Fluidigm 시스템을 이용한 고추 유전자원의 주요병 유전형 평가

금보라^{1*} · 노나영^{1*} · 허온숙¹ · 왕샤오한¹ · 최유미¹ · 고호철² · 이수경^{1*}

¹농촌진흥청 국립농업과학원 농업유전자원센터, ²농촌진흥청

Evaluation of Genotypes for Major Diseases of Pepper Genetic Resources Using the Fluidigm System

Bora Geum^{1*}, Na Young Ro^{1*}, On sook Hur¹, Xiaohan Wang¹, Yu-Mi Choi¹, Hocheol Ko², and Sukyeong Lee^{1*}

¹National Agrobiodiversity Center, National Institute of Agricultural Sciences, Rural Development Administration, Jeonju 54874, Republic of Korea

²Headquarters, Rural Development Administration, Jeonju 54875, Republic of Korea

Abstract In this study, genotype analysis was conducted using the Fluidigm system with 13 SNP markers related to anthracnose, powdery mildew, *phytophthora* root rot, cucumber mosaic virus (CMV), potyvirus, and tobacco mosaic virus (TMV) resistance. A total of 25,350 data points were obtained, 8.2% of which indicated resistance genotypes. Resources having perfect resistance genotype to each disease-related molecular marker set were 58 accessions for anthracnose, 57 for powdery mildew, 246 for *phytophthora* root rot, and 765 for CMV. There was no resource having a perfect resistance genotype of all three potyvirus-related molecular SNP markers including pvr1, pvr2 (123457), and pvr2 (689). Thirty-seven accessions for pvr1, 349 accessions for pvr2 (123457), and 23 accessions for pvr2 (689) were identified as resources with resistance genotype. No resource with the TMV-resistance genotype was found in this study. The resources with complex resistance genotypes of anthracnose and powdery mildew were 55 accessions, and they were mainly *Capsicum baccatum*. Among these, seven accessions had a three-disease combined resistance genotype with *phytophthora* root rot. Thirty-six accessions, 16 accessions, and nine accessions each had resistance genotypes of the three potyvirus-related markers. These resources also had CMV and *phytophthora* root rot resistance genotypes, and they were mainly *Capsicum chinense*. The statistical analysis considering the evaluated resistance genotypes, revealed that the anthracnose resistance genotype showed a tendency to be linked with powdery mildew resistance genotype. The potyvirus-related marker pvr1 was positively correlated with *Phytophthora* root rot markers.

Keywords pepper, genetic resources, anthracnose, powdery mildew, *phytophthora* root rot, CMV, TMV, potyvirus, Fluidigm

Received on October 21, 2021. Revised on November 9, 2021. Accepted on November 12, 2021.

* Corresponding Author (E-mail: reset00@korea.kr, Tel: +82-63-238-4901, Fax: +82-63-238-4909)

† First authors equally contributed to this study.

서 언

고추(*Capsicum*)는 남미의 멕시코, 페루, 볼리비아가 원산지인 가지과 작물로 전 세계인이 즐겨먹는 채소이며(Pinto et al. 2016), 우리나라에서는 한국인의 식문화를 대표하는 김치와 고추장의 원료로서 그 중요성이 특히 크다. 국내에서 고추는 1인당 연간 3.1 kg가 소비되고(MAFRA 2020), 재배면적은 33,373 ha으로 전체 채소 재배 면적의 약 15%를 차지할 뿐 아니라(Korean statistical information service, <http://kisis.kr>), 생산액 또한 조미 고추 1조800억, 풋고추 6200억, 파프리카 2500억에 달하는 등 그 중요성이 매우 큰 작물이다(MAFRA 2020). 그러나 고추의 생산은 곰팡이병(탄저병, 흰가루병), 진핵균병(역병), 바이러스병

[오이모자이크바이러스(CMV), 담배바이러스(TMV), Potyvirus, 토마토반점시들바이러스(TSWV)], 세균병(세균성 반점병, 풋마름병), 선충(뿌리혹 선충) 등 다양한 병들로 위협받고 있다(Barchenger et al. 2019). 최근 국내도 지구온난화로 온도가 상승하고, 이에 따라 고추를 재배하는데 있어 다양한 병에 대한 발생빈도가 증가하여 고추 재배에 어려움이 커지고 있다.

고추 탄저병은 수량뿐만 아니라, 과실의 상품성에도 중대한 피해를 입히는 주요 병해로 잘 알려져 있다(Kim et al. 2015). 고추 탄저병은 *C. scovillei*, *C. truncatum* 및 *C. siamense*를 포함한 *Colletotrichum* 속에 의해 유발되며, 성숙과 혹은 미숙과에 나타나는 물에 젖고 문드러진 원형의 병변이 특징이다. 병반에서 주황색의 분생포자 점액질 덩어리들이 만들어지며, 이 병원균의

포자가 비바람, 폭우 등에 의해 전파되고, 감염된 식물체나 토양에서 월동한다(Mongkolporn & Taylor 2018, Pernezny et al. 2003, Oo & Oh 2016). 특히 여름철의 고추 노지재배는 잦은 강우로 인해 포자 확산이 활발하고 높은 온·습도로 인하여 탄저병이 발생하기 쉬운 상태가 된다(Park et al. 2019).

흰가루병(powdery mildew)은 *Leveillula taurica*에 의해 발생되며, 발병시 잎의 밑면에는 흰가루의 곰팡이가 자라고, 잎의 윗면에 연한 녹색이나 노란색의 반점이 나타나는 것이 특징이다(De Souza & Café-Filho 2003). 고추 외에도 다양한 원예작물에서 발생하며, 최근 수십 년 동안 온실뿐만 아니라 노지재배에서도 발병률이 계속 증가하고 있다(Cerkauskas et al. 2011, De Souza & Café-Filho 2003, Jo et al. 2017). 전통육종으로 고추 흰가루병 저항성 품종을 육성하기 위해서 약 10년의 기간이 소요되기 때문에 현대에는 marker-assisted selection (MAS)을 이용한 방법이 보편적으로 많이 사용되고 있다(Yoon 2003, Manivannan et al. 2021).

역병(*Phytophthora* root rot)은 고추를 포함한 다른 채소와 과수에도 심각한 위협을 가하는 식물병 중 하나이다. 토양 매개 병원균 *Phytophthora capsici*에 의해 전 생육기간에 걸쳐 발생하며, 주로 고추의 뿌리 및 줄기 썩음을 유발하는데, 잎과 과실에도 큰 영향을 미치는 병이다. 국내에서는 고추 연작으로 인해 병원균 밀도가 증가하여 고추 생산량에 많은 피해를 주고 있다(Lee et al. 2010).

고추에서 바이러스병은 생산력 감소를 유발하는 고추 재배의 가장 큰 문제 중 하나이다(Green & Kim 1991, Pernezny et al. 2003). 고추 감염 바이러스는 전세계적으로 68여 종이 보고되어 있으며, 나라, 기후, 재배 품종 등의 차이에 따라 주요 바이러스 발병 양상은 다르게 나타난다(Kenyon et al. 2014).

오이 모자이크 바이러스(Cucumber mosaic virus, CMV)는 종자 매개 병해로 심각한 해에는 80% 이상의 수확량 손실을 초래하였다는 보고가 있어 고추 생산에 중요한 제약 중 하나이다(Doolittle 1916, Jagger 1916, Palukaitis et al. 1992). 전 세계 대부분의 고추 재배 국가에서 발견되고 있으며(Joshi & Dubey 1973, Florini & Zitter 1986, Green & Kim 1991, Avilla et al. 1997), 고추 뿐 아니라 감자, 담배, 토마토 등 주요 가지과 작물을 포함하여 100과에 속하는 1200종 이상의 식물 종이 숙주이며, 80종 이상의 진딧물이 매개체로서 바이러스를 전파시킨다고 알려져 있다(Watterson 1993, Jacquemond 2012, Palukaitis & Garcíaarenal 2003). 이러한 광범위한 숙주 범위와 곤충 매개체는 CMV예방을 매우 어렵게 만들어 기존의 화학적, 생물학적

방제 적용이 특히 어렵다(Palukaitis et al. 1992).

포티바이러스(Potyvirus)는 주로 북미와 아시아에서 고추재배의 심각한 경제적 손실을 초래하는 주요 바이러스 중 하나로, 고추를 비롯한 감자, 토마토 등 경제적으로 중요한 가지과 작물에서 발견되었다(Venkatesh et al. 2018, Fang et al. 2021). 여러 종의 진딧물 매개체에 의해 전염되지만, 기계적 접촉, 접목, 종자를 통해서도 전파될 수 있다(Tangiang et al. 2018, Zitter 1975). 이 바이러스에 감염되면 엽면의 모자이크 반점이나 짙은 녹색을 띠는 정맥 줄무늬, 괴사, 주름진 잎, 잎말림, 황변 및 식물 생육 장애를 비롯한 다양한 증상을 나타낸다(Abdalla et al. 1991, Dogimont et al. 1996, Lamb et al. 2001, Rialch et al. 2015, Han et al. 2006, Kim et al. 2008).

담배 모자이크 바이러스(Tobamovirus, TMV)는 주로 종자나 토양오염으로 전염되는데, 잎의 백화 현상, 발육 부진, 기형과 등 증상을 유발한다. 본포 정식 전 2~3차례 가식을 하던 방식을 이용하던 1980년대까지 국내에서 발병하는 바이러스병의 90% 이상이였다. 그러나 최근에는 자가 육묘시에도 플러그육묘를 이용하며, 플러그 육묘로 생산한 묘를 구매하여 사용하므로 2000년대 들어 국내에서는 TMV발생이 현저히 낮아진 것으로 보고되고 있다(Cho et al. 2007). 그러나 고추의 재배양식 환경의 변화에 따라 바이러스 발생양상은 지속적으로 변화하므로 꾸준한 모니터링이 필요하다고 할 수 있다.

대표적인 분자표지 중의 하나인 SNP (Single nucleotide polymorphism)은 DNA 염기서열에서 일어나는 단일 염기의 변이로 유전체 전반적으로 가장 빈번하게 나타나며, 안정적으로 이용할 수 있는 장점이 있다. 최근 여러 작물에서 차세대 염기서열 분석(Next Generation Sequencing)을 통해 해독된 유전체 정보를 기반으로 한 genome-wide SNPs 발굴로 대량의 분자표지를 확보하고 있으며(Hyten et al. 2010, Trebbi et al. 2011, Chagné et al. 2012), 식물과 동물의 다양한 유전 연구 및 응용에 활발하게 이용되고 있다(Kim & Misra 2007). 유용 형질을 가진 고추 자원 선발 및 육종의 효율성을 향상시키기 위해서 많은 수의 분자표지로 대량의 샘플의 유전자형을 분석하는 high-throughput genotyping 기술이 다양하게 발전되고 있으며, Illumina Infinium iSelect HD array, Affymetrix Axiom array, Douglas Array Tape, Fluidigm dynamic arrays, restriction-enzyme-based genotyping-by-sequencing (GBS) 및 amplicon sequencing 등 다양한 플랫폼들이 존재한다(Kim et al. 2017). 그 중 Fluidigm® EP1™ system (Fluidigm, South San Francisco, CA, USA)을 이용한 SNPTyping Genotyping 기술은 형광 probe를

통해 SNP를 간편하고 신속하게 확인할 수 있는 고효율의 분석법으로, STA (specific target amplification), LSP (locus-specific primer) 및 ASP (allele-specific primer) 총 3종류의 프라이머와 2종의 probe (FAM, HEX)를 사용하여 IFC (nanofluidic integrated fluid circuit) chip을 통해 2가지 타입의 SNP를 탐색할 수 있다 (Wang et al. 2009). 이 기술에 사용되는 IFC chip의 형태는 분석하고자 하는 샘플 양과 프라이머 수에 따라서 다양한 플랫폼이 적용될 수 있고(48 × 48 IFC chip, 96 × 96 IFC chip, 24 × 192 IFC chip, 192 × 24 IFC chip) 소량의 시약만으로(7-10 nL) 결과를 도출할 수 있으며, 최소 2,304에서 최대 9,216에 이르는 데이터 포인트를 단시간 안에 얻을 수 있는 장점을 가진다.

