

벼 등숙기 고온이 잎의 엽록소구성과 광합성 및 생리적 변화에 미치는 영향

손지영[†] · 김준환 · 이충근 · 양운호

농촌진흥청 국립식량과학원

Effect of High Temperature on Leaf Physiological Changes as Chlorophyll composition and Photosynthesis Rate of Rice

Jiyoung Shon[†], Junhwan Kim, Chung-Kuen Lee, and Woonho Yang

National Institute of Crop Science, RDA, Korea

ABSTRACT High temperature impairs rice grain yield and quality. To understand the effect of high temperature on leaf physiological activity and grain filling, two cultivars of rice that Dongan and Ilpum were exposed to high temperature during ripening stage. Grain filling rate, perfect grain ratio and grain weight of high temperature ($27^{\circ}\text{C}\pm 4^{\circ}\text{C}$) treated both rice cultivars were decreased than those of control temperature ($22^{\circ}\text{C}\pm 4^{\circ}\text{C}$) treated. The reduction rates of grain filling ratio, perfect grain ratio and grain weight of high temperature treated to control treated rice were higher in Ilpum than Dongan. Chlorophyll contents of rice leaves under high temperature at early ripening stage were higher than those of control temperature, but those were slowly decreased with no difference between temperature treatment since at mid ripening stage. Although chlorophyll a/b ratio under high temperature was decreased from heading to 15 days after heading, that was gradually increased since 15 days after heading. Protein concentrations of rice leaves for ripening stage was a similar pattern with chlorophyll changes. The rate of photosynthesis at 14 days after heading under high temperature was higher than those of control temperature, but there was no difference at those of 7 and 34 days after heading between two temperature treatment. Free sugars under high temperature treated leaves were lower than control temperature. Consequently, these results exhibit that high temperature accelerate leaf physiological activity as chlorophyll synthesis and photosynthesis rate unlike the deterioration of grain filling.

Keywords : rice, high-temperature, chlorophyll, chlorophyll a/b ratio, photosynthesis, senescence

벼 등숙기 온도의 상승은 벼 수량과 품질을 저하시키는 것으로 알려져 있다. Peng *et al.* (2004)은 등숙온도가 1°C 상승하면 수량이 10% 감소한다고 하였다. 자포니카 벼의 최적 등숙온도는 출수 후 40일간 평균 기온이 $21\sim 22^{\circ}\text{C}$ 이며 (Murata, 1964; Kim, 1983), 출수 후 30일까지의 평균 기온이 22°C 전후일 때 현미 무게가 가장 높고 식미치도 높다고 한다(Choi *et al.*, 2011). 평균 온도가 26°C 이상 상승하면 완전립률과 쌀알 무게가 감소하며 유백립이 증가하고 밥맛도 떨어지는 것으로 알려져 있다(Tashiro and Wardlaw, 1991; Yamakawa *et al.*, 2007). 최근 일본 남부지방에서는 한여름 고온으로 벼 생육 피해와 쌀 품질이 저하되는 경우가 많아 고온등숙에 관한 연구가 활발히 이루어지고 있다. 우리나라의 연평균 기온도 증가하고 있는 추세로 100년 뒤에는 4.2°C 상승할 것으로 예측되고 있어(Lee *et al.*, 2011) 벼의 생육과 등숙에 미치는 영향이 매우 클 것으로 예상된다.

종실의 등숙은 이삭의 수용능력(sink activity) 뿐만 아니라 잎의 동화물질 생산 능력(source activity)과 상호작용에 의해서 결정된다. 등숙기 잎의 노화 양상은 쌀 생산량과 품질에 중요한 영향을 미치는 요인으로서, 잎의 노화가 늦은 품종은 등숙 후기까지 광합성 능력을 유지하기 때문에 수량성 향상에 유리하다고 한다(Park and Lee, 2003). 마찬가지로 엽 노화가 빠르면 이삭의 노화도 빨리 진행되므로 등숙에 불리하다는 보고도 많다 (Fu *et al.*, 2009; Seo *et al.*, 1981; Gelang *et al.*, 2000, Yang *et al.*, 2001). 그러나 등숙 기간에 엽록소가 어느 정도 감소해도 광합성 능력은 유지되므로 벼에서 엽록소 소실과 광합성능력이 반드시 일치하지는 않는다는 보고도 있다(Murchie, 1999). Kim *et al.* (2011)도

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-695-4132 (E-mail) olive1001@korea.kr
<Received 15 May, 2015; Revised 1 June, 2015; Accepted 1 July, 2015>

등숙 종료시기보다 잎 노화가 더 늦기 때문에 잎의 노화가 등숙 종료의 결정적인 요인이 아니라고 하였다. 이와 같이 잎의 물질생산능력이 등숙에 미치는 영향은 아직 명확히 밝혀지지 않았으며 이견이 있다. 따라서 본 연구는 고온에 의한 등숙저하가 잎의 생리적 변화에 의한 영향인지를 밝히고자 고온이 잎에 미치는 영향을 조사하였다.

