

太陽光利用型植物工場のトマト群落における光合成機能の空間分布の解析

誌名	植物環境工学
ISSN	18802028
著者名	高山,弘太郎 仁科,弘重 久枝,和昇 末岐,剛 原田,聡
発行元	日本植物工場学会
巻/号	22巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 175-180
発行年月	2010年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



太陽光利用型植物工場のトマト群落における光合成機能の空間分布の解析

高山弘太郎¹・仁科弘重¹・久枝和昇²・末岐 剛¹・原田 聡³¹ 愛媛大学農学部 790-8566 愛媛県松山市樽味 3-5-7² * 世羅菜園株式会社 722-1625 広島県世羅郡世羅町重永 608-25³ カゴメ株式会社 103-8462 東京都中央区東日本橋 2-20-7Spatial Distribution Analysis of Photosynthetic Function within a Tomato Plant Canopy
in a Large-Scale GreenhouseKotaro TAKAYAMA¹, Hiroshige NISHINA¹, Kazunori HISAEDA², Takeshi SUEKI¹ and Satoshi HARADA³¹ Faculty of Agriculture, Ehime University, Tarumi 3-5-7, Matsuyama, Ehime 790-8566, Japan² Sera Farm Co., Ltd., Shigenaga 608-25, Sera-cho, Sera-gun, Hiroshima 722-1625, Japan³ Kagome Co., Ltd., Higashi-Nihonbashi 2-20-7, Chuo-ku, Tokyo 103-8462, Japan

Abstract

We previously characterized the vertical distribution of photosynthetic functions within a tomato plant canopy in a large-scale commercial greenhouse. Here we present a more detailed characterization of the spatial distribution of photosynthetic function within a tomato plant canopy. The leaves of the canopy were divided into spatial groups oriented laterally with respect to the path (path-side and inside, which is adjacent to another row of tomato plants) and vertically (upper, middle and lower). Photosynthetic-light response curves, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, and the SPAD values were measured for each leaf group, and we discuss the relationships between these parameters and the light environment. Maximum photosynthetic rates of the leaves in both lower layer and inside/middle leaf groups were approximately half those of both upper layer and path-side/middle leaf groups. The chlorophyll *a/b* ratios of both lower layer and inside/middle leaf groups were significantly lower than in both upper layer and path-side/middle leaf groups. The lower chlorophyll *a/b* ratios for both lower layer and inside/middle leaf groups suggests that these leaf groups had become acclimated to low-light conditions. Conversely, the chlorophyll content and fluorescence parameters (i.e., *Fv/Fm*) of both lower layer and the inside/middle leaf groups were relatively higher than those of both upper layer and path-side/middle leaf groups. These findings imply that the photosynthetic rates of leaves in both lower layer and inside/middle leaf groups, which are associated with low maximum photosynthetic rates, would increase if the light environment was improved.

Keywords: greenhouse, light environment, low-light acclimation, photosynthesis, tomato canopy

2010 年 6 月 7 日受付

2010 年 9 月 2 日受理

Corresponding author: Kotaro Takayama

(takayama@agr.ehime-u.ac.jp)

はじめに

* 現在: 日東紡 102-8489 東京都千代田九段北 4-1-28

太陽光利用型植物工場は、太陽光エネルギーを最大限に活用して大規模な農作物生産を行う施設であり、気温・湿

度・二酸化炭素濃度・光強度などの様々な環境要因を制御するための設備を有している。ただし、環境条件が時々刻々と変化する太陽光利用型植物工場において4定(定時・定量・定質・定価格)の農作物生産を実現するには、環境情報だけでなく、植物生体情報をも高度に利用したスピーキング・プラント・アプローチ(Speaking Plant Approach:以降, SPA)型環境制御が必須である^{1,2)}。

SPAコンセプトは、様々なセンサを用いて植物の生体情報を計測して生育状態を診断し、それに基づいて生育環境を適切に制御するというものである^{3,4)}。SPAでは、光合成の最適化は元来の重要なテーマであり⁵⁾、太陽光利用型植物工場におけるトマトの生産性を向上させるためには、その前提条件として、トマト群落の光合成機能を正確に把握⁶⁾し、それに基づいて群落光合成を最大化させるための栽培管理計画を策定する必要がある。

