국내 밀 집단의 출수일수, 분얼수 및 수량 관련 표지인자 평가

조성우¹ · 강택규¹ · 강성욱¹ · 강천식² · 박철수^{1*}

¹전북대학교 작물생명과학과, ²국립식량과학원

Assessment of DNA Markers Related to Days to Heading Date, Tiller Number, and Yield in Korean Wheat Populations

Seong-Woo Cho¹, Taek-Gyu Kang¹, Seong-Wook Kang¹, Chon-Sik Kang², and Chul Soo Park^{1*}

¹Department of Crop Science and Biotechnology, Chonbuk National University, Jeonju 561-756, Korea

²National Institute of Crop Science, RDA, Wanju 565-851, Korea

Abstract Molecular markers of doubled-haploid (DH) and long spike Korean wheat cultivar populations were evaluated to improve the yield potential of Korean wheat breeding programs by improving the tiller numbers. In Korean wheat cultivars, the tiller number was affected more by vernalization (*Vrn*) and photoperiod (*Ppd*) than by tiller inhibition gene (*tin*) and fertile tiller inhibition gene (*ftin*). Also, it was negatively correlated with the yield. In DH lines, the tiller number was significantly affected by neither the tiller inhibition genes nor *Vrn* and *Ppd*. Additionally, it was not significantly correlated with the yield. However, the adaptability of both SSR markers, Xgpw2206 and Xgwm247, was higher in the DH lines than in the other populations. In the long spike population, the tiller number differed according to the *Ppd-D1* allele, affecting the yield. In this study, genes and molecular markers related to the tiller number, as described in previous studies, might be difficult to use to evaluate the tiller number and yield of the Korean wheat population. Hence, continuous study is necessary to develop molecular markers suitable for improving the tiller number and yield of Korean wheat cultivars.

Keywords Tiller, DNA marker, Day to heading date, Grain yield, Korean wheat

Received on August 7, 2018. Accepted on August 14, 2018.

* Corresponding Author (E-mail: pcs89@jbnu.ac.kr, Tel:+82-63-270-2533, Fax:+82-63-270-2640)

서 언

세계 밀 생산량은 최근 10년 동안 소비량 증가 추세에 맞추어 꾸준히 증가하고 있지만(FAO, 2018), 수량성 증대는 밀 육종 프로그램에서 여전히 제일 중요한 목표이다(Würschum et al. 2018). 이상기후로 인한 재배 환경의 급격한 변화로 인하여 생산성 증진과 안정성을 동시에 확보해야 하기 때문에 세계 각국은 지속적인 관련 연구를 수행하고 있다(Asseng et al. 2017, Yang et al. 2017, Zampieri et al. 2017). 반왜성 유전자(semi-dwarf allele)나 호밀 전좌 계통(wheat-rye translocation line)등은 이미 많이 이용되고 있으며, 유럽은 최근에 기후 변화 대응을 위한 내건성 증진과 밀 수량 증대에 관한 연구가 활발하다(Senapati et al. 2018).

밀의 수량은 단위면적당 분얼수, 1수립수 및 종자 무게의 영향을 가장 많이 받으며, 품종의 종자 무게와 이삭 수에는 차이

가 있지만, 이러한 수량구성요소 중에서 단위면적당 이삭 수, 즉 단위면적당 분얼수 증가는 수량 증대와 밀접한 관련이 있다(Brancourt-Hulmel et al. 2003, Ma et al. 2012). 이러한 분얼수는 품종의 유전적 조성뿐 만 아니라 토양 비옥도, 일장과 온도를 포함한 재배환경에 영향을 받는 대표적인 양적형질이다(Xu et al. 2017). 최근 들어 밀 수량 증진을 위한 단위면적당 분얼수에 관련된 양적형질 유전자좌(quantitative trait loci, QTL) 및 genome-wide association study (GWAS)나 관련 유전자 조절에 대한 연구가 많이 진행되고 있다(Guo et al. 2016, Wang et al. 2016, Hu et al. 2017).

분얼수와 관련 있는 유전자로 분얼 억제(tiller inhibition, *tin*)와 유효 분얼 억제(fertile tiller inhibition, *ftin*) 유전자가 보고되었으며, 이들 열성유전자의 조절을 통한 분얼수와 유효경의 증대 및 관련 유전자 조절은 밀 육종 프로그램에서 수량성 증대에 매우 유용하게 이용될 수 있다(Spielmeyer & Richards 2004,

Zhang et al. 2013). 분얼수 관련 유전자뿐 만 아니라 밀 개화 조절의 주요 인자인 파성(vernalization, *Vrn*)과 일장(photoperiod, *Ppd*) 관련 대립유전자는 밀 개화 시기 및 간장과 밀접한 관련이 있기 때문에 이상기후로 인한 여름의 고온과 건조 조건에서 수량 안정성을 유지하고 증대하는데 밀접한 관련이 있다(Stelmakh 1997, Snape et al. 2001).

최근 들어 국내 밀 자원에 대한 *Vrn-1* 및 *Ppd-1*는 유전적 조성 및 숙기 관련 특성과 수량 관련 표지인자 탐색에 관련된 연구가 시작되고 있지만(Lee et al. 2014, Cho et al. 2015a, 2015b), 제한된 재료에 대한 평가가 이루어졌기 때문에 밀 수량성 증진을 위한 육종 프로그램의 적용에는 한계가 있다. 본 연구는 국내 밀 품종, 반수체 계통과 최근에 육성된 이삭이 긴 장수형 계통 집단에 대해서 분얼수, 파성 및 광주기성 유전자의 조성이 이들 집단의 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수에 미치는 영향을 평가하고, 각 집단에 나타나는 특징을 분석하여 제시된 표지인자의 국내 밀 육종 프로그램에 적응성을 검토하고 나아가 국산밀 수량성 증진을 위한 자료를 제공하고자 한다.

