バレイショにおける葉の拡散抵抗の日変化, 生育に伴う 推移ならびに葉の表裏面間および葉位間の差異

川 嶋 浩 樹*・岩 間 和 人・金 子 正

正 木 庸 子**・中世古公男

(北海道大学農学部)

1996年7月17日受理

要 旨: 水分ストレスがバレイショの生育と収量に及ぼす影響を明らかにする研究の一環として, 葉の拡散抵抗の日変化, 生育に伴う推移ならびに葉の表裏面間および葉位間の差異を圃場条件下で調査した. 拡散抵抗の日変化では, 午前中は低く, 午後になると増加し, 夕方に最大となる推移を示した. また, 拡散抵抗は葉の表面と裏面では異なり, 一日中および生育期間を通じて, 裏面より表面の方が平均で約2~5倍ほど高い値を示した. さらに, 拡散抵抗は個体の生育が進むに伴い増加し, 同一の時期では上位の葉ほど低い値を示した. しかし, 降水後の土壌水分が十分な条件下では生育の後期でも拡散抵抗は低い値を示し, また低温年には高温年に比べ拡散抵抗が低く推移した. 以上のことから, 北海道のような寒冷地でも晴天日の午後にはバレイショに水分ストレスが起こっており, その程度は葉のエイジング, 気温および土壌水分条件により変化するものと推察した.

キーワード: エイジング, 拡散抵抗, 気温, 水分ストレス, 日変化, 葉の表裏面, バレイショ, 葉位.

Diurnal and Seasonal Changes in the Diffusion Resistance of Potato Leaves and Their Differences between the Adaxial and Abaxial Leaf Surfaces and between Three Leaf Positions on the Stem: Hiroki KAWASHIMA, Kazuto IWAMA, Tadashi KANEKO, Youko MASAKI and Kimio NAKASEKO (*Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan*)

Abstract: Field measurements of the diffusion resistance (DR) of adaxial (upper) and abaxial (lower) leaf surfaces at three leaf positions of the main stem were recorded during the growing seasons of 1993 and 1994 using two potato varieties with different root mass. A diurnal change in DR was also measured two times in 1992 using one variety. The DR was about two to five times higher for the adaxial leaf surface than the abaxial leaf surface, and higher at a lower leaf position throughout the growing seasons. The DRs of both leaf surfaces were the lowest in the morning, increased in the afternoon and became highest in the evening. They also increased according to plant growth. On the measuring days after rainfall, however, the DRs showed low values irrespective of leaf age. DR was also affected by air temperature, being higher in 1994 (high-temperature year) than in 1993 (low-temperature year). Although a varietal difference in DR was found in 1994, it did not correspond to the difference in root mass. These results indicate that water stress occurs in potato growth in Hokkaido under relatively low temperature conditions.

Key words: Adaxial and abaxial leaf surfaces, Aging, Diffusion resistance, Diurnal change, Leaf position, Potato, Temperature, Water stress.

現在, 地球の温暖化との関係で, 水分環境条件の変化が予想されており, 水分ストレスが作物の生育に及ぼす影響を解明することが重要な課題の一つとなっている. 特にバレイショは, 他の作物に比べて水分ストレスの影響を受けやすいことが報告されており^{1,2,11)}, 水分ストレスの回避機構の解明が, 新品種の育成あるいは栽培方法の改良のために必要である.

作物の蒸散やCO₂の吸収は, おもに葉の気孔を通して行われるため⁹⁾, 水分ストレスが作物の生育と収量に及ぼす影響を解明するためには, 気孔の開閉に関係する形質についての知見が重要である. こ

れまでの報告をみると, バレイショでは葉内水分ポテンシャル (LWP) が-0.4~-0.5 MPa まで低下すると葉の伸長や塊茎の肥大が停止する⁷⁾が, 気孔の閉鎖はより高いLWP (-0.3~-0.4 MPa) で開始する^{2,5,7)}. Epstein ら⁵⁾は, 十分に灌水された状態でも, バレイショの拡散抵抗は朝方には1.2 sec cm⁻¹であるのに対し, 午後には4~5 sec cm⁻¹まで上昇すると報告した. さらに, 気孔コンダクタンスと光合成速度および蒸散速度と乾物生産がそれぞれ直線的な相関関係を示し¹³⁾, また拡散抵抗, 気孔コンダクタンスおよび光合成速度にはいずれも品種間差異が存在し, 塊茎収量の差異にも影響する³⁾ことが報告されている. しかし, これらの報告の多くは, 頂部に近い若い葉の裏面のみを対象にして拡散

* 現在: 農林水産省四国農業試験場 作物開発部.

