국내 장수형 밀 계통을 이용한 수량 관련 양적 형질 유전자좌 분석

강성욱^{1**} · 김경민^{2**} · 강택규¹ · 강천식² · 전재범² · 박철수^{1*} · 조성우^{3*}

¹전북대학교 작물생명과학과, ²국립식량과학원, ³경남과학기술대학교 농학한약자원학부

Mapping of QTL for Yield Traits in Recombinant Inbred Lines Derived from Korean Wheat with Long Spike Length

Seong-Wook Kang^{1**}, Kyeong-Min Kim^{2**}, Taek-Gyu Kang¹, Chon-Sik Kang², JaeBuhm Chun², Chul Soo Park^{1*}, and Seong-Woo Cho^{3*}

¹Department of Crop Science and Biotechnology, Chonbuk National University, Jeonju, 54896, Republic of Korea

²National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Wanju, 55365, Republic of Korea

³Department of Agronomy and Medicinal Plant Resources, Gyeongnam National University of Science and Technology, Jinju, 52725, Republic of Korea

Abstract Association analysis was conducted to identify quantitative trait locus (QTL) of yield potential traits, days to heading date, culm length, spike length and kernels per spike in the genetic mapping population (94 F₁₀ recombinant inbred line) produced from a cross between two Korean wheat cultivars, Taejoong which has a large kernel number line, a longer spike length, and a higher kernel number per spike and Keumkang. Yield potential traits, days to heading date, culm length, spike length and kernels per spike were evaluated in 2017 and 2018 under upland conditions. Days to heading date were biased toward late heading date (skewness=-0.3), and spike length was biased toward short spike length (skewness=0.7). A genetic map was constructed with 57 microsatellite marker loci and two QTLs were detected for spike length. The first QTL on chromosome 2A, *qSL-1* was detected by *Xcfd5* and *Xpsp3050* and explained 20.7% of phenotypic variation. The second QTL on chromosome 5B, *qSL-2* was detected by *Xwmc656* and *Xwmc415* and explained 40.8% of phenotypic variation. These QTLs were applied to validate the relationships between genotypes of QTLs and 29 Korean wheat cultivars cultivated for nine years, from 2010 to 2018. The Korean wheat cultivars were classified into 6 types according to the genotypes of *Xcfd5-Xpsp3050* and *Xwmc656-Xwmc415*. The same genotypes as Keumkang showed a higher frequency and shorter spike length than that of Taejoong in Korean wheat cultivars.

Keywords Korean wheat, long spike, yield potential, QTL

Received on September 20, 2019. Revised on September 21, 2019. Accepted on September 30, 2019.

* Co-corresponding Author: Chul Soo Park (E-mail: pcs89@jbnu.ac.kr, Tel: +82-63-270-2533, Fax: +82-63-270-2640)

* Corresponding Author: Seong-Woo Cho (E-mail: chosw@gntech.ac.kr, Tel: +82-55-751-3225, Fax: +82-55-751-3229)

** Author Contributions: Seong-Wook Kang and Kyung-Min Kim contributed equally

서 언

밀 수량성 증진은 육종의 중요한 목표이지만 이상기후로 인한 재배환경의 변화는 안정 생산에 어려움으로 작용하고 있어 이를 극복하는 것이 매우 중요하다(Morgounov et al. 2018, Senapati et al. 2018). 밀 수량은 수수, 일수립수와 종실무게의 영향을 가장 많이 받으며, 이들 특성은 품종의 유전적인 특징뿐만 아니라 환경적인 비옥도, 일장과 온도를 포함한 재배환경에 영향을 받는다(Xu et al. 2017). 종실무게는 품종이나 재배환경에 따라 큰 차이를 나타내지 않기 때문에 단위면적당 분얼수인 수수 증가,

일수립수 및 임실을 증가가 수량 증대를 위해서 중요하고, 이와 관련된 마커 개발에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다(Reynolds et al. 2005, 2012, Fischer 2007, Bernardo 2008, Foulkes et al. 2011).

일수립수 증가를 통한 수량 증진을 위하여, *Agropyron elongatum* L.과 *Triticum polonicum* L. 및 일반밀(*Triticum aestivum* L.)과 원연교배로 이삭길이가 긴 계통이 CIMMYT에서 육성되었다(Rajaram & Reynolds 2001). 이들 계통은 일반밀에 비하여 이삭당 립수와 종실 무게는 4-10% 증가하였지만, 수수가 26% 감소하여 수량은 8% 감소하였다(Gaju et al. 2009). 긴 이삭 계통의

수량 감소는 분얼수 억제와 관련 있는 *tin* (tiller inhibition) 유전자 때문이었지만, 분얼수가 일반밀과 같은 *Tin* 유전자를 도입했지만 수수는 6%만 증가하여 수량은 증가하지 않았다(Gaju et al. 2014). 긴 이삭 계통의 수량 증진을 위해서는 개화 조절에 관여하는 파성과 일장에 관여하는 대립유전자 역시 수량에 중요한 영향을 주기 때문에 재배환경에 대한 요인과 함께 고려해야 한다(Gaju et al. 2009, 2014).

