

벼의 灌水기간 및 수질이 광합성과 생육에 미치는 영향

이상각*† · 강병화*

*고려대학교 생명환경과학대학

Effect of Overhead Flooding Stress on Photosynthesis and Growth in Rice

Sang-Gak Lee*† and Byeung-Hoa Kang*

*Dept. of Crop Science, College of Life and Environmental Sciences, Korea Univ., Seoul 136-701, Korea

ABSTRACT : Physiological responses of rice to the flooding time of different water turbidity (clear water, sub-muddy water, muddy water) were analyzed as photosynthesis, chlorophyll fluorescence, transpiration, and physiological recovery. Photosynthetic rate was higher as turbidity increased and decreased as flooding time was extended. Floodings of 36 hrs and 42 hrs were resulted in 25% and 50% decrease of photosynthetic rate, respectively. Transpiration rate was higher in high turbidity (increased 30%, 25%, and 20% in clear, sub-muddy, and muddy water, respectively) and in increased floodings. Fv/Fm decreased as increased turbidity and flooding time. About 20% decrease of Fv/Fm was recorded in 48 hrs and 36 hrs after flooding with clear water and sub-muddy water(including muddy water), respectively. Total nitrogen was decreased with flooding treatment. Significant decrease of total nitrogen was occurred 36 hrs after flooding with muddy water. Dry weight measured 2 weeks after flooding treatment as an indication of recovery of flooding stress didn't show significant difference with turbidity, but significantly decreased as flooding time was prolonged. About 25% and 50% decreases were found in 24 hrs and 42 hrs flooding time, respectively. Furthermore, 48 hrs of flooding with sub-muddy and muddy water resulted in no physiological recovery. Photosynthetic rate was decreased 15% and 10% with clear water and muddy water(including sub-muddy water), respectively. The rate was dramatically decreased 42 hrs after flooding. Transpiration rate increased about 20% regardless of turbidity and flooding time. We found transitory decrease of photosynthetic and transpiration rate at the point of 24 hrs after flooding and right after de-flooding.

Keywords : rice, turbidity, flooding, photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence, transpiration rate.

[†]Corresponding author: (Phone) +82-2-3290-3462 (E-mail) weedsg@daum.net

<Received April 9, 2000>

기상이변과 환경파괴에 따른 기형적인 하천개발때문에 기상재해에 의한 재난 발생이 금세기에 들어와서 급격히 늘어나고 있다. 해마다 예상치 못한 집중호우는 인명과 재산상의 피해는 물론 전·답의 침·관수에 따른 농작물생산감소에도 크게 영향을 미치고 있다. 우리나라에 분포된 대·소하천은 3,964개의 30,416 km로서 하천 정비율은 67%이고 수해 무방비 상태 하천은 33%로서 침수 상습지는 하천 범람에 따라 단기간 또는 부정기적으로 발생하고 있는 실정이다. 우리나라의 연평균 강우량은 1,274 mm로서 세계평균 973 mm 보다 많지만, 계절적인 고른 분포보다는 6, 7, 8월의 집중적인 강우로 벼의 경우 년간 약 7~8만ha의 침·관수 면적이 발생되어 식량생산에 큰 타격을 주고 있는 실정이다(농림부 : 1999). 수생식물은 통기조직이 잘 발달되어 대기중의 산소가 뿐리까지 쉽게 이동하기 때문에 잠수상태에서 산소의 결핍증상 없이 잘 자란다. 벼는 침수조건에서도 산소결핍의 회피나 지연을 위한 통기조직과 부정근 발달 같은 특별한 해부학적 구조가 잘 발달되어 타 작물에 비해 저항성이 큰 것으로 분류되고 있다(Pezeshki, 1994; Moog & Bruggemann, 1999; Ellis & Setter, 1999; Ito et al., 1999; Counce et al., 2000). 식물의 침·관수상태에서 피해 양상은 생리·생화학적인 변화를 통해 유발되는데, 식물에 있어 관수스트레스에 의한 가장 큰 피해는 1차적으로 무산소와 저산소상태이고, 2차적으로 CO_2 과잉과 토양내 독성물질의 생성이다. 관수조건에서는 잎과 대기의 차단에 의해 가스교환이 저하되므로 수시간 안에 산소고갈상태에 이른다. 산소결핍은 탄수화물의 공급, 수분관계, 호르몬균형, 단백질합성을 위한 유전자 번역이나 단백질합성패턴의 붕괴, 단백질인산화 등을 통해 식물의 생장정지, 일반적인 대사 및 분자적변화가 일어나는 것으로 연구되었다(Pezeshki, 1994; Vartapetian & Jackson, 1997; Drew, 1997; Ito et al., 1999). 일시적인 관수상황에서는 기공폐쇄에 따라 조직과 세포소기관의 기능저하로 틸수, 뿐리로의 산소분산을 감소, CO_2 의 입·출입방해 등이 발생하여 경미한 생장감소가 일어나지만, 관수기간이 경과함에 따라 식물체의 산

