



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	越冬および積雪が常緑植物の光合成や分布に与える影響
Author(s)	小野, 清美
Citation	低温科学, 83, 79-85
Issue Date	2025-03-29
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.79
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/94817
Type	departmental bulletin paper
File Information	08_p079-085_LT83.pdf



越冬および積雪が常緑植物の光合成や分布に 与える影響

小野 清美¹⁾

2024 年 12 月 6 日受付, 2024 年 12 月 18 日受理

中高緯度地域に分布する常緑植物は、越冬時に低温や乾燥にさらされる。まず、越冬時に、土壌や通導組織の水が凍結し引き起こされる障害と、常緑広葉樹・常緑針葉樹の分布との関係について述べる。次に積雪が日本海側と太平洋側での近縁種の分布のような、植物種の分布に与える影響について述べる。さらに、積雪の有無による光合成能力や生存の違いを調べた研究例を紹介する。積雪下の植物の光合成、特に光化学系のタンパク質や色素に関しては研究が進んでいないため、今後の研究が期待される。最後に、温暖化による積雪深や雪解け時期の変化が、常緑植物の生存や植生の変化に与えることを示した研究を紹介する。

Overwintering of evergreen plants, and effects of snow cover on photosynthesis and distribution of evergreen plants

Kiyomi Ono¹

Evergreen plants distributed in mid- to high-latitude regions are exposed to low temperatures and drought during overwintering. I will explain the damage caused by freezing water in soil and xylem tissues during overwintering and discuss its relationship to the distribution of evergreen broadleaf and evergreen conifer species. Next, the effects of snow cover on the distribution of plant species, such as the distribution of closely related species on the Sea of Japan and Pacific Ocean sides, will be discussed. Snow cover can alter not only plant water use but also light utilization. Studies examining changes in photosynthetic capacity and survival with and without snow cover will be presented. Future research on photosynthesis in plants under snow cover, especially with regard to photosystem proteins and pigments, is expected to be conducted, since such research has not progressed to date. Finally, I will present studies which show that changes in snow depth and snowmelt timing due to global warming can affect the survival of evergreen plants and vegetation.

キーワード：常緑植物, 越冬, 光合成, 積雪

Evergreen plants, overwintering, photosynthesis, snow cover

1. はじめに

中高緯度地域には四季があり、冬は日長が短くなり、気温も低い。地域によっては、日最高気温が氷点下にな

る日が続く、生物の生存にとって厳しい環境になる。生育場所を移動できない植物は、様々な形で越冬する。冬季は種子として過ごす1年生草本、ロゼット葉などの形で地表面に葉を維持する、あるいは地上部は枯らすものの、

