



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北アメリカの木の耐凍性
Author(s)	酒井, 昭; SAKAI, Akira
Citation	低温科学. 生物篇, 30, 77-89
Issue Date	1972-12-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/17799
Type	departmental bulletin paper
File Information	30_p77-89.pdf



北アメリカの木の耐凍性*

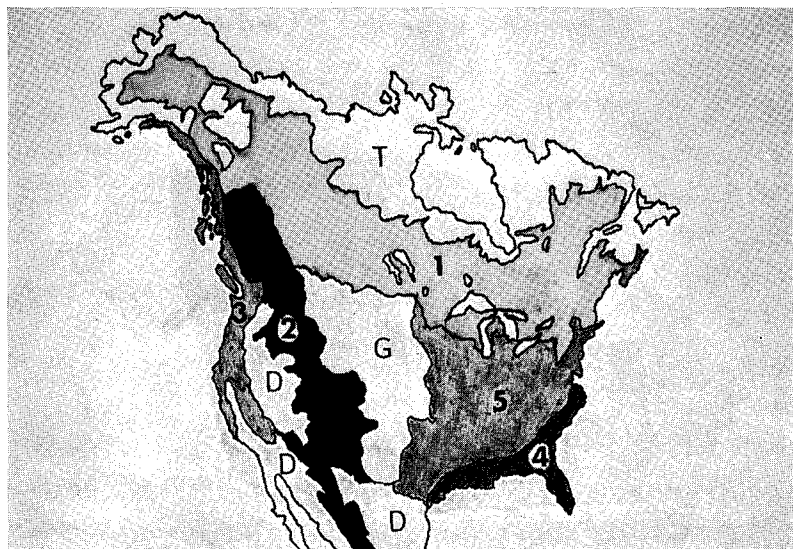
酒井 昭

(低温科学研究所)

(昭和47年7月受理)

I. 緒 言

北アメリカ大陸は寒さのきびしい地域から亜熱帯、降雨量の多い地帯から乾燥地帯まで非常に異なった気候帯をふくんでいる。そして北アメリカ大陸でもっとも寒さのきびしいカナダ北部やアラスカも北方針葉樹林でおおわれているところが多い。北アメリカの森林は第1図に示すように北方針葉樹林、ロッキー山脈およびその西部山脈針葉樹林、太平洋岸針葉樹林およびその南部暖帯林、大西洋岸南部およびメキシコ湾沿岸暖帯林、および中央低地帯落葉樹林にわけられる。



第1図 北アメリカにおける5つの森林区分

1. 北方針葉樹林, 2. ロッキー山脈および西部山脈針葉樹林,
3. 太平洋岸針葉樹林およびその南部暖帯林, 4. 大西洋岸南部とメキシコ湾沿岸暖帯林, 5. 中央低地帯落葉樹林, T. ツンドラ地帯, G. 草原地帯, D. 砂漠または乾燥草原・灌木地帯

* 北海道大学低温科学研究所業績 第1201号

本研究は National Science Foreign Scientist Fellowship をうけミネソタ大学 Weiser 研究室で行なったものである。

植物分布をきめる要因は温度、降雨量、土壌等の自然環境のほか、競争等の生物的環境も関与している。冬の寒さが植物の分布を制限する重要な要因であると考えられるが、北アメリカの樹種の耐凍性については非常にかぎられた情報しかえられていない。本研究は北半球に生育する主要樹種の耐凍性を調べる研究の一部として、北アメリカの5つの森林地帯に属する主要樹種の冬の耐凍性を調べ、異なる気候帯に属する樹種の耐凍性の特性をしるとともに、冬の寒さがこれらの樹種の地理的分布をどのように制限しているか、また同一樹種で気象条件の異なる生育地間で耐凍性がどのように異なるかを明らかにするために行なったものである。

II. 材料と方法

北アメリカの5つの森林区分にある約70種類の10~40年生の成木からそれらの1年生の枝が1971年1月から2月初旬までのあいだに採集された。アラスカ、ロッキー山脈およびコネティカット以外での採集は著者自身が行なった。主要な採集場所はミシシッピ州(グリーンビル)、インディアナ州(ラファイエットのパデュー大学構内およびエバンズビル)ワシントン州(ワシントン大学植物園内およびベリングアム)、オレゴン州(カバリス北方約60 km)、モンタナ州(ロッキー山脈北緯45°15'~30', 西径111°10'~20', 高度1,800~2,000 m)、アイダホ州(モスコ南東150 km, 高度1,200~1,280 m)、コネティカット(ハムデン, 林業試験場)、ビュースコンシン州(ライネランデル林業試験場)、およびミネソタ大学構内(セントポール)等である。

