

## 総説 (Review)

### 森林生態系における生物多様性と炭素蓄積

山下聡<sup>1)\*</sup>、岡部貴美子<sup>1)</sup>、佐藤保<sup>2)</sup>

### Biodiversity and carbon storage in forest ecosystems

Satoshi YAMASHITA<sup>1)\*</sup>, Kimiko OKABE<sup>1)</sup>, and Tamotsu SATO<sup>2)</sup>

#### Abstract

Recently, species diversity is diminishing rapidly and the decrease in species diversity would possibly lead deterioration of ecosystem services, such as carbon storage. This study thus considers relationships between biodiversity in forest ecosystems and carbon storage after reviewing findings from grassland ecosystem. In general, increases in biodiversity in an ecosystem will potentially facilitate ecosystem services by adding the functional traits of new species (complementary effect). On the other hand, plant organic matters in forest ecosystem form complex habitat architecture and provide woody debris to diverse living organisms. In grassland ecosystem, functional diversity in the plant community and plant species composition affect more largely carbon accumulation and carbon storage than species diversity itself do. In forest ecosystem, higher diversity of tree species and its mutualistic fungi promotes larger amount of above-ground biomass of plant, and this relationships is affected. Species composition is possibly more important to determine ecosystem services than species diversity itself as in the case of grassland ecosystem. On the other hand, relationships between biodiversity and carbon emissions from the decomposition process are not fully understood. The diversity of plant species in forest litter is not obviously related to the decomposition rate, and the relationships between the diversity of saprophytes and the decomposition rate vary. The relationships between biodiversity and ecosystem functions in forest ecosystems are not simple, but it is important to manage forest ecosystems and their biodiversity from the perspective of conservation, because a loss of biodiversity might result in changes in ecosystem processes mediated by changes in interspecific interaction. We have suggested the importance of developing monitoring methods to evaluate forest management for biodiversity and carbon storage, such as REDD+.

**Key words :** carbon emission, decomposition, ecosystem function, REDD+, species diversity

#### 要旨

近年、急速に生物多様性が減少しており、その影響が炭素蓄積等の生態系サービスに及ぶことが懸念されている。本総説では、森林の生物多様性と炭素蓄積の関係について、これまでの知見を整理した。生態系に含まれる生物多様性が増加すると、生物種が増えることで機能が増加し、その結果、生態系サービスが高まると考えられる(相補性効果)。光合成により固定された炭素は植物に蓄積され、森林の複雑な3次元構造や枯死木といった生息場所を供給することでほかの生物の多様性維持に貢献している。植物の多様性が炭素蓄積に及ぼす影響についてみると、草本生態系では草本の種多様性が、森林生態系では樹木とその共生菌の多様性が高いほど地上部現存量も増加することが示されている。しかし実際は種数の多寡自体よりも、種組成や機能群の多様性のほうが炭素吸収・蓄積機能に及ぼす影響が大きい可能性がわかってきた。一方、炭素排出過程である分解系では、枯死有機物中の植物種の多様性と分解速度の間や、分解者の多様性と分解速度の間には明確な関係がないようである。多様性の喪失は生物間相互作用の変化を介して生態系プロセスを変化させることから、森林生態系をセーフガードとして保全していくことが重要である。炭素蓄積の保全と森林の持続的利用を同時に管理することを目指す REDD+ のような枠組みの評価にあたっては、生物多様性も含めたモニタリング方法を開発していくことが必要である。

**キーワード：**生態系サービス、生態系プロセス、森林管理、種多様性、炭素排出、分解

原稿受付：平成 24 年 9 月 10 日 Received 10 September 2012 原稿受理：平成 25 年 1 月 11 日 Accepted 11 January 2013

1) 森林総合研究所森林昆虫研究領域 Department of Forest Entomology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) 森林総合研究所森林植生研究領域 Department of Forest Vegetation, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

\* 森林総合研究所森林昆虫研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里1 Department of Forest Entomology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan, e-mail: symsh@affrc.go.jp

## 1. はじめに

地球上には多様な生物が生息している。種の多様性についてみると、これまでに少なくとも 150 万種から 170 万種の生物が記載されており、未発見のものも含めると数千万種もの生物が生息していると推測されている (Ehrlich and Wilson 1991, Cracraft 2002, Padial and de la Riva 2006)。現在、これらの多様な生物種が急速に減少している。例えば、極めて多様な生物が生息している熱帯林では、将来的には 1 年間で千種に一種以上が絶滅していく可能性があるとして推定されており、この絶滅速度は有名な恐竜の大絶滅時代の値に対して千〜一万倍以上大きい (Pimm and Raven 2000, Dirzo and Raven 2003)。多様性を喪失する危険性が高いホットスポットが熱帯地域に集中している要因として、森林の土地利用変化の急速な進行が指摘されている (Myers et al. 2000, Sodih and Brook 2006)。人類の様々な活動による生態系への攪乱に対して前世紀から懸念が表明され (例えば、カーソン 1962, マイアース 1979)、生物多様性の保全の倫理的、経済的、生態学的根拠が示されてきた (ウィルソン 1992, プリマック・小堀 1997)。これらの根拠の中で最近よく支持されている考えは、生物多様性の喪失が生態系プロセスを介し、質的・量的インパクト (負のフィードバック) を人間社会に与えるというものである。

産業革命以後の人類の活動は、土地利用の大幅な変化や二酸化炭素などの温室効果ガス量の増加などを引き起こした。このような地球規模の生物地球化学的循環の変化による生物多様性の低下は、農林畜産物生産などの減少 (生態系サービスの低下) を招いたり、生態系における炭素・水循環の変化 (生態系プロセスの変化) を引き起こしたりすることで、直接的、間接的に人間活動に影響を及ぼすと考えられている (Chapin III et al. 2000, Hooper et al. 2005)。生物多様性、生態系プロセス、生態系サービス (Box 1)、そして人間

活動は互いに密接に関係しているのである (Fig.1)。本総説で扱う森林生態系は様々な生態系サービスを提供しており、その経済価値が評価されている (Pearce 2001, Thompson et al. 2011 など)。炭素の吸収および蓄積は森林生態系が提供する生態系サービスの一つであり (Box 2)、熱帯林の炭素吸収源としての価値は貨幣換算で 1 年間に約 900 億ドル以上といわれている (Pimentel et al. 1997)。森林生態系は生物多様性の宝庫であるが、人為活動が生物多様性の劣化を進行させており、その影響は炭素貯留にも及んでいるかもしれない。森林において炭素は様々な形態で貯留される。2006 年の IPCC ガイドラインによれば、森林において測定される炭素プールは地上部バイオマス、地下部バイオマス、枯死木、リター、土壌有機物の 5 つに分類される (IPCC 2006)。陸上生態系の植生に蓄積されている炭素のうち、約 8 割が森林生態系に蓄積されており (真常・小崎 2005)、森林の鉱質土壌中に蓄積された炭素量 (=土壌有機物量) は、バイオマスと枯死有機物として蓄積されている量の 2 倍以上と推定されている (Dixon et al. 1994, 袴田 2005)。このように陸域の炭素循環 (炭素の吸収、蓄積、排出による循環; Fig.2) における森林の重要性は明らかである。これまで、生物多様性の変化が生態系プロセスを介し、一次生産や他の生態系機能にどのような影響を与えるかに関する知見は、草地生態系や農地生態系などを中心に蓄積されてきた。一方で森林における炭素蓄積と生物群や生物多様性との関係には未解明な点が多い。しかしながら、森林生態系における生物多様性の劣化が炭素貯留に影響することが懸念されているため、現時点での知見を整理することで森林の生物多様性が炭素蓄積に与える影響について理解を深めることには意義がある。

このような背景から本稿では、森林における生物種の多様性と炭素蓄積の関係について、生物間相互作用

### Box 1. 生態系サービス

人類は様々な形で生態系から恩恵を受けており、それらは生態系サービスと呼ばれている。生態系サービスは、供給サービス、調節サービス、文化的サービス、そしてこれらを支える基盤サービスに分けることができる (MEA 2005)。供給サービスとは、生態系が生産し、人類が利用できる物質の供給のことを指す (農林畜産物や漁獲物など)。調節サービスとは、生態系プロセスの制御により得られる利益、すなわち生態系が環境を形成することによりつくられる利益を指す (水質の浄化や農地生態系における送粉効率の増加や害虫の天敵制御など)。また、文化サービスとは、生態系から得られる非物質的利益のことをさす (自然物に基づいた民族のデザインや言葉、エコツーリズムなど)。そしてこれらのサービスを供給する基盤となる生態系機能が基盤サービスである。生態系サービスは、直接的に生物多様性が寄与する場合もあれば、間接的に寄与する場合もある。たとえば、一次生産は、物質移動や生物間の関係などの物理的、生物的過程 (生態系プロセス) を経て発揮される生態系が持つ機能 (生態系機能) であり、多様性が関与しうる。このようなサービスによって人類の経済活動や健康が維持されていると考えられ、経済評価も行われている (Kumar and Muradian 2009)。

生物多様性と生態系サービスについて注意する点は、1) 必ずしも生物多様性と生態系サービスの関係が直線的な相関関係にあるとは限らないこと (同じサービスを提供する種が複数いる場合は、5 種で 5 倍のはたらきになるとは限らないことなど)、2) 種の多様性との関係が低いサービスがあること、3) あるサービスの提供者が人に害を与えること (ディサービス: 例えばスズメバチは害虫の天敵だが、人を刺す)、4) 生態系サービス同士にトレードオフがありうることである。例えば、成長速度の高い樹種のみからなる人工林では、高い炭素吸収・蓄積機能は期待できるが、送粉サービスは期待できないかもしれない (Taki et al., 2011)。

### Box 2. 二酸化炭素吸収

木本植物は主要な温室効果ガスである二酸化炭素を吸収し、炭素源を長期間固定する。植物群落が単位面積当たり時間当たりに獲得する総炭素量は純一次生産量 (Net Primary Production) と呼ばれ、総一次生産量 (Gross Primary Production: 光合成生産物の総量) から呼吸量を引いた値である。純一次生産量のうち、40 ~ 70% は新規に生産された植物体が蓄積するが、残りの 20 ~ 40% は根からの浸出物として、1 ~ 40% は枯死や被食などによって、そして 0 ~ 5% は揮発性物質として失う (排出する) と考えられている (Chapin III et al., 2002)。



