식물조직배양학회지 제26권 제3호
Korean J. Plant Tissue Culture
Vol. 26, No. 3, 197~203 (1999)

Albino 담배 변이체의 기내 생장과 기내 분화의 특성

배창휴[1] · 이영일[2] · 김동철 · 민경수[3] · 김종홍[4] · 정재성[4] · Yoshida Shigeo[1] · 이효연*
[1]일본 이화학연구소, [2]원자력 연구소, 순천대학교 농과대학, [3]전남대학교 농과대학, [4]순천대학교 자연과학대학

Characterization of *in vitro* Growth and Differentiation of an Albino Mutant of *Nicotiana tobacum* L.

BAE, Chang-Hyu[1] · LEE, Young-Il[2] · KIM, Dong-Choul · MIN, Kyung-Soo[3] · KIM, Jong-Hong[4] · JUNG, Jae-Sung[4] · YOSHIDA Shigeo[1] · LEE, Hyo-Yeon*
[1]*The Institute of Physical and Chemical Research (RIKEN), Wako-shi, 351-0198, Japan*
[2]*Korea Automic Energy Research Institute, Taejon, 305-600, Korea*
College of Agriculture, Sunchon National University, Sunchon, 540-742, Korea
[3]*College of Agriculture, Chonnam National University, Kwangju, 500-757, Korea*
[4]*College of Natural Sciences, Sunchon National University, Sunchon, 540-742, Korea.*

ABATRACT The albino plants of tobacco (*Nicotiana tobacum* L. cv. BY-4) were isolated from seed populations that were induced by heavy-ion (^{14}N) beam irradiation to proembryo and the *in vitro* growth and differentiation have been characterized. The *in vitro* cultured albino plants showed significant reduction of chlorophyll content and possessed larger number of stomata on both upper and lower epidermis than that of wild-type plants. Stem growth of the mutants remained dwarfed, however, the internode recovered its normal length after GA_3 treatment (10.0 mg/L) on the MS medium containing sucrose under continuous light. When explants of leaf blades of albino plants were cultured, multiple shoots formed directly on MS medium containing 1.0 mg/L of BAP or kinetin and a large number of calli were induced on the MS medium containing 1.0 mg/L NAA or 1.0 mg/L 2,4-D. The albino calli regenerated multiple albino plantlets in the MS medium containing 0.1 mg/L NAA + 1.0 mg/L BAP. No significant differences between the wild-type and albino plants were detected in the multiple shoot induction, callus formation from the explants and the plantlets regeneration from calli. In addition, albino plants have a similar organogenesis pattern to that of the wild-type in the media with different combinations of NAA (0 to 5.0 mg/L) and BAP (0 to 5.0 mg/L) treatment. These results indicate that the albino mutant has the same normal regeneration ability as that of wild-type, although the mutant has lost functions in photosynthesis, such as pigmentation.

Key words: Albino tobacco, heavy-ion beam, photosynthesis, regeneration, stomata

서 론

광합성은 엽록체의 기본단위인 틸라코이드막과 스트로마의 발달뿐만 아니라 핵유전자와 핵외 (엽록체, 미토콘드리아) 유전자와의 상호작용이 필수적인 식물에서 가장 중요한 대사과정의 하나이다 (Deng 1994; Gilmartin et al. 1990). 광합성 기작에 대한 연구는 광합성과 관련된 기능이 결손된 변이체를 이용하여 많은 연구가 되어 왔다 (Allison et al. 1996; Day and Ellis 1984; Han et al. 1993; Mandel et al. 1996; Sundberg et al. 1997; Tsukahara et al. 1996). 이 중 albino

*Corresponding author. Tel 0661-750-3286
E-mail hyoyeon@sunchon.sunchon.ac.kr

변이체는 배양하는 도중에 쉽게 발견되지만 생장 과정에 고사하는 경향이 있어 안정적인 개체의 확보가 어렵고, 영양생장에서 생식생장으로 전환이 극히 어려워 사실상 개화가 불가능한 것으로 보고되고 있다 (Day and Ellis 1984; Saxena 1990; Toki et al. 1990; Tsukahara et al. 1996). 이러한 관점에서 볼 때, 안정적으로 albino 변이체를 유지하기 위해서는 조직배양을 통한 개체의 증식이 효과적인 것으로 판단된다.

