종자 휴면과 수발아성에 대한 양적형질 (QTL) 유전자 연구 동향

허선미^{1†} · 한혜주^{1†} · 김범기¹ · 권택윤¹ · 이강섭² · 윤인선^{1*}

¹국립농업과학원 농업생명자원부 유전자공학과, ²국립농업과학원 농업생명자원부 생물안전성과

Quantitative Trait Loci (QTL) Genes Related to Seed Dormancy and Preharvest Sprouting

Sun Mi Huh^{1†}, Hay Ju Han^{1†}, Beom-Gi Kim¹, Taek Yun Kwon¹, Gang Sub Lee², and In Sun Yoon^{1*}

¹Gene Engineering Division, National Institute of Agricultural Sciences, Jeonju 54874, Korea

²Biosafety Division, National Institute of Agricultural Sciences, Jeonju 54874, Korea

Abstract : Seed dormancy is an important adaptive mechanism to protect seeds under the unfavorable environments. Unlike to wild type species, the seed dormancy trait of cultivated crops has been weakened by breeding programs during the domestication period. Weak seed dormancy often causes preharvest sprouting (PHS) problem in many cereal crops that result in significant economic loss. The seed dormancy is a quantitative trait loci (QTL) controlled by multiple genetic and environmental factors. So far, many QTLs for seed dormancy have been identified from rice and wheat as well as in the model plant Arabidopsis. Unveiling of QTL genes and complex mechanisms underlying seed dormancy is accelerated by the rapid progress of crop genomics. In the present study, we reviewed current status of research progress on the seed dormancy QTLs and correlated genes in Arabidopsis and cereal crops.

Keywords : Seed dormancy, Preharvest sprouting (PHS), Quantitative trait loci (QTL), Cereal crops, Arabidopsis

서 언

식물의 종자는 미성숙한 상태에서 발아하거나 생존에 불리한 조건에서 발아하지 않도록 보호해주는 내재적인 특성을 가지고 있는데 이를 종자 휴면(seed dormancy)이라고 한다. 종자의 휴면은 식물이 생존에 적합한 환경에서 생활사를 시작하기 위해 진화적으로 적응한 생존전략인 것이다. 수많은 야생 식물 종의 종자가 강한 휴면성을 보이는 것과는 달리, 밀, 쌀 등 주요 작물들은 재배와 경작의 편의성을 위해서 오랜 세월을 걸쳐 야생의 종자 휴면성을 약하게 만드는 방향으로 육종되었다. 재배품종들은 대부분 수확후 단기간내에 휴면성이 상실되기 때문에 원하는 시기에 균일하게 발아하여 경작이 가능하다. 그러나 종자 휴면성이 약하면 곡물이 수확하기도 전에 발아하는 문제점이 생길 수 있다. 수확기 종자의

휴면성은 종자가 강우, 폭풍 등 습도가 높은 환경에서 발생할 수 있는 수발아를 방지할 수 있는 중요한 농업 특성이기 때문이다. 따라서 종자 휴면성이 낮은 품종의 경우 수확기 이전에 습한 환경에서 종자가 이삭에 달린 채로 발아하는 특성(수발아, preharvest sprouting, PHS) 때문에 생산성과 품질이 저하되는 문제점이 크다. 특히 밀의 경우 미국, 호주, 캐나다, 일본 등 전세계적으로 재배되고 있는 주요 품종에서 수발아로 인해 수확된 밀의 품질이 크게 떨어져서 대량의 경제적 피해가 발생하고 있는 상황이다(Clarke et al. 2005, Ogonnaya et al. 2008, Yanagisawa et al. 2005).

곡물의 수발아성은 종자의 형태 및 색, 물의 흡수능, 환경 조건 등 여러가지 인자에 의해 영향을 받는 것으로 알려져 있지만 가장 중요한 요인은 종자의 휴면성이다. 종자가 발아하는 과정에서 획득되는 종자 휴면은 다양한 유전적, 환경적 인자에 의해 결정되는 복합형질이다. 종자의 휴면성은 배(embryo)를 둘러싸고 있는 외부 조직(seed coat)의 물리화학적 특성과 배 안에 내재된 발아 억제인자 의해서 유지되는 것

*Corresponding author (E-mail: isyoon@korea.kr, Tel: +82-63-238-4664, Fax: +82-63-238-4654)

[†]The two authors equally contributed to this work.

(Received on November 2, 2015. Accepted on December 3, 2015.)

으로 생각되며 특정 유전자의 발현과 억제를 통해 일어나는 과정이다. 미성숙 종자가 성숙되는 과정에서 1차 휴면(primary dormancy)이 형성되며, 성숙한 종자에서는 온도, 습도 등과 같은 환경적 요인에 의해 2차 휴면(secondary dormancy)이 유도되는 것으로 알려져 있다. 또한 종자 휴면성은 많은 유전자 간의 상호작용뿐만 아니라 유전적, 환경적 요인들간의 복합적 상호작용에 의해 조절되는 전형적인 양적 형질(quantitative trait loci, QTL)로 간주되고 있다. 지금까지 모델식물과 곡물에서 수십 개 이상의 다양한 종자 휴면 QTL이 보고되었다. 또한 최근에는 유전체 정보 분석 기술의 발전으로 인해 QTL 후보 유전자들을 규명하는 연구가 빠른 속도도 진행되고 있다. 본 논문에서는 애기장대와 주요 곡물에서 지금까지 알려진 종자 휴면 QTL과 유전자 연구동향을 분석하였다.

본 론

애기장대의 종자휴면 QTL과 Delay of Germination1 (DOG1) 유전자

모델식물인 애기장대는 빠른 생장주기와 작은 계놈 크기 등의 장점으로 인해 세포, 분자생물학적 연구에 적합하다. 또한 생태형에 따라 다양한 종자 휴면성을 보이는 것으로 알려져 있어서 종자휴면을 조절하는 유전자와 분자생물학적 작용 기작을 연구하기에 좋은 재료이다. Alonso-Blanco et al. (2003)은 종자 휴면성이 낮은 *Landsberg erecta*(*Ler*)와 높은 *Cape Verde Islands*(*Cvi*) 간 교배조합을 이용한 QTL 분석을 통해서 종자 휴면과 연관된 7개 QTL을 확인하고 이를 DELAY OF GERMINATION(*DOG 1-7*)이라고 명명하였으며, 그 중 4개(*DOG1*, *DOG2*, *DOG3*, *DOG6*)가 종자발아와 연관된 주동 QTL로 밝혀졌다. Bentsink et al. (2010)은 서로 다른 *DOG* QTL 좌위가 각각 독립적인 유전자 발현 네트워크를 조절하며, 따라서 애기장대에서 나타나는 종자휴면성의 자연적인 변이는 여러 개의 유전적, 분자생물학적 과정에 의해서 조절된다고 제시하였다. 한편 Clerks et al. (2004)은 다양한 스트레스 조건에서 종자휴면과 발아를 조절하는 유전인자를 연구하기 위하여 스트레스 저항성이 높은 *Shakdara*(*Sha*)와 *Ler* 품종간의 교배조합 분석을 통해 종자형질에 대한 5개의 QTL을 확인하였는데, 그 중 3개가 *Ler/Cvi* 집단에서 확인된 종자 휴면 QTL 위치와 거의 동일하다. 염스트레스 종자발아 QTL은 염색체 1, 3, 5에서 발견되었으며, 그 중 3, 5

번이 종자 휴면 QTL과 중복되어 염스트레스 조건에서 종자 발아와 휴면이 서로 연관되어 있음을 보여준다. 한편 종자수명, 휴면, 당 함량 등 다양한 종자형질이 동일한 QTL 위치에서 중복되어 나타나는 것으로 보아 종자 휴면과 이들 종자형질간에 공통의 유전학적, 혹은 분자생물학적 기작이 작용하는 것으로 생각된다(Clerks et al. 2004).

