



Title	日本の常緑及び落葉広葉樹の耐凍性
Author(s)	酒井, 昭; SAKAI, Akira
Citation	低温科学. 生物篇, 35, 15-43
Issue Date	1978-03-30
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/17831">https://hdl.handle.net/2115/17831</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	35_p15-43.pdf



## 日本の常緑及び落葉広葉樹の耐凍性\*

酒 井 昭

(低温科学研究所)

(昭和52年10月受理)

### I. ま え が き

降雨量に恵まれたわが国では森林植生はおもに温度によって規定され、亜寒帯林、北方針広混交林、温帯落葉樹林、暖温帯針広混交林、照葉樹林、亜熱帯林に大別できる。一般にそれぞれの種は夏と冬の温度条件によって規定される独自の分布域がある。植物が生育期に必要な物質を生産し、子孫を残してゆくためには、ある限度以上の積算温度が必要である。吉良<sup>1,2)</sup>は日本列島全体をとり、しかもクライマックスの森林樹種を問題とする場合には、わが国では水平的森林帯も、垂直的な森林帯も温量指数によってかなりよく説明されることを明らかにした。また、わが国の中部山岳地域<sup>3,4)</sup>及び北海道<sup>5)</sup>に自生する針葉樹の分布温度範囲が温量指数をもとにして調べられたところ、それぞれ樹種について分布が集中している温度帯が確められた。

一方、北方や高地で生育する植物はもちろん、多くの暖温帯植物も生活環のある時期に一定の低温を必要とし、これが充たされなければ休眠の打破、花芽の分化や正常な発芽、伸長が妨げられることが少なくない<sup>6-8)</sup>。また、一般に寒いところに自生している樹種ほど耐凍性が高いことが知られている<sup>14)</sup>。

1977年1~2月の異常寒波で西日本各地は $-7\sim-12^{\circ}\text{C}$ まで冷え込み、宇和島附近では $-6^{\circ}\text{C}$ 以下の温度が数時間持続し、根元直径15~20 cmのアボガド、マカデミアナットなどの成木の韌皮組織が褐変枯死していた。なお、これらの木は $-3\sim-4^{\circ}\text{C}$ ていどの凍結にしか耐えないことが知られている。わが国では、柑橘類、チャノキ、クワ、林木の凍害について非常に多くの報告がある<sup>9)</sup>。最寒月の平均気温が $-3\sim-4^{\circ}\text{C}$ 以下の地域では、年平均最低気温が $-15\sim-20^{\circ}\text{C}$ 近くまでさがるので、雪面上で越冬している木はかなり高い耐凍性をもたなければ越冬できない<sup>54)</sup>。また、こうした土壤凍結地域では灌木を除く常緑広葉樹は冬の乾燥害<sup>10-13)</sup>をうけやすい。以上の事実から、夏の温量指数のほかに冬の寒さも植物分布を制限する一つの重要な要因と考えられる。そのため植物の凍結に耐える能力、すなわち耐凍性を知ることが必要となってくる。植物の耐凍性は遺伝的に規定されているが、それを発現させるためには、ある程度以上の寒さにさらすことが不可欠である<sup>15-16)</sup>。寒冷地とちがい暖地で越冬している植物は耐凍性を高めるのに必要な充分な寒さにさらされないので、耐凍性は年により、生育場所により、また、採集後の輸送条件によってもかなり異なる。このため従来、植物のもっている遺伝的耐凍能力を測定することは困難と考えられていた。著者は厳寒期に採集した枝の耐凍性を測定す

\* 北海道大学低温科学研究所業績 第1877号

本研究の一部は昭和50, 51年度土井林学振興会の研究助成金をうけて行ったものである。

るまえに、 $-1\sim-3^{\circ}\text{C}$ の温度に20~30日間おいたのち、漸次温度をさげて耐凍性を予じめ充分に高めることにより、年や場所による耐凍性の差、輸送中の耐凍性に及ぼす影響を克服できることを見出した<sup>15-17)</sup>。そしてこの方法によって初めて異なる気候帯で越冬している植物の遺伝的耐凍能力を比較することができるようになった。

本論文はわが国の異なる森林植生帯間の耐凍性の差、異なる気候帯に自生している同種植物や同属内の種間植物の耐凍性を比較することにより、寒冷気候に対する植物の適応を生理的側面から明らかにすることを目的としている。あわせて、自然分布に対する耐凍性の関与、木本植物の越冬を支配する要因及び耐凍性の形成と気候帯の問題について考察したものである。なお、この研究は1972年から1977年までの期間に行ったものである。

## II. 材料と方法

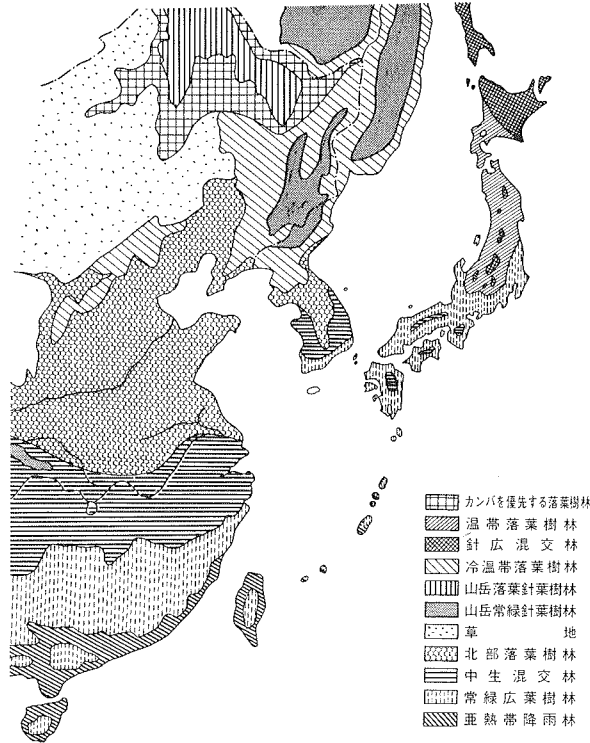
亜熱帯の常緑広葉樹は主として沖縄島、屋久島自生のものを使用した。ただし、一部のものは石廊崎の有用植物園と鹿児島大学植物園に植栽されているものを使用した。中国東北区、ソ連のウスリー、アムール、沿海州地域に自生している樹種はソール及びウラジオストック附近で採集し、札幌に空輸された材料を使用した。材料ごとの採集地は実験結果中に記載した。いずれの材料も冬芽の休止中のものを1月上旬~下旬の間に採集し、実験にはよく充実した新梢のみを使用した。大部分の材料は自分で採集し、遠距離の場合はいずれも札幌に空輸した。

すでに述べたように、越冬中の植物の耐凍性は生育中の冬の気温によってかなり異なるし輸送中にも変化するので、枝は耐凍性を測定する前に予じめ低温にさらした<sup>14-17)</sup>。すなわち、10~15 cmの長さに切った枝をポリエチレンの袋に入れ、 $-1\sim-4^{\circ}\text{C}$ で約20日間ハードニングした。なお、常緑広葉樹などの暖地性のものは $-1\sim-2^{\circ}\text{C}$ 、温帯性落葉樹は $-3\sim-4^{\circ}\text{C}$ の温度で20日間ハードニングした。その後、それらの枝を $-5^{\circ}$ 、 $-10^{\circ}\text{C}$ の温度に2~3日間おいたのち1日に $5^{\circ}\text{C}$ ずつ低い恒温箱に順次移し、それぞれ所定温度まで冷却した。枝は所定温度に1晩(約16時間)おいてから $0^{\circ}\text{C}$ の部屋で融解した。なお、耐凍性の低い材料は $2^{\circ}$ または $2.5^{\circ}\text{C}$ 間隔で、耐凍性の高い材料は $-35^{\circ}\text{C}$ までは $5^{\circ}\text{C}$ 間隔で所定温度まで冷却した。 $-40^{\circ}\text{C}$ 以下の温度まで冷却する場合は、 $-120^{\circ}\text{C}$ まで冷却可能なディープフリーザを用いた。なお、常緑広葉樹の葉は一般に過冷却しやすいので約 $-5^{\circ}\text{C}$ の部屋で凍結を確認してから冷却した。凍結した植物はすべて $0^{\circ}\text{C}$ の部屋で融解した。落葉広葉樹の枝は凍結融解後約1カ月間約 $20^{\circ}\text{C}$ の室温で水挿した。また、常緑広葉樹の枝はポリエチレンの袋の中に入れ2週間または1カ月間温室で水挿した。被害程度は水挿したのち、各組織の褐変の程度を肉眼または実体顕微鏡で調べて判定した。そして、組織が害なく耐える最低温度、すなわち最低凍結生存温度で耐凍性をあらわした。わが国の植物分布は原色日本林業樹木図鑑<sup>18-21)</sup>、Atlas of the Japanese Flora<sup>22,23)</sup>、原色日本樹木図鑑<sup>24)</sup>等にもとづいた。中国の植物分布はWang<sup>25)</sup>、野田<sup>26)</sup>、金平<sup>27)</sup>；樺太の植物分布は菅原<sup>28-30)</sup>；朝鮮半島の植物は鄭<sup>31)</sup>、植木<sup>32)</sup>；琉球列島の植物は初島<sup>33)</sup>らにもとづいた。わが国の気温は倉島ほか<sup>34)</sup>、中央气象台編集、雪の天気図<sup>35)</sup>、理科年表<sup>36)</sup>、気象庁年報などにもとづいた。

枝の示差熱分析は、真空理工製の示差熱分析装置(DT-1500)で行った。試料は直径3~5

mm, 長さ約 2 cm の枝の小片を用いた。生試料と乾燥した試料のずいの部分にそれぞれ熱電対を挿入し, 約 0.6°C/分 の速度で -50~-70°C まで冷却した。

東亜の森林帯を第 1 図に示した。



第 1 図 東亜の森林帯 (Wang<sup>25</sup>) を一部修正)

謝辞: 材料の採集に協力頂いた東大北海道演習林倉橋昭夫氏, 北海道立 林業試験場斎藤満技士, 茨城県林業試験場堀内孝雄技士, 広島県林業試験場山本忠義技士, 静岡県有用植物園村田治重技士, 京大上賀茂試験地大畠誠一氏, 林業試験場九州支場高木哲夫技官, Dr. K. Migin, Botanical Garden of Far Eastern Scientific Center, Vladivostock, ソール林業試験場李場長及び熱分析の実験に協力して頂いた吉江文男氏の各位に謝意を表します。また, 分布図の転載を許可して頂いた故堀川芳雄博士に謝意を表します。

### III. 結 果

#### 1. 熱帯アジアに広く分布し, 屋久島・種子島または琉球列島を自生の北限とする樹種の耐凍性

第 1 表に示した熱帯アジアに広く分布している植物は屋久島・種子島または琉球列島を自生の北限としている (第 2 図)。なお, 鹿児島県喜入のメヒルギは植栽されたものと考えられる。マングローブ樹, すなわちメヒルギ, オヒルギ, ヤエヤマヒルギやその他の熱帯または亜熱帯性の沿海樹種は -3°C, 4 時間の凍結にも耐えない (第 1 表)。メヒルギ, オヒルギ及びヤエヤマ

第1表 熱帯アジアに広く分布し琉球列島及び屋久島・種子島まで北上している樹種の耐凍性

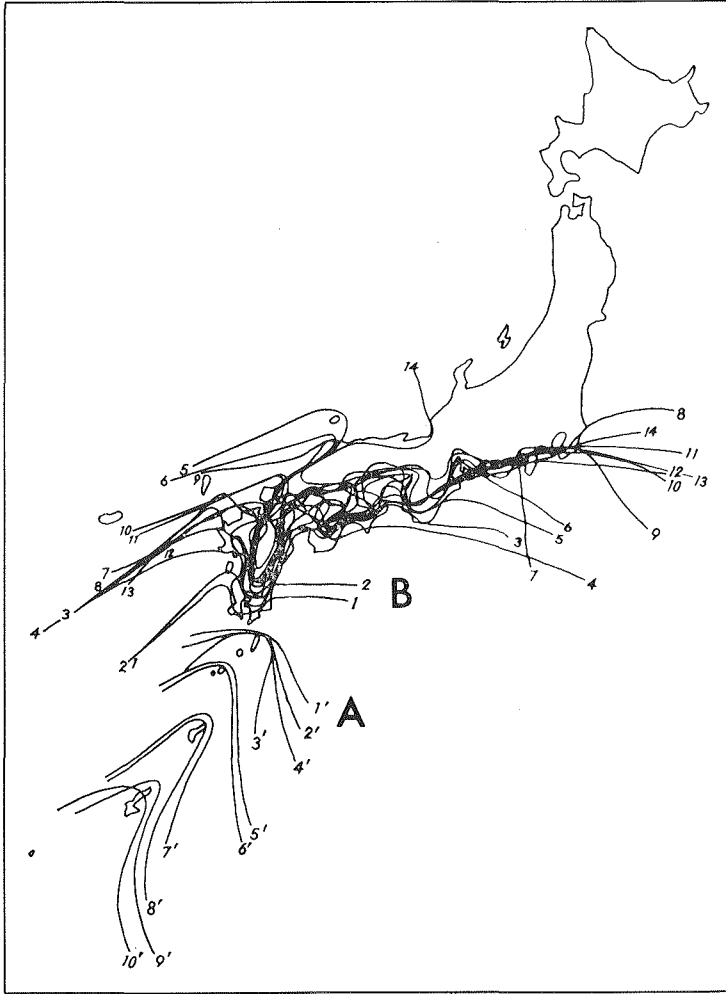
種 名	耐凍性 (°C)		採 集 地	分 布
	葉	枝		
<i>Kandella candel</i> (メヒルギ)	×	×	屋久島・沖縄島	屋久島・種子島一熱帯アジア
<i>Bruguiera conjugata</i> (オヒルギ)	×	×	沖 縄 島	奄美大島 // 一熱帯アジア
<i>Rhizophora stylosa</i> (ヤエヤマヒルギ)	×	×	//	沖縄島一熱帯アジア
<i>Ficus microcarpa</i> (ガジュマル)	×	×	屋久島・沖縄島	屋久島・種子島一熱帯アジア
<i>Hibiscus tiliaceus</i> (オオハマボウ)	×	×	沖 縄 島	//
<i>Thespesia populnea</i> (サキシマハマボウ)	×	×	//	沖永良部一熱帯アジア
<i>Pandanus tectorius</i> var. <i>liukuensis</i> (アダン)	×	×	//	トカラ列島一熱帯アジア
<i>Excoecaria agallocha</i> (オキナワジンコウ)	×	×	//	奄美大島一熱帯アジア
<i>Ficus virgata</i> (ハマイスビワ)	×	×	//	トカラ列島一熱帯アジア
<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (ヤンバルアカメガンワ)	×	×	//	沖縄島一熱帯アジア
<i>Clerodendron inerme</i> var. <i>neriifolium</i> (イボタクサギ)	×	×	//	種子島一熱帯アジア
<i>Diospyros ferra</i> var. <i>buxifolia</i> (ヤエヤマコクタン)	×	×	//	沖縄島一熱帯アジア
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i> (アカハダクスノキ)	-5	-5	沖 縄 島	奄美大島一台湾・中国南部
<i>Fraxinus griffithii</i> (シマトリネコ)	-3	-10	//	沖縄島一台湾・中国南部・比島
//	-3	-10	京大上賀茂試験地	
<i>Murraya paniculata</i> (ゲツキツ)	-5	-5	沖 縄 島	琉球各島一台湾・南中国・ビルマ・インド

