

벼의 종자배양에서 캘러스 형성과 식물체 재분화 능력의 유전

오명진 · 권용삼 · 손재근*

경북대학교 농과대학 농학과

Genetic Analysis of the Ability of Callus Formation and Plant Regeneration in Seed Culture of Rice

OH, Myung Jin · KWON, Yong Sham · SOHN, Jae Keun*

Department of Agronomy, Kyungpook National University, Taegu, 702-701, Korea

ABSTRACT This study was conducted to determine the inheritance of the ability of callus formation and plant re-generation in seed cultures of rice. The culturabilities of three *Japonica* rices, 'Chucheongbyeo', 'Nagdongbyeo', and 'Daeribbyeo 1', were higher than those of *Tongil* type cultivars, 'Milyang 23' and 'Samgangbyeo'. The frequency for callus growth in F₂ populations of the three crosses, 'Milyang 23/Chucheongbyeo', 'Milyang 23/Daeribbyeo 1', and 'Samgangbyeo/Nagdongbyeo', revealed a nearly normal distribution. The broad-sense heritability estimated from the ability of callus formation in the crosses were ranged from 83.8% to 90.1%. The frequency distribution of plant regenerability in F₂ population of 'Milyang 23/Daeribbyeo 1' showed a continuous variation. But the segregation mode of plant regenerability from seed-derived callus in the F₂ progenies of 'Milyang 23/Chucheongbyeo' and 'Samgangbyeo/Nagdongbyeo' appeared to fit the expected 3 : 1 ratio for the high and low regenerability. These results suggest that the high plant regenerability of 'Chucheongbyeo' and 'Nagdongbyeo' was regulated by a single dominant gene.

Key words : Rice, Genetic analysis, Seed culture, Plant regeneration

사 론

식물 조직배양 기술은 신품종의 육성 연한 단축, 세포 수준에서 변이의 유기와 선발, 형질전환 등의 분야에서 매우 유용하게 이용되고 있으며, 벼의 경우도 세포 및 조직배양법과 유전 공학적 이용은 기존의 육종방법을 보완하는 수단으로 여러 분야에서 활용되고 있다 (Croughan and Chu 1991). 벼의 현미배양에서 캘러스로부터 완전한 식물체를 얻은 것은 1960년대 후반에 이루어졌으며 (Maeda 1968), 이와 비슷한 시기에 뿌리조직, 약, 미성숙배 등의 조직에서 재분화된 식물체를

얻게 되었다 (Croughan and Chu 1991). 오늘날 벼의 원형질체 분리배양, 형질전환, 체세포 변이체의 선발 등을 위해서는 주로 미숙배나 현미배양에서 배 또는 배반조직으로부터 유래된 캘러스 조직을 많이 이용하고 있는데 이러한 캘러스로부터 식물체 재분화에는 배지조성이나 배양환경의 영향도 크게 받지만 배양에 이용된 모식물의 genotype간의 차이가 매우 큰 것으로 알려져 있다 (Henry et al. 1994). 이러한 genotype간 식물체 분화 능력의 차이를 해결하기 위해서 식물체 재분화율이 높은 genotype을 선발하여 이를 중간모본으로 활용한다면 조직배양 효율이 낮은 품종의 재분화율을 크게 향상시킬 수도 있을 것이다. 그러므로 벼의 조직배양에서 배양효율을 향상시키기 위해서는 조직배양학적인 측면의 연구도 중요하지만 우선 분화능력이 높은 genotype을 선발하는 것이

*Corresponding author. Tel 053-950-5711

E-mail jhsohn@bh.kyungpook.ac.kr

무엇보다 중요할 것이다. 최근에 조직배양 효율이 유전적 지배를 받는 것이 알려지기 시작하였는데, 재료식물, 배양되는 조직절편, 배지조성 등에 따라 유전양식이 상이한 것으로 알려져 있다 (Henry et al. 1994). 벼의 종자배양의 경우 식물체 재분화 능력에는 하나의 우성유전자가 관여한다는 보고 (Zhang and Hattori 1996, 1998; Takeuchi et al. 1997)와 우성효과나 상가적 효과가 높은 여러 개의 유전자가 관여하는 경우 (Taguchi-Shiobara et al. 1997), 비대립 유전자의 상호작용 (Abe and Futsuhara 1991) 및 세포질의 영향 (Peng and Hodges 1989; Tsukahara et al. 1995) 등 연구자에 따라 다양하게 보고되고 있다.

