

## 옥수수 R-mb 유전자의 유전분석과 그의 구조

윤필용 · 柳參奎 · 송원용<sup>1</sup> · 윤충효<sup>2</sup> · 임용표\*

충남대학교 농과대학 원예학과, <sup>1</sup>충남대학교 농과대학 농생물학과, <sup>2</sup>농업과학기술원 세포유전과

## Genetic and molecular analysis of the R-mb gene from maize

YUN, Pil Yong · LIU, Shen-Kyu · SONG, Won Yong<sup>1</sup> · YUN, Choong Hyo<sup>2</sup> · LIM, Yong Pyo\*

Department of Horticulture, College of Agriculture, Chungnam National University, Taejon, 305-764, Korea: <sup>1</sup>Department of Agricultural Biology, College of Agriculture, Chungnam National University, Taejon, 305-764, Korea: and <sup>2</sup>Cytogenetic Division, National Institute of Agricultural Science and Technology, RDA, Suwon, 441-707, Korea. \*Corresponding author

The R-mb locus of maize is one of several genes that encode tissue-specific transcriptional regulator for the anthocyanin biosynthesis in plant parts and the aleurone layer in seeds. We found that the seed pigment frequencies gradually decreased at selfed progenies of the R-mb genetic stocks. In order to analyze the genomic structure of R-mb locus components, genomic Southern blot was performed by using R specific probe, pR-nj:1. Two bands were detected at the size of about 3.9 and 7.75kb. Five R-mb positive clones (mb-II, III, V, VI, and VII) were obtained by screening of maize genomic  $\lambda$ FIXII library using R specific probe pR-nj:1. We constructed the restriction map of clone mb-II (7.75Kb positive) and mb-VI (3.9Kb positive), and have compared these with other R locus genes. From genetic and molecular analysis, it is suggested that R-mb complex consists two copy of R elements, and each element shows the paramutagenic and gene silencing effects by the fashion of *cis*-inactivation.

옥수수의 안토시아닌의 합성 및 조절에 관여하는 유전자는 적어도 14개의 서로 다른 loci에 분포하며 (Coe and Neuffer, 1977), a, a2, bz, bz2, c, c2, pr, dekl, r, b, p, 그리고 vp 등이 알려져 있다. 이 중 R과 B locus는 색소 pattern의 조절 기능에 관여하는 것으로 알려져 있다 (Styles, *et al.*, 1973; Styles and Ceska, 1977; Dooner, 1983; Cone, *et al.*, 1986; Chandler, *et al.*, 1989; Taylor and Briggs, 1990; Tonelli, *et al.*, 1991).

특히 R locus는 그 기작이 특이하고 복잡한 유전양상을 보이며, 최근에 유전자의 구조가 밝혀졌다(Walker, *et al.*, 1995). R complex는 *myc*-homologous한 helix-loop-helix 단백질을 암호화하며, anthocyanin 생합성 과정에서 구조유전자의 promotor를 활성화한다(Wessler, 1989). R locus에서의 조직특이적 조절과 allelic variation의 기작을 밝히기 위하여 Ac를 이용한 transposon tagging 방법을 도입하여 R-nj를 cloning하였고(Dellaporta, *et al.*, 1988), 이 유전자를 probe로 사용하여 R-r complex의 구조분석을 완료하였다(Walker, *et al.*, 1995). R complex는 P, S, 그리고 Q요소로 구성되어 있

으며, S와 Q요소는 2개의 기능적 S 유전자 S<sub>1</sub>과 S<sub>2</sub>, 그리고 기능이 없는 truncated component Q로 구성되어 있다. S<sub>1</sub>과 S<sub>2</sub>요소는 head-to-head orientation으로 배열되어져 있다.

