

고추 탄저병 저항성 관련 양적형질 유전자좌 분석

김 수¹ · 김기택^{2*} · 김동휘¹ · 양은영³ · 조명철³ · Arshad Jamal⁴ · 채 영⁵ · 배도함² · 오대근⁶ · 황주광⁷

¹국립원예특작과학원 원예특작환경과, ²농업기술실용화재단, ³국립원예특작과학원 채소과, ⁴킹압둘아지즈대학교, ⁵국립원예특작과학원 기술지원과, ⁶한국농수산대학교, ⁷충북대학교 원예과학과

Identification of Quantitative Trait Loci Associated with Anthracnose Resistance in Chili Pepper (*Capsicum* spp.)

Su Kim¹, Ki-Taek Kim^{2*}, Dong-Hwi Kim¹, Eun-Young Yang³, Myeong-Cheoul Cho³, Arshad Jamal⁴, Young Chae⁵, Do-Ham Pae², Dae-Geun Oh⁶, and Ju-Kwang Hwang⁷

¹Horticultural & Herbal Crop Environment Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, Suwon 441-440, Korea

²The Foundation of Agri. Technology Commercialization and Transfer, Suwon 441-857, Korea

³Vegetable Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, Suwon 440-706, Korea

⁴College of Science & Arts Rabaigh Campus, King Abdullaziz University, P.O.Box 344 Rabaigh 21911, Kingdom of Saudi Arabia

⁵Technology Services Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, Suwon 440-706, Korea

⁶Korea National College of Agriculture and Fisheries, Hwaseong 445-760, Korea

⁷Department of Horticultural Science, Chungbuk National University, Cheongju 361-763, Korea

Abstract. Pepper (*Capsicum* spp.) anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* is a destructive disease susceptible to areas where chili peppers are grown. *Capsicum baccatum* var. *pendulum* (Cbp) is resistant to anthracnose and has actively been used for interspecific hybridization for the introgression of resistance gene(s) into cultivated chili peppers. The goals of this study were to determine the inheritance of resistance to anthracnose within *Capsicum baccatum* and to map quantitative trait loci (QTLs) for the anthracnose resistance. A genetic mapping population consisting of 126 F₂ plants derived from a cross between *Capsicum baccatum* var. *pendulum* (resistant) and *Capsicum baccatum* ‘Golden-aji’ (susceptible) was used for linkage mapping. The linkage map was constructed with 52 SSRs, 175 AFLPs, and 100 SRAPs covering 1,896cM, with an average interval marker distance of 4.0cM. Based on this map, the number, location, and effect of QTLs for anthracnose resistance were studied using plants inoculated in the laboratory and field. A total of 19 quantitative trait loci (2 major QTLs and 16 minor QTLs) were detected. Two QTLs (*An8.1*, *An9.1*) showed 16.4% phenotypic variations for anthracnose resistance after wounding inoculation. In addition, five minor QTL loci (*An7.3*, *An7.4*, *An4.1*, *An3.1*, *An3.2*) showed a total of 60.73% phenotypic variations of anthracnose resistance in the field test. Several significant QTLs were also detected and their reproducibility was confirmed under different inoculation conditions. These QTLs are now being confirmed with different breeding populations. Markers tightly linked to the QTLs that are reliable under different environmental conditions will help to determine the success of marker-assisted selection for anthracnose -resistant breeding programs in chili pepper.

Additional key words: AFLP, *Colletotrichum acutatum*, linkage map, SRAP

서 언

고추 탄저병은 국내외에서 고추 재배에 가장 많은 피해를 주는 병종의 하나로서, 발생이 심한 해에는 연중 생산량의

10% 이상 감소를 초래하기도 하며, 해외 종자 수출 대상국에서도 많은 피해를 주고 있다 고추 종자산업의 경쟁력을 강화하기 위해서는 탄저병 피해를 줄일 수 있는 대책이 필요하다. 고추 탄저병은 *Colletotrichum* spp.에 의해 발생하

*Corresponding author: imkt1109@efact.or.kr

※ Received 13 June 2010; Accepted 13 October 2010. 본 연구는 농촌진흥청 바이오그린21사업(과제번호:20050301034408)의 지원에 의해 이루어진 것임.

며 현재 가장 많은 분포를 나타내는 종은 *C. acutatum*으로 보고되고 있다(Kim 등, 2008).

탄저병 피해를 줄이기 위한 방법으로는 탄저병 저항성 품종을 재배하는 것이 최선의 대책이지만 아직까지 저항성 품종이 시판되지 않아 주로 약제에 의한 화학적 방제가 이루어지고 있다. 이러한 이유로 고추 탄저병 저항성 품종육성을 위하여 다양한 유전자원을 대상으로 병원균에 강한 육종 재료의 탐색이 이루어져 왔으나, 국내외적으로 가장 많이 재배하고 있는 *C. annuum* 종내에는 안정적인 저항성을 보이는 유전자원이 없는 것으로 알려지고 있다. 그러나, *Capsicum chinense*와 *Capsicum baccatum*에서 과실에 발생하는 탄저병 저항성 자원으로 보고되고 있다(AVRDC, 1999; Berke 등, 1999; Hadden 등, 1989). *Capsicum chinense*에 비해 강하고 안정적인 저항성을 보이는 *Capsicum baccatum*을 이용하여 저항성유전자를 *Capsicum annuum*에 도입하려는 시도가 국내 연구진에 의해 주로 이루어져 왔다(Chae, 2006; Yang, 2006; Yoon, 2003).

고추 과실에 발생하는 탄저병 저항성의 유전에 대하여 Park 등(1990a)은 국내모집 지방종과 PI계통 등 6개 계통의 이면교잡을 통한 유전분석에서 *C. dematium*에 대한 반응에서 병반이 작은 쪽이 큰 쪽에 대하여 우성의 경향이었으며, 저항성은 감수성에 대하여 부분 우성이었다고 하였다. 또한 저항성에 관여하는 유전자 수는 1-2개 정도이며 광의의 유전력과 협의의 유전력 모두 높았다고 하였다. 아울러 *C. gloeosporioides*에 대한 반응에서 병반이 작은 쪽이 우성의 경향이어서 저항성은 감수성에 대하여 부분우성 또는 초우성으로 나타났으며, 광의의 유전력은 높은 편이었으나 협의의 유전력은 낮은 편이었다고 하였다. 그리고 '청룡'(저항성)과 'PI244670'(감수성)을 이용한 *C. dematium*에 대한 유전분석을 실시한 결과 저항성이 감수성에 대하여 부분 우성이었으며 상가적이었고, 미숙과와 적숙과에서 모두 단일우성 유전양식에 가까웠으며, 적숙과에서 광의의 유전력은 78%로 높게 나타났다고 하였다(Park 등, 1990b). Shin(1997)은 *C. gloeosporioides*에 대해서 하나의 우성유전자가 관여하고 다른 한 조합에서는 2개의 유전자가 저항성에 관여한다고 하였다. 최근에 Kim 등(2008a)은 *C. acutatum*에 대한 PBC932의 저항성이 하나의 열성 유전자에 의해 조절된다고 하였다. Kim 등(2008b)은 *C. baccatum* 'PI594137'을 저항성 재료로 하고 *C. baccatum* 'Golden-aji'를 감수성 재료로 한 연구결과에서 *C. acutatum*에 대한 저항성은 하나의 우성 유전자에 의해 조절된다고 하였다. 한편 분자유전학적 방법으로 연구가 진행되어 왔는데 대표적으로 Yoon(2003)은 *C. baccatum* 'PBC81'과 *C. annuum* 'SP206'의 후대인

