

# 벼 유전자원의 저온 발아성에 대한 표현형 및 유전형 특성 평가

## Phenotypic and Genotypic Evaluation of Rice Germplasm for Low Temperature Germinability

현도윤<sup>1\*</sup>

Do Yoon Hyun  
 국립한국농수산대학교  
 작물산림학부

최유미<sup>2</sup>

Yu Mi Choi  
 국립농업과학원  
 농업유전자원센터

이수경<sup>2</sup>

Su Kyeong Lee  
 국립농업과학원  
 농업유전자원센터

<sup>1</sup> Department of Crops and Forestry, Korea National University of Agriculture & Fisheries, Jeonju 54874, Korea

<sup>2</sup> National Agrobiodiversity Center, NAS, RDA, Wanju 55365, Korea

### ABSTRACT

Low-temperature germinability (LTG) is an important trait for the direct seeding of rice in temperate and high altitudes regions. Water temperature of rice fields at sowing season is frequently under 15°C in Korea, resulting in poor seedlings establishment. The objective of this study was to phenotypically and genetically evaluate 600 rice germplasm composed of six rice subpopulations. In the phenotypic evaluation, *aus* (AUS) showed the highest visual rating (VR) and germination rate (GR) of 5 and 83.1%, respectively, than other subpopulations. The lowest value of VR (7.1) and GR (53.1%) was observed in *aromatic* (ARO) subpopulation. Association of the phenotype for LTG with the genotype for *qLTG3-1*, a major QTL for LTG, and other three SNP markers (*LTG\_8*, *qLTG4b-1*, *qLTG2-6*) was conducted. The results suggested that the allele distribution of two markers, *qLTG3-1* and *qLTG2-6*, affects the difference in VR and GR between subpopulations. *qLTG4b-1* and *LTG\_8* were also highly significant with LTG in all subpopulations except that *qLTG4b-1* did not show significance in AUS. Therefore, the combination use of these four markers might be effective for evaluation of LTG in rice germplasm.

**Key Words :** Rice subpopulation, Germplasm, Low temperature germinability

Received Sep. 24, 2022  
 Revised Oct. 05, 2022  
 Accept Oct. 11, 2022

\*Correspondence  
 Do Yoon Hyun  
 dyhyun@korea.kr

### 서론

벼는 세계 3대 주곡 작물이자 우리나라의 주식으로 가장 중요한 작물 중의 하나이며 전 세계의 다양한 지역에서 소비되고 있다. 벼의 직파재배는 노동력과 경영비를 줄이는 유용한 수단으로 많은 아시아 국가에서 점차 확산되고 있다. 그러나

한국, 중국, 일본을 포함한 온대 지역과 열대, 아열대의 고지대에서는 파종기의 저온에 따른 발아와 유묘 활착이 잡초 방제와 함께 직파재배의 성공을 방해하는 주요한 요인이다. 우리나라의 중부지역인 수원에서 1981년부터 2010년까지 5월 평균 최저기온은 12°C(기상청, 2015)로 조사되었으며 이러한 저온 조건은 벼의 생장에 매우 불리한 환경으로 직파



재배, 특히 담수 직파재배에서는 반드시 극복해야 할 요인이다. 그동안 벼 유전자원 또는 품종의 저온 발아성을 검정하기 위해 13°C, 14°C, 17°C에서 저온 발아율과 초엽 길이 등을 평가한 연구가 진행되었다(Cruz and Milach, 2004; Wang et al., 2009; Peyman and Hashem, 2010). 이들 연구에서는 벼 생태형 별 저온 발아성을 비교 평가하고 발아 후 생육 정도를 조사하였고 Shakiba 등(2017)은 열대 자포니카 자원이 다른 생태형보다 저온에 강하다고 보고하였다. 다양한 벼 생태형 중에서도 주로 자포니카와 인디카 자원에 대한 평가가 이루어졌으나 *aus*, 아로마틱 등의 생태형에 대한 평가 자료는 부족한 실정이다. 더욱이 저온 발아성과 유묘활력은 생산 수량 증대와 품질 등 현대 육종에 집중된 다른 형질에 비해 육종 프로그램에서 낮은 중요도를 갖는다. 그러므로 유전적 다양성을 갖는 유전자원을 평가하여 저온 발아성이 우수한 자원을 선발하고 이를 육종 소재로 활용하여 직파재배용 신품종을 개발할 필요성이 있다.

