벼흰잎마름병균에 대한 인디카와 자포니카 벼의 단일 저항성 유전자 반응과 이들의 집적 효과

박현수^{1*} · 신문식¹ · 김기영² · 노태환¹ · 백소현¹ · 이종희² · 하기용¹ ·

백만기¹ · 김우재¹ · 박종호¹ · 유재수¹ · 조영찬¹ · 김보경¹

¹농촌진흥청 국립식량과학원 벼맥류부, ²농촌진흥청 국립식량과학원 기능성작물부

Reaction of Single Resistance Genes and Their Pyramiding Effects in *Indica* and *Japonica* Rice Against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Korea

Hyun-Su Park^{1*}, Mun-Sik Shin¹, Ki-Young Kim², Tae-Hwan Noh¹, So-Hyeon Baek¹, Jong-Hee Lee², Ki-Yong Ha¹, Man-Kee Baek¹, Woo-Jae Kim¹, Jong-Ho Park¹, Jae-Soo Yoo¹, Young-Chan Cho¹, and Bo-Kyeong Kim¹

¹Department of Rice and Winter Cereal Crop, NICS, RDA, Iksan 570-080, Korea

²Department of Functional Crop, NICS, RDA, Milyang 627-803, Korea

Abstract : This study was conducted to investigate the resistance reaction of single resistance genes and their pyramiding effects in *indica* and *japonica* rice against bacterial blight disease in Korea. Resistance reaction of *indica* and *japonica* near-isogenic lines and pyramided lines carrying resistance genes to four predominant and other sixteen bacterial blight isolates was investigated. Among single resistance genes, *Xa1*, *Xa3*, and *Xa21* in *indica* and *japonica* near-isogenic lines exhibited same or similar resistance reaction. On the other hand, *Xa4* and *xa5* showed higher resistant reaction in *indica* background than in *japonica* background. Combined resistance genes provided the pyramiding effects such as increasing the resistance relative to single gene or two genes and the complementation of susceptibility in both *indica* and *japonica* rice. Newly identified combinations in *japonica* rice, *Xa3+Xa21*, *xa5+Xa21*, and *Xa3+xa5+Xa21*, conferred resistance to all isolates and showed higher resistant reaction than *Xa3+xa5* widely used in Korea. These could be the efficient and promising combinations for enhancing the resistance of *japonica* rice and delaying the breakdown of resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Korea.

Keywords : Rice, Bacterial blight, Resistance gene, Pyramiding

서 언

벼흰잎마름병은 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*에 의한 세균성 병으로 벼를 재배하는 대부분의 국가에서 발생하여 많은 피해를 주는 병 중 하나이다(Mew 1987). 벼흰잎마름병 방제용으로 몇 가지 화학약제가 개발되어 사용되고 있으나 방제효과가 낮아 저항성 품종 재배가 가장 경제적이고 효율적인 방제 수단으로 알려져 있다(Mew 1987, Shin et al. 2011).

벼흰잎마름병 저항성 유전자는 지금까지 약 34개가 밝혀졌

으며 그 중에서 우성유전자가 23개, 열성유전자가 11개이다 (Shin et al. 2011). 이들 저항성 유전자는 9번, 10번 염색체를 제외한 10개의 염색체상에 위치하며, 특히 4번 염색체 장완에 7개(*Xa1*, *Xa2*, *Xa12*, *Xa14*, *Xa25(t)*, *Xa30(t)* (Cheema et al. 2008), *Xa31(t)*), 11번 염색체 장완에 10개(*Xa3/Xa26*, *Xa4*, *Xa10*, *Xa21*, *Xa22(t)*, *Xa23*, *Xa30(t)* (Jin et al. 2007), *Xa32(t)*, *Xa35(t)*, *Xa36(t)*)가 존재하여 두 염색체에 집중적으로 분포한다(Xia et al. 2012).

동일한 저항성원을 가지고 있는 품종들이 오랜 기간 동안 대면적에서 재배될 경우 우점균의 변화 또는 병원균의 변이에 의해 저항성이 붕괴되는 경우가 있다. 특히 단인자 저항성을 이용한 품종 저항성은 그 저항성 유전자를 무력화시킬 수 있는 새로운 레이스의 출현 등 병원균 집단 구조의 변화로 무너

*Corresponding author (E-mail: mayoe@korea.kr, Tel: +82-63-840-2256, Fax: +82-63-840-2119)

(Received on February 21, 2013. Revised on June 13, 2013.

Accepted on June 17, 2013.)

재료 및 방법

시험재료

단일 저항성 유전자 근동질 계통으로 인디카형은 국제미작 연구소에서 IR24 배경으로 개발된 계통(Ogawa et al. 1991)과 자포니카형은 우리나라에서 수원345호 배경으로 개발된 계통(Kim et al. 2011, Shin et al. 1998)을 이용하였다. 유전자 집적계통으로 IR24 배경의 집적 계통(Huang et al. 1997)과 우리나라 벼흰잎마름병 저항성 육종을 통해 개발된 자포니카형 저항성 유전자 집적 품종 및 계통을 이용하였다. 공시 재료를 국립식량과학원 벼맥류부 시험포장에서 2012년 5월 3일 파종하여 6월 3일 재식거리 30 × 15 cm로 주당 1본씩 계통당 30주를 이양하여 우리나라의 벼흰잎마름병 우점 균주에 대한 저항성 반응을 조사하였다. 같은 재료를 플라스틱 상자(78 × 45 × 18 cm)에 계통 당 주당 3본씩 16주 이상하여 국내 수집 16개 균주에 대한 저항성 검정을 하였다.

벼흰잎마름병균 접종 및 조사

우리나라 벼흰잎마름병 우점 균주로 HB1013 (K1 계통), HB1014 (K2), HB1015 (K3), HB1009 (K3a)를 이용하였다(Kim et al. 2009). 국내 수집 균주 중 Kim et al. (2009a)이 사용한 *Xa3*를 침해하는 11개 균주(HB2024, HB2038, HB3034, HB3055, HB4024, HB4030, HB4040, HB4079, HB6142, HB6151, HB6159)와 Jeung et al. (2011)의 실험에서 사용된 HB2010, HB3011, HB4027 및 Kim et al. (2009)의 실험에서 이용된 HB3079 (K4)와 HB4044 (K5) 등 총 16개 균주를 이용하였다. 우점 균주에 대해서는 균주 별로 3주씩, 16개 균주에 대해서는 플라스틱 상자에 이양된 16주에 한 주에 한 균주씩 엽선단 약 3 cm 부위를 가위 절엽접종(Kauffman et al. 1973)하여 접종 후 3주 후에 가장 긴 병반을 가진 3개 엽의 병반장을 측정하여 평균한 값을 이용하였다. 질적 저항성은 평균 병반장이 5 cm 이하는 저항성(R; resistant), 5 ~ 10 cm는 중도저항성(MR; moderately resistant), 10 cm이상은 이병성(S; susceptible)으로 구분(Shin et al. 2011)하였고 저항성 중 병반장 1 cm 이하는 고도저항성(HR; highly resistant)으로 구분하였다.

