

ウキクサの繁殖メカニズムとその農学的応用

吉田 明希子

東京農工大学・大学院 農学研究院
〒183-8509 東京都府中市幸町 3-5-8

Reproductive mechanism of Duckweed and its agronomic applications

Akiko Yoshida

Institute of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu-shi, Tokyo
183-8509 Japan.

Keywords: Duckweed, vegetative reproduction, shoot apical meristem, florigen, plant-microbe interaction

DOI: 10.24480/bsj-review.14b5.00246

1. はじめに

農業生産を向上させるには収量増加や病虫害防除だけでなく、農地内や農地周囲の雑草を防除する栽培技術の向上も重要な課題となる。実際の農業現場においても雑草防除は常に大きな課題である。雑草を放置すると、作物が健全に育たず、収穫量の減少や品質低下をまねく。従って、作物生産性の向上・バイオマス増量を図る上で、農地の雑草防除という視点からの研究を行うことは非常に重要である。

水田雑草は、多年生雑草と1年生雑草に分けられる。水田雑草には、花・種子を介さずに栄養繁殖（塊茎・鱗茎・根茎など）で増殖する多年生雑草が数多く含まれる（中川 1965; 草薙 1978; 大川 2016）。栄養繁殖性の雑草は、花・種子のみにより生殖繁殖する雑草とは異なり、環境に適応した栄養繁殖器官の一部であるクローンによって増殖が可能である。そのため、成長期間が比較的短く、増殖速度が大きく、また防除してもわずかでも個体の栄養器官（根・葉・茎）の一部が残っていると、瞬く間に旺盛な増殖力で再生する。さらに、水田における多年生雑草の多くが、ネ栽培期間の灌水中は水中において主に栄養器官で繁殖し、イネ収穫後の土壌中では栄養器官の一部や生殖器官である花によって作られた種子が越冬する。これらの特性が、栄養繁殖性雑草の防除を困難にしている。しかしながら、栄養繁殖性雑草の繁殖機構の詳細は未解明なことが多く、形態的観点からの雑草防除の知見はいまだ少ない。このため、栄養繁殖性雑草をモデルとして解析するための研究リソースの整備は喫緊の課題となっている。栄養繁殖性を有する多年生雑草を防除するためには、まずは栄養繁殖性雑草の形態やその成長様式などの栄養繁殖制御メカニズムを明らかにする必要がある。それによって、防除

の標的ターゲットが明確になると期待される。

本稿では、水田雑草の中で栄養繁殖性を有する多年生雑草の一つとして日本の水田で古くから知られているウキクサに着目し、現在までに明らかになっているウキクサの栄養繁殖メカニズムと、ウキクサの農学的応用の可能性について紹介する。

2. アオウキクサ *Lemna aquinoctialis* の栄養繁殖形態

ウキクサは、古くから日本の水田や池などに生育する多年生雑草で、栄養繁殖によって次々と増殖する。日本人の生活にも古代から馴染みがあり、万葉集では「うきまなご」と表記され歌に詠まれている。平安時代の小野小町の和歌には、わびぬれば身をうき草の根をたえて誘ふ水あらばいなむとぞ思ふ（侘しくウキクサのような身なので、誘ってくださるのならついて行こうと思います）」がある（古今和歌集 938）。

ウキクサと呼ばれる Lemnaceae 科は、二つの Lemnoideae 亜科と Wolffioideae 亜科からなり、その中にはさらに五つの *Spirodela* 属、*Landoltia* 属、*Lemna* 属、*Wolffiella* 属、*Wolffia* 属に分類されて、現在のところ 36 種が知られている (Bog et al. 2019; Mateo-Elizalde et al. 2023)。ウキクサは単子葉植物に属し、大きさは約 1.5cm から 1mm 以下まで様々であり、被子植物の中で最も小さい植物体で、最も早く成長して、また種子を作らずに栄養繁殖器官で増殖することができる。ここでは、この中の *Lemna* 属に分類される日本固有種アオウキクサ *Lemna aquinoctialis* の形態やその成長様式などの栄養繁殖制御メカニズムについて記述する。

水田における多年生雑草の一つであるアオウキクサ *L. aquinoctialis* は、増殖すると瞬く間に水面を覆う。100 日間で 400 万倍にも増えたという報告もあり (佐藤 1979)、増殖すると水中の温度低下や、水中植物プランクトンの光合成抑制による酸素量減少などを引き起こしてイネ生産に大きな被害をもたらすことがある。アオウキクサは、水田雑草の中でも、増殖速度が著しく大きく、一度増殖してしまうと防除が困難になる。その一方で、アオウキクサは増殖速度が大きい上に、個体が小さく扱いやすいという利点があり

(Ziegler et al. 2015)、水質浄化などのバイオレメディエーションの研究材料として昨今注目されている (Morikawa et al. 2008; Laird and Barks 2018)。また、1950 年代から日本国内の研究機関において花芽分化に関する研究も盛んに行われてきた (Yukawa and Takimoto 1976)。

アオウキクサ *L. aquinoctialis* は、栄養繁殖と生殖繁殖の両方で増殖することができる (図



図 1. アオウキクサ *L. aquinoctialis* の栄養繁殖と生殖繁殖のライフサイクル。s, seed (種子); 1st (種子から 1 番目に出てくるフロンド); 2nd (種子から 2 番目に出てくるフロンド); op, operculum (果蓋); 親 (親フロンド); 娘 (娘フロンド); scale bars=200 μm。