소결핍에 의해 세포내의 산소를 필요로 하는 대사의 심한 손상을 통한 에너지 생산감소가 나타난다고 보고되었다 (Vartapetian, 1993; Pezeshki, 1994). 한편 벼에서는 관수피해의 생리적 반응은 세포수준, 생육단계, 전체 식물수준에서 환경조건에 따라 의형상으로 황백화, 노화촉진, 생장감소, 손상 및 고사 등의 증상이 다양하게 보고(Makino *et al.*, 1997; Inada *et al.*, 1998; Grigg *et al.*, 2000)되었지만 이와같은 생육장애에 대한 생리적 반응은 완전히 이론적으로 정립되지 않았다. 더구나 관수 후 처리환경에 따라 식물체의 회복능에 관한 피해양상은 연구가 미미한 실정이다.

본 실험은 탁도와 관수시간에 따른 광합성, 엽록소형광, 증산량 및 회복능의 변화를 분석하여 관수스트레스에 대한 벼의 생리반응을 구명하여 재배적으로는 관수시 발생하는 생장감소율과 육종적으로는 관수저항성 품종선발을 위한 기초자료로 제공하고자 실시하였다.

재료 및 방법

실험에 사용된 품종은 국내 재배품종인 일품으로 2000년 4월부터 9월까지 고려대학교 생명환경과학대학 부속온실에서 1/5000a 포트에 3분식 이식하여 일반재배법에 준하여 재배하였다. 시비량은 수도용 복합비료를 17-21-17 kg/10a(N-P₂O₅-K₂O)로 하여 기비와 분열비를 나누어 사용하였다. 관수처리는 이앙 후 50일의 분열최성기의 벼를 내경 70 cm, 높이 80 cm의 300 l들이 프라스틱통에 수돗물을 채우고 무관수를 표준으로 하여, 청수, 반탁수, 탁수로 처리하였다. 탁수처리를 위한 탁도 결정은 황갈색양토를 건조시켜 0.1 mm체로 쳐서 검정선을 구한 628 nm로 표준곡선($y = 0.1097x - 0.0307$, $R^2 = 0.9938$)을 작성하여 반탁수는 2.5 g/l 준으로 O.D값은 0.243이고, 탁수는 7.5 g/l 준으로 O.D값은 0.793로 하여 탁도를 결정하였다. 또한 처리한 탁수의 투명도는 NTU탁도계(HACH 2100P)를 이용하여 측정하였으며 반탁수는 296NTU, 탁수는 1360NTU이었다. 처리환경은 수온상승에 따른 피해를 줄이기 위해 약광조건인 반그늘 상태에서 실시하였고, 관수기간동안 중간수위의 수온은 평균 27±1°C로 유지시켰다. 시료채취는 처리 후 6시간 간격으로 8회에 걸쳐 최대엽을 선정하여 잎에 부착된 흙양금을 제거하고 30분간 자연환경에 순화시킨 다음에 광합성량(LCi, ADC, UK), 증산량(LCi, ADC, UK) 및 엽록소형광을 측정하고 분석시료로 이용하였고, 엽록소형광은 암조건에 잎을 30분간 방치 후 chlorophyll fluorescence meter(FIM 1500, ADC, UK)를 이용하여 Fv/Fm 수치를 구하였다. 관수스트레스에 따른 회복능은 퇴수 후 14일간 생육시켜 건물중으로 무관수와 비교하여 계산하였다. 전질소함량은 micro-kjeldahl법, 엽록소함량은 Arnon(1949)방법으로 실시하였다.

