

生物の多様性 — その意味, 仕組, 進化, 保護 —

樋口広芳

東京大学大学院農学生命科学研究科野生動物学研究室

〒113 東京都文京区弥生 1-1-1

はじめに

われわれがすむこの地球上には, じつにさまざまな生物がいる。動物だけでも, 水中には小さなプランクトン, ヒトデ, イソギンチャク, タコ, カニ, フナ, カレイ, カエル, カメ, イルカ, クジラなどなど。陸上にはクモ, トンボ, セミ, チョウ, トカゲ, ヘビ, スズメ, ツバメ, ハヤブサ, ネズミ, サル, キリン, ゾウなどなどがある (図1)。これらの生物は, 大きさ, 形, 色, 習性などがはっきり違っている。たとえば, 水中のヒトデとクジラ, あるいは陸上のクモとゾウとでは, 大きさに何千倍, 何万倍もの違いがあり, 当然, 体の基本的なつくりや, 色, 習性もまったく異なっている。

現在, 地球上に知られる生物の種数は, 141万3,000種ほどである (Wilson 1988, 1992: 131-141)。このうち, 高等植物は約25万種, 昆虫は75万種, 鳥は9,000種, ほ乳類は6,000種である (図2)。また, まだ発見されていないものも多数あり, それらをあわせると, 生物の全種数は500万種とも1,000万種ともいわれている (Gaston 1991, May 1992, WRI et al. 1992)。

生物の多様性とは, このように種々さまざまな生物が存在していることである。多様あるいは種々さまざまという意味は, じつはもう少し含むところがあるが, それについてはあとでべることにする。いずれにしろ, 生物界はじつに多様である。そして, この目をみはる多様性こそ, 生物界の最大の特徴なのである。

そこで, いくつかの疑問が生じる。生物は, なぜこんなにも多様なのだろうか。また, どのようにしてこのように多様になってきたのだろうか。一方, 非常に多様ではあるが, なぜこれだけなのだろうか。なぜ植物は25万種, 鳥類は9,000種なのだろうか。なぜもっといないのだろうか。また, 生物の種数は地域や環境によって異なるが, それはなぜなのだろうか。そして, 生物の多様性が人間の諸活動によって地球規模で急減しているなかで, その保護, 保全がさげばれているが, そもそも生物の多様性を守るとはどのようなことなのだろうか。

生物の多様性という言葉は最近, 新聞, テレビ, 雑誌などで見聞きすることが多くなった。とくに「生物多様性条約」が1992年6月, ブラジルで開かれた「地球サミット」で150か国以上によって調印され, 翌93年12月, 日本を含む30か国の批准を得て発効して以来,

1994年12月13日受理

キーワード: 種, 種分化, 進化, 生態的地位, 生物の多様性, 多様性の保護, 適応放散



図1. 地球の水界と陸界にすむさまざまな動物. イラスト: 重原美智子.

Fig. 1. Various different kinds of animals on earth. Illustration by Michiko Shigehara.

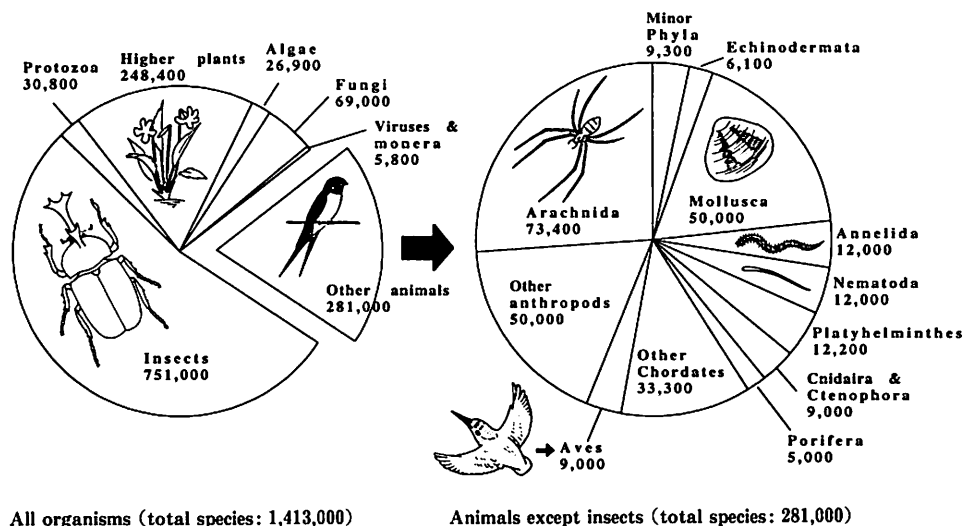


図2. 現在知られている生物の種数. Wilson (1992) を参考にして描く.

Fig. 2. Number of living species in different groups of organisms currently known. Modified Wilson (1992).

頻繁に使われるようになった。しかし、生物の多様性という言葉が何を意味し、それによって生物界のなりたちたちがどう理解できるのか、また、生物の何をどう保護していこうとしているのかは、意外に知られていない。

以下には、生物の多様性の意味、仕組、進化、保護などをめぐるいくつかの基本的な問題を、おもに生態学的な視点から整理し、論じてみたい。ただし、本論文は、専門家よりも学生や一般のナチュラリストをおもな対象にして書いたものである。したがって、専門用語の使用は最小限に控え、文献は、日本語のものを含めて比較的入手しやすいものを中心に引用する。単行本を引用する場合、その中のある特定の部分だけを引用するときには、関連のページ数を発行年のあとに示すことにする。

1. 多様性の基本単位

身近な自然に目をむけてみよう。私たちの身のまわりにはいろいろな鳥がいる。東京であれば、シジュウカラ、ツバメ、カワセミ、カルガモなどがよく知られたところである。私たちは、それらの鳥をそうした名前でもんで区別している。これらの区別は、東京のような特定の地域に限れば、きわめてはっきりしている。区別がはっきりしているということは、それぞれの鳥が独自の形態、生態、行動をもっているということである。つまり、シジュウカラはシジュウカラとして、ツバメはツバメとして常に存在しており、その状況は、私たちが生きているこの時代に関するかぎり変わらないということである。

私たちがそれぞれの鳥を別々の名前でもんで区別しているように、名前はともかくとして、自然界にはその区別に対応した単位がたしかに存在している。この単位は、「種」とよばれる。種は繁殖上の単位である。つまり、同じ種の個体は、普通、そこに含まれる個体としか繁殖しない。シジュウカラはシジュウカラとしか、ツバメはツバメとしか繁殖し

ない。まれに、異なる種のあいだで交尾が行なわれ、雑種ができることはあるが、雑種は繁殖能力がなかったり、生活能力が劣っていたりする。したがって、雑種が子孫を残し続けることはない。

いいかたをかえれば、同じ種の個体は、そこに含まれる個体としか遺伝子を自由に交換しない。種とは、繁殖上ほかから隔離されている、遺伝的に閉鎖された系である。だからこそ、シジュウカラはシジュウカラとして、ツバメはツバメとして、常に独自の形態、生態、行動をもっていることができているのである。これらのことからわかるように、生物の多様性を構成する基本単位は種である (Wilson 1992: 35-50)。

ただし、ここでいう種とは、これまでのべてきた意味と内容をもつ種である。種にはいくつか異なる概念があり、それぞれ一長一短がある (Paterson 1985, Cracraft 1987, 秋元 1992などを参照)。種概念の違いは、実際の分類の結果にしばしば大きな違いをもたらす。ここでのべている種は、繁殖上の隔離を重視する、いわゆる生物学的種概念 (Mayr 1942: 119-122, 1963: 19-30) にもとづくものであり、生物の多様性の意味や仕組みを理解するうえですぐれている。生物学的種概念によれば、種とは「自然状態で自由に交配することが可能な個体からなる個体群 (Wilson 1992: 38)」と定義できる。

2. なぜこんなに多様なのか

生物の生活の場としての自然環境は、変化に富んでいる。地球上には、山もあれば河川や湖沼、砂漠もあり、海浜もあれば島や海洋もある。気候も極地から赤道にかけて大きく変化する。また、植物がつくりだす環境も、森林から草原までいろいろである。生物のそれぞれの種は、こうした多様な自然環境の中のどれかを生息場所あるいは生育場所として選び、動物の場合には、その中のあるものを食物として利用している。そして、形態、生態、行動、生理などを特殊化させることによって、それら特定の場所や食物を効率よく利用することができている。

具体的な例でみてみよう。まず、やはり前記の身近な鳥、シジュウカラ、ツバメ、カワセミ、カルガモを例にする。これらの鳥は、それぞれ異なる生活をしている (図3)。シジュウカラは森林にすみ、枝葉のあいだや地表から昆虫の幼虫などをとって食べる。ツバメは空中生活者で、飛びながら空中の昆虫をとって食べる。カワセミは河川や湖沼にすみ、枝にじっととまりながら水中をうかがい、魚が近づいてくると飛びこんで捕える。カルガモも河川や湖沼などの水辺にすむが、カワセミとは違って、泳ぎながら水面の小さなものをこしとって食べる。

これらそれぞれの鳥は、そうしたすみ場所や食物を利用することに特殊化、専門化している。それは、体のつくりの中によくみてとることができる。シジュウカラは、枝葉のあいだや地表を動きまわるのに都合のよい適度な長さの足と、昆虫をうまくつまみとったり引っぱりとったりすることのできる、短めで先のとがったくちばしをもっている。カワセミは、魚をすばやくくわえとるのに適した細長くてまっすぐなくちばしをしている。ツバメは、空中を機敏に飛びまわることのできる、細長い翼と深い切れ目のある尾羽をもっている。カルガモは、泳ぐのに適した水かきのある足、小さなものをこしとるのに都合のよい偏平で縁に櫛状の突起のあるくちばしをもっている。

異なる場所や食物を利用し、それに適した体のつくりをもつということは、類縁の近い

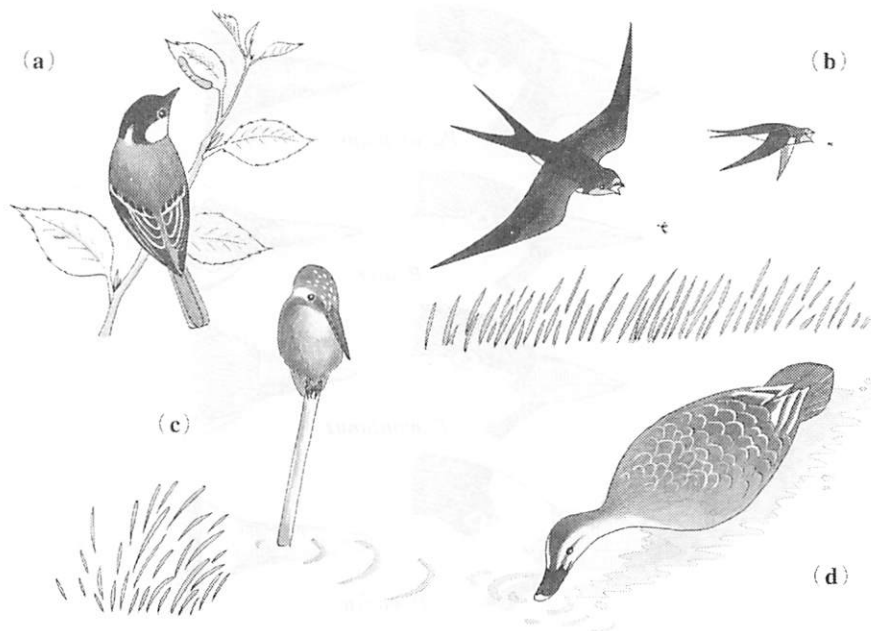


図3. 身近な鳥，シジュウカラ (a)，ツバメ (b)，カワセミ (c)，カルガモ (d)。イラスト：重原美智子。

Fig. 3. The appearance and life of the Great Tit *Parus major* (a), Barn Swallow *Hirundo rustica* (b), Common Kingfisher *Alcedo atthis* (c), and Spot-billed Duck *Anas poecilorhyncha* (d). Illustration by Michiko Shigehara.

