall AR, Miller AD, Leggett HC, et al (2012) Diversity–disturbance relationships: frequency and intensity interact. *Biol Lett* 8:768–771. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0282>
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Hanski I (1994) A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *J Anim Ecol* 63:151–162. <https://doi.org/10.2307/5591>

- Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. OUP Oxford
- Harrison HB, Bode M, Williamson DH, et al (2020) A connectivity portfolio effect stabilizes marine reserve performance. *Proc Natl Acad Sci U S A* 117:25595–25600. <https://doi.org/10.1073/pnas.1920580117>
- He T, Lamont BB, Pausas JG (2019) Fire as a key driver of Earth’s biodiversity. *Biol Rev Camb Philos Soc* 94:1983–2010. <https://doi.org/10.1111/brv.12544>
- Heuss L, Grevé ME, Schäfer D, et al (2019) Direct and indirect effects of land-use intensification on ant communities in temperate grasslands. *Ecol Evol* 9:4013–4024. <https://doi.org/10.1002/ece3.5030>
- Hill GM, Trager MD, Lucky A, Daniels JC (2022) Protective Benefits of Tending Ants to a Critically Endangered Butterfly. *J Insect Sci* 22:. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieac068>
- Hodgson JA, Moilanen A, Thomas CD (2009) Metapopulation responses to patch connectivity and quality are masked by successional habitat dynamics. *Ecology* 90:1608–1619. <https://doi.org/10.1890/08-1227.1>
- Howell PE, Hossack BR, Muths E, et al (2020) A statistical forecasting approach to metapopulation viability analysis. *Ecol Appl* 30:e02038. <https://doi.org/10.1002/eap.2038>
- Howell PE, Muths E, Hossack BR, et al (2018) Increasing connectivity between metapopulation ecology and landscape ecology. *Ecology* 99:1119–1128. <https://doi.org/10.1002/ecy.2189>
- Humbert J-Y, Ghazoul J, Richner N, Walter T (2012a) Uncut grass refuges mitigate the impact of mechanical meadow harvesting on orthopterans. *Biol Conserv* 152:96–101. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.015>
- Humbert J-Y, Ghazoul J, Sauter GJ, Walter T (2010) Impact of different meadow mowing techniques on field invertebrates. *J Appl Entomol*. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01503.x>
- Humbert J-Y, Pellet J, Buri P, Arlettaz R (2012b) Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environmental Evidence* 1:1–9. <https://doi.org/10.1186/2047-2382-1-9>
- Huston M (1979) A General Hypothesis of Species Diversity. *Am Nat* 113:81–101. <https://doi.org/10.1086/283366>

- Inagaki H, Saiki C, Ichihara M, et al (2020) Effect of mowing height on dominance of annual Poaceae plants. *Inz Ecol* 21:8–13. <https://doi.org/10.12911/22998993/113627>
- Jakobsson S, Bernes C, Bullock JM, et al (2018) How does roadside vegetation management affect the diversity of vascular plants and invertebrates? A systematic review. *Environmental Evidence* 7:17. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0129-z>
- Jantunen J, Saarinen K, Valtonen A, Saarnio S (2007) Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Appl Veg Sci* 10:285–292. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109x.2007.tb00528.x>
- Johansson P, Reich PB (2005) Population size and fire intensity determine post - fire abundance in grassland lichens. *Appl Veg Sci* 8:193–198. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109x.2005.tb00645.x>
- Johansson V, Knape J, Franzén M (2017) Population dynamics and future persistence of the clouded Apollo butterfly in southern Scandinavia: The importance of low intensity grazing and creation of habitat patches. *Biol Conserv* 206:120–131. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.029>
- Johansson V, Ranius T, Snäll T (2012) Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93:235–241. <https://doi.org/10.1890/11-0760.1>
- Johst K, Drechsler M (2003) Are spatially correlated or uncorrelated disturbance regimes better for the survival of species? *Oikos* 103:449–456. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12770.x>
- Johst K, Drechsler M, Thomas J, Settele J (2006) Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *J Appl Ecol* 43:333–342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01125.x>
- Kells AR, Goulson D (2003) Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biol Conserv* 109:165–174. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00131-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00131-3)
- Kelly LT, Giljohann KM, Duane A, et al (2020) Fire and biodiversity in the Anthropocene. *Science* 370:. <https://doi.org/10.1126/science.abb0355>
- Knight SM, Norris DR, Derbyshire R, Flockhart DTT (2019) Strategic mowing of roadside