고추 주요병들에 대해 그동안 살균제, 살충제 등 농약 이용한 화학적 방제, 길항미생물을 이용한 생물학적 방제 및 저항성 품종을 육성하는 유전적 방제 등 연구가 다양하게 이뤄져 왔다 (Saxena et al. 2016, Lahkar et al. 2018, Almeida et al. 2020). 그러나 화학적인 방제는 농민과 소비자들의 건강에 위협이 될 수 있기 때문에 규제가 강화되어 왔고, 길항미생물은 그 효과가 미비하여 문제가 있다. 이에 저항성 품종의 육성이 가장 효과적이고 지속가능한 전략으로 알려져 있다. 고추의 재배는 그 동안 노지재배, 비가림 재배 등으로 다양하게 변화되어 왔고, 기후변화에 따라 재배 환경도 급격히 변화하고 있다. 그에 따른 병해의 발생 빈도 및 양상도 달라져 이를 방제하기 위한 복합 저항성 품종 육성을 위한 다양한 자원들을 지속적으로 발굴하여 제공할 필요가 있다 (Ali et al. 2016, Almeida et al. 2020, Kim 2014, Kim et al. 2020, Yao et al. 2013).

즉 대규모의 자원을 대상으로 신속하게 다양한 병에 대한 저항성 유전자를 가진 식물 육종 소재를 탐색하고 보급하는 것이 필요하다. 본 연구에서는 고추의 주요 병들과 관련한 SNP 분자표지 13개를 동시에 분석할 수 있는 Fluidigm 시스템을 이용하여 고추 유전자원 1,950자원에 대한 병 저항성 평가를

위해 유전형 분석을 실시하였다.

재료 및 방법

식물 재료

본 연구에서는 농촌진흥청 농업유전자원센터에서 보유하고 있는 *Capsicum annuum*, *Capsicum baccatum*, *Capsicum chinense*, *Capsicum frutescens* 및 *Capsicum pubescens* 등 5가지 재배종을 포함하는 고추 유전자원 1,950점을 이용하였다. 자원의 자세한 종 및 원산지 정보는 Table 1에 표시하였다.

DNA 추출

고추 유전자원의 genomic DNA를 추출하기 위해서 육묘 단계의 어린 잎을 채취하여 사용하였으며, DNA 추출을 위해 *Bead*™ Genomic DNA Prep Kit for Plant (BIOFACT, Korea)를 사용하였다. 액체 질소를 사용하여 동결 분쇄된 고추 잎에 CELL Lysis buffer 600 µL를 넣고, 60°C Water Bath에 10분간 incubation 후, 4°C, 13,000 rpm에서 5분간 원심분리를 진행하였다. 상층액 600 µL에 100% 에탄올 600 µL를 넣은 뒤 vortexing 후 Washing Buffer 1, Washing Buffer 2 및 Washing Buffer 3을 이용하여 세척과정을 반복하였다. 남아있는 에탄올을 모두 건조시킨 후, Elution buffer 200 µL와 RNase A (40 mg/mL) 2 µL를 넣고 60°C에서 2분간 incubation한 뒤 새로운 tube에 eluted DNA를 옮겨 담아 본 실험에 사용하였다.

SNP type assay

본 연구에서는 병 저항성에 대한 대량의 유전자원의 유전자형을 확인하기 위하여 Kim et al. (2017)이 보고한 Fluidigm 시스템을 이용한 SNP 분자표지들을 사용하였다 (Table 2). 이 분자표지들은 D3 Assay Design (<https://d3.fluidigm.com/>; Fluidigm,

Table 1. Origins and species of 1,950 genetic resources including 5 domesticated *Capsicum* species

	Asia	Europe	North America	South America	Africa	Oceania	Unknown	Total
<i>Capsicum annuum</i>	1,019	213	161	64	29	10	103	1,599
<i>Capsicum baccatum</i>	2	19	15	20	1	1	3	61
<i>Capsicum chinense</i>	1	28	6	9			1	45
<i>Capsicum frutescens</i>	27	1	18	3	3		10	62
<i>Capsicum pubescens</i>			1	1				2
<i>Capsicum sp.</i>	53	20	2	1	2		103	181
Total	1,102	281	203	98	35	11	220	1,950

Table 2. List of Fluidigm SNP type assays used in this study.

Group	Assay No.	Trait	Linked gene	Position	SNP type assay	SNP (color of dye ^z)	SNP (pheno type ^y)	Reference
Disease resistance	A1	Anthracnose resistance	<i>CcR9</i>	Chr.9	CcR9	A(R):C(G)	C(R):A(S)	Lee et al. 2010, 2011
	A2	Anthracnose resistance	<i>CcR9</i>	Chr.9	CA09g12180	A(R):C(G)	A(R):C(S)	Lee et al. 2010, 2011
	A3	Anthracnose resistance	<i>CcR9</i>	Chr.9	CA09g19170	C(R):T(G)	C(R):T(S)	Lee et al. 2010, 2011
	A4	Powdery mildew resistance	<i>Ltr4.1</i>	Chr.4	Ltr4.1-40344	AAAAC(R):GAAAT(G)	AAAAC(R):GAAAT(S)	Yoon 2003
	A5	Powdery mildew resistance	<i>Ltr4.2</i>	Chr.4	Ltr4.2-56301	A(R):C(G)	A(R):C(S)	Yoon 2003
	A6	Powdery mildew resistance	<i>Ltr4.2</i>	Chr.4	Ltr4.2-585119	C(R):T(G)	C(R):T(S)	Yoon 2003
	A7	<i>Phytophthora</i> root rot resistance	<i>Phyto.5.2</i>	Chr.5	M3-2	C(R):T(G)	T(R):C(S)	Lee et al. 2012, Liu et al. 2014
	A8	<i>Phytophthora</i> root rot resistance	<i>Phyto.5.2</i>	Chr.5	M3-3	CAGA(R):GAGT(G)	CAGA(R):GAGT(S)	Lee et al. 2012, Liu et al. 2014
	A9	CMV resistance	<i>Cmr1</i>	Chr.2	Cmr1-2	G(R):T(G)	T(R):G(S)	Kang et al. 2010
	A10	Potyvirus resistance	<i>pvr1</i>	Chr.4	pvr1	A(R):C(G)	A(<i>pvr1</i>):C(<i>pvr1</i> ⁺)	Yeam et al. 2005, Charron et al. 2008
	A11	Potyvirus resistance	<i>pvr2</i>	Chr.4	pvr2-123457	T(R):A(G)	A(<i>pvr2</i> -123457):T(<i>pvr2</i> ⁺)	Yeam et al. 2005, Charron et al. 2008
	A12	Potyvirus resistance	<i>pvr2</i>	Chr.4	pvr2-689	C(R):A(G)	A(<i>pvr2</i> -689):C(<i>pvr2</i> ⁺)	Yeam et al. 2005, Charron et al. 2008
	A13	TMV resistance	<i>L4</i>	Chr.11	L4	A(R):T(G)	A(<i>L4</i>):T(<i>not L4</i>)	Yang et al. 2009, Tomita et al. 2011

^zR, red (FAM dye); G, green (HEX dye)^yR, resistant; S, susceptible; *pvr2*¹²³⁴⁵⁷ indicates *pvr2*¹, *pvr2*², *pvr2*³, *pvr2*⁴, *pvr2*⁵, or *pvr2*⁷; *pvr2*⁶⁸⁹ indicates *pvr2*⁶, *pvr2*⁸ or *pvr2*⁹

South San Francisco, CA, USA)에서 주문하였다. SNP 유전형 분석을 수행하기 전에, gDNA의 양이 충분하지 않거나 gDNA의 길이가 긴 경우, STA primer와 LSP primer를 이용하여 target SNP의 범위보다 넓은 특정 범위만을 증폭하여 target SNP가 포함된 product의 양을 충분하게 확보하였다. 이를 위해 STA pre-mix와 gDNA를 혼합하여 1차 PCR 반응을 95°C에서 15분간 수행 후, 95°C에서 15초, 60°C에서 4분간의 과정을 14번 반복하여 수행하였다. STA과정 후 생산된 PCR products에 DNA suspension buffer (Teknoveam, Holister, CA, USA)를 이용하여 1:100으로 희석된 gDNA를 본 실험에서 사용하였다.

희석된 gDNA 1.9 µL와 maxima probe/ROX qPCR Master mix 540.0 µL, 20 × SNP type sample loading reagent 54.0 µL, 60 × SNP type reagent 18.0 µL 및 DNA suspension buffer 11.52 µL를 10 × assays pre-mix와 혼합한 후, 2.6 µL씩 96 well PCR plate에 각각 분주하였다. 본 실험에서는 192 × 24 IFC chip을 사용하였으며, 1개 chip 기준으로 190개의 샘플을 준비하였다. SNPTyping Assay를 준비하기 위해 13개의 AS primer 3.0 µL, 13개의 LS primer 8.0 µL 그리고 DNA suspension

buffer 29.0 µL를 서로 다른 13개의 well에서 충분히 혼합시켜 SNP type assay mix를 만들어 주었다. 충분히 혼합시킨 후 새로운 1.5 mL tube에 2 × assay loading reagent 75.0 µL와 DNA suspension buffer 45.0 µL를 혼합한 10x assays pre-mix를 각각의 13개의 새로운 well에 4.0 µL씩 분주하고 SNP type assay mixes 1.0 µL씩 96 well PCR plate에 각각 분주하였다. 분석 기기는 IFC controller RX, FC1 cycler 및 EP1 system (Fluidigm, South San Francisco, CA, USA)으로 구성된 Fluidigm EP1 system을 사용하였으며, 분석 소프트웨어는 Fluidigm SNP genotyping analysis version 4.5.1 (Fluidigm, South San Francisco, CA, USA)을 이용하였다.

