한아름2호 × 운광 재조합 집단을 이용한 수량 관련 형질 QTLs 분석

이지윤* · 강주원 · 조준현 · 이종희 · 여운상 · 송유천 · 박동수 · 고종민

농촌진흥청 국립식량과학원 남부작물부

QTL Analysis of Yield Traits Using Hanareum2/Unkwang Recombinant Inbred Lines

Ji-Yoon Lee*, Ju-Won Kang, Jun-Hyeon Cho, Jong-Hee Lee, Un-Sang Yeo, You-Chun Song, Dong-Soo Park, and Jong-Min Ko

Department of Functional Crop, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, 20 Jeompiljae-ro, Miryang, 50424, Republic of Korea

Abstract The rice recombinant inbred lines derived from Hanareum2 and Unkwang (HURILs) cross were used in genetic mapping and QTL analysis studies using the inclusive composite interval mapping (ICIM) method. In this study, we constructed the genetic map using 241 SNP markers based on the SNPs in the whole genome region between these varieties. As a result, the total genetic distance and average distances were 1,142 cM and 4.7 cM, respectively. Both heading date and plant height are important traits related to grain yield in rice. Twelve heading date QTLs were detected under natural condition in Korea. A major QTL *qDTH3-2* for heading date and *qCLI-2* for plant height explained 25.8~27.4% and 30.8~56.9% of the phenotypic variations in the HURIL populations. Four panicle traits, grain number (GN), panicle length (PL), number of panicle per plant (NPP), grain filling ratio (GFR) were evaluated for QTL effects in HURILs population during two years. Results showed that a total of twelve QTLs for GN, PL, NPP, and GFR were detected on chromosome 2, 3, 4, 6, 7, 8. A major QTL *qGNP4* for GN was detected in HURIL populations with LOD score 7.7-19.3 and explained 6.7-17.69% of phenotypic variations. Twenty-five QTLs for the four traits TGW, GL, GW, and GT were identified in the HURIL populations for two years (2014~2015). The three QTLs, *qTGW8*, *qGL8-2*, and *qGW8-2*, shared the same interval between id8007093 and id8007764 on chromosome 8 with explained 4.8-4.1%, 4.2-6.8%, and 5.3-10.5% of phenotypic variations, respectively. Furthermore, two QTLs, *qTGW3-2* and *qGL3-2*, were detected in the same chromosomal interval at the same position. These findings will benefit breeding design for development of high yielding variety in rice.

Keywords rice, Rice, QTL, Yield, RIL

Received on September 26, 2019. Revised on September 27, 2019. Accepted on October 16, 2019.

* Corresponding Author (E-Mail: minitia@korea.kr, Tel: +82-55-350-1164, Fax: +82-55-352-3059)

서 언

쌀은 세계에서 가장 중요한 식량 작물 중 하나로서 전 세계 인구의 식량으로 21% 이상, 특히 동남아시아 인구의 식량으로 76% 이상을 차지하고 있다. 지속적인 세계 인구 증가와 더불어 최근 바이오에너지 연료용으로 소비되는 곡물 수요량이 전세계 식량 공급량을 초과하여 세계 식량부족 사태를 심화시키고 있다. 세계 식량 수요를 충족시키기 위해 2025년까지 전 세계적으로 곡물 생산량은 50% 더 증가되어야 한다(Miura et al. 2011). 이러한 목표 달성을 위해서 농업적 특성이 크게 개선된 신품종 개발이 필요하다. 벼 수량과 관련된 많은 중요한 농업적 형질들은 여러 가지 양적형질 유전자(Quantitative Trait Loci)에 의해 조절 되고 환경에 많은 영향을 받는다. 따라서, 작물학적 특성에 관련된

메커니즘을 이해하기 위해서는 복잡한 형질을 단일 염색체 유전 자좌로 해부하고 각 QTL을 분리 및 동정하는 것이 매우 중요하다.

국제 벼 염기서열분석 프로젝트를 통해 자포니카 품종인 Nipponbare와 인디카인 93-11의 전체 게놈 서열 분석이 완성되었다. 방대한 벼 게놈정보를 통해 정밀한 유전자 분석을 수행할 수 있게 되었고, 이 정보를 이용하여 많은 연구자들은 쌀 수량 증대와 관련된 다수의 중요한 QTL 유전자를 분리하였다. 1번 염색체의 *Gn1a* (Ashikari et al. 2005), 6번 염색체의 *SMM2/APO1* (Ikeda et al. 2007), 5번 염색체의 *OsEBS* (Dong et al. 2013)는 이삭의 개수를 증가시키고, 9번 염색체의 *DEP1* (Huang et al. 2009), 4번 염색체에 있는 *SPIKE/NAL1* (Fujita et al. 2013)과 *OsARG* (Ma et al. 2013)는 수당립수 증가와 관련이 있다. 한편, *Ghd7* (Xue et al. 2008)은 출수기와 간장 뿐 만 아니라 수당립수

결정에도 관여 한다고 알려져 있다. 이삭 분화에 관여하는 *TAWAWAI* (Yoshida et al. 2013)은 10번 염색체에 위치하며, 이삭지경발달과 관련된 *DST* (Li et al. 2013)는 3번 염색체, 2차지경과 수당립수 등을 증대시키는 *PAYI* (Zhao et al. 2015)은 8번 염색체에 위치한다고 보고되었다.

천립중은 종자 길이, 종자 너비 및 종자 두께와 정의 상관이 있다고 알려져 있는데(Evans 1972), 종자 길이는 3번 염색체의 주요 QTLs에 의해 조절된다고 보고되었다(Kubo et al. 2001, Li et al. 2004, Wan et al. 2005, 2006). 종자 길이에 관한 QTLs 중에서 최초로 3번 염색체의 *GS3*가 클로닝 되어 육종에서 광범위하게 이용되고 있다(Fan et al. 2006). 종자 너비와 무게에 관련된 QTL에서는 2번 염색체의 *GW2* (Song et al. 2007), 5번 염색체의 *GW5/qSW5* (Shomura et al. 2008, Weng et al. 2008)와 *GS5* (Li et al. 2011b), 8번 염색체에서 *GW8* (Wang et al. 2012)이 클로닝 되었고, 종자 무게를 증대시키는 6번 염색체의 *GW6a*도 클로닝 되었다(Song et al. 2015). 종자 길이와 관련해서는 5번, 7번 및 11번 염색체에서 각각 *SRS3* (Kitagawa et al. 2010) *SRS1/DEP2* (Abe et al. 2010), *SRS5* (Segami et al. 2012) 등의 유전자들이 클로닝 되었다.

