

光強度変化による高温乾燥条件下でのラッキョウの 水利用効率と気孔拡散伝導度

遠山 枉雄* · 竹内 芳親* · 黒柳 直彦* · 杉本 勝男*

Water Use Efficiency and Leaf Conductance of Rakkyo (Baker's Garlic, *Allium Bakeri* REGEL) under High Air Temperature and Low Relative Humidity Conditions by Change of Light Intensity

Masao TOYAMA,* Yoshichika TAKEUCHI,* Naohiko KUROYANAGI*
and Katsuo SUGIMOTO*

Summary

Water use efficiency of Rakkyo is higher at 15°C · 70% condition. On the other hand under 30°C air temperature conditions it is lower. At the same air conditions the higher the relative humidity, the better water use efficiency. Leaf conductance was near to transpiration.

はじめに

鳥取県の砂丘地産農産物におけるラッキョウの占める位置は極めて重要である。ナガイモ、タバコ、白ネギなどと並んで砂丘地特産物として高い評価を得ている。ラッキョウは元来無かんがい冬作物として、土壌水分の少ない砂丘地でも十分に生育可能な作物である。しかし、鳥取県福部村においては構造改善事業によってかん水設備が導入された。その結果ラッキョウの収量増加が見られたが、農家の一部にはかんがい用の水代と収入増の関連からかんがい

を必ずしも必要と考えないものもある。このようにラッキョウは土壌水分の乾燥に対しては比較的強い抵抗性を有するものである。これらの乾燥抵抗性に着目して筆者らはラッキョウの水利用効率を明らかにすることを試みた。水利用効率の決定は高精度な光合成、蒸散速度の測定によってはじめて求められるものである。また得られた結果は必ずしも直接的にラッキョウ栽培に利用できるものではない。しかし、鳥取県の砂丘地特産物の1つとして重要な位置をラッキョウは占めているにもかかわらず、その生理的特性は必ずしも今日まで十分に明らかにされて

* 砂丘利用研究施設乾地生態部門

* Division of Arid Land Agro-ecology, Sand Dune Research Institute

いないのが現状である。このため、光合成、蒸散速度あるいは水利用効率などの基礎的な生理特性の解明が将来のラッキョウ栽培への応用、ひいては収量増加につながる問題として研究に着手した。

筆者らは以前から福部村の砂丘ラッキョウに着目し、現地のラッキョウ畑における研究を行ってきた⁷⁻⁹⁾。すなわち、起伏の多い砂丘地のラッキョウ畑では南面畑、北面畑など地勢条件が大きく異なる耕地での栽培が続けられている。特に北面耕地では冬の季節風による風害もあり、また南北面では微気象環境も大きく異なる。これらの現地ラッキョウ畑での南北面の微気象の時期別の比較と収量の関係^{7,8)}、また、北面耕地の北側に防風ネットを設置することによる防風効果を微気象、ラッキョウ収量との関連で明らかにした⁹⁾。これらの現場に直結した実験においては現場の気象環境の測定や収量調査は容易に行うことができる。しかし得られた結果の考察は、ラッキョウの生理、生態面での十分な研究成果なしには行うことが難しい。このため、本報においては既報⁷⁻⁹⁾のように現場における実用面を重視した実験とは視点を変えて、実験室内での基礎的研究に焦点を絞って実施した。これらの基礎研究が砂丘ラッキョウの生産性向上に将来的に役立つものと考えた。

