

草原における群集レベルの生態系機能と生物多様性の関係

廣田 充¹・唐 艶鴻²

1. 筑波大学生命環境系

〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1

2. (独) 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

〒305-8506 茨城県小野川 16-2

Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in grasslands

Key words: biodiversity, ecosystem respiration at community level, grasslands, photosynthesis at community level, structure of herbaceous stands

Mitsuru Hirota¹, Yanhong Tang²

1. Faculty of Life and Environment Sciences, University of Tsukuba

1-1-1 Tennoudai, Tsukuba, Ibaraki 305-8577, Japan

2. Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies,

National Institute for Environmental Studies

16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

1. はじめに

今回のシンポジウムで扱うバイオマスとは生物量（の乾燥重量）を指し、植物科学の様々な研究において用いられている。それは、一般的にバイオマスが鋏や乾燥機等のどこにでもある普通の機器で測定出来るうえに、特に生物のサイズが小さい草本等の場合は、誰でも高い精度で行うことが可能であるからだ。しかしながら、我々が直接目にする事が出来ない土壌中にもバイオマスが存在し、全バイオマスを正しく評価することは容易ではない。さらに、バイオマスの変化量を高い精度で把握することは難しい。本稿では、バイオマスを重要な指標として扱うことが多い生物多様性—生態系機能に関する研究にフォーカスをあてて、筆者らがチベット草原で行っている研究を中心に現在の研究動向と今後の課題について紹介していく。

2. 生物多様性と生態系機能

生物多様性は、遺伝子レベル、種レベル、そして生態系レベルごとの変異を含む生命にあらわれるあらゆる多様性を指す語である（生物多様性に関する条約, 1992）。今日の世界規模での生物多様性の損失に加え、2010年に名古屋で行われた生物多様性条約の締結国間会議（COP10）によって、日本国内でも「生物多様性」という語は市民権を獲得しつつある。一方、生態系機能は、生態系内の生物と周辺環境との相互作用の結果として生態系が有する働きを指す。生態系機能には、生態系の二酸化炭素（CO₂）固定、有機

物の無機化等の個々のプロセスによるものから、それらをまとめた生態系全体の生産性や安定性といったものまで様々なものまで含む。

今日の様々な生態系機能は生物多様性によって維持されると考えられており、生物多様性と生態系機能の間には密接な関係があるとされている。したがって、生物多様性と生態系機能の関心に注目が集まるようになり、これらに関する実験的および理論的検証が1990年代から盛んに行われるようになってきた (Loreau et al. 2002b, 三木 2008)。特に、北米と欧州で行われている草原における大規模野外操作実験 (Biodiversity I & II; Tilman et al. 1996, 1997, & Naeem et al. 2000, BIODEPTH; Hector et al. 1999, Loreau et al. 2001) により、草原生態系においては生物多様性 (種数) の増加にともなって純一次生産が大きくなることや (Tilman et al. 2002; Hooper & Duker 2004) や、生態系の安定性が増す (Loreau et al. 2002a, Tilman et al. 2006) など、生物多様性と生態系機能には何らかの正の関係がみられるという報告が相次いでいる (図1)。

