미국 USDA에서 도입한 수박 유전자원의 특성

이경준** · 이정로** · 조규택 · 신명재 · 김성훈 · 이수경 · 한세희 · 현도윤*

농촌진흥청 국립농업과학원 농업유전자원센터

Characterization of Watermelon (*Citrullus lanatus*) Accessions Introduced from USDA

Kyung Jun Lee**, Jung-Ro Lee**, Gyu-Taek Cho, Myoung-Jae Shin, Seong-Hoon Kim, Sookyeong Lee, Sea-Hee Han, and Do Yoon Hyun*

National Agrobiodiversity Center, National Institute of Agricultural Sciences (NAS), RDA, Jeonju, Jeollabuk-do, 54874, Republic of Korea

Abstract In this study, watermelon accessions introduced from the USDA were characterized for 12 morphological characteristics of leaf, flower, fruit, and seed, according to the National Agrobiodiversity Center descriptor list. In addition, to confirm the genetic composition of each watermelon accession, genetic profiling was performed using 20 simple sequence repeat (SSR) markers. A total of 154 watermelon accessions from the USDA were collected from 31 different countries, among which, 12.3% (19 accessions) were from Turkey. Morphological characterization revealed that the accessions displayed a large diversity. Genetic profiling using 20 SSR markers showed that six accessions (K192117, K192028, K193400, K192376, K192499, and K192800) were expected to be inbred lines among the 154 watermelon accessions. The 12 characters scored were analyzed using discriminant analysis of principal components (DAPC). The result revealed 68.1% of the total variability and indicated variations among accessions, mainly based on fruit stripes and fruit shape along the longitudinal section. The accessions were divided into eight groups according to DAPC, although the geographical origin was not a great source for the grouping. Our results will be helpful for the efficient management of germplasms and in understanding and selecting watermelon accessions for the breeding process.

Keywords watermelon, morphological variation, discriminant analysis of principal components

Received on August 30, 2019. Revised on September 5, 2019. Accepted on October 7, 2019.

* Corresponding Author: (E-mail: dyhyun@korea.kr, Tel: +82-63-238-4912, Fax: +82-63-238-4859)

** Author Contributions: Kyung Jun Lee and Jung-Ro Lee contributed equally

서 언

수박(*Citrullus lanatus*)은 박과(Cucurbitaceae)에 속하는 주요 과채류 중 하나로 남아프리카가 원산지이며 재배종은 대부분 여름철에 생식으로 소비되고 지역에 따라 음료, 사료 또는 약용 등 다양하게 이용된다(Cho et al. 2014). 우리나라의 수박 재배 면적은 2017년 12,661ha이며, 생산량은 약 51만톤으로 매년 감소하는 추세지만 국내 수박 종자 시장은 과채류 중에서 6번째로 큰 것으로 알려져 있다(Kwon et al. 2015, Kim et al. 2016, KREI 2018).

수박 식물체의 각 부위는 소비자와 생산자가 원하는 유용한 형질들이 다르게 존재한다(Soltani et al. 2016). 수박 육종가들은 품종 육종의 기준으로 생산성과 품질의 우수성뿐만 아니라 환경이나 병에 대한 저항성 여부도 중요하게 여긴다. 또한 당도, 기능성 성분 등 변해가는 소비자의 요구에 따른 시장흐름에 맞추

어 육종 방향을 설정하고 있으며 이와 더불어 세계종자시장은 그 규모가 거대해지고 또한 글로벌화 되고 있는 추세이다. 이와 같은 종자산업의 국내외 변화양상은 국내에서도 우수하고 다양한 종자 유전자원에 대한 연구개발 및 보급에 대한 위기를 확산시키고 있다(Cho et al. 2014).

수박은 약 91%가 수분으로 이루어져 있어 여름철 갈증 해소를 위하여 소비가 많이 되며, 라이코펜, 시트룰린 등 기능성 물질을 함유하고 있어 건강 식품으로 활용되고 있다(Lee et al. 2014, Lee et al. 2018). 국내에서 생산, 판매되는 수박은 F₁이 대부분이며 종자회사가 주축이 되어 수박 품종을 육종하고 있다(Park & Cho 2012, Kim et al. 2016). 종자회사의 경우 소비자의 선호도에 맞춰 육종 목표를 설정하기 때문에 품종의 다양성 보다는 상품성에 초점을 맞춰 품종을 개발할 수 밖에 없으며, 육종에 이용되는 종자회사 보유 유전자원의 한계성 때문에 개발되는 수박 품종은 유전적으로 매우 가까울 것이라 추정된다(Kwon

et al. 2015, Kim et al. 2016). 이와 같이 작물에서 유전적 다양성이 낮을 경우 환경 변화, 병해충 등에 취약해질 수 있으며 아일랜드 대기근으로 대표되는 유전적 재난을 가져올 수 있기 때문에 재래종 및 야생 근연종, 유용한 유전자원의 도입을 통한 유전자원의 다양성 확보는 육종 프로그램에 있어 매우 중요하다(Ramanatha Rao & Hodgkin 2002).

유전적 다양성 분석은 교배 육종의 기본인 부모 세대의 유전적 배경 확인 등 품종 개발에 있어 중요한 역할을 한다(Kwon et al. 2002, Mazid et al. 2013). Chowdhury et al. (2002)은 유전적 다양성에 대해 자세히 아는 것이 유용한 자원을 선발하는 효율을 높일 수 있다고 보고하였다. 전통적으로 형태적 특성은 유전적 다양성을 분석하고 유전자원의 동정을 위해 활용이 되었으며 분자 유전학적 분석 방법에 비해서는 낮은 수준이지만 정밀한 여타 방법 사용 이전에 큰 범주의 그룹화를 위해 주로 활용되었다(Malek et al. 2014). Khalid et al. (2010)에 따르면 식물 분류학에서는 아직도 형태학적 특성에 의존하고 있으며 이 방법은 여타 방법에 비해서 비용 및 시간 소모가 적으며 기술적 지식도 필요하지 않다.

수박 자원의 경우 미국, 터키, 중국, 남아프리카 등의 유전자원 관리기관에서 수집과 평가가 활발하게 진행되어 있다(Levi et al. 2017). 국내에는 농촌진흥청 국립농업과학원 농업유전자원 센터에 1,240자원이 국가등록번호를 부여 받아 활용되고 있으며, 아직 등록되지 않은 임시자원 3,472자원이 보존되고 있다. 본 연구에서는 임시 자원들 중 미국 USDA에서 도입한 수박 154자원에 대하여 형태적 특성 및 Simple Sequence Repeat (SSR) 마커를 이용한 유전적 상태 확인을 통해 유전자원관리 효율성 증진 및 유용 육종 소재 선별을 위한 기초 자료를 얻고자 실험을 수행하였다.

