植物気孔の光応答に基づく効率的光照射の検討

難波和彦¹・近藤 直²・門田充司¹・笹尾 彰³

¹ 岡山大学農学部 700-8530 岡山市津島中 1-1-1

² エスアイ精工(株)技術開発部 791-8036 松山市高岡町 66

³ 東京農工大学農学部 183-8509 府中市幸町 3-5-8

Study of Efficient Lighting Conditions Based on Plant Stoma Reaction

Kazuhiko NAMBA¹, Naoshi KONDO², Mitsuji MONTA¹ and Akira SASAO³

¹ Faculty of Agriculture, Okayama University, Tsushima-naka 1-1-1, Okayama 700-8530, Japan

² Department of Technology Development, SI Seiko Co., Ltd., Takaoka-cho 66, Matsuyama 791-8036, Japan

³ Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology,
Saiwai-cho 3-5-8, Fuchu-shi, Tokyo 183-8509, Japan

Abstract

The objective of this study was to detect the plant stoma response under the lighting conditions of continuous and 1 to 15 minutes of lighting. In this study, a real-time measurement system was developed to observe a living plant stoma continuously for a long period in a growth chamber, using a microscope and a color TV camera. A video recording system was adopted to obtain details of stoma movement, and images were captured every 30 seconds. From the experimental results, it was observed that the stoma opened slowly 5 minutes after the lights were turned on, and then opened rapidly until it reached the maximum pore size. In guard cells, light stimulus activates a proton pump, the resulting hyperpolarization of the plasma membrane opens voltage-sensitive K^+ channels, and then the water entering the guard cells opens the stoma after the K^+ ions have entered. This process may cause 5 minutes of delay, and delay was also observed after the light was turned off. Ten minutes of lighting opened the stoma to the maximum size, as well as 5 minutes of lighting with a 30-minute interval. For better utilization of lighting, these on/off controls were suggested to give a 14% production benefit with 8.3% more energy input.

Keywords : image processing, lighting condition, lighting cost, plant stoma

緒 言

近年植物工場などの施設栽培の研究が進んだことにより、以前では考えられなかったような植物に対する光の応答が測定されてきた。例えば、植物の栽培に必要な人

工光源の開発¹⁾、24時間連続光下での栽培の可能性²⁾、明期暗期を200 μ sで繰り返すことによって連続光を上回る生産性を上げる³⁾など数多くの報告があり、これらにより実際の栽培現場から逆に光合成系など植物生理へ問題提起するに至った。実際の栽培現場で植物の成長状態を計測するために、数多くの手法⁴⁾が提案されてきたが、収量調査など結果が分かるまでに時間がかかる場合も多い。そこで、著者らは植物の中で最も反応が早い器官の一つでかつ外部から非破壊で連続計測の可能な気孔に注目した。

2004年 4月 9日受付

2004年 7月 21日受理

Corresponding author : Kazuhiko Namba
(kaz@cc.okayama-u.ac.jp)

植物の気孔は開閉することで外部との物質のやり取りをする重要な器官である。しかしこの気孔に関する数多くの研究^{5,6)}がなされているにもかかわらず、外部環境が気孔を開閉させるメカニズムなど多くの点が未解明である。その中で光に対する応答については、その内部プロセスについていくつかのことが明らかになりつつある⁷⁾。

植物の気孔開孔プロセスについては、光受容体が未同定なものの、青色光によってプロトンポンプが駆動し、それにより生じた電位がカリウムイオンチャネルを開き、カリウムの移動に伴ってできた濃度勾配によって水の移動が起きることが解明されている⁸⁾ (既報⁹⁾図3参照)。これまでの研究では孔辺細胞のみをプロトプラストとして分離した状態で計測が行われてきたが、成長状態にある植物の気孔そのものを実際に計測した例は少ない。そこで本研究では、様々な光照射条件における気孔の応答をリアルタイムで計測し、効率的な光照射の検討を行うことを目的とした。そのために、顕微鏡とTVカメラを用いて得られた画像をビデオ画像として記録し、気孔の連続的な挙動を詳細に観察した。

