

富士山に生育するハクサンシャクナゲの多様な環境への順化¹⁾

山崎淳也^{1,*}・丸田恵美子¹・中野隆志²

Acclimation to the various environments in *Rhododendron brachycarpum* growing at the subalpine zone on Mt.Fuji

Jun-ya YAMAZAKI^{1,*}, Emiko MARUTA¹, Takashi NAKANO²

要 旨

富士山北斜面に生育するハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum*) は、幅広い光環境に生育している。本稿では、東邦大学理学部生物学科の卒業研究として取り組まれた調査・実験結果をもとに、ハクサンシャクナゲの光環境への順化と葉の寿命について概説する。

キーワード：ハクサンシャクナゲ，光環境，富士山，亜高山帯，光合成

【はじめに】

富士山の北斜面では、御中道沿いのカラマツ林床で7月にハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum*) の淡いピンク色の美しい花を見ることができ、御中道を歩く時の見所の一つとして登山者を楽しませている (図1)。富士山では亜高山帯上部 (標高 2200 m 付近) の林床から樹木限界 (標高 2500 m 付近) までの多様な生育環境に広く分布しており、ハクサンシャクナゲは環境変化に順化する能力が高いことをうかがわせる。樹木限界のハクサンシャクナゲは樹高が 30 ~ 50 cm ほどと小さく、矮生化したカラマツ (*Larix kaempferi*) に守られるように生育しているが、葉や枝の損傷が激しく、強風や冬の寒さなど厳しい環境のもとで生存していることを示している (図2上)。しかし、花芽の数はむしろ林床などのものより多く、樹木限界では冬芽が花芽となる確率が高い。生存環境が厳しい

と花を咲かせて種子を生産し、自分が枯れても子孫を残そうという戦略かもしれない。少し下った御中道沿いやスバルライン沿いのカラマツ林床、カラマツ-シラビソ (*Abies veitchii*) 林床の少し暗いが安定した環境では、ハクサンシャクナゲは樹高 1 ~ 2 m まで伸び、葉も大きく広がり損傷はみられない (図2中)。樹木限界に比べると花芽の割合は少ないものの、おそらくこのような環境がハクサンシャクナゲにとっては最適なのであろう。さらに下って極相林のシラビソ-コメツガ (*Tsuga diversifolia*) 林床となると、ますます暗くなり、ハクサンシャクナゲの樹高は 1 m ほどと低くなり、葉は大きく広がるものの花芽をつけることはほとんどなくなる (図2下)。ここでは暗すぎて、ハクサンシャクナゲは十分な光合成生産が行えず、花芽を作る余裕がないのであろう。

以上のように、ハクサンシャクナゲは富士山の多様な環境に対応して、形態や花芽生産など生活様式を変えて順化していることが見てとれる。そこで、本稿では (1) シャクナゲの仲間について一般的な紹介をしたうえで、(2) 富士山における異なる光環境下でのハクサンシャクナゲの生活について研究した結果を報告する。

【シャクナゲの分布と起源】

常緑樹であるハクサンシャクナゲの葉は革質で厚く、いわゆる照葉樹の葉と同じような光沢をはなつ。照葉樹とは、東アジアのモンスーン気候のもとにあって、湿潤・温



図1 御中道沿いに咲くハクサンシャクナゲ。

¹⁾ 順化 (acclimation) とは 1 世代の間に環境に適した形態や機能を持つようになることであり、適応 (adaptation) とは遺伝的変異を繰り返して、その生育環境で繁殖可能な形態や機能を持つようになることである。

1. 東邦大学理学部
2. 山梨県環境科学研究所

* Correspondence author : Jun-ya Yamazaki
E-mail : junya@bio.sci.toho-u.ac.jp

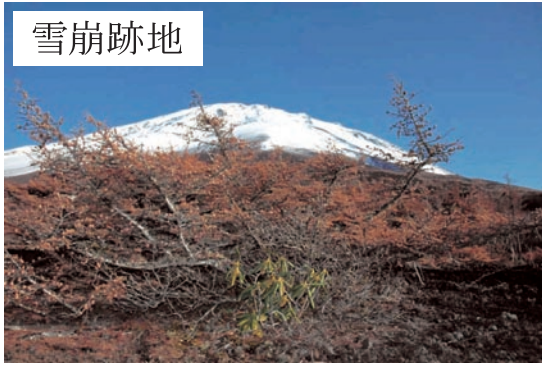


図2 富士山の多様な環境に生育するハクサンシャクナゲの比較.