** 現在: 北海道東胆振地区農業改良普及センター.

抵抗を測定している。拡散抵抗を表裏面間および葉位間で比較した報告は極めて少なく^{3,10,15)}、生育に伴う拡散抵抗の推移についてはいまだ不明な点が多い。なお、わが国ではバレイショの生育と水分ストレスとの関係についての研究は少なく、圃場条件下における拡散抵抗については全く報告されていない。

そこで本研究では、水分ストレスがバレイショの生育と収量に及ぼす影響を明らかにする研究の一環として、北海道で栽培されている主要2品種について、葉の拡散抵抗の日変化、生育に伴う推移、ならびに葉の表裏面間および葉位間の差異を圃場条件下で調査した。

材料と方法

実験は北海道大学農学部附属農場で行い、1992年には農林1号を畦幅70 cm、株間20 cmで、1993年と1994年には農林1号とコナフブキの2品種を、畦幅75 cm、株間25 cmで植え付けた。肥料は3年次とも窒素、リン酸、カリを10 a当たりそれぞれ7, 11, 9 kgの割合で種イモ下部に基肥として条施した。植付けは、1992年は4月28日、1993年は5月8日、1994年は5月10日に行い、萌芽日はそれぞれ5月25日、6月3日、および5月31日であった。

実験 1. 拡散抵抗の日変化の測定

測定は、1992年にLI-COR社製LI-65型ポロメーターを用いて行った。萌芽後43日目（以下、萌芽後日数をDAEと略記）の6時～21時と、70 DAEの6時～18時に、それぞれ3時間間隔で測定した。各測定では3個体を継続して用い、地際から10節目の頂小葉の表面と裏面を1回ずつ測定した。なお、葉の表面の測定では測定葉を裏返すのではなく、ポロメーターのチャンバーの上下を反対にして測定した。

実験 2. 拡散抵抗の生育に伴う推移の測定

測定は、1993年と1994年にLI-COR社製LI-1600型スーパーポロメーターを用いて行った。1993年には葉の裏面のみについて、33～103 DAEの期間に3～9日間隔で、また1994年には葉の表面と裏面について、23～106 DAEの期間にほぼ1週間間隔で、原則として晴天日の10時前後に測定した。両年次とも各品種3個体を対象に同一葉を追跡調査し、地際から5節目、第1花房の下1節目および第2花房の下1節目（それぞれを下位葉、中位葉およ

び上位葉とする）の各頂小葉について、完全に展開した後黄変するまでの期間に測定した。このため、各葉位の測定期間は異なった（第3図）。なお、測定の際には測定葉周辺の葉の相互遮蔽の状態を変化させないように注意した。

結果の解析では、葉位間、葉の表面と裏面間、あるいは品種間の比較をt検定により行った。気温、日射量、相対湿度および降水量の気象データは、北海道大学農学部附属農場気象月報のデータを用いた。

結 果

実験 1.

葉の表面と裏面における拡散抵抗、および気温、日射量ならびに相対湿度の日変化を第1図に示した。拡散抵抗の表裏面間の関係は測定日によってやや異なった。すなわち、43 DAEでは表裏面間の差異が測定時刻によって大きく変化したのに対し、70 DAEでは表面と裏面の拡散抵抗が1日を通じてほぼ平行に推移した。しかし、いずれの測定日においても、43 DAEの12時を除くと、拡散抵抗は1日を通じて裏面より表面の方が高い値で推移した。また、表面および裏面ともに拡散抵抗は午前より午後の方が高くなる傾向を示した。

気象条件と拡散抵抗との関係をみると、気温および日射量は両日とも12時前後に最大となる日変化を、また相対湿度は気温とは反対に12時前後に最低となる日変化を示した。これら気象条件の日変化は、夕方に最大となる拡散抵抗の日変化とは一致しなかった。また、70 DAEに比べ43 DAEでは、気温が高く、日射量および相対湿度は逆に低かったが、拡散抵抗は1日を通じると43 DAEで大きかった。すなわち、拡散抵抗の測定日間の差異は気温および相対湿度の差異と一致した。なお、各測定日前2週間の降水量は、43 DAEでは1.5 mm、70 DAEでは23.5 mmであったことから、両測定日間における土壌の乾燥程度の差異が拡散抵抗の差異に影響したことも考えられる。

実験 2.

