

벼 *Oryza sativa* x *O. minuta* 여교배 계통에서 이입 염색체단편 검정

김봉학* · 강경호** · 권수진*** · 정오영** · 리흥린* · 문헌팔** · 안상낙*†

*충남대학교 농업생명과학대학 농학과, **작물과학원 유전육종과, ***농업생명공학연구원

Introgression of *Oryza minuta* into Rice, *Oryza sativa*

Feng Xue Jin*, Kyung-Ho Kang**, Soo-Jin Kwon***, Oh-Young Jeong**, Le Hung Linh*, Huhn-Pal Moon**, and Sang-Nag Ahn*†

*Department of Agronomy, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

**Genetics & Breeding Division, National Institute of Crop Science, Suwon 441-857, Korea

***National Institute of Agricultural Biotechnology, Suwon 441-707, Korea

ABSTRACT : An introgression line, WH79006 was produced from a single plant from BC₅F₃ families from a cross between Hwaseongbyeo used as a recurrent parent and *O. minuta* (BBCC, Acc. No. 101154) as a donor parent, which was subsequently self-pollinated for three generations. WH79006 resembled the *O. sativa* parent, Hwaseongbyeo. However it differed from Hwaseongbyeo in several traits including days to heading, culm length, grain size, spikelets per panicle and fertility. These differences in the traits between WH79006 and Hwaseongbyeo can be attributed to the *O. minuta* introgressions. To detect the introgressions, 294 SSR markers of known chromosomal position have been used. At least, 28 introgressed chromosomal segments have been identified using SSR markers and they map to all chromosomes except chromosome 2. The size of the introgressed segments ranged from 4 to 35cM. A QTL related to culm length was detected using 75 F₂ plants from the Hwaseongbyeo/WH79006 cross. This QTL, *cl6* located on chromosome 6 explained 9.6% of the total phenotypic variation in the population. This QTL has not been detected in the previous QTL studies between *Oryza sativa* cultivars, indicating potentially novel alleles from *O. minuta*.

Keywords: interspecific cross, introgression, *Oryza minuta*, *Oryza sativa*, SSRs (simple sequence repeats)

작물의 재배종은 약 10,000년전 야생종으로 부터 순화되어 왔으며 재배종은 그들의 조상인 야생종과 유전적으로 유사한 특성을 보인다(Harlan, 1992). 비록 재배종과 야생종이 동일한 종에 속해 있더라도, 그들은 형태적으로 많은 차이를 보이는 경우가 있는데 이를 종합적으로 순화 증후군(domestication syndrome) 이라 한다(Harlan, 1992) 이러한 차이는 종자의

탈립성 및 휴면성, 생육 특성, 일장반응, 수량구성 요소 등 여러 형태적, 생리적 특성에서 뚜렷하게 나타난다.

작물의 야생종들은 각 지역의 환경 조건에 적응하여 오랜 기간 집단을 유지하여 왔기 때문에, 여러 가지 병해충에 대한 저항성이나 불량 환경에 대한 내성 등 유용한 특성을 갖고 있다. 특히 오늘날 재배종 중에서 찾아볼 수 없는 주요 병해충에 대한 저항성을 보유하고 있기 때문에 앞으로 매우 중요한 유전자원으로 활용될 수 있을 것이다 또한 지금까지 병해충 저항성 등 질적 형질을 개선시키기 위해 제한적으로 이용되어 왔던 야생종들이 양적형질을 개선시킬 수 있는 중요한 대립유전자를 가지고 있어 이들의 교배모본으로서의 가치는 매우 크다고 할 수 있다(Khush *et al.*, 1977; Li & Zhu, 1988, Xiao *et al.*, 1998).

벼 속에는 20 여개의 야생종과 *Oryza sativa* 및 *O. glaberrima* 2개의 재배종이 속해 있다(Vaughan *et al.*, 2003) *O. sativa*는 전세계적으로 재배되는 반면 *O. glaberrima*는 서 아프리카에 국한적으로 재배되고 있다(Khush *et al.*, 1997). *O. sativa*는 크게 잡종불임성, 형태적 및 생리적 특성, 동위효소와 DNA 표지인자 등에 의해 인디카형과 자포니카형의 두 아종으로 분류된다(Dally & Second, 1990, Wang *et al.*, 1992) 최근 DNA 표지를 이용, 재배종인 *O. sativa*의 유전적 배경에 야생벼의 유용유전자를 이입하는 연구가 활발하게 진행되고 있다(Xiao *et al.*, 1998) 야생벼의 유용유전자를 재배벼로 도입할 경우 문제점은 재배벼는 2배체로서 AA genome의 변이체들인데 비해 야생종에서는 AA 게놈 변이체를 위시하여 BB, CC, DD, EE 및 FF 게놈의 2배체와 이들이 조합된 이질 4배체가 많으므로 재배벼와의 교잡종 생산이 어려운 점이다. 그러나 BB 게놈과 CC 게놈은 재배벼의 AA 게놈과 부분적으로 동질성을 나타내므로 배배양 기술을 활용하여 잡종 후대를 얻을 수 있게 되었고 연속적인 여교잡으로 야생벼의 유용형질을 재배벼로 이전시킬 수 있는 것이 가능해졌다.