국내에서도 일수립수 증가를 통한 수량 증진을 위하여 중국 자원 인 Xian83과 금강을 교배하여 이삭 길이가 13.4 cm로 금강에 비하여 6 cm길고 일수립수도 48립으로 금강 보다 19개 많은 품종인 태중을 육성하였다(Kim et al. 2019, Fig. 1). 태중은 긴 이삭과 많은 일수립수에도 불구하고 적은 분얼수로 금강에 비하여 답리작에서 13% 증수하는데 그쳤다. 하지만 태중이 지닌 이삭길이와 일수립수 특징은 국내 밀 품종의 수량성 증진을 위한 마커 개발 및 관련 인자 탐색을 위하여, 태중과 금강을 교배한 근동질 계통을 육성하였다. 본 연구에서는 단순반복염기서열(simple sequence repeat, SSR) 마커를 이용하여 유전자 지도 및 수량성 증대 요인의 양적형질 위치(quantitative trait locus, QTL)에 대한 자료를 제공하여 국내 밀 육종 프로그램에서 수량성 증진의 선발 효율 증진을 위한 기초 자료를 제공하고자 하였다.

Fig. 1. Spike length, rachis and kernel number of a spike in parents (A), Taejoong and Keumkang, and recombinant inbred wheat lines with long spike length (B).

재료 및 방법

공시재료

태중과 금강을 모본과 부분으로 하여 잡종 제10세대(F_{10}) 94계통을 전작조건으로 0.25 m × 2 m × 1열로 전북대학교 시험포장에서 3반복으로 2017년과 2018년 재배하였다. 국내 29개 품종도 같은 조건으로 2010년부터 2018년까지 재배하였으며, 10월 25일에 파종하였고, 시비 및 재배는 농촌진흥청 표준재배법(RDA 2012)에 따라 수행하였으며, 6월 20일에 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, 간장은 지면에서 이삭 목까지의 길이로 나타내었고, 수장은 이삭 목에서 이삭 끝까지의 길이를 측정하였고, 일수립수는 생육이 균일한 장소에서 무작위로 20수를 채취하여 탈곡 후 조사하였다.

DNA 추출과 PCR 분석

공시재료를 전북대학교 온실에 파종하여 3주간 생육시킨 후, 엽을 채취하여 액체질소를 이용하여 분쇄한 뒤 -70°C에 보관하였다. 분쇄한 잎 100 mg으로부터 Genomic DNA분리시약(Solgent, Korea)를 이용하여 genomic DNA를 추출하였다. 추출된 gDNA는 Biodrop (Biodrop Ltd, UK)를 통해 정량 및 정성분석을 한 후, 20ng/uL로 희석하여 PCR분석(ABI Applied Biosystems 9902 Veriti PCR Thermal Cycler Thermocycle, Life technologies, US)에 사용하였다.

총 1,482개의 SSR 마커를 이용하여 다형성을 보이는 마커 57개를 선발하였다. SSR 마커를 사용하여 분리비 검정을 확인하였으며, 분리비 검정의 정확도를 높이기 위하여 SSR 마커에 상응하지 않는 결과(missing data)가 10%를 넘는 SSR 마커는 제외하여, 최종적으로 42개(2.83%)의 SSR 마커를 이용하였다. PCR조건은 touchdown 방법에 준하여 94°C에서 5분간 초기 변성 후 1차 반복에서 94°C에서 1분간 변성하고 66°C에서 62°C까지 1회당 1°C씩 감소하면서 1분간 결합, 그리고 94°C에서 1분간 확장을 5회 반복하고, 2차 반복에서 94°C에서 1분간 변성하고 62°C에서 1분간 결합, 그리고 94°C에서 1분간 확장을 35회 반복하였다. PCR산물들은 6% polyacrylamide gel 전기영동으로 확인하였으며, 전기영동 조건은 100 voltage에서 30분간 pre-running 후 120 voltage에서 약 50분간 전기영동 하였다.

