

Review Report

배추의 분자 마커 개발 및 육종적 활용

김호일¹, 홍창표², 임수빈³, 최수련³, 임용표^{3*}¹한국과학기술정보연구원²(주)테라젠이텍스 테라젠바이오연구소³충남대학교 농업생명과학대학

Development of Molecular Markers and Application for Breeding in Chinese Cabbage

Ho-Il Kim¹, Chang Pyo Hong², Subin Im³, Su Ryun Choi³, and Yong Pyo Lim^{3*}¹Korea Institute of Science and Technology Information, Seoul 130-741, Korea²Theragen Bio Institute, Theragen Etex, Suwon 443-270, Korea³College of Agriculture and Life Sciences, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

Abstract: Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) is an economically important vegetable crop as a source of the traditional food Kimchi in Korea. Although many varieties exhibiting desirable traits have been developed by the conventional selective breeding approach, breeding related to abiotic or biotic stresses, such as a particular pests or diseases, or tolerance to climatic conditions, is likely to be slow. This could be helped by an efficient method for selection from various, rapidly-evolved genetic resources on the basis of molecular markers. In particular, the *Brassica* genome sequencing project enables genome-wide discovery of genes or genetic variants associated with agricultural traits. We here discuss the recent progress in the field of Chinese cabbage breeding with regard to the application of molecular markers.

Additional key words: agricultural trait, *Brassica* genome sequencing, genetic map, genome, molecular breeding, NGS

서 언

배추는 우리나라 4대 채소작물(생산면적(ha) 기준 - 배추, 무, 고추, 마늘) 중의 하나이며, 한국 고유 발효 식품 중에 하나인 김치의 주재료로서 이용되고 있다. 영양학적 측면에서 주로 잎을 통해 비타민, 미네랄 및 식이섬유를 제공하고 있다. 2012년 국내 배추 재배면적은 약 35,513ha(전체 채소 재배면적 224,713ha 중 6.31%를 차지함)에 달하며, 생산량은 약 181.6만 톤으로 조사되었다(Statistics Korea, 2013). 배추가 주재료인 전체 김치 시장의 규모는 2012년 기준 2조

4천 254억원으로 보고되었다(Ahn and Lee, 2013). 배추는 채소로서의 이러한 경제적 가치 이외에 식용유의 공급원으로 이용되고 있으며, *B. rapa* ssp. *oleiferous*(yellow sarson, brown sarson, toria 등)는 중국, 캐나다, 인도, 그리고 북유럽 등지에서 유지 작물로 재배, 이용되고 있다. 배추 단일 작목으로 조사되지는 않았지만, 미국 USDA의 2012/13 통계에 따르면 Rapeseed(*B. napus* 및 *B. rapa* ssp. *oleiferous* 등 포함)에서 생산되는 유지는 전세계 식용유공급의 약 15%를 점유하는 것으로 나타났다.

현재 국내의 배추 육종 기술 체계는 교배와 선발, 즉 자가

*Corresponding author: yplim@cnu.ac.kr

※ Received 6 November 2012; Revised 5 August 2014; Accepted 6 August 2014. 본 연구는 한국과학기술정보연구원이 수행하고 있는 ReSEAT 프로그램의 지원과 농촌진흥청 차세대바이오그린21사업단(식물분자유종사업단 No. PJ007992)의 지원 및 2011년도 충남대학교 학술연구비 지원에 의해 수행되었습니다.

© 2014 Korean Society for Horticultural Science

불화합성 이용 기술, 옹성불임성 이용 기술, 순계의 조기 고정, 조합 능력 검정, 잡종강세 조기 예측, 변이 창출 기술 등에 의한 육종법에 의존되어 왔다. 비록 새로 개발된 품종의 품질이 우수할 지라도 하나의 품종을 개발하기 위해 많은 노동력과 시간이 소요된다. 1990년 이후 종자산업의 육성 및 국가 경쟁력 향상을 위해 국내 육종 기술 체계의 새로운 패러다임이 요구되었고, 이에 따라 고전 육종법에 생명공학 기술(예, 형질전환 기술 및 분자 마커 개발 기술)의 접목이 이루어져 육종의 효율화와 고품질 품종 개발을 도모하고 있다. 특히, 작물 육종 시 분자 마커의 응용은 우수 형질을 가진 육종 재료들의 효율적인 선발을 가능케 하고, 순도 향상, 육종 연한 및 노동력 감소라는 큰 효과를 주고 있다. 게다가 이러한 접근법은 선발 이후 고전 육종법(교배)이 적용되기 때문에 친환경적 농업 전략에도 매우 잘 부합되는 것으로 평가 받고 있다. 국내에 분자육종 기술 체계 확립을 통한 육종의 과학화가 이뤄진다면 우수 품종 육성의 확대가 가능해 지고 생물다양성협약으로 인한 신품종 보호 등으로 인해 세계 종자시장에서의 경쟁력 우위를 지킬 수 있을 것으로 전망한다. 이 보고에서 최근 배추 육종을 위한 분자 마커의 개발 현황 및 활용에 관해 논의하고자 한다.

본 론

배추의 분자 마커 개발 및 육종에의 응용

배추에서 분자 마커의 개발과 이용은 1980년대 후반부터 시작되었으며, 이후 여러 가지 형태의 분자 마커들(RAPD, RFLP, AFLP, SSR, SNP 등)이 개발되어(Table 1) 배추과 작물의 유전적 다양성(진화 연구 및 종간 구별 등) 및 육종을 위한 선발에 이용되었다. 본문에서는 유전적 다양성, 옹성 불임성, 개화 및 추대형성, 병 저항성 관련하여 분자 마커 개발 및 육종에의 활용 현황에 대해 논한다.

