

규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리가 벼 식물체 내 무기성분 흡수 및 식물호르몬 함량 변화에 미치는 영향

장수원^{1,§} · 김윤하^{2,§} · 나채인³ · 이인중^{2,†}

Changes in Mineral Uptake and Hormone Concentrations in Rice Plants Treated with Silicon, Nitrogen and Calcium Independently or in Combination

Soo-Won Jang^{1,§}, Yoon-Ha Kim^{2,§}, Chae-In Na³, and In-Jung Lee^{2,†}

ABSTRACT To elucidate the physiological responses of rice plants to the essential mineral silicon (Si), we assessed the effects of treatments with Si, nitrogen (NH₄NO₃; ammonium nitrate), and calcium (CaCl₂; calcium chloride), independently or in combination on mineral uptake rates and levels of the hormones abscisic acid (ABA), gibberellin (GA₁) and jasmonic acid (JA). We found that nitrogen and calcium uptake was inhibited by Si application. However, solo application of nitrogen or calcium did not affect Si uptake. Compared to the untreated plants, the application of Si, NH₄NO₃ or CaCl₂ increased the endogenous hormone levels in treated plants. In particular, the concentrations of GA₁ and JA increased significantly after the application of Si or NH₄NO₃. The level of GA₁ observed after a treatment (solo or combine) with Si, and NH₄NO₃ was higher than that of the control. By contrast, independent application of CaCl₂ or a combined treatment with Si and CaCl₂ did not alter GA₁ levels. The highest level of GA₁ was present in plants given a combination treatment of Si and NH₄NO₃. This effect was observed at all time points (6 h, 12 h and 24 h). Endogenous JA contents were higher in all treatments than the control. In particular, a combination treatment with Si and NH₄NO₃ significantly increased the JA levels in plants compared to other treatments at all time points. A small increase in JA levels was observed after 6 h in plants given the CaCl₂ treatment. However, JA levels did not differ between plants given a CaCl₂ treatment and controls after 12 h or 24 h of exposure. We conclude that treatment with CaCl₂ alone does not affect endogenous JA levels in the short term. Endogenous ABA contents did not show any differences among the various treatments.

Keywords : abscisic acid, essential element, gibberellin, jasmonic acid, silicon

지구상에 존재하는 대부분의 식물들은 성공적인 자신의 생활사를 위해 토양으로부터 영양소를 필요로 하며, 특히 식물의 성장과 발달에 꼭 필요한 영양소를 필수 영양소(essential nutrient element)라고 한다(Epstein, 1999). 일반적으로 필수 영양소 혹은 필수 원소는 식물의 요구도에 따라 크게 다량원소(macronutrients)와 미량원소(micronutrients)로 나누어지며, 일부 식물에서 효과가 인정되는 나트륨(sodium; Na), 규소(silicon; Si) 및 셀레늄(selenium; Se) 등은 식물 생육에 도움이 되는 유익원소로 분류되어 있다(Epstein, 1999).

규소는 토양구성 성분 중 산소 다음으로 풍부한 원소로 알려져 있음에도 불구하고 불과 10여년전 까지만 해도 규소는 다른 원소들에 비해 식물에 미치는 역할이 명확하게 구명되지 않아 식물생육에 필요한 필수원소에 포함되지 못하고, 유익원소에 포함되어 왔다(Epstein, 1999; Kim *et al.*, 2014a). 그러나 최근 다양한 연구를 통해 여러 가지 규소의 역할에 대해서 밝혀졌는데, 먼저 Nishimura *et al.* (1989)는 147종의 피자식물을 대상으로 식물체 내 함유된 규소 함량을 조사한 결과 대부분의 식물종이 0.1%~10% 이상의 규소

¹한국인삼공사 (Natural Resources Research Institute, R&D Headquarters, Korea Ginseng Corporation, Daejeon 34128, Korea)

²경북대학교 식물생명과학부 (Division of Plant Biosciences, Kyungpook National University, Daegu 41566, Korea)

³경상대학교 농업식물학과 (Department of Agronomy, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Korea)

[§]These authors have contributed equally to this work.

[†]Corresponding author: In-Jung Lee; (Phone) +82-53-950-5708; (E-mail) ijlee@knu.ac.kr

<Received 20 July, 2017; Revised 6 September, 2017; Accepted 7 September, 2017>

를 함유하고 있으며, 특히 몇몇 식물종에서 규소 함량은 식물생육 필수 원소 중 다량원소인 인산, 칼륨 및 칼슘 함량보다도 높은 것으로 조사되었다. 특히 분자적 수준에서 규소에 대한 연구는 Ma *et al.* (2007)가 벼 뿌리에서 규소의 유입과 유출을 조절하는 유전자의 존재를 발표한 후 규소가 식물체 내 생리적 반응을 유도하는 메커니즘에 대한 여러 연구가 진행되었다. 그 결과 외부에서 규소를 인위적으로 공급했을 때 벼 식물체의 다양한 생물성 혹은 비생물성 스트레스 경감을 유도하는 생리적, 생화학적 메커니즘이 구명되었으며, 이러한 연구결과들을 근거로 식물생육에 필수 원소로서 규소가 포함되어야 한다는 주장을 꾸준히 제기하고 있다(Chen *et al.*, 2011; Yamaji *et al.*, 2012; Kim *et al.*, 2014a; Kim *et al.*, 2014b; Kim *et al.*, 2014c; Kim *et al.*, 2015). 여러 식물에서 규소의 역할에 대한 연구 결과들이 발표 됐는데, 대표적 식량작물인 벼에서 규소는 벼 식물체 내 기동세포(motor cell or bulliform cell)에 축적되어 엽신을 직립시키고, 벼 식물체의 수광태세(light interception character)를 향상시켜 광합성 효율을 증진시키는 것으로 알려져 있다(Kim *et al.*, 1986; Bremond *et al.*, 2005; Cooke & Leishman, 2011). 또한 벼 식물체에 규소처리는 식물호르몬 에틸렌의 생성을 억제하여 엽신의 노화를 지연시킬 뿐만 아니라 엽신을 통해 손실되는 휘발성 질소를 줄여 질소이용 효율을 높이는 것으로 알려져 있다(Kang *et al.*, 1997). 벼 이외의 작물에서도 규소는 다양한 생리적 반응을 유도하는 것으로 알려져 있는데, 먼저 오이에 수용성 silicate 처리는 흰가루병 발생을 억제시키는 것으로 보고했고(Carver *et al.*, 1987), 엽 스트레스에 노출된 콩 식물체에 규소를 처리하게 되면 식물호르몬 앱시스산(abscisic acid; ABA) 및 프롤린(proline) 생합성이 조절되어 엽 스트레스 경감을 유도하는 것으로 보고했으며(Lee *et al.*, 2010), 알루미늄(Al) 스트레스에 노출된 옥수수에 규소를 처리하면 알루미늄 스트레스로 인한 뿌리 생육억제가 완화되는 것으로 보고하였다(Neumann & Nieden, 2001).

