

## 過去の情報を用いた生物保全へのアプローチ：北米北西部の半自然草原

富松 裕

989-6711 宮城県大崎市鳴子温泉字蓬田 232-3 東北大学大学院生命科学研究科

(E-mail: htomi@bios.tohoku.ac.jp)

### はじめに

歴史生態学 (historical ecology) は、過去の記録や情報を用いることで、生態学的プロセスへの理解を深めようとする生態学の一分野である (Swetnam et al. 1999; Lunt and Spooner 2005). その特徴の一つは、生態系を「さまざまな要因によって変動する非平衡な系」として捉え、その時間変化を分析したり、現在の生態系に影響を残す過去のプロセスを明らかにしたりすることにある。また、ヒトは生態系に対して強い影響を及ぼすことから、特に人為的要因を重視する。利用できる過去の記録や情報は、花粉分析のような古生態学的データから、歴史的な書物から得た民族学的情報、土地利用の履歴、永久調査区における長期的データ、継続的に観測された気象データまで多岐にわたる (図 1)、通常は、時間スケールが数十年から数百年程度のプロセスに注目する (Swetnam et al. 1999). 生物保全の分野では、主に現在のデータを用いることで、人間活動の影響を評価および予測しようとしているが、過去の記録から新しい知見が得られる場合も多い。

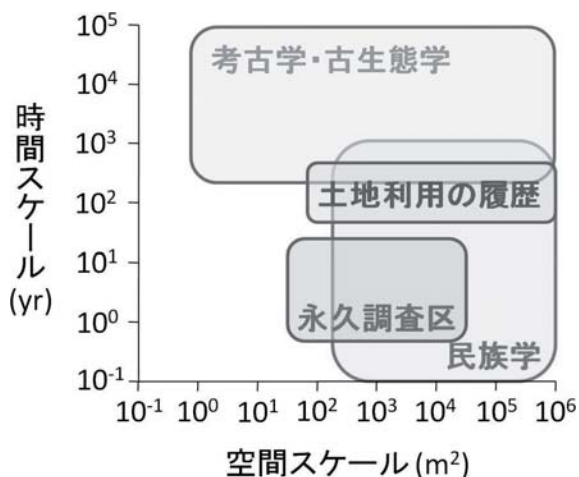


図 1. さまざまな時間・空間スケールの生態学的プロセスを明らかにする上で、用いることができる過去の記録や情報の種類。生物保全に関する研究では、過去数十年から数百年程度の時間スケールに注目することが多い。Swetnam et al. (1999) を改変して作成。

本稿では、北米北西部に分布する草原生態系を対象として、過去のデータを用いたり、過去の情報を検証したりすることで、ヒトの歴史的影響について明らかにした2つの研究例を紹介する。さらに、最近報告されている他の事例を通して、歴史生態学的アプローチが生物保全の研究にどのように応用できるのか、概観したい。

### 北米北西部の草原生態系

Garry oak ecosystem (以下、GOE) は、草原の合間にコナラ属の本木 Garry oak (*Quercus garryana*) がまばらに生える草原生態系で、北米北西部の比較的乾燥した地域に帯状に広がっている (図 2)。春の草