材料および方法

1. 供試材料

本研究の気孔計測には観葉植物であるポトス (*Epi-premnum aureum*) を用いた。これはポトスが多年生植物で1年を通して成育期にあることから、ほぼ同じ成長状態で長期間の計測が可能であると考えたためである。実験材料としたポトスは、6本のつると、計42枚の葉を有しており、パーミキュライトを敷き詰めた6号鉢 (φ170 mm×200 mm) に植え付けた。灌水および施肥は市販の液体肥料 (ハイポネックスジャパン、ハイポネックス原液5-10-5) を2,000倍に希釈したものを鉢の底から排水されるまで、1日に1度午後12時に注入して行った。また、体内時計を設定するために計測を開始するまでの1ヶ月間、環境制御室内にて明期2h、暗期2h、光量PPFD 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、温度25°C、湿度80% RH、CO₂ 濃度500 ppmにて栽培した。

計測対象として用いた葉は、顕微鏡ステージへの固定が容易となるよう、つるの先端から3枚目の比較的若いものとした。ポトスの葉の主脈付近は比較的凹凸が少なく、計測に適しているため、葉の裏側の主脈から少し外れた場所に存在する気孔の中から動きが活発な4個を選び出し、計測対象とした。なお、対象とした葉の実面積は約2500 mm²であった。これらの気孔の明期開始直後

図1 気孔の顕微鏡画像

Fig. 1 Microscopic images of stomas

の画像を図1に示す。

2. 環境制御室

植物は光、温度、湿度およびCO₂の制御可能な照明付きインキュベータ [W 1.06 m×L 0.97 m×H 1.6 m] (稲葉屋冷熱産業、IX-235、制御室内容積約0.29 m³ [W 0. m×L 0.6 m×H 0.6 m]) 内で成育して計測を行った。光源は32 W高周波インバータ蛍光灯 (三菱電機オスラム、3波長形昼白色FHF32EX-N) を側面4方向に5本ずつ設置した。気孔開孔には450 nm付近の青色光が重要であるとされている¹⁰⁾。そこで、実験に先立ち本研究で用いた光源のスペクトルを分析して波長分布を計測した。光スペクトラムアナライザ (アドバンテスト、Q 8383) を用いた計測結果を図2に示す。横軸は波長 [nm]、縦軸は比エネルギー [%] である。この結果より、この光源からは450 nm付近の青色光と光合成に必要な400~700 nmの光が照射されていることが確かめられた。

3. 計測装置

環境室内に顕微鏡とTVカメラを組み合わせた装置を設置し、葉は可動ステージに固定してピント合わせと位置合わせは環境室外部から遠隔操作によって行った。顕微鏡は、小型金属顕微鏡 (オリンパス、BX 30 M) に倍率50倍の対物レンズ (オリンパス、LMPlanFl 50×) を組み合わせたものを用い、ステッピングモータ (日本サーボ、DME 38S6HPA) と減速機 (日本サーボ、6H225) を微動ハンドルに直結してピント合わせを行った。また、本顕微鏡は自身で光源を持ち暗期での計測も

図2 光源の波長分布

Fig. 2 Wavelength distribution of the illumination

可能であるが、この光源が気孔開孔に影響を与えないことは予備実験で確かめた。

本研究では、より連続的な気孔の動きをとらえるためにビデオ画像を用いて計測を行った。カラーTVカメラ（池上通信機、ICD-740）から出力されたY/Cビデオ信号を、アナログ-DVコンバータ（Canopus、ADVC-100）によってデジタルビデオ信号に変換して、コンピュータ（Apple、i-Mac）に入力し、ビデオ編集ソフト（Apple、iMovie）で録画を行った。その後30s間隔の画像を1枚ずつTIFF形式で取り出した。気孔隙の面積は、画像処理ソフト（Adobe、Photoshop）を用いて画素数で求めた。1画素は0.275 μm の分解能で、画像上での気孔隙は影により他の部分より暗くなることを利用して切り出しを行った。また、明期開始直前の気孔隙は必ずしも同じ面積ではないので、明期開始時を0とした気孔隙の面積変化量を気孔開度と定義した。

4. 計測環境

実験に先立ち、最適な光強度を求めるために、PPFDを70~330 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ に変化させたときの気孔開度を計測した。この実験では4個の気孔を対象に、同一条件で3回繰り返して計測を行った。この結果を図3に示す。横軸はPPFD [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$]、縦軸は気孔開度 [μm^2]で、これは2hの計測期間中、開度の安定した60~120 min間の値を平均したものである。この結果より、今回実験に用いたポトスの気孔は200~250 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 付近で最大開度に達することが分かった。そこで、今回の計測のPPFDは200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ とすることにした。また、その他の環境は、温度25°C、湿度80%RH、CO₂濃度500 ppmとした。

