

토마토 엽위별 광합성 특성 분석

김성은* · 이문영 · 김영식

상명대학교 식물식품공학과

Characterization of Photosynthetic Rates by Tomato Leaf Position

Sung Eun Kim*, Moon Young Lee, and Young Shik Kim

Department of Plant and Food Sciences, Sangmyung University, Cheonan 330-720, Korea

Abstract. The photosynthetic rates according to leaf positions in tomato plants were investigated in relation to leaf age and flowering rate. In the experiment investigating the diurnal change of photosynthetic rates, three leaves below the 4th cluster was checked every hour from 2 hours before sunrise and 3 hours after sunset. It was checked twice with the replication of 3 plants. The photosynthetic rate increased sharply for 1 hour right after sunrise and remained steady until 2 hours before sunset. This trend can be applied to determine the irrigation schedule. In the experiment investigating the photosynthetic rates according to leaf positions, it three leaves below each clusters from 1st to 4th cluster were checked. Flowering rate was also investigated. The photosynthetic rates showed a decreasing tendency steadily after flowers bloomed fully, regardless of the leaf position. It seems to be because the leaves below the cluster with fully-bloom flowers lost their activities. This result suggests the flowering rate or the position of flower has deep relation with the photosynthetic rates of the concerned leaves. From the results the leaves under flowering cluster may be the good part to investigate the photosynthetic rate to evaluate the crop's activity, even the photosynthetic rates are different according to the position of clusters.

Additional key words: activity, cluster, diurnal change of photosynthetic rates, flowering rate, leaf age

서 언

Stradiot and Battistel(2003)은 생육을 관리하는 지표인 식물생육지표(plant development index)를 제안하였는데, 이는 경경을 측정하여 성장강도로 삼고, 개화위치의 측정으로 성장균형 정도(성장상)를 판단하는 방법이다. 즉, 경경이 얇으면 성장강도가 낮아서 강하게 하는 방향으로 관리를 하고, 개화위치가 성장점으로부터 멀면 영양생장이 강하므로 생식생장이 상대적으로 강해지도록 관리하는데 이러한 식물생육지표를 사용하였다. 이 방법은 실제 현장에서 많이 사용하는 방법이기도 하지만 작물마다의 편차가 커서 대표성을 나타내기 위해서는 많은 샘플을 조사해야 하는 어려움이 있어 개선이 필요하다. 식물생육지표는 대상 및 측정값이 있어야 하는데, 환경인자나 생육상태에 따라 가능한 한

크게 변화하는 것이 좋다. 생육지표로 사용 가능한 인자로는 경경, 개화위치, 절간장, 엽색, 엽면적 등이 있을 수 있다.

식물의 활력은 광합성 및 호흡 등의 대사 작용의 강약으로 나타낼 수 있으며, 길보기 광합성속도는 순광합성속도와 호흡속도를 모두 반영하고 있다. 식물의 활력을 높이려면 호흡속도가 빨라야 하며, 이를 위해서는 순광합성속도도 높아야 하므로 길보기 광합성속도를 측정함으로써 식물의 활력을 판단할 수 있다. 식물의 광합성은 잎의 연령(엽령), 엽면적 등의 형태적 요인과 영양소, 광도, 온도, 습도 및 이산화탄소 농도 등의 환경적 요인에 의해 영향을 받는다. 식물의 형태적 요인인 엽령과 엽면적은 잎의 생장이 멈추기 전까지는 상관성이 매우 크다(Jones et al., 1991). 토마토의 잎은 길이와 폭이 규칙적으로 생장을 하다가 멈추는 성장양상을 보이며 생장이 완료되면 잎의 전개가 완료된다(Herrick

*Corresponding author: sungeunkim72@gmail.com

※ Received 12 July 2012; Revised 13 December 2012; Accepted 18 December 2012. 이 연구의 일부는 농림수산식품부 농림기술개발사업의 지원으로 수행되었음. 이 연구의 일부는 농촌진흥청 연구비의 지원에 의해 이루어진 것임.

and Thomas, 2003). 토마토 잎의 전개가 완료된 시기에 광합성 속도가 가장 높고, 그 이후 점차 감소하면서 잎의 노화가 진행되고, 또한 잎의 두께가 두텁고, 엽면적이 넓을수록 광합성 속도는 증가하고, 잎의 노화속도도 느려진다고 알려져 있다(Buchanan-Wollaston et al., 2003; Worku et al., 2007).