결과 및 고찰

관수기간중의 광합성능

관수 스트레스에 따른 광합성은 기공의 닫음과 산소결핍에 의한 2차적인 피해와 연관되어 생각할 수 있다. 관수상황에서 생리적인 장해는 정상적인 대사과정의 산소요구도보다 부족하면 발생한다. 이 과정에서 조직과 세포소기관의 대사에 심한 손상을 통한 에너지 생산감소가 물질생산과 직결되기 때문에 광합성능은 작물생산성에 중요한 역할을 한다(Pezeshki, 1994; Vartapetian & Jackson, 1997; Ellis & Setter, 1999). Fig. 1과 2는 벼의 분열최성기의 탁도 별 관수시간에 따른 광합성과 증산량을 나타낸 결과이다. 광합성량(Fig. 1)은 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 감소하였다. 탁도에 따라서는 36시간까지는 청수, 반탁수, 탁수의 처리간의 차이는 크지 않았으나 관수시간이 경과함에 따라 광합성의 감소는 커 탁도가 높을수록 관수에 의한 피해는 커졌다. 관수시간에 따른 광합성은 관수초기부터 24시간까지는 일정하게 감소하다가 30시간에 다시 회복되는 현상을 보였으며 이후 관수시간이 경과할수록 감소하였다. 특히 광합성은 관수 24시간에 일시적으로 감소하는 생리적 활성저하 현상이 나타났다. 본 실험을 통해 관수시간에 따른 광합성의 변화는 36시간전까지는 대조구에 비해 약 25%가 감소하여 스트레스환경이 제거될 경우는 회복이 가능하였고, 42시간이후에는 광합성량의 약 50% 이하로 급격히 떨어져 세포기관의 대사균형이 파괴되어 생리적인 장해가 발생되는 시간이었다. 식물의 생장에 필요한 양·수분흡수력을 결정하는 요인으로서 작용하는 증산량(Fig. 2)은 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 증가하였다. 증산량은 탁도에 따라서는 대조구에 비해 처리구 모두에서 커졌으며, 처리에 따라서는 대조구에 비해 청수에서는 약 30%, 반탁수에서는 약 25%, 탁수에서는 약 20% 증가하였지만 탁도가 높을수록 증산량은 작았다. 관수시간에 따라서

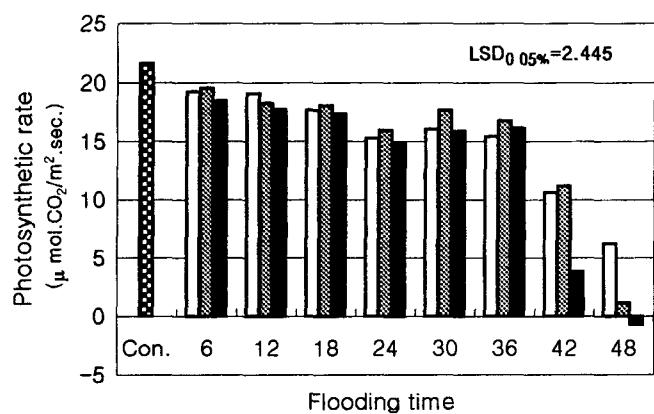


Fig. 1. Photosynthetic rate of rice leaves flooded by different degrees of turbidity and flooding time in rice (□ : Control, ▨ : Clear water, ■ : Sub-muddy water, ▓ : Muddy water).

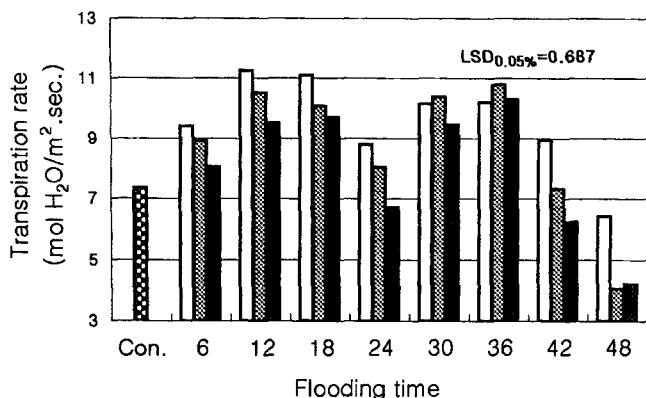


Fig. 2. Transpiration rate of rice leaves flooded by different degree of turbidity and flooding time in rice (▨ : Control, □ : Clear water, ▨ : Sub-muddy water, ■ : Muddy water).

