

水素の安定同位体自然存在比から評価した植物が利用する水資源の由来

関谷 信人*¹⁾・矢野 勝也

名古屋大学大学院生命農学研究科

要旨：自然界に存在する水の分子はほとんどが H_2O であるが、極わずかに D_2O や DHO も含んでいる。 D_2O ・ DHO ・ H_2O は反応速度や拡散速度が異なる結果、自然界の水に含まれる水素の安定同位体自然存在比 (δD 値：試料中 D/H と標準試料中 D/H のズレを千分率で表す) が場所や状態によって大きく変動する。これを同位体効果という。一部の塩生植物を除いて、土壌-根-導管 (蒸発散や代謝の影響を受けない部位) の過程に同位体効果は発生しないため、導管に含まれる水の δD 値はその植物が吸収している水資源の δD 値を反映する。したがって、導管水 δD 値を計測すれば、その植物がどの水資源にどの程度依存しているのかを推定することが可能であり、過去 10 年ほどの間に、従来の手法では明確にすることのできなかつた事実が徐々に明らかになってきた。本稿では、それらの報告を紹介するとともに、今後の研究の可能性についても触れる。

キーワード：安定同位体，導管水， δD 値，水吸収，根。

はじめに

植物による土壌からの水吸収を研究する際、従来から採用されてきた方法の一つは、根域内の土壌水分状態を経時的に測定し、その変化量を根系による水吸収量として捉えようとするものである。測定方法は、土壌水分状態を土壌含水量あるいは土壌水ポテンシャルとして測定するかによって 2 つに大別することができる。前者の代表的な測定方法は、重量法 (熱乾法)・中性子散乱法・タイムドメイン リフレクトメトリー (TDR) 法・フリースペース法 (FD) 法で、後者にはテンシオメーター法 (マイクロテンシオメーター法)・土壌サイクロメーター法を挙げることができる。また、植物体内の蒸散流速を測定することで、その植物が吸収する水の量を推定する方法も行われてきた。その主な方法は、ヒートパルス法・ヒートプローブ法・ヒートバランス法である (Fernández et al., 2000)。

近年上述した測定方法に加え、水分子の安定同位体自然存在比を利用して、より直接的に植物の土壌水分吸収を捉える研究が盛んに行われるようになってきた。水分子を構成する 2 つの元素 (H と O) には、それぞれ 1H ・ 2H (D) と ^{16}O ・ ^{17}O ・ ^{18}O の同位体が自然界に存在する

が、本稿では水素の安定同位体自然存在比を利用した植物の水吸収にまつわる最近の知見を紹介すると共に、本手法を用いた新たな研究アイデアについても議論したい。なお本誌において、高橋 (1999) も水の安定同位体と植物の水利用を概説しており、参照されたい。

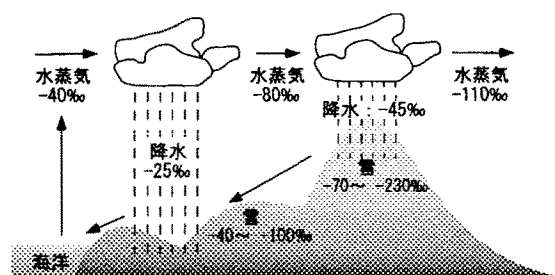
水の水素安定同位体比

水が蒸発する際のエネルギーの一部は水分子の分子内振動エネルギーの変化に、残りは液体中の水分子間に働く相互作用に打ち勝つために用いられる。水に含まれる水素の安定同位体分子 D_2O ・ DHO ・ H_2O が蒸発する際に増加する分子内振動エネルギーは、 H を含む分子の方がより大きくなるため、分子内振動エネルギーだけを見ると D を含む水分子の方が水蒸気相に入りやすくなる。しかし、水分子間の相互作用に打ち勝つためのエネルギー増加は D を含む分子の方がより大きくなり、その程度は分子内振動エネルギーの増加分よりもずっと大きい。このため、常温付近では質量数の低い H を含む水が水蒸気相に入りやすく、質量数の大きい D を含む水が液相中に凝集しやすくなる (酒井・松久, 1996)。このように、位相転移や化学反応などの過程で安定同位体間に拡散速度や

