자포니카 벼 입형 다양화 육종소재 개발 및 특성 분석

박현수* · 백만기 · 남정권 · 신운철 · 정종민 · 이건미 · 박슬기 · 김춘송 · 조영찬 · 김보경
농촌진흥청 국립식량과학원

Development and Characterization of Breeding Materials with Diverse Grain Size and Shape in *japonica* Rice

Hyun-Su Park*, Man-Kee Baek, Jeong-Kwon Nam, Woon-Cheol Shin, Jong-Min Jeong, Gun-Mi Lee,
Seul-Gi Park, Choon-Song Kim, Young-Chan Cho, and Bo-Kyeong Kim
National Institute of Crop Science, RDA, Wanju, 55365, Korea

Abstract : To diversify the grain size and shape of *japonica* rice, we developed the Breeding Materials with Diverse Grain Size and Shape (BM_DGS) and characterized the grain and yield-related traits. We used the donor parents Jizi1560 and Jizi1581, *japonica* germplasm with extremely large grain size. Four cross combinations between the each donor parents and Korean high yielding *japonica* rice cultivars, Deuraechan and Boramchan, were constructed and anther culture method was applied. Among 290 doubled haploid lines, we selected 91 elite lines with diverse grain size and shape and designated to the BM_DGS. The grain size and shape of BM_DGS exhibited beyond the characteristics of previously developed Korean rice cultivars. The alleles of major grain-related genes, *GW2*, *GS3*, and *qSW5*, in BM_DGS showed two types, wild type or loss-of-function mutant type. The loss-of-function mutant alleles, *gw2*, *gs3*, and *qsw5*, had an effect on increasing grain size. The phenotypic variation of grain length was mostly controlled by *GS3* alleles, and grain width and thickness were influenced by the combinations of *GW2* and *qSW5* alleles. 1,000-grain weight was determined by the combinations of *GW2*, *GS3*, and *qSW5*. The grain-related genes influenced the phenotypic variation of yield-related traits. The result of this study could be useful to elucidate the relationship between the grain-related genes and agronomic traits. And the BM_DGS are being utilized in the breeding programs to diversify the grain size and shape in *japonica* rice.

Keywords : Rice, Grain size and shape, *GW2*, *GS3*, *qSW5*

서 언

벼 낱알의 크기와 형태는 수량과 품질에 중요한 역할을 한다. 낱알의 크기와 형태는 낱알의 길이, 너비, 너비에 대한 길이의 비인 장폭비와 두께에 의해 결정된다(Zuo and Li 2014). 낱알의 크기는 낱알의 무게와 직접적으로 관련되어 있으며, 낱알의 무게는 수수, 수당립수, 등숙능력과 함께 수량을 결정하는 필수 요인이다(Xing and Zhang 2010). 낱알의 형태는 일반적으로 낱알의 길이와 장폭비에 의해 결정되는데 쌀에 대한 소비자의 선호와 분상질과 같은 외관 품질에 영향을 미친다(Fitzgerald et al.

2009). 낱알의 크기와 형태는 벼 육종사업의 중요 형질로 나라와 인종, 문화, 성별 및 연령, 사회 요구와 시대 흐름 등에 의해 목표 형질 값과 그 중요성이 변화하게 된다. 낱알의 크기와 형태는 여러 유전자가 관여하여 조절되는 양적형질로 지금까지 약 400여개가 넘는 많은 양적형질유전자좌(quantitative trait loci; 이하 QTL)가 12개 염색체 전반에 걸쳐서 탐색되었다(Huang et al. 2013). 이들 중 클로닝되어 그 위치와 기능이 밝혀진 QTL은 *GS3*(Fan et al. 2006), *GW2*(Song et al. 2007), *qSW5/GW5*(Shomura et al. 2008, Weng et al. 2008), *GS5*(Li et al. 2011), *GL3/GL3.1*(Qi et al. 2012), *GW8*(Wang et al. 2012), *TGW6*(Ishimaru et al. 2013), *GW7*(Wang et al. 2015) 등 소수이다. 최초로 클로닝된 *GS3*는 낱알의 길이와 무게에 주동으로 작용하는 유전자로 N 말단에 기관 크기 조절(OSR;

*Corresponding Author (E-mail: mayoe@korea.kr, Tel: +82-63-238-5216, Fax: +82-63-238-5205)

(Received on September 25, 2017. Accepted on November 7, 2017.)

organ size regulation) 도메인이 존재하고 C 말단으로 transmembrane 도메인, TNFR/NGFR (a tumor necrosis factor receptor/nerve growth factor receptor like) 도메인, VWFC (a von Willebrand factor type C) 도메인이 존재한다(Mao et al. 2010). *GS3* 유전자는 낱알 길이에 부의 조절 작용(negatively regulator)을 하는데, *OSR* 도메인의 기능상실이나 결실은 긴 낱알을 특성을 가져온다. 특히 긴 낱알을 가지는 벼들과 짧은 낱알을 가지는 벼들의 *GS3*의 염기서열을 비교한 결과 긴 낱알을 가진 벼들은 2번 엑손의 시스테인 코돈(TGC)이 종결코돈(TGA)으로 nonsense 돌연변이가 일어난 것으로 확인되었다(Fan et al. 2009). *GW2*는 낱알의 너비와 폭에 관여하는 주동 QTL로 RING-type E3 ubiquitin ligase를 부호화한다(Song et al. 2007). *GW2* 유전자의 4번 엑손에서 1개의 염기가 결실될 경우 단백질 생성이 조기종결되어 유전자의 기능을 상실하게 된다. *GW2*는 세포 분열에 부의 조절 작용을 하는데, *GW2*의 기능 상실은 소수 왕겨의 세포수 증가와 등숙속도의 향상을 가져와 낱알의 너비, 무게와 수량을 증가시킨다. *qSW5*와 *GW5*는 5번 염색체에서 낱알의 너비와 무게에 관여하는 동일 주동 QTL로 밝혀졌다. *qSW5/GW5*는 polyubiquitin과 상호작용하는 아직까지 밝혀지지 않은 단백질을 부호화하며 세포분열을 조절하는 ubiquitin-proteasome pathway에 작용한다(Weng et al. 2008). 대부분의 자포니카 벼에서 발견되는 *qSW5* 유전자 염기서열의 1212-bp 결실은 유전자의 기능상실을 가져오고 이로 인해 낱알의 너비가 길어지고 무게가 증가하게 된다(Shomura et al. 2008)

우리나라, 일본, 중국 동북지역의 사람들은 대부분 쌀이 짧고 둥근 단원형을 선호하는 반면, 동남아시아, 중국 남부, 아메리카, 유럽 지역의 사람들은 길고 얇은 형태의 쌀을 선호한다(Calincacion et al. 2014). 특히 우리나라 소비자는 밥이 차지며 끈기가 있는 자포니카형 쌀을 선호하는데, 찰기가 많은 자포니카형 벼들은 대부분 쌀의 크기가 작고 길이가 짧으며 형태가 둥근 단립종의 단원형의 입형을 가지고 있으며, 찰기가 상대적으로 떨어지는 인디카형 벼는 쌀의 길이가 길고 너비가 얇은 장립종의 세장형 입형을 가지고 있다(Juliano 1979, Kang et al. 2006). 생태형 특유의 입형 특성은 우리나라 쌀 산업과 소비자의 중소립 단원형 입형 선호를 가져왔고, 인디카/자포니카 교잡을 통해 수량성을 향상시키고자 개발된 통일형 품종들에서 조차 단원형 입형을 가진 품종을 육성하고자 노력을 경주할 정도(Lee et al. 2003)로 우리나라 벼 육종사업에서 중소립 단원형 입형은 중요 목표 형질 특성이었다. 이러한 강한 선발압으로 인하여 입형 형질에 대한 우리나라 자포니카 벼 품종의 유전적 다양성은

협소화되었고, 중소립 단원형 이외의 입형에 대한 새로운 사회 요구와 시대적 변화에 직면할 경우 신속하고 능동적인 육종사업을 수행하는데 어려움이 예상되고 있다. 또한 정체되어 있는 자포니카 벼의 수량성 장벽과 기후변화에 따른 품질저하 문제를 극복하기 위한 기반연구로서 우리나라 자포니카 벼의 입형 다양화 연구는 중요성이 매우 크다.

본 연구는 우리나라 자포니카 벼의 협소한 입형 특성을 다양화하고자 자포니카 대립형 유전자원을 교배모본으로 활용하여 약배양을 통해 조기에 입형이 다양화된 육종소재를 개발하고 이들의 입형 관련 유전자형과 형질 특성을 분석하여 자포니카 벼 입형 다양화 육종사업에 반영하고자 수행하였다.

재료 및 방법

시험재료 및 재배방법

자포니카 벼의 입형 특성을 다양화하기 위해 자포니카 극대립 유전자원 Jizi1560 (IT251540)과 Jizi1581 (IT251541) (Qi et al. 2012, Ying et al. 2012)을 수여친으로 이용하였다. 수량성 향상을 위해 우리나라 자포니카 초다수 품종인 드래찬(Ha et al. 2009)과 보람찬(Ha et al. 2012)을 대립 유전자원과 각각 인공교배하여 4개의 F₁ 조합을 작성하였다. 조기에 고정된 계통을 획득하고자 F₁ 식물체를 이용하여 약배양을 수행하였다. 약배양 계통 중 열악형질을 가진 계통을 제외한 290개 계통을 선발하였고 교배모본과 우리나라 대립형 품종인 ‘대립벼 1호’ (Choi et al. 1994)를 비교품종으로 이용하여 농촌진흥청 국립식량과학원 벼 시험포장에 2013년 4월 30일 파종하여 5월 30일에 30 x 15 cm로 주당 1본씩 조당 28주를 이양하여 포장평가를 수행하였다. 290개 약배양 계통 중 포장평가를 통해 입형 특성이 다양화된 91개 계통을 선발하였으며, 교배모본과 대립벼1호를 포함한 96개 자원에 대해서 2014년과 2016년 2년간 완전임의배치법 2반복으로 4월 30일 파종하고 5월 30일에 30 x 15 cm로 주당 1본씩 조당 28주를 이양하여 예비선발시험을 수행하였다. 시비량은 N-P₂O₅-K₂O를 90-45-57 kg/ha으로 질소는 기비 : 분얼비 : 수비를 50 : 20 : 30 비율로 분시하였고, 인산은 전량 기비로, 칼륨은 기비 : 수비를 70 : 30 비율로 분시하였다.

농업형질 조사

2013년 포장시험과 2014, 2016년 예비선발시험에 공시된 재료의 출수기를 조사하고 성숙기에 평균이 되는 5개체에 대해서 간장, 수장, 수수를 측정하였다. 공시재료를 수확한 후 충실히

Table 1. The information of markers used for the identification of grain-related genes, *GW2*, *GS3*, and *qSW5*.

Gene	Chromosome	Marker	Sequence (5'-3')	Product size (bp)	Reference
<i>GW2</i>	2	GW2-Hpa I	F: CCAATAAAGATGTCCATTCTGTTA	23+151/174 (dCAPS/ <i>Hpa</i> I)	Yan et al. 2009
			R: GCTCTTCCTGTAACACATATTATG		Yan et al. 2011
<i>GS3</i>	3	GS3-Pst I	F: TATTTATTGGCTTGATTTCTGTG	294+218/512 (CAPS/ <i>Pst</i> I)	Yan et al. 2009
			R: GCTGGTTTTTTACTTTTCATTGACC		Yan et al. 2011
<i>qSW5</i>	5	N1212del	F: CGTCTTGCAACCAACGCCGATGTTATAC	759/1021/1971 (Indel)	Shomura et al. 2008
			R: GAGCGTGTGTAGGGAAGGAGCTGCATGA		Yan et al. 2011

등숙된 정조와 현미를 정선하여 정조와 현미의 길이, 너비, 두께를 캘리퍼스(caliper CD-15CP, Mitutoyo Corp., Japan)를 이용하여 각각 5립씩 조사하고 너비에 대한 길이의 비율로 장폭비를 계산하였다. 정조와 현미 100립에 대한 무게를 3반복으로 측정하여 평균 값을 천립중으로 환산하였다. 예비선발시험에 공시된 재료는 성숙기에 3주를 예취하여 등숙률 및 수당립수를 조사하고 20주를 예취하여 정조중을 측정하였다. 예비선발시험 2년간의 평균 값을 입형 및 수량 관련 형질 값으로 활용하였다.

