

벼멸구 저항성 유전자와 내염성과의 연관

양대화 · 김진홍 · 위승곤 · 백명화 · 임상용 · 이인석 · 이규성¹ · 이명철² · 임용표³ · 정병엽* · 김재성

한국원자력연구소, ¹작물과학원, ²농업생명공학연구원, ³충남대학교 농업생명과학대학 식물자원학부

Received December 3, 2004 / Accepted January 25, 2005

Linkage Between Brown Planthopper Resistance Gene and Salt Tolerance in Rice. Dae Hwa Yang, Jin-Hong Kim, Seung Gon Wi, Myung-Hwa Baek, Sang Yong Lim, In Sok Lee, Kyu-Seong Lee¹, Myung Chul Lee², Yong-Pyo Lim³, Byung Yeoup Chung* and Jae-Sung Kim. Division of Radiation Application Research, Korea Atomic Energy Research Institute, Daejeon 305-353, Korea, ¹National Institute of Crop Science, R.D.A., Suwon 441-707, Korea, ²National Institute of Agricultural Biotechnology, R.D.A., Suwon 441-707, Korea, ³Division of Plant Science and Resources, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea - Using two japonica rice cultivars (Ilpumbyeo and Sanghaehyanghyella), which are distinguishable by the brown planthopper (BPH) resistance maker (R208), a relationship between the BPH resistance gene (*Os-Bi1*) and salt-tolerance was investigated. To do this, changes in the expression level of *Os-Bi1* by the salt stress were quantified by the real-time PCR in the two cultivars, and compared with those in other two indica rice cultivars (Pokkali and IR29). In Ilpumbyeo, the expression level of *Os-Bi1* decreased by the treatments of 50 and 200 mM NaCl in a concentration-dependent manner, and in Sanghaehyanghyella it rather increased slightly at 50 mM but decreased drastically at 200 mM. Comparably, IR29, a salt-sensitive cultivar, showed a reduction of the *Os-Bi1* gene expression after the treatment of 100 mM NaCl, but Pokkali, a salt-tolerance cultivar, rather increased about two times in the level of *Os-Bi1* transcripts. These results suggest that the BPH resistance gene may involve in the difference in the salt-tolerance at least between the two indica rice cultivars.

Key words — BPH resistance gene, salt tolerance, Pokkali, IR29.

벼멸구(*Nilaparvata lugens* Stal.)는 중국 남부 지역에서 6~7월 남서풍을 타고 옮겨오는 비래해충으로서 막대한 경제적 손실을 유발하는데 피해시기에 따라 수량 감소와 쌀의 품질 저하를 가져온다. 현재 벼멸구 방제는 주로 약제에 의해 이루어지고 있는데, 짧은 생활환을 가진 벼멸구의 생태적 특성상 약제 살포에 의해서는 완전방제가 불가능하다. 이러한 이유로 벼멸구에 저항성이 있는 품종을 육성, 보급하는 것은 지속적인 방제나 경제적인 효과를 기대할 수 있으며, 더불어 이 방법은 환경오염을 가장 최소화 할 수 있는 방안이 될 수 있다[27].

우리나라 벼 육종에 있어 인디카에 비해 자포니카 품종의 벼멸구 저항성 육종은 매우 저조한데, 그 주된 이유의 하나로 벼멸구의 저항성이 자포니카에는 없으며 원연교접을 통하여 육종하는 과정에서 벼멸구 저항성 인자가 농업적으로 열악한 형질과 연관되어 있다는 점이 지적되고 있다[13,14]. 또한 인디카로 부터 여교배 등의 방법을 통해 오랜 기간 동안 육성된 자포니카 저항성 계통은 인디카의 저항성에 비해 저항성의 정도가 불안정한 중도저항성을 보이는 경우가 많아 집단 유묘 검정조건 하에서 감수성 품종과의 판별이 쉽지 않다는 점 등도 자포니카 저항성 품종육성을 어렵게 하는 요인으로 알려져 있다[4,23].

최근 병 · 해충 저항성을 포함한 여러 가지 농업형질 개량에

DNA 마커를 이용하는 분자 육종 기술의 발전은 이러한 문제를 해결할 수 있는 새로운 방안으로 제시되고 있다[18,22]. 그 중에서 SSR (Simple Sequence Repeat) 마커는 벼 게놈 상에서 발현되는 유전자의 빈도가 높은 부분에서 발견되며[12], 다른 마커들에 비해 높은 재현성과 품종간 다형화 현상이 보고되어 있다[21]. 또한, 벼의 품종간 유전적 배경과 유전적 다양성 연구 및 저항성 유전자 탐색 등[1,16]에 이러한 SSR 마커가 상용화되어 사용되고 있다.

이미 벼멸구는 분자 기술을 통해 12개의 저항성 유전자를 mapping함으로써 염색체 상의 위치가 구명되었으며[9,10], 이로 인해 벼멸구 저항성과 밀접하게 연관된 마커를 이용한 저항성 개체의 선발 가능성이 한층 증가하고 있다[19].