連絡先

小野 清美

北海道大学低温科学研究所

〒060-0819 北海道札幌市北区北19条西8丁目

Tel: 011-706-5469

Email: kiyomion@lowtem.hokudai.ac.jp

1) 北海道大学低温科学研究所

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University,

Sapporo, Japan

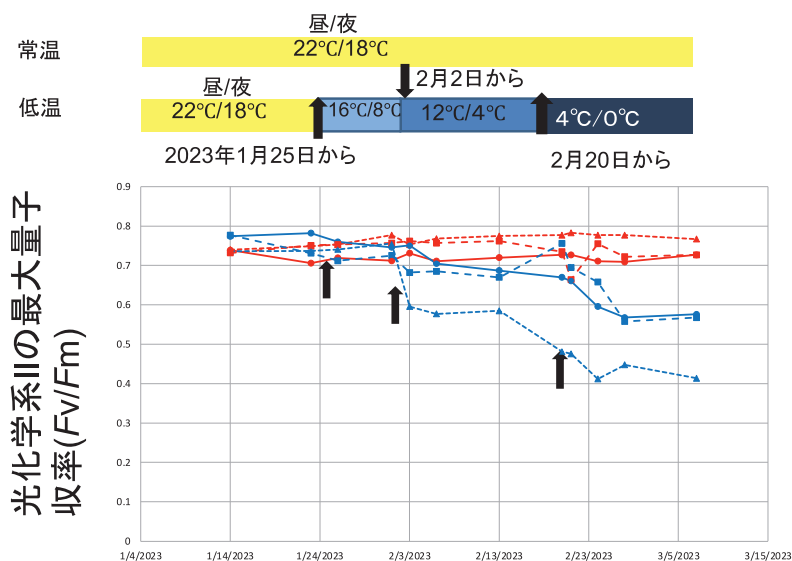


図1：環境制御下で、段階的に温度を低下させた(低温)と常温のまま栽培したアラカシ実生の光化学系IIの最大量子収率(F_v/F_m)の変化。横軸は日付を示す。 F_v/F_m の測定は室温で行った。各点は、各個体から1枚の葉を測定したデータを示す。異なるシンボルは、異なる個体を示す。常温(昼/夜：22℃/18℃) (●, ▲, ■), 低温処理(昼/夜：22℃/18℃, 2023年1月25日から16℃/8℃, 2月2日から12℃/4℃, 2月20日から4℃/0℃) (●, ▲, ■)。グラフ中の矢印は低温処理での温度設定を変更した日を示す。

根茎のような地下部は維持する多年生草本、葉を落とし芽の形で翌年の成長に備える落葉樹、何らかのメカニズムを用いて冬季も葉を維持する常緑植物がある。植物が越冬するうえで、生育場所によっては、細胞凍結を招くような気温の低下だけでなく、土壌の凍結による乾燥害、雪の重みによる物理的な傷害、雪腐れ病のような病害に応答する必要がある。栽培作物では、凍害、乾燥害、雪腐れ病による害を受けることがある(酒井 2003)。物理的な傷害と雪腐れ病菌による害に関しては、本稿では取り上げないため、酒井(2003)を参照してほしい。本稿では、光の利用だけではなく、水利用に影響を与える積雪に主に焦点を当てて、常緑植物の光合成と生存や種の分布について論じる。

2. 常緑植物の越冬

まず、土壌凍結等による冬季の乾燥害と植物体内の水輸送について述べる。中・高緯度地域の冬季には、気温が低下し、湿度が低下する。高緯度地域では、土壌凍結も起こる。土壌が凍結すると、土壌からの吸水が妨げられる。土壌からの吸水が妨げられると、葉をつけた状態では気孔を閉じていないと、植物体から水が失われてしまう。シベリアの

ように冬季の気温の低下が著しい地域では、*Larix*のような落葉針葉樹が分布するが、高緯度地域では、*Picea*, *Abies*や*Pinus*のような常緑針葉樹が主に分布する。また、中緯度地域では、常緑広葉樹が分布する。寒さが厳しい地域では常緑広葉樹の分布は限られ、*Rhododendron* (シャクナゲ、アルペンローゼなど)や*Vaccinium vitis-idaea* (コケモモ)といったツツジ科の植物や*Euonymus fortunei* (ツルマサキ)のように、例が少ない。

比較的温暖な地域に分布する常緑広葉樹*Quercus glauca* (アラカシ)は、どの程度の低温までなら大きな光阻害を受けずに葉の光合成能力を保てるのだろうか。ここでは、光合成能力や光阻害の程度を、PAM-2000 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany)を用いて、光化学系IIの最大量子収率(F_v/F_m)を測定することにより見積もった。 F_v は F_m (飽和光照射時の最大蛍光レベル) - F_o (測定光照射時の最小蛍光レベル)であり、この値は光ストレス応答の指標としてよく用いられる(Maxwell and Johnson 2000)。環境制御した栽培室と非環境制御のガラス室で栽培し、気温の低下に伴った F_v/F_m の変化を調べた。PAM-2000による測定は、実験室内、室温にて行った。暗順化は60分程度行った。図1は、環境制御下(12時間明期・12時間暗期、測定葉付近の光合成有効光量子束密度PPFDは常温で約280 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、