재료 및 방법

등숙기 온도처리는 국립식량과학원(수원) 인공기상실에서 수행하였다. 시험에 사용한 벼 품종(*Oryza sativa* sp. japonica)은 동안과 일품을 사용하였다. 시험재료의 생육 및 처리조건은 다음과 같다. 싹 틔운 종자를 성묘포트에 1립씩 파종한 뒤 30일모를 Wagner 포트(1/5000 a)에 1본씩 3주 이상(5월 25일)하였다. 와그너 포트의 토양은 논 흙을 체에 쳐 사용하였고 이앙 직전에 포트당 질소, 인산, 산화칼륨을 각각 1.0, 0.5, 0.5 g을 사용하였다. 이앙 후 출수기까지는 인공기상동 외부 수조에서 생육시켰고 출수기에 이삭마다 출수일을 표시한 후 인공기상실 정밀유리실로 포트를 옮겨 적산온도가 1200도 될 때까지 온도 처리하였다. 대조(적온) 및 고온처리는 각각 평균온도 22°C와 27°C로 설정하고 일중 변온 조건으로 최고 온도와 최저온도간의 차이를 8°C로 하였다.

지엽의 CO₂동화량은 광합성 측정기(LI-6400, Licor co.)를 사용하여 측정하였으며 측정조건은 광도 1500 μmole/m², 350 μmole CO₂/mol, 샘플챔버의 온도는 고온처리구는 27°C, 대조구는 22°C에서 측정하였다. 광합성 측정 시간은 오전 10~12시경에 실시하였다. 엽록소함량 측정은 Hiscox & Israelstam (1979)의 방법에 기초한 Yang (2006)의 방법을 따라 다음과 같이 분석하였다. 상위 1~3엽까지 등숙시기별로 채취한 잎을 동결건조 시켰다가 분쇄하여 분석에 사용하였다. 시료 0.1 g에 80% ethanol 7 ml을 넣고 색소가 완전히 탈색될 때까지 실온에서 12시간 두었다가 최종부피를 10 ml로 맞춘 다음 상층액을 645 nm와 663 nm에서 흡광도를 측정하였다. 엽록소 함량은 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{Chlorophyll a (mg g}^{-1} \text{ FW)} = \frac{\{(12.7 \times OD_{663}) - (2.69 \times OD_{645})\} \times ml \text{ 80\% ethanol}}{mg \text{ tissue}}$$

$$\text{Chlorophyll b (mg g}^{-1} \text{ FW)} = \frac{\{(22.9 \times OD_{645}) - (4.68 \times OD_{663})\} \times ml \text{ 80\% ethanol}}{mg \text{ tissue}}$$

잎의 질소함량은 건조 시료를 분쇄하여 원소분석기(CN elementary analyzer, Vario Max CN, Germany)로 측정하였다. 유리당 함량은 Shon (2011)의 방법에 따라 다음과 같이 실시하였다. 동결마쇄시료 0.2 g에 증류수 2 ml을 가하여 교반한 다음 4°C에서 10시간 동안 두었다가 다시 교반한 후 10,000 xg, 4°C에서 원심분리하여 상등액을 취하였다. 시료에 포함된 효소를 불활성화시키고 단백질을 제거하기 위하여 75°C에서 10분간 열처리하여 10,000 xg에서 원심 분리한 다음 상등액을 취하였다. 상등액을 0.2 μm syringe filter (PTFE, Acrodisc)로 여과한 다음 고속액체 크로마토그래피(Waters co, UPLC-ELSD, Aquity UPLC BEH Amide 1.7 μm 컬럼)로 분리하였다. 수확 후 현미품위분석은 곡물 검사기(Kett, RN-500)로 분석하였다.

결 과

벼 등숙기의 온도가 등숙률과 완전립률, 천립중에 미치는 영향은 Table 1과 같았다. 출수 직후부터 등숙이 완료될 때까지 고온처리(평균 27°C)한 벼의 등숙률과 완전립률은 적온처리(평균 22°C)에 비해 두 품종 모두 유의하게 감소하였다. 동안의 등숙률과 완전립률은 각각 7%, 5% 감소하였으나, 일품은 17%, 30% 감소하여 일품이 동안보다 고온에서 등숙율이 더 낮았다(Table 1). 고온에서 현미 천립중은 동안 벼가 0.4 g 감소하였으나 통계적 유의성은 없었고, 일품벼는 0.9 g으로 유의하게 감소하였다.

Table 1. Effect of grain ripening temperature on grain filling rate, perfect grain ratio and grain weight.

Cultivar	Treatment	Grain filling rate (%)	Perfect grain ratio (%)	1000-grain weight (g)
Dongan	CT	89.6	88.9	23.2
	HT	83.2**	84.6**	22.8
	Reduction ratio ^a	92.9	95.2	98.3
Ilpum	CT	73.5	71.7	22.6
	HT	60.8**	49.9**	21.5*
	Reduction ratio ^a	82.7	69.6	95.1

CT, control temperature (22°C±4°C); HT, high temperature (27°C±4°C) in phytotron. ^aThe reduction ratio of grain filling rate, perfect grain ratio and 1000-grain weight of HT-treated rice to that of CT-treated rice. Values are means of 9 replications. * and **, Significant at p<0.05, p<0.01, respectively, as determined by Student's t test.

