벼 단인자 계통과 우량 벼 품종의 도열병 저항성 분석을 통한 안정 저항성 유전자 탐색

백만기 · 박현수 · 이창민 · 이효정 · 정종민 · 안익근 · 현웅조 · 이지윤 · 정오영 · 정지웅 · 이점호 · 조영찬*

농촌진흥청 국립식량과학원

Identification of Stable Resistance Genes Based on Resistance Evaluation to Blast for Monogenic Lines and Leading Japonica Varieties in Rice

Man-Kee Baek, Hyun-Su Park, Chang-Min Lee, Hyo-Jeong Lee, Jong-Min Jeong, Eok-Keun Ahn, Wong-Jo Hyun, Ji-Yoon Lee, O-Young Jeong, Ji-Ung Jeung, Jeom-Ho Lee, and Young-Chan Cho*

National Institute of Crop Science, RDA, 181 Hyeoksins-Ro, Wanju 55365, Republic of Korea

Abstract Rice is the most important staple food in Korea. Rice blast, caused by *Magnaporthe oryzae*, is one of the most devastating diseases in the rice-growing world and in Korea. Eighteen major blast resistance genes were screened in 33 leading Korean japonica varieties using 44 DNA markers. The 33 leading japonica varieties are cultivated in 659,642 ha (90.4%), and a variety of Samkwang is cultivated widely on a nation-wide scale. Four resistance genes, *Pia*, *Pib*, *Pi19*, and *Pb1*, were detected in 10-21 varieties, and the *R*-genes of *Pii*, *Pish*, *Pita/Pita-2*, *Piz/Piz-t*, *Pi35*, and *Pi65(t)*, were present in 2-5 varieties. Five *R*-genes, *Pit*, *Pi5*, *Pi9*, *pi21*, and *Pi40*, were not detected in the Korean japonica rice varieties. A total of six varieties, two mid-late flowering varieties, Ilmi and Saeilmi, a medium flowering variety Gopum; and three early flowering varieties Jopyeong, Haedamssal, and Haedeul; were resistant to blast nursery screening over 12 years. A variety of Gopum harbored alleles for *Piz/Piz-t*, and three early flowering varieties, Jopyeong, Haedamssal, and Haedeul, had extensive loci of the multiple-gene family *Piz/Piz-t*, *Pi9*, and *Pi40* on chromosome 6. Two mid-late flowering varieties, Ilmi and Saeilmi, harbored the *Pita-2* gene, and Gopum had *Pita*. In the japonica rice breeding program, an effective means for enhancing stable resistance to blast would be introduced to 2-3 *R* genes among resistance genes *Pit*, *Pi5*, *Pi9*, *pi21* and *Pi40* which were not identified in Korean japonica rice varieties, and resistance genes *Pita/Pita-2*, *Piz-t/Piz-5*, to 2-3 *R* genes among and *Pi20* that showed stable resistance in monogenic IRBL lines.

Keywords rice, japonica, blast, resistance gene, monogenic line

Received on May 20, 2021. Revised on May 31, 2021. Accepted on July 26, 2021.

* Corresponding Author (E-mail: yccho62@hanmail.net, Tel: +82-63-238-5213, Fax: +82-63-238-5205)

서 언

쌀은 우리나라뿐만 아니라 전 세계 인구 50% 이상의 주식인 주요 식량작물이고, 아시아 열대지역에 재배되는 인디카 품종이 70% 이상이며, 자포니카는 한국, 일본, 중국 동북3성 및 미국 캘리포니아 지역 등 일부에서 재배되고 있다. *Magnaporthe oryzae* 균계에 의한 도열병은 벼 재배 모든 지역에서 유향기에서부터 성숙기까지 발생하여 10~30%의 수량 손실을 가져오며, 병 발생에 적합한 환경이 주어지면 80% 이상의 수량 손실을 가져온다. 도열병에 의한 피해는 매년 세계적으로 10~30%의 수량 손실을 발생시키며, 이는 50억 달러의 경제 손실에 해당한다(Skamnioti & Gurr 2009, Savary et al. 2019). 우리나라에서는 1970년대 통일형 품종들이 육성·보급되면서 짧은 기간 내

유전적 배경이 비슷한 통일형 품종의 재배면적이 급격히 증가하면서 자포니카와 통일형(인디카)에 친화적인 새로운 균계의 출현에 의해 1977-1978년 통일형 품종들의 도열병 저항성이 처음 붕괴되었다(山田과 李 1978). 그 후에 이들 균계가 우점되면서 진주벼(1980), 영풍벼, 풍산벼(1983, 1984), 천마벼(1987), 서남벼(1995), 일품벼(1993), 진미벼(1998) 등의 저항성이 붕괴되었으며, 1999년에는 대산벼, 동안벼 및 일미벼 등 유전적 배경이 유사한 품종의 재배면적이 급격히 증가하면서 목도열병이 대발생하였다(Han et al. 1998, 2001). 도열병 방제를 위한 농약 사용은 제한적인 성과를 가져오며, 생산비 증가뿐만 아니라 환경에 대한 나쁜 영향도 고려해야 한다. 따라서 도열병 저항성 유전자를 이용한 저항성 품종을 육성하여 재배하는 것이 가장 효과적이고 경제적인 방법이며(Ahn & Seshu 1991, Chukwu et al.

2020), 기후변화에 따라 새로운 균계들의 분화에 의한 저항성 붕괴를 극복하기 위해 다양한 유전자 활용과 집적 등으로 광범위 균계에 대한 지속저항성의 품종 개발이 효과적인 방안이다 (Khush 2005).

지금까지 벼 도열병에 대한 저항성 유전자 및 QTL 좌위는 100여 개 이상이 보고되었으며, 그들 중 45%는 자포니카에서, 51%는 인디카에서 탐색되었고, 4%는 *Oryza* 속의 야생벼에서 탐색되었다(Ashkani et al. 2016, Koide et al. 2009, Wang et al. 2014). 보고된 유전자 및 QTL 좌위들 중 28개 저항성 유전자와 2개 QTLs가 cloning 되어 기능이 밝혀졌다(Ashikawa et al. 2008, Hua et al. 2012, Liu et al. 2010, Okuyama et al. 2011, Takahashi et al. 2010, Yuan et al. 2011, Zhao et al. 2018). 이들 주요 저항성 유전자와 연관 DNA 마커가 개발되었으며(Hayashi et al. 2010, Kitazawa et al. 2019, Pradhan et al. 2015, Zheng et al. 2016), 도열병 저항성 벼 품종 개발 프로그램에서 저항성 유전자 선발 및 집적과 벼 품종 또는 유전자원들이 보유한 저항성 유전자 탐색에 활용되었다(Jia et al. 2004, Lee et al. 2015, Suh et al. 2013). 우리나라 벼 품종들은 *Pia*, *Pib*, *Pii*, *Pik* 및 *Pita* 등을 주요 유전자로 보유하고 있었으며, 특히 *Pib* 유전자는 자포니카 품종들의 44.3%, 통일형 품종들의 100%에서 탐색된 주동 유전자였다(Cho et al. 2007). 본 연구는 우리나라에서 재배면적 상위 20대 자포니카 벼 품종과 최고품질 벼 품종 등 33개 품종에 대해 분자표지를 이용한 도열병 저항성 유전자 분석과 LTH monogenic 계통 셋트와 함께 발못자리 도열병 검정을 통한 안정적인 저항성을 보인 품종 및 저항성 유전자를 탐색하였다.