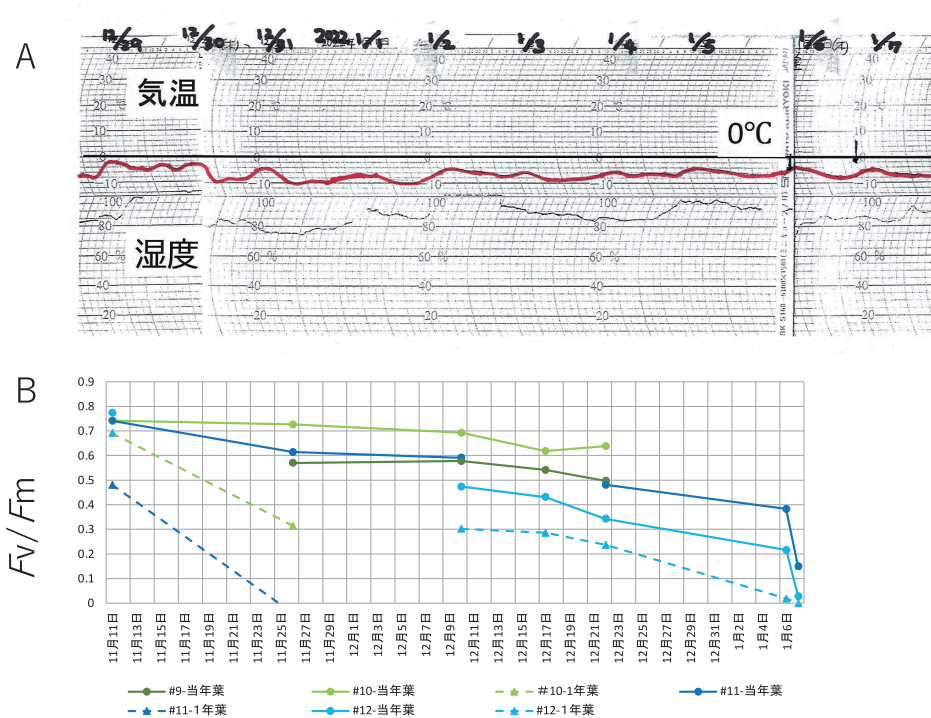


図2：A：当年葉の F_v/F_m が大きく低下した時期の、ガラス室内の気温と湿度の変化。自記記録計で測定した結果を示す。横軸は日付を示す（2021年12月29日から2022年1月7日まで）。気温をトレースしたものを赤い曲線で示す。B：季節変化に伴った自然な気温の低下によるアラカシ苗木の葉の F_v/F_m の変化。横軸は日付を示す（2021年11月11日から2022年1月7日まで）。各点は1個体からの1枚の葉のデータを示す。実線は当年葉、点線は1年葉の結果を示す。個体#10、#11の1年葉は、11月下旬から12月上旬の間に落ちた。各葉齢の個体数が少なくなったため、個体#12を途中から測定対象とした。

低温処理で約 $170 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で段階的に設定温度を下げた場合のアラカシ当年生実生の F_v/F_m の変化を示す（小野未発表）。常温は、 $22^\circ\text{C} / 18^\circ\text{C}$ （昼/夜）であり、低温処理では、 $16^\circ\text{C} / 8^\circ\text{C}$ 、 $12^\circ\text{C} / 4^\circ\text{C}$ 、 $4^\circ\text{C} / 0^\circ\text{C}$ と数日おきに気温を低下させた。 $16^\circ\text{C} / 8^\circ\text{C}$ ではほとんど F_v/F_m は変化しなかったが、 $12^\circ\text{C} / 4^\circ\text{C}$ では、2個体で0.7程度まで低下し、1個体は0.6程度にまで低下した。さらに気温を下げると、2個体で0.6を下回る程度まで低下し、1個体は0.4程度まで低下した。しかし、数日経っても F_v/F_m がさらに低下することなく、一定の値に保たれたことから、処理時の気温に順化したことが推測された。土壌凍結を引き起こすような低温でなければ、常緑広葉樹の実生であっても、 0°C を下回らない低温に対しては順化できることが示唆された。図2はガラス室での自然な気温の低下に伴ったアラカシ苗木の葉の F_v/F_m の変化を示す（小野未発表）。ガラス室での栽培では、太陽光のみで人工的な光で補っていないため、日長変化に伴って、苗木が光を受ける時間は短くなった。また、2021年11月25日の12時半ごろに測定した、葉の表面のPPFDは、約 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。この苗木は、当年生

