

반수체 육종법을 이용한 잎담배 세균성마름병 저항성 개체 선발의 효율성 비교

정 윤 화

한국인삼연초연구원 수원시험장

Selection Efficiency of Resistant Tobacco Plants to Bacterial wilt Disease Using Two Haploid Methods

Y.H. Chung

Suwon Experiment Station

Korea Ginseng & Tobacco Research Institute, P.O.Box 59, Suwon 440-660, Korea

ABSTRACT : The present study was conducted to compare the efficiency of individual plant selection for resistance to bacterial wilt with 30 dihaploid lines derived by anther culture and *Nicotiana africana* method in F_1 and F_2 generation from a cross between Bright Yellow 4 (BY4) and NC95.

F_2 dihaploid lines were selected from bacterial wilt disease resistant plants screened under the naturally infested filed conditions. The populations of F_2 -ADH and F_2 -MDH derived from F_2 individual plants with bacterial wilt resistance showed higher resistance to the disease than the populations of F_1 -ADH and F_1 -MDH, respectively, and no difference for the disease resistance appeared by the haploid deriving method within a generation.

서 론

연초의 세균성마름병은 입고병으로 통용되며 토양전염성 세균인 *Pseudomonas solanacearum* E.F. Smith에 의한 도관병이다. 이 병은 고온다습조건하에서 세균의 밀도가 급격히 번식하여 6, 7월에 발병하여 크게 피해를 주며 전세계적으로 연초의 주요 병으로 취급하고 있다.

우리나라의 연초 재배에 있어서 세균성마름병은 황색종 산지에 많이 발생되며, 1985년에 피해 면적이 240ha로 전체 병해손실의 28.9%에 달한다⁴⁾. 최근 1992년 미국의 경우에도 경작면적의 1.2%에 이 병이

발생하였으며, 전체 병해 손실의 23%로 1,374만 달러의 경제적인 손실이 추정되고 있다³⁰⁾.

세균성마름병 저항성 품종의 필요성에 대한 연구는 1903년 Stevens와 Sackett가 세계 각지로부터 62품종을 수집하여 세균성마름병을 검정한 것이 최초이며⁴¹⁾ 그 후에도 많은 육종가들이 저항성 유전자원을 탐색하기 위하여 노력하였으나 큰 성과를 얻지 못하였다^{12, 16)}. 미 농무성은 1934년부터 1938년까지 식물탐험대를 파견하여 1,034종의 유전자원을 수집하여, Clayton과 Smith⁷⁾가 중심이 되어 세균성마름병 검정결과 고도의 저항성인 T.I.448A를 선발하였으며, 이를 모본으로 이용하여 저항성 품종육성에 활용^{6, 25)}, Oxford26⁴⁰⁾, Dixie Bright101³¹⁾, Coker139⁹⁾, NC95³²⁾,

