

엽노화 정도가 다른 벼 품종의 등숙기 광합성 특성

박재홍 · 이변우[†]

서울대학교 농업생명과학대학 농학과

Photosynthetic Characteristics of Rice Cultivars with Depending on Leaf Senescence during Grain Filling

Jae-Hong Park and Byun-Woo Lee[†]

School of Plant Science, College of Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea

ABSTRACT : This study was conducted to investigate the varietal differences in leaf senescence and the relationship between leaf senescence and photosynthesis during ripening stage of rice. During grain filling period, leaf senescence was evaluated by SPAD readings (an indirect indicator of chlorophyll content) for 3 rice varieties (SNU-SG1, Hwaseongbyeo, Nampungbyeo). SPAD value of flag leaf and 2nd leaf of SNU-SG1 were much higher than the other varieties and the leaves of SNU-SG1 also showed a tendency of delayed senescence as compared to the other varieties. Photosynthesis at light saturation (Pmax) of flag, 2nd and 3rd leaf in SNU-SG1 during grain filling period were much higher than Hwaseongbyeo and Nampungbyeo. The Pmax of the flag leaf in SNU-SG1 was especially higher over 20% than the other varieties. It was due to its higher mesophyll conductance and stomatal conductance as compared to the other varieties. Pmax, stomatal conductance and mesophyll conductance had positive correlation with SPAD value and nitrogen concentration of leaves. In conclusion, the stay green characteristics of SNU-SG1 would contribute to increasing the grain yield through the improved photosynthesis during grain filling.

Keywords : leaf senescence, photosynthesis, SPAD-value, grain filling, rice, yield

지금까지 육성된 다수성 품종들의 수확지수가 이미 0.5~0.55 정도로(Peng *et al.*, 2000) 한계수확지수 0.6에 육박하고 있어서 수확지수 향상에 의한 수량성 증대는 기대하기 어렵다(Ying *et al.*, 1999; Murchie *et al.*, 1999). 따라서 벼 품종의 잠재수량성 증대를 위해서는 벼 재배기간 중의 총 건물생산량, 즉 벼 균락의 순광합성 증대에서 찾아야 한다(Cassman, 1994; Ying *et al.*, 1999; Peng *et al.*, 2000). 옥수수(Tollenaar & Daynarl, 1978; Gentinetta *et al.*, 1986; Ambler *et al.*,

1987), 사탕수수(Evangelista & Tangonan, 1990; Zartman & Wayedwodzic, 1979), 수수(Duncan *et al.*, 1981) 등에서 녹색지속성이 종실수량 형성에 기여하는 것으로 보고되고 있으나 벼에서는 등숙기 녹색지속성 특성을 품종 육성에 이용한 예가 없으며 기존에 육성된 품종들의 실내 또는 포장조건에서 노화정도의 차이를 비교한 연구가 일부 있을 뿐이며(Park, 1991; Kim & Akita, 1990; Wada & Wada, 1991), Cha (1999)가 화청벼 MINU 돌연변이체에서 녹색지속성 계통을 육성하였으나 비기능성 녹색지속성(cosmetic stay-green)인 것으로 밝혀졌다. Thomas & Smart(1993)는 녹색지속성을 녹색도와 광합성 기능이 저하되는 시기에 따라 4가지로 구분하였다. 노화의 기작이 시작된 이후 엽록소와 광합성 저하가 유사한 경향을 보이는 것이 일반적이다. 노화의 기작이 일반적인 경우보다 늦게 시작되는 경우(Type A), 노화가 시작되는 시기는 일반적인 경우와 비슷하지만 엽록소와 광합성의 감소가 일반적인 경우보다 더딘 경우(Type B), 비록 노화되는 시기는 일반적인 경우와 유사하지만 엽록소와 광합성의 감소가 서로 다른 경향성을 보여서 광합성은 일반적인 경우와 마찬가지로 유형을 보이며 감소하는 반면 엽록소의 감소는 광합성의 감소보다 더딘 경우(Type C), 마지막으로 식물체가 급격한 변화를 받게 되어 광합성 능력을 상실하게 되지만 엽록소는 그대로 유지하는 경우(Type D)로 나눌 수 있다. Type A와 Type B는 기능녹색지속성으로 노화의 진행이 일반적인 경우보다 지연되고 광합성의 감소가 지연되어 작물의 수량이 증가될 것으로 예상된다. 그러나 Type C와 Type D는 생육후기까지 엽록소가 유지되어 육안상으론 푸르게 보이지만 광합성의 기능을 상실한 상태이다. 한편 지금까지 연구에 의하면 벼의 등숙기 노화는 벼의 sink 용량(단위면적당 영화수)에 비례하는 것으로 알려져 있는데(Wada & Wada, 1991), 등숙기 건물생산성 증대와 수량성 향상을 위해서는 sink 용량이 크고 동시에 노화가 지연되는 특성을 가진 유전자원의 탐색과 그 특성을 밝혀 품종 육성에 활용할 필요가 있다.

따라서 본 연구는 등숙기 엽노화의 정도가 다른 중생종 자

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-290-2303 (E-mail) leebw@snu.ac.kr

<Received February 25, 2003>

포니카 품종인 화성벼와 통일계의 남풍벼 및 중국 수집종으로 녹색지속성을 나타내는 SNU-SG1을 이용하여 등숙기간 중 엽색도, 엽질소농도, 광합성 및 광합성 관련인자의 변화와 이들간의 관계를 검토하여 품종의 노화특성을 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

본 실험은 2001년 서울대학교 농업생명과학대학 부속농장에서 수행하였으며, 공시재료는 등숙기 앞의 엽록도가 크고 노화가 늦은 수집종인 SNU-SG1과 SNU-SG1과 출수기가 비슷한 증생종 품종인 Japonica의 화성벼와 통일계의 남풍벼이며, 이들의 수당 영화수는 각각 130, 110, 100개 정도이다. 기계이앙상자에 2001년 4월 24일 최야한 종자를 파종하여 출아, 녹화시킨 후 비닐보온터널식 질충분자리에서 육묘하였다. 이앙은 5월 19일에 손이앙으로 25×15 cm의 재식밀도로 1주 3본씩 이앙하였다. 질소시비는 성분량으로 13 kg/10a를 기비로 85%를 사용하였고 나머지 15%는 수비(7월 16일)로 사용하였으며 인산(P₂O₅)은 성분량으로 4.7 kg/10a를 가리(K₂O)는 성분량으로 5.7 kg/10a를 전량 기비로 사용하였다.

