HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	植物の積雪に対する適応
Author(s)	酒井, 昭; SAKAI, Akira
Citation	低温科學. 生物篇, 34, 47-76
Issue Date	1977-03-15
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/17828
Type	departmental bulletin paper
File Information	34_p47-76.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

Akira SAKAI 1976 Adaptation of Plants to Deposited Snow. *Low Temperature Science, Ser.* ***B, 34.***

植物の積雪に対する適応

酒　井　　昭
(低温科学研究所)

(昭和51年9月受理)

I. 緒　　言 …… 47
II. 積雪環境 …… 48
III. 日本における積雪の分布 …… 49
IV. 積雪の分類と性質 …… 51
V. 雪圧に対する木の対応 …… 54
VI. 樹木の雪害 …… 57
VII. 日本海側の多雪亜高山地帯の森林植生の特徴 …… 63
VIII. 植物の雪腐れ病 …… 66
IX. 多雪環境に対する植物の適応分化 …… 70

I. 緒　　言

日本の植物相が太平洋側と日本海側とで著しく異なっていることがはっきりしてきたのは比較的最近のことである[1-4]。この日本海型分布をしている植物の多くはなんらかの形で積雪と関係をもち，それらの形態や機能が多雪環境に対して適応分化している。このことから日本海型および太平洋型植物分布は地理的隔離によるものではなく，環境のちがいに対応して種が分化したものと考えられるが，こうした適応分化を引きおこした主因については充分な考察が行われていない[4]。

一般に積雪下の地面はほぼ0°Cに保たれるため，植物は厳しい冷え込みと乾燥から守られるが，積雪下は暗黒多湿であり，こうした条件下では雪腐病菌の侵入の危険性が高く，これに対する耐性をもたなければ植物は生存できない。また，積雪の沈降力は強大であるため多雪地の植物はこの物理的な力に対応した生き方をよぎなくされ，これに対応した形態や機能を分化させ，これが日本列島の植生を日本海型と太平洋型に分けている主要な原因ともなっている。

我国では1940年頃から積雪の沈降力，木の雪害や積雪に対する適応などに関する基礎的研究がおもに林業試験場関係の研究者，すなわち平田徳太郎[5]，四手井綱英[6]，高橋喜平らによって始められ，現在までに多くの興味ある現象が明らかにされてきた。本文は主として積雪環境の生物学的意義とそれに対する植物の適応についてとりまとめ，考察したものである。

*　北海道大学低温科学研究所業績　第1816号

II. 積雪環境

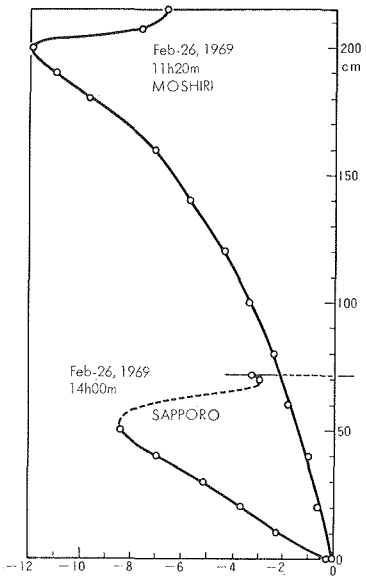
冬の気温が 0°C 以上のところでは，雪のない方が多くの地表植物にとっては物質生産上有利である[7]。しかし氷点下の気温の日が多く，しかも風の強い地方では，積雪は植物を寒さと乾燥からまもるので，植物はかえって少雪地帯よりも多雪地帯の方が高緯度や高海抜まで分布できる[4,8]。

雪は多量の空気をふくみ，これがあまり移動しないので熱の伝導を妨げている。積雪の熱伝導率は 10^{-3}～10^{-4} カロリ/cm/秒（秋田谷 1974）でコルクや綿布の値にほぼ等しい。そのため地表や地下の植物は積雪によって強い冷え込みと乾燥から守られている[9-12]。シャクナゲやハイマツなどの高山帯の植物も積雪におおわれて越冬しているものが多い[13-15]。

第 1 図は札幌と母子里（名寄市の西方約 25 km）で測定された積雪中の温度分布である[16]。母子里は 1 月の平均気温が約 −12°C，1 年に数回 −30°C 以下まで冷え込む寒さの厳しい所である。しかも最深積雪は例年 2 m をこえる多雪地帯である。北海道では雪面下約 30～40 cm の雪温は外気温の影響をうけ，著しい日周変化を示すが，それ以下の雪温は厳寒期でもあまり著しい日周変化を示さず，かなり安定して氷点下の値を保持している。したがって積雪中の温度分布では雪面から 10～20 cm の深さのところに最低温度がある場合が多い[17]。こうしたことから，雪面上に幹や枝葉を出して越冬している木では雪面下ある深さの部位で幹が厳寒期 2～3 カ月間凍ったままで，根から雪面上の枝葉に水分がほとんど供給されない。そのため風衝地では，針葉樹の枝葉が風や日射によって蒸散を促進され乾燥害をうけやすい[9-12]。

一般に，晴れた日の夜間の雪面温度は気温より数度低いが，これは雪面の放射冷却，雪の蒸発などによるものである[18]。積雪下の地表面の温度は積雪深，気温及び地温などによりかなり異なっている。札幌の 1 月の平均気温は約 −6°C，最低温度は −20°C であるが，積雪が約 50 cm 以上あれば 1～2 月の厳寒期でも積雪下面の温度はほぼ 0°C に保たれている[17]。積雪下面の温度は札幌では 12 月下旬から 1 月上旬にわたって 0°C より若干低くなることが多くその間地面は凍結している。積雪が少ない年には 2 月上旬まで積雪の下面温度が 0°C 以下に保たれているが，2 月下旬以降は気温の上昇にともない積雪上層の温度もほぼ 0°C になる。東北地方や北陸地方の多雪地帯の厳寒期の気温は北海道の 2 月下旬～3 月上旬の気温に相当し，雪温はほぼ 0°C に保たれ，その日周変化も，北海道より著しく少ない[19-20]。

一方，多雪地帯では融雪がおくれ，春の気温や地



第 1 図 札幌と母子里における積雪の温度

1969 年 2 月 26 日朝の母子里の最低温度は −16°C であった。縦軸は積雪の厚さ，横軸は積雪の温度（小島ら，1970）[16]

第1表　積雪中への光の透過量

積雪面からの深さ (cm)	0	4.0	6.8	13.2	15.0	17.0	20.5	30.0	40.0
照　　度 (ルクス)	68,000	8,300	4,000	2,000	845	520	200	20	0
照度百分率 (%)	100	12.20	5.88	2.95	1.24	0.76	0.29	0.02	0

雪質：密度 0.3 のしまりゆき (工藤)[22]

温が低いため生育開始時期がおくれ，また生育期間も短くなる。高地の多雪地帯では気温のてい減率はふつうの 0.5～0.6°C/100 m よりはるかに大きくなり，残雪期には 1°C/100 m に達することもある[21]。

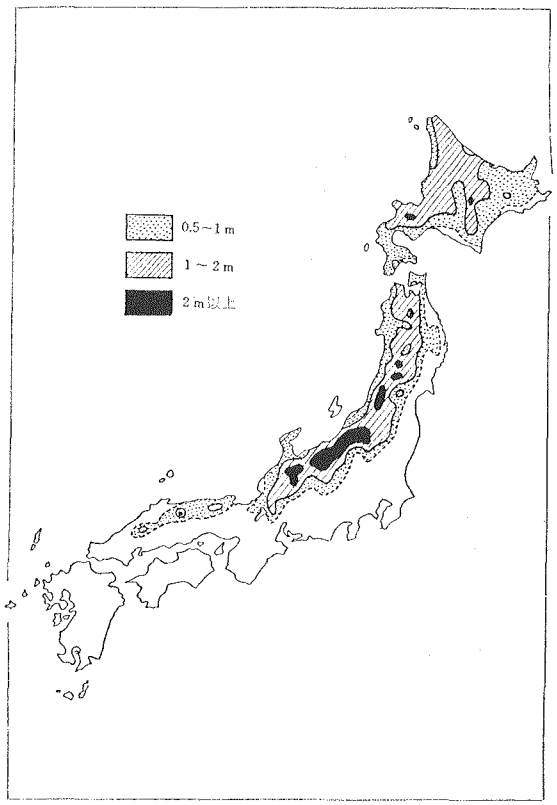
光線の積雪中への透過量は積雪下で越冬している植物の生理作用や種子の発芽などに大きな影響を与えている。積雪面で反射される光の量は雪質によってかなり異なるが，しまり雪では約 74%，ざらめ雪では約 55% で，投射された光量の約半分以上が積雪面で反射される[22]。なお積雪中に透過する光量は深さが増すにつれ等比級数的に減少する。第1表は密度 0.3 のしまり雪中に透過する光量を深さごとの照度及び雪面の照度を 100 とした場合の百分率で示してある[22]。また，泉[23]の測定では光量は雪層 1 cm を通過するごとに 11.7% 減少している。松尾[19]は暗黒で発芽させ 5 cm にのびた白化した小麦を雪面下それぞれ 5，10 及び 15 cm の雪層に 80 日間おいたところ，積雪下 5 cm のものでは葉身全部が緑化したが，10 cm のものは葉身下部のみわずか緑化し，表面下 50 cm ではまったく葉緑素の形成を認めなかった。これらの結果から光は雪面下 10 cm 位まではかなり透過するが，それ以下では透過量はきわめて少なくなり，雪面下 40～50 cm の層には光はほとんど透過せずほぼ暗黒とみなされる。

積雪下の土壌含水量が，山形県釜渕の苗畑で土質を異にする土壌について測定されている[24]。それによると排水不良な土壌では含水量が高く，排水のよい土壌では低い。また積雪期間の中期では軽しょうクロボクでは含水量が 52% で低いが，雪融期にはそれが 64% まで高まることが確かめられている[24]。また，積雪下の空洞内の空中湿度は飽和状態であり[18]，積雪下の酸素含量は大気中と大差ないことが知られている[25]。このように積雪下の地面の温度はほぼ 0°C に保たれ，地表近くで越冬している植物は厳しい寒さと乾燥から守られているが，かなり長い間ほぼ暗黒で多湿という特殊な条件におかれ，その上排水不良な場所では水が停滞しやすい。このような積雪下の環境は植物にとって必ずしも好ましいものとはいえない。

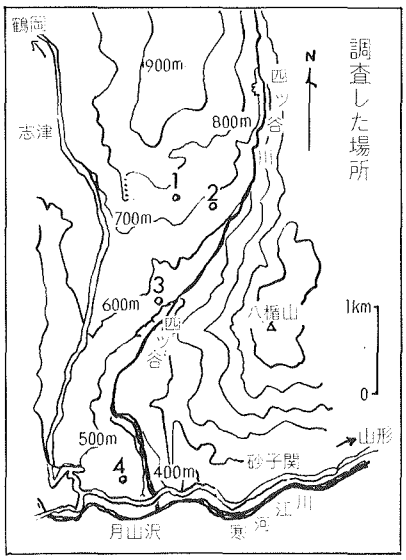
III.　日本における積雪の分布

積雪に対する植物の適応を考えるまえに日本の積雪分布[26–28]と積雪の性質についてふれておきたい。日本の国土の約 70% は毎年雪が降る地域であるから，そこで生育している植物はいろいろな形で雪の影響をうけている。ことに日本の森林の大部分は山岳林で，その面積の 1/3 は積雪 1 m 以上の地域であるから，積雪はいろいろの意味で森林に対して大きな影響をもっている。本州の日本海沿岸の細長い地域と北海道では冬のあいだ積雪がきえない。本州の日本海沿岸の積雪はすこしずつ融けているが，降る雪が融ける分を上まわるわけである。一般に積雪がもっとも深くなるのは 2 月頃である。これを最深積雪とよんでいる。最深積雪は年によって

かなり異なるので，平均値で示される。第2図は日本の最深積雪分布図である[26]。日本における積雪は北陸地方から東北地方にかけての日本海寄りの山間地帯がとくに多い[27]。これらの地帯では最深積雪が3mを越すことが多く，そういう所では数年に1回は5m近くにも達する。新潟県十日町にある林業試験場試験地で45年間にわたって観測した資料によると，最深積雪の平均値は約2.5mで雪の多い冬は4m (1945年)，雪の少ない冬は1m位である。1日間に降った新雪の深さを新積雪深とよぶが，雪の多い地方でもこれが1mを越すことはまれである。十日町地方では新積雪深のひと冬の間の累計は平均で13m位になる。それが雪の沈降や雪融などによって最深積雪2.5m位になる。最深積雪の約5倍が新積雪累計と考えられている。積雪深は地形によって大きな差異がある。風が強くあたる風上斜面や尾根では積雪が吹き払われ，それが風下斜面の風の弱いところに落下して雪の吹きだまりとなる。また風は樹木や家などの障害物があると，それをもっとも抵抗が少ないように吹きわけてゆく。また平地に比べて陽のあたる南斜面は積雪が少なく，北斜面は積雪が多い。海抜高と積雪深との関係が月山山麓の寒河江署管内月山沢地域の国有林で小野・井沼[28]によって測定されている。調査場所の地形を第3図に示す。積雪量は海抜高が400mから800mまでますにつれて，直線的に増加する (第2表)。我国の多雪地域の山岳の最深積雪分布は福田[27]の推算によると，十和田湖乗鞍岳東面の海抜1,300～1,340mで約4.0～5.2m，岩手山西方の大倉山 (海抜1,400m) で約5.0m，月山海抜1,500～1,800mで約10.0～14.3m，立山追分小屋 (海抜1,800m) で約4.9m，薬師岳南方の太郎山西面 (1,891m) で約4.8mである。苗場山の1,100m地点で高橋式積雪計で実測された値は約4.9mであ