유전적 다양성

Song et al.(1988a, 1988b)에 의해 개발된 RFLP 마커를 이용하여 *B. rapa* 및 *B. napus*의 유럽 종과 중국 종의 유전적 차이를 구별하여 배추과 작물에서 분자 마커의 활용 가능성을 처음 제시하였다. 또한 He et al.(2002)은 채소용 및 유지(*oleiferous*)형 *B. rapa*의 유전적 다양성을 제시하였다. Ofori et al.(2008)은 *B. rapa* oilseed 유전자원을 이용하여 양질의 종자유(erucic acid, glucosinolate 저함량) 생산, 품종

계량을 목적으로 육종할 때 현재 사용중인 재료의 유전적 변이가 충분함을 평가하였다. Guo et al.(2014)은 SSR 마커로 *B. rapa*(Turnip Rape) 유전자원을 발상 중심(기원지)과 다양성 중심지로 구분하였으며, 이러한 결과는 발상지에서 현재 분포지역으로 이주를 통해 전파되었음을 시사하였다. Zhao et al.(2005)은 전 세계에서 지리적 위치를 달리하여 수집한 *B. rapa* 재래종, 품종 및 육종 재료를 AFLP 마커로 분석한 결과, 동아시아와 유럽 등에서는 형태형(morphotype)에 의한 차이보다 자원의 기원지에 의해 먼저 구분됨을 보고하였다. 이는 유전적 변이가 각각 자원의 기원지뿐만 아니라 오랜 동안 고립되어(독립적으로 분리) 형성된 순화와 육종을 통해 형성되었음을 시사하였다.

옹성 불임성

배추에서 옹성 불임성 계통 육성은 1대 잡종의 종자 생산에 높은 효율성을 가져다 준다. 특히, 세포질 인자에 의한 옹성 불임성(세포질 옹성 불임성, cytoplasmic male sterility; CMS)에 의한 잡종 종자 생산에 많은 노력을 기울이고 있다. CMS는 세포질 요인에 의해 미토콘드리아가 정상적인 기능을 수행하지 못함으로써 비정상적인 화분을 생성하고 자가 수정 능력을 갖지 못한다. 게다가 CMS는 모계유전(maternal inheritance)으로 어느 가임계를 교배해도 100% 불임주가 나오기 때문에 CMS계의 유지가 매우 용이하다(Chase et al., 2007; Dong et al., 2013). 배추속(*Brassica*) 작물의 CMS 종류는 Polima, Ogura, Napus, Anand 등이 알려져 있다(Cardinal and Earle, 1997; Geddy et al., 2005; Makaroff and Palmer, 1988; Verma et al., 2000). 배추속 이외에 무속(*Raphanus*) 작물에서도 Ogura, Kosena 등이 알려져 있다(Krishnasamy and Makaroff, 1993; Makaroff and Palmer, 1988). 서술된 종류들 이외에 Hirata et al.(2001)은 배추의 소송채와 양배추의 루비볼의 기내접목으로부터 생산된 키메라 개체와 소송채의 교잡을 통해 후대에서 CMS를 발견하기도 하였다. CMS 구별을 위한 마커로 배추과 작물(예, 갓)의 미토콘드리아 유전체 중 *atpA* 유전자 근방의 *orf220* 및 *nad2* 유전자 근방의 *orfB*로부터 개발된 것이 보고되었다(Yang et al., 2007).

개화 및 추대 형성

배추는 파종 후 일정기간의 저온이 계속되면 추대와 개화를 유도하는 생리적 특성 때문에 재배지역과 파종시기가 제한된다. 이러한 특성과 관련하여 비결구형의 배추 double haploid(DH) line을 이용하여 만추대와 연관된 RAPD 마커

Table 1. Categories and characteristics of some markers.

