

燕麥의 2倍體에서 6倍體로의 遺傳子의 移轉에 의한 研究

蔡 永 岩 * · 李 鍾 一 **

Proposal of Gene Transfer Scheme from Diploid (*Avena strigosa*) to Cultivar Hexaploid (*A. sativa*) in Oats

Chae, Y. A.* and J. I. Lee**

ABSTRACT

A proposal of gene transfer scheme from diploid to hexaploid in oats was described. The main idea of this scheme are (1) use *Avena magna* which has two genomes partially in common with two genomes of the hexaploid *Avena sativa* or a common genome and the rest genomes partially common, and which lead to more regular pairing between them rather than AABB genome type to get 6x-amphiploid as a bridge between ploidy level. Cross between *Avena strigosa* and *Avena magna* is compatible and further give 42% seed set, (2) extract tetraploid derivatives which have incorporated desired genes from *Avena strigosa* to *Avena magna*, (3) Synthetic pentaploid provide 2n=21 chromosome number in female gametes, which lead to complete pairing or nearly so in progenies with *Avena sativa*, (4) eventually homozygous lines will be produced by selfing the heterozygous (regarding to A^{As} genome) at final step.

緒 言

倍數性이 서로 다른 種간에 有用 遺傳子의 導入이 순조롭게 이루어 진다면 作物育種에 많은 어려움이 제거될 수 있다. *Avena strigosa*는 2倍體로 Crown rust에 대한 저항성을 가지고 있으며 6倍體인 *A. sterilis*는 rust에 대하여 저항성을 가지는 동시에 단백질 함량이 높다. 만일 이러한 유용 유전자들을 재배종인 6倍體 식물에 도입한다면 작물 육종에 크게 이바지 할 수 있을 것이다. 그러나 2배체와 6배체는 서로 교배가 되지 않는다. 현재 *A. strigosa*가 가지고 있는 유용 유전자를 *A. sativa*(栽培種)에 이전 시키기 위

하여 合成種 異質 6倍體(6x - amphiploid)를 倍數 水準 사이의 교량 역할로 이용하고 있다.

2 배체와 6 배체의 교배에서 얻는 F₁世代는 染色體의 pairing 이 매우 복잡하고 單價染色體(univalent)의 比率이 높으며, 염색체수가 불안정하고 花粉의 發育이 매우 빈약하다(Forsberg and Shands, 1969; Forsberg and Wang, 1971).

A. abyssinica (2n = 28, AABB)와 *A. strigosa* (2n = 14, AsAs)와의 交雜에서 얻어진 F₁을 倍價하여 얻어진 異質 6倍體의 계놈(genome) 구성은 AsAB이고 재배종인 6倍體의 계놈 구성은 ACD로 되어 있으므로 이들간의 교잡은 만족할만한 결과를 가져올 수 없음을 쉽게 이해할 수 있다.

* 서울大學校 農科大學, ** 國立尙州農業專門大學

* College of Agriculture, Seoul National University, Suwon 170, ** Sangju National Agriculture, Junior College, Sangju 123, Korea.

이 연구는 이러한 불리한 점을 극복하면서 2倍體의 유용한 유전자를 6倍體인 재배종에 도입할 수 있는 방법을 모색하고자 하는 것이다.

材料 및 方法

지금까지 알려진 유전적 사실에 근거하여 이를 바탕으로 2倍體에서 재배종인 6倍體로 유용인자를 도입시킬 수 있는 방법을 단계적으로 구분하는 동시에 각 단계를 검정할 수 있는 방법을 제시하였다.

현재까지 알려진 사실로는 (1) *A. strigosa*는 As 계놈을 가진 2배체이며 rust에 저항성 인자를 가지고 있다. (2) *A. magna*는 AC 계놈을 가진 새로 알려진 4倍體로 6倍體의 기원 식물로 추측되고 있다(Rajhathy, 1971; Sadanaga et al., 1968). (3) *A. magna*, *A. strigosa*, *A. abyssinica*, *A. sativa* 사이의 교배에서 얻어진 계놈 구성과 染色體 pairing은 表 1과 같다. (4) *A. magna*와 *A. strigosa* 및 *A. sativa*의親和性은 表 2와 같다. (5) 여러 가지 방법으로 이질 6배체에서 4배체를 얻을 수 있는데 예로서는 *A.*

Table 1. Frequency of Chromosome Association(after Ladizinsky; Rajhathy; Sadanaga et al.)