지금까지 보고된 albino 변이체의 배양에 관한 연구로, Tsukahara 등 (1996)은 벼의 성숙종자 유래의 캘러스에서 albino 세포주를 유도하고 이 albino 세포주 유래 유식물체의 잎 절편에서 albino 캘러스를 유도하여 배양한 결과, 액체 배양 시에는 정상주보다 재분화 빈도가 감소함을 보고하였다. 그러나, albino 변이체를 이용하여 기내 배양에 관한 직접적인 연구결과를 보고한 예는 드물다. 이 밖에 albino 변이체는 기내에서 배양중인 조직의 절편에 생장조절물질을 처리하여 녹색화 복귀에 관한 연구에 이용하였고 (Chory et al. 1994; Grevelding et al. 1996), Toki 등 (1990)은 원형질체 배양 시에는 융합의 marker로 사용하기도 하였다.

본 연구에서는 광합성과 관련된 기능의 결손을 나타내는 albino 담배 변이체의 제 특성을 검토하는 일환으로 기내에서 배양한 albino 변이체의 생장특성을 조사하였다. 또한 albino 변이체가 정상의 녹색 식물체와 동일한 기관분화능력을 나타내는지를 밝히고자 식물생장조절물질의 외부공급에 따른 잎, 뿌리절편 조직의 기관 분화능을 녹색 식물체와 비교 검토하였다.

재료 및 방법

식물재료

본 실험에 사용된 식물재료는 담배 (*Nicotiana tabacum* L.) BY-4 품종이며, 온실에서 약 3개월간 재배한 후 개화된 개체만을 이용하였다. 수분 후 발생중인 배 (proembryo)에 ^{14}N (135 MeV/u) beam을 조사하였고, 여기에 사용된 ring cycrotron은 일본 이화학연구소의 시설을 이용하였다. 중이온 beam의 처리시간 및 조사 강도의 설정은 본 연구진이 이미 발표한 예비실험 결과 (Abe et al. 1997; Bae et al. 1998a; 1998b)에 따라 행하였다. Beam이 조사된 식물체는 25℃~28℃의 유리온실에서 약 30일간 재배한 후에 종자 (M_1)를 채종하였다. M_1세대의 식물체를 自殖시켜 얻은 M_2 세대 중에서 녹색과 albino로 분리되는 계통 (AL-1)을 선발하여 (Bae et al. 1998b) 본 연구의 재료로 사용하였다.

Albino 식물체의 무균발아

AL-1계통의 종자를 에탄올 70% (v/v) 용액에 30초간 담근 뒤 2% (v/v) sodium hypochlorite 용액에 15분간 표면살균하였다. 멸균수에서 3회 세척한 후 1/2 MS (Murashige and Skoog, 1962) 고형배지에 직경 9 cm의 Petri-dish 당 약 100 립의 종자를 파종하였다. 배양은 25℃, 7500 lux의 명조건 하에서 8주간 행하였다.

Albino 식물체의 기내 생장조사

기내에서 배양중인 식물체의 특성을 조사하기 위하여 치상 후 4~6주째에 albino 개체의 엽색, 엽수, 근수, 근장의 변화를 조사하였다.

탄소원 농도에 따른 albino 식물체의 생육특성을 조사하기 위하여 0, 1.5, 3.0, 6.0, 9.0%의 sucrose가 각각 첨가된 MS배지에 8주 동안 배양된 상기의 albino 식물체를 각 처리구별로 이식하고, 4주간 배양한 후에 엽수, 초장의 변화를 조사하였다.

Albino 식물체에 대한 GA_3 처리

Albino 식물체의 절간 신장에 미치는 GA_3 효과는 10.0 mg/L의 GA_3가 포함된 1/2 MS 배지상에 8주간 배양된 albino 식물체를 이식하고, 4주간 배양한 후에 절간장과 잎의 형태를 관찰하였다.

기공수 조사 및 엽록소 함량 측정

Albino 식물체의 기공수는 종자 파종 6주 후에 전개된 3~4번째의 본엽을 채취하여 잎의 표면과 이면을 광학현미경 하에서 hemacytometer를 이용하여 관찰, 단위면적 (1 mm^2) 당 기공의 수로 하였다.

엽록소의 함량 측정은 Aron (1949)의 방법을 개량하여 수행하였다. 각각의 시료를 채취하여 80% 아세톤 용액 속에서 homogenizer로 마쇄, 10분간 6,000 × g로 원심분리하여 추출하였고, 분광광도계 (Shimazu UV-250)로 총 엽록소 함량과 엽록소 a/b 비율을 측정하였다.

기관분화에 대한 생장조절물질의 영향

파종 8주 후의 식물체의 잎 (직경 4 mm 또는 7 mm×7 mm)과 뿌리 (7 mm) 절편을 채취하여 2,4-D, NAA, BAP, kinetin이 각각 0, 0.1, 1.0 mg/L의 농도로 단용 첨가된 배지와 NAA와 BAP를 0, 0.1, 1.0, 5.0 mg/L 농도로 혼합 첨가한 MS배지에 각 부위의 절편을 치상하고 8주 후에 캘러스, 생체중, 신초의 형성을 조사하였다.