재료 및 방법

공시재료

국내 28개 품종은 전작 조건으로 2012년, 2013년, 2014년과 2016년 재배하였으며, 금강밀과 올그루밀을 교배하여 육성된 반수체 배가(doubled haploid) 100계통은 전작과 답리작 조건으로 재배하였다. 금강밀과 중국 자원인 Xian83을 교배하여 육성된 이삭 길이가 긴 잡종 제8세대(F₈) 157계통은 전작조건으로 2015년에 재배하였다. 모든 공시재료는 완전 임의 배치법으로 국립식량과학원 시험 포장에서 3반복으로 재배하였고, 전작은 0.25 m × 5 m × 6열 조건으로, 답리작은 휴립 광산파로 1.5 m × 6 m × 1열 조건으로 10월 25일경에 파종하였으며, 시비 및 재배는 농촌진흥청 표준재배법(RDA 2012)에 따라 수행하였고, 6월 중순에 수확하였다.

농업형질 조사

농업 형질 조사는 농촌진흥청 농업 과학 기술 조사 분석 기준(RDA 2012)에 준하여 실시하였다. 출수기는 전체 단위 면적당 이삭 수 중에 40%가 출수한 날로 하였으며, 단위 면적당 이삭 수는 생육이 고른 3개소에서 25 cm×50 cm에 있는 총 이삭 수를 측정하여 1㎡당 단위 면적당 이삭수로 환산하였다. 수량은 수확 탈곡 건조 후(수분 14% 기준) 설립을 제외하고 종실을

평량하여 10a당으로 환산하여 조사하였다.

Genomic DNA 추출

건전한 종자를 온실에 파종하여 3주 간 생육시킨 후, 유식물체의 엽을 채취하여 액체질소로 급속냉동 시킨 후 유발을 이용하여 미세분말로 분쇄한 뒤 -70℃에 보관하였다. Genomic DNA는 잎 분말(100 mg)로부터 식물용 genomic DNA 분리시약(Solgent, Daejeon, Korea)을 이용하여 추출하였다.

PCR 분석

밀의 분얼수 관련 유전자로 알려진 *fin*과 *tin*은 Zhang et al. (2013)과 Spielmeyer & Richards (2004)이 이용한 인접 SSR (simple sequence repeats) 마커인 *Xcfa2153*과 *Xgwm136*을 이용하였으며, 국내 반수체 집단에서 분얼수 관련된 SSR 마커로 보고된 *Xgwm2206*과 *Xgwm247*을 분자표지인자로 하여 증폭된 PCR 산물은 polyacrylamide gel 전기영동장치를 이용하여 확인하였다. 전기영동은 40% acrylamide stock solution (3.75 mL), 10% ammonium persulfate (100 µL), 10X TBE (2.5 mL), Temed (25 µL)로 이루어진 6% acrylamide gel을 이용하여 100 voltage에서 30분간 pre-running 후 120 voltage에서 약 50분간 전기영동을 하였다. 분얼수와 관련 있는 농업형질 중에 파성 관련 *Vrn-1* 유전자 PCR 분석은 Yan et al. (2004), Fu et al. (2005), Santra et al. (2009), Zhang et al. (2012), Chen et al. (2013)의 연구방법에 따라 수행하였고, 광주기성 유전자 *Ppd-1*는 Beales et al. (2007)과 Bentley et al. (2011)의 방법을 이용하였다. PCR 산물은 1.5% 아가로스젤에 전기영동하여 확인하였다.

통계 분석

모든 시험은 최소 3회 이상 반복을 두어 실시하였으며, 시험성적은 SAS 프로그램(SAS Institute, Cary, NC)을 이용하여 분산 분석을 실시하고 LSD로 유의성을 검정하였으며, 품종과 연차간 변이의 상호작용은 ANOVA(analysis of variance) 분석은 GLM을 이용하였으며, 품종과 연차 변이의 상호작용 성분은 오차항을 이용하였다. 상관관계는 피어슨의 상관 계수를 이용하였으며, 통계적 유의 수준은 $p < 0.05$ 으로 실시하였다.

결과 및 고찰

국내 밀 품종 평가

국내 밀 28 품종을 4년 동안 전작 조건에서 단위면적당 이삭

Table 1. Spike number per m², yield (kg/10a) and days to heading date of three different Korean wheat populations, including cultivars, doubled haploid lines and lines with long spike.

Population	Year	Condition	No	Spike number per m ²	Yield (kg/10a)	Days to heading date
<i>Korean wheat cultivars</i>						
	2012	Upland	28	871b ^z (589 ~ 1130) ^y	482b (529 ~ 713)	185a (180 ~ 189)
	2013	Upland	28	1111a (778 ~ 1567)	678a (489 ~ 899)	185a (180 ~ 189)
	2014	Upland	28	1090a (817 ~ 1444)	656a (526 ~ 865)	185a (180 ~ 189)
	2016	Upland	28	866b (572 ~ 1422)	665a (258 ~ 919)	185a (180 ~ 189)
	average			985	620	185
<i>Doubled haploid wheat lines</i>						
	2012	Upland	100	1150a (719 ~ 1578)	369b (207 ~ 521)	191b (186 ~ 196)
	2012	Paddy	100	1052b (800 ~ 1317)	549a (407 ~ 716)	190b (185 ~ 194)
	2013	Upland	100	856c (489 ~ 1294)	367b (173 ~ 613)	191b (185 ~ 197)
	2013	Paddy	100	657d (492 ~ 1183)	300c (137 ~ 389)	193a (188 ~ 197)
	average			928	396	191
<i>Korean wheat lines with long spike</i>						
			157	651 (389 ~ 950)	479 (243 ~ 654)	201 (197 ~ 204)

^zValues followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$.^yRanges from wheats described within parentheses. **Fig. 1.** SSR amplification patterns of marker *Xgpm2206* (A) and *Xgwm247* (B) using 6% PAGE in Korean wheat cultivars. 1, Alchan; 2, Baekjoong; 3, Cheongkye; 4, Dahong; 5, Dajoong; 6, Eunpa; 7, Geuru; 8, Gobun; 9, Goso; 10, Hanbeak; 11, Jeokjoong; 12, Jinpoom; 13, Joa; 14, Jokyung; 15, Jopoom; 16, Keumkang; 17, Milsung; 18, Namhae; 19, Ol; 20, Olgeuru; 21, Saeol; 22, Seodun; 23, Shinmichal; 24, Shinmichal1; 25, Sukang; 26, Tapdong; 27, Uri; 28, Younbaek.

Table 2. Difference in spike number per m², yield (kg/10a) and days to heading date of 28 Korean wheat cultivars carrying different SSR markers related to tiller number, *Vrn-1*, and *Ppd-1* alleles.