R locus의 다양한 조직특이적 pattern allele로 R-mb, R-st, R-nj 등이 알려져 있다. R-mb는 색소의 패턴이 불규칙한 형태에 coarse한 색깔을 나타내는 특이한 pattern allele로서 Prasanna와 Sarkar(1993a)는 이 유전자가 2개의 요소인 Sc와 색소형성을 억제하는 transposable element인 Mb로 구성되어 있다고 보고한 바 있다. R-mb는 같은 유전적 background를 가진 stock에서도 색소의 형성정도가 대단히 다양하게 나타난다. 즉 R-mb를 자가수정하여도 그 후대에서 R-mb의 패턴이 colorless로부터 R-mb를 포함하여 완전한 색을 가진 self color까지 나타나는 특이한 색분포현상을 보인다(Fig. 1). 본 연구에서는 R-mb로부터의 자가수정에 의한 표현형의 분산이 후대로 진행될수록 색소 발현빈도가 감소하는 경향이 관찰되는 것이 조사되었던 바 R-mb유전자 내의 유전자 발현기작과 이와 관련된 유전자 및 promoter영역의 구조와 기능을 알아보기 위하여 3년간에 걸쳐 수행된 유전분석 결

과 및 R-mb 유전자의 cloning에 의해 얻어진 기초적인 자료를 보고하는 바이다.

## 재료 및 방법

### 실험재료

식물재료로는 옥수수의 W22 background의 R-mb/R-mb homozygous line을 이용하였으며, 이의 대조로서 R-g, r-r, R-st, R-nj mutant를 사용하였다.

본 실험을 위하여 사용된 균주와 plasmid는 *E. coli* DH5 $\alpha$ , XL1-blue 등과 pBS KS(+) 등을 이용하였으며, 균주의 배양에는 LB (Bacto tryptone 10 g, yeast extract 5 g, NaCl 10 g per 1 liter, pH 7.0), TB (Bacto tryptone 10 g, NaCl 5 g per 1 liter, pH 7.4) 및 NZY (NZ amine 10 g, yeast extract 5 g, MgSO $_4$  2 g, NaCl 5 g per 1 liter, pH 7.5)를 사용하였다.

### R-mb의 유전분석

R-mb 유전자의 분석은 1994년부터 1996년 하계기간에 걸쳐 충남대학교 농과대학 실험농장에 W22 background를 가진 R-mb/R-mb 종자를 파종하여 자가수정을 실시하였으며, 당년에 나온 여러 번이개체를 분류한 후 다시 파종하여 얻은 결과를 검토하였다.

### 옥수수 genomic DNA의 Southern blot분석

옥수수 유전자를 분석하기 위하여 옥수수 잎의 DNA를 Dellaporta 등 (1984)의 방법을 이용하여 분리하였다. 분리된 옥수수의 DNA를 다양한 제한효소로 절단한 후 agarose gel에 전기영동한 후 이를 nylon membrane으로 옮긴 후 pR-nj:1 probe를 이용하여 Southern blot hybridization을 실행하였다(Southern, 1975; Dellaporta, *et al.*, 1984).

### R-mb genomic library의 조제 및 cloning

옥수수의 색소관련 조직특이성 유전자 R-mb를 클로닝하기 위하여 우선 W22 background를 가진 R-mb/R-mb homozygous line으로부터 genomic DNA를 분리 정제하였다. 제한효소 *Sau3A*를 이용하여 부분 절단한 후  $\lambda$  FIX II vector의 *SaII* site에 ligation하여 library를 작성하였으며, 작성된 library는 약  $1.4 \times 10^6$  pfu에 해당하였다.

R-mb 유전자를 cloning하기 위하여 phage plaque lift hybridization을 통하여 R-nj probe와 sequence homology가 있는 plaque를 선별하였다. 선별된 phage plaque로부터 2차, 3차 선별 등을 거쳐서 분리가 된 phage stock이나 top agar를 부

어 생긴 phage lawn으로부터 small scale로  $\lambda$  phage DNA를 순수 분리하여 삽입되어 있는 R-mb specific DNA와 homology를 갖는 부위를 분리하였다.  $\lambda$  phage DNA에 삽입되어 있는 R-mb genomic DNA를 *HindIII*, *BamHI*, *EcoRI*, *SaII*을 이용하여 절단한 후 제한효소 절편을 분석하여 유전자 지도를 작성하였다.