マヒルギは葉の細胞浸透濃度が高いため、それらの葉は $-3^{\circ}\text{C}$ では凍らなかったが、 $-3^{\circ}\text{C}$ で凍ると害を受けた。わが国の無霜地帯は屋久島・種子島(約150 m以下の低地)以南で、凍結に耐える能力をもたない熱帯・亜熱帯樹種は屋久島・種子島以北には分布していないようである。

第2表に琉球列島の固有種の耐凍性を示した。いずれも $-5\sim-10^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えた。これらの植物の基本種は中国大陸、台湾や日本の温帯または暖帯に生育し、いずれも凍結に耐える。高地に自生するアマミヒイラギモチやアマミセイシカは他の植物より耐凍性が高い。

## 2. 房総半島以西の沿海暖地に分布する樹種の耐凍性

アコウ、フカノキ、アデク、フトモモなどは、特に耐凍性が低く $-3\sim-5^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えない(第3表)。これらの樹種は東亜の熱帯または亜熱帯から、おもに九州南端部・四国・紀伊半島の沿海暖地まで北上している(第2図)。そして、これらの分布は約 $-5^{\circ}\text{C}$ 以下に冷え



第2図 熱帯または亜熱帯から琉球列島・屋久島・種子島まで北上している植物(A), 及び房総半島以西の沿海暖地まで北上している常緑広葉樹(B)の分布北限

A: 1'. ガジュマル, 2'. オオハマボウ, 3'. メヒルギ, 4'. イボタクサギ, 5'. ハマイソビワ, 6'. アダン, 7'. オヒルギ, 8'. オキナワジンコウ, 9'. ヤンバルアカメガシワ, 10'. ヤエヤマヒマルギ

B: 1. フカノキ, 2. アデク, 3. アコウ, 4. ショウベンノキ, 5. ハマビワ, 6. ハマヒサカキ, 7. トキワガキ, 8. クチナシ, 9. オガタマノキ, 10. パクチノキ, 11. ホルトノキ, 12. ヤマモガシ, 13. バリバリノキ, 14. ヤマモモ  
分布北限は倉田<sup>18-20</sup>及び堀川<sup>22-23</sup>による

こまない地域(第2図)に限られる。アコウはガジュマルとちがい $-3^{\circ}\text{C}$ , 4時間の凍結に耐え、石廊崎では寒さが厳しい冬には落葉するが、枝や芽は凍害を受けない。第3表に示した他の樹種も $-5\sim-7^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えない。そしてこれらの植物は琉球列島・台湾などの亜熱帯に広く分布し、約 $-8^{\circ}\text{C}$ より冷えこまない房総半島以西の本州・四国・九州の沿海暖地まで北上している。

第2表 琉球列島の固有樹種の耐凍性

種 名	耐 凍 性 (°C)			採 集 地	分 布
	葉	芽	枝・茎		
<i>Acer oblongum</i> ssp. <i>Itoanum</i> (クスノハカエデ)*	-7	-7	-10	沖 縄 島	沖永良部一 沖縄島
<i>Adinandra ryukyuensis</i> (リュウキユウナガエサカキ)*	-5	-	-5	〃	沖 縄 島
<i>Cinnamomum doederleinii</i> (シバニツケイ)	-10	-10	-10	〃	奄美一西表
<i>C. okinawense</i> (オキナワニツケイ)	-10	-10	-5	鹿 児 島	〃
<i>Ilex dimorphophylla</i> (アマミヒイラギモチ)	-15	-15	-15	奄 美 (湯湾岳700m)	奄 美
<i>Kalopanax pictus</i> var. <i>lutchuensis</i> (リュウキユウハリギリ)(落葉樹)***	-	-10	-12	沖 縄 島	西表石垣一沖縄
<i>Ligustrum liukiensis</i> (オキナワイボタ)	-7	-7	-10	〃	奄美一西表
<i>Pieris japonica</i> var. <i>koidzumiana</i> (リュウキユウアセビ)**	-10	-10	-10	〃	奄美一沖縄島
〃	-10	-10	-12	石 廊 崎	
<i>Quercus glauca</i> var. <i>amamiana</i> (アマミアラクシ)***	-7	-7	-7	〃	奄美一西表
<i>Q. miyagii</i> (オキナワウラジロガシ)	-5	-5	-5	〃	〃
<i>Raphiolepis indica</i> var. <i>insularis</i> (オキナワシャリンバイ)	-10	-10	-10	〃	奄美一沖縄島
<i>Rhododendron leiopodum</i> var. <i>amamiense</i> (アマミセイシカ)	-12	-12	-15	奄 美	奄 美
<i>Schinus wallichii</i> ssp. <i>liukiensis</i> (イジュ)*	-7	-7	-7	石 廊 崎	奄美一西表

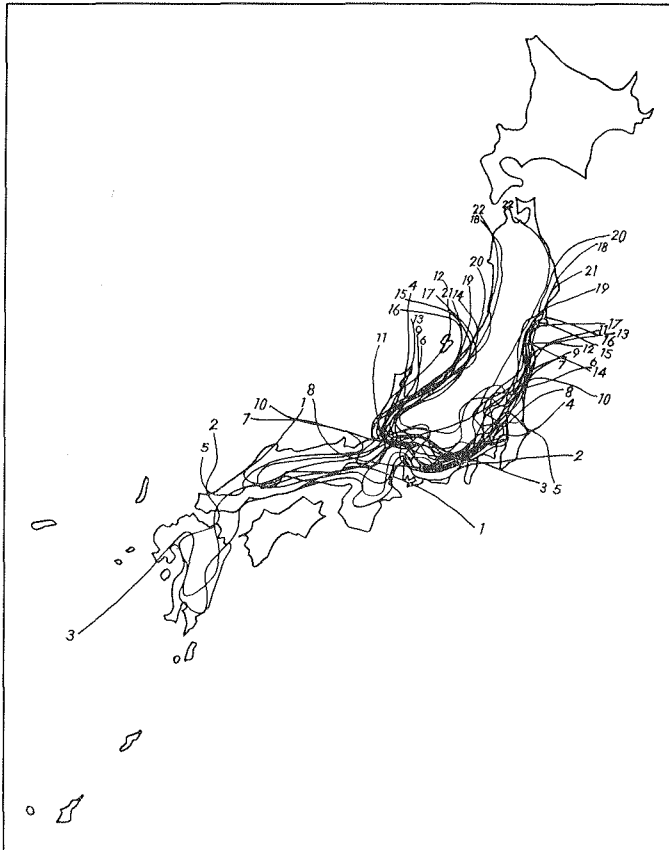
\* 基本種が中国大陸に存在する植物, \*\* 基本種が日本に存在する植物, \*\*\* 基本種が中国大陸と日本の両方に存在する植物

第3表 熱帯または亜熱帯から房総半島以南の沿海暖地まで北上している常緑広葉樹の耐凍性

種 名	耐 凍 性 (°C)			採 集 地	分 布
	葉	芽	枝・茎		
<i>Actinodaphne lancifolia</i> (カゴノキ)	-7	-7	-7	鹿 児 島	関東以西一台湾
<i>A. longifolia</i> (バリバリノキ)	-10	-7	-7	屋久島(200m)	房総半島一琉球・台湾
<i>Cinnamomum daphnoides</i> (マルバニツケイ)	-10	-7	-7	屋久島(300m)	九州南端一琉球
<i>Distylium racemosum</i> (イフノキ)	-10	-10	-10	石 廊 崎	伊豆半島以西の暖地一 台湾・中国南部
<i>Diospyros morrisiana</i> (トキワガキ)	-5	-5	-5	鹿 児 島	東海地方以西一台湾・ 中国南部・ベトナム
<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (ホルトノキ)	-7	-7	-7	石 廊 崎	関東南部以西一台湾・ 中国南部・ベトナム
<i>Eriobotrya japonica</i> (ビワ)	-8	-	-10	林試(東京)	西日本の沿海暖地一 中国南部
<i>Eurya emarginata</i> (ハマヒサカキ)	-7	-7	-7	石 廊 崎	房総半島以西一琉球・ 台湾
<i>Ficus superba</i> var. <i>japonica</i> (アコウ)	×	-3	-3	屋久島・石廊崎	紀州南部以西一琉球・ 東南アジア
<i>Glochidion hayatae</i> (カンコノキ)	-	-7	-10	屋久島・石廊崎	関西以西一琉球・東南 アジア
<i>Helicia cochinchinensis</i> (ヤマモガシ)	-10	-7	-7	屋久島(300m)	東海地方以西一台湾・ 中国南部・東南アジア
〃	-8	-7	-7	熊 本	

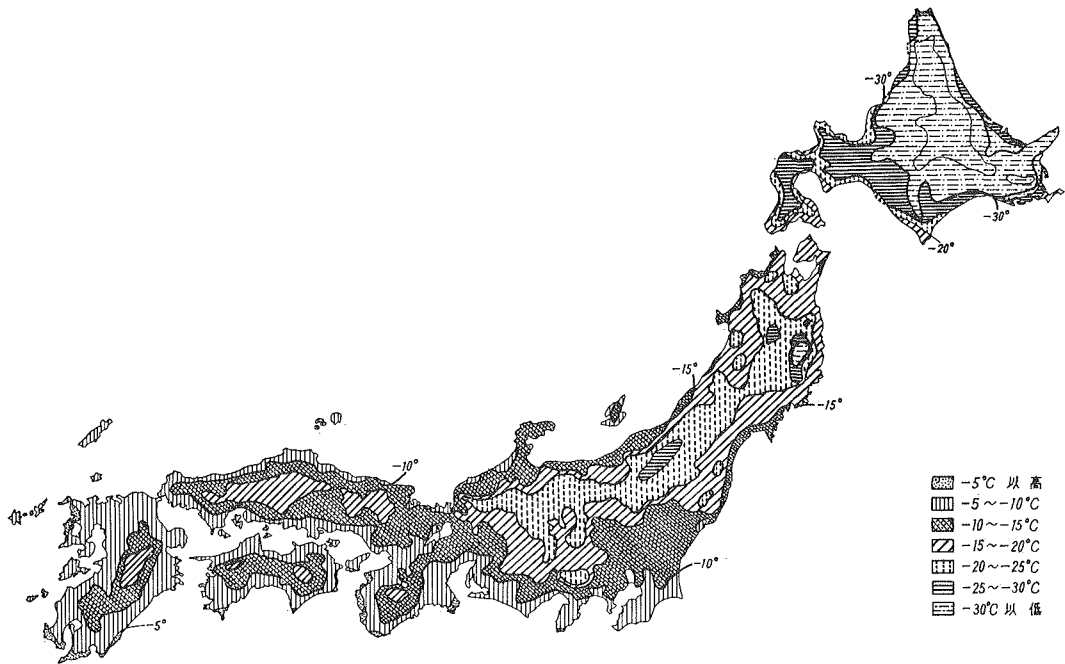
種名	耐凍性(°C)			採集地	分布
	葉	芽	枝・茎		
<i>Litsea japonica</i> (ハマビワ)	-10	-8	-8	石廊崎	山口・四国・九州沿海 暖地—琉球
<i>Myrica rubra</i> (ヤマモモ)	-10	-10	-8	〃	房総半島以西—台湾・ 中国南部・東南アジア
<i>Prunus zippeliana</i> (バクチノキ)	-7	-7	-7	石廊崎・鹿児島	房総半島以西—台湾
<i>Schefflera octophylla</i> (フカノキ)	×	-3	-3	沖縄島	九州南端部—台湾・中 国南部・東南アジア
<i>S. arboricola</i> (ヤドリギフカノキ)	×	-3	-3	屋久島・鹿児島	〃
<i>Syzygium buxifolium</i> (アデク)	-3	-5	-5	沖縄島	〃
<i>S. jambos</i> (フトモモ)	×	-3	-3	〃	〃
<i>Turpinia ternata</i> (ショウベンノキ)	-5	-5	-7	鹿児島	四国・九州・琉球・台 湾

