

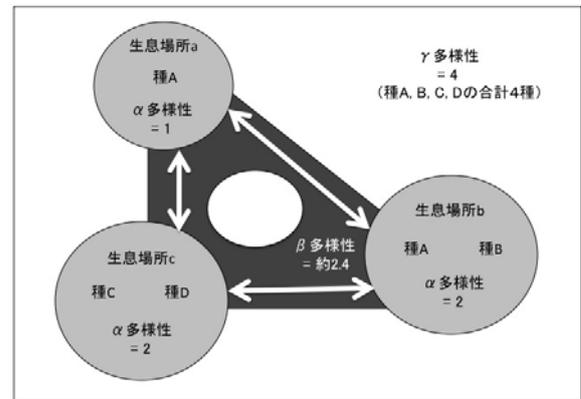
●生物多様性

生物多様性は、あらゆる場所、地域および生態系における、生物の種および他の分類階級の数や変異である。生態学において、生物種やその変異がどれだけ、どのようにして時間的および空間的に存在するのかを理解することは主要な課題であり、そのパターンやプロセスについての認識と進化学、遺伝学、および分類学などの統合化によって、生物多様性の成立や維持の機構、ならびに実態が類推できる。

●生物群集の種の多様性

ある空間内に存在する生物の集団を群集 (community) という。群集は多様な種の個体または個体群 (population) の集合体である。ここに含まれる種の数 (種数) を種の豊富さ (species richness) という。一般に、群集を構成する種数がより多い場合、その群集の種組成は多様であるといえる。群集を構成する種が同じであっても、各種の個体数が群集間で同じ場合と異なる場合がある。すなわち、各種の個体数が均等である場合と不均等な場合である。各種の個体数が均等に近いほど、多様性が高いといえる。それは、群集から無作為に複数個体を抽出する場合に、異なる種の個体を得る確率が高いことに他ならない。こうした、群集を構成する各種の個体数の均等さを均等度 (evenness) という。これは、種組成 (species composition) の均等の程度ともいうことができる。さらにこのことは、群集構成種中のある種 (種群) が個体数の上でどれだけ優占しているか、すなわち優占度 (dominance) を意味する。このように、種の多様性 (species diversity) とは、種の豊富さと均等度との2つの要素で構成されている。

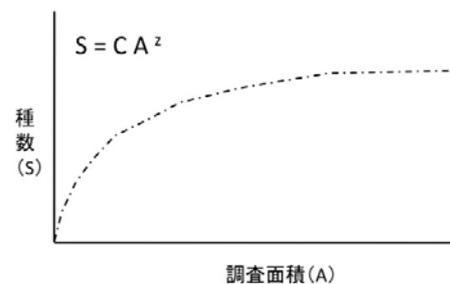
種の多様性は対象とする空間および時間によって異なる。ある時点での、ある生息地内の多様性を  $\alpha$  多様性、すべての生息地での多様性を  $\gamma$  多様性という。そして、異なる生息地間での多様性の相違を  $\beta$  多様性という (図1)。



(図1)

図1. 種多様性の階層.  $\gamma$ 多様性は生息地 a~c の3つの各生息地における出現総種数 (種 A~D) で表され、これを各生息地の種数平均値で除したもの (4/約1.7) が  $\beta$ 多様性となる。

種の豊富さは種の多様性を表す最も簡単な指標である。調査面積が増加すると種数は一般に増加する。このため、種の豊富さによって多様性を比較する場合には種数-面積曲線 (species-area curve) を比較して、種数を近似する必要がある (図2)。また、調査面積を同じにしても、調査場所の周辺からの生物の移入の容易さやその波及効果など、周囲からの影響を受ける点に留意が必要である。詳細は後述する。



(図2)

図2. 種数-面積曲線. C と Z は定数であり、z は生物群ごとに1以下の特有の値をとる。例えば、植食性のコウチュウでは約0.3、チョウやハチでは約0.2、貝類では0.35 という試算結果がある。すなわち、移動性の低い生物ではz が大きな値となる。

●生物群集の種の多様度

種の豊富さと均等度の2つの要素をともに考慮した多様性の尺度は多い。こうした多様性の尺度は多様度指数といわれ、ひとつの群集における種の多様性を指数として数

値化できるので、様々な群集の比較に利便性が高い。それらは、個体数に一定の分布型を仮定した指数、一定の分布型を仮定しないノンパラメトリックな指数、そして、各種の個体数が均等に近い値を示す一様度の指数に3大別できる。また、多様度指数は群集中の稀な種の数に敏感に反応するものと、優占種の個体数に鋭敏に反応するものがある。前者では **Shannon-Wiener 指数**、後者では **Simpson の多様度指数** がよく用いられる。この2つは個体数に一定の分布型を仮定しないノンパラメトリックな指数である。

