

일사 저하에 대한 벼의 형태적 특성 및 광합성 반응 변화

양운호*[†] · Shaobing Peng** · Maribel L. Dionisio-Sese***

*작물과학원, 경기도 수원시 권선구 서둔동 209, **국제미작연구소, 필리핀 마닐라 사서함 7777

***필리핀대학교, 필리핀 라구나 로스바노스 칼리지 4031

Morphological and Photosynthetic Responses of Rice to Low Radiation

Woonho Yang*[†], Shaobing Peng**, and Maribel L. Dionisio-Sese***

*National Institute of Crop Science, RDA, Suwon 441-857, Korea

**International Rice Research Institute, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines

***University of the Philippines, College, Los Banos, 4031, Laguna, Philippines

ABSTRACT Light is an environmental component inevitably regulating photosynthesis and photo-morphogenesis, which are involved in the plant growth and development. Studies were conducted at the International Rice Research Institute, Philippines in 2004 and 2005, with aims to investigate 1) morphological responses of rice plants to low radiation, 2) morphological alteration of shade-grown plants when exposed to high light intensity, and 3) photosynthetic responses of shade-grown rice plants.

Reduction in solar radiation by 40% induced increases in the area on a single leaf basis, biomass partitioning to leaves, and chlorophyll meter readings but brought about retardation of tiller development and decrease in above-ground biomass production of rice varieties. When the shade-grown plants from two weeks of transplanting to panicle initiation were exposed to full solar radiation after panicle initiation, they demonstrated less increase in chlorophyll meter readings and more decrease in leaf nitrogen concentrations from panicle initiation to flowering than control plants that were grown under the ambient solar radiation for whole growth period after transplanting.

Shade-grown rice plants exhibited lower carbon assimilation rates but higher internal CO₂ concentrations on a single leaf basis than control plants, when measurements for shade-grown rice plants were made under the shading treatments. But when the measurements for shade-grown plants were made under the full solar radiation, light-saturated carbon assimilation rates were similar to control plants. Response of photosynthetic rates to varying light intensities was not considerably different between shading

treatments and control. Yield reduction was observed in the shading treatments from panicle initiation to flowering and from flowering to physiological maturity, mainly by less spikelets per panicle and poor grain filling, respectively.

Keywords : 벼, 일사저하, 차광, 형태, 광합성

식물의 생육과 발달은 물, 공기, 빛, 온도, 토양 등 다양한 환경요인에 의하여 독립적으로 또는 상호 복합적으로 영향을 받는다. 이들 중 빛은 크게 식물의 광합성과 형태발생에 관여하는 필수적인 환경요소 중 하나로서 작물의 수량에 결정적인 영향을 미친다(Peng *et al.*, 2004; Evans & Datta, 1997; Islam & Morison, 1992; Dobermann *et al.*, 2000).

Biswas & Salokhe(2002)는 50% 차광 처리에서 수량이 55~60% 감소하는데 이는 이삭수의 감소에 주로 기인된다고 하였으나, 차광이 퇴화영화수 비율을 증가시킨다는 결과도 보고되어 있다(Yao *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 1991). 한편, Nakano(2000)는 직파재배에서 입모 후 생육초기의 차광 처리가 이삭의 길이를 짧게 하고 등숙을 저하를 초래한다고 보고하여 생육초기의 차광효과가 수량에까지 영향을 미친다고 보고한 반면, Kobata *et al.*(2000)은 벼가 출수 후 등숙 중기까지의 차광에 의하여 등숙 속도가 저하된다 하여도 이후에 회복할 수 있는 잠재성을 지닌다고 보고하였다. 이를 종합하면, 일단 이삭수가 확보된 후에는 며칠 정도의 단기간에 걸친 일사 저하가 수량 감소의 원인이 되지 않는다는 추론이 가능하다. 그러나 이는 유수형성기 이후의 일사 부족이 수량저하를 수반한다는 보고(Evans & Datta, 1997)와는 반대되는 결과로, 일사 부족과 수량의 연관성은 벼의 생육단계와 일사 부족 기간에 따라 달라진다고 할 수

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-290-6694

(E-mail) whyang@rda.go.kr <Received October 2, 2006>

있겠다.

생육단계별 일사 저하에 대한 벼의 반응에 대하여, 분얼기에는 분얼 발생의 억제나 지연(Yamamoto *et al.*, 1995; Tamaki & Yamamoto, 1997; Nakano, 2000), 등숙기에는 등숙율과 천립중의 저하(Samarajeeva *et al.*, 2005)가 보고되어 있다. 이외에 일조가 부족한 조건에서는 잎에 더 많은 건물이 배분되며(Gibson *et al.*, 2004), 엽신 중에 엽록소의 축적이 촉진되는 것으로(Makino *et al.*, 1997; Chowdhury *et al.*, 1994; Viji *et al.*, 1997) 알려져 있다. 이와 같이 일조 부족은 벼의 분얼발생 억제, 영화형성 감소, 등숙율 저하, 엽록소 축적 및 물질분배 등과 연관되어 있으므로 충분한 일조는 벼의 건전한 생육에 필수적인 요인이 된다.

한편, 식물은 탄소고정 반응에 필요한 에너지(ATP와 NADPH)보다 더 많은 에너지가 광반응에서 생성될 경우 photoinhibition을 나타낸다. Photoinhibition은 식물이 광포화점을 초과하는 강광에 노출되었을 때 light-harvesting protein complex에서 PS-II로의 에너지 전달이 억제되는 현상에 기인되어 발생한다(Xin *et al.*, 2000). 벼에서의 강한 광도는 Photosystem-II(PS-II)의 internal antennae chlorophyll protein complex, PS-I의 light-harvesting chlorophyll protein, PS-I reaction center의 protein complex, 그리고 light-harvesting chlorophyll complex-II를 구성하는 dimer 양의 감소를 초래한다(Xin *et al.*, 2000). Ji & Jiao(2001)는 indica 벼 품종은 D₁ 단백질과 SOD 활성이 낮고, xanthophyll cycle과 non-photochemical quenching이 억제되어 photoinhibition과 photooxidation이 japonica 품종보다 컸다고 설명하였다. 강광에 대한 식물의 적응 기작에 대하여 Liu *et al.*(2004)은 xanthophyll cycle은 일시적인 역할을 하고, xanthophyll cycle이 포화되어 더 이상 기능을 할 수 없을 때는 PS-II reaction center의 불활성화가 photoprotection에 중요한 역할을 한다고 보고하였다. Jiao & Li(2004)는 벼 품종을 photooxidation과 차광 모두에 저항성이 큰 품종군, photooxidation에는 저항성이나 차광에는 민감한 품종군, photooxidation에는 민감하나 차광에는 저항성이 큰 품종군, 그리고 photooxidation과 차광 모두에 민감한 품종군으로 분류하고, 첫 번째 군의 품종은 마지막 군의 품종에 비하여 photooxidation 조건에서 PS-II의 효율 저하와 PS-II-D₁ 단백질 감소가 적었다고 설명하였다.

이와 같이 빛은 식물의 생존에 필수 불가결한 요소이지만, 낮은 또는 지나치게 높은 광도는 광합성의 저하와 식물의 생육부진을 초래한다. 본 연구는 벼가 1) 생육단계별로 낮은 일사조건에 처했을 때 형태적으로 어떻게 변하고 적응하는지, 2) 이후 강광에 노출되어 생육하였을 때 어떤 형태

적 변화가 발생하는지, 그리고 3) 그러한 조건에서 벼의 광합성 특성은 어떻게 변화하는지 알아보려고 생육단계별 차광 처리와 자연광 처리구를 두어 비교·분석하였다.