2002 年 3 月 19 日受付 2002 年 4 月 30 日受理

*連絡先 〒464-8601 名古屋市中千種区不老町 名古屋大学大学院生命農学研究科
E-mail: i021010d@nbox.media.nagoya-u.ac.jp

反応速度に違いが発生する現象を同位体効果という。その結果、自然界に存在する水に含まれる水素の安定同位体比 (D/H) は場所や状態により様々な値を示すことになる (第1図)。



第1図 自然界に存在する水に含まれる水素の安定同位体自然存在比。図中の数値はδD値を示す。(Dawson 1993a 改変)

安定同位体自然存在比の変動は非常に小さな値であり、この僅かな変動を表現するために標準試料の同位体比に対する当該試料の同位体比の千分率偏差 (‰: パーミル) を通常は使用する。そして、水素の安定同位体自然存在比は次式によって定義されるδD値によって表現される。

$$\delta D = [R_{\text{試料}} / R_{\text{標準}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

ここで、R は水素の安定同位体比 (D/H) を示す。

水素の標準試料としては、深度 500~2000m の外洋 (大西洋・太平洋・インド洋) に存在する海水が一般的に用いられ、この水に含まれる水素の安定同位体比の平均値 (Standard Mean Ocean Water: SMOW) が標準値として使用される。

植物が利用可能な水資源の水素安定同位体比

植物が利用可能な水資源である降水・地下水・土壌水も、前述した同位体効果や水資源と水資源の混合によりδD値が大きく異なっている場合が多い (第1表)。Flanagan and Ehleringer (1991) がユタ州で採取した降水と地下水のδD値は、それぞれ-10 ‰と-96 ‰と大きく異なっていた。また、著者らがザンビア共和国において雨期の初めから乾期の初めにかけて行った調査では、地下水δD値は-0.5 ~ -7.2 ‰と比較的安定して推移したのに対して、降水のδD値は-9.6 ~ -61 ‰の間で大きく変動した (Sekiya and Yano, 2001)。Allison and Hughes (1983) は深さ 15 m の土壌コアから採取した水のδD値を測定した結果、土壌表面から深層に向かってδD値が減少し、土壌表面下 4~5 m 付近で約 40 ‰低下することを報告している。また、Liu et al. (1995) は深さ 1.2 m の土層内から採取した土壌水のδD値に約 90 ‰の差があり、さらに深さ 0.25 m の土層内から採取した土壌水のδD値は季節により約 50 ‰も変動することを報告している。以上のように、降水・地下水・土壌水のδD値は大きく異なり、それぞれが季節毎に大きく変動する場合が多い。

植物導管水の水素安定同位体比

一部の塩生植物を除いて、土壌-根-導管に到る過程で、蒸発散や代謝の影響を受けない限り同位体効果は発生しない (White et al., 1985)。したがって、蒸発散や代謝による同位体効果にさらされない根や木化した茎から得られた導管水のδD値は、その植物個体が吸収した水資源のδD値を反映することになる。

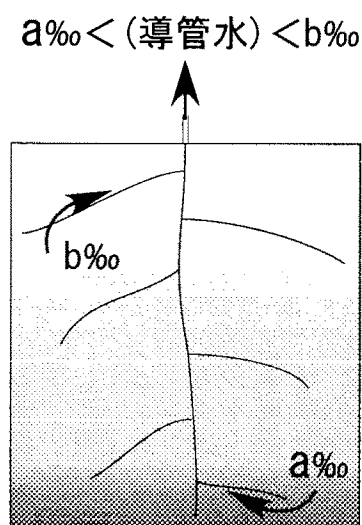
第1表 さまざまな水資源の水素安定同位体自然存在比

参照	水資源	δD値 (vs SMOW)	採取地
Flanagan & Ehleringer (1991)	降水	-10 ‰	アメリカ (ユタ)
	地下水	-96 ‰	
Sekiya & Yano (2001)	降水	-61 ~ -9.6 ‰	ザンビア共和国
	地下水	-7.2 ~ -0.5 ‰	
Allison & Hughes (1983)	土壌 (表面下0~5 m)	-40 ~ 0 ‰	オーストラリア (ビクトリア)
	土壌 (表面下0~1.2 m)	-90 ~ -10 ‰	
Liu et al. (1995)	土壌 (表面下0~0.25 m)	-80 ~ -30 ‰	アメリカ (アリゾナ)
	土壌 (表面下0~0.25 m)	-80 ~ -30 ‰	
Craig (1961)	河川・湖沼・降水	-320 ~ 50 ‰	世界各地