입형 관련 유전자 분석

예비선발시험에 공시된 96개 재료에 대해서 입형 관련 유전자와 농업형질과의 관련성을 알아보기 위하여 유전자 분석을 수행하였다. Genomic DNA 추출은 BioSprint 96 (Qiagen Co., Düren, Germany)을 이용하였다. 샘플을 TissueLyser II (Qiagen Co., Düren, Germany)로 마쇄한 후 BioSprint 96 DNA Plant Kit (Qiagen Co., Düren, Germany)를 이용하여 DNA를 추출하였다. 입형 관련 유전자로 입형에 대한 기여도가 크고 특성이 자세히 밝혀진 주동유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*를 대상으로 하였다. 분자표지는 기존의 연구결과에서 개발돼 적용되었던 GW2-Hpa I (*GW2* 대상), GS3-Pst I (*GS3*), N1212del (*qSW5*)를 이용하였다(Table 1). PCR은 10 ng의 DNA와 AccuPower® PCR PreMix (Bioneer Co., Daejeon, Korea)를 이용하여 My-Genie 96 Thermal block (Bioneer Co., Daejeon, Korea)에서 수행하였다. PCR 반응은 GW2-Hpa I와 GS3-Pst I는 94°C에서 4분간 초기변성 후 94°C 45초, 55°C 45초, 72°C 1분간 35회 반복하고 72°C에서 5분간 반응하였다. N1212del는 94°C에서 5분간 초기변성 후 94°C 45초, 65°C 45초, 72°C 2분간 30회 반복하고 72°C에서 10분간 반응하였다. *GW2*와 *GS3*의 증폭된 PCR 산물은 제한효소 *Hpa* I, *Pst* I를 처리하고, *qSW5*는 제한효소 처리 없이 전기영동하였다. SYBR safe DNA gel stain (Invitron)으로 염색된 2% agarose gel을 이용하여 전기영동을

수행하였고, UV transilluminator (MiniBIS Pro, DNR Bio-Imaging Systems Ltd., Jerusalem, Israel)를 활용하여 유전자형을 판정하였다.

통계분석

통계분석은 SAS 프로그램(Version 9.2, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)을 이용하였다. 입형 및 수량 관련 형질에 대한 평균을 기술 통계법으로 구하였고, 평균간 비교는 PROC ANOVA로 분산분석 후 유의성이 있을 경우 5% 유의수준에서 Duncan's Multiple Range Test (DMRT)로 분석하였다. 2013년 포장평가에 공시된 재료에 대해서 군집분석(PROC CLUSTER; 평균 연결법)을 수행하였다. 상관분석(PROC CORR)을 실시하여 형질들의 관련성을 알아보고, 주성분 분석(PROC PCA)을 수행하여 입형 관련 형질과 공시재료들의 구조적 관계를 분석하였다. 입형 관련 주동 유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*가 정조와 현미의 길이, 너비, 두께, 천립중, 수당립수, 수수, 등숙률 각각에 기여하는 정도와 수량구성요소인 천립중, 수당립수, 수수, 등숙률이 정조 수량에 미치는 기여도를 알아보기 위해 PROC TCALIS로 경로계수 분석을 수행하였다. *GW2*, *GS3*, *qSW5*로 구성된 단일 유전자, 두 개 및 세 개의 유전자 조합이 입형 및 수량 관련 형질의 표현형 변이에 미치는 영향을 3요인 분산분석(PROC GLM)을 이용해 분석하였다. 분산분석의 평균제곱합, *F* 값 및 결정계수는 제3유형 제곱합을 이용하여 산출하였다. *t*-test(PROC TTEST)를 이용하여 *GW2*, *GS3*, *qSW5* 단일 유전자의 대립유전자형간 입형 및 수량 관련 형질의 표현형 차이를 분석하였고, 1 요인 분산분석(PROC ANOVA)과 평균간 비교(DMRT)를 통해 *GW2*, *GS3*, *qSW5* 등 세 개의 유전자로 구성된 대립유전자형 조합 간의 입형 및 수량 관련 형질의 표현형 차이를 분석하였다.

Fig. 1. Image of rough rice of the parents.

Table 2. Anther culture ability of the crosses and doubled haploid lines used in this study.

Cross combination	Anther cultured (no.)	Cali induced (no. and %)	Plant regeneration (no. and %) ^z	Green plants (no. and %) ^y	Albino (no. and %) ^x	Doubled haploid (DH) lines (no.) ^w	Selected DH lines (no.) ^v
Deuraechan/Jizi1560	10,700	6,280(58.7)	1241(19.8)	146(11.8)	1095(88.2)	99	88
Deuraechan/Jizi1581	11,600	2,780(24.0)	577(20.8)	110(18.8)	467(80.9)	105	70
Boramchan/Jizi1560	11,800	4,320(36.6)	817(18.9)	112(13.7)	705(86.3)	72	62
Boramchan/Jizi1581	6,300	4,380(69.5)	1184(27.0)	228(19.3)	956(80.7)	84	70
Total						360	290

^zPercent plant regeneration is the number of plants regenerated over number of cali plated

^yPercent green is the number of green plants regenerated over total plants regenerated

^xPercent albino is the number of albino plants regenerated over total plants regenerated

^wDouble haploid lines are harvested plants having fertile grain

^vSelected DH lines are used in this study

결 과

자포니카 벼 입형 다양화 육종소재 개발

우리나라 자포니카 벼의 협소한 입형 특성을 다양화하기 위해 수여친으로 이용된 Jizi1560과 Jizi1581은 자포니카형으로 낱알의 길이가 길고 너비가 넓어 커다란 입형 특성을 가진 대립 유전자원이다(Fig. 1). 이에 반해 수량성과 재배안정성 향상을 위해 교배친으로 이용된 우리나라 자포니카 초다수 품종 드래찬과 보람찬은 길이가 짧고 둥근 단원립 형태에 상대적으로 가벼운 입형 특성을 가지고 있다. 대립 유전자원과 초다수 품종을 인공교배하여 4조합(드래찬/Jizi1560, 드래찬/Jizi1581, 보람찬/Jizi1560, 보람찬/Jizi1581)을 작성하였다. 초기에 고정된 계통

을 육성하고자 각 교배조합의 F₁ 식물체를 이용하여 약배양을 수행하였다. 약배양을 통해 4조합에서 360개의 약배양 계통을 얻을 수 있었으며 이중 열악형질을 가진 계통을 제외한 290개 계통을 포장평가에 이용하였다(Table 2). 290개 약배양 계통과 교배친인 Jizi1560과 Jizi1581(3반복 공시), 드래찬과 보람찬(2반복) 및 대립벼1호(3반복) 등 303개 재료를 포장평가에 공시하여 정조 입형과 출수기 등 농업형질을 조사하였다. 정조의 입형 관련 형질 중 천립중은 정조 길이($r=0.789$), 너비(0.658), 두께(0.655) 순으로 관련성이 높았으며, 정조 길이는 너비(0.285)보다는 두께(0.330)와 관련성이 높았다(Table 3). 정조 너비는 두께와 높은 정의 상관($r=0.817$)을 나타냈으며, 정조 장폭비는 길이와 높은 정의 상관관계(0.638)를 나타냈고 너비와 두께와는

Table 3. Relationship between the grain-related traits of the doubled haploid lines (n=303).

Trait	GW	GT	RLW	TGW
GL ^z	0.330 ^{**y}	0.285 ^{**}	0.638 ^{**}	0.789 ^{**}
GW		0.817 ^{**}	-0.510 ^{**}	0.658 ^{**}
GT			-0.399 ^{**}	0.655 ^{**}
RLW				0.174 ^{**}

^zGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight^{y**} means significant at $p < 0.01$

부의 상관관계(-0.510, -0.399)를 나타냈다. 공시재료의 정조 길이, 너비, 두께 및 장폭비 값을 가지고 평균연결법을 통하여 군집분석을 수행하였다(Fig. 2). 군집이 평균연결법에 의해 병합되는 과정을 살펴보면 Norm RMS Dist (표준화된 RMS 거리)가 군집이 4개(0.833)에서 5개(0.780)로 될 때 5개에서 6개(0.681)로 될 때보다 거리의 변화는 적었으나, 군집이 현재와 같이 묶였을 때의 전체적인 설명 정도를 나타내는 R^2 값이 4개일 때 0.549, 5개 일 때 0.730, 6개 일 때 0.758로 군집이 5개에서 6개로 될 경우 설명할 수 있는 정도의 차이(2.8%)에 비해 4개에서 5개로 될 경우(18.1%)가 크게 증가하기 때문에 군집을 A-E까지 5개의 그룹으로 나누었다(data not shown). 또한 각 그룹을 대표하는 계통을 편의 없이 선발하고자 군집분포를 고려하여 그룹을 1-7개의 소그룹으로 분류하였다. 각각의 그룹에 의한 입형 및 농업형질 값은 Table 4와 같다. 드래찬과 보람찬이 속한 그룹 C는 가장 많은 계통들이 포함되어 있었으며 다른 그룹에 비해 상대적으로 정조 길이가 짧고 장폭비가 작은 단원형에 천립중이 작은 입형 특성을 나타냈다. 대립비1호가 속한 그룹 B는 두 번째로 많은 재료를 포함하고 있었으며, 그룹 C에 비해 정조 길이와 너비가 길고 천립중이 무거운 특성을 나타냈다. Jizi1581이 속한 그룹 A는 그룹 C와 B에 비해 상대적으로 정조 길이가 길어 장폭비가 크고 천립중이 무거운 특성을 나타냈다. 그룹 A, B, C는 출수기, 간장, 수중, 수수 등 농업형질 특성에서 큰 차이를 보이지 않았다. Jizi1560이 단독으로 속한 그룹 D는 정조 길이, 너비, 두께, 천립중이 가장 큰 대립형 특성을 나타냈으며, 그룹 A, B, C에 비해 출수가 빠르고 간장과 수장은 길며 수수는 적은 특성을 나타냈다. 2개의 약배양 계통이 속한 그룹 E는 정조 길이가 긴 반면 너비는 짧아 장폭비가 가장 큰 입형 특성을 나타냈으며, 출수가 매우 늦고 간장, 수장이 길고 수수는 많은 특성을 나타냈다. 이들 계통은 난알에 까락이 있고 탈립이 되며 지엽이 처지는 등 열악형질을 수반하고 있었다(data not

Fig. 2. Cluster analysis of doubled haploid lines based on rough rice length, width, thickness, and ratio of length to width in 2013.

shown). 포장평가에 공시된 290개 약배양 계통 중 각 그룹과 소그룹을 대표하여 다양한 입형 특성을 가지고 있으면서 농업형질 특성이 양호한 91계통을 선발하여 ‘자포니카 벼 입형 다양화

Table 4. Grain-related and agronomic traits of the groups divided by cluster analysis in 2013.

Group	n	Rough rice					HD (DAS)	CL (cm)	PL (cm)	PN	
		GL ^z (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TGW (g)					
A	A1	15	10.42b ^y	4.08c	2.54cd	2.56c	46.0b	96bc	84abc	23bcde	9abcd
	A2	25	9.76c	3.62efg	2.37fgh	2.70b	37.9def	97bc	80bc	24abc	8bcd
	A3	13	9.69c	4.46b	2.68b	2.18f	43.3bc	104bc	80bc	23cde	8cd
	Mean	53	9.93C ^x	3.96B	2.49B	2.53B	41.5B	98B	81B	24AB	8B
	C.V.(%)	53	3.9	9.8	6.4	9.5	11.5	11.2	13.8	10.1	24.7
B	B1	24	8.70f	3.78ef	2.40efg	2.31de	35.0ef	96bc	83abc	23cde	9abcd
	B2	36	8.79ef	4.10c	2.53cd	2.15f	37.7def	99bc	79bc	22cde	8abcd
	B3	19	8.44g	4.21c	2.60bc	2.01g	37.1def	101bc	77bc	23cde	8abcd
	B4	5	8.97e	4.52b	2.61bc	1.98gh	38.3de	105bc	72c	22cde	8bcd
	B5	10	9.32d	4.15c	2.50cde	2.25ef	40.1cd	109b	89ab	26a	7d
	B6	13	9.23d	3.81de	2.37fgh	2.43d	35.9ef	95bc	76bc	23cde	9abcd
	Mean	107	8.82D	4.04B	2.49B	2.20C	37.0C	99B	80B	23B	8B
	C.V.(%)	107	3.6	5.9	4.8	7.3	9.3	13.1	15.3	10.5	21.2
C	C1	73	8.10h	4.01cd	2.53cd	2.03g	34.2f	97bc	75bc	22cde	9abcd
	C2	1	7.59i	4.05c	2.42def	1.88h	30.2g	106b	80bc	20e	9abcd
	C3	22	7.77i	3.63efg	2.34fgh	2.15f	29.3g	97bc	75bc	22cde	9abcd
	C4	18	7.19j	3.59fg	2.34fgh	2.01g	27.0g	100bc	76bc	21de	10abc
	C5	19	8.22gh	3.44gh	2.29ghi	2.40d	29.8g	105bc	83abc	23bcde	9abcd
	C6	2	7.68i	3.16ij	2.09j	2.43d	23.5h	98cb	72c	21e	10abc
	C7	3	8.80ef	3.30hi	2.20i	2.67bc	29.9g	109b	79bc	22cde	9abcd
	Mean	138	7.95E	3.79B	2.43B	2.11C	31.6D	99B	76B	22B	9AB
	C.V.(%)	138	5.0	7.9	5.8	8.5	11.7	10.1	11.8	8.7	17.8
D	D	3	11.56aA	5.26aA	2.97aA	2.20efC	55.3aA	89cB	83abcAB	24abcdAB	8cdB
	C.V.(%)	3	1.5	3.6	1.7	2.7	2.9	0.0	3.4	8.5	13.2
E	E	2	10.60bB	3.07jC	2.27hiC	3.45aA	35.0eCD	125aA	95aA	26abA	11aA
	C.V.(%)	2	4.8	1.6	2.6	3.2	1.2	0.0	3.3	0.8	41.7
Total	Mean	303	8.66	3.91	2.47	2.23	35.5	99	78	23	9
	C.V.(%)	303	10.2	9.0	6.1	11.7	16.0	12.1	13.8	10.2	20.7

^zGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight, HD: heading date, DAS: days after seeding, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill

^yMeans with the same letters in a column are not significantly different at $p < 0.05$ (ANOVA followed by DMRT)

^xCapital letters indicate statistic difference among main groups defined by culstering analysis

육종소재(이하 ‘입형 다양화 육종소재’)라 명명하고 예비선택 시험에 공시하여 추가분석을 수행하였다.