×: -3°Cの凍結にも耐えない



第3図 照葉樹の分布北限

1. ホソバタブ, 2. ウバメガシ, 3. カナメモチ, 4. ヤブニッケイ, 5. イチイガン, 6. サカキ, 7. モッコク, 8. クスノキ, 9. ツクバネガン, 10. アラカン, 11. ユズリハ, 12. シイノキ, 13. ネズミモチ, 14. ウラジロガン, 15. シロダモ, 16. シラカン, 17. アカガン, 18. タブノキ, 19. モチノキ, 20. ヒサカキ, 21. シキミ, 22. ヤブツバキ  
分布北限は倉田<sup>18-21)</sup>及び堀川<sup>22,23)</sup>による



第4図 日本における最低極温の分布

全国で1555カ所の測点において30年間に記録された最低温度を5°Cごとの等温線で結んだものである。中央気象台編集雪の天気図<sup>35)</sup>にもとづく

### 3. 照葉樹の耐凍性

常緑のカシ、シイ、クスノキ科やモクセイ科の植物を主とする照葉樹林はヒマラヤの南斜面<sup>37,38)</sup>から中国の中・南部<sup>25)</sup>をへて朝鮮半島の南端部<sup>25,32)</sup>及びわが国の主として関東地方以西西南の暖地に生育している(第1図)。第3図は照葉樹の分布の北限を示す。茨城県では最寒月の平均気温2°C(最低極温約-15°C, 第4図)を境として照葉樹林と落葉樹林帯に分けられる。わが国及び朝鮮半島南端部に生育する照葉樹の耐凍性を第4, 5表に示す。これらの耐凍性は-8~-17°Cの範囲にある。タブノキを除き分布が北や高地に及んでいるものほど耐凍性が高い傾向がみられる。タブノキは太平洋岸の自生北限地に近い岩手県船越のものも、韓国の辺山のものも-10~-12°Cの凍結にしか耐えなかった。日本海沿岸の秋田沿岸の象潟や青森県岩崎(未発表)のものもほぼ同程度の耐凍性を示した。このようにタブノキは耐凍性が低いわりには北まで分布している。これは分布の北の方では暖流が岸まで近よっている特殊な沿海暖地でのみ自生するためと考えられる。シャクナゲを除く常緑広葉樹のなかでは、アセビの耐凍性をもっとも高く-22~-25°Cの凍結に耐えた(第5表)。

第6表に沖縄島に自生する照葉樹の耐凍性を示す。これらの植物は本州のものに比べると耐凍性は低い、いずれも凍結に耐えた。これらの植物は長年月、亜熱帯気候のもとで生育しているが、この程度の耐凍性を保持している。なお、これらの沖縄の照葉樹は1月上~中旬頃まで生育を休止していた。

ヤブツバキは照葉樹のなかでは、もっとも北まで分布(青森県夏泊半島)し、耐凍性をもっ

第4表 日本及び朝鮮半島南端部の照葉樹の耐凍性(1)

種名	耐凍性(°C)			採集地	分布
	葉	芽	枝・茎		
<i>Cinnamomum camphora</i> (クスノキ)	-10	-8	-8	浜松フラワーセンター	関東以西暖地—台湾・中国南部
〃	-8	-8	-8	林試(東京)	
〃	-10	-10	-10	水戸	
<i>C. japonicum</i> (ヤブニツケイ)	-10	-10	-10	鹿島(茨城)	能登半島及び関東以西の暖地—琉球・台湾
<i>Neolitsea sericea</i> (シロダモ)	-8	-8(-10)*	-10	林試(東京)	関東以西暖地—台湾・中国南部
〃	-10	-8	-10	筑波山(450 m)	
〃	-10	-8(10)*	-15	麗水(韓国)	
<i>Machilus japonica</i> (ホソバタブ)	-10	-10	-10(-12)	大阪市大(今市)	近畿以西・琉球
〃	-12	-10	-10(-15)	麗水(韓国)	
<i>M. thunbergii</i> (タブノキ)	-10	-8	-10	鹿島(茨城)	岩手及び青森県南部沿海以南の暖地—台湾・中国南部
〃	-12 <sub>4</sub>	-10 <sub>4</sub>	-10	〃	
〃	-12	-10	-10	船越(岩手)	
〃	-12	-10	-10	象潟(秋田)	
〃	-12	-10	-12	辺山(韓国)	
〃	-15 <sub>4</sub>	-12 <sub>4</sub>	-15 <sub>4</sub>	〃	
<i>Pasania edulis</i> (マテバシイ)	-10	-12	-12	鹿島	関東以西—中国南部
〃	-10	-12	-15	京大(上賀茂試験地)	
<i>Castanopsis cuspidata</i> (ツブラジイ)	-15	-13	-15	麗水(韓国)	関東以西・四国・九州
<i>C. cuspidata</i> var. <i>sieboldii</i> (スダジイ)	-12	-12	-12	鹿島	福島及び新潟県以西の暖地—琉球列島
〃	-13	-13	-13	筑波山(580 m)	
<i>Ligustrum japonicum</i> (ネズミモチ)	-15	-15	-15	いわき(福島)	宮城県沿海以南の暖地—台湾
〃	-17	-17	-17	麗水(韓国)	
<i>Osmanthus ilicifolius</i> (ヒイラギ)	-15	-17	-17	筑波山(700 m)	関東以西の暖地
<i>Ilex integra</i> (モチノキ)	-15	-15	-15	林試(東京)	山形県飛鳥及び岩手県沿海以南の暖地—琉球列島
〃	-15	-15	-15	石巻	
〃	-17	-15	-15	麗水(韓国)	
<i>Cleyera japonica</i> (サカキ)	-17	-15	-15	筑波山(580 m)	富山及び茨城県以西の沿海暖地—台湾・中国南部
〃	-15	-15	-15	東京	
〃	-12	-12	-12	屋久島(300 m)	
<i>Ternstroemia japonica</i> (モッコク)	-17	-17	-17	岩手	房総半島以西の沿海暖地—台湾・中国南部

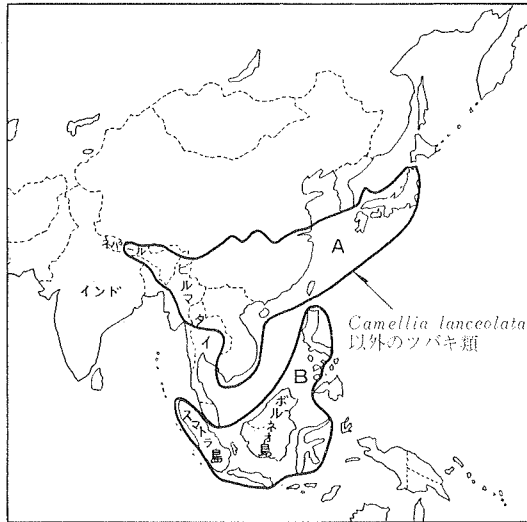
\* カッコ内は側芽または腋芽の耐凍性 -12<sub>4</sub>: -12°Cに4時間凍結したことを示す

第5表 日本及び朝鮮半島南端部の照葉樹の耐凍性(2)

種 名	耐 凍 性 (°C)			採 集 地	分 布
	葉	芽	枝・芽		
<i>Quercus salicina</i> (ウラジロガシ)	-15	-15	-15	筑波山 (680 m)	宮城及び新潟県以南の暖地—台湾
〃	-10	-10	-10	屋久島 (1,000 m)	
<i>Q. phillyraeoides</i> (ウバメガシ)	-13	-13	-13	石 廊 崎	三浦及び伊豆半島以西の沿海暖地—琉球・中国
〃	-15	-15	-15	那珂 (茨城)	
〃	-17	-17	-17	光州 (韓国)	
<i>Q. myrsinaefolia</i> (シラカシ)	-15	-15	-15	筑波山 (550 m)	仙台市・石川県以南の暖地—台湾・中国南部
〃	-18	-18	-18	光州 (韓国)	
〃	-18	-18	-18	全州 (〃)	
<i>Q. glauca</i> (アラカシ)	-15	-15	-15	いわき (福島)	福島県以南西の沿海暖地—台湾・中国南部
〃	-15	-13	-13	鳥栖 (茨城)	
<i>Q. acuta</i> (アカガシ)	-15	-15	-15	い わ き	茨城・富山県以南の暖地—台湾・中国南部
〃	-15	-17	-17	筑波山 (840 m)	
〃	-10	-10	-10	屋久島 (600 m)	
<i>Q. gilva</i> (イチイガシ)	-10	-10	-12	京 大 (上賀茂試験地)	関東以西の沿海暖地—台湾・中国南部
〃	- 8	- 8	-13	林試 (浅川)	
〃	- 8	- 8	-13	林試 (東京)	
<i>Q. sessiliflora</i> (ツクバネガシ)	-15	-15	-15	〃 (〃)	福島県以南西の暖地
<i>Eurya japonica</i> (ヒサカキ)	-15	-15	-17	筑波山 (840 m)	愛知・福井県以西の暖地—台湾・中国南部
〃	-15	-15	-15	石 巻	
<i>Illicium religiosum</i> (シキミ)	-20	-20	-18	筑波山 (840 m)	関東以西・台湾・中国南部
<i>Photinia glabra</i> (カナメモチ)	-12	-10	-10	京 大 (上賀茂試験地)	愛知県以西の沿海暖地—中国南部
<i>Pieris japonica</i> (アセビ)	-22~-25	-22~-25	-25	北大植物園	本州・四国・九州
<i>Daphniphyllum macropodum</i> (ユズリハ)	-20	-20	-20	筑波山 (550 m)	福島県以南西の沿海暖地—中国南部

第6表 沖縄島に自生する照葉樹の耐凍性(琉球列島固有種を除く)

種 名	枝 の 耐 凍 性 (°C)				採 集 地
	葉	芽	観皮組織	木部	
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>sieboldii</i> (スダジイ)	- 8	- 8	- 8	- 8	沖 縄 島
<i>Distylium racemosum</i> (イスノキ)	- 7	- 7	- 7	- 7	〃
<i>Ligustrum japonicum</i> (ネズミモチ)	-10	-10	-10	-10	〃
<i>Machilus thunbergii</i> (タブノキ)	-10	- 5	- 5	- 7	〃
<i>Myrica rubra</i> (ヤマモモ)	- 7	- 7	- 7	- 7	〃
<i>Neolitsea aciculata</i> (イヌガシ)	- 7	- 7	- 7	- 7	〃
<i>Viburnum odoratissimum</i> (サンゴジュ)	- 7	-10	-10	- 7	〃



第5図 ツバキ属の分布地域

- A. *Camellia lanceolata* 以外のツバキの分布地域  
 B. *C. lanceolata* の分布地域 (塚本<sup>39)</sup>による)

第7表 ツバキの耐凍性

(16時間凍結)

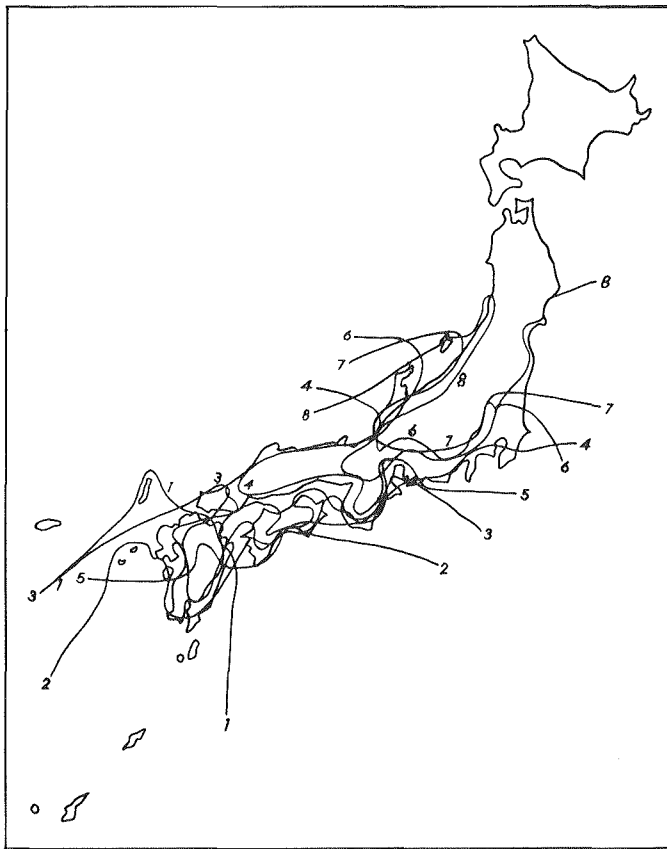
種名	耐凍性 (°C)				採集地	原生地
	葉	芽	花芽	枝又は茎		
<i>Camellia japonica</i> (ヤブツハギ)	-15	-15	-15	-15	有用植物園(石廊崎)	日本
〃	-15	-15	-15	-15	鹿児島・新潟	〃
〃	-18	-18	-15**	-20	宮古	〃
〃	-18~-20	-18	-15**	-20	筑波山 (850 m)	〃
〃	-18~-20	-18	-15**	-20	夏泊半島 (青森)	〃
<i>C. japonica</i> subsp. <i>rusticana</i> (ユキツバキ)	-15	-15	-13	-15	新潟	〃
<i>C. japonica</i> var. <i>macrocarpa</i> (ヤクシマツバキ)	-17	-15	—	-20	屋久島 (1400 m)	〃
〃	-13	-13	—	-13	石廊崎 (竹下植物園)	〃
<i>C. japonica</i> var. <i>hozanensis</i> (タイワンヤマツバキ)	-13	-13	—	-13	〃	〃
<i>C. wabiske</i> (ワビスケ)	-15	-15	-15	-17	有用植物園	〃
〃 (紅ワビスケ)	-15	-15	-15	-15	〃	〃
<i>C. sasanqua</i> (サザンカ)	-15	-12	-7	-15	屋久島 (1100 m)	〃
〃 (昭和の栄)	-13	-10	-7*	-13	有用植物園	〃
〃 (唐衣)	-13	-13	-5*	-13	〃	〃
<i>C. vernalis</i> (梅ヶ香)	-10	-10	-7*	-13	〃	〃
<i>C. reticulata</i> "William Hertrich"	-10	-10	-5*	-10	東京農工大	中国 (雲南 1600~2600m)
<i>C. reticulata</i> "Wild form"	-10	-10	—	-10	〃	〃
<i>C. reticulata</i>	-10	-10	-5*	-10	大船植物園	〃
<i>C. saluensis</i>	-8	-10	—	-10	〃	(ビルマ)
<i>C. assimilis</i> (ユカリツバキ)	-8	-7	-5*	-8	東京農工大	(香港)