이처럼 여러 식물체에서 규소처리가 식물의 다양한 생리적 반응을 유도하는 것으로 밝혀졌음에도 불구하고 식물생육에 필수원소로서 규소의 역할은 아직까지도 논란이 많은 상황이다. 따라서 본 연구는 첫째는 규소와 식물생육의 필수원소인 질소, 칼슘을 혼합 혹은 단독 처리한 다음, 벼 식물체에서 유도되는 무기성분의 흡수변화 및 다양한 식물호르몬의 함량변화 결과를 바탕으로 식물생육에 필수원소로서 규소의 역할 구명에 도움이 될 수 있는 이론적 근거를 제시하는 것이고, 둘째로는 본 실험의 연구결과와 제한된 환경에서 장기간 동안 질소 및 칼슘의 흡수량에 대한 결과,

실제 벼 재배 포장에서 규소처리에 의한 질소와 칼슘의 흡수량 결과를 비교, 분석하여 벼 재배 시 규소를 활용한 질소 순환 및 양분 흡수효율을 높이기 위해 본 연구를 진행하였다.

재료 및 방법

생장조건 및 시험처리

본 실험에는 농촌진흥청 국립식량과학원에서 분양 받은 동진벼를 이용하였다. 동진벼를 2차중류수에서 이틀 동안 최아시킨 후 모래를 채운 육묘상자(55 cm × 30 cm, 406구)에 파종한 후 14일 동안 생장조절상(KGC-175 VH, KOENCON, South Korea)에서 재배하였다. 위의 재배기간 동안 양액의 공급은 Yoshida 수경액(Yoshida *et al.*, 1959)을 이용하였고, 이틀 간격으로 수경액의 pH를 5.0에서 5.3으로 유지하였으며, 생장조절상의 일장(낮: 09:00~21:00, 밤: 21:00~09:00), 온도(낮: 30°C, 밤: 20°C), 습도(낮, 밤: 75%) 및 광량(1,000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)이 조절된 상태에서 재배하였다. 파종 후 14일 뒤 벼 식물체를 Yoshida 수경액을 넣은 플라스틱 용기(25 cm × 20 cm × 20 cm)에서 5일 동안 순화시킨 다음 식물재료로 이용하였다. 규소, 질소 및 칼슘처리에 앞서 파종 후 19일 된 벼 식물체를 이차중류수에서 하룻동안 적응시킨 다음 규소, 질소, 칼슘을 단독 및 혼합처리 하였다. 규소의 처리 농도는 Kim *et al.* (2011)과 Kim *et al.* (2014a, 2014b, 2014c) 연구에서 밝혀진 내용을 근거로 벼 생육에 가장 효과적이었거나 혹은 비생물성 스트레스 경감에 가장 효과적이었던 농도를 본 실험에서도 이용하였고, 질소와 칼슘 처리는 NH_4NO_3 와 CaCl_2 를 식물체에 처리한 연구 결과를 참고하여 본 실험에 처리 농도를 설정하였다(Schjoerring *et al.*, 2002; Cha-um *et al.*, 2012) (Table 1). 무기성분 및 식물호르몬 분석용 시료는 각각의 원소처리 후 6시간, 12시간 및 24시간 뒤 식물샘플을 채취하여 이용하였다.

Table 1. Chemical formulas and their concentrations in each treatment.

Treatments	Chemical Formula	Concentration
Control	-	-
Silicon	Na_2SiO_3	1.0 mM
Nitrogen (Ammonium nitrate)	NH_4NO_3	4.0 mM
Calcium (Calcium chloride)	CaCl_2	5.0 mM
Nitrogen + Silicon	$\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{Na}_2\text{SiO}_3$	4.0 mM + 1.0 mM
Calcium + Silicon	$\text{CaCl}_2 + \text{Na}_2\text{SiO}_3$	5.0 mM + 1.0 mM

무기성분 분석

각각의 규소, 질소, 칼슘을 단독 및 혼합처리 후 24시간 뒤 샘플을 채취하여 80°C에서 건조 후 분쇄한 다음, 질소함량은 황산-살리실산 용액으로 분해한 후 켈달법(Kjeltec system, Foss Inc)으로 분석하였고, 인산, 칼륨, 칼슘, 마그네슘 함량은 시료 0.5 g에 HNO₃ 10 ml 넣고 microwave digestion system (Mars 5, CEM, USA)으로 분해 후 유도결합 플라즈마 분석기(ICP, Optima 3200 RL, Perkin-Elmer, USA)를 이용하여 분석하였다. 식물체 내 규소 함량은 식물체 시료 1 g을 ternary solution 30 ml로 분해 후 여과하여 남은 잔사의 무게를 측정하여 분석하였다.

식물호르몬 분석

Gibberellin (GA) 분석 및 정량

규소, 질소, 칼슘을 단독 및 혼합처리 후 6시간, 12시간 및 24시간 뒤 액체질소를 이용하여 분석용 샘플을 채취하였으며, GA 추출은 Lee *et al.* (1998)에 이용된 방법을 적용하였다. 동결 건조된 샘플을 곱게 마쇄한 다음 80%와 100% 메탄올(MeOH)을 차례로 가하여 충분히 추출한 후 여액을 60% 메탄올 용액이 되게 이차증류수를 첨가한 다음 -70°C 냉장고에 1~2시간 동안 염록소를 침전시키고 GF/A 필터를 이용하여 염록소를 제거하였다. 추출 여액은 추가적으로 5 g의 davisil C₁₈ (90~130 micron, 60A, Alltech, USA) 컬럼, 1 g의 celite (Celite, Sigma Aldrich, USA), 5

g의 SiO₂ (ICN Silica 32-100, Aktiv 60Å, USA) 및 1 g의 polyvinylpolypyrrolidone (PVPP, Sigma Aldrich, USA)에 통과시킨 후 GA 분석에 이용하였다. 정량분석을 위한 내부 표준물질로는 20 ng의 ²H₂ GA₁를 이용하였으며, 추출물은 HPLC (High-Performance Liquid Chromatography, Waters model 680, UK)를 통해 45개로 분획하여 최종적으로 GC-MS-SIM (Gas Chromatograph-Mass Spectrometry-Selected Ion Monitoring, Agilent, USA)을 통해 분석하였다(Table 2). GA의 정량은 투입된 내부표준 GA 함량과 측정된 내생 GA 함량의 면적 비율로 계산하여 식물 건조중 1 g당 함량으로 표기하였다.

Abscisic acid (ABA) 분석 및 정량

ABA 추출의 일반적인 과정은 Browning & Wignall (1987), Qi *et al.* (1998)와 Kamboj *et al.* (1999)의 분석방법을 서로 보완하여 사용하였다. 동결 건조시켜 마쇄한 벼 식물체 0.1 g을 isopropanol과 glacial acetic acid (95:5, v/v)의 비율로 혼합된 용매로 추출 및 여과 후 [(±-3,5,5,7,7-d6) - ABA 표준물질 20 ng을 추출한 용액에 첨가한 후 감압하여 농축시켰다. 농축잔사를 1 N의 NaOH로 추출 후 pH를 12~13으로 조정한 다음 methylene chloride (CH₂Cl₂)를 혼합 후 분획하여 염록소 성분을 제거하였다. 추후 수용층은 6N의 HCl로 pH를 2.5~3.5로 조정한 다음 ethyl acetate (EtOAc)를 첨가 후 분획하고 EtOAc층을 회수한 다음 감압, 농축하

Table 2. GC-MS-SIM and HPLC equipment and protocols for analyzing plant hormones.