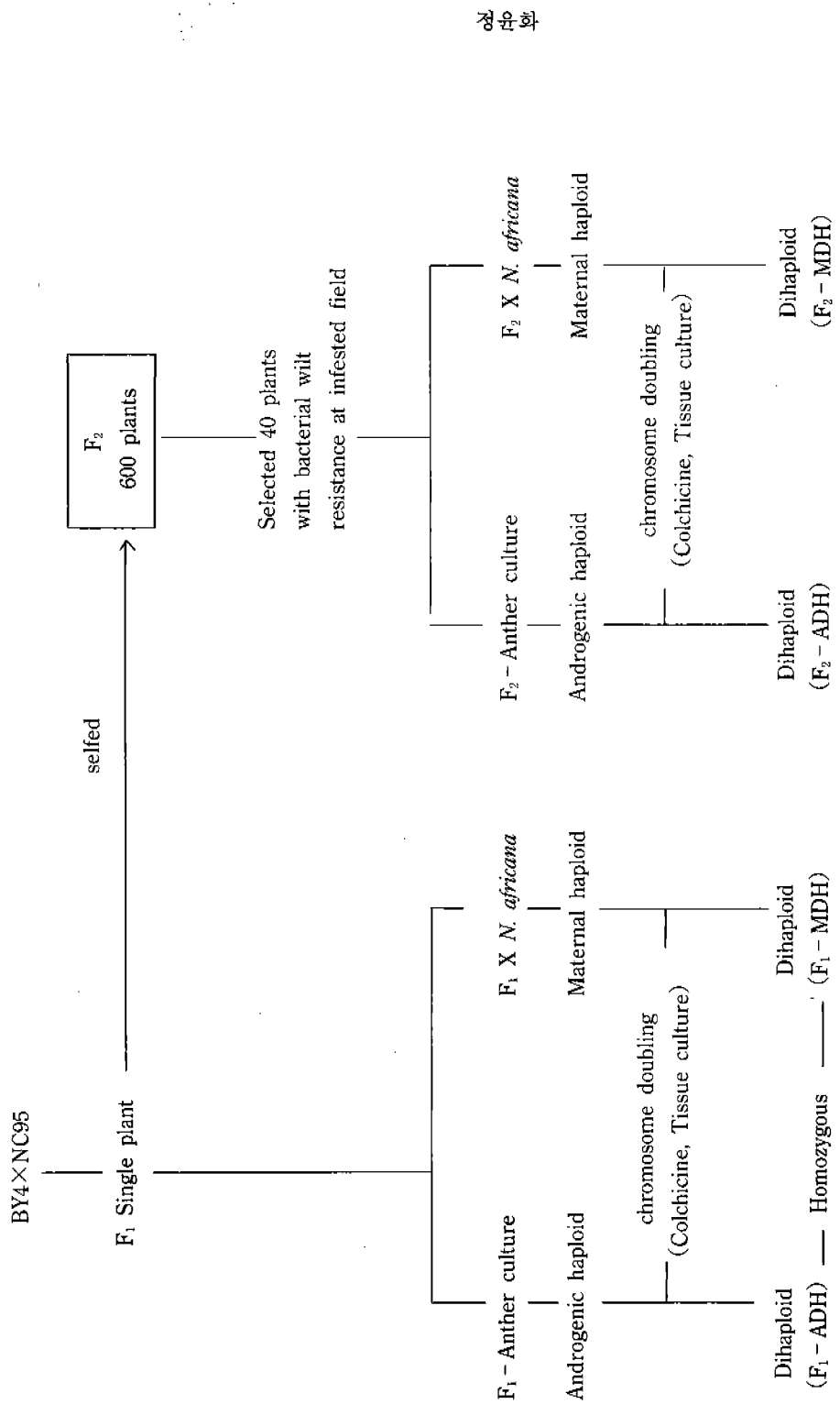


Fig. 1. Diagram of developing the lines from F_1 and F_2 plants with bacterial wilt resistance by anther culture (ADH) and maternal method using *N. africana* (MDH).

및 NC82¹⁴⁾ 등의 품종이 육성되었다.

T.I.448A에서 유래한 세균성마름병 저항성의 유전 양상에 대하여 Smith와 Clayton³⁹⁾은 열성의 다수 유전자에 의해서 지배된다고 하였고, Schweppenhauser³⁶⁾는 다수 유전자에 의해서 지배되나 우성이라고 하였으며 中村³³⁾, Matsuda와 Ohashi²⁶⁾는 polygene에 의해서 지배되는 양적형질이라고 하였다.

우리나라에서 연초의 세균성마름병 저항성 품종 육성은 주요 육종 목표로 되어있으며, 이 병의 유전 양상은 다인자에 의해서 양적으로 유전하기 때문에 F₂세대에서부터 후기세대까지 계속적인 선발이 효과적이라는 보고와²²⁾ 초기세대에서 선발이 효과적이라는 보고²⁶⁾로 보아 보고자에 따라서 다소 차이를 보이고 있다. 따라서 본 시험은 반수체육종법으로 세균성마름병에 저항성 품종육성의 기초자료를 얻기 위하여 F₁세대와 F₂세대에 세균성마름에 저항성인 개체를 각각 약배양 및 중간교배에 의한 반수체 육종법으로 육성된 계통들에 대해 세균성마름병의 선발효율을 비교하였던바 그 결과를 보고코자 한다.

재료 및 방법

공시재료는 황색종 연초품종 BY4와 NC95를 교배한 F₁식물에서 약배양(ADH : Anther-derived doubled haploid lines) 및 *N.africana*와의 중간교배로 육성한 반수체 배가계통(MDH : Maternally-derived doubled haploid lines)과 F₂세대에서 세균성마름병에 저항성으로 선발된 개체로부터 육성한 ADH 및 MDH를 각각 30계통씩 교배친과 같이 공시하였다.

