

第1章2節

生物多様性と生態系サービス

北澤 哲弥^a・中村 俊彦^b

a 千葉県生物多様性センター b 千葉県生物多様性センター 併任 千葉県立中央博物館

1. 生物多様性とは

46億年にわたる地球の大気や海洋、大陸といった環境の変化と、38億年にわたる生物の進化との相互作用によって、生物多様性が生み出されてきた。大陸移動や気候変動といった地球環境の変化が生物を進化させてきた一方、大量のシアノバクテリアが放出した酸素によってオゾン層が形成されるなど、生物は地球環境の形成に強くかかわってきた。こうした生物と地球環境の相互作用の結果、現在地球上には名前のついたものだけで174万種を超える生物が暮らし、未記載のものを含めると地球上の生物は3000万種とも1億種ともいわれる。

生物多様性 (biodiversity) という用語はまだ新しく、Wilson & Peter (1988) の著書「Biodiversity」がそのタイトルとして使用されたのが最初だといわれている。1992年、ブラジルのリオデジャネイロで開催された地球サミットで生物多様性条約が締結されて以来、生物多様性 (biodiversity) は社会的に広く使われるようになってきた。

生物多様性条約では、生物多様性とは、「あらゆる生態系に生育・生息するすべての生物の間に見られる変異性をいうものとし、種内の多様性、種間の多様性及び生態系の多様性の3つのレベルに区分される」としている。すなわち、生物多様性とは、遺伝子から種、生態系に至るまで、あらゆるレベルの生物の変異・変化を示す概念である。2008年に千葉県が策定した「生物多様性ちば県戦略」では、生物多様性の普及啓発とその価値の浸透を目指し「生命(いのち)のにぎわいとつながり」と表現している。

生物多様性は一般的に上述した3つのレベル

で整理されることが多い。1つ目は種内(遺伝子)の多様性で、異なる特徴を持つ個体や個体群から種が構成されている状況を示す。2つ目は種間の多様性で、様々な種が存在することを意味する。3つ目は生態系の多様性で、場の環境に適応した多様な種の相互作用によって様々な生態系が成立していることを示す。

生物多様性が広く社会に認識されるようになった背景には、急速に失われている生物多様性への危機感がある。ミレニアム生態系評価(MA)が示したように、生物多様性の損失は社会的経済的にも大きな損失を人間社会に及ぼしている。2010年10月に名古屋市で開催された生物多様性条約第10回締約国会議(CBD COP10)では、こうした生物多様性の損失を止めるためには、生物多様性の価値を認識し、保全・再生を進めるとともに賢明な利用を進めることで、生物多様性の恵みを確保していくことが、世界の共通目標として掲げられた。

2. 生態学における多様性研究

様々なレベルの生物多様性のなかで、最も理解しやすいのは種の多様性である。生態学の分野では、この種多様性を生物群集の特徴を示す指標として様々な研究者が定量化を試みてきた。その最もシンプルな尺度は、一定面積内の種数、すなわち種密度である。Gleason (1922) は、種数と面積(対数)との間には正の直線関係が見られるとした。

Odum (1983) は、全種数に基づく種の豊かさ(species richness)だけでなく、種の量的配分すなわち均等性(evenness)を加味して種多様性の概念を整理した。この二つの要素、

すなわち単位面積当たりの種数と各種の量的配分を兼ね備えた多様性の尺度として、Margalef (1957, 1968) は情報理論 (Shannon and Weaver, 1949) に基づく多様性 (diversity) の尺度 $[D(H') = -\sum p_i \log_2 p_i ; (1/N) \log_2 (N! / n_a! n_b! \cdots n_s!)]$ N は全種の個体総数とし、 p_i ($= n_i/N$) はある個体が種 i に属する確率] を提唱した。この式は、種数が多くなるほど、また、量的配分が平均化するほど値が上がるものであり、多様性の中の衡平性 (equitability) を示す式とされる (Whittaker, 1975)。

一方、Simpson (1949) は、生物群集の各種の相対優占度の平方和によって群集の単純度を表す指数を提唱したが、現在、これを発展させた多様性指数も提案されている。