\* この温度までの凍結に耐えない。\*\* -17°C, 4時間の凍結に耐えた。*C. vernalis* (梅ヶ香) はヤブツバキとサザンカとの交雑種である

とも高い(第7表)。第5図に東亜におけるツバキ類の分布を示す。宮古、夏泊半島、筑波山山頂に生育しているヤブツバキは茨城県の鹿島や石廊崎のものより耐凍性が高かった。サザンカはツバキと違い、その分布が四国・九州・屋久島・琉球に限られる<sup>39)</sup>。石廊崎に生育しているヤブツバキとサザンカの耐凍性を比較してみると、葉、芽、枝の耐凍性にはほとんど差が認められなかった(第7表)。しかし、花芽の耐凍性には著しい差が見られた。サザンカの園芸品種である昭和の榮、唐衣及びヤブツバキとサザンカの交雑種<sup>39)</sup>である梅ヶ香のいずれも花芽の耐凍性がヤブツバキよりかなり低かった。中国の中、南部に自生するトウツバキ *Camellia reticulata* も花芽を除けば $-10^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐え、ビルマのサルウィン川上流に自生しているサルウィンツバキも $-8\sim-10^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えた。このように実験に使用したツバキ類はいずれも $-8\sim-18^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えた。また花芽の耐凍性は種により、また、同一種内でも耐凍性にかなりの差が見られ、一般に寒冷なところのものほど耐凍性が高まる傾向がみられた。

#### 4. 暖地性落葉樹の耐凍性

中国南部・台湾から日本の暖地まで北上している落葉樹の分布の北限を第6図に示す。こ



第6図 暖地性落葉樹の分布北限

1. ボロボロノキ, 2. フヨウ, 3. カンコノキ, 4. センダン, 5. ハゼノキ,  
6. ムクロジ, 7. ムクノキ, 8. アカメガスラ  
分布北限は倉田<sup>18~21)</sup>及び堀川<sup>22~23)</sup>による

第8表 暖地性落葉広葉樹の耐凍性

種名	枝の耐凍性(°C)		採集地	分布
	芽	韌皮組織部		
<i>Hibiscus mutabilis</i> (フヨウ)	-5	-5	大阪市大(今市)	四国・九州の沿海暖地—台湾・中国南部
<i>H. hamabo</i> (ハマボウ)	-5	-5	有用植物園	房総半島以西の沿海暖地—台湾・琉球列島
<i>Glochidion obovatum</i> (カンコノキ)	-7	-7	鹿児島	渥美半島以西の沿海暖地—琉球
<i>Schoepfia jasminodora</i> (ボロボロノキ)	-7	-10	〃	九州—琉球・中国南部
<i>Melia azedarach</i> var. <i>subtripinnata</i> (センダン)	-10	-10	水戸	伊豆半島以西の沿海暖地—琉球列島・中国南部
〃	-8	-8	林試(浅川)	
<i>Platycarya strobilacea</i> (ノグルミ)	-15	-10	大阪市大(今市)	西日本—台湾・中国南部
<i>Rhus succedanea</i> (ハゼノキ)	-12	-15	屋久島(300 m)	関東南部以西の暖地—沖縄・台湾
<i>Sapindus mukurossi</i> (ムクロジ)	-10	-10	名古屋	関東地方以西の暖地—台湾・中国南部
<i>Firmiana simplex</i> (アオギリ)	-15	-15	林試(東京)	四国・九州南部—台湾・中国南部
<i>Aphananthe aspera</i> (ムクノキ)	-15	-17	名古屋	佐渡ヶ島・富山県及び関東地方以西の暖地—台湾中国南部

これらの分布域や耐凍性は、いずれも照葉樹やその他の暖地性の常緑広葉樹とはほぼ同じで(第6表)、温帯性落葉樹とは著しく異なる。

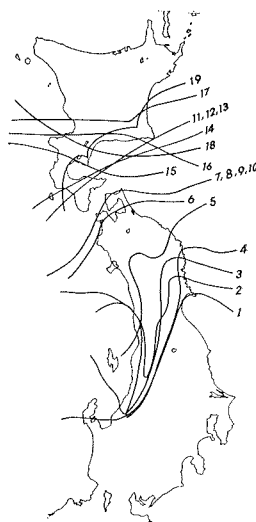
5. 日高・石狩低地帯以南に北限を有する温帯性

落葉樹の耐凍性

北海道南部から本州・四国・九州のブナ帯を中心に分布する温帯性落葉樹の分布の北限を第7図に示す。この温帯落葉樹林には日本固有のものが多く、中国北部及び朝鮮半島にわたって広く分布するシデ類、アベマキ、コナラ、クヌギ、ナラガシワ、イロハモミジなどが生育している。温帯性落葉樹の耐凍性は-20~-40°Cで、大部分のものが-25~-30°Cの凍結に耐える(第9, 10表)。これらの耐凍性は暖地性樹種と比べるとかなり高いが、あとで述べる東亜の北方系冷温帯落葉樹と比較するとかなり低く、とくに韌皮組織と芽の耐凍性が低い。ただし、サワグルミ、マンサク、トチノキはそれらの分布の北限が道南地方にあるにもかかわらず、耐凍性はかなり高い。

6. 北海道内陸部に北限を有する落葉樹の耐凍性

約-30°Cまで冷込む北海道内陸部や樺太にまで分布している落葉樹の耐凍性(第11表)は、日高・石狩低地帯を分布の北限とする樹種と比べると、耐凍性は著しく異なる。す



第7図 日高、石狩低地帯以南に北限を有する温帯性落葉樹の分布北限

1. ウリカエデ, 2. エノキ, 3. クヌギ, 4. チドリノキ, 5. ウリハダカエデ, 6. ネムノキ, 7. エゴノキ, 8. レンゲツツジ, 9. ケヤキ, 10. フジ, 11. リョウブ, 12. サワグルミ, 13. ウツギ, 14. ウワミズザクラ, 15. ブナ, 16. クリ, 17. コナラ, 18. トチノキ, 19. アカシデ
- 分布北限は倉田<sup>18-21)</sup>及び堀川<sup>22-23)</sup>による

第9表 日高・石狩低地帯以南に北限を有する温帯性落葉樹の耐凍性(1)

種 名	枝の耐凍性(°C)			採 集 地	分 布
	芽	韌皮組織	木部		
<i>Acer crataegifolium</i> (ウリカエデ)	-30	-40	-25	大子(茨城)	福島及び富山県以西の本 州・四国・九州
〃	-30(FB*-25)	-50	-30	北大植物園	
<i>A. rufinerve</i> (ウリハダカエデ)	-30	-30	-25	大 子	本州・四国・九州
〃	-30	-40*	-25	盛 岡	
<i>A. carpiniifolium</i> (チドリノキ)	-25	-50	-25	三次(広島県)	本州・四国・九州
<i>A. palmatum</i> (イロハモミジ)	-30(FB*-20)	-30	-30	八溝山	福島県・関東地方以西の 西日本・九州・朝鮮半島
<i>A. palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> (ヤマモミジ)	-25	-30	-30	三 次	〃
〃	-25	-40	-25	盛 岡	
〃	-30(FB*-25)	-30	-30	八溝山	
<i>Alnus firma</i> (ヤシヤブシ)	-30	-30	-25	〃	福島県・北関東以西・九 州(太平洋側)
<i>Aesculus turbinata</i> (トチノキ)	-40	-50	-30	北大植物園	道東地方一九州 (東北地方に多い)
〃	-40	-40	-40	東大演習林(山部)	
<i>Castanea crenata</i> (シバクリ)	-27	-40	-27	函 館	日高・石狩低地帯以南・ 本州・四国・九州
〃	-30	-40	-30	三 次	
〃	-30	-30	-25	八ヶ岳	
<i>Celtis jessoensis</i> (エゾエノキ)	-27	-30	-30	北大植物園	石狩低地帯以南・四国・ 九州・朝鮮半島
〃	-25	-25	-25	林試(東京)	
<i>C. sinensis</i> var. <i>japonica</i> (エノキ)	-20	-25	-25	〃	青森・宮城県以西南一四 国・九州・朝鮮半島・中国
〃	-17	-17	-17	鹿島(茨城)	
<i>Clethra barbinervis</i> (リュウブ)	-25	-25	-25	八溝山	道南・本州・四国・九州・ 朝鮮半島
<i>Carpinus tschonoskii</i> (イヌシデ)	-25	-25	-25	大 子	岩手県沿海・関東地方及 び北陸地方以西・九州・ 朝鮮半島・中国
〃	-20	-20	-20	八溝山	
〃	-15	-15	-15	三 次	
〃	-15	-20	-20	ソール(林試)	
<i>Carpinus japonica</i> (クマシデ)	-20	-25	-25	大 子	本州・四国・九州
〃	-25	-25	-25	八溝山	
〃	-30	-30	-30	三 次	
<i>C. laxiflora</i> (アカシデ)	-25	-30	-25	大 子	十勝以西の太平洋岸・本 州・九州・朝鮮半島
〃	-30	-30	-30	八溝山	
〃	-30	-30	-30	三 次	
〃	-30	-30	-30	ソール	

\* FB: 花芽

第10表 日高・石狩低地帯以南に北限を有する温帯性落葉樹の耐凍性(2)

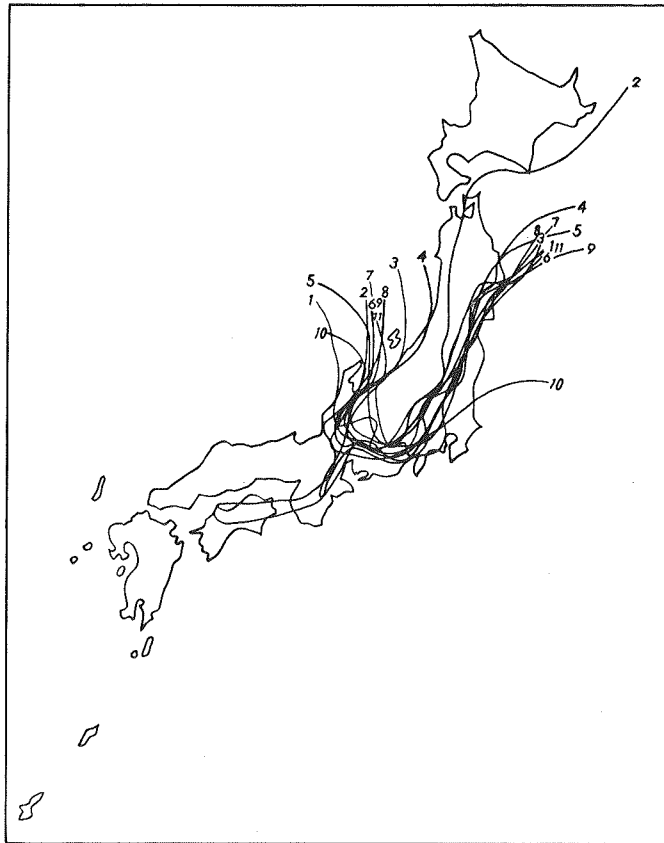
種名	枝の耐凍性(°C)			採集地	分布
	芽	韌皮組織	木部		
<i>Carpinus cordata</i> (サワシバ)	-30	-30	-30	大子	北海道・本州・四国・九州・朝鮮半島・四国・沿海州
〃	-30	-50	-30	三次	
〃	-40	-30	-30	山部	
〃	-30	-30	-30	ソール	
<i>Carylus heterophylla</i> var. <i>thunbergii</i> (ハシバミ)	-30	-30	-30	八溝山	北海道南部・本州・四国・九州
〃	-40	-40	-30	盛岡	
<i>Fagus crenata</i> (ブナ)	-25	-25	-25	八溝山	道南・本州・四国・九州
〃	-27	-27	-27	筑波山頂	
〃	-30	-30	-30	三次(800 m)	
〃	-27	-30	-27	函館	
〃	-27	-27	-27	北大植物園	
<i>F. japonica</i> (イヌブナ)	-27	-27	-27	筑波山	岩手県以西南の表日本一四国・九州
〃	-30	-30	-30	盛岡	
<i>Hamamelis japonica</i> (マンサク)	-40(FB-30)*	-60	-30	八溝山	北海道・本州・四国・九州
〃	-35(FB-30)	-60	-30	北大植物園	
<i>Lindera obtusiloba</i> (ダンコウバイ)	-17(FB-12)	-20	-20	三次	関東地方以西・四国・九州・中国
<i>L. umbellata</i> (クロモジ)	-20(FB-15)	-15	-15	北大植物園	函館以南・本州・四国・九州・中国
〃	-15	-15	-15	三次	
<i>Pterocarya rhoifolia</i> (サワグルミ)	-70	-70	-70	北大植物園	函館以南・本州・四国・九州
<i>Quercus aliena</i> (ナラガシワ)	-25	-30	-30	盛岡	秋田県以西南一西日本・朝鮮半島・中国
〃	-30(FB-25)	-30	-30	三次	
<i>Q. acutissima</i> (クヌギ)	-25(-30)**	-30	-27	盛岡	岩手・秋田両県以西南一西日本・朝鮮半島・中国
〃	-30	-40	-25	三次	
<i>Q. serrata</i> (コナラ)	-25	-25	-25	三次	日高・石狩低地帯以南一西日本・朝鮮半島・中国
〃	-25	-25	-25	八溝山	
<i>Stewartia pseudocamellia</i> (ナツツバキ)	-25	-25	-25	北大植物園	本州・四国・九州
<i>Styrax japonica</i> (エゴノキ)	-27	-30	-30	盛岡	青森県以南の本州・朝鮮半島・中国
〃	-30	-30	-30	八溝山	
<i>Zelkova serrata</i> (ケヤキ)	-30	-30	-27	盛岡	青森県以南一西日本・朝鮮半島・中国
〃	-30	-30	-27	函館	
〃	-30	-50	-30	ソール	