표현형 검정과 더불어 관련 유전자 및 QTL을 찾기 위해 저온 발아에 강한 자원과 약한 자원의 교배 후 후대 분석을 통해 다수의 QTL이 탐색되었다. 이들 QTL은 벼의 전체 염색체에 넓게 분포되어있으며 (Jiang et al., 2006) 저온 발아에 대표적인 *qLTG3-1*을 비롯하여 *qCTP11*, *qCTP12*(Baruah et al., 2009), *LTG1*(Lu et al., 2014), *qLTG8*, *qLTG12*(Lee and Kwon, 2015) 등의 저온발아 관련 QTL이 보고되었다. *qLTG3-1*(Fujino et al., 2008)은 저온 발아성에 대표적인 QTL로 저온발아 변이의 30% 이상을 설명하는 주요 유전자이며 염기서열 분석결과 저온 발아성이 약한 자원은 이 유전자의 47번째 위치에서 71bp가 절단되었음이 밝혀졌다.

또한 50번째 위치에서 T가 A로 변했음을 밝혀 *qLTG3-1* 유전자는 총 3개의 대립유전자형이 있으며 이들 wild type, 절단형, 단일염기변이형은 각각 저온 발아성 강, 약, 중과 유의성 있는 연관성을 보였다(Fujino et al., 2008; Fujino and Sekiguchi, 2011). 또한 벼 유전자원의 유전체 분석을 통해 저온 발아성과 밀접하게 연관된 단일염기다형성(Single nucleotide polymorphism, SNP) 마커가 개발되고 이를 이용한 유전자원 평가가 진행되었다(Hyun et al., 2015a; Hyun et al., 2015b).

본 연구는 다양한 벼 유전자원에서 저온 발아성 표현형과 유전형질을 생태형 별로 분석하고 이들의 상관관계를 조사하여 저온 발아성 평가를 위한 기초자료를 제공하고 향후 직파재배 품종 육성을 위한 분자 마커의 효율적 이용을 위한 방법을 제시하고자 수행되었다.

## 재료 및 방법

### 시험재료

벼 저온 발아성 검정을 위해 온대 자포니카(TEJ), 열대 자포니카(TRJ), 인디카(IND), *aus* (AUS), 아로마틱 (ARO), 혼합(MIX) 등 생태형 별 600자원을 이용하였다. 모든 시험재료는 국립농업과학원 농업유전자원센터에서 분양받았으며 국제미작연구소, 미국 농업연구청 등에서 기존의 연구를 통해 생태형이 이미 밝혀진 자원을 대상으로 하였다. 시험에 이용된 벼 유전자원의 생태형 별 자원수는 Table 1과 같다.

**Table 1.** Rice subpopulations used in this study

Subpop <sup>a</sup>	IND	TEJ	TRJ	AUS	ARO	MIX	Unknown
No. of accessions	237	161	86	68	18	28	2

<sup>a</sup>Subpopulations: IND, indica; TEJ, temperate japonica; TRJ, tropical japonica; AUS, aus; ARO, aromatic; MIX, mix population

### 저온 발아성 표현형 검정

저온 발아성 검정을 위해 검정 자원 당 종자 20립을 10% sodium hypochlorite 용액에 15분간 침지하여 표면 살균 후 증류수로 3회 세척하고 패트리디쉬(9cm)에 치상하였다. 치상 후 10ml의 증류수를 첨가하고 암조건으로 13°C에 14일간 유지하였다. 치상 2주 후 발아율을 검정하였으며 발아율과 초엽 길이를 혼합하여 자원의 저온발아 정도를 구분