近縁種のあいだでもあてはまる。たとえば森林にすむシジュウカラ類の4種，シジュウカラ，ヤマガラ，ヒガラ，コガラを例にすると（中村 1970, 1988：17-88, 小笠原 1970, 樋口 1978：68-72），シジュウカラは，落葉広葉樹林などの明るい林を好み，地表面から林の下の方でも昆虫などをとって食べる。ほかの3種に比べると，採食習性も体のつくりもあまり特殊化していない。ヤマガラは，照葉樹林や常落混交林にすみ，林のおもに上の方で採食する。食物としては，昆虫以外に，エゴノキやスダジイなどのかたい木の実を割って食べる。それに応じてくちばしは，先が平ノミ状のがんじょうな形をしている。ヒガラは，針葉樹林あるいは針広混交林などの上の方にすみ，針葉の中にくちばしをさし込んで昆虫の幼虫をとりだして食べる。そのため，くちばしは細く尖ったキリのような形をしている。コガラは，広葉樹林や針広混交林にすみ，枝葉のあいだで採食するほか，枯れ枝をほじって昆虫の幼虫をとりだして食べる。くちばしは溝彫りに使うノミのような形をしている（図4）。こうした好む樹種や採食場所，食物の違いは，秋冬期，これら4種が雑木林の中を群れで移動していくようなときでも認められる。

この点で興味深いのは，同じ地域，環境にすむ近縁種は，体の大きさや採食器官であるくちばしの大きさを，しばしばはっきりと違えていることである。森林にすむキツツキ類の近縁種，オオアカゲラ（大），アカゲラ（中），コゲラ（小），やはり森林にすむワシタカ類の近縁種，オオタカ（大），ハイタカ（中），ツミ（小），水辺にすむサギ類の近縁種，ダイサギ（大），チュウサギ（中），コサギ（小）などが，そのよい例である（図5）。こ

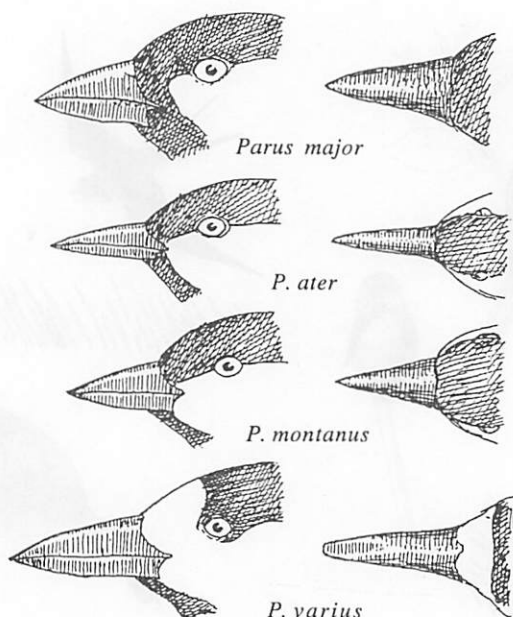


図4. 日本にすむシジュウカラ類4種、シジュウカラ、ヒガラ、コガラ、ヤマガラのくちばしの形状
中村 (1988).

Fig. 4. Morphology of the beak of four sympatric *Parus* species in Japan. Nakamura (1988).

これらの近縁種は、そうした体やくちばしの違いを利用して、大きな種がより大きな幹あるいは深い水辺で、より大きなものをもって食べるといった違いをみせる。ワシタカ類の近縁3種では、捕える獲物の種類がとくにはっきりと異なっている。全長50～55cmあるオオタカは、キジ、ヤマドリ、ウサギ大までの鳥獣を捕える。全長30～40cmのハイタカは、カケスやムクドリ大の鳥から、ホオジロやヒバリ大の小鳥を主食にしている。全長25～30cmで最小のツミは、ウグイス、カワラヒワ、エナガなどの小鳥や、ヤチネズミやジネズミなどの小哺乳類、およびバッタやトンボなどの昆虫を捕えて食べる (清棲 1965: 794-803, 樋口 1978: 82-83)。

このように、それぞれの種は、ある特定のすみ場所や食物を利用することに特殊化した専門家とみなすことができる。それぞれの種は、自分が利用しているすみ場所や食物に関するかぎり、同じ地域、環境にすむほかのものよりも効率よく利用することができている。シジュウカラは、枝葉のあいだや地表から昆虫の幼虫をとって食べるという点では、ツバメやカワセミなどよりもすぐれている。ツバメは、飛びながら空中の昆虫をとって食べるということでは、シジュウカラやカワセミなどよりもはるかにすぐれている。一方、カワセミは、枝にじっととまりながら水中をうかがい、魚が近づいてくると飛びこんで捕えるというかぎりでは、もちろんシジュウカラやツバメよりうまい。同じことは、シジュウカラ類の近縁種のそれぞれについても、あるいはワシタカ類の近縁種のそれぞれについてもあてはまる。また、もちろん、鳥以外の個々それぞれの動物でも同様である。

ただし、生物の中には、ほかのものに比べてあまり特殊化、専門化していないものもい

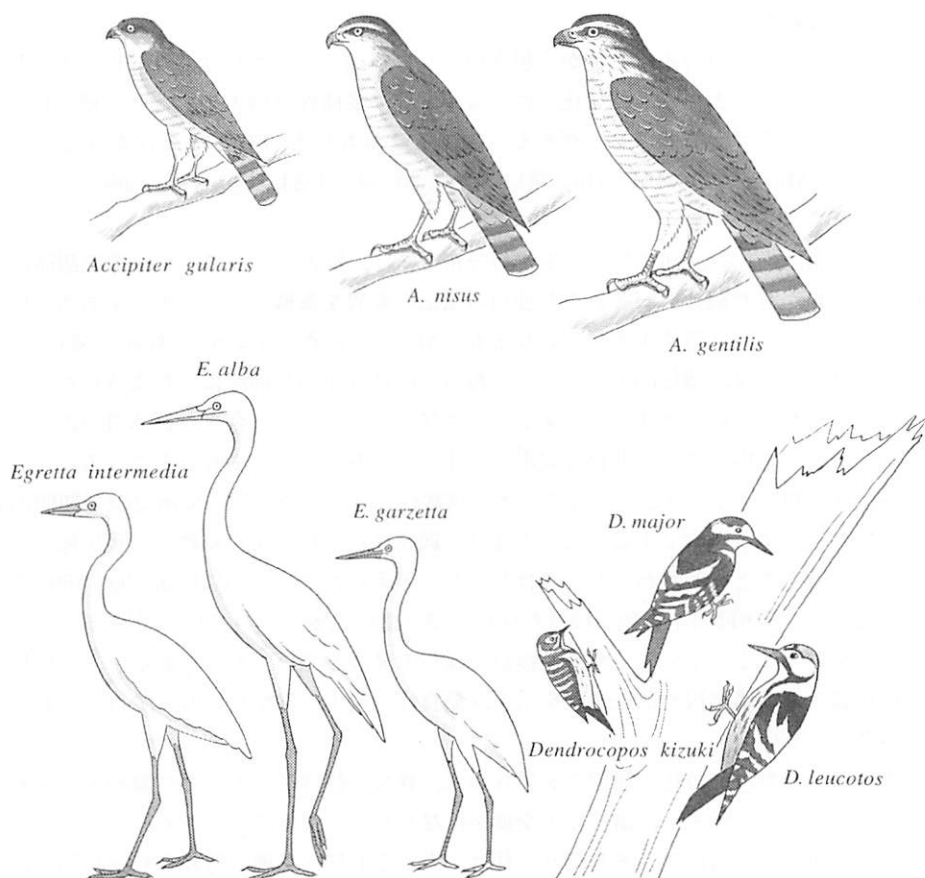


図5. ワシタカ類、サギ類、キツツキ類の近縁種の間に見られる体の大きさの違い。イラスト：重原美智子。

Fig. 5. Body size differences in closely related species of hawks, egrets, and woodpeckers. Illustration by Michiko Shigehara.

る。身近な鳥でいえば、ハシブトガラスやハシボソガラスがこの例にはいる。これらのカラスは、人家付近から林にいたるまで幅広い環境にすみ、小動物や魚から残飯、木の实などいろいろなものをとって食べる。これらの鳥は、そうした何でも屋としての利点を生かして繁栄しているわけであるが、しかし、それでもかれらは、ツバメやシジュウカラやカワセミのような生活はできない。つまり、ツバメのように機敏に空を飛びまわることも、シジュウカラのように枝葉のあいだから昆虫をうまくみつけだすことも、カワセミのように水中に飛びこんで魚をすばやく捕えることもできない。やはり、ある限られた範囲の環境や食物を利用しており、それにあった体のつくりをしているのである。また、このカラスの場合も、2種の近縁種のあいだには、すんでいる環境や食物、あるいはくちばしの形状などに、微妙ではあるがはっきりとした違いがある (Higuchi 1979, 樋口 1986: 47-50)。

以上みてきたように、生物の多様性というのは、それぞれの種が多様な自然環境の中のある特定部分を生活上の資源として利用するように、特殊化、専門化した結果とみることができる。生物が多様であることの根本的な意味は、まさにここにある。

3. 多様性の進化

生物の世界は、もちろん、もともと現在のように多様であったわけではない。ある種が複数の種にわかれるという「種分化」によって、種の多様性は増大してきた。種分化の方法としては、いくつか異なるものがある。ここではおもなものを3つだけあげておこう（くわしくは Mayr 1963 : 424-515, 樋口 1978 : 53-66, 1984, Futuyma 1986 : 218-249 を参照）。

1つは、海、山、谷、河川など、生物の分布を妨げる障害によって1つの種の個体群が分断され、わかれた個体群がそれぞれ独自の遺伝的変異を蓄積していくものである。同じ種の中に地域によって色や大きさが異なるものがある状況が、その例である（図6）。この方法では、その後、遺伝的分化をとげた複数の個体群が同じ地域にすむようになり、交雑や生活上の競合を起こさずに共存することになる。ただし、出合った個体群のあいだの差異が十分でない場合には、共存は実現されず、入り混じってしまうことになる。2つ目は、染色体の数が2倍、3倍に増えること（倍数性）によって、同一場所で短い期間内に新しい種が誕生するものである。この方法は、顕花植物（花の咲く植物）の現生種の約半数を誕生させることにかかわったのではないかと考えられている（Wilson 1992 : 69-74）。3つ目は、同じ個体群の中に色や模様が異なる型（遺伝的多型）があり、同型どうしが交配をくりかえすことによって、やがて複数の種へと発展していくものである。この方法は、違う型が異なる環境選択や宿主選択を示す、植食性の昆虫や寄生物などで行なわれる可能性が高いらしい。

いずれにしても、種分化の過程で必要なのは、異なる個体群のあいだに繁殖上の隔離が生じることである。つまり、遺伝子の交換が行なわれなくなることである。

こうした種分化の過程で、それぞれの種は、異なる形態、生態、行動をもつようになる。そして、それぞれが独自の形態や行動を発達させることによって、異なるすみ場所や食物、あるいは採食方法を利用するようになる。つまり、それぞれの種は、自然界で独自の「生態的地位」を占めるようになる。種分化はくりかえし行なわれ、好条件のもとでは、1つの種から多数の種が誕生することになる。ある1つの種から、生態や形態が異なるさまざまな種が誕生していくことを、「適応放散」という。

適応放散は、生物の進化の歴史の中で、大小さまざまな規模でくりかえし行なわれてきた。ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチ類（鳥；Lack 1947, Bowman 1961, Grant 1986）やスカレシア類（植物；小野 1970, 1994）、ハワイ諸島のハワイミツスイ類（鳥；Raikow 1976, Scott et al. 1986；図7）やショウジョウバエ類（昆虫；Carson & Kaneshiro 1976, Carson & Templeton 1984）などは、小さな島々の中で起きた適応放散の例としてよく知られている。これらの例は、生物相の貧弱な島にたどりついたある生物が、種分化ののち、あるいは種分化の過程で、まだ利用されていないすみ場所や食物をさまざまなに利用するようになった結果である。

一方、体のある基本形や生理機能などを獲得したある種が、それまで利用されていなかった未開拓の生活領域や食物資源を利用するようになり、その後、生態や形態が少しずつ異なるたくさんの種を生み出していくという形での適応放散もある（Simpson 1967 : 116-125, 森岡 1984）。分類学上の綱、目、科とかのまとまりは、そうしてできたものと考えることができる。爬虫類（爬虫綱）は、体表面のうろここと体内受精を発達させることによ