캘러스로부터 신초의 재분화를 검토하기 위하여 상기와 동일한 방법으로 잎과 뿌리의 절편을 채취, 1.0 mg/L의 NAA와 0.1 mg/L의 kinetin을 혼합 첨가한 MS배지에 배양하여 캘러

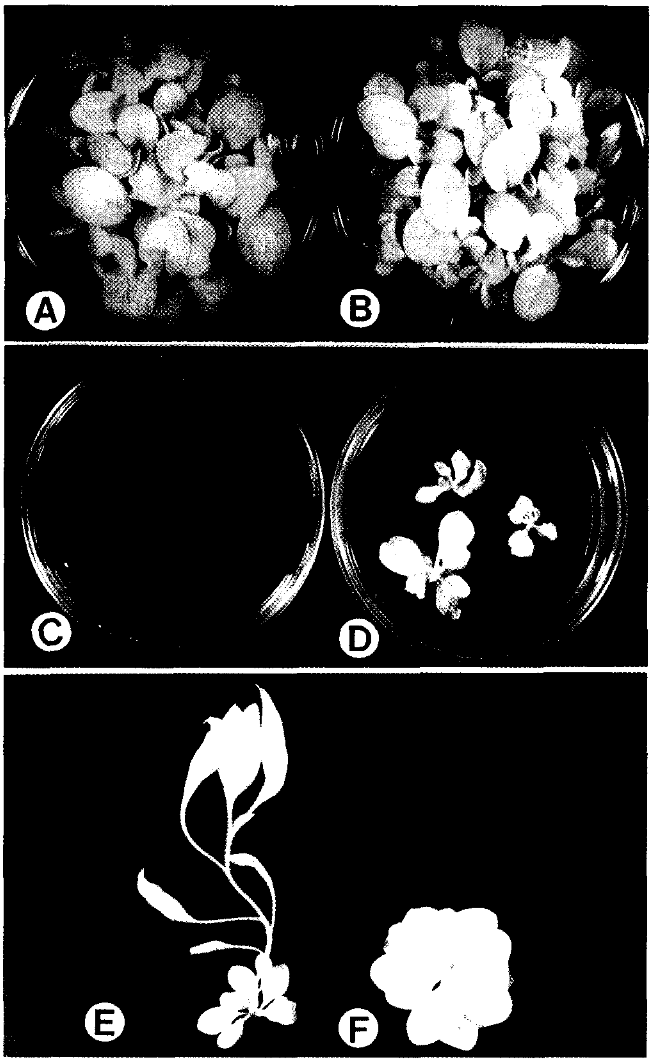

Figure 1. *In vitro* growth pattern of albino tobacco (*Nocotiana tabacum* L. cv. BY-4). (A-B) Phenotype of albino plants cultured on half-strength MS medium for 8 weeks; Growth of wild-type (C) and albino (D) plants on sucrose free half-strength 1/2 MS medium after 3 weeks culture; Stem elongation of albino seedling with GA_3 treatment (E) and without GA_3 (F). Two-month-old plants were cultured on MS medium containing 10.0 mg/L GA_3 for 2 weeks.

스를 유도하였다. 이들 캘러스는 4주 간격으로 3회 계대배양한 후 0.5 g의 신선중을 취하여 1.0 mg/L의 BAP와 0.1 mg/L의 NAA를 첨가한 MS배지에서 4주 간격으로 2회 계대배양하여 절편당 신초수를 조사하였다.

결과 및 고찰

기내 배양 albino 식물체의 생육특성

AL-1 계통의 종자가 배지상에서 발아된 후 10일까지는 녹색 식물체와 albino 식물체간에 생육의 차이는 관찰되지 않았다. 그러나, 배양 4~6주 후부터 albino 식물체 잎은 연한 노란색 바탕에 백색을 보이며 (Figure 1-A, B), 배양 10주후에는 약 13~14엽까지 전개되었으나 로제트형으로 절간의 신장은 일어나지 않았다 (Figure 1-F). 배양 6주 후에 뿌리 발달을 측정한 결과, 녹색 식물체의 뿌리수는 1개체 당 5.8±0.5개이고 albino 식물체는 4.4±0.5개로 두 개체간에 큰 차이를 보이지 않았다. 그러나, 뿌리의 길이에 있어서는 녹색 식물체가 22.2±0.9 mm인데 비하여 albino 식물체가 8.3±0.6 mm로 albino 식물체의 뿌리 신장이 상대적으로 많이 억제된 것을 볼 수 있었다.

