

明暗の非周期変動下におけるトマト実生の生育

戸井田宏美・大村好孝・古在豊樹

千葉大学園芸学部環境調節工学研究室

Growth and Development of Tomato Seedlings under Non-periodic Alternation of Light and Dark Periods

Hiromi TOIDA, Yoshitaka OMURA and Toyoki KOZAI

Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo, Chiba 271-8510, Japan

(Received September 17, 2002)

Plant growth and development affected by variations in light and dark periods generally have been studied under periodic alternation of light and dark periods (P). In other words, few studies have been conducted under non-periodic alternation of light and dark periods (N). We classified N into six types according to characteristics of light and dark periods. In the present study, NA (one of six types) was used as the experimental condition. The growth and development of tomato seedlings under two NA treatments (NA-1 and NA-2) were compared with those under a P treatment (light/dark periods: 12 h/12 h). Under NA treatments, one of 28 integers randomly generated in the range of 2 to 22 was allotted to each of light and dark periods, being resulting in each of integrated light and dark periods approximately 168 h. The results showed that fresh mass and leaf area were on the order of $NA-2 > P > NA-1$; dry mass was on the order of $P > NA-1 \geq NA-2$; and stem length was on the order of $NA-2 > NA-1 > P$. While, the number of differentiated leaves before the differentiation of the first flower truss was not significantly different for all treatments. In short, the growth of tomato seedlings under the non-periodic alternation of light and dark periods was different from that under the periodic alternation of light and dark periods, while their development was similar to each other.

Keywords: artificial light, circadian rhythm, non-periodic alternation, periodic alternation, photoperiod

2002年9月17日受付

緒 言

植物には、明暗の周期変動に反応して生育が異なる性質(明暗周期性)がある(Thomas and Vince-Prue, 1997)とされる。多くの研究では、24時間の明暗の周期変動が植物の生育をもっとも促進すると示唆されている(例えば、Ketellapper, 1965)。例えば、トマト(*Lycopersicon esculentum* Mill.)の乾物重は、12および48時間よりも24時間の明暗周期(明暗期比1:1)

下において大となる(Highkin and Hanson, 1954)。また、18~36時間の間において2もしくは3時間ごとにもうけた明暗周期(明暗期比1:1)では、24時間明暗周期下でのトマトの生長がもっとも大となる(Went, 1962)、と報告されている。トマト以外の植物においても、カワラケツメイ(*Cassia nomame*) (Sato et al., 1997)、エンドウ(*Pisum sativum* L.)、ピーナッツ(*Arachis hypogaea* L.)およびダイズ(*Glycine max* (L.) Merr.) (Tukey and Ketellapper 1963)で同様の報告がなされている。

Corresponding author: Hiromi Toida, fax: +81-47-308-8841, e-mail: m02u8308@green.h.chiba-u.ac.jp

上述のような結果が得られた理由として、植物には光照射により同化が促進される相 (Photophile phase) と抑制されるまたは促進されない相 (Scotophile phase) からなる約 24 時間の内生リズムが存在する可能性が示唆されている (Bünning, 1973)。この他にも、外的一致モデル (The external coincidence model) や内的一致モデル (The internal coincidence model) などが提唱されている (Pittendrigh, 1960; Pittendrigh and Minis, 1972)。従来のこのような研究の多くは、明暗周期が植物の生育に及ぼす影響に着目している。

近年、明期、暗期および光強度を任意に変動させることが容易な人工光源下での植物生産に関する研究の報告がなされている。人工光源を用いた明暗の制御技術の進歩により、分単位 (Goto and Takakura, 1985) およびミリ秒単位 (Hashimoto et al., 1987) などの明期および暗期が変動する明暗周期下において植物を生育させることが可能となった。そのために、人工光源を利用することによって、これまでのような明暗周期だけでなく、自然界では存在しない明暗の変動、たとえば時間とともにランダムに変化する明暗周期、が生育に及ぼす影響を調べることが可能となった。しかし、これまでに、このような明暗の非周期変動が植物の生育に及ぼす影響に着目した報告は見あたらない。