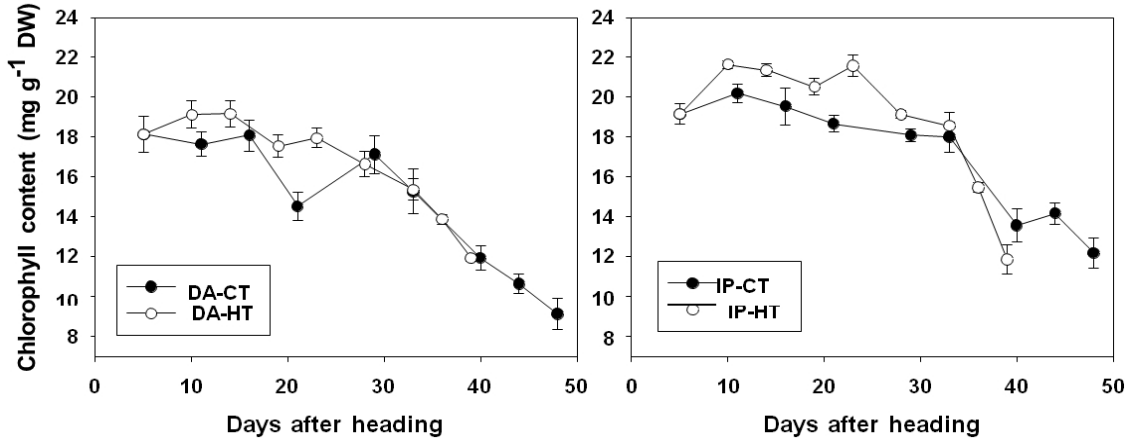


Fig. 1. Changes in chlorophyll content of the top 3 leaves of rice under control (CT: 22±4°C, black circles) and high (HT: 27±4°C, white circles) temperature during grain filling stage. Data are means ± SE from 3 independent groups. DA: Dongan, IP: Ilpum.

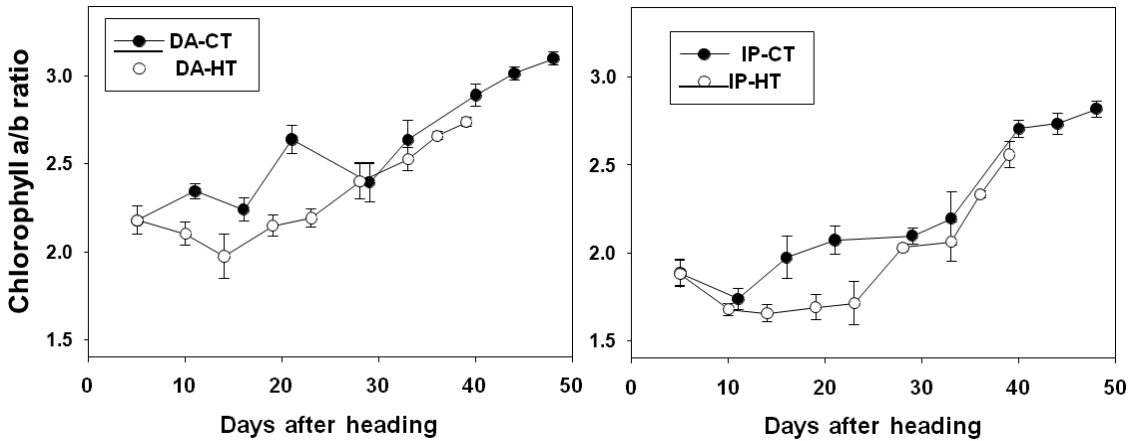


Fig. 2. Changes in chlorophyll a/b ratio of the top 3 leaves of rice under control (CT: 22±4°C, black circles) and high (HT: 27±4°C, white circles) temperature during grain filling stage. Data are means ± SE from 3 independent groups. DA: Dongan, IP: Ilpum.

등숙기 고온에 의한 엽록소 함량과 단백질 농도 변화

적온에서 엽록소 함량은 출수 직후부터 완만하게 감소하다가 출수 후 30일부터 급격히 감소하였다. 고온에서는 등숙초기에는 엽록소함량이 증가하다가 서서히 감소하였는데 두 품종 모두 출수 후 약 25일까지 고온처리가 적온처리보다 엽록소 함량이 높았다(Fig. 1). 요약하면, 등숙초기에는 고온이 적온보다 엽록소 함량이 높았고, 등숙중기 이후 엽록소함량은 서서히 감소하였으며 온도처리간 차이가 없었다. 동안은 일품에 비해 엽색이 밝고 엽록소함량도 낮은 편이었고 고온과 적온간의 차이가 일품보다 적었다.

