

Variegated 담배 (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4)의 잎 절편 배양에 따른 재생 식물체의 특성

배창휴 · 이효연^{1*}

순천대학교 농업과학연구소, ¹순천대학교 농과대학

Characterization of Plants Induced by *in vitro* Culture of Leaf Blade-Segments in a Variegated Tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4)

BAE, Chang-Hyu · LEE, Hyo-Yeon^{1*}

Research Institute of Agricultural Science, Suncheon National University, Suncheon, 540-742, Korea

¹College of Agriculture, Suncheon National University, Suncheon, 540-742, Korea

ABSTRACT Plantlets derived from leaf blade-segment culture of a variegated tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4) that was induced by a heavy-ion (¹⁴N) beam irradiation to proembryos, were characterized. When explants from both white and green sections of leaves of the variegated plant were cultured on MS medium containing 0.1 mg/L NAA and 1.0 mg/L BAP, the white sections yielded only white shoots, whereas the green sections generated approximately 47.2% green, 37.4% white and 15.4% variegated shoots. In the F₁ generation of a green tobacco derived from the leaf blade-segment culture, the segregation ratio of green to white was 1,651:54. Furthermore, reciprocal crosses showed that all of the progenies was green, indicating that the variegation is not maternally inherited. When the signal intensity of photosynthesis genes was determined by DNA gel blot analysis using the variegated leaves derived from green sections of variegated leaves, there were more of the *rbcl*, *psbA*, 16S rDNA and 23S rDNA chloroplast genes in the white sections than the chloroplast genes in wild type and green sections of the variegated plants.

Key words: Heavy-ion beam, *in vitro* culture, leaf blade-segment, photosynthesis, variegated tobacco

서 론

Variegated 식물은 색소체 변이 식물체로서 광합성의 연구에 유용할 뿐 아니라 관상용 식물의 개발에도 중요한 재료이다. 지금까지 많은 식물종에서 다수의 variegated 식물이 발견되어 광합성과 관련된 기초 연구 (Barken 1993; Böner and Sears 1986; Chatterjee et al. 1996; Han et al. 1993; Keddie et al. 1996; McCormac et al. 1997)와 관상용 식물의 개발 (Lee et al. 1998)에 이용되고 있다. Variegated 식물의 직접적

인 유발원인은 정확히 알 수 없으나 다수의 variegated 식물에서 핵외 유전자인 엽록체 및 미토콘드리아 유전자의 변이가 관련된 것으로 보고되고 있다 (Bonnema et al. 1995; Han et al. 1993; Rousell et al. 1991; Sakamoto et al. 1996; Wildman et al. 1973; Wu et al. 1999). 또한 엽록체가 결손된 조직부위는 엽록체 DNA의 양적변동이나 결손이 있는 것으로 보고되고 있다 (Dunford and Waldon 1991; Hess et al. 1994).

개화식물의 유전적 모자이크에는 periclinal chimera와 sectorial chimera가 존재하며 (Poethig 1987), clonal 분석에 의하면 고등식물의 periclinal chimera는 1층, 2층, 3층으로 구성되어 있고, 담배 잎의 경우 잎의 제1층은 표피조직, 제2층은 아표피 조직, 제3층은 잎의 중앙부위에 해당된다고 알려졌다

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

다 (Poethig 1989). Variegated 식물에서 잎의 무늬가 다양하게 나오는 것은 잎 조직의 형태적 구성이 다양하기 때문이다. 또한 여러 형태의 variegated 식물의 잎에서 유래한 식물체의 후대의 유전적 분리는 매우 다양하게 보고되고 있다 (Burk et al. 1964; Stewart and Burk 1970). 이와 같이 복잡한 variegated 잎의 해석을 위해서는 조직·형태학적인 방법 외에 variegated 잎 조직을 배양하고 재생된 식물체의 후대에서의 표현형의 분리 등을 조사함으로써 효과적으로 밝힐 수 있다. 관상용으로 유망한 variegated 난의 경우 잎 조직으로부터 기관분화가 어렵기 때문에 배양계를 이용한 보고는 거의 없는 실정이다. 반면 variegated 잎을 가진 담배는 기관분화가 용이해서 조직배양을 이용하면 variegated 잎의 다양한 기관분화에 대한 정보를 얻을 수 있다. 또한 재생된 식물체의 후대의 표현형의 분리를 통하여 variegated 잎의 유전적 특성을 조사할 수 있다.

