

環境植物学

田崎忠良編著

58.851

環境植物学

田崎忠良編著

一 朝 倉 書 店

編著者略歴

田 崎 忠 良

1914年 東京に生まれる
1939年 東京帝国大学理学部植物学科卒業
1947年 東京大学立地自然科学研究所勤務
1951年 東京農工大学繊維学部講師
1960年 東京農工大学教授
1978年 東京農工大学名誉教授（農学部）
東邦大学理学部教授となり現在に至る。
理学博士

環 境 植 物 学

1978 年 8 月 25 日 初版第1刷

1978 年 12 月 10 日 第2刷

編 著 者 た だ よし
田 崎 忠 良

発 行 者 朝 倉 鑛 造

発 行 所 株式
会社 朝 倉 書 店

東京都新宿区新小川町2-10

郵便番号 162

電話 03 (260) 0141 (代)

振替口座 東京 6-8673 番

〈検印省略〉

©1978 〈無断複写・転載を禁ず〉
3045-160028-0032

新日本印刷・渡辺製本

序

本書は環境と陸上植物生活の関係を植物生理学的に明らかにすることを目的として編集した。そして対象を主として個体レベルとし、植物生理学と植物群落生態学の架橋となることを意図している。動物と異なり植物は生育地に固着して一生生活するため環境の作用をより受けやすい。また植物は光をさえぎり、土壌から水を吸収するなど、周囲の環境をある程度変化させている（逆作用）。環境と植物生活の関係は今世紀 1910 年代になり、植物生理学の発達を俟ちはじめて近代的実証科学になった。Lundegårdt が 1925 年に著わした「気候と土壌—それらの植物生活に対する作用」という著書は、この分野の嚆矢としてその後も改訂を重ね、現在でも名著たるを失っていない。しかしながら最近大規模な工業化・都市化により、環境問題いわゆる環境汚染はどうしても無視できない状態になっている。一方植物は逆作用により大気中の二酸化炭素を吸収し酸素を放出し、また二酸化硫黄を吸着・吸収し、気温や湿度の変化を緩和するなど、人間の環境の保全にきわめて役立っている。また人間が生活してゆくためには、その必要物資の大きな部分を依然として植物生産、すなわち農業に頼らねばならない。このような観点から、本書では一般的な環境と植物生活の関係だけでなく、環境問題・植物生産の基礎・植物による環境浄化など逆作用についても一部触れておいた。

本書の内容のような分野については、わが国ではほとんど既刊書がない状態なので、大学の教科書あるいは環境植物学に興味をもたれるかたがたの読みものとして役立てば幸いである。

本書の出版にあたっては、当初私だけで執筆する予定で準備を進めていた。しかし私事にわたるが、昨年半ばから拙妻の病状が悪化し、ついに年末死去するというできごとがあり、一時は茫然としてなすところを知らぬ状態になっていた。

しかし大山勝夫・本間 慎・牛島忠広氏らをはじめ特に私の研究室出身各位の激励で、ようやく気を取りなおして再び執筆をはじめた。その際さいわい私の研究室で卒業研究をされた百数十名にのぼる卒業生のなかから、この分野に深く関係して活躍中であるか、これから第一線で活躍されるであろう数名の協力を得ることができた。そのような経過のもとに分担執筆として書きあげたものであるが、分担執筆者のほかにも実到大勢のかたにお手伝いをお願いした。そのため各章とも執筆者の特徴がすぎたきらいがあり、多少統一に欠ける点があるがご寛恕いただきたい。

ここにこの書を出すにあたり、ご協力いただいた各位に対して深謝する。また30年以上お世話になっている東邦大学理学部のかたがたにもご協力いただいた。さらに公私ともに終始お世話になり、貴重なご忠言・ご助言をいただいていた東京大学門司正三名誉教授、東京都立大学宝月欣二名誉教授、東京大学佐伯敏郎教授をはじめ、生理学・生態学・生物環境調節学・作物学・林学・蚕糸学など各分野の多数のかたがたに対して厚く感謝の意を表する。

