

야생벼 *Oryza minuta*에서 유래한 수원506호의 흰잎마름병 저항성유전자에 대한 고찰

정지웅*[†] · 노태환** · 강경호* · 신영섭* · 김연규*

*국립식량과학원 답작과, **국립식량과학원 간척지농업과

Genetic Analysis on the Bacterial Blight Resistance Gene from a Wild Relative, *Oryza minuta*

Ji Ung Jeung*[†], Tae Hwan Roh**, Kyung Ho Kang*, Young Seop Shin*, and Yeon Gyu Kim*

*Rice Research Division, NICS, RDA, Suwon 441-100, Korea

**Reclaimed Land Agriculture Research Division, NICS, RDA, Iksan 570-080, Korea

ABSTRACT Bacterial blight (BB), caused by the vascular pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, is one of the major threats in rice fields worldwide. In Korea, two resistance genes against BB, *Xa1* and *Xa3* had been intensively used for developing high quality japonica rice cultivars. Those traditional resistance sources have been rapidly nullified by the adopting of BB pathogen through mutations of the corresponding avr-genes, such as K3a exhibiting high compatibility to both *Xa1* and *Xa3*. To expanding genetic resource against BB in Korea, the Suweon506, an introgression line between a Korean japonica cultivar, Hwaseong and a wild relative, *Oryza minuta*, was subjected for genetic analysis owing to the BB resistance. Through association analyses between the pathotyping and genotyping results for each F₂ progenies, derived from a cross between Suweon506 and a Tongil type cultivar, Milyang23, a major resistant dominant gene is localized on the subterminal region of rice chromosome 4, where at least three BB resistance genes, *Xa1*, *Xa2*, and *Xa22*, were reported previously.

Keywords : rice, bacterial blight, resistance, wild rice, introgression line

세균에 의해서 발병하는 벼 흰잎마름병은 우리나라를 비롯하여 일본 및 동남아시아의 벼 재배지에서 문제시 되는 주요 병해중 하나다(Kauffman *et al.* 1973, Lee *et al.* 1999). 우리나라의 경우 흰잎마름병은 벼의 생육시기 및 시비관리

조건 등에 따라 정도의 차이는 있으나 50% 이상의 잎에서 병징이 확인될 때, 수잉기를 기준으로 이전에는 약 29%, 등숙기에는 약 17% 까지 수량감소를 초래하면서 쌀의 품위도 크게 떨어뜨리는 것으로 조사되었다(Noh *et al.* 2007). 그러므로 내병성이 겸비된 고품질 벼 품종육성은 안정성이 강조된 양질미를 요구하는 소비자와 수익성을 추구하는 생산자, 그리고 품종개발에 많은 시간과 노력을 투자한 개발자들을 동시에 만족시키는 가장 적극인 방법이다.

전라남·북도를 중심으로 1980년대 우리나라의 서남부지방에서 자주 발병하던 흰잎마름병은(Lee *et al.* 1986) *Xa1* 과 *Xa3* 등의 저항성유전자를 벼 품종육성에 활용하면서 1990년대에는 감소하는 경향을 보였다(Choi *et al.* 1996). 그러나 2001년 916 헥타에 불과하던 병 발생면적이 2005년 27,479 헥타로 크게 증가하며 발생지역도 중남부지역으로 까지 확산되었다(Noh *et al.* 2007). 특히 우리나라 고품질벼의 주요 흰잎마름병 저항원인 *Xa1* 과 *Xa3*을 동시에 무력화하는 균체인 K3a가 근래 확인되어(Noh *et al.* 2003), 이에 효과적으로 대응할 수 있는 새로운 저항성유전자를 탐색하고 활용하려는 노력이 진행되고 있다(Jeung *et al.* 2006, Shin *et al.* 2000, Kim *et al.* 2008).

우리나라의 자포니카 벼 품종들은 유전적 다양성이 매우 협소한 것으로 알려져 있는데 (Jeung *et al.* 2005), 이는 특정 병충해의 대발생 및 불량환경 등에 효과적으로 대응할 수 있는 유용대립인자 확보의 제한요인으로 작용하고 있다 (Jena *et al.* 2006, Jeung *et al.* 2006, Noh *et al.* 2003). 이러한 여건을 극복하기 위해 야생벼에서 확인되는 내병충성과 내재해성 등을 지배하는 유전자들을 재배벼에 도입하는데 연구자들의 관심이 지속되어왔다(Brar & Khush 1997, Kang

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-290-6728
(E-mail) jrnj@korea.kr <Received February 17, 2011>

et al. 2007, Rahman et al. 2007). 우리나라의 경우 화성벼 (AA genome)와 야생벼인 *O. minuta*(Acc. 101141; BBCC genome) 간의 중간교잡 후대들로부터 야생벼의 저항성유전자가 이전된 수원487호(바이러스), 수원497호(흰잎마름병) 및 수원506호(흰잎마름병과 도열병) 등이 우량계통으로 확립되었다(Kang et al. 2007).

야생벼의 유용형질을 지배하는 유전자위를 구체적으로 파악하고 이에 대응하는 핵산표지인자를 개발하는 것은 유망계통확립에 많은 시간과 노력이 요구되는 벼 중간교잡육종의 효율성을 결정짓는 중요한 요소이다. 최근의 분자유종기술과 벼 유전체학의 발전은 재배벼에 도입된 야생벼유래 저항성유전자들의 염색체상 위치를 파악하고 목표유전자좌에 대응하는 유전자를 추론하는 노력과 시간을 획기적으로 감축시켰다(He et al. 2006, Huang et al. 1997, Jeung et al. 2007, Singh et al. 2001, Yang et al. 1998, Yoshimura et al. 1998, Xiang et al. 2006).

본 연구는 화성벼와 야생벼 *O. minuta*간의 중간교잡 후대계통으로 흰잎마름병과 도열병에 대한 저항성 형질을 획득한 것으로 평가되는 수원506호의 흰잎마름병 저항성에 대한 유전분석을 수행함으로써, 1) 저항성유전자들의 염색체상 위치를 파악하고 2) 각 유전자위들의 작용가를 추정한 후 3) 주동유전자를 표지할 수 있는 분자마커를 개발함으로써 국내육성 자포니카 벼 품종들의 친환경적성 증진을 위한 육종모재로 확립하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료 및 DNA 추출

야생벼인 *O. minuta*로부터 흰잎마름병 저항성유전자가 도입된 것으로 판단되는 수원506호, 중간교잡에서 반복친으로 사용된 화성벼 및 대조구로 일품벼를 함께 공시하여 다양한 국내수집 흰잎마름병 균주에 대한 친화성을 검토하였다. 흰잎마름병 저항성유전자에 대한 유전분석을 위해서는 수원506호와 통일계로서 대부분의 흰잎마름병 균계에 매우 높은 친화성인 밀양23호 간의 교잡후대를 사용하였다. 작성된 F₁ 종자의 자가수정을 통해 확보된 140개의 F₂ 식물체들을 개체단위로 와그너포트(1/5,000a)에서 육성하여 유전자지도 작성을 위한 DNA 추출 및 특정 흰잎마름병 균주접종에 따른 병반장 측정에 활용하였다. DNA는 CTAB 방법(Murray & Thompson, 1980)을 약간 변형하여 추출하였다. 추출된 DNA는 0.8% agarose gel에 전기영동하여 확인하였으며 NanoDrop spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, USA)를 이용하여 정량 후 5 ng/μl로 희석하여 PCR 분석에 이용하였다.