\* FB: 花芽 \*\* 腋芽の耐凍性

第11表 北海道内陸部にまで分布する温帯性落葉樹の耐凍性

種 名	耐 凍 性 (°C)		木 部	採 集 地	分 布
	芽	靱皮組織			
<i>Acer japonica</i> (ハウチワカエデ)	-30(-70)**	-60	-30	三 次	北海道—中国地方
〃	-30(-70)**	-60	-30	北大植物園	〃
<i>Betula maximowiczii</i> (ウダイカンバ)	-70	-70	-40	中 川	北海道—中部地方
<i>Cercidiphyllum japonica</i> (ラッカ)	-70	-70	-40	〃	北海道・本州・九州・中国
<i>Fraxinus lanuginose</i> (アオダモ)	-40(-60)**	-70	-40	山 部	北海道・本州・九州
<i>Magnolia obovata</i> (ホオノキ)	-50(FB-30)	-70	-30	中 川	〃
<i>Tilia japonica</i> (シナノキ)	-70	-70	-35	山 部	北海道・本州・九州・中国
<i>T. maximowicziana</i> (オオバボダイジュ)	-70	-70	-35	〃	北海道・本州 (北中部)
<i>Prunus sargentii</i> (エゾヤマザクラ)*	-30(-70)** (FB-30)	-70	-35	中 川	〃
<i>Quercus crispata</i> (ミズナラ)*	-35(-50)**	-70	-35	山 部	北海道・本州・九州
<i>Salix sachalinensis</i> (オノエヤナギ)*	-70	-70	-70	札 幌	〃
<i>Sorbus commixta</i> (ナナカマド)*	-70	-70	-35	中 川	〃

\* 樺太にも分布する樹種    \*\* 腋芽または側芽の耐凍性



第8図 北方系落葉広葉樹(A群)の分布の南限

1. ドロノキ, 2. キバナシヤクナゲ, 3. ヤチダモ, 4. マルバシモツケ, 5. シュウリザクラ, 6. ミネカエデ, 7. ミヤママタタビ, 8. ミヤマハンノキ, 9. シラカンバ, 10. オガラバナ, 11. ダケカンバ  
分布南限は倉田<sup>18-21)</sup>及び堀川<sup>22-23)</sup>による

なわち、前者では芽及び韌皮組織が $-70^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えるし、また側芽や腋芽の耐凍性が高いのが特徴である。

### 7. 北方系落葉樹の耐凍性

中国東北区、ソ連のウスリー、アムール及び沿海地区、朝鮮半島(北部)、北海道、樺太に共通して広く分布する落葉広葉樹を北方系落葉樹とよぶことにする。これらの北方系落葉樹はわが国における分布域によって2群(A, B)にわけられる。第1群(A)は中部地方内陸部に分布の南限を有し(第8図)、第2群(B)は南限が九州にまで及ぶ広い分布域をもつ樹種で、イタヤカエデ、ハリギリ、ヒロハノキハダ、ハルニレなどが属する。このB群の分布は中国大陸

第12表 日本に自生する北方系落葉広葉樹の耐凍性

種名	枝の耐凍性( $^{\circ}\text{C}$ )			採集地	分布
	芽	韌皮組織	木部		
<i>Acer mono</i> (イタヤカエデ)	$-30\sim$ $-40(-60)^*$	$-70$	$-35$	山部 (東大演習林)	北海道・樺太・沿海州・中国東北区・朝鮮半島
<i>Alnus hirsuta</i> (ケヤマハンノキ)	$-70$	$-70$	$-35$	〃	〃***
<i>A. maximowiczii</i> (ミヤマハンノキ)	$-70$	$-70$	$-35$	北大植物園	〃**
<i>Betula ermani</i> (ダケカンバ)	$-70$	$-70$	$-70$	山部	〃**
<i>B. davurica</i> (ヤエガワカンバ)	$-70$	$-70$	$-70$	〃	〃**
<i>B. platyphylla</i> var. <i>japonica</i> (シラカンバ)	$-70$	$-70$	$-70$	〃	〃**
<i>Cornus controversa</i> (ミズキ)	$-70$	$-70$	$-40$	〃	〃***
<i>Corylus heterophylla</i> (オオハシバミ)	$-70(\text{♀}-70)$	$-70$	$-40$	〃	〃**
<i>C. sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i> (オオツノハシバミ)	$-70$	$-70$	$-40$	〃	〃**
<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> (ヤチダモ)	$-50(\text{FB}-35)$	$-70$	$-40$	〃	〃**
<i>Kalopanax septemlobus</i> (ハリギリ)	$-70$	$-70$	$-35$	〃	〃***
<i>Maackia amurensis</i> (イヌエンジュ)	$-50(-70)^*$	$-70$	$-70$	〃	〃**
<i>Populus maximowiczii</i> (ドロノキ)	$-70$	$-70$	$-70$	〃	〃**
<i>Prunus padus</i> (エゾノウワミズザクラ)	$-70$	$-70$	$-35$	〃	〃**
<i>Sorbus alnifolia</i> (アズキナシ)	$-70$	$-70$	$-35$	中川	〃**
<i>Viburnum sargentii</i> (カンボク)	$-70$	$-70$	$-70$	北大植物園	〃**
<i>Ulmus laciniata</i> (オヒョウ)	$-70$	$-70$	$-40$	山部	〃***
<i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i> (ハルニレ)	$-70$	$-70$	$-35$	〃	〃***
<i>Prunus sargentii</i> (エゾヤマザクラ)	$-40(-70)^*$	$-70$	$-35$	〃	北海道・樺太・朝鮮半島
<i>P. ssiori</i> (シウリザクラ)	$-35(-70)^*$	$-70$	$-35$	〃	〃
<i>Juglans mandshurica</i> subsp. <i>sieboldiana</i> (オニグルミ)	$-50(-70)^*$	$-50(-70)^*$	$-50$	〃	北海道・樺太
<i>Phellodendron amurense</i> var. <i>sachalinense</i> (ヒロハノキハダ)	$-70$	$-70$	$-35$	〃	〃

\* 腋芽の耐凍性

\*\* 本州中部を南限とするもの(A群)、その他は本州・四国・九州・まで分布

\*\*\* 中国の東北区及び北部にまで分布するもの(B群)

でも東北区から北部・中部にわたって広く分布している(第1図)。第12表に北方系落葉樹の耐凍性を示す。韌皮組織は少なくとも $-70^{\circ}\text{C}$ までの凍結に耐えた。また、*Acer*(カエデ), *Fraxinus*(トネリコ), *Prunus*(サクラ), *Quercus*(ナラ)各属の樹種の頂芽、側芽は $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えないが、腋芽が $-50\sim-70^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐え、頂芽や側芽に代って伸長してくる。これは北方系冷温帯落葉樹のきわだった特徴である。ソール及びウラジオストックで採集した北方系落葉樹の耐凍性を調べたが、北海道のものとはほぼ同じ値を示した(第13表)。

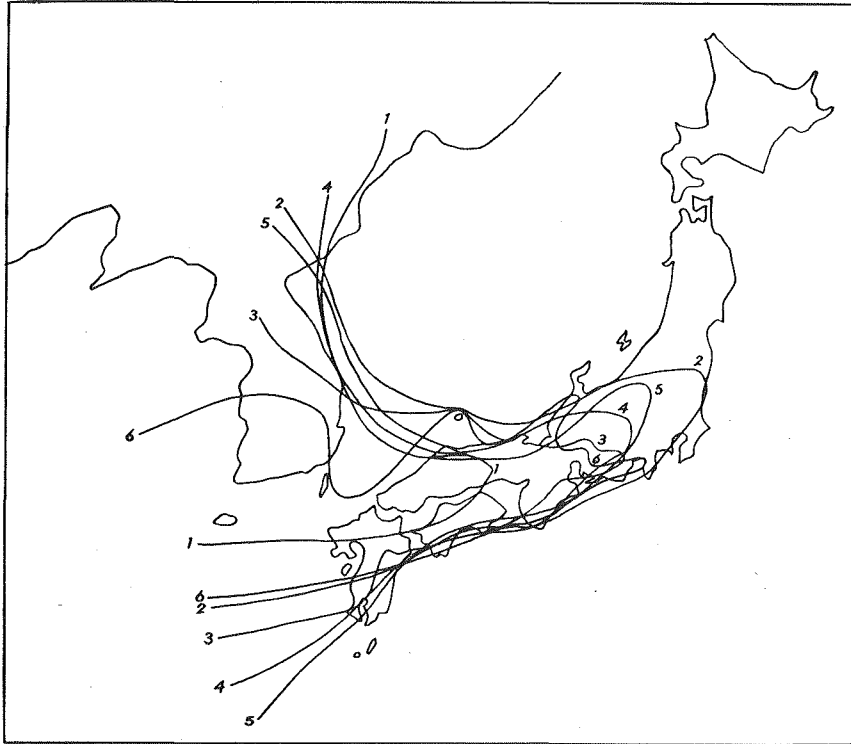
第13表 沿海州・ウスリー・中国東北区及び朝鮮半島北部の  
北方系落葉広葉樹の耐凍性

種 名	枝の耐凍性 ( $^{\circ}\text{C}$ )			採 集 地	分 布
	芽	韌皮組織	木部		
<i>Acer barbinerve</i> *	-60	-70	-35	ソール	中国東北区・ウスリー・沿海州・朝鮮半島
<i>A. mandshuricum</i>	-30(-50)**	-70	-40	〃	中国東北区・ウスリー・朝鮮半島
<i>A. mono</i> *	-30(-50)**	-70	-30	ウラジオストック	中国東北区及び北部・沿海州・朝鮮半島
<i>A. tegmentosum</i>	-40(-50)**	-70	-30	ソール	中国東北区・ウスリー・沿海州・朝鮮半島
<i>A. triflorum</i>	-30(-50)**	-70	-40	〃	中国東北区・朝鮮半島
<i>Alnus hirsuta</i>	-70	-70	-35	〃	中国東北区・ウスリー・沿海州・朝鮮半島
<i>Betula ermani</i> *	-70	-70	-70	ウラジオストック	〃
<i>B. davurica</i> *	-70	-70	-70	〃	〃
<i>B. costata</i>	-70	-70	-70	ソール	〃
<i>B. platyphylla</i>	-70	-70	-70	〃	〃
<i>B. schmidtii</i> *	-70	-70	-70	〃	〃
<i>Fraxinus mandshurica</i> *	-40(-70)**	-70	-50	ウラジオストック	〃
<i>Juglans mandshurica</i> *	-60	-70	-40	〃	〃
<i>Maackia amurensis</i> *	-70(FB-70)	-70	-50	ソール	〃
<i>Phellodendron amurense</i> *	-70	-70	-40	ウラジオストック	〃
<i>Populus maximowiczii</i> *	-70	-70	-70	〃	〃
<i>Quercus mongolia</i> *	-50(-70)**	-70	-70	〃	中国東北区及び北部・ウスリー・沿海州・朝鮮半島
<i>Tilia amurensis</i>	-70	-70	-70	ソール	中国東北区・ウスリー・沿海州
<i>T. mandshurica</i>	-70	-70	-70	〃	中国東北区・ウスリー・沿海州・朝鮮半島
<i>Ulmus pumila</i>	-70	-70	-40	〃	〃
<i>U. laciniata</i> *	-70	-70	-40	ウラジオストック	中国東北区及び北部・ウスリー・沿海州・朝鮮半島

\* 北海道にも分布    \*\* 腋芽の耐凍性

8. 日本における満鮮系木本植物の耐凍性

中国東北区及び朝鮮半島に分布する北方系落葉樹でありながら、わが国での分布域がおもに中部地方以西の山地に限られるものがある(第9図)。いわゆる西方または満鮮植物群で西方からわが国に移ってきたものである。これらの原自生地が中国東北区のものでは、それらの耐凍性が北方系のものとはほぼ等しいが、原自生地が中国の北部や中部のもの耐凍性はかなり低い(第14表)。