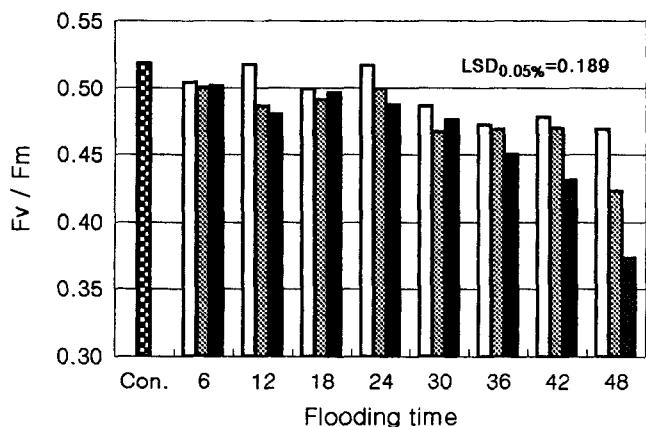


Fig. 3. Chlorophyll fluorescence of rice leaves flooded by different degrees of turbidity and flooding time in rice (▨ : Control, □ : Clear water, ▨ : Sub-muddy water, ■ : Muddy water).

는 대조구에 비해 18시간까지는 증가하다가 24시간에서 급격히 감소되었으며 다시 36시간까지는 회복되어 활발한 증산이 일어났으며 42시간 이후에는 급격히 감소하였다.

광 에너지 전달과정 중 둘째에너지가 광계II 안테나에 의해 수학된 후 광계II 반응중심으로 전달되어 광화학반응에 이용되는 효율을 의미하는 광화학반응의 최대양자수율(F_v/F_m)수치(Krause & Weis, 1991; Maxwell & Johnson, 2000)은 Fig. 3과 같다. F_v/F_m 은 광화학 반응의 활성이 증가 또는 감소함에 따른 형광 방출량 차이는 식물의 잎이 광합성을 수행할 수 있는 잠재력을 의미하므로 광합성 활성에 대한 지표로 사용 될 수 있다(Shangguan *et al.*, 2000; Strong *et al.*, 2000). 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 F_v/F_m 은 감소하였다. 탁도에 따라서는 청수보다 반탁수와 탁수에서 낮았으며 관수시간에 따라서는 30시간까지는 감소폭이 작았으나 36시간에서는 특히 탁수에서 급격히 감소되었다. 청수의 42, 48시간에서는 대조구의 약 10%, 반탁수는 30시간에서

42시간까지는 약 10%, 48시간에서는 약 20%의 감소가 이루어 졌고, 탁수는 30시간전에서는 약 10%, 36, 42시간에는 약 20%, 48시간에서는 약 30%가 감소하였다. F_v/F_m 의 수치가 대조구에 비해 20%의 감소가 일어나는 낮은 수치는 퇴수 후 회복이 거의 불가능한 상태로 관수에 의한 커다란 장해를 받은 것으로 나타났다. 관수스트레스에 대한 반응은 환경요인에 따라 청수에서는 48시간까지도 생리적인 활성이 유지되었고, 반탁수와 탁수에서는 42시간을 기점으로 생체내의 생리적인 활성이 급격히 떨어져 탁도가 높고 관수시간이 경과함에 따라 피해율은 급격히 증가하였다. 본 실험 결과 관수스트레스에 따른 광합성능의 평가과정에서 광합성과 증산량은 관수처리 24시간에 일시적인 감소가 이루어졌는데, F_v/F_m 수치는 시간처리에 따라 차이가 없어 세포소기관의 피해가 없는 생리적인 저하현상은 식물의 생리기능 연구에 중요한 역할을 할 것 같다.