(Dawson, 1993a). ある植物が水資源を降水のみに依存する場合, その植物導管水は降水の δD 値と非常に近い値を示す. また, その植物が降水と地下水の両方を吸収可能で, 両水資源の δD 値が大きく異なっている場合, 植物導管水の δD 値は両水資源 δD 値の間に値をとることになる (第 2 図). このことから, 植物導管水の δD 値と周辺環境から採取した水の δD 値を測定してそれぞれを比較することにより, その植物がどの水資源にどれだけ依存しているかを推定することができる (Dawson, 1993a).

植物に吸収された水は一部が各組織の代謝基質などとして利用されるが, 他の大部分は気孔を通じて大気中へと蒸発していく. その際に非常に大きな同位体効果が発生し, 葉内に D を含む水分子が凝集して, その δD 値は根・茎導管水の δD 値と比較して大きな値を示す. したがって, 植物体中からの水抽出には蒸発散を行わない器官, 例えば木化した茎の基部や根などを用いる必要がある (Dawson and Ehleringer, 1991; Dawson and Ehleringer, 1993; Ehleringer and Dawson, 1992; Walker et al., 2001). なお, 植物体や土壌から水を抽出する際には真空蒸留や共沸が利用されるが, それぞれの抽出法には同位体効果を生じやすい過程が内在するため, 抽出法にも十分に気を配る必要がある (Walker et al., 2001).

このように植物導管水と周辺環境水の δD 値を測定することで, 植物の吸収する水資源の特定やその定量化が従来よりも容易になり, これまでは明確にする事のできなかつた事実が徐々に報告されるようになってきた. 以下にそれらを紹介する.



第 2 図 導管水 δD 値

異なる水資源の吸収とその季節変動

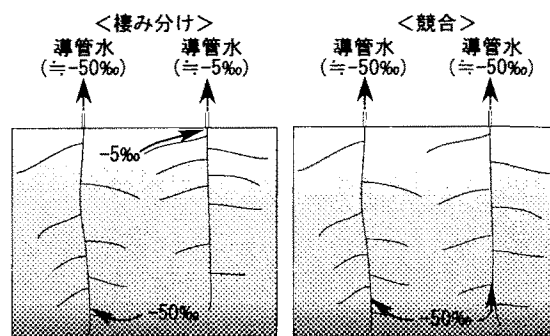
植物の水吸収に関わる研究において, 本格的に水素安定同位体が利用されるようになったのは 1980 年代の後半からで, その先駆けが White et al. (1985), Sternberg and Swart (1987), Dawson and Ehleringer (1991) である. White et al. (1985) は, 地下水位の異なる 3 地点 (湿潤区: 0-0.5m, 中間区: 1-2m, 乾燥区: 測定不可) に生育するシロマツの導管水と地下水・降水を採取して δD 値を測定した. その結果, 乾燥区に生育するシロマツは降水のみを水源とするのに対して, 中間区と湿潤区のシロマツは降水直後には降水への依存度が増加するが, 6 日目には再び地下水のみに依存するようになることを報告した. Sternberg and Swart (1987) は, フロリダの海岸に生育する木本植物の導管水と地下水・海水を採取して δD 値を測定した. その結果, 陸地から遠い海水中に生育するマングローブほどその導管水 δD 値が海水に近く, 陸地に近い海水中および地上で生育する植物の導管水ほど地下水の δD 値により近づくことを報告した. また, Dawson and Ehleringer (1991) は, 河川流域に生育する植物の導管水と地下水・河川水を採取して δD 値を測定した. その結果, 河川水を吸収しているのはサイズの小さい木本植物種のみで, 大きい木本植物種は河川近くに位置しても地下水に強く依存している実態を明らかにした.