출수기에 표식을 한 5개체에 대해 출수기로부터 5일간격으로 50일까지 총 9차례에 걸쳐 지엽을 비롯한 상위 2, 3엽의 엽록도(SPAD 값)를 엽록소계(SPAD-502, Minolta Inc.)를 이용하여 측정하였다. 엽록도를 측정한 엽부위에 대해 포화광 광합성속도를 휴대용 광합성 측정기(LI-6400, Li-Cor Inc.)를 이용하여 측정하였다. 측정시 leaf chamber내의 CO₂농도는 350 ppmv, 온도는 25°C, 상대습도는 60%, PAR은 1500 μmol m⁻²s⁻¹로 조절 하였다. 기공전도도(stomatal conductance, C_s)는 LI-6400을 통해 얻어진 전체 전도도(total conductance, C_t)와 엽면경계층 전도도(boundary layer conductance, C_b)값에 의해 ①식으로부터 구하였다(LI-6400 manual, Li-Cor Inc.). k는 stomatal ratio로 잎의 양면에 기공을 가진 벼의 경우 0.5의 값을 갖는다.

$$C_s = \frac{1}{\frac{1}{C_t} - \frac{k}{C_b}} \quad [\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}] \quad \text{①}$$

엽육전도도(mesophyll conductance, C_m; mol CO₂ m⁻²s⁻¹)는 LI-6400으로 측정된 순광합성(F_n)과 세포간극의 CO₂농도(C_i; ppmv), 식 ③에 의해 계산한 CO₂ 보상점(Γ; ppmv)으로부터 식 ②에 의하여 계산하였다. T는 광합성 측정시 측정된 엽온(°C)이고, Q₁₀은 2로 하였다(Goudriaan & van Laar, 1994).

$$F_n = (C_i - \Gamma) \cdot C_m \quad [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}] \quad \text{②}$$

$$\Gamma = 40 \cdot Q_{10}^{(T-20)/10} \quad [\text{ppmv}] \quad \text{③}$$

3품종의 출수기에 출수한 가지에 따로 표찰을 붙여 출수후

5일간격으로 표찰을 단 가지 중 5개의 가지를 채취하여 각 부위별로 분리하여 엽의 면적을 측정하고 72°C에서 48시간 건조한 후 건물중을 칭량한 후 마쇄기로 분쇄하여 전질소분석에 이용하였다. 전질소는 micro-kjeldahl법(Kjeltec auto 1038, Tecator Inc.)에 의해 분석하였다.

결 과

등숙기간 중 광합성과 잎의 노화

출수기 이후 포화광 광합성속도(P_{max})는 감소하지만 품종에 따라 그 감소하는 경향이 달랐다. Fig. 1은 출수기 이후

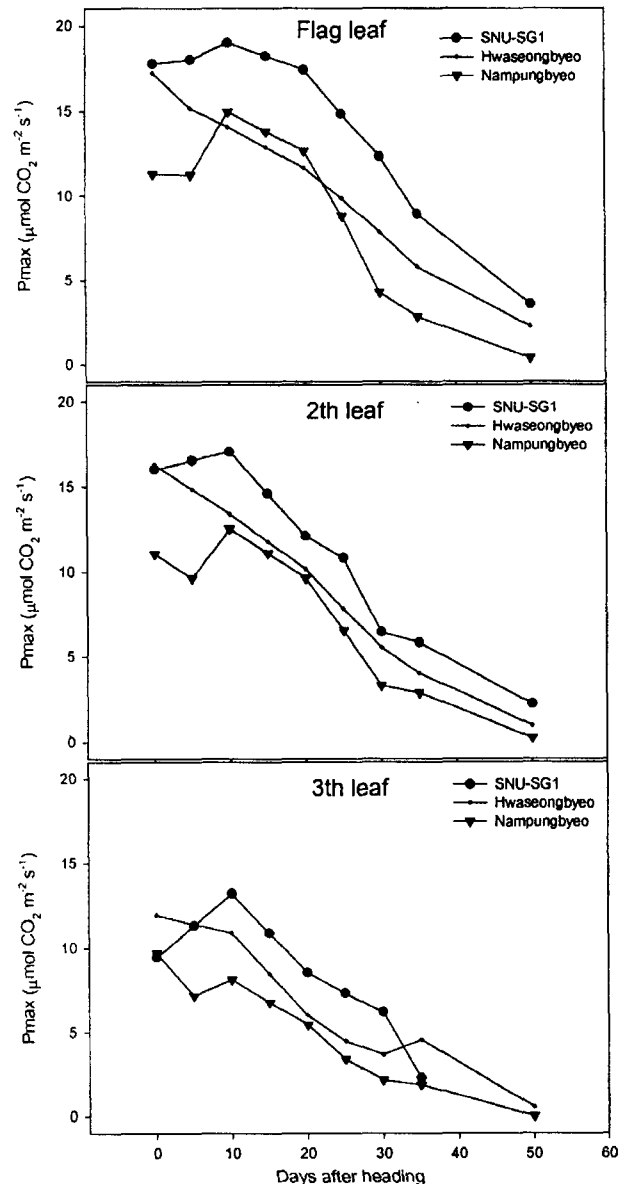


Fig. 1. Temporal changes in light-saturated photosynthesis (P_{max}) of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties.