재료 및 방법

본 연구는 필리핀 소재 국제미작연구소(International Rice Research Institute)에서 2004년에서 2005년에 걸쳐 3회 실시되었다 : 1차(2004년 2월~7월), 2차(2004년 6월~10월), 3차(2005년 1월~5월).

시험 품종으로 indica inbred 품종인 IR72, hybrid 품종인 Mestizo, new plant type인 IR72967-12-2-3을 이용하였다. 균일한 육묘를 위하여 각 품종별로 최아종자를 포트 육묘상자에 파종하여 2주일간 육묘한 후 4리터 포트에 포기당 2본씩 2포기 이양하였다. 이양 직전 포트당 질소, 인산 및 칼리를 각각 2 g씩 기비로 사용하였고, 유수형성기에 질소 2 g을 추비로 사용하였다.

이양한 묘를 자연광에서 2주일간 생육시켜 활착과 분얼 발생을 유도한 후 차광 처리하였는데, 차광은 2겹의 흰색 차광막을 지상 1 m에 설치하여 처리하였고 시설을 3차 시험까지 유지하였다. 차광시설을 설치한 후 1차 시험에서 맑은 날과 흐린 날에 SunScan Canopy Analysis System(Delta-T Device, Cambridge, England)과 SS1 sensor를 이용하여 날이 밝아지는 오전 7시부터 어두워지기 시작하는 오후 5시까지 매 시간 간격으로 6~9회 photosynthetic photon flux density(PPFD)를 조사하여 차광 정도를 산출하였다. 자연광 조건에서 PPFD는 맑은 날 382~2281, 흐린 날 194~1875 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었고(Fig. 1A & B), 차광 조건에서는 맑은 날 192~1468, 흐린 날 126~1108 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로서, 시간대별로 자연광 조건에 비하여 PPFD 비율이 약간 달랐으나 차광 정도의 차이는 크지 않았다. 자연광 조건 대비 차광 조건에서의 차광율은 일 평균 39.0~39.7%로서 약 40%를 유지하였다(Fig. 1C & D).

또한 차광으로 인한 여타 기상요인 변화의 유무를 알아보기 위하여 HOBO H8 Temp/RH logger(Onset Computer Corp.)를 이용하여 매 10분 간격으로 2일간 온도와 습도를 조사한 결과, 차광 처리와 자연광 처리에서 일 평균기온은 각각 30.1°C와 30.2°C(Fig. 2A), 상대습도는 각각 75.9%와 75.3%(Fig. 2B)로 처리 사이에 차이가 매우 적어, 차광으로 인한 부수적 기상요인의 변화는 발생하지 않았다.

1차와 2차 시험에서는 생육시기별 일사 저하의 영향을 평가하기 위하여 분얼기인 이양 후 2주~유수형성기(2WAT-PI), 생식생장기인 유수형성기~출수기(PI-FL), 등숙기인

출수기~성숙기(FL-PM), 전 생육기간인 이앙 후 2주~성숙기(2WAT-PM)에 차광 처리하였고, 비교를 위하여 자연광 처리를 두었다(Fig. 3). 3차 시험에서는 낮은 일사조건에서 생육한 벼의 일사량에 따른 광합성 특성을 알아보기 위하

여 전 생육기간에 걸친 차광 처리와 자연광 처리를 두었다.

1차와 2차 시험에서는 각각의 포트를 반복으로 간주하여 처리당 4포트에서 유수형성기와 출수기에는 초장과 경수, 성숙기에는 초장과 이삭수를 조사한 후 식물체를 수확하였

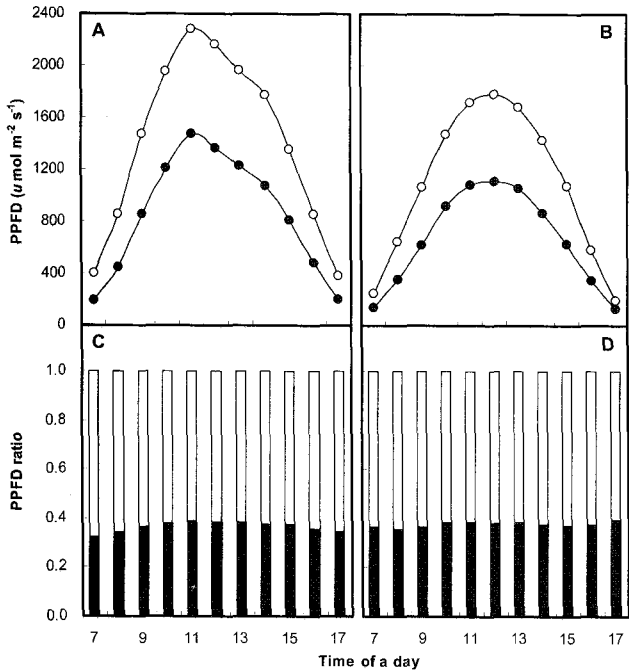


Fig. 1. Photosynthetic photon flux density (PPFD; A, B) and ratio of PPFD (C, D) under the shading treatment (● and ■) to control (○ and □) on a sunny day (A, C) and a cloudy day (B, D).

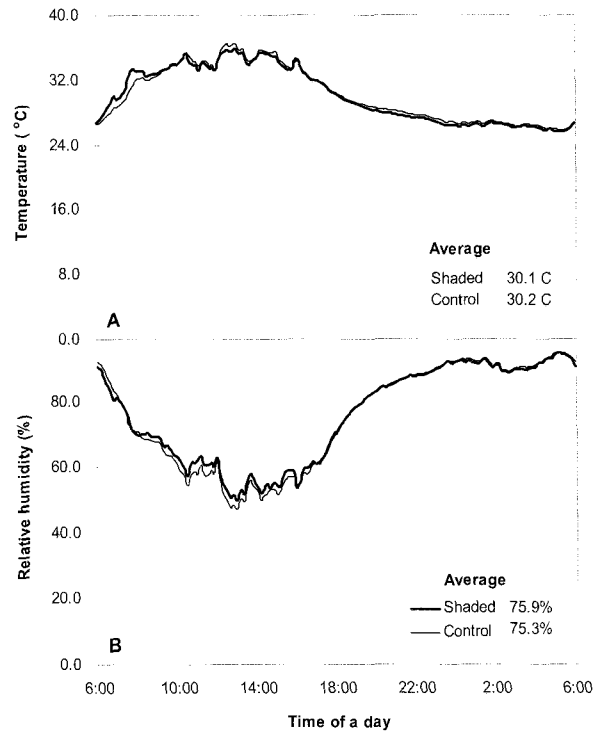


Fig. 2. Air temperature (A) and relative humidity (B) under the shading treatment and control.

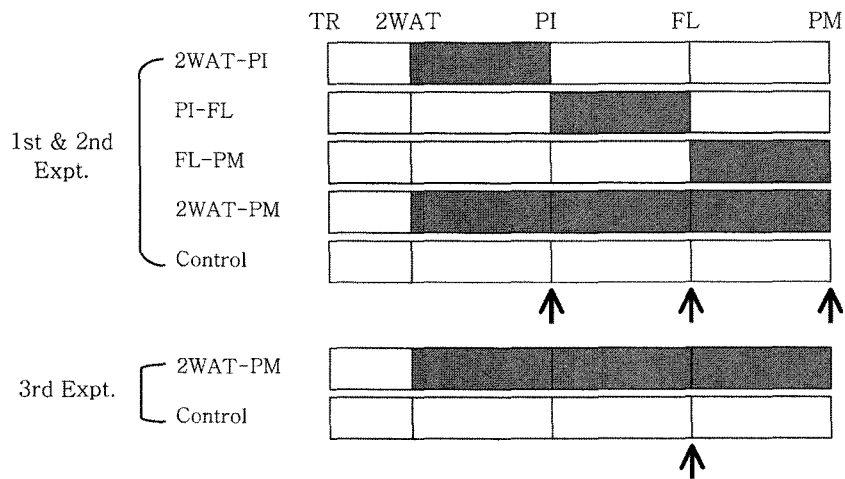


Fig. 3. Schematic diagram for shading treatments during different growth stages of rice in the three experiments. Gray blocks are the period of shading and white blocks are the period of exposure to ambient solar radiation. Arrows indicate the time points of plant sampling and measurements. TR; Transplanting, 2WAT; 2 weeks after transplanting, PI; panicle initiation, FL; flowering, PM; physiological maturity.