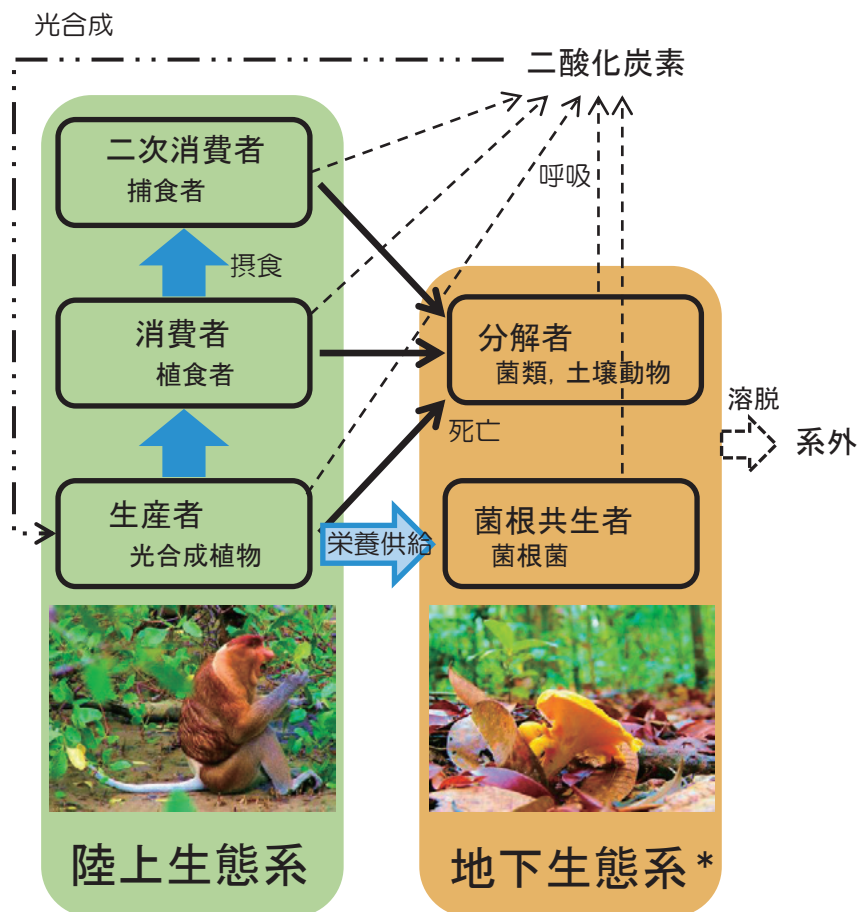


Fig. 2. 森林における陸上生態系と地下生態系における炭素の流れ (炭素循環)  
加賀田 (2008) の図を加筆し改変した。  
\* 地下生態系には地表も含む。

ッチ効果と次に説明する促進効果は、生物多様性が生態系機能の向上に及ぼす本質的なメカニズムと認識されており、両者を併せて相補性効果と呼ぶ (Loreau et al. 2001, 宮下ら 2012)。促進効果とは、ある種がいることで別種も資源を利用できるようになった結果、より高い機能が発揮されるというメカニズムである。また、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增加するという選択効果と呼ばれるメカニズムもある (Aarssen 1997, Doak et al. 1998, 宮下ら 2012)。

このようなメカニズムの解明によって、生態系に含まれる種数を増やすことが重要なのか (選択効果を重視)、生物間相互作用を重視し生物の群集組成に注目すべきなのか (相補性効果を重視) といった管理手法の開発に重要な知見が得られると考える。ヨーロッパで広域に行われた草本植物の多様性とバイオマスの関係を調べた実験では、選択効果は全体としてはほとんど影響を与えていなかったのに対して、相補性効果は全体としてほぼ正の影響を及ぼしていた (Loreau and Hector 2001)。また、Cardinale et al. (2007) は 44 例

の実験結果を解析し、相補性効果は選択効果と同じかそれ以上に寄与し、実験期間が長ければ長いほど相補性効果の寄与が高まることを示した。いずれのメカニズムでも時間的に効果の強さが変化することがあり、生物多様性と生態系機能の関係については短期的なスケールよりも長期的なスケールで評価する方が妥当と考えられている (宮下ら 2012)。森林施業においてどちらの効果をより重視すべきかについては、生物多様性と生態系機能の研究は定量的なデータが少なく、また長期継続調査も少ないことから、発展段階にあるといえる。

### 3. 蓄積された炭素が支える生物の多様性

森林生態系では、植物が生産する有機物は他の生物によってほとんど餌として利用されないが、住み場所として重要であるという特徴をもつ (武田 1992)。樹高が 60m を超えるような超高木をもつ熱帯雨林から我々の周囲の森林にいたるまで、植物が作り出す複雑な三次元構造は生物に多様なハビタットを供給している (Fig.3)。また樹木は枯死後も長期間にわたって、コケや腐朽菌類、昆虫などによって利用される。本章

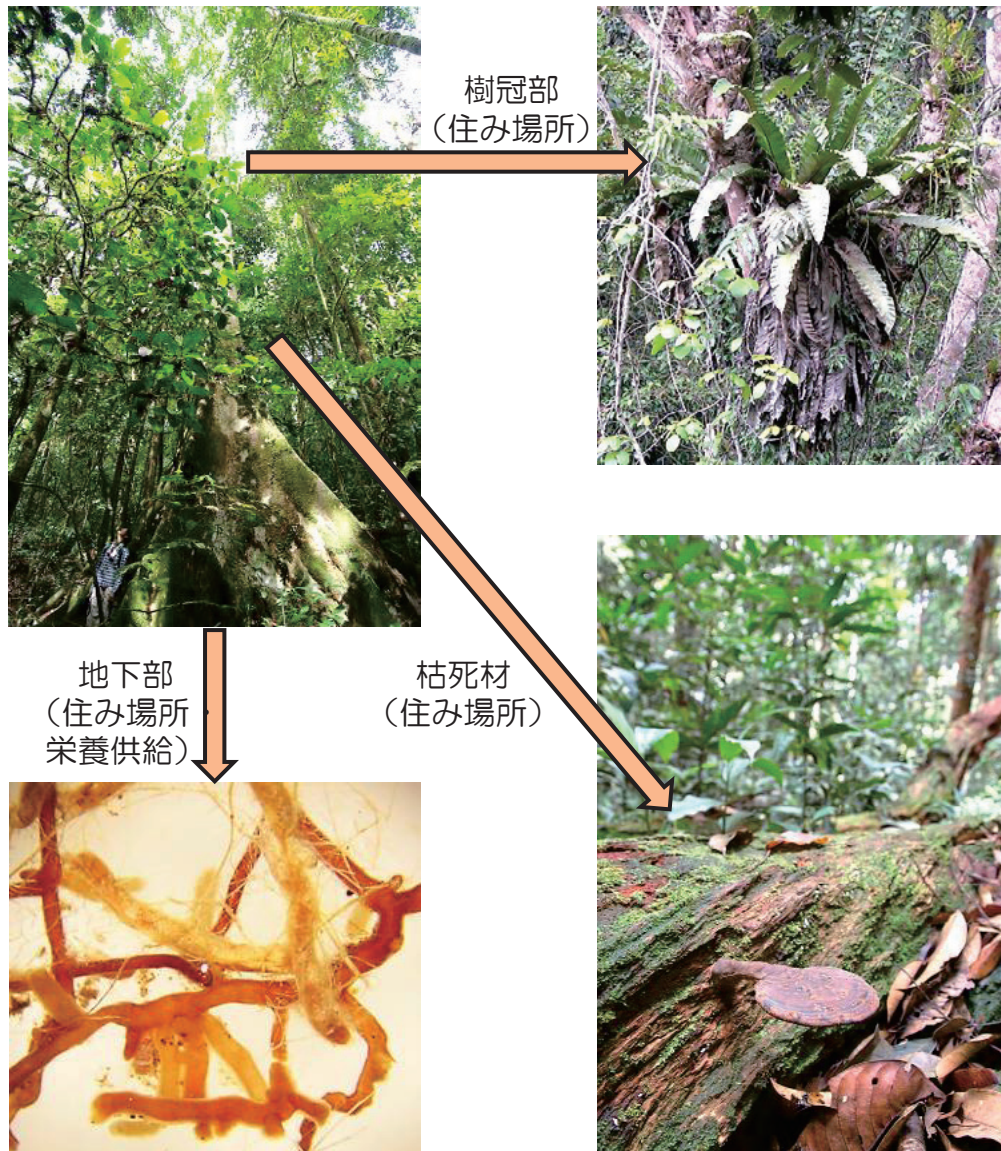


Fig. 3. 植物が他の生物に提供するハビタット  
森林において樹木は3次元構造を形成し(左上)、樹冠部を着生植物などに利用される(右上)。地下部では根と菌が一体となった構造である菌根を形成している(左下)。樹木個体が死亡した後は、菌類や蘚苔類によって利用される。

では、森林において1) 生木、2) 粗大枯死材、3) 堆積有機物と土壌圏がどのように生物多様性を支えているかを述べる。

### 3-1. 生木の構造と地上部の生物の多様性

地球上には単一の樹種からなる森林から、1ha中に300種以上の木本植物が共存する極めて多様性の高い森林まで(ホイットモア 1990)、様々な森林が存在する。これらの森林を構成する樹木は、光エネルギーを取り入れるために他の樹木個体よりも高い位置に葉を形成したり、木漏れ日を効率よく得るために葉を水平方向へ展開したりと、種ごとに様々な戦略を持っている。樹木の最大樹高は種によって異なることから、樹種が豊富な森林では複雑な階層構造を持つこと

が期待される。最も階層構造が発達している熱帯雨林では、林床植物、低木、亜高木、高木、超高木などが幾重にも層をなしている。このため林内に微気候などわずかな環境の差異が生じ、昆虫(Kato et al. 1995 など)や小型節足動物(Walter and Behan-Pelletier 1999, Karasawa and Hijii 2008)、哺乳類(Vieira and Monteiro-Filho 2003)などの群集に垂直的な階層構造が認められる。階層構造が複雑化するに従い、そこに生息する生物の多様性も増加する(MacArthur and MacArthur 1961, MacArthur et al. 1966, 石井 2011)。また森林構造の複雑性と生物多様性の関係が、森林の総一次生産量(光合成産物の総量)の多寡によって変化する例が示されている(Verschuyt et al. 2008)。

頑強な樹幹は他の生物が直接的に利用する生息場所

(ハビタット)を提供している。例えば枝分かれした部分などには落葉の分解物などが蓄積することがあり、これを利用するササラダニなどの土壌動物が認められる。このような樹幹の途中に生息する土壌動物には土壌中には認められないものが含まれることから、樹上のハビタットが森林の生物多様性を高めているといえる (Karasawa and Hijii 2006)。また着生植物の一つである地衣類はカナダにおけるカリブーなど希少種や絶滅が心配される動物にとって重要な餌資源であるが、これらを維持するためには複雑な階層を持つ老齢林の保全が必要であるが明らかになっている (Servheen and Lyon 1989, Esseen et al. 1996)。