これらの研究以降, 木本植物や草本植物が吸収している水源の季節変動を把握する目的でいくつかの研究が報告された. Ehleringer et al. (1991) は, 砂漠に生育する複数種の植物の導管水と降水・地下水を季節ごとに採取して δD 値を測定した. その結果, 1 年生植物や多肉植物は夏季の降水のみに依存し, 多年生の草本と木本植物は夏季の降水と地下水の両方に依存していること, また一部の木本植物は降水に全く反応せず地下水のみ吸収することを報告している. さらに彼らは, それぞれの植物において葉内水ポテンシャルも測定し, 地下水のみ吸収する木本植物の葉内水ポテンシャルは, その他の植物の葉内水ポテンシャルよりも高い値を示すことを見出し, 乾燥条件下では地下水へのアクセスが群落での優位性を発揮する 1 つの要因になることも指摘している. Thorburn and Ehleringer (1995) は, 植生が明確に異なる 3 地点の木本植物を対象として表層土壌 (0.1-0.3 m) と深層土壌 (0.3-0.7 m) に発達させた根から導管水を採取し, さらに導管水を採取した根の周辺から土壌水も採取して δD 値を測定した. その

結果、乾燥条件下の多くの植物種では、表層土壌に発達した根内に存在する水も深層土壌に由来しており、表層土壌の根長密度と水吸収量の間に必ずしも相関がないことを認めた。Dawson and Pate (1996) は、深根性樹木 *Banksia prionotes* の導管水を主根・表層土壌に発達した側根・茎の基部それぞれから採取し、地下水・降水とともに δD 値を測定した。そして、この植物は雨期になると側根が降水を、主根が地下水を吸収するため、茎基部導管水の δD 値は地下水と降水の δD 値の間で推移する一方で、乾期には側根からの水供給は停止し、主根による地下水の供給のみに依存する結果、茎基部導管水の δD 値は地下水のそれと同様な値を示すことを明らかにした。Dawson (1996) は、サイズ (年齢) の異なるサトウカエデの導管水、さらに土壌水・地下水を採取して δD 値を測定すると同時に、ポロメーター法・茎流速速度・ポーエン比法を用いて拡散伝導度、蒸散速度、蒸発散速度を測定した。その結果、サイズの大きなサトウカエデは地下水への依存度が高い上に、夜間に Hydraulic lift (後述する「Hydraulic lift」の項を参照) で地下水を汲み上げて表層土壌に貯水できることから、利用可能な水の量が増加して蒸散速度が大きくなるのに対して、サイズの小さなサトウカエデは表層土壌水のみ依存するため利用可能な水量が小さく、蒸散速度も抑えられることを報告した。Zencich et al. (2002) は、地下水位の異なる地点に生育する *Banksia ilicifolia* と *Banksia attenuata* から導管水を、それぞれの地点から地下水・降水・土壌水を季節ごとに採取して δD 値を比較した。その結果、地下水位が高く、降雨量が少なく、根系が深いほど、両植物種において地下水への依存度が高まることを明らかにしている。

植物個体間での土壌水分に対する競合と棲み分け

隣接して生育する異種・同種の植物個体が、水資源に対して競合を起しているのか、棲み分けをしているのか探ることは非常に興味深く、このような研究においても水素安定同位体は有効なツールとして利用できる(第3図)。前述した Dawson and Ehleringer (1991) や Ehleringer et al. (1991) では隣接して生育した植物種を調査対象としたわけではないが、同じ地点に生育する植物の導管水 δD 値に差異が認められたことから、植物種により利用可能な水資源が異なり、水吸収における種間での棲み分けに示唆を与えている。



