

# カーチンガ：ブラジル北東部における 熱帯乾燥林の現状と今後の課題

吉田 圭一郎  
(横浜国立大学教育学部)

Caatinga: Current status and prospects for conservation of  
tropical dry forests in northeastern Brazil

YOSHIDA Keiichiro  
(College of Education, Yokohama National University)

要旨：ブラジル北東部にはカーチンガ (caatinga) と呼ばれる熱帯乾燥林が分布する。1990年代までカーチンガはあまり学術的な関心を持たれなかったが、2000年代以降は、水分条件と関連した構成樹木の生態的な特性に関する研究が蓄積され、カーチンガへの人間活動の影響についての研究が行われている。本総説では、まずカーチンガの分布域に対応した水文気候環境を概観し、水分条件に応答する構成樹種の生理生態的な特徴についての近年の研究をレビューする。そして、カーチンガが直面している人間活動による脅威を挙げ、カーチンガの保全に向けた課題について展望した。カーチンガはブラジル北東部（ノルデステ）の約半分を占めており、まとまった熱帯乾燥林としては世界で最も面積が大きい。カーチンガの分布は半乾燥地域に広がっており、カーチンガは厳しい乾燥環境に適応した生態的特性を持つ樹種により構成されている。特に、水分条件の季節変化と構成樹種のフェノロジーとの関係は特筆すべきカーチンガの特徴となっている。カーチンガ構成樹種のほとんどは乾燥ストレスを避けて7～9月に及ぶ乾季に落葉するが、降水ともなう水文条件のわずかな変化に敏感に応答して一斉に展葉する。生長や開花・結実なども水分条件の季節変化と対応しており、主なカーチンガ構成樹木の活動期間は雨季と一致する。カーチンガはアマゾン熱帯雨林やセラードなどと同様に人間活動による脅威にさらされており、森林伐採、農地への転換などによる大規模開発、継続的な放牧などの影響を受けてきた。生物多様性が高く重要な生態系であるカーチンガを保全する優先度は高いにもかかわらず、保全区域の設置などの保全策は進んでおらず、また気候変動や人間活動による影響の評価に関わる知見は不足している。カーチンガの保全や人間社会との共生に向けて、カーチンガ構成種の生態的特性や生物地理に関する研究に加え、人と自然とのかかわりに着目した地理的な視点からの研究を進め、持続可能な利用を実現することが今後の課題である。

キーワード：カーチンガ、種多様性、森林破壊、半乾燥地域、フェノロジー、保全、水利用可能性

Key words: caatinga, species richness, deforestation, semi-arid region, phenology, conservation, water availability

## I はじめに

ブラジル北東部にはカーチンガ (caatinga) と呼ばれる森林植生が分布する (松本 2012)。“caatinga”はブラジル先住民の Tupi の言葉で「白い森」を意味しており (Leal et al. 2005)、その名の通り、白っぽい幹や枝が目立つ森林景観となっている。

世界の植生の中で、カーチンガはその相観や種組成などから熱帯乾燥林 (tropical dry forest) に含まれる。熱帯乾燥林は季節的な厳しい乾燥環境に適応した相観や構造を保持する森林とされる (Mooney et al. 1995)。熱帯乾燥林はおおむね熱帯雨林の高緯度側の明瞭な乾季がある地域にみられ、東南アジア、南アジア、アフリカ、中央・南アメリカ、およびオーストラリア北部に分布し

ている (Miles et al. 2006) . ほとんどの熱帯乾燥林は様々な人間活動の脅威に直面しており, 森林伐採や農地への転換などのため南アジアやアフリカでは多くが失われた. 現在, 南アメリカには世界の熱帯乾燥林の半分が残されており, その中でもブラジル北東部に分布するカーチンガは面積が最も大きく (Pennington et al. 2000) , まとまった熱帯季節林として貴重な存在となっている.

カーチンガはブラジルの生物相の重要な構成要素の一つでもある (Leal et al. 2005) . カーチンガの面積は日本国土の 2 倍以上となる 82 万 6 千 km<sup>2</sup> で (MMA and IBAMA 2011) , ブラジル国土の約 1 割を占めている. また, カーチンガの分布する領域にはブラジルで記載された種子植物 (32,109 種) のうちの 14.9% が出現する (BFG 2015) .

このようにカーチンガはブラジル国内外で重要な森林植生であるにもかかわらず, カーチンガを対象とした研究は, アマゾン熱帯雨林やセラードに比べて, 非常に少ない (Leal et al. 2005) . アマゾン熱帯雨林は 1980 年代から 2000 年代初頭にかけて急速な森林減少がみられた (吉田 2020) . そのため, アマゾン熱帯雨林の減少は地球環境問題の一つに取り上げられ, ブラジルの国内外において精力的に研究されてきた. セラードについても, 20 世紀後半に大規模な開発が行われ, それに応じて研究が蓄積されている. 一方, カーチンガはこれまでに顕著な森林減少がみられたにも関わらず (Castelletti et al. 2003) , ほとんど注目されず, あまり研究が行われてこなかった (Santos et al. 2011) .

近年になって, カーチンガの重要性が認識され, カーチンガを対象とした研究が進められつつある. “Flora of the caatingas of the São Francisco River —Natural history and conservation” (Siqueira-Filho 2012) では, ブラジル北東部を貫流するサンフランシスコ川流域にみられるカーチンガの植物相についての調査結果についてまとめ, 生態系の特徴や将来の保全について言及した. また, “Caatinga —The largest tropical dry forest region in South America” (Silva et al. eds. 2017) では, カーチンガ生態系の生物多様性を概説し, 人々によるカーチンガ生態系の利用や人間活動による影響などについてまとめられている. カーチンガが乾燥環境に適応した特徴的な生態系であることの認識が広がったことで, それまでの伝統的な植物相の記述や相観に基づく植生区分に関する研究に加え, 2000 年代以降は生態学や生理生態学的な研究に進展がみられた (Albuquerque et al. 2012) .



