

## スイレンとヒツジグサにおける給気と その生態学的重要性 (予報)

加藤 夕紀子\*・土谷 岳 令\*

Yukiko Kato and Takayoshi Tsuchiya: Aeration and Its Ecological Significance in *Nymphaea alba* hybrid and *Nymphaea tetragona* Georgi (Preliminary report)

### 1. はじめに

多くの抽水・浮葉植物の根の周りの土壌は嫌気的である。これらの植物では根の呼吸や成長に必要な酸素を供給するために、形態的および生理的適応がみられる。形態的適応の例としては、通気組織や換気機能の発達が挙げられ、生理的適応の例としては、嫌気的条件下におけるエネルギー代謝の調節やエチレンの生成が挙げられる (Armstrong *et al.* 1994)。

換気機能は多くの浮葉植物 (Grosse 1996a)、抽水植物 (Armstrong and Armstrong 1991; Huwang and Morris 1991; Brix *et al.* 1992; Tornbjerg *et al.* 1994; Sorrel *et al.* 1994) および湿生の木本 (Grosse *et al.* 1992) において観察されている。換気機能は葉の内外の温度差と水蒸気圧差により生じる分圧差が原因となった物理的加圧現象である (Grosse 1996b)。換気機能により、周りの土壌が嫌気的になりがちな根茎や根に酸素が供給され (Dacey 1980; Armstrong and Armstrong 1990)、根の栄養塩吸収速度を高めていることがハンノキで示されている (Grosse and Meyer 1992)。換気機能を持つ植物は、地下部への給気を酸素の濃度勾配による拡散のみに依存している種よりも嫌気的な土壌において有利であると思われる (Brix *et al.* 1992)。

スイレン (*Nymphaea alba* L.) は、多年生の浮葉植物で、アフリカ、アジア、ヨーロッパの富

栄養な湖沼でよく生育する (Baensch *et al.* 1992)。スイレンの園芸品種は多く日本に導入されており、自然界に逸出しているものもある。ヒツジグサ (*Nymphaea tetragona* Georgi) は多年生の浮葉植物で、東アジア、インド、ヨーロッパの中栄養、貧栄養、腐食栄養質の湖沼やため池に生育し、日本に本来ある唯一のスイレン属植物である (Kadono 1982; 角野 1994)。このようなスイレンとヒツジグサの生育場所の環境条件の違いが生じる原因には、栄養条件の違いだけでなく、それに付随する土壌の酸素条件の違いも関わっているのではないかと考えた。そこでとくに両種の換気機能の違いを明らかにする目的で研究を行った。

### 2. 材料と方法

#### 2-1. 実験材料

実験は1997年7月から9月および1999年6月から10月にかけて、千葉大学西千葉キャンパス内で育てているスイレンとヒツジグサを用いて行われた。スイレンは千葉大学工学部の人工池に生育しているものを使い、ヒツジグサは兵庫県吉川町および東条町において採取し島根大学汽水域研究センターで栽培してあったものを1998年8月に大学の実験池に移植して使用した。

毎週新しく出てきた葉に、1×1.5×0.2cmに切った発泡スチロールをビニールテープで包み、ワイヤーを通したものを巻きつけてマーキングし、実

\*千葉大学大学院自然科学研究科

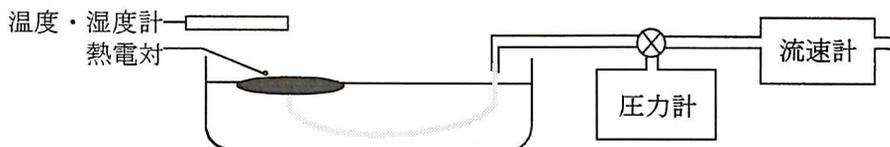


図1 換気効率および加圧効率測定実験の概略図

験に使用した葉の葉齢を推定できるようにした。各実験は、気候条件の違いによる換気速度の変化を防ぐため、葉を採取後30分ほどファンの風にあててから行われた。

2-2. 換気能力、加圧能力および導通抵抗

流速計 (KOFLOC 3810; 測定範囲 0-10ml min<sup>-1</sup>または0-20ml min<sup>-1</sup>) と圧力計 (PLX-100W-DG; 測定範囲 0-980.6Pa, サヤマトレーディング) を図1のように、葉柄とチューブを介してつなぎ、流速と圧力を測定した。データは測定値が安定した後、2秒ごと約30秒間測定し、データロガー (THERMODAC-E, 江藤電機) に蓄積し、平均値を解析に用いた。