Categories	Characteristics	Locus or marker name	Marker type	Reference		
Disease resistance	Clubroot	<i>CRa</i> (SC2930), GC2360/GC1680	RAPD/RFLP/SCAR/STS	Hayashida et al., 2008 Kuginuki et al., 1999 Matsumoto et al., 1998 Matsumoto et al., 2005 Matsumoto et al., 2012 Sakamoto et al., 2008, Ueno et al., 2012		
		<i>CRb</i> (KB59N07, B1005)	AFLP/SCAR/SSR	Piao et al., 2004		
		<i>CRc</i>	RAPD/STS	Hirai et al., 2004 Matsumoto et al., 2012		
		<i>CRk</i>	RFLP	Sakamoto et al., 2008		
		<i>CRaki</i>	SSR	Kato et al., 2012, 2013		
		<i>Crr1</i>	CAPS/InDel/SNP/SSR	Hatakeyama et al., 2013 Suwabe et al., 2003 Suwabe et al., 2006		
		<i>Crr2</i>	SNP/SSR	Suwabe et al., 2003, 2006		
		<i>Crr3</i>	RAPD	Hirai et al., 2004 Saito et al. 2006		
		<i>Crr4</i>	SSR	Suwabe et al., 2006		
		Downy mildew	<i>BraDM</i>		Isozyme/RAPD	Yu et al., 2009
			<i>BrRHP1</i> , <i>Brb094-Aat2_666</i> , <i>Brb043-Bgl2_715</i>		InDel/SCAR	Kim et al., 2011
			K14-1030/ KBrb058m10-1, kbrb006c05-2, KBrb058m10		SSR	Yu et al., 2011
			<i>BrPERK15A</i> , <i>BrPERK15B</i> , K14-1030		RAPD	Kim et al., 2011 Yu et al., 2011
			<i>RPP13MK</i> Brh019-SNP137		SNP	Yu et al., 2010 Li et al., 2011
TuMV	<i>trsSCAR</i>		SCAR	Kim et al., 2013		
	<i>TuMV-R</i>		SSR	Chung et al., 2014		
	<i>TuRB01b</i>		GENE	Rusholme et al., 2007		
	<i>TuRB07</i>		SSR	Jin et al., 2014		
	<i>TuRBCH01</i>		GENE	Wang et al., 2009		
Flowering	Genic male sterility	GMS	AFLP/RAPD/SCAR/SSR	Feng et al., 2009a, 2009b Ying et al., 2003		
	Male sterility	syau_scr01, syau_scr04/syau_m13	SCAR/SSR	Feng et al., 2009b		
	Self-incompatibility	<i>SLG,SRK,SCR/SP11</i>	STS	Hiscock and McInnis, 2003		
	Bolting	<i>G-Mva1</i> , <i>BrFLC1,2</i>	CAPS/SNP	Yuan et al., 2008		
Secondary metabolite	Aliphatic glucosinolate	<i>Ali-QTL3.1</i> , <i>Ali-QTL3.2</i> , <i>Ali-QTL10.1</i> , <i>Ali-QTL10.2</i>	AFLP/SSR	Lou et al., 2008		
		<i>BraMAM1-1</i>	SCAR	Hirani et al., 2013		
	Aromatic glucosinolate	<i>Aro-QTL4.1</i> , <i>Aro-QTL4.2</i> , <i>Aro-QTL7.1</i>	AFLP/SSR	Lou et al., 2008		
	Indolic glucosinolate	<i>Ind-QTL2.1</i> , <i>Ind-QTL3.1</i> , <i>Ind-QTL8.1</i>	AFLP/SSR	Lou et al., 2008		
	Jasmonic acid pathway	<i>BrLOX2</i> , <i>BrVSP2</i>	GENE	Abe et al., 2009		
	Carotenoid	<i>BrCRTIS01</i>	GENE	Lee et al., 2014		
	Morphological trait	Incison	<i>KNOX</i>	cDNA-AFLP/STS	Li et al., 2013	
Height		<i>dwarf</i>	STS	Muangprom et al., 2004		
Seed trait	Seed coat color,	<i>BrTTG1</i>	SNP/SRAP	Zhang et al., 2009		
	Leaf hair	<i>GL1</i> , <i>GL3</i>	SNP/SRAP	Gruber et al., 2006 Li et al., 2013		
	Seed oil contents	<i>OPB-11a</i>	RAPD	Tanhuanpää et al., 1995		

가 개발되었다(Ajisaka et al., 2001). 최근, 배추에서 *BrFLC1* (*B. rapa* Flowering Locus C1)과 *BrFLC2*가 추대시기와 관계가 있음이 보고되었고, 그 유전자들로부터 SNPs가 확인되었다(Kakizaki et al., 2011). Yellow sarson YS-143과 Pak choi PC-175의 교배를 통해 얻은 F1에서 유래한 DH line의 Quantitative Trait Loci(QTL) 분석으로부터 *BrFLC2*가 춘화 처리와 관련이 있다고 밝혀졌고, 개화시기 관련 마커로서의 활용 가능성을 제시하였다(Zhao et al., 2010). *FLC* 유전자 이외에 추대시기와 관련하여 *FT* 유전자에서 변이형(*BrFTa*) 및 QTL이 관찰되었다(Kakizaki et al., 2011).

병저항성

배추에서 발병하는 노균병 및 뿌리혹병은 묘상 및 포장에서 큰 피해를 입히고 있는 대표적인 병해로 포자로 월동하며 배추 및 기타 식물(노균병; 상추, 시금치, 오이, 무, 파, 양파 등, 뿌리혹병; 배추, 유채, 냉이 등)에도 감염을 일으킨다. 이에 대한 저항성 품종을 개발하기 위해, 2000년대부터 꾸준히 노균병 및 뿌리혹병에 대해 저항성 품종 및 관련 분자 마커 개발에 많은 노력을 하고 있다. Farinhó et al.(2004)은 브로콜리(*B. oleracea* ssp. *italica*)에서 *Pp523* 유전자의 발현으로 노균병 저항성이 증가되는 것을 확인하였다. Rapid-cycling *B. oleracea* DH line GK97362와 OL87125로부터 유래한 S₄ line의 교배로 얻은 F₂ 집단에서 *Pp523* 유전자좌, 301개의 AFLPs, 55개의 RAPDs, 46개의 ISSR, 3개의 SSRs, 4개의 기타 PCR 마커들이 개발되어 4개의 연관군이 확인되었다. Lee et al.(2006)은 배추의 노균병 저항성 품종과 감수성 품종을 교배한 후 F₂ 평가에서 3:1의 분리비를 확인함으로써, 노균병 저항성 연관 유전자 좌위가 단일 우성 유전자임을 밝혔다. 이 연구에서 BSA(bulked segregant analysis)와 fingerprint 기술을 결합하여 노균병 저항성 유전자좌에 연결된 3개의 마커가 개발되었다. 이외에 배추분자마커사업단(2007-2012)의 연구를 통해 신규의 배추 노균병 저항성 유전자좌 *BrRHP1*과 연관 RAPD 및 SSR 마커가 발견, 개발되어 특허 출원되었다(Kim et al., 2011). 배추 뿌리혹병은 *Plasmodiophora brassicae*의 감염으로 발병하며, 뿌리혹병 감염 시 뿌리 조직의 유관속부의 이상 비대 및 잔뿌리 발육 저해로 정상적인 양분과 수분 흡수를 방해하여 식물에 피해를 준다(Voorrips et al., 1995). 뿌리혹병균은 병원성에 따라 다양한 생리적 분화형(race)이 혼합된 상태로 존재하여 저항성 품종의 개발에도 불구하고 지역이나, 재배시기에 따라 이병성, 중도저항성, 저항성 등 일관성이 없는 저항성을 보