第9図 わが国における満鮮系樹種の分布

1. カラゲンカイツツジ, 2. ダンコウバイ, 3. アキニレ,  
4. オオハシバミ, 5. オオヤマレンゲ, 6. ノグルミ  
分布は倉田<sup>18-21)</sup>及び堀川<sup>22-23)</sup>による

第14表 日本における満鮮系木本植物の耐凍性

種名	枝の耐凍性(°C)				採集地	分布
	芽	花芽	韌皮組織	木部		
<i>Ulmus parvifolia</i> (アキニレ)	-70	—	-70	-30	三 次 (広島県)	本州中部以西の西日本・朝鮮半島・中国東北区及び中部・北部
<i>Magnolia sieboldii</i> (オオヤマレンゲ)	-70	—	-70	-30	〃	本州中部以西の西日本の高地・朝鮮半島
<i>Lonicera praeflorens</i> (ハヤサキヒョウタンボク)	-70	-70	-70	-70	ソール 林 試	中部地方山地・中国東北区・朝鮮半島
<i>Rhododendron mucronulatum</i> (カラゲンカイツツジ)	-40	-30	-40	-40	〃	中国地方以西の西日本・中国東北区・朝鮮半島
<i>Corylus heterophylla</i> (オオハシバミ)	-30	-30	-40	-30	〃	中部地方以西の西日本・朝鮮半島・中国東北区

9. サクラ類の耐凍性

亜熱帯，温帯，亜寒帯の異なる気候に自生するサクラの耐凍性を調べてみた。琉球に自生するヒカンサクラ<sup>39)</sup>の花芽は-8°Cの凍結にしか耐えないのに，オオシマサクラとエゾヒガン

第15表 サクラ類の耐凍性

種 名	耐 凍 性 (°C)				採 集 地	分 布
	芽	花芽	枝 皮 組 織	木 部		
<i>Prunus campanulata</i> (ヒカンサクラ)	-15	-8	-20	-20	大船フラワ ーセンター	琉球・台湾・中国 南部
<i>P. yedoensis</i> (ソメイヨシノ)	-25	-20	-30	-25	那珂(茨城)	
〃	-25(-30)*	-20	-30	-25	林試(東京)	
<i>P. sargentii</i> subsp. <i>jamasakura</i> (ヤマザクラ)	-25	-20	-40**	-30	北大植物園	関東・中部以西・ 四国・九州
<i>P. sargentii</i> (オオヤマザクラ)	-30(-70)*	-25	-70**	-30	〃	樺太・北海道・本 州(北中部)
〃	-30(-70)*	-30(50%)	-70**	-35	中 川	
<i>P. nipponica</i> var. <i>kurilensis</i> (チシマザクラ)	-30(-70)*	-30	-70**	-30	北大植物園	樺太・千島・北海 道・本州(北中部)
<i>P. ssiiori</i> (シウリザクラ)	-30	-30	-70**	-35	山 部	樺太・中国東北区・ ウスリー・北海道・ 本州(北中部)
<i>P. padus</i> (エゾノウワミズザクラ)	-70**	-40	-70**	-40	〃	北海道・北半球の 亜寒帯全域

\* カッコ内の温度は腋芽の生存最低温度を示す

\*\* すくなくともこの温度までの凍結に耐える

第16表 日本における常緑及び落葉広葉樹の耐凍性と分布との関係

植 物 区 分	耐 凍 性 (°C)				北限近くの 最低気温 (°C)	分 布	代表的植物
	葉	芽	枝 皮 組 織				
マングローブ 及び熱帯・亜 熱帯海浜樹	×	×	×		5~ 0	屋久島・種子島一熱 帯アジア	ヒルギ類
亜熱帯性常緑 広葉樹	-3~- 5	-3~- 5	-3~- 5	-3~- 5		紀州・四国・九州の南 端沿海暖地一熱帯ア ジア	アコウ・ア デク・フカ ノキ
暖地性常緑広 葉樹	-5~- 8	-5~- 8	-5~- 8	-7~- 8		房総半島以西の沿海 暖地一琉球列島・台 湾	バリバリノ キ
照 葉 樹	-7~-17	-7~-17	-7~-17	-10~-15		主として北関東以西 の暖地一琉球列島・ 台湾・中国南部	クスノキ シイノキ ヤブツバキ
暖地性落葉樹	—	-5~-15	-5~-15	-5~-15		関東地方以西の暖地 一琉球列島・台湾	ムクロジ ムクノキ
温帯性落葉樹 (A)	—	-20~-40	-20~-40	-20~-25		日高・石狩低地帯以 南一九州山岳地帯	ブナ・ケヤ キ
冷温帯性落葉 樹 (B)	—	-50~-70	-70	-30以下		中国東北区・沿海州・ 樺太・北海道一本 州(北中部)	ドロノキ ダケカンバ ミズナラ

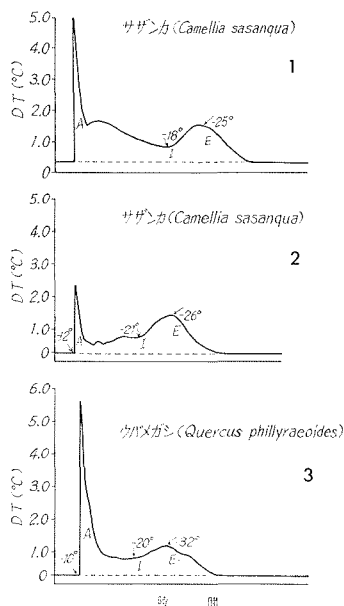
×：凍結に耐えない

の交雑種と考えられているソメイヨシノは $-20^{\circ}\text{C}$ 、北海道内陸部に自生するエゾヤマザクラは $-20\sim-25^{\circ}\text{C}$ 、シウリザクラやチシマザクラは $-30^{\circ}\text{C}$ 、北半球の亜寒帯に広く分布するエゾノウミズザクラは $-40^{\circ}\text{C}$ の凍結にも耐えた(第15表)。また、北海道内陸部に自生するサクラ類は腋芽の耐凍性が高く $-70^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えるものが多かった。また、気候帯のちがいににより韌皮組織にも著しい耐凍性の差が認められた。

以上の結果を第16表に総括して示す。

### 10. 枝の木部の凍結

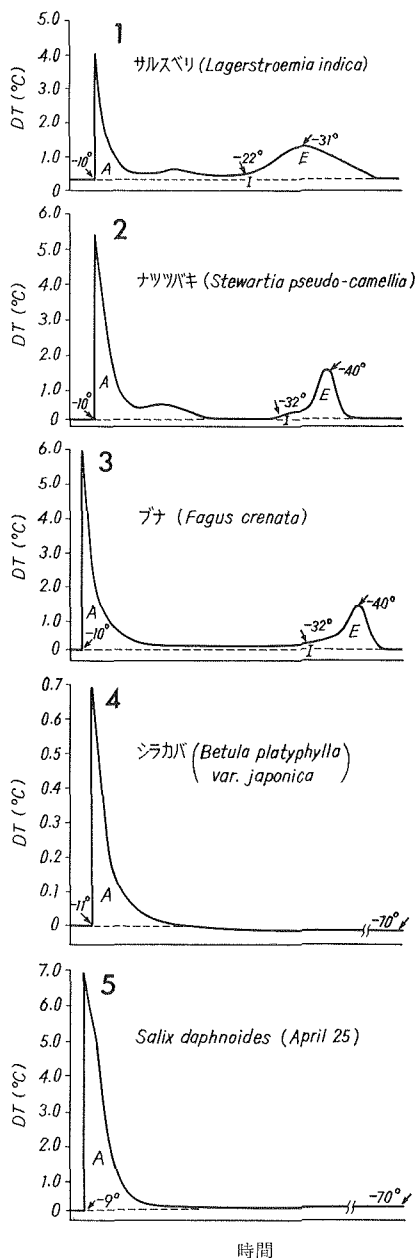
耐凍性の異なる約20種の常緑及び落葉広葉樹の冬の枝について熱分析を行った。第10図にサザンカの枝の小片の熱分析の結果を示す。枝は約 $-10^{\circ}\text{C}$ まで過冷却したのち、韌皮組織につづいて木部が凍結する<sup>45)</sup>。その後約 $-18^{\circ}\text{C}$ で再び熱の放出(E)が認められる(第10図の1)。第10図の2は韌皮組織をとりさった木部だけの熱分析で、Eは木部の凍結による熱の放出で、おそらく木部の放射組織の凍結によるものと考えられる<sup>45,46)</sup>。第



第10図 冬の枝の示差熱分析(1)

A, Eは凍結にともなう熱の放出。枝は $-10^{\circ}\text{C}$ 前後まで過冷却してから凍る。熱の放出Aは韌皮組織や木部の水の凍結を示し、Eは木部のおもに放射組織の凍結を示す。Iは放射組織の凍結開始温度を示す。縦軸のDTは示差熱温度である

1: サザンカの枝の小片, 2: 1の枝の小片から韌皮組織をとりさった木部の小片, 3: ウバメガシの枝



第11図 冬の枝の示差熱分析(2)

A, E, I: 第10図参照。第11図の5は開芽1週間前の耐凍性の低い枝の熱分析である

10 図の 3 はウバメガシの熱分析で、サザンカとほぼ同じ傾向を示している。第 11 図の 1, 2, 3 はサルスベリ、ナツツバキ及びブナの熱分析で、韌皮組織、木部の組織の凍結がほぼ終了したのちに木部の放射組織が凍り始めることを示している。また、第 17 表の結果は、木部の放射組織の害が現われるのは (E) の出現開始温度 (I), すなわち木部放射組織の凍結開始温度にほぼ相当していることを示している。これらの事実から木部の放射組織は韌皮組織が凍ったのちもある温度まで過冷却しており、放射組織の凍結がその組織の死をもたらすものと考えてよい。なお、著者は木部の褐変は放射組織の凍死によるものであることを確認している<sup>62)</sup>。このように木部の放射組織は韌皮組織とちがひ、冬季、過冷却する能力を獲得することにより、氷点下の低温度に耐えているものと考えられる。木の放射組織の過冷却能力は樹種によって異なり、一般に耐凍性の高い樹種ほど低い温度まで過冷却できる。使用した樹種ではリンゴ (ドルゴ)、ナナカマド、ヤマハンノキの放射組織は約  $-40^{\circ}\text{C}$  まで過冷却した。また、枝の耐凍性の変動に対応して、木部放射組織の過冷却能力も変動した (未発表)<sup>65)</sup>。

なお、シラカンバや西シベリアに自生しているヤナギ *Salix daphnoides* の冬の枝は  $-90^{\circ}\text{C}$  まで冷却しても、第 10 図 E に示すような熱の放出は認められなかった。また、このヤナギの枝は春の開芽一週間前の 4 月 26 日には韌皮組織、木部ともに  $-10^{\circ}\text{C}$  の凍結に耐えなかったが、 $-70^{\circ}\text{C}$  まで冷却しても E は現われなかった (第 11 図, 5)。すなわち、これらの木部放射組織は過冷却で低温に耐えているのではないのである。実験に使用した樹種のうちで、冬季に E の現

第 17 表 冬の枝の耐凍性と木部放射組織の凍結開始温度

凍結温度 (2 時間) ( $^{\circ}\text{C}$ )	枝 の 耐 凍 性													
	サザンカ				サルスベリ		ナツツバキ			ブ ナ		シラカバ		
	C*	X*	L*	B*	C	X	C	X	B	C	X	B	C	X
-10 (3 日間)	—	—	—	—**	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
-15	—	—	—	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
-17	—	—	+	+	—	—	·	·	·	·	·	·	·	·
-19	+	+	+	+	—	—	·	·	·	·	·	·	·	·
-25	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·
-28	·	·	·	·	+	+	—	—	—	+	—	—	·	·
-30	·	·	·	·	·	·	—	—	—	+	—	—	·	·
-32	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	—	—	·	·
-34	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	·	·
-36	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	·	·
-70	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	—
木部放射組織*** の凍結開始温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )	-20				-24		-32			-32		—		

サザンカ、サルスベリは水戸市に、ナツツバキ、ブナ、シラカバは北大植園に植栽のものを使用。いずれも厳寒期に採取し充分 hardening してから使用

\* C, X, L, B はそれぞれ韌皮組織、木部、葉、芽を示す

\*\* 被害程度は—(無害), +(中害), ++(激害)であらわした

\*\*\* 第 10, 11 図の I を示す。なお、サザンカは  $-10^{\circ}\text{C}$  に 3 日間,  $-13^{\circ}\text{C}$  に 16 時間凍結してもどの器官、組織にも被害が認められなかった

われなかった樹種はシラカンバの他、シナノキ、ドロノキ、オノエヤナギ、トドマツ、アカエゾなどで、これらは夏にも第10図に示すようなEが現われなかった。それに対してサザンカ、クスノキ、ブナなど冬季にEの現われるものは夏にもそれが現われた。ただしそれが現われる温度は冬よりかなり高かった。