재료 및 방법

시험재료

본 시험에 사용된 시험재료는 우리나라 2019년 벼 재배면적 상위 20개 품종과 최고품질 벼품종으로 육성·보급된 고품 등 총 33개 자포니카 벼 품종들이다. 도열병 저항성 유전자의 효과 분석을 위해 국제미작연구소에서 육성된 Lijiangxintuanhegu (LTH) 유전적 배경의 24개 도열병 저항성 유전자 단인자 계통(monogenic line) 셋트를 시험에 이용하였다(Tsunematsu et al. 2000).

발못자리 도열병 및 포장 도열병 검정

도열병 발못자리 검정은 국립식량과학원 전주(익산), 수원, 밀양, 철원, 상주 등의 검정포장과 경기 여주(이천), 충남 예산,

전남 나주 등 8개 도 기술원 시험포장에서 2009-2020년에 실시하였다. 단인자계통들은 2013년 도열병 발못자리 검정을 실시하지 못하였다. 이병성 평가는 국제미작연구소(IRRI) 표준평가 기준에 따라 0 (병반점 없음)에서 9 (식물체 완전 고사)까지 평가하였다. 도열병 발못자리 검정의 시비량은 $N-P_2O_5-K_2O=21-17-17$ kg/10a 수준으로 시비하였고, 질소는 80%를 기비로 시비하고 파종 후 12일과 20일에 각각 10%씩 추비하여 병발생을 유도하였다. 조사 시기는 파종 후 30일경 감수성 비교품종의 이병성이 7 이상이었을 때 조사하였다.

단인자 계통 셋트에 대한 포장 및 도열병과 목(이삭) 도열병 검정은 2020년 국립식량과학원 전주 시험포장에서 실시하였다. 포장 도열병은 Notteghem (1993)의 방법에 따라 최고 분얼기 전후 발병 최성기에 병반면적(% DLA)으로 조사하였고(Supplementary Fig. 1), 목(이삭) 도열병은 성숙기에 이삭목 감염 또는 이삭 지경의 30% 이상 감염 이삭수를 조사하여 이병수율(%)로 나타내었다. 포장 도열병 검정은 6월 중순에 이앙하여 $N-P_2O_5-K_2O=21-17-17$ kg/10a 시비수준으로 재배하였으며, 질소는 기비 80%, 이앙 후 15일 및 30일에 각각 10%씩 추비하였다.

DNA 마커를 이용한 저항성 유전자 분석

자포니카 품종들에 대한 도열병 저항성 유전자 분석은 *Pia*, *Pib*, *Pii*/*Pi3*, *Pigm*, *Pik*-multiple family genes, *Pish*, *Pit*, *Pita*/*Pita-2*, *Piz*/*Piz-t*, *Pb1*, *Pi5*, *Pi9*, *Pi19*, *pi21*, *Pi35*, *Pi40*, *Pi54* 및 *Pi65(t)* 등 18개 저항성 유전자좌위들과 연관된 44개 DNA 마커를 이용하여 분석하였다(Supplementary Table 1). Genomic DNA 추출은 파종 후 15일의 유묘 잎에서 다소 변형된 potassium acetate 방법으로 추출하였다(Dellaporta et al. 1983). 추출된 DNA는 1% agarose gel에 전기영동하여 quality를 평가하고 NanoDrop ND-1000 Spectrophotometer (ThermoFisher Scientific, USA)를 이용하여 정량하고, 20 ng/ul로 희석하여 사용하였다. 효소중합반응(PCR)은 genomic DNA 40 ng, 10× PCR buffer 2 μ L, 2.5 mM dNTPs 1.6 μ L, 10 pM allele-specific primer 0.5 μ L, Hot Start Taq polymerase 0.1 μ L (5U/ μ L) (Takara, Japan)를 혼합하여 최종 20 μ L로 조정하였다. 효소중합반응 프로그램은 최초 DNA 변성을 위해 95°C 5분 1회 후 DNA 변성 95°C 40s, annealing 50-65°C 40s, DNA 증폭 72°C 90s의 cycle 35회와 최종 DNA 증폭은 72°C에서 8분을 시행하였다. 각 DNA 마커의 annealing 온도는 DNA 마커 개발에서 제시된 온도에서 시행하였다(Supplementary Table 1). PCR product는 2.5-3% Agarose gel 전기영동하여 EtBr 염색 후 밴드를 확인하

였다. Co-dominant 마커들 중 agarose gel에서 다형성 확인이 어려운 마커의 PCR product는 ZAG DNA Analyzer (Agilent Technologies, Inc, USA)로 밴드의 염기수를 분석하였다.

결과 및 고찰

주요 품종의 유전적 배경 및 재배 특징

2019년 기준 재배면적 상위 20대 자포니카 품종들과 최고품질

품종 등 33개 벼품종들은 659,642 ha (90.4%)에 재배되었다 (Table 1). 이들 품종들은 대안, 고품, 하이아미, 해들, 일품, 오대, 신동진, 삼광 등 8품종의 I 군, 백옥찰, 청품, 칠보, 친들, 대보, 동진찰, 해담쌀, 해품, 호품, 황금노들, 현품, 일미, 진광, 진수미, 조평, 미품, 새청무, 새일미, 새누리, 수광, 운광, 예찬, 영호진미 등 23품종의 II 군, 추청, 고시히카리 등 2개 일본 육성품종의 III 군으로 구분할 수 있다. I 군 품종들은 일본 자포니카 품종 및 중간모본들과 교잡으로 육성되었고, 재배면적

Table 1. Cross combinations, developed years and cultivation areas of japonica leading rice varieties.

Variety	Cross combinations ^z	Years ^y	Premium quality	Cultivation area	
				ha	%
Chucheong	Madainishiki/(Wakaba/Kimmaze)-F ₅	(1970)	-	53,911	7.4
Odae	Akitsuho/Fuji269	1980	-	16,572	2.3
Ilpum	Suweon295-SV3/Inabawase	1990	-	53,970	7.4
Daeon	Oseto/Seomjinbyeo	1994	-	5,938	0.8
Ilmi	Milyang96//Milyang95 /Seomjinbyeo	1995	-	6,503	0.9
Dongjinchal	Milyang95 /SR11155-4-2/Toyonishiki	1998	-	22,002	3.0
Sindongjin	Hwayeong/YR13604 Acp22	1999	-	135,192	18.5
Samkwang	Suweon361/Milyang101	2003	○	111,847	15.3
Unkwang	Iksan435 /Cheolwon54	2004	○	17,054	2.3
Gopum	SR10252-32-2-2-2/Suweon366//SR15140-58-2-2-3	2004	○	14	0.0
Hopum	Milyang165*2/Iksan438	2006	○	2,889	0.4
Chilbo	Yeongdeog26 /Koshihikari	2007	○	159	0.0
Saenuri	Kyehwa17/ HR14026-B-68-6-1-5	2007	-	40,056	5.5
Hwanggeumnodeul	Milyang165/HR15151-B-21-3	2007	-	7,315	1.0
Haiami	Jinmi-protein mutant/Kyehwa	2008	○	3,492	0.5
Jinsumi	Milyang165/YR16195-B-B-24-1/Milyang169	2008	○	333	0.0
Baegokchal	Dongjinchal/YR17334Acp24 /Hwayeong	2008	-	7,315	1.0
Yeonghojinmi	Hitomebore/ Junam	2009	○	26,293	3.6
Jopyeong	HR16683-46-3/ HR18129-B-16	2010	-	7,638	1.0
Mipum	Koshihikari//Kyehwa/ Junam	2010	○	6,727	0.9
Sukwang	HR20017-B-19-3-1/HR19574-B-63-2	2011	○	1,172	0.2
Daebo	YR21247-68-1/Yeongdeog35	2011	○	2,760	0.4
Saeilmi	Ilmi*5/Hwayeong	2011	-	83,298	11.4
Hyeonpum	Iksan469/Sindongjin /Musashino7	2012	○	797	0.1
Chindeul	HR22538-GHB-36-4/Iksan471	2012	-	12,112	1.7
Haepum	Iksan493/Iksan495/Iksan496	2013	○	2,720	0.4
Haedamssal	YR25779 /Koshihikari// Unkwang/YR25779	2014	○	3,338	0.5
Cheongpum	Yeongdeog45 /Samkwang	2015	○	373	0.1
Jinkwang	Unkwang /Koshihikari// Hopum	2016	○	756	0.1
Haedeul	Gopum/Kangwon 4	2017	○	120	0.0
Yechan	Hopum/Iksan537	2017	○	170	0.0
Saecheongmu	Cheongmu/ Saenuri	2017	-	15,537	2.1
Koshihikari	Norin22/Norin1	(1956)	-	11,269	1.5

