

「日本海がもたらす雪と植物の多様性」

講師 富山大学極東地域研究センター
准教授 和田 直也 氏

1 . 多雪環境と植物分布

富山では雪という環境は非常になじみ深いですが、北半球の中においてはどこでも多雪の環境があるわけではない。北米のかなり北の方に多雪の環境があるが、内陸部に入ると乾燥して多雪の環境ではない。緯度が低いヒマラヤ山脈では、多雪環境は標高の高い場所に限られている。このような点から見ると、日本は低地で



ありながら多雪の環境にある非常にまれな地域だといえる。環日本海地域で積雪深が 1 m 以上の場所は、日本の日本海側と大陸の長白山脈だけである。世界的に見ても、また北東アジアという観点から見ても、この多雪の環境というものは非常に珍しいと考えられる。

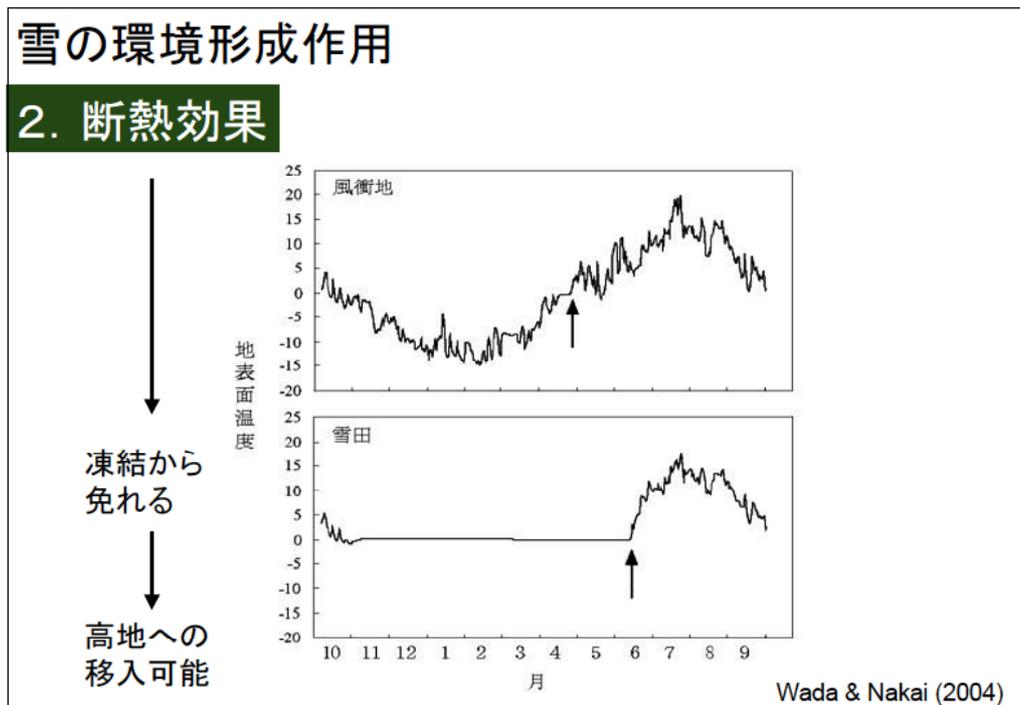
積雪深の分布は植物の分布にも非常に大きな影響を与えている。例えば、ユキツバキが分布しているのは積雪深が年間 150cm 以上の範囲とほぼ一致している。タニウツギの分布はさらに広いが、日本海側に偏っている。また植物の中には、同じ種類でありながら、大きさなどが異なるものがある。ユリ科のツクバネソウは、岐阜県関市のものと富山県魚津市のものでは葉の大きさに相当な違いが見られる。雪国の富山県魚津市の方が大きいのである。

2 . 雪の環境形成作用

「雪の圧力」は植物が暮らす上で大きなストレスになっている。林業をする上では残念なことだが、雪圧によって木の幹の根元が曲がり、力学的に耐えられなくなって幹が割れてしまう。しかし、ブナはほかの木に比べてこの圧力に対してうまく適応している。また、