이고 있다(Kim et al., 2003). 배추 뿌리혹병 저항성 유전자들로 *Crr1*, *Crr2*, *Crr3*, *Crr4*, *CRa*, *CRb*, *CRc*, *CRk*가 보고되었고, 각 유전자에 따라 저항성을 보이는 race가 다르다. *Crr1* 과 연관된 SSR 마커(Suwabe et al., 2006), *Crr2*와 연관된 SSR 마커(Suwabe et al., 2006), *Crr3*와 연관된 STS 마커(Hirai et al., 2004), *Crr4*와 연관된 RFLP 마커(Suwabe et al., 2006), *CRa* 유전자와 연관된 RFLP, STS 마커(Matsumoto et al., 1998; Sakamoto et al., 2008), *CRb*와 연관된 SCAR 마커(Piao et al., 2004), *CRc*와 연관된 AFLP 마커(Sakamoto et al., 2008), *CRk*와 연관된 STS 마커(Sakamoto et al., 2008) 등이 보고되어 있다.

배추 유전체 연구

배추는 경제적 작물로서의 가치 이외에 배수성(polyloidization) 연구에 있어 중요한 모델 작물(Wang et al., 2011)의 하나로 인식되고 왔고, 최근에는 배추 유전체 전체 염기서열 정보가 발표되었다(The *Brassica rapa* Genome Sequencing Project Consortium, 2011). 배추는 염색체 재배열 과정(fusion 및 fission)과 함께 genome triplication이 되었고, 약 41,174개의 유전자들을 포함하고 있는 것으로 예측되고 있다. 특히, genome triplication 과정에서 발생된 gene loss와 같은 변이화는 배추 표현형적 다양성을 결정하는데 중요한 역할을 하는 것으로 예상하고 있다(The *Brassica rapa* Genome Sequencing Project Consortium, 2011).

작물 육종에서 표준 유전체 정보는 농업적 형질과 관련된 변이들 및 핵심 유전자들의 탐색을 유용하게 하고, 나아가서는 육종 기술 기반의 규모 확장 및 작물의 형질 개선을 가능케 한다. 배추에서도 표준 유전체 정보를 기반으로 배추 분자육종을 위한 대량의 SNP 및 SSR 마커 등이 개발되어 고밀도의 표준 유전자 지도가 가능케 되었고(Li et al., 2010), 농업적 형질 관련 QTL 탐색 등의 연구가 활발히 진행되고 있다. 최근 보고된 배추 고밀도 표준 유전자 지도는 1,426개의 분자 마커를 포함하고 있으며, *B. rapa*와 *B. jucea* A genome의 비교 유전체 지도를 보고하였다(Ramchiary et al., 2011). Erucic acid, Glucosinolate, Flowering time, Yield component 관련 QTL 및 관련 마커들이 탐색되었다(Li et al., 2010, 2013). 또한 유전체 분석이 용이해지면서 배추속 작물 사이의 유용 형질의 탐색을 가능케 하고 있다. *B. rapa*와 *B. jucea*, *B. nigra*, *Raphanus sativus* 사이의 비교유전체 연구 등이 수행되어, 유전체 block 간의 비교 유전자 지도, 수량 관련 QTL, 개화 관련 유전자좌 등이 탐색되었다(Li et

al., 2010; Ramchiary et al., 2007; Yang et al., 2002).

최근 high-quality reference genome 정보와 함께 차세대 염기서열 분석 기법(next-generation sequencing, NGS)의 등장은 빠른 시간 내에 대량의 농업적 형질 관련 변이 탐색을 가능케 해주고 있다. 특히, NGS를 이용한 whole-genome resequencing은 sequencing-based genotyping 및 genome-wide association studies(GWAS)의 개발을 가능케 하고 있다. 가령 최근 517개의 벼 품종을 resequencing을 한 후, 약 3.6 million개의 SNP를 확인하고 14개의 agronomic traits에 대한 GWAS를 수행하였다(Huang et al., 2010). 이러한 사례는 genotype과 phenotype 사이의 지식의 간격을 좁힐 수 있고, 작물 genomics-assisted selection을 통한 pyramid breeding에 응용될 수 있음을 잘 보여준다(Chia and Ware 2011; Huang et al., 2012).