Shannon-Wiener 指数  $H'$  は、

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

で表される。S は群集内の種数、 $p_i$  は群集内の全種の個体数に占める種  $i$  の個体数の割合である。この比較に際しては、対数の底が何であるかを確認して、統一することに注意が必要である。

Simpson の多様度指数は不偏推定式

$$D = \sum \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$$

を用いる多様度の指数であり、 $1-D$  である<sup>2)</sup>。多様度指数として  $1/D$ 、および  $\ln(1/D)$  も利用できる。 $1/D$  を **逆シンプソン指数**、そして  $\ln(1/D)$  を **対数逆シンプソン指数** と称する<sup>1)</sup>。上の式  $D$  は、 $N$  個体からなる群集から2個体をランダムに非復元的に採取したとき、2個体が同種である確率を示す。したがって、 $1-D$  は小さい値ほど多様性の小さいことを意味する。

## ●群集構成単位としての種

種多様性が種の把握方法や記載に影響されることは当然である。種の多様性を把握するには、「種」を明らかにする段階を経る。**形態学的種**、**表型学的種**、**生物学的種**、**分岐分類**に基づく種、および**進化学的種**といった拠り所となる概念によって、種の規定は一定ではない。このことは、生物多様性において最も重要な2つの多様性、種の多様性と**遺伝的多様性** (genetic diversity) とが不可分であることを象徴している。種が生物の多様性を把握および記述する単位と認めるならば、種群 (種複合体) (species complex)、姉妹種 (sibling species)、そして属 (genus) や科 (family) の階級内や階級間の相違にも配慮することが自然である。**系統学**および**分岐分類学**の産物と現行の分類階級や分類単位とが一致しないことはしばしばあるので、進化学的単位による多様性を常に意識する必要がある。

種の認識は生物多様性を評価することそのものである。種と呼ばれる個体の集合を自然界から抽出することは  **$\alpha$  分類**、その生物間の進化的関係によって整理することは  **$\beta$  分類**、 $\alpha$  分類が実践できなかった場合にその理由を探求し、種の存在の本質を解明することは  **$\gamma$  分類** に類別される。つまり分類学は種内変異や種間関係の把握によって種分化、すなわち生物の多様性をもたらした機構を解明することに他ならない。こうした分類学および進化生物学を通じた生物多様性への認識が種多様性評価の基盤であり、個体数と種数で生物多様性の比較や保全順位の高い群集を決定することには慎重であらねばならない。例えば、今まさに爆発的な放散過程にある系列 (多様である) と、過去に同様に放散をして、一部が現存しているもの (多様性はより低い) をどのように対比するかという点である。また、**外来種**、**固有種**、**絶滅危惧種**、**希少種** および **普遍的分布種 (普通種)** はどれも等価の種として計算に供される。生態学的な生物多様性の評価は、生産量や生体量によっても可能であり、種の多様性や多様度による生物多様性の把握はひとつの方法にすぎず、万能ではない。

## ●遺伝的な多様性

同種個体群内における多様性は集団遺伝学的に定量可能な**ヘテロ接合体頻度**、そして分子生物学的に定量可能な**DNA 多型**などで把握できる。集団内にはこのような遺伝的な多型 (polymorphism) ばかりでなく、遺伝的に同質であっても確率論的に、あるいは外的環境の影響によって異なる表現型の個体が発現することも知られている。こうした**表現型可塑性**による多型 (polyphenism) も、その他の個体との共存の結果にもたらされる相対的な**適応度** (fitness) の大小を通じて集団の多様性および群集に変化をもたらす。このような変異の差異は集団内にも、集団間にも見られる。

**バイオタイプ**や**ホストレース**は**種分化**の萌芽を示唆する進化的および遺伝的な分化状態を示すが、その豊富さは「種」数に反映されない。命名規約上の「種」に制約されることなく、個々の種および系統群の生物学的および進化的な位置、ならびに生態学的位置などを総合的に吟味して群集を理解すべきである。**近交弱勢**や**雑種崩壊**といった現象は発育段階によってその発現が異なる等のため、その把握に一定の時間を要することにも留意する必要がある。