유전지도 기반 유전자 분석(map-based cloning) 기술을 통해 *DOG1* 유전자가 최초로 규명되었는데(Bentsink et al. 2006), 지금까지 기능이 알려지지 않은 식물 특이적인 유전자(*At5g45830*)이다. *DOG1*은 종자에서 주로 발현되며, 애기장대의 자연집단에서 나타나는 대립인자 변이와 *DOG1* 유전자의 발현다양성이 연관되어 있다는 점에서 주목된다. 애기장대에는 *DOG1*과 구조적으로 매우 유사한 유전자 (*DOG1 Like*) 유전자가 4종 더 존재한다. *DOG1* 유전자의 프로모터 부위의 *cis-regulatory region*과 단백질 코딩 부위에서 *Ler*과 *Cvi* 간에 다형성이 나타나는 것으로 확인되었다. 비록 *DOG1* 단백질 코딩부위에서 나타나는 아미노산의 변이가 기능적 차이를 유발한 것으로 보이지는 않지만 *DOG1* 유전자의 발현수준과 애기장대의 종자휴면에서 나타나는 자연적인 변이는 밀접하게 연관되어 있다(Benstick et al. 2006). 또한 애기장대 종자에서 *DOG1* 유전자 및 단백질의 양과 종자 휴면은 밀접하게 관련되어 있으며, *DOG1*은 종자가 언제 휴면이 타파될지를 결정해주며, 종자 발아에 최적 온도를 결정해서 알려주는 매우 중요한 유전자이다(Chiang et al. 2013, Graeber et al. 2014, Nakabayashi et al. 2012).

*DOG1*은 다양한 작용스펙트럼을 갖는 것으로 사료된다. Teng et al. (2008)은 애기장대 *Ler*과 *Cvi* 간의 RIL 집단을 이용하여 종자의 포도당 민감성(glucose sensitivity)과 연관된 5개 QTL(*GSQ1-5*)을 규명하였는데, 그 중 *GSQ5*가 *DOG1* 유전자라는 것이 밝혀졌다. *GSQ5/DOG1*은 ABA에 의한 당신호전달에 관여하는 핵심 인자인 ABA Insensitivity 4(*ABI4*)의 발현을 촉진하여 당에 대한 민감성을 높이는 것으로 생각된다. 이런 결과는 당신호전달과 종자휴면이 밀접하게 관련되어 있고, *DOG1*이 중요한 기능을 한다는 것을 시사한다(Ashikawa et al. 2013, Teng et al. 2008). 한편 Graeber et al. (2014)에 따르면 *DOG1*은 배유 유래의 종자바깥쪽의 세포층의 세포벽구조에 영향을 주어서 종자휴면을 조절한다고 보고한 바 있다. 또한 Zheng et al. (2012)은 히스톤 K9 메틸화에 관여하는 *KYP/SUVH4* 유전자 돌연변이체에서 *DOG1*을 비롯한 휴면연관 유전자 발현이 증가한다고 보고하

면서 DOG1과 HUB1, KYP/SUVH4가 동일한 유전학적 과정에 작용한다고 제안하였다. 온도, 빛 등 여러가지 환경 변화에 의해 애기장대 종자의 휴면이 유도 또는 타파될 때 DOG1 유전자 위치에서 히스톤 메틸화 마크(H3K4me3와 H3K27me3)의 변화가 확인되었다(Footitt et al. 2015). 뿐만 아니라 LYSINE SPECIFIC DEMETHYLASE LIKE 1 and 2 (LDL1 and LDL2)가 DOG1과 ABI3의 발현을 억제한다는 것이 보고되었다(Zhao et al. 2015). 이런 결과들은 DOG1이 후성유전학적(epigenetic) 조절을 통해 환경변화에 대응하여 종자의 휴면 사이클(dormancy cycle)을 조절하고 있음을 제시하는 것이다. DOG1은 종자 발아 외에도 종자의 수명, 개화시기 등 여러가지 형질 다양성에도 관여하는 것으로 보고되었다.

DOG1의 종자 휴면 조절 기능과 관련해서 주목되는 점은 애기장대뿐만 아니라 배추, 밀, 보리, 옥수수, 수수, 벼 등 주요 작물에서도 DOG1과 유사한 유전자가 존재한다는 것이다. 특히 벼에서 보고된 종자휴면 QTL 위치에 DOG1 유사 유전자가 존재할 뿐만 아니라(Lu et al. 2011, Marzougui et al. 2012), 벼의 중요한 QTL 유전자로 클로닝된 Sdr4의 하위 작용 유전자가 DOG1 유사 유전자라는 것이 밝혀졌다(Sugimoto et al. 2010). 또한 밀, 보리, 벼의 DOG1 유사 유전자들을 애기장대에서 과발현시켰을 때 종자 휴면성을 뚜렷하게 증가시키는 기능이 증명되었다(Ashikawa et al. 2010, 2013). 따라서 DOG1 및 유사 유전자들은 곡류의 수발아 저항성 증진에 활용 가능성이 높은 유전자이다. 실제로 Ashikawa et al. (2014)은 밀의 TaDOG1L4와 보리의 HvDOG1L1 유전자를 각각 밀의 펠더(Fielder) 품종에 도입하여 종자 휴면성을 증진시킬 수 있다는 것을 증명하였다.

QTL 분석 외에도 애기장대 종자 휴면 돌연변이체인 reduced dormancy(*rdo1, 2, 3, 4*) 선발을 통해 휴면 조절 유전자가 규명되었다(Peeters et al. 2002). RDO4는 HISTONE MONOUBIQUITINATION1(HUB1) 유전자로 밝혀졌으며 이런 결과는 염색체 재구성(chromatin remodeling) 기작에 의해 종자 휴면성이 조절된다는 것을 시사한다(Liu et al. 2007). RDO2는 transcription elongation factor인 TFIIS로 클로닝되었으며 RDO4/HUB1과 함께 RNA Polymerase II Associated Factor 1 Complex(PAF1C)를 형성한다(Liu et al. 2011). PAF1C는 종자 휴면 외에도 개화 등 중요한 발생학적 변화를 조절하는 것으로 제안되었다. 최근 RDO5 유전자가 PP2C 계열 phosphatase라는 것이 규명되었는데, DOG1이나 ABA와는 독립적으로 작용하는 것으로 보인다(Xiang et al.

