국내 밀 품종의 종실 크기 관련 유전자 변이 평가

김경민^{1†} · 조성우^{2†} · 최리³ · 류나경³ · 황정윤³ · 김지우³ · 김경훈¹ · 강천식¹ · 박철수^{3*}

¹농촌진흥청 국립식량과학원, ²경남과학기술대학교 농학한약자원학부, ³전북대학교 작물생명과학과

Allelic Variation at Loci Associated with Grain Properties in Korean Wheat Cultivars

Kyeong-Min Kim^{1†}, Seong-Woo Cho^{2†}, Ri Choe³, Na Kyung Ryu³, Jung-Yoon Hwang³, Ji-Woo Kim³, Kyeong-Hoon Kim¹, Chon-Sik Kang¹, and Chul Soo Park^{3*}

¹National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Wanju, 55365, Republic of Korea

²Department of Agronomy and Medicinal Plant Resources, Gyeongnam National University of Science and Technology, Jinju, 52725, Republic of Korea

³Department of Crop Science and Biotechnology, Chonbuk National University, Jeonju, 54896, Republic of Korea

Abstract Kernel weight is a vital trait for selecting high-yielding wheat in breeding programs. We evaluated the thousand-kernel weight (TKW), test weight (TW), grain length (GL), grain width (GW), grain thickness (GT), and grain roundness (GR) of 41 Korean winter wheat cultivars over a period of 4 years. Correlation analyses revealed that TKW was positively correlated with GL ($r=0.76^{***}$), GW ($r=0.85^{***}$), and GT ($r=0.84^{***}$), whereas TW was negatively correlated with GL ($r=-0.38^*$) and GT ($r=-0.31^*$). Allelic variation was analyzed for 13 kernel weight-related genes/loci (*TaCwi-A1*, *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaGW2-6A*, *TaTGW6-A1*, *TaTGW-7A*, *TaGS1a*, *TaSus1-7A*, *TaSus1-7B*, *TaSus2-2B*, *TaCKX6-D1*, *TaCKX6a02-D1*, and *TaSnRk2.3*). Significant associations between the allelic variation and kernel traits were identified in *TaCWI-4A* (TW, GL, and GR), *TaCWI-5D* (TKW), *TaGW2-6A* (TKW, GL, GW, and GT), *TaSus2-2B* (TKW, GL, GW, and GT), and *TaGS1a* (TW). In contrast, we detected no significant association between the allelic variation of *TaCwi-A1*, *TaTGW6-A1*, *TaSus1-7A*, and *TaSus1-7B* and variations in kernel traits. Also, *TaTGW-7A*, *TaCKX6-D1*, *TaCKX6a02-D1*, and *TaSnRk2.3* were found to be monomorphic. The four loci *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaGW2-6A*, and *TaSus2-2B* showed significant phenotypic differences, a total of 10 different haplotypes (AC1-AC10) were observed at four loci among the Korean wheat cultivars. Cultivars with the AC1 haplotype exhibited significantly higher TKW than those with the AC8 haplotype, which comprises alleles for high TKW at all four loci, indicating that additional loci controlling kernel weight might be present in the high TKW cultivars.

Keywords Allele, grain properties, variation, wheat

Received on September 22, 2020. Revised on September 24, 2020. Accepted on September 28, 2020.

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

† Author Contributions: Kyeong-Min Kim and Seong-Woo Cho contributed equally.

서 언

밀은 세계적으로 매우 중요한 곡물이기 때문에 관련 수량에 관련된 여러 농업형질에 대한 연구가 많이 진행되어왔다(Li et al. 2007). 수수와 1수립수가 수량 증진에 중요하며, 종실 특성인 천립중도 매우 중요한 수량 구성 요소로 알려져 있다. 천립중은 종실 무게는 물론 종실의 폭과 두께 등 형태와 직접적으로 관련이 있고, 이러한 종실 특성에는 여러 유전자가 관련되어 있으며, 최근에 몇몇 유전자들이 동정 되었고, 이를 바탕으로 육종프로그램에서 수량 증진을 위한 활용 연구가 활발히 진행되고 있다(Breseghello & Sorrells 2006, Sun et al. 2009, Gegas et al. 2010).

밀은 게놈 사이즈가 크고 복잡하기 때문에 비교유전체학(comparative genomics)을 이용하여 벼를 비롯한 화본과의 orthologous 유전자를 활용하여 관련 유전자를 동정하고 표지인자를 개발하여 육종프로그램에서 수량성 증진에 이용하고 있다(Valluru et al. 2014). 현재까지 주로 이용되고 있는 종실 특성 관련 유전자는 세포벽 전환효소(cell wall invertase)인 *TaCwi-A1* (Ma et al. 2012), 설탕을 전분으로 전환 시키는 효소(sucrose synthase)인 *TaSus2-2B* (Jiang et al. 2010), 종실 넓이와 상관 있는 *TaGW2* (Su et al. 2011, Yang et al. 2012, Qin et al. 2014), 사이토키닌 조절과 관련이 있는 *TaCKX-D1* (Zhang et al. 2012)와 *TaCKX6a02-D1* (Lu et al. 2015), 글루타민 합성효소

(glutamine synthetase)인 *TaGS1a* (Guo et al. 2013)와 *TaGS-D1* (Zhang et al. 2014), 종실 길이와 상관 있는 *TaGASR7-A1* (Dong et al. 2014), 옥옥신의 당 분해 효소(IAA-glucose hydrolase)인 *TaTGW6-A1* (Hanif et al. 2016), 단백질 인산화효소(protein kinase)인 *TaSnRK2.3* (Miao et al. 2017) 등이 있다.

안정적 농가 소득을 위해서 농업인 및 생산 단체는 국산밀의 수량 증진을 지속적으로 요구하고 있고, 국산밀 재배면적 확대를 위해서도 수량성 향상은 매우 중요하다. 최근에 이삭이 긴 장수형 품종인 태종이 육성되었고(Kim et al. 2019), 수량 관련 QTLs 탐색도 이루어지고 있다(Lee et al. 2014, Son et al. 2015, Cho et al. 2018, Kang et al. 2019, 2020). 그러나 육종 프로그램에서 선발 효율을 높이기 위한 보다 적극적인 표지인자의 활용이 필요하며, 국산밀의 경우 종실 특성이 수발아에 미치는 영향에 대한 연구는 진행되었지만(Kim et al. 2014) 수량성 관련 연구는 이루어지지 않았다. 본 연구에서는 국내 밀 품종의 종실 특성 관련 유전변이를 평가하고 종실 특성과 수량과 관계 분석을 통하여 국내 밀 육종 프로그램의 수량성 관련 선발 효율 증진을 위한 기초 자료를 제공하고자 한다.

재료 및 방법

공시 재료

종실 특성 분석을 위하여 국내 밀 41 품종을 이용하였으며, 공시재료는 완전 임의 배치법으로 시험 포장에서 3반복으로 0.25 m × 4 m × 3열 조건에서 재배하였다. 공시재료는 국립식량과학원 전작 포장인 전북 익산(2014년)과 전북 완주(2016년, 2017년, 2018년)에서 4년간 농촌진흥청 표준재배법(RDA 2012)에 준하여 재배하였으며, 매년 10월 25일에 파종하여 다음 해 6월 20일에 수확하였다.

종실 특성

수확된 종실은 충분히 건조한 후 2.0 mm 체를 이용하여 정선하였다. 리터중은 정선된 종자를 1 L 무게를 측정하였으며, 천립중은 종자계수기(Seed counter, Pfeuffer GmbH, Kitzingen, Germany)를 이용하여 1,000립을 측정하여 무게를 조사하였다. 종자의 길이, 폭과 두께는 정선된 종자를 종자 이미지 분석 장치(Seed count, Seedburo Equipment Co., Des Plaines, U.S.A)로 측정하였다. 종피색 검정은 개화 후 45일에 이삭을 수확하여 종실 수분함량이 15% 정도 되도록 상온에서 10 일간 방치한 후 손으로 이삭을 탈곡하여 건전립만 선별하여 이용하였다. 선별

된 종자는 20립을 1 M NaOH 용액에 2시간 침지를 시킨 후 종피색이 밝은 노란색을 띠면 백립계로 붉은 색을 나타내면 적립계로 분류하였다.

Genomic DNA 추출 및 PCR 분석

어린 식물체의 잎을 채취하여 액체 질소로 급속 냉동 시킨 후 유발을 이용하여 미세 분말로 분쇄한 뒤 -70℃에 보관하였다. Genomic DNA는 잎 분말(100 mg)로부터 식물용 genomic DNA 분리 시약(Solgent, Daejeon, Korea)을 이용하여 추출하였다. CKX 관련 유전자인 *TaCKX-D1*와 *TaCKX6a02-D1* 검정은 각각 Zhang et al. (2012)과 Lu et al. (2015)의 연구 방법에 따라 수행되었고, CWI 유전자인 *TaCwi-A1*, *TaCWI-4A*와 *TaCWI-5D*는 각각 Ma et al. (2012)와 Jiang et al. (2015)의 방법을 이용하였다. *TaGW2-6A*, *TaTGW6-A1*는 각각 Su et al. (2011), Hanif et al. (2016) 방법으로, *TaTGW-7A*는 Hu et al. (2016)의 방법으로, *TaGS1a*와 *TaSnRK2.3*은 각각 Guo et al. (2013)와 Miao et al. (2017)의 방법으로, *TaSus1-7A*와 *TaSus1-7B*는 Huo et al. (2014)의 방법으로, *TaSus2-2B*의 대립유전자 다양성은 Jiang et al. (2010)의 방법에 의해 분석하였다. *TaCwi-A1*, *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaGW2-6A*, *TaTGW6-A1*, *TaTGW-7A*, *TaGS1a*, *TaSus1-7A*, *TaSus1-7B*와 *TaSus2-2B*의 PCR 생산물은 1.5% 아가로스젤에 전기영동하여 확인하였고, *TaCKX6-D1*, *TaCKX6a02-D1*와 *TaSnRK2.3*, 유전자의 PCR산물은 6% polyacrylamide gel 전기영동으로 확인하였다(Figs. 1, 2).

통계 분석

모든 시험은 최소 3회 이상 반복을 두어 실시하였으며, 시험성적은 SAS Ver. 9.1 프로그램(SAS 2002)을 이용하여 분산분석을 실시하고 LSD로 유의성을 검정하였다. 품종과 연차 간 변이의 상호작용은 ANOVA (Analysis of variance) GLM 분석을 이용하였으며, 품종과 연차 변이의 상호작용 성분은 오차항을 이용하였다. 상관관계는 피어슨의 상관 계수를 이용하였으며, 통계적 유의 수준은 $p < 0.05$ 으로 실시하였다.

결과 및 고찰

국내 밀 품종의 종실 특성

4년간 측정한 국내 41개 밀 품종의 종실 특성인 천립중(g), 리터중(g), 종실 길이(mm), 폭(mm), 두께(mm), 둥근 정도(roundness)의 정보는 Table 1에서 정리 하였고, 품종 육성년도와 종피색에

Fig. 1. Amplification profiles of alleles at the *TaCwi-A1*, *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaGW2-6A*, *TaTGW2-6A*, *TaGS1a*, *TaSus1-7B* and *TaSus2-2B* of Korean wheat cultivars and imported wheat flours. M, molecular size marker; 1, Geuru; 2, Milsung; 3, Jonong; 4, Ol; 5, Namhae; 6, Goso; 7, Dajoong; 8, Taejoong; 9, Hanbaek; 10, Younbaek.

Fig. 2. Amplification profiles of alleles at the PCR pattern of *TaCKX6-D1*, *TaCKX6a02-D1*, *TaTGW-7A*, *TaSnRK2.3* and *TaSus1-7A* and alleles in Korean wheat cultivars. M, molecular size marker; 1, Geuru; 2, Milsung; 3, Jonong; 4, Ol; 5, Namhae; 6, Goso; 7, Dajoong; 8, Taejoong; 9, Hanbaek; 10, Younbaek.

Table 1. Means, standard deviation (SD) and ranges for grain properties in 41 Korean wheat cultivars over 4 years.

Trait	Mean	SD	Min	Max
Thousand kernel weight (g)	40.8	5.3	31.8	56.0
Test weight (g)	819	14	787	846
Grain length (mm)	6.48	0.36	5.87	7.21
Grain width (mm)	3.33	0.15	2.97	3.74
Grain thickness (mm)	2.83	0.13	2.47	3.22
Grain roundness	1.85	0.10	1.71	2.06

따른 종실 특성은 Fig. 3에서 보는 바와 같다. 천립중은 2017년과 2018년이 2014년과 2016년에 비해 높았으며, 리터중은 2016년이 다른 해에 비하여 낮았다. 태중의 천립중은 56.0 g으로 다른 밀에 비해 월등히 높았으며, 한백의 천립중도 51.0 g으로 높았으나, 이들 품종의 리터중은 787 g과 792 g으로 다른 품종에 비하여 낮았다(Supplementary Table 1). 백립계인 금강(47.3 g)과 백강(49.4 g), 중모2008(45.1 g)이 천립중이 높았으며, 신미찰1, 다중과 다홍은 35.0 g 이하로 낮았으며, 은파와 수안의 리터중은 846 g과 841 g으로 다른 품종에 비하여 높았다. 종실 길이, 폭과 두께 그리고 등근 정도의 품종 평균은 각각 6.48 mm, 3.33 mm, 2.83 mm와 1.85였다. 종자 길이는 연차 간 차이가 없었지만, 종자 폭은 2016년이 3.23 mm으로 다른 해에 비하여 좁았으며, 종자 두께는 2017년이 2.92 mm로 2014년과 2016년의 2.78 mm보다 높았고, 2014년 등근 정도는 2.00으로 다른 해 보다 높았다. 조경, 한백과 중모2008의 종자 길이가 7.00 mm이상으로 길었으며, 다홍과 알찬은 6.00 mm이하로 짧았고, 이들 품종은 등근 정도도 1.76과 1.73으로 낮았다. 그루, 안백과 태중은 종자 폭이 3.50 mm이상으로 컸으며, 다홍과 조품도 3.15 mm 이하로 작았고, 다중은 2.97 mm로 제일 작았다. 한백과 태중은 종자 두께가 3.00 mm이상으로 높았고, 조품과 다중은 2.70 mm이하로 낮았다. 조품, 한백, 수안, 다중, 호중과 중모 2008의 등근 정도가 2.00이상으로 높았으며, 올, 청계, 은파, 탐동, 남해, 우리, 알찬과 태중은 1.75이하로 나타났다.

천립중은 종실 길이($r=0.76^{***}$), 폭($r=0.85^{***}$)과 두께($r=0.84^{***}$)와 정의 상관을 나타내었으며, 종실 길이와 두께는 리터중과 부의 상관을 나타내었다($r=-0.38^*$ 과 $r=-0.31^*$). 종실 길이, 폭과 두께 간에도 정의 상관이 있었고, 등근 정도는 종실 길이와는 정의 상관을 보였고, 종실 폭과 두께와는 부의 상관을 나타내었다. 이러한 종실간의 상관 관계는 중국 품종에서도 비슷하였다(Li et al. 2019). 리터중과 등근 정도를 제외한 종실 특성은 국내 품종의 수발아와 정의 상관을 나타내었으며, 이러한 종실 특성이

Fig. 3. The differences in thousand kernel weight (A), grain length (B), grain width (C) and grain roundness (D) in Korean wheat cultivars according to released year and grain color.

환경의 영향을 받기는 하지만 품종의 유전적인 영향을 더 많이 받는 것으로 나타났다(Kim et al. 2014). 특히 종실 폭과 리터중을 제외한 다른 특성들이 품종의 영향을 더 많이 받는 것으로 나타났고, 중국 품종에서도 천립중, 종실 길이와 폭의 유전력은 각각 0.95, 0.96과 0.89로 높았다(Li et al. 2019).

TaCwi-1A1, *TaCwi-4A*, *TaCwi-5D* 유전 변이와 종실 특성 관계

설탕을 포도당과 과당으로 전환시키는 세포벽 전환효소(cell wall invertase, CWI)도 최근에 밀 수량 증진과 상관성이 있는 것으로 알려졌는데, *TaCwi-1A1*는 종실 무게와 상관성이 있고, *TaCwi-4A*와 *TaCwi-5D*는 천립중과 1수립수와 상관성이 있는 것으로 알려져 있다(Ma et al. 2012, Jiang et al. 2015). 본 연구에서는 CWI의 국내 품종의 유전적 변이는 *TaCwi-1A1*, *TaCwi-4A*와 *TaCwi-5D*를 이용하여 평가하였다(Table 2). *TaCwi-4A*는 프로모터 지역에서 2개의 SNP가 보고되었고, *TaCwi-5D*는 6개의 SNP와 2개의 Indel이 보고되었는데, 이를 기반으로 만들어진 CAPS 마커는 중국 밀 품종에서 종실 특성과 상관성이 있는 것으로

보고 되었다(Jiang et al. 2015). 중국 품종의 경우, *Hap-4A-T*과 *Hap-5D-C*를 지닌 품종이 *Hap-4A-C*나 *Hap-5D-G*보다 천립중이 높았고 최근 육성 품종의 *Hap-4A-T*과 *Hap-5D-C*의 조성이 높은 것으로 보고되었다(Jiang et al. 2015).

TaCwi-1A1a 대립유전자를 지닌 국내 품종 비율은 29.3%로 낮았으며, 중국 품종의 비율(70.5%)과는 반대의 경향을 나타냈다. 육성 년대에 따른 차이는 없어서 2000년대 이전 품종에서는 27.8%였고, 2000년대 이후 육성 품종에서는 30.4%로 나타났으며, 백립계 품종의 *TaCwi-1A1a* 대립유전자 비율은 55.6%로 적립계(24.2%) 보다 월등히 높게 나타났다. *TaCwi-1A1*의 유전 변이와 국내 밀 품종의 종실 특성을 평가한 결과, 적립계 품종에서는 *TaCwi-1A1a* 대립유전자가 *TaCwi-1A1b* 대립유전자보다 리터중이 높았고, 백립계 품종에서는 *TaCwi-1A1a* 대립유전자가 *TaCwi-1A1b* 대립유전자보다 종자 길이가 길고 두꺼웠으며 천립중도 높았다(Kim et al. 2014). 그러나, 본 연구에서는 *TaCwi-1A1* 유전자형에 따른 종실 특성은 차이가 없는 것으로 나타났다. 이러한 차이는 조사된 품종이 지난 연구에 비해서 많이 증가하면서 이들 품종의 특성이 반영된 결과로 보인다.

Table 2. Allelic frequency at loci associated with grain properties among 41 Korean wheat cultivars over 4 years.

Locus	Allele	Freq ^z (%)	TKW ^y (g)	TW ^x (g)	Grain			
					Length (mm)	Width (mm)	Thickness (mm)	Roundness
<i>TaCwi-A1</i>	<i>TaCwi-A1a</i>	29.3	41.6a ^v	822a	6.54a	3.36a	2.83a	1.84a
	<i>TaCwi-A1b</i>	70.7	40.5a	817a	6.44a	3.31a	2.83a	1.85a
<i>TaCWI-4A</i>	<i>Hap-4A-C</i>	19.5	42.5a	807b	6.50ab	3.40a	2.91a	1.82b
	<i>Hap-4A-T</i>	70.7	40.0a	823a	6.41b	3.30a	2.83a	1.84b
	<i>Hap-4A-T/C</i>	9.8	43.7a	809b	6.85a	3.35a	2.81a	1.94a
<i>TaCWI-5D</i>	<i>Hap-5D-C</i>	85.4	41.6a	820a	6.52a	3.33a	2.84a	1.86a
	<i>Hap-5D-G</i>	14.6	36.7b	813a	6.22a	3.28a	2.78a	1.79a
<i>TaGW2-6A</i>	<i>Hap-6A-A</i>	73.2	39.2b	820a	6.39b	3.29b	2.79b	1.85a
	<i>Hap-6A-G</i>	26.8	45.3a	814a	6.71a	3.42a	2.94a	1.84a
<i>TaTGW6-A1</i>	<i>TaTGW6-A1a</i>	43.9	41.8a	823a	6.51a	3.35a	2.8a	1.85a
	<i>TaTGW6-A1b</i>	17.1	38.1a	812a	6.34a	3.27a	2.8a	1.84a
	<i>TaTGW6-A1ab</i>	39.0	41.0a	817a	6.49a	3.33a	2.8a	1.85a
<i>TaGS1a</i>	<i>Hap 1</i>	39.0	39.4a	810b	6.53a	3.28a	2.83a	1.89a
	<i>Hap 2</i>	9.8	44.0a	828a	6.60a	3.38a	2.90a	1.84a
	<i>Hap 1/2</i>	51.2	41.4a	822ab	6.41a	3.47a	2.81a	1.82a
<i>TaSus1-7B</i>	<i>Hap-C</i>	36.6	40.8a	818a	6.40a	3.30a	2.83a	1.85a
	<i>Hap-T</i>	17.1	43.0a	826a	6.63a	3.35a	2.83a	1.88a
	<i>ND</i> ^w	46.3	40.1a	816a	6.47a	3.31a	2.83a	1.84a
<i>TaSus2-2B</i>	<i>Hap-H</i>	80.5	39.6b	821a	6.41b	3.30b	2.80b	1.84a
	<i>Hap-L</i>	19.5	45.8a	811a	6.74a	3.43a	2.94a	1.86a

^zFreq: frequency, ^yTKW: thousand kernel weight, ^xTW, test weight.^wND: not detected PCR band.^vValues followed by the same letters within same are not significantly different at $p < 0.05$.

TaCWI-4A 유전적 조성에서는 2000년대 이후에 육성된 품종인 한백, 조경, 연백과 다중은 *Hap-4A-T*와 *Hap-4A-C* 대립유전자를 모두 지니는 헤테로인 것으로 나타났으며, 헤테로의 비율은 백립계 품종(37.5%)이 적립계 품종(3.0%) 보다 높았다. 헤테로인 품종을 제외한 37개 품종의 유전적 비율을 살펴보면, *Hap-4A-T* 대립유전자의 비율이 70.7%으로 *Hap-4A-C* 대립유전자(19.5%)보다 월등히 높았으며, 중국 품종의 *Hap-4A-T* 대립유전자(37.0%)와는 다른 경향을 나타냈다. 2000년대 이전에 육성된 품종의 *Hap-4A-T* 대립유전자 비율은 83.3%으로 2000년대 이후의 73.70%보다 높았다. 헤테로인 품종을 제외한 백립계 품종은 모두 *Hap-4A-T* 대립유전자를 지닌 것으로 나타났다. *TaCWI-4A* 대립유전자 변이에 따른 천립중, 종자 폭과 두께는 차이가 없었지만, *Hap-4A-T*의 리터중은 823 g으로 높았으며, 종실 길이는 6.41 mm로 짧은 것으로 나타났고, 국내 품종에서 나타난 헤테로인 *Hap-4A-T/C*의 종실 roundness는 1.94로 다른

대립유전자보다 높았다. *TaCWI-5D*의 유전적 조성에서도 *Hap-5D-C*대립유전자를 지닌 품종이 85.4%로 매우 높게 나타났으며, 2000년대 이후 품종은 조종을 제외한 모든 품종이 *Hap-5D-C*를 지닌 것으로 나타났고, 백립계 품종은 모두 *Hap-5D-C*대립유전자를 지녔다. *TaCWI-5D*유전 변이에 따른 종실특성에서는 천립중만이 차이를 보였는데, *Hap-5D-C*를 지닌 품종이 41.6 g으로 *Hap-5D-G* (36.7 g)보다 높았다. 이러한 차이는 2000년대 이후 육성된 백립계 품종 특성이 영향을 미친 것으로 보이며, 국내 품종의 *CWI* 유전 변이는 육성 연대와 종피색에 따라 차이가 나는 것을 확인하였다. 종피색에 따른 *CWI* 유전자의 영향에 대한 연구 보고는 없고, 국내 연구에서도 종실 크기가 수발아와 관련이 있는 것으로 보고되었기 때문에 *Hap-4A-T*와 *Hap-5D-C* 대립유전자의 유전적 비율이 높은 이유와 종피색과 수발아 및 수량간 영향과 밀가루 품질에 상관이 있는 특히 제분율과 밀접한 연관이 있는 종실경도의 영향에

대한 후속 연구가 필요하며, *TaCWI-4A*의 유전변이에서 헤테로인 특성을 나타낸 5개 품종에 대한 추가적인 연구도 필요하다.

TaGW2-6A 유전 변이와 종실 특성 관계

소수(spikelet) 겹질의 세포분열 조절을 통해 종실 두께(grain width)를 결정에 관여하는 *GW2*는 E3 유비퀴틴 리가아제 활성을 갖는 RING-유형 단백질을 암호화하는 것으로 벼와 옥수수에서 밝혀졌다(Matsuoka & Ashikari 2007, Song et al. 2007, Li et al. 2010). 밀의 *TaGW2*는 6번 염색체에 위치하며, 프로모터 지역의 SNP를 바탕으로 표지인자가 개발되었고, RNA interference (RNAi)를 이용한 종실 등숙 기간의 *TaGW2* 기능 연구가 이루어지고 있다(Su et al. 2011, Bednarek et al. 2012, Yang et al. 2012, Qin et al. 2014). *TaGW2* 유전자 중에서 종실 특성에 가장 많은 영향을 미치는 *TaGW2-6A*는 *Hap-6A-A*와 *Hap-6A-G*의 2개의 대립유전자가 있고, 지리적 분포에 따라 *TaGW2-6A*의 발생도 차이가 나는데, *Hap-6A-A*는 중국, 호주와 러시아 품종에서 많이 발견되고, *Hap-6A-G*는 유럽, 미국과 CIMMYT 품종에서 발견된다(Qin et al. 2014). 또한, 속기도 *TaGW2-6A*의 유전적 조성고 상관관계가 있는데, *Hap-6A-A*를 지닌 품종의 속기가 빠른 것으로 알려져 있으며, 본 연구에서는 국내 품종의 73.2%가 *Hap-6A-A*로 나타났으며, 중국 품종의 *Hap-6A-A* 비율(82.5%)과 비슷한 경향을 나타냈다. 중국 밀에서 *Hap-6A-A*를 지닌 품종의 천립중이 *Hap-6A-G*보다 3.1 g 높았지만, 국내 밀 품종에서는 반대로 *Hap-6A-G* (44.6 g)를 지닌 품종의 천립중이 *Hap-6A-A* (39.8 g)보다 높았다(Su et al. 2011, Kim et al. 2014). 중국 밀과 국산 밀 품종의 이러한 차이는 국내 밀 재배환경에 적응성을 높이기 위한 조숙 위주의 선발로 인한 높은 *Hap-6A-A*의 조성 비율과 기타 여러 농업 형질의 차이로 보인다. *TaGW2-6B*는 4개의 대립유전자가 보고되었으며, *Hap-6B-1*은 종실 두께와 무게 증가와 가장 깊은 관련이 있고, *TaGW2-6B*는 *TaGW2-6A*와 함께 작용하여 천립중에 영향을 미치는데 *Hap-6A-A/Hap-6B-1* 조합이 천립중을 증가시키는 가장 좋은 것으로 알려져 있다(Qin et al. 2014). 그러나, *TaGW2-6D*의 다형성은 현재까지 보고된 것이 없다. 본 연구에서는 국내 밀 품종의 *TaGW2-6A*의 유전 변이와 종실 특성에 미치는 영향을 조사하였으며, *TaGW2-6B*의 유전 변이 및 *TaGW2-6A* 조합이 국산 밀의 종실 특성 및 농업 형질에 미치는 영향에 대한 추가적 연구가 추후 실시할 예정이다.

*TaGW2-6A*의 *Hap-6A-A* 발생 비율은 73.2%로 높았으며, 2000년대 이전 품종의 *Hap-6A-A*비율은 83.4%로 2000년대 이

후 품종의 65.2%보다 높았다. 종피 색에 따른 *Hap-6A-A*와 *Hap-6A-G* 비율도 차이가 있는 것으로 나타났으며, 적립계 품종의 *Hap-6A-A* 비율은 81.3%로 높았지만 백립계 품종의 *Hap-6A-A* 비율은 44.4%로 낮았다. 또한, 조숙 특성을 지닌 품종으로 알려진 조은, 조경, 조농, 조품, 조아, 조중과 조환의 경우 조경을 제외한 나머지 품종이 모두 *Hap-6A-A*로 나타났다. 세계의 다양한 품종에서 *Hap-6A-A*를 지닌 품종이 조숙과 관련이 있다고 보고되었으며(Qin et al. 2014), 국내 품종에서는 *Hap-6A-A* 비율이 높고, 조숙 품종에서는 비율이 높아지는 것으로 보아 *TaGW2-6A*와 속기 관련 후속 연구는 필요하다. 국내 품종 중에서 *Hap-6A-A*를 지닌 품종의 천립중, 종실 길이, 폭과 두께는 각각 39.2 g, 6.39 mm, 3.29 mm와 2.79 mm로 *Hap-6A-G* 보다(45.3 g, 6.71 mm, 3.42 mm와 2.94 mm) 낮았다.

*TaTGW6-A1*과 *TaTGW-7A* 유전 변이와 종실 특성 관계

*TaTGW6*는 indole-3-acetic acid-glucose hydrolase를 코딩하는 유전자로 인디카 벼에서 유래된 ortholog이며, 3AL 염색체에 위치하고, 유전자 크기는 987 bp로 인트론이 없으며, 3개의 SNP가 보고되었고, 현재까지 2개의 대립유전자, *TaTGW6-A1a*와 *TaTGW6-A1b*가 알려져 있다(Hanif et al. 2016). 중국 밀 품종의 약 80%가 *TaTGW6-A1a*를 지닌 것으로 나타났고, *TaTGW6A1b*를 지닌 품종 보다 천립중이 높았다(Hanif et al. 2016). 국내 품종에서는 *TaTGW6-A1a*가 43.9%로 *TaTGW6-A1b*보다(17.1%) 비율이 높았지만, 헤테로인 *TaTGW6-A1ab* 비율이 39.0%로 중국 품종이나 외국 품종에서 나타나는 비율인 3.3%보다 크게 높았다. 국내 밀 품종의 *TaTGW6-A1ab* 비율은 2000년대 이전에 육성된 품종에서는 50.0%로 높았지만, 2000년대 이후 육성된 품종에서는 30.4%로 줄어들었고, *TaTGW6-A1a*의 비율이 43.5% 증가하였으며, *TaTGW6-A1b*의 비율이 26.1%로 증가하였다. 적립계 밀 품종의 *TaTGW6-A1ab* 비율은 40.6%로 높았고, 백립계에서는 백중, 적중과 연백이 헤테로였으며, 나머지 백립계 품종은 모두 *TaTGW6-A1a*를 지니는 것으로 나타났다. 이러한 결과로 국산밀 품종의 *TaTGW6-A1* 유전적 변이는 중국이나 외국 밀과는 다른 조성을 나타내는 것을 확인할 수 있다. 그러나 *TaTGW6-A1* 유전 변이에 따른 국내 품종의 종실 특성에서는 차이가 없었다. 최근에 밝혀진 또 다른 천립중 관련 표지인자인 *TaTGW-7A* 변이를 조사한 결과(Hu et al. 2016), 국내 모든 품종은 높은 천립중과 상관 있는 *TaTGW-7Aa*를 가지는 것으로 나타났다(Supplementary Table 2).

TaGS1a, *TaSus1-7A*, *TaSus1-7B*와 *TaSus2-2B* 유전 변이와 종실 특성 관계

글루타민 합성효소(glutamine synthetase, GS)는 작물의 질소 동화(N assimilation)에 중요한 작용을 하는 효소로, 밀에는 3개의 *TaGS* 유전자가 보고되었고, *TaGS1*은 질소로부터 NH_4^+ 를 동화하여 종실 특성 및 수량구성요소에 영향을 미친다(Bernard et al. 2008). *TaGS1a* 유전자는 6D 염색체에 존재하며 3,415 bp로 9개의 SNP와 2개의 Indel (insertion and deletion)이 있고, 2개의 대립유전자 *Hap 1*과 *Hap 2*, 이 보고되었다(Guo et al. 2013). 중국 중북부지역에서 최근 20년동안 육성된 품종에서는 *Hap 2*이 높은 천립중과 두꺼운 종실 두께와 폭을 나타냈었지만, 중국 전 지역에서 수집한 200품종의 결과에서는 두 대립유전자 간에 차이가 없는 것으로 나타났다(Guo et al. 2013, Li et al. 2019). 국내 품종의 대립유전자 비율은 *Hap 1/2*의 비율이 51.2%로 제일 높았고, 다음으로 *Hap 1*의 비율이 39.0%로 높았으며, *Hap 2*는 고소, 조아와 새금강에서만 나타났다. 중국 밀에서는 *Hap 2*의 비율이 62.5%로 매우 높았고, *Hap 1/2*는 0.5%로 매우 낮아서, 국내 밀 품종의 *TaGS1a* 유전 변이와 많이 다른 양상으로 나타났다(Li et al. 2019). 2000년대 이전 품종에서는 은파만이 *Hap 2*을 지녔지만, 2000년대 이후에는 3품종으로 증가하였고, *Hap 1/2* 비율은 2000년대 이전 품종이 72.2%로 2000년대 이후 품종의 34.8% 보다 높았으며, *Hap 1*비율은 2000년대 이전과 이후 품종이 각각 22.0%와 52.2%로 나타났다. 적립계 품종에서는 *Hap 1*과 *Hap 1/2* 비율이 37.5%와 53.1%로 높았으며, 3품종만이 *Hap 2*를 지닌 것으로 나타났다. 백립계 품종에서는 백강만 *Hap 2*를 지녔으며, 4개 품종이 *Hap 1/2*를, 3개 품종이 *Hap 1*를 지닌 것으로 나타났다. 종실 특성에서는 *Hap 2*를 지닌 품종의 리터중(828 g)이 *Hap 1*을 지닌 품종(810 g)보다 높았지만 다른 특성에서는 차이가 없었다.

설탕을 전분으로 바꾸는 효소인 설탕 합성효소(sucrose synthase, SUS)는 등숙에서 매우 중요한 역할을 하는데, 밀에서는 현재까지 7번 염색체에 존재하는 *TaSus1*과 2번 염색체에 존재하는 *TaSus2*가 보고되었다(Jiang et al. 2010, Huo et al. 2014). *TaSus1*은 7A와 7B 염색체에서 발현하는 유전자에서 각각 5개와 2개의 대립유전자가 보고되었으며, 다양한 유전자원을 조사한 결과 *TaSus1-7A*의 *Hap-1*과 *Hap-2*의 발생 빈도가 높았으며, *Hap-3*가 중국 서부 지역과 스페인 품종에서 발견되었으며, 나머지 대립유전자의 발생 빈도는 매우 낮은 것으로 나타났고(Huo et al. 2014), 국내 품종의 경우는 진풍과 남해를 제외한 모든 품종이 *Hap-1*을 나타내어 유전적인 다양성이 적었다.

*TaSus1-7B*는 *Hap-T*과 *Hap-C*로 구분되는데, 중국 최근 육성 품종이나 재래종 핵심집단에서 *Hap-T*의 발생 비율은 약 80% 수준으로 매우 높았다(Huo et al. 2014). 국내 품종에서는 *Hap-C*를 지닌 품종 비율이 36.6%로 *Hap-T* (17.1%) 보다 높았지만, 51.2%(19 품종)는 *Hap-T*나 *Hap-C*로 구별이 되지 않았다(Supplementary Table 2). 국내 품종의 육성 년대에 따른 *Hap-T*의 비율은 차이가 없었지만, 2000년대 이전의 *Hap-C* 비율은 44.4%로 2000년대 이후의 30.4%보다 높았으며, 밴드가 나타나지 않았던 19개 품종은 2000년대 이후 비율이 52.2%로 2000년대 이전 보다 높았다. 백강은 백립계 품종 중에서 유일하게 *Hap-T*를 지닌 것으로 나타났으며, 적립계 품종의 *Hap-T* 비율은 18.8%로 *Hap-C* 비율(37.5%) 보다 낮았고, 구별을 못한 비율은 적립계(43.8%)와 백립계 품종(55.6%)로 비슷하였다. 중국 품종에서는 *TaSus1-7A*의 *Hap-2*와 *TaSus1-7B*의 *Hap-T*가 다른 대립유전자에 비해서 천립중이 높았지만 전세계에서 수집한 핵심집단에서는 차이가 없었다(Huo et al. 2014). 국내 품종에서도 천립중을 포함한 종실 특성과 *TaSus1-7B* 유전자형 간의 차이는 발견되지 않았다. 국내 품종의 *TaSus1*의 유전 변이는 *TaSus1-7A*에서도 낮은 변이성으로 중국 품종에서 나타나는 천립중의 차이를 발견할 수 없었으며, *TaSus1-7B*는 현재까지 보고된 2개의 대립유전자와 다른 양상을 나타내는 유전자형을 지닌 품종이 많기 때문에 이 유전자형에 대한 추가적인 연구 후에 *TaSus1-7B*의 유전 변이가 종실 특성에 미치는 영향을 평가가 이루어져야 할 것이다.

*TaSus2*의 대립유전자는 A와 B 계통에서 각각 2개씩 발견되었으며, *TaSus2-2B*의 경우 중국 품종에서 *Hap-H*의 천립중이 *Hap-L*보다 높기 때문에 실제 육종 프로그램에서 중요한 지표로 이용되고 있다(Jiang et al. 2010) *TaSus2-2A*에서도 *Hap-A*가 재래종에 비해서 최근 육성된 밀 품종에서 발생 비율이 70%이상으로 높으며, 중국에서 수량에 관련된 미니 핵심집단에서도 같은 경향을 나타내기 때문에 수량 증진을 위해 *TaSus2-2A*와 *TaSus2-2B*의 유전좌좌에서 *Hap-A*와 *Hap-H*의 대립유전자를 지닌 계통 위주로 선발이 이루어지고 있다(Huo et al. 2014). 국내 품종의 경우 본 논문에서 검정한 *TaSus2-2B*은 국내 품종의 80.5%가 *Hap-H*를 지니고 있으며, 적립계 품종에서는 조은과 태증을 제외한 93.8%가 *Hap-H*로 나타났지만 백립계 품종에서는 *Hap-H*의 비율이 33.3%로 *Hap-L*의 66.7%보다 낮았다. 이러한 이유로 2000년대 이후에 육성된 품종의 *Hap-L* 비율이 30.4%로 2000년대 이전(5.6%) 보다 훨씬 높았다. *Hap-L*과 *Hap-H*를 지닌 품종 간에 *Hap-L*을 지닌 품종의 천립중, 종실 길이, 크기와 폭(45.8 g, 6.74 mm, 3.43 mm와 2.94 mm)은 *Hap-H*보다(39.6

g, 6.41 mm, 3.30 mm와 2.80 mm) 큰 것으로 나타났다. *Hap-L*은 수발아와 관련 있는 발아지수(germination index)가 *Hap-H*에 비해서 매우 높게 나타났고(Kim et al. 2014), 이들 백립계 품종들은 종실 크기가 다른 품종에 비해서 크고 천립중이 높기 때문에 수량성과 재해안정성을 고려한 표지인자 개발과 유전적 다양성 확보가 국내 밀 육종프로그램에서 충분히 고려되어야 한다.

TaCKX6-D1, *TaCKX6a02-D1*와 *TaSnRK2.3* 유전 변이와 종실 특성 관계

세포 분열이나 조직 분화에 중요한 역할을 하는 호르몬인 사이토키닌은 작물의 수량 및 관련 형질에 영향을 미치는데, 사이토키닌을 불활성시키는 산화 효소인 cytokinin oxidase (CKX)이 사이토키닌을 조절하는 중요한 효소로 알려져 있다 (McGaw & Horgan 1983). 현재까지 밀에는 7개의 CKX 유전자가 알려져 있는데, 3DS 염색체에 위치한 *TaCKX2.1*과 *TaCKX2.2*는 1수립수와 상관이 있고, *TaCKX6*는 종실 크기, 무게와 등숙 효율과 상관이 있다(Zhang et al. 2011, Zhang et al. 2012, Lu et al. 2015). 중국 밀에서 *TaCKX-D1*은 6개의 대립유전자가 보고 되었는데, *TaCKX6-D1a*는 높은 종실 무게를 보였고, *TaCKX6-D1b*는 수정 후 유전자 발현이 감소하는 경향이 있었으며, 품종, 재래종과 야생종 간에 *TaCKX6-D1* 유전자 변이가 나타났다(Zhang et al. 2012). 중국 밀 유전 집단에서는 *TaCKX6a02-D1a* 대립유전자가 *TaCKX6a02-D1b* 대립유전자에 비해 종자가 크고 무겁고 등숙 효율도 높아서 선발 마커로 활용되고 있다(Lu et al. 2015). 그러나 국내 밀 품종에서는 CKX와 관련 있는 유전자인 *TaCKX-D1*와 *TaCKX6a02-D1*은 각각 한가지 대립유전자인 *TaCKX-D1a*와 *TaCKX6a02-D1a*로 나타났는데(Supplementary Table 2), 중국 밀 자원에서 재래종과 야생종은 품종과 다른 유전 변이를 보고하였기 때문에 국내 재래종에 대한 추가적인 연구도 필요하다.

다양한 스트레스에 반응하는 단백질 인산화 효소중에서 식물 생육 및 대사 과정에서 중요한 역할을 하는 효소인 SnRK (Sucrose non-fermenting 1 (SNF1)-related protein kinase)의 2번째 유전자인 *SnRK2*는 ABA 신호전달에 관여하며, 3개의 subfamily가 있다(Fujii et al. 2011, Kulik et al. 2011). 밀의 *SnRK2* 유전자의 3번째 subfamily 중에 1A 염색체에 위치하는 *TaSnRK2.3-1A*는 3개의 대립유전자가 존재하며, 간장과 꽃자루 길이만 아니라 천립중에 영향을 주는 것으로 알려져 있다(Mia et al. 2017). 중국 밀에서 *TaSnRK2.3-1A*의 유전 변이를 조사한 결과, *Hap-1A-1*를 지닌 품종은 다른 품종에 비해서 간장이 짧고 천립

중이 높아 실제 밀 육종 프로그램에서 선발지표로 이용되고 있다(Mia et al. 2017). 그러나 국내 품종은 모두 *Hap-1A-2*로 나타났는데(Supplementary Table 2), 국내 품종의 도복 안정성과 수량 증진을 위해서는 *Hap-1A-1*의 도입을 고려해야 할 필요가 있다.

대립유전자 조합에 따른 종실 특성

국내 밀 품종의 종실 크기 관련 대립유전자 중 표현형에서 유의적인 차이를 나타낸 4개의 유전자좌(*TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaGW2-6A*, *TaSus2-2b*)의 대립유전자 조합에 따른 종실 특성은 Table 3에서 정리 하였다. 총 10조합 중 천립중, 종자 폭, 종자 두께가 가장 높은 대립유전자 조합은 각각 *Hap-4A-C*, *Hap-5D-C*, *Hap-6A-G*, *Hap-L*이었으며 태중 1품종이었고, 가장 낮은 대립유전자 조합은 각각 *Hap-4A-T/C*, *Hap-5D-C*, *Hap-6A-A*, *Hap-H*로 다중 1품종이었다. 천립중의 무게 순으로 대립유전자 조합을 정리하여 다른 종실 특성을 비교 분석한 결과 종자 폭과 종자 두께는 천립중과 유의성을 나타내는 경향이 비슷하였고, 리터중과 종자의 등근 정도는 유의성의 경향이 일정하지 않았으며, 종자 길이는 조합에 따라 유의성을 나타내지 않았다. 이 결과는 천립중은 종실 길이, 폭, 두께와 정의상관을 나타내지만 실제로 종자 무게에 유전적인 영향을 주는 요소는 폭과 두께가 더 큰 영향을 미치는 것으로 보이며, 천립중에 종자 길이보다 종자 폭이 더 큰 영향을 미친다는 Li et al. (2019)의 결과와도 일치한다.

기준에 천립중의 무게를 올린다고 보고된 대립유전자는 각각 *Hap-4A-T*, *Hap-5D-C*, *Hap-6A-A*, *Hap-H*이며, 이 조합을 가지고 있는 품종의 종실 특성은 천립중, 리터중, 종자 길이, 종자 폭, 종자 두께 각각 39.2 g, 826 g, 6.36 mm, 3.29 mm, 2.78 mm로 나타났다. 10개의 대립유전자 조합 중 천립중의 무게 순으로 정리하였을 때 8번째로 무거운 조합으로 기준에 알려진 결과와는 상반되는 결과를 나타냈다(Fig. 4). 이러한 결과의 이유로 첫번째는 실험 분석에 사용된 국내 밀 품종이 적어 유전자 조합별 품종 수가 충분하지 않았던 것으로 생각된다. 두번째는 국내 밀 품종에서 *TaCWI-4A* 유전자좌의 대립형질 *Hap-4A-T*와 *Hap-4A-C* 간에 천립중의 차이가 유의하지 않았고, *TaGW2-6A* 유전자좌의 대립형질 *Hap-6A-A*와 *Hap-6A-G*, *TaSus2-2b* 유전자좌의 대립형질 *Hap-H*와 *Hap-L*에서 천립중의 무게를 올린다고 보고된 대립형질 *Hap-6A-A*와 *Hap-H*보다 오히려 *Hap-6A-G*와 *Hap-L*의 형질을 가지고 있는 품종이 천립중, 종자 길이, 종자 폭, 종자 두께가 유의적으로 높게 나타났기 때문이다. 최근

Table 3. Allelic combinations at 4 loci associated with grain properties among 41 Korean wheat cultivars over 4 years.

Allelic combination ^z				No. Cultivar	Thousand kernels weight (g)	Test weight (g)	Grain			
<i>TaCWI-4A</i>	<i>TaCWI-5D</i>	<i>TaGW2-6A</i>	<i>TaSus2-2B</i>				Length (mm)	Width (mm)	Thickness (mm)	Roundness
<i>Hap-4A-C</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<i>Hap-6A-G</i>	<i>Hap-L</i>	1	56.0a ^y	787b	6.83a	3.73a	3.22a	1.71b
<i>Hap-4A-T</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<i>Hap-6A-G</i>	<i>Hap-L</i>	1	49.4ab	828a	6.99a	3.50ab	2.99ab	1.84b
<i>Hap-4A-T/C</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<i>Hap-6A-G</i>	<i>Hap-L</i>	3	47.1ab	811ab	6.93a	3.47ab	2.93b	1.90ab
<i>Hap-4A-C</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<i>Hap-6A-G</i>	<u><i>Hap-H</i></u>	1	45.4bc	815a	6.80a	3.28b	2.90b	1.85b
<i>Hap-4A-C</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<u><i>Hap-6A-A</i></u>	<u><i>Hap-H</i></u>	4	41.3bcd	812ab	6.50a	3.34b	2.88b	1.89ab
<i>Hap-4A-T</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<i>Hap-6A-G</i>	<u><i>Hap-H</i></u>	5	41.3bcd	819a	6.50a	3.35b	2.86b	1.82b
<i>Hap-4A-T</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<u><i>Hap-6A-A</i></u>	<i>Hap-L</i>	3	39.8bcd	812ab	6.46a	3.29b	2.84b	1.87b
<i>Hap-4A-T</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<u><i>Hap-6A-A</i></u>	<u><i>Hap-H</i></u>	20	39.2bcd	826a	6.36a	3.29b	2.78b	1.84b
<i>Hap-4A-C</i>	<i>Hap-5D-G</i>	<u><i>Hap-6A-A</i></u>	<u><i>Hap-H</i></u>	2	36.7cd	801ab	6.20a	3.40b	2.87b	1.73b
<i>Hap-4A-T/C</i>	<u><i>Hap-5D-C</i></u>	<u><i>Hap-6A-A</i></u>	<u><i>Hap-H</i></u>	1	33.3d	805ab	6.64a	2.97c	2.47c	2.06a

^zTKW phenotype high allelic is underlined.^yValues followed by the same letters within same are not significantly different at $p < 0.05$. **Fig. 4.** Box colors represented allelic combinations (ACs) at 4 loci associated with thousand-kernel weight (TKW). Black and white boxes represent the alleles associated with high and low TKW.

중국에서 9개의 종자 크기 관련 대립유전자 조합에 따른 천립중을 분석한 결과 몇몇 개의 낮은 천립중의 대립유전자를 가진 조합들이 9개 모두 높은 천립중의 대립유전자를 가진 조합 보다

오히려 높은 천립중을 나타냈다(Li et al. 2019).

각 유전자좌의 두 대립유전자 간의 천립중의 실제 표현형 차이는 다양한 유전자형에 따라 차이가 난다. 예를 들어, Chuan 35050 / Shannong 483 교배집단에서 *TaGSL1a* 유전자좌의 대립 유전자인 *Hap 1*과 *Hap 2* 간의 천립중은 4.1 g 차이가 났지만(Guo et al. 2013), 중국의 겨울밀 200계통에서 분석한 결과 0.11 g 차이가 났고, 본 연구에서는 4.6 g 차이가 났지만 유의성은 없었다. 또한 *TaCWI-4A* 유전자좌의 *Hap-4A-T*와 *Hap-4A-C* 간의 천립중은 기존의 연구에서 4.9 g 차이가 났지만(Rasheed et al. 2016), 중국 품종은 0.45 g의 차이가 났고 본 연구에서는 유의성은 없지만 낮은 천립중 표현형을 가지는 *Hap-4A-C* 대립유전자가 2.5 g 무거운 결과를 보였다. 이는 서로 다른 연구에서의 대립유전자와 표현형의 불일치가 서로 다른 다양한 유전자 배경의 차이로 인해 발생한다는 것을 시사하며, 추후 연구는 종자 무게 및 크기에 관련된 유전자형이 다른 유전자좌에 의해 종실 크기 특성의 변이가 발생하는지를 탐색해야 할 것 이다.

적 요

밀 육종 프로그램에서 수량 선발 효율 증진을 위해 국내 밀 41개 품종을 국립식량과학원 전작 포장에서 4년간(2014년, 2016년, 2017년, 2018년) 재배 수확하여 종실 특성을 조사 하였고, 밀 종실 크기 관련 유전자 변이를 평가하였다. 국내 밀 41개의 품종의 종실 길이, 폭과 두께 그리고 둥근 정도(roundness)를

조사한 결과 종자 길이는 연차 간 차이가 없었지만, 종자 폭과 두께, 둥근 정도는 연차 간 차이를 나타냈으며, 천립중은 종실 길이($r=0.76^{***}$), 폭($r=0.85^{***}$)과 두께($r=0.84^{***}$)와 정의 상관관을 나타냈지만, 종실 길이와 두께는 리터중과는 부의 상관관을 나타냈다($r=-0.38^*$ 과 $r=-0.31^*$). 밀 종실 크기와 관련된 13개 유전자좌의 대립유전자별 국내 밀 품종의 종실 특성을 평가한 결과 *TaCWI-4A*는 리터중, 종실길이, 둥근 정도에서, *TaCWI-5D*는 천립중에서, *TaGW2-6A*와 *TaSus2-2B*는 천립중, 종실 길이, 종실 폭과 두께에서, *TaGSL1a*는 리터중에서 차이를 나타냈다. *TaCwi-A1*, *TaTGW6-A1*, *TaSus1-7A*와 *TaSus1-7B*는 대립유전자에 따른 종실 특성이 차이가 없었고, *TaTGW-7A*, *TaCKX6-D1*, *TaCKX6a02-D1*와 *TaSnRK2.3*은 국내 밀 품종에서 모두 한가지 대립유전자를 가지고 있어 차이를 확인 할 수 없었다. 국내 밀 품종의 종실 크기 관련 대립유전자 중 표현형에서 유의적인 차이를 나타낸 4개의 유전자좌의 조합에 따라 종실 특성을 평가한 결과 종자 폭과 종자 두께는 천립중과 유의성을 나타내는 경향이 비슷하였다. 천립중의 무게 순으로 10개의 대립유전자 조합을 정리하여 비교한 결과 기존에 천립중 무게를 올린다고 보고된 대립유전자들의 조합은 8번째로 무거웠으며 기존에 알려진 결과와는 상반되는 결과였다. 이는 서로 다른 연구에서의 대립유전자와 표현형의 불일치가 서로 다른 다양한 유전자 배경의 차이로 인해 발생하는 것을 시사하며, 종실 크기에 관련된 유전자형이 다른 유전자좌에 의해 종실 특성의 변이가 발생하는 지에 대한 추가적인 연구가 필요하다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 연구사업(세부과제명: 장수형 밀 농업형질 개선을 위한 고밀도 유전자 지도 작성, 세부과제번호: PJ012792012020)에 의해 이루어진 것임.

보충자료

본문의 Supplementary Table 1과 Supplementary Table 2는 한국육종학회지 홈페이지에서 확인할 수 있습니다.

REFERENCES

1. Bednarek J, Boulafloous A, Girousse C, Ravel C, Tassy C, Barret P, Bouzidi MF, Mouzeyar S. 2012. Down-regulation of the *TaGW2* gene by RNA interference results in decreased grain size and weight in wheat. *J Exp Bot* 63: 5945-5955.
2. Bernard SM, Møller ALB, Dionisio G, Kichey T, Jahn TP, Dubois F, Baudo M, Lopes MS, Terce-Laforgue T, Foyer CH, Parry MAJ, Forde BG, Araus JL, Hirel B, Schjoerring JK, Habash DZ. 2008. Gene expression, cellular localisation and function of glutamine synthetase isozymes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Mol Biol* 67: 89-105.
3. Breseghello F, Sorrells ME. 2006. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics* 172: 1165-1177.
4. 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.
5. Dong L, Wang F, Liu T, Dong Z, Li A, Jing R, Mao L, Li Y, Liu X, Zhang K, Wang D. 2014. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Mol Breed* 34: 937-947.
6. Fujii H, Verslues PE, Zhu J. 2011. Arabidopsis decuple mutant reveals the importance of SnRK2 kinases in osmotic stress responses in vivo. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 1717-1722.
7. Gegas VC, Nazari A, Griffiths S, Simmonds J, Fish L, Orford S, Sayers L, Doonan JH, Snape JW. 2010. A genetic framework for kernel size and shape variation in wheat. *Plant Cell* 22: 1046-1056.
8. Guo Y, Sun J, Zhang G, Wang Y, Kong F, Zhao Y, Li S. 2013. Haplotype, molecular marker and phenotype effects associated with mineral nutrient and grain size traits of *TaGSL1a* in wheat. *Field Crops Res* 154: 119-125.
9. Hanif M, Gao F, Liu J, Wen W, Zhang Y, Rasheed A, Xia X, He Z, Cao S. 2016. *TaTGW6-A1*, an ortholog of rice *TGW6*, is associated with grain weight and yield in bread wheat. *Mol Breed* 36: 1.
10. Hu MJ, Zhang HP, Liu K, Cao JJ, Wang SX, Jiang H, Wu ZY, Lu J, Zhu XF, Xia XC, Sun GL, Ma CX, Chang C. 2016. Cloning and characterization of *TaTGW-7A* gene associated with grain weight in wheat via SLAF-seq-BSA. *Front Plant Sci* 7: 1902.
11. Huo J, Jiang Q, Hao C, Wang Y, Zhang H, Zhang X. 2014. Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding. *Plant Physiol* 164: 1918-1929.
12. Jiang Q, Hou J, Hao C, Wang L, Ge H, Dong Y, Zhang X. 2010. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene

- (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Funct Integr Genomics* 11: 49-61.
13. Jiang Y, Jiang Q, Hao C, Hou J, Wang L, Zhang H, Zhang S, Chen X, Zhang X. 2015. A yield-associated gene *TaCWL*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis. *Theor Appl Genet* 128: 131-143.
 14. Kang SW, Kim KM, Kang TG, Kang CS, Chun JB, Park CS, Cho SW. 2019. Mapping of QTL for yield traits in recombinant inbred lines derived from Korean wheat with long spike length. *Korean J Breed Sci* 51: 376-385.
 15. Kang TG, Kim KM, Kang SW, Kang CS, Chun JB, Park CS, Cho SW. 2020. Mapping of QTL for spike length in doubled haploid population of Korean wheats. *Korean J Breed Sci* 52: 104-114.
 16. Kim KH, Shin SH, Park S, Park JC, Kang CS, Park CS. 2014. Relationship between pre-harvest sprouting and functional markers associated with grain weight, *TaSus2-2B*, *TaGW2-6A*, and *TaCwi-A1*, in Korean wheat cultivars. *SABRAO J Breed Genet* 46: 319-328.
 17. Kim KM, Kim KH, Cheong YK, Choi CH, Kim YK, Park JH, Kim KH, Jang J, Choi JK, Bae JS, Min BK, Kim S, Han OK, Kim YJ, Kim BK, Park TI, Park CS, Kang CS. 2019. "Taejoong" a wheat variety with good noodle quality, red grain, long spike, and moderate resistance to *fusarium* head blight. *Korean J Breed Sci* 51: 445-452.
 18. Kulik A, Wawer I, Krzywinska E, Bucholc M, Dobrowolska G. 2011. *SnRK2* protein kinases-key regulators of plant response to abiotic stresses. *Omics* 15: 859-872.
 19. Lee HS, Jung JU, Kang CS, Heo HY, Park CS. 2014. Mapping of QTL for yield and its related traits in a doubled haploid population of Korean wheat. *Plant Biotechnol Rep* 8: 443-454.
 20. Li Q, Yang XH, Bai GH, Warburton ML, Mahuku G, Gore M, Dai JR, Li JS, Yan JB. 2010. Cloning and characterization of a putative GS3 ortholog involved in maize kernel development. *Theor Appl Genet* 120: 753-763.
 21. Li SS, Jia JZ, Wei XY, Zhang XC, Li LZ, Chen HM, Fan YD, Sun HY, Zhao XH, Lei TD, Xu Y, Jiang F, Wang H, Li L. 2007. A intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat. *Mol Breed* 20: 167-178.
 22. Li T, Liu H, Mai C, Yu G, Li H, Meng L, Jian D, Yang L, Zhou Y, Zhang H, Li H. 2019. Variation in allelic frequencies at loci associated with kernel weight and their effects on kernel weight-related traits in winter wheat. *Crop J* 7: 30-37.
 23. Lu J, Chang C, Zhang H-P, Wang S-X, Sun G, Xiao SH, Ma C-X. 2015. Identification of a novel allele of *TaCKX6a02* associated with grain size, filling rate and weight of common wheat. *PlosONE* 10: e0144765.
 24. Ma D, Yan J, He Z, Wu L, Xia X. 2012. Characterization of a cell wall invertase gene *TaCwi-A1* on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. *Mol Breed* 29: 43-52.
 25. Matsuoka M, Ashikari M. 2007. A quantitative trait locus regulating rice grain width. *Nat Genet* 39: 583-584.
 26. McGaw BA, Horgan R. 1983. Cytokinin catabolism and cytokinin oxidase. *Phytochem* 22: 1103-1105.
 27. Miao L, Mao X, Wang J, Liu Z, Zhang B, Li W, Chang X, Reynolds M, Wang Z, Jing R. 2017. Elite haplotypes of a protein kinase gene *TaSnRK2.3* associated with important agronomic traits in common wheat. *Front Plant Sci* 8: 368.
 28. Qin L, Hao C, Hou J, Wang Y, Li T, Wang L, Ma Z, Zhang X. 2014. Homologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2*. *BMC Plant Biol* 14: 107.
 29. Rasheed A, Wen W, Gao F, Zhai S, Jin H, Liu J, Guo Q, Zhang Y, Dreisigacker S, Xia X, He Z. 2016. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theor Appl Genet* 129: 1843-1860.
 30. Rural Development Administration (RDA). 2012. Standard of research and analysis for agricultural technology.
 31. Son JH, Kang CS, Cheong YK, Kim KH, Kim HS, Park JC, Kim KH, Kim BK, Park CS. 2015. Characterization of Korean wheat line with long spike. I. Agronomic traits and genetic variations. *Korean J Breed Sci* 47: 219-228.
 32. 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. *Nature genetics* 39: 623-630.
 33. Su Z, Hao C, Wang L, Dong Y, Zhang X. 2011. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 122: 211-223.
 34. Sun XY, Wu K, Zhao Y, Kong FM, Han GZ, Jiang HM, Huang XJ, Li RJ, Wang HG, Li SS. 2009. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred families in wheat. *Euphytica* 165: 615-624.
 35. Valluru R, Reynolds PM, Salse J. 2014. Genetic and molecular

- bases of yield-associated traits: a translational biology approach between rice and wheat. *Theor Appl Genet* 127: 1463-1489.
36. Yang Z, Bai Z, Li X, Wang P, Wu Q, Yang L, Li L, Li X. 2012. SNP identification and allelic-specific PCR markers development for *TaGW2*, a gene linked to wheat kernel weight. *Theor Appl Genet* 125: 1057-1068.
 37. Zhang JP, Liu WH, Yang XM, Gao AN, Li XQ, Wu X, Li LH. 2011. Isolation and characterization of two putative cytokinin oxidase genes related to grain number per spike phenotype in wheat. *Mol Biol Rep* 38: 2337-2347.
 38. Zhang L, Zhao YL, Gao LF, Zhao GY, Zhou RH, Zhang BS, Jia JZ. 2012. *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX2*, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytol* 195: 574-584.
 39. Zhang Y, Liu J, Xia X, He Z. 2014. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. *Mol Breed* 34: 1097-1107.