하였다. 모든 실험은 growth chamber(비전과학, VS-5GC) 내에서 완전임의 3반복으로 진행하였다. 저온 발아율(%)은 (발아 개체수/총 치상 개체수)×100으로 계산하였고 저온 발아에 대한 달관등급은 초엽 길이를 이용하여 다음과 같은 기준으로 1, 3, 5, 7, 9 척도로 구분하였다(Hyun et al., 2015a).

달관등급 (Visual rating, VR) : 1(초엽 > 1.5cm), 3(1-1.5cm), 5(0.5-1cm), 7(0.2-0.5cm), 9(<0.2cm)

## 분자 마커 이용 유전형 검정

벼 유전자원의 유전형 검정을 위해 4개의 SNP 마커를 이용하였다. qLTG3-1은 총 3개의 대립유전자(IL, NB, HY allele)를 갖고 있으며 qLTG2-6, qLTG4b-1, LTG\_8의 3개 마커는 2개의 대립유전자(reference, alternative allele)를 갖는다. qLTG3-1의 대립유전자 IL과 NB는 PCR에서 밴드

크기가 차이 나는 반면 HY는 PCR에서 증폭되지 않아 3개의 대립유전자를 구분할 수 있으며 다른 3개의 마커는 2개의 대립유전자가 밴드 크기로 구분되었다. qLTG2-6은 dCAPS 마커이고 qLTG4b-1, LTG\_8은 CAPS 마커로 각각 제한효소인 *Bst*UI, *Hha*I, *Hinc*II을 사용하여 DNA를 절단 후 PCR을 이용하여 증폭하였다. 각각의 유전형은 PCR 증폭 후 2.0% 아가로스 젤에서 밴드 크기로 확인하였다(Fig. 1).

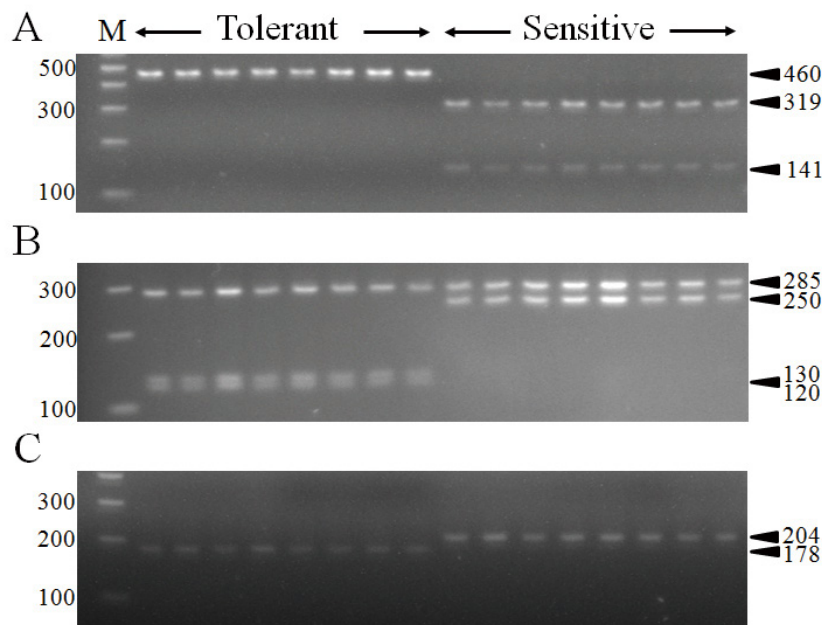


Fig. 1. Band patterns of strong (Tolerant) and weak (Sensitive) accessions for low-temperature germination  
A: LTG-8, B: qLTG4b-1, C: qLTG2-6, M: 100bp DNA Ladder

## DNA 추출 및 PCR 증폭

DNA 추출은 이전의 방법과 동일하게 진행(Hyun et al., 2015a) 하였으며 PCR은 94°C 30초, 52-60°C 30초, 72°C 60초를 35회 반복 후 최종적으로 72°C에서 3분간 연장하는 조건으로 진행하였다.