엽노화 양상이 다른 3품종인 SNU-SG1, 화성벼 및 남풍벼의 포화광 광합성 속도를 나타낸 것이다. SNU-SG1이 다른 품종에 비하여 지엽과 2엽, 3엽의 Pmax가 전 등숙기간 중 약 20% 정도 높았다. 반면, 남풍벼의 Pmax가 가장 낮은 값을 보였는데 화성벼와의 차이는 크지 않았다. 지엽의 Pmax가 2엽, 3엽보다 높았고 2엽의 Pmax도 3엽보다 높아 하위엽보다 상위엽으로 갈수록 포화광 광합성이 증가하였다. 출수기 SNU-SG1과 화성벼의 지엽의 포화광 광합성은 유사한 값을 보인 반면 남풍은 9.5 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 5~7 $\mu\text{mol CO}_2\text{mm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도 낮은 값을 보였다. SNU-SG1과 남풍벼는 출수이후 20일까지

Pmax가 유지 혹은 증가하는 경향을 보이는 반면에 화성벼는 계속적으로 감소하는 경향을 보였다. 그러나 SNU-SG1과 남풍벼는 출수 후 10일에 Pmax가 최대에 달하고 20일까지는 서서히 감소하다 20일 이후에 빠른 속도로 감소하여 20일부터 30일 사이에 그 감소는 화성벼보다 커서 남풍벼의 경우는 Pmax가 화성벼보다 낮아졌다. 하지만 SNU-SG1은 화성벼보다 전 등숙기간 동안 Pmax가 높았다. 2엽의 Pmax는 지엽에 비하여 낮았으나 등숙기간 중 변화경향은 지엽과 같았다. 3엽의 Pmax는 전등숙기간에 걸쳐 지엽과 2엽보다 낮은 값을 보였고, 3품종의 Pmax의 등숙기간 중 변화경향은 지엽 및 2엽과 크게 차이가 없었다.

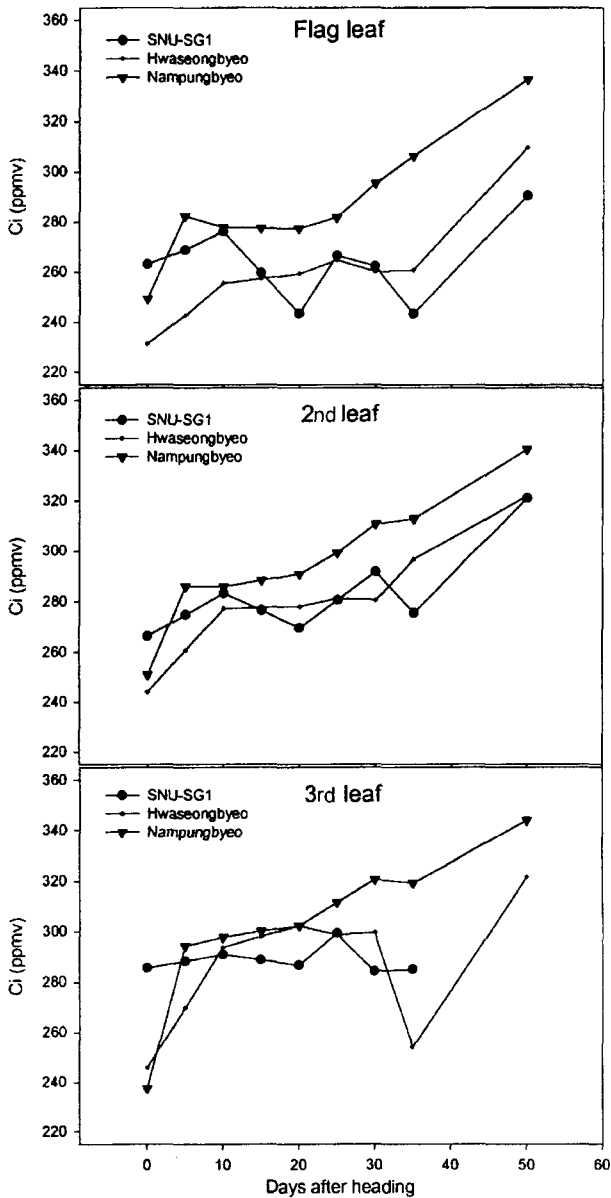


Fig. 2. Temporal changes in intercellular CO₂ concentration (Ci) of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties.

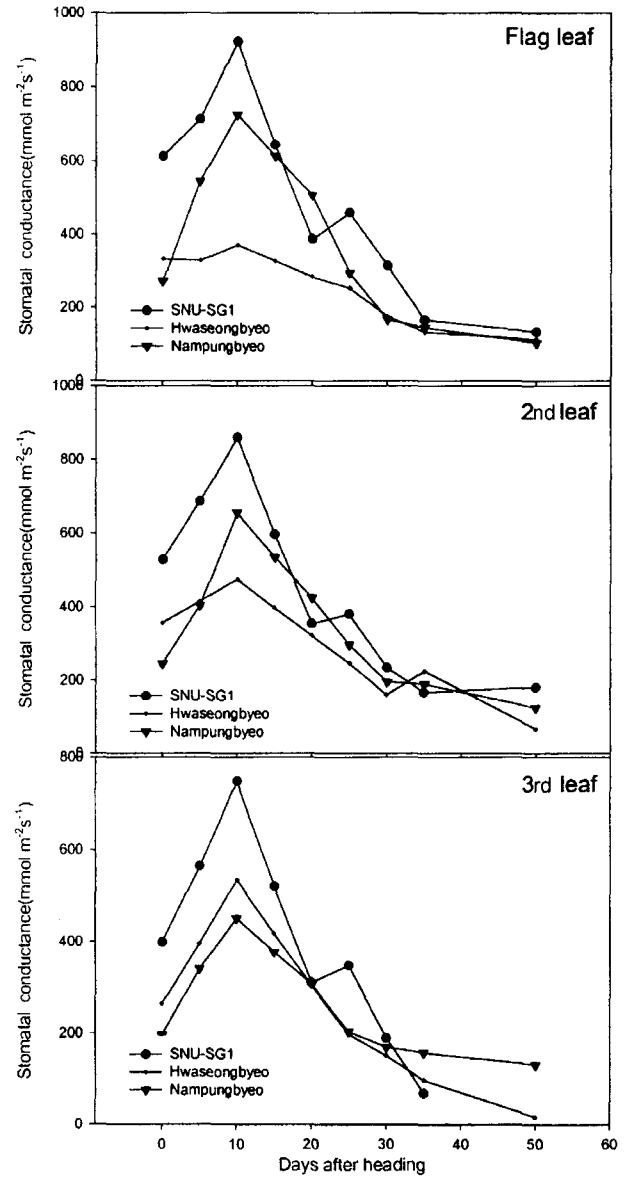


Fig. 3. Temporal changes in stomatal conductance of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties.

