

감자절간배양에서 마디위치 및 잎의 부착유무에 따른 소괴경형성의 차이

황혜연, 이영복*

충남대학교 농업생명과학대학 원예학과

Influences by position of node and existence of leaf on microtuberization in node culture of potato

Hye-Yeon Hwang and Young-Bok Lee*

Department of Horticulure, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

ABSTRACT Single-node stem pieces ca. 1 cm in length containing a axillary bud were obtained from in vitro plants of potato (*Solanum tuberosum* L.). The influences by a position of the node and the existence of a leaf at the node were observed in the single-node culture on the 8% sucrose MS medium. The effect of CCC was also investigated for the microtuberization. The apical part node was excellent in the tuberization not to mention shoot length, fresh weight, diameter, the number of node on the in vitro culture of a single-node than the lower part. The differences in the diameter of a tuber formed in the part of the axillary bud on all treatments including the cultivation of the apical part node were not recognized. However, the fresh weight of the tuber showed high value in the tuber formed at the axillary bud of shoot apex part. At 20 days after cultivation, tuberization was promoted in the new stolon that developed from the bud of node with a leaf under SD condition of 8 hours at 20°C. The tuberization from axillary bud of the single-node without leaf was inhibited at high temperature of 28°C regardless of daylength. Whereas, tuberization at 20°C and 28°C was similar without the difference under SD condition but the tuber formation ratio were low. CCC 500 mg/L promoted tuberization and the effect was also showed even under LD condition at 28°C. The inhibition of tuberization under LD and high temperature condition could be solved by treatment with CCC.

서 론

Jackson (1999)은 기내배양의 경우 상황에 따라 장일이 단일보다 감자의 괴경형성에 더 효과적일 수도 있으며 복잡한 양상을 보인다고 하였다. 식물의 광에 대한 인식반응은 잎에서 일어나기 때문에 특히 이식절편의 잎이 완전히 전개되지 않은 상태나 또는 잎을 모두 제거한 상태의 재료를 기내에서 배양할 때에는 강한 일장 반응을 받을 수 없다고 해석하고 있다. 즉 일장반응의 인식은 잎에서 일어나며, 따라서

일장반응에 의한 자극을 유기하기 위해서 반드시 어떤 종류의 signal이 생산되어야 하고, 그것이 식물체의 잎으로부터 괴경이 형성되는 부위로 전달되어야 한다 (Suárez-López 2005). 일장반응의 효과를 얻기 위해서는 광수용체로서 기능을 갖는 최소한의 전개엽이 필요하다는 것이다.

Koda와 Okazawa (1988)는 단일조건에서 괴경이 형성될 때 잎과 괴경의 ethanol추출물에서 양이온교환 chromatography에 의한 강력한 괴경유도활성을 띠는 두 가지 물질을 찾아냈으며, 그 중의 하나는 지금까지 알려진 생장조절물질과는 다른 형태의 glycoside로 보여진다고 하였다. 그러나 단일에서 괴경형성이 유도되지만 이를 유발시키는 조절물질에 관하

*Corresponding author Tel 042-821-5736 Fax 042-823-1382
E-mail: yblee@cnu.ac.kr

여는 뚜렷하게 밝혀지지 않았고, 오히려 장일하에서의 잎의 역할에 관하여 형질전환식물체와 접목방법 등을 통한 연구가 많이 진행되고 있다.

이와 같은 연구는 일장에 매우 민감한 품종인 'andigena'를 가지고 수행된 접목실험 등에서 일장에 대한 감응은 잎에서 나타나는 것이 확인되었다 (Martínez-García et al. 2001, Amador et al. 2001, Schittenhelm et al. 2004). 형질전환된 antisense phytochrome B 식물체 정단부위의 잎을 모두 제거한 wild-type의 감자를 대목으로 하여 접목하였을 때, 장일조건하에서도 antisense phytochrome B 식물체의 접수는 wild-type 감자대목에서의 괴경형성을 유도하였다. 그러나 wild-type 대목의 잎이나 측지를 제거하지 않을 경우에는 장일조건하에서 괴경은 형성되지 않는 것이 확인되었고 이는 장일조건하에서 잎에서 생성되는 GA의 영향때문으로 판단되며 antisense phytochrome B의 영향은 장일조건하의 잎에서 생성되는 GA의 합성을 억제하는 것으로 해석하고 있다 (Jackson et al. 1998).