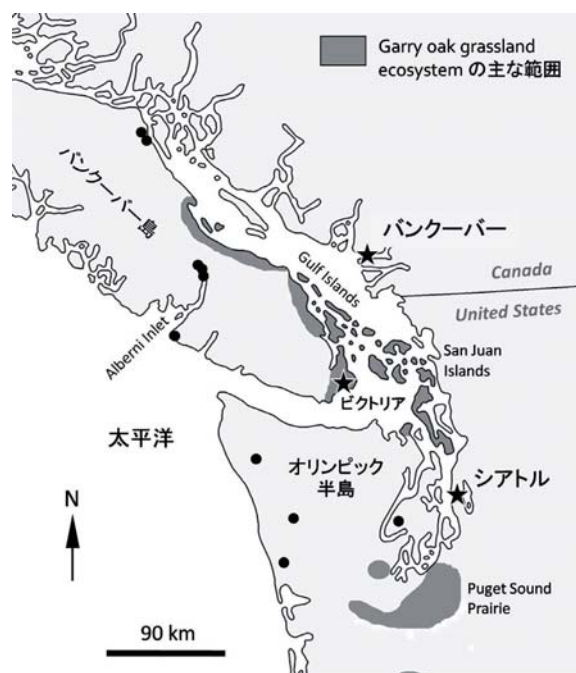


図 2. 北米北西部における Garry oak ecosystem の分布。比較的乾燥したバンクーバー島東岸から、Gulf Islands, San Juan Islands, Puget Sound 地方に帯状に見られ、さらにはオレゴン州、カリフォルニア州北部へと続く。草原系を代表する草本 *Camassia quamash* の例外的な生育地を黒丸で示した。Tomimatsu et al. (2009) を改変。

原は、ユリ科のカタクリ (*Erythronium oregonum*) やセリ科の *Lomatium utriculatum*, ゴマノハグサ科のミゾホオズキ (*Mimulus guttatus*) など、色鮮やかな花が次々と咲き乱れて、とても美しい。5月になると、リュウゼツラン科のカマッシア (*Camassia quamash*, *C. leichtlinii*; 図3) の花が満開となり、草原一面が青紫色へと染まる。1804年から1806年にかけて北米大陸を横断したルイス・クラーク探検隊は、カマッシアの大きな群落に遭遇し、「透き通った湖の水のようだ」と記した (Thwaites 1905)。英国庭園のように美しく、樹木密度が低い草原系は、ヨーロッパからの移住が1840年代に本格化すると、格好の開拓対象となる。GOEが広く分布するバンクーバー島南東部では、その95%以上が開発によって失われ、農地や住宅地となった (Lea 2006)。現在では多くの絶滅危惧種が認められ (例えば、カナダ・ブリティッシュコロンビア州では59種の維管束植物を含む116種が絶滅危惧種に指定されている; Fuchs 2001)、1990年代後半からは積極的な復元活動が行われている (例えば、<http://www.goert.ca/>)。



図3. *Camassia quamash* の花 (ワシントン州 Fort Lewis で撮影)。北米西部に広く分布し、その分布域は、北はブリティッシュコロンビア州から南はカリフォルニア州、東はモンタナ州にまで及ぶ。その鱗茎は、先住民によって広く食用にされた。

### 復元の目標を設定する：草原の遷移と先住民による管理

北米では、ヨーロッパ人が定住する以前の生態系が「原生な状態 (pristine)」であると長い間信じられ

てきた。これは、北米を初めて訪れた探検家たちが先住民に対して強い先入観を抱いていたことや、開拓を成功させるためには「先住民が狩猟採集によって原始的な生活を営む」イメージを創り上げることによって、開拓行為 (つまり、先住民の土地に侵入して、彼らを文明化するという行為) を正当化する必要があったことが関与しているとされる (Turner and Turner 2008)。しかし、実際には、先住民が生態系に対して大きな影響力をもっていたことが、近年広く認識され始めた。

GOEは、3000年以上も前から先住民の生活と深い関わりをもっていたことが知られており、カナダ・バンクーバー島周辺だけでも、先住民の人口は数千人にも及んだ (Harris 1994)。過去の記録には、彼らが定期的に火を入れることによって草原を管理していた様子が記されている。開拓が始まって間もない1849年の新聞には、"Miles of [open grassland] were burnt and smoky, and miles were still burning" (開けた草原が何マイルにもわたって焼かれ、煙が立ち上がり、今も広い範囲で燃え続けている) とある (MacDougall et al. 2004)。彼らは、食用とする植物 (特に、カマッシア) の成長を促したり、オグロジカ (*Odocoileus hemionus columbianus*) などの動物を獲ったりするために、草原系を維持していたらしい。実際に、先住民が利用してきた植物の多くは、開けた環境に強く依存しており、彼らが手放した草原の一部は、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*) の林へと次第に遷移していった (Gedalof et al. 2006)。一方、土壌が浅い山の上部や海岸の崖では、遷移が進行せず、自然条件でも草原系が維持されているようにも見える (図4)。開発や遷移によって本来の草原系がほとんど失われてしまった状況で、保全の目標を適切に設定するためには、先住民による火入れがGOEの維持にどのくらい寄与していたのか、その影響の大きさを定量しなければならない。