筆者らは、これまでに、わが国の太陽光利用型植物工場で長期多段栽培されているトマト群落を対象とした群落光合成機能の解析を行い^{7,8)}、群落の上層から下層にかけて個葉の光合成能力が低下すること、さらに、この原因が弱光順化による可能性が高いことを報告した⁷⁾。ただし、これらの解析は、トマト群落の垂直方向の光合成機能の勾配についてのみに着目したものであった。

本研究では、太陽光利用型植物工場で長期多段栽培されているトマト群落内の光合成機能の空間分布を詳細に把握するために、群落を構成する栽培 gutter 単位のトマト個体の立体構造に注目し、この個体群を、垂直方向に3区分し、さらに、通路側と個体群内側とで2区分し、合計6区分の葉群を設け、各葉群に含まれる個葉の光—光合成曲線、クロロフィル(以降, Chl)含量(Chl *a*, *b* 含量, 総 Chl 含量, Chl *a/b* 比), Chl 蛍光パラメータ(F_0 , F_m , F_v/F_m)および SPAD 値の測定を行った。

材料および方法

1. トマト群落と葉群区分

広島県世羅郡世羅町(北緯35度, 東経133度)にある世羅菜園(株)の第4温室(南北160m, 東西132m, 栽培床面積2.7ha, 棟高6.5mのフェンロー型ガラス温室)で栽培されているミディトマト(*Solanum lycopersicum* L.)群落を対象として、2005年10月18～21日に各種測定を行った。トマト個体は、2005年2月12日に播種、同年2月28日にロックウールキューブへ移植、同年4月6日にロックウールスラブへ定植されたものである。なお、本作型では51週収穫を行っており、測定実施時には第25果房の収穫時であった。

Fig. 1は、トマト群落の東西方向の断面構造を表した模式

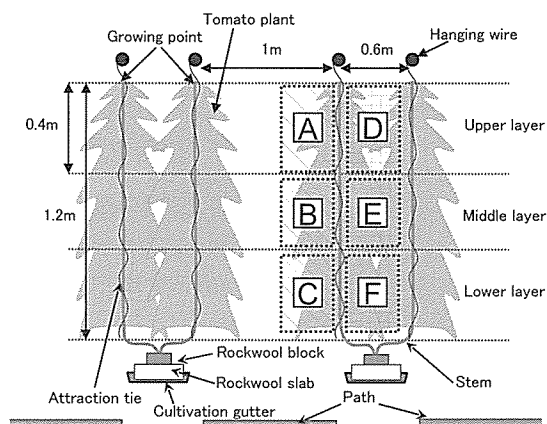


Fig. 1 Schematic cross-section of the tomato plant canopy in a greenhouse. Six leaf groups are labeled A to F based on spatial position. The canopy is divided laterally into path-side (A, B and C) and inside (D, E and F) and vertically into upper (A and D), middle (B and E) and lower (C and F) layers.

図である。測定時の葉層の厚さは約1.2mであった。トマト個体は、栽培 gutter 上のロックウールスラブに南北方向(Fig. 1の奥行方向)に0.25m間隔で定植されており、主茎は、誘引ひもにより、栽培 gutter と平行に張られた誘引用ワイヤー(栽培 gutter の中央から東西に0.3m離れた位置に設置されている)に向けて1株おきに東西に振り分けられている。通路を隔てて隣接する栽培 gutter 間の距離は1.6mであり、植物工場全体でのトマトの栽培密度は2.5株 m^{-2} であった。

栽培 gutter 上の個体群の葉層を、垂直方向に0.4m間隔で3等分し、さらに、茎の位置を境界として通路側(Path-side)と個体群内側(Inside)とで2区分し、合計6区分の葉群を設けた(A～F in Fig. 1)。各葉群に属する完全展開葉を対象として、高山ら(2006)⁷⁾と同様の方法で光合成機能測定を行った。

2. 光環境および光合成機能の測定

(1) 光環境の測定

各葉群の光環境を把握するために、各葉群の中央部の相対光強度を測定した。各葉群の相対光強度は、2つのPPFDセンサ(LI-250, LI-COR, Inc.)を用いて、群落上部に入射する光強度と、各葉群の中央部付近の光強度を同時に測定(15秒間の平均値を算出)し、後者を前者で除した値とした。なお、光強度測定は、直達日射がほとんどない曇天日の正午頃(11:40～12:10)に行った。