유전 지도 작성 및 QTL 분석

연관관계 분석을 위하여 F₁₀ 94계통을 이용하였다. 농업 형질 조사 결과를 바탕으로 한 표현형 분석(phenotypic analysis)과 SSR 마커를 이용한 유전형 분석(genotypic analysis)을 수행하여 이들 간에 연관관계(association analysis)를 분석하였다. 표현형 분석에 대한 수치화는 각 농업 형질 측정값의 평균값을 사용하였으며, 유전형 분석은 유전분석 집단의 각 개체에 대하여 SSR 마커에 상응하는 모본과 부분의 유전형(homozygous type, A or B type)과 이형(heterozygous type, H type)을 판별하였으며, 유전자형의 분리비 검정을 위하여 히트맵(heat map)을 응용하여 유전자형의 전반적인 분포 양상을 확인하였고 적합성 검정(χ^2 -test)을 통계프로그램 R (version 3.6.1, <https://www.r-project.org>)을 이용하여 수행하였다. 연관분석 결과를 바탕으로 MapMaker/EXP version 3.0b를 이용하여 유전 지도를 작성하였으며, QTL IciMapping version 4.0을 이용하였다(Wang et al. 2014). 각 형질 별 통계적인 유의성을 확인하기 위하여 순열검정법(permutation test, $n=1,000$)을 수행한 결과, LOD 임계값(logarithm of odds threshold)은 3.48로 계산되었다.

통계 분석

모든 시험은 최소 3회 이상 반복을 두어 실시하였으며, SAS 프로그램(SAS Institute, Cary, NC)을 이용하여 분산 분석을 실시하고 LSD로 유의성과 t-test를 실시하였다. 분산분석은 GLM을 이용하였으며, 품종 및 계통과 연차 변이의 상호작용 성분은 오차항을 이용하였다.

결과 및 고찰

표현형 및 유전 분석

출수일수, 간장, 수장과 일수립수를 2년동안 전작조건에서 94 계통에 대해 조사한 결과(Table 1, Fig. 2), 출수일수는 173-193일이었으며, 평균 출수일수는 185일로 금강보다는 4일 늦었고,

태중보다는 8일 빨랐다. 출수일수의 분산양상을 살펴보면, 평균을 기준으로 늦은 출수일수로 다소 편향된 양상(skewness=-0.3)인 부적 비대칭(negative skewness)을 나타내었다. 국내 재배환경에서 조숙은 매우 중요한 농업형질로 그 동안의 육성과정에서 국내 밀 품종이나 계통이 우선적으로 고려되었기 때문에 유전력이 크고, 94계통의 늦은 출수기는 태중의 영향으로 보인다(Park et al. 2008, Cho et al. 2018). 간장과 수장의 범위는 각각 60.6-107.4 cm와 7.4-17.8 mm였으며, 평균은 각각 83.2 cm와 11.4 mm로 간장은 태중(83.9 cm)과 비슷하였고 수장은 금강(8.3 mm)과 태중(14.3 mm)의 평균(11.3 mm)과 비슷하였다. 간장의 분산은 출수일수, 수장 및 일수립수 보다 변이 폭은 컸으며, 정규분포를 보였고, 수장은 평균을 기준으로 짧은 수장으로 편향된 양상(skewness=0.7)인 정적 비대칭(positive skewness)으로 나타났다. 일수립수는 34-66개였고, 평균 일수립수는 50개로 금강(37개)과 태중(63개)의 평균(50개)과 비슷하였다. 일수립수의 분산은 간장과 유사하게 큰 변이 폭과 정규분포를 보였다.

이삭에 달리는 소수의 개수에 따른 수밀도(spike density)는 수량성과 밀접한 상관이 있으며, 긴 이삭의 높은 수밀도는 수량 증진에 유리하다(Philipp et al. 2018). 수장과 수밀도는 높은 상관을 나타내며, 유전력이 높은 특성을 지니고 있으며, 일수립수는 수장과 역시 높은 상관을 나타내지만 비교적 유전력이 낮은 여러 유전자에 영향을 받으며 환경의 영향도 많이 받는 것으로 알려져 있다(Jantasuriyarat et al. 2004, Kumar et al. 2007, Hai et al. 2008, Cui et al. 2011, Heidari et al. 2011). 태중은 금강에 비해서 이삭이 길어서 상대적으로 일수립수가 많지만 수밀도는 차이가 없었고, 장수형 계통 집단에서도 일수립수는 수장이 증가함에 따라 증가하였지만, 수밀도와는 부의 상관을 보였다(Park et al. 2014). 본 연구에서도 일수립수를 수장으로 나눈 값은 4.4로 태중과 금강간에 차이가 없었으며, 94 계통의 일수립수의 왜도가 정규분포를 보인 원인을 긴 이삭을 지닌 계통의 수밀도가 변화하지 않은 특성으로 볼 수도 있다. 그러나, 이러한 수밀도는 품종의 유전적인 특성은 물론 재배환경의 영향

Table 1. Descriptive statistics of 94 recombinant inbred wheat lines with long spike length.