토마토는 영양생장과 생식생장을 동시에 하는 작물이므로, 토마토의 광합성 특성을 이해하기 위해서는 엽장, 엽폭 등의 영양생장 요인과 화방의 출현, 개화, 착과 시기 등의 생식생장 요인을 함께 조사하여 광합성과의 관계를 분석하는 것이 필요하다. 특히 토마토의 개화속도는 생육속도와 동일시하는데, 개화속도를 측정함으로써 작물의 생육을 판단할 수 있고 효율적인 관리가 가능하기도 하다(Mendez-Vigo et al., 2010; Naz et al., 2012). 개화속도에 영향을 주는 요소에는 작물의 활력, 광합성량, 24시간 평균온도, 과일의 부하 정도 등이 있다(Saito et al., 2011). 작물의 현재 상태를 판단하는 생육지표로 사용 가능한 인자로는 이와 같은 다양한 환경조건을 반영하며 사용하기 용이한 것이어야 한다. 본 연구에서 생육지표의 대상으로 잎을 선정하고자 한 이유는 식물이 필요로 하는 물질을 생산하는 장소이며 환경에 따라 능동적으로 반응하기 때문이다(De Konings, 1994; Heuvelink, 2005). 줄기나 열매는 동화산물의 이동 등 관련 인자의 복잡성 및 반응의 지연 등의 이유로 선정하지 않았다.

본 연구는 많은 생장 관련 인자 중에서 잎의 광합성속도와 개화속도를 함께 측정함으로써 토마토 잎들의 엽위별 광합성 특성을 조사하고, 잎의 연령과 개화속도를 엽위별 광합성 특성과 비교 분석하여 새로운 생육지표를 발굴하고자 수행되었다.

재료 및 방법

본 연구는 2011년 9월 29일부터 2011년 12월 14일까지 상명대학교 실험온실(폭 6.5m, 길이 14.5m, 측고 4.5m, 동고 6.8m)에서 수행하였다. 실험에 사용된 토마토는 2011년 8월 20일에 경기도농업기술원에서 파종하여 39일간 육묘한 대과종 토마토 호용(사카타코리아, Korea)을 사용하였다. 파종은 50공 플러그 육묘판에 피트모스를 상토로 사용하였다. 본엽 4매 출현 전까지는 1일 1회 물로 급액하였고, 이후 Yamazaki 토마토 전용배양액을 pH 6.5, EC 0.5dS·m⁻¹로 조정하여 급액하였다. 2011년 9월 29일 본엽 7-8매, 1화방 전개 시 상명대학교 실험온실에 정식하였다. 배지로는 EC가 0.5dS·m⁻¹ 이하로 조정된 코이어 자루(W 150 × L 1,200 × H 120mm, 용량 22L)를 사용하였다. 정식 전날 배양액(pH 6.5, EC 1.0dS·m⁻¹)으로 포수한 후 정식 직전에 배양구를 뚫

고, 자루당 5개의 구멍을 내어 한 구멍에 1그루씩 정식하였다. 배양구는 자루의 한쪽 면에만 그루와 그루 사이의 정중앙에 바닥부터 L자 형태의 5cm 길이로 만들었다. 재식간격 20cm, 줄간 간격은 1.8m로 V자 유인하였다. 타이머 제어법으로 급액관리 하였으며, 1회 급액량은 그루당 90초/회(약 114-120mL)씩이었으며, 1일 급액 시간은 8시-17시(총 11회)로 하였다. 실험에 사용한 배양액은 Yamazaki 토마토 전용배양액(pH 6.5, EC 1.0dS·m⁻¹)이었으며, EC는 정식 4주차부터 생육단계별로 0.2dS·m⁻¹씩 상향조정하여 1.6dS·m⁻¹까지 높여 주었다. 배양액의 공급은 자동공급장치(Agronic 4000, Spain)를 이용하였다. 재배 시 측지는 7cm 이상에서 모두 제거했으며, 2011년 10월 24일부터 매주 2-3회 맑은 날에 착과제(토마토톤, 영일화학)를 500배 희석하여 살포하였다. 적엽은 실시하지 않았고, 적화 및 적과는 기형과 발생률이 높은 1번과 6번 이하에서 실시하여 화방당 과실이 3-4개씩 수확되도록 조절하였다. 수확은 과실이 90% 정도 착색되었을 때 수확하였다.

토마토의 일중 광합성 속도 변화양상을 조사한 실험에서는 일출 전 2시간(오전 5시 30분)부터 일몰 후 3시간(오후 8시 30분)까지 1시간마다 광합성 속도를 측정하였다. 측정 대상은 4번째 화방의 하부엽 3매씩이었고, 3개체를 반복으로 총 2회 실시하였다. 엽위별 광합성 속도 특성을 조사한 실험에서는 1화방부터 4화방까지 각 화방의 하부에 있는 본엽 3개씩을 대상으로 각 잎의 가장 끝의 소엽에서 광합성 속도를 조사하였다(Fig. 1). 화방의 하부엽을 이용한 이유는 먼저 엽장과 엽폭을 조사하여 잎의 생장 정도를 판단한 결과, 화방의 상부엽의 경우 잎의 크기가 작아서 잎을 구성하고 있는 소엽의 크기가 LI-6400을 이용하여 광합성을 측정할 수 있는 크기(2cm × 3cm)에 도달하지 않았기 때문이었