材料および方法

実験材料のラッキョウは「ラクダ系」である。1982年夏に a/5,000 ワグネルポットに砂植えされたものである。戸外で無かんがい管理し、適時粒状肥料を

施用した。実験は鳥取大学砂丘研の乾燥地気象室（アリドトロン）の人工気象室内に同化箱を設置して行った。人工気象室および同化箱は双方共に温湿度の制御の可能なものである。いわゆる二重チャンバー方式により同化箱の制御精度を高め、蒸散量の安定した測定を行おうとした。光合成、蒸散量の測定には同化箱を含めて島津製作所製の SPB-Z 型の光合成・蒸散作用測定装置を使用した。この装置は、バイパス除湿回路により植物体からの蒸散による同化箱内露点温度の乱れを制御することができる。同化箱出入口の CO₂ ガスの濃度差分析により光合成速度を、また導入空気露点温度、出口空気露点温度、バイパス空気露点温度の測定により蒸散速度をあらかじめ設定された葉面積と導入空気量（8 l/分）から瞬時に内蔵のマイコンによって算出させた。葉面積は実験終了後、測定葉を切り取り葉面積計（林電工 AAC-400）により測定し補正を行なった。葉温の測定は太さ 0.1mm の CC 線を葉の裏面にビニールテープにより接着させ、また付近温は葉温測定葉から約 5 mm 程度離れた位置で測定し、葉気温差算出の基とした。気孔拡散伝葉度、*gl*、および葉内細胞間隙の CO₂ 濃度、*Ci* は後述の計算式によって求めた。

結果および考察

第 1 表には光強度を暗黒から順次 41.5klx まで高めた場合の光合成、蒸散速度の実測値 (*Pn*, *Tr*) と常法に従って求めた計算値 (*Pn*⁻, *Tr*⁻) を示した。また個葉の光合成、蒸散速度を示す光-光合成曲線、

第 1 表 4 種の環境条件による光合成速度、蒸散速度、水利用効率、気孔拡散伝導度及び葉内細胞間隙の CO₂ 濃度（光強度 41.5klx）

温度 (°C)	相対湿度 (%)	光合成速度 (mgCO ₂ /dm ² ·h)		蒸散速度 (gH ₂ O/dm ² ·h)		水利用効率 (mgCO ₂ /gH ₂ O)	気孔拡散伝導度 (cm/s)	葉内細胞間隙の CO ₂ 濃度 (ppm)
		実測値 <i>Pn</i>	計算値 <i>Pn</i> ⁻	実測値 <i>Tr</i>	計算値 <i>Tr</i> ⁻			
30	25	19.09	18.33	2.00	1.99	9.55	0.20	192
	70	21.32	20.60	1.10	1.10	19.38	0.20	168
15	50	25.78	26.35	1.09	1.11	23.65	0.38	239
	70	25.76	26.89	0.67	0.67	38.45	0.34	248

光—蒸散曲線は双曲線を示し、次の双曲線式によく適合することが明らかにされている⁴⁾。

$$P_n(Tr) = \frac{bI}{1+aI} \quad (1)$$

ここで P_n は光合成速度、 Tr は蒸散速度、 I は光強度、 a, b は定数である。

光合成および蒸散速度の測定には4種の環境条件、すなわち30℃(25%と70%)と15℃(50%と70%)であった。41.5klxの光強度での光合成(P_n)は高温低湿の30℃・25%で19.1mgCO₂/dm²・hと4種の環境条件の中では最低値を示した。30℃・70%では21.3mgと25%の低湿条件下よりわずかに光合成の増加が見られるが差はないと考えられる。一方、低温条件下の場合、15℃・50%で25.8mg、15℃・70%で25.8mgと両湿度間の差はほとんどなかった。15℃と30℃の2種の温度条件による光合成速度の差は4～6mgとかなり多量の差が見られた。湿度による差はそれほど大きくなかったが、低湿度の方がわずかに光合成は少ない傾向にあった。

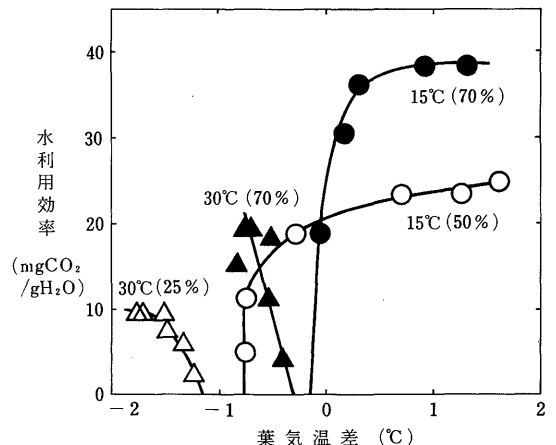
遠山ら^{10,11)}が15℃から35℃まで5℃づつの昇温条件下での光合成速度を求めた実験では、冬作物であるラッキョウの場合温度上昇に伴って光合成は減少するため15℃条件下で最も光合成は大きかった。しかしながら、15℃以下の温度条件の作出ができず最適温度を求めるには至らなかった。その結果光合成量は15℃を100とした場合35℃では約60%の値にしかすぎなかった。計算式(1)より求めた光—光合成曲線は30℃・25%を除いて各環境条件とも若干実測値よりも高い値を示したが、各温度間に見られる計算値の傾向は実測値と同様の傾向であった。

