

## 植物的 染色體相互轉座의 利用

韓 祖 烈

(韓國原子力研究所)

## Reciprocal Translocation of Chromosomes in Higher Plants

Harn, Changyawl

(Korea Atomic Energy Research Institute)

### ABSTRACT

The spontaneous and induced reciprocal translocations of chromosomes in higher plants were reviewed and discussion was made on the utilization of this chromosome aberration in the production of seedless hybrid seeds in vegetable crops.

### 緒 言

家畜 養蠶, 農作物 할 것 없이 오늘날 業者들은 一代雜種을 많이 쓰고 있다. 一代雜種이 兩親에 비해 훨씬 優秀하고 均一하고 收量도 많기 때문이다. 特別히 菜蔬 栽培者들은 거의 모든 경우 一代雜種種子를 사 쓰고 있다. 한편 菜蔬栽培에서는 對象物이 뿌리, 잎, 果實部이고 種子를 目的으로 栽培하는 경우는 거의 없기 때문에 一代雜種植物上에 생기는 種子是 전혀 不必要한 것이다. 一代雜種種子를 심었을 때 어떻게 하던 그 個體에 種子를 안 생기게 할 수 있게 하고 또 그런 경우 어떤 利益이 있는 가에 對해서는 染色體相互轉座와 關聯지어 既히 報告한 바 있지만(韓, 1972a, b) 여기서는 染色體相互轉座 全般에 걸쳐 좀더 些細히 檢討코저 한다.

### 染色體相互轉座

生物이 一生을 지내는 동안에 그 生物體를 構成하고 있는 各細胞들은 여러가지 原因으로 各種染色體變異를 받는 수가 있다. 여러 染色體異常中의 하나가 相互轉座인데 이것은 非相同染色體間에 一部分式을 서로 交換하는 것을 말한다(Fig. 1A—C). 이런 現象은 自然에서도 흔히 볼 수 있는 것이고, 또 植物體에 高線量의 放射線을 照射했을 때도 많이 생긴다.

生物細胞에 여러가지 染色體異常이 생겨도 이런 異常을 가진 缺陷細胞들은 곧 淘汰되고 正常細胞로 代置되기 때문에 生物體는 恒常 正常染色體組成을 가진 正常細胞로 構成되어 있는 것이 普通이다. 假令 染色體의 一部分이 떨어져 나간 缺失染色體를 가진 細胞, 또는 染色體의 一部分을 過剩으로 가진 重複染色體의 細胞들은 機能이나 分裂이 正常細胞보다는 못하기 때문에 이런 것들은 早晚間 消滅되어 버린다. 그러나 相互轉座란은 例外인데 이런 異常은 淘汰되지 않고 正常細胞와 꼭 같이 行動한다. 그 理由は 서로 다른 染色體間에 一部分式을 交換해서 染色體의 構造上으로는 큰 變化를 이뤘지만 그 細胞內의 染色體의 總量, 나아가서는 遺傳子 總數는 本來의 것과 조금도 다를 바가 없기 때문에 細胞分裂 其他 機能이 正常이다(位置効果는 考慮않는다). 實은 染色體變異中 逆位도 分裂과 其他 機能이 正常과 같고 相互轉座와 마찬가지로 全然 淘汰되지 않지만 여기서는 複雜을 避하기 爲해 言及 않기로 한다.

이와같이 轉座細胞가 體細胞組織에서 分裂할 때에는 正常染色體의 細胞와 꼭 같지만 減數分裂을 할 때에는 큰 差가 있다. 假令 植物을 例로 하면 正常細胞 由來의 花粉(또는 胚囊)母細胞에서는 減數分裂時 相同染色體들이 各各 雙을 이루어 2價染色體들을 形成하지만 轉座細胞 由來의 花粉母細胞에서는 非相同인 2個의 染色體와 이들 間에 相互轉座된 2個의 轉座染色體와의 사이에

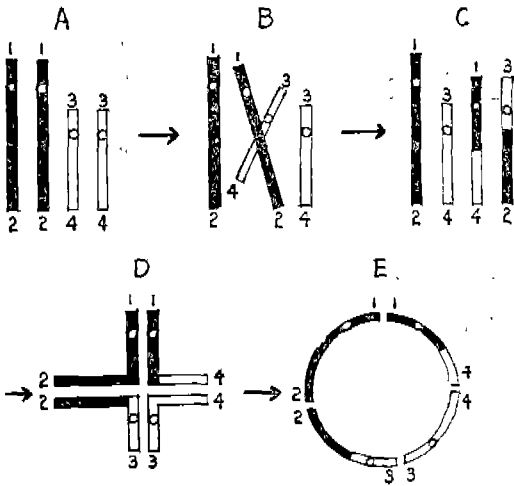


Fig. 1. 染色體의 相互轉座와 減數分裂時의 染色體 接合像.  
A: 2雙의 正常染色體. B: 相互轉座가 되는 모양.  
C: 染色體의 轉座Hetero. D: 太絲期. E: 移動期.

接合을 하기 때문에 正常 2個와 轉座 2個로 된 4連染色體環을 形成한다. 減數分裂時 相同染色體들이 各各 接合하는 것은 相同染色體上의 對立遺傳子가 서로 各各 끌어 당기기 때문이라고 한다. 非相同染色體間에 轉座가 생겼기 때문에 接合時에는 2個의 正常染色體들은 各各 轉座된 2個의 染色體의 一部分과 接合을 하게 되는 고로 減數分裂太糸期에는 十字型의 4連染色體(Fig. 1D)로 나타나고, 이것은 移動期나 第一分裂中期에는 端部만 接着을 하고 다른 部分은 서로 멀어지기 때문에 環狀의 染色體環이 생긴다(Fig. 1E). 이 경우에는 4個의 染色體가 關與했기 때문에 4連染色體環이라 한다. 便宜上 4連染色體環을 ④로 表示하기로 한다. 3個의 非相同染色體間에 轉座가 생기면 6個의 染色體가 關與된 6連染色體環(⑥), 4個의 染色體에 轉座가 생기면 8連染色體環(⑧)이 된다. 이런 染色體環들은 移動期나 第一中期에 반드시 環으로만 觀察 되는 것이 아니고 zig-zag, N, 其他 여러 程度의 Chain으로 나타난다. Chain은 어느 染色體 arm에 Chiasma가 안 생기면 그 部分은 連結이 안되기 때문에 環이 안되고 Chain으로 된다.

染色體相互轉座에 依한 不稔

어떤 原因으로 두 個의 非相同染色體間에 轉座가 생겼다 하면 上記한 바와같이 減數分裂移動期나 第一中期에는 ④를 形成하게 되는데 이런 4連染色體環은 後

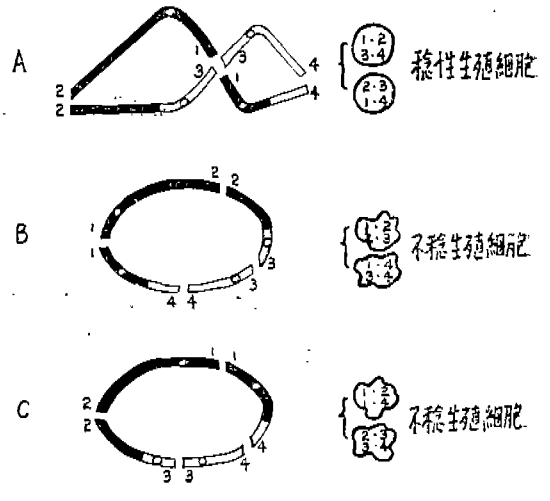


Fig. 2. 減數分裂 第一後期에서 ④染色體의 分離方向과 生殖細胞의 稔性. A: 交互分離. B: 第一隣接分離. C: 第二隣接分離.