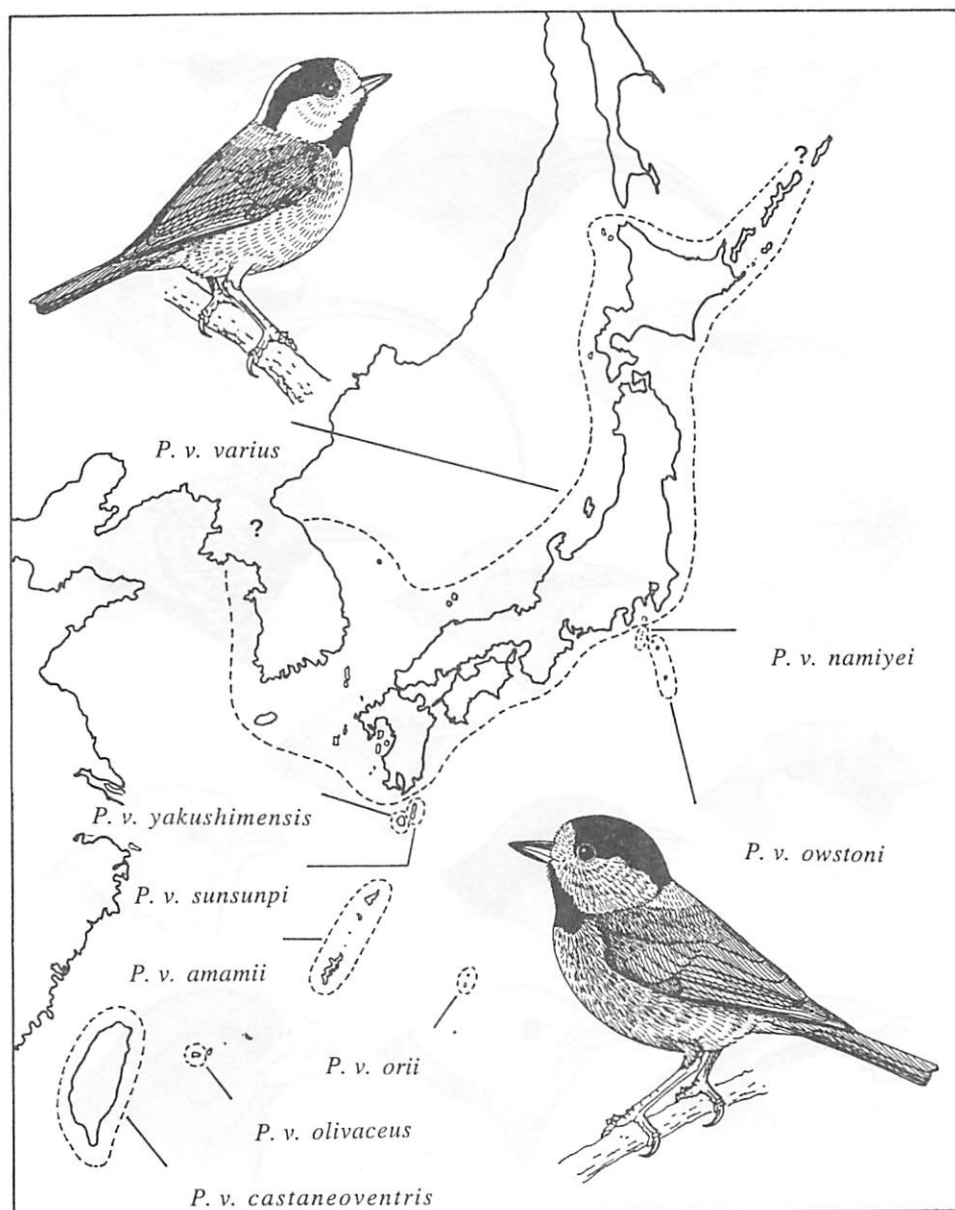


図6. ヤマガラの分布と亜種の分化. 堀越ほか(1985)を少し改変. イラスト: 佐野裕彦.

Fig. 6. Distribution and subspecies of the Varied Tit *Parus varius*. Horikoshi et al. (1985).

て、乾燥した陸上での生活や繁殖を可能にし、いろいろな生態をもつ多数の種を進化させた。鳥類(鳥綱)は、羽毛をもち、その一部を増大させて飛ぶことによって、空中、森林や草原の枝葉空間、開けた水面などへと進出していった(樋口 1978, Feduccia 1980, 森岡 1984)。鳥類の中のガンカモ類(ガンカモ目)は、足にみずかきをもち、扁平なくちばしを発達させることによって、水辺を生活の場にする多くの種を誕生させた(Lack 1974)。またワシタカ類(ワシタカ目)は、頑強な体のつくりと鋭いくちばしや足の爪などを発達

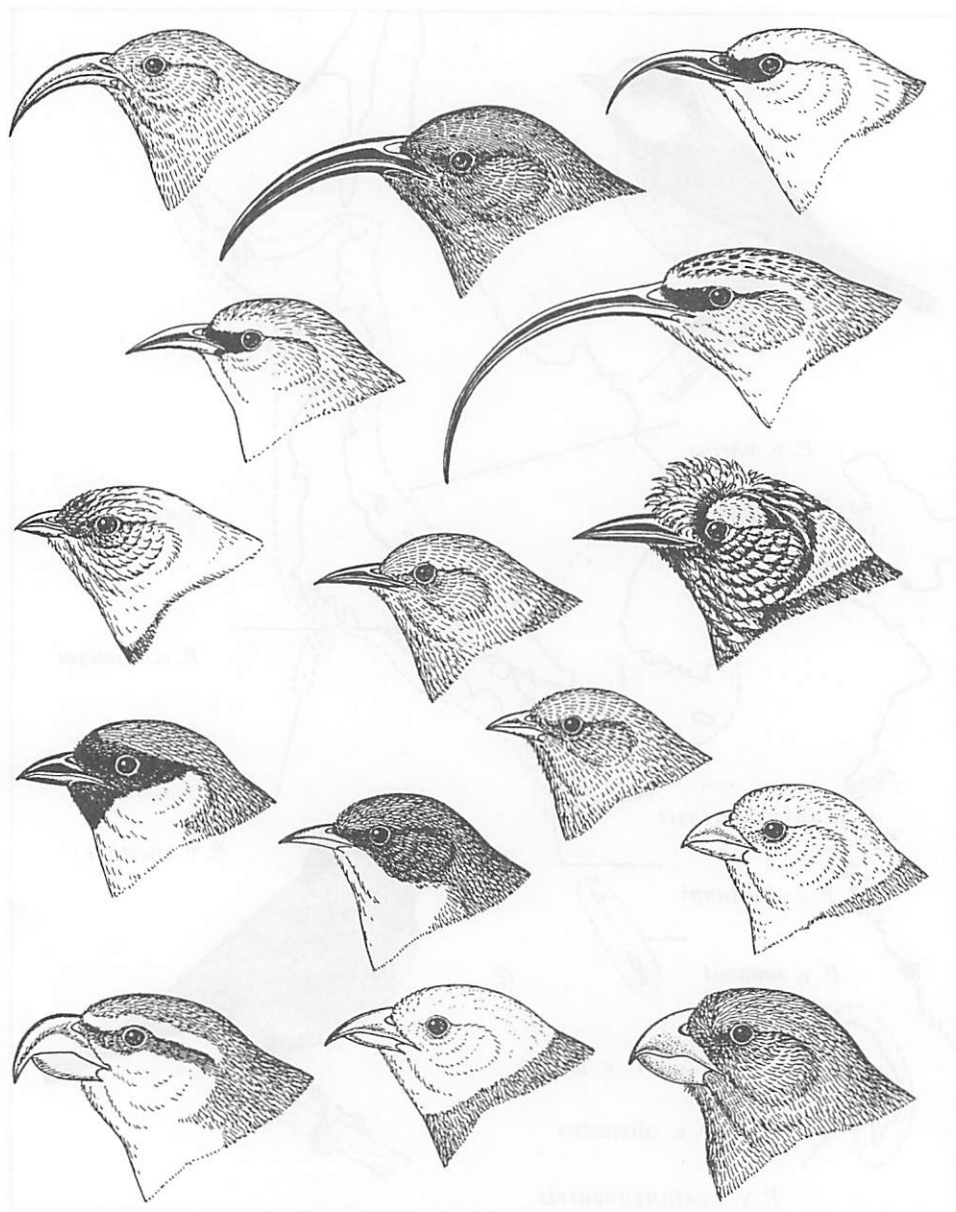


図7. ハワイ諸島のハワイミツスイ類にみられるさまざまなくちばしの形態. Raikow (1976) を参考にして描く。イラスト：佐野裕彦。

Fig. 7. Adaptive radiation in Hawaiian Honeycreepers. After Raikow (1976). Illustration by Hirohiko Sano.

させることによって、猛禽類の多数の種を誕生させた (Brown & Amadon 1968).

結局、地球上のさまざまな生物、つまり原生動物、海綿動物、腔腸動物、環形動物、軟体動物、節足動物などの無脊椎動物から、魚類、両生類、爬虫類、鳥類、ほ乳類などの脊椎動物、そしてさまざまな植物まで、これらの諸グループおよび諸種はすべて、それぞれがある特定の生活領域あるいは生態的地位に適応していったものとみなすことができる。

生物の進化は、ある単純な生命体の誕生以来、地球という星あるいは宇宙の島を舞台に、いろいろな規模でくりかえし行なわれてきた超大規模な適応放散の過程および結果であるといえよう（樋口 1978：124-126）。

こうした適応放散の過程では、新たな生物の出現は、それを利用する別の生物の出現を促進させた。たとえば、さまざまな花や種子をつける被子植物の出現は、そうした花の蜜や種子を食物として利用するさまざまな昆虫の出現を促した。また、そうした被子植物や昆虫の出現、進化は、それらを食物とするいろいろな鳥や哺乳類の出現をも促した。さらに、いろいろな鳥や哺乳類の出現は、それらを獲物として捕えるほかの猛禽や猛獣の出現をも導くことになった。つまり、こうした過程によって、食う、食われるの関係、「食物連鎖」は、より複雑になっていった。

もちろん、植物そのものの進化は、動物界全体の進化をも可能にした。動物は、植物が光合成によってつくりだす炭水化物としてのエネルギーを、食物として直接、間接に利用して生活をなっていた。自然界の生産者である植物の存在なしには、消費者である動物の進化はありえなかった。植物はまた、森林や草原をつくりだすことによって、動物たちに幅広く多様なすみ場所を提供した。とくに森林は、構造が複雑で多様であることから、さまざまな動物たちがすみつくことを可能にした。つまり植物は、食物とすみ場所という2つの重要な側面で、動物たちのまさに生活の基盤をなしており、生物の多様性の増大に大きく貢献してきたのである。

こうして多様になった生物の世界では、その後さらに、異なる生物間でいろいろな種類の寄生や共生、共進化などが発達することになり、新たな適応放散を含めて多様性はますます増大していった（Futuyma & Slatkin 1983, Wilson 1992, 東 1993）。

4. なぜこれだけなのか？

生物の進化とは、つまるところ多様性の進化であり、それぞれの種が特定の生態的地位を獲得する特殊化、専門化の過程であったといえる。この特殊化、専門化の過程では、それぞれの種は、効率よく食べるために形態、生態、行動、生理などの諸側面にわたる適応を発達させていった。が、それと同時に、自分自身がほかのものに食べられないための適応をも発達させる必要があった。つまり、捕食者からすばやく逃れることのできる体のつくりや行動、すんでいる場所や環境に姿を溶けこませる体色や行動、逆に捕食者をおどして退かせる体色や行動などを発達させていった（Edmunds 1974, Wickler 1968）。また、単独でひっそりくらしたり、群れになって捕食者を発見しやすくするような社会行動あるいは社会構造をも発達させた。さらに、それぞれの種は、自身が利用しているすみ場所や食物などの種類に応じて、繁殖場所、繁殖時期、配偶関係、産卵数、子育ての方法などの繁殖習性にも独自の特性を発達させていった（Crook 1964, 浦本 1967, Lack 1968, Jarman 1974, Krebs & Davies 1987：25-40）。こうした結果、食われる側の種は、一部の個体が食われることはあっても、通常、全体が食いつくされ消失してしまうことはなかった。だからこそ、食う、食われるの関係の中で生物の多様性は増大の方向へと向かっていったのである。