재료 및 방법

식물재료 및 특성조사

공시된 수박 154자원은 USDA에서 도입하여 농촌진흥청 국립농업과학원 농업유전자원센터에 보관중인 자원을 분양 받아 실험을 수행하였다(Table 1). 2018년 농업유전자원센터 비닐하우스 시설을 이용하여 자원당 4-6개체씩 재배하였다. 형질특성 조사는 농업유전자원센터 수박 특성조사기준을 참고하여 12개의 특성을 평가하였다(Table 2).

DNA 추출

재배된 수박 유전자원의 어린잎에서 Qiagen DNA extraction

kit (Qiagen, Hilden, Germany)를 사용하여 genomic DNA를 추출하였으며 추출방법은 kit 내 사용방법을 따랐다. 추출된 DNA는 1.0% agarose gel에 전기영동으로 확인을 하였고 Spectrophotometry (Epoch, BioTek, Winooski, VT, USA)로 농도를 측정 한 후 20 ng/ul의 농도로 희석하여 SSR 마커 분석에 이용하였다.

유전적 상태 분석을 위한 PCR 수행

수박 유전자원의 유전적 상태를 알아보기 위하여 SSR 마커의 유전자형을 분석하였다. SSR primer set는 Zhu et al. (2016)이 보고한 마커 중 PIC값을 기준으로 선별하였다(Table 3). PCR 용액은 20 ng genomic DNA, 0.2 mM dNTPs (each 10 mM), 10X buffer with MgCl₂, 0.5 uM F/R primer, 1U Taq (Inclone, Korea), 멸균수를 포함하는 총량 25 ul로 만들었다. PCR 조건은 95°C에서 5분간 pre-denaturation, 95°C에서 30초간 denaturation, SSR primer 별 최적 온도에서 30초간 annealing, 72°C에서 30초간 extension의 과정을 각 SSR primer에 최적의 cycle로 반복을 한 후, 10분간 72°C에서 최종 extension을 수행하였다. PCR 증폭이 확인된 PCR 산물들에 대해서는 ABI prism 3500 DNA sequence (ABI3500, Thermo Fisher Scientific Inc., Wilmington, DE, USA)를 이용하여 정밀한 유전자형 분석을 수행하였다. 유전자형 분석은 Gene Mapper Software (Version 4.0, Thermo Fisher Scientific Inc.)를 이용하여 PCR 증폭산물의 크기를 측정 하였다.

통계분석

수박 유전자원의 다양성을 비교 분석하기 위하여 각 자원 당 4-6개체의 형태적 특성을 조사하고 그들의 분포는 Microsoft Excel을 이용하여 표현하였다. Discriminant analysis of principal components (DAPC) 분석은 R software의 adegenet 패키지를 이용하여 분석하였다(Ivandic et al. 2002, Jombart 2008).

결과 및 고찰

수박 유전자원 분포

USDA에서 도입한 수박 154자원은 대륙별로 아시아 원산 자원이 45.5% (70자원)로 가장 많았으며 그 뒤로 유럽 20.8% (32자원), 아프리카 10.4% (16자원) 순이며 15개의 자원(9.7%)은 원산지 미상이었다(Table 1). 국가별로는 터키에서 수집한 자원이 12.3% (19자원)로 가장 많았으며 스페인 11자원, 잠바브웨 11자원, 몰디브 10자원, 러시아 10자원 순이었다. USDA

Table 1. Watermelon accessions used in this study.

Acc No.	USDA ID	Origin ^z	Acc No.	USDA ID	Origin	Acc No.	USDA ID	Origin
K193405	PI 543209	BOL	K193367	PI 536448	MDV	K192442	PI 176921	TUR
K193406	PI 543210	BOL	K193369	PI 536450	MDV	K192452	PI 177326	TUR
K193407	PI 543211	BOL	K193371	PI 536452	MDV	K192459	PI 178872	TUR
K193408	PI 543212	BOL	K193372	PI 536453	MDV	K192464	PI 179233	TUR
K193041	PI 441722	BRA	K193374	PI 536457	MDV	K192465	PI 179234	TUR
K193034	PI 435991	CHN	K193376	PI 536459	MDV	K192466	PI 179235	TUR
K193045	PI 464872	CHN	K193378	PI 536462	MDV	K192472	PI 179243	TUR
K193233	PI 512332	CHN	K193379	PI 536463	MDV	K192499	PI 182177	TUR
K193333	PI 532809	CHN	K193380	PI 536464	MDV	K192500	PI 182178	TUR
K193334	PI 532810	CHN	K193036	PI 438673	MEX	K192800	PI 345544	UKR
K193337	PI 532814	CHN	K192971	PI 379240	MKD	K192801	PI 345545	UKR
K193340	PI 532818	CHN	K192972	PI 379241	MKD	K193199	PI 502315	UKR
K193404	PI 542617	DZA	K192973	PI 379242	MKD	K192028	PI 600896	Un
K193316	PI 525098	EGY	K192975	PI 379246	MKD	K192030	PI 600903	Un
K193239	PI 512345	ESP	K192976	PI 379247	MKD	K192049	PI 629109	Un
K193240	PI 512346	ESP	K192977	PI 379248	MKD	K192051	PI 632753	Un
K193268	PI 512378	ESP	K192980	PI 379251	MKD	K192117	PI 635728	Un
K193269	PI 512379	ESP	K193151	PI 490382	MLI	K193227	PI 508441	Un
K193270	PI 512381	ESP	K193153	PI 494527	NGA	K193228	PI 508443	Un
K193278	PI 512390	ESP	K193154	PI 494528	NGA	K193229	PI 508444	Un
K193280	PI 512392	ESP	K193155	PI 494529	NGA	K193231	PI 508446	Un
K193282	PI 512394	ESP	K193157	PI 494532	NGA	K193481	PI 595200	Un
K193297	PI 512833	ESP	K192595	PI 234603	NZL	K193482	PI 595201	Un
K193393	PI 537461	ESP	K192560	PI 217939	PAK	K193483	PI 595202	Un
K193396	PI 537468	ESP	K193381	PI 537265	PAK	K193485	PI 600790	Un
K193026	PI 415095	HND	K193386	PI 537270	PAK	K193488	PI 612145	Un
K193046	PI 470247	IDN	K193388	PI 537273	PAK	K193509	PI 629105	Un
K193047	PI 470248	IDN	K192783	PI 307748	PHL	K192788	PI 314655	UZB
K193048	PI 470249	IDN	K192784	PI 307749	PHL	K193143	PI 487458	VEN
K192127	PI 179881	IND	K192785	PI 307750	PHL	K193144	PI 487459	VEN
K192243	Grif 5598	IND	K192793	PI 325248	RUS	K192024	PI 295848	ZAF
K192245	Grif 5600	IND	K193050	PI 476324	RUS	K192204	PI 532659	ZAF
K192383	PI 173888	IND	K193052	PI 476326	RUS	K193186	PI 500338	ZMB
K192506	PI 182933	IND	K193055	PI 476330	RUS	K193187	PI 500340	ZMB
K192512	PI 183124	IND	K193298	PI 518606	RUS	K193193	PI 500347	ZMB
K192513	PI 183125	IND	K193300	PI 518608	RUS	K193194	PI 500348	ZMB
K192651	PI 271466	IND	K193301	PI 518609	RUS	K193195	PI 500349	ZMB
K192571	PI 222715	IRN	K193302	PI 518610	RUS	K193196	PI 500350	ZMB
K192573	PI 222776	IRN	K193304	PI 518612	RUS	K193197	PI 500352	ZMB
K192574	PI 222778	IRN	K193400	PI 538888	RUS	K192026	PI 482343	ZWE
K192608	PI 251515	IRN	K192610	PI 253174	SRB	K193081	PI 482281	ZWE
K192799	PI 344395	IRN	K193355	PI 534591	SYR	K193082	PI 482284	ZWE
K193032	PI 435282	IRQ	K192282	PI 167125	TUR	K193085	PI 482288	ZWE