実生とは異なり、複数の葉齢の葉をつけていた。個体#10、#11では、栽培開始時に、当年葉のほうが1年葉より高い F_v/F_m を示した。11月後半に最低気温が 0°C 前後になり、年末年始には最高気温も氷点下になった。 20°C 前後の室内で F_v/F_m を測定した。1年葉（点線）では、最低気温が 0°C を下回る頃には F_v/F_m が低下し、落葉が見られた。当年葉（実線）は、最高気温が 0°C を下回る頃に、おそらく土壌凍結に伴って、 F_v/F_m が大きく低下した。葉は乾燥気味になり、さらに枯死した。実験に用いたアラカシ苗木は熊本県産で、もともとの生育地は最低気温が 0°C を下回ることにはあっても、最高気温が 0°C を下回ることがない。ポット栽培の影響もあると考えられるが、北海道のように最高気温が氷点下にまで、気温が大きく低下する環境は、常緑広葉樹の生存に不適であると考えられる。しかし、シャクナゲやツルマサキは北海道でも生存しており、どのようなメカニズムが働いて、生存が可能になっているのか、水利用という点からも、光の利用という点からも興味深い。

水利用という点では、針葉樹と広葉樹では、水の輸送を担うのが、仮道管であるか導管であるかが異なる。寒冷地

では、冬季に通導組織内の水が凍結し、通導組織の水に溶けている空気の一部が気泡になり、その後、気温の変化による凍結融解により気泡が生じて、水輸送を妨げる現象（エンボリズム）が起こる。広葉樹である *Quercus gambelli* Nutt.（ガンベルオーク）は最もエンボリズムを起こしやすく、*Populus tremuloides* Michx（アメリカヤマナラシ）や *Betula occidentalis* Hook.（ウォーターバーチ）は次に、針葉樹である *Juniperus scopulorum* Sarg（コロラドビャクシン）ではあまり起こらず、*Abies lasiocarpa* Nutt.ではほとんど見られなかった（Sperry and Sullivan 1992）。また、Taneda and Tateno（2005）は、常緑広葉樹 *Cinnamomum camphora* L.（クスノキ）、*Camellia japonica* L.（ツバキ）、*Ilex crenata* Thunb.（イヌツゲ）、*Quercus myrsinaefolia* Blume（シラカシ）、常緑針葉樹 *Abies firma* Siebold & Zucc.（モミ）、*Abies homolepis* Siebold & Zucc.（ウラジロモミ）を東京（暖温帯、常緑広葉樹が分布）と日光（冷温帯）で栽培し、秋から冬にかけての通導、光合成や葉の水バランスを比較し、常緑広葉樹は常緑針葉樹よりも凍結融解によるエンボリズムを受けやすいことを検証した。木部液の凍結融解は、東京では起こらず、日光では38回起こった。針葉樹ではエンボリズムは起こらず、導管径の小さな常緑広葉樹でも深刻なエンボリズムは起こらなかった一方、クスノキやシラカシのような導管径の大きな常緑広葉樹では冬に葉の水欠乏が生じて、地上部が枯死した（Taneda and Tateno 2005）。Taneda and Tateno（2005）は、導管径の大きな常緑広葉樹の分布は、凍結融解によるエンボリズムにより暖温帯に制限されていると結論した。これらの研究（Sperry and Sullivan 1992, Taneda and Tateno 2005）から、エンボリズムは、仮道管を持つ針葉樹の方が回避しやすいとされ、凍結解除後の水輸送の障害を受け難く、冬季の寒さが厳しい地域にも分布できるとされる。

常緑樹の越冬時の光の吸収と利用に関しては、光合成系の色素やタンパク質が関わり、樹種によって、どのメカニズムが、どの程度関わっているのかが異なっているとされるが、本稿ではそれらのメカニズムに関しては言及しないため、Ye et al. (2024) を参照してほしい。水利用や光の利用に関わるメカニズムの違いが、針葉樹と広葉樹の冬の寒さへの応答のしやすさの違いに関わっている可能性はある。