雪の圧力が加わると季節的に絶えず斜面にかく乱が起きるが、群種レベルで見た場合、このかく乱が植物の多様性の創出にかかわっている可能性がある。

立山の高山帯の稜線部、季節風で雪が吹き飛ばされる「風衝地」に温度センサーを埋め込み、1年間温度を測定した。厳冬期には土壌が -15 度ぐらいになって凍結し、2月中旬を過ぎて暖かくなると0度に上がり、気温と同じ変動をした。一方、斜面の風下側で雪がたまる「雪田」では、11月から6月の雪解け時までずっとほぼ0度で推移し、「雪の断熱効果」があることが分かった。



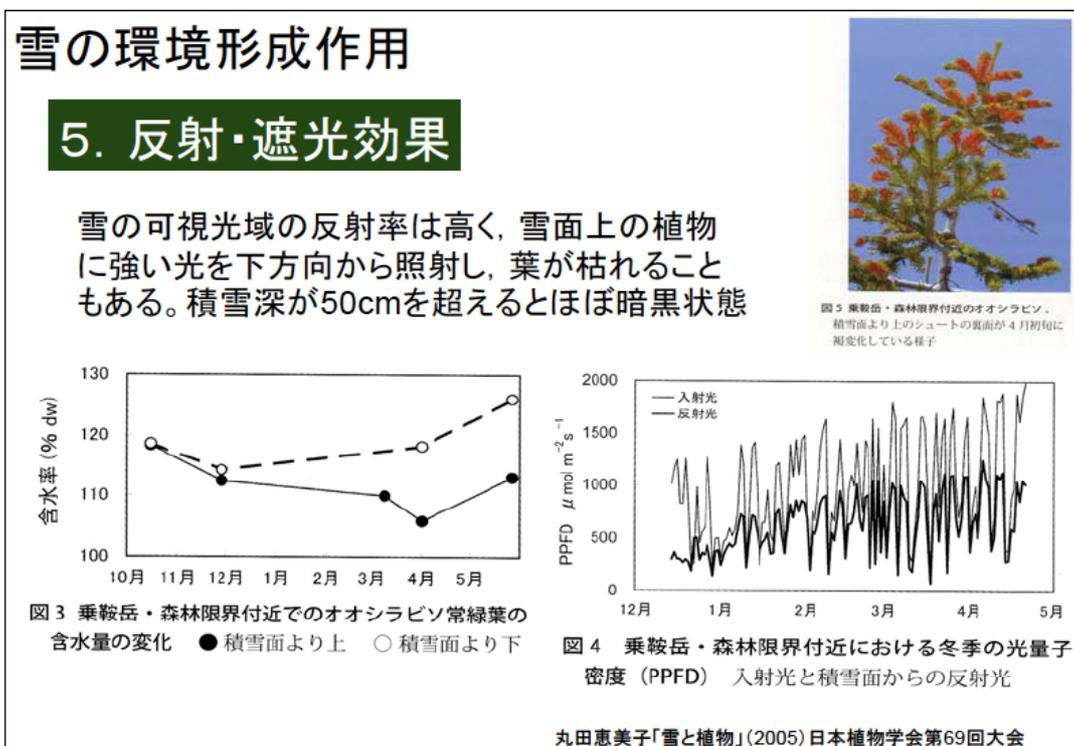
立山は雪が大変多く、面積的には雪田が非常に多い。しかし、日本海を挟んだ中国の長白山は逆で、雪田はわずかしかない。そのような場所では、日本で見られるような高山植物が森林限界以上の標高帯に分布していない種が見られる。一方、日本の山々では森林限界を超えたところに近縁種が分布している。このような現象から見ても、雪田には冬の間の土壌凍結を防ぐ効果があり、そのため耐凍性の低い種が高標高地への侵入・定着を可能にする性質があることが分かる。結果として、植物の多様性を増やす方向に作用する。

また、積雪下は「保湿効果」があって、湿度がほぼ飽和状態に保たれ、冬期の乾燥害を防いでいる。通常、積雪下にあるユキツバキを掘り出すと枯れてしまう。ユキツバキは光が当たると光合成を始めて葉の裏の気孔を開いて二酸化炭素を取り込むが、同時に、葉に保持された水分が出ていって乾燥するからだ。つまり、雪の下にあれば乾燥害を受けない状態で越冬できるのである。