따라서 본 연구에서는 조직배양 효율이 상이한 품종이 상호교배된 '밀양 23호/추청벼', '삼강벼/낙동벼' 및 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합의 양친과 F₁ 및 F₂ 집단의 종자를 배양하여 캘러스 형성과 식물체 재분화 능력에 대한 유전분석을 실시하여 얻어진 결과를 보고하는 바이다.

재료 및 방법

식물재료

본 실험에서는 1998년 경북대학교 농과대학 실습포장에서 표준재배법으로 재배되어 채종된 '낙동벼' 외 65품종을 공시재료로 이용하였다. 공시 품종의 종자배양에서 식물체 재분화 능력이 45% 이상으로 높게 나타난, '추청벼', '낙동벼', '대립벼 1호'와 8.7%와 12.3%의 낮은 재분화율을 나타낸 '밀양 23호'와 '삼강벼'를 '98년 하계에 인공교배하여 '밀양 23호/추청벼', '삼강벼/낙동벼', '밀양 23호/대립벼 1호' 3조합의 F₁을 '98/99' 동계 온실에서 양성하였다. '99년에 각 조합의 교배친, F₁ 및 F₂ 집단의 건전한 종자를 육안으로 선별하여 종자외부에 상처가 나지 않도록 외영과 내영을 제거한 다음 기계적 상처나 병충해가 없는 종자를 배양재료로 사용하였다.

캘러스 유도 및 배양

공시재료를 70% ethanol에 30초간 표면살균하고, 2% sodium hydrochlorite 용액에 40분간 소독한 후, 멸균수로 3회 수세하여 배지가 20 mL 씩 분주된 Petri-dish (Ø 9 cm)에 10립씩 배양하였다. 양친 및 잡종집단의 캘러스 형성을 위하여 2 mg/L 2,4-D, 2 g/L casein hydrolysate, 30 g/L sucrose, 5 g/L gelrite가 첨가된 N₆ 배지 (Chu et al. 1975)를 이용하였다. 암상태에서 캘러스를 유지시켜 배양 30일 후 하나의 종자에서 형성된 캘러스를 2 mm 크기로 세분하여 재분화 배지에 이식시켰다. 그리고 계대배양된 캘러스의 재분화 능력을 비교하기 위해서 '밀양 23호/추청벼'와 '삼강벼/낙동벼' 조합의 교배친, F₁ 및 F₂ 종자에서 형성된 캘러스를 2주 간격으로 캘

러스 형성과 동일한 조성의 배지에서 2회 계대배양한 다음 하나의 종자에서 형성된 캘러스를 각각 2 mm 크기로 나누어 재분화 배지에 이식하였다. 캘러스 형성 및 캘러스의 계대배양은 26±1°C로 유지되는 암상태에서 실시하였다. 캘러스 형성률은 배양된 종자수에 대한 캘러스를 형성한 종자수의 백분율로 나타내었으며, 캘러스 생체중은 배양 30일 후에 1립의 종자에서 유기된 캘러스의 무게를 조사하였다.

식물체 재분화

식물체 재분화는 5 mg/L kinetin, 1 mg/L NAA, 30 g/L sucrose, 5 g/L gelrite가 첨가된 N₆ 배지를 이용하였다. 재분화 배지에 이식된 캘러스는 26±1°C로 조절되고 1일 2,500 lux로 조명되는 항온실에서 30일간 배양하였다. 식물체 재분화율은 이식된 캘러스에 대한 식물체가 유기된 캘러스 수를 백분율로 나타내었다. 각 조합의 교배친, F₁ 및 F₂ 종자의 캘러스 형성능력과 식물체 재분화율의 분리비는 χ^2 검정에 의해, 유전력은 $h^2B = V_{F_2} - VE / V_{F_2}$ 방법에 준하여 분석하였다.

