

生態学的多様性概念の保全植生学への導入試論 (Ⅱ)

—その量的側面について—

亀井裕幸

Hiroyuki KAMEI

(生活科学研究所・北区まちづくり推進課)

1. はじめに

前報では、伊藤氏が提唱した生態学的多様性概念を表す指標のうち、量的側面を表す数値については、植生の保護・保全指標としては基本的には使用すべきではないと論じましたが(亀井 2006)、筆者は、量的側面を表す数値が植生の保護・保全論議に役立たないと主張しているわけではありません。量的側面を表す数値も、一定の条件下では、植生の保護・保全に役立つ可能性はあると考えています。

そこで、本報では、生態学的多様性の量的側面を表す数値の代表であるホイットッカーの $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性(Whittaker 1977 参照)を中心に、生態学的多様性の量的側面について、筆者の考えを論じてみたいと思います。

2. 群集生態学の視点と保全生物学の視点

まず、生態学的多様性の解析を担う群集生態学と生物多様性の維持・回復を目的としている保全生物学(保全生態学)での、生態学的多様性の捉え方の違いについてみてみたいと思います。

1) 固有性か法則性か

生物進化の結果形成された生物界の遺伝子や種の変異性を重視する保全生物学では、種・生物群集の歴史・固有性を重視しています(鷲

谷 1999 など)。一方、生物界に存在する種が無秩序に分布しているのではなく、特定の生物群集を構成していることに着目する群集生態学では、生物群集を支配している生態学的法則の解明を目指しています(なお、伊藤・宮田 1977, 宮下・野田 2003 参照)。

この、歴史的に固有なものであると同時に、生態学的法則の支配下にある(つまり再現性がある)という性質は、一見すると矛盾するようにみえますが、筆者は、生物群集(生物的自然)の二つの側面として理解すればよいと考えています(亀井ほか 2004)。

このような立場に立てば、「すべての種は群集のなかで他の種との相互作用を通じて進化する」という原則(ホイットッカー・ウッドウェル 1972)の基本部分が否定されないかぎり、生物進化の結果としての生物多様性を理解するためには、生物群集を支配している生態学的法則の解明を目的としている群集生態学の研究成果が欠かせないことになります。そして、この生物群集がもつ二面性にふれてはいたませんが、保全生物学のテキストでは、生物多様性の形成要因の説明に群集生態学の成果を活用しています(鷲谷・矢原 1996 など)。

2) 対象のレベルと種の捉え方

保全生物学では、全地球規模での生物多様性の保全を目的としているため、具体的な地域では、個々の生物的自然そのものを守るべき対象として捉えています(鷲谷 1999)。そのた

め、保全生物学では、絶滅危惧種や固有種などの特定の種を重視していますが、群集生態学では、構成種を対等に扱うという特徴があります (Perlman & Adelson 1997)。

この種にたいする態度の違いは、保全生物学では、生物多様性の低下につながる絶滅危惧種や固有種の保全を最優先に考えているのにたいし、群集生態学では群集を支配している生態学的法則の解明を目指しているためだと考えられます。

ここで注意しなければならないのは、群集生態学が扱う多様性は、保全生物学が対象とする生物多様性そのものではなく、その構成要素である生物群集の多様性だということです。つまり、対象レベルも保全生物学と群集生態学では違っているのです。

3) 外来種の扱い方

外来種の扱い方についても、保全生物学と群集生態学との間には違いがあります。

保全生物学では、栽培種など人間が改変した種 (品種) の遺伝的多様性なども生物多様性に含まれます (プリマック・小堀 1997 など)、個々の生物群集では、構成種のすべてを保全することを求めているわけではありません。自然・半自然生態系に逸出すれば、人間が改変・導入した種は外来種として駆除の対象になります (鷲谷・矢原 1996 など)、在来種であっても、本来の分布域以外に人為的に導入されれば、外来種として駆除の対象になることがあります。

一方、群集生態学では、自生してさえいれば、在来種、外来種のどちらであっても、生物群集の構成要素として同等に扱います。ただし、生態学的法則を導き出すのに不都合な植栽個体については、通常は生物群集の構成要素に含めません。

4) 生態学的多様性の量的側面の評価

以上みてきたように、生物群集の構造を研究

対象とする群集生態学と個々の生物的自然を守るべき対象として捉える保全生物学では、生態学的多様性の捉え方にかかなり大きな違いがあります (なお、Perlman & Adelson 1997 参照)。

その違いの中でも、とくに重要なのが、群集生態学の方法でえられた数値には保護・保全上の価値が付与されていないため、その数値の高低 (多寡) 自体は保全生物学が主張する生物多様性とは直結しないという点です。