감자의 포복경의 선단부에서 신장생육이 정지되고 저장기관인 괴경이 형성되는 데는 저온과 단일조건과 같은 환경요인이 작용하고, 장일과 같이 괴경형성이 유도되기 어려운 조건에서는 지하의 포복경은 지상으로 출현하여 새로운 신초로 성장한다. 그러나 단일과 같은 괴경형성 유도조건에서 포복경은 정단이 괴경으로 형성되기 위해 비후될 때까지 지하에서 성장한다. 포복경 정단의 비후는 포복경의 신장이 정지되고 (Vreugdenhil and Struik 1989, Cenzano et al. 2003), 방사성장 (Mingo-Castel et al. 1976)이 이루어지면서 수 (pith)와 피층부위 (cortex)의 세포가 횡단분열을 하고 비대해지기 때문이다 (Xu et al. 1998). 이후에 주변수관대 (perimedullary region)에 있는 세포들은 성숙한 괴경조직의 집단형태 방향으로 무작위하게 분열하고 비대해 간다 (Müller-Röber et al. 1992, Jackson 1999). 이 때 괴경의 형성유도에는 환경요인 뿐만 아니라 내생생장조절물질의 영향도 존재하는데 대표적인 물질이 괴경형성의 유도나 괴경의 비대생장을 억제하는 지베렐린 (GA)이다. Koda와 Okazawa (1983)는 포복경의 신장과 비대에 단계별로 분석한 결과 포복경의 신장기에 있어서는 내생 GA-like물질의 수준이 높았고, 포복경이 비후되기 시작하면 이 물질의 수준이 감소한다고 하였다. 내생의 GA는 감자의 생육단계에서 괴경형성을 억제하는 기능이 크므로 anti-gibberellin효과가 있는 chlorocholine chloride (CCC)가 감자 괴경의 형성과 비대에 촉진효과가 높은 것으로

로 인정되었다 (Menzel 1980). CCC는 내생 GA의 합성이나 활성을 억제하여 정아우세성이 타파되고, 측아의 발달을 유도하는 기능도 갖고 있다고 하였다 (Okoloko and Lewis 1968)

감자의 기내배양에서 포복경의 생장이 정지되고, 이 포복경의 선단부에서 괴경이 형성되는 데에는 여러 환경요인과 내생생장조절물질이 영향을 미치는 것으로, 이에 관련된 종합적인 연구결과가 도출되어야 이를 근거로 우량한 소괴경의 생산이 체계화 될 수 있을 것이다. 따라서 기내배양을 통한 효율적인 감자의 종서생산에 요구되는 광과 온도 등의 환경조건과 CCC 등의 다양한 배양환경에서 기내소괴경 형성방향을 배양하는 절간조직에서의 잎의 부착여부와 연관해서 검토하여 기내배양을 위한 기초자료로 활용될 수 있도록 하였다.

재료 및 방법

정배양으로 얻어진 감자 (*Solanum tuberosum* L. cv. Superior) 유식물체를 생장조절물질이 첨가되지 않은 MS (Murashige and Skoog 1962) 기본배지에서 25°C 및 16시간의 장일조건으로 절간배양을 하여 실험재료로 이용하였다. 기내 배양식물체는 지속적인 재료의 공급을 위하여 2주 간격으로 절간 계대배양을 하였다.

절간 부위에 따른 영향

감자의 마디배양에서 이식하는 마디의 위치에 따라 기내 소괴경 형성에 미치는 차이를 검토하기 위하여 수행하였다. 절단 위치의 구분은 전개엽이 부착되지 않은 정단부로부터 전개된 첫 번째 잎이 포함된 제 1마디를 대조구로 하고 제 2마디, 제 3마디, 제 4마디, 제 5마디로 구분하여 재료를 채취하여 배양하였다. 배지는 MS배지에 sucrose를 8% 첨가하고 생장조절물질 chlorocholine chloride (CCC)를 500 mg/L 첨가한 배지를 이용하여 배양하였다. 배양조건은 20°C, 암조건 하에서 80일간 배양한 후 shoot의 초장, 생체중, 직경, 마디수 및 형성된 소괴경의 구경, 구중을 조사하였다.