결과 및 고찰

벼의 종자배양에서 캘러스 형성과 식물체 재분화 능력의 유전양식을 구명하기 위하여 3조합의 교배친, F₁ 및 F₂의 건전한 종자를 배양하여 각 조합별 배양효율을 평균치로 비교한 바 (Table 1), 캘러스의 평균 생체중 (mg)은 자포니카형 품종인 '추청벼', '낙동벼'와 '대립벼 1호'가 각각 166.7 mg, 164.3 mg, 192.7 mg로, 통일형인 '밀양 23호'의 44.8 mg과 '삼강벼'의 32.7 mg에 비해 훨씬 무거운 것으로 나타났다. 그리고 '밀양 23호/추청벼', '밀양 23호/대립벼 1호' 조합의 F₁과 F₂의 캘러스 평균 무게는 양친의 평균치보다 무거웠고, '삼강벼/낙동벼' 조합의 경우 F₁의 생체중 (112.7 mg)은 양친의 평균치보다 무거웠지만 F₂의 평균치 (94.8 mg)는 양친의 평균치보다 약간 가벼웠다 (Table 1).

'밀양 23호/추청벼' 조합의 F₁, F₂ 집단에서 평균 식물체 재분화율은 계대배양 되지 않은 1차 캘러스보다 2회 계대배양된 캘러스가 높게 나타났으며, F₁의 평균 식물체 분화율은 양친중 식물체 분화율이 높은 친인 '추청벼' (52.3%)보다도 높게 나타났고, F₂의 평균 식물체 분화율도 양친의 평균치보다는 높았으며, '삼강벼/낙동벼' 조합의 경우도 이와 유사한 경향이였다. 그러나 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합의 경우는 F₁의 평균 식물체 재분화율은 양친의 평균치보다 높았지만 재분화율이 높은 친인 '대립벼 1호' (50.7%)보다는 낮았다 (Table 1).

'밀양 23호/추청벼' 조합 F₂ 집단의 종자 1립에서 형성된 캘러스 생체중에 대한 빈도분포는 10~277 mg 으로 넓게 분포하는 정규분포에 가까운 연속적인 변이를 나타내었으며, 60

Table 1. Mean value and heritability (h^2_B) estimates of callus formation and plant regeneration in seed cultures of three crosses, 'Milyang 23/Chucheongbyeo', 'Samgangbyeo/Nagdongbyeo', and 'Milyang23/Daeribbyeo 1'.

Parents & progenies	Fresh weight of callus per a seed (mg)	% of plant regeneration	
		primary callus	subcultured callus
Milyang 23	44.8 ± 19.0 ^{a)}	8.7 ± 6.2	9.8 ± 7.3
Chucheongbyeo	166.7 ± 23.4	46.2 ± 12.1	52.3 ± 11.2
F ₁	124.0 ± 20.3	56.4 ± 12.9	61.6 ± 11.9
F ₂	110.0 ± 57.3	39.7 ± 30.3	50.7 ± 29.4
h^2_B (%)	86.6	-	-
Samgangbyeo	38.7 ± 10.2	12.3 ± 6.5	20.0 ± 8.2
Nagdongbyeo	164.3 ± 19.6	63.7 ± 10.3	72.5 ± 11.3
F ₁	112.7 ± 20.9	67.0 ± 9.6	77.5 ± 12.4
F ₂	94.8 ± 55.7	52.3 ± 27.2	58.3 ± 28.9
h^2_B (%)	90.1	-	-
Milyang 23	44.8 ± 19.0	8.7 ± 6.2	-
Daeribbyeo 1	192.7 ± 24.0	50.7 ± 8.0	-
F ₁	150.0 ± 18.4	45.8 ± 12.6	-
F ₂	140.5 ± 51.3	43.6 ± 21.6	-
h^2_B (%)	83.8	81.3	-

^{a)} Mean ± SD.