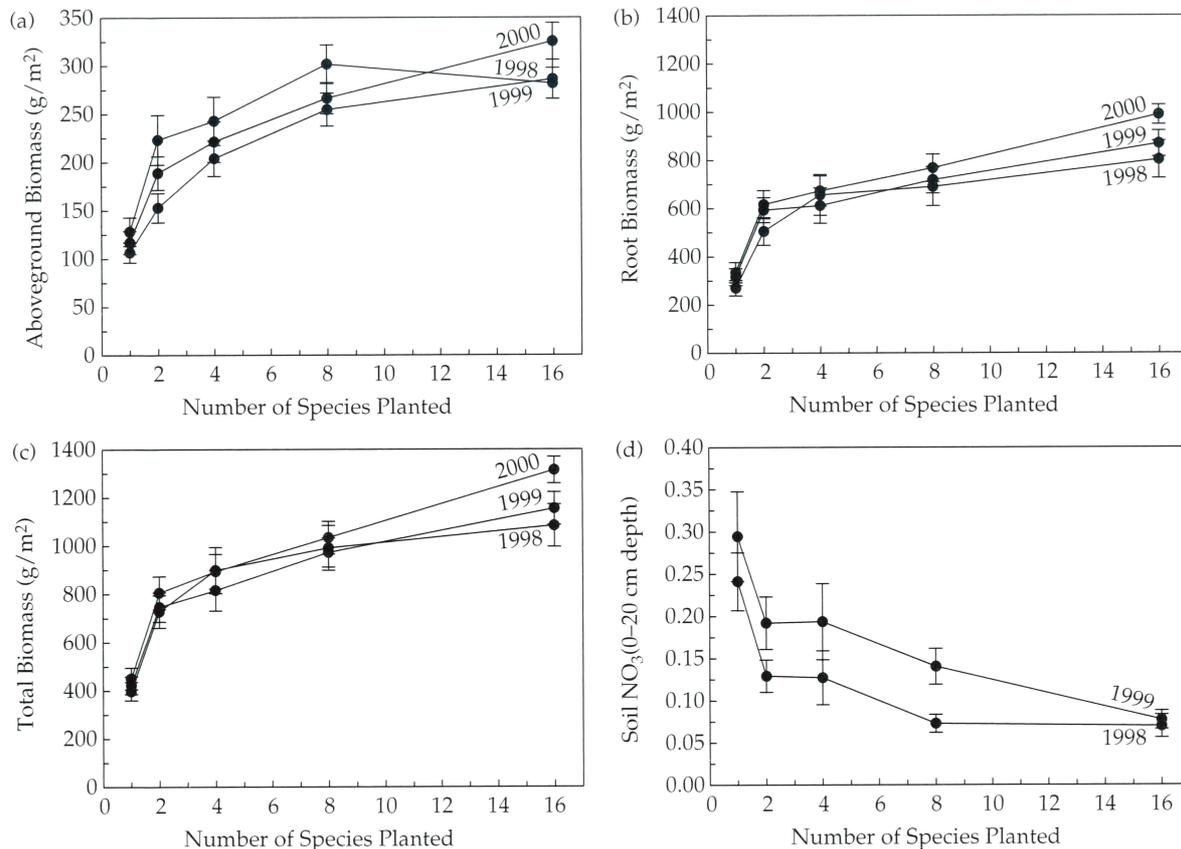


図1. 北米草原での大規模野外操作実験 (Diversity I&II) によって明らかになった播種した種数と植物バイオマス (地上部バイオマス (a), 地下部バイオマス (b), 全バイオマス (c)), および土壌表層の硝酸イオン濃度の関係。1998年から2000年までのデータを年ごとに表記してある (Tilman et al. 2002 を一部改変。本図は Oxford University Press の転載許可を得た。(c) Oxford University Press USA, All rights reserved.)。

一方、そのような実験条件下ではなく自然条件下の草原においては、そういった関係がみられないという報告もあり (Jiang et al. 2009), 今後も生物多様性と生態系機能の関係に関する研究が必要である。これらの関係を検証するうえで、生物多様性ととも生態系機能の定量化が重要であるが、その評価方法について検討されることは少なく、植物が関与する生態系機能の評価方法として、植物バイオマスが用いられることが多い。前述したように、バイオマスを指標とすることには多くのメリットがある半面、注意すべき点もある。生態系機能として用いられることが多い生態系機能としての純一次生産 (Net Primary Production, 以下 NPP) を例に、その注意すべき点を挙げていく。

3. 生態系機能としての純一次生産

NPP は生態系における食物 (生食) 連鎖の出発点で、植物が関与する重要な生態系機能の一つといえる。NPP は植物の一定期間 (通常は 1 年単位) の純成長量 (炭素固定量) (g d.w. (あるいは C 換算) $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$) であり、以下の式で表せられる。

$$\begin{aligned} \text{NPP} &= \text{植物による総光合成量} - \text{植物自身の呼吸量} \\ &= \text{植物の成長量} + \text{被食量} + \text{枯死脱落 (リター) 量} \end{aligned}$$