2014). *rdo5* 돌연변이체에서 PUF 계열 RNA binding protein인 *Arabidopsis* PUMILIO9(APUM9)와 APUM11의 발현수준이 높아진 것으로 보아 RDO5가 APUM9의 발현제어를 통해 종자휴면을 조절하는 것으로 추측된다. 최근 단백질 탈인산화 효소와 관련된 또 다른 종자 휴면 QTL 유전자가 규명되었다. Amiguet-Vercher et al. (2015)은 *Eilenburg-0*(Eil-0)과 *Loch Ness-0*(Lc-0) 간의 RIL(recombinant inbred line) 집단을 이용하여 종자휴면 QTL인 IBO를 보고하였다. IBO는 새로운 PP2C 관련 단백질로 *Eil-0*과 *Lc-0*간에 단일 아미노산 변이가 발견되었다. 비록 이 단일 아미노산 변이가 IBO 단백질의 탈인산화효소 활성에 영향을 주지는 않았으나, *Lc-0* 계통에서 나타나는 종자 발아 감소 특성과 연관되어 있는 것은 확실하다. 또한 *Lc-0*형 IBO 단백질이 ABA 신호전달에 관여하는 주요 탈인산화효소인 ABA Insensitive1(ABI1)의 활성을 방해하는 것으로 확인되었다. 따라서 IBO의 작용 기작은 ABA 신호전달과 관련되어 있는 것으로 보인다.

밀과 보리에서 수발아 저항성과 종자휴면 QTL 연구

밀 등 주요 곡물의 수발아성은 종자의 형태 및 색, 물의 흡수능, 환경인자 등 여러가지 인자에 의해 영향을 받는 것으로 알려져 있지만 가장 중요한 요인은 종자의 휴면성이다. 수발아 저항성과 종자의 휴면성은 모두 다양한 양적형질유전자와(QTL)에 의해 영향을 받는 것으로 알려져 있다. Anderson et al. (1993)은 겨울 밀 집단에서 8개의 수발아 저항성 위치를 보고하였으며, 지금까지 다양한 교배 집단으로부터 20개 이상의 QTL이 수발아 저항성과 연관되어 있는 것으로 알려져 있다(Ogbonnaya et al. 2008). 밀의 수발아 저항성 QTL은 염색체 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7번 등 다양한 위치에서 보고되었으며(Anderson et al. 1993, Clarke et al. 2005, Groos et al. 2002, Kulwal et al. 2004, Ogbonnaya et al. 2008, Rasul et al. 2009, Roy et al. 1999, Zanetti et al. 2000), 염색체 3AS와 4AL에서 주동 QTL이 확인되었고(Kato et al. 2001, Mori et al. 2005), 그 중 3AS에 위치한 주동 QTL 유전자가 규명되었다(Liu et al. 2013, Nakamura et al. 2011). 특히 염색체 3번과 4번에는 종자 휴면과 관련된 주동 QTL이 함께 위치하고 있다(Kato et al. 2001, Mars et al. 2005, Ogbonnaya et al. 2008).

Munkvold et al. (2009)은 수발아 저항성이 강한 *Cayuga* 품종과 약한 *Caledonia* 품종의 교배조합을 16가지 서로 다른 환경에서 분석하여 15개의 수발아 저항성 QTL을 보고하였는

데, 염색체 2B(*QPhs.cnl-2B.1*)에서 주동 QTL이 위치하며 염색체 2D, 3D, 6D에서도 수발아 저항성 QTL이 확인되었다. 특히 주동 QTL인 *QPhs.cnl-2B.1*은 종자휴면성 QTL인 *QDor.cnl-2B.1*를 포함하고 있으며, 벼에서도 상응하는 위치에 종자 휴면 QTLs이 확인되었다(Somyong et al. 2011). 이는 종자의 휴면성이 수발아성을 결정하는 주요 유전학적 원인임을 시사한다.

일본과 중국의 밀 품종에서 확인된 수발아 저항성 주동 QTL은 염색체 4AL(*QPhs.ocs-4A.1*, *Qphs.pseru-4A.1*)에 위치하는 것으로 보고되었다(Chen et al. 2008, Mori et al. 2005). Lin et al. (2015)은 유전체 기반 분석(GBS)을 통해서 *Qphs.pseru-4A.1*에 연관된 SNP 마커를 개발하여 수발아 저항성 품종선발에 이용 가능성을 제안한 바 있다.

밀의 염색체 3AS에 위치한 수발아 저항성 주동 QTL인 *QPhs.ocs-3A*는 휴면성이 강한 일본 밀 품종인 젠토우지코무기(Zenkoujikomugi)에서 보고되었으며, 원인 유전자가 최초로 규명된 경우이다. Nakamura et al. (2011)은 microarray 분석을 통해서 *QPhs.ocs-3A*의 후보유전자로 MFT(Mother of FT and FTL)를 보고하였다. MFT 유전자는 저온에서 형성되는 종자휴면과 관련되어 있으며 종자 배반(scutellum)과 배축(coleorhizae)에서 발현되는 특징을 보인다. 특히 휴면성이 다른 품종간에 MFT 유전자의 프로모터 영역에서 SNP를 보이기 때문에 재배 밀의 휴면성 도입에 중요한 역할을 하였음을 시사한다(Nakamura et al. 2011). 한편 Liu et al. (2013)은 *Rio Blanco* 품종에서 확인된 PHS 주동 QTL인 *Qphs.pseru-3AS*에 대한 map based cloning에 성공하여 원인 유전자를 분리하고 TaPHS1이라고 명명하였다. TaPHS1은 Nakamura et al. (2011)이 발표한 MFT 유전자와 동일한 유전자이다. Liu et al. (2013)은 TaPHS1 유전자 발현을 RNAi 방법으로 억제하면 수발아 저항성이 감소한다는 것을 입증하였다. 지금까지 MFT 유전자는 애기장대에서 개화시기를 조절하는 중요한 유전자로 알려져 왔다. 그러나 밀 뿐만 아니라 콩의 종자에서 발현되는 GmMFT 유전자를 애기장대에 형질전환하면 종자발아가 억제된다는 보고(Li et al. 2014)는 MFT 유전자의 기능적 다양성을 보여준다. Wang et al. (2015)은 MFT, FT, FTL 등을 포함하는 phosphatidylethanolamine binding proteins (PEBPs) 계열의 단백질이 애기장대에서 콩으로 진화하는 동안 기능적으로 다변화하였음을 증명하였다.

최근 Lin et al. (2015)은 유전체 기반 염기서열분석(GBS) 방법을 이용하여 밀의 수발아저항성 QTL에 근접한 SNP 마

커를 보고하면서 염색체 4A에 있는 QTL loci와 연관된 2개의 SNP marker(GBS212432 and GBS109947)가 수발아 저항성 품종선발에 유용하게 사용될 수 있음을 보여주었다. 또한 18개의 수발아 저항성 주변 SNP로부터 품종선발을 위한 KAPS (Competitive Allele-Specific PCR) 마커가 개발되었다. 이처럼 유전체 정보를 기반으로 개발되는 마커들은 수발아 저항성 밀의 육종에 활용될 것으로 보인다.