光合成速度と同様に第1表から蒸散速度についてみると、30℃・25%の高温低湿の場合2.0gH₂O/dm²・hと他の環境条件の中で最高であった。30℃で湿度を25%から70%に上げた場合の蒸散速度は著しく減少し、わずか1.1gにしかすぎず、25%の湿度条件の場合に対して55%と約半分であった。15℃では湿度50%の場合1.09g、70%の場合0.67gと30℃・25%に比較していずれも極端に少なく、特に15℃・70%の低温高湿の条件下では30℃・25%のわずか34%であった。このように蒸散速度と温湿度の関係は光合成と逆の関係にあり、また特に30℃・25%条件下で

の蒸散速度の増加は他の温湿度条件と比較して著しかった。高・低湿の2種の湿度条件による光合成の差はほとんど見られなかったが、蒸散の場合は著しく、低/高湿の割合も30℃で1.8倍、15℃で1.6倍であった。

以上光合成と蒸散速度について4種の環境条件下で光強度が41.5klxの場合について記した。つぎに、一定量の水消費に対してどの程度のCO₂ガスを吸収したかを示す光合成速度(P_n)と蒸散速度(Tr)の比、すなわち、水利用効率(P_n/Tr)について見てみると光強度を変化させて求めたラッキョウの水利用効率と温湿度の関係では、30℃・25%の高温低湿条件下では極端に低い値を示している。すなわち、30℃・25%では9.6mgCO₂/gH₂Oであるが、湿度を高めた30℃・70%では2.0倍の19.4mg/gであった。また、15℃条件下では50%の低湿度条件下で23.7mg/g、70%の高湿度条件下では38.5mg/gを示し、30℃・25%と比較すると実に4.0倍の高い水利用効率を示した。このように光合成や蒸散速度において冬作物のラッキョウが高温で、特に低湿度環境下に適合しないことが示されたが、その傾向は水利用効率において一層顕著に示された。高温条件下ではラッキョウは気孔の調節機能が失われ、気孔を通じた蒸散が極度に増加するが、一方ではCO₂ガスの吸収能が高温によって低下し、水利用効率の著しい低下を招いたと考えられる。

次に、水利用効率(P_n/Tr)と葉気温差との関係について示したものが第1図である。葉気温差は(2)式



第1図 葉気温差と水利用効率の関係

の算出に必要な葉温の測定の結果から得られた葉温とその付近の気温の差である。蒸散速度の増加に伴って葉温はその気化熱の影響により低下するため葉気温差が増大する。第1図は蒸散速度と深い関係にある葉気温差と水利用効率との関係を見たものであり、水利用効率も蒸散速度の多少によって当然変化するものである。水利用効率は第1表に示されると同様に第1図においても15°Cの場合30°Cに比較して高いことが明確に読みとることができ、水利用効率の増加に伴って葉気温差も高くなっていることが15°Cの場合の特徴であろう。すなわち、水利用効率の増加に伴い葉温は気温より高くなったことを示している。水利用効率は葉気温差+1°Cの場合、15°C・70%条件下で約38mgCO₂/gH₂O、15°C・50%条件下では23mg/gであった。一方、30°Cの高温条件下の場合の葉気温差と水利用効率の関係は15°Cとは逆の傾向を示した。すなわち、水利用効率の増加に伴って葉気温差は減少した。これは水利用効率の増加に伴って葉温の方が葉付近の気温より低くなったことを示し、15°Cとは全く逆の傾向であった。同量の水利用効率から葉気温差をみると、5mg/gの水利用効率の場合は30°C・25%で-1.3°C、30°C・70%で-0.4°Cであり、30°Cでは低湿条件下の方が同じ水利用効率で葉温は低い値であった。湿度25%の方が葉温が低いことは第1表に示された蒸散速度の高さから考えて当然であろう。この傾向は15°Cでも同様であり、15mg/gの水利用効率に対して葉気温差は15°C・50%の低湿条件で-0.6°C、15°C・70%の高湿条件下では約0°Cであった。このことも第1表に示される蒸散速度の高低と一致する傾向である。このように、水利用効率と葉気温差との間には同一気温では低湿条件の方が葉温は低く、同一の葉気温差では高湿の方が水利用効率が高いという結果が得られた。光強度の増加に伴ってラッキョウの場合の光-水利用効率曲線における水利用効率は増加を示す。同様な傾向は光合成、蒸散速度においても見られる。このことから光強度の増加によって30°Cは15°Cより蒸散速度が高く、また各温度条件下とも低湿の方が高湿より蒸散速度が高いことに基づいていると考えられる。本報告においては気孔開度の直接的な観察測定は行われなかったが、気孔開度と蒸散速

