군집소수를 가진 고착립밀도 이삭형 벼 개발 및 특성 분석

박현수* · 백만기 · 김춘송 · 이건미 · 박슬기 · 이창민 · 서정필 · 조영찬

농촌진흥청 국립식량과학원

Development and Characterization of Rice Lines with Clustered Spikelets and Dense Panicles

Hyun-Su Park*, Man-Kee Baek, Choon-Song Kim, Gun-Mi Lee, Seul-Gi Park, Chang-Min Lee, Jung-Pil Suh, and Young-Chan Cho

National Institute of Crop Science, RDA, Wanju, 55365, Republic of Korea

Abstract Rice panicle architecture is an important factor affecting yield potential. Korean rice cultivars have a narrow genetic background for panicle architecture. To enhance the yield potential of Korean rice cultivars, we developed and characterized rice lines with new panicle architecture. Rice with improved panicle architecture has clustered spikelets and dense panicles (CD type). CD rice was derived from a cross between “Binhae Col.#1” carrying dense panicles, and “ARC10319” that has the clustered spikelets gene (*Cl*). CD rice lines had short and semi-erect panicles with two to five high density spikelets clustered at the tips of primary and secondary rachis branches. CD rice lines had dramatically increased numbers of spikelets; almost twice as many as those of Korean rice cultivars. The increase in spikelet number was mainly caused by the increased spikelets and branches on secondary rachises compared to those on primary rachises. The increase in spikelet number was expected to enhance the yield of CD rice by expanding sink capacity. However, the yield of selected lines; CD9, CD27, CD34, and CD39, did not reach the level of the Korean high-yielding cultivars “Boramchan” and “Hanareum2,” due to the reduction in panicle number and grain weight, and poor ripening. Although no substantial yield increase was observed in CD rice, the panicle architecture of CD rice, clustered spikelets, and dense panicles could be new genetic resources as breeding material for diversifying panicle architecture and enhancing yield potential.

Keywords Rice, Panicle architecture, Clustered spikelets, Dense panicle, Yield

Received on October 1, 2018. Revised on October 1, 2018. Accepted on October 24, 2018.

* Corresponding Author (E-mail: mayoe@korea.kr, Tel: +82-63-238-5214, Fax: +82-63-238-5205)

서 언

벼 육종에 있어서 수량성 향상은 가장 중요한 목표이다. 벼의 수량성은 식물체의 광합성에 의해 동화산물이 생성되고 전류되는데 관여하는 능력인 source와 종실에 축적될 수 있는 잠재력인 sink에 의해 결정된다. Source와 sink의 크기와 이들의 균형에 의해 수량성이 결정되는데 sink가 작으면 높은 수량을 기대하기 어렵고, sink의 크기가 크다 해도 source가 이를 뒷받침해주지 못하면 수량이 향상되지 않는다. Source는 식물체의 광합성 능력, 초형에 의한 수광태세, 엽노화도 등에 의해 영향을 받는다. sink의 크기는 크게 주당수수와 수당립수에 의한 단위면적당 립수와 소수의 크기에 의해 결정되며 소수가 종실로 되는 임실률과 종실의 등숙률 및 종실중에 의해 수량이 결정된다(Hirota et

al. 1990, Li et al. 1998, Venkateswarlu & Visperas 1987).

벼 이삭의 기본구조는 수축에서 분지한 지경에 소수가 착생되어 있는 것으로 이삭과 지경의 길이, 지경의 분지 체계, 지경의 종류와 수, 착생립의 수와 크기와 밀도, 이삭 내 위치에 따른 착생립의 분포 등에 의해 이삭의 형태가 구성된다(Park et al. 2010). 소수와 지경으로 구성된 이삭의 특성은 이삭내 소수의 수인 수당립수를 결정하고, 등숙률과 종실중에 영향을 주는 등 수량성과 밀접한 관련을 가지고 있어 이삭 형질은 벼 육종가에 중요한 목표 형질이다(Park et al. 2011). 이삭 형질을 변경함으로써 수량성을 향상시키기 위한 육종적 사업이 국제기구와 국가 연구기관 주도로 이루어져 왔다. 국제미작연구소의 반왜성 유전자 도입을 통한 단간 다수성 벼와 우리나라 자포니카와 인디카 교배를 통한 통일형 벼, 중국의 웅성불임성과 잠종강세를 이용한

1대 잡종 벼, 일본의 초다수성 벼 육종사업 등은 육종적 방법을 통해 이삭의 크기를 증대시키기 위해 이루어졌다(Chung & Heu 1980, Khush 1999, Peng et al. 2008, Yuan 1998). 특히 1990년대 국제미작연구소에서 다수성을 위한 이상적인 초형이 제시되어 새로운 초형(NPT, New Plant Type) 또는 이상 초형(IPA, Ideal Plant Type)의 벼들이 개발되었다(Peng et al. 2008). 이들 NPT 초형의 벼들은 무효분얼수가 적고 도복에 매우 강한 줄기를 기반으로 수당립수가 많이 달린 장수형 이삭을 가지고 있는 소열수중형 초형으로 이삭크기를 증대함으로써 수량성을 향상시키고자 하였다.