흰잎마름병 균주 선정 및 친화성 검정

흰잎마름병균주들에 대한 수원506호, 화성벼 및 일품벼 등의 친화성 정도를 파악하기 위해 국내에서 수집된 고병원성 균주들 중 9개를 공시하였다(Table 1). 현탁배양 되어 10⁸ cfu/ml 농도로 조절된 각 균주들은 핀을 이용하여 공시재료의 엽신에 접종하고 10일 후 병징을 관찰하여 반응을 저항(Resistant), 중도저항(Moderate resistant) 및 이병(Susceptible) 등으로 구분하였다. 이미 알려진 흰잎마름병 저항성유전자에 대한 9개 공시균주들의 친화성을 판단하기 위해 밀양23호와 IR24 및 IR24로 *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa7* 및 *Xa21* 등이 여교잡된 IRBB 계통들(Huang et al. 1997)을 가위접종 하여 조사한 병반장 성적을 참고하였다(unpublished data, Table 1 참조).

야생벼 *O. minuta*에서 유래한 흰잎마름병 저항성유전자의 분석을 위해서는 수원506호와 밀양23호의 교잡을 통해 작성된 F₂ 식물체들의 지엽이나 최상위엽의 상단 3 cm 부위를 가위로 잘라 접종하였다(Kauffman et al. 1973). 흰잎마름병균주 HB3011의 현탁액(10⁸ cfu/ml)을 접종하였으며, 접종 10일 후에 개체 당 5개엽씩 병반장을 측정하여 평균을 구하였다.

분리후대집단을 이용한 유전자지도 작성

근래 개발되어 보고된 정보에 의거하여(McCouch et al. 2002) 벼 염색체상의 균등배치에 유의하면서 수원506호와 밀양23호간에 다형성을 보이는 SSR 마커들을 선정하였다. 이를 위해 각 SSR 마커에 의해 표지되는 벼 유전체정보상의 물리적 위치를 e-Landing(Jeung et al. 2007) 기법으로 파악하였다. 확인된 물리적 위치에 대응하는 BAC 혹은 PAC 클론들에 대한 정보와 유전자지도상의 위치들은 Rice Genome Annotation Project (<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)에서 제공하는 Rice Pseudomolecule Information 을 참조하였다. 최초 50개의 SSR 마커들에 대해 F₂ 식물체들의 유전자형이 조사되어 유전자지도 초안이 작성되었다. 차후 각 개체들에 대한 유전자형과 병반장(표현형)간의 연관성분석(association analysis)에 의해 확인된 목표유전자위에 대한 핵산지문표지인자의 밀도를 올리기 위하여 염색체 4번 하단에 대응하는 8개 SSR 마커를 추가로 분석하였다(Table 2, Fig. 3 참고). 각 SSR마커들에 대해 F₂ 식물체들로부터 조사된 유전자형의 분리비가 기대치에 부합하는지 평가하기 위해 카이제곱분석(χ^2 test)을 실시하였다.

PCR은 반응은 10 ng의 DNA와 5 pmole, 0.2 mM dNTP mix, 1X PCR buffer [50 mM KCl, 10 mM Tris-HCl (pH 9.0), 0.1% Triton X-100, 1.5 mM MgCl₂] 및 1 unit의 Taq polymerase(Nurotics, Korea)를 이용하여 총량 20 μl 로 실

시하였다. PTC-100[®] thermocycler(Waltham, USA)를 사용하여, 95°C 에서 3분간 초기변성 후 95°C 20초, 55°C 30초, 72°C 60초로 총 35회 반복하고, 72°C 에서 5분간 반응하였다. PCR 산물은 Sequencing gel [5% polyacrylamide (19 : 1, acrylamide : bis-acrylamide), 6 M Urea, 1X TBE, 80 W]을 이용하여 전기영동 한 후 Silver Sequence[™] (Promega, USA)로 염색한 후 유전자형을 판정하였다.

흰잎마름병 저항성 유전자위 표지를 위한 유전통계분석

야생벼에서 유래한 흰잎마름병 저항성유전자의 염색체상 위치를 파악하기 위해, 수원506호와 밀양23호간의 교잡후대 F₂ 개체들로부터 확보된 SSR 마커에 대한 유전자형과 점종 균주에 대응하여 양적으로 조사된 저항성정도(병반장) 사이의 연관성분석(association analysis)을 수행하였다. SAS 프로그램(SAS Institute, 2000)의 PROC MEANS를 이용하여 기술통계량을 산출하였고, PROC GLM을 이용하여 각 SSR 마커들에 의해 표지되는 유전자좌가 흰잎마름병 저항성에 관여되는 정도를 판정하였다. 먼저 유전자좌에 대한 F 분석 결과 P값이 0.05보다 작으면 유의하다고 판정하고, F₂분리집단에서 관찰된 전체 흰잎마름병저항성 분산에 대한 해당 유전자좌의 기여도와(R² value; %) 유전적 작용가(additive effect) 및 그 기작양상(degree of dominance) 등을 추정하였다.

결과 및 고찰

수원506호의 흰잎마름병 저항성평가

화성벼와 야생벼 *O. minuta* 간의 최초교잡 이후, 수차례의 여교잡과 분리후대계통 선발을 통하여 도열병과 흰잎마름병에 대한 복합저항성을 발현하는 우량계통인 수원506호가 확립되었다(Kang *et al.* 2007). 수원506호의 흰잎마름병 저항성에 대한 유전분석을 실시하기로 하고 9개의 흰잎마름병 균주를 공시하였다. 공시된 균주는 우리나라의 흰잎마름병 판별 품종과(Lee *et al.* 1986) 저항성유전자들이 인디카품종인 IR24에 여교잡되어 확립된 단인자 근동질계통들(IRBB lines; Huang *et al.* 1997)에 대한 친화성반응에 의거하여 확정된 18개 대표균주들 중 밀양23호에 대해 매우 높은 친화성을 발현하는 것들이다. 참고로 본 연구에서 사용된 HB1013과 HB1009은 각각 우리나라의 흰잎마름병 구분체계에 의한 K1 및 K3a 균계(race)의 대표균주(representative isolate)로서 육성된 벼 계통들의 저항성평가에 활용되고 있다.

최고식미 품종으로 잘 알려진 일품벼를 대조구로 중간계통육성의 반복친으로 사용된 화성벼와 수원506호의 흰잎마름병 저항성을 평가하였다(Table 1). 화성벼는 전 균주에 대

해 높은 이병성이 확인되는 반면, 수원506호는 HB1009, HB4022 및 HB4030 등 3개 균주에 대해서만 높은 친화성이 유지될 뿐 나머지 6개 균주에 대해서는 고도저항 혹은 중도저항성을 발현하였다. 이러한 결과에 의거하여 야생벼 *O. minuta*의 흰잎마름병 저항성유전자가 화성벼를 유전적 배경으로 하는 수원506호에 이전되었음을 확인할 수 있었다(Table 1, Fig. 1).

우리나라 벼 품종육성에서 전통적으로 흰잎마름병 저항원으로 활용되어 온 저항원으로는 X1과 Xa3 등을 들 수 있으나(Jeung *et al.* 2007), 최근 새로운 균계인 K3a에 의해 이병화 되었다(Noh *et al.* 2003). 수원506호의 저항성을 기존에 보고된 저항성유전자들과 비교하기 위해 2006년 조사되었던 IRBB 단인자 계통에 대한 각 흰잎마름병 균주의 반응을 참조하였다(Table 1; leaf clipping method). 수원506호는 K1(HB1013, HB4068) 혹은 K2(HB2010, HB3011) 균계에 대해 안정적인 저항성을 보였다. 반면에 K3와 K3a 균계에 속하는 균주들(HB1009, HB4022, HB4030)에는 높은 친화성을 보여 야생벼 *O. minuta*에서 수원506호로 이전된 흰잎마름병 저항성유전자는 K3a 균계에 대해서는 효과적인 저항원이 아님을 알 수 있었다.