本研究では、まず、明暗の周期および非周期変動を定義した。次に、明暗の非周期変動をその特徴により 6 つのタイプに分類した。本実験では、その定義および分類にもとづき、明暗を非周期変動させた条件下での植物の生育に関する知見を得ることを目的として、明期、暗期、明暗期および暗明期が任意の値、かつ、明期における光合成有効光量子束 (以下、PPF) が一定の非周期変動下におけるトマト実生の生育を明暗の周期変動下のそれと比較した。

明暗の周期および非周期変動の定義とその分類

明暗、明期、暗期、明暗周期などの定義は文献によって異なる (Garner and Allard, 1920; Hillman, 1976 など)。そこで、本論文では、それらを以下に述べるように定義する。

波長域 300~800 nm の生理的有効放射の光量子束が $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ より大きいときを明とよび、その継続期間を明期とよぶ。一方、光量子束が $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のときを暗とよび、その継続期間を暗期とよぶ。明期とそれに続く暗期の和を明暗期とよび、他方、暗期とそれに続く明期の和を暗明期とよぶ。明期および暗期が交代する現象は明暗の変動とよび、明期から開始される変動と暗期から開始される変動がある。

明期および暗期が交代する条件下において、ある期間中でのすべての時間 t に対する生理的有効放射の光量子束 $f(t)$ の変化が (1) 式のように表され、 T が 1 つの正の定数である場合、 T を明暗周期として、明暗が周期変動 (Periodic alternation of light and dark periods) していると言う。他方、生理的有効放射の光量子束の変化が (1) 式のように表されないもしくは正の定数 T が存在しない場合、明暗が非周期変動 (Non-periodic alternation of light and dark periods) していると言う。

$$f(t) = f(t+T) \quad (1)$$

明暗の周期変動下では、明期、暗期、明暗期および暗明期が常に一定の値となる。他方、明暗の非周期変動下では、それらのうち、1 つ以上が一定でない。一定でない値の列は、数列と乱数列に分類できる。明期における生理的有効放射の光量子束が一定のとき、明期、暗期、明暗期および暗明期に任意の値をそれぞれ与えることにより、明暗の非周期変動のパターンは以下の

Table 1 Six types of non-periodic alternation classified according to constant/non-constant value of light, dark, light-dark and dark-light periods. Light, dark, light-dark and dark-light periods were defined as the factor of alternation of light and dark periods. For schematic presentation of six types, see Fig. 1.

Type	Light period	Dark period	Light-dark period	Dark-light period
A	Non-constant	Non-constant	Non-constant	Non-constant
B	Constant	Non-constant	Non-constant	Non-constant
C	Non-constant	Constant	Non-constant	Non-constant
D	Non-constant	Non-constant	Constant	Non-constant
E	Non-constant	Non-constant	Non-constant	Constant
F	Non-constant	Non-constant	Constant	Constant

材料および方法

1. 供試植物材料およびその育成方法

供試植物は、トマト (*Lycopersicon esculentum* Mill., 品種：桃太郎) とした。128 セルのトレイを 2×2 セルに切り分け、培土 (ナブラ養土 S (標準) タイプ、ヤンマー農機 (株)) を充填したのちに播種し、気温 25°C および相対湿度 80% の条件下で 6 日間育成して子葉が展開したトマト実生を植物材料とした。播種から 3 日間を連続暗期、続く 3 日間を PPF 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の連続明期とした。光源には、白色高周波蛍光灯 (FHF32EX-W, 松下電器産業 (株)) を用いた。

2. 処理条件および方法

明暗の周期変動区 (P 区) と、2 つの明暗の非周期変動区 (NA-1 および NA-2 区) において、処理開始日を 0 日目として 14 日間処理した (Fig. 2)。ここで、これらの非周期変動はタイプ A にあたる。

