

イネ Phytoassay による深根作物 Hydraulic-Lift 能の評価

足立文彦・太田奈津子・小葉田 亨

The ability on hydraulic-lift from deeper rooted plants with a phytoassay of rice (*Oryza sativa* L.)

Fumihiko ADACHI, Natsuko OHTA and Tohru KOBATA

Abstract Hydraulic lift (HL), the exudation of water from root system of deeper rooted plants under soil desiccated conditions is considered as a potential irrigation system in drought areas. The ability of HL in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) was evaluated by a split root experiment with mixed-cropped rice (*Oryza sativa* L.) as an indicator plant for phytoassay. Growth parameters of rice and soil water conditions are measured after withholding irrigation with or without sorghum root connection between rice roots. Soil water content, soil water potential and stomatal conductance of rice leaves are ameliorated with the root connection, so that the transpiration rate of rice with root connection are 1.67 times higher than that without the connection. It is therefore suggested that measurements of transpiration and stomatal conductance of rice which is mix-planted with neighboring deep rooted plants are effective in quantification of HL.

Keywords: hydraulic lift, phytoassay, rice, split root experiment, transpiration

はじめに

干ばつ下での作物生産の維持には、一般の栽培作物が利用できない土壌層に存在する水分を、いかに作物生産に振り向けるかが鍵となる (Loomis and Conner 1992)。すなわち、作物収量に強く影響を及ぼすバイオマス生産量は、作物が蒸散した水からバイオマスへの変換効率である水利用効率よりもその消費量に強く依存しており (Kobata et al. 1996)、土壌から植物への水供給が制限される乾燥地では、根域を拡大し広い範囲から水分を吸収することが非常に重要である。しかし、栽培植物にとって根の増加など、地上部に対する地下部の比率の増大は、一部の作物を除いて収量性の低下をとまなうことから (Hoque and Kobata 1998)、根系を拡大させることなく土壌乾燥条件下での生産能力が維持できることが望まれる。

半乾燥地域に分布する低灌木が近傍の浅根な植物に水

分を供給する現象が観察されている (Dawson 1993)。植物体内の水移動には根から葉への移動とは別に、根から根への同一系内での移動が存在し、土の深い層の湿潤な根から乾燥した根への水移動を介して (Baker and van Bavel 1986)、深土層で吸水された水分の一部が根系を通じて地表付近の乾燥した土壌へと運ばれている (Coldwell et al. 1998)。そして、最上層の土の水ポテンシャルがこれら地表面近くの根の水ポテンシャルよりも低い場合、ポテンシャル勾配により根から土壌へ水の移動が生じる。このような深根植物による夜間の深層域の水のくみ上げは、Hydraulic Lift (HL) と呼ばれ (Coldwell et al. 1998)、乾燥地のような著しい土壌乾燥条件下において表層の土壌へ水分を供給し、土壌栄養ひいては微生物相に影響すると指摘されている (Coldwell et al. 1998)。

灌水は土壌乾燥条件下での重要な栽培技術のひとつである。ただし、灌水施設の設置には多大なコストがかかることに加え、降水量の少ない地域での地表面への灌水は塩類集積の原因となる場合がある (Loomis and Conner 1992)。従って、地表面からの水分蒸発を抑制できる低コストな灌水方法の開発は土壌乾燥条件下で特に重要であ

る。HL現象は土壤乾燥条件下での浅根植物への灌漑方法として利用できる可能性がある。Dawson (1993) は、乾燥地の自然植生では永年性の深根性植物がその根系を通して地下水を供給し、近傍の浅根な一年生植物の生育の維持に貢献していることを同位体分析により明らかにした。もし深根植物のHLによる水分放出を人為的にコントロールすることが可能であれば、土壤乾燥条件下での浅根な栽培植物への灌漑方法として利用性は高いと考えられる。