Marker & allelic variation	Genotype	No	Spike number per m ²	Yield (kg/10a)	Days to heading date
<i>tin</i> (<i>Xgwm136</i>)	<i>a</i>	15	980a ^z	625a	185a
	<i>b</i>	13	990a	616a	185a
<i>ftin</i> (<i>Xcfa2153</i>)	<i>a</i>	12	970a	636a	186a
	<i>b</i>	16	996a	609a	185a
<i>Xgpw2206</i>	<i>a</i>	28	985	620	185
<i>Xgwm247</i>	<i>a</i>	23	962b	627a	185a
	<i>b</i>	2	1039ab	583a	185a
	<i>c</i>	2	1092ab	600a	185a
	<i>d</i>	1	1182a	577a	188a
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-A1</i>	28	985	620	185
<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-B1a</i>	5	908b	616a	185a
	<i>vrn-B1</i>	23	1001a	622a	185a
<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-D1a</i>	17	1003a	634a	185a
	<i>vrn-D1</i>	11	956a	600a	186a
<i>Ppd-A1</i>	<i>b</i>	28	985	620	185
<i>Ppd-B1</i>	<i>a</i>	4	1010a	669a	187a
	<i>b</i>	24	980a	612a	185a
<i>Ppd-D1</i>	<i>a</i>	28	985	620	185

^zValues followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$.

수, 수량과 출수일수를 조사한 결과(Table 1), 단위 면적당 이삭 수는 4년 평균값은 985개로 나타났으며, 2013년과 2014년이 각각 1,111개와 1,090개로 많았으며, 2012년은 871개로 적었다. 수량의 평균은 620 kg이었으며, 2012년은 482 kg으로 가장 낮았고, 2013년, 2014년과 2016년은 각각 678 kg, 656 kg과 665 kg으로 나타났다. 4년 간 평균 출수일수는 185일이며, 국내 밀 품종의 평균 출수기는 4월 28일로 연차 간 차이가 없었다. 2012년은 평년 대비 평균기온이 1.3°C 낮았고, 강수량도 39.3 mm 적었으며, 생육재생기와 출수기가 평년대비 1-3일 지연되었지만 성숙기는 5일 단축되어, 평년대비 수량이 36 kg/10a 감소하였는데, 이러한 영향으로 타 년도에 비해 수량이 적은 것으로 보인다. 국내 품종의 단위 면적당 이삭 수와 수량은 부의 상관관계를 나타내었지만($r = -0.440^*$), 나머지 형질 간에는 상관관계가 나타나지 않았다(Fig. 2-A). 일반적으로 단위 면적당 이삭 수는 수량과 높은 양의 표현 상관관을 보이며(Sidwell et al. 1976, Sharma 1995), 분얼 고사율(tiller mortality)과는 부의 상관관을 나타낸다(Sharma 1995). 또한, 경수는 간장과 부의 상관관이 있으며, 분얼 억제 유전자에 의하여 경수가 억제된 품종이나 계통의

이삭 길이는 야생형(wild type) 보다 매우 길다(Kuraparthi et al. 2007, Lu et al. 2015). 따라서 본 연구의 국내 품종에서 나타난 수량과 단위 면적당 이삭 수간 부의 상관관은 단위 면적당 이삭 수가 상대적으로 많아도 1수립수가 적거나 또는 종실중이가 가벼워서 수량이 낮은 것으로 생각할 수 있지만, 재배환경의 영향이나 유전적인 특성이 미치는 정도에 대한 추가적인 연구는 필요하다. 국내 밀 28 품종의 *tin*과 *ftin*의 유전형 *a*와 *b*의 비율은 각각 15:13과 12:16으로 나타났으며, 이들의 유전적인 조성에 따른 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수는 차이가 없는 것으로 나타났다(Table 2). 경수는 부분적인 열성 유전자에 의해 조절되며, 수량과 중간 유전적 상관관계(intermediate genetic correlation)에 있는 것으로 알려져 있다(Sidwell et al. 1976, Xu et al. 2016). 국내 품종은 숙기 단축에 초점을 맞추어 왔기 때문에 유사한 유전적 배경을 지닐 가능성이 높는데, 이러한 협소한 유전적 다양성 및 국내 밀 재배 환경 등이 영향을 미쳐서 본 연구에서는 *tin*과 *ftin*의 활용이 제한적이라고 생각한다.

국내 밀 반수체 배가 계통을 이용하여 수량 구성 요소에 관련된 유전자 선발된 SSR마커인 *Xgpw2206*과 *Xgwm247*은 반수체 배가

Fig. 2. Relationship between number of spike per m² and grain yield (kg/10a) (A), and differences in number of spike per m² (B) and days to heading date (C) in Korean wheat cultivars according to allelic combination of Xgwm247, Vrn-B1 and Ppd-B1.

계통 및 국내 품종에서 수량, 출수일수, 성숙일수, 단위 면적당 이삭 수와 1수립수에 적용이 가능하였다(Lee et al. 2014). 그러

나, 본 연구에서 Xgwm2206은 국내 품종에서 모두 같은 유전형으로 구분이 되지 않았으며, Xgwm247의 결과도 유전자형 α (962개)는 d (1,182개)에 비해서 단위 면적당 이삭 수가 적은 것으로 나타났지만, 수량과 출수일수에서는 차이가 없는 것으로 Lee et al. (2014)의 결과와 다른 양상을 나타내었는데(Fig. 1), 그 이유는 PCR산물 크기에 따른 해상도(resolution)에 의한 기술적인 면과 밀 고유의 유전적 특성에 의한 것으로 보인다. 밀은 벼 계통에 비해 40배 이상 큰 이질 6배체(allohexaploid)로 각 계통간의 상호관계가 높고, 90% 수준의 매우 높은 반복서열, 68% 수준의 전이성 인자(transposable element)로 구성된 특성이 있다(Choulet et al. 2010). 그러므로 SSRs(Simple sequence repeats)과 위성체(microsatellite)를 표지인자로 사용할 경우, PCR산물 크기에 따른 다형성(polymorphism)을 확인하는데 고 해상도(high resolution)를 필요로 하기 때문에 최근에는 모세관(capillary)을 사용한다(Brbaklic et al. 2013, Daware et al. 2016). 본 연구에서는 6% PAGE를 이용하였으며, 이러한 차이로 유전형에 차이가 발생한 것으로 보인다.