반수체 식물의 유기는 약배양³⁴⁾ 및 *N.africana*와 중간교배²⁾로, 반수체 식물의 염색체 배가는 Kumashiro와 Oka²³⁾ 및 Kasperbauer와 Collins의 방법¹⁹⁾을 이용하여 그림 1과 같이 육성되었다. 공시포장은 인위적으로 감염시켜 만든 포장으로 세균성마름병 (*Pseudomonas solanaceum* E.F.Smith)의 발병최성기인 7월의 평균일도가 토양 1g당 10⁴(37.2±11.2) CFU이었다. 재배방법은 3월 5일 온실에서 파종하여 4월 30일 일반말칭 재배로 본포에 이식하였다. 재식 거리는 70×25cm로 하였고, 구당주수는 5주로 하였으며 시비량은 10a당 연초용 복합비료 80kg을 사용하였다. 시험구 배치는 F₁-ADH와 F₂-ADH계통, F₁-MDH와 F₂-MDH계통을 비교하기 위하여 교배친을 포함시켜 각각 난괴법 3반복으로 설계하였다.

세균성마름병 이병정도는 개체별로 다음 지수에

의하여 조사하였다²⁰⁾.

- 0 : 무병징
- 1 : 하위엽 2~3매 위조 시작
- 2 : 하위엽 1/3이하 위조, 줄기의 지체부분 갈변 시작
- 3 : 하위엽 1/3이상 위조, 줄기의 1/3이내 갈변
- 4 : 엽의 2/3이상 위조, 줄기의 1/3이상 갈변
- 5 : 고사

생육 특성조사는 한국인삼연초연구원 표준조사방법²¹⁾에 준하였다. 내용성분 분석에서 전알카로이드는 Cundiff-Markunas방법⁹⁾으로, 환원당은 Harvey와 Palmer방법¹⁵⁾으로 하였다. 통계분석중 유전력은 $h = \delta^2/8^2G + \delta^2E$ (계통평균치의 분산분석방법)으로, 유전 획득량 및 선발반응은 Frey와 Horner의 방법¹¹⁾으로 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 세균성마름병 저항성과 타형질간의 상관

BY4와 NC95를 교배한 F₁식물로부터 약배양 및 중간교배로 얻은 F₁-ADH 및 F₁-MDH 계통과 이 조합의 F₂세대를 세균성마름병균 이병포장에 공시하여 저항성으로 나타난 40개체를 각각 약배양 및 중간교배로 얻은 F₂-ADH 및 F₂-ADH계통의 세균성마름병 이병지수와 타형질간의 상관계수를 조사한 결과는 표1과 같다. F₁-ADH계통은 이병지수와 엽수간에는 정의 방향으로, F₁-MDH계통은 이병지수와 초장 및 수량간에 부의 방향으로 나타났으며, F₂-MDH계통에서는 이병지수와 엽폭은 정의 방향으로, 엽수 및 개화일수와는 부의 방향으로 각각 5% 및 1%수준에서 유의성이 인정되었다. 그의 이병지수와 형질간의 상관계수는 0.038~0.336으로 유의차가 인정되지 않았다.

2. 세균성마름병 저항성의 이병지수 분포

BY4×NC95 조합의 F₁식물 및 이 조합의 F₂세대를 세균성마름병 이병포장에서 저항성으로 나타난 개체를 약배양 및 중간교배로 얻은 반수체 배가계통에 대한 이병지수의 분포를 조사한 결과는 그림 2 및 3과 같다. 반수체 육성세대 및 육종방법별 반수체 배가계통의 이병지수의 분포를 보면 F₁-ADH, F₁-MDH, F₂-ADH, 및 F₂-MDH계통은 모두 저항성 품종인 NC95와 이병성 품종인 BY4의 이병지수를 증가하는

Table 1. Correlation coefficients between agronomic and chemical characters, and bacterial wilt disease index of anther-derived doubled haploid (ADH) lines and maternally-derived doubled haploid (MDH) lines in F₁ and F₂ generation from cross BY4×NC95

	ADH		MDH	
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Plant height	0.272	-0.125	-0.452*	-0.108
Leaves per plant	0.872**	-0.142	-0.336	-0.655**
Leaf length	-0.072	0.211	-0.265	-0.113
Leaf width	0.164	-0.167	-0.034	-0.424*
Days to flower	0.140	-0.302	-0.158	-0.463**
Yield	0.215	-0.163	-0.401*	-0.043
Total alkaloids	-0.067	0.158	-0.076	0.038

*, ** : Significant at 0.05 and 0.01 level of probability, respectively.