결론

분자 마커 기반의 genomics-assisted selection은 우수한 형질을 가진 개체를 선발하는데 높은 효율성을 주고, 순도 향상, 육종 연한 단축, 노동력 감소 등을 통해 작물의 형질 개선 및 우수 품종 개발에 큰 효과를 가져다 줄 수 있다. 특히, 병충 저항성, 기후적 조건에 대한 저항성과 같은 형질을 가진 품종 개발에 큰 기대효과를 가질 수 있을 것으로 전망한다. 배추의 경우 유전체 정보가 밝혀진 이래 이미 각국에서 다양한 종류의 분자 마커 개발을 통한 품종육성을 수행하고 있다. 따라서 본 보고에서 밝힌 최근의 배추 분자 마커의 활용 현황은 앞으로 배추를 포함한 배추과 작물의 유전자원 확보 및 보존의 급후 전략 수립은 물론, 품종육성을 위한 분자 마커를 이용한 분자유종의 방향 및 전략 수립에 도움이 될 것이며, 우수 품종육성을 통한 전략적 종자산업 육성을 위한 기반이 될 것이다.

초록

배추(*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*)는 경제적으로 매우 중요한 채소 작물로 한국 고유 음식인 김치의 주재료로 쓰인다. 비록 전통적인 선발을 이용한 육종을 통해 농업적 유용 형질을 갖는 많은 품종들이 개발되었지만, 특별한 병해충 또는 기상재해 등 생물적, 비생물적 환경 스트레스 저항성을 증대시키는 육종에 관하여는 오랜 시간이 필요하다. 이러한 저항성 육종은 분자 마커 시스템에 기반하여 다양한,

급격히 진화된 유전 자원의 효율적인 선발에 이용될 수 있다. 특히 배추 전체 유전체 염기서열의 발표로 인해 유전체 수준에서 농업적 유용 형질 유전자 또는 유전 자원의 탐색이 가능하게 되었다. 이 연구에서 분자 마커를 활용한 배추 육종의 최근의 진전에 대하여 논의하고자 하였다.

추가 주요어 : 농업 연관 형질, *Brassica* 게놈 서열, 유전자지도, 유전체, 분자유종, NGS

인용문헌

- Ahn, S.D. and S.S. Lee. 2013. NHERI report for 2013; 2013 Trend of domestic Kimchi industry, Investigation of consumer Gimjang plan. NongHyup Economic Res. Inst. Rpt. 230:1-2
- Abe, H., T. Shimoda, J. Ohnishi, S. Kugimiya, M. Narusaka, S. Seo, Y. Narusaka, S. Tsuda, and M. Kobayashi. 2009. Jasmonate-dependent plant defense restricts thrips performance and preference. *BMC Plant Biol.* 9:97.
- Ajisaka, H., Y. Kuginuki, S. Yui, S. Enomoto, and M. Hirai. 2001. Identification and mapping of a quantitative trait locus controlling extreme late bolting in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis* syn. *campestris* L.) using bulked segregant analysis. *Euphytica* 118:75-81.
- Cardi, T. and E.D. Earle. 1997. Production of new CMS *Brassica oleracea* by transfer of 'Anand' cytoplasm from *B. rapa* through protoplast fusion. *Theor. Appl. Genet.* 94:204-212.
- Chase, C.D. 2007. Cytoplasmic male sterility: A window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions. *Trends Genet.* 23:81-90.
- Chia, J.M. and D. Ware. 2011. Sequencing for the cream of the crop. *Nat. Biotechnol.* 29:138-139.
- Chung, H., Y.M. Jeong, J.H. Mun, S.S. Lee, W.H. Chung, and H.J. Yu. 2014. Construction of a genetic map based on high-throughput SNP genotyping and genetic mapping of a TuMV resistance locus in *Brassica rapa*. *Mol. Genet. Genomics* 289:149-160.
- Dong, X., W.K. Kim, Y.P. Lim, Y.K. Kim, and Y. Hur. 2013. Ogura-CMS in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) causes delayed expression of many nuclear genes. *Plant Sci.* 199-200:7-17.
- Farinhó, M., P. Coelho, J. Carlier, D. Svetleva, A. Monteiro, and J. Leitão. 2004. Mapping of a locus for adult plant resistance to downy mildew in broccoli (*Brassica oleracea* convar. *italica*). *Theor. Appl. Genet.* 109:1392-1398.
- Feng, H., P. Wei, C.Y. Li, S.R. Choi, Y.P. Lim, and Z.Y. Piao