BC₁F₂ 및 BC₂F₁ 집단을 육성하여 저항성 QTL을 탐색하여 30%정도의 유전효과를 가진 4개의 양적형질 유전자좌 분석(QTL)가 탐색되었다고 하였다. Voorrips 등(2004)은 *C. annuum*과 *C. chinense*의 중간 F₂ 집단을 이용한 *C. gloeosporioides*와 *C. capsici*에 대한 탄저병 저항성에 관련된 QTL 분석결과 점종조건에 따라 특이적인 QTL들이 탐색되며 각 QTL의 효과도 additive와 partially dominant effect를 가지는 경향을 나타내었다. Do(2005)는 한 개의 주동 QTL를 탐색하였으며, 저항성의 보조적인 역할을 할 것으로 추정되는 2개의 서로 다른 연관군에서 QTL이 탐색되었다고 하였다. Yang(2006)은 4개의 QTL을 탐색하였고, 이들은 상가적 효과를 가진 하나의 QTL과 우성효과와 상가적 효과를 모두 가진 세 개의 QTL을 탐색하였다. 이와 같이 유전연구가 진행되었으나 현재까지 육종에 적용된 사례는 미비하였으며 시판품종으로 성공한 사례는 없다. 국립원예특작과학원에서는 *C. baccatum* var. *pendulum* '881045(Cbp)'를 이용한 탄저병 저항성 계통 선발을 수행하고 있으며, 보다 효율적인 육종을 위한 유전 양상의 이해와 선발표지 개발이 필요하였다.

따라서 본 연구에서는 중간교잡 후대의 불임으로 인한 어려움으로부터 벗어나 보다 안정적인 세대진전을 기대할 수 있는 *C. baccatum* 종내의 저항성과 감수성을 교잡하여 저항성 유전 양상을 구명하고자 하였다. 또한 이러한 연구를 통하여 고추 탄저병과 밀접하게 연관된 QTL과 유전자가 밝혀지면 이를 고추 탄저병 저항성 유전자 관련 분자표지로 개발하여 육종과정에서 저항성 개체의 정확한 선발에 이용하고자 한다.

재료 및 방법

Capsicum baccatum 종내 교잡 집단 육성

양적형질 유전자좌(Quantitative trait loci; QTL) 지도 작성을 위한 식물재료는 저항성인 *C. baccatum* var. *pendulum* '881045(Cbp)'와 감수성인 *C. baccatum* 'Golden-aji(GA)'를 사용하였다. 저항성 재료인 'Cbp'는 Pae 등(1995)에 의해 탄저병 저항성 유전자원으로 선발되었으며 Chae(2006)에 의해 *Capsicum annuum*과의 중간교잡에 이용되었다. 저항성 재료의 원예적 특성은 파종 후 최초 개화일은 85일이며, 평균과중은 11g, 평균과장은 7.2cm, 평균과경은 1.4cm, 미숙과 색은 녹색이고, 성숙과색은 붉은 색이다. 감수성 재료로 이용된 'GA'의 원예적 특성은 파종 후 최초 개화일은 112일이며, 평균과중은 14g, 평균과장은 9.4cm, 평균과경은 1.7cm, 미숙과 색은 연한 노랑색이고, 성숙과색은 주홍색이다(Chae, 2006).

조합 작성은 2004년 'Cbp'를 모본으로 하고 'GA'를 부분으로 한 교잡에 의해 F₁을 양성하였다. 2005년 6월에 F₁을 자가 수분하여 300개체의 F₂ 집단을 육성하였다. 2005년 11월에 300개의 F₂ 개체 중 126개체를 선발하여 자가 수분을 하였고, 2006년 5월 126계통의 F_{2.3} 집단을 얻었다. 선발된 F₂ 126개체는 F₂ 300개체 중에서 과실을 얻지 못한 개체와 저항성 검정 결과가 불안정한 개체를 제외한 것이다.

병원균 준비 및 접종

상처접종은 병원균은 국립원예특작과학원 채소과에서 *Colletotrichum acutatum* isolate 'C3'를 분양받아 PDA(patato dextrose agar, DIFCO) 배지에 계대배양하여 사용하였다. *C. acutatum* isolate 'C3'는 경북 안동의 고추재배포장의 이 병과에서 분리하여 단포자 배양하여 분리한 균주이다(Chae 2006). 배양조건은 배지에 치상 후 3-4일은 28°C의 항온기에서 암 상태로 배양을 하고, 이후 명 상태에서 3-4일 포자가 발생할 수 있도록 배양하였다. 접종을 위해 치상 후 7-10일경의 배양된 병원균을 페트리디쉬 1개당 10mL의 멸균수를 붓고, 붓으로 배지가 떨어져 나오지 않도록 조심스럽게 포자를 떼어낸 후 4겹 거즈로 걸러서 포자를 수확하였다. 포자수는 hemacytometer를 이용하여 확인하였고, 접종농도는 1×10⁵ conidia/mL로 하였다.

수확 전후의 상처접종은 Yoon(2001)에 의해 AVRDC에서 도입하여 적용성이 검정된 microinjection syringe를 변형하여 자체 제작한 microinjector를 이용하여 개체당 3-4개의 과실에 접종하였다. 한 과실 당 접종은 3-4부위에 현탁액 5μL씩 접종하였다. 자체 제작한 microinjector는 과실에 폭 0.8mm, 깊이 1mm의 상처를 주면서 바로 포자현탁액을 주입할 수 있다. Microinjection syringe와 비교한 결과 유사한 발병 효과를 보여 본 연구에 적용하게 되었다. 수확후의 상처접종은 접종 후 관리를 28°C에서 100% 습도로 2일간 암 상태로 유지하고, 이후는 같은 온도로 60%로 습도를 유지하고 명 상태로 두었다. 접종 7일 후에 접종과실을 모두 조사하였다.

포장검정은 분무접종을 겸한 자연감염을 조사하였고, 균주준비는 발병과실을 수확하여 가정용 믹서기로 마쇄한 후 4겹의 거즈로 여과하였다. 포자수와 현탁액 준비 등 이후의 과정은 상처접종과 동일한 방법으로 하였다. 접종농도는 1×10⁶ conidia/mL로 하였고, 고압분무기를 이용하여 전체 포장에 주간 1회 살포하였다.

저항성평가

수확한 과실의 상처접종은 탄저병 접종에 의한 식물체의

반응을 평가하기 위해 조사 과실의 발병수와 총 접종 개수의 비를 발병률(disease rate; DR)로, 과실 당 병반의 크기를 합한 값과 접종개수의 비(disease area; DA)로 계산하였다. 아울러 2년간 총 5회의 발병률은 개체별로 평균(MDR)을 산출하였다.

수확전 과실의 상처접종은 상처 크기가 1-1.5mm 이하로 병진전이 없는 것은 무 발병으로, 1.5mm 이상은 발병으로 간주하여 각 개체에 대해 평가하였다. 개체 당 발병수와 총 접종 개수의 비를 발병률(2008년 disease rate; 08DR)로 하였다. 2008년 disease area(08DA)는 개체 당 병반의 크기를 합한 값을 접종개수로 나누어 병반 진전정도를 조사하였다.

포장 저항성 검정의 조사시점은 대비종인 마니파의 90% 발병이 확보되는 시점으로 정하였다. 조사는 탄저병의 전형적인 증상인 윤문이 완전하게 나타난 과실을 발병과로 분류하고, 전체 과실에 대한 발병과의 비율을 발병율로 하였다. 각각의 F_{2.3} 계통내의 개체별 발병률은 전체 수확과실에 대한 발병과의 비율을 계산하였고, 계통 내 발병율의 평균을 해당 계통의 발병률로 이용하였다. 2006년은 06NR, 2008년은 08NR로 표기하였다.

분자표지 개발 및 연관지도작성

연관지도 작성을 위해 양친 간에 다형성을 보이는 분자표지를 탐색하고, 탐색된 분자표지를 이용하여 집단의 변이를 분석하였다. DNA 추출은 Dolye와 Dolye(1990)의 방법에 따라 교배친을 비롯한 F₂의 각각의 total DNA를 추출하였다.