흰잎마름병 저항성 유전자 Xa21은 동남아시아에서 경제성이 가장 높은 저항원이며(Sanchez *et al.* 2000, Singh *et al.* 2001), 최근에는 국내의 K3a 균계에 매우 효과적인 저항원으로 소개되었다(Jeung *et al.* 2007). 하지만 우리나라에서는 Xa21 유전자가 저항원으로 활용된 바가 없음에도 벼 재배포장에서 수집된 흰잎마름병 균주들 중에서 매우 높은 친화성을 보이는 균주들이 보고된 바 있다(Jeung *et al.* 2006, Lee *et al.* 1999). 본 연구에서도 공시되었던 9개 균주들 중 HB3011, HB4027 및 HB4068 등이 Xa21을 침해하는 것으로 판단되었으나 수원506호는 이 모든 균주에 대해 안정적인 저항성을 발현하였다(Table 1). 흰잎마름병 저항성유전자인 Xa3에 대해서는 높은 친화성을 보이지만, Xa1은 침해하지 못하는 균주인 HB2010과 HB4027이 확인되었다(Table 1; Leaf clipping method). 해당 균주들은 *avrXa3* 유전자가 변이된 것들로 근래에 호남과 영남지역에 적응하여 널리 재배되는 고품질 중만생 벼 품종들은 대부분 Xa3을 지니고 있는 유전적 배경으로 인하여 발생한 것으로 판단된다. 반면 수원506호는 HB2010과 HB4027에 대해 높은 수준의 저항성을 발현하였다(Table 1, Fig. 1). 이상의 결과에 의거하여 수원506호는 향후 흰잎마름병 저항성 벼 품종 육성의 공여친으로써 충분히 활용가치가 있을 것으로 판단하고 핵산표지인자 운용기술을 활용하여 저항성을 지배하는 유전자위를 표지 하고자 하였다.

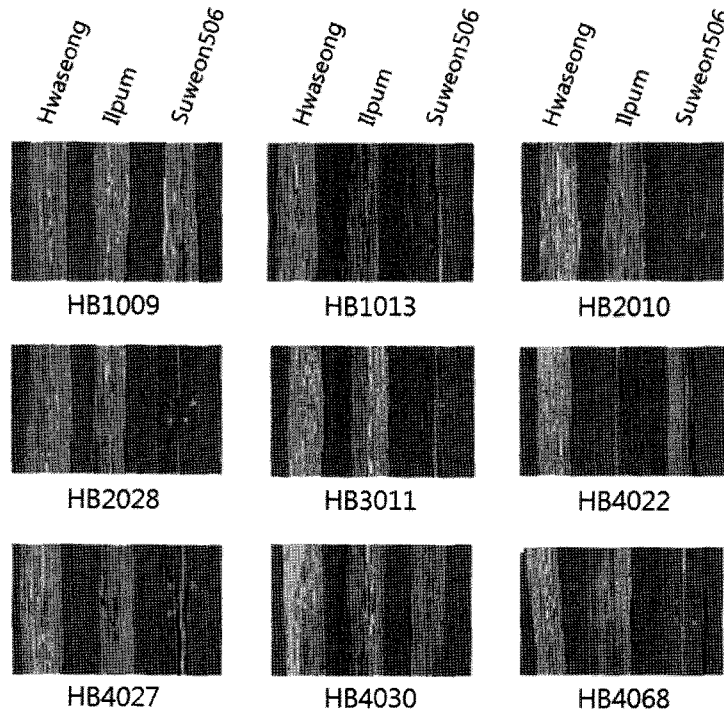


Fig. 1. Reaction patterns for the Suweon506 to virulent Korean *Xoo* isolates, which are highly compatible to good quality japonica rice cultivars, Hwaseong and Ilpum. Based on the symptom around the penetrated region, after pin inoculation, one of the tree categories, Resistant, Moderate resistant, and Susceptible, was assigned to each isolate (see Table 1 for details).

수원506호 x 밀양23호 교잡후대를 이용한 유전자지도작성

특정 표현형이 발현되는데 관여하는 유전자의 수와 그 유전적작용가를 추정하기 위해서는, 우선 목표형질에 대한 분리집단을 작성하고 적절한 표지인자를 활용하여 유전자지도를 확보하여야 한다. 근래에는 핵산표지인자를 이용하여 유전자지도를 작성하는 것이 보편화 되어있으며 특히 벼의 유전연구에는 다양한 형태의 핵산표지인자 운용되고 있다(Jeung *et al.* 2005, McCouch *et al.* 2002, Sanches *et al.* 2000).

수원506호는 중간교잡 후대의 단점인 불임, 탈립성, 작물학적으로 열악한 표현형 발현 등의 문제점들(Brar & Khush 1997)을 극복하기 위해 반복친이로의 여교잡이 수 차례 수행된 화성벼에 대한 근동질계통(near isogenic line)이다. 그러므로 분리집단 구축을 위해 수원506호를 통일계 품종이며 거의 대부분의 흰잎마름병 균주에 매우 높은 친화성을 지니는 것으로 알려진 밀양23호(Choi *et al.* 1996, Lee *et al.* 1986)와 교잡하였다.

F₁ 식물체의 자가수정을 통해 확보된 종자들로부터 140개의 F₂식물체가 전개되었다. F₂식물체들이 최고분얼기에 다다랐을 때 흰잎마름병 균주 HB3011을 가위접종하고 병반장을 조사하였다. DNA는 추출되었지만 식물체가 너무 왜소한 2개는 접종하지 않고 총 138개 F₂개체들을 가위접

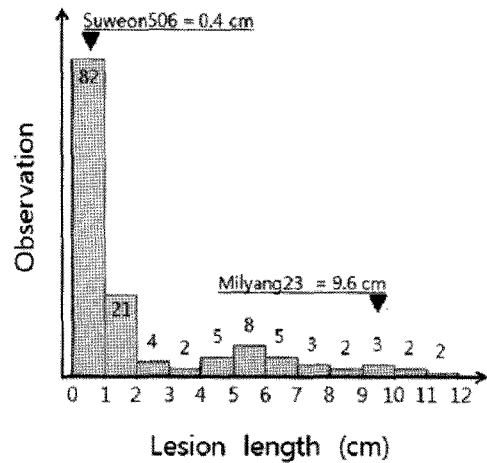


Fig. 2. Histograms of lesion length on the 138 F₂ progenies derived from the cross between Suweon506 and Milyang23 caused by inoculation of a Korean *Xoo* isolate, HB3011.

종 하였다.

수원506호의 저항성과 밀양23호의 이병성은 F₂집단 내에서도 명확히 분리하였다(Fig. 2). HB3011 접종에 따른 각 F₂개체들의 병반장분포는 매우 좁고(Kurtosis=2.22) 왼쪽

(저항성)으로 크게 편향된 양상(Skewness=1.77)을 보여 1개의 우성유전자가 분리하는 전형적인 경향을 나타내었다. 병반장이 2 cm 미만을 저항성으로(R; 103개체), 그 이상을 이병성으로(S; 35개체) 균집하였을 때 F₂ 집단에서 1개 우성유전자에 의해 지배되는 표현형의 분리비(3:1)에 거의 일치하였다($\chi^2=0.00$). 이는 차후 각 F₂개체의 병반장과 SSR 마커의 유전자형 간의 association analysis에 의해서 재차 증명되었다(Table 3; Genetic effect).

