

アオウキクサの生長に及ぼす CO₂ 濃度と 温度の影響

Effects of CO₂ and temperature on growth of *Lemna aoukikusa*

望月久美子*・及川武久**・広田 充***・李 載錫****・鞠子 茂**

Kumiko MOCHIZUKI*, Takehisa OIKAWA**, Misturu HIROTA***,
Jae - Seok LEE**** and Shigeru MARIKO**

1 緒言

現在、CO₂をはじめとする温室効果ガスによる地球温暖化が問題となっており (IPCC, 1995), それに伴う植生の変化が予想されるため, 様々な植物に対する温暖化影響を明らかにする研究が必要とされている。しかし, これまでに行われた研究は陸生の植物を対象としたものが多く, 水生植物に対する研究は少ない。水生植物の多くは C3 植物であることから, 高 CO₂ に対する生長反応は大きいと考えられる (Poorter, 1993)。しかし, CO₂ 施肥により水利用効率が上がるため, 高 CO₂ に対する生長反応は乾燥条件の方がより顕著なるので (Idso and Idso, 1993), 湿潤な条件で生育している水生植物では CO₂ 施肥に対する生長反応が顕著でない可能性もある。このように水生植物が高 CO₂, あるいは温暖化条件に対してどのような生長反応を示すかは十分な解明が進んでいない。そこで本研究では代表的な水生植物であるウキクサへの温暖化影響を明らかにする研究を行う。ウキクサはサイズが小さく, 生長速度が大きい特徴を備えているだけでなく, 水耕によって環境

操作が容易な材料である (Ikusima, 1962)。したがってウキクサは温暖化が生長に与える影響を解明するために都合がよい水生植物である。

先行研究において既に, 低温をベースとして与えられた条件では CO₂ 施肥による大きな生長促進効果が見られ (Koizumi *et al.*, 2001), 昇温を同時に行うとさらに生長が促進されることがわかっている (Guy *et al.*, 1990b)。しかし, 高温をベースとした条件における高 CO₂ と昇温の影響はまだ明らかにされていない。そこで, 本研究では, (1)ウキクサ類の生長にとっての最適温度を明らかにした上で, (2)比較的高温な時期 (夏期) において, 高 CO₂ と昇温の相互作用がウキクサ類の生長に及ぼす影響を解明することを目的として研究を行う。

本研究で用いるウキクサ類として日本固有のアオウキクサ (*Lemna aoukikusa*) を選んだ。本種は, 世界の温帯域に広く分布する多年生のアオウキクサ (*Lemna perpusilla*) が日本の水田管理に適応して一年生の生活史をとるようになったものだと言われている (角野, 1994)。アオウキクサは日本の水田生態系における最も一般的なウキクサ類であり, 水田ではイネと競争関係にある。よってアオウキクサに対

* 筑波大学生命環境科学研究科

*** 筑波大学生物科学系

** 筑波大学生物科学系

**** 筑波大学陸域環境研究センター

する地球温暖化の影響が明らかになれば、温暖化時のイネの収量を予測するのにも役立つ。

II 材料と方法

(1) 材料の採集と予備培養

2001年6月中旬に茨城県土浦市のハス田においてアオウキクサを採集した。ポリプロピレン製コンテナ（長さ41cm×幅31cm×高さ10cm）を用意し、この中にカルキ抜きした水道水約8Lにハイポネックス4mL（2000倍希釈）を加えて作成した水耕液を入れた。これらのコンテナにアオウキクサを移し、以下の実験を始めるまで予備培養した。その間、コンテナは屋外の日陰に置き、蒸発した分の水を随時追加した。

(2) 温度処理実験

5段階の変温（昼間/夜間：15°C/10°C, 20°C/15°C, 25°C/20°C, 30°C/25°C, 35°C/30°C）に設定した5基のグロースチャンバー（BIOTRON, NK SYSTEM）を用いてアオウキクサを培養した。昼夜の気温差を5°Cとした理由は、夏期に実際の水田において観察される昼夜の水温の差が約5°Cであることによる（小泉, 私信）。光条件は6月の日長に合わせて昼/夜：14時間/10時間とし、昼の光強度は $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ とした（蛍光灯光源）。