度は密接な関係にあるため、気孔開度の観察結果からも葉気温差、水利用効率との関連の究明においても同様な結果が示されるものと考えられる。

光合成、蒸散速度にとっては気孔の開閉が直接的に関与し重要な要因となっている。気孔開閉の調節作用と密接に関係していると考えられるものが気孔拡散伝導度、 gl 、である。 gl はGaastra¹⁾の方法に従って次式によって求めた。

$$Tr = \frac{[H_2O]_{in} - [H_2O]_{out}}{r_a + r_s} \quad (2)$$

$$gl = \frac{1}{r_a + r_s} \quad (3)$$

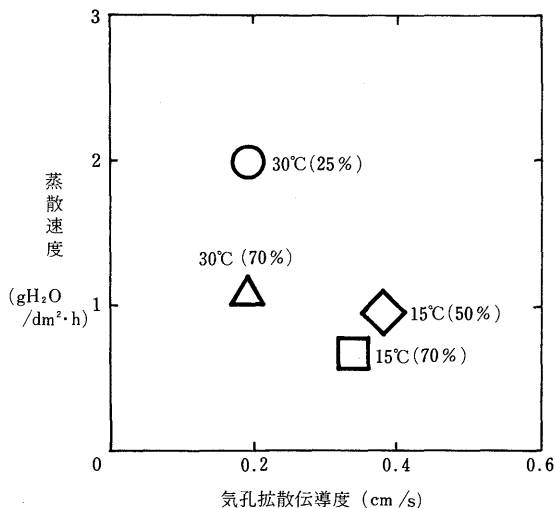
ここで $[H_2O]_{in}$ は葉温での飽和絶対湿度を、 $[H_2O]_{out}$ は同化箱内の絶対湿度を示している。 r_a は水蒸気の葉面境界層抵抗、 r_s は水蒸気の気孔拡散抵抗を示している。本実験では同化箱内への通気量は8l/分と一定に保持されているが、 r_a と r_s の両者を個別に分離測定することは極めて難しいため、両者の和の逆数で気孔拡散伝導度 gl とした。従ってこの gl の変化は葉面に配列されている気孔を通して行われる水蒸気輸送の難易を示すパラメーターとみなすことができる^{1,2,4)}。

第1表から gl をみると高温乾燥の30°C・25%条件下では0.20cm/秒であり、30°C・70%の高温高湿条件下でも0.20cm/秒を示し、30°Cの高温条件下では高湿、低湿の2種の湿度条件による差は見られなかった。一方、15°Cの低湿条件下の gl は50%の低湿条件で0.38cm/秒、70%の高湿条件では0.34cm/秒であった。30°Cでは湿度による gl の差は見られなかったが、15°Cでは約1.1倍高湿条件の方が gl 値が高かった。ここで gl と最も密接な関連があると考えられる蒸散速度の関係を第2図に見ると、30°C・25%は30°C・70%と同じ気孔拡散伝導度を示しているにもかかわらず、蒸散速度が1.8倍を示している。このことは、30°C・25%は冬作物ラッキョウの生育適温を大きく超えた気温条件下にあるため気孔開閉機能が失われ、また気温と同様に適湿条件を大きくはずれた25%の低湿条件下のために強制的に葉内細胞中の水分が気孔を通じて大気中に機械的に吸い出されていると考えられる。このように gl から蒸散速度を見ると、30°C・25%の高温低湿条件下での蒸散速度の異