식물체의 구성성분 중 생체내의 광합성능을 평가할 수 있는

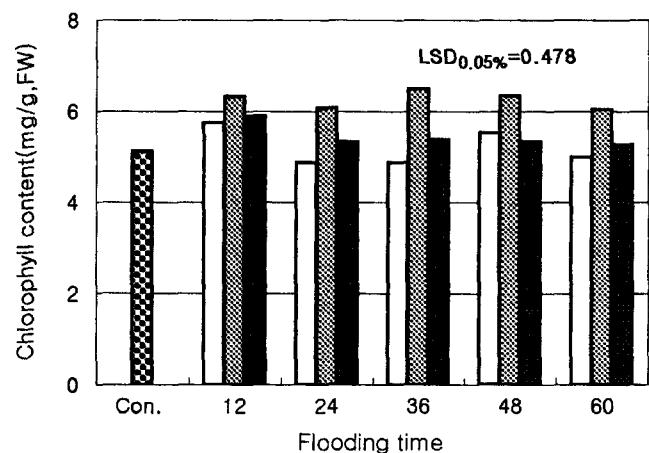


Fig. 4. Chlorophyll content of rice leaves flooded by different degrees of turbidity and flooding time in rice (▨ : Control, □ : Clear water, ▨ : Sub-muddy water, ■ : Muddy water).

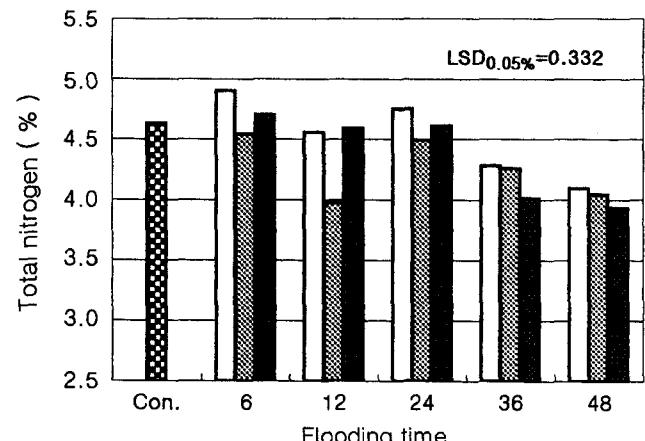


Fig. 5. Total nitrogen content of rice leaves flooded by different degrees of turbidity and flooding time in rice (▨ : Control, □ : Clear water, ▨ : Sub-muddy water, ■ : Muddy water).

엽록소 및 전질소 함량은 Fig. 4, Fig. 5와 같다. 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 엽록소함량은 증가하는 경향이었다. 탁도에 따라 청수에서는 대조구와 거의 같은 경향이었으나 반탁수와 탁수에서는 엽록소함량은 약간 증가하였다. 관수처리와 시간에 따른 광합성량의 결과는 관수시간에 따른 광합성은 감소하였으나 엽록소함량의 변화가 작은 것은 광합성기구의 기능상실이 엽록소의 감소율보다 빠르고, 관수장해에 따른 생육감소가 단위엽면적당 세포수의 증가 및 탈수에 따른 수분함량 감소가 원인으로 사료된다. 엽록소함량은 식물체의 광합성능을 평가하기 위한 간접적인 지표로 사용되고 있지만 최근의 연구 결과에 따르면 환경적인 요인에 따라 양적인 분포보다는 활성력의 차이에 지배되기 때문에 엽록소와 광합성과의 평가에 대한 상반된 견해가 보고되고 있다(Shangguan *et al.*, 2000). 식물잎의 전질소의 약 75%는 엽록체에 분포하여 광합성기구의 구성성분 합성에 대부분 이용된다(Shangguan *et al.*, 2000). 그러므로 전질소함량은 관수상황에서 광합성기구의 기능유지에 중요한 역할을 할 것으로 사료된다. 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 전질소함량은 감소하였다. 탁도에 따라 탁도가 높을수록 전질소함량이 작았으며 관수시간에 따라서는 각 처리구 모두에서 관수시간이 증가할수록 감소하였다. 특히 24시간까지의 전질소함량은 관수시간에 따른 차이는 없었으나 36시간이 후 탁수에서 감소량이 커졌다. 이미 언급한 광합성의 변화와 전질소함량의 변화는 같은 경향으로서 광합성과 질소함량과는 밀접한 관계가 있다(Makino *et al.*, 1997). 관수시간의 경과에 따라 전질소함량의 감소가 큰 것은 뿐만 아니라 피해의 증가에 따른 양분흡수의 억제가 직접적으로 영향한 것으로 사료된다.