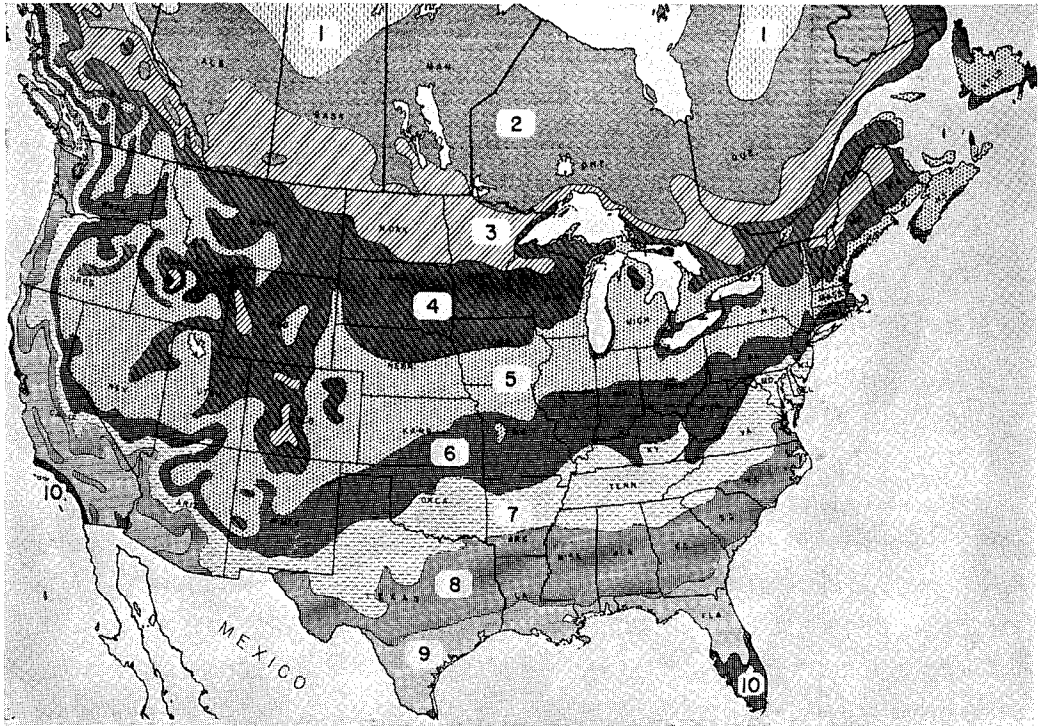
採集された場所の気温の差の影響をすくなくし、また耐凍度を最高にたかめるために、採集した枝は-3°Cで2週間、-5°Cで1週間、ついで-10°Cで3日間ハードニングしたのち、1日に5°C宛温度をさげて所定温度まで冷却した^{1,2)}、所定温度に16時間おいてからそれらの枝を0°Cの部屋に取出し融解した。なお、一つの凍結温度につき5本宛の枝を使用した。液体窒素温度までの冷却は前報^{3,4)}の方法によった。凍結融解された針葉樹の枝は水蒸気で飽和されたポリエチレンの袋の中に、落葉樹の枝は水挿して30~45日間室温においたのち各組織の褐変の度合を調べ、害なく耐える最低温度で耐凍度をあらわした。

III. 実験結果

1. 北方針葉樹の耐凍性

北方針葉樹林に属する主要樹種は *Picea glauca*, *Picea mariana*, *Larix laricina* とその先駆樹種である *Betula papyrifera*, および *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera* である。これらは北アメリカでもっとも広範囲に分布しており(第1図-1), 東はニューファンドランドやラブラドルから合衆国の北部やカナダの諸州を西進し, 北西アラスカの樹木限界にまで達している。このような広い分布をしている樹種は調べられたもののうち, もっとも耐凍性が高く, 芽を除けば少なくとも-80°Cまでの凍結に耐えた。ことに *Betula papyrifera*, *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera* は-15°Cで予備凍結後液体窒素中に入れても生存していた(第1表)。

Picea mariana と *Picea glauca* はビュースコンシン州北部から採集されたものでも葉や莖はすくなくとも-80°Cまでの凍結に耐えたが, それらの芽の枝条原基は-50°Cで害を受けた。しかしアラスカで採集されたものは芽でも-80°Cまでの凍結に耐えた。数種の北方針葉樹, す



第2図 北アメリカにおける年最低気温による気候帯区分

1. -45.6°C 以下; 2. $-45.6\sim-40.0^{\circ}\text{C}$; 3. $-40.0\sim-34.4^{\circ}\text{C}$; 4. $-34.4\sim-28.9^{\circ}\text{C}$; 5. $-28.9\sim-23.3^{\circ}\text{C}$; 6. $-23.3\sim-17.9^{\circ}\text{C}$; 7. $-17.9\sim-12.2^{\circ}\text{C}$; 8. $-12.2\sim-6.7^{\circ}\text{C}$; 9. $-6.7\sim-1.1^{\circ}\text{C}$; 10. $-1.1\sim 4.4^{\circ}\text{C}$ Plant Hardiness Zone Map, U. S. Dept. Agr. Misc. Pub. 814, 1960 による⁵⁾

第1表 北方針葉樹林に属する木の耐凍性 (1)

種名	耐凍度 ($^{\circ}\text{C}$)		
	芽	葉	茎
<i>Picea mariana</i>	-50	-80*	-80*
<i>Picea mariana</i> **	-80*	-80*	-80*
<i>Pinus glauca</i>	-50	-80*	-80*
<i>Pinus glauca</i> **	-80	-80*	-80*
<i>Pinus banksiana</i>	-80, -30LN	-80*, -30LN	-80*, -30LN
<i>Larix laricina</i>	-80*, -20LN	—	-80*, -15LN
<i>Betula papyrifera</i>	-80*, -15LN	—	-80*, -15LN
<i>Populus tremuloides</i>	-80*, -15LN	—	-80*, -15LN
<i>Larix laricina</i>	-80*, -15LN	—	-80*, -15LN
<i>Populus balsamifera</i>	-80*, -15LN	—	-80*, -15LN

枝はビスコンシン州北部のライネランデルで採集

* 少なくとも指示した温度までの凍結に耐えた

** アラスカ (College) から送付

-15LN, -20LN, -30LN はそれぞれ -15, -20 および -30°C まで予備凍結後液体窒素に入れたことを示す

第2表 北方針葉樹林に属する木の耐凍性 (2)