1978 年 7 月

田 崎 忠 良

目 次

1. 環境植物学の歩みと方法	[田崎忠良]	1
1.1 環境植物学とは		1
1.2 環境植物学の歩み		2
1.3 環境と植物生活の関係		3
1.3.1 どうとらえるべきか		3
1.3.2 環境の分析——限定要因		4
1.3.3 環 境 要 因		7
1.3.4 各環境要因の特徴		8
1.4 植物の物質生産		12
2. 光 と 植 物		14
2.1 植物の光環境	[秋山 侃]	14
2.1.1 地球の光環境		14
2.1.2 群落内の光環境		17
2.2 光合成と物質生産	[秋山 侃]	20
2.2.1 光 合 成 回 路		20
2.2.2 光-光合成曲線		24
2.2.3 光要因に対する適応		31
2.2.4 生態系におけるエネルギーの流れ		37
2.3 光 形 態 形 成	[手塚修文]	41
2.3.1 フィトクローム		43
2.3.2 光 周 性		49

2.3.3 光 発 芽	57
3. 温 度 と 植 物	63
3.1 植物の温度環境	[古川昭雄] 63
3.1.1 日本の温度気候と植生	63
3.1.2 植物の温度適応性	65
3.1.3 植物体の温度と放射	65
3.1.4 植物の生長と温度	68
3.2 植物と物質代謝	[手塚修文] 74
3.2.1 発 芽	74
3.2.2 生 長	76
3.2.3 花 芽 形 成	82
3.2.4 温度による体内成分の変動	84
3.2.5 温度と微生物	85
4. 大 気 と 植 物	[古川昭雄] 88
4.1 植物の大気環境	88
4.1.1 二酸化炭素と植物	88
4.1.2 大気汚染質と植物	97
4.2 光呼吸と CO ₂ 補償点	104
4.2.1 C ₃ , C ₄ 植物と光呼吸	104
4.2.2 CO ₂ 補 償 点	112
4.3 風 と 植 物	114
5. 水 と 植 物	121
5.1 植物の水環境	[田崎忠良] 121
5.1.1 わが国の水環境	121
5.1.2 水ストレスと水ポテンシャル	125

5.2 植物の水経済	132
5.2.1 蒸 散	[森川 靖] 132
5.2.2 水 分 状 態	[森川 靖] 136
5.2.3 水 の 移 動	[森川 靖] 143
5.2.4 水 の 吸 収	[田崎忠良] 147
5.3 水ストレスと光合成	[田崎忠良] 154
5.3.1 葉含水量の減少と光合成速度	154
5.3.2 いろいろな植物における葉の水状態と光合成速度の関係	156
5.3.3 光合成速度/蒸散比 (P/T 比)	158
5.4 水ストレスと植物の乾燥死	[田崎忠良] 160
6. 土 壌 と 植 物	[本間 慎] 167
6.1 植物の土壌環境	167
6.1.1 土 壌 の 組 成	167
6.1.2 わが国の土壌型	169
6.1.3 土壌汚染と植物	173
6.2 栄養塩要因と植物	176
6.2.1 植物の塩類吸収と環境要因	176
6.2.2 植物の塩類による障害	178
6.3 窒素の循環と植物の窒素代謝	179
6.3.1 自然界における窒素の循環	179
6.3.2 窒素の形態と植物の吸収利用	181
6.4 通気要因と植物	182
6.4.1 土壌空気組成	182
6.4.2 土壌空気と土壌環境	183
6.4.3 通気と植物の生育	184
6.5 土壌酸性度 (pH) と植物	185
6.5.1 土壌の酸性化の原因	185