## 결 과

### R-mb의 유전분석

옥수수 R-mb의 종자를 marble 발생빈도에 따라 self color부터 colorless까지 5가지로 분류할 때(Fig. 1) marble 발생빈도가 중간인 medium marble종자를 자가수정하여 얻어진 후 대종자를 다시 5가지로 분류한 후 이를 재파종하여 다시 자가수정을 실시하고 이를 다시 5가지로 분류하여 그 유전양상을 검토하였다. 2대의 경우 약간의 차이가 있었으나 medium-marble 표현형이 65% 정도로 주종을 이루며, selfed color나 colorless가 아주 적게 나타난 반면, 3대에서는 medium-marble이 40-50% 정도로 감소하고 colorless가 10-30% 정도로 증가되는 양상을 보였다(Table 1). 그러나 self color나 colorless 모두 자가수정시 후대에는 모든 변이가 나타남을 보이고 있어 색소 발현빈도는 감소한다하여도 색소 발현능 자체가 상실되는 것은 아닌 것으로 추정되었다.



**Figure 1.** Maize kernel phenotype observed as a result of R-mb selfing. R-mb progenies are segregated from self colored to colorless phenotypes. Morphological variations are clustered as 5 groups: colorless, light-marbled, medium-marbled, deep-marbled, and self colored.

### R-mb 유전자의 genomic Southern에 의한 확인

R-mb 유전자가 몇 개의 R subcomplex로 존재하는 가를

Table 1. Genetic segregation patterns of R-mb progenies selfed from R-mb stocks

Stock No.	Origin	Phenotype of R-mb progenies Number of kernel (%)					
		self colored <sup>a</sup>	deep	medium	light	colorless	total
573	R-mb-medium	11 (0.1)	153 (15.1)	728 (72.1)	122 (12.1)	18 (1.8)	1010
750A	573-deep	5 (0.0)	208 (12.4)	1090 (65.4)	233 (14.0)	131 (7.9)	1667
750B	573-medium	15 (0.1)	79 (3.2)	1661 (67.5)	332 (13.5)	374 (15.2)	2461
806A	705A-sc	0 (0.0)	1 (1.9)	14 (26.9)	23 (44.3)	14 (26.9)	52
806B	705A-deep	8 (0.3)	166 (6.2)	1259 (47.1)	653 (24.4)	587 (22.0)	2673
806C	705A-medium	2 (0.2)	23 (2.8)	556 (66.6)	201 (12.0)	154 (18.4)	936
806D	705A-light	12 (1.3)	53 (5.6)	448 (47.5)	176 (18.7)	254 (26.9)	943
806E	705A-colorless	1 (0.2)	11 (2.3)	190 (39.4)	119 (24.7)	161 (33.4)	482
807A	705B-sc	125 (21.8)	33 (5.7)	283 (49.2)	74 (12.9)	60 (10.4)	575
807B	705B-deep	7 (0.5)	85 (5.7)	711 (48.1)	258 (17.5)	416 (28.2)	1477
807C	705B-medium	5 (0.3)	82 (5.0)	872 (52.8)	340 (20.6)	352 (21.3)	1651
807D	705B-light	0 (0.0)	53 (20.0)	142 (53.8)	37 (14.0)	33 (12.5)	265
807E	705B-colorless	0 (0.0)	20 (11.6)	68 (55.8)	1 (18.3)	1 (14.3)	90

<sup>a</sup>Each segregation patterns are shown in Fig. 1.

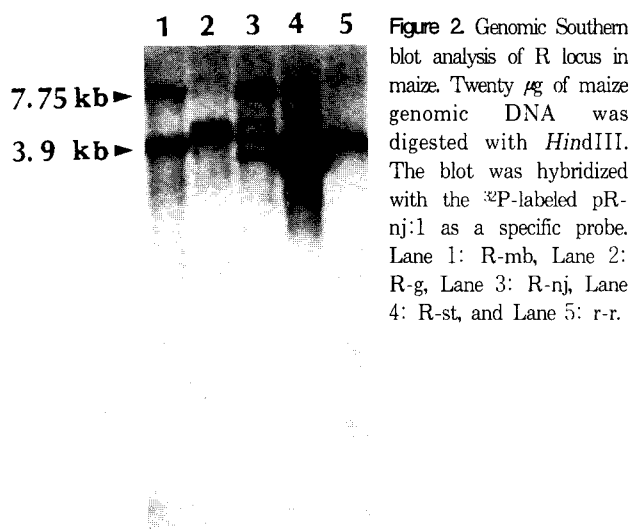


Figure 2. Genomic Southern blot analysis of R locus in maize. Twenty  $\mu$ g of maize genomic DNA was digested with *Hind*III. The blot was hybridized with the <sup>32</sup>P-labeled pR-nj:1 as a specific probe. Lane 1: R-mb, Lane 2: R-g, Lane 3: R-nj, Lane 4: R-st, and Lane 5: r-r.