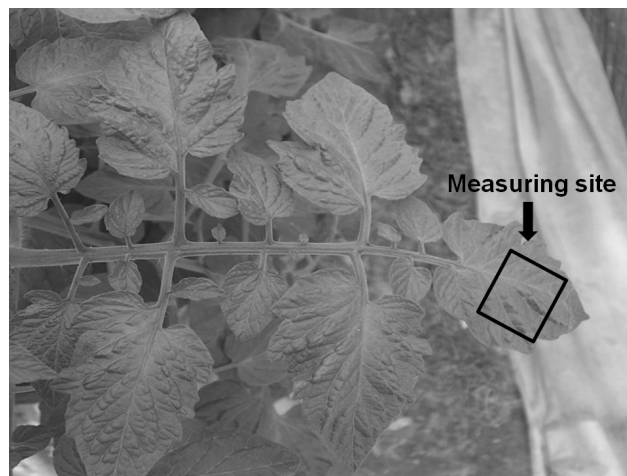


Fig. 1. Position of leaves where the rate of photosynthesis was measured.

다. 토마토의 엽위별 광합성 속도는 주 1회씩 총 7주간 조사하였으며, 반복구로는 20 개체를 두었다. LI-6400(LI-COR, USA)으로 광합성을 측정할 때 광도는 $1,000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 였으며, CO_2 농도는 400ppm였다. 광합성 특성 분석을 위해 광합성 속도와 광포화점에 도달하는데 소요되는 시간을 조사하여 분석하였고, 광합성량이 개화 속도에 영향을 주는 요인이므로 각 광합성 속도와 함께 개화속도를 조사하여 광합성 특성을 분석하는데 적용하였다. 개화위치의 측정은 광합성 속도를 측정하는 때와 같은 시간에 완전히 개화된 꽃수를 측정하여 숫자로 나타내었다. 예를 들어 화방당 5개의 꽃을 가지는 경우에는 하나의 만개한 꽃을 0.2로 계산하여 5개의 꽃이 완전히 만개한 것을 1로 표현하였으며, 개화위치가 2.2라 함은 3화방에서 한 개가 개화한 상태를 의미한다. 개화속도는 이번 주의 개화위치에서 전 주의 개화위치를 뺀 값으로 표기하였다.

결과 및 고찰

토마토의 일중 광합성 속도 변화를 2회에 걸쳐 조사한 결과, 토마토의 광합성 속도는 일출 후 1시간 동안 급격히 증가한 후, 일몰 2시간 전까지 일정하게 유지되는 양상을 보였다(Fig. 2). 일몰 2시간 전부터 일몰 때까지 감소하여 일몰 후에는 호흡만 하는 것으로 나타났다(Fig. 2). 이러한 토마토의 일중 광합성 속도 변화는 급액마감시간을 일몰 2시간 전으로 하는 것이 생육과 수확량에 가장 좋았다는 결과(Kim et al., 2012; Sim et al., 2009)를 잘 설명하고 있다. 따라서 토마토를 재배할 때, 급액의 시작과 마감시간을 결정하는데 이 자료를 적용할 수 있을 것으로 사료된다.

엽위별 광합성 속도 특성을 조사한 실험에서 개화 속도는 실험초기의 2주 동안에는 0.6 이하였으며 그 이후에는 0.7 정도로 나타났다(Table 1). 대과 토마토의 경우 개화속도는 일주일에 0.7 정도인 것이 생육균형에 적당한 것으로 알려져 있는데(Saito et al., 2011), 본 실험에서는 초기에 영양생장이 다소 강한 것으로 측정되었으나, 그 후부터는 평균적인 개화속도를 나타내어 생식생장과 영양생장이 균형을 이루고 있는 것으로 판단되었다. 토마토의 잎은 길이와 폭이 규칙적으로 생장을 하다가 멈추는 성장양상을 보이는데

(Herrick and Thomas, 2003), 생장의 완료 즉 잎의 전개가 완료된 후에는 노화의 단계로 들어가게 된다(Albacete et al., 2009). 광합성을 측정하기 적당한 잎의 연령에 대하여 Santa-Cruz et al.(2002)와 van Oosten and Besford(1995)는 완전히 전개한 잎을 사용하는 것이 적절하다고 하였는데, 본 실험에서도 3주 동안 잎의 길이와 폭을 조사하여 실험에 사용되는 잎이 광합성을 측정하기에 적당한가에 대해 알아보고자 하였다(Table 2). 2011년 11월 4일에는 2화방 하부엽이 완전히 성장한 것으로 조사되었고, 일주일 후인 11월 11일에는 2화방 상부 첫 번째 잎의 생장이 완료되었고, 11월 17일에는 3화방 하부엽까지 완전히 전개한 것으로 조사되었다. 엽장과 엽폭에 대한 결과는 두 보고서(Santa-Cruz et al., 2002; van Oosten and Besford, 1995)에서 완전히 전개한 잎으로 규정하는 시기와 매우 유사하였다. 또한 한 화방에서 개화가 시작되는 시기부터 만개하는 시기까지 약 일주일 정도 소요되고, 화방 하부엽의 생장이 완료되는 시간도 일주일 정도 소요되어 화방이 만개하면 그 하부엽들의 전개가 완료되는 것으로 조사되었다(Tables 1 and 2). 예를 들어 11월 17일 개화위치는 2.5이며 개화 속도는 0.6였는데(Table 1), 11월 17일 10-12엽의 크기는 전개가 끝난 42-41cm였다(Table 2). 이와 같은 결과에서 생식생장을 대표하는 개화속도와 영양생장을 의미하는 잎의 전개가 적절한 시간으로 균형을 이루면 성장상이 적절히 균형을 이룬 것으로 판단할