다. 유수형성기에는 2WAT-PI 차광 처리와 자연광 처리구에서 반복당 4개의 주간에서 각각 최상위 완전전개엽을 채취하였다. 각 엽신당 증류의 양쪽에서 엽연을 따라 6~8회 SPAD값[SPAD-502, Soil Plant Analysis Div., (SPAD) Section, Minolta Camera Co., Osaka, Japan]을 측정하여 평균하였으며, 엽신장, 엽신폭, 엽면적(LI-3100, LI-COR, Lincoln, NE)을 조사한 후, 4개의 엽신을 합하여 70°C에서 1주일간 건조하여 엽신 건물중을 측정하였다. 이후 이를 분쇄하여 micro-Kjeldahl 분해, 증류 방법(Bremner & Mulvaney, 1982)에 따라 엽신 질소함량을 분석하였다. 채취한 엽신 4개를 제외한 식물체는 잎과 줄기를 분리한 후 위의 방법과 같이 건조하여 무게를 측정하고, 앞의 엽신 4개의 건물중과 합하여 엽신과 줄기의 건물중으로 계산하였다. 출수기에는 2WAT-PI, PI-FL, 2WAT-FL 차광과 자연광 처리구에서 식물체를 엽신, 이삭 및 줄기로 분리한 것을 제외하고는 유수형성기에 준하여 조사하였다. 성숙기에는 2WAT-PI, PI-FL, FL-PM, 2WAT-PM 차광과 자연광에서 4반복 수확하여 수량과 수량구성요소를 조사하였다.

차광 조건과 자연광 조건에서 생육한 벼의 광합성 특성을 비교하기 위하여, 1차 시험에서 유수형성기에는 2WAT-PI 차광 처리와 자연광의 최상위 완전전개엽, 출수기에는 PI-FL 차광 처리와 자연광의 지엽에서 일사량이 광포화점보다 높은 오전 10시부터 12시 사이에 광합성 측정계(LI-COR 6200, LI-COR, Lincoln, NE)를 이용하여 PPFD, 탄소동화속도 및 조직 내 이산화탄소 농도를 조사하였다. 차광 조건에서 생육한 벼의 잠재 광합성 능력을 평가하기 위하여, 차광막 내에서 광합성을 조사한 후 식물을 자연광에 1일간 노출시켜 순화시키고 동일한 앞에서 다시 광합성을 조사하여 자연광 처리에서 생육한 벼의 광합성과 비교하였다. 3차 시험에서는 출수기에 오전 6시부터 12시까지 매 시간별로 2WAT-FL 차광 처리에서 생육한 벼의 차광막 내 광합성과, 위에서와 같이 자연광에 1일 노출시킨 벼의 지엽에서 광합성을 일사량과 함께 조사하였고, 이를 자연광 처리구에서 생육한 벼의 일사량에 따른 광합성과 비교하였다.

각 품종별로 약간의 차이는 있었으나, 일조 부족에 대한 형태, 생육 및 광합성 반응은 비슷한 양상을 나타내어, 실험 재료로 사용된 세 품종의 평균값을 이용하여 시험성적을 분석하였다.

결과 및 고찰

유수형성기에 초장은 1차와 2차 시험에서 모두 2WAT-PI 차광에 의하여 뚜렷하게 증가하는 경향을 보였다(Fig. 4A

& B). 그러나 분얼기간 동안 차광 조건에서 생육한 벼가 유수형성기 이후 자연광 조건에 노출되어 생육할 경우 초장 신장 정도가 적어져 출수기에는 자연광 조건에서 생육한 벼의 초장과 차이를 보이지 않았다. 생식생장기인 PI-FL 차광(Fig. 4C & D)과 등숙기인 FL-PM 차광(Fig. 4E & F)에서는 초장이 자연광의 초장과 차이를 보이지 않아, 차광으로 인한 초장 신장 효과가 인정되지 않았다. 전 생육기간(2WAT-PM) 동안 차광 조건에서 생육한 벼의 초장은 유수형성기에는 자연광 조건에서 생육한 벼의 초장보다 길었으나, 그 차

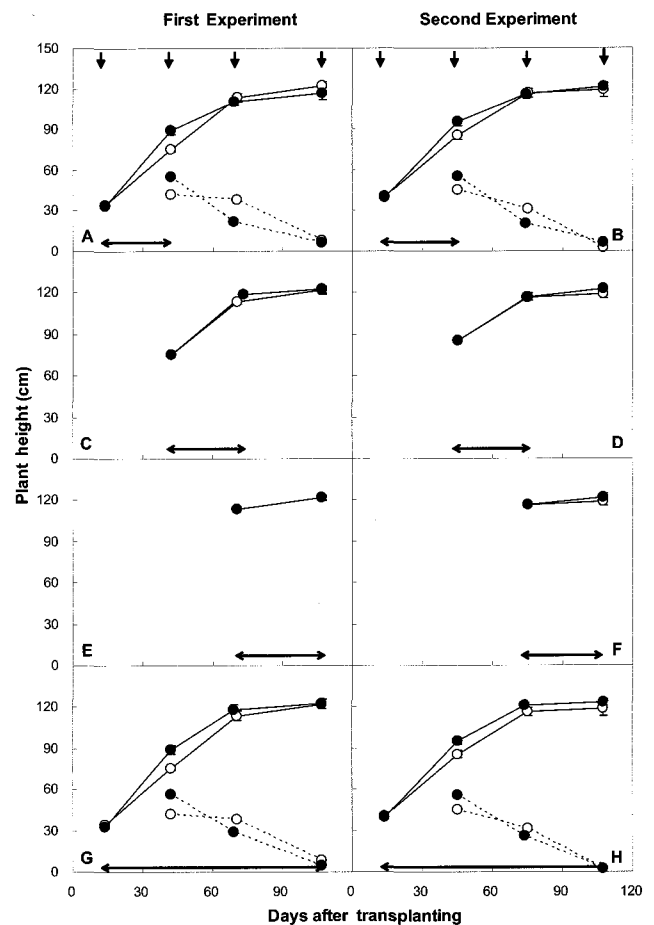


Fig. 4. Plant height measured from shading treatments (—●—) and control (---○---) at 14 days after transplanting, panicle initiation, flowering, and physiological maturity (arrows from the left, represented at the top of upper two panels), and increase in plant height from the previous measurement in shading treatment (---●---) and control (---○---) in the two experiments. Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average stand deviations. Arrows with two heads at both ends at the bottom of panels represent the shading periods for shading treatments.

이는 이후 생육이 진전되면서 적어지는 경향을 보였다(Fig. 4G & H). 그러므로 2WAT-PI 차광 후 자연광에 노출되어 생육한 벼의 출수기와 성숙기 초장이 자연광 조건에서 생육한 벼의 초장과 비슷해진 것은 강광에 노출되었기 때문이 아니라, 낮은 일사 조건에서 생육한 식물의 고유 특성 때문이었던 것으로 생각된다.