†Corresponding author. (Phone) +82-42-821-5728 (E-mail) ahnsn@cnu.ac.kr

<Received October 25, 2004>

작물과학원에서는 화성벼와 *O. minuta*(Acc. No 101141) 간 여교잡을 통해 반복친인 화성벼와 출수기, 간장, 1,000립중, 임실율 등 여러 작물학적 특성에서 차이를 보이는 염색체단편 치환 계통 “WH79006”을 육성하였는데 화성벼와 WH79006의 차이는 WH79006에 이전된 *O. minuta* 염색체 단편에 의한 것이라고 할 수 있다(Kang *et al.*, 2002a, 2002b).

본 연구는 SSR 분자표지를 이용하여 WH79006에 도입된 *O. minuta*의 염색체단편을 검정하기 위해 실시되었다.

재료 및 방법

종간잡종 식물체 생산 및 특성 검정

화성벼를 자방친, *O. minuta*(Acc. No 101154)를 화분친으로 생산된 F₁에 화성벼를 반복친으로 이용하여 BC₅F₁ 개체들을 작성하였으며(Kang *et al.*, 2002a, 2002b), 이들을 자식시켜 전개시킨 후 표현형적으로 고정된 한 계통(BC₅F₄)을 선정하여 WH79006으로 명명하였다. 화성벼와 WH79006을 4월 15일 파종하여 5월 25일 1주 1분식 이앙하였으며 출수까지 일수, 간장 등의 작물학적 특성을 조사하였다. 그리고 화성벼와 WH79006 간에 교잡을 실시하여 75개의 F₂ 개체를 육성하였으며, 이 집단을 30×15 cm 재식거리로 충남대학교 실험포장에 이앙하여 간장을 조사하였다. 재배 관리는 농촌진흥청 표준재배법에 준하였다. *O. minuta*는 온실에서 재배하여 특성을 조사하였다

DNA 추출, SSR 분석 및 유전자지도 작성

양친 및 WH79006의 종자를 파종하여 약 40일 경과한 후, 잎을 채취하여 Causse *et al.*(1994)의 방법에 준하여 DNA를 추출하였다. 화성벼와 WH79006 간 조합의 F₂ 식물체로부터 최고분열기 경에 동일한 방법으로 잎에서 DNA를 추출하였다. 벼 유전자지도에 일정한 간격으로 위치한 SSR 마커를 양친 및 WH79006의 다형성 검정에 이용하였는데(Chen *et al.*, 1997; Temnykh *et al.*, 2000, 2001; McCouch *et al.*, 2002), SSR 분석시 PCR 증폭은 94 °C에서 30초, 55-65 °C에서 30초, 72 °C에서 1분의 cycle을 35회 반복하였고, 증폭산물을 4%의 denaturing polyacrylamide gel로 전기영동한 후 Panaud *et al.* (1996)의 방법으로 staining하였다

본 연구에 이용된 SSR marker들의 연관군 정보 및 마커

간의 거리는 이미 보고된 Temnykh *et al.*(2000, 2001)의 결과에 준하였다. WH79006가 가지고 있는 *O. minuta*에서 유래한 염색체 단편의 크기는 인접한 몇 개의 마커들이 *O. minuta* 특이적 밴드를 보이는 경우에는 이들 전체 길이에, 단편의 양쪽 끝 마커와 *O. minuta* 특이적 밴드를 보이지 않는 마커 간의 거리의 반을 합한 값으로 정하였다.