生物群集の種数や多様性指数をどう取り扱うのかについては、保全生物学者の間でも確定していないようで、種数や多様性指数を取り上げているテキストも (鷲谷・矢原 1996, Pullin 2002 など)、記述していないテキストもあります (Frankel et al 1995, 鷲谷 1999 など)。

この、種数や多様性指数で表される種の多様性については、植生の保護・保全を検討するための評価指標としては基本的には使用すべきではないと、筆者は考えていますが (亀井 1999, 2006)、先に述べたように、その使用を全面的に否定しているわけではありません。群落 (生物群集) の構造解析を介した生態学的多様性の評価などでは、有効な指標として活用できる可能性があると思います。

そこで、以下では、ニッチをキーワードとして、量的側面を表す数値の保全植生学上の価値を論じてみたいと思います。

3. 量的側面を表す数値はどのようなときに利用できるのか

伊藤氏の提案では、生態学的多様性は、「生態系における」という対象レベルの規定をおこなったうえで、種と生物群集 (植生に限れば群落) という二つの対象の多様性を表す概念となっています (伊藤 1999)。そこでまず、地域 (景観) と群落に分け、植生を例に、生態学的多様性の量的側面にかかわる問題について、伊藤氏が例示した、 $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性を中心に検討してみたいと思います。

1) $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性

$\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性は、目録多様性 inventory diversity ($\alpha \cdot \gamma$ 多様性) と分化多様性 differentiation diversity (β 多様性) に分けられますが、目録多様性は、さらに α 多様性 (スタンド内・群落内種多様性) と、 γ 多様性 (地域内種多様性) に分けられます (Whittaker 1977, 伊藤 1999)。

このうちの α 多様性は個々の植分 (群落内種多様性の場合) または調査区 (スタンド内種多様性の場合) に出現した植物の種数で、 γ 多様性は複数の植分からなる地域の全域に出現した植物の種数で表されます。つまり、 γ 多様性は対象地域全体の、 α 多様性は対象地域内の個々の植分 (もしくは調査区) の、種の豊富さの程度を表す数値ということになります (Whittaker 1977, 宮下・野田 2003 参照)。

なお、 α 多様性については、群落を単位として計算することもできますので、本報では群落を単位とした α 多様性についても論じることにします。

β 多様性は、 γ 多様性を α 多様性の平均値で除した数値で (Whittaker 1977 参照)、筆者は、一定の地域内での立地・ニッチへの種の集中性の度合いを、植物の側から把握する数値と理解しています。

多様性を測る多様度指数については他にもありますので、必要な方は教科書 (伊藤・宮田 1977, 宮下・野田 2003, Magurran 2004 など) を参照してください。

2) 地域 (景観) の群落多様性

a. 目録多様性

植生学では、群落多様性の量的側面を表す数値としては地域 (景観) 内の群落数 (すなわち α 多様性) が主に利用されていますが (伊藤 1979, 1996 など)、群落数が意味する内容は、自然植生だけからなる地域と人工・半自然植生を含む地域では違ってきます。後者の場合は、

人為の影響を受けた群落を含んでいるからです。

そこで、地域の多様性を表すために群落数を使う場合には、潜在自然植生をも解析対象とすることを提案したいと思います。潜在自然植生であれば、群落数は地域の立地特性を植物の側から評価したものであるということになり、植生支持力の相互比較が可能になるからです。そのうえで、現存植生の群落数を比較すれば、人為の影響を検討することも可能になります。

もっとも、種組成が類似した群落ばかりが分布している地域では、潜在自然植生を単位とした α 多様性が高くても、種数を単位とした $\beta \cdot \gamma$ 多様性は低くなる場合があります。その場合は、潜在自然植生を単位とした α 多様性の高さは必ずしも立地の多様性を示しているとはかぎりません。

この群落多様性と種多様性との関係については、潜在自然植生を単位とした解析以外でも注意が必要です。群落間の組成距離 (類似度) は群落ごとに違っているからです。

そこで、群落を単位とした α 多様性をもとに地域の植生・景観構造の解析をおこなう場合には、群落間の種組成類似度や種を単位とした $\beta \cdot \gamma$ 多様性を同時に求めることを提案したいと思います。また、植生多様度指数 (伊藤 1979) を併用することをお勧めしたいと思います。植生多様度指数は、群落間の種の重複が考慮されているので、種を対象とした β 多様性同様、群落数の検証に利用することができるからです。

b. 分化多様性

群落を対象とした β 多様性については、潜在自然植生 (立地) や景観への群落の偏在傾向の地域差を比較するためのよい指標になる可能性があります。

たとえば、同一の潜在自然植生内の現存群落数を α 多様性として捉えた場合には、複数の潜在自然植生からなる地域で潜在自然植生を対象とした β 多様性を計算することで、群落環の