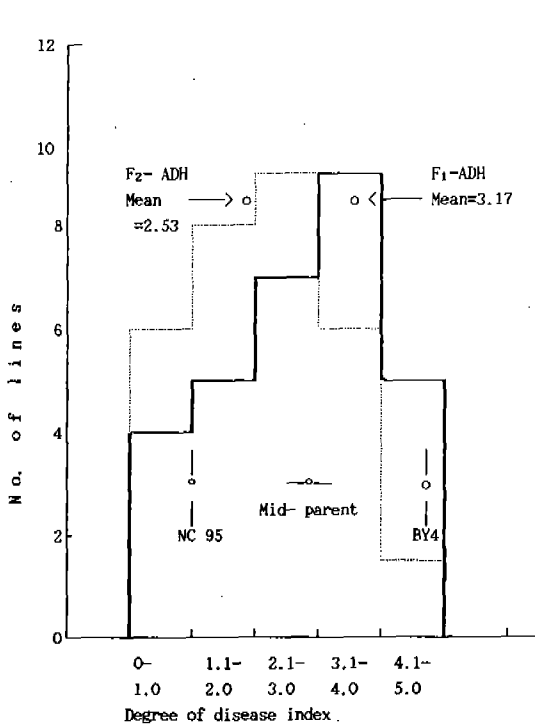


Fig. 2. Frequency distribution of F₁-ADH, F₂-ADH lines from the cross of BY4×NC95 and parents for resistance to bacterial wilt at field infested with *Pseudomonas solanacearum*.
 F₁-ADH : F₁-Anther-derived doubled haploid lines (—)
 F₂-ADH : F₂-Anther-derived doubled haploid lines (.....)
 Disease index ranged from 0=no visible wilt to 5=entire plant wilted or plant dead.

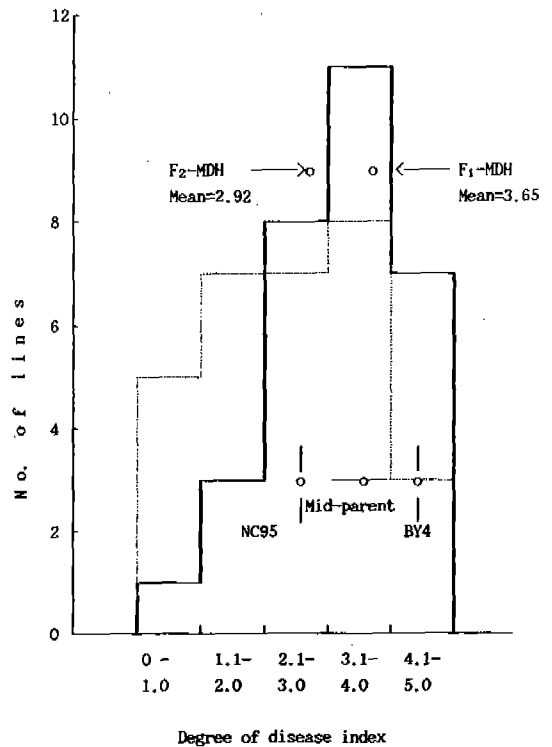


Fig. 3. Frequency distribution of F₁-MDH, F₂-MDH lines from the cross of BY4×NC95 and parents for resistance to bacterial wilt at field infested with *Pseudomonas solanacearum*.
 F₁-MDH : F₁-Maternally-derived doubled haploid lines (—)
 F₂-MDH : F₂-Maternally-derived doubled haploid lines (.....)
 Disease index ranged from 0=no visible wilt to 5=entire plant wilted or plant dead.

연속적 변이를 나타내었다.