3. 冬季の積雪と植物の光合成

次に水利用や光の利用にも関わる、冬季の積雪と植物の越冬の関係について述べる。降水は、気温が低い冬季

には降雪になる。積雪下では、気温の極端な低下が抑えられ、ほぼ暗黒状態になる。例えば、日本海側の新潟県土樽（次章での多雪地である日本海側と少雪地である太平洋側の植物の分布で取り上げる）では、12月から翌4月の積雪期には、雪に覆われた地表は、ほぼ暗黒状態になり、温度は12月から翌3月まで、0℃付近に保たれていたことが示されている（Kume and Ino 1993）。湿度はほぼ100%に保たれる。そこで次に、積雪による葉の保護について述べる。高山の森林限界に生える常緑低木の *Rhododendron ferrugineum* L.（アルペンローゼ）では、積雪が不完全な時期には、光化学系IIの最大量子収率（ F_v/F_m ）が0.05程度にまで低下し、完全に積雪に覆われると F_v/F_m が回復した（Neuner et al. 1999）。この論文内でも F_v/F_m が積雪下で回復するためには、積雪によって被陰され、0℃付近の凍結しない温度におかれることが大事であると述べている。不完全な積雪の場合には、冬季の乾燥（脱水）にさらされるとしている。Hacker and Neuner（2006）では、このアルペンローゼを含めたいくつかの常緑植物で、海拔600 m（低地）の場所と海拔1950 m（高山）の場所で、1月の F_v/F_m を比較している。高山の1月の月平均気温は、積雪に覆われていないと氷点下である一方、積雪下では0℃付近であり、低地と同等であった。クッション型の草本植物である *Saxifraga paniculata* は非積雪下で F_v/F_m が冬季に0.6程度まで低下したが、積雪下では冬季でも0.7-0.8程度に保たれた（Hacker and Neuner 2006）。低地に比べて高山で低い F_v/F_m を示す傾向があり、アルペンローゼでは低地では0.5-0.6程度であったものが、高山では0.2-0.3程度にまで低下していた（Hacker and Neuner 2006）。*Picea abies*（オウシュウトウヒ）でも同様に、低地で F_v/F_m が0.6程度であったものが、高山では0.3程度になっていた（Hacker and Neuner 2006）。一方、地衣類である *Cetraria islandica* やクッション型の草本植物である *Saxifraga paniculata* は高山でも0.6程度の F_v/F_m を示し、高山でもほかの種が低地で示した値と同等であった（Hacker and Neuner 2006）。地面から近い場所に葉をつけるクッション植物は、ロゼット葉で冬越しする植物と同様に寒さに強いと考えられる。ここでも、水輸送の影響があるのではないかと考えられる。

4. 常緑植物の地理的分布

ここでは、日本列島の地域による積雪深の違いが、植物の分布に与える影響について述べる。日本列島は、高い山脈が中央に走り、太平洋側と日本海側で冬季の積雪量が大きく異なる。太平洋側と日本海側では、植物種の分布が異



図3：積雪に覆われるクマイザサ (*Sasa senanensis*)。2014年12月10日に北海道大学・低温科学研究所の敷地内の林で撮影した。

なる。ここでは、例として太平洋側と日本海側での種（あるいは変種）の分布と、ササ類の分布を取り上げる。日本では太平洋側のように冬季の積雪がほとんど見られない地域と、日本側のような多雪地に形態の異なる常緑広葉低木の近縁種の分布が見られる。例えば、太平洋側には、*Acuba japonica* var. *japonica*（アオキ）、*Camellia japonica*（ヤブツバキ）、*Ilex crenata* var. *crenata*（イヌツゲ）が、日本海側には対応するものとして、それぞれ *Acuba japonica* var. *borealis*（ヒメアオキ）、*Camellia rusticana*（ユキツバキ）、*Ilex crenata* var. *paludosa*（ハイイヌツゲ）が分布し、日本海側に分布する常緑低木の系統は、小型化していることが述べられている（久米 2003）。