세포간극 CO₂농도(Ci, intercellular CO₂ concentration, Fig. 2)는 모든 품종의 모든 엽위에서 등숙 진행에 따라 증가하는 경향을 보였다. 모든 엽위에서 남풍벼의 Ci 증가가 가장 커서 출수직후 급격한 증가를 보인 후 20일 이후에는 모든 잎이 Ci가 다른 품종들보다 높았다.

기공전도도(stomatal conductance, Fig. 3)는 모든 품종의 엽위에서 10일에 최대에 달한 이후 급격히 감소하기 시작하였다. 모든 엽위에서 전 등숙기간 중 SNU-SG1의 기공전도도가 높았으며, 지엽과 2엽의 기공전도도는 3품종 중 화성이 가장 낮았다.

엽육전도도(mesophyll conductance, Fig. 4)는 광합성과 비슷한 변화경향을 보였다. 화성벼의 엽육전도도는 출수이후 계속적으로 감소하는 추세를 보였고, 남풍벼는 출수후 어느정도의 기간동안 엽육전도도를 유지하다가 감소하는 경향을 보였지만 하위엽으로 갈수록 유지하는 기간은 짧아져서 3엽에선 출수 이후 급격히 감소하였다. 광합성과 마찬가지로 SNU-SG1의 엽육전도도는 등숙기간 중 화성벼나 남풍벼보다 높았고, 지엽은 출수 후 20일까지 2엽과 3엽은 10일까지 엽육전도도가 감소하지 않았고 이 이후 감소하기 시작하여 전체적으로 엽육전도도가 낮은 남풍벼와 출수후부터 빠른 속도로 감소한 화성

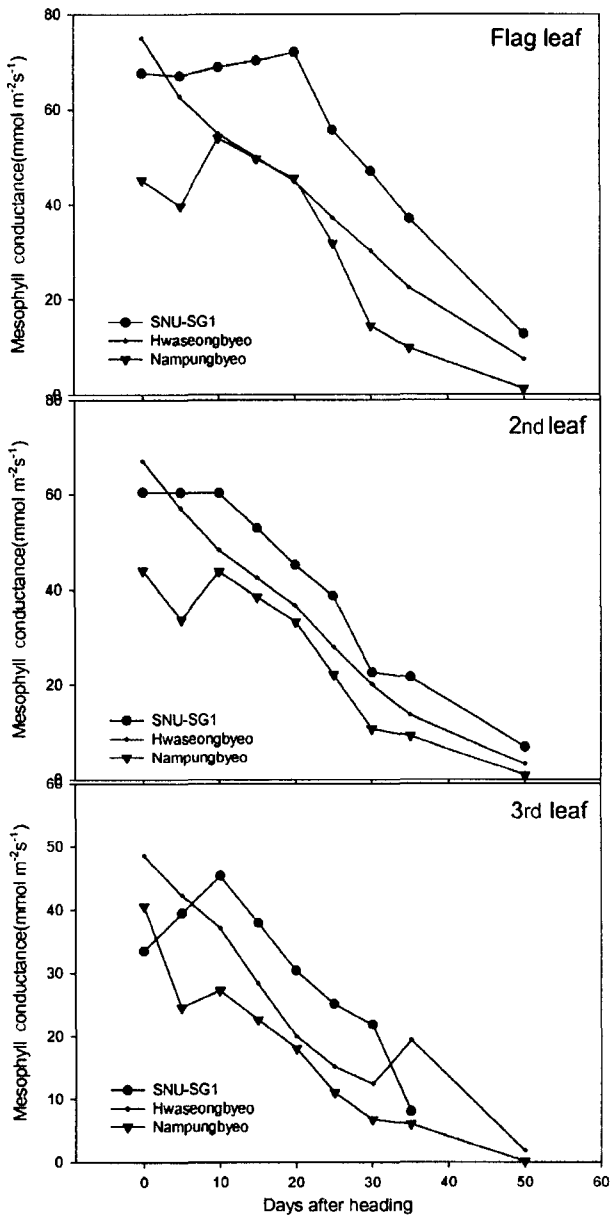


Fig. 4. Temporal changes in mesophyll conductance of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties

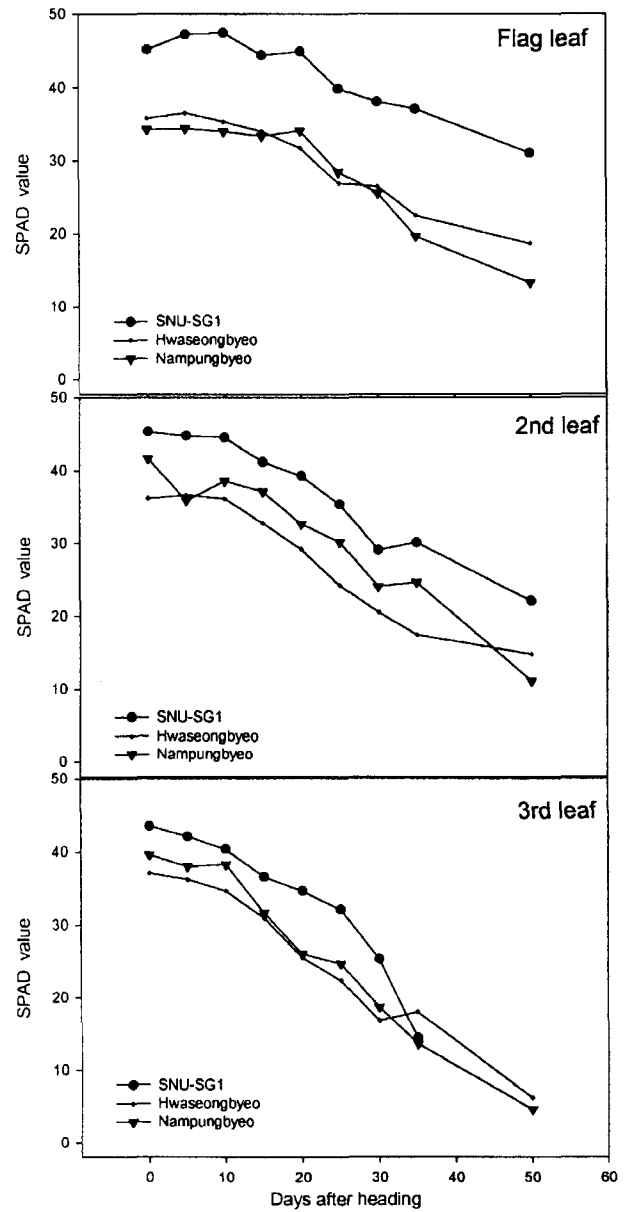


Fig. 5. Temporal changes in SPAD value of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties.

비보다 높았다.

등숙기간 중 SPAD값의 변화를 나타낸 것이 Fig. 5이다. SNU-SG1 지엽의 SPAD값은 화성벼, 남풍벼보다 등숙기간 동안 30~40% 정도 높았으며, 2엽과 3엽의 경우도 다른 두 품종보다 높았는데 품종간의 SPAD값의 차이는 하위엽으로 갈수록 작아졌다. 등숙기간 중 지엽, 2엽 및 3엽의 SPAD값의 변화 양상은 3품종간에 큰 차이가 없었다. 지엽은 세 품종 모두 출수후 20일까지도 SPAD값에 큰 변화가 없었고, 20일 이후 감소하기 시작하였는데 그 감소 속도는 남풍벼가 빨랐다. 2엽은 대체로 출수후 10일 이후에 감소하기 시작하였으며, 3

엽은 출수기 이후 지속적으로 감소하는 경향이였다.

출수 이후 엽질소 농도의 변화 양상은 품종간에 상이 하였다(Fig. 6). 화성의 경우 등숙초기 지엽의 질소 농도는 다른 품종에 비하여 낮았지만 등숙기간 중 일정한 감소 경향을 보이지 않았다. 반면에 남풍벼의 경우는 출수기 질소 농도는 가장 높았지만 이후 급격히 감소하였으며 SNU-SG1은 출수 15일에 최대에 달한 후 서서히 감소하여 등숙기 전반 약 30일간은 가장 높은 질소농도를 유지하였다. 제2엽과 3엽의 경우도 SNU-SG1이 등숙기간 약 30일은 다른 품종에 비하여 높은 질소농도를 유지하였다. 남풍벼는 출수기에는 가장 높은 질소 농도를 나타내었으나 이후 매우 빠른 속도로 감소하여 출수후 15~20일 이후부터 세 품종 중 가장 낮은 질소농도를 나타냈다. 한편 화성벼는 출수후 20~25일 까지는 질소농도가 급격히 감소하였으나 이후는 감소가 둔화되었다.

광합성과 SPAD값 및 질소농도와의 관계

SNU-SG1과 화성벼, 남풍벼의 지엽, 2엽, 3엽에서 측정된 포화광 광합성(Pmax)과 엽육전도도(mesophyll conductance)

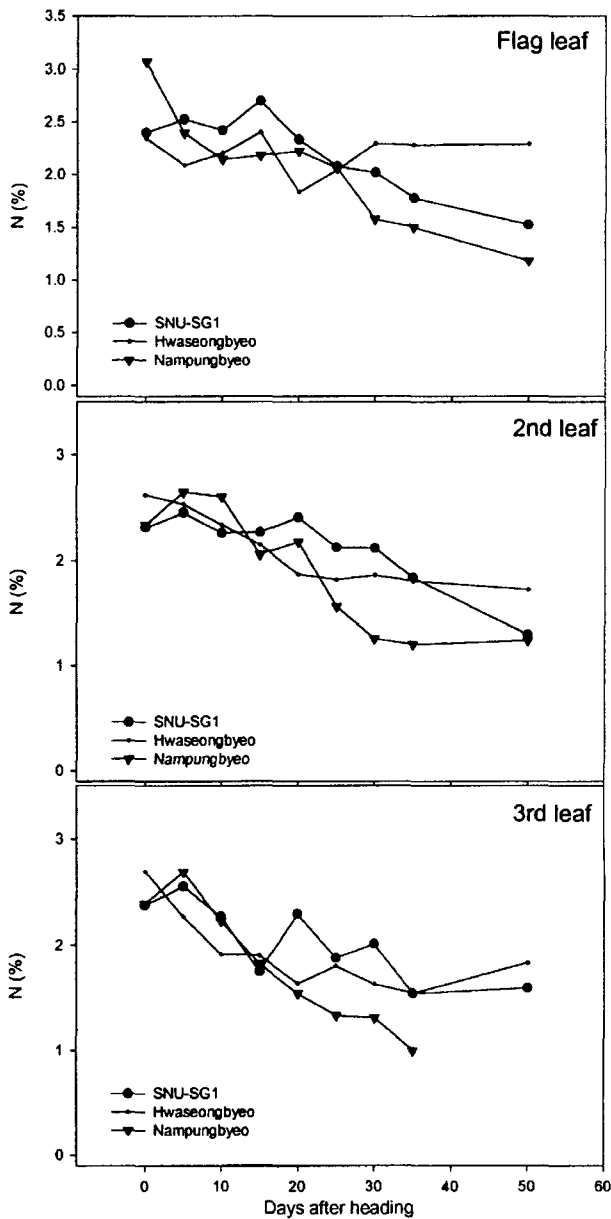


Fig. 6. Temporal changes in nitrogen concentration of upper three leaves during grain ripening in three rice varieties.