본 연구에서는 variegated 담배의 잎을 기내배양하여 분화된 식물체의 특성과 후대에서 잎의 표현형 분리를 조사하였다.

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 일본 이화학연구소 (RIKEN)의 ring cycrotron 시설 (RRC)을 이용하여 ^{14}N (135 MeV/u) beam을 조사하였다. 중이온 beam의 처리시간 및 조사 강도의 설정은 본 연구진이 이미 발표한 예비실험 결과 (Abe et al. 1997; Bae et al. 1997; 1998)에 따라 행하였다. Beam이 조사된 식물체는 25°C ~ 28°C 의 유리온실에서 약 30일간 재배한 후에 종자 (M_1)를 채종하였다. M_1 세대의 식물체를 자식(自殖)시켜 얻은 M_2 세대 중에서 variegated 식물체 (VA-1)를 선발하여 (Bae et al. 1997) 본 연구의 재료로 사용하였다.

Variegated 담배의 형태적 특성

파종 후 성숙한 variegated 식물체의 형태는 외관적으로 또는 해부현미경을 사용하여 관찰하였다. 건조 종실중은 삭을 포함한 상태에서 약 1개월간 자연건조 시킨 후 측정하였다.

Variegated 식물체의 기내배양

M_2 세대 종자를 70% 에탄올 용액에 30초간 담근 뒤 2% sodium hypochlorite 용액에서 15분간 표면 살균하였다. 멸

균수에서 3회 세척한 후 1/2 MS (Murashige and Skoog 1962) 고형배지에 직경 9 cm Petri-dish 당 약 100립의 종자를 파종, VA-1 식물체를 선발하여 배양하였다. 배양은 25°C , 7500 lux의 명 조건하에서 행하였다.

생장조절제 처리에 의한 기관분화

기내에서 생장중인 파종 8주 후의 variegated 식물체의 잎으로부터 녹색, 밝은 녹색, 흰색부위의 절편을 각각 5 mm × 5 mm 크기로 절단, 채취하였다. 이 절편들은 MS 배지에 1.0 mg/L의 BAP와 0.1 mg/L의 NAA를 첨가한 직경 10 cm × 높이 15 cm의 시험관 내에서 3주 동안 배양하여 절편당 신초수를 조사하였다.

유전분석

Variegated 식물의 잎절편을 기내 배양하여 재생시킨 녹색 식물체를 자가수분하여 후대에서 잎의 표현형 분리비를 조사하였다. 동시에 정상주 또는 재생된 녹색 식물체를 화분친으로 하여 정상주 또는 재생된 녹색 식물체와 각각 정역교배하여 잎의 표현형의 분리를 조사하였다.

DNA gel blot 해석

Variegated 담배의 잎을 절편 배양하여 재생된 흰 부위가 넓은 variegated 식물체 (Figure 2D)의 잎을 흰색과 녹색부위 및 정상주의 잎을 분리하여 각각 1 g씩 채취하였다. Dellaporta (1983)의 방법에 의하여 추출한 총 DNA를 BamHI, EcoRI, HindIII의 제한효소로 절단하고 0.8% agarose gel에서 분획하여 nylon membrane에 전이시켰다. Hybridization을 위한 probe로 핵 DNA 상의 25S rDNA의 유전자 단편을 control로 사용하고, 엽록체 DNA 상의 *rbcL*, *psbA*, 16S rDNA, 23S rDNA의 *atp9* 유전자 단편을 사용하였다. Band의 검출은 ECL labelling and detection system (Amersham Life Science, Buckinghamshire, England)을 사용하였다.