주요 병 저항성에 대한 통계 분석

13개의 분자표지 및 원산지, 종별 유의미한 차이에 대한 상관 분석(Correlation Analysis)과 주성분 분석(PCA: Principal Component Analysis), 그리고 계통발생분석(Phylogenetic Analysis)을 실시하였다. 상관 분석은 13개 SNP 분자표지의 변수별 성질을 저항성, 감수성, 이형 접합체로 구분하여 R v4.1.0의 “corrplot”

패키지를 사용하여 변수 간의 선형 상관 관계를 측정하는 데 사용되는 Pearson 상관 계수를 분석하였다. 주성분 분석은 위의 13개 분자표지 분석결과에 원산지, 종 데이터를 추가하여 실시하였고, R v4.1.0의 “factoextra” package를 이용하였다. 계통발생 분석은 Power Marker v3.25 소프트웨어 이용하였다. MEGA X v10.0.4 (Kumar et al. 2018) 소프트웨어를 활용, UPGMA (unweighted pair-group method with arithmetic means method) 방식으로 Phylogenetic tree를 그리고, 이를 다시 iTOL v5 (Letunic & Bork 2021)을 이용하여 추가로 시각화하였다.

결과 및 고찰

고추 병저항성 SNP type 분자표지별 분석 결과

본 연구에서는 고추 유전자원 1,950점에 대한 6가지의 병저항성에 대해 13개의 분자표지를 사용하여(Table 2), 총 11개의 192×24 Dynamic Array Chip을 이용하여 분석한 결과 총 25,350 data points가 확인되었다. 사용된 13개의 프라이머는 Fig. 1과 같이 2개(XX 및 YY) 또는 3개(XX, XY 및 YY)의 그룹으로 유전형이 분류되었다. 확인된 25,350 data points 중

8.2% (2,072 data points, Table 3A)가 저항성을 나타냈으며, 89.8% (22,772 data points, Table 3B)가 감수성을 나타냈다. 1.4% (356 data points, Table 3C)가 이형접합체의 유전형을 나타냈으며, 0.6% (150 data points, Table 3D)에 대해서는 유전자형을 확인할 수 없었다.

먼저, 탄저병 저항성에 대한 주요 QTL중 하나인 *CaR12.2*과 *Ccr9*는 *C. annuum*인 ‘SP26’ (감수성)과 *C. baccatum*인 ‘PBC81’ (내성) 간의 중간 교배에 의해 유전자가 이입된 BC_1F_2 개체군에서 확인되었다. 이어서 *CaR12.2* QTL과 밀접하게 연결된 *CaR12.2M1-CAPS* 분자표지 및 *Ccr9* QTL와 밀접하게 연결된 *Ccr9M1-SCAR* 분자표지가 개발되었다(Lee et al. 2010, Lee et al. 2011). 본 실험에서 사용된 탄저병 저항성 연관 분자표지 *Ccr9* (Table 2, A1)는 총 3개의 분리형을 보였으며(Fig. 1A), 유전자형이 저항성(YY, R)을 나타낸 자원은 59점(Table 3A, A1), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 1점(Table 3C, A1), 감수성(XX, S)으로 나타난 자원은 1,888점(Table 3B, A1) 그리고 2자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D). 또 다른 탄저병 저항성 연관 분자표지인 *CA09g12180* (Table 2, A2)는 2개의 분리형을 보였으며(Fig. 1B), 유전자형이 저항성

Fig. 1. Scatter plots of 13 SNP type assays generated by SNP genotyping software for 190 samples in 13 SNP assay with genotype calls. Red, green, and blue points indicate XX (fluorescence of the only FAM dye), YY (only HEX dye), and XY (both FAM and HEX dyes) marker types, respectively. R, resistant; S, susceptible; H, heterozygous for A-M.

Table 3. Genotype distribution for a total of 25,350 data points obtained through analysis of 13 SNP markers using the Fluidigm system.

A Species	Number of resistance data points													Total
	A1 ^z	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	
<i>Capsicum annuum</i>	8	9	9	12	10	9	126	121	640	1	291	19	0	1,255
<i>Capsicum baccatum</i>	50	49	50	49	47	50	52	9	7	2	4		0	370
<i>Capsicum chinense</i>							40	40	40	30	2		0	152
<i>Capsicum frutescens</i>		1	1	1	1	1	47	47	32	3	7	3	0	144
<i>Capsicum pubescens</i>							2	2	2				0	6
<i>Capsicum sp.</i>	1	1	1	1	1	1	29	28	44	1	36	1	0	145
Total	59	60	61	63	59	61	297	247	765	37	340	23	0	2,072

B Species	Number of susceptible data points													Total
	A1 ^z	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	
<i>Capsicum annuum</i>	1,588	1,588	1,589	1,576	1,525	1,581	1,445	1,439	832	1,596	1,182	1,573	1,597	19,111
<i>Capsicum baccatum</i>	11	12	11	9	12	11	8	28	54	59	57	61	61	394
<i>Capsicum chinense</i>	45	45	45	45	45	45	5	5	5	13	43	45	45	431
<i>Capsicum frutescens</i>	62	61	61	60	61	61	14	14	30	59	48	57	62	650
<i>Capsicum pubescens</i>	2	2	2	2	2	2	-	-	-	2	2	2	2	20
<i>Capsicum sp.</i>	180	180	180	179	180	180	148	148	122	180	128	180	181	2,166
Total	1,888	1,888	1,888	1,871	1,825	1,880	1,620	1,634	1,043	1,909	1,460	1,918	1,948	22,772

C Species	Number of heterozygous data points													Total
	A1 ^z	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	
<i>Capsicum annuum</i>	1						25	31	126		117			301
<i>Capsicum baccatum</i>					1			1						2
<i>Capsicum chinense</i>										2				2
<i>Capsicum frutescens</i>								1			7			11
<i>Capsicum pubescens</i>							1							
<i>Capsicum sp.</i>							4	4	15		17			40
Total	1						30	37	141	3	141	2		356

D Species	Number of invalid data points													Total
	A1 ^z	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	
<i>Capsicum annuum</i>	2	2	1	11	64	9	3	8	1	1	9	7	2	120
<i>Capsicum baccatum</i>				3	1			23						27
<i>Capsicum chinense</i>														
<i>Capsicum frutescens</i>				1										1
<i>Capsicum pubescens</i>														
<i>Capsicum sp.</i>				1				1						2
Total	2	2	1	16	65	9	3	32	1	1	9	7	2	150

^zA1, Ccr9 (anthracnose); A2, CA09g12180 (anthracnose); A3, CA09g19170 (anthracnose); A4, Ltr4.1-40344 (powdery mildew); A5, Ltr4.2-56301 (powdery mildew); A6, Ltr4.2-585119 (powdery mildew); A7, M3-2 (*Phytophthora* root rot); A8, M3-3 (*Phytophthora* root rot); A9, Cmr1-2 (CMV); A10, pvr1 (Potyvirus); A11, pvr2-123457 (Potyvirus); A12, pvr2-689 (Potyvirus); A13, L4 (TMV).

(XX, R)을 나타낸 자원은 60점(Table 3A, A2), 감수성(YY, S)를 나타낸 자원은 1,888자원(Table 3B, A2) 그리고 2자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A2). 마지막 탄저병 저항성 연관 분자표지인 CA09g12170 (Table 2, A3)는

2개의 분리형을 보였으며(Fig. 1C), 유전자형이 저항성(XX, R)을 나타낸 자원은 61점(Table 3A, A3), 감수성(YY, S)를 나타낸 자원은 1,888자원(Table 3B, A3) 그리고 나머지 1자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A3).

둘째로 흰가루병 저항성 연관 분자표지인 Ltr4.1-40344 (Table 2, A4)는 2개의 분리형을 보였으며(Fig. 1D), 유전자형이 저항성(XX, R)을 나타낸 자원은 63점(Table 3A, A4), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원은 1,871점(Table 3B, A4) 그리고 16자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A4). 또 다른 흰가루병 저항성 연관 분자표지인 Ltr4.2-56301 (Table 2, A5)는 3개의 분리형을 보였으며(Fig. 1E), 유전자형이 저항성(XX, R)을 나타낸 자원은 59점(Table 3A, A5), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 1점(Table 3C, A5), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원은 1,825점(Table 3B, A5) 그리고 65자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A5). 흰가루병 저항성 연관 분자표지인 Ltr4.2-585119 (Table 2, A6)는 2개의 분리형을 보였으며(Fig. 1F), 유전자형이 저항성(XX, R)을 나타낸 자원은 61점(Table 3A, A6), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원은 1,880점(Table 3B, A6) 그리고 9자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A6).

셋째, 역병과 관련하여서는 *C. annuum*에 속하는 ‘Vania’, ‘Perennial’, ‘Criollo de Morelos 334 (CM334)’, ‘CM331’, ‘AC2258’, ‘YCM334’, ‘PI201234’, ‘PBC280’, ‘PBC2’, ‘PBC495’, ‘PBC602’가 역병 저항성 자원으로 보고된 바 있으며(Lee et al. 2012), 역병 저항성에 대한 주요 QTL *phyto* 5.2와 밀접하게 연결된 M3-CAPS 분자표지는 ‘Subicho’와 ‘CM334’의 교배계통 및 상용 품종 ‘독야청청’을 자가 수분시켜 만든 F₂ 개체군을 사용하여 개발되었다(Lee et al. 2012). 본 실험에서 사용된 두 개의 역병 저항성 연관 분자표지(Table 2; A7, A8)는 모두 3개의 분리형을 보였으며, 그 중 M3-2는 3개의 분리형을 보였으며(Fig. 1G), 유전자형이 저항성(YY, R)을 나타낸 자원은 297점(Table 3A, A7), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 30점(Table 3C, A7), 감수성(XX, S)을 나타낸 자원은 1,620점(Table 2B, A7) 그리고 3자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A7). 나머지 역병 저항성 연관 분자표지인 M3-3은 3개의 분리형을 보였으며(Fig. 1H), 저항성 유전자형(XX, R)을 나타낸 자원은 247점(Table 3A, A8), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 37점(Table 3C, A8), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원은 1,634점(Table 3B, A8) 그리고 32자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A8).