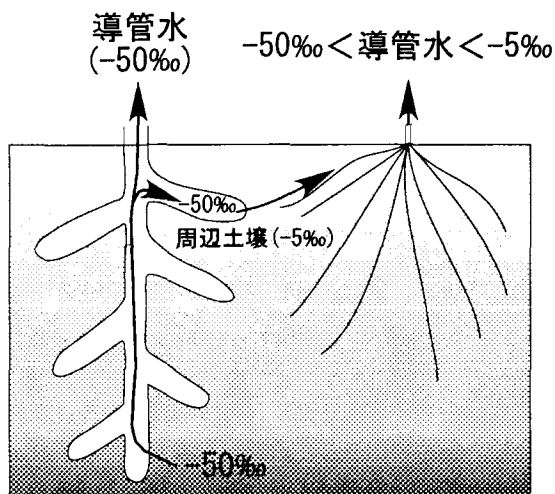
第3図 隣接して生育する植物種間での土壌水分に対する棲み分けと競合

土壌水の δD 値は土層ごとに異なっていたり、また季節によって変動する場合が多い (Allison and Hughes, 1983; Liu et al., 1995)。このことを利用すると、植物の吸収している水がどの土層に由来するか推定することが可能である。Jackson et al. (1995) は、半常緑の熱帯林において植物導管水と表層土壌水 (0~0.3 m)・深層土壌水 (0.3~1.0 m) を採取して δD 値を測定した。その結果、落葉樹は表層土壌から、常緑樹は深層土壌から主に水を吸収する棲み分けの実態が明らかとなった。Midwood et al. (1998) は、サバンナ草地に点在する木本植物群から導管水を、その生育土壌から土壌水を 0.1 m の土層毎に深さ 1.5 m まで採取して δD 値を測定した。そして、どの植物種も根長密度に依存せずに 1.5 m よりも深い層から水を吸収し、深層土壌の水分に対する競合が発生している可能性が示唆された。Jackson et al. (1999) は、サバンナに生育する木本植物の導管水 δD 値と、浅層土壌 (0~2.0 m) および深層土壌 (2.0~5.0 m) からの土壌水の δD 値を比較した。その結果、植物種により浅層土壌と深層土壌の水に依存する割合が異なり、深層土壌に依存している種ほど地上部の葉内水ポテンシャルと蒸散速度が良好に保たれることを認めている。

Hydraulic lift

一般的に、土壌水ポテンシャルは表層から深層に向けて高くなるような勾配を示す。降雨により表層土壌へ水が供給されると一時的にその勾配は崩れるが、重力による深部浸透、表面流出、蒸発散の過程を経て次第に元のような水ポテンシャル勾配へと戻っていく。したがって、深い根を発達させた植物の根系内には、水ポテンシャルの勾配が存在することになる。そのような深根性の植物種の中には、深くて湿った土層から水を吸い上げ、浅くて乾いた土層に水を放出する現象が確認されており、Hydraulic lift

と呼ばれている (Richards and Caldwell, 1987; Horton and Hart, 1998; Caldwell et al., 1998). また Hydraulic lift とは、植物体中の水ポテンシャルが培地の水ポテンシャルよりも大きくなった時に、通常の水吸収とは逆方向に水が流れることであるとして、これを Reverse flow (Sakuratani, 1999; Smith et al., 1999), Hydraulic redistribution (Burgess et al., 1998) と呼ぶ研究者もいる。いずれにしても、このように水が植物体中を蒸散流とは逆方向に流れたり、植物体中から乾いた土壌へ水が流れる現象を捉える際にも水素安定同位体を利用することは有効である (第 4 図)。Dawson (1993b) は、サトウカエデとその周辺に隣接して生育する草本植物から導管水を採取して、降水・地下水とともに δD 値を測定した。その結果、サトウカエデは水吸収を地下水のみに依存しているのに対して、草本植物ではサトウカエデから近い位置に生育している個体ほど導管水の δD 値が地下水のそれに近く、逆に遠い位置に生育している植物ほど導管水の δD 値が降水のそれに近くなった。このことから、サトウカエデは Hydraulic lift により地下水を表層土壌へ放出し、隣接して生育する草本植物がその水を吸収したことが明らかとなった。Burgess et al. (2000) は、*Banksia prionotes* が乾いた表層土壌に発達させたプロテオイド根 (側根がクラスター状に分枝した根) とその親根からそれぞれ導管水を採取し、その周辺土壌の土壌水の δD 値と比較した。その結果、プロテオイド根導管水の δD 値は周辺土壌水 δD 値とは有意に異なり、むしろ親根導管水の δD 値に近い値を示した。このことから、この植物では親根からプロテオイド根に向けて蒸散流とは逆方向に導管水が移動したことが示唆された。



第 4 図 Hydraulic lift

新たな研究の方向性

水素安定同位体を用いた植物の水吸収に関する研究は、これまで見てきた通り自然条件下で生育する植物を対象に行われた研究が圧倒的に多かったが、最近では人工的な環境下で行った応用的な報告も散見されるようになった。そこで以下にそれらを紹介し、新たな研究の方向性を提示したい。