### 3-2. 粗大枯死材を利用する生物の多様性

土壌表層部の枯死有機物はリターと呼ばれるが、そのうちの枯死木や根株などとりわけ大型のものは粗大枯死材と呼ばれる。生立木の樹幹は大量のバイオマスを有するが、様々な防御物質を持つため、樹幹を栄養源として利用しようとする生物にとって容易に利用できる資源ではない。また、難分解性の物質により構成されており、栄養源として利用できる生物は一部である。しかし折れたり根から倒れたりして枝や幹が枯死し防御機構が働かなくなると、これらの粗大枯死材はコケ類、木材腐朽菌類、材食性昆虫などの多様な生物によって利用されるようになる (Elton 1966, Siitonen 2001, Siitonen et al. 2001, Stokland et al. 2012)。木材腐朽菌では、単木レベルでは材のサイズや樹種、腐朽段階が (Heilmann-Clausen et al. 2005, Yamashita et al. 2010)、林分レベルでは植生や粗大枯死材の量が (Hattori 2005, Junninen et al. 2006, Yamashita et al. 2008)、群集の種構成や多様性と関係し、しばしば粗大枯死材のサイズや量と木材腐朽菌の多様性との間には正の相関関係が検出されている。材の腐朽の進行の程度は木材腐朽菌 (Fukasawa et al. 2009) 以外にも、蘚苔類や節足動物などに影響を及ぼしている (Bunnell and Houde 2010)。各分類群の中でも木材の分解に対する反応は機能群によって異なり、節足動物では材が分解されるに従い木材食昆虫の優占度が減少し、菌食性昆虫や腐食性昆虫、これらの寄生者の優占度が増加したことが報告されている (Vanderwel et al. 2006)。粗大枯死材の量だけでなく腐朽の進行度合いなどの質もまたそれを利用する生物群集に影響を及ぼしているため、林分レベルでは粗大枯死材のサイズや質の変異に富んだ森林でこれらを利用する生物の多様性も維持されると考えられている (Lonsdale et al. 2008)。

さらに粗大枯死材を利用する生物は他の生物によっても利用される。例えば、菌類の子実体は様々な生物によって利用されるが (Yamashita and Hijii 2003)、多孔菌類の子実体 (いわゆるサルノコシカケ類) では日本から 200 種以上の甲虫が報告されている (説

田 1993)。さらに菌食性のダニ類 (Okabe and Amano 1992, 1993) や昆虫の寄生者 (Yorozuya 2006) も含めると複雑な食物網を構成する多様な生物が木材遺体に依存していることになる。立枯れ木や大径木の枯死部 (樹洞など)、根株などは、様々な生物に餌のみならず巣場所を提供する (Harmon et al. 1986, Hodge and Peterken 1998, Kotaka and Matsuoka 2002 など)。たとえば北米ではククイムシによる樹木の大量枯死によって餌や巣場所が増加して鳥の多様性が増加したが、その後定期的な資源供給がなかったため、一気に減少に転じた (Martin et al. 2006)。

粗大枯死材に依存する生物には大径木などの特定のサイズや腐朽段階の粗大枯死材を必要とする生物もあり、これらは近年老齢林の減少に伴う個体数の減少や地域的絶滅が懸念されている (Kouki et al. 2001, Siitonen et al. 2001)。このような特性を持つ生物の多様性を維持するうえでは、森林内に多様な木材遺体を残すだけでなく、景観レベルでの粗大枯死材供給源 (老齢林など) の連結性も考慮する必要がある (McGee et al. 1999, Jonsson 2000, Komonen et al. 2000)。

### 3-3. 堆積有機物と土壌圏における生物の多様性

森林の土壌には落葉や落枝などの枯死有機物が大量に存在しており、3m 深までにある全炭素量の約半分が、粗大枯死材も含めた表層 1m までに存在している (Jobbágy and Jackson 2000)。落葉落枝などが供給される速度は森林によって異なり、亜寒帯常緑針葉樹林で記録された 2.43Mg/ha/yr から熱帯季節林の 9.45Mg/ha/yr まで幅がある (米田 2012)。土壌中には例えば温帯では、1m<sup>2</sup> の森林土壌に 1000 種を超える無脊椎動物が生息し、その 1g 中には 4000 種以上のバクテリアと 2000 種程度の菌類が生息しているといわれている (Decaëns 2010)。これらの生物の多くは枯れ枝や小枝などの木材遺体を分解している。落葉落枝は、ミミズなどの大型土壌動物やダニ、トビムシなどの中型土壌動物による破碎作用を受けたのち、菌類に分解されて無機物に変化する (無機化)。毒性の高い物質に対する分解作用は、工業的な (無生物的な) 分解よりも、生物を介した場合の方が毒性の低い化合物になる傾向があるといわれており、生物分解は重要な生態系サービスである (Pimentel et al. 1997)。

森林の土壌は落葉落枝などが堆積した有機物層 (リター層、Litter layer; F 層 = 腐葉層、Fermentation layer; H 層 = 腐植層、Humus layer に分けられる) と、岩石などが風化してできた鉱質土層に二分され、土壌の垂直構造はトビムシ (Takeda 1987) やミミズ (Tsukamoto and Sabang 2006) といった土壌動物の空間分布様式と密接に関係している。植物群集は落葉落枝の質や量、供給量の季節的な変動パターンなどを介して土壌動物相に影響を与える。植物群集が土壌動物

群集に対して影響を及ぼすメカニズムについては今のところよくわかっておらず、植物群集による生息地の構造的な改変の影響と生産性やストレス等の変化を介した影響とを分離する必要があるとの指摘がある (Decaëns 2010)。また植物の群集構造によって多様性だけでなく、植食者、捕食者、分解者などの土壤動物の機能群の構成も変化する (Hasegawa et al. 2006, Eisenhauer et al. 2011a)。さらには土壤中に生息している動物が植物の根を摂食することで特定の植物が優占的になることを抑制し、植物群集内の均衡度を高めるといった地上部への影響も報告されている (De Deyn et al. 2003)。

#### 4. 生物の多様性が炭素循環に与える影響

森林は炭素を吸収し蓄積する吸収源 (カーボンシンク carbon sink) としての機能と、炭素を放出する排出源 (カーボンソース carbon source) としての機能を併せ持つ。炭素吸収能は、純一次生産効率で評価することができる。生態系において有機物を生産する植物 (生産者と呼ばれる) の多様性と物質循環に関する機能との関係については多くの研究が行われてきた。陸域だけでなく、水域なども含めた全生態系を概観すると、1) 生態系内に含まれる種数が減るほど、生産者の

現存量が減少する、2) 生産者の多様性が増加するに従って分解速度が増加する、3) 時空間的スケールの増加に伴い生物多様性の効果が増加する、ことが明らかになっている (Cardinale et al. 2011, Table1)。本章では、森林生態系において生物の種多様性が炭素循環とどのような関係にあるのかについて、炭素の吸収と蓄積、放出過程にわけてまとめる。

#### 4-1. 炭素吸収および蓄積における植物および菌の多様性の効果

植物は光合成によって二酸化炭素を固定するが、その能力は個々の植物によって異なる。従ってある植林地の二酸化炭素吸収効率を最大化しようとした場合、成長速度の速い種を1~2種を選んで植栽することが最も効率的に思える。このような植物の多様性と炭素吸収および蓄積 (純一次生産量および現存量が指標として用いられる) に関する仮説は、操作実験や測定が行いやすい草本生態系を中心に検証されてきた。また、森林は皆伐後、一時的に草地群集になるため、草本生態系の動態を理解しておくことは土地利用管理の点からも極めて重要である。そこで本節では、主として草地生態系で行われた研究例を先に紹介し、次いで森林生態系で行われた研究について紹介していく。

Table1 これまでに検証されてきた生物多様性と炭素循環に関する生態系プロセスの関係についての仮説

| 検証されてきた仮説                            | 支持の有無と強さ |
|--------------------------------------|----------|
| 生産者の多様性はどのように生態系の効率と生産力に影響するのか？      |          |
| すべての種の損失は生産者の現存量を減少させる               | 強い支持     |
| すべての種の損失は一次生産者による無機栄養を吸収する効率を低下させる   | 強い支持     |
| すべての種の損失は一次生産速度を減少させる                | 弱い支持     |
| 多様性の影響は空間的にはより広く、時間的にはより長いほど影響が強いのか？ |          |
| 多様性の効果は実験期間が長くなるに従い増加する              | 強い支持     |
| 多様性の効果は空間的スケールが広くなるに従い増加する           | 支持       |
| 一次生産者の多様性はリター分解に影響を及ぼすのか？            |          |
| 一次生産者の多様性が増加するに従い分解速度が増加する           | 弱い支持     |

Cardinale et al., 2011 より一部抜粋した。森林以外の生態系 (湖沼、草地など) も含む。

草地に関しては概ね植物種数が豊富であるほど炭素吸収・蓄積の機能が高いという測定結果が得られている (Tilman et al. 1996, Flombaum and Sala 2008)。パタゴニアの草原 (ステップ) での測定結果では、植物種の多様性が高いほど炭素吸収能が高かった (地上部の純一次生産量が増加) (Flombaum and Sala 2008)。この関係は、植物を植えた操作実験区の間では種多様性の高い実験区で、実験区と自然植生ではより種多様性の高い自然植生で、それぞれ炭素吸収能が高かった。植物の種数が豊富であるとニッチ効果や促進効果といった相補性効果が働き、炭素吸収が高まったと考えられる。それに加えて実験区を含む人工的な生態系では、植栽される植物が地域の環境に適応していなかったことや、ニッチ効果が現れるにはある程度長い時間経過が必要であるといった要因によって、自然生態系よりも生産性が低かった可能性が示唆されている。

限られた植物種を用いた野外での操作実験では、植物の種数が多いほど植被率や地上部バイオマスが上昇し相補性効果が示唆されたほか、光合成能力が高い C4 植物や窒素利用効率が高いマメ科植物を群集に加える実験によって、無機物を利用する方法の多様性の重要性も示唆されている (Tilman et al. 1996, 1997)。植物種数と炭素吸収・蓄積機能に正の相関が見られるメカニズムについては、選択効果については不明確であるものの相補性効果は概ね支持されている (Hector et al. 1999, Loreau and Hector 2001)。野外実験では用いられる種数が少ないことや限られた地域での結果であることといった制限はあるが、種数の多寡それ自体よりも、植物群集内の機能群の多様性や、種組成のほうに炭素吸収・蓄積機能に及ぼす影響が大きいことがわかってきた (Hooper and Vitousek 1997, Hector et al. 1999, Díaz and Cabido 2001, Petchey and Gaston 2002)。

ここまでは地上部バイオマスに着目してきたが、植物は地下部にも根として炭素を蓄積している。そこで引き続き草本生態系における植物種の多様性と地下部の炭素蓄積の関係をみていくことにする。草本群集では、地上部現存量の場合と同様に、植物の種多様性は地下部の有機物量とも正の相関があるといわれている (Tilman et al. 2002)。また、Fornara & Tilman (2008) が 12 年間にわたって行った実験では、種多様性そのものに加え、植物の種構成、特にマメ科の存在が地下部現存量に影響していることが明らかになった。しかしながら、植物の多様性の影響の強さは地域によって異なることが指摘されているだけでなく (Spehn et al. 2005)、植物の多様性は根のバイオマスや土壌動物の密度などに影響していないという報告もあり (Gastine et al. 2003)、必ずしも明確な結論が得られていない。なお、土壌中の有機物由来の炭素量に対しては、植物の種数や種構成が関係するとした研究結果があるが