図1 ブラジルにおける生物群系 (バイオーム) の分布 (吉田 2013)  
ブラジル地理統計院 (IBGE) の資料に基づき作成されたもの引用した.

カーチンガにおける生物多様性や生態学的な理解が進む一方で, 人間活動とのかかわりに着目した地理学的な研究は未だ十分には行われていない. カーチンガの保全を実現するためには, 人間社会との相互依存についての評価やカーチンガ生態系の適切な管理手法など, 人間生活とカーチンガとの関係性についての研究が不可欠である. こうした問題意識から, 筆者は, 2014 年よりサンフランシスコ中流域のペトロリーナ周辺域を調査地として, カーチンガへの人間活動の影響についての地理的な見方・考え方にもとづいた調査を行ってきた.

本総説では, まずカーチンガの立地環境について, 特に水文気候条件との関わりに着目して, これまでの調査結果を交えながら概観する. 次に, 厳しい乾燥環境に適応するカーチンガ構成種の生態的特性とカーチンガ生態系を脅かす人間活動の影響に関する近年の研究をレビューする. そして, カーチンガの保全に貢献する今後の研究の方向性について展望する.

## II カーチンガの地理的分布と水文気候環境

ブラジルの生物群系 (バイオーム) の地理的分布は, 主に気候条件と対応する (図 1) . 赤道を中心とした地域では, 熱帯収束帯の影響を受ける期間が長く, 年間を通して高温多湿となることから, アマゾン熱帯雨林が成立する. 南アメリカ大陸中央部では, 熱帯収束帯が夏季 (12 月~4 月) に南下することで (Wang et al. 2004) , 雨季と乾季が明瞭なサバナ気候となっており, 灌木林や草

表1 ペルナンブコ州の3地点（レシフェ、ガラニユンス、ペトロリーナ）における気候値  
1981～2010年の平均値を示した。3地点の位置は図3aを参照のこと。

Stations	altitude (m)	annual mean temperature (°C)	annual precipitation (mm)	potential evapotranspiration (mm)	P/PET	landscape
Recife	10	25.9	2263	1785	1.27	zona da mata
Garanhuns	823	21.1	918	1157	0.79	agreste
Petrolina	370	26.9	483	2400	0.20	caatinga

原が混在するセラードがみられる。大西洋沿岸では偏東風がブラジル高原にぶつかって生じる多量の地形性降水があり、熱帯から亜熱帯まで大西洋岸森林（マタアトランチカ）が成立している。南回帰線よりも南の地域は温帯気候となり、パラナマツ *Araucaria angustifolia* が優占する温帯林やパンパへ連続する温帯草原が分布する。カーチンガはブラジル北東部に分布し、アマゾン熱帯雨林と大西洋岸森林（マタアトランチカ）の二つの熱帯雨林にそれぞれ北西側と南東側から挟まれ、南西側ではセラードに隣接している。アマゾン熱帯雨林やセラードほどの知名度はないものの、カーチンガはブラジルの代表的な生物群系の一つである（吉田 2013）。

カーチンガはブラジル北東部の乾燥した気候と対応して分布する（Sampio 1995）。ブラジル北東部の内陸は、海洋からの距離が離れた偏東風の風下側に位置し、水蒸気の供給量が少ない。また、南大西洋に発達する亜熱帯高気圧が張り出して、夏季の熱帯収束帯の南下が抑制される。そのため、場所によっては無降水期間である乾季が7カ月以上に及ぶ。

ブラジル国立気象研究所（INMET）の観測データによると、カーチンガ分布域の中央に位置するペトロリーナでは、平均値（1981～2010）で年降水量が483mm、年平均気温は26.9°Cで、ケッペンの気候区分ではステップ気候（BSh）に区分される（表1、図2）。熱帯収束帯の年々変動やエルニーニョ南方振動（ENSO）の影響を受けるため（Marengo et al. 2017）、降水量の年々変動は大きい（Sampio 1995）。そのため、年降水量が250mm以下になる年もみられ、ブラジル国内でも特に乾燥した地域となっている（吉田 2013）。

筆者らが調査地としたペルナンブコ州の森林植生は、降水量の空間分布とよく対応しており、海岸沿いの大西洋岸森林から内陸のカーチンガへと移り変わる。図3には、ブラジル北東部のペルナンブコ州における降水量分布と植生の群落高を示した。年降水量は、ブラジル国立

気象観測所（INMET）が設置した自動地上観測ステーションのデータを使用した。ペルナンブコ州の観測点における、毎時の観測データから2015～2018年における年積算降水量を算出した（図3では欠測値が最小となった2016年の年降水量を示した）。植生の群落高はペルナンブコ州を東西方向に自動車で行き交して記録した。太平洋沿岸に位置するレシフェから内陸部のペトロリーナまで、おおよそ30kmごとに自動車を道路脇に停めて、周辺にみられる植生の相観を観察した。あわせて、レーザー樹高計（ハグロフ社製）を用いて道路周辺の植生の群落高を計測し、5カ所の計測値の平均をその地点における植生の群落高とした。

海岸沿いと内陸とにおける年平均気温は25～26°Cでほぼ同じであるが、降水量には大きな差異がみられた。海岸沿いの2015～18年における年降水量は1500～2000mmで、1年中降水がある湿潤な気候であった。海岸から内陸に向かって降水量は急減し、50～100kmほど内陸で年降水量は500mm程度となった。内陸に向かうにつれて年降水量はさらに減少し、ペルナンブコ州で最も内陸に位置するペトロリーナでは2015年や2017年は年降水量が200mm以下となるなど、厳しい乾燥環境が卓越していた。

