

ダイズの耐乾性に関する生態生理学的研究

第2報 土壤水分不足による葉の萎れ現象と再給水による光合成速度の回復ならびに切断茎からの出液速度の変化*

李 忠烈・津野幸人・中野淳一・山口武視

(鳥取大学農学部)

1993年7月31日受理

要 旨 : 土壤水分の減少に基因する萎れと枯死現象, 再給水による光合成速度の回復ならびに出液速度と根の呼吸速度との関係を明らかにしようとした。韓国品種の黄金と短葉ならびに日本品種のエンレイを1991, 92年に同一のポットに播種し, 1本仕立てとして土壤水分がpF 1.9になるよう灌水し, ガラス室内で生育させた。

出芽後56日から断水処理を行い, 主茎葉の萎れと再給水による萎れの回復を観察した。土壤水分の欠乏にともなって葉の萎れは下位葉より始まり上位葉に及び, 回復はこれとは逆の順序であった。水分欠乏による主茎葉の枯死順位は萎れの傾向と同様であり, 土壤水分がpF 3.5に達すると, 最下位葉より枯死が始まり, pF 4.2で全ての主茎葉が枯死した。

断水処理後再給水し, その後3時間にわたって光合成速度の回復を経時的に測定したところ, 光合成の回復が良好な個体は, 根の呼吸速度が高く葉面積/根重比が小であった。

茎基部からの出液速度の経時的变化を調査した結果, 茎切断後2時間はほぼ一定値であった。出液速度は細根呼吸速度と高い正の相関関係を認めた。また, 根のN%と細根呼吸速度との間には前報と同様に高い正の相関関係が得られた。

キーワード : 萎凋, 光合成速度, 出液速度, 耐乾性, ダイズ, 根の呼吸速度。

Ecophysiological Studies on the Drought Resistance of Soybean II. Effect of soil water deficit on leaf wilting and changes in photosynthesis and bleeding influenced by re-watering: Chung Yeol LEE, Yukindo TSUNO, Junichi NAKANO and Takeshi YAMAGUCHI (*Faculty of Agriculture, Tottori University, Koyama, Tottori 680, Japan*)

Abstract : The influence of non-watering and re-watering treatment to leaf wilting, photosynthesis, root respiration and bleeding in three cultivars (cv. Hwangkeumkong, Danyeobkong and Enrei) were investigated under glasshouse conditions in 1991 and 1992. Leaf wilting was first observed at the lower leaves of the main stem by suspending the water supply then later observed at the upper leaves. Conversely, the recovery from leaf wilting was started from the upper leaves to the lower leaves during the initial 3 hours after re-watering. In the process of soil drying, dead-leaf was observed successively from the lowest to the top leaf on main stem corresponding to soil moisture ranged pF 3.5~4.2. Recovering speed of the photosynthetic rate by re-watering seemed to be owned the both : high rate of root respiration and low ratio of leaf area/root weight. The bleeding from basal stem of each cultivar was constant rate for 2 hours after cutting the stem. It was also confirmed that the bleeding rate was significantly correlated with root respiration.

Key words : Bleeding, Drought resistance, Leaf wilting, Photosynthesis, Root respiration, Soybean.

前報¹⁰⁾において, ポット栽培のダイズに対して灌水を中断して水ストレスを起こし, それがダイズ個葉の蒸散速度および光合成速度にどのように影響するかを検討した。さらに, 再給水によるそれらの回復の実態と土壤水分欠乏条件下での根の呼吸速度について検討した。

土壤水分が不足すると蒸散速度と光合成速度の低下がみられ, さらに水分が不足すれば遂には枯死に至る。これについて, 古くはマクシーモフ¹¹⁾の研究

があり, 近年ではダイズで Itoh and Kumura⁷⁾により, 水稻では平沢ら⁴⁾により, 強度の水分ストレス下では下位葉から枯死していく現象が認められている。本報では体内水分の不足が生じた場合におこる葉の萎れと葉の枯死現象の遅速を主茎上の各葉位の葉について調査した。また, 再給水による光合成速度の回復を葉位別に調べると同時に, 土壤水分の欠乏処理を受けた個体の切断茎からの出液速度と根の呼吸速度との関係を検討したので報告する。

