

체세포 염색체 배가법을 이용한 백합 OA 중간 잡종의 불임극복과 후대획득

정미영¹, 정재동¹, 지선옥², J.M. Van Tuyl³, 임기병^{4*}

¹경북대학교 원예학과, ²충부대학교 생명공학과, ³네덜란드 국제식물연구소, ⁴농촌진흥청 농업생명공학연구원

Overcoming F₁ Sterility of Intersectional OA Lily Hybrids by Somatic Chromosome Doubling and Production of Subsequent Progeny

Mi-Young Chung¹, Jae-Dong Chung¹, Sun-Ok Jee², J. M. Van Tuyl³, Ki-Byung Lim^{4*}

¹Department of Horticulture, Kyungpook National University, Daegu 702-701, Korea

²Department of Biotechnology, Joongbu University, Gumsan-Gun, Chungnam 312-702, Korea

³Business Unit Biodiversity and Breeding, Plant Research International, Wageningen University and Research Centre, Wageningen, The Netherlands

⁴National Institute of Agricultural Biotechnology (NIAB), RDA, Suwon 441-707, Korea

ABSTRACT This study was carried out to develop the efficient methods for the subsequent progeny of intersectional hybrid between Oriental and Asiatic lily hybrids. The pollen fertility and germination ability of 3 different allotetraploids (OAOA) after somatic chromosome doubling was ranged from 0 to 80 percent on artificial pollen germination medium. The number of BC₁ progeny using allotetraploid of F₁ OA-hybrid as male and female parent was different. The efficiency of BC₁ progeny production was increased when F₁ OA-hybrids was used as male rather than as female parent. And in back crosses of F₁ OA-hybrids with the Asiatic and Oriental hybrids, Asiatic hybrids showed higher efficiency on BC₁ progeny production. The ploidy level between 2x or 4x Asiatic hybrid and allotetraploid F₁ OA-hybrid was determined and showed higher progeny production in 2x-4x crosses rather than 4x-4x.

Key words: Asiatic hybrids, chromosome doubling, F₁ sterility, interspecific hybrids, oriental hybrids, pollen fertility

서 론

백합과에 속하는 백합은 Middle Minoan III period (1750 -1600 B.C.) 시대의 벽화로 사용될 정도로 고귀한 식물로 여겨져 왔으며 긴 재배 역사를 가지고 있다 (Evans 1921; Woodcock and Stearn 1950). 분류학적으로 백합은 7개 section으로 나누어지며, 각 sections은 수종 내지 수십 종으로 구성되어 있으며, 약 85여 종으로 분류된다 (Comber 1947; De Jong et al. 1974). 백합의 원산지

는 북반구 10-60도 사이에 자생하며 주로 아시아, 북아메리카, 유럽지역에 분포하고 있다. 특히 아시아 지역에 분포하고 있는 철포백합군 (Longiflorum), 동양계교잡종군 (Oriental hybrid), 유색나리군 (Asiatic hybrid), 즉 section Leucolirion, section Archelirion, 그리고 section Sinomartagon에 속하는 종들이 고전육종에 사용되어 왔다 (Shimizu 1987). 그러나 최근의 육종 경향은 어느 한 종 또는 section 내에서 이루어지는 것이 아니라 종간 또는 section 간에 육종을 통하여 다양한 유전자의 이입이 이루어지고 있다 (Van Tuyl et al. 1991). 원연간 종간 잡종법은 Asano가 처음 개발한 이래 많은 연구가 진행되어 왔으며, 현재 대부분의 육종회사에서 활용하는 보편적인 기술

*Corresponding author Tel 031-299-1674 Fax 031-299-1672
E-mail kblim@rda.go.kr

이 되었다 (Asano 1980a; Asano and Myodo 1977a,b; Van Tuyl et al. 1986; 1990). 중간 잡종기술의 보편화에도 불구하고 중간잡종에 의해 육성된 품종이 많이 개발되지 않은 이유는 원연간 중간 잡종일 경우 F₁의 불임이 그 원인이다. 원연간 중간 잡종일 경우 염색체의 대합에 영향을 주기 때문에 대합빈도가 현저히 낮아지고 이로 인해 염색체의 불규칙한 이동 및 인공신경망 화분 불임의 주원인이라고 생각되어진다. 이러한 화분의 불임을 극복하기 위해서는 염색체가 감수분열동안 규칙적이고 일정하게 이동할 수 있도록 염색체수의 균형을 맞출 필요가 있다. 이러한 방법에는 크게 두 가지로 분류할 수 있는데, 첫째는 체세포 염색체 배가법을 통한 2x 화분을 생산하는 일이다. 염색체가 배가된 allotetraploid는 4 sets의 염색체를 가지게 되며 안정한 대합이 이루어지게 되어 2x 화분을 생산할 수 있다. 이 경우 상동염색체의 배가로 인한 동질 염색체간 대합이 (autosyndetic pairing) 이루어지기 때문에 이질 염색체간 대합이 크게 저하되어 중국에는 이질 염색체간 조환 (homoeologous recombination) 빈도가 저하되는 것이 단점이다 (Lim et al. 2001, 2003).

두 번째 방법으로는 생식세포 염색체 배가법으로서 원연간 중간 잡종일 지라도 극히 일부의 개체에는 임성이 있는 화분을 만들게 되는데, 이들 화분을 조사한 결과 반수체 화분이 아닌 2n 화분임이 밝혀졌다 (Karlova et al. 1999; Lim et al. 2001, 2004). 이들 화분은 대체로 강제적인 대합 (forced pairing)이 이루어지기 때문에 이질 염색체간 조환이 많이 일어난다고 한다 (Asano 1982a; Lim et al. 2001).

두 가지 불임극복 방법의 장단점은 각각의 육종 재료나 기법에 따라 달라질 수 있다. 근본적으로 중간 잡종의 목적은 이종간의 유용 유전자 또는 형질의 이입에 있다. 그러나 중간 잡종에 사용된 중간 모본이 균질화 된 우수한 형질이 많은 경우 체세포 배가법에 의한 육종이 바람직할 것으로 생각된다.

백합의 육종에 있어 동양계 교잡종과 유색나리 간 육종은 중간 잡종 생산도 어려울 뿐 아니라 이들 중간 잡종들의 불임현상 때문에 많은 어려움에 봉착해 있다. 지난 20년 간의 꾸준한 중간 잡종 연구에도 불구하고 Oriental hybrid (O, 동양계 교잡종)과 Asiatic hybrid (A, 유색나리) 간 잡종에 의해 만들어진 백합품종은 수종에 불과하다. 본 실험은 Oriental hybrid와 Asiatic hybrid 간 중간 잡종을 이용하여

체세포 염색체 배가 후 교배친과 ploidy level을 달리하여 후대생산 효율을 검정하였다.

재료 및 방법

F₁ 중간잡종 생산 및 체세포 염색체 배가

F₁ Oriental과 Asiatic 잡종 (OA-hybrid)을 생산하기 위하여 Table 1에 나타난 바와 같이 양친을 교배하여 배배양 하였으며 그 방법은 Van Tuyl et al. (1991, 1992)의 방법에 준하였다. 생산된 F₁ OA-hybrids는 최소한 3년간 임성을 조사하여 완전 불임개체를 선발하였으며 체세포 염색체 배가를 통하여 임성을 회복한 뒤 후대생산 실험에 사용하였다 (Table 1).

화분발아율 조사

배수화된 이질 4배체 OA-hybrid 3 genotype 구근을 10주간 저온처리 후 온실에 이식, 재배하였다. 화분발아율을 조사하기 위하여 6월 하순경 개화 당일 화분의 일부를 채취하여 sucrose 100g/L, H₃BO₃ 20mg/L, agar 5g/L로 조성된 화분 발아용 배지에 치상한 후 25°C 항온기에서 12시간 발아시킨 뒤 해부현미경 하에서 발아율을 조사하였다.

임성회복된 이질 4배체 OA 중간 잡종으로부터 후대획득

배수화된 이질 4배체 OA-hybrid (OAOA)를 자방친 또는 화분친으로 사용하여 다양한 교배종과 교배한 뒤 배배양 또는 배주배양을 통하여 그 후대를 생산하였다. 수분 후 65~75일된 배주 및 배를 적출한 뒤 1/2MS + 60 g/L sucrose가 함유된 배지에서 배양하였으며 완전 발아가 이루어질 때까지 25°C에서 암배양하였고, 그 후 명배양 (1500Lux, light/dark = 16/8 hrs) 하여 8~10주 후 유식물체의 획득수를 조사하였다. 이질 4배체인 OA-hybrids와 교배조합 및 교배 모본으로 사용된 개체에 따라 후대 획득률에 차이가 많기 때문에 같은 genotype 내의 다양한 hybrid 개체를 교배 모본으로 사용하였을 뿐 아니라 대량의 교배를 통하여 그 평균값을 구하여 결과의 정밀도를 향상시켰다 (Table 2).

Table 1. Pollen germination of 4x Oriental and Asiatic (OA) hybrids after mitotic chromosomal doubling.

Accession	Female (Orientals)	Male (Asiatics)	Genotype	No. of plants derived	Pollen germination (%)	
					No. of flowers tested	Mean
OA-005	'Merostar'	'Connecticut King'	OAOA	2	3	80.0
OA-009	'Romero Star'	'Connecticut King'	OAOA	4	6	55.8
OA-010	'Romero Star'	'Lady Rosa'	OAOA	4	7	0

Table 2. Results of large scale crosses between 4x OA-hybrids (OAOA, allotetraploids) from mitotic chromosome doubling and different types and ploidy levels of genotypes.

Cross combinations		No. of cross combinations	No. of flowers pollinated (A)	No. of BC ₁ plants derived (B)	B/A
Female	Male				
OAOA	OAOA	12	56	29	0.52
OAOA	OO	173	731	0	0
OO	OAOA	67	303	55	0.18
OAOA	OOOO	27	127	0	0
OOOO	OAOA	21	56	8	0.14
OAOA	AA	42	296	30	0.10
AA	OAOA	31	263	536	2.04
OAOA	AAAA	2	6	0	0
AAAA	OAOA	10	51	17	0.33

결과 및 고찰

계통간 ploidy level 및 화분발아율 비교

인위적으로 체세포 염색체를 배수화시킨 4배체 OA-hybrid (OAOA)의 계통별 화분의 임성회복 여부를 판단하기 위하여 화분 발아율을 조사한 결과는 Table 1과 Figure 1과 같다. 이질 4배체 OA-hybrid의 발아율 범위는 동일개체 내 꽃에 따라 현저한 차이가 있었는데, 최소 5%에서 최대 80%의 발아율을 나타내었다. 평균발아율 역시 계통에 따라 차이가 현저하였는데 전혀 발아하지 않은 계통이 있는 반면 80% 정도의 발아율을 나타내는 계통도 있었다 (Table 1). 일반적으로 중간 또는 속간잡종의 임성회복을 위해 가



Figure 1. Germination of immature embryo via embryo culture. Immature embryo was cultured in vitro at about 65-75 days after pollination.

장 일반적인 방법으로 이용되는 체세포 염색체 배수화는 감수분열과정에서 상동염색체 set를 가질 수 있어서 수정 가능한 2x 배우자를 생산할 수 있으며 (Anderson et al. 1991) 중간잡종 뿐 아니라 반수체의 염색체 배수화 (Hassawi and Geroge 1991) 등에서 인위적인 체세포의 염색체 배수화를 통해 임성이 회복하는 것으로 보고되고 있다. 하지만 *Oryza sativa var. indica* × *O. sativa var. japonica* (Cua 1951), *Solanum tuberosum* × *S. pinnatisectum* (Hermsen et al. 1981), *Alstroemeria aurea* × *A. caryophyllaea* (Lu and Bridgen 1997) 등 몇몇 중간잡종의 경우 염색체 배수화를 통해 감수분열 과정에서 정상적인 염색체의 대합 (meiotic chromosome pairing)이 이루어짐에도 불구하고 임성이 회복되지 않는 것을 볼 수 있는데 본 실험에서도 비록 염색체 배수화에 의해 정상적인 4배체 식물을 획득하였으나 계통에 따라 또는 꽃에 따라 화분 발아율이 0~80%의 현저한 차이가 있는 것으로 나타났다. 따라서 염색체 배수화를 통한 임성의 정도는 향상되어질 수 있으나 작물이나 계통에 따라서는 비록 염색체 배수화에 의해 정상적인 meiotic chromosome pairing이 일어난다 할지라도 임성이 회복되지 않을 수 있으며 그 원인으로 임성을 조절하는 또 다른 기작이 작용하는 것으로 여겨진다. 즉 중간잡종의 불임은 염색체의 구조적 차이뿐만 아니라 임성을 조절하는 다른 기작에 의해 야기 되는 것으로 여겨지며 실제 불임성 유전자 (sterility genes)에 의한 중간잡종의 불임이 wheat (Loegering and Sears 1963), tomato (Rick 1966), 및 rice (Sano 1983, 1990, 1993; Sano et al. 1979) 등의 작물에서 보고된 바 있다. 따라서 중간잡종의 임성회복을 위해 작물종류별 또는 계통별 효율적인 체세포 염색체 배수화 방법의 개선과 함께 다양한 계통을 대상으로 체세포 염색체의 배수화가 확인된 개체의 포장이식 후 생육 및 개화특성에 관한 연구 등이 수행되어야 할 것으로 여겨진다.

인위적으로 체세포 배수화시킨 OA 중간잡종을 이용한 후대 획득

체세포 염색체가 배수화된 이질 4배체 OA-hybrid와 2배체 (AA 또는 OO) 또는 4배체 (AAAA 또는 OOOO) Asiatic 또는 Oriental hybrid 계통을 각각 교배하여 얻은 후대 (BC₁) 획득 수를 보면 Table 2 및 Figure 2와 같다. OO × OAOA 또는 OOOO × OAOA 조합에서는 자방당 0.18개와 0.14개의 개체를 각각 얻을 수 있었으나, OAOA × OO 또는 OAOA × OOOO 교배 조합에서는 BC₁ 후대를 전혀 얻을 수 없었다. 또한 AA × OAOA 또는 AAAA × OAOA 교배조합에서는 자방당 2.04개와 0.33개의 후대를 각각 획득할 수 있었으나, OAOA × AA 또는 OAOA × AAAA의 경우 OAOA × AA 조합에서만 자방당 0.1개의 후대를 획득할 수 있었다. 이상의 결과를 보면 이질 4배체 OA-hybrid의 상대친으로 Oriental hybrid를 사용하는 것보다 Asiatic hybrid와 교배했을 때 후대 획득률이 높았으며, 이질 4배체 OA-hybrid를 자방친보다는 화분친으로 교배하였을 때 후대 획득률이 높았다.

상기의 결과를 좀더 확실하게 하기 위하여 이질 4배체 OA-hybrid에 Asiatic과 Oriental hybrid 품종을 각각 정역 (reciprocal) 교배했을 때 자방당 후대 (BC₁) 획득 수를 보면 Table 3과 같다. 이질 4배체인 OA-hybrid와 Oriental hybrid를 정역 교배 시, 이질 4배체 OA-hybrid OA-005를 자방친으로 교배했을 때는 후대를 얻을 수 없었으나, 화분친으로 교배했을 때는 자방당 0.25개의 후대를 획득할 수 있었다. 이질 4배체인 OA-hybrid에 Asiatic hybrid를 정역 교배시 4배체 OA-hybrid OA-009를 자방친으로 교배했을 때 자방당 후대 획득 수는 0.20개, OA-009를 화분친으로 교배하였을 때의 자방당 후대 획득 수는 8.82개로 비록 같은 교배조합일지라도 교배방향에 따라 후대획득 수에 현저한 차이가 있음을 알 수 있었으며, 이질 4배체 OA-hybrid를 자방친으로 사용하는 것보다 화분친으로 교배하였을 때의 후대 획득률이 높아 Table 2의 결과와도 일치하였다.

중간잡종 후대의 획득을 위하여 인위적으로 체세포 염색체를 배수화시킨 이질 4배체 OA-hybrid OA-005를 화분친으로 하여 이중 계통의 2배체 또는 4배체의 Asiatic 또는

Oriental hybrid를 교배하였을 때 후대 (BC₁) 획득수를 보면 Table 4와 같다. OA-005를 동일 화분친으로 하여 이중 계통의 2배체 Asiatic hybrid A-008, -009 및 -010과 교배했을 경우, A-008 × OA-005 조합에서는 자방당 3.2개의 후대를 얻을 수 있었으나 그 외 두 조합에서는 전혀 개체획득이 불가능하였다. OA-005를 동일한 화분친으로 하여 4배체 Asiatic hybrid AA-001, 002, 003과 교배했을 경우, AA-002 × OA-005 조합에서만 0.7개의 후대를 얻을 수 있었으나 그 외 두 조합에서는 개체획득이 불가능하였다. 한편 OA-970105 계통에 2배체 Oriental hybrid O-006, -007, -008, -009, -010, -011 6계통을 교배한 경우, O-010 × OA-005 계통에서만 0.4개의 후대를 얻을 수 있었고 그 외 5조합에서는 전혀 후대를 얻을 수 없었다. 이와 같이 동일 부분의 4배체 OA-hybrid를 이용한 교배라 할지라도 모본의 계통이 달라짐에 따라 후대 획득률에 있어 현저한 차이가 있음을 알 수 있었다. 또한 A × OA, AA × OA, O × OA 간 자방당 평균 후대 획득 수에 있어서도 교배조합에 따라 차이를 나타내었는데, 동일한 OA-hybrid의 상대친으로 Oriental hybrid 보다는 Asiatic hybrid를, 4배체보다는 2배체를 교배하였을 때 후대 획득률이 높아 Table 2와 3의 결과와 일치하였다.

OA-hybrid를 이용한 후대생산을 위해 OA-hybrid를 자방친 또는 화분친으로 하여 정역 교배를 위시한 다양한 교잡 방법으로 실험한 결과 OA-hybrid를 화분친으로 교배했을 때 우수한 결과를 얻을 수 있었는데, Asano (1982b)는 *L. longiflorum* × *L. henryi* 중간잡종 (F₁)의 후대생산 과정에서 F₁을 화분친으로 사용했을 때만 후대를 얻을 수 있었다고 하였으며, 그 밖의 Wheat와 Triticale 간 교잡 (Barker et al. 1989)과 *Alstroemeria* 중간 교잡 (Ishikawa et al. 2001)의 후대생산 (F₂)을 위해 F₁을 화분친으로 사용했을 때 후대생산이 가능하여 본 실험결과와 일치함을 보여주었다.

본 실험에서 F₁ OA-hybrid의 효율적인 후대생산을 위해 OA-hybrid의 상대친으로는 OA-hybrid의 모본 계통인 Oriental hybrid를 사용하는 것보다는 부분 계통인 Asiatic hybrid를 사용하는 것이, 그리고 4배체 보다는 2배체 Asiatic hybrid를 교배하였을 때 유리한 결과를 얻을 수 있었다. Asano (1980b)는 14종의 중간잡종을 이용한 BC₁ 후대생산에서

Table 3. BC₁ progenies obtained by reciprocal crosses between somatic chromosome doubled OA-hybrid and Oriental or Asiatic hybrids.

Gamete genotype	Cross combinations		No. of flowers pollinated (A)	No. of BC ₁ s derived (B)	B/A
	Female	Male			
OA O	OA-005	O-004	6	0	0
O OA	O-004	OA-005	8	2	0.25
OA A	OA-009	A-004	97	19	0.20
A OA	A-004	OA-009	28	247	8.82

Table 4. Results of detailed cross combinations between different type of female and allotetraploid OA-005 for BC₁ progenies.

Cross combinations		No. of flowers pollinated (A)	No. of BC ₁ s plant derived (B)	B/A
Female	Male			
2x-4x (A-OA)				
A-008	OA-005	10	32	3.2
A-009	OA-005	10	0	0
A-010	OA-005	11	0	0
4x-4x (AA-OA)				
AA-001	OA-005	7	0	0
AA-002	OA-005	6	4	0.7
AA-003	OA-005	13	0	0
2x-4x (O-OA)				
O-006	OA-005	5	0	0
O-007	OA-005	7	0	0
O-008	OA-005	5	0	0
O-009	OA-005	5	0	0
O-010	OA-005	5	2	0.4
O-010	OA-005	10	0	0

이러한 결과를 확인한 바 있으며, Okazaki 등 (1995)은 Asiatic Hybrid × *L. concolor* F₁ 중간잡종을 이용한 BC₁ 생산에서 상대친으로 F₁의 모본 계통보다는 부분 계통을 이용하였을 때 후대생산에 유리한 것으로 밝혀져 본 실험 결과와 일치함을 알 수 있었다. 또한 동일한 부분 또는 모본일지라도 상대친의 개개 계통에 따른 교잡률은 상이하여 (Okazaki et al. 1995) 본 실험의 결과와 같은 경향이였다. 지금까지 광범위한 F₁ hybrid를 이용하여 후대 (BC₁) 생산 결과를 볼 때 효율적인 F₁ 중간잡종의 후대 (BC₁) 생산을 위해서는 교배방향, 상대친과의 교잡능력, 적절한 상대친 계통의 선정 등이 고려되어야 할 것으로 판단된다.

적 요

본 연구는 나라의 중간잡종 육성체계를 확립하기 위한 기초자료를 얻고자 Oriental과 Asiatic 잡종 (OA-hybrid) 의 후대 획득에 필요한 실험을 수행하여 얻은 결과이다. 체세포 배수화를 통한 이질 4배체 OA-hybrid 3계통으로 화분발아 실험을 수행한 결과, 0~80% 범위로 계통간 차이가 현저하였다. 이질 4배체 OA-hybrid를 자방친 또는 화분친으로 사용하고 Asiatic 또는 Oriental hybrid와 교배시 후대 획득수에 차이가 있었는데 4배체 OA-hybrid를 화분친으로 이용하였을 때, 그리고 상대친을 Asiatic hybrid로 교배하였을 때 후대획득이 현저히 용이하였다. 그러나, 이질 4배체 F₁ OA-hybrid를 자방친으로 사용하거나 Oriental hybrid와 교배하면 후대 획득률이 현저히 저하 되거나 또는 전혀 후대생산이 이루어지지 않았다. 이질 4배체 F₁ OA-hybrid와

교배시 상대친의 ploidy level은 4배체 보다는 2배체가 유리하였다.

인용문헌

- Anderson JA, Mousset-Declas S, Williams EG, Taylor NL (1991) An in vitro chromosome doubling method for clovers (*Trifolium* spp.). Genome 34: 1-5
- Asano Y (1980a) Studies on crosses between distantly related species of Lilies IV. The culture of immature hybrid embryos 0.3~0.4mm long. J Japan Soc Hort Sci 49: 114-118
- Asano Y (1980b) Studies on crosses between distantly related species of Lilies.V. Characteristics of Newly obtained hybrids through embryo culture. J Japan Soc Hort Sci 49: 241-250
- Asano Y, Myodo H (1977a) Studies on crosses between distantly related species of Lilies. I. For the intrastylar pollination technique. J Japan Soc Hort Sci 46: 59-65
- Asano Y, Myodo H (1977b) Studies on crosses between distantly related species of Lilies. II. The culture of immature hybrid embryos. J Japan Soc Hort Sci 46: 267-273
- Asano Y (1982a) Chromosome association and pollen fertility in some interspecific hybrids of *Lilium*. Euphytica 31: 121-128
- Asano Y (1982b) Overcoming interspecific hybrid sterility in *Lilium*. J Japan Soc Hort Sci 51: 75-81
- Barker T, Varughese G, Metzger R (1989) Alternative Backcross Methods for introgression of variability into *Triticale* via interspecific hybrids. Crop Sci 29: 963-965

- Comber HF (1947) A new classification of the *Lilium*. Lily Yearbook, Royal Hortic Soc, London 15: 86-105
- Cua LD (1951) Fertile tetraploid of *japonica* × *indica* in rice. Porc, Jpn Acad 27: 43-48
- De Jong JH, Wolters AMA, Kok JM, Verhaar H, Van Eden J (1993) Chromosome pairing and potential for intergeneric recombination in some hypotetraploid somatic hybrids of *Lycopersicon esculentum* (+) *Solanum tuberosum*. Genome 36: 1032-1041
- Evans A (1921) The Palace of Minos at Knossos. London, (I) pp 603
- Hassawi DS, Geroge HL (1991) Antimitotic Agents: Effects on double haploid production in wheat. Crop Sci 31: 723-726
- Hermesen JGT, Ramanna MS, Sawor Z (1981) The effect of chromosome doubling on fertility, meiotic behavior and cross-ability of *Solanum tuberosum* × *S. pinnatisectum*. Euphytica 30: 33-39
- Ishikawa T, Takayama T, Ishizaka H, Ishikawa K, Mii M (2001) Production of interspecific hybrids between *Alstroemeria pelegrina* L. var. *Rosea* and *A. magenta* Bayer by ovule culture. Euphytica 118: 19-27
- Karlov GI, Khrustaleva LI, Lim KB, Van Tuyl JM (1999) Homoeologous recombination in 2n-gamete producing interspecific hybrids of *Lilium* (Liliaceae) studied by genomic *in situ* hybridization (GISH). Genome 42: 681-686
- Lim KB, Ramanna MS, De Jong JH, Jacobsen E, Van Tuyl JM (2001) Indeterminate meiotic restitution (IMR): a novel type of meiotic nuclear restitution mechanism detected in interspecific lily hybrids by GISH. Theor Appl Genet 113: 219-230
- Lim KB, Ramanna MS, Jacobsen E, Van Tuyl JM (2003) Evaluation of BC₂ progenies derived from 3x-2x and 3x-4x crosses of *Lilium* hybrids: a GISH analysis. Theor Appl Genet 106: 568-574
- Lim KB, Shen TM, Barba-Gonzalez R, Ramanna MS, Van Tuyl JM (2004) Occurrence of SDR 2N-gametes in *Lilium* Hybrids. Breeding Sci 54: 13-18
- Loegering WQ, Sears ER (1963) Distorted inheritance of stem-rust resistance of timerstein wheat caused by a pollen-killing gene. Can J Genet Cytol 5: 67-72
- Lu C, Bridgen MP (1997) Chromosome doubling and fertility of *Alstroemeria aurea* × *A. caryophyllaea*. Euphytica 94: 75-81
- Okazaki K, Kawada J, Kunishige M, Murakami K (1995) Introduction of the Characteristics of *Lilium concolor* into *L.* × 'Asiatic hybrids' by crossing through style-cutting pollination and embryo culture. J Japan Soc Hort Sci 63: 825-833
- Rick CM (1966) Abortion of male and female gametes in tomato determined by allelic interaction. Genetics 53: 85-96
- Sano Y (1983) A new gene controlling sterility in F₁ hybrids of two cultivated rice species. J Hered 74: 435-439
- Sano Y (1990) The genic nature of gamete eliminator in rice. Genetics 125: 183-191
- Sano Y (1993) Is an egg-killer present in rice? Theor Appl Genet 86: 1038-1042
- Sano Y, Chu YE, Oka HI (1979) Genic studies of speciation in cultivated rice. 1. Genetic analysis for the F₁ sterility between *O. sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. Jpn J Genet 54: 121-132
- Shimizu M (1987) The lilies of Japan; Species and hybrids (Japanese). Seibundo Shinkosha, Tokyo pp 148-165
- Van Tuyl JM, Franken J, Jongerius MC, Lock CAM, Kwakkenbos AAM (1986) Interspecific hybridization in *Lilium*. Acta Hort 177: 591-595
- Van Tuyl, J.M., Meijer, H. and Van Dien, M.P. 1992. The use of oryzalin as an alternative for colchicine in in-vitro chromosome doubling of *Lilium* and *Nerine*. Acta Hort 325: 625-630
- Van Tuyl JM, van Dien MP, van Creij MGM, van Kleinwee TCM, Franken J, Bino RJ (1991) Application of in vitro pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses. Plant Sci 74: 115-126
- Van Tuyl JM, Van Holsteijn HMC, Kwakkenbos AAM (1990) Research on polyploidy in interspecific hybridization of lily. Acta Hort 266: 323-329
- Woodcock HBD, Stearn WT (1950) Lilies of the world; their cultivation & classification. Country Life Limited, London pp 15-20

(접수일자 2004년 4월 2일, 수리일자 2004년 5월 25일)