

연초 1대잡종 품종 육성과 이용 방향

조 천 준

한국인삼연초연구원 전주시시험장

요 약

일대잡종육종이란 현대의 다양한 육종기술 중 하나로 교배 제1세대의 잡종강세현상을 곧바로 이용하는 것으로 여러 작물에서 실용적으로 이용되고 있다. F₁ 잡종종자를 생산하려면 자가수분을 통제해야 하는데 웅성불임을 이용하면 자친의 화분제거 노력이 생략되어 경제적인 종자생산이 가능하다. 연초는 자식성 작물로 잡종강세는 높지 않으나 종간 교잡에 의한 cms가 만들어진 이후 버어리종 등에서는 60년대부터 질적형질에 가깝게 유전되는 우성 단일유전자의 지배를 받는 *N. longiflora*의 역병(race 0)저항성을 도입한 웅성불임(cms) F₁ 잡종이 활발하게 이용되어 왔다. 최근에는 cms F₁ 잡종의 이용영역이 넓어져 우리 나라의 경우 *N. glutinosa*에서 유래한 우성 단일인자 TMV저항성을 도입한 황색종 cms F₁ 잡종 KF 114가 주 재배품종이 되었고 버어리종에서는 VAM에서 유래한 열성 단일유전자의 지배를 받는 PVY저항성이 도입된 KB 111의 확대재배가 예상되고 있다.

본 글에서는 cms F₁ 잡종의 국내외 이용 사례를 살펴보고 cms F₁ 잡종의 육성과 이용 방향, cms F₁ 잡종 종자생산에 관하여 기술하였다. 그리고 병저항성 뿐 아니라 알칼로이드함량, 염록소함량, DVT나 *cis-abienol* 및 SE함량 등 질적형질에 가깝게 유전되고 유전양식이 명확하게 밝혀진 화학성분에 대해서도 F₁ 잡종 육성의 대상 형질로 논의하였다.

서 언

작물의 품종개발에는 분리육종 교잡육종 여교잡 일주일립육종 일대잡종 합성품종 순환 선발 돌연변이 배수성 중간교잡 영양번식 생명공학 기술 등 다양한 육종기술이 동원된다. 일대잡종(F_1 잡종) 육종이란 교배 제1세대의 잡종강세(heterosis) 현상을 곧바로 이용하는 기술로 현재 국내에서는 옥수수과 채소작물들에서 F_1 잡종이 재배되고 있다. 잡종강세란 유전적 유연관계가 먼 계통(품종)간 교잡에서 나온 F_1 이 양친보다 우수한 경우를 의미한다.

자가수정 작물에서 F_1 잡종을 이용하기 위해서는 heterosis가 있어야 하고, 자친(female-parent)의 화분 제거가 쉬어야 하며, 웅친(male-parent)의 꽃가루가 효과적으로 자친에 옮겨져야 한다. F_1 종자를 생산할 때 웅성불임을 이용하면 자친의 화분 제거 과정이 생략되어 경제적으로 종자를 생산할 수 있다. 웅성불임을 일으키는 유전 기구에는 핵내 유전자적(genic), 세포질적(cytoplasmic male sterility ; cms), 세포질-핵내 유전자적 웅성불임 등 세 가지가 있다. 이 중 cms는 옥수수 당근 양파 고추 연초 등 여러 종에서 발견되었는데 현재 밀 벼 연초 완두 고추 Brassica속 등에서 이용되고 있는 세포질적 웅성불임의 유래는 주로 중간교잡에 의한 것이다.

연초(*N. tabacum* L.)에서는 현재 미국이나 유럽 등에서 cms F_1 잡종이 상업적인 종자산업과 맞물려 활발하게 이용되고 있고 우리 나라에서도 황색종 cms F_1 잡종인 KF 114가 주 품종으로 재배되는 등 앞으로 F_1 잡종 이용이 크게 확대될 전망이다.

본 글에서는 앞으로 연초 품종개발에 일익을 담당할 cms F_1 잡종에 관한 국내외 연구 결과를 되돌아보고 우리 나라에서의 F_1 잡종 품종의 육성 및 이용방향, 잡종종자 생산에 관해서 논의하고자 한다.