넷째, 현재까지 CMV 저항성은 고추(*Capsicum* spp.)의 다양한 유전 자원에서 확인되었는데, *C. annuum*인 ‘Perennial’ (Lapidot et al. 1997), ‘Vania’ (Caranta et al. 2002), ‘Sapporo-onaga’ 및 ‘Nanbu-onaga’ (Suzuki et al. 2003), ‘Bukang’ (Kang et

al. 2010), ‘BJ0747-1-3-1-1’ (Yao et al. 2013), ‘CA23’ (Rahman et al. 2016), *C. frutescens*인 ‘BG2814-6’ (Grube et al. 2000b), ‘Tabasco’, ‘LS1839-2-4’ (Suzuki et al. 2003), ‘PBC688’ (Guo et al. 2017)과 *C. baccatum*인 ‘PI439381-1-3’ (Suzuki et al. 2003)을 포함한다. 이 중 *C. annuum*인 ‘Bukang’에서 CMV (한국) 균주에 대한 단일 우성 저항성 유전자가 확인되었다. *Cmr1*이라 명명된 이 저항성 유전자는 토마토의 ToMV 내성 유전자좌(Tm-1)와 동일한 LG2의 중심체 영역에 위치하며, 비교 유전자 매핑에 의해 3개의 SNP 분자표지가 개발되었다(Kang et al. 2010). 본 실험에 사용된 CMV 저항성과 연관된 분자표지 *Cmr1-2* (Table 2, A9)는 3개의 분리형을 보였으며(Fig. 1I), 저항성(YY, R)을 나타낸 자원은 765점(Table 3A, A9)으로 실험에 사용된 13개의 병 저항성 분자표지 중에서 가장 많은 저항성 자원을 보였으며, 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 141점(Table 3C, A9), 감수성(XX, S)을 나타낸 자원은 1,043점(Table 3B, A9) 그리고 1자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A9). 이전의 Kim et al. (2017)의 연구에서 *Cmr1-2* 분자표지를 6가지의 *Capsicum* 종에 적용시킨 결과 *C. baccatum*에서는 저항성을 나타내지 않았다는 결과가 있었으며, 본 연구에서는 *Cmr1-2* 분자표지를 적용시킨 결과 전체 저항성 유전형을 보인 자원 765자원 중 0.9%에 해당하는 7자원만이 *C. baccatum*이었다(Table 3A, A9).

다섯째, 포티바이러스 관련하여, *Capsicum*종에는 *pvr1* (*C. chinense* ‘PI159236’ 및 ‘PI152225’), *pvr2*¹ (*C. annuum* ‘Yolo RP10’ 및 ‘Yolo Y’), *pvr2*² (*C. annuum* ‘PI264281’, ‘SC46252’, Florida VR2’) 및 *pvr3* (*C. annuum* ‘Avelar’), *pvr4* (*C. annuum* ‘CM334’ 및 ‘Serrano Criollo de Morelos’), *pvr5* (*C. annuum* ‘CM334’ 및 ‘Serrano Criollo de Morelos’), *pvr6* (*C. annuum* ‘Perennial’) 및 *Pvr7* (*C. chinense* ‘PI159236’) 등 다양한 포티바이러스 저항성 유전자가 알려져 있다(Caranta et al. 1996, Kyle & Palloix 1997, Grube et al. 2000a). 포티바이러스 중 PepMoV 및 TEV에 대한 열성 내성을 나타내는 *pvr1* 유전자는 토마토 3번 염색체 짧은 쪽에 위치하며(Murphy et al. 1998), *pvr1* 유전자는 *pvr2*¹, *pvr2*²와 대립유전자로서 전사개시인자인 eIF4E를 인코딩한다(Kang et al. 2005). *Pvr1*⁺, *pvr1*, *pvr1*¹ 및 *pvr1*²를 구별하는 CAPS 마커인 *Pvr1-S*, *pvr1-R1* 및 *pvr1-R2*가 개발되었고(Yeam et al. 2005), *C. annuum* 25자원의 *pvr2-eIF4E* 코딩서열 다형성 분석을 통해 *pvr2*¹, *pvr2*², *pvr2*³, *pvr2*⁴, *pvr2*⁵, *pvr2*⁶, *pvr2*⁷, *pvr2*⁸, *pvr2*⁹, *pvr1* 등 10개의 대립형질 변이체를 발견하였다(Charron et al. 2008). 본 실험에서 사용된 세 개의 Potyvirus

저항성 연관 분자표지는 모두 3개의 분리형을 보였으며(Figs. 1J, 1K, 1L), 그 중 하나인 pvr1 분자표지(Table 2, A10)는 유전자형이 저항성(XX, R)을 나타낸 자원은 37점(Table 3A, A10), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 3점(Table 3C, A10), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원은 1,909점(Table 3B, A10) 그리고 1자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A10). *C. chinense*에서 다양한 potyvirus에 저항성을 가지는 열성 유전자로 알려진 pvr1은 선행연구에서 개발된 SNP 분자표지가 *C. chinense* 자원에서 저항성 분포를 나타냈으며(Kang et al. 2005, Kim et al. 2017), 본 연구에서 또한 pvr1 분자표지에 대해서 저항성을 나타낸 자원들 대부분이 *C. chinense*에 분포하고 있는 것을 확인할 수 있다(Table 3A, A10). 또 다른 Potyvirus 저항성 연관 분자표지인 pvr2-123457 (Table 2, A11)는 유전자형이 저항성(YY, R)을 나타낸 자원은 340점(Table 3A, A11), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 141점(Table 3C, A11), 감수성(XX, S)을 나타낸 자원은 1,460점(Table 3B, A11) 그리고 9자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A11). 마지막 Potyvirus 저항성 연관 분자표지인 pvr2-689 (Table 2, A12)는 유전자형이 저항성(YY, R)을 나타낸 자원은 23점(Table 3A, A12), 이형접합체(XY, H)로 나타난 자원은 2점(Table 3C, A12), 감수성(XX, S)을 나타낸 자원은 1,918점(Table 3B, A12) 그리고 7자원(Invalid)에 대한 데이터는 확인되지 않았다(Table 3D, A12).

마지막으로 TMV와 관련된 L유전자는 4개의 저항성 대립유전자가 있는데, *C. annuum*에서 파생된 L1은 토마토 모자이크바이러스(ToMV)와 같은 P0병원성 바이러스에 저항성을 갖는다. *C. frutescens*에서 파생한 L2는 L1저항성을 무력화시키는 P0 및 P1 병원성 파프리카 반점 바이러스(PaMMV)에 저항성을 갖게 한다. *C. chinense*에서 파생한 L3는 L2 저항성을 극복하는 P0, P1 및 P1, P2 병원성 고추마일드 반점바이러스(PMMoV)에 대한 저항성을 부여한다. 마지막으로 L4 (*C. chacoense*)는 L3 내성을 극복하는 P0, P1, P1,2 및 P1,2,3 병원형 PMMoV에 대한 내성을 부여한다(Boukema 1980, 1982, 1984, Tsuda et al. 1998, Tomita et al. 2008, 2011). 본 실험에서 사용된 TMV 저항성과 연관된 분자표지 L4 (Table 2, A13; Fig. 1M)에서는 저항성 유전형을 보이는 자원이 없었으며(Table 3A, A13), 감수성(YY, S)을 나타낸 자원 1,948점(Table 3B, A13)과 2자원(Invalid)에 대해서는 유전자형을 확인할 수 없었다(Table 3D, A13). 이러한 결과는 L4 분자표지 검정을 위해 6가지의 *Capsicum* 종에 적용시킨 결과, *C. chacoense*에서만 저항성 유전형을 확인하였고, 나머지

종들에서는 저항성 유전형을 확인할 수 없었다는 기존 연구결과와 일치하였다(Kim et al. 2017).

고추 주요병 복합 저항성 평가 및 유전자원 선발

앞의 저항성 유전형을 보인 자원들은 크게 하나의 병에 대해서만 단독 저항성 유전형을 가지는 자원들과 몇 가지 병에 대해 완전한 혹은 불완전한 복합 저항성 유전형을 가지는 자원들로 분류된다.

먼저 단독 저항성 유전형을 가지는 자원은 역병, CMV, Potyvirus에 대한 저항 유전형 가지는 자원들이었다. 전체 자원 중에서 2개의 역병 관련 분자표지 M3-2와 M3-3에만 저항성 유전형을 보이는 자원은 65자원이고, CMV 저항성 분자표지 Cmr1-2에만 저항성 유전형을 나타내는 자원은 424자원이었다. Potyvirus의 경우에도 pvr2-123457 분자표지에서만 저항성 유전형을 나타낸 자원이 146자원, pvr2-689 분자표지에서만 저항성 유전형을 나타낸 자원은 4자원이었다. 이렇게 한가지 병에 대해 단독 저항성 유전형을 보이는 재료들도 육종 과정에서 우수 형질을 집적시키는 방식 등으로 새로운 고추 품종을 개발하기 위해 필요한 유전자원으로써 활용될 수 있을 것이다.

그 외 자원들은 단독 저항성 유전형이 아니라 2개 이상의 병 관련 분자표지에 대해 완전하게 혹은 불완전하게 저항성 유전형을 가지는 자원들이었다. 본 연구에서는 1~3개로 구성된 각각의 병 관련 분자표지 세트를 동시에 사용하였고, 이 세트 내 분자표지들 모두에서 완전하게 저항성 유전형을 가지는 자원들과 이 중 다른 병에 대해서도 동시에 저항성 유전형을 가지는 자원들이 특히 유용하다고 할 수 있을 것이다. 본 연구에서는 두 개 이상의 저항성 유전형을 가지는 다양한 자원을 확인하였다. 먼저 각 병에 대해 관련 분자표지 모두에서 저항성 유전형 결과가 나온 완전한 저항성 유전형 자원을 살펴보면 전체 1950 자원 중 58자원이 3개의 탄저병 관련 분자표지세트 CcR9, CA09g12180 및 CA09g12170 (Table 4, A1, A2, A3)에서 모두 저항성 유전형을 나타냈으며, 57자원은 3개의 흰가루병 관련 분자표지세트 Ltr4.1-40344, Ltr4.2-56301 및 Ltr4.2-585119에서 모두 저항성 유전형을 나타냈다(Table 4, A4, A5, A6). 또한 고추 유전자원 246자원이 2개의 역병 분자표지세트 M3-2 및 M3-3에서 모두 저항성 유전형이었고, 1개로 구성된 CMV 저항성 분자표지 Cmr1-2에 저항성 유전형을 나타내는 자원은 765점이었다. 반면에 세 개의 potyvirus 관련 분자표지 pvr1, pvr2-123457 및 pvr2-689는 2개 이상에서 저항성 유전형을 가지는 자원은 존재하지 않았고, 각각 37자원, 340자원 그리고 23자원이 각각의

Table 4. Genotypes of 64 genetic resources indicating resistance genotype in one of the 8 SNP markers related with anthracnose, powdery mildew and *Phytophthora* root rot

