

定量生態学のすすめ： 生物多様性減少の影響を定量的に予測する

三 木 健
Takeshi MIKI

理工学部環境ソリューション工学科 教授
Professor, Department of Environmental Solution Technology



1. はじめに

2018年8月に環境ソリューション工学科に着任した三木健です。着任までの10年間は国立台湾大学・海洋研究所に在籍していました。専門は生態学で、数理モデリング・統計解析・生物情報学などの手法で数学・計算機の力を借りて生態学の諸問題に取り組んでいます。本解説では、こうした手法を用いた生態学の目指すべきゴールの一つとして「定量生態学」という分野について紹介したいと思います。なお定量生態学は、同業者の間で広く認知されている名称ではなく、「定量生物学の会」(https://q-bio.jp/wiki/Main_Page)から私がインスパイアされて勝手に名付けたにすぎません。自分でも依然うまく定義できない言葉ではありますが、「生物多様性低下の影響を定量的に予測する」という具体的な研究例を通じてなんとなくその雰囲気をお伝えできればと思っています。問題の背景といくつかの鍵となる専門用語・概念について解説したのち、最近私たちが進めた研究の成果について概説したいと思います。

2. 生態学の定量性を阻むもの： 生態系の多層性

生態学はもともと生物個体以上のスケールの生命現象と生物集団を取り巻く物理・化学的環境との相互作用に関する学問でした。しかし、分子生物学や細胞生物学の発展とともにその扱う対象は個体以下の生命現象をも含むようになり、いまでは「遺伝子から生態系まで」を一挙に扱う大変野心的な学問分野となっています。具体的には、遺伝子→個体の性質・ふるまい（表現型）→1種類の生物の複数個体集団（個体群といいます）→複数種の個体群の集団（生物群集といいます、本解説で今後よく使う用語です）→生物群集と物理・化学環境との相互作用システム（生態系といいます）というような多層構造（階層性）の下で研究が進められています。

しかしこの大いなる挑戦が仇となって扱う問題の階層ごとに小分野に分断化され、最上位層の生態系レベルの現象について定量性のある理論や予報はまだまだ限られています（全くできないわけではありません）。なぜなら基礎科学としての生態学は、階層を一つ一つ上がっていくようなボトムアップアプローチ、すなわち、ある階層におけるプロセス（過程）から一つ上の階層のパターンの説明をめざす機

構論的アプローチ、を採るしかないのですが、これにはいろいろ無理があるからです。一つには上の階層のパターンそのものが下の階層のプロセスに影響するようなフィードバックが内包されているからで、また一つには、下から上へ階層を上げるたびに必然的に残る不確実性が多層構造の中でどのように伝播するか評価できないからです。したがって基礎科学の立場に立つ限り、「機構の理解無くして予測なし、定量的予報なんておこがましくてできないよ」という気分になってしまうわけです。しかし、環境科学の中の一分野として生態学をとらえた場合、あるいは生物多様性保全や生態系保全ひいては生態系制御などの応用科学的側面から見た場合、あるいは工学的立場から見た場合、基礎生態学が機構原理主義ともいうべき原則論にとどまる姿勢は非常に歯がゆく感じられるでしょう。今回紹介する研究のモチベーションの一つとして、機構論的理解を待たずとも中間階層やフィードバックに目をつぶって最下層である遺伝子から、一気にジャンプして直接最上層である生態系の特性を定量的に予測してみよう、という楽観的な考えがあります。

次節以降は、遺伝子から生態系を予測するという野心的な研究の話題に進む前に、専門用語・概念の整理をしたいと思います。

3. 生物多様性・生態系機能とは

生物多様性 (biodiversity, biological diversity) とは、遺伝子から生態系までのありとあらゆる階層に存在する差異 (= 多様性) のことです。多くの場合、種内の個体間に見られる差異 (すなわち遺伝的多様性)、種間に見られる差異 (種多様性)、生態系間に見られる差異 (生態系多様性) の3つに区分します。「性」という字のせいであいまいな概念だと思われるかもしれませんが、生物多様性はしっかり数値で定量化できる概念でこれまで多くの指標が開発されてきました (Chao et al. 2014)。一方、生態系機能とは、植物群集による有機炭素の生産能力や、魚個体群・群集による生産能力、分解者群集に