결과 및 고찰

Variegated 담배의 형태적 특성

VA-1 식물체는 자엽 시기부터 잎 가장자리에 흰색을 나타내었다. 성숙 식물체는 figure 1A와 같이 정상 식물의 잎보다 연한 녹색을 나타내고 있다. 이 연녹색 부위의 군데군데는 밝은 녹색을 나타내며 연한 녹색 잎의 가장자리는 흰색을 나타낸다. 잎의 엽병 부위를 보면 정상주는 잎귀가 없으나

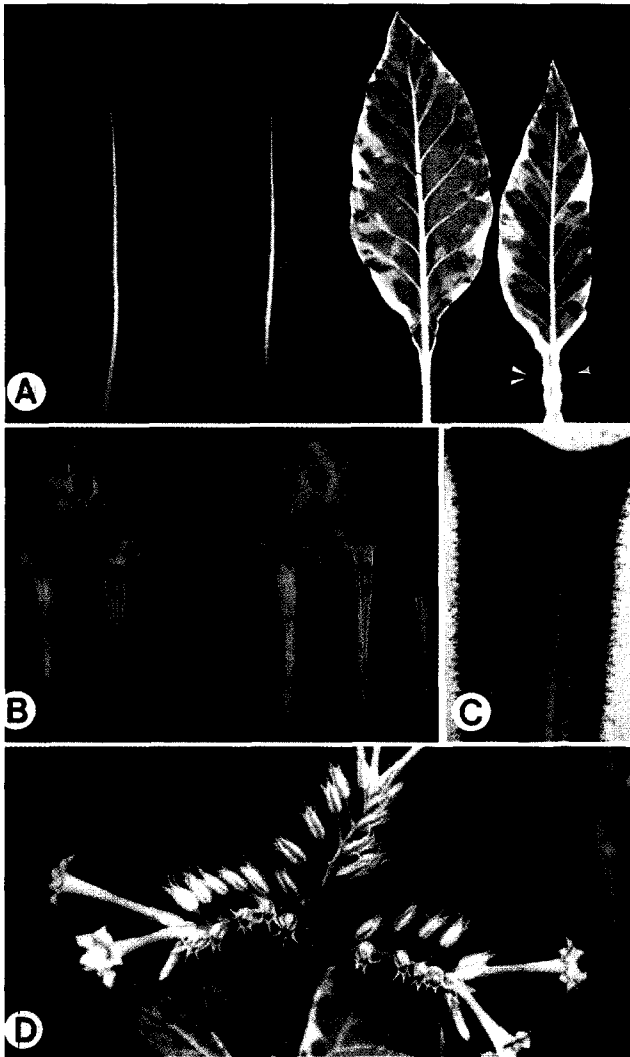


Figure 1. Phenotype of a variegated tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4). (A) Leaves of a wild-type and a mutant. Arrow heads: a petiole with an auricle; (B) Flowers of a wild-type and a mutant; (C) Stigma of a mutant; (D) Seed capsules on a variegated tobacco.

variegated 잎은 잎귀가 부착된 잎과 없는 잎 (Figure 1A)이 공존하고 있다. 화기는 모두 통꽃이나 VA-1 식물체는 정상주의 꽃잎에 비해 꽃잎 끝이 거의 갈라지지 않으며 꽃받침은 잎과 같이 녹색과 백색을 동시에 띠고 있다 (Figure 1B). 꽃의 주두는 정상주가 녹색인데 반해 VA-1 식물체는 밝은 황색을 보이고 있다 (Figure 1B, 1C). VA-1 담배는 줄기에서도 녹색과 백색이 혼재하고 식물체가 성장함에 따라 개화하였으나 정상주 보다 작은 종자가 형성되었다 (Figure 1D). 삭을 포함한 건조 종실중은 평균 0.06 g으로 평균 0.25 g인 정상주의 24%였다. 이 결과는 색소체 결손 변이체에서 개화 후 임성이 정상주의 20%로 낮게 나타나는 결과 (Bonema et al. 1995)와 유사하다. VA-1 식물체의 잎색이 정상주 보다 연한 녹색인 이유는 잎의 조직 속에 엽록체가 발달하지 않은 조직이 있어 (Aoki et al. 1995; Bonnema et al. 1995; Chatterjee et al. 1996; Keddie et al. 1996) 정상주 보다 단위 무게당 엽

