

植物の寒冷気候に対する適応戦略

酒 井 昭

A. Sakai: Adaptive strategy of plants to cold climates

1. まえがき

わが国の植生の類型は水平的森林帯も垂直的森林帯も温量指数(吉良1949)によって説明されている。温量指数で説明できない場合には、これと寒さの指数を組合せた説明が試みられている。温量指数は自然における植生帯を特徴づける優先的な種の“すみわけ”的分布を重視している。グローバルな立場から植生帯を理解する場合には、温量指数はたしかに、それなりの意義と便利さがある。しかし、こうした温度的要因から現在の植生帯が一応説明できたとしても、温度適応の立場からこれを理解しようとする試みも必要であるように思う。

植物の進化の歴史はたび重なる気候的変動、ことに低温、乾燥、季節性の激化に対する植物の適応の歴史でもあったように思う。その意味で植物の環境適応能力の立場から植物の分布を理解しようとする試みも必要であると思う。植物の寒冷気候に対する対応と適応の研究では、分子や細胞レベルでの生理的問題の本質的理解と生態遺伝学的な広汎な研究などを必要とする。そのため現在では、そうした立場からの説明は不十分であるが、こうした努力は従来の気候的要因による解説論に、より多くの生物学的内容をもち込むことになるものと思う。

2. 植物がある地域に成立できるための条件

植物がある地域に成立できるためには、少なくともつぎの4つの条件が充たされることが必要であるように思う。①十分な乾物量の確保、②増殖力の保持、③生育場所に対する季節的適応(phenological adaptation)、④不利な環境条件、ことに冬の寒さと乾燥、積雪などに対する耐性(Sakai and Larcher 1987)。温量指数は①、②を確保するために必要な温度条件である。また③も自生植物に限れば、温量指数の概念でかなり説明される。④の冬の寒さと乾燥に対する耐性は温量指数からは直接説明できないが、適期に成長を停止し低温馴化(酒井・吉田1983)に入る自生植物では、必要な耐寒性を獲得できることから、少なくとも①、②の条件が充たされる場合には④の条件も充たされるものと考えてよい。寒さの指数は一種の積算温度である。凍害は細胞・組織がある限界温度以下に冷やされた時におこる不可

逆的な変化で、積算寒度では説明できない場合が多いであろう。しかしあとで説明する冷温傷害や土壤凍結下での乾燥害は、さらされる時間の長さに対応して増大する。

太平洋側のミヤコザサと日本海側のチマキザサの生育地は、一般に厚い腐植質の土壤によって特徴づけられ、一方、スズダケとチシマザサとは傾斜の急な山腹や谷壁のような土壤の浅いところに生育している場合が多い。日本列島におけるササ類の生育地は、たしかに積雪深や積雪期間の2つの気候区分によって種に対する環境の淘汰が行われ、気候型を同じくする地域区分内では、土壤・水分などの環境に対する種の選択性によって生育地の“すみわけ”が行われていると考えられている。こうした土壤・環境に対する植物の選択性は、おそらく他の生物との競争や相互関係、当該植物の特殊環境に対する適応能力や、種の歴史的基盤など多くの複雑な要因がからみあっている。したがって本文では、異なった気候帯に対して植物がどのように適応しているかの問題におもに限定して説明したい。

3. 植物の寒冷気候に対する適応

(1) 熱帯植物の冷温傷害

多くの熱帯植物や熱帯起源の作物は15~10℃以下の冷温にある時間さらされると種々の不可逆的傷害(たとえば呼吸機能、酵素作用、蛋白質合成、発芽)をうける(酒井・吉田1982)。冷温傷害は時間が短い場合には、常温に戻すと回復する場合が多い。冷温傷害は生体膜の構造と機能の変化に関連づけて説明されている。そしてこの冷温傷害がおこる温度領域が多くの熱帯植物の分布下限温度とされている。それに対して暖帯、温帯、亜寒帯など、多かれ少なかれ、生育に適さない期間を含み、しかも気温が0℃以下にさがる季節性のある地域に生育する植物は、夏から冬にかけて自己の体制を転換(低温馴化)することによって、0℃以下の温度においても生理機能を維持し、また凍結に耐える能力を獲得する。この低温馴化能を獲得した植物は、熱帯植物とちがいが、その生存可能温度範囲を著しく広げることができた。一方、それらの生活環のなかに、ある程度の低温が必要な要因として組込まれた。そしてこの低温要求