Characteristics	Obs ^z	Mean	Max	Min	Std	Var	Krt	Skw
Heading date	94	184.5	192.5	172.5	3.6	12.7	1.2	-0.3
Culm length	94	83.2	60.6	107.4	8.8	78.2	0.1	0.0
Spike length	94	11.4	17.8	7.4	2.0	4.1	0.2	0.7
Kernel number	94	50.1	65.6	33.5	6.7	45.0	0.1	0.0

^zObs=observation, Max=maximum, Min=minimum, Std=standard deviation, Var=variance, Krt=kurtosis, Skw=skewness.

도 많이 받기 때문에 다양한 국내 재배환경에서 추가적인 연구가 필요하다.

SSR 마커 42개를 사용하여 분리비(segregation ratio)를 확인

하였다(Fig. 3). 본 연구의 유전 분석 집단은 F₁₀ 고세대이기 때문에 모부본에 의한 분리비가 태중(A type) : 이형(H type) : 금강(B type) = 49.9 (46.9개) : 0.2 (0.2개) : 49.9 (49.6개)로,

Fig. 2. Frequency distributions of heading date (A), culm length (B), spike length (C) and kernel number per spike (D) in recombinant inbred wheat lines with long spike length. Arrows indicate mean value of parental cultivars.

Fig. 3. Expression of genotypic data by modified heat map of 94 recombinant inbred wheat lines with long spike length. Gray, black, bright gray color indicate Taejoong (A type), Keumkang (B type), and hetero (H type), and white color indicates missing data. *, **, and *** significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ levels, respectively.

이형(hetero)의 수는 94개체에서 0.2개로 거의 존재하지 않았다. 다형성을 보이는 42개의 SSR 마커 중 17개의 SSR 마커에 의하여 대부분의 분리비 양상은 A type : B type = 1 : 1 정도로 나타났다. 이형의 발현될 확률은 0.2%이지만, 16개의 SSR 마커 중, 12개 SSR 마커에 의하여 이형이 최소 2개에서 최대 6개까지 나타났다. 분리비 검정 결과, A type 유전자형을 갖는 개체의 수가 B type의 유전자형을 갖는 개체수보다 많은 분리비 이상(segregation distortion)을 나타내는 SSR 마커는 17개였다. 대부분의 SSR 마커에 의한 분리비 이상은 분리비 기대치와 고도로 유의한 수준에서 차이를 보였다. 태중의 유전자형과 금강의 유전자형의 분리비 차이가 50% 이상인 SSR 마커는 *Xgpm315*, *Xcfd5*, *Xbarc182*, *Xbarc358*과 *Xbarc180*이었다. B type 유전자형을 갖는 개체의 수가 A type의 유전자형을 갖는 개체수보다 많은 분리비 이상을 나타내는 SSR 마커는 10개였으며, 대부분의 유전자형 분리비 차이가 50% 이상인 SSR 마커는 *Xbarc104*였다. 현저한 분리비 이상을 나타내는 6개의 SSR 마커를 제외한 20개 SSR 마커는 대부분의 유전자형 분리비 차이가 약 20%에서 50% 미만이었다.

QTL 분석 및 유효성 검정

연관분석을 수행하여 유전지도를 작성하였으며, 출수일수, 간장, 수장과 일수립수에 대한 QTL을 확인한 결과, 수장을 제외

한 다른 형질은 관여하는 대립유전자가 표현형의 변화를 조절하는 유전력이 높지 않아 QTL의 LOD 임계값이 3.48 미만으로 유의성이 없었다(Fig. 4). 수장 관련 2개의 QTL이 각각 2A (*qSL-1*)와 5B (*qSL-2*) 염색체에 위치하는 것으로 나타났다. 2A 염색체에 위치한 *qSL-1* (LOD: 5.65)의 측면 마커(flanking marker)는 *Xpsp3050*과 *Xcfd5*로, 전체 표현형 분산에 대한 QTL 기여도 (phenotypic variation explained, PVE)는 21.2%로 나타났다. *qSL-1*는 수장에 대한 전체 표현형 중 20.7%를 설명하는 주동적 대립형질로 보이며, 상가적 효과(additive effect)는 -1.03으로 금강의 대립인자가 수장의 감소에 영향을 주었다. 염색체 5B에 위치한 *qSL-2* (LOD: 5.14)는 측면 마커는 *Xwmc656*과 *Xwmc415*이며, PVE는 40.8%로 *qSL-1*과 마찬가지로 주동 대립형질로 보이며, 상가적 효과는 -1.36으로 금강의 대립인자에 의하여 수장의 감소에 영향을 주는 것으로 나타났다(Table 2).