北米には、開拓前の土地調査のデータが多く地域に残っている (Black and Abrams 2001)。これは、有用な土地や樹種を見出すために行われたもので、サーベイレインに沿って一定間隔おきに設けられた各調査点で、調査点の近傍にある樹木の種類 (必ずしも種名ではない) や調査点からの距離、生育場所の状況などが記録されている。調査点の中には、すでに開発されて自然植生の残っていないところも多いが、一部

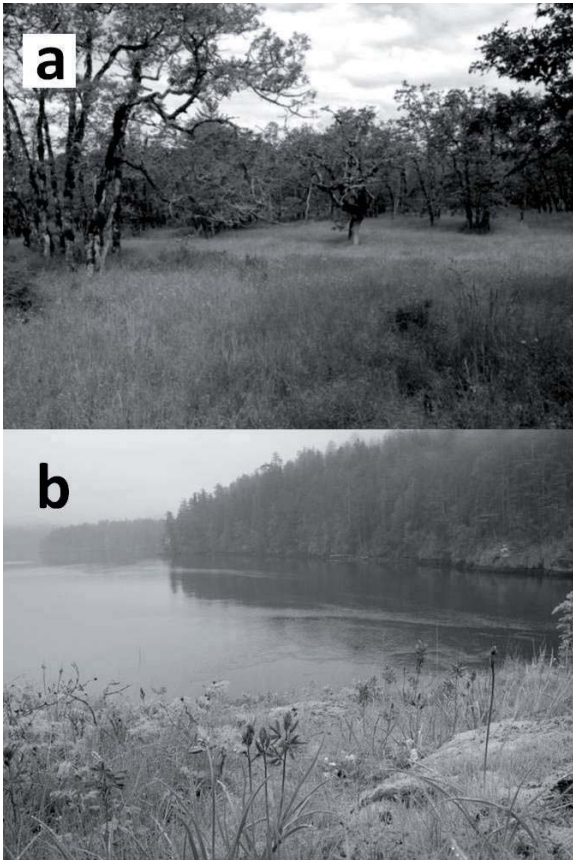


図 4. Garry oak ecosystems の例. (a) 低地では、土壌が比較的厚く、Garry oak (*Quercus garryana*) や Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) の森林が発達しやすい。このような場所では、主に先住民が火を入れることによって、人為的に草原系が維持されてきたことが認識されつつある (写真は、ブリティッシュコロンビア州 Cowichan Garry Oak Preserve で撮影)。 (b) 一方、標高の比較的高い山の上部や海岸の崖などでは土壌が薄く、自然条件で草原が維持されている可能性がある (写真は、ワシントン州 Deception Pass State Park で撮影)。

は今も土地の境界として用いられており、サーベイラインを復元することで、過去の植生を知ることができる。Bjorkman (2008) は、バンクーバー島南東部で 1859 年から 1874 年にかけて行われた調査区の一部を 260 km<sup>2</sup> にわたって復元し、過去と現在のデータを比較することによって、約 150 年間の植生の変化を分析した。その結果、樹木密度が顕著に (約 2 倍に) 増加したこと、先駆型の樹種 (*Acer macrophyllum*) の相対頻度が増えたことを見出した。また、開けた草原 (サバンナ) 型の生育場所が減少して、その 90% 以上が森林へと遷移していた。これらの結果は、先住民が草原の維持に大きく寄与してきたことを示す。したがっ

て、GOE を維持するためには定期的に火を入れるか、もしくは、同等の効果を持つ管理手法 (例えば、新たに加入する稚樹を抜き取る) を導入する必要があることが分かる。