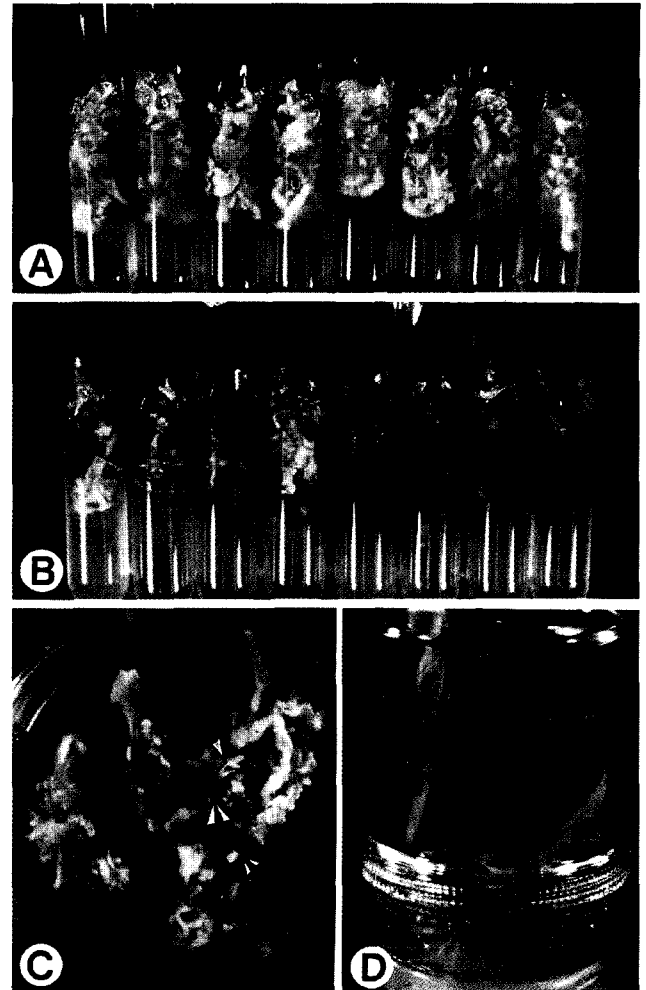


Figure 2. Plantlets derived from variegated leaf blade-segments cultured on MS medium containing 0.1 mg/L NAA and 1.0 mg/L BAP after 4 weeks (A, B and C) and 8 weeks (D) culture. (A) Plantlets derived from white leaf blade-segments showed white shoots all; (B-C) Plantlets from green leaf blade-segments induced white, green (B) and variegated (C) shoots. Arrow heads: variegated shoots; (D) A variegated tobacco derived from leaf blade-segments culture. The plant has a broadly white area of leaves.

록소 함량이 낮은 때문으로 사료된다. 또한 Bonnett 등 (1993)은 연한 녹색 잎에 군데군데 자리하는 밝은 연녹색 부위에서 단위 무게 당 엽록소 함량이 낮고, 이는 책상조직이 연한 녹색 잎에서 존재하나 밝은 연녹색 부위에서 발달하지 않기 때문이라고 하였다.

Variegated 잎 절편배양에 의한 기관분화

VA-1 식물체의 각각의 색소변이 잎 조직의 절편을 기내배양한 결과, table 1과 figure 2에서와 같이 흰잎 부위를 배양했을 때 100% 흰색 식물체가 유도되었으나 (Figure 2A) 녹색 잎 부분을 배양하면 47.2%의 녹색 식물체와 37.4%의 백색 식물체, 그리고 variegated 식물체가 15.4%로 각각 나타났

Table 1. *In vitro* expression of leaf phenotype from a variegated leaf blade-segment culture of tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4).