(Steinbeiss et al. 2008, De Deyn et al. 2009)、草本群集から木本群集までを含んだ研究では、リターの CN 比や根の現存量がどの程度あるかの方が地上部の植物の種数よりも重要であるとした研究結果もある (Zhang et al. 2011)。このように地下部に蓄積された炭素量に対して植物の多様性がどのような役割を果たしているかについては明確な結論が得られていない。

このように草本生態系では種組成がすくなくとも地上部の炭素吸収と蓄積に大きな影響を及ぼすことが示されつつあるが、森林生態系ではどうだろうか。森林は他の植生タイプと異なり、バイオマスが地上部に集中している場合が多い。例えば、地上部現存量が現存量全体に占める割合をみると、ツンドラでは 13%、温帯の草原では 21% と低い値をとるが、熱帯林では 75-84%、温帯林では 81-85% 程度と高い値をとる (Jobbágy and Jackson 2000)。そこで草本生態系と同様に、地上部現存量、地下部現存量の順に植物の多様性との関係をみることにする。樹木の種の豊富さと炭素貯留量との間には、正の相関があると考えられている (Thompson et al. 2009)。Kale and Roy (2012) はインド中央部にある混交林など 2 種から 19 種の植物を含む自然林 29 カ所で木本植物の種多様性と純一次生産量の関係を調べ、種多様性と純一次生産量の正の相関を明らかにした。さらにマメ科植物であるアセンヤクノキ *Acacia catechu* を含む優占種 4 種はバイオマスの増加量の 65% を占めており、他の成長速度の速い植物の存在とともに純一次生産量を増加させていた。このように種組成が純一次生産量を増大させるためには重要であると筆者らは述べている。また人工林では、樹種が単一よりも樹種数が多い方が収量や胸高直径が増加したという報告がある (Erskine et al. 2006, Piotto 2008, Ruiz-Jaen and Potvin 2011)。このうち、14 の研究事例に対してメタ解析を行った Piotto (2008) は、窒素固定植物による促進効果の影響が重要であることを指摘している。

このようなサイトレベルの研究からは、森林生態系においても植物の種多様性と純一次生産量の間には正の相関関係が報告される一方、複数の地域で反応を比較した研究からは植物の種多様性と純一次生産量の間の関係は気温が低い地域では負の相関関係に、ある程度的高温となる地域では正の関係になることが報告されている (Costanza et al. 2007)。サイトスケールと地域スケールでは必ずしも同じ結果ではなかったことから、空間スケールの取り扱いには注意が必要である。植物群集の空間的な変異はたとえ狭いスケールでも影響が大きいことがあり、パナマの San Lorenzo 国立公園内の野外調査では、種数だけでなく林内の空間構造も地上部現存量の増加に影響していた (Ruiz-Jaen and Potvin 2010)。また同じくパナマの森林では、種数の増加に伴う現存量の増加は人工林では検出されたが、

原生林では明確ではなかった (Ruiz-Jaen and Potvin 2011)。このような森林タイプ間の差は、原生林では常に種数が余剰にあるため種数による差が検出しにくいことのほかに、調査が行われた人工林では原生林に比べて窒素濃度が低かったため窒素固定を行う植物の多様性の効果が検出されやすかったことも原因であろうと指摘されている。また、森林を構成する樹木は種ごとの現存量の差が著しく (Kirby and Potvin 2007)、現存量増加への貢献は樹種による違いが大きいため、樹木の種多様性を増加させることで得られる効果は一般化しにくい。そのため、補植による多様性増加 (enrichment planting) が炭素貯留を増加させる効果については、必ずしも期待できるわけではないことに留意すべきである。樹木種絶滅シナリオに基づくシミュレーションからも、熱帯の炭素蓄積における種構成の重要性が示唆されている (Bunker et al. 2005)。種構成の効果は、攪乱後に形成された森林でも認められている。Wardle et al (2012) は、植物の種構成と攪乱後の年数が地上部、地下部のいずれの炭素蓄積量にも影響を及ぼしていることを示し、攪乱後の時間経過とともに、炭素を保持していく特性の強い種が増えたためにバイオマスも変化したものと説明している。なお彼らの研究では、種数は地下部および生態系全体の炭素蓄積量とは正の相関を示したが、地上部現存量とは負の相関を示した。その要因としては、土壤の肥沃さが関係しているものとされている。種数と地上部現存量との間に正の相関が見られない場合の理由としてはこのほかにも、相互関係が線形ではなく一山型などの反応を示すこと、植物の炭素吸収能の差異などが考えられている (Waide et al. 1999, Mittlebach et al. 2001)。このように森林生態系では種多様性よりも種組成の方がより重要である可能性が指摘されつつあるが、研究例が少ないため結論を出すのは早計と考える。

ここまでは植物の多様性と炭素蓄積の関係をみてきたが、地下部では、植物と相利関係にある生物の多様性もまた、植物の地上部現存量に影響を及ぼすと考えられる。菌根菌やある種のバクテリアは、窒素やリンといった植物の成長に必須な物質を供給することで植物バイオマスの増加を促進するが、このような生物は土壤中で高い種の多様性を示す (Hobbie and Hobbie 2006, van der Heijden et al. 2008, Yamashita et al. 2012)。菌根菌の種多様性の増加に対して、根の現存量の増加と枝の現存量の減少が同時に起こり全体として現存量は変化しなかったという報告もあるが (Baxter and Dighton 2001)、地下部や地上部の現存量が増加した例も多く報告されている (van der Heijden et al. 1998, Maherali and Klironomos 2007, Wagg et al. 2011)。これは菌の種数が増加するにしたがって、効率的に養分吸収が行われたためと考えられる。全体的に見ると、菌根菌の多様性が植物の地上部現存量に及

ぼすメカニズムとして、選択効果と相補性効果の両方が働いていることがわかっている (Wagg et al. 2011)。しかし菌類も植物と同様に機能とその程度が種によって異なる上、同一種内でも菌株ごとに養分吸収効率や菌糸成長量の変異が大きいため、実験に用いた菌株の種類によって結果が異なる可能性があることに留意しておく必要がある (Munkvold et al. 2004)。

地下部に棲息する生物はそれ自体がある程度炭素貯留に貢献している。すなわち菌根菌は植物バイオマスに影響を与えるだけでなく、菌糸体そのものが土壤有機物として地下部に貯蔵される。植物の根における主要な菌根菌である AM 菌根菌の菌体量は、土壤中の炭素量の約 4 – 5% にあたると考えられており (Rilling et al. 2001)、物質循環だけでなく炭素蓄積においても森林生態系で重要な役割を果たしている (Rilling 2004)。土壤中の菌類の多様性が増加するにしたがって、土壤有機物の分解速度は増加し、菌糸体量も増加することが実験的に示されている (Setälä and McLean 2004)。

#### 4 – 2. 炭素放出における生物多様性の役割

湿潤な環境下にある十分に林齢の高い森林で蓄積された有機物が 95% 分解されるまでに要する時間は、熱帯多雨林では 6 年から 30 年、温帯照葉樹林では 33 年から 95 年、温帯落葉広葉樹林では 50 ~ 150 年、そして亜寒帯常緑針葉樹林では 100 年から 300 年程度とされる (依田 1971)。枯死有機物はミミズやダニ、昆虫といった土壤動物による破碎作用を受けたのち、菌類やバクテリアにより更に無機物にまで分解される (菱 2012)。この生物による分解過程を腐食連鎖系と呼ぶ。粗大枯死材は腐朽材食性昆虫などが一部を破碎し、主に木材腐朽菌が分解を担う。木本植物の体はセルロース、ヘミセルロース、リグニンといった難分解性の物質で構成されている。セルロースとヘミセルロースは多糖類の重合体、リグニンはフェノール化合物の重合体であり、これらは菌類やバクテリアによって分解される。そのため腐食連鎖系において菌類やバクテリアは主要な役割を担っているといえる。森林生態系においては、一次生産物の 90% 近くは植食者などに利用されることなく、腐食連鎖系へ直接加わるため (Cebrian 1999)、分解者の機能を理解しておくことは炭素放出の過程を理解するうえで重要である。

分解系における生物多様性と炭素放出の関係は、炭素蓄積の場合と比べ、より複雑である。そこで枯死有機物の多様性、分解者である動物と菌類の多様性、生きた植物の多様性 (分解に関わる土壤中の化学物質を利用したり排出したりする) に分けて概説する。リターに含まれる枯死有機物、とくに植物遺体の種の多様性と分解速度の間には、明確な定量的関係が検出されていない (Naeem et al. 1994, 1995, Wardle et al. 1997,

Mikola and Setälä 1998, Hector et al. 2000, Spehn et al. 2005, Srivastava et al. 2009)。これは地域による気温などの気象条件や分解者群集の違い、植物種間での化学成分の違いなどの生物的・非生物的な多数の要因が複雑に関わるためと推測される (Madritch and Cardinale 2007)。たとえばヤスデやミミズなど摂食量の大きい生物が生態系内にいる／いないが、直接的にあるいは菌類を通して間接的に分解速度に大きな影響を与える (Hättenschwiler and Gasser 2005, Hättenschwiler et al. 2005)。また、基質である有機物の多様性に対して分解者群集は 4～6 年遅れて反応することも、影響の検出を困難にしていると考えられる (Eisenhauer et al. 2011b)。

分解者の多様性については腐朽菌類の多様性が増加するに従って、分解速度も増加する例 (Dobranic and Zak 1999, Setälä and McLean 2004)、分解速度は減少する例 (Fukami et al. 2010)、変化しない例 (Dang et al. 2005) がそれぞれ知られている。それぞれの結果については実験手法、群集の種組成、初期に定着する菌の種類など様々な要因が考えられるが、種数が増加するに従って相補性効果という正の影響だけでなく、生物間の競争による負の影響も顕在化すると考えられる (Hättenschwiler et al. 2005, Casula et al. 2006, Fukami et al. 2010)。土壌動物でも種の多様性が増加するにしたがって分解速度が増加することもあれば、そのような関係が認められないこともあり、菌類と同様の要因が関わると考えられる (Heneghan et al. 1999, Irmiler 2000)。土壌動物は分解に対して重要な役割を果たしているが、リターの質の違い、微生物との相互関係や温度の影響を強く受けることから分解速度の違いを土壌動物の多様性だけで説明することは難しいだろう (Gartner and Cardon 2004, Wall et al. 2008, Powers et al. 2009)。