등숙기 앞의 단백질농도 변화는 엽록소와 비슷한 양상으로 감소하였는데, 출수 초기에는 고온이 적온보다 약간 높았으며 약 13~15%정도였으나 등숙후기에는 약 8%로 감소

하였다(Fig. 3). 품종 간에는 동안의 잎 단백질 농도가 등숙 초기에 증가하여 적온과 차이가 컸으나 출수 15일 이후부터 등숙후기까지 감소하는 양상이었으며 온도간 차이는 없었다. 일품의 잎 단백질농도는 고온이 적온보다 약간 높았지만 유의한 차이 없이 비슷하게 감소하였다.

등숙기 고온에 의한 엽록소 a/b율과 최대광합성량

등숙 기간동안 엽록소를 구성하는 엽록소 a와 b의 비율은 엽록소 함량변화와는 반대 양상으로 출수 직후부터 등숙초기까지 감소하다가 등숙이 진행될수록 증가하였다(Fig. 2). 동안은 고온에서 등숙 초기에는 엽록소 a/b율이 감소하였다가 출수 후 15일 이후부터 엽록소 a/b율이 증가하였고, 적온에서는 출수 이후 a/b율이 계속 증가하였다. 일품은 적온

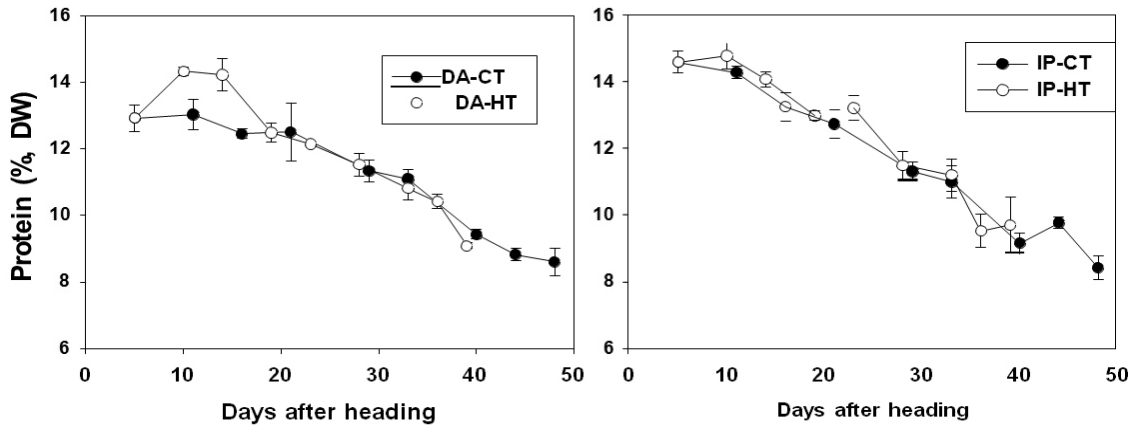


Fig. 3. Changes in protein concentration of the top 3 leaves of rice under control (CT: $22\pm 4^\circ\text{C}$, black circles) and high (HT: $27\pm 4^\circ\text{C}$, white circles) temperature during grain filling stage. Data are means \pm SE from 3 independent groups. DA: Dongan, IP: Ilpum.

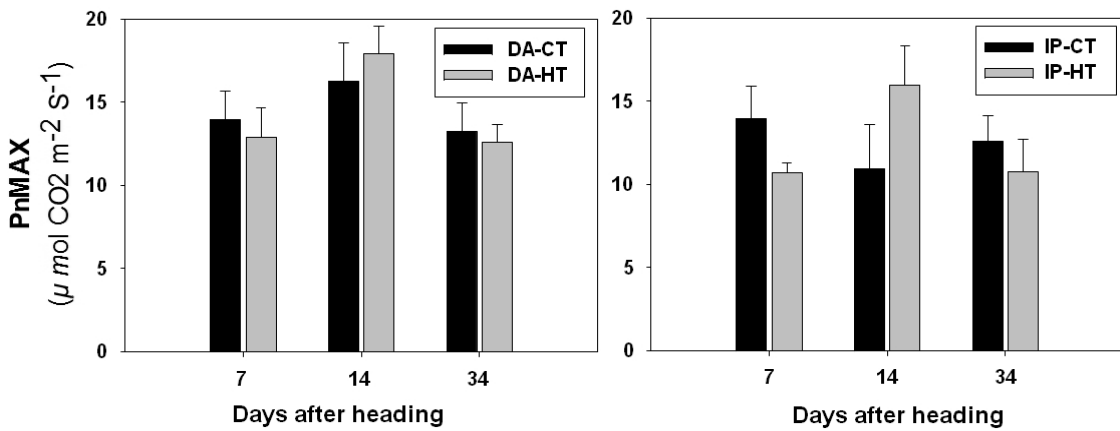


Fig. 4. Maximum net photosynthetic rate (Pnmax) of control (CT: $22\pm 4^\circ\text{C}$, black bars) and high (HT: $27\pm 4^\circ\text{C}$, gray bars) temperature treated rice first leaves at DAH 7, 14 and 34. Data are means \pm SE from 10 independent samples. DA: Donganbyeo, IP: Ilpumbyeo. Pnmax was measured using a portable gas analyzer (Li-COR 6400) that measuring conditions of sample chamber were $1500\mu\text{mol}$ quanta m^{-2} of light intensity, $350\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ S}^{-1}$ at 22°C or 27°C .