F_1 잡종 육성 및 이용 사례

Correns(1937)가 세포질 유전을 언급한 이후 cms에 관한 이론적 실용적 연구가 여러 작물에서 이루어 졌다. 연초에서는 Clayton(1950)이 중간교잡을 통하여 cms를 얻을 것을 계기로 여러 종류의 cms가 보고되었고(표 1) 아울러 cms의 실용적 이용 연구가 뒤따랐다.

1. cms 계통육성, F₁ 잡종 인공교배 및 선발

계통육성 : 국내에는 1977년 cms계통이 도입되어(이 등, 1979) 새로운 계통육성과 이를 이용한 F₁ 잡종 연구가 활발히 진행되었다. 계통육성은 특정 세포질을 가진 cms계통에 도입하고자 하는 특성을 가진 계통(품종)을 양친간에 음성불임성을 제외한 제반 특성에 차이가 없을 때까지 여교배를 반복하여 이루어진다. 국내에도 이러한 방법으로 육성된 cms계통이 다양하게 확보되어 있으며 계통육성을 계속하고 있다(조 등, 2000). cms계통의 세포질은 지금까지의 연구결과(Aycock, 1977. Aycock *et al.*, 1963. Chaplin & Ford, 1965. 정 등, 1982. Hosfield & Wernsman, 1974. Hosfield *et al.*, 1978. Jones & Terrill, 1975. Mann *et al.*, 1962. Mann & Weybrew, 1958. Povilaitis, 1972)를 토대로 황색종은 *N. debneyi* 와 *N. suaveolens*, 버어리종은 *N. megalosiphon*의 세포질을 주로 이용하고 있다.

Table 1. Alloplasmic substitutions recorded in *Nicotiana* (D.U. Gerstel, 1980).

Doner of cytoplasm		Nucleus	Expression (anthers)	Original references
Section	Species			
Bigelovianae	<i>bigelovii</i>	<i>tabacum</i>	petalody and feminization	Burk, 1960
Suaveolentes	<i>suaveolens</i>	<i>tabacum</i>	feminization	Izar & Hitier, 1955. Schweppenhauser & Mann, 1968
	<i>megalosiphon</i>	<i>tabacum</i>	feminization	Clayton, 1950.
	<i>debneyi</i>	<i>tabacum</i>	feminization	Clayton, 1950. Sand, 1968. Tsikov & Tsikova, 1971.

Note : Alloplasmic substitutions were also recorded in *N. glauca*, *N. undulata*, *N. rustica*, *N. repanda*, *N. plumbaginifolia*, *N. gossei*, *N. goodspeedii*, *N. benthamiana*. The cms types were produced by Burk(1960) by crossing *N. tabacum* ♀ x *N. glutinosa* ♂ and *N. tabacum* ♀ x *N. plumbaginifolia* ♂.

인공교배 : F₁ 잡종을 만드는 방법에는 단교배 삼원교배 복교배 등이 있는데 특수한 경우를 제외하고는 교배노력이 적게 들고 F₁의 균일도가 높은 단교배가 많이 쓰인다. 이미 육성된 cms계통에 육종목표에 부합되는 웅친을 선발하여 교배하면 F₁ 잡종이 만들어진다. 교배친은 우량 품종, 우량 계통, 특정형질 보유 계통, 도입품종의 순서로 개량목표 형질의 유전양식을 고려하여 선정한다. 연초에서 inter-type간 교잡은 intra-type간 교배에 비하여 heterosis는 높게 나타나나 품질이 떨어지므로 질적 유전을 하는 병저항성 등을 도

입할 경우에만 이용되고 있다(Chaplin, 1966. Matzinger & Wernsman, 1968. Matzinger *et al.*, 1971. Povilaitis, 1971. Vandenburg & Matzinger, 1970)

선발 : F₁ 잡종 선발은 수량 등 농경적 형질은 heterosis나 조합능력으로 하고 질적형질에 가깝게 유전하는 병저항성 등은 저항성검정과 특성검정으로 할 수 있다. 여러 genotypes를 일시에 검정할 수 있는 diallel 분석법(정과 제, 1982)이 사용되기도 하나 임성 표준품종과 함께 생산성 검정시험을 하는 것이 가장 실용적이라고 생각된다.