AFLP 분석 과정은 Vos 등(1995)의 방법을 변형하여 수행하였다. Pre-amplification은 *EcoRI*(E) primer(E+G), *MseI*(M) primer(M+T)를 이용하였고, Selective amplification은 *EcoRI* selective primer(E+GNN)와 *MseI* selective primer(M+TNN) 68조합을 이용하여 양친간의 다형성 분석을 하였다. 선발된 AFLP 표지는 Standard List for AFLP[®] Primer Nomenclature (<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/keygeneAFLPs.html>)에 따라 band size를 포함하여 명명하였다. 증폭반응은 Mastercycler ep gradient S(Eppendorf Co., Hamburg, Germany)를 이용하였다.

SSR 표지는 *C. annuum* 집단의 mapping에 사용된 SNU3 pepper map(Yi 등, 2006)에 사용된 150개의 SSR marker와 EST에서 유래한 1677개의 SSR(unpublished)을 사용하였다. 반응액 조성은 template DNA 5ng, 0.4μM forward와 reverse primer, 200μM dNTP, 1×PCR reaction buffer, 0.5 unit *Taq* DNA polymerase를 최종 농도로 혼합하였다. 총 반응액량은 20μL로 하였다. PCR 반응용기는 0.2μL PCR tube를 이용하였다. 증폭조건은 94°C에서 1분, 55°C에서 30

초, 72°C에서 30초간 35회 반복하였다.

SRAP 표지는 Li 등(2001)의 연구에 사용된 forward primer 5개와 reverse primer 6개를 조합한 30개의 primer set을 이용하였다. 반응액 조성은 template DNA 5ng, 0.4μM forward와 reverse primer, 200μM dNTP, 1×PCR reaction buffer, 0.5 unit *Taq* DNA polymerase를 최종 농도로 혼합하였다. 증폭 조건은 94°C에서 1분, 35°C에서 30초, 72°C에서 30초간 5회 반복하였다. 이후 94°C에서 1분, 55°C에서 30초, 72°C에서 30초간 30회 반복하였다.

AFLP, SSR, SRAP 증폭산물은 10μL의 6×loading buffer (98% formamide, 10mM EDTA pH 8.0, 0.1% bromophenol blue, 0.1% xylene cyanol FF)를 첨가하여 95°C에서 5분간 변성시키고 바로 얼음에 5분간 넣어 급랭하였다. 이 용액 중 5μL를 6% denaturing polyacrylamide gel에 넣고 2시간 동안 50W(1500V)로 전기영동 하였다. 전기영동 buffer는 1×TBE buffer(89mM Tris base, 89mM Boric acid, 2mM EDTA)를 사용하였다. 전기영동이 완료된 후 Silver sequencing kit(Promega Co., USA)로 염색하였다.

연관지도 작성

연관지도는 Joinmap 3.0(Van Ooijen 등, 2001)을 사용하여 작성하였다. 각각의 분자표지들은 dominant와 co-dominant 분자표지별 지도를 작성하였고, 각 지도는 SSR 지도에 추가하는 방법으로 연관지도 작성을 수행하였다. 작성된 표지별 연관지도는 co-dominant 분자표지인 SSR 지도를 frame으로 하여, SSR의 12개 연관군에 각각 AFLP와 SRAP 연관군을 그룹화 하였다. 작성된 지도는 LOD 4.0에서 maximum marker distance 30cM으로 하였다. 그 후 카이제곱 검정에서 제외되었던 분자표지들을 연관군별로 LOD 4.0의 조건으로 각각 추가하였다. Mapchart 프로그램(Voorrips, 2002)을 이용하여 연관지도를 그림으로 나타내었다.

QTL 분석

양적형질 유전자좌위 분석은 연관지도와 표현형 data를 이용하여 수행되었다. 126 F₂ 개체에 대해 조사된 기록 중 8가지(2005년 수확 후 접종 2회 발병률; 05DR1, 05DR2, 2006 수확 후 접종 2회 발병률; 06DR1, 06DR2, 2006년 1회 평균 병반크기, 06DA, 2008년 포장 저항성 검정; 08NR, 2008 수확 전 접종 발병률; 08DR, 2008 수확 전 접종 병반크기; 08PDA)의 저항성 평가 성적을 분석에 이용하였다. Interval mapping (IM)(Landder & Bostein, 1986)는 Window QTL cartographer v.2.5(<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>) 프로그램을 사용하였다. 회귀분석 모형에 따라 additive 및 dominance

효과를 추정하였으며, 이때 모든 회귀계수 값과 F-검정통계량은 각각 2cM 단위로 추정하였다. 각 형질별, 염색체별로 1,000회의 permutation을 통하여 5%의 신뢰한계에서 각 평가조건에 대한 LOD threshold를 추정하였다. QTL분석 결과는 Mapchart 프로그램(Voorrips, 2002)을 이용하여 그림으로 나타내었다. QTL의 gene action은 Stuber 등(1987)에 의해 알려진 dominance ratio(DR=d/a)를 계산하여 DR < 0.2는 additive, 0.2 ≤ DR < 0.8는 partial dominance, 0.8 ≤ DR < 1.2는 dominance, DR ≥ 1.2는 overdominance로 하였다.

결과 및 고찰

고추 탄저병 저항성 검정 및 유전

고추 탄저병 저항성 유전 분석을 위해 'Cbp'와 'GA'간의 교잡 후대인 F₂ 및 F_{2.3}에 대한 빈도분석 결과는 Fig. 1, 2와 같다.

Fig. 1은 상처 접종에 의한 발병률로 06DR1(E)을 제외하고는 F₂ 집단의 분포가 저항성과 감수성에 걸쳐 넓은 분포를 보이고 있다. 그리고 발병률의 평균(Fig. 1G)에서 또한 유사한 분포를 보여 멘델의 유전법칙을 따른다기보다는 정규분포양상을 보여 저항성이 다수의 유전자에 의해 조절되는 양적형질임을 확인할 수 있었다.

감수성 대비종의 발병이 90%이상 확보된 2008년의 포장 검정에서 F_{2.3}와 F₂의 분포(Fig. 2)는 최빈값이 두 집단의 발병률 0.3과 0.4에 위치하여 'Cbp'의 분포 범위 안에 위치하고 있다. 한편 F₂와 F_{2.3}에 대한 전체 분포는 F₂는 0.0-1.0이고, F_{2.3}가 0.1-0.7로 나타난다. 이 결과는 저항성에 관여하는 몇 개의 유전자가 열성 유전 등의 유전자 상호작용이 있는 것으로 보여졌다. 즉 F_{2.3}은 F₂에서 유래하였으므로, 상호작용을 하는 유전자들이 세대 진전에 의해 서로 분리되어 F_{2.3}의 분포가 완전한 감수성의 개체를 보이지 않는 것으로 여겨졌다. 이 결과는 보다 정밀한 집단을 구성하여 확인되어야 할 것이다.