저항성 유전자 확인

Genomic DNA 추출은 BioSprint 96 (Qiagen Co., Germany)을 이용하였다. 샘플을 TissueLyser II (Qiagen Co., Germany)

지는 경우가 있다. 일본에서의 자포니카 저항성 품종인 Asakaze의 저항성 붕괴와 필리핀 등에서 *Xa4*를 저항성원으로 하여 육성된 인디카 품종들이 광범위하게 재배됨에 따라 일어난 저항성 붕괴가 대표적인 예이다(Ezuka and Sakaguchi 1978, Mew et al. 1992). 우리나라에서는 품질 고급화에 따라 통일형 품종의 재배가 거의 사라지고 자포니카 품종으로 대체되면서 K4와 K5 균계는 기주와 함께 줄어들어 병원균 집단의 변화가 생겼다. 그리고 *Xa3*를 저항성원으로 하여 우수한 자포니카 품종들이 많이 개발되고 이들의 대면적 재배가 장기화됨에 따라 새로운 변이균이 발생하여 피해를 주고 있다(Shin et al. 2005). 특히 2001년에 기존의 저항성 품종이었던 화영벼의 이병엽에서 K3보다는 병원성이 강하지만 K4보다는 병원성이 약한 새로운 균계를 확인하고 이를 K3a라고 명명하였다(Noh et al. 2003). 새로운 균계의 발생으로 화영벼, 신동진, 주남벼, 동진1호 등 *Xa3*를 보유하는 기존의 저항성 품종들의 이병화가 확대되고 있는 상황이다(Kim et al. 2009, Oh et al. 2010).

두 개 또는 여러 개의 저항성 유전자의 저항성은 하나의 저항성 유전자에 비해 병원균의 변이에 의한 저항성붕괴의 확률이 낮은 것으로 나타났다(Mundt 1990). Yoshimura et al. (1995)은 병원균의 레이스들에 상호보완적인 저항성 범위를 가지는 유전자들을 집적함으로써 광범위 저항성을 가질 수 있으며 저항성 붕괴를 지연할 수 있을 것이라고 하였다.

표현형 정보만을 이용하여 유전자를 집적할 경우 하나의 저항성 유전자가 다른 유전자의 효과를 숨길 수 있기 때문에 어려움이 따른다(Yoshimura et al. 1995). 벼흰잎마름병 저항성 유전자에 대한 DNA 분자 표지가 개발되고 이를 이용한 선발이 가능해짐에 따라 우량 품종에 여러 저항성 유전자를 집적하려는 많은 연구가 진행되고 있다(Huang et al. 2012, Salgotra et al. 2012, Shanti et al. 2010, Suh et al. 2013, Sundaram et al. 2008). 이러한 연구들은 IR24 배경의 단일 저항성 유전자 근동질 계통과 집적계통, 인디카형 벼와 1대 잡종 벼 등을 이용하여 저항성 유전자의 집적효과 구명 및 집적을 통한 저항성 품종개발 위주로 진행되어 상대적으로 자포니카형 벼에 대한 연구는 부족한 실정이다.

본 연구는 우리나라 벼흰잎마름병 균주에 대한 인디카형과 자포니카형의 단일 저항성 유전자의 반응과 이들의 집적 효과를 비교 분석하고, 자포니카형의 유망 조합을 제시하여 향후 우리나라 환경 여건에 효과적인 저항성 품종을 육성하고자 수행하였다.

를 이용하여 마쇄한 후 BioSprint 96 DNA Plant Kit (Qiagen Co., Germany)를 이용하여 DNA를 추출하였다. 저항성 유전자 *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa21*를 확인하기 위해 대상 유전자와 밀접하게 연관된 DNA 분자 표지인 16PFXa1, 9643.T4, 10571.T14, 10603.T10Dw, U1/I1을 이용하였다. 이와 함께 *Xa3* 저항성 유전자를 검증하기 위해 Hur et al. (2013)이 개발한 *Xa3*와 *xa3*에 대한 functional marker인 BB3-R (*Xa3*)과 BB3-S (*xa3*)를 함께 이용하였다(Table 1). PCR은 10 ng의 DNA와 AccuPower® PCR PreMix (Bioneer Co., Korea)를 이용하여 My-Genie 96 Thermal block (Bioneer Co., Korea)에서 수행되었다. PCR 반응은 16PFXa1은 94℃에서 5분간 초기변성 후 94℃ 30초, 60℃ 30초, 72℃ 1분간 총 35회 반복하였고, 9643.T4와 10571.T14는 94℃에서 5분간 초기변성 후 94℃ 40초, 63℃ 또는 60℃ (10571.T14) 40초, 72℃ 1분간 총 40회 반복하고, 72℃에서 5분간 반응하였다. 10603.T10Dw과 U1/I1은 95℃에서 4분간 초기변성 후 95℃ 30초, 65℃ 또는 56℃ (U1/I1) 30초, 72℃ 1분간 총 35회 반복하고, 72℃에서 10분간 반응하였다. BB-R과 BB-S는 95℃에서 5분간 초기변성 후 95℃ 30초, 55℃ 또는 60℃ (BB-S)에서 30초, 72℃에서 1분간 총 40회 반복하고, 72℃에서 7분간 반응하였다. 증폭된 PCR 산물 4 µl를 16PFXa1은 3U EcoR V와 37℃에서 2시간, 9643.T4는 2U Taq I와 65℃에서 3시간, 10571.T14는 3U Tsp509 I와 65℃에 2시간, 10603.T10Dw는 Rsa I와 37℃에서 3시간 제한효소 처리하였다. U1/I1, BB-R과 BB-S

에 의한 증폭 산물은 제한효소 처리 없이 전기영동에 이용하였다. EtBr이 포함된 2% agarose gel에서 전기영동 후 UV transilluminator를 이용하여 유전자형을 판정하였다.

통계 분석

통계분석은 SAS 프로그램(Version 9.2, SAS Institute Inc, Cary, North Carolina)을 이용하였다. 기술통계 분석으로 평균, 표준편차와 변이계수를 구하였고, PROC t-test를 이용하여 생태형간 병반장 차이를 비교하였다. 유전자 집적에 따른 병반장의 평균간 비교는 PROC ANOVA로 분산분석 후 유의성이 있을 경우 5% 유의수준에서 Duncan's Multiple Range test (DMRT)로 분석하였다.

결 과

벼흰잎마름병 저항성 유전자 확인

저항성 유전자 *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa21*를 탐지하는 DNA 분자 표지를 이용하여 공시재료에 대한 저항성 유전자를 확인하였다(Fig. 1, 2). 우리나라 벼흰잎마름병 저항성 육종사업을 통해 개발된 자포니카형 저항성 유전자 집적 품종 및 계통은 두 개의 유전자가 결합된 *Xa1+Xa3*, *Xa3+xa5*, *Xa3+Xa21*, *xa5+Xa21* 조합과 세 개의 저항성 유전자가 결합된 *Xa3+xa5+Xa21* 조합이 확인되었다.

Table 1. Gene-specific PCR primers and functional marker primers used for the identification of bacterial blight resistance genes.