度がこれらの植物の南限を支配する要因と結び付いているものと思う。

(2) 凍結抵抗性

0℃以下の温度に生きる能力を凍結抵抗性とよぶ(図1)。これは凍結をさせて0℃以下の低温に生き

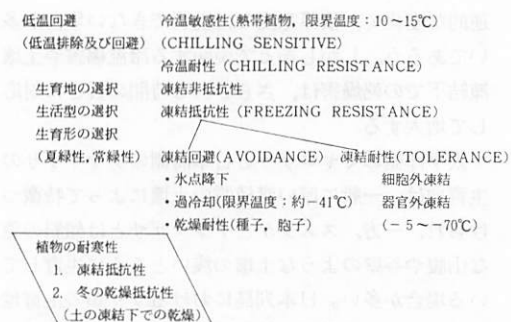


図1. 植物の寒冷適応

る凍結回避と、細胞や組織が凍結しても生きられる凍結耐性(耐凍性)に分けられる。極度の乾燥(生重当り数%以下)に耐える種子、孢子、地衣、藻類などは、乾燥状態に耐える能力を獲得することによって凍結を回避して-70℃以下の低温にも生きられる。不純物を含まない水滴は-30℃以下まで比較的容易に過冷却(氷点以下の温度で凍らない状態)する。なお、水が過冷却できる理論的な最低温度は約-41℃である。ポプラ、ヤナギ、シラカンバ属を除く温帯落葉樹の木部では、放射組織(射出髄)以外の組織は凍るが、放射組織のみは-30~-40℃まで過冷却で越冬している。したがって気温が過冷却の限度である常時-41℃以下にさがる地域では、放射組織が過冷却で越冬する落葉樹は分布していないようである(酒井1982)。

多くの細胞や組織は細胞外凍結で、すなわち細胞内の水を細胞外に凍結脱水して危険な細胞内凍結を回避して氷点下の温度に耐えている(酒井1982)。どの生物細胞も細胞内が凍結した場合には凍死するので、細胞や組織が凍結に耐えるのは細胞外凍結か、あるいはあとで説明する器官外凍結の場合に限られる。なお、細胞外凍結がおこるためには、細胞から凍結脱水された水を収容する細胞間隙を必要とする。落葉樹の木部の放射組織は細胞間隙がないので、こうした組織では凍結を回避して低温に耐える能力を発達させたのであろう。被子植物の花芽(IshikawaとSakai 1985)や針葉樹の芽の枝条原基や花の原基を構成する細胞は、それ自身細胞外凍結にほとんど

耐えられないが、ちょうど細胞外凍結と同じように器官内の水を器官外に凍結脱水して氷点下の温度に耐えている(図2)。アラスカやシベリアの針葉樹の芽はこうした器官外凍結で-60℃以下の酷寒に耐えている(Sakai 1983)。

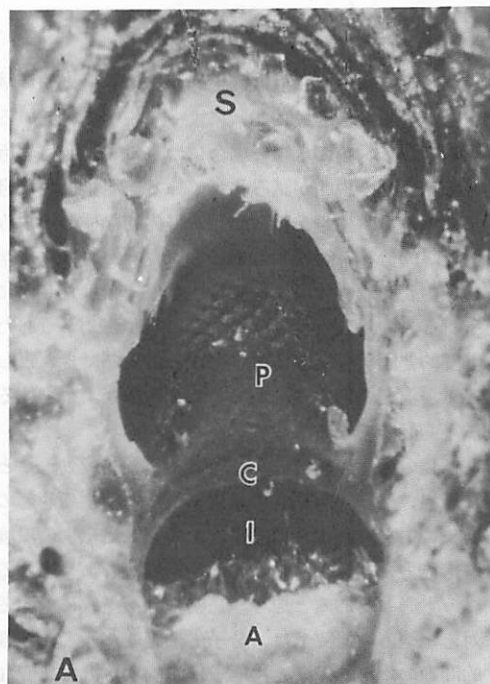


図2. 器官外凍結されたトドマツ冬芽の縦断面(-30℃)。P: 枝条原基, C: クラウン, I: 氷, A: 髄, S: リン片。枝条原基中の水が氷としてクラウン下部に凍結脱水され、髄を下に押下げる。温度が0℃以上になると氷はとけて枝条原基中に再吸水される(Sakai, 1983)。