さらに、融雪水の供給が湿性な植生を成立させることがある。北海道の低地では、積雪深が1 m以上の所でミズゴケ湿原が発達している。この積雪が「水分供給」と「断熱効果」

の作用を通じてミズゴケ湿原の成立を可能にしている。

雪には「反射・遮光効果」がある。雪から反射される光の量は非常に多い。雪面上の植物に下方向から強い光を照射すると植物の葉が枯れることもある。乗鞍岳の森林限界付近のオオシラビソ(常緑葉)の含水量の変化を見ると、秋には葉に含まれる水分の量が 118% 前後ある。冬の間も雪の下の葉の含水量はほぼ 114% を下回ることはないが、積雪面より上にある葉では水分が抜けていき、4 月には 105% くらいにまで低下してしまう。その理由の一つは、低温で強い吹雪などで氷の断片が葉に当たって表面の層に傷が付き、そこから水分が抜けて乾燥害が起きる。さらに春先には非常に強い光が雪面から反射されて葉の裏側に当たる。強い光の下で光合成を行うと、ストレスによって水分欠乏が起こる。



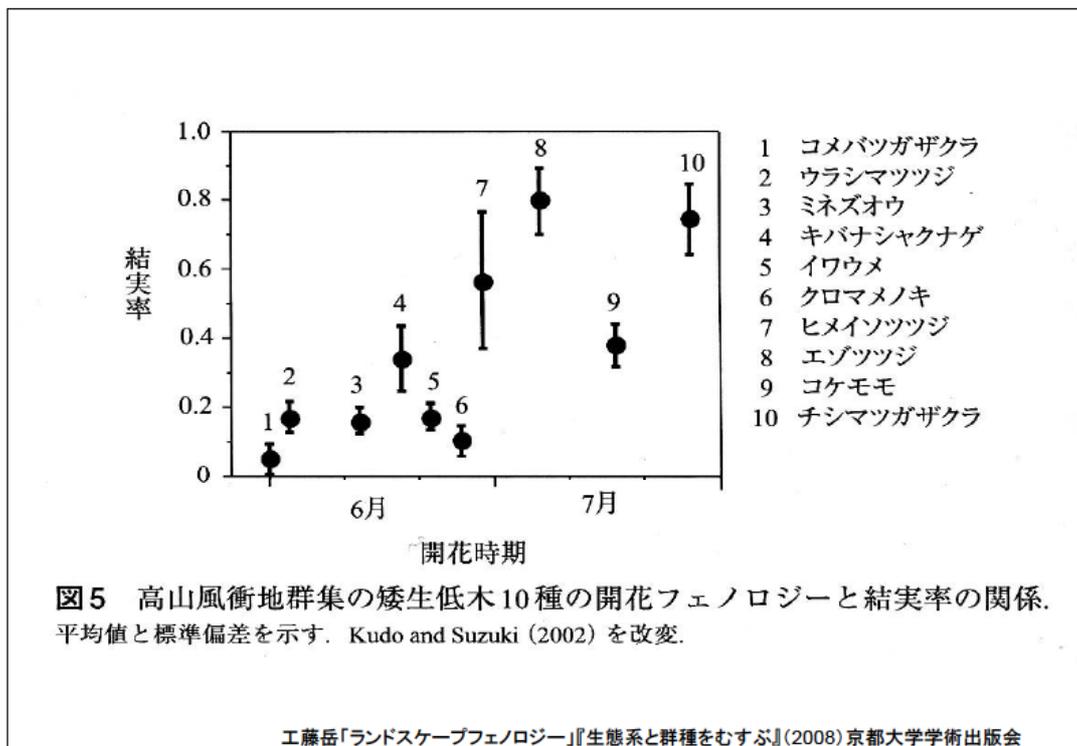
積雪の多い場所では、植物の「生育期間が短縮」する。例えば6カ月間光合成ができるような気温環境にあったとしても、それが雪のために4カ月、あるいは2カ月になって光合成活動が制限されると、その短い間に成長して繁殖をしなくてはならなくなる。そのために植物は、葉の寿命を延ばすという応答を個体レベルで行い、優占種が交代する。また、同種の間で開花期のずれが生じて、遺伝子の交流が起こりにくくなる。