간장에 관여하는 QTL 분석은 Q-Gene 프로그램을 이용하였으며, 1개의 SSR 유전자좌에서만 0.1% 수준에서 유의하거나, 인접한 두 개의 마커에서 동시에 1% 수준에서 유의하거나 혹은 세 개의 인접한 마커가 동시에 5% 수준에서 유의할 때 QTL이 존재한다고 결정하였다

결과 및 고찰

WH79006의 작물학적 특성

양친과 염색체단편 치환계통의 작물학적 특성을 비교, Table 1에 제시하였다. 화성벼와 WH79006은 포장조건 그리고 *O. minuta*는 온실 조건에서 일장 처리하여 재배하였다. 화성벼와 WH79006은 출수까지 일수, 간장 등에서 차이를 나타냈는데, 이는 반복친으로 이용한 화성벼와 *O. minuta* 간 여교배 과정에서 화성벼로 조환에 의해 이전된 *O. minuta* 염색체단편의 영향으로 해석할 수 있다. 주목할 점은 연속적인 여교배를 통해 육성된 WH79006은 탈립성, 휴면성 등의 형질이 화성벼와 동일한 수준이었고, 임실율이 낮았으며, 1,000립중 등 미립의 특성에서 화성벼와 현저한 차이를 보였다(Table 1).

Choi *et al.*(2000)은 수원345호와 추청벼를 반복친, 대성벼, 수원365호 등을 수여친으로 이용하여 도열병 주요 레이스에 대해 서로 다른 저항성유전자를 가진 근동질유전자 계통을 육성하였는데, 5~6회의 여교배로 작성된 근동질 유전자계통은 도열병 균계 반응을 제외한 출수기, 간장 등 작물학적 특성이 반복친과 유사하였다고 보고하였다. 본 연구에서 동일한 횟수의 여교배에도 불구하고 화성벼와 WH79006이 간장, 출수기 등 여러 특성에서 큰 차이를 나타냈다. 그 원인으로 첫째 화성벼와 야생벼 계통 간의 이질성으로 인해 조환이 제한적으로 일어나지만 이전된 염색체 단편에는 다양한 대립유전자들이 존재하고, 둘째 계통간 이질성으로 인한 조환의 억제로 일단 조환에 의해 이전된 염색체 단편은 더 이상 그 크기가 줄어들지 않고 이 단편에 존재하는 대립유전자에 의해 작물학적 차

Table 1. Comparison of agronomic traits among the parents and WH79006

Accession	Days to heading (days)	Culm length (cm)	Panicle length (cm)	Panicles per hill (No.)	Seed length (mm)	Seed width (mm)	Seed thickness (mm)	1,000 seed wt. (g)
<i>O. minuta</i> *	160	41	16	22	-	-	-	-
Hwaseongbyeo**	102	82	21	12	5.05	2.86	1.97	20.6
WH79006	108	87	18	8	5.47	3.12	2.25	27.0

*Data of *O. minuta* were collected from the plants grown in the glasshouse.

***O. sativa* cv. Hwaseongbyeo

이가 관찰되는 것을 들 수 있다(Kang *et al.*, 2000a, 2000b). 이러한 결과는 토마토에서 중간교잡 후대에서 재배종으로 이입된 야생종의 염색체 단편의 크기를 조사한 결과와 유사한 결과이다. Young & Tanksley(1989)는 야생종 토마토 *Lycopersicon peruvianum*의 Tm-2 유전자가 이전된 몇몇 재배종 토마토에서 Tm-2와 같이 이전된 *L. peruvianum* 염색체 단편의 크기를 RFLP로 조사하였던바 그 크기가 반복친에 따라 4-51 cm에 분포하였으며, 가장 큰 경우는 9번 염색체 단편 전체를 포함한다고 보고하면서 여교배가 목표 유전자와 연관된 DNA 단편의 크기를 줄이는데 효과적이지 못하다고 지적하였다 특히 이러한 연관지연(linkage drag) 현상은 원연간 교잡 특히 중간교잡의 경우 계놈간 이질성 때문에 더욱 현저하다고 보고되고 있다(Young & Tanksley, 1989; Xiao *et al.*, 1998). WH79006도 여교배 과정에서 특정 유전자를 목표로 선발하지 않았기 때문에 연관지연에 의한 열악 형질이 유지되고 있는 것으로 판단되며 교배모본으로 이용하기 위해서는 보다 정밀한 특성 평가가 요구된다. 특이한 점은 WH79006은 90cm로 화성벼보다 오히려 간장이 큰 초월변이를 보여주고 있다 이는 포복형으로 간장이 작은 *O. minuta*의 간장을 조절하는 유전자들 중에는 간장을 크게 하는 방향으로 작용하는 유전자가 있음을 제시하고 있다