Chae(2006)는 본 연구와 동일한 양친을 이용하여 저항성 평가를 실시하였고, 그 결과 저항성이 열성유전자에 의해 조절된다고 하였다. 그러나 본 연구의 포장 검정 결과는 F_{2.3}의 경우 전체 분포범위는 0.1-0.7까지로 감수성의 분포영역에 근접한 수준으로 우성적인 효과가 있음을 예측할 수 있어 다른 결과를 보였다. 이와 같은 상이한 결과를 보이는 것은 접종방법에서 나타나는 것으로 판단되었다. 즉, 포장검정에서는 과피 등의 조직에서 나타날 수 있는 방어관련 기작을 기대할 수 있으며, 상대적으로 상처접종은 이들 방어반응이 무너진 상태에서 검정이 이루어지므로 병의 진전과 관

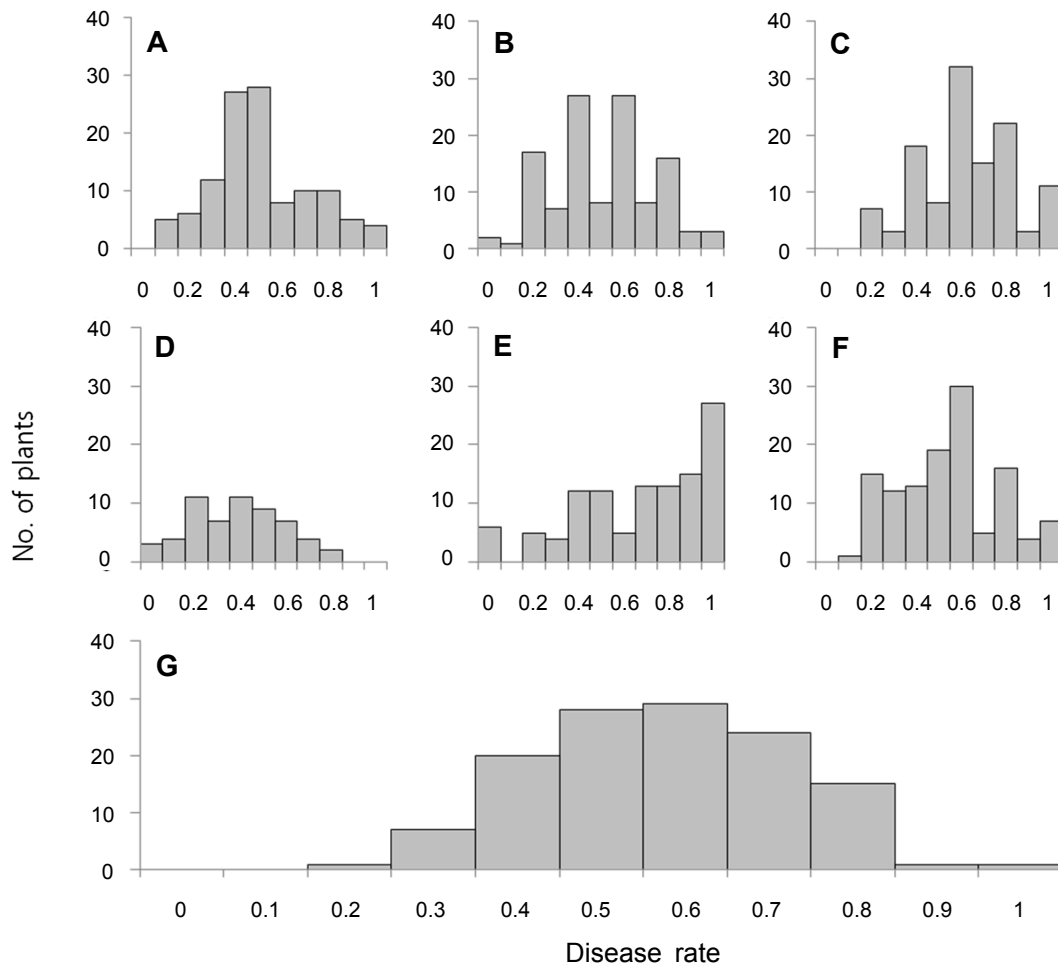


Fig. 1. Frequency distribution of anthracnose resistance in F_2 and their $F_{2.3}$ families by disease rate (%). A, Disease rate in 2008 (08DR); B, C, D, Disease rate in 2005 (respectively 05DR1, 05DR2, 05DR3); E, F, Disease rate in 2006 (06DR1, 06DR2); G, Average of total disease rate (MDR).

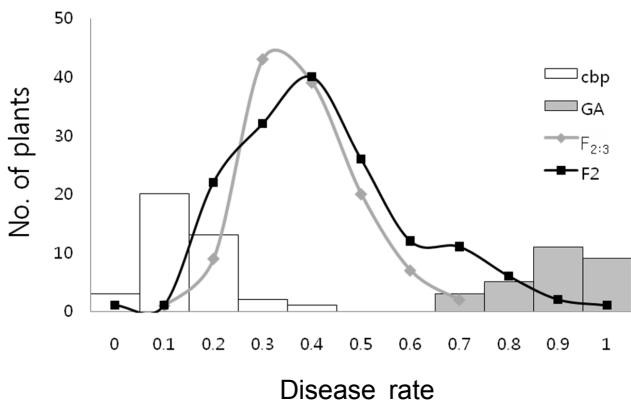


Fig. 2. Frequency distribution of anthracnose resistance in F_2 and their $F_{2.3}$ families in the field. Cbp, Resistant parent; GA, Golden-aji (susceptible parent).

련한 저항성 반응으로 서로 다를 가능성이 있다고 생각한다.

포장검정(08NR)과 수확 전 상처접종결과(08DR, 08DA)를 이용하여 탄저병 저항성의 광의의 유전력을 평가하였다

Table 1. Broad sense heritability (h_B^2) of anthracnose resistance in F_2 generation derived from the 'Cbp' × 'GA' combination.

	V_{P1}	V_{P2}	$V_{F_2^2}$	h_B^2
08DA	1.250	1.440	1.610	0.16
08DR	0.050	0.060	0.130	0.57
08NR	0.005	0.010	0.050	0.85

² F_2 variance was calculated from $F_{2.3}$ population.

(Table 1). 그 결과 08DA는 0.16, 08DR은 0.57, 08NR은 0.85로 나타나 상처접종의 유전력에 비해서 포장검정(무상처접종)의 유전력이 높게 나타났다. 08NR가 높은 유전력을 보인 것은 병원균과 식물재료는 다르지만 Park 등(1990a, 1990b)의 연구와 유사한 결과를 보였다.

이상의 결과로 볼 때 고추탄저병 저항성의 유전은 다수의 유전자에 의해 유전하며, 포장검정결과 높은 광의의 유전력을 가지며, 평가방법에 따른 저항성을 조절하는 유전자가 다를 것으로 예상되었다. 또한 포장검정에 의한 저항성 평

Table 2. Description of EST-SSR markers polymorphic between 'Cbp' and 'GA'.