(2) 光—光合成曲線の測定

各葉群に属する葉それぞれ3枚を対象として、携帯型光合成蒸散測定システム(LI-6400, LI-COR, Inc.)を用い

て光-光合成曲線を測定した。光源にはLED冷光源(6400-02B, LI-COR, Inc.)を用い、光強度をPPFD 0 ~ 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲で降順に変化させた。測定開始前に、測定対象葉をLI-6400のリーフチャンバにはさみ、LED光源を用いてPPFD 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光を約20分間照射して明順化させた。なお、光強度を変化させた後、光合成速度と気孔コンダクタンスが安定したことを目視で確認したうえで光合成速度を測定した。リーフチャンバに供給する空気は、植物工場外からエアチューブを用いて取り込み、CO₂濃度380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 、相対湿度70%、葉温25℃に維持した⁷⁾。

(3) クロロフィルの定量

各葉群に属する葉をそれぞれ5枚採取し、コルクボーラーを用いて、1枚の葉から2片の円形葉片(1片の面積が0.89 cm²)を切り出した。この2葉片を1本の試験管に入れ、これにN, N-ジメチルホルムアミド(N, N-Dimethylformamid, 和光純薬工業)3 mlを加え、低温貯蔵室(4℃, 暗条件)に24時間静置してChlを抽出した。得られたChl抽出液2.5 mlをセルに分注し、分光光度計(V-550, 日本分光(株))を用いて、646.8 nm, 663.8 nmおよび750.0 nmの吸光度を測定した。これらの吸光度をPorra *et al.* (1989)⁹⁾の式に代入して単位葉面積当りのChl a含量およびChl b含量を算出した。

(4) クロロフィル蛍光パラメータの測定

パルス変調型ポータブルChl蛍光測定装置(MINI-PAM, Heinz Walz GmbH)を用いて、各葉群に属する葉それぞれ10枚を対象として、暗期最小Chl蛍光収率(F_0)および暗期最大Chl蛍光収率(F_m)を測定し、さらに、これらふたつの蛍光パラメータを用いて次式を用いて F_v/F_m を算出した。

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

F_v/F_m は、光合成光化学系IIにおける光合成電子伝達効率を表す代表的なChl蛍光パラメータである^{10,11)}。なお、日射などによる非光化学的クエンチングの影響を少なくするために、測定前に直達日射が当たっていなかった葉を測定対象とし、さらに、測定直前には葉全体をアルミホイルで覆い、約1時間の暗処理を行った後、暗条件を維持した状態で測定を行った。飽和パルス光の光強度はPPFD 10000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、照射時間は0.8秒とした。

(5) SPAD値の測定

葉緑素計(SPAD-502, コニカミノルタセンシング(株))を用いて、各葉群に属する葉それぞれ90枚を対象としてSPAD値を測定した。

結果および考察

各葉群の中央部の相対光強度は、通路側の上(A)・中

(B)・下(C)層では、それぞれ95%、65%および38%であり、個体群内側の上(D)・中(E)・下(F)層では、それぞれ90%、42%および14%であった。この結果は、通路側よりも個体群内側の相対光強度が低く、さらに、上層から下層にかけて相対光強度が急激に低下することを示していた。特に、個体群内側の中層(E)の相対光強度は通路側の下層(C)と同程度であり、さらに、個体群内側の下層(F)の光強度は通路側の下層(C)の1/2以下となっており、これらの葉群(C, E, F)の葉が恒常的に弱光環境に置かれていることがわかった。