마디배양시 잎의 부착유무

기내소괴경이 형성되는 데는 잎의 유무에 따라 장일에서

효과가 있다는 보고에 따라 배양하는 마디조직체에서의 잎의 유무가 기내소괴경의 형성에 미치는 영향을 조사하기 위하여 수행하였다. 치상재료는 기내에서 생육하고 있는 유식물체의 마디 길이를 평균 1cm로 하여 한마디씩 절단하고 잎을 제거한 마디와 제거하지 않은 마디로 구분하여 각각 배양용기당 5개씩 치상하여 4반복으로 20주씩 배양하였다. 아울러 기내소괴경 형성에 효율적인 온도조건을 구명하기 위하여 20°C 저온 및 28°C 고온조건을 설정하였으며, 생육상의 광도는 42~45 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 하고, 8, 16시간의 일장으로 처리하여 배양한 후 소괴경의 형성상태를 조사하였다. 실험배지로는 소괴경 형성 배지로 8% sucrose가 첨가된 MS 배지를 이용하였고, 생장억제제로 기내 소괴경 형성을 촉진하는 CCC 500 mg/L 처리구와 무처리구를 설정하였다. 배양 20일 후에 shoot의 생육과 소괴경의 형성율을 조사하였다.

결과 및 고찰

절간 부위에 따른 영향

유식물체의 마디위치에 따른 차이를 알아보기 위하여 마디별로 80일간 배양한 후 생육을 측정된 결과 Figure 1에서와 같이 초장은 대조구인 제1마디를 부착한 경정 (apex) 부위가 가장 양호하였고 다른 마디에서의 액아발달은 경정부위보다 모두 저조하였다. 생체중은 대조구에 비해 다른 마디에서는 개체간의 차이는 없었으나 모든 처리구에서 저조하였다. 발생된 액아의 줄기직경에서는 대조구와 제2마디와는 차이가 뚜렷하였고, 제3마디부터 제5마디까지의 개체간 차이는 없었으나 대조구와는 차이를 보였다. 분화된 액아에서의 마디수를 측정된 결과는 대조구에 비해서 다른 모든 마디에서 큰 차이를 보이지 않았다.

액아의 부위에서 형성된 소괴경의 직경에 있어서는 정단부를 포함한 모든 처리구에서 큰 차이를 확인할 수 없었다. 괴경의 생체중을 측정된 결과는 정단부위의 액아에서 형성된 괴경에서 높은 수치를 보였다. 다른 마디에서는 개체간의 큰 차이는 없었다. 따라서 괴경형성에 있어서 정단부위가 가장 양호하였는데 이것은 정단부위의 생육이 왕성하였던 때문으로 판단된다. 이상의 결과는 정아우세성에 의한 부위에 따른 액아발달의 차이를 확인하기가 어려웠고 이는 배지에 첨가한 CCC에 의한 영향 (Okoloko and Lewis 1968)에 의한 것인지 검토가 필요하다.

잎의 부착유무에 따른 효과

괴경형성에 관여하는 여러 가지 환경 조건하에서 자란 잎으로부터 괴경형성 물질이 형성되고 이것이 지하줄기 (stolon)로 이동하여 괴경을 형성하게 한다는 주장이 Kumar와 Wareing (1973)에 의해서도 제기되었다. Koda와 Okazawa (1988), Koda 등 (1988)은 감자의 절간배양한 잎에서 괴경 형성물질을 분리하였고, Yoshihara 등 (1989)은 이 물질이 jasmonic acid와 methyl ester, cucurbitic acid라고 보고한 바 있다. 또한 Wheeler와 Tibbits (1986)는 단일조건이 아닌 상태에서 24시간 광조건에서의 괴경 형성에 관해 보고하였다. 그러므로 위에서 언급했던 괴경 형성 조건에 앞서 기본적으로 감자줄기의 생리적 상태가 중요한 요인의 하나임을 알 수 있다. 잎의 유무 조건 하에서 기내소괴경의 형성에 미치는 CCC의 영향을 알아보기 위하여 20°C, 28°C와 8, 16시간 일장조건으로 20일 동안 배양한 결과, 신태의 형성율은 Table 1에서와 같다.