期에 染色體들이 兩極으로 끌려갈 때에 여러가지 型의 分離를 한다. 即 4個의 染色體中 正常의 2個와 轉座의 2個가 各各 다른 極으로 가는 zig-zag 式分裂 即 交互分離(Fig. 2A)와 正常 1個와 轉座 1個의 組合이 各各 兩極으로 가는 分裂 即 隣接分離(Fig. 2B,C)가 있는데 後者의 경우는 두 種類가 있을 것이다. 即 隣接分離에서 相同動原體가 서로 反對쪽으로 分離하는 경우(第一隣接分離 Fig. 2B)와, 相同動原體가 모두 同一極으로 끌려 가는 경우(第二隣接分離, Fig. 2C)가 있다. 交互分離의 경우는 正常染色體組를 가진 것이나 轉座染色體組를 가진 것이나 染色體 및 遺傳子의 量에는 變함이 없기 때문에 이런 染色體組의 生殖細胞 即 花粉(의 精細胞)이나 胚囊(의 卵細胞)은 正常이고 受精能力이 있다(Fig. 2A). 그러나 隣接分離의 경우는 두 型에서 모두 生殖細胞는 한 個의 正常染色體와 한 個의 轉座染色體로 組成되게 된다. 이런 것은 어떤 染色體部分은 重複이 되고 어떤 部分은 缺失이 되어 있기 때문에 이런 染色體組成을 가진 花粉이나 胚囊은 受精能力이 없게 된다(Fig. 2B,C). 그러므로 萬一 한 個의 ④를 가진 植物은 꽃이 필 때에 보면 花粉은 部分不稔이 되고 結實할 때에 보면 一部 胚囊이 無能하기 때문에 部分不稔으로 나타난다. 여기서 部分不稔이라고 했지만 實은 約 半不稔이 된다. 即 花粉도 半不稔, 種子結實도 半不稔이다. 實은 3種類의 分離가 同一한 頻度로 일어날


것이므로 各各 1/3의 機會가 되어 花粉, 種子의 稔性이 66.66% 不稔이 되어야 할 터인데 實地는 半不稔으로 되는 것으로 보아 交互分離가 50%程度로 나타나는 것 같다. 더욱이 野生植物에서 發見되는 自然發生의 轉座인 경우는 稔率率이 50%보다 훨씬 더 높은 경우가 많고, 어떤 것은 거의 100% 가까이 된다. 이것은 減數分裂第一後期에 交互分離의 機會가 훨씬 많다는 것을 意味하는 데 이것이 그 植物의 遺傳的組成이 交互分離를 더 많이 하겠끔 되어 있는지 또는 轉座自體의 物理的 特徵에 依해 交互分離의 方向이 많아지는지, 其他의 어떤 原因이 作用하는지 알 길이 없다. 人爲的으로 轉座를 誘起시켰을 때 보다, 自然發生의 野生植物의 轉座의 경우가 稔性이 높다는 것은 交互分離의 方向으로 進化한 것이 더 適應이 되었기 때문이라 할 수 있다. 主로 交互分離를 하여 花粉이나 種子의 稔率率이 좋은 것으로는 *Oenothera*, *Triticum monococcum*, *T. durum*, *Datura* 등이 있고, 半不稔이 되는 것으로는 *Zea mays*, *Pisum sativum*, *Sorghum versicolor*, *Petunia* 등이 있다.

④의 減數分裂第一後期의 分離에 있어서 前記한 것처럼 染色體가 2個式 兩極으로 끌려가는 것 以外에 不規則한 3—1式의 分離를 하는 수가 있다. 이런 경우에는 n의 生殖細胞가 생기질 않고 (n-1)과 (n+1)이 생긴다. 高等植物에서는 n-1의 生殖細胞는 不稔이 된다. n+1도 花粉에서는 不稔이 되든가 또는 正常의 n花粉에 비해 能力이 不足한 수가 大部分이지만 胚珠는 能力이 있어 受精에 依해 2n+1 即 trisomic 植物을 만든다.

**交叉의 影響**

染色體環의 分離와 花粉(또는 胚囊)의 稔性을 說明할 때에 交叉를 全혀 考慮하지 않았지만 交叉가 있을 境遇는 樣相이 달라진다. 여기서 말하는 交叉는 動原體와 轉座點과 사이의 部分 即 interstitial segment에서의 交叉를 말한다. 이 interstitial segment 以外에서는 어디서 交叉가 생기면 分離樣式에 依해 稔性에 變化가 안 생기지만 動原體와 轉座點 間에서 交叉가 생기면 分離樣式에 依해 생기는 生殖細胞의 稔性이 달라진다.

이제 ④를 構成하고 있는 染色體를  $\frac{1-1^2}{2^1-2}$  로 表示하고 1, 2는 各各 正常染色體들이고, 1<sup>2</sup>는 1染色體에 2의 部分이 轉座되어 부착된 것, 2<sup>1</sup>은 2染色體에 1의 部分이 와서 붙는 것이라고 하면 交互分離時에는 1+2의 正常染色體의 生殖細胞와 1<sup>2</sup>+2<sup>1</sup>의 轉座이지만 能力있는 것

이 생긴 것이고, 第一隣接分離에서는 1+2<sup>1</sup>, 1<sup>2</sup>+2, 第2隣接分離에서는 1+1<sup>2</sup>, 2+2<sup>1</sup>가 各各 생기고 이들은 不稔이 될 것이다. 그러나 萬一 交叉가 interstitial segment에 생겼다고 이것을  와같이 表示하면 實

은 交叉가 染色體間에 생김으로 1, 1<sup>2</sup>, 2, 2<sup>1</sup> 등은 染色體로서는 各各 1+1, 1<sup>2</sup>+1<sup>2</sup>, 2+2, 2<sup>1</sup>+2<sup>1</sup>로 表示되고 또 2, 2<sup>1</sup>間의 交叉가 動原體와 轉座點間에서 各 1個의 分體間에 생겼기 때문에 交叉後의 ④는  $\frac{(1+1)-(1^2+1^2)}{(2^1+2^1)-(2+2^1)}$  로 되고 이것이 交互分離를 하면 生殖細胞들은 1+2 (正常), 1+2<sup>1</sup> (不稔), 1<sup>2</sup>+2<sup>1</sup> (不稔), 1<sup>2</sup>+2<sup>1</sup> (轉座, 正常)의 4種類가 생기기 때문에 交叉가 없을 때의 稔性인 生殖細胞만 생기는 것에 比하면 不稔率이 높아진다. 또 第一隣接分離의 경우를 보면 1+2<sup>1</sup> (交叉, 正常), 1+2<sup>1</sup> (不稔), 1<sup>2</sup>+2 (不稔), 1<sup>2</sup>+2<sup>1</sup> (交叉, 轉座, 正常) 등으로 된다. 여기서 正常이라는 것은 能力있는 生殖細胞라는 뜻이다. 이 경우 交互分離時에는 交叉된 것은 모두 不稔生殖細胞가 되는데 第一隣接分離에서는 交叉된 것이 모두 正常生殖細胞가 된다.

**相互轉座의 識別**

어떤 植物의 生長點細胞에 相互轉座가 생겨도 이細胞에서 由來된 植物體 또는 部分은 正常細胞由來의 것과 꼭 같기 때문에 轉座가 생겼는지를 外形으로는 識別할 수가 없다. 相互轉座가 일어났는지의 與否는 前記한 것 처럼 減數分裂期의 染色體의 接合像을 調査해 봄으로써 알 수 있다. 相互轉座가 2個의 非相同染色體間에 생기면 ④가, 3個間에 생기면 ⑥, 4個가 參與하면 ⑧이 나타난다. 좀더 簡單히 轉座發生與否를 識別하는 方法은 開花時에 花粉稔性을 調査하는 것인데 ④의 경우에도 約 半數가 無能花粉으로 나타나고, ④+④나 ⑥等일 경우에는 無能花粉率이 더욱 甚해 진다. 花粉檢査보다 더욱 쉬운 方法은 結實期의 種子不稔率을 調査함으로써 推測할 수 있는데 ④인 경우 結實率이 半不稔이 된다. 그러나 種子稔實은 여러가지 原因에 左右되는 고로 種子不稔이 생겼다 해서 반드시 轉座라고는 할 수 없다. 그러나 이런 轉座個體를 自殖시켰을 때 다음代에 正常個體와 半不稔個體가 1:1의 比로 나타나면 일단 그 不稔은 轉座 때문이라고 할 수 있다.