수당립수의 증대는 sink를 크게함으로써 잠재수량성을 높일 수 있다. 하지만 수당립수는 양적형질유전자좌에 의해 조절되는 양적형질로 다른 유전자들에 의한 상위성과 환경조건에 의해서 그 표현형이 달라지기 때문에 육종적 접근이 어렵다(Xing et al. 2002). 연관분석을 통해 벼 이삭형태와 관련된 22개의 표지유전자가 보고되었다(Kinoshita & Takahashi 1991). 이들 중 *Ur-1* (undulate rachis)은 2차지경수와 수당립수가 증대된 이삭형태, *Dn-1* (dense panicle)은 착립밀도가 증대된 이삭형태, *lax* (lax panicle)은 영화 퇴화가 심하여 수당립수가 적고 성긴 이삭형태, *sp* (short panicle)는 수장이 짧은 이삭형태, *Cl* (clustered spikelets)은 1차 및 2차지경 선단부에 소수가 2-5개 군집되어 착생되는 이삭형태, *ri* (verticillate rachis)는 이삭 기부에서 5개 이상의 1차 지경이 돌려나는 이삭형태를 나타낸다(Futsuhara et al. 1979, Nagao et al. 1958, Nagao & Takahashi 1963). 이들에 대한 유전분석 결과 *Ur-1*, *Dn-1*, *Cl*은 불완전우성 유전하고 *lax*, *sp*, *ri*는 열성 유전하였다(Murai 1994). 이후 분자생물학의 진보로 이삭형태와 수당립수에 관여하는 많은 유전자와 QTL이 보고되었으며, 그 중 *Gn1a*, *Ghd7*, *DEP1*, *IPA1/WFP*, *SPIKE/NAL1*은 클로닝되어 그 위치와 기능이 밝혀졌다(Wang et al. 2017). *Cl* (clustered spikelets)은 군집소수형 이삭형태를 나타내는 불완전 우성 유전하는 유전자로 695개 SSR 마커를 이용한 유전분석에서 6번 염색체 장완에서 RM20300과 1.19 cM 유전적 거리만큼 연관되어 있는 것으로 확인되었다(Tian et al. 2010). *DEP1* (*DENSE ERECT PANICLE 1*)은 이탈리아 자포니카 품종 Balilla에서 유래한 이삭형태로 관련 유전자가 9번 염색체에 위치하고 G protein γ subunit을 부호화하며 G protein signal 경로를 조절하여 직립이삭이면서 수당립수가 많은 고밀도 이삭형태를 가지게 된다(Huang et al. 2009). *DEP1*이 도입된 벼는 직립 이삭 및 잎에 의한 수광태세의 향상, 증가된 수당립수에 의한 높은 잠재수량성, 도복에 매우 강한 특성 등으로

중국 동북 3성 지역에서 널리 재배되고 있다(Xu et al. 2016).

농촌진흥청 국립식량과학원에서 육성된 벼 품종의 육성 당시 수당립수는 자포니카 품종이 평균 99개, 범위 57(진부올벼)-193(농안벼)개이며 통일형 품종이 평균 130개, 범위 106(백운찰벼)-178개(목우)로 수당립수가 200개가 넘는 품종은 개발되지 않았다. 본 연구는 수당립수가 증대된 새로운 이삭형태의 벼를 개발하기 위해 군집소수형과 고착립밀도 이삭형태를 가지는 유전자원을 교배모본으로 이용하여 이들 이삭 형질을 조합한 군집소수를 가진 고착립밀도 이삭형 벼(rice with clustered spikelets and dense panicle, 이하 CD형)를 개발하고, 이들의 수량 관련 형질 특성을 분석하여 다수성 벼 육종사업에 반영하고자 수행하였다.

재료 및 방법

시험재료 및 재배방법

농업유전자원센터에 보유 중인 중국 유전자원 빈해수집 1(IT251527)과 인도 향미 유전자원 ARC10319 (IT259789)를 교배모본으로 이용하였다. 이삭형태가 변경된 F₈세대 23계통을 대상으로 모부본인 빈해수집1, ARC10319와 함께 예비선택시험을 수행하였다. 농촌진흥청 국립식량과학원 벼 시험포장에서 완전임의배치법 3반복으로 2016년 4월 30일 파종하여 5월 30일에 재식거리 30 x 15 cm로 주당 1본씩 조당 26주를 이양하여 예비선택시험을 수행하였다. 예비선택시험 공시재료에 대한 이삭과 수량 관련 형질 특성을 조사 분석하였고, 이중 4계통을 선발하여 자포니카 중만생 표준품종인 남평, 자포니카 초다수 비교품종인 보람찬, 통일형 초다수 비교품종인 한아름2호, 모부본인 빈해수집1, ARC10319와 함께 생산력검정시험을 수행하였다. 농촌진흥청 국립식량과학원 벼 시험포장에서 완전임의배치법 3반복으로 2017년에 4월 30일 파종하여 5월 30일에 재식거리 30 x 15 cm로 주당 3본씩 구당 156주를 이양하여 생산력검정 시험을 수행하였다. 시비량은 N-P₂O₅-K₂O를 180-90-110 kg/ha으로 질소는 기비 : 분얼비 : 수비를 50 : 20 : 30 비율로 분시하였고, 인산은 전량 기비로, 칼륨은 기비 : 수비를 70 : 30 비율로 분시하였다. 기타 재배관리는 농촌진흥청 표준 재배법에 준하여 실시하였다.

이삭형태 유전분석

빈해수집1과 ARC10319의 이삭형태에 대한 유전분석을 수행하기 위해서 고정계통 육성과 병행으로 2011/2012년 동계에

필리핀 국제미작연구소 시험포장에서 빈해수집1/ARC10319 조합의 332개체 F₂ 분리집단을 이용하여 이삭형태에 대한 유전분석을 실시하였다. 이삭형태는 이삭을 달관조사하여 착립밀도를 기준으로 이삭길이가 짧고 착생립수가 많아 착립밀도가 큰 이삭형태를 고착립밀도 이삭형, 보통의 착립밀도를 가지는 이삭형태를 일반 이삭형으로 구분하였고, 이삭 내 소수의 착생된 형태에 대하여 1차 지경 및 2차 지경의 선단 소수가 2-5개씩 군집되어 착생되어 있는 이삭형태를 군집소수형, 보통의 착생형태를 가지는 이삭형태를 보통소수형으로 구분하였다. 군집소수형에 대한 유전양상을 정밀분석하기 위해서 2012년 하계에 농촌진흥청 국립식량과학원 시험포장에서 보람찬/ARC10319 조합의 280개체 F₂ 분리집단을 이용하여 추가 유전분석을 실시하였다. 이삭 내 소수의 착생된 형태를 달관조사하여 1차지경과 2차지경에 착생된 소수가 대부분 군집형태를 나타내는 것을 완전 군집소수형, 지경에 착생된 소수가 불완전하게 군집형태를 나타내고 있는 것은 불완전 군집소수형, 보통의 착생형태를 나타내는 것을 보통소수형으로 구분하였다.