반수체 육종방법별 이병지수의 분포에 있어서 동일세대에서 육성한 반수체 배가계통간에는 비슷한 경향을 나타내었다. 반수체 육성세대에 따른 반수체 배가계통간의 이병지수의 분포에 있어서 F_2 -ADH 및 F_2 -MDH계통은 F_1 -ADH 및 F_1 -MDH계통에 비하여 이병지수가 낮은 계통이 많이 분포한 반면 높은 계통의 분포는 적었다. 세대간 평균 이병지수에 있어서 F_1 -ADH와 F_2 -ADH계통의 평균 이병지수는 각각 3.17 및 2.53으로 교배친의 평균치 2.95에 비하여 F_1 -ADH는 높았으나 F_2 -ADH는 낮게 나타났다. 또한 F_1 -MDH와 F_2 -MDH계통의 평균 이병지수는 각각 3.65 및 2.92로 교배친의 평균치 3.60에 비하여 F_1 -MDH는 높은 편이었으나 F_2 -MDH는 낮았다.

3. 선발반응

연초품종 BY4와 NC95 교배조합의 F_2 세대에서 세균성마름병에 저항성인 개체를 각각 약배양 및 종간교배로 얻은 ADH와 MDH계통에 대한 세균성 마름병에 저항성인 계통을 30% 선발할때 각 형질의 유전획득량을 조사한 결과는 표 2 및 3과 같다. F_2 -ADH와 F_2 -MDH 계통에 대한 유전력은 초장이 0.77 및 0.70, 엽수는 0.81 및 0.66, 개화기는 0.71 및 0.70, 그리고 수량은 0.62 및 0.61로 높은 편이고, 그외 형질은 엽장이 0.27 및 0.30, 엽폭이 0.24 및 0.42, 전알카로이드 함량은 0.36 및 0.24, 그리고 세균성마름병 이병지수가 0.21 및 0.23으로 비교적 낮게 나타났다.

세균성마름병의 유전획득량은 -0.11~-0.18 및 -0.16~-0.24로 반수체 육종방법 및 육성세대에 따른 반수체 배가계통간에 비슷한 경향을 나타내었고, 타 형질에 있어서는 F_1 -MDH 계통의 수량이 7.41, 초장이 3.90, F_2 -ADH계통의 초장이 3.54로 약간 높게 나타났으나, 그외 형질은 -0.29~-1.61로 낮게 나타났다. 육종방법별 반수체 배가계통의 유전획득량은 F_1 -MDH계통이 F_1 -ADH계통에 비하여 수량과 초장에서 크게 나타났고, 그외 형질은 비슷한 경향이였으며, F_2 -ADH 계통과 F_2 -MDH계통에 있어서도 -0.079~3.54 및 -0.23~1.41로 비슷한 경향이였다. 반수체 육성세대에 따른 배가계통에 있어서는 F_1 -MDH계통이 -0.11~0.36 및 -0.11~3.90으로, F_2 -ADH계통 및 F_2 -MDH계통의 -0.19~3.54 및 -0.29~1.40과 비슷한 경향을 나타내었다.

세균성마름병 저항성과 타 형질간의 상관에 있어서

이병지수와 정의 방향으로 상관을 나타낸 형질은 F_1 -ADH집단의 엽수였고, 이병지수와 부의 상관을 나타낸 형질은 F_1 -MDH집단의 초장과 수량 및 F_2 -MDH 집단의 엽수와 개화일수였다. 中村³³⁾는 황색종의 F_2 세대에서 이병지수는 개화일수 및 엽수와 부의 방향으로 초장과는 정의 방향으로 유의한 표현형상관이 인정되고, F_3 세대에서는 이병지수와 개화일수 및 전엽수와는 부의 방향으로 엽형과는 정의 방향으로 나타났다고 보고하였다. 陳¹⁰⁾은 BY4와 NC 82의 교배조합에서 육종방법별 육성계통에 대하여 이병지수와 타형질간의 상관성이 서로 상이하게 나타나고 교배조합간에도 상이하고 나타났다고 보고하였다. 본 시험에 있어서도 반수체 육종방법별 배가계통간에 상이하게 나타나 이병지수와 타 형질간의 상관에 있어서는 일정한 경향을 나타내지 않을 것으로 고찰된다.

세균성마름병 이병지수의 분포는 F_2 세대에서 저항성인 개체를 선발하여 약배양 및 종간교배로 얻은 F_2 -ADH와 F_2 -MDH계통이 F_1 -ADH 및 F_1 -MDH계통에 비하여 평균이병지수가 낮은 편이고 저항성으로 나타난 계통수가 많았다. 그러므로 세균성마름병 저항성 품종을 육성하기 위해서는 F_1 에서 보다 F_2 세대에서 저항성 개체를 선발하여 약배양 및 종간교배를 하는 것이 더 효율적일 것으로 고찰된다.