입형 다양화 육종소재의 입형 관련 형질 특성

입형 다양화 육종소재의 2년간 예비선택시험에서 정조와 현미의 평균 입형 관련 형질 값은 Table 5과 같다. Jizi1581을 포함하는 그룹 A와 대립변1호를 포함하는 그룹 B는 비슷한 낱알 너비를 나타냈으며, 그룹 A의 낱알 길이가 더 길고 천립중이 더 무거웠다. 드래찬과 보람찬을 포함하는 그룹 C는 다른 그룹에 비해 낱알이 짧고 둥근 단원형의 중소립 입형 특성을 나타냈으며,

Jizi1560만 속한 그룹 D는 낱알의 길이, 너비, 두께와 천립중의 형질 값이 가장 큰 대립형 특성을 나타냈다. 그룹 E는 두 개의 약배양 계통(DGS79, DGS83)을 포함하는데 낱알의 길이가 길고 폭이 좁아 장폭비가 가장 큰 입형 특성을 나타냈다. 입형 다양화 육종소재의 입형 관련 형질간의 구조적 관계와 공시재료의 분포를 알아보고자 정조와 현미의 입형 관련 형질 값을 이용하여 주성분 분석을 수행하였다(Table 6). 축소된 형질들의 주성분 1은 전체 형질 특성의 56.4%를 설명할 수 있었으며 주성분 2는 37.5%를 설명할 수 있어 이들 2개의 주성분으로 전체 형질의 93.9%를 설명할 수 있었다. 주성분 분포도를 통해 형질들의

Table 5. Grain-related traits of the breeding materials.

Group		n	Rough rice					Brown rice				
			GL ^z (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TGW (g)	GL (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TGW (g)
A	A1	6	10.43b ^y	4.19cd	2.57bc	2.49bc	47.1b	7.64b	3.42bcde	2.31abcd	2.24bc	39.8b
	A2	10	9.49c	3.62ef	2.37def	2.63b	37.7de	7.04c	3.09fgh	2.14cdef	2.29b	32.9de
	A3	8	9.53c	4.53bc	2.70b	2.12efg	45.2bc	6.81cd	3.60ab	2.41a	1.90def	37.5bc
	Mean	24	9.74B ^x	4.07B	2.53B	2.43B	42.6B	7.12B	3.34A	2.27AB	2.15BC	36.1B
	C.V.(%)	24	4.7	11.6	7.0	10.9	11.6	5.5	8.6	6.5	10.4	9.6
B	B1	6	8.88d	3.87de	2.37ef	2.30cde	35.2efg	6.39de	3.25cdef	2.18bcdef	1.97de	30.6def
	B2	13	8.87d	4.18cd	2.56bcd	2.13defg	39.7de	6.32ef	3.49abcd	2.31abc	1.81efg	33.1de
	B3	7	8.31e	4.23bcd	2.54bcde	1.97fg	37.1de	5.96fgh	3.57ab	2.35ab	1.67gh	31.5de
	B4	4	8.79d	4.58b	2.70b	1.93g	41.5cd	6.15efg	3.72a	2.41a	1.66gh	34.1cd
	B5	4	9.38c	4.24bcd	2.51bcde	2.22cdef	40.9d	6.81cd	3.51abc	2.22bcde	1.95de	34.0cd
	B6	4	9.30c	3.94de	2.40cdef	2.63b	37.5de	6.77cd	3.23def	2.17bcdef	2.10bcd	31.5de
	Mean	38	8.86C	4.16B	2.52B	2.17B	38.6BC	6.34C	3.47A	2.28AB	1.84CD	32.4BC
	C.V.(%)	38	4.8	6.3	5.6	12.5	8.5	6.0	5.5	5.9	9.8	7.0
C	C1	9	8.02ef	4.17cd	2.58bc	1.93g	35.5ef	5.64hij	3.49abcd	2.35ab	1.62gh	29.5ef
	C2	1	7.49g	3.94de	2.36ef	1.90g	29.9h	5.24jk	3.34bcdef	2.13cdef	1.57h	24.9ghi
	C3	5	7.58g	3.64ef	2.36ef	2.09efg	30.1h	5.46ijk	3.20efg	2.12def	1.71fgh	25.0ghi
	C4	5	7.25g	3.66ef	2.34ef	1.99fg	28.0hi	5.18k	3.08fgh	2.13cdef	1.69gh	22.6hi
	C5	6	8.06ef	3.35f	2.26fg	2.41bcd	28.9hi	5.80ghi	2.83hi	2.03ef	2.05cd	24.0hi
	C6	2	7.66fg	3.50f	2.24gf	2.22cdef	24.9i	5.49ijk	2.89hi	1.99f	1.93de	21.8i
	C7	3	8.37e	3.48f	2.29fg	2.42bc	31.1gh	6.20efg	2.96gh	2.07ef	2.11bcd	25.9gh
	Mean	31	7.83D	3.73B	2.39BC	2.12B	30.8D	5.60D	3.16A	2.16CB	1.79D	25.6D
C.V.(%)	31	5.3	9.7	6.7	10.6	13.1	6.2	9.1	7.6	12.1	13.6	
D	D	1	11.52aA	5.41aA	2.97aA	2.13defgB	56.6aA	8.17aA	3.57abA	2.45aA	2.29bB	48.1aA
E	E	2	9.65cB	3.00gC	2.14gC	3.22aA	32.4fghCD	7.52bB	2.69iB	1.99fC	2.81aA	27.9fgCD
Total	Mean	96	8.79	4.00	2.47	2.24	37.1	6.34	3.32	2.23	1.93	31.2
	C.V.(%)	96	10.2	11.2	7.3	13.9	17.2	11.5	8.9	7.2	14.5	17.3

^zGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight^yMeans with the same letters in a column are not significantly different at $p < 0.05$ (ANOVA followed by DMRT)^xCapital letters indicate statistic difference among main groups defined by culstering analysis**Table 6.** Eigenvectors for the principal component analysis of the traits and correlation coefficient between the traits and principal components.

Trait	Eigenvector			Correlation coefficient		
	Prin1 ^y	Prin2	Prin3	Prin1	Prin2	Prin3
GL ^z	0.232	0.425	-0.171	0.551 ^{**x}	0.822 ^{**}	-0.089 ^{ns}
GW	0.392	-0.109	-0.411	0.931 ^{**}	-0.212 [*]	-0.213 [*]
GT	0.393	-0.112	0.422	0.933 ^{**}	-0.218 [*]	0.218 [*]
RLW	-0.165	0.447	0.280	-0.391 ^{**}	0.865 ^{**}	0.145 ^{ns}
TGW	0.386	0.189	-0.028	0.918 ^{**}	0.365 ^{**}	-0.014 ^{ns}
GLb ^w	0.170	0.466	-0.180	0.405 ^{**}	0.902 ^{**}	-0.093 ^{ns}
GWb	0.375	-0.179	-0.320	0.890 ^{**}	-0.347 ^{**}	-0.166 ^{ns}
GTb	0.376	-0.143	0.627	0.894 ^{**}	-0.277 ^{**}	0.325 ^{**}
RLWb	-0.106	0.491	0.122	-0.253 [*]	0.950 ^{**}	0.063 ^{ns}
TGWb	0.373	0.223	0.052	0.887 ^{**}	0.431 ^{**}	0.027 ^{ns}
Eigen value	5.64	3.75	0.27			
Contribution (%)	56.4	37.5	2.7			
Cumulative contribution (%)	56.4	93.9	96.6			

^zGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight^yPrin1, Prin2, and Prin3 indicate the first, second, and third component, respectively^xns, *, and ** mean no significant, significant at $p < 0.05$, and $p < 0.01$, respectively^wb means brown rice

Fig 3. Relationship among the traits (A) and lines (B) in the principal component analysis (PCA) diagram composed of component 1 and 2. GL, GW, GT, RLW, and TGW mean grain length, grain width, grain thickness, ratio of length to width, and 1000-grain weight of rough rice, respectively. GLb, GWb, GTb, RLWb, and TGWb mean grain length, grain width, grain thickness, ratio of length to width, and 1000-grain weight of brown rice, respectively.

Table 7. Comparison of grain-related traits of brown rice between the breeding materials and Korean rice cultivars.

Group	n	GL ^z (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TGW (g)
Deuraechan	1	5.44	3.19	2.12	1.71	24.7
Boramchan	1	5.09	3.06	2.13	1.67	22.9
Jizi1560	1	8.17	3.57	2.45	2.29	48.1
Jizi1581	1	7.89	3.43	2.29	2.30	38.0
Daeripbyeol	1	6.36	3.48	2.25	1.83	34.6
DH lines	91	6.34±0.68a ^y (5.09-7.69)	3.32±0.30a (2.66-3.91)	2.23±0.16a (1.83-2.63)	1.93±0.28c (1.53-2.83)	31.1±5.1a (18.6-41.5)
<i>japonica</i>	264	5.03±0.23d ^x (4.29-6.20)	2.82±0.11b (2.51-3.20)	1.94±0.13b (1.23-2.30)	1.79±0.09d (1.55-2.02)	22.0±2.0b (14.1-34.8)
black rice	13	5.34±0.63c (3.76-5.96)	2.57±0.12c (2.33-2.75)	1.78±0.11c (1.57-1.97)	2.08±0.25b (1.46-2.36)	19.5±2.9c (14.8-23.5)
<i>Tongil</i> -type	32	5.69±0.30b (5.09-6.49)	2.57±0.13c (2.30-2.91)	1.83±0.13c (1.60-2.14)	2.22±0.19a (1.79-2.65)	22.5±2.1b (18.9-28.2)

^zGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight

^yMeans with the same letters in a column are not significantly different at $p < 0.05$ (ANOVA followed by DMRT)

^xThe data of *japonica*, black rice, and *Tongil*-type cultivars were used the value on registration of national variety and in the website of 'Nongsaro' (<http://www.nongsaro.go.kr/>)

구조적 관계를 보면 주성분 1을 기준으로 낱알의 두께, 너비, 천립중 및 길이가 장폭비와 다른 방향성을 나타냈으며, 주성분 2를 기준으로 장폭비, 낱알 길이, 천립중이 두께와 너비와 다른 방향성을 나타냈다(Fig. 3A). 공시재료들의 구조적 관계를 보면 DGS3(Jizi1560)과 DGS79 및 DGS83(그룹 E에 속함)은 주성분 분포 값의 95% 수준을 벗어난 곳에 위치함으로써 다른 공시재

료들에 비해서 입형 특성이 특이한 것으로 나타났다(Fig. 3B). 개발된 입형 다양화 육종소재의 입형 관련 형질의 다양성을 알아보기 위해 국립식량과학원에서 육성된 319개 벼 품종(자포니카 264 품종, 흑미 13, 통일형 32)의 육성당시 현미 입형 데이터와 비교 분석하였다(Table 7). 입형 다양화 육종소재는 현미 길이, 너비, 두께, 장폭비, 천립중 등 모든 형질에서 가장 넓은 범위와 가장

Fig. 4. Distribution of the breeding materials and Korean rice cultivars using brown rice length and width. Korean rice cultivars were classified into *japonica* (blue round mark, n=264), black rice (brown x-mark, n=13), and *Tongil*-type (green triangle mark, n=32).

높은 표준편차를 보였다. 또한 현미 길이와 너비를 이용한 산포도에서 우리나라 자포니카 벼 품종들은 현미 장폭비 1.5에서 2.0 사이의 단원형에 모든 품종이 조밀하게 모여 있는 반면 입형 다양화 육종소재는 현미 길이와 너비의 형질 값의 분포가 넓으며 단원형, 중원형, 장원형의 여러 형태에 분포하여 다양한 입형 특성을 나타내는 것으로 확인되었다(Fig. 4).