第2図　最大積雪深の平均値[26]

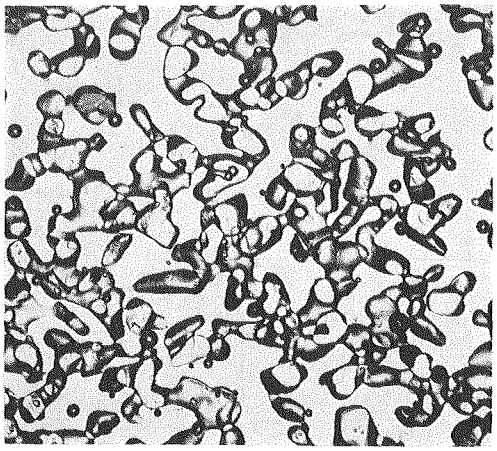


第3図　雪害調査場所 (月山山麓)
1, 2, 3, 4: 調査地点 (小野・井沼, 1969)[28]

った。最深積雪が 2.5～3.0 m 以上に達する豪雪地帯はおおむね高海抜地が多く，森林限界以上の高地を除けば本州ではブナの天然林に多い。

IV.　積雪の分類と性質[5,6,29-32]

降り積ってからあまり変化しない雪のことを新雪とよび，雪の結晶の一部分がまだ残っている場合である。気温の低い地方では数日間も新雪のままであるが，暖かい地方では一日で新雪はなくなってしまう。新雪は時間がたつにつれて結晶の形がくずれ次第に丸みをおびたごく小さな粒に変る。ついで，それらの小さな氷の粒は無数につながりあった状態のものに変ってゆく。これがしまり雪 (compact snow) である。第 4 図はしまり雪層の薄片の写真である。氷の粒は単に集合しているのではなく氷の骨組を作っている。このためしまり雪は硬く強く沈降力がもっとも大きい。しもざらめ雪は積雪が割合に少なく気温がかなり低い北海道や高山でできやすい。そういうところでは積雪は地下からあたためられ，積雪の表面から冷やされるため，積雪の内部で雪の粒がしだいに霜のような結晶におきかえられる。これをほかの雪と区別してしもざらめ雪 (depth hoar) とよんでいる。しもざらめ雪は結晶の大きいザクザクの積雪層を形成し，雪粒どうしの結合がたいへん弱くルーズで密度も強度も小さい。したがって，しもざらめ層が積雪中にできている時，斜面方向にズリの力が加わると容易に破断が起こり，しもざらめ層より上にある雪はいっせいに滑り出す。これが雪崩の原因の一つになっている。以上のべてきた雪の変形は気温が 0°C 以下の場合で，もし気温が 0°C 以上になると粒子は表面から融けた水を含むようになる。そして夜間に気温が 0°C 以下になると再びその水は凍る。このように凍結と融解を繰返している氷の粒子はしだいに大きくなり，その形がザラメ糖に似てくるのでこれをザラメ雪 (granular snow) とよんでいる。ざらめ雪では粒が大きいわりには粒と粒とのつながりが非常に弱く，ざらめ雪層の中では沈降圧は働かない。このように，雪は積ったばかりの新雪の時から融けてなくなるまで変形をつづけている。日本雪氷学会が中心になって積雪を，しん雪，しまり雪，しもざらめ雪，ざらめ雪の四つに分類し，これは，さらにこまかく小分類されている[31]。含水量は雪質の要素のうちでも力学的諸性質にきわめて関係がふかいので，雪のかわきていどを区別する場合には分類名にかわき，またはぬれをつけて区別している。



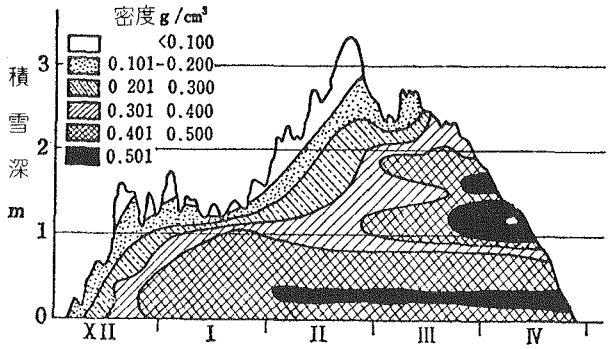
第 4 図　しまり雪の組織 (10×)　秋田谷撮影

積雪の性質を数量で示すばあいにその基本となるのが密度である。日本の積雪の密度は 0.02～0.7 の範囲にあり，そのひらきは約 35 倍に達している。月山山麓で測定された積雪調査を第 2 表に示す。すでに述べたように海抜高が増すにつれて積雪量がふえるが，そのうえ雪質の面でもしまり雪が多くなり，融雪が遅れるので根雪期間も当然長くなる。また，平地積雪と

第2表　海抜高による積雪深及び雪質の変化

調査地	平均積雪深	最深積雪		断面調査 全層			雪質組成(%)		海抜高
		林分内	標準地	積雪深	平均密度	合計水量(mm)	しまりゆき	ざらめゆき	(m)
1	410	400	450	435	0.41	1,770	66	34	750
2	420	480		443	0.40	1,760	67	33	650
3—1	280	330							530
3—2	310	370	390	370	0.40	1,470	43	57	540
3—3	310		350						550
4—1	250	320							450
4—2	260	260	290	295	0.37	1,090	41	59	450
月山沢中学校	240				0.46	1,110			340

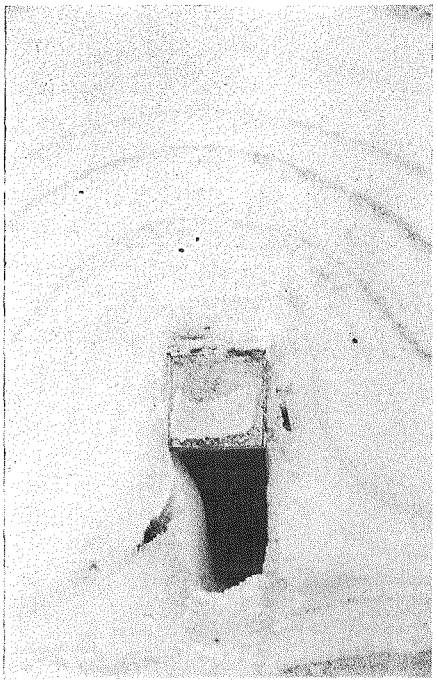
調査地：　月山山麓（第3図参照）。小野・井沼[28]



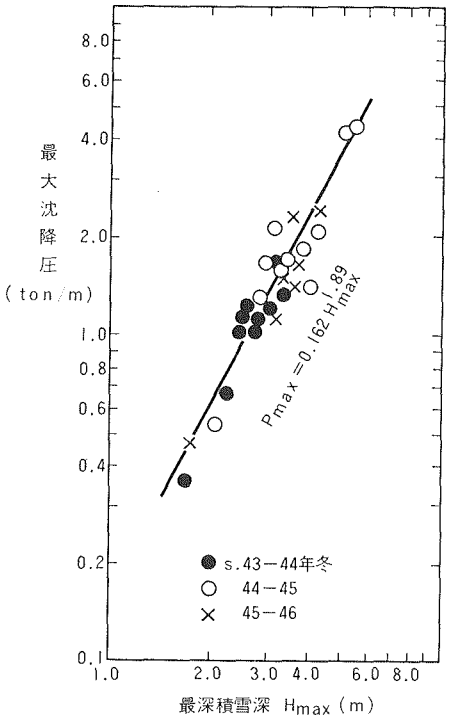
第5図　冬期間の積雪密度分布図

調査地：　十日町試験地（1946～1947）（高橋，1970）[33]

比較すると山岳積雪，ことに高海抜での尾根では積雪硬度の変化がとくに著しく，いわゆる硬化雪となっている[45]。第5図は冬季間の平地における積雪密度の分布を示したもので，積雪深は時間がたつにつれて減少し，密度がましてゆく。また密度は積雪面から下にすすむほど大きくなる[33]。これは密度変化をともなう積雪の変形によるもので，一種の圧縮とみてよく，この現象を積雪の沈降とよんでいる。新雪がざらめ雪になると積雪深は約1/5に減少するため，その中に埋もれている物体は雪の強さより弱ければ押しつぶされ，それよりも強ければ雪をもちあげるか，雪をつらぬくかそのどちらかである。このように積雪の沈降にともなって生ずる圧力を沈降圧，または沈降力とよんでいる[5,6,29]。積雪の沈降力は強大で，積雪に埋もれている鉄棒が曲げられたりする[32]。積雪は粘弾性があるから，第6図のように水平桁に雪層がたれさがると水平桁の真上に積った雪の重さだけでなく，たれさがった雪層の重さまでが水平桁にかかることになるから，水平桁は非常に大きな力で引きさげられる。ちょうどふとんを棒で下からもちあげる時，棒にかかる力の状態ににている。積雪沈降力は雪の深さ，雪の密度や雪



第6図　積雪の沈降状況
地上約50 cmの水平桁（10 cm²）のまわりの積雪沈降状況（小島賢治撮影）

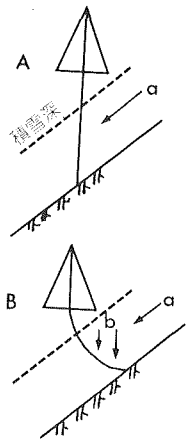


第7図　最大沈降圧と最深積雪深との関係（山形県）
雪圧計の設置高は地上1 m，受圧柱の長さは1 m，幅は10.5 cmである。P_{max}(ton/m)：最大沈降圧（石川・小野・川口，1974）[34]

質，また沈降力をうける物体の高さや形によっても変わる。山形県の代表的な多雪・豪雪地帯で長さ1 m，幅10.5 cmの水平柱（地上1 mに設置）に加わる沈降圧は最深積雪深3 mで1.3 ton，4 mで2.2 ton，5 mで3.4 tonに達する強大なもので，最大沈降圧 P_{max}(ton/m) と最深積雪深 H_{max}(m) との関係は $P_{max}=0.162\,H_{max}^{1.89}$ で表わされる[34]（第7図）。雪圧をうける物体の面積が同じであっても，その周辺長が大きいものほど沈降圧は大きく現われるわけで，そういう点で木は沈降圧による雪害をうけやすい形をしている。

傾斜地の積雪は平地とちがって，つねに下方に滑ろうとする作用が働いている。積雪は一見静止しているようであるが，非常にゆっくり斜面の下方に動いている。これは積雪がたえず変形しているからである。この現象を積雪の匍行（クリープ）とよんでいる。このクリープの速さは地形，植生，雪質，気象などのちがいによってかなり異なるが，高橋[33]は速度が小さく等速に近い場合と，速度が大きく変化する場合との2つに分け，前者を安定型，後者を不安定と区別し，そういう場所をそれぞれ積雪の安定地，不安定地とよんでいる[33]。積雪の不安定地では，安定地にくらべて木に対して何倍も大きな力が作用するため不安定地では木は育ちにくい[6,33,35]。なお，傾斜地では第8図のように移動圧のほかに沈降圧も加わるので，根元曲り（第10図参照）が大きい木ほど雪圧は大きくなる。林業試験場山形分場（釜渕）での測定では傾斜角が35度の積雪安定斜面に木の柱を鉛直，垂直及び水平に設置してそれらの雪圧を測定したところ，雪圧は鉛直柱を1にした場合，垂直柱は約4倍，水平柱は約9倍になった。鉛直柱には移

動圧だけで沈降圧はかからないし，水平柱には両方が加わることから，こういう斜面での雪圧は沈降圧がはるかに大きいことが分かる。このことから根元曲りの少ない鉛直な木を育てることが，雪圧の害を軽減する最善の方法であることがわかる。

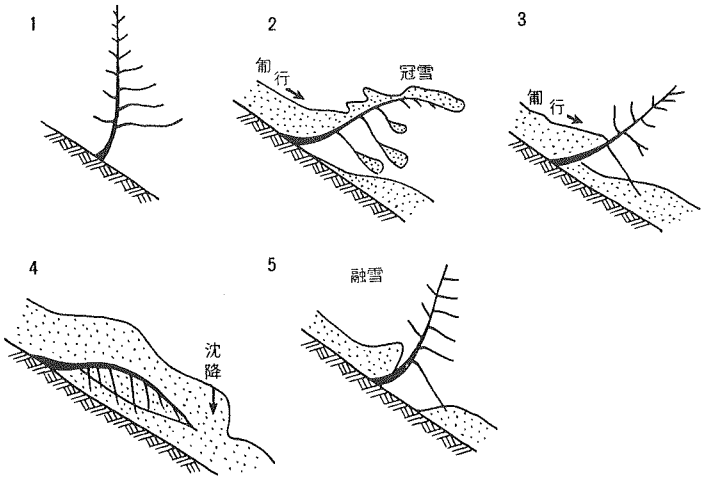


第8図　樹木の根元の形態と雪圧
a：移動圧（クリープ），b：沈降圧
（高橋，1970）[33]