관수처리 후의 생리적 회복능

관수상태에서 퇴수 후 잎의 기능회복은 기공의 개폐작용일 것이다. 닫힌 기공이 열림으로써 광합성을 수행한다. 그러나 관수시 뿐만 아니라 기계적 장해를 더 받게되어 생육회복에 더욱더 불리한 특성이 될 수 있다. 본 실험 과정의 퇴수 과정 중 물의 흐름에 따라 잎에 부착된 흙양금이 부분적으로는 제거되었기 때문에 탁도에 따른 생장의 차이가 작은 것으로 나타났으며 탁수에 대한 피해는 일정 시간안에 잎에 부착된 흙양금만 제거된다면 관수스트레스시 주원인이 되는 것 같지 않다. 또한 탁수에서 시간이 경과함으로써 탁도가 높고 관수시간이 경과할수록 피해가 큰 것은 토양표면에 미세한 흙양금에 쌓이면서 관수상황에서 용존산소의 지하부로의 확산차단과 뿐만 아니라 가스확산 차단이 뿐만 아니라 산화를 가중시켰기 때문으로 사료된다.

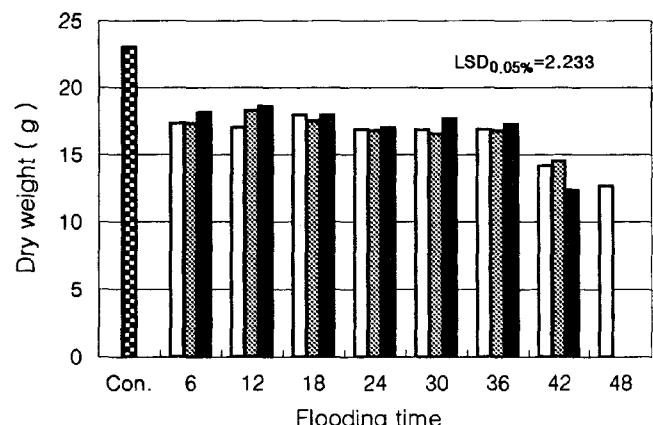


Fig. 6. Dry weight measured at 2 weeks after de-flooding treatment with different degrees of turbidity and flooding time in rice (■: Control, □: Clear water, ■: Sub-muddy water, ■: Muddy water).

관수시 생육장해는 동화산물의 지상부에서 지하부로 이동의 감소가 피해의 원인이 될 수 있다(Hasegawa, 1996; Ito *et al.*, 1999). Fig. 7과 8은 퇴수 후 2주간을 생육시킨 후 관수

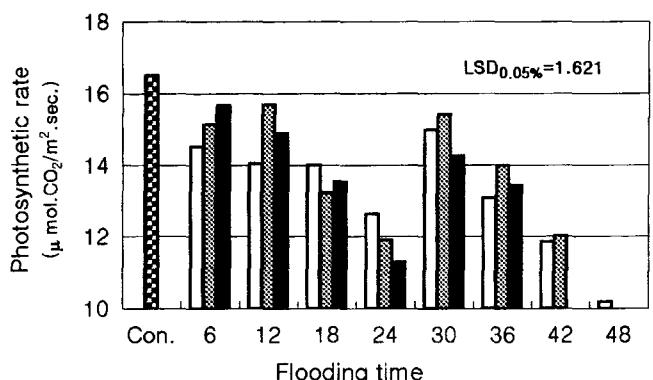


Fig. 7. Photosynthetic rate measured at 2 weeks after de-flooding treatment with different degrees of turbidity and flooding time in rice (■: Control, □: Clear water, ■: Sub-muddy water, ■: Muddy water).

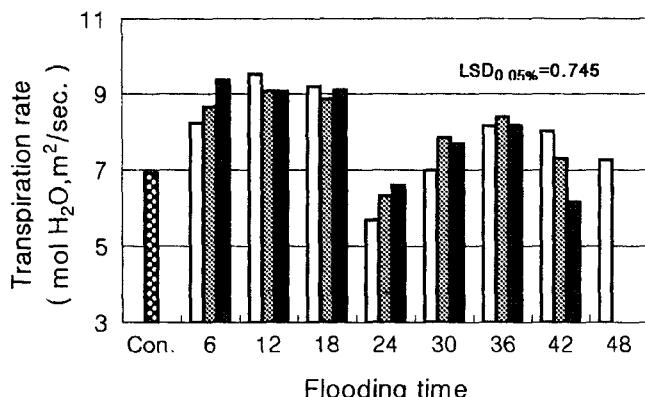


Fig. 8. Transpiration rate measured at 2 weeks after de-flooding treatment with different degrees of turbidity and flooding time in rice (▨: Control, □: Clear water, ■: Sub-muddy water, ▨: Muddy water).