양친과 WH79006의 DNA 다형성 검정

SSR 마커를 이용 양친과 WH79006 간 DNA 다형성을 검정한 결과, DNA 다형성은 Fig. 1과 같이 세 종류로 구분할 수 있었다. 첫 번째는 증폭된 밴드가 양친 간에 차이가 없는 경우로서 검정된 전체 마커 294개 중 84개 (28.6%)가 여기에 속했다(Fig 1A). 두 번째는 증폭된 밴드의 크기가 화성벼와 WH79006에서는 동일하나 *O. minuta*와는 차이를 보이는 경우로서 165개(56.1%)의 마커가 여기에 속했는데 이는 WH79006의 육성 과정에서 화성벼가 반복친으로 이용되어 WH79006의 유전적 배경이 화성벼와 유사하기 때문으로 이해될 수 있다(Fig 1B). 세 번째는 SSR 프라이머에 의해 증폭된 밴드의 크기가 *O. minuta*와 WH79006에서는 동일하나 화성벼와는 차이를 보이는 경우로서 45개 마커(15.3%)가 이러한 다형성을 보였는데 이는 WH79006 육성 과정에서 AA

genome인 화성벼와 BBCC genome인 *O. minuta* 간 염색체 조환에 의해 염색체 단편이 이전된 후 자식에 의해 고정된 것으로 설명될 수 있다(Fig 1C). *O. minuta* 특이적 밴드를 보이는 마커들은 2번 염색체를 제외한 모든 염색체에 위치하고 있었다(Fig. 2). 이들 마커에 의해 대표되는 유전적 거리는 약 130 cm로서 294개 마커로 검정된 전체 유전적거리의 약 9.3% (168 cm×100%/1,797 cm = 7.2%)에 해당하였는데 5회 여교배를 했을 경우 이론적인 수여친의 크기(1.6%)와 차이를 보였다. 이입된 염색체단편은 28개로서, 염색체 별로 1-6개의 분포를 보였으며 1, 3 및 12번 염색체에서는 한 개의 단편 그리고 11번 염색체에서 6개의 단편이 탐색되었다. 이입 염색체 단편 별로 *O. minuta* 밴드를 탐지한 마커 수는 1 ~5개의 분포를 보였는데, 이 중에서 1개의 마커가 있는 단편이 18개로서 가장 빈도가 높았으며 2개의 마커가 있는 단편이 8개였다. 이입 염색체단편의 크기는 약 4~35 cm의 분포를 보였는데, 7번 염색체의 RM505와 RM478에 걸쳐있는 단편이 35 cm로서 가장 컸다. 4, 5, 8 및 9번 염색체에서는 2개의 단편이 관찰되었으며 특히 11번 염색체의 하단에 위치한 몇몇 단편들은 비록 화성벼와 WH79006에서 동일하고 *O. minuta*에서는 크기가 다른 밴드를 발생시킨 RM457과 RM254에 의해 분리되었으나 야생벼 염색체에 존재할 수 있는 구조적 변이(역위)에 의해 두 개의 단편이 분리되어 있을 가능성을 배제할 수 없다. 이중 계놈 간에는 계놈의 불친화성으로 인해 조환의 빈도가 높지 않을 것으로 사료되나 본 연구에서는 염색체의 많은 부분에서 조환이 일어난 것으로 관찰되었다. 이는 반복친인 이배체 화성벼와 이질4배체인 *O. minuta*와의 여교배 후대 육성 과정에서 *O. minuta*의 염색체가 부분적으로 BC3 세대까지 남아있었기 때문에 조환의 기회가 많아 이입된 염색체 단편이 많은 것으로 판단된다(Kang *et al.*, 2002a, 2002b) WH79006에 이입된 *O. minuta*의 단편이 B 혹은 C 중 어느 계놈에서 유래했는지에 대한 추가적인 검토가 필요하다 Jena *et al.*(1992)도 재배종과 CC 계놈 *O. officinalis* 간 여교잡 후대 52 계통에서 이입 염색체단편을 벼 전 염색체에 골고루 분포하는 RFLP를 이용 검정한 결과 174개의 RFLP 마커 중 28개에서 *O. officinalis* 특이적 밴드가 관찰되었고 이들은 11개 염색체 상에 분포한다고 보고하였고, Aggarawal *et al.* (1997)은 전체 계놈 DNA 결합법을 이용하여 A, B 및 C 계놈 간의 상동성을 보고하였다 이 결과들은 A와 B, C 계놈 간에 어느 정도 유사성이 존재한다는 것을 보여 주는 결과이다. Cho *et al.*(2000)는 300 개의 SSR 마커를 이용하여 7개 양친 조합간의 다형성을 조사하였는데, 다형성 비율은 인디카형 품종간인 IR36과 N22의 48.2%에서 이중인 BS125(인디카형)와 WL028(*O. longistamnata*) 간 89.0%까지의 분포를 보였으며, SSR 마커가 유래한 클론(genomic 혹은 cDNA)의 종류에 따라서도 양친간 다형성 비율에 차이가 있다고 하였다 Cho *et al.*(2000)는 A와 C 계놈 간의 변이율이 89.0%