Markername	Primer Name	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	Product size (bp)	LG
E70	cacn02832	CAAAGTCAACAAAACAATACCCTC	GCGTTTTGCTATCTTCAGG	156	6
E77	caKS13024G01.ab1	TGCTGCTGCTGGTGTATTTC	GGAGGCAAGATTTAGGAGGG	235	2
E89	cacn06603	AAGCCGAAGGTGAGCATAGA	GGACGAGGAAGTGGAGAGTG	261	6
E96	cacn10800	ACTGGTGAGGGTTGAGGGTT	TTCAAATTGGTAAGTAAAACGC	230	6
E109	cacn13222	ACACAAAATGGTGTGGCAGA	TTTCTGATGAACGTCCAGGC	240	7
E117	cacn14213	GATCGACAAATTTGAGGG	GAAGAGCAACCCACAAAAGC	257	9
E137	cacn11977	TGTCGACGAACAACAAGAGG	ATTTGCATCGGAAAATCAGG	202	1
E159	cacn04338	TGGAGGTTGGATTTCTGGAC	CCAAAAC TTGGTGTCAACCTC	245	7
E207	cacn12687	GGCAACATCTTTTTCCCAA	TTGGATGGAGGAGTTCTTG	202	6
E246	cacn03308	ATCGATGGAGAATGGAGTGC	GCCTCTGTATAACAATCAACGG	226	13
E355	caKS09087F11.scf	ACGCCAAGAAAATCATCTCC	AGAGATGGAGACCTGAGCCA	249	3
E376	cacn01251	TGCGTACATCTTACCCTCCC	GGAAATCAGATAATCCTTGAGGC	252	1
E382	cacn05328	GACCTGAAATTGGAGCAAACA	GTATCGTGCGGAGATTTGGT	209	9
E384	cacn15074	TTGCAGTCCTATACTCCCCG	TCATCTTCTTTCCCCAGCAC	214	7
E548	cacn07266	GGTGCCTGTTGCCAGTATTT	TGGTCGGAAGTGAGAACCTC	230	1
E672	caKS10116E12.ab1	ATGGCGTCTCATCTTCATC	ATGAAGGGATCGTAAACCCC	220	7
E749	caKS21023J10.ab1	AGGGGGTAGGAAGGAAACAA	TCCTGCCACTGAACTTCTCC	235	6
E767	cacn07935	TGGCACGTCAATTTGTTGTT	CTGGTGCTGCAGAAATTGAA	209	7
E773	cacn12661	GAAAGTCCGTACGTGTGCAA	GGATTTTCATGAAGGGGGTT	191	2
E920	caKS13044D05.ab1	AACACCCACCACTCAAAACC	CTTGTGGCGAAGCAGTACAA	212	7
E946	caKS09103E06.ab1	CTATTTGCTGCAGCCCTAGC	CCAGCTGAAGTAGTCCTCGG	206	8
E948	cacn04253	ATTGGGATGTCTTGCTGGAG	TTCTCAACCAGTATTTGAACATTGA	216	12
E1144	cacn12848	AGAGGGCTCTGAACTGACCA	TAGCATCCAGGACATCACCA	164	5
E1161	cacn15331	ATGTGACCCCTTCTCTCCCAA	AGCAGCGAAAAATCCAGAAA	246	10
E1266	cacn09988	TTCACAGAGTCCCCCTCATC	CCCTTTTCTCCACTTTTGC	240	10
E1281	cacn14190	GGCAATCAGTTCATCCAGGT	CGTCGTCGTTCTTTCATCA	207	1
E1291	cacn04489	ATCGGGTCAACCATCTCTCA	CAGAAGAATCGCCACAGACA	241	8
E1507	caKS13019E02.ab1	GTTTCAATGGACACCGACCT	TTCATCATGAGCATAATCAACAA	214	6
E1540	cacn04602	GCTTGTGGCCAAGGTTAAAA	AATTTTCCGAGTTTGGCCT	198	4
E1577	cacn08751	CAGCATGCTTAGCCAATTCA	AGAAGTTACCGAAGGACGCC	260	7
E1638	caKS16022G05.ab1	TCAGCAAACAAAACAATCCC	AAGGATCGGGTCAACAACAG	189	12

가는 기존의 상처접종 방법과 함께 고추 탄저병 저항성 품종육성을 위한 접종방법으로서의 가능성을 확인하였다.

분자 표지 개발 및 분자 지도 작성

분자지도를 작성하기 위하여 1827조합의 SSR primer와 68조합의 AFLP primer와 30개 조합의 SRAP primer을 이용하여 양친에서 다형성을 보이며 집단에서 분리를 나타내는 분자표지의 탐색하였다. 그 결과 258개의 AFLP, 158개의 SRAP를 선발할 수 있었다. SSR은 EST 유래 1677개의 프라이머 중에 31개(Table 2)와 SNU3에 포함된 표지 중에 18개를 선발하였다. 선발된 표지를 이용하여 linkage map을 작성하였다(Fig. 5). 작성된 map은 46개의 marker로 구성된 LG7에서 10개의 marker로 구성된 LG13까지 13개의 그룹, 전체 길이가 약 1,896cM, 마커당 평균거리리는 4.0cM 그리고 연관군별 marker간 평균거리리는 5.7-14.0cM 이었다(Table 3).

Table 3. Marker composition of linkage map in F₂ population derived from the cross of 'Cbp' × 'GA' cross.

LG	No. of marker	Length (cM)	Average interval length (cM)	SNU3 ^z
1	26	138.0	5.3	1
2	11	95.9	8.7	NA
3	10	139.7	14	3
4	24	86.2	3.6	4
5	12	158.5	13.2	5
6	32	169.6	5.3	NA
7	46	263.4	5.7	7
8	42	194.8	4.6	NA
9	34	146.0	4.3	NA
10	11	96.3	8.8	NA
11	33	113.7	3.4	11
12	31	138.8	4.5	12
13	15	154.9	10.3	b
Total	327	1896.4	4.0	

^zSNU3 was quoted from Yi et. al. (2006). NA, non assignment.

연관 지도는 SNU3 map(Yi 등, 2006)과 비교한 결과 (Table 3) 8개의 연관군에서 동일한 SSR이 존재하였다. 이들 표지로는 *C. baccatum*을 이용한 연관지도와 SNU3 map과의 차이점을 찾을 수는 없었다. 그러나 비교한 marker의 개수가 적어 SNU3 map과의 정확한 비교를 위해서는 비교 가능한 분자표지들이 더 많이 추가되어야 할 것이다. 연관 군명은 SNU3 map과 동일한 표지를 포함한 연관군명과 같다. 작성된 유전자지도는 *C. baccatum* 종내 교잡을 이용한 최초의 연관지도이며 차후 *C. baccatum*을 이용한 유전연구에 중요한 자료로 이용되리라 생각한다.

양적형질유전자좌 분석

저항성 평가 결과와 연관지도를 이용하여 *Capsicum baccatum* 종 내의 교잡 집단에서 저항성 관련 QTL분석을 수행하였다. 먼저 1000회의 permutation에 의한 신뢰한계를 분석한 결과 각 저항성 평가 결과에 대하여 LOD 3.9-6.2의 범위에서 설정되었고(Table 4), 이 수준을 초과하는 경우에 대해서만 유의성 있는 QTL로 간주하였다. 한편 신뢰수준에는 미

치지 못하지만 표현형적 분산치가 높거나 LOD 수준이 2.5 이상으로 높은 16개의 유전자좌가 탐색되었다. Fig. 3과 4에서 보는 바와 같이 LG8와 LG9에서 유의성 있는 QTL이 각각 05DR1과 08DA에서 탐색되었다(Table 4). 이들 QTL의 Peak position LOD 수준이 *An8.1*가 4.05, *An9.1*가 4.61이었으며, R²가 2.04%와 14.36%로 각각 나타났다. 유전적인 효과는 *An8.1*은 상가적 효과가 0.46으로, *An9.1*은 -4.52였다. 그리고 gene action은 *An8.1*은 초우성였으며, *An9.1*은 우성이었다(Table 4). *An8.1*은 05DR1의 결과에 의해 나타난 QTL이며 06DR2에 의한 *An8.2*가 6cM 떨어진 부위에 LOD 8.1, R² 8.4%로 위치하고 있었다(Fig. 3). *An9.1*은 08DA만이 threshold를 초과하였지만, 05DR1, 06DR1, 06DR2, 08DR가 모두 동일 locus에서 LOD가 증가양상을 보였다(Fig. 4). Vorrips 등(2004)은 다른 접종조건에 따라 특이적으로 QTL들이 탐색되며 각 QTL의 효과도 상가적인 것과 부분우성적 효과를 가지는 같은 경향을 나타내었다고 하였다. Yang(2006) 또한 4가지의 접종조건에 대한 상관계수가 r=0.5 수준보다 낮은 수준으로 분석되어 각 처리조건에 따른 의미를 부여할

Table 4. Features of QTL for resistance to anthracnose as detected by interval mapping in the F₂ ('Cbp' × 'GA') population.