しかし、それでも、進化の過程ではたくさんの絶滅があった（Simpson 1967：193-216, 宮下 1976, Ehrlich & Ehrlich 1981, Stanley 1987, Raup 1991）。この絶滅は、気候、地

形、植生などの変化、生物間の相互関係などによって、大小さまざまな規模で起きた。が、そうした絶滅は、それによって生じた生態的空白へ、別の種やグループを進出させることにもなった。たとえば、約6,500万年前、中世代の後期に起きた恐竜の絶滅は、それまで少数派であった鳥類や哺乳類のその後の大規模な適応放散をもたらすことになった (Simpson 1967, Kurten 1971, Feduccia 1980, Eisenberg 1981)。

さて、生物の世界は多様ではあるが、それには限りがある。多様性が無制限でないことの原因の1つには、上記の絶滅の問題がある。今日、地球上には数百万種とも1,000万種ともいわれる生物が存在しているが、生命の誕生以来これまでに絶滅していった生物の種数は、それをはるかに上まわっている。種分化によって誕生する生物がいる一方で、絶滅する生物がいる。地球上の生物のある時点での多様性は、種分化と絶滅の両者のバランスによって決まっているともいえる。

絶滅という問題を取りあえず切り離して考えた場合、生物の多様性を制限する要因には、遺伝学的なものや生態学的なものがある。ここでは、生態学的な側面に注目して、以下に少しくわしく論じてみたい。まず、食う、食われるの関係、食物連鎖にかかわる問題がある。動物の世界では、あるものをほかのものが食べるというつながり、食物連鎖によって多様性が増している。たとえば、草や木の葉を食べるガやチョウの幼虫は、シジュウカラやウグイスなどの小鳥に食べられる。これらの小鳥は、ハイタカやイタチにおそわれ、ハイタカやイタチは、イヌワシやオオカミなどの大型の猛禽や猛獣に食べられる、といった具合である。この食う、食われるの関係が、もしどこまでもつながっていくのであれば、多様性はどんどん増していくことになる。しかし、実際は違う。ある地域の食物連鎖は、植食性の昆虫などから始まって、せいぜい3段階か4段階で終わりにになってしまう。先の例でいえば、本州でイヌワシやキツネをおそって食べるような動物は存在せず、捕食者の連鎖はそこでとぎれてしまう（ただし、捕食者の死体が土壌動物や微生物によって分解されるという過程はさらに続く）。

なぜ食う、食われるの関係は、3段階か4段階で終わりにになってしまうのか。その答は、食物連鎖の中を流れるエネルギーの量に求めることができる。食う、食われるの関係の中で、食う側の動物は、食われる側のものが得たエネルギーの一部しか利用できない (図8)。たとえば、草や木の葉を食べるガやチョウの幼虫は、植物が光合成によって得たエネルギーのうちのわずかな部分しか利用できない。なぜなら、植物が自分自身生きていくために利用したエネルギー、正確に言えば呼吸作用によって失ったエネルギーは、その植物を食べるガやチョウの幼虫には決してまわらないからである。またガやチョウの幼虫は、植物体のごく限られた部分を食物として利用しているだけであり、しかも、食物としてとりこんだ植物体中のセルロースやリグニンなどを消化、吸収することはできないからである。同じことは、ガやチョウの幼虫を食べるシジュウカラやウグイスなどの小鳥にも、またこれらの小鳥を食べるハイタカやイタチなどにもあてはまる。たとえばハイタカは、シジュウカラが呼吸によってすでに失ったエネルギーを利用することはできないし、シジュウカラの羽毛や骨を消化、吸収することもできない。

食う側の動物は、食われる側のものがとりこんだエネルギーのうちの、5%からせいぜい20%くらいしか利用できない（くわしくは Ricklefs 1990: 189-209や Colinvaux 1978: 18-46, 1993: 60-72などを参照）。したがって、わずかなエネルギーしか利用できな

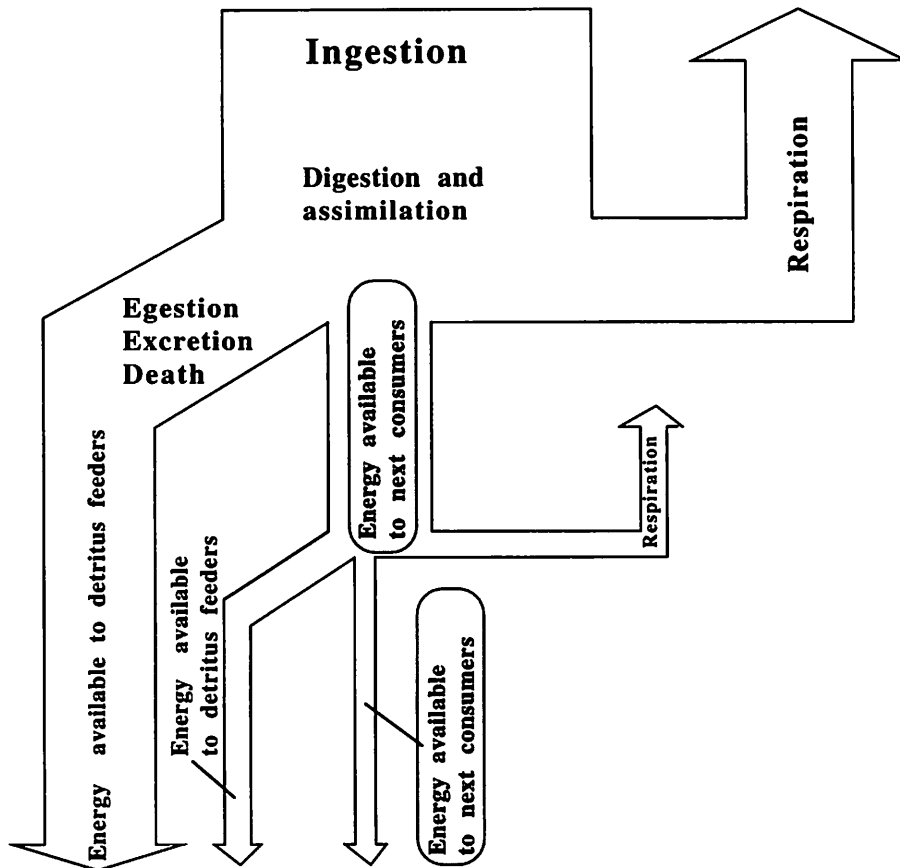


図 8. 食物連鎖中を流れるエネルギーの消失過程。動物が採食によって消化 (digestion)、吸収 (assimilation) したエネルギーのうちの一部は、その動物自身が生きていくのに必要な呼吸 (respiration) に使われ、また別の一部は、排出物 (egestion, excretion) や死体 (death) を通して土壌動物や微生物 (detritus feeders) へとまわる。したがって、これらの呼吸や土壌微生物にまわるエネルギーは、その動物を食べる次の動物、消費者 (consumers) には決してまわらない。こうして、食物連鎖中を流れるエネルギーの量は、食物連鎖を一段階進むごとに大きく減少していく。Ricklefs (1990) と Primack (1993) を参考にして描く。

Fig. 8. Energy flow through a link of the food chain. Based on Ricklefs (1990) and Primack (1993).

い食う側の動物は、食われる側の動物より個体数を少なくせざるをえない。しかも、食う側の動物は、獲物をうまくおそって食べることができるよう、体の大きさをより大きくしなければならない。このことも、個体数を少なくすることにつながる。こうして食物連鎖の上位の動物ほど、個体数がますます少なくなる。食物連鎖の中でイヌワシやキツネにまわるエネルギー量は、すでにきわめて少ないレベルに達している。そのわずかなエネルギー量のそのまた一部によって十分な個体数を維持し、生活をなしたてていくことができるような「オオイヌワシ」や「オオキツネ」といった動物は、おそらく存続しえない。これが、食う、食われるの関係がイヌワシやキツネくらいの段階でとぎれてしまう理由であり、食物連鎖の流れの中で多様性が頭打ちになっている理由である。

多様性を制限する生態的要因としてもう1つ重要なのは、異なる種のあいだの競合関係である。つまり、食物連鎖上の同じ栄養段階にある類縁の近い種、近縁種のあいだの問題である。前記のように、それぞれの種は、ある特定のすみ場所や食物を利用するように特殊化、専門化している。もし、この特殊化、専門化がどこまでも細かく進行するのであれば、同じ食物連鎖上で種の多様性はどんどん増すことになる。しかし、実際はそうではない。特殊化、専門化は、対象となるすみ場所や食物の種類などに応じて細分できる程度に限界がある。

その様相を少しくわしくみてみよう。ある特定のすみ場所なり食物なりに特殊化、専門化するということは、限られた空間や食物の種類に依存することである。ということは、特殊化、専門化が進めば進むほど、対象となる空間や食物の量や数は少なくなり、その得やすさは減少する。したがって、生活に必要な量や数が得られない状態になれば、それに対する特殊化、専門化はなりたちにくい。とくに、対象となるすみ場所や食物が季節や年などによって大きく変動する場合には、そのものだけに特殊化するのはむずかしい。そこで、特殊化、専門化とはいっても、生物の場合、とくに鳥や哺乳類などの高等脊椎動物の場合には、ある特定の1つ、2つのものだけに依存するということは起こりにくい。こうしたことから、特殊化、専門化が進んでいるとはいっても、近縁種のあいだでは利用するすみ場所や食物はある程度、重複せざるをえない。この重複の程度は、同じような生活をしている近縁種ほど大きくなる。しかし、その程度はやはり、同じ資源をめぐる競合を避けるのに十分小さいものでなければならない（くわしくは MacArthur & Levins 1967, 伊藤ほか 1992: 292-298などを参照）。したがって、近縁種間の特殊化、専門化がどこまでも細かく進行するということは、ありえないのである。

この点で興味深いのは、近縁種間の体や採食器官の大きさの違いである。前記のように、同じ環境にすんでいる近縁種の体や採食器官の大きさは、しばしばはっきりと違っている。このような場合、小さな種に対する大きな種の大きさの比は、しばしばある一定の値をとる (Hutchinson 1959, Schoener 1974, Diamond 1975, 樋口 1978: 79-93)。ニューギニアの低地降雨林にすむハト類では、それぞれの種の体重は次に小さい種の体重の1.5倍前後 (Diamond 1975)、北アメリカのハイタカ類では、大型種の雌の体重は小型種の雌の体重のほぼ2.5倍 (Storer 1966, Lack 1971: 133-134)。南米ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチ類の地上フィンチ類3種では、大型種のくちばしの長さと太さは小型種のそれぞれ1.4倍、1.6倍 (Lack 1971: 177-187)、中東のイスラエルのキツネ類3種では、大型種の烈齒長 (carnassial length) は小型種のその1.2倍である (Dayan et al. 1992)。これらのことは、同じ環境にすむ近縁種の場合には、体や採食器官の大きさにそうした段階的ではっきりした違いがあって、十分に異なる大きさや種類の食物をとる必要があることを示唆している。

ただし、近縁種のあいだでみられる体などの大きさの違いがすべて、異なる資源を利用するために発達してきたわけではないだろう。また、同じ地域、環境にすむ近縁種の場合でも、体や採食器官の大きさにそれほど顕著な違いが発達していない場合もある（たとえば Higuchi & Hirano 1983, 1989）。異なる地域にすむ近縁種の場合には、おそらく資源をわけあう必要が少ないために、体や採食器官にはっきりとした違いがないことも多い (Schoener 1974, Diamond 1975, Higuchi 1980など)。ある地域、環境にすむ近縁な動

物が、どのような形状の種によって構成されているのか、また、それが決まるうえで種間の競合がどういう役割をはたしているのかについては、議論が多い。この関連の議論については、Diamond (1975), Connor & Simberloff (1979), Gilpin & Diamond (1984), 伊藤ほか (1992: 309-341) などを参照されたい。