- milkweeds increases monarch butterfly oviposition. *Global Ecology and Conservation* 19:e00678. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00678>
- Konvicka M, Benes J, Cizek O, et al (2008) How too much care kills species: Grassland reserves, agri-environmental schemes and extinction of *Colias myrmidone* (Lepidoptera: Pieridae) from its former stronghold. *J Insect Conserv* 12:519–525. <https://doi.org/10.1007/s10841-007-9092-7>
- Kőrösi Á, Szentirmai I, Batáry P, et al (2014) Effects of timing and frequency of mowing on the threatened scarce large blue butterfly – A fine-scale experiment. *Agric Ecosyst Environ* 196:24–33. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.06.019>
- Koyanagi T, Kusumoto Y, Yamamoto S, Takeuchi K (2012) Potential roles of small and linear habitat fragments in satoyama landscapes for conservation of grassland plant species. *Urban Ecosyst* 15:893–909. <https://doi.org/10.1007/s11252-012-0253-4>
- Leone JB, Larson DL, Richards AE, et al (2023) Fire regime shapes butterfly communities through changes in nectar resources in an Australian tropical savanna. *Ecosphere* 14:. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4717>
- Lu Z, Du R, Du P, et al (2015) Effect of mowing on N₂O and CH₄ fluxes emissions from the meadow-steppe grasslands of Inner Mongolia. *Front Earth Sci* 9:473–486. <https://doi.org/10.1007/s11707-014-0486-z>
- Martinsen GD, Driebe EM, Whitham TG (1998) Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: Beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79:192 – 200. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0192:iimbcp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0192:iimbcp]2.0.co;2)
- Matter SF, Ezzeddine M, Duermit E, et al (2009) Interactions between habitat quality and connectivity affect immigration but not abundance or population growth of the butterfly, *Parnassius smintheus*. *Oikos* 118:1461–1470. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17438.x>
- McMullen LE, De Leenheer P, Tonkin JD, Lytle DA (2017) High mortality and enhanced recovery: modelling the countervailing effects of disturbance on population dynamics. *Ecol Lett* 20:1566–1575. <https://doi.org/10.1111/ele.12866>
- Medoff S, Lynham J, Raynor J (2022) Spillover benefits from the world’s largest fully protected MPA. *Science* 378:313–316. <https://doi.org/10.1126/science.abn0098>

- Miller AD, Roxburgh SH, Shea K (2011) How frequency and intensity shape diversity–disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:5643–5648. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018594108>
- Miyashita T, Matsui F, Deto H, et al (2021) Fine - scale population fragmentation of a grassland butterfly *Plebejus argyrognomon* inhabiting agricultural field margin and riverbank in rural landscapes. *Entomol Sci* 24:382–390. <https://doi.org/10.1111/ens.12491>
- Mizuno T, Hagiwara Y, Akino T (2019) Varied effects of tending ant species on the development of facultatively myrmecophilous lycaenid butterfly larvae. *Insects* 10:234. <https://doi.org/10.3390/insects10080234>
- Molino JF, Sabatier D (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702–1704. <https://doi.org/10.1126/science.1060284>
- Mutz J, Underwood N, Inouye BD (2017) Time since disturbance affects colonization dynamics in a metapopulation. *J Anim Ecol* 86:1065–1073. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12689>
- Nakahama N, Uchida K, Ushimaru A, Isagi Y (2016) Timing of mowing influences genetic diversity and reproductive success in endangered semi-natural grassland plants. *Agric Ecosyst Environ* 221:20–27. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.029>
- Nakamura Y (2011) Conservation of butterflies in Japan: status, actions and strategy. *J Insect Conserv* 15:5–22. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9299-x>
- Noordijk J, Schaffers AP, Heijerman T, et al (2010) Effects of vegetation management by mowing on ground-dwelling arthropods. *Ecol Eng* 36:740–750. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.01.003>
- Ohwaki A (2018) How should we view temperate semi-natural grasslands? Insights from butterflies in Japan. *Glob Ecol Conserv* 16:e00482. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00482>
- Ojanen SP, Nieminen M, Meyke E, et al (2013) Long-term metapopulation study of the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*): survey methods, data management, and long-term population trends. *Ecol Evol* 3:3713–3737. <https://doi.org/10.1002/ece3.733>
- Oostermeijer JGB, van Swaay CAM (1998) The relationship between butterflies and

- environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biol Conserv* 86:271–280. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00040-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00040-8)
- Peña TS, Watson JR, González-Guzmán LI, Keitt TH (2017) Step-wise drops in modularity and the fragmentation of exploited marine metapopulations. *Landsc Ecol* 32:1643–1656. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0532-9>
- Petermann JS, Buzhdygan OY (2021) Grassland biodiversity. *Curr Biol* 31:R1195–R1201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.060>
- Pettersen AK, Marzinelli EM, Steinberg PD, Coleman MA (2022) Impact of marine protected areas on temporal stability of fish species diversity. *Conserv Biol* 36:e13815. <https://doi.org/10.1111/cobi.13815>
- Poli C, Hightower J, Fletcher RJ Jr (2020) Validating network connectivity with observed movement in experimental landscapes undergoing habitat destruction. *J Appl Ecol* 57:1426–1437. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13624>
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA (1998) Plant species richness in riparian wetlands—a test of biodiversity theory. *Ecology* 79:94–105. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0094:psrirw\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0094:psrirw]2.0.co;2)
- Popović M, Nowicki P (2023) Movements of a Specialist Butterfly in Relation to Mowing Management of Its Habitat Patches. *Biology* 12:. <https://doi.org/10.3390/biology12030344>
- Pywell RF, Warman EA, Sparks TH, et al (2004) Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biol Conserv* 118:313–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.011>
- Reichert BE, Fletcher RJ Jr, Cattau CE, Kitchens WM (2016) Consistent scaling of population structure across landscapes despite intraspecific variation in movement and connectivity. *J Anim Ecol* 85:1563–1573. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12571>
- Resch MC, Schütz M, Ochoa-Hueso R, et al (2022) Long - term recovery of above - and below - ground interactions in restored grasslands after topsoil removal and seed addition. *J Appl Ecol* 59:2299–2308. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14145>
- Roger L. H. Dennis, Shreeve TG, Van Dyck H (2003) Towards a Functional Resource-Based Concept for Habitat: A Butterfly Biology Viewpoint. *Oikos* 102:417–426

- Schtickzelle N, Turlure C, Baguette M (2007) Grazing management impacts on the viability of the threatened bog fritillary butterfly *Proclossiana eunomia*. *Biol Conserv* 136:651–660. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.012>
- Schwarz C, Fartmann T (2021) Conservation of a strongly declining butterfly species depends on traditionally managed grasslands. *J Insect Conserv* 25:255–271. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00288-2>
- Senft M, Weisser WW, Zytynska SE (2017) Habitat variation, mutualism and predation shape the spatio-temporal dynamics of tansy aphids. *Ecol Entomol* 42:389–401. <https://doi.org/10.1111/een.12396>
- Settele J, Kudrna O, Harpke A, et al (2008) Climatic risk atlas of European butterflies. *BioRisk* 1:1–712. <https://doi.org/10.3897/biorisk.1>
- Shepherd BJ, Miller DL, Thetford M (2012) Fire season effects on flowering characteristics and germination of Longleaf pine (*Pinus palustris*) Savanna grasses. *Restor Ecol* 20:268–276. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2010.00759.x>
- Shinohara N, Yoshida T (2021) Why species richness of plants and herbivorous insects do or do not correlate. *Ecol Res* 36:258–265. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12189>
- Smith RG (2006) Timing of tillage is an important filter on the assembly of weed communities. *Weed Sci* 54:705–712. <https://doi.org/10.1614/WS-05-177R1.1>
- Solbu EB, Engen S, Diserud OH (2015) Guidelines when estimating temporal changes in density dependent populations. *Ecol Modell* 313:355–376. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.037>
- Sousa WP (1984) The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu Rev Ecol Syst* 15:353–391. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002033>
- Spiller DA, Schoener TW (2007) Alteration of island food-web dynamics following major disturbance by hurricanes. *Ecology* 88:37–41. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[37:aoifdf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[37:aoifdf]2.0.co;2)
- Stefanescu C, Peñuelas J, Filella I (2005) Butterflies highlight the conservation value of hay meadows highly threatened by land-use changes in a protected Mediterranean area. *Biol Conserv* 126:234–246. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.010>
- Stevens VM, Turlure C, Baguette M (2010) A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biol Rev*