이삭 관련 형질 조사

이삭 관련 형질 조사를 위하여 예비선택시험에서는 각 시험구에서 평균이 되는 3개체의 주간 이삭을 이용하였고, 생산력검정 시험에서는 각 시험구에서 평균이 되는 1개체의 전체 이삭을 이용하여 3반복으로 조사하였다. 조사 형질은 이삭길이, 이삭목 두께, 한 이삭에서 분지한 전체 지경의 수(총지경수), 한 이삭에 착생한 전체 소수의 수(총립수, 수당립수), 이삭내 소수의 착립밀도(착립밀도), 1차 지경수, 1차 지경에 착생한 소수의 수(1차 지경 착생립수), 1차 지경에 착생한 소수의 평균립수(1차 지경 평균립수), 2차 지경수, 2차 지경에 착생한 전체 소수의 수(2차 지경 착생립수), 2차 지경에 착생한 소수의 평균립수(2차 지경 평균립수), 이삭 내 1차 지경수에 대한 2차 지경수 비율(1차 지경당 2차 지경수), 이삭 내 1차 지경 착생립에 대한 2차 지경 착생립의 비율(1차 지경 착생립수당 2차 지경 착생립수) 등 13개 항목이었다. 이삭길이는 이삭목에서부터 이삭 선단까지의 길이를 측정하였고, 이삭목 두께는 이삭목에서 식물체의 기부 방향으로 1 cm 가량을 캘리퍼스(Caliper CD-15CP, Mitutoyo Corp., Japan)를 이용하여 조사하였다. 지경의 구분은 이삭의 수축에서 처음으로 분지한 지경을 1차 지경, 1차 지경의 마디에서 분지한 지경을 2차 지경이라 구분하였고 일부 2차 지경에서 분지한 3차 지경은 2차 지경에 포함하였다. 각 지경과 지경에 착생된 소수를 육안으로 조사하여 지경수 및 착생립수를 구하였고 각

1차 및 2차 지경의 착생립수를 지경수로 나누어 지경별 평균립수를 구하였다. 2차 지경수 및 착생립수를 1차 지경수 및 착생립수로 나누어 비율을 구하였다. 착립밀도는 총립수를 이삭길이로 나눈 값으로 하였다.

국내 육성 품종과의 이삭 관련 형질 비교

예비선택시험에 공시된 23개 선발계통과 모부본에 대한 13개 이삭 관련 형질 값을 기존에 동일한 방법으로 조사된 국내 육성 품종(자포니카 160개 품종과 통일형 18품종)의 데이터 값(Park et al. 2010)과 비교 분석하였다.

수량 관련 형질 조사

생산력검정시험에 공시된 재료의 출수기를 조사하고 성숙기에 평균이 되는 10개체의 간장, 수장, 수수를 측정하였다. 성숙기에 3주를 예취하여 등숙률 및 수당립수를 조사하였고 100주를 예취하여 정조중을 측정하였다. 수확한 정조 1.5kg을 수량조사 현미기(LST, Gwangyang, Korea)로 제형하여 정현비율을 측정하고, 100주 정조수량에 정현비율을 곱하여 현미수량을 구한 다음 10a당 수량으로 환산하였다. 수량지수는 남평의 현미수량을 기준으로 구하였다. 천립중은 등숙이 잘 이루어진 선별된 현미 500립에 대한 무게를 3반복으로 측정하여 평균한 값에 2를 곱하여 이용하였다.

통계분석

통계분석은 SAS 프로그램(Version 9.4, Enterprise Guide 7.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)과 R (Version 3.4.2)을 이용하였다. 이삭형태 유전분리비에 대한 적합도 검정은 R의 χ^2 -test를 이용하였다. 예비선택시험 공시재료 및 국내 육성 품종의 이삭 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. 13개 이삭 관련 형질에 대한 주성분 분석(PCA)을 수행하여 예비선택시험 공시재료와 국내 육성 품종의 구조적 관계를 분석하였다. 생산력검정시험 공시재료의 이삭과 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. 수당립수에 대한 지경과 착생립의 기여도와 수량성에 대한 수량구성요소들의 기여도를 알아보기 위해 PROC CALIS로 경로계수 분석을 수행하였다.

결과 및 고찰

군집소수 고착립밀도 이삭형 벼 개발

수당립수가 증대된 새로운 이삭형태의 벼를 개발하기 위해 빈해수집1을 모본으로 하고 ARC10319를 부분으로 이용하여 단교잡 인공교배 조합을 작성하였다. F₂ 분리집단에서 이삭형태에 대한 유전분석을 수행하였고 계통육종법을 통해 이삭형태가 변경된 계통을 선발해 나갔다. 빈해수집1의 이삭형태는 이삭 내 착생립수가 많아 착립밀도가 크며 반직립형으로 *DEPI/DNI*이 도입된 고착립밀도 직립 이삭과 유사하였다(Taguchi-Shiobara et al. 2011). ARC10319의 이삭형태는 이삭 내 1차 지경 및 2차 지경의 선단 소수가 2-5개씩 군집되어 착생되어 있어 *CI* (clustered spikelets)를 보유하고 있는 군집소수형 이삭과 유사하였다(Nagao et al. 1958). 이삭형태에 대한 유전분석에서 빈해수집1의 고착립밀도 이삭은 정확한 유전양상을 파악하지 못하였으나, ARC10319의 군집소수형 이삭은 추가로 분석된 보람찬/ARC10319 F₂ 집단에서 완전 군집소수형이 77개체, 불완전 군집소수형이 132개, 보통소수형이 71개체로 하나의 우성유전자자가 불완전하게 관여(expected ratio 1:2:1, $\chi^2=1.17$, p value=0.557)하는 것으로 나타났다. 이는 군집소수형 이삭형태가 불완전 우성유전자인 *CI*에 의해 조절된다는 결과와 일치하였다(Murai 1994, Zheng et al. 2003). 따라서 ARC10319는 *CI* 유전자를 보유하고 있는 것으로 판단된다. F₂ 분리집단 이후 동계 온실과 하계 포장에서 완전 군집소수(clustered spikelets)를 가진

고착립밀도형(dense panicle) 이삭(이하 CD형)을 가진 개체를 선발하여 고정계통을 육성해 나갔다. 이삭형태에 함께 도복 저항성 및 수량성에 대한 선발압을 가하여 F₈세대 CD형 23계통을 선발하였고 예비선발시험에 공시하여 이삭 관련 형질 특성을 분석하였다.