GC-MS condition	
Equipment	Hewlett-Packard 6890, 5973N Mass Selective Detector
Column	HP-1 capillary column (30 m × 0.25 mm i.d. 0.25 μm film thickness)
Carrier gas	He (40°C/min)
Source temperature	250°C
Oven conditions	GA: 60°C (1 min)→15°C/min→200°C (1 min)→5°C/min→285°C (5 min) ABA : 60°C (1 min)→15°C/min→200°C→5°C/min→250°C→10°C/min→280°C JA : 60°C (2 min)→10°C/min→140°C (3 min)→3°C/min→170°C→15°C/min→285°C (8 min)
Injector temperature	200°C
Ionizing voltage	70 eV
HPLC condition	
Equipment	Waters model 510
Column	μ Bondapak C ₁₈ (3.9 mm × 300 mm)
Solvent A	28% MeOH + 72% double distilled water (include 1% acetic acid)
Solvent B	100% MeOH
Gradient	100% Solvent A (0~5 min)→100% Solvent B (5~36 min)→100% Solvent B (36~40 min)
Flow rate	1.5 ml/min

였다. 농축된 잔사는 phosphate buffer (pH 8.0)로 용해시킨 후 1 g의 PVPP를 첨가하여 1시간 동안 진탕 후 여과하여 페놀화합물을 제거하였다. 여과된 phosphate buffer (pH 8.0) 용액을 6 N의 HCl로 pH 2.5~3.5로 조정 후 EtOAc를 첨가하여 phosphate buffer층과 EtOAc층으로 분리시킨 다음 EtOAc층을 회수하였다. 회수한 EtOAc층에 pH 2.5인 증류수를 첨가하여 분획과정에서 제거되지 않은 phosphate buffer 성분을 완전히 제거 후, 다시 한번 EtOAc층을 감압·농축시켰다. 농축시킨 잔사에 마지막으로 EtOAc을 첨가하여 추출 후 reaction vial에 옮긴 다음 질소가스로 건조시켰다. 최종적으로 GC-MS-SIM로 분석하기 위해 60 µl의 ethereal diazomethane으로 methyl ester를 유도한 후 분석하였다. 분석에 이용된 조건은 Table 2에 명시하였으며, ABA 정량은 GA 정량과 동일한 방법으로 수행하였다.

자스몬산(Jasmonic acid; JA) 분석 및 정량

내생 JA의 추출 및 정량은 Baldwin *et al.* (1994)과 Mueller & Brodschelm (1994)의 방법을 이용하였다. 벼 식물체 시료 0.5 g을 acetone으로 추출 후 여과시킨 다음 50 ng의 내부표준물질[9, 10-²H₂] JA와 50 ml 증류수를 첨가시킨 후 수용층만 남기고 감압, 농축하였다. 농축된 잔사를 0.1 M potassium phosphate (pH 7.5)로 녹인 다음 6 N HCl을 이용해 pH 2.5로 조정한 후 1 g의 diethylaminoethyl cellulose (DEAE, Sigma Aldrich, USA)를 가하여 1시간 동안 진탕시켰다. 진탕 시킨 여액을 필터페이퍼를 통해 여과한 다음 chloroform으로 3회 분획한 후 무수황산나트륨(Na₂SO₄)으로 수분을 제거시킨 다음 감압 농축하였다. 농축된 잔사를 소량의 diethyl ether로 녹여낸 후 NH₂ cartridges를 이용해 통과시킨 다음 chloroform : iso-propanol (2:1, v/v)와 diethyl ether : acetic acid (98:2, v/v)의 순으로 용출시켰다. 이 여액을 감압 농축하여 diethyl ether로 용해시킨 후 1 ml의 reaction

vial로 옮겨 40°C에서 질소가스로 건조시킨 다음 60 µl ethereal diazomethane으로 methyl ester로 유도화 하였다. methyl ester로 유도화된 샘플은 GC-MS-SIM을 통해 분석했으며, 이미 언급한 다른 내생호르몬들과 동일한 방법으로 정량 하였다 (Table 2).

결과 및 고찰

규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리가 무기성분 흡수에 미치는 영향

먼저 총 질소(T-N) 함량은 질산암모늄(NH₄NO₃; 편의를 위해 이후 질소라 명칭함)을 처리에서 높았고, 특히 4 mM의 질소 단독처리에서 1.79%로 다른 처리에 비해 가장 높았다. 반면 질소와 규소 혼합 처리에서 총 질소의 함량은 1.6%로 무처리보다 높았으나, 질소 단독처리에 비하여 약 10.6% 가량 감소된 것으로 조사되었다(Table 3). 5 mM의 염화칼슘(CaCl₂; 편의를 위해 이후 칼슘이라 명칭함)을 단독 혹은 1 mM의 규소와의 혼합처리 했을 때 벼 식물체 내 총 질소의 함량은 무처리에 비해 약 -4%에서 3%가량 증감을 보였으나, 통계적 유의성은 없었다(Table 3).

일반적으로 질소는 식물생육에 필요한 원소 중 요구량이 가장 큰 원소로, 식물의 절간신장, 엽면적 확장 및 분얼 촉진과 같은 생리적 반응에 관여하는 것으로 알려져 있어 식물생육에 가장 중요한 필수원소 중 하나이다(Mae, 1997; Hwang *et al.*, 2007; Jang *et al.*, 2007). 특히 벼 식물체는 외부에서 공급되는 질소원에 대해 빠르게 반응하여 벼 식물체의 절간장 및 초장 신장을 유도하는 것으로 알려져 있다. 규소도 벼 및 보리 뿌리에서 카스파리선(casparian strip)을 기준으로 외부와 내부에서 각각 규소의 유입(influx)과 유출(efflux)을 조절하는 유전자에 의해 식물 내부로 적극적으로 흡수 및 이동되고, 이렇게 흡수된 규소는 물관부를 통

Table 3. Effects of solo and combined application of silicon, nitrogen, and calcium on the uptake of mineral elements by rice plant.

Treatments	T-N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Si (ppm)
Control	1.28 ^c	0.24 ^a	1.95 ^a	0.19 ^b	0.08 ^b	3,007 ^b
1 mM Si	1.28 ^c	0.25 ^a	1.92 ^a	0.16 ^c	0.11 ^{ab}	3,402 ^a
4 mM N	1.79 ^a	0.24 ^a	1.64 ^a	0.17 ^c	0.11 ^{ab}	3,108 ^b
4 mM N + 1 mM Si	1.60 ^b	0.24 ^a	1.63 ^a	0.16 ^c	0.11 ^{ab}	3,446 ^a
5 mM Ca	1.31 ^c	0.24 ^a	1.94 ^a	0.47 ^a	0.13 ^a	3,082 ^b
5 mM Ca + 1 mM Si	1.23 ^c	0.29 ^a	1.87 ^a	0.19 ^b	0.11 ^{ab}	3,431 ^a

In the table, different letters in same column are significantly different at P < 0.01. All data were collected from replicates at each time point (n=3) and were analyzed by Duncan's Multiple Range Test (DMRT).