多様さの地域間比較ができます。地域内の潜在自然植生が群落をどの程度共有しているのかによって β 多様性の値が変わるからです。潜在自然植生を単位とした α 多様性と同時に利用すれば、群落の維持機構などの特徴が明らかになる可能性があります。

もともと、この場合の β 多様性は、潜在自然植生の数や群落環構成群落数、構成群落の個々の潜在自然植生への偏在状況に影響されるので、潜在自然植生間の群落組成類似度を同時に算出することをお勧めします。また、構成種が類似した群落からなる場合は、種を単位とした $\beta \cdot \gamma$ 多様性が低くなる可能性がありますので、 α 多様性の場合同様、種を単位とした $\beta \cdot \gamma$ 多様性、植生多様度指数を同時に求めることをお勧めします。

なお、種を単位とした β 多様性を利用する場合にも、 $\alpha \cdot \gamma$ 多様性や群落間の種組成類似度を同時に解析することをお勧めします。種を単位とした β 多様性の場合、群落数や群落構成種数、群落構成種の個々の群落への偏在状況に影響されるからです。

今後の検証は必要ですが、群落を単位とし景観の量的側面を表す数値については、生態学的多様性の解明に資する可能性はじゅうぶんあります。今後、多面的な検証がおこなわれ、概念規定や解析手法の確立が進むことを期待したいと思います。

2) 群落・地域(景観)の種多様性

a. 目録多様性

群落・地域(景観)を対象とした α 、 γ 多様性については、 γ 多様性では、面積と種数の関係の解析から、種の分布と立地との関係などが、 α 多様性では、種数や多様度指数の比較による、群落の構造とその動態を解明する研究などがおこなわれています(なお、ホイッタカー・ウッドウェル 1972, 伊藤・宮田 1977, 宮下・野田 2003 参照)。

筆者は、この群集生態学(植生生態学)によ

る解析成果を重視している一人ですが、植物の場合は、種数の増減は、群落という場でのニッチをめぐる競争やニッチ分化、攪乱による空白ニッチの形成と加入、遷移による構成種の変化などの種間関係の結果の一側面であるという視点にたつこと、すなわち、ニッチと競争とのかわりか群落の種多様性をとらえることが、群落や地域における種の多様性の成因を解析していくためには重要だと考えています。

b. 分化多様性

群落間の β 多様性は生育・生息地間での種組成の違いを表すとされています(Whittaker 1977, 宮下・野田 2003 参照)。つまり、植生では、ある地域に存在する群落間の、種組成の差異の度合いを表すことになり、特定の群落への種の偏在性が強くなるほど、種の分布が偏在する群落の数が増えるほど、 β 多様性の値は大きくなります。そのため、筆者は、 $\alpha \cdot \gamma$ 多様性と同時に利用すれば、群落や構成種、群落と立地との関係に関する、何らかの特徴の説明指数として利用できるのではないかと考えています。また、同一群落でえられた複数の植生調査票を利用すれば、同一群落と識別された調査スタンドの均質性のチェックにも利用できます(ただし、他の指数同様調査スタンドの面積に影響されるとされています(Whittaker 1977))。

このように、種数をベースにした β 多様性は、詳細に検討することで利用価値が高まる可能性が高いので、今後、その価値や利用方法などの議論が活発化することを期待しています。

3) 群落・景観構造とのかかわり

現実の植生を保護・保全・活用していくためには、群落・景観の種組成の解析、すなわち、生態学的多様性の質的側面の解析がとくに重要だと筆者は考えていますが(亀井 2006)、その成因や動態を明らかにしていくためには、群落構造の解析が非常に重要になります。とくに、

ニッチをめぐる競争やニッチ分化、攪乱による空白ニッチの形成とそこへの新たな種の加入などを解明するためには、種数や多様性指数による、種多様性の量的側面把握は不可欠です。

ニッチは、捕食や競争、ポリネーションなど、他種との関係によって規定される抽象的な構造なため、現地調査でニッチの数を把握することはほぼ不可能と考えられますが、ひとつのニッチを占めうるのは一種だけであるという定義にしたがえば、安定した群落では、ニッチを占めている種の数数を数えるという方法でニッチの数を推定する方法も、理論的には成り立つからです(同一群落を継続的に調査することで、同一のニッチを複数の種が占めている不安定な群落から、より安定な群落への遷移過程をニッチの視点から読み解くことも、可能性としてはあります)。