국내 육성 품종과의 이삭 형질 비교

예비선발시험에 공시된 23개 CD형 계통과 대부분의 중간 이삭에 대해서 13개 이삭 관련 형질을 조사하였고, 국내 육성 자포니카, 통일형 품종의 이삭 관련 형질 값과 비교 분석하였다(Table 1). 우리나라 육성 벼 품종들의 지경구조는 1차 지경에 평균 5.8개, 2차 지경에 평균 3.0개의 소수가 선상으로 착립되어 있다(Park et al. 2010). 이에 비해 CD형 계통은 1차 지경에 평균 6.2개, 2차 지경에 평균 4.1개의 소수가 군집되어 착생되어 있는 이삭형태를 나타냈다. CD형 계통은 평균 수장이 16.6 cm로 빈해수집1(20.9 cm), ARC10319(29.6 cm), 자포니카 품종(22.0 cm), 통일형 품종(25.2 cm)보다 짧았으며 이삭목 두께가 두꺼웠다. 총지경수, 수당립수, 1차 지경 평균립수, 2차 지경수, 2차 지경 착생립수, 2차 지경 평균립수는 대부분, 자포니카, 통일형 품종보다 많았다. 수당립수는 482개로 빈해수집1(343개), ARC10319(302개), 자포니카 품종(151개), 통일형 품종(217개)에 비해 증가하였다. CD형 계통은 이삭길이가 짧은 반면 수당립수가 많아(Fig. 1A) 이삭내 소수의 착립밀도가 평균 29.9로 빈해수집1(16.4), ARC10319(10.2), 자포니카 품종(6.9), 통일형 품

Table 1. Comparison of panicle-related traits of the rice lines with clustered spikelets and dense panicle (CD type) and Korean rice varieties.

Variety/line	no.	PL ^z (cm)	TNN (mm)	NR	NS	DP (no./cm)	NPr	NSPr	MNSPr	NSr	NSSr	MNSSr	Sr/Pr	SSr/SPr
Binhae Col.#1	1	20.9c ^y	2.25a	83b	343b	16.4b	17a	100a	5.7a	66b	243b	3.7b	3.7b	2.4b
ARC10319	1	29.6a	2.30a	73b	302b	10.2c	12c	77b	6.2a	61b	225b	3.7b	4.9b	2.9b
CD type	23	16.6d (13.8-23.2)	2.43a (1.90-3.40)	109a (86-147)	482a (385-581)	29.9a (17.5-38.9)	15b (14-17)	94a (64-110)	6.2a (4.3-7.3)	94a (72-132)	388a (302-471)	4.1a (3.5-4.4)	6.3a (4.9-9.1)	4.3a (3.2-7.3)
japonica	160	22.0c ^x (17.6-25.4)	1.78b (1.40-2.15)	40d (27-60)	151d (105-236)	6.9c (4.6-10.1)	12c (9-15)	67b (48-95)	5.8a (5.2-6.5)	29d (17-45)	84d (40-141)	2.9c (2.4-3.3)	2.5c (1.6-4.3)	1.3c (0.6-2.4)
Tongil-type	18	25.2b (22.1-27.6)	2.36a (2.04-2.71)	55c (48-65)	217c (179-281)	8.7c (7.0-12.5)	12c (9-16)	66b (46-92)	5.5a (4.4-6.1)	43c (35-54)	151c (112-189)	3.5b (3.0-3.9)	3.7b (2.6-5.2)	2.4b (1.3-3.2)
C.V. (%)		12.4	16.2	46.6	55.4	78.4	14.2	18.2	6.9	57.9	78.9	12.9	41.9	64.7

^zPL: panicle length, TNN: thickness of neck node, NR: number of rachis-branches per panicle, NS: number of spikelets per panicle, DP: density of spikelets in panicle, NPr: number of primary rachis-branch (PRB)es per panicle, NSPr: number of spikelets on PRBs per panicle, MNSPr: mean number of spikelets on a PRB, NSr: number of secondary rachis-branch (SRB)es per panicle, NSSr: number of spikelets on SRBs per panicle, MNSSr: mean number of spikelets on a SRB, Sr/Pr: ratio of SRBs to PRBs, SSr/SPr: ratio of spikelets on SRBs to spikelets on PRBs.

^yMeans in each column followed by the same letter are not significantly different at 5% level according to Duncan's multiple range test.

^xThe data of japonica and Tongil-type varieties were used the data previously evaluated by the same method (Park et al. 2010).

중(8.7)에 비해 훨씬 높았다. 국내 육성 품종의 이삭길이는 수당립수와 정의 상관관계를 나타낸다(Park et al. 2010, Park et al. 2015). 하지만 CD형 계통은 수장이 짧음에도 수당립수가 많아 기존의 이삭 형질과 다른 특성을 나타냈다. 빈해수집1과 비슷한 이삭형태를 가지는 고착립밀도 이삭형 유전자 *Dn1-1*이 도입되면 야생형에 비해 이삭의 길이가 짧아지고 수당립수와 착립밀도가 증가하는 것으로 알려져 있다(Taguchi-Shiobara et al. 2011). 따라서 CD형 계통의 수장이 짧아진 것은 해당 유전자의 도입에 따른 것으로 추정되며, 소수의 형태 또한 군집소수형으로 바뀌면서 수당립수와 착립밀도가 현저히 증가한 것으로 보인다.