よる有機物から無機物への変換・呼吸能力等、生態系内を流れる物質とエネルギーの駆動過程における現存量やフローのことです。人間社会は、生態系から食料や衣類等の原料の供給、浄化機能や安定化機構などの調整、それぞれの地域の固有の文化の源泉、などの各種サービスを受けています (生態系サービスといいます) が、生態系機能はこの生態系サービスの基盤となるものです。これらの概念のより詳しい解説は、ミレニアム生態系評価 (MA 2005) やその内容も反映した環境白書 (https://www.env.go.jp/policy/hakusyo/zu/h19/html/vk0701020100.html#1_2) などを参照してください。

4. 生物多様性と生態系機能の関係

実はダーウィンの時代から生物多様性と生態系のパフォーマンスとも言うべき生態系機能の間には何らかの関係があるのではないかと考えられてきました。しかしこのテーマが近代生態学の中心課題に据えられたのは1990年代に入ってからです。1990年代に北米及びヨーロッパにおいて草原環境で行われた大規模な実験によって、生物多様性の代表的指標の一つである種多様性が増加すると、一次生産量 (植物が光合成によって生産する有機物量) や植物の現存量を指標とした生態系機能が增大することが確認されました。またそのような効果をもたらす機構も明らかになりました。その主な機構は、選択効果と相補性効果です。選択効果とは、種多様性の高い集団 (すなわち生物群集) ほど生態系機能への貢献度の高い種が含まれる確率が高くなり、かつその種の生物群集全体に占める相対的な優占度が高くなることによって生じる結果とされています。一方の相補性効果は、種はそれぞれ特性が異なるため、種多様性の高い生物群集ほど多様な特性を持ち、したがって生物群集全体として多様な微環境・条件に対応できるようになることによって生物群集全体の機能が高まる結果とされています (Loreau et al. 2002)。

5. 予想外の結果

前節で説明した 90 年代のプロジェクトたちは、生物多様性が生態系機能に与える正のインパクトの機構とその定量化の方法を確立することに成功しました。しかしその一方、当初期待していたような、自然状態の生物群集から少しでも多様性が下がれば生態系機能に重大な低下がみられる、というパターンを得ることはできませんでした。すなわち、種多様性の非常に低い生物群集（たとえば種数 1 の群集）と種数 4 や 8 の群集を比べれば、確かに種数が高い群集の方で高い生態系機能が実現しますが、種数 50 の群集と種数 45 の群集で差があるかと言われると難しいという結果でした。模式的なグラフで説明すれば（図 1）、以下ようになります。

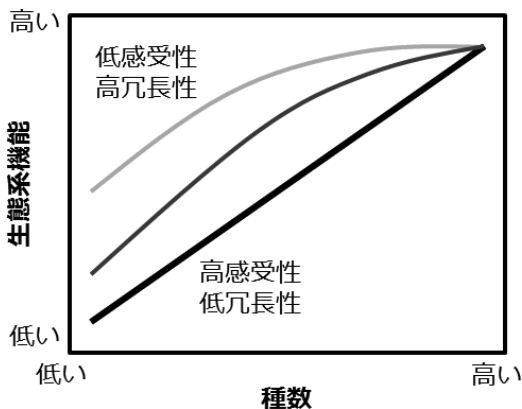


図 1 種数と生態系機能の関係
感受性と冗長性の高さは逆になっていることに注意

生態学者が当初期待したのは、色が濃い直線で表されるような、種数が右端上部の一番高いレベルから出発して、種数の低下に比例して生態系機能も低下するような関係でした。しかし実際には、色の薄い線で表されるような、種数が一番高いレベルから多少減少しても生態系機能があまり低下しない関係でした。このような比較をするとき、色が濃い場合ほど、生態系機能は種数の減少に対して「感受性が高く (high sensitivity)」, 逆にいうと種間で代替性が低くて「冗長性が低い (low redundancy)」と表現

することができます。この言葉遣いを用いれば、90 年代の研究は、生態系機能の面から見た生物多様性は思ったほど冗長性が低くない、との結果を得たと言えます。人間が自然環境を改変してなんらかの開発を行うときに種多様性をごく少数まで低下させるような極端な自然破壊が常には想定されないとする、これは生物多様性が非常に大事だとは断言できない事態でした。実際、ミレニアム生態系評価でも、「生物多様性の初期低下は生態系機能に重大な影響を与えるかもしれない」という確度がそこまで高くない評価にとどまっています。