一段目の式における総光合成量と植物自身の呼吸量は、一定期間の CO_2 の動き (フラックス) として捉えることができ、2 段目の式における成長量、被食量、リター量は、バイオマスとして捉えることができる。いずれも式で表記するのは簡単だが、実際に NPP を定量化するのは容易ではない。それは見えない地下部部分の成長量が分からないことに加えて、被食量や枯死脱落量を正しく評価することが困難であるからだ。特に草本群集を扱う場合は、これらの評価が難しい。さらに、本来であれば地上部のみならず地下部バイオマスも評価すべきであるが、実際に定量化するのは困難であり、地上部バイオマスのみを測定し NPP を推定することも多い。さらに、NPP 推定にはいくつかの方法があり、用いる方法によって NPP が大きく異なる問題点も指摘されている (Scurlock et al. 2002; 表 1)。したがって、植物バイオマスを生態系機能の指標とする場合は、どのような手法で、どの期間の、何を測定したか明確にするとともに、他の文献と NPP を比較する際には、値だけではなくそれぞれの測定手法も検証することが重要である。

ここで前述の式を見直してみると、NPP は各バイオマスの変化量ではなく、 CO_2 フラックスからも推定可能であることがわかる。さらに、植物による総光合成量や呼吸量そのものも、それぞれが重要な生態系機能の一つといえるので、筆者らは、多くの問題があるバイオマスを指標とするのではなく、群集レベルの光合成量や呼吸量を実測し、これらを生態系機能の指標とすることで、生物多様性と生態系機能の関係を再検証する研究を行った。

表 1. 草原における NPP (Net Primary Production) 推定に用いられる 6 つの主な方法 (Scurlock et al. 2002 を一部改変)。

No.	算出方法	主な仮定	特徴
1	NPP = 地上部生バイオマス (生きている部分のみ) の最大値	<ul style="list-style-type: none"> ・ 枯死部および地下部成長量は無視 (枯死部は前年のものと仮定)。 ・ 地上部/地下部の比から BNPP を推定。 	<ul style="list-style-type: none"> ・ 一年生農作物の NPP 推定: ◎ ・ 多年生植物の NPP 推定: △ ・ 地下部の回転率が高い植物の NPP 推定には不向き
2	NPP = 地上部生バイオマス + 枯死部分	<ul style="list-style-type: none"> ・ 枯死部は当年分として考慮 ・ 地下部成長量は無視 (地上部/地下部の比から推定) 	<ul style="list-style-type: none"> ・ No.1 と同様の特徴 ・ 枯死部分を考慮している分, 高い精度での NPP 推定が可能
3	NPP = 地上部最大バイオマス - 地上部最小バイオマス	<ul style="list-style-type: none"> ・ 前年の成長量 (最小バイオマス) を差し引くこと以外は, No.1 と同じ仮定。 	<ul style="list-style-type: none"> ・ 最小バイオマス (前年の成長量) を差し引いている分, 高い精度での NPP 推定が可能。
4	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算	<ul style="list-style-type: none"> ・ 測定期間中バイオマスは純増加し, 純減少はない。 ・ 地下部成長量については, 測定するかあるいは No.1, 2 と同じ推定。 	<ul style="list-style-type: none"> ・ 一定期間ごとの (純) 成長を考えているが, 同時に起こりうる減少は考慮しない。 ・ 短期 (数か月) 間に起こりうる NPP の変化を記述できる。
5	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算 + 枯死バイオマス積算 + リター積算	<ul style="list-style-type: none"> ・ No.4 と同じ仮定。 ・ 枯死バイオマスとリターの変化量についても成長分として考慮する。 	<ul style="list-style-type: none"> ・ 枯死バイオマスやリターの評価が難しいが, No.2 と同様に, 高い精度の NPP 推定が可能。
6	NPP = 地上部生バイオマスの増加分積算 + 枯死バイオマス積算 + 同時に進行する分解 (される) 量の積算	<ul style="list-style-type: none"> ・ NO.5 に加えて分解 (される) 量を考慮。 ・ 被食や根からの浸出物 (exudation) によるバイオマス減少は考慮しない。 ・ 地下部については, 他 5 つの方法と同じように扱う。 	<ul style="list-style-type: none"> ・ NPP を推定するうえで最も精度の高い方法。 ・ 実際の分解量を推定するのは難しい。 ・ 多くの測定項目があり, 実際にこの方法で測定した例は少ない。