Table 1. Continued.

Acc No.	USDA ID	Origin ^z	Acc No.	USDA ID	Origin	Acc No.	USDA ID	Origin
K192581	PI 227203	JPN	K192368	PI 172793	TUR	K193088	PI 482291	ZWE
K192584	PI 227206	JPN	K192376	PI 172801	TUR	K193095	PI 482305	ZWE
K192766	PI 279456	JPN	K192388	PI 174103	TUR	K193097	PI 482310	ZWE
K192767	PI 279458	JPN	K192391	PI 174106	TUR	K193099	PI 482314	ZWE
K192768	PI 279459	JPN	K192392	PI 174107	TUR	K193113	PI 482346	ZWE
K192491	PI 181742	LBN	K192396	PI 175650	TUR	K193116	PI 482349	ZWE
K192612	PI 254430	LBN	K192412	PI 176485	TUR	K193141	PI 482380	ZWE
K192613	PI 254431	LBN	K192435	PI 176913	TUR			
K193366	PI 536446	MDV	K192439	PI 176917	TUR			

^zBOL, Bolivia; BRA, Brazil; CHN, China; DZA, Algeria; EGY, Egypt; ESP, Spain; HND, Honduras; IDN, Indonesia; IND, India; IRN, Iran; IRQ, Iraq; JPN, Japan; LBN, Lebanon; MDV, Maldives; MEX, Mexico; MKD, Macedonia; MLI, Mali; NGA, Nigeria; NZL, New Zealand; PAK, Pakistan; PHL, Pilipine; RUS, Russia; SRB, Serbia; SYR, Syria; TUR, Turkey; UKR, Ukraine; Un, Unknown; UZB, Uzbekistan; VEN, Venezuela; ZAF, Republic of South Africa; ZMB, Zambia; ZWE, Zimbabwe.

Table 2. Morphological traits of watermelon used in this study.

Characteristics		Degree/ Note
Leaf	Degree of lobing	3, weak; 5, medium; 7, strong
	Marbling	1, absent or weak; 2, medium; 3, strong
Ovary	Pubescence	3, weak; 5, medium; 7, strong
Flower	Time of female flowering	3, early; 5, medium; 7, late
	(50% of plants with at least one female flower)	
Fruit	Shape in longitudinal section	1, circular; 2, broad elliptic; 3, elliptic; 4, elongated elliptic
	Ground color of skin	1, white; 2, yellow; 3, green
	Intensity of ground color of skin	1, very light; 2, very light to light; 3, Light; 4, light to medium; 5, Medium; 6, medium to dark; 7, dark; 8, dark to very dark; 9, very dark
	Degree of grooving	1, absent or weak; 2, at basal half; 3, at apical half; 4, on whole fruit
	Stripes	0, absent or weak; 1, present
	Main color of flesh	1, white; 2, yellow; 3, orange; 4, pink; 5, pinkish red; 6, red;
	Shape of apical part	1, flat; 2, flat to rounded; 3, rounded; 4, rounded to conical; 5, conical
Seed	Ground color of testa	1, white; 2, cream; 3, green; 4, red; 5, red-brown; 6, brown; 7, black

정보를 토대로 자원을 구분해 보면 육성품종 23자원, 육성계통 10자원, 재래종 8자원이었으며, 113자원은 정보가 존재하지 않았다. 현재 USDA에 수집 보관 중인 수박(*Citrullus lanatus*)은 1,231자원이며 이 중 약 22.8% (281자원)가 터키에서 수집된 자원이며 마케도니아 10.2% (126자원), 인도 8.7% (107자원) 순으로 자원을 수집·보존하고 있다(USDA 2019). FAO (2017)의 통계에 따르면 터키는 전세계에서 수박 생산량이 4위(4,011,313톤), 재배면적은 6위(95,514ha) 수준으로 중국의 생산(79,486,961톤)과 재배면적(1,859,683ha)의 5%정도에 불과하다. 그러나 터키는 유럽, 아시아, 지중해에 걸쳐 위치한 국가로 무역의 중심지이며 다양한 기후대가 존재하고 이로 인해 수박 유전자원의 유전적

다양성이 높고 중요하다고 보고되어 있다(Sari et al. 2007).

수박 유전자원 형태적 특성

수박 유전자원의 형태적 특성은 생육특성과 과실특성을 조사하였다(Supplementary Table 1). 생육특성 중 엽절의 정도는 미조사 4자원을 제외한 150자원 중에서 약 90% (135자원)가 중간 정도의 엽절을 보였으며 엽절이 강한 자원은 8자원, 약한 자원은 7자원이었다(Fig. 1A). 잎의 대리석 무늬는 미조사 4자원을 제외하고 99% (149자원)가 무늬가 없거나 약한 것으로 조사되었으며 K192204만 강한 대리석 무늬를 보였다(Fig. 1B). 암꽃의 개화기(삼복풀 기준, 중간 5)는 144자원이 중간 정도로 조사되

Table 3. List of 20 SSR markers used in this study.