Fig. 2に各葉群の個葉の光-光合成曲線を示す。光-光合成曲線は、各葉群において測定対象とした3葉の測定値の平均値を用いて作成した。通路側の上(A)・中(B)・下(C)層の最大光合成速度は、それぞれ約24.6、20.6および11.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり、光飽和点は、それぞれPPFD 1500、1000および500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度であった(Path-side in Fig. 1)。また、個体群内側の上(D)・中(E)・下(F)層の最大光合成速度は、それぞれ約24.7、11.6および7.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり、光飽和点は、それぞれPPFD 1500、500および200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度であった(Inside in Fig. 1)。通路側と個体群内側に関係なく、上層から下層にかけて光合成能力(本研究では、光-光合成曲線に基づいて、最大光合成速度と光飽和点が高い個葉を、光合成能力が高い葉とする)が低下する傾向が確認された。この傾向は、前報^{6,7)}でも報告されており、太陽光利用型植物工場の規模、品種、作型に依存しない普遍的な傾向であると考えられる。

通路側および個体群内側の同じ高さの葉群間で光合成能力を比較すると、上層(A・D)では、最大光合成速度および光飽和点がほぼ同じ値であり、両葉群の葉の光合成能力が

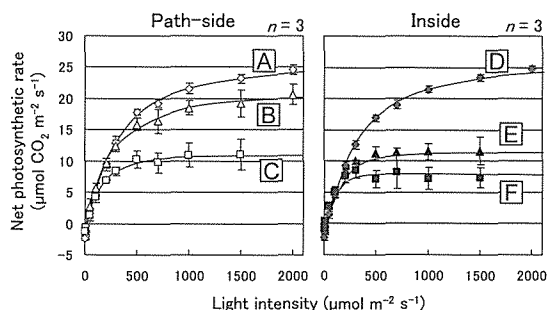


Fig. 2 Photosynthetic-light response curves for each leaf group (A to F). Bars indicate standard error of the mean for photosynthetic response measured at individual leaves ($n = 3$), and each curve represents the fit of photosynthetic function against light intensity for each leaf group shown in Fig. 1.

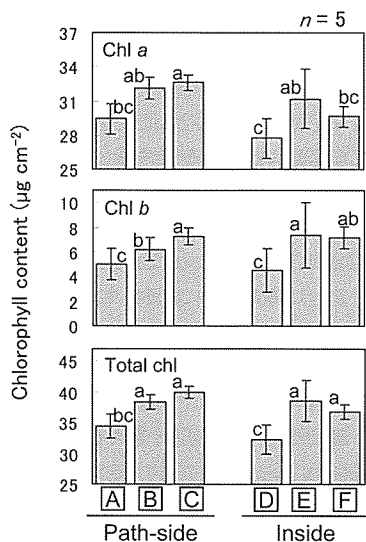


Fig. 3 Chlorophyll *a*, *b* and total chlorophyll (sum of chlorophyll *a* and *b*) for each leaf group. Bars indicate the standard error of the mean ($n = 5$). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$; Tukey's HSD test).

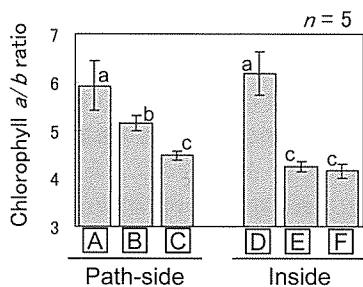


Fig. 4 Chlorophyll *a/b* ratio for each leaf group. Bars indicate the standard error of the mean ($n = 5$). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$; Tukey's HSD test).

ほぼ同等であることがわかる。一方、中層では、個体群内側 (E) の最大光合成速度は通路側 (B) のおよそ 1/2 であり、また、個体群内側の光飽和点も通路側よりも低くなっていた。なお、個体群内側の最大光合成速度と光飽和点は、通路側の下層 (C) とほぼ同程度の値であった。さらに、下層については、個体群内側 (F) の最大光合成速度は全 6 葉群の中で最低であり、また、その光飽和点は通路側 (C) の 1/2 以下であった。これらの結果は、トマト群落の中・下層において、個体群内側の葉群の光合成能力が通路側よりも著しく低くなっていることを示していた。

Fig. 3 に各葉群の単位葉面積あたりの Chl *a* 含量、Chl *b* 含量および総 Chl 含量を示す。Chl *a* 含量は、通路側およ

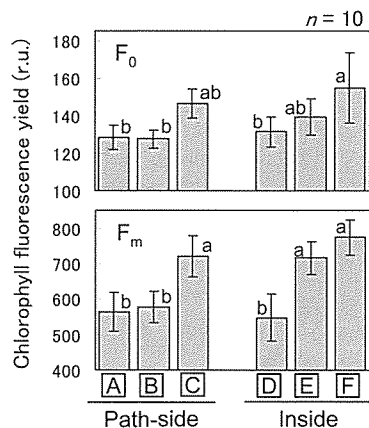


Fig. 5 Chlorophyll fluorescence yields, F_0 and F_m , for each leaf group. Bars indicate the standard error of the mean ($n = 10$). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$; Tukey's HSD test).