また、1950 年代から日本国内の研究機関において花芽分化に関する研究も盛んに行われてきた (Yukawa and Takimoto 1976)。

1)。通常は、栄養繁殖により増殖するが、日長が短日条件に変わると花成を誘導し、生殖繁殖に切り替わる (Yukawa and Takimoto 1976)。栄養繁殖から生殖繁殖に切り替わると花を咲かせ、種子が実る。短日条件にして花成を誘導してから種子が得られるまで、およそ 20 日～25 日ほどである (Yoshida et al. 2021)。アオウキクサの栄養繁殖から生殖繁殖に切り替わる際の花芽分化の誘導には、窒素欠乏やサリチル酸、ニコチン酸などの活性物質が関係するとの報告がなされてきたが (田口 1986; 田中 1992; Fu et al. 2020), これらの化合物はいずれも日長に反応して生成する物質ではなく、日長に反応する花芽誘導物質フロリゲンに関しては長らく不明であった。しかし、後述するように、そのフロリゲンの実体について近年明らかになりつつある。

アオウキクサ *L. aequinoctialis* の栄養繁殖では、通常 48 時間～72 時間ごとにクローン固体が形成される。栄養繁殖により形成される植物個体は、葉・茎・根の器官であり、アオウキクサ *L. aequinoctialis* の一つの個体は、大

きく分けて葉と根からなる。葉の部分は、フロンド (葉状体) と呼ばれる (図 2)。一つの個体には、二つのポケット (budding pouch) があり、そこから娘フロンドと呼ばれる新しいクローン個体が形成される。一つのポケットから形成される娘フロンドは、おおよそ 6 個から 10 個くらいであり、二つのポケットで交互に形成されるという規則性がみられる。さらに、娘フロンドの大きさは、古いものほど大きく、新しいものは小さくなる傾向が見られる (Landolt 1986; Lemon and Posluszny 2000)。親フロンドの左右二つのポケットの中には、器官分化を行う分裂組織が存在することが示唆されており、娘フロンドは腋芽の分裂組織から形成されていると考えることができる (Yoshida et al. 2021, 図 3)。娘フロンドは成熟すると、親フロンドのポケットから分離して、クローン個体として独立する。1 枚のフロンドには、主に 3 本の維

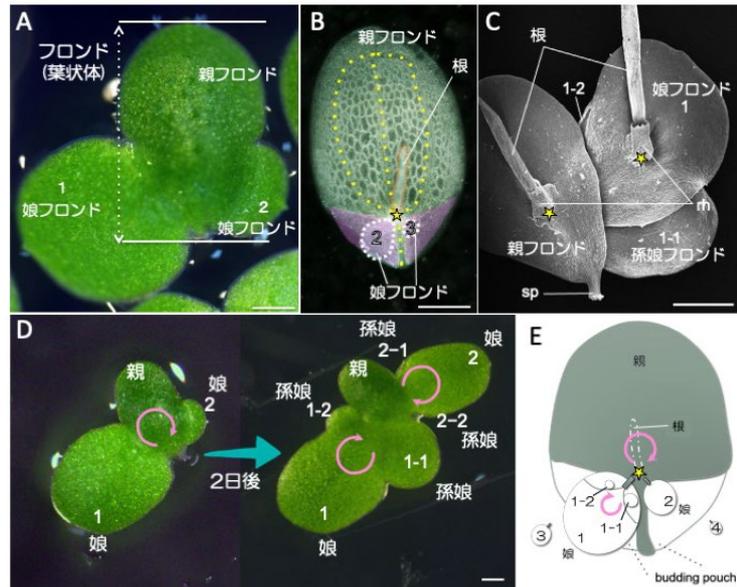


図 2. アオウキクサ *L. aequinoctialis* における栄養繁殖様式。rh, root sheath (根鞘); sp, stipe; ☆ (節); 親 (親フロンド); 娘 (娘フロンド); 1 (娘フロンド 1); 2 (娘フロンド 2); 1-1 (孫娘フロンド 1-1); 1-2 (孫娘フロンド 1-2); scale bars=500 mm。(A) 親フロンドは左右に 1 対のポケットがあり、その中に娘フロンドが形成される。(B) フロンドには 3 本の主要な維管束 (黄色の点線) が走っている。維管束が交差し、ポケットの周縁部と接する部分に節がある (☆)。ポケット (budding pouch) はピンクで示す。(C) stipe は、親フロンドと結合していた部分で、stipe が切断されることにより、娘フロンドは独立した個体となる。根は一つのフロンドにつき 1 本形成され、根の伸長は、成長ステージ・栄養条件により変化する。(B, C) はフロンドを abaxial 側から撮影。(D) フロンドの出てくる順番には規則性がある。(E) フロンドの出てくる順番の模式図。