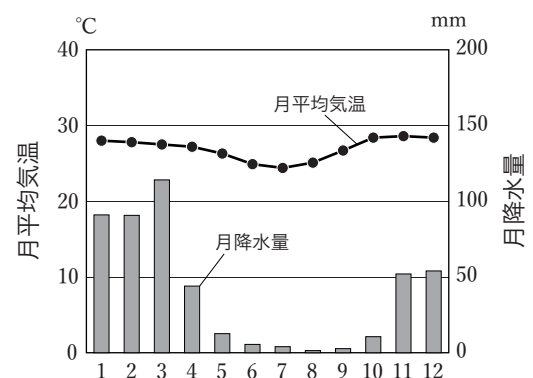


図2 ペトロリーナにおける月平均気温と月降水量の平均値（1981～2010年）  
ブラジル気象研究所（INMET）のデータより作成

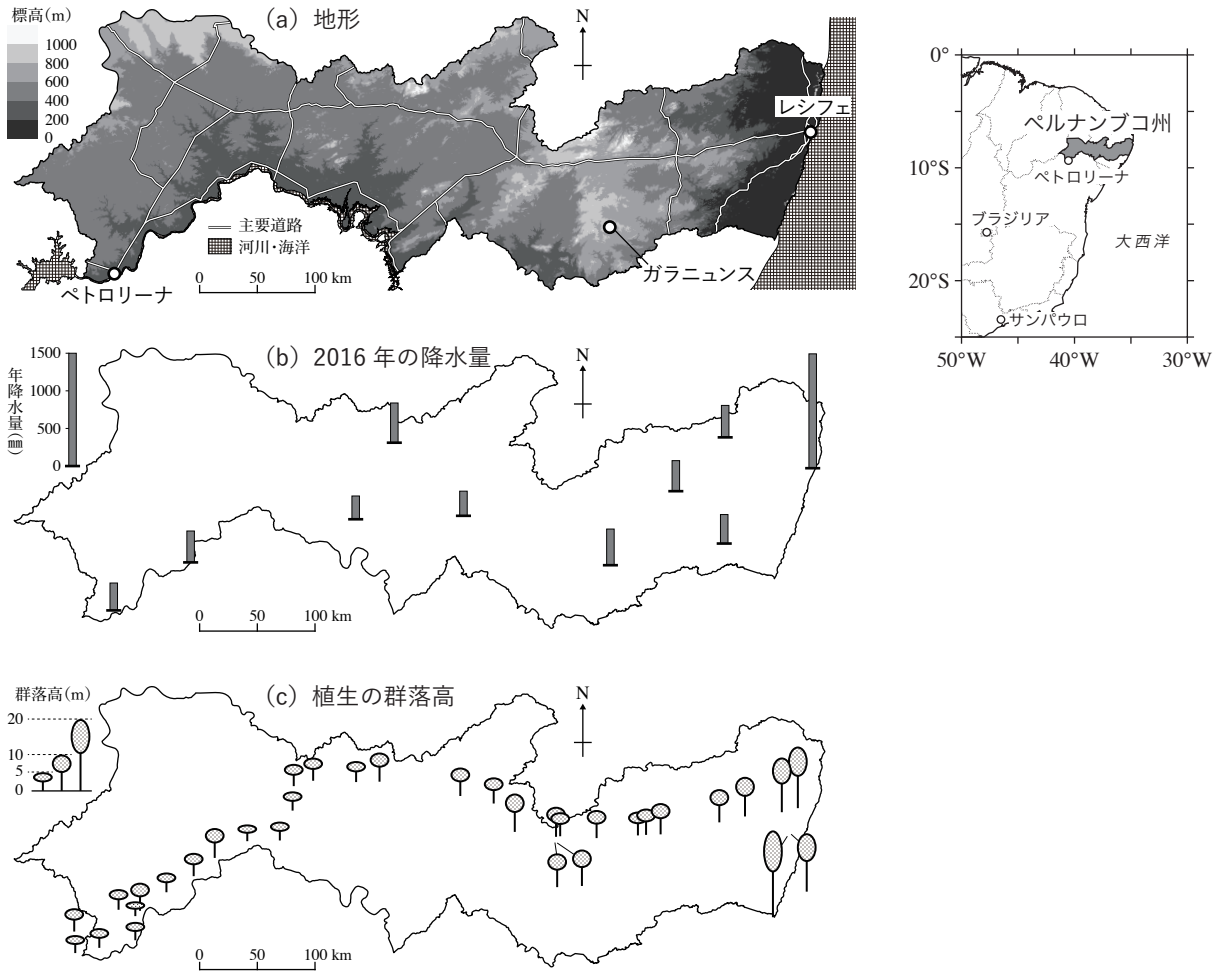


図3 ペルナンブコ州における (a) 地形, (b) 2016年の年降水量, および (c) 植生の群落高  
 地形は SRTM データより作成した。2016年の年降水量は 330 日以上を観測値が得られた地点のみ示した。

植生景観や植生構造はこうした降水量の空間分布と対応して変化していた。海岸沿いの地域にはゾナ・ダ・マタ (zona da mata) と呼ばれる森林域が広がっており、レシフェ近郊では樹高が 20m を超える常緑広葉樹が密な林冠を構成する大西洋岸森林の二次林がみられた (写真 1)。しかし、50~60km ほど内陸になると植生高は 10m 程度に低下し、落葉広葉樹を含む半落葉広葉樹林と

なった。アグレステ (agreste) と呼ばれるこの地域は、海岸沿いの森林と内陸のカーチンガとの移行帯にあたり、地形に沿った水分条件の違いに応じて植生が変化する様子もみられた (写真 2)。海岸沿いから約 300km より内陸では、植生高が 5~10m ほどのカーチンガが広がっていた。ペトロリーナ周辺には、植生高が 5~8m で、林冠が連続せず、乾季にほとんど全ての樹木が落葉する典型的なカーチンガがみられた (写真 3)。



写真 1 レシフェ近郊の大西洋岸森林 (二次林)  
 (2014年9月撮影)

### III 乾燥環境に適応した生態的特性

カーチンガの分布は気候条件に強く支配されており、カーチンガは厳しい乾燥環境にさらされている。カーチンガを構成する樹木は限られた水資源を有効に利用するため、水利用可能性 (water availability) と密接に関連した生活史を持っており、このことが独自の生態系としてのカーチンガを特徴づけている。