밀 개화 시기를 조절하는 주요 인자인 파성은 Vrn-1, Vrn-2, Vrn-3, 그리고 Vrn-4에서 대립유전자의 다양성에 따라 민감성과 둔감성으로 나뉜다(Yoshida et al. 2010). Vrn-1과 Vrn-2 대립유전자는 염색체 5번에 위치하며, Vrn-3은 7번 염색체에 위치하며, Vrn-4는 염색체 5D에 위치한다(Distelfeld et al. 2009, Yoshida et al. 2010). 국내 밀 품종의 Vrn-A1의 대립유전자형은 모두 vrn-A1으로 나타났으며(Table 2), 이전 보고에서도 국내 품종의 유전자형은 vrn-A1이 나타났다(Cho et al. 2015a). Vrn-B1의 대립유전자형은 vrn-B1을 지닌 품종이 23개였으며, 5개 품종은 Vrn-B1a으로 나타났다. 이전의 보고에서는 국내 품종의 Vrn-B1의 대립유전자형은 모두 vrn-B1으로 나타났는데, 이번 연구에 추가된 다중, 그루, 고소, 조아 및 올그루의 경우 Vrn-B1a형으로 나타났다. 이들 5개 품종의 단위 면적당 이삭 수는 908개로 vrn-B1을 지닌 품종의 101개보다 적었으며, 수량과 출수일수는 차이가 없었다. Vrn-D1의 대립유전자형은 17개 품종이 Vrn-D1a를 11개 품종이 vrn-D1을 지닌 것으로 나타났으며, 이들 대립유전자형 간에 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수는 차이가 없었다. 그러나, 국내 밀 계통 및 재래종에 대한 평가에서는 Vrn-D1a을 지닌 자원이 vrn-D1을 지닌 자원에 비해 간장과 수장이 짧고 출수기가 빠른 것으로 나타났다(Cho et al. 2015b).

출수 시기를 결정하는데 있어서 중요한 역할을 하는 일장과 관련된 유전자인 Ppd-1은 단일조건에서 개화 촉진과 연관이 있는 것으로 알려져 있으며(Snape et al. 2001), 염색체 2A,

2B, 및 2D에 위치한 *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, 및 *Ppd-D1*을 포함하고 있다(Cho et al. 2015a). 국내 밀 품종의 *Ppd-A1*과 *Ppd-D1*의 대립유전자형은 모두 *b*와 *a*형으로 나타났으며(Table 2), 이전 결과와 일치한다(Cho et al. 2015a). *Ppd-B1*의 대립유전자형은 *a*형이 4품종, *b*형이 24품종으로 나타났고, 이들 대립유전자형 간에는 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수에 차이가 없는 것으로 나타났다. 국내 밀 410 자원에 대한 평가에서는 *Ppd-B1b*이 *Ppd-B1a*에 비해 간장과 수장은 길었지만 출수기는 차이가 없었다(Cho et al. 2015b).

국내 밀 품종을 *Xgwm247*과 *Vrn-B1* 및 *Ppd-B1*의 대립유전자형 조합에 따라 분류하였을 때, *Xgwm247*의 *a*형과 *Vrn-B1a*와 *Ppd-B1b*를 지닌 품종은 다른 조합에 비해서 단위 면적당 이삭 수가 적었으며, *vrn-B1*와 *Ppd-B1b*에 *Xgwm247*의 유전자형이 *a*를 제외한 조합은 단위 면적당 이삭 수가 많은 것으로 나타났다(Fig. 2-B). *vrn-B1*와 *Ppd-B1b*에 *Xgwm247*의 유전자형이 *b*를 지닌 품종은 다른 품종보다 출수기가 빠른 것으로 나타났다(Fig. 2-C). 이전 보고에서도 *Vrn-D1a*를 지닌 품종 중에서 *Ppd-B1a*를 지닌 품종이 *Ppd-B1b*를 지닌 품종에 비해서 성숙기가 빨랐고, *Ppd-B1b*를 지닌 품종 중에서 *Vrn-D1a*를 지닌 품종이 *vrn-D1*을 지닌 품종 보다 수량이 높았다(Cho et al. 2015a). 국내 밀 품종에서는 분얼수에 관련된 표지인자로 보고된 *tin*이나 *f_{tin}*보다는

과성과 광주기성에 관련된 유전인자가 관여하는 것으로 보이며, *Xgwm247*와 같이 국내 집단에 적용 가능한 SSR 마커의 활용이 유용하기 때문에 육종효율성을 높이기 위한 표지인자 개발이 필요하다.

반수체 배가 계통 평가

반수체 배가 100계통을 2년 동안 전작과 답리작 조건에서 단위 면적당 이삭 수, 수량과 출수일수를 조사한 결과(Table 1), 평균 단위 면적당 이삭 수는 928개였으며, 2012년은 1,100개로 2013년의 756개보다 많았으며, 전작 조건에서는 1,002개로 답리작의 854개보다 많았다. 평균 수량은 396 kg이었으며, 2012년 수량이 458 kg으로 2013년의 334 kg 보다 높았고, 답리작이 428 kg으로 전작의 368 kg보다 높았다. 평균 출수일수는 191일로 2013년의 답리작의 193일을 제외하고는 차이가 없었다. 금강 밀의 저분자량 글루테닌의 조성 향상을 위해서 올그루밀과 교잡한 반수체 배가 계통의 경우 반수체 계통의 특성상 열성 형질의 발현과 유전 재료로 이용하기 위한 인위적인 선발이 없어서 국내 품종과 비교하여 종실 수량이 떨어지고, 출수기도 늦은 것으로 나타났다. 반수체 배가 계통에서는 출수일수가 단위 면적당 이삭 수와 부의 상관을 나타내었고($r = -0.415^{***}$), 수량과는 정의 상관을 나타내었지만($r = 0.432^{***}$), 국내 품종에서와 달리

Table 3. Difference in spike number per m², yield (kg/10a) and days to heading date of 100 doubled haploid wheat lines carrying different SSR markers related to tiller number, *Vrn-1*, and *Ppd-1* alleles.