管束が形成され、維管束が交差しているフロンドの背軸側からは1本の根が形成される(図2)。この部分は、節と呼ばれる。

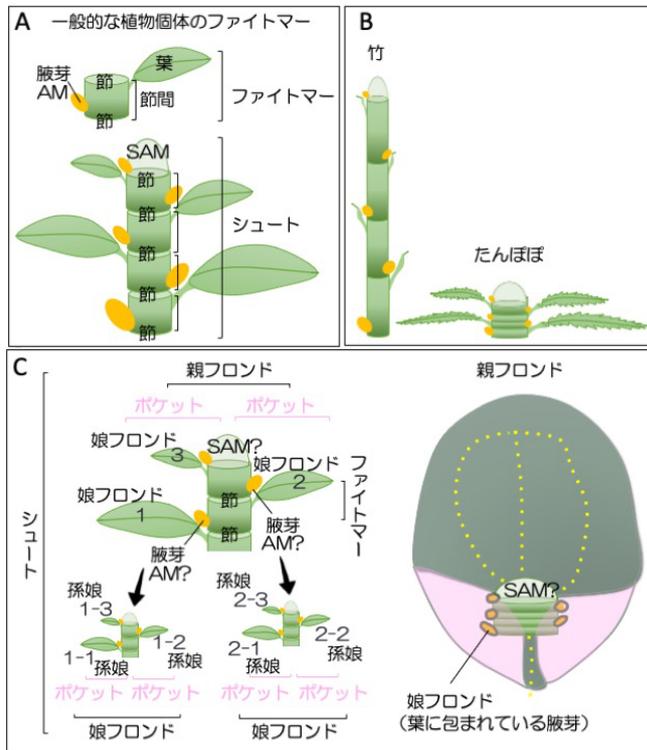


図3. 一般的な植物個体のファイトマーとウキクサのファイトマーの模式図。SAM, Shoot Apical Meristem (茎頂分裂組織); AM, Apical Meristem (腋芽分裂組織)。(A) 葉, 腋芽, 節間をまとめた基本単位のセットをファイトマーと呼ぶ。(B) 竹のファイトマーは節間が伸びており、タンポポのファイトマーは節間が非常に短くロゼット葉の形態となる。(C) ウキクサのファイトマーもフロンド(葉), 腋芽, 節間の基本単位からなり、節間がほぼないと考えられる。ウキクサの腋芽は、フロンドが形成される初期に表皮細胞が覆うことでポケットの中に腋芽全体が包まれ、外側からは直接見ることができない特殊な形態をとる。

一般的に、植物個体は、ファイトマー (Phytomer) と呼ばれる葉, 腋芽, 節間をまとめた基本単位のセットが複数連続して構成されることで、シュートが形成される(図3)。ウキクサの葉状体は、葉の相同体、葉ではなく茎の相同体、もしくは葉と茎との集合体からなるものと古くから様々に解釈されているが、フロンドの葉状体の形態解析により、フロンドも一つのファイトマーとして解釈することが可能である (Landolt 1986; Yoshida et al. 2021)。娘フロンドもまた一つのファイトマーであると解釈すると、水面に浮かぶ1個体(1コロニー)のアオウキクサは一つのシュートとみなすことができる。ファイトマーの茎(節間)の長さで植物個体シュートは様々な形となる。ファイトマーの茎(節間)が伸びている植物の例として、竹などがあり、一方、ファイトマーの茎(節間)がコンパクトにまとまっている植物の例としては、地べたにはりついてロゼット葉を形成するタンポポなどがある。シュートの形は茎(節間)の長さが増えるだけでも様々な形をとる。アオウキクサ *L. aequinoctialis* のシュートは、ポケットという他の植物とは異なる形態があるが、基本的にはファイトマーの連続からなり、ファイトマーの茎(節間)が全く伸びていないシュートとみなすことが可能である(図3)。一般的な植物個体シュートには、ファイトマーが複数積み重なった上で、その頂端部に茎頂分裂組織が存在する。この茎頂分裂組織から、葉・腋芽・茎(節間)が新しく形成され、次のファイトマーが形づくられていく(図3)。

では、アオウキクサ *L. aequinoctialis* の茎頂分裂組織はどこにあるのだろうか? 著者らは、アオウキクサの分裂組織が、娘フロンドが形成される左右ポケット内にそれぞれ存在することを明らかにした(図4)。さらに、アオウキクサと同じ Lemnaceae 科 *Lemna* 属のコウキクサ

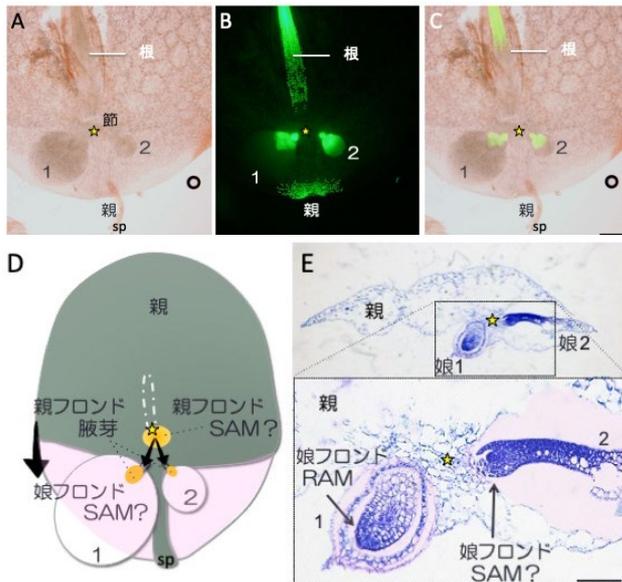


図4. アオウキクサ *L. aequinoctialis* の分裂組織。sp, stipe ; ☆ (節) ; 親 (親フロンド) ; 娘 (娘フロンド) ; 1 (娘フロンド1) ; 2 (娘フロンド2) ; 1-1 (孫娘フロンド1-1) ; 1-2 (孫娘フロンド1-2) ; SAM, Shoot Apical Meristem (茎頂分裂組織) ; RAM, Root Apical Meristem (根端分裂組織) ; scale bars=100 μm。