1. 拡散抵抗測定期間中の気象条件

1993年と1994年の拡散抵抗の測定日における日平均気温、日平均相対湿度および積算日射量を第2図に、また測定期間中の降水量を第3図（1993年）および第4図（1994年）に示した。各年次とも日射量は測定日間の変動が大きかったが、両年次にお

Fig. 1. Diurnal changes in temperature (■), solar radiation (□), relative humidity (◇) and diffusion resistance (DR) of the adaxial (●) and abaxial (○) leaf surfaces in Norin 1 on 43 and 70 days after emergence (DAE) in 1992. Vertical bars in DR show standard error (SE).

ける日射量をほぼ同一の期間（1993 年では 33～103 DAE, 1994 年では 33～106 DAE）の平均値で比較すると、1993 年では 18.0 MJ m^{-2} , 1994 年では 18.3 MJ m^{-2} であり、年次間の差異は小さかった。また、拡散抵抗の測定日における日平均相対湿度の平均値（日射量と同一の期間）は、1993 年が 76%,

1994 年が 77% であり、両年次ともほぼ同一の値を示した。一方、気温は両年ともに平年とは大きく異なる異常年であり、1993 年は低温年であったのに対し、1994 年は高温年であった。年次間の差異は 44 DAE 以降で大きく、これ以降の測定日における日平均気温の平均値は 1993 年では 18.5°C であったのに対して、1994 年では 22.7°C であった。

降水量は、両年ともに 60 DAE 頃までは比較的少なかったが、それ以降には降水の頻度が高くなった。生育期間中の全降水量は 1993 年で 254 mm, 1994 年で 361 mm を示した。1994 年の方が降水量が多かったが、主として 100 DAE 以降の生育末期での降水量の差異によるものであり、これ以前の時期では両年次における降水量の差異は小さかった。

2. 葉の表面と裏面における拡散抵抗の生育に伴う推移

1994 年における葉位別および葉の表裏面別の拡散抵抗の生育に伴う推移を第 4 図に、また測定期間中の平均値を第 1 表に示した。拡散抵抗の測定日間の変動は、両品種ともに裏面に比べ表面の方が大きく、また測定期間を通じて拡散抵抗は表面の方が高い値で推移した。表面と裏面間の差異は、各葉位における測定期間の後半で特に大きかった。この結果、測定期間中の平均値は、裏面に比べ表面の方が 2.2～5.5 倍高い値を示した。

品種間差異についてみると、下位葉の裏面以外では、測定期間中の拡散抵抗の平均値には統計的に有

Fig. 2. Seasonal changes in the daily mean air temperature and relative humidity, and the amount of solar radiation on the date of DR measurement in 1993 (●) and in 1994 (○).

Fig. 3. Seasonal changes in DR of the abaxial leaf surface at the lower (●), middle (○) and upper (■) leaf positions on the main stem, and daily precipitation in 1993. Vertical bars in DR show SE.

意な差が認められなかった。しかし、いずれの葉位でも、葉の表面では農林1号よりコナフブキの方が、また葉の裏面ではコナフブキより農林1号の方が、平均の拡散抵抗は高い傾向を示した。この結果、拡散抵抗の表裏面間の差異は農林1号に比べコナフブキの方が大きかった。そこで、全測定日における葉の裏面の拡散抵抗と表面の拡散抵抗との関係をみたところ (第5図), いずれの品種でも表面の拡散抵抗と裏面の拡散抵抗との間には高い正の相関が認められたが、回帰直線の傾きが品種によって異なった。すなわち、表面の拡散抵抗の品種間差異は、裏面の拡散抵抗が低い時には小さかったが、裏

Fig. 4. Seasonal changes in DR of the adaxial (closed; ●■) and abaxial (open; ○□) leaf surfaces at the three leaf positions on the main stem, and the daily precipitation in 1994. ●○, Norin 1; ■□, Konafubuki. Vertical bars in DR show SE. *, SE=10.27; **, =12.96.

面の拡散抵抗が高くなるにしたがい増加した。

3. 葉位間における拡散抵抗の差異

1993年(第3図)と1994年(第4図)における拡散抵抗を葉位間で比較すると、いずれの年次および品種でも、同一の測定時期での拡散抵抗は下位葉で最も高く、次いで中位葉、上位葉の順で値が低下する傾向を示した。そこで、下位葉と中位葉、ある

Table 1. Mean DR(sec cm⁻¹) during the measuring period in 1994 at the adaxial and abaxial leaf surfaces.