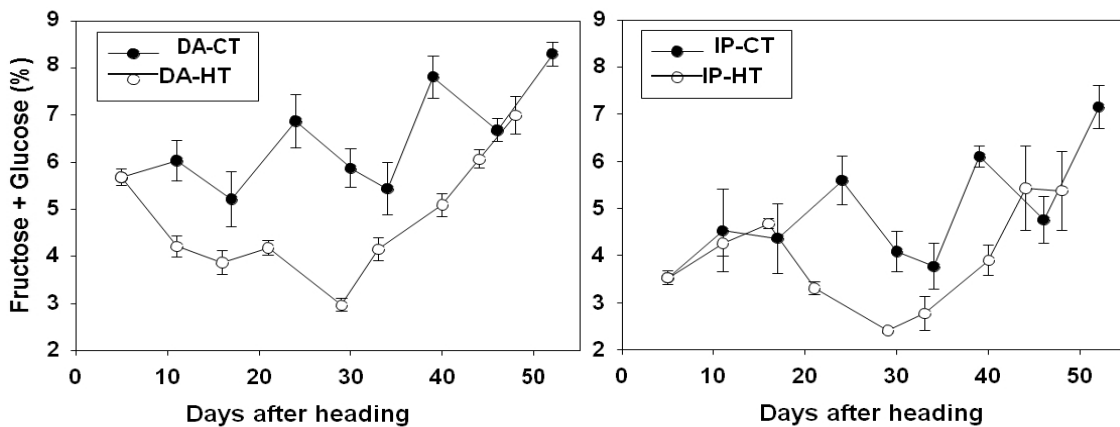


Fig. 5. Change in free sugar concentrations of rice leaves under control (CT: $22\pm 4^\circ\text{C}$, black circles) and high (HT: $27\pm 4^\circ\text{C}$, white circles) temperature during grain filling stage. Data are means \pm SE from 3 independent groups. DA: Dongan, IP: Ilpum.

에서 출수 후 10일까지 a/b율이 감소하였다가 이후 지속적으로 증가하였고, 고온에서는 출수 후 15일까지 감소하였다가 이후 서서히 증가하였다.

등숙초기 고온에서 엽록소함량과 엽록소 a/b율이 적온과 차이를 보였는데, 광합성에도 영향을 미치는지를 알아보고자 출수 후 7일, 14일, 34일에 지엽의 광합성량을 측정하였다. 고온에서의 최대광합성량(PnMax)은 두 품종 모두 출수 후 7, 34일보다 14일에 가장 높았다(Fig. 4). 최대광합성량은 출수 후 7일과 34일은 적온보다 고온이 낮았고 14일은 고온이 더 높았는데 일품벼는 출수 후 7일과 14일은 유의한 차이를 보였으나 동안벼는 통계적 유의성은 없었다.

등숙기 고온에 의한 잎의 유리당 농도 변화

등숙기간 동안 잎의 유리당 농도는 적온이 고온보다 높은 수준을 유지하였으며, 출수 후 등숙일수가 경과할수록 유리당 농도가 증가하는 경향이였다. 그러나, 고온에서 동안벼는 출수 직후부터 30일까지 감소하였다가 이후 증가하였지만 적온보다 농도가 낮았고, 일품벼는 출수 후 15일까지는 적온과 차이가 없다가 이후 감소하였다가 30일부터 증가하였다. 등숙기간 동안 일품벼보다 동안이 온도처리 간 유리당 농도 차이가 더 컸다(Fig. 5).

고찰

본 시험에서는 고온에 의한 등숙저하가 동화 산물 공급능력에 의한 것인지를 알아보고자 등숙기 고온이 잎에 미치는 생리적 변화를 광합성과 엽록소의 변화를 중심으로 알아보았다.

등숙기 고온 처리에 의해 두 품종 모두 등숙률과 완전립율이 저하되었으며, 고온에 의한 영향은 품종 간 차이가 있었다(Table 1). 자포니카 품종은 고온에서 품질이 저하된다는 보고가 많은데(Yamakawa *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2013, Wakamatus *et al.*, 2007), 본 시험에서와 같이 국내육성 자포니카 품종도 동일한 결과를 보였다. Kim *et al.* (2013)은 동안벼가 국내 육성 품종 중 상대적으로 고온 내성이 있다고 하였는데, 본 시험에서도 동안벼는 일품벼에 비해 등숙률, 완전립율, 천립중의 감소가 적어 고온에 상대적으로 내성이 있는 품종으로 나타났다. 등숙기를 경과하면서 잎은 서서히 노화되어 가는데 이때 잎의 노화속도와 생리적 활성이 등숙 후기까지 오래 유지될수록 등숙에 유리하다는 보고가 많다(Fu *et al.*, 2009; Gelang *et al.*, 2000; Park and Lee, 2003; Seo *et al.*, 1981; Yang *et al.*, 2001). 그러나 유전적 특성이 비슷한 자포니카 품종간의 비교에서는 등숙에 비해 잎의 노화양상은 차이가 없다는 보고도 있다(Murchie, 1999;