분얼발생은 Fig. 5에서와 같이, 2WAT-PI 차광에 의하여 1차와 2차 시험 공통적으로 감소하는 경향을 보였다(Fig. 5A & B). 이는 분얼기의 일사 저하가 분얼 발생의 억제나 지연을 초래한다는 보고(Yamamoto *et al.*, 1995; Tamaki & Yamamoto, 1997; Nakano, 2000)와 비슷한 결과였다. 그러나 그 식물체가 유수형성기 이후 자연광에 노출되어 생육할 경우, 2WAT-PI 차광으로 감소한 경수가 1차 시험에서는 성숙기까지 유지되어 수수 감소로 이어진 반면(Fig. 5A), 2

차 시험에서는 최종 이삭수가 자연광 조건에서 생육한 식물과 비슷할 정도로 회복되었다(Fig. 5B). 따라서 분얼기의 차광에 의하여 분얼 발생이 억제되었다고는 할 수 없으나, 최소한 지연된 것으로 평가할 수 있었다. 한편 경수와 수수는 2WAT-PM 차광 처리와 자연광 처리 사이의 차이(Fig. 5E & F)보다 2WAT-PI 차광 처리와 자연광 처리 사이의 차이(Fig. 5A & B)가 적어, 식물체가 분얼기 동안 낮은 일사 조건에서 생육한 후 자연광에 노출되어 생육하면 유수형성기 이후 분얼의 감소 정도가 자연광에서보다 적어지는 현상을 보였다. PI-FL 차광에서는 경수와 수수가 자연광에서와 차이가 거의 없어(Fig. 5C & D), 생식생장기 차광이 경수와 수수에 미치는 영향이 매우 적었다.

2WAT-PI 차광에 의하여 유수형성기에 초장은 증가한 반면(Fig. 4A & B) 경수는 감소하였는데(Fig. 5A & B), 식물체의 건물 생산량은 감소하는 경향을 보였다(Fig. 6A). 그러므로 건물 생산은 차광으로 인한 초장의 증가보다 경수의 감소에 더 크게 영향을 받는 것으로 평가된다. 출수기에는

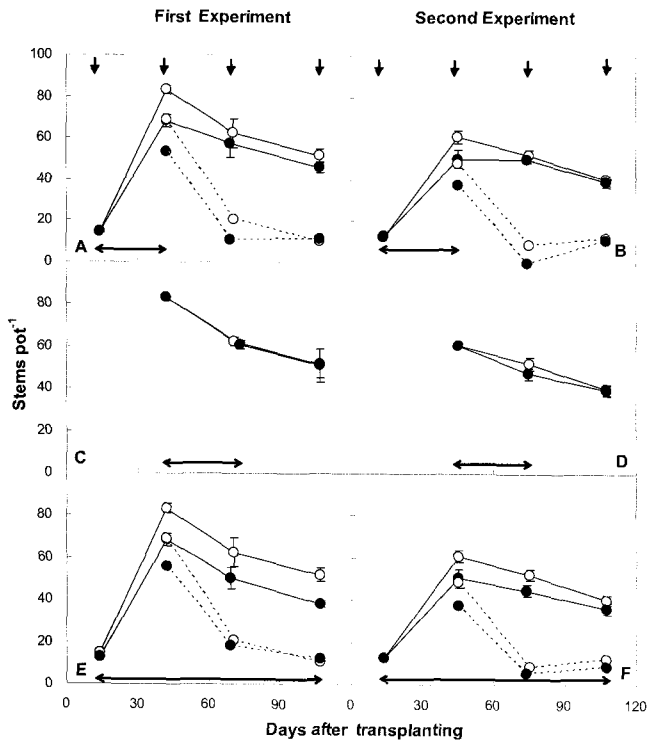


Fig. 5. Stem number in shading treatments (—●—) and control (---○---) at 14 days after transplanting, panicle initiation, flowering, and physiological maturity (arrows from the left, represented at the top of upper two panels), and difference in stem number from the previous stage in shading treatment (---●---) and control (---○---) in the two experiments. Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average stand deviations. Arrows with two heads at both ends at the bottom of panels represent the shading periods for shading treatments.

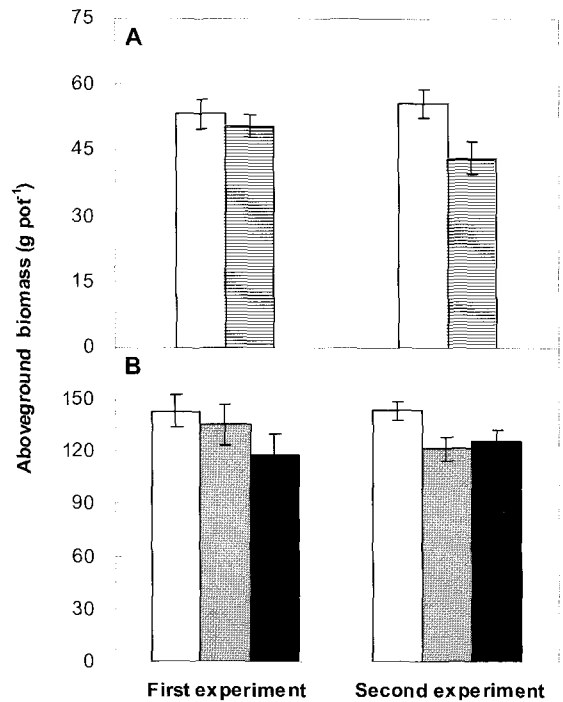


Fig. 6. Aboveground biomass at panicle initiation (A) from the shaded plants from two weeks after transplanting to panicle initiation (▨) and control plants (□), and at flowering (B) from the shaded plants from panicle initiation to flowering (▨), two weeks after transplanting to flowering (■), and control plants (□). Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average standard deviations.

PI-FL 차광과 2WAT-FL 차광에 의하여 자연광에서보다 건물 생산이 적어지는 경향을 보였는데, 1차 시험에서는 PI-FL 차광보다 2WAT-FL 차광에 의한 건물 생산 감소 정도가 컸으나, 2차 시험에서는 두 차광 처리 사이에 차이가 거의 없어(Fig. 6B), 차광기간의 연장에 의한 건물 생산량 감소의 상가적 효과는 확신할 수 없었다. 2WAT-FL 차광 처리에서 출수기에 건물중이 적었던 것은 유수형성기에 자연광보다 신장되었던 초장이 출수기에는 자연광 조건에서와 비슷해진 반면(Fig. 4G & H), 유수형성기에 적어진 경수는 출수기까지 적게 유지되었기 때문이었다(Fig. 5E & F). PI-FL 차광에서는 초장과 경수가 자연광 조건에서와 비슷하게 유지되었으므로(Fig. 4C & D, Fig. 5C & D), 이 처리에서 건물 생산량이 자연광 처리에서보다 적었던 것은 상대적으로 식물체가 연약했기 때문이었던 것으로 판단된다.

2WAT-PI와 PI-FL 차광으로 인한 건물중의 감소를 엽신과 엽초+경 건물중으로 나타낸 것이 Fig. 7이다. 2WAT-PI 차광 처리에서 유수형성기의 엽신 건물중은 자연광 조건에 비하여 크거나(Fig. 7A) 비슷하였으나(Fig. 7B), 엽초+경 건물중은 현저하게 감소하였다(Fig. 7A & B). 이와 같은 경향

은 출수기에도 같아서, 엽신 건물중은 PI-FL 차광과 2WAT-FL 차광에서 자연광과 비슷한 반면, 엽초+경 건물중은 자연광 조건에 비하여 현저하게 적었다(Fig. 7C & D). 즉 일사량이 적은 조건에서는 줄기보다 엽신에 더 많은 건물이 배분되어 Gibson *et al.*(2004)의 보고와 비슷한 결과를 보였는데, 이는 일사량이 낮은 조건에서 도복 발생이 심한 (Krishnan & Rao, 2005) 원인을 설명한다.