Sample no.	IT No.	Species	Original name	Origin	Marker type ^z							
					A1 ^y	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8
560	IT138126	<i>C. annuum</i>	Gyeongbuk-junwi-1986-pepper 138126	KOR	I ^x	R	R	R	R	I	I	I
655	IT158763	<i>C. baccatum</i>	AJE	CHL	R	R	R	R	I	R	R	I
561	IT138200	<i>C. annuum</i>	BOL30	UNK	R	R	R	R	R	R	R	I
1004	IT207291	<i>C. annuum</i>	Chiuchi	BOL	R	R	R	R	R	R	R	I
1503	IT223788	<i>C. annuum</i>	Corne II10	USA	R	R	R	R	R	R	R	I
1608	IT225011	<i>C. annuum</i>	AFG-BHJ-2005-1	ARG	R	R	R	R	R	R	R	I
1266	IT218959	<i>C. baccatum</i>	C04238	CHL	R	R	R	R	R	R	R	I
1267	IT218960	<i>C. baccatum</i>	KOVINCHU	AUS	R	R	R	R	R	R	R	I
1268	IT218961	<i>C. baccatum</i>	AJI COLORADO	USA	R	R	R	R	R	R	R	I
1303	IT219989	<i>C. baccatum</i>	C04223-B	PER	R	R	R	R	R	R	R	I
1731	IT229144	<i>C. baccatum</i>	bac-20/19759/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	I
1732	IT229145	<i>C. baccatum</i>	bac-22/19761	HUN	R	R	R	R	R	R	R	I
1734	IT229147	<i>C. baccatum</i>	pen-1/19864/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	I
1735	IT229148	<i>C. baccatum</i>	pen-40/19896/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	I
1737	IT229150	<i>C. baccatum</i>	pen-46/19903/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	I
1876	IT231131	<i>C. baccatum</i>	AC 08-001	CRI	R	R	R	R	R	R	R	I
1888	IT231143	<i>C. baccatum</i>	AC 08-059	NLD	R	R	R	R	R	R	R	I
1890	IT231145	<i>C. baccatum</i>	AC 08-063	NLD	R	R	R	R	R	R	R	I
1891	IT231146	<i>C. baccatum</i>	AC 08-068	ECU	R	R	R	R	R	R	R	I
1892	IT231147	<i>C. baccatum</i>	AC 08-069	CRI	R	R	R	R	R	R	R	I
1894	IT231149	<i>C. baccatum</i>	AC 08-073	BOL	R	R	R	R	R	R	R	I
1256	IT218947	<i>C. baccatum</i>	C01220	DEU	R	R	R	R	R	R	R	I
1257	IT218948	<i>C. baccatum</i>	C01248	USA	R	R	R	R	R	R	R	I
1258	IT218949	<i>C. baccatum</i>	C01526	USA	R	R	R	R	R	R	R	I
1259	IT218950	<i>C. baccatum</i>	C01543	SLV	R	R	R	R	R	R	R	I
1262	IT218953	<i>C. baccatum</i>	C04228	CRI	R	R	R	R	R	R	R	I
1263	IT218954	<i>C. baccatum</i>	C04240	COL	R	R	R	R	R	R	R	I
1264	IT218956	<i>C. baccatum</i>	C04288	BOL	R	R	R	R	R	R	R	I
1032	IT210143	<i>C. sp.</i>	169	UNK	R	R	R	R	R	R	R	I
562	IT138201	<i>C. annuum</i>	BOL31	UNK	R	R	R	R	R	R	R	R
1293	IT219880	<i>C. annuum</i>	CHAHUA	MEX	R	R	R	R	R	R	R	R
1302	IT219988	<i>C. baccatum</i>	C04153	IND	R	R	R	R	R	R	R	R
1736	IT229149	<i>C. baccatum</i>	pen-45/19902/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	R
1884	IT231139	<i>C. baccatum</i>	AC 08-016	ECU	R	R	R	R	R	R	R	R
1889	IT231144	<i>C. baccatum</i>	AC 08-062	USA	R	R	R	R	R	R	R	R
1300	IT219986	<i>C. baccatum</i>	C04239	COL	R	R	R	R	R	R	R	R
939	IT201164	<i>C. frutescens</i>	ACC172	PHL	S	R	R	R	R	R	R	R
668	IT158778	<i>C. baccatum</i>	VAR PENDULUM (WILLD) ESHBAUGH	USA	R	R	R	R	S	R	R	R
602	IT158339	<i>C. baccatum</i>	Aji	PER	R	R	R	R	R	R	R	H
604	IT158370	<i>C. baccatum</i>	C00948	GBR	R	R	R	R	R	R	R	S
607	IT158450	<i>C. baccatum</i>	P498/78	GBR	R	R	R	R	R	R	R	S
622	IT158576	<i>C. baccatum</i>	C02432	UNK	R	R	R	R	R	R	R	S

Table 4. Continued

Sample no.	IT No.	Species	Original name	Origin	Marker type ^z							
					A1 ^y	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8
623	IT158577	<i>C. baccatum</i>	C02433	PER	R	R	R	R	R	R	R	S
636	IT158681	<i>C. baccatum</i>	Aji	USA	R	R	R	R	R	R	R	S
660	IT158769	<i>C. baccatum</i>	AJI BLANCO CRISTAL	CHL	R	R	R	R	R	R	R	S
661	IT158770	<i>C. baccatum</i>	VAR.PENDULUM (WILLD) ESHBAUGH	RUS	R	R	R	R	R	R	R	S
701	IT158831	<i>C. baccatum</i>	C.PENDELUM BACCATUM 3-4	FRA	R	R	R	R	R	R	R	S
702	IT158835	<i>C. baccatum</i>	C01178	ESP	R	R	R	R	R	R	R	S
741	IT158875	<i>C. baccatum</i>	C01662	PRY	R	R	R	R	R	R	R	S
736	IT158870	<i>C. annuum</i>	C01543	SLV	R	R	R	R	R	R	R	S
1005	IT207293	<i>C. baccatum</i>	Aji verde	BOL	R	R	R	R	R	R	R	S
1260	IT218951	<i>C. baccatum</i>	C01686	USA	R	R	R	R	R	R	R	S
1265	IT218958	<i>C. baccatum</i>	1961	VEN	R	R	R	R	R	R	R	S
1304	IT219990	<i>C. baccatum</i>	AJI YELLOW	PER	R	R	R	R	R	R	R	S
1312	IT221659	<i>C. baccatum</i>	02G-142	BRA	R	R	R	R	R	R	R	S
1609	IT225012	<i>C. annuum</i>	Peru1-2-1	PER	R	R	R	R	R	R	R	S
1730	IT229143	<i>C. baccatum</i>	bac-15/19754/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	S
1738	IT229151	<i>C. baccatum</i>	pen-59/1/19912/1	HUN	R	R	R	R	R	R	R	S
1887	IT231142	<i>C. baccatum</i>	AC 08-057	GBR	R	R	R	R	R	R	R	S
606	IT158441	<i>C. baccatum</i>	C01525	USA	R	R	R	R	H	R	R	S
654	IT158761	<i>C. baccatum</i>	CAPSICUM MICROCARPUM DC.	DNK	R	S	R	I	R	R	R	S
1581	IT224980	<i>C. annuum</i>	IIHR 1238	SLV	S	S	S	R	R	R	S	S
1664	IT228955	<i>C. annuum</i>	Ikoni II	CHN	S	S	S	R	S	S	S	S
1665	IT228956	<i>C. annuum</i>	AC 09-059	CHN	S	S	S	R	S	S	S	S

^zR, resistant; S, susceptible; H, heterozygous for A1-A13.

^yA1, CcR9 (anthracnose); A2, CA09g12180 (anthracnose); A3, CA09g19170 (anthracnose); A4, Ltr4.1-40344 (powdery mildew); A5, Ltr4.2-56301 (powdery mildew); A6, Ltr4.2-585119 (powdery mildew); A7, M3-2 (*Phytophthora* root rot); A8, M3-3 (*Phytophthora* root rot).

^xInvalid.

분자표지에 대해 저항성 유전형으로 확인되었다(Table 4, A7, A8, A10, A11, A12). TMV 저항성 L4 분자표지에서 저항성 유전형을 나타내는 자원은 본 실험에서는 확인되지 않았다.

이상의 각각 병에 대해서 완전한 저항성 유전형을 보이는 자원들 중에서 둘 이상의 병에 대해 저항성 유전형을 보이는 복합 저항성 유전형 자원이 특히 중요하다. 먼저, 탄저병과 흰가루병 저항성 관련 총 6개의 분자표지에 대해 모두 저항성 유전형을 나타내는 자원은 55자원으로 확인되었다(Table 4, A1-A6). 이는 탄저병 저항성 유전형을 가진 자원은 3자원을 제외한 대부분이 흰가루병 저항성 유전형도 가지고 있었다는 것을 의미하며, 이들 중 *C. annuum* 8자원을 제외하고 저항성 유전형을 나타내는 자원들은 *C. baccatum*이었다. 앞의 탄저병 및 흰가루병의 6개 분자표지들에 대해 모두 저항성 유전형을 보인 55자원 중 역병 관련 M3-2와 M3-3 분자표지까지 포함한 총 8개의 분자표지에

대해서 저항성 유전형을 나타낸 자원은 IT138201, IT219880, IT219986, IT219988, IT229149, IT231139, IT231144의 총 7자원으로 확인되었다(Table 4, A1-A8). 이들 자원의 원산지는 순서대로 미상, 멕시코, 콜롬비아, 인도, 헝가리, 에콰도르, 미국으로 다양하며, 수집 연도도 1980년대에서 2000년대 초·중반까지 분포하였다. 수집 경로 또한 러시아 바벨로프 연구소, 대만 세계 채소연구센터, 대학, 현지 수집 등 다양하였다. 2자원은 *C. annuum*, 5자원은 *C. baccatum*이었으며, *C. baccatum* 중 1자원은 육성계통, 2자원은 야생종이었다. 이처럼 동일한 그룹으로 묶을 수 없는 다양한 경로로 수집된 다양한 특성을 가진 유전자원에서 유용한 형질을 가진 자원이 발굴될 수 있으므로 유전자원 다양성 확보가 중요하다 할 것이다.

바이러스 저항성은 먼저 Potyvirus 저항성 유전형 검정을 위해 3개의 분자표지가 사용되었는데, 이 중 2개 이상의 분자표지에서

동시에 저항성 유전형을 보인 자원은 없었다. 따라서 Potyvirus의 경우 각각의 분자표지에 대해 저항성 유전형을 가진 자원 중 타 병 저항성 유전형을 가진 자원을 살펴보았다. 먼저 Potyvirus 관련 pvr1 분자표지 관련 저항성 유전형을 보인 37자원은 모두

CMV 연관 분자 표지인 Cmr1 저항성 유전형을 가지고 있었다. 이 중 1자원을 제외한 36자원에서 2개의 역병 연관 분자표지인 M3-2와 M3-3까지 총 4개의 분자표지에서 저항성 유전형이 확인되었다(Table 5, A7-A10). 즉, 이들 자원은 Potyvirus 관련 1개의

Table 5. Genotypes of 62 genetic resources indicating resistance genotype in one of the 7 SNP markers related *Phytophthora* root rot, CMV, and potyvirus