## 통계분석

각 마커 별 Allele 분포와 저온발아 표현형과의 연관관계 분석을 위해 마커의 allele frequency와 각 생태형의 저온 발아성에 대한 연관분석을 수행하였다. 각 생태형에서 allele frequency의 유의성 여부는  $\chi^2$ -test를 이용하여 평가하였다.

## 결과 및 고찰

### 벼 생태형 별 저온 발아율 검정

벼 유전자원 생태형 별 600자원의 저온발아 검정 결과 발아율 91% 이상인 발아우수 자원은 전체의 32%인 187 자원이었으며 발아율 30% 이하인 발아저조 자원은 8.5%인 51자원이었다(Table 2). 생태형별로 보면 인디카 자원의 31%인 73자원이 발아우수 자원이었으며 발아율 71% 이상의 자원이 전체자원의 75%를 차지하였다. 온대 자포니카에서는 발아우수 자원의 비율이 25%였으며 발아율 30% 이하인 발아저조 자원이 22자원으로 전체 생태형 중 비율이 가장 높았다. 열대 자포니카는 40%의 자원이 발아우수 자원이

었으며, *aus* 자원은 전체자원의 85%가 발아율 91% 이상으로 전체 생태형 중 발아우수 자원의 비율이 가장 높았고 발아율이 10% 이하인 자원은 없었다. 아로마틱 자원에서는 발아우수 자원의 비율이 낮았으며 전체적으로 발아율이 고르게 분포하였다. 생태형별 평균 저온 발아율은 발아우수 자원의 비율이 가장 높았던 *aus*가 83.1%로 가장 높았고 열대 자포니카, 인디카, 온대 자포니카는 각각 79.4, 78, 70.5%의 평균 저온 발아율을 보였다(Table 2).

일반적으로 벼는 저온에 약한 것으로 알려져 있지만 유전 자원이나 품종 간에 저온에 대한 내성은 다르다(Shakiba et al., 2017). 이전 연구들에서 생태형 간 저온 스트레스에서

발아와 생육에 대한 서로 다른 결과들이 있었으나 대체로 자포니카(온대, 열대, 아로마틱) 계열이 인디카(인디카, *aus*) 계열보다 저온에 강한 것으로 알려져 있다(Cruz and Milach, 2004; Shakiba et al., 2017). 그러나 많은 연구는 유묘기와 생식생장기 cold stress에 대한 연구들로 각 생태형 별로 종자의 발아 시기에 저온이 미치는 영향과는 다소 거리가 있다. 따라서 본 연구의 저온 발아율 결과는 생태형 별 저온 발아에 대한 기초 정보를 제공할 수 있을 것으로 생각되며 향후 육종 프로그램에 이용하기 위해서는 유전자원의 수를 줄이고 육종에 이용할 수 있는 우수한 농업형질을 갖는 자원에 대한 정밀한 평가가 필요할 것이다.

**Table 2.** Distribution of germination rate under low-temperature in rice subpopulations

Germination rate (%)	Subpopulation							Total
	IND	TEJ	TRJ	AUS	ARO	MIX	Unknown	
< 10	5	10	1		3			19
11-30	8	12	3	2	3	4		32
31-50	11	11	4	3	2	5		36
51-70	36	27	18	5	3	3	1	93
71-90	104	60	25	29	4	10	1	233
> 91	73	41	35	29	3	6		187
Total	237	161	86	68	18	28	2	600
Ave. GR (%)	78	70.5	79.4	83.1	53.1	65.2	70	71.3