Marker	Forward	Reverse
BVWS00433	TCTTTTAAGTTTGGAGGGAGAGC	TTCCCAAGCTAGCCTTTTCA
CLSSR30621	ACCGTCGTAGATTGAGACCG	TGTACGGATGACCAAATGGA
CLSSR29449	TAAAGAGATACCCATGCCCG	CAAACGCCCTCCAAAAATAA
BVWS00155	TGGATCATTTGACAGATTAGCGA	CATCACAGTTAACGATCACAAGGC
CLSSR28112	TTCGAACCAAAAACCAAACC	GGATCCAGCGAAACAAAGAA
CLSSR31249	ATTCGTGCGCTTCAACTTTT	ATGGTCATTTTGCTCCAAGG
CLSSR19435	CAAGCTCAACCCACGATTTT	AGCCACAAACAAGAAGCACC
CLSSR16425	TGCTCCCTCACATTTTGT	TTGGTGGATCACATCGAAAA
CLSSR13608	TAGTAAGTGAAAGGGCGGGA	TGGGATGAAATCCGAAACAT
BVWS00209	TGCTTCAAAATCTATTACAAATTTGC	TTCTTGGTTTCGGGTTTCTTTACA
CLSSR18153	TAGCAAGCGGCACCTTATTT	TGATTCCTTCCCTCCTAACCT
CLSSR08123	AAAGTGGGAGGCAAAAATCA	TGTTGGTCTCTCCCATGAAA
BVWS01897	TTCTTGAAACTCAACCCTCAAA	AAAGCGTGTGAGTGTGAGA
CLSSR09643	TTGTTTGACGAGATTACGCG	GGACCGGAAAGATGAGACAG
CLSSR14501	TAAAACGCATGTTGGCTCTG	TGTGGGGTTTTTATTTGGGA
CLSSR08243	CCACTCTTCACTCTCACACACA	TTTTCCCTCTTCTTCTCTTGA
CLSSR03020	CGACGAATCAATTTGAGCCT	GGGACAAAAATAAATAATGGCTACG
BVWS00948	TCAAACCGACTGCCATATCA	AGCTTGTCTTCTTGGCCTTT
CLSSR26852	TGAACAAGTACACTCGTGAAAATC	CCACACTAAAAATCAGAATCCAATG
BVWI00170	AACGCACGATAGTTAGAAGG	TGACTAATTAACTACACTCAGACT

Fig. 1. Distribution of growth habits in 154 watermelon accessions.

있으며 3자원(K193047, K193155, K193483)이 이른 시기에 암꽃이 개화하였으며 8자원이 늦은 암꽃개화기를 보였다(Fig. 1C). 씨방의 솜털은 미조사 5자원을 제외하고는 털이 적음 32% (48자원), 중간 61% (90자원), 많음 7% (11자원)의 분포를 보였

다(Fig. 1D). 수박의 엽절은 하엽까지의 태양광 투과 정도에 관여하여 광합성 효율에 영향을 주며 엽절이 깊을수록 가뭄 저항성이 높다고 보고되어 있다(Wei et al. 2017). 암꽃개화기는 영양생장에서 생식생장으로 넘어가는 과정으로 상업적 작물에 있어 더 짧은 시기에 작물을 생산할 수 있는 중요한 형질이다 (McGregor et al. 2014). 또한 씨방의 솜털 유무는 곤충을 유혹하여 수정, 교배 성공률을 높이고 화기와 씨방에 피해를 주는 해충과 병원균으로부터 식물체를 보호하는 중요한 형질로 알려져 있다(Ciccarelli et al. 2007). 본 연구에서 조사한 USDA 도입 154자원 중에도 엽절이 깊은 8자원, 암꽃 개화가 빠른 3자원이 확인되었다. 특히 엽절이 깊고 개화가 빠른 자원(K193047)이 확인되었는데 이 자원은 수박 품종 개발에 활용성이 높을 것이다.

과실 특성 중 과실의 세로 모양은 원형이 125자원(81%), 넓은 타원형이 23자원(15%)이었으며 형태가 섞여 있는 6자원도 확인되었다(Fig. 2A). 과피의 바탕색은 녹색이 대부분이었으며(152자원, 99%), K193233은 흰색, K193239는 노란색을 보였다(Fig. 2B). 과피 바탕색의 강도는 짙음이 27% (42자원), 매우 짙음에서 짙음 사이가 26% (40자원), 중간 25% (38자원), 매우 짙음 12% (9자원) 순이었으며 K192452만 매우 짙은 과피 바탕색 강도로

조사되었다(Fig. 2C). 과실 줄무늬는 78자원(51%)이 없거나 약했으며 62자원(40%)이 있음으로 조사되었으며 14자원(9%)이 형질이 섞여서 나타난 것으로 조사되었다(Fig. 2D). 과실골의 분포는 92% (142자원)가 없거나 약한 특징을 보였으며 과실자루에서 1/2부위까지 있는 2자원, 꽃자리에서 1/2부위에 있는 4자원, 형질이 섞여 나온 6자원이 조사되었으며(Fig. 2E) 꽃자루 부위 모양은 둥근 형 138자원(90%), 약간 뾰족한 형 10자원(6%), 뾰족한 형 6자원(4%)으로 조사되었다(Fig. 2F).

주요 과육의 색은 적색 28.6% (44자원), 적분홍 22.7% (35자원), 분홍 16.2% (25자원), 노랑 14.9% (23자원), 흰색 6.5% (10자원), 주황색 5.8% (9자원) 순으로 조사되었으며 8자원은 섞여 있는 것으로 확인되었다(Fig. 3A). 종자색은 44.2% (68자원)가 검정색이었으며 29자원(18.8%)이 갈색, 26자원(16.9%)이 크림색, 17자원(11.0%)이 적갈색, 6자원(3.9%)이 적색, 5자원(3.2%)이 흰색, 3자원(1.9%)이 녹색으로 조사되었다(Fig. 3B).

일반적으로 널리 알려진 수박은 줄무늬가 있고 붉은 과육색을 띠며 검은색 또는 갈색 종자를 지니고 있는 형태이다(Cho et al. 2014). 최근 소비자의 수박 구매 경험에 대한 조사 결과를 보면 일반수박 외에도 과실크기가 작은 복수박, 과실이 노란 수박 등 다양한 형태의 수박을 접하고 구매를 하는 추세이다(KREI 2018). 수박 과육 색은 흰색, 노란색, 적색, 녹색 등 다양하며 이들은 각 색깔 별로 다양한 carotenoids 함량을 가진다고 보고되어 있다(Zhao et al. 2013). 본 연구에서 조사한 특성을 기반으로 USDA에서 도입한 수박 유전자원의 기능성 물질 등을 추가적으로 분석한다면 생산자 및 소비자의 기호를 충족시킬 수 있는 품종을 개발하는데 유용한 소재로 활용이 가능할 것이다.

형태적 특성을 활용한 군집 분석

USDA에서 도입한 수박 154자원의 군집분석을 위하여 DAPC를 수행한 결과 10개의 주성분(Principal Component)과 7개의

Fig. 2. Distribution of fruit skin characters in 154 watermelon accessions.

Fig. 3. Distribution of fruit pulp characters in 154 watermelon accessions.