種 名	耐 凍 度 (°C)			採 集 場 所
	芽	葉	茎	
<i>Pinus resinosa</i>	-80*	-80*	-80*	N. Wisconsin (Rhinelander)
<i>Pinus rigida</i>	-80*	-80*	-80*	Minnesota (St. Paul)
<i>Pinus strobus</i>	-80* -50 LN	-80* -50 LN	-80* -30 LN	N. Wisconsin (Rhinelander)
<i>Picea rubens</i>	-50*	-80*	-80*	Connecticut (Hamden)
<i>Abies balsamea</i>	-80*	-80* -30 LN	-80* -30 LN	N. Wisconsin (Rhinelander)
<i>Thuja occidentalis</i>	-80* -50 LN	-80* -50 LN	-80* -50 LN	Minnesota (St. Paul)
<i>Tsuga canadensis</i>	-60*	-60	-60	Connecticut (Hamden)

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

なわち *Pinus resinosa*, *Pinus strobus*, *Abies balsamea*, *Pinus banksiana*, *Thuja occidentalis*, *Tsuga canadensis* は五大湖周辺からアメリカ合衆国の北東部およびこれに隣接するカナダの南東部にかけて分布している。第2表に示すように、*Tsuga canadensis* を除けばこれらの針葉樹はいずれも -80°C までの凍結に耐え、 -30°C または -50°C まで予備凍結したあとの液体窒素処理にも生存していた。

2. ロッキー山脈および西部山脈地帯の針葉樹の耐凍性

この地域に分布する代表的な樹種は *Pinus ponderosa*, *Pinus contorta*, *Pinus monticola*, *Pinus flexilis*, *Pinus aristata*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus lambertiana*, *Picea engelmannii*, *Picea pungens*, *Abies lasiocarpa*, *Abies concolor*, *Pseudotsuga menziesii*, *Larix occidentalis* と多く

第3表 ロッキー山脈および西部山脈地帯に生育する針葉樹の耐凍性

種 名	耐 凍 度 (°C)			採集場所 (高度)
	芽	葉	茎	
<i>Pinus contorta</i>	-80*	-80*	-80*	Montana (1,000 m)
<i>Pinus monticola</i>	-80*	-80*	-80*	Idaho (1,200 m)
<i>Pinus aristata</i>	-80*	-80*	-80*	Colorado
<i>Pinus ponderosa</i>	-35	-40*	-50*	Idaho (1,200 m)
<i>Pinus jeffreyi</i>	-30	-30	-50	California
<i>Picea engelmannii</i>	-60	-70*	-70*	Montana (1,800 m)
<i>Picea pungens</i> **	-60	-80*	-80*	Minnesota
<i>Abies lasiocarpa</i>	-40	-80*	-80*	Montana (2,000 m)
<i>Abies concolor</i> **	-40	-80*	-80*	Minnesota
<i>Larix occidentalis</i>	-40	—	-50*	Idaho (1,200 m)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-30	-40	-40	Idaho (1,200 m)

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

** ミネソタ大学構内 (セントポール) の植栽木から採集

のビャクシン類である。*Populus tremuloides* はこの針葉樹林の先駆樹種としてきわだった存在である。第3表に示すように、ロッキー山脈の高いところに生育する *Pinus contorta*, *Pinus monticola*, *Picea engelmannii* 等は高い耐凍性を有し、*Pinus ponderosa* のようにロッキー山脈の比較的低いところに生育するものは耐凍性が低い傾向がみとめられる。*Abies lasiocarpa* はモミ属ではもっとも高いところに分布し、*Picea engelmannii*, *Pinus contorta* とともにロッキー山脈の樹木限界近くの重要な森林構成樹種であるが、用いた材料では葉や茎は -80°C 以下の凍結に耐えたが芽は -40°C までしか耐えなかった。

3. 太平洋岸針葉樹林および暖帯林に属する木の耐凍性

太平洋岸の森林地帯はアラスカからカリフォルニアまで沿岸にそって帯状にのびている(第1図-3)。ことにブリティッシュコロンビア以北は西岸性気候で雨量も多く冬あたたかで北アメリカにおける森林資源の宝庫である。またオレゴン州以南は地中海性気候で雨が多くしかも冬に暖かいので暖帯林が存在している。代表的針葉樹は *Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata*, *Picea sitchensis*, *Chaemaecyparis nootkatensis* 等である。広葉樹は種類がすくなく *Populus trichocarpa* と *Alnus rubra* が針葉樹の先駆樹種である。太平洋岸の常緑および広葉樹はせいぜい -20°C まで、針葉樹は -30°C までの凍結にしか耐えないものが多かった(第4, 5表)。ただし、この地域にあるヤナギとポプラは -60°C までの凍結に耐えた(第5表)。同一樹種でも太平洋岸の北の方に分布しているものはオレゴン州やワシントン州のような南のものより耐凍性が高い傾向がみとめられた(第6表)。また沿岸性のものは内陸山岳

第4表 太平洋沿岸に生育している針葉樹の耐凍性

種名	耐凍度 ($^{\circ}\text{C}$)			採集場所
	芽	葉	茎	
<i>Sequoia sempervirens</i>	-15	-15	-15	Washington (Seattle)
<i>Sequoia gigantea</i>	-20	-20	-20	Washington (Bellingham)
<i>Abies grandis</i>	-30	-30	-30*	Washington (Bellingham)
<i>Abies amabilis</i>	-20	-30	-40	Washington (Seattle)
<i>Picea sitchensis</i>	-30	-30*	-40*	Washington (Bellingham)
<i>Picea sitchensis</i>	-30	-40	-60	Alaska (Juneau)
<i>Tsuga mertensiana</i>	-25	-20	-20	Washington (Seattle)
<i>Tsuga heterophylla</i>	-20	-20	-20	Oregon (Corvallis)
<i>Tsuga heterophylla</i>	-20	-20	-20	Washington (Seattle)
<i>Tsuga heterophylla</i>	-35	-40	-35	Alaska (Juneau)
<i>Thuja plicata</i>	-30	-30	-30	Oregon (Corvallis)
<i>Thuja plicata</i>	-30	-30	-40	Washington (Seattle)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-20	-20	-20	Oregon (Corvallis)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-20	-25	-25	Washington (Seattle)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-20	-25	-30	Washington (Bellingham)
<i>Chaemaecyparis nootkatensis</i>	-40	-40	-40	Washington (Seattle)