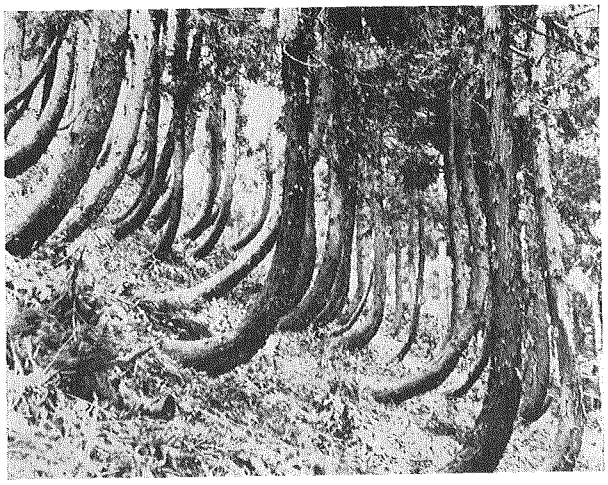
V.　雪圧に対する木の対応

雪国の木は冬の間，雪圧をうけてこれに対応して生きてゆかねばならない。幼齢のスギは柔軟性にとんでおり，初冬の降雪による冠雪のため幹が弓なりに曲りながら埋雪してゆくので（第9図），積雪深が2.5 m以下の多雪地帯では沈降力のため決定的な被害をうけることは少ない。木は年々生長をつづけてゆく間にしだいに強さをますので，最初のうちは雪の下に倒伏していた木も，やがて雪圧にうちかって立ちあがろうとする。

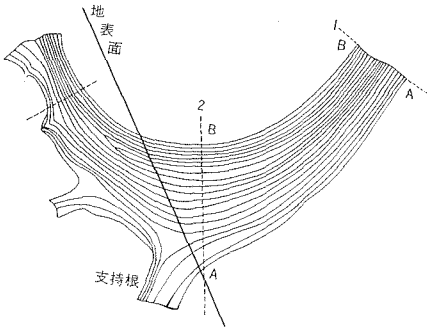
スギは最深積雪のおよそ2倍以上の樹高になると，雪圧に耐えるだけの強さをもつようになり，冬期樹冠が雪面上にでるようになる。その頃のスギの大きさは新潟県十日町地方で樹高7～8 m，胸高直径15～17 cmくらいである。この時期にたまたま雪が少なければスギは容易に雪面上に立ち上がるが，大雪で雪圧が木の強さをうわまわる時には木は曲げられたり，折られて立ち上がれない。雪圧による被害がもっとも出やすいのはこの立上がりの時期である。トドマツの造林木では樹齢10～12年生，すなわち胸高直径3～4 cm，樹高2.5～3 m位のとき，樹冠が雪面上にでるようになる[36]。すでに述べたように，積雪の安定地では移動圧よりも沈降圧のほうが何倍も大きいので，移動圧はそれほど問題とならないが，傾斜が大きくなるほど移動速度が大きくなるので安定地でもその影響があらわれ，木の根元曲りが大きくなる。根元曲がり（第10図）は雪圧に対する木の順応の姿で，曲がらなければ幹の折れや割れのような致命的な害をうける。しかし，曲がっておれば沈降圧は大きいし生長もわ



第9図　木の埋雪経過（渡辺成雄）

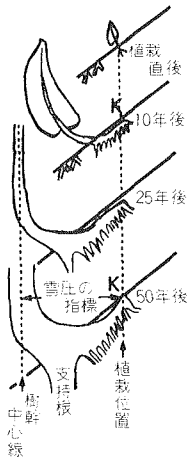


第10図　多雪地帯の斜面に生育しているスギの根元曲がり
(十日町試験地)，傾斜角約40度



第11図　スギの根元曲がりの回復におよぼす支持根の影響

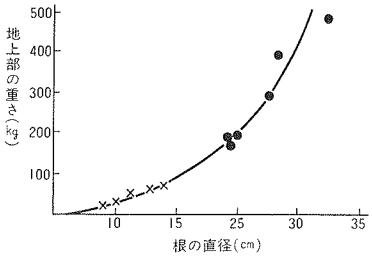
1の断面ではA，B両側の直径生長には差が認められないが，2の断面ではA側の生長はB側の約5倍に達している。
(井沼・青山，1965)[37]



第12図　多雪傾斜地のスギの生長経過
(高橋，1970)[33]

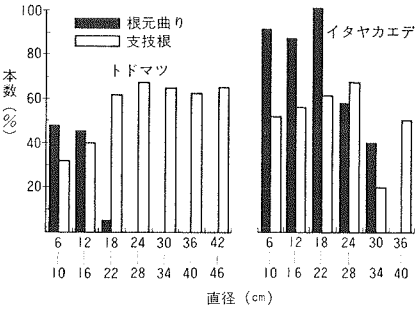
るい。スギは生長するにつれ，雪圧に対する抵抗力が強くなるし，地上部の重さも加わって曲がった幹の一部が接地し，そこから発根する(第11図)。やがて傾斜面下部から幹の根元を支えるようなかっこうで支持根がでる。支持根がでたのちは幹の肥大生長は急速に高まり，とくに幹の下側(第11図のA側)の生長はその上側(B側)よりはるかに大きいため，外観上は根元曲がりが直ったようにみえる[37]。太いスギは根元曲がりが少ないといわれる原因は，実はこの支持根のもたらす偏心生長によるのである。傾斜地のスギは根元の上端部がコブ状(第12図K)になって地表またはその近くに存在している。高橋[33]は樹幹の中心をとおる垂線とコブとの距離がほぼ一定で，このコブの位置は植栽した位置であり，樹幹の垂線からコブまでの距離はその場所の雪圧の大きさを示す指標であると考えた。支持根の位置，肥り方をみると，地上部の重さを支えるのに都合のよい形になっている。そして支持根の直径がますにつれ地上部の生長

が著しくよくなる（第13図）[37]。たしかに雪国の傾斜地のスギは支持根がでて初めて根元が不動になるのである。スギの支持根は山形県の多雪地帯では早いもので樹齢25年，おそいもので樹齢40年，平均30年前後からみられる。スギの支持根のでやすさは系統や植栽地の条件によってかなり異なっているようであるが，その調査はまだ充分になされていない。根元曲がりしているスギの根元の動揺を少なくするために，幹の下部に落葉と土を入れて根元を安定させ早く支持根を出させる試みもなされている。小野寺ら[38]は北海道の多雪傾斜地における天然木の適応を知るために，北大中川演習林の傾斜角40度，沢沿いの西向斜面（最高積雪約2 m）のトドマツとイタヤカエデが優占している林分で13樹種，合計481本の木について根元曲がりの回復過程や支持根の発生を調べた。第14図にトドマツとイタヤカエデの直径階と根元曲がり及び支持根発生との関係を示した。両樹種とも根元曲がりは直径の小さい側に多くみられ，支持根は直径の大きい側に多く現われている。このことはスギの場合と同じように支持根の発生にともなって根元の偏心肥大生長が促がされ，根元曲がりが見かけ上回復していることを示している。トドマツとイタヤカエデにおける支持根の現われかたを比較すると，両者はそれほど異なっていないが根元曲がりの回復はトドマツの方がはるかに早い。したがってその分だけトドマツは雪圧をうける期間が短いことになる。調査された他の11種の落葉広葉樹，すなわちシナノキ，ミズナラ，ナナカマド，ダケカンバ，センノキ，ミズキ，ヤマザクラ，ホウノキ，オヒョウニレ，アズキナシ，キハダでも根元曲がりや支持根あるいは支持根と思われるものの発生が認められた[38]。このことは樹種によって支持根が発生したり，発生しなかったりするのでなく，その樹木の根元曲がりの具合，植栽地の状況によってこれが決められることを示唆している。もちろん支持根の発生の難易さは樹種によってかなりの差があるようだ。なお，落葉広葉樹の支持根の発生については東北地方で井沼[37]も詳細に調べている。ブナはもっとも耐雪圧性の高い木であるが，傾斜地でも根元曲がりが非常に少ない樹種である。スギやトドマツと違いブナでは樹幹が雪面上に立ち上がる過程がまだよく調べられていない。



第13図　支持根の直径と地上部の立木の重さとの関係

×，支持根なし；●，支持根あり
（井沼・青山，1965）[37]

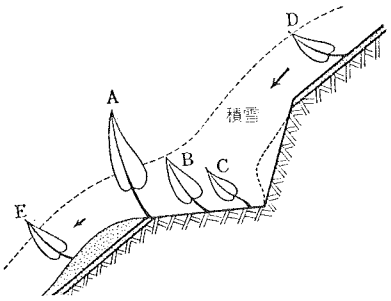


第14図　直径階と根元曲がり，支持根発生との関係

（小野寺・若林，1969）[38]

傾斜地では積雪の移動が樹木に対して決定的な影響をもっているため，積雪の不安定地ではその安定化を図らない限り，樹木を育てることは困難である[6,33]。そのためにとくに有効なのは階段造林である。第15図に示したように斜面を階段状に切りとって積雪の移動を階段上でうけとめて，安定化させ，それに木を植える。この方法はもともと雪崩防止林の造成が目的で始められたが，積雪下不安定地の造林方法とされている[33]。第15図のAは土壌条件がもっと

もよく，また積雪量は他に比べて少なく，そのため雪質の変化が早い。そのうえ積雪の移動による影響がいちばん少なく，排水もよく，生長が特によい。B, Cは排水がわるい上に積雪が多く，雪害をうけやすい。なお，D, Eは積雪の移動によって一般の安定地よりも倒伏しやすい。なお雪庇や吹きだまりのできるところでは，そのままでは木は育たないので，風上に柵をもうけて雪を吹きためるか，雪を吹き払うかの方法がとられている。



第15図　積雪不安定地の階段造林
(高橋，1970)[33]

積雪の沈降には限度があるが，雪崩地や不安定地では積雪の移動は無限とみなされるから，そういう場所で木が生きてゆくためには雪圧にひしがれても耐えられるような生き方しかなく，結局，積雪の影響が一番少ないような形をとっている。それは雪圧をうけ流すようなもので第16図に示すような，いわゆる“のたる”形になっており，多雪，高海抜地の傾斜地に生育しているダケカンバ，ブナ，ミヤマナラ，チシマザサ，ハイマツなどでみられる。

第16図　多雪傾斜地に「のたって」生長しているブナの幼齢木（苗場山にて）

VI.　樹木の雪害

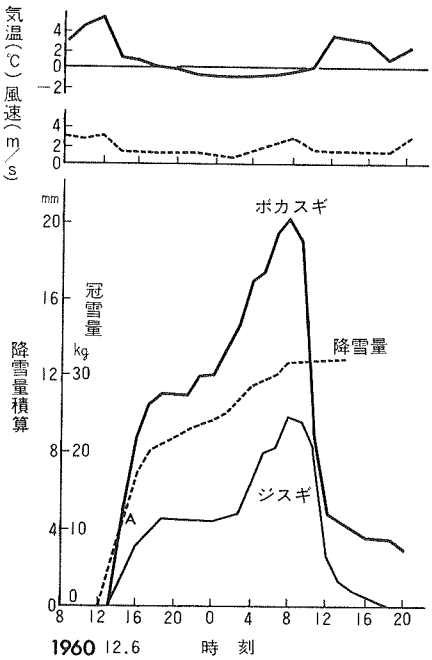
雪害は樹冠に雪がつもることによって引きおこされる冠雪害と沈降圧による雪圧害にわけられる。

1.　冠　雪　害[40,41]

樹冠に雪がつもるばあいには二通りあって，一つは雪がただ枝葉にのっている場合で，このような時は雪がつもってゆくと枝葉がたれさがって滑り落ちるので，ある量以上にはつもら

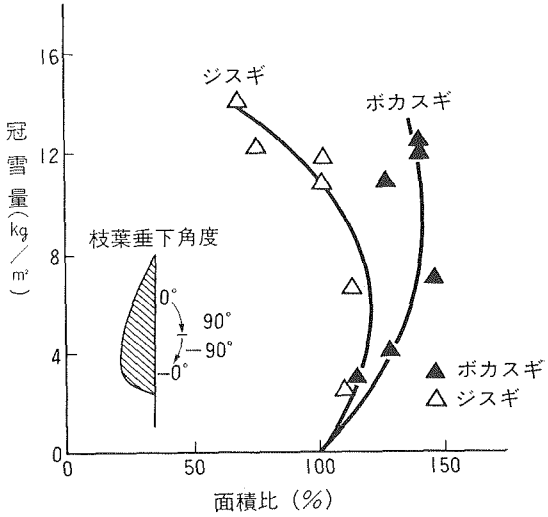
第17図　冠雪によるカラマツの幹折れ（渡辺成雄撮影）

ない。しかし最初につもり始めた雪が枝葉に凍りついてしまうと今度は枝葉がたれさがっても雪は落ちないで，そのあとは雪自身がもっている粘着力の限界まで雪はつもりうるわけである。そのため冠雪害は冠雪の初めに雪が枝葉に凍りつくこと，そのあとは粘着力の大きい雪が多量に降ることの二つの条件がみたされた時に発生しやすい。雪が枝葉に凍りつくのは気温が0°C以上のときみぞれか雪が降り始めその途中で気温が0°C以下になった場合で，気温が－0.3～－0.7°Cのとき降る雪は粘着力がもっとも大きく，それより気温がさがると粘着力はしだいに小さくなる。そのため冠雪害は気温が0°Cよりわずかに低いままで多量の雪が降りつづく時に発生する[40]。なお，気温が0°C以上か，－6°C以下になると急に粘着力が減少するので，多量の雪が降っても冠雪はある量以上にならず被害の発生も少ない。北海道で冬に冠雪害がきわめて少ないのは降雪中の気温が低く，雪が乾いており，粘着力も小さいためで，春や初冬には冠雪による被害が少なくない。1974年12月10日，北海道の名寄から稚内にかけての道北地方で異常な冠雪があり，天然木や造林木の幹折れが目立った。冠雪は風速が秒速3.5 m以上になると樹冠が動揺して冠雪がふりおとされるし，気温が0°C以上になると冠雪は短時間のうちに落下してしまう[40]。冠雪による幹折れ，裂け，倒伏の被害は樹齢の比較的高い木に広範囲におこるのでかなり深刻である（第17図）[35]。