- 2009a. Identification of SSR markers linked to a genic multiple-allele male sterile gene. *Acta Hort. Sinica* 36: 103-108.
- Feng, H., P. Wei, Z.Y. Piao, Z.Y. Liu, C.Y. Li, Y.G. Wang, R.Q. Ji, S.J. Ji, T. Zou, S.R. Choi, and Y.P. Lim. 2009b. SSR and SCAR mapping of a multiple-allele male-sterile gene in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 119:333-339.
- Geddy, R., L. Mahe, and G.G. Brown. 2005. Cell-specific regulation of a *Brassica napus* CMS-associated gene by a nuclear restorer with related effects on a floral homeotic gene promoter. *Plant J.* 41:333-345.
- Guo, Y., S. Chen, Z. Li, and W.A. Cowling. 2014. Center of origin and centers of diversity in an ancient crop, *Brassica rapa* (turnip rape). *J. Heredity* 105:555-565.
- Gruber, M.Y., S. Wang, S. Ethier, J. Holowachuk, P.C. Bonham-Smith, J. Soroka, and A. Lloyd. 2006. "HAIRY CANOLA"-*Arabidopsis* GL3 induces a dense covering of trichomes on *Brassica napus* seedlings. *Plant Mol. Biol.* 60:679-698.
- Hatakeyama, K., K. Suwabe, R.N. Tomita, T. Kato, T. Nunome, H. Fukuoka, and S. Matsumoto. 2013. Identification and Characterization of *Crr1a*, a Gene for Resistance to Clubroot Disease (*Plasmodiophora brassicae* Woronin) in *Brassica rapa* L. *PLOS ONE*. 8(Special section P1).
- Hayashida, N., Y. Takabatake, N. Nakazawa, D. Arugal, H. Nakanishi, G. Taguchi, K. Sakamoto, and E. Matsumoto. 2008. Construction of a practical SCAR marker linked to clubroot resistance in Chinese cabbage, with intensive analysis of *HC352b* genes. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 77:150-154.
- He, Y., J. Tu, T. Fu, D. Li, and B. Chen. 2002. Genetic diversity of germplasm resources of *Brassica campestris* L. in China by RAPD markers. *Zuo Wu Xue Bao* 28:607-703.
- Hirai, M., T. Harada, N. Kubo, M. Tsukada, K. Suwabe, and S. Matsumoto. 2004. A novel locus for clubroot resistance in and its linkage markers. *Theor. Appl. Genet.* 108:639-643.
- Hirani, A.H., C.D. Zelmer, P.B.E. McVetty, F. Daayf, and G. Li. 2013. Homoeologous GSL-ELONG gene replacement for manipulation of aliphatic glucosinolates in *Brassica rapa* L. by marker assisted selection. *Frontiers Plant Sci.* 4(55):1-12.
- Hirata, Y., T. Motegi, Y. Takeda, and K. Morikawa. 2001. Induction of cytoplasmic male sterility in the seed progeny derived from artificially-synthesized interspecific chimera in *Brassica*. *Euphytica* 117:143-149.
- Hiscock, S.J. and S.M. McInnis. 2003. Pollen recognition and rejection during the sporophytic self-incompatibility response: *Brassica* and beyond. *Trends Plant Sci.* 8:606-613.
- Huang, X., T. Lu, and B. Han. 2012. Resequencing rice genomes: An emerging new era of rice genomics. *Trends Genet.* 29: 225-232.
- Huang, X., X. Wei, T. Sang, Q. Zhao, Q. Feng, Y. Zhao, C. Li, C. Zhu, T. Lu, Z. Zhang, M. Li, D. Fan, Y. Guo, A. Wang, L. Wang, L. Deng, W. Li, Y. Lu, Q. Weng, K. Liu, T. Huang, T. Zhou, Y. Jing, W. Li, Z. Lin, E.S. Buckler, Q. Qian, Q.F. Zhang, J. Li, and B. Han. 2010. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nat. Genet.* 42:961-967.
- Jin, M., S.S. Lee, L. Ke, J.S. Kim, M.S. Seo, S.H. Sohn, B.S. Park, and G. Bonnema. 2014. Identification and mapping of a novel dominant resistance gene, *TuRB07* to Turnip mosaic virus in *Brassica rapa*. *Theor. Appl. Genet.* 127:509-519.
- Kakizaki, T., T. Kato, N. Fukino, M. Ishida, K. Hatakeyama, and S. Matsumoto. 2011. Identification of quantitative trait loci controlling late bolting in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) parental line Nou 6 gou. *Breeding Sci.* 61:151-159.
- Kato, T., K. Hatakeyama, N. Fukino, and S. Matsumoto. 2012. Identification of a clubroot resistance locus conferring resistance to a *Plasmodiophora brassicae* classified into pathotype group 3 in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Breeding Sci.* 62: 282-287.
- Kato, T., K. Hatakeyama, N. Fukino, and S. Matsumoto. 2013. Fine mapping of the clubroot resistance gene *CRb* and development of a useful selectable marker in *Brassica rapa*. *Breeding Sci.* 63:116-124.
- Kim, C.H., W.D. Cho, and S.B. Lee. 2003. Review of researches on clubroot disease of Chinese cabbage in Korea and future tasks for its management. *Res. Plant. Dis.* 9:57-63.
- Kim, J.H., W.H. Kang, H.B. Yang, S.H. Park, C.S. Jang, H.J. Yu, and B.C. Kang. 2013. Identification of a broad-spectrum recessive gene in *Brassica rapa* and molecular analysis of the *eIF4E* gene family to develop molecular markers. *Mol. Breeding* 32:385-398.
- Kim, S.G., Y.H. Song, J.Y. Lee, S.R. Choi, V. Dhandapani, C.S. Jang, Y.P. Lim, and T.H. Han. 2011. Identification of the *BrRHP1* locus that confers resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) and development of linked molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* 123:1183-1192.
- Krishnasamy, S. and C.A. Makaroff. 1993. Characterization of the radish mitochondrial *orfB* locus: Possible relationship with male sterility in Ogura radish. *Curr. Genet.* 24:156-163.
- Kuginuki, Y., H. Yoshikawa, and M. Hirai. 1999. Variation in virulence of *Plasmodiophora brassicae* in Japan tested with clubroot resistant cultivars of Chinese cabbage (*Brassica rapa*