유전획득량에 있어서 세균성마름병에 저항성이 강한 순으로 30% 선발할때 이병지수의 유전획득량은 F_1 -ADH와 F_1 -ADH와 F_2 -MDH간에 차이가 없어 육종방법에 따른 차이는 없는 것으로 생각된다. F_2 -ADH와 F_2 -MDH계통은 와 F_1 -MDH에 비하여 이병지수의 유전획득량이 약간 큰 편이고 F_2 -ADH 및 F_2 -MDH계통 집단의 평균이병지수 및 선발계통의 이병지수가 F_1 -ADH 및 F_1 -MDH 계통보다 낮아 세균성마름병 저항성 품종육성을 위해서는 F_1 세대보다 F_2 세대에서 세균성마름병에 저항성인 개체를 선발하여 약배양 및 종간교배를 하는 것이 더 효율적일 것으로 고찰된다.

유전력에 있어서는 F_1 및 F_2 세대의 약배양 및 종간교배에 의한 반수체 배가계통은 모두 엽수, 개화일수, 초장 및 수량에서 비교적 높게 나타났다. Smith³⁸⁾는 대부분의 황색종담배 품종의 개화일수는 일장반응을 나타내며 이 반응은 단일유전자에 의하여 지배되며 개화일수에 따라 엽수, 초장, 수량등이 크게 좌우된다고 하였다. Gwynn¹³⁾, Matzinger와 Wernsman²⁹⁾도 수량의 유전력이 크며 초기세대에 포장선

Table 2. Selection response from selecting the highest bacterial wilt disease resistance 30% of the lines in anther cultured doubled haploid derived from F₁ hybrid plant (F₁-ADH), F₂ plants (F₂-ADH) with bacterial wilt disease resistance from a cross BY4×NC95

	Disease index	Yield kg/10a	Plant height cm	Leaves per plant no.	Leaf length cm	Leaf width cm	Days to flower day	Total alkaloids %	Reducing sugar %
F₁ - ADH									
Population x	3.17	193.8	142.7	20.8	45.0	24.0	64.1	2.70	15.3
Best 9 lines (based on disease index)	2.12	196.4	142.9	20.9	45.9	24.1	64.3	2.69	15.0
Heritability	0.10	0.62	0.80	0.71	0.40	0.38	0.65	0.29	0.65
Selection response ¹	-0.11	1.61	0.16	0.07	0.36	0.04	0.13	0.002	-0.02
F₂ - ADH									
Population x	2.53	190.3	142.0	20.7	45.7	23.9	63.2	2.89	13.6
Best 9 lines (based on disease index)	1.65	192.2	146.6	20.9	45.1	23.1	63.7	2.67	14.5
Heritability	0.21	0.62	0.77	0.81	0.27	0.24	0.71	0.36	0.70
Selection response ¹	-0.18	1.18	3.54	0.16	-0.16	-0.19	0.36	-0.08	0.63
Check									
BY4	4.75	190.0	160.0	19.7	45.8	25.4	61.0	3.17	14.1
NC95	1.14	218.0	135.0	20.6	47.3	26.9	63.0	2.44	17.0

1: Predicted genetic gains and correlated responses.

Table 3. Selection response from selecting highest bacterial wilt disease resistance 30% of the lines in maternally - derived doubled haploid lines from F₁ hybrid plant (F₁-MDH) and F₂ plants (F₂-MDH) with bacterial wilt disease resistance from a cross BY4×NC95