R-genes	Chr. No.	Marker name	Primer sequences used for gene identification	Expected size (bp)	Reference
			Forward(5'-3'), Reverse(5'-3')		
<i>Xa1</i>	4	16PFXa1	ACGGTTCTGAAGGTCGTCAT TGCAAGAGCTCCGGTTTAAG	201, 155	Shin et al. 2006
<i>Xa3</i>	11	9643.T4	AGCCGAGCAATGATACCGACA ACAACTGGGATCGAACCGACA	350	Jeung et al. (unpublished)
<i>Xa4</i>	11	10571.T14	TGTTGGAGGATTGGCAAGGAA TTCGTTGCGGCGTTGTTAATC	570	Jeung et al. (unpublished)
<i>xa5</i>	5	10603.T.10Dw	GCACTGCAACCATCAATGAATC CCTAGGAGAACTAGCCGTCCA	280	Jeung et al. (unpublished)
<i>Xa21</i>	11	U1/I1	ATAGCAACTGATTGCTTGG CGATCGGTATAACAGCAAAAC	1,400	Wang et al. 1996
<i>Xa3</i>	11	BB-R	CCACAAATGCCATGTCAGGTGGCATCCCTGCA AGGTGTTGGAGGATTGGCAT	255	Hur et al. 2013
<i>xa3</i>	11	BB-S	CGGAGCGACACAGCTATCAT CGTGAGGTTCCCTATGGCGATT	743	"

Fig. 1. PCR analysis of lines to confirm resistance genes using the gene specific DNA marker. *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, and *Xa21* was confirmed by PCR product amplified with primer, 16PFxa1 (cleaved by *EcoR* V, A), 9643.T4 (*Taq* I, B), 10571.T14 (cleaved by *Tsp*509 I, C), 10603.T10Dw (cleaved by *Rsa* I, D), and U1/I1 (E), respectively. The white stars, black stars, and empty stars represent the lines carrying resistance genes, inconsistent result by previous report, and no amplification, respectively. M: DNA size marker, 1: IR24, 2: IRBB1, 3: IRBB3, 4: IRBB4, 5: IRBB5, 6: IRBB21, 7: IRBB50, 8: IRBB52, 9: IRBB54, 10: IRBB57, 11: Suweon345, 12: S345 Xa1, 13: S345 Xa3, 14: S345 Xa4, 15: S345 xa5, 16: S345 Xa21, 17: Saeilmi, 18: Jinbaek, 19: HR27343-78-B-1, 20: HR27814-B-12-1, 21: HR27814-B-47-1.

Fig. 2. Comparison of *Xa3/xa3* related marker, 9643.T4 (STS marker for *Xa3*), BB3-R (functional marker for *Xa3*), and BB3-S (functional marker for *xa3*). The white stars and black stars represent the lines carrying resistance genes and inconsistent result by previous report, respectively. M: DNA size marker, 1: IR24, 2: IRBB1, 3: IRBB3, 4: IRBB4, 5: IRBB5, 6: IRBB21, 7: IRBB50, 8: IRBB52, 9: IRBB54, 10: IRBB57, 11: Suweon345, 12: S345 Xa1, 13: S345 Xa3, 14: S345 Xa4, 15: S345 xa5, 16: S345 Xa21, 17: Saeilmi, 18: Jinbaek, 19: HR27343-78-B-1, 20: HR27814-B-12-1, 21: HR27814-B-47-1.

국내 우점균주와 저항성 유전자와의 상호작용

인디카형 IR24와 자포니카형 수원345호 배경의 단인자 저항성 유전자 근동질 계통과 IR24 배경의 저항성 유전자 집적

계통의 우리나라 벼흰잎마름병 우점 균주인 HB01013 (K1 균계), HB01014 (K2), HB01015 (K3), HB01009 (K3a)에 대한 반응은 Table 2와 같다. *Xa1*을 가지는 IRBB1과 S345 Xa1은 K1에 고도저항성이고 K2, K3, K3a 균주에는 이병성을 나타냈고, *Xa3*를 가지고 있는 IRBB3과 S345 Xa3는 K1, K2, K3에 저항성이고 K3a에는 이병성을 나타냈다. *Xa4*를 가지는 IRBB4와 S345 Xa4는 K1, K2, K3에는 저항성을 K3a에는 중도저항성을 나타냈고, *Xa21*을 가지는 IRBB21과 S345 Xa21은 K1에 이병성이고 K2, K3, K3a에는 고도저항성을 나타냈다. IR24배경의 저항성 유전자 집적 계통 중 두 개의 유전자가 집적된 IRBB50, IRBB52, IRBB54는 K1에는 저항성이고 K2, K3, K3a 균주에는 고도저항성을 보였고, 세 개의 유전자가 집적된 IRBB57는 K1, K2, K3, K3a 모두에 고도저항성을 보였다. 자포니카형 저항성 유전자 집적 품종 및 계통 중 *Xa1*+*Xa3*조합은 K1, K2, K3에 고도저항성이고 K3a에는 이병성이었고, *Xa3*+*xa5*조합은 K1, K2, K3에 고도저항성이고 K3a에는 저항성을 나타냈다. *Xa3*+*Xa21*과 *xa5*+*Xa21* 조합은 K1에는 저항성이고 K2, K3, K3a에는 고도저항성을 나타냈고, *Xa3*+*xa5*+*Xa21* 조합은 K1, K2, K3, K3a 모두에 고도저항성을 나타냈다(Table 3).

생태형별 단인자 저항성 유전자의 균주 반응

국내 벼흰잎마름병 16개 균주에 대한 인디카형 및 자포니카형 공시 재료의 저항성 반응은 Table 4, 5와 같다. 인디카형과 자포니카형의 단인자 저항성 유전자 근동질 계통의 저항성 반응을 비교 분석하였다. 16 균주에 대한 평균 병반장을 보면 IR24에 비해 수원345호가 통계적으로 유의한 수준에서 이병화가 적었다(Fig. 3). IRBB1과 S345 Xa1, IRBB3과 S345 Xa3, IRBB21과 S345 Xa21은 유의한 차이가 없어 생태형의 유전 배경에 따른 차이는 없었다. *Xa4*와 *xa5*는 수원345호 배경이 IR24 배경보다 저항성 반응이 약하였다. 각 균주 별로 살펴보면 저항성 유전자와 균주 간에 특이적 반응을 나타냈다(Fig. 4). HB2010, HB3011, HB4027 균주에 대해서 *Xa1*을 가지고 있는 IRBB1과 S345 Xa1은 매우 강한 저항성을 나타내었고, *Xa3*를 가지는 IRBB3과 S345 Xa3는 저항성 및 중도저항성을 나타냈다. 이에 반해 *Xa21*을 가지는 IRBB21과 S345 Xa21은 이 균주들에 이병성 반응을 보였다. 이 세 균주를 제외하고 IRBB21과 S345 Xa21은 다른 균주들에 강한 저항성 반응을 나타냈다. 모든 균주들에 중도저항성 이상의 반응을 나타낸 계통은 IRBB4, IRBB5, S345 xa5였다.

Table 2. Resistance reaction of near-isogenic lines of *indica* and *japonica* rice carrying single resistance gene and genes pyramided lines of *indica* rice against Korean bacterial blight races.