暖な東ヒマラヤ～ブータン～中国南西部～台湾～日本とつながる一帯に分布地をもつ(図3), プナ科のカシ, シイ, マテバシイやクスノキ科, ツバキ科などの暖温常緑広葉樹の種群をいう(酒井1995). 共通の特徴として葉の表面のクチクラ層(ワックス)が発達し, 光沢をもつことから照葉樹と呼ばれている. これらの分布地の中でも, とりわけ中国南西部は植物の多様性が高い地域で, 照葉樹の樹種の発生の起源となった可能性が高い(大沢1993). 東アジアのシャクナゲの仲間も照葉樹と同様の分布域をもつが, 照葉樹よりも高い標高域に分布するのが特徴である. 照葉樹が標高2000m付近を上限としているのに対し, シャクナゲは標高3000m付近にも多数の種が自生している(酒井2003). シャクナゲの仲間は世界に約500種あるといわれているが, そのうちの半数が中国南西部の高地に分布しており, 照葉樹と同様に, この地域から東アジアのシャクナゲは分布を広げたと考えられる(酒井2003). 日本には5種のシャクナゲが自生しているが, そのうちハクサンシャクナゲ, アズマシャクナゲ(*Rhododendron dendronianum*), ツクシシャクナゲ(*Rhododendron japonoheptamerum*), エンシュウシャクナゲ(*Rhododendron makinoi*)は山地帯から亜高山帯に分布し, ヒマラヤ～中国南西部～日本と連なる地域に分布するシャクナゲと同じ起源をもつと考えられる. ただしキバナシャクナゲ(*Rhododendron aureum*)だけは, 東シベリア, カムチャッカ, サハリン, 千島列島と高緯度地方に広く分布域をもち, 日本では高山帯に分布が限られる. このことからキバナシャクナゲは, いわゆる周北極要素と呼ばれる北方起源の植物で, 氷河期に南下し, 間氷期・後氷期に高山帯に取り残された植物であるとみなされる.

【耐凍性】

温帯に分布する常緑広葉樹では, 高木の葉の耐凍度は-7~-15℃の範囲にあり, -20~-25℃の耐凍度をもつものは, ツバキやアオキなどの灌木に限られる. これに対し, シャクナゲの耐凍度は-30~-70℃であり, より低温に耐えられる(図4). この実験結果から, 照葉樹の

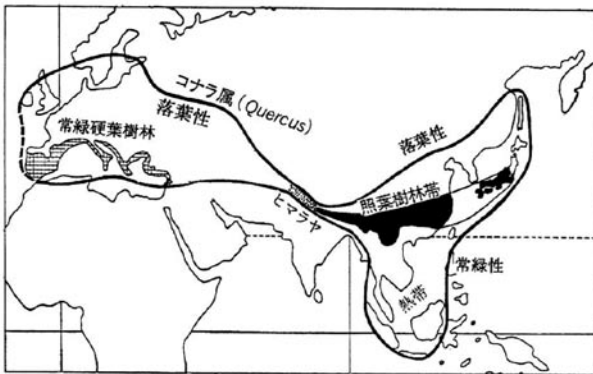


図3 常緑広葉樹の分布. ヒマラヤを境として, ヨーロッパなど地中海性気候の地域は葉が硬い硬葉樹であり, アジアのモンスーン気候帯では葉に光沢のある照葉樹が生育している(酒井1995).

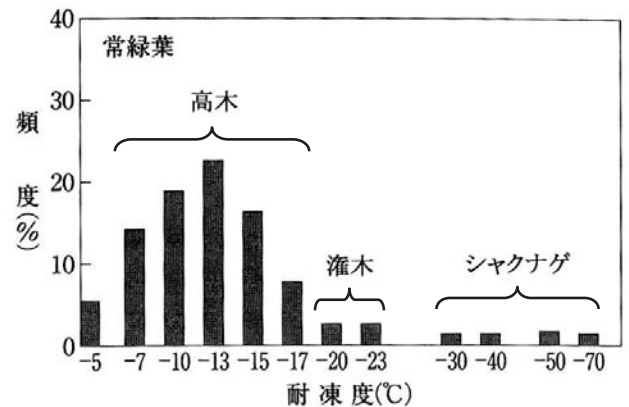


図4 常緑広葉樹の葉の耐凍度の頻度分布(酒井(2003)を改変).

高木は耐凍性が低いために分布域が冬の冷え込みの厳しくない暖温帯に限られること、一方シャクナゲは耐凍性が高いために、より寒冷な山岳域に分布できるといえる。なお、照葉樹よりも寒冷地に分布するブナなどの冷温帯落葉広葉樹は、約-30℃の低温に耐えることができる。

【乾燥ストレスと強光ストレス】

植物にとって冬の環境ストレスは低温だけではない。植物が寒冷地で越冬するためには、低温に付随してもたらされる乾燥ストレスと強光ストレスに対処しなければならない。乾燥ストレスは、冬季に土壌が凍結すると植物の根が吸水できなくなるために、植物体内への水分供給が十分に行えなくなることで生じる。実際に、日本のように暖候季の降水量が多い地域では、日照りの夏よりも冬のほうが植物体内の含水量が低いことが多い。強光ストレスは、葉の葉緑体が吸収する光エネルギーが使い切れずに過剰となって、活性酸素など細胞にとって有害な物質が発生することで起こり、葉が傷害を受けたり、最悪の場合には枯死に至る。低温条件下では、気孔が閉じて大気中のCO₂を取り込めなくなり、CO₂を固定して炭水化物に同化するための酵素も働かなくなる。しかし、光エネルギーを吸収して炭酸同化を行うための化学エネルギーに変換する過程は低温の影響を受けないので、過剰なエネルギーを安全な形に処理する必要がある。これが強光に対する順化である。十分な順化が行えない植物では強光傷害を受けることになる。