これまで、乾燥・半乾燥地域に生育する低灌木など木本植物を中心に60数種でHLが生じることが明らかにされている (Jackson et al. 2000)。栽培作物においてもトウモロコシ品種間のHL能力に差があることが知られている (Wan et al. 2000)。しかしながら、HLによって供給される水量の定量、さらにその近隣植物による利用実態はほとんど明らかにされていない。その理由として、土壤水分含量の測定に一般的に使用されるTDR土壤水分計をHL量の定量に用いる場合、ロッドの土壤への挿し方によっては水を含んだ根の土壤水分の影響を受け、土壤水分含量を高く見積もる可能性があること (Coldwell et al. 1998)、圃場条件下でよく取り入れられている土壤水ポテンシャル測定は根圏のほんの一部分の水分状態を測定しているに過ぎず、定量化には困難をとまうことが挙げられる。一方、ドナー植物の根を湿潤側と乾燥側に分け、レシピエント植物を土壤乾燥条件下で混作し (Corak et al., 1987)、根系内の水分移動を求める根分け実験が主に実験室内で行われている。しかし、これらはHLによる水分供給が近傍の植物の水利用ひいては物質生産にどの程度影響を与えるのかを明らかにするには不十分である。

そこで、本研究では深根植物の根系を自然に近い状態で栽培できる長パイプを用い、予め深根作物であるソルガムの根を分けた状態で栽培した。イネを指標作物として土壤乾燥を与えた短パイプで生育させた。灌水を止めて短パイプの土壤を乾燥させる前に、長パイプから短パイプへ連絡するソルガムの根を切断する処理と、切断せずにHLによる水分が短パイプに供給可能な処理を設け、イネの生理的パラメータである蒸散速度、気孔伝導度と土壤水分含量から、HLによる長パイプから短パイプへの水分供給量を明らかにし、HL能力を推定するための手法としてイネ混植による生物検定が有効かを検証した。

材料と方法

供試作物として、深根植物のソルガム (*Sorghum bicolor*

(L.) Moench.) 品種タキイハイブリッドと、浅根植物のイネ (*Oryza sativa* L.) 品種日本晴を用いた。ソルガムを2001年は7月10日に、2002年は5月23日に育苗ポットに2粒播きで播種し、1本に間引き後自然条件下で生育させ、2001年は8月4日、2002年は6月17日に水稻育苗用黒ボク土 (グリーンソイル) : まさ土 = 1 : 1 の土 6.9kg をつめたポットに根分けして植え付けた。すなわち、ポットは長さ25cm、内寸直径8.1cmの塩化ビニルパイプ4本をプラスチックテープでつなぎ合わせた全長100cmの長形パイプと、1本の25cmの短形パイプを長形パイプ上端で並列にそろえ、その間を固定し栽培用ポットとしたものであり、長パイプと短パイプをソルガムの根がまたぐように、根系によって両パイプ間を連絡させて移植した。ポットの下部はメッシュクロスを巻き、土壤乾燥処理までは表面散水と底面から給水を行った。0.5g/potの日産燐安複合44号と、100kg/10aとして5.12g/potの炭酸苦土石灰を基肥として長パイプ側に与えた。イネは30℃で浸種し、2001年8月4日、2002年は6月26日に短パイプに1粒ずつ播種した。植え付け後2001年9月17日、2002年9月10日まで、ポットを水深30cmのコンテナに入れて底面を水につけ、自動灌水装置により表面灌水を行った。両年ともその翌日からコンテナを取り除いて底面給水と表面灌水を停止した。灌水停止日に短パイプと長パイプ間の根を完全に切断し両パイプ間の根系による水の連絡をなくした処理 (乾燥・根系連絡無 (根無)) を、葉からの蒸散を防ぐため地上部にアルミシートを巻き、根は両パイプ間を連絡する処理 (乾燥・根系連絡有 (根有)) をそれぞれ4ポット作り、4反復とした。なお、2001年は乾燥・根系連絡有と同じく土壤乾燥を与え、実験終了の3日前から前日の蒸散量と同程度の量の水を短パイプに給水し、短パイプ内の土壤だけを湿潤な状態に維持した湿潤処理 (湿潤・根系連絡有・根有) を設けた。これは、湿潤な土壤水分条件でのイネの蒸散速度と気孔伝導度等の生理的パラメータを把握するためである。2001年は9月18日から22日まで、2002年は9月12日から9月25日まで、約2日毎にポット重を電子台はかり (メトラー社製SB32001DR型) で測定し、その差を蒸散量とし測定日数で除して日平均蒸散速度とした。気孔伝導度の変化を拡散型ポロメーター (Delta-T Devices社製AP4型) で、イネの最上位葉から2つ目の葉の中心裏側を約2日毎に測定した。2001年9月22日のAM3時から、イネの植物体中の水分状態を保持した状態で地上部の切除を行い、プレッシャーチェンバー (Soilmoisture Equipment社製Model 3005) に逆さまに入れ、切除部より1cmのみ外に