벼의 이삭 형질 중 2차 지경수와 2차 지경 착생립수는 유전적 배경에 따라 차이가 크다(Park et al. 2010). 공시재료의 조사된 13개 이삭 관련 형질 중 2차 지경 착생립수, 착립밀도, 1차 지경 착생립수당 2차 지경 착생립수, 2차 지경수, 수당립수는 변이가 많은 형질이었으며, 1차 지경수 및 착생립수, 각 지경의 평균립수는 변이가 적은 형질이었다(Table 1). 이러한 결과는 자포니카 초다수 품종인 드래찬과 보람찬 교배조합 유래 163개 약배양 계통에 대한 이삭 관련 형질 변이를 조사한 결과 2차 지경 착생립수, 2차 지경수, 1차 지경 착생립수당 2차 지경수가 변이계수가 높았으며 1차 지경수 및 착생립수, 각 지경의 평균립수는 변이계수가 낮았다는 보고(Park et al. 2015)와 같은 경향이였다.

조사된 이삭 관련 형질 값을 이용한 주성분 분석을 통해 이삭 관련 형질과 공시재료들의 구조적 관계를 파악하였다(Fig. 1B,

1C). 주성분 1은 전체 형질 변이의 73.5%를 설명할 수 있었고 주성분 2는 12.1%를 설명할 수 있어 이들 2개 주성분으로 전체 형질의 85.6%를 설명할 수 있었다. 주성분 1은 13개 이삭 관련 형질 모두와 통계적으로 유의한 관련성을 가졌다. 주성분 1은 수당립수($r=0.998$), 2차 지경 착생립수(0.992), 총지경수(0.989), 2차 지경수(0.986), 착립밀도(0.968), 1차 지경당 2차 지경수(0.939), 1차 지경 착생립수당 2차 지경 착생립수(0.917), 2차 지경 평균립수(0.905), 이삭목 두께(0.764), 1차 지경수(0.759), 1차 지경 착생립수(0.750), 1차 지경 평균립수(0.341) 순으로 정의 상관관계를 나타냈으며, 수장(-0.561)과는 부의 상관관계를 나타냈다. 주성분 2와 통계적으로 유의한 관련성을 가지는 형질은 정의 상관관계를 나타내는 1차 지경 평균립수($r=0.807$), 1차 지경 착생립수(0.580), 1차 지경수(0.342)와 부의 상관관계를 나타내는 1차 지경 착생립수당 2차 지경 착생립수(-0.376), 수장(-0.337), 1차 지경당 2차 지경수(-0.283), 이삭목 두께(-0.268), 2차 지경 평균립수(-0.142)였다. 전체 이삭 관련 형질 변이의 73.5%를 설명할 수 있는 주성분 1을 기준으로 CD형 계통들은 국내 육성 품종들과 확연히 구분되는 위치에 존재하였다(Fig. 1C). 이는 지경과 착생립수가 많아 수당립수가 현저히 증가한 반면 수장이 짧은 CD형의 이삭 형질 특성이 기존의 국내 육성 품종들과 다르기 때문으로 판단된다. 주성분 2를 기준으로 CD형 계통들의 이삭 형질 특성도 구분되었으며, 23개 고정계통 중 수당립수가 많고 농업형질이 양호한 CD9, CD27, CD34, CD39 계통을 선발

Fig. 1. Distribution of the rice lines with clustered spikelets and dense panicle, parents, and Korean rice varieties using number of spikelets per panicle and panicle length (A) and relationship among panicle-related traits (B) and the varieties and lines (C) in the principal component analysis diagram composed of component 1 and 2. Korean rice varieties were classified into *japonica* (blue round mark, symbol J, $n=160$) and *Tongil*-type (green triangle mark, symbol T, $n=18$). CD indicates rice lines with clustered spikelets and dense panicle (red square mark, symbol CD, $n=23$) and BH indicates Binhae Col.#1. PL: panicle length, TNN: thickness of neck node, NR: number of rachis-branches per panicle, NS: number of spikelets per panicle, DP: density of spikelets in panicle, NPR: number of primary rachis-branch (PRB)es per panicle, NSPr: number of spikelets on PRBs per panicle, MNsPr: mean number of spikelets on a PRB, NSr: number of secondary rachis-branch (SRB)es per panicle, NSSr: number of spikelets on SRBs per panicle, MNSSr: mean number of spikelets on a SRB, SPr: ratio of SRBs to PRBs, SSr/SPr: ratio of spikelets on SRBs to spikelets on PRBs.

하여 생산력검정시험에 공시하여 이삭 및 수량 관련 형질 특성을 정밀분석하였다.

이삭 관련 형질 특성 분석

선발된 CD형 벼는 비교 품종에 비해 1차 및 2차 지경에 소수가 군집되어 있으며 짧은 이삭에 많은 소수가 고밀도로 착생되어 있는 이삭형태를 나타냈다(Fig. 2). 이삭길이는 모부분에 비해 줄어든 단수형의 이삭을 가지고 있었는데, 이중 CD9와 CD27는 13.7 cm와 13.3 cm로 매우 짧았다(Table 2). CD형 벼는 이삭목 두께가 모부분과 비교품종에 비해 두껍고 수당립수와 지경수는 비교품종에 비해서 2배 이상 많았으며, 모부분에 비해서도 크게 증가된 값을 보였다. 선발계통 중 이삭길이가 짧았던 CD9와 CD27이 CD34와 CD39보다 많은 수당립수를 가지고 있어 착립 밀도는 CD9와 CD27이 가장 높았다. 1차 지경수는 CD9, CD27이 13개로 가장 많았고 CD34, CD39, 빈해수집1이 12개, ARC10319와 한아름2호가 10개, 남평과 보람찬이 9개 순으로 선발계통이 모부분과 비교품종에 비해 많았다. 1차 지경 평균립수는 CD27(6.2개), CD34(5.9개), 빈해수집1(5.6개), 남평(5.6개), 보람찬(5.5개), CD9(5.4개), CD39(5.3개), ARC10319(5.3개), 한아름2호(5.1개) 순으로 선발계통 중 CD27과 CD34는 모부분과 비교품종에 비해 1차 지경 평균립수가 많았으나, CD9와 CD39는 한아름2호를 제외하고는 모부분과 비교품종에 비해 적었다. 2차 지경수는 선발 계통이 52-58개로 빈해수집1(27개), ARC10319(25개), 한아름2호(20개), 보람찬(17개), 남평(16개)에 비해 2배 이상 많았으며, 2차 지경 평균립수도 선발 계통이

Fig. 2. Panicle architecture of the varieties used in this study and selected rice lines with clustered spikelets and dense panicle. NP: Nampyeong, BRC: Boramchan, HAR2: Hanareum2, BH: Binhae Col.#1, ARC: ARC10319, CD: rice lines with clustered spikelets and dense panicle. White bars indicate 10 cm.