図3 PPFD別の気孔開度

Fig. 3 Maximum pore areas under different lighting densities (PPFD)

光照射条件を変化させた実験

本研究では植物気孔の光に対する応答を明らかにするために4種類の実験を行った。まず、明期開始直後の開孔の様子を明らかにするための実験、つぎに光に対する気孔応答の時間的遅れを明らかにするための実験、そして気孔が閉孔するタイミングを明らかにするための実験を行い、最後にエネルギーの有効利用の観点から連続光を用いずに開孔させる実験を行った。

1. 明期開始後30 minの気孔開度

(1) 方法

明期開始後の気孔が、今回のPPFD、温度、湿度、CO₂環境下における最大開度（以降基準開度とする）に達するまでどのように開孔するのかを明らかにするために、明期開始から30 minについて図1の4個の気孔開度を計測した。これらは同じ葉の主脈付近に分布する気孔のうち動きの活発であったもので、最大で約10 mm離れていた。計測はそれぞれの気孔について3~5回繰り返して行い、その結果を平均した。

(2) 結果および考察

結果を図4に示す。横軸は点灯からの経過時間 [min]、縦軸はそれぞれの基準開度の値を100として標準化した値 [%] である。計測の結果、4個の気孔は同様の傾向で開孔することが分かった。まず、5 min経過までの気孔の動きは緩慢で、5 min経過時には4~8%の開孔が認められた。5 minを経過するとどの気孔もほぼ直線的に開孔は進み15 min経過付近で85~95%の開度となった。この時の開孔速度は約5%/minであった。その後も緩やかに開き続け20~25 min付近で基準開度

図4 明期開始後30 min までの開度変化

Fig. 4 Movement of stoma while 30 minuets of the lighting period

に達した。このように気孔の開孔は明期開始後5 min 間程度の開孔速度の小さい段階、その後の等速度の段階を経て、基準開度に近付くと速度が緩やかになる段階で推移することが分かった。

この5 min 経過前後での開孔速度の変化は、前述したようにプロトンポンプから水の移動に至るまでの気孔開孔がいくつかのプロセスを経る⁹⁾ことから、これに起因する時間的な遅れによるものと考えられた。したがって、光を入力として気孔開度を出力とすれば、遅れ系としてとらえることが可能であると考えられた。既報⁹⁾ではサンプリング間隔が5 min であったためこれを1次遅れ系としてモデリングを行ったが、詳細な開度予測にはこれら内部プロセスを加味したモデル化が必要であろう。

2. 明期開始後に消灯をした場合の気孔開度

(1) 方法

プロトンポンプは光をエネルギー源としてではなく入力シグナルとして利用しており、30 s のパルス光入力で10 min 間程度反応が継続したという報告¹¹⁾がある。また、光がない状態でもプロトンポンプによって生じた電位差が存在している間は、カリウムイオンチャネルが開き続けることにより、気孔開孔は継続するはずである。このように、気孔の光に対する応答には何段階かにわたる開孔プロセスに起因する時間的な遅れが生じることが予想され、またこの遅れは点灯時だけでなく消灯時にもおきることが考えられた。そこで、明期開始後1, 5, 8, 10, 15 min で消灯した場合の開度変化を計測した。この計測には図1の気孔1を用い、それぞれの条件で3回の繰り返しを行った。

(2) 結果および考察

結果を図5に示す。計測は1個の気孔で行ったので開

図5 明期開始後1, 5, 8, 10, 15 min で消灯した時の開度変化

Fig. 5 Movement of stoma while 1, 5, 8, 10, 15 minuets of lighting

度は面積 [μm^2] で表記し、3回の繰り返しの平均値を示した。なお、以降対照区は連続光下の条件とする。1 min で消灯した場合(1 min 消灯と称する。他の場合も同様。)には5 min 経過時付近まで、5 min 消灯では10 min 経過時付近まで対照区と同様に開孔した。このことより、開孔は消灯後も継続することが分かり、光入力後の水の移動に時間的な遅れがあることが明確になった。