^zVarieties/lines of italic and thick letter were developed from the cross combination of Milyang95 and/or its' subsequent lines

^yYears developed to variety

327,145 ha (44.8%)에서 재배되었다. II 군의 품종들은 밀양95호 및 그 후대들과 교잡으로 육성되었으며, 재배면적 267,317 ha (36.6%)에 재배되고 있다. 오대(강원, 충북, 경기), 일품(경북), 대안(경기, 강원), 일미(전남) 및 신동진(전남(광주), 전북, 충남) 등은 특정지역을 중심으로 20년 이상 우량 장려품종으로 재배되고 있다(Supplementary Table 2). 삼광은 충남, 경북, 경기를 중심으로 강원, 충북(세종), 전남, 인천 등 전국 광범위한 지역에서 111,847 ha (15.3%)에 재배되는 최고품질 품종이다. 새일미는 분자표지 이용 여교잡 육종법(MASS)을 활용하여 일미 품종에 목도열병 저항성 유전자 *Pb1*을 도입하여 육성한 품종으로(Lee et al. 2015) 충남, 전남, 경남을 중심으로 83,298 ha (11.4%)에서 재배되고 있다. 새누리는 충남, 전남·북 및 경남·북 등에서 2013~2017년까지 116,609~189,861 ha의 재배면적 1위 다수성 품종이었다. 영호진미는 도열병에 매우 약하나 쌀외관 품질 및 밥맛이 우수하여 전남, 경남 등에서 26,293 ha에 재배되고 있다. 조생종 운광(충남, 전남·북, 경남·북)과 조평(전남·북, 경남·북)은 조기재배에 의한 추석 전 햅쌀 생산을 위하여 각각 17,054 ha 및 7,638 ha 재배되고 있다. 벼멸구 저항성 품종 친들은 충남 친환경 재배단지 등에서 12,112 ha 재배되고 있다. 찰벼 품종 동진찰(충남, 전남·북, 경남·북)과 백옥찰(전남, 경북)은 재배면적 4%에 해당하는 29,317 ha에서 재배되어 우리 고유 음식 및 가공품의 원료곡으로 소비되고 있다. 새청무는 전라남도농업기술원에서 2017년 육성하여 도내 15,537 ha에 재배되고 있다. 일본에서 도입된 추청 및 고시히카리 품종은 도열병 등 주요 병해에 약하고 키가 커서 도복되기 쉬운 재배 안정성이 낮은 품종이나 경기, 인천지역을 중심으로 각각 53,911 ha (7.4%) 및 11,269 ha (1.5%)에 재배되고 있다. 나머지 최고품질 벼품종들은 보급확대 노력으로 재배면적이 점진적으로 증가되고 있다.

분자표지 마커를 이용한 도열병 저항성 유전자 분석

Pia, *Pib*, *Pigm*, *Pii*(*Pi3*), *Pik*-multiple allele, *Pish*, *Pit*, *Pita*/*Pita-2*, *Piz*/*Piz-t*, *Pb1*, *Pi5*, *Pi9*, *Pi19*, *pi21*, *Pi35*, *Pi40*, *Pi54* 및 *Pi65* 등 18개 저항성 유전자 좌위들에 대해 분석한 결과, *Pit*, *Pi5* 및 *pi21* 유전자들 외 9개 유전자들이 자포니카 벼품종들에 탐색되었다(Table 2). *Pia*, *Pib*, *Pi19* 및 *Pb1* 등 4개 저항성 유전자는 각각 10 품종(30.3%), 19 품종(57.6%), 15 품종(45.4%) 및 21 품종(63.6%)들에서 탐색되었고, *Pii*(*Pi3*), *Pish*, *Pita*/*Pita-2*, *Piz*/*Piz-t*, *Pi35* 및 *Pi65*(*t*) 등 8개 저항성 유전자들은 각각 5 품종(15.2%), 2 품종(6.1%), 3 품종(9.1%), 3 품종

(9.1%), 4 품종(12.1%) 및 4 품종들(12.1%)에서 탐색되었다. 1970년부터 2006년까지 육성된 88개 자포니카 벼품종들의 도열병 저항성 유전자 분석에서 *Pia*, *Pib*, *Pii*(*Pi3*) 및 *Pita*/*Pita-2* 4개 저항성 유전자들이 각각 29 품종(32.9%), 39 품종(44.3%), 17 품종(19.3%) 및 32 품종(36.4%)들에서 탐색되었다고 보고하였다(Cho et al. 2007). *Pia* 및 *Pib* 유전자는 우점 저항성 유전자로 비슷한 보유 비율을 보였고, *Pii*(*Pi3*) 유전자는 일품, 하이아미 등 5품종(15.1%)에서 탐색되었으며, *Pita*/*Pita-2* 유전자는 일미, 고품, 새일미 등 3품종(9.1%)에서만 탐색되었다. *Pish* 유전자는 고품, 해들 및 새청무에서 탐색되었는데, 고품은 계보도내 Shimokita에서, 해들과 새청무는 Hitomebore에서 유래된 것으로 추정된다(Choi et al. 2007, RDA 2017). *Pish* 유전자가 일본 자포니카 품종 및 다수성 품종들 다수와 중국 자포니카 품종들의 65.6%에서 탐색된 결과와 차이를 보였다(Kitazawa et al. 2019, Wu et al. 2015). *Pi19* 유전자는 각각 추청, 일품, 신동진 등 15 품종(45.5%)에서 탐색되었고, *Pi35*는 일미, 동진찰, 보석찰, 새일미 등 4품종(12.1%), *Pi65*(*t*)는 하이아미, 미품 등 2품종(6.1%)에서 탐색되었다. 목도열병 저항성 유전자 *Pb1*은 대안, 신동진, 삼광 등 20개 품종들(60.6%)이 보유하는 것으로 나타났다(Table 2). 대안 외 *Pb1* 보유 품종은 모두 교배친으로 화영 또는 화영 후대 계통 및 품종들과 교잡으로 육성되어 *Modan* 유래 *Pb1*을 가지는 것으로 나타났다(Fujii et al. 2000, Lee et al. 2015).