常な高さはラッキョウ葉の生理的調節機能が麻痺して葉面から水が強制的に引き出されていると考えることができよう。15℃においては g_l の増加に伴って、蒸散速度が増加している。しかしその差は30℃に比べて小さく、15℃という低温条件下において気孔の開閉機能が失なわれず湿度条件の変化に正常

していることが明らかにされた。第3図は気孔拡散伝導度 g_l が光強度を変化させた場合にどの様になるかを各温湿度条件下で示したものである。4つの温湿度条件と各光強度、 g_l の関係は第1表に示した41.5klx 時の関係と同様であるが蒸散速度の低い15℃・50%の低温低湿条件下では20klx以下の低照度条件下で g_l が高い値を示した。このことに関しては本実験の範囲内では十分に考察できなかった。

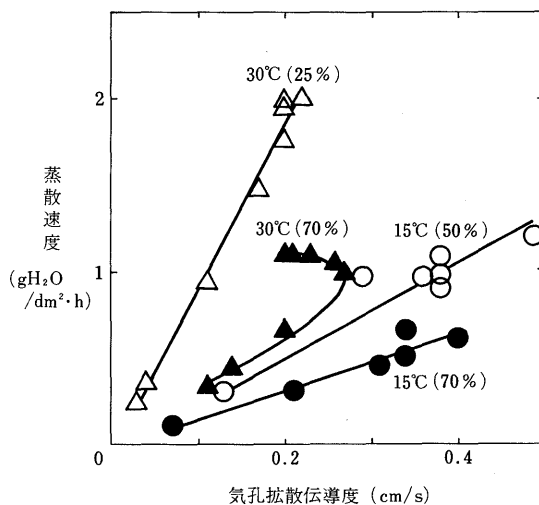
第3図に示されるように、各温湿度条件下とも光強度の増加に伴って g_l は増加するが、10~20klx 程度で g_l 値は飽和に達しそれ以上の光強度の増加に対しても g_l は増加しない。ここで光強度を変化させて各4種の温湿度条件下に示される g_l と蒸散速度



第2図 気孔拡散伝導度と蒸散速度の関係 (照度 41.5 klx)

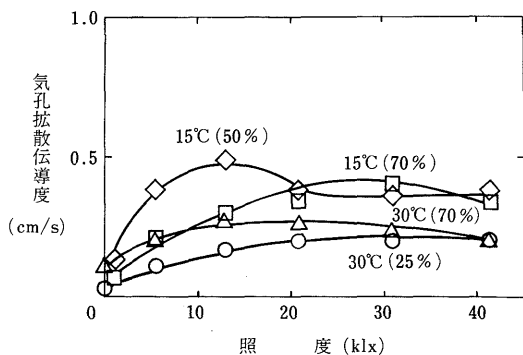
な対応をしているものと考えられる。

光強度を一定とし気温、湿度を変化させた場合の蒸散速度と g_l の間にある関係を第2図に示し、30℃・25%のみが他の温湿度条件に比較して異常な値を示



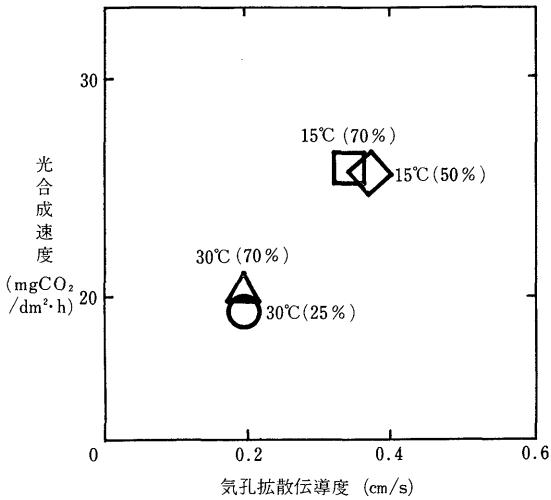
第4図 気孔拡散伝導度と蒸散速度の関係

の間にある相関関係について示したものが第4図である。第4図では g_l の増加に対して蒸散速度の増加が見られ、4種の温湿度条件下で g_l と蒸散速度はほぼ直線関係にあった。30℃と15℃の間では高温ほど勾配は急であり、同一の気温の間では低湿ほど傾きは急であるという結果が示された。30℃・25%の高温低湿条件のもとでは g_l と蒸散速度の関係の傾きは最も急で g_l のわずかな増加で蒸散速度は急増している。一方、15℃・70%の低温高湿では勾配は最もゆるやかで g_l の変化の幅は大きいにもかかわらず蒸散速度の増加はそれほど多くないという結果を示