境界層抵抗を小さくするために葉と水平方向にファンで風速約 1 m s<sup>-1</sup>の風を送った。なお、予備実験において、この風速では風圧が葉内空気を加圧しないことが確認されている。

換気効率 (specific convective efficiency,  $E_A$ ;  $\mu\text{mol air m}^{-2}\text{ leaf area s}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ ) は、以下に示す Bendix *et al.* (1994) の式より求めた (ただし彼らの単位は  $\text{cm min}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ )。

$$E_A = F_s A^{-1} \Delta P_{pot}$$

ただし、 $\Delta P_t = P_a (T_b^{0.5} T_a^{0.5} - 1)$

$$\Delta P_w = P_{wb} - P_{wa}$$

$$\Delta P_{pot} = \Delta P_t + \Delta P_w$$

ここで、 $F_s$  は換気速度 ( $\mu\text{mol air s}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ )、 $A$  は葉面積 ( $\text{m}^2$ ) である。また  $\Delta P_{pot}$  (Pa) は最大

可能静圧差 (potential static pressure differential),  $\Delta P_t$  (Pa) は熱拡散 (thermal transpiration) による圧力差,  $\Delta P_w$  (Pa) は水蒸気浸透圧 (humidity-induced pressurization) による圧力差である。そして、 $P_a$  (Pa) は大気圧,  $T_a$  (K) は外気温,  $T_b$  (K) は葉の内部温度,  $P_{wa}$  (Pa) は外気の水蒸気圧,  $P_{wb}$  (Pa) は葉内の水蒸気圧である。

また、加圧効率 (pressurization efficiency,  $e$ ; Pa Pa<sup>-1</sup>) は次の式より求めた。

$$e = \Delta P_s \Delta P_{pot}^{-1}$$

ここで、 $\Delta P_s$  は実際の静圧差である。一方、 $\Delta P_{pot}$  は計算上の静圧差または理想静圧差とも言う。なお、 $0 \leq e \leq 1$  である。

また、換気コンダクタンス (conductance,  $G$ ;  $\mu\text{mol air s}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ ) は、

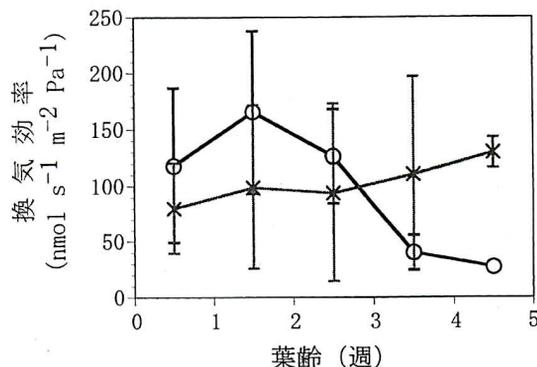


図2 換気効率 ( $E_A$ ) と葉齢の関係。○はスイレン、×はヒツジグサを示す。

$$G = F\Delta P^{-1}$$

より求められる。ここで  $F$  は流速 ( $\mu \text{ mol air s}^{-1}$ )、 $\Delta P$  は加えた圧力差 (Pa) である。

予備実験より、葉齢が約1週間の葉において、両種の換気効率の差が一番出やすいということが示唆されたため (図2)、両種の換気効率を比較するために、葉齢が一週間の葉のデータを集めた。

### 2-3. 葉面積あたりの葉の乾燥重量 (SLW) の測定と、根の単位乾燥重量あたりの換気効率

測定に使用した全ての葉について、葉面積と葉の乾燥重量 (80°C, 2日間乾燥) を測定し、 $SLW$  (g leaf dry weight  $\text{m}^{-2}$  leaf area) を計算した。根の単位乾燥重量あたりの換気効率 ( $E_R$ ;  $\mu \text{ mol air s}^{-1} \text{ g}^{-1}$  root dry weight  $\text{Pa}^{-1}$ ) は、次の式より求めた。

$$E_R = \overline{E_A} (\overline{SLW})^{-1} W_1 W_r^{-1}$$

ここで、 $\overline{E_A}$  ( $\mu \text{ mol air m}^{-2} \text{ leaf area s}^{-1}$ ) は葉面積あたりの換気効率の平均値、 $\overline{SLW}$  は葉面積あたりの葉の乾燥重量の平均値である。葉と根の乾燥重量の比、 $W_1 W_r^{-1}$  は、Brock (1985) および Kunii and Aramaki (1992) より計算した (表1)。