P 区では、12 時間の明期および 12 時間の暗期が交代し、積算明期および積算暗期はそれぞれ 168 時間とした。NA-1 および NA-2 区では、明期および暗期がランダムに交代し、処理期間中の積算明期および積算暗

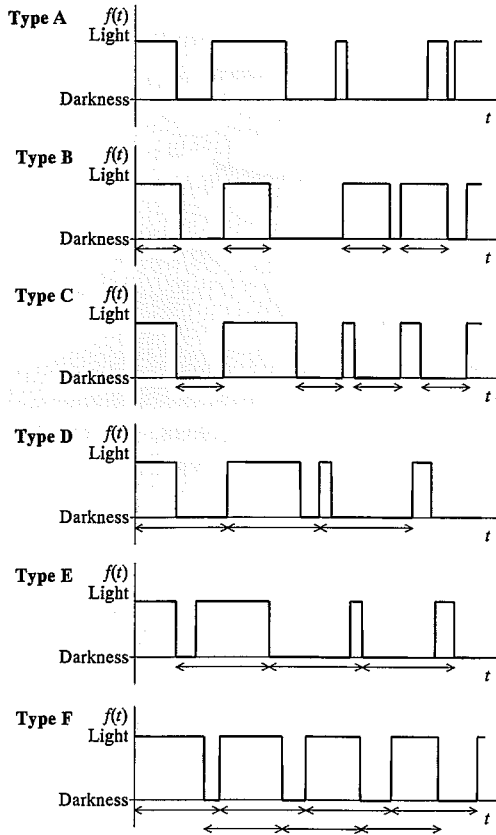


Fig. 1 Schematic presentation of six types of non-periodic alternation of light and dark periods. t : time, \longleftrightarrow : constant factor of the non-periodic alternation. For the factors (constant/non-constant value) of light and dark periods, see Table 1.

6 つのタイプに分類できる (Table 1)。明暗の非周期変動のタイプ A は明期、暗期、明暗期および暗明期が、それぞれ一定でない (Fig. 1)。B~E はそれらのうちの 1 つが一定でなく、残りは一定の値とした。F は明期および暗期がそれぞれ一定の値であり、明暗期および暗明期がそれぞれ一定でない。なお、A~E の非周期変動は無限に続く変動であり得るが、F のそれは有限の変動である。ただし、明暗の非周期変動の定義において、変動する期間を任意に決定できることから、ある期間中における F は明暗の非周期変動であるとして扱う。なお、本論文のように、非周期変動のタイプを 6 つに分類した明暗周期性、温度周期性に関する論文は見当たらない。

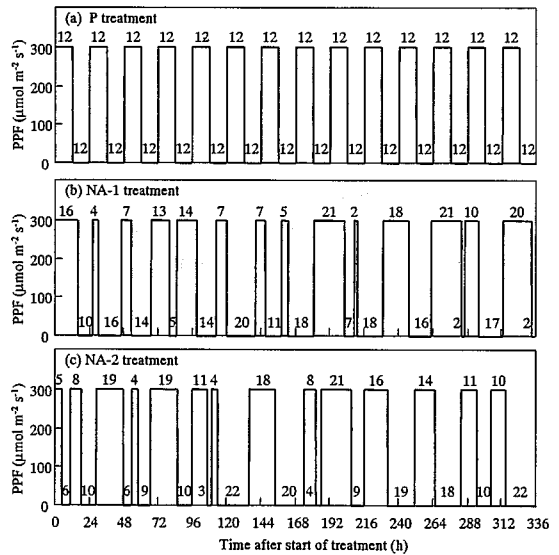


Fig. 2 Patterns of alternation of light and dark periods during 14 days of experiment in a) P, b) NA-1 and c) NA-2. The numbers above the square wave express each light period. The numbers below the square wave express each dark period. Light-dark cycling period of each treatment was repeated 14 times. Photosynthetic photon flux is abbreviated to PPF.