6. 多機能性評価の必要性

生物多様性の重要性は生態系機能によってのみ評価されるわけではないので、上記の結果がすなわち生物多様性の重要性の低評価につながるわけではないのですが、その後、生態学者は生態系機能の評価方法を改良することにしました。たとえば、Gamfeldt ら (2008) は生物群集が駆動する生態系機能が一つではなく同時に多数存在することに注目し「多機能性 (multifunctionality)」と名付けて新たな解析を行いました。その結果、複数の機能が同時に維持されなければならないとの条件は生物多様性の初期低下によってすぐに満たされなくなってしまうことが明らかになりました。つまり生態系の多機能性は、生物多様性の低下に対して感受性が高く、冗長性が低いことがわかったのです（図 2）。

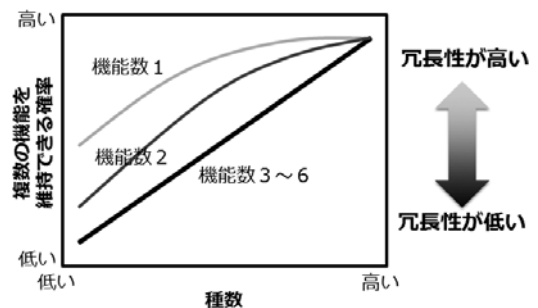


図 2 種数と生態系多機能性の関係
多くの機能を同時に維持する確率は種数が少しでも減少すると低下する

わたしはこの研究にヒントを得て、近畿大学の松井一彰氏と日本海洋開発機構の横川太一氏と新たな研究を始めることにしました。それを次節で紹介したいと思います。

7. 全ゲノム情報を用いた多機能性評価

Gamfeldt ら (2008) の研究はせいぜい機能数 5 程度に注目して多機能性を評価したものでしたが、私たちはもっと極端に多数の機能を評価することができないだろうかと考え、全ゲノム情報を使うことにしました。全ゲノム情報はヒトをはじめとして多くの生物で解読が進んでいますが、特に細菌や古細菌（合わせて原核生物と言いますが、簡単のため以下ではまとめて細菌と呼びます）では 2000 種を超える全ゲノム情報がすでに解読されています (<http://mbgd.genome.ad.jp/>)。私たちは細菌群集の担う多機能性を、細菌群集全体が持つ機能遺伝子の数で定義することにしました。これはかなり思い切った急進的なやり方と言えます。第 2 節で紹介したように遺伝子と生態系の間には多くの階層があり生態学者は一つ一つの階層を機構論的理解によって登っていく努力をこれまでしてきたわけですが、そのような中間層を飛ばして、遺伝子から一気に生態系能特性を評価しようと試みたことになります。

具体的にどのように機能遺伝子を数えるかという技術的な点については原著 (Miki et al. 2014) に譲り本解説では省略しますが、アイデアの核となるのは以下のような事実です。細菌は異なる種であっても進化的由来を共通とする類似した遺伝子がある程度共有しています（オーソログ遺伝子と言います）。したがって、細菌群集を構成する各細菌種間で、オーソログ遺伝子の共有の度合いが強ければ強いほど細菌種間での機能の類似性が高いことが予想され、生態系の多機能性の点からは冗長性がより高いということになります。つまり、ある種が群集からいなくなってもオーソログ遺伝子を共有する他種が同じような機能を発揮できるため、群集全体での機能は低下しにくいだろうと予測できるわけです。

この冗長性を定量化するため、細菌の全ゲノム情報が公開されているデータベース (MBGD) から多数の細菌の全ゲノム情報を収集し、それぞれの細菌の発見場所に応じて土壌細菌、海洋細菌などに分類して組み合わせ、疑似的に計算機上に土壌細菌群集、海洋細菌群集などを構成することができます。このように構成した「疑似」細菌群集においては、全オーソログ遺伝子数をカウントすることによりその細菌群集が持つ多機能性のポテンシャルとしての「ゲノム多機能性」を計算できます。このように計算機上に構成した疑似群集において種数をランダムに減少させるような「種絶滅シミュレーション」を行ない、種数減少後にゲノム多機能性を再び計算するという作業ステップを繰り返すことにより、図 3 のような、種数とゲノム多機能性の関係を示すグラフを描くことができます。