보리에서는 여러가지 환경조건에서 27개의 휴면 QTL이 발견되었으며 4개의 (*SD1 ~ SD4*) 주동 QTL이 보고되었다(Gubler et al. 2005). 보리의 *SD2* 휴면 QTL 위치에 GA 농도를 조절하는 GA 20-oxidase 유전자가 존재하는 것으로 밝혀져서 GA가 보리의 종자휴면을 결정하는데 중요한 역할을 하는 것으로 사료된다(Li et al. 2004).

벼의 종자 휴면 QTL과 유전자 연구 동향

유전체가 해독된 이래 벼는 식량작물의 환경적응에 대한 유전연구에 적합한 모델 작물로 이용되고 있다(Goff et al. 2002, Li et al. 2006, Matsumoto et al. 2005, Yu et al. 2002). 수확시기에 장기간의 고온 다습한 날씨로 인해 일어나는 종자 수발아는 곡물의 양적, 질적 손실을 유발하는 주된 요인이다(Bewley 1997). 벼에서 종자의 휴면성은 수발아를 방지하기 위한 중요한 특성이다. 야생종 벼는 종자 휴면성이 매우 강해서 몇 년 동안 발아하지 않은 채로 생존 가능한 종자로 존재하지만 경작을 위해서 육종된 재배 품종의 경우 대부분 수확 후 단기간 내에 종자 휴면성이 사라진다(Sweeney & McCouch 2007). 벼 종자의 휴면과 수발아성은 수많은 유전자와 환경의 상호작용에 의해 결정되는 양적 형질이다. 지금까지 수발아성과 종자 휴면과 관련된 40개 이상의 QTL이 벼의 재배종과 야생종 및 잡초성벼(weedy rice)의 염색체에서 확인되었다(Cai & Morishima 2000, Dong et al. 2003, Gu et al. 2004, Li et al. 2006, Lu et al. 2011).

Wan et al. (2006)은 일반 재배종에 비해 종자 휴면성이 월등히 높은 인디카 품종인 N22 교배집단을 이용하여 염색체 1, 3, 5, 7, 11번에 종자 휴면과 연관된 5개의 QTL(*qSdn-1*, *qSdnj-3*, *qSdn-5*, *qSdn-7*, *qSdn-11*)이 위치한다고 보고하였다. 또한 N22 품종에 대한 감마선 돌연변이 집단으로부터 종자휴면성이 약화된 돌연변이체(Q4359과 Q4646)를 선발, 분석하여 *qSdn-1*과 *qSdn-5*가 N22 품종의 종자 휴면성을 결정하는 주동 QTL이라는 것을 확인할 수 있었다(Lu et al. 2011). Li et al. (2006)은 재배종 일년생 벼인 *Oryza sativa*와 야생형 일

년생 벼인 *Oryza nivara* 간 교배집단을 이용하여 재배정착 (domestication)과 관련된 QTL 형질들을 분석하였다. *Oryza nivara*는 *Oryza sativa*에 비해 종피(seed coat)가 아니라 배(embryo)에서 유래된 종자 휴면성이 높은 것으로 생각되며 3개의 휴면 연관 QTL(*sd1*, *sd6*, *sd12*)이 확인되었다. Gu et al. (2004)은 종자 휴면성이 높은 야생형 잡초성벼 (SS18-2) 교배집단을 이용하여 6개의 종자휴면 QTL(*qSD^S-4*, *qSD^S-6*, *qSD^S-7-1*, *qSD^S-7-2*, *qSD^S-8*, *qSD^S-12*)을 확인하였는데, 두 개 이상의 좌위가 Epistatic 상호작용을 통해 종자휴면을 조절하는 것으로 보인다. 잡초성 벼에서 유래된 *qSD1*, *qSD7-1*과 *qSD12*는 멘델 유전을 하지만, 종자발달 과정에서 온도, 상대 습도, 빛의 세기와 같은 환경적 요인에 따라 다양한 반응을 나타낸다는 것이 보고되었다(Gu et al. 2006a, 2006b). 벼 종자의 1차 휴면성(primary dormancy)은 습도나 빛 보다는 특히 온도에 민감하다. 따라서 종자발달 과정에서 온도가 낮아지거나 높아지면 종자휴면성이 높아지거나 낮아지는 특성을 보인다. Gu et al. (2008)에 따르면 상대적인 온도가 낮아지면 *qSD12*의 부가적인 효과(additive effect)가 증가하는 반면 *qSD1*과 *qSD7-1*의 효과는 감소한다. 이처럼 온도 변화에 대한 QTL 간의 반응차이는 온도가 서로 다른 지역에서 잡초벼의 종자 휴면성을 최적화하여 적응하는데 도움이 되었을 것으로 생각된다. 특히 *qSD12*는 야생벼가 경작 가능한 재배벼로 육종되는 과정에서 종자 휴면성을 조절하는데 매우 중요한 역할을 했을 것으로 추정되며 종자의 배(embryo) 또는 배유(endosperm) 조직의 휴면성과 연관되어 있다. 또한 *qSD12*가 segregation distortion loci (SDL)의 특징을 보인다는 점에서 주목되며, 발아하는 종자집단에서 종종 나타나는 불균일성을 유전학적으로 설명할 수 있을 것으로 보인다(Gu et al. 2008). Gu et al. (2010)은 *qSD12*에 대한 정밀지도분석을 통해 관련된 9개의 후보유전자를 보고하였는데 그 중 6개는 transposon/ retrotransposon 유전자이고 나머지 3개는 PIL5 (LOC_Os12g40700), bHLH 전사인자 (LOC_Os12g40730) 및 기능이 알려지지 않은 유전자이다. *qSD12* 좌에 있는 유전자는 종자발달 초기에 ABA 함량을 높이는 작용기작을 통해서 일차휴면을 유도하는 것으로 생각된다(Gu et al. 2010). *qSD12*는 종자 발아와 휴면의 조절에 ABA의 관련성을 밝힌 첫번째 QTL이다.

Ye et al. (2013)은 잡초성벼 교배조합에서 확인된 종자휴면 QTL인 *qSD1-2*가 초장과 관련된 QTL인 *qPH1*과 연관되어 있다고 보고하였다. 최근 유전지도 기반 유전자 분석을 통

해서 *qSD1-2/qPH1* 유전자가 바로 GA 생합성에 관여하는 OsGA20ox2 유전자라는 것이 규명되었다(Ye et al. 2015). OsGA20ox2는 작물의 키를 작게 하여 녹색혁명에 기여한 반왜성(semi dwarf) 유전자이다. Ye et al. (2015)은 OsGA20ox2가 종자발달 단계에서 배유의 등숙과 관련하여 1차 휴면성을 조절한다고 제안하였다.