- L. ssp. *pekinensis*). Eur. J. Plant Pathol. 105:327-332.
- Lee, K.A., H.J. Lee, Y.S. Park, W.K. Choi, N.H. Hur, J.H. Lee, S.G. Yang, C.H. Harn, and S.H. Nahm. 2006. Molecular markers linked to downy mildew resistance locus in Chinese cabbage. J. Plant Biotechnol. 33(1s):24-24.
- Lee, S.H., S.C. Lee, D.H. Byun, D.Y. Lee, J.Y. Park, J.H. Lee, H.O. Lee, S.H. Sung, and T.J. Yang. 2014. Association of molecular markers derived from the *BrCRISTO1* gene with prolycopene-enriched orange-colored leaves in *Brassica rapa*. Theor. Appl. Genet. 127:179-191.
- Li, H., S.C. Yu, F.L. Zhang, Y.J. Yu, X.Y. Zhao, D.S. Zhang, and X. Zhao. 2011. Development of molecular markers linked to the resistant QTL for downy mildew in *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*. Yi Chuan 33:1271-1278.
- Li, X., N. Ramchiary, S.R. Choi, V.D. Nguyen, M.J. Hossain, H.K. Yang, and Y.P. Lim. 2010. Development of a high density integrated reference genetic linkage map for the multinational *Brassica rapa* Genome Sequencing Project. Genome 53:939-947.
- Li, X., N. Ramchiary, V. Dhandapani, S.R. Choi, Y.K. Hur, I.S. Nou, M.K. Yoon, and Y.P. Lim. 2013. Quantitative trait loci mapping in *Brassica rapa* revealed the structural and functional conservation of genetic loci governing morphological and yield component traits in the A, B, and C subgenomes of *Brassica* species. DNA Res. 20:1-16.
- Lou, P., J.J. Zhao, H.J. He, C. Hanhart, D.P.D. Carpio, R. Verkerk, J. Custers, M. Koornneef, and G. Bonnema. 2008. Quantitative trait loci for glucosinolate accumulation in *Brassica rapa* leaves. New Phytologist 179:1017-1032.
- Makaroff, C.A. and J.D. Palmer. 1988. Mitochondrial DNA rearrangements and transcriptional alterations in the male-sterile cytoplasm of Ogura radish. Mol. Cell. Biol. 8:1474-1480.
- Matsumoto, E., H. Ueno, D. Aruga, K. Sakamoto, and N. Hayashida. 2012. Accumulation of three clubroot resistance genes through marker-assisted selection in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 81:184-190.
- Matsumoto, E., N. Hayashida, L. Sakamoto, and M. Ohi. 2005. Behavior of DNA markers linked to a clubroot resistance gene in segregating populations of Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 74:367-373.
- Matsumoto, E., C. Yasui, M. Ohi, and M. Tsukada. 1998. Linkage analysis of RFLP markers for clubroot resistance and pigmentation in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). Euphytica 104:79-86.
- Muangprom, A. and T.C. Osborn. 2004. Characterization of a dwarf gene in *Brassica rapa*, including the identification of a candidate gene. Theor. Appl. Genet. 108:1378-1384.
- Ofori, A., H.C. Becker, and F.J. Kopisch-Obuch. 2008. Effect of crop improvement on genetic diversity in oilseed *Brassica rapa* (turnip-rape) cultivars, detected by SSR markers. J. Appl. Genet. 49:207-212.
- Piao, Z.Y., Y.Q. Deng, Y.J. Park, Y.S. Choi, and Y.P. Lim. 2004. SCAR and CAPS mapping of a resistance gene, *CRb*, that confers resistance to *Plasmodiophora brassicae* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). Theor. Appl. Genet. 108:1458-1465.
- Ramchiary, N., V.D. Nguyen, X. Li, C.P. Hong, V. Dhandapani, S.R. Choi, G. Yu, Z.Y. Piao, and Y.P. Lim. 2011. Genic micro-satellite markers in *Brassica rapa*: Development, characterization, mapping, and their utility in other cultivated and wild *Brassica* relatives. DNA Res. 18:305-320.
- Ramchiary, N., K.L. Padmaja, S. Sharma, V. Gupta, Y.S. Sodhi, A. Mukhopadhyay, N. Arumugam, D. Pental, and A.K. Pradhan. 2007. Mapping of yield influencing QTL in *Brassica juncea*: Implications for breeding of a major oilseed crop of dryland areas. Theor. Appl. Genet. 115:807-817.
- Rusholme, R.L., E.E. Higgins, J.A. Walsh, and D.J. Lydiate. 2007. Genetic control of broad-spectrum resistance to turnip mosaic virus in *Brassica rapa* (Chinese cabbage). J. Gen. Virol. 88:3177-3186.
- Saito, M., N. Kubo, S. Matsumoto, K. Suwabe, M. Tsukada, and M. Hirai. 2006. Fine mapping of the clubroot resistance gene, *Crr3*, in *Brassica rapa*. Theor. Appl. Genet. 114:81-91.
- Sakamoto, K., A. Saito, N. Hayashida, G. Taguchi, and E. Matsumoto. 2008. Mapping of isolate-specific QTLs for clubroot resistance in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). Theor. Appl. Genet. 117:759-767.
- Song, K.M., T.C. Osborn, and P.H. Wilfams. 1988a. *Brassica* taxonomy based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). Theor. Appl. Genet. 76:593-600.
- Song, K.M., J.Y. Suzuki, M.K. Slocum, P.H. Williams, and T.C. Osborn. 1988b. A linkage map of *Brassica rapa* (syn. *campestris*) based on restriction fragment length polymorphism loci. Theor. Appl. Genet. 82:296-304.
- Statistics Korea. 2013. Crop production statistics for 2012. Statistics Korea, Social Statistics Bureau, Agriculture and Fisheries Statistics Division, Daejeon, Korea. p. 22-23.
- Suwabe, K., H. Tsukazaki, H. Iketani, K. Hatakeyama, M. Fujimura, T. Nunome, H. Fukuoka, S. Matsumoto, and M. Hirai. 2003. Identification of two loci for resistance to clubroot (*Plasmodiophora brassicae* Woronin) in *Brassica rapa* L. Theor. Appl. Genet. 107:997-1002.
- Suwabe, K., H. Tsukazaki, H. Iketani, K. Hatakeyama, M. Kondo,