Lines	R-gene (s)	Cross	K1 ^z	K2	K3	K3a
IR24	<i>Xa18</i>	Recurrent parent for indica near isogenic-lines	S ^y	S	S	S
IRBB1	<i>Xa1</i>	IR24*5/Kogyoku	HR	S	S	S
IRBB3	<i>Xa3</i>	R24*5/Chugoku45	R	R	R	S
IRBB4	<i>Xa4</i>	IR24*5/IR20	R	R	R	MR
IRBB5	<i>xa5</i>	IR24*5/IR1545-339	R	R	R	R
IRBB21	<i>Xa21</i>	IR24*8/ <i>O. longistaminata</i>	S	HR	HR	HR
IRBB50	<i>Xa4+xa5</i>	-	R	HR	HR	HR
IRBB52	<i>Xa4+Xa21</i>	IRBB4/IR66700-3-3-3-4-2	R	HR	HR	HR
IRBB54	<i>xa5+Xa21</i>	IRBB4/IR66700-3-3-3-4-2	R	HR	HR	HR
IRBB57	<i>Xa4+xa5+Xa21</i>	AY4+5/IR66700-3-3-3-4-2	HR	HR	HR	HR
Suweon345	<i>Unknown</i>	Recurrent parent for japonica near-isogenic lines	S	S	S	S
S345 Xa1	<i>Xa1</i>	Suweon345*6/Daecheong	HR	S	S	S
S345 Xa3	<i>Xa3</i>	Suweon345*6/Chugoku69	R	R	R	S
S345 Xa4	<i>Xa4</i>	Suweon345*2/IRBB4//3*Suweon345	R	R	R	MR
S345 xa5	<i>xa5</i>	Suweon345*2/IRBB5//2*Suweon345	R	R	R	R
S345 Xa21	<i>Xa21</i>	Suweon345*2/IRBB21//4*Suweon345	S	HR	HR	HR

^zK1: HB1013, K2: HB1014, K3: HB1015, K3a: HB1009 isolate^yHR: Highly resistant (< 1 cm lesion length) R: Resistant (1~5 cm), MR: Moderately resistant (5~10 cm), S: Susceptible (> 10 cm)**Table 3.** Resistance reaction of japonica rice cultivars and breeding lines pyramided bacterial blight resistance genes used in this study against Korean bacterial blight races.

Group	R-gene	No. of cultivar/lines	Cultivar/line	K1 ^z	K2	K3	K3a
C1+3 ^y	<i>Xa1+Xa3</i>	1	Saeilmi	HR ^x	HR	HR	S
C3+5	<i>Xa3+xa5</i>	10	Jinbaek, Iksan528, Iksan536, Iksan537, Iksan549, Iksan551, HR26234-62-1-3-3, HR27814-B-23 -1, HR27814-B-25 -1, HR27814-B-124 -1	HR	HR	HR	R
C3+21	<i>Xa3+Xa21</i>	2	HR27343-24-B-2, HR27343-78-B-1	R	HR	HR	HR
C5+21	<i>xa5+Xa21</i>	1	HR27814-B-12-1	R	HR	HR	HR
C3+5+21	<i>Xa3+xa5+Xa21</i>	1	HR27814-B-47-1	HR	HR	HR	HR

^zK1: HB1013, K2: HB1014, K3: HB1015, K3a: HB1009 isolate^yCapital letter C means combination and numeric character means resistance genes combined^xHR: Highly resistant (< 1 cm lesion length) R: Resistant (1~5 cm), MR: Moderately resistant (5~10 cm), S: Susceptible (> 10 cm)

저항성 유전자 집적 효과

인디카형과 자포니카형의 주요 저항성 유전자인 *Xa4*와 *Xa3*의 유전자 집적 효과를 분석하였다. 16개 균주에 대한 평균 병반장을 보면 *Xa4*와 *Xa3* 각각에 다른 저항성 유전자들이

집적될수록 저항성이 증가하였다(Fig. 5). 인디카형에서 *Xa4*는 *xa5*와 *Xa21*이 집적될 경우 비슷한 저항성 반응을 나타냈고, *xa5*와 *Xa21*이 함께 집적된 *Xa4+xa5+Xa21* 조합이 저항성이 가장 강했다. 자포니카형에서 *Xa3*는 *xa5*보다 *Xa21*이 집

Table 4. Resistance reaction of *indica* monogenic lines and genes pyramided lines against each of 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates.

Isolate	IR24	IRBB1	IRBB3	IRBB4	IRBB5	IRBB21	IRBB50	IRBB52	IRBB54	IRBB57
	<i>Xa18</i>	<i>Xa1</i>	<i>Xa3</i>	<i>Xa4</i>	<i>xa5</i>	<i>Xa21</i>	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i>	<i>Xa4</i> + <i>Xa21</i>	<i>xa5</i> + <i>Xa21</i>	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa21</i>
HB2010	18.1 ^z (S) ^y	2.0(R)	8.9(MR)	6.3(MR)	3.3(R)	8.0(MR)	3.9(R)	3.1(R)	1.2(R)	1.1(R)
HB2024	20.3(S)	25.7(S)	17.0(S)	5.7(MR)	2.7(R)	1.5(R)	0.7(HR)	0.5(HR)	0.5(HR)	0.6(HR)
HB2038	15.8(S)	21.5(S)	11.9(S)	4.8(R)	2.9(R)	2.7(R)	1.3(R)	1.0(R)	1.2(R)	0.4(HR)
HB3011	12.4(S)	0.3(HR)	6.9(MR)	3.4(R)	2.9(R)	7.7(MR)	2.6(R)	2.1(R)	1.1(R)	0.4(HR)
HB3034	10.0(S)	17.2(S)	15.0(S)	3.7(R)	2.7(R)	2.2(R)	0.8(HR)	0.7(HR)	1.3(R)	0.3(HR)
HB3055	19.1(S)	15.9(S)	12.7(S)	4.5(R)	2.9(R)	2.9(R)	1.6(R)	0.5(HR)	0.4(HR)	0.3(HR)
HB3079	23.2(S)	15.6(S)	14.3(S)	5.3(MR)	3.4(R)	3.5(R)	0.9(HR)	0.8(HR)	0.9(HR)	0.3(HR)
HB4024	14.8(S)	12.8(S)	12.3(S)	4.3(R)	2.7(R)	2.6(R)	0.7(HR)	1.0(R)	0.8(HR)	0.3(HR)
HB4027	13.6(S)	1.3(R)	7.1(MR)	5.3(MR)	2.3(R)	10.2(S)	3.3(R)	1.3(R)	0.5(HR)	0.2(HR)
HB4030	17.8(S)	14.7(S)	11.8(S)	4.2(R)	2.3(R)	1.9(R)	0.8(HR)	1.0(R)	0.8(HR)	0.2(HR)
HB4040	14.8(S)	12.5(S)	13.5(S)	4.7(R)	3.0(R)	1.7(R)	1.0(R)	1.2(R)	0.7(HR)	0.2(HR)
HB4044	17.2(S)	11.7(S)	12.5(S)	5.7(MR)	2.4(R)	2.2(R)	0.5(HR)	0.5(HR)	0.7(HR)	0.2(HR)
HB4079	18.0(S)	13.2(S)	14.3(S)	3.8(R)	2.5(R)	1.0(R)	0.8(HR)	0.7(HR)	1.0(R)	0.2(HR)
HB6142	27.7(S)	15.7(S)	12.5(S)	4.3(R)	2.4(R)	1.8(R)	0.7(HR)	0.5(HR)	0.7(HR)	0.2(HR)
HB6151	14.0(S)	11.2(S)	10.0(S)	3.8(R)	3.2(R)	2.0(R)	0.7(HR)	0.4(HR)	0.4(HR)	0.2(HR)
HB6159	25.8(S)	16.3(S)	14.7(S)	3.8(R)	3.0(R)	1.8(R)	1.0(R)	0.5(HR)	0.4(HR)	0.3(HR)
Total	17.7±4.78	13.0±6.89	12.2±2.81	4.6±0.85	2.8±0.35	3.4±2.73	1.3±1.02	1.0±0.71	0.8±0.31	0.3±0.23
C.V(%)	27.1	53.1	23.0	18.5	12.5	81.3	76.8	72.0	38.8	68.3