各グロースチャンバー内にポリプロピレン製コンテナ（長さ41cm×幅31cm×高さ10cm）を置き、カルキ抜きした水道水に試薬を加えて作成した1/2希釈Knop溶液（ KH_2PO_4 , 125 mg L⁻¹; KCL, 60 mg L⁻¹; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 500 mg L⁻¹; $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 125 mg L⁻¹; FeCl_3 , 微量）を8L満たした。水深は約6.3cmであった。藻類の発生を防ぐため、市販の防藻剤（テトラアルジミン, Tetra）を規定量の2倍（0.1%）加えた。6区画に仕切った（1区画, 3cm×3cm）容器を2つずつコンテナに浮かべ、あらかじめ培養しておいたアオウキクサの中から、1区画あたり20葉状体をピンセットで移した。繰り返しの数は各温度処理区について6区画ずつとした。培養期間は6/15～7/9（25日間）であった。この期間、

乾燥を防ぐため、コンテナの上に透明なアクリル板を置いて被覆した。このとき、植物によるCO₂の取り込みを妨げないように隙間を少し空けた。また、水深の変化を防ぐため、水面の高さに穴を開けたポリ瓶（2L）に水道水を満たし、これをコンテナの中にさかさまに置いて自動給水されるようにした。

培養終了後、全サンプルを区画ごとにサンプリングし、葉面積解析用画像をスキャナーで取り込んだ。このとき、測定精度を高くするために600 dpiないし900 piの高い解像度で画像を取り込んだ。葉以外の画像はあらかじめ消去したのち（Adobe Photoshop 5.5）、解析ソフト（Lia32, 山本一清）で葉面積を測定した。画像取り込みを終えたサンプルは葉包紙に包んで乾燥機に入れ、約80°Cで72時間乾燥した。乾燥サンプルは電子天秤（GR-202, エー・アンド・ディ）を用いて重量を測定した。

(3) 昇温・高CO₂影響実験

筑波大学陸域環境研究センター内に設置された温度勾配型温室（TGC）とCO₂・温度勾配型温室（CTGC）を用いて、昇温と高CO₂の影響実験を行った。これらの温室は同じ形状と温度制御機能を持つ。TGCの入り口付近の気温は外気温と同じであり、そこから5 m奥へ進むにつれて1°Cずつ気温が上昇するように制御されており、一番奥（25m）では外気よりも5°C高い気温が常に維持される。CTGCは、TGCと同じ温度勾配であるが、同時にCO₂濃度にも勾配をつくることのできる。CTGCの入り口付近のCO₂濃度は外気と同濃度（約360 ppm）で、そこから奥へ進むにつれてCO₂濃度は上昇し、一番奥では外気の2倍（約700 ppm）に維持されている（Lee, 2000）。この他に温度やCO₂濃度を制御しない温室を比較対照として用いた。この温室の四方はメッシュ張りになっており、常に外気と同じ温度とCO₂濃度が維持されている。

対照区はメッシュ張り温室内に、2°C昇温区（T2区）と2°C+1.4倍CO₂濃度区（CT2区）はTGCとCTGCの所定の場所に設けた。それぞれの処理条件が得られる場所に人工の池（長さ170cm×幅80cm

×深さ 20cm) を掘り、1/2 希釈 Knop 溶液を 88.4L (水深約 6.5 cm) 満たし、防藻剤(テトアルジミン)を規定量の 2 倍(0.1%) 加えた。ここに底に穴のあいたコンテナ(長さ 16cm×幅 12cm×深さ 7cm) を沈めたのち、内部に 6 区画の仕切り(1 区画, 3cm×3cm) を持つ容器をテープで固定した。あらかじめ培養しておいたアオウキクサを容器内へピンセットで移した。葉状体数は 1 区画につき、20 葉状体とした。繰り返しの数(区画数)は各処理について 15 とした。培養期間は 6/21~6/30(10 日間)であった。培養期間中、藻類の発生を抑えるために小型ポンプでバブリングした。温度データロガー(おんどとり TR-71S, ティアンドデイ)を人工池に設置して各処理区における水温を測定した。培養終了後、サンプリングし、温度処理実験と同じ方法で葉面積と乾燥重量を測定した。