期がP区のそれらとほぼ等しく、かつ、明暗の交代回数も等しくなるようにした。そのために、乗積合同法 (Lehmer, 1951; (2)式) を用いてNA-1およびNA-2区の明期および暗期を決定した。ここで、(2)式中の係数 a および m は、Lewis et al. (1969) の報告により、それぞれ 16807 および 2147483647 とした。(2)式中の初項 Z_0 をNA-1区は 1000000310, NA-2区は 1000000732 とした。(2)式から求めた乱数列の11項から38項を(3)式に代入して、各項の値を2から22の整数にそれぞれ変換した。ここで、 p および q をそれぞれ2および22とした。得られた奇数および偶数項の整数を、それぞれ明期および暗期に割り当てた。

$$Z_{n+1} \equiv a \cdot Z_n \pmod{m} \quad (n \text{ は正の整数}) \quad (2)$$

$$L_{n+1} = (q-p) \cdot \frac{Z_{n+1}}{m} + p \quad (3)$$

処理期間中の明期のPPF、気温および相対湿度を、それぞれ $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 24°C および 75% としたグロースチャンバ(コイトトロン 3HN-MLA 型, 小糸工業(株)) 内でトマト実生を育成した。光源として白色高周波蛍光灯 (FHF16EX-W, 松下電器産業(株)) を用いた。光源の点灯および消灯はタイマスイッチ (H5S-A および H2F-D, オムロン(株)) を用いて行った。0, 6 および 11 日目に液肥(ハイスピリット, 住友化学(株), N, 120 mg L^{-1} ; P, 30 mg L^{-1} ; K, 160 mg L^{-1}) を, 3, 9 および 13 日目に水を, それぞれ底面から与えた。

3. 測定および算定

生体重, 乾物重および莖長は, それぞれ7および14日目に測定した。葉面積および本葉数は, それぞれ14日目に測定した。0~6 および 7~14 日目の間における

乾物重ベースの相対生長率 (以下, RGR) は, (4) 式より算定した。ここで, (4) 式中の W_1 および W_2 は, t_1 および t_2 日目の乾物重 (mg) とした。第1花房の分化前に分化した本葉数 (以下, 第1花房の着生葉位) は, 処理終了後ポットに移植したトマト実生を温室にて30~40日間 (2000年11月28日~12月28日, 2000年12月13日~2001年1月17日, 2000年12月28日~2001年1月30日) 育成した後, 測定した。ここで, 各測定におけるサンプル数は, 処理区ごとに12とした。

$$RGR = \frac{\ln(W_2) - \ln(W_1)}{t_2 - t_1} \quad (4)$$

PPF は, 光量子センサ (LI-190SB, LI-COR, Inc.) およびデジタル・マルチメータ (TR6846, (株) アドバンテクト) を用いて, 0, 7 および 14 日目に測定した。気温および相対湿度は, サーミスタおよび薄膜高分子式湿度センサ (RSH-1010, タバイエスペック(株)) を用いて, 処理期間中, 連続的に測定し, レコーダ (RS-11, タバイエスペック(株)) を用いて記録した。

実験計画法として, グロースチャンバおよび反復をブロックとした 3×3 ラテン方格法を用いた。処理区の平均値間の差は, 最小有意差法を用いて検定した。反復数は3とした。

結 果

7 および 14 日目において, 生体重は NA-2, P, NA-1 区の順に小となった (Table 2)。7 日目において, P および NA-2 区の乾物重は, NA-1 区のそれと比べて大となった。14 日目においては, P 区の乾物重が, NA-1 および NA-2 区のそれと比べて大となった。7 および 14 日目において, 莖長は NA-2, NA-1, P 区の順

Table 2 Growth of tomato seedlings under periodic (P) and non-periodic (NA-1 and NA-2) alternation of light and dark periods. For treatment codes, see Fig. 2. Means \pm standard error of 3 replications ($n=12$) are shown.

