

2021/12/24

担当：松葉史紗子

自然生態系では生物多様性は どのように機能と結びついているのか？

Rachael Winfree, Rutgers Univ.



○生物多様性－生態系機能関係への関心

- 生物多様性が急速に失われるなかで、生物多様性が生態系機能や生態系サービスにどのように関わっているのかへの関心は一層高まっている。
- 既往の実験的なアプローチ(Cardinale et al. 2012, Tilman et al. 2014)から、生態系機能は種数に強く影響を受けるという考え方が広まっている。
- そしてこの考え方は生態系サービスの維持には生物多様性保全が必要であるという考えももたらした。
- しかしながら、**現実の生態系でどのように生物多様性－機能関係が成り立っているのかはわかっていないことも多い**。特に、現実の生態系で機能が、どの程度の種数、特定の種組成、個々の個体数に依存しているのかはわかっていない。
- この章では5つの未解決の問題を示す。
これらの問題を探ることは、**比較的小さなスケールで検証される実験系やフィールド研究でわかってきた生物多様性－機能関係を、現実のより広域なスケールの生態系と結びつけて考えることにつながる**だろう。

○生物多様性－生態系機能**実験**からわかっていること

- 小さなスケールでは**生物多様性が機能に影響する**ことは3つの明確なコンセンサスが得られている (Carinale et al. 2012, Tilman et al. 2014)。

- ・ 様々な分類群や生態系機能タイプで、より多くの種数はより多くの機能をもたらす。
- ・ 種数の増加に伴う機能の増加は、およそ線形に増加しはじめたのち、次第に漸近する。
- ・ より多くの種がいることで機能は長期的に安定する。特に種構成が相補的な時間変動をもつ場合に。

○生物多様性－生態系機能について現実の生態系での課題とわかってきていること

- 現実の生態系でまず課題になることは、**種数の効果を、種組成や個体数の効果から分離すること**である。実験では操作可能であっても、現実の生態系では相互に相関していて困難。
- (現実の) 自然生態系における種数、種組成、個体数の役割を実験的に分離した数少ない研究では、機能に対する種数の効果の重要性は、特定の高機能種の存在や個体数の多さによる効果よりも低いことがわかっている(Dangles and Malmqvist 2004, Smith and Knapp 2003)。
- 広域スケールで自然生態系を相手に操作実験をすることは容易ではないが、既往研究では統計的あるいは分析的に種数の効果を抽出する試みは行われている。しかし、それらの研究では、生物多様性－機能の関係は正の関係、一山型の関係、あるいは関係が認められないと様々である。
- 現実のシステムにおけるもう一つの課題は、**因果関係が逆方向に作用する可能性を排除すること**である。
ex. 生態系の機能が高ければ、種の豊かさも高くなる。
こうした因果関係の逆方向の作用は、植物の生産性といった生態系機能指標として広く使われる対象であっても認められる(Chesson et al. 2000)。

- 現実のシステムでもわかってきていること：

- ・ **生物多様性が機能を高めるメカニズム** ex. 種間の機能的補完(Thliarakis et al. 2015など)
- ・ **生物多様性が機能を安定化させる** ex. 同じ機能を持つ種が環境に対して異なる応答を示す(Rader et al. 2013など)

○未解決の課題 **その1 相補性効果と選択効果**

実験系と現実の生態系の違いとは何か。

実験系で示された種の豊富さと生態系機能の関係を表す2つのメカニズムは、現実でも生じるのか。

1. 種間の相補性効果

- ・資源利用におけるニッチの相補性や機能の相補性
- ・とくに水生ではこうした相補性が正に寄与するケースが多い

2. 選択（サンプリング）効果

- ・生物学的というよりも統計的な効果
- ・生物多様性が増加するに従い、機能的に優れた種が群集に含まれる可能性が高くなり、さらにその種が優占的になることで生態系の機能が増加する。
- ・陸上実験で認められた半数近くの効果が選択効果によるものとされるものの、水生ではほとんど認められておらず、その理由は不明としている。

■現実の生態系では選択効果はそれほど頻繁に起きない？

- ・機能的に優れた種が、優占種であるとは限らない。
- ・実験では機能的優位性と競争的優位性の間に強いリンクがあるケースを想定
ex. 大型の植物種は光環境などを獲得しやすく（競争優位）、かつバイオマス生産量も高い（機能優位）
cf. 送粉者であるハチでは、競争優位な種が最高の送粉者でなければいけない理由はない。
- ・複数の機能を同時に考慮すると、さらに稀なケースになる。
ex. 競争力のある単一の種が、多種がもつ異なる多くの機能を代替することは考えにくい。