스트레스에 대한 생리기능의 회복을 분석하고자 측정한 광합성과 증산량의 결과이다. 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 광합성은 탁도에 따라서는 청수에서는 대조구의 15%, 반탁수, 탁수에서는 10% 감소하여 탁도가 높을수록 광합성이 증가하였지만 관수시간이 경과할수록 광합성의 감소는 커졌다. 관수시 스트레스를 많이 받은 탁수에서 광합성은 왕성하였으며 관수시간에 따라서는 42시간에서 광합성은 급격히 감소하여 청수에서는 약 30~40%, 반탁수에서는 약 30%, 탁수에서는 약 50%로 관수시간이 경과할수록 생리적인 장해는 크게 증가하였다. 관수조건에서 36시간 이후는 생리, 생장에 큰 변화를 일으킬 수 있으며 이러한 스트레스는 생장 감소와 직결 될 것으로 사료된다. 증산의 정도는 기공의 크기 조절을 통해 결정된다. 퇴수 후의 기공의 개폐는 식물의 생리적인 기능과 밀접한 연관이 있다. 청수, 반탁수, 탁수 별 관수처리 및 관수시간이 경과함에 따라 증산량은 대조구보다 약 20%가 많았으나 탁도 및 관수시간에 따라서는 차이는 작았다. 특히 관수 24시간에서는 관수상태에서와 마찬가지로 퇴수 후 일정한 회복기간을 지나도 광합성과 증산량의 감소는 같은 경향으로 나타났다. 또한 대조구보다도 처리구에서 증산량이 큰 것은 스트레스를 입은 식물들은 스트레스에 따른 생육감소현상을 정상적인 조건에서는 생육회복을 증가시키려는 기능회복이 일어난다. 이러한 기능회복은 산소공급에 의한 뿌리활성 증가에 따른 수분 흡수량 증가, 에너지 생산효율증대를 위한 순환기능의 향상과 관수피해에 따른 기공의 정상적인 기능이 일어나지 않은 자연 탈수 등의 현상이 복합적으로 작용되었을 것으로 사료된다.

이상의 결과에 의하면 침·관수 피해의 1차적인 증상은 생육장해가 이루어지며 탁도가 높고 관수기간의 차이가 피해를 가중시키는 요인으로 작용했다. 특히 관수 24시간에 일시적인 광합성과 증산량의 감소는 처리중의 물에 존재하는 용존산소의 급격한 감소와 생체내의 이산화탄소의 과잉 및 혐기적

인 광분해를 위한 산화적인 호흡이 유도되는 생리적 균형이 일어나는 시점이 아닌가 사료된다. 관수조건에서 일정한 시간이 경과한 후에 피해의 정도가 작은 것은 회피나 적응을 위한 새로운 기작이 일어나 관수스트레스에 대한 생리적인 기능이 유지되어 피해가 경감된 것으로 사료된다. 또한 퇴수 후 일정한 회복기간이 경과한 후에도 24시간에서만 건물중에는 차이가 없으면서 광합성과 증산량에서 기능회복이 이루어지지 않는 것은 일시적인 생리저하 현상이라기보다는 광합성기구의 특정부분의 기능장애의 발생으로 사료되며 좀 더 관심있는 연구가 수행되어야 될 것으로 사료된다. 관수기간 중 생리적인 기능감소는 탁도 보다는 관수시간의 경과에 따라 뿌리피해와 탈수에 의해 유도된 스트레스가 생리적 장해를 가속화시키는 원인으로 사료된다. 즉 탁도에 따라서는 잎표면의 흙양금이 퇴수 후의 빛 차단에 의한 동화작용의 저하로 식물체의 피해를 조장시키지만, 관수시간에는 피해에 직접적인 요인으로 작용하는 것 같지는 않았지만 일정한 시간의 경과는 급격한 장해를 유발하였다.

적 요

본 실험은 청수, 반탁수, 탁수에 따른 탁도처리와 관수시간에 따른 광합성, 엽록소형광, 증산량 및 회복능을 분석하여 관수스트레스에 대한 벼의 생리반응을 구명하고자 실시한 결과는 다음과 같다.