Cross	Genome	Pairing			
		I	II	III	IV
<i>A. magna</i> × <i>A. strigosa</i>	AsAC	13.64	2.35	0.72	0.12
<i>A. strigosa</i> × <i>A. magna</i>	AsAC	12.57	3.26	0.54	0.07
<i>A. abyssinica</i> × <i>A. magna</i>	AABB	13.75	3.93	1.64	0.21
(<i>A. magna</i> × <i>A. strigosa</i>) ^{2*} × <i>A. sativa</i>	2* = doubled AsAACCD	6.51	10.81	2.05	1.55
<i>A. magna</i> × <i>A. sativa</i>	AACCD	8.10	7.77	1.67	1.17
<i>A. sativa</i> × <i>A. magna</i>	AACCD	9.64	8.58	2.04	0.43

Table 2. Cross-compatibility of *A. magna* with *A. strigosa* and *A. sativa* (Sadanaga et al. 1968).

結 果

Cross	Floret pollination	Seed set	%	Fertility (F_1)
<i>A. strigosa</i> × <i>A. magna</i>	144	60	41.7	0
<i>A. magna</i> × <i>A. strigosa</i>	82	13	15.9	0
<i>A. sativa</i> × <i>A. magna</i>	200	62	31.0	0
<i>A. sativa</i> × <i>A. sterilis</i>	125	90	72.0	normal
Hexaploids* × <i>A. magna</i>	113	53	46.9	low

*derivatives from interspecific crosses.

abyssinica 와 *A. strigosa*에서 얻은 이질 6배체의 高世代(A_5 또는 A_6)에서 安定된 4倍體를 얻을 수 있다(Dalal, 1966). (6) 5倍體는 빈도는 낮지만 $2n=14$ 와 $2n=21$ 의 염색체를 가진 female gametes를 만든다. (7) 5배체(AABCD)를 *A. sativa*(AACCD)에 여교배하면 빈도는 낮지만 $2n=42$ 염색체를 가진 6배체(euhexaploid)를 얻을 수 있다(Nishiyama, 1939). (8) 種間交雜에서 얻어진 6倍體와 *A. magna*를 교배하면 5倍체를 얻을 수 있고 이 5배체는 빈도는 낮지만 自家稔性을 나타낸다(Sadanaga et al., 1968). (9) 形態的特性이나 細胞學的方法으로 2배체, 4배체, 5배체 및 6배체를 구별할 수 있다.

지금까지 알려진 사실에 근거하여 2배체의 유용 유전자를 6배체에 도입시키는 과정은 다음과 같다.

과정 1 : *A. strigosa*(AsAs)와 *A. magna*(AACC) 사이에 교배를 하여 얻은 F_1 을 倍加시켜 이 질 6배체(AsAsAACC)를 만든다.

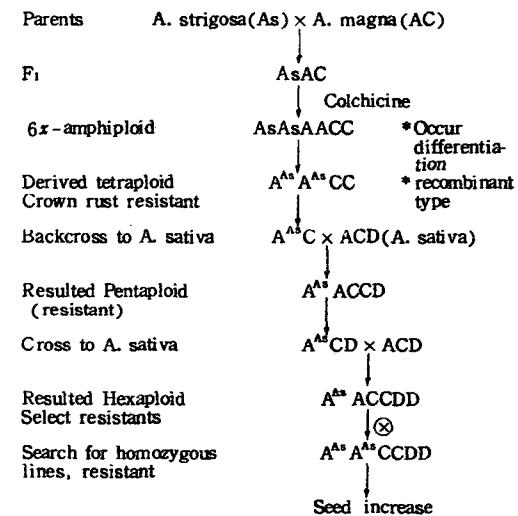
과정 2 : 4배체를 추출하는데 여기에는 2 가지 방법이 가능하다. 첫 번째 방법은 *A. magna*(AC)에 이질 6배체(AsAsAACC)를 교배하여 얻어진 5배체를 *A. magna*에 戾交配한다. 계놈구성이 AsAACC인 5배체 후대를 조사하여 crown rust에 저항성을 보이는 $2n=28$ 염색체를 가진 4배체를 찾는다. 저항성을 보인 4배체는 *A. strigosa*가 가지고 있는 저항성 유전자의 전환에 의한 것이다. 계속해서 *A. magna*에 戾交配하여 가다가 自殖을 시키고 同質接合系統(homozygous lines)을 찾는다. 여기서 기대되는 것은 계놈구성이 $AAC^{As}C^{As}$ 가 되는 것은 빈도가 극히 낮거나 기대하기 어려우나 $A^{As}A^{As}CC$ 의 계놈구성을 가진 것을 얻을 수 있을 것으로 기대되며 이것은 2배체인 *A. strigosa*가 가지고 있는 유용한 유전자가 4배체인 *A. magna*의 A 계놈에 전입이 된 것을 의미한다. 이