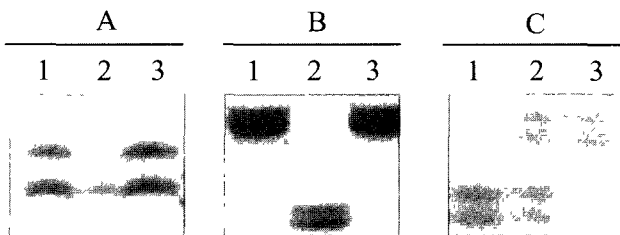


Fig. 1. SSR profile of three primers, A) RM7391, B) RM523, and C) RM21 Lanes 1, 2, and 3 indicate Hwaseongbyeo, *O. minuta*, and WH79006, respectively

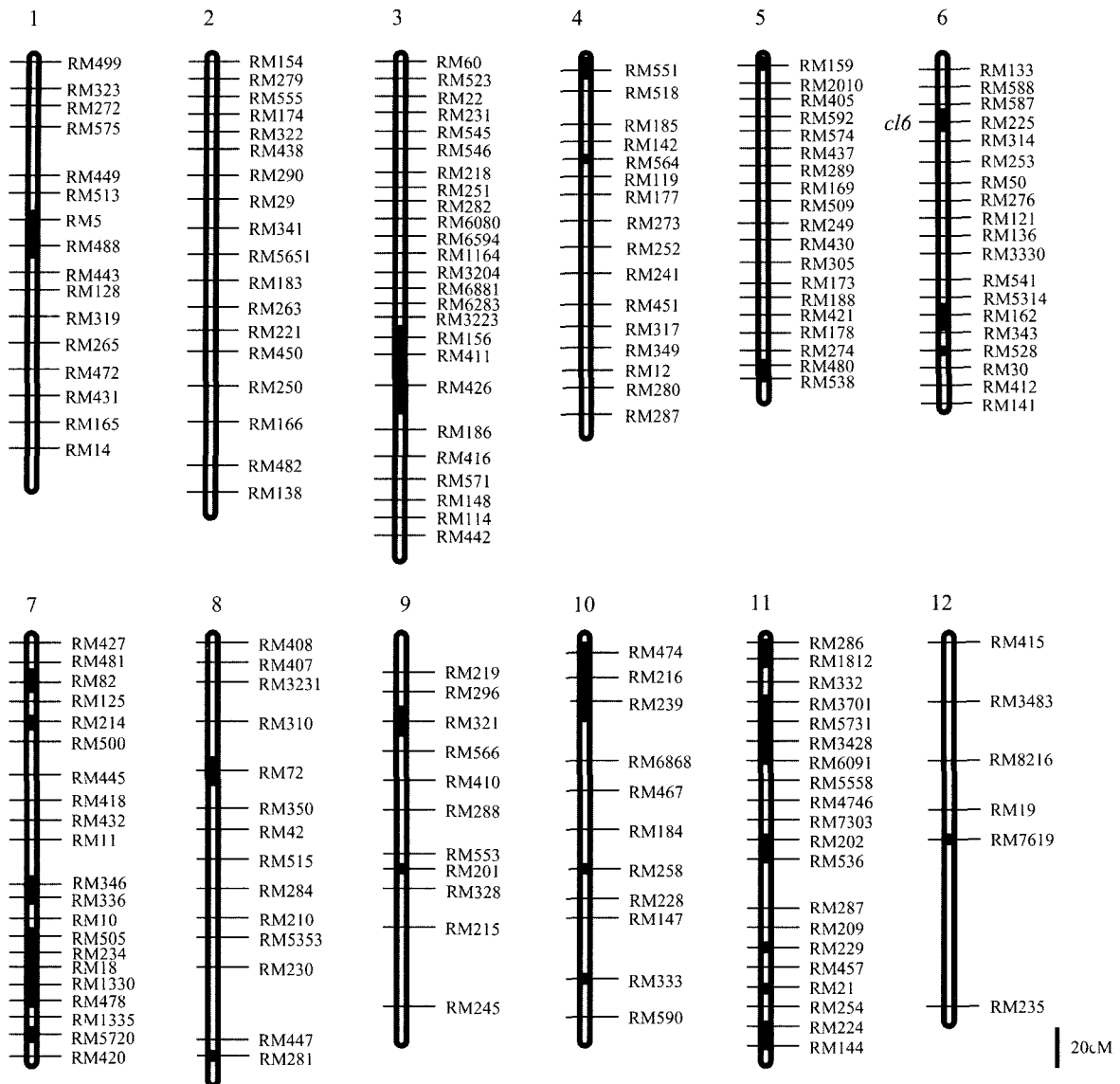


Fig. 2. A SSR map of rice derived from a backcross population. Chromosome number is on the top and loci names are listed to the right of the chromosome. Dark chromosome regions mark the *O. minuta*-specific introgressions.

높았던 이유는 타가수정을 하는 다양한 변이를 가진 *O. officinalis* 계통을 이용하였기 때문이라고 지적하였다. 본 연구에서 SSR 마커의 양친 간 다형성 비율 71.4%(Fig 1B, C)는 *O. sativa*/*O. longistaminata*의 비율보다는 낮았는데 이는 연구에 이용된 SSR 마커와 공시계통들이 다르기 때문으로 판단된다. 그러나 변이율 71.4%는 Cho *et al.* (2000) 이 검정한 야종 간(인디카형과 자포니카형)의 변이율과 유사한 수준이었는데, 이는 A 계통 유전자원 내에서도 종간과 같은 수준의 다양한 유전변이가 존재하고 있는 것을 알 수 있다.

본 연구에 공시된 *O. minuta*는 BBCC 계통 조성을 갖고 있는 이질 4배체이다(Vaughan *et al.*, 2003). *O. minuta*에서 두 개 이상의 밴드를 나타낸 마커는 90개로, 이용된 마커가

계통에 골고루 분포하고 있다고 가정할 경우 전체 계통 중 약 30.6%에서 B와 C계통 간 다형성이 있다고 할 수 있다. Ahn *et al.* (2001)은 SSR 마커로 이질 4배체인 *O. grandiglumis*의 다형성을 조사한 결과 28.4%의 마커가 두 개의 밴드를 발생시켰다고 하였는데, 이 연구의 다형성 비율과 유사하였다. Wang *et al.