- Camb Philos Soc 85:625–642. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00119.x>
- Takagi S, Miyashita T (2012) Variation in utilization of young leaves by a swallowtail butterfly across a deer density gradient. *Basic Appl Ecol* 13:260–267. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.03.003>
- Tälle M, Deák B, Poschlod P, et al (2016) Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agric Ecosyst Environ* 222:200–212. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.008>
- Thomas CD, Harrison S (1992) Spatial Dynamics of a Patchily Distributed Butterfly Species. *J Anim Ecol* 61:437–446. <https://doi.org/10.2307/5334>
- Thomas JA, Bourn NA, Clarke RT, et al (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc Biol Sci* 268:1791–1796. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1693>
- Tian L, Bai Y, Wang W, et al (2021) Warm- and cold- season grazing affect plant diversity and soil carbon and nitrogen sequestration differently in Tibetan alpine swamp meadows. *Plant Soil* 458:151–164. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04573-6>
- Tsuzuki Y, Koyanagi TF, Miyashita T (2020) Plant community assembly in suburban vacant lots depends on earthmoving legacy, habitat connectivity, and current mowing frequency. *Ecol Evol* 10:1311–1323. <https://doi.org/10.1002/ece3.5985>
- Uchida K, Ushimaru A (2014) Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. *Ecol Monogr* 84:637–658. <https://doi.org/10.1890/13-2170.1>
- Ushimaru A, Uchida K, Suka T (2018) Grassland biodiversity in Japan: threats, management and conservation. *Grasslands of the World*. <https://doi.org/10.1201/9781315156125-16/grassland-biodiversity-japan-threats-management-conservation-atushi-ushimaru-kei-uchida-takeshi-suka>
- Valdés A, Ehrlén J (2018) Direct and plant trait-mediated effects of the local environmental context on butterfly oviposition patterns. *Oikos* 127:825–833. <https://doi.org/10.1111/oik.04909>
- van der Maarel E (1993) Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J Veg Sci* 4:733–736. <https://doi.org/10.2307/3235608>

- van Langevelde F, Wynhoff I (2009) What limits the spread of two congeneric butterfly species after their reintroduction: quality or spatial arrangement of habitat? *Anim Conserv* 12:540–548. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00281.x>
- van Noordwijk CGE, Flierman DE, Remke E, et al (2012) Impact of grazing management on hibernating caterpillars of the butterfly *Melitaea cinxia* in calcareous grasslands. *J Insect Conserv* 16:909–920. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9478-z>
- Vasseur DA, Fox JW (2009) Phase-locking and environmental fluctuations generate synchrony in a predator-prey community. *Nature* 460:1007–1010. <https://doi.org/10.1038/nature08208>
- Vickery JA, Feber RE, Fuller RJ (2009) Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agric Ecosyst Environ* 133:1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.012>
- Vogwill T, Andy F, Micheal A B (2009) Dispersal and natural enemies interact to drive spatial synchrony and decrease stability in patchy populations. *Ecology Letters* 12:1194–1200. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01374.x>
- Vuilleumier S, Wilcox C, Cairns BJ, Possingham HP (2007) How patch configuration affects the impact of disturbances on metapopulation persistence. *Theor Popul Biol* 72:77–85. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.11.001>
- Wahlberg N, Klemetti T, Hanski I (2002) Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. *Ecography* 25:224–232. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250210.x>
- Weeks JA (2003) Parasitism and ant protection alter the survival of the lycaenid *Hemiargus isola*. *Ecol Entomol* 28:228–232. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00489.x>
- Wilcox C, Cairns BJ, Possingham HP (2006) The role of habitat disturbance and recovery in metapopulation persistence. *Ecology* 87:855–863. <https://doi.org/10.1890/05-0587>
- Wynhoff I, van Gestel R, van Swaay C, van Langevelde F (2011) Not only the butterflies: managing ants on road verges to benefit *Phengaris* (Maculea) butterflies. *J Insect Conserv* 15:189–206. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9337-8>
- Yamanaka T, Tanaka K, Hamasaki K, et al (2009) Evaluating the relative importance of patch quality and connectivity in a damselfly metapopulation from a one-season survey. *Oikos*

118:67–76. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16722.x>

Yeh Y-H, Deto H, Miyashita T (2021) Parasitism rate of *Plebejus argyrognomon* (Lepidoptera: Lycaenidae) under different levels of mowing management. *Entomol Sci* 24:32–34. <https://doi.org/10.1111/ens.12448>

Yuan ZY, Jiao F, Li YH, Kallenbach RL (2016) Anthropogenic disturbances are key to maintaining the biodiversity of grasslands. *Sci Rep* 6:22132. <https://doi.org/10.1038/srep22132>

Zartman CE, Nascimento HEM, Cangani KG, et al (2012) Fine-scale changes in connectivity affect the metapopulation dynamics of a bryophyte confined to ephemeral patches: Metapopulation dynamics and local connectivity. *J Ecol* 100:980–986. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01969.x>

Zhang X, Miyashita T (2018) Effects of local and landscape factors on the abundance of an endangered multivoltine butterfly at riverbanks. *Entomol Sci* 21:133–141. <https://doi.org/10.1111/ens.12291>

井原道夫 (2014) 長野県伊那谷南部のミヤマシジミ. *まつむし*, (103), 58-60

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.