Tissue ^a	Total no. of shoots	No. of shoots		
		Green	White	Variegated
V-white	242	0	242	0
V-green	246	116	92	38
V-light green	194	106	64	26

^a Twenty leaf segments 5 mm × 5 mm in length were cultured on Murashige and Skoog (1962) medium containing 1.0 mg/L BAP and 0.1 mg/L NAA for 3 weeks.

다 (Figure 2B, 2C). 밝은 녹색 잎 부위를 배양한 경우에서도 녹색 식물체, 백색 식물체, variegated 식물체가 녹색 잎을 배양한 경우와 비슷한 빈도로 유도되었다 (Table 1). 또한 재생된 variegated 식물체는 VA-1 식물체보다 잎의 흰 부위가 넓은 개체 (Figure 2D)도 출현하였다. 이것은 Bonnett 등 (1993)이 variegated 잎의 녹색부위를 배양하여 91% 이상의 variegated 식물체가 나온 것과는 상이한 결과로 이것은 수정기에 중이온 beam 처리가 기타 색소체 변이체와는 다른 변이를 유발시킨다고 볼 수 있다. 따라서 본 변이체는 상기한 기존의 변이체 (Bonnett et al. 1993; Stewart and Burk 1970)와는 잎을 구성하고 있는 조직이 달라서 재생된 식물체의 잎의 표현형이 다양하다는 것을 보여주고 있다. 배양 시간의 경과에 따른 신초 형성은 정상주와 variegated 잎에서 큰 차이가 없었다. 세 차례 독립적으로 잎 조직을 기내 배양한 실험에서 배양 3주 후 분화된 개체 당 신초수를 보면 (Table 2), 정상주의 잎은 10.8±0.9~14.5±1.0개로 variegated 잎의 녹색부위 (10.4±1.0~15.7±0.8개)와 밝은 연녹색부위 (10.3±1.1~14.4±1.0개)와 유의적인 차는 나타나지 않았다. 반면 variegated 잎의 가장자리에 위치하고 있는 흰색부위 배양에서는 9.2±1.4~9.8±1.1개로 정상주와 variegated 잎의 녹색부위 보다 약간 낮았다 (Table 2). 이는 흰잎 부위가 영양분이 미약한 잎의 가장자리에 소재하고 있어 식물체의 재생력은 다소 떨어진다는 것을 시사해 준다. 그러나, albino 담배의 잎절편 배양에서 보여주는 것처럼 (Bae et al. 1999a) 기관분화능력은 보유하고 있는 것으로 판단된다.

VA-1 잎절편 유래 녹색 식물체의 후대에서 표현형 분리

VA-1 식물의 녹색 잎 부위를 기내배양하여 재생시킨 녹색 식물을 수분하여 후대에서 식물체의 표현형의 분리를 조사하였다. 그 결과 기내배양을 통해 분화된 녹색 식물체는 자가수분 후대에서 variegated 식물체는 분리되지 않고 녹색 식물체가 96.8%, 백색 식물체가 3.2%로 각각 분리되었다 (Table 3). 또 다른 녹색 식물체의 자가수분 후대에서도 녹색 식물체가 97.5%, 백색 식물체가 2.5%로 각각 분리되어 유사한 경향을 나타내었다. 이와 같은 결과는 VA-1 식물체의 잎에서

Table 2. Shoot number per explant from variegated leaf blade-segment culture of tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4)^a.

Experiment	No. of shoots/explant			
	Wild-type	V-white	V-green	V-light green
I	10.8±0.9	9.2±1.4	10.4±1.0	10.3±1.1
II	13.5±0.6	9.8±1.1	15.7±0.8	14.4±1.0
III	14.5±1.0	9.4±0.8	12.7±0.8	12.6±0.8

^a Ten leaf segments 5 mm × 5 mm in length were cultured on Murashige and Skoog (1962) medium containing 1.0 mg/L BAP and 0.1 mg/L NAA for 3 weeks at each experiments. Numbers of shoots were counted over 2 mm in height.

Table 3. Genetic segregation of leaf phenotype of a green plant derived from leaf blade-segments of a variegated tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4).