입형 다양화 육종소재의 수량 관련 형질 특성

입형 다양화 육종소재의 수량 관련 형질 값은 Table 8와 같다. 출수는 그룹 D(92 DAS)와 A(97 DAS)가 상대적으로 빠르고 그 다음으로 그룹 B(103 DAS)와 C(106 DAS)가 출수하며 그룹 E(128 DAS)가 가장 늦었다. 간장은 그룹 E(98 cm)가 가장 크고 그룹 D(92 cm)가 그 다음이며, 그룹 A(82 cm), B(81 cm), C(81 cm)는 비슷한 수준으로 작았다. 수장과 수수는 통계적으로 유의한 차이가 없었다. 수당립수는 그룹 C(125개)와 E(123개)가 많았으며 그 다음으로 그룹 A(103개)와 B(103개)였으며 그룹 D(55개)가 가장 적었다. 등숙률은 그룹 C(73.8%), E(73.8%), B(60.4%), A(51.9%) 순이었으며 그룹 D는 7.1%로 매우 낮은 등숙상태를 보였다. 20주 정조수량은 그룹 C(577 g), E(542 g), B(500 g), A(458 g), D(362 g) 순이었다. 입형

다양화 육종소재의 입형 및 수량 관련 형질들 간의 상관관계를 분석하였다(Table 9). 낱알의 길이는 천립중($r=0.801, 0.741$; 정조 및 현미), 장폭비(0.478, 0.759), 수장(0.475, 0.477) 및 간장(0.237, 0.289)과 정의 상관을 나타냈고 등숙률(-0.508, -0.447), 정조수량(-0.476, -0.420), 수당립수(-0.427, -0.345), 출수기(-0.255, -0.220)와는 부의 상관을 나타냈다. 낱알의 너비는 두께($r=0.887, 0.850$; 정조 및 현미)와 천립중(0.768, 0.639)과 정의 상관을 나타냈고 장폭비(-0.576, -0.591), 등숙률(-0.561, -0.398), 정조수량(-0.491, -0.410), 수당립수(-0.463, -0.381), 출수기(-0.310, -0.208), 수수(-0.230, -0.269)와는 부의 상관을 나타냈다. 낱알의 두께는 천립중($r=0.770, 0.680$; 정조 및 현미)과 정의 상관을 나타냈고 수당립수(-0.431, -0.359), 정조수량(-0.427, -0.367), 등숙률(-0.417, -0.375), 수수(-0.249, -0.285)와는 부의 상관을 나타냈다. 장폭비는 수장($r=0.292, 0.355$; 정조 및 현미)과 간장(0.255, 0.324)과 정의 상관관계를 나타냈다. 천립중은 수장($r=0.292, 0.366$; 정조 및 현미)과 정의 상관 관계를 나타냈고 수당립수(-0.576, -0.506), 정조수량(-0.554, -0.529), 등숙률(-0.498, -0.522), 출수기(-0.270, -0.276), 수수(-0.213, -0.243)와는 부의 상관을 나타냈다. 출수기는 간장($r=0.525$), 등숙률(0.440), 정조수량(0.434), 수당립수

Table 8. Yield-related traits of the breeding materials.

Group	n	HD ^z (DAS)	CL (cm)	PL (cm)	PN	NS	RRG (%)	Yield (g)	
A	A1	6	95bc ^y	80ab	24abc	11abc	68de	66.6abcd	468cdef
	A2	10	94bc	80ab	26a	9bc	136ab	52.7de	494bcdef
	A3	8	102bc	84ab	23abc	9abc	88cde	39.9e	405ef
	Mean	24	97B ^x	82B	24A	9A	103AB	51.9A	458AB
	C.V.(%)	24	10.5	13.9	8.2	19.6	38.2	36.2	16.7
B	B1	6	97bc	79b	24abc	11abc	95bcde	55.7cde	483bcdef
	B2	13	102bc	80ab	23abc	10abc	94bcde	68.2abcd	511abcdef
	B3	7	106bc	81ab	23abc	8c	125abc	59.8bcde	527abcde
	B4	4	107bc	73b	22bc	10abc	93bcde	53.4de	453def
	B5	4	109abc	90ab	24abc	8c	112abc	54.1de	446def
	B6	4	98bc	82ab	25ab	11abc	105abcd	56.5cde	544abcde
	Mean	38	103B	81B	23A	10A	103AB	60.4A	500AB
	C.V.(%)	38	13.2	14.4	8.3	19.5	24.2	26.2	17.9
C	C1	9	99bc	75b	23abc	10abc	118abc	64.7abcde	523abcdef
	C2	1	109abc	83ab	21c	12a	123abc	84.6ab	632abc
	C3	5	109abc	76b	22bc	12ab	118abc	77.5abcd	554abcde
	C4	5	104bc	76b	21c	12ab	135ab	81.5abc	641ab
	C5	6	115ab	83ab	21c	10abc	125abc	86.9a	596abcd
	C6	2	104bc	73b	22bc	11abc	150a	69.1abcd	666a
	C7	3	110abc	81ab	23abc	10abc	122abc	78.8abcd	556abcde
	Mean	31	106B	78B	22A	11A	125A	76.1A	577A
	C.V.(%)	31	10.3	8.2	8.1	18.0	18.5	15.4	17.8
D	D	1	92cB	91abAB	24abcA	10abcA	55eB	7.1fB	362fB
E	E	2	128aA	98aA	24abcA	10abcA	123abcA	73.8abcdA	542abcdeA
Total	Mean	96	103	80	23	10	110	63.0	513
	C.V.(%)	96	12.4	12.9	8.8	18.4	27.7	29.7	19.9

^zHD: heading date, DAS: days after seeding, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill, NS: number of spikelets per panicle, RRG: ratio of ripened grain

^yMeans with the same letters in a column are not significantly different at $p < 0.05$ (ANOVA followed by DMRT)

^xCapital letters indicate statistic difference among main groups defined by culstering analysis

Table 9. Correlation coefficient among grain and yield-related traits in the breeding materials.

Trait ^z	GL ^y (x1, 6)	GW (x2, 7)	GT (x3, 8)	RLW (x4, 9)	TGW (x5, 10)	HD (x11)	CL (x12)	PL (x13)	PN (x14)	NS (x15)	RRG (x16)	Yield (x17)
x1, 6		0.364 ^{**}	0.322 ^{**}	0.478 ^{**}	0.801 ^{**}	-0.255 [*]	0.237 [*]	0.475 ^{**}	-0.168 ^{ns}	-0.427 ^{**}	-0.508 ^{**}	-0.476 ^{**}
x2, 7	0.066 ^{nsx}		0.887 ^{**}	-0.576 ^{**}	0.768 ^{**}	-0.310 ^{**}	-0.127 ^{ns}	0.043 ^{ns}	-0.230 [*]	-0.463 ^{**}	-0.561 ^{**}	-0.491 ^{**}
x3, 8	0.088 ^{ns}	0.850 ^{**}		-0.534 ^{**}	0.770 ^{**}	-0.190 ^{ns}	-0.068 ^{ns}	0.038 ^{ns}	-0.249 [*]	-0.431 ^{**}	-0.417 ^{**}	-0.427 ^{**}
x4, 8	0.759 ^{**}	-0.591 ^{**}	-0.467 ^{**}		-0.043 ^{ns}	0.075 ^{ns}	0.255 [*]	0.396 ^{**}	0.037 ^{ns}	0.048 ^{ns}	0.080 ^{ns}	0.012 ^{ns}
x5, 10	0.741 ^{**}	0.639 ^{**}	0.680 ^{**}	0.177 ^{ns}		-0.270 ^{**}	0.103 ^{ns}	0.292 ^{**}	-0.213 [*]	-0.576 ^{**}	-0.498 ^{**}	-0.554 ^{**}
x11	-0.220 [*]	-0.208 [*]	-0.166 ^{ns}	-0.024 ^{ns}	-0.276 ^{**}		0.525 ^{**}	-0.257 [*]	-0.007 ^{ns}	0.290 ^{**}	0.440 ^{**}	0.434 ^{**}
x12	0.289 ^{**}	-0.133 ^{ns}	-0.090 ^{ns}	0.324 ^{**}	0.106	0.525 ^{**}		0.141 ^{ns}	-0.192 ^{ns}	0.108 ^{ns}	0.115 ^{ns}	0.209 [*]
x13	0.477 ^{**}	0.057 ^{ns}	0.033 ^{ns}	0.355 ^{**}	0.366 ^{**}	-0.257 [*]	0.141 ^{ns}		-0.425 ^{**}	0.132 ^{ns}	-0.324 ^{**}	-0.274 ^{**}
x14	-0.150 ^{ns}	-0.269 ^{**}	-0.285 ^{**}	0.033 ^{ns}	-0.243 [*]	-0.007 ^{ns}	-0.192 ^{ns}	-0.425 ^{**}		-0.451 ^{**}	0.462 ^{**}	0.240 [*]
x15	-0.345 ^{**}	-0.381 ^{**}	-0.359 ^{**}	-0.022 ^{ns}	-0.506 ^{**}	0.290 ^{**}	0.108 ^{ns}	0.132 ^{ns}	-0.451 ^{**}		0.038 ^{ns}	0.507 ^{**}
x16	-0.447 ^{**}	-0.398 ^{**}	-0.375 ^{**}	-0.100 ^{ns}	-0.522 ^{**}	0.440 ^{**}	0.115 ^{ns}	-0.324 ^{**}	0.462 ^{**}	0.038 ^{ns}		0.575 ^{**}
x17	-0.420 ^{**}	-0.410 ^{**}	-0.367 ^{**}	-0.081 ^{ns}	-0.529 ^{**}	0.434 ^{**}	0.209 [*]	-0.274 ^{**}	0.240 [*]	0.507 ^{**}	0.575 ^{**}	

^zUpper and lower diagonal indicate the value of rough and brown rice, respectively

^yGL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight, HD: heading date, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill, NS: number of spikelets per panicle, RRG: ratio of ripened grain

^xns, *, and ** mean no significant, significant at $p < 0.05$, and $p < 0.01$, respectively

Fig. 5. PCR analysis to confirm the allele types of the breeding materials using gene specific DNA markers. *GW2*, *GS3*, and *qSW5* were confirmed by PCR products amplified with primer, GW2-Hpa I (cleaved by *Hpa* I, A), GS3-Pst I (*Pst* I, B), and N1212del (C). DGS1: Deuraechan, 2: Boramchan, 3: Jizi1560, 4: Jizi1581, 5: Daeripbyeo 1, 6-96: the breeding materials.

Table 10. Number of allele types and frequency of *GW2*, *GS3*, and *qSW5* in each group of the breeding materials.

Group		n	<i>GW2</i>		<i>GS3</i>		<i>qSW5</i>		Remark
			<i>gw2</i>	<i>GW2</i>	<i>gs3</i>	<i>GS3</i>	<i>qsw5</i>	<i>qSW5</i>	
A	A1	6	3	3	6	0	5	1	Jizi1581 (<i>gw2gs3qSW5</i>)
	A2	10	6	4	10	0	1	9	
	A3	8	7	1	6	2	8	0	
	Total	24	16	8	22	2	14	10	
			(66.7) ^z	(33.3)	(91.7)	(8.3)	(58.3)	(41.7)	
B	B1	6	0	6	3	3	6	0	Daeripbyeo 1 (<i>gw2GS3qsw5</i>)
	B2	13	9	4	3	10	11	2	
	B3	7	6	1	2	5	7	0	
	B4	4	4	0	1	3	4	0	
	B5	4	3	1	3	1	3	1	
	B6	4	1	3	3	1	3	1	
	Total	38	23	15	15	23	34	4	
			(60.5)	(39.5)	(39.5)	(60.5)	(89.5)	(10.5)	
C	C1	9	5	4	0	9	8	1	Deuraechan (<i>GW2GS3qsw5</i>) Boramchan (<i>GW2GS3qsw5</i>)
	C2	1	0	1	0	1	1	0	
	C3	5	0	5	0	5	5	0	
	C4	5	0	5	0	5	4	1	
	C5	6	0	6	1	5	1	5	
	C6	2	1	1	0	2	1	1	
	C7	3	0	3	1	2	1	2	
	Total	31	6	25	2	29	21	10	
			(19.4)	(80.6)	(6.5)	(93.5)	(67.7)	(32.3)	
D	D	1	1	0	1	0	1	0	Jizi1560 (<i>gw2gs3qsw5</i>)
			(100)	(0)	(100)	(0)	(100)	(0)	
E	E	2	0	2	2	0	0	2	DGS79, 83 (<i>GW2gs3qSW5</i>)
			(0)	(100)	(100)	(0)	(0)	(100)	
Total		96	46	50	42	54	70	26	
			(47.9)	(52.1)	(43.8)	(56.3)	(72.9)	(27.1)	

^zThe value in the parenthesis is the frequency of the allele type of *GW2*, *GS3*, and *qSW5*

(0.290)과 정의 상관을 나타냈고 수장(-0.257)과는 부의 상관을 나타냈다. 간장은 정조수량($r=0.209$)과 정의 상관을 나타냈고, 수장은 수수($r=-0.425$), 등숙률(-0.324), 정조수량(-0.274)과 부의 상관을 나타냈다. 수수는 등숙률($r=0.462$), 정조수량(0.240)과 정의 상관을 나타냈고 수당립수(-0.451)와는 부의 상관을 나타냈다. 수당립수($r=0.507$)와 등숙률(0.575)은 정조수량과 정의 상관을 나타냈다.