5. 多様性に影響する諸要因

生物は多様ではあるが、その多様性は地域や環境によって大きく異なっている (MacArthur 1972: 77-230, 樋口 1978: 155-194, 村井・樋口 1988, Diamond 1988, Currie 1991)。たとえば、鳥の種数は、寒帯から温帯、熱帯へと進むにつれて多くなる (図9), 標高の高いところより低いところが多い (図10)。また、孤立した島では、小さい島より大きい島により多くの種がすんでいる (図11)。こうした多様性の違いは、それぞれの環境の多様性に関係している。動物の場合は一般に、より多くのすみ場所を提供する環境に、より多くの種がすんでいる。ここでは、森林とそこにすむ鳥の関係について少しくわしくみてみよう。

森林にすむ鳥の多さ、つまり種数や個体数で表される多様性は、森林の種類や構造、規

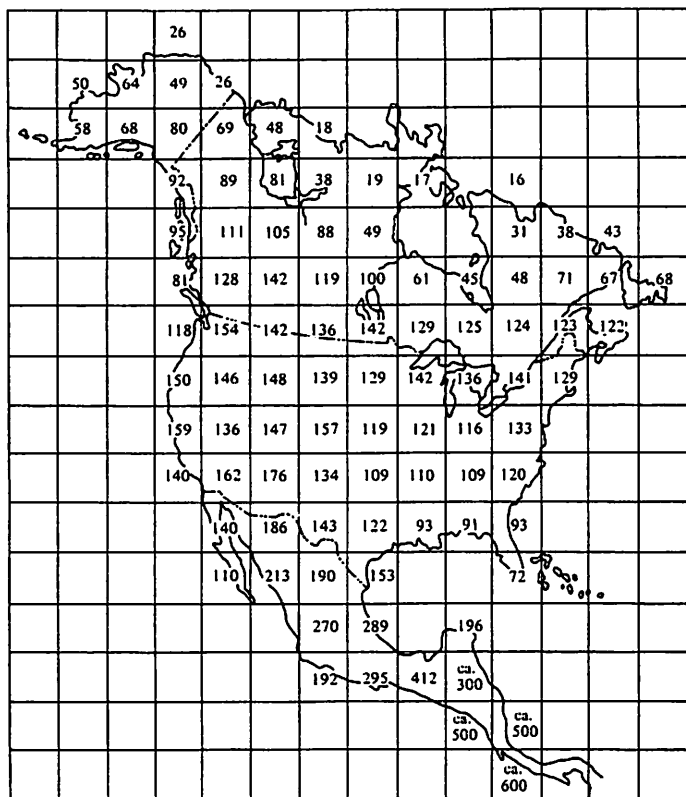


図9. 北アメリカ各地における繁殖陸鳥の種数. MacArthur (1969).

Fig. 9. Number of breeding land bird species in different parts of North America. MacArthur (1969).

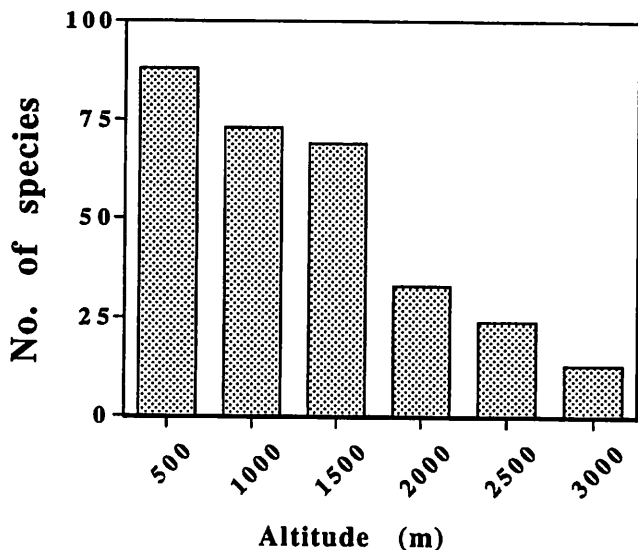


図10. 夏季の北アルプスにおける標高と鳥の種数. 清棲 (1937, 1965) にもとづいて, 500mごとの種数を示した.

Fig. 10. Number of breeding bird species at different altitudes of the Japan Alps, central Honshu, Japan. Drawn from Kiyosu (1937, 1965).

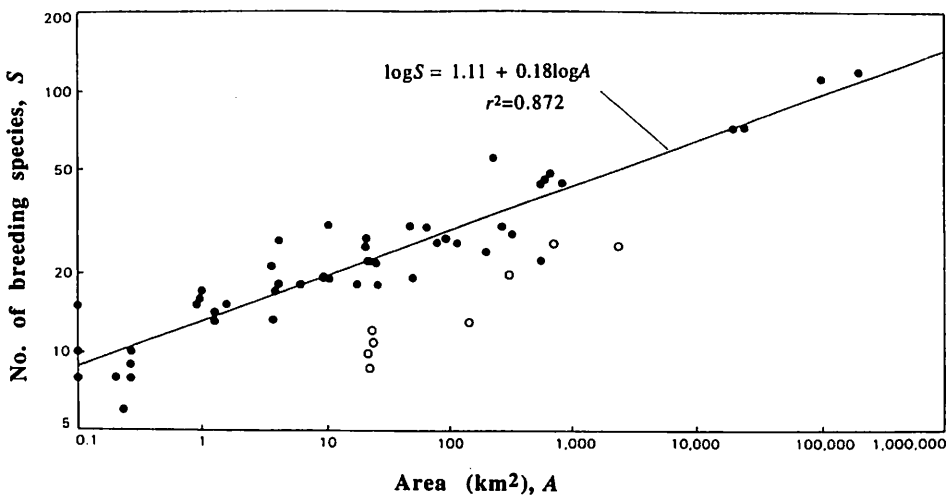


図11. 日本列島における島の大きさと鳥の繁殖種数との関係. 黒丸は北海道, 本州, 四国, 九州の4本土および台湾から300km以内にある島, 白丸は300km以上離れている島. 回帰直線は, 300 km以内にある島の資料から導いた. 樋口 (1979).

Fig. 11. The relationship between the number of breeding bird species and sizes of Japanese islands. The open circles represent remote islands that are >300 km from any main island of Japan. The regression line was drawn from the data of islands <300 km from the main islands. Higuchi (1979).

模によってかなり違っている。まず、森林の種類との関連でみると、天然かそれに近い状態の照葉樹林、ブナ林、ミズナラ林、針広混交林のあいだでは、鳥の種数や個体数にそう大きな違いはない。が、これらとスギ、ヒノキなどの人工林とのあいだには大きな違いがある（藤巻 1970, 由井 1988, 樋口 1988, Nakamura & Sugihara 1991）。人工林には、成長が進んでいる場合でも、天然林と比較して種数で3分の2、個体数で2分の1ほどの鳥しかすんでいない（図12）。ただし、スギ、ヒノキ、あるいはカラマツなどの人工林でも、低木層などに落葉広葉樹を含む極端な管理を避けた林では、かなり多くの鳥がすんでいる（由井 1988：177-187）。

森林の構造との関連では、高木層、低木層、草本層などのそれぞれがよく発達している森林ほど、すんでいる鳥の多様性が高い傾向がある（図13；MacArthur & MacArthur 1961, Recher 1969, 石田 1987, 由井 1988：190-193）。つまり、森林が複雑な階層構造をもっているほど、より多くの鳥がすむということである。樹種との関連では、林内に多くの樹種があるほど、より多くの鳥の種がすむ傾向がある（Hino 1985, ただしMacArthur & MacArthur 1961も参照）。人工林に比べて天然林により多くの鳥がすむのは、天然林は階層構造がよく発達しており、樹種の構成も複雑だからだろう。単純な人工林に比べて広葉樹を含む人工林により多くの鳥がすむのも、同じ理由からだろう。階層構造や樹種構成が複雑になればなるほど、鳥たちにさまざまなすみ場所や食べものを提供することになり、したがってより多くの鳥がすみつくことになるのだと思われる。

構造とも関連するが、森林の規模という点でいうと、同じ種類でも成熟した森林には、

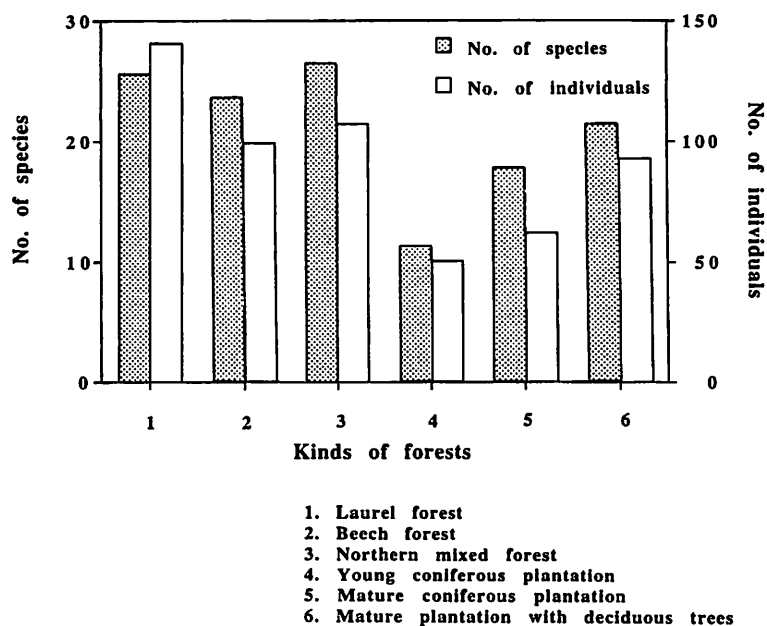


図12. 森林の種類と鳥の繁殖種数（黒棒）と個体数（白棒）。種数、個体数ともに15haあたりの数。調査地は日本各地。由井（1988）および樋口（1988）より。

Fig. 12. Number (No./15 ha) of bird species (black bars) and individuals (white bars) in different kinds of Japanese forests. Yui (1988) and Higuchi (1988).

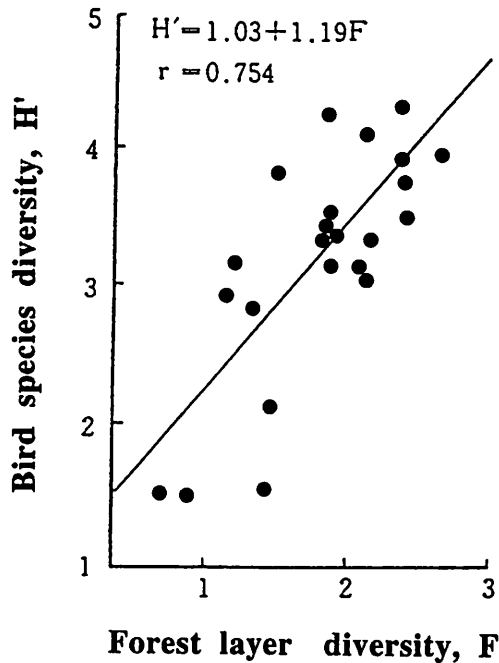


図13. 森林の構造と鳥の多様性との関係。横軸の階層多様度は、高木層、亜高木層、低木層、草本層各層の存在と各層間の組合わり数の合計を、絶対葉量も考慮して算出した指数。鳥の多様度は、種数と個体数の組合わり方の複雑さを示す指数。調査地は日本各地。由井（1988）。

Fig. 13. Bird species diversity in relation to forest layer diversity in Japan. Yui (1988).