## 벼 생태형 별 초엽 길이 검정

초엽 길이 검정 결과 달관등급이 가장 좋은 1(1.5cm 초과)과 3(1-1.5cm)의 길이를 보이는 자원은 전체 검정자원의 9.3%인 56자원이었으며 초엽 길이가 불량한 7(0.2-0.5cm)과 9(0.2cm 미만)의 자원은 20%인 122자원으로 조사되었다. 그 외 422자원은 초엽 길이가 달관등급의 중간 등급인 5(0.5-1cm)로 조사되었다(Table 3). 초엽 길이 결과는 발아율 결과와 대체로 일치하는 경향을 보였으며 저온 발아율에서 발아우수 자원의 비율(85%)이 가장 높았던 *aus*에서 초엽 길이가 가장 좋은 자원의 비율 또한 20.5%로 가장 높게 나타났다. 인디카와 열대 자포니카 자원은 저온 발아율 우수자원의 비율(인디카 31%, 열대자포니카 40%)에 비해 초엽 길이의 달관등급이 1, 3인 우수자원의 비율은 낮았으며 각각 9.7%와 9.3%를 차지하였다. 달관등급의 평균은 *aus* 자원이 5로 가장 좋았고 열대 자포니카, 인디카, 온대 자포니카 자원이 각각 5.4, 5.4, 5.7을 나타내었고 저온 발아율 평균이 가장 낮았던 aromatic 자원은 달관등급

평균 또한 가장 낮은 7.1을 기록하였다(Table 4).

벼의 저온 발아성(low-temperature germinability, LTG) 평가를 위해서는 저온에서의 발아율과 함께 초엽의 생장이 고려되어야 한다(Hyun et al., 2015a). 예를 들어 발아율 100%, 초엽 길이 1mm인 자원과 발아율 90%, 초엽 길이 1cm인 자원이 있다면 어떤 것이 좋은 자원일지 판단해야 할 것이다. 단순히 발아율만 고려한다면 전자가 우수한 자원이겠지만 초기 생장이 빠르고 따라서 포장에서 보다 빠른 활착을 생각한다면 후자가 더 우수한 자원이라 할 수 있다. Peyman and Hashem(2010)은 생태형 별로 발아시기 저온에 대한 평가를 진행한 결과 적용 온도가 낮아짐에 따라 초엽 길이가 감소함을 보고하였고 다양한 유전형 중 인디카와 아로마틱 계통인 Taichung과 Sadri가 초엽 길이가 가장 좋았음을 보여주었다. 그러므로 벼 유전자원의 저온 발아성을 검정할 때 초엽 길이의 측정(실측 또는 달관)이 반드시 포함 되어야 하며 생태형 별로 저온 발아율과 초엽 길이의 상관관계에 대한 심도있는 연구가 필요할 것이다.

**Table 3.** Distribution of coleoptile length under low-temperature in rice subpopulations

Visual rating	Subpopulation							Total
	IND	TEJ	TRJ	AUS	ARO	MIX	Unknown	
1, 3	23	11	8	14				56
5	177	110	64	46	6	17	2	422
7, 9	37	40	14	8	12	11		122
Total	237	161	86	68	18	28	2	600
Ave. VR	5.4	5.7	5.4	5	7.1	6.2	5.7	5.8

### 분자 마커 이용 유전형 검정

생태형별 저온 발아성을 검정한 600자원 중 483자원에 대해 SNP 마커를 이용하여 유전형을 검정하고 각 생태형별로 가장 빈도수가 높은 유전형을 정리하였다(Table 4). 인디카 200자원은 qLTG3-1 마커에서 대부분 IL allele을 보유하고 qLTG2-6 마커에서는 대부분 alternative(ALT) allele, qLTG4b-1 마커에서는 ALT와 reference(REF) allele이 비슷한 비율로 존재했으며, qLTG8 마커에서는 반대로 대부분 REF allele로 분석되었다. 빈도수가 가장 많은 2개의 유전형에서 달관등급과 저온 발아율은 각각 5.5, 5.4와 76.9%, 75.8%로 거의 비슷한 경향을 보여 qLTG4b-1 allele의 차이는 큰 영향이 없음을 알 수 있었다(Table 4).