(3) 耐寒性

耐寒性(図1参照)は、凍結抵抗性と土壤凍結下の冬の乾燥害に対する耐性を包含している。チャの葉は-13℃の凍結に耐えるが、土壤が凍結した状態で、乾燥状態が1~2週間つづくと葉は脱水し、「青枯れ」をおこす(淵之上1983)。筑波山の南斜面では、頂上近くまで土壤が凍結しないし、照葉樹林が成立している。しかし土壤が凍結する北斜面では、落葉樹林のみが成立している。同じことがヒマラヤの3000 m附近の南・北両斜面でも認められた(SakaiとMalla 1982)。照葉樹やシュロの幼木は冬の乾燥耐性が低いのが特徴である。植物の越冬では、凍害をうけないことのほか、冬の乾燥害にも耐えることが必要である。ことに積雪の少ない高地の

風衝地や厳寒地では、冬の乾燥害は植物の越冬を制限する重要な要因である。

(4) 耐凍性

極地や高山帯以外に生育する多くの植物は夏の成長中は凍結に耐えられないが、秋から冬にかけて低温にさらされて耐凍性を著しく高める。同一植物でも耐凍性は組織や器官によってかなり異なっている。また耐凍性は、遺伝的にきめられる性質であるが、種内変異がかなり大きい (Rehfeldt, 1977, Eiga と Sakai 1984, 1987)。一般に冬の寒さが厳しいところに生育する集団ほど自然淘汰が強く働くため、集団としての平均の耐凍度が高く、しかも集団内の耐凍度のばらつきも少なくなる。このことは耐凍性に限らず、ほかの環境ストレスに対しても認められている。図3はトマツ天然林の地域別の耐凍性、冬の耐乾

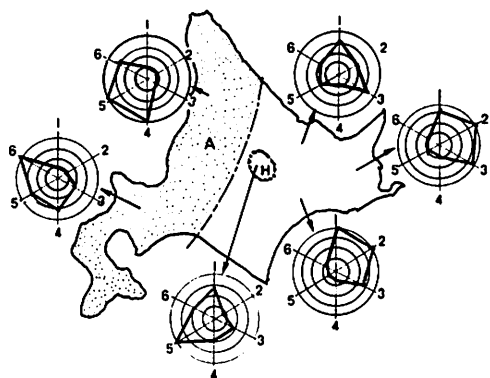


図3. 北海道のトマツ（天然林）の産地による耐凍性(1)、冬の乾燥性(2)、晩霜(3)、雪圧害(4)、雪腐菌（*Schleroderris* キセンカー）(5)、夏の二次成長割合(6)の種内変異。

A：多雪地帯，H：高地（600 m alt.）

半径方向に長くなるにつれて耐性が高まる。4は畠山（1981）による（Eiga と Sakai, 1987）。

燥性、耐雪害性、耐雪腐病（*Schlerocerris* キンカー）などに対する種内変異を示す。

耐凍性は、また、生活型によってもかなり異なることが知られている（吉江・酒井 1981）。

耐凍性にはつぎの2つの異なる要因、すなわち①冬季の最高の耐凍度と②生育地の季節に対応して適期に低温馴化を始め耐凍性を高める能力を含んでいる。温帯に自生する同一樹種では、より高緯度や高地に自生するものほど短日性が強く早く耐凍性を高める。それに対してより低緯度や低地のものほど成長停止時期がおそく、耐凍性の高まり始める時期が

おそい。しかし両者の冬の最高の耐凍度には差が認められない場合が多い。これらの樹種では、耐凍性の差は生育期間の差に帰せられる。しかし一般に種間の耐凍性の差は冬の耐凍度と低温馴化の開始時期の両方に差が認められる場合が多い。いずれにしても耐凍性は低温馴化（遺伝的にプログラミングされている）の結果生ずるもので季節適応と切り離しては考えられない。