것은 As 계놈과 A 계놈 사이에 어느 정도 相同性(homology)이 있으므로 이들 사이에 接合(pairing)과 父叉(crossing-over)가 이루어질 수 있고 결국 새로운 組合(recombinant)이 기대될 수 있기 때문이다. *A. magna* 가 crown rust에 저항성을 보인다는 예가 있지만 crown rust의 생리적 races나 biotypes에 의하여 구별할 수 있다. 두 번째 방법으로는 합성된 이질 6 배체를 世代進前 시키면서 crown rust에 저항성이 安定된 4 배체를 얻도록 한다. 이에 대한 가능성은 Dalai(1966, 학위논문)의 보고에서 찾을 수 있다. 그는 *A. abyssinica* 와 *A. strigosa* 사이에서 얻은 合成 이질 6 배체로부터 2 개의 安定된 4 배체를 유도할 수 있었던 세포학적 기작(cytological mechanism)은 *A. abyssinica* 와 *A. strigosa* 의 A 계놈의 염색체가 分化되었고 이 分化는 정도가 약하여 이들 사이에 때때로 接合(pairing)이 일어난다고 결론지었다. 이와 같은 接合과 交叉는 이질 6 배체의 後期 世代에서 4 개의 완전한 상동염색체의 형성을 가능케 한다. 여기서 유도된 4 배체의 어느 계통의 화분모세포는 4 倍, 3 倍 및 1 倍의 염색체를 보여주었는데 이것은 parents 가 transition 상태에 있다는 것을 의미한다. 반면 자연적인 4 배체는 단지 2 가 염색체만을 형성하고 있기 때문이다. 이 사실은 또 *A. abyssinica* 와 *A. strigosa* 의 A 계놈 염색체가 분화되었음을 시시하고 있다.

과정 3: 얻어진 4 배체($A^{As}A^{As}CC$)를 *A. sativa* ($AAACDD$)에 戻交配한다. 여기서 나온 5 배체는 빈도는 낮지만 $2n=14$ 와 $2n=21$ 염색체를 가진 母配遺體(female gamete)를 형성하게 된다. 염색체수의 불균형으로 인한 비정상적인 배우자의 선별을 고려한다면 교배 노력이나 시간에 도움이 되겠지만 이들 5 배체에서 생산되는 화분의 양을 모르기 때문에 불가불 모체로 이용할 수 밖에 없다. 따라서 5 배체와 6 배체의 교배에서 5 배체와 6 배체가 형성된다. 여기서 나오는 6 배체의 계놈 구성은 $A^{As}ACCDD$ 가 될 것으로 기대된다. 이에 대한 증거는 빈도는 낮지만 $2n=14$ 와 $2n=21$ 염색체를 가진 모배우자의 염색체수 조사에서 알 수 있다. 모배우자의 계놈 구성은 알 수 없으나 아마도 $A^{As}CD$ ($2n=21$)이거나 AC ($2n=14$)가 될 것이다. 계놈 구성은 얻어진 後代들을 감수분열시 세포학적 연구나 核型分析(karyotype analysis) 및 形態學的 또는 crown rust에 대한 반응으로 알 수 있게 된다.

과정 4: Crown rust에 저항성을 보이는 6 배체를 선발하여 亂播을 시키면 계놈 구성이 $A^{As}A^{As}CCDD$ 인

homozygous lines 을 얻을 수 있다. 이에 대한 기대비는 $1(A^{As}A^{As}CCDD) : 2(A^{As}ACCDD) : 1(AAACDD)$ 이 될 것이다. 동질접합 계통은 육종적으로 순수하거나(bred true) 거의 이와 비슷할 것이다. 지금까지의 문헌 조사에 의하면 *A. abyssinica* 와 *A. strigosa* 와의 교잡에서 얻은 이질 6 배체 속에서 동질접합체를 고정시키는 것이 주요 문제가 되고 있다. 그러나 *A. magna* 의 계놈 A는 *A. strigosa* 의 As 계놈과 *A. sativa* 의 계놈 A와의 중간 형태이므로 6 배체 수준에서 고정시킨다는 것은 가능할 것으로 본다. 지금까지의 과정을 도시하면 아래와 같다.