* (1992)은 RFLP 분석 결과 *O. minuta*에서 발생한 밴드 수와 재배벼를 포함한 AA 계통에 속한 벼의 밴드 수를 비교한 결과 재배벼보다는 38~86% 많고, 타식율이 높은 *O. longistaminata* 등과는 거의 동일한 밴드수를 관찰하여 공시된 accession에 따라 밴드의 양상 즉 유전적 조성이 다름을 보고하였다. Aggarwal *et al.* (1999)은 AFLP 마커를 이용 야생벼의 변이를 관찰한 결과 BBCC 계통에서 발생된 밴드수가

Table 2. QTL detected for culm length based on single point analysis in an F₂ population

Trait	QTL	SSR marker	R ² (%)	Mean			
				H/H*	H/W	W/W	Allele effect
Culm length	<i>cl6</i>	RM225	9.6	75	78	81	3.00

* H/H, H/W, W/W. Hwaseongbyeo homozygotes, Hwaseongbyeo/WH79006 heterozygotes, and WH79006 homozygotes, respectively.

AA, BB 계통의 그것들보다 각각 48%, 51% 많다고 보고하였는데 본 실험에서 관찰된 변이를 28.4%보다는 높아 본 연구에 공시된 *O. minuta* 계통이 재배벼와 근연이라고 할 수 있다.

간장 관여 유전자 분석

WH79006은 간장이 화성벼보다 긴 특성을 보였다. 간장에 관여하는 유전자/QTL을 탐색하기 위해 화성벼/WH79006 조합의 75개 F₂ 개체를 육성, 포장에 전개하여 간장을 조사하였다. QTL 분석 결과 6번 염색체의 RM225 부근에서 간장에 관여하는 QTL *cl6*가 탐지되었다(Fig 2, Table 2). 간장 유전자 *cl6*는 전체 표현형변이의 9.6%를 설명하였으며 *O. minuta*의 대립유전자가 화성벼의 유전적 배경에서 간장을 크게 하는 방향으로 작용하였다. *cl6*는 F₂ 개체 성적을 분석하여 탐지된 QTL이기 때문에 F_{2,3} 후대 성적을 이용한 재검정이 요구되나, 지금까지 벼 속에서는 *cl6* 부근에서 간장에 관여하는 유전자를 보고한 연구가 없기 때문에 이는 *O. minuta*에서 유래한 새로운 대립유전자일 가능성이 높다.