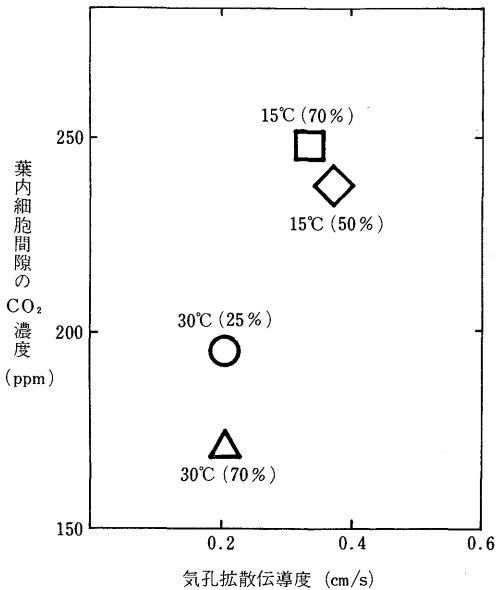


第3図 光強度と気孔拡散伝導度の関係

した。すなわち、第4図に示されていることは同一の温湿度環境条件下で光強度の変化によって得られる g_l は g_l 値の増加に伴って比例的に蒸散速度も増加するということである。



第5図 気孔拡散伝導度と光合成速度の関係 (照度 41.5 klx)

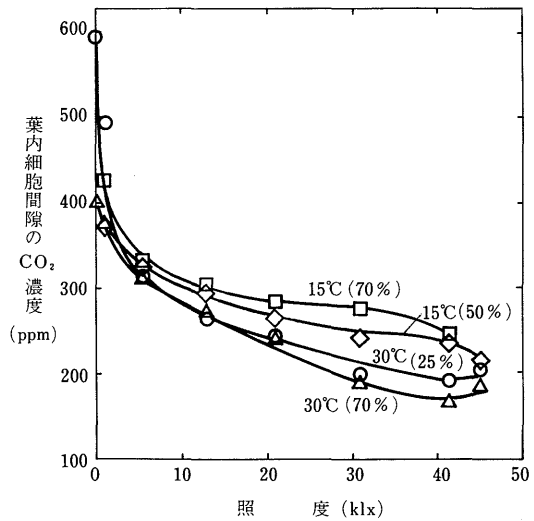


第6図 気孔拡散伝導度と葉内細胞間隙の CO_2 濃度の関係 (照度 41.5 klx)

次に、光強度 41.5 klx が一定で4種の温湿度条件下での g_l と光合成速度の間の関係を見たものが第5図である。第2図に示した g_l と蒸散速度の関係は、30°C・25%が他の3環境条件からかけはなれた傾向にあったが、 g_l と光合成速度の関係は正の相関にあることが第5図に示されている。すなわち、 g_l の高い温湿度条件下では光合成速度も高い値を示している。このことは第6図に示した g_l と C_i の相関からも同様な傾向にあることがわかる。 C_i は葉内細胞間隙の CO_2 濃度を示したものであり、次式によって推定されたものである。

$$C_i = [\text{CO}_2]_{\text{atm}} - P_n \cdot 1.6 \times (r_a + r_s) \quad (4)$$

ここで $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ は外圍空気の CO_2 濃度、 P_n は光合成速度を示している。1.6は空気中における水蒸気と CO_2 の拡散係数の比である²⁾。このようにして推定された C_i は実測によって求められたそれとほぼ等しいことが実験的にも確認されている^{5,6)}。すなわち、ラッキョウ葉の葉内細胞間隙の CO_2 濃度 C_i の高い温湿度条件下では葉の気孔拡散伝導度 g_l も