### 2-4. 根茎の通気組織における酸素濃度

スイレンとヒツジグサ各4個体を、それぞれ約6 lの土の入ったポリエチレン容器 (直径22.5cm × 高さ28cm) に、1998年8月に移植した。1998年9月から10月にかけて、根茎の通気組織の中の空気をガスタイトシリンジ (MS-GAN050, 伊藤製作所) を用いて抜き取り、サンプル中の酸素濃度を測定した。根茎中の空気の酸素濃度は一日の中で12時から16時の間に最小となると考えられるため (Yamasaki and Saeki 1979)、ガスの採取は常にこの時間帯に行われた。

採取したガスは、中野 (1933, Krough (1908)

表1 スイレンおよびヒツジグサの各器官の現存量分配率 (%)

	スイレン (a)	ヒツジグサ (d)
浮葉		
葉身	10	16.8
葉柄	10 (b)	15.2
沈水葉	0 (c)	5.7
花	5	2.9
根茎	57	21.6
根	18	37.8
計	100	100.0

(a) Brock (1985) の Fig.2から計算した。

(b) 花柄を含む。

(c) 記載なし。

(d) Kunii and Aramaki (1992) より引用。

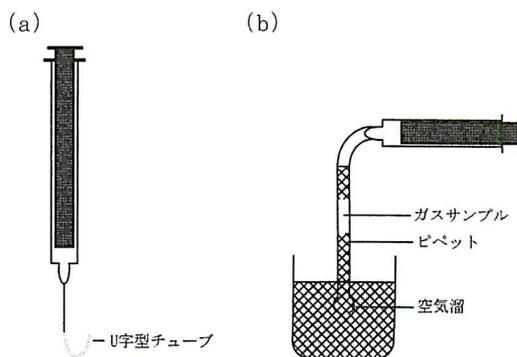


図3 (a) ガスタイトシリンジの針の先にU字型チューブを差し込むことにより、サンプルガスを微量ガス分析器に注入し易いようにした。(b) 微量ガス分析器。

の方法を引用)の方法に基づき、手製の微量ガス分析器と、酸素吸収剤としてのピロガロールを用いて酸素濃度を測定した。まず0.5ml用メスピペットの先端部を熱して球状に膨らませ、釣鐘状になるように先端を整え、空気溜をつくった。上端にはシリンジをはめたチューブをとりつけた。そして作った分析器をスタンドに固定し、実験を行った (図3)。まず希塩酸溶液中に分析器を、空気溜の部分が隠れる程度に入れた。この希塩酸溶液をピペットの中央位置までシリンジで引き上げた。

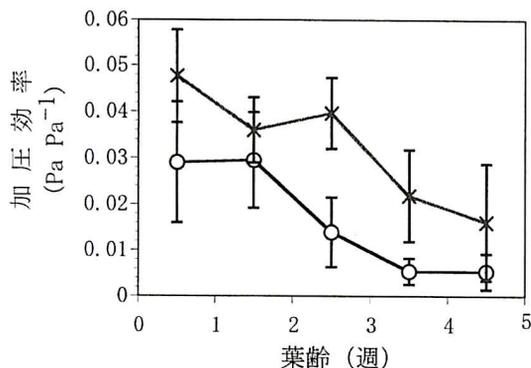


図4 加圧効率 (e) と葉齢の関係。○はスイレン，×はヒツジグサを示す。

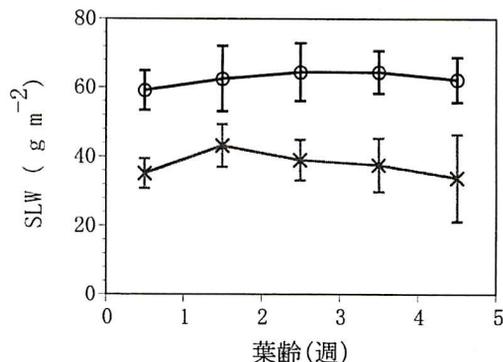


図5 単位葉面積あたりの葉の乾燥重量 (SLW) と葉齢との関係。○はスイレン，×はヒツジグサを示す。

ここでサンプリングしたガスを空気溜に注入し、このガスをシリンジで引き上げ、ガスの体積を測定した。希塩酸溶液のような弱酸性溶液を用いるのは、サンプルのガスが溶液中に溶けないようにするためである。次に、希塩酸溶液を二酸化炭素吸収剤である10%水酸化カリウム溶液に変え、同様にして空気をシリンジで上下させ、二酸化炭素を吸収させた。体積の減少がなくなったら目盛りを読み取った。次に酸素吸収剤であるアルカリ性ピロガロール溶液（水酸化カリウム50g，蒸留水30ml，ピロガロール0.5g）中で同様の操作を繰