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

第5表 太平洋沿岸に生育する常緑および落葉広葉樹の耐凍性

種 名	耐 凍 度 (°C)			採 集 場 所
	葉	芽	茎	
<i>Myrica californica</i> (常緑)	-10	-10	-12.5	Oregon (Corvallis)
<i>Umbellularia californica</i> (常緑)	-10	-10	-12.5	Oregon (Corvallis)
<i>Platanus racemosa</i>	—	-10	-10	Oregon (Corvallis)
<i>Quercus garryana</i>	—	-15	-20	Oregon (Corvallis)
<i>Fraxinus latifolia</i>	—	-20	-20	Oregon (Corvallis)
<i>Acer macrophyllum</i>	—	-17	-20	Oregon (Corvallis)
<i>Alnus rubra</i>	—	-50*	-25	Oregon (Corvallis)
<i>Alnus rubra</i>	—	-70*	-30	Washington (Seattle)
<i>Populus trichocarpa</i>	—	-60*	-60*	Oregon (Corvallis)
<i>Populus trichocarpa</i>	—	-60*	-60*	Washington (Seattle)
<i>Populus trichocarpa</i>	—	-60*	-60*	Alaska (Juneau)
<i>Salix scouleriana</i>	—	-60*	-60*	Washington (Seattle)

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

第6表 生育地の異なる同一樹種の耐凍性

採 集 場 所	耐 凍 度 (°C)								
	<i>Tsuga heterophylla</i>			<i>Thuja plicata</i>			<i>Pseudotsuga menziesii</i>		
	芽	葉	茎	芽	葉	茎	芽	葉	茎
Oregon (Corvallis)	-20	-20	-20	-30	-30	-30	-20	-20	-20
Washington (Seattle)	-20	-20	-20	-30	-30	-40	-20	-25	-25
Alaska (Juneau)	-35	-40	-35	—	—	—	—	—	—
Idaho (1,200 m)	-40	-40	-35	-50	-50	-50	-30	-40	-40
Minnesota (St. Paul)*	—	—	—	—	—	—	-35	-60	-80**
Colorado***	—	—	—	—	—	—	-50	-70**	-80**

* ロッキー山脈産の約15年生植栽木

** すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

*** 東大、北海道演習林に植栽されているロッキー山脈(コロラド州)産の約10年生の木

第7表 大西洋南部およびメキシコ湾沿岸暖帯林の木の耐凍性

種 名	耐 凍 度 (°C)			採 集 場 所
	芽	葉	茎	
<i>Quercus virginiana</i>	-8	-8	-8	Mississippi (Greenville)
<i>Magnolia grandiflora</i>	-20	-15	-17	Mississippi (Greenville)
<i>Pinus elliotii</i>	-20	-10	-10	Mississippi (Greenville)
<i>Pinus elliotii</i>	-25	-10	-10	Mississippi (Greenville)
<i>Pinus palustris</i>	-20	-15	-10	Mississippi (Greenville)
<i>Pinus taeda</i>	-25	-10	-20	Mississippi (Greenville)

地帯のものより耐凍性がかかなり低いことが明らかになった(第6表)。

4. 大西洋南部およびメキシコ湾沿岸森林地帯の木の耐凍性

この地方は降雨量がアメリカ合衆国ではもっとも多く、冬あたたかいので、常緑広葉樹や暖帯性針葉樹が多い。この地域にある暖地性マツ: *Pinus echinata*, *P. palustris*, *P. taeda*, *P. elliotii*, や常緑広葉樹は第7表に示すように -15°C までの凍結にしか耐えないものが多かった。

5. 中部低地帯の落葉樹の耐凍性

アメリカ合衆国のロッキー山脈とアパラチア山脈にかこまれた中央低地帯(第1図-5)ことにミシシッピ川デルタ地帯とその流域の氾濫原は北アメリカにおけるもっとも主要な落葉樹林地帯である。この地域にある主要な木の属名は *Juglans*, *Celtis*, *Fraxinus*, *Acer*, *Nyssa*, *Carya*, *Tilia*, *Quercus*, *Populus* 等で70種におよんでいる。これらの多くはミシシッピおよびルイジアナ州南部から五大湖周辺地域まで分布している。

1971年1月初旬、ミシシッピ州グリソビル(1月の平均気温 8°C , 第2図, 気候区分8)のミシシッピ川附近の氾濫原で採集された落葉樹はすくなくとも -20°C までの凍結に耐え

たし、ポプラ、ヤナギは -80°C までの凍結に耐えた(第8表)。

アメリカ合衆国の東南部の沿岸暖地(第2図, 温度区分7~9)にのみ自生している *Quercus lyrata*, *Q. michauxi* の耐凍性はより北の方まで分布している他の樹種より耐凍性は低かった。カナダのケベック南部, オンタリオ州, マニトバ州(第2図, 温度区分3)のような北にまで分布している樹種はすくなくとも -40°C までの凍結に耐えた(第9表)。しかしアイオワ州北部, イリノイ, ミシガン州南部やニューヨーク州等(第2図, 温度区分5)にそれらの分布の北限をもつ大部分の樹種はヤナギ, ポプラ, カンバを除いて -30°C までの凍結にしか耐えなかった(第10表)。