온대 자포니카 93자원은 qLTG3-1 마커에서 IL, NB, HY 3개 allele이 각각 47, 37, 9 자원에서 탐색되었고 qLTG2-6, qLTG4b-1, qLTG8 마커에서는 ALT allele과 REF allele이 비슷한 비율로 존재하였다. qLTG3-1의 3개 allele에서 가장 빈도수가 높은 유전형의 달관등급과 저온 발아율은 IL, NB, HY에서 각각 4.7, 7.7, 6.5와 81.0%, 71.9%, 56.4%로 특히 저온 발아율에서 명확한 차이가 있었음을 알 수 있었다. 달관등급과 발아율이 가장 좋은 IL allele을 갖는 자원의 나머지 3개 마커의 유전형은 ALT-REF-ALT로 조사되어 NB와 HY allele을 갖는 자원들의 REF-ALT-REF와는 정반대의 경향을 보였다(Table 4).

이전 연구에서 qLTG3-1의 IL allele은 NB와 HY allele에 대해 우성이며 저온 발아율이 강한 것으로 보고되었다(Fujino et al., 2008; Fujino and Sekiguchi, 2011; Hyun et al., 2015a). 따라서 qLTG3-1의 IL allele에 따른 저온 발아율의 결과는 이전 연구의 결과와 일치하지만 다른 3개의 유전자에 대한 정반대의 유전형 결과는 이들 유전자 또한 저온 발아율에 연관되어 있음을 추측케 한다. 특이하

게도 HY allele은 다른 생태형에서는 나타나지 않고 온대 자포니카에서만 탐색 되었는데 본 연구에 이용된 4개의 분자 마커는 모두 온대 자포니카에서 개발된 마커이며(Hyun et al., 2015a), 따라서 다른 주요 생태형보다는 온대 자포니카에 적합한 마커라고 할 수 있다. 최근 연구에서도 온대 자포니카가 아닌 벼 야생형에서 저온 발아성에 대한 새로운 대립 유전자를 보고하여 저온 발아성 평가를 위한 다양한 마커 개발의 필요성을 제시하였다(Shim et al., 2020).

열대 자포니카 87자원의 경우, qLTG3-1 마커에서 대부분 IL allele이 탐색되었고 qLTG2-6, qLTG4b-1, qLTG8 마커에서는 온대 자포니카와 같이 ALT-REF-ALT allele의 비율이 높았다. aus 57자원 중 56자원은 qLTG3-1의 IL allele이었고, qLTG2-6에서는 대부분 ALT allele이었으며 qLTG8 마커에서는 REF allele이 대부분을 차지하였다. aus 자원의 유전형 중 가장 높은 빈도를 보이는 2가지 유형은 인디카에서 나타난 유전형과 같은 IL-ALT-REF-REF, IL-ALT-ALT-REF로 이들 두 계통은 같은 인디카 그룹임을 확인할 수 있었다(온대 자포니카, 열대 자포니카, 아로마틱은 IL-ALT-REF-ALT가 가장 높은 빈도수의 유전형). aus 유전형 중 21개 자원이 갖고 있는 IL-ALT-ALT-REF에서 4.8의 달관등급과 86.7%의 저온 발아율을 보여 비교적 저온 발아성이 높은 것을 확인할 수 있었다. 아로마틱 14자원의 유전형은 온대, 열대 자포니카에서 가장 많이 나타난 유전형과 동일했지만 달관등급과 저온 발아율이 전체 생태형 중 가장 낮은 7.2와 50.5%를 보였다. 가장 높은 달관등급(4.3)과 저온 발아율(91.7%)을 보이는 유전형은 MIX 그룹의 NB-ALT-REF-ALT였으며 특이하게도 qLTG3-1의 NB allele을 보유했지만 IL을 보유한 자원보다 저온 발아성이 높았다(Table 4). 이를 볼 때 qLTG3-1이 저온 발아성에 관여하는 주요 유전자이긴 하지만 다른 유전자와의 상호 작용, 혹은 저온 발아성에 연관된 다른 유전자의 역할을 유추할 수 있다(Shim et al., 2020).