り返した。このときのそれぞれの体積の減少とはじめの体積との割合を計算し、サンプル中の酸素および二酸化炭素濃度を得た。

#### 2-5. 根の体積に対する表面積の比

根の基部の直径  $d$  (m) をノギスで測定し、根の体積に対する表面積の比を  $4/d$  として計算した。この値は、酸素が漏れ出す部分においても同じと仮定した。

表2 スイレンおよびヒツジグサの特性の比較

	ス イ レ ン	ヒ ツ ジ グ サ
形態学的特性		
SLW <sup>(a)</sup> (gm <sup>-2</sup> )	62.8±7.3 (n=30)	37.9±8.1 (n=28)*
根の体積に対する表面積の比 (m <sup>-1</sup> )	4.7±1.1 (n=10)	12.6±2.4 (n=10)*
換気能力		
葉面積あたりの換気効率 (nmol air s <sup>-1</sup> m <sup>2</sup> leaf area Pa <sup>-1</sup> )	161.8±66.5 (n=12)	66.0±51.5 (n=21)*
根の乾燥重量あたりの換気効率 (nmol air s <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> dry weight Pa <sup>-1</sup> )	1.27 (n=12)	0.71 (n=21)
加圧効率 (mPa Pa <sup>-1</sup> )	24.9±12.3 (n=12)	30.9±34.0 (n=19) n. s.
自然生育条件下での根茎中の酸素濃度 (%)	16.5±3.0 (n=8)	17.9±3.1 (n=8) n. s.

\*有意差あり (t検定,  $P < 0.05$ ): (a) 単位葉面積あたりの葉の乾燥重量

### 3. 結果

スイレンでは、若い葉において換気効率 ( $E_A$ ) が高く、葉が古くなるにつれ低くなっていくという傾向がみられたが、ヒツジグサにおいては、葉齢による換気効率の顕著な変化は見られなかった (図2)。また、両種とも、加圧効率 ( $e$ ) は若い葉において高く、葉が古くなるにつれ低くなっていく傾向が見られた (図4)。

葉齢が1週の葉における、換気効率 ( $E_A$ ) の平均値は、スイレンがヒツジグサよりも有意に高い値を示した ( $t$ 検定,  $P < 0.01$ ; 表2) が、加圧効率 ( $e$ ) の平均値は、両者に有意差がみられなかった (表2)。

SLW と葉齢の間には両種とも相関がみられなかった (ANOVA,  $P < 0.01$ ; 図5)。SLW の平均値は、スイレンがヒツジグサよりも高かった (ANOVA,  $P < 0.01$ ; 図5および表2)。

葉面積あたりの換気効率 ( $E_A$ ) と同様に、根の単位乾燥重量あたりの換気効率 ( $E_R$ ) は、スイレンがヒツジグサよりも高く、その比は約1.8であった (表2)。ヒツジグサの根の体積に対する表面積の割合は、スイレンに比べて約2.7倍高かった (表2)。しかし、根茎の通気組織における酸素濃度は、両種において有意差がみられなかった ( $t$ 検定,  $P < 0.05$ ; 表2)。

### 4. 考察

スイレンやヒツジグサが普通に生育している自然条件下では、両種の根茎は十分に酸素を供給されていることが示唆された。しかし、ヒツジグサの根を換気する能力はスイレンよりも低いので、嫌気条件下において、根の呼吸に十分な酸素の供給を受けられない可能性がある。また、ヒツジグサの根の体積に対する表面積の割合はスイレンよりも高いことから、ヒツジグサの根からは、より酸素が漏れやすいことが示唆される。換気能力の低さと、根からの酸素の漏れやすさという両方の面から見て、ヒツジグサは嫌気条件下での生育に