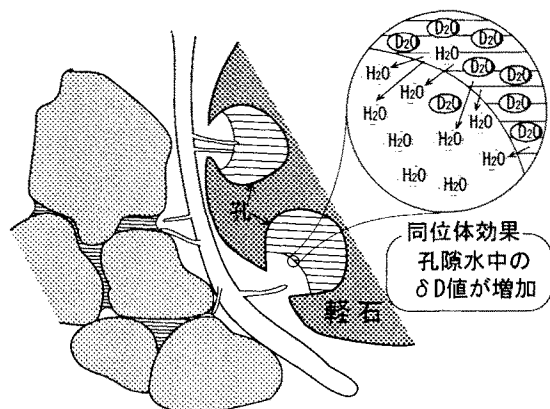
水素安定同位体自然存在比を利用して植物が吸収している水資源を特定するには、水資源の δD 値間に顕著な差が存在しなければならない。しかし、環境条件によっては水資源の δD 値間に顕著な差がない場合もあるため、D でラベルした水を模擬的に水資源として利用した研究も報告されている。Lin et al. (1996) は、砂漠植物に対して D でラベルした水を夏季の降水に模して供与した。その後、数種の砂漠植物から導管水を採取し、土壌水・地下水とともに δD 値を測定した結果、模擬降水を吸収する程度は植物種により大きく異なることを報告した。Schwinning et al. (2002) は、乾燥地に生育する草本植物と木本植物に対して D でラベルした水を降水に模して供与し、導管水 δD 値を測定した。その結果、草本植物は常に降水へ依存するのに対して、木本植物は春には深層土壌水へ、夏には降水へ依存することを明らかにした。

Emerman and Dawson (1997) は、ヒマワリが小さな土壌孔隙よりも大きな土壌孔隙に存在する水を選択的に吸収するのかを確かめるため、ポットを半分に仕切り、一方の区画には孔隙サイズの大きい土壌を、他方には孔隙サイズの小さい土壌を充填し、ヒマワリを根分けして栽培した。その後、 δD 値の高い水道水を一方の区画に、 δD 値の低い雪解け水を他方の区画に灌水して、ヒマワリ導管水の δD 値を測定した。その結果、導管水 δD 値は両者の間の δD 値を示したことから、この実験条件下でのヒマワリは両孔隙から同じ様に水を吸収していることが明らかとなった。この研究では、大きさの異なる孔隙に存在する水を区別し、さらにはそれぞれの孔隙からの水吸収量を推定するために、 δD 値が異なる複数の水資源をトレーサーのようにして利用している。

矢野ら (2000) は、多孔質資材である軽石内の孔隙を水で満たして土壌と混合し、この土壌に対して灌水と乾燥を繰り返すと、元の水と比べて孔隙内の水分の δD 値が上昇することを報告した (第 5 図)。このことは、軽石孔隙に保持された水と土壌水とが連続していないことを示唆する。このような不連続な水を植物が吸

収するためには、その連続性を回復することが必要であり、そのために根毛の役割が重要となるであろう。したがって、前述したような軽石と土壌の混合培地で植物を生育し、その導管水 δD 値を測定することで、根毛が微細な土壌孔隙から水を吸収する能力を有するか知ることができるかもしれない。

水田土壌には、代かきによって土壌の団粒構造が崩れ、透水性が極端に低下したすき床層（硬盤層）が存在する。水田はこの不透水土層があるために水をたたえることができるのだが、その不連続な水移動は水分子の同位体効果を生み出す可能性がある（第6図）。すなわち、すき床層より下層に存在する水分は大気に接触せず、その δD 値は地下水のように比較的安定するのに対して、すき床層（硬盤層）より上層に存在する水分は大気に曝されるため、 δD 値が上昇することが予想される。実際に、著者らが行った調査でもその傾向が示唆された（関谷・矢野, 2000）。この関係を利用すれば、降水に依存した水田である天水田に生育するイネが、すき床層（硬盤層）下に根系を発達させ、乾燥ストレス時にすき床層（硬盤層）下の水分をどれだけ吸収できるかを推定できるかもしれない。また、硬盤層は水田だけでなく畑地にも形成される場合があり、根系がこの硬盤層を貫通する能力と乾燥ストレス耐性には強い正の相関のあることが示唆されている（石川ら, 1999）。しかし、硬盤層を貫通した根が実際にどれだけ水を吸収しているか定かではない。事実、過湿土壌で発達した根系では皮層空隙が顕著となり、単位根長あたりの水吸収速度が抑制される（関谷 2002）。もし、畑条件でも硬盤層の上下で土壌水の δD 値に差があれば、天水田と同様に硬盤層を貫通した根の水吸収能力を評価すること