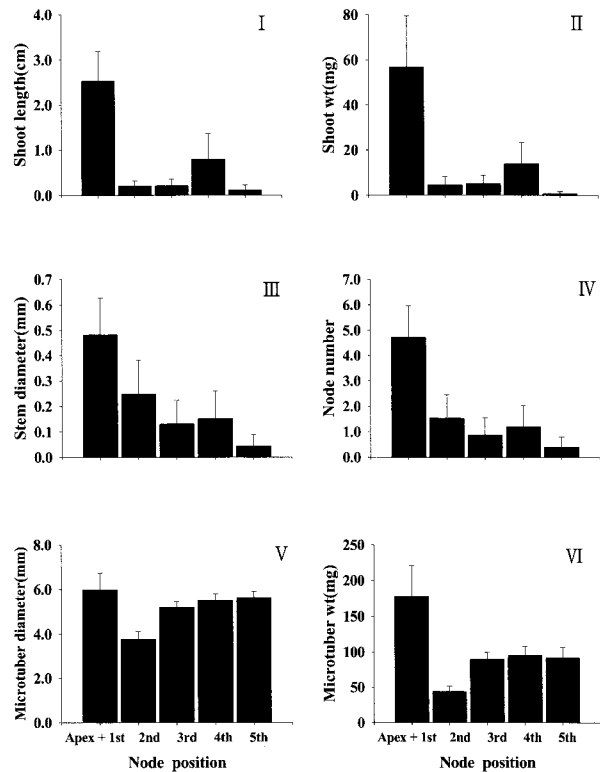


Figure 1. Influences of node position on the shoot length (I), shoot fresh weight (II), stem diameter (III), node number (IV), microtuber diameter (V) and microtuber fresh weight (VI) of potato plantlets for 80 days after *in vitro* dark culture of axill. The plantlets were cultured on MS medium containing 8% sucrose and 500 mg/L CCC at 20°C.

Table 1. Influence by leaf attachment on shooting and tuber formation at 20 days *in vitro* node culture.

Temp (°C)	Day length(h)	CCC (mg/L)	Shooting (%)	Tuberization (%)
Leaf-attached				
20	8	0	10	90
		500	0	100
	16	0	40	60
		500	5	95
28	8	0	40	60
		500	20	80
	16	0	35	65
		500	15	85
Leaf-detached				
20	8	0	15	85
		500	10	90
	16	0	60	40
		500	15	85
28	8	0	40	60
		500	25	75
	16	0	90	10
		500	50	50

잎이 1개 부착된 상태에서 감자의 절간조직을 배양하였을 때, 20°C의 저온에서는 8시간의 단일조건이 주어지면 신초의 발달이 억제되고 괴경의 형성이 촉진되었다. 그러나 16시간의 장일조건하에서는 단일에 비해 신초의 발생율이 현저히 상승하고 반대로 괴경의 형성이 감소되었다. CCC 500 mg/L를 처리하였을 때에는 단일, 장일 어느 경우의 일장에서도 신초의 발생이 현저하게 감소하고 괴경형성율이 최대로 상승되어 감자의 괴경형성에 CCC의 촉진적인 역할을 확인할 수 있었다. 28°C에서는 20°C에 비해 신초발생율은 높았고 괴경형성율은 다소 낮게 나타났다. 다만 28°C에서는 8시간의 단일에서도 20°C에 비해서 신초의 생장율이 상승하였고, 괴경형성율은 상대적으로 감소하여 온도의 영향을 도외시킬 수는 없었다. 28°C의 고온에서 16시간의 장일조건이 주어지면 배지의 sucrose 농도가 감자괴경의 형성에 매우 유리한 8%인데도 불구하고 괴경의 형성율은 60%에 불과했지만 CCC를 처리함으로써 괴경형성을 85%까지 상승시킬 수 있었다.

잎이 부착되지 않은 마디에서는 20°C에서나 28°C에서 모두 잎이 부착되어 있는 마디에서보다 신초의 출현이 높게 나와 감자의 절간배양에서 잎의 부착여부에 따라 액아로 부

터의 신초의 출현율이 다르다는 것을 알 수 있었다. 이 경우에서도 잎이 부착된 절간에서와 같은 경향을 보였으며 CCC 처리에 의해 신초의 신장은 억제되었다. 따라서 shoot의 출현율은 잎이 부착되지 않은 마디를 28°C의 고온으로 16시간의 장일에서 배양할 때에서 가장 높았고, 잎이 부착된 마디를 20°C의 저온과 8시간의 단일로 CCC를 처리한 배지에서 배양할 때 가장 낮았다. 잎을 제거한 마디를 배양하였을 때의 괴경의 형성에 있어서도 전체적으로는 잎의 부착절간에서와 차이를 보이지 않았으나 신초의 출현율이 높았던 반면 괴경의 형성율은 상대적으로 낮았다. 이 들 처리구에서도 CCC의 효과는 뚜렷하게 나타났다.