大村尚, 渡邊通, 本田計一 (2009) ミヤマシジミ幼虫・蛹とその随伴アリの体表炭化水素. *蝶と蛾*, 60(3), 203-210.

小野亨, 加進丈二, 城所隆 (2007) アカスジカスミカメの繁殖地の草刈りと斑点米被害の抑制. *北日本病害虫研究会報*, (58), 75-79.

川副昭人, 若林守男 (1976) 原色日本蝶類図鑑. 58-64. 保育社, 大阪.

清邦彦 (1983) 静岡県および山梨県における河川敷・堤防・海岸の蝶覚え書 (1). *駿河の昆虫*, (120), 3503-3530.

寺本憲之 (2003) 斑点米カメムシ類の個体数抑制を考慮した畦畔管理技術. *滋賀県農業総合センター農業試験場研究報告*, (43), 47-70

福田晴夫, 浜栄一, 葛谷研, 高橋昭, 高橋真弓, 田中蕃, 田中洋, 若林守男, 渡辺康之 (1982) 原色日本蝶類生態図鑑Ⅲ. 316-319. 保育社, 大阪.

山内達也, 原聖樹 (1990) 神奈川県における河川環境の変化とミヤマシジミの消長. *神奈川*

自然誌資料, (10) 111-120.

渡辺通人, 萩原康夫 (2004) 絶滅危惧種ミヤマシジミとアリ類との共生関係について(I). ワイル
ドライフ・フォーラム, 9(3), 76.

謝辞

本研究を遂行するにあたり、ご協力くださったすべての方々に心から感謝すると共に、厚く御礼申し上げる。指導教員である東京大学大学院農学生命科学研究科の宮下直教授には、学部4年から博士5年までの8年間、情熱的かつ懇切なご指導や励ましをいただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科の瀧本岳准教授、藤田剛助教には、研究内容に対する様々なご助言やご指摘をいただいた。

8年間調査をさせてもらった長野県飯島町と中川村の皆様、町役場・村役場の皆様には、農業や当該地域に関する重要な知見やご助言をいただくとともに、滞在場所や保全活動など様々な面でご助力いただいた。実験区の所有者の皆様、みどり七久保の皆様、ミヤマシジミの会会員の皆様、齋藤久夫氏、齋藤潤氏、那須野市雄氏、米山富和氏、折山誠氏、林幸雄氏、瀧澤輝雄氏には、多くのご支援をいただいた。

調査地で共同生活をした学生の皆様には、研究へのご助言から調査地での生活まで様々な面でご助力をいただいた。筒井優氏、葉雁華氏、永野裕大氏、夏目佳枝氏、林将太氏、秋山礼氏、伊藤孝輔氏、丁野梨沙氏には、大変お世話になった。

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所の滝久智氏、末吉昌宏氏、神崎菜摘氏、九州大学比較社会文化研究院の舘卓司准教授、筑波大学生命環境系の横井智之助教、東北大学生命科学研究科の長田穰助教には、研究に関する重要な知見やご助言をいただいた。

東京大学生物多様性科学研究室の皆様には、多くのご支援いただいた。谷川明男博士、渡邊彰子氏、中島一豪氏、松井風河氏、稲穂太一氏には調査や実験、解析など様々な面でご助力をいただいた。

最後に、いつでも研究生活と私生活を温かく見守り、ときに紙データの入力や、野菜や米の仕送り、励ましをし続けてくれた家族と友人に、そして、長年調査につきあってくれたミヤマシジミたちに、心から感謝したい。