탄소원에 대한 반응

탄소원 첨가에 따른 albino 식물체의 생육은 탄소원의 첨가농도에 따라 많은 차이를 보이고 있다. 특히 탄소원 무첨가 배지에서 albino 식물체는 생육이 거의 불가능하였으나 (Figure 1-C, D), 탄소원의 농도가 6%로 증가하면 1~2엽에서는 연한 녹색을 띠며 정상적인 녹색 식물체의 엽록소 함량 (2,683±191 μg/g fresh wt.) 수준에는 미치지 못하나 15.83±0.8 μg/g의 엽록소를 함유하고 있었다. 그러나, 하위엽으로 갈수록 엽록소의 축적은 일어나지 않았다. 이러한 현상은 탄소원이 영양원으로서의 역할 이외에도 엽록체의 축적에 도움을 줄 수 있다는 것을 보여준 것으로서 유사한 연구 결과가 Johnson 등 (1997)과 Taji (1997)에 의해서도 보고되었다. 이와 같이 엽록소가 축적되는 현상이 광합성 능력과 직접적으로 관련이 있는지 확인하기 위해서는 광합성 관련 유전자의 전사 기작에 대한 검토가 필요하다.

GA_3에 대한 반응

Albino 식물체는 발아 후 일정기간이 지나면 절간이 신장되지 않고 로제트형으로 생육되기 때문에 절간신장에 미치는 GA_3 영향을 조사하였다. 그 결과, 10.0 mg/L의 GA_3가 첨가된 배지에서 2주간 배양한 후부터 뚜렷하게 절간신장이 이루어졌고 초장도 증가하였으나, 엽폭은 녹색 식물에 비해서 약간 줄어들었다 (Figure 1-E, F). 이러한 결과는 albino 식물체가 발아 후 식물의 절간신장에 필요한 생장조절물질을 스스로 합성할 수 없다는 것을 보여준 것이며, 또한 외부로부터 절간신장에 필요한 생장조절물질을 첨가에 의해서도 절간신장이 가능하다는 것을 보여준 것으로 이와 유사한 연구는 Swain과 Olszewski (1996)와 Xu (1997)에 의해 보고되었다.

기공수의 변동

Albino 식물체와 녹색 식물체의 기공수를 조사한 결과는 table 1에서 보여준 것과 같이 albino 식물체가 잎의 표면 및 이면의 모든 부분에서 녹색 식물체에 비해서 기공이 많이 분포되어 있었다. 이러한 현상은 자연상태의 키메라 식물의 잎

에서도 관찰되는데 albino 조직 부위의 기공수가 엽록소를 함유하고 있는 조직부위의 기공수에 비하여 많이 분포한다고 보고되어 있다 (Sekiguchi 1997). 이처럼 albino 식물체의 기공수가 증가하는 것에 대해서는 정확히 알려져 있지 않으나 광합성 기능이 불가능한 albino 식물체가 광합성 기능을 수행하고자 하는 적응기작의 한 부분으로 생각된다.

캘러스 및 신초의 형성

AL-1계통의 albino 식물체는 광합성 기능에 관련된 틸라코이드막의 결손과 엽록소의 함량이 감소된 변이 식물체 (Bae et al. 1998b)로 이러한 식물체가 생장조절물질 처리에 의해 캘러스 및 신초형성에 어떠한 영향을 미치는지를 조사하였다 (Table 2). Albino 식물체와 녹색 식물체의 잎 조직절편에 있어서 auxin 단용처리구의 경우 캘러스의 분화만 관찰되었고, cytokinin 단용처리구에서는 신초의 분화만 일어나는 경향을 보였다. 그리고, 생장조절물질의 종류와 농도에 따라서 신초와 캘러스 분화에 양적인 차이를 보였다. 예를들어, BAP가 첨가된 배지에서 동일한 농도의 경우 albino 조직과 녹색 식물 조직간에 신초수 (Figure 2-A, B) 및 신선중에 대한 유의차는 보이지 않았으나, kinetin 첨가배지의 경우 albino 조직에서 신초수 및 신선중이 현저히 감소하였다. 또한, auxin의 경우에 있어서도 2,4-D가 첨가된 배지에서 albino 조직과 녹색 식물 조직간에 캘러스 형성에 큰 차이는 보이지 않았으나 NAA의 경우에도 신선중에 차이를 보였다. 잎절편 배양에서 직접 재분화된 albino 유식물은 배양 12주 후에 12~14엽까

Table 1. Mean number of stomata from leaf epidermis of albino mutant and wild-type of *Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4 cultured on half-strength MS medium for 6 weeks.