입형 관련 유전자형 분석

입형 다양화 육종소재에 대해 입형 관련 주동유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*의 유전자형을 분석하였다. *GW2*, *GS3*, *qSW5* 각각은 야생형 대립유전자와 기능상실 돌연변이형 대립유전자 두 개의 대립유전자형이 탐지되었다(Fig 5). 우리나라 자포니카 초다수 품종인 드래찬과 보람찬은 *qSW5*이 돌연변이형인 *GW2GS3qsw5* 유전자형을 나타냈고, 대립형 품종인 대립벼1호는 *GW2*와 *qSW5*가 돌연변이형인 *gw2GS3qsw5* 유전자형을 나타냈다. 대립형 유전자원인 Jizi1581은 *GW2*와 *GS3*가 돌연변이형인 *gw2gs3qSW5* 유전자형을 나타냈고, 입형 크기가 가장 컸던 Jizi1560은 모든 유전자가 돌연변이형인 *gw2gs3qsw5* 유전자형을 나타냈다. 낱알의 길이가 길고 너비가 좁아 장폭비가 컸던 그룹 D의 DGS79와 DGS83은 *GS3*만 돌연변이형인 *GW2gs3qSW5* 유전자형을 나타냈다. 각 그룹과 소그룹별 입형 관련 유전자의 대립유전자형 빈도는 Table 10과 같다. 그룹 A, B, C의 가장 높은 빈도의 유전자형은 각각 *gw2gs3qSW5*(29.2%), *gw2GS3qsw5*(34.2%), *GW2GS3qsw5*(48.4%) 이었다.

유전자가 입형 관련 형질의 표현형 변이에 미치는 영향

입형 관련 유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*가 입형 관련 형질 변이에 미치는 영향에 대해서 분석하였다(Table 11). 세 개 유전자의 단독 작용과 두 개 및 세 개 유전자의 상호작용을 통해서 전체적으로 설명되는 표현형 변이를 살펴보면 낱알의 길이, 너비, 두께, 장폭비, 천립중의 결정계수가 정조 형질에서 각각 0.462, 0.669, 0.546, 0.654, 0.455이고 현미 형질에서 각각 0.542, 0.734, 0.557, 0.755, 0.479로 입형 관련 유전자의 작용으로 입형 다양화 육종소재의 입형 관련 형질에 대한 표현형 변이를 정조는 45% 이상, 현미는 54% 이상을 설명할 수 있었다. 정조 길이에 대해서는 *GS3*(41.1%)와 *GW2*(3.5%)가 작용하였고, 현미 길이에 대해서는 *GS3*(51.3%) 단독으로 표현형 변이의 50% 이상을 설명하였다. 정조 너비에 대해서는 *GW2*(34.0%)와 *qSW5* (30.4%)가 작용하였고 *GS3*와 *qSW5*의 상호작용(1.6%)이 존재하였으며,

현미 너비에 대해서는 *GW2*(37.2%)와 *qSW5*(32.7%)가 표현형 변이의 70% 가량을 설명하였고 *GS3*와 *SW5*의 상호작용(2.6%)이 존재하였다. 낱알의 두께에 대해서는 *GW2*(27.6, 26.8%; 정조 및 현미)와 *qSW5*(25.1, 26.5%)가 비슷한 수준으로 표현형 변이에 영향을 미쳤다. 낱알의 장폭비에 대해서는 *GS3*(26.6, 38.3%; 정조 및 현미), *qSW5*(19.1, 20.4%), *GW2*(15.6, 13.1%) 순으로 표현형 변이에 영향을 미쳤으며, *GW2*와 *GS3*의 상호작용(2.2, 1.4%)이 존재하였다. 낱알의 천립중은 *GW2*(20.2, 18.2%; 정조 및 현미), *GS3*(12.6, 17.4%), *qSW5*(11.7, 9.9%) 순으로 표현형 변이에 영향을 미쳤다. 입형 관련 유전자의 대립유전자형에 따른 입형 관련 형질 값을 비교 분석하였다(Table 12). 세 개의 유전자 모두 기능상실 돌연변이형 대립유전자인 *gw2*, *gs3*, *qsw5*가 야생형 대립유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*에 비해 낱알의 크기가 증가하는 방향으로 작용하였다. *gw2*는 *GW2*에 비해 정조의 길이, 너비, 두께, 천립중 및 현미의 너비, 두께, 천립중이 증가하였으며, 정조와 현미의 장폭비는 감소하였다. *gs3*는 *GS3*와 낱알의 너비와 두께는 차이가 없었으나 *gs3*가 *GS3*에 비해 낱알 길이가 길어져 장폭비가 커지고 천립중이 증가하였다. *qsw5*와 *qSW5*는 낱알의 길이에는 차이가 없으나 *qsw5*가 *qSW5*에 비해 너비와 두께가 커지고 천립중이 증가하였으며 장폭비는 감소하였다. 입형 다양화 육종소재는 세 개의 유전자로 작성 가능한 모든 대립유전자 조합인 8개의 유전자형이 탐지되었다. 유전자형별 형질 값을 비교해 보면 낱알의 길이는 *GS3*의 대립유전자형에 의해 차이가 구분되었는데 *gs3* 대립유전자를 가지고 있는 유전자형이 *GS3* 대립유전자를 가지고 있는 유전자형에 비해 낱알의 길이가 길었다(Fig. 6). 너비와 두께는 *GW2*와 *qSW5*의 대립유전자 조합에 의해 형질 값의 차이가 구분되었는데 *gw2qsw5*가 형질 값이 가장 크고 *gw2qSW5*와 *GW2qsw5*가 통계적으로 같은 그룹으로 분류되었으며 *GW2qSW5*가 값이 가장 작았다. 장폭비와 천립중은 *GW2*, *GS3*, *qSW5* 세 개의 유전자 모두가 관여하여 작성된 대립유전자 조합의 유전자형에 의해 형질 값이 구분되었다. 장폭비는 *GW2*와 *qSW5*가 야생형 대립유전자이면서 *GS3*만 기능상실 돌연변이형 대립유전자인 *GW2gs3qSW5* 유전자형이 장원형에 속하는 현미 장폭비 2.56으로 가장 큰 장폭비를 보였으며 *gw2gs3qSW5*(현미 장폭비 2.18), *GW2gs3qsw5*(2.15), *GW2GS3qSW5*(2.05)이 중원형에 속하면서 중간 값을 나타냈고 *gw2gs3qsw5*(1.92), *gw2GS3qSW5*(1.81), *GW2GS3qsw5*(1.74), *gw2GS3qsw5*(1.67)이 단원형에 속하면서 값이 작았다. 천립중은 세 개의 유전자가 모두 기능상실 돌연변이형 대립유전자인 *gw2gs3qsw5* 유전자형이 가장 무거운 값(44.4, 36.6 g; 정조 및 현미)을 나타냈으며

Table 11. The influence of *GW2*, *GS3*, and *qSW5* on the phenotypic variation of grain-related traits.

Source of variance	df	Rough rice										Brown rice																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
		GL ²					GW					GT					RLW					TGW					GL					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS					F					R ²					MS									

²GL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight

^{ns}, *, and ** mean no significant, significant at $p<0.05$, and $p<0.01$ by three-way ANOVA, respectively

Table 12. Comparison of the value of grain-related traits according to allele types.

Gene combination	Genotype	n	Rough rice							Brown rice						
			GL ² (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TLW (g)	GL (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW	TLW (g)	GL (mm)	GW (mm)	GT (mm)	RLW
Single gene	<i>gw2</i>	46	9.05±0.797 ^{**y}	4.27±0.373 ^{**}	2.58±0.159 ^{**}	2.14±0.240 ^{**}	40.6±5.31 ^{**}	6.46±0.656 ^{ns}	3.50±0.211 ^{**}	2.33±0.139 ^{**}	1.86±0.237 [*]	34.0±4.16 ^{**}				
	<i>GW2</i>	50	8.55±0.921	3.73±0.341	2.38±0.136	2.33±0.340	33.9±5.61	6.23±0.774	3.15±0.260	2.15±0.127	1.99±0.303	28.7± 5.15				
	<i>gs3</i>	42	9.51±0.633 ^{**}	4.01±0.434 ^{ns}	2.46±0.174 ^{ns}	2.43±0.339 ^{**}	40.2±5.65 ^{**}	6.98±0.494 ^{**}	3.34±0.281 ^{ns}	2.22±0.132 ^{ns}	2.14±0.255 ^{**}	34.1±4.46 ^{**}				
	<i>GS3</i>	54	8.23±0.621	3.97±0.421	2.48±0.185	2.09±0.180	34.8±5.97	5.84±0.431	3.29±0.308	2.25±0.181	1.76±0.166	29.0±4.99				
	<i>qsw5</i>	70	8.76±0.921 ^{ns}	4.14±0.366 ^{**}	2.53±0.161 ^{**}	2.14±0.250 ^{**}	38.3±6.33 ^{**}	6.26±0.714 ^{ns}	3.43±0.213 ^{**}	2.29±0.141 ^{**}	1.83±0.218 ^{**}	32.1±5.25 ^{**}				
Three genes	<i>qSW5</i>	26	8.88±0.829	3.56±0.372	2.32± 0.125	2.51±0.298	34.0±5.57	6.55±0.729	3.02±0.276	2.09±0.117	2.19±0.269	28.9±5.15				
	<i>gw2gs3qsw5</i>	14	9.57±0.852a ^x	4.51±0.296a	2.64±0.133a	2.13±0.160c	44.4±5.45a	6.84±0.600a	3.57±0.127a	2.35±0.070a	1.92±0.185de	36.6±4.87a				
	<i>gw2gs3qSW5</i>	9	9.56±0.433a	3.85±0.274b	2.39±0.069b	2.50±0.192b	39.4±2.82b	7.08±0.363a	3.25±0.164b	2.16±0.088	2.18±0.121b	34.0±1.55ab				
	<i>gw2GS3qsw5</i>	20	8.53±0.507b	4.33±0.305a	2.65±0.137a	1.98±0.095c	39.2±5.08b	5.98±0.384b	3.59±0.191a	2.40±0.132a	1.67±0.095g	32.7±3.76abc				
	<i>gw2GS3qSW5</i>	3	8.55±0.475b	4.03±0.220b	2.49±0.122b	2.13±0.214c	36.2±3.67bc	6.09±0.361b	3.36±0.123b	2.24±0.072b	1.81±0.150ef	30.3±2.75bcd				
	<i>GW2gs3qsw5</i>	13	9.51±0.606a	3.93±0.155b	2.43±0.120b	2.50±0.297b	39.3±5.00b	6.98±0.503a	3.26±0.104b	2.20±0.087b	2.15±0.119bc	33.9±4.31ab				
	<i>GW2gs3qSW5</i>	6	9.32±0.393a	3.24±0.189c	2.25±0.102c	2.89±0.258a	33.4±2.10c	7.11±0.391a	2.79±0.085c	2.04±0.066c	2.56±0.203a	29.0±1.98cd				
	<i>GW2GS3qsw5</i>	23	8.03±0.680b	3.88±0.242b	2.43±0.106b	2.08±0.141c	33.2±4.53c	5.74±0.492b	3.31±0.161b	2.20±0.112b	1.74±0.126gf	27.8±3.94d				
	<i>GW2GS3qSW5</i>	8	7.90±0.393b	3.32±0.122c	2.22±0.069c	2.38±0.097b	27.7±3.00d	5.72±0.279b	2.80±0.092c	1.99±0.077c	2.05±0.082cd	22.5±2.39e				

²GL: grain length, GW: grain width, GT: grain thickness, RLW: ratio of length to width, TGW: 1000-grain weight

^{ns}, *, and ** mean no significant, significant at $p<0.05$, and $p<0.01$ by t -test, respectively

^xMeans with the same letters in a column are not significantly difference at $p<0.05$ (ANOVA followed by DMRT)

Table 13. The influence of *GW2*, *GS3*, and *qSW5* on the phenotypic variation of yield-related traits.