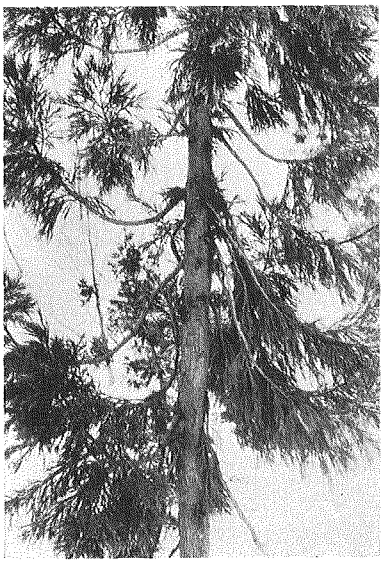
第18図　スギの冠雪の一般的消長経過（渡辺・大関，1964）[42]
横軸：　日時と時刻

冠雪量は100kg用スプリングバランスに樹高10m位の供試木を懸垂秤量し，それを自記させ測定されている[40]。第18図は耐冠雪性が大きい日本海側の多雪地帯のクマスギ系統のジスギ（新潟県十日町産）と耐冠雪性が小さいといわれている太平洋岸の少雪地帯のボカスギとの冠雪量を比較したものである。なお，冠雪量は降雪前の樹冠の単位水平投影面積(m^2)あたりの荷重であらわされている[40]。冠雪量はジスギの方がボカスギより明らかに少ない。渡辺・大関[42]は1連続降雪ごとの最大冠雪量とそのときの降雪量との関係をジスギとボカスギで調べ最初は両者ともほぼ同じような傾向で冠雪量が増してゆくが，降雪量がある量（第18図A）以上になったとき両者の冠雪量に著しい差が生ずることを見出した（第18図）。冠雪量が増すにしたがい上向きの枝は，その枝付角度をまして水平方向に拡がり，ついに最大水平投影面積に達する。冠雪量がさらにますと枝葉はしだいにたれ始め，逆に水平投影面積をせばめる。第19図は枝が水平方向までひろがる過程（0～90°）をプラス，水平方向から下向きにたれさがる角度をマイナスと区別し，冠雪量にともなう枝の垂下のしかたと水平投影面積をボカスギとジスギについて比較したものである。枝の垂下はボカスギは水平方向のひろがりに時間を要し，冠雪量約6 kg/m^2で最大水平投影面積に達し，その持続時間がながく，それより冠雪量がましても水平投影面積の変化が少なく，最大垂下角度は約−79°であった。これに対してジスギは約4 kg/m^2で枝の垂下は90°に達し，以後の冠雪で枝葉は急速に垂下し，冠雪量が14 kg/m^2のとき水平投影面積は冠雪前の67～74%まで減少し，そのときの枝の垂下角度は−38°に達した[42]。



第19図　スギの冠雪量と樹冠投影面積（渡辺・大関，1964）[42]

横軸は無冠雪時を100としたときの水平投影面積の比
図中左に枝葉垂下角度を示す



第20図　ジスギの枝

枝付角度が大きく，枝が弓形にわん曲し冠雪でたれ下がりやすい

こうした冠雪によれ樹冠形態の変化の差はスギの系統や品種によってかなり異なり，この差は枝や葉の性質に帰せられている。第20図に示すようにジスギの枝は弓形にわん曲し，一般に枝付角度が大きく枝が柔軟で冠雪によってたれさがりやすい。それに対してボカスギは

枝が直線的でわん曲が少なく，また枝付角度が小さく枝の柔軟性にとぼしい傾向がある。さらにボカスギの葉は針葉がジスギよりも開いていて雪を捕促しやすいことも冠雪量を大きくしている一つの理由とされている。冠雪害に関連が深いと考えられる樹冠の抗わん強度の品種間差についてはまだ調べられていない。冠雪害は過密な林分に多く，また同一林分では樹幹の細長いものに多い。樹幹の状態は形状比（樹高/胸高直径）で表わされているが，冠雪害をうけたスギの大部分は形状比が約90以上である[33,40]。雪国のスギ林は形状比が70～80で冠雪の被害をうけにくい樹形に仕立てられている[33,42]。冠雪害を減少させるために，樹冠の長さの下方約1/3の部位の枝を全部切りおとすか，樹冠を形成する全部の枝につき3本おきに1本ずつ取り除く処置がとられている[42]。

2. 雪 圧 害[6,35,43,44]

木の雪圧害は四手井[6]によって詳しく調べられ，幹の根元曲がり，蛇行状わん曲（第21図）のような回復可能なものと，幹折れ，倒伏，割れ（第22図）など回復不能なものとがある。雪圧害は一般に傾斜地よりも平坦地の方が被害が大きい。高橋[33]は雪質の地域的な相違にともなう雪害の差を第3表のようにとりまとめた。すなわち，森林地帯は雪質に応じてブナ帯を中心にその上限以上とその下限以下に区分される。しかもその区分が北陸，東北及び北海道の平地の大部分に対応しているので，第3表にはそれらを組合わせてその特徴が記入してある。ブナ帯下限以下の地域では積雪は融解変形をおこし，ざらめ雪に変りやすいし，ブナ帯上限以上では気温が低いのでクリープも少なく，またしもざらめ層ができやすいので雪圧害はむしろ少ない。それに対して，ブナ帯ではしまり雪が大部分をしめているため雪圧害がもっとも大きい。このように積雪深が同じでも雪圧害は雪質によってかなり異なる[33]。

積雪の圧密化は積雪深すなわち自重によるものである。ところが山岳地帯には場所によって，とくに風の強い尾根筋には積雪深が浅いのに密度も硬度も大きい硬化雪[45]がある。山岳地

第21図　シラカバの雪圧によるわん曲，北海道中川町

第3表　森林雪害からみた積雪地帯区分（厳寒期の特徴）

項目	区分 A	区分 B	区分 C
森林帯	ブナ帯下限以下	ブナ帯	ブナ帯上限以上
代表的地域	北陸	東北	北海道
平均気温 ℃	0° 以上	0 ～ −4	−4 以下
降雪の特徴	無風	中間型	風雪
積雪の変態	融解変態	中間型	昇華変態
代表的な雪質	ざらめゆき	しまりゆき	しもざらめゆき
積雪移動の特徴	不安定	安定	凍結
人工林の特徴	階段造林	根元曲り多し	根元曲り少なし
全層なだれの発生	多し	少なし	稀
特徴的な雪害	冠雪の害	雪圧の害	雪害少なし

高橋喜平 1970[33]

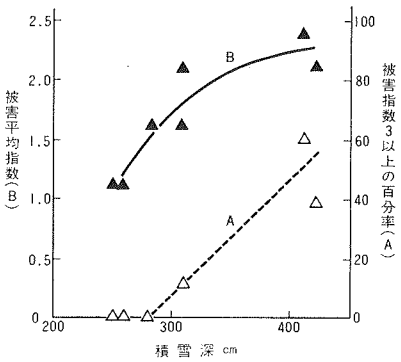
では風圧で硬化したと考えられる風成雪のほか，融解変態と昇華変態によって硬化雪が形成されることが知られている[45]。山岳地での木の雪害を考えるばあいには硬化雪の影響についても考慮することが必要のように思う。

雪圧に対する抵抗性は樹種によって著しく異なっている。本州の多雪地帯では積雪深が2 m位になると雪害をうけやすいマツ類，ヒバ，シラカバなどは植栽されなくなる。積雪深3 m以内で植栽できる樹種はカラマツ，ヒノキ，トウヒ，エゾマツ，トドマツ，ウラジロモミ，シラベ，アオモリトドマツ，ブナ，ナラなどに限定される[33]。積雪が3 mをこすところでは針葉樹ではスギ，落葉広葉樹ではブナ以外には植栽できない。なお，積雪4 m以上のところでは造林は困難とされている[33]。

苗場山4合目の積雪深5 mに達する豪雪地帯のブナ伐採跡地（海抜1,100 m，平均約15°の傾斜地）で，昭和27年にカラマツ，ウラジロモミ，アオモリトドマツ，シラベ，トドマツの植栽試験地が設定されたが，23年後の現在，どの樹種も雪害をうけ成林していない。この植栽地のアオモリトドマツはほとんど残存していないが，残存木はいずれも倒れたり，折れており，幹の根元に裂け目が認められた。第22図に示したアオモリトドマツは根元で折れ，さけている。その上，地上約1.5 mの高さで折れ曲がっている。他の針葉樹もほぼ同じ状態にあった。また豪雪地の伐採跡地における針葉樹の植栽実験が山形県月山周辺の葉山，志津，湯殿山の海抜約800 mの緩斜地で遠田・

第22図　豪雪地帯のアオモリトドマツの雪害
苗場山4合目，海抜1,100 m，傾斜15度，植栽1952年

児玉[46]によって行われている。いずれも昭和28～30年にトドマツ，ドイツトウヒ，カラマツ，スギが植栽された。植栽約20年後における彼等の調査[46]では幹の折れや割れ，倒伏などの致命的被害が多く，無被害木はドイツトウヒで10～30%，カラマツ3～8%，トドマツ4～5%にすぎなかった。スギでは幹折れはきわめて少なく，斜立木がもっとも多かった。トドマツ，ドイツトウヒの地形による被害形態の差をみると，平地では根元折れ，幹折れが多く，傾斜地では幹の斜立や傾木が多かった。ドイツトウヒやトドマツでは平地での幹折れがスギやカラマツよりも多く，しかも上から押しつぶされた状態で折れているものが目だって多かった。これはスギやカラマツのように幹の柔軟性がないため倒伏しにくく，そのため幹が直立したままの状態で雪に埋もれ，積雪の沈降にともなって上から押しつぶされたような幹折れ形態を示すものと考えられる。トドマツやドイツトウヒでは傷口が癒着して生長を続けるもの，幹の折れた部分から萠芽して主幹に変って生長するものが多かったが，カラマツではこうした萠芽による回復は見当らない。またトドマツ及びドイツトウヒの被害木の直径範囲は4～18 cmで，被害のとくに多い直径階はいずれも8 cmであるが，カラマツでは被害木の直径範囲は8～24 cm，被害最多直径は16 cmであった[46]。また小野・井沼[28]は月山山麓で積雪深とスギの雪害との関係を調べ，積雪深が約3 m以上になると回復不能な害が現われ，積雪量の増加とともにそれが著しくますことを明らかにした（第23図）。



第23図 積雪深と雪害（スギ）

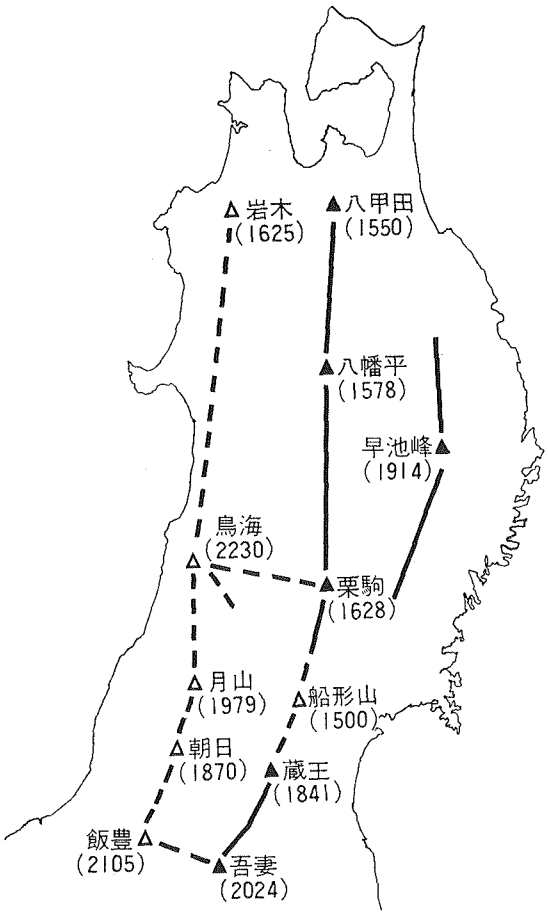
調査地： 月山山麓（林齢32～45年）。第3図参照。被害指数：0（正常）；1（回復可能）；2（回復の可能性未定）；3（幹折れ，根元又は幹裂けのため回復不能）。Aは被害指数3以上，Bは被害平均指数を示す。平均被害指数とは1林分内のすべての木の被害指数を平均したもの（小野・井沼，1969）[28]