6번 염색체 단완의 multiple-gene family 좌위의 *Piz*/*z-t/z-5*, *Pigm*, *Pi9* 및 *Pi40* 등의 유전자와 연관된 14개 DNA 마커에 대한 genotyping 결과는 Table 3과 같다. 오대, 운광, 조평, 해담쌀 및 해들 등 5품종의 그룹 I은 검정된 마커 *S29742*, *Pigm-2* 및 *Piz-ID18* 등 3개 외 11개 마커들에서 positive band를 형성하여, *Piz*/*z-t/z-5* 유전자 alleles을 광범하게 보유하고 인디카 유래 *Pigm*과 야생벼 유래 *Pi9*/*Pi40*의 pseudo-alleles를 가지는 것으로 생각된다. 그룹 III의 추청, 삼광, 칠보, 미품, 대보, 청품, 진광 및 Koshihikari 등은 모두 *Piz*/*z-t/z-5*, *Pigm*, *Pi9* 및 *Pi40* 유전자 연관 DNA 마커에 negative하여 관련 염색체 단편을 보유하지 않는 것으로 나타났다. 나머지 II 그룹의 품종들은 *S29742*, *Pigm-2*, *Pizt-PA*, *Pi9STS21* 및 *Pi9* 등 5개 마커에서 positive band를 생산하였고, 계보로 추정할 때 *Piz-t* allele을 가지는 것으로 생각된다.

11번 염색체 말단에 위치하는 도열병 저항성 유전자 *Pik*, *Pik-h*, *Pik-m*, *Pik-p*, *Pik-s* 등의 multiple family alleles에 대한 10개 마커에 대한 genotyping 결과는 7개 group으로 분류되었다

Table 2. Identification of 12 *R*-genes using DNA markers linked to blast resistance genes in japonica leading varieties.

Varieties	Reaction ^z	Blast nursery ^x (Mean±SD)	Resistance gene to blast												<i>Styb-i</i>	
			<i>Pia</i>	<i>Pib</i>	<i>Pii(Pi3)</i>	<i>Pish</i>	<i>Pit</i>	<i>Pita</i>	<i>Pi5</i>	<i>Pi19</i>	<i>pi21</i>	<i>Pi35</i>	<i>Pi65(t)</i>	<i>Pb1</i>	InDel7	
Chucheong	S	6.4±1.41	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Odae	MS	3.6±1.22	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ilpum	M	5.1±0.88	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Daeon	M	4.1±0.96	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Ilmi	RM	2.5±0.56	+	-	-	-	-	ta-2	-	-	-	+	-	-	-	+
Dongjinchal	MS	5.2±1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Sindongjin	M	3.6±0.94	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Samkwang	M	3.6±1.11	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Unkwang	R	3.1±0.78	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
Gopum	R	2.5±0.75	-	+	-	+	-	ta	-	-	-	-	-	-	-	-
Hopum	M	4.1±1.49	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Chilbo	M	5.3±1.71	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
Saenuri	M	5.1±1.26	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Hwanggeumnodeul	M	3.9±1.33	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Haiami	MS	6.3±1.06	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
Jinsumi	M	4.5±1.47	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Baegokchal	M	3.8±0.73	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
Yeonghojinmi	S	6.9±1.03	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Jopyeong	R	2.1±0.65	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
Mipum	MS	6.0±0.89	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
Sukwang	R	3.6±1.26	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Daebo	M	4.1±1.51	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Saeilmi	RM	2.6±1.08	-	-	-	-	-	ta-2	-	-	-	+	-	+	+	+
Hyeonpum	S	6.2±1.68	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Chindeul	RM	3.4±0.99	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Haepum	M	4.5±0.90	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Haedamssal	RM	2.8±0.86	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Cheongpum	M	3.7±1.16	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Jinkwang	M	3.8±0.98	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Haedeul	RM	2.9±0.79	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Yechan	RM	4.0±1.08	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Saecheongmu	(R) ^y	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Koshihikari	S	7.3±0.75	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-

^zR, resistance; RM, moderately resistance; M, medium resistance; MS, moderately susceptible; S, susceptible when developed the variety

^yR was evaluated in Jeollanamdo Agriculture Research and Extension Service

^xMean incidence and standard deviation of blast nursery screening from 2009 to 2020

(Table 4). I 군의 오대는 분석된 10개 마커 모두에서 positive band가 탐색되었고, 추청, 일품, 칠보 등은 Koshihikari와 같이 *Pikh-1* 마커 외 9개 마커에서 positive band를 생성하였다. II 군으로 분류된 대안, 일미, 동진찰, 친들 등은 *Ckm1*, *Ckm2*, *Dkm1*, *Dkm2*, *Pik-ID014* 등 5개 DNA 마커에 대해 밴드를

형성하였고 *Pik-ID011*, *Pikp1*, *Pikh-1* 등에 대해서는 서로 다른 allele type을 보였다. 이들 품종들은 Koshihikari 또는 후대 품종 및 계통들과 교잡으로 육성되어 *Pik-s* 유전자를 보유하는 것으로 생각 된다(Kobayashi et al. 2018). 운광, 미품, 청품 등의 III 군, 새누리, 새일미, 현품 등의 IV 군, 삼광, 호품, 황금노들,

Table 3. Allele-types for DNA markers linked to *Pigm/Piz/Piz-t/Pi9/Pi40* loci on chromosome 6.

Variety	Group	<i>Pigm</i>				<i>Piz/Piz-t</i>					<i>Pi9</i>				<i>Pi40</i>
		S29742	Pigm-2	Pigm-4	ZJ58.7-6	zt6057	zt4792	Pizt-PA	Piz-D18	Piz-D22	Pi9STS21	F9	PB9-1	Pi9	9871.T7E
Chucheong	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Odae	I	-	-	+	+	+	+	+	Z	Z	+	+	+	+	+
Ilpum	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Daean	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Ilmi	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Dongjinchal	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Sindongjin	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Samkwang	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Unkwang	I	-	-	+	+	+	+	+	-	Z	+	+	+	+	+
Gopum	III	-	-	+	-	-	+	-	Z-t	Z	-	+	-	-	-
Hopum	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Chilbo	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saenuri	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Hwangkeumnodeul	II	+	+	-	-	-	-	+	Z-t	-	+	-	-	+	-
Haiami	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Jinsumi	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Baegokchal	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Yeonghojinmi	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Jopyeong	I	-	-	+	+	+	+	+	-	Z	+	+	+	+	+
Mipum	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sukwang	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Daebo	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saeilmi	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Hyeonpum	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Chindeul	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Haepum	II	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Haedamssal	I	-	-	+	+	+	+	+	-	Z	+	+	+	+	+
Cheongpum	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jinkwang	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Haedeul	I	-	-	+	+	+	+	+	-	Z	+	+	+	+	+
Yechan	II	+	+	-	-	-	-	+	Z-t	-	+	-	-	+	-
Saecheongmu	II	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
Koshihikari	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

수광, 진광, 예찬 등의 V 군은 분석된 각각 다른 2-3개 마커들에서 공통적인 밴드를 형성하였고, 신동진 등 VI 군의 10개 품종들은 *Pikh-1* 마커에서 밴드가 형성되었고, 하이아미는 분석된 모든 마커에서 밴드가 형성되지 않았다. 이들 품종들은 *Pik-multiple family* 좌위의 특정 유전자를 가지지 않는 것으로 생각된다.

인디카 유래 *Pi5* 및 *Pit* 유전자들은 우리나라 자포니카 품종에서 탐색되지 않았으며(Table 2), 중국 128개 자포니카 품종들에서도 유전자가 탐색되지 않았는데(Wu et al. 2015), 이들 유전자들은 자포니카 유전적 배경의 품종에 도입될 때 linkge-drag 등의 효과에 의해 배제된 것인지 검토할 필요가 있다. *pi21*은

일본 발벼 Owarihatamochi에서 유래한 포장 저항성 유전자로 우리나라 자포니카 재배벼에서 탐색되지 않았고(Fukuoka & Okuno 2001), 우리나라 유전자원인 잡초성 발벼 금릉앵미33 (GL33)에서 탐색된 4번 염색체상의 도열병 저항성 QTL *qBL4.1*이 *pi21* 유전자와 같은 유전자로 추정된다(Fig. 1, Cho et al. 2010).