Marker & allelic variation	Genotype	No	Spike number per m ²	Yield (kg/10a)	Days to heading date
<i>tin</i> (<i>Xgwm136</i>)	<i>a</i>	44	922a ^z	389a	191a
	<i>b</i>	56	933a	402a	191a
<i>f_{tin}</i> (<i>Xcfa2153</i>)	<i>a</i>	56	933a	402a	191a
	<i>b</i>	44	922a	389a	191a
<i>Xgwm2206</i>	<i>a</i>	52	955a	377a	190b
	<i>b</i>	48	899b	417a	192a
<i>Xgwm247</i>	<i>a</i>	52	955a	377a	190b
	<i>b</i>	48	899b	417a	192a
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-A1</i>	100	929	397	191
<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-B1a</i>	52	919a	390a	191a
	<i>vrn-B1</i>	48	938a	403a	191a
<i>Vrn-D1</i>	<i>vrn-D1</i>	100	929	397	191
<i>Ppd-A1</i>	<i>b</i>	100	929	397	191
<i>Ppd-B1</i>	<i>b</i>	100	929	397	191
<i>Ppd-D1</i>	<i>a</i>	100	929	397	191

^zValues followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$.

단위 면적당 이삭 수와 수량은 상관관계가 없는 것으로 나타났다 (Figs. 3-A, 3-B). 출수일수는 다중 유전자(multiple genes)뿐만 아니라 온도 및 일장과 같은 환경적인 요인에 의하여 조절된다

(Zhang et al. 2009). 경질밀과 연질밀을 포함한 미국 품종 및 계통에서는 출수가 늦어질수록 경수가 감소되는 경향은 보였으나, 출수일수는 단위 면적당 이삭 수 및 수량과는 뚜렷한 상관관

Fig. 3. Relationship among days to heading date, number of spike per m² (A) and grain yield (kg/10a) (B), and differences in number of spike per m² (C), days to heading date (D) and grain yield (kg/10a) (E) in doubled haploid wheat lines according to allelic combination of *Xgpw2206* and *tin (ftin)*.

계를 나타내지는 않았다(Tewolde et al. 2006). 또한, 밀의 파성과 일장과는 유전적으로 다른 개념을 가지고 있지만 감온성과 감광성을 가진 벼에서도 출수일수는 경수와 부의 상관을 보였다(Cui et al. 2004).

반수체 배가 100계통의 *tin*의 유전형은 올그루와 같은 *a*형은 44계통, 금강과 같은 *b*형은 56계통으로 나타났는데, *ftin*의 유전형은 *tin*과 반대로 나타나서 *a*형은 56계통, *b*형은 44계통으로 나타났다(Table 3). 국내 품종과 마찬가지로 이들 유전자형의 차이에 따른 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수에는 차이가 없었다. SSR 표지인자인 *Xgpm2206*과 *Xgwm247*의 유전자형의 비율은 동일하게 나타나서, 금강과 같은 *a*형은 52계통, 올그루와 같은 *b*형은 48계통으로 나타났으며, *a*형을 지닌 계통이 단위 면적당 이삭 수가 많고 출수일수가 적어서 출수기가 빠른 것으로 나타났다. 그러나 수량에서는 차이가 없었다. 반수체 배가 계통의 파성과 광주기성 유전자형을 보면, *Vrn-B1*을 제외한 형질은 모두 동일한 것으로 나타났으며, *Vrn-B1*의 대립유전자형은 *vrn-B1*을 지닌 계통은 48개였으며, 52개 계통이 *Vrn-B1a*으로 나타났다. 그러나 이들 유전자형 간에도 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수는 차이가 없었다.

반수체 배가 계통을 *Xgpm2206*이나 *Xgwm247*에 *tin*이나 *ftin*의 대립유전자형 조합에 따라 분류하였을 때, 단위 면적당 이삭 수와 출수일수는 *Xgpm2206*과 *Xgwm247*의 유전자형에 따른

분류와 마찬가지로 나타났지만(Figs. 3-C, 3-D), 수량의 경우 *tin*이나 *ftin*의 조합에 따라서 수량의 구분이 가능하였다(Fig. 2-E). 반수체 계통도 *Xgpm2206*나 *Xgwm247*을 이용하여 단위 면적당 이삭 수와 출수기 구별이 가능하였으며, 국내 품종과 달리 *tin*과 *ftin*의 대립유전자형 추가에 따른 수량 구분이 가능하였다. 반수체 배가 계통 특성상 대부분의 유전적 조성만 나타나기 때문에 다양한 유전적인 변이가 나타나지 못했지만, 국내 집단에서 선발된 *Xgpm2206*나 *Xgwm247*은 품종 및 반수체 배가 계통 적용이 가능했고, *tin*이나 *ftin*도 추가적인 분류에 이용이 가능하였기 때문에 분얼수 증가를 통한 수량성 증대를 위한 다양한 조합과 조건에서 선발된 많은 표지인자 개발이 필요하다.

장수형 계통 평가

이삭이 긴 장수형 157계통의 평균 단위 면적당 이삭 수는 651개였고, 평균 수량과 출수일수는 각각 479 kg과 201일로 나타났다(Table 1). 장수형 밀은 국내 품종에 비하여 간장이 길고, 줄기가 두꺼우며, 이삭이 길고 1수립수가 많고 대립종이면서, 출수기가 늦고 단위 면적당 이삭 수가 적은 특징이 있다(Kang et al. 2013). 이러한 장수형 계통의 경수와 리터중은 금강밀보다 낮았지만 이삭의 길이가 길고, 1수립수가 많아 전체적인 수량은 금강밀보다 약 10 kg/10a 증수되는 것으로 나타났다(Son et al. 2015). 장수형 계통은 모본인 금강밀 보다 회분과 단백질함량

Table 4. Difference in spike number per m², yield (kg/10a) and days to heading date of 157 Korean wheat lines with long spike carrying different SSR markers related to tiller number, *Vrn-1*, and *Ppd-1* alleles.