판별함수(Discriminant function, DF)가 최적이었으며 약 68.1% 정도의 분산이 보존되었고 이를 토대로 수박 자원은 8개의 그룹으로 나누어졌다(Fig. 4). 각각의 그룹은 X축(the first axis)을 기준으로 1,3,5,8그룹(D1-1)과 2,4,6,7 (D1-2)그룹으로 나뉘며 두 그룹은 과실 줄무늬가 없는 그룹(D1-1)과 있는 그룹(D1-2)으로 나뉜다. Y축(the second axis)을 기준으로 1,2,3,4,6,8그룹(D2-1)과 5,7그룹(D2-2) 둘로 나뉘며 이들은 과실의 세로모양에 따라 구분이 되고 있으며 D2-1은 대체로 원형을 보였으며 D2-2는 넓은 타원형을 보였다. 많은 연구자들이 주성분분석(Principal Component Analysis), 요인분석(Factor Analysis), 주좌표분석(Principal Coordinate Analysis)등 다양한 다변량분석법을 활용하여 작물의 형태적 특성을 분석하였으며 특히 주성분분석을 주로 이용하였다(Solmaz & Sari 2009, Grahić et al. 2013, Huh et al. 2014, Gbotto et al. 2016, Soltani et al. 2016). 한편 Grahić et al. (2013)과 Nicoletti et al. (2014)은 DAPC 분석을 이용하여 초롱꽃속(*Campanula*) 식물과 강낭콩(*Phaseolus vulgaris*)의 형

태적 특성을 분석하였으며 DAPC분석법은 자원을 구분하는데 효율적이라고 보고하였다. DAPC 분석은 지역, 배수성, 분류적 특성 등과 관련되어 분석 집단을 구분하는 데 효과적이다(Deperi et al. 2018). 본 실험에서는 수집지역과 관계없이 수박의 형태적 특징으로 8개의 그룹으로 나누어졌으며 특히 과실의 세로모양과 줄무늬 유무로 자원이 구분되는 것을 확인하였다.

유전적 상태 구분

USDA에서 도입한 수박 154자원의 유전적 상태는 Table 4와 같이 네 가지 형태로 구분을 하였다. 분석에 사용한 20개의 SSR 마커의 증폭 산물이 동일한 패턴을 보이는 경우는 근교계(Inbred) 또는 F₁, 다른 패턴을 보일 경우에는 F₂ 이후의 분리 세대 또는 종자 혼란의 4가지 형태로 자원을 구분하였다. 154자원 중 12자원이 동일한 마커 패턴을 보였으며 142자원이 다른 패턴을 보였다. 동일한 패턴을 보인 12자원 중에서 K192117, K192028, K193400, K192376, K192499, K192800은 20개의 SSR 마커에서 모두 동형접합형 대립유전자(homozygote allele)를 보여 근교계(Inbred)로 예측할 수 있다. 반면 K192512, K193316, K193026, K192368, K193381, K193052의 경우 1~3개의 마커에서 모두 이형접합형 대립유전자(heterozygote allele)를 보였으므로 이들은 F₁일 것이라 예측하였다. 마커 패턴이 다른 142자원 중 39자원은 마커당 두 개 이하의 크기(size) 및 대립유전자(allele)를 보였으나 그 패턴이 다양하였고 이를 근거로 F₂세대 이후 분리 세대로 예측하였으며 103자원은 하나의 마커에 3개 이상의 크기(size) 또는 대립유전자(allele)가 확인되어 혼란으로 예상하였다. 작물 육종에 있어 육종재료로 이용될 유전자원을 수집, 보존하는 것이 중요하며 이러한 자원들의 유전적 기초(genetic basis)를 확인하는 것 또한 중요하다(Pasam et al. 2012, Jang et al. 2013). 특히 타식성 작물의 경우 육종 소재로 활용을 위한 우수 자원 선발 및 선발된 자원의 유전적 고정 필요하며 이를 위하여 유전적 다양성 분석, 계통유연관계 분석 및 집단구조 분석 등을 통한 유용 정보 확보가 중요하다(Jang et al. 2013).

Fig. 4. Discriminant analysis of principal components (DAPC) for 154 watermelon accessions. The axes represent the first two Linear Discriminants (LD). Each circle represents a cluster and each dot represents an individual. Numbers represent the different subpopulations identified by DAPC analysis.

Table 4. Prediction of genetic inbreeding in 154 watermelon accessions.

Marker pattern	Description	Expected type	No of accessions
Same	All alleles are homozygotes	Inbred	6
	More than one alleles are heterozygotes	F ₁	6
Different	Not more than two size or alleles per SSR marker	Segregation	39
	More than two size or alleles per SSR marker	Mix	103

본 연구에서는 비록 USDA에서 도입한 자원들의 유전적 다양성 분석 등을 수행하지는 않았지만 SSR 마커를 활용하여 유전적 상태를 예측하였다. 이를 토대로 도입한 154자원 중 근교계(Inbred)로 예측되는 6자원을 확인할 수 있었으며 이 자원들은 수박 육종 프로그램에 직접 활용할 경우 자식 계통 육성 및 발굴을 위한 과정없이 육종 연한을 단축할 수 있을 것이다. 유전 자원의 수집과 보존은 유전적 다양성 부족으로 인한 위험성으로부터 벗어나기 위해 중요하며 이러한 유전자원의 효율적 관리와 활용을 위해서는 원산지, 형태적 특성 및 유전적 다양성 분석 등의 다양한 정보가 필요하다(Kim et al. 2017). 본 연구에서는 USDA에서 도입한 수박 154자원의 형태적 특성을 조사하고 SSR 마커를 이용하여 그들의 유전적 상태를 구분하였다. 형태적으로는 균일한 자원들도 SSR 마커 분석 결과에서는 분리가 되거나 섞여 있을 것이라 예상되는 자원들이 나타났고, 육종 프로그램에 직접 활용할 수 있는 근교계(Inbred)로 예측되는 자원들도 확인되었다. 본 실험에서 확인한 형태적 특성과 유전적 상태 정보를 바탕으로 USDA에서 도입한 수박 자원들에 대한 농업형질, 성분분석, 유전적 다양성에 대한 연구를 추가적으로 수행하여 국내 수박 육종 프로그램에 활용 가능한 자원들에 대한 평가 및 선발이 필요할 것이다.