핵산지문을 이용한 유전자지도 작성을 위해서는 근래에 대규모로 보고된 SSR 마커정보를 활용하였다(McCouch *et al.* 2002). 단, 전 염색체에 대해 고밀도의 유전자지도를 작성하는 대신 각 염색체 마다 2~6개 정도의 핵산표지인자만을 균등하게 배치한 유전자지도 초안(linkage map skeleton)을 먼저 작성하였다. 유전자지도 초안의 유전자형과 표현형(병반장)간의 association analysis를 수행, 핵산표지인자의 밀도를 목표유전자위 부위에만 선별적으로 올려주는 기법을 운용하였다(Table 3 참조). 또한 분리집단에 대한 유전자형 판정에 소요되는 노력을 최소화 하고자 F₂집단의 크기도 140개로 제한하였다.

Jeung *et al.*(2007)에 의해 제안되었던 'e-Landing'기법에 의거하여 각 SSR마커에 대응하는 벼 유전체정보를 파악하고 'mirror map'을 구축함으로써 분리집단의 유전자형에 대한 부가적인 유전통계분석 절차를 생략하였다. 염색체상 균등배치에 유의하여 총 250여개의 SSR 마커들에 대해 수원506호와 밀양23호간의 다형성이 검토되었으며, 총 50 SSR마커로 구성된 유전자지도 초안이 작성되었다(Table 2). 차후 목표유전자위가 염색체 4번 하단에서 확인된 후, 해당부위의 핵산지문 밀도를 높이기 위하여 8개의 SSR 마커들이 추가되었다(Table 3; Ap=2). 조사된 유전자형에 대한 분리비 검정 결과 비정상적인 분리(segregation distortion)는 염색체 3번 중단, 염색체 6번 중단, 그리고 특히 염색체 12번 전 영역에서 두드러지는 경향을 보였다(Table 2; Segregation test).

Association analysis를 이용한 목표유전자위 표지

총 50개의 SSR 마커로 구성된 유전자지도 초안(Table 3; Ap=1)의 각 유전자좌에서 조사된 F₂개체들의 유전자형과 표현형(흰잎마름병 균주 HB3011의 접종에 따른 병반장)간의 연관성을 분석하였다. 이를 위해 F₂식물체들은 각각의 SSR 마커의 유전자형에 따라 균집화 하고, 각 균집의 평균(Table 3; Mean lesion length)에 대한 분산분석을 실시하였다(Table 3; Single-locus ANOVA). 분산분석 결과 F 값이 유의한 경우 해당 유전자좌 부위에 F₂ 분리집단의 표현형분산에 영향을 주는 유전자가 존재한다고 판단하고 R²값(전체

표현형분산에서 해당 유전자좌가 설명하는 변동량)을 제시하고 유전적 작용력을 추정하였다(Table 3; Genetic effect).

유전자지도 초안에 배치된 50개의 SSR 마커들을 이용하여 association analysis를 수행한 결과 염색체 10번 하단을 표지하는 RM590에 의해 표현형변이의 약 7.2% ($F=5.22$)를 설명하는 부위와 염색체 4번 말단을 표지하는 RM1113 부위에서 표현형변이의 약 34.5% ($F=35.37$)를 설명하는 주동유전자위가 탐색되었다. 두 유전자좌 모두 수원506호의 대립인자에 의해 저항성이 증가되었다(Table 3; Ap=1). 수원506호의 흰잎마름병 저항성을 지배하는 목표유전자위는 염색체 4번 하단에 위치한다고 판단한 후, 해당 영역에 대응하는 8개의 SSR 마커들을 추가로 배치하여 목표유전자좌 부위의 핵산표지인자 밀도를 높여주었다(Table 3; Ap=1). Association analysis 결과 염색체 4번 하단 RM255에 의해 표지되는 유전자좌를 정점으로 다른 SSR 마커에 의해 표지된 부위에서는 F 값과 R²값이 점진적으로 작아지는 경향이 뚜렷하였는데, 이는 주동유전자 주변에 배치된 표지인자들이 목표유전자와 연관되어있음으로 인해 관찰되는 현상이다(linkage drag). 핵산표지인자 RM255의해 표지되는 유전자좌는 전형적인 우성유전자로서 (DeD=-0.97), 흰잎마름병 균주 HB3011의 접종에 의해 F₂ 집단에서 관찰된 전체표현형변이의 58.1%를 설명하였다.

벼 염색체 4번 말단부위는 적어도 3개 이상의 흰잎마름병 저항성유전자들이 보고된 부위이다. 우리나라 고품질 벼 품종의 흰잎마름병 저항성을 개선하기 위해 최초로 활용되어졌던 Xa1과(Shin *et al.* 1998, Shin *et al.* 2000, Yoshimura *et al.* 1998), Xa2 (He *et al.* 2006, Shin *et al.* 1998) 및 Xa22 (Shin *et al.* 2000) 등이 염색체 4번 하단에서 보고된 바 있다. 야생벼의 염색체절편들이 전혀 다른 게놈조성을 지니는 재배벼로 이입될 때 염색체간의 상동성정도(syteny)에 의해 이입되는 염색체상 위치(integration site)가 크게 지배되는 경향을 보인다는 여러 선행연구결과들이 보고되었다. 예를 들면, 염색체 6번 중단에 표지된 Piz, Piz-t, Piz-5 등 도열병저항성 유전자들이 보고된 위치에 야생벼 *O. minuta* (BBCC)와 *O. australiensis* (EE)에서 각각 Pi9와 Pi40이 도입되었으며(Jeung *et al.* 2007), 벼멸구 저항성 유전자인 Bph1이 위치하는 염색체 12번 하단에 *O. australiensis* 로부터 Bph18 (Jena *et al.* 2005), *O.minuta* 로부터 Bph21 (Rahman *et al.* 2009) 등이 도입되었다.

e-Landing을 이용한 목표유전자위에 대응하는 벼 유전전체 탐색

각 SSR 마커의 프라이머 염기서열을 이용한 e-Landing결

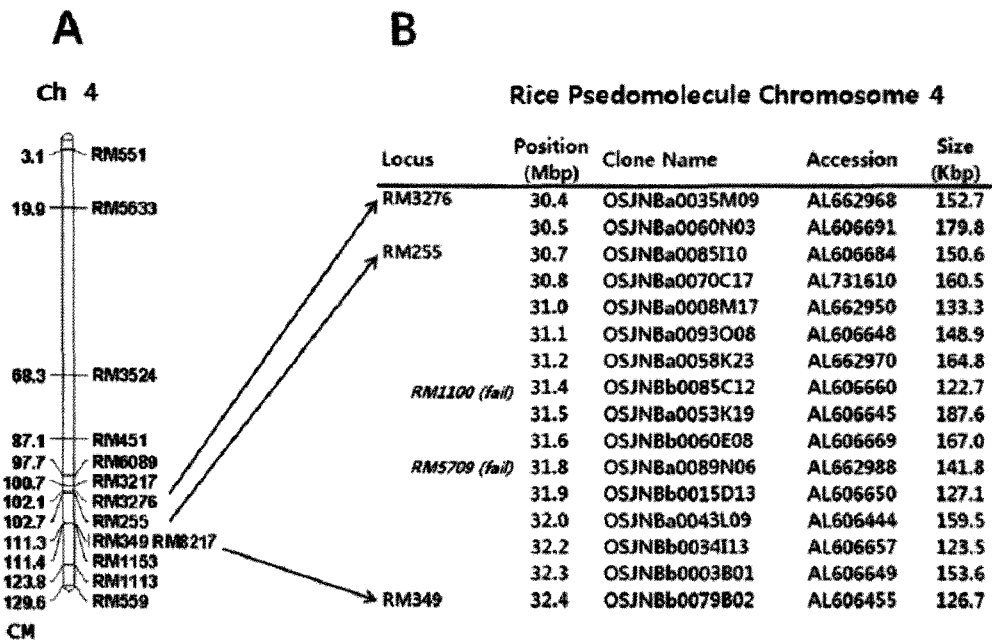


Fig. 3. High density linkage map for the target region on rice chromosome 4, the nest of the bacterial blight resistant gene originated from a wild relative, *O. minuta*. **A.** Linkage map skeleton of the chromosome 4 with 13 SSR markers used to narrow down the putative location. Markers were applied based on *F*-statistics from single-locus ANOVA results (see Table 3). **B.** High resolution map for the target region surrounded by SSR markers was determined through *e*-Landings. Based on the primer sequence information for SSR markers, the corresponding 2.0 Mbp virtual contig composed of BAC or PAC clones was determined.