アオノツガザクラ、キバナシャクナゲなどの常緑性の植物は、もともと葉の寿命が1年以上あるが、雪解けが遅い場所ではその寿命を3年ぐらいから4年、5年と延ばす方向に調節している。つまり、葉を長持ちさせることで光合成による稼ぎを増やしている。アオノツガザクラの葉の面積当たりの重量(LMA: Leaf Mass per Area)を見ると、葉の寿命が延びるに従ってLMAが増加している。アオノツガザクラは、一定面積の葉をつくる

ために大きな投資をすることで丈夫な葉をつくっているといえる。それによって寿命を延ばすことも可能になっているのかもしれない。しかし、落葉性の植物の場合は、生育期間の短縮に従って、イメージ的には薄い葉になっているようだ。一定面積の葉を少ないコストで作りあげることで、短くなった生育期間に应答しているのではないかと考えられる。植物は葉の寿命や性質を変化させて、「生育期間の短縮」に应答することがある。しかし、それにも限度があって、その限度を超えると種類の交代が起こっていく。

3 . 各地の植物分布調査から考えられること

北海道の大雪山で、雪解けの時期が異なる複数の場所における高山植物の生態を工藤岳さんが 20 年以上調べている。雪解けの傾度ごとにある種類の葉が一定面積の土地でどの程度地面を覆っているかという割合を調べると、例えばミネズオウという植物は雪解けの早い場所に一番多く出現し、雪解けの遅い場所では徐々に見られなくなる。逆に、ミヤマクロスゲやキンスゲは雪解けの早い場所にはまったく見られず、雪解けの遅い場所に偏って分布している。各種類の分布は雪解けの傾度に伴って変わっていくので、多様な植生が短い水平距離の中に存在していることになる。