昭和46～47年の冬に北海道北部の多雪地帯で樹高2～3 mのトドマツ，アカエゾマツなどの雪圧による幹折れが多く発生した。この地方の平均積雪深は2 m前後で雪質から考え（第3表），東北地方よりむしろ雪害が少ないはずで，このような幹折れは異常のように思われる。昭和46年12月10日，この地方で半日以上にわたって湿雪がふりつづき，この異常冠雪で天然木を含めた樹高15～25 mの針葉樹の幹の先端部の折れ目が目立った。また山地の造林地では樹高2～3 mに達する約10年生のトドマツ，アカエゾマツの樹冠に凍りついたこの冠雪（50～60 cm）がとけないまま凍りつき，その上に積雪が加わったため，根元または地上約1 mの高さで幹折れをおこしたものと考えられる。地上1 m近くで幹折れしたものは折れた部位から萠芽し，それが主幹となって数年後には1～2 mの高さに伸長した。しかし，幹のこの部分は少なくとも数年間は雪のため強く曲げられ埋雪させられる。なお，北海道の多雪地帯の造林地では10数年前からトドマツの枝枯病が多発している。すなわち，春，残雪をかぶって埋雪していた幹が起き上がってくるが，埋雪中に1～2年枝はすでに一種の雪腐れ病菌である枝枯病菌 *Schleroderis lagerbergii* におかされ枯死しており，埋雪から立上がるとそれらの針葉はほとんど落葉してしまう[60]。この枝枯病がトドマツの雪害からの回復を非常におくらせている。しかし，興味あることにアカエゾマツはこの病害菌におかされない。トドマツやアカエゾマツの雪圧によ

る幹折れは尾根すじでは少なく，凹地や斜面の平坦部に多い。このような雪圧の激害地でも樹下植栽したものや，トドマツを植栽するさいササをかりとってダケカンバを更新させ，その後支障となるダケカンバを徐々に伐ってうまくトドマツとダケカンバとの混交林に仕立てたところでは幹折れはほとんどなく，わずかに幹に蛇行わん曲が認められるていどである。これはトドマツが樹高3m前後になり，幹折れを起こしやすい時期に，共存するダケカンバがすでに太くなっていてトドマツの埋雪を防ぐからであろう[36]。雪害の少ないこうした造林地では，一般に枝枯病もまた軽微である。このように，北海道の多雪地ではダケカンバとの混交林をうまくつくることにより，トドマツやアカエゾマツを成林させる見透しがつけられた[36]。トドマツやアカエゾマツの天然木も雪害をうけていることから，これらの天然木がとくに雪圧に強いとは考えられない。天然木は尾根すじの雪圧の少ない場所や広葉樹の被護下で雪害をさけて生きてきたものが少なくない。おそらく多くの天然木は樹冠が雪面上に立上がるまで，少なくとも数十年間，幹折れを繰返して生長してきたものと思われる。実際に多雪地の天然木を樹幹解析すると，地上1～3mの部位で雪害をうけていると思われる木が少なくない。このように，日本の亜高山または亜寒帯性針葉樹はいずれもスギやブナほど雪圧には耐えられない。

VII.　日本海側の多雪亜高山地帯の森林植生の特徴

わが国では亜高山帯針葉樹林は緯度に相応したほぼ一定の標高にほとんど常に現われてくる。この針葉樹林帯は中部山岳地帯ではシラベ，アオモリトドマツ，カラマツを主とし，コメツガをまじえ，東北地方ではアオモリトドマツ，北海道ではトドマツ，エゾマツ，アカエゾマツを主としている。こうした亜高山帯針葉樹林は太平洋側では分布の下限が山岳林のブナを主とした落葉広葉樹林と境を接し，高度的にすみわけていることが知られている。ところが，日本海側の一部の山岳にはこの針葉樹林帯が当然出現してもよいと思われる高度に，全くこれを欠いている地域がかなりの広さにわたっている[21,47]。その範囲は第24図に点線で示したように，東北地方では北より岩木



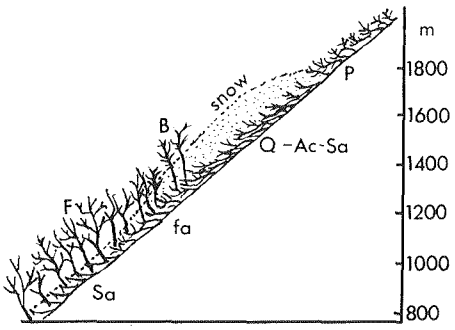
第24図　東北地方における亜高山帯針葉樹林を欠く山脈（△）（四手井，1956）[21]

山 (1,625 m), 鳥海山 (2,230 m), 月山 (1,979 m), 朝日山塊 (大朝日岳 1,870 m), 飯豊山 (2,105 m), 上越山塊 (仙の倉山 2,026 m), ほかに奥羽山脈の一部, 船形山 (1,500 m) にも亜高山帯針葉樹林が認められない[21]。つまりこの針葉樹林を欠くのは東北地方では船形山を除いては新潟から山形, 秋田, 青森にかけての日本海に面した山岳地帯だけである。なお船形山は日本海に面した高山がなく北西の季節風に直面している。この地帯の東側の内陸を走る奥羽山脈から那須火山脈にかけてのほぼ同一高度をもつ山岳, たとえば八甲田山 (1,550 m), 八幡平 (1,578 m), 栗駒岳 (1,628 m), 蔵王山 (1,841 m), 西吾妻山 (2,024 m) などにはアオモリトドマツ等の亜高山帯針葉樹林が存在している。こうした針葉樹林を欠く地帯は直接冬期の季節風をうける場所で我国でも数少ない強風地帯であり, また最深積雪地帯でもある。そして海抜約 800 m 以上の地帯では平年 3～4 m の最深積雪におおわれ, 局所的な吹き溜り地, 雪庇および尾根の風下面では 10 m 以上の積雪も測定されている。たとえば, 月山の海抜 1,500～1,600 m の雪田では最深積雪 13 m が測定されている。北海道の日本海側のブナ林の北限地帯にある大平山 (1,100 m) や狩場山 (1,520 m) でもトドマツを欠き, ブナ帯よりハイマツ帯への移行が知られている。大平山の北西斜面ではダケカンバ帯は幅がせまくこの帯のなかに被圧されたブナの小径木とハイマツが交錯している[48]。なお, 大平山の南斜面にはトドマツがわずか自生していることが知られている。日本海側の多雪地帯に亜寒帯針葉樹林が存在しないかわりに, 亜寒帯性の高山的な草本社会が出現することが山崎[2]によって確かめられている。彼はこれを亜寒帯雪田地域に成立するヌマガヤ群団として記載している。いわゆる裏日本要素とよばれる植物のなかの高地性の種, オオバミゾホオズキ, イワイチョウ, オニシオガマ, ヒナザクラ, ハクサンオオバコなどはこのヌマガヤ群団の領域に分布域をもっている。

四手井[21]は針葉樹林帯欠除の直接原因として次の諸条件を考察した。

1) 風による機械的破壊及び蒸散促進による乾燥害。問題にしている地帯で風による機械的破壊や冬の乾燥害のため尾根筋に変形樹が存在しているが, 林帯を欠除させるほど大きな作用を及ぼしているとは考えられない。なぜならば, ブナ林の上限はむしろ風衝面側が上昇している位で風下側では逆に下降している個所が多く, 生育状態も風上面の方が良好な場所が多い[21]。八甲田山におけるアオモリトドマツ林の分布をみても上限の下降しているのは風下面側で, 風上側ではアオモリトドマツの樹形が矮性となり, 風衝面に特有な変形をしているが欠除していることはない。

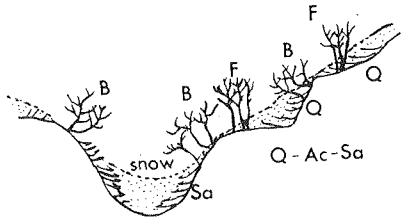
2) 多雪による生育期間の短縮と生育温度の低下。多雪のため生育開始がおくれ, とくに雪がおそくまで残る所ほどそれがめだち, 生育期間中の温度低下が考えられる。しかし積雪量は高度とともに増すので, その温度変化は漸進的で各森林帯の相対的な高度低下として現われるとしても, 亜高山帯針葉樹林のみ欠除する原因になるとは考



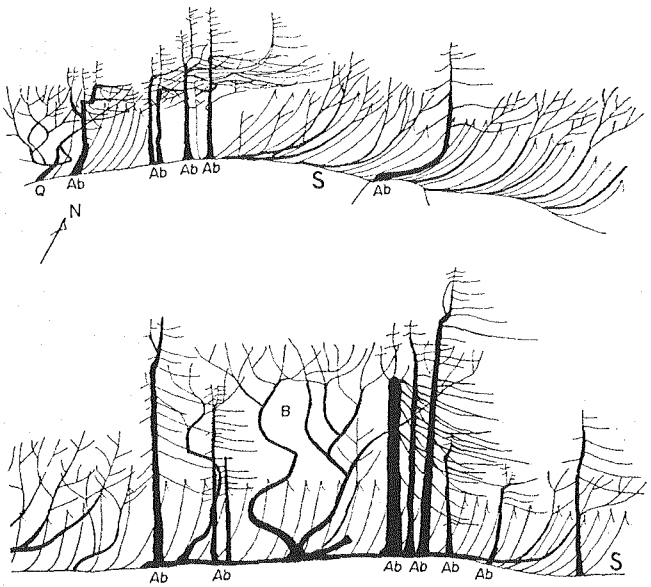
第 25 図 多雪地の森林の標高による変化 (月山)
Ac: ミネカエデ, B: ダケカンバ, Q: ミヤマナラ, Sa: ササ, F: ブナ, fa: 矮性ブナ, P: ハイマツ (四手井, 1956)[21]

えられない。同様なことが残雪多量による生育期間の短縮についてもいいうるであろう[21]。

3) 雪圧による被害。4 m 以上の積雪がある豪雪地帯では，すでに述べたように木は雪圧に抗して直立することは困難で，とくに雪圧によわい木は雪圧の影響を最小限にするため倒伏接地して折れないような生活形をとる。このことは雪崩地においても同様である。月山や朝日の連山の標高 600 m 以上の森林植生は第 25 図に示すように，標高をますにつれて上層のブナは樹高を減じ，立木密度も減少し，それとともにその下層に匍伏形のブナ灌木層が出現し，さらにその上部ではブナの立木が欠けて匍伏形のブナのみとなる。場所によってはこれにダケカンバが混生する[21]。さらにその上部では匍伏形のブナはミズナラの変種であるミヤマナラやミヤマカエデ，ナナカマド，チシマザサなどと混生して高山帯に達する（第 25 図）。高度から推定するとこの匍伏形の落葉広葉樹林帯が亜高山帯針葉樹林帯にあたり，積雪のもっとも深い地域である。これより上部の風衝面では積雪がかえって減少する傾向にある。また，多雪森林限界附近では第 26 図のように凹部の多雪地帯には匍伏形の樹種があらわれ，凸部の雪が少なく土壌条件のもっともよい場所にダケカンバが生育し，その中間にはブナが現れる[21]。以上のことは豪雪地や雪崩地では匍伏形をとらない限り木は成立しえないことを示している。雪圧に強くないヒメコマツは積雪の少ない尾根筋にしか認められない。東北地方の亜高山帯針葉樹であるアオモリトドマツやコメツガはすでに述べたように，雪圧に強くないし，匍伏形も



第 26 図　多雪森林限界附近におけるブナ，ダケカンバ，ミヤマナラのあらわれ方
Ac：ミネカエデ，B：ダケカンバ，Q：ミヤマナラ，Sa：ササ，F：ブナ（四手井，1956）[21]



第 27 図　月山の東山腹の台地上のアオモリトドマツ
Q：ミヤマナラ，Ab：アオモリトドマツ，B：ダケカンバ，S：ササ
（山中・斎藤・石塚，1973）[49]

とりえない。こうしたことから，この地域の針葉樹林帯の欠除は豪雪による強大な雪圧が原因となっているものと考えられる。月山の東山腹の一部溶岩台地上の北西の季節風に比較的さらされない，積雪が比較的少い場所には，高さ1～6 mのアオモリトドマツが矮性のブナ，ミヤマナラ，ミネカエデなどの落葉広葉樹と混生している（第27図）[49]。これらは一見してわかるように，雪圧で幹が折れたり，曲げられ，そこから萠芽しているものが多く，また風衝による変形樹もみられる。一般に針葉樹で匍伏形をとりうるものは高山性のハイマツやビャクシン，イチイなどで，トウヒ属，モミ属，ツガ属などではこうした生活型をとりうるものはきわめて少ない。

Yamanakaら[49]は月山の植生の歴史を明らかにするために，ネンブツケ原（1,100 m）で花粉分析を行なった。この湿原は頂上から東方約6 km，アオモリトドマツの現在の自生地から東南約6.5 kmに位置している。この湿原の周辺の傾斜地や尾根筋には現在ヒメコマツ，ミヤマナラ，ミネカエデ，矮性ブナ，ウワミズザクラ，タムシバ，ナナカマド，アカミノイヌツゲ，コバノトネリコ，チシマザサなどが生育している。彼等は花粉分析の結果からつぎの5つの森林植生を認めた：