종자의 등숙 정도에 따라 종자의 두께가 달라지는데, 현재까지 종자 두께와 관련하여 4번 염색체에 있는 *GIF1* (Wang et al. 2008)과 *FLO(a)/FLO2* (She et al. 2010) 등 두 개의 유전자가 클로닝 되었다. *GIF1*은 초기에 종자가 등숙하는 동안 탄소의 분배에 필요한 세포벽 전화효소를 부호화하며(Wang et al. 2008), *FLO(a)/FLO2*는 종자 등숙에 작용하여 전분의 특성을 결정한다고 보고되었다(She et al. 2010). 한편, *GW2*는 등숙 속도를 촉진시키고 종자 너비와 종자 무게를 증가시키는 것으로 알려져 있다(Song et al. 2007).

본 연구는 통일형 초다수성 품종인 한아름2호와 자포니카 최고품질이면서 다수성인 운광이 교배된 재조합집단을 이용하여 출수기, 간장 및 수량 관련 주요 농업적 형질에 대해서 양적형질 유전자좌(QTLs)를 분석하여 국내 육종 소재 기반의 수량성 분자육종체계를 구축하고자 수행하였다.

재료 및 방법

한아름2호 × 운광 벼 재조합자식계통 육성

수량성이 높은 통일형 중생종 한아름2호를 모본으로 하고, 최고품질이면서 다수성인 자포니카 조생종 운광을 부본으로 2009년 인공교배를 실시하였다. 2010년 F₁을 양성하였고, 2011

년 F₂ 집단을 육성한 후 10월 중순 개체별로 1립씩 채종하여 2011/2012년 동계온실부터 2013년까지 1개체 1육종법으로 3세대를 진전시켰다. 2013년 10월 개체별로 F₆ 종자를 수확하여 386계통의 재조합자식계통(Recombinant Inbred Lines)을 육성하였다.

주요 농업 특성 조사

주요 농업 형질 조사를 위해 2014년과 2015년 2개년간 국립식량과학원 남부작물부에서 5월 22일과 5월 20일 계통당 1열씩, 주당 1본씩, 재식거리 30 cm × 15 cm로 포장에 이양하였다. 시비는 질소(N)-인산(P₂O₅)-칼리(K₂O)를 18-9-11 kg/10a으로 사용하였으며, 인산은 전량 기비, 질소는 기비 60%, 분얼비 20%, 수비 20%, 칼리는 기비 80%, 수비 20%로 분시하였다. 기타 물 관리 및 병해충 방제는 농촌진흥청 표준재배법을 준하여 수행하였다.

출수기는 계통 내 이삭이 40% 정도 나왔을 때를 기준으로 조사하였으며, 간장, 수장, 수수는 계통당 15주씩 조사하였다. 수당립수와 등숙률은 계통당 3개체를 수확하여 이삭수를 센 다음 이삭에서 종자를 분리하고 완전건조 후 물로 비중선하여 등숙률과 비립을 판별하였다. 천립중은 계통당 15개체씩 수확한 종자 100 g을 체현한 현미 200립 무게를 3반복으로 측정하여 계산하였으며, 종자 길이, 종자 너비 및 종자 두께는 계통별 현미 10립을 버어니어캘리퍼스(M500-153M, Mitutoyo Co.)를 이용하여 측정하였다.

Genomic DNA 추출

Genomic DNA는 이양 전 어린잎을 채취하여, CTAB 방법(Murray & Thompson 1980)으로 다음과 같이 추출하였다. 버어린잎 2 g과 3 mm 마쇄용 구슬(Masuda, Cat, 12-410-032) 3개를 2 ml Eppendorf tube (Axygen, MCT-200)에 넣고 액체 질소에 5~10분간 침적시킨 후 1분간 vortex하였다. 700μl의 2X CTAB buffer (2% CTAB; 0.1M Tris, pH 8.0, 1.4M NaCl; 1% PVP)를 넣고, 65°C 항온수조에 20분간 넣어 두었다. 600μl PCI 용액(phenol : chloroform : isoamylalcohol = 25 : 24 : 1)을 첨가하여 20분간 교반한 후 13,000rpm으로 15분간 원심분리하여 500μl 상등액을 1.5 ml Eppendorf tube에 옮겼다. 500μl의 isopropanol을 첨가하여 2~3회 혼합한 후 -72°C에 10분간 넣은 다음 13,000rpm에서 10분간 원심분리하여 상등액을 버리고 침전물을 70% ethanol로 세정 후 건조하였다. 추출된 DNA는 TE buffer (10 mM Tris-HCL, pH 8.0; 2.5 mM EDTA)에 녹인 후 핵산농도측정기 Nanodrop (Nanodrop Co.)를 이용하여 50ng/μl

로 농도를 조절하였다.

유전자지도 작성 및 양적형질유전자좌(QTLs) 분석

Genotyping은 BeadXpress (Illumina) 기반의 384-Plex SNP plates (Illumina OPA ID: GS0011862-OPA; RiceOPA3.1)를 이용하였다(Thomson et al. 2012). PCR 증폭과 다형성 분석은 Vera Code manual protocol (Illumina, San Diego, CA, USA)의 방법을 따랐다. VeraCode 384-plex plate 스캐닝은 Illumina BeadXpress Reader (Genotyping Services Lab, IRRI)를 이용하였다. 여기서 얻은 자료를 GenomeStudio software V1.1.0 (Illumina)으로 추출한 후 Alchemy software를 이용하여 유전자형을 분석하였다(Wright et al. 2010). 유전자 연관지도는 IciMapping ver.4.1 (Meng et al. 2015)의 Kosambi 방법을 이용한 cM (centiMorgan)을 적용하여 작성하였다. 384개의 SNP 마커 중에서 한아름2호와 운광에 다형성을 보이는 241개의 SNP마커를 이용 12개 연관군별로 Grouping하고 ordering으로 연관군내 마커의 최적순위를 결정하였다. QTL분석은 IciMapping ver.4.1 (Meng et al. 2015)을 이용하여 CIM (Composite interval mapping)방법으로 실시하였다. 본 연구에서는 탐색된 QTL의 LOD 값이 2.5이상인 QTL만을 제시하였다.

결과 및 고찰

주요 농업 형질 분석

1. 출수기 및 간장

한아름2호와 운광의 출수일수는 2014년 각각 110일과 97일, 2015년에 각각 105일과 94일이었다. 두 품종 모두 2015년의 출수일수가 2014년보다 각각 5일과 3일 짧았고, 한아름2호가 운광보다 2014년과 2015년 각각 13일과 11일 출수일수가 짧았

다. 집단의 평균 출수일수는 102일이었으며, 범위는 92일~119일로 연차간 차이가 없었다(Fig. 1). 간장은 2014년 한아름2호와 운광이 각각 75 cm와 64 cm, 2015년에는 각각 79 cm와 70 cm이었다. 2015년 한아름2호와 운광의 간장은 2014년보다 각각 4 cm와 6 cm 가량 길었다. 그러나 집단의 평균 간장은 양친과 달리 2015년에 81 cm로 2014년보다 약 1 cm 작았다. 간장이 가장 작은 계통은 2014년과 2015년 각각 58 cm와 57 cm, 가장 큰 계통은 각각 109 cm와 111 cm로 나타나 초월 분리되는 양상을 보였다(Fig. 1).