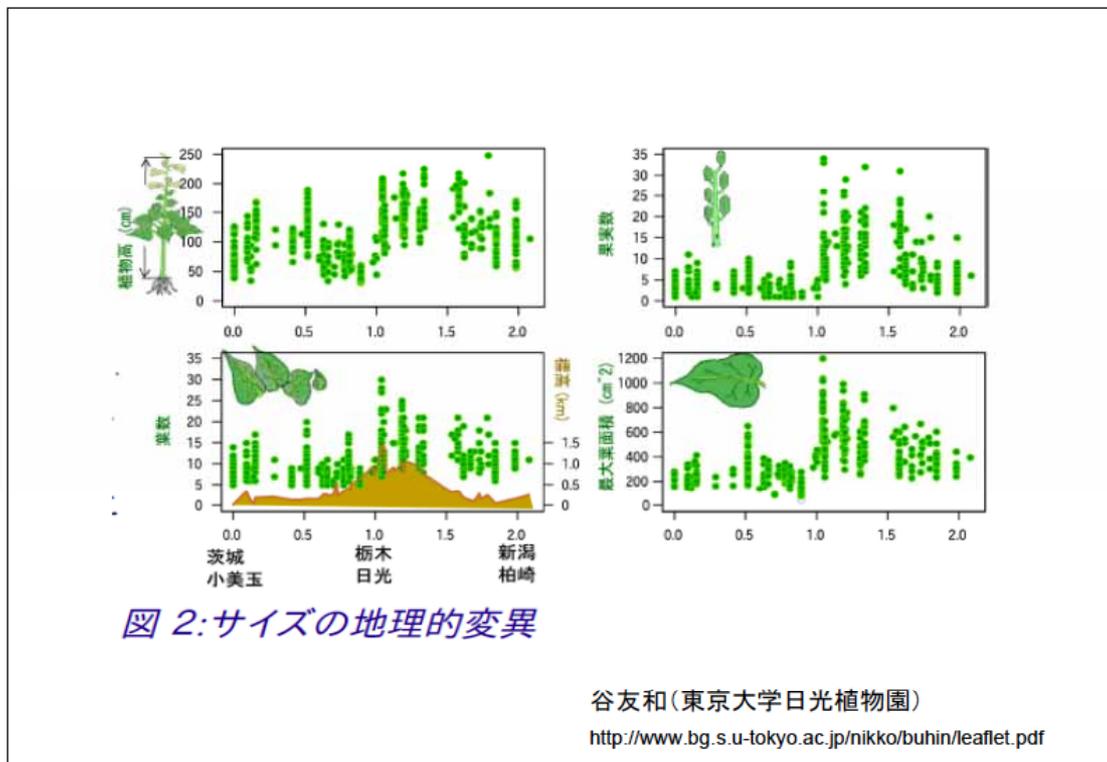


同じく工藤さんが、高山植物の開花の季節、専門的な用語では「フェノロジー」と結実率の関係を、高山の風衝地に生えている低木 10 種類について調査した結果から、初期に咲く花の結実率は低く、遅咲きの集団は結実率が高いという傾向が分かった。初期には、花粉媒介に有効なマルハナバチの仲間の女王がまだ出たばかりで、ワーカーを生産してない。ハチの密度が低いために十分な受粉が行われず結実率が低くなるのだが、後半は、越冬し

た女王が巣でワーカーを育て、このワーカーが活動して結実率が高くなるらしい。単に物理的な開花期間の長さだけではなくて、生物間の相互作用が繁殖の成功率にも影響を及ぼしている。

雪解けの傾度が、高山植物の集団的な遺伝的な特性に関係しているかどうかを調査している。大雪山で、雪解けの早いプロット・中ぐらいのプロット・遅いプロットを、ある程度距離の離れた3カ所で、それぞれ列状につくって調査した。場所ごとに見ると、各プロットは空間的な距離は近いが、花の時期が重なっていないので、時間的には遠い関係にある。違う場所のものは、空間的には離れているが、雪解けの早いプロット同士では花が咲く時期が一緒である。つまり、違う場所であっても同種のプロットは、空間的には遠いが、時間的には近い関係にあるといえる。

さらに、時間的な効果と空間的な効果のどちらが遺伝的な分化を引き起こす力として強いのかという検証のために、分布する植物の遺伝型を調べた。ハクサンボウツフウという種類は、地理的に遠い集団ほど遺伝的に異なっていることが分かった。一方、エゾヒメクワガタやミヤマリンドウという種類では、地理的距離ではなくて、いつ咲いたかという日にちの差と遺伝的距離の関係が相関を示した。以上から、雪による開花時期の遅れが集団遺伝学的な構造にも影響を及ぼすということが考察される。