4. スギ科とマツ科針葉樹の耐凍性

スギ科とマツ科植物の耐凍性と分布を比較してみると、スギ科植物は暖帯や温帯に分布し、 -25°C 以下の凍結に耐える種を分化していない。それに対してマツ科植物の分布は暖帯、温帯にとどまらず、さらに亜寒帯にまでおよんでいる。ことにマツ科植物のなかのトウヒ属、カラマツ属、マツ属、モミ属は北半球の広大な亜寒帯を独占している（Sakai 1983）。アラスカ内陸部やシベリアで生活するためには、 -60°C 以下の酷寒と数か月にわたる冬季の厳しい乾燥に耐えることが必要で、こうした能力をもつ樹種は、針葉樹総数の約4%にすぎない。このことは、亜寒帯の厳しい条件下で生きることがいかに困難であるかを示唆しているように思う。おそらく氷期に高い耐寒性を獲得した種が、後氷期に生じた北方の広大な生態的空白地帯に分布を拡げて現在の亜寒帯林を成立させたものと思う。またこれらの樹種は競争力が劣るために、こうした気象条件の厳しい地域に逃避あるいは押出されたとも考えられる。しかし暖地とちがひ、酷寒の地域では、そこで生活できる能力を獲得できた種でなければそうした地域には進出できなかったであろう。スギ科の針葉樹の多くは一属一種のものが多く、しかも温暖な第三紀の気候条件下で遺存種として隔離分布しているものが多い。それに対してマツ科の針葉樹の多くの属は、異なる気候帯に広く分布し、さらに種数の多いものが多い。そして興味あることには、これらの属のみが耐凍性の高い種を分化していることである（Sakai 1983）。こうしたことは、耐寒性の適応分化においても、植物がもっている潜在的遺伝変異の蓄積が重要であることを示唆しているように思う。

5. 常緑および落葉広葉樹の寒冷気候に対する適応

温帯性の落葉樹は短日下で成長を停止し休眠に入るのに対し、本州に自生する照葉樹の多くは 18°C 以上の温度では短日下でも成長を停止しない（表1）。しかし照葉樹の多くは約 10°C 以下の温度で成長を停止して休眠に入る（万木・永田 1981）。落葉樹の休眠と同様に照葉樹の休眠も、これを解除するのに低温を必

要とする。この低温要求度が落葉樹や照葉樹の分布の南限を規制しているものと思う。こうした日長に対する反応は同一種でも生育場所の緯度とか内陸度

表 1. 植物の寒冷気候に対する適応(木本植物)

樹 種	成長停止要因	休眠性	休眠打破要因
落葉広葉樹(北方植物)	短日性	有り	低温要求 (分布南限を支配)
常緑広葉樹(暖地植物) ^a	低温(10℃)	有り	低温要求 (分布南限を支配)
常緑広葉樹(ユーカリ)	冷 温	無し	温度に支配される

a : 18℃以上の温度では短日下でも、長日下でも成長継続(万木・永田1981)

や冬の寒さによってかなり異なるものと思う。たとえば三重県中部に生ずるタブでは、集団内の大部分のものが18℃の生育温度では短日処理に反応しないが、少数個体のみが短日処理に反応して成長を停止する。日長に対して中性の個体は本州南部や沖縄に分布するのに有利であるのに対して、短日性に反応する個体は本州北部に分布するのに有利な性質である。おそらく東北地方北部に分布する集団では、短日性に反応する個体が多く、本州南部のものほど日長に対して中性な個体が多くなるのであろう。このように集団内で日長に対して種分化することにより気候の変化による植物の南北方向への移動に対して種内で微調整することが可能となるであろう。