出るようにふたを閉じ、プレッシャーチェンバー内を圧縮窒素ガスで加圧し、植物体中の水が切り口ににじみ出した圧力により、葉身水ポテンシャルを測定した（小葉田・高見 1984）。同時に短パイプの中央に穿孔した穴に灌水停止後に封入したソイルサイクロメーター（Wescor 社製 PCT-55-SF）により土壌水ポテンシャルをマイクロボルトメーター（Wescor 社製 HR-33T）により測定した。イネが完全に萎凋した段階で実験を終了した。その後、ポットを分解して根を取り出し、乾土重あたり土壌水分含量をポットの層毎に求めた。

結果と考察

実験終了時のポットの層別土壌水分含量は、長ポットの土壌水分含量を比較するといずれの処理も層毎にほぼ同様であった（第1図）。一方、短パイプの土壌水分含量は湿潤・根系連絡有では蒸散によって失われる分の水分を補給したことにより実験終了時の土壌水分含量は他の処理よりも有意に高かった。土壌を乾燥させた条件では、根系連絡がある場合と比較して根系連絡がない場合には、イネを栽植した短パイプ側の土壌水分含量は約3% 小

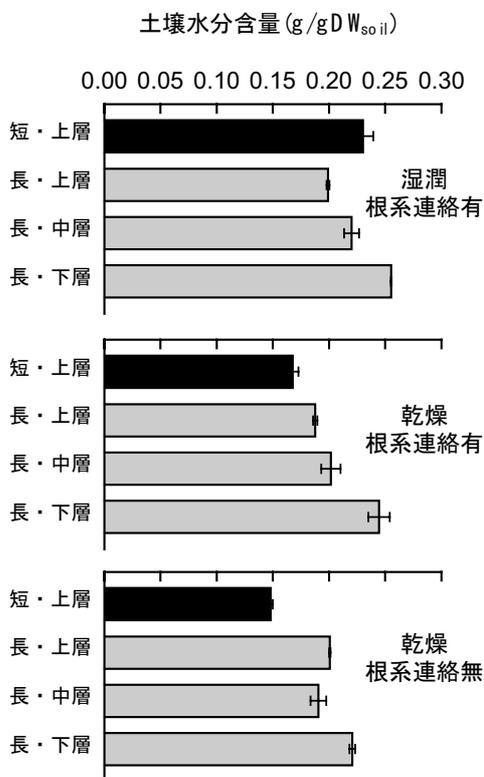


図1 実験終了時における各土壌層の土壌水分含量（2001年）。短は短パイプ、長は長パイプ、横棒と棒線は平均値±標準誤差を表す。

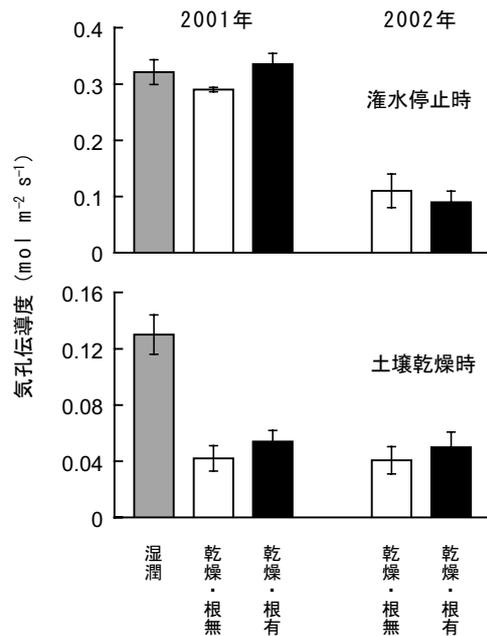


図2 灌水停止時と土壌乾燥時のイネ最上位完全展開葉の気孔伝導度根無は両ポット間の根系連絡がないことを、根有はあることを、縦棒と棒線は平均値±標準誤差を表す。

くなった。このことは、短パイプ内の土壌にソルガムの根系を通して水分が放出されていた、すなわち HL によって水分が供給された可能性を示す。灌水を停止した直後のイネの気孔伝導度は2001年、2002年ともに処理区間で大きな違いは認められず、いずれ処理でも栽植されたイネの気孔伝導度は十分な灌水によりほぼ同じであった（第2図）。ここで、年度間で灌水停止時の気孔伝導度が異なるのは2002年は栽培開始時期が2001年と比較して約50日播種が早く、イネの葉面積の差による蒸散量の違いとイネの生育時期が異なったためであると考えられる。