落葉樹では葉のない冬季は強光ストレスを受けることはなく、この点では安全に守られている。乾燥ストレスの場合も、葉がないことで蒸散を防ぐことができ、致命的な被害に至るのを防ぐことができる。

富士山の亜高山帯や樹木限界では、11月から5月初旬の半年間は土壌が凍結し、厳冬期の最低気温は-15~-20℃まで低下する。さらに太平洋型気候であるために、冬季は積雪も少なく、晴れて乾燥した日が続くので、常緑葉では乾燥ストレス・強光ストレスをともに受けやすい条件にある。実際に、富士山の亜高山帯には常緑広葉樹の高木は分布しておらず、低木もハクサンシャクナゲだけである。亜高山帯では、マツ科針葉樹（シラビソ、コメツガなど）は常緑葉をもつが、広葉樹が常緑として越冬することがいかに難しいかを物語っている。

それでは富士山の亜高山帯のハクサンシャクナゲは、冬季にこれらの環境ストレスにどのように対処して越冬しているのだろうか。ハクサンシャクナゲの葉は、11月末頃、日中も0℃以下の日が続くようになると主脈を中心として筒状に巻き始める。寒さが厳しくなるにつれて巻き込みが進み、やがては細い棒状になって越冬する（図5上）。細い筒状の形態をとることにより、葉の露出面積を最小に抑えられるので、葉からの水分消失も防ぐことができるし、強光からも守られる。春になると葉は広がって元に戻るが、風衝地や樹木限界のハクサンシャクナゲの葉では、冬季に露出していた主脈周辺が褐変変化して損傷している（図



図5 冬季のハクサンシャクナゲの葉の様子（撮影：高橋牧子）。（上）寒さが厳しくなると葉を巻き、細い棒状となって越冬する。（下）春になって葉を広げても、冬季に露出していた部分は、褐変変化して損傷している。

5下）。このようにハクサンシャクナゲの葉は冬季に筒状の形態をとることで、厳しい環境ストレスの影響を最小限にとどめているといえる。

【異なる光環境での順化】

富士山においてハクサンシャクナゲは幅広い環境に生育しているが、実際にどのように順化しているのか、その実態を詳しくみてみよう。

富士山北斜面のスバルライン沿いの御庭入り口から5合目終点までの間は、両側に一次遷移初期のカラマツ林が広がっている。この区間では4か所で大きな沢がスバルラインを横切っており、その沢沿いに頻繁に大規模な雪崩が発生し、各所でカラマツ林が破壊され、その後の遷移が再開されている様子が見られる。なかでも5合目の終点に近い、標高2200mの広大な倒木地は、「大流し」と呼ばれる常習的な雪崩発生源からの大規模な雪崩によって、1998年4月にカラマツ林が広範囲にわたって破壊されたものである。この時は表層雪崩のため、カラマツの高木はすべて倒伏したが、林床植生のシラビソ稚樹やハクサンシャクナゲは破壊されずに無事生き残った場所である。こうした場所は、林床植生が急に明るくなった環境に対し植物がどのように順化していくのか、あるいは順化できないのか、どのように再生して遷移が進んでいくのかという生態学の基本的な課題について調査するのに好適である。そのため私

たちは、この付近で東邦大学の学生のための野外実習を行なってきた。その際、著者の一人である中野（山梨環境研）が、「ハクサンシャクナゲは、このような明るさの異なる場所で葉の寿命を変えているのだろうか？」という問題を提起した。「葉の寿命」は、現代生態学の主要なテーマの一つである。葉は老化や環境ストレスの作用によって、光合成能力が時間とともに低下する。厚く中味の充実した葉ほど、その低下は抑えられるが、そのような葉を作るにはコストがかかる。植物は、葉にどの程度コストをかけたらいいいのか、コストにみあった光合成生産量を得るための最適な葉の寿命についての論議が活発に行なわれている。この問題提起をきっかけとして、ハクサンシャクナゲの葉の寿命や機能が光環境の違いにどのように対応をしているのかについて、先輩から後輩に卒業研究として引継がれながら調査が続けられてきた。以下はその主な結果をまとめたものである。