Fujino et al. (2004)은 저온에서 종자발아성이 현저히 다른 *Italica Livorno*와 *Hayamasari* 품종간 교배조합을 이용하여 3개의 저온발아성 QTL(low-temperature germinability QTL; *qLTG-3-1*, *qLTG-3-2*, *qLTG-4*)을 분리하였다. 그 중 염색체 3번에 있는 저온발아성 주동 QTL인 *qLTG-3-1* 유전자가 규명되었는데 식물 특이적인 유전자(LOC_Os03g01320)로 glycine rich cell wall protein(GRP)과 lipid transfer protein(LTP) 도메인을 가지고 있으며 N 말단 부위에 10개의 잘 보존된 아미노산 모티프(LLALNLLFFT)가 있다(Fujino et al. 2008). 유전체 분석 연구를 통해서 *qLTG-3-1*가 (hybrid proline-or glycine-rich proteins, HyGRP)라는 식물 특이적 단백질 군에 속하며 벼 유전체에는 최소한 21 종의 유사 유전자군이 존재한다는 것이 밝혀졌다(Fujino et al. 2014). 벼 이외에도 보리, 수수, 옥수수 등 작물에서 HyGRP 유전자군이 확인되었기 때문에 *qLTG3-1* 상동 단백질에 의해 종자발아가 조절되는 공통 기작이 보전되어 있을 것으로 추측된다(Fujino et al. 2014). *qLTG3-1* 유전자는 종자의 배를 감싸고 있는 epiblast 혹은 호분층에서 발현되는 특성을 보이며, *Italica Livorno*에서 분리한 *qLTG3-1* 유전자를 *Hayamasari*에 도입하면 저온 발아성이 증진되는 것을 확인하였다. Fujino et al. (2008)은 *qLTG3-1*이 종자발아과정에서 나타나는 세포질의 액포화를 촉진하며, 배를 둘러싸고 있는 외피 조직을 약화시켜 발아가 쉽게 일어나도록 하는 기능을 한다고 제안하였다. Microarray 분석을 통해 *qLTG3-1* 표적 후보 유전자 29종이 보고되었는데 방어반응(defense response)에 관련된 유전자군이 발현되는 점이 주목된다(Fujino et al. 2010).

Miura et al. (2002)은 Nipponbarre와 Kasalath 간 BIL 교배조합을 이용한 QTL 분석을 통해서 3개의 종자수명 QTL(*qLG-2*, *qLG-4*, *qLG-9*)과 5개의 종자휴면 QTL(*qSD-1*, *qSD-3*, *qSD-5*, *qSD-7*, *qSD-11*)을 보고하였다. Lin et al. (1998)도 Nipponbarre와 Kasalath 교배조합으로부터 출수기와 종자휴면에 연관된 QTL을 분석하여 염색체 3, 5, 7, 8에 위치한 종자휴면 QTL을 확인하였으며, 특히 염색체 3번의 종자휴면 주동 QTL과 출수기 QTL의 위치가 겹친다고 보고

Table 1. QTLs and candidate genes related to seed dormancy of rice

Traits	QTLs	Chr. No.	Markers	Co-localized QTLs	Candidate genes	References
Seed dormancy	<i>qSD-1, qSD-3</i>	Chr1, Chr3	R1613, C25			Miura et al. 2002
	<i>qSD-5, qSD-7</i>	Chr5, Chr7	R1838, R1357			
	<i>qSD-11</i>	Chr11	C189			
Low temperature germinability (LTG)	<i>qLTG-3-1</i>	Chr.3	NI		HyGRP (LOC_Os03g01320) ^z	Fujino et al. 2004
	<i>qLTG-3-2, qLTG-4</i>	Chr.3, Chr.4	NI			Fujino et al. 2010
Seed dormancy	<i>qSD^s-4, qSD^s-6</i>	Chr4, Chr6	RM252, RM549			Gu et al. 2004
	<i>qSD^s-7-1, qSD^s-7-2</i>	Chr7, Chr7	RM180, RM346			
	<i>qSD^s-8, qSD^s-12</i>	Chr8, Chr12	RM135B, RM270			
Seed dormancy	<i>qSD1</i>	Chr.1	RM220	<i>Sdr6</i>		Gu et al. 2005
	<i>qSD7-1</i>	Chr.7	RM5672	<i>qPC7/Rc</i>		Gu et al. 2006a, 2006b
	<i>qSD12</i>	Chr.12	RM270, RM28642		PIL5 (LOC_Os12g40700)	Gu et al. 2008
					bHLH (LOC_Os12g40730)	Gu et al. 2010
	<i>qSD4, qSD6</i>	Chr.4, Chr6	NI			
Seed dormancy	<i>qSD7-2, qSD8</i>	Chr.7, Chr8	NI			
	<i>qSdn-1</i>	Chr.1	RM237/RM128			Wan et al. 2006
	<i>qSdhj-3</i>	Chr.3	RM231	<i>qSD-3</i>		
	<i>qSdn-5</i>	Chr.5	RM480/RM421	<i>qDOR-5-2</i>		
	<i>qSdn-7</i>	Chr.7	RM234	<i>qSD^s-7-2, qPHS-7</i>		
	<i>qSdn-11</i>	Chr.11	RM21/RM229	<i>qSD-11, qLTG-11</i>		
Seed dormancy	<i>sd1</i>	Chr.1	RM495			Li et al. 2006
	<i>sd6</i>	Chr.6	RC6-69			
	<i>sd12</i>	Chr.12	RM247			
Germination percentage (GP)	<i>qGP-4</i>	Chr.4	RM252-RM317	<i>qSD4</i>		Wang et al. 2010
	<i>qGP-6</i>	Chr.6	RM528-RM340	<i>qGW-6, sd6.1</i>		
	<i>qGP-8</i>	Chr.8	RM22491-RM22694			
	<i>qGP-11</i>	Chr.11	RM26632-RM229	<i>gw11</i>		
Seed dormancy	<i>qSD1-1</i>	Chr.1	NI	<i>qSD-1, sd1</i>		Ye et al. 2010
	<i>qSD1-2</i>	Chr.1	RM3602	<i>qSD1, qPH1</i>		Ye et al. 2013
	<i>qSD3</i>	Chr.3	RM520	<i>sd3.2, qSH3</i>		
	<i>qSD4</i>	Chr.4	RM252	<i>qSH4, qBH4, qAL4-1,</i>		<i>qAL4-2</i>
	<i>qSD6</i>	Chr.6	RM564B	<i>sd6</i>		
	<i>qSD7-1</i>	Chr.7	NI			
	<i>qSD7-2</i>	Chr.7	RM346			
	<i>qSD8</i>	Chr.8	RM531	<i>SD-7, qPHS-7, qPH7</i>		<i>qPSR8</i>
	<i>qSD10</i>	Chr.10	RM271			
	<i>qSD12</i>	Chr.12	NI			
Seed dormancy	<i>qSdn-1</i>	Chr.1	RM128			Lu et al. 2011
	<i>qSdNj-3</i>	Chr.3	RM282			
	<i>qSdn-5</i>	Chr.5	RM480	<i>qDGR5b</i>		
	<i>qSdn-9</i>	Chr.9	RM7038			
Seed dormancy	<i>Sdr4</i>	Chr.7	RM1365-SNP5		LOC_Os07g29700 ^z	Sugimoto et al. 2010
Germination rate	<i>qDGE1</i>	Chr.1	R753-G359		DOG1 like (LOC_Os01g06560)	Li et al. 2011
	<i>qDGR5b</i>	Chr.5	C624-C246		DOG1 like (LOC_Os05g41280)	
					DOG1 like (LOC_Os05g48650)	
	<i>qDGR7</i>	Chr.7	RE70-R1245	<i>Sdr4</i>	LOC_Os07g29700	
Seed dormancy	<i>Sdr6</i>	Chr.1	RM6902	<i>qSD-1, qSD1, qDGE1</i>		Marzougui et al. 2012
	<i>Sdr9</i>	Chr.6	RM5963			
	<i>Sdr10</i>	Chr.6	RM3207			
Seed dormancy	<i>qSD1-2</i>	Chr.1	RM3602	<i>qPH1</i>	GA20oxidase2 ^z	Ye et al. 2013