(A, B, C) 細胞分裂細胞を EdU (蛍光標識) により染色した写真。(C) は (A, 可視光観察) と (B, 蛍光観察) の重ね合わせた写真。(B) 節を挟んで親フロン

ドポケット内の左右に2ヶ所, 親フロンドロンドの根の先端付近に1ヶ所の細胞分裂が活発な領域がある。親フロンドのポケット内にある若くて小さな娘フロンドでは, フロンド全体で細胞分裂が活発である。葉が若くて小さな親フロンドでは sp 付近の細胞分裂も活発である。これは小さなフロンドが大きくなるために細胞が活発に増殖しているためと考えられる。(D) フロンドにおける分裂組織の模式図。娘フロンドが形成される節周辺の細胞分裂が活発な2つの領域に(親フロンドの茎頂? or 娘フロンドの腋芽?) 分裂組織が存在する可能性が示唆された。(E) 親フロンドの左右ポケットを横断した切片の写真。娘フロンド2では, 親フロンドの節(☆)に近い部分に, ポケット(娘フロンド2)に包まれる直前の分裂組織(娘フロンド2のSAM?) が観察された。

*Lemna minor*の形態解析では, ポケット内の分裂組織から娘フロンドが形成される過程が明らかになっており, この初期の過程で娘細胞の分裂組織は娘フロンドのポケットに急速に包まれていくことが示されている (Lemon and Posluszny 2000)。しかしながら, この分裂組織が, 茎頂分裂組織なのか腋芽分裂組織なのかについてはまだ明らかでなく, 今後の解析が待たれる。いずれにせよ, アオウキクサをはじめとするウキクサが旺盛に栄養繁殖できるのは, この分裂組織が休眠することなく娘フロンドとなるシュートを次々に生み出し, 親フロンドから娘フロンドをすぐさま分離し, それが新しい独立した個体となるからに他ならない。

3. アオウキクサ *L. aequinoctialis* の生殖繁殖形態

主に栄養繁殖によって増殖するウキクサであるが, 培養条件の日長を制御することで開花を誘導することができる。アオウキクサ *L. aequinoctialis* の開花は短日により誘導される。短日処理を受けた時点での親フロンドのポケットからは即座に花器官が形成されることはなく, 短日処理してから10日後に開花する。花器官は, 必ず娘フロンドのポケット内で形成されるが, 左右あるポケットのうち片側一つのみで形成され, もう一つのポケット内では花器官ではなく娘フロンドが形成されている(図5)。花器官と娘フロンドが形成されるポケットの左右は入れ替わることがなく規則性がある。このようにアオウキクサ *L. aequinoctialis* のシュー

トでは、栄養繁殖と生殖繁殖が同時に行われており、生殖繁殖のみになることはない。アオウキクサ *L. aequinoctialis* の花器官は2枚の葉鞘・2本の雄蕊・1本の雌蕊からなる。雄蕊と雌蕊の成熟のタイミングは、Lemnaceae科の中でも異なっており、雄蕊の成熟が雌蕊の成熟を早めたり、逆のパターンもある (Fourounjian et al. 2021)。アオウキクサ *L. aequinoctialis* では、まず先に雄蕊がポケットの中から現れ、次に雌蕊が現れる。また2本の雄蕊のうち片方の成長が速く、成長の遅い方の雄蕊はしばしばポケットの中から現れない。このことから、アオウキクサ *L. aequinoctialis* は、雄蕊先熟であり、栄養繁殖で増殖して遺伝的多様性が低い植物個体全体の中で、生殖繁殖において他家受粉の機会を大きくし、遺伝的多様性を高くしているのかもしれない。

アオウキクサ *L. aequinoctialis* では花が咲いた後にポケット内で種子が作られ (図1)、その後そのポケット内では娘フロンドが形成されることはない (図5)。このことから、娘フロンドのポケット内で形成されるシュートの花序は、有限花序 (単頂花序) と考えることができる。