生態系内の生きた植物の多様性が有機物の分解に及ぼす影響も明確ではない (Naeem et al. 1994, Hector et al. 2000, Spehn et al. 2005, Scherer-Lorenzen 2008)。植物の多様性に対して土壌動物は単純な反応は示さないようである。このことは土壌生態系では広食性の種や雑食性の種が極めて多いことや、間接的な生物間相互作用が卓越しているために、多様性の効果が表れにくいと考えられている (Setälä 2002, Milcu et al. 2006)。一方で、植物の多様性は植物の生産量の増加を介して土壌中の微生物による分解活動を活性化させることが報告されている (Zak et al. 2003)。植物バイオマスが増加するに従い、土壌水分や pH が変化することで微生物相が変化するというメカニズムが検討されたものの明確には支持されず、リター供給量が増えることが主たる要因と考えられた (Zak et al. 2003)。アマゾンで行われた研究では、リター分解がリターを

供給する樹木の長期的な生存期間によって左右されており、ある特定の樹木が長期間にわたってリターを供給することで、特定の形質をもったリターに適した分解者群集になるような選択圧をかけているとみなされている (Barantal et al. 2011)。このことから、分解プロセスへの影響でも長期的な効果を検討する必要性がある事を示している。

生物分解は、最終的に炭素を大気中に放出する過程である。実験環境下では土壌中の菌の多様性は 10 種前後が閾値となって、二酸化炭素放出量を増加から安定へと変化させるらしい (Setälä and McLean 2004, Nielsen et al. 2011)。土壌中の生物多様性はこれよりも極めて高いが、分解における種組成の重要性が明らかになっているように (Giebelmann et al. 2010, Barantal et al. 2011)、野外では炭素循環において重要な働きをする種が消失するような種構成の変化が、炭素循環に大きな影響を与えるだろう (Allison and Martiny 2008, Parker 2010, Nielsen et al. 2011)。

## 5. 生物多様性と炭素蓄積のモニタリングと今後の展望

ここまで生物多様性が炭素蓄積とどのような関係にあるかについてみてきたが、林分や地域といった比較的小さな空間スケールにおいては、炭素蓄積に対して、種の多様性だけでなく種構成や生物以外の要因も関係していることがわかってきた。空間スケールを全球レベルまで広げると、純一次生産効率はアマゾン、アフリカ中央部、東南アジア島嶼部を中心とした熱帯林で高い (Melillo et al. 1993, Huston and Wolverton 2009, Beer et al. 2010)。熱帯林は呼吸や分解による炭素の放出量も大きく、生物多様性も炭素貯留機能も高い森林といえる (Lal 2005, Strassburg et al. 2010, Malhi 2012)。熱帯林の急激な減少に対しては、様々な対策が考案されてきた (Achard et al. 2002, Niessen et al. 2002, Santilli et al. 2005 など)。炭素貯留の観点からは、開発途上国の森林減少や劣化による温室効果ガスの排出削減への取り組みを経済的に支援する REDD (Reducing Emissions from Deforestation and forest Degradation) プログラムがあるが (松本 2010, 百村・横田 2010)、現在このプログラムは REDD+ として拡張されている。REDD+ とは森林減少・劣化の抑制に「森林保全、持続可能な森林経営および森林炭素蓄積の増加」が加えられたもので、生物多様性を含む環境や社会・経済への悪影響の予防と望ましい影響を増大させるための政策・施策 (セーフガード) を促進・支援することを目的とする (UNEP 2012)。国連環境計画－世界自然保護モニタリングセンターは 2010 年の国連気候変動枠組条約の COP16 (カンクン会議) での合意をうけて、2011 年 5 月に生物多様性保護条項実施に向けたガイドラインを策定した。そのガイドライン

の付属書「REDD+ イニシアチブにおける生物多様性セーフガードを適用するための実務ガイドライン」には、天然林と生物多様性の保護に合致した行為が必要であり、この行為は社会や環境の便益を高めるものでなければならないことが明記されている (Epple et al. 2011)。またこれらの行為は天然林の転換に関わるものではないこと、天然林とその生態系サービスの保全および保護にインセンティブを与えるものでなければならない事も記されている。この付属書では、REDD+ プロジェクトの実施による生物多様性へのインパクトについてモニタリングを行い、解析していく必要が指摘されている (Epple et al. 2011)。

ここに掲げられたような生物多様性と炭素蓄積を同時に管理する仕組みが効果的に働いているのかを検証していくためには、様々な時空間スケールでのモニタリングが必要である。森林生態系の炭素蓄積量の推定には主に地上部現存量が指標として用いられ、計測には様々な手法が提案されているが、REDD+ を実施する対象国の実情に合わせた手法選択が求められる (Kiyono et al. 2011)。一方生物多様性の把握についても、様々な指標が開発されてきた (岡部・小川 2011)。森林面積が示す生息地の規模の推移 (2010 Biodiversity Indicators Partnership 2010) や遷移段階、森林タイプ、分断化や自然攪乱 (Rametsteiner 2005)、絶滅危惧種や侵入種 (Capistrano et al. 2005) などが主な指標として用いられてきた (Table2; Thompson et al. 2009, Gardner 2010, 岡部・小川 2011)。また種や種数のモニタリング結果を用いて生物多様性を評価するための指数として、Living Planet Index や Biodiversity Intactness Index, Red List Index などが開発された (岡部・小川 2011)。現状では、ある森林の炭素蓄積量の把握には地上部現存量、生物多様性の把握には種数という異なるモニタリングが行われる。しかしこれらと森林状態の指標 (例えば面積や林齢など) の間に相関関係が明らかになれば、両者を効率的に把握することができるだろう。そのためには、管理の対象となる地域で互いに共通する指標を探索することが必要だが、共通の手法を用いることでコストを削減できる可能性がある。例えば LiDAR は森林の3次元構造を把握できることから既に炭素蓄積量の推定に用いられているが、LiDAR により林冠構造を指標化することで、鳥類群集 (Müller et al. 2010)、クモ類群集 (Vierling et al. 2011)、鞘翅目昆虫群集 (Müller and Brandl 2009) の空間分布モデルの作成が可能になりつつある。共通指標の作成には、研究者間でデータの共有化などを進めるための体制の整備が必要であろう。

今後は生物多様性保全と炭素貯留の両者にとって好適な森林管理をめざし、両者間のトレードオフなどを含む研究が必要である (Paoli et al. 2010)。生物多様性

は微小な生息空間、林分、ランドスケープレベルから全球レベルまで様々なスケールで解析が可能になってきた (ターナーら 2001)。しかし生物多様性と生態系サービスとの関係は常に一定なものではなく、時空間スケールによって異なる可能性がある。例えば、炭素蓄積サービスと生物多様性の空間分布では、森林保護区域内外といった局所的なスケールでは一致し (Imai et al. 2009)、南アフリカ共和国全域といった広域スケールでは一致しない例 (Egoha et al. 2009) が報告されている。また生物多様性保全と炭素蓄積サービスについては、森林の重要性が時間的スケールで異なるかもしれない。すなわち生物多様性保全の観点からは老齢林保全の優先度が高いが、二酸化炭素吸収量からみると若齢林が重要と考えられてきた (例えば Gower et al. 1996, Binkley et al. 2002)。しかし老齢林でも攪乱により炭素吸収と呼吸量が平衡に達しない可能性が指摘されるようになり (Luyssaert et al. 2008)、今のところ議論が定まっていない。森林管理や国家戦略などの開発には、最適な時空間スケールで両者を評価することが重要であることから (Anderson et al. 2009, Guariguata and Balbanera 2009)、これからも基礎的な知見を積み重ねる必要がある。

生物多様性保全は森林生態系の持続性を保証するだけでなく、様々なサービスを減少させることなく持続的に維持する有効な森林管理手法であると認識されつつある (Foley et al. 2005, Chan et al. 2006, Nelson et al. 2009)。これまで森林における生物多様性と炭素貯留の減少は熱帯地域における問題とされることが多かったが (Bradshaw et al. 2009a)、北方林でも急速に森林面積が減少している現状から、炭素貯留量と生物多様性の両者を維持するための森林管理が全球的に必要性である (Bradshaw et al. 2009b)。本総説では、生物多様性の喪失は生態系プロセスを変化させ様々なサービスを劣化、消失させる可能性があることから、生物多様性保全はセーフガードであるとの観点で森林生態系を保全していく重要性を明らかにした。炭素蓄積と生物多様性によって有効な森林管理を進めるためには、両者の量的評価とこれに基づく順応的管理が不可欠である。さらに近年の理論研究によって、特定のタイプの生物間相互作用が失われると生態系が不安定になる可能性が示唆されている (Mougi and Kondoh 2012) ことから、今後は種の多様性だけでなく、生物がもつ機能や生物間相互作用の多様性にも注目して森林管理を進めることも必要となる可能性がある。リモートセンシングなどによる広域で精度の高い生物多様性の評価手法の開発、土地利用や気候の変化から将来の生態系サービスを予測するためのモデル開発、そしてそれを可能とするための生態系サービスの評価手法などの研究および技術開発が今後益々必要となるであろう。