Days after start of treatments	Treatment code	Fresh mass (mg)	Dry mass (mg)	Stem length (cm)	Leaf area (cm ²)	Number of true leaves
7	P	550 \pm 15b	44 \pm 1a	5.4 \pm 0.1c	—	—
	NA-1	420 \pm 14c	29 \pm 1b	5.6 \pm 0.1b	—	—
	NA-2	590 \pm 18a	44 \pm 2a	6.0 \pm 0.1a	—	—
14	P	2510 \pm 100b	230 \pm 11a	9.2 \pm 0.1c	64.2 \pm 2.6a	4.3
	NA-1	2090 \pm 46c	207 \pm 7b	9.6 \pm 0.1b	49.4 \pm 1.0c	4.2
	NA-2	2790 \pm 72a	186 \pm 5b	12.2 \pm 0.1a	57.6 \pm 1.4b	4.4

Means in each column followed by the same letters are not significantly different at $P < 0.05$ level by LSD test.

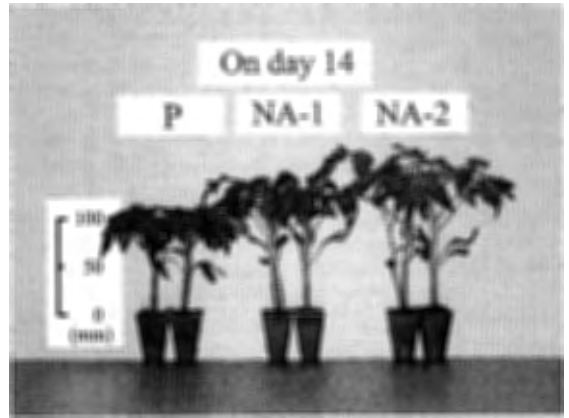
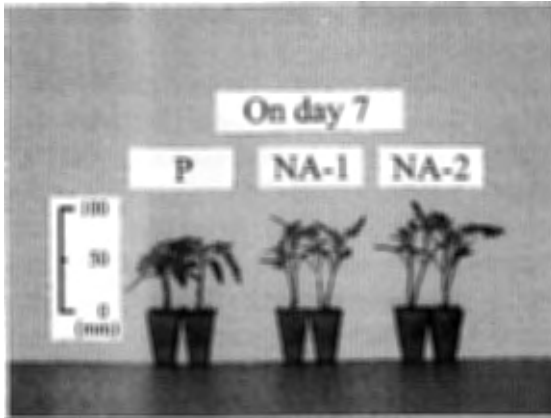


Fig. 3 Tomato seedlings on day 7 (left) and 14 (right). For treatment codes, see Fig. 2. The seedlings were grown in each cell (31 mm long×31 mm wide×44 mm high) of trays (4 cells in each tray). Four seedlings per treatment are shown in the pictures.

Table 3 Relative growth rate on dry mass basis (*RGR*) of tomato seedlings as affected by integrated times of light and dark periods during days 0-6 and days 7-14. For treatment codes, see Fig. 2.

Days after start of treatments	Treatment codes	Integrated time (h)		<i>RGR</i> (d ⁻¹)
		Light period	Dark period	
0-6	P	84	84	0.33
	NA-1	73	95	0.32
	NA-2	88	80	0.38
7-14	P	84	84	0.23
	NA-1	92	76	0.28
	NA-2	80	88	0.21

に小となった (Fig. 3)。14日目における葉面積は、P, NA-2, NA-1 区の順に小となった。0~6 日目における *RGR* は、NA-2, P, NA-1 区の順に小となった (Table 3)。他方、7~14 日目における *RGR* は、NA-1, P, NA-2 区の順に小となった。

本葉数は、処理区によらずほぼ同じであり、4 枚以上となった (Table 2)。第 1 花房の着生葉位は、P, NA-1, NA-2 区の順に、それぞれ 9.3 ± 0.1 (平均値±標準誤差), 9.1 ± 0.1 , 9.5 ± 0.1 となり、P 区と NA 区に差はなかった。ただし、NA-1 区の第 1 花房の着生葉位は、NA-2 区のそれと比べて小となった。気温および相対湿度は、明暗の変動にともない Fig. 4 のように変動した。