適していないことが示唆される。

Grosse *et al.* (1991) は、ドイツのスイレン (*N. alba*) の換気速度が、若い葉では  $6\text{ml cm}^{-2}\text{ leaf area h}^{-1}$ 、古い葉では  $2\text{ml cm}^{-2}\text{ leaf area h}^{-1}$  であったと報告している。ここで、外気の湿度を65%、外気温および葉温を20℃と仮定して、 $E_A$  を計算すると、 $0.85$ および $0.28\mu\text{mol air m}^{-2}\text{ leaf area s}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ となる。また、同報告における、展葉したばかりの葉での  $\Delta P_s$  は200Paで、葉齢をおうごとに低くなっていき、一番古い葉では70Paになる。ここで同様に  $e$  を計算すると、 $0.25$ および $0.09\text{Pa Pa}^{-1}$ となる。これらの値は、今回の実験で得られた値よりも高い値を示しているが、この理由として、ドイツは日本に比べて湿度が低いということや、スイレンの品種の違いなどが考えられる。

Grosse and Bauch (1991) は、オニバス (*Euryale ferox* Salisb.) で、若い葉の通気組織はまだ十分に発達しておらず導通抵抗が高いため、若い葉の加圧能力は最も高くても換気能力はあまり高くなり、導通抵抗の少し低くなった中齢の葉で換気能力が最も高くなるということを示した。この傾向はスイレンでは見られたが、ヒツジグサでは葉齢による依存性が少ないことが示唆された。地下部への給気を酸素の濃度勾配による拡散のみに頼っている植物に比べ、高い加圧能力を持ち、かつ導通抵抗の低い植物、つまり換気能力の高い植物は嫌気的な土壌において有利であると考えられる (Brix *et al.* 1992)。今回の研究において、高い換気能力を持つスイレンが、ヒツジグサに比べて嫌気的な土壌において有利であることが示唆された。また、根からの酸素漏出は、有毒な二価鉄イオンや、亜鉛やカドミウムのような重金属から植物を守る働きをしている (Armstrong *et al.* 1994)。しかし、嫌気的な土壌においては、根からの酸素漏出により、根の呼吸に必要な酸素が不足して植物の生存に悪影響を及ぼす可能性もある。

厚いクチクラを持つ根茎や、ズベリン化した外

皮をもつ不定根の基部からは酸素は漏れにくい (Armstrong *et al.* 1992)。一方、成長過程にある不定根の先端部や側根から最も酸素が漏れやすいのであるが、低い酸素透過性と、表皮細胞の呼吸における高い酸素要求性が、酸素の漏出量をおさえる役割を果たす (Armstrong *et al.* 1994)。根における酸素透過性だけでなく、呼吸における酸素要求性もスイレンとヒツジグサで違ってくる可能性がある。Yamasaki (1997) は、夏にマコモ (*Zizania latifolia* (Greiseb.) Stapf.) が水深83cmの分布限界域において、マコモの根際茎内の酸素濃度がかなり低く8.2%になったときでも、そのマコモに生ずる地下茎の芽が春に40cmの水深で、充分抽水しうる大きさの地下茎を生じることができることを示した。嫌氣的条件下におけるスイレンとヒツジグサの生産効率もさらに研究される必要があるであろう。

ある場所に任意の種が生育できるか否かを決定する要因は一つではない。本研究では、換気能力と根からの酸素漏出が、その重要な要因の一つであることを示唆した。他の要因として、嫌氣的条件下における成長速度、根の酸素要求量、根茎、根、および葉柄と根茎の接合部における導通抵抗などについて今後検討する必要がある。

## 謝 辞

本研究をまとめるにあたり、適切な御助言をいただいた和洋女子大学環境生物学教室の山崎史織教授に感謝いたします。また神戸大学理学部生物学教室の角野康郎助教授および島根大学汽水域研究センターの小池いずみ氏にはヒツジグサの提供をして頂きました。心からお礼申し上げます。