해 지상부로 이동하는 것으로 알려져 있다(Ma *et al.*, 2007; Yamaji *et al.*, 2012). 위에서 서술한 바와 같이 규소 및 질소를 단독 및 혼합처리 후 24시간 뒤 벼 식물체 내 무기이온 함량을 측정된 결과 질소 및 규소의 함량이 크게 증가된 것을 확인할 수 있었으며, 특히 주목할 점은 규소와 질소를 혼합하여 처리할 경우 질소의 흡수량이 질소 단독처리보다 감소되어 기존에 보고된 연구결과와는 상반된다는 것이다. Cho *et al.* (2006)의 보고에 따르면, 벼 식물체에 중질소(¹⁵N)를 처리 후 질소 회수율을 조사한 결과 규산질 비료의 시비량이 증가할수록 질소의 회수율이 높아진다고 하였고, Jawahar & Vaiyapuri (2013)도 벼 식물체에 규산질 비료의 투입량이 증가할수록 질소의 흡수량이 증가된다고 발표하였다. 그러나 이들 대부분의 연구는 외부포장에서 진행된 연구로 일정량의 규산질 비료를 투입한 후 벼 생육시기별로 식물체 내 질소의 함량을 조사한 결과이기 때문에 본 실험에서 진행한 것과 같이 질소와 규소를 동시에 투입 후 단시간에 이들 원소의 흡수량을 조사한 본 실험 내용과는 다르기 때문에 상반된 결과가 나타난 것으로 생각된다. 보다 명확한 규소처리에 의한 질소흡수억제 메커니즘을 밝히기 위해서는 벼 뿌리 세포벽에 존재하는 다양한 형태의 막 단백질의 활성화와 이들의 활성을 조절하는 유전자의 발현과 관련된 연구가 추가적으로 진행되어야 할 것으로 생각된다.

규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 벼 식물체 내 칼슘 함량을 조사한 결과는 질소의 흡수결과와 유사한 경향을 나타내었는데, 우선 5 mM 칼슘처리에서 가장 높은 0.47% 칼슘 함유량을 보였으며, 칼슘과 규소 혼합처리에서 흡수된 칼슘함량은 0.19%로 칼슘 단독처리에 비해 크게 감소됨을 확인할 수 있었다(Table 3). 규소와 질소 단독처리 및 규소와 질소혼합처리에서 칼슘의 함량은 0.16%에서 0.17%로 무처리(0.19%)보다 감소된 것으로 조사됐고, 통계적으로도 그 차이가 인정되어 규소 및 질소처리는 칼슘의 흡수를 억제하는 것으로 나타났다(Table 3). 벼 식물체 내 규소 함량은 규소 단독처리에서 증가된 것으로 조사됐고, 규소, 질소, 칼슘 혼합처리에서도 규소 흡수량은 규소 단독처리의 흡수량과 비슷한 수준으로 조사되어 질소 및 칼슘 처리가 벼 식물체의 규소흡수에는 영향을 미치지 않는 것으로 조사되었다(Table 3). 칼슘은 식물의 필수원소 중 다량원소에 포함되어 있으며, 주로 식물의 세포분열 과정 중 세포판의 중간 라멜라 형성에 관여하고 특히 세포막의 물리적 보호에 연관된 것으로 알려져 있다(Xi *et al.*, 2012). 최근에는 저온 및 냉해 스트레스의 최초 신호전달자로 작용하여 여러 식물호르몬의 반응을 유도하는 것으로도 알려져 있다(White & Broadley, 2003; Xi *et al.*, 2012). Ma & Takahashi (1989)

의 연구결과에 따르면 벼 식물체에 규소를 처리할 경우 지상부와 지하부내 칼슘 흡수량은 감소하는 것으로 보고하였다. 그러나 Liang (1999)에 따르면 일부 보리품종에 규소를 처리하게 되면 칼슘의 흡수는 오히려 증가하는 것으로 보고하였다. 따라서 규소처리에 의한 칼슘흡수 조절양상에 대해서는 명확한 결론을 내리기에는 어렵다고 판단되며, 보다 명확한 결론을 도출하기 위해서는 방사선 동위원소가 표지된 칼슘을 활용한 칼슘흡수경로 추적연구가 수행되어야 할 것으로 사료된다.

규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 벼 식물체 내 인, 칼륨 및 마그네슘 함량을 조사한 결과 인과 칼륨함량은 모든 처리에서 차이가 없어 규소, 질소 및 칼슘 처리는 인과, 칼륨흡수에 적극적으로 관여하지 않을 것으로 사료된다. 반면 마그네슘의 함량은 칼슘 단독처리에서 0.13%로 무처리보다 약 38.5%가량 증가하였고, 이외의 처리에서 마그네슘 함량은 0.11%로 조사되어 무처리보다 약 27%가량 증가한 것으로 조사되었다. 마그네슘은 엽록소 구성에 필요한 원소 중 하나로 여러 종류의 효소 활성화제이자 효소의 활성화 부위에 ATP 결합을 유도하는 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Cakmak & Marschner, 1992; Shaul, 2002). 따라서 규소, 질소, 칼슘을 단독 혹은 혼합처리 시 벼 식물체 내 마그네슘 함량이 증가했기 때문에, 증가된 마그네슘 함량으로 인해 엽록소 함량을 증가시키거나 효소활성 증가를 유도할 수 있어 최종적으로 광합성 이용효율 향상에도 영향을 미칠 수 있을 것으로 추정되나 명확한 결론을 도출하기 위해서는 추가적인 연구가 필요하다(Choudhury & Khanif, 2001; Ding *et al.*, 2006).

규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리가 식물호르몬 함량 변화에 미친 영향

GA 함량변화

식물호르몬 GA는 diterpenoids 화합물로 고등식물과 일부 미생물에 의해 생합성 되는 가장 대표적인 식물호르몬으로 다양한 생리적 반응을 유도하는 것으로 알려져 있다(Lee *et al.*, 1998). 현재까지 식물 및 미생물에서 보고된 GA 종류는 136종이나(Hedden & Thomas, 2012), 대부분이 생리적 불활성 형태이며, 생리적 활성을 가진 GAs (GA₁, GA₃, GA₄ 및 GA₇)는 소수에 불과하다(Yamaguchi, 2008). 위와 같은 이유에서 본 실험에서는 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리가 식물호르몬 GA 함량변화에 미치는 영향을 조사하기 위해 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 6시간 간격으로 24시간 동안 생리 활성형 GA₁의 변화양상을 추적하였다. 실험결과에 따르면, 규소, 질소, 칼슘을 단독 및 혼

합처리 후 6시간 뒤 GA₁의 함량은 질소와 규소 혼합처리에서 가장 높았고, 다음으로 질소 단독처리에서 높게 조사되었다. 규소 단독처리에서 GA₁ 함량은 질소 단독 및 규소와 질소 혼합처리보다 낮았지만, 무처리보단 약 43% 가량 증가하였다. 반면 칼슘 단독처리 및 규소와 칼슘 혼합처리에서 GA₁의 함량은 무처리와 차이가 없었다(Fig. 1). 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 12시간과 24시간 뒤 조사결과에서도 처리 후 6시간에서의 결과와 유사하게 규소와 질소 혼합처리, 질소 단독처리, 규소 단독처리 순으로 GA₁의 함량이 높았고, 칼슘 단독 및 규소와 칼슘 혼합처리에서 GA₁ 함량은 무처리와 차이가 없었다(Fig. 1). 위와 유사한 결과는 다양한 연구에서도 보고되었는데, 먼저 Hwang *et al.* (2007)는 벼 식물체에 질소질 비료 및 질소질 비료와 규산질 비료 혼합처리 후 벼 생육 시기별로 생리적 활성형 GA₁ 함량을 분석한 결과 품종(조생종, 만생종)에 따라 약간의 차이는 있었으나, 질소질 비료의 투입량이 높을수록 혹은 질소질 비료와 규산질 비료를 혼합 처리할수록 영양생장에서 초기 등숙기까지 GA₁의 함량이 높아진 것으로 조사됐고, 동일한 시기에 조사한 생육특성 또한 질소질 비료 투입량이 높거나, 질소질 비료와 규산질 비료를 함께 처리할 경우 간장(stem length) 및 제 3 절간장(3rd internode length) 길이가 증가된 것으로 보고하였다. Jang *et al.* (2007)도 규산질 비료를 벼 식물체에 처리할 경우 비료 투입량이 증가할수록 GA₁의 함량은 증가된 것으로 보고했고, 초장 또한 규산질 비료의 투입량이 증가할수록 증가된 것으로 보고하였다. 또 다른 연구결과에서도 질소질 비료의 투입량이 증가할수록 활성형 GA₁의 함량이 증가했으며, 특히 GA₁ 생합성의 중간물질인 GA₁₂, GA₁₉, GA₂₀ 및 GA₅₃의 함량도 모두 증가된 양상을 보였다(Jang *et al.*, 2008).