절간조직으로부터 신초나 괴경이 출현된 후의 생육을 비교한 결과는 Figure 2A와 같다. 20°C에서의 생육은 위의 결과에서 볼 수 있듯이 잎이 부착된 마디에서는 8시간 일장에서 정단부위가 짧고 기부부위는 뚜렷하게 비대되지 않은 소괴경을 관찰 할 수 있었고, 16시간의 장일에서는 8의 단일에 비해 신초의 신장이 뚜렷하며 기부부위도 뚜렷하게 비대되지 않아 기부의 팽창은 어느 정도까지 인정할 수 있으나 괴경으로의 지속적인 비대발육이 진행되기 어려운 모습을 볼 수 있었다. CCC를 처리한 배지에서도 일장간의 차이는 무처리구와 비슷한 경향을 보였으나 무처리배지에서도 정단부가 짧고 기부부위가 뚜렷이 비대된 소괴경을 볼 수 있었다.

잎이 부착되지 않은 마디에서는 8시간의 단일에서도 신초의 생장을 확인할 수 있었으나 기부부위는 뚜렷하게 비대되지 않은 소괴경을 관찰 할 수 있었고, 16시간의 장일에서는 신초가 더 신장되고 직경도 저조하였으며 기부부위의 팽창비대도 뚜렷하지 않은 것을 확인할 수 있었다. CCC배지에서도 일장간의 차이는 대조구에서와 비슷한 경향을 보였으나 대조구에서보다 정단부가 짧고 기부부위가 뚜렷이 비대된 소괴경을 볼 수 있었다.

28°C에서 잎이 부착된 절간을 배양하였을 때 Figure 2B에서와 같이 8시간의 단일에서 액아로부터 신초가 출현되었으나 기부부위에서는 괴경형성의 초기단계와 같이 비후현상이 보였다. 그러나 신초의 발육세가 강하기 때문에 정상적인 괴경으로의 발달은 기대하기 어려웠다. 이에 비해 16시간의 장일조건하에서는 기부의 비후현상도 거의 보이지 않고 정상적인 측지신초로서의 형태를 보이고 있다. 잎이 부착되지 않은 절간에서는 이러한 현상이 잎이 부착된 절간을 배양하였을 때보다 더욱 뚜렷하였다.