また、その後開孔速度は小さくなるものの30 min 間の計測では開度が一定値になるわけではなく、30 min 経過時には1 min 消灯では対照区の35%、5 min 消灯では60%の開度に達した。さらに8 min 消灯では90%程度の開度であったが、10 min 消灯ではほぼ対照区と同様の開度となった。15 min 消灯の場合は10 min 消灯と同様であった。このことから光点灯後10 min で消灯しても、連続光下の場合と同様の開度にできることが分かった。

3. 240 min 間の気孔開度

(1) 方法

先に行った30 min 間の計測では、消灯時間の違いによる気孔開度の挙動が確認されたが、閉孔の過程を計測することはできなかった。そこで、どの段階で閉孔が始まるのかを明らかにするために240 min 間の計測を行った。この実験のサンプリング間隔は10 min とした。またこのときの光条件は、対照区(120 min 間点灯)と基準開度に達することのなかった5 min 消灯区とした。

(2) 結果および考察

結果を図6に示す。図中◇が対照区で、明期開始後速やかに開孔した後は、暗期開始の120 min 頃までは同様の開度で推移し、暗期になると閉孔を開始し、暗期終了

図6 明期2h, 暗期2h時の開度変化

Fig. 6 Movement of stoma while 120 and 5 minuets lighting

の240 min付近ではほぼもとの開度に戻った。図中×は明期開始後5minで消灯し、その後240 minまで暗期としたときの開度変化である。30 min経過時まで開孔を続け、対照区の60%程度の開度を暗期開始の120 minまで維持し、その後閉孔に至った。5minで消灯したにもかかわらず気孔が開孔を続け、本来の暗期開始の120 min後から閉孔が始まったのは、植物が自身の体内時計によって光がない状態でも、今回の成育環境である明期2h, 暗期2hの周期を持続していたことに起因している^{12,13)}と考えられるが、この件については今後さらに詳細な検討が必要である。

図7 明期開始後5minで消灯した後30minの間隔において再度5min間点灯した時の開度変化

Fig. 7 Movement of stoma while 5 minuets lighting at 0 and 35 minuets

図8 明期開始後10minで消灯した後30minで再点灯した時の有効気孔開度

Fig. 8 Effective pore area while lights were turned off at 10 minuets and on at 30 minuets

4. 5min間点灯を2回行った場合の気孔開度

(1) 方法

5min間の点灯でも30min経過時には対照区の60%程度の開度を得られることから、さらに5min点灯を行えば気孔を基準開度にするのが可能であると考えられた。そこで、明期開始後5minで消灯し、30minの間隔をおいて再度5min間の点灯を行った。この間隔を30minとしたのは、一度活性化したプロトンポンプが再活性するまで20min以上を要するという報告¹⁴⁾に基づいた。

(2) 結果および考察

結果を図7に示す。再点灯後の気孔は明期開始後と同様に開孔し、15min後(最初の点灯から50min後)には対照区と同様、14 μm²程度の開度に達した。

気孔開孔のための効率的な光照射方法の考察

光合成に必要なCO₂の取り込みは気孔を通して行われるが、気孔の開孔が十分でないと取り込めるCO₂の量が制限され、光合成速度にも制限を与えてしまう¹⁵⁾。したがって、気孔が十分に開くまでは光を十分利用できていないと言える。一方、先の実験結果から連続光を用いなくとも、気孔は基準開度に達することが分かった。つまり、投入する光エネルギーを軽減しても、連続光と同等の気孔開度を得ることが可能であると考えられる。ここでは、気孔が基準開度に達するまでの効率的な光条件を光エネルギーに着目して考察する。

ここでは、10minで消灯して30min後に再点灯を行う方法(以降10min区)、と30minの間隔をおいて5

図9 明期開始時と35 min 経過後に5 min 間点灯した後50 min で再点灯した時の有効気孔開度

Fig. 9 Effective pore area while lights were turned on/off at 0/5 and 35/40 minuets then on at 50 minuets

図10 明期開始50, 30 min 前に点灯した時の有効気孔開度

Fig. 10 Effective pore area while lights were turned on at 50 or 30 minuets before lighting period