유수형성기에 최상위 완전전개엽의 엽면적은 자연광 조건보다 2WAT-PI 차광 처리에서 뚜렷하게 넓었는데(Fig. 8A), 이는 자연광 처리에서보다 차광 처리에서 잎이 길고 넓었기 때문이었다(성적 생략). 이와 같은 현상은 출수기에 지엽의 엽면적을 비교하였을 때 PI-FL 차광에서도 비슷하게 나타났으나(Fig. 8B), 그 증가 정도는 2WAT-PI 차광에서보다 적었다(Fig. 8A). 한편, 자연광 처리 대비 2WAT-FL 차광에 의한 출수기 지엽의 면적 증가 정도는 PI-FL 차광에 의한 엽면적 증가 정도보다 커서, 차광기간 연장에 의한 엽면적 증가의 상가적 효과가 인정되었다(Fig. 8B). 이와 같은 차광에 의한 단위 엽면적 증가는 낮은 일사 조건에서 광합성을 극대화하기 위한 식물의 한 적응 특성이라 할 수 있다.

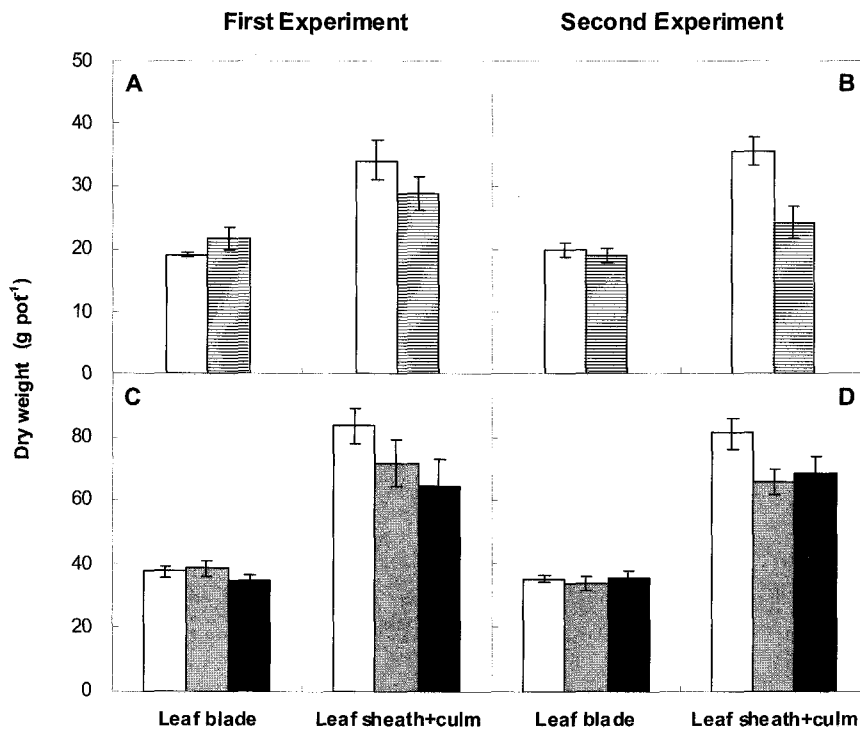


Fig. 7. Leaf blade and leaf sheath+culm dry weight at panicle initiation (A and B) from the shaded plants from two weeks after transplanting to panicle initiation (▨) and control plants (□), and at flowering (B and D) from the shaded plants from panicle initiation to flowering (▩), two weeks after transplanting to flowering (■), and control plants (□). Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average standard deviations.

한편, 앞에서 언급한 바와 같이 자연광 조건에 비하여 2WAT-PM 차광에서 유수 형성기에 초장이 길었던 것은 (Fig. 4G & H) 주로 엽신의 길이 증가에 의한 것이었고, 이후 출수기와 성숙기에 초장이 두 처리 사이에 비슷해진 것

은 차광에 의하여 엽신은 길어졌으나 줄기로의 건물 분배량이 적어진 것을 고려할 때(Fig. 7) 절간 신장이 억제되었기 때문인 것으로 판단된다.

2회의 시험에서 유수형성기에 최상위 완전전개엽의 SPAD 값은 2WAT-PI 차광에서 35.1~35.2로 자연광 처리의 32.8~33.2보다 유의하게 높았다(Table 1). 출수기에 지엽의 SPAD 값 또한 PI-FL 차광에서 38.9~39.1로 자연광 처리의 37.3~37.4보다 유의하게 높았고, 유수형성기 이후 출수기까지 SPAD 값 증가 정도도 자연광 처리에서보다 높아, 분얼기와 생식생장기의 차광에 의하여 공통적으로 SPAD 값이 증가하였다. 이와 같은 결과는 일조가 부족한 조건에서는 엽신 중에 엽록소의 축적이 촉진된다는 보고(Makino *et al.*, 1997; Chowdhury *et al.*, 1994; Viji *et al.*, 1997)와 일치한다. 2WAT-FL 차광 처리에서 출수기 지엽의 SPAD 값은 PI-FL 차광에서보다 높지 않았고, 유수형성기에서 출수기까지의 SPAD 값 증가도 자연광 조건에서의 증가 정도와 비슷하여, 차광기간 연장에 의한 상가적 효과는 없었다. 한편, 2WAT-PI 차광에서 식물체가 유수형성기 이후 자연광에 노출되어 생육하였을 때는 유수형성기부터 출수기까지의 SPAD 값 증가 정도가 자연광 조건에서 생육한 벼에 비하여 급격하게 적어졌고, 출수기의 SPAD 값이 자연광 처리에 비하여 낮은 경향을 보였다. 이는 낮은 일사 조건에 적응한 벼가 강한 광에 노출되어 생육하면, photoinhibition의 영향이 커지는 것을 의미한다.

SPAD 값을 측정한 동일한 엽신의 질소 농도는 Table 2와 같다. 유수형성기에 엽신 질소 농도는 자연광 처리구보다 2WAT-PI 차광에서 높았으나, 출수기에는 PI-FL 차광 조건에서 자연광 조건과 비슷하거나 약간 높았을 뿐 통계적 유의차를 보이지 않았다. SPAD 값은 잎의 엽록소 함량을

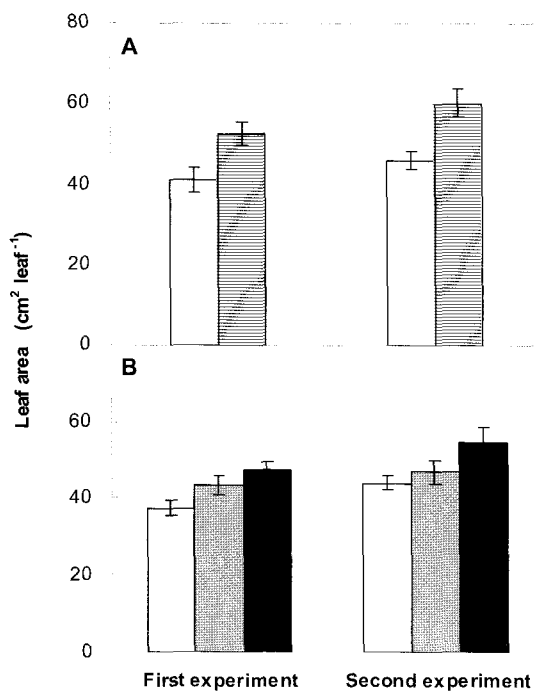


Fig. 8. Leaf area on a single leaf basis on the uppermost fully expanded leaves at panicle initiation (A) from the shaded plants from two weeks after transplanting to panicle initiation (▨) and control plants (□), and at flowering (B) from the shaded plants from panicle initiation to flowering (▨), two weeks after transplanting to flowering (■), and control plants (□). Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average standard deviations.