Sample no.	IT No.	Species	Original name	Origin	Marker type ^z						
					A7 ^y	A8	A9	A10	A11	A12	A13
904	IT189942	<i>C. annuum</i>	Char'Kovskii	UKR	R	R	R	R	S	S	S
624	IT158592	<i>C. baccatum</i>	C02423	UNK	R	R	R	R	S	S	S
627	IT158609	<i>C. baccatum</i>	BLUE STAR	TWN	R	R	R	R	S	S	S
575	IT158293	<i>C. chinense</i>	AMA8-3	UNK	R	R	R	R	S	S	S
631	IT158637	<i>C. chinense</i>	C00303	PER	R	R	R	R	S	S	S
689	IT158805	<i>C. chinense</i>	C00943	PER	R	R	R	R	S	S	S
882	IT183649	<i>C. chinense</i>	PI159233	USA	R	R	R	R	S	S	S
886	IT183654	<i>C. chinense</i>	1 Sca	PER	R	R	R	R	S	S	S
887	IT183657	<i>C. chinense</i>	1 Sca	ESP	R	R	R	R	S	S	S
906	IT191654	<i>C. chinense</i>	C00303	PER	R	R	R	R	S	S	S
1327	IT221687	<i>C. chinense</i>	07A-016	USA	R	R	R	R	S	S	S
1687	IT228978	<i>C. chinense</i>	Cajamarca	USA	R	R	R	R	S	S	S
1733	IT229146	<i>C. chinense</i>	chi-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1779	IT229192	<i>C. chinense</i>	chi 10/1011-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1782	IT229195	<i>C. chinense</i>	chi 11/1016-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1783	IT229196	<i>C. chinense</i>	chi 12/1017-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1784	IT229197	<i>C. chinense</i>	chi 12/1018	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1785	IT229198	<i>C. chinense</i>	chi 12/1020-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1786	IT229199	<i>C. chinense</i>	chi 12/1020-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1789	IT229202	<i>C. chinense</i>	chi 12/1023	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1790	IT229203	<i>C. chinense</i>	chi 15/1024	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1791	IT229204	<i>C. chinense</i>	chi 16/1025-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1792	IT229205	<i>C. chinense</i>	chi 16/1025-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1793	IT229206	<i>C. chinense</i>	chi 16/1028-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1794	IT229207	<i>C. chinense</i>	chi 16/1028-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1795	IT229208	<i>C. chinense</i>	chi 18/1031-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1796	IT229209	<i>C. chinense</i>	chi 18/1031-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1797	IT229210	<i>C. chinense</i>	chi 21/1033-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1798	IT229211	<i>C. chinense</i>	chi 22a/1036	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1799	IT229212	<i>C. chinense</i>	chi 22b/1037-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1800	IT229213	<i>C. chinense</i>	chi 22b/1037-2	HUN	R	R	R	R	S	S	S
1801	IT229214	<i>C. chinense</i>	chi 30/1046-1	HUN	R	R	R	R	S	S	S
574	IT158292	<i>C. frutescens</i>	AMA7-5	UNK	R	R	R	R	S	S	S
1881	IT231136	<i>C. frutescens</i>	AC 08-013	UNK	R	R	R	R	S	S	S
1882	IT231137	<i>C. frutescens</i>	AC 08-014	USA	R	R	R	R	S	S	S
576	IT158294	<i>C. sp.</i>	AMA12-0	UNK	R	R	R	R	S	S	S

Table 5. Continued

Sample no.	IT No.	Species	Original name	Origin	Marker type ^z						
					A7 ^y	A8	A9	A10	A11	A12	A13
713	IT158846	<i>C. annuum</i>	C01293	CUB	R	R	R	S	R	S	S
1153	IT218753	<i>C. annuum</i>	PBC369 PBC369	IDN	R	R	R	S	R	S	S
1315	IT221663	<i>C. annuum</i>	03G-053	IND	R	R	R	S	R	S	S
1324	IT221681	<i>C. annuum</i>	06A-175	USA	R	R	R	S	R	S	S
1356	IT221904	<i>C. annuum</i>	KC01315	LAO	R	R	R	S	R	S	S
1359	IT221907	<i>C. annuum</i>	KC01321	LAO	R	R	R	S	R	S	S
1417	IT223702	<i>C. annuum</i>	VP 10	VNM	R	R	R	S	R	S	S
1430	IT223715	<i>C. annuum</i>	VP 28	VNM	R	R	R	S	R	S	S
1474	IT223759	<i>C. annuum</i>	VP 87	VNM	R	R	R	S	R	S	S
1690	IT228981	<i>C. annuum</i>	Numex Bailey Piquin	USA	R	R	R	S	R	S	S
1703	IT229116	<i>C. annuum</i>	CMV 1026	HUN	R	R	R	S	R	S	S
1915	IT231170	<i>C. annuum</i>	Marbles	USA	R	R	R	S	R	S	S
1923	IT231178	<i>C. annuum</i>	Serrano chili	USA	R	R	R	S	R	S	S
1377	IT221925	<i>C. baccatum</i>	59C-163	MEX	R	R	R	S	R	S	S
1105	IT218624	<i>C. frutescens</i>	ACC1441	UNK	R	R	R	S	R	S	S
1348	IT221896	<i>C. frutescens</i>	KC01303	LAO	R	R	R	S	R	S	S
533	IT136603	<i>C. sp.</i>	Swya Mukhi Local	NPL	R	R	R	S	R	S	S
884	IT183652	<i>C. annuum</i>	Chilcote	MEX	R	R	R	S	S	R	S
969	IT203498	<i>C. annuum</i>	Jalapeno Chillli	AUS	R	R	R	S	S	R	S
1331	IT221879	<i>C. annuum</i>	SCM 334	MEX	R	R	R	S	S	R	S
1394	IT223679	<i>C. annuum</i>	KC 00006	USA	R	R	R	S	S	R	S
1504	IT223789	<i>C. annuum</i>	Corne II12	USA	R	R	R	S	S	R	S
1680	IT228971	<i>C. annuum</i>	Early Jalapeno	USA	R	R	R	S	S	R	S
1689	IT228980	<i>C. annuum</i>	Numex Pinata	USA	R	R	R	S	S	R	S
1924	IT231179	<i>C. annuum</i>	Tam Jalapeno	USA	R	R	R	S	S	R	S
618	IT158570	<i>C. frutescens</i>	6131 NUM-192 E.C.-J.E.-J.L.	UNK	R	R	R	S	S	R	S

^zR, resistant; S, susceptible for A1-A13.^yA7, M3-2 (*Phytophthora* root rot); A8, M3-3 (*Phytophthora* root rot); A9, Cmr1-2 (CMV); A10, pvr1 (Potyvirus); A11, pvr2-123457 (Potyvirus); A12, pvr2-689 (Potyvirus); A13, L4 (TMV).

분자표지 및 CMV와 역병에 관해 복합 저항성 유전형을 나타냈다. 둘째로, Potyvirus 관련 pvr2-123457 분자표지와 CMV 연관 Cmr1 분자표지에 복합 저항성 유전형을 가지는 131자원이 확인 되었으며, 이 중 역병 연관 분자표지에서도 저항성 유전형을 가진 자원은 17자원이었다(Table 5, A7-A9, A10). 마지막으로 Potyvirus 관련 pvr2-689 분자표지에서 저항성 유전형을 보인 23자원 중 5자원을 제외한 18자원이 CMV 저항성 유전형도 보였으며, 18자원 중 9자원은 역병 저항성 유전형도 가지고 있었다(Table 5, A7-A9, A12). 고추 식물체가 포티바이러스와 CMV에 동시 감염되면 상승적인 병징이 나타난다고 알려져 있으므로(Murphy & Kyle 1995, Murphy & Bowen 2006), 이

병들의 복합 저항성 유전형을 가진 자원들은 특히 유용하다고 생각된다.

고추 유전자원의 주요 병 저항성에 대한 종별 통계 분석

먼저 13개의 분자표지 간 상관 분석 결과, 일부 분자표지들 간 연관성이 관찰되었다(Fig. 2). 가장 두드러진 특성을 보이는 것은 탄저병과 흰가루병 저항성을 나타내는 분자표지들 간의 관계였다. 탄저병 관련 CcR9, CA09g12180 및 CA09g12170 (Fig. 2, A1, A2, A3) 분자표지들은 서로 간에도 높은 상관관계를 보였을 뿐 아니라 흰가루병 관련 Ltr4.1-40344, Ltr4.2-56301 및 Ltr4.2-585119 (Fig. 2, A4, A5, A6) 분자표지들과도 높은

Fig. 2. Correlation analysis of 13 SNP type assays. Blue color indicates positive correlation, red color indicates negative correlation, and the larger and darker the circle, the higher the significance. A1, CcR9 (anthracnose); A2, CA09g12180 (anthracnose); A3, CA09g19170 (anthracnose); A4, Ltr4.1-40344 (powdery mildew); A5, Ltr4.2-56301 (powdery mildew); A6, Ltr4.2-585119 (powdery mildew); A7, M3-2 (*Phytophthora* root rot); A8, M3-3 (*Phytophthora* root rot); A9, Cmr1-2 (CMV); A10, pvr1 (Potyvirus); A11, pvr2-123457 (Potyvirus); A12, pvr2-689 (Potyvirus); A13, L4 (TMV).

상관 관계를 보였다. 이러한 6개의 분자표지들의 높은 상관관계는 이들의 저항성 및 감수성 유전형 특성이 거의 비슷하게 나타난다는 것을 뜻하며, 이는 앞서 탄저병 저항성 유전형을 가지는 자원 대부분이 흰가루병 저항성 유전형을 가지는 본 연구 결과와도 일치하였다. 육종과정에서 저항성 형질이 집적되어 이러한 결과가 나타난 것인지 혹은 유전적 연관성이 있는지는 추가적으로 더 면밀한 연구가 필요할 것으로 생각된다. 역병 관련 분자표지 M3-2와 M3-3의 경우 서로 간 높은 상관관계를 보였으며, 이는 M3-3 (Fig. 2, A8) 분자표지에서 저항성 유전형을 나타내는 247자원 중 1자원을 제외하고는 모두 M3-2 분자표지에서 저항성 유전형을 가지고 있는 결과와 일치한다. 그러나 이 역병 관련 M3-2 및 M3-3 (Fig. 2, A7, A8) 분자표지는 타 분자표지들과의 상관관계에 있어서는 각기 다른 양상을 보인다. 즉, M3-2 (Fig. 2, A7)가 탄저병 및 흰가루병 관련 분자표지들(Fig. 2, A1-A6)과 양의 상관 관계를 보이는 반면, M3-3 (Fig. 2, A8)는 A1~A6과 음의 상관관계를 보인다. 이는 탄저병 및 흰가루병 복합 저항성 유전형을 가진 55자원 중 전부가 M3-2 (Fig. 2, A7)에 대해서

저항성 유전형을 가진 반면, M3-3 (Fig. 2, A8)에 대해서는 대부분 감수성 유전형을 가지고 있고, 저항성 유전형을 가진 자원은 7자원에 불과한 결과와 일치한다. 또한 이들 역병 관련 분자표지 M3-2와 M3-3는 Potyvirus 관련 분자표지 중 하나인 pvr1 (Fig. 2, A10)와 모두 양의 상관관계를 보인다. 이는 pvr1 분자표지에서 저항성 유전형을 보이는 37자원 중 36자원이 역병 저항성 유전형을 보이는 앞의 결과와 연결된다 (Tables 3, 4, 5).

다음으로 자원의 종, 원산지 정보 및 병 저항성 분자표지 분석 결과를 바탕으로 자원간 관계를 계통 발생 분석한 결과, 최적 K값은 6으로 1,950자원은 크게 6개 군집으로 나뉘었다. 이들 중 종별 특성이 두드러지는 군집은 연두색으로 표시된 *C. baccatum*이 많은 군집1과 빨간색으로 표시된 *C. chinense*이 주로 분포한 군집3이었다(Fig. 3A). 이는 앞에서 각각 탄저병 및 흰가루병에서 주로 저항성 유전형을 가지고 있는 종이 *C. baccatum*인 것과 Potyvirus 연관 분자표지 중 pvr1에 저항성 유전형을 가지는 종이 주로 *C. chinense*라는 결과와 일치한다.