2. cms F₁ 잡종 이용 사례

국외 : 호주나 유럽에서는 일찍부터 F₁ 잡종이 재배되어 왔다. 미국은 신품종 보급 전에 건엽의 내용성분 연기성분 등에 minimum standards를 적용한다. 그 결과 황색종 재배 품종들은 직·간접적으로 Hicks Broadleaf이나 Coker 139에서 유래되었으며 cms F₁ 잡종을 육성하는 데도 이용 가능한 germplasm의 범위가 좁은 편이다. 현재도 NC 71, K 326, K 346 등 다수 내병성 임성 품종이 주로 재배되고 있으나 질적형질에 가깝게 유전되는 담배모자이크병(Tobacco Mosaic Virus ; TMV)이나 감자바이러스 Y(Potato Virus Y ; PVY) 등 병저항성을 도입한 F₁ 잡종의 이용이 검토되고 있다(Fisher & Peedin, 2001).

황색종에 비하여 품질 규제가 덜 엄격한 버어리종은 가용성 germplasm의 범위가 넓어서 60년대부터 F₁ 잡종이 재배되고 있다(Chaplin, 1964. Legg *et al.*, 1974). 역병(*P. parasitica* var *nicotianae*, race 0)에 저항성인 (MS Ky 14 x L8)F₁ 뿐만 아니라 NC 2, NC 3, NCBH 129, 민간 종묘회사에서 육성한 Clay 402, N 88, PF 561, R 630 등도 현재 재배되고 있는 F₁ 잡종들이다. 특히 역병에 저항성을 나타내는 cms F₁ 잡종은 이병포지에서 리도밀처리 효과가 높게 나타난다(Shoemaker *et al.*, 2000). 또한 F₁ 잡종은 임성품종에 비하여 본포 생육이나 성숙에서 균일도가 높기 때문에 기계화 작업에 더 적합한 장점도 가지고 있다.

F₁ 잡종의 재배현황은 그 나라의 연초종자 공급체계나 종자산업법과도 밀접한 관계를 맺고 있다. 미국의 경우 1992년 종자산업법에서 연초종자의 해외 판매금지 조항이 삭제된 이후 민간회사를 중심으로 F₁ 잡종 종자의 수출을 적극 모색하고 있다(Brickers, 1999).

국내 : 버어리종에서 역병저항성 L8(Valleau *et al.*, 1960)을 용친으로 한 F₁ 잡종의 이용이 검토된 바 있다(한 등, 1980). Florida 301의 저항성(Crews *et al.*, 1964)을 갖고 있는 cms F₁ 잡종 KB 105가 시험 재배되었으나 수량 등 농경적 특성이 역병저항성 임성 품종 KB 101(조 등, 1992)을 능가하지 못하여 확대 재배되지 못하였다. 80년대에는 남부지역

일부에서 수도(*O. sativa* L.) 전작으로 연초를 재배하였는데 조숙 품종이 요구되어 염색소 함량과 연관된 pale yellow(PY)성 F₁ 잡종이 검토된 바 있다(정 등, 1982. 류 등, 1984). 특히 황색종 MS NC PY 10과 KF 107은 산지 재배에 추천되기도 했다(이 등, 1988). 또한 이 등(1982)은 cms 향초를 육성하여 재래종에서 F₁ 잡종 이용 가능성을 시사하였다.

현재 우리 나라에서 재배되고 있는 F₁ 잡종은 <표 2>와 같다. 황색종 주 재배품종 KF 114는 cms F₁ 잡종으로 자친인 MS NC 567은 *N. glutinosa*에서 유래된 단일우성인자에 지배되는 TMV저항성(NN) 계통으로 F₁ 잡종인 KF 114(Nn)에서도 TMV 저항성이 잘 표현된다(정 등, 1995). 버어리종 cms F₁ 잡종 KB 111(정 등, 1998)은 산지적응재배 결과가 좋아 앞으로 확대 재배가 예상되는데 자친과 응친 모두 Virgin A Mutant(VAM)에서 도입된 열성단일유전자에 의해서 지배되는 PVY에 저항성이다. 또한 자친과 응친(정 등, 1994)이 각각 역병에 고도저항성과 중저항성으로 F₁ 잡종도 역병에 저항성이다.