Kim *et al.*, 2011). 본 시험에서는 두 품종 모두 등숙 초기에는 고온에 의해 엽록소 함량이 증가하였고(Fig. 1) 광합성은 촉진되었으며(Fig. 4), 등숙 후기에는 고온과 적온의 차이가 없이 비슷하였다. 엽록소 a/b율은 엽록소 함량과 반대 경향으로 등숙 초기 감소하였다가 증가하였다. 엽록소 함량과 광합성율의 온도 처리간 차이는 일품벼가 더 컸고 단백질함량과 유리당 농도의 처리간 차이는 동안벼가 더 컸다. 품종간의 차이를 보면, 엽록소함량과 단백질농도는 일품이 동안보다 등숙후기까지 높았으며 엽록소 a/b율과 최대 광합성율은 동안이 일품보다 높았다.

잎은 노화에 따라 서서히 엽록소가 감소하고 광합성능력이 줄어든다. 광합성에는 엽록소-단백질 복합체와 광합성에 관련된 효소들이 필요하며 이들이 분해되는 시기는 동일하지 않다고 한다(Tang *et al.*, 2005; Humbeck *et al.*, 1996; Weng *et al.*, 2005). 엽록소 a와 b는 광수확복합체를 구성하는 주요 요소이며 a/b율은 이들의 구성비를 반영한다. 광합성은 광수확복합체에서 빛에너지를 흡수하여 에너지로 전달하면서 시작되는데, 엽록소 a는 제 1광계(PSI)와 제 2광계(PSII)의 반응중심(RC: reaction center)과 광수확복합체(LHC: light harvesting complex)를 구성하며, 엽록소 b는 빛을 모으는 LHC의 안테나 색소로서 수확한 에너지를 반응중심으로 전달한다. 고등식물에서 엽록소 a/b율은 평균 3 정도이며 스트레스 조건에서 비율이 변하는데, 건조스트레스에서 높아지거나(Khaleghi *et al.*, 2012), 일사가 부족하면 감소한다고(Hidema *et al.*, 1991)하며, 일사부족에 내성(shade-tolerant)인 조류에서는 증가한다는 보고(Beneragama and Goto, 2010)도 있다.

벼는 등숙기간이 경과할수록 엽록소함량이 낮아지고 엽록소 a/b율도 낮아진다고 하는데, Tang *et al.* (2005)의 보고에서 Chl a/b율은 출수후 약 3에서 등숙후기 2.3정도로 낮아졌으며, Falqueto *et al.* (2009)의 보고에서는 엽의 순서와 품종간 차이가 크지만 등숙초기 3.7~3.5에서 등숙후기 2.7~1.8 정도로 감소하였다. 그러나 본 시험에서는 등숙후기로 갈수록 엽록소함량은 낮아졌지만 엽록소 a/b율은 출수 후 1.7~2.3에서 등숙후기에는 2.7~3.0정도로 증가하여 반대 경향을 보였는데, 이는 동안과 일품이 등숙초기에 Chl b가 a보다 상대적으로 많은 특성이 있는 것으로 생각된다. Kura-Hotta *et al.* (1987)은 노화에 따라 Chl a/b율이 감소하는 것은 Chl a가 b보다 더 빨리 분해되기 때문이라고 하였다. Tang *et al.* (2005)은 잎이 노화됨에 따라 지엽의 엽록소 함량과 엽록소 a/b율이 감소하고 엽록소-단백질 복합체도 분해되며 이때PSI가 가장 먼저 분해되고 LHCII가 가장 늦게 분해된다고 한다. 이 때 반응중심은 Chl a만 존재하기 때문에 Chl

b보다 a의 분해속도가 빠르기 때문에 Chl a/b율이 떨어지는 것으로 생각된다. 그러나 본 시험에서 고온에 의한 반응을 보면 특히 출수 후 15일까지 엽록소함량과 단백질은 증가하고, 엽록소 a/b율은 감소하며, 광합성율은 적온보다 높았는데, 이러한 결과는 고온에서 엽록소b의 합성이 a보다 상대적으로 많았고 이로 인해 광합성효율이 증가한 것으로 생각된다. Kang *et al.* (2012)은 엽록소 b가 증가된 돌연변이(Gc) 벼에서 PS II 효율이 증가하고 LHC II의 발현이 증가하여 광합성효율이 증가되었다고 하여, 본 결과를 뒷받침한다. Falqueto *et al.* (2009)는 등숙후기의 엽록소함량과 Chl a/b율이 높은 품종이 PSII효율이 높다고 하였는데 동안과 일품은 등숙후기까지 Chl a/b율이 높아 광합성이 활발한 품종으로 생각된다.

Kim *et al.* (2011)은 이삭의 등숙종료시기는 잎의 노화보다 빠르기 때문에, 더 이상 등숙이 진행되는 않는 이유가 잎의 노화 때문이 아닐 것이라고 하였다.