Kume and Ino (1993) は、日本海側の（冬季には3 mを超える積雪が見られる）新潟県土樽のヒメアオキと、太平洋側の（1月から2月初めに日最低気温が氷点下になることが多い）千葉県清澄のアオキを対象として、1989年4月（当年葉）から翌年の4月（1年葉）に3年生シュート（切り枝）を用い、葉面積当たりの光合成速度 ($300\text{--}350\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $15\text{--}20\ ^\circ\text{C}$) および呼吸速度 ($25\ ^\circ\text{C}$) を実験室内で測定し、葉面積当たりのクロロフィル量およびクロロフィルa/b比を調べた。積雪期間以外にアオキとヒメアオキの間にこれらの値の差は見られなかった（Kume and Ino 1993）。また、アオキでは、秋から春先までの間にクロロフィルa/b比が増加していたが、ヒメアオキでは、積雪期にはクロロフィルa/b比がほぼ一定に保たれた。さらに、積雪下から掘り起こしたヒメアオキ、アルミホイルで覆って暗処理した野外のアオキ、積雪下を模した氷上暗黒処理を

行った（通常は積雪に覆われない）アオキに関して、処理前（対照）、処理中（あるいは積雪下）、回復状態を見るインキュベーション処理 ($100\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12時間明期, $15\ ^\circ\text{C}$ 1日) を行い、光合成速度やクロロフィルa/b比がインキュベーション処理により回復しうることを示し、耐凍性にも違いが見られなかったとしている。このように、生理的能力は両者に差がないものの、積雪により生育期間が異なることが、アオキと（小型化した）ヒメアオキの形態上の違いをもたらしていると考えられる（久米 2003）。また、Kume and Ino (1993) では、太平洋側に分布するアオキを新潟県土樽に、日本海側に分布するヒメアオキを千葉県清澄にと3年生の実生を用いた交換移植実験を行い、アオキが積雪に覆われても、ヒメアオキが積雪に覆われなくても、お互いの生育地で傷害なく生育できたと述べている。アオキとヒメアオキの間には、光合成、呼吸、耐凍性に差異が認められなかったが、ヤブツバキとユキツバキの間には、光合成や呼吸に差異が認められている（久米 2003）。久米らの研究（Kume and Ino 1993 など）では、 CO_2 ガス交換を用いた光合成速度や呼吸速度やクロロフィル以外の色素、あるいは炭酸固定系の酵素が雪下のヒメアオキや、雪に覆われていないアオキで、どのように維持されているのか、それとも変化しているのかは研究されていない。

日本海側の多雪地帯や山地には *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata（チシマザサ）が、太平洋側の少雪地帯には *Sasa nipponica* (Makino) Makino & Shibata（ミヤコザサ）が、これらの中間地域には *Sasa senanensis* (Franch. & Sav.) Rehder emed. M. Kobay.（クマイザサ）が分布し、クマイザサの分布域が最も広がっている（豊岡ら1984, 学名は小林2017を参照した）。平野部に分布するクマイザサとミヤコザサの分布の境界であるミヤコザサ線は、関東から東北地方にかけては、最大積雪深50 cmの等深線と一致し、これより太平洋側にミヤコザサが分布するが、北海道では50 cmを超えて、道東では100 cm等深線と重なる（嶋田 1984）。最大積雪深は、このようにササの分布を決定づけるが、他の種の分布や越冬時の傷害の発生地帯区分とも密接に関連する（嶋田 1984）。分枝の位置にも最大積雪深の影響が見られ、チシマザサは上方、チマキザサ（クマイザサはチマキザサ節）は各節、ミヤコザサは地中や地際とされる（小林2017）。クマイザサは最大積雪深が50 cm以上の地域に分布する一方、耐凍性が高い。クマイザサの高い耐凍性には、発達した厚壁組織のような氷の障壁になるような構造や生化学的な機構が働いていて、これらが過冷却を保つために

重要であるとされた (Ishikawa et al. 2015). チシマザサも耐凍性が高いササの一つとされる (小林 2017). 図3に積雪に覆われつつあるクマイザサの写真を示す. この後, 積雪深が増加すると, 図3に示したクマイザサは完全に積雪に覆われ, 越冬する. 冬季に, クマイザサ, あるいはチシマザサが積雪に覆われずに越冬した場合に, 葉の光合成系はどのような変化を示すのか, 著者らは, クマイザサとチシマザサの複合体(雑種)を用いて, 解析を進めている.