【調査結果の概要】

1. 調査地の環境

調査地の概観を図6に示す。「雪崩跡地」は、前述の通

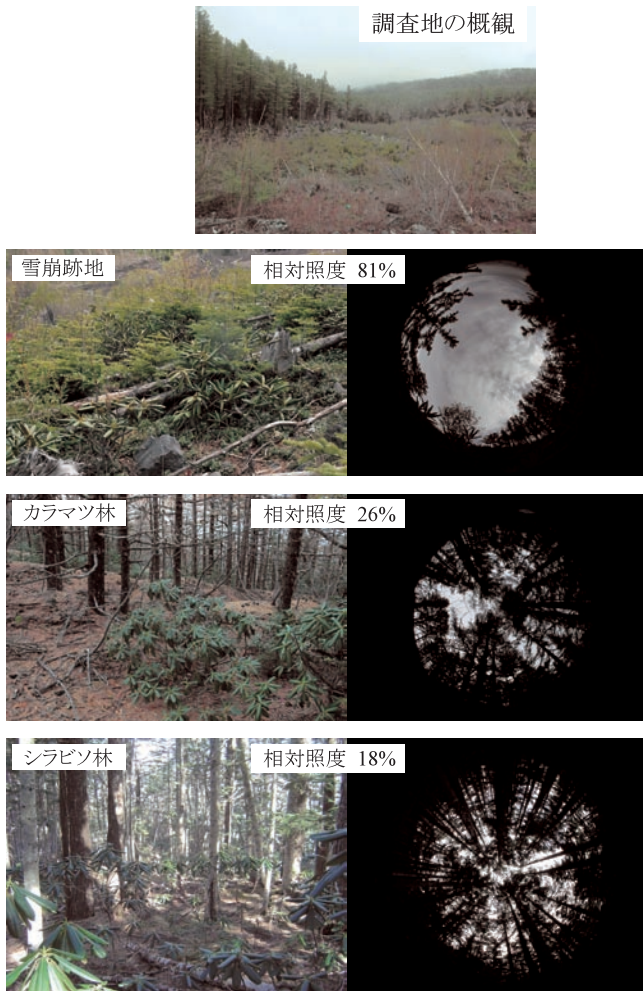


図6 調査地の概観と各調査地の様子および全天写真（小出2008）。

り、1998年の表層雪崩によってカラマツの高木が倒れた後の植生回復の途上であり、雪崩前に林床で生育していたシラビソ稚樹とハクサンシャクナゲに加えて、明るくなったことで新たにカラマツの稚樹が定着している場所である（図6）。「カラマツ林」は富士山の一次遷移における先駆林で、林床には極相樹種のシラビソ稚樹とハクサンシャクナゲ、それに矮生低木のコケモモが生育している（図6）。雪崩跡地は、雪崩によって破壊される前は、このようなカラマツ林であったと推定される。なお、このカラマツ林の成立過程については、田中らにより詳細に調べられている（Tanaka et al. 2008）。このカラマツ林を100mほど下ると、亜高山帯極相林の「シラビソ林」となる。この場所の林床には被陰されたシラビソ稚樹とハクサンシャクナゲがまばらに生育している（図6）。

また、図6の全天写真からは各調査地の林床の光環境がわかる。雪崩跡地では隣接するカラマツ林のほかには太陽光を遮るものはなく、晴れた日には日中のほとんどの時間、連続して直達光を受けることがわかる（相対照度81%）。カラマツ林では、カラマツの高木によって空はほとんど閉鎖されているが、落葉樹であるカラマツの林床は比較的明るい（相対照度26%）。極相樹種のシラビソは葉量が多く、シラビソ林の林床は暗い（相対照度18%）。カラ