**相互轉座個體의 自殖次代**

相互轉座 ④의 경우 能力있는 花粉이나 胚囊은 各各 正常染色體組와 轉座染色體組를 가진 두 種類가 생

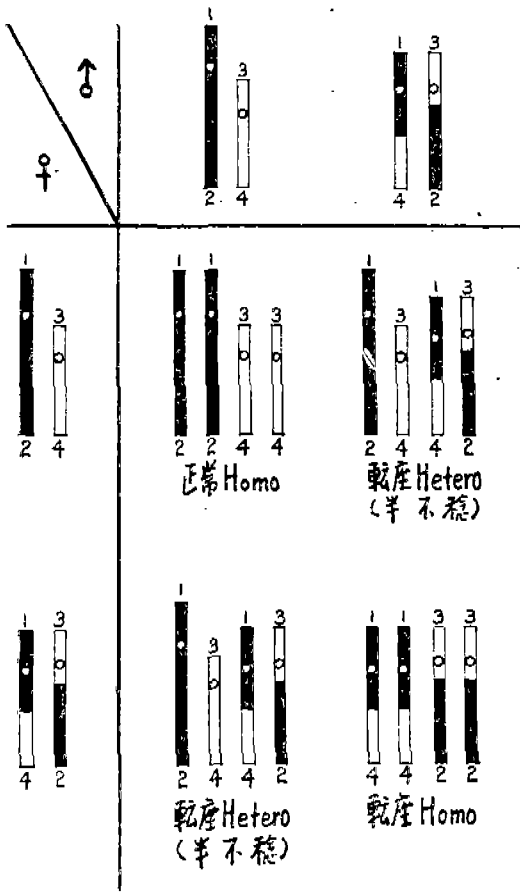


Fig. 3. 轉座 Hetero ④의 自殖時 생기는 種子(및 次代植物)의 染色體 組成.

는 고로 自殖을 하면 半不稔이 나타남과 同時에 結實 種子를 심어서 얻은 次代의 染色體組成은 正常 homo : 轉座 hetero : 轉座 homo = 1 : 2 : 1 이 될 것이다 (Fig. 3). 그 中 轉座 hetero 個體는 減數分裂, 花粉, 種子稔性 등을 調査하여 곧 가려 낼 수 있지만 轉座 homo와 正常 homo와는 位置效果를 考慮안하면 表現型이 꼭 같고, 減數分裂도 正常2價染色體를 形成하고 花粉 및 種子의 稔성이 모두 正常이어서 전혀 區別이 안된다. 그러나 이들을 다른 正常個體인 Tester와 交雜을 시켜 次代를 檢定하면 正常 homo와의 次代는 正常이고 轉座 homo와의 次代는 全部 轉座 hetero이기 때문에 轉座 homo를 가려 낼 수 있다.

不稔性的 利用

種子的 不稔率은 相互轉座가 생긴 回數에 따라 높아진다. ④보다 ⑥이나 ④+④가 不稔이 더 甚하고 ⑧,

⑥+④ 등은 더욱 甚해진다 (Table 1). 筆者는 이 相互轉座에 依해 생기는 不稔性을 菜蔬의 F<sub>1</sub> 種子를 生産하는데 利用할려고 하는 것이다. 即 現在 市販되는 것과 꼭 같지만 그 F<sub>1</sub> 個體에 種자가 안 생기는 F<sub>1</sub> 種子 即 『轉座無種子 F<sub>1</sub>種子』를 生産하는데 相互轉座의 理論을 適用하자는 것이다 (韓, 1972a,b).

Table 1. 染色體相互轉座와 種子不稔

減數分裂第一中期의 染色體接合	不稔率
11 II	0%
④+9 II	50
④+④+7 II	75
⑥+8 II	75
④+④+④+5 II	87.5
⑥+④+6 II	87.5
⑧+7 II	87.5
⑥+④+④+4 II	93.75

F<sub>1</sub> 個體가 種子를 形成 못 하면 어떤 利益이 있을까? 수박 같은 것에서는 種자가 없기 때문에 먹기 쉬워 現在 市販되는 F<sub>1</sub> 種子에 비해 種子를 形成 안하는 F<sub>1</sub> 種子是 高價로 販賣될 것이다. 또 고추, 도마도, 오이, 호박 같은 것은 F<sub>1</sub> 植物이 種子를 形成 못하면 種子에가는 營養分이 全部 植物體로 가게 되니 F<sub>1</sub> 植物의 草勢는 旺盛해지고 生育期間도 오래 持續되어 長期에 걸쳐 收穫을 할 수 있을 것이다. 또한 F<sub>1</sub> 個體가 種子를 形成 못하면 그 F<sub>1</sub> 種子를 生産해 낸 種苗業者는 保護를 받게 될 것이다. 그 理由는 다음과 같다. 假令 A 種苗會社가 어떤 優秀한 F<sub>1</sub> 種子를 多年間 苦心끝에 만들었다 해도 몇年 안가서 B 種苗會社에서는 A社의 F<sub>1</sub>과 恰似한 模造品을 만들게 된다. 即 B社에서는 A社의 F<sub>1</sub> 個體에서 F<sub>2</sub> 種子를 받아가지고 A社의 F<sub>1</sub>의 兩親에 類似한 것을 選拔해서 F<sub>1</sub>에 類似한 F<sub>1</sub>을 만들 수 있다. 오랜 研究끝에 만든 A社의 F<sub>1</sub>의 類似品을 B社는 몇年 안 걸려 간단히 만들 수 있게 되니 A社는 眞로 억울할 것이다. 萬一 F<sub>1</sub> 個體가 種子를 形成 못하면 B社에서는 類似品을 못만들 것이다.

이와 같이 F<sub>1</sub> 個體가 不稔이 되도록 할 수 있다면 菜蔬에서는 여러가지 價로운 技術革新이 될 것이다.

相互轉座利用의 理論的 根據

2個의 非相同染色體間에 相互轉座가 생겼다고, 어떤 植物이 이런 細胞에서 由來되었다 하면 이 植物은

染色體上으로는 轉座 hetero가 된 셈이다. 그것은 두 種類의 正常染色體와 이틀에서 由來된 2種類의 轉座染色體를 가지고 있어 轉座에 關한 hetero 狀態로 되어 있기 때문이다. 이런 hetero 個體를 自殖시켰을 때, (1) 그 種子中에는 계속 轉座 hetero로 되는 것과, 正常個體로 되는 것의 2種類가 있고, (2) 그 比率은 1:1 이고, (3) 正常個體도 實은 2種類이고 하나는 正常 homo 또 하나는 轉座 homo라는 것, (4) 正常 homo와 轉座 homo는 外觀이 全く 同一하다는 것, (5) 轉座 homo의 選拔方法 等에 對해서는 거들 말한바 있다.

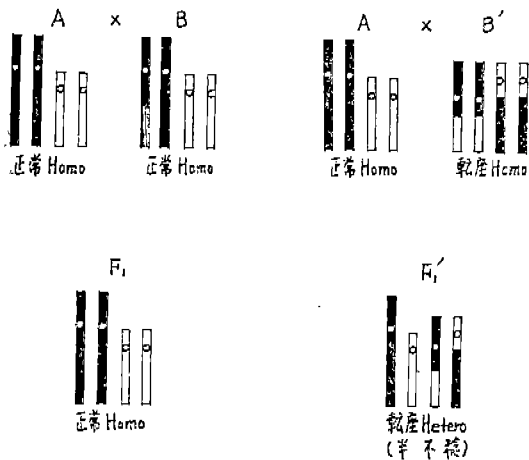


Fig. 4. B', F<sub>1</sub>'의 外形은 B, F<sub>1</sub>과 同一하고 F<sub>1</sub>은 正常稔性인 데 對해 F<sub>1</sub>'는 半不稔이 된다.