## ●機能群による多様性評価

種多様性の尺度で群集の多様性を比較する場合、特定

の生物分類群（例えば植物のみ、とかチョウのみ等）に注目して分類学的体系の観点から情報を整理することが全てではない。生態学的な**機能群** (functional group) による多様性の把握も有益である<sup>4)</sup>。機能群とは**栄養段階**や**ギルド**のような類似した生態学的機能を持つ群集構成要素である。単一種が2つの機能を共有していない場合には、群集の総種数は機能群の総数と各機能群内の種数で決定される。ある機能群の種数を増やす要因は、他の機能群の種数を減らすかもしれないし、存在する機能群の数を減らすこともあろう。機能群ごとに種多様性を明らかにすることは群集の成立過程を理解する上で有益であり、分類学と同様に、群集が多様化する機構に光明を提供する。個々の生物種の生態や生理に関する知見を得ることは、その生物がいかなる機能群に含まれ、機能群内におけるどのような**競争**や**共生**の機構を経て存在しているのか、そして他の機能群とどのような相互関係にあるのかを解明する上で重要な意義を持つ。例えば、ある場所の植物種上の植食性昆虫、その捕食性昆虫、それらの捕食寄生性昆虫 (**スペシャリスト**と**ジェネラリスト**、そして**1次捕食寄生者**と**高次捕食寄生者**が存在するだろう)の把握から、別の場所での同様の構成とその相互関係の把握へと展開することで、その植物種上の群集の多様性を決定する機構への理解は飛躍的に促される。現実には、植食性昆虫といえども、外部**咀嚼性**、**吸汁性**、**潜葉／潜孔** (穿孔) -**咀嚼性**、**ゴール形成性**、**ゴール形成者-労働寄生性**など多くの機能群があり、さらにこれを発育段階のよって切り替えるものも少なくない。植物上の葉、茎、根、花蜜、花粉、種子、果実にはそれぞれ独自の**ギルド**が存在し、例えば果実食の**ギルド**にはガ、ハエ、コウチュウ、アザミウマといった昆虫類ばかりでなく、鳥類、ホ乳類、軟体動物類も含まれる。生物群集の多様性は、こうした資源利用部位や利用様式の多様化、および同機能群内での競争やその回避によって形成されると理解できることから、分類学的に特定の生物グループによる多様性の把握よりも優れた面がある。こうした研究の結果、生物群集の構成員は生態学的な必然でなく、過去の侵入や祖先種の進化といった歴史的な偶然によっても決定されることが知られている。

## ●種多様性と面積

種多様性には対象地の面積の影響が介在し、種の豊富さは面積の増加に依存して増大する。その理由には、(1) 環境の異質性が大きくなる、(2) 存在する生物個体数が増加する、(3) 絶滅率が低減する、(4) 移入率が増大す

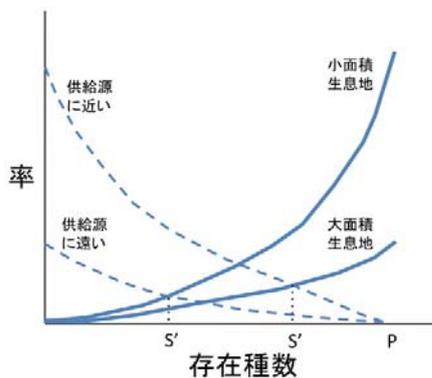
る、などがある<sup>3)</sup>。

調査面積を大きく捉えるほど、異なる環境が当然多く含まれるため、存在する種数は増える【(1)の理由】。一方、このような環境の異質性を考慮しない場合でも、均質な対象地で調査面積を増やせば、存在する個体をより多く発見できると予測できる。より多くの個体数を見いだせば、確認される種数が増える確率は高くなるのである【(2)の理由】。また、狭小な空間の環境収容力 (環境容量) は絶対的に小さく、その環境変動は激烈な影響を及ぼす。そのため、一般に面積が大きいほど存在する個体数は多く、環境変動による劇的な影響は多少なりとも緩和され、絶滅確率は低くなる【(3)の理由】。移入率の増加は供給源からの生物個体の到達 (着陸) 確率と言い換えることができる。面積の広い着陸場所に移入成功する機会は相対的に高くなる【(4)の理由】。移入率の増加は移入先の面積ばかりでなく、周辺の影移動の障壁となる環境の程度に大きく影響される。また、移出元と移入先の単純な距離も移入率に強く影響し、距離が近いほど移入率は高くなる。自然度の高い環境では移入定着率が低く、**攪乱頻度**や**攪乱強度**の高い環境、ならびに**周縁的環境**では外部からの移入定着率が高いことが一般に知られる。これは種構成の均質化を推進し、 $\alpha$ 多様性を増すが、 $\beta$ 多様性と $\gamma$ 多様性の低下要因となる。