## 参考文献

- Armstrong, J. and Armstrong, W. (1990) Light-enhanced convective throughflow increases oxygenation in rhizomes and rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *New Phytol.* 114:121-128.
- Armstrong, J. and Armstrong, W. (1991) A convective through-flow of gases in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Aquat. Bot.* 39:75-88.
- Armstrong, J., Armstrong, W. and Beckett, P. M. (1992) *Phragmites australis*: Venturi- and humidity- induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytol.* 120:197-207.
- Armstrong, W., Brandle, R., and Jackson, M. B. (1994) Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43:307-358.
- Baensch, H. A., Paffrath, K. and Seegers, L. (1992) Gartenteich Atlas. Mergus, p290.
- Bendix, M., Tornbjerg, T. and Brix, H. (1994) Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 1. Humidity-induced pressurization and convective throughflow. *Aquat. Bot.* 49:75-89
- Brix, H., Sorrell, B. K. and Orr, P. T. (1992) Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. *Limnol. Oceanogr.* 37:1420-1433.
- Brock, T. C. M. (1985) Ecological Studies on Nymphaeid Water Plants. Krip Repro, Meppel, pp17+20.
- Dacey, J. W. H. (1980) Internal winds in water lilies: an adaptation for life in anaerobic sediments. *Science.* 210:1017-1019.
- Grosse, W. (1996a) Pressurized ventilation in floating-leaved aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 54:137-150.
- Grosse, W. (1996b) The mechanism of thermal transpiration (=thermal osmosis). *Aquat. Bot.* 54:101-110.
- Grosse, W., Buchel, H. B. and Tiebel, H. (1991) Pressurized ventilation in wetland plants. *Aquat. Bot.* 39:89-98.
- Grosse, W. and Bauch, C. (1991) Gas transfer in floating-leaved plants. *Vegetatio* 97:185-192.
- Grosse, W., Frye, J. and Lattermann, S. (1992)

Root aeration in trees by pressurized gas transport. *Tree Physiol.* 10:285-295.

Grosse, W., and Meyer, D. (1992) The effect of pressurized gas transport on nutrient uptake during hypoxia of alder roots. *Bot. Acta* 105:223-226.

Huwang, Y. -H. and Morris, J. T. (1991) Evidence for hygrometric pressurization in the internal gas space of *Spartina alterniflora*. *Plant Physiol.* 96:166-171.

Kadono, Y. (1982) Occurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity, Ca<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup> and conductivity. *Jap. J. Ecol.* 32:39-44.

角野康郎 (1994) 日本水草図鑑. 文一総合出版, p.109.

Kunii, H. and Aramaki, M. (1992) Annual net production and life span of floating leaves in *Nymphaea tetragona* Georgi: a comparison with other floating-leaved macrophytes. *Hydrobiologia* 242:185-193.

Krough, A. (1908) On the micro-analysis of gases. *Skand. Aechiv. f. Physiol. Bd.*,

20:S279.

中野治房 (1933) 植物生理および生態学実験法. 裳華房, p.573.

Sorrell, B.K., Brix, H. and Boon, P. I. (1994) Modelling of in situ oxygen transport and aerobic metabolism in the hydrophyte *Eleocharis sphacelata* R. Br. *Proc. Royal Soc. Edinburgh* 102B:367-372.

Tornbjerg, T., Bendix, M. and Brix, H. (1994) Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 2. Convective throughflow pathways and ecological significance. *Aquat. Bot.* 49:91-105.

Yamasaki, S. (1997) Rhizome formation and survival of *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. under limited oxygen supply in deep water. *Jap. J. Limnol.* 58:205-214.

Yamasaki, S. and Saeki, T. (1979) The effects of the oxygen supply from the shoot on *Zizania latifolia* growth. *Jap. J. Ecol.* 29:249-256.

○黄朝慶・李松柏著『台湾珍稀水生植物』（清水鎮牛罵頭文化協進会発行，1999年8月，203p.）

数年前に台湾を訪れたとき，水生植物の状況は日本以上に危機的であるという印象を受けた。本書に目を通せば，その実態がよくわかる。標題のとおり台湾の絶滅危惧水生植物を写真を主にして一般向けに紹介した本である。

簡単に水生植物の生態と消滅の原因について概説したあと，危険性の程度を5段階にわけて台湾から絶滅の危機にある水生植物（湿地植物含む）が紹介される。各器官のクローズアップや生育地の生態写真をおり混ぜて，見栄えのする編集になっている。取り上げられている種には，タイワンコウホネやタイワンミズニラのようにもともと生育地が限られていた種も少なくないが，ジュンサイ，ヒシ，マツモ，クロモ，ウリカワなども含まれ，

あらためて台湾における水生植物の現状の深刻さがわかる。後半には水草の「伴生動物」ということで，代表的なトンボや水鳥なども紹介されている（これは絶滅危惧種というわけではないようだ）。

（角野康郎）

○「ヨシの遺伝的多様性，生理生態，成長のダイナミクス（On genetic diversity, ecophysiology and growth dynamics of the common reed (*Phragmites australis*)」*Aquatic Botany*, Vol. 64 Nos. 3-4, 1999 (Special Issue)

*Aquatic Botany* の近刊にヨシに関する標記の特集が組まれた。染色体数や遺伝的変異の世界レベルでのレビュー，栄養生理やエコタイプの特性に関する研究など16編の論文が収録されている。