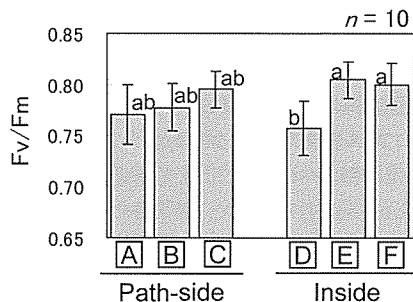


Fig. 6 Ratio of F_v/F_m for each leaf group. Bars indicate the standard error of the mean ($n = 10$). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$; Tukey's HSD test).

び個体群内側に関係なく、上層 (A・D) から中 (B・E)・下層 (C・F) にかけて上昇する傾向が認められ、通路側の上層 (A) と中・下層 (B・C)、個体群内側の上層 (D) と中層 (E) 間には有意差が認められた。Chl *b* 含量についても同様の傾向が認められ、上層 (A・D) から中 (B・E)・下層 (C・F) にかけて有意な上昇が認められた。Chl *a* 含量と Chl *b* 含量の和である総 Chl 含量は、上述の結果を反映して、上層 (A・D) よりも中 (B・E)・下層 (C・F) が有意に大であった。この理由としては、葉の展開時期が異なる (中層の葉は 9 月中旬、下層の葉は 8 月中旬に展開) ことや、下層の葉ほど葉齢が高いため、葉の萎縮やそれに伴う葉肉の肥厚などが考えられる。なお、通路側の中層 (B) と下層 (C)、および、中層の通路側 (B) と個体群内側 (E) とでは、両者の光合成能力が大きく異なっている (Fig. 2) にも関わらず、Chl *a* 含量と総

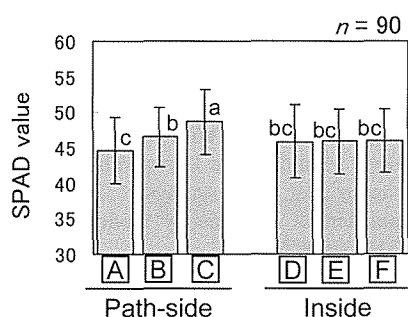


Fig. 7 SPAD values for each leaf group. Bars indicate the standard error of the mean ($n = 90$). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$; Tukey's HSD test).

Chl 含量には有意差が認められなかった。このことは、太陽光利用型植物工場で栽培されているトマト群落の光合成能力が葉の Chl 含量によって決定されないことを示しており、高山ら (2006)⁷⁾ の報告を支持する結果であった。

Fig. 4 に、各葉群の Chl *a* 含量と Chl *b* 含量の比である Chl *a/b* 比を示す。通路側の Chl *a/b* 比は、上層 (A) から中層 (B)、さらには下層 (C) にかけて有意に低下していた。また、個体群内側では、上層 (D) から中・下層 (E・F) にかけて Chl *a/b* 比の有意な低下が認められ、中・下層 (E・F) の値は、通路側の下層 (C) の値と同程度であった。Chl *a/b* 比は光環境によって変化し、強光条件下では高く、弱光条件下では低くなることが知られている^{12,13)}。また、Chl *a* は光合成反応中心に多く含まれており、Chl *b* は反応中心に光エネルギーを集めるための集光複合体に多く含まれているので、Chl *a/b* 比が低い葉では、反応中心あたりの集光複合体の量が多くなっていると解釈される¹²⁾。つまり、Fig. 4 の結果は、各葉群に属する葉が、その葉が置かれている光環境に順化して、群落下層や個体群内側の弱光環境下でも光合成を行えるように Chl *a/b* 比を変化させたものと考えられる。たとえば、トマト個体群内側の中層 (E) および下層 (C・F) の葉の Chl *a/b* 比が低いことから、これらの葉が陰葉化していると考えられ、結果として、これらの葉の光飽和点が低くなった (Fig. 2) のものと考えられる。なお、葉齢が同じである中層の通路側 (B) と個体群内側 (E) を比較した場合でも、光合成能力 (Fig. 2) と Chl *a/b* 比 (Fig. 4) に大きな違いが認められることから、個体群内側の中層 (E) における光合成能力の低下の主な原因が、老化ではなく弱光順化であることが示唆される。