L： *Quercus*（ナラ属）—*Betula*（カンバ属）—Conifers（針葉樹）の時代（表面から180～190 cm）

RI： 下層 *Quercus*（ナラ属）の時代（表面から110～180 cm）

RII： *Fagus*（ブナ属）の時代（表面から90～110 cm）

$RIII_a$： 上層 *Quercus*（ナラ属）の時代（表面から30～90 cm）

$RIII_b$： *Pinus*（マツ属）—*Fagus*（ブナ属）—*Quercus*（ナラ属）の時代（表面から30 cm）

L層の時代は後期洪積世でもっとも寒く，雪の少ない時代で，現在の植生から考え，当時湿原の周辺にはアオモリトドマツ，コメツガ，ダケカンバ，トウヒ属などの亜高山帯針葉樹が現在より多く，ミヤマナラも現在よりはるかに豊富であったと考えられる。その後，この地方で積雪の増加につれ亜高山帯性針葉樹が急速に減少し，そのあとにミヤマナラが急速に拡がったものと考えられる。なお，月山の頂上近くの湿原の上層からもアオモリトドマツの花粉が認められるが，これはおそらくバラモミ沢の現生地からの飛来によるものと考えられている。その頻度はL層の時代よりはるかに少ない。なお，現在は月山に自生していないコメツガやトウヒ属の花粉がL層やRI層で見出されている。また，青森県の岩木山のダケ湿原の低層からアカエゾマツ，エゾマツと考えられる多量のトウヒ属の花粉が見出されているし[50]，鳥海山でも後期洪積世には亜高山帯性針葉樹林が現在よりも豊富であったことが知られている[51]。こうした事実は後期洪積世以後，日本海側の積雪が著しく増加したことを示唆している。

VIII. 植物の雪腐れ病

すでに述べたように，積雪下の地表面近くはほぼ0°Cにたもたれ，光の透過もなく暗黒で多湿という特殊な条件におかれている。その上，排水不良な場所では水が長い間停滞する。こうした積雪下の環境では雪腐れ病が発生しやすい。多雪地帯の植物は毎年こうした環境下で何ヵ月も越冬するわけで雪腐れ病菌に対する耐性をもたなければとても生存できないものと思う。

雪腐れ病は積雪下で3～4ヵ月間越冬する大麦，小麦，牧草などの草本類や針葉樹に発生する病気で，一般に融雪がおくれる場合に多発する傾向がある。これらの植物が積雪下に何ヵ月

かおかれても特定の病原菌が存在していない場合には衰弱するだけで陽光下にでればまもなく回復するばあいが多い。また，草本類の雪腐れ病の多くは薬剤でかなり防除できることから，病原菌が発病の原因となっていることは明らかであるが，発病するためには植物が積雪下にある期間おかれることが必要のようである[52]。イネ科植物に雪腐れ病をひきおこす病原菌は雪腐褐色小粒菌核病菌 (*Typhula incarrata*), 雪腐大粒菌核病菌 (*Sclerotinia borealis*) などがおもなもので，これらはいずれも腐植性の土壌細菌で，そのなかでとくに大粒菌核病菌と褐色小粒菌核病菌による被害が多い[52,53]。これらの雪腐れ病の多くは 15～20℃ に生育適温を有しているが，いずれも積雪下の 0℃ 近い温度でも活発に生育できる性質をもっている。なお，*Typhula incarrata* や *Sclerotinia graminearum* は −7℃ でも発育できることが知られている[52]。

北海道では大粒菌核病 (*S. borealis*) はオホーツク海及び太平洋に面する道東の積雪の少なく，積雪下の地表面の温度が0～−3℃に保たれている地域に発生しやすい。これに対し *Typhula* 属は日本海に面する多雪地帯で積雪下の地温がほぼ 0℃ に保たれている地域に多いといわれていた。北陸地方でイネ科植物で発生する雪腐れ病は *Typhula* 属であり，アラスカのユーコン地方[54]，カナダの内陸部[53]やスカンジナビア半島[55]の北緯 65 度以北の寒冷積雪地での雪腐れ病は道東地方と同じく *S. borealis* によって発病していることが知られている。*Typhula* 属は担子菌類，*Sclerotinia borealis* は子のう菌類に属し，北海道ではともに 10 月中～下旬頃菌核から子実体を形成する。10 月下旬～11 月上旬に子実体の開盤，開裂が始まり胞子が飛散して植物体上にとどまる。やがて根雪となり，これらの菌は植物に侵入してゆく。*Typhula* 属の場合には健全葉には侵入しないで，衰弱した老葉上で繁殖し，気孔の異常開口部あるいは傷口から侵入し，これが感染源となって若い健全葉に移行するようである。これに反して *S. borealis* は直接健全葉に侵入するといわれている。この菌の子のう胞子は極めて耐寒性，耐乾性が高く，根雪にいたるまで葉上に長く生存している。子のう胞子が発芽管を出して植物体内に侵入する場面はまだ確認されていないが，病徴は積雪前には認められず，植物が積雪下におかれたのち始めて現われるようである。*Typhula* 属は 5℃ で病斑の進展が大きいが，それより温度が下がるにつれて病斑の進展は小さくなり，−5℃ では病斑の進展は全くみられない。これに対し *S. borealis* の場合は −2℃ で病斑の進展がもっとも大きく，−5℃ でも病斑は進展するが 5℃ では全く進展しない。また *S. borealis* は根雪前に葉が凍害で損傷をうけ，積雪下の温度が 0～−3℃ に長く保たれている条件下で増殖しやすいようである。多雪地帯のムギ類のばあい，同一場所でも平畦では *Typhula* sp. が，高畦では *S. borealis* が病害植物から見出されている[52]。また最近牧草でも同様なことが確められている[53]。なお，高畦のばあいには平畦よりも地表面の温度がかなり低くなる。まれには同一個体に両方の菌が認められることがあり，この場合，根雪前に一方に罹病させられるのではなく，両方の菌が同じ葉に附着するが，その後の気象条件によってそのどちらが生育するかがきまるようである（能代，未発表)。こうしたことから両方の病害菌の生育分布は両者の棲み分けによるものではなく，それらの菌の生育条件の差，すなわち根雪前，または根雪中の地面近くの温度に左右されるようだ。

1974～75 年の冬における東道地方の雪腐れ病の発生面積は草地面積の約 47% (14.9 万 ha) におよびそのうち約 20% は中程度の被害を生じた。この年は融雪が平年より 20～30 日おくれ

たことが雪腐れ病多発の原因となっている[56]。

牧草の種類や品種によって *S. borealis* に対する抵抗性は著しく異なっており，その大きさは，ホイートグラス≫チモシ>オーチャードグラス≒トールフェスク≫ペレニアルグラスの順に小さくなる[57]。興味あることはこの発病抵抗性の順がほぼこれらの耐凍性の順に平行していることである[57,58]。一般に，耐凍性が高い牧草は凍害による損傷が少ないので病菌が侵入しにくいと考えられている。しかし耐凍性が高くても罹病性の高いものもあり両者の関係はまだ充分解明されていない。

牧草地は複雑な生態系によって構成されていることと，薬剤防除が経済性や安全性の上から適用されがたいため，牧草地の雪腐れ防除は容易でない。土壌凍結地帯ではチモシ主体型草種を，多雪地帯ではオーチャードグラス主体型草種をとれば被害はかなり軽減される[53]。また，秋の草地利用は重要でこの時期に最終刈取りや放牧利用が行われているが，とくにオーチャードグラスにとっては10月は越冬準備にとって重要なときで，この時期に刈取りをすると翌春，再生産が著しく低下するし，雪腐れ病にかかりやすくなる。したがって，刈取り時期や刈取り回数の適正化によって牧草の健全性を保つことが雪腐れ病を防除するのに非常に重要となる。

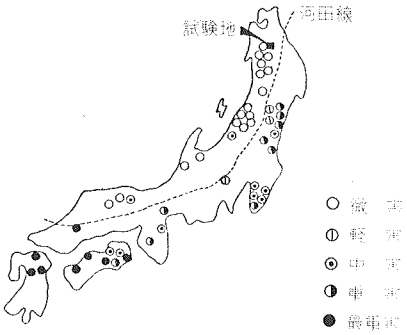
高橋ら[51]は北海道内陸部の多雪地帯ではシベリアカラマツ，マンシュウカラマツ，チョウセンカラマツの植栽木の多くが積雪下で胴枯病（病原菌：*Encoeliopsis*）にかかり，数年以内にこれの大部分が枯死したが，少雪地帯ではほとんど罹病が認められなかったことを報告している。おそらく，自生地ではこの病害菌が存在しないためと考えられるが，もし存在すれば自生地と植栽地との積雪条件の差がこれらの外国産カラマツを罹病させたものと考えられる。

北海道の多雪高海抜地において，トドマツの枝枯病[60]の多量発生が造林上の1つの隘路となっていることについてはすでに述べた。我国の多雪地帯における幼齢木の病害のなかでクワの胴枯病ほど顕著なものはない[61,62]。この病害菌 *Diaporthe nomurai* に対して耐性のないクワでは積雪下で越冬中に罹病し，融雪直後ほとんどすべての枝条の基部に異常が認められ，やがて枯死する。品種によって罹病性が著しく異なっており[62]，多雪地の野性種はその耐性が高い。現在は胴枯病耐性品種が育成されているし，また薬剤撒布によって発病がほとんど抑えられている[62]。

最近，針葉樹の自然分布を雪腐れ罹病性と関連させた論文や，雪腐れ病菌に対する針葉樹の産地間差異を調べた報告がかなり出されている。東北地方におけるアカマツの天然稚苗は，根雪期間が120日を超える多雪地帯や雪の吹きだまり場所では，暗色雪腐病菌 *Rhacodium* のため枯死するものが少なくない[63]。このことはマツ類が尾根スジの雪の少ないところに自然分布[5]することとあわせ考えると興味ある現象である。佐藤ら[64]は日本海側のウラ系のスギは太平洋側のオモテ系スギに比べて暗色雪腐病に対し著しく高い抵抗性をもっていることを見出した。また，佐藤[65]は多雪地帯に多いスギの黒点枝枯病の産地間の差異をしるために，青森県碇ケ関営林署管内の種子試験地で被害調査を行ない，日本海側のウラ系のスギは太平洋側のオモテ系のものに比べて著しく高い抵抗性をもっていることを明らかにした（第28図）。なお，この調査では同一産地の母樹間の罹病性の差については調べられていない。また，豪雪地帯に

多いスギの黒粒葉枯病もウラ系のスギはオモテ系のスギと比較して，一般に抵抗性が高いことが知られている[55,56]。

丸岡ら[67]はアカエゾマツの種子及び稚苗に対する雪腐れ病の罹病率が種子の産地及び同一産地の母樹間でどのように異なっているかを野幌の林木育種場北海道支場で調べた。その結果，罹病率は産地によりかなり異なり，道北の中頓別のものは罹病率が30%（母樹間差：7%）でもっとも低く，富良野のものは罹病率74%（母樹間差：55%）でもっとも高かった。この結果から，多雪地帯のアカエゾマツの耐病性が必ずしも高いという傾向は見出されなかったが，耐病性が地域によってかなり差がある上に，母樹間でもかなり大きい差が認められたことから，雪腐れ耐病性育種の可能性が示唆される。



第28図　スギ種子産地試験地における黒点枝枯病の発生状況[74]
試験地，青森県碇ケ関（佐藤，1975）[65]

雪腐れ病菌がトドマツやエゾマツの天然稚苗の消長に影響し，このことがこれらの天然分布にある関連をもつことが遠藤によって初めて指摘された[68]。秋，林床に落下したトドマツの種子が春，発芽するまえにすでに積雪下で菌害をうけて腐敗していることが数カ所の天然林で観察され，これらの種子より *Rhacodium* が分離されている[68]。トドマツの天然更新は蘚苔類が優先するところ，倒木上，崩壊地や道路ぶちなどの腐植層の少ないところで，非常によいことが知られている。遠藤はこうしたところで天然更新がよいのは病原菌が非常に少ないため，積雪下で越冬中の種子や稚苗が罹病しにくいためと考えている。また，腐植層を取り除いた場合には更新がよくなることが遠藤によって確められている[68]。北海道におけるトドマツの種子や稚苗の *Rhacodium* による集団的雪腐れは積雪下の地面が凍結しているところでは少ない[69]。これは凍土中では *Rhacodium* の菌糸の発育がわるいためである。佐保ら[70]はトドマツが低海抜地に多く，エゾマツが比較的高海抜地に多く分布している事実を，これらの雪腐れ罹病性の差から説明しようとしている。もしエゾマツの稚苗が *Rhacodium* に対して高い耐性をもっているならば，エゾマツは *Rhacodium* の多い低海抜地にも更新できるはずである。しかし，エゾマツは *Rhacodium* による高い罹病性のため腐植層の多い地表面上で更新できず，老朽して倒れた親木の上で，いわゆる倒木更新を行なっている。これに対してトドマツはエゾマツよりも罹病性が低いため低海抜地でも，また倒木上でも稚苗が育っている。しかし，標高500 m以上では雪面下で越冬する稚樹は *Rhacidium* に針葉をおかされやすく，枯死するものが少なくない。このため，500 m以上の高地ではトドマツが減少し，とくに600 m以上ではこの減少が著しい。一方，エゾマツはこの病害菌に耐性が高いため600 m以上の高地ではエゾマツの稚樹の生存率がトドマツよりも著しく高くなる。天然分布が雪腐れ罹病性のみによって説明されるとは考えられないが，これも天然分布に関与する一つの要因であろう。