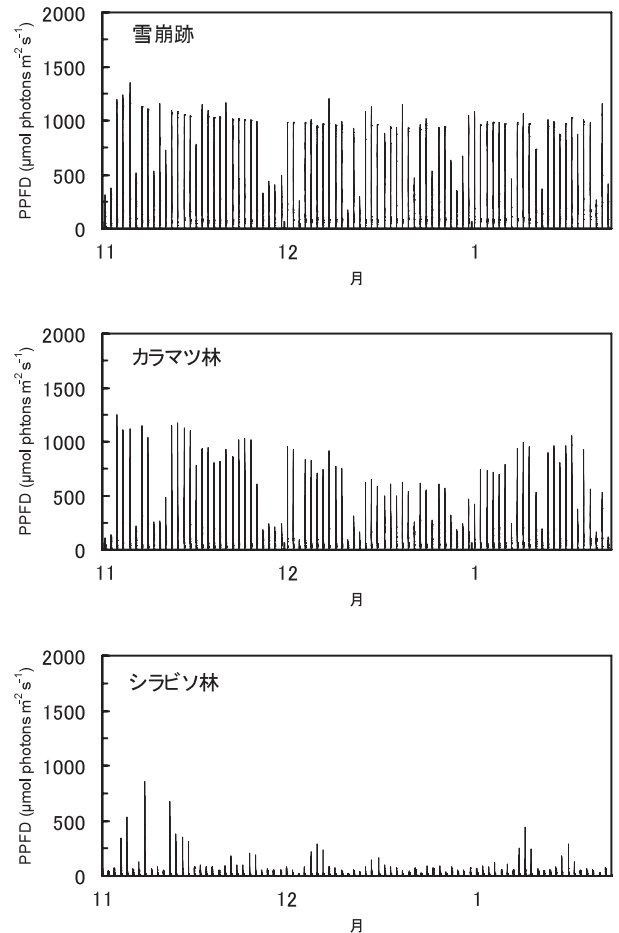


図7 各調査地における光強度の変化（来間2009）。

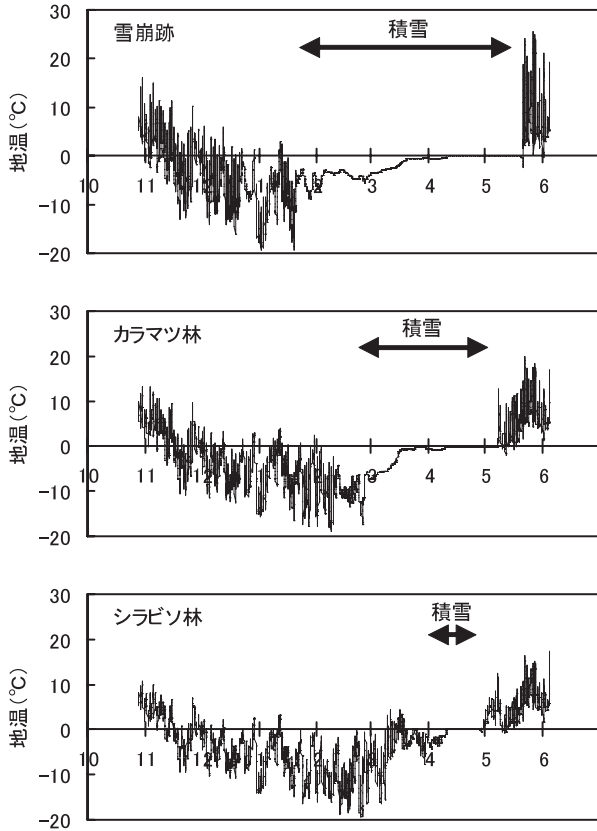


図8 各調査地における地温の変化(来間 2009)。積雪のない期間は昼夜の温度較差が大きいが、積雪に被われると変化はほとんどなくなることから積雪の有無が判断できる。

マツ林とシラビソ林では空が大きく開けている部分がないので、直達光が長時間差し込むことはなく、陽斑と呼ばれる木漏れ日だけを林床の葉が受け取ることができる。

図7は各調査地における秋から冬にかけての光強度を示したものである。雪崩跡地では、秋から厳冬期にかけても強光を受けるが、シラビソ林床では非常に弱い光しか受け取ることがわかる。カラマツ林は冬季には落葉するため、時には強い直達光を受けるが、枝に遮られるため、長時間継続して強光を受けることはない。このことから、雪崩跡地のハクサンシャクナゲの葉は冬には低温下で強光を受けて、強光ストレスに陥りやすい条件が整っているが、カラマツ林床・シラビソ林床では強光ストレスの危険はほとんどないといえる。

図8は各調査地における秋から春までの地表温度である。12月に入ると温度は -10°C まで低下し、この頃に土壤凍結が始まる。1~2月にかけて、さらに -20°C 近くまで低下する。やがて雪崩跡地では1月下旬から、カラマツ林床では2月下旬から積雪に被われて、 $-5\sim 0^{\circ}\text{C}$ と厳しい冷え込みは解消する。シラビソ林だけは積雪に被われるのが3月初めと遅い。おそらくシラビソは林冠が発達しているために、そこで雪がとらえられて、林床に溜まるのが遅れるのだろう。各調査地とも5月初旬には雪が融けて、再び温度の日変化が大きくなる。



図9 各調査地における葉の様子。

2. ハクサンシャクナゲの葉の形態変化

図9に示したのは、各調査地におけるハクサンシャクナゲの葉の様子である。ハクサンシャクナゲの冬芽は、各調査地とも6月下旬から開葉を始め、徐々に展葉していき、8月初めまでには葉の拡大を終えて、その後は一定の大きさとなる(図10;小出 2008)。最終的な葉の大きさは、雪崩跡地<カラマツ林床<シラビソ林床となり、暗いほど大きい。葉の厚さや内部形態・充実度を表す指標として葉乾重量比(葉乾重量/葉面積 Leaf Mass per Area: LMA)が用いられることが多い。LMAが小さいものは、葉が薄い、葉に厚みはあるものの葉内部の空隙が多い場合である。一方、LMAが大きいものは葉が厚く、葉内部の空隙が少なく、厚いクチクラ層や多くの糖・タンパク質など

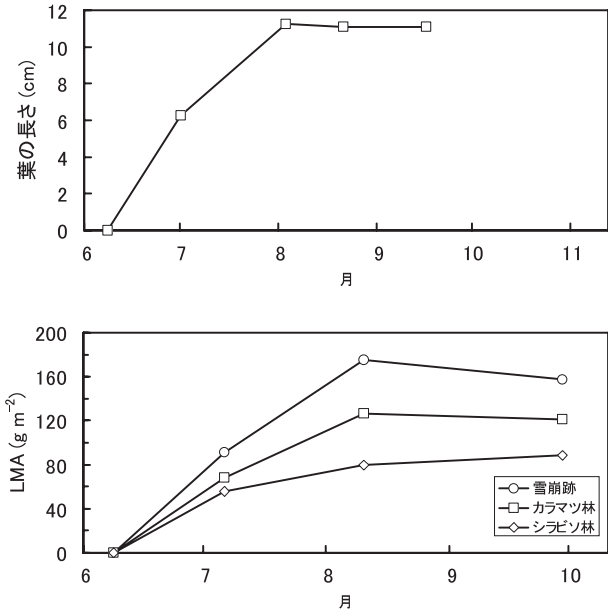


図10 葉の長さ (小出 2008) と葉乾重量比 (LMA; 高橋 2007) の変化.