考 索

현재로서 새로운 4 배체인 *Avena magna*의 육종적 행동은 잘 알려져 있지 않다. 이 *A. magna*에 대한 지식이 보다 더 축적이 되면 여기에서 논의한 유전자도입 구상의 효율이 증명이 될 것이다. 가장 어려운 기술적인 문제는 合成 이질 6 배체로부터 4 배체를 유도하는 것이다. 그러나 *A. ventrigosa* ($2n=14$, CC) 와 *A. strigosa* ($2n=14$, AsAs) 사이의 交配不和合成就 고려한다면 *A. strigosa* 의 계놈 A 염색체는 C 계놈보다는 *A. magna* 의 A 계놈 염색체와 더 잘 접합이 일어날 것이다. 따라서 합성된 이질 6 배체의 高世代에서 어느 정도의 分化가 일어날 것으로 생각한다. 이 이질 6 배체를 *A. magna*에 戻交配하면 As 계놈과 A 계놈 사이에 접합이 일어나고 또 교차가 일어나게 될 것이다. 결과적으로 C 계놈보다는 As 계놈과 A 계놈 사이의 어느 정도의 상동성 때문에 새로

운 조합이 가능해 질 것이다. 5배체에서 $2n=14$ 와 $2n=21$ 염색체를 가진 모배우자의 빈도는 비록 낮으나 自家稳定性인 것을 고려한다면 계놈 구성이 $A^{As}A$ CCD인 5배체에서 $A^{As}CD$ 계놈을 가진 모배우자를 얻는다는 것은 그리 크게 어려움이 없을 것으로 본다.

본 유전자 도입 계획에 대하여 Iowa 대학의 유전학 교수로 계신 Sadanaga 박사는 이 질 6 배체를 세대 전으로 이끌어 가는 것보다는 이 이질 6 배체를 *A. magna*에 戊交配하는 것이 보다 安定된 저항성이 4 배체를 얻을 수 있는 기회가 높을 것이라고 평하였다. 그러나 이것은 어디까지나 이론적인 구상이며 이에 대한 증명은 실제 실험을 통해서만 증명이 가능해 질 것이며 기회가 있는 대로 이에 대한 것을 실험할 계획이다.

摘 要

연맥의 2倍體가 가지고 있는 유용한 遺傳子를 栽培種인 6倍體에 도입시키는 이론적인 구상을 이미 알려진 사실에 기초하여 논의하였으며 이 계획의 주요 요점은 (1) 서로 다른 倍數 水準 사이의 교량 역할을 하는 異質 6倍體를 얻기 위하여 4倍體인 *Avena magna*를 이용하는 것이다. 이 *A. magna*는 6倍體 재배종인 *A. sativa*와는 2개의 계놈이 부분적으로 상동성을 가지거나 또는 하나는 공통적이고 나머지 하나는 부분적으로 공통성을 가지고 있기 때문에 AA BB 계놈 형태보다는 이들 사이에 보다 정상적인 접합이 이루어질 수 있기 때문이다. *A. strigosa*와 *A. magna*는 교배친화성이며 42% 이상의 稳實率을 보이고 있다. (2) *A. strigosa*의 목적하는 유전자가 *A. magna*에 도입되어 있는 4 배체를 선발하고 (3) 합성 5 배체는 $2n=21$ 인 모배우자를 생성함으로써 *A.*

sativa 와 완전 또는 거의 완전한 접합이 이루어지게 된다. (4) 결과적으로는 마지막 단계에서 A^{As} 계놈에 대하여 이질성이지만 이것을 자식시키면 동질계통을 얻을 수 있게 된다.

引 用 文 献

1. Dalal, K.C.(1966) Cytogenetic of synthetic 6x-amphiploids of *Avena*. Ph. D. Thesis Iowa State Univ. 102pp. (Liber. Congr. card No. Mic. 67-2066)
2. Forsberg, R.A, and H.L. Shands(1969) Breeding behavior of the *Avena abyssinica* and *A. strigosa* amphiploids, Crop Sci.:9:64-67
3. _____ and S. Wang(1971) Cytogenetics of 6x-amphiploid A, *Sativa* F₁ hybrids, Can. J. Genet. Cytol. 13:393-397
4. Nishiyama, I(1939) Cytological studies in *Avena*. On the progenies of pentaploid *Avena* hybrids, Cytologia 10:88-100.
5. Rajhathy, T(1963) A standard Karyotype for *Avena sativa*, Can. J. Genet. Cytol. 5:127-132
6. _____ (1966) Evidence and hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena*, Can. J. Genet. Cytol. 8:774-779
7. _____ (1971) The alloplloid model in *Avena*, Stadler Symposia 3:71-88
8. Sadanaga, K., F.J. Zallinsky, H.C. Murphy and R.T. Smith(1968). Chromosome association in triploid, tetraploid and pentaploid hybrids of *Avena magna*, Crop Sci. 8:594-597.