萬一 A와 B品種을 兩親으로 해서 만든 F<sub>1</sub>種子가 現在 市販되고 있다 할 때 B에 相互轉座 ④를 하나 誘起 시켜 여기서 轉座 homo 個體를 만들고 이를 B'라 하면 B와 B'는 外形은 똑 같다. A x B에서 F<sub>1</sub>을 만드는 代身 A x B'에서 F<sub>1</sub>'를 만들면 F<sub>1</sub>'는 F<sub>1</sub>과 外觀이 꼭 같다. 그러나 F<sub>1</sub>'는 A親에서 正常染色體를, B'에서는 轉座染色體를 받았기 때문에 減數分裂時 ④를 形成하여 半不稔이 된다. 即 F<sub>1</sub>'는 F<sub>1</sub>과 같지만 種子만 없게 된다(Fig. 4). 이 例의 경우는 ④이기 때문에 50%의 無種子이지만 轉座回數를 늘일수록 種子는 漸漸 없어져 90%以上 없게 할 수도 있는 데, 이 程度의 轉座回數를 增加시키는 것이 그다지 힘든 일도 아니다.

1947年 Kihara and Nishiyama가 3倍體를 利用하여 『씨 없는 수박』을 만드는 理論을 發表하자 日本의 學界나 社會는 은풍 때들었 했다. 그러나 25年餘가 지난

오늘 날 3倍體수박이 栽培되는 데가 別로 없고, 거의 忘却되다 시피 되었다. 3倍體를 심으면 確實히 씨는 없어지지만, (1) 3倍體가 될 種子의 採種이 힘들고, (2) 3倍體種子는 發芽가 잘 안되고, 또 늦고, (3) 植物體의 發育이 느리고, (4) 肉質도 別로 좋지 못하고, (5) 優秀한 一般 F<sub>1</sub>種子와 對敵이 안된다는 등의 缺點을 가지고 있다. 特히 近年의 菜蔬栽培와 같이 末期栽培, 早期出荷, 土地利用率向上等의 栽培體系下에서는 發芽, 生育이 느리고 時間이 오래 걸리는 3倍體는 비특히 없는 利點이 있다 해도 栽培業者들에는 別로 魅力이 없을 것이다. 이런 3倍體의 失敗를 染色體相互轉座로 代置 해보자는 것인데 3倍體의 理論과는 전혀 다른 理論에 立脚한 것이다(西村·坂口, 1960; Oka et al., 1967; Shimotsuna, 1967). 前記한 것처럼 市販의 F<sub>1</sub>과 꼭 같으면서 種子만 없으니 質도 味가 당기는 이야기이다. 相互轉座 하나이면 50%의 種子가 不稔이 되니 4回以上의 轉座만 단들면 90%以上의 種子가 없 어질 것이다. 植物體에 放射線을 照射시켰을 때 귀찮을 程度로 많이 나타나는 것이 相互轉座이고 보면 더욱 興味있는 일이 아닐 수 없다.

染色體相互轉座가 어떤 것이고, 어떻게 해서 不稔이 생기고, 이것을 어떤 곳에 利用할 수 있는가를 略記했다. 實地 利用하려면 複合轉座를 단들든가 또는 多數의 轉座를 한 個體內에 集積시켜야 되고, 그러는 過程에 여러가지 複雜한 問題들이 惹起되고, 考慮하여야 할 點들도 많다. 이런 實地的인 問題를 考察하기 前에 果然 어떤 植物에 相互轉座의 例가 있었으며 또 어떤 研究가 있었는지 于先 살펴보는 것이 좋을 것 같다.

### 相互轉座의 例

玉蜀黍의 半不稔-2라는 系統은 花粉이나 胚珠(또는 胚囊)의 約 半이 各各 不稔이다. 正常系統의 減數分裂을 보면 2價染色體를 10個(以下 10 II로 表示함)를 가지고 있는데 對해 이 半不稔系統은 ④+8 II로 되어 있다. ④가 되는 것은 染色體의 相互轉座때문이고 半不稔이 되는 것은 ④에서 不稔組合의 染色體를 가진 胚囊(花粉도 同一)이 50%나 생기기 때문이라는 것이 明白히 되었다. 또한 轉座에 關與한 두 非相同染色體는 第VIII染色體(j-ms8의 linkage group를 가진)와 第IX染色體(C-Sh-wx linkage group)이고 ④는 VIII과 IX의 두 染色體가 轉座된 2個의 轉座染色體로서 構成된

轉座 hetero 個體라는 것을 알았다. 이 두 染色體들은 길이, 動原體의 크기와 位置, Ⅱ染色體上的 末端 쪽으로 容易하게 區別이 된다. 이 系統은 染色體의 行動과 稔性에 있어서 앞에서 說明한 것과 꼭 같다. 卽 減數分裂 太絲期에는  $\begin{matrix} \text{---} \\ \text{---} \\ \text{---} \end{matrix}$  型이 나타나고 移動期나 第1中期에는 ④의 4連染色體環이, 그리고 後期에는 2個式 兩極으로 끌려 가는데 約 50%가 交互分離를, 50%가 隣接分離를 하여 半不稔이 된다. 이 系統을 自殖시키면 正常 homo, 轉座 hetero, 轉座 homo가 各各 1:2:1의 比率로 分離를 한다. 또 正常과 半不稔系統을 交雜하면 次代에는 約 50%의 半不稔個體가 생기고, 轉座 homo

와 半不稔과의 交雜次代에서도 50%의 半不稔이, 또 稔系統인 고르 減數分裂時에 ④를 形成하는데 萬一 이런 系統들 中에 同一한 染色體가 共通으로 두 系統의 轉座에 關與했을 때 이 두 系統의 轉座 homo들을 交雜하면 次代個體는 減數分裂時에 ⑥이 나타난다(Fig. 5). 半不稔-1과 半不稔-5, 半不稔-1과 半不稔-3과의 交雜時에 이런 일이 생긴다. ④×④에서 ⑥이 생기는 機構, 또 ④나 ⑥에서 ⑧, ⑩等 複合轉座를 만드는 方法도 여러가지 경우를 生覽할 수 있는데 이에 對한 詳細한 것은 後記하겠다. 轉座에 依해 여러 染色體가 環을 形成하는 것을 Catenation이라 한다.

*Oenothera*屬은 de Vries가 *Oe. lamarckiana*에 나타

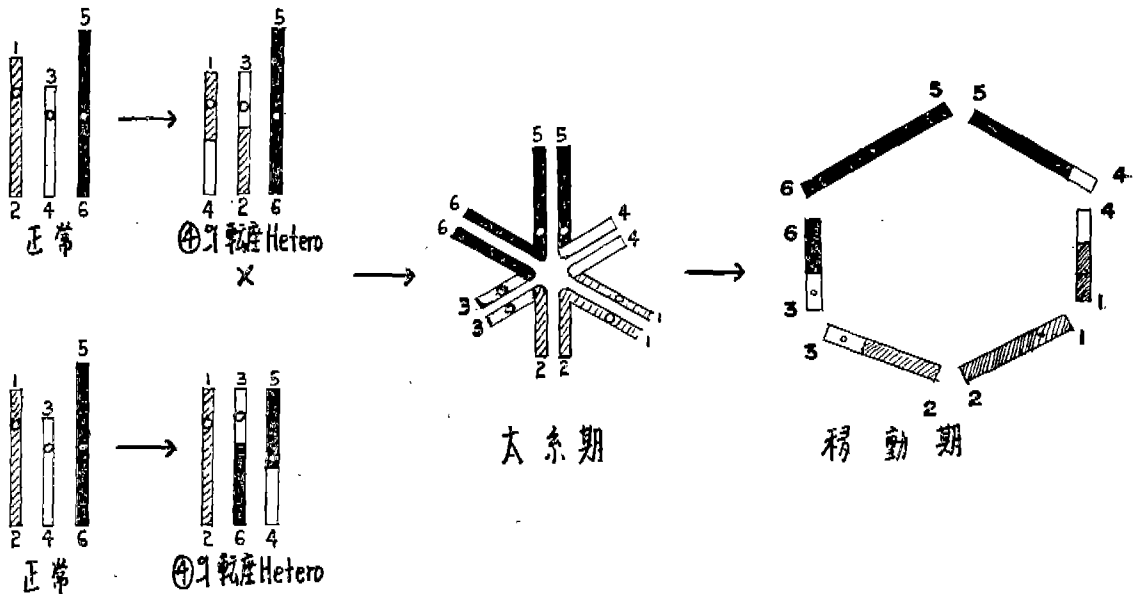


Fig. 5. 1個의 染色體가 共通으로 轉座된 두 ④系統間에 交雜을 하면 ⑥이 생긴다.