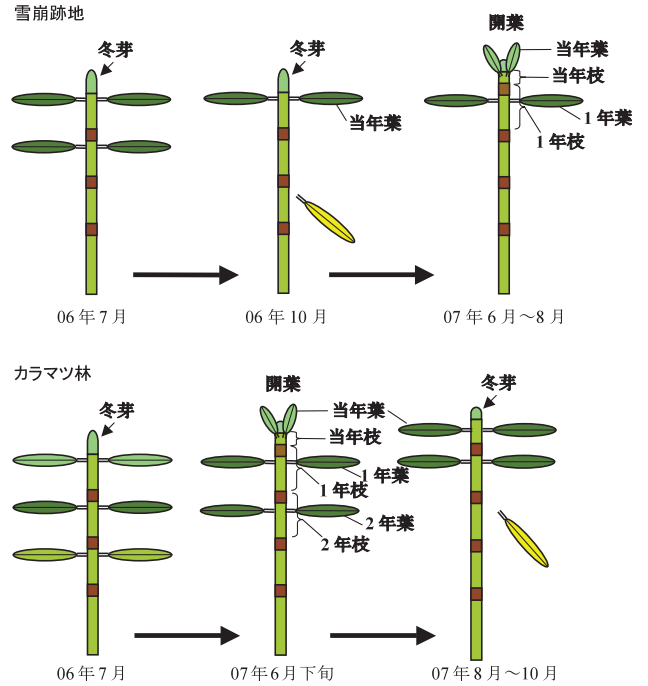


図12 葉の寿命の模式図 (小出 (2008) に加筆・修正).

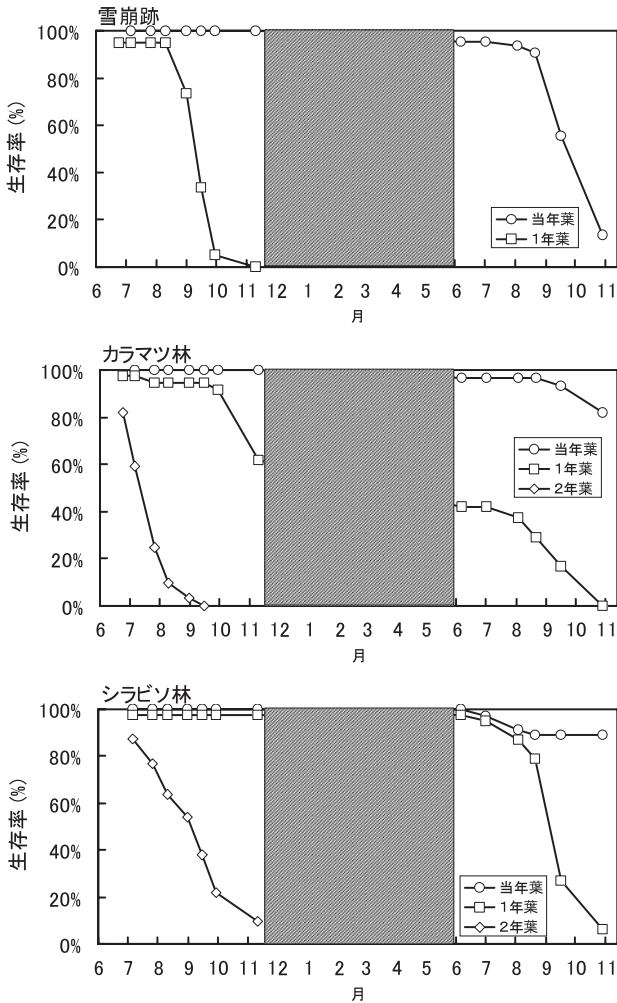


図11 葉の寿命 (小出 2008).

を含む場合である (菊沢 2005). LMA は各調査地とも葉の拡大と並行して増加し, 8月初めには一定となった (図 10; 高橋 2009). LMA の値は, 雪崩跡地 > カラマツ林床 > シラビソ林床となり, 葉の大きさとは逆で, 明るいほど大きい. これらの結果は, 明るい雪崩跡地では葉が小さく厚い陽葉であること, シラビソ林床では葉が大きくて薄い陰葉であり, カラマツ林床は, その中間であることを物語っている.