2. 이삭 관련 형질

수장은 2014년과 2015년에 한아름2호가 각각 24 cm와 25 cm로 2개년 모두 운광보다 약 2 cm 정도 길었다. 집단의 평균 수장은 2014년과 2015년 각각 25 cm와 24 cm이었으며, 범위는 2014년과 2015년 각각 16~33 cm와 16~35 cm이었다. 수수의 경우 2014년 한아름2호와 운광이 각각 12개와 14개, 2015년 17개와 13개로 나타났다. 집단의 평균 수수는 2014년과 2015년 각각 12개와 14개로 2015년이 2개 정도 많았다. 특히 2014년에는 7~19개, 2015년에는 8~22개로 수수는 집단 내 연차간 변이가 큰 형질임을 알 수 있었다. 수당립수는 2014년 한아름2호와 운광이 각각 116개와 112개, 2015년은 각각 124개와 137개였고, 집단의 평균 수당립수는 2014년과 2015년 127개로 같았으며 집단 내 범위는 2014년과 2015년 각각 64~200개와 51~215개였다. 등숙률은 한아름2호가 2014년과 2015년 각각 83.6%와 84.9%, 운광은 각각 54.0%와 77.9%로 운광이 한아름2호보다 2개년 모두 낮았다. 집단의 평균 등숙률은 2014년과 2015년 각각 70.2%와 70.0%로 연차간 변이가 거의 없었고 범위는 각각 22.8~92.4%와 10.8~91.7%로 나타났다(Fig. 2).

Fig. 1. Frequency distributions of days to heading and culm length in Hanareum2 × Unkwang 386 RILs.

3. 종자 무게 및 형태 관련 형질

2014년의 천립중은 한아름2호와 운광이 각각 24.3 g과 20.7 g으로 한아름2호가 약 3.6 g 무거웠고, 2015년에는 각각 24.7 g과 20.8 g으로 한아름2호가 약 3.9 g 더 무거웠다. 2014년과 2015년 집단의 평균 천립중은 각각 23.0 g과 23.9 g이었으며, 범위는 각각 16.3~29.8 g과 17.6~31.8 g으로 나타났다. 종자 길이는 2014년 한아름과 운광이 각각 5.93 mm와 4.85 mm, 2015년에는 각각 5.95 mm와 4.82 mm로 한아름2호가 운광보다 각각 1.08 mm와 1.13 mm 더 컸다. 집단의 평균 종자 길이는 2014년과 2015년 각각 5.49 mm와 5.55 mm이었으며 범위는 각각 4.76~6.13 mm와 4.63~6.38 mm이었다. 종자 너비는 2014년과 2015년에 한아름2호가 각각 2.80 mm와 2.73 mm, 운광은 각각 2.91 mm와 2.80 mm로 한아름2호가 운광보다 각각 0.11 mm와 0.07 mm 더 작았다. 집단 평균 종자 너비는 2014년과 2015년 각각 2.86 mm와 2.88 mm였으며, 범위는 각각 2.41~3.49 mm와 2.42~3.46 mm로 나타났다. 종자 두께는 2014년과 2015년 운광

이 각각 2.10 mm와 2.11 mm로 한아름2호보다 각각 0.12 mm와 0.17 mm 더 두꺼웠다. 집단의 평균 종자 두께는 2014년과 2015년 각각 1.98 mm와 2.03 mm로 연차간 변이가 큰 편이었으며, 범위는 2014년과 2015년 각각 1.72~2.19 mm와 1.74~2.42 mm이었다(Fig. 3).

주요 농업형질 관련 QTLs 분석

1. 유전자 지도 작성

384개의 SNP마커 분석결과 62.6%인 241개의 SNP마커가 한아름2호와 운광 사이에 다형성을 보였다. 유전자 지도 작성 결과 마커들은 12개 염색체에 비교적 고르게 분포하였다. 전체 염색체 길이는 1,142 cM으로 마커간 평균 거리는 4.7 cM이었으며, 206개 (85%)의 마커가 10 cM이내에 위치하였다(Table 1). 가장 큰 마커간 거리는 5번 염색체의 32.9 cM (id5014669-id5000043)이었고 가장 작은 거리는 1번 염색체의 0.13 cM (id1010652-id1010543)으로 나타났다(Fig. 4).

Fig. 2. Frequency distributions of panicle length, panicle number, grain number per panicle, and grain filling rate in Hanareum2 × Unkwang 386 RILs.

Table 1. Marker information used in linkage map of Hanareum2 × Unkwang 386 RIL.

Marker type	No. of markers	No. of polymorphic markers (%)	Average distance between markers (cM)
SNP	384	241 (62.6)	4.7

Fig. 3. Frequency distributions of 1,000 grain weight, grain length, grain width, and grain thickness in Hanareum2 × Unkwang 386 RILs.

Fig. 4. Linkage map of SNP markers in the HURIL showing the positions of the QTLs on chromosomes.

2. 출수기 관련 QTL

출수기와 관련된 QTL은 *qDTH2*, *qDTH3*, *qDTH7* 등 3개가 탐색되었으며, 전체 표현형 변이의 설명력은 1.4~27.4%이었다. *qDTH2*와 *qDTH3*는 한아름2호의 대립유전자형에 의해 출수기가 약 0.6~2.6일정도 지연되었다. 이 중 3번 염색체의 fd10-id3015533 사이에 위치한 *qDTH3*는 전체 표현형 변이의 25.8~27.4%를 설명하는 주동 QTL이며, 한아름2호 대립유전자형에 의해 약 2.4~2.6일 정도 출수를 지연시키는 효과가 있었다(Table 3). *qDTH3* QTL영역에는 Hd6이 포함되어 있는데, 이는 Nipponbare와 Kasalath 여교배 집단을 이용하여 클로닝 된 출수기 유전자로서 인디카 품종인 Kasalath 대립유전자형에 의해 출수를 지연시킨다고 밝혀졌다(Takahashi et al. 2001). Takeuchi (2011)은 Hd6 유전자의 Kasalath 대립유전자형을 이용해서 고시히카리보다 출수가 10일 늦은 근동질 계통 Kanto IL5를 육성한 바 있다. 따라서, *qDTH3*의 한아름2호 대립유전자형은 국내 자포니카 품종의 출수기 조절에 활용 가능할 것으로 판단된다. 또한 *qDTH7*는 7번 염색체의 id7005423-id7005984 사이에 위치하며, 운광의 대립유전자형에 의해 출수가 3.2~4.7일 지연되는 효과가 있으며,

이 QTL 영역에 존재하는 *Ghd7*은 장일조건에서 출수를 지연시키고 간장과 수장을 증가시키는 효과가 있는 것으로 보고되었다(Xue et al. 2008). 본 연구의 농업적 형질간 상관분석에서 출수기는 간장과 수장에 고도로 유의한 정의 상관을 보인 것과 유사한 결과이다(Table 2). 따라서, *qDTH7*의 운광 대립유전자형에 의해 통일형 품종인 한아름2호의 출수기가 조절됨으로써 수장 등 수량구성요소의 증대에 기여할 것으로 기대된다.