第5図 気相を液相に変換した軽石内で発生する同位体効果とそれを利用した根毛の水吸収能の評価

ができるかもしれない。このようにフィールドで同位体効果を起こしている新たな水資源を探し出すことができれば、新しい研究を展開できる可能性もある。

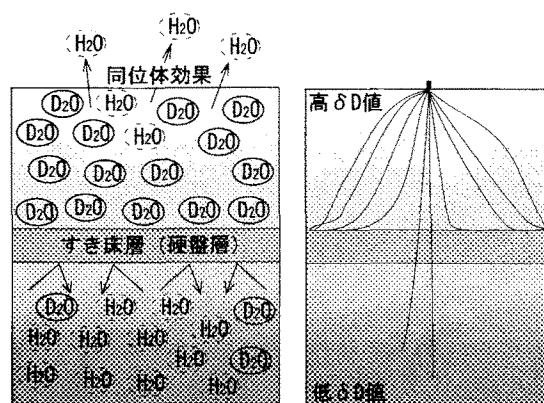
以上のように、Dでラベルした水や δD 値の異なる水資源を人工系に適用する手法、人為的に同位体効果を発生させて水資源を識別する手法、新たなフィールドで同位体効果を起こしている水資源を発見することにより、新たな研究の方向性を見出すことができる。

おわりに

植物の水分生理に関する研究では、炭素の安定同位体自然存在比を用いて水利用効率を解析する手法が1950年代より精力的に行われ、数々の発見が報告されてきた（Ehleringer and Vogel, 1993）。それに対して水素の安定同位体自然存在比を利用した研究は、本稿にほぼ網羅されている事実から考えても、まだまだ端緒の感を否めない。しかし、改めて強調するまでもなく、この手法の有効性は高い。現在までのところ、植物の水資源の特定やその季節変動、また Hydraulic lift 現象の研究にこの手法が適用されているが、農学分野での応用の可能性も示され、今後も新たな研究が展開されていくものと大いに期待される。

引用文献

Allison, G.B., Hughes, M.W. 1983. The use of natural tracers as indicators of soil-water movement in a temperate semi-arid region. *J. Hydrol.* 60: 157-173.
 Burgess, S.S.O., Adams, M.A., Turner, N.C., Ong, C.K. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.