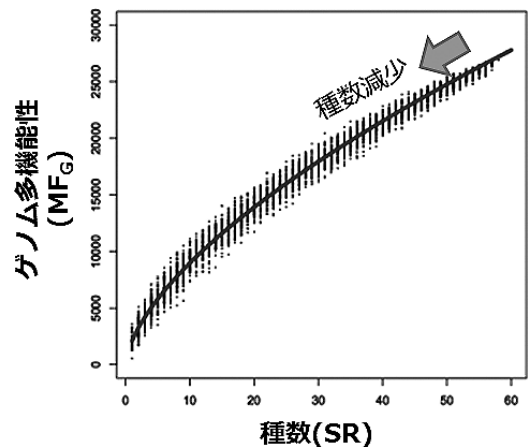


図 3 種数とゲノム多機能性の関係
種絶滅のシミュレーションとべき乗関数での近似

このとき、種数 (SR) が減っていくとゲノム多機能性 (MF_G) も低下していきますが、この二者の関係は以下のべき乗関数でよく近似できます。

$$MF_G = cSR^a$$

係数 c は一種の細菌が持つ多機能性の期待値、係数 a は、冗長性のパラメータ (a が大きいほど

冗長性が低い)と解釈することができます。

このような計算機実験によって細菌群集の冗長性が評価できるため、私たちは MBGD から約 500 種類の細菌・古細菌の全ゲノム情報をダウンロードし、細菌の生存環境ごとに疑似群集を作ってシミュレーションを繰り返し冗長性パラメータ a の値を調べました。その結果得られた a の値は 0.57 から 0.71 の間に収まることがわかりました。

この数値を用いれば「許容可能種数低下レベル」というものが予測できることになるのですがそれは次節で解説するとして、以上の結果について追加説明が必要なことが 1 点あります。全ゲノム情報という単なる遺伝子情報で細菌が駆動する生態系機能が予測できるのか、注意しなければなりません。言い換えると私たちが定義した「ゲノム多機能性」と細菌が駆動する有機物の分解機能などにちゃんと関連性はあるのか検討しなければならないことになります。この点についての詳細は省略しますが、多数の有機炭素基質に対する細菌の分解能を定量的に評価するキット (BIOLOG EcoPlate) を用いた培養実験 (Miki et al. 2018) による多機能性評価と、ゲノム多機能性とを比較することによって、ゲノム多機能性が実際の生態系機能にある程度予測可能であることを私たちは示しています。

8. 許容可能種数低下レベル

生物多様性はどの程度守る必要があるのでしょうか？もしも社会を構成する人が皆生物を愛する場合には、1 種たりとも絶滅は許してはならない、という合意を得ることができるかもしれません。しかし実際には人の関心ごとは多種多様であると同時に幸福な人生にとって必要なことも多種多様です。時には生物多様性を犠牲にしても人間の福祉を向上させる社会インフラを整備することはやむを得ないかもしれません。したがって、生物そのものの価値についてよりも生物が発揮する機能の価値についての方が、人々の合意の基本ラインとして、また人工的な社会インフラから得られる利益と比較可能な数値と

して、より妥当であると考えることができます (このような「機能万能主義」にはもちろん異論もあります)。

私たちが提案した $MF_G = cSR^a$ という非常に単純な関係式からもこの問題に答えることができるのではないかと考えています。すなわち、何種類の生物 (SR) を維持すべきかは、維持すべきレベルのゲノム多機能性 (MF_G) から予測できるのです。図 4 のようにゲノム多機能性の許容減少レベルを決めれば (これをどのように決めるかは全くの別問題で自然科学だけで決めることはできませんが)、逆算して種数の許容低下レベルを決めることができます。