본 연구결과 규소와 질소 단독 혹은 혼합처리에서 GA₁의 함량이 증가된 결과는 여러 가지 원인에 의해 유도된 결과로 판단되는데, 간접적인 영향으로는 식물에서 질소는 클로로필, 아미노산, ATP (adenosine triphosphate)의 구성요소로 식물에서 요구도가 높은 원소 중 하나이며, 식물호르몬 GA는 식물세포의 신장 및 세포분열 촉진과 같은 반응을 유도하는 것으로 알려져 있어, 질소처리에 의해 벼 식물체 내 성장과 발달에 관여하는 여러 형질들이 향상되고 이러한 반응은 식물체 초장신장과 같은 표현형적 반응으로 유도됐을 것으로 추정되며, 위와 같은 표현형적 형질 유도에 식물생장을 조절하는 식물호르몬 GA가 관여했기 때문에 위와 같은 결과가 나타난 것으로 추정된다(Blázquez *et al.*, 1998; Mihlan *et al.*, 2003). 규소처리에서 GA₁의 증가는 처리 후 흡수된 규소가 벼 식물체 내 세포벽에 축적되어

있을 직립시키고, 광합성 효율을 증가시키거나, 규소처리가 직접적으로 GA 생합성이 유도되는 엽록소 함량을 증가시켜 식물호르몬 GA 함량 증가에 관여했을 것으로 추정된다(Jang *et al.*, 2007; Lee *et al.*, 2010). 이러한 이유 이외에도 규소는 식물체 내에서 다양한 효소 활성을 조절하거나, 유

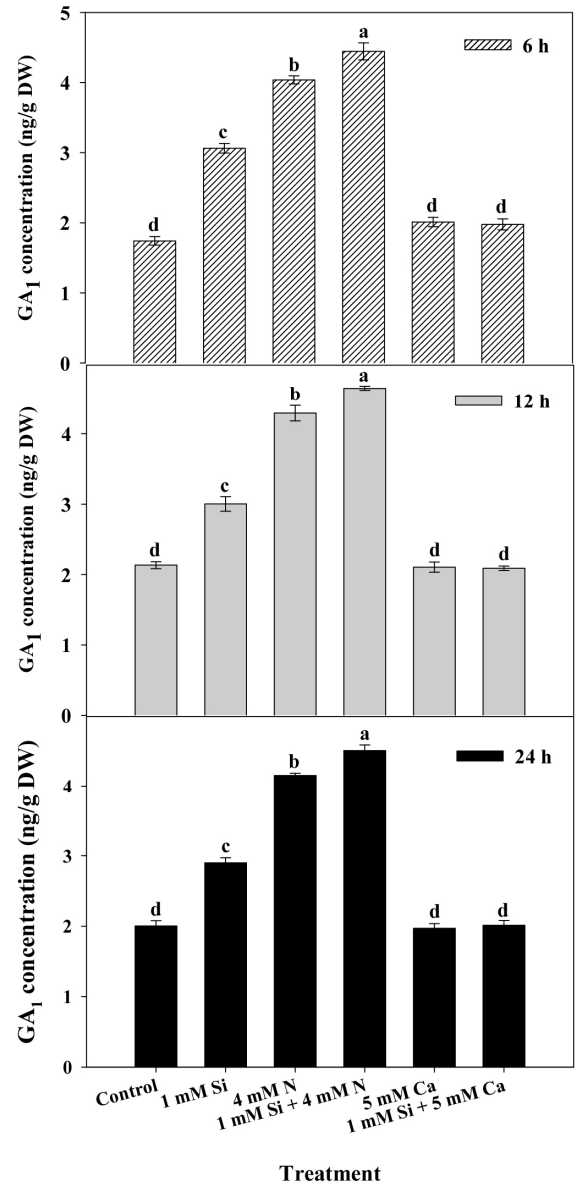


Fig. 1. Effects of independent or combined application of silicon, nitrogen and calcium on levels of bioactive gibberellin (GA₁) in rice plants. The data were collected at 6 hour intervals for 24 hours from the time of the initiation of the treatment. In each histogram, columns with different letters are significantly different ($P < 0.01$). Data were collected from three replications at each point ($n = 3$) and analyzed using Duncan's Multiple Data Range (DMRT) test.

전자의 발현 또한 직접적으로 조절하기 때문에 위와 같은 생리적 반응은 규소처리에서 GA함량이 증가된 중요한 요인 중 하나라고 생각되며, 보다 추가적 연구를 통해 명확한 메커니즘을 구명할 필요가 있을 것으로 사료된다(Kim *et al.*, 2014a; Kim *et al.*, 2015; Deshmukh *et al.*, 2015).

ABA 및 JA 함량 변화

식물호르몬 ABA는 식물의 엽록체와 색소체에서 글리세르알데히드-3-인산(glyceraldehyde-3-phosphate)과 피루브산(pyruvate)로부터 이소프레노이드 경로(isoprenoid pathway)에 의해 생합성되며, 주로 식물의 노화(잎의 탈리와 낙화)와 비생물성 스트레스(abiotic stress) 반응에 관여하는 것으로 알려져 있다(Arighoni *et al.*, 1997; Eckardt, 2002; Reddy *et al.*, 2004). 본 실험에서 규소, 질소, 칼슘 단독처리 및 혼합처리에서 식물호르몬 ABA의 함량은 처리간 차이가 없었고, 처리 시간이 6시간에서 12시간, 24시간으로 증가함에도 불구하고 ABA 함량에는 변화가 없었다(Fig. 2). 이와 반대로 식물호르몬 JA 함량은 처리간 차이를 나타내었는데, 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 6시간 뒤 JA의 함량이 무처리보다 높았으며, 특히 규소와 질소 혼합처리에서 JA 함량이 높았다. 반면 처리 후 12시간 후 식물호르몬 JA의 함량은 처리 후 6시간의 결과와 동일하게 규소와 질소 단독처리 및 규소와 질소 혼합처리에서 무처리보다 높은 것으로 조사된 반면 칼슘 단독처리에서 JA함량은 무처리와 차이를 보이지 않았다. 이러한 경향은 처리 후 24시간 후에도 동일하게 조사되었다(Fig. 3). 식물호르몬 JA는 리놀렌산(linolenic acid)으로부터 유도되어 생합성 되는 싸이클로펜타논(cyclopentanone) 화합물로 자스민의 향료 성분인 메틸자스모네이트(methyl jasmonate)를 통해 알려졌다(Farmer & Ryan, 1990). 이후 보다 구체적인 연구를 통해 메틸자스모네이트가 식물의 스트레스 감응 물질임이 보고되면서 새로운 식물생장조절물질로 주목하게 되었다(Ueda *et al.*, 1995). 현재까지 알려진 JA의 역할은 성장억제, 세포신장 촉진, 발근유도, 노화촉진, 종자 및 화분발아 억제, 기공 닫힘과 같은 생리적 반응 유도(Takahashi *et al.*, 1994; Herde *et al.*, 1997)와, 식물호르몬 살리실산 및 에틸렌과의 상호작용을 통한 생물성 스트레스(biotic stress)와 비생물성 스트레스 반응에 중요한 역할을 하는 것으로 알려졌다(Kim *et al.*, 2011; Kim *et al.*, 2014b). 본 실험에서 JA의 함량은 질소 단독 및 질소와 규소 혼합처리에서 높게 조사됐다. 뿐만 아니라 규소 단독 및 규소와 칼슘 혼합처리에서도 JA 함량은 무처리보다 증가하는 것으로 조사되었다. 비슷한 결과가 다른 연구에서 확인되었는데, Jang *et al.* (2008)