ランドスケープレベルの種多様性について、Whittaker (1960) は、同質の環境条件を持つ生息・生育地 (ハビタット) における生物群集内の種多様性を α 多様性、異なる環境傾度にまたがる生物群集の種多様性を β 多様性、そして、ある地理的範囲内で出現する種数を γ 多様性とした。 α 多様性はハビタットの中のニッチ (ある種の存続に必要な環境条件や資源の範囲) の多様度、 β 多様性はある地理的範囲内でのハビタットの多様度、 γ 多様性はその地理的範囲内での進化的条件に規定されるとしている。

種の多様性は立地環境によって大きく規定されるが、さらに攪乱の程度・状況によっても影響を受ける。もちろん生態系を破壊するような強烈な攪乱もあるが、攪乱の程度によっては、むしろ種の多様性を増大する作用をもたらす (Connell, 1978)。この理由として、一般に、適度な攪乱が立地環境の不均質性を高め、種間の競争圧を低下し多数の種の共存を促すためと解釈されている (Huston, 1994)。

さらに、遷移との関係においては、極端な乾性または湿性条件にある立地では、遷移の進行に伴って種多様性が高まるのに対し、土壌条件が整い水分条件も適潤な立地では、比較的遷移初期のステージで最も高い多様性になる状態がみられる (Auclair and Goff, 1971)。

3. 生物多様性と生態系機能

このようにして測定されてきた生物多様性は、生態系においてどのような役割を果たしているのだろうか。Margalef (1968) は、情報理論に基づく多様性 (H') を生態系のオーガニゼーションの尺度として捉え「より高い多様性の生態系は、より長い食物連鎖やより多くの寄生、共生などを含む」とし、また、多様性とエネルギーの関係においては、「多様性の高い生態系は、多くの栄養段階をもっており、また単位重量当たりは、より小さなエネルギー流量によって保持されている」との見解を述べている。

生態系の構成種数が増えたり、食物連鎖の栄養経路が多様化することにより、環境変動に対するリスクが低下して生態系の安定性が増加するという考えは古くから認識されていた (MacArthur, 1955; ワット 1975)。Naeem et al. (2002) は、種の多様性と生態系の機能との関係について、これまでの仮説を大きく3つのカテゴリーにまとめた。

① 種は基本的に冗長性を持つ：ほとんどの場合、生物多様性が変動しても生態系機能は影響を受けない。種が失われたり新しく追加されても、その種の役割は他種によって穴埋めされたり重複することによって、生態系機能は全く変わらないかほとんど変化しない。

② 種は基本的に唯一特異なものである：種が生態系機能に果たす役割は種ごとに異なるため、生物多様性と生態系機能との関係はほぼ常に直線的である。キーストーン種は、これに該当する事例としてよく取り上げられる。

③ 種の影響は状況依存的であり、それゆえ特異的もしくは予測不可能である：種が失われたり新しく追加されても、その影響は、群落組成や土壌の肥沃度、かく乱様式など、対象地域のその時々状況によって変化するため、生物多様性と生態系機能との関係は様々である。

これらの仮説を検証するため、様々な実験研究が進められてきた。特に、種の多様性と生産性については実験的にコントロールされた環境下で多くの研究がおこなわれ (例：Naeem

et al., 1994; Tilman et al., 1996; Lawton et al., 1998), 種数が多いほど生産量が增大することが報告されている。また, これまでの多数の研究成果をもとにしたメタアナリシスも, ある栄養段階での生物多様性の増加は同じレベルの栄養段階において生態系の生産力を増加させるとしている (Balvanera et al, 2006)。しかし, 自然状況下の生態系で見られる生産性の変動において種数が果たす役割は限定的であるという指摘 (Huston & McBride, 2002) や, 生態系機能を説明するうえで種数よりも群集群落における機能群の組成がより重要であるとする研究 (例: Hooper & Vitousek, 1997) も多く, 生物多様性と生産性との関係についてはまだ多くの研究が続けられている。