	Disease index	Yield kg/10a	Plant height cm	Leaves per plant no.	Leaf length cm	Leaf width cm	Days to flower day	Total alkaloids %	Reducing sugar %
F₁ - MDH									
Population x	3.65	199.6	145.3	20.4	46.2	24.4	62.8	2.83	16.0
Best 9 lines (based on disease index)	2.34	209.1	150.0	20.9	47.0	24.5	63.0	3.04	17.4
Heritability	0.12	0.78	0.83	0.77	0.26	0.45	0.81	0.22	0.15
Selection response ¹	-0.16	7.41	3.90	0.39	0.21	0.05	0.16	0.05	0.06
F₂ - MDH									
Population x	2.92	199.4	149.3	20.3	47.7	25.7	62.3	2.71	15.0
Best 9 lines (based on disease index)	1.86	199.9	151.3	20.7	47.1	25.0	63.6	2.67	14.5
Heritability	0.23	0.61	0.70	0.66	0.30	0.42	0.70	0.24	0.46
Selection response ¹	-0.24	0.31	1.40	0.26	-0.18	-0.29	0.91	0.011	-0.23
Check									
BY4	4.44	192.0	160.0	19.7	45.8	25.4	62.0	3.20	14.3
NC95	2.75	215.0	135.0	20.6	47.3	26.9	63.0	2.48	17.0

1: Predicted genetic gains and correlated responses.

발의 효과가 높다고 하였다. Clausen과 Cameron⁵⁾은 PtPd인자가 엽장에 크게 작용한다고 하였으며 Humphrey¹⁷⁾, Matzinger^{27, 28)}, Robinson³⁵⁾은 엽형의 표현이나 분리는 주로 유전자의 상가적 작용에 의하여 유전력이 높다고 한 반면, 본 시험에서 엽장 및 엽폭의 유전력이 비교적 낮게 나타난 것은 엽위별로 엽장의 유전력이 27~57%, 엽폭의 유전력이 40~82%의 변이를 나타내었다는 Bronius¹⁾의 보고를 참고하면, 본 시험에서 조사된 엽위가 비교적 하위엽인 최대엽을 대상으로 조사한데 기인된 것으로 생각된다.

전알카로이드 함량은 Legg²⁴⁾, Matzinger²⁷⁾이 두개의 유전자 AB에 의하여 지배된다고 하였으며, Gwynn¹³⁾은 전알카로이드 함량의 유전력은 높아 초기세대에서 선발효과가 크다고 하였으며, Chaplin³⁾과 Legg²⁴⁾도 포장선발로 저알카로이드 품종육성이 가능하다고 하였다. 江口¹⁰⁾는 전알카로이드 함량의 유전력이 교배조합에 따라 다르다고 보고하였으며 교배친의 전 알카로이드 함량의 차이가 큰 조합이 적은 조합보다 유전력이 높게 나타난다고 하였다.

본 시험에서 전 알카로이드 함량의 유전력이 비교적 낮게 나타났는데 이러한 원인은 전알카로이드 함량의 차이가 적은 품종으로 교배된 조합이기 때문인 것으로 고찰된다. 세균성마름병 저항성의 유전력은 F₁ 및 F₂ 세대의 ADH 및 MDH 계통에서 매우 낮게 나타났는데 이러한 결과는 中村³³⁾의 보고와 비슷한 경향이였다.

결 론

황색종 연초 품종 BY4와 NC95를 교배한 F₁ 식물에서 약배양(ADH) 및 *N. africana*와의 중간교배로 육성한 반수체 배가 계통(MDH)과 F₂세대에서 세균성마름병(*Pseudomonas Solanacearum*)에 저항성으로 선발된 개체로부터 육성한 ADH 및 MDH를 각각 30계통씩 교배친과 같이 비교하였다.

F₁-ADH 및 MDH에 비하여 F₂-ADH 및 MDH의 세균성마름병 이병지수가 약 20% 낮았으며 세균성마름병 이병지수의 유전 획득량은 약 2배정도 높았다. 세균성마름병 저항성 개체의 선발에 따른 타형질의 반응은 수량, 초장, 엽수 및 개화일수가 F₁ 및 F₂의 ADH 및 MDH에서 모두 정의 방향으로 나타났으며, 엽장과 엽폭은 F₁-ADH 및 MDH에서 정의 방향, F₂-ADH 및 MDH에서 부의 방향으로 나타났다. F₂

세대에서 세균성마름병 저항성 개체를 선발하여 육성한 F₂-ADH 및 F₂-MDH계통은 각각 F₁-ADH 및 F₁-MDH 계통에 비하여 이병지수가 낮았고, 반수체 육종방법간에는 차이가 없었다.