에 의하면 적절한 수준의 질소질 비료의 공급은 벼 식물체 내 JA함량을 증가시키는 것으로 보고했고, 반대로 Schmelz *et al.* (2003)는 옥수수에서 질소부족은 volicitin에서 유도된 JA의 함량을 증가시키는 것으로 보고하여 질소와 식물호르몬 JA의 생합성량에 상관관계가 있음을 밝혔다. 이러한 결

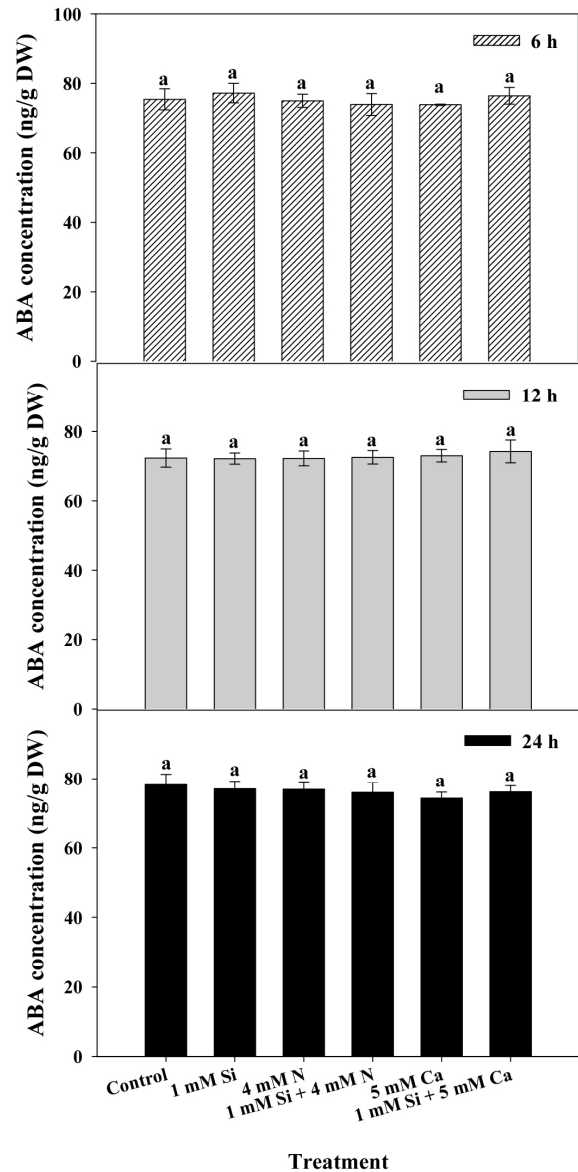


Fig. 2. Effects of independent or combined application of silicon, nitrogen, and calcium on levels of bioactive abscisic acid (ABA) in rice plants. The data were collected at 6-hour intervals for 24 hours from the time of the initiation of the treatment. In each histogram, columns with different letters are significantly different ($P < 0.01$). Data were collected from three replicates at each time point ($n = 3$) and analyzed using Duncan's Multiple Data Range (DMRT) test.

과는 아마도 질소가 식물체 내에서 다양한 효소, 아미노산, 핵산 및 에너지대사에 구성물질로 이용되기 때문에 다양하게 연관된 생리적 반응 중 일부가 식물호르몬 JA 생합성에 영향을 미쳐 유도된 결과라 생각된다. 규소 단독처리에서 JA 함량은 증가된 결과를 보였는데, 벼 식물체에 다양한 농도

의 규소를 처리할 경우 JA 함량이 증가했으나, 규소와 기계적 상해를 동시에 처리할 경우 JA의 함량은 오히려 감소한 것으로 보고하였다(Kim *et al.*, 2011). 위 결과는 아마도 규소가 기계적 상해 스트레스로 인해 유도된 JA 함량을 직접적으로 관여하기 때문에 유도된 결과라 판단되며, 특히 규소가 JA 생합성에 관련된 효소들(allene oxide synthase, allene oxide cyclase, lipoxygenase, 12-oxophytodienoate reductase)의 활성을 유전자 수준에서 조절했기 때문인 것으로 보고되었다(Kim *et al.*, 2014b).

본 실험의 내용을 종합해 볼 때 식물생육의 필수원소인 질소와 칼슘을 단독 혹은 규소와 혼합하여 처리할 경우 벼 식물체 내 무기이온 흡수에 차이를 보였으며, 특히 질소처리하는 식물호르몬 GA와 JA함량 변화에도 영향을 미친 것으로 조사되었다. 규소도 단독 혹은 질소와 칼슘과 혼합 처리했을 때 질소 단독 처리와 유사하게 식물호르몬 GA와 JA 함량을 변화 시키는 것으로 조사됐고, 그러한 결과는 이들 호르몬 생합성에 관련된 효소들의 활성을 유전자 수준에서 조절하기 때문에 유도된 것으로 추정된다. 따라서 결론적으로 다른 선행연구 결과들과 비교해 볼 때 벼 식물체 내에서 규소는 식물생육 필수원소인 질소처럼 칼슘의 흡수는 억제하고 반대로 마그네슘의 흡수는 촉진시키는 것으로 조사되었다. 뿐만 아니라 규소 처리는 식물호르몬 GA와 JA의 합성에 크게 관여하는 것으로 조사됐기 때문에 이러한 결과는 식물에서 규소의 역할을 이해하는데 큰 도움이 될 것으로 판단된다. 또한 추가적인 연구를 통해 제한된 공간에서 장기간 동안 규소처리가 질소 및 칼슘의 흡수를 조절하는 양상 결과와 실제 재배포장에서 질소 및 칼슘 흡수 결과와의 상관관계를 분석하게 된다면 규소를 활용한 다양한 양분흡수 효율 향상과 관련된 재배법 개발 연구로 적용이 가능할 것으로 사료된다.

적 요

벼 식물체에 규소, 질소, 칼슘을 단독 및 혼합 처리할 경우 무기이온의 흡수와 식물호르몬 GA₁과 JA 함량변화에 미친 결과는 아래와 같다.