Table 2. Male-sterile F₁ hybrids of flue-cured and burley tobacco cultivated in Korea.

Hybrid	Type	Cross Combination	Cytoplasm source	Acreage*	
				ha	Percent
KF 114	Flue-cured	MS NC 567 x NC 82	<i>N. debneyi</i>	12,000	75
KB 111	Burley	MS TC 613 x KB 108	<i>N. megalosiphon</i>	100	15

*Tobacco Information. 2001. KT&G

한국인삼연초연구원에서는 유망한 임성계통이 육성되면 곧바로 여교잡을 통하여 cms계통으로 육성하고 있다. 그 결과 현재까지 수십 종의 cms계통이 육성되어 F₁ 잡종 품종 육성을 위한 교배친 선정 폭은 넓은 편이다(조 등, 2000). 동일 type내에는 존재하지 않는 병저항성, 니코틴, DVT 및 cis-abienol함량 등에 관여하는 유전자가 inter-type간 교잡을 통하여 육성계통에 집적된다면 cms F₁ 잡종의 이용 폭도 현저히 넓혀질 것으로 생각된다.

F₁ 잡종 이용 방향

1. 병저항성 F₁ 잡종 육성

연초 육종은 주요 병에 대한 저항성품종 육성을 중심으로 발전되어 왔다. 우리 나라의 주요 병은 입고병(*P. solanacearum*) 역병 TMV PVY 흰가루병(*E. cichoracearum*) 등이며 각

각의 저항성원은 <표 3>과 같고 유전양식은 <표 4>와 같다. 종간교잡으로 도입된 저항성은 대부분 질적 유전에 가깝게 단일인자의 지배를 받는 경우가 많다. 반면에 *N. tabacum*에서 유래된 저항성은 두 쌍 이상의 유전자가 관여하거나 양적 유전 양상을 나타낸다.

입고병 : *Nicotiana*속에서는 고도저항성을 갖는 종이 보고된 바 없고 다만 *N. tabacum*에서 중저항성이 보고되었다. 이 중 TI 448A는 열성으로 작용하는 polygenic 저항성을 가지고 있는데(Sisson, 1992) 황색종 재배품종의 저항성이 대부분 여기에서 유래되었다. 관여 유전자가 1~2개 정도인 단순한 형태의 저항성원이 발견되지 않는 한 입고병 저항성 F₁ 잡종의 이용가능성은 적어 보인다.

역병 : 재배품종들의 저항성은 대부분 Florida 301에서 도입되었으나 유전양식은 명확하게 밝혀지지 않았다(Crews *et al.*, 1964). Race 1(Apple, 1962. Litton *et al.*, 1965)이 보고되기 전에는 *N. longiflora*에서 유래된 우성단일인자를 갖고 있는 L8(Valleau *et al.*, 1960)이 race 0에 고도저항성이어서 버어리종 F₁ 잡종의 웅친으로 많이 이용되었다. 역병저항성이 가장 큰 것으로 알려진 황색종 Coker 371 Gold는 Florida 301 저항성과 L8 저항성과 같은 것으로 알려진 *N. plumbaginifolia*에서 유래된 저항성도 가지고 있다. 우리 나라의 경우 버어리종에서 매년 역병 피해가 심한 편인데 L8 저항성을 갖는 cms F₁ 잡종이 대안이 될 수 있을 것이며 Florida 301 저항성도 cms F₁ 잡종 육성에 이용가능성은 높다(조, 2000).