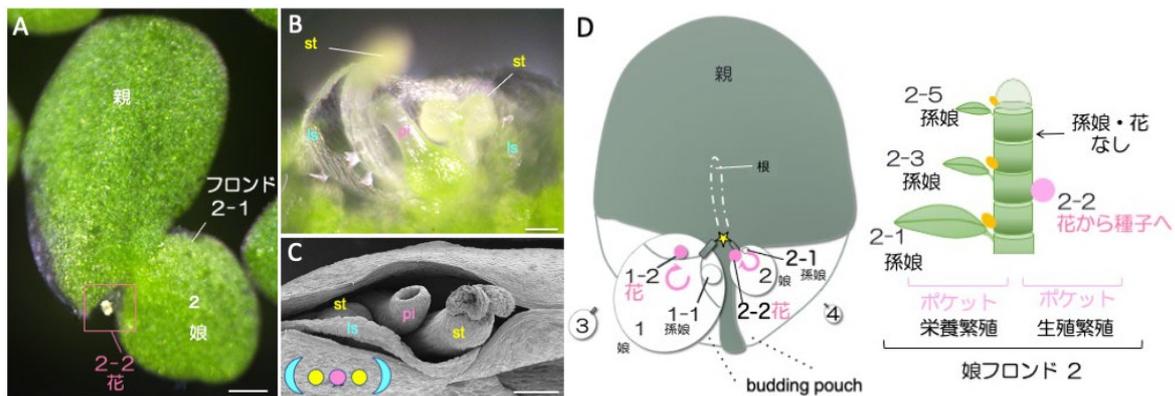


図5. アオウキクサ *L. aequinoctialis* における生殖繁殖様式。pi, pistil (雌蕊) ; st, stamen ; ls, leaf sheath (葉鞘) ; ☆ (節) ; 親 (親フロンド) ; 娘 (娘フロンド) ; 1 (娘フロンド1) ; 2 (娘フロンド2) ; 1-1 (孫娘フロンド1-1) ; 1-2 (孫娘フロンド1-2) ; 2-1 (孫娘フロンド2-1) ; 2-2 (孫娘フロンド2-2) ; scale bars=1 mm (A, B) ; scale bars=100 mm (C)。 (A) 親フロンドには花器官は形成されない。 (B, C) 一つの花器官の中には、2枚の葉・1本の雌蕊・2本の雄蕊からなる。 (D) 娘フロンドの左右ポケットから同時に花器官は形成されず、花器官が形成される順番の模式図を示す (D) 花器官が形成されたポケットからはその後フロンドは形成されない。一つの親フロンドは、左右それぞれのポケットで、栄養繁殖と生殖繁殖を同時に行う。

4. アオウキクサ *L. aequinoctialis* のフロリゲン同定

様々なモデル植物の研究から、光周性により栄養繁殖から生殖繁殖へと切り替わる花芽分化を決定づけるフロリゲンの分子基盤が明らかになってきた (Tsujii et al. 2013)。はじめに、光周性に応答して、開花シグナルであるフロリゲン、FLOWERING LOCUS T (FT) をコード

する遺伝子の発現が葉で誘導される (Kardailsky et al. 1999; Kobayashi et al. 1999; Abe et al. 2005; Wigge et al. 2005)。FTタンパク質は葉から茎頂分裂組織の細胞核に輸送され、FTは14-3-3タンパク質と塩基性ロイシンジッパー (bZIP) ドメインを有する転写因子FDからなるフロリゲン活性化複合体 (FAC) を形成する (Taoka et al. 2011; Collani et al. 2019)。FACは、MADS-box転写因子である*APETALA1* (*API*) /*FRUITFUL* (*FUL*) や*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* (*SOCI*) などの下流遺伝子を活性化して、花器官形成のために、茎頂分裂組織を栄養繁殖から生殖繁殖へと移行させる。開花に必要なこの分子制御メカニズムは、トマト、ポプラ、トウモロコシなど多様な植物種で保存されている (Park et al. 2014; Tylewicz et al. 2015; Sun et al. 2020)。しかしながら、ウキクサにおいては、これらの開花に関する分子制御メカニズムは不明であった。

著者らは、短日により開花が誘導されたアオウキクサ*L. aequinoctialis*の植物個体全体を用いてRNA-seqによるトランスクリプトーム解析を行い、アオウキクサ*LaFTL1/LaFTL2*および*LaFD*遺伝子のオーソログを同定した (Yoshida et al. 2021)。さらに、オーソログ遺伝子産物の相互作用によるFACの形成と異種植物システムでのFACの機能の特徴を明らかにした。その結果、同定された*LaFTL1*は開花を促進し、*LaFTL2*は開花を抑制することが示唆された (図6)。

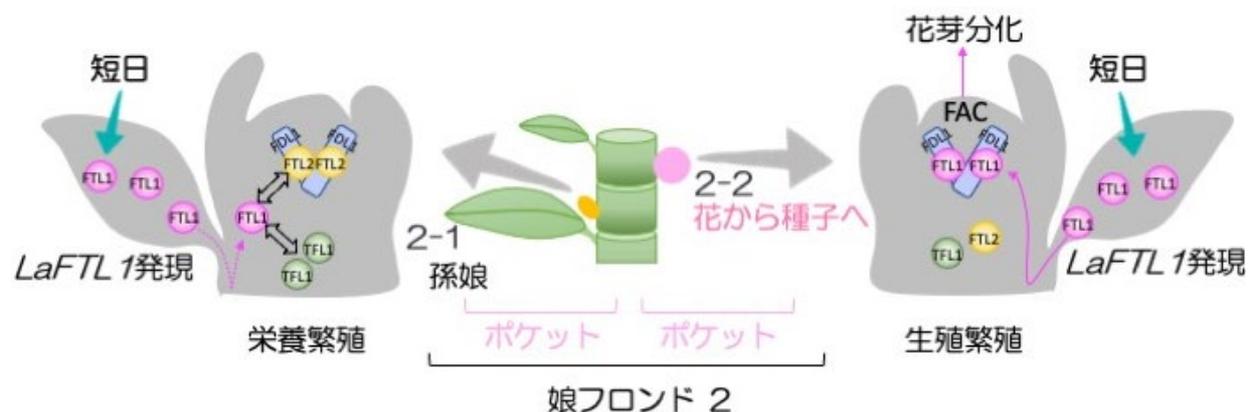


図6. ウキク分裂組織と繁殖様式。フロンド (葉) において、日長 (短日) が感知され、花成ホルモン (フロリゲン*LaFTL1*) が作られる。*LaFTL1*は茎頂分裂組織に運ばれ、*LaFDL1*と結合して、*LaFTL1-LaFDL1*複合体 (FAC) を形成することで、花芽分化が開始される。これがウキクサの生殖繁殖である。一方、短日条件下のフロンドで*LaFTL1*が発現しているも、一部の茎頂分裂組織では、*LaFTL2*が*LaFDL1*と結合することで、花芽分化の誘導はされず、栄養繁殖のままである。また、このとき、FTと競合して花芽分化を抑制することが知られている*TFL1*のオーソログ*LaTFL1*の発現が高まることも明らかになっているが、*LaFTL2*及び*LaTFL1*の花芽分化抑制機構はまだ不明である。