*大要は, 第195回講演会(1993年4月)において発表。

材料と方法

供試したダイズの品種は第1報¹⁰⁾と同じく韓国品種の黄金と短葉, 日本品種のエンレイで, 1991年と1992年に実験を行った. 1991年の栽培様式は第1報¹⁰⁾と同じである. 1992年はa/2000ワグネルポットに, 肥沃な黒ボク土壌を乾土で12 kg 詰め, 前報¹⁰⁾と同様に5月25日に1ポットに3品種を3粒ずつ播種し, 播種後約2週間目に間引きを行い, 各品種1本立てとしてガラス室内で生育させた. 基肥は高度化成肥料 ($N:P_2O_5:K_2O=12:18:16$) を用いて, ポット当たり8 g 施し, 追肥は行わなかった. 処理前のポットの土壌水分はpF 1.9に保つように毎日朝夕2回灌水を行った. そして除草, 病虫害防除は適宜行い, 生育は順調であった. 両年とも開花始期はエンレイと黄金が出芽後36日で, 短葉が同42日であった.

まず, 葉の萎れ現象の実態を把握する目的で, 1991年に1ポットを供試して出芽後56日(主茎の最上位展開葉がそれぞれエンレイ第11葉, 黄金第12葉, 短葉第11葉)から断水処理を開始した. 土壌水分がpF 3.3となった処理3日目の午前9時より葉の萎れが認められたので, まず葉位別に萎れの発生時刻を詳細に調べた. そして, その日の午後2時30分に, pF 値が3.7に達したとき, 全ての主茎葉に萎れが観察されたので, 直ちに再灌水しそれぞれの葉が回復に要する時間を調査した. 萎れの基準は, 中央小葉がその向軸面を小葉の葉柄側に折り曲げて屈折し, それを両側の小葉が包み込む形で折り重なった状態を萎れとみなした. そして, 原状に復帰したものを萎れの回復とした.

1992年では, 1ポットを用いて粒肥大盛期の出芽後79日目に断水処理を開始し, 土壌水分がpF 3.3になった83日目に再給水して, 萎れ状態から回復した生存葉と回復しなかった枯死葉の乾物重を測定した. この個体については後述する方法で根の呼吸速度と出液速度も測定した. さらに, 土壌水分と葉の枯死との関係を明らかにするため, 別の3ポットについて断水処理を行い, pF 3.5に達した出芽後89日目から主茎葉の枯死順位と1個体あたりの全枯死葉重を調べた(出芽後94日). この実験ではポットを毎日天秤に載せて秤量し, その重量減より土壌水分の変化を推定した.

断水処理後の再給水による光合成の回復と根の呼吸速度との関係を明らかにする目的で, 1992年7月

11日(出芽後41日)から1ポットを供試して断水処理を行った. 土壌水分がpF 3.5まで低下した処理7日目の午前9時50分に, pF 1.9になるように再給水し, 前報¹⁰⁾と同様に携帯式同化箱(小糸工業 KIP-8510)を用いて給水直後から中央小葉の光合成速度の回復を3時間追跡測定した. 調査対象は主茎の最上位完全展開葉以下5枚の葉である. 再給水後3日目に, ポットを25°Cの空調室内に搬入し, 茎部からの出液を採取した. 主茎を子葉節上部で切断し, その切り口にガラス管(内径9~13 mm)をプラスチックフィルムで固定した. 切断直後から2時間にわたって10分ごとにガラス管を上昇する出液量を読み取った. その後, 第1報¹⁰⁾と同じ方法で根の呼吸速度を測定した.

結果と考察

1. 断水処理による葉の萎れ現象の発生順位

灌水を中断して3日目(晴天)の9時に土壌水分がpF 3.3に達し, 3品種ともに個体内の下位葉にまず萎れの初期徴候が観察された. この時を起点として, 各葉位の複葉に先記した萎れが発生する時間を調べた. その結果を第1図Aに示した. 複葉の萎れは, まず下位葉から萎れが始まり, 上位葉に及ぶことがわかり, この場合の経時的傾向は品種間では大差がなく, 3品種をこみにして, 直線回帰式で示すことができた. ただし, この時の気温は33°C, 晴天という条件であったが, 気象条件によって直線回帰式の勾配は異なるものと考えられる.