TMV : *N. tabacum*의 hypersensitive 저항성은 *N. glutinosa*에서 도입된 한 쌍의 우성유전자(NN)에 의해 지배된다(Holmes, 1936). 버어리종, Maryland종 및 Cigar품종에는 이 저항성이 성공적으로 도입되어 대부분의 품종이 TMV저항성이다. 그러나 이 저항성이 황색종에 도입되면 품질 등 농경적 특성에 악영향을 미치므로 Coker 176, NC 297 등 소수 품종만이 저항성이다(Fisher & Peedin, 2001). Wernsman(1992)은 황색종에서도 (저항성, NN x 이병성, nn)F₁은 수량은 양친의 평균 정도이고 품질은 저항성품종보다 우수하다고 하였다. 국내에서 육성 재배되고 있는 TMV저항성 황색종 F₁ 잡종 KF 114가 좋은 예이다. 또한 남아프리카에서 재배되는 KM 10같은 nonflowering 품종은 수량에 대한 저항성인자의 부정적 영향이 적고 품질도 비교적 양호한 것으로 알려져 있다. *N. glutinosa*의 저항성과는 다른 두 쌍의 유전자가 관여하는 symptomless 저항성(TI 1506)이 보고된 바 있으나 연관이나 다면발현(pleiotropy) 효과 때문에 재배품종에 도입되지는 못하였다(Clayton *et al.*, 1938). 이상의 결과들로 보아 황색종에서도 TMV저항성 F₁ 잡종 이용가능성은 충분히 있다고 생각된다.

PVY : 저항성원은 조사유도 돌연변이에서 얻어진 VAM이며 한 쌍의 열성유전자의 지배를 받는다(Koelle, 1961. Legg *et al.*, 1980). 이 저항성이 도입된 최초의 재배품종은 버어리종 TN 86이다(Miller, 1987). 국내에서도 TN 86을 교배친으로 하여 PVY에 저항성인 KB 108(정 등, 1994), KB 110(정 등, 1997)을 육성하였다. PVY저항성은 열성으로 작용하기 때문에 저항성 F₁ 잡종을 얻기 위해서는 양친이 모두 저항성이어야 한다. 그러한 예가 우리나라에서 재배되고 있는 KB 111이며(표 2) PVY에 저항성인 cms계통이나 임성계통을 다양하게 확보하고 있어서 양질의 cms F₁ 잡종 육성은 언제든지 가능하다. 이 밖에 저항성 원에는 Habana 307, Sota 6505E, Burley S-3, TB-4(Wernsman, 1992), NC 602(Witherspoon *et al.*, 1991) 등이 있는데 유전양식이 명확히 밝혀지면 PVY저항성 F₁ 잡종 육성 재료로 이용될 수 있을 것이다.

환가루병 : 저항성 품종(Kutsaga E1)이 남아프리카, 유럽, 아시아 등에서 재배되고 있고 (Palakarcheva, 1981) *N. glutinosa*나 *N. tomentosiformis*에서 유래된 저항성도 보고된 바 있다. 가장 좋은 저항성 genotype으로 Kuo-Fan이 알려져 있는데 관여유전자가 두 쌍이고 열성으로 작용하기 때문에 새로운 germplasm이 개발되지 않는 한 F₁ 잡종에 저항성을 도입하기는 어려울 것으로 생각된다.

Table 3. Sources of resistance to the most destructive diseases of tobacco(Legg & Smeeton, 1999).

Disease	Source of resistance	
	Original	Modern genotypes
Bacterial wilt	TI 448A	NC 729, K 149
Black Shank	Florida 301 <i>N. logiflora</i> <i>N. plumbaginifolia</i>	NC 60, TN 86, KY 190 L8 hybrids Coker 371 Gold
Mosaic	<i>N. glutinosa</i>	Coker 176, KY 907, Kutsaga Mammoth 10
Potyviruses	Virgin A Mutante <i>N. tomentosiformis</i> McNair 944 somaclone	TN 90, KY 907 Breeding Line TB 4 NC 602
Powdery mildew	Kuo-Fan	Kutsaga E1

2. 내용성분과 F₁ 잡종

건엽의 내용성분(표 4)도 병저항성과 같이 질적형질에 가깝게 유전되고 유전양식이 명확하게 밝혀진 경우에는 F₁ 잡종 육성의 대상형질로 취급될 수 있다.

Alkaloid함량 : 두 쌍의 관여유전자(AABB, aabb)가 명확하게 밝혀졌고(Legg *et al.*, 1969) 중간형(AAbb, aaBB)도 육성되어 있어서(Legg & Collins, 1971) 육종가의 의도대로 alkaloid 함량을 조절할 수 있다. 다만 미국에서 Minimum Standard를 엄격하게 적용하여 왔기 때문에 재배품종의 alkaloid함량 범위는 매우 좁은 편이다.

Table 4. Examples of characteristics known to be controlled by qualitatively inherited factors (Legg & Smeeton, 1999).