단일자 계통의 발못자리 및 포장도열병 저항성 검정

29개 단일자 계통들에 대해 2009~2020년(2013년 제외)까지 11개년 동안 8개 지역에서 발못자리 도열병 검정을 하였다(Fig. 2 및 Supplementary Table 3). IRBLzt-T, IRBLta-CP1, IRBL20-IR24

Table 4. Allele-types for DNA markers linked to *Pik*-multiple family genes on chromosome 11.

Variety	Group	<i>Pik</i> -multiple family genes									
		Ckm1	Ckm2	Dkm1	Dkm2	Pik-ID001	Pik-ID007	Pik-ID011	Pik-ID014	Pikp1 (Pik-p)	Pikh-1 (Pi54)
Chucheong	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Odae	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ilpum	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Daeon	II	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+
Ilmi	II	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-
Dongjinchal	II	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-
Sindongjin	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Samkwang	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Unkwang	III	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+
Gopum	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Hopum	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Chilbo	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Saenuri	IV	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
Hwangkeumnodeul	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Haiami	VII	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jinsumi	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Baegokchal	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Yeonghojinmi	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Jopyeong	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Mipum	III	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+
Sukwang	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Daebo	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Saeilmi	IV	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
Hyeonpum	IV	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
Chindeul	II	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+
Haepum	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Haedamssal	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Cheongpum	III	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+
Jinkwang	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Haedeul	VII	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Yechan	V	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Saecheongmu	VI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Koshihikari	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-

등 3개 단인자 계통들은 평균 이병성 2.8~3.0으로 지역간 및 연차간 안정적인 저항성 계통으로 판별되었고, IRBLkm-Ts, IRBLz5-CA, IRBL9-W 등 3개 단인자 계통들도 평균 이병성 3.5~3.7로 비교적 안정적인 중도저항성 계통으로 판별되었다. IRBLa-A, IRBLi-F5, IRBLks-F5, IRBLk-Ka, IRBLz-Fu, IRBLta-CT2, IRBLb-B 등 7개 단인자 계통들은 평균 이병성이 6.2~7.6의 이병성 반응을 보였고, IRBLks-S 등 나머지 19개

계통들은 평균 이병성 3.5~5.9의 중도 저항성 반응을 보였다. 이상의 결과에서 *Piz-t*, *Pita*, *Pi20*, *Pik-m*, *Piz-5*, *Pi9* 등의 단인자 계통들이 광범위한 지역에서 안정적인 저항성을 보인 결과는 Cho et al. (2005)와 Tsunematsu et al. (2000) 등의 보고와 같은 경향이었다.

단인자 계통들의 포장 도열병 저항성 검정에서 IRBLa-A, IRBLi-F5, IRBLks-S, IRBLkp-K60, IRBLz-Fu, IRBLta-K1,

Fig. 1. PCR amplification pattern of molecular marker of *pi21*-InDel that discriminate *pi21* locus.

Fig. 2. Mean and SD of disease incidence of monogenic lines in the blast nursery during 12 years (2009-2020).

Table 5. Disease incidence of monogenic lines to leaf and neck blast in paddy field in Jeonju, 2020.

Lines	Genes	Blast incidence (%)		Lines	Genes	Blast incidence (%)	
		Leaf ^a	Neck			Leaf	Neck
IRBLa-A	<i>Pia</i>	64	7.4	IRBLta2-Pi	<i>Pita-2</i>	0.5	1.6
IRBLi-F5	<i>Pii</i>	32	3.3	IRBLb-B	<i>Pib</i>	50	6.5
IRBLks-F5	<i>Pik-s</i>	0.5	1.6	IRBLt-K59	<i>Pit</i>	0	1.7
IRBLks-S	<i>Pik-s</i>	16	3.8	IRBLsh-S	<i>Pish</i>	2	2.8
IRBLk-Ka	<i>Pik</i>	5	14.0	IRBLsh-B	<i>Pish</i>	4	4.6
IRBLkp-K60	<i>Pik-p</i>	50	8.8	IRBL1-CL	<i>Pil</i>	20	0.8
IRBLkh-K3	<i>Pik-h</i>	4	1.5	IRBL3-CP4	<i>Pi3</i>	32	2.3
IRBLkm-Ts	<i>Pik-m</i>	0.5	0	IRBL5-M	<i>Pi5</i>	8	0
IRBLz-Fu	<i>Piz</i>	82	(Die)	IRBL7-M	<i>Pi7</i>	16	0
IRBLz5-CA	<i>Piz-5</i>	0.5	0	IRBL9-W	<i>Pi9</i>	1	0.2
IRBLzt-T	<i>Piz-t</i>	0.5	0	IRBL11-Zh	<i>Pi11</i>	8	0
IRBLta-K1	<i>Pita</i>	16	3.9	IRBL12-M	<i>Pi12</i>	1	0
IRBLta-CT2	<i>Pita</i>	32	2.2	IRBL19-A	<i>Pi19</i>	0.5	2.7
IRBLta-CP1	<i>Pita</i>	0.5	1.2	IRBL20-IR24	<i>Pi20</i>	2	0
IRBLta2-Re	<i>Pita-2</i>	60	0.6	LTH	-	60	9.5

^aDLA (%) was evaluated by the method of Notteghem (1993).

IRBLta-CT2, IRBLta2-Re, IRBLb-B, IRBL1-CL, IRBL3-CP4, IRBL7-M 등 12 계통은 16~82%의 잎도열병 병반면적으로 큰 피해를 입었으며, IRBLz-Fu 계통은 출수기 전에 모든 개체가 고사하였다(Table 5, Supplementary Fig. 2). IRBLk-Ka, IRBLkh-K3, IRBLsh-S, IRBLsh-B, IRBL5-M, IRBL11-Zh 등의 계통들은 잎도열병 병반면적이 2~8%였고, 나머지 계통들은 1% 이하의 병반면적을 보였다. 목도열병은 IRBLkm-Ts, IRBLz5-CA, IRBLzt-T, IRBLta2-Re, IRBL1-CL, IRBL5-M, IRBL7-M, IRBL9-W, IRBL11-Zh, IRBL12-M, IRBL20-IR24 등의 계통들에서 0~0.8% 범위의 낮은 발병율을 보였고, IRBLk-Ka 계통은 14%, 나머지 계통들은 1.2~8.8%의 발병율을 보였다. 잎도열병

발병율이 높았던 계통들 대부분은 목도열병 발병율도 대체로 높았지만 IRBLta2-Re, IRBL1-CL, IRBL5-M, IRBL7-M, IRBL11-Zh 등은 목도열병 발병율이 0~0.8%의 낮은 이병율을 보였다. 이 같은 결과는 잎도열병과 목도열병 발생과 상관이 낮았다는 보고와 관련이 있는 것으로 보인다(Shim et al. 2012). 또한 IRBLta2-Re 계통은 잎도열병은 병반면적 60%였으나 목도열병 이병율이 0.6%로 낮았던 것은 *Pita-2* 유전자가 목도열병 저항성에 효과가 있었다는 결과와 관련이 있는 것으로 생각된다(Personal communication, Dr. S. Koizumi). 이상의 결과에서 IRBLkm-Ts, IRBLz5-CA, IRBLzt-T, IRBLta-CP1, IRBLta2-Pi, IRBL1-CL, IRBL9-W, IRBL12-M 및 IRBL20-IR24 등의 계통들이 포장 도열병에 보다 안정적인 도열병 저항성을 보였으며, 동일 저항성 유전자의 유래가 다른 단인자 계통들의 저항성 차이는 검토가 필요하다.