III 結果

(1) 温度処理実験

30℃/25℃区はグロースチャンパーの故障により途中から実験の継続ができなくなったため、この区的数据は除去した。

アオウキクサのバイオマス(乾燥重量)は 20℃/15℃区で最大となり、約 1.3 mg dw となった(Fig. 1)。これに対し、25℃/20℃以上の高温と 25℃/20℃の低温ではその 1/2 ほどのバイオマスでしかなかった。同様に葉面積も 20℃/15℃区で最大の 1.7 cm² となったが、それ以外の温度との差はバイオマスの場合よりも小さかった。

(2) 昇温・高 CO₂ 影響実験

実験期間中の対照区における水温の日変化は 20℃から 35℃の間を推移した。平均水温は対照区で 26.4℃, T2 区で 27.7℃, CT2 区で 28.1℃であった。日最高水温の平均値は、対照区 31.6℃, T2 区で 33.8℃, CT2 区で 34.2℃であった。気温は対照区よりも T2 区, CT2 区で 2℃ずつ高く制御されているが、平均水温では対照区と T2 区間の差は 1.3℃, 対照区と CT2 区間の差は 1.7℃であり、設定された温

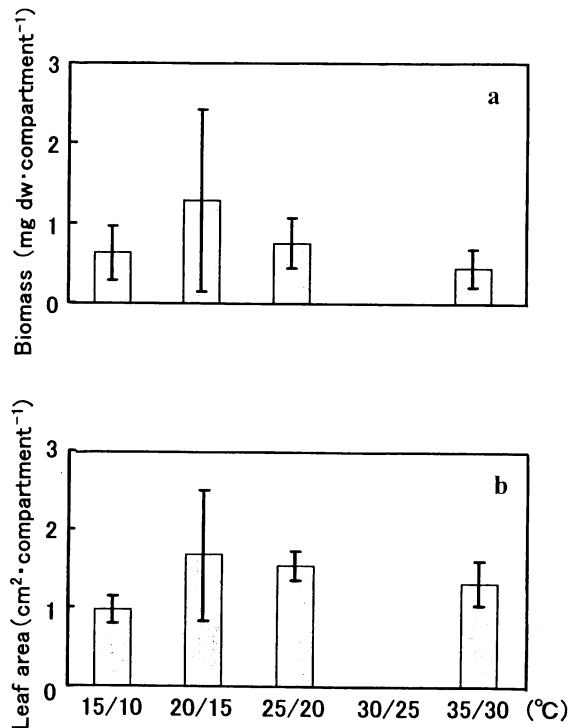


Fig. 1. Biomass(a) and leaf area (b) of *L. aoukikusa* grown at alternated temperature regimes. Bars indicate SD of the mean. (n=6)

度差より小さくなっていった。これは水の比熱が空気よりも大きく、温まりにくかったためと考えられる。また、平均水温・日最高水温ともに T2 区よりも CT2 区で 0.4℃ほど高くなった。実験期間中の水温は同じ茨城県内の水海道市にある水田で測られた同期間の水温と、絶対値・変化のパターンともによく一致していた(大津, 2001)。

アオウキクサのバイオマスは対照区で最も大きく、約 2.2mg dw となった(Fig. 2)。これに対し、T2 区では約 1.5 mg dw, CT2 区では約 1.1 mg dw となり、水温が高い区ほど生長が抑制された。CO₂ 施肥による生長促進効果は見られなかった。葉面積でも同様の傾向が見られ、対照区で 1.8cm², T2 区で 1.4cm², CT2 区で 1.1cm² となった。