4. 生態系機能としての群集レベルの CO₂ フラックスと生物多様性の関係

群集レベルの種多様性 (種数) とそれに対応する CO₂ フラックス (総光合成量と生態系呼吸量) の関係を調べるために, 青海・チベット高原の alpine meadow 草原を対象として研究を行った。当該生態系は, 炭素吸収機能および炭素蓄積量が非常に高い生態系として注目されているが (Kato & Tang 2008), そればかりではなく種レベルの多様性が非常に高い草原生態系としても注目されている (Chen et al. 2007)。さらに, 当該生態系の群落の高さが低いために (平均 30cm 程度), 様々な実験や観測が行い易いというメリットもある。

筆者らは 2005 年 7 月に当該生態系において, 自作した多点 (4 点) での同時測定が可能な自動開閉式チャンバーシステムを用いて調査を行った (図 2)。

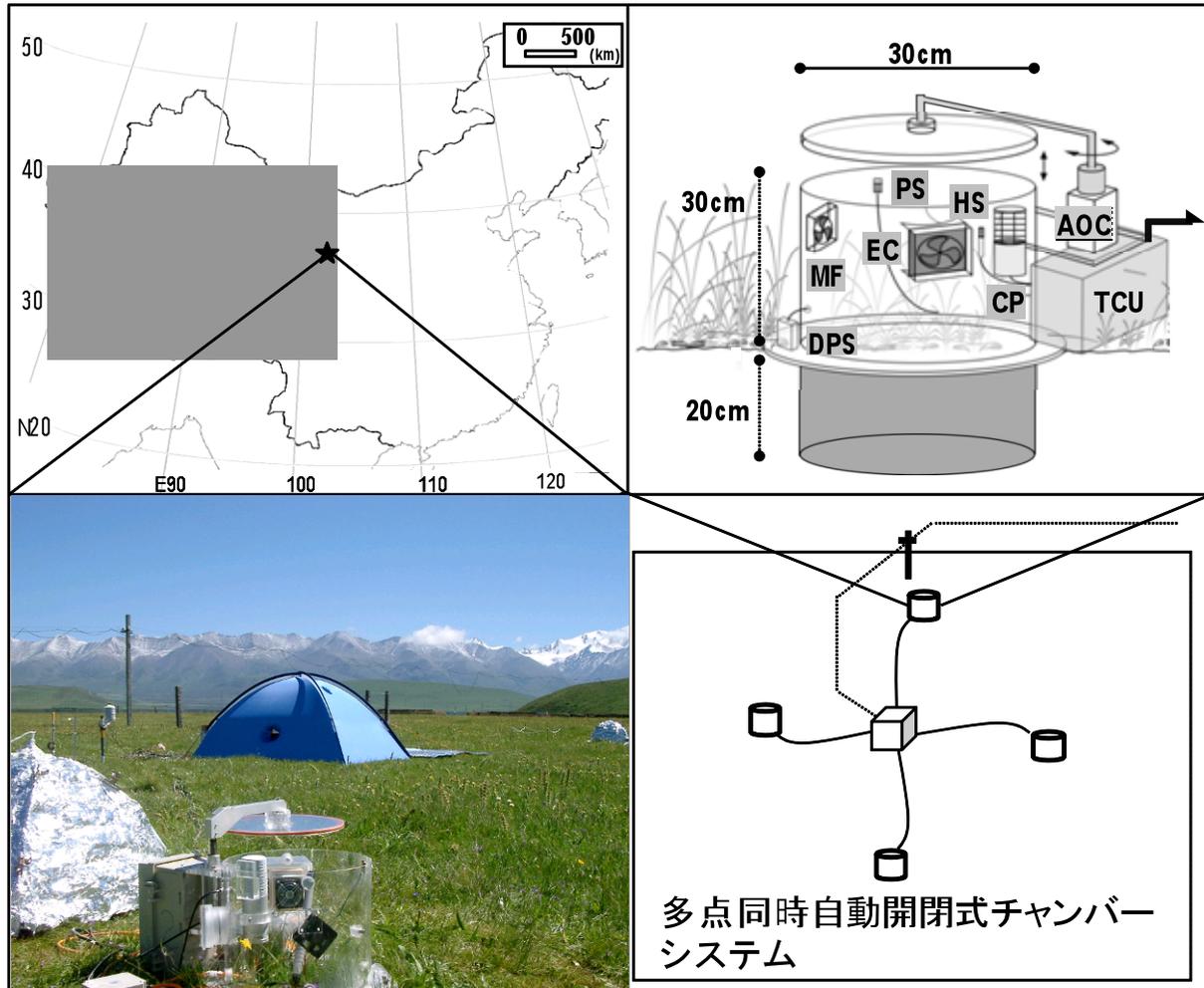


図2. 調査地（青海・チベット高原の alpine meadow 草原）および実験に用いた自動開閉式チャンバーシステムの概要（Hirota et al. 2010 を一部改変）。4つのチャンバーからなり、各チャンバー内に、CO₂ プローブ（CP）、温湿度センサー（HS）、光量子センサー（PS）、差圧センサー（DPS）、マイクロファン（MF）、電子クーラー（EC）、自動開閉システム（AOC）、および温度調整ユニット（TCU）が装備してある。