Part of tissue	Wild-type	Albino mutant
Upper epidermis	44.0 ± 7.9[a]	53.0 ± 7.1
Lower epidermis	60.2 ± 5.8	82.1 ± 9.5

[a]Mean number was calculated by averaging the number of stomata in 1 mm square.

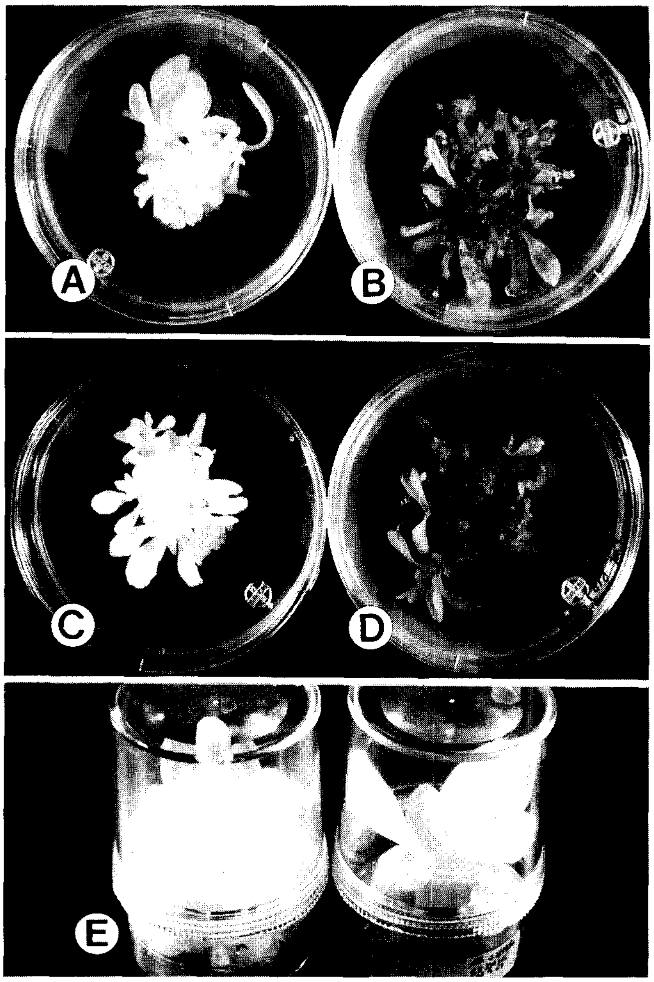

Figure 2. Direct shoot induction from explants of leaf blades (A: albino, B: wild-type) and roots (C: albino, D: wild-type) segments of wild-type and albino tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4) cultured on MS medium containing 1.0 mg/L BAP for 4 weeks. Directly induced albino plants (E) from leaf blade segments after 12 weeks of culture on MS medium containing 1.0 mg/L BAP.

Table 2. Effect of plant growth regulators on shoot and callus induction from explants of leaf blade of wild-type and albino tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4) on MS medium for 8 weeks culture.

Plant growth regulators (mg/L)		No. of shoots per explant[a]		Fresh weight per explant (mg)		Callus induction	
		A[b]	B[c]	A	B	A	B
BAP	0.1	6.3±0.9	7.3±1.2	1,573±293	1,563±173	-	-
	1.0	10.6±1.7	12.6±2.1	2,553±196	2,503±461	-	-
Kinetin	0.1	4.3±0.9	2.0±0.8	1,706±163	986± 33	-	-
	1.0	8.1±1.2	7.0±1.0	2,866±464	1,470±114	-	-
2,4-D	0.1	0	0	1,712±138	1,954±454	+++	++
	1.0	0	0	2,095±516	1,854±510	++	+++
NAA	0.1	0	0	2,050±412	1,507± 65	+	++
	1.0	0	0	2,527±479	1,730±149	++	+++

[a]The size of inoculum was 7 mm × 7 mm. [b]wild-type. [c]albino mutant. -: none; +: a little; ++: good; +++: excellent.

지 전개되는 식물체로 성장하였다 (Figure 2-E). 뿌리 조직절편을 이용한 경우에도 신초형성 (Figure 2-C, D)은 녹색 식물과 차이가 없었다.