^zAverage lesion length was measured using 3 leaves mostly inoculated^yHR: Highly resistant (< 1 cm lesion length) R: Resistant (1~5 cm), MR: Moderately resistant (5~10 cm), S: Susceptible (> 10 cm)

적될 경우가 저항성이 증가하였고, *Xa3*+*Xa21* 조합은 세 개의 유전자가 결합된 *Xa3*+*xa5*+*Xa21* 조합과 비슷한 수준의 저항성 반응을 나타냈다.

각 균주에 대한 저항성 유전자 상호간의 집적 효과를 비교 분석하였다(Fig. 6). 인디카형에서 *Xa4*+*xa5* 조합은 HB2010, HB3011, HB4027 균주에는 *xa5* 수준의 저항성을 나타낸 반면 다른 균주들에는 *Xa4*와 *xa5*가 나타낸 저항성보다 증가된 저항성 반응을 나타냈다(Table 4). *Xa4*+*Xa21* 조합은 16개 균주 모두에서 *Xa4*와 *Xa21* 보다 증가된 저항성 반응을 나타냈다. 세 개의 저항성 유전자가 집적된 *Xa4*+*xa5*+*Xa21* 조합은 HB2010(병반장 1.1 cm)를 제외한 균주들에 대해서 병반장이 1 cm 이내의 고도저항성 반응을 나타냈다. 자포니카형에서 *Xa1*+*Xa3* 조합의 경우 HB2010, HB3011, HB4027 균주에 대해서 *Xa1* 수준의 고도저항성 반응을 나타냈고, 나머지 균주들에는 *Xa1*과 *Xa3*와 비슷한 이병성 반응을 보였다(Table 5). *Xa3*와 *xa5*가 결합된 경우에는 HB2010, HB3011,

HB4027 균주에 *Xa3*는 중도저항성을 *xa5*는 저항성 반응을 보였는데 *Xa3*+*xa5* 조합은 고도저항성 반응을 나타냈다. HB6151 균주에 대해서는 중도저항성 반응을 보인 *Xa3*와 저항성을 보인 *xa5*가 결합함으로써 *xa5* 수준의 저항성 반응을 나타냈다. 나머지 균주들에 대해서는 *Xa3*는 이병성을 나타냈는데, 저항성을 보인 *xa5*가 결합함으로써 *Xa3*+*xa5* 조합은 *xa5*와 비슷하거나 이보다 증가된 저항성 반응을 나타냈다. *Xa3*+*Xa21*과 *xa5*+*Xa21* 조합은 HB2010, HB3011, HB4027 균주에 이병성 반응을 보인 *Xa21*에 *Xa3*와 *xa5*가 각각 결합함으로써 이들 균주에 *Xa3*와 *xa5* 수준의 저항성 반응을 나타냈고, 나머지 균주에 대해서는 *Xa21*과 비슷하거나 이보다 증가된 저항성 반응을 나타냈다. 세 개의 저항성 유전자가 집적된 *Xa3*+*xa5*+*Xa21* 조합의 경우 HB6142(병반장 1.5 cm) 균주를 제외한 나머지 균주에 대해서 병반장이 1 cm 이내의 고도저항성 반응을 나타냈다.

Table 5. Resistance reaction of *japonica* monogenic lines and genes pyramided combinations against each of 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates.

	Suweon345	S345 Xa1	S345 Xa3	S345 Xa4	S345 xa5	S345 Xa21	C1+3 ^z	C3+5	C3+21	C5+21	C3+5+21
Isolate	<i>unknown</i>	<i>Xa1</i>	<i>Xa3</i>	<i>Xa4</i>	<i>xa5</i>	<i>Xa21</i>	<i>Xa1</i> + <i>Xa3</i>	<i>Xa3</i> + <i>xa5</i>	<i>Xa3</i> + <i>Xa21</i>	<i>xa5</i> + <i>Xa21</i>	<i>Xa3</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa21</i>
HB2010	14.2 ^y (S) ^x	0.3(HR)	6.1(MR)	14.3(S)	3.3(R)	10.7(S)	0.3(HR)	0.9(HR)	4.8(R)	2.6(R)	0.9(HR)
HB2024	16.2(S)	12.4(S)	18.3(S)	7.3(MR)	5.0(MR)	1.2(R)	15.7(S)	4.9(R)	0.9(HR)	0.8(HR)	0.5(HR)
HB2038	10.1(S)	12.1(S)	14.6(S)	3.8(R)	6.5(MR)	1.5(R)	16.9(S)	4.3(R)	0.6(HR)	1.7(R)	0.5(HR)
HB3011	15.2(S)	0.2(HR)	2.6(R)	9.6(MR)	2.9(R)	12.8(S)	0.4(HR)	0.8(HR)	2.6(R)	2.2(R)	0.9(HR)
HB3034	10.9(S)	16.7(S)	14.5(S)	7.6(MR)	4.2(R)	0.6(HR)	16.3(S)	3.8(R)	0.6(HR)	0.5(HR)	0.5(HR)
HB3055	15.0(S)	18.3(S)	14.2(S)	6.8(MR)	4.9(R)	2.0(R)	18.1(S)	4.3(R)	0.6(HR)	0.7(HR)	0.5(HR)
HB3079	17.1(S)	17.6(S)	14.8(S)	13.3(S)	6.0(MR)	0.8(HR)	22.0(S)	4.2(R)	0.9(HR)	0.5(HR)	0.8(HR)
HB4024	10.9(S)	12.6(S)	11.8(S)	8.2(MR)	5.7(MR)	1.0(R)	14.6(S)	4.2(R)	0.4(HR)	0.5(HR)	0.7(HR)
HB4027	10.5(S)	0.2(HR)	4.4(R)	7.3(MR)	4.9(R)	13.8(S)	0.4(HR)	0.9(HR)	4.0(R)	1.8(R)	0.9(HR)
HB4030	9.5(MR)	7.8(MR)	11.5(S)	9.3(MR)	5.8(MR)	1.0(R)	15.5(S)	4.5(R)	0.4(HR)	1.0(R)	0.7(HR)
HB4040	10.5(S)	10.0(S)	13.0(S)	5.8(MR)	4.4(R)	1.5(R)	11.8(S)	4.1(R)	0.7(HR)	0.7(HR)	0.8(HR)
HB4044	15.3(S)	7.5(MR)	10.8(S)	6.4(MR)	5.3(MR)	1.2(R)	14.7(S)	3.6(R)	0.6(HR)	0.7(HR)	0.5(HR)
HB4079	11.8(S)	8.3(MR)	16.5(S)	10.1(S)	5.6(MR)	1.0(R)	15.5(S)	2.8(R)	0.8(HR)	0.7(HR)	0.5(HR)
HB6142	10.5(S)	12.0(S)	10.0(S)	6.0(MR)	5.9(MR)	1.0(R)	17.5(S)	3.2(R)	0.7(HR)	0.5(HR)	1.5(R)
HB6151	11.3(S)	7.8(MR)	7.0(MR)	5.4(MR)	2.0(R)	0.8(HR)	12.0(S)	2.8(R)	0.7(HR)	0.8(HR)	0.9(HR)
HB6159	14.8(S)	13.8(S)	12.7(S)	8.2(MR)	8.0(MR)	1.2(R)	20.2(S)	3.7(R)	0.8(HR)	1.0(R)	0.7(HR)
Total	12.8±2.47	9.9±5.81	11.4±4.42	8.1±2.77	5.0±2.13	3.3±4.60	13.2±6.88	3.3±1.34	1.3±1.33	1.0±0.66	0.7±0.27
C.V(%)	19.3	59.3	38.7	34.2	29.0	141.3	52.0	40.5	106.2	63.3	36.1