考 察

近年、Bünning (1973) が示唆した内生リズムの存在を支持するような報告がなされている。例えば、Hennessey and Field (1991) は 24 時間の明暗周期 (明暗期比 1:1) 下で生育させたインゲンマメを連続光照射下に移した後でも、純光合成速度が約 12 時間ごとに最大値/最小値をしめす変動をすることから、光合成には約 24.5 時間周期の自由継続リズムが存在するとした。植物において、約 24 時間周期の自由継続リズムをしめす生理反応の報告は、気孔開閉 (Hennessey et al., 1993)、蒸散 (Buchanan-Bollig, 1984)、ガス交換速度 (Rascher et al., 1998) についてなど多数ある。本実験において、24 時間の内生リズムと一致していた P 区では、それと一致しない NA 区と比べて 14 日目の乾物重および葉面積が大となったと、とらえることができる。

一方、7 日目の生体重、乾物重および茎長、14 日目の生体重および茎長が明暗の非周期変動下において大となった原因については、明暗の変動と内生リズムとの関係からは説明できない。本実験では明暗の非周期変動下における植物の生理反応は明らかでなく、それゆえ、従来行われてきた研究からのみで、本実験で示された現象を考察することは困難である。今後は、従来の明暗の周期変動下で行われてきた気孔開閉、蒸散、ガス交換速度といった植物の生理反応を、明暗の非周期変動下においても調査し、その知見に基づいて本実験の結果を考察する必要がある。

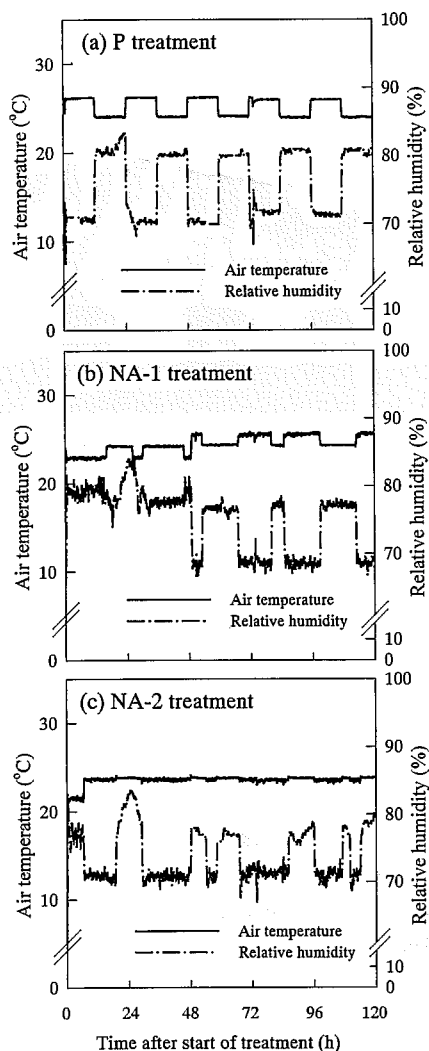


Fig. 4 Time courses of air temperature and relative humidity after start of the treatment in a) P, b) NA-1 and c) NA-2. For treatment codes, see Fig. 2. Air temperature and relative humidity were set at 24°C and 75%. The effect of small differences in temperature among the growth chambers was statistically eliminated by using a Latin square method. These values in this figure were measured in the second replication.