자포니카 벼품종의 도열병 저항성 검정 및 유전자 효과

2009~2020년까지 12년 동안 8개 지역에서 33개 품종들에 대한 도열병 발못자리 검정결과, 2009년, 2010년, 2011년 및 2015년 등 4개년과 전주, 밀양 및 상주 3개 지역이 도열병 발병율이 높았다(Supplementary Table 4). 또한, 2014년과 2018년은 재배품종들에 대한 도열병 발병이 가장 낮았고, 지역간 발병 편차는 큰 것으로 나타났다. 2020년은 도열병 발못자리 발생이 증가하였고, 재배품종과 단인자 계통들 간 발병 차이가 다른 년도들 보다 큰 것으로 나타났다. 충남 예산은 연차간 이병성 차이가 크게 나타났고, 경기 이천(여주)은 2011년 이후 도열병 발병이 감소하는 경향이였다.

33개 주요 자포니카 벼품종들에 대한 도열병 발못자리 검정

결과는 Fig. 3 및 Supplementary Table 5와 같다. 일미, 고품, 조평, 새일미, 해담쌀, 해들 6개 품종들의 평균 이병성 반응이 2.1~2.9, 표준편차가 0.56~1.08로 지역간 및 연차간 이병성 차이가 적은 안정적인 저항성을 보였다. 추청, 하이아미, 영호진미, 현품, 고시히카리 등은 평균 이병성 반응이 6.3~7.6, 표준편차가 0.75~1.68로 잎 도열병에 매우 약한 이병성 반응을 보였다. 오대 등 나머지 22 품종들은 평균 이병성 반응이 3.1~6.0, 표준편차가 0.73~1.71로 지역간 및 연차간 이병성 차이가 큰 중도 저항성이었다. 중도 저항성 품종들 중 삼광, 해품, 진광 등의 품종들은 지역간, 연차간 변이가 적었고, 오대, 동진찰, 호품, 칠보, 황금노들, 진수미, 수광, 대보 등의 품종들은 변이가 크게 나타났다.

저항성 품종들 중 일미, 새일미 및 고품은 *Pita-2* 또는 *Pita* 유전자들이 저항성을 증진시킨 것으로 추정된다(Table 2). 6번 염색체상의 multiple-gene family 좌위의 *Piz/z-t/z-5* allele을 광범위하게 포함하는 I군의 조평, 해담쌀 및 해들 등 조생 품종들은 계보도로 추정할 때 *Piz* 유전자를 가지는 것으로 보이며 잎도열병에 저항성 반응을 보였다(Table 3, Fig. 3, Supplementary Table 5). 1980~2005년에 육성된 조생 품종들 중 *Piz* allele 또는 *Pi9(t)*의 pseudo-allele을 가지는 대부분 품종들이 잎도열병에 대해 중도저항성 이상이었다는 결과와 일치하였다(Cho et al. 2007). 모든 검정 마커에 대해 negative하였던 삼광, 칠보, 미품, 대보, 청품, 진광 등 II 군의 6 품종들은 중도 저항성이었다(Table 3). *Pigm/Piz-t/Pi9* 관련 alleles의 일부 마커에 대해 positive하였던 일품, 대안, 동진찰, 신동진, 호품, 새누리, 황금노들, 진수미, 백옥찰, 수광, 친들, 해품, 예찬, 새청무 등 14품종들은 중도 저항성을, 하이아미, 영호진미, 현품 등 3품종들은 이병성 품종들로 지역간 및 연차간 편차가 큰 것으로 나타났다(Fig. 3, Supplementary

Fig. 3. Mean and SD of disease incidence of japonica leading varieties in the blast nursery during 12 years (2009-2020).

Table 5). 이 같은 결과는 일본 벼재배 포장에서 발생하는 병원성 변이 군계에 대해 *Piz-t* 유전자는 취약하다는 결과와 관련이 있는지 검토할 필요가 있다(Yokoo 2005). *Pikh-1* 마커 외 모든 마커들에서 positive하였던 추청, 오대, 일품, 칠보, Koshihikari 등은 계보도상 *Pik* 또는 *Pik-s* 유전자를 가지며, 이들은 이병성 또는 중도 저항성이었다(Table 4, Fig. 2, Supplementary Table 4). 반대로 모든 마커들에서 negative하였던 고품, 조평, 해담쌀 등은 저항성, 신동진, 진수미, 백옥찰, 대보, 해품 등은 중도 저항성, 하이아미, 영호진미 등은 이병성이었다. 이들의 결과에서 *Pik*-multiple family gene은 우리나라 도열병 군계에 효과적인 저항성을 보이지 않는 것으로 생각된다(Table 4, Supplementary Table 5). *Pb1* 유전자 보유 품종들 중 운광(이천 34.2%), 황금노들(이천 6.3%), 진수미(이천 6.1%), 영호진미(익산 6.8%), 현품(익산 10.2%), 진광(진주 6%) 및 예찬(전주 10.9%) 등은 품종육성 당시 지역적응시험지의 4~6 지역 도열병 포장 목도열병 평가에서 최소 1 지역 이상에서 6% 이상 이병율을 보였다. *Pb1* 유전자를 가지는 새일미는 도열병 hot-spot 지역에서 목도열 이병율이 0.0~3.3% 였다(Lee et al. 2015). 이상의 결과들에서 *Pb1* 저항성 유전자의 목도열병 저항성 효과에서 다소 차이를 보이는 것은 양적형질 유전자좌(QTL) 효과를 보이는 것과 관련 있는 것으로 생각 된다(Fujii et al. 2000). 이상의 결과에서 우리나라 자포니카 벼품종에서 탐색되지 않았던 인디카 및 야생벼 유래 저항성 유전자 *Pit*, *Pi5*, *pi21*, *Pi9* 및 *Pi40* 등과 단인자 계통에서 안정적인 저항성을 보였던 *Pita/Pita-2*, *Piz-t/Piz-5*, *Pi20* 등의 활용은 우리나라 도열병 군계에 대해 안정적인 저항성의 품종 개발에 효과적일 것으로 생각된다.

적 요

본 연구는 우리나라 벼 재배면적 상위 20대 우량 품종과 최고품질 품종으로 육성 보급된 품종 등 33개 자포니카 벼품종에 대해 도열병 저항성 평가 및 DNA 마커 이용 저항성 유전자 분석을 통해 안정지속 저항성의 유전자를 탐색하였다.

1. 33개 자포니카 품종들은 659,642 ha (90.4%)에 재배되었고, 삼광 품종은 전국적으로 가장 광범위하게 재배되는 품종이었다.
2. *Pia*, *Pib*, *Pi19* 및 *Pb1* 등은 10~21 품종들에서 탐색된 우점 도열병 저항성 유전자들이었고, *Pii*, *Pish*, *Pita/Pita-2*, *Piz-t*, *Pi35* 및 *Pi65(t)* 등은 각각 2~5 품종에서 탐색되었다.
3. 발못자리 도열병 검정에서 중만생종 일미 및 새일미, 중생종

고품, 조생종 조평, 해담쌀 및 해들 등의 품종들이 저항성이었다.