수장관련 major QTL은 3D와 4B를 제외한 대부분의 염색체에서 보고되었다(Börner et al. 2002, Jantasuriyarat et al. 2004, Kumar et al. 2007, Ma et al. 2007, Yao et al. 2009, Wang et al. 2011, Cui et al. 2012, Wu et al. 2014, Deng et al. 2017). ITMipop (International Triticeae Mapping Initiative population)에서 수장과 관련 minor QTL이 2A (*Xwmc453-Xgwm1256*, 132.6 cM) 염색체에 위치하였으며, 낮은 정의 상가적 효과를

Fig. 4. Linkage maps for spike length on chromosome 2A and 5B in of 94 recombinant inbred wheat lines with long spike length. Markers are indicated on the right and genetic distances (cM) are indicated on the left. QTLs for spike length (SL), *qSL-1* and *-2* were on chromosome 2A and 5B, respectively. LOD threshold (the dotted line), 3.37 was calculated by permutation ($n=1,000$) of IciMapping Ver. 4.0. HD=days to heading date, CL=culm length, SL=spike length, KNS=kernel number per spike.

나타내었는데(Kumar et al. 2007), 본 연구의 *qSL-1*은 70.0 cM으로 유전적 거리에서 다소 차이를 보였고 부의 상가적 효과를 나타내었다. 다양한 중국 유전 집단에서는 수장 관련 QTL이 보고되었는데, 2개의 유전집단에서는 major QTL (*Xmag959-Xwmc421.3*)이 5B 염색체에서 보고되었으며, 137 유전자원에서는 7개의 QTL 마커(*Xwmc407*, *Xgwm614*, *Xgwm339*, *Xwmc474*, *Xgdm101*, *Xgwm294*, *Xwmc702*)가 2A 염색체에서 보고되었고, 질소시비 반응에 따른 168개 반수체 집단의 수장 관련 QTL (*Xgdm558-Xbarc015*)이 2A 염색체에서 보고되었다(Ma et al. 2007, Yao et al. 2009, Deng et al. 2017). 특히 중국 밀 유전자원에서 보고된 *Xgwm614*는 ITMIpop에서 보고된 *Xwmc453-Xgwm1256*과 가까운 위치에 있는 것으로 나타났다(Yao et al. 2009). 2번 염색체의 *qSL-1*은 *Xpsp3050* (78.0 cM)은 *Xgwm614* (10.4 cM)과 유전적 거리가 있지만, 중국 밀 유전자원에서 보고된 염색체 2A에 위치한 다른 위치의 *Xgwm294* (76.4 cM)와 매우 가까운 유전적 거리를 나타내었다. *Xgwm294*는 수장과 일수립수와 연관이 있었지만 본 연구의 *Xpsp3050*은 수장만 연관을 나타내었다.

국내 밀 29품종에 대한 유효성 검정 한 결과(Table 3, Fig. 5), 금강과 유전적으로 상동성을 보인 *a*타입과 태중과 상동성을 보인 *b*타입, 그리고 전혀 다른 타입을 보인 *c*타입으로 구분되었다. *Xcfd5*에 의해 국내 29 품종 중, 18 품종(62.1%)이 *a*타입을 보였으며, 4 품종(13.8%)이 *b*타입을 보였다. 나머지 7품종(24.1%)은 *c*타입을 보였다. *Xpsp3050*에 의해 국내 18 품종(62.1%)이 *a*타입으로 11 품종(37.9%)이 *b*타입으로 확인되었다. *Xwmc415*에 의해 13 품종(44.8%)은 *a*타입으로 9 품종(31.0%)은 *b*타입으로 확인되었으며, 나머지 7 품종(24.1%)은 *c*타입으로 확인되었다. *Xwmc656*에 의해 21 품종(72.4%)은 *a*타입으로 8 품종(27.6%)은 *b*타입으로 확인되었다. 전반적으로 금강과 상동성을 보이는 *a*타입의 비율이 높았으며, *Xcfd5*와 *Xwmc415*에 의해 금강도 태중도 아닌 *c*타입이 동일한 수만큼 확인되었으나 동일 품종은 아니었다.

QTL의 유전자형을 이용하여 국내 29개 품종의 수장을 비교한 결과(Fig. 6), *Xcfd5-Xpsp3050*에 대한 유전자형에 따라 6개의 조합(*aa*, *ab*, *ba*, *bb*, *ca*, *cb*)으로 나타났고, 금강과 같은 유전자형

Table 2. QTLs for spike length using composite interval mapping in recombinant inbred wheat lines with long spike length.