#### 先住民は植物の移動分散に寄与したか：民族学的仮説の検証

近年 (特に産業革命以降) の人間活動によって、多くの植物が本来の生育地の外へ持ち出され、各地で帰化している (Mack et al. 2000)。このような生物学的侵入は、ヒトが移動分散を促すことで種の地域的動態に多大な影響を与えていることを示すものだ。しかし、(栽培品種を除けば) 有史以前の歴史的な人間活動が植物の移動分散にどれくらい寄与してきたのか、未だ議論の途上にある。北米の先住民は多くの植物を食用とし、部族間で盛んに交易を行っていた。そのため、先住民による交易が植物の移動分散に大きな影響を与えたことを指摘する文献は多い。例えば、MacDougall (2003) は、最終氷期以降に多くの植物がかなりの距離を移動したにも関わらず、その分散能力が低いことから ("Reid's Paradox"; Clark et al. 1998)、先住民が氷期以降の移動分散に関与した可能性を検討した。歴史的な記述に基づく情報は断片的で、このような議論は推測の域を出ていないが、積極的な移動分散は、種の遺伝構造に何らかの「痕跡」を残すことが期待される。つまり、繰り返し遠くに運ぶことによって、種が本来もつ遺伝構造を弱めたり、運ばれたルートにそった構造に変えたりするだろう。

カマツシア (*C. quamash*) は、GOE を代表する植物で、その鱗茎は北米北西部の先住民にとって最も重要だった食料の一つである。毎年春に収穫される鱗茎は、大量に部族間で取引され、地域間で移植が行われていた (Beckwith 2004)。1803 年から 2 年間、バンクーバー島西部の Nuu-chah-nulth 族のもとで奴隷として暮らしたイギリスの鍛冶屋 John Jewitt は、「(オリンピック半島に住む) Makah 族が、大量の油やラッコの毛皮などと共に、カマツシアを持って来た」と記している (Jewitt 1824; 原文省略)。また、バンクーバー島内では、カマツシアの多い南東部から北部・西部へ向けて鱗茎が取引されていたほか (Turner and Bell 1971)、アイダホ産の鱗茎は良質で、広い範囲へと運ばれていたことが分かっている (Gritzner 1994)。移植された場所に関する情報は乏しいが、バンクーバー

鳥やオリンピック半島の太平洋岸には、カマシアの例外的な生育地がいくつも知られている (図 2)。例えば、バンクーバー島中部にあるインディアン保護区には、先住民が利用していた植物が集中的に生えるエスチュアリがある。民族植物学では、同エスチュアリに生えるカマシアがバンクーバー島南東部から移植されたものだとする仮説が発表された (Deur 2000)。また、このような民族学の研究を受け、GOE の復元活動では、離れた生育場所間で種子や鱗茎を移動させることが遺伝的攪乱に当たるかどうか議論されている。

Tomimatsu et al. (2009) は、葉緑体 DNA の変異を用いてカマシアの系統地理学的解析を行い、先住民が遺伝構造に残した痕跡の有無を検証した。同種の葉緑体 DNA は母系遺伝を示し、その遺伝構造は種子や鱗茎による移動分散のみを反映して、花粉による分散を含まない。解析の結果、カマシアの遺伝構造は氷期以降の分散を反映した強い地理的な構造をもち、先住民による影響を考慮しなくても遺伝的変異の分布パターンをよく理解できることが分かった。また、遺伝的データは、交易や移植に関する民族植物学の情報を支持しなかった。カスケード山脈より西の太平洋沿岸域では、北 (ワシントン州西部) と南 (おそらく、オレゴン州西部) に二つのレフュージアがあり、多くは氷期以降に南のレフュージアから分散したと見られる。交易や移植に関する数多くの記述があるにも関わらず、それらの活動がカマシアの遺伝構造に痕跡を残していない理由は、いくつか考えられる。まず、鱗茎がどのような状態で持ち運ばれていたか、はっきりしていない。生のままの鱗茎が最も安く取引されていたが (Harbinger 1964)、長距離にわたる交易では保存性の高い状態 (焼いたものや乾燥したもの) が好まれていたかもしれない。また、鱗茎が移植・管理されていた場所では、既にカマシアが失われた可能性がある (Deur 2000)。先住民による移動分散の痕跡が見出せないことから、復元活動に向けて、種の進化的背景を考慮した適切な管理ユニット (ESU; Crandall et al. 2000) を設定する必要があるだろう。