5. 気候変動が積雪の変化を通じて、常緑植物の成長や分布に及ぼす影響

高緯度地域では, 気候変動の影響を受けやすい. 冬季に気温が上昇する日が増加すると, 土壌は融解と凍結のサイクルを繰り返す. 積雪深は浅くなり, 積雪期間は短くなる可能性がある. 積雪深が浅くなった状態で, 気温が低下すると, 土壌の凍結が起こりやすくなるとされる. 気温の上昇は生育期間の拡大というプラスの効果をもたらすと考えられるが, それとは反対に, 気温の上昇による凍結融解のサイクル, 圧雪状態や部分的な浸水というマイナスの効果は, 実生の生存や成長にどのような影響を及ぼすのだろうか. Domisch ら (2017) は, 15-18cmの雪で覆う処理 (SNOW), 雪の層が10 cmで, 時折水をかけ圧縮した雪の上に氷の層がある状態にする処理 (ICE), 水に覆われた凍結した土壌 (FLOOD) と積雪に覆われない状態 (NO SNOW, 無処理) の処理 (以上4つ, 2014年12月5日から70日間, 「冬処理」) を行い, その後, 気温 (2℃から20℃へ) や土壌の温度 (-2℃から15℃へ) が上昇する「春」10日間と, 気温20℃, 土壌の温度15℃の「夏」32日間まで, *Pinus sylvestris* (ヨーロッパアカマツ) の1年生実生の生存を調べた. この実験期間終了時には, FLOODとNO SNOWでは, 実生の針葉はほとんど褐変し, ICEでは, 雪や氷の層の上の針葉や枝が枯死した一方, SNOWでは, 針葉の褐変はほとんど抑えられ, 新しいシュートの成長も見られた (Domisch et al. 2017). これらの結果は, 実生が積雪に覆われて越冬することの重要性を示し, 積雪状態が変化すると実生の生存や森林の生産に影響することが示唆された (Domisch et al. 2017). 高緯度地域とともに, 高山帯も気候変動の影響を受けやすいとされる. 大雪山の高山帯では, 雪解け時期が早まり, チシマザサの分布が拡大し, 他の植物を被陰したり, 土壌の含水量を低下させたりしている (Kudo et al. 2011, 工藤, 雨谷 2018). 高山帯では, 森林帯と比較してササの小型化や最大光合成速度の適温の低下が見られ, ササが高山帯の環境に応じた成長を行っていた (工藤, 雨谷

2018). このように, 雪解け時期が早まることは, 常緑植物の光合成活動の早期化をもたらす一方, 他の植物の分布にも影響を与える.