QTL	Chr.	Left marker	x^2	Right marker	x^2	LOD ^z	PVE (%) ^y	Additive effect ^x
<i>qSL-1</i>	2A	<i>Xcfd5</i>	70.12*** ^w	<i>Xpsp3050</i>	19.88***	5.65	20.7	-1.03
<i>qSL-2</i>	5B	<i>Xwmc656</i>	6.26*	<i>Xwmc415</i>	16.71***	5.14	40.8	-1.36

^zThe logarithm of the odds.

^yThe phenotypic variation explained.

^xAdditive effect of allele substitution. The units are those of the corresponding traits. A positive sign indicated that the Keumkang allele increased the quantitative trait and vise-versa.

^w*, **, and *** significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ levels, respectively.

Fig. 5. PCR products produced of QTL, *Xcfd5*, *Xpsp3050*, *Xwmc415* and *Xwmc656*, in 29 Korean wheat cultivars. 1, Ol; 2, Geuru; 3, Dahong; 4, Cheongkye; 5, Eunpa; 6, Tapdong; 7, Namhae; 8, Uri; 9, Olgeuru; 10, Alchan; 11, Gobun; 12, Keumkang; 13, Seodun; 14, Saol; 15, Jipoom; 16, Milsung; 17, Joeun; 18, Anbaek; 19, Jopoom; 20, Shinmichal; 21, Jonong; 22, Jokyung; 23, Younbaek; 24, Shinmichal1; 25, Baekjoong; 26, Jeokjoong; 27, Sukang; 28, Hanbaek; 29, Suan. *a* and *b* genotypes represent homozygous to Keumkang and Taejoong, respectively. Genotype *c* means different type to *a* and *b* genotypes.

Table 3. Spike length according to the genotype of *Xcfd5*, *Xpsp3050*, *Xwmc415* and *Xwmc656* in 29 Korean wheat cultivars.

Cultivar	Genotypes ^z				Spike Length (cm)
	<i>Xcfd5</i>	<i>Xpsp3050</i>	<i>Xwmc415</i>	<i>Xwmc656</i>	
Ol	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7.5
Geuru	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.3
Dahong	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	6.8
Cheongye	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	7.4
Eunpa	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	8.6
Tapdong	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	7.5
Namhae	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	8.5
Uri	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	6.9
Olgeuru	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	9.1
Alchan	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	6.8
Gobun	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	8.1
Keumkang	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.4
Seodun	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	7.8
Saeol	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	7.1
Jinpoom	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	8.5
Milsung	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7.2
Joeun	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	6.8
Anbaek	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	8.3
Jopoom	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	6.7
Shinmichal	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.9
Jonong	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	6.9
Jokyung	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	8.1
Younbaek	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.2
Shinmichal1	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	7.9
Baekjoong	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.2
Jeokjoong	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	7.0
Sukang	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7.5
Hanbaek	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	8.5
Suan	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7.4

^z*a* and *b* genotypes represent homozygous to Keumkang and Taejoong, respectively. Genotype *c* means different type to *a* and *b* genotypes.

Fig. 6. Difference in the spike length according to the genotype of *Xcfd5-Xpsp3050* (A) and *Xwmc415-Xwmc656* (B) in 29 Korean wheat cultivars. Each bar represents the mean $\pm$ standard error. Bars with different letters above are significantly different at $p < 0.05$.

을 지닌 품종은 그루를 포함하여 10 품종이었고, 안백만이 태중과 같은 유전자형을 나타내었다. 안백은 8.3 cm로 다른 품종에 비해 이삭길이가 길었지만, 금강의 유전자형과 금강과 태중의 금강형이 혼재된 유전자형을 지닌 품종들 사이에는 차이가 없었다. 조품과 백중은 다른 품종에 비해서 짧은 수장을 나타내었는데, *Xpsp3050*의 유전자형이 태중과 같았고 *Xcfd5*의 유전자형은 금강이나 태중과는 다른 유전자형을 나타내었다.