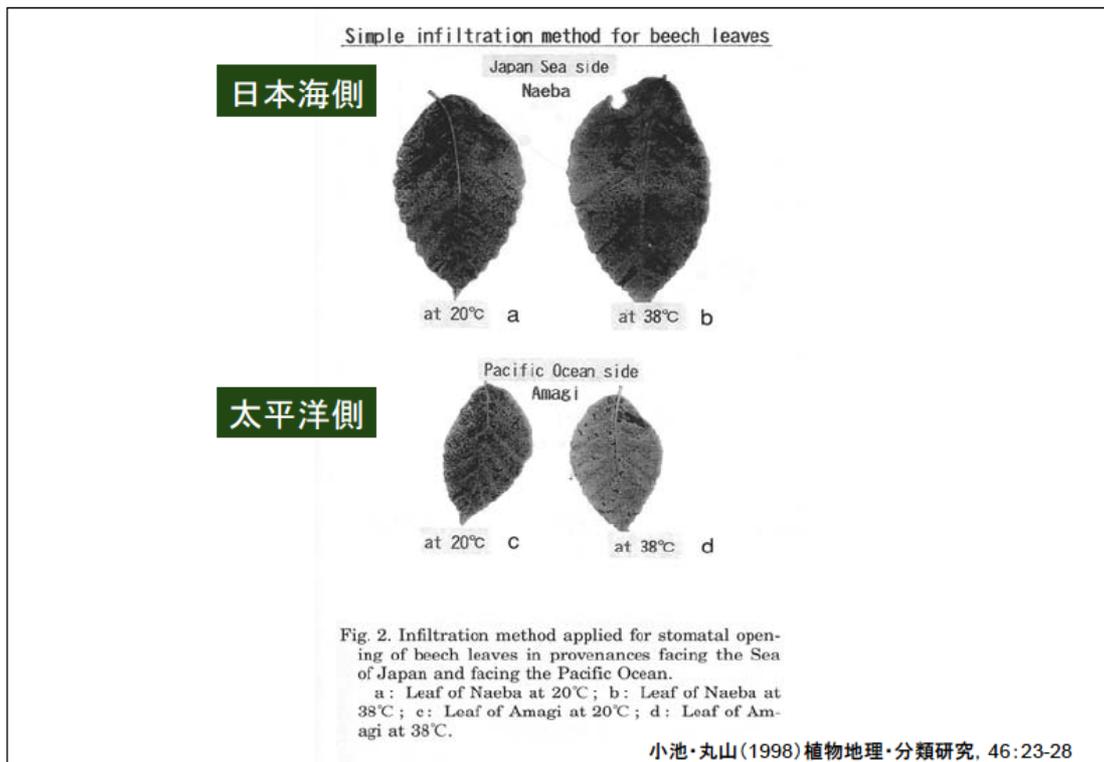


次は、東京大学の谷友和さんの調査である。ウバユリまたはオオウバユリと呼ばれる植物は、日本海側ではオオウバユリと呼ばれる大きなタイプ、太平洋側ではウバユリと呼ばれる小さいタイプのものが分布している。個体の高さは太平洋側から日本海側に向かうと、

日光のいるは坂の所で急に変化する。ウバユリは葉のサイズが 20cm ぐらいになると開花して終わるが、オオウバユリは葉のサイズが 20cm になっても開花せず、さらに成長していく。おそらく多雪環境では生育期間が短くなるため、個体をより大きくして資源をためてから繁殖をするというように生活史を変更したのだと思われる。繁殖スケジュールをずらすことで、植物が大型化しているのではないのかと考えられる。

逆のケースとして、九州大学の久米篤さんの研究がある。ヒメアオキ（日本海型要素）とアオキ（太平洋側要素）の葉面積は、アオキは大きく、ヒメアオキは小さい。また、ヒメアオキは背丈も低い。太平洋側は日本海側に比べて雪がない分、光をめぐる競争が激しくなり、より上の方に葉を配置しなくてはならないという自然選択圧がかかって、より大きくなる方向に向かうらしい。そのような圧力がない状態で、比較的低いサイズで繁殖を開始できるのがヒメアオキらしい。

4 . ブナ林の多様性と多雪環境



ブナは、北海道の渡島半島から九州まで日本の広い地域に分布している。それぞれの山地で葉の大きさが異なることが古くから知られていて、日本海側のブナの方が大型の葉を持っている。日本海側のブナと太平洋側のブナを同じような環境で育てても、やはり日本海側のブナの葉が大きくなる。この違いは遺伝的な性質によることがすでに調べられている。

葉の断面にも違いが見られる。日本海側のブナの葉は柵状組織（葉緑体が入っている組織）が 1 層だが、太平洋側のブナでは 2 層になっている。夏の間霧が多く直射の環境が少ない日本海側では、相対的に暗い環境で葉緑体を配置しなければならないので柵状組織が単層になり、太陽光が常に強い環境の太平洋側では柵状組織が 2 層になるというように気候の違いを反映していると考えられる。

2 万年前の日本列島は、今と比べて気温が約 7 度低く、西日本の低地では冷温帯落葉広葉樹林が発達していた。落葉樹であるブナも分布していたであろうが、この時期、ブナは冷温帯林の優占種ではなかった。間氷期に海水面が上昇すると、海洋性の温暖な気候下で、おそらく多雪の環境になっていったと思われる。そして、冷温帯の広葉樹林が北に移動し始めたのだが、その中でもうまく雪に適応しているブナが急激に北に進出していったのだろう。ブナの遺伝的な多様度は地理的なものと結びついているらしいが、北に行くほどこの多様度が低下する傾向がある。それは経度についても同様で、西の方が遺伝的な多様度が高く、東の方が低い傾向が見られる。