Fig. 5 に各葉群の Chl 蛍光収率 (F_0 および F_m) を示す。 F_0 では、個体群内側の上層 (D) と下層 (F) との間で有意差が認められたものの、その他の葉群間では有意差は確認されなかった。 F_m では、通路側の上・中層 (A・B) および個体群

内側の上層 (D) と通路側の下層 (C) および個体群内側の中・下層 (E・F) との間に有意差が認められ、光合成能力が比較的高い葉群 (A・B・D) の F_m 値が、光合成能力が比較的低い葉群 (C・E・F) のそれよりも低いことがわかった。

Fig. 6 に各葉群の F_v/F_m を示す。個体群内側の上層 (D) と中・下層 (E・F) 間を除き、各葉群間の F_v/F_m 値に有意差は認められず、すべての葉群の F_v/F_m 値は 0.75 ~ 0.81 の間であった。ただし、上層から下層にかけて F_v/F_m が上昇する傾向がみられた。太陽光利用型植物工場で栽培されているトマト群落において、上層よりも下層の F_v/F_m が高くなる傾向は高山ら (2006)⁷⁾ でも報告されている。このことは、下層の葉の方が上層の葉よりも光化学反応系における光利用効率^{9,10)} が高くなる傾向があることを示唆しており、トマト群落内部における弱光順化のひとつの特徴であると解釈される。

Fig. 7 に各葉群の SPAD 値を示す。通路側では上層 (A) から下層 (C) にかけて SPAD 値が有意に上昇していたが、個体群内側の SPAD 値は上 (D)・中 (E)・下 (F) 層でほぼ同程度の値であった。特に、通路側下層 (C) と個体群内下層 (F) では、両葉群の Chl 含量 (Fig. 3)、Chl *a/b* 比 (Fig. 4) および F_v/F_m (Fig. 6) に有意差が無いにも関わらず、SPAD 値には有意差が認められた。この理由は明確ではないが、両葉群の葉の厚さの違いなどが測定に影響した可能性も考えられる。

SPAD 値は、葉の窒素状態を簡便に評価でき、Chl 含量の推定が可能な場合もある¹⁴⁻¹⁶⁾。しかし、本測定における SPAD 値の平均値の変域は 44.6 から 48.6 と極めて小さく、Chl 含量との明確な相関は認められなかった。さらに、本測定では、高山ら (2006)⁷⁾ が報告した SPAD 値と Chl *a/b* 比との間の正の相関も確認されなかった。この結果は、太陽光利用型植物工場のトマト群落内における SPAD 値とその他の光合成機能指標 (光合成能力、Chl 含量、Chl 蛍光パラメータ) との間の関係が、品種や作型、さらには測定時期によって変化する可能性があることを示唆している。

まとめ

本研究では、太陽光利用型植物工場で長期多段栽培されているトマト群落内の光合成機能の空間分布を詳細に解析した。その結果、通路側の下層および個体群内側の中・下層の葉群の光合成能力が低い (通路側の上・中層および個体群内側の上層の最大光合成速度の 1/2 程度) ことがわかった。さらに、これらの葉群の Chl *a/b* 比が低いことから、この光合成能力の低下の主な原因が弱光順化であると考えられた。特に、葉齢が同じである中層の通路側と個体群内側とで光合成能力と Chl *a/b* 比に大きな違いが認められたことか