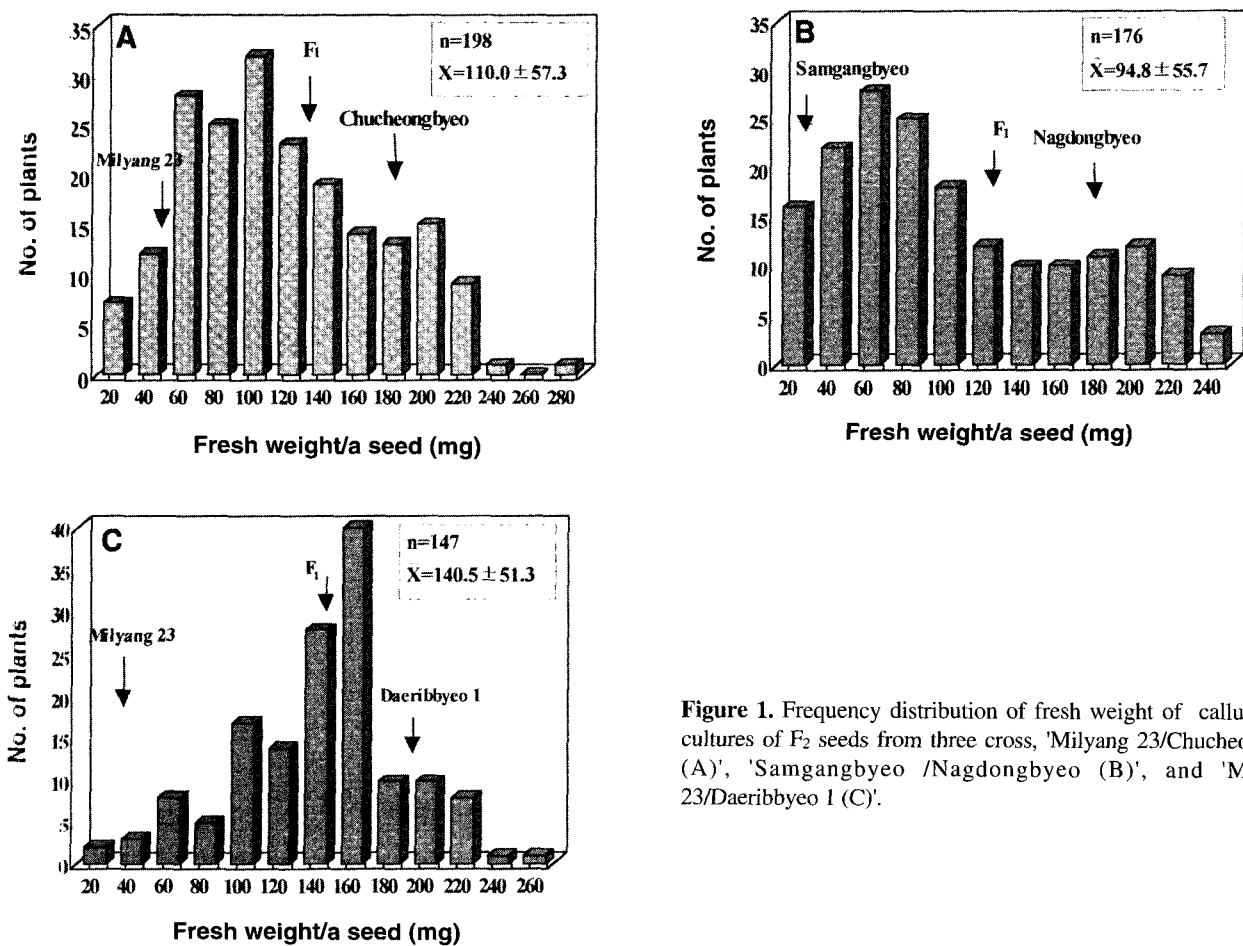


Figure 1. Frequency distribution of fresh weight of callus in the cultures of F₂ seeds from three cross, 'Milyang 23/Chucheongbyeo (A)', 'Samgangbyeo /Nagdongbyeo (B)', and 'Milyang 23/Daeribbyeo 1 (C)'.