Table 2. Panicle-related traits of the varieties and selected rice lines with clustered spikelets and dense panicle at yield trial.

Variety/line	PL ^z (cm)	TNN (mm)	NR	NS	DP (no./cm)	NPr	NSPr	MNSPr	NSr	NSSr	MNSSr	Sr/Pr	SSr/SPr
Nampyeong	18.0d ^y	1.22c	25c	93d	5.2d	9d	50c	5.6bc	16c	43d	2.7c	1.7d	0.8d
Boramchan	19.5c	1.31c	26c	96d	4.9d	9d	49c	5.5bc	17c	47d	2.7c	1.9d	0.9d
Hanareum2	21.5b	1.73b	30c	114d	5.3d	10c	50c	5.1d	20c	64cd	3.1b	2.0c	1.2d
Binhae Col.#1	17.6d	1.68b	39b	144c	8.2c	12b	66b	5.6bc	27b	78c	2.7c	2.2c	1.1d
ARC10319	25.3a	1.75b	35b	134c	5.3d	10c	53c	5.3cd	25b	107b	3.1b	2.5b	1.5d
CD9	13.7e	1.82b	71a	277a	20.3a	13a	69b	5.4cd	58a	209a	3.6a	4.5a	3.0a
CD27	13.3e	1.87ab	66a	283a	21.5a	13a	82a	6.2a	53a	198a	3.7a	4.0a	2.2c
CD34	16.7d	2.11a	64a	259b	15.6b	12b	72b	5.9ab	52a	188a	3.6a	4.2a	2.6b
CD39	16.5d	1.79b	64a	252b	15.4b	12b	66b	5.3cd	52a	186a	3.5a	4.1a	2.8a

^zPL: panicle length, TNN: thickness of neck node, NR: number of rachis-branches per panicle, NS: number of spikelets per panicle, DP: density of spikelets in panicle, NPr: number of primary rachis-branch (PRB)es per panicle, NSPr: number of spikelets on PRBs per panicle, MNSPr: mean number of spikelets on a PRB, NSr: number of secondary rachis-branch (SRB)es per panicle, NSSr: number of spikelets on SRBs per panicle, MNSSr: mean number of spikelets on a SRB, Sr/Pr: ratio of SRBs to PRBs, SSr/SPr: ratio of spikelets on SRBs to spikelets on PRBs.

^yMeans in each column followed by the same letter are not significantly different at 5% level according to Duncan's multiple range test.

3.5-3.7개로 3.1개인 ARC10319과 한아름2호, 2.7개인 빈해수집 1, 보람찬, 남평에 비해 많았다. 선발계통의 2차 지경 착생립수는 186-209개로 모부본인 ARC10319(107개), 빈해수집1(78개)에 비해 크게 증가하였으며 비교품종인 한아름2호(64개), 보람찬(47개), 남평(43개)에 비해서는 3배 이상 증가된 2차 지경 착생립수를 가지고 있었다.

경로계수 분석을 통해 공시재료들의 1차 및 2차 지경 관련 형질이 수당립수 증가에 미치는 기여도를 분석하였다(Fig. 3A) 직접적으로는 2차 지경 착생립수가 표준화 회귀계수 0.855로 1차 지경 착생립수(0.177)에 비해 수당립수 증가에 많은 기여를 하였으며, 간접적으로는 2차 지경수가 표준화 회귀계수 0.746으로 1차 지경수(0.137), 2차 지경 평균립수(0.118), 1차 지경 평균립수(0.066)보다 수당립수 증가에 많은 기여를 하였다. 이러한 결과는 2차 지경수와 2차 지경 착생립수가 1차 지경수와 1차 지경 착생립수에 비해 수당립수와 관련성이 높으며(Park et al. 2010, Park et al. 2011, Park et al. 2015) 수당립수 증가에 기여도가 크다(Park et al. 2015)는 결과와 일치하였다. 따라서 CD형 벼의 수당립수 증가는 2차 지경수와 2차 지경 착생립수 증가에 기인한 것으로 판단된다.

수량 관련 형질 특성 분석

CD형 벼의 수량 관련 형질 특성을 분석하였다(Table 3). CD형 벼는 모부본과 비교품종에 비해 출수가 늦으며 간장 크기는 모부본의 중간 수준이었다. 수수는 9개로 빈해수집1(9개), ARC10319(10개)과 비슷하였으나 국내 육성 품종인 남평(15

개), 보람찬(16개), 한아름2호(16개)에 비해 적었다. 이는 수수가 적은 모부본의 소열 특성이 교잡후대로 유전된 것으로 판단된다. CD형 벼의 등숙률은 61.8-67.6%로 모부본과 비교품종에 비해 낮았으며, 현미천립중이 15.8-20.5 g으로 소립화되었고, 제현비율은 79.4-80.4%로 모부본과 비교품종에 비해 낮은 특성을 나타냈다. 최종적인 현미 수량은 CD9, CD27, CD34, CD39가 각각 465, 440, 560, 533 kg/10a로 ARC10319(374 kg/10a)에 비해 수량이 증가하였으나 초다수 품종인 보람찬(602 kg/10a)과 한아름2호(827 kg/10a)에 비해서는 낮았다.