Table2 生物多様性のモニタリングと指標

| 項目                                                       | 見出し                                              | 指標 | 森林との<br>関係性* |
|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|----|--------------|
| 2010 年目標 (2010 Biodiversity Indicators Partnership 2010) |                                                  |    |              |
| 1.1                                                      | 特定の生物群系、生態系および生息地の規模の推移                          |    |              |
| 1.1.1                                                    | 森林面積と森林タイプの広がり                                   | ◎  |              |
| 1.1.2                                                    | 生息地の広がり                                          | ○  |              |
| 1.2                                                      | 種の豊富さと種の分布の傾向                                    |    |              |
| 1.2.1                                                    | 生きている地球指数                                        | ○  |              |
| 1.2.2                                                    | 全球の鳥類指数                                          | ○  |              |
| 1.3                                                      | 保護区の面積                                           |    |              |
| 1.3.1                                                    | 保護区的面積                                           | ○  |              |
| 1.3.2                                                    | 生物多様性の重ね合わせ                                      | ○  |              |
| 1.3.3                                                    | 管理の影響                                            | ○  |              |
| 1.4                                                      | 絶滅危惧種の状態の変化                                      |    |              |
| 1.4.1                                                    | 絶滅危惧種指数と 標本の絶滅危惧種指数                              | ○  |              |
| 1.5                                                      | 遺伝的多様性の変化                                        |    |              |
| 1.5.1                                                    | 自生地の情報の収集                                        | ○  |              |
| 2.1                                                      | 持続的利用の面積                                         |    |              |
| 2.1.1                                                    | 森林の持続的利用の面積：認証                                   | ◎  |              |
| 2.1.2                                                    | 森林の持続的利用の面積：劣化と伐採                                | ◎  |              |
| 3.1                                                      | 炭素固定                                             |    |              |
| 3.1.1                                                    | 炭素固定                                             | ◎  |              |
| 4.3                                                      | 生態系の分断化と結合                                       |    |              |
| 4.3.1                                                    | 森林の分断化                                           | ◎  |              |
| ミレニアム生態系アセスメント (Capistrano et al., 2005)                 |                                                  |    |              |
|                                                          | 絶滅危惧種                                            | ○  |              |
|                                                          | 侵入種                                              | ○  |              |
|                                                          | 環境変動に素早く反応する種                                    | ○  |              |
|                                                          | 管理下に置かれていない略奪や乱獲の恐れのある経済的に重要な種                   | ○  |              |
|                                                          | 生態系サービスを阻害する種                                    | ○  |              |
|                                                          | フラッグシップ種                                         | ○  |              |
|                                                          | 生態系サービスを生み出す際の要素となる種の特徴を機能でまとめた種のグループ            | ○  |              |
|                                                          | 特定の生態系と結び付きにある種のデータ、生態系あたりの絶滅危惧種の数               | ○  |              |
|                                                          | 土地利用の変化、とくに変化の激しい生態系での状態                         | ○  |              |
|                                                          | 保護区の識別と面積                                        | ○  |              |
| 森林認証のための MCPFE の指標 (Rametsteiner, 2005)                  |                                                  |    |              |
|                                                          | 森林面積、樹木の種数や森林タイプによる分類                            | ◎  |              |
|                                                          | 同齢林もしくは異例林の更新面積、更新タイプによる分類                       | ◎  |              |
|                                                          | 森林面積、原生林か、半自然林か、人工林かによる分類                        | ◎  |              |
|                                                          | 導入種が優占する森林の面積                                    | ◎  |              |
|                                                          | 立ち枯れ木と倒木の体積、森林タイプによる分類                           | ◎  |              |
|                                                          | 樹木の遺伝子資源の保護と利用のための管理面積、種子生産のための管理面積              | ◎  |              |
|                                                          | 森林の被覆の景観レベルでのパターン                                | ◎  |              |
|                                                          | 森林の絶滅危惧種の数、森林の種の合計種数と連結し、IUCN のレッドリストのカテゴリに依って分類 | ◎  |              |
|                                                          | 生物多様性保全、景観と自然の要素のために保護した森林の面積、MCPEE の保護カテゴリーに従う  | ◎  |              |

\*) ◎: 非常に関係のある、○: ある

## 謝辞

森林総合研究所温暖化対応推進拠点の鳥山淳平氏には論文執筆の初期の段階において、内容についてご意見をいただいた。本研究は環境省の環境研究総合推進費 (S9) による。

## 引用文献

- Aarssen, L. W. (1997) High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, **80**, 183-184.
- Achard, F., Hugh, E. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. and Malingreau J. -P. (2002) Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, **297**, 999-1002.
- Allison, S. D. and Martiny, J. B. H. (2008) Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *PNAS*, **105 Supplement 1**, 11512-11519.
- Anderson, B. J., Armsworth, P. R., Eigenbrod, F., Thomas, C. D., Gillings, S., Heinemeyer, A., Roy, D. B. and Gaston, K. J. (2009) Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *J Appl. Ecol.*, **46**, 888-896.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli D. and Schmid B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.*, **9**, 1146-1156.
- Barantal, S., Roy, J., Fromin, N., Schimann, H. and Hättenschwiler, S. (2011) Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. *Oecologia*, **167**, 241-252.
- Baxter, J. W. and Dighton, J. (2001) Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytol.*, **152**, 139-149.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rödenbeck, C., Arain, M. A., Baldocchi, D., Bonan, G. B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luyssaert, A., Margolis, H., Oleson, K. W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F. I. and Papale, D. (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, **329**, 834-838.
- Binkley, D., Stape, J. L., Ryan, M. G., Barnard, H. R. and Fownes, J. (2002) Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, **5**, 58-67.
- Bradshaw, C. J. A., Sodhi, N. S. and Brook, B. W. (2009a) Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Fornt. Ecol. Environ.*, **7**, 79-87.
- Bradshaw, C. J. A., Warkentin, I. G. and Sodhi, N. S. (2009b) Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.*, **24**, 541-548.
- Bunker, D. E., DeClerck, F., Bradford, J. C., Colwell, R. K., Perfecto, I., Phillips, O. L., Sankaran, M. and Naeem, S. (2005) Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, **310**, 1029-1031.
- Bunnell, F. L. and Houde, I. (2010) Down wood and biodiversity — implications to forest practices. *Environ. Rev.*, **18**, 397-421.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M. and Weis, J. J. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *PNAS*, **104**, 18123-18128.
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O' Connor, M. I. and Gonzalez, A. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am. J. Bot.*, **98**, 572-592.
- カーソン レイチェル (1962) (青樹築一訳, 1962) 沈黙の春. 新潮文庫, 358pp.
- Capistrano, D. Samper C. K., Lee, M. J. and Raudsepp-Hearne, C. (2005) Ecosystems and human well - being: Multiscale assessments (The Millennium Ecosystem Assessment series; vol. 4). Island Press, 388pp.
- Casula, P., Wilby, A. and Thomas, M. B. (2006) Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecol. Lett.*, **9**, 995-1004.
- Cebrian, J. (1999) Patterns in the fate of production in plant communities. *Am. Nat.* **154**, 449-468.
- Chan, K. M., Shaw, M. R., Cameron, D. R., Underwood, E. C. and Daily, G. C. (2006) Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biology*, **4**, e379.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E.,

- Mack, M. C. and Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., Mooney, P. M. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, 436pp.
- Costanza, R., Fisher, B., Mulder, K., Liu, S. and Christopher, T. (2007) Biodiversity and ecosystem services: a multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecol. Econ.*, **61**, 478-491.
- Cracraft, J. (2002) The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Ann. MO Bot. Gard.*, **89**, 127-144.
- Dang, C. K., Chauvet, E. and Gessner, M. O. (2005) Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships. *Ecol. Lett.*, **8**, 1129-1137.
- De Deyn, G. B., Raaijmakers, C. E., Zoomer, H. R., Berg, M. P., de Ruiter, P. C., Verhoef, H. A., Bezemer T. M. and van der Putten, W. H. (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, **422**, 711-713.
- De Deyn, G. B., Quirk, H., Yi, Z., Oakley, S., Ostle, N. J. and Bardgett R. D. (2009) Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *J. Ecol.*, **97** 864-875.
- Decaëns, T. (2010) Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecol. Biogeogr.*, **19**, 287-302.
- Díaz, S. and Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 646-655.
- Dirzo, R. and Raven, P. H. (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.*, **28**, 137-67.
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C. and Wisniewski, J. (1994) Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, **263**, 185-190.
- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'Malley, R. E. and Thomson, D. (1998) The statistical inevitability of stability - diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.*, **151**, 264-276.
- Dobranic, J. K. and Zak, J. C. (1999) A microtiter plate procedure for evaluating fungal functional diversity. *Mycologia*, **91**, 756-765.
- Dobson, A., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G. S., Keymer, J., McGlade, J., Mooney, H., Rusak, J. A., Sala, O., Wolters, V., Wall, D., Winfree, R. and Xenopoulos, M. A. (2006) Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, **87**, 1915-1924.
- Egoha, B., Reyersb, B., Rougetc, M., Boded, M., and Richardson, D. M. (2009) Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biol. Conserv.*, **142**, 553-562.
- Ehrlich, P. R. and Wilson, E. O. (1991) Biodiversity studies: science and policy. *Science*, **253**, 758-762.
- Eisenhauer, N., Sabais, A. C.W. and Scheu, S. (2011a) Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biol. Biochem.*, **43**, 1697 -1704.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A. C. W., Bessler, H., Brenner, J., Engels, C., Klarner, B., Maraun, M., Partsch, S., Roscher, C., Schonert, F., Temperton, V. M., Thomisch, K., Weigelt, A., Weisser, W. W. and Scheu, S. (2011b) Plant diversity surpasses plant functional groups and plant productivity as driver of soil biota in the long term. *Plos One*, **6**, e16055.
- Elton, C. S. (1966) *The pattern of animal communities*. Chapman & Hall, London. 432pp.
- Epple, C., Dunning, E., Dickson, B. and Harvey C. (2011) Making biodiversity safeguards for REDD+ work in practice -developing operational guidelines and identifying capacity requirements-. UNEP-WCMC, Cambridge, UK.
- Esseen, P. -A., Renhorn, K. -E. and Pettersson, R. V. (1996) Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality. *Ecol. Appl.*, **6**, 228-238.
- Erschine, P. D., Lamb, D. and Bristow, M. (2006) Tree species diversity and ecosystem function: can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *For. Ecol. Manag.*, **233**, 205-210.
- Flombaum, P. and Sala, O. E. (2008) Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *J. Ecol.*, **105**, 6087-6090.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik,

- C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. and Snyder, P. K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570-574.
- Fornara, D. A. and Tilman, D. (2008) Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *J. Ecol.*, **96**, 314-322.
- Fukami, T., Dickie, I. A., Wilkie, J. P., Paulus, B. C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P. K. and Allen, R. B. (2010) Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecol. Lett.*, **13**, 675-684.
- Fukasawa, Y., Osono, T. and Takeda, H. (2009) Dynamics of physicochemical properties and occurrence of fungal fruit bodies during decomposition of coarse woody debris of *Fagus crenata*. *J. For. Res.*, **14**, 20-29.
- Gardner, T. (2010) *Monitoring Forest Biodiversity*. Earthscan, 360pp.
- Gartner, T. B. and Cardon Z. G. (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, **104**, 230-246.
- Gastine, A., Scherer-Lorenzen, M. and Leadley, P. W. (2003) No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities. *Appl. Soil Ecol.* **24**, 101-111.
- Giebelmann, U. C., Martins, K. G., Brändle, M., Schädler, M., Marques, R. and Brandl, R. (2010) Diversity and ecosystem functioning: Litter decomposition dynamics in the Atlantic Rainforest. *Appl. Soil Ecol.*, **46**, 283-290.
- Gower, S. T., McMurtrie, R. E. and Murty, D. (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trend. Ecol. Evol.*, **11**, 378-382.
- Guariguata, M. R. and Balbanera, P. (2009) Tropical forest service flows: improving our understanding of the biophysical dimension of ecosystem services. *For. Ecol. Manag.*, **258**, 1835-1829.
- 袴田共之 (2005) 陸域生態系をめぐる炭素循環, 木村眞人・波多野隆介編 “土壌圏と地球温暖化”, 名古屋大学出版会, 21-49.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack Jr., K. and Cummins, K. W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 133-302.
- Hasegawa, M., Fukuyama, K., Makino, S., Okochi, I., Goto, H., Mizoguchi, T., Sakata, T. and Tanaka, H. (2006) Collembolan community dynamics during deciduous forests regeneration in Japan. *Pedobiologia*, **50**, 117-126.
- Hättenschwiler, S. and Gasser P. (2005) Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *PNAS*, **102**, 1519-1524.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V. and Scheu, S. (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems, *Annu. Rev. Evol. Syst.*, **36**, 191-218.
- Hattori, T. (2005) Diversity of wood-inhabiting polypores in temperate forests with different vegetation types in Japan. *Fungal Divers.* **18**, 73-88.
- 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, G., 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. and Lawton, J. H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**, 1123-1127.
- Hector, A., Beale, A. J., Minns, A. Otway, S. J. and Lawton, J. H. (2000) Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, **90**, 357-371.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E. and Christensen, M. (2005) Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiv. Conserv.*, **14**, 2061-2078.
- Heneghan, L., Coleman, D. C., Zou, X., Crossley, Jr., D. A., and Haines, B. L. (1999) Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: Tropical-temperate comparisons of a single substrate. *Ecology*, **80**, 1873-1882
- 菱 拓雄 (2012) 分解者. 森林立地学会編 “森のバランス 植物と土壌の相互作用”, 東海大学出版会, 174-186.
- Hobbie, J. and Hobbie, E. A. (2006) <sup>15</sup>N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in arctic tundra. *Ecology*, **87**, 816-822.
- Hodge, S. J. and Peterken, G. F. (1998) Deadwood in