3. ハクサンシャクナゲの葉の寿命

図 11 は各調査地の葉の生存曲線を示したものである (小出 2008). 各調査地ともに開葉した当年 (当年葉) には落葉することはなく生存率 100% である. 越冬した翌年の葉 (1年葉) では, 雪崩跡地で 8月以降急激に落葉し, その年の秋の終わりまで生存していた葉はほとんどなかった. これに対して, カラマツ林床とシラビソ林床の 1年葉は 8~10月にわずかに落葉するだけで 80% 以上の葉が生存していた. カラマツ林床とシラビソ林床で, この時期に急激に落葉するのは 2年葉で, 秋の終わりまでほとんど落葉した. 雪崩跡地では, 当年葉が展葉を終えて LMA の値も最大となる 8月以降に, 入れ替わるようにその前年の葉が落葉している. つまり雪崩跡地の葉の寿命はほぼ 1年で, 常に保持して機能しているのは 1年分の葉だけということになる. これに対して, カラマツ林床とシラビソ林床では, 葉の寿命は 2年あり, 常に 2年分の葉を保持しているといえることができる. これらの過程を, 模式図として図 12 に示した.

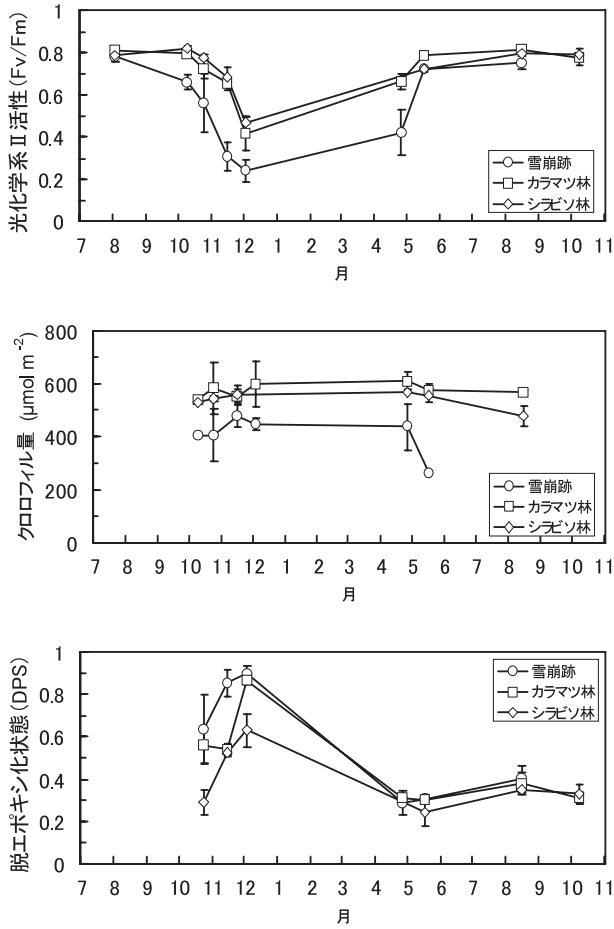


図13 光合成能力の変化 (来間 2009).

4. ハクサンシャクナゲの光合成能力

図13上は、2007年に開葉した葉の最大量子収率 (F_v/F_m) の2シーズン分の変化を示したものである。 F_v/F_m は、光エネルギーを化学エネルギーに変換する光化学系IIの活性の指標として用いられ、活発な光合成を行える健全な葉においては、およそ0.75~0.83の範囲にある。 F_v/F_m 値が低くなれば、強光阻害による光化学系II活性の低下が起きているとみなせる。開葉した年の9月には各調査地とも約0.8と高い値であった。その後、雪崩跡地では急速に F_v/F_m 値は低下し、12月末には0.2となった。これは、雪崩跡地では11月以降、気温が低下するにもかかわらず、強光を受けることから、強光阻害が起きていることを示している。これに対して、カラマツ林床・シラビソ林床では、12月初めまでは0.6以上の値を保ち、低温下にも関わらず、弱光下では強光阻害はまだ生じていないといえる。越冬後の5月以降、カラマツ林・シラビソ林では速やかに F_v/F_m 値は回復したが、雪崩跡地では回復が遅れた。

図13中は、ハクサンシャクナゲの葉のクロロフィル量の変化を示している。カラマツ林床・シラビソ林床ではこの期間を通じてクロロフィル量は一定の値を保ったが、雪崩跡地では越冬後に減少し、とりわけ8月以降は急激に低

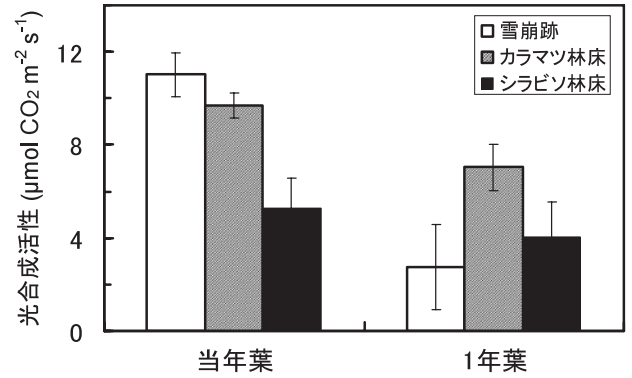


図14 最大光合成速度の変化 (来間 2009).