第8表 中央低地帯の落葉樹林の耐凍性(1)
ミシシッピ州から採集した落葉樹の耐凍性

種名	耐凍度 ($^{\circ}\text{C}$)		
	芽	皮	材
<i>Quercus lyrata</i>	-20	-20	-20
<i>Quercus michauxi</i>	-20	-20	-20
<i>Platanus occidentalis</i>	-20	-25	-20
<i>Liquidambar styraciflua</i>	-25	-30	-25
<i>Taxodium distichum</i>	-30	-30	-30
<i>Nyssa sylvatica</i>	-30	-50	-30
<i>Acer rubrum</i>	-30	-30	-25
<i>Fraxinus pensylvanica</i>	-30	-40	-30
<i>Populus deltoides</i>	-50*	-80*	-80*
<i>Salix nigra</i>	-60*	-80*	-80*

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

第9表 中央低地帯の落葉樹の耐凍性(2)
北部から採集した落葉樹の耐凍性

種名	耐凍度 ($^{\circ}\text{C}$)		
	芽	皮	材
<i>Celtis occidentalis</i>	-40	-80*	-40
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	-40	-70*	-40
<i>Ulmus americana</i>	-80*	-80*	-40
<i>Quercus macrocarpa</i>	-60*	-60*	-40
<i>Acer saccharum</i>	-80*	-80	-40
<i>Tilia americana</i>	-80*	-80*	-80*
<i>Acer negund</i>	-80*	-80*	-80*

これらの樹種はカナダのケベック南部, オンタリオ, マニトバ(第2図, 温度区分3)まで分布, 枝はミネソタ大学構内(セントポール)で採集

* すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

第10表 中央低地帯の落葉樹の耐凍性(3)
中緯度および東部沿岸から採集した落葉樹の耐凍性

種 名	自然分布 の北限の 温度区分*	耐 凍 度 (°C)			採 集 場 所
		芽	皮	材	
<i>Liquidambar styraciflua</i>	6	-25	-50**	-30	N. Indiana (Lafayette)
<i>Nyssa sylvatica</i>	5	-30	-50	-30	S. Indiana (near Evansville)
<i>Nyssa sylvatica</i>	5	-30	-50	-30	N. Indiana (Lafayette)
<i>Fagus grandifolia</i>	4	-30	-30	-30	N. Indiana (Lafayette)
<i>Fagus grandifolia</i>	4	-30	-40	-30	Connecticut (Hamden)
<i>Taxodium distichum</i>	6	-30	-30	-30	S. Indiana (near Evansville)
<i>Platanus occidentalis</i>	5	-30	-30	-30	N. Indiana (Lafayette)
<i>Juglans cinerea</i>	4	-25	-50**	-50**	N. Indiana (Lafayette)
<i>Juglans nigra</i>	4	-30	-80**	-30	Minnesota (St. Paul)
<i>Betula nigra</i>	5	-60**	-60**	-60**	S. Indiana (near Evansville)
<i>Salix nigra</i>	4	-80**	-80**	-80**	N. Indiana (Lafayette)
<i>Populus deltoides</i>	4	-80**	-80**	-80**	N. Indiana (Lafayette)

* 第2図参照

** すくなくとも指示した温度までの凍結に耐えた

第11表 木の耐凍性とそれらの自然分布および植栽地の北限における
年平均最低気温との関係

耐凍性区分	代表的樹種	北限地の温度 区分*		年平均最低気温***		耐凍性 (°C)
		自然 分布	植栽地	自然分布	植栽地	
耐凍性の低い 常緑樹	<i>Quercus virginiana</i>	9	8	-3.9 ~ -6.7	-9 ~ -12	-7 ~ -8
耐凍性の高い 常緑樹	<i>Magnolia grandiflora</i>	8	6	-9 ~ -12	-18 ~ -20	-15 ~ -20
耐凍性の比較 的低い落葉樹	<i>Liquidambar styraciflua</i>	6	5	-18 ~ -20	-26 ~ -29	-25 ~ -30
耐凍性の高い 落葉樹	<i>Ulmus americana</i>	3	2	-37 ~ -46	-40 ~ -43	-40 ~ -50
耐凍性の極度 に高い落葉樹	<i>Betula papyrifera</i>	1	1	-46 以低	-46 以低	-80 以低
	<i>Populus deltoides</i>	4	2 ~ 3	-32 ~ -34	-37 ~ -45	-80
	<i>Salix nigra</i>	4	2 ~ 3	-32 ~ -34	-37 ~ -45	-80

* 温度区分 第2図参照

** USDA Agriculture Handbook No. 271, 1965⁶⁾ による

*** 年平均最低気温 (Climate Atlas of the United States⁷⁾ から

6. 北アメリカにおける常緑および落葉広葉樹の耐凍性の比較

北アメリカにおける常緑および落葉広葉樹の耐凍性は第11表に示すように、耐凍性のもっとも低い(-7~-8°C)常緑広葉樹、耐凍性の高い(-15~-20°C)常緑広葉樹、落葉樹のうち耐凍性の比較的低いもの(-25~-30°C)高いもの(-40~-50°C)、もっとも高いものに分けられる。第11表はそれらの樹種の自然分布および植栽地の北限とそれらの地域における年最低気温およびそれらの耐凍度を対比して示した。この表から明らかなように、多くの樹種の自然