공시재료의 수량성 결정에 대한 수량구성요인들의 기여율을 분석한 결과 수당립수는 표준화 회귀계수 0.617의 기여도를 나타냈으나 통계적으로 유의하지 않았고, 수수가 표준화 회귀계수 0.886로 공시재료의 수량성에 가장 큰 기여를 하는 것으로 나타났다(Fig. 3B). 수당립수 관련 유전자인 *dep1*, *ipa1*의 도입이 수당립수는 증가시키지만 수수의 감소폭이 커 실질적인 수량성 향상으로는 이어지지 못하였다는 보고가 있다(Xu et al. 2014). 또한 약배양 집단을 대상으로 한 수량성 분석에서 수당립수가 수수에 비해 수량성에 증가에 기여도가 컸지만 집단에서 선발된 다수성 계통에 대한 분석 결과 수수가 수당립수에 비해 수량성 증가에 기여도가 컸다(Park et al. 2015). 따라서 다수성 육종사업에서 수당립수 증대를 통한 수량성 향상을 목표로 할 경우 적정 수수의 확보는 반드시 필요할 것으로 판단된다.

CD형 벼는 군집소수를 가진 고착립밀도 이삭을 가지고 있어 수당립수가 기존 국내 육성 품종에 비해 획기적으로 증가하였다. 하지만 수수가 모부본 수준으로 적고 천립중이 소립화되어 sink

Fig. 3. Path analysis of causal relationship among traits to explain the variation of number of spikelets per panicle (A) and yield (B). NS: number of spikelets per panicle, NPr: number of primary rachis-branch (PRB)es per panicle, NSPr: number of spikelets on PRBs per panicle, MNSPr: mean number of spikelets on a PRB, NSr: number of secondary rachis-branch (SRB)es per panicle, NSSr: number of spikelets on SRBs per panicle, MNSSr: mean number of spikelets on a SRB, PN: number of panicles per hill, RRG: ratio of ripened grain, TGW: 1,000 grain weight of brown rice, BRR: brown/rough rice ratio. Continuous arrows and dotted arrows indicate the significant and no significant effect, respectively. The arrow thickness means proportion of the effect. ** and ns mean significant at 1% level and no significant by path analysis, respectively.

Table 3. Yield-related traits of the varieties and selected rice lines with clustered spikelets and dense panicle at yield trial.

Variety/line	HD ² (DAS)	CL (cm)	PN	RRG (%)	TGW (g)	RRY (kg/10a)	BRR (%)	BRY (kg/10a)	Index of BRY (%)
Nampyeong	107d ^y	82de	15a	89.1a	22.1d	661bc	82.5ab	546c	100
Boramchan	109c	73f	16a	89.6a	24.5a	680b	83.0a	602b	110
Hanareum2	101e	78ef	16a	88.3a	23.3c	1,007a	82.1b	827a	153
Binhae Col.#1	96f	88d	9b	80.4a	23.1c	567d	82.3b	466d	85
ARC10319	101e	134a	10b	86.4a	24.0b	455e	80.8c	374e	69
CD9	112b	108c	9b	61.8b	15.8g	586cd	79.4d	465d	85
CD27	110c	108c	9b	64.4b	16.5f	551d	79.8d	440d	80
CD34	118a	126b	9b	67.6b	20.5e	695b	80.4c	560bc	103
CD39	110c	106c	9b	64.4b	20.5e	665bc	80.1c	533c	98

²HD: heading date, DAS: days after seeding, CL: culm length, PL: panicle length, PN: number of panicles per hill, RRG: ratio of ripened grain, TGW: 1,000 grain weight of brown rice, RRY: rough rice yield, BRR: brown/rough rice ratio, BRY: brown rice yield

³Means in each column followed by the same letter are not significantly different at 5% level according to Duncan's Multiple Range Test

의 크기가 생각보다 증가하지 못한 것으로 보이며, 낮은 등숙률과 제현율을 감안해보면 source의 능력도 sink를 뒷받침해주지 못하는 것으로 판단된다. 수량성 향상을 위해서는 sink와 source의 크기와 균형이 중요하며, sink의 주요 형질들인 수당립수, 수수, 종실크기는 서로 영향을 주며 관련성을 맺고 있기 때문에 이들의 이상적인 조합이 필요하다(Park et al. 2015). 개발된 CD형 벼는 실질적인 수량성 향상이라는 육종적 목표는 달성하지 못하였으나 우리나라 육성품종에는 존재하지 않는 수당립수가 획기적으로 증가한 극단적 이삭 형질 변이를 나타내는 새로운 자원이다. 이들 자원들은 협소한 유전적 배경을 가지고 있는 우리나라 벼 품종의 이삭 형질 다양화와 수량성 향상을 위한 육종소재로 다수성 육종사업에 활용되고 있다.

적 요

벼의 이삭형태는 잠재 수량성에 중요한 역할을 한다. 우리나라 육성 벼 품종의 이삭형태는 협소한 유전적 배경을 가지고 있다. 본 연구는 우리나라 벼 품종의 수량성 향상을 위해 이삭형태가 다른 유전자원을 이용하여 수당립수가 증대된 새로운 이삭형태의 벼를 개발하고 수량 관련 형질 특성을 분석하여 다수성 벼 육종사업에 반영하고자 수행되었다. 새로운 이삭형태의 벼는 군집소수를 가지고 있는 고착립밀도 이삭형 벼(이하 CD형)로 고착립밀도 이삭을 가지고 있는 빈해수집1과 군집소수 유전자를 가지고 있는 ARC10319를 교배모본으로 이용하여 개발되었다. CD형 벼는 반직립의 짧은 이삭에 1차 지경 및 2차 지경 선단에 소수가 2-5개씩 군집되어 착생되어 착립밀도가 매우 높고 수당립

수가 획기적으로 증가한 이삭을 가지고 있다. CD형 벼의 수당립수는 우리나라 육성 벼 품종에 비해 거의 2배 이상 많았다. CD형 벼의 수당립수 증가는 1차 지경 및 착생립의 증가보다 2차 지경 및 착생립의 증가에 기인하였다. CD형 벼의 수당립수 증가는 sink의 증대를 통한 수량성 향상을 기대케 하였다. 하지만 선발된 우량계통 CD9, CD27, CD34, CD39의 수량성은 상대적으로 적은 수수, 가벼운 천립중, 낮은 등숙률로 인하여 국내 초다수성 품종인 보람찬과 한아름2호에 못미치는 수준을 나타냈다. 개발된 CD형 벼는 실질적인 수량성 향상이라는 육종적 목표는 달성하지 못하였으나 우리나라 육성 품종에는 존재하지 않는 수당립수가 획기적으로 증가한 극단적 이삭 형질 변이를 나타내는 새로운 자원이다. CD형 벼는 협소한 유전적 배경을 가지고 있는 우리나라 벼 품종의 이삭 형질 다양화와 수량성 향상을 위한 육종소재로 활용될 수 있을 것이다.