0~6日目までの積算明期はNA-2区>P区>NA-1区であり、7~14日目までのそれはNA-1区>P区>NA-2区であった (Table 3)。他方、0~6日目までのRGRはNA-2区>P区>NA-1区であり、7~14日目までのそれはNA-1区>P区>NA-2区であった。乾物重の増加量は、積算した純光合成量の増大に比例する

と考えられることから、積算明期の大小とRGRの大小が一致したと考えた。

トマトは量的短日性植物 (Wittwer, 1963; Hurd, 1973) であり、明期が第1花房の着生葉位に影響することが予想される。他方、14日目の本葉は、処理区によらず、全個体で4枚以上となった (Table 2)。Hurd and Cooper (1970) によれば、トマト実生は栄養生長の初期に花芽分化が開始され、3枚目の本葉が1cm以上になったときにはすでに花芽分化が始まる。本実験において、処理期間中に花芽の観察はしなかったが、本葉が4枚以上であったことから、花芽分化は開始されていたと予想される。第1花房の着生葉位は、明暗の周期および非周期変動下において同じとなったことから、明暗の周期および非周期変動下において花芽分化は同時期に開始されたと推察した。他方、NA-1区における第1花房の着生葉位は、NA-2区のそれと比べて小となった。第1花房の着生葉位は、子葉展開直後の気温や明暗といった環境要素の変動の影響を受けやすい (Calvert, 1957; Calvert, 1959)。NA-1区において、子葉展開直後にあたる0~7日目までの積算明期がNA-2区におけるそれと比べて短かった (Table 3) ことが、NA-1区の第1花房の着生葉位がNA-2区のそれと比べて小となったことの一因であると考えた。

本実験において、気温および相対湿度は明暗の変動にともないそれぞれ変動し、それらの特徴は処理に用いたグロースチャンバごとに異なった。それらの変動により、明期および暗期の水蒸気飽差も変動し、平均値はそれぞれ0.8および0.7 kPaとなった。また、植物体温なども変動したことが予想される。ただし、本実験では、ラテン方格法を用いてグロースチャンバの性能差に起因する誤差を偶然誤差として扱い、それらの影響を排除した。他方、灌水は、P、NA-1およびNA-2区において、0、3、6、9、11および13日目の明期開始直後にそれぞれ行った。そのために、P区での土壌含水率の変化は周期的であったが、NA区の場合は非周期的であったと予想される。これらの非周期変動が植物の生育に影響を及ぼす可能性もあることから、今後、明暗のみの変動が植物の生育に及ぼす影響をより明確に把握するためには、明暗以外の環境要素を一定にする必要がある。

結 論

本実験では、明期、暗期、明暗期および暗明期が任意の値、かつ、明期のPPFが一定の非周期変動下 (NA

区)におけるトマト実生の生育を, 周期変動下(P区)のそれと比較した。その結果, 14日目において, 生体重および葉面積はNA-2区>P区>NA-1区となり, 乾物重はP区>NA-1区 \geq NA-2区となった。莖長はNA-2区>NA-1区>P区となった。一方, 第1花房の着生葉位は全処理区で同じとなったことから, 花芽分化の開始時期は同じであったと推察した。植物に存在するといわれてきた内生リズムにもとづいて, 14日目の乾物重および葉面積の結果を説明することは可能であったが, その他の日の生体重, 乾物重, 莖長, 本葉数および第1花房の着生葉位の結果については不可能であった。明暗の非周期変動下での気孔開閉, 蒸散, ガス交換速度といった植物の生理反応を調べた例は見あらず, 本実験の結果の原因を考察することは困難であった。今後, そのような植物の生理反応を明らかにし, その知見に基づいて本実験の結果を検討する必要がある。本研究では, まず, 明暗の非周期変動のパターンを6タイプに分類した。本実験では, それらのうち1タイプの明暗の非周期変動, つまり, 明期, 暗期, 明暗期および暗明期が不定である明暗の非周期変動下におけるトマト実生の生育を周期変動下のそれと比較した。続報では, その他のタイプの条件下での植物の生育を比較した結果について述べる。