分布が冬の最低気温によって制約されていることがわかる。ただし、ヤナギ、カンバおよびボプラでは冬の最低気温がそれらの自然分布を制限する主要な要因になっていない。

IV. 考 察

1. 北アメリカの植生の古生物学的背景

第3紀初め頃まで北アメリカの森林植生は3つの性質の異なる植物群からなりたっていた⁸⁾。すなわち新熱帯区第三紀フローラの常緑広葉樹が大陸の南半分をしめ、大陸の最北部は温帯性の主として落葉樹からなる第三紀極地植物群でおおわれていた。その中間地帯を第三紀乾燥植物群が占めていた⁹⁾。代表的な第三紀極地植物群は裸子植物と被子植物をふくみ、始新世中はアラスカの北緯67°のような北の方にまで分布していた。その後の気候の寒冷化と乾燥化のためにこの植物群は南方に移動し、中新世のおわりまでにはアラスカから北アメリカの中央部附近にまで南下した⁸⁻¹¹⁾。現在のアメリカ大陸の大部分の山脈、すなわちシエラネバダ、カスケード、ロッキー、メキシコのシエラマドレ等の山脈およびロッキー山脈西部の大平原は鮮新世の末頃に隆起した¹²⁾。こうしたはげしい地形的変化が北西アメリカの広い範囲にわたって多くの気象的な変化、とくに夏の降雨量のいちじるしい減少をもたらした。こうした夏の生育時期における乾燥化にともない多くの落葉広葉樹はこの地域から姿をけしてそれは夏の降雨量が比較的多い東部および中部低地帯に生残り現在にいたっている¹¹⁻¹²⁾。第三紀乾燥植物群は乾燥化にともないその分布をひろげ、北アメリカの南西部の広範な乾燥地帯に移動した¹⁰⁾。本論文では材料の採集が困難なため乾燥地帯の植物の耐凍性を調べるができなかった。

新熱帯区第三紀植物群は始新世中に大陸の西側では北緯60°まで北進したが、その後寒冷化にともない南の方に後退し、鮮新世末頃には太平洋南部にとじこめられた。それらの植物群のうちいくつかの亜熱帯性の植物が太平洋の南部に今なお生残っている⁸⁾。合衆国の東部では亜熱帯性の植物群は北アメリカから姿を消して、メキシコ、中央アメリカおよび西印度諸島にみいだされるにすぎない。それらの残存種の多くが現在でもフロリダ半島南部に生存している¹³⁾。

2. 木の地理的分布を支配する要因

極度に耐凍性の高い針葉樹や落葉樹は北アメリカの高緯度地方やロッキー山脈の高いところに分布している。他方、約-15°Cの凍結にしか耐えない常緑広葉樹や針葉樹は太平洋岸や大西洋岸の南部およびメキシコ湾沿岸の暖地にのみ生育している。こうした事実は冬の寒さがこれら耐凍性の低い植物の自生地を北進を制限しているものと考えられる。ただし *Populus deltoides*, *Salix nigra*, *Betula nigra* はミシシッピ州に生育しているものでも-60°Cまでの凍結に耐えるし、インディアナ州北部に生育しているものでは-60°Cまでの凍結に耐える。それにもかかわらずそれらの自然分布は五大湖の南側に限られ、その北方を占めている北方針葉樹林帯にはこれらの樹種は入りこめない。こうしたことは冬の最低気温がこれらの地理的分布を支配する重要な要因でないことを示している。すでに述べたように、第三紀極地植物群の多くは、第三紀中の南への後退中に絶滅したり、セコイアは太平洋岸に、あるいは *Taxodium*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Carya* はアメリカ合衆国の南東沿岸にとじこめられている。*Taxodium distichum* は現在ミシシッピやルイジアナ州の低地で水にひたって生育しているものが多い。

Taxodium や *Nyssa* が水中に逃れて生育しているのは進化のすすんだ落葉樹との競争にたえないためと考えられている。本研究で用いた *Taxodium* の枝はその北限に近いインディアナ州最南端のワバシャ川の岸近くで1~2 m 水中にひたって生育している成木から採集されたが、この枝は -30°C までの凍結に耐えた。またこの *Taxodium* と近縁で、ほぼ同じ耐凍度もつメタセコイアや約 -70°C までの凍結に耐えるイチョウ等はいずれも第三紀末迄にアメリカ大陸から絶滅したが、これらの絶滅の原因は冬の寒さでなく、夏の乾燥のためと考えられている¹²⁾。

3. 木の種類による耐凍性の特色のちがい

常緑広葉樹では葉脈や葉柄の維管束がとくに凍害を受けやすい。常緑広葉樹はアメリカのものも日本のものも $-8\sim-13^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えないものが多い。耐凍性のもっとも高い日本のヤブツバキやアメリカのタイザンボクはせいぜい $-18\sim-20^{\circ}\text{C}$ までの凍結にしか耐えない。この温度範囲が灌木を除く常緑広葉樹の凍結に耐える限度であるように思われる。なお常緑広葉樹でも亜熱帯にのみ自生するものは $-3\sim-5^{\circ}\text{C}$ までの凍結にしか耐えないものが多い¹⁴⁾。一般に木の枝の組織中皮の組織がもっとも耐凍度がたかいが、常緑広葉樹では枝の組織間の耐凍性の差がほとんど認められない。 -30°C までの凍結にしか耐えない落葉広葉樹についても同じことが認められている¹⁴⁾。しかし -40°C 以下の凍結に耐える耐凍性の高い落葉広葉樹では皮の組織や冬芽は -70°C 以下の凍結に耐えるものが多いが、材はせいぜい -40°C ていどの凍結にしか耐えないものが多い。このように落葉樹では枝の組織中材の耐凍性のもっとも高まりにくい。調査した材料では材が -70°C 以下の凍結に耐えるものは北アメリカではネグドカエデとアメリカシナノキ、日本ではシナノキとサワグルミのみであった。なお1年生の枝の耐凍性と10~30年生の樹幹の耐凍性がほぼ同じで、落葉樹の幹でも材の耐凍性のもっとも低いことが最近我々によって明らかにされた¹⁵⁾。北方針葉樹では芽がもっとも耐凍性が低く、葉や茎の皮の組織や材は -70°C 以下の凍結に耐えるものが多い。耐凍性のたかいモミヤトウヒ属でも芽の枝条原基が -50°C までの凍結にしか耐えないものが多い。落葉樹とちがって針葉樹では芽の枝条原基の耐凍性が制限要因となっている。種類をとわず暖地性の耐凍性の低い木では形成層の耐凍性が皮の組織中もっとも低く、寒さのきびしいところのものは形成層の耐凍性が高い¹⁷⁾。これは暖地性と寒冷地のものとのきわだった差である。今後、シベリアやヨーロッパに生育している木の耐凍性を調べたのち、北半球の主要な木の属や種ごとの耐凍性の特色についてさらに考察をすすめたい。