IX. 多雪環境に対する植物の適応分化

少雪地帯に生育している針葉樹のうち，それらの分布の水平的，垂直的広がりから，当然多雪地帯にも分布してよいと思われるのに，現実には分布していないか，分布量の少ないものがある[14]。これらの樹種はアカマツ，ヒノキ，チョウセンゴヨウ，ハリモミ，ウラジロモミ，トウヒ，シラベ，カラマツなどである。このうち，カラマツ，シラベ，トウヒ，は大町—戸隠山—四阿山—燧岳—那須岳—吾妻山を結ぶ線の太平洋側に分布し，その線の日本海側には分布しないか，地形的に限られた場所に少量分布するにすぎない。上に記した植物分布の著しい境界線は積雪深 50～100 cm の線とほぼ一致するといわれている[14]。多雪地帯に優勢な針葉樹はスギ，ハイイヌガヤ，アスナロ，ヒバ，ネズコ，ミヤマネズなどで，このほか灌木状のキャラボク，チャボガヤ，ミヤマビャクシンなどが入る。ハイマツはどちらの地域にも共通して分布する。多雪地に分布する樹種は幼齢期に幹，枝が雪によって接地させられた場合に不定根を出し，いわゆる伏条更新によって栄養繁殖するものが多い。それに対して，少雪地のものは種子による更新を行うものが多い。高橋啓二[14]は多雪環境に関連をもつ植物のいろいろな形質をとりあげている（第 4 表）。生活型は多雪地帯に分布する種では灌木が 69%，小高木 11%，高木 11%

第 4 表 多雪環境に関連をもつ各種の形質

形質	多雪に有利な順位 I（有利）	II	III（不利）	順位 I の例
地表に出た苗が種子生産するまでの年数	当年	1～10 年	11年以上	ヤマハギ
不定根の生じやすさ	50%以上	50～10%	10%以下	ヒメアオキ，スギ
萌芽性（地下茎を出すものを含む）	顕著	やや見られる	なし	タニウツギ
幹枝の柔軟性（雪圧により匍伏形をとりうる）	顕著	やや見られる	なし	エゾユズリハ
生育の早さ	早	普通	遅い	ドロノキ
生活型	灌木		高木	ハイイヌガヤ
耐菌性	大	中	小	ヒバ

高橋啓二[14]

第 5 表 同一種または近縁種で日本海側の多雪地帯で匍伏型になる灌木

属名	太平洋側に分布	日本海側に分布*
ツバキ (*Camellia*)	ヤブツバキ	ユキツバキ
アオキ (*Aucuba*)	アオキ	ヒメアオキ
モチノキ (*Ilex*)	モチノキ	ヒメモチ
モチノキ (*Ilex*)	イヌツゲ	ハイイヌツゲ
ユズリハ (*Daphniphyllum*)	ユズリハ	エゾユズリハ
カヤ (*Torreya*)	カヤ	チャボガヤ
イヌガヤ (*Cephalotaxus*)	イヌガヤ	ハイイヌガヤ
イチイ (*Taxus*)	イチイ	キャラボク
ナラ (*Quercus*)	ミズナラ	ミヤマナラ

* 多雪地帯で匍伏型になるもの。高橋敬二[14]

で，少雪地帯では43種類中灌木が37%，小高木21%，高木42%を示している。このことは，積雪がますほど灌木性の生活型をもつ種に有利になることを意味し，月山などのブナ—ミヤマナラ灌木林はこの意味で豪雪地帯での極盛林ともいえる。雪崩地に多いタニウツギの幹は雪圧で折れやすいが，萠芽性がたかく，萠芽した幹や枝は数年以内に種子を作る特徴をもっている。また，多雪地に多く分布するスギ，アスナロ，ヒバ，ネズコ，ハイイヌガヤ，ミヤマネズ，マルバマンサク，オオバクロモジ，エゾユズリハ，ヒメアオキ，ヒメモチノキなどは萠芽性が高く，容易に不定根を出し，しかも幹や枝が柔軟で雪圧により匍伏形をとりやすい[14]。このように多雪地帯に生育している植物は多雪環境に耐えられるいくつかの有利な形質をもっている。同一種または近縁種で太平洋側と日本海側の気候に適応分化している植物を第5表に示す。これらのうち暖帯性常緑広葉樹では日本海型気候に適応したものは，太平洋側のものと比較すると垂直分布ではより高地に，水平分布ではより北にまで分布している。

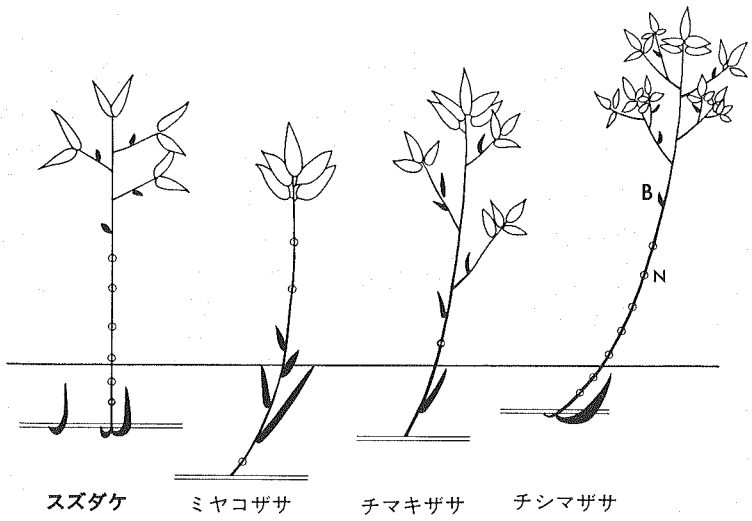
ツバキ属はヒマラヤ，東南アジア，中国，朝鮮半島南端部及び日本に分布し，約30種が知られているが，その中ツバキとサザンカが日本に分布しツバキ属中で最北の地域を占めている。日本にはツバキが2種類あり，1つはヤブツバキ *Camellia japonica*，他はその変種であるユキツバキ (*C. rusticana*) である。日本海側のツバキの分布をみると積雪の少ない海岸近くの平野部では太平洋側と同じヤブツバキが分布し，それより内陸の雪の多い山岳地帯にはユキツバキ[71—73]が分布している。両者の中間地帯には両方の形質をそなえた中間型のツバキが生育している。ユキツバキの分布の東の境界は最深積雪150 cm (1月の降雨量200 mm) の線とほぼ一致している (石沢，未発表)。ヤブツバキは大きな枝をはって茂り大木となるが，ユキツバキは根元から小枝が多くでて灌木状となる。とくに日本海側の山岳地帯ではブナの林床に下草のように一面に拡がっている。これは枝の伸長がおそいことと，側枝が出やすいこと及び枝がしなやかで折れにくいことによる。これらの性質は積雪に対するユキツバキの適応を示している。なおユキツバキのこの灌木状の樹形は雪のない平地に栽培しても変らない。1961年の北陸地方の豪雪時，多くのヤブツバキの枝が折れたが，ユキツバキは雪に押しつぶされて冬を越し雪害はほとんどみられなかった。一方，ユキツバキはヤブツバキよりやや耐凍性が低く，また浅根性で乾燥に対する抵抗性がきわめて低いのが特徴である。山形県や新潟県の多雪地帯では雪融後から5月末頃まで異常に乾燥し，造林が困難なほどである[74]。ユキツバキが残雪の多い地帯に多いのはこうした春の乾燥をさけているものとも考えられる。津山[73]は，ユキツバキの起源について考察し，第三紀に日本列島に分布していた古型の原ヤブツバキが，氷期に多雪地帯に残留したのがユキツバキであり，氷期後に再び日本列島に北上してきたのがヤブツバキで，日本の海岸を南北から挾さんで分布し，ユキツバキと接触したと考えている。

これに関連して興味あることは，日本特産の原始的被子植物が日本海側の多雪地帯にのみ分布していることである。シラネアオイ，トガクシショウマ，オサバグサの3種の植物は，いずれも1属1種の日本特産の植物で，しかもその分布が日本海側の多雪地帯のブナ林域か，針葉樹林域にかたよっている。これらの植物は被子植物のなかでは原始的な群に属するもので近縁な植物が地球上のどこにも見つからない珍奇な植物で，起源が古いことを示している。日本海側の多雪地帯の地表または地下の環境はマイルドで，このような生態環境は今から数千万年

前の古第三紀の始新世ごろに北半球北部に広く存在していたと考えられている。日本特産のこれらの植物は古第三紀に起源した古い植物群が日本列島に生残ったものであるかも知れない[75]。

同一樹種で日本海側と太平洋側で生育しているものの間に凍害のうけやすさや乾燥抵抗にかなりの差があることが知られている。武藤・堀内[75]は，日本各地の主として天然のスギから種子をとり，冷え込みのきびしい水戸の関東林木育種場で育苗し，そこで2年間越冬させ，スギの産地による被害率を調べた。その結果，日本海側では緯度の高まるにつれ被害率は減少するが，日本海側のものは青森県北部のものでも東北地方の太平洋側のものと比較すると被害が著しく高いことが判明した。また，東北地方や北海道の多雪地帯のスギやトドマツは，太平洋側のものより冬の乾燥抵抗がかなり低いことが知られている[77,78]。これらの事実は，多雪地に生育している植物は太平洋側のものほど厳しい寒さや冬の乾燥にさらされていないため，自然淘汰がまだ充分に進んでいないことを示唆している。

日本列島のブナ帯を中心に分布するササの仲間は，日本海側と太平洋側の異なる気候に適応して種の分化をおこなっている。山崎[2]や簿井[79]，鈴木[80]の報告で明らかなように，ササの仲間の種の分布の境界線は，積雪深と関係が深いといわれている。すなわち，日本海側の多雪地帯にはチシマザサ *Sasa kurilensis* とチマキザサ *S. paniculata*，太平洋側の少雪乾燥地帯にはスズタケ *S. purpurascens*（積雪深約 75 cm 以下）とミヤコザサ *S. nipponica*（積雪深約 50 cm 以下）が主として分布している。ササでは草型や越冬芽の位置（第29図）が積雪深，冬の冷え込みや乾燥気候とみごとに対応している。また，太平洋気候域においては，ミヤコザサとスズダケとの間には生育地の分化がおこなわれ，ミヤコザサは季節風にさらされる地域に，スズダケはこれを避ける風下側や谷すじに生育している[79]。これを垂直的にみれば，ミヤコザサは尾根すじに，スズダケは谷すじに生育する。日本海気候域においては，チシマザサとチマキザサとの高度的領域が明らかで，チシマザサはチマキザサよりも一般に高い所まで生育している[79]。



第29図　ササの生活型
N：節，B：芽

第6表　ササの生活型

	芽の位置	稈の寿命	葉の寿命	筍芽の展開
スズダケ	上部	約5年	2～3年	おそい
ミヤコザサ	地面～地下	約1～2年	1～2年	ふつう
チマキザサ	全体	約5年	2年	ふつう
チシマザサ	上部	約8年	2～3年	ふつう

第7表　ササの耐凍性(°C)

種名	当年生稈 葉	当年生稈 稈	当年生稈 芽	地下の芽	採集場所
スズダケ	−20	−25	−20	−10～−15	奥日光
スズダケ	−25	−30	−20		白老
ミヤコザサ	−15	−20	—	−10～−15	奥日光
エゾミヤコザサ	−10	−17	—		白老
チマキザサ	−15	−20	−15	−5～−10	奥日光
チマキザサ	−15	−20	−15		白老
チシマザサ	−15	−20	−20	−5～−10	奥日光
チシマザサ	−17	−25	−20		白老

耐凍性は16時間の凍結で害をうけない最低温度で示す(紺野・酒井)[82]

スズダケの茎は多雪地帯に分布するチシマザサ系のように稈の下部が地面をはって斜上しないで直立し比較的脆く，その上部から多くの枝を出し，その節には鞘でおおわれた小さい冬芽をつけている。チマキザサは稈の比較的下部から，チシマザサは中上部から枝を出しそれらの節に冬芽をつける。ミヤコザサは，これらのササとは異なった生活型をもち，この稈は1年ごとに先端の生長をとめ枝を出さないで葉が密集している。なお，冬芽は稈の基部にでき，地中に埋っている場合が多い(第6表)。

ササの各分類群の地上部の耐凍性を比較するとスズダケが最も高く，チシマザサ，ミヤコザサの順に低くなる(第7表)。地上部の芽ではスズダケ，チシマザサの耐凍性が高く，地下部の芽は積雪下で越冬するチシマザサ，チマキザサが低い[81]。1975年11月上旬，奥日光でチマキザサの芽がかなり凍害をうけていたし，1975年春，積雪面上で越冬していたチマキザサ，ミヤコザサの葉はほとんど枯死していたが，スズダケには寒害が認められなかった。また，雪崩で厳寒期に積雪を除かれたチシマザサは葉が枯れ，場所によっては芽や稈も寒害をうけているものもあった[82,83]。こうしたことから，積雪の被覆がないか，それが浅いところでは，チシマザサやチマキザサは凍害や乾燥害をうけるため越冬が困難であろう。それではスズダケはなぜ多雪地に生育していないのだろうか。雪圧に対する稈の抵抗力が小さいためか，あるいは何カ月かの積雪下の暗黒，湿潤な環境下で雪腐れ病にかかりやすいためか，またはそれ以外の理由によるのか，まだ明らかにされていない。いずれにしても，積雪の被護の少ない太平洋側に分布