ら、両者の光合成能力の違いが老化によって生じたものではなく、弱光順化が主たる原因となっていることが強く示唆された。また、光合成能力の低い葉群（通路側の下層および個体群内側の中・下層）においても、Chl 含量や光合成電子伝達効率 (F_v/F_m) は、光合成能力の高い葉群（通路側の上・中層および個体群内側の上層）と同程度であることから、前者の葉群が高い光合成能力を発揮するための潜在能力を有しており、光環境を改善することによって、これらの葉群の光合成能力を向上させられる可能性がある。具体的な光環境改善策としては、作業通路での栽培管理作業が行われていない間は、通常 0.6 m の誘引用ワイヤー (Hanging wire in Fig. 1) 間の距離を広げて栽培するなどの方法が考えられる。

本研究は、わが国の商業的大規模太陽光利用型植物工場で栽培されているトマト群落内の光合成能力の空間分布を詳細に解析した初めての例であり、前報⁷⁾では触れられていなかった個体群内側の中層の光合成能力の著しい低下を明らかにした。本研究で得られた知見は、トマト群落における効果的な光環境制御を考えるうえで有用であるとともに、群落光合成量をシミュレーションによって求める際に有効な情報を提供する。

謝 辞

個葉の Chl 定量にあたり、千葉大学大学院園芸学研究所後藤英司教授、石神靖弘助教にご協力を頂いた。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

- 1) 仁科弘重, 田中道男, 石川勝美, 松岡孝尚. 植物工場研究開発拠点の先行例と技術形成・人材育成. 農業および園芸. 85(3): 388–396. 2010.
- 2) 高山弘太郎, 野並 浩. 知能的太陽光植物工場の新展開 [5] —生理生態の計測と新展開—. 農業および園芸. 85(5): 563–571. 2010.
- 3) Udink ten Cate AJ, Bot GPA, van Dixhoorn JJ. Computer control of greenhouse climates. Acta Hortic. 87: 265–272. 1978.
- 4) Hashimoto Y. Computer control of short term plant growth by monitoring leaf temperature. Acta Hortic. 106: 139–146. 1980.
- 5) Takakura T, Kozai T, Tachibana K, Jordan KA. Direct digital control of plant growth-I. Design and operation of the system. Trans ASAE. 17: 1150–1154. 1974.
- 6) Acock B, Charles-Edwards DA, Fitter DJ, Hand DW, Ludwig LJ, Wilson JW, Withers AC. The contribution of leaves from different levels within a tomato crop to canopy net photosynthesis: An experimental examination of two canopy models. J. Exp. Bot. 29(111): 815–827. 1978.
- 7) 高山弘太郎, 石神靖弘, 後藤英司, 久枝和昇, 仁科弘重. 大規模ガラス温室内のトマト群落におけるクロロフィル蛍光パラメータ (F_v/F_m), SPAD 値およびクロロフィル濃度の垂直分布の解析. 植物環境工学. 18(4): 277–283. 2006.
- 8) 久枝和昇, 高山弘太郎, 仁科弘重, 東幸太, 有馬誠一. 大規模トマト生産温室における生産性向上に関する研究—トマト群落における光強度と CO_2 固定量の垂直分布の解析—. 植物環境工学. 19(1): 19–26. 2007.
- 9) Porra RJ, Thompson WA, Kriedemann PE. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochim. Biophys. Acta. 975: 384–394. 1989.
- 10) Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 313–349. 1991.
- 11) Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. J. Exp. Bot. 51: 659–668. 2000.
- 12) 高宮建一郎, 池上 勇, 太田啓之, 小野高明, 田中歩, 寺島一郎. 光合成事典. 学会出版センター, 東京. 1–430. 2003.
- 13) 桜井英博, 柴岡弘郎, 芦原 坦, 高橋陽介. 植物生理学入門 (3 訂版). 培風館, 東京. 1–335. 2001.
- 14) Campbell RJ, Mobley KN, Marini RP, Pfeiffer DG. Growing conditions alter the relationship between SPAD-501 values and apple leaf chlorophyll. HortScience. 25: 330–331. 1990.
- 15) Sandoval-Villa M, Wood CW, Guertel EA. Ammonium concentration in solution affects chlorophyll meter readings in tomato leaves. J. Plant Nutr. 22(11): 1717–1729. 1999.
- 16) Rodriguez IR, Miller GL. Using a chlorophyll meter to determine the chlorophyll concentration, nitrogen concentration, and visual quality of St. Augustinegrass. HortScience. 35: 751–754. 2000.