4. 同一種内の産地による耐凍性の差

広い範囲にわたって分布している同一種の生育地の差による耐凍性の差を調べることは非常におもしろい。こうした差を調べるにはふつう異なる気象条件に自生しているものを同一場所にあつめて栽培し、それらの差を調べる方法がとられている。こうした研究は北アメリカに広い分布をもつ *Cornus stolonifera* について Smithberg 等 (1968)¹⁸⁾ によって、また日本の中部山岳地帯の異なる山脈に生育する日本カラマツの耐凍性の差が Schönbach 等 (1968)¹⁹⁾ によって詳細に研究されている。本研究では広範囲に分布している多くの樹種を同一場所に植栽して調べることは出来なかったが、採集した枝を凍結状態で充分 Hardening して採集場所の生育

条件の差をすくなくする方法をとった。五大湖周辺からアラスカの内陸部まで広く分布している *Populus tremuloides*, *P. balsamifera*, *Larix laricina* についてそれらの分布の南限と北限近くのものとの比較したが、両者の耐性凍の差は見出されなかった。しかし同じような広い分布をもつ *Picea mariana* と *Picea glauca* では、これらの冬芽がオンタリオやビュスコンシン州北部のものはせいぜい -50°C までの凍結にしか耐えられなかったが、アラスカ内陸部のものはすくなくとも -70°C までの凍結に耐えた。また *Pseudotsuga menziesii* の沿岸性のものは $-20\sim-25^{\circ}\text{C}$ までしか耐えないが、内陸、山岳系のものは $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ 、さらにロッキー山脈(コロラド州)のもの芽は -50°C 、葉や茎は -70°C 以下までの凍結に耐えた。こうした太平洋沿岸のものとの内陸、山岳地方のものとの耐凍性の差は *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* についても認められた。またこれらの樹種で太平洋岸のアラスカとオレゴン州のもの間にも差が認められた。

アメリカ合衆国の中央低地帯を南はミシシッピデルタから北はミネソタやビュスコンシン州にかけて *Populus deltoides* が分布している。北緯 30° から 46° まで西緯 87° から 94° までの地域から採集された種子からの苗が2年間イリノイ州で育てられた後、セントポール郊外に植えられた。植栽4年間に低緯度(北緯 $30\sim 35^{\circ}$) からのものはすべて枯死したが、北緯 $38\sim 46^{\circ}$ からのものはその間に $3\sim 4\text{ m}$ に生長した²⁰⁾。このポプラは短日条件下で生長をとめ、低緯度のものほど生長停止に必要な限界日長が長い^{22,21)}。そのため低緯度からのものはセントポール(北緯約 45°) に植栽した時、秋の生長停止時期がおくれ凍害を受けたものと考えられる。著者はセントポールに植栽されたものうち生残っているミズーリ、インディアナ州南部からミネソタ州北部までのポプラの枝の耐凍性を調べてみた。その結果、茎の耐凍性にはこれら間ほとんど差が認められないが、ミズーリやインディアナ州南部のもの芽の耐凍性はより北部の諸州のものより低いことを見出した。このようにこのポプラでは緯度によって生長停止の限界日長に差があるほか芽にも耐凍性の差があることがわかった。以上のように同一種内の産地間の耐凍性の差は自生地冬の最低気温と密接な関係がある。北アメリカの場合にも寒さの厳しいところには耐凍性の高い樹種のみ生育し、暖地にはポプラヤナギ、カンバを除けば耐凍性の低い樹種が多い。同一樹種でも寒さのきびしいところの生態型は暖地のものより耐凍性が高い。このように冬の寒さが自然淘汰の重要な要因となっており、こうした自然淘汰圧のもとで耐凍性の高いものが残り、また寒冷気候に適応した種や生態型が作り出されてきたものと思われる。

V. 摘 要

北アメリカの5つの森林区分に分布する約70樹種の枝を厳寒期に採集し、それらの耐凍度を調べた。なおそれらの枝の採集地の気象条件の差をすくなくし、またそれらの枝の耐凍度を最高にたかめるために凍結状態で約24日間ハードニングした。北方針葉樹林に属する *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*, *Betula papyrifera* と *Larix laricina* は調べられた樹種中耐凍性ももっとも高かった。大部分の北方針葉樹やロッキー山脈に生育する針葉樹は $-60\sim-80^{\circ}\text{C}$ までの凍結に耐えた。アメリカ合衆国の太平洋、大西洋南部およびメキシコ湾沿岸の暖帯林に属する樹種は耐凍度が低く、 -15°C までの凍結にしか耐えないものが多かった。太平洋