#### IV. 考 察

##### 1. 植栽木及び自然木の分布を制限する要因

暖帯や温帯性の木本植物においては冷温障害はまずおこらない。越冬中の寒害<sup>9)</sup>は1~2カ月以上に及ぶ幹または土壌凍結による乾燥害<sup>10~13)</sup>か凍害<sup>9,40)</sup>によるものが多い。耐凍性の低い熱帯や亜熱帯の植物の冬の枝は $-5^{\circ}\text{C}$ の過冷却状態に数時間おかれても害を受けないが、凍れば1時間以内に死ぬものが多い。第17表に示したように植物は凍結状態で、ある限界以下の温度まで冷やされると比較的短時間に死ぬが、それより高い温度ではかなり長い時間おかれても害を受けない場合が多い。なお、本論文で所定温度に16時間さらしているのは、多量の材料を実験する場合、1晩凍結しておいて朝、融解するのが時間的に便利なためで、16時間ということに特別な意義があるわけではない。本論文ではかなりの樹種について所定温度で4時間及び16時間凍結したのち、被害程度を比較したが、両者に著しい差が認められなかったことから、被害は4時間ですでおきているものと考えてよい。したがって凍害は氷点下の積算温度によってひきおこされるのではなく、ある限界温度以下に冷やされた時、比較的短時間におこるもので<sup>41,63)</sup>、植物が何度まで冷やされたかということが重要な意義をもってくる。本論文では枝の耐凍性を調べたが、成木の枝と幹の耐凍性がほぼ同じであることを著者らはすでに確めている<sup>42)</sup>。

昆虫では冬に $-30^{\circ}\text{C}$ 近くまで過冷却する能力をもつものが少なくないことが知られているが、植物の場合にも組織の一部、たとえばアザレアの花芽の小花 (florets) は $-15\sim-25^{\circ}\text{C}$ まで<sup>43,44)</sup>、多くの温帯性落葉樹の木部の放射組織は $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ まで安定して過冷却しており、これらの水が凍るとそれらの組織が死ぬことが、ミネソタ大学の研究者<sup>45,46)</sup>によって明らかにされた。今後こうした事実がさらに多く見出されるかもしれない。しかし、高等植物の場合には、個体全体が1~2カ月間、 $-10^{\circ}\text{C}$ 以下の温度で過冷却状態を持続することはまずあり得ないものと思う。したがって、植物の場合には細胞外凍結に耐える能力をもたなければ、気温が氷点下にさがる地方では越冬が困難であろう。

アメリカやカナダでは冬の最低温度が植栽木の生育限界をきめる重要な要因と考えられている。そして北アメリカのほぼ全土を約 $5^{\circ}\text{C}$ の間隔で年平均最低温度の等温線で結んで10区分し、それらの区分内で植栽可能な約60種類の花木及び緑化樹を記載した Plant Hardiness Zone Map<sup>47)</sup>が USDA から出されている。著者ら<sup>14)</sup>の調べたところ、各区分内で植栽可能な最低温度と植物の耐凍性とが比較的良好に一致している。このことは各地帯区分内での植栽の可能性が植物の耐凍性によって制約されていることを示している。また、*Abelia glandiflora* は年平均最低温度が $-18\sim-23^{\circ}\text{C}$ まで冷えこむ地域でもかろうじて生育できるが、正常に開花するのは約 $-15^{\circ}\text{C}$ よりも気温が高い地域に限られている<sup>47)</sup>。このことは花芽の耐凍性が他の組

織よりも低いことを示している。本年1~2月の厳寒期に、北海道内陸部では気温が $-30^{\circ}\text{C}$ 以下を記録した所が少なくなかった。そうしたところでは、シダレザクラ、ソメイヨシノなど北海道に自生しないサクラ類や桜桃、西洋ナシがかなり凍害をうけ、まったく開花しないもの、開花しても花数が例年の30%以下のもの、開花しても花粉の認められないものなど、いろいろの被害程度が認められた。また、西日本では開花中のビワや幼果の凍害が著しかった。

Iversen<sup>48)</sup>はヨーロッパのセイヨウヒイラギ、セイヨウキズタ、ヤドリギの自然分布の北限地域における夏の最暖月の平均気温と冬の最寒月の平均気温を調べ、それぞれの地点で正常に繁殖しているか、それとも個体がかろうじて生きている状態か、あるいは存在しないかを調べた。その結果、夏の月平均気温では、セイヨウヒイラギは $12^{\circ}\text{C}$ 、セイヨウキズタは $13^{\circ}\text{C}$ 、ヤドリギは $15.5^{\circ}\text{C}$ より高い地域に分布し、冬はセイヨウヒイラギは月平均気温が $-0.5^{\circ}\text{C}$ 、セイヨウキズタは $-1.5^{\circ}\text{C}$ 、ヤドリギは $-8^{\circ}\text{C}$ より高い地域にのみそれぞれ正常に生殖する集団が見出された。冬の最寒月の平均気温が $-0.5^{\circ}\text{C}$ ~ $-1.5^{\circ}\text{C}$ のところでは、日本の気象データから推測すると最低極温は $-15^{\circ}\text{C}$ ~ $-20^{\circ}\text{C}$ 、 $-8^{\circ}\text{C}$ では $-30^{\circ}\text{C}$ ~ $-40^{\circ}\text{C}$ までさがると思われる。また、日本の近縁植物から推測するとセイヨウキズタやセイヨウヒイラギの生存最低凍結温度は約 $-15^{\circ}\text{C}$ で、ヤドリギは約 $-30^{\circ}\text{C}$ である。こうしたことから、植物の耐凍性がこれらの植物の分布の北限をきめる一つの重要な要因となっているものと考えられる。このように、夏の生育期における適応温度域と冬の耐凍性とがちがう結果、ヤドリギのように夏は高温を要求するが、冬は $-30^{\circ}\text{C}$ までさがる場所でも越冬できるものから、セイヨウヒイラギやキズタのように夏は涼しくてもよいが、冬は他の種よりも温暖条件を要求するものまでである。すなわち、それぞれの種が夏と冬とでそれぞれちがった温度反応を示すことにより、種の分布範囲は温度的な条件によって規定される独自のものになる。上に記した Iversen の実験で、ある植物がある地域では生存しているが、不稔またはまったく果実をつけないのは、おそらく花が凍害を受け死ぬか、花芽をつけるべき前年枝が越冬中に枯死するためと考えられる。これらのことは各組織の耐凍性を調べればすぐ分かるはずである。植物がある地域に分布しているということは、その地域で天然更新が確実におこなわれていることを意味するものと考えられる。したがって、植物の自然分布の北限を支配する要因を考える場合には、個体や花芽の生存可能な最低温度を知るだけでは不十分で、生殖器官、種子または実生の越冬体制や越冬能力などについても調査をすすめることがどうしても必要で、こうしたデータを総合することにより、温度が自然分布に果たしている役割をよりよく理解できるものと思う。日本列島の太平洋側で越冬している植物は冬季、厳しい寒さにさらされるほか、厳しい乾燥状態にもさらされるので、冬の乾燥に耐える体制や能力をもつことも要求される<sup>10~12)</sup>。

## 2. 寒冷適応

亜熱帯に自生している植物は凍結に耐えられないものが多く、たとえ凍結に耐えたとしても、 $-3^{\circ}\text{C}$ ~ $-10^{\circ}\text{C}$ でいどである。暖帯性の樹種の多くは常緑広葉樹も落葉樹も $-5^{\circ}\text{C}$ ~ $-17^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えない。温帯落葉樹は暖帯性樹種より著しく耐凍性が高く $-20^{\circ}\text{C}$ ~ $-30^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐える。これらの温帯性落葉樹及び暖帯性樹種では、芽、韌皮組織、木部の間の耐凍性の差が少ないのが特徴である。これに対して、北海道内陸部や中国の東北区、ソ連の沿海州などに

広く分布する北方落葉樹の多くは、枝の中でもっとも重要な組織である形成層を含む韌皮組織が $-70^{\circ}\text{C}$ までの凍結に耐える。また、すでに述べたように、芽の耐凍性は *Acer* (モミジ), *Quercus* (ナラ), *Fraxinus* (トネリコ), *Rhododendron* (シャクナゲ) など多くの属で $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えないが、北方系落葉樹では腋芽や側芽の耐凍性を高めることにより、分布がより寒い地方まで広がっている。また、*Camellia* (ツバキ) や *Prunus* (サクラ) 属では、分布の北限近くでは葉芽と花芽の耐凍性の差は比較的少ないが、暖地では花芽の耐凍性が葉芽より著しく低い。これは木本植物の寒冷適応の一つの特徴である。ヤブツバキは本州の北端近くまで分布しているのに、サザンカは九州・四国にしか自生していない。しかも両者の葉、枝、芽の耐凍性には著しい差が認められなかった。しかし、花芽または幼果の耐凍性には著しい差が認められた。また、ツバキとサザンカとの交雑種はサザンカと同様に花芽の耐凍性が著しく低かった。したがってサザンカとヤブツバキの花芽の耐凍性の差が両者の自然分布の著しい差になっているものと考えられる。

北方系落葉樹では韌皮組織は $-70^{\circ}\text{C}$ 以下の凍結に耐えるものが多いが、木部の組織は $-30\sim-45^{\circ}\text{C}$ の温度で凍害をうけるものが多い。温帯性落葉樹の木部の放射組織が $-30\sim-42^{\circ}\text{C}$ の温度まで安定して過冷却するものが多いこと、及びその過冷却能力の限界が水の homogeneous nucleation の温度 ( $-40\sim-42^{\circ}\text{C}$ ) に相当していることが、ミネソタ大学の研究者によって明らかにされた。Burkeらは北アメリカに自生する木の分布北限の最低温度と過冷却温度を調べ、分布が北にあるものほど低い温度まで過冷却することを確かめた<sup>50</sup>。このことから、彼等は、木は低い温度まで過冷却できる能力を獲得することにより、木部の放射組織における危険な凍結を回避して、分布をより北まで広げていると考えた。しかし、これらの落葉樹は最低気温が約 $-45^{\circ}\text{C}$ 以下にさがる地域には分布していない。そうしたところで生育している落葉広葉樹はヤナギ、カンバ、ポプラなどに限られ、これらの樹種は $-70^{\circ}\text{C}$ 以下の温度まで冷やされても木部の組織は害されなかったし、Burkeらや著者らの熱分析の結果、他の落葉樹とちがいで、 $-70^{\circ}\text{C}$ まで冷却しても木部の放射組織の凍結(第10図のE)が認められなかった。また、 $-10^{\circ}\text{C}$ でいどの凍結にしか耐えない春の開芽直前や夏の枝でも、この放射組織の凍結が認められなかった。これらのことは、耐凍性の非常に高い樹種では、木部の放射組織が耐凍性を獲得することにより、 $-45^{\circ}\text{C}$ 以下まで冷込む厳しい寒さの地域まで分布を広げていることを示している。こうした耐凍性の高い樹種は著者が現在まで調べたところでは、被子植物では *Salix* (ヤナギ) 属, *Populus* (ポプラ) 属, *Betula* (カバノキ) 属, *Tilia* (シナノキ) 属, *Syringa* (ハシドイ) 属に多く、*Acer* (カエデ) 属では *Acer negund*, *Cornus* (ミズキ) 属では *C. stolonifera*, *Vaccinium* (スノキ) 属では *V. sargentii* (カンボク), *Pterocarya* (サワグルミ) 属では *P. rhoifolia* (サワグルミ) で、裸子植物では亜寒帯性針葉樹の *Pinus* (マツ), *Picea* (トウヒ), *Abies* (モミ) 属などの枝では木部の放射組織の凍結(第10図のE)が認められなかった。落葉樹の木部の放射組織の凍結による熱の放出量は樹種により、多いものと少ないものがある<sup>50</sup>。一般に、環状材 (ring-porous) のものは熱の放出量が多く、放射材 (diffuse-porous) のものは少ない傾向がある<sup>50</sup>。しかし、ブナ、イヌブナのように半環状材でありながら、熱の放出の多いものもあるが、これはこれらの樹種が大きな放射組織細胞をもっていることによるものと考え

られる。木部の放射組織がある樹種では冬期間 $-20\sim-40^{\circ}\text{C}$ まで過冷却できたり、また、ある樹種では $-70^{\circ}\text{C}$ 以下までの凍結に耐えるという現象は木本植物の寒冷適応を理解するうえで非常に興味ある問題である。

著者が今迄調べてきた南北両半球の落葉樹、針葉樹、常緑広葉樹のいずれについても高い耐凍性は夏比較的暑く、冬の寒さが厳しく、乾燥した内陸的気候のもとでしか形成されないようである。それに対して年間の温度隔差が少なく、冬温暖な南半球、地中海性気候、ヒマラヤの南斜面などに生育している樹種はヤナギを除けば耐凍性が低く、せいぜい $-15\sim-20^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えないものが多い。同一属内の種間及び同一種内の生態型について調べてみても、寒さの厳しいところに自生しているものほど早く冬仕度に入り、耐凍性が高い傾向が認められる<sup>55~59)</sup>。

沖縄の固有種の多くは $-5\sim-10^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐える。これらの基本種は中国及び日本の暖帯や温帯にあるものが多く、おそらく氷期に日本列島から南下したり、あるいは間氷期に中国南部から北上し、そこで遺存固有種となったものが多いものと考えられる。また、アフリカのサバンナの低地に分布しているヤナギ *Salix safsaf* の耐凍性は、札幌で植栽して調べたところ、熱帯のスーダンのものでは $-10\sim-20^{\circ}\text{C}$ 、カイロのものは $-30^{\circ}\text{C}$ の凍結にたえた<sup>16)</sup>。なお、これらのヤナギでも冬の気温の低いところのものほど耐凍性が高い傾向が認められた。これらの事実、植物の耐凍性は長年亜熱帯気候におかれても、かなり長い間保持されている場合があることを示している。

著者の調べたところでは、落葉広葉樹では *Salix* (ヤナギ) 属、針葉樹では *Pinus* (マツ) 属が亜寒帯から熱帯圏まで分布し、亜熱帯のものでもかなり高い耐凍性をもっている。このように、寒冷気候下での植物の耐凍性の形成・獲得や熱帯・亜熱帯での耐凍性の保持・喪失の問題は植物の適応、分化及び進化を考えるうえで重要で、今後さらに種遺伝学や種生態学の立場からの研究の進展が望まれる。