사 사

논문은 농촌진흥청 연구사업(과제번호: PJ01020202)의 지원에 의해 이루어진 것입니다.

REFERENCES

1. Chung GS, Heu MH. 1980. Status of *japonica-indica* hybridization in Korea. pp. 135-152. In Argosino G, Durvasula VS, Smith WH (Eds.), Innovative approaches to rice breeding. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.

2. Futsuhara Y, Kondo S, Kitano H, Mii M. 1979. Genetical studies on dense and lax panicles in rice: I. Character expression and mode of lax panicle rice. *Jpn J Breed* 29: 151-158.
3. 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.
4. Huang X, Qian Q, Liu Z, Sun H, He S, Luo D, Xia G, Chu C, Li J, Fu X. 2009. Natural variation at the DEP1 locus enhances grain yield in rice. *Nature Genet* 41: 494.
5. Khush GS. 1999. Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome* 42: 646-655.
6. Kinoshita T, Takahashi M. 1991. The one hundredth report of genetical studies on rice plant: Linkage studies and future prospects. *J Fac Agric Hokkaido Univ* 65: 1-61.
7. Li Z, Pinson SR, Stansel JW, Paterson AH. 1998. Genetic dissection of the source-sink relationship affecting fecundity and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Breed* 4: 419-426.
8. Murai M. 1994. Effects of major genes controlling morphology of panicle in rice. *Jpn J Breed* 44: 247-255.
9. Nagao S, Takahashi M, Kinoshita T. 1958. Genetical studies on rice plant, XXIII: Inheritance on a certain ear type in rice. *Mem Fac Agri Hokkaido Univ* 3: 38-47.
10. Nagao S, Takahashi M. 1963. Trial construction of twelve linkage groups in Japanese Rice: Genetical studies on rice plant, XXVII. *J Fac Agri Hokkaido Univ* 53: 72-130.
11. Park HS, Kim KY, Mo YJ, Choung JI, Kang HJ, Kim BK, Shin MS, Ko JK, Kim SH, Lee BY. 2010. Characterization of panicle traits for 178 rice varieties bred in Korea. *Korean J Breed Sci* 42: 169-180.
12. Park HS, Kim KY, Mo YJ, Choi IB, Baek MK, Ha KY, Ha WG, Kang HJ, Shin MS, Ko JK. 2011. Characteristics and variation of panicle traits of Korean rice varieties in wet season of the Philippines. *Kor J Breed Sci* 43: 68-80.
13. Park HS, Ha KY, Kim KY, Kim WJ, Nam JK, Baek MK, Kim JJ, Jeong JM, Cho YC, Lee JH, Kim BK, Ahn SN. 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. *Korean J Breed Sci* 47: 384-402.
14. Peng S, Khush GS, Virk P, Tang Q, Zou Y. 2008. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. *Field Crop Res* 108: 32-38.
15. Taguchi-Shiobara F, Kawagoe Y, Kato H, Onodera H, Tagiri A, Hara N, Miyao A, Hirochika H, Kitano H, Yano M. 2011. A loss-of-function mutation of rice *DENSE PANICLE 1* causes semi-dwarfness and slightly increased number of spikelets. *Breed Sci* 61: 17-25.
16. Tian C, Zhang T, Jiang KF, Yang QH, Wan XQ, Zheng, JK. 2010. Genetic analysis and preliminary gene mapping of rice clustered spikelet mutant. *Mol Plant Breed* 8: 29-34.
17. Venkateswarlu B, Visperas RM. 1987. Source-sink relationships in crop plants. pp. 1-19. In Venkateswarlu B, Visperas RM (Eds), *IRRI Research Paper Series*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
18. Wang SS, Chen RK, Chen KY, Liu CY, Kao SM, Chung CL. 2017. Genetic mapping of the qSBN7 locus, a QTL controlling secondary branch number per panicle in rice. *Breed Sci* 67: 340-347.
19. Wang YD, Kuroda E, Hirano M, Murata T. 1997. Analysis of high yielding mechanism of rice varieties belonging to different plant types: I. Comparison of growth and yield characteristics and dry matter production. *Jpn J Crop Sci* 66: 293-299.
20. Xing Y, Tan Y, Hua J, Sun X, Xu C, Zhang Q. 2002. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. *Theor Appl Genet* 105: 248-257.
21. Xu H, Zhao M, Zhang Q, Xu Z, Xu Q. 2016. The DENSE AND ERECT PANICLE 1 (DEP1) gene offering the potential in the breeding of high-yielding rice. *Breed Sci* 66: 659-667.
22. Xu Q, Xu N, Xu H, Tang L, Liu J, Sun J, Wang J. 2014. Breeding value estimation of the application of *IPAI* and *DEP1* to improvement of *Oryza sativa* L. ssp. *japonica* in early hybrid generations. *Mol Breed* 34: 1933-1942.
23. Yuan L. 1998. Hybrid rice breeding for super high yield. *Hybrid Rice* 12:1-6.
24. Zheng L, Zhu X, Qian Q, Zhao Z, Zhang J, Hu X, Lin H, Luo D. 2003. Morphology and mapping analysis of rice (*Oryza sativa* L.) clustered spikelets (*Cl*) mutant. *Chin Sci Bull* 48: 559-562.