下して、やがて落葉した。

図13下は、ハクサンシャクナゲの葉に含まれるキサントフィルの脱エポキシ化状態 (DPS) を示したものである。葉緑体内には、強光により葉緑体内に発生する活性酸素から植物細胞を保護するメカニズムがいくつか存在する。その一つの機構としてキサントフィルサイクルが存在する。キサントフィルサイクルには、光化学系IIに含まれるピオラキサンチン (V)、アンテラキサンチン (A)、ゼアキサンチン (Z) の3つのキサントフィルが関係している。強光ストレスがかかっていない時は、ピオラキサンチンの状態で存在し、光エネルギーを効率よく光合成に利用している。一方強光下では、ゼアキサンチンに変換して光合成の効率を落としながら過剰な光エネルギーを熱として放散し、活性酸素の生成を防いでいる。DPSはキサントフィルサイクルに関わる3つのキサントフィルの関係を $(A + Z) / (V + A + Z)$ として表したもので、この値が高いほど過剰な光エネルギーを熱として放散している程度が高いことを示す。冬季から積雪時期にかけて、すべての調査地でDPS値は上昇していたが、雪崩跡地で最も高い値を示していた。また12月下旬には雪崩跡地に比べ光強度の低いカラマツ林床ですら雪崩跡地に近いDPS値を示していたことから、この時期になると光強度の弱い条件下でも、光の影響があることをうかがわせる。この結果から、雪崩跡地では、連続した強い直達光が長時間当たっているため、そこに生育するハクサンシャクナゲの順化範囲を超えてしまい、カラマツ林やシラビソ林に比べて早期から強光阻害を受けていたと考えられる。

ハクサンシャクナゲの葉の最大光合成速度 (A_{max}) は図14に示すように当年葉では雪崩跡地とカラマツ林床ともに高かったが、暗いシラビソ林床では約半分であった。葉が越冬して一年葉となった夏の A_{max} を測定したところ、雪崩跡地では著しく低下しシラビソ林床よりも低い値となっていた。

以上の結果から、雪崩跡地のハクサンシャクナゲは秋から冬にかけての低温下で強光に長時間さらされることで強光ストレスを受け、なんらかの葉の損傷が生じ、翌年の夏に新葉が開いた後、入れ替わるように枯死・落葉すると考

えられる。

【まとめ】

温帯性の常緑広葉樹の多くは温暖な地域に分布が限られ、寒冷地では越冬に耐えられない。その中で、シャクナゲの仲間は例外的に高い耐凍性をもつために、亜高山帯に分布することができる。しかし、シャクナゲの常緑葉は、亜高山帯の厳しい冬季の乾燥や強光ストレスには弱く、越冬中は葉を筒状に巻いて保護したり、長時間の強光に曝されない林床で越冬している。富士山では、亜高山帯から樹木限界にかけての幅広い環境条件下にハクサンシャクナゲは分布している。直射光を1日中受けるような裸地では、林床に比べて、厚く内容の充実したコストの高い葉を作るが、晩秋から冬に強光ストレスを受けて葉に障害が生じ、越冬後の夏には葉は枯れてしまい、実質的に葉は1年の寿命しかもたない。これに対して、林床のハクサンシャクナゲの葉は、薄くコストの低い葉を作るが、冬季にも強光ストレスを受けないので、越冬後に枯れることはなく、2年の寿命をもつ。結局、裸地のハクサンシャクナゲはコストをかけて葉を作っても寿命が半分に短縮されてしまうので、それに見合った光合成生産を行うことができない。落葉針葉樹のカラマツ林の林床は、常緑針葉樹のシラビソ林床に比べて明るく、ハクサンシャクナゲの葉もそれに順化して高い光合成能力をもっている。したがってハクサンシャクナゲにとって、最も適した環境はカラマツ林床であるといえ、裸地や暗いシラビソ林床では順化はしても、カラ

マツ林床に比べて、十分な生産量を得ることができずに、成長も遅いといえる。

【引用文献】

Tanaka A, Yamamura Y, Nakano T (2008) Effects of forest-floor avalanche disturbance on the structure and dynamics of a subalpine forest near the forest limit on Mt. Fuji. *Ecol Res* 23: 71-81.

大沢雅彦 (1993) 東アジアの植生と気候. 科学, 63: 664 - 672.

菊沢喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学 - 個葉から生態系へ -. 生態学シリーズ. 共立出版.

来間直也 (2009) 高山帯・亜高山帯におけるシャクナゲ亜属の葉寿命と光合成. 平成 20 年度東邦大学理学部生物学科卒業研究報告書.

小出富美 (2008) 富士山森林限界付近におけるハクサンシャクナゲの葉の寿命と光合成特性. 平成 19 年度東邦大学理学部生物学科卒業研究報告書.

酒井 昭 (1995) 植物の分布と環境適応. 熱帯から極地・砂漠へ. 朝倉書店.

酒井 昭 (2003) 植物の耐寒戦略. 寒極の森林から熱帯雨林まで. 北海道大学図書刊行会.

高橋牧子 (2007) 富士山森林限界付近のハクサンシャクナゲの葉の寿命と光条件. 平成 18 年度東邦大学理学部生物学科卒業研究報告書.