写真2 アグレストの景観 (2014年9月撮影)  
人間活動により影響を受けた二次植生で、常緑広葉樹と落葉広葉樹が混交している。



写真3 ペトロリーナ近郊のカーチンガ (2014年9月撮影)  
乾季のため、ほとんどの樹木が落葉している。

### 1. カーチンガの植生地理

典型的なカーチンガは、枝分かれが多く、トゲのある樹木により構成されるブッシュ状の低木林で、林床にもトゲの多い一年生草本やサボテン科などの多肉植物が生育する (Cole 1960) . かつてカーチンガは種組成が貧弱な植生と考えられていたが (Moro et al. 2014) , 2000年代以降の植物相に関する調査研究の蓄積により、生物多様性において重要な生態系であることが知られるようになった。現在、カーチンガには4,659種の種子植物が記載され、そのうちの913種はカーチンガのみに分布する固有種である (BFG 2015) . カーチンガにおける種子植物の固有率は19.6%で、これは世界の生物多様性のホットスポット (Myers et al. 2000) となっている大西洋岸森林 (49.5%) やセラード (35.1%) には及ばないものの、アマゾン熱帯林 (15.9%) よりも高い。

カーチンガはその相観や種組成などからいくつかの植生タイプに区分される。Andrade-Lima (1981) は植生構造に基づいてカーチンガを6ユニットに区分し、地質や気候などの立地条件と関連づけた。特に、結晶質岩と堆積岩類の地質に対応して、カーチンガは大きく二つに区分できるとされる (Queiroz et al. 2017) . 結晶質岩の地域では、土壌は肥沃だが、薄く礫を多く含んでおり、気候条件に強く影響を受ける典型的なカーチンガが成立する (狭義のカーチンガ) . 他方、堆積岩類の地域では、比較的厚い砂質土壌に半落葉性のカーチンガがみられる。地質と対応した土壌条件により、相観や種組成だけでなく、構成種の生活形 (life form) にも差異がみられることが指摘されている (Moro et al. 2016) . ただし、木本種の地理的な分布データを用いた最近の研究では、カーチンガの種組成は気候条件 (乾燥指数) により主に説明され、地質との関連性は不明瞭であることも指摘されている (Silva and Souza 2018) . そのため、さらに広

域での植生データの蓄積を進め、カーチンガにおける植生区分についての検討が必要となっている。いずれにせよ、カーチンガにおける植生分布や種組成の空間的な不均質性は、立地環境の中でも特に水分条件によって強く規定されている。

### 2. 水分条件に適応した生態的特性

一般に植生は、一年を通じた平均的な気温や積算降水量だけでなく、気象要素の季節性にも影響を受ける。特に、水分条件の季節変化は、カーチンガを含む熱帯乾燥林の相観やフェノロジーを大きく支配する要因となっている (Murphy and Lugo 1986) . これは、植物活動が水の利用可能性 (water availability) に強く依存しているため (Holbrook et al. 1995) , 乾季の水分ストレス下では、植物の生産活動の期間が制限されたり、生長が抑制されたりする。

#### 1) 展葉

カーチンガの最も特徴的な生態的特性は、降水の季節変化に応答した葉フェノロジーである。乾燥環境が卓越するブラジル北東部の内陸では、雨がほとんど降らない乾季が7~9カ月続き、その間カーチンガ構成樹木のほとんど全てが落葉している。しかし、雨季になると、カーチンガ構成樹木は樹種にかかわらず同調して一斉に展葉する。そのため、白っぽい幹や枝が目立つ景観であったカーチンガは、雨季には緑が一面を覆う景観へと変化する (写真4) .

こうしたカーチンガ構成樹木の葉フェノロジーに関する研究は、1990年代後半より盛んに行われてきた。Machado et al. (1997) は、カーチンガを構成する19樹種のフェノロジーを隔週で調査し、葉フェノロジーは降水の季節変化に強い影響を受けており、群落レベルで同



写真4 雨季（左）と乾季（右）におけるカーチングの相観の変化  
雨季は2014年12月、乾季は2015年9月にほぼ同地点から撮影した。

調することを示した。また、Lima and Rodal (2010) は、群落全体での葉の形成は降水の季節変化と一致しており、展葉は雨季の開始直後にみられ、落葉は雨季の終わりから乾季にかけて続くことを明らかにした。このように、カーチング構成樹木の葉フェノロジーは、主に水分条件の季節変化により規定されており (Albuquerque et al. 2012)、乾季から雨季にかけてのカーチングの劇的な景観変化を生み出している。

世界のほかの地域にみられる熱帯乾燥林では、構成樹木の葉フェノロジーは必ずしも水分条件の季節変化のみに規定されるものではない。たとえば毎年ほぼ同じ時期に雨季となる地域では、日長の変化や気温上昇をきっかけとして開芽や展葉が生じることが報告されている (Singh and Kushwaha 2005)。しかし、ブラジル北東部の乾燥地域では雨季の開始日や期間の年々変動が大きいいため、カーチングにおける開芽や展葉の時期は日長や気温とはほとんど対応しておらず (Silveira et al. 2013)、カーチング構成樹木は雨季開始直後のわずかな水分条件の変化をきっかけとして展葉を開始する (Machado et al. 1997)。これは、降水が不規則な乾燥域において、生産活動を行う期間をできるだけ長くするためのカーチング構成樹木の適応戦略であると考えられる (吉田・宮岡 2020)。

## 2) 生長

熱帯乾燥林では、水分条件の季節変化が構成樹木の生産活動を制約するため、樹木の生長量と雨季の長さや積算降水量とは密接に関連する (Martínez-Yrizar 1995)。雨季と乾季とに明瞭に区分される乾燥地に成立するカーチングでは、構成樹木の多くに年輪が形成されており (Tsuchiya 1990)、これまで年輪生態学的手法を用いて水分条件と生長量との関連性についての研究が行われて