雲南省北部は日本、中国、ヒマラヤの植物的関連の重要なポイントである。この地域は4,000 mをこえる山岳地帯の中へ揚子江、メコン川、サルウィン河、イラワジ河といった大河が深く南北に喰いこんでおり、この谷を伝って南の熱帯性モンスーン気候や北のチベットの乾冷気候がともに影響を及ぼし、非常に複雑な環境条件を作り出している。ヒマラヤの南麓を東行してきたモンスーン林はここで一部向きを変え、ジャクナゲ林は南下し、これより東の中国本土では充分発達しない。これより東の中国の中・南部では常緑広葉樹林が拡がり、これはさらに日本列島の暖地にまで延びている。亜高山性の針葉樹林はここから北西に向っている。また、落葉樹林はここから中国北部・東北区・沿海州に拡がり、同一種または変種がさらに樺太や北海道に拡がっている<sup>38)</sup>。このように、日本列島の森林植生は東南アジア、ヒマラヤ、中国中・南部及び東北区、ソ連の沿海州など関連が深い。日本列島の木本植物の耐凍性の研究はこうした関連した森林帯の拡がりの中で、系統分類学的な立場からみて植物群がどのように温度適応しているかについても調べる必要があるように思う。

## V. 摘 要

1. わが国の落葉広葉樹は北方系落葉樹、北海道南部地方を北限とする温帯落葉樹、関東地方以西の暖地に分布が限られる暖帯落葉樹に分けられる。これらの間には著しい耐凍性の差が認められる。一般に自生地が北にあるものほど耐凍性が高い傾向がみられる。北方系落葉樹の耐凍性はきわめて高く、韌皮組織や芽は $-70^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えるものが多い。芽、花芽、韌皮組織の耐凍性を高めることによって、分布がより寒冷な地域にまで広がっている。

2. 常緑広葉樹の耐凍性は温帯落葉樹より低く、灌木を除けばせいぜい $-20^{\circ}\text{C}$ までの凍結にしか耐えない。マングローブやその他の熱帯・亜熱帯の沿海暖地に生育している樹種は凍結に耐えないし、また無霜地帯の北限である屋久島、種子島には分布していない。

熱帯アジアから中国南部の沿海暖地、台湾、琉球をへてわが国に北上し、房総半島以西の沿海暖地に分布している常緑広葉樹は $-3\sim-8^{\circ}\text{C}$ の凍結にしか耐えない。照葉樹は $-8\sim-17^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えるものも多く、タブを除けば自生地が北、または高地まで分布するものほど耐凍性が高い傾向が認められる。これらの常緑広葉樹の耐凍性と、それらの分布の北限の最低温度とがほぼ一致することは、これらの分布の北限が冬の寒さによって制限されていることを示唆している。

寒さが自然分布に果している役割をより理解するためには、個体の最低生存温度を知るだけでなく、個体の冬仕度のタイミングや種子または実生の越冬能力についても調査することが必要である。

## 文 献

- 1) 吉良竜夫 1947 温量指数による垂直的気候帯のわかちかたについて。一日本の高冷地の合理的利用のために。寒冷農学, **2**, 147-173.
- 2) 吉良竜夫 1949 日本の森林帯。林業解説シリーズ, 17, 36 pp. 林業技術協会, 東京.
- 3) 吉良竜夫・依田恭二 1969 山の生態系。「医学と環境」(田宮博ほか編集) 共立出版社, 東京, 231-263.
- 4) 吉良竜夫・吉野みどり 1967 日本産針葉樹の温度分布。中部地方以西について。自然生態学的研究(森下正明・吉良竜夫編) 中央公論社, 東京, 133-162.
- 5) 増田久夫 1972 樹種分布と温度気候—北海道産主要針葉樹の天然分布と暖かさの指数。森林立地, **8**, 7-16.
- 6) 森田健次郎・酒井 昭 1966 ポプラ類の凍害に関する研究(I)。改良ポプラ品種間の耐凍性の差。日林誌, **48**, 267-273.
- 7) Sagisaka, S. 1974 Effect of low temperature on amino acid metabolism in wintering poplar. *Plant Physiol.*, **53**, 319-322.
- 8) 長谷川聖人・坪井 澗 1960 桑樹冬芽の休眠覚醒におよぼす低温の影響について。蚕糸学会誌, **29**, 63-68.
- 9) 酒井 昭 1972 植物の寒害と耐凍性。雪氷, **34**, 44-53.
- 10) 酒井 昭・渡辺富夫・山根玄一 1970 道東地方における林木の冬の乾燥害。日林誌, **51**, 485-491.
- 11) Sakai, A. 1968 Mechanism of desiccation damage of forest trees in winter. *Contr. Inst. Low Temp. Sci.*, Ser. B **15**, 1-14.
- 12) Sakai, A. 1970 Mechanism of desiccation damage of conifers wintering in soil-frozen areas. *Ecology*, **51**, 657-664.
- 13) 酒井 昭 1976 植物の積雪に対する適応。低温科学, 生物篇, **34**, 47-76.
- 14) Sasai, A. and Weiser, C. J. 1973 Freezing resistance of trees in northern America with reference to tree regions. *Ecology*, **54**, 118-126.

- 15) 酒井 昭 1964 木本類の耐凍性増大過程. X. 枝の耐凍性を効果的に高める温度. 低温科学, 生物篇, **22**, 29-50.
- 16) Sakai, A. 1970 Freezing resistance in willows from different climates. *Ecology*, **51**, 485-491.
- 17) ポゴジャン, カレン, スレノビッチ・酒井 昭 1969 ブドウの耐凍性. 低温科学, 生物篇, **27**, 125-142.
- 18) 倉田 悟 1964 日本林業樹木図鑑 1. 地球出版社, 東京, 217 pp.
- 19) 倉田 悟 1968 日本林業樹木図鑑 2. 地球出版社, 東京, 265 pp.
- 20) 倉田 悟 1971 日本林業樹木図鑑 3. 地球出版社, 東京, 259 pp.
- 21) 倉田 悟 1973 日本林業樹木図鑑 4. 地球出版社, 東京, 223 pp.
- 22) Horikawa, Y. 1972 Atlas of the Japanese flora I. Gakken Co., Tokyo, 500 pp.
- 23) Horikawa, Y. 1976 Atlas of the Japanese flora II. Gakken Co., Tokyo, 862 pp.
- 24) 北村四郎・岡本省吾 1959 原色日本樹木図鑑, 保育社, 大阪, 306 pp.
- 25) Wang, C. W. 1961 The Forests of China with a Survey of Grassland and Desert Vegetation. Harvard Univ., Massachusetts, 313 pp.
- 26) 野田光藏 1971 中国東北区の植物誌. 風間書房, 東京, 1613 pp.
- 27) 金平亮三 1973 台湾樹木誌. 井上書店, 東京, 754 pp.
- 28) 菅原繁藏 1939 樺太植物図誌 2. 樺太植物図誌刊行会, 969 pp.
- 29) 菅原繁藏 1940 a 樺太植物図誌 3. 樺太植物図誌刊行会, 1437 pp.
- 30) 菅原繁藏 1940 b 樺太植物図誌 4. 樺太植物図誌刊行会, 1957 pp.
- 31) 鄭 台 鉉 1966 韓国樹木図鑑 (木本部). 新志社, ソール, 589 pp.
- 32) 植木秀幹 1933 朝鮮森林植物帯. 植物分類・地理, **2**, 73-85.
- 33) 初島住彦 1971 琉球植物誌. 沖縄生物教育研究会, 那覇, 940 pp.
- 34) 倉嶋 厚・落合盛夫・青木宣治・土屋 巖・有賀 淳 1964 アジアの気候誌 1. 古今書院, 東京, 557 pp.
- 35) 中央気象台 1949 雪の天気図. 日本積雪連合会, 東京, 82 pp.
- 36) 東京天文台 1972 理科年表. 丸善, 東京, 811 pp.
- 37) Stainton, J. D. A. 1972 Forest of Nepal. John Murray Ltd., London, 181 pp.
- 38) 原 寛・津山 尚・村田 源・金井弘夫・富樫 誠 1963 シツキム・ヒマラヤの植物. 保育社, 大阪, 169 pp.
- 39) 塚本洋太郎 1974 原色園芸植物図鑑 (花木篇). 保育社, 大阪, 245 pp.
- 40) 酒井 昭 1967 果樹幼齡木の地際の凍害. 農業及び園芸, **42**, 49-53.
- 41) Sukumaran, N. P. and Weiser, C. J. 1972 Freezing injury in potato leaves. *Plant Physiol.*, **50**, 564-567.
- 42) 酒井 昭・堀内孝雄 1972 樹幹の耐凍性. 日林誌, **54**, 379-382.
- 43) George, M. F., Burke, M. J. and Weiser, C. J. 1974 Supercooling in overwintering Azalea flower buds. *Plant Physiol.*, **54**, 29-35.
- 44) Graham, P. R. and Mullin, R. 1976 The determination of lethal freezing temperatures in buds and stems of deciduous Azalea by freezing curve method. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **101**, 3-7.
- 45) Quamme, H., Stushunoff, C. and Weiser, C. J. 1972 The relationship of exotherms to cold injury in apple stem tissues. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **97**, 608-613.
- 46) Quamme, H., Stushunoff, C. and Weiser, C. J. 1972 The mechanism of freezing injury in xylem of winter apple twigs. *Plant Physiol.*, **51**, 273-277.
- 47) Agricultural Reserch Servive 1960 Plant hardiness zone map. Miscellaneous Publication, No. 814, USDA, Washington, D. C.
- 48) Iversen, J. 1944 Viscum, Hedera and Ilex as climate indicators. *Geol. Foren. Stockholm*, **66**, 463-483.
- 49) 広木昭三・松原輝男 1977 ブナ科植物の生態学的研究 1. アベマキの種子期における生理生態学的研究. 日林誌, **27**, 13-21.
- 50) George, M. F., Burke, M. J., Pellet, H. M. and Johnson, A. G. 1974 Low temperature exotherms and woody plant distribution. *Hort Sci.*, **9**, 519-522.

- 51) Slatyer, R. D. 1976 Water deficits in timberline trees in the snowy mountains of south-eastern Australia. *Oecology*, **24**, 357-366.
- 52) Sakai, A., Paton, D. M. and Wardle, P. Frost hardiness of trees native to New Zealand and Australia (未発表).
- 53) 酒井 昭 1974 屋久島の常緑および落葉樹の耐凍性. 日生態会誌, **24**, 35-42.
- 54) 酒井 昭 1975 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌, **25**, 192-200.
- 55) 酒井 昭 1959 木本類の耐凍性増大過程 V. 耐凍性増大と発育段階との関係. 低温科学, 生物篇, **17**, 43-49.
- 56) Hamaya, T., Kurahashi, A., Takahashi, N. and Sakai, A. 1968 Studies in frost hardiness of the Japanese and the Dahurian larch and their hybrids. *Bulletin of the Tokyo University Forests*, **64**, 196-239.
- 57) Smithberg, M. H. and Weiser, C. J. 1968 Patterns of variation among climatic races of red-osier dogwood. *Ecology*, **49**, 495-504.
- 58) Pauley, S. S. and Perry, T. O. 1954 Ecotypic variation of the photoperiodic response in *Populus*. *J. Arnold Arboretum*, **35**, 167-187.
- 59) 酒井 昭 1959 バラの耐凍性—種間及び系統間の耐凍性の差. 園芸学会誌, **28**, 310-316.
- 60) 武藤 惇・堀内孝雄 1974 スギ種子産地と寒害抵抗性. 日林誌, **56**, 210-215.
- 61) 酒井 昭 熱帯及び亜熱帯圏に分布しているヤナギの耐凍性 (未発表).
- 62) 酒井 昭 1955 木本類の枝条の生死の判定法. 低温科学, 生物篇, **13**, 43-50.
- 63) Sukumaran, N. P. and Weiser C. J. 1972 Freezing injury in potato leaves. *Plant. Physiol.*, **50**, 564-567.

### Summary

Dormant one-year-old twigs collected from mature trees growing under different climates during mid-winter were artificially hardened at sub-freezing temperatures to overcome the differences of the sites of collection and to induce maximum frost hardiness. Evergreen broad-leaf trees which range from the tropics and sub-tropics to the warm Pacific sea coast can survive freezing at  $-3$  to  $-8^{\circ}\text{C}$ . Hardy evergreen broad-leaf trees and less hardy deciduous trees which have their northern limits of natural ranges in the northern Kanto District survived freezing from  $-8$  to  $-18^{\circ}\text{C}$ . In these trees, the winter minimal temperatures appear to be the principal factor limiting the northern limits of their natural ranges. Most of the hardy deciduous trees which have their northern limits of their natural ranges in northern Honshu and southern Hokkaido survived freezing to only about  $-30^{\circ}\text{C}$ . In most of the more widely distributed deciduous species which extend to inland Hokkaido, Sakhalin, Northeastern Provinces in China and Maritime provinces in USSR, the buds and cortical tissues of the twigs survived freezing to  $-70^{\circ}\text{C}$ . A marked variation in hardiness between flower and vegetable buds was observed in many trees. In general, vegetable buds were found to be much hardier than flower ones in many species. Also, a considerable variation in hardiness was noted in the same species from different provenances. From these results, climatic minimum temperatures seem to be among the important factors governing the geographical distribution of many tree species.