つまり、スタンド内・群落内種多様性を群落のニッチ構造を種数から捉えた数値として、群落を単位とした α 多様性と群落・種を単位とした β 多様性を景観のニッチ構造を群落・種の数から捉えた数値として位置づければ、ニッチを介することで、種数や多様性指数から景観構造や群落構造を間接的に表すことができる可能性があるのです。

今後、このようなかたちで種数や多様性指数を活用し、その結果から植生の保護・保全価値を論ずる研究が現れることを筆者は期待したいと思います。

また、このように、 $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性を介して景観構造や群落構造、すなわち生態学的多様性の量的側面を把握することで、地域フロラと群落組成の関係が有機的に結合され、同一の報告書に載っているわりには別物として扱われがちな、地域フロラと群落の種組成との間を繋ぐ取り組みに光をあてるのが可能になりますので、この分野での取り組みにも期待したいと思います。

4. 保護・保全の指数となりうるか

人為による破壊・攪乱の影響などで群落構造が劣化している場合には、地域(景観)レベルでは種組成がほとんど変化していなくても(すなわち γ 多様性があまり変化しなくても)、 β 多様性もしくは特定の群落の α 多様性が低下する可能性があります。また、逆に、時間とともに、ある群落への種の集中性が高まっている場合は、 γ 多様性は同じでも、 β 多様性が上昇していく可能性があります。

もし、 $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性の変化から、時間が経過するにしたがい種数が収束する現象や特定の群落への集中性の高まりが読み取れるのであれば、攪乱の影響やそれにより発生した種数のスピルオーバーの解消を読み取ることも可能になるはずです。

つまり、 $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性などの生態学的多様性の量適側面を示す指数が、群落構造の劣化とその回復程度を評価するのに役に立つことになるのです。

ただし、このような指数をもとに保護・保全に関する評価を行う場合には、注意が必要です。 $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性の数値が高いか低いかは相対的なものであり、他の群落との比較に使用するような性格のものではないからです。また、くり返しになりますが、種組成が異なっても同じ数値を示すことがあるからです。

そのため、筆者はこの量的側面を表す数値の利用は、同一の地域(景観)や植分(生物群集)をモニタリングするときに限定することを推奨したいと思います。

引用文献

- Frankel, O. H., Brown, A. H. D. & Burdon, J. J. 1995. The conservation of plant biodiversity. Cambridge University Press, Cambridge.
- 伊藤秀三 1979. 植生学における多様性概念—展望と課題—。生物科学, 31: 200 - 206.

- 伊藤秀三 1996. 離島の景相生態－長崎県五島列島の場合－. 「景相生態学－ランドスケープ・エコロジー入門－」(沼田真編), 78-85. 朝倉書店, 東京.
- 伊藤修三 1999. 生態学的多様性とニッチェと立地. 植生情報, 3: 16 – 19.
- 伊藤秀三・宮田逸夫 1977. 群落の種多様性. 「植物生態学講座 2 群落の組成と構造」(伊藤秀三編). 朝倉書店, 東京.
- 亀井裕幸 1999. 生物多様性と植生学の取り組み. 植生情報, 3: 5 – 15.
- 亀井裕幸・湯山隼之助・中村信也・越尾淑子・浅川真理・宮沢弘二・菊地健夫・大澤力 2004. ビオトープ再考－自然保護の立場から－. 東京家政大学生活科学研究報告, 27: 41 – 55.
- 亀井裕幸 2006. 生態学的多様性概念の保全植生学への導入試論－伊藤氏の提案と根本・星野氏、村中氏の討論を受けて－. 植生情報, 10: 35 – 40.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing company, Malden.
- 宮下 直・野田隆史 2003. 群集生態学. 東京大学出版会, 東京.
- Perlman, D. L. & Adelson, G. 1997. Biodiversity: Exploring values and priorities in conservation. Blackwell Science, Massachusetts.
- Pullin, A. S. 2022. Conservation biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- プリマック R. B. 小堀洋美 1997. 保全生物学のすすめ－生物多様性保全のためのニューサイエンス－. 文一総合出版, 東京.
- 鷺谷いずみ 1999. 生物保全の生態学. 共立出版, 東京.
- 鷺谷いずみ・矢原徹一 1996. 保全生態学入門－遺伝子から景観まで－. 文一総合出版, 東京.
- Whittaker, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10:1-67.
- ホイッタカー, R. H.・ウッドウェル, G. M. 1972. 自然群集の進化. 生態系の構造と機能(木村允訳, 1973), 173 – 206. 築地書館, 東京.