また、ブナをミトコンドリアの DNA の塩基配列の違いから 8 つのタイプに分け、それぞれが一つの集団の中で占めている割合を調査した戸丸信久さんの結果を見ると、8 つのタイプはどこにでも均一に存在するのではなく、偏りがある。特に北日本の集団は、遺伝的に同じ集団であることが分かっている。おそらく氷河期にどこかに逃げ込んでいた集団が、今日にかけて急激に分布を広げていったため、遺伝的に均一な集団になったものと考えられる。

ブナ林の多様性は、歴史性とは違った観点からも論じることができる。日本海型の気候は乾燥しにくく、太平洋型の気候は乾燥しやすいということである。乾燥する時期も日本海側は林の下に雪が残っていて、太平洋側に比べると山火事が起きにくい。また、山火事が頻繁に起きる太平洋側にもブナは分布しているが、ブナの優占度は低い。日本海側の気候が山火事の発生を抑える方向に作用して、それがブナの優占する状況をつくりあげていると理解できる。

以下は、本間航介さんの研究結果である。最大積雪深とブナの分布の関係では、最大積雪深が大きい所でブナの優占度が非常に高くなっている。最大積雪深が 4 m ぐらいの林ではブナが 8 割ぐらい優占している。雪が深くなると、林を構成する植物の種類の数も減る。雪が増えて雪圧の効果が高くなってくると、それに対応できる種類の植物しか分布ができなくなるので、種の多様性は減っていく。

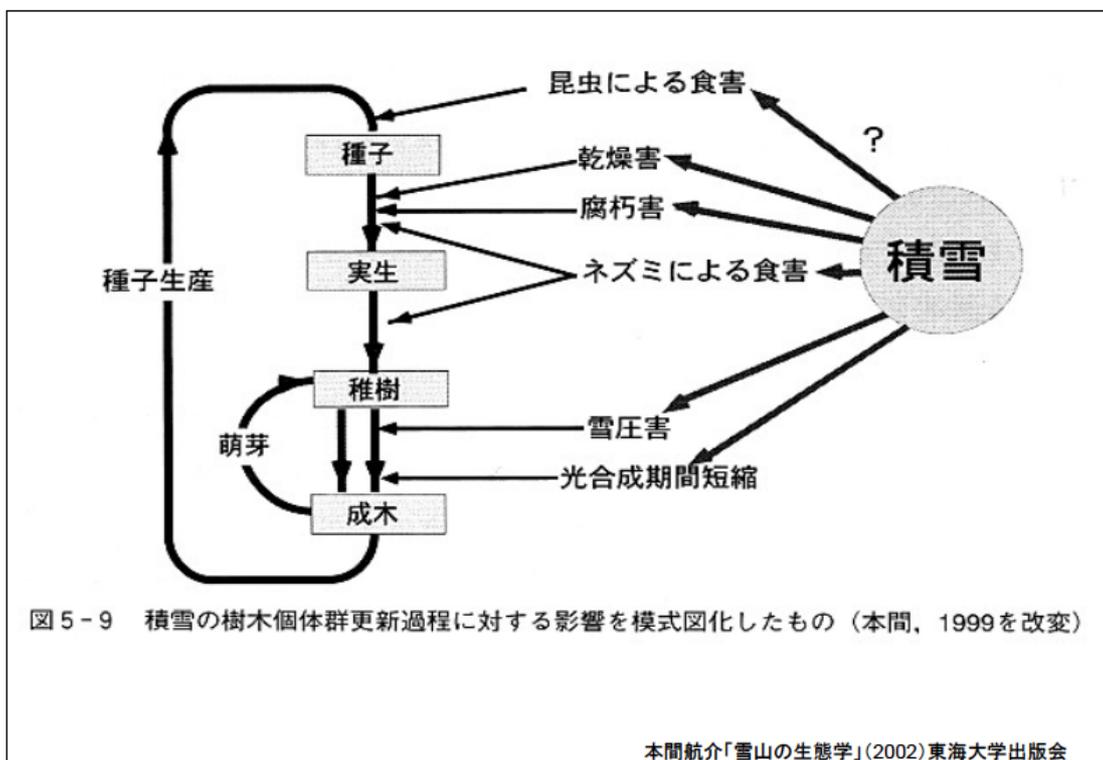
斜面に生えているブナ、ホオノキ、ミズナラについて、斜面の角度と斜面の雪圧を計算し、幹の角度が 90 度からどの程度傾いていくかを、太平洋から日本海までの地域で調査した。ホオノキとミズナラは、ある程度の雪圧がかかると折れてしまう。しかし、ブナは折