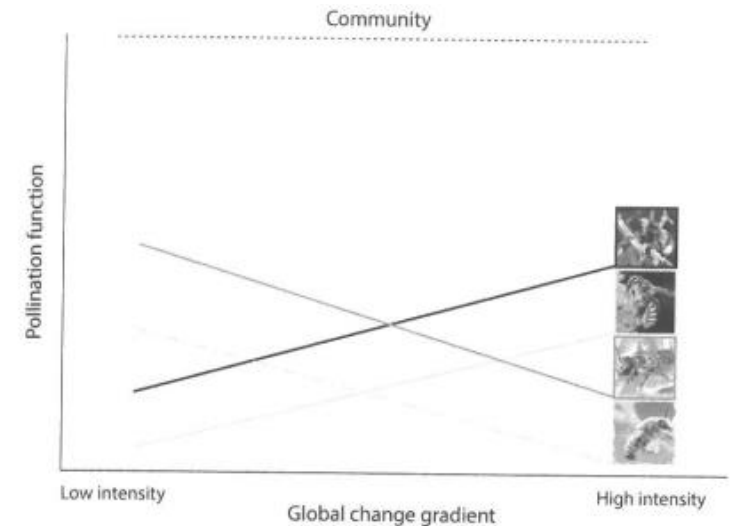
○未解決の課題 その1 相補性効果と選択効果

■相補性効果と選択効果の関係

- ・両者は逆の傾向を示す。
相補性効果では、機能の数が増えれば増えるほど、より多くの種の存在が重要になる。これは、種によって異なる特性を持つことで、多様な機能を保つことができるとしているため (Isbell et al. 2011)。
- ・空間スケールが大きくなると、機能に対する種の重要性はどのように変化するのでしょうか。
選択効果がなくなって小さくなるのか、それとも相補性が高まって大きくなるのか。
今のところわかっていない。

■応答の多様性

- ・種の豊かさが増すと、種間の相補的な動態が互いに相殺されることでコミュニティレベルでの集合的な機能はより安定するため、機能の変動性が減少する。このような現象は、異なる種が環境条件にどのように反応するかの違い（応答の多様性）によって起こる。
- ・応答の多様性は、環境条件をコントロールする傾向のある実験では、過小評価されている。



○未解決の課題 **その1 相補性効果と選択効果**

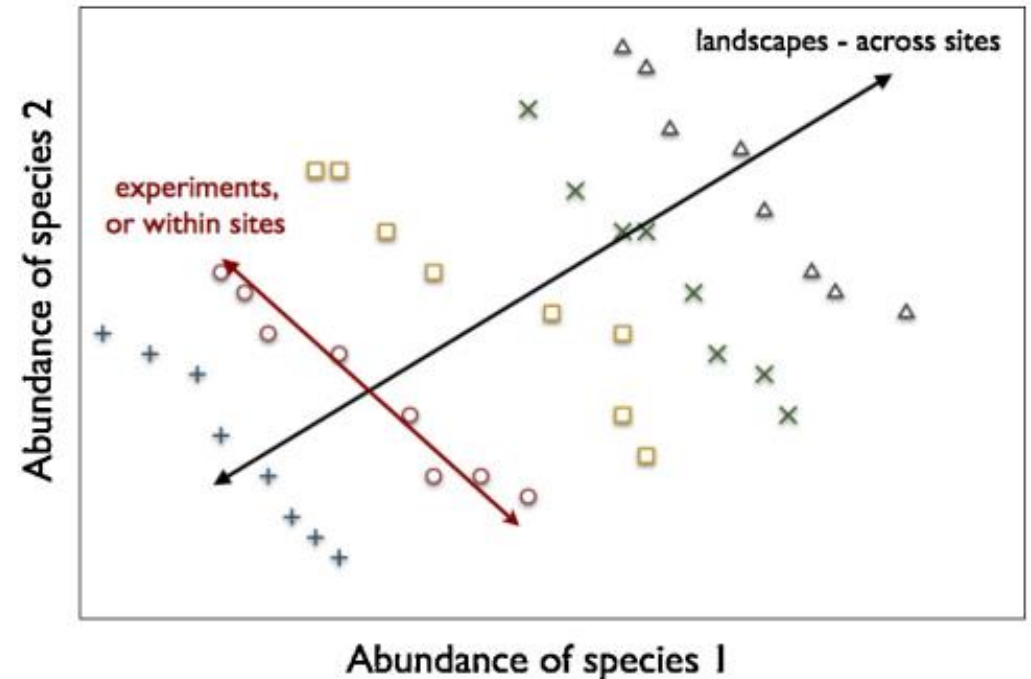
■応答の多様性(つづき)