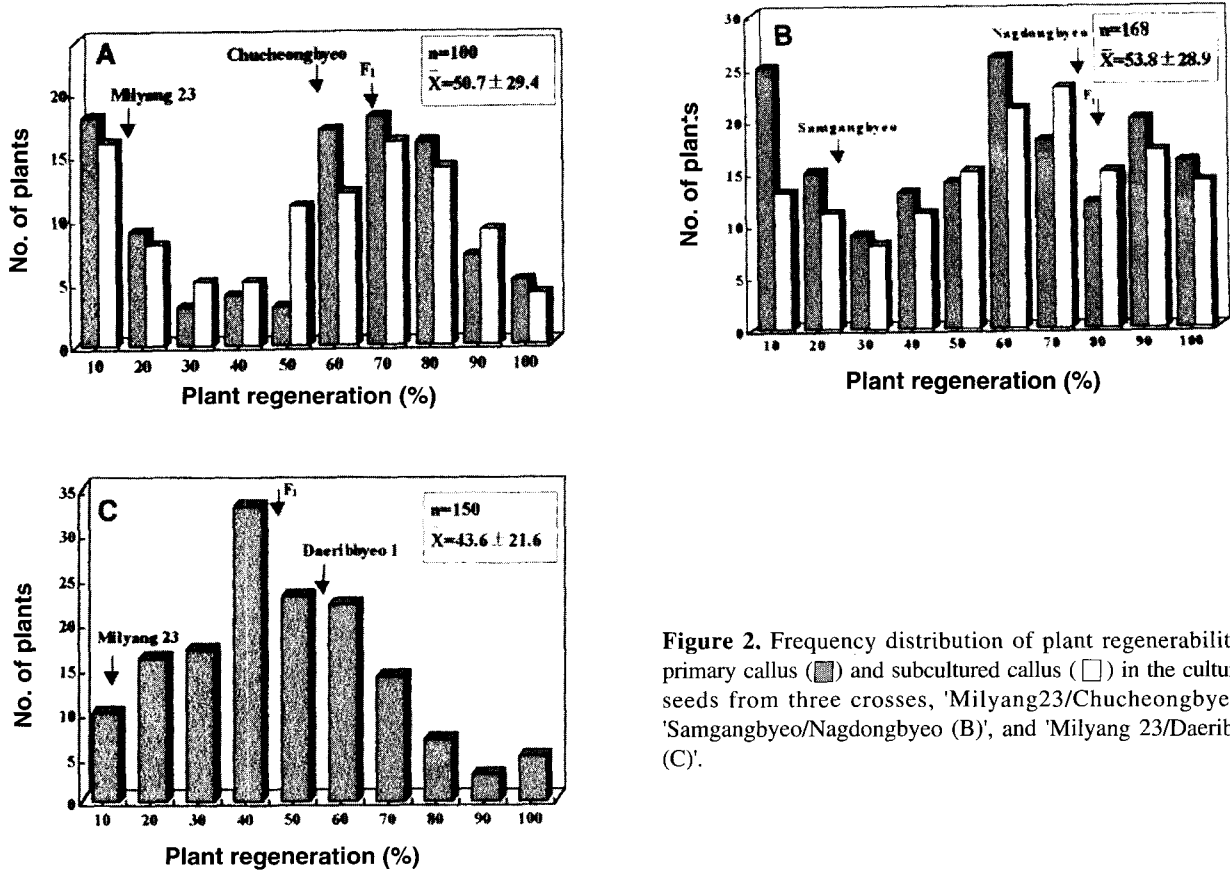


Figure 2. Frequency distribution of plant regenerability from primary callus (■) and subcultured callus (□) in the culture of F₂ seeds from three crosses, 'Milyang23/Chucheongbyeo (A)', 'Samgangbyeo/Nagdongbyeo (B)', and 'Milyang 23/Daeribbyeo 1 (C)'.

~100 mg 범위에서 가장 높은 빈도수를 나타내었다 (Figure 1-A).

'삼강벼/낙동벼' 조합 F₂의 캘러스 생체중에 대한 빈도분포는 40~60 mg에서 가장 높은 빈도수를 가지면서 '삼강벼' 쪽으로 치우치는 9~235 mg의 넓은 범위의 연속적인 빈도분포를 나타내었다 (Figure 1-B). '밀양 23호/대립벼 1호' 조합 F₂의 캘러스 형성 능력도 10~254 mg의 범위에서 연속적인 분포양상을 보였다 (Figure 1-C). 이상에서와 같이 공시된 3 조합의 캘러스 형성 능력은 모두 정규분포에 가까운 연속적인 빈도분포 양상을 나타낸 것으로 보아 이들의 캘러스 형성에는 다수의 유전자가 관여하는 것으로 추정된다. 그리고 각 조합의 교배친, F₁ 및 F₂ 종자의 캘러스 생체중으로 추정된 광의의 유전력 (h^2_B)은 '삼강벼/낙동벼' 조합에서 90.1%로 가장 높았고, '밀양 23호/추청벼' 및 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합은 각각 83.8%와 86.6%로 비교적 높게 나타났다 (Table 1).

'밀양 23호/추청벼', '삼강벼/낙동벼' 및 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합 F₂ 집단 종자배양에서 형성된 캘러스로부터 식물체 재분화율에 대한 빈도분포 양상은 조합에 따라 다르게 나타났다. '밀양 23호/추청벼'와 '삼강벼/낙동벼' 조합의 경우는 재분화율이 높은 것과 낮은 것으로 뚜렷이 구분되는 빈도분포 양상을 보였으며, 계대배양된 캘러스에서도 거의 동일한

빈도분포 양상을 나타내었다 (Figure 2-A, B).