NAA와 BAP가 혼용된 배지에서 배양한 결과 (Figure 3, Figure 4-A, B), albino와 녹색 식물 잎절편 간에는 유사한 반응을 보였다. BAP의 첨가는 다경줄기를 유도하는 역할을 하였으며, 신초의 형성은 BAP 1.0 mg/L 농도에서 가장 양호하였다. 그러나, BAP에 대한 NAA의 농도가 상대적으로 증가함에 따라서 신초의 형성이 억제되는 현상을 보였다. 캘러스의 형성은 BAP 0.1 mg/L + NAA 5.0 mg/L에서 가장 높게 관찰되었고, BAP의 비율이 NAA에 비해서 증가함에 따라 신초의 형성은 촉진되나 캘러스는 감소되었다. 뿌리절편을 이용한 경우에도 캘러스의 형성은 비슷한 결과를 보였다 (Figure 4-C, D). 한편, cytokinin이 albino의 기관분화 동안 식물체의 녹화를 촉진시키는 효과를 나타낸다는 예가 있으나 (Chory et al. 1994; Grevelding et al. 1996) albino의 잎, 뿌리절편 배양에서 유래한 캘러스는 연노랑색을 나타내며 엽록소가 검출되지 않았다 (Table 3).

캘러스로부터 재분화

잎, 뿌리의 절편배양에서 유도된 albino 식물체의 캘러스를 4주 간격으로 3회 계대배양한 다음 신선중 0.5 g을 취하여 BAP 1.0 mg/L + NAA 0.1 mg/L가 첨가된 MS 배지에 배양한 결과, 정상 식물과 비슷하게 절편당 7~10개의 신초가 형성되었다 (Figure 4-E, F, G, H). 이와같이 albino 식물체는 캘러스 세포로부터 식물체 재분화에는 이상이 없음을 시사하고 있다.

이상의 결과를 살펴보면 albino 식물체의 조직절편도 배지내에 적합한 생장조절물질을 첨가함으로써 녹색 식물체와 동일하게 기관분화를 유도할 수 있다고 생각한다. 따라서, 본 albino 담배의 변이체는 잎, 뿌리절편 배양시, 엽록체의 광합성과 관련된 기능은 손상을 보였음에도 불구하고 기관형성, 탈분화, 재분화계는 정상주와 유사하게 존재하고 있음을 알 수 있었다. 또한 albino 식물체의 재분화 체계에 대한 기본적인 요인들을 제고하기 위해서는 albinism의 정도와 같은 유전적인 요인과 배지의 종류 및 배양온도와 같은 영양분과 환경적 요인에 대한 자세한 검토도 요망된다. 추후 본 albino 식물체는 원형질체 배양계 확립을 통한 정상주와의 핵치환, 원형질체 융합으로 asymmetry 개체를 창출한다면 (Bonnett et al. 1993; Toki et al. 1990) 광합성에 대한 기초 연구의 유용한 자료로 이용될 수 있으리라 사료된다.

적 요

수분후 담배의 배에 중이온 beam (^{14}N)을 조사하여 얻은 종자로부터 albino 식물체를 분리하여 기내 생장과 분화의 특성을 검토하였다. 기내에서 생장시킨 albino 식물체는 엽록소 함량이 급격한 감소를 나타내었고 기공수는 잎의 이면 및 표면 표피에서 녹색 식물체 보다 많았다. 연속광 조건하의 탄소원을 첨가한 MS 배지에서 albino 개체는 절간이 신장하지 않았으나 10.0 mg/L의 GA_3 처리로 절간신장이 회복되었다. 잎절편 배양시 albino 식물체는 1.0 mg/L의 BAP와 kinetin의