^zCapital letter C means combination and numeric character means resistance genes combined^yAverage lesion length was measured using 3 leaves mostly inoculated^xHR: Highly resistant (< 1 cm lesion length) R: Resistant (1~5 cm), MR: Moderately resistant (5~10 cm), S: Susceptible (> 10 cm)

고 찰

벼흰잎마름병에 의한 피해를 가장 적극적으로 대처하는 방법은 저항성 품종을 개발하고 이를 재배하는 것이다. 저항성 품종 개발을 위한 육종사업은 저항성원을 확보하고 이들의 저항성 유전자가 벼흰잎마름병균에 대해서 효과적인 저항성을 발현하는지를 파악한 후에 이를 재배 품종으로 도입하는 일련의 과정을 거친다. 우리나라의 벼흰잎마름병 저항성 육종 사업은 초기에는 *Xa1*를 이용하였고, 이후 *Xa3*를 이용하여 많은 저항성 품종이 개발되어 재배되어 왔다. *Xa3*를 단일 저항성원으로 하여 개발된 우수한 품종들의 대면적 재배가 장기 화됨에 따라 병원균 레이스 집단의 변화와 새로운 변이균이 발생하여 피해가 확산되고 있다. 다행히 벼흰잎마름병 저항성 유전자의 다양화를 위해 방글라데시 품종인 DV85에서 *xa5*가 도입된 계통이 실질적인 품종 개발로 이루어져 강백(2006)

이 육성되었고, *Xa3*와 *xa5*가 결합된 진백(2008)이 육성되어 변이균인 K3a에 대응할 방안을 마련하였다(Shin et al. 2011). 또한 수원345호의 유전배경에 K3a에 저항성 반응을 나타내는 저항성 유전자 *Xa4*, *xa5*, *Xa21*을 도입한 근동질 유전자 계통을 개발하였고, *xa5*가 도입된 계통을 이용하여 신백(2010, *Xa3*+*xa5*)이 개발되었으며 저항성 유전자가 집적된 계통들이 지역적응성 시험 및 생산력 검정 시험에 공시되어 육성 중에 있다(Kim et al. 2011, Park et al. 2011, Shin et al. 2011).

벼흰잎마름병 저항성 유전자는 균계에 특이적인 저항성 반응을 나타낸다. 여러 개의 저항성 유전자가 집적되어 있을 경우 저항성 유전자들의 상호작용에 따라 저항성이 양적으로 상승하는 보완 효과 또는 저항성 수준이 높은 유전자가 저항성 수준이 낮거나 균계 특이적 이병성을 나타내는 저항성 유전자의 효과를 숨기는 질적으로 저항성을 보완하는 경우가 있기 때문에 균계 검정을 통한 표현형 정보만을 가지고 저항성

Fig. 3. Comparison of resistance reaction between *indica* (IR24) and *japonica* (Suweon345) background near-isogenic lines carrying single resistance gene. Lesion length was mean value of inoculation by 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates. RP means recurrent parent. ** and ns mean significantly different at 1% probability level and no significant by t-test, respectively.

Fig. 4. Graphical explanation of resistance reaction of *indica* (A) and *japonica* (B) background near-isogenic lines carrying single resistance gene against each 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates. R, MR, and S mean resistant, moderately resistant, and susceptible, respectively.

유전자를 추정하거나 확인하기가 어렵다(Jeung et al. 2006, Yoshimura et al. 1995). 이번 연구에서도 저항성 유전자들의 접적에 따른 양적 또는 질적인 상호 보완 효과가 나타났다(Fig. 6). 또한 열성 유전자의 경우 이형접합체에서는 저항성이 발현되지 않아 후대검정을 해야 하는 어려움이 있다. 이러

Fig. 5. Pyramiding effect of *indica* (A) and *japonica* (B) background combinations carrying *Xa4* and *Xa3*, respectively. Lesion length was mean value of inoculation by 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates. Same small letters are not significantly different at the 5% level by Duncan's multiple range test.

한 문제는 해당 저항성 유전자를 탐지할 수 있는 DNA분자 표지를 이용하면 해결할 수 있다. 벼흰잎마름병 저항성 유전자에 대한 많은 분자 표지가 개발되어 이를 이용하여 저항성 유전자를 확인하고 집적하는 연구가 활발히 진행되고 있다(Huang et al. 2012, Salgotra et al. 2012, Shanti et al. 2010, Suh et al. 2013, Sundaram et al. 2008). 하지만 분자 표지가 해당 유전자의 실질적 기능을 나타내는 부위에서 개발되지 않았을 경우 이들 간에 교차가 생겨 재조합이 일어나거나 개발된 부위의 서열에서 변이가 존재하는 경우에는 유전자형과 표현형 간의 확인이 불분명한 경우가 생길 수 있다. 본 실험에서는 *Xa4*를 표지하는 10571.T14를 이용한 확인에서 수원345호, S345 Xa1과 S345 xa5는 이 마커에 의해 목표 절편이 증폭되지 않았다. 그리고 *Xa3*을 표지하는 9643.T4A 마커의 경우에 *Xa3*를 가지고 있지 않는 것으로 알려진 IRBB54와 수원345호, S345 Xa1과 S345 xa5계통이 *Xa3*를 가지는 것으로 나타났다(Fig. 1). 이를 재검정하기 위해 Hur et al. (2013)이 개발한 *Xa3*와 *xa3*를 표지하는 functional marker를 이용한 결과에서 IRBB54의 유전자형이 불분명하였고, 수원345호, S345 Xa1과 S345 xa5의 경우 BB3-R와 BB3-S 모두에서 증폭이 되지 않아 *Xa3*와 *xa3*의 구분이 되지 않았다(Fig. 2).

유전적 배경에 의해 저항성 유전자의 효과가 다르다는 보고가 있다. *Xa3*은 인디카 배경보다 자포니카 배경에서 발현이

Fig. 6. Radial graph of reaction of *indica* background resistance genes combinations using *Xa4*, *xa5*, and *Xa21* (A) and *japonica* background resistance genes combinations using *Xa3*, *xa5*, and *Xa21* (B) against each of 16 Korean *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates.