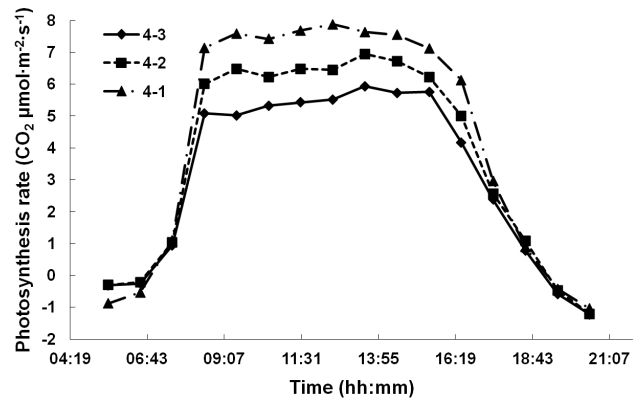


Fig. 2. Diurnal changes in the rate of photosynthesis of 4-1, 4-2 and 4-3 leaves in the second trial of the first experiment. Measuring date was December 5, 2011. Light intensity, $1,000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

Table 1. Flowering rates and dates of first harvest.

Date (mm/dd)	10/24	11/4	11/11	11/17	11/24	12/1	12/8
Position of uppermost flower	0.9	1.3	1.9	2.5	3.2	4.0	4.6
Flowering rate ²	-	0.4	0.6	0.6	0.7	0.8	0.6
Date starting harvesting	12/26	1/5	1/10	1/13	1/17	1/26	1/31

²Flowering rate is calculated as the difference of the positions of the uppermost flowers. Each value is the mean of 20 plants.

Table 2. Leaf length and width for 3 weeks from the beginning of the experiment (unit: cm).

leaf position	Leaf number	flower cluster	leaf length			leaf width		
			11/4	11/11	11/17	11/4	11/11	11/17
4	1-3		38	38	38	28	31	31
5	1-2		41	41	41	34	36	36
6	1-1		41	41	41	39	28	38
7	2-3	1	43	43	43	38	36	37
8	2-2		43	43	43	35	37	37
9	2-1		40	41	42	35	37	37
10	3-3	2	38	41	42	31	31	34
11	3-2		39	41	42	33	35	36
12	3-1		33	39	41	25	29	32
13	4-3	3	32	37	40	23	26	29
14	4-2		30	32	36	19	21	25
15	4-1		27	32	37	19	20	22
16	5-3	4	23	27	32	17	20	24

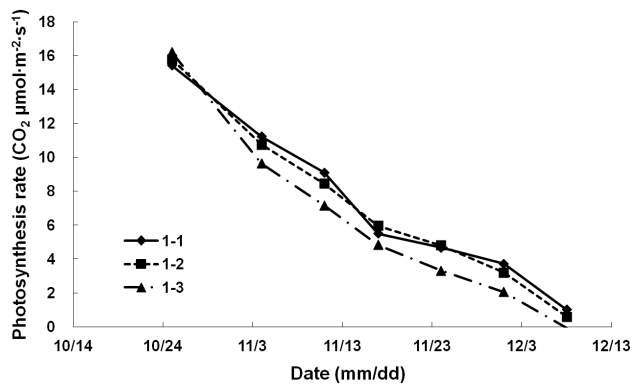


Fig. 3. Changes in the photosynthetic rates of the leaves below the 1st cluster. In the legend, 1-1 shows the leaf right below the 1st cluster. Light intensity, 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

수 있을 것으로 사료된다.

정식 25일 후부터 존재하는 모든 화방에 대해서 각 화방의 하부 3개의 잎을 대상으로 광합성 속도를 측정하였고, 총 7주간 조사하였다(Figs. 3, 4, 5, and 6). 1화방 하부엽 3개의 광합성 속도는 처음 측정된 2011년 10월 24일에 $16\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 을 정점으로 시일이 경과하면서 계속 감소하는 양상을 보였다. 이렇게 계속해서 감소하는 경향은 측정이 시작된 시기가 1화방이 만개하는 시기부터였기 때문에 사료된다(Table 1 and Fig. 3).