きた。Nishizawa et al. (1995) では、降水量の異なる5地点で採取した16樹種250サンプルを解析し、年輪幅から算出した相対生長量が水分条件に応じて大きくなることを示した。また、Nogueira et al. (2017) は、カーチングの固有樹種である *Shinopsis brasiliensis* を対象に、約50年間の年輪幅と気象要素との関係を解析し、この樹種の生長には雨季の積算降水量などの水利用可能性が関連することを指摘した。こうした年輪の解析結果は、カーチング構成樹木の生長量が水分条件に強く依存することを示しており、そのためカーチングが将来の気候変動に対して影響を受けやすいことが危惧されている (Aragão et al. 2019)。

## 3) 開花・結実

開花や結実などの植物の生殖過程も、葉フェノロジーと同様に水分条件の季節変化と対応している。カーチングにおける開花と結実は雨季にみられ、多くの構成樹木で同調する (Barbosa et al. 1989)。しかし、開花や結実の時期が異なる樹種もみられ、葉フェノロジーと比較してより複雑なものとなっている (Machado et al. 1997)。たとえば、Lima et al. (2012) は、種ごとの水分生理特性の違いに着目した調査を実施し、幹密度が低く、幹の貯水能力が高い樹種は乾季の終わりに開花し、水分条件や降水量の季節変化と対応しないことを報告している。また、多くの構成樹木の結実も雨季にみられるものの、風散布の樹種では乾季に結実が多くなるなど (Griz and Machado 2001)、水分生理特性に加えて種子の散布様式によっても時期が異なることが指摘されている (Lima and Rodal 2010)。

## 4) 更新動態

フェノロジーは植物の新規加入や生残に強く寄与す

ることから (Albuquerque et al. 2012), カーチング構成樹木の更新動態にも水分条件が強く影響することが推察される。しかし、カーチングにおける樹木の個体群動態に関する研究は 1990 年代までほとんど行われておらず (Sampio 1995), その後もあまり進展していない。発芽実験から、カーチング構成樹木の種子の発芽は水分条件に依存することが示されており (Dantas 2020), 研究事例は少ないものの、現地での発芽は雨季の水分条件が良好な時期に集中することが報告されている (Araújo 2007)。その一方で、実生や稚樹などの死亡率に関する調査はほとんど行われおらず、カーチング構成樹木の更新プロセスは明らかにされていない。

また、カーチングの森林動態についての研究もほとんど行われてこなかった。人間活動の影響を受けた後に成立した二次植生の遷移を明らかにした Tsuchiya and Nemoto (1998) や Pereira et al. (2003) などがあるものの、カーチングを対象とした植生構造や種組成の長期的な変化についての研究は少なく、特に水分条件やその年々変動などとの関わりを検討したものは行われていない。長期的な森林動態についての研究は、カーチングの保全や再生を考える上で重要な示唆を与え、特に人為的な攪乱に対するカーチングの回復力 (レジリエンス) を評価し、持続可能な範囲での森林資源の利用を実現するために必要不可欠なものであると考えられ、今後は積極的に進めていくべき研究課題の一つである。

#### IV カーチングの保全と今後の課題

現在、カーチングの自然植生は全体の 6 割程度まで減少している (MMA and IBAMA 2011)。ブラジル国内のほかの生物群系と同様に、カーチングでも大規模な開発が行われ、自然植生が減少してきたにもかかわらず、ほとんど注目されてこなかった (Santos et al. 2011)。しかし、カーチングが保持する生物多様性の重要性や生態的特性の独自性が明らかにされつつあることで、近年ではカーチングにおける森林減少についても取り組まれるようになってきた。2010 年代には、衛星リモートセンシングを用いた土地被覆のモニタリングや土地利用変化についての解析が盛んに行われている (MMA and IBAMA 2011, Redo et al. 2013)。たとえば、Benchle et al. (2015) は、カーチングにおける 1990 年から 2010 年までの 20 年間の自然植生の変化を明らかにし、 $0.3\%yr^{-1}$  で減少し続けていることを示した。また、カーチングの面

積縮小は、セラードとの境界に近いカーチング分布域の南部で顕著にみられ、Vieira et al. (2013) はこの地域でカーチングが農地に置き換えられていることを指摘している。

著者らが調査対象地とするペルナンブコ州の内陸部でも、カーチングの約 3 割が人間活動により失われており、農地や放牧地などへ置き換わっている (Silva et al. 2018)。特に、カーチング分布域の中核をなすサンフランシスコ川中流域では、ソブラディーニョダム竣工後の 1980 年代より大規模な開発により広大な灌漑農地が造成され (山下・羽田 2016)、自然状態のカーチングのほとんどが失われた。サンフランシスコ川では、生活用水や農業用水を供給するための大規模な導水事業が現在も進められており、ペルナンブコ州の内陸部ではさらなる自然植生の減少が危惧される。

カーチングのような乾燥地における自然植生の破壊は土地の荒廃につながり、砂漠化を進行させる (丸山 2000)。また、農地周辺のカーチングは開発の過程で皆伐されることも多く、放棄されカーチングが再生したとしても、人間活動の影響は長期に及ぶ。Pereira et al. (2003) は、放棄後 30 年経過したカーチング二次林の種組成や植生構造は、50 年以上人為的な攪乱を受けていないカーチングとは異なることを示した。また、Ferreira et al. (2016) も放棄後 30 年経過したカーチングを調査し、種多様性は保全された場所のカーチングとほぼ同様であったが、胸高断面積合計や種組成が異なっていたことを報告している。このように、皆伐や農地への転換など強い人為的な攪乱を受けたカーチングの再生には数十年以上の長い時間がかかることが知られている。