土壌乾燥時の気孔伝導度を見ると、両年ともに根系連絡がないポットに生育するイネは根系連絡がある場合と比較して気孔伝導度が小さかった。短パイプの土壌水分含量は根系連絡がある場合に高く、土壌乾燥条件下ではイネの気孔伝導度は土壌水分が高いほど大きくなることから（Kobata et al. 1996）、深根植物の根系連絡がある場合の混植イネの高い気孔伝導度は HL による水分供給を反映したもののみなされた。一方、湿潤処理では土壌乾燥を与えた場合に比較して気孔伝導度が3倍程度大きかったものの、灌水停止直後と比較すると半分以下に低下していた。根系連絡がある場合の気孔伝導度はイネが栽植されている土壌が湿潤な場合の40%程度であり、HLによる水分供給を受けているもののその量は限定的であることが推定される。根系連絡の有無による気孔伝導度の大小は土壌乾燥期間中に一定ではなかった。2002年に灌水

停止からイネが萎凋するまで気孔伝導度を継続的に測定すると（第3図），灌水停止から2日後までは根系連絡の有無による差は見られないが，4日後から7日後にかけては根系連絡がある場合の気孔伝導度が大きくなり，その後は強い土壤乾燥によって再び両処理の差はなくなった。すなわち，根系連絡の無い場合にはHLによる水分供給を受けられず，蒸散によって土壤乾燥が進み気孔伝導度が低下する。一方，根系連絡がある場合には水分供給を受けて気孔伝導度はある程度までは維持されるが，蒸散量が深根作物根系からのHLによる水分供給量を超える場合には徐々に気孔伝導度は低下し最終的に両処理の気孔伝導度は同程度まで低下した。このことは，根分け実験による生物検定を行う場合，水の蒸散側であるレシピエント植物の葉面積や水の供給側であるドナー植物の根量（根長密度）あるいは集水能力や土壤水分条件によってその結果が影響されることを意味する。本研究では根のサンプリングを行っていないことから，処理間の根量は明らかでない。深根植物の水供給能力を比較する場合にはこれら条件の把握が重要となろう。