Table 1. Pathogenicity levels of highly susceptible Korean rice cultivars, Suweon506 and IR24 near-isogenic lines for bacterial blight resistant genes against 9 virulent Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) isolates.

Category (unit)	Lines ^c	<i>Xoo</i> isolates tested								
		HB 1009	HB 1013	HB 2010	HB 2028	HB 3011	HB 4022	HB 4027	HB 4030	HB 4068
Pin inoculation method ^a (degree)	Hwaseong	S	S	S	S	S	S	S	S	S
	Ilpum	S	S	S	S	S	R	S	S	S
	Suweon506	S	R	R	R	R	S	R	S	R
	(<i>LSD</i> _{$\alpha=0.05$})	(1.9)	(1.2)	(1.4)	(1.7)	(1.5)	(1.3)	(2.1)	(2.2)	(2.2)
Leaf clipping method ^b (length; cm)	Milyang23	27.8	19.2	12.4	25.8	29.5	13.4	25.8	22.8	26.2
	IR24	28.7	9.3	17.6	20.7	23.5	12.5	16	17.6	6.6
	IRBB1(<i>Xa1</i>)	25.2	2.7	2.2	2.8	20.9	15.5	2.6	18.4	2.2
	IRBB3(<i>Xa3</i>)	22.4	1.9	7.0	17.4	4.8	11.3	10.7	18	4.8
	IRBB4(<i>Xa4</i>)	16.9	5.2	6.9	10.1	7.1	3.9	8.3	6.5	7.2
	IRBB5(<i>xa5</i>)	5.7	0.8	1.8	3.8	1.0	1.8	2.4	3.8	1.5
	IRBB7(<i>Xa7</i>)	4.2	1.2	2.3	3.7	1.1	1.7	3.7	4.8	2.4
	IRBB21(<i>Xa21</i>)	4.4	6.5	7.2	3.0	15.2	2.0	15.6	3.3	18.9

^a Leaf blade was penetrated with a pin after dipping into the *Xoo* suspended liquid media

^b The evaluation was conducted in 2006 at Iksan, NICS, RDA

^c Hwaseong, the recurrent parent of Suweon506, and Impum are highly susceptible rice cultivars, and the IRBBs are backcross progenies under monogenic status for *Xoo* resistant gene. *Xa1* and *Xa3* have been the common resistant gene sources for Korean rice breeders

Table 2. List of SSR primer sets, their *e*-Landing mediated physical positions on rice Pseudomolecule6, corresponding BCA/PAC clones with their determined cM positions, and the segregating testing (χ^2 test) results on the F₂ progenies derived from the cross between Suweon506 and Milyang23.