皆伐や土地利用変化だけでなく、人々による継続的な利用もカーチングに少なからず影響を与えている。カーチングは、ヤギやヒツジなど家畜の放牧、薪炭材や林産物の採取など様々な目的で地域住民により繰り返し利用されている (西沢 1993)。こうした慢性的な (chronic) 人間活動による攪乱によってもカーチングは影響を受けており、樹種の選択的な利用によって種組成や植生構造が変化したり (Ribeiro et al. 2015)、遺伝的多様性が劣化したりする (Ribeiro et al. 2016)。特に、家畜の放牧は攪乱の頻度や強度が高く、林床における植被率の減少や樹木の实生密度の低下を引き起こし、森林の更新動態や植生回復を妨げている (Marinho et al. 2016)。加えて、人々の継続的な利用によるカーチングへの影響は水分条件によって大きさが変化し、乾燥した環境では種多様

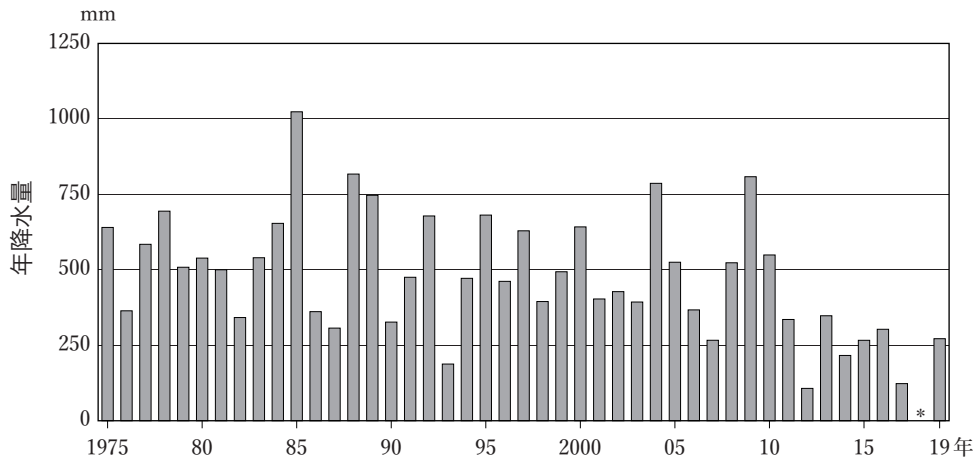


図4 ペトロリーナ近郊のベドローロにおける年降水量の年々変動  
 ブラジル農牧研究公社 (EMBRAPA) の気象観測データより作成した。2015年以降は自動観測機器による観測データである (2018年は欠測)。

性をさらに低下させる。そのため、今後の気候変動にともなう乾燥化によって影響が顕在化することも危惧されている (Rito et al. 2017)

大規模な開発や継続的な人間活動による攪乱があるにもかかわらず、カーチングの保全は進んでいない (Leal et al. 2005)。保全のためには人間活動を制限する区域の設置が最も効果的な方法であるが、カーチングにおける保護区域は全体の1%程度にすぎず、持続的な利用を含めた保全区域も6.5%しか存在していない (MMA 2016)。これは、カーチングにおける希少種の分布や種多様性にかかわる知見の少なさに起因しており、適切な保全のためには、固有種など希少種の生息域や種多様性の核心地域の把握にかかわる研究が欠かせない (Pennington et al. 2018)。そうした視点から、Koch et al. (2017) は Species Distribution Model (SDM) を用いた解析を行い、カーチング全体の24%が保護すべき地域であり、その大半が現在の保全区域外であることを報告している。開発圧力や森林利用が継続し、自然状態のカーチングが急速に失われつつある現状を鑑みれば、今後もこうした生物地理的な視点からの研究を積み重ねて、適切な保全地域の設置や荒廃したカーチングの再生を行っていくことが、カーチングの保全に向けた喫緊の課題であると考えられる。

## V まとめ

ブラジル北東部に広くみられるカーチングは、アマゾン熱帯林やセラードとも比肩する重要な生物群系である。カーチングの分布域では厳しい乾燥環境が卓越する

ため、植物は乾燥ストレスに適応した生活史を保持している。特に、フェノロジーは水分条件の季節変化に敏感に応答しており、構成樹木は限られた水資源を効率的に利用して生産活動を行っていた。2000年代以降、こうした水分条件と対応したカーチングの生態的特性に関する研究成果が蓄積されて注目を集めており、今後さらに進展するものと考えられる。

カーチングは熱帯乾燥林の中で最も生物多様性の高い植生の一つであるが (DRYFLOR 2016)、大規模な開発や継続的な放牧など様々な人間活動の脅威にさらされている (Leal et al. 2005)。それにもかかわらず、カーチングに対する国際的な認知度は極めて低く、またブラジル国内におけるカーチングの保全への関心は薄いままである。世界のほかの地域では熱帯乾燥林のほとんどが人間活動の影響により失われたことを考慮すれば、大面積でまともに残されているカーチングは大変貴重な存在であり、保全を進める優先度は高い。一方で、カーチングにおける生物種の分布や種多様性の空間的な不均質性についての研究はあまり行われておらず、保全すべき区域の候補地の選定は進んでいない。保全区域の設置を含むカーチングにおける適正な土地利用を実現するため、今後は上述したような生物地理学的な視点からの研究の進展が望まれる。

これらに加え、貴重な生態系であるカーチングの保全に向けて取り組むべき研究テーマが二つある。一つ目は、今後予想される気候変動によるカーチングへの影響である。ブラジル北東部では気候変動による乾燥化が指摘されており、2012年から2015年には、過去30年間で最も厳しい干ばつが発生した (Marengo et al. 2017)。筆



## 文 献

者らが調査対象地とするペトロリーナ近郊においても近年降水量が顕著に減少している(図4)。限られた水資源に依存するカーチンガでは、気候変動や人間活動によるわずかな水分条件の変化が構成樹木のフェノロジーをはじめとした生活史を大きく変化させる蓋然性は高く、カーチンガ生態系全体の変化へと波及する可能性がある。そのため、気候変動に対する影響評価を実施し、カーチンガの生態的特性を踏まえた保全策を講じる必要がある。