3. 간장 관련 QTL

간장에 관련된 QTL은 총 8개가 탐색되었는데 *qCL1-1*, *qCL3*, *qCL5*, *qCL6-1*, *qCL7*은 한아름2호 대립유전자형에서 간장이 단축되었고, *qCL1-2*, *qCL2*, *qCL6-2*은 운광 대립유전자형에 의해 간장이 줄어드는 효과를 나타내었다. 벼 1번 염색체의 id1023174-id1024271 사이에 위치한 *qCL1-2*는 전체 표현형 변이의 26.9~30.8%를 설명하는 주동 QTL이며, 한아름2호의 대립유전자형에 의해 간장이 5.3 cm 정도 단축되는 효과를 나타내었다(Table 3). 간장은 내도복성과 관련된 형질로서 다수성 육종을 위해 필수적으로 포함되어야 하는 주요 농업적 특성이다.

Table 2. Correlation coefficients among major agronomic traits of Hanareum2 × Unkwang 386 RILs in 2014 and 2015.

Trait ^z	DTH	CL	PL	PN	GNP	GFR	TGW	GL	GW	GT
DTH	1									
CL	0.35*** ^y	1								
	0.41***									
PL	0.37***	0.00***	1							
	0.50***	0.59***								
PN	0.16**	0.31***	0.17**	1						
	ns ^x	0.14**	ns							
GNP	ns	0.19***	ns	-0.24***	1					
	ns	0.14**	ns	-0.25***						
GFR	0.21***	ns	0.11*	ns	ns	1				
	ns	ns	-	ns	ns					
TGW	ns	0.10*	0.18***	ns	-0.14*	ns	1			
	0.22***	0.21***	0.26***	ns	-0.14**	ns				
GL	0.21***	0.23***	0.20***	ns	ns	ns	0.66***	1		
	0.37***	0.29***	0.30***	ns	-0.11*	ns	0.66***			
GW	ns	ns	ns	-0.19***	ns	ns	0.75***	0.19***	1	
	ns	ns	ns	-0.10*	ns	ns	0.65***	0.21***		
GT	ns	ns	0.15**	ns	-0.13*	ns	0.64***	0.14**	0.50***	1
	ns	ns	ns	ns	-0.19***	ns	0.61***	0.21***	0.52***	

^zDTH: Days to heading, CL: Culm length, PL: Panicle length, PN: Panicle length, GNP: Grain number per panicle, GFR: Grain filling rate, TGW: 1,000 grain weight, GL: Grain length, GW: Grain width, GT: Grain thickness

^y*, **, ***: significant at the 5%, 1%, and 0.1% level, respectively.

^xns: No significantly.

Table 3. Distribution of the QTLs associated with agricultural traits on the molecular linkage map using 386 RILs derived from Hanareum2 × Unkwang at 2014 and 2015, respectively.