Fig. 3. Result of Phylogenetic analysis (A) and PCA analysis (B) by species using 13 SNP type assay. In phylogenetic analysis, the best K value was 6 and hence, the 1,950 accessions were divided into 6 clusters. In PCA, as the arrow goes to the end, resistance genotype is indicated, and each dot represents a resource. A1, CcR9 (anthracnose); A2, CA09g12180 (anthracnose); A3, CA09g19170 (anthracnose); A4, Ltr4.1-40344 (powdery mildew); A5, Ltr4.2-56301 (powdery mildew); A6, Ltr4.2-585119 (powdery mildew); A7, M3-2 (*Phytophthora* root rot); A8, M3-3 (*Phytophthora* root rot); A9, Cmr1-2 (CMV); A10, pvr1 (Potyvirus); A11, pvr2-123457 (Potyvirus); A12, pvr2-689 (Potyvirus); A13, L4 (TMV).

이러한 결과는 PCA 분석 결과(Fig. 3B)를 통해서도 추가적으로 확인할 수 있는데, 각각의 분자표지에 대해 저항성 유전형을 나타내는 자원들의 종별 분포를 보면, 탄저병과 흰가루병 연관

분자표지 저항성 유전형을 나타내는 Fig. 3B 그림 오른쪽 (A1-A6)에는 노란색의 *C. baccatum* 자원들이 집중적으로 분포되어 있었다. 본 연구에서 사용된 전체 자원의 80% 이상을 차지

하는 파란색으로 표시된 *C. annuum*의 경우 감수성 유전형 자원 대부분이 그래프 중앙에 위치하였지만 각 병에 대한 일부 저항성 유전형을 가진 자원의 분포 또한 확인할 수 있었다(Fig. 3B).

본 연구를 통해 얻은 대량의 고추 자원에 대한 다양한 병 저항성 유전형 분석결과와 유용자원 정보는 향후 추가적인 생물 검정으로 보다 정밀한 방식의 저항성 확인을 통해 저항성 품종 육종에 다양하게 이용될 수 있을 것이다. 뿐만 아니라 저항성 유전형간 통계적 분석결과는 고추 주요병간 관계를 고려한 유전자원의 체계적 수집과 분석에도 활용될 수 있을 것이다.

적 요

본 연구에서는 고추 주요병인 탄저병(CcR9, CA09g12180 및 CA09g12170), 흰가루병(Ltr4.1-40344, Ltr4.2-56301 및 Ltr4.2-585119), 역병(M3-2, M3-3), CMV (Cmr1-2), Potyvirus (pvr1, pvr2-123457 및 pvr2-689) 및 TMV (L4) 저항성 관련 SNP 분자표지를 활용하여 대용량 유전형 분석방법 중 하나인 Fluidigm 시스템으로 국립농업과학기술 농업유전자원센터에서 보유한 고추 유전자원 1,950점에 대한 유전자형을 분석하였다. 그 결과, 총 25,350 data points를 얻었으며, 이 중 8.2%인 2,072 data points가 저항성 유전형을 보였다. TMV 분자표지를 제외한 나머지 12개의 SNP 분자표지에서 각각의 병들에 대해서 저항성 유전형을 가진 유전자원을 선별할 수 있었다. 각각의 병과 관련된 분자 표지 세트들에 대해 완전한 저항성 유전형을 보인 자원은 탄저병 58자원, 흰가루병 57자원, 역병 246자원, CMV 765자원이었다. 또한 potyvirus 관련 분자 표지 3개 모두에서 저항성 유전형을 보이는 자원은 없었으며, pvr1, pvr2-123457 및 pvr2-689 분자 표지 각각 37자원, 349자원 및 23자원이 저항성 유전형을 가진 것으로 확인되었다. 이러한 저항성 유전형을 보이는 자원 중 2가지 이상의 병에 대해 복합 저항성 유전형을 가진 자원이 육종에 특히 중요한데, 탄저병과 흰가루병 복합 저항성 유전형을 가진 자원이 55자원, 이중 역병까지 3종의 병 관련 분자표지에 대해 저항성 유전형을 가진 자원이 7자원이었다. 이러한 자원들은 주로 *C. baccatum*이었다. Potyvirus 관련 분자 표지 3종에 대해 각각 1종씩 저항성 유전형을 가지고 있으면서, CMV와 역병 저항성 유전형을 동시에 가지고 있는 자원은 각각 36자원, 16자원, 9자원이었다. 이러한 자원은 주로 *C. chinense*으로 확인되었다. 본 연구에 사용된 13종의 분자표지 유전형에 대한 통계분석 결과, 탄저병 저항성 유전형은 흰가루병 저항성 유전형과 연동되는 경향을 보였고, Potyvirus 관련 분자표지 중

하나인 pvr1 분자표지는 역병 저항성 분자표지에 양의 상관 관계를 보였다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 농업과학기술 연구개발사업(과제번호: PJ014183)의 지원에 의해 이루어진 것임.

REFERENCES

1. Abdalla OA, Desjardins PR, Dodds JA. 1991. Identification, disease incidence, and distribution of viruses infecting peppers in California. *Plant Dis* 75: 1019-1023.
2. Ali A, Bordoh PK, Singh A, Siddiqui Y, Droby S. 2016. Post-harvest development of anthracnose in pepper (*Capsicum* spp): Etiology and management strategies. *Crop Prot* 90: 132-141.
3. Almeida CLP, dos Santos Bento C, Sudré CP, Pimenta S, Gonçalves LSA, Rodrigues R. 2020. Genotype-ideotype distance index and multivariate analysis to select sources of anthracnose resistance in *Capsicum* spp. *Eur J Plant Pathol* 156: 223-236.
4. Avilla C, Collar JL, Duque M, Perez P, Fereres A. 1997. Impact of floating rowcovers on bell pepper yield and virus incidence. *Hortscience* 32: 882-883.
5. Barchenger DW, Naresh P, Kumar S. 2019. Genetic resources of *Capsicum*. pp 9-23. In: Ramchiary N, Kole C. (Eds) *The Capsicum Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham, New York, USA.
6. Boukema IW. 1980. Allelism of genes controlling resistance to TMV in *Capsicum* L. *Euphytica* 29: 433-439.
7. Boukema IW. 1982. Resistance to a new strain of TMV in *Capsicum chacoense* Hunz. *Capsicum Newsletter* 1: 49-51.
8. Boukema IW. 1984. Resistance to TMV in *Capsicum chacoense* Hunz. is governed by allele of the L-locus. *Capsicum Newsletter* 3: 47-48.
9. Caranta C, Palloix A, Gebre-Selassie K, Lefebvre V, Moury B, Daubeze AM. 1996. A complementation of two genes originating from susceptible *Capsicum annuum* lines confers a new and complete resistance to pepper veinlet mottle virus. *Phytopathology* 86: 739-743.
10. Caranta C, Pflieger S, Lefebvre V, Daubeze AM, Thabuis A, Palloix A. 2002. QTLs involved in the restriction of cucumber mosaic virus (CMV) long-distance movement in

- pepper. *Theor Appl Genet* 104: 586-591.
11. Cerkaskas RF, Ferguson G, Banik M. 2011. Powdery mildew (*Leveillula taurica*) on greenhouse and field peppers in Ontario: host range, cultivar response and disease management strategies. *Can J Plant Pathol* 33: 485-498.
 12. Chagné D, Crowhurst RN, Troggio M, Davey MW, Gilmore B, Lawley C, Vanderzande S, Hellens RP, Kumar S, Cestaro A, Velasco R, Main D, Rees JD, Iezzoni A, Mockler T, Wilhelm L, WE Van de Weg, Gardiner SE, Bassil N, Peace C. 2012. Genome-wide SNP detection, validation, and development of an 8K SNP array for apple. *Plos One* 7: e31745.
 13. Charron C, Nicolaï M, Gallois JL, Robaglia C, Moury B, Palloix A, Caranta C. 2008. Natural variation and functional analyses provide evidence for co-evolution between plant eIF4E and potyviral VPg. *Plant J* 54: 56-68.
 14. Cho JD, Kim JS, Lee SH, Choi GS, Chung BN. 2007. Viruses and symptoms on peppers, and their infection types in Korea. *Res Plant Dis* 13: 75-81.
 15. De Souza VL, Café-Filho AC. 2003. Resistance to *Leveillula taurica* in the genus *Capsicum*. *Plant Pathol* 52: 613-619.
 16. Dogimont C, Palloix A, Daubze AM, Marchoux G, Selassie KG, Pochard E. 1996. Genetic analysis of broad spectrum resistance to potyviruses using doubled haploid lines of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Euphytica* 88: 231-239.
 17. Doolittle SP. 1916. A new infectious mosaic disease of cucumber. *Phytopathology* 6: 145-147.
 18. Fang M, Yu J, Kim KH. 2021. Pepper mottle virus and its host interactions: Current state of knowledge. *Viruses* 13: 1930.
 19. Florini DA, Zitter TA. 1986. Cucumber mosaic virus (CMV) in pepper (*Capsicum annuum* L.) in New York and associated yield losses. *Phytopathology* 77: 652.
 20. Green SK, Kim JS. 1991. Characteristics and Control of Viruses Infecting Peppers: a Literature Review. Technical Bulletin No. 18. Shanhua, Taiwan: Asian Vegetable Research and Development Center.
 21. Grube RC, Blauth JR, Andres MA, Caranta C, Jahn MK. 2000a. Identification and comparative mapping of a dominant potyvirus resistance gene cluster in *Capsicum*. *Theor Appl Genet* 101: 852-859.
 22. Grube RC, Zhang YP, Murphy JF, Loaiza-Figueroa F, Lackney VK, Provvidenti R, Jahn MK. 2000b. New source of resistance to *Cucumber mosaic virus* in *Capsicum frutescens*. *Plant Dis* 84: 885-891.
 23. Guo G, Wang S, Liu J, Pan B, Diao W, Ge W, Gao C, Snyder JC. 2017. Rapid identification of QTLs underlying resistance to *Cucumber mosaic virus* in pepper (*Capsicum frutescens*). *Theor Appl Genet* 130: 41-52.
 24. Han JH, Choi HS, Kim DH, Lee HR, Kim BD. 2006. Biological, physical and cytological properties of *Pepper mottle virus*-SNU1 and its RT-PCR detection. *Plant Pathol J* 22: 155-160.
 25. Hyten DL, Cannon SB, Song Q, Weeks N, Fickus EW, Shoemaker RC, Specht JE, Farmer AD, May GD, Cregan PB. 2010. High-throughput SNP discovery through deep resequencing of a reduced representation library to anchor and orient scaffolds in the soybean whole genome sequence. *BMC genomics* 11: 1-8.
 26. Jacquemond M. 2012. *Cucumber mosaic virus*. *Adv Virus Res* 84: 439-504.
 27. Jagger IC. 1916. Experiments with the cucumber mosaic disease. *Phytopathology* 6: 148-151.
 28. Jo J, Venkatesh J, Han K, Lee HY, Choi GJ, Lee HJ, Choi D, Kang BC. 2017. Molecular mapping of *PMR1*, a novel locus conferring resistance to powdery mildew in pepper (*Capsicum annuum*). *Front Plant Sci* 8: 2090.
 29. Joshi RD, Dubey LN. 1973. Assessment of losses due to CMV on chili (*Capsicum annuum* L.). *Sci Cult* 39: 521-522.
 30. Kang BC, Yeam I, Frantz JD, Murphy JF, Jahn MM. 2005. The *pvr1* locus in *Capsicum* encodes a translation initiation factor IF4E that interacts with *Tobacco etch virus* VPg. *Plant J* 42: 392-405.
 31. Kang WH, Hoang NH, Yang HB, Kwon JK, Jo SH, Seo JK, Kim KH, Choi DI, Kang BC. 2010. Molecular mapping and characterization of a single dominant gene controlling CMV resistance in peppers (*Capsicum annuum* L.). *Theor Appl Genet* 120: 1587-1596.
 32. Kenyon L, Kumar S, Tsai WS, Hughes JDA. 2014. Virus diseases of peppers (*Capsicum* spp.) and their control. *Adv Virus Res* 90: 297-354.
 33. Kim BS. 2014. Phytophthora blight of pepper and genetic control of the disease. *Curr Res Agric Life Sci* 32: 111-117.
 34. Kim D, Jeon YH, Ahn JH, Ahn SH, Yoon YG, Park IC, Park JW. 2020. Induction of systemic resistance against Phytophthora blight by *Enterobacter asburiae* ObRS-5 with enhancing defense-related genes expression. *Korean J Environ Biol* 38: 724-732.
 35. Kim H, Yoon JB, Lee J. 2017. Development of Fluidigm SNP type genotyping assays for marker-assisted breeding