### 最近の他の事例から

上記の例は、過去の記録や情報を用いることが、GOE の管理・復元において必要な情報を得る上で、とても有効であることを示すものだ。他にも、生物

保全に関するさまざまな研究において、歴史生態学的アプローチを用いた例が見られる。京都には、9 世紀からのサクラの開花記録があり、1970 年以降は、それ以前の 1200 年間の平均と比べて開花が約 7 日早まったことが見出された (Aono and Kazui 2008)。このように、過去の記録を用いて、温暖化が生物季節 (フェノロジー) に与える影響を明らかにすることは、分かりやすい例であろう。もう少し新しい 100 年程度の時間スケールでも、過去の情報から新しい知見が得られ始めている。生息地の改変後、かなり遅れて種が絶滅することが、近年、次々に報告されているが ("extinction debt"), この現象を検出するためには何らかの方法で過去の記録を用いる必要がある (Kuussaari et al. 2009)。例えば、Lindborg and Eriksson (2004) は、スウェーデンの半自然草原における植物の種多様性の分布が、現在ではなく過去 (50 - 100 年前) の景観条件と高い相関関係をもつことを示した。同様の現象が広く認められれば、今後生息地が全く改変されなかったとしても、時間をかけて多くの種が失われていくことになる。そのため、どのような条件で「時間的遅れ」が大きくなるかを明らかにすることは、重要な課題だ。気候変動に関して、生物種の将来の分布域を予測する場合、一般には、現在の分布を環境条件と関連づけるモデル ("species niche model") が用いられている。すなわち、現在見られる空間変異を利用して将来の分布を予測するのだが、空間変異と時間変異が同質であるという仮定は必ずしも正しくない。Kharouba et al. (2009) は、カナダ全土で 20 世紀初頭に記録されたチョウの分布記録から現在の分布を予測させることで、モデルの予測精度を分析した。今後も、気候変動や土地利用の改変など、ヒトによって環境が大きく変わることが予測される。このような状況のなかで、歴史生態学的アプローチの重要性が、これまで以上に高まっていくことは間違いない。

### さいごに

過去の古い情報には、大きなバイアスがともなう可能性がある (Swetnam et al. 1999)。例えば、民族学でよく参照される書物は、著者による主観や執筆当時の文化的背景によって内容が左右されやすい。前述した北米の土地調査でも、現在見られるが過去に記録されていない樹種があり、調査者が有用な種を選んで記

録していた可能性がある。複数の情報やデータを比較したり、現在のデータや野外実験などと組み合わせたりすることによって、なるべく客観的な解釈となるよう努めなければならない。また、不完全な限られた情報から引き出された知見を、どのように生物保全に応用していくべきか、課題も多い。しかし、このような問題を差し引いても、過去の情報からしか得られない知見を見出す意義は大きい。過去の情報は、時間を遡れば遡るほど発掘し難くなる。利用可能な情報を、分かりやすい形で適切に管理していくことも、重要な課題だ。将来的には、良いデータを蓄積していく必要がある。さまざまな種類のデータが想定されるが、生物保全では、LTER ネットワーク (Long Term Ecological Research, <http://www.lternet.edu/>) で行われているような、同一の調査区を対象とした継続的な観察データが、とりわけ重要となるだろう。

## 謝辞

本稿は、著者がブリティッシュコロンビア大学 (UBC) 在籍時に取り組んでいた研究をもとに、日本生態学会関東地区会公開シンポジウムで行った講演の内容に基づくものである。UBC での滞在を快く承諾していただいた Mark Vellend 氏と、研究室の皆さんに感謝したい。本稿を執筆するにあたって、横井洋太氏からのコメントが参考になったほか、鈴木智之氏からは原稿に対して有益なコメントをいただいた。執筆の機会を与えて下さった可知直毅氏、林 文男氏と合わせて、お礼を申し上げる。UBC 滞在中は、日本学術振興会海外特別研究員制度の援助を受けた。