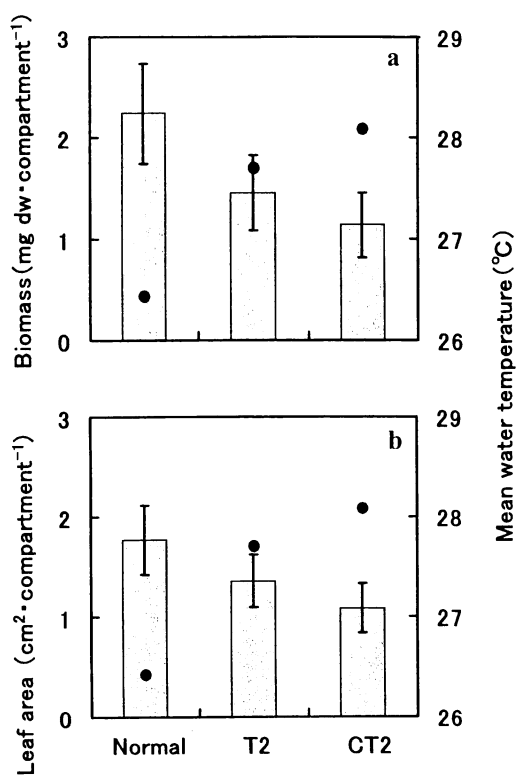


Fig. 2. Biomass, leaf area and mean water temperature during the experimental period. Columns: a, biomass; b, leaf area. Closed circles: mean water temperature. Bars indicate SD of the mean. (n=15)

IV 考察

温度処理実験のバイオマス生長の結果から、アオウキクサの生長の最適温度は 20℃ 付近であることが明らかになった (Fig. 1)。この最適温度はほぼ水温と考えてよい。一般的に、ウキクサ類の生長の最適温度は 20℃ から 30℃ の範囲にあると言われている (Zirschky and Reed, 1988)。例えば、イボウキクサ (*Lemna gibba*) では 22℃ ~ 25℃ (Guy *et al.*, 1990a)、ウキクサ (*Spirodela pilyrhiza*) では 25℃ 以上 (Aziz and Kochi, 1999) である。これらと比較すると、本研究で明らかになった日本固有のアオウキクサ (*Lemna aoukikusa*) の生長の最適温度はやや低めとなっ

ている。

アオウキクサの最適生長温度が比較低温域にあることは、昇温・高 CO₂ 実験にも影響を与えた。結果は平均で 1.5℃ 程度の水温の昇温でもアオウキクサの生長は抑制されることを示している (Fig. 2)。アオウキクサの生長に対する最適水温は 20℃ 付近であることから考えると、それを越える温度域では温度が高くなるほど、わずかな昇温が与えられても顕著な生長阻害を受けるものと考えられる。また、短期間の高温も生長阻害を促進すると考えられる。本研究においても、T2 区、CT2 区の最高水温、すなわち短期に与えられた高温条件は約 34℃ であった。実際、多くのウキクサ類において、35~40℃ 程度の短期の高温により著しい生長阻害を受けることが明らかにされている (Zirschky and Reed, 1988)。

これまでに、生長最適温度やそれより低い温度条件では、ウキクサ類の生長は CO₂ 施肥によって大きく促進されることが明らかにされている (Koizumi *et al.*, 2001; Guy *et al.*, 1990b)。本研究における夏季の高温条件で行われた実験では、CO₂ 施肥によるアオウキクサの生長促進は見られなかった (Fig. 2)。これより、生長適温を越えるような高温条件は CO₂ 施肥効果を打ち消す効果があると結論される。