^zQTL genes identified by Map-based cloning

DGE (germination energy under the dormancy condition), DGR (germination rate under the dormancy condition), Rc (Red pericarp colour), GW (1000 seeds weight), PH (plant height), AL (awn length), BL (Black hull), SH (shattering)

NI, no information

한 바 있다. Sugimoto et al. (2010)은 유전지도 기반 유전자 분리 방법으로 염색체 7번에 위치한 종자 휴면 QTL(*Sdr4*) 유전자를 규명하는데 성공하였다. 휴면성이 강한 *Kasalath*에서 분리한 *Sdr4* 유전자(LOC_Os07g39700)를 *Nipponbarre*에 도입하면 종자 발아율이 현저하게 감소하며, 반대로 *Sdr4*가 도입된 *Nipponbarre*의 NIL 계통에서 *Sdr4* 유전자발현을 억제하면 종자발아가 증가된다는 것을 보여주었다. *Sdr4* 역시 지금까지 기능이 알려지지 않은 새로운 단백질이며 N 말단에 핵으로 가는 시그널 펩티드가 있다. 또한 *Sdr4* 유전자는 주로 종자의 배의 유근(radicle)에서 발현되며 종자발달에 따라 유전자 발현이 증가하는 특징을 보인다(Sugimoto et al. 2010). Sugimoto et al. (2010)은 *Sdr4* 유전자가 종자발달을 관장하는 마스터 유전자인 *OsVP1*에 의해 조절되며 애기장대에서 종자휴면을 조절한다고 알려진 *DOG1* 상동 유전자(*OsDOG1-like*)를 통해서 작용한다고 제안하였다.

Marzougui et al. (2012)은 휴면성이 강한 *Nona Bokra*와 약한 *Koshihikari* 품종간의 염색체 치환조합(chromosome segment substitution lines, CSSL)을 이용하여 염색체 1번과 6번에 위치한 세 개의 종자휴면 QTL(*Sdr6*, *Sdr9*, *Sdr10*)을 보고하였다. *Sdr6*를 가진 계통에서 ABA 합성의 주요 효소인 *OsNCED3*의 발현이 매우 높았기 때문에 ABA 합성 조절을 통해서 종자 휴면에 영향을 준다고 추측된다. *Sdr6*는 기존에 보고되었던 *qSD-1*(Miura et al. 2002), *qSD1*(Gu et al. 2006a & 2006b) 및 *qDGE1*(Li et al. 2011)과 동일한 위치인 것으로 생각되며 특히 그 위치에 *DOG1* 유사 유전자(*OsDOG1-like*)가 발견되어서 주목된다. 뿐만 아니라 또 다른 종자 휴면 QTL인 *qDGR5b*과 *qSdn-5*의 위치에서 두 개의 또 다른 *DOG1-like* 유전자(LOC_Os05g48650과 LOC_Os05g41280)가 존재한다는 것이 확인되었다(Lu et al. 2011b). 이런 결과들은 애기장대와 마찬가지로 벼에서도 *DOG1* 계열 유전자가 종자휴면과 발아를 조절하는 핵심 인자일 가능성을 시사하는 것이다.

지금까지 살펴본 바와 같이 벼의 재배종과 야생종 및 잡초성벼(weedy rice)의 염색체로부터 종자 휴면과 관련된 40개 이상의 QTL이 확인되었으며, 그 중 *qLTG-3-1*, *Sdr4*, *qSdl-2* 등 3개의 QTL에 대한 원인 유전자가 규명되었다. 벼에서 보고된 종자 휴면 연관 QTL과 후보 유전자 정보를 Table 1에 정리하였다. 종자 휴면 QTL은 종자 등숙, 종자 수명, 종자 발아, 종피의 색, 탈립성 등 다양한 종자 형질과 밀접하게 관련되어 있을 뿐 만 아니라 출수기, 키 등 종자 이외의 농업형질과 중복되기도 한다.

적 요

종자의 휴면은 식물이 생존에 적합한 환경에서 생활사를 시작하기 위해 진화적으로 적응한 중요한 생존전략이다. 야생종의 종자가 강한 휴면성을 보이는 것과는 달리, 재배작물의 종자는 경작의 편의성을 위해서 종자 휴면성을 약화하는 방향으로 육종되어 왔다. 반면 수확기 종자의 휴면성이 약하면 다습한 조건에서 종자가 이삭에 달린 채로 발아하는 수발아가 발생할 수 있다. 밀 등 주요 곡물의 수발아는 전 세계적으로 심각한 경제적 손실을 발생하고 있는 상황이다. 종자의 휴면성은 복합적인 유전적 환경적 인자에 의해 조절되는 양적형질(QTL)이다. 지금까지 밀, 벼 등 곡물과 모델 식물인 애기장대에서 수십 개 이상의 종자 휴면 QTL이 보고되었으며 작물 유전체 연구의 발전에 의해 QTL 유전자 규명이 가속화되고 있다. 본고에서는 애기장대와 작물의 종자휴면 QTL 유전자 연구동향을 살펴보았다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원 시험연구사업(과제 번호: PJ010015 및 PJ01194203)과 박사후 연구원 지원 프로그램에 의해 수행되었음.

REFERENCES

1. Alonso-Blanco C, Bentsink L, Hanhart CJ, Vries HBE, Koornneef M. 2003. Analysis of natural allelic variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 164: 711-729.
2. Amiguet-Vercher A, Santuari L, Gonzalez-Guzman M, Depuydt S, Rodriguez PL, Hardtke CS. 2015. The IBO germination quantitative trait locus encodes a phosphatase 2C-related variant with a nonsynonymous amino acid change that interferes with abscisic acid signaling. *New Phytol.* 205: 1076-1082.
3. Anderson JA, Sorrells ME, Tanksley SD. 1993. RFLP Analysis of genomic regions associated with resistance to preharvest sprouting in wheat. *Crop Sci.* 33: 453-459.
4. Ashikawa I, Abe F, Nakamura S. 2010. Ectopic expression of wheat and barley *DOG1-like* genes promotes seed dormancy in *Arabidopsis*. *Plant Sci.* 179: 536-542.