Cross	Numbers of plants			
	Total	Green	White	Variegated
Green × Green	1,705	1,651	54	0
Green × WT ^a	696	696	0	0
WT × Green	1,420	1,420	0	0

^a wild-type.

재생된 녹색 식물체에서 정상적인 유전자에 손상이 일어나 후대에서 백색 식물체가 분리되는 것으로 생각된다. 기내배양을 통해 분화된 녹색 식물체와 정상주를 정역교배한 결과, 모두 녹색 식물체만 분리되었다. 이는 본 녹색 식물체의 잎의 표현형은 모성유전에 의해 유전되지 않는다 (Aoki et al. 1995; Bonnett et al. 1993; Bonnema et al. 1995; Wildman et al. 1973)는 결과이다. 좀 더 정확한 결과를 얻기 위해서는 잎 조직에 대한 조직·형태학적 검토가 필요하다. 또한 전술한 바와 같이 VA-1 식물체는 잎의 기내배양에 의해서는 variegated 잎이 생겼으나 기내배양에서 재생된 녹색 식물체의 자가수분 한 후대에서 variegated 잎이 분리되지 않는 사실은 variegated 식물체가 복잡한 잎 조직을 가지고 있음을 시사하는 결과이다.

기내재생 variegated 식물체의 엽록체 DNA 변화

지금까지의 연구 결과에서 엽록체 결핍을 보이는 변이체는 엽록체상에서 DNA의 손상을 보이는 것으로 보고되고 있다 (Han et al. 1993; Rousell et al. 1991; Wildman et al. 1973). 또한 엽록체가 결손된 잎 부위에서는 엽록체 DNA의 양적 감소나 결손이 보고 되고 있다 (Dunford and Waldon 1991; Hess et al. 1994). 따라서, VA-1 계통의 잎에서 재생된 흰색 부위가 넓은 무늬잎 담배 (Figure 2D)의 잎의 녹색 부위와 백색 부위를 이용하여 엽록체 유전자의 결손을 검토하였다. 엽록체 게놈 상에 존재하는 광합성과 관련된 유전자들 (*rbcL*, *psbA*)을 probe로 하여 DNA gel blot한 결과 (Figure 3),

variegated 잎의 녹색, 백색 부위와 정상주의 녹색 잎에서 이들 유전자의 밴드의 수와 크기는 차이가 없었다. 반면 유전자의 양의 경우, 핵 DNA 상의 25S rDNA 단편은 정상주와 variegated 잎의 녹색과 백색 부위간에 차이가 없는데 비해 엽록체 게놈 상에 존재하는 광합성 관련 유전자인 *rbcL*, *psbA* 유전자와 genetic system 유전자인 16S rDNA, 23S rDNA의 유전자의 양은 백색 부위에서는 약 1.5배에서 2배 증가하였다. BamHI, HindIII의 제한효소 처리에서도 상기의 EcoRI 처리에서와 유사한 경향을 나타내었다(자료 미제시). 이는 벼의 일부 계통에서 엽록소가 결손된 조직 (Dunford and Waldon 1991)과 기내배양으로 재생시킨 albino 담배 (Bae et al. 1999b)에서와 유사한 결과이다. 위에서 엽록체 DNA 양이 증가한 원인으로 두 조직간 세포수의 차이 등 여러 가지 가능성이 예상되나 체세포 핵의 유전자 copy 수에는 변동이 없었으므로 변이 식물체에서 세포 당 엽록소의 수가 증가하거나 세포 당 엽록소의 수는 변동이 없이 엽록체 내의 유전자 copy 수가 증가함으로써 나타날 수 있다. 따라서 이에 대한 추가적인 검토가 필요하다고 생각된다.

이상에서와 같이 variegated 담배 조직의 기관분화를 통하여 variegated 잎이 재생됨을 확인하고 재생된 식물체의 교배를 통하여 표현형의 유전분리를 확인하였다. 또한 엽록체 DNA의 양적 변동이 있음을 보았다. 이 엽록체 결손 변이체는 광합성과 관련한 기작을 연구하는데 유용한 재료라 생각된다.