6.5.2 土壌の酸性と植物の生育	186
6.6 栄養塩に対する耐性	188
6.6.1 中性植物の耐塩性	189
6.6.2 塩生植物の耐塩性	190
6.6.3 重金属に対する耐性	190
7. 相互作用	193
7.1 植物間相互作用——アレロパシー	[笠毛邦弘] 193
7.1.1 アレロパシーとは	193
7.1.2 アレロパシーの歴史	194
7.1.3 アレロパシーと物質	196
7.1.4 アレロパシーと群落	201
7.1.5 アレロパシーに関与する物質の伝搬	204
7.2 食物連鎖と物質の濃縮	[瀬戸昌之] 206
7.2.1 食物連鎖	206
7.2.2 物質の濃縮	214
8. 時間的要因	[大山勝夫] 218
8.1 植物の生長と時間	218
8.1.1 植物の乾量生長	218
8.1.2 植物の物質再生産	222
8.2 植物のライフサイクル	226
8.2.1 生長と休眠	228
8.2.2 エイジングと老化	231
9. 環境植物学の応用	[牛島忠広] 238
9.1 土地生産性と環境植物学	238
9.2 植物と環境汚染	245

9.2.1	大気汚染の植物影響	245
9.2.2	指標植物と植物計	251
9.3	制御環境装置内での植物生育特性	256
9.3.1	自然光利用装置における植物生育特性	256
9.3.2	人工光ファイトトンとその応用	260
参 考 書		263
索 引		267

Ⅱ。環境植物学の歩みと方法

1.1 環境植物学とは

最近特に都会・工場地・造成団地においてこれまでは見られなかった植物の生育障害が出現するようになった。すなわち樹木が先端部から枯れたり、樹木の葉が異常落葉したり、植物の葉に異常な斑点が現われたり黄化したりするなどである。これらはいうまでもなく大気と土壌が有害物質によって汚染されたことによるものである。環境の汚染は人間の健康をも直接害することから、環境汚染の植物生活に関する関係についても非常に関心がもたれるようになり、その一環として生育している植物から環境を知ろうとする植物指標 (plant indicator)、植物を植えたりポット栽培してその生長や生育障害から環境を追求する植物計 (phytometer) などについても大きな関心がもたれるようになった。しかし異常環境の植物生活・生長に及ぼす障害は前から知られていた。すなわち光量不足・高低温・水不足・無機栄養欠乏などによる生育障害は多く研究されてきたのである。環境植物学は環境汚染およびその他の異常環境だけでなく、一般に植物の環境全般と植物生活の関係を個体レベルで植物生理学的手法によって研究する学問としてとらえたい。その内容には両者の関係をおもに環境の側からとらえようとする Lundegårdh の実験生態学 (experimental ecology) が含まれることはもちろん、そのほか植物の生活によって周囲の環境が変化する逆作用 (reaction) や、環境に対する植物の適応の多様性などについて、植物生活の側から環境との関係を究明しようとする Boysen Jensen に由来する生産生態学 (production ecology) 的手法も含まれている。

1.2 環境植物学の歩み

環境植物学は植物生態学の一分野としてとらえることができよう。植物生態学は19世紀以来植物社会学 (plant sociology) と植物生理学的生態学に二分されて発展し現在に及んでいる。植物社会学は、植物群落の種組成や構造を明らかにし、群落を識別し分類体系をつくり、群落の地理的分布を明らかにし、その広がりや植生図につくることを目的としており、植物分類学に関係が深い。一方、植物生理学的生態学は植物生理学と関係が最も深く、その個体レベルの部分はこの書で取り扱う環境植物学になる。植物生理学的生態学の前身ともいべき学問として、19世紀後半に植物生態学的地理学が発達した。この学問は、気候と植物群落分布の関係を究明することを目的とした。すなわち、たとえば森林・草原・乾荒原 (砂漠) はどのような気候下に成立するかを明らかにしようとしたのである。今にして思えばその究明のためには植物生理学的手法が必要であったのである。しかし残念ながら19世紀にはまだ植物生理学は生態学の中へ入りこんでいなかった。そのため別の手法を使わざるをえなかった。当時花生態学 (Biologie) という学問があった。この学問は人の眼につきやすい花と昆虫による授粉の関係を説明することを目的としていた。しかしその説明は非科学的な目的論にたよった。たとえばアサガオのような花はチョウのように長い口吻をもった昆虫に授粉してもらうために深い構造をしているし、キンポウゲのような花はハエ・アブによって授粉してもらうために浅い構造をしているなどである。この目的論的な説明は植物生態学的地理学に入りこみ、この学問は破算してしまった。たとえば葉の形態と蒸散の関係についての Shimper の乾生形態論 (xeromorphism) は、実験的根拠をもたぬ目的論的な説明に終ってしまった。植物生理学が植物生態学にかかわりをもったのは20世紀に入ってからであった。植物生理学においては物質代謝の機作を明らかにすることを目的としているので、その目的にかなうには植物群落や植物個体のような複雑な研究対象は適切でなく、簡単な体制をもった下等植物か、個体から器官・組織・細胞と簡単な植物体の部分を研究対象としたことが、植物群落や個体を対象とする植物生態学にはなかなか入りこめなかった一つの原因にな