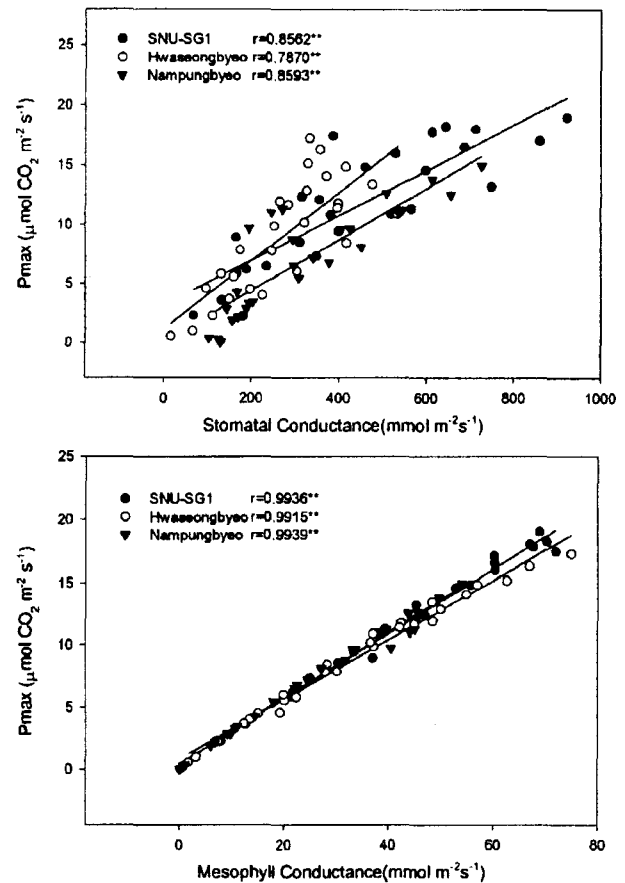


Fig. 7. Relationship of light-saturated photosynthesis(Pmax) with mesophyll conductance and stomatal conductance. The data were collected from upper three leaves at different stages of leaf senescence during grain ripening period.

및 기공전도도(stomatal conductance)와의 관계를 나타낸 것이 Fig. 7이다. 엽육전도도는 Pmax와 정의 상관관을 보였고 기공전도도도 Pmax와 정의 상관관을 보이고 있어서 출수기 이후 Pmax의 감소는 엽육전도도와 기공전도도에 기인하고 특히 상관의 정도가 기공전도도보다 높았던 엽육전도도의 감소가 Pmax의 감소에 미치는 영향이 크며, 또한 Pmax의 품종간 차이도 엽육전도도의 품종간 차이에 기인하는 것으로 판단되었다.

Pmax와 SPAD값 및 엽질소 농도와의 관계를 나타낸 것이 Fig. 8이다. 공시한 세 품종 모두 SPAD값과 Pmax는 유의한 직선관계를 나타내었으나, SPAD값과 Pmax간의 관계는 품종간에 상이하였다. SNU-SG1과 화성벼는 회귀직선의 기울기는 비슷하였으나 Pmax절편 값이 화성벼가 높아 같은 SPAD값에서는 SNU-SG1보다 화성벼의 Pmax가 높았다. 남풍벼는 SNU-SG1과 화성벼보다 기울기가 현저히 낮았다. 한편 엽질소 농도와 Pmax 간에도 모든 품종에서 유의한 직선회귀 관계가 인정되어 엽질소 농도가 높아지면 Pmax가 증가하였다. 그러나 회귀직선의 기울기는 SNU-SG1>화성벼>남풍벼 순이었다. 따라서 같은 질소농도에서의 Pmax는 SNU-SG1이 가장

높고 다음이 화성벼, 남풍벼 순이었다.

엽육전도도와 SPAD값 및 엽질소 농도와의 관계를 나타낸 것이 Fig. 9이다. 엽육전도도는 SPAD값 및 엽질소농도가 증가함에 따라 증가하는 유의한 직선 회귀 관계를 나타내었는데, 이 관계는 SPAD값 및 엽질소 농도와 Pmax와의 관계와 매우 유사하였다.

기공전도도와 SPAD값 및 엽질소 농도와의 관계를 나타낸 것이 Fig. 10이다. 기공전도도는 SPAD값 및 엽질소농도와 유의한 직선회귀관계가 있어서 이들이 높아짐에 따라 기공전도도는 높아지는 경향이였다. 그런데 이들 회귀직선의 기울기는 SNU-SG1이 가장 크고 화성벼와 남풍벼 간에는 큰 차이가 없었다. 따라서 SPAD값이 약 35이상, 엽질소 농도는 약 2% 이상에서는 SNU-SG1의 기공 전도도가 다른 품종에 비하여 높았다.