生物多様性は生態系の安定性にも影響する。この安定性について, Leps et al. (1982) は, 生態系が異常な状況になった場合の回復力 (resilience) と外的かく乱等のストレスに対する抵抗力 (resistance) に区別した。近年, この Leps et al. の仮説を裏付ける実験がおこなわれるようになってきた。例えば, 外来生物など新しい種が侵入することに対して, 多様性の高い生態系ほど新たに侵入した種のバイオマスや定着に成功する種子数が抑えられることが報告され (Levine et al., 2002), 多様性と生態系の抵抗力との関係が示されている。また, Tilman & Downing (1994) は草原生態系における実験から, 種が多様な草原ほど旱魃によるダメージから素早く回復することを示した。つまり, かく乱によってダメージを受けた場合, 生物多様性が高い生態系ほど成長の早い種が含まれることなどによって高い回復力を発揮するのである。すなわち, 生物多様性は生態系の抵抗性と回復性を通して, 生態系の安定性に影響を及ぼしている。

これらの研究は, 限られた範囲において生物多様性をコントロールした条件の下で, 生態系機能の変化に焦点を当てている。しかし, 種の多様性はそもそも周囲の環境条件によって規定される。野外においては, 外来種の侵入は局所的な群落の多様性よりも周辺に侵入経路や種子

源があるかないかが重要であるし, かく乱後には分散能力の高い種が周辺から侵入して群落が再生されるといったことがある。そのため, 現実の生態系を念頭に考えるのであれば, 周辺環境を含めたスケール (例: メタ個体群) において, 生物多様性と生態系機能との関係を考える必要がある。最近では, これまでの実験的研究に不足していた生物多様性を決定する要因を考慮しつつ, 機能群・生物多様性・生態系機能を結びつけた統合的研究が発展しつつある (三木, 2006)。

4. 生態系サービスとは

上述のように生物多様性と生態系機能との関係が明らかにされてきたものの, 生物多様性の損失が人間社会にどのような影響をあたえるかといった社会的影響についてはこれまであまり注目されていなかった。そのため, 生物多様性はその価値を社会的に認められることもほとんどなく, 自然破壊や環境汚染などによって失われ続けてきた。その結果, 生物多様性の損失が進行するにつれて, 人間社会に悪影響を及ぼす事例が見られるようになってきた。例えば, 過剰漁獲によるニューファウンドランド島のタラ漁業の破綻, インド洋のサンゴ礁白化による観光業・漁業等への被害, エビ養殖等のためのマングローブ林の消失による自然災害の誘発など (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), 世界各地から生物多様性の損失が引き金となった社会的経済的被害が報告されるようになった。こうした様々な弊害が明らかになるにつれて, 生物多様性によって構成される生態系が, 人間に対して多くの恵みをもたらす存在であるということ, 人々が認識するようになってきた。生態系の機能のうち, 人類に恩恵を与えてくれるものは「生態系サービス (ecosystem service)」と呼ばれ, MA以降, 広くつかわれるようになった。MAでは生態系サービスを, 供給サービス (Ecosystem goods と呼ぶ), 調整サービス, 文化的サービス, 基盤サービスの4つに区分した。

5. 生態系サービスと生物多様性

コメや野菜、肉といった食料、木材や燃料、葉や繊維など、我々の日常生活には多様な生物資源が欠かせない。こうした物質的な生態系からの恵みを供給サービスと呼んでいる。供給サービスと生物多様性との関係は他のサービスよりも理解しやすい。狩猟や漁獲、採集の場合は野生生物の多様性と直結しているし、農耕栽培などでは農産物の品種や原種の多様性と結びついている。地域が違えば生物相が異なるため、そこに住む人々が利用できる生物資源も異なり、その結果、地域独自の文化が生まれる。すなわち、多様な生物が存在することで今の多様な人間社会が成り立っている。さらに、現在利用されていない種についても、医薬品開発などを考えると、現時点で発見されていないだけで有用な資源が埋もれている可能性は高い。