Marker & allelic variation	Genotype	No	Spike number per m ²	Yield (kg/10a)	Days to heading date
<i>tin</i> (<i>Xgwm136</i>)	<i>b</i>	157	651	479	201
<i>ftin</i> (<i>Xcfa2153</i>)	<i>a</i>	153	651a ^z	479a	201a
	<i>b</i>	4	643a	504a	201a
<i>Xgpm2206</i>	<i>a</i>	157	651	479	201
<i>Xgwm247</i>	<i>a</i>	157	651	479	201
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-A1</i>	149	651a	479a	201a
	<i>vrn-A1b</i>	8	646a	490a	200a
<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-B1</i>	157	651	479	201
<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-D1a</i>	150	650a	480a	201a
	<i>vrn-D1</i>	7	674a	460a	201a
<i>Ppd-A1</i>	<i>a</i>	157	651	479	201
<i>Ppd-B1</i>	<i>a</i>	157	651	479	201
<i>Ppd-D1</i>	<i>a</i>	125	640b	398b	201b
	<i>b</i>	32	694a	500a	202a

^zValues followed by the same letter are not significantly different at *p*<0.05.

이 높으며 습부율은 높고, 밀가루 밝기와 입자 크기는 비슷하였으나 침전가는 낮게 나타났다(Kang et al. 2015). 국내 최초의 장수형 밀 품종인 태종밀은 늦은 숙기 때문에 사료용으로 특성을

검토한 결과 사료용 밀인 청우밀이나 청보리인 영양보리보다 담금떡이용에 적합한 것으로 나타났다(Song et al. 2017). 장수형 계통이나 태종밀이 국내 품종에 비해서 많게는 2배 이상의 긴

Fig. 4. Relationship among days to heading date, number of spike per m² (A) and grain yield (kg/10a) (B), and differences in number of spike per m² (C), days to heading date (D) and grain yield (kg/10a) (E) in Korean wheat lines with long spike according to allelic combination of *Ppd-D1*, *Vrn-A1* and *Vrn-D1*.

이삭과 1수립수로 인해서 수량증대를 기대했지만 분얼수 부족과 늦은 숙기로 인해서 국내 밀 품종의 수량성 증진에 기대만큼 이바지를 못하는 것으로 보인다. 장수형 157계통도 국내 품종이나 반수체 계통에 비해서 30% 이상 분얼수가 적은 것으로 나타났고, 수량도 국내 품종의 평균값에 미치지 못하는 것으로 나타났으며, 출수기도 품종대비 약 2주 정도 늦은 것으로 나타났다(Table 1). 장수형의 이러한 단점을 보완하기 위한 지속적인 육종 프로그램이 필요하다.

장수형 계통에서는 반수체 계통과 달리 출수일수가 단위 면적당 이삭 수와 정의 상관을 나타내었고($r = 0.236^{**}$), 수량과는 부의 상관을 나타내었으며($r = -0.383^{***}$), 단위 면적당 이삭 수와 수량은 상관관계가 없는 것으로 나타났다(Figs. 4-A, 4-B). 이러한 상관 관계는 장수형이 일반 품종이나 계통과 다른 농업적 특성을 갖기 때문인 것으로 보인다. 장수형 157계통의 *tin*의 유전형은 모두 *b*형으로 차이가 없었으며, *fin*의 유전형도 153계통이 *a*형이었으며, *b*형은 4계통으로 나타났다(Table 4). 국내 품종 및 반수체 계통과 마찬가지로 *tin*과 *fin*의 유전자형에 따른 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수는 차이가 없었다. *Xgwp2206*과 *Xgwm247*의 유전자형 역시 모두 *a*형으로 차이가 없었는데, 이러한 이유는 장수형 계통이 국내 품종이나 반수체 계통과는 다른 유전적 조성을 지니고, 장수형 계통간에 유사한 농업형질을 지녔기 때문인 것으로 보인다. 장수형 계통의 파성과 광주기성 유전자형을 보면, *Vrn-B1*, *Ppd-A1*과 *Ppd-B1*의 유전자형은 모두 동일한 것으로 나타났으며, *Vrn-A1*과 *Vrn-D1*의 유전자형 분포도 *fin*의 분포와 비슷하게 *vrn-A1*과 *Vrn-D1a*를 지닌 계통수가 각각 149계통과 150계통이었으며, 단위 면적당 이삭 수, 수량 및 출수일수에서 차이가 없었다. *Ppd-D1*의 대립유전자형은 *a*형이 125개였으며, *b*형은 32개로 *a*형에 비해 출수기는 늦지만 단위 면적당 이삭 수가 많고, 수량이 높았다. *Ppd* 둔감성 대립유전자의 효과는 분얼기와 분얼 피사율 사이의 균형으로 인하여 유효 분얼수에 미치는 효과가 크지 않은 것으로 알려져 있다(Ochagavia et al. 2017). 반면, 장수형 계통에서는 *Ppd-D1*에 영향을 받는 것으로 나타났는데, *Ppd-D1*은 수량 구성 요소인 1수립수와 연관이 있고(Ramirez et al. 2018), *Ppd-D1a* 대립유전자는 유효 영화수의 수를 감소시킨다(Prieto et al. 2018). 그러므로 *Ppd-D1b* 대립유전자를 지닌 장수형 계통이 수량이 높은 것은 유전적인 요인으로 생각되지만 이러한 특성이 장수형 계통에 만 한정된 것인지, 다른 수량구성요소와도 관련이 있는지에 대해서는 추가적인 연구가 필요하다.

장수형 계통을 *Ppd-D1* 대립유전자형에 *Vrn-A1*과 *Vrn-D1*

유전자형 조합을 포함하여 분류하였을 때, *Ppd-D1b*를 지닌 계통 중에서 *vrn-A1*과 *Vrn-D1a*를 지닌 계통들이 *Vrn-A1b*과 *vrn-D1*를 지닌 계통들 보다 단위 면적당 이삭 수가 많았고, 출수기가 빨랐다(Figs. 4-C, 4-D). 수량의 경우 단위 면적당 이삭 수나 출수일수와 달리 이들 계통간에 차이가 없었고, *Ppd-D1*의 유전자형에 따라 수량 차이가 났다(Fig. 4-E). 본 연구에 이용된 장수형 계통의 경우 국내 품종과 다른 농업적 특성과 집단 내 좁은 유전적인 변이로 인해서 품종이나 반수체 배가 계통에 적용 가능한 표지인자들도 변이가 발생을 하지 못하였기 때문에, 숙기가 빠르고 단위 면적당 이삭 수가 국내 품종 수준이 되는 장수형 계통 선발을 위해서는 장수형과 다양한 국내 자원의 교잡을 통한 변이 창출이 필요하고, 이들 집단에 대한 SSR 마커 검정 및 평가가 지속적으로 이루어져야 한다.