**Table 4.** Genotype patterns of rice subpopulations using four markers related to low temperature germinability

Subpop	Frequency	qLTG3-1	qLTG2-6	qLTG4b-1	qLTG8	VR	GR(%)
IND	95	IL	ALT	ALT	REF	5.5	76.9
	90	IL	ALT	REF	REF	5.4	75.8
TEJ	24	IL	ALT	REF	ALT	4.7	81.0
	13	NB	REF	ALT	REF	7.7	71.9
	6	HY	REF	ALT	REF	6.5	56.4
TRJ	61	IL	ALT	REF	ALT	5.3	75.9
	9	IL	ALT	ALT	ALT	5.3	79.4
AUS	29	IL	ALT	REF	REF	5.3	78.6
	21	IL	ALT	ALT	REF	4.8	86.7
ARO	14	IL	ALT	REF	ALT	7.2	50.5
MIX	13	IL	ALT	REF	ALT	6.1	59.1
	12	NB	ALT	REF	ALT	4.3	91.7

### 표현형-유전형 연관

이들 마커와 저온 발아성의 연관관계를 살펴보기 위해  $\chi^2$ -test를 수행한 결과 qLTG3-1 마커는 인디카와 온대 자포니카와 고도의 유의성이 있었고, qLTG2-6는 인디카, 온대 자포니카, *aus*와, qLTG4b-1는 *aus*를 제외한 모든 생태형과 유의성을 보였다. qLTG8는 모든 생태형과 고도의 유의성을 보였다( $p < 0.05$ ) (Table 5). 이는 이들 마커의 조합이 저온 발아성을 평가하는데 이용될 수 있음을 시사한다.

이들 결과를 종합하여 고려할 때 저온 발아성의 평가에서

qLTG3-1의 IL allele과 qLTG2-6의 ALT allele 조합이 마커 이용 평가에 유효할 것으로 생각되며 각 생태형 별 평가를 위해서는 모든 마커의 조합 사용이 필요할 것이다. 본 연구에 사용된 4개의 분자 마커들은 온대 자포니카 자원을 이용하여 개발되었으므로 이 생태형의 저온 발아성 검정에 특히 유용할 것이다. 나머지 생태형에 적용할 수 있는 저온 발아성 마커의 추가 개발과 기존에 개발된 다양한 분자 마커의 적용이 보다 정밀한 표현형 검정과 연계된다면 앞으로 직파 재배를 위한 저온 발아성 우수 품종 개발의 속도가 단축될 수 있으리라 생각한다.

**Table 5.** Association of genotype with LTG of six rice subpopulations

Marker	Allele	Subpopulation					
		IND	TEJ	TRJ	AUS	ARO	MIX
LTG3-1	IL	197	47	83	56	15	26
	NB	3	37	4	1	1	4
	HY	-	9	-	-	-	-
	$\chi^2$	21.481	122.999	4.979	5.843	0.623	0.821
	P	1.40E-04	1.95E-27	0.187	0.092	0.850	0.877
qLTG2-6	Ref.	3	46	7	1	-	4
	Alt	197	47	80	56	16	26
	$\chi^2$	22.450	114.343	1.656	6.109	2.313	0.013
	P	2.16E-06	1.10E-26	0.198	0.013	0.589	0.908
qLTG4b-1	Ref.	99	52	72	35	16	20
	Alt	101	41	15	22	-	10
	$\chi^2$	99.880	39.200	17.501	0.007	10.286	9.634
	P	1.62E-23	3.83E-10	2.87E-05	0.934	0.045	0.002
LTG8	Ref.	188	38	10	51	2	9
	Alt	12	55	77	6	14	20
	$\chi^2$	87.722	17.320	93.381	18.461	16.494	11.650
	P	7.53E-21	3.16E-05	4.31E-22	1.73E-05	4.88E-05	6.42E-04