Morita *et al.* (2004)은 등숙기에 전체 식물체 또는 이삭 부위만 고온 처리한 결과 이삭무게가 감소하였으나 영양체 부위만 고온 처리하였을 경우는 이삭무게의 감소가 없기 때문에 고온 등숙에 의한 등숙저하는 공급되는 탄수화물이 부족하기 때문이 아니며 잎과 이삭의 고온에 의한 반응은 서로 다르다고 하였다. 본 시험결과에서도 고온에서 이삭의 등숙형질은 감소하였지만 잎의 활력은 오히려 고온에서 활발하고 등숙후기까지 적온과 차이가 없는 것으로 보아 Morita *et al.* (2004)나 Kim *et al.* (2011)과 마찬가지로 고온에 의한 등숙저하가 잎의 광합성능력과는 무관한 것으로 생각된다. 잎의 유리당 농도는 고온이 적온보다 더 낮았는데(Fig. 5), 이는 잎에서 줄기와 이삭으로의 전류속도 차이 때문으로 생각된다. Yamakawa *et al.* (2007)는 고온에서는 이삭의 전분축적 속도가 빠르다고 하였는데, 이삭에서 전분합성 속도가 빠르기 때문에 잎에서 이삭으로의 전류속도가 빠를 것으로 생각된다. 또한 유리당 농도는 하루 중 일정한 시간에 시료를 채취하더라도 시료간의 편차가 큰 편이었는데 전류속도가 빨라 잎에서의 머무름 시간이 짧기 때문으로 생각된다. 결론적으로 등숙기 고온은 잎의 생리적 활성을 더욱 촉진시켜 단백질합성과 광합성을 활발하게 함으로써 오히려 동화물질 생산에 유리한 환경으로 생각된다. 그럼에도 불구하고 고온에서 이삭의 등숙이 저하되는 것은 잎의 활력보다는 이삭의 전분합성관련 대사에 의한 요인이 클 것으로 생각된다.

적 요

등숙기 고온이 잎의 생리적 활력과 등숙에 미치는 영향을 알아보고자, 동안과 일품 두 품종을 등숙기에 고온 처리하

여 등숙 형질을 분석하고, 잎의 광합성, 엽록소 함량 및 엽록소 a/b율 등을 알아보았다. 등숙기 고온(27±4°C)처리에서 두 품종 모두 등숙률, 완전립률, 천립중이 감소하였으나 일품은 동안에 비해 모두 감소율이 컸다. 엽록소 함량은 등숙 초기 고온에서 적온보다 두 품종 모두 증가하였으며, 등숙 중기이후 엽록소감소양상은 온도처리에 따른 차이가 없었다. 엽록소 a/b율은 고온에서 감소하였다가 출수후 15일 이후 증가하였으며 적온에서는 출수 이후 지속적으로 증가하였다. 잎의 단백질농도 변화는 고온에서 등숙초기 약간 높은 경향이였으나 이후 처리 간 차이없이 등숙후기까지 지속적으로 감소하였다. 최대 광합성량은 유숙기인 출수 후 14일에 고온이 적온보다 높았고 출수후 7일과, 등숙후기(출수 후 34일)에는 유의한 차이가 없었다. 잎의 유리당 함량은 고온이 적온보다 낮았다. 결론적으로 등숙기 고온은 잎의 생리적 활력을 적온보다 오히려 증가시켜 엽록소함량과 광합성율이 증가하였으므로, 고온에 의한 이삭의 등숙저하는 이삭으로의 전류나 전분축적기작 과정의 문제가 더 클 것으로 생각된다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 작물시험연구사업(ATIS 과제번호: PJ00920302)의 지원에 의해 수행되었다.

인용문헌(REFERENCES)

- Beneragama, C. K. and K. Goto. 2010. Chlorophyll a:b ratio increases under low-light in 'shade-tolerant' *Euglena gracilis*. *Tropical Agricultural Research* 22(1) : 12-25.
- Choi, K., T. Park, C. Lee, J. Kim, J. Kim, K. Ha, W. Yang, C. Lee, K. Kwak, H. Park, J. Nam, J. Kim, G. Han, Y. Cho, Y. Park, S. Han, J. Kim, S. Lee, H. Choi, S. Cho, H. Park, D. Ahn, W. Joung, S. Han, S. Kim, K. Jang, S. Oh, W. Seo, J. Ra, J. Kim, and H. Kang. 2011. Effect of temperature during grain filling stage on grain quality and taste of cooked rice in mid-late maturing rice varieties. *Korean J. Crop Sci.* 56(4) : 404-412.
- Falqueto, A. R., D. Cassol, A. M. de Magalhaes Jr., A. C. de Oliveira, and M. A. Bacarin. 2009. Physiological analysis of leaf senescence of two rice cultivars with different yield potential. *Pesq. agropec. bras., Brasilia.* 44(7) : 695-700.
- Fu, J. D., Y. F. Yan, and B. W. Lee. 2009. Physiological characteristics of a functional stay-green rice "SNU-SG1" during grain filling period. *J. Cop. Sci. Biotech.* 12 : 47-52.
- Gelang, J., H. Pleijel, E. Slid, H. Danielsson, S. Younis, and G. Sellden. 2000. Rate and duration of grain filling in relation to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat (*Triticum*