두 조합 F₂ 집단의 종자에서 형성된 캘러스를 2회 계대배양한 후의 평균 식물체 재분화율과 표준편차를 근거로 '밀양 23호/추청벼' 조합의 경우 재분화율이 높은 친인 '추청벼'의 하한치는 41%, 낮은 친인 '밀양 23호'의 상한치는 17%이었으며, '삼강벼/낙동벼' 조합에서 재분화율이 높은 친인 '낙동벼'의 하한치는 61%, 낮은 친인 '삼강벼'의 상한치는 28%이었다. 따라서 '밀양 23호/추청벼' 조합에서는 재분화율이 낮은 친인 '밀양 23호' 재분화율의 상한치인 17%를, '삼강벼/낙동벼' 조합에서는 '삼강벼'의 상한치인 28%를 각각 우성과 열성 유전을 구분하는 한계로 하여 분리비 검정을 실시하였다. 그 결과 식물체 재분화율이 높은 것과 낮은 것의 분리양상이 3 : 1의 이론적 분리비에 적합한 것으로 나타났다 (Table 2). 그러나 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합의 경우는 F₂ 종자에서 유래된 캘러스의 식물체 재분화율이 0~100%까지 넓은 변이폭을 가지면서 거의 정규분포에 가까운 연속적인 변이를 나타내었으며 (Figure 2-C), 식물체 재분화율에 대한 광의의 유전력은 81.3%로 높게 나타났다 (Table 1).

벼의 조직배양에서 캘러스 형성 능력은 1~2개의 주동유전자에 의해 지배되는 것이 아니라 상가적 효과가 높은 여러 개의 유전자에 의해 지배된다는 것이 여러 품종의 약배양에서 보고된 바 있다 (Miah et al. 1985; Qumio and Zapata

Table 2. Segregation of plant regenerability in seed cultures of two rice crosses, 'Milyang 23/Chucheongbyeo' and 'Samgangbyeo/Nagdongbyeo'.

Crosses	Total no. of plants examined	No. of plants regenerated		Expected ratio	χ^2	P
		high	low			
Milyang 23/ Chucheongbyeo	100	73 ^{a)}	27 ^{b)}	3 : 1	0.213	0.5~0.9
Samgangbyeo/ Nagdongbyeo	168	119 ^{c)}	49 ^{d)}	3 : 1	1.554	0.1~0.5

a) Plant regeneration $\geq 20\%$. b) Plant regeneration $< 20\%$. c) Plant regeneration $\geq 30\%$. d) Plant regeneration $< 30\%$.

1990; Sohn and Yang 1993; Yan et al 1996). 그리고 Abe와 Futsuhara (1991)는 배양효율이 서로 다른 6품종 이면교잡 집단들의 종자배양에서 캘러스 형성 능력은 상가적 효과가 높은 다수의 유전자에 의해 조절되고 유전력은 97.8%로 매우 높았으며 특정조합능력보다는 일반조합능력이 높았다고 하였는데, 본 연구에서도 공시된 3조합 F₂ 집단의 캘러스 형성 능력은 모두 비교적 넓은 변이폭을 가지면서 연속적인 빈도분포양상을 나타내어 (Figure 1) 이들의 유전에는 여러 개의 유전자가 관여하는 것으로 추정되었고, F₂ 세대에서 분석된 유전력도 83.8~90.1%로 조합에 따라 약간의 차이는 있었지만 전체적인 경향은 Abe와 Futsuhara (1991)의 연구결과와 유사하였다. 벼의 조직배양에서 식물체 재분화의 유전에 관한 연구는 여러 연구자에 의해 수행되었는데, 약배양에서의 식물체 재분화에는 다수의 유전자가 관여하는 것으로 보고된 바 있으며 (Qumio and Zapata 1990; Sohn and Yang 1993; Sugimoto and Takeoka 1998), 종자배양의 경우는 단순 우성 유전자에 의해 식물체 재분화 능력이 지배되는 경우와 우성 효과보다는 상가적 효과가 높은 여러 개의 유전자가 관여하는 경우 등으로 보고되고 있어서 배양에 이용되는 조직부위의 연구자에 따라 유전양식이 다르게 보고되고 있다 (Zhang and Hattori 1996, 1998; Taguchi-Shiobara 1997) Tsukahara 등 (1995)은 종자배양에서 재분화 능력이 서로 다른 14품종을 이면교잡한 후대를 대상으로 유전분석을 실시하여 유전자의 상가적 효과와 우성효과에 모두 유의성이 인정되었다고 하였으며, Taguchi-Shiobara 등 (1997)은 7품종 이면교잡 집단의 종자배양에서 식물체 재분화 능력에는 여러 개의 우성 유전자가 관여하며 비대립 유전자의 상호작용과 세포질의 효과는 없었다고 하였다. Zhang과 Hattori (1996; 1998)는 벼의 종자배양에서 식물체 재분화 능력에 관여하는 유전자의 수와 유전양식이 조합에 따라 다른 경우를 보고하였는데, 자포니카 하이브리드 재분화 능력이 높은 품종 (Joshu)과 낮은 품종 (Moritawase, Norin 1)이 교배된 조합의 F₂ 세대에서 식물체 재분화 능력은 각각 독립적으로 작용하는 1개의 우성유전자와 1개의 열성유전자에 의해 지배되었으나, 'Aikoku/Moritawase' 및 'Sen-ichi/Moritawase' 조합의 경우는 식물체 재분화율이 높은 것과 낮은 것의 분리비가 3 : 1의 이른치