알기 위해서 우선 R specific probe인 pR-nj:1를 이용하였다. 옥수수 genomic DNA를 제한효소 *Hind*III로 절단 후 pR-nj:1 probe를 이용해 Southern blot hybridization을 실시하였다. R-g 및 r-r (Dellaporta, *et al.*, 1988)의 경우 3가지 band가 각각 5.0, 4.0, 3.5kb 영역에 기능에 따라 존재하였으며, R-st (Eggelston, *et al.*, 1995)의 경우는 R-sc 1개 copy와 Nc 3개 copy가 각각 약 5kb 및 3.9kb에서 존재함을 알 수 있었다. 그러나 R-mb의 경우는 Prasanna와 Sarkar(1993a)가 두 요소로 추정된 바와 같이 약 3.9kb 및 약 7.75Kb영역에서 2개의 band가 관찰되었다(Fig. 2). 따라서 R-mb 유전자는 2개의 copy로 구성되어 있는 것으로 추정되었다. 그러나 7.75 kb영역에서 관찰된 1개의 band는 아마도 기존의 R complex가 가지고 있는 공통적 구조와는 다른 구조를 가진 유전자로 추정되었다. 본 연구에서는 이러한 Southern blot 분석결

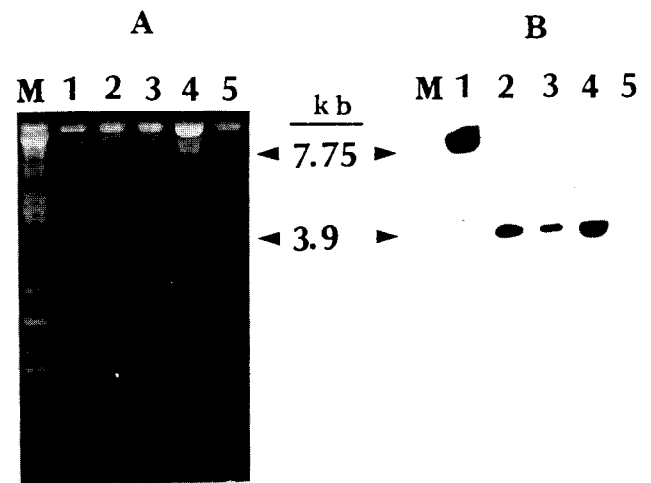
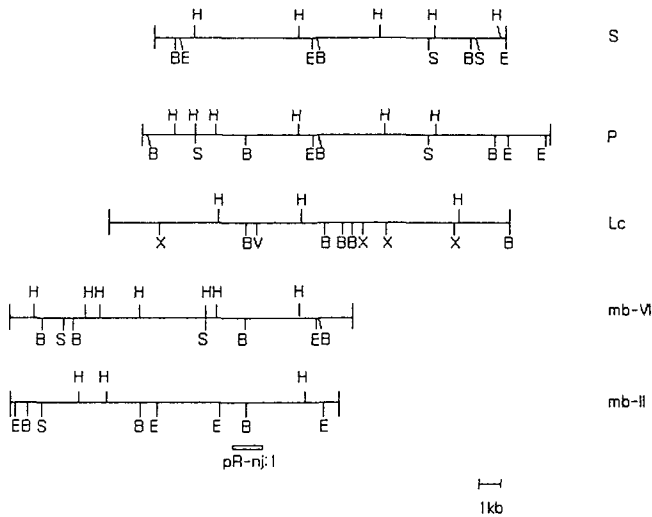


Figure 3. Restriction enzyme digestion pattern (A) and Southern blot analysis (B) of phage DNA isolated from R-mb library using R specific probe R-nj:1. Phage DNAs were isolated from mb-II, III, V, VI, VII (Lanes 1-5), digested with *Hind*III, and hybridized using pR-nj:1 specific probe. M:  $\lambda$ -*Hind*III/*Pst*I double digested size marker.

과를 기본으로 하여 *Hind*III로 절단하였을 때 관찰된 2개의 band를 중심으로 하여 cloning을 수행하였다.