pF 値が3.7になると個体の全ての葉に萎れが及んだので, 直ちにpF 1.9となるように灌水し, その時点から萎れが完全に回復するまでの時間を各葉位について測定した. その結果を第1図Bに示した. この図からわかるとおり, 上位葉は給水後30~40分で回復するが, 下位葉の回復には給水後120分以上を必要とし, 最下位葉は回復せず枯死した. すなわち, 萎れの発生とは逆に萎れの回復は上位葉が早く, 順次下位の葉へと及ぶということが判った. この主茎上の各葉の萎れ発生順位と回復順位との関係は第2図に示したとおりであり, 両者の間には高い負の相関関係が成立した. すなわち, 萎れに至るのに長時間を要した葉ほど萎れからの回復時間が少ない. 一方, 早く萎れる葉は枯死する可能性が大で, 事実, エンレイと黄金の第5, 6葉, 短葉の第3, 4葉は枯死した.

上記実験の経験から, 葉内水分の低下による葉の

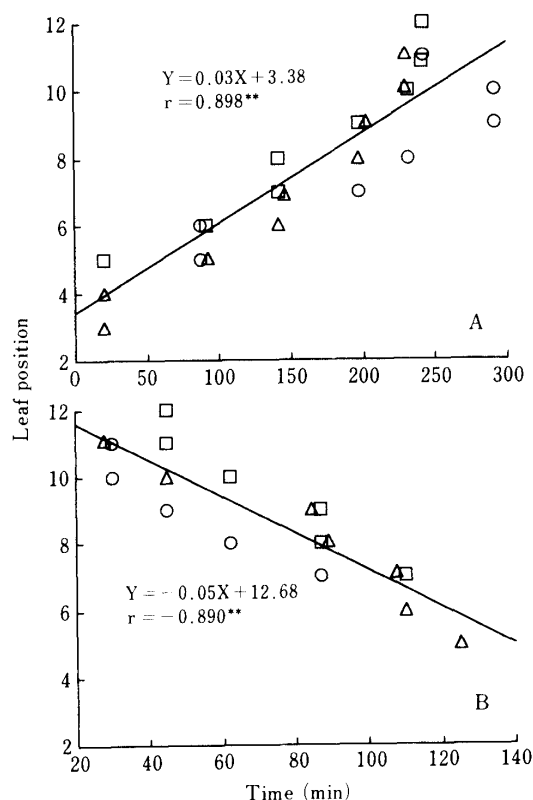


Fig. 1. Wilting of leaves by non-watering (A) and recovery of leaves by soil water supply (B) at the different position.
○: Enrei, □: Ohgon (Korean name: Hwang-keumkong), △: Tanyou (Korean name: Danyeobkong).

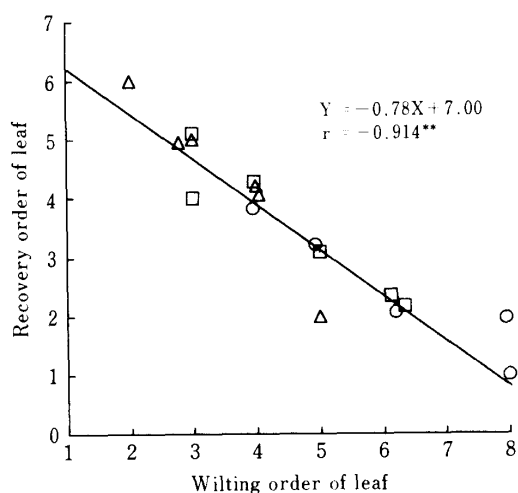


Fig. 2. Relationship between wilting order and recovery order of leaves.
Symbols are represented by the same at those in Fig. 1.

枯死が外見的に判定できるようになったので、さらに一段と土壤水分を欠乏させて葉位別に葉の枯死の発生を観察し、その時の土壤 pF 値と葉の枯死との関係を示したのが第3図である。3品種ともに土壤

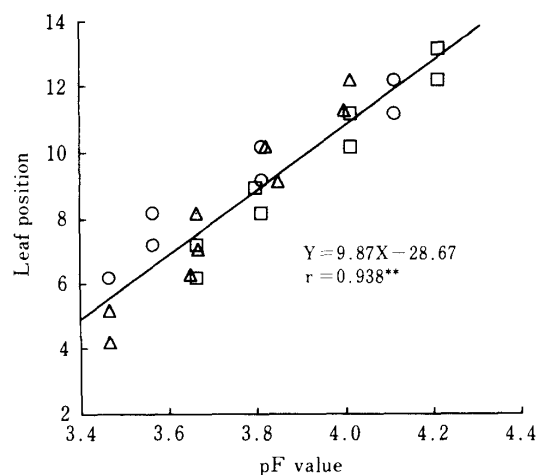


Fig. 3. Appearance of dead leaf position on main stem related to soil moisture in the soil water deficit treatment.
Symbols are represented by the same at those in Fig. 1.