正常과 轉座 homo와의 交雜에서는 全部 半不稔만 생긴다. 또 正常系統은 勿論이거나 轉座 homo는 自殖을시키면 自己와 같은 것만 생긴다. 玉蜀黍에서 發見된 이런 現象은 모두 染色體의 相互轉座의 理論으로서만 說明할 수 있다.

玉蜀黍에는 半不稔-2의 系統以外에 또 다른 半不稔系統들이 發見되었다. 半不稔-4系統은 第Ⅱ染色體(B-1g linkage group)와 第Ⅴ染色體(Pr-v2) 間에 轉座가 일어난 것이고, 半不稔-1系統은 第Ⅰ(P-br)과 第Ⅱ(B-1g) 染色體間의 轉座이고, 半不稔-3은 第Ⅰ과 第Ⅶ間에 轉座가 생긴 系統이다.

以上은 全部 두 個의 染色體間에 轉座가 생긴 半不

나는 異常한 現象을 보고 突然變更說을 提唱한 以來 遺傳學에서는 有名한 植物로 되었는데 그 後 이 植物을 爲始해서 이 屬의 다른 種들이 모두 여러가지 面으로 興味있는 植物이라는 것이 알려졌다.

이 屬의 植物들의 減數分裂을 보면 *Oe. hookeri*는 7個의 2價染色體 卽 7Ⅱ를, *Oe. franciscana*는 ④+5Ⅱ, *Oe. rubrinervis*는 ⑥+4Ⅱ, *Oe. rubricalyx*는 ⑧+3Ⅱ, *Oe. viennis*는 ⑧+⑥, *Oe. strigosa*×*lamarckiana*, *Oe. cruciata*는 ⑩+2Ⅱ, *Oe. lamarckiana*는 ⑩+1Ⅱ, *Oe. muricata*는 ⑩를 各各 가지고 있다. 遺傳學的 現象으로는 ring이나 Chain에 참여하는 染色體가 많으면 많을수록 여러개의 遺傳子가 서로 linkage를 形成하고 있다

는 것도 알려졌다. 또한 이런 多連染色體群의 減數分裂第一後期를 보면 一般적으로 交互分離를 하고 있다는 것도 發見되었다. 그러기 때문에 이런 植物은 비록 多連染色體環見되을 形成하는 複雜한 染色體行動의 것이지만 稔性은 比較的 良好하고, 여러 遺傳子는 마치 한 個의 큰 染色體에 linkage로 存在해있는 것 같이 遺傳적으로 行動을 하고 있다.

*Oenothera*에 對한 1915年 以後 1920年代의 Renner의 研究, 1920年代에서 1930年代 初期까지의 Cleland의 研究를 綜合해서 *Oe. lamarckiana*를 遺傳 및 細胞學의 으로 分析한 것을 보면 다음과 같다. 이 植物은 두 種類의 遺傳子群으로 되어 있다. 한 群은 gauden이라 하여 여기에는 綠芽, 無斑點莖, 白色葉脈, 廣葉, 紅斑座葉에 關한 因子들을 가지고 있고, 다른 하나는 velan이라 하여 赤條芽, 斑點莖, 狹葉, 無紅斑座葉에 關한 因子들을 가지고 있다. 이 두 種類의 因子群은 恒常 linkage되어있고 分離를 안한다. *Oe. lamarckiana*는 이 두 因子群의 共存時 即 gauden+velan일때에 생긴다. 한편 이 植物의 減數分裂時 染色體接合像을 보면 ②+1Ⅱ로 되어 있고 ②는 第一後期에서 恒常 zig-zag式 交互分離를 함으로써 生殖細胞는 1Ⅱ에서 오는 한 個의 染色體 以外에 ②에서 오는 正常染色體群을 가진 生殖

細胞와 轉座染色體群을 가진 것의 두 種類를 가지게 되는데 이들은 모두 稔性이 完全하다. 이 두 生殖細胞가 各各 前記한 gauden, velan이라 하던 自殖次代에는 gauden+gauden : gauden+velan : velan+velan = 1 : 2 : 1로 分離될 것이다. 그러나 gauden+gauden, velan+velan은 接合體致死가 되어 *Oe. lamarckiana*는 恒常 gauden+velan의 狀態로 存在한다(Figs. 6, 7). 그러므로 이 植物은 遺傳적으로 是 마치 純系처럼 行動 하지만 實은 構造(永久) 雜種이다. 여기서 homo complex인 gauden+gauden과 velan+velan은 죽고, hetero인 gauden+velan만이 生存한다는 것은 Muller가 *Drosophila*에서 提唱한 balanced lethal說에 依해 容易하게 說明할 수 있다. 또 이 植物이 hetero 狀態로 存在한다는 것은 雜種強勢가 適應에는 有利하기 때문 일 것이고, 오랜 歲月걸려 이런 複雜한 構造體로 變換한 것을 볼 때, 植物進化의 絶妙함에 새삼 놀라지 않을 수 없다.

이밖의 野生植物에서 相互轉座가 생긴 例로는 *Datura*, *Crepis*, *Peonia*, *Rhoeo*, *Tradescantia* 등이 있는데 *Oenothera*와 *Rhoeo*에는 全染色體가 한 個의 環으로 되어 있는것이 있다.

또한 어떤 植物은 正常2價染色體를 形成하지만 他種

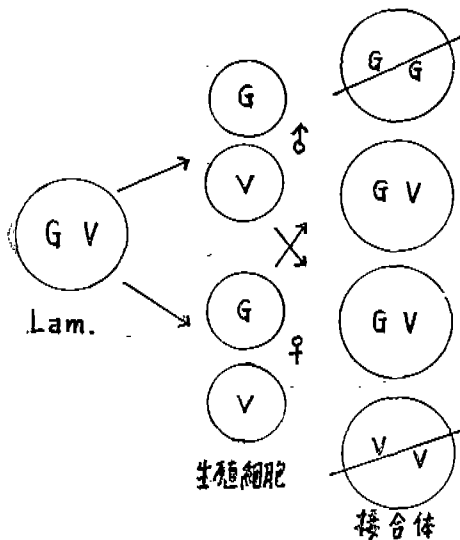


Fig. 6. *Oe. lamarckiana*의 生殖細胞와 接合體. Hetero만이 生存한다. (Renner, Cleland, and Blakeslee)

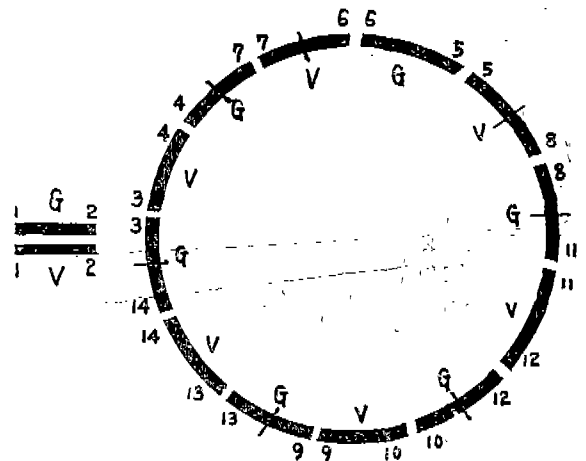


Fig. 7. *Oe. lamarckiana*의 減數分裂時의 ②+1Ⅱ의 接合像 (Renner, Cleland, and Blakeslee).