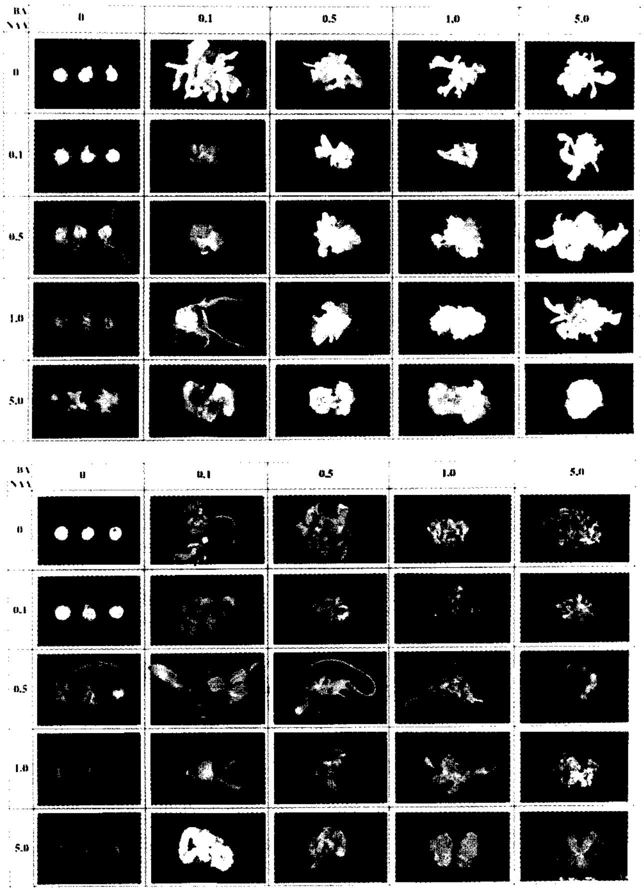

Figure 3. Organogenesis from *in vitro* culture of leaf blade explants (ø 4 mm) of *Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4 in different combination of NAA (0, 0.1, 0.5, 1.0 or 5.0 mg/L) and BAP (0, 0.1, 0.5, 1.0 or 5.0 mg/L) for 6 weeks. Upper pannel, albino plants; Lower pannel, wild-type plants.

Table 3. Chlorophyll content of calli originated from wild-type and albino plants.

Chl (μg/g fresh wt)	Wild-type		Albino mutant	
	Leaf	Root	Leaf	Root
Total chl[a]	79.1±2.4[b]	91.1±0.8	4.2±0.9	–[c]
Chl a/b	4.8±0.6	4.2±0.4	1.7±0.4	–

[a]Chlorophylls were extracted from 56-day-old plants grown in MS (Murashige and Skoog 1962) media supplemented with 3% sucrose, and then analyzed (Aron 1949). [b]Means were taken from leaves of wild-type and albino plants of equal fresh weights. [c] –: not detected.

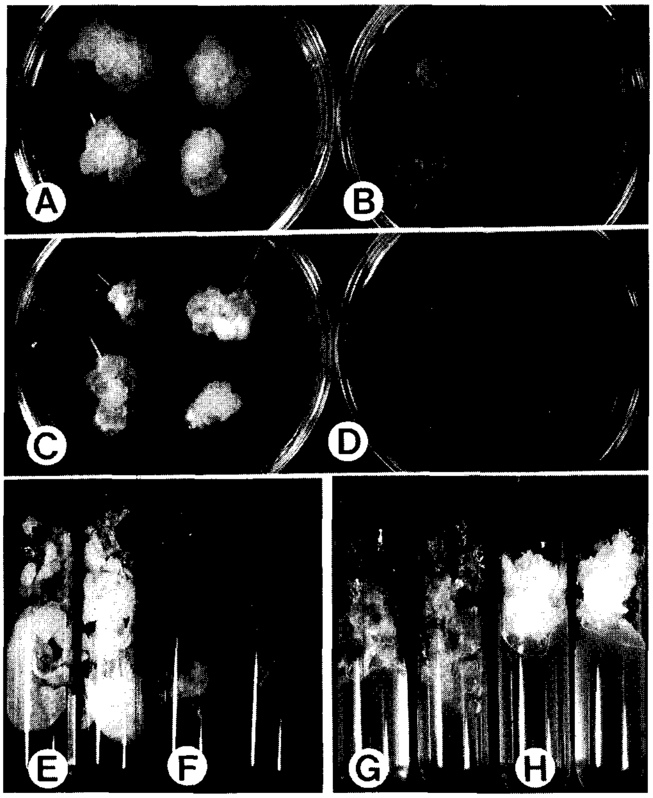

Figure 4. Callus induction and plantlet regeneration of albino tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4). (A-D) Callus induction from explants of leaf blades (A: albino, B: wild-type) and root (C: albino, D: wild-type) segments on MS media containing 0.1 mg/L BAP + 1.0 mg/L NAA 2 months after culture; (E-H) Shoot induction from leaf blade-derived calli (E: albino, F: wild-type) and root-derived calli (G: albino, H: wild-type).

단용처리로 다수의 신초를 형성하였고, 1.0 mg/L의 2,4-D와 NAA의 단용처리로 다량의 캘러스를 형성하였다. 잎절편에서 유도된 albino 캘러스에 1.0 mg/L BAP+0.1 mg/L NAA를 혼용처리하면 다수의 식물체가 재분화 되었다. 이와같이 albino 식물체는 다경줄기 형성, 캘러스 형성, 캘러스로부터 재분화율 등이 녹색 식물체와 차이가 없었다. 또한 NAA와 BAP를 혼용처리 하였을 때 잎절편으로부터 기관분화의 유형도 정상주와 비슷하였다. 이러한 결과는 본 albino 담배 변이체가 색소체 함량의 급감과 같은 광합성과 관련된 기능에서는 결손을 보이고 있음에도 불구하고 조직수준의 기관분화계에는 이상이 없다는 것을 시사한다.