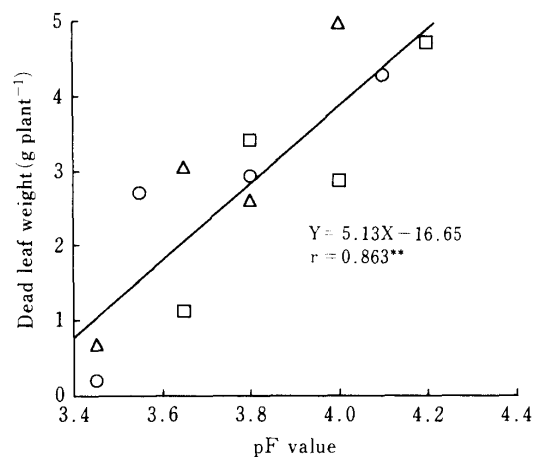


Fig. 4. Relationship between dry weight of dead leaf and soil moisture.
Symbols are represented by the same at those in Fig. 1.

水分が pF 3.5 に達すると、主茎に着生する最下位葉より枯死が始まり、pF 4.2 になると全ての主茎の葉が枯死した。両者は直線回帰式で示すことができ、相関係数は $r = 0.938^{**}$ という高い値であった。この断水处理開始当初の個体あたり全葉身乾物重はエンレイ 10.1 g, 黄金 12.1 g, 短葉 11.1 g と保有する全葉量は異なったが、土壤水分の減少に伴う1株枯死葉重と土壤水分との関係を示したのが第4図である。両者の間には3品種こみにして高い正の相関関係が認められ、土壤水分が減少するにつれて葉の枯死量は一定の速度で増加した。

Table 1. Characters of soybean plant by soil water deficit.

Cultivar	Treatment	Dry weight (g plant ⁻¹)		Leaf area (dm ² plant ⁻¹)	Top/Root (g g ⁻¹)	Leaf/Root (dm ² g ⁻¹)	Root respiration (mg CO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹ , 25°C)	Bleeding rate (mL plant ⁻¹ h ⁻¹)
		Top	Root					
Enrei	C*	16.55	4.64	44.7	3.57	9.63	10.60	1.52
	T**	8.93	3.62	18.1	2.47	5.00	2.59	0.51
Ohgon (Hwangkeumkong)	C	11.96	3.46	27.1	3.47	7.83	6.00	0.78
	T	6.61	3.67	13.2	1.80	3.60	3.75	0.32
Tanyou (Danyeobkong)	C	6.17	2.03	12.7	3.04	6.26	5.56	0.55
	T	5.32	2.41	10.5	2.21	4.36	3.20	0.31

Cultivar names in parenthesis are Korean name.

*Control: Pot soil moisture was maintained at pF 1.9 through the experimental period (41-51 days after emergence).

**Treatment: When pot soil moisture reached to pF 3.5 by non-watering treatment (41-48 days after emergence), watering was resumed and pot soil moisture was maintained at pF 1.9.

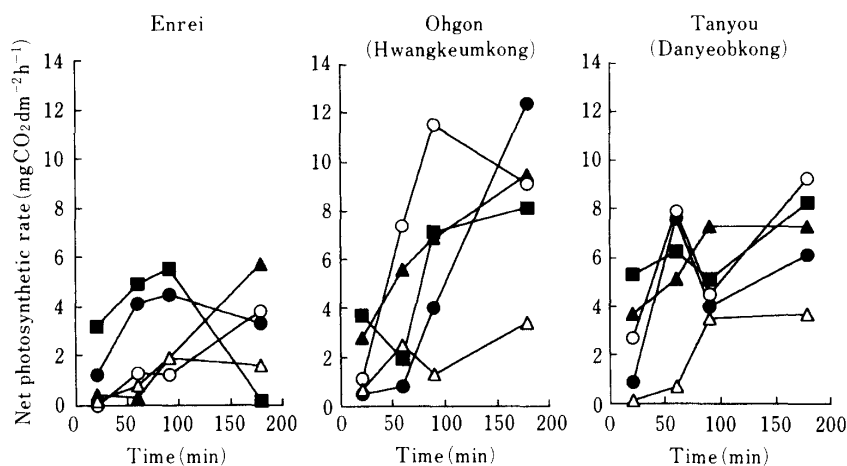


Fig. 5. Changes in net photosynthetic rate of successive leaf on main stem by re-watering.