2, 3, 4화방의 각각 3개씩의 하부엽의 광합성 속도변화는 측정 초기의 2-3주간에 비슷한 광합성 속도를 유지한 후, 점차 감소하는 양상을 나타내었다(Figs. 4, 5, and 6). 측정 초기 2-3주 동안은 2, 3, 4화방의 꽃이 개화하여 만개하는 기간과 거의 동일한 시기로 개화속도와 광합성 속도와의 관계성

이 있는 것으로 판단되었다(Figs. 4, 5, 6, and Table 1). 1화방 하부엽과 2, 3, 4화방 하부엽의 광합성 속도 변화는 측정 초기 2-3주간 약간 다른 양상을 보였는데(Figs. 3, 4, 5, and 6), 이는 2, 3, 4화방 하부엽의 광합성 속도 측정시기가 1화방 하부엽보다 빠른 개화초기부터 수행된 차이 때문으로 사료된다. 즉, 1화방 하부엽의 광합성 조사시기는 잎의 생육이 절정을 지나 노화가 시작되는 시기부터 시작되었기 때문에 사료된다. 조사한 모든 화방 하부엽에서 개화가 완료된 이후에 광합성 속도가 점차 감소하는 양상을 확인하였는데, 이는 만개 이후에는 해당 화방 이하의 잎의 활력이 감소하고 생육단계가 노화단계로 이동하기 때문에 사료된다. 이와 같은 결과는 성장상에서 토마토 잎의 노화가 진행되는 42일 동안 광합성 속도와 호흡량의 변화를 조사한 실험에서 광합성 속도는 점차 감소하였다는 Frantz(2005)의 실험결과와 같다.

1화방의 경우 3개의 잎 모두 광합성을 할 수 있는 기간은 만개 후 6주 정도인 것으로 나타났다. 다른 화방의 경우에는 결보기 광합성 속도가 없는 시기까지 측정하지는 않았으나 1화방 잎의 광합성 속도와 비교해 볼 때 모든 화방이 개화 후 약 6주가 지나면 광합성을 거의 하지 못하므로 이 시기가 적엽하기 적합한 시점인 것으로 판단된다. 실제로 한 화방의 수확이 종료되는 시점에서 적엽을 하는 경우가 많은데(Table 1), 이 시기의 잎들은 과실의 성숙에 역할을 하지 못하기 때문이다.

광합성 속도는 잎마다 다르게 나타났으며, 일정 시점에서는 완전 전개된 잎 중에서는 어린 잎일수록 광합성 속도가 높게 나타났다(Fig. 7). 이러한 차이가 나타나는 이유는 생

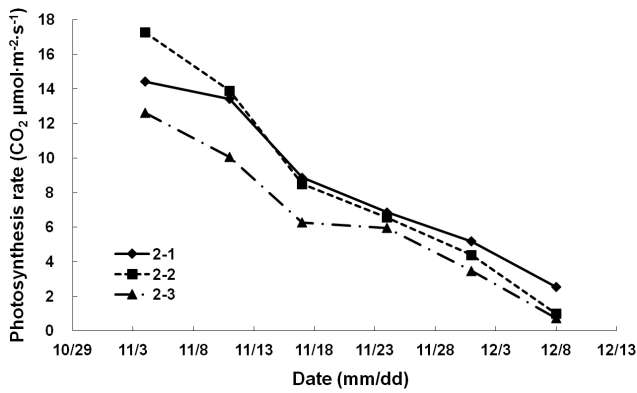


Fig. 4. Changes in the photosynthetic rates of the leaves below the 2nd cluster. In the legend, 2-1 shows the leaf right below the cluster. Light intensity, $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

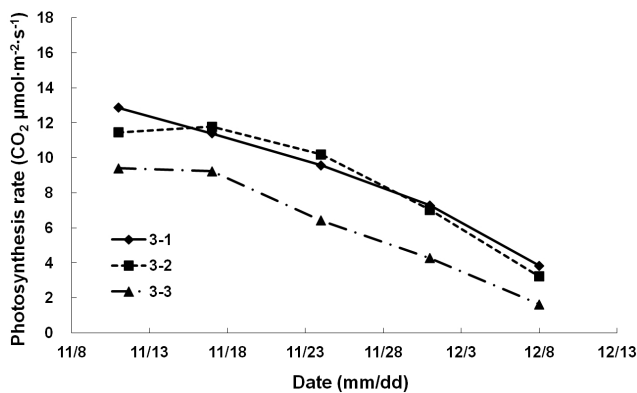


Fig. 5. Changes in the photosynthetic rates of the leaves below the 3rd cluster. In the legend, 3-1 shows the leaf right below the cluster. Light intensity, $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