	Resistant evaluation	QTL	LG	Peak position		R ² (%)	Genetic effect ^z		D/A	Gene ^y action	LOD ^x threshold	
				cM	LOD		A	D				
Major QTL	08DA	<i>An9.1</i>	5	63.6	4.61	14.36	-4.52	4.35	-0.96	D	3.9	
	05DR1	<i>An8.1</i>	4	18.7	4.05	2.04	0.46	-2.12	-4.62	OD	4.0	
Minor QTL	08DA	<i>An7.1</i>	1	111.5	3.43	11.29	4.11	4.73	1.15	D	3.9	
		<i>An9.2</i>	5	96.3	3.04	10.78	-3.24	2.01	-0.62	PD		
	08DR	<i>An7.2</i>	1	61.8	2.51	37.48	2.22	0.31	0.14	A	4.1	
	08NR	<i>An7.3</i>	1	38.0	3.26	4.97	-0.35	-0.33	0.95	D	4.2	
		<i>An7.4</i>	1	46.3	3.80	5.17	-0.36	-0.33	0.93	D		
			<i>An4.1</i>	11	24.0	3.08	0.55	-0.11	0.68	-6.50	OD	
			<i>An3.1</i>	12	98.2	2.72	19.96	-0.77	0.27	-0.34	PD	
			<i>An3.2</i>	12	106.5	3.55	30.08	-0.93	0.28	-0.30	PD	
	05DR1	<i>An6.1</i>	3	98.0	2.84	0.89	-0.33	1.70	-5.16	OD	4.0	
		<i>An8.4</i>	4	74.3	3.79	20.48	-1.53	1.17	-0.76	PD		
		<i>An5.1</i>	13	29.9	2.86	3.94	0.64	-1.71	-2.66	OD		
	06DR2	<i>An7.5</i>	1	92.7	3.94	6.98	1.33	-2.84	-2.14	OD	6.2	
		<i>An8.2</i>	4	12.7	4.10	8.4	-1.38	-1.86	1.35	OD		
		<i>An8.3</i>	4	99.2	3.34	15.15	-1.73	-1.23	0.71	PD		
<i>An3.3</i>		12	122.9	3.56	12.81	1.67	0.18	0.11	A			
06MDA	<i>An13.2</i>	10	95.4	2.92	15.42	2.34	-2.44	-1.04	D	4.4		

^zA positive sign of the additive effect indicates that the 'Cbp' allele increases the numeric value of the trait; a negative sign of the additive effect indicates that the 'Cbp' allele decreases the numeric value of the trait. A, additive effect; D, dominance effect.

^yGene action is Dominance ratio. D, dominance; OD, overdominance; PD, partial dominance; A, additive.

^xLOD threshold was calculated by 1000 permutation test. 08DR, Disease rate in 2008; 08DA Disease area in 2008; 05DR1, Disease rate in 2005; 06DR2, Disease rate in 2006; 06MDR, Average of total disease rate in 2006.

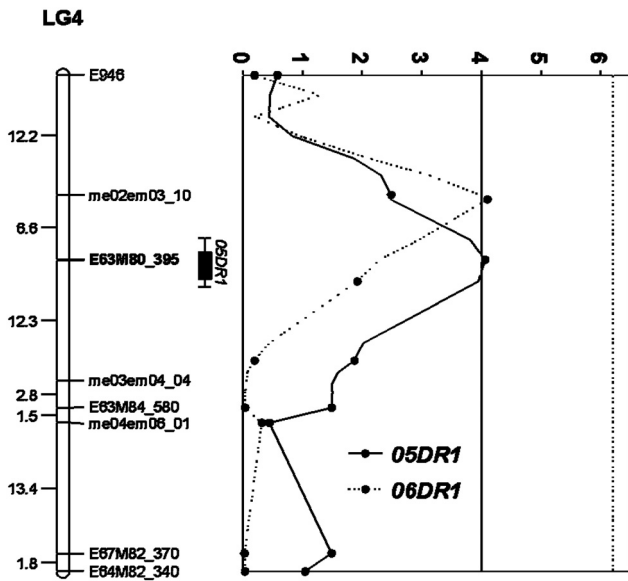


Fig. 3. QTLs identified by interval mapping and their flanking markers by disease rate in F₂ population. 05DR1, Disease rate in 2005; 06DR1, Disease rate in 2006.

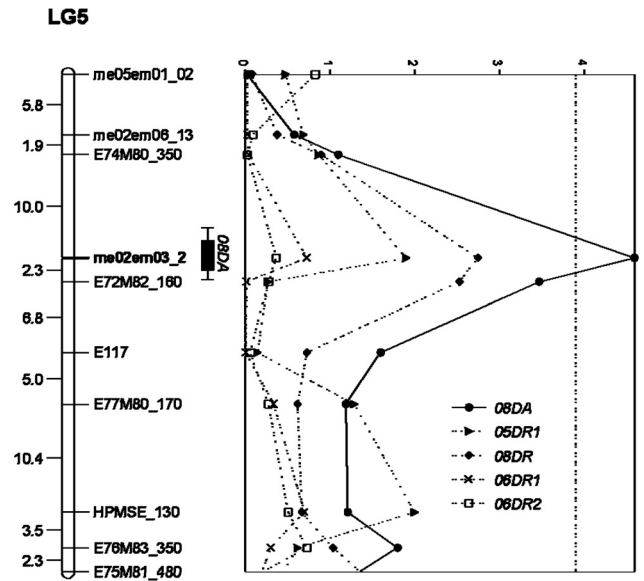


Fig. 4. QTLs identified by interval mapping and their flanking markers by resistant evaluation data (08DA; An9.1, 05DR1, 08DR, 06DR1, 06DR2) in F₂ population.

수 있다고 하였다. 06DR1의 경우는 두 보고의 다른 집중조건에 대한 것과는 상치되는 면이 있으나, 상처집중의 재현성이 낮은 문제점과 자연발병에 환경의 영향이 크기 때문에 시기별 반복별 평가결과는 각각의 의미를 가질 수 있다고 생각되었다. 따라서 저항성에 영향을 미치는 위치를 파악하기 위해 각각의 평가 결과에 대한 QTL들의 연관군에서 분포양상을 파악하였다.

탐색된 QTL들의 연관군과 집중방법에 따른 분포양상(Fig. 5)은 LG3에서 포장검정인 08NR의 *An3.1*, *An3.2*와 수확후 상처집중인 06DR2(*An3.3*)가 근접한 위치에 존재하며 LG7에서는 08NR(*An7.3*, *An7.4*), 08DA(*An7.1*), 08DR(*An7.2*), 06DR2(*An7.5*)가 서로 연관되었다. LG8은 05DR1과 06DR2와 관련한 QTL이 서로 연관되었다. LG3은 포장검정(08NR)과 수확 후 상처집중(06DR2)에 의해 나타난 QTL들을 포함하고, LG7은 포장검정(08NR)과 수확전 상처집중(08DR, 08DA), 수확 후 상처집중(06DR2)에 의해 나타난 QTL들이 38-98cM의 범위 안에 위치하였다. LG8에서는 수확 후 상처집중(05DR1, 06DR2)에 의해 나타난 QTL을 포함하고 있다. 그 외에 LG4에 08NR(*An4.1*), LG6에 05DR1(*An6.1*), LG9에 08DA(*An9.1*, *An9.2*), LG13에 06MDA(*An13.1*)에 의한 QTL들이 존재한다. LG3, LG7, LG8에 위치한 QTL들의 공통점은 발병율에 관련한 것이다. 병반크기와 관련한 QTL은 LG7의 *An7.1* 만이 06DR2(*An7.5*)와 18.8cM 떨어져 동일한 연관군에 위치하고 있다. 저항성 검정법에 따른 QTL들의 분포양상은 주동 QTL의 경우는 포장 검정에 의한 QTL과 서로 연관되어 있지 않았고, 미동 QTL들은 포장검

정에 의한 QTL과 밀접한 연관성을 보였다. 저항성 검정법에 따른 QTL들의 위치는 서로 중복되는 경우는 있으나 모두 미동 QTL들이다. 따라서 이들 미동 QTL들의 위치는 더욱 정밀한 집단이나 분자표지가 개발된다면 신뢰할 수 있는 QTL로 탐색할 수 있을 것으로 기대되었다.