- of chili pepper (*Capsicum annuum* L.). Hort Sci Tech 35: 465-479.
36. Kim JH, Cheong SS, Lee KK, Yim JR, Choi SW, Lee WH. 2015. Yield Loss Assessment and Determination of Control Thresholds for Anthracnose on Red Pepper. Res Plant Dis 21: 6-11.
37. Kim MK, Kwak HR, Han JH, Ko SJ, Lee SH, Park JW, Jonson MG, Kim KH, Kim JS, Choi HS, Cha BJ. 2008. Isolation and characterization of *pepper mottle virus* infecting tomato in Korea. Plant Pathol J 24: 152-158.
38. Kim S, Misra A. 2007. SNP genotyping: technologies and biomedical applications. Annu Rev Biomed Eng 9: 289-320.
39. Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Mol Biol Evol 35: 1547.
40. Kyle MM, Palloix A. 1997. Proposed revision of nomenclature for potyvirus resistance genes in *Capsicum*. Euphytica 97: 183-188.
41. Lahkar J, Goswami D, Deka S, Ahmed G. 2018. Novel approaches for application of biosurfactant produced by *Pseudomonas aeruginosa* for biocontrol of *Colletotrichum capsici* responsible for anthracnose disease in chilli. Eur J Plant Pathol 150: 57-71.
42. Lamb EM, Atkins S, Schuler KD, Roberts PD. 2001. Pepper mild mottle virus. University of Florida, IFAS Ext Bull 808.
43. Lapidot M, Paran I, Benjoseph R, Benharush S, Pilowsky M, Cohen S, Shifriss C. 1997. Tolerance to cucumber mosaic virus in pepper: development of advanced breeding lines and evaluation of virus level. Plant Dis 81: 185-188.
44. Lee J, Do JW, Yoon JB. 2011. Development of STS markers linked to the major QTLs for resistance to the pepper anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. capsici*. Hort Sci Environ Biotech 52: 596-601.
45. Lee J, Hong JH, Do JW, Yoon JB. 2010. Identification of QTLs for resistance to anthracnose to two *Colletotrichum* species in pepper. J Crop Sci Biotech 13: 227-233.
46. Lee WP, Lee J, Han JH, Kang BC, Yoon JB. 2012. Validity test for molecular markers associated with resistance to *Phytophthora* root rot in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). Korean J Hor Sci Technol 30: 64-72.
47. Letunic I, Bork P. 2021. Interactive Tree Of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation. Nucleic Acids Res 49: W293-W296.
48. MAFRA. 2020. Agriculture, food and rural affairs statistics yearbook.
49. Manivannan A, Choi S, Jun TH, Yang EY, Kim JH, Lee ES, Lee HE, Kim DS, Ahn YK. 2021. Genotyping by sequencing-based discovery of SNP markers and construction of linkage map from F₅ population of pepper with contrasting powdery mildew resistance trait. Biomed Res Int 2021: 6673010-6673010.
50. Mongkolporn O, Taylor PWJ. 2018. Chili anthracnose: *Colletotrichum* taxonomy and pathogenicity. Plant Pathol 67: 1255-1263.
51. Murphy JF, Blauth JR, Livingstone KD, Lackney VK, Jahn MK. 1998. Genetic mapping of the *pvr1* locus in *Capsicum* spp. and evidence that distinct potyvirus resistance loci control responses that differ at the whole plant and cellular levels. Mol Plant Microbe In 11: 943-951.
52. Murphy JF, Bowen KL. 2006. Synergistic disease in pepper caused by the mixed infection of *Cucumber mosaic virus* and *Pepper mottle virus*. Phytopathology 96: 240-247.
53. Murphy JF, Kyle MM. 1995. Alleviation of restricted systemic spread of pepper mottle potyvirus in *Capsicum annuum* cv. Avelar by coinfection with a cucumovirus. Phytopathology 85: 561-566.
54. Oo MM, Oh SK. 2016. Chilli anthracnose (*Colletotrichum* spp.) disease and its management approach. Korean J Agric Sci 43: 153-162.
55. Palukaitis P, Garcíaarenal F. 2003. Cucumoviruses. Adv Virus Res 62: 241-323.
56. Palukaitis P, Roossinck MJ, Dietzgen RG, Francki RI. 1992. Cucumber mosaic virus. Adv Virus Res 41: 281-348.
57. Park HH, Kim HY, Park BS, Fu T, Kim KS. 2019. Evaluation of antagonistic activities of *Burkholderia cepacia* KF1 strain against the pepper anthracnose pathogen *Colletotrichum scovillei* in South Korea. J Agric Life Sci 53: 45-53.
58. Pernezny K, Jones JB, Roberts PD, Dickstein E. 2003. An outbreak of a leaf spot disease of cabbage in Southern Florida Caused by *Xanthomonas campestris* pv. *armoraciae*. Plant Dis 87: 873-873.
59. Pinto CMF, Santos IC, Araujo FF, Silva TP. 2016. Pepper importance and growth (*Capsicum* spp.). Production and breeding of chilli peppers (*Capsicum* spp.) Springer 2016: 1-25.
60. Rahman MS, Akanda AM, Mian IH, Bhuiyan MKA, Hossain MM. 2016. New sources of resistance to *Cucumber mosaic virus* in *Capsicum annuum*. J Crop Sci Biotechnol

- 19: 249-258.
61. Rialch N, Sharma V, Sharma A, Sharma PN. 2015. Characterization and complete nucleotide sequencing of *Pepper mild mottle virus* infecting bell pepper in India. *Phytoparasitica* 43: 327-337.
 62. Saxena A, Raghuwanshi R, Singh HB. 2016. Elevation of defense network in chilli against *Colletotrichum capsici* by phyllospheric *Trichoderma* strain. *J Plant Growth Regul* 35: 377-389.
 63. Suzuki K, Kuroda T, Miura Y, Murai J. 2003. Screening and field trials of virus resistant sources in *Capsicum* spp. *Plant Dis* 87: 779-783.
 64. Tangjang S, Reddy MS, Suryanarayanan TS, Taka T. 2018. Seed transmissibility of *Pepper mottle virus*: Survival of virus. *Curr Sci* 115: 2012.
 65. Tomita R, Murai J, Miura Y, Ishihara H, Liu S, Kubotera Y, Honda A, Hatta R, Kuroda T, Hamada H, Sakamoto M, Munemura I, Nunomura O, Ishikawa K, Genda Y, Kawasaki S, Suzuki K, Meksem K, Kobayashi K. 2008. Fine mapping and DNA fiber FISH analysis locates the tobamovirus resistance gene *L*³ of *Capsicum chinense* in a 400-kb region of R-like genes cluster embedded in highly repetitive sequences. *Theor Appl Genet* 117: 1107-1118.
 66. Tomita R, Sekine KT, Mizumoto H, Sakamoto M, Murai J, Kiba A, Hikichi Y, Suzuki K, Kobayashi K. 2011. Genetic basis for the hierarchical interaction between *Tobamovirus* spp. and *L* resistance gene alleles from different pepper species. *Mol Plant Microbe In* 24: 108-117.
 67. Trebbi D, Maccaferri M, de Heer P, Sørensen A, Giuliani S, Salvi S, Sanguineti MC, Massi A, van der Vossen EAG, Tuberosa R. 2011. High-throughput SNP discovery and genotyping in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theor Appl Genet* 123: 555-569.
 68. Tsuda S, Kirita M, Watanabe Y. 1998. Characterization of a pepper mild mottle tobamovirus strain capable of overcoming the *L*³ gene-mediated resistance, distinct from the resistance-breaking Italian isolate. *Mol Plant Microbe In* 11: 327-331.
 69. Venkatesh J, An J, Kang WH, Jahn M, Kang BC. 2018. Fine mapping of the dominant potyvirus resistance gene *Pvr7* reveals a relationship with *Pvr4* in *Capsicum annuum*. *Phytopathology* 108: 142-148.
 70. Wang J, Lin M, Crenshaw A, Hutchinson A, Hicks B, Yeager M, Berndt S, Huang WY, Hayes RB, Chanock SJ, Jones RC, Ramakrishnan R. 2009. Highthroughput SNP genotyping using nanofluidic dynamic arrays. *BMC Genomics* 10: 561.
 71. Watterson J. 1993. Development and breeding of resistance to pepper and tomato viruses. Oregon: Timber Press Portland.
 72. Yao M, Li N, Wang F, Ye Z. 2013. Genetic analysis and identification of QTLs for resistance to *cucumber mosaic virus* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Euphytica* 193: 135-145.
 73. Yeam I, Kang BC, Lindeman W, Frantz JD, Faber N, Jahn MM. 2005. Allele-specific CAPS markers based on point mutations in resistance alleles at the *pvr1* locus encoding eIF4E in *Capsicum*. *Theor Appl Genet* 112: 178-186.
 74. Yoon JB. 2003. Identification of genetic resources, interspecific hybridization and inheritance analysis for breeding pepper (*Capsicum annuum*) resistant to anthracnose. Doctoral Thesis. Seoul National University.
 75. Zitter TA. 1975. Transmission of pepper mottle virus from susceptible and resistant pepper cultivars. *Phytopathology* 65: 110-114.