*Xwmc415-Xwmc656*에 대한 유전자형도 6개의 조합으로 나타났고, 금강과 같은 유전자형을 지닌 품종은 그루를 포함하여 10 품종이었고, 은파, 서둔, 진품과 신미찰 1호가 태중과 같은 유전자형을 나타내었다. *Xcfd5-Xpsp3050*과 마찬가지로 태중과 같은 유전자형을 지닌 4개 품종이 8.2 cm로 다른 품종에 비해 이삭길이가 길었고, 태중과 금강 순서의 유전자형을 지닌 탑동, 알찬과 조은 및 *Xwmc656*의 유전자형이 태중과 같았고 *Xwmc415*의 유전자형은 금강이나 태중과는 다른 유전자형을 나타낸 새울은 각각 7.0과 7.1 cm로 다른 품종에 비해 수장이 짧았다. 다른 품종들 간에는 차이가 없었다. 두개의 QTL에서 모두 짧은 수장을 나타낸 품종의, 탑동, 알찬, 조은, 조품, 백중과 새울, 수장은 7.0 cm로 다른 품종(7.7 cm)에 비해서 짧은 것으로 나타났다. 국내 장수형 밀 집단을 이용한 이삭 특성 관련 마커 탐색은 집단에 적용된 SSR 마커의 한계와 제한된 환경에서 평가된 농업 특성 평가로 인해서 수장에만 적용 가능한 결과를 도출하였다. 이러한 한계를 극복하고 기후변화에 대응하여 안정적인 생산 및 수량 증진을 위한 국내 밀 육종 프로그램에서 선발 효율성 제고는 반드시 필요하며, 이를 위하여 국내에서도 수량성 관련 고밀도 유전지도 작성에 대한 관심과 지속적인 연구가 필요하다.

적 요

국내 밀 품종의 수량성 향상을 위해 긴 이삭을 지닌 태중과 금강을 모부본으로 만들어진 F₁₀ 유전 집단에 대한 출수일수, 간장, 수장과 일수립수를 2년간 조사하였다. 총 1,482개의 SSR 마커를 검정하여 다형성을 보인 42개 SSR 마커를 이용하여 유전 및 QTL 분석을 실시하였다. 유전분석 결과, 출수일수, 간장 및 일수립는 낮은 LOD 임계값을 나타내어 수장에 대해서만 유의성 있는 QTL 분석이 가능하였다. 염색체 2A와 5B에서 수장과 관련된 2개의 QTL, *Xcfd5-Xpsp3050*과 *Xwmc656-Xwmc415*, 이들 마커를 활용하면 20%이상의 수장의 표현형을 설명할 수 있다. 이들 마커의 국내 육종집단에 대한 적용성을 평가하기 위해서, 2010년부터 9년간 조사한 29개 국내 품종의 수장에 대한 유효성

을 검정하였다. 유전형 검정 결과, 6개 품종, 탑동, 알찬, 조은, 조품, 백중과 새울은 다른 품종에 비해 짧은 수장을 나타내었다. 본 연구에 이용된 유전 집단의 특성을 극복하고, 수장이외 다른 수량성 관련 형질 마커 탐색과 적용을 위한 지속적인 연구가 필요하다.

사 사

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

REFERENCES

1. Börner A, Schumann E, Fürste A, Cöter H, Leithold B, Röder MS, Weber WE. 2002. Mapping of quantitative trait locus determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 105: 921-936.
2. Bernardo R. 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci* 48: 1649-1664.
3. Cho SW, Kang TG, Kang SW, Kang CS, Park CS. 2018. Assessment of DNA markers related to days to heading date, tiller number, and yield in Korean wheat populations. *Korean J Breed Sci* 50: 211-223.
4. Cui F, Ding A, Li J, Zhao C, Wang L, Wang X, Qi X, Li X, Li G, Gao J, Wang H. 2012. QTL detection of seven spike-related traits and their genetic correlations in wheat using two related RIL populations. *Euphytica* 186: 177-192.
5. Cui F, Li J, Ding AM, Zhao CH, Wang L, Wang XQ, Li SS, Bao YG, Li XF, Feng DS, Kong LR, Wang HG. 2011. Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat. *Theor Appl Genet* 122: 1517-1536.
6. Deng Z, Cui Y, Han Q, Fang W, Li J, Tian J. 2017. Discovery of consistent QTLs of wheat spike-related traits under nitrogen treatment at different development stages. *Front Plant Sci* 8: 2120.
7. Fischer RA. 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci* 145: 99-113.
8. Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DF, Griffiths S, Reynolds