Variety	Norin 1			Konafubuki		
	Lower	Middle	Upper	Lower	Middle	Upper
Adaxial surface	10.07±1.62 ¹⁾	8.35±1.72	7.20±1.72	9.82±1.32	11.61±2.17	8.59±1.65
Abaxial surface	3.48±0.57	2.88±0.57	3.33±0.64	1.83±0.30	2.13±0.39	2.36±0.44
Difference ²⁾	**	**	**	**	**	**

1) ±SE. 2) Significancy of difference between the leaf surfaces by *t*-test: ** ; Significant at 1% level.

Fig. 5. The relationships in DR between the abaxial and adaxial leaf surfaces in 1994.

●, Norin 1; ○, Konafubuki. **: Significant at 1% level.

いは中位葉と上位葉の2葉位を各年次で同時に測定した期間について、各葉位の拡散抵抗の平均値を算出した(第2表, 第3表)。両年次, 両品種ともに、葉位間で有意な差異が認められ、同時期での拡散抵抗は下位葉に比べ中位葉で、また中位葉に比べ上位

葉でそれぞれ低い値を示した。従って、同時期の拡散抵抗は葉位間で異なり、より上位の葉ほど低い値を示した。さらに、いずれの葉位でも生育が進むと拡散抵抗が増加する傾向を示した。しかし、1993年の44, 61および77 DAE(第3図), また1994年の64, 78および93 DAE(第4図)のように、拡散抵抗が一時的に大きく減少する測定日も認められた。これらの測定日の直前には、いずれも20 mm程度のまとまった降水がみられた。なお、拡散抵抗の推移と相対湿度との間には明確な関係が認められなかった。

各葉位の拡散抵抗を品種間で比較すると、1993年ではいずれの葉位でも品種間の差異は小さかった。一方、1994年ではいずれの葉位でも品種間の差異が大きく、コナフブキに比べ農林1号の方が高い値を示した。

各葉位の拡散抵抗を年次間で比較すると、生育中期(1993年の33~57 DAEおよび1994年の29~44 DAE)のコナフブキ以外では、1993年に比べ1994年の方が各葉位の拡散抵抗が高い値を示した。

考 察

拡散抵抗の日変化を塊茎肥大盛期の晴天日に測定したところ、いずれの測定日でも拡散抵抗は午前中

Table 2. Mean DR(sec cm⁻¹) of the abaxial leaf surface during the same measuring period¹⁾ at the middle and lower leaf positions on the main stem in 1993 and in 1994.

Year	1993		1994	
Variety	Norin 1	Konafubuki	Norin 1	Konafubuki
Middle	0.71±0.16 ²⁾	0.89±0.17	1.63±0.51	0.82±0.14
Lower	2.41±0.47	2.64±0.53	3.82±0.62	1.97±0.33
Difference ³⁾	**	**	**	**

1) 33~57 DAE in 1993 and 29~44 DAE in 1994. 2) ±SE.

3) Significance of difference between the leaf positions by *t*-test: **: Significant at 1% level.

Table 3. Mean DR(sec cm⁻¹) of the abaxial leaf surface during the same measuring period¹⁾ at the upper and middle leaf positions on the main stem in 1993 and in 1994.

Year	1993		1994	
Variety	Norin 1	Konafubuki	Norin 1	Konafubuki
Upper	0.77±0.08 ²⁾	0.67±0.10	3.14±0.73	2.65±0.59
Middle	1.41±0.36	2.00±0.35	4.01±0.92	3.54±0.63
Difference ³⁾	ns	*	ns	ns

1) 47~77 DAE in 1993 and 44~78 DAE in 1994. 2) ±SE.

3) Significance of difference between the leaf positions by *t*-test: *; Significant at 5% level, ns; No significant.