Locus Name	Primer sequences used for <i>e</i> -Landing ^a		Physical information ^b						Mirror map ^c		Segregation Test ^d				
	Forward (5' → 3')	Reverse (5' → 3')	Ch	Start	Stop	<i>e</i> -PCR	e%	BAC/PAC	cM	cM%	A	H	B	M	χ^2
RM3252	gtaacttgttccatgcc	ggtcaatcatgatgcaagc	1	299,681	299,852	172	0.7	AP002818	0.3	0.7	34	66	40	0	0.76
RM600	aaactgtgttagcctgttagg	catatgctagtggctgtagcg	1	9,461,346	9,461,566	221	21.7	AP001081	49.6	21.7	36	56	48	0	7.08 *
RM449	tgggaggtgttgataaagc	accaccagcgtctctctctc	1	15,305,619	15,305,758	140	35.1	AP008247	72.8	35.1	35	61	44	0	3.10
RM1349	atccactgctgatcagctc	cgagaagctcaagtggaacc	1	25,398,082	25,398,300	219	58.3	AP002744	103.1	57.9	30	59	51	0	9.02 *
RM1003	gattctctcccctctgtg	ttctgtcagaacagggagc	1	33,803,800	33,803,927	128	77.5	AP003345	136.6	77.5	29	75	36	0	1.16
RM6321	ggcctactcctgtgtgtc	acgaataataacctcggcag	1	43,251,019	43,251,186	168	99.2	AP003277	181.8	99.2	37	72	31	0	0.45
RM154	accctctccgctcctcctc	ctcctctcctcgcgaccgctcc	2	1,083,895	1,084,077	183	3.0	AP005851	4.7	2.2	26	67	47	0	5.93
RM5699	atcgttccatgatgtt	atcggtaaaagatgagcc	2	8,981,409	8,981,575	167	25.0	AP005803	42.1	25	30	72	38	0	0.79
RM1211	aggcagacacgggttatcag	ggagccatcacgatgttag	2	18,450,427	18,450,588	162	51.4	AP005299	59.5	51.4	29	74	37	0	1.10
RM3850	aagttgagatgaggagaa	ttcgaagtgaaggaata	2	35,425,798	35,425,907	110	98.6	AP003989	110.9	98.6	35	75	30	0	0.88
RM7	ttcccatgaagtctctcg	cctccatcattctgtgtt	3	9,808,540	9,808,710	171	27.0	AC134232	44.4	27	15	59	66	0	39.02 ***
RM1164	cgtttctccgagaaaagtcg	caaggtgtcgtgtgagc	3	14,840,558	14,840,757	200	40.8	AC084766	68.7	40.8	19	77	44	0	9.53 **
RM1350	gaggaaatccctctagtag	aagaaagctctgctccatgc	3	28,632,514	28,632,682	169	78.8	AC087181	126.8	78.8	28	74	38	0	1.56
RM3585	ttgatgagatgaaccagcg	cgtttatcagaacaacccc	3	36,080,616	36,080,784	169	99.3	AC128647	161.7	99.3	21	82	37	0	7.16 *
RM551	agcccagactagcatgattg	gaaggcagaaggatcacag	4	168,620	168,811	192	0.5	AL606442	3.1	0.5	38	73	29	0	1.13
RM5633	gttagctgctagccgaac	ttccttctgactgttgac	4	13,059,370	13,059,580	211	37.1	AL731595	19.9	37.1	34	73	33	0	0.16
RM3524	cggagctggtctagccatc	gtctccgtctctcactcg	4	22,674,720	22,674,847	128	64.3	AL606636	68.3	64.3	30	73	37	0	0.73
RM451	gatccctccgtaaacac	cccttctcttctcaacc	4	28,352,161	28,352,367	207	80.4	AL663003	87.1	80.4	27	72	39	2	1.97
RM6089	ccaccgaatcgaataaacac	atggccagcgtgatctcc	4	29,371,169	29,371,338	170	83.3	AL662957	97.7	83.3	25	75	39	1	3.23
RM3217	gttcaaggttgcacaacag	gtggcagccaagatggac	4	30,083,469	30,083,662	194	85.4	AL606683	100.7	85.4	19	80	39	2	8.58 *
RM3276	tccgtctgactcttccatc	gatgagacaccaggatag	4	30,462,573	30,462,735	163	86.4	AL662968	102.1	86.3	25	71	39	5	2.82
RM255	tgttgcgtgtggagatgtg	cgaaacccgtcattcaac	4	30,738,432	30,738,582	151	87.2	AL606684	102.7	87.1	29	72	39	0	1.25
RM349	ttgccattcgcgtggaggcg	gtccatcatccctatgtctg	4	32,465,508	32,465,652	145	92.1	AL606455	111.3	92.1	24	70	44	2	5.25
RM8217	actagcagatgctgattgac	tattcacatgcttctcctc	4	32,622,428	32,622,605	178	92.6	AL606454	111.3	92.5	26	74	40	0	2.82
RM1153	accaacgccaaaagactactg	tactcgcctcgtatgagc	4	32,812,629	32,812,742	114	93.1	AL606635	111.3	93.1	27	74	39	0	2.13
RM1113	ggcgcgatgttatttctc	tgggaaaaaacacagacc	4	34,052,017	34,052,166	150	96.6	AL606652	123.8	96.6	34	68	37	1	0.10
RM559	acgtacacttggccctatgc	atgggtgtcagttgtctcc	4	35,117,645	35,117,804	160	99.6	AL606637	129.6	99.6	32	76	32	0	0.79
RM5693	ctcttgtgtctacaaaac	tggttafttaataagatgc	5	441,872	442,071	200	1.5	AC129716	4.6	1.5	37	67	36	0	0.16
RM5558	gctgacttcacactgcgatc	ggccactttccaaacatcag	5	21,168,727	21,168,899	173	70.9	AC105769	86	70.9	46	64	30	0	4.16
RM1054	acttacatctgaggtgcata	gcattgcagattacagatc	5	29,144,035	29,144,184	150	97.6	AC098598	122	97.6	31	77	32	0	1.13
RM3353	aatggtcgcctctctctg	gctggcattgaccgtgtc	6	435,582	435,697	116	1.4	AP001129	1.4	1.4	21	77	42	0	7.02 *
RM276	ctcaactgtgacacctgtg	tectccatcgagcagatca	6	6,230,046	6,230,169	124	19.9	AP003488	33.5	19.9	17	83	40	0	11.56 ***
RM6818	gtcgcattcgtctccacc	accattccagatgactcgg	6	16,581,413	16,581,542	130	53.1	AP004012	65.8	53.1	30	76	34	0	1.02
RM3628	aatcatgctagatcagcgg	gtcaacatgggtcagatg	6	23,737,032	23,737,157	126	76.0	AP003612	85.4	76	25	88	27	0	8.56 *
RM5753	aatcatgctcaactctgtggc	gctaggtacgatccagctgc	6	30,966,850	30,967,050	201	99.1	AP004685	124.4	99.1	34	78	28	0	2.02
RM1093	aggtgatgaaccgatgag	ctagctgcagaaccgaggag	7	668,161	668,310	150	2.3	AP003746	2.5	2.3	36	72	32	0	0.22
RM1377	attagatacatcagcggggg	gctgctgtacgatgtgatcc	7	12,782,829	12,783,009	181	43.1	AP004305	49.7	43.1	35	71	34	0	0.02
RM3743	tagccttgttccatccatcc	cttctcctctcctctctc	7	19,342,334	19,342,513	180	65.2	AP003815	67	65.2	37	74	29	0	1.10
RM172	tgcagctcgcaccagccatag	caaccacgacaccgctgttg	7	29,560,592	29,560,750	159	99.6	AP005199	118.6	99.6	45	70	25	0	5.16
RM408	caacgactaactccgtcc	actgctacttgggtagctgacc	8	119,935	120,063	129	0.4	AP005406	0.5	0.4	33	64	43	0	2.10
RM547	taggttggcagacctttctg	gtcaagatcctctgtagcg	8	5,586,058	5,586,291	234	19.7	AP004746	40.2	19.7	37	73	25	5	2.61
RM3262	accgatgagctctccacatc	tgacctcactcactccccc	8	22,248,334	22,248,500	167	78.6	AP005483	86.7	78.6	34	76	29	1	1.31
RM5545	cagcactctcccctaccag	ggctaagtgcagctgagacc	8	28,141,927	28,142,083	157	99.4	AP004623	121.2	99.4	35	68	37	0	0.10
RM316	ctagttgggcatcagatggc	acgcttatatgtatcgtcaac	9	1,074,933	1,075,126	194	4.7	AP005860	0.8	4.5	44	58	38	0	4.13

Table 2. List of SSR primer sets, their *e*-Landing mediated physical positions on rice Pseudomolecule6, corresponding BCA/PAC clones with their determined cM positions, and the segregating testing (χ^2 test) results on the F₂ progenies derived from the cross between Suweon506 and Milyang23. -continued

Locus Name	Primer sequences used for <i>e</i> -Landing ^a		Physical information ^b					Mirror map ^c		Segregation Test ^d					
	Forward (5' → 3')	Reverse (5' → 3')	Ch	Start	Stop	<i>e</i> -PCR	e%	BAC/PAC	cM	cM%	A	H	B	M	χ^2
RM219	cgtcggatgatgtaaagcct	catatcgccattcgccctg	9	7,887,585		NA	34.3	AP005912	20.7	34.5	44	60	36	0	3.36
RM566	acccaactacgatcagctcg	ctccaggcaacacgctcttc	9	14,704,798	14,705,036	239	63.9	AP005397	50.7	63.9	35	78	27	0	2.42
RM205	ctggtctgtatggaggacag	ctggcccttcacgttcagtg	9	22,720,646	22,720,801	156	98.7	AP005546	93.5	98.7	29	76	35	0	1.30
RM1375	ctacacgcgcaaacctctg	atgaaggtctaggtgcacc	10	16,386,764	16,386,943	180	71.6	AC025905	42.7	71.6	39	74	27	0	2.13
RM590	catctccgctctccatgc	ggagtgaggctctgttctg	10	22,784,993	22,785,130	138	99.6	AC018727	83.8	99.6	35	68	37	0	0.10
RM332	gcgaagcgcgaaggtgaag	catgagtgatctcactcacc	11	2,840,211	2,840,381	171	10.0	AC133217	10.3	10	26	77	37	0	2.73
RM536	tctctctctgtttgctc	acacaccaacacgaccacac	11	8,968,470	8,968,712	243	31.5	AC138197	49.1	31.5	32	63	45	0	3.36
RM5961	gtatgctctctcactgc	acatgcgacgtgatggaac	11	19,425,385	19,425,513	129	68.2	AC108223	79.9	68.2	30	75	35	0	0.88
RM144	tgccctgctgcaaatgtatc	gctagaggagatcagatgtagtc	11	28,246,930	28,247,154	225	99.2	AC134045	116.2	99.2	38	64	38	0	0.79
RM8215	gttctccctcatgacacag	tagagacttataattggtgtc	12	1,585,781	1,586,001	221	5.8	BX000498	9.7	5.8	8	65	66	1	47.27 ***
RM3472	atcgcaagaactccgtgaag	cgctttgagctcgcctc	12	3,520,117	3,520,331	215	12.8	AL713902	27.1	12.8	11	63	66	0	42.96 ***
RM1337	gctgaggagtatctttctc	accataggaagatcaccaca	12	11,933,319	11,933,500	182	43.4	BX000556	50.4	43.4	22	66	52	0	12.42 ***
RM277	cggtcaaatcaccctgac	caaggctgcaaggggaag	12	18,290,458		NA	66.5	AL831799	62.2	66.5	15	70	54	1	20.78 ***
RM17	tgccctgtattttctctc	ggtgatcctttccatttca	12	26,954,668	26,954,835	168	98.0	AC027133	107.4	98	13	63	64	0	37.02 ***