Table 1. Chlorophyll meter (SPAD) values of the uppermost fully expanded leaves at panicle initiation (PI) and flag leaves at flowering (FL), taken from the rice plants subjected to 40% reduction in solar radiation from two weeks after transplanting to panicle initiation (2WAT-PI), panicle initiation to flowering (PI-FL), and two weeks after transplanting to flowering (2WAT-FL), compared with control plants.

Shading period	First Experiment			Second Experiment		
	PI	FL	FL-PI	PI	FL	FL-PI
2WAT-PI	35.2 a [†]	36.9 b	1.8	35.1 a	36.2 c	1.1
PI-FL	32.8 b	38.9 a	6.2	33.2 b	39.1 a	5.9
2WAT-FL	35.2 a	39.3 a	4.1	35.1 a	38.9 a	3.9
Control	32.8 b	37.4 b	4.6	33.2 b	37.3 b	4.0

Data are means of three rice genotypes.

[†]Within each column, means followed by the same letters are not significantly different according to LSD (0.05).

Table 2. Leaf nitrogen concentration of the uppermost fully expanded leaves at panicle initiation (PI) and flag leaves at flowering (FL), taken from the rice plants subjected to 40% reduction in solar radiation from two weeks after transplanting to panicle initiation (2WAT-PI), panicle initiation to flowering (PI-FL), and two weeks after transplanting to flowering (2WAT-FL), compared with control plants.

Shading period	First Experiment			Second Experiment		
	PI	FL	FL-PI	PI	FL	FL-PI
2WAT-PI	3.10 a [†]	2.77 a	-0.33	2.83 a	2.70 a	-0.13
PI-FL	2.80 b	2.80 a	0.00	2.56 b	2.78 a	0.22
2WAT-FL	3.10 a	2.76 a	-0.34	2.83 a	2.78 a	-0.05
Control	2.80 b	2.73 a	-0.07	2.56 b	2.76 a	0.22

Data are means of three rice genotypes.

[†]Within each column, means followed by the same letters are not significantly different according to LSD (0.05).

평가하는데 이용된다(Watanabe *et al.*, 1980). 따라서 SPAD 값은 PI-FL 차광에 의하여 증가하였으나(Table 1), 엽신 질소 농도가 증가하지 않은 결과는(Table 2) 차광에 의하여 같은 질소량 중 보다 많은 부분이 엽록소 형성을 위하여 분배되었기 때문인 것으로 추정되나, 이를 밝히기 위해서는 보다 정밀한 연구가 수행되어야 할 것으로 생각된다. 한편, 2WAT-PI 차광 처리 후 출수기까지 자연광에서 생육한 벼는 유수형성기부터 출수기까지 엽신 질소 농도의 감소 정도가 자연광에 비하여 현격하게 적어, 출수기에는 자연광의 질소 농도와 비슷하였다. 이와 같이 낮은 일사량에 적응한 후 강한 빛에 노출된 식물의 엽신 질소 농도의 감소가 커진 것은 SPAD 값의 증가 정도가 적어진 것과 같이 식물체가 받는 light stress 정도가 커진 것을 의미하는 것으로 보인다.

포장 조건에서 벼의 광 포화점은 $880 \sim 1,170 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 인 것으로 알려져 있다 (Yoshida, 1981). 최대 탄소동화 능력을 평가하기 위하여 1차 시험에서 유수형성기와 출수기에 PPFd가 광 포화점 이상이 되는 오전 10시부터 12시 사이에 탄소동화 속도를 측정하였다. 측정이 이루어진 시점에 자연광 조건에서 PPFd는 유수형성기와 출수기에 각각 $1,743$ 과 $2,067 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었고, 차광 내에서는 각각 854 와 $1,416 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다(Fig. 9A). 이 때의 탄소동화 속도는 자연광 처리에서 유수형성기와 출수기에 각각 30.3 과 $29.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었고, 차광 처리에서 각각 24.2 와 $25.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로(Fig. 9B), 차광조건에서 현저하게 낮았다. 그러나 차광 조건에서 생육한 벼를 자연광에 1일간 노출시켜 순화시킨 후 자연광 상태와 비슷한 PPFd 조건에서(Fig. 9A) 측정된 탄소동화 속도는 유수형성기와 출수기에 각각 29.2 와 $28.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로서 자연광에서 생육한 벼의 동화 속도와 차이를 보이지 않았다(Fig. 9B). 이와 같은 결과는 차광 시설 내에서 탄소동화 속도가 늦었던 것은 단순히 일

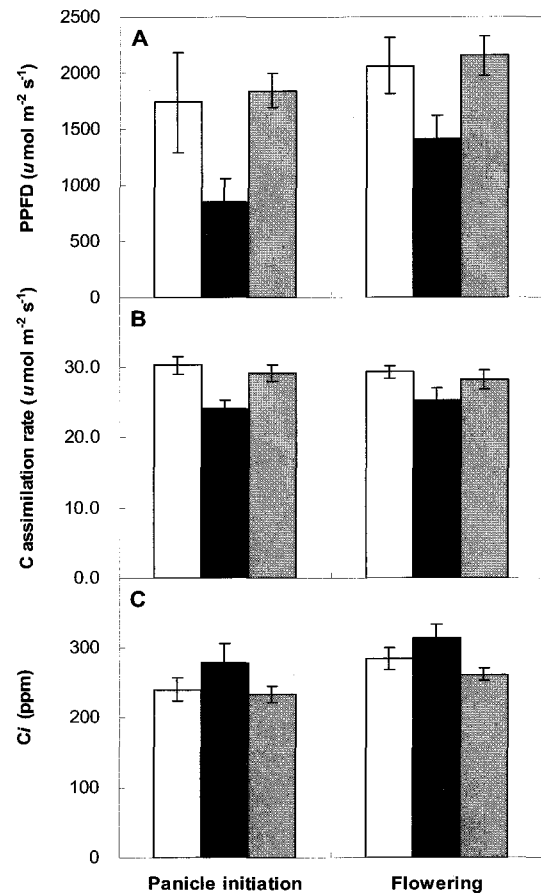


Fig. 9. Photosynthetic photon flux density (PPFD, A), carbon assimilation rate (B), and internal CO_2 concentration (C_i , C) of the uppermost fully expanded leaves under shading treatment (■), exposed to full solar radiation for one day after shading treatment (▨), and control (□) at panicle initiation and flowering. Shaded plants taken at panicle initiation were subjected to 40% reduction of solar radiation from two weeks after transplanting to panicle initiation and those taken at flowering from panicle initiation to flowering. Each data point is the mean of three genotypes and error bars are average standard deviations.

사량이 낮았기 때문일 뿐, 낮은 일사 조건에서 생육한 벼가 잠재 동화 능력을 상실한 것은 아니라는 것을 의미한다. 더욱이 조직 내 이산화탄소 농도는 자연광 조건보다 차광 조건에서 생육한 벼에서 더 높았고, 차광 시설 내의 식물을 외부로 옮겼을 때는 조직 내 이산화탄소 농도가 자연광에서 생육한 벼의 수준으로 낮아졌는데(Fig. 9C), 이는 차광 내에서의 탄소동화 속도 저하는 탄소동화 작용의 기질인 이산화탄소의 제한에 의한 것이 아니고 전자전달에 관여하는 빛 에너지의 제한에 기인되었다는 것을 추정 가능하게 한다.