적 요

본 연구는 미국 USDA에서 도입한 수박 154자원에 대하여 12개의 형질들을 이용하여 형태적 특성을 조사하였으며 20개의 SSR 마커를 이용하여 그들의 유전적 상태를 구분하였다. USDA에서 도입한 수박 자원 중 유럽에서 수집한 자원이 32자원으로 가장 많았으며 그 중 19자원이 터키에서 수집한 자원이었다. 수박 자원들의 형태적 특성은 다양하였으며 DAPC 분석을 통하여 154자원을 8개 그룹으로 나눌 수 있었고 그들은 과실 줄무늬의 유무, 과실의 세로모양에 따라 구분할 수 있었다. SSR 마커를 이용한 유전적 상태 구분 결과 수박 154자원 중 142자원은 분리 세대 또는 종자 혼립으로 예측되었고 6자원(K192512, K193316, K193026, K192368, K193381, K193052)은 F₁으로 예측되었다. 그 외 6자원(K192117, K192028, K193400, K192376, K192499, K192800)은 20 SSR 마커에서 모두 동형접합형 대립유전자(homozygote allele)를 보였으며 이를 토대로 근교계(Inbred)자원으로 예측할 수 있었다. 본 실험의 결과는 미국 USDA 도입 154자원의 활용을 위한 기초 정보를 제공하며 추가적으로 농업형질, 성분분석, 유전적 다양성에 대한 평가와 연구가 수행된다

면 국내 수박 육종 프로그램에 활용 가능한 자원들의 선발이 가능할 것이다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 농업과학기반기술개발사업(과제번호: PJ01258001)의 지원에 의해 이루어졌음.

보충자료

본문의 Supplementary Table 1은 한국육종학회지 홈페이지에서 확인할 수 있습니다.

REFERENCES

1. Cho SM, Oh SA, Choi YS, Park SB. 2014. Effect of plant growth regulator on regeneration from the cotyledon explants in watermelon (*Citrullus lanatus* (thunb.) Matsum. & Nakai). *Kor J Plant Res* 27: 51-59.
2. Chowdhury MA, Vandenberg B, Warkentin T. 2002. Cultivar identification and genetic relationship among selected breeding lines and cultivars in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Euphytica* 127: 317-325.
3. Ciccarelli D, Garbari F., Pagni A.M. 2007. Glandular hairs of the ovary: a helpful character for Asteroideae (Asteraceae) taxonomy? *Ann Bot Fennici* 44: 1-7.
4. Deperi SI, Tagliotti ME, Bedogni MC, Manrique-Carpintero NC, Coombs J, Zhang R, Douches D, Huarte MA. 2018. Discriminant analysis of principal components and pedigree assessment of genetic diversity and population structure in a tetraploid potato panel using SNPs. *PLOS ONE* 13: e0194398.
5. FAO. 2017. <http://www.fao.org>.
6. Gbotto AA, Koffi KK, Bi NDF, Bi STD, Tro HH, Baudoin J-P, Bi IAZ. 2016. Morphological diversity in oleaginous watermelon (*Citrullus mucosospermus*) from the Nangui Abrogoua University germplasm collection. *Afr J Biotechnol* 15: 917-929.
7. Grahić J, Gaši F, Kurtović M, Karić L, Đikić M, Gedžo D. 2013. Morphological evaluation of common bean diversity in Bosnia and Herzegovina using the discriminant analysis of principal components (DAPC) multivariate method. *Genetika* 45: 963-977.

8. Huh YC, Choi H, Solmaz I, Sari N, Kim S. 2014. Morphological characterization of Korean and Turkish watermelon germplasm. *CNU J Agric Sci* 41: 309-314.
9. Ivandic V, Hackett CA, Nevo E, Keith R, Thomas WTB, Forster BP. 2002. Analysis of simple sequence repeats (SSRs) in wild barley from the fertile crescent: associations with ecology, geography and flowering time. *Plant Mol Biol* 48: 511-527.
10. Jombart T. 2008. adegenet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
11. Jang J-S, Chang E-H, Sa KJ, Kim BW, Kim J-H, Lee JK. 2013. Analysis of population structure and association mapping among popcorn inbred lines using SSR markers. *Kor J Breed Sci* 45: 358-368.
12. Khalid M, Farahatullah, Khan NU, Din A, Khan MY, Akmal M, Ali N. 2010. Linkage of morphological markers in brassica. *Pak J Bot* 42: 2995-3000.
13. Kim OG, Sa KJ, Lee JR, Lee JK. 2017. Genetic analysis of maize germplasm in the Korean Genebank and association with agronomic traits and simple sequence repeat markers. *Genes Genom* 39: 843-853.
14. Kim Y-S, Ko C-S, Yang H-B, Kang S-C. 2016. Genome-wide analysis of sequence variations in eight inbred watermelon lines. *J Plant Biotechnol* 43: 164-173.
15. KREI. 2018. Agricultural Outlook 2018 Korea.
16. Kwon S-J, Ha W-G, Hwang H-G, Yang S-J, Choi H-C, Moon H-P, Ahn S-N. 2002. Relationship between heterosis and genetic divergence in 'Tongil'-type rice. *Plant Breed* 121: 487-492.
17. Kwon Y-S, Hong J-H, Kim D-H, Kim D-H. 2015. Use of microsatellite markers derived from genomic and expressed sequence tag (EST) data to identify commercial watermelon cultivars. *Kor J Hort Sci Technol* 33: 737-750.
18. Lee ES, Kin J, Hong JP, Kim D-S, Kim M, Huh Y-C, Back C-G, Lee J, Lee H-E. 2018. Development of HRM markers based on SNPs identified from next generation resequencing of susceptible and resistant parents to gummy stem blight in watermelon. *Kor J Breed Sci* 50: 424-433.
19. Lee W-M, Kwon MJ, Song L-S, Kim S, Lee HJ, Yang E-Y, Choi H-S, Huh Y-C, Park DK, Yoon Mk. 2014. Screening of lycopene-rich germplasms using microplate method in watermelon (*Citrullus Lanatus* (thunb.) Matsum. & Nakai). *Kor J Breed Sci* 46: 037-043.
20. Levi A, Jarret R., Kousik S, Patrick Wechter W, Nimmakayala P, Reddy UK. 2017. Genetic resources of watermelon. In: Grumet R., Katzir N., Garcia-Mas J. (Eds) *Genetics and genomics of cucurbitaceae*. *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*, vol 20. Springer, Cham.
21. Malek MA, Rafii MY, Afroz MSS, Nath UK, Mondal MMA. 2014. Morphological characterization and assessment of genetic variability, character association, and divergence in soybean mutants. *The ScientificWorld J* Article ID 968796.
22. Mazid MS, Rafii MY, Hanafi MM, Rahim HA, Shabanimofrad M, Latif MA. 2013. Agro-morphological characterization and assessment of variability, heritability, genetic advance and divergence in bacterial blight resistant rice genotypes. *South Afr J Bot* 86: 15-22.
23. McGregor CE, Waters V, Vashisth T, Abdel-Haleem H. 2014. Flowering time in watermelon is associated with a major quantitative trait locus on chromosome 3. *J Am Soc Hort Sci* 139: 48-53.
24. Nicoletti F, Barberis G, De Benedetti L, De Maria G, Casazza G, Minuto L. 2014. Species distinction within *Campanula* sect. *Heterophylla* in the SW Alps: Molecular, morphological and chemotaxonomic evidences. *Plant Biosys* 148: 1138-1147.
25. Park Y, Cho S. 2012. Watermelon production and breeding in South Korea. *Isr J Plant Sci* 60: 415-423.
26. Pasam RK, Sharma R, Malosetti M, van Eeuwijk FA, Haseneyer G, Kilian B, Graner A. 2012. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biol* 12: 16.
27. Ramanatha Rao V, Hodgkin T. 2002. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. *Plant Cell Tissue Organ Cult* 68: 1-19.
28. Sari N, Solmaz I, Yetisir H, Unlu. 2007. Watermelon genetic resources in Turkey and their characteristics. *Acta Hort* 731: 433-438.
29. Solmaz I, Sari N. 2009. Characterization of watermelon (*Citrullus lanatus*) accessions collected from Turkey for morphological traits. *Genet Res Crop Evol* 56: 173-188.
30. Soltani F, Ebadi M, Mostoufi Y, Azizzadeh SM. Evaluation of phenotypic variation of Iranian watermelon (*Citrullus* sp.) accessions by morphological markers. In, 2016. International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium, pp. 129-132.
31. USDA. 2019. <https://www.ars-grin.gov/>.
32. Wei C, Chen X, Wang Z, Liu Q, Li H, Zhang Y, Ma J, Yang J, Zhang X. 2017. Genetic mapping of the LOBED LEAF 1 (CILL1) gene to a 127.6-kb region in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). *PLOS ONE* 12: e0180741.