#### R-mb line으로부터의 library 작성 및 gene cloning

R-mb genomic library 중 약 150,000 pfu로부터 pR-nj:1 probe를 이용해 lift hybridization한 결과 35개의 plaque (COG1-35)를 얻을 수 있었다. 이중 COG-2, 6, 8, 9, 10, 12, 15, 19, 22, 24 clone 등 10개로부터 2차 screening을 수행하여 mb-I-X까지 얻었다. 이 10개의 clone중 mb-II, III, V, VI, VII



**Figure 4.** Restriction map of R-mb genomic clones, mb-II and mb-VI. Restriction maps of two R-mb genes were compared with three known R elements, S (Robbins, *et al.*, 1991), P (Robbins, *et al.*, 1991), and Lc (Ludwig, *et al.*, 1989). Restriction maps are aligned by common restriction sites. The restriction sites are abbreviated as follows: H = *HindIII*, B = *BamHI*, E = *EcoRI*, S = *SalI*, X = *BstXI* and V = *EcoRV*. The results of Southern blot analysis with pR-nj:1 probe are summarized by indicating the box under the map.

등 5 clone을 3차 screen을 거쳐 5개의 clone을 확보할 수 있었다. 위 5가지 clone을 *HindIII*로 절단한 후 Southern blot 분석을 통하여 검토한 결과 clone mb-III, V, VI, VIII는 3.9kb, clone mb-II는 7.75 kb의 positive band를 지니고 있음을 확인할 수 있어(Fig. 3), 이 중에서 mb-VI 및 mb-II를 중심으로 제한효소 지도작성을 실시하였다

#### Cloning된 R-mb 유전자의 제한효소 지도 작성 및 R complex와의 비교

mb-VI 및 mb-II clone의 제한효소 지도를 작성하기 위하여 *EcoRI*, *HindIII*, *SalI*, *BamHI*을 이용하였다(Fig. 4). mb-VI clone의 경우 크기는 약 15kb로서 *EcoRI* site가 1개, *HindIII* site가 7개, *SalI* site가 3개, *BamHI* site가 4개 분포하고 있었으며, 특히 이 clone을 S, P, Lc, Sc 등과 비교하였을 때, pR-nj:1과 homology를 보이는 부위가 같은 제한효소 pattern을 보였으며, 인근의 *HindIII* fragment의 크기가 약 3.9kb로서 S보다는 작고 P와는 비슷한 경향을 보이고 있었다. 그러나 P, Q, Sc, Lc 등의 R-nj:1 homology영역에 있는 *BamHI* site, 그리고 이 부분은 포함한 *HindIII* 단편의 크기가 유사성(Eggleston, *et al.*, 1995)을 보였다. 또한 S 및 P 요소의 transcription영역에서의 *BamHI*, *EcoRI* site가 mb-VI에서도 동일하게 나타났으며, P, Q 요소의 5' 부위의 동일위치에 존재하는 *HindIII*, *SalI* site역시 존재함을 볼 때(Robbins *et al.*, 1991), R-mb의 3.9kb *HindIII* 조각은 R complex의

*doppia* element를 포함한 promoter가 존재하는 부위임을 추정할 수 있다(Fig. 4).

mb-II clone의 경우 크기는 약 13.4kb로서 *EcoRI* site가 4개, *HindIII* site가 3개, *SalI* site가 1개, *BamHI* site가 3개 분포하고 있었다. 그러나 이 clone의 제한효소 pattern을 S, P 등 R 요소와 비교하였을 때, pR-nj:1과 homology를 보이는 부위에 *BamHI* site가 있는 것이 확인되었고, *BamHI* site로부터 3' 하류 부위의 *HindIII*, *BamHI* site까지의 거리가 각각 2.4kb 및 0.75kb로 같았으며, 5' 상류 부위는 전혀 다른 pattern을 보이고 있었다. mb-VI의 경우 P 요소와 *HindIII* 절편이 같은 것으로 나타남에 비해 mb-II는 7.75Kb로 대단히 큰 절편이 나타나고 있다. 이는 *HindIII* 절편 내에서 진화적으로 재조합이 일어난 것이 아닌가 추정되며, 이 부위의 염기서열이 확인된다면 그 원인을 명확히 밝힐 수 있을 것이다. 특히 mb-II, mb-VI 모두 S 및 P 요소의 transcription 영역에서의 homology도 R-sc probe를 이용하였을 때 같은 것으로 나타나(자료 미제시) mb-VI와 같이 transcript 자체는 비슷하나, R-mb의 promoter영역의 변화가 조직특이성에 관한 중요한 요인인 것으로 추정되었다. 앞으로 R-mb의 3' 하위부분의 clone이 더 확보되고 염기서열이 확인된다면 전체 R-mb의 구조가 완벽하게 밝혀질 것이다.