에 적합하여 이들의 유전에는 단순 우성유전자가 관여한다고 하였다. 그리고 Takeuchi 등 (1997)도 'Tadukan/Norin 1' 조합 F₂ 집단의 종자배양에서 형성된 캘러스를 계대배양하여 이들의 식물체 재분화율에 대한 유전양식을 조사하여 식물체 재분화 능력이 높은 것이 낮은 것에 대해 단순 우성으로 나타났다고 보고하였다. '밀양 23호/추청벼'와 '삼강벼/낙동벼' 조합의 F₂ 집단을 대상으로 한 본 연구에서도 식물체 재분화율이 높은 것과 낮은 것이 각각 3 : 1의 분리비에 적합하게 나타났는데 (Table 2), 이러한 연구결과는 종자배양에서의 식물체 재분화 능력에는 단순 우성유전자에 의해 지배된다고 한 Zhang과 Hattori (1996, 1998)와 Takeuchi 등 (1997)의 연구결과와 유전양식면에서 일치되는 경향이 있었다. 그리고 '추청벼'와 '낙동벼'의 식물체 재분화 능력이 동일한 유전자에 의해 지배되는지에 대해서는 앞으로의 연구가 있어야 될 것으로 생각된다.

앞에서와 같이 '밀양 23호/추청벼'와 '삼강벼/낙동벼' 조합의 경우는 식물체 재분화 능력이 높은 것이 단순우성으로 나타났으나 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합 F₂ 집단의 종자배양에서는 식물체 재분화율이 뚜렷한 구분없이 개체에 따라 전혀 식물체가 분화되지 않는 것에서부터 재분화율이 100%인 개체까지 넓은 변이폭을 갖는 연속적인 빈도분포 양상을 보여 이들의 유전에는 다수의 유전자가 관여하고 있음을 알 수 있었는데, 이 결과는 벼 종자배양에서 식물체 재분화율은 양적 유전을 하는 여러 개의 유전자에 의해 지배된다고 한 Peng과 Hodges (1989), Abe와 Futsuhara (1991), Tsukahara 등 (1995) 및 Taguchi-Shiobara 등 (1997)의 연구결과와 유전양식 면에서 유사한 경향이 있었다. 이와 같이 3조합 F₂ 집단의 종자배양에서 식물체 재분화 능력에 대한 유전양식을 조사한 본 연구에서도 '밀양 23호/추청벼' 및 '삼강벼/낙동벼'의 경우는 식물체 재분화율이 높은 친인 '추청벼'와 '낙동벼'의 재분화율이 각각 단순 우성유전자에 의해 지배되는 것으로 나타났으나 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합의 식물체 재분화 능력에는 여러 개의 유전자가 관여하는 것으로 나타나 조합에 따라 유전양식이 다름을 알 수 있었다. 그리고 본 연구에서 단순우성유전자를 가진 것으로 밝혀진 '추청벼'와 '낙동벼'는 앞으로 벼의 조직배양 효율개선이나 조직배양 기법을 이

용한 세포융합 및 형질전환 연구에 매우 유익하게 활용될 수 있을 것으로 생각된다.