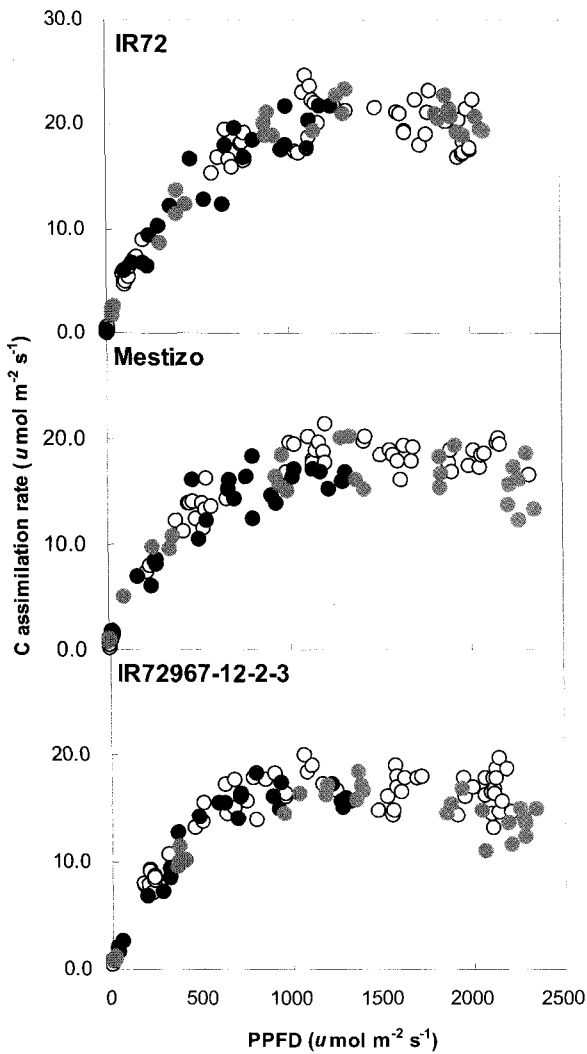


Fig. 10. Carbon assimilation rate response of flag leaves under the shading treatment from two weeks after transplanting to flowering (●), from the exposed plants to full solar radiation for one day after shading treatment (◐), and control (○) to photosynthetic photon flux density (PPFD) at flowering in three rice genotypes.

3차 시험에서 출수기에 동이 트기 시작하는 오전 6시부터 광도가 최고점에 도달하는 정오까지 일사량에 따른 지엽의 광합성 속도를 조사한 결과, IR72는 Mestizo나 IR72967-12-2-3에 비하여 최대 탄소동화 속도가 빨랐다(Fig. 10). 그러나 세 품종 모두 일사량에 따른 광합성 속도의 반응은 차광 조건과 자연광 조건 사이에 차이가 없었다. 출수기까지 차광 조건에서 자란 벼를 자연광 조건으로 옮겼을 때 일사량에 대한 광합성 속도 반응 또한 자연광 조건에서 자란 벼의 반응과 큰 차이를 나타내지 않았다. 이 결과는 낮은 일사량 조건에서 생육한 벼가 잠재 광합성 능력을 상실하지 않는다는 앞의 결과를 뒷받침한다. 한편, 차광 조건에서 생육한 Mestizo와 IR72967-12-2-3을 자연광 조건에서 측정하였을 때, PPFd가 $2,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상으로 높을 경우 자연광에서 생육한 벼에 비하여 광합성 속도가 저하되는 현상을 보였다. 이는 낮은 일사 조건에서 생육한 벼가 강광에 대한 장애가 더 크다는 가능성을 보여준다. 세 품종 모두 광합성은 PPFd $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 전후에서 포화되었는데, 차광 내에서도 한 낮에는 PPFd가 광 포화점 이상에 다다랐고, 이 때 차광 내 식물체의 광합성은 자연광 조건에서 생육한 식물체의 최대 광합성 속도 수준에 도달하였다. 그러므로 자연광에 비하여 차광 내에서 광합성이 저하되는 시간은 차광 내에서 PPFd가 자연광 조건의 광 포화점에 도달하기 까지이고, 차광 내 PPFd가 광 포화점 이상으로 유지되는 한 낮의 몇 시간 동안은 차광 처리 유무에 관계없이 광합성 속도에 차이가 없게 된다. 시험 조건이 아닌 자연 조건에서 낮은 일사량에 처한 벼의 경우에도 이와 같을 것으로 미루어 짐작해 보면, 이러한 조건에서 탄소동화량은 일사량이 광 포화점에 도달하지 못하는 시간에 따라 달라진다고 하겠다.

생육단계별 약 40% 차광 처리에서 수량 및 수량구성요소는 Table 3과 같다. 2WAT-PI 차광에서는 1차 시험의 경우 자연광 처리에 비하여 수수와 포트당 영화수가 감소하여 수량이 저하되었으나, 2차 시험의 경우에는 자연광 처리와 차이를 보이지 않아, 이 기간 동안의 일사 저하에 따른 수량 감소는 뚜렷하지 않았다. 그러나 PI-FL, FL-PM, 2WAT-PM 차광 처리에서는 모두 수량이 자연광 처리에 비하여 감소하였다. 생식생장기 차광에 의한 수량 감소는 주로 수당 영화수 감소에, 등숙기 차광에 의한 수량 감소는 주로 등숙비를 저하에 기인되었는데, 이는 유수형성기 이후의 일사 저하에 의하여 수량이 감소한다는 보고(Evans & Datta, 1997)와 비슷한 결과였다.

Table 3. Grain yield and yield attributes of shaded plants from two weeks after transplanting to panicle initiation (2WAT-PI), panicle initiation to flowering (PI-FL), flowering to physiological maturity (FL-PM), two weeks after transplanting to physiological maturity (2WAT-PM), and control plants in the two experiments.

	Grain yield (g pot ⁻¹)	Panicles pot ⁻¹	Spikelets panicle ⁻¹	Spikelets pot ⁻¹	Grain filling (%)	1000-Grain weight (g)
First Experiment						
2WAT-PI	62.4 b [†]	46.0 b	107.3 a	4855 b	61.0 a	21.5 b
PI-FL	58.1 c	51.1 a	95.6 b	4787 b	56.1 b	21.6 ab
FL-PM	54.6 d	49.9 a	105.6 a	5154 a	49.4 c	21.8 ab
2WAT-PM	43.5 e	37.9 c	99.5 b	3710 c	56.1 b	21.6 ab
Control	73.8 a	51.9 a	105.0 a	5358 a	63.2 a	22.0 a
Second Experiment						
2WAT-PI	94.6 a	39.2 a	127.0 a	4901 a	75.5 a	25.8 ab
PI-FL	78.4 c	39.7 a	111.7 b	4359 b	74.0 a	24.8 b
FL-PM	85.2 b	39.1 a	130.4 a	5023 a	66.3 b	26.2 a
2WAT-PM	79.8 c	36.3 b	124.5 a	4461 b	73.1 a	24.8 b
Control	94.4 a	40.3 a	123.5 a	4877 a	76.2 a	25.8 ab

Data are means of three rice genotypes.

[†]Within columns for each experiment, means followed by the same letters are not significantly different according to LSD (0.05).