한편 벼멸구에 대한 양적형질 유전자좌(QTL, quantitative trait loci)분석 연구도 수행되어 QTL과 연관된 마커를 이용한 저항성 품종 육성방법도 제안되었다. 이러한 양적 형질은 길이, 넓이, 무게 등의 수량으로 나타낼 수 있는 유전적 형질을 말하며 수량형질이라고도 한다. 양적인 유전형질은 그것을 지배하는 주요 유전자 외에 다수의 폴리진(polygene)이 관여하는 경우가 많고, 폴리진은 개개의 유전자 작용이 매우 약하며, 다수가 집합하여 비로소 양적 형질로서 발현하기 때문에 이것을 해석하는 데는 통계학적 방법, 즉 QTL 분석[25]이 필요하다.

벼멸구 저항성과 다른 작물학적 형질과의 연관에 대해서 'Mudgo'의 벼멸구 저항성 유전자는 도복과 관련된 유전자와

*Corresponding author

Tel : +82-42-868-8691, Fax : +82-42-868-8061
E-mail : bychung@kaeri.re.kr

밀접한 연관[13,14]을 가지고 있으며, 도복은 유전적으로 환경의 영향을 많이 받는 양적 유전자(polygene)가 관여한다는 보고가 있었다[27]. 이러한 양적 유전자는 유전적 및 환경적 요인이 결부되어 나타나는 내염성과도 관련 있는 것으로 보고 되어있다[2,3].

따라서 양적 형질과 높은 상관관계가 있는 질적 형질이 있으면 이러한 질적 형질을 마커로 하여 조기에 양적 형질을 육종하는데 유용하게 이용 할 수 있으므로 본 연구에서는 벼멸구 저항성 SSR 마커인 R208을 이용하여 일품벼와 상해향 혈나 두 품종의 유전적 다양성을 조사하였다. 또한, 이 SSR 마커와 높은 연관이 있는 질적 형질인 벼멸구 저항성 유전자 (*Os-Bi1*)와 양적 형질인 내염성과의 관련성을 조사하였다.

재료 및 방법

SSR marker 분석

식물 재료로는 유묘기의 일품벼와 상해향 혈나의 잎을 사용하였다. DNA는 약 0.1 g의 건전한 잎에서 DNeasy Plant Mini kit (Qiagen사, Chatsworth, CA, USA)를 이용해 추출한 후 Tris-EDTA 완충용액에 녹여 -20°C에 저장하였다.

SSR 마커 분석을 위한 primer pair는 벼 게놈 프로젝트 연구 website (<http://www.gramene.org/>)에서 보고된 벼멸구 저항성 SSR 마커인 R208로부터 디자인되었다. SSR 분석은 PCR 증폭액 25 μL에 20 ng의 DNA, 5 μM R208 primer, 1 X Reaction Buffer, dNTP 0.25 mM, Taq DNA Polymerase (Bioneer사, Daejeon, Korea) 0.5 U을 넣어 94°C에서 5분간 predenaturation을 하였고, denaturation은 94°C에서 1분, annealing은 48°C에서 1분, polymerization은 72°C에서 2분 과정을 35회 반복한 후 extention은 72°C에서 5분간 합성을 거쳤다. 반응 후 PCR 증폭산물은 2% ethidium bromide 염색된 겔 상에서 전기영동 하였다.

Real-time PCR을 이용한 염처리시 벼멸구 저항성 유전자의 발현량 측정

본 실험은 자포니카와 인디카 품종간에 비교실험으로 수행하였다. 자포니카 품종으로는 일품벼와 상해향 혈나를 사용하였고, 인디카 품종으로는 국제미작연구소(IRRI)에서 내염성 품종으로 선발한 Pokkali와 감수성 품종인 IR29를 사용하였다. 염처리를 위해 벼 식물체를 유리온실에서 4주간 생육하였으며, 수경액은 기본 영양 기준을 충족하는 1/2 MS[20] 배지를 사용하였고 일주일에 2회씩 교환하였다. 염처리는 자포니카와 인디카 품종간에 조성을 달리하여, 자포니카 품종은 0, 50, 200 mM으로 인디카 품종은 0, 100 mM로 24시간 처리하였다. 인디카 품종과 달리 자포니카 품종인 일품벼와 상해향 혈나는 염 저항성 정도와 관련하여 농도기준에 대해 보고된 바가 없기에 기준에 보고[4]를 참고하여 50 과 200

mM의 농도로 처리하였다.

RNA는 염처리 된 일품벼, 상해향 혈나, Pokkali와 IR29의 잎에서 Trizol (Invitrogen사, Carlsbad, CA, USA)을 사용해 추출하였다. 이렇게 얻어진 각 5 μg의 RNA가 RevertAidTM H Minus First Strand cDNA Synthesis Kit (MBI Fermentas 사 Amherst, NY, USA)를 이용한 cDNA 합성에 사용되었다. 유전자 발현량은 수치화하여 확인하