Characteristic	Source of genetic factor	Inheritance
<i>Chemical</i>		
Alkaloid conversion	Recurring mutation	Digenic, recessive
Alkaloid level	LA Burley 21, LAFC 53 (low)	Digenic, recessive
Duvatriene-ols	TI 1223, KY Black (high)	Monogenic, recessive
Duvatriene-diols	KDH 960 (high)	Monogenic, recessive
Cis-abienol	TI 1068 (high)	Monogenic, dominant
Sucrose esters	KDH 959 (high)	Monogenic, dominant
<i>Chlorophyll level</i>		
Pale yellow	TI 1372, PY 10	Monogenic, dominant
White burley	Burley cultivars	Digenic, recessive
<i>Disease resistance</i>		
Black shank-race 0	<i>N. longiflora</i>	Monogenic, dominant
Mosaic	<i>N. glutinosa</i>	Monogenic, dominant
Potviruses	Virgin A Mutante(TI 1406)	Monogenic, recessive

DVT(α - and β -4,8,13-duvatriene-1,3-diols) : DVT는 엽표면 모용에서 합성 분비되고 (Burk *et al.*, 1982. Johnson *et al.*, 1988. Nielsen *et al.*, 1982) 질적형질에 가깝게 유전되며 향각미에 영향을 미친다. Genotypes에 따라서는 DVT함량(Nielsen & Severson, 1992. 조 등, 1993. 이 등, 2000)과 DVT-ols(Sisson *et al.*, 1993)도 단일인자 유전을 하는 것으로 보고되었다. Labdanes나 Sucrose esters(SE)도 향각미에 관여하며 황색종, 버어리종 및 Dark air-cured에는 존재하지 않으나 Cigar나 오리엔트종은 이들 물질 생산에 관여하는 유전자

를 갖고 있다(Tomita *et al.*, 1980, Gwynn *et al.*, 1985). 이들은 우성인자의 지배를 받는다는 보고와 유전자 상호간에 연관이 있다는 보고도 있다. 이상의 향긋미 물질들은 관여유전자 수가 적고 질적형질에 가까운 유전을 하므로 F₁ 잡종 육성의 목표형질로 취급될 수 있을 것이다. 필자 등은 DVT 함량이 높고 cis-abienol함유가 확인된 버어리종 계통 KB 301을 여교잡 반복친으로 하여 cms 계통을 육성하고 있다.

염록소함량 : 염록소함량만이 다른 isogenic 계통이 육성 된 바 있고(Legg *et al.*, 1977) Galpao와 같은 남미 음건종의 pale-yellow(PY)성이 황색종에 도입되었으나 실용적으로 이용되지는 못하였다. 국내에서도 논 재배용 품종으로 PY계통이 검토된 바 있다. 대말림을 하는 Dark air-cured에서 PY성은 별데임(sunburn)을 줄이고 건엽의 색상을 좋게 한다는 보고도 있어 버어리종 대말림용 품종에 PY특성의 도입도 검토할 예정이다. PY특성은 우성단인자의 지배를 받기 때문에 용이하게 PY F₁ 잡종을 만들 수 있을 것이다.

3. cms F₁ 잡종 종자생산

cms F₁ 잡종 종자생산은 (1) 자친에 음성불임 도입, (2) cms 유지 계통 육성 및 (3) 인공교배로 이루어진다(Chaplin, 1964). 연초는 자식성으로 재배지역, 재배연도, 매개충의 활동(McMurtry *et al.*, 1960), genotype(Litton & Stokes, 1964)에 따라 다르나 품매나 총매 또는 새 등에 의한 자연교잡률은 매우 낮다. 자연교잡을 이용한 F₁종자 생산도 시도된 바 있으나 실용성이 없고 현재는 인공교배에 의한 채종이 이루어지고 있다. 잡종종자의 대량생산을 위해서는 개화기 조절, 자연교잡 차단, 화분저장, 인공교배 기술, 종자의 정선 및 저장에 관한 연구가 좀 더 진행되어야 할 것이다. 또한 종자의 상업적 생산을 위해서는 종자의 순도 및 발아율 유지와 피복종자 생산연구도 병행되어야 할 것으로 생각된다.