表1 エネルギー利用効率
Table 1 Energy use efficiency

	Control	10 min (Benefit[%])	5 min (Benefit[%])
$\int A dt [\mu m^2]$	1650	1400 (-15)	1120 (-32)
$t [\text{min}]$	120	100 (-17)	80 (-33)
$F \cdot E [\mu m^2/\text{min}]$	13.7	14.0 (2.0)	14.1 (2.2)

表2 明期開始50, 30 min 前に点灯した時のエネルギー利用効率
Table 2 Energy use efficiency while lights were turned on at 50 or 30 minuets before lighting period

	Control	10 min (Benefit[%])	5 min (Benefit[%])
$\int A dt [\mu m^2]$	1650	1860 (12.7)	1880 (13.9)
$t [\text{min}]$	120	130 (8.3)	130 (8.3)
$F \cdot E [\mu m^2/\text{min}]$	13.7	14.3 (4.0)	14.5 (5.5)

min 間点灯, 50 min 後に再点灯する方法 (以降5 min 区) を考えた (図8, 9)。なお, 再点灯を行う時間30 min と50 min は先の実験から得られた気孔が基準開度になった経過時間である。エネルギー効率を考えれば連続光下条件である対照区では基準開度までに30 min 間必要な点灯が10 min 間に短縮されるので20 min 間分の省エネルギーを達成できる反面, 消灯時には光合成効率が低下しているため生産量としてはマイナスになることが考えられる。そこで, 光の利用効率を考えるためのパラメータを設定しその評価を行うことにした。

まず, 点灯時の気孔開度の積を有効気孔開度と定義した。実際のCO₂固定は光エネルギーを吸収した後, 気孔内のCO₂濃度に応じて行われる¹⁰⁾ため, その瞬間の開

度が重要であるが, 今回は光合成速度の測定を行わなかったので簡略化した。図8, 9のグレー部分の面積がこれに相当し, また計算上30 min 以降の開度は一定とした。つぎに点灯時間に単位時間当たりの照明の消費電力を乗じたものを消費電力とした。そして, 有効気孔開度を消費電力で除したものをエネルギー利用効率と定義した。これを式(1)に示す。

$$F = \frac{\int A dt}{E \cdot t} \quad (1)$$

ここで, F : エネルギー利用効率 [$\mu m^2/W$], A : 単位時間あたりの気孔開度 [$\mu m^2/\text{min}$], E : 照明の単位時間あたりのエネルギー消費量 [W/min], t : 点灯時間 [min] であり, F の数値が大きいほど効率よく光を利

用できたと言える。対照区、10 min 区、5 min 区について計算した結果を表 1 に示す。E は定数で今回実測を行わなかったため、計算には用いずそのまま表記した。

有効気孔開度は点灯時間が短い分対照区に比べて 10 min 区、5 min 区でそれぞれ 15%、32% 低下したが、逆にエネルギー利用効率は向上し、10 min 区では 2.0%、5 min 区では 2.2% 対照区を上回った。

この効果を更に高めるためには、明期開始 (0 min) 前に 5 min 間あるいは 10 min 間の点灯を行い、あらかじめ気孔を基準開度の状態にして明期を迎えることができればよい。そこで、図 10 のような光条件を想定した。5 min 区では明期開始前 50 min と 15 min に 5 min 間ずつ点灯、10 min 区では 30 min 前に 10 min 間点灯を行い、明期開始時に再点灯を行うとした。図中黒い部分は 5 min 区での有効気孔開度、濃いグレー部分は 10 min 区での有効気孔開度、薄いグレー部分は対照区での有効気孔開度である。この条件でエネルギー利用効率を計算した結果を表 2 に示す。有効気孔開度に関しては、10 min 区、5 min 区とも明期開始前の点灯時間分、ならびに明期開始時に基準開度であることから対照区が基準開度に達する 30 min 経過までの開度分対照区に対して大きい。ため、8.3% 分のエネルギー追加で 10 min 区では 13%、5 min 区では 14% 対照区を上回った。さらにエネルギー利用効率では 10 min 区、5 min 区でそれぞれ 4.0%、5.5% 増となった。

これらの結果より、今回の光条件の中では 5 min 区が最適であり、明期開始時に気孔を開かせておくことで、投入エネルギーを有効に利用できることが分かった。今後、光合成量の計測や栽培実験を含めて、さらなる最適な光条件を検討していくことを課題としたい。