システム中央部（写真中央のテント）に、バッテリー、ポンプ、およびデータローガーを設置した。写真左に見えるのは、アルミホイルを使って作成した覆いで、日中の生態系呼吸を観測するために用いた。

本研究用の調査地（30m x 40m）内に、14の観測地点をランダムに設置し、各地点での群集レベルの総光合成（Gross Primary Production, 以下 GPP）と生態系呼吸（Ecosystem Respiration, 以下 ER）を7月から8月にかけて測定した。全14地点を測定するために、4つのチャンバーの設置と回収を手動で行いながら、全14地点の測定を行った。約1ヶ月後に全14地点の植物を全て採取し、地上部分については種ごとに分けた後に、乾燥させ秤量した。地下部分については、土壌深度0cm–10cmと10cm–20cmの2層に分けて採取し、流水で丁寧に洗い土を取り除いて根のみにした後に、乾燥させ秤量した。

測定した14地点は最も離れているものでも20mと近距離に存在し、微地形や物理的

環境にはほとんど違いがみられなかった。それにも関わらず、GPP と ER の不均一性は非常に高いことが明らかになった。同様に、植物バイオマスも種組成も地点ごとに大きく異なることが明らかとなった。チャンパーごとの生物多様性(種数)と生態系機能(GPP と ER) の関係を示したのが図3である。