ウキクサLemnaceae科のゲノム配列は、*Spirodela polyrhiza*がまず初めにドラフトゲノムが公開され、それ以降、*Spirodela intermedia*, *Lemna gibba*, *Lemna minor*, *Lemna minuta*, *Lemnajaponica*, *Wolffi australiana*のドラフトゲノムが次々に公開されている (Kim et al., 2010; Wang et al. 2011, 2014; Van Hoeck et al. 2015; Ernst, 2016; Michael et al. 2017, 2021)。これらウ

キクサのゲノム解読から、ゲノムサイズが類似した他の植物ゲノムと比較すると、ウキクサのゲノム内ではタンパク質をコードしている遺伝子数が少ないという興味深い知見が得られている (Acosta et al. 2021)。ウキクサゲノム内の遺伝子数が少ないことから、ウキクサは発生学的・形態学的に他の植物種よりも植物個体が単純であり、組織や細胞の種類も多くないので、機能化された遺伝子を重複する必要性が低い可能性が考えられる。重複した遺伝子数が少ないことは、RNAi, CRISPR, その他の逆遺伝学的アプローチを用いた解析評価が容易となることが予想され、ウキクサを用いた分子遺伝学的解析により、フロリゲンだけでなく、栄養繁殖と生殖繁殖のライフサイクルの分子メカニズムの詳細も明らかになることが期待される。

5. ウキクサの農学的応用の可能性

ウキクサは水質浄化などのバイオレメディエーション資材として昨今注目を集めている (Ziegler et al. 2016)。北海道大学のグループはウキクサの水質浄化機能に着目して、池の水で生育させたウキクサから単離したウキクサ共生微生物 *Acinetobacter calcoaceticus* P23 株が、ウキクサの成長促進機能をもつことを報告している (Yamaga et al. 2010; Suzuki et al. 2013)。また、池に浮いているウキクサに共生する微生物叢の網羅的な解析もアメリカで報告されている (Acosta et al. 2020)。さらに、ウキクサは次世代バイオ燃料の原料や、石油代替化製品原料としてのデンプン原料、あるいはダイズと同等のタンパク質含量から家畜飼料としての利用が欧米で注目を集めている (Lam et al. 2014; Appenroth et al. 2015)。2009年に米国エネルギー省がバイオフェューエル開発・環境浄化対策用植物としてウキクサを取り上げているほか、2015年には京都で第3回ウキクサ国際会議が開催され、我が国でもウキクサに関する応用技術開発機運が高まっている。ウキクサが持つ環境浄化機能やエネルギー資源としての潜在性に大きな注目が集まることで、ウキクサの工学的研究の進展とあわせて、ウキクサが本来の生育環境において果たす役割や機能を利用することにより、水田で繁殖するウキクサに共生する微生物を有効活用した農学的研究の進展も期待される。

慣行栽培水田において、多年生雑草のウキクサは駆除が非常に難しく、増殖が速く、田面水の温度低下の原因ともなることから、水稻の初期生育を抑制するとして農薬により駆除されることもある (佐藤 1979)。一方、有機栽培水田においては、栽培技術として様々な技術が併用されるが、古くからの農家の口伝伝統技術として、多年生雑草ウキクサの利用がある。ウキクサを水面に繁殖させ光遮断することで、除草効果、窒素固定効果、水質浄化効果などが得られるのみでなく、イネ有機栽培のキーとなるトロトロ層の醸成にも寄与することから、これらを通じてウキクサが、イネの生育促進、病害虫・雑草からの保護、環境浄化など多面的機能を有すると長年考えられてきた (農文協 2011)。近年、水田土壌中に存在する窒素固定菌をはじめとして様々な有用土壌共生微生物が単離同定され、土壌改良資材として市場に流通している (Liesack et al. 2000; Cassán and Diaz-Zorita 2016; Seerat et al. 2018; Win et al. 2018)。しかしながら、水中の窒素固定菌などの有用共生微生物の実用化はまだ例が少ない。ウキクサに共生する微生物叢は、イネ有機栽培にととどまらず、植物工場での養液栽培における有機肥料源や汚染排水の浄化問題などの解決につながる可能性も考えられる。今後、様々な作物の栽