1. 질소와 칼슘이온은 규소처리에 의해 흡수가 억제된 것으로 조사됐고, 마그네슘 함량은 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리에서 무처리보다 증가하였다.
2. 식물호르몬 ABA의 함량은 모든 처리에서 무처리와 차이가 없었다.
3. 식물호르몬 GA₁의 함량은 질소와 규소 혼합처리에서

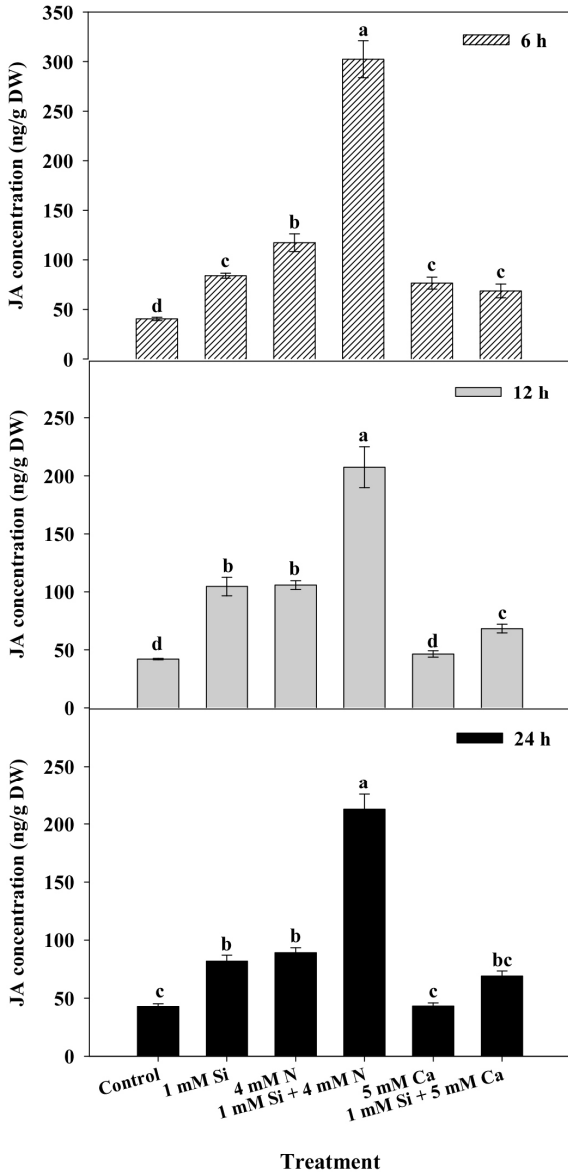


Fig. 3. Effects of independent or combined application of silicon, nitrogen, and calcium on levels of bioactive jasmonic acid (JA) in rice plants. The data were collected at 6-hour intervals for 24 hours from the time of the initiation of the treatment. In each histogram, columns with different letters are significantly different ($P < 0.01$). Data were collected from three replicates at each time point ($n = 3$) and analyzed using Duncan's Multiple Data Range (DMRT) test.

가장 높았고, 다음으로 질소 단독처리 규소 단독처리 순으로 높았다. 반면 칼슘 단독처리 및 칼슘과 규소 혼합처리에서 GA₁ 함량은 차이가 없었고, 이러한 결과는 규소, 질소 및 칼슘 처리 후 12시간 및 24시간에서도 동일한 양상을 보였다.

4. 규소, 질소, 칼슘 단독 및 혼합처리 후 6시간 뒤 식물 호르몬 JA 함량은 모든 처리에서 무처리보다 증가하였고, 특히 규소와 질소 혼합처리에서 가장 높게 조사되었다. 그러나 처리 후 12시간과 24시간 후 조사에서는 칼슘 단독처리에서 JA 함량이 무처리와 차이가 없었고, 이외의 처리에서는 무처리보다 높았다.

사 사

본 결과물은 농림축산식품부의 재원으로 농림식품기술기획평가원의 농림축산식품연구센터지원사업(716001-7)의 지원과 2017년도 교육부의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임(NRF-2017R1D1A3B03030917).

인용문헌(REFERENCES)

- Arigoni, D., S. Sagner, C. Latzel, W. Eisenreich, A. Bacher, and M. H. Zenk. 1997. Terpenoid biosynthesis from 1-deoxy-D-xylulose in higher plants by intramolecular skeletal rearrangement. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94 : 10600-10605.
- Baldwin, I. T., E. A. Schmelz, and T. E. Ohnmeiss. 1994. Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris*. *J. Chem. Ecol.* 20 : 2139-2157.
- Blázquez, M. A., R. Green, O. Nilsson, M. R. Sussman, and D. Weigel. 1998. Gibberellins promote flowering of arabidopsis by activating the *LEAFY* promoter. *The Plant Cell* 10 : 791-800.
- Bremond, L., A. Alexandre, C. Hély, and J. Guiot. 2005. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: calibration with Leaf Area Index along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Global Planet. Change* 45 : 277-293.
- Browning, G. and T. A. Wignall. 1987. Identification and quantification of indole-3-acetic and abscisic acids in the cambial region of *Quercus robur* by combined gas chromatography-mass spectrometry. *Plant Physiol.* 3 : 235-246.
- Cakmak, I. and H. Marschner. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiol.* 98 : 1222-1227.
- Carver, T. L. W., R. J. Zeyen, and G. G. Ahlstrand. 1987. The relation between insoluble silicon and success of failure of attempted penetration by powdery mildew (*Erysiphe graminis*) germplings on barley. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 31 : 133-148.
- Cha-um, S., H. P. Singh, T. Samphumphuang, and C. Kirdmanee. 2012. Calcium-alleviated salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L. spp. 'indica'): Physiological and morphological changes. *Aust. J. Crop Sci.* 6 : 176-182.
- Chen, W., X. Yao, K. Cai, and J. Chen. 2011. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biol. Trace Elem. Res.* 142 : 67-76.
- Cho, Y. S., W. T. Jeon, C. Y. Park, K. D. Park, and U. G. Kang. 2006. Study of nutrient uptake and physiological characteristics of rice by ¹⁵N and purified Si fertilization level in a transplanted pot experiment. *Korean J. Crop Sci.* 51 : 408-419.
- Choudhury, T. M. A. and Y. M. Khanif. 2001. Evaluation of effects of nitrogen and magnesium fertilization on rice yield and fertilizer nitrogen efficiency using ¹⁵N tracer technique. *J. Plant Nut.* 24 : 855-871.
- Cooke, J. and M. R. Leishman. 2011. Is plant ecology more siliceous than we realise. *Trends Plant Sci.* 16 : 61-68.
- Deshmukh, R. K., J. Vivancos, G. Ramakrishnan, V. Guérin, G. Carpentier, H. Sonah, C. Labbé, P. Isenring, F. J. Belzile, and R. R. Bélanger. 2015. A precise spacing between the NPA domains of aquaporins is essential for silicon permeability in plants. *Plant J.* 83 : 489-500.
- Ding, Y., W. Luo, and G. Xu. 2006. Characterisation of magnesium nutrition and interaction of magnesium and potassium in rice. *Ann. Applied Biol.* 149 : 111-123.
- Eckardt, N. A. 2002. Abscisic acid biosynthesis gene underscores the complexity of sugar, stress, and hormone interactions. *Plant Cell* 14 : 2645-2649.
- Epstein, E. 1999. Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50 : 641-644.
- Farmer, E. E. and C. A. Ryan. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87 : 7713-7716.
- Hedden, P. and S. G. Thomas. 2012. Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem. J.* 444 : 11-25.
- Herde, O. H., L. Willmitzer, and J. Fisahn. 1997. Stomatal responses to jasmonic acid, linolenic acid and abscisic acid in wild-type and ABA-deficient tomato plants. *Plant Cell Environ.* 20 : 136-141.
- Hwang, S. J., M. Hamayun, H. Y. Kim, C. I. Na, K. U. Kim, D. H. Shin, S. Y. Kim, and I. J. Lee. 2007. Effect of nitrogen and silicon nutrition on bioactive gibberellin and growth of rice under field conditions. *J. Crop Sci. Biotech.* 10 : 281-286.
- Jang, S. W., M. Hamayun, E. Y. Sohn, D. H. Shin, K. U.