^a The primer sequences were used as the query to localize on Rice Pseudomolecule 6
^b When both primer sequences successfully recognized their physical locations to be annealed, the expected PCR product size (*e*-PCR: 'Stop'-'Start'+1bp, NA=not available) was used to judge PCR products. If any primer failed for *e*-Landing, the other primer's result was adopted to estimate the corresponding point. The determined physical regions followed by *e*-Landing were used to match corresponding BAC/PAC clones depend on the 'Rice Pseudomolecule Information and Gene Search' (<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)
^c The determined cM positions for each BAC/PAC clones was directly adopted from the 'Rice Pseudomolecule Information and Gene Search' which were estimated using the marker sequences obtained from the Cornell Rice Genes Database and the Japanese Rice Genome Program. To take some convenient in comparing the cM positions from various mapping populations having different total lengths, the percentage expressed relative genetic positions, 'cM%', was also calculated
^d A and B are homozygous for the Suweon506 and Milyang23 allele types, H is for heterozygous progenies at the tested locus, and M indicates the number of missing. Segregation distorted loci are indicated with asterisk; χ^2 values for the significant levels are less than 0.05, where *** significant at $P<0.0001$, ** significant at $P<0.01$, and * significant at $P<0.05$

과를 참조한 결과(Table 2; Physical information), 염색체 11번 하단에서 RM3276-RM255-RM349영역에 대응하는 물리적 위치를 벼 유전체정보(Pseudomolecule 6)로부터 파악할 수 있었다(Fig. 3). 해당 영역에 대응하는 유전체 부위는 약 2.0 Mbp 크기를 지니는 염색체절편으로서 16개의 BAC 혹은 PAC 클론들로 이루어져 있었다(virtual contig; Fig. 3B). RM255와 RM349에 의해 표지되는 부위 사이에서 RM1100과 RM5709 등 2개의 SSR 마커가 추가로 확인되었다(McCouch *et al.* 2002, Fig 3. B). 그러나 두 SSR 마커 모두 전기영동한 PCR 증폭산물의 크기와 강도가 실험 조건에 따라 크게 불안정하여, F₂ 집단에 적용하여 각 개체의 유전자형을 판독하는 데에는 적용하지 않았다. 향후 대부분의 유전자좌들이 고정되었으나 목표유전자좌 부위의 유전자형이 헤테로인 F₂ 개체들만을 자가수정하고 이들로부터 확보된 F₃개체들, 즉 '추가분리집단'을 활용한다면, 염

색체 4번 하단의 보다 좁은 영역에 목표위전자위의 위치를 제한할 수 있을 것이다. 또한 *e*-Landing을 통하여 파악된 벼 유전체정보의 '유전자전사부위(open reading frame)'에서 핵산표지인자들이 작성되어 추가분리집단에 적용된다면 수원506호에 내재된 흰잎마름병 저항성유전자에 대한 초정밀핵산표지인자를 개발할 수 있음은 물론, 염색체 4번 하단의 유사한 물리적 위치에 보고된 *Xl1*, *Xa2* 및 *Xa22* 등과의 유전적 연관성을 구명하는데 매우 요긴하게 활용될 수 있을 것이다.

적 요

벼 흰잎마름병은 세계적으로 벼 재배지에서 가장 문제시 되는 병해충의 하나이다. 우리나라의 경우 상습발생지를 중심으로 *Xa1*과 *Xa3* 이 저항성 유전자로 활용되었으나, 소수

Table 3. Summary of association analyses between DNA marker genotypes of F₂ progenies and mean lesion length of segregating F₂ progeny lines for the application of virulent Korean *Xoo* isolate, HB3011^a.

Locus ^b	Mirror-map ^c				Mean lesion length (cm) ^d			Single-locus ANOVA ^e				Genetic effect ^f		
	Locus	Ap	Ch	cM cM(%)	A	H	B	SSM	SSE	F	R ²	Add	DeD	
RM7	1	3	44.4	27	2.3	2.0	1.9	1.6	1016.3	0.11				
RM1164	1	3	68.7	40.8	1.9	1.9	2.1	0.4	1017.5	0.03				
RM1350	1	3	126.8	78.8	2.1	1.8	2.1	1.7	1016.2	0.12				
RM3585	1	3	161.7	99.3	2.2	1.8	2.2	4.1	1013.9	0.27				
RM551	1	4	3.1	0.5	2.1	1.9	2.3	5.6	1012.3	0.38				
RM5633	1	4	19.9	37.1	1.7	1.8	2.6	14.2	1003.8	0.95				
RM3524	1	4	68.3	64.3	1.3	2.0	2.9	45.7	972.3	3.17				
RM451	1	4	87.1	80.4	1.0	1.1	3.9	192.3	822.5	15.55	***	0.190	1.45	-0.90
RM6089	2	4	97.7	83.3	0.9	0.9	4.5	340.1	674.8	33.77	***	0.335	1.79	-1.01
RM3217	2	4	100.7	85.4	1.1	0.7	4.7	399.8	614.0	43.30	***	0.394	1.83	-1.21
RM3276	2	4	102.1	86.3	0.8	0.7	5.3	579.6	426.2	88.41	***	0.576	2.22	-1.09
RM255	2	4	102.7	87.1	0.8	0.9	5.3	591.0	427.0	93.43	***	0.581	2.24	-0.97
RM349	2	4	111.3	92.1	0.6	0.9	4.4	393.6	593.8	44.08	***	0.399	1.92	-0.85
RM8217	2	4	111.3	92.5	0.8	0.9	4.8	446.7	571.2	52.79	***	0.439	1.99	-0.95
RM1153	2	4	111.3	93.1	0.8	1.2	4.7	413.1	604.8	46.11	***	0.406	1.97	-0.81
RM1113	1	4	123.8	96.6	0.8	1.4	4.6	350.4	663.9	35.37	***	0.345	1.93	-0.68
RM559	2	4	129.6	99.6	0.8	1.8	4.7	304.3	713.6	28.78	***	0.299	1.94	-0.50
RM1375	1	10	42.7	71.6	1.7	1.5	2.2	4.9	1013.1	0.32				
RM590	1	10	83.8	99.6	1.8	2.1	3.2	73.0	944.9	5.22	*	0.072	0.70	-0.56

^a Only the DNA markers on three chromosomes, 3, 4, and 10, are presented.

^b DNA markers were tested on 140 progenies of the 'Suweon506 x Milyang23'. After conducting first round of association analyses over well defined 50 anchor markers (application: Ap=1), additional 8 anchor markers were applied to narrow down the putative location of bacterial blight resistance gene on chromosome 4 (Ap=2).

^c Both cM positions and percentage expressed (cM%) are indicated (see Table 2).

^d Mean lesion length of 5 inoculated leaves for each genotype categories revealed by SSR markers. A and B are homozygous for the Suweon506 and Milyang23 allele types and H indicates heterozygous progenies at the tested locus.

^e Quantitatively acquired data sets for lesion lengths after leaf clipping inoculation of the *Xoo* isolate, HB3011, on each of 138 F₂ plants. For the *F*-test, markers having less than 0.05 for the significant levels (*p*) were declared as significant empirically. Explainable phenotypic variation portion at the tested locus (*R*²). Because two F₂ plants were too tiny to conduct inoculation, 138 F₂ plants were evaluated.