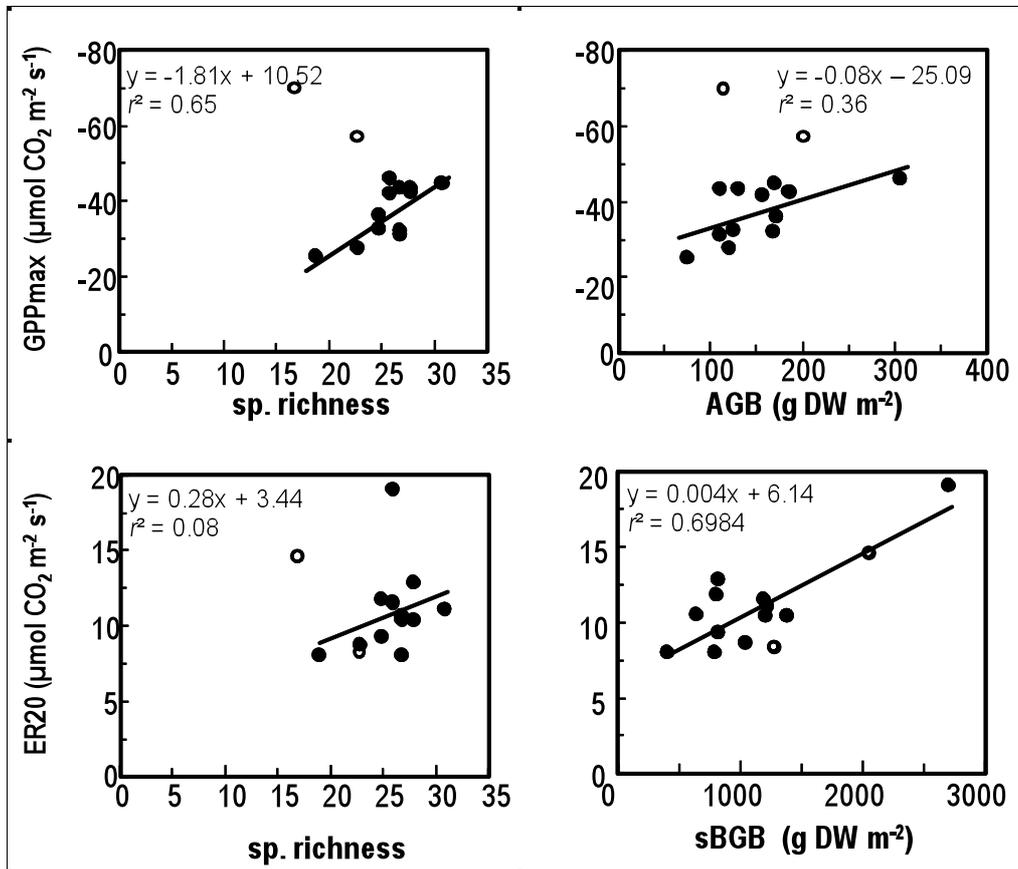


図3 チャンパー内の出現種数や植物バイオマスと群集レベルの CO₂ フラックスの関係 (Hirota et al. 2010 を一部改変)。2つの群集レベルの CO₂ フラックスについて、14 地点間での比較が可能のように、それぞれ標準化した値を用いた (GPPmax: 光一光合成曲線を描いたときの最大値, ER20: 気温が 20°C として計算した値)。白抜きの 2 つは、この草原生態系の優占種であるカヤツリグサ科とイネ科の優占度が 70% 以上を超えた地点で、全体と異なる傾向がみられたので、相関関係式推定は、この 2 地点のデータを除いた 12 点で行った。AGB: 地上部バイオマス, sBGB: 土壌表層(0cm-10cm)の植物地下部バイオマス。

興味深いことに、群落レベルの総光合成に関しては、植物バイオマスより種数との相関が高く、種数が多いほど GPP が大きくなる傾向が見られた (図 3)。一方で、群落レベルの生態系呼吸に関しては、種数よりもむしろ植物バイオマスとの相関が高いことが明らかになった (図 3)。また、植物バイオマスと種数の関係については、正の相関がみられたものの、GPP と種数の関係よりも弱い相関関係がみられることが分かった。これらの結果は、生物多様性と生態系機能の間には常に同じ関係があるのではなく、ターゲ

ットとする生態系機能によって、両者の関係は異なる可能性が高いことを示唆している。本研究では生態系機能によってなぜそのように異なるのか、その理由を明らかにすることは出来なかったが、それぞれの生態系機能に関与する生物と主なプロセス、およびそのプロセスに影響を与える物理環境の違いが主因の一つと考えられる。GPPの場合、関与する生物は植物で、主なプロセスは光合成、そして重要な物理環境として光環境が挙げられる。植物バイオマスが多い場合、光をめぐる競争が激しくなり、限られた光を効率良く利用することによって、群集としての光合成、すなわち GPP が大きくすることが可能となる。光を効率良く利用する植生構造が、一種あるいは数種からなる群集よりも、多くの種からなる群集によって実現しやすいと仮定すると、図3のような結果となることは理解できるであろう。このような解釈は、ニッチ相補性効果 (niche complementary effect) として理論的にも示されている (Loreau 1998)。一方で、生態系呼吸の場合は、関与する生物は植物と従属栄養生物で、主なプロセスは呼吸、物理環境としては温度や水分条件が挙げられる。本研究では物理条件の違いがみられなかったことを考慮すると、呼吸に関しては種やあるいは生物ごとの特異性はほとんどないということかもしれない。注目する生態系機能により生物多様性との関係が異なる理由を解明するには、このように関わる生物 (群)、主要なプロセス、さらにそれらに影響を与える物理的環境に着目した更なる研究が必要であると思われる。