사사 - 본 논문은 교육부 기초과학육성연구비의 지원에 의해 수행된 것임 (BSRI-96-4408).

인용문헌

Abe T, Bae CH, Yoshida S (1997) An effictive mutation method for plants using heavy-ion beams. RIKEN Accel Prog Rep **30**: 127

Allison LA, Simon LD, Maliga P (1996) Deletion of *rpoB* reveals a second distinct transcription system in plastids of higher plants. EMBO J **15**: 2802-2809

Aron DI (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol **24**: 1-15

Bae CH, Abe T, Min KS, Kim DC, Jung JS, Lee CW, Lim YP, Lee HY (1998a) Mutation induction and selection of salt-tolerant plants by heavy-ion beam irradiation in tobacco proembryo. Kor J Plant Tiss Cult **25**: 103-107

Bae CH, Abe T, Matsuyama T, Nakano T, Yoshida S (1998b) Effect of heavy-ion beam irradiation on mutation induction of plant at pollination stage. III. Characterization of an albino mutant in tobacco. Breed Sci **48**(Suppl. 1): 222

Bonnett HT, Djurberg I, Fajardo M, Glimelius K (1993) A mutation causing variegation and abnormal development in tobacco is associated with an altered mitochondrial DNA. Plant J **3**:519-525

Chory J, Reinecke D, Sim S, Washburn T, Brenner M (1994) A role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis*: *det* mutants have an altered response to cytokinins. Plant Physiol **104**: 339-347

Day A, Ellis THN (1984) Chloroplast DNA deletions associated with wheat plants regenerated from pollen: Possible basis for maternal inheritance of chloroplasts. Cell **39**: 359-368

Deng XW (1994) Fresh view of light signal transduction in plants. Cell **76**:423-426

Gilmartin PM, Sarokin L, Memelink J, Chua N-H (1990) Molecular light swiches for plant genes. Plant Cell **2**:369-378

Grevelding C, Suter-Crazzolara C, Menges A, Kemper E, Masterson R. Schell J, Reiss B (1996) Characterization of a new allele of *pale cress* and its role in greening in *Arabidopsis thaliana*. Mol Gen Genet **251**:532-541

Han C-d, Patrie W, Polacco M, Coe Jr EH (1993) Aberrations in plastid transcripts and deficiency of plastid DNA in striped and albino mutants in maize. Planta **19**:552-563

Johnson RW, Asokanthan PS, Griffith N (1997) Water and sucrose regulate canola embryo development. Physiol Plant **101**:361-366

Mandel MA, Feldman KA, Herrera-Estrella L, Rocha-Sosa M, Leön P (1996) CLA1, a novel gene required for chloroplast development, is highly conserved in evolution. Plant J **9**:649-658

Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue cultures. Physiol Plant **15**: 473-497

Saxena SJ, (1990) *In vitro* propagation of the bamboo (*Bambusa tulda* Roxb.) through shoot proliferation. Plant Cell Rep **9**:431-434

Sekiguchi F (1997) Characteristic of albino mutants derived spontaneously and induced by irradiation of γ-rays in the higher plants with variegated leaves. Breed Sci **47**(Suppl 2):715

Sundberg E, Slagter JG, Fridborg I, Cleary SP, Robinson C, Copuland G (1997) Albino3, an *Arabidopsis* nuclear gene

essential for chloroplast differentiation, encodes a chloroplast protein that shows homology to proteins present in bacterial membranes and yeast mitochondria. Plant Cell **9**:717-730

Swain S, Olszewski NE (1996) Genetic analysis of gibberellin signal transduction. Plant Physiol **112**:11-17

Taji A, Williams R (1997) *In vitro* propagation of *Ptilotus exaltatus* Nees: Mineral salts, sucrose concentration and pH response. Plant Tiss Cult and Biotech **2**:202-207

Toki S, Kameya T, Abe T (1990) Production of a triple mutant, chlorophyll-deficient, streptomycin-, and kanamycin-resistant *Nicotiana tabacum*, and its use in intergeneric somatic hybrid formation with *Solanum melongena*. Theor Appl Genet **80**:588-592

Tsukahara M, Hirosawa T, Murayama H (1996) Effect of culture methods on the regeneration of albino rice (*Oryza sativa* L.) plantlets. Plant Cell Rep **15**:579-600

Xu YL, Gage DA, Zeevaart JAD (1997) Giberellins and stem growth in *Arabidopsis thaliana*. Effects of photoperiod on expression of the *GA4* and *GA5* loci. Plant Physiol **114**:1471-1476

(접수일자 1999년 6월 16일)