^f Additive effect (Add), and degree of dominance (DeD) were then estimated at the declared loci: Add=(Bmean-Amean)/2 and DeD=Do/Add, where A and B are homozygous F₂ individuals for Suweon506 and Milyang23, H is heterozygous individuals at the tested locus, and Do(dominant effect) = Hmean-(Bmean+Amean)/2.

의 저항원이 집중적으로 활용됨으로 인해 최근 이병화가 급속히 진행되고 있다. 특히 최근 *Xa1*과 *Xa3* 모두를 침해하는 새로운 균계 K3a가 확인됨에 따라 새로운 저항성 유전자의 동정 및 활용의 중요성이 높아지고 있다. 국내육성 자포니카 품종 화성벼와 야생벼 *O. minuta* 간의 중간교잡을 통해 확립된 수원506호의 흰잎마름병에 대한 유전분석을 실시하였다. 수원506호와 통일계 품종인 밀양23호간의 교잡을 통해

확보한 F₂ 개체들을 활용하여 흰잎마름균주 HB3011의 접종에 따른 병반장의 변이와 유전자지도 작성에 사용된 SSR 마커의 유전자형간의 연관성분석을 수행하였다. 수원506호의 흰잎마름병 저항성을 지배하며 우성유전자로 작용하는 주동유전인자가 염색체 4번 하단에서 SSR 마커 RM255에 의해 표지되었는데, 해당 염색체영역은 *Xa1*과 *Xa2* 및 *Xa22* 등이 보고되었던 영역과 매우 유사할 것으로 추정되었다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 바이오그린21사업 (0.5) 및 작물유전체기능연구사업(CG3114; 0.5)의 지원으로 일부 수행되었음.

인용문헌

- Brar DS, Khush GS. 1997. Alien introgression in rice. *Plant Mol. Biol.* 35: 35-47.
- Choi JE, Kang HK, Lee DG. 1996. Classification of Korean isolates of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* on the basis of their virulence to Korean, Japanese and IRRI differential varieties. *Korean J. Plant Pathol.* 12: 202-208.
- He Q, Li D, Zhu Y, Tan M, Zhang D, Lin X. 2006. Fine mapping of *Xa2*, a bacterial resistance gene in rice. *Molecular Breeding* 17: 1-6.
- Huang N, Angeles ER, Domingo J, Magpantay G, Singh S, Zhang G, Kumaravadivel N, Bennett J, Khush GS. 1997. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker-aided selection using RFLP and PCR. *Theor. Appl. Genet.* 95: 313-320.
- Jena KK, Jeung JU, Lee JH, Choi HC, Brar DS. 2006. High-resolution mapping of a new brown planthopper (BPH) resistance gene, *Bph18(t)*, and marker-assisted selection for BPH resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 112: 288-297.
- Jeung JU, Hwang HG, Moon HP, Jena KK. 2005. Fingerprinting template japonica and tropical indica rice genotypes by comparative analysis of DNA markers. *Euphytica* 146: 239-251.
- Jeung JU, Heu SG, Shin MS, Vera Cruz CM, Jena KK. 2006. Dynamics of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* populations in Korea and their relationship to known bacterial blight resistance genes. *Phytopathology* 96: 867-875.
- Jeung JU, Kim BR, Cho YC, Han SS, Moo HP, Lee YT, Jena KK. 2007. A novel gene, *Pi40(t)*, linked to the DNA markers derived from NBS-LRR motifs confers broad spectrum of blast resistance in rice. *Theor. Appl. Genet.* 115: 1163-1177.
- Kang KH, Seo JP, Jeon YH, Jeung JU, Lee YT. 2007. Development of elite lines with disease and insect resistance through wide hybridization in rice. *Treat. of Crop Res.* 8: 89-104.
- Kauffman HE, Reddy APY, Hsieh SPY, Merca SD. 1973. An improved technique for evaluating resistance of rice varieties to *Xanthomonas oryzae*. *Plant Dis. Rep.* 57: 537-541.
- Kim KY, Shin MS, Kim WJ, Ko JC, Baek MG, Ha KY, Kim BK, Ko JK, Noh GI, Park HS, Noh TH, Noh JH, Cheong JI, Kim YD, Mo YJ, Kim CK. 2008. A new medium-maturing, "Gangbaek" with resistance to bacterial blight. *Korean J. Breed. Sci.* 40: 443-446.
- Lee DK, Seo JH, Choi JE, Park KH, Bac SH. 1986. Pathotypes of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in Homan District, Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 2: 102-106.
- Lee SW, Choi SH, Han SS, Lee DG, Lee BY. 1999. Distribution of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* strain virulent to *Xa21* in Korea. *Phytopathology* 89: 928-933.
- McCouch SR, Teytelman L, Xu Y, Lobos KB, Clare K, Walton M, Fu B, Maghirang R, Li Z, Xing Y, Zhang Q, Kono I, Yano M, Fjellstrom R, DeClerck G, Schneider D, Cartinhour S, Ware D, Stein L. 2002. Development and Mapping of 2240 New SSR Markers for Rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res.* 9: 257-279.
- Murray M, Thompson W. 1980. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl. Acid Res.* 8: 4321.
- Noh TH, Lee DK, Kang MH, Shin MS, and Na SY. 2003. Identification of new race of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Korea. *Phytopathology* 93: S66.
- Noh TH, Lee DK, Park JC, Shim HK, Choi MY, Kang MH, Kim JD. 2007. Effects of bacterial leaf blight occurrence on rice yield and grain quality in different rice growth stage. *Res. Plant Dis.* 13: 20-23.
- Rahman ML, Chu SH, Choi MS, Qiao YL, Jiang W, Piao R, Khanam S, Cho YI, Jeung JU, Jena KK, Koh HJ. 2007. Identification of QTLs for some agronomic traits in rice using an introgression line from *Oryza minuta*. *Mol. Cells.* 24: 16-26.
- SAS Institute. 2000. SAS Language and Procedure: Usage, Release & 01. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Sanchez AC, Brar DS, Huang N, Li Z, Khush GS. 2000. Sequence tagged site marker-assisted selection for three bacterial blight resistance genes in rice. *Crop Sci.* 40: 792-797.
- Shin HT, Shin MS, Cho SY. 1998. Breeding of near-isogenic lines resistance to bacterial blight in rice. *Korean J. Breed.* 30: 185-191.
- Shin MS, Noh TH, Lee JK, Shin HT, Lee YM. 2000. Breeding of Japonica near-isogenic lines for resistance to bacterial blight in rice. *Korean J. Breed.* 32: 291-295.
- Singh S, Sidhu JS, Huang N, Vikal Y, Li Z, Brar DS, Dhaliwal HS, Khush GS. 2001. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13* and *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106. *Theor. Appl. Genet.* 102: 1011-1015.
- Yang D, Sanchez A, Khush GS, Zhu Y, Huang N. 1998. Construction of a BAC contig containing the *xa5* locus in rice. *Theor. Appl. Genet.* 97: 1120-1124.
- Yoshimura S, Yamanouchi U, Katayose Y, Toki S, Wang ZX, Kono I, Kuruta N, Yano M, Iwata N, Sasaki T. 1998. Expression of *Xa1*, a bacterial blight resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95: 1663-1668.
- Xiang Y, Cao Y, Xu C, Li X, Wang S. 2006. *Xa3*, conferring resistance for rice bacterial blight and encoding a receptor-kinase-like protein, is the same as *Xa26*. *Theor. Appl. Genet.* 113: 1347-1355.