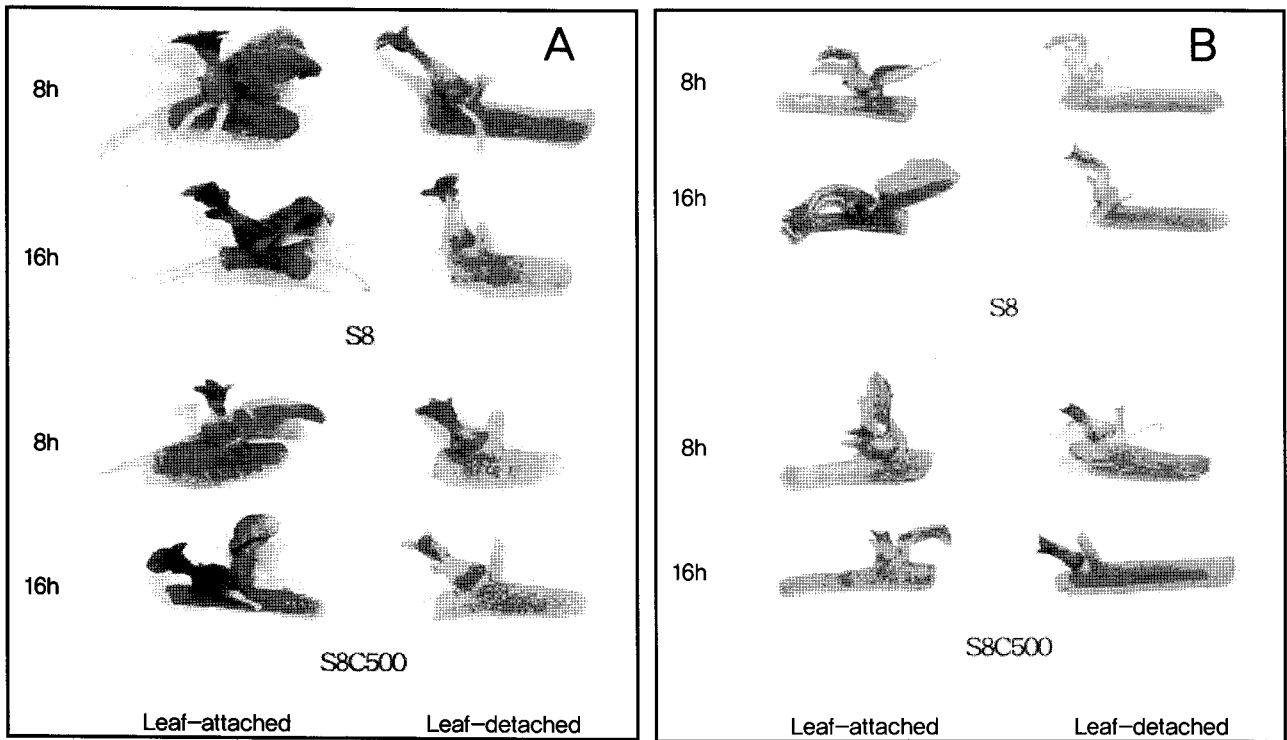


Figure 2. Shoot growth at 20 days after *in vitro* node culture of apex with the temperature of 20°C (A) and 28°C (B) as influenced by 8 or 16 hrs in day length, leaf attachment or leaf detachment on S8 or S8C500 medium. The S8 was the MS medium containing 8% sucrose and S8C500 was containing 8% sucrose and 500 mg/L CCC.

28°C 고온에서도 CCC의 효과는 뚜렷하여 일장이나 잎의 부착유무에 관계없이 괴경형성을 촉진하였지만 잎이 부착되지 않은 절간을 16시간의 장일에서 배양할 경우 완전한 괴경으로의 발달로 진행되지는 않았다.

이 결과에 의하면 Jackson (1999)이 기내배양의 경우에는 때에 따라 장일이 단일보다 감자의 괴경형성에 더 효과적일 수도 있는 복잡한 양상을 보인다고 해석한 바와 같다. 출현하는 포복경이 괴경으로 발달하기 위해서는 첫째 요건으로 20°C와 같은 저온이고 다음이 단일이다. 장일은 괴경형성을 억제하는데 이 때 크게 작용하는 물질이 내생GA이다. GA의 합성은 장일에서 촉진되고, 일장반응에 필요한 것은 잎의 역할이다. 즉 잎에서 일장에 대한 반응으로 어떤 signal이 생성되어 이 signal이 포복경부위로 전달됨으로써 괴경형성의 방향을 조절하는 것으로 알려져 있다. 본 연구에서 절간을 배양하면서 잎을 부착하거나 제거하여 비교하였을 때 16시간의 장일하에서도 잎이 존재하는 절간에서의 괴경형성율이 높았다. 이러한 현상이 배양시의 생육상의 광도가 42~45 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 자연광에 비해 저광도이었지만 이식절편에서 잎을 모두 제거하거나 전개되지 않은 상태의 재료를 배양할 때에는 일장 반응을 받을 수 없다고 해석할 수 있다

(Yoshihara et al. 1989). 본 연구에서도 감자의 괴경형성에 불리한 조건에서도 CCC의 효과는 분명하게 보였다. 일장반응의 인식은 잎에서 일어난다. 따라서 어떤 종류의 signal이 일장반응에 의한 자극을 주기 위해서 반드시 그 signal이 생산되어야 하고 (Suárez-López 2005), 이 signal이 전개된 잎에서 생성되므로 일장반응의 효과를 얻기 위해서는 광수용체로서 기능을 갖는 최소한의 전개엽이 필요하다고 판단되어지며 장일에 의한 괴경형성의 억제작용은 CCC에 의해 해결될 수 있었다.

적 요

감자의 마디배양에서 이식하는 마디의 위치에 따라 기내소과경 형성에 미치는 차이와 배양하는 마디조직체에서의 잎의 유무가 기내소과경의 형성에 미치는 온도, 일장 및 CCC의 영향을 검토하였다.

마디의 위치에 따른 감자의 생육에 있어서는 초장, 생체중, 직경, 마디수는 물론 괴경형성에 있어서는 정단부위가 하부부위보다 양호하였다. 액아의 부위에서 형성된 소과경의 직경에 있어서는 정단부를 포함한 모든 처리구에서 큰

차이를 확인할 수 없었으나 괴경의 생체중은 정단부위의 액아에서 형성된 괴경에서 높은 수치를 보였고 다른 마디에서는 개체간의 큰 차이가 없었다.