적 요

분얼수 개선을 통한 국내 밀 품종의 수량 증진을 위해 국내 품종, 반수체 배가 계통과 장수형 계통을 이용하여 관련 농업형질과 분자표지인자를 평가하였다. 국내 밀 품종에서는 분얼수는 분얼 억제 유전자인 *tin*이나 *fin*보다 파성과 일장에 영향을 받았으며, 수량과는 부의 상관을 나타내었다. 반수체 배가 계통의 단위 면적당 이삭 수는 분얼 억제 유전자뿐만 아니라 파성과 일장에도 큰 영향을 받지 않았고 수량과도 상관이 없는 것으로 나타났지만, 분얼수와 관련된 SSR마커인 *Xgwp2206*나 *Xgwm247*의 적응성은 다른 집단 보다 높았다. 장수형 계통의 분얼수는 *Ppd-D1*의 대립유전자형에 따른 차이가 났으며, 수량에도 영향을 주는 것으로 나타났다. 본 연구에 활용된 국내 밀 집단에서는 기존에 보고된 분얼 관련 유전자 및 표지인자를 적용한 분얼수 및 수량 선발의 활용은 어려울 것으로 보인다. 따라서, 국내 품종에 적용 가능한 표지인자 개발을 통한 밀의 분얼수 및 수량 증대를 위해서는 보다 정밀한 분자표지인자 개발에 대한 지속적인 연구가 필요하다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 연구사업(세부과제명: 장수형 밀 농업형질 개선을 위한 고밀도 유전자 지도 작성, 세부과제번호: PJ01279201)에 의해 이루어진 것임.

REFERENCES

1. Asseng S, Cammarano D, Basso B, Chung U, Alderman PD, Sonder K, Reynolds M, Lobell DB. 2017. Hot spots of wheat yield decline with rising temperature. *Global Change Biology* 23: 2464-2472.
2. Beales J, Turner A, Griffiths S, Snape JW, Laurie DA. 2007. A *Pseudo-Response Regulator* is mis-expressed in photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L). *Theor Appl Genet* 115: 721-733.
3. Bentley AR, Turner AS, Gosman N, Leigh FJ, Maccaferri M, Dreisigacker S, Greenland A, Laurie DA. 2011. Frequency of photoperiod-insensitive *Ppd-A1a* alleles in tetraploid, hexaploid and synthetic hexaploid wheat germplasm. *Plant Breed* 130: 10-15.
4. Brancourt-Hulmel M, Doussinault G, Lecomte C, Berard P, LeBuanec B, Trottet M. 2003. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci* 43: 37-45.
5. Brbaklic L, Trkulja D, Kondic-Spika A, Treskic S, Kobiljski B. 2013. Detection of QTLs for important agronomical traits in hexaploidy wheat using association analysis. *Czech J Genet Plant Breed* 49: 1-8.
6. Chen F, Gao M, Zhang J, Zuo A, Shang X, Cui D. 2013. Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *BMC Plant Biol* 13: 199.
7. Cho EJ, Kang C-S, Yoon YM, Park CS. 2015a. The relationship between allelic variations of *Vrn-1* and *Ppd-1* and agronomic traits in Korean wheat cultivars. *Indian J Genet* 75: 294-300.
8. Cho EJ, Kang C-S, Jung J-U, Yoon YM, Park CS. 2015b. Allelic variation of *Rht-1*, *Vrn-1* and *Ppd-1* in Korean experimental lines and landraces and its effect on agronomic traits. *Plant Breed Biotech* 3: 129-138.
9. Choulet F, Wicker T, Rustenholz C, Paux E, Salse J, Leroy P, Schlub S, Paslier MCL, Magdelenat G, Gonthier C, Couloux A, Budak H, Breen J, Pumphrey M, Liu S, Kong X, Jia J, Gut M, Brunel D, Anderson JA, Gill BS, Appels R, Keller B, Feuillet C. 2010. Megabase level sequencing reveals contrasted organization and evolution patterns of the wheat gene and transposable element spaces. *The Plant Cell* 22: 1686-1701.
10. Cui K, Peng S, Ying Y, Yu S, Xu C. 2004. Molecular dissection of the relationship among tiller number, plant height and heading date in rice. *Plant Pro Sci* 7: 309-318.
11. Daware A, Das S, Srivastava R, Badoni S, Singh AK, Agarwal P, Parida SK, Tyagi AK. 2016. An efficient strategy combining SSR markers- and advanced QTL-seq-driven QTL mapping unravels candidate genes regulating grain weight in rice. *Front Plant Sci* <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01535>.
12. Distelfeld A, Li C, Dubcovsky J. 2009. Regulation of flowering in temperate cereals. *Curr Opin Plant Biol* 12: 178-184.
13. FAO. 2018. <http://www.fao.org>
14. Fu DL, Szücs P, Yan LL, Helguera M, Skinner JS, Zitzewitz JV, Hayes PM, Dubcovsky J. 2005. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol Gen Genomics* 273: 54-65.
15. Guo Y, Wu Y, Anderson JA, Moss JQ, Zhu L, Fu J. 2016. SSR marker development, linkage mapping, and QTL analysis for establishment rate in common Bermudagrass. *The Plant Genome* 10: 1-11.
16. Hu YS, Ren TH, Li Z, Tang YZ, Ren ZL, Yan BJ. 2017. Molecular mapping and genetic analysis of a QTL controlling spike formation rate and tiller number in wheat. *Gene* 634: 15-21.
17. Kang CS, Seo SJ, Kim KH, Jung YG, Kim HS, Park JC, Choi ID, Kim KH, Hyun JN, Kim KJ, Park KH, Lee CK, Park GK, Park CS. 2013. A new plant type wheat 'Iksan 370' with long spikes, high yield and hard wheat and breeding method. Korean Patent No. 10-2013-0120136.
18. Kuraparthi V, Sood S, Dhaliwal HS, Chhuneja P, Gill BS. 2007. Identification and mapping of a tiller inhibition gene (*tin3*) in wheat. *Theor Appl Genet* 114: 285-294.
19. Lee HS, Jung J-U, Kang C-S, Heo H-Y, Park CS. 2014. Mapping of QTL for yield and its related traits in a doubled haploid population of Korean wheat. *Plant Biotechnol Rep* 8: 443-454.
20. Lu Y, Xing L, Xing S, Hu P, Cui C, Zhang M, Xiao J, Wang H, Zhang R, Wang X, Chen P, Cao A. 2015. Characterization of a putative new semi-dominant reduced height gene, *Rht_NM9*, in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Genet Genom* 42: 685-698.
21. Ma D, Yan J, He Z, Wu L, Xia X. 2012. Characterization of a cell wall invertase gene *TaCwi-A1* on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. *Mol Breed* 29: 43-52.
22. Ochagavía H, Prieto P, Savin R, Griffiths S, Slafer GA.