33. Zhao We, Lv P, Gu H. 2013. Studies on carotenoids in watermelon flesh. *Agri Sci* 4: 13-20.
34. Zhu H, Song P, Koo D-H, Guo L, Li Y, Sun S, Weng Y, Yang L. 2016. Genome wide characterization of simple sequence repeats in watermelon genome and their application in comparative mapping and genetic diversity analysis. *BMC Genomics*. 17: 557.

Supplementary Table 1. Morphological traits of 154 watermelon accessions.

No.	Origin	Degree of lobing	Marbling	Pubescence	Time of female flowering	Ground color of testa	Shape of apical part	Ground color of skin	Intensity of ground color of skin	Degree of grooving	Stripes	Main color of flesh	Shape of apical part	Prediction of genetic inbreeding
K192024	ZAF	medium	absent or weak	medium	medium	cream	broad elliptic	green	light to medium	on whole fruit	present	pinkish red	rounded	mix
K192026	ZWE	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	mix	yellow	rounded	mix
K192028	Unknown	strong	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	red	rounded	Inbred
K192030	Unknown				late	red-brown	broad elliptic	green	very light to light	absent or weak	present	white	rounded	mix
K192049	Unknown	medium	absent or weak	medium	medium	black	broad elliptic	green	medium	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K192051	Unknown	strong	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	mix
K192117	Unknown				medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	orange	rounded	Inbred
K192127	IND	strong	absent or weak		late	red-brown	circular	green	dark	on whole fruit	absent or weak	white	rounded	mix
K192204	ZAF	strong	strong	strong	medium	black	broad elliptic	green	very light	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix
K192243	IND	medium	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	very light to light	at basal half	present	yellow	rounded	mix
K192245	IND	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	medium	mix	present	yellow	rounded	mix
K192282	TUR				medium	brown	circular	green	medium	at basal half	present	yellow	rounded	Segregation
K192368	TUR	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	F1
K192376	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	Inbred
K192383	IND	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	present	yellow	rounded	mix
K192388	TUR	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	mix	white	rounded	Segregation
K192391	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	mix
K192392	TUR	medium	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	light to medium	absent or weak	present	yellow	rounded	mix
K192396	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	yellow	rounded	Segregation
K192412	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	yellow	rounded	mix
K192435	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	mix	absent or weak	mix	yellow	rounded	mix
K192439	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	brown	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K192442	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	red	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	pink	rounded	Segregation
K192452	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	Segregation
K192459	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	Segregation
K192464	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	very light to light	absent or weak	present	yellow	rounded	Segregation
K192465	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	green	circular	green	very light to light	at apical half	present	white	rounded	Segregation
K192466	TUR	medium	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	Segregation
K192472	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	white	rounded	mix
K192491	LBN	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	Segregation
K192499	TUR	medium	absent or weak	medium	medium	white	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	Inbred
K192500	TUR	medium	absent or weak	week	medium	white	circular	green	dark	on whole fruit	present	white	rounded	Segregation
K192506	IND	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192512	IND	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	F1

Supplementary Table 1. Continued.

No.	Origin	Degree of lobing	Marbling	Pubescence	Time of female flowering	Ground color of testa	Shape of apical part	Ground color of skin	Intensity of ground color of skin	Degree of grooving	Stripes	Main color of flesh	Shape of apical part	Prediction of genetic inbreeding
K192513	IND	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192560	PAK	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix
K192571	IRN	medium	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	yellow	rounded	mix
K192573	IRN	medium	absent or weak	week	medium	red	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	Segregation
K192574	IRN	medium	absent or weak	week	medium	brown	mix	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	Segregation
K192581	JPN	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	mix	rounded	mix
K192584	JPN	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	mix	mix	mix	orange	rounded	mix
K192595	NZL	medium	absent or weak	strong	medium	green	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix
K192608	IRN	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	broad elliptic	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	mix	rounded	mix
K192610	SRB	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	mix	present	pinkish red	rounded	mix
K192612	LBN	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192613	LBN	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K192651	IND	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K192766	JPN	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	mix	orange	rounded	mix
K192767	JPN	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	mix	pinkish red	rounded	mix
K192768	JPN	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K192788	UZB	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	mix	absent or weak	mix	orange	rounded	mix
K192783	PHL	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192784	PHL	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	mix	rounded	Segregation
K192785	PHL	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	light to medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	Segregation
K192793	RUS	medium	absent or weak	medium	medium	red	circular	green	dark	absent or weak	present	white	rounded	mix
K192799	IRN	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	Segregation
K192800	UKR	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	present	yellow	rounded	Inbred
K192801	UKR	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192971	MKD	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pink	rounded	Segregation
K192972	MKD	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	Segregation
K192973	MKD	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	mix	mix	present	yellow	rounded	mix
K192975	MKD	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	mix
K192976	MKD	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192977	MKD	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K192980	MKD	week	absent or weak	week	late	green	circular	green	very light to light	on whole fruit	absent or weak	orange	rounded	mix
K193026	HND	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix
K193032	IRQ	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	F1
K193034	CHN	medium	absent or weak	week	medium	red-brown	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
									medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix

Supplementary Table 1. Continued.