촉진되고 증대되어 저항성 범위와 정도가 강화된다(Cao et al. 2007) 하였고, *Xa7*은 인디카 IR24배경의 근동질 계통(IRBB7)에서는 K3a군계에 저항성 반응을 보이거나 자포니카 Toyonishiki 배경의 근동질 계통(IRBB107)에서는 이병성을 보여 반복친의 유전적 배경에 따라 저항성 반응이 다르다 하였다(Kim et al. 2009a). 본 실험에서 국내 16개 군주에 대한 인디카형과 자포니카형의 단일 저항성 유전자 계통의 저항성 반응을 보면 *Xa4*와 *xa5*는 자포니카형에 비해 인디카형에서 저항성 정도가 강하였으며, *Xa4*는 HB2010, HB3079, HB4079 군주에 대해서 인디카형은 저항성 또는 중도저항성을 나타낸 반면 자포니카형에서는 이병성을 보여 생태형간에 저항성의 질적인 차이를 나타냈다(Fig. 3, 4). 자포니카의 벼흰잎마름병 저항성 증진을 위해서 *Xa4*를 이용할 경우 저항성 정도의 약화와 군계 특이적 이병화를 주의해야 할 것으로 생각한다. *Xa1*, *Xa3*과 *Xa21*은 생태형간에 저항성의 양적인 차이는 일부 있었으나 질적인 차이는 없는 경향이였다.

현재 병원성이 강한 K3a 군계에 대응하기 위한 우리나라 자포니카 벼흰잎마름병 저항성 육종사업의 목표 유전자 조합은 *Xa3*과 *xa5*가 결합된 *Xa3+xa5*조합이다. 이 조합은 K3a에 저항성 반응을 나타내며 다양한 군계에 안정적인 반응을 나타냈지만 전체적인 반응에서 다른 두 개의 저항성 유전자가 결합된 *Xa3+Xa21*, *xa5+Xa21*조합과 세 개의 저항성 유전자가 결합된 *Xa3+xa5+Xa21* 조합 보다는 약한 반응을 나타냈다. Park et al. (2012)은 *Xa21*가 새로운 변이군인 K3a군계에

강한 저항성을 발휘해서 저항성원으로써의 가치가 인정되나 K1군계에는 이병성이므로 이를 보완해서 활용하여야 한다고 하였다. 이번 연구에서도 *Xa21*은 HB2010, HB3011, HB4027에 약한 이병성 반응을 보였지만 *Xa3*이 결합한 *Xa3+Xa21* 조합의 경우에는 K1, K2, K3, K3a에 모두 강하였고 16개 군주에도 저항성 반응을 나타내 *Xa21*의 군계 특이적 이병성을 보완하는 새로운 목표 조합으로의 가치가 인정되었다. 또한 *Xa21*은 *Xa10*과 11번 염색체 장완에 연관되어 있는데 이는 *Xa3*과 *Xa4* 존재 부위와 27 cM간 떨어져서 연관되어 있다(Yoshimura et al. 1983)고 하여 *Xa3*과 *Xa21*가 집적된 계통을 육종 소재로 활용할 경우 두 유전자가 집적된 조합을 효과적으로 개발할 수 있을 것으로 생각한다. 열성 유전자인 *xa5*는 여러 나라에서 벼흰잎마름병에 광범위한 저항성 반응을 나타내어 주요한 저항성 유전자로 이용되고 있고 우리나라에서도 실용적인 재배품종에 도입되어 활용되고 있다. 여기에 *Xa21*이 결합된 *xa5+Xa21* 조합은 K1, K2, K3, K3a군계와 16개 군주에 대해서 모두 저항성 반응을 나타내는 등 안정적인 효율적인 조합으로 생각된다. 세 개의 저항성 유전자가 집적된 *Xa3+xa5+xa21*조합은 현재 주력 저항성 조합인 *Xa3+xa5*에 *Xa21*이 결합한 것으로 HB6142(병반장 1.5 cm)를 제외한 군주들에 대해서 병반장이 1 cm 이하로 매우 강한 저항성 반응을 나타내서 새로운 목표 조합으로 기대된다. 이들 *Xa3+Xa21*, *xa5+Xa21*와 *Xa3+xa5+Xa21* 조합을 우리나라에서 벼흰잎마름병 저항성 안정화를 위한 새로운 유망 목표 조합으로 설정

하여 저항성 육종사업에 반영하도록 하겠다. 이를 위해 *Xa3+xa5+Xa21* 조합의 우량 고정 계통인 HR27814-B-47-1을 교배모본으로 적극 활용할 계획이다.

적 요

본 연구는 우리나라 벼흰잎마름병 균주에 대한 인디카형과 자포니카형의 단일 저항성 유전자의 반응과 이들의 집적 효과를 비교 분석하고 자포니카형의 유망 조합을 제시하여 향후 우리나라 환경 여건에 효과적인 저항성 품종을 육성하고자 수행하였다. 단일 저항성 유전자 계통중 *Xa1*, *Xa3*, *Xa21*은 생태형 간에 차이가 없었으나 *Xa4*와 *xa5*는 자포니카에 비해 인디카형에서 저항성이 강하였다. 인디카형과 자포니카형에서 모두 저항성 유전자가 집적되었을 경우에 단일 또는 두 개의 저항성 유전자에 비해 저항성이 정도가 증가하거나, 저항성 수준이 높은 유전자가 저항성 수준이 낮거나 균계 특이적 이병성을 나타내는 저항성 유전자를 보완하는 효과를 나타냈다. 자포니카형에서 새롭게 확인된 저항성 유전자 집적 조합인 *Xa3+Xa21*, *xa5+Xa21*과 *Xa3+xa5+Xa21*은 우리나라 우점 균주와 16개 균주에 대해서 저항성이었으며 현재 우리나라 벼흰잎마름병 저항성 육종에서 주력 저항성 조합으로 이용되고 있는 *Xa3+xa5* 보다 높은 수준의 저항성을 나타냈다. 이들 저항성 유전자 집적 조합은 균계 분화 등에 따른 저항성 붕괴에 안정적으로 대응할 수 있고 저항성을 효과적으로 강화할 수 있는 유망 조합으로 생각되어 자포니카 벼흰잎마름병 저항성 증진을 위한 목표 조합으로 설정하여 육종사업을 수행하겠다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 Agenda 사업(과제번호: PJ00871006)의 지원에 의해 수행된 결과의 일부임.