Source of variance	df	HD ²			CL			PL			PN			NS			RRG			Yield		
		MS	F	R ²	MS	F	R ²	MS	F	R ²	MS	F	R ²	MS	F	R ²	MS	F	R ²	MS	F	R ²
GW2	1	456.17	3.03 ^{ns}	0.030	69.24	0.66 ^{ns}	0.007	1.92	0.57 ^{ns}	0.005	71.89	32.69 ^{**}	0.251	68.69	0.09 ^{ns}	0.001	4710.60	23.28 ^{**}	0.161	25221.91	3.04 ^{ns}	0.027
GS3	1	771.18	5.13 [*]	0.051	23.78	0.23 ^{ns}	0.002	65.81	19.50 ^{**}	0.163	4.44	2.02 ^{ns}	0.016	154.29	0.21 ^{ns}	0.002	5093.57	25.17 ^{**}	0.174	92956.71	11.19 ^{**}	0.099
qSW5	1	149.60	1.00 ^{ns}	0.010	286.80	2.72 ^{ns}	0.028	0.29	0.09 ^{ns}	0.001	11.05	5.02 [*]	0.039	10612.05	14.16 ^{**}	0.128	993.58	4.91 [*]	0.034	59012.53	7.11 ^{**}	0.063
GW2*GS3	1	111.21	0.74 ^{ns}	0.007	78.17	0.74 ^{ns}	0.008	10.40	3.08 ^{ns}	0.026	1.27	0.58 ^{ns}	0.004	482.82	0.64 ^{ns}	0.006	6.55	0.03 ^{ns}	0.000	941.84	0.11 ^{ns}	0.001
GW2*qSW5	1	300.02	2.00 ^{ns}	0.020	50.81	0.48 ^{ns}	0.005	2.72	0.81 ^{ns}	0.007	0.17	0.08 ^{ns}	0.001	756.13	1.01 ^{ns}	0.009	108.65	0.54 ^{ns}	0.004	22574.11	2.72 ^{ns}	0.024
GS3*qSW5	1	56.82	0.38 ^{ns}	0.004	23.24	0.22 ^{ns}	0.002	25.33	7.51 ^{**}	0.063	3.64	1.66 ^{ns}	0.013	3093.87	4.13 [*]	0.037	253.21	1.25 ^{ns}	0.009	4863.55	0.59 ^{ns}	0.005
GW2*GS3*qSW5	1	4.85	0.03 ^{ns}	0.000	364.03	3.45 ^{ns}	0.036	0.75	0.22 ^{ns}	0.002	0.07	0.03 ^{ns}	0.000	1746.37	2.33 ^{ns}	0.021	331.32	1.64 ^{ns}	0.011	2586.12	0.31 ^{ns}	0.003
Model	7	264.27	1.76 ^{ns}	0.123	128.01	1.21 ^{ns}	0.088	15.32	4.54 ^{**}	0.265	13.22	6.01 ^{**}	0.323	2416.32	3.22 ^{**}	0.204	1642.50	8.12 ^{**}	0.392	29736.68	3.58 ^{**}	0.222
Error	88	150.31			105.53			3.38			2.20			749.38			202.38			8304.46		

²HD: heading date, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill, NS: number of spikelets per panicle, RRG: ratio of ripened grain¹ns, *, and ** mean no significant, significant at $p<0.05$, and $p<0.01$ by three-way ANOVA, respectively**Table 14.** Comparison of the value of yield-related traits according to allele types.

Gene combination	Genotype	n	HD ² (DAS)	CL (cm)	PL (cm)	PN	NS	RRG (%)	Yield (g)
Single gene	<i>gw2</i>	46	100±10.6 ^{ns}	79±11.6 ^{ns}	23±2.0 ^{ns}	9±1.5 ^{**}	110±34.9 ^{ns}	53.1±17.94 ^{**}	478±96.7 ^{**}
	<i>GW2</i>	50	105±14.2	81±9.1	23±2.1	11±1.6	110±26.0	72.2±14.36	547±96.2
	<i>gs3</i>	42	99±11.8 [*]	82±10.5 ^{ns}	24±2.0 ^{**}	10±1.8 ^{ns}	107±32.3 ^{ns}	53.5±18.24 ^{**}	479±79.8 ^{**}
	<i>GS3</i>	54	106±12.9	79±10.2	22±1.9	10±1.9	112±29.0	70.4±15.64	541±109.7
	<i>qsw5</i>	70	102±12.2 ^{ns}	79±10.8 ^{ns}	23±2.0 ^{ns}	10±2.0 [*]	103±30.5 ^{**}	61.9±18.43 ^{ns}	502±105.6 ^{ns}
Three gene	<i>qSW5</i>	26	104±14.2	83±8.8	23±2.2	9±1.6	129±20.2	66.1±19.58	544±86.4
	<i>gw2gs3qsw5</i>	14	100±9.2b ^x	82±12.6ab	23±1.9ab	9±1.2cd	87±27.6c	47.9±19.25d	430±74.2d
	<i>gw2gs3qSW5</i>	9	96±6.1b	78±7.6ab	25±1.9a	8±1.1d	144±21.7a	44.7±13.97d	497±68.5bcd
	<i>gw2GS3qsw5</i>	20	102±12.9ab	77±12.4b	23±1.9ab	9±1.8cd	109±34.8bc	57.8±16.97cd	483±96.3cd
	<i>gw2GS3qSW5</i>	3	103±11.3ab	85±11.5ab	22±1.5bc	9±0.6cd	117±14.3abc	71.4±9.57abc	610±153.1a
	<i>GW2gs3qsw5</i>	13	98±12.3b	80±9.2ab	24±2.1ab	11±1.9ab	97±26.4bc	58.4±18.34cd	501±81.3bcd
	<i>GW2gs3qSW5</i>	6	104±21.0ab	89±9.7a	25±1.2a	10±1.0bc	119±15.2ab	69.4±7.18bc	519±62.4abcd
	<i>GW2GS3qsw5</i>	23	106±12.7ab	80±9.0ab	22±1.9bc	11±1.4a	109±28.3bc	76.0±7.64ab	564±111.2abc
	<i>GW2GS3qSW5</i>	8	115±10.8a	82±6.8ab	21±0.5c	11±1.1ab	124±16.0ab	85.8±5.38a	592±63.1ab

²HD: heading date, DAS: days after seeding, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill, NS: number of spikelets per panicle, RRG: ratio of ripened grain¹ns, *, and ** mean no significant, significant at $p<0.05$, and $p<0.01$ by *t*-test, respectively^xMeans with the same letters in a column are not significantly difference at $p<0.05$ (ANOVA followed by DMRT)

고 찰

입형 다양화 육종소재의 입형 관련 형질 다양성

우리나라 자포니카 벼의 협소한 입형 특성을 다양화하기 위해 자포니카 대립형 유전자원을 교배모본으로 활용하여 입형이 다양화된 육종소재를 개발하였다. 입형 다양화 육종소재는 우리나라 육성 품종들에 비해 다양한 입형 특성을 나타냈다. 입형을 구분하는 국제적인 기준은 정해져 있지 않고 각기 다른 기준을 사용하고 있다. 국제미작연구소에서는 현미 길이를 기준으로 7.5mm 이상 초장립종(extra long), 6.6-7.0 mm는 장립종(long) 5.5-6.5 mm는 중립종(medium), 5.5 mm 미만은 단립종(short)으로 구분하며, 현미 장폭비를 기준으로 3.0 이상을 세장형(slender), 2.1-3.0을 중원형(medium), 1.1-2.0을 단원형(blod), 1.1 이하를 원형(round)으로 구분한다(SES 2014). FAO에서는 장폭비, 낱알 길이, 장폭비와 낱알 길이 동시 고려 등 세 가지 유형으로 장립종(long grain), 중립종(medium grain), 단립종(short grain)을 분류한다. 장폭비를 기준으로 장립종은 3.1(현미 기준)과 3.0(백미) 이상, 중립종은 2.1-3.0(현미)와 2.0-2.9(백미), 단립종은 2.0(현미)과 1.9(백미) 이하로 구분하고, 낱알 길이를 기준으로 6.6 mm 이상은 장립종, 6.2-6.6 mm는 중립종, 6.2 mm이하는 단립종으로 구분한다. 장폭비와 낱알 길이를 동시에 고려해서는 낱알 길이 6.0 mm 이상이고 장폭비 2.0-3.0 이거나 3.0 이상을 장립종, 낱알 길이 5.2-6.0 mm이고 장폭비 3.0 이하의 중립종, 낱알 길이 5.2 mm 이하이거나 장폭비 2 이하의 단립종으로 구분한다(CODEX STAN 198-1995). 우리나라는 현미 길이를 기준으로 5.00 mm 이하의 단립종(S; short), 5.01-5.55 mm는 중단립종(MS; medium-short), 5.51-6.00 mm는 중립종(M; medium), 6.01-7.00 mm 이상 장립종(L; long), 7.01 mm 이상 초장립종 (EL; extra long)으로 구분(RDA 2012)하며, UPOV 기준을 따라 현미의 형태를 장폭비 1.5 이하를 원형(round), 1.50-1.99를 단원형(semi-round), 2.00-2.49를 중원형(half spindle-shaped), 2.50-2.99를 장원형(spindle-shaped), 3.00 이상을 세장형(long spindle-shaped)으로 구분한다(KSVS 2005). 개발된 입형 다양화 육종소재는 현미 길이 5.09-7.69 mm로 단립종, 중립종, 장립종, 초장립종 모두를 포함하고 있었으며, 현미 장폭비 1.53-2.83으로 단원형, 중원형, 장원형의 입형 특성을 나타냈다(Table 7). 이에 반해 우리나라 자포니카 품종의 대부분은 단립종에 단원형의 입형 특성을 나타냈고, 통일형 품종은 중립종에 중원형 입형 특성을 나타냈다. 32개 통일형 품종 중 장원형에 속하는 품종은 안다, 삼성 2품종 뿐이었고 남천,

아름, 목양 3품종은 단원형에 속하는 등 인디카/자포니카 생태형인 통일형 품종도 입형이 길지 않고 둥근 형태를 나타낸 것은 단원형을 선호하는 시장 요구가 육종과정 중에 반영되어 선발압으로 작용한 결과로 생각된다. 입형 다양화 육종소재 중 그룹 E에 속하는 DGS79와 DGS83은 현미 길이 7.52 mm로 초장립종이며 너비 2.71, 2.66 mm로 장폭비 2.78, 2.83의 장원형에 속하는 등 기존 육성 품종과 개발된 육종소재와 비교해 볼 때 특이한 입형 특성을 나타냈다.

입형 및 수량 관련 형질들간의 관련성

낱알의 크기는 낱알의 길이, 너비, 두께 등에 의해 결정되며 주당수수, 수당립수와 함께 sink를 결정짓는 요인이다. 입형 다양화 육종소재의 낱알 길이, 너비, 두께는 주당수수, 수당립수와 대부분 부의 상관관계를 나타내(Table 9) 낱알의 크기 증가가 실질적인 sink의 증가로 이어지지 않을 수 있으며, 등숙률과의 부의 상관 관계는 source에 부정적으로 작용할 수 있음을 알려준다. 벼 수량성은 여러 형질이 관여하는 양적 형질로서 식물체의 광합성에 의해 동화산물이 생성되고 전류되는데 관여하는 능력인 source와 종실에 축적될 수 있는 잠재력인 sink에 의해 결정되며 sink가 작으면 높은 수량을 기대하기 어렵고 sink가 크더라도 source가 이를 뒷받침해주지 못하면 수량성은 향상되지 않아 sink와 source의 크기와 균형이 중요하다 하였다(Hirota et al. 1990, Li et al. 1998, Park et al. 2015). 낱알의 크기를 증가시켜 수량성을 향상하고자 할 경우 수당립수와 수수의 감소를 줄여 sink를 확대하고 등숙률 감소를 극복하기 위한 source능력을 향상시키는 것이 중요할 것으로 생각한다. 입형 다양화 육종소재의 장폭비는 낱알의 길이와 정의 상관을 나타내고 너비와 두께와는 부의 상관관계를 나타내나 sink와 관련된 천립중 및 수당립수와는 통계적으로 유의한 관련성이 없으며 source 능력과 관련된 등숙률과 최종적인 수량에도 관련이 없어 장폭비의 변화는 수량성에 부정적인 영향을 미치지 않을 것으로 판단되었다. 벼 소수의 등숙은 낱알의 길이 방향으로 먼저 채워지고 그 다음 너비와 두께로 채워지기 때문에 수량성 확보측면에서는 장립형이 적합하다 하였고(Lee et al. 2003), 300여개 유전자원에 대한 심복백과 같은 분상질립을 조사한 결과 분상질립은 낱알의 너비와는 정의 상관($r=0.55$)을 나타낸 반면 길이(-0.17)와 장폭비(-0.44)와는 부의 상관을 나타낸다 하여 외관품위 측면에서 장폭비가 큰 입형이 적합하다 하였다(Koutroubas et al. 2004). 기후변화로 인한 기온 상승은 전세계적으로 벼의 수량과 품질에 악영향을 미치고 있고(Krishnan et al. 2011), 우리나라

Fig. 7. Path analysis diagram for the influence of loss-of-function allele types of grain size-related genes *GW2*, *GS3*, and *qSW5* on the grain and yield-related traits of rough (A) and brown rice (B). GL, GW, GT, TGW, NS, PN, and RRG mean grain length, grain width, grain thickness, 1,000-grains weight, number of spikelets per panicle, number of panicles per hill, and ratio of ripened grain, respectively. Continuous and dotted arrows indicate positive and negative effects, respectively. The arrow line thickness means proportion of the effect. ns, *, and ** indicate no significant, significant at 5 and 1% probability level, respectively.