ったであろう。しかし今世紀のはじめ Fitting は自然の植物を対象とする野外植物生理学を提唱し、この流れは Lundegårdh の実験生態学と Boysen Jensen の物質生産 (matter production) と受けつがれていった。Lundegårdh は 1925 年「気候と土壌—その植物生活に対する作用」という著書を出し実験生態学を提唱している。方法論についてはあとでくわしく述べるが、要するにおもに環境の側から植物の生活と環境の関係を生理学的手法を使って解明しようとするものである。特に量的に不足していたり過剰であったりして植物の生活にきいている限定要因 (limiting factor) を重要視して、まず限定要因をとりだしてそれと植物の生活の関係を実験的に研究するのが特徴である。環境がきびしい、すなわち限定要因がはっきりしている地方においては、この方法によって環境と植物の関係を明らかにすることができるが、環境が良好で一見して限定要因があまりはっきりしない地方における植物適応の多様性などを明らかにするためには、この方法では不十分であり、これに対しては Boysen Jensen の“物質生産”が非常に役に立つものである。すなわち、Boysen Jensen は光合成産物の生産と、そのゆくえすなわち生長材料・呼吸・貯蔵物質への分配の関係から植物の生活・生長を解析し、環境との関係を明らかにしようとした。Boysen Jensen の方法論は戦後わが国において生産生態学として発展し、特に陸上植物群落内における光要因の変化と葉の配列構造の関係について門司・佐伯 (1953) は画期的な理論的研究を完成し、生産生態学の礎となった。本書の内容は個体レベルにおける Lundegårdh や Boysen Jensen の方法論にもとづいて環境と植物の関係をとり扱っているが、一部植物群落にふれたところもある。

1.3 環境と植物生活の関係

1.3.1 どうとらえるべきか

環境とは植物をとりまく外囲のうち、植物になんらかの影響を与えるものとするのが常識的な定義である。環境は光・温度・大気・水など環境要因から構成され、おのおのは複雑な関係を保ちながら植物にはたらきかけている。環境と植物生活の関係は切りはなせないほど緊密である。しかしわれわれは両者の関係を明

らかにするため、一度はバラバラにする分析的方法をとらねばならない。分析のあとに総合の過程がとらるべきことはいうまでもない。環境の植物生活に対する影響は大きい。たとえば海岸砂丘地方には、コウボウムギ、ハマヒルガオ、ハマボウフウといった特殊な植物しか生育できないし、また鉱山・精錬所付近の重金属汚染地においてはシダ植物ヘビノネゴザだけがよく茂っていて環境の植物指標になりうる場合もある。しかし一方、植物は逆作用(reaction)によって周囲の環境を変化させていることも忘れてはならない。たとえば植物群落が茂ると、群落内の光量が減少して光要因が変化し、根の吸水によって土壌含水量が減少して土壌水要因が変化する。また最近わかったことでは、樹木の葉は二酸化硫黄(SO_2)をよく吸収し、汚染環境としての SO_2 要因を変化させている。さらに環境に対する植物の多様の適応などを明らかにするためには、Boysen Jensen に由来する生産生態学の立場から、植物生活の側から環境との関係をとらえなければならない。