- M. Fujimura, T. Nunome, H. Fukuoka, M. Hirai, and S. Matsumoto. 2006. Simple sequence repeat-based comparative genomics between *Brassica rapa* and *Arabidopsis thaliana*: The genetic origin of clubroot resistance. *Genetics* 173:309-319.
- Tanhuanpää, P.K., J.P. Vilkki, and H.J. Vilkki. 1995. Identification of a RAPD marker for palmitic-acid concentration in the seed oil of spring turnip rape (*Brassica rapa* ssp. *oleifera*). *Theor. Appl. Genet.* 91:477-480.
- The *Brassica rapa* Genome Sequencing Project Consortium. 2011. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nat. Genet.* 43:1035-1039.
- Ueno, H., E. Matsumoto, D. Aruga, S. Kitagawa, H. Matsumura, and N. Hayashida. 2012. Molecular characterization of the *CRa* gene conferring clubroot resistance in *Brassica rapa*. *Plant Mol. Biol.* 80:621-629.
- Verma, J.K., Y.S. Sodhi, A. Mukhopadhyay, N. Arumugam, V. Gupta, D. Pental, and A.K. Pradhan. 2000. Identification of stable maintainer and fertility restorer lines for 'Polima' CMS in *Brassica campestris*. *Plant Breeding* 119:90-92.
- Voorrips, R.E. 1995. *Plasmiodiophora brassicae*: Aspects of pathogenesis and resistance in *Brassica oleracea*. *Euphytica* 83:139-146.
- Wang, J., D.J. Lydiate, I.A. Parkin, C. Falentin, R. Delourme, P.W. Carion, and G.J. King. 2011. Integration of linkage maps for the Amphidiploid *Brassica napus* and comparative mapping with *Arabidopsis* and *Brassica rapa*. *BMC Genomics* 12:101.
- Wang, X., H. Chen, Y. Zhu, and R. Hou. 2009. An AFLP marker linked to turnip mosaic virus resistance gene in pak-choi. *African J. Biotechnol.* 8:2508-2512.
- Yang, J., X. Liu, X. Yang, and M. Zhang. 2007. Mitochondrially-targeted expression of a cytoplasmic male sterility-associated *orf220* gene causes male sterility in *Brassica juncea*. *BMC Plant Biol.* 10:231-241.
- Yang, Y.W., P.Y. Tai, Y. Chen, and W.H. Li. 2002. A study of the phylogeny of *Brassica rapa*, *B. nigra*, *Raphanus sativus*, and their related genera using noncoding regions of chloroplast DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23:268-275.
- Ying, M., F. Dreyer, D. Cai, and C. Jung. 2003. Molecular markers for genic male sterility in Chinese cabbage. *Euphytica* 132:227-234.
- Yu, H.F., X.M. Zhong, B.Y. Li, and H.H. Gu. 2010. A Molecular marker linked to downy mildew resistant gene in heading Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson). *Chinese Agricultural Sci. Bul.* 26(15):66-70.
- Yu, S., F. Zhang, R. Yu, Y. Zou, J. Qi, X. Zhao, Y. Yu, D. Zhang, and L. Li. 2009. Genetic mapping and localization of a major QTL for seedling resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Mol. Breeding* 23:573-590.
- Yu, S., F. Zhang, X. Zhao, Y. Yu, and D. Zhang. 2011. Sequence-characterized amplified region and simple sequence repeat markers for identifying the major quantitative trait locus responsible for seedling resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Plant Breeding* 130: 580-583.
- Yuan, Y.X., R.F. Sun, X.W. Zhang, J. Wu, D.H. Xu, H. Zhang, J.M. He, Y.G. Zhang, Y.G. Hang, and X.W. Wang. 2008. A CAPS marker linked to bolting related gene *BrFLC1* in *Brassica rapa*. *Acta Hort. Sinica* 35:1635-1640.
- Zhao, J., V. Kulkarni, N. Liu, D.P.D. Carpio, J. Bucher, and G. Bonnema. 2010. *BrFLC2* (FLOWERING LOCUS C) as a candidate gene for a vernalization response QTL in *Brassica rapa*. *J. Expt. Bot.* 61:1817-1825.
- Zhang, J., Y. Lu, Y. Yuan, X. Zhang, J. Geng, Y. Chen, S. Cloutier, P.B.E. McVetty, and G. Li. 2009. Map-based cloning and characterization of a gene controlling hairiness and seed coat color traits in *Brassica rapa*. *Plant Mol. Biol.* 69:553-563.
- Zhao, J., X. Wang, B. Deng, P. Lou, J. Wu, R. Sun, Z. Xu, J. Vromans, M. Koornneef, and G. Bonnema. 2005. Genetic relationships within *Brassica rapa* as inferred from AFLP fingerprints. *Theor. Appl. Genet.* 110:1301-1314.