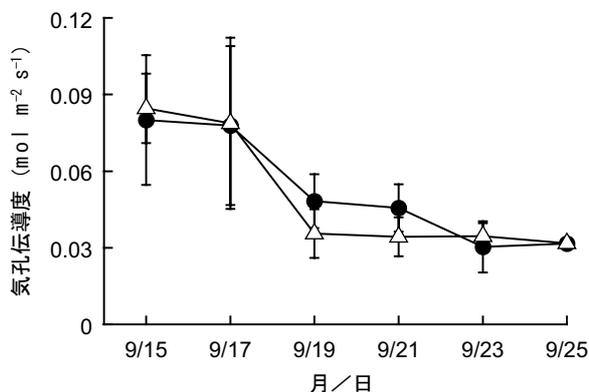


図3 灌水停止後日数ともなうイネ完全展開葉の気孔伝導度の変化（2002年）。

●：乾燥・根有，△乾燥・根無，棒線は標準誤差を表す。

2001年の土壤水ポテンシャルと夜明け前に測定した葉身水ポテンシャルとの関係を見ると，ほぼ1:1の関係にあった（第4図）。すなわち，蒸散の停止により夜明け前の葉身水ポテンシャルは土壤水ポテンシャルとほぼ平衡しており，HLのdriving-forceとされる水ポテンシャル勾配は観察されなかった。ただし，土壤水ポテンシャルを測定した位置は全長25cmの短パイプの中心付近であり，より乾燥した土壤表面とは水ポテンシャルが異なる可能性もある。一方，土壤水ポテンシャルの大小を見ると，根系連絡が無い場合には連絡がある場合よりも水ポテンシャルが約0.3MPa低く，この傾向は土壤水分含量と同

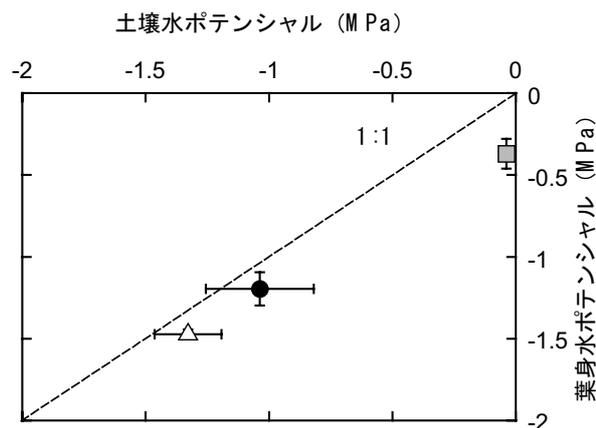


図4 実験終了時における夜間の土壤水ポテンシャルと夜明け前葉身水ポテンシャルとの関係（2001年）。

■：湿潤・根有，●：乾燥・根有，△：乾燥・根無シンボルと棒線は平均値±標準誤差を表す。

じであった（第1図）。土壤乾燥期間中の日平均蒸散速度は，根系連絡がある場合には，根系連絡がない場合よりも64%（2001年），69%（2002年）増加した（第5図）。ただし，イネの播種時期の違いによる葉面積の大きさを反映して，蒸散速度は2002年の方が大きかった。根系連絡による蒸散速度の促進効果は両年ともに大きくは変わらず平均66.5%の増加であった。従って，2002年のソルガム根系連絡による水分供給量は，2001年よりも増加した蒸散量に比例的に増大していたと見なされる。この理由は実験時期によるソルガム根量の増加や長ポットの土壤水分条件などが考えられる。一方，根系連絡がある場