調整サービスは、森林生態系が持つ水源涵養や二酸化炭素固定機能、干潟生態系が持つ水質浄化機能など、私たちにとって快適な環境を整える生態系の機能のことである。調整サービスは機能として存在することは認識されてきたものの、経済的な重要性はこれまでほとんど認識されてこなかった。しかし、千葉県内の森林が持つ公益的機能を貨幣換算すると、少なく見積もっても年間約 5,500 億円の価値があるという（千葉県農林水産部林務課，2003）。このように生態系が持つ調整サービスの経済的価値は非常に大きなものであるにもかかわらず、経済的に評価されてこなかった結果、市街化などにより森林や農地の破壊が進む一方、洪水対策や水質浄化、さらには温暖化等への対策として、多額の費用が必要になるという状況に陥っている。近年になり、調整サービスの経済評価や、生物多様性との関係などについて研究が進みつつある。農業にかかる調整サービスとして、天敵の種数が多いほど害虫の増殖率が低下すること（Wiby & Thomas, 2002）、周辺を生物多様性の高い森林や草地等に囲まれたソバ畑では花粉媒介昆虫の個体数が多く結実率も良くなること（Taki et al., 2010）など、多様性が高まる

ほど調整サービスも向上する事例が報告されている。種の多様性だけでなく、生態系の多様性が生態系サービスにおよぼす影響も確認されている。例えば、農地周辺の景観組成が複雑になると、農作物害虫の天敵の密度や寄生率を増加させるケースが多いことが報告されている（Bianchi et al., 2006）。

文化サービスは、人間の精神や知識、娯楽などに関わる。例えば、地域ごとに異なる生態系が成立することによって文化や宗教などの多様性が生まれる。紅葉や新緑のような美しい景色が絵画や詩歌などのインスピレーションとなること、干潟の潮干狩りや森林浴といったレクリエーションの場として活用されることなど、様々な形で人間は生態系の文化サービスを楽しんでいる。しかし、調整サービスと同様、文化的サービスの持つ価値は、これまでほとんど認識されておらず、その研究は遅れている。

生物多様性と生態系サービスとの関係は、正の相関を持つとする報告が多いものの、生態系サービスあるいは生態系の種類によっては、生物多様性が失われても生態系サービスに影響がほとんどみられない場合もある。例えば、農地生態系の食料供給サービス（食糧生産量）は限られた作物種の生産と強く結びついており、こうした作物種以外の生物が失われても供給サービスにとって大きなマイナスになるわけではない（Dobson et al., 2006）。

例えば、雑草や害虫の駆除などの生物を意図的に排除することは、農作物の生産性を上げ、供給サービスをより多く得るために、広く行われてきた。しかし、除草剤や殺虫剤などによる化学的防除が広がることで、多くの生物が農地から姿を消している。モノカルチャー化した農業は、短期的には科学技術を駆使した生産効率の上昇をなしえたものの、生物多様性を失い、その結果、近代的農林漁業の現場において、生態系が持つストレスへの抵抗性や、異常からの回復力の低下が顕在化してきた（シヴァ，1997）。このように、農林業生産は、供給サービスと生物多様性とはトレードオフの関係になる場合が多い。こうしたトレードオフの関係は、