2017. Duration of developmental phases, and dynamics of leaf appearance and tillering, as affected by source and doses of photoperiod insensitivity alleles in wheat under field conditions. *Field Crops Res* 214: 45-55.
23. Prieto P, Ochagavía H, Savin R, Griffiths S, Salfer GA. 2018. Dynamics of floret initiation/death determining spike fertility in wheat as affected by *Ppd* genes under field conditions. *J Exp Bot* 69: 2633-2645.
24. Ramirez IA, Abbate PE, Redi IW, Pontaroli AC. 2018. Effects of photoperiod sensitivity genes *Ppd-B1* and *Ppd-D1* on spike fertility and related traits in bread wheat. *Plant Breed* 137: 320-325.
25. RDA. 2012. Standard of research and analysis for agricultural technology. pp. 339-365.
26. Santra DK, Santra M, Allan RE, Campbell KG, Kidwell KK. 2009. Genetic and molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest Region of the U.S.A. *Plant Breeding* 128: 576-584.
27. Senapati N, Stratonovitch P, Paul MJ, Semenov A. 2018. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *J Exp Bot* <https://doi.org/10.1093/jxb/ery226>.
28. Sharma RC. 1995. Tiller mortality and its relationship to grain yield in spring wheat. *Field Crops Res* 41: 55-60.
29. Sidwell RJ, Smith EL, McNew RW. 1976. Inheritance and interrelationships of grain yield and selected yield-related traits in a hard red winter wheat cross. *Crop Sci* 16: 650-654.
30. Snape JW, Butterworth K, Whitechurch E, Worland AJ. 2001. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Proc. 6th Intl Wheat Conference, Budapest, Hungary*, pp. 67-74.
31. Son J-H, Kang C-S, Cheong Y-K, Kim K-H, Kim H-S, Park J-C, Kim K-H, Kim B-K, Park CS. 2015. Characterization of Korean wheat line with long spike. I. Agronomic traits and genetic variations. *Korean J Breed Sci* 47: 219-228.
32. Kang C-S, Son J-H, Cheong Y-K, Kim K-H, Ko Y-H, Park J-C, Oh Y-J, Kim K-H, Kim B-K, Park CS. 2015. Characterization of Korean wheat line with long spike. II. Flour Characteristics and genetic variations. *Korean J Breed Sci* 47: 229-237.
33. Song TH, Kim K-H, Cheong Y-K, Son J-H, Park J-C, Oh Y-J, Park J-H, Kim Y-K, Kim K-H, Park T-I, Kim B-K, Kang C-S. 2017. Evaluation of feed value and fermentation quality of new wheat cultivar, 'Taejoong'. *J Kor Soc Grass Forage Sc* 37: 61-67.
34. Spielmeier W, Richards RA. 2004. Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (*tin*) with rice chromosome 5S. *Theor Appl Genet* 109: 1303-1310.
35. Stelmakh AF. 1997. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica* 100: 359-369.
36. Tewolde H, Fernandez CJ, Erickson CA. 2006. Wheat cultivars adapted to post-heading high temperature stress. *J Agron Crop Sci* 192: 111-120.
37. Wang Z, Liu Y, Shi H, Mo H, Wu F, Lin Y, Gao S, Wang J, Wei Y, Liu C, Zheng Y. 2016. Identification and validation of novel low-tiller number QTL in common wheat. *Theor Appl Genet* 129: 603-612.
38. Würschum T, Leiser WL, Langer SM, Tucker MR, Longin CFH. 2018. Phenotypic and genetic analysis of spike and kernel characteristics in wheat reveals long-term genetic trends of grain yield components. *Theor Appl Genet* 1-14.
39. Xu T, Bian N, Wen M, Xiao J, Yuan C, Cao A, Zhang S, Wang X, Wang H. 2017. Characterization of a common wheat (*Triticum aestivum* L.) high-tillering dwarf mutant. *Theor Appl Genet* 130: 483-494.
40. Yan L, Helguera M, Kato K, Fukuyama S, Sherman J, Dubcovsky J. 2004. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploidy wheat. *Theor Appl Genet* 109: 1677-1686.
41. Yang X, Tian Z, Sun L, Chen B, Tubiello FN, Xu Y. 2017. The impacts of increased heat stress events on wheat yield under climate change in China. *Climatic Change* 140: 605-620.
42. Yoshida T, Nishida H, Zhu J, Nitcher R, Distelfeld A, Akashi Y, Kato K, Dubcovsky J. 2010. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet* 120: 543-552.
43. Zampieri M, Ceglar A, Dentener F, Toreti A. 2017. Wheat yield loss attributable to heat waves, drought and water excess at the global, national and subnational scales. *Environ Res Lett* 12: 064008.
44. Zhang K, Tian J, Zhao L, Liu B, Chen G. 2009. Detection of quantitative trait loci for heading date based on the double haploid progeny of two elite Chinese wheat

- cultivars. *Genetica* 135: 257-265.
45. Zhang J, Wang Y, Wu S, Yang J, Liu H, Zhou Y. 2012. A single nucleotide polymorphism at the *Vrn-D1* promoter region in common wheat is associated with vernalization response. *Theor Appl Genet* 125: 1697-1704.
46. Zhang JP, Wu J, Liu WH, Lu X, Yang XM, Gao AN, Li XQ, Lu YQ, Li LH. 2013. Genetic mapping of a fertile tiller inhibition gene, *ftin*, in wheat. *Mol Breeding* 31: 441-449.