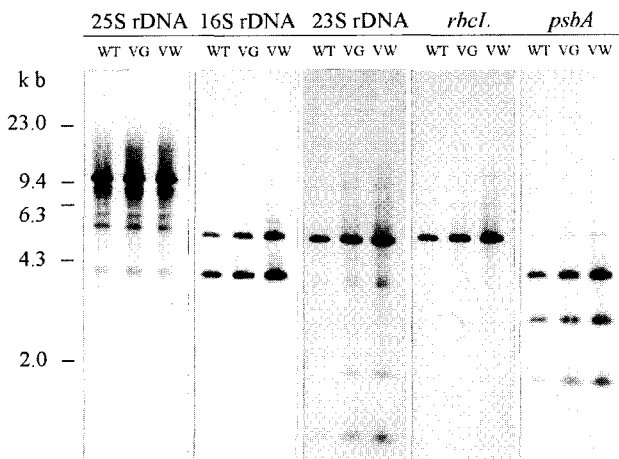


Figure 3. DNA gel blot analysis of chloroplast DNA from leaves of a variegated plant (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-4) derived from green leaf blade-segments. Two micrograms of total DNA from the two tissues were digested with EcoRI indicated above each line and the digestion products were separated on a 0.8% agarose gel before being transferred onto nitrocellulose and hybridized. The sizes of major bands were estimated from restriction fragment markers. WT: wild-type plant, Vg: green section of variegated leaf. Vw: white sections of variegated leaf.

적 요

수분 후 담배의 배에 중이온 (^{14}N) beam을 조사하여 유도한 variegated 담배의 잎 조직을 기내배양하여 재생된 식물체의 특성을 조사하였다. NAA 0.1 mg/L 와 BAP 1.0 mg/L를 첨가한 MS 배지에서 variegated 담배의 잎을 배양하면 백색 부위에서는 백색 식물체만이 유도되었으나 녹색부위에서는 녹색 식물체가 47.2%, 백색 식물체가 37.4%, variegated 식물체가 15.4% 유도되었다. 재생된 녹색 식물체는 자가수분한 후대 (F₁)에서 녹색 식물체 1,651 개:백색 식물체 54 개로 분리되었다. 또한 variegated 잎에서 재생된 녹색 식물체와 정상주를 정역교배 한 결과, 전부 녹색체가 분리되었다. 이 결과는 variegated 잎의 표현형 유전은 최소한 모성 유전이 아님을 보여준다. Variegated 잎의 녹색부위를 배양하여 재생된 variegated 식물체의 잎을 이용하여 DNA gel blot한 결과, 엽록체 유전자인 *psbA*, *rbcL*, 16S rDNA, 23S rDNA의 양은 흰색부위 잎에서 정상주인 녹색 잎과 variegated 식물체 잎의 녹색부위 보다 많았다.

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

인용문헌

- Abe T, Bae CH, Yoshida S (1997) An effective mutation method for plants using heavy-ion beams. RIKEN Accel Prog Rep 30: 127
- Aoki C, Wada T, Nishimura T, Hattori K (1995) Characterization and inheritance of 'variegated-leaf' mutant in *Petunia hybrida*. Breed Sci 45: 31-35
- Bae CH, Abe T, Matsuyama T, Nakano T, Yoshida S (1997) Effect of heavy-ion beam irradiation on mutation induction of plant at pollination stage. II. Characterization of a variegated mutant in tobacco. Breed Sci 47 (Suppl. 2): 327
- Bae CH, Abe T, Min KS, Kim DC, Jung JS, Lee CW, Lim YP, Lee HY (1998) 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, Lee YI, Kim DC, Min KS, Kim JH, Jung JS, Yoshida S, Lee HY (1999a) Characterization of *in vitro* growth and differentiation of an albino mutant of *Nicotiana tabacum* L. Kor J Plant Tiss Cult 26: 197-203
- Bae CH, Abe T, Lee HY, Kim DC, Min KS, Choi KS, Matsuyama T, Nakano T, Yoshida S (1999b) Characterization of albino tobaccos (*Nicotiana tabacum* L.) derived from leaf blade-segments cultured *in vitro*. J Plant Biotech 1: 101-107
- Barken A (1993) Nuclear mutants of maize with defects in