若い未発達な森林よりも多くの鳥がすむ（藤巻 1970, Hino 1985, 由井 1988: 177-187）。これは天然林の場合でも、人工林の場合でもあてはまる（図12）。成熟した森林というのは、樹高が高く、階層構造もよく発達しているので、鳥により多くのすみ場所を提供することになる。また、老齢木はいろいろな大きさの樹洞をもつので、フクロウ類、シジュウカラ類、ゴジュウカラ類などの樹洞営巣性の鳥に営巣場所を提供することにもなる（Hino 1985）。これらの鳥は、自分では巣穴を掘ることはないので、天然の樹洞のないところでは、キツキの古巣を使う以外繁殖することができない。

また、森林の規模を広さとしてみた場合、より広大な森林にはより多くの鳥の種がすむ傾向がある。いいかえれば、森林が小さく孤立していればいるほど、より少ない種数の鳥しかすんでいない（図14; Galli et al. 1976, Whitcomb et al. 1981, 樋口ほか 1982, Lynch & Whigham 1984, Askins et al. 1987など）。この傾向は、森林の異質性ということと関係しているらしい。森林というのは、一見、同じ構成要素のつながりで広がっているようにみえても、じつはそうではない。森林の中には老木が倒れて樹冠が開いているところもあれば、そのような場所で若い木々が背を伸ばしつつあるところもある。そして、このような森林の異質性は、森林の広さとともに増加する。したがって、森林が広ければ広いほど異質性が増し、その結果、違った環境選好をもつ鳥がすみつくことが可能になるのだろう。また、森林の面積の増大は、昆虫や植物の種数の増加をももたらすので、食生活の面でも、鳥により多様な食物を提供することになる。一方、森林の分断、縮小は、そ

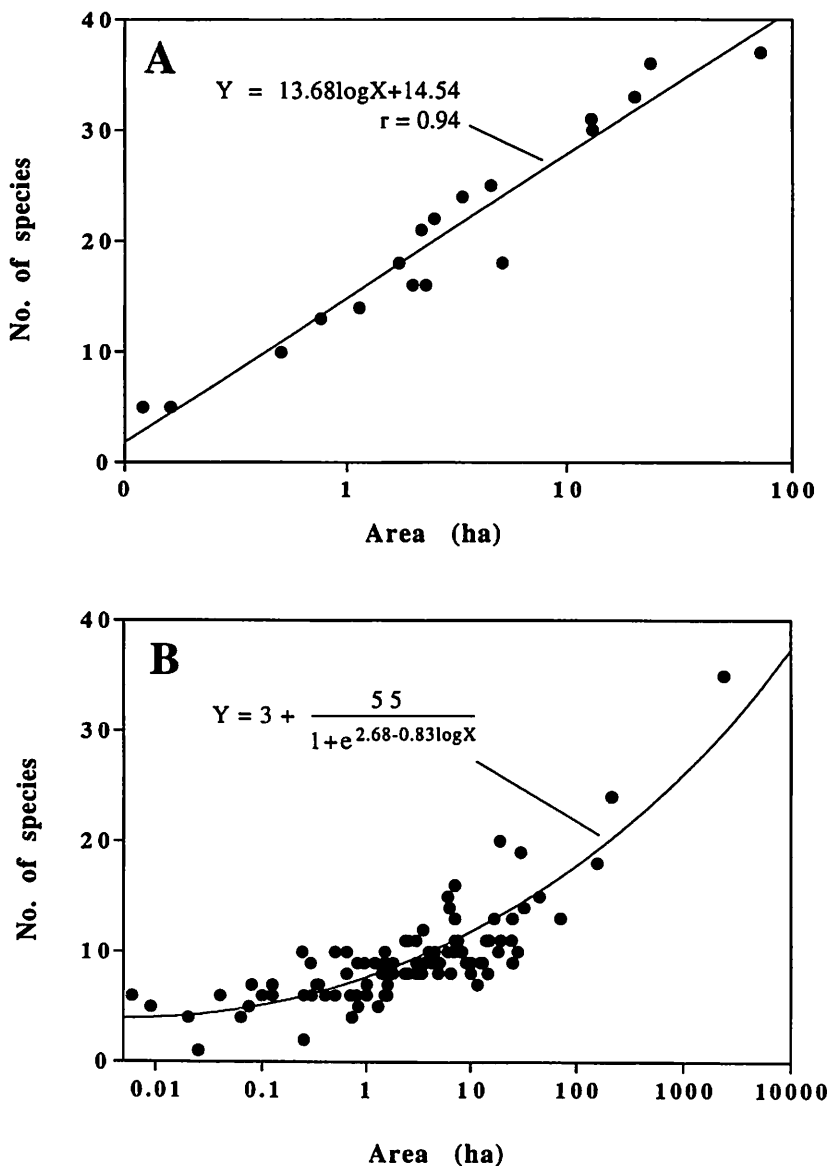


図14. 孤立した森林の面積と鳥の生息種数との関係。Aは宇都宮市内の冬期（平野ほか 1989），Bは関東南部の繁殖期（村井・樋口1988）の結果。

Fig. 14. Relationship between isolated woodland area and the number of bird species.

A: winter in Utsunomiya City, central Honshu (Hirano et al. 1989). B: breeding season in southern Kanto Plain, central Honshu, Japan (Murai and Higuchi 1988).

こにすむ鳥に対する捕食や托卵の割合を増加させることにもなる（Wilcove 1985, Martin 1992, Terborgh 1992, Paton 1994）。このことも、小さな林に少ない種数の鳥しか生息させない原因となっている可能性がある。

もう一つ、一定地域内に森林あるいは樹木がより広い面積ある地域には、より多くの鳥がすむ傾向がある（図15）。一定地域内により多くの森林あるいは樹木があるほど、鳥の

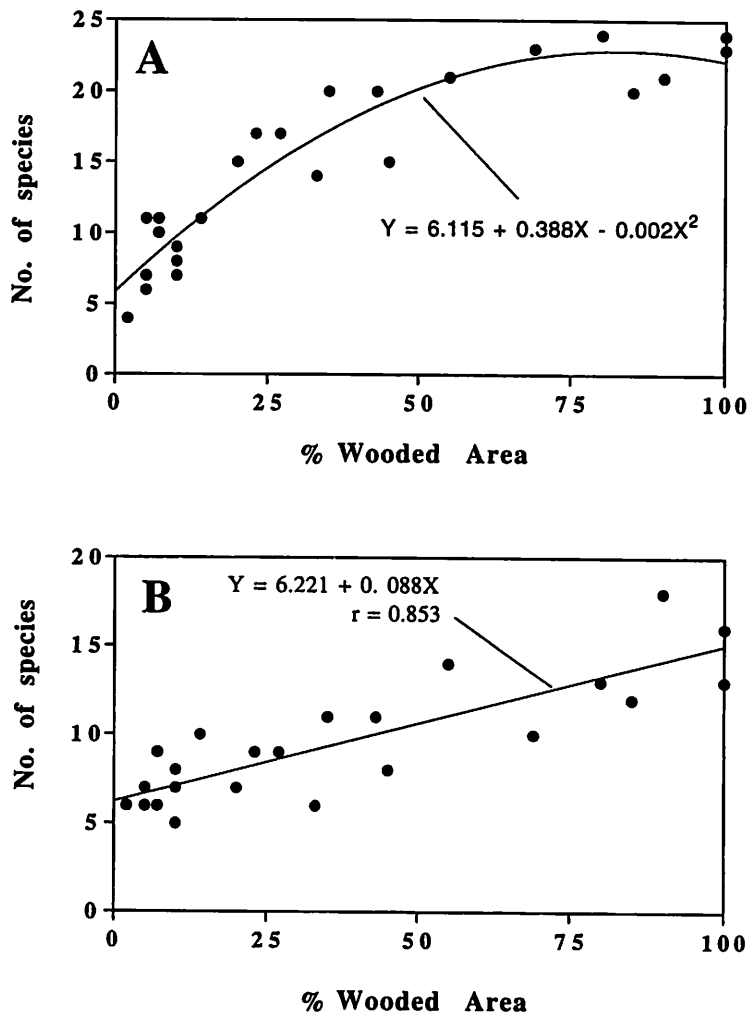


図15. 樹木率と鳥の種数との関係. 宇都宮市での冬期 (A) と春夏期 (B) の結果. 平野ほか (1985).
Fig. 15. Relationship between the percentage of wooded area and the number of wintering (A) and breeding (B) bird species in Utsunomiya City, central Honshu, Japan. Hirano et al. (1985).

生活の場は広がるし、移動なども容易になるので、多くの鳥がすむのが可能になるのだろう。この関係は、森林の広さともかかわりがあるが、いわゆる緑地を増やすことの生態学的な意味として重要である。

このようにして、生物の多様性は、生活の場としての環境の種類や広がりによって大きく変化する。したがって、地球上のどこにどのような環境がどのくらい存在するかということが、地球全体の生物の多様性を左右することにもなっている。

6. 多様性を保護するとはどういうことか

生物の多様性を保護するとは、多様な生物が存在する自然を保護すること、といえるかもしれない。では、多様な生物が存在する自然とは何か。熱帯には温帯や寒帯よりも多く

の動植物の種が生息、生育している。ということは、生物の多様性を保護するとは、多様性のより高い熱帯などの生物の世界を保護する、ということなのだろうか。熱帯雨林の生物の多様性の高さを強調し、その保護を訴える論議などを読むと、そのように感じてしまいかねないところがある。

しかし、熱帯に比べて温帯や寒帯には少しの種の生物しかないとはいえ、そこには独自の生物の世界が展開されている。熱帯の多様な生物相を保護することに焦点をあてすぎるあまり、それ以外の地域の保護をおろそかにすることは、地球全体の生物の多様性を減少させることにつながる。同じことは、森林と草原などとの比較にもあてはまる。森林には草原よりも多くの生物の種が生息、生育している。しかし、草原には森林にはみられない動植物が存在している。したがって、森林の生物の多様性が高いからといって、草原などを軽視してよいということにはならない。多様な生物が存在する自然を保護するということは、多様性の高い地域や環境を保護するということとは必ずしも一致しない。

生物の多様性を保護するということは、基本的には、それぞれの地域、環境に本来ある、多様な生物の世界を保護するということではなければならない。ブナ林にはブナ林の、照葉樹林には照葉樹林の、熱帯雨林には熱帯雨林の、ヨシ原にはヨシ原の、そして干潟には干潟の、独自で多様な生物の世界が存在している。これらの生物の世界は、生物とそれを取りまく環境とが長い進化の歴史の中でつくりあげてきたものであり、それゆえにバランスのとれた安定したものである。したがって、そのそれぞれをなるべく手つかずの状態で保護することが、基本的に重要なことなのである。

多様であることがより望ましい、というのが必ずしも適切でないことは、次の例からもわかるだろう。たとえば、 1 km^2 なり 10 km^2 なりの広さの地域に、ブナ林が存在しているとする。この地域を4分割して、そのうちの1区画はブナ林として残し、別の1区画をアカマツ林、別の1区画をヨシ原、残りを湖沼に変えれば、生息、生育する生物の種数は増加するかもしれない。しかし、そのように本来のブナ林を分断、縮小することは、そこに生息、生育していた生物の一部、あるいは多くを失うことになる。同じことをブナ林帯のあちこちの地域で行なっていったら、ブナ林を生活の場にする生物のあるものは絶滅していくことになるかもしれない。

しかし一方、自然破壊が急速に進行している現代にあっては、手つかずの森林なり湿原、干潟なりはすでに分断、縮小され、ごくわずかしが残っていない。これらの地域、環境が今後、仮にすべて残されたとしても、その地に本来すむ生物の多くは、すでに減少してしまっているか、絶滅の危機にある。こうした生物の中には、それら本来の環境以外のところでも生息、生育できるものがある。生物の多様性を保護する今後の活動の多くは、すでに人手の入った二次的な自然の中で、減少、絶滅の危機にある種を含めて、いかにして多様な生物の世界をつくりあげていくか、ということとかがかわることになるだろう。そのためには、多様性に影響する諸要因や各種生物の環境選択などを明らかにし、それらにもとづいて環境の種類や構造を維持、管理していく必要がある。

それにしても、私たちの身のまわりの自然は、ますます単純化、均一化されつつある。森林はスギやヒノキ、あるいはカラマツの単一樹種からなる人工造林地に変えられ、海岸は埋立てられ、河川は三面護岸されている。こうした中で、かつてはどこにでもいたいわゆる普通種までもが、減少、絶滅の危機にある。生物の多様性を保護するということは、

もちろん、こうした身のまわりにあるあたりまえの自然の中に、いかにして多様な生物の世界を復活、維持させていくかということにもかかわっている。

ところで、生物の多様性を高めるといった場合、種数を問題にするだけでは不十分である。たとえば、A地域、B地域にそれぞれ5種の生物がいるとして、A地域には5種それぞれ100個体ずつおり、B地域には5種のうち1種だけ100個体、残りの4種はそれぞれ1個体しかないとする。この2地域では種数は5種で同じであるが、その5種の中の異なる種に出会う頻度、確率は、A地域の方がずっと高い。つまり、多様性はA地域の方が高いといえる（この観点はすでに、6. 多様性に影響する諸要因、のところでふれてある）。このことからわかるように、多様性を高くするためには、種数を多くするだけでなく、各種の個体数になるべく均等にすることがある。ただし、それぞれの地域、環境の中で、各種はその生態的地位に応じて、もともとある多さでもって存在している。多様性を高くするという一方で、各種の個体数をむりに均等にするような努力は、もちろん適切なことではない。