- British forests: priorities and strategy. *Forestry*, **71**, 99-112.
- Hooper, D. U. and Vitousek, P. M. (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1302-1305.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setaelae, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.*, **75**, 3-35.
- Huston, M. A. and Wolverton, S. (2009) The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecol. Monogr.*, **79**, 343-377.
- 百村帝彦・横田康裕 (2010) REDD+ の制度・政策. 森林科学, **60**, 19-23.
- Imai, N., Samejima, H., Langner, A., Ong, R. C., Kita, S., Titin, J., Chung, A. Y. C., Lagan, P., Lee, Y. F. and Kitayama, K. (2009) Co-benefits of sustainable forest management in biodiversity conservation and carbon sequestration. *Plos One*, **4**, e8267.
- IPCC 2006 (2006) IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories, prepared by the national greenhouse gas inventories programme. In Eggleston, H. S., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T. and Tanabe, K. (eds). IGES, Japan.
- 石井弘明 (2011) 森林の垂直構造 ―樹木の光利用と林冠構造の発達―. 日本生態学会編 (正木 隆・相場慎一郎担当編集) “森林生態学”. 共立出版社, 111-121.
- Irmiler, U (2000) Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia*, **44**, 105-118.
- Jobbágy, E. G. and Jackson, R. B. (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.*, **10**, 423-436.
- Jonsson, B. G. (2000) Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.*, **11**, 51-56.
- Junninen, K., Similä, M., Kouki, J. and Kotiranta, H. (2006) Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography*, **29**, 75-83.
- 加賀田秀樹 (2008) 元素で読み解く食物連鎖. 大串隆之・近藤倫生・仲岡雅裕編 “生態系と群集を結ぶシリーズ群集生態学 4”. 京都大学学術出版会, 1-28.
- Kale, M. P. and Roy, P. S. (2012) Net primary productivity estimation and its relationship with tree diversity for tropical dry deciduous forests of central India. *Biodivers. Conserv.*, **21**, 1199-1214.
- Karasawa, S. and Hijii, N. (2006) Does the existence of bird's nest ferns enhance the diversity of oribatid (Acari: Oribatida) communities in a subtropical forest? *Biodivers. Conserv.*, **15**, 4533-4553.
- Karasawa, S. and Hijii, N. (2008) Vertical stratification of oribatid (Acari: Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecol. Res.*, **23**, 57-69.
- Kato, M., Inoue, T., Hamid, A. A., Nagamitsu, T., Merdek, M. B., Nona, A. R., Itino, T., Yamane, S. and Yumoto, T. (1995) Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Res. Popul. Ecol.*, **37**, 59-79.
- Kirby, K. R., and Potvin, C. (2007) Variation in carbon storage among tree species: Implications for the management of a small-scale carbon sink project. *For. Ecol. Manag.*, **246**, 208-221.
- Kiyono, Y., Saito, S., Takahashi, T., Toriyama, J., Awaya, Y., Asai, H., Furuya, N., Ochiai, Y., Inoue, Y., Sato, T., Chann, S. Preap, S., Bora, T., Ito, E., Chairil, A. S., and Matsumoto, M. (2011) Practicalities of non-destructive methodologies in monitoring anthropogenic greenhouse gas emissions from tropical forests under the influence of human intervention. *JARQ*, **45**, 233-242.
- Komonen, A., Penttilä R., Lindgren, M. and Hanski, I. (2000) Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**, 119-126.
- Kotaka, N. and Matsuoka, S. (2002) Secondary users of great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) nest cavities in urban and suburban forests in Sapporo City, northern Japan. *Ornithol. Sci.*, **1**, 117-122.
- Kouki, J., Löfman, S., Martikainen, P., Rouvinen, S. and Uotila, A. (2001) Forest fragmentation in Fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape

- and habitat changes. *Scand. J. For. Res.*, **Supplement 3**, 27-37.
- Kumar, P. and Muradian, R. (2009) Payment for ecosystem services (ecological economics and human well-Being). Oxford University Press, 308pp.
- Lal, R. (2005) Forest soils and carbon sequestration. *For. Ecol. Manag.* **220**, 242-258.
- Lonsdale, D., Pautasso, M. and Holdenrieder, O. (2008) Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *Eur. J. Forest. Res.*, **127**, 1-22.
- Loreau, M. and Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72-76.
- 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. and Wardle, D. A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804-808.
- Luyssaert, S., Schulze, E. -D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P. and Grace, J. (2008) Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, **455**, 213-215.
- MacArthur, R. H. and MacArthur J. W. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594-598
- MacArthur R., Recher, H. and Cody, M. (1966) On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.*, **100**, 319-332.
- Madritch, M. D. and Cardinale, B. J. (2007) Impacts of tree species diversity on litter decomposition in northern temperate forests of Wisconsin, USA: a multi-site experiment along a latitudinal gradient. *Plant Soil*, **292**, 147-159.
- Maherali, H. and Klironomos, J. N. (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, **316**, 1746-1748.
- Malhi, Y. (2012) The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *J. Ecol.*, **100**, 65-75.
- 松本光朗 (2010) REDD+ の科学的背景と国際議論. *森林科学*, **60**, 2-5.
- Martin, K., Norris, A. and Drever, M. (2006) Effects of bark beetle outbreaks on avian biodiversity in the British Columbia interior: implications for critical habitat management. *BC J. Ecosys. Manage.*, **7**, 10-24.
- McGee, G. G., Leopold, D. G. and Nyland, R. D. (1999) Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecol. Appl.*, **9**, 1316-1329.
- MEA (2005) Ecosystems and human well-being: policy responses, volume 3. Island Press, 621pp.
- Melillo, J. M., McGuire, A. D., Kicklighter, D. W., Moore, B., Vorosmarty, C. J. and Schloss, A. L. (1993) Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, **363**, 234 - 240.
- Mikola, J. and Setälä, H. (1998) Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos*, **83**, 189-194.
- Milcu, A., Partsch, S., Langel, R. and Scheu, S. (2006) The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos*, **112**, 513-524.
- Mittlebach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I. and Gough, L. (2001) What is the relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381-2396.
- 宮下 直・井鷲裕司・千葉 聡 (2012) 生物多様性と生態学. 朝倉書店, 176pp.
- Müller, J. and Brandl, R. (2009) Assessing biodiversity by remote sensing in mountainous terrain: the potential of LiDAR to predict forest beetle assemblages. *J. Appl. Ecol.*, **46**, 897-905.
- Müller, J., Stadler, J. and Brandl, R. (2010) Composition versus physiognomy of vegetation as predictors of bird assemblages: The role of lidar. *Remote Sens. Environ.*, **114**, 490-495.
- Munkvold, L., Kjølter, R., Vestberg, M., Rosendahl, S. and Jakobsen, I. (2004) High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, **164**, 357-364.
- マイアース ノーマン (1979) (林雄次郎訳, 1981) 沈みゆく箱舟 - 種の絶滅についての新しい考察 -. 岩波現代選書, 348pp.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. and Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H. and Woodfin, R. M. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**, 734-737.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J.

- H. and Woodfin, R. M. (1995) Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, **347**, 249-262.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D. R., Chan, K. M. A., Daily, G. C., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T. H., and Shaw, M. R. (2009) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.*, **7**, 4-11.
- Nielsen, E., Frumhoff, P. C., Manion, M. and Hardner, J. J. (2002) Designing a carbon market that protects forests in developing countries. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*, **360**, 1875-1888.
- Nielsen, U. N., Ayres, E., Wall, D. H. and Bardgett, R. D. (2011) Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *Eur. J. Soil Sci.*, **62**, 105-116.
- 日本生態学会 (2004) 生態学入門. 東京化学同人, 273pp.
- Okabe, K. and Amano, H. (1992) Mite species collected from field mushrooms (I) : Cryptostigmata. *J. Acarol. Soc. Jpn.*, **1**, 127-135.
- Okabe, K. and Amano, H. (1993) Mite species collected from field mushrooms (II) : Mesostigmata, Prostigmata and Astigmata. *J. Acarol. Soc. Jpn.*, **2**, 19-28.
- 岡部貴美子・小川みふゆ (2011) 森林の生物多様性モニタリングの歴史と生態学的視点からの将来展望. *森林総研報*, **10**, 231-250.
- Padial, J. M. and de la Riva, I. (2006) Taxonomic inflation and the stability of species lists: the perils of ostrich's behavior. *Syst. Biol.*, **55**, 859-867.
- Paoli, G. D., Wells, P. L., Meijaard, E., Struwig, M. J., Marshall, A. J., Obidzinski, K., Tan, A., Rafiastanto, A., Yaap, B., Slik, J. W. F., Morel, A., Perumal, B., Wielaard, N., Husson, S. and D'Arcy, L. (2010) Biodiversity conservation in the REDD. *Carbon Balance Manag.*, **5**, 7.
- Parker, S. S. (2010) Buried treasure: soil biodiversity and conservation. *Biodivers. Conserv.*, **19**, 3743-3756.
- Pearce, D. W. (2001) The economic value of forest ecosystems. *Ecosys. Health*, **7**, 284-296.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.*, **5**, 302-411.
- Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T. and Cliff, B. (1997) Economic and environmental benefits of biodiversity. *BioScience*, **47**, 747-757.
- Pimm, S. L. and Raven, P. (2000) Extinction by numbers. *Nature*, **403**, 843-845.
- Piotto, D. (2008) A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *For. Ecol. Manag.*, **255**, 781-786.
- Powers, J. S., Montgomery, R. A., Adair, E. C., Brearley, F. Q., DeWalt, S. J., Castanho, C. T., Chave, J., Deinert E., Ganzhorn, J. U., Gilbert, M. E., González-Iturbe, J. A., Bunyavejchewin, S., Grau, H. R., Harms, K. E., Hiremath, A., Iriarte-Vivar, S., Manzane, E., de Oliveira, A. A., Poorter, L., Ramanamanjato, J. -B., Salk, C., Varela, A., Weiblen, G. D. and Lerda, M. T. (2009) Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *J. Ecol.*, **97**, 801-811.
- プリマック リチャード 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, 399pp.
- Rametsteiner, E. (2005) "Data collection report on the status of forests and sustainable forest management in Europe 2007/2008 enquiry national data reporting forms MCPFE indicators for SFM; Draft outline for selected indicators 17 April 2005", <http://www.unece.org/timber/fra/fratos/meetings/GenevaApr2005/doc/ER-MCPFE-UNECE-Enquiry%202007-draft-ToS-18-04-05.pdf>, (accessed 2012-9-10).
- Rilling, M. C. (2004) Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecol. Lett.*, **7**, 740-754.
- Rilling, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Schmidt, W. F. and Torn M. S. (2001) Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil*, **233**, 167-177.
- Roubik D. W., Sakai, S., and Karim A. A. H. (2005) Pollination ecology and the rain forest: Sarawak studies. Springer, 307pp.
- Ruiz-Jaen M. C. and Potvin, C. (2010) Tree diversity explains variation in ecosystem function in a neotropical forest in Panama. *Biotropica*, **42**, 638-