## 引用文献

- Aono Y, Kazui K (2008) Phenological data series of cherry tree flowering in Kyoto, Japan, and its application to reconstruction of springtime temperatures since the 9th century. *International Journal of Climatology* 28 : 905-914.
- Beckwith BR (2004) "The queen root of this clime" : ethnoecological investigations of blue camas (*Camassia leichtlinii* (Baker) Wats, *C. quamash* (Pursh) Greene ; Liliaceae) and its landscapes on southern Vancouver Island, British Columbia. Ph.D. thesis, University of Victoria.
- Bjorkman AD (2008) Changes in the landscape and vegetation of southeastern Vancouver Island and Saltspring Island, Canada since European settlement. Master's thesis, University of British Columbia.
- Black BA, Abrams MD (2001) Influences of Native Americans and surveyor biases on metes and bounds witness-tree distribution. *Ecology* 82 : 2574-2586.
- Clark JS, Fastie C, Hurtt G, Jackson ST, Johnson C, King GA, Lewis M, Lynch J, Pacala S, Prentice C, Schupp EW, Webb III T, Wyckoff P (1998) Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* 48 : 13-24.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15 : 290-295.
- Deur D (2000) A domesticated landscape : native American plant cultivation on the Northwest Coast of North America. Ph.D. thesis, Louisiana State University.
- Fuchs MA (2001) Towards a recovery strategy for Garry oak and associated ecosystems in Canada : ecological assessment and literature review. Technical Report GBEI/EC-00-030. Environment Canada, Canadian Wildlife Service, Pacific and Yukon Region.
- Gedalof Z, Pellat MG, Smith DJ (2006) From prairie to forest : three centuries of environmental change at Rocky Point, Vancouver Island, British Columbia. *Northwest Science* 80 : 34-46.
- Gritzner JH (1994) Native-American camas production and trade in the Pacific Northwest and Northern rocky Mountains. *Journal of Cultural Geography* 14 : 33-50.
- Harbinger LJ (1964) The importance of food plants in the maintenance of Nez Perce cultural identity. Master's thesis, Washington State University.
- Harris C (1994) Voices of disaster : smallpox around the Strait of Georgia in 1782. *Ethnohistory* 41 : 91-626.
- Jewitt JR (1824) The adventures and sufferings of John R. Jewitt, only survivor of the Ship Boston,

- during a captivity of nearly three years among the savages of Nootka Sound. Constable & Co, London, UK.
- Kharouba HM, Algar AC, Kerr JT (2009) Historically calibrated prediction of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology* 90 : 2213-2222.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Roda F, Stefanescu C, Tedar T, Zobel M, Steffan-Dewenter I (2009) Extinction debt : a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24 : 564-571.
- Lea T (2006) Historical Garry oak ecosystems of Vancouver Island, British Columbia, pre-European contact to the present. *Davidsonia* 17 : 34-50.
- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85 : 1840-1845.
- Lunt ID, Spooner PG (2005) Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscape. *Journal of Biogeography* 32 : 1859-1873.
- MacDougall AS (2003) Did Native Americans influence the northward migration of plants during the Holocene? *Journal of Biogeography* 130 : 633-647.
- MacDougall AS, Beckwith SR, Maslovat CY (2004) Defining conservation strategies with historical perspectives : a case study from a degraded oak grassland ecosystem. *Conservation Biology* 18 : 455-465.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 : 689-710.
- Swetnam, TW, Allen CD, Betancourt JL (1999) Applied historical ecology : using the past to manage for the future. *Ecological Applications* 9 : 1189-1206.
- Thwaites, R, ed. (1905) Original journals of the Lewis and Clark Expedition 1804-1806. Vol. 5, Dodd, Mead & Company.
- Tomimatsu H, Kephart SR, Vellend M (2009) Phylogeography of *Camassia quamash* in western North America : postglacial colonization and transport by indigenous peoples. *Molecular Ecology* 18 : 3918-3928.
- Turner NC, Bell MAM (1971) The ethnobotany of the Coast Salish Indians of Vancouver Island. *Economic Botany* 25 : 63-99.
- Turner NJ, Turner KL (2008) "Where our women used to get the food" : cumulative effects and loss of ethnobotanical knowledge and practice ; case study from coastal British Columbia. *Botany* 86 : 103-115.