## ●島の生物地理学

このような理論は海洋島、湖沼、および孤立林のような不連続な生息地における生物種数とその面積、および近隣生息地との距離に依存していることに立脚する。木々の葉やウロ、小動物のコロニー、池の水面、局在する特異な地質もそれを利用する生物にとっては島である。生物群集の構造における**パッチ動態** (patch dynamic) や**メタ個体群** (metapopulation) の理論は、このような「島の」な資源の分布性質の上に成立している。この**島の性質** (islandness) の理解は、**島の生物地理学** (island biogeography) を抜きにはできない。これは、1970年代以降にマッカーサー (MacArthur) とウィルソン (Wilson) の平衡理論 (図3) を端緒に展開されたもので、その後の知見を含めて、3つの要点がある：(1) 島が大きければ、生息場所としての構成要素は多様となり、生息種数は増加する。(2) また、ある島での種数は移入と絶滅によって動的に決定している。(3) そして、移入定着した種はその島で進化 (突然変異) し、(種) 分化を生じる (大面積の場合の方が確率は高くなる)。

島の生物地理学の理論は都市の緑地（残存的**孤立林**）における生物相形成の標榜とされることもあったが、現実には、種子分散の機会多寡（化性）や様式（**風散布**や**動物散布**など）といった個々の生物の生活史形質が緑地における存否を強く規定するほか、外来種などの非自生園芸植物の種数が緑地周辺の人工的植栽空間（邸宅庭、公園、霊園）の面積比率と正の相関を示し、周辺の二次林樹林地面積比率と負の相関を示すことなどが把握されており、緑地の構成植物種や種数には緑地内の人為的攪乱および周辺土地利用の影響が相対的に強く関与することが判明している。



(図3)

図3. 生息場所の面積と種供給源からの距離，ならびに生息場所への移入率と生息場所での絶滅率との関係（移入と絶滅による種数の平衡）. 破線は新たな種の移入率を示し，実線は生息場所での種の絶滅率を示す. 移入率は供給源に近いほど，そして大面積の生息場所ほど大きく，絶滅率は小面積の生息場所ほど大きい. Pは供給源に生息する種の数. 種の供給源に近い大面積の生息場所の生物種数  $s'$  は，供給源から離れた小面積の生息場所の生物種数  $s$  よりも多い.

群集の生物多様性は**季節**，**緯度**，および**高度**（標高）などの影響も受ける<sup>3)</sup>. 多くの事例では高緯度ほど多様性は減少する. これはエネルギー量および生物進化に利用可能な時間などを反映している. ただし，エネルギー量やその時間分布（気象や気候条件）が特定種の現状の分布を説明しない. それは，外来種や園芸種の分布域が人為的に拡大することが証明している.

エネルギーは空間的に流入および流出し，時間的にも一定ではない. 一般には，生物が飽和している群集および空間には存在しない. 種数の平衡状態は，群集構成種の安定や**環境容量**の飽和を直ちに意味するものでもない. また，我々が目にする空間には一定の物理的攪乱が様々な頻度と強度で生じており，群集は動的である. 群集を構成する

生物多様性の一定化を図ることは遷移や進化を抑止する不自然な理屈にすぎず，現実には不可能と考えるべきである. 問題とする時間および投入されるエネルギー量を勘案した上で，人の多様な要望と生物多様性の変動の調整を図る技術が求められている.

[中尾史郎]

文献

- 1) 伊藤嘉昭・佐藤一憲 (2002) : 種の多様性比較のための指数の問題点, 生物科学 53(4).
- 2) Krebs CJ (1998) : Ecological Methodology 2nd ed., Addison-Welsey Educational Publishers.
- 3) Price PW, Denno RF, Eubanks MD, Finke DL, Kaplan I (2011) : Insect ecology: Behavior, populations and communities, Cambridge University Press.
- 4) Strong DR, Lawton JH, Southwood SR (1983) : Insects on plants: Community patterns and mechanisms, Blackwell Scientific Publications.

## 【「利他性」について確認】

■**利他行動** (altruistic behavior) : 自身の生存や繁殖を犠牲にして同種他個体に利益をもたらす行動.

■**包括適応度** (inclusive fitness) : 利他行動しない場合の個体の適応度を F, 血縁者への利他行動による自身の適応度の減少分を C, 利他行動を受ける個体の適応度の増分を B, 利他者に対する受益者の血縁度係数 (遺伝子の共有率) を  $r$  とすると, 包括適応度 I は,

$I = F - C + rB$  と表せる. 利他行動は  $I > F$  の時, すなわち  $rB - C > 0$  または  $B/C > 1/r$  が成り立つ時に進化する. つまり, コストに対する利益が十分に大きい, 血縁度が大きいときに利他行動は進化しやすい. これを「ハミルトン則」と呼ぶ.

■「ハミルトンの4分の3仮説」: 雄が  $n$ , 雌が  $2n$  である単数倍数性の性決定機構を持つ生物においては, 姉妹間の血縁度は 0.75 となり, 母娘間の 0.5 より大きいため, 自身の娘を産んで育てるより妹の世話をする利他行動が進化しやすい.