## 고 찰

옥수수의 anthocyanin 색소합성에 관여하는 조직특이성 조절유전자인 R-mb의 유전학적 배경과 분자수준에서의 접근을 시도하여 본 바 아직까지 조직특이성 발현에 관한 궁극적인 해답은 얻지 못하였다. R-r complex는 식물에 색소를 부여하는 P 요소와 불완전한 불활성 유전자인 Q 요소, 그리고 종자에서의 색소발현에 기여하는 두개의 기능적인 유전자인 S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> 요소를 포함한다. S 요소의 경우 inverted head-to-head orientation으로 정렬되어 있다. 염기서열분석에 의하면 S 요소는 간단한 P 유사요소의 재정렬에 의해 기원되었으며, 재정렬 breakpoint에서 transposable element의 전형적인 특징인 CACTA 서열이 발견되었으며 이 영역을 *doppia* element로 명명한 바 있다(Walker, *et al.*, 1995). R-mb의 경우 제한효소 지도만으로 유추해 볼 때도 역시 transposable element 등에 의한 염색체 재정렬에 의해 발생된 2개의 서로 다른 copy로 구성된 pattern allele으로 추정되어진다(Figs. 2, 4).

R-mb 유전자에 대한 지금까지의 유전분석결과를 검토하여 볼 때 후대로 진행될수록 색소의 발현빈도가 감소하는 경향을 보이고 있다. 이러한 경향은 2가지 가능성이 존재하는 것으로 생각되는데 첫째로 내부에 transposable element가 존재하거나(Prasanna and Sarkar, 1993b), 둘째로 아마도 promoter영역의 paramutagenicity와 연관된 듯 하다. Controlling element Mb의 존재를 제시한 Prasanna와

Sarkar(1993a)의 보고가 있으나, 본 연구에서는 아직 이러한 controlling element의 존재에 대한 분자생물학적 자료가 미미하여 앞으로 추가 검토가 필요하다. 그러나 R-mb 유전자가 2개의 색소조절활성을 가지는 요소로 구성되어 있다면 최근에 R-mb와 R-st의 교배나 R-r의 R-st와의 교배에서 나타나는 paramutagenic 효과(Kermicle, *et al.*, 1995; Walker, *et al.*, 1995)와 같이, R-mb 자체에서도 이러한 paramutation이 두 개의 유전자간의 상호작용에 의해 일어날 가능성이 있는 듯하다. 이러한 paramutagenic 효과는 DNA methylation과 연관이 되어 gene silencing 효과를 보임으로서 유전자의 발현을 조절하는 것으로 알려져 있어(Matzke, *et al.*, 1996), R-mb의 경우 후대에서의 유전자발현에 있어서 색소발현의 감소현상이 2개의 유전자간의 cis-inactivation에 의한 gene silencing 효과로 추정된다.

## 적 요

옥수수 색소합성을 조절하는 pattern allele의 하나인 R-mb 유전자의 구조와 유전적 분석을 수행하였다. R-mb 유전자의 유전분석을 수행한 결과를 검토하여 볼 때 후대로 진행됨에 따라 색소 발현빈도의 감소경향을 보이고 있었다. 또한 R-mb 유전자가 몇 개의 R subcomplex로 존재하는가를 알기 위해서는 우선 R specific probe인 pR-nj:1를 이용하여 Southern blot hybridization을 실시한 결과 약 3.9kb 및 약 7.75kb 영역에서 2개의 band가 관찰되었다. R-mb 유전자를 클로닝하기 위하여  $\lambda$  FIX II vector를 이용하여 library를 만들고 이로부터 mb-II, III, V, VI, VII 등 5개의 clone을 3차의 screen을 거쳐 확보하고 이중 mb-II 및 mb-VI를 중심으로 제한효소지도도를 작성하였으며, 이 유전자의 구조와 기타 R locus 관련 유전자들과 비교하였으며, 이러한 두 개의 R 요소가 어떻게 색소발현에 영향을 미치는가에 대해 검토하였다.