고찰

본 실험에서 등숙기간 동안 상위엽의 엽록도가 특이하게 높

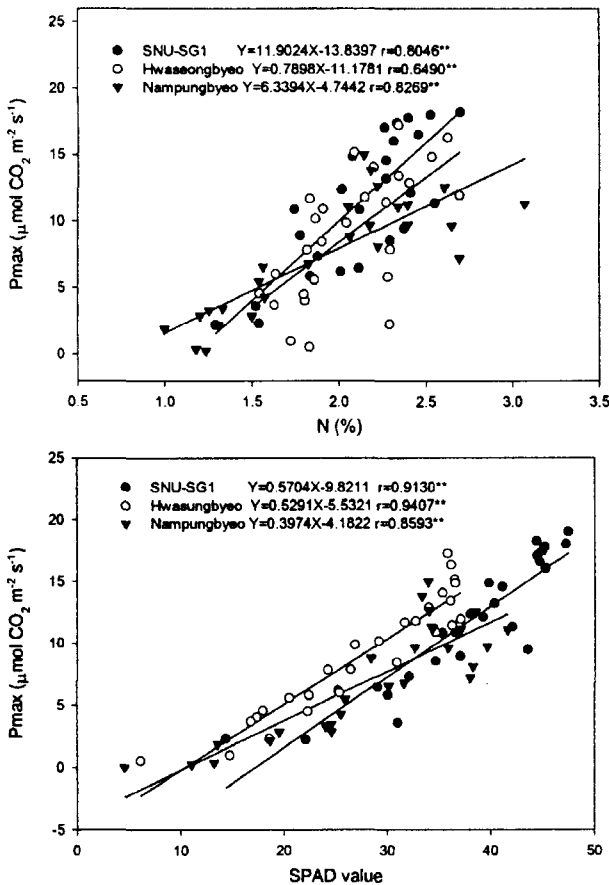


Fig. 8. Relationship of light-saturated photosynthesis (Pmax) with SPAD value and nitrogen concentration. The data were collected from upper three leaves at different stages of senescence during grain ripening period.

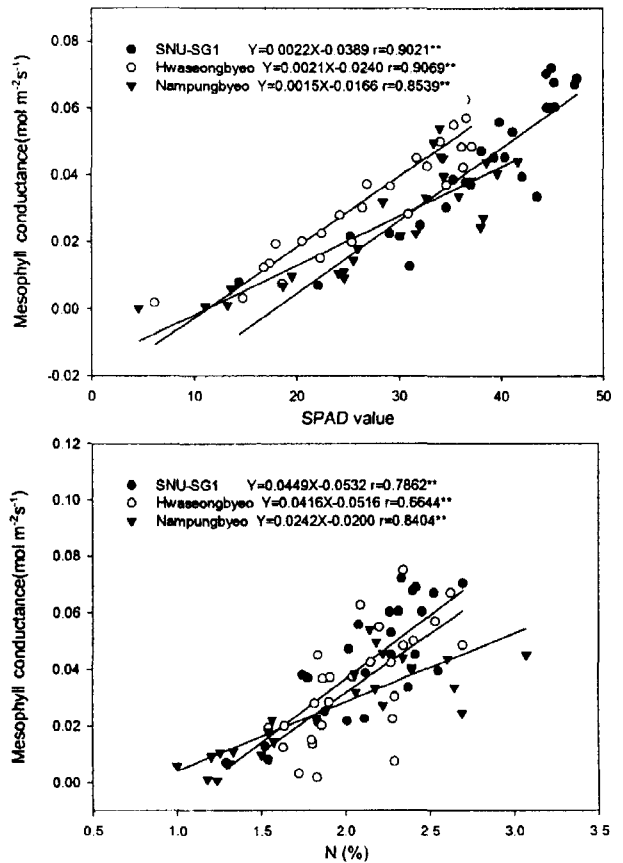


Fig. 9. Relationship of mesophyll conductance with SPAD value and leaf nitrogen concentration. The data were collected from upper three leaves at different stages of senescence during grain ripening period.

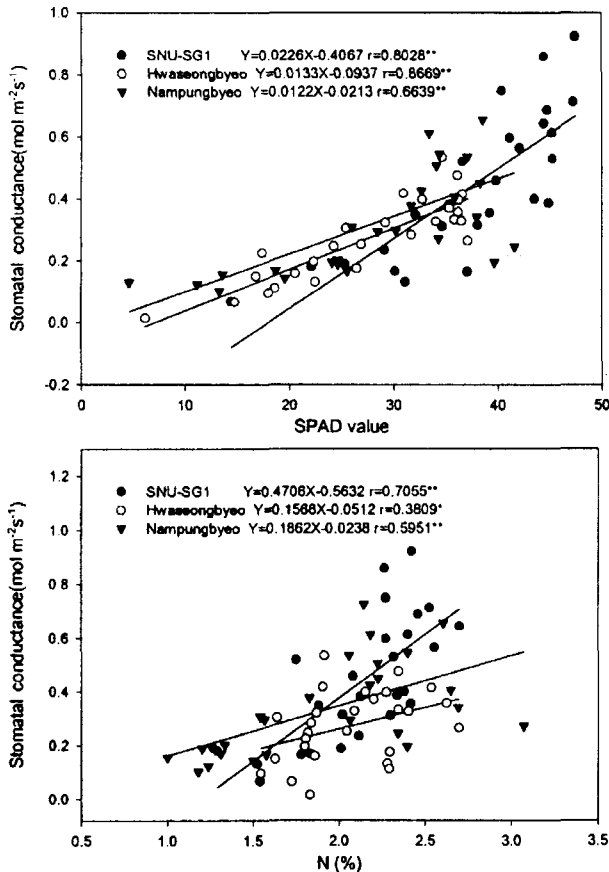


Fig. 10. Relationship of stomatal conductance with SPAD value and nitrogen concentration. The data were collected from upper three leaves at different stages of senescence during grain ripening period.