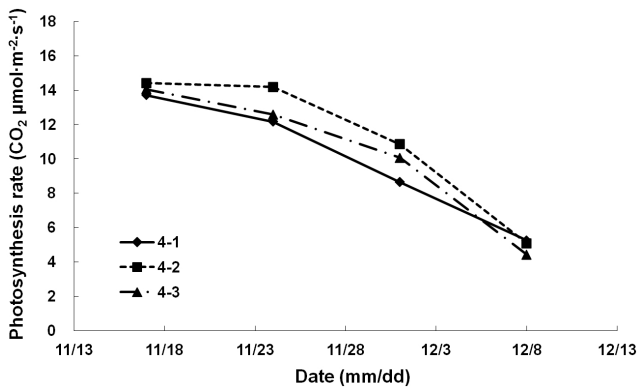


Fig. 6. Changes in the photosynthetic rates of the leaves below the 4th cluster. In the legend, 4-1 shows the leaf right below the cluster. Light intensity, $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

육단계와 활력의 차이가 광합성 속도에 반영되었기 때문에 설명할 수 있다(Blom et al., 2009; Matsuda et al., 2011; Naz et al., 2012; Sidaway-Lee et al., 2010).

광포화점에 도달하는 시간은 측정된 잎들 모두에서 시일

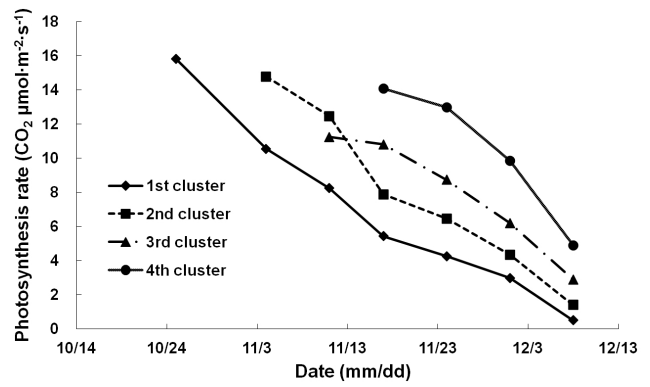


Fig. 7. Changes in photosynthetic rates of each clusters. Each value is the mean of three leaves. Light intensity, $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

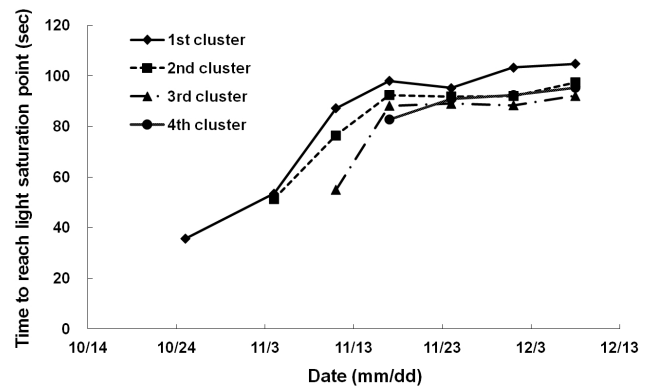


Fig. 8. Time to reach to the light saturation point. In the legend, 1st cluster shows the average from 3 leaves below 1st cluster. Light intensity, $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; CO_2 concentration, 400 ppm.

이 경과함에 따라 점차 느려져서 최대 100초 정도가 소요되는 것으로 조사되었다(Fig. 8). 광포화점에 도달하는 시간이 오래 소요된다는 것은 광합성 속도로 나타낸 작물의 활력이 감소한다는 것으로, 작물이 노화되어 가는 것으로 이해할 수 있다.

이상의 결과, 각 화방의 개화시기부터 만개시기까지는 화방 하부엽의 광합성 속도가 최고치를 나타내다가 그 후부터는 점차 감소하는 양상이 공통적으로 나타났으므로 토마토의 개화속도와 광합성 속도는 서로 밀접한 관련이 있음을 알 수 있었다. 생육단계(엽령)의 차이에 의해 각 화방별 광합성 속도는 차이가 있으나, 광합성 속도로 작물의 활력을 판단하려 할 때는 개화하고 있는 화방의 하부엽을 조사하는 것이 매우 효과적일 것으로 사료된다. 이미 착과된 화방의 하부엽은 노화의 단계로 접어들었기 때문에 현재의 작물의 활력을 측정하기에 적합하지 않으며, 반대로 개화화방 위의 잎은 소엽의 크기가 작아서 측정하기 곤란한 측면이 있었다. 동일한 화방에서는 잎에 따라 큰 차이를 나타내지는 않았다.

추후에 성장강도와 성장상과 대표엽을 이용한 광합성 속도와
와의 관계에 대한 보다 심층적인 연구가 필요할 것으로 사
료된다.