잎의 부착 유무와 온도와 일장에 따른 괴경형성에 있어서는 잎이 부착된 마디를 20°C의 단일조건에서 배양할 때 양호하였으나, 고온에서는 괴경형성이 일장에 관계없이 저조하였다. 잎이 부착되지 않은 마디에서의 괴경형성은 저온과 고온 모두 단일조건에서 양호하였다.

CCC처리에 의한 효과에 따른 감자의 생육에 있어서 초장, 생체중, 직경, 마디수는 CCC를 첨가한 배지에서 양호하였고 특히 일장 처리가 길어질수록 양호한 결과를 보였다. 괴경형성을 촉진시키는데 일장이 짧을수록 양호하였고, CCC를 첨가한 배지에서 양호한 효과를 보였다.

인용문헌

- Amador V, Bou J, Martínez-García J, Monte E, Rodríguez-Falcon M, Russo E, Prat S (2001) Regulation of potato tuberization by daylength and gibberellins. *Int J Dev Biol* 45 (S1): S37-S38
- Cenzano A, Vigliocco A, Kraus T, Abdala G (2003) Exogenously applied jasmonic acid induces changes in apical meristem morphology of potato stolons. *Annals of Bot* 91: 915-919
- Jackson SD, James P, Prat S, Thomas B (1998) Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization. *Plant Physiol* 117: 29-32
- Jackson SD (1999) Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiol* 119: 1-8
- Koda Y, Okazawa Y (1983) Influences of environmental, hormonal and nutritional factors on potato tuberization in vitro. *Jpn J Crop Sci* 52: 582-591
- Koda Y, Okazawa Y (1988) Detection of potato tuber-inducing activity in potato leaves and old tubers. *Plant Cell Physiol* 29: 969-974
- Koda Y, Omer EA, Yoshihara T, Shibata H, Sakamura S, Okazawa Y (1988) Isolation of a specific potato tuber-inducing substance from potato leaves. *Plant Cell Physiol* 29: 1047-1051
- Kumar D, Wareing PF (1973) Studies on tuberization of *Solanum andigena* L. Evidence for the existence and movement of a specific tuberization stimulus. *New Phytol* 72: 283-287
- Martínez-García JF, García-Martínez JL, Bou J, Prat S (2001) The interaction of gibberellins and photoperiod in the control of potato tuberization. *J Plant Growth Reg* 20: 377-386
- Menzel CM (1980) Tuberization in potato at high temperatures. Responses of gibberellin and growth inhibitors. *Ann Bot* 46: 259-265
- Mingo-Castel AM, Smith OE, Kumamoto J (1976) Studies on the carbon dioxide promotion and ethylene inhibition of tuberization in potato explants cultured in vitro. *Plant Physiol* 57: 480-485
- Müller-Röber B, Sonnewald U, Willmitzer L (1992) Inhibition of the ADP-glucose pyrophosphorylase in transgenic potatoes leads to sugar-storing tubers and influences tuber formation and expression of tuber storage protein genes. *EMBO J* 11: 1229-1238
- Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bio-assays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* 15: 473-497
- Okoloko GE, Lewis LN (1968) Enhancement of lateral bud growth in *Coleus blumei* BENTH. by (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride (CCC). *Plant Cell Physiol* 9: 259-266
- Yoshihara T, Omer EA, Koshino H, Sakamura S (1989) Structure of a tuber-inducing stimulus from potato leaves (*Solanum tuberosum* L.). *Agri Biol Chem* 53: 2835-2837
- Schittenhelm S, Menge-Hartmann U, Oldenburg E (2004) Photosynthesis, carbohydrate metabolism, and yield of phytochrome-B-overexpressing potatoes under different light regimes. *Crop Sci* 44: 131-143
- Suárez-López P (2005) Long-range signalling in plant reproductive development. *Int J Dev Biol* 49: 761-771
- Vreugdenhil D, Struik PC (1989) An integrated view of the hormonal regulation of tuber formation in potato (*Solanum tuberosum*). *Physiol Plant* 75: 525-531
- Wheeler RM, Tibbitts TW (1986) Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light. *Plant Physiol* 80: 801-804
- Xu X, Vreugdenhil D, van Lammeren AAM (1998) Cell division and cell enlargement during potato tuber formation. *J Exp Bot* 320: 573-582

(접수일자 2007년 10월 23일, 수리일자 2007년 11월 20일)