포장검정(08NR)은 인공집중(상처집중)에 비해 저항성 친과 감수성 친 간의 상당한 발병차이를 보였고, F₂₃계통에서도 감수성친의 발병수준에 포함되는 계통이 전혀 나타나지 않아 *Cbp* allele이 우성적 영향이 클 것으로 예상하였다. 하지만 미동 QTL에서는 모든 유전적인 영향이 negative additive effect를 나타내어 감수성인 'GA'의 유전적인 영향이 'Cbp'에 의한 것보다 큰 것으로 추정되었다. 차후 이에 대한 확인 연구가 필요한 부분이다.

지금까지 탄저병 저항성 QTL은 Yoon(2003)의 30%정도의 유전효과를 가진 4개의 QTL과 Yang(2006)의 상가적 효과를 가진 하나의 QTL과 우성효과와 상가적 효과를 모두 가진 세 개의 QTL, Do(2005)의 한 개의 주동 QTL과 저항성의 보조적인 역할을 할 것으로 추정되는 2개 QTL 그리고 Voorrips 등(2004)의 additive와 partially dominant effect를 가지는 경향을 나타내는 QTL이 알려져 있다. 본 연구에서는 다소의 차이는 있지만 많은 유전자좌가 탐색되었으며 이들은 상가적인 영향보다는 우성적인 영향이 큰 것으로 나타나 중간 교잡 후대에서 저항성 품종의 육성을 위한 MAS 체계 구축 가능성이 높을 것으로 기대된다. 하지만 이러한 성과를 위해서는 보다 효율적이고 재현성있는 저항성 검정 체계가 확립되어야 할 것이다. 즉, 본 연구에서 이용된 포장

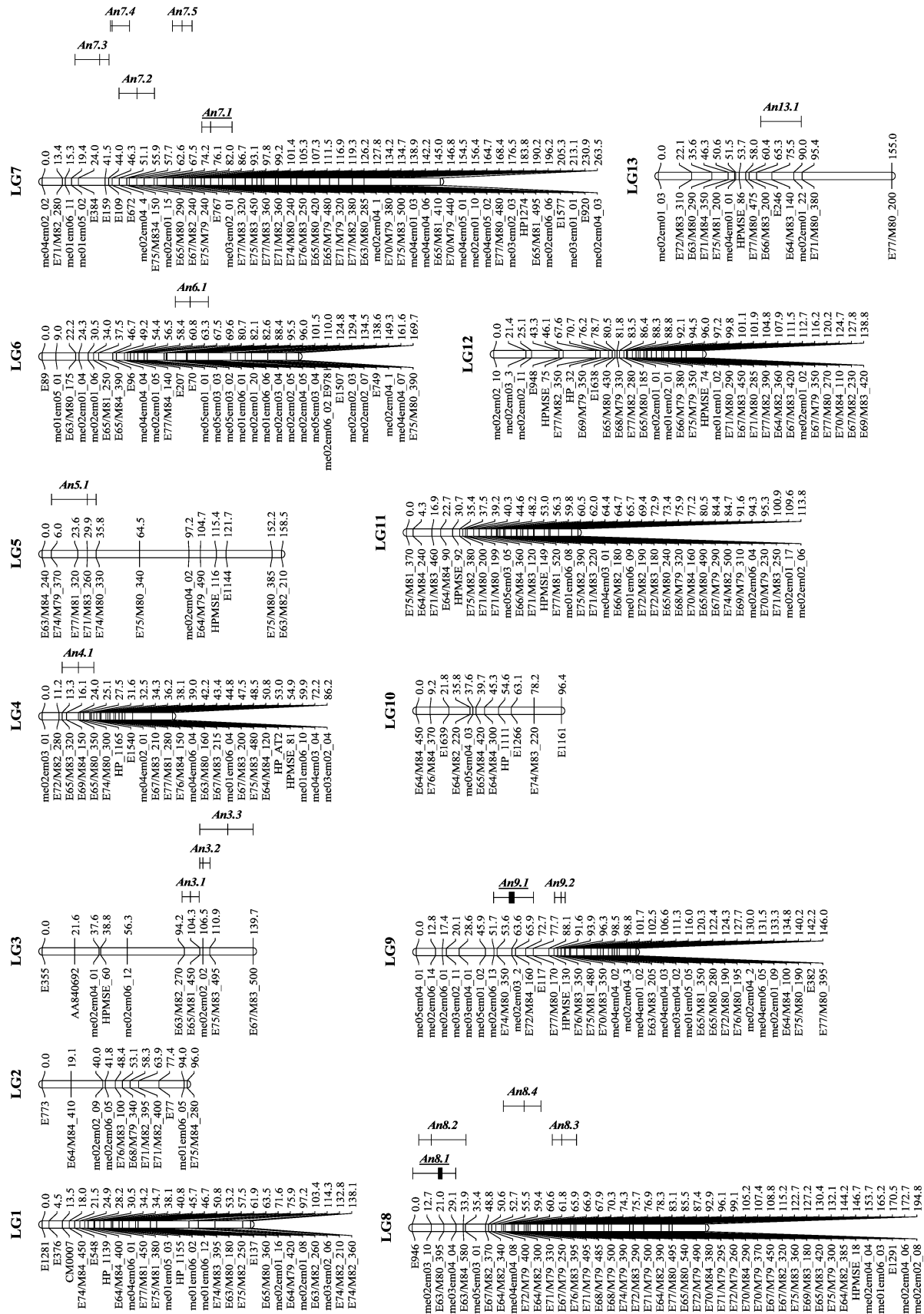


Fig. 5. QTL map of anthracnose resistance in chili pepper. This map was constructed from 126 F2 plants derived from a cross of *Capsicum baccatum* var *pendulum* '881045' and *Capsicum baccatum* var *pendulum* 'Golden-aji' using 327 markers with the 49 SSRs, 175 AFLPs and 100 SRAPs. Map distance calculated by Kosambi function is located on the left side of vertical bars and marker names on the right. QTLs position is located on the left side of map distance.

검정 방법은 년 1회의 검정만 할 수 있으므로 효율적이라 할 수 없고, 감수성 대비종의 발병율을 90% 이상을 확보하는데 환경의 영향이 많이 관여하여 재현성 있는 결과를 기대하기 어려운 위험성이 존재하므로 보다 명확하고, 효율적인 저항성의 평가방법이 마련되어야 할 것이다.

결론적으로 고추탄저병저항성은 몇 개의 주동유전자가 저항성을 조절하는 것으로 보여지지 않았다. 그러므로 'Cbp'를 이용한 고추 탄저병 저항성 품종육성을 위해서는 밀 녹병 저항성 연구에서와 같이 slow rust resistance의 적용이 가능할 것으로 보인다. 이것은 장기간 효과적으로 저항성을 부여하는 비기주 특이적 저항성으로, 유전적 영향이 작은 여러 유전자가 관여하는 양적 저항성을 말한다(Caldwell, 1968; Johnson, 1988; Parlevliet, 1975; Van der Plank, 1963). 다 시말해 병원균에 대한 충분한 방어를 위해 다수 유전자를 필요로 하며, 이들 각각의 영향은 주요하고 일반적으로 강력한 저항성을 부여하는 것으로 알려지고 있다. 부가적으로 양적 저항성은 잠복기의 증대와 포자생산, 감염빈도를 감소시키는 기능을 포함한다(Caldwell, 1968; Ohm과 Shaner, 1976; Parlevliet, 1975). 따라서 본 연구에서 탐색된 QTL들이 중간교잡 후대에서의 존재 유무 및 유전양상의 확인과 적용가능성 평가가 이루어져야 할 것이다. 그러한 연구를 토대로 MAS체계의 구축은 가능할 것이며, 개발된 표지를 이용하여 저항성 평가에서 나타나는 문제점으로부터 벗어나 보다 원활한 저항성 품종육성이 이루어지리라 기대한다.