- MP. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J Exp Bot* 62: 469-486.
9. Gaju O, Reynolds MP, Sparkes DL, Foulkes MJ. 2009. Relationships between large spike phenotype, grain number and yield potential in spring wheat. *Crop Sci* 49: 961-973.
10. Gaju O, Reynolds MP, Sparkes DL, Mayes S, Ribas- Vargas G, Crossa J, Foulkes MJ. 2014. Relationships between physiological traits, grain number and yield potential in a wheat DH population of large spike phenotype. *Field Crops Res* 164: 126-135.
11. Hai L, Guo HJ, Wagner C, Xiao SH. 2008. Genomic regions for yield and yield parameters in Chinese winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes tested under varying environments correspond to QTL in widely different wheat materials. *Plant Sci* 175: 226-232.
12. Heidari B, Sayed-Tabatabaei EB, Saeidi G, Kearsey M, Suenaga K. 2011. Mapping QTL for grain yield, yield components, and spike features in a doubled haploid population of bread wheat. *Genome* 54: 517-527.
13. Jantasuriyarat C, Vales MI, Watson CJW, Riera-Lizarazu O. 2004. Identification and mapping of genetic loci affecting the free-threshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 108: 261-273.
14. Kim KM, Kim KH, Cheong YK, Choi CH, Kim YK, Park JH, Kim KH, Jang J, Choi JK, Bae JS, Min BK, Kim SN, Han OK, Kim YJ, Park BK, Park TI, Park CS, Kang CS. 'Taejoong' a Wheat Variety with Good Noodle Quality, Red Grain Wheat, Long Spike, and Moderate Resistance to *Fusarium* Head Blight. *Korean J Breed Sci* 51: 445-452.
15. Kumar N, Kulwal PL, Balyan HS, Gupta PK. 2007. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. *Mol Breed* 19: 163-177.
16. Lander ES, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly MJ, Lincoln SE, Newburg L. 1987. MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *GENOMICS* 1: 174-181.
17. Ma Z, Zhao D, Zhang C, Zhang Z, Xue S, Lin F, Kong Z, Tian D, Luo Q. 2007. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F₂ populations. *Mol Gen Genet* 277: 31-42.
18. Morgounov A, Sonder K, Abugalieva A, Bhadauria V, Cuthbert RD, Shamanin V, Zelenskiy Y, DePauw RM. 2018. Effect of climate change on spring wheat yields in north america and eurasia in 1981-2015 and implications for breeding. *PLOS ONE* 13: e0204932.
19. Park CS, Woo SH, Heo Hy, Park JC, Cheong YK, Kim JG. 2008. Characteristics of biochemical markers and quality parameters using whole wheat flours in Korea wheat cultivars and lines. *Proc 11th Int Wheat Genet Symp*, Sydney University Press, Sydney, Australia.
20. Park SY, Lee HS, Kang CS, Park CS. 2014. Mapping of quantitative trait loci (QTL) for spike length and kernel number in recombinant inbred lines (RILs) population derived from wheat line with large kernel number. *Res on Crops* 15: 852-862.
21. Philipp N, Weichert H, Bohra U, Weschke W, Schulthess AW, Weber H. 2018. Grain number and grain yield distribution along the spike remain stable despite breeding for high yield in winter wheat. *PLOS ONE* 13: e0205452.
22. Rajaram S, Reynolds MP. 2001. International wheat breeding: Abstracts of XVIth Eucarpia Congress-Plant Breeding: Sustaining the Future, Edinburgh, Scotland. 10-14 Sept. 2001. Edinburgh University Press, Edinburgh, Scotland.
23. RDA. 2012. Standard of research and analysis for agricultural technology.
24. Reynolds MP, Foulkes MJ, Furbank R, Griffiths S, King J, Murchie M, Parry M, Slafer G. 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ* 35: 1799-1823.
25. Reynolds MP, Pellegrineschi A, Skovmand B. 2005. Sink limitation to yield and biomass: a summary of investigations in spring wheat. *Ann Appl Biol* 146: 39-49.
26. Senapati N, Stratonovitch P, Paul MJ, Semenov MA. 2018. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *J Exp Bot* 70: 2549-2560.
27. Wang J, Li H, Zhang L, Meng L. 2014. Users' Manual of QTL IciMapping. The Quantitative Genetics Group, Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS), Beijing 100081, China, and Genetic Resources Program, International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Apdo. Postal 6-641, 06600 Mexico, D.F., Mexico.
28. Wang JS, Lin WH, Wang H, Li LH, Wu J, Yan XM, Li XQ, Gao AN. 2011. QTL mapping of yield-related traits in the wheat germplasm 3228. *Euphytica* 177: 277-292.
29. Wu X, Cheng R, Xue S, Kong Z, Wan H, Li G, Huang Y, Jia H, Jia J, Zhang L, Ma Z. 2014. Precise mapping of a quantitative trait locus interval for spike length and grain

- weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Mol Breed 33: 129-138.
30. Xu YF, Li SS, Li LH, MA FF, Fu XY, Shi ZL, Xu HX, MA PT, An DG. 2017. QTL mapping for yield and photosynthetic related traits under different water regimes in wheat. Mol Breed 37: 34.
31. Yao J, Wang L, Liu L, Zhao C, Zheng Y. 2009. Association mapping of agronomic traits on chromosome 2A of wheat. Genetica 137: 67-75.