摘 要

光の照射条件に対する植物気孔の挙動を連続的にとらえるため、照射パターンを変化させたときの気孔の変化を、顕微鏡画像をビデオ撮影して計測したところ以下の知見を得た。

1) ビデオ撮影により連続的な開度変化計測が可能となり、植物内部プロセスに対応した 5 min 間の時間的遅れが明期開始直後にあることが分かった。

2) 明期開始後 1~15 min 間で消灯したにもかかわらず開孔は進み、またこのときの開度は点灯時間に対応しており、10 min 間点灯で連続光下と同様の開孔をすることが分かった。また、5 min で消灯し、30 min 後に再度 5 min 間点灯した場合であっても 50 min 経過時に連

続光下と同じ開度 (基準開度) にできることが分かった。

3) 明期開始前に 5~10 min 間の点灯を行うことで基準開度で明期を迎えることが可能となり、生産性の向上が期待できることが確認された。

謝 辞

この研究の一部は、科学研究費補助金基盤研究 (A)

(1) (課題番号 15208024) の助成を受けました。また、本研究遂行に当たっては、東京農工大学農学部澁澤栄教授ならびに岡山大学農学部毛利建太郎名誉教授には有益な御助言を頂きました。岡山大学農学部山田香織氏には実験補助をして頂きました。記して謝意を表します。

引用文献

- 1) 相賀一郎：光環境と生理・生態，高辻正基編：植物生産システム実用事典，フジ・テクノシステム，pp. 53-63 (1989)
- 2) 高辻正基：サラダナノの生長定量化と生長促進，高辻正基編：植物生産システム実用事典，フジ・テクノシステム，pp. 312-314 (1989)
- 3) 橋本 康，丹生谷太，易 佑林，仁科弘重，安西良矩，山崎広義，中山繁樹，池田彰：パルス光照射光源によるサラダナの光合成特性，生物環境調節，25 (3)：127-129 (1987)
- 4) 鹿野快男：植物生長計測用センサ，高辻正基編：植物生産システム実用事典，フジ・テクノシステム，pp. 191-202 (1989)
- 5) 島崎研一郎：気孔の開閉運動，寺島一郎編：環境応答，朝倉書店，pp. 40-49 (2001)
- 6) Assmann, S. M. : Signal Transduction in Guard Cells, Annu. Rev. Cell Biol., 9 : 345-375 (1993)
- 7) 島崎研一郎，木下俊則：青色光受容体のシグナル伝達，和田正三，徳富 哲，長谷あきら，長谷部光泰監修：植物の光センシング，秀潤社，pp. 114-122 (2001)
- 8) Schroeder J. I., Allen G. J., Hugouvieux, V., Kwak, J. M., Waner D. : Guard cell signal transduction, Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 52 : 627-658 (2001)
- 9) 難波和彦，近藤 直，門田充司，笹尾 彰：CO₂ 濃度が植物気孔開度に与える影響の顕微画像計測，植物工場学会誌，16 (2) : 41-49 (2004)
- 10) Hisao, T. C., Allaway, W. G. : Action spectra for guar cell Rb⁺ uptake and stomatal opening in *Vicia faba*, Plant Physiol., 51 : 82-88 (1973)
- 11) Shimazaki, K., Iino, M., Zeiger, E. : Blue light-dependent proton extrusion by guar-cell protoplasts of *Vicia faba*, Nature, 319 : 324-326 (1986)
- 12) 近藤考男：概日時計による植物の昼夜交替への適応，寺島一郎編：環境応答，朝倉書店，pp. 65-

- 77(2001)
- 13) Devlin, P. F. : Circadian photoperception, *Annu. Rev. Physiol.*, 63 : 677-694(2001)
 - 14) Kinoshita, T., Shimazaki, K. : Blue light activates the plasma membrane H^+ -ATPase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells, *EMBO J.*, 18(20) : 5548-5558(1999)
 - 15) 寺島一郎：個葉および個体レベルにおける光合成, 佐藤公行編：光合成, 朝倉書店, pp.125-149 (2002)
 - 16) 寺島一郎：光環境と葉の光合成, 渡邊 昭, 篠崎一雄, 寺島一郎監修：植物の環境応答, 秀潤社, pp. 92-100(1999)