7. 多様性保護の対象

生物の多様性の保護は、種、遺伝子、生態系の3つのレベルで考えられる（Reid & Miller 1989: 3-8, WRI et al. 1992: 2-3）。種の保護とは、1つ1つの種に注目しながら、とくに数の少なくなってしまう種は重点的に、保護を進めるということである。それぞれの種は、長い進化の歴史の中で、自身をとりまく諸環境、諸生物といろいろなかわりをもって生きてきた。各種は自然界の中で一定の役割を果たしており、したがって、いろいろな種がぎぎに失われることになれば、自然界のバランスは大きくくずれることになりかねない。また、生物の1つ1つの種は、自然界の構成員として甲乙つけがたい同等の存在である。生物の1つの種を絶滅させるということは、われわれヒトという種を失うことと生物学的には同じ意味をもっている。

一方、生物種の中には、食料、医薬品、工業用品などとして、人間生活と直接結びついた有用なものも多い。魚の多くの種は、食料として利用されているし、漢方薬では、5,100種以上の生物が利用されている（WRI et al. 1992: 4）。こうした種の保護は、人間が健全に生活していくうえで不可欠なものであり、持続可能な形で保護、利用していく必要がある。

種の保護は、生活の場である生息地の保護と結びついたものでなければならない。絶滅の危機にある種の場合には、飼育下で繁殖、増加させるということも必要になるが、この場合でも、ある数以上に増えた動物または植物は、自然の環境に復帰させるのが望ましい。それぞれの種は、自然界の構成要素として一定の役割を果たしており、ほかの諸生物あるいは無機環境とともにあってはじめて存在の意味をなすからである。自然に復帰させるためには、生息地内にその種の採食や繁殖に必要な条件がととのっている必要がある。

遺伝子の保護とは、種以下の遺伝的変異を保護することである。つまり、亜種などの地域個体群が示す地理的変異や、個体群内の遺伝的変異を保護することである。ここには栽培品種や家畜品種なども含めることができる。これら種内の遺伝的変異、とくに地理的変異は、種分化の主要な源泉となる。また、種内のいろいろな遺伝的変異は、気候の変化や病気などに対してしばしば異なる耐性をもつので、種や個体群の存続の危機に際して重要

な役割を果たしうる。同じような理由から、人間の利用にとっては、新薬の開発などに重要である。

生態系とは、ある地域に生息・生育する生物とそれを取りまく水、空気、土などの無機的環境のまとまりを指す。日本の例でいえば、ブナ林とかヨシ原とか干潟とかとそのそれぞれにすむ生物の全体を指す。各生態系のなかでは、動物や植物が相互に、また水、空気、土などと密接にかかわりあいながら存在している。生態系の保護とは、そうした地域特有の生態系を全体として保護することである。地球上には、気温、湿度、土壌などの違いに応じて、異なる地域に異なる生態系が存在している。つまり多様な生態系が存在しているわけで、それによって、地球全体の種の多様性や種以下の遺伝的多様性も高くなっている。

各地の自然の生態系は、その特性を損なわないように、なるべくあるがままの状態で保護していくのが望ましい。前にものべたように、熱帯雨林は熱帯雨林として、ブナ林はブナ林として、ヨシ原はヨシ原として、干潟は干潟として、保護するのが望ましいということである。各地の生態系の保護が十分に行なわれることになれば、結果として、種の多様性やそれ以下の遺伝的多様性の保護も実現されることになる。ただし、生態系内でいきすぎた狩猟や採集が行なわれたり、外来の動植物が人為的に移入されたりした場合には、環境だけが保護されても、一部の種や地域個体群は減少したり絶滅してしまうことになる(長谷川 1986, Diamond 1987, WRI et al. 1992, 高木・樋口 1992)。

生物の多様性の保護をめぐるのは、ほかにも生物学的、社会学的なさまざまな問題がある。そのすべてをここで論じている余裕はないが、参考文献として Diamond (1987), Reid & Miller (1989), WRI et al. (1992), Primack (1993), Meffe & Carroll (1994) をあげておきたい。

* * * *

目をみはる生物の多様性。それは、長い進化の歴史の中で生みだされてきたものであり、存在のはっきりとした意味がある。また、人間生活とも密接に結びついたものであり、私たちが健全に生活していくうえで不可欠のものである。一方、存在の意味や人間生活とのかかわりなどを別にしても、私たちは、生物の多様な世界におどろきと感動をおぼえる。顕微鏡の下でうごめく小さなゾウリムシ、サンゴ礁を泳ぎまわる色とりどりの熱帯魚、海の中から巨体をもり上げらせるクジラ、暗やみでかすかな光をともしホタル、ブナ林でさえずる小鳥たち、熱帯雨林で華やかな色や模様の羽毛をきらめかせるゴクラクチョウ、長い鼻を振りながらサバンナを歩くゾウ、などなど。このどれ1つとってみても、そこにはすばらしい機能美や芸術的な創造性がある。色や模様、形や鳴き声などの進化には、本論文ではほとんどふれなかった繁殖上の問題、性選択の問題もかかわっているのだが(Krebs & Davies 1987: 161-190, Cronin 1991: 163-347, 長谷川 1992, 上川 1993)、いずれにしても、生物、生命の進化、多様性とは、理屈をはるかに越えてまことに神秘的なものである。

これら生物の多様性は、地球のかけがえのない財産であり、未来の世代へと引き継ぐべきものである。一度失ってしまった生物や生態系は、どんなに努力してもとり戻すことはできない。また、トキの例にみるように、一度ある数以下にまで減ってしまった生物は、その数を回復させることがきわめてむずかしい。今、私たちが生物の多様性の重要性を認

識し、かれらとの共存の具体的な方策を積極的に考えていかないかぎり、さまざまな生物がこの地球上から永遠に姿を消していくことになる。そして、それはまた、私たち人間の存続に警鐘を鳴らすものでもあるのだ。

謝 辞

重原美智子および佐野裕彦の両氏には、本論文で使用したイラストを描いていただいた。図の引用に際しては、関連の著者あるいは出版社にご許可いただいた。図の作成にあたっては、日本野鳥の会研究センターの藤田剛、成末雅恵の両氏にお手伝いいただいた。放送大学の中村司博士には、原稿を校閲していただいた。以上すべての方々に、厚くお礼申し上げたい。

要 約

1. 生物の多様性を構成する基本単位は、「自然状態で自由に交配することが可能な個体からなる個体群」としての種である。それぞれの種は、繁殖上ほかから隔離されていることによって、独自の形態、生態、行動を発達させることができる。
2. それぞれの種は、ある特定のすみ場所や食物を利用することに特殊化した専門家である。したがって、それが利用しているすみ場所や食物に関するかぎり、ほかのものよりうまく利用することができる。いろいろな生物が存在することの基本的な意味は、ここにある。
3. 生物の多様性は、種分化と適応放散をくりかえすことによって増大してきた。生物の進化とは、ある単純な生命体の誕生以来、地球という星あるいは宇宙の島を舞台に、いろいろな規模でくりかえし行なわれてきた超大規模な適応放散の過程および結果であるといえる。
4. 生物の多様性には限界がある。この限界をもたらしているおもな生態的要因の1つは、食物連鎖の中を流れるエネルギーの量である。高次消費者にはわずかのエネルギーしかまわらないため、消費者の食物連鎖は3段階か4段階でとぎれてしまう。もうひとつの生態的要因は、同じ栄養段階での近縁種間の競合である。生活上の重大な競合をおこさないために、近縁種間の特殊化、専門化は、どこまでも細かく進行することはない。
5. 生物の多様性は、地域や環境によって変化する。森林にすむ鳥の例では、階層構造のより発達した林に、またより広大な面積の林に、より多くの種がすむ。
6. 生物の多様性を保護するということは、多様性の高い特定の地域や環境を保護することでは必ずしもなく、それぞれの地域、環境に本来ある多様な生物の世界を保護することである。しかし、手つかずの自然がすでに減少してしまっている現状では、人手の入った二次的な自然の中にいかに多様な生物の世界をつくりだすかが、今後の重要な課題である。
7. 生物の多様性の保護には、生態系、種、遺伝子の多様性の保護という3つの側面がある。これらは互いに関連しあっており、生態系の保護が十分に行なわれるのならば、結果として、種や遺伝子の多様性の保護もなされることになる。ただし、生態系内でいきすぎた狩猟や採集が行なわれたり、外来の動植物が人為的に移入されたりした場合には、環境だけが保護されても、一部の種や地域個体群は減少したり絶滅してしまうことになる。

引用文献

- 秋元信一. 1992. 種とはなにか. 柴谷篤弘・長野敬・養老孟司(編). 進化7 生態学からみた進化. pp. 79-124. 東京大学出版会, 東京.

- Askins, R.A., Philbrick, M.J. & Sugeno, D.S. 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39 : 129 - 152.
- Bowman, R.I. 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches. *University of California Publications in Zoology* 58 : 1 - 301.
- Brown, L. & Amadon, D. 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. Hamlyn, Middlesex.
- Carson, H.L. & Kaneshiro, K.Y. 1976. *Drosophila* of Hawaii: systematics and evolutionary genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7 : 311 - 346.
- Carson, H.K. & Templeton, A.R. 1984. Genetic revolution in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 : 97 - 131.
- Colinvaux, P. 1978. *Why Big Fierce Animals Are Rare?* Princeton University Press, Princeton. (邦訳: 樋口広芳・渡辺政隆訳. 1982. 猛獣はなぜ数が少ないかー生態学への招待ー. 早川書房, 東京)
- Colinvaux, P. 1993. *Ecology 2*. John Wiley & Sons, New York.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. S. 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60 : 1132 - 1140.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy* 2 : 329 - 346.
- Cronin, H. 1991. *The Ant and the Peacock*. Cambridge University Press, Cambridge. (邦訳: 長谷川真理子訳. 1994. 性選択と利他行動. 工作社, 東京)
- Crook, J.H. 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (*Ploceinae*). *Behaviour Supplement* 10 : 1 - 178.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137 : 27 - 49.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E. & Yom-Tov, Y. 1992. Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel. *Biological Journal of the Linnean Society* 45 : 315 - 331.
- Diamond, A.W. 1987. *Save the Birds*. PRO NATUR, Frankfurt. (邦訳: 長辻象平・凱風舎訳. 1988. セイブ・ザ・バードー 鳥たちの未来へー. 平凡社, 東京)
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds). *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 342 - 444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Diamond, J.M. 1988. Factors controlling species diversity: Overview and synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 75 : 117 - 129.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in Animals*. Longman Group, London. (邦訳: 小原喜明・加藤義臣訳. 1980. 動物の防衛戦略 上・下. 培風館, 東京)
- Ehrlich, P.R. & Ehrlich. 1981. *Extinction: the Causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York.