과 交雜을 하면 染色體環을 形成하는 것이 있다. 그 代表的인 것이 *Datura stramonium*이다. 이것은  $n=12$  이고 減數分裂時의 接合은 12 II 이다. 또 *D. discolor* ( $n=12$ )도 12 II 를 形成하지만 이 두 種을 交雜하면 ⑩ + 7 II 가 된다. 이것은 다음과 같이 說明할 수가 있다. *stramonium*의 染色體의 두 arm을 各各 1·2, 3·4, 5·6, ……., 23·24으로 하면 *discolor*의 染色體中 7個는 *stramonium*과 같고 5個가 다를 것이다. 다른 것을 1·11, 2·17, 12·22, 15·21, 16·18와 같이 轉座가 생겼다 하면 이들과 *stramonium*의 正常인 1·2, 11·12, 15·16, 17·18, 21·22와 사이에 ⑩이 생기고 나머지 같은 7個들은 7 II 를 形成하여 ⑩ + 7 II 로 나타난다. 또 다른 例로는, *D. quercifolia*는 6個의 染色體가 *stramonium*과 같고 그 外의 것은 1·18, 2·17, 12·22, 11·21, 7·20, 8·19로 되어 있어 兩種의 交雜에서는 ④ + ④ + ④ + 6 II 가 나타난다. 이것은 *quercifolia*의 1·18, 2·17은 *stramonium*의 1·2, 17·18과 ④를, *quercifolia*의 12·22, 11·21은 *stramonium*의 11·12, 21·22와 ④를, 또 7·20, 8·19는 *stramonium*의 7·8, 19·20과 ④를 各各 形成하기 때문이라고 하면 說明이 된다.

### 相互轉座의 人爲的誘起

植物의 生長點組織에 放射線을 照射하거나 또는 特殊한 化學藥品으로 處理하면 組織을 構成하고 있는 細胞들은 반드시 같은 程度의 放射線의 影響을 받는 것은 아니다. 細胞의 分化의 程度, 種類, 位置에 따라 各各 放射線에 對한 感受性도 다르고, 線量도 다르게 받는다. 그런고로 전혀 影響을 안받은 正常細胞에서부터, 多少의 影響은 받았으나 곧 回復되어 正常細胞가 되는 것, 어떤 遺傳子에 突然變異가 생겼지만 그 機能에 있어서 正常細胞와 조금도 다른 바 없는 것이 있는가 하면, 遺傳子에 突然變異가 생겼기 때문에 正常細胞에 비해 機能이 弱화되어 特別한 措置를 취하지 않으면 細胞分裂이나 機能에 있어서 正常細胞와의 競爭에서 지게 되어 早晚間 組織에서 淘汰되어 버리는 이런 種類의 變異도 있다. 그런데 植物體에 放射線을 處理했을 때 가장 많이 일어나는 것이 後者の 突然變異인데 競爭力이 低下된 이런 遺傳因子突然變異細胞가 어떻게 하면 淘汰되지 않고 生殘하게 할 수 있는가는 放射線育種學에서는 重要한 問題의 하나이다.

이런 遺傳子의 變異以外에 또 染色體에 變異를 가져오는 수가 많은데 染色體의 缺失, 重複, 斷片染色體,

逆位, 相互轉座 등이 그것이다. 放射線을 照射하면 染色體의 斷片이 잘 일어 나는데 일단 斷片이 생겼다 해도 이것이 곧 再融合되어서 原狀復舊되는 수가 大部分이지만 切斷面이 healing되어 斷片이 그냥 分離된 채로 있든가 또는 다른 染色體에 가서 붙는 수가 있다. 斷片染色體에 動原體가 없을 때에는 後의 細胞分裂에서 이들은 消失되어 버린다. 細胞가 가지고 있는 染色體의 一部分이 없든가, 또는 反對로 重複되어 있을 때에는 이런 細胞들은 正常細胞에 비해 機能이 떨어지기 때문에 早晚間 淘汰되어 버리고 그 자리를 正常細胞들이 메꾸어 버린다. 染色體異常中에서도 逆位와 相互轉座를 가진 細胞들은 構造上의 變化는 크지만 機能은 앞서 말한것 처럼 正常細胞와 전혀 같기 때문에 淘汰되지 않는다.

그런고로 植物에 放射線處理를 하고 特別한 措置를 취하지 않았을 때 淘汰되지 않고 正常細胞와 꼭 같이 行動하고 開花時까지 갈 수 있는 細胞들은 正常機能의 遺傳子突然變異細胞와 逆位 및 相互轉座細胞뿐이다. 여기서는 相互轉座가 體細胞組織에서 誘起되는 境遇를 生覽했지만 轉座는 減數分裂時에서도 생길 수 있다.

相互轉座가 생기면 半不稔이 되기 때문에 벼, 보리 등의 放射線育種에서는 여러가지 問題가 되는 願치 않은 現象이지만 이것을 基礎學研究와 實地面에 利用할 수 있는 길도 많다(Burnham, 1956).

植物에 放射線을 照射하면 轉座를 包含한 染色體異常이 잘 생긴다. 線量을 높일수록 異常이 더 잘 생기고, 放射線의 種類에 따라서도 差가 있다. 中性子는 X線이나 gamma線 보다 더 染色體異常 誘起에 効果的이다. X線이나 gamma線으로 種子를 處理할 때에는 照射當時의 環境要因에 依해서도 染色體異常의 出現率이 달라진다. 假令 種子의 水分含量이 正常(13%)일 때 보다 過乾種子(4—6%)일 때 染色體異常이 많아지고 이것을 酸素이 存在下에 處理하면 더욱 甚해진다.

Burnham(1946)은 ④×④에서 交叉에 依해 ⑥을 合成하는 理論으로 보리에서 全染色體의 catenation 即 ④을 만들므로서 이를 交雜育種의 育種年限 短縮에 利用할 수 있음을 暗示했고, 西村等(1952, 1956), 西村·倉上(1953), 西村(1956)는 보리의 ④가 거의 不稔인 것이라는 생각으로 ④를 만들지 말고 ⑧+⑥ 또는 ⑩+④로 하면 稔性이 ④의 경우 보다는 좀 나아질 것이라는 假定下에 亦是 이것을 交雜育種의 年限短縮에 利用코져 했지만 그 後 別로 消息이 없는 것으로 미루어 甚한 不稔 때문에 利用이 잘 안된다고 생각된다.