培現場において、広い農業場面で、ウキクサに共生する有用微生物を用いた技術応用が期待される。

謝辞

本稿の執筆にあたっては、JSPS科研費（19J40259）および平成30年度横浜学術教育振興財団の研究助成をいただきました。さらに、平成30年度・東京農業大学生物資源ゲノム解析センターの生物資源ゲノム解析拠点事業における共同利用・共同研究の支援を受けて実施しました。また、京都大学の小山時隆先生・伊藤照悟先生、九州大学の村中智明博士より、アオウキクサ *L. aequinoctialis* の分譲と研究への助言をいただきました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, Daimon Y, Yamaguchi A, Ikeda Y et al (2005) FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309, 1052–1056. doi: 10.1126/science.1115983
- Acosta K, Appenroth KJ, Borisjuk L, Edelman M, Heinig U, Jansen MAK, Oyama T, Pasaribu B, Schubert I, Sorrels S et al. (2021) Return of the Lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era. *Plant Cell*. 33(10):3207-3234. doi: 10.1093/plcell/koab189
- Acosta K, Xu J, Gilbert S, Denison E, Brinkman T, Lebeis S, Lam E (2020) Duckweed hosts a taxonomically similar bacterial assemblage as the terrestrial leaf microbiome. *PLoS One*. 15(2):e0228560. doi: 10.1371/journal.pone.0228560. eCollection 2020
- Appenroth KJ, Crawford DJ, Les DH (2015) After the genome sequencing of duckweed—how to proceed with research on the fastest growing angiosperm? *Plant Biol*. 17, 1–4. doi: 10.1111/plb.12248
- Bog M, Appenroth KJ, Sree KS (2019) Duckweed (Lemnaceae): its molecular taxonomy. *Frontiers in Sustainable Food*.
- Cassán F and Diaz-Zorita M (2016) *Azospirillum sp.* in current agriculture: From the laboratory to the field. *Soil Biology and Biochemistry*. 103. 117-130. doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.020
- Collani S, Neumann M, Yant L, Schmid M (2019) FT Modulates Genome-Wide DNA-Binding of the bZIP Transcription Factor FD. *Plant Physiol*. 180, 367–380. doi: 10.1104/pp.18.01505
- Ernst E (2016) Status of the *Lemna gibba* 7742a and *Lemna minor* 8627 genomes. *ISCDRA* 3, 9–10.

- Fourounjian P, Slovin J, Messing J (2021) Flowering and seed production across the lemnaceae. *Int. J. Mol. Sci.* 22:2733. doi: 10.3390/ijms22052733
- Fourounjian P, Slovin J, Messing J (2021) Flowering and seed production across the lemnaceae. *Int. J. Mol. Sci.* 22:2733. doi: 10.3390/ijms22052733
- Fu L, Tan D, Sun X, Ding Z, Zhang J (2020) Transcriptional analysis reveals potential genes and regulatory networks involved in salicylic acid-induced flowering in duckweed (*Lemna gibba*). *Plant Physiol Biochem.* 155:512-522. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.08.001
- Kardailsky I, Shukla VK, Ahn JH, Dagenais N, Christensen SK, Nguyen JT, Chory J, Harrison MJ (1999) Activation tagging of the floral inducer FT. *Science* 286, 1962–1965. doi: 10.1126/science.286.5446.1962
- Kim SY, Zhu T, Sung, ZR (2010) Epigenetic regulation of gene programs by EMF1 and EMF2 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 152, 516–528. doi: 10.1104/pp.109.143495
- Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, Iwabuchi M, Araki T (1999) A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* 286, 1960–1962. doi: 10.1126/science.286.5446.1960
- 草薙得一 (1978) 水田の多年生雑草の生態とその防除. 雑草研究 3: 485-497. doi: 10.1584/jpestics.3.Special_485
- Laird RA and Barks PM (2018) Skimming the surface: duckweed as a model system in ecology and evolution. *Am J Bot.* 105(12):1962-1966. doi: 10.1002/ajb2.1194
- Lam E, Appenroth KJ, Michael T, Mori K, Fakhoorian T (2014) Duckweed in bloom: the 2nd International Conference on Duckweed Research and Applications heralds the return of a plant model for plant biology. *Plant Mol Biol.* 84(6):737-42. doi: 10.1007/s11103-013-0162-9
- Landolt E (1986) Biosystematic investigation in the family of duckweeds (“Lemnaceae”). Vol. 2: the family of “Lemnaceae”: a monographic study. Volume 1, Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rubel, Zürich
- Lemon GD, Posluszny U. (2000) Comparative shoot development and evolution in the lemnaceae. *Int. J. Plant Sci.* 161, 733–748. doi: 10.1086/314298
- Liesack W, Schnell S, Revsbech NP (2000) Microbiology of flooded rice paddies. *FEMS Microbiology Reviews*, 24(5) 625–645, doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00563
- Mateo-Elizalde C, Lynn J, Ernst E, Martienssen R (2023) Duckweeds. *Curr Biol.* 6;33(3):R89-R91. doi: 10.1016/j.cub.2022.12.036