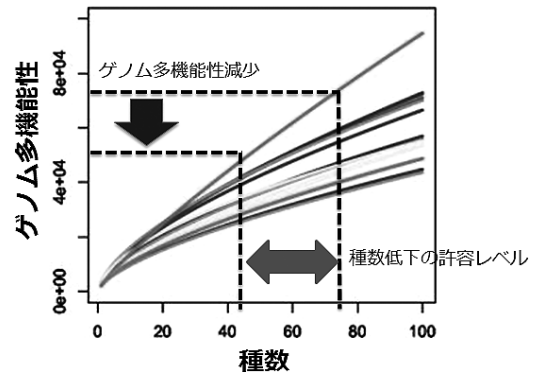


図 4 ゲノム多機能性の減少と種数低下の関係

この逆算の仕方は以下のような方程式で表すことができます。

$$x = 100 \left[1 - \left(1 - \frac{y}{100} \right)^{1/a} \right]$$

種数低下の
許容レベル(%)

ゲノム多機能性減少
の許容レベル(%)

種数低下許容レベルについての方程式

この方程式では、ゲノム多機能性減少の許容レベル $y\%$ から種数低下の許容レベル $x\%$ を計算可能となっています。

許容可能種数低下レベルは上の方程式を見ても分かるように冗長性 ($1/a$) に大きく依存することになります。わたしたちの研究から得られた値に近いところでいくつかの数値を用い、またゲノム多機能性減少の許容レベルを仮に 1%, 5%, 10% とおくと、以下の表のように種数の許容低下レベルを計算することができます。

ゲノム多機能性減少 の許容レベル(%)	種数低下の許容レベル(%)				
	exponent α				
	0.55	0.60	0.65	0.70	0.75
1.0	1.817	1.661	1.534	1.426	1.331
5.0	8.904	8.193	7.587	7.066	6.610
10.0	17.433	16.105	14.964	13.974	13.106

種数低下許容レベルについての計算例

この表によると種数の許容低下レベルにはある程度の幅がありますが、10% 未満の値になることが多いことが読み取れます。実際 BIOLOG EcoPlate を用いた多機能性評価実験では、20 種から構成される細菌群集と比べて 19 種から構成される細菌群集では（すなわち 5% の種数の低下で）、統計的に検出可能な多機能性の減少が見られました。このことは、2005 年のミレニアム生態系評価では確度のあまり高くなかった「生物多様性の初期低下は生態系機能に重大な影響を与える可能性」についての確度を高める成果だということもできます。

9. おわりに

本解説では、とくに 7, 8 節で定量生態学ともいうべき研究事例の一つを紹介しました。定量生態学あるいは定量生物学、などと言うと、「そもそも定量的でない生態学・生物学など存在するのか」との批判を聞くことも多いです。生態学・生物学においてはどんな研究であっても、ありとあらゆる結果は数値で「定量化」され、統計解析によって「定量的に評価」されているという意味においては定量的かもしれませんが、それだけで生物学が定量的だというのは無理があると私自身は考えます。生物学全

体は主語として大きすぎるので遠慮しますが、これまでの生態学は「A という要因は B という過程を促進する（あるいは抑制する）」といった、「定性的」に過ぎない原理（あるいは理論）であふれていると感じています。あるいは表現があいまいなせいで否定が難しい「預言」のようなものであるといってもいいかもしれません。分野外の科学者や一般の方が生態学の解説を聞いたとき、「風が吹けば桶屋が儲かる」ということわざの解説を聞いた時と変わらない印象を受けるかもしれません。定性的な原理が多く蓄積され分野としての成熟度が高くなった現在、より定量的に、何倍、何% 促進するのか、ちゃんと「予報」できるような学問に生まれ変わる時期なのではないかと考えています。「預言から予報へ」というスローガンを胸に、今後研究を進めていこうと考えています。

引用文献

- Chao A, Chiu C-H, Jost L (2014) Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity and Related Similarity/Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45 : 297-324
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR. (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89, 1223-1231.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and perspectives. Oxford Univ Press
- Millennium Ecosystem Assessment (MA) (2005) Ecosystem and human well-being : synthesis. Island Press, Washington, DC
- Miki T, Yokokawa T, Matsui K (2014) Biodiversity and multifunctionality in a microbial community : a novel theoretical approach to quantify functional redundancy. *Proceedings of The Royal Society B* vol.281 no.1776 20132498, 2014
- Miki T, Yokokawa T, Ke P-J, Hsieh IF, Hsieh C-h, Kume T, Yoneya K, Matsui K (2018) Statistical recipe for quantifying microbial functional diversity from EcoPlate metabolic profiling. *Ecological Research* 33 : 249-260.