はほぼ一定の低い値で推移し、午後になると増加した。これはバレイショの17品種について調査したDwelleら³⁾の結果と一致している。拡散抵抗の日変化の原因について考えると、両測定日とも気温、日射量および相対湿度の日変化のパターンは拡散抵抗の日変化パターンとは一致しなかった。Manhas and Sukumaran¹²⁾は異なる灌水条件下でバレイショの拡散抵抗の日変化を測定し、土壤中に水分が十分にある条件下では拡散抵抗は一日を通じてほぼ一定の低い値で推移したが、灌水量の不足した条件下では午後になると急激に拡散抵抗が増加したことを報告している。本実験において、43 DAEの方が70 DAEに比べ葉の表面、裏面ともに拡散抵抗が高く推移し、午後における拡散抵抗の増加程度も大きかった。両測定日の気象条件を比較すると、43 DAEの方が70 DAEに比べ気温が高く、相対湿度が低かった。さらに、測定日前の降水量が異なり、43 DAEの方が70 DAEより土壤の乾燥程度が大きかったと考えられる。従って、拡散抵抗の日変化は主として作物体内における水分ストレスの状態と関係しており、午前中に蒸散が盛んに行われると午後になって作物体内の水分が不足して気孔の閉鎖が起こり、拡散抵抗が増加するものと推察できる。本実験の結果は、北海道のような寒冷地でも、晴天日の午後にはバレイショに水分ストレスが生じ、気孔の閉鎖が起こることを示している。

葉の表面と裏面の拡散抵抗を比較したところ、生育期間を通じて葉の裏面より表面の方が拡散抵抗は著しく高い値を示した。Dwelleら³⁾およびLevyら¹⁰⁾も拡散抵抗は表面の方が高いと報告している。また、Ezekielら⁶⁾は、バレイショの葉の気孔密度は、表面に比べ裏面の方が高く、品種によっては裏面の気孔密度は表面の5~20倍であったと報告している。従って、葉の表裏面での拡散抵抗の差異は主として気孔密度の差異によるものと考えられ、バレイショの蒸散は葉の裏面で主に行われているものと推察できる。

拡散抵抗は葉位間でも異なり、個体の上位に位置する葉ほど拡散抵抗が低いことが明らかとなった。この結果は、群落の上部に位置する葉は受光量のみではなくCO₂の葉への取り込みの点でも優れていることを示している。

拡散抵抗の葉位間差異の原因について考えると、いずれの葉位においても生育が進むにつれて拡散抵抗が増加する傾向を示したことから、各葉のエイジ

ングの差異が拡散抵抗の葉位間差異に影響していると推察できる。Vos and Oyarzun¹⁵⁾も、ポットに栽培したバレイショにおいて、同一葉位の葉の気孔コンダクタンスが生育に伴い減少すること、また若い葉は古い葉に比べいずれの光強度のもとでも気孔コンダクタンスが大きいことを報告している。

さらに、拡散抵抗の生育に伴う推移をより詳細に検討したところ、拡散抵抗は生育期間中に一時的に大きく減少したが、これら測定日の数日前にはいずれも20 mm前後の降水がみられた。また、1994年の90 DAE以降では70~90 DAEに比べ上位葉の拡散抵抗は低い値で推移し、この時期にも降水量が多かった。これらの結果は、土壤水分が十分に存在し、根からの水分吸収が容易な条件下では、葉のエイジングが進んでも拡散抵抗が小さく保たれることを示している。すなわち、根の水分吸収能力あるいは茎の通導抵抗等の作物の水分吸収に関与する要因が生育の進行に伴い変化し、上述した生育に伴う拡散抵抗の増加に影響を及ぼしているものと考えられる。

拡散抵抗の年次間差異についてみると、1993年に比べ1994年の方が拡散抵抗が高く、特に45 DAE前後から80 DAE頃の期間では両品種とも年次間の差異が明瞭に認められた。気象要因を年次間で比較すると、降水量は1994年では90 DAE以降に極めて多かったが、その他の期間では両年はほぼ類似した値を示した。また、年次間における相対湿度および日射量の差異も小さかった。一方、拡散抵抗で大きな差異が認められた45~80 DAEでは、日平均気温が1993年には16~20°C前後、また1994年には24°C前後で推移した。従って、調査した気象要因のうち、両年次間では気温の差異が最も大きく、これが拡散抵抗の差異に影響したものと推察できる。

気温と拡散抵抗との関係について、Dwelleら⁴⁾はポットで水を十分に与えて栽培したバレイショの気孔コンダクタンスがほぼ24°Cで最大となり、これ以上の高温ではほぼ一定の値を示すが、20°C以下の低温になると急激に値が低下することを報告している。従って、水が十分にある条件下では高温の方が低温よりも気孔が開き、拡散抵抗は小さいものと考えられる。このことは本実験における拡散抵抗の年次間差異の結果とは矛盾しているように見える。しかし、拡散抵抗の日変化で示したように、圃場条件下では一般に午後になると水分ストレスが生じて