- ・ 原理的には、応答の多様性は現実の非ランダム群集において、選択効果を働かせているとも解釈できる。
ex. 多様な応答を持つ種で成り立つ群集には、特定の環境条件下で優れた働きをする種が含まれている可能性が高くなる。
- ・ 機能的に優位な種が競争的にも優位である場合というのは、応答の多様性がある場合に起こりやすくなる。
つまり、応答の多様性がある場合、環境の異質性が含まれているため、その条件に適応した種はその機能と競争力を高めることができる。
ex. 干ばつに強い植物は、干ばつに耐えられない他の種よりも多くのバイオマスを生産し、また競争力を高めることができる（Tilman and Downing 1994）。
- ・ 応答の多様性に着目した実証研究は近年はじまったばかり。
ex. 送粉者がそれぞれ異なる気温・土地利用・風速に応答し、こうした変動が種の共存を促している。
- ・ 多様性の増加が応答の多様性を生み、そして応答の多様性が生態系サービスの安定性につながることを現実の環境で実証した研究はまだない。

○未解決の課題 その1 相補性効果と選択効果

■競争

- ・競争もまた群集レベルの機能を長期的に安定させるメカニズム。
ex. ある種が少なくなると、別の競合する種が増える。
- ・こうした補償効果は実験系で実証されている。
- ・しかし、著者は現実の生態系では、競争はあまり重要なメカニズムではないと説明する。
 - －実験系では、zero-sum game（プラマイゼロ）が仮定されている
 - －すべての個体で資源利用可能性などが等価なので、相補的になりやすい。
 - －一方で、現実の生態系では資源利用可能性は時空間的あるいは、攪乱の程度によって変動する。
 - －群集内では個体数は負の相関があっても、群集全体では正の相関が認められるかもしれない。



○未解決の課題 **その2 種－アバンダンス分布**

■普通種と希少種の存在

- ・実験系では種間のアバンダンスは同じように仮定されがちだが、現実の生態系ではわずかな普通種と多くの希少種からなっている。
- ・機能がアバンダンスに応じて増えるとするならば、少しの普通種による貢献が大きく、希少種の貢献は小さいことになる。つまり、種の豊富さは、少数の普通種よりも機能に対して重要ではないと考えられる。
- ・こうしたことがどれほど普遍的なのかは、研究されている機能が少ないため、わからない。
- ・Vaezquez et al (2005)では、種あたりの機能は、個体数と個体あたりの機能の積であるとした。少なくともこれまで分析されてきた機能については、前者の分散が後者の分散を上回っている。今後、様々な生態系機能（炭素貯蔵のような個体単位あたりの機能の変動が大きい場合）で検証が進んでいくことが期待される。

■攪乱による種構成の変化

- ・機能的に重要な種は攪乱に弱いことがわかってきているものの（Larsen et al 2005; Worf and Zavaleta 2015）、攪乱への脆弱性と機能の重要性を一般化するまでには至っていない。
- ・一方で、個体数が少ない希少種では、その種が失われても機能が損なわれにくいことも示されてきている（Winfree et al 2015）。