- aestivum*) exposed to different concentrations of ozone. *Physiol Plant* 110 : 366-375.
- Humbeck, K., S. Quast, and K. Krupinska. Functional and molecular changes in the photosynthetic apparatus during senescence of flag leaves from field-grown barley plants. *Plant Cell Environ.* 19 : 337-344.
- Hidema, J., A. Makino, T. Mae, and K. Ojima. 1991. Photosynthetic characteristics of rice leaves aged under different irradiances from full expansion through senescence. *Plant Physiology* 97 : 1287-1293.
- Hiscox, J. D. and G. F. Israelstam. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany.* 57 : 1332-1334.
- Kang, Z., G. Li, J. Huang, X. Niu, H. Zou, G. Zang, and G. Wang. 2012. Photosynthetic and physiological analysis of the rice high-chlorophyll mutant(Gc). *Plant physiology and biochemistry* 60 : 81-87.
- Kim, J., J. Shon, C. K. Lee, W. Yang, Y. Yoon, W. H. Yang, Y. G. Kim, and B. W. Lee. 2011. Relationship between grain filling duration and leaf senescence of temperature rice under high temperature. *Field crop research* 122 : 207-213.
- Kim, J., J. Shon, Y. Yoon, K. J. Choi, and C. K. Lee. 2013. Study on improving high-temperature tolerance for grain filling through adjusting sink size. *Korean J. Crop Sci.* 58(2) : 107-112.
- Kim, K. 1983. Studies on the effect of temperature during the reduction division and the grain filling stage in rice plants. II. Effect of air temperature at grain filling stage in indica-japonica crosses. *Korean J. Crop Science* 28 : 58-75.
- Kura-Hotta, M., K. Satoh, and S. Kathh. 1987. Relationship between photosynthesis and chlorophyll content during leaf senescence of rice seedlings. *Plant cell physiology* 28(7) : 1321-1329.
- Lee, C. K., K. S. Kwan, J. Kim, J. Shon, and W. Yang. 2011. Impacts of climate change and follow-up cropping season shift on growing period and temperature in different rice maturity types. *Korean J. Crop Science* 56(3) : 233-243.
- Morita, S. H. Shiratsuchi, J. Takahashi, and K. Fujita. 2004. Effect of high temperature on grain ripening in rice plants: Analysis of the effects of high night and high day temperature applied to the panicle and other parts of the plant. *Japanese Journal of Crop Science.* 73(1) : 77-83.
- Murata, Y. 1964. Influence of radiation and air temperature upon the localization of paddy in japan. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn* 33 : 59-63.
- Murchie, E., Y. 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, J. H. and B. W. Lee. 2003. Genotypic difference in leaf senescence during grain filling and its relation to grain yield of rice. *Korean J. crop Sci.* 48(3) : 224-231.
- Peng, S., J. Huang, J. E. Sheely, R. C. Laza, R. M. Visperas, X. Zhong, G. S. Centeno, G. S. Khush, and K. G. Cassman. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *PNAS* 101(27) : 9971-9975.
- Seo, S., S. Camura, and T. Hayakwa. 1981. Panicle senescence and its prevention in rice plant: A decrease in dehydrogenase activity in spikelets following the progress of ripening and its varietal difference. *Jpn. J. Crop. Sci.* 50 : 91-97.
- Shon, J. 2011. Physio-biochemical characterization and transcript profiling of hypoxia- and anoxia-tolerant rice during germination and early seedling growth. Chonbuk National University. Ph. D. Thesis pp. 56-57.
- Tang, Y., X. Wen, and C. Lu. 2005. Differential changes in degradation of chlorophyll-protein complexes of photosystem I and photosystem II during flag leaf senescence of rice. *Plant Physiology and Biochemistry* 43 : 193-201.
- Tashiro, T. and I. Wardlaw. 1991. The effect of high temperature on the accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernel of rice. *Aust. J. Plant Physiol.* 18 : 259-265.
- Yamakawa, H., T. Hirose, M. Kuroda, and T. Yamaguchi. 2007. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA Microarray. *Plant Physiol.* 144 : 258-277.
- Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu, and W. Wan. 2001. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol.* 127 : 315-323.
- Yang, W. 2006. Physiological characterization of high yielding genotypes of rice (*Oriza sativa* L.) in the tropical irrigated system. University of philippines at Los Banos. Ph. D. Thesis. pp. 51-52.
- Wakamatus, K., O. Sasaki, I. Uezono, and A. Tanaka. 2007. Effects of high air temperature during the ripening period on the grain quality of rice in warm regions of Japan. *Jpn. J. Crop. Sci.* 76 : 71-78.
- Weng, X., H. Xu, and D. A. Jiang. 2005. Characteristics of gas exchange, chlorophyll fluorescence and expression of key enzymes in photosynthesis during leaf senescence in rice plants. *J. Int. Plant Biology* 47(5) : 60-566.