적 요

일사 저하에 따른 벼의 형태적 변화와 광합성 특성 변화를 평가하기 위하여, 필리핀 소재 국제미작연구소(IRRI)에서 3품종을 이용하여 분얼기, 생식생장기, 등숙기에 약 40% 차광 처리하고 자연광 처리를 두어 비교한 결과는 다음과 같다.

1. 차광 조건에서 벼는 단위 엽면적 및 엽록소계(SPAD) 측정값 증가, 엽신으로의 건물중 분배비율 증가 등 일조 부족에 대한 적응 형태를 나타내었으나, 분얼이 지연되고 건물 생산량이 감소하는 특징을 보였다.

2. 차광 조건에서 생육한 벼는 자연광 조건에서 생육한 벼에 비하여 탄소동화 속도가 늦었으나 조직 내 이산화탄소의 농도는 높게 유지되어, 차광 내 벼의 광합성이 낮았던 것은 광합성 기질인 이산화탄소의 제한이 아니고 photosystem의 전자전달 활성의 약화에 기인된 것으로 판단되었다.

3. 차광 조건에서 생육한 벼를 자연광에 1일간 노출시켜 순화한 후 측정된 최대 광합성과 photosynthetic photon flux density에 대한 광합성 반응은 자연광에서 생육한 벼의 광합성 반응과 차이를 보이지 않아, 차광 조건에서 생육한 벼는 자연광에서 생육한 벼 수준의 잠재 광합성 능력을 유지하고 있었으며, 차광에서의 광합성 저하는 단순하게 일사

량 저하에 의한 현상이었다.

4. 분얼기간 동안 차광 조건에서 생육하고 유수형성기 이후 자연광에 노출되어 생육한 벼는 자연광 조건에서 생육한 벼에 비하여 유수형성기부터 출수기까지의 SPAD 값의 증가 정도가 적으며, 엽신 질소 함량의 감소 정도가 크고, 2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상으로 강한 광 조건에서는 광합성이 감소하는 경향을 보여, 일조 부족에 적응한 벼는 photoinhibition 정도가 큰 것으로 생각된다.

5. 벼 수량은 자연광 처리에 비하여 유수형성기~출수기 차광에서는 수당영화수와 포트당 영화수의 감소에 의하여, 출수기~성숙기 차광에서는 등숙비율의 저하에 의하여 감소하였다.

인용문헌

- Biswas, P. K. and V. Salokhe. 2002. Effects of N rates, shading, tiller separation, and plant density on the yield of transplanted rice. *Tropical Agric.* 79(3) : 168-172.
- Bremner, J. M. and C. S. Mulvaney. 1982. Nitrogen-Total. pp. 595-624. In : Page A. L. *et al.* (ed.) *Methods of soil analysis, Part 2.* 2nd ed. Agron. Monogr. 9. ASA and SSSA, Madison, WI.
- Chowdhury, P. K., M. Thangaraj, and M. Jayapragasam. 1994. Biochemical changes in low-irradiance tolerant and suscep-

- tible rice cultivars. *Biologia Plantarum*. 36(2) : 237-242.
- Dobermann, A., D. Dawe, R. P. Roetter, and K. G. Cassman. 2000. Reversal of rice yield decline in a long-term continuous cropping experiment. *Agron. J.* 92(4) : 633-643.
- Evans, L. T. and S. K. De Datta. 1979. The relationship between irradiance and grain yield of irrigated rice in the tropics, as influenced by cultivar, nitrogen fertilizer application and month of planting. *Field Crops Res.* 2 : 1-17.
- Gibson, K. D., A. J. Fischer, and T. C. Foin. 2004. Compensatory responses of late watergrass (*Echinochloa phyllopogon*) and rice to resource limitations. *Weed Sci.* 52(2) : 271-280.
- Islam, M. S. and J. I. L. Morison. 1992. Influence of solar-radiation and temperature on irrigated rice grain-yield in Bangladesh. *Field Crops Res.* 30(1-2) : 13-28.
- Ji, B. and D. Jiao. 2001. Photoinhibition and photooxidation in leaves of indica and japonica rice under different temperature and light intensities. *Acta Botanica Sinica.* 43(7) : 714-720.
- Jiao, D. and X. Li. 2004. Cultivar differences in photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice (*Oryza sativa* L.). *Photosynthetica.* 39(2) : 167-175.
- Kim, K. S., S. K. Kim, B. L. Huh, and K. M. Yoon. 1991. Effects of shading at heading stage on yield components of rice. *Korean J. Crop Sci.* 36(2) : 127-133.
- Kobata, T., M. Sugawara, and S. Takatu. 2000. Shading during the early grain filling period does not affect potential grain dry matter increase in rice. *Agron. J.* 92(3) : 411-417.
- Krishnan, P. and A. V. S. Rao. 2005. Effects of genotype and environment in seed yield and quality of rice. *J. Agric. Sci.* 143 : 283-292.
- Liu, J., B. Qin, Z. Liu, and W. Yang. 2004. Diurnal photosynthesis and photoinhibition of rice leaves with chlorophyll fluorescence. *Acta Botanica Sinica.* 46(5) : 552-559.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano, and T. Mae. 1997. Leaf photosynthesis and nitrogen allocation in rice under different irradiance. *Planta.* 203(3) : 390-398.
- Nakano, H. 2000. Effect of early stage shading of direct-seeded rice on growth and yield components. *Jpn. J. Crop Sci.* 69(2) : 182-188.
- Peng, S., J. Huang, J. E. Sheehy, R. C. Laza, R. M. Visperas, X. Zhong, G. S. Centeno, G. S. Khush, and K. G. Cassman. 2004. Rice yield decline with higher night temperature from global warming. *PNAS.* 101(27) : 9971-9975.
- Samarajeewa, K. B. D. P., N. Kojima, J. Sakagami, and W. A. Chandanie. 2005. The effect of different timing of top dressing of nitrogen application under low light intensity on the yield of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agron. Crop Sci.* 191(2) : 99-105.
- Tamaki, M. and Y. Yamamoto. 1997. Effects of shading and nitrogen fertilizer levels on flag leaf emergence rate and tillering of rice plants, with special reference to the turning point of the leaf emergence rate. *Jpn. J. Crop Sci.* 66(1) : 29-34.
- Viji, M. M., M. Thangaraj, and M. Jayapragasam. 1997. Effect of low light on photosynthetic pigments, photochemical efficiency and Hill reaction in rice (*Oryza sativa*). *J. Agron. Crop Sci.-Zeitschrift fur Acker und Pflanzenban.* 178(4) : 193-196.
- Watanabe, S., Y. Hatanaka, and K. Inada. 1980. Development of a digital chlorophyll meter. I. Structure and performance. *Jpn. J. Crop Sci.* 49(special issue) : 89-90.
- Xin, Y., L. Feng, Y. Xu, D. Jiao, L. Ki, and T. Kuang. 2000. Effects of high light stress on chlorophyll-protein complexes of two subspecies of rice. *Acta Botanica Sinica.* 42(12) : 1278-1284.
- Yao, Y., Y. Yamamoto, T. Yoshida, Y. Nitta, and A. Miyazaki. 2000. Response of differentiated and degenerated spikelets to top-dressing, shading and day/night temperature treatments in rice cultivars with large panicles. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46(3) : 631-641.
- Yamamoto, Y., H. Kurokawa, Y. Nitta, and T. Yoshida. 1995. Varietal difference of tillering response to shading and nitrogen levels in rice plant - Comparison between high tillering semi-dwarf indica and low tillering japonica. *Jpn. J. Crop Sci.* 64(2) : 227-234.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. *Int. Rice Res. Inst., Manila, Philippines.* 269 p.