●: 1 st, ■: 2 nd, ▲: 3 rd, ○: 4 th, △: 5 th.

2. 再給水による光合成速度の回復と茎からの出液速度

断水処理後の再給水により水ストレスが解除される過程における光合成速度の回復と細根呼吸速度、さらに出液速度と細根呼吸速度との関係を検討した。まず、この実験に用いた材料の形質について検討を行いたい。第1表をみると、断水処理により地上部重と葉面積は、正常な土壤水分で生育したものに比べてエンレイと黄金で著しく減少することが認められた。また、根重あたり葉面積は断水処理によって3品種ともに少なくなった。これと同様の傾向は Itoh and Kumura⁷⁾ や Scott and Batcheker¹²⁾ も認めており、地上部への水分供給体制が相対的に強化されたものと考えられる。

灌水を中断して3品種の純光合成速度が0に近づ

いた日(断水処理7日目, pF 3.5)の9時50分に再給水を行い、その後3時間にわたって各葉位別の光合成速度の上昇を追跡した結果を示したのが第5図である。再給水90分後ではエンレイの回復は他の2品種より劣り、さらに180分後でエンレイの光合成速度は再び低下する場合もみられた。これに比べて黄金、短葉は再給水により順調に光合成速度の回復を示した。ここでは1個体の測定であるので品種間差を論じることはできないが、あくまでも個体の形質の差として捉えて第1表を参照して考察すると、光合成速度の回復が良好なもののほど根の呼吸速度が高く、葉面積/根重比が小さく、根から地上部への水分供給の面で優れた形質を保有していたと言える。

つぎに、第1表にあげた個体の切断茎からの出液速度を検討した。まず、正常な土壤水分の個体と灌

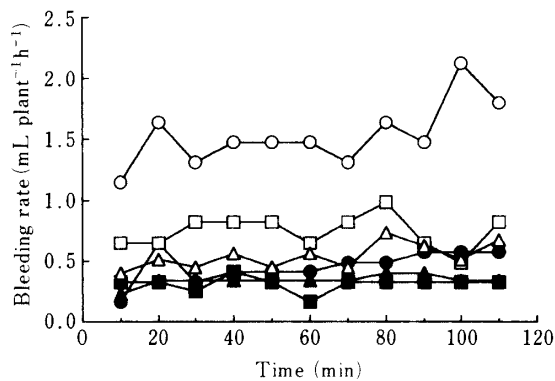


Fig. 6. Changes in bleeding rate of plant grown non-watering (solid) and watering (open).
●, ○: Enrei, ■, □: Ohgon (Korean name: Hwangkeumkong), ▲, △: Tanyou (Korean name: Danyeobkong).

水を中断して土壤水分不足の状態においた個体の出液速度の比較を第6図で行った。茎切断後10分～110分までのいずれの時間においても、個体あたりの出液速度はほぼ一定値を示し、無処理個体が乾燥処理個体より多く、無処理区ではエンレイが他の2品種より高く、乾燥処理区では3品種に大差がなかった。ダイズについての土壤水分処理後の出液能力の変化について浦野ら¹⁶⁾は、生育初期の乾燥処理は出液量を低下させるが、生育中・後期の処理では影響を受けないことを報告している。福井ら⁶⁾は乾燥処理が処理直後の出液能力を低下させるが、その後土壤水分がもどればほぼ2週間で出液能力は回復すると報告している。本実験では再給水3日後であるので回復には至らなかったと考えられる。

この切断茎からの出液に関与する要因を明らかにするため、第1表の6個体(出芽後51日)および第2表の3個体(出芽後83日)について根の呼吸速度と個体当たり出液速度との関係を検討したところ、両者の間には高い正の相関(0.879**)があった。なお、この出液速度を細根重当たりで表示し、同様に細根呼吸速度との関係を示せば、第7図に示した通りである。両者には高い正の相関が認められ、その関係は直線回帰式で示された。すなわち、根の呼吸速度の高いものほど出液速度が高いという結果である。