염색체단편 치환계통 육성 및 이용

WH79006은 야생벼와 재배벼 간 부분적인 비교염색체 지도를 작성하는데 이용될 수 있을 뿐 아니라, 출수기, 간장 등 작물학적 특성에서 화성벼와 차이를 보이기 때문에 이러한 형질과 관련된 유전자의 유전 분석 및 세밀한 지도 작성에 이용될 수 있다. 염색체단편치환 계통은 옥수수(Furbeck, 1993), 토마토(Eshed & Zamir, 1995) 등에서 개발되어 특히 양적형질 관련 유전자의 mapping 및 분리에 중요한 도구가 되고 있다. 벼에서도 QTL의 분리 및 세밀한 유전 분석을 위해 염색체단편치환 계통을 육성하고 있는데 수여친으로 주로 *O. glaberrima*, *O. rufipogon* 등 야생벼가 이용되고 있다(Kubo et al., 1999; Yano et al., 2000)

적 요

화성벼와 *O. minuta* 간 여교잡을 통해 반복적인 화성벼와 출수기, 간장 등 여러 작물학적 특성에서 뚜렷한 차이를 보이는 염색체단편 치환계통 “WH79006”을 육성하였는데 화성벼와 WH79006의 차이는 WH79006에 이입된 *O. minuta* 염색체 단편에 의한 것이라고 할 수 있다. WH79006이 화성벼의 유전적 배경에 *O. minuta*의 어느 염색체 단편을 가지고 있는

지를 검정하기 위해 SSR 마커를 이용하였다 벼 염색체에 골고루 분포한 294개의 SSR 마커를 검정한 결과 최소한 28개의 이입 단편을 검정하였는데 이들은 2번 염색체를 제외한 모든 염색체에 분포하였으며 전체 길이는 약 168 cm이었다 간장 관여 QTL을 탐색하기 위해 화성벼/WH79006 조합의 75개 F₂ 개체를 육성, 간장을 조사하였다. QTL 분석 결과 6번 염색체의 RM225 부근에서 간장에 관여하는 QTL *cl6*가 탐지되었다. *cl6*는 전체 표현형변이의 9.6%를 설명하였으며 *O. minuta*의 대립유전자가 간장을 크게 하는 방향으로 작용하였다 이 결과는 *O. minuta*가 포복형임에도 불구하고 간장 조절 유전자들 중에는 간장을 크게 하는 방향으로 작용하는 유전자가 있음을 제시하고 있으며, 이 유전자들은 앞으로 QTL 분석을 통해 그 작용을 밝힐 예정이다 추후 교잡 집단을 이용 *O. minuta* 특이적 단편들이 어느 형질과 관련이 있는지를 밝힐 예정이다

사 사

이 연구는 농촌진흥청 Bio Green 21 연구과제 “벼 분자표지 이용 선발효율 증진 및 신품종 개발” 및 “벼 돌연변이 자원의 증식, 보존 및 정보화” 연구 결과의 일부임.

인용문헌

- Aggarwal, R. K., D. S. Brar, and G. C. Khush 1997 Two new genomes in the *Oryza* complex identified on the basis of molecular divergence analysis using total genomic DNA hybridization *Mol Gen Genet* 254 1-12.
- Aggarwal, R. K., D. S. Brar, S. Nandi, N. Huang, and G. C. Khush 1999 Phylogenetic relationships among *Oryza* species revealed by AFLP markers *Theor Appl Genet* 98: 1320-1328
- Ahn, S. N., S. J. Kwon, J. P. Suh, K. H. Kang, H. J. Kim, M. T. Song, H. G. Hwang, and H. P. Moon. 2001. Identification of introgressions in a backcross progeny derived from the cross between *Oryza sativa* x *O. grandiglumis* Korean Breed J 33: 318-323
- Causse, M. A., T. M. Fulton, Y. G. Cho, S. N. Ahn, J. Chunwongse, K. S. Wu, J. H. Xiao, Z. H. Yu, P. C. Ronald, S. E. Harrington, G. Second, S. R. McCouch, and S. D. Tanksley 1994 Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population *Genetics* 138:1251-1274
- Chen, X., S. Temnykh, Y. Xu, Y. G. Cho, and S. R. McCouch 1997 Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.) *Theor Appl Genet.* 95 553-567