第6図 硬盤層の発達した耕地土壌での土壌水における同位体効果とそれを利用した硬盤層を貫通する根の水吸収能の評価

- Burgess, S.S.O., Pate, J.S., Adams, M.A., Dawson, T.E. 2000. Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Ann. Bot.* 85: 215-224.
- Caldwell, M.M., Dawson, T.E., Richards, J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.
- Dawson, T.E. 1993a. Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution, and water relations. In Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. eds., *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. Academic Press, San Diego. pp465-496.
- Dawson, T.E. 1993b. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- Dawson, T.E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiol.* 16: 263-272.
- Dawson, T.E., Ehleringer, J.R. 1991. Streamside trees that do not use stream water. *Nature* 350: 335-337.
- Dawson, T.E., Ehleringer, J.R. 1993. Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants: implications for water source, water uptake and other studies which use stable isotopic composition of cellulose. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 57: 3487-3492.
- Dawson, T.E., Pate, J.S. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107: 13-20.
- Ehleringer, J.R., Dawson, T.E. 1992. Water uptake by plants: perspectives from stable isotopic composition. *Plant Cell Environ.* 15: 1073-1082.
- Ehleringer, J.R., Phillips, S.L., Schuster, W.S.F., Sandquist, D.R. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88: 430-434.
- Ehleringer, J.R., Vogel, J.C. 1993. Historical aspects of stable isotopes in plant carbon and water relations. In Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. eds., *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. Academic Press, San Diego. pp9-18.
- Emerman, S.H., Dawson, T.E. 1997. Experiments using split-root chambers on water uptake from soil macropores by sunflowers. *Plant Soil* 189: 57-63.
- Fernandez, J.E., Clothier, B.E., Van Noordwijk, M. 2000. Water uptake. In Smit, A.L., Bengough, A.G., Engels, C., Van Noordwijk, M., Pellerin, S., Van De Geijn, S.C. eds., *Root Methods. A Handbook*. Springer, Berlin, pp461-508.
- Flanagan, L.B., Ehleringer, J.R. 1991. Stable isotope composition of stem and leaf water: applications to the study of plant water use. *Func. Ecol.* 5: 270-277.
- Horton, J.L., Hart, S.C. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Tree* 232-235.
- 石川隆之, 松本成夫, 川島知之, 杉本明 1999. 東北タイの作物の根と硬盤層に関して—硬盤層と根の戦い—. *根の研究* 8; 35-38.
- Jackson, P.C., Cavelier, J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia* 101: 197-203.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* 19: 717-724.
- Lin, G., Phillips, S.L., Ehleringer, J.R. 1996. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau. *Oecologia* 106: 8-17.
- Liu, B., Phillips, F., Hoines, S., Campbell, A.R., Sharma, P. 1995. Water movement in desert soil traced by hydrogen and oxygen isotopes, chloride, and chlorine-36, southern Arizona. *J. Hydrol.* 168: 91-110.
- Midwood, A.J., Boutton, T.W., Archer, S.R., Watts, S.E. 1998. Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with d2H and d 18O. *Plant Soil* 205: 13-24.
- Richards, J.H., Caldwell, M.M. 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- 酒井均, 松久幸敬 1996. 酸素・水素同位対比から見た水循環. *安定同位体地球化学*. 東京大学出版会, 東京. pp83-142.
- Sakuratani, T., Aoe, T., Higuchi, H. 1999. Reverse flow in roots of *Sesbania rostrata* measured using the constant power heat balance method. *Plant Cell Environ.* 22: 1153-1160.
- Schwinning, S., Davis, K., Richardson, L., Ehleringer, J.R. 2002. Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau. *Oecologia* 130: 345-355.
- 関谷信人 2002. 作物による土壌深層の水利利用能および混作個体間での水分供給と競合. 名古屋大学院生命農学研究科修士論文
- 関谷信人, 矢野勝也 2000. 導管水 δD 解析による植物の水吸収特性評価の試み. *根の研究* 9: 213

- Sekiya, N., Yano, K. 2001. Does the deeper root really improve the plant water status? In JSRR ed., Proceedings of The 6th Symposium of The International Society of Root Research. JSRR, Nagoya, Japan. pp456-457.
- Smith, D.M., Jackson, N.A., Roberts, J.M., Ong, C.K. 1999. Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta*. *Func. Ecol.* 13: 256-264.
- Sternberg, L.S.L., Swart, P.K. 1987. Utilization of freshwater and ocean water by coastal plants of southern Florida. *Ecology* 68: 1898-1905.
- 高橋和志 1999. 水の安定同位体比による植物の水利用の研究. *根の研究* 8: 13-16.
- Thorburn, P.J., Ehleringer, J.R. 1995. Root water uptake of field-growing plants indicated by measurements of natural-abundance deuterium. *Plant Soil* 177: 225-233.
- 矢野勝也, 山内章, 上田豊, 藤田耕史 2000. 微小土壌孔隙水の $\delta^{18}O$ 値の測定と土壌-大気圏水循環研究への応用. 名古屋大学大気水圏科学研究所共同研究報告書.
- Walker, G., Brunel, J.P., Dighton, J., Holland, K., Leaney, F., McEwan, K., Mensforth, L., Thorburn, P., Walker, C. 2001. The use of stable isotopes of water for determining sources of water for plant transpiration. In Unkovich, M., Pate, J., McNeill, A., Gibbs, D.J. eds., *Stable Isotopes Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp57-90.
- White, J.W.C., Cook, E.R., Lawrence, J.R., Broecker, W.S. 1985. The D/H ratios of sap in trees: Implications for water sources and tree ring D/H ratios. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 49: 237-246.
- Zencich, S.J., Froend, R.H., Turner, J.V., Gailitis, V. 2002. Influence of groundwater depth on the seasonal sources of water accessed by *Banksia* tree species on a shallow, sandy coastal aquifer. *Oecologia* 131: 8-19.

Title: Studies on plant water uptake through measurement of stable hydrogen isotope compositions of xylem- and environmental-waters.

Authors: Nobuhito SEKIYA and Katsuya YANO