根の呼吸速度には根の窒素含有率が関与していることが知られており^{9,14)}、前報¹⁰⁾においてもこれを支持する結果が得られた。本実験でもこの関係を再度確かめたところ、第8図に示したように、根の呼吸速度と根の窒素含有率との間には高い相関が認め

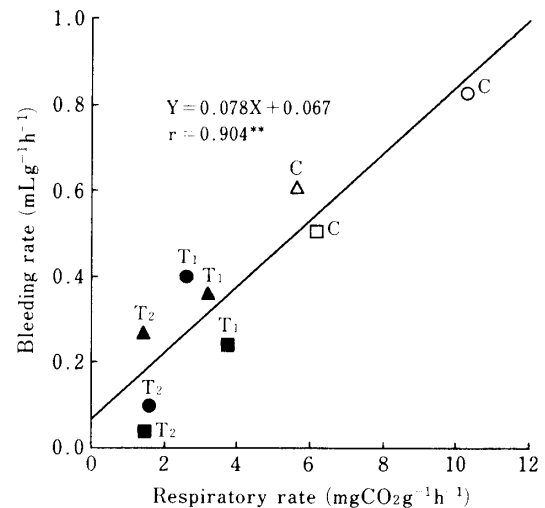


Fig. 7. Relationship between root respiration and bleeding rate.

●, ○: Enrei, ■, □: Ohgon (Korean name: Hwangkeumkong), ▲, △: Tanyou (Korean name: Danyeobkong). C: Watering (0-48 days), T₁: Non-watering (41-48 days), T₂: Non-watering (79-83 days).

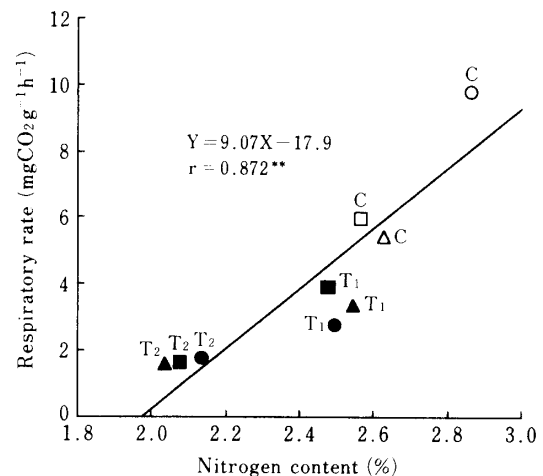


Fig. 8. Relationship between root nitrogen content and root respiration.

Symbols are represented by the same at those in Fig. 7.

られ、根の窒素含有率が高いほど根の呼吸速度が高くなることがわかった。

つぎに、pF 3.3(出芽後83日目)まで乾燥させた後再給水して萎凋から回復したときの生存葉と枯死葉を調査した。この結果は第2表に示したとおりである。この材料は個体によって形質に大きな差がある。すなわち、全葉重、細根重、T/R比などがそれぞれであるが、枯死葉率は41～64%であり、これには上記した体制の違いが反映していない。第1, 2図の実験ではpF 3.3になっても下位葉に枯死が認められ

Table 2. Leaf dry weight, root dry weight and root respiratory rate by soil water deficit*.

Cultivar	Leaf dry weight (g plant ⁻¹)			A/B (%)	Root dry weight (g plant ⁻¹)		B/C	Root respiration at 25°C (D) (mg CO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	B/D	Top/Root
	Death (A)	Survival	Total (B)		Rootlet (C)	Total				
Enrei	11.5	8.6	20.1	57.2	1.2	5.6	16.8	1.59	12.6	10.2
Ohgon (Hwangkeumkong)	7.6	11.0	18.6	40.9	1.3	5.1	14.3	1.48	12.5	9.1
Tanyou (Danyeobkong)	4.3	2.4	6.7	64.2	0.6	3.3	11.2	1.41	4.8	6.9

Cultivar names in parenthesis are Korean name.

* Non-waterlog treatment (79-83 days after emergence).