1. 광합성은 탁도가 높고, 관수 시간이 경과할수록 감소하였다. 특히 관수 36시간 전까지는 약 25%, 42시간이후에는 약 50%가 감소하였다. 증산량은 탁도 및 관수시간이 증가함에 따라 증가하였으며, 청수에서는 약 30%, 반탁수에서는 약 25%, 탁수에서는 약 20%가 증가하였다. Fv/Fm은 탁도 및 관수시간증가에 따라 감소하였으며, 청수에서는 48시간이후에, 반탁수 및 탁수에서는 36시간이후 약 20%가 감소하였다. 전질소 함량은 관수스트레스에 의해 감소하였고, 탁수처리 36시간이후부터 감소량이 커졌다.

2. 관수스트레스에 따른 회복력을 나타내는 건물중은 탁도 처리별 차이는 작았으나, 관수시간이 경과할수록 크게 감소하였다. 피해정도는 24시간안에는 약 25%, 42시간이후에는 각 처리구 모두에서 약 50%의 생장감소가 일어났다. 관수 48시간의 반탁수 및 탁수는 고사하였다. 광합성은 탁도에 따라서는 청수에서 약 15%, 반탁수, 탁수에서는 10%가 감소하였고, 특히 42시간이후에는 30~50% 감소하였다. 증산량은 탁도 및 관수시간에 처리간의 차이 없이 약 20% 증가하였다.

3. 관수 24시간처리에서 관수처리 시 및 퇴수 후 회복기간에도 광합성과 증산량의 일시적인 감소가 일어났다.

인용문헌

Arnon, D. I. 1949. Copper enzyme in isolated chloroplasts polyphenol

- oxidase in Beta vulgaris. *Plant Physiol.* 24 : 1-15.
- Counce, P. A., T. C. Keisling, and A. J. Mitchell. 2000. A uniform, abjective, and adaptive system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40 : 436-443.
- Drew, M. C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Ann. Rev. Plant physiol. Plant Mol. Biol.* 48 : 223-250.
- Ellis, M. H., and T. L. Setter. Hypoxia induces anoxia tolerance in completely submerged rice seedling. *J. Plant Physiol.* 154 : 219-230.
- Grigg, B. C., C. A. Beyrouty, R. J. Norman, E. E. Gbur, M. G. Hanson, and B. R. Wells. 2000. Rice responses to changes in floodwater and N timing in southern USA. *Field crops research* 66 : 73-79.
- Hasegawa, T., and T. Horie, 1996. Leaf nitrogen, plant age and crop dry matter production in rice. *Field Crops Res.* 47 : 107-116.
- Inada, N., A. Sakai, H. Kuroiwa, and T. Kuroiwa. 1998. Three-dimensional analysis of the senescence program in rice (*Oryza sativa* L.) coleoptiles. *Planta* 205 : 153-164.
- Ito, O., Ella E., and N. Kawano, 1999. Physiological basis of submergence tolerance in rained lowland rice ecosystem. *Field Crops Res.* 64 : 75-90.
- Krause, G. H., and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis:the basics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42 : 313-349.
- Lorbiecke, R., and M. Sauter. 1999. Adventitious root growth and cell-cycle induction in deepwater rice. *Plant Physiol.* 119 : 21-29.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano, and T. Mae. 1997. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta*. 203 : 390-398.
- Maxwell, K., and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J. Exp. Botany*. 51(345) : 659-668.
- Moong, P R., and W. Bruggemann. 1998. Flooding tolerance of Carex species. II. Root gas capacity. *Planta*. 207 : 199-206.
- 농림부. 1999. 농업재해대책 업무편람. 동양문화인쇄(주)
- Pezeshki, S. R. 1994. Plant response to flooding. In *Plant environment interactions*. Marcel Dekker. New York. p 199-244.
- Shangguan, Z., M. Shao, and J. Dyckmans. 2000. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *J. Plant Physiol.* 156 : 46-51.
- Strong, G. L., P. Bannister, and D. Burritt. 2000. Are mistletoes shade plants? CO₂ assimilation and chlorophyll fluorescence of temperate mistletoes and their hosts. *Annals of botany* 85 : 511-519.
- Taiz, and Zeiger E. 1998. Plant physiology. Sinauer. M A. P 725-757.
- Vartapetian, B. B. 1993. Plant physiological responses to anoxia. In International crop science I. Crop science society of America. P 721-726.
- Vartapetian, B. B., and M. B. Jackson. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.* 79 : 3-20.