Guy *et al.* (1990a) や Rejmankova (1975) は、夏の気温が 30℃ を越える温帯域におけるウキクサ類の生長の季節変化について言及している。それによると、ウキクサ類は春から初夏にかけて盛んに生長し、20℃ 前後の 5~6 月ごろに生長のピークを迎え、盛夏には生長速度が一旦減少するが、気温が下がり始める秋に 2 度目の生長のピークを迎える。このようにウキクサ類の季節的生長パターンは温度と大きく関わっている (Guy *et al.*, 1990a,b; 小嶋, 1994)。ウキクサ類の生長の季節変化パターンに対する温暖化影響、すなわち昇温と高 CO₂ の影響は生育地の気候が温暖であるかないかによって左右されるものと考えられる。生長の適温の低いアオウキクサの場合、各季節において 20℃ をどの程度越えて高 CO₂ 条件に置かれるかにより温暖化影響の現れ方が異なると予想される。一般的な傾向として、その地域が寒冷地であれば春・秋の生長促進が顕著に現れ、温暖な

地域であれば春・秋の生長促進が顕著に現れ、温暖な地域であれば、真夏の生長抑制が顕著に現れると考えられる。しかし、アオウキクサの生長の季節動態は他のウキクサ類、例えば、ウキクサ (*Spirodela polyrhiza*)、イチヨウウキゴケ (*Ricciocarpus natans*)、コウキクサ (*Lemna minor*) などとの競争関係によっても影響を受けることから、今後はこれらの種とアオウキクサとの競争関係を考慮した温暖化影響研究を行う必要がある。

文献

- 大津正一 (2001MS) : つくば地域の水田における炭素の動態と収支. 筑波大学修士課程環境科学研究科修士論文, 85p.
- 角野康郎 (1994) : 『日本水草図鑑』文一総合出版, 72p.
- 小嶋博文 (1995) : アオウキクサの生育とその培地条件について—アオウキクサの生理生態学的研究—. 日本大学農獣医学部学術研究報告, 52, 10-15.
- Aziz, A., Kochi, M. N. (1999): Growth and morphology of *Spirodela polyrhiza* and *S. Punctata* (*Lemnaceae*) as affected by some environmental factors. *Bangladesh Journal of Botany*, 28, 2, 133-138.
- Guy, M., Granoth, G. and Gale, J. (1990a): Cultivation of *Lemna gibba* under desert conditions. I : Twelve months of continuous cultivation in open ponds. *Biomass*, 21, 145-156.
- Guy, M., Granoth, G. and Gale, J. (1990b) : Cultivation of *Lemna gibba* under desert conditions. II : The effect of raised winter temperature, CO₂ enrichment and shading on productivity. *Biomass*, 23, 1-11.
- Idso, K.E and Idso, S. B. (1993): A synopsis of a major review of plant responses to rising levels of atmospheric carbon dioxide in the presence of unfavorable growing conditions. *Advances in Carbon Dioxide Effects Reseach. ASA Special Publication*, 61, 131-139.
- Ikushima, I. (1962): Biology and duckweeds with special reference to their growth. I *Physiology and Ecology*, 10, 130-164.
- IPCC (1995): Climate Change 1995-The Science of Climate Change. *Cambridge University Press*, 159-170.
- Koizumi, H., Kibe, T., Mariko, S., Otsuka, Y., Nakadai, T., Mo, W., Toda, H., Nishimura, S. and Kobayashi, K. (2001): Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on CO₂ exchange at the flood-water surface in a rice paddy field. *New Phytologist*, 150, 231-239.
- Lee, J-S. (2001): An analysis of growth in C3 and C4 plant populations using newly built temperature gradient chamber and CO₂-temperature gradient chamber: *A dissertation submitted to the Doctoral Program in Biological Sciences, the University of Tsukuba in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy (Science)*.
- Poorter, H. (1993): Interspecific variation in the growth response oh plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio*, 104, 77-97.
- Rejmankova, E. (1975): Biology of duckweeds in a Pannonian fishpond. *Symp. Biol. Hung.*, 15, 125-131.
- Zirschky, J. and Reed, S. (1988) : The use of duckweed for wastewater treatment. *Journal of Water Pollution Control Federation*, 63, 1253-1258.