No.	Origin	Degree of lobing	Marbling	Pubescence	Time of female flowering	Ground color of testa	Shape of apical part	Ground color of skin	Intensity of ground color of skin	Degree of grooving	Stripes	Main color of flesh	Shape of apical part	Prediction of genetic inbreeding
K193036	MEX	medium	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	mix	orange	rounded	mix
K193041	BRA	medium	absent or weak	weak	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	present	orange	rounded to conical	mix
K193045	CHN	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193046	IDN	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193047	IDN	strong	absent or weak	strong	week	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K193048	IDN	strong	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	Segregation
K193050	RUS	week	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193052	RUS	week	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	white	rounded	F1
K193055	RUS	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	very light to light	absent or weak	present	white	rounded	Segregation
K193081	ZWE	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193082	ZWE	week	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	mix
K193085	ZWE	week	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	mix	pinkish red	rounded	mix
K193088	ZWE	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	yellow	rounded	Segregation
K193095	ZWE	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	Segregation
K193097	ZWE	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	mix	rounded	mix
K193099	ZWE	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193113	ZWE	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix
K193116	ZWE	medium	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	mix	rounded	mix
K193141	ZWE	strong	absent or weak	week	medium	black	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	red	rounded to conical	mix
K193143	VEN	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193144	VEN	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193151	MLI	medium	absent or weak	strong	medium	cream	broad elliptic	green	medium	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193153	NGA	medium	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	medium	absent or weak	present	red	rounded	mix
K193154	NGA	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pinkish red	rounded	mix
K193155	NGA	medium	absent or weak	week	week	cream	circular	green	dark	absent or weak	present	red	rounded to conical	mix
K193157	NGA	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193186	ZMB	medium	absent or weak	medium	medium	black	broad elliptic	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	pink	rounded to conical	mix
K193187	ZMB	medium	absent or weak	medium	medium	cream	broad elliptic	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	mix
K193193	ZMB	medium	absent or weak	week	medium	black	broad elliptic	green	very light to light	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193194	ZMB	medium	absent or weak	week	medium	black	broad elliptic	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193195	ZMB	medium	absent or weak	medium	medium	red	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193196	ZMB	medium	absent or weak	week	medium	red	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pink	rounded	mix
K193197	ZMB	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	Segregation
K193199	UKR	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix

Supplementary Table 1. Continued.

No.	Origin	Degree of lobing	Marbling	Pubescence	Time of female flowering	Ground color of testa	Shape of apical part	Ground color of skin	Intensity of ground color of skin	Degree of grooving	Stripes	Main color of flesh	Shape of apical part	Prediction of genetic inbreeding
K193227	Unknown	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	mix	white	rounded to conical	mix
K193228	Unknown	medium	absent or weak	week	medium	red-brown	mix	green	mix	absent or weak	absent or weak	orange	rounded to conical	mix
K193229	Unknown	medium	absent or weak	strong	medium	red-brown	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193231	Unknown	medium	absent or weak	medium	medium	black	mix	green	very light to light	absent or weak	mix	orange	rounded to conical	mix
K193233	CHN	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded to conical	mix
K193239	ESP	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K193240	ESP	medium	absent or weak	week	medium	red-brown	circular	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193268	ESP	strong	absent or weak	week	medium	black	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded to conical	Segregation
K193269	ESP	medium	absent or weak	medium	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	Segregation
K193270	ESP	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pink	rounded	mix
K193278	ESP	medium	absent or weak	week	medium	black	broad elliptic	green	medium	absent or weak	present	white	rounded to conical	Segregation
K193280	ESP	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K193282	ESP	medium	absent or weak	medium	medium	brown	broad elliptic	green	medium to dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	Segregation
K193297	ESP	week	absent or weak	week	medium	cream	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193298	RUS	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	mix	red	rounded	mix
K193300	RUS	medium	absent or weak	week	medium	white	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	pink	conical	mix
K193301	RUS	medium	absent or weak	week	medium	white	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	mix
K193302	RUS	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	present	white	rounded	mix
K193304	RUS	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	dark	absent or weak	present	orange	rounded	Segregation
K193316	EGY	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	F1
K193333	CHN	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	Segregation
K193334	CHN	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	present	mix	rounded	mix
K193337	CHN	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	dark	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193340	CHN	medium	absent or weak	week	medium	red	circular	green	mix	absent or weak	present	pinkish red	rounded	Segregation
K193355	SYR	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	Segregation
K193366	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	brown	broad elliptic	green	dark	absent or weak	present	pink	rounded	Segregation
K193367	MDV	week	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	mix	absent or weak	mix	orange	rounded	mix
K193369	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	black	broad elliptic	green	mix	absent or weak	absent or weak	mix	rounded	mix
K193371	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193372	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K193374	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	brown	mix	white	very light to light	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193376	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	black	broad elliptic	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	Segregation
K193378	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	brown	broad elliptic	yellow	very light to light	absent or weak	absent or weak	white	rounded	Segregation
K193379	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	Segregation

Supplementary Table 1. Continued.

No.	Origin	Degree of lobing	Marbling	Pubescence	Time of female flowering	Ground color of testa	Shape of apical part	Ground color of skin	Intensity of ground color of skin	Degree of grooving	Stripes	Main color of flesh	Shape of apical part	Prediction of genetic inbreeding
K193380	MDV	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	mix	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193381	PAK	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	absent or weak	yellow	rounded	F1
K193386	PAK	medium	absent or weak	week	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	mix	pinkish red	rounded	mix
K193388	PAK	medium	absent or weak	medium	medium	brown	circular	green	very light to light	mix	absent or weak	orange	rounded	mix
K193393	ESP			late	late	black	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	pink	conical	Segregation
K193396	ESP	medium	absent or weak	medium	late	black	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	white	conical	mix
K193400	RUS	medium	absent or weak	week	medium	brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	orange	conical	Inbred
K193404	DZA	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193405	BOL	medium	absent or weak	medium	medium	black	broad elliptic	green	dark	absent or weak	absent or weak	pinkish red	conical	Segregation
K193406	BOL	medium	absent or weak	medium	medium	brown	broad elliptic	green	medium	absent or weak	present	white	conical	Segregation
K193407	BOL	medium	absent or weak	medium	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	pink	rounded	mix
K193408	BOL	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	mix	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	mix
K193481	Unknown	medium	absent or weak	medium	medium	red-brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193482	Unknown	medium	absent or weak	week	late	brown	circular	green	dark	absent or weak	absent or weak	red	rounded	mix
K193483	Unknown	medium	absent or weak	medium	week	cream	circular	green	medium	absent or weak	absent or weak	white	rounded	mix
K193485	Unknown	medium	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	very light to light	absent or weak	absent or weak	orange	rounded	mix
K193488	Unknown	medium	absent or weak	medium	late	white	circular	green	medium	absent or weak	present	orange	rounded	Segregation
K193509	Unknown	medium	absent or weak	strong	medium	black	circular	green	medium	absent or weak	present	pinkish red	rounded	mix