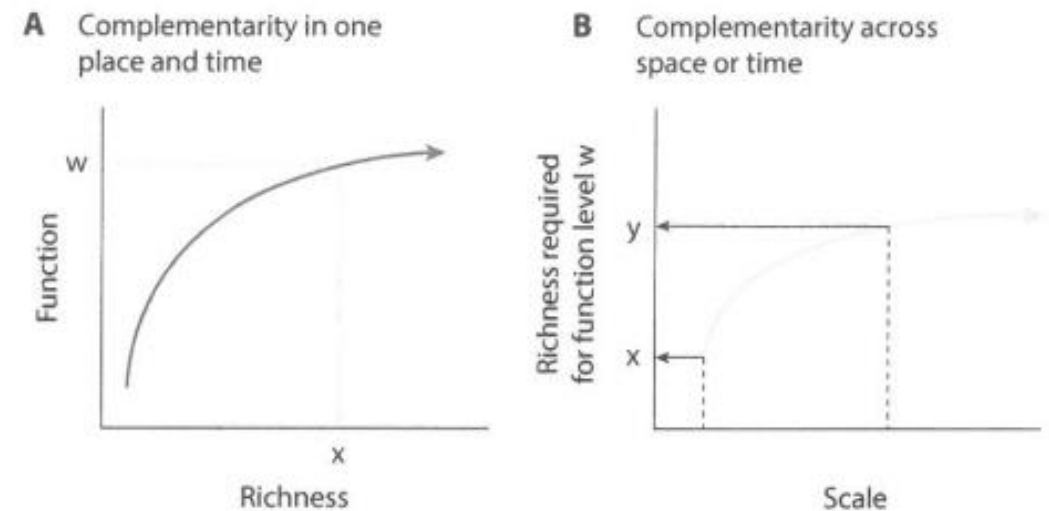
○未解決の課題 その3 多様性と機能の関係

■機能にはより多くの種が必要なのか

- ・ 実験での小さい空間スケールでは、多様性-機能関係は少ない種数で漸近する。
- ・ 一方で、現実の生態系では空間によって種構成が変わりうる。こうした種の空間的な入れ替わりは、単一の機能に足してより多くの種がより大きな空間スケールでは必要になることを意味するかもしれない。こうしたことは近年になってようやく検証され始めている (Winfree et al. 2018)。
- ・ これは、異なる時空間では応答する種が異なること (多様性と機能) を示唆している。

■普通種の存在を問い直す

- ・ 大きい空間スケールでの種数の重要性を考えるとときに無視できないことがある。それは、個体数が多い種はより広範に分布する傾向があるということである。もし、多くの機能が個体数の多い種に支えられているとしたら、生態系機能は少ない種によって提供されている可能性がある。種の入れ替えについても、希少種によって担われているともいえるだろう。
- ・ つまり、空間スケールに対する種数の重要性は図Bのとおりになる。



○未解決の課題 その4 生物多様性を現実の世界で意味あるものとして測るには？

■多様性指標

- ・実験系では種数がよく指標として用いられる。定量的に評価しやすい。
- ・しかしながら、現実の生態系では種数はサンプリングのあり方に左右される。
- ・こうしたサンプリングバイアスを標準化する必要があるが、どのように標準化するかが問題となる。
たとえば、サンプリングエフォートを標準化すると、多様な群集では過小評価になる。
- ・ベストな方法としては、種の発見率を考慮したものであるが、明確なガイドラインはない。そのため、多様性をどのように測るか以前に、サンプリングの標準化をどのように行うか、が依然として課題
- ・一つの解決策としては、ShannonやSimpsonの多様度指数を用いること。希少種やアバンダンスの影響を考慮できる。

■移動する生物の評価

- ・これまでは移動頻度の低い種を対象とした多様性-機能の研究が多かった。
- ・実際の環境では、送粉、害虫防除、種子散布といった移動する生物によってもたらされる機能がある。
- ・こうした動的な環境で生物多様性を捉える（定量的に評価する）ことは難しい。
- ・既往研究では種-時間関係（species-time relationship; Adler et al. 2005）で研究されてきたが、多様性-機能研究に応用可能な私たちでの統合的な理解には至っていない。

○未解決の課題 **その5 生態系サービスの保護は生物多様性の保護につながるのか**

- ・この問いへの答えはまだわかっていないが、いくつかのアプローチが試みられている。

■どの程度の生物多様性が必要か

■**保険仮説 (insurance hypothesis)**：ある機能を担う種が将来、違う種に置き換わるかもしれず、結局はすべての種を守ることになる。Ex.短い時間スケールでも機能提供種が変わることがわかっている。

■**希少種の保護との両立**：ある生態系サービスの保護が希少種の保護につながる場合もある。集約的な農業下では希少な送粉者が分布することは考えにくい、炭素貯留のようなサービスではこうした両立が可能かもしれない。

■不確実性

- ・特定のサービス提供種を保全対象とすることができないからこそ、希少種を保護する意味があるかもしれない。
- ・生物多様性－機能研究では、ある機能に求められる種を重要度順にリストにしたり、必要最低限の種をリストにしたりしてきた。
- ・しかし、こうしたアプローチは現実には即さない。なぜなら、ある種は保全して、ある種を保全しないとする明確でロバストな根拠はないからである。
- ・結局は、保護区でサービス提供者を守ることを通じて、生態系全体に冗長性を持たせながら保護することが現実的な手段といえる。