역시 기후변화에 따른 문제가 발생(Lee et al. 2012)하고 있어 이를 극복하기 위한 방안이 필요한 실정이다. 장폭비의 변형은 수량을 감소시키지 않으면서 외관품위도 향상시킬 수 있는 가능성이 있기 때문에 기존 우리나라 재배 품종의 획일화된 단원형 입형에서 탈피하여 중원형, 장원형 및 세장형으로 입형을 다양하게 변경하기 위한 육종적 노력이 필요하다고 생각한다.

유전자형이 입형 및 수량 관련 형질에 미치는 영향

입형 관련 주동 유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*가 입형 다양화 육종 소재의 입형 및 수량 관련 형질 각각에 미치는 영향에 대해 분석하였다. 세 개 유전자 모두 기존의 연구결과에서 밝혀졌던 야생형 및 기능상실 돌연변이형 대립유전자 2개의 대립유전자로 구분되었고(Fig. 5), 기능상실 돌연변이형 대립유전자 모두 낱알의 크기가 커지는 방향으로 작용하였다. 기능상실 돌연변이형 대립유전자들이 입형 관련 형질인 낱알 길이, 너비, 두께와 sink 관련 형질인 천립중, 수당립수, 수수와 source 관련 형질인 등숙률에 대한 기여도를 분석하였다(Fig. 7). 낱알 길이에 대해서는

*gs3*가 표준화 회귀계수 0.704(정조)와 0.759(현미)로 길이를 증가시키는 방향으로 큰 기여도를 나타냈다. *gw2*는 정조 길이에 대해서는 일부 기여하였으나 현미에서는 통계적으로 유의하지 않았는데, 이는 정조 길이가 늘어나 커진 sink를 등숙 과정에서 채워주지 못하기 때문에 *gw2*가 정조와 현미 길이에 기여하는 바가 다른 것으로 생각된다. *qsw5*는 정조와 현미 길이에 관여하지 않는 것으로 나타났다. 낱알 너비와 두께에 대해서는 *gs3*는 관여하지 않고 *gw2*와 *qsw5*가 기여하는 것으로 나타났다. 낱알 두께에 대해서는 정조와 현미 모두에서 *gw2*가 *qsw5*에 비해 기여도가 다소 높았다. 너비에 대해서 정조에서는 *gw2*가 기여도가 높은 반면 현미에서는 *qsw5*가 높았는데 이는 *gw2*가 *qsw5*에 비해 등숙 전 소수의 너비 증가에 더 크게 작용한데 반해, 등숙률에서는 *gw2*(표준화 회귀계수 -0.458)가 *qsw5*(-0.163)에 비해 감소하는 방향으로 기여도가 큰 것을 볼 때 등숙 과정에서 *gw2*가 *qsw5*에 비해 커진 sink를 채워주는 능력이 부족하여 일어난 것으로 생각되었다. 천립중의 경우 정조에서는 *gw2*, *gs3*, *qsw5*순으로 증가하는 방향으로 기여도가 컸으나 현미에서는 *gs3*, *gw2*,

qsw5 순으로 변경되어 이 또한 *gw2*가 커진 sink를 채워주는 능력이 부족한 것에 기인한 것으로 생각되었다. 수당립수에 대해서는 *gw2*와 *gs3*는 유의한 기여도가 없었으나 *qsw5*는 수당립수가 줄어드는 방향으로 영향을 미쳤고, 수수에 대해서는 *gs3*는 영향이 없었으나 *qsw5*는 증가하는 방향으로 다소 기여하였으며 *gw2*는 감소하는 방향으로 크게 작용하였다. 등숙률에 대해서는 낱알 크기가 증가하는 기능상실 돌연변이형 대립유전자 모두 감소하는 쪽으로 기여하였으며 *gw2*, *gs3*, *qsw5* 순으로 그 기여도가 컸다. 정조 수량에 대해서는 수당립수, 수수, 등숙률, 천립중 순으로 기여도가 커 낱알크기가 수량에 미치는 영향은 다른 수량 관련 형질에 비해 적었다. 세 개의 유전자의 대립유전자형 조합에 따른 형질 값을 보면 모든 유전자가 기능상실 돌연변이형인 *gw2gs3qsw5* 유전자형이 낱알 크기가 가장 크고 무거웠다. 이 조합은 낱알의 길이와 너비가 함께 증가하여 평균 현미 장폭비 1.92의 단원형이었고 낱알의 크기가 가장 큰 교배모본 Jizi1560이 여기에 속하였다. 기존의 연구결과에서 Jizi1560은 *GW2*와 *qSW5*(Ying et al. 2012), *GL3.1*(Qi et al. 2012)의 기능상실 돌연변이형 대립유전자를 가지고 있다고 하였으며, 본 연구결과에서도 *gw2*와 *qsw5*를 가지고 있었고 *gl3.1*에 대한 분석을 수행하지 않아 확인을 못하였으나 같은 3번 염색체에 연관되어 있는 길이 관련 주동 유전자 *gs3*가 탐지되어 큰 입형 특성을 나타냈다. 또다른 대립 유전자 Jizi1581이 속한 *gw2gs3qSW5* 유전자형 조합은 평균 현미 장폭비 2.18의 중원형에 속하였다. 우리나라 육성 품종 중 천립중이 가장 무거운 대립버1호는 *gw2GS3qsw5* 유전자형을 가지고 있었는데 이 조합은 평균 현미 장폭비 1.67로 장폭비가 가장 작은 단원형에 속하였다. 교배모본인 드래찬과 보람찬 모두 *qSW5*만 기능상실 돌연변이형 대립유전자를 가지고 있는 *GW2GS3qsw5* 유전자형에 속하였는데 이 조합은 평균 현미 장폭비 1.74로 단원형에 속하였다. *GW2GS3qsw5* 유전자형은 입형과 크기가 우리나라 자포니카 품종들과 비슷하며 일부 육성 품종에 대한 분자표지 검정결과(data not shown)를 고려할 때 우리나라 자포니카 밥쌀용 품종들은 대부분 *GW2GS3qsw5* 유전자형을 가지고 있을 것으로 판단되며 향후 이에 대한 정확한 분석이 필요할 것으로 생각한다. 모든 유전자가 야생형 대립유전자인 *GW2GS3qSW5* 유전자형은 천립중이 가장 작고 낱알의 길이는 *GW2GS3qsw5*와 비슷하나 너비가 좁아 평균 현미 장폭비 2.05의 중원형에 속하였다. *GW2GS3qSW5* 유전자형은 *GW2GS3qsw5*에 비해 수당립수가 많고 등숙률이 높아 정조 수량도 많았는데 이는 *qSW5*의 작용에 의한 것으로 생각된다. *GS3*만 기능상실 돌연변이형인 *GW2gs3qSW5* 유전자형은 특이한 입형

특성을 나타낸 DGS79와 DGS83이 속한 조합으로 낱알의 길이가 길고 너비가 좁아 평균 현미 장폭비 2.56의 장원형 특성을 나타냈다.

입형 다양화 육종소재의 적용

입형 특성은 수량과 품질에 중요한 역할을 한다. 우리나라 자포니카 벼는 협소한 입형 특성을 가지고 있다. 자포니카 벼의 정체되어 있는 수량성 장벽과 기후변화에 따른 품질저하 극복을 위한 기반연구와 더불어 새로운 품질에 대한 소비자의 요구 충족과 쌀 산업 발전을 위한 사회적 변화를 견인하기 위해서는 우리나라 자포니카 벼 품종의 입형 특성을 다양화해야 한다. 입형 다양화를 위한 효율적인 육종사업을 수행하기 위해서는 다양한 입형 특성을 가지고 있으면서 육성과정 중에 열악형질이 수반되지 않는 교배모본이 필요하다. 이를 위해 자포니카 벼의 밥맛 및 이화학적 특성을 유지하면서 교잡시 불친화성이 없도록 자포니카형이면서 대립형 입형 특성을 가지고 있는 유전자원 Jizi1560과 Jizi1581을 탐색하여 입형 다양화를 위한 수여친으로 활용하였다. 입형 및 농업형질 특성을 통해 선발된 입형 다양화 육종소재는 다양한 입형 특성을 갖추고 있는 자포니카형 자원으로 육종사업에 바로 적용이 가능하며 자원의 보존과 활용을 위해 농업유전자원센터에 기탁되었다. 단원형 입형을 선호하는 우리나라 소비자와 시장성을 고려하면 국내 소비 밥쌀용 쌀에 있어서 세장형과 같은 급격한 입형의 변경은 어려울 것으로 생각되나, 낱알의 길이는 비슷한 수준에서 너비를 줄여 중원형 입형으로의 변경은 가능할 것으로 생각한다. 입형 관련 유전자 조합 중 중원형 입형 특성을 나타내는 *GW2GS3qSW5* 유전자형의 경우 입형의 변경과 더불어 등숙률과 수량성이 향상되는 것으로 나타나 활용할 가치가 있다고 판단되었고, 이를 국내 소비 밥쌀용 벼 품종의 새로운 목표 유전자 조합으로 선정하여 육종사업에 적용하고 있다. 이를 위해 *GW2GS3qSW5*를 가지고 있는 중원형 DGS77 계통은 ‘전주598호’로 명명되어 직접적으로 농업형질 특성에 대한 검토가 이루어졌고, 이를 교배모본으로 활용하여 중원형 우량 계통 개발을 위한 육종사업이 수행되고 있다. 최근의 쌀 소비 감소는 벼 육종사업에서 밥쌀용 이외의 용도를 가진 벼 품종 개발을 촉구하고 있다. 이러한 발로에서 쌀가루용 벼 품종이 개발되고 있다. 건식 제분에 적합한 분질배유형 유전자 *fla7(i)*(Mo et al. 2013)를 가지고 있는 ‘수원542호’를 개발하고 이를 이용한 후대 계통이 육성되고 있으며, ‘설갱벼’의 연질 관련 형질특성(Kwak et al. 2017)을 이용하여 쌀가루 전용 품종을 개발하고 있다. 특히 대립버1호와 설갱벼를 이용하

여 개발된 대립연질미 ‘한가루’는 기존의 연질미 특성에 부가적으로 대립벼1호의 *gw2*를 도입(Shim et al. 2016)하여 낱알 크기를 증가시킴으로써 일반적으로 낱알 크기 증가 시 잘 분쇄되고 등숙이 저하(Kato 1986)되는 반대 효과를 이용하여 제분효율을 증가시키고자 개발되었다. 이러한 관점에서 분질 관련 유전자 *flo7*에 부가적으로 *gw2*, *gs3*, *qsw5*를 집적하여 낱알 크기를 확대함으로써 제분효율을 증진시키고자 하는 육종사업이 수행되고 있다. 현재 우리나라에서 생산하는 수출용 쌀은 국내 소비 밥쌀용 쌀과 같은 자포니카 단립종 단원형 쌀이다. 국내 생산 쌀의 국외 수출은 지속적인 쌀 소비 감소에 따른 쌀 가격 하락을 보완해 줄 수 있는 방안으로 2007년 처음으로 18개국에 566톤을 시작으로 2009년에는 37개국에 4,495톤까지 수출량이 늘었지만 그 후 정체상태에 있는 실정이다(Ko et al. 2017). 2016년 중국과의 쌀 수출 협상이 타결됨에 따라 중국으로의 쌀 수출 길이 열렸다. 중국 내에서 자포니카 벼 재배면적과 생산량은 지속적으로 증가(Hansen et al. 2002)하고 있으며 특히 흑룡강성 우창지역에서 생산되는 쌀은 고급 쌀로 인식되며 고가로 팔리고 있다. 우리나라 수출쌀과 중국 흑룡강성의 최고급 쌀인 우창쌀, 일본과 대만산 수출쌀에 대한 품질을 비교 분석한 결과 우리나라, 일본, 대만산 수출쌀은 단립종 길이에 단원형 입형을 나타낸 반면 우창쌀은 중립종 길이에 장폭비 2.51의 장원형 입형을 나타냈다(Ko et al. 2017). 중국 내 최고급쌀로 인정받고 있는 자포니카 쌀인 우창쌀의 입형이 우리나라 품종과 다르다는 것은 기존의 단립종의 단원형 입형 특성에서 탈피하여 중립종 및 장립종의 장원형 입형 특성을 가진 쌀도 대중국 수출용 쌀로 그 경쟁 가능성이 있음을 시사해준다. 또한 많은 국가에서 낱알이 길이가 길고 너비가 얇은 쌀은 선호하는 경향(Calingacion et al. 2014)은 자포니카 장원형 쌀의 수출 다변화에 유리한 점으로 작용할 수 있을 것이다. 육안으로도 구분이 용이한 장원형 쌀을 수출 전용으로 활용할 경우 아직까지 장원형 쌀에 대한 선호가 낮은 국내에서 수출을 목적으로 생산된 쌀이 수출 여건 변화에 의해 국내 소비 밥쌀용으로 흡수되는 것을 방지할 수 있어 쌀 가격 하락에 영향을 미치지 못할 것이며 이는 수출용 쌀 생산단지의 수출 의욕 고취에 기여할 것으로 생각한다. *GS3*만 기능상실 돌연변이형인 *GW2gs3wqSW5* 유전자형은 장립종이면서 장원형 입형 특성을 나타내 이러한 목적을 달성할 수 있는 목표 조합으로 판단되었고 이를 육종사업에 반영하였다. *GW2gs3qSW5* 유전자형을 가지고 있으면서 낱알이 가장 길고 장폭비가 가장 커서 다른 자원과 구별되었던 DGS79와 DGS83이 교배모본으로 활용되었고 이들이 가지고 있는 늦은 출수기, 긴 까락, 처진 지엽

등 열악형질을 제거하는 육종사업이 수행되어 장립종에 장원형인 다수성 계통이 육성되었고 생산력검정시험에 공시 중에 있다. 또한 수출 경쟁력 강화를 위해 개발된 장원형 우량계통의 수량성 증진과 품질 향상, 내병성 강화를 위한 육종사업 또한 수행되고 있다.