- Eisenberg, J.F. 1981. The Mammalian Radiations — An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior — . University of Chicago Press, Chicago.
- Feduccia, A. 1980. The Age of Birds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. (邦訳：小島郁生・杉本剛訳. 1985. 鳥の時代. 思索社, 東京)
- 藤巻裕蔵. 1970. 北海道中央部における天然林と人工林の鳥相の比較. 北海道林業試験場報告 8 : 41 - 51.
- Futuyma, D.J. 1986. Evolutional Biology. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. (邦訳：岸由二ほか訳. 1991. 進化生物学 (原書第2版). 蒼樹書房, 東京)
- Futuyma, D.J. & Slatkin, M. 1983. Coevolution. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Galli, A.E., Leck, C.F. & Forman, R.T.T. 1976. Avian distribution patterns in forest islands of different size in central New Jersey. Auk 93 : 356 - 364.
- Gaston, K.J. 1991. The magnitude of global insect species richness. Conservation Biology 5 : 283 - 296.
- Gilpin, M.E. & Diamond, J.M. 1984. Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology? In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. & Thistle, A.B. (eds). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence, pp. 297 - 315. Princeton University Press, Princeton.
- Grant, P.R., 1986. Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton University Press, Princeton.
- 長谷川真理子. 1992. クジャクの雄はなぜ美しい? 紀伊國屋書店, 東京.
- 長谷川雅美. 1986. 三宅島へのイタチの放獣 その功罪. 採集と飼育 46 : 444 - 447.
- 東正彦. 1993. 生物多様性をどうとらえるか. 科学 63 : 752 - 765.
- 樋口広芳. 1978. 鳥の生態と進化. 思索社, 東京.
- 樋口広芳. 1979. 島にすむ鳥の生態. サイエンス 9 (8) : 74 - 88.
- Higuchi, H. 1979. Habitat segregation between Jungle and Carrion Crows, *Corvus macrorhynchos* and *C. corone*, in Japan. Japanese Journal of Ecology 29 : 353 - 358.
- Higuchi, H. 1980. Colonization and coexistence of woodpeckers in the Japanese Islands. Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology 12 : 139 - 156.
- 樋口広芳. 1984. 種分化と資源分割. 森岡弘之・中村登流・樋口広芳(編). 現代の鳥類学. pp. 216 - 236. 朝倉書店, 東京.
- 樋口広芳. 1986. 鳥たちの生態学. 朝日新聞, 東京.
- 樋口広芳. 1988. 森とともに去りぬ — 消えゆく森の鳥たち — . 野鳥 53 (11) : 14 - 17.
- Higuchi, H. & Hirano, T. 1983. Comparative ecology of White and Japanese Wagtails, *Motacilla alba* and *M. grandis*, in winter. Tori 32 : 1 - 11.
- Higuchi, H. & Hirano, T. 1989. Breeding season, courtship behaviour, and territoriality of White and Japanese Wagtails *Motacilla alba* and *M. grandis*. Ibis 131 : 578 - 588.
- 樋口広芳・塚本洋三・花輪伸一・武田宗也. 1982. 森林面積と鳥の種数との関係. Strix 1 : 70 - 78.
- Hino, T. 1985. Relationships between bird community and habitat structure in shelterbelts of Hokkaido, Japan. Oecologia 65 : 442 - 448.

- 平野敏明・遠藤孝一・仁平康介・金原啓一・樋口広芳. 1985. 宇都宮市における樹木率と鳥の種数との関係. *Strix* 4 : 33 - 42.
- 平野敏明・石田博之・国友妙子. 1989. 冬期における森林面積と鳥の種数との関係. *Strix* 8 : 173 - 178.
- 堀越増興・青木淳一・石川良輔・大場秀章・樋口広芳. 1985. 日本の生物. 岩波書店, 東京.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93 : 145 - 159.
- 石田健. 1987. 植生断面図によって評価した森林の空間構造と鳥類の多様性. 東京大学演習林報告 76 : 267 - 278.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和. 1992. 動物生態学. 蒼樹書房, 東京.
- Jarman, P.J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48 : 215 - 267.
- 清棲幸保. 1937. 日本北アルプスの鳥. 養賢堂, 東京.
- 清棲幸保. 1965. 日本鳥類大図鑑 II. 講談社, 東京.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1987. *An Introduction to Behavioral Ecology*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. (邦訳: 山岸哲・巖佐庸訳. 1987. 行動生態学 (原書第2版). 蒼樹書房, 東京)
- Kurten, B. 1971. *The Age of Mammals*. George Weidenfeld & Nicholson, London. (邦訳: 小原秀雄・浦本昌紀訳. 1976. 哺乳類の時代. 平凡社, 東京)
- Lack, D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge. (邦訳: 浦本昌紀・樋口広芳訳. 1974. ダーウィンフィンチー 進化の生態学 一. 思索社, 東京)
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Lack, D. 1971. *Ecological Isolation in Birds*. Methuen, London.
- Lack, D. 1974. *Evolution Illustrated by Waterfowl*. Blackwell, London. (邦訳: 安部直哉・樋口広芳訳. 1976. 進化 — ガンカモ類の多様な世界 一. 思索社, 東京)
- Lynch, J.F. & Whigham, D.F. 1984. Effect of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland. *Biological Conservation* 28 : 287 - 324.
- MacArthur, R.H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of Linnean Society* 1 : 19 - 30.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York. (邦訳: 巖俊一・大崎直太監訳. 1982. 地理生態学. 蒼樹書房, 東京)
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101 : 377 - 385.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42 : 594 - 598.
- Martin, T.E. 1992. Breeding productivity considerations: What are the appropriate habitat features for management? In: Hagan, J.M. & Johnston, D.W. (eds). *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*, pp. 455 - 473. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- May, R.M. 1992. How many species inhabit the earth? *Scientific American* 267 : 42 - 48. (邦訳: 巖佐庸訳. 1976. 地球上には何種の生物がいるのか. 日経サイエンス 22 (12) : 40 - 49)

- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Meffe, G.K. & Carroll, C.R. 1994. Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- 宮下和喜. 1976. 絶滅の生態学. 思索社, 東京.
- 森岡弘之. 1984. 鳥類の起源と適応放散. 森岡弘之・中村登流・樋口広芳(編). 現代の鳥類学. pp. 2 - 21. 朝倉書店, 東京.
- 村井英紀・樋口広芳. 1988. 森林生鳥類の多様性に影響する諸要因. *Strix* 7 : 83 - 100.
- 中村登流. 1970. 日本におけるカラ類群集構造の研究. II 摂食場所 食物の季節的変動および生態的分離. *山階鳥研報* 6 : 141 - 169.
- 中村登流. 1988. 森と鳥と. 信濃毎日, 長野.
- Nakamura, T. & Sugihara, H. 1991. The ecology of birds in various natural environments in Yamanashi Prefecture. *Memoirs of the Faculty of Liberal Arts & Education, Yamanashi University* (42) : 52 - 61.
- 小笠原壽. 1970. 東北大学植物園におけるシジュウカラ科鳥類の混合群の解析. II 採餌垂直分布及び種間関係. *山階鳥研報* 6 : 170 - 178.
- 小野幹雄. 1970. ガラバゴス群島における適応と種分化 — キク科 *Scalesia* 属を中心として — . *生物科学* 22 (1) : 1 - 9.
- 小野幹雄. 1994. 孤島の生物たち — ガラバゴスと小笠原 — . 岩波書店, 東京.
- Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. *Trasvaal Museum Monograph* 4 : 21 - 29.
- Paton, P.W. 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conservation Biology* 8 : 17 - 26.
- Primack, R.B. 1993. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Raikow, R. J. 1976. The origin and evolution of the Hawaiian Honeycreepers (*Drepanididae*). *Living Bird* (1976) : 95 - 117.
- Raup, D. M. 1991. Extinction -Bad Genes or Bad Luck? Oxford University Press, Oxford.
(邦訳: 渡辺政隆訳. 1995. 大絶滅. 平河出版, 東京)
- Recher, H.F. 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *American Naturalist* 103 : 75 - 80.
- Reid, W. V. & Miller, K. R. 1989. Keeping Options Alive: The Scientific Basis for Conserving Biodiversity. World Resources Institute, Washington, D. C. (邦訳: 藤倉良編訳. 1994. 生物の保護はなぜ必要か. ダイアモンド社, 東京)
- Ricklefs, R.E. 1990. Ecology. 3rd ed. W.H. Freeman, New York.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 : 27 - 39.
- Scott, J. M., Mountainspring, S., Ramsey, F. L. & Kepler, C. B. 1986. Forest Bird Communities of the Hawaiian Islands: Their Dynamics, Ecology, and Conservation.

- Studies in Avian Biology No. 9. Cooper Ornithological Society, Los Angeles.
- Simpson, G.G. 1967. The Meaning of Evolution. Revised edition. Yale University Press, New Haven. (邦訳：平沢一夫・鈴木邦男訳. 1977. 進化の意味. 草思社, 東京)
- Stanley, S.M. 1987. Extinction. W.H. Freeman, New York. (邦訳：長谷川善和・清水長訳. 1991. 生物と大絶滅. 東京化学同人, 東京)
- Storer, R.W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk* 83 : 423 - 436.
- 高木昌興・樋口広芳. 1992. 伊豆諸島三宅島におけるアカコッコ *Turdus celanops* の環境選択とイタチ放獣の影響. *Strix* 11 : 47 - 57.
- Terborgh, J. 1992. Why American songbirds are vanishing. *Scientific American* 264 : 98 - 104. (邦訳：藤田剛訳. 1992. アメリカで小鳥たちが減っている. *日経サイエンス* 22 (7) : 90 - 99)
- 上田恵介. 1993. ♀のはなし 鳥. 技報堂, 東京.
- 浦本昌紀. 1967. ハタオリドリ類の社会組織と種内 Communication の進化 — Crook の論文の紹介 —. *生物科学* 19 : 49 - 55.
- 由井正敏. 1988. 森林に棲む野鳥の生態学. 創文, 東京.
- Wickler, W. 1968. Mimicry in Plants and Animals. George Weidenfeld & Nicolson, London. (邦訳：羽田節子訳. 1970. 擬態. 平凡社, 東京)
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. In: E.O. Wilson (ed). *Biodiversity*, pp. 3 - 18. National Academy Press, Washington, D.C.
- Wilson, E.O. 1992. *The Diversity of Life*. Belknap Press, Cambridge.
- Wilcove, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66 : 1211 - 1214.
- Whitcomb, R.F., Robbins, C.S., Lynch, J.F., Whicomb, B.L., Klimkiewicz, M.K. & Bystrak, D. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. In: Burgess, R.L. & Sharpe, B.M. (eds). *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes*, pp. 125 - 206. Springer-Verlag, New York.
- World Resources Institute (WRI), World Conservation Union (IUCN), & United Nations Environment Programme (UNEP). 1992. *Global Biodiversity Strategy: Guidelines for Action to Save, Study, and Use Earth's Biotic Wealth Sustainably and Equitably*. World Resources Institute, Washington, D. C. (邦訳：佐藤大七郎監訳. 1993. 生物の多様性保全戦略. 第一法規, 東京)

Biological diversity: its meaning, mechanism, evolution and conservation

Hiroyoshi Higuchi

*Laboratory of Wildlife Biology, School of Agriculture and Life Sciences,
The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*

Some aspects of biological diversity were discussed. They include the fundamental unit, biological meaning, sustaining mechanisms, promoting and limiting factors, and conservation.

1. The fundamental unit of biological diversity is species, which is a population whose members are able to interbreed freely under natural conditions (Wilson 1992). Through reproductively isolated from others, each species can develop distinct morphological, ecological, and behavioral characteristics.
2. Each species is a specialist adapted to a particular kind of habitat and food. As a consequence, each species can use its habitat and food more efficiently than other sympatric species. This is the main reason why there are so many species in nature.
3. Biological diversity evolved through repeated speciation and adaptive radiation. Evolution as a whole is the process and consequence of an ultra-super-scale adaptive radiation of animals and plants that originated from a simple and small ancestral organism, on the earth that is an island in the universe.
4. There are two main ecological factors limiting biological diversity as a whole. One is energy flow passing through food chains in an ecosystem. The energy available to higher consumers is so limited that food chains end after three or four levels of consumption. The other factor is interspecific competition at the same trophic level, through which closely related species cannot be diversified too much.
5. Biological diversity changes in different areas and habitats. In forest birds, more species are found in forests with higher foliage layer diversity and in more extensive forests. These forests provide more foraging and nesting sites or more diverse habitat patches.
6. Conserving biological diversity does not necessarily mean conserving particular areas and habitats with higher species diversity, such as tropical rain forests and coral reefs. It means conserving respective original areas and habitats with native species diversity. However, in these days when biological diversity has been much diminished in original habitats, it is also important to increase diversity in secondary habitats.
7. There are three levels in the conservation of biological diversity. They are species, genetic, and ecosystem conservation. These are correlated to each other, and if ecosystem or habitat conservation is fully accomplished, species and genetic diversity is also conserved as a consequence. However, if over-hunting or over-fishing is conducted, or if alien predators and competitors are introduced, some species or local populations may decline or become extinct even though habitats are conserved.

Key words: adaptive radiation, biodiversity, conservation, ecological niche, evolution, speciation, species