적 요

벼 종자배양에서 식물체 재분화 능력이 서로 다른 품종간에 교배된 잡종집단을 대상으로 캘러스 형성과 식물체 재분화 능력에 대한 유전양식을 구명한 결과는 다음과 같다. '밀양 23호/추청벼', '삼강벼/낙동벼' 및 '밀양 23호/대립벼 1호' 조합 F₂ 집단의 캘러스 성장량에 대한 빈도분포는 3조합 모두 정규분포에 가까운 연속적인 분포양상을 나타내었으며, 각 조합에서 추정된 광의의 유전력은 조합에 따라 83.8%에서 90.1%로 높게 나타났다. 식물체 분화율의 경우 조합에 따라 유전양상이 다르게 나타났는데, '대립벼 1호/밀양 23호' 조합은 F₂ 집단의 평균 식물체 분화율이 43.6%로 양친의 평균치보다 높게 나타나면서 빈도분포 면에서 캘러스 생체중과 동일한 양상을 보여 우성으로 작용하는 다수의 유전자에 의해 지배되는 것으로 나타났으며, 식물체 재분화 능력에 대한 광의의 유전력은 83.4%로 높게 추정되었다. 그러나 '밀양 23호/추청벼' 조합과 '삼강벼/낙동벼' 조합의 경우는 식물체 재분화 능력이 높은 것과 낮은 것이 3:1의 이론적 분리비에 적합한 것으로 나타나 '추청벼'와 '낙동벼'의 식물체 재분화에는 하나의 우성유전자가 관여하는 것으로 조사되었다.

인용문헌

- Abe T, Futsuhara Y (1991) Diallel analysis of callus growth and plant regeneration in rice seed-callus. *Jpn J Genet* **66**:129-140
- Chu CC, Wang CC, Sun CS, Hsu C, Yin KC, Chu CY, Bi FY (1975) Establishment of an efficient medium for anther culture of rice through comparative experiments on the nitrogen sources. *Sci Sinica* **18**:659-668
- Croughan TP, Chu QR (1991) Rice (*Oryza sativa* L.) : Establishment of callus culture and the regeneration of plants. In : Rice, Bajaj YPS (ed), *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, Vol 14, Springer-Verlag, Berlin, pp19-37
- Henry Y, Vain P, De Buyser (1994) Genetic analysis of *in vitro* plant tissue culture responses and regeneration capacities. *Euphytica* **79**:45-58
- Maeda E (1968) Subculture and organ formation in the callus derived from rice embryos *in vitro*. *Proc Crop Sci Soc Jpn* **37**:51-58
- Miah MAA, Earle ED, Khush GS (1985) Inheritance of callus formation ability in anther cultures of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **70**:113-116
- Peng J, Hodges T (1989) Genetic analysis of plant regeneration in rice (*Oryza sativa* L.). *In Vitro Cell Dev Biol* **25**:91-94
- Quimo CA, Zapata FJ (1990) Diallel analysis of callus induction and green plant regeneration in rice anther culture. *Crop Sci* **30**:188-192
- Sohn JK, Yang SJ (1993) Genetic analysis of callus formation and plant regeneration in anther culture of rice. *Kor J Breed* **25**:102-107
- Sugimoto K, Takeoka Y (1998) Genetic analysis of plant regeneration ability in anther culture of rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Sci* **48**:115-121
- Taguchi-Shiobara F, Komatsuda T, Oka S (1997) Comparison of two indices for evaluating regeneration ability in rice (*Oryza sativa* L.) through a diallel analysis. *Theor Appl Genet* **94**:378-382
- Takeuchi Y, Abe T, Sasahara T (1997) Genetic analysis of plant regeneration from seed-derived calli in rice (*Oryza sativa* L.). *Crop Sci* **37**:963-965
- Tsukahara M, Hirotsawa T, Nagai E, Kato H, Ikeda R, Maruyama K (1995) Genetic analysis of plant regeneration ability in cell suspension cultures of rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Sci* **45**:425-428
- Yan J, Xue Q, Zhu J (1996) Genetic studies of anther culture ability in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Tiss Org Cult* **45**:253-258
- Zhang L, Hattori K (1996) Genetic analysis of regeneration ability in rice seed-callus. *Genes Genet Syst* **71**:313-317
- Zhang L, Hattori K (1998) Inheritance of high shoot regeneration ability from seed callus in a rice cultivar Joshu. *Breeding Sci* **48**:41-44

(접수일자 2000년 1월 7일)