もう一つは、カーチンガの持続的な森林利用についてである。生物多様性などの保全には、人間活動を制限した区域の設置が解決策となる。しかし、カーチンガにおける森林利用は、地域住民の生活や地域社会の維持・発展のために必要不可欠なものとなっており、利用制限による保全は別の社会的な問題を引き起こす可能性が高い。地域住民による林産物の採取や択伐による影響は、継続的な放牧に比べて小さいことが知られ(Marinho et al. 2016)、また西沢ほか(1993)は伝統的な知識や樹木の生態的特性を踏まえた適切な森林管理が可能であることを示唆している。カーチンガにおける自然環境の保全や人間社会との共生に向けて、こうした人と自然とのかわりに着目する地理的な視点からの研究を進め、カーチンガの持続可能な利用を実現することも今後の課題となろう。

## 謝 辞

現地調査では、ペルナンブコ連邦大学の Prof. Armando Hideki Shinohara と Prof. Frederico Dias Nunes にご尽力いただいた。また、ニチレイブラジル農産(NIAGRO)の石山知夫氏、林真人氏、唐木真吾氏、平野哲志氏には現地での情報収集にご協力いただいた。ブラジル北東部ペトロリーナ周辺で実施している研究プロジェクトの共同研究者である三重大学の宮岡邦任先生、筑波大学の山下亜紀郎先生、徳山大学の羽田司先生には様々なご助言をいただいた。その他にも、現地調査に際しては大変多くの方々にお世話になった。この場をお借りして深くお礼申し上げる。

本研究は、科学研究費補助金基盤研究(B)(海外学術研究)「ブラジル・セルトンの急激なバイオ燃料原料の生産増加と水文環境からみた旱魃耐性評価」(課題番号:26300006, 研究代表者:宮岡邦任)の研究成果の一部である。

- 塩寺さとみ 2013. 熱帯林における樹木のリーフフェノロジーと環境要因—水分環境と樹木の機能的多様性. 日本生態学会誌 63: 37-48.
- 西沢利栄・土谷彰男・マリア・マダレーナ・ヴィエイラ・ピント 1993. ブラジル北東部半乾燥地域における樹木の特性と利用. 熱帯農業 37: 322-340.
- 松本栄次 2012. 『写真は語る南アメリカ・ブラジル・アマゾンの魅力』二宮書店.
- 丸山浩明 2000. 『砂漠化と貧困の人間性—ブラジル奥地の文化生態』古今書院.
- 山下亜紀郎・羽田 司 2016. ブラジル北東部ペトロリーナにおける果樹農業の発展と灌漑方式の変遷. 人文地理学研究 36: 43-53.
- 吉田圭一郎 2013. 多様な気候と植生. 丸山浩明編『世界地誌シリーズ6 ブラジル』26-37. 朝倉書店.
- 吉田圭一郎 2020. 熱帯雨林の破壊と保全(ブラジル). 『現代地政学事典』編集委員会編『現代地政学事典』210-211. 丸善出版.
- 吉田圭一郎・宮岡邦任 2020. ブラジル北東部における水分条件の季節変化に対するカーチンガ構成樹木の葉フェノロジーの応答. *E-journal GEO* 15: 307-318.
- Albuquerque, U. P., Araújo, E. L., El-Deir, A. C. A., Lima, A. L. A., Souto, A., Bezerra, B. M., Ferraz, E. M. N., Freire, E. M. X., Sampaio, E. V. S. B., Las-Casas, F. M. G., Moura, G. J. B., Pereira, G. A., Melo, J. G., Ramos, M. A., Rodal, M. J. N., Schiel, N., Lyra-Neves, R. M., Alves, R. R. N., Azevedo-Júnior, S. M., Telino Júnior, W. R. and Severi, W. 2012. Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *The Scientific World Journal*. doi:10.1100/2012/205182.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-163.
- Aragão, J. R., Groenendijk, P. and Lisi, C. S. 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: the climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53: 5-16.
- Araújo, E. L., Castro, C. C., and Albuquerque, U. P. 2007. Dynamics of Brazilian caatinga -A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 15-28.
- Barbosa, D. C. A., Alves, J. L. H., Parazeres, S. M. and Paiva,

- A. M. A. 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botanica Brasílica* 3: 109-117.
- Beuchle, R., Grecchi, R. C., Shimabukuro, Y. E., Seliger, R., Eva, H. D., Sano, E. and Achard, F. 2015. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography* 58: 116-127.
- BFG (The Brazil Flora Group) 2015. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113. doi: 10.1590/2175-7860201566411.
- Castelletti, C. H., Silva, J. M. C., Santos, A. and Tabarelli, M. 2003. Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In *Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Brasília: MMA.
- Cole, M. 1960. Cerrado, caatinga and pantanal: The distribution and origin the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* 126: 168-179.
- Dantas, B. F., Moura, M. S. B., Pelacani, C. R., Angelotti, F., Taura, T. A., Oliveira, G. M., Bispo, J. S., Matias, J. R., Silva, F. F. S., Pritchard, H. W. and Seal, C. E. 2020. Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia* 192: 529-541.
- DRYFLOR 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387.
- Ferreira, R. L. C., Silva, S. O., Silva, J. A. A., Lira, M. A., Alves, F. T. and Nascimento, L. M. 2016. Richness and diversity of Caatinga areas in different successional stages in northeastern Brazil. *Scientia Forestalis* 44: 799-810.
- Griz, L. M. S. and Machado, I. C. S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.
- Holbrook, N. M., Whitbeck, J. L. and Mooney, H. A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, 243-276. New York: Cambridge University Press.
- Koch, R., Almeida-Cortez, J. S. and Kleinschmit, B. 2017. Revealing areas of high nature conservation importance in a seasonally dry tropical forest in Brazil: Combination of modeled plant diversity hot spots and threat patterns. *Journal for Nature Conservation* 35: 24-39.
- Leal, I., Silva, J., Tabarelli, M. and Lacher, T. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19: 701-706.
- Lima, A. L. A. and Rodal, M. J. N. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 1363-1373.
- Lima, A. L. A., Sampaio, E. V. S. B., Castro, C. C., Rodal, M. J. N., Antonino, A. C. D. and Melo, A.L. 2012. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semi-arid region of Brazil? *Trees* 26: 1605-1616.
- Machado, I. C. S., Barros, L. M. and Sampaio, E. V. S. B. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.
- Marengo, J. A., Torres, R. R. and Alves, L. M. 2017. Drought in Northeast Brazil: Past, present, and future. *Theoretical and Applied Climatology* 129: 1189-1200.
- Marinho, F. P., Mazzochini, G. G., Manhães, A. P., Weisser, W. W. and Grande, G. 2016. Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. *Journal of Arid Environments* 132: 26-33.
- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, 326-345. New York: Cambridge University Press.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. and Gordon, J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- MMA 2016. *Unidades de conservação por bioma*. Brasília: IBAMA/MMA. [https://www.mma.gov.br/images/arquivo/80112/CNUC\\_PorBiomaFev16.pdf](https://www.mma.gov.br/images/arquivo/80112/CNUC_PorBiomaFev16.pdf)
- MMA and IBAMA 2011. *Monitoramento do Desmatamento nos Biomas Brasileiros por Satélite Acordo de Cooperação Técnica MMA/IBAMA: Monitoramento do Bioma Caatinga 2008 a 2009*. Brasília: IBAMA/MMA.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H. and Medina, A. 1995. Introduction. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, 1-8. New York: Cambridge University Press.
- Moro, M. F., Lughadha, E. N., Filer, D. L., Araújo, F. S. and Martins, F. R. 2014. A catalogue of the vascular plants of