するスズダケとミヤコザサの地上部の体制（第6表）を較べると，もし越冬中に地上部が害をうけると，その生活全体に及ぼす影響はミヤコザサよりもスズダケの方が深刻である。茎や葉の寿命が1年であるミヤコザサは越冬中に地上部が害をうけても影響は他のササと比較して最も少ない。このこととササの耐凍性を考えあわせると，スズダケは地上部の体制はそのままで耐凍性や乾燥抵抗性を高める方向に，ミヤコザサは芽は地下部に逃れると同時に，地上部が害をうけても影響がより少ない方向に，それぞれ適応しているようである。チシマザサは，緯度的には南樺太まで，垂直的にはハイマツ帯まで分布することを考えると，その割合には耐凍性が低いが，これは積雪による被護と林床下に生育しているためと考えられる。

太平洋側のミヤコザサと日本海側のチマキザサとの生育地は，一般に厚い腐植質の土壌によって特徴づけられ，一方，スズタケとチシマザサとは傾斜の急な山腹や谷壁のような土壌の浅いところに生育している場合が多い[79]。日本列島におけるササ類の生育地は積雪深や積雪期間によって2つの大きな気候区分に分けられる[79]。すなわち種に対する環境の淘汰が行われ，気候型を同じくするそれぞれの地域区分のなかでは土壌，水分などの環境に対する種の選択性によって分化が行われたと考えられる[79]。

日本の森林植生を特徴づけているササは，みごとに環境に適応して種を分化させている。ササの起源とその進化史的研究は，日本列島における植物群の進化の研究において重要な課題を提供しており，今後の進展が望まれる。

文 献

1) 津山 尚 1949 ユキツバキについて．植物研究雑誌，**24**，97–100.
2) 山崎 敬 1959 日本列島の植物分布．自然科学と博物館，**26**，1–19.
3) 福岡誠行 1966 日本海要素の分布様式について．北陸の植物，**15**，63–80.
4) 堀田 満 1974 植物の分布と分化．植物の進化生物学 III．三省堂，東京，400 pp.
5) 平田徳太郎 1948 積雪の科学．地人書館，東京，1–210.
6) 四手井綱英 1954 雪圧による林木の雪害．林試報告，**73**，1–89.
7) 増沢武弘 1975 多年生草本の生育解析．生物科学，**27**，203–212.
8) 松村義敏 1947 植物の越冬．彰考書院，東京，1–96.
9) Sakai, A. 1968 Mechanism of desication damage of forest trees in winter. *Contr. Inst. Low Temp. Sci.*, **B 15**, 15–35.
10) 酒井 昭・斎藤 満 1967 水分上昇をおさえる幹の凍結温度．日林誌，**49**，198–204.
11) 酒井 昭・渡辺富夫・山根玄一 1969 道東地方における林木の冬の乾燥害．日林誌，**51**，111–117.
12) Larcher, W. 1973 Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen in Winter. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **85**, 315–327.
13) 高橋健治 1941 雪と植物．雪氷，**3**，356–366.
14) 高橋啓二 1960 植物分布と積雪．森林立地，**8**，19–24.
15) Sakai, A. and Ōtsuka, K. 1968 Freezing resistance of alpine plants. *Ecology*, **51**, 665–671.
16) 小島賢治・小林大二・小林俊一・秋田谷英次・成田英器 1970 札幌の平地積雪断面測定資料報告，昭和43～44年冬期．低温科学，物理篇，**28**，資料篇，25–36.
17) 小島賢治 1971 札幌の平地積雪の温度 I．1963–64～1968–69年の積雪断面測定資料より．低温科学，物理篇，**29**，資料集 15–20.
18) 高橋喜彦・相馬清二 1956 夜間輻射による積雪層の冷却について．雪氷，**18**，No. 2，1–5.
19) 松尾孝嶺 1941 積雪下の環境と冬作物の生育．雪氷，**3**，60–65.
20) 松尾孝嶺・野村 正 1943 積雪前の処理が小麦の耐雪力に及ぼす影響．日作記，**13**，251–260.

21) 四手井綱英 1956 裏日本の亜高山地帯の一部に針葉樹林帯の欠除する原因についての一つの考えかた. 日林誌, **38**, 356-358.
22) 工藤 清 1941 積雪中の明るさ. 雪氷, **3**, 390-395.
23) 泉 末雄 1936 雪の光線透過率. 気象集誌, II, **14**, 92-93.
24) 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇 1959 針葉樹苗の雪腐病に関する研究 I. 灰色かび病および核菌病. 林試報告, **110**, 3-145.
25) Tumanov, I. I., Borodin I. N. and Okeinkova, T. V. 1935 The role of the snow cover in the wintering of crops. *Bull. Appl. Bot. Gen. Plant-Breeding*. III, **6**, 3-57.
26) 気 象 庁 1972 日本の気候図. 第2集, 地人書館, 東京, 1-90.
27) 福田喜代志 1959 日本最深積雪について. 雪氷, **21**, 3-5.
28) 小野茂夫・井沼正之 1969 豪雪地帯の積雪環境とスギの雪害. 蒼林, **240**, 2-9.
29) 吉田順五 1971 雪の科学. 日本放送出版協会, 東京, 1-300.
30) 黒岩大助 1971 スキーヤーのための雪の科学. 共立出版社, 東京, 1-174.
31) 木下誠一・石原健二 1971 自然積雪と路面積雪の雪質分類. 日本雪氷学会, 1-20.
32) 平田徳太郎 1941 積雪の沈降及び積雪内における鉄棒の曲りについて. 雪氷, **3**, 225-236.
33) 高橋喜平 1970 雪害から樹木を守る. 気象害から樹木を守る (渡辺資仲・堀内孝雄・高橋喜平), 全国林業普及協会, 東京, 160-220.
34) 石川政幸・小野茂夫・川口政次 1974 山形県の豪雪地帯における積雪沈降圧の測定. 第85回日林会講演集, 289-290.
35) 四手井綱英 1976 森林保護学. 朝倉書店, 東京, 1-236.
36) 田村良次 1976 造林木と雪. 林, **4**, 5-8.
37) 井沼正之・青山安蔵 1965 スギの根曲りの形態的特徴. 林試東北支場研究発表会記録, 67-70.
38) 小野寺弘道・若林隆三 1969 積雪傾斜地の樹木特徴に関する研究 (2)—根元曲りと支持根について—. 日林会北海道支部講演集, **18**, 174-176.
39) 小野寺弘道 1970 積雪傾斜地の樹木特徴に関する研究 (3)—トドマツ天然稚樹の根元形態—. 日林会北海道支部講演集, **19**, 91-94.
40) 高橋喜平 1952 スギの冠雪について (第一報). 林試報告, **54**, 140-148.
41) 高橋敏男 1953 冠雪による林木の被害—機構とその分析. 雪と生活, **5**(5), 22-28.
42) 渡辺成雄・大関義男 1964 冠雪の研究 (2) スギの冠雪比較実験. 林試報告, **169**, 121-139.
43) 石川政幸・小野茂夫・川口利次 1969 スギのコブ状雪害 (上). 蒼林, **20**(231), 40-47.
44) 藤原滉一郎・小野寺弘道・鈴木義弘 1970 中川地方演習林のトドマツの雪害の事例. 日林会北海道支部講演集, **19**, 127-129.
45) 油川英明・対馬勝年・佐藤尚之 1972 大雪山系旭岳における硬化雪の研究 II. 低温科学, 物理篇, **30**, 129-143.
46) 遠田 武・児玉武男 1972 豪雪地帯に植栽されたトドマツ・ドイツトウヒ林の成長と雪害. 林試東北支場年報, **13**, 106-112.
47) 四手井綱英 1952 奥羽地方の森林帯. 日林誌, 東北支部会誌, 第2回講演集, 2-8.
48) 舘脇 操 1958 北限地帯のブナ林の植生. 日本森林植生図譜 (IV). 函館営林局, 164 pp.
49) Yamanaka, M., Saito, K. and Ishizuka, K. 1973 Historical and ecological studies of *Abies mariesii* on Mt. Gassan, the Dewa mountains, northeast Japan. *Jap. J. Ecol.*, **23**, 171-185.
50) Hibino, K. 1969 Pollen analytical studies of moors in Mt. Iwaki. *Ecol. Rev.*, **17**, 197-201.
51) Yamanaka, M. 1969 Palynological studies of moors in Mt. Chōkai. *Ecol. Rev.*, **17**, 203-208.
52) 冨山宏平 1955 麦類雪腐病に関する研究. 北農試報告, **47**, 1-234.
53) 荒木隆男 1975 北海道における牧草雪腐病の多発. 植物防疫, **29**, 484-488.
54) Lebeau, J. B. and Logsodon, C. E. 1958 Snow mold of forage crops in Alaska and Yukon. *Phytopathology*, **48**, 148-150.
55) Jamalainen, E. A. 1974 Resistance in winter cereals and grasses to low temperature parasitic fungi. *Annual. Rev. Phytopathol.*, **12**, 248-302.
56) 及川 寛・田辺安一・大原益博 1976 十勝地方における雪腐病による牧草害の異常発生. 1. 気象の経

過と被害との関連. 北海道草地研究会報, **10**, 80-84.
57) 安達 篤 1976 牧草の越冬性 (I). 耐寒性の草種, 品種. 北海道草地研究会報, **10**, 74-76.
58) 能代昌雄・平島利昭・安達 篤 1976 根釧地方における主要イネ科牧草の耐寒性. 北海道草地研究会報, **10**, 71-73.
59) 高橋郁夫・倉橋昭夫・高橋康夫 1971 エンケリオブンス胴枯病によるグイマツ系カラマツ類幼齢植栽木の被害, 北方林業, **23**, 109-114.
60) 横田俊一 1972 トドマツ枝枯病について. 北方林業, **24**, 334-337.
61) 青木 清 1945 桑胴枯病の発生機構に関する研究. 蚕糸試報, **12**(3), 246-306.
62) 小池尚彦 1974 桑胴枯病防除試験. 新潟県蚕業試報, **13**, 99-137.
63) 佐藤邦彦 1955 アカマツ苗の雪腐病. 林試秋田支場研究ノート, **No. 1**, 1-7.
64) 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇 1960 針葉樹苗の雪腐病に関する研究 II 暗色雪腐病. 林試報告, **124**, 22-95.
65) 佐藤邦彦 1975 病害抵抗性からみたアキタスギの優秀性とその保護増殖技術. 蒼林, **26**(10), 12-19.
66) 井沼正之・遠田 武・栗田稔美 1973 豪雪地帯におけるスギの黒粒葉枯病の被害と雪害との関連について. 日林会東北支部会誌, 第 25 回大会講演集, 72-76.
67) 丸岡富次郎・栄花 茂・向出弘正 1972 アカエゾマツの地域性—種子及び雪ぐされ病の地域変異—. 日林会北海道支部講演集, **21**, 159-161.
68) 遠藤克昭 1973 天然更新と病害—トドマツの発生消長を中心として. 北方林業, **27**, 150-153.
69) 遠藤克昭 1973 トドマツ天然稚苗の発生消長を左右する要因(III) 土壌の凍結と暗色雪腐病菌 *Rhacodium therryanum* Thuem による種子の発芽阻害. 日林試, **55**, 277-280.
70) 佐保春芳・高橋郁雄 1974 エゾマツとトドマツの天然分布に関する菌類. 林業技術, **388**, 6-8.
71) 萩屋 薫 1968 ユキツバキの話. 新潟の自然, **1**, 105-112.
72) 立石新吉・萩屋 薫・石沢 進 1970 ヤブツバキ, ユキツバキ及びその中間型ツバキの葉の組織的差異. 植物研究雑誌, **45**, 53-64.
73) 津山 尚 1956 雪椿について. 自然科学と博物館, **23**, 119-135.
74) 小島忠三郎 1975 林業を対象にした東北地方の気候図. 林試報告, **276**, 77-102.
75) 堀田 満 1974 日本列島の植物. 保育社, 大阪, 1-151.
76) 武藤 惇・堀内孝雄 1974 スギ種子産地と寒害抵抗性. 日林試, **56**, 210-215.
77) 久保田泰則 1968 トドマツ地域性について (II) 寒さの害に対する変異. 79 回林学会講演集, 163-164.
78) 岡田 滋・向出弘正 1976 冬の乾燥害に対するトドマツの産地間差異. 未発表.
79) 薄井 宏 1961 ササ型林床優占種の植物社会学的研究—日本植生研究の造林学への応用—. 宇都宮大学農学部学術報告, **11**, 1-35.
80) 鈴木貞雄 1964 ササ属の分布域の研究 I. ヒコビア, **4**, 95-102.
81) 紺野康夫・酒井 昭 1976 ササ類の耐凍性. 未発表.
82) 若林隆三・斎藤新一郎・工藤哲也 1966 北大天塩演習林なだれ常習地の植生について. 日林会北海道支部講演集, **5**, 78-81.
83) 秋田谷英次・遠藤八十一 1976 雪崩地のササの寒害. 未発表.