ただけであったが、第2表では同じ土壌水分ではほぼ半数の葉が枯死した。この違いは、前者が出芽後56日であり、後者は83日とエイジが異なっていたためと考えられる。これからみて土壌水分欠乏がもたらす葉の枯死には根重や T/R 比よりもエイジの影響を強く受けるものと考えられる。

総 合 考 察

土壌から根で吸収された水分は、その一部が光合成や生命維持に必要な各種の生理反応に利用されるとともに、その大部分は蒸散により大気へと放出される。また、土壌水分が減少し作物の吸水が制限される条件下では吸水と蒸散が不均衡となり、植物体各器官には水ストレスが生じる。葉の水分状態が悪化していくと葉の萎れや巻き上がりが生じ、最後には枯死に至る。一般に、作物の初期萎凋点は pF 3.8、永久萎凋点は pF 4.2 で、土壌水分が萎凋点に近くなると作物では順調な生育は困難となる。生育に悪影響のない最適土壌水分は、圃場容水量から水分当量 (pF 1.8~pF 2.7) までであると考えられているが¹³⁾、実際に作物を栽培する場合には最適土壌水分の範囲を超えて水分は変動する。

本実験においては、土壌水分を調節したポット条件下で土壌水分の減少にともなう主茎葉の萎れと萎れの回復ならびに枯死順位を調査した。その結果、土壌水分の減少にともなう葉の萎れと枯死程度に葉位間に差が認められただけでなく (第1, 2図)、しおれの回復にも葉位間に差が認められた。また、低土壌水分条件下 (pF 3.5~pF 4.2) での葉の枯死も萎れと同様に下位葉から始まり上位葉へと順次移行することがわかった (第3, 4図)。このように、同一の個体内でも葉の着生位置により異なった萎れと回復の反応を示したことは同一個体内の各葉への

水の供給に差異があることを示している。伊藤・玖村⁶⁾は、給水を停止し土壌が乾燥していく過程でのダイズ葉の水分含量の低下は老化葉でより早いことを示している。本実験結果で再給水をした後の萎れからの回復時間は老化葉ほど長いことが認められた。第1報¹⁰⁾の結果でも断水処理7日目で、第1葉よりも第5葉の気孔伝導度は半減していた。これらより、葉の老化につれて根から地上部への水分の供給が劣化してくるものと推察される。このことは水ストレス条件下では葉への水の輸送は上位葉に多く振り向けられ、それによって下位葉を犠牲にしても上位葉の水分を保持し、その活性の維持と生存を図るような制御機構が備わっているといえる。

実際栽培において重要な生態生理的特性は、水分欠乏ののち水が供給された時に示す光合成機能の回復力である。前述したとおり、根の呼吸速度が高く、葉面積/根重比が小さい個体が給水後の光合成の回復は良好であった (第5図)。これと同様の実験を行った報告は多く、Ashton¹⁾、Brix³⁾、猪山・村田⁸⁾、牛島¹⁷⁾などによると、給水後3時間以内に90%まで回復を見せたもの、20時間以上で80%の回復を示したものなど、回復の程度とそれに要した時間は様々である。このように結果が一様でない原因としては、植物の発育段階、乾燥程度、給水後の植物がおかれた環境条件などが異なることの他に、Beardsell and Cohen²⁾が指摘しているように水ストレスを受けている間に蓄積したアブシジン酸の量的な違いが介在しているものと考えられる。この点については今後の検討が必要である。

水分欠乏後の再給水による機能の回復について、前報¹⁰⁾では、光合成速度と蒸散速度について断水処理時と再給水後を比較すると同一の気孔伝導度における再給水時の値が小さいことを明らかにした。こ

のことは断水処理中の水ストレスによって根から葉に至るいずれかの通導組織が損傷を受け、再給水後にもそれが回復しないために通導抵抗が大きくなったことが原因であると考えられた。根から葉への水の輸送を蒸散に起因する吸引圧による受動的給水の部分と、根の呼吸エネルギーに依存する積極的給水の部分とに分けてとらえると、強い干ばつにおかれた個体が回復する時には気孔がほとんど閉じているので、前者よりも後者が先行的に発動すると考えられる。