초 록

토마토 잎들의 엽위별 광합성 특성을 조사하고, 잎의 연
령과 개화속도를 엽위별 광합성 특성과 비교분석하였다. 일
중 광합성 속도 특성실험에서는 일출 전 2시간부터 일몰 후
3시간까지 1시간마다 4번째 화방의 하부엽 3매의 광합성 속
도를 측정하였다. 3개체를 반복으로 총 2회 조사하였다. 토
마토의 일중 광합성 속도는 일출 후 1시간 동안 급격히 증가
한 후, 일몰 2시간 전까지 일정하게 유지되는 양상을 보여
급액의 시작과 마감시각을 결정하는데 적용할 수 있을 것으
로 사료된다. 엽위별 광합성 속도 특성실험에서는 1화방부
터 4화방까지 각 화방의 하부에 있는 본엽 3개씩을 대상으
로 광합성 속도를 조사하였다. 또한 광합성 특성을 분석하
는데 적용하기 위해 개화속도를 조사하였다. 광합성속도는
엽위에 관계없이 꽃이 만개하는 시기를 정점으로 지속적으
로 감소하는 경향을 보였다. 이는 만개 이후에는 해당 화방
이하의 잎의 활력이 감소하고 생육단계가 노화단계로 이동
하기 때문으로 사료된다. 따라서 토마토의 개화속도와 광합
성 속도는 서로 밀접한 관련이 있는 것으로 나타났다. 연구
결과, 생육단계(엽령)의 차이에 의해 각 화방별 광합성 속도
는 차이가 있으나, 광합성 속도로 작물의 활력을 판단하려
할 때는 개화하고 있는 화방의 하부엽을 조사하는 것이 매
우 효과적일 것으로 판단된다.

추가 주요어 : 활력, 화방, 일중 광합성 속도, 개화속도, 엽령

인용문헌

- Abreu, P.E.P., C. Gary, and J.F. Meneses. 2001. Predicting tomato fruit setting in a cold mediterranean greenhouse. *Acta Hort.* 566:57-65.
- Albacete, A., C. Martinez-Andujar, M.E. Ghanem, M.J. Jsins, J. Cuartero, S. Lutts, I.C. Dodd, and F. Perez-Alfocea. 2009. Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence, and increased leaf area and crop productivity in salinized tomato. *Plant Cell Environ.* 32:928-938.
- Bänziger, M. and H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Sci.* 37:1110-1117.
- Blom, T.J. and Y. Zheng. 2009. The response of plant growth and leaf gas exchange to the speed of lamp movement in a greenhouse. *Scientia Hort.* 119:188-192.
- Buchanan-Wollaston, V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 48:181-199.
- de Graaf, R. 2004. Tomato yield in a closed greenhouse and comparison with simulated yields in closed and conventional greenhouses. *Acta Hort.* 691:549-552.
- De Koning, A.N.M. 1994. Development and dry matter distribution in glasshouse tomato: A quantitative approach. PhD. Diss., Wageningen Univ., Wageningen, Netherlands.
- Echarte, L., S. Rothstein, and M. Tollenaar. 2008. The response of leaf photosynthesis and dry matter accumulation to nitrogen supply in an older and a newer maize hybrid. *Crop Sci.* 48:656-665.
- Erley, G.S., T.F. Ambebe, M. Worku, M. Bänziger, and W.J. Horst. 2010. Photosynthesis and leaf-nitrogen dynamics during leaf senescence of tropical maize cultivars in hydroponics in relation to N efficiency in the field. *Plant Soil* 330:313-328.
- Frantz, J.M. 2005. Acclimation of plant populations to shade: Photosynthesis, respiration, and carbon use efficiency. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:918-927.
- Herrick, J.D. and R.B. Thomas. 2003. Leaf senescence and late-season net photosynthesis of sun and shade leaves of overstory sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) grown in elevated and ambient carbon dioxide concentrations. *Tree Physiol.* 23:109-118.
- Heuvelink, E. 1989. Influence of day and night temperature on the growth of young tomato plants. *Scientia Hort.* 38:11-22.
- Heuvelink, E. 2005. Tomatoes. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Jones, J.W., E. Dayan, P. Jones, I. Seginer, L.H. Allen, and I. Zipori. 1989. On-line computer control system for greenhouses under high radiation and temperature zones. Final report, BARD project US-871-74. Agric. Eng. Dep., Univ. of Florida, Gainesville.
- Jones, J.W., E. Dayan, L.H. Allen, H. Van Keulen, and H. Challa. 1991. A dynamic tomato growth and yield model (TOMGRO). *Amer. Soc. Agricultural Biol. Eng.* 34:663-672.
- Jones, P., J.W. Jones, L.H. Allen, and J.W. Mishoe, Jr. 1984. Dynamic computer control of closed environmental plant growth chambers: Design and Verification. *Amer. Soc. Agricultural Biol. Eng.* 27:879-888.
- Johannes, S., B.L. McNeal, J.W. Jones, K.J. Boote, C.D. Stanley, and T.A. Obreza. 2000. Growth and canopy characteristics of field-grown tomato. *Agron. J.* 92:152-159.
- Kim, S.E., S.Y. Sim, M.H. Lee, and Y.S. Kim. 2012. Appropriate daily last irrigation time in coir bag culture for tomato. *J. Bio-Env. Con.* 21:1-8.
- Lafitte, H.R. and G.O. Edmeades. 1994a. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize I. Selection criteria. *Field Crops Res.* 39:1-14.
- Lafitte, H.R. and G.O. Edmeades. 1994b. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize III. Variation in yield across environments. *Field Crops Res.* 39:27-38.
- Lorenz, H.P. and H.J. Wiebe. 1980. Effect of temperature on photosynthesis of lettuce adapted to different light and temperature conditions. *Scientia Hort.* 13:115-123.
- Magalhaes, J. R. and F.E. Wilcox. 1983. Tomato growth and mineral composition as influenced by nitrogen form and light