1.3.2 環境の分析——限定要因

植物の生活には同時にいろいろな環境要因がはたらきかけている。したがって植物の生育が悪い場合に、植物の生活に影響を及ぼしているすべての環境要因を洗っていたのでは、なかなかその原因は明らかにならないであろう。Lundegårdh は植物の生活にきいている環境要因すなわち限定要因と植物生活の関係を明らかにしようと試みた。適量で植物の生活に要因の変化がきいていない要因を取り扱っていては、いつまでも両者の関係は明らかにならない。この考えかたは、作物の収量が最も不足している肥料分(無機養分)によって支配され、ある無機養分たとえばPが欠乏していれば、他の無機養分たとえばKでかえることはできないという Liebig の最小律 (law of minimum) に由来している。Lundegårdh は Liebig の無機養分と収量の関係を拡張して、あらゆる環境要因の量と植物の機能の関係としたものである。環境要因の量と植物の反応(物質代謝、生長)の関係は、図 1.1 に示したような最適曲線 (optimum curve) になる。すなわち環境要因が不足(最小域, minimum area)していれば、環境要因が増加するとと

1.3 環境と植物生活の関係

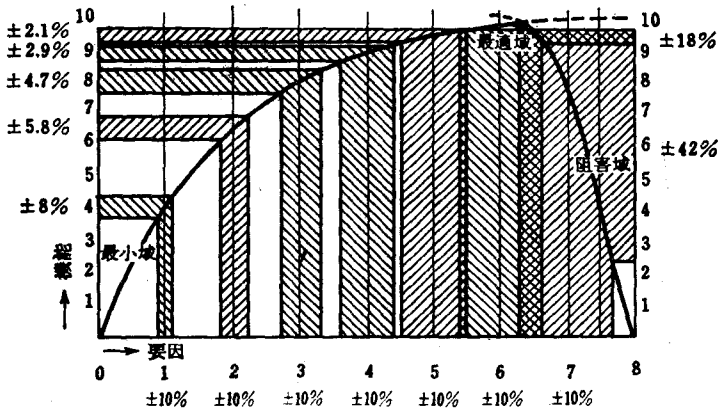


図 1.1 最適曲線 (Lundegårdh, 1957)

各域において環境要因量を 10% 増減したときそれに応じて機能の変化は最小域、阻害域では大きく、最適域では小さいことがわかる。

もに機能は増大する。ところが環境要因が最適度まで増加（最適域，optimum area）すると、環境量の変化にともない機能は頭打ちになり、あまり変化しなくなる。さらに環境要因が増大（阻害域，inhibition area）すると、環境要因の増加にともなって反応量は急激に減少する。Lundegårdh はこの法則性を相対律 (law of relativity) とよんだ。そのわけは、環境要因の増加 (Δx) に対する機能の変化 (Δy) を、その機能 (y) の環境 (x) に対する相対作用と名づけたからである。この用語を使えば、相対作用は最小域および阻害域において大きく、最適域において小さいとして相対律を表現することができる。すなわち最小域および阻害域にある環境要因が限定要因なのであり、限定要因の変化は植物の反応に大きな変化をもたらすが、それ以外の最適域にある環境要因の変化は、反応をあまり変化させないということになる。この理由により環境と植物生活の関係を調べるには、まず限定要因をさがすことが第一に必要なことになる。限定要因をつきとめることは極端に乾燥しているとか、極端に低温であるとかいう場合には容易であろうが、簡単ではない場合もある。植物生理学的な大発見であるが、Garner および Allard (1920) による光周性 (photoperiodism) の発見は簡単にはゆかなかった。タバコの Maryland Mammoth という優良品種は、北米にお

けるふつうの栽培では開花結実せずそのままでは品種の維持は不可能であった。これを可能にするためには秋低温になる前に地上部の大部分をとり去り、鉢植えにして温室内に置くと、まもなく貧弱な地上部が発育して開花結実してようやく種子が得られることによって品種の維持がcaろうじて行われていた。Garner および Allard は最初温室に入れる前の秋末の低温が開花に関係があるのではないかと思った。そこで夏低温下に置いたが開花しなかった。つぎに温室に入れてからの貧弱な生長から、栄養を悪くすれば開花するのではないかと考えた。これも徒勞に終わった。さらに冬期温室内の光量が弱いことも疑った。これもだめであった。そして最後に日長、すなわち秋から冬にかけての短日が花芽を形成し開花させるという結論に到達した。すなわち Maryland Mammoth は極端な短日植物であり、北米では秋末の短日で花芽が形成されるときにはすでに低温が生育を不可能にしていることが発見されたのである。本書の5章の最後に書いてある海岸砂丘クロマツ林下におけるクロマツ実生苗の枯死の原因(筆者の研究)についても、土壤の水不足が限定要因であるとわかるまでは、光、クロール(Cl)、無機栄養要因も一応は疑ってみたのである。