前に述べたとおり、出液速度は茎を切断してから2時間にわたって一定速度を保ち(第6図)、根の呼吸速度と出液速度との間には正の相関が認められた(第7図)。両者に相関関係のあることは水稻で津野ら¹⁵⁾、山口ら¹⁸⁾により報告され、ダイズでは福井ら⁵⁾が個体当たりの根部呼吸量と切断茎からの出液量は平行的に変動することを認めている。本実験での出液速度は $0.3 \sim 1.5 \text{ mL plant}^{-1} \text{ h}^{-1}$ であり、福井ら⁵⁾、浦野ら¹⁶⁾の結果の範囲内に収まる。問題は出液速度の絶対値であって、これは第1表をみても判るとおり正常な葉の単位葉面積あたりの蒸散速度 $3 \text{ gH}_2\text{O dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ をまかなうにはあまりにも僅少である。茎からの出液速度が根の呼吸エネルギーに基づく積極的吸水量を示すものであるとみなせば、光合成速度の回復への貢献は気孔開度が極めて小である段階にとどまり、気孔が開いて蒸散に占める受動的吸水のウエイトが高まった段階においては葉面積当たり根重、根から葉に至る間の水の通導抵抗の大小の問題に重点が移ると考えられる。

引用文献

- Ashton, F.M. 1956. Effects of a series of cycles of alternating low and high soil water content on the rate of apparent photosynthesis in sugar cane. *Plant Physiol.* 31: 226–274.
- Beardsell, M.F. and D. Cohen 1975. Relationship between leaf water status, abscisic acid levels, and stomatal resistance in maize and sorghum. *Plant Physiol.* 56: 207–211.
- Brix, H. 1962. The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato and loblolly pine seedling. *Plant physiol.* 15: 10–20.
- 平沢 正・荒木俊光・石原 邦 1984. 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第3報 葉身の葉及び木部の水ポテンシャルの葉位間の関係. *日作紀* 53: 54–63.
- 福井重朗・松本重男・昆野昭晨 1963. 土壌水分並びに施肥条件が大豆の溢泌液に及ぼす影響. *日作紀* 31: 327–331.
- 伊藤亮一・玖村敦彦 1983. 水分欠乏下におけるダイズの葉の挙動の葉位別特徴—とくに相対含水率の動きと生存状態について—. *日作紀* 52 (別2): 130–131.
- Itoh, R. and A. Kumura 1986. Acclimation of soybean plants to water deficit. I. Effect of prolonged water deficit on the production and partition of dry matter. *Jpn. J. Crop Sci.* 55: 367–373.
- 猪山純一郎・村田吉男 1961. 畑作物の光合成に関する研究 第2報 土壌水分と数種畑作物および水稻の光合成との関係. *日作紀* 29: 350–352.
- Kishitani, S. and R. Shibbes 1986. Respiration rates of soybean cultivars. *Crop Sci.* 26: 580–583.
- 李 忠烈・津野幸人・中野淳一・山口武視 1994. ダイズの耐乾性に関する生態生理学的研究 第1報 土壌水分の減少に伴う葉位別蒸散速度と光合成速度および根の呼吸速度の変化. *日作紀* 63: 215–222.
- マクシーモフ, N. A. 1952. 植物と水—植物の水分生理と耐乾性に関する論文集. 野口弥吉監修. 川田信一郎・菅原友太・佐藤 勇・高橋英二 共訳 1959. 刀江書院, 東京. 203–671.
- Scott, H.D. and J.T. Batchekor 1979. Dry weight and leaf area production rates of irrigated determinate soybeans. *Agron. J.* 71: 776–782.
- 高井康雄・三好 洋 1991. 土壌通論. 朝倉書店, 東京. 87–93.
- 津野幸人・山口武視 1987. 水稻光合成の高温低下現象と根の呼吸速度との関係ならびに根の呼吸速度に関与する要因の解析. *日作紀* 56: 536–546.
- ・山城 篤・中野淳一・山口武視 1992. 水稻幼植物根の出液速度の測定と出液速度に関与する根形質について. *日作紀* 61 (別1): 254–255.
- 浦野啓司・長瀬喜迪・小口忠彦 1958. 生育時期別土壌水分の多少が大豆の生育・収量に及ぼす影響. 第1報 生育・開花・結実及び溢泌現象並びに要水量に及ぼす影響. *日作紀* 27: 99–102.
- 牛島忠広 1967. 高等植物の水分欠乏と光合成. *生物科学* 19: 66–72.
- 山口武視・津野幸人・真野玲子・中野淳一 1992. 水稻茎基部からの出液に関与する要因と出液中の無機成分と根の呼吸速度との関係. *日作紀* 61 (別1): 252–253.