초 록

고추 탄저병은 국내외에서 고추 생산에 있어 많은 피해를 주는 병종의 하나로서, *Colletotrichum* spp.에 의해 발생하며 현재 가장 많은 빈도를 나타내는 종은 *C. acutatum*으로 보고되고 있다. 살균제에 대한 내성이 있는 것으로 보고되어 저항성 품종의 육성이 요구되어지고 있다. 본 연구의 목적은 *Capsicum baccatum* 종내 교잡을 통해 고추 탄저병 저항성 육종을 위한 MAS(marker assisted selection) 체계를 개발하는 기초연구로서 저항성과 관련한 QTL분석을 수행하였다. 저항성 검정결과 고추 탄저병저항성은 85%의 높은 광의의 유전력을 보였다. 양적형질 유전자좌 분석 결과 신뢰수준 이상의 LOD 수준을 보인 2개의 QTL(*An8.1*, *An9.1*) 이 탐색되었고, R^2 가 2.04%와 14.36%이었다. 유전적인 효과는 *An8.1*은 상가적 효과가 0.46으로, *An9.1*은 상가적 효과가 -4.52로 나타났다. *An8.1*과 *An9.1*은 상치집중에 의해 나타나는 저항성 반응과 관련이 있는 것으로 생각되었다. 포장검정(08NR)과 관련한 QTL들은 신뢰수준이상의 LOD

수준을 보이는 QTL은 탐색할 수 없었으나, R^2 가 19.9%인 *An3.1*와 30.8%인 *An3.1*을 포함한 5개 QTL의 전체 R^2 가 60.73%로 나타나 고추 탄저병저항성 유전과 관련한 인자가 다수 존재하는 것을 확인하였다. 따라서 이들 QTL은 더욱 정밀한 집단과 중간교잡 후대에서 적용성을 검정하여 고추 탄저병저항성 품종육성을 위한 MAS체계를 확립할 것이다.

추가 주요어 : AFLP, *Colletotrichum acutatum*, 연관지도, SRAP

인용문헌

- AVRDC. 1999. Off-season tomato, pepper and eggplant. p. 20-30 in: AVRDC 1998. Progress Report. Taiwan.
- Berke, T., L.L. Black, and C.A. Liu. 1999. Breeding for anthracnose and Phytophthora resistance in hot pepper (*Capsicum annuum*). J. Kor. Capsicum Res. Coop. 5:1-15.
- Chae, Y. 2006. Study on the characteristics of interspecific hybrids and their progenies for the breeding of anthracnose-resistant pepper. Ph.D. thesis, Seoul Univ., Seoul, Korea.
- Caldwell, R.M. 1968. Breeding for general and/or specific plant disease resistance. In: Finlay, K.W. and K.W. Shepherd. Proceedings of Third International Wheat Genetics Symposium. Australian Academy of Science, Canberra, p. 263-272.
- Do, J.W. 2005. QTL analysis for anthracnose resistance in an introgressed BC₁F₂ population from the *Capsicum annuum* × *Capsicum baccatum*. M.S. Thesis, Seoul Natl. Univ., Seoul, Korea.
- Dolye, J.J. and J.L. Dolye. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. Focus 12:13-15.
- Hadden, J.F. and L.L. Black. 1989. Anthracnose of Pepper Caused by *Colletotrichum* spp. Proceeding of the International Symposium on Integrated Management Practices: Tomato and Pepper Production in the Tropics; Taiwan: Asian Vegetable Research and Development Centre. p. 189-199.
- Johnson, R. 1988. Durable resistance to yellow (stripe) rust in wheat and its implications in plant breeding. In: Simmonds, N.W. and S. Rajaram (eds). Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. CIMMYT, Mexico D.F., Mexico, p. 63-75.
- Kim, J.T., S. Park, W. Choi, Y. Lee, and H.T. Kim. 2008. Characterization of *Colletotrichum* isolates causing anthracnose of pepper in Korea. Plant Pathol. J. 24:17-23
- Kim, S.H., J.B. Yoon, J.W. Do, and H.G. Park. 2008a. Resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* in chili pepper. J. Crop Sci. Biotech. 10:277-280.
- Kim, S.H., J.B. Yoon, and H.G. Park. 2008b. Inheritance of anthracnose resistance in a new genetic resource, *Capsicum baccatum* PI594137. J. Crop Sci. Biotech. 11:13-16.
- Landder, E.S. and D. Bostein. 1986. Strategies for studying heterogeneous genetic traits in humans by using a linkage map of restriction fragment length polymorphisms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 83:7353-7357.

- Li, G. and C.F. Quiros, 2001. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in Brassica. *Theor. Appl. Genet.* 103:455-461.
- Ohm, H.W. and G.E. Shaner. 1976. Three components of slow-leaf rusting at different growth stages in wheat. *Phytopathology* 66:1356-1360.
- Pae, D.H., W.M. Lee, and J.Y. Yoon. 1995. Breeding for resistance in chili pepper. *NHRI Annual Report.* p. 19-28.
- Parlevliet, J.E. 1975. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annu. Rev. Phytopathol.* 17: 203-222.
- Park, H.K., B.S. Kim, and W.S. Lee. 1990a. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in pepper (*Capsicum annuum* L.) I. Genetic analysis of anthracnose resistance by diallel crosses. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 31:91-105.
- Park, H.K., B.S. Kim, and W.S. Lee. 1990b. Inheritance of resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.) in pepper (*Capsicum annuum* L.) II. Genetic analysis of resistance to *Colletotrichum dematium*. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 31:207-212.
- Shin, H.J. 1997. Screening for resistance anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) and its inheritance in pepper (*Capsicum annuum* L.). M.S. thesis Seoul Natl. Univ. Seoul, Korea.
- Stuber, C.W., M.D. Edwards, and J.F. Wendel. 1987. Molecular marker-facilitated investigation of quantitative trait loci in maize. II: Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci.* 27:639-648.
- Van der Plank, J.E. 1963. *Plant diseases; epidemics and control.* Academic Press, New York.
- Van Ooijen, J.W. and R.E. Voorrips. 2001. JOINMAP 3.0, software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Research International, Wageningen.
- Voorrips, R.E. 2002. Mapchart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *J. Hered.* 93:77-78.
- Voorrips, R.E., R. Finkers, L. Sanjaya, and R. Groenwold. 2004. QTL mapping of anthracnose (*Colletotrichum* spp.) resistance in a cross between *Capsicum annuum* and *C. chinense*. *Theor. Appl. Genet.* 109:1275-1282.
- Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, T. Van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper, and M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res.* 23:4407-4414.
- Yang, D.C. 2006. Interspecific introgression breeding and identification of QTLs for anthracnose resistance in *Capsicum* spp. Ph.D. Thesis, Seoul Natl. Univ., Seoul, Korea.
- Yi, G.B., J.M. Lee, S.H. Lee, D.I. Choi, and B.D. Kim. 2006. Exploitation of pepper EST-SSRs and an SSR-based linkage map. *Theor. Appl. Genet.* 114:113-130.
- Yoon, J.B. and H.G. Park. 2001. Screening method for resistance to pepper fruit anthracnose: Pathogen sporulation, inoculation methods related to inoculum concentrations, and postinoculation environments. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 42:389-393.
- Yoon, J.B. 2003. Identification of genetic resources, interspecific hybridization and inheritance analysis for breeding pepper (*Capsicum annuum*) resistant to anthracnose. Ph.D. Thesis, Seoul Natl. Univ., Seoul, Korea.