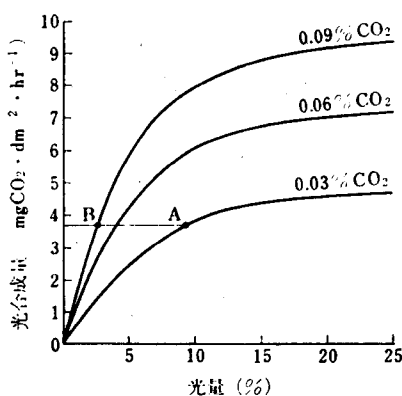


図 1.2. CO₂ 濃度を変化させた場合の光-同化曲線 (Lundegårdh, 1957)

要因も限定要因であるためである。この場合任意の y 軸上の任意の点で x 軸に平行線を引くと、いくつもの最適曲線と交わる。そして CO₂ 濃度は小さいが光が

環境要因と植物の反応に関する最適曲線の一つとは限らない。問題としている限定要因以外の要因がみな最適域にあれば最適曲線は一つに限られるが、このようなことはまずなく、ふつうの場合限定要因は複数である。この場合は一つの環境要因と反応の間にいくつもの最適曲線ができる。図 1.2 に示した光量(日中最大光量を 100 とした)と光合成に関する最適曲線は、CO₂ 濃度のちがいによって多くの曲線がつくられる。この場合 CO₂

強い A 点と、 CO_2 濃度は大きい光が弱い B 点における光合成は等しい。すなわち B 点では A 点に比較して光は弱い、 CO_2 濃度が大きいことで、光合成に関して同じ効果が出る。いいかえれば限定要因が複数あるときには、一つの要因の不足を他の要因を増大することによって補うという、一見最小律に矛盾した現象がおこる。この現象を環境の補完性 (Ersetzbarkeit) という。補完性は自然界における植物の分布にもあらわれる。たとえばシダ類のタマシダは九州南部の暖かい地方では、森林内のうす暗い場所にも生育しているが、もっと低温な静岡県になると海岸に近い全光を沿びた場所に生育する。これは温度と光に関する補完性である。

以上のことからある環境要因と植物の反応について研究する場合、つねにはかの限定要因となっている環境要因のことを考慮しなければならない。

1.3.3 環境要因

植物の生活には、いろいろな環境要因が複雑に関係しながらはたらきかけている。ふつう環境要因は表 1.1 のように気候要

表 1.1 各環境要因

気候要因：光、温度、水、大気、風など
土壌要因：地温、土壌水、pH、物理性、無機塩、通気など
生物要因
複合要因

因 (climatic factor)・土壌要因 (edaphic factor)・生物要因 (biotic factor)・複合要因 (complex factor) と大別し、さらに細分することが行われている。個々の環境要因には水・ CO_2 ・無機養分のように植物の生活にともなって出入する代謝物質である要因と、温度・風・土壌の pH や物理性のように物質代謝の量を規制する要因がある。光は電磁波であるが、植物は光のエネルギーを取り入れて光合成を行う点からみても、物質的な要因と似た性質をもっている。以上のほか最近では環境汚染が激しくなるとともに、大気や土壌に加わった有害物質も忘れてはならない。すなわち大気中では二酸化硫黄 (SO_2)、窒素酸化物 (NO_x)、フッ化水素 (HF)、さらに光化学スモッグをおこすオゾン (O_3) や PAN などは見のがすことはできないし、土壌中では重金属・農薬・PCB など有害有機物が問題になっている。これらの物質は植物に害のみを与えるが、重金属中の亜鉛 (Zn) のよ