## 참고문헌

1. Baruah AR, Ishigo-Oka N, Adachi M, Oguma Y, Tokizono Y, Onishi K, Sano Y. 2009. Cold tolerance at the early growth stage in wild and cultivated rice. *Euphytica* 165: 459-470.
2. Cruz RP, Milach SCK. 2004. Cold tolerance at the germination stage of rice: methods of evaluation and characterization of genotypes. *Sci Agric* 61: 1-8.
3. Fujino K, Sekiguchi H. 2011. Origins of functional nucleotide polymorphisms in a major quantitative trait locus, qLTG3-1, controlling low-temperature germinability in rice. *Plant Mol Biol* 75: 1-10.
4. Fujino K, Sekiguchi H, Matsuda Y, Sugimoto K, Ono K, Yano M. 2008. Molecular identification of a major quantitative trait locus, qLTG3-1, controlling low-temperature germinability in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 12623-12628.
5. Hyun DY, Lee GA, Kang MJ, Burkart-Waco D, Kim SI, Kim JY, Lee MC, Gwag JG, Kim YG, Tai TH. 2015a. Development of low-temperature germinability markers for evaluation of rice (*Oryza sativa* L.) germplasm. *Mol Breed* 35: 104.
6. Hyun DY, Choi Y, Lee S, Lee M, Oh S, Tai TH. 2015b. Selection of Tolerant Rice Germplasm Through Phenotypic and Genotypic Evaluation for Germination Under Low Temperatures. *Plant Breed Biotech* 3: 253-263.
7. Jiang L, Liu SJ, Hou MY, Tang JY, Chen LM, Zhai HQ, Wan J. 2006. Analysis of QTLs for seed low temperature germinability and anoxia germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res* 98: 68-75.
8. Lee J, Kwon SW. 2015. Analysis of quantitative trait loci associated with seed germination and coleoptile length under low temperature condition. *J Crop Sci Biotech* 18: 273-278.
9. Lu G, Wu FQ, Wu W, Wang HJ, Zheng XM, Zhang Y, Chen X, Zhou K, Jin M, Cheng Z, Li X, Jiang L, Wang H, Wan J. 2014. Rice LTG1 is involved in adaptive growth and fitness under low ambient temperature. *Plant J* 78: 468-80.
10. Peyman S, Hashem A. 2010. Evaluation eighteen rice genotypes in cold tolerance at germination stage. *World Appl Sci J* 11: 1476-1480.
11. Shakiba E, Edwards JD, Jodari F, Duke SE, Baldo AM, Korniliev P, McCouch SR, Eizenga GC. 2017. Genetic architecture of cold tolerance in rice (*Oryza sativa*) determined through high resolution genome-wide analysis. *PLOS ONE* 12(3): e0172133. doi:10.1371/journal.pone.0172133
12. Shim KC, Kim SH, Lee HS, Adeva C, Jeon YA, Luong NH, Kim WJ, Akhtamov M, Park YJ, Ahn SN. 2020. Characterization of a new qLTG3-1 allele for low-temperature germinability in rice from the wild species *Oryza rufipogon*. *Rice* 13: 10.
13. Wang ZF, Wang JF, Wang FH, Bao YM, Wu YY, Zhang HS. 2009. Genetic control of germination ability under cold stress in rice. *Rice Sci* 16: 173-180.
14. 기상청. 2015. [http://www.kma.go.kr/weather/climate/average\\_30years](http://www.kma.go.kr/weather/climate/average_30years).

## 감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원의 연구과제(Project No. PJ010871) 지원을 받아 수행되었음