인 용 문 헌

1. Cao Y, Ding X, Cai M, Zhao J, Lin Y, Li X, Xu C, Wang S. 2007. The expression pattern of a rice disease resistance gene *Xa3/Xa26* is differentially regulated by the genetic backgrounds and developmental stages that influence its function. *Genetics*. 177: 523-533.
2. Cheema KK, Grewal NK, Vikal Y, Sharma R, Lore JS, Das A, Bhatia D, Mahajan R, Gupta V, Bharaj TS. 2008. A novel bacterial blight resistance gene from *Oryza nivara* mapped to 38kb region on chromosome 4L and transferred to *Oryza sativa* L. *Genetical Research*. 90: 397-407.
3. Ezuka A, Sakaguchi S. 1978. Host-parasite relationship in bacterial leaf blight of rice caused by *Xanthomonas oryzae*. *Rev. Plant Prot. Res.* 11: 93-118.
4. Huang B, Xu JY, Hou MS, Ali J, Mou TM. 2012. Introgression of bacterial blight resistance genes *Xa7*, *Xa21*, *Xa22* and *Xa23* into hybrid rice restorer lines by molecular marker-assisted selection. *Euphytica*. 187: 449-459.
5. Huang N, Angeles E, Domingo J, Magpantay G, Singh S, Zhang G, Kumaravadivel N, Bennett J, Khush G. 1997. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker-assisted selection using RFLP and PCR. *TAG Theoretical and Applied Genetics*. 95: 313-320.
6. Hur YJ, Jeung JU, Kim SY, Park HS, Cho JH, Lee JY, Sohn YB, Song YC, Park DS, Lee CW, Sohn JG, Nam MH, Lee JH. 2013. Functional markers for bacterial blight resistance gene *Xa3* in rice. *Molecular Breeding*: 1-5.
7. 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.
8. Jeung JU, Noh TH, Kang KH, Shin YS, Kim YG. 2011. Genetic analysis on the bacterial blight resistance gene from a wild relative, *Oryza minuta*. *Korean J. Crop Sci.* 56: 124-133.
9. Jin X, Wang C, Yang Q, Jiang Q, Fan Y, Liu G, Zhao K. 2007. Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of *Xa30* (t), a new resistance gene to bacterial blight in rice. *Scientia Agricultura Sinica*. 40: 1094-1100.
10. Kauffman HE, Reddy APK, Hsieh SPY, Merca SD. 1973. An improved technique for evaluating resistance of rice varieties to *Xanthomonas oryzae*. *Plant Disease Reporter*. 57: 537-541.
11. Kim KY, Shin MS, Kim WJ, Mo YJ, Nam JK, Noh TH, Ko JK. 2009a. Effective combination of resistance genes against rice bacterial blight pathogen. *Korean J. Breed. Sci.* 41: 244-251.
12. Kim KY, Shin MS, Kim BK, Ko JK, Noh TH, Ha KY, Ko JC, Kim WJ, Nam JK, Baek MG, Noh GI, Park HS, Baek SH, Shin WC, Mo YJ, Choung JI, Kim YD, Kang

- HJ, Kim JG, Hwang HG, Kim JK. 2009b. A mid-late maturing rice cultivar with high-quality and bacterial blight resistance 'Jinbaek'. Korean J. Breed. Sci. 41: 314-318.
13. Kim KY, Shin MS, Kim WJ, H.S. P, Ko JC, Nam JK, Shin WC, Y.J. M, Jeung JU, Kim BK, Ko JK. 2011. Development of near-isogenic lines (NILs) conferring Xa4, xa5 and Xa21 genes resistant to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in japonica rice genetic background. Korean J. Breed. Sci. 43: 383-390.
 14. Kim WJ, Kim KY, Shin MS, Noh TH, Kang HJ, Kim JG, Ko JK. 2009. Effect of mixed plantinf of rice near-isogenic lines inoculated with bacterial blight races. Korean J. Intl. Agri. 21: 58-63.
 15. Mew T. 1987. Current status and future prospects of research on bacterial blight of rice. Annual review of phytopathology. 25: 359-382.
 16. Mew T, Vera CCM, Medalla E. 1992. Changes in race frequency of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in response to rice cultivars planted in the Philippines. Plant disease. 76: 1029.
 17. Mundt C. 1990. Probability of mutation to multiple virulence and durability of resistance gene pyramids. Phytopathology. 80: 221-223.
 18. Noh TH, Lee DK, Kang MH, Shin MS, Shim HK, Na SY. 2003. Identification of new race of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo) in Korea. Phytopathology. 93: 66.
 19. Ogawa T, Yamamoto T, Khush G, Mew T. 1991. Breeding of near-isogenic lines of rice with single genes for resistance to bacterial blight pathogen(*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). JAP. J. BREED. 41: 523-529.
 20. Oh CS, Roh EJ, Lee SD, La DS, Heu SG. 2010. Genetic diversity and pathotypes of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolated in Korea. Res. Plant Dis. 16: 224-231.
 21. Park HS, Kim KY, Shin MS, Noh TH, Ha KY, Baek MG, Baek SH, Kang HJ, Ko JK. 2011. Breeding for japonica rice variety with resistance to bacterial blight in Korea. Korean J. Breed. Sci. 43: 44.
 22. Park HS, Kim KY, Shin MS, Noh TH, Jeung JU, Kim YG, Suh JP, Ha KY, Baek MG, Baek SH, Kang HJ, Ko JC, Kim BK. 2012. Variation of yield and grain quality by the inoculation of K1 and K3a races of bacterial blight in early maturing japonica rice varieties. Korean J. Breed. Sci. 44: 516-525.
 23. Salgotra R, Gupta B, Millwood RJ, Balasubramaniam M, Stewart C. 2012. Introgression of bacterial leaf blight resistance and aroma genes using functional marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa* L.). Euphytica: 1-11.
 24. Shanti ML, Shenoy VV, Lalitha Devi G, Mohan Kumar V, Premalatha P, Naveen Kumar G, Shashidhar HE, Zehr UB, Freeman WH. 2010. Marker-assisted breeding for resistance to bacterial leaf blight in popular cultivar and parental lines of hybrid irce. Journal of Plant Pathology. 92: 495-501.
 25. Shin HT, Shin MS, Cho SH. 1998. Breeding of near-isogenic lines for resistance to bacterial blight in rice. Korean J. Breed. Sci. 30: 185-191.
 26. Shin MS, Noh TH, Kim KY, Shin SH, Ko JK, Lee JK. 2005. Reaction of Korean rice varieties to new bacterial blight race, K3a. Korean J. Crop Sci. 50: 151-155.
 27. Shin MS, Kim KY, H.S. P, Ko JK. 2011. Breeding for resistance to bacterial blight in rice. Korean J. Breed. Sci. 43: 251-261.
 28. Suh JP, Jeung JU, Noh TH, Cho YC, Park SH, Park HS, Shin MS, Kim CK, Jena KK. 2013. Development of breeding lines with three pyramided resistance genes that confer broad-spectrum bacterial blight resistance and their molecular analysis in rice. Rice. 6: 1-11.
 29. Sundaram RM, Vishnupriya MR, Biradar SK, Laha GS, Reddy GA, Rani NS, Sarma NP, Sonti RV. 2008. Marker assisted introgression of bacterial blight resistance in Samba Mahsuri, an elite indica rice variety. Euphytica. 160: 411-422.
 30. Xia C, Chen H, Zhu X. 2012. Identification, Mapping, Isolation of the Genes Resisting to Bacterial Blight and Application in Rice. Molecular Plant Breeding. 3(12).
 31. Yoshimura A, Mew T, Khush G, Omura T. 1983. Inheritance of resistance to bacterial blight in rice cultivar Cas 209. Phytopathology. 73: 1409-1412.
 32. Yoshimura S, Yoshimura A, Iwata N, McCouch SR, Abenes ML, Baraoidan MR, Mew TW, Nelson RJ. 1995. Tagging and combining bacterial blight resistance genes in rice using RAPD and RFLP markers. Molecular Breeding. 1: 375-387.