- chloroplast polysome assembly have altered chloroplast RNA metabolism. *Plant Cell* **5**: 389-402
- Bonnema AB, Castillo C, Reiter N, Cunningham M, Adams HP, O'Connell M** (1995) Molecular and ultrastructural analysis of a nonchromosomal variegated mutant. Tomato mitochondrial mutants that cause abnormal leaf development. *Plant Physiol* **109**: 385-392
- 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
- Böner T, Sears BB** (1986) Plastome mutants. *Plant Mol Biol Rep* **4**: 69-92.
- Burk LG, Stewart RN, Dermen H** (1964) Histogenesis and genetics of a plastid-controlled chlorophyll variegation. *Amer J Bot* **51**: 713-724
- Chatterjee M, Sparvoli S, Edmunds C, Garosi P, Findlay K, Martin C** (1996) DAG, a gene required for chloroplast differentiation and palisade development in *Antirrhinum majus*. *EMBO J* **15**: 4194-4207
- Dellaporta SL** (1983) A plant DNA miniprep: Version II. *Plant Mol Biol Rep* **1**: 19-21
- Dunford R, Waldon RM** (1991) Plastid genome structure and plastid-related transcript levels in albino plants derived from anther culture. *Curr Genet* **20**: 339-347
- Han CD, 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
- Hess WR, Muller A, Nagy F, Böner T** (1994) Ribosome-deficient plastids affect transcription of light-induced nuclear genes: genetic evidence for a plastid-derived signal. *Mol Gen Genet* **242**: 305-312
- Keddie JS, Carrol B, Jones JDC, Gruitsem W** (1996) The DCL gene of tomato is required for chloroplast development and palisade cell morphogenesis in leaves. *EMBO J* **15**: 4208-4217
- Lee HY, Jung JS, Lee JS** (1998) Induction of chlorophyll deficient mutant plant of *Cymbidium kanran* by EMS treatment. *Kor J Plant Tiss Cult* **25**: 183-187
- McCormac D, Boinski JJ, Ramsperger VC, Berry JO** (1997) C4 gene expression in photosynthetic leaf regions of *Amaranthus tricolor*. *Plant Physiol* **114**: 801-815
- Murashige T, Skoog F** (1962) A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* **15**: 473-497
- Poethig S** (1987) Clonal analysis of cell lineage patterns in plant development. *Amer J Bot* **74**: 581-594
- Poethig S** (1989) Genetic mosaics and cell lineage in plants. *Trends Genet* **5**: 273-277
- Rousell DL, Thompson DL, Pallardy SG, Miles D, Newton KJ** (1991) Chloroplast structure and function is altered in the NCS2 maize mitochondrial mutant. *Plant Physiol* **96**: 232-238
- Sakamoto W, Kondo H, Murata M, Motoyoshi F** (1996) Altered mitochondrial gene expression in a maternal distorted leaf mutant of *Arabidopsis* induced by chloroplast mutator. *Plant Cell* **8**: 1377-1390
- Stewart RN, Burk LG** (1970) Independence of tissues derived from apical layers in ontogeny of the tobacco leaf and ovary. *Amer J Bot* **58**: 1010-1016
- Wildman SG, Lu-Liao C, Wong-Staal F** (1973) Maternal inheritance, cytology of defective chloroplasts in a variegated mutant of *Nicotiana tabacum*. *Planta* **113**: 293-312
- Wu D, Wright DA, Wetzell C, Voytas DF, Rodermeil S** (1999) The *immutans* variegation locus of *Arabidopsis* defines a mitochondrial alternative oxidase homolog that functions during early chloroplast biogenesis. *Plant Cell* **11**: 43-55

(접수일자 1999년 8월 12일)