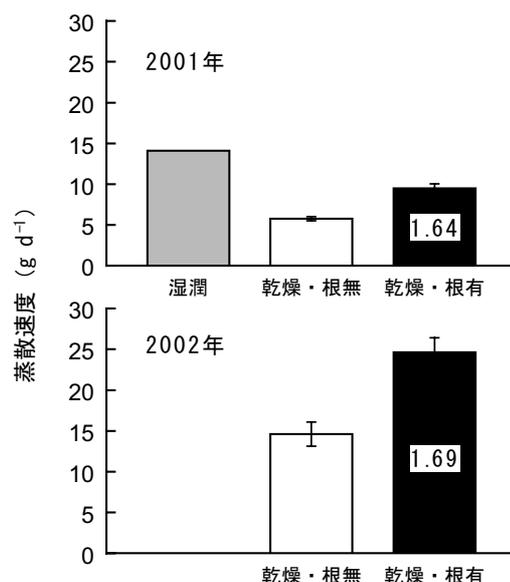


図5 土壤乾燥期間中のイネの日平均蒸散速度。黒棒線中の数値は根系連絡無しに対する比。縦棒と棒線は平均値±標準誤差を表す。

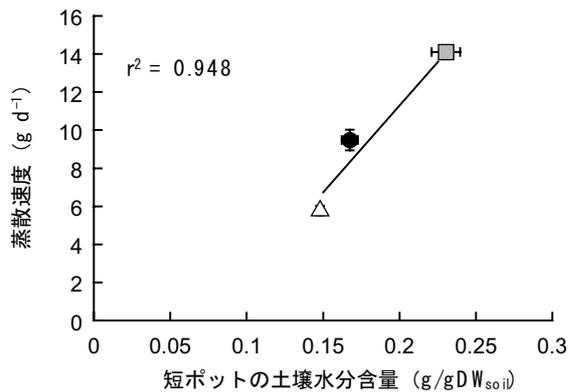


図6 実験終了時における短ポットの土壌水分含量とイネの乾燥期間中の日平均蒸散量との関係 (2001年). シンボルは第4図に同じ.

合の蒸散速度は短パイプが湿潤な場合の67%であった。根系連絡によってHL水移動が生じていたとしても、蒸発要求をすべてまかなうまでの水分供給は受けていなかったものとみなされた。

実験終了時における短ポットの土壌水分含量と土壌乾燥期間中の日平均蒸散速度との関係を求めると、両者の間には非常に高い正の直線関係が認められた (第6図)。すなわち、イネの蒸散速度はソルガムの根系連絡を通したHL水分供給を反映した短パイプの土壌水分条件に従って変化していたと示唆された。

まとめ

ソルガムを根分けして栽植したポットにイネを混植し、イネの気孔伝導度、蒸散速度、土壌水分含量をイネへの根系連絡の有無について比較すると、ソルガムの根系連絡がある場合には土壌水分条件が改善され、イネの気孔伝導度が増加し、その結果、蒸散速度は根系連絡が無い場合に比較して平均67%増加した。従って、根系を切断して根系連絡を断った深根植物の近傍に栽植したイネの蒸散量、気孔伝導度測定は、HLによる水分供給量を定量的に推定する方法として有効である。ただし、供給側である深根植物の根量、需要側である検定植物の葉面積など需要と供給の関係は容易に変化することから、HLによ

る水分供給量の定量的評価にあたってはこれら条件を適切に考慮する必要がある。

引用文献

- Baker, J.M. and C.H.M. van Bavel. 1986. Resistance of plant roots to water loss. *Agron. J.* 78: 641-644
- Caldwell, M.M., T.E. Dawson, and J.H. Richards, 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161
- Corak, S.J., D.G. Blevins, and S.G. Pallardy, 1987. Water transfer in an Alfalfa/Maize association. *Plant Physiol.* 84: 582-586
- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance-performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574
- Hoque, M.M., and T. Kobata, 1998. Growth responses of drought resistant rice cultivars to soil compaction under irrigated and succeeding nonirrigated conditions during the vegetative stage. *Plant-Prod-Sci.* 1(3): 183-190
- Jackson, R.B. and J.S. Sperry and T.E. Dawson. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5: 482-488
- 小葉田亨・高見晋一. 1984. プレッシャーチェンバーによるイネ葉身の水ポテンシャル測定法の検討. *日作紀.* 53: 290-298
- Kobata, T., T. Okuno and T. Yamamoto. 1996. Contributions of capacity for soil water extraction and water use efficiency to maintenance of dry matter production in rice subjected to drought. *Japan. Jour. Crop Sci.* 65: 652-662.
- Loomis, R.S. and D.J. Connor 1992. 食料生産の生態学. 堀江 武・高見晋一監訳. 農林統計協会, 東京.
- Wan, C.W., W. Xu, R.E. Sosebee, S. Machado, and T. Archer, 2000. Hydraulic lift in drought-tolerant and susceptible maize hybrids. *Plant and Soil* 219: 117-126