Traits	QTLs	Chr.	Marker interval	Position (cM)	2014			2015		
					LOD	PVE ^z (%)	AE ^y	LOD	PVE (%)	AE
Days to heading	<i>qDTH2-1</i>	2	id2003244-id2002293	105	8.5	3.5	0.93	2.8	1.5	0.58
	<i>qDTH3-2</i>	3	fd10-id3015533	141	51.9	27.4	2.64	39.1	25.8	2.43
	<i>qDTH7-2</i>	7	id7005423-id7005984	103	8	3.2	-0.86	8.5	4.7	-0.98
Culm length	<i>qCL1-1</i>	1	id1016790-id1017859	121	5.6	2.1	1.54	4.2	1.8	1.45
	<i>qCL1-2</i>	1	id1023174-id1024271	163	59.4	30.8	-5.63	46.3	26.9	-5.31
	<i>qCL2</i>	2	id2011890-id2011139	36	5.3	2.7	-1.89	5.2	3.1	-2.11
	<i>qCL3</i>	3	id3004399-id3005111	37	4.7	1.7	1.41	4.7	2.1	1.56
	<i>qCL5</i>	5	id5012326-id5013798	16	16.6	7.4	2.79	26.1	15.5	4.07
	<i>qCL6-1</i>	6	id6014020-id6011555	21	14.5	7	2.95	7.9	5.5	2.56
	<i>qCL6-2</i>	6	id6005608-id6004563	55	8.7	3.2	-1.85	6.4	2.7	-1.73
	<i>qCL7</i>	7	id7000589-ud7000430	14	20.3	8.1	3.16	14.1	6.6	2.87
Panicle length	<i>qPL3</i>	3	id3013308-id3014066	125	4.7	4.4	0.57	12.9	6.3	0.9
	<i>qPL6</i>	6	id6016142-id6011555	21	11	9.9	0.92	9.6	4.6	0.88
	<i>qPL7</i>	7	id7000479-id7000589	10	12.3	10.1	0.96	5.8	2.4	0.63
	<i>qPL8</i>	8	ud8001618-id8007093	63	7.5	5.8	-0.68	10.3	4.6	-0.8
Panicle number	<i>qPN3-2</i>	3	fd10-id3016090	141	6.1	5.8	0.47	5.1	4.9	0.52
Grain number per panicle	<i>qGNP2</i>	2	id2005538-id2005345	99	5.4	3.6	5.44	5.7	4.2	5.97
	<i>qGNP3</i>	3	id3013076-id3013192	115	6.1	4	-5.66	5.4	3.9	-5.68
	<i>qGNP4</i>	4	id4010200-id4011666	40	19.3	17.6	-12.12	7.7	6.7	-7.66
	<i>qGNP6</i>	6	id6011555-id6010766	42	5.6	4	5.69	11.5	9.4	8.87
	<i>qGNP7</i>	7	id7000479-id7000589	11	7.2	5.6	7.42	8.4	6.8	8.44
Grain filling rate	<i>qGFR2-1</i>	2	id2015361-id2014833	0	6.7	2.4	-3.06	5	1.7	-2.59
	<i>qGFR2-2</i>	2	id2013214-fd12	20	7.1	2.8	4.12	3.6	1.4	2.88
1000-grain weight	<i>qTGW1-1</i>	1	id1007185-id1008171	49	6.5	3.9	-0.46	7.1	2.3	-0.48
	<i>qTGW1-2</i>	1	id1015984-id1016790	120	7.6	4.5	0.52	2.9	0.9	0.31
	<i>qTGW2</i>	2	id2012032-id2011890	28	3.9	2.2	-0.43	8.9	2.9	-0.66
	<i>qTGW3-1</i>	3	id3000362-id3000695	1	15.1	9.2	0.71	16.2	5.4	0.73
	<i>qTGW3-3</i>	3	id3013192-id3013308	116	9.7	5.8	0.56	10.8	3.6	0.59
	<i>qTGW7</i>	7	id7001559-id7001631	24	6.3	3.7	0.48	56.5	24.2	1.65
	<i>qTGW8</i>	8	id8007093-id8007764	71	8.4	4.8	0.55	11.9	4.1	0.69
	<i>qTGW10</i>	10	id10006861-id10007384	47	12.8	8.6	-0.69	6.4	2.2	-0.46
Grain length	<i>qGL1-1</i>	1	id1015984-id1017859	120	10.6	4.5	0.07	6.6	4.4	0.08
	<i>qGL1-2</i>	1	id1024323-id1026613	179	5.1	2.9	-0.05	7.1	4.5	-0.08
	<i>qGL2</i>	2	id2001468-id2000007	122	9.5	4.7	0.07	13.8	9.1	0.1
	<i>qGL3-1</i>	3	id3004399-id3005111	35	8.3	3.5	0.06	6.1	4.1	0.07
	<i>qGL3-2</i>	3	id3010849-id3011400	106	17.2	9.5	0.09	17	13	0.12
	<i>qGL3-3</i>	3	id3016090-id3016979	147	18	7.9	0.09	6.3	4.1	0.07
	<i>qGL8-1</i>	8	ud8000441-id8002968	22	6.8	2.7	0.05	3.5	2.2	0.05
	<i>qGL8-2</i>	8	id8007595-id8007764	71	10.3	4.2	0.07	10.7	6.8	0.1
	<i>qGL11</i>	11	id11003145-wd11000649	33	3.6	1.7	-0.05	3.4	2.3	-0.06
Grain width	<i>qGW1</i>	1	id1026613-dd1002041	192	9	4.3	-0.03	8	7.1	-0.05
	<i>qGW2</i>	2	id2014833-ud2001837	17	7.2	3.4	-0.04	5.2	5	-0.05
	<i>qGW5</i>	5	id5008667-id5009149	6	11.8	5.4	0.04	4	3.2	0.03
	<i>qGW8-1</i>	8	ud8000441-wd8001250	22	4.4	1.9	0.02	7	5.5	0.04
	<i>qGW8-2</i>	8	ud8001618-id8007093	63	10.7	5.3	0.04	11.6	10.5	0.05
	<i>qGW10</i>	10	id10006340-ud10001209	35	17.1	8.2	-0.04	13.2	11	-0.05
Grain thickness	<i>qGT3</i>	3	id3007910-id3010557	82	4.3	2.3	-0.01	5.9	3.9	-0.02
	<i>qGT10</i>	10	id10006340-ud10001209	35	8	4.3	-0.02	6.3	4.1	-0.03

^zPhenotype variation effect, ^yAdditive effect.

qCL1-2 영역은 기존에 밝혀진 반왜성 유전자 *sd1* (Monna et al. 2002)과 인접되어 있어 통일형 품종인 한아름2호의 대립유전자형에 의해 운광벼 등 자포니카 품종의 간장 단축을 통한 내도복성 증진에 효과적으로 활용될 수 있을 것으로 판단된다. 벼 5번 염색체의 id5012326-id5013798 사이에 위치한 *qCL5*는 전체 표현형 변이의 16.6~26.1%를 설명하는 QTL이며, 운광 대립유전자형에 의해서 간장이 약 2.79~4.07 cm 정도 단축되는 효과를 나타내었다. 또한 *qCL5*는 Dong X et al. (2013)이 보고한 *OsEBS*와 인접된 영역에 존재하는 QTL이며, 이는 운광 대립유전자형에 의해 통일형 및 인디카 품종의 단간화 및 수량성 증진에 활용이 가능한 것으로 판단된다.

수장과 관련하여 탐색된 *qPL3*, *qPL6*, *qPL7* 및 *qPL8* 등 4개의 QTL은 전체 표현형 변이의 2.4~10.1%가 설명되었다. 이들 중 *qPL3*, *qPL6*, *qPL7*은 한아름2호 대립유전자형에 의해 수장이 증가되었고, *qPL8*은 운광의 대립유전자에 의해 수장을 증가시키는 작용을 하였다. 벼 6번 염색체의 id6016142-id6011555 사이에 위치한 *qPL6*는 전체 표현형 변이의 4.6~9.9%로 가장 높은 설명력을 보였으나, 수장의 증가효과는 약 0.88~0.92 cm 정도로 다소 낮은 경향을 보였다.

4. 이삭 형질 관련 QTL

수수 관련 QTL은 벼 3번 염색체의 fd10-id3016090 사이에 위치한 *qPN3*이 탐색되었으며, 전체 표현형 변이의 4.9~5.8%가 설명되었다. 한아름2호 대립유전자형에 의해 수수가 약 0.47~0.52개 정도 증가되는 효과를 가지고 있다. 수당립수와 관련되어 *qGNP2*, *qGNP3*, *qGNP4*, *qGNP6*, *qGNP7* 등 5개 QTL이 탐색되었으며, 전체 표현형 변이를 4.0~17.6%까지 설명하였다. 이 중 *qGNP2*, *qGNP6*, *qGNP7*은 한아름2호 대립유전자형에 의해 수당립수가 증가되고, *qGNP3*와 *qGNP4*는 운광 대립유전자형에 의해 수당립수가 증가되는 효과를 나타내었다. 벼 4번 염색체의 id4010200-id4011666 사이에 위치한 *qGNP4*는 전체 표현형 변이에 대하여 6.7~17.6%의 설명력을 보였으며, 자포니카 품종인 운광의 대립유전자형에 의해 수당립수가 약 7.7~12.1개 정도 증가되는 효과를 나타내었다(Table 3). 4번 염색체의 *OsARG* (Ma et al. 2013)는 수당립수 증가와 관련된 유전자로 밝혀져 있는데, 이는 *qGNP4-1*과는 상당히 멀리 떨어져 있어 연관성이 낮은 것으로 판단된다. 벼 7번 염색체의 id7000479-id7000589 사이에 위치한 *qGNP7*는 전체 표현형 변이에 대하여 5.6~6.9%의 설명력을 보였고, 통일형 품종인 한아름2호의 대립유전자형에 의해 수당립수가 약 7.4~8.4개 정

도 증가되는 효과를 나타내었다. *qGNP7*은 자포니카 품종의 이삭수형 개량 및 수량성 증대에 유용한 QTL인 것으로 판단된다.

등숙률 관련 QTL은 *qGFR2-1*과 *qGFR2-2*가 탐색되었으며 전체 표현형 변이의 1.4~2.8%까지 설명되었다. *qGFR2-1*은 운광의 대립유전자형에 의해 등숙률이 증가되고, *qGFR2-2*는 한아름2호에 의해 등숙률이 증가되는 효과가 있었으나, 등숙률 관련 QTL의 전체적인 작용효과는 낮은 편이었다(Table 3). 벼 수량은 이삭 관련 수량구성요소 중심으로, 벼 초형은 수수형과 수중형으로 구분된다. 수수형은 수수가 많고 수장이 짧고 수당립수가 적은 형태이고, 수중형은 수수는 적고, 수장은 길며 수당립수가 많은 초형을 말한다. 이삭 관련 형질간 상관분석 결과를 살펴보면, 수장은 수수와 등숙률과 유의한 정의 상관관이 있었으나 수당립수와 유의한 상관관은 없었다. 수수는 수당립수와 부의 상관관을 나타내었으나, 등숙률과는 유의한 상관관을 나타내지 않았다(Table 2). 이는 일반적으로 수수형과 수중형을 구분하는 형질간의 특성과 다소 상이한 결과이다. 또한, QTL 분석에서도 수장, 수수 및 등숙률에 관련된 주동 QTL이 탐색되지 않고, 미동 QTL이 다수 탐색되었다. 본 연구에 사용된 재조합 집단의 모본과 부분인 한아름2호와 운광이 수장, 수수, 수당립수 및 등숙률에서 유의한 차이가 적었기 때문인 것으로 판단된다. 특히, 운광이 자포니카 품종임에도 수장이 길고, 수당립수가 많으며 등숙률이 낮은 수중형 초형이기 때문인 것으로 판단된다. 수당립수에 관련된 인디카 품종인 Habataki에서 2차지경수를 늘려 수당립수를 증가시키는 *Gn1a* 유전자가 밝혀졌으며(Ashikari et al. 2005), 이를 이용한 고시히카리 근동질육성계통의 수당립수가 45%정도 증가되었다고 보고되었다. 반면, Habataki는 국내 육성 통일형 품종의 유전적 배경을 가지고 있어 한아름2호도 *Gn1a* 유전자를 가지고 있는 것으로 보고되었다(Kim et al. 2016). 또한, *Gn1a* 유전자 특이적인 분자마커로 분석한 결과 운광도 Habataki 유전자형을 가지고 있는 것으로 밝혀져 있다(Shin et al. 2017). 즉 모본과 부분이 수당립수에 관련된 주동 QTL인 *GN1a* 유전자를 모두 가지고 있기 때문에 이삭수형에 관련된 유용한 QTL이 적게 탐색된 것으로 추정된다.

5. 종자 무게 및 형태 관련 QTL

천립중과 관련된 QTL은 *qTGW1-1*, *qTGW1-2*, *qTGW2*, *qTGW3-1*, *qTGW3-3*, *qTGW7*, *qTGW8*, *qTGW10* 등 8개였으며, 전체 표현형 변이의 설명 범위는 2.2~24.2%이었다. 이들 중 *qTGW1-2*, *qTGW3-1*, *qTGW3-3*, *qTGW7*, *qTGW8*은 한아름2호 대립유전자형에 의해 천립중이 증가되고, *qTGW1-1*, *qTGW2*,

qTGW10 등은 운광의 대립유전자에 의해 천립중이 증가되는 작용을 하였다. 벼 3번 염색체의 id3000362-id3000695 사이에 위치한 *qTGW7*는 한아름2호 대립유전자형에 의해 천립중의 증가 효과가 가장 큰 QTL로서 전체 표현형 변이의 설명력이 15.1~16.2%이었고, 천립중 증가효과는 약 0.71~0.73 g 정도였다. 벼 10번 염색체의 id10006861-id10007384 사이에 위치한 *qTGW10*은 운광의 대립유전자형에 의해 천립중을 증가시키는 QTL으로서 전체 표현형 변이 설명력은 6.4~8.6%이었으며, 천립중이 약 0.46~0.69 g 정도 증가되는 효과가 있었다.

종자 길이와 관련하여 *qGL1-1*, *qGL1-2*, *qGL2*, *qGL3-1*, *qGL3-2*, *qGL3-3*, *qGL8-1*, *qGL8-2*, *qGL11* 등 9개 QTL이 탐색되었으며, 전체 표현형 변이 설명 범위는 1.7~17.0%이었다. 이들 중 *qGL1-1*, *qGL2*, *qGL3-1*, *qGL3-2*, *qGL3-3*, *qGL8-1*, *qGL8-2*은 한아름2호 대립유전자형에 의해, *qGL1-2*, *qGL11*은 운광의 대립유전자에 의해 종자 길이가 증가되는 작용을 하였다. 벼 3번 염색체의 id3010849-id3011400 사이에 위치한 *qGL3-2*는 한아름2호 대립유전자형에 의해 종자 길이를 증가시키는 효과가 가장 큰 QTL이며, 전체 표현형 변이의 9.5~17.0%를 설명하고, 종자 길이 증가효과는 약 0.09~0.12 mm 정도를 나타내었다.

종자 너비와 관련된 QTL은 *qGW1*, *qGW2*, *qGW5*, *qGW8-1*, *qGW8-2*, *qGW10* 등 6개였으며, 전체 표현형 변이 설명 범위는 1.9~10.5%이었다. 이들 중 *qGW5*, *qGW8-1*, *qGW8-2*는 한아름2호 대립유전자형에 의해, *qGW1*, *qGW2*, *qGW10*는 운광의 대립유전자에 의해 종자 너비가 증가되는 작용을 하였다. 벼 10번 염색체의 id10006340-id10001209 사이에 위치한 *qGW10*은 운광의 대립유전자형에 의해 종자 너비 증가 효과가 가장 높은 QTL이며, 전체 표현형 변이의 8.2~11.0%를 설명하고, 종자 너비 증가효과는 약 0.02~0.04 mm 정도를 나타내었다. 벼 8번 염색체의 ud8001618-id8007093 사이에 위치한 *qGW8-2*는 한아름2호 대립유전자형에 의해 종자 너비가 증가되는 효과가 높은 QTL이며, 전체 표현형 변이의 5.3~10.5%를 설명하고, 종자 너비 증가효과는 약 0.04~0.05 mm 정도를 나타내었다.

종자 두께와 관련하여 *qGT3*와 *qGT10* 2개의 QTL이 탐색되었으며 전체 표현형 변이의 2.3~4.3%까지 설명되었고 운광 대립유전자형에 의해 종자 두께가 증가되었으나 한아름2호에 의해 종자 두께가 증가되는 QTL은 탐색되지 않았다(Table 3).

종자 무게 및 종자 형태는 수량구성요소 중 sink 용량 증대와 관련된 중요한 수량구성요소이다. 천립중과 종자 형태 관련 형질들 간의 상관 분석 결과, 천립중은 종자 길이, 종자 너비 및 종자 두께 형질 모두와 고도로 유의한正的 상관을 보였다(Table

2). 즉 종자의 길이, 너비 및 두께의 증가는 천립중 증가에 직접적 영향을 미치는 것으로 판단된다. 본 연구에서는 천립중과 관련하여 8개의 QTL이 탐색되었다. 벼 3번 염색체의 장완에 존재하는 *qTGW3-2*는 한아름2호 대립유전자형에 의해 천립중이 증가되는 QTL이며, 이 영역에서 종자의 길이에 관여하는 *qGL3-2*이 같은 위치에서 탐색되었다. 또한 이 영역에는 종자 길이, 종자 너비, 두께와 관련된 *GS3* (Fan et al. 2006)가 위치하고 있다. 벼 8번 염색체의 *qTGW8*, *qGL8-2* 및 *qGW8-2*는 같은 위치에서 동시에 탐색되었고, 한아름2호의 대립유전자형에 의해 종자 길이와 너비가 증가되어 천립중이 커지는 QTL영역인 것으로 판단된다. 또한 이 영역은 *GW8* 유전자가 분리동정되어 있다(Wang et al. 2012). 따라서, 벼 3번 염색체 *qTGW3-2*와 8번 염색체 *qTGW8*은 자포니카 품종의 천립중 증가를 통한 수량성 향상에 효과적인 QTL인 것으로 판단된다. 10번 염색체 단완에 존재하는 천립중 관련 *qTGW10*은 종자 두께에 관여하는 *qGT10*와 인접된 영역에 위치하고 있으며, 이는 자포니카 품종인 운광의 대립유전자형에 의해 증가되는 효과를 보였으므로 통일형 품종의 종자 두께 증가에 따른 수량성 증진을 위해서 중요한 QTL인 것으로 판단된다.

적 요

본 연구는 한아름2호 × 운광 재조합집단을 이용하여 출수기, 간장 및 수량 관련 주요 농업적 특성 등 총 10개의 형질에 대해서 QTL을 분석하였다. 2년 연속 LOD 2.5이상인 QTL은 총 48개이었다. 유전자 분석 결과, 62.6%인 241개의 SNP마커가 한아름2호와 운광 사이에 다형성을 보였으며, 전체 염색체 크기는 1,142 cM으로 마커간 평균 거리는 4.7 cM이었다. 출수기 관련 QTL 분석 결과, 12개의 QTL이 탐색되었고, *qDTH3-2*는 한아름2호의 대립유전자에 의해 출수일수를 2.4~2.6일 지연시키는 작용을 하였으며, 표현형 변이의 설명력은 25.8~27.4%이었다. 운광의 대립유전자에 의해 조절되는 *qDTH7-2*는 출수일수를 단축시키는 작용을 하였다. 간장 관련 11개의 QTL 중에서 *qCL1-2*는 한아름2호 대립유전자형에 의해 간장을 5.3 cm 이상 단축시키는 작용을 하였고, 표현형 변이 설명력은 30.8~56.9%이었다. 이삭 관련 형질인 수장, 수수, 수당립수 및 등숙률에 관한 QTL은 총 12개가 탐색되었으며, *qGNP4*는 운광 대립유전자형에 의해 수당립수가 증가되는 QTL이었으며, 나머지 대부분은 전체 표현형 변이 설명력이 10%미만인 미등유전자가 관여하는 QTL이었다. 종자 무게 및 형태와 관련된 QTL은 총 25개가 탐색되었으며,

며 3번 염색체의 천립중 QTL *qTGW3-2*는 종자 길이 QTL *qGL3-2*와 1한아름2호 대립유전자형에 의해 천립중과 종자 길이가 증가되는 QTL이며, 8번 염색체의 *qTGW8*, *qGL8-2* 및 *qGW8-2*은 같은 위치에서 동시에 탐색이 되었고, 한아름2호의 대립유전자형에 의해 종자 길이와 너비가 증가되어 천립중이 커지는 QTL인 것으로 보인다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 연구사업(과제번호: PJ014279012019)의 지원에 의해 이루어진 연구결과의 일부이다.

REFERENCES

- Abe Y, Mieda K, Ando T, Kono I, Yano M, Kitano H, Iwasaki Y. 2010. The SMALL AND ROUND SEED1 (SRS1/DEP2) gene is involved in the regulation of seed size in rice. *Genes Genet Sys* 85: 327-339.
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. 2005. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309: 741-745.
- Dong X, Wang X, Zhang L, Yang Z, Xin X, Wu S, Sun C, Liu J, Yang J, Luo X. 2013. Identification and characterization of OsEBS, a gene involved in enhanced plant biomass and spikelet number in rice. *Plant Biotech J* 11: 1044-1057.
- Fan C, Xing Y, Mao H, Lu T, Han B, Xu C, Li X, Zhang Q. 2006. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor Appl Genet* 112: 1164-1171.
- Fujita D, Trijatmiko KR, Tagle AG, Sapasap MV, Koide Y, Sasaki K, Tsakirpaloglou N, Gannaban RB, Nishimura T, Yanagihara S, Fukuta Y, Koshiha T, Slamet-Loedin IH, Ishimaru T, Kobayashi N. 2013. NAL1 allele from a rice landrace greatly increases yield in modern indica cultivars. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 20431-20436.
- 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. *Nat Genet* 41: 494-497.
- Ikeda K, Ito M, Nagasawa N, Kyoizuka J, Nagato Y. 2007. Rice ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1, encoding an F-box protein, regulates meristem fate. *Plant J* 51: 1030-1040.
- Kim SR, Ramos J, Ashikari M, Virk PS, Torres EA, Nissila E, Hechanova SL, Mauleon R, Jena KK. 2016. Development and validation of allele - specific SNP/indel markers for eight yield-enhancing genes using whole-genome sequencing strategy to increase yield potential of rice, *Oryza sativa* L. *Rice* 9: 12-29.
- Kitagawa K, Kurinami S, Oki K, Abe Y, Ando T, Kono I, Yano M, Kitano H, Iwasaki Y. 2010. A novel kinesin 13 protein regulating rice seed length. *Plant Cell Physiol* 51: 1315-1329.
- Kubo T, Takano-kai N, Yoshimura A. 2001. RFLP mapping of genes for long kernel and awn on chromosome 3 in rice. *Rice Genet Newsl* 18: 26-28.
- Li J, Xiao J, Grandillo S, Jiang L, Wan Y, Deng Q, Yuan L, McCouch SR. 2004. QTL detection for rice grain quality traits using an interspecific backcross population derived from cultivated Asian (*O. sativa* L.) and African (*O. glaberrima* S.) rice. *Genome* 47: 697-704.
- Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J, He Y, Zhang Q. 2011. Natural variation in GS5 plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet* 43: 1266-1269.
- Li S, Zhao B, Yuan D, Duan M, Qian Q, Tang L, Wang B, Liu X, Zhang J, Wang J, Sun J, Liu Z, Feng YQ, Yuan L, Li C. 2013. Rice zinc finger protein DST enhances grain production through controlling Gnl1a/OsCKX2 expression. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 3167-3172.
- Ma X, Cheng Z, Qin R, Qiu Y, Heng Y, Yang H, Ren Y, Wang X, Bi J, Ma J, Zhang X, Wang J, Lei C, Guo X, Wang J, Wu F, Jiang L, Wang H, Wan J. 2013. OsARG encodes an arginase that plays critical roles in panicle development and grain production in rice. *Plant J* 73: 190-200.
- Meng L, Li HN, Zhang L, Wang J. 2005. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and qtl mapping in biparental population. *Crop J* 3: 269-283.
- Miura K, Ashikari M, Matsuoka M. 2011. The role of QTLs in the breeding of high-yielding rice. *Trends Plant Sci* 16: 319-326.
- Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, Suzuki J, Masuda H, Maehara Y, Tanji M, Sato M, Nasu S, Minobe Y. 2002. Positional cloning of rice semidwarfing gene, sd-1 : rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Res* 9: 11-17.
- Murray MG, Thompson WF. 1980. Rapid isolation of high

- molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Res* 8: 4321-4325.
19. She KC, Kusano H, Koizumi K, Yamakawa H, Hakata M, Imamura T, Fukuda M, Naito N, Tsurumaki Y, Yaeshima M, Tsuge T, Matsumoto K, Kudoh M, Itoh E, Kikuchi S, Kishimoto N, Yazaki J, Ando T, Yano M, Aoyama T, Sasaki T, Satoh H, Shimada H. 2010. A novel factor FLOURY ENDOSPERM2 is involved in regulation of rice grain size and starch quality. *Plant Cell* 22: 3280-3294.
20. Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M. 2008. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nat Genet* 40: 1023-1028.
21. Segami S, Kono I, Ando T, Yano M, Kitano H, Miura K, Iwasaki Y. 2012. Small and round seed 5 gene encodes alpha-tubulin regulating seed cell elongation in rice. *Rice* 5: 4-14
22. Shin DJ, Kim TH, Lee JY, Cho JH, Lee JH, Song YC, Park DS, Oh MK. 2017. Genotype analysis of genes involved in increasing grain number per panicle in rice germplasm *J Plant Biotech* 44: 356-363.
23. Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu MZ, Lin HX. 2007. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet* 39: 623-630.
24. Song XJ, Kuroha T, Ayano M, Furuta T, Nagai K, Komeda N, Segami S, Miura K, Ogawa D, Kamura T, Suzuki T, Higashiyama T, Yamasaki M, Mori H, Inukai Y, Wu J, Kitano H, Sakakibara H, Jacobsen SE, Ashikari M. 2015. Rare allele of a previously unidentified histone H4 acetyltransferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* 112: 76-81.
25. Takahashi Y, Shomura A, Sasaki T, Yano M. 2001. Hd6, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 7922-7927.
26. Takeuchi Y, Hayasaka H, Chiba B, Tanaka I, Shimano T, Yamagishi Y, Nagano K, Sasaki T, Yano M. 2001. Mapping quantitative trait loci controlling cool temperature tolerance at booting stage in temperate japonica rice. *Breeding Sci* 51: 191-197
27. Thomson MJ, Zhao K, Wright M, McNally KL, Rey J, Tung CW, Reynolds A, Scheffler B, Eizenga G, McClung A, Kim HJ, Ismail AM, Ocampo MD, Mojica C, Reveche MY, Dilla-Ermita CJ, Mauleon R, Leung H, Bustamante C, McCouch SR. 2012. High-throughput single nucleotide polymorphism genotyping for breeding applications in rice using the BeadXpress platform. *Mol Breeding* 29: 875-886.
28. Wan XY, Wan JM, Weng JF, Jiang L, Bi JC, Wang CM, Zhai HQ. 2005. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. *Theor Appl Genet* 110: 1334-1346.
29. Wan XY, Wan JM, Jiang L, Wang JK, Zhai HQ, Weng JF, Wang HL, Lei CL, Wang JL, Zhang X, Cheng ZJ, Guo XP. 2006. QTL analysis for rice grain length and fine mapping of an identified QTL with stable and major effects. *Theor Appl Genet* 112: 1258-1270.
30. Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, Zhang L, He W, Lu B, Lin H, Ma H, Zhang G, He Z. 2008. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet* 40: 1370-1374.
31. Wang S, Wu K, Yuan Q, Liu X, Liu Z, Lin X, Zeng R, Zhu H, Dong G, Qian Q, Zhang G, Fu X. 2012. Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice. *Nat Genet* 44: 950-954.
32. Weng J, Gu S, Wan X, Gao H, Guo T, Su N, Lei C, Zhang X, Cheng Z, Guo X, Wang J, Jiang L, Zhai H, Wan J. 2008. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res* 18: 1199-1209.
33. Wright MH, Tung CW, Zhao K, Reynolds A, McCouch SR, Bustamante. 2010. ALCHEMY: a reliable method for automated SNP genotype calling for small batch sizes and highly homozygous populations. *Bioinformatics* 26: 2952-2960.
34. Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. 2008. Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet* 40: 761-767.
35. Yoshida A, Sasao M, Yasuno N, Takagi K, Daimon Y, Chen R, Yamazaki R, Tokunaga H, Kitaguchi Y, Sato Y, Nagamura Y, Ushijima T, Kumamaru T, Iida S, Maekawa M, Kyoizuka J. 2013. TAWAWA1, a regulator of rice inflorescence architecture, functions through the suppression of meristem phase transition. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 767-772.
36. Zhao L, Tan L, Zhu Z, Xiao L, Xie D, Sun C. 2015. PAY1 improves plant architecture and enhances grain yield in rice. *Plant J* 83: 528-536.