れない。強い雪圧でも 45 度まで傾かない所でなんとか立っていることができるらしい。

また、ホオノキ、ブナ、ハウチワカエデ、ケアオダモの 4 種類の樹木について、幹の太さと雪害率（雪のために幹が折れたり倒れたりした個体の割合）について調べると、ブナ以外の木では、直径が小さいうちは雪害率が低いが、大きくなると高くなる。それに対してブナは、直径が 16~17cm ぐらいまでは雪害率が増えていくが、20~21cm を超えると逆に減っていく。ブナの材質はとりわけ硬いわけではないらしいが、雪圧に対する適応ができていて雪害を受けにくい。このように、雪がブナの競争者を排除する上で有利に働いている。

次に、ブナの世代交代が、多雪環境と少雪環境ではどのように違うのかということ考察してみた。山形から熊本までのさまざまなブナ林で、自然に落ちた種を回収して割り、その種が健全か、あるいは虫などに食べられているかを調べると、健全な種の割合は多雪環境のブナ林で高く、雪が少ない所では低かった。虫がブナの実の中に卵を埋め込み、その幼虫がかえって実を食べるといった一連の虫の生活史が多雪環境ではうまく機能せず、それがブナの健全な子孫の割合を増やす方向に作用している可能性がある。

昆虫の害を逃れても、ネズミがブナの実や芽生えを食べる場合もある。発芽までの間に種がどれくらい生き残るか、また芽生えたものがネズミの仲間などに食べられずにどれくらい生き残るかを調べると、多雪環境の方の生存率が少し高くなる。雪の環境がげっ歯類の活動を制限するため、ブナの種が生き残る確率が高くなるのだろう。ブナの世代交代のサイクルが良好に行われる状態が、生物間の相互作用を通じて起きているのである。



5 . 積雪傾度と高山植物の分化

6月の立山では雪がまだたくさん残っているが、稜線部的な所では雪が解けている。南東斜面は雪田、北西斜面は風衝地になっている場所で調査を行うと、尾根を挟んで分布する植物が変わってくる。ほとんどはどちらか一方の斜面に分布する割合が高いのだが、ミヤマキンバイという種類だけは雪田と風衝地のどちらにも同程度分布している。両方の斜面からその花を採取して性質を比べると、いくつかの違いが見られるが、の中で一番顕著なのはメシベの数である。オシベの数は20であり変わらないが、メシベの数が雪田の方が2倍くらい多くなっている。生育期間が短い場所では花の数が少なくならざるを得ないので、一つの花当たりのメシベの数を増やすことで、1回の受粉当たりの種の数を増やしているのではないかと想像できる。

大雪山で、風衝地と雪田のそれぞれの場所から同じ種類の植物の種を採取し、これらを同じ環境で育てても、やはり個体には違いが出る。これは環境の違いで起こったのではなくて、遺伝的なものによると考えられる。遺伝的な性質を大雪山の雪田のグループと風衝地のグループについて調べた結果、遺伝的な分化が起きていることが分かってきている。また立山の雪田と風衝地のサンプルを大雪山のそれと比べると、立山のもの同士よりも、立山の風衝地と大雪山の風衝地のものの方が遺伝的に近いという傾向が出ている。



以上のように、植物の種類がどのように分化をしたのかということと、どのように分布を広げていったかということにも雪が非常に大きくかかわっている。また、たとえ同じ種類の植物であっても、雪がその植物の多様性を生み出している。