- intensity. *J. Plant Nutr.* 6:847-862.
- Nie, G.Y., S.P. Long, R.L. Garcia, B.A. Kimball, R.L. LaMorte, P.J. Pinter, Jr., G.W. Wall, and A.N. Webber. 1995. Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. *Plant Cell Environ.* 18:855-864.
- Matsuda, R., A. Nakano, D.H. Ahn, K. Suzuki, K.I. Yasuba, and M. Takaichi. 2011. Growth characteristic and sink strength of fruit at different CO₂ concentrations in a Japanese and a Dutch tomato cultivar. *Scientia Hort.* 127:528-534.
- McNeal, B.L., J.M.S. Scholberg, J.W. Jones, C.D. Stanley, A.A. Csizinszky, and T.A. Obreza. 1995. Application of a greenhouse tomato growth model (TOMGRO) to field-grown tomato. *Soil Crop Sci. Soc. Fla. Proc.* 54:86-93.
- Mendez-Vigo, B., M. Teresa de Andres, M. Ramiro, J.M. Martinez-Zapater, and C. Alonso-Blanco. 2010. Temporal analysis of natural variation for the rate of leaf production and its relationship with flowering initiation in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.* 61:1611-1623.
- Naz, R.M.M., S. Muhannad, A. Hamid, and F. Bibil. 2012. Effect of boron on the flowering and fruiting of tomato. *Sarhad J. Agric.* 28:37-40.
- Pearson, M. and G. Brooks. 1995. The influence of elevated CO₂ on growth and age-related changes in leaf gas exchange. *J. Exp. Bot.* 46:1651-1659.
- Rural Development Administration (RDA). 2010. Regulation on crop growth survey. RDA, Suwon, Korea.
- Saito, T., T. Ariizumi, Y. Okabe, E. Asamizu, K. Hiwasa-Tanase, N. Fukuda, T. Mizoguchi, Y. Yamazaki, K. Aoki, and H. Ezura. 2011. TOMATOMA: A novel tomato mutant database distributing micro-tom mutant collections. *Plant Cell Physiol.* 52:283-296.
- Santa-Cruz, A., M.M. Martinez-Rodriguez, F. Perez-Alfocea, R. Romero-Aranda, and M.C. Bolarin. 2002. The rootstock effect on the tomato salinity response depends on the shoot genotype. *Plant Sci.* 162:825-831.
- Sattelmacher, B. and H. Marschner. 1978. Nitrogen nutrition and cytokinin activity in *Solanum tuberosum*. *Plant Physiol.* 42:185-189.
- Sidaway-Lee, K., E.M. Josse, A. Brown, Y. Gan, K.J. Halliday, I.A. Graham, and S. Penfield. 2010. SPATULA links daytime temperature and plant growth rate. *Current Biol.* 20:1493-1497.
- Sim, S.Y. and Y.S. Kim. 2009. Improvement of water and fertilizer use efficiency by daily last irrigation time for tomato perlite bag culture. *J. Bio-Env. Con.* 18:408-412.
- Stradiot, P. and P. Battistel. 2003. Improved plant management with localised crop heating and advice on distance in the Mediterranean climate. *Acta Hort.* 614:461-467.
- Takakura, T. and K.A. Jordan. 1971. Dynamic simulation of plant growth and environment in the greenhouse. *Amer. Soc. Agricultural Eng.* 14:964-971.
- van Oosten, J.J. and R.T. Besford. 1995. Some relationships between the gas exchange, biochemistry and molecular biology of photosynthesis during leaf development of tomato plants after transfer to different carbon dioxide concentrations. *Plant Cell Environ.* 18:1253-1266.
- Wagner, B.M. and E. Beck. 1993. Cytokinins in the perennial herb *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status. *Planta* 190:511-518.
- Ward, D.A. and J.A. Bunce. 1986. Novel evidence for a lack of water vapour saturation within the intercellular airspace of turgid leaves of mesophytic species. *J. Experimental Bot.* 37:504-516.
- Worku, M. 2005. Genetic and crop-physiological basis of nitrogen efficiency in tropical maize: Field studies. Diss., Univ. of Hannover, Hannover, Germany.
- Worku, M., M. Bänziger, A. Schulte, G. Erley, D. Friesen, A.O. Diallo, and W.J. Horst. 2007. Nitrogen uptake and utilization in contrasting nitrogen efficient tropical maize hybrids. *Crop Sci.* 47:519-528.