시사 - 본 연구는 1996년 교육부 기초과학연구소 학술연구조성비(BSRI-96-4431) 지원에 의한 것입니다.

## 인 용 문 헌

- Chandler VL, Radicella JP, Robbins TP, Chen J, Turks D (1989) Two regulatory genes of the maize anthocyanin pathway are homologous: Isolation of B utilizing R genomic sequences. *Plant Cell* 1: 1175-1183
- Coe EH Jr, Neuffer MG (1977) The genetics of corn. In Sprague GF, eds, *Corn and Corn Improvement*, Amer Soc Agr Inc, Madison, Wisc, pp 111-223
- Cone KC, Burr FA, Burr B (1986) Molecular analysis of the maize anthocyanin regulatory locus C1. *Proc Natl Acad Sci USA* 83: 9631-9635
- Dellaporta SL, Greenblatt IM, Kermicle JL, Hicks JB, Wessler SR (1988) Molecular cloning of the R-nj Gene by Transposon Tagging with Ac. In Gustafson, JP, Appels R, eds, *Chromosome Structure and Function: Impact of New Concept*. Vol 11, Plenum Press, New York, pp 263-281.
- Dellaporta SL, Wood J, Hicks JB (1984) A microscale plant DNA isolation procedure. *Plant Molecular Biology Reporter* 1: 2
- Dooner HK (1983) Coordinate genetic regulation of flavonoid biosynthetic enzymes in maize. *Mol Gen Genet* 189: 136-141
- Eggleston WB, Alleman M, Kermicle JL (1995) Molecular organization and germinal instability in R-stippled maize. *Genetics* 141: 347-360
- Kermicle JL, Eggleston WB, Alleman M (1995) Organization of paramutagenicity in R-stippled maize. *Genetics* 141: 361-372
- Ludwig SR, Habera LF, Dellaporta SL, Wessler SR (1989) Lc, a member of the maize R gene family responsible for tissue-specific anthocyanin production, encodes a protein similar to transcriptional activators and contains the myc-homology region. *Proc Natl Acad Sci USA* 86: 7092-7096
- Matzke MA, Matzke AJM, Eggleston WB (1996) Paramutation and transgene silencing: a common response to invasive DNA? *Trends Plant Sci.* 1: 382-388
- Prasanna BM, Sarkar KR (1993a) Genetic analysis of the R-marbled allele in maize. *Indian J Genet Plant Breed* 53: 178-181
- Prasanna BM, Sarkar KR (1993b) R-marbled as a transposable element system. *Maize Genet Coop News Letter* 67: 85-86
- Robbins TR, Walker EL, Kermicle JL, Alleman M, Dellaporta SL (1991) Meiotic instability of R-r complex arising from displaced intragenic exchange and intrachromosomal rearrangement. *Genetics* 129: 271-283
- Southern EM (1975) Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *J Mol Biol* 98: 503-517
- Styles ED, Ceska O (1977) The genetic control of flavonoid synthesis in maize. *Can J Genet. Cytol* 19: 289-302
- Styles ED, Ceska O, Seah KT (1973) Developmental differences in action of R and B alleles in maize. *Can J Genet Cytol* 15: 59-72
- Taylor LP, Briggs WR (1990) Genetic regulation and photocontrol of anthocyanin accumulation in maize seedlings. *Plant Cell* 2: 115-127
- Tonelli C, Consinni G, Dolfini SF, Dellaporta SL, Viotti A, Gaavazzi G (1991) Genetic and molecular analysis of Sn, a light-inducible, tissue specific regulatory gene in maize. *Mol Gen Genet* 225: 401-410
- Walker EL, Robbins TR, Bureau TE, Kermicle J, Dellaporta SL (1995) Transposon-mediated chromosomal rearrangements and gene duplications in the formation of the maize R-r complex. *EMBO J* 14: 2350-2363
- Wessler SR (1989) The splicing of maize transposable element from pre-mRNA - a minireview. *Gene* 82: 127-133