참고문헌

1. Bronius, Povilaitis, Tob. Sci. 11 : 1-4(1967)
2. Burk, L.G., D.U. Gerstel, and E.A. Wernsman, Science, 206 : 585(1979)
3. Chaplin, J.F, Bulletin, proceeding, Abstract, 173rd American Chem. Society Meeting, Agri. & Chem. Division, p. 329-339(1977)
4. 專賣廳, 잎담배 生産業務 分析評價, 97(1986)
5. Clausen, R.E., and D.R. Cameron, Genetics, 29 : 447-477(1944)
6. Clayton, E.E, Agron. J. 50 : 352-356(1958)
7. Clayton, E.E., and T.E. Smith, Agr. Res. 65(12) : 547-554(1942)
8. Coker's Tobacco Seed Catalog. Season, (1955)
9. Cundiff, R.H., and P.C. Markunas, Tob. Sci. 8 : 136-137(1964)
10. 江口恭三, 磐田試報, 9 : 1-29(1977)
11. Frey, K.J., and T.Horner, Agron. J. 47 : 186-188(1955)
12. Garner, W.W., F.A. Wolf and E.G. Moss, U.S. Dept. Agr. Bul. 562 : 20(1917)
13. Gwynn, G.R, Tob. Sci. 7 : 1-3(1963)
14. Gwynn, G.R, Crop Sci. 21 : 798(1981)
15. Harvey, W.R., and A.M. Palmer, Tob. Sci. 15 : 29-31(1971)
16. Honing, J.A, Deli Proefsta. te Medan. Meded., Ser. 1. 8 : 12-21(1914)
17. Humphrey, A.B., D.F. Matzinger, and T.J. Mann, Heredity, 19(4) : 615-628(1964)
18. 陳晶義, 慶尙大 博士學位 論文, (1987)
19. Kasperbauer, M.J., and G.B. Collins, Crop Sci. 12 : 98-101(1972)
20. 韓國人蔘煙草研究所, 담배研究 報告書(環境編), 16-26(1984)
21. 韓國人蔘煙草研究所, 研究事業計劃書(煙草分野), 11-25(1980)
22. 韓國人蔘煙草研究所, 담배研究報告書(育種編), 20-36(1992)

23. Kumashiro, T., and M.Oka, Bull. Iwata Tob. Exp. Stn. 10 : 31 - 39(1978)
24. Legg, P.D., J.F. Chaplin, and G.B. Collins, J. Heredity. 60 : 213 - 217(1969)
25. Lucas, G.B, Diseases of tobacco, 38 - 41, 378 - 380(1975)
26. Matsuda, T., and Y. Ohashi, Japan J. Breed. 23(4) : 175 - 180(1973)
27. Matzinger, D.F., T.J. Mann, and C.C. Cockerham, Crop Sci. 2 : 383 - 386(1962)
28. Matzinger, D.F., T.J. Mann, and H.F. Robinson, Heridity. 8 : 365 - 376(1960)
29. Matzinger, D.F., and E.A. Wernsman, Crop Sci. 8 : 239 - 243(1968)
30. Melton, T.A, Tobacco Information, 87 - 113(1993)
31. Moore, E.L., G.B. Lucas, and E.E. Clayton, N.C. Agr. Exp. Stn. Bul. 373 : 18(1952)
32. Moore, E.L, et al, N.C. Agr. Exp. Stn. Misc. Publ. 538. Bul. 419 : 11(1962)
33. 中村明夫, 泰野試報, 59 : 3 - 13(1967)
34. Nakamura, A., T. Yamada, N. Kadotani, R.Itagaki, and M. Oka, SABRAO J. 6(2) : 107 - 131(1974)
35. Robinson, H.F., T.J.Mann, and R.E. Comstock, Heredity. 8 : 365 - 376(1954)
36. Schweppenhauser, M.A, Proc. 4th Intl. Tob. Sci. Congr. Athene, 555 - 562(1966)
37. Smith, E.F, Carnegie Inst. Washington, Vol. 3 : 309(1914)
38. Smith, H.H, J.Heredity. 41 : 198 - 203(1950)
39. Smith, T.E., and E.E. Clayton, J.Agr. Res. Vol. 76 : 27 - 32(1948)
40. Smith, T.E., E.E.Clayton, and E.G.Moss, U.S. Dept. Agr. Circular No. 727 : 1 - 7(1945)
41. Stevens, F.L., and W.G. Sackett, A Preliminary Bul. N.C. Agr. Exp. Sta. Bul. 188 : 77 - 96(1903)