日本学術振興会特別研究員の大山克己氏には, 本稿作成にあたり有益な示唆をいただいた。深甚なる謝意を表する。

文 献

- Bünning, E. 1973. The physiological clock, Circadian rhythms and biological chronometry, Ed. 3. Heidelberg Science Library, New York, pp 258.
- Buchanan-Bollig, I. C. 1984. Circadian rhythms in Kalanchoe: effects on irradiance and temperature on gas exchange and carbon metabolism. *Planta* **160**: 264-271.
- Calvert, A. 1957. Effect of the early environment on development of flowering in the tomato I. Temperature. *J. Hortic. Sci.* **32**: 9-17.
- Calvert, A. 1959. Effect of the early environment on development of flowering in the tomato II. Light and temperature interactions. *J. Hortic. Sci.* **34**: 154-162.
- Garner W. W., Allard, H. A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* **18**: 553-606.
- Goto, E., Takakura, T. (後藤英司・高倉 直) 1985. Fundamental study on lettuce growth under artificial light. (abstract No. 248)(サラダ菜の人工光栽培に関する基礎的研究), *Soc. Agric. Meteorol. Jpn.*, May, Osaka, *J. Agric. Meteorol.* (abstract) pp 214-215.
- Hashimoto, Y., Nyunoya, F., Yi, Y., Nishina, H., Anzai, Y., Yamazaki, H., Nakayama, S., Ikeda, A. 1987. Characteristics in the photosynthesis of *Lectuca sativa* as affected by the pulsed light illumination. *Environ. Control in Biol.* **25**: 127-129.
- Hennessey, T. L., Field, C. B. 1991. Circadian rhythms in photosynthesis: Oscillation in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant Physiol.* **96**: 831-836.
- Hennessey, T. L., Freeden, A. L., Field, C. B. 1993. Environmental effects on circadian rhythms in photosynthesis and stomatal opening. *Planta* **189**: 369-376.
- Highkin, H. R., Hanson, J. B. 1954. Possible interaction between light-dark cycles and endogenous daily rhythms on the growth of tomato plants. *Plant Physiol.* **29**: 301-302.
- Hillman W. S. 1976. Biological rhythms and physiological timing. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **27**: 159-179.
- Hurd, R. G. 1973. Long-day effects on growth and flower initiation of tomato plants in low light. *Ann. Appl. Biol.* **73**: 221-228.
- Hurd, R. G., Cooper, A. J. 1970. The effect of early low temperature treatment on the yield of single-inflorescence tomatoes. *J. Hortic. Sci.* **45**: 19-27.
- Ketellapper, H. J. 1965. Interaction of photoperiod and cycle length in plant growth. *Physiol. Plant.* **18**: 337-345.
- Lehmer, D. H. 1951. Mathematical methods in large-scale computing units. *Annu. Comput. Lab. Harvard Univ.* **26**: 141-146.
- Lewis, P. A., Goodman, A. S., Miller, J. M. 1969. A pseudo-random number generator for the System/360. *IBM Syst. J.* **8**: 136-146.
- Pittendrigh, C. S. 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold spring harb. Symp. Quant. Biol.* **25**: 159-182.
- Pittendrigh, C. S., Minis, D. H. 1972. Circadian systems: longevity as a function of circadian resonance in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **69**: 1537-1539.
- Rascher, U., Blasius, B., Beck, F., Luttge, U. 1998. Temperature profiles for the expression of endogenous rhythmicity and arrhythmicity of CO₂ exchange in the CAM plant *Kalanchoë daigremontiana* can be shifted by slow temperature changes. *Planta* **207**: 76-82.
- Satoh, K., Takahara, Y., Yamamoto, K. 1997. The effect of light-dark cycles on growth of *Cassia nomame*. *Environ. Control in Biol.* **35**: 9-14.
- Thomas, B., Vince-Prue, D. 1997. Photoperiodism in Plants. Ed. 2. Academic Press, San Diego, pp 428.
- Tukey, H. B., Jr., Ketellapper, H. J. 1963. Length of the light-dark cycle and plant growth. *Am. J. Bot.* **50**: 110-115.
- Went, F. W. 1962. Ecological implications of the autonomous 24-hour rhythm in plants. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **98**: 866-875.
- Wittwer, S. H. 1963. Photoperiod and flowering in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* **83**: 688-694.