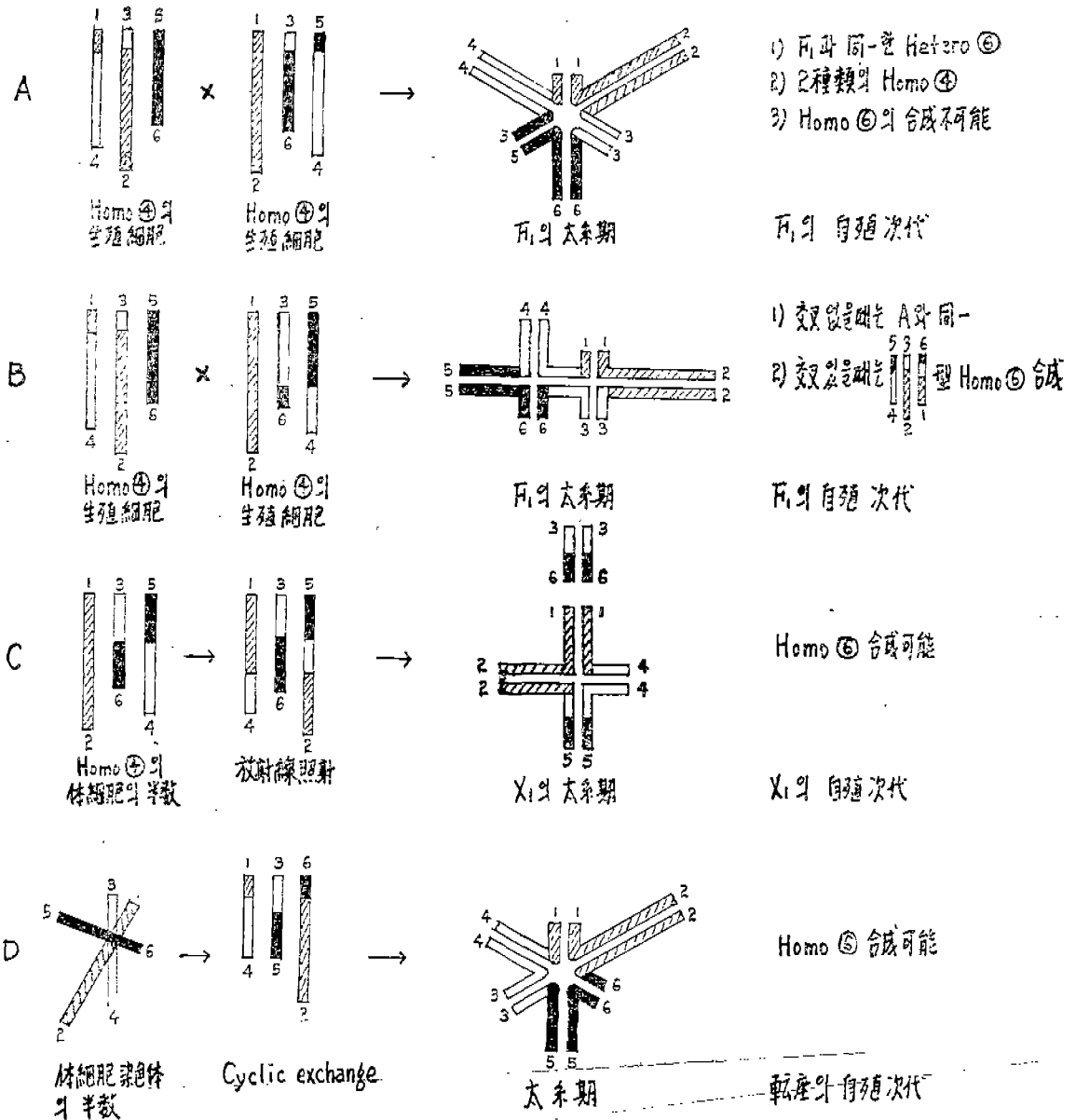


Fig. 8. Homo ⑥의 合成

山下(1947, 1952)는 *Triticum monococcum*이나 *T. aegilopoides* 등에 X線を處理하여 얻은 相互轉座들을 써서 轉座分析을 함과 同時에 ④를 爲始해 여러 複合轉座를 만들어 냈는데 그의 理論은 (a) 두 系統의 轉座가 전혀 同一하면 交雜에서 7II를 形成하고, (b) 兩轉座의 染色體는 同一해도 轉座의 arm이 다를 때에는 兩系統의 交雜에서는 ④가 생긴다. (c) 兩系統의 轉座間에 한 染色體가 共通일 때에는 ⑥이 생기고, (d) 兩轉

座가 전혀 相異なる 染色體間의 것이면 ④+④가 생긴다는 것이다. 그는 이런 理論下에 1粒系小麥에서 高次の 複合染色體環을 만드는 案을 提示하였는데 些細한 것은 後記하였다. 西村·坂口(1960), Oka et al. (1967), Shimotsuma(1967)는 수박에 X線を處理하여 無種子 F<sub>1</sub>수박을 만들 수 있는 可能性을 示唆하였고, 日本의 種苗會社들은 이 理論에 立脚하여 種子生産을 試圖하고 있다. 우리나라 種苗會社들도 筆者의 指導에 依해 1970

年以來 無種子 $F_1$ 수박을 育成中인데 不遠 좋은 結果가 있을 것으로 期待된다.

複合轉座型의 合成

植物에 放射線을 處理했을 때 가장 많이 생기는 相互轉座는 ④ 한 個를 가진 것이고, 間或 ④+④, ⑥等이 생긴다. 相互轉座를 種子의 不稔에 利用코져 할 때에는 于先 한 個體內에 많은 轉座를 集積시키든가 또는 많은 染色體로 된 複合染色體環을 만들어 내야 된다. 일을 쉽게 하기 爲해서는 可及的 轉座가 많이 생긴 것 即 ④+④, ⑥같은 것을 材料로 出發하는 것이 有利하다. 그러나 萬一 全部가 ④하나인것 뿐일 때에는 이것을 가지고 ④+④+④ 또는 ⑥, ⑧等의 複合轉座型을 만들어내야 된다. 여기서는 ④에서 ⑥을 만드는 경우를 例로 해서 說明하기로 한다.

④에서 ⑥을 만드는 方法에 對해 이야기하기 前에, 放射線을 植物體에 照射했을 때 처음부터 ⑥이 생기는 수가 있는데 여기에 對해서 먼저 說明코져 한다. 이것은 한 個의 染色體가 다른 2個의 非相同染色體와 한번씩 轉座를 하였기 때문이라고도 생각할 수 있고, 또는 3個의 染色體에 同時에 切斷이 생기고 이 3個의 斷片이 順次的으로서 交換된 cyclic exchange 即 循環轉座(Fig. 8D)에 依해 생겼다고도 할 수 있는데 Lea (1955)는 後者의 轉座型의 出現頻度가 더 많을 것이라 한다.

④에서 ⑥이 생기는 경우를 說明하기로 한다. (1)萬

一 두 系統의 ④ 間에 한 個의 染色體가 共通으로 關與했을때 이 두 homo 系統間에 交雜을 하면  $F_1$ 에 ⑥이 생긴다. 그런데 이때 共通染色體의 切斷部位가 두 系統間에 같으면  $F_1$ 의 太系期에 \*型의 ⑥이 생긴다. 이것을 自殖하면 次代에는  $F_1$ 과 同一한 ⑥의 hetero와 本來의 系統들과 꼭 같은 두 種類의 homo ④가 생기고, homo ⑥의 合成은 안된다(Fig. 8A). (2) 共通染色體의 切斷部位가 두 系統間에 큰 差가 있을 때는 이 두 系統間의 交雜에 依한  $F_1$ 의 太系期의 接合像은 +型의 ⑥이 되고, 이  $F_1$ 의 自殖次代에는, (a) 두 轉座點間에 交叉가 없을 때는 前者의 경우와 같이 分離되고 homo ⑥의 合成은 안된다. (b) 그러나 두 轉座點 사이에 交叉가 생기면 새로운 型의 生殖細胞가 생기기 때문에 이들間의 受精으로서 새로운 型의 homo ⑥을 만들 수 있다(Fig. 8B). 그러나 이 경우는 兩轉座點間의 交叉가 일어나야 된다는 條件下에서 可能한 것이고 또 交叉의 빈도는 轉座點間의 距離의 長短에 依해서도 左右될 것이니 이런 型의 homo ⑥ 合成의 機會가 그리 많지는 못할 것이다. (3) homo ④에 放射線을 照射하여 두 轉座染色體의 어느 것과도 非相同인 새로운 正常染色體와 轉座染色體와 사이에 轉座가 誘起되었다 하면 이 個體에는 한雙의 轉座 homo 染色體以外에 ④가 생기고 自殖에서 homo ⑥을 만들 수가 있다(Fig. 8C). ④에서 ⑥을 合成하는데는 이 方法이 가장 容易할 것 같다. (4) ④가 아니고 처음부터 cyclic exchange型의 ⑥이 생기면 太系期에는 \*型의 接合이

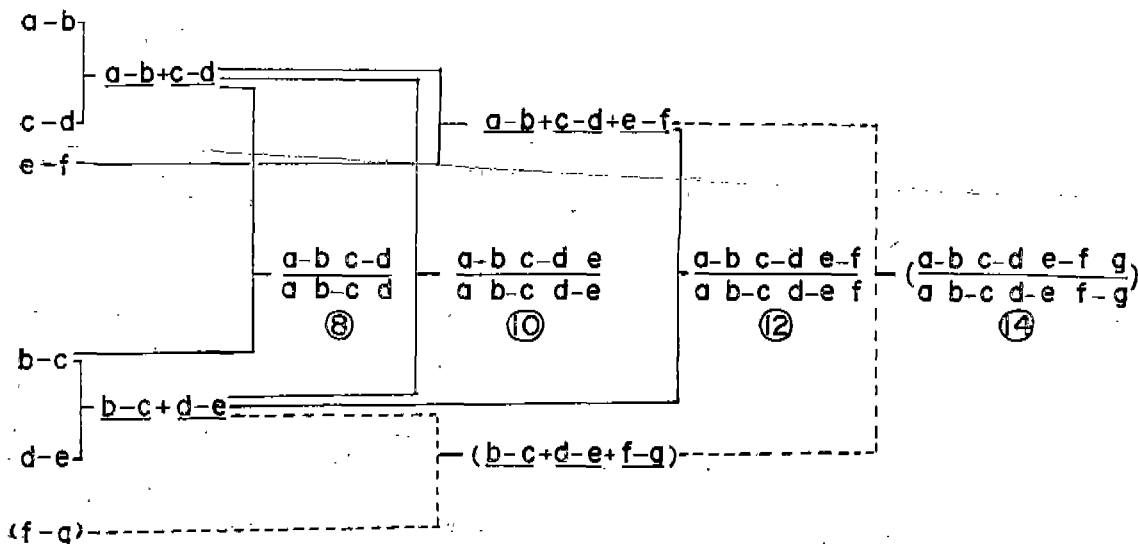


Fig. 9. 1粒系小麥에서 高次의 複合染色體環을 가진 個體를 育成하는 案(山下)

되고 이의 自殖에서는 homo ⑥이 생긴다(Fig. 8D).