生態系サービスに基づく持続可能な社会を目指すうえでの大きな課題である。

6. 引用文献

- Auclair, A. N. and F. G. Goff. 1971. Diversity relations in upland forest in the western Great Lakes area. *American Naturalist*. 105: 499-528.
- Balvanera, P.; A.B. Pfisterer; N. Buchmann; J.S. He; T. Nakashizuka; D. Raffaelli and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services, *Ecology Letters*. 9(10): 1146-1156.
- Bianchi F.J.J.A; C.J.H. Booij and T. Tscharntke. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of B*. 273: 1715-1727.
- 千葉県農林水産部林務課. 2003. ちばフォレストプラン 21.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1309.
- Dobson, A; D. Lodge; J. Alder; G.S. Cumming; J. Keymer; J. McGlade; H. Mooney; J.A. Rusak; O. Sala; V. Wolters; D. Wall; R. Winfree and M.A. Xenopoulos. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*. 87(8):1915-1924.
- Ehrlich P. and A. Ehrlich. 1981. *Extinction: The causes and consequences of the disappearance of species*. New York. Random House.
- Gleason, H.A. 1922. On the relation of species and area. *Ecology*. 3: 158-162.
- Hooper, D.U. and P.M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*. 277: 1302-1305.
- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity*. 681 pp. Cambridge University Press.
- Huston, M.A. and A.C. McBride. 2002. Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem process. In Loreau, M. et al. eds., "Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives," pp. 47-60. Oxford University Press, Oxford.
- Huston M.A.; L.W. Aarssen; M.P. Austin; B.S. Cade; J.D. Fridley; E. Garnier; J.P.Grime; J. Hodgson; W.K. Lauenroth; K. Thompson; J.H.Vandermeer; D.A. Wardle. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*. 289: 1255.
- Johnson K.H.; A.V. Kristiina; J.C. Heid; J.S. Oswald and J.V. Daniel. 1998. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. 11(9): 372-377.
- Klein, A.M.; B.E. Vaissière; J.H. Cane; I. Steffan-Dewenter; S.A. Cunningham; C. Kremen, and T. Tscharntke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc Biol Sci.*; 274(1608): 303-313.
- Lawton J. H.; S. Naeem; L.J. Thompson; A. Hector and M.J. Crawley. 1998. Biodiversity and Ecosystem Function: Getting the Ecotron Experiment in its Correct Context Biodiversity and Ecosystem Function: Getting the Ecotron Experiment in its Correct Context. *Functional Ecology*, 12(5): 848-852.
- Leps, J; J. Osbornova-Kosinova, and K. Rejmanek. 1982. Community stability, complexity and species lifehistory strategies. *Vegetatio*. 50: 53-63.
- Levine J.M.; T. Kennedy and S. Naeem. 2002. Neighbourhood scale effects of species diversity on biological invasions and their relationship to community patterns. In Loreau, M. et al. eds., "Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and

- Perspectives" pp. 114-124. Oxford University Press, Oxford.
- Margalef, R. 1968. *Perspective in Ecological Theory*. 111pp. The University of Chicago Press.
- Margalef, R. 1957. La teoria de la informacion en ecologia. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 23:373-449 (英訳: Information theory in ecology. *General Systems* 3:36-71).
- 三木健. 2006. 生物多様性と生物間相互作用からの物質循環研究:新しい方法論の芽生え. *日本生態学会誌*. 56: 240-251.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Volume 1: Findings of the condition and trends working group. 948pp. Island Press.
- Naeem, S; L.J. Thompson; S.P. Lawler; J.H. Lawton and R.M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*. 368: 734-737.
- Odum, E.P. 1983. *Basic Ecology*. 613pp. HoltSaunders International Editions.
- Shannon, C.E. and W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. 125 pp. University of Illinois Press.
- シヴァ, ヴァンダナ. 1997. 生物多様性の危機:精神のモノカルチャー. (訳:高橋由紀・戸田清) 186 pp. 三一書房.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of Diversity. *Nature*. 163: 688-688.
- Taki H.; K. Okabe; Y. Yamaura; T. Matsuura; M. Sueyoshi; S. Makino, and K. Maeto. 2010. Effects of landscape metrics on Apis and non-Apis pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology*. 11 (7): 594-602.
- Tilman D. and J.A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*. 367: 365-367.
- Tilman D.; D. Wedin and J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*. 379: 718 - 720.
- Tilman D.; J. Knops; D. Wedin; and P. Reich . 2002. Plant diversity and composition: Effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In Loreau, M.; S. Naeem and P. Inchausti. (eds.) *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives*. pp.21-35. Oxford University Press.
- Whittaker, R.H. 1960. *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. *Ecological Monographs*. 26: 1-80.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems* 2nd ed. 385pp. Macmillan Publishing.
- Wiby A. and M.B. Thomas. 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*. 5: 353-360.
- Wilson E.O. and F.M. Peter. 1988. *Biodiversity*. 521pp. National Academy Press.
- Zhu Y.; H. Chen; J. Fan; Y Wang; Y. Li, J. Chen; J.X. Fan, S. Yang, L. Hu, H. Leung, T. W. Mew, P.S. Teng, Z. Wang and C.C. Mundt. 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*. 406. 718-722.