적 요

벼 낱알의 크기와 형태는 수량과 품질에 중요한 역할을 한다. 대부분의 우리나라 자포니카 벼 품종은 중소립 단립종에 단원형 입형 특성을 나타낸다. 이러한 협소한 입형 특성을 다양화하고자 ‘입형 다양화 육종소재’를 개발하였고 이들의 형질 특성 분석과 입형 관련 유전자와의 관련성을 구명하였다. 자포니카 대립형 유전자원 ‘Jizi1560’, ‘Jizi1581’과 우리나라 자포니카 초다수성 품종 ‘드래칸’, ‘보람찬’을 교배한 4조합의 F₁ 식물체를 이용하여 약배양을 수행하였고 농업형질이 양호한 290개 약배양 계통을 선발하였다. 포장조사를 통해 입형 특성이 다양화된 91개 계통을 선발하여 입형 다양화 육종소재라 명명하고 입형 및 수량 관련 형질 특성을 분석하였다. 개발된 입형 다양화 육종소재는 기존의 우리나라 육성 벼 품종에 비해 다양한 입형 특성을 나타냈다. 입형 관련 주동 유전자 *GW2*, *GS3*, *qSW5*에 대한 유전자형 분석을 통하여 유전자와 입형 및 수량 관련 형질들과의 관련성을 분석하였다. 세 개의 유전자 모두 기능상실 돌연변이형 대립유전자가 낱알의 크기를 증가시키는 방향으로 작용하였다. 낱알 길이에 대해서는 *gs3*, 낱알 너비와 두께에는 *gw2*와 *qsw5*가 크기를 증가시키는 방향으로 작용하였고, 천립중에 대해서는 세 대립유전자 모두가 증가시키는 방향으로 작용하였다. *gw2*는 수당립수에 관여하지 않았고 수수와 등숙률이 줄어드는데 영향을 미쳤으며, *gs3*에 의해 수당립수와 수수에는 변이가 없었으나 등숙률은 감소하였다. *qsw5*는 수당립수와 등숙률이 줄어드는데 관여하였으며 수수는 증가하는 방향으로 기여하였다. 대립유전자형 조합 중 *gw2gs3qsw5*가 낱알 크기가 가장 컸고 *GW2GS3qSW5*가 가장 작았다. *GW2GS3qSW5*를 보유한 자원은 중원형 입형에 수당립수가 많고 등숙률이 높으며 정조 수량도 많았다. *GW2gs3qSW5*를 보유한 자원은 장립종이면서 장폭비가 가장 큰 장원형 특성을 나타내 기존의 단립종 단원형인 우리나라 품종과는 입형 특성이 확연히 구별되었다. 개발된 입형 다양화 육종소재는 자포니카 입형 다양화 벼 품종개발을 위한 교배모본으로 육종사업에 실질적으로 적용되고 있으며, 입형 및 수량 관련 형질 특성 분석과 입형

관련 유전자와의 관련성 구명은 효율적인 육종사업을 위한 정보로 활용되고 있다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 연구사업(과제번호: PJ01020201)의 지원에 의해 이루어진 것입니다. 대립형 유전자원 탐색 및 개발된 입형 다양화 육종소재 보존을 위해 협력하여 주신 농촌진흥청 국립농업과학원 농업유전자원센터 관계관계 깊은 감사를 드립니다.

REFERENCES

1. Resurreccion A, Concepcion JC, Daygon VD, Mumm R, Reinke R, Dipti S, Bassinello PZ. 2014. Diversity of global rice markets and the science required for consumer-targeted rice breeding. *PLoS ONE* 9: e85106.
2. Choi HC, Kim YK, Cho SY, Moon HP, Park RK, Park NK, Kim KW, Shin YS, Choi YG, Kim YS. 1994. A new large-grain rice cultivar 'Daeripbbyeol 1'. *Korean J Breed Sci* 26: 453.
3. CODEX STAN 198-1995. 1995. Standard for rice.
4. Fan C, Xing Y, Mao H, Lu T, Han B, Xu C, Li X, Zhang Q. 2006. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor Appl Genet* 112: 1164-1171.
5. Fan C, Yu S, Wang C, Xing Y. 2009. A causal C-A mutation in the second exon of *GS3* highly associated with rice grain length and validated as a functional marker. *Theor Appl Genet* 118: 465-472.
6. Fitzgerald MA, McCouch SR, Hall RD. 2009. Not just a grain of rice: the quest for quality. *Trends Plant Sci* 14: 133-139.
7. Ha KY, Kim BK, Ko JK, Shin MS, Kim KY, Ko JC, Baek MK, Kang HJ, Nam JK, Kim WJ. 2009. A medium-late, high yielding and good quality rice variety, 'Deureachan'. *Kor J Breed Sci* 41: 645-648.
8. Ha KY, Ko JK, Nam JK, Ko JC, Kim KY, Kang HJ, Shin MS, Baek MK, Kim BK, Kim WJ, Shin WC, Park HS. 2012. A new medium-late *japonica* rice cultivar, 'Boramchan' with super high yield. *Kor J Breed Sci* 44: 346-350.
9. Hansen J, Fuller F, Gale F, Crook F, Wailes E, Moore M. 2002. China's *japonica* rice market: growth and competitiveness. *Rice situation and outlook yearbook*.
10. Hirota O, Oka M, Takeda T. 1990. Sink activity estimation by sink size and dry matter increase during the ripening stage of barley (*Hordeum vulgare*) and rice (*Oryza sativa*). *Ann Bot* 65: 349-353.
11. Huang R, Jiang L, Zheng J, Wang T, Wang H, Huang Y, Hong Z. 2013. Genetic bases of rice grain shape: so many genes, so little known. *Trends Plant Sci* 18: 218-226.
12. Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, Murakami N, Hara N, Onodera H, Kashiwagi T, Ujiie K, Shimizu B, Onishi A. 2013. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield. *Nature Genet* 45: 707-711.
13. Juliano BO. 1979. The chemical basis of rice quality. In: *Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain quality*, International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines. pp. 69-90.
14. Kang HJ, Hwang IK, Kim KS, Choi HC. 2006. Comparison of the physicochemical properties and ultrastructure of *japonica* and *indica* rice grains. *J Agri Food Chem* 54: 4833-4838.
15. Kato T. 1986. Effects of the shading and rachis-branch clipping on the grain-filling process of rice cultivars differing in the grain size. *Jpn J Crop Sci* 55: 252-260.
16. Ko JK, Lee KW, Kim KJ, Baek MK, Shin WC, Chun JB, Kim WJ, Jeong JU, Kang KH, Kim HS, Kim BK. 2017. Quality differences in high grade of medium-short grain milled rice between the exported Korean rice and Chinese circulating rice in China. *J Kor Soc Intl Agric* 29: 129-133.
17. Korea Seed and Variety Service (KSVS). 2005. The guidelines of characteristics for application and registration of new varieties in rice. Anyang. Korea. pp. 8, 14.
18. Koutroubas SD, Mazzini F, Pons B, Ntanos D. 2004. Grain quality variation and relationships with morpho-physiological traits in rice (*Oryza sativa* L.) genetic resources in Europe. *Field Crop Res* 86: 115-130.
19. Krishnan P, Ramakrishnan B, Raja Reddy K, Reddy V. 2011. High-temperature effects on rice growth, yield, and grain quality. *Adv Agron* 111: 87-206.
20. Kwak JE, Yoon MR, Lee JS, Lee JH, Ko SH, Tai TH, Won YJ. 2017. Morphological and starch characteristics of the *Japonica* rice mutant variety Seolgaeng for

- dry-milled flour. Food Sci Biotech 26: 43-48.
21. Lee CK, Kim JH, Shon JY, Yang WH, Yoon YH, Choi KJ, Kim KS. 2012. Impacts of climate change on rice production and adaptation method in Korea as evaluated by simulation study. Korean J Agric For Meteorol 14: 207-221.
 22. Lee SY, Noh TH, Kim BK, Lee JH. 2003. Inheritance of grain weight and size of a high yielding *japonica* cultivar, Sobibyeo. Kor J Crop Sci 48: 142-146.
 23. Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J. 2011. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. Nature Genet 43: 1266-1269.
 24. Li Z, Pinson SR, Stansel JW, Paterson AH. 1998. Genetic dissection of the source-sink relationship affecting fecundity and yield in rice (shape *Oryza sativa* L.). Mol Breed 4: 419-426.
 25. Mao H, Sun S, Yao J, Wang C, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. 2010. Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice. Proc Natl Acad Sci USA 107: 19579-19584.
 26. Mo YJ, Jeung JU, Shin YS, Park CS, Kang KH, Kim BK. 2013. Agronomic and genetic analysis of Suweon 542, a rice floury mutant line suitable for dry milling. Rice 6: 37.
 27. Park HS, Ha KY, Kim KY, Kim WJ, Nam JK, Baek MK, Kim JJ, Jeong JM, Cho YC, Lee JH, Kim BK. 2015. Development of high-yielding rice lines and analysis of panicle and yield-related traits using doubled haploid lines derived from the cross between Deuraechan and Boramchan, high-yielding *japonica* rice cultivars in Korea. Kor J Breed Sci 47: 384-402.
 28. Qi P, Lin YS, Song XJ, Shen JB, Huang W, Shan JX, Zhu MZ, Jiang L, Gao JP, Lin HX. 2012. The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1; 3. Cell Res 22: 1666-1680.
 29. Rural Development Administration (RDA). 2012. Standard of analysis and survey for agricultural research. Suwon. Korea. p. 335.
 30. Shim KC, Kang JW, Lee HS, Ahn SN. 2016. Elucidating the genetic basis of grain traits in *japonica* rice cultivar 'Daeripbyeol'. Kor J Breed Sci 48: 276-285.
 31. Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M. 2008. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. Nature Genet 40: 1023-1028.
 32. Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu MZ, Lin HX. 2007. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. Nature Genet 39: 623-630.
 33. Standard evaluation system for rice (SES). 2014. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines. pp. 1-47.
 34. Wang S, Wu K, Yuan Q, Liu X, Liu Z, Lin X, Zeng R, Zhu H, Dong G, Qian Q. 2012. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. Nature Genet 44: 950-955.
 35. Wang S, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J, Wang S, Wang Y, Chen X, Zhang Y, Gao C. 2015. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. Nature Genet 47: 949-954.
 36. Weng J, Gu S, Wan X, Gao H, Guo T, Su N, Lei C, Zhang X, Cheng Z, Guo X. 2008. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. Cell Res 18: 1199-1209.
 37. Xing Y, Zhang Q. 2010. Genetic and molecular bases of rice yield. Annu Rev Plant Biol 61: 421-442.
 38. Yan C, Yan S, Yang Y, Zeng X, Fang Y, Zeng S, Tian C, Sun Y, Tang S, Gu M. 2009. Development of gene-tagged markers for quantitative trait loci underlying rice yield components. Euphytica 169: 215-226.
 39. Yan S, Zou G, Li S, Wang H, Liu H, Zhai G, Guo P, Song H, Yan C, Tao Y. 2011. Seed size is determined by the combinations of the genes controlling different seed characteristics in rice. Theor Appl Genet 123: 1173-1181.
 40. Ying J, Gao J, Shan J, Zhu M, Shi M, Lin H. 2012. Dissecting the genetic basis of extremely large grain shape in rice cultivar 'JZ1560'. J Genet Genomics 39: 325-333.
 41. Zuo J, Li J. 2014. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size. Annu Rev Genet 48: 99-118.