5. Ashikawa I, Abe F, Nakamura S. 2013. DOG1-like genes in cereals: investigation of their function by means of ectopic expression in Arabidopsis. *Plant Sci.* 208: 1-9.
6. Ashikawa I, Mori M, Nakamura S, Abe F. 2014. A transgenic approach to controlling wheat seed dormancy level by using Triticeae DOG1-like genes. *Transgenic Res.* 23: 621-629.
7. Bentsink L, Hanson J, Hanhart CJ, Blankestijn-de Vries H, Coltrane C, Keizer P, El-Lithy M, Alonso-Blanco C, de Andrés MT, Reymond M, van Eeuwijk F, Smeekens S, Koornneef M. 2010. Natural variation for seed dormancy in Arabidopsis is regulated by additive genetic and molecular pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 4264-4269.
8. Bentsink L, Jowett J, Hanhart CJ, Koornneef M. 2006. Cloning of DOG1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 17042-17047.
9. Bewley JD. 1997. Seed Germination and Dormancy. *Plant Cell* 9: 1055-1066.
10. Cai HW, Morishima H. 2000. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice. *Theor. Appl. Genet.* 100: 840-846.
11. Chen CX, Cai SB, Bai GH. 2008. A major QTL controlling seed dormancy and preharvest sprouting resistance on chromosome 4A in a Chinese wheat landrace. *Mol. Breeding* 21: 351-358.
12. Chiang GC, Barua D, Dittmar E, Kramer EM, de Casas RR, Donohue K. 2013. Pleiotropy in the wild: the dormancy gene DOG1 exerts cascading control on life cycles. *Evolution* 67: 883-893.
13. Clarke FR, Knox RE, DePauw RM. 2005. Expression of dormancy in a spring wheat cross grown in field and controlled environment conditions. *Euphytica* 143: 297-300.
14. Clercx EJ, El-Lithy ME, Vierling E, Ruys GJ, Blankestijn-De Vries H, Groot SP, Vreugdenhil D, Koornneef M. 2004. Analysis of natural allelic variation of Arabidopsis seed germination and seed longevity traits between the accessions Landsberg erecta and Shakdara, using a new recombinant inbred line population. *Plant Physiol.* 135: 432-443.
15. Dong YJ, Tsuzuki E, Kamiuntan H, Terao H, Lin DZ, Matsuo M, Zheng YF. 2003. Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res.* 81: 133-139.
16. Footitt S, Müller K, Kermode AR, Finch-Savage WE. 2015. Seed dormancy cycling in Arabidopsis: chromatin remodelling and regulation of DOG1 in response to seasonal environmental signals. *Plant J.* 81: 413-425.
17. Fujino K, Matsuda Y. 2010. Genome-wide analysis of genes targeted by qLTG3-1 controlling low-temperature germinability in rice. *Plant Mol. Biol.* 72: 137-152.
18. Fujino K, Obara M, Sato K. 2014. Diversification of the plant-specific hybrid glycine-rich protein (HyGRP) genes in cereals. *Front. Plant Sci.* 24: 489.
19. Fujino K, Sekiguchi H, Sato T, Kiuchi H, Nonoue Y, Takeuchi Y, Ando T, Lin SY, Yano M. 2004. Mapping of quantitative trait loci controlling low-temperature germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 108: 794-799.
20. 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.
21. Goff SA, et al. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. japonica). *Science* 296: 92-100.
22. Graeber K, Linkies A, Steinbrecher T, Mummenhoff K, Tarkowská D, Turečková V, Ignatz M, Sperber K, Voegelé A, de Jong H, Urbanová T, Strnad M, Leubner-Metzger G. 2014. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: E3571-E3580.
23. Groos C, Gay G, Perretant MR, Gervais L, Bernard M, Dedryver F, Charmet G. 2002. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white x red grain bread-wheat cross. *Theor. Appl. Genet.* 104: 39-47.
24. Gubler F, Millar AA, Jacobsen JV. 2005. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 183-187.
25. Gu XY, Kianian SF, Foley ME. 2004. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*). *Genetics* 166: 1503-1516.
26. Gu XY, Kianian SF, Foley ME. 2006a. Dormancy genes from weedy rice respond divergently to seed development environments. *Genetics* 172: 1199-1211.

27. Gu XY, Kianian SF, Foley ME. 2006b. Isolation of three dormancy QTLs as Mendelian factors in rice. *Heredity* 96: 93-99.
28. Gu XY, Kianian SF, Hareland GA, Hoffer BL, Foley ME. 2005. Genetic analysis of adaptive syndromes interrelated with seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*). *Theor. Appl. Genet.* 110: 1108-1118.
29. Gu XY, Liu T, Feng J, Suttle JC, Gibbons J. 2010. The qSD12 underlying gene promotes abscisic acid accumulation in early developing seeds to induce primary dormancy in rice. *Plant Mol. Biol.* 73: 97-104.
30. Gu XY, Turnipseed EB, Foley ME. 2008. The qSD12 locus controls offspring tissue-imposed seed dormancy in rice. *Genetics* 179: 2263-2273.
31. Kato K, Nakamura W, Tabiki T, Miura H, Sawada S. 2001. Detection of loci controlling seed dormancy in group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes. *Theor. Appl. Genet.* 102: 980-985.
32. Kulwal PL, Singh R, Balyan HS, Gupta PK. 2004. Genetic basis of pre-harvest sprouting tolerance using single-locus and two-locus QTL analyses in bread wheat. *Funct Integr Genomics* 4: 94-101.
33. Li C, Ni P, Francki M, Hunter A, Zhang Y, Schibeci D, Li H, Tarr A, Wang J, Cakir M, Yu J, Bellgard M, Lance R, Appels R. 2004. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison. *Funct. Integr. Genomics* 4: 84-93.
34. Li C, Zhou A, Sang T. 2006. Genetic analysis of rice domestication syndrome with the wild annual species, *Oryza nivara*. *New Phytol.* 170: 185-193.
35. Li Q, Fan C, Zhang X, Wang X, Wu F, Hu R, Fu Y. 2014. Identification of a soybean MOTHER OF FT AND TFL1 homolog involved in regulation of seed germination. *PLoS One.* 9: e99642.
36. Li W, Xu L, Bai X, Xing Y. 2011. Quantitative trait loci for seed dormancy in rice. *Euphytica* 178: 427-435.
37. Lin M, Cai S, Wang S, Liu S, Zhang G, Bai G. 2015. Genotyping-by-sequencing (GBS) identified SNP tightly linked to QTL for pre-harvest sprouting resistance. *Theor. Appl. Genet.* 128: 1385-1395.
38. Lin SY, Sasaki T, Yano M. 1998. Mapping quantitative trait loci controlling seed dormancy and heading date in rice, *Oryza sativa* L. using backcross inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 96: 997-1003.
39. Liu S, Sehgal SK, Li J, Lin M, Trick HN, Yu J, Gill BS, Bai G. 2013. Cloning and characterization of a critical regulator for preharvest sprouting in wheat. *Genetics* 195: 263-273.
40. Liu Y, Geyer R, van Zanten M, Carles A, Li Y, Hörold A, van Nocker S, Soppe WJ. 2011. Identification of the Arabidopsis REDUCED DORMANCY 2 gene uncovers a role for the polymerase associated factor 1 complex in seed dormancy. *PLoS One.* 6: e22241.
41. Liu Y, Koornneef M, Soppe WJ. 2007. The absence of histone H2B monoubiquitination in the Arabidopsis hub1 (rdo4) mutant reveals a role for chromatin remodeling in seed dormancy. *Plant Cell* 2007 19: 433-444.
42. Lu B, Xie K, Yang C, Zhang L, Wu T, Liu X, Jiang L, Wan J. 2011. Genetic analysis of two weak dormancy mutants derived from strong seed dormancy wild type rice N22 (*Oryza sativa*). *J. Integr. Plant Biol.* 53: 338-346.
43. Mares DJ, Mrva K, Cheong J, Williams K, Watson B, Storlie E, Sutherland M, Zou Y. 2005. A QTL located on chromosome 4A associated with dormancy in white- and red-grained wheats of diverse origin. *Theor. Appl. Genet.* 111: 1357-1364.
44. Matsumoto T, et al. 2005. The map-based sequence of the rice genome. *Nature* 436: 793-800.
45. Marzougui S, Sugimoto K, Yamanouchi U, Shimono M, Hoshino T, Hori K, Kobayashi M, Ishiyama K, Yano M. 2012. Mapping and characterization of seed dormancy QTLs using chromosome segment substitution lines in rice. *Theor. Appl. Genet.* 124: 893-902.
46. Miura K, Lin Y, Yano M, Nagamine T. 2002. Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 104: 981-986.
47. Mori M, Uchino N, Chono M, Kato K, Miura H. 2005. Mapping QTLs for grain dormancy on wheat chromosome 3A and group4 chromosomes, and their combined eVect. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1315-1323.
48. Munkvold JD, Tanaka J, Benscher D, Sorrells ME. 2009. Mapping quantitative trait loci for preharvest sprouting resistance in white wheat. *Theor. Appl. Genet.* 119: 1223-1235.
49. Nakabayashi K, Bartsch M, Xiang Y, Miatton E, Pellengahr S, Yano R, Seo M, Soppe WJ. 2012. The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION1 protein