わが国に生じている常緑広葉樹の葉は-5~-18℃の凍結にしか耐えない。耐凍性がより高いのはマサキとアセビで約-23℃の凍結に耐える。-40℃以下の凍結に耐えられるのは常緑葉ではシャクナゲだけである。しかし耐凍性の高いシャクナゲでも、冬の乾燥害を防ぐために葉を内まきにし、葉柄をたれて林床や林縁、または埋雪して越冬している。*Quercus*, *Vaccinium*, *Magnolia*, *Prunus*, *Rosa*, などの属は、暖帯や亜熱帯では常緑性の種が、温帯では落葉性の種が多い。そして耐凍性が高く、しかも冬の乾燥耐性の高い常緑広葉樹ほどより寒冷地域まで分布する。常緑広葉樹の弱点は温帯、亜寒帯の針葉樹とちがいで、冬の乾燥耐性が低いことにある。

6. シダ植物の寒冷気候に対する適応

日本列島に分布するシダ植物についてみると、南から北上するにつれて生育期間が短くなり、夏緑性のシダの数が増加する (Sato 1982)。これらのシダは休眠性と養分の蓄積機構をそなえている。北海道の夏緑性のシダ植物では胞子の分散時期が8~9月上旬に集中するために、配偶体で越冬するシダが多くなる (佐藤・酒井 1981a)。また北海道のシダは配偶体の耐凍性がきわめて高いのが特徴である。そ

してこのことが配偶体越冬を可能にしているように思う。夏緑葉はほとんど凍結に耐えないが、北海道のシダの常緑葉は-20~-40℃の凍結にも耐える。しかし土壌が凍結し、積雪が少なく、乾燥の厳しいところでは、常緑葉の越冬は困難であろう。したがって常緑性のシダでは生育地の選択がとくに重要となる (佐藤・酒井 1981b)。また北国のシダ植物の興味深い適応は矮性成熟である。このようにシダ植物の寒冷気候に対する適応では、種の適応能力との関連で、生育地、生育形 (夏緑性、常緑性など)、越冬ステージなどがそれぞれ選択されている。

7. とりまとめ

寒冷気候に対する植物の適応という立場からみれば、植物は①自己の生活環を自然の周期に巧妙に同調させたり、②また生活環あるいは生活史の各段階で必要な耐寒能力を獲得して、いろいろな温度障壁をのりこえて寒冷地域にまで分布を拡げてきたものと思う。③そして耐寒能力を高めるのに種のもつ潜在的遺伝変異の蓄積や自然淘汰の力が有効な役割を果たしているように思う。④植物の獲得できる耐寒能力は種類によって著しく異なりそれぞれ限界がある。したがって植物は、生育地を選択して低温ストレスを排除または緩和するほか、生活型や生育形を選択したり、生活史のなかでの越冬ステージを選択したりして、低温や乾燥ストレスに巧妙に対応している。

引 用 文 献

Eiga, S. and A. Sakai. 1984 Altitudinal variation in freezing resistance of Saghalin fir (*Abies sachalinensis*). Can. J. Bot., 62: 156-160.

Eiga, S. and A. Sakai. 1987 Regional Variation in cold hardiness of Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*) in Hokkaido, Japan. in press. In Plant Cold Hardiness and Freezing stress. III. CRC Press, Florida.

畠山末吉. 1981 トドマツの産地間変異の地域性に関する遺伝育種学的研究. 北海道林業試験場報告, 19: 3-57.

淵之上弘子. 1983 関東地方におけるチャの冬季気象災害の作物学的研究. 埼玉県茶試報告. 5: 1-193.

Ishikawa, M. and A. Sakai. 1985 Extraorgan freezing in wintering flower buds of *Cornus officinalis* Sieb. et Zucc. Plant Cell and Environment, 8: 333-338.

吉良竜夫. 1947 温量指数による垂直的な気候帯の

わかちかたについて一日本の高寒冷地の合理的利用のために。寒地農学, 2: 143-173.

Rehfeldt, G. E. 1977 Growth and cold hardiness of intervarietal hybrids of Douglas-fir. Theor. Appl. Genet., 50: 3-15.

酒井 昭. 1982 植物の耐凍性と寒冷適応. 学会出版センター, 東京.

酒井 昭・吉田静夫. 1983 植物と低温. 東大出版会.

Sakai, A. 1983 Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evolutionary aspects. Can. J. Bot., 61: 2323-2332.

Sakai, A. and W. Larcher. 1987 Frost Survival of Plants-Responses and Adaptation to Freezing Stress. Springer-Verlag. Heidelberg and Berlin.