岸とそれに隣接する内陸山岳地帯に分布する *Pseudotsuga menziesii*, *Thuja plicata* や *Tsuga heterophylla* 等は生育地によって耐凍性に大きい差が認められ、内陸山岳地帯のものは沿岸のものより耐凍性が高かった。また太平洋岸にそってアラスカからオレゴン州まで分布しているものでは北方のものほど耐凍性が高かった。一般に同一樹種の産地間における耐凍性の差は、冬の寒さのきびしい生育地のものほど耐凍性が高い。こうしたことから冬の最低気温が多くの樹種の自然分布の北限をきめる一つの重要な要因となっている。しかし、ポプラ、ヤナギおよびカンバでは暖地のものもすくなくとも -50°C 以下の凍結に耐えることから考え、冬の最低気温がそれらの自然分布の北限をきめる重要な要因とは考えられない。

文 献

- 1) カレン・スレノヴィッチ・ボゴジャン・酒井 昭 1969 ブドウの耐凍性. 低温科学, 生物篇, **27**, 125-142.
- 2) Sakai, A. 1970 Freezing resistance in willows from different climates. *Ecology*, **51**, 485-491.
- 3) Sakai, A. 1960 Survival of the twigs of woody plants at -196°C , *Nature*, **185**, 393-394.
- 4) 酒井 昭 1963 超低温における植物の生存 III. 耐凍性の大きさと効果的予備凍結温度との関係. 低温科学, 生物篇, **21**, 1-16.
- 5) Fowells, H. A. 1968 Silvics of forest trees of the United States. USDA Forest Service, Agricultural Handbook No. 271, Washington, 762 pp.
- 6) Harlow, W. H. and Harrar, E. S. 1969 Textbook of Dendrology. McGraw-Hill Co., New York, 512 pp.
- 7) Climatic Atlas of the United States. 1968 U. S. Dept. of Commerce, Washington, D. C., 80 pp.
- 8) Chaney, R. W. 1947 Tertiary centers and migration routes. *Ecological Monograph*, **17**, 141-148.
- 9) Chaney, R. W. 1948 The bearing of living *Metasequoia* on problems of Tertiary paleobotany. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **34**, 503-515.
- 10) Axelrod, D. I. 1958 Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. *Bot. Rev.*, **24**, 434-462.
- 11) Axelrod, D. I. and Bailey, H. P. 1969 Palaeotemperature analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **6**, 163-195.
- 12) Axelrod, D. I. 1957 Late Tertiary floras and the Sierra Nevada uplift. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **68**, 19-46.
- 13) Berry, E. W. 1937 Tertiary floras of eastern North America. *Bot. Rev.* **3**, 31-46.
- 14) 酒井 昭 1972 我国に自生する常緑および落葉広葉樹の耐凍性. 日林誌, **54**, 333-339.
- 15) 酒井 昭・堀内孝雄 1972 樹幹の耐凍性. 日林誌, 印刷中.
- 16) Sakai, A. and Okada, S. 1971 Freezing resistance of conifers. *Silvae Genetica*, **20**, 91-97.
- 17) Sakai, A. 1968 Frost damage on basal stems in young trees. *Contrib. Inst. Low Temp. Sci.*, **B. 15**, 1-14.
- 18) Smithberg, M. H. and Weiser, C. J. 1968 Patterns of variation among climatic races of Red-Osier Dogwood. *Ecology*, **49**, 495-505.
- 19) Schönbach, V. H., Bellmann, E. and Scheumann, W. 1966 Die Jugendwuchsleistung, Dürre- und Frostresistenz verschiedener Provenienzen der japanischen Lärche (*Larix leptolepis*). *Silvae Genetica*, **15**, 141-147.
- 20) Mohn, C. A. and Pauley, S. S. 1969 Early performance of cottonwood seed sources in Minnesota. *Minnesota Forest. R. S. Notes*, **207**, 1-4.
- 21) Pauley, S. S. and Perry, T. O. 1954 Ecotypic variation of the photoperiodic response in populus. *J. Arnold Arboretum*, **35**, 167-186.

- 22) Kaszkurewicz, A. and Fogg, P. J. 1967 Growing seasons of cottonwood and sycamore as related to geographic and environmental factors. *Ecology*, **48**, 785-793.

Summary

Dormant one-year old twigs of about 70 tree species were collected from five tree regions in North America during mid-winter (Rocky and Western Mountain, Northern, Pacific Coast, Southern Coast, and Central and Eastern Lowlands). The twigs were artificially hardened in a regime of sub-freezing temperatures between -3°C and -10°C for 24 days to induce maximum freezing resistance.

Four northern species, *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*, *Betula papyrifera* and *Larix laricina* had the greatest freezing resistance among the species tested. They resisted freezing to -80°C and even immersion in liquid nitrogen (-196°C) following prefreezing to -15°C . Most of the Northern and Rocky and Western Mountain conifers survived freezing between -60° and -80°C while several species from the Pacific and Southeastern Coast regions, which have relatively mild humid winter climates, were hardy to only about -15°C .

The ranges of some Pacific Coast species such as *Pseudotsuga menziesii*, *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* extend into the mountainous inland. Twig samples collected from inland sites were found to be much hardier than those from the coast. A similar trend was observed in the various collections of *Tsuga heterophylla* from northern, central and southern areas along the Pacific Coast.

Winter minimal temperatures are one of the important factors limiting the northern natural ranges of many forest tree species. However, *Populus deltoides* and *Salix nigra* from temperate regions survived freezing to at least -50°C irrespective of their native habitats. In these species, winter minimal temperatures do not appear to be the principal factor governing their geographic distribution.