- levels in freshly harvested seeds. *Plant Cell* 24: 2826-2838.
50. Nakamura S, Abe F, Kawahigashi H, Nakazono K, Tagiri A, Matsumoto T, Utsugi S, Ogawa T, Handa H, Ishida H, Mori M, Kawaura K, Ogiwara Y, Miura H. 2011. A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. *Plant Cell* 23: 3215-3229.
 51. Ogonnaya FC, Imtiaz M, Ye G, Hearnden PR, Hernandez E, Eastwood RF, van Ginkel M, Shorter SC, Winchester JM. 2008. Genetic and QTL analyses of seed dormancy and preharvest sprouting resistance in the wheat germplasm CN10955. *Theor. Appl. Genet.* 116: 891-902.
 52. Peeters AJ, Blankestijn-De Vries H, Hanhart CJ, Léon-Kloosterziel KM, Zeevaart JA, Koornneef M. 2002. Characterization of mutants with reduced seed dormancy at two novel rdo loci and a further characterization of rdo1 and rdo2 in Arabidopsis. *Physiol. Plant.* 115: 604-612.
 53. Rasul G, Humphreys DG, Brule-Babel A, McCartney CA, Knox RE, DePauw RM, Somers DJ. 2009. Mapping QTLs for pre-harvest sprouting traits in the spring wheat cross 'RL4452/AC Domain'. *Euphytica* 168: 363-378.
 54. Roy JK, Prasad M, Varshney RK, Balyan HS, Blake TK. 1999. Identification of a microsatellite on chromosomes 6B and a STS on 7D of bread wheat showing an association with preharvest sprouting tolerance. *Theor. Appl. Genet.* 99: 336-340.
 55. Somyong S, Munkvold JD, Tanaka J, Benscher D, Sorrells ME. 2011. Comparative genetic analysis of a wheat seed dormancy QTL with rice and Brachypodium identifies candidate genes for ABA perception and calcium signaling. *Funct. Integr. Genomics* 11: 479-490.
 56. Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. 2010. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 5792-5797.
 57. Sweeney M, McCouch S. 2007. The complex history of the domestication of rice. *Ann. Bot.* 100: 951-957.
 58. Teng S, Rognoni S, Bentsink L, Smekens S. 2008. The Arabidopsis GSQ5/DOG1 Cvi allele is induced by the ABA-mediated sugar signalling pathway, and enhances sugar sensitivity by stimulating ABI4 expression. *Plant J.* 55: 372-381.
 59. Wan JM, Jiang L, Tang JY, Wang CM, Hou MY, Jing W, Zhang LX. 2006. Genetic dissection of the seed dormancy trait in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci.* 170: 786-792.
 60. Wang Z, Wang J, Bao Y, Wang F, Zhang H. 2010. Quantitative trait loci analysis for rice seed vigor during the germination stage. *J Zhejiang Univ Sci B (Biomed & Biotechnol)* 11: 958-964.
 61. Wang Z, Zhou Z, Liu Y, Liu T, Li Q, Ji Y, Li C, Fang C, Wang M, Wu M, Shen Y, Tang T, Ma J, Tian Z. 2015. Functional evolution of phosphatidylethanolamine binding proteins in soybean and Arabidopsis. *Plant Cell* 27: 323-336.
 62. Xiang Y, Nakabayashi K, Ding J, He F, Bentsink L, Soppe WJ. 2014. Reduced Dormancy5 encodes a protein phosphatase 2C that is required for seed dormancy in Arabidopsis. *Plant Cell* 26: 4362-4375.
 63. Ye H, Beighley DH, Feng J, Gu XY. 2013. Genetic and physiological characterization of two clusters of quantitative trait Loci associated with seed dormancy and plant height in rice. *G3 (Bethesda)* 3: 323-331.
 64. Ye H, Feng J, Zhang L, Zhang J, Mispan MS, Cao Z, Yang J, Beighley DH, Gu X. 2015. Map-based cloning of qSD1-2 identified a gibberellin synthesis gene regulating the development of endosperm-imposed dormancy in rice. *Plant Physiol.* 169: 152-165.
 65. Ye H, Michael E. Foley M, Gu XY. 2010. New seed dormancy loci detected from weedy rice-derived advanced populations with major QTL alleles removed from the background. *Plant Sci.* 179: 612-619.
 66. Yu J, et al. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. indica). *Science* 296: 79-92.
 67. Zanetti S, Winzeler M, Keller M, Keller B, Messmer M. 2000. Genetic analysis of pre-harvest sprouting resistance in a wheat × spelt cross. *Crop Sci.* 40: 1406-1417.
 68. Zhao M, Yang S, Liu X, Wu K. 2015. Arabidopsis histone demethylases LDL1 and LDL2 control primary seed dormancy by regulating DELAY OF GERMINATION 1 and ABA signaling-related genes. *Front. Plant Sci.* 6: 159.
 69. Zheng J, Chen F, Wang Z, Cao H, Li X, Deng X, Soppe WJ, Li Y, Liu Y. 2012. A novel role for histone methyltransferase KYP/SUVH4 in the control of Arabidopsis primary seed dormancy. *New Phytol.* 193: 605-616.