佐藤利幸・酒井 昭. 1981 a 北海道のシダ植物の孢子分散時期. 日生態学会誌, 31: 91-97.

佐藤利幸・酒井 昭. 1981 b 生育場所に着目した北海道のシダの孢子分散時期. 日生態学会誌, 31: 191-199.

Sato, T. 1822 Phenological and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to northern Japan. Oecologia (Berlin), 55: 53-61.

吉江文男・酒井 昭. 1981. 生活型及びハビタットとの関連からみた植物の耐凍性. 日生態学会誌, 31: 395-404.

万木 豊・永田 洋. 1981. 林木の休眠に関する研究(II). 常緑広葉樹の生長パターンと天然分布. 三重大学農学部学術報告, 63: 199-203.

〔植物ニュース〕101. ウサギギクとチョウジギクの雑種 *Arnica unalaschensis* var. *tschonoskyi* × *A. mallatopus*

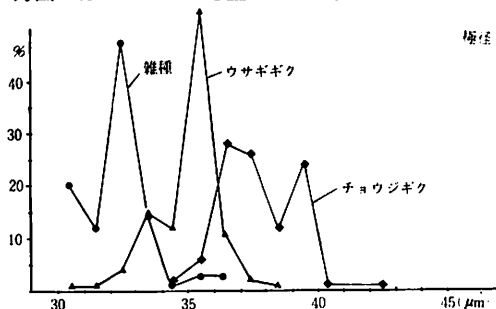
昨(1986)年9月, 山形県在住の芳賀竹志氏はウサギギク属植物の標本1点と5葉のカラー写真を届けてこられ, 同定を求められた。それは, チョウジギクに舌状花を生じた形のもので, 月山の頂上近く, 標高1650m, チョウジギクのほかタテヤマウツボ・ヒメアカバナ・ミヤマダイモンジソウなどの生える中湿の礫地にあり, 総数3株, 高さ5~15cm, 有花茎は数本ずつ, 1茎に1~3個の頭花をつけていたとのことである。1頭花当りの舌状花の数は5~6個, 長さは7~8mmで, ウサギギクの舌状花より少なくて小さい。チョウジギクの特徴である頭花の柄や茎の上部の白色の立毛は明りょうである。

次にこの植物の花粉の大きさを, チョウジギク(松田18174, SHIN) およびウサギギク(植松93236, SHIN) と100粒ずつの平均値をとって比べてみたところ, 表のようになった。花粉の形は3者とも同

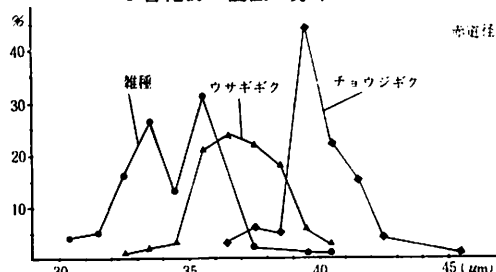
	極 径	赤道径	極径/赤道径
チョウジギク	38.6 ^{μm}	40.8 ^{μm}	0.95
ウサギギク	34.8	36.8	0.95
本植物	32.2	33.9	0.95

じで, 大きさはチョウジギク—ウサギギク—本植物の順である。また, ラクトフェノール—コットンブルーによる染色結果は, 98%, 100%, 79%で本植物においてとくに非染色性の花粉が多いことが分った。これらの事実, この植物がチョウジギクとウサギギクの雑種であることを示唆している。ちなみに,

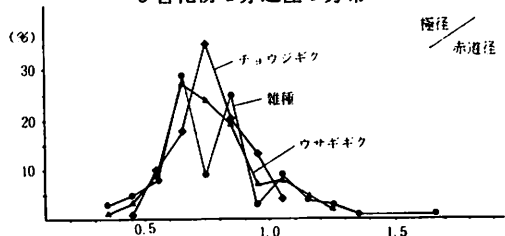
月山にはウサギギクも生えている。



3者花粉の極径の分布



3者花粉の赤道径の分布



3者花粉の極径・赤道径比の分布

(清水建美・原 信彦)