摘要

生物多様性の損失は、生息地の面積の減少や質の劣化、分断化が主要因となっており、生物多様性の保全にはパッチ状景観におけるメタ個体群の存続の視点が重要となっている。人為攪乱はメタ個体群動態に強い影響を及ぼすことが知られているが、攪乱には頻度や強度、タイミングなどの要素がある。しかし、それらを統合した攪乱体系（レジーム）が、局所個体群動態やメタ個体群全体にもたらす影響を評価した研究例はほとんどない。草原性チョウ類は、人為攪乱によって成立する半自然草原の生物多様性を指標する代表的な分類群であり、近年の攪乱体系の改変により個体数や多様性が大きく減少している。草原性チョウ類の1種であるミヤマシジミは、幼虫期にコマツナギのみを食べるスペシャリストであり、人為攪乱が強い農地や河川沿いの草地に生息し、メタ個体群を形成している。近年、各地で絶滅が報告されている国指定の絶滅危惧種であり、本種の生息に適した攪乱体系を明らかにすることが急務となっている。そこで本研究では、人為攪乱が卓越した農地景観において、ミヤマシジミのメタ個体群動態への攪乱体系（草刈り頻度・タイミング・強度）の影響を明らかにすることで、メタ個体群の保全策を提言することを目的とした。

第2章では、草刈り頻度とタイミングがミヤマシジミ幼虫の個体数に及ぼす影響を明らかにした。まず草刈り頻度の影響を調べるために、150以上の生息パッチにおいて、年間の草刈り回数と幼虫個体数の関係を解析した。その結果、ミヤマシジミ幼虫が発生する5～8月に草刈り頻度が少ないほど幼虫個体数が多かった。幼虫個体数に対しては、食草群落の面積とパッチ連結性も正の効果を及ぼすことがわかった。モデル選択の結果、生息地の連結性の効果は、平均500m程度の成虫の分散によりもたらされることが示唆された。次に、草刈り頻度1回に固定して、世代ごとに草刈りのタイミングの効果を推定した。その結果、成虫の飛翔時期（6月上旬、7月中旬）の草刈りが幼虫個体数を増加させ、他の時期に比べて個体数を数倍増やす効果があることがわかった。その理由として、成虫期の草刈りは個体

に直接ダメージを与えないことや、メスが草刈り直後の丈の低い生息地に好んで産卵するためであると考えられた。さらに、幼虫個体数には、幼虫に随伴するクロオオアリとクロヤマアリも正の効果をもつこともわかった。

第3章では、草刈り強度が局所個体数に及ぼす影響を実験的に検証した。草刈り強度の効果を調べるために、草刈り実験区内に地際刈・10cm高刈・20cm高刈の3つの草刈り強度の操作区（24か所の繰り返し）を設け、5～8月の成虫期に草刈りを1回行う処理を3年間継続した。解析では、ゴンペルツ型の個体群モデルを適用し、個体数の増加率が個体数密度や草刈り強度、連結性、生息地の質から受ける影響を推定した。その結果、4年間で実験区の個体数が数倍に増加し、環境収容力は10cm高刈区と20cm高刈区で最大となり、内的増加率は地際刈区で最大となることがわかった。ただし、20cm高刈は幼虫の寄生率が高く、地際刈は産卵には適しているものの多くの個体を移出させてしまうことから、10cm高刈が最も適した管理であると示唆された。

第4章では、局所の草刈り管理体系の改変が生息地ネットワーク構造に及ぼす影響を明らかにした。4年間の草刈り実験が生息地ネットワーク構造に及ぼす効果を明らかにするため、150以上の生息パッチを対象に、実験前を含む15世代の間で、生息地ネットワークのモジュール構造、および実験区の生息地パッチの重要性の時間変化を調べた。15世代の間でモジュールの数は変化しなかったが、モジュール性の強さは実験前後で減少から増加傾向に転じた。実験区のある生息地パッチの重要性のうち、モジュール内の重要性 (Within-module strength) は高まったが、モジュール間の重要性 (Participation coefficient) には変化は見られなかった。したがって、4年間の草刈り実験によってモジュール内部に対して一定の影響を及ぼしたことがわかった。

第5章では、上記の結果を総合的に考察した。まず本研究の結果から示唆された、ミヤマシジミの局所個体群にとって適切な局所の草刈り体系についてまとめた。草刈り頻度を抑え、成虫期に10cm高刈を行うことが望ましいが、小スケールで刈り高を多様にするこ

で内的増加率も環境収容力も高い生息地パッチを創出できるかもしれない。次に、その管理体系と営農活動との両立の可能性や課題について、水田害虫や草刈り機に主眼を置いて展望した。更に、本研究で扱ったメタ個体群の特徴を他のチョウのメタ個体群と比較して説明し、日本でのミヤマシジミの衰亡について生息地ネットワークと攪乱の視点で考察した。最後に、メタ個体群を保全していくために必要な生息地ネットワークの維持や増強についての方策を議論した。