- Cho, Y. G., T. Ishii, S. Temnykh, X. Chen, L. Lipovich, S. R. McCouch, W. D. Park, N. Ayres, and S. Cartinhour 2000 Diversity of microsatellite derived from genomic libraries and GenBank sequences in rice (*Oryza sativa* L.) *Theor Appl Genet* 100: 713-722
- Choi, H. C., Y. G. Kim, H. C. Hong, H. G. Hwang, S. N. Ahn, H. P. Moon, S. S. Hahn, and J. D. Ryu 2000 Development of blast-resistant multilines and its blast infection and yield performance in rice. *Treatises of Crop Researches* 1: 9-18. National Crop Exp Station, RDA, Suwon, Korea
- Dally, A. M. and G. Second 1990 Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated species of rice (Genus *Oryza*, section *Oryza*). Cladistic mutation and genetic-distance analysis *Theor Appl Genet* 80: 209-222
- Eshed, Y. and D. Zamir 1995 An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL *Genetics* 141: 1147-1162.
- Furbeck, S. M. 1993 The development and evaluation of molecular marker derived near isogenic lines to study quantitative traits in maize Ph D thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Harlan, J. R. 1992 Crops and man American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin
- Jena, K. K., G. S. Khush, and G. Kochert 1992 RFLP analysis of rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines *Theor Appl Genet* 84: 608-616.
- Kang, K. H., K. H. Kim, S. N. Ahn, I. S. Choi, E. G. Jeong, O. Y. Jeong, and H. G. Hwang 2002a Production and evaluation of agronomic characters of introgression lines from the cross of Hwaseongbyeon \times *O. minuta* in rice *Korean J Breed* 34(2): 123-129.
- Kang, K. H., K. H. Kim, H. P. Moon, S. N. Ahn, I. S. Choi, E. G. Jeong, and H. C. Choi 2002b Production of F1 and backcross progenies from wide cross of *Oryza sativa* \times *O. minuta* in rice *Korean J Breed* 34(2): 116-122
- Khush, G. S., K. C. Ling, R. C. Aquino, and V. M. Aguero. 1977 Breeding for resistance to grassy stunt in rice *Proc. of the 3rd Int'l Congress of SABRAO Plant Breeding Paper* 1(4b): 3-9.
- Kubo, T., K. Nakamura, and A. Yoshimura 1999 Development of a series of indica chromosome substitution lines in japonica background of rice. *Rice Genet Newslet* 16: 104-106
- McCouch, S. R., L. Teyetlman, Y. Xu, K. B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. Li, Y. Xing, Q. Zhang, I. Kono, M. Yano, R. Fjellstrom, G. DeClerck, D. Scheider, S. Cartinhour, D. Ware, and L. Stein 2002 Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.) *DNA Res.* 9: 199-207
- Li, Z. and Y. Zhu 1988 Rice male sterile cytoplasm and fertility restoration, pp. 85-102, in *Hybrid Rice*. Int'l Rice Res Inst Manila, Philippines
- Panaud, O., X. Chen, and S. R. McCouch. 1996. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism in rice (*Oryza sativa* L.) *Mol. Gen. Genet.* 252: 597-607
- Temnykh, S., S. Cartinhour, W. D. Park, N. Ayres, N. Hauk, L. Lipovich, Y. G. Cho, and S. R. McCouch 2000 Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.) *Theor Appl Genet* 100: 697-712
- Temnykh, S., G. DeClerck, A. Lukashova, L. Lipovich, S. Cartinhour, and S. R. McCouch 2001 Computational and Experimental Analysis of Microsatellites in Rice (*Oryza sativa* L.). Frequency, Length Variation, Transposon Associations, and Genetic Marker Potential *Genome Res* 11: 1441-1452
- Vaughan, D. A., H. Morishima, and K. Kadowaki 2003 Diversity in the *Oryza* genus. *Curr Opin Plant Biology* 6: 139-146
- Wang, Z. Y., G. Second, and S. D. Tanksley 1992 Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs *Theor Appl Genet* 83: 565-581
- Xiao, J., J. Li, S. Grandillo, S. Ahn, L. Yuan, S. D. Tanksley, and S. R. McCouch 1998 Identification of trait-improving QTL alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. *Genetics* 150: 899-909.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, and T. Sasaki 2000 Hd1, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell* 12: 2473-2484
- Young, N. D. and S. D. Tanksley 1989 RFLP analysis of the size of chromosomal segments retained around the Tm-2 locus of tomato during backcross breeding *Theor. Appl Genet* 77: 353-359.