4. 중생종 고품은 *Piz/Piz-t* allele을 보유하고, 조생종 조평, 해담쌀 및 해들 등은 *Piz/Piz-t*, *Pi9*, *Pi40* 등의 multiple-gene family의 광범위 allele을 보유하고 있었다.
5. 11번 염색체 *Pik*-multiple family 좌위의 유전자들은 우리나라 도열병 군계에 강한 저항성 효과를 보이지 못하였다.
6. 우리나라 자포니카 벼품종에서 탐색되지 않았던 *Pit*, *Pi5*, *Pi9*, *pi21* 및 *Pi40* 등의 광범위 저항성 유전자들과 단인자 계통에서 안정적인 저항성 효과를 보였던 *Pita/Pita-2*, *Piz-t/Piz-5*, *Pi20* 등은 저항성 품종 육성에 효과적으로 활용 가능할 것이다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 농업과학기술 연구개발사업(과제번호: PJ01606702)의 지원에 의해 이루어진 것입니다.

보충자료

본문의 Supplementary Figs. 1, 2와 Supplementary Tables 1-5는 한국육종학회지 홈페이지에서 확인할 수 있습니다.

REFERENCES

1. Ahn SW, Seshu DV. 1991. Blast reaction of durably resistance rice cultivar in multiflication trials. *Phytopathology* 81: 1150.
2. Angeles-Shim RB, Peyes V, del Valle MM, Lapis RS, Shim J, Sunohara H, Jena KK, Ashikari M, Doi K. 2020. Marker-assisted introgression of quantitative resistance gene *pi21* confers broad-spectrum resistance to rice blast. *Sci Direct* 27: 113-123.
3. Ashikawa I, Hayashi N, Yamane H, Kanamori H, Wu J, Matsumoto T, Ono K, Yano M. 2008. Two adjacent nucleotide-binding site-leucine-rich repeat class genes are required to confer *Pikm*-specific rice blast resistance. *Genetics* 180: 2267-2276.
4. Ashkani S, Rafii MY, Shabanimofrad M, Ghasemzadeh A, Ravanfar SA, Latif MA. 2016. Molecular progress on the mapping and cloning of functional genes for blast disease in rice (*Oryza sativa* L.): Current status and future consid-

- erations. Crit Rev Biotechnol 36: 353-367.
5. Cho YC, Kim JJ, Jeung JU, Jeong JM, Suh JP, Yang CI, Shin YS, Roh JH, Kim MK, Kim YG. 2010. 'Suweon545' harboring QTL related to blast resistance in Korean weedy rice. Korean J Breed Sci 42(Suppl. 1): 138.
 6. Cho YC, Kwon SW, Choi IS, Lee SK, Jeon JS, Oh MG, Roh JH, Hwang HG, Kim YG. 2007. Identification of major blast resistance genes in Korean rice varieties (*Oryza sativa* L.) using molecular markers. J Crop Sci Biotechnol 10: 265-276.
 7. Cho YC, Roh JH, Kim BR, Choi IS, Kim MK, Han SS, Fukuta Y, Hwang HG, Kim YG. 2005. Reaction of resistance genes of monogenic lines to rice blast (*Magnaporthe grisea*). Korean J Breed Sci 37: 155-161.
 8. Choi IS, Kim YG, Cho YC, Hong HC, Baek MK, Choi YH, Hwang HG, Oh MG, Kim MK, Lee JH, Yang SJ, Kang KH, Jung KH, Lee JI, Kim KJ, Lee KS, Han SS, Lee YT. 2007. A medium-maturing, multi-disease resistant and good eating-quality rice variety Gopumbyeon. Korean J Breed Sci 39: 586-587.
 9. Costanzo S, Jia Y. 2010. Sequence variation at the rice blast resistance gene *Pi-km* locus: Implications for the development of alleles specific markers. Plant Sci 178: 523-530.
 10. Chukwu SC, Rafii MY, Ramlee SI, Ismail SI, Oladosu Y, Kolapo K, Musa I, Halidu J, Muhammad I, Ahmed M. 2020. Marker-assisted introgression of multiple resistance genes confers broad spectrum resistance against bacterial leaf blight and blast diseases in PUTRA-1 rice variety. Agronomy 10: 42.
 11. Dellaporta SL, Wood J, Hick JB. 1983. A plant DNA mini preparation, Version II. Plant Mol Biol Rep 1: 19-21.
 12. Deng Y, Zhu X, Shen Y, He Z. 2006. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus *Pigm(t)* tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety. Theor Appl Genet 113: 705-713.
 13. Fjellstrom R, Conawaybormans CA, Mcclung AM, Marchetti MA, Shank AR, Park WD. 2004. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three Pi genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes. Crop Sci 44: 1790-1798.
 14. Fujii K, Hayano-Saito Y, Saito K, Sugiura N, Hayashi N, Tsuji T. 2000. Identification of a RFLP marker tightly linked to the panicle blast resistance gene, *Pb1*, in rice. Breed Sci 50: 183-188.
 15. Fukuoka S, Okuno K. 2001. QTL analysis and mapping of *pi21*, a recessive gene for field resistance to rice blast in Japanese upland rice. Theor Appl Genet 103: 185-190.
 16. Gandeka M, Yan C, Ratemo BO, Wang X, Xu GX, Mo CH, Mou T. 2015. Developing rice restorer lines resistance to bacterial blight, blast and brown plant hopper by molecular pyramiding. Intl J Agrono & Agricul Res 7: 155-165.
 17. Han SS, Choi SH, Ra DS, Eun MY. 1998. Analysis of rapid increase of rice blast fungus race KI-409 in Korea. Korean J Plant Pathol 14: 705-709.
 18. Han SS, Ryu JD, Shim HS, Lee SW, Hong YK, Cha KH. 2001. Breakdown of resistant cultivars by new race KI-1117a and race distribution of rice blast fungus during 1999~2000 in Korea. Res. Plant Dis 7: 86-92.
 19. Hayashi K, Hashimoto N, Daigen M, Ashikawa I. 2004. Development of PCR-based SNP markers for rice blast resistance genes at the *Piz* locus. Theor Appl Genet 108: 1212-1220.
 20. Hayashi K, Yasuda N, Fujita Y, Koizumi S, Yoshida H. 2010. Identification of the blast resistance gene Pit in rice cultivars using functional markers. Theor Appl Genet 121: 1357-1367.
 21. Hua L, Wu J, Chen C, Wu W, He X, Lin F, Wang L, Ashikawa I, Matsumoto T, Pan Q. 2012. The isolation of Pi1, an allele at the *Pik* locus which confers broad spectrum resistance to rice blast. Theor Appl Genet 125: 1047-1055.
 22. Jeung JU, Kim BR, Cho YC, Han SS, Moon HP, Lee YT, Lee YT, Jena KK. 2007. A novel gene, *Pi40(t)*, linked to the DNA markers derived from NBS-LRR motif confers broad spectrum of blast resistance in rice. Theor Appl Genet 115: 1163-1177.
 23. Jia Y, Wang Z, Fjellstrom RG, Moldenhauer KAK, Azam MDA, Correll J, Lee FN, Xia Y, Rutger JN. 2004. Rice *Pi-ta* gene confers resistance to the major pathotypes of the rice blast fungus in the United States. Phytopathology 94: 296-301.
 24. Khush GS. 2005. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. Plant Mol Biol 59: 1-6.
 25. Kitazawa N, Shomura A, Mizubayashi T, Ando T, Nagata K, Hayashi N, Takahashi A, Yamanouchi U, Fukuoka S. 2019. Rapid DNA-genotyping system targeting ten loci for resistance to blast disease in rice. Breeding Sci 69: 68-83.
 26. Kobayashi A, Hori K, Yamamoto T, Yano M. 2018. Koshihikari: A premium short-grain rice cultivar - its expansion and breeding in Japan. Rice 11: 15.