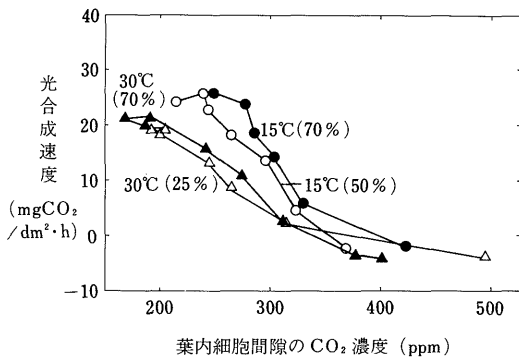


第7図 光強度と葉内細胞間隙の CO_2 濃度の関係

高いことを表わしている。

次に、第7図に光強度の変化による各温湿度条件下の葉内細胞間隙の CO_2 濃度 C_i の変化の様子を示した。第7図では同一の温湿度条件下では光強度が

増加するに伴って C_i は減少を示している。同様に第3図に光強度と g_l の関係を見た場合には、同一温湿度条件下では光強度の増加によって g_l は増加している。先の第6図に g_l と C_i の相関を示したものは g_l-C_i の間にも15°Cの場合 g_l の増加に伴い、 C_i の減少が見られ低温条件下では気孔の開閉が正常に行なわれていることを示している。30°C・25%は30°C・70%と同じ g_l にもかかわらず C_i が高く、やはり気孔の開閉機能に支障をきたしているものと考えられる。次に、葉内細胞間隙の CO_2 濃度 C_i と光合成との間の関係を調べてみたものが第8図である。こ



第8図 葉内細胞間隙の CO_2 濃度と光合成速度の関係

の場合の関係は4つの温湿度条件で光強度を変化させたものである。全体的な傾向としては C_i -光合成速度の関係は C_i の増加に伴って光合成速度は減少していくということである。また2種の温度を比較すると同一の C_i 値に対しては低温15°Cの方が高温30°Cより光合成速度は高い。同一温度条件下での湿度の比較では同一 C_i に対して高湿条件の方が光合成速度は高い傾向にあった。

以上のように本報ではポット植えされた冬作物ラッキョウを供試して同一の光強度で4種の温湿度環境の比較、および4種の温湿度環境条件を一定にして光強度を変化させた場合の気孔拡散伝導度 g_l と葉内細胞間隙の CO_2 濃度 C_i および水利用効率 P_n/Tr を求めた。水利用効率は一定の水消費に対して CO_2 をどの程度植物体内に取り入れるかを示す指標

である。低温高湿の15°C・70%条件下では30°C・25%の高温乾燥条件下の約4倍の水利用効率を示したが、これはラッキョウは冬作物であることから考えると当然の結果と考えられる。特に、30°Cの気温はラッキョウに対しては高温すぎる環境である。ラッキョウを栽培層でみると、夏季の最も暑い時期に植付けが行われる。この時期のラッキョウは地上部は枯上っているため、球根のみを植付ける。その後、秋になると地上部に出芽したラッキョウは葉数5~8枚程度で開花期を迎える。開花は10月中旬頃からであり、開花が終る頃には気温の低下によりラッキョウの生育は一時休止期に入る。その後、早春の3月中旬頃から再度生育が開始され新葉の出芽、葉の伸長、充実が行われ分球した小球の肥大を行う。掘り上げの時期は5月末頃から6月中旬頃であるが、この時期の最高気温の平均値は鳥取大砂丘研の20年にわたる気象累年報¹²⁾(1952~1971年)によれば約25°Cである。また秋期の生育最盛期は16~20°C程度、春期は12~22°C程度であるが、本実験に設定された30°Cの気温条件はこの最適と考えられる生育最盛期の気温をはるかに超えた高温である。このため、当然 CO_2 吸収能力は低下し光合成速度は15°Cに比較して低い値となっている。また、30°Cでの蒸散速度は15°Cに比べ異常に高いが、高温すぎるためラッキョウ葉が気孔の開閉機能を麻痺させてしまい開いたままの状態にあることも推測される。この開いた気孔から高温乾燥した空気は強制的に、機械的に葉内水分を蒸発させ奪い取ってしまうと考えられる。このように高温によって CO_2 の吸収能力は低下し、また開いた気孔からは強制的に水分を蒸発させられるとすれば、当然光合成速度と蒸散速度の比である水利用効率は低下する。

ここで気温30°Cの環境条件下での気孔の開閉状況を推測させるものとして第1図に示した葉気温差がある。本報告においては気孔開度に関して直接の観察を行っていない。このため、葉気温差からの推測しかできないが、葉気温差は熱収支法によって作物からの蒸散速度の算出に利用される。その傾向としては蒸散速度の増加は葉温の低下をもたらす、葉気温差の値は負の値として大きくなることである。第1図を見れば30°C・25%の場合葉気温差は最低であ

る。また、 $30^{\circ}\text{C} \cdot 25\%$ と $30^{\circ}\text{C} \cdot 70\%$ の間では若干 $30^{\circ}\text{C} \cdot 70\%$ の方が葉気温差には明確な差がないように思われる。このことと第1表に示される蒸散速度の差から間接的に気孔開度を推論すると $30^{\circ}\text{C} \cdot 25\%$ 条件下で気孔が開いているものと考えられる。このことが蒸散速度に差を示したことも当然であるが、一方、高温乾燥条件下では水面蒸発のように無生物体からの蒸発も促進させることから考えても、蒸散速度が $30^{\circ}\text{C} \cdot 25\%$ 条件が他と比較して高い値を示した一因でもあろう。

以上のように、高温乾燥条件下では光合成速度の減少と蒸散速度の増加によって水利用効率は低下した。さらに、高温条件下では植物体の呼吸量の増加も考えられる。本実験では呼吸量の測定は行わず、みかけの光合成速度を示しているが、高温による呼吸量の増加も光合成の減少をもたらす、水利用効率を低下させたものと考えられる。

要 約

1. ラッキョウの水利用効率は 15°C で高く、特に高温の 70% で優れた。一方、 30°C では低く、特に低温の 25% が劣り、 $30^{\circ}\text{C} \cdot 25\%$ は $15^{\circ}\text{C} \cdot 70\%$ の約4分の1程度であった。
2. 気孔拡散伝導度は蒸散速度と密接な正の関係にあった。 $30^{\circ}\text{C} \cdot 25\%$ は蒸散速度の増加の方が多く、一方、 $15^{\circ}\text{C} \cdot 70\%$ は気孔拡散伝導度の方が蒸散速度の増加に比較して大きかった。

文 献

1. Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landouwhoges., Wageningen. 59: 1-68.
2. Jarvis, P.G. 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In: Sestak, Z., Gatspy, J. and P.G. Jarvis(eds). Plant photosynthetic production manual of methods. Junk the Hague pp 566-631.

3. Laisk, A. 1977. Kinetics of photosynthesis and photorespiration of C_3 plants. Moscow: Nauka. 195pp. (In Russian)
4. Monsi, M. and T. Saeki. 1953. Über den lightfaktor in dem pflanzengesellschaften und Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14: 22-52.
5. Schulze, E. D. and A. E. Hall. 1982. Stomatal response, water loss and CO_2 assimilation rates of plants in contrasting environments. In: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler(eds). Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of plant physiology(new ser.) Vol. 12-B. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 181-230.
6. Sharkey, T. D., Imai, K., Farquar, G. D. and I. R. Cowan. 1981. A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO_2 . Plant Physiol. 69: 657-659.
7. 遠山・竹内・西山. 1983. 砂丘地におけるラッキョウ生産と気象環境. 鳥取大砂丘研報. 22: 47-53.
8. 竹内・遠山・西山・杉本. 1983. 砂丘地におけるラッキョウ生産と気象環境(II). 砂丘研究. 30(2): 276-282.
9. 遠山・竹内・中出・杉本. 1983. 砂丘ラッキョウの生育に対する防風ネット効果. 砂丘研究. 30(2): 283-288.
10. 遠山・竹内・黒柳・杉本. 1983. 野菜の光合成, 蒸散および水利用効率(第1報). ラッキョウ, 温湿度. 昭58年秋園芸学会要旨: 210-211.
11. 遠山・竹内・黒柳・杉本. 1983. 野菜の光合成, 蒸散および水利用効率(第2報). ラッキョウ, 光強度と温湿度. 昭58年秋園芸学会要旨: 212-213.
12. 鳥取大砂丘研. 1975. 鳥取大砂丘研気象累年報. 鳥取大砂丘研.