5. 生態系機能としての CO₂ フラックスを用いる研究の今後の課題

筆者らが青海・チベット高原で行った研究によって、GPP や ER 等の群集レベルの CO₂ フラックスは、正しく評価することが可能な生態系機能であることが分かった。かつては、このような群集レベルの CO₂ フラックスの評価は容易では無かったものの、近年の測器等の進歩によって、今では比較的簡単になってきている。前述したように、植物が関わる生態系機能の代表とも言える NPP を高い精度で推定することが依然困難であることを考慮すると、チャンバー等を用いて定量化した CO₂ フラックスから生態系機能を推定し、生物多様性との関係を検証する方が現実的かもしれない。ただし、その際には、短期間ではなく測定期間を出来るだけ長くして長期間の CO₂ フラックス (出来ればその積算値) を生態系機能として評価した方が良いだろう。それは、CO₂ フラックスが比較的短時間で変化すると同時に、今日の測定機器ではそれらが測定出来てしまうからである (数秒～数分、廣田ら未発表)。したがって、短期間の CO₂ フラックス場合は、生物多様性との関係を検証し難くなる可能性が高い。一方で、CO₂ フラックスの短期間での変動特性は、物質循環の安定性という新たな生態系機能の評価に生かせる可能性もある。

生態系機能として CO₂ フラックスを用いることで、これまでの植物バイオマスによる評価では出来なかった新たな生物多様性—生態系機能研究を切り開く可能性は大いにあるだろう。近年の測定技術や測器の進歩によって、この分野にも CO₂ フラックスを指標とした研究が増加することも予想される。しかしながら、CO₂ フラックスでの評価には長所ばかりでなく短所もある。村岡 (2003) も個葉の光合成測に関する総説で注意を

促しているのと同様に、群集レベルの CO₂ フラックスも簡便に得られる値だからこそ、「何を、何のために、どのスケールで測るのか。測ったデータはどのように利用するか」ということを、十分に考えながら研究を進めていくことが重要であろう。

謝辞

本稿で紹介した筆者らの研究は、次の研究経費による支援を受けて行った。環境省地球環境研究総合推進費 (S-1: 課題番号 0406BA141), 環境省地球一括計上 (課題番号 0509BB829), 日本学術振興会・科学研究費補助金 (若手 B, 課題番号 18710017)。

引用文献

- Chen, J., Yamamura, Y., Hori, Y., Shiyomi, M., Yasuda, T., Zhou, H., Li, Y. & Tang, Y. 2007. Small-scale species richness and its spatial variation in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Research* 23:657–663.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, C., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E-D., Siamantziouras, A.-S. D., Spehn E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hirota, M., Zhang, P., Gu, S., Shen, H., Kuriyama, T., Li, Y. & Tang, Y. 2010. Small-scale variation in ecosystem CO₂ flux in an alpine meadow depends on plant biomass and species richness. *Journal of Plant Research* 123: 531-541.
- Hooper, D.U. & Dukes, J. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7: 95-105.
- Jiang, L., Wan, S. & Li, L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology* 97: 603-608.
- Kato, T. & Tang, Y. 2008. Spatial variability and major controlling factors of CO₂ sink strength in Asian terrestrial ecosystems: evidence from eddy covariance data. *Global Change Biology* 14: 2333–2348.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 5632-5636.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. 2002b. Biodiversity and ecosystem functioning, Oxford University Press, New York. www.oup.com<<http://www.oup.com/>>

- Loreau, M., Downing, M., Emmerson, M., Gonzalez, A., Hughes, J., Inchausti, P., Joshi, J., Norberg, J. & Sala, O. 2002a. A new look at the relationship between diversity and stability. In: Biodiversity and ecosystem functioning, Loreau, M, Naeem, S. & Inchausti, P. (eds.) pp. 21-36. Oxford University Press, New York.
- 三木健 2008. 群集-環境間のフィードバック-生物多様性と生態系機能のつながりを再考する. 大串隆之, 近藤倫生, 仲岡雅裕 (編) 生態系と群集をむすぶ シリーズ群集生態学 4. pp.115-145. 京都大学学術出版会. 京都.
- 村岡裕由 2003. 光合成機能の評価 1 CO₂ガス交換. 種生物学会 (編) 光と水と植物のかたち. pp.229-243. 文一総合出版. 東京.
- Naeem, S., Knops, J. Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T. & Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- Scurlock, J. M. O., Johnson, K. & Olson, R.J. 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biol.* 8: 736-753.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 371: 718-720.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In: Biodiversity and ecosystem functioning, Loreau, M, Naeem, S. & Inchausti, P. (eds.) pp. 21-36. Oxford University Press, New York.