- 646.
- Ruiz-Jaen M. C. and Potvin, C. (2011) Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytol.*, **189**, 978-987.
- Santilli, M., Moutinho, P., Schwartzman, S., Nepstand, D., Curran, L. and Nobre, C. (2005) Tropical deforestation and the Kyoto protocol. *Climatic Change*, **71**, 267-276.
- Scherer-Lorenzen, M. (2008) Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Func. Ecol.*, **22**, 547-555.
- Servheen, G. and Lyon, L. J. (1989) Habitat use by woodland caribou in the Selkirk Mountains. *J. Wildlife Manag.*, **53**, 230-237.
- Setälä, H. (2002) Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. *Ecol. Res.*, **17**, 207-215.
- Setälä, H. and McLean, M. A. (2004) Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia*, **139**, 98-107.
- 説田健一 (1993) 木材腐朽菌キノコの鞘翅目昆虫群集の組成と構造. AKITU, **Supplement 1**, 1-21.
- 真常仁志・小崎 隆 (2005) 森林生態系の炭素循環と土壌有機物. 木村真人・波多野隆介編“土壌圏と地球温暖化”, 名古屋大学出版会, 51-68.
- Siitonen, J. (2001) Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.*, **49**, 11-41.
- Siitonen, J., Penttilä, R. and Kotiranta, H. (2001) Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero national park, Russian Karelia. *Ecol. Bull.*, **49**, 231-242.
- Sodih, N. S. and Brook, B. W. (2006) Southeast Asian biodiversity in crisis. *Cambridge Tropical Biology Series*, 190pp.
- Spehn, E. M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E., 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., Jumpponen, A., Koricheva, J., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Palmberg, C., Pereira, J. S., Pfisterer, A. B., Prinz, A., Read, D. J., Schulze, E. -D., Siamantziouras, A. -S. D., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S. and Lawton, J. H. (2005) Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecol. Monogr.*, **75**, 37-63.
- Srivastava, D. S., Cardinale, B. J., Downing, A. L., Duffy, J. E., Jouseau, C., Sankaran, M. and Wright, J. P. (2009) Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology*, **90**, 1073-1083.
- Steinbeiss, S., Beßler, H., Engels, C., Temperton, V. M., Buchmann, N., Roscher, C., Kreutziger, Y., Baade, J., Habekost, M. and Gleixner, G. (2008) Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. *Global Change Biol.*, **14**, 2937-2949.
- Strassburg, B. B. N., Kelly, A., Balmford, A., Davies, R. G., Gibbs, H. K., Lovett, A., Miles, L., Orme, C. D. L., Price, J., Turner, R. K. and Rodrigues, A. S. L. (2010) Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems. *Conserv. Lett.*, **3**, 98-105.
- Stokland, J. N., Siitonen, J., Jonsson, B. G. (2012) Biodiversity in dead wood. *Cambridge University Press*, 509pp.
- Takeda, H. (1987) Dynamics and maintenance of Collembolan community structure in a forest soil system. *Res. Popul. Ecol.*, **29**, 291-346.
- 武田博清 (1992) 森林生態系の機能や構造はどのように生物群集の多様性に関連しているのだろうか: 生態系の提供する食物と住み場所資源のテンプレート. 川那部浩哉 (監修)・東正彦・阿部琢哉 (編) “シリーズ地球共生系 1 地球共生系とは何か”. 平凡社, 101-123.
- Taki, H., Yamaura, Y., Okabe, K. and Maeto, K. (2011) Plantation vs. natural forest: Matrix quality determines pollinator abundance in crop fields. *Sci. Rep.*, **1**, 132.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. and Mosseler, A. (2009) Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no. 43, 67pp.
- Thompson, I. D., Okabe, K., Tylianakis, J. M., Kumar, P., Bockerhoff, E. G., Schellhorn, N., Parrotta, J. A. and Nasi, R. (2011) The role of forest

- biodiversity in delivery of ecosystem goods and services: translating science into policy. *Bioscience*, **61**, 972-981.
- Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**, 1455-1474.
- Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**, 718-720.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1300-1302.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. and Reich, P. (2002) Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In Loreau, M., Naeem, S. and Inchausti, P. (eds.) *"Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives"*, Oxford University Press, 21-35.
- Tsukamoto, J. and Sabang, J. (2006) Soil macro-fauna in an Acacia mangium plantation in comparison to that in a primary mixed dipterocarp forest in the lowlands of Sarawak, Malaysia. *Pedobiologia*, **49**, 69-80.
- ターナー モニカ G., ガードナー ロバート H., オニール ロバート V. (2001). (中越信和・原慶太郎監訳, 名取 睦・名取洋司・長島啓子・村上昶彦訳, 2004) 景観生態学, 文一総合出版, 399p.
- 2010 Biodiversity Indicators Partnership (2010) *"Biodiversity indicators and the 2010 biodiversity target: Outputs, experiences and lessons learnt from the 2010 Biodiversity Indicators Partnership"*, CBD Technical Series No.53, Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 196 pp.
- UNEP (2012) "United Nations Environment Programme, Climate Change REDD+, Introduction", <http://www.unep.org/climatechange/reddplus/Introduction/tabid/29525/Default.aspx> (accessed 2012-11-07).
- van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. and Sanders, I. R. (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**, 69-72.
- van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D. and van Straalen, N. M. (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.*, **11**, 296-310.
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R., Smith, S. M. and Islam, N. (2006) Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.*, **225**, 190-199.
- Verschuyt, J. P., Hansen, A. J., McWethy, D. B., Sallabanks, R. and Hutto, R. L. (2008) Is the effect of forest structure on bird diversity modified by forest productivity? *Ecol. Appl.*, **18**, 1155-1170.
- Vieira, E. M. and Monteiro-Filho, E. L. A. (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.*, **19**, 501-507.
- Vierling, K. T., Bässler, C., Brandl, R., Vierling, L. A., Weiß, I. and Müller, J. (2011) Spinning a laser web: predicting spider distributions using LiDAR. *Ecol. Appl.*, **21**, 577-588.
- Wagg, C., Jansa, J., Schmid, B. and van der Heijden, M. G. A. (2011) Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecol. Lett.*, **14**, 1001-1009.
- Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday, G. P. and Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **30**, 257-300.
- Wall D. H., Bradford M. A., John M. G. S., Trofymow J. A., Behan-Pelletier V., Bignell D. D. E., Dangerfield J. M., Parton W. J., Rusek J., Voigt W., Wolters V., Gardel H. Z., Ayuke F. O., Bashford R., Beljakova O. I., Bohlen P. J., Brauman A., Flemming S., Henschel J. R., Johnson D. L., Jones T. H., Kovarova M., Kranabetter J. M., Kutny L., Lin K. C., Maryati M., Masse D., Pokarzhevskii A., Rahman H., Sabara M. G., Salamon J. A., Swift M. J., Varela A., Vasconcelos H. L., White D. and Zou X. M. (2008) Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biol.*, **14**, 2661-2677.
- Walter, D. E. and Behan-Pelletier, V. (1999) Mites in forest canopies: filling the size distribution shortfall? *Annu. Rev. Entomol.*, **44**, 1-19.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I. and Nicholson, K. S. (1997) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that

- enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**, 247-258.
- Wardle, D. A., Jonsson, M., Bansai, S., Bardgett, R. D., Gundale, M. J. and Metcalfe, D. B. (2012) Linking vegetation change, carbon, sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *J. Ecol.*, **100**, 16-30.
- ウィルソン エドワード O. (1992) (大貫昌子・牧野俊一訳, 1995) 生命の多様性 I, II, 岩波書店, 559pp+91pp.
- ホイットモア ティム C. (1990) (熊崎 実・小林繁男監訳, 1993) 熱帯雨林総論. 築地書館, 224pp.
- Yamashita and Hijii (2003) Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: Comparison between infracommunities with different types of resource utilization. *Ecol. Res.*, **18**, 131-143.
- Yamashita, S., Hattori, T., Momose, K., Nakagawa, M., Aiba, M. and Nakashizuka T. (2008) Effects of Forest Use on Aphyllphoraceous Fungal Community Structure in Sarawak, Malaysia. *Biotropica*, **40**, 354-362.
- Yamashita, S., Hattori, T., and Abe, H. (2010) Host preference and species richness of wood-inhabiting aphyllphoraceous fungi in a cool temperate area of Japan. *Mycologia*, **102**, 11-19.
- Yamashita, S., Hirose, D. and Nakashizuka, T. (2012) Effects of drought on the community structure of ectomycorrhizae on a canopy tree in a Bornean tropical rain forest. *J. Trop. Forest Sci.*, **24**, 322-331.
- 依田恭二 (1971) 森林の生態学 生態学研究シリーズ 4, 築地書館, 331pp.
- 米田 健 (2012) リター. 森林立地学会編 “森のバランス 植物と土壌の相互作用”. 東海大学出版会, 162-173.
- Yorozuya, H. (2006) Effects of parasitoids on a mycophagous drosophilid community in northern Japan and an evaluation of the disproportionate parasitism hypothesis. *Entomol. Sci.*, **9**, 13-22.
- Zak, D. R., Holmes, W. E., White, D. C., Peacock, A. D. and Tilman, D. (2003) Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, **84**, 2042-2050.
- Zhang, Y., Duan, B., Xian, J. R., Korpelainen, H. and Li, C. (2011) Links between plant diversity, carbon stocks and environmental factors along a successional gradient in a subalpine coniferous forest in Southwest China. *For. Ecol. Manag.*, **262**, 361-369.