6. おわりに

積雪に覆われて越冬する常緑広葉樹ヒメアオキでも, 常緑草本クマイザサ (Ishikawa et al. 2015) やチシマザサ, *S. paniculata*でも, 葉そのものは高い耐凍性を持つ. ヒメアオキは樹高が低く, *S. paniculata*は茎のない, クッション状のロゼット植物である. また, 常緑広葉樹アラカシへの低温処理で気温が昼4℃・夜0℃程度であれば, 光化学系IIの最大量子収率 (F_v/F_m) の大きな低下が抑えられたが, 環境が制御されていない状態での季節変化により, 土壌が凍結する気温にまで低下した場合には, F_v/F_m が大きく低下し, 落葉が起きた (小野 未発表). この結果は, 常緑広葉樹が寒さの厳しい地域に分布を広げられない要因に木部での凍結解除時のエンボリズムが関わるという説 (Taneda and Tateno 2005) を支持する結果であると考えられる. ササのように幹や枝ではなく, 稈が支持や通導の役割を担っている植物や, 地面に近い場所に葉を広げるクッション植物では, 物理的傷害をあまり受けることなく積雪に埋もれて越冬することができる. 葉は維持されているので, 土壌凍結解除後, 1年生草本や落葉樹が葉を広げる前に, これらの植物は光合成を行うことができる. 冬季に緑色 (クロロフィル) を維持している葉が, どのようなメカニズムで光合成系を維持していることに関しては, 様々な研究がある (Ye et al. 2024参照) が, 雪下の植物の葉に関しては, 研究が進んでいない. また, 大雪山でみられるようにチシマザサの分布拡大は土壌の乾燥化を引き起こし, 他の植物の分布が変わりつつある (工藤, 雨谷 2018). 今後も冬季の気温や降水量の変化に伴って, 積雪量や雪解け時期が変化することが予測される. そのような変化に伴って, 常緑植物の越冬の仕方が変化し, 長期的にみると, それぞれの植物種がどのように分布していくのかも変化すると考えられる.

謝辞

本稿にあげた実験の一部は, 低温科学研究所低温実験室2, 3を使って行われ, 科学研究費助成事業 (課題番号19K06139) の助成を受けた. 本稿について, 寺島一郎博士 (現 國立中興大) に多くのご助言をいただいた. ここに深く感謝の意を表する.

参考文献

- Domisch, T., Martz, F., Repo, T. and Rautio, P. (2017) Winter survival of Scots pine seedlings under different snow conditions. *Tree Physiol.* 38: 602-616
- Hacker J. and Neuner G. (2006) Photosynthetic capacity and PSII efficiency of evergreen cushion plant *Saxifraga paniculata* during winter at different altitudes. *Arc, Ant Alp Res* 38: 198-205
- Ishikawa, M., Oda, A., Fukai, R. and Kuriyama, A. (2015) Factors contributing to deep supercooling capability and cold survival in dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) leaf blades. *Frontiers in Plant Sci* 5: 791
- 工藤岳, 雨谷教弘 (2018) 高山帯におけるササの分布拡大メカニズムと生態系への影響. 地球環境 23:17-26
- Kudo, G., Amagai, Y., Hoshino, B. and Kaneko, M. (2011) Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity. *Eco Evo* 1: 85-96
- 小林幹夫(2017) 原色植物分類図鑑 日本のタケ亜科植物. 北隆館
- 久米篤 (2003) 第7章 植物の分布を分ける生理的制約: 進化生態学との接点, 光と水と植物のかたち 植物生理生態学入門 種生物学会編
- Kume, A. and Ino, Y. (1993) Comparison of ecophysiological responses to heavy snow in two varieties of *Acuba japonica* with different areas of distribution. *Eco Res* 8: 111-121
- Maxwell, K. and Johnson GN. (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J Exp Bot* 51: 659-668
- Neuner, G., Ambach, D. and Aichner, K. (1999) Impact of snow cover on photoinhibition and winter desiccation in evergreen *Rhododendron ferrugineum* during subalpine winter. *Tree Physiol.* 19:725-732
- 酒井昭 (2003) 植物の耐寒戦略. 北海道大学図書刊行会
- 嶋田徹 (1984) 主要気候帯における草種・品種の適応性と育種効果 北海道草地研究会報18: 8-17
- Sperry, JS. and Sullivan, J. (1992) Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water-stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* 100: 605-613
- 豊岡洪, 佐藤明, 石塚森吉 (1984) 北海道ササ分布図. 新技術情報No.10, 林業試験場北海道支場
- Ye, Z., Sawada, M., Iwasa, M., Moriyama, R., Dey, D., Furutani, M., Kitao, M., Hara, T., Tanaka, A., Kishimoto, J., Yokono, M., Akimoto, S., Takabayashi, A. and Tanaka, R. (2024) Revisiting the early light-induced protein hypothesis in the sustained thermal dissipation mechanism in yew leaves. *J. Exp. Bot.* erae412.