있던 수집종인 SNU-SG1은 중간정도의 엽색도를 보인 통일계 품종 남풍벼와 일반계품종 화성벼보다 포화광 광합성(Pmax)이 현저히 높았다(Fig. 1). 특히 지엽은 화성벼, 남풍벼보다 등숙기간 동안 20%이상 높은 Pmax를 보였다. 이는 기공전도도와 엽육전도도가 높았기 때문이다. 특히 엽육전도도는 출수기 이후 광합성과 유사한 양상으로 감소하였고(Fig. 2), Pmax와는 품종과 노화정도에 관계없이 동일한 직선관계를 나타냈다(Fig. 7). 이는 품종간 및 노화 정도에 따른 Pmax의 차이는 품종과 노화정도에 따른 기공개폐 정도, 즉 기공의 CO₂ 확산 전도도 차이 보다는 광화학계의 효율 및 CO₂ 고정효율 즉 Rubisco의 양과 활성에 의하여 좌우되는 엽육전도도 차이에서 기인되는 바가 클 것으로 볼 수 있다. Jiang 등(1999)도 등숙기 노화 속도, 즉 광합성 감소 속도가 빠른 Nipponbare와 느린 Akenohoshi를 비교하였을 때 품종에 관계없이 Rubisco양 및 전자 전달활성과 Pmax간에도 같은 반응을 나타낸다고 하였고, 또한 Kura-Hotta 등(1987)과 Jiang 등(1999)도 엽록체 반응중심체(reaction center complexes)에 붙어 있는 chlorophyll-a의 양과 Pmax는 품종에 관계없이 동

일한 직선관계를 보인다고 했다. 이는 등숙기간 중의 광합성의 품종간 차이는 Rubisco양과 노화에 따른 Rubisco의 파괴 및 활성 감소 속도의 차이와 chlorophyll 함량 및 그 소실속도 차이에 기인하는 것으로 볼 수 있다. SNU-SG1은 SPAD 값이 높고 감소가 늦게 시작될 뿐만 아니라 엽질소 함량도 다른 품종에 비하여 다소 높고 늦게 감퇴하기 시작하여(Fig. 6) Rubisco와 chlorophyll함량이 높고 이들의 소실이 늦게 진행되어 광합성이 높은 것으로 판단할 수 있는데 이에 대해서는 보다 직접적이고 구체적인 연구가 필요하다. Thomas & Smart(1993)는 녹체지속성(stay-green)유형을 4가지로 분류하였는데, SNU-SG1은 노화가 시작되는 시기는 일반적인 경우와 비슷하지만 엽록소와 광합성의 감소가 일반적인 경우보다 더딘 경우인 Type B의 기능녹체지속성(functional stay-green)에 해당하는 것으로 판단되었다.

사 사

위 연구는 21세기프론티어연구개발사업인 작물유전체기능연구사업단의 연구비 지원(CG3211)에 의해 수행되었다.

인용문헌

- Cha, K. W. 1999. Characterization and genetic analysis of a stay-green mutant of rice (*Oriza sativa* L.). Ph.D. dissertation, Seoul National University, Korea.
- Ambler, J.R., P.W. Morgan, and W.R. Jordan. 1987. Genetic regulation of senescence in a tropical grass. In: Thomson W.W., Nothnagel E.A., Huffaker R.C., eds. Plant senescence : its biochemistry and physiology. Rockville, M.D.: The American Society of Plant Physiologists: 43-53.
- Cassman, K.G. 1994. Breaking the yield barrier. Proceedings of a workshop on rice yield potential in favorable environments. Los Baños. The Philippines. IRRI.
- Duncan, R.R., A.J. Bockholt, and F.R. Miller. 1981. Descriptive comparison of senescent and nonsenescent sorghum genotypes. *Agronomy J.* 73 (5): 849-853.
- Evangelista, C.C. and N.G. Tangonan. 1990. Reaction of 31 non-senescent sorghum genotypes to stalk rot complex in southern Philippines. *Tropical Pest Management* 36:214-215.
- Ginetetta, E., D. Ceppi, G. Perice, M. Motto, and F. Salamini. 1986. A major gene for delayed senescence in maize. Pattern of photosynthates accumulation and inheritance. *Plant Breeding* 97:193-203.
- Goudriaan, J. and H.H. van Laar. 1994. Modelling Potential Crop Growth Processes Textbook with Exercises. Klumwer Academic Publishers: 152-160.
- Jiang, C.Z., K. Ishihara, K. Sato, and S. Katoh. 1999. Loss of the photosynthetic capacity and proteins in senescing leaves at top positions of two cultivars of rice in relation to the source capacities of the leaves for carbon and nitrogen. *Plant Cell Physiol.* 40(5):496-503.
- Kim, C.K. and S. Akita. 1990. Varietal difference of leaf senescence in rice. *RDA J. Agric. Sci.(Rice)* 32(1):21-33.

- Kura-Hotta, M., K. Satoh, and S. Katoh. 1987. Relationship between photosynthesis and chlorophyll content during leaf senescence of rice seedling. *Plant Cell Physiol.* 28: 1321-1329.
- Murchie, E.H., Y-Z. Chen, S. Hubbart, S. Peng, and P. Horton. 1999. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field grown rice. *Plant Physiology* 119:553-563.
- Park, T.S. 1991. Physiological aspects of leaf senescence during spikelet filling in rice (*Oryza sativa* L.). Ph.D. dissertation, University of Philippines at Los Baños, The Philippines.
- Peng, S., K.G. Cassman, S.S. Virmani, J. Sheehy, and G.S. Khush. 1999. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Crop Sci.* 39:1552-1559.
- Peng, S., R.C. Laza, R.M. Visperas, A.L. Sanico, K.G. Cassman, and G.S. Ksush. 2000. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. *Crop Sci.* 40:307-314.
- Tollenaar, M. and T.B. Daynard. 1978. Leaf senescence in short-season maize hybrids. *Canadian J. of Plant Sci.* 58:869-874.
- Thomas, H. and C.M. Smart. 1993. Crops that stay green. *Annals of Applied Biology* 123: 193-219.
- Wada, Y. and W.G. Wada. 1991. Varietal difference leaf senescence during ripening period of advanced indica rice. *Jpn J. Crop Science* 60(4):529-536.
- Ying, J., S. Peng, Q. He, H. Yang, C. Yang, R.M. Visperas, and K.G. Cassman. 1999. Comparison of high yield rice in tropical and subtropical environments : Determinants of grain and dry matter yields. *Field Crops Research* 57:71-84.
- Zartman, R.E. and R.T. Woyewodzic. 1979. Root distribution patterns of two hybrid grain sorghums under field conditions. *Agronomy J.* 71:325-328.