- Michael TP, Bryant D, Gutierrez R, Borisjuk N, Chu P, Zhang H, Xia J, Zhou J, Peng H, Baidouri MEI et al. (2017) Comprehensive definition of genome features in *Spirodela polyrhiza* by high-depth physical mapping and short-read DNA sequencing strategies. *Plant J.* 89, 617–635. doi: 10.1111/tpj.13400
- Michael TP, Ernst E, Hartwick N, Chu P, Bryant D, Gilbert S, Ortlén S, Baggs EL, Sree K, Appenroth KJ et al. (2021) Genome and time-of-day transcriptome of *Wolffia australiana* link morphological minimization with gene loss and less growth control. *Genome Res.* 31, 225–238 doi: 10.1101/gr.266429.120
- 中川恭二郎 (1965) 多年生雑草の個生態. 雑草研究 4: 42-48. doi:10.3719/weed.1965.42
- 農文協 編 (2011) 農家が教えるイネの有機栽培. 1-193. 農山漁村文化協会. 東京.
- 大川茂範 (2016) 水田雑草の生存戦略 ; 種間比較から見えてくること. 雑草研究 61: 38-45. doi: 10.3719/weed.61.38
- Park SJ, Jiang K, Tal L, Yichie Y, Gar O, Zamir D et al. (2014) Optimization of crop productivity in tomato using induced mutations in the florigen pathway. *Nat. Genet.* 46, 1337–1342. doi: 10.1038/ng.3131
- 佐藤雅志 (1979) 水田における浮草の生活史. 農業技. 34(9). 395-399. s
- Seerat AY, Ookawa T, Kojima K, Ohtsu N, Maeda M, Djedidi S, Habibi S, Sekimoto H, Abe A Yokoyama, T (2018) Evaluation of the effects of spores and their heat- treated residues from different *Bacillus* strains on the initial growth of rice plants. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 65, 122–136.
- Sun H, Wang C, Chen X, Liu H, Huang Y, Li S, Dong Z, Zhao X, Tian F, Jin W (2020) *dfl1* promotes floral transition by directly activating *ZmMADS4* and *ZmMADS67* in the Maize Shoot Apex. *New Phytologist* 228, 1386–1400. doi: 10.1111/nph.16772
- Suzuki W, Sugawara M, Miwa K, Morikawa M (2014) Plant growth-promoting bacterium *Acinetobacter calcoaceticus* P23 increases the chlorophyll content of the monocot *Lemna minor* (duckweed) and the dicot *Lactuca sativa*. *J. Biosci. Bioeng.* 118(1), 41-44. doi.org/10.1016/j.jbiosc.2013.12.007
- 田口 寛 (1986) 植物の開花誘導物質としてのニコチン酸. ビタミン. 60 (9): 467. doi.org/10.20632/vso.60.9_467_1
- 田中修 (1986) アオウキクサの花芽分化誘導機構. 遺伝: 生物の科学 40 (8), p23-29.

- Taoka KI, Ohki I, Tsuji H, Furuita K, Hayashi K, Yanase T, Yamaguchi M, Nakashima C, Purwestri YA, Tamaki S et al. (2011) 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a Florigen. *Nature* 476:7360. doi: 10.1038/nature10272
- Tylewicz S, Tsuji H, Miskolczi P, Petterle A, Azeez A, Jonsson K, Shimamoto K, Bhalerao RP (2015) Dual role of tree florigen activation complex component FD in photoperiodic growth control and adaptive response pathways. *Proceed. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 112:142440112. doi: 10.1073/pnas.1423440112
- Van Hoeck A, Horemans N, Monsieurs P, Cao HX, Vandenhove H, Blust R (2015) The first draft genome of the aquatic model plant *Lemna minor* opens the route for future stress physiology research and biotechnological applications. *Biotechnol. Biofuels* 8:188. doi: 10.1186/s13068-015-0381-1
- Wang W, Randall AK, Todd P, Michael R (2011) Evolution of genome size in duckweeds (*Lemnaceae*). *J. Bot.* 570:319. doi: 10.1155/2011/570319
- Wang WG, Haberer H, Gundlach C, Gläßer T, Nussbaumer MC, Luo MC, Lomsadze A, Borodovsky M, Kerstetter RA, Shanklin J et al. (2014) The *Spirodela Polyrhiza* genome reveals insights into its neotenus reduction fast growth and aquatic lifestyle. *Nat. Commun.* 5:3311. doi: 10.1038/ncomms4311
- Wigge PA, Kim MC, Jaeger KE, Busch W, Schmid M, Lohmann, JU, Weigel D(2005) Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science* 309, 1056–1059. doi: 10.1126/science.1114358
- Win KT, Oo AZ, Ohkama-Ohtsu N, Yokoyama T (2018) *Bacillus Pumilus* strain TUAT-1 and nitrogen application in nursery phase promote growth of rice plants under field conditions. *Agronomy (Basel)*, 8, 216–227.
- 山賀文子, 鷺尾健司, 森川正章 (2008) 持続的環境浄化技術を拓くウキクサと根圏微生物の共生系. *化学と生物* 46(10). 682-688. doi.org/10.1271/kagakutoseibutsu.46.682
- Yamaga F, Washio K, Morikawa M (2010) Sustainable biodegradation of phenol by *Acinetobacter calcoaceticus* P23 isolated from the rhizosphere of duckweed *Lemna aoukikusa*. *Environ. Sci. Technol.* 2010, 44, 16, 6470–6474. doi.org/10.1021/es1007017
- Yukawa I and Takimoto A. (1976) Flowering response of *Lemna paucicostata* in Japan. *Bot. Mag.* 89, 241–250 doi: 10.1007/BF02488346
- Yoshida A, Taoka KI, Hosaka A, Tanaka K, Kobayashi H, Muranaka T, Toyooka K, Oyama T, Tsuji H (2021) Characterization of Frond and Flower Development and Identification of FT and FD

Genes From Duckweed *Lemna aequinoctialis* Nd. Front Plant Sci. 11;12:697206. doi:
10.3389/fpls.2021.697206. eCollection

Ziegler P, Adelman K, Zimmer S, Schmidt C, Appenroth KJ (2015). Relative in vitro growth rates of duckweeds (Lemnaceae)—the most rapidly growing higher plants. Plant Biol. 17, 33–41. doi: 10.1111/plb.12184

Ziegler P, Sree KS, Appenroth KJ (2016) Duckweed for water remediation and toxicity testing. Toxicol. Environ. Chem. 98, 1127–1154. doi: 10.1080/02772248.2015.1094701