- the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160: 1-30.
- Moro, M. F., Lughadha, E. N., Araújo, F. S. and Martins, F. R. 2016. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid caatinga domain in Brazil. *Botanical Review* 82: 91-148.
- Murphy, P. G. and Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nishizawa, T., Tsuchiya, A., and Pinto, M. M. V. 1995. Characteristics and utilization of tree species in the semi-arid woodland of North-East Brazil. In *The fragile tropics of Latin America*, eds. T. Nishizawa and J. I. Uitto, 280-300. Tokyo: The United Nations University Press.
- Nogueira, F. C., Pagotto, M. A., Roig, F. A., Lisi, C. S. and Ribeiro, A. S. 2017. Responses of tree-ring growth in *Schinopsis brasiliensis* to climate factors in the dry forests of northeastern Brazil. *Trees* 32: 453-464.
- Pennington, R. T., Prado, D. E. and Pendry, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pennington, R. T., Lehmann, C. E. R. and Rowland, L. M. 2018. Tropical savannas and dry forests. *Current Biology* 28: 541-548.
- Pereira, I. M., Andrade, L. A., Sampaio, E. V. S. B. and Barbosa, M. R. V. 2003. Use-history effects on structure and flora of caatinga. *Biotropica* 35: 154-165.
- Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F. and Moro, M. F. 2017. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America*, eds. J. M. C. Silva, I. R. Leal and M. Tabarelli, 23-63. Cham: Springer International Publishing.
- Redo, D., Aide, T. M. and Clark, M. L. 2013. Vegetation change in Brazil's drylands ecoregion and the relationship to crop production and environmental factors: Cerrado, caatinga, and Mato Grosso, 2001-2009. *Journal of Land Use Science* 8: 123-153.
- Ribeiro, E. M., Rodríguez, V. A., Santos, B. A., Tabarelli, M. and Leal, I. R. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52: 611-620.
- Ribeiro, E. M., Santos, B. A., Rodríguez, V. A., Tabarelli, M., Souza, G. and Leal, I. R. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97: 1583-1592.
- Rito, K. F., Rodríguez, V. A., Queiroz, R. T., Leal, I. R. and Tabarelli, M. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 828-838.
- Sampaio, E. V. S. B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, 35-63. New York: Cambridge University Press.
- Santos, J. C., Leal, I. R., Cortez, J. S. A., Fernandes, G. W. and Tabarelli, M. 2011. Caatinga: The scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science* 4: 276-286.
- Silva, J. M. C., Leal, I. R. and Tabarelli, M. eds. 2017. *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer International Publishing.
- Silva, A. C. and Souza, A. F. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE* 13: e0196130. doi: 10.1371/journal.pone.0196130.
- Silva, R. R., Santiago, M. T. B., Candeias, A. L. B., Gurgel, J. F., Sales, A. T. and Menezes, R. S. C. Mapping of regional land-use/land-cover distribution according to soil types in the semiarid region of Pernambuco State, Brazil. *Revista Geama* 4: 13-18.
- Silveira, A. P., Martins, F. R. and Araújo, F. S. 2013. Do vegetative and reproductive phenophases of deciduous tropical species respond similarly to rainfall pulses? *Journal of Forestry Research* 24: 643-651.
- Singh, K. P. and Kushwaha, C. P. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science* 89: 964-975.
- Siqueira-Filho, J. A. 2012. *Flora of the caatingas of the São Francisco River: natural history and conservation*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio.
- Tsuchiya, A. 1990. Hypertrophic growth of trees of caatinga plant community and water balance. *Latin American Studies* 11: 51-70.

Tsuchiya, A. and Nemoto, M. 1998. Vegetation recovery of drought deciduous forests in the semi-arid interior, north-eastern Brazil. *Vegetation Science* 15: 117-124.

Vieira, R. M. S. P., Cunha, A. P. M. A., Alvalá, Carvalho, V. C., Neto, S. F. and Sestini, M. F. 2013. Land use and land cover map of a semiarid region of Brazil for meteorological and climatic model. *Revista Brasileira de Meteorologia* 28:

129-138.

Wang, X., Auler, A. S., Edwards, R. L., Cheng, H., Cristalli, P. S., Smart, P. L., Richards, D. A. and Shen, C. C. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432 : 740-743.