- Kim, and I. J. Lee. 2007. Studies on the effect of silicon nutrition on plant growth, mineral contents and endogenous gibberellins of three rice cultivars. *J. Crop Sci. Biotech.* 10 : 47-51.
- Jang, S. W., M. Hamayun, E. Y. Sohn, D. H. Shin, K. U. Kim, B. H. Lee, and I. J. Lee. 2008. Effect of elevated nitrogen levels on endogenous gibberellin and jasmonic acid contents of three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171 : 181-186.
- Jawahar, S. and V. Vaiyapuri. 2013. Effect of sulphur and silicon fertilization on yield, nutrient uptake and economics of rice. *Int. Res. J. Chem.* 1 : 34-43.
- Kang, Y. S., J. G. Lee, J. I. Kim, and J. S. Lee. 1997. Influence of silicate application on rice quality. *Kor. J. Crop Sci.* 42 : 800-804.
- Kamboj, J. S., G. Browning, P. S. Blake, J. D. Quinlan, and D. A. Baker. 1999. GC-MS-SIM analysis of abscisic acid and indole-3-acetic acid in shoot bark of apple rootstocks. *Plant Growth Regul.* 28 : 21-27.
- Kim, C. B., N. K. Park, S. D. Park, D. U. Choi, S. G. Son, and J. Choi. 1986. Changes in rice yield and soil physico-chemical properties as affected by annual application of silicate fertilizer to paddy soil. *Kor. J. Soc. Soil Sci. Fert.* 19 : 123-132.
- Kim, Y. H., A. L. Khan, M. Hamayun, S. M. Kang, Y. J. Beom, and I. J. Lee. 2011. Influence of short-term silicon application on endogenous phytohormonal levels of *Oryza sativa* L. under wounding stress. *Biol. Trace Elem. Res.* 144 : 1175-1185.
- Kim, Y. H., A. L. Khan, D. H. Kim, S. Y. Lee, K. M. Kim, M. Waqas, H. Y. Jung, J. H. Shin, J. G. Kim, and I. J. Lee. 2014a. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. *BMC Plant Biol.* 14 : 13.
- Kim, Y. H., A. L. Khan, M. Waqas, H. J. Jeong, D. H. Kim, J. S. Shin, J. G. Kim, M. H. Yeon, and I. J. Lee. 2014b. Regulation of jasmonic acid biosynthesis by silicon application during physical injury to *Oryza sativa* L. *J. Plant Res.* 127 : 525-532.
- Kim, Y. H., A. L. Khan, M. Waqas, J. K. Shim, D. H. Kim, K. Y. Lee, and I. J. Lee. 2014c. Silicon application to rice root zone influenced the phytohormonal and antioxidant responses under salinity stress. *J. Plant Growth Regul.* 33 : 137-149.
- Kim, Y. H., A. L. Khan, and I. J. Lee. 2015. Silicon: a duo synergy for regulating crop growth and hormonal signaling under abiotic stress conditions, *Crit. Rev. Biotechnol.* DOI: 10.3109/07388551.2015.1084265.
- Lee, I. J., K. R. Foster, and P. W. Morgan. 1998. Photoperiod control of gibberellin levels and flowering in *Sorghum*. *Plant Physiol.* 116 : 1003-1011.
- Lee, S. K., E. Y. Sohn, M. Hamayun, J. Y. Yoon, and I. J. Lee. 2010. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. *Agroforest. Syst.* 80 : 333-340.
- Liang, Y. 1999. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress. *Plant Soil* 209 : 217-224.
- Ma, J. and E. Takahashi. 1989. Effect of silicic acid on phosphorus uptake by rice plant. *Soil Sci. Plant Nut.* 35 : 227-234.
- Ma, J. F., N. Yamaji, N. Mitani, K. Tamai, S. Konishi, T. Fujiwara, M. Katsuhara, and M. Yano. 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature* 448 : 209-212.
- Mae, T. 1997. Physiological nitrogen efficiency in rice: Nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. *Plant and Soil* 196 : 201-210.
- Mihlan, M., V. Homann, T. W. D. Liu, and B. Tudzynski. 2003. AREA directly mediates nitrogen regulation of gibberellin biosynthesis in *Gibberella fujikuroi*, but its activity is not affected by NMR. *Mol. Microbiol.* 47 : 975-991.
- Mueller, M. J. and W. Brodschelm. 1994. Quantification of jasmonic acid by capillary gas chromatography-negative chemical ionization-mass spectrometry. *Anal. Biochem.* 218 : 425-435.
- Neumann, D. and U. Nieden. 2001. Silicon and heavy metal tolerance of high plants. *Phytochem.* 56 : 685-692.
- Nishimura, K., Y. Miyaki, and E. Takahashi. 1989. On silicon, aluminium, and zinc accumulators discriminated from 147 species of Angiospermae. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.* 133 : 23-43.
- Qi, Q. G., P. A. Rose, G. D. Abrams, D. C. Taylor, S. R. Abrams, and A. J. Cutler. 1998. (+)-Abscisic acid metabolism, 3-ketoacyl-coenzyme A synthase gene expression, and very-long-chain monounsaturated fatty acid biosynthesis in *Brassica napus* embryos. *Plant Physiol.* 117 : 979-987.
- Reddy, A. R., K. V. Chaitanya, and M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161 : 1189-1202.
- Schjoerring, J. K., S. Husted, G. Mäck, and M. Mattsson. 2002. The regulation of ammonium translocation in plants. *J. Exp. Bot.* 53(370) : 883-890.
- Schmelz, E. A., H. T. Alborn, J. Engelberth, and J. H. Tumlinson. 2003. Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatile emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiol.* 133 : 295-306.
- Shaul, O. 2002. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg. *Biometals* 15 : 307-321.
- Takahashi, K., K. Fujino, Y. Kikuta, and Y. Koda. 1994. Expansion of potato cells in response to jasmonic acid. *Plant Sci.* 100 : 3-8.
- Ueda, J., K. Miyamoto, and M. Aoki. 1995. Jasmonic acid inhibits the IAA-induced elongation of oat coleoptile segment : A possible mechanism involving the mechanism of cell

- wall polysaccharides. *Plant Cell Physiol.* 35 : 357-359.
- White, P. J. and M. R. Broadley. 2003. Calcium in plants. *Ann. Bot.* 92 : 487-511.
- Xi, J., Y. Qiu, L. Du, and B. W. Poovaiah. 2012. Plant-specific trihelix transcription factor AtGT2L interacts with calcium/calmodulin and responds to cold and salt stresses. *Plant Sci.* 185 : 274-280.
- Yamaguchi, S. 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59 : 225-251.
- Yamaji, N., Y. Chiba, N. Mitani-Ueno, and J. F. Ma. 2012. Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in barley. *Plant Physiol.* 160(3) : 1491-1497.
- Yoshida, S., Y. Ohnishi, and K. Kitagishi. 1959. Role of silicon in rice nutrition. *Soil Sci. Plant Nut.* 5(3) : 127-133.