いると考えられる。従って、1994年のように連日の高温となった場合には、植物体内の水分ストレスがより大きくなり、日中の早い段階から気孔の閉鎖が開始して拡散抵抗が増加したものと考えられる。バレイショの生育適温は15~22°Cと比較的低いことが知られているが¹⁾、1993年の低温年に比べ1994年の高温年の方が拡散抵抗は高くなった本実験の結果は、光合成あるいは乾物生産と気温との関係を検討する際に考慮すべき事項であろう。

供試したバレイショ2品種の特性について考えると、両品種間では根量が異なり、1991年の調査では、コナフブキで11.1 km m⁻²、農林1号では15.9 km m⁻²であったと報告されている²⁾。このため、根量の少ないコナフブキの方が水分ストレスを受けやすく、拡散抵抗が大きくなるものと予想した。しかし、葉の裏面の拡散抵抗は1993年では両品種とも類似した値を示し、また1994年ではむしろ農林1号の方が高い値を示した。従って、両品種間における根量の差異は、拡散抵抗の差異としては現われなかったといえる。根量と水分吸収との関係についてはいまだ不明な点が多く、また作物体からの蒸散量には拡散抵抗のみではなく葉面積も大きく影響するものと考えられる。これら形質間の相互関係については、今後さらに検討する予定である。

なお、拡散抵抗を葉の両面で測定した1994年の結果において、水分ストレスが大きい条件下では、拡散抵抗についての表裏面の関係が品種によって異なっていた。この理由については現在のところ全く不明であるが、気孔数の表裏面間の関係は作物によって大きく異なることが明らかとなっており¹⁴⁾、品種間でも異なっている可能性がある。耐乾性の品種間差異を考える場合に考慮すべき事項であると思われる。

引用文献

1. Burton, W. G. 1981. Challenges for stress physiology in potato. *Am. Potato J.* 58: 3—14.
2. Campbell, M. D., G. S. Campbell, R. Kunkel and R. I. Papendick 1976. A model describing soil-plant-water relations for potatoes. *Am. Potato J.* 53: 431—441.
3. Dwelle, R. B., G. E. Kleinkopf, R. K. Steinhorst, J. J. Pavék and P. J. Hurley 1981. The influence of physiological processes on tuber yield of potato clones (*Solanum tuberosum* L.): Stomatal diffusive resistance, stomatal conductance, gross photosynthetic rate, leaf canopy, tissue nutrient level, and tuber enzyme activities. *Potato Res.* 24: 33—47.
4. ———, ——— and J. J. Pavék 1981. Stomatal conductance and gross photosynthesis of potato (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance, temperature, and growth stage. *Potato Res.* 24: 49—59.
5. Epstein, E. and W. J. Grant 1973. Water stress relations of the potato plant under field conditions. *Agron. J.* 65: 400—404.
6. Ezekiel, R., N. K. Perumal and N. P. Sukumaran 1989. Stomatal density, stomatal resistance and photosynthetic rate in potato cultivars. *Photosynthetica* 23: 671—673.
7. Gander, P. W. and C. B. Tanner 1976. Leaf growth, tuber growth, and water potential in potatoes. *Crop Sci.* 16: 534—538.
8. Iwama, K., T. Fukushima, Y. Yoshimura and K. Nakaseko 1993. Influence of planting density on root growth and yield in potato. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 628—635.
9. Jones, H. G. 1992. *Plants and Microclimate* (2nd edition). Cambridge University Press, New York. 131—162.
10. Levy, D., E. Pehu and R. E. Veilleux 1989. Variability of diffusive leaf resistance and transpiration rates of various potato genotypes and its possible contribution to water economy. *Potato Res.* 32: 275—282.
11. Loon, C. D. van 1981. The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *Am. Potato J.* 58: 51—69.
12. Manhas, J. S. and N. P. Sukumaran 1988. Diurnal changes in net photosynthetic rate in potato in two environments. *Potato Res.* 31: 375—378.
13. Tanner, C. B. 1981. Transpiration efficiency of potato. *Agron. J.* 75: 59—64.
14. Teare, I. D., C. T. Peterson and A. G. Law 1971. Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species. *Crop Sci.* 11: 496—498.
15. Vos, J. and P. J. Oyarzun 1987. Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves—effects of leaf age, irradiance, and leaf water potential. *Photosynthesis Res.* 11: 253—264.