27. Koide Y, Kobayashi N, Xu D, Fukuta Y. 2009. Resistance genes and selection DNA markers for blast disease in rice (*Oryza sativa* L.). Jpn Agric Res Q 41: 31-37.
28. Lee JH, Lee JY, Yoon YN, Kim SY, Hur YJ, Yeo US, Sohn YB, Song YC, Park DS, Nam MH, Cho JH. 2015. Enhancement of panicle blast resistance in Korean rice cultivar 'Saeilmi' by marker assisted backcross breeding. Plant Breed Biotech 3: 1-10.
29. Liu J, Wang X, Mitchell T, Hu Y, Liu X, Dai L, Wang GL. 2010. Recent progress and understanding of the molecular mechanisms of the rice-*Magnaporthe oryzae* interaction. Mol Plant Pathol 11: 419-427.
30. Notteghem JL. 1993. Durable resistance to rice blast disease. pp. 125-134. In: Jacobs TH, Parlevliet JE. (Eds) Durability of disease resistance. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
31. Okuyama Y, Kanzaki H, Abe A, Yoshida K, Tamiru M, Saitoh H, Fujibe T, Matsumura H, Shenton M, Galam DC, Undan J, Ito A, Sone T, Terauchi R. 2011. A multifaceted genomics approach allows the isolation of the rice Pia-blast resistance gene consisting of two adjacent NBS-LRR protein genes. Plant J 66: 467-479.
32. Pradhan SK, Nayak DK, Mohanty S, Behera L, Barik SR, Pandit E, Lenka S, Anandan A. 2015. Pyramiding of three bacterial blight resistance genes for broad-spectrum resistance in deep water rice variety, Jalmagna. Rice 8: 1-14.
33. Qu S, Liu G, Zhou B, Bellizzi M, Zeng L, Dai L, Han B, Wang GL. 2006. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice. Genetics 172: 1901-1914.
34. Ramkumar G, Mohan KM, Sudarshan I, Sivaranjani AKP, Gopalakrishna K, Neeraja CN, Balachandran SM, Sundaram RM, Prasad MS, Rani NS, Prasad AMR, Viraktamath BC, Madhav MS. 2011. Development and validation of functional marker targeting an InDel in the major rice blast disease resistance gene *Pi54* (*Pikh*). Mol Breeding 27: 129-135.
35. RDA (Rural Development Administration). 2017. 2017 Result Report of New Variety Deliberate Council for Official Development in Agriculture Crop, RDA. pp. 43-52 (Korean).
36. Savary S, Willocquet L, Pethybridge SJ, Esker P, McRoberts N, Nelson A. 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. Nat Ecol 3: 430-439.
37. Skamnioti P, Gurr SJ. 2009. Against the grain: Safeguarding rice from rice blast disease. Trends Biotechnol 27: 141-150.
38. Shim HS, Yeh WH, Yoo Myung IS, Hong SK, Lee SD. 2012. Pathogenic races of *Pyricularia oryzae* isolated from various rice cultivars on the blast nursery and paddy field in different locations. Res Plant Dis 18: 324-330.
39. Su J, Wang W, Chen S, Wang C, Yang J, Feng A, Zhu X. 2020. Development of specific DNA markers for detecting the rice blast resistance gene alleles *Pi2/9/z-t*. Agricultural Biotechnology 9: 9-17.
40. Suh JP, Jeung JU, Noh TH, Cho YC, Park SH, Park HS, Shin MS, Kim CK, Jena KK. 2013. Development of breeding lines with three pyramided resistance genes that confer broad-spectrum bacterial blight resistance and their molecular analysis in rice. Rice 6: 5.
41. Sun LT, Lin TZ, Jing DD, Yu B, Qian HF, Zeng SY, Li C, Yao WC, Du CC, Hu QF, Zhou YW, Gong HB. 2019. Effects of multiple genes polymerization on rice blast resistance in Jiangsu Province and the development of functional markers of *Pbl* gene. Journal of Southern Agriculture 50: 913-923.
42. Takahashi A, Hayashi N, Miyao A, Hirochika H. 2010. Unique features of the rice blast resistance *Pish* locus revealed by large scale retrotransposon-tagging. BMC Plant Biol 10: 175.
43. Tsunematsu H, Yanoria MJT, Ebron LA, Hayashi N, Ando I, Kato H, Imbe T, Khush GS 2000. Development of monogenic lines of rices for blast resistance. Breed Sci 50: 229-234.
44. Wang X, Lee SH, Wang JC, Ma J, Bianco T, Jia Y. 2014. Current advances on genetic resistance to rice blast disease, rice germplasm. Genetics and Improvement: 195-217.
45. Wu Y, Xiao NX, Yu L, Pan C, Li Y, Zhang X, Liu G, Dai Z, Pan X, Li A. 2015. Combination patterns of major R genes determine the level of resistance to the *M. oryzae* in rice (*Oryza sativa* L.). PLoS ONE 10: e0126130.
46. Xu XW, Wang X, Huang YX, Jiang SH, Li W, Guo JF. 2013. Advances in molecular markers of blast resistance genes and marker-assisted breeding rice. Jiangsu J Agric Sci 29: 403-410.
47. Yamada M, Lee EJ, 1978. Break down of rice blast disease in Korea. Ann Phytopathol Soc Jpn 32: 14-19.
48. Yi G, Lee SK, Hong YK, Cho YC, Nam MH, Kim SC, Han SS, Wang GL, Hahn TR, Ronald PC, Jeon JS. 2004. Use of Pi5(t) markers in marker-assisted selection to screen for cultivars with resistance to *Magnaporthe grisea*. Theor Appl Genet 109: 978-985.

49. Yokoo M. 2005. Introduction of *Piz-t* and *Pib* genes for blast disease resistance from *indica* varieties and their utilization for genetic researches in rice. Japanese Agri Res Quarterly 39: 239-245.
50. Yu M, Dai Z, Pan C, Chen X, Yu L, Zhang X. 2013. Resistance spectrum difference between two broadspectrum blast resistance genes, *Pigm* and *Pi2*, and their interaction effect on *Pil*. Acta Agron Sin 39: 1927-1934.
51. Yuan B, Zhai C, Wang W, Zeng X, Xu X, Hu H, Lin F, Wang L, Pan Q. 2011. The *Pik-p* resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice is mediated by a pair of closely linked CC-NBS-LRR genes. Theor Appl Genet 122: 1017-1028.
52. Zeng S, Li C, Du C, Sun L, Jing D, Lin T, Yu B, Qian H, Yao W, Zhou Y, Gong H. 2018. Development of specific markers for *Pigm* in marker-assisted breeding of panicle blast resistant japonica rice. Chin J Rice Sci 32: 453-461.
53. Zhai C, Lin F, Dong Z, He X, Yuan B, Zeng X, Wang L, Pan Q. 2011. The isolation and characterization of *Pik*, a rice blast resistance gene which emerged after rice domestication. New Phytol 189: 321-334.
54. Zhao H, Wang X, Jia Y, Minkenberg B, Wheatley M, Fan J, Jia MH, Famoso A, Edwards JD, Wamishe Y, Valent B, Wang GL, Yang Y. 2018. The rice blast resistance gene *Pir* encodes an atypical protein required for broad-spectrum disease resistance. Nat Commun 9: 2039.
55. Zheng W, Wang Y, Wang L, Ma Z, Zhao J, Wang P, Zhang L, Liu Z, Lu X. 2016. Genetic mapping and molecular marker development for *Pi65(t)*, a novel broad-spectrum resistance gene to rice blast using next-generation sequencing. Theor Appl Genet 129: 1035-1044.