山下는 1粒系小麥의 7個의 染色體를 各各 a,b,c,d,e,f,g 로 하고 a—染色體와 b—染色體와의 相互轉座를 a—b, b와 c 間의 轉座를 b—c 등의 記號로하여 a—b와 b—c와 의 雜種은  $\frac{a-b}{a} \frac{c}{b-c}$  로써 ⑥가 된다는 式으로 高次의 複合染色體環을 만드는 模式圖를 提示하였고 (Fig. 9), 이에 依해 ④+5 II, ④+④+3 II, ④+④+④+1 II, ⑥+4 II, ⑥+④+2 II, ⑥+④+④, ⑥+⑥+1 II, ⑧+3 II, ⑧+④+1 II, ⑧+⑥, ⑩+2 II, ⑩+④, ⑫+1 II 및 ⑭를 가진 個體들을 合成했다.

『轉座無種子F<sub>1</sub>種子』의 作出

F<sub>1</sub>의 不稔을 利用하는 것이 自的인 것으로 한 個體內에 可及의 많은 轉座를 集積시키서 後에 homo化 시키면 된다. Burnham (1946, 1956), 西村·倉上(1953) 등은 自殖性作物의 交雜育種에서 育種年限을 短縮시키는데 相互轉座理論을 適用코져 했는데 이 때는 全體의 染色體가 環을 形成하여야 되고, 이런 경우에 甚한 不稔이 되고, 이것이 實地利用에 難問題를 惹起시키고, 交叉와 homo化의 關係等 까다로운 點이 한 두 가지가 아니다. 그러나 菜蔬 F<sub>1</sub>의 種子不稔이 目的일 때에는 그 다지 까다롭게 생각할 필요가 없고 轉座를 集積시키기만 하면 된다. 假令 수박의 例만 하더라도 轉座를 4回 程度 集積시키면 約 90% 以上の 種子不稔이 되는고로 이 程度면 實際利用에 充分할 것이다.

F<sub>1</sub>의 兩親中 어느 것에 放射線을 處理하여 處理當代에 花粉稔性和 種子稔性을 調査하여 于先 30—40% 以上 不稔인 個體를 選抜하고 次代의 稔性을 調査하여 可稔과 不稔이 分離하면 그 個體는 相互轉座라고 一段 생각하고, 減數分裂을 調査해서 轉座의 程度를 確認한다. 轉座가 確實하면 稔성이 正常인 X<sub>2</sub>個體中에서 轉座 homo를 골라내서 이 種子에 다시 放射線處理를 하므로써 轉座回數를 늘이고 複合轉座를 만들도록 한다. 이와 同時에 轉座個體間에 交雜을 하여 한 個體內에 轉座를 集積시키기도 한다. 要는 放射線照射에 依한 轉座誘起, 自殖으로 轉座 homo 個體誘導 및 選抜, 交雜에 依한 轉座集積, 放射線再照射에 依한 轉座回數의 增加 等을 反復하면 되는데 여기에 對하여는 既히 報告하였다(韓, 1972a).

轉座回數를 늘리는데 여기서는 片親만을 反復放射線 處理하는 것으로 說明했지만 時間을 短縮시키기 爲해

서는 다른 片親에도 轉座를 誘起시키는 것이 效果的인 것이다.

結 言

植物의 染色體相互轉座는 *Oenothera*와 玉蜀黍에서 많이 研究되었다. Burnham은 이 現象을 여러 分野에 利用可能性을 示唆했지만 아직 農業技術을 改善하는데 利用되지 못하고 있다. 最近 겨우 無種子수박 生産에 試圖되고 있는 程度이다.

近來에 와서 放射線이나 其他 誘起源에 依해 相互轉座의 人爲的誘起가 極히 容易하게 된 以上 今後 이 分野에 對한 基礎 및 應用研究가 活潑히 이루어지길 바란다.

de Vries는 *Oe. lamarckiana*의 研究에서 그 有名한 突然變異說을 提唱하였다. 그는 이 植物은 遺傳的으로 純粹한 것인데 突然變異에 依해 奇異한 것들이 생긴다 하였는데 實은 이 植物은 純系가 아니고 平衡致死作用에 起因된 “永久雜種”이다. 그리고 그가 말한 突然變異는 實은 環染色體의 不分離, 轉座, 染色體倍加, 交叉에 依한 致死機構의 變化때문에 생긴 것이지 眞正한 意味의 突然變異는 아니다. 萬一 近代細胞遺傳學이 좀 더 日격 發達되어 *Oe. lamarckiana*가 相互轉座에 依한 染色體環과 平衡致死機構가 關連된 複雜한 植物體이라는 事實이 알려졌더라면 de Vries의 突然變異說은 方向을 轉선 달리 하였을 것이다.

引用文獻

1. Burnham, C. R., 1946. An “*Oenothera*” or multiple translocation method of establishing homozygous lines. Jour. Amer. Soc. Agron. 38: 702—707.
2. \_\_\_\_\_, 1956. Chromosomal interchanges in plants. Bot. Rev. 22(7): 419—552.
3. 韓昶烈, 1972a. 育種技術의 改良. 育種지 4(2):144—151.
4. \_\_\_\_\_, 1972b. 菜蔬, 花卉類에서 “種子形成不能一代雜種(F<sub>1</sub>)種子”의 利用. 育種지 5(1): 56—57.
5. Kihara, H., and I. Nishiyama, 1947. An application of sterility of autotriploids to the breeding of seedless watermelons. Seiken Zihō 3: 93—103.
6. Lea, D.E., 1955. Actions of radiations on living cells.
7. 西村來八, 新開廣夫·齊藤武雄, 1952. X線處理による大麥의 突然變異. 育種 1(4):210—214.
8. \_\_\_\_\_, 倉上秀雄, 1953. 大麥における相互轉座의 分析と合成(第一報). 育種 3(1): 45—47.
9. \_\_\_\_\_, 齊藤武雄·坂口進, 1956. *ibid.*(第2報). 育種 5(4): 220—226.
10. \_\_\_\_\_, 1956. 相互轉座의 育種的利用—主として大麥における相互轉座의 合成について. 科學 26(10): 524—528.

11. \_\_\_\_\_, 坂口進, 1960. 西瓜の相互轉座に関する研究  
・第一報・旭大和の3轉座系統について. 新潟大, 農, 學術  
報告 12 : 22—29.
12. Oka, H., T. Watanabe, and I. Nishiyama, 1967. Reciprocal translocation as a new approach to breeding seedless watermelon. I. Induction of reciprocal translocation strains by X-ray irradiation. Can. J. Genet. Cytol. 9 : 482—489.
13. Shimotsuma, M., 1967. Some synthetic multiple interchange stocks of watermelons induced by  $\gamma$ -rays Chrom. inform. Ser. 8 : 3—4.
14. 山下孝介, 1947. 一粒系小麦に於ける X線轉座の分析・選種 22 : 34—37.
15. \_\_\_\_\_, 1952. 一粒系コムギの相互轉座の研究 II. 生  
研時報 5 : 102—110.  
(1973. 6. 5 誌上)

정 정

47면 우단 8행의 "(2<sup>1</sup> 2<sup>0</sup> 0)"는 "(2<sup>1</sup> + 2<sup>0</sup> 0)"로,  
 44면 우단 1행의 전부를 44면 좌단 11행 다음으로,  
 45면 좌단 3행의 "것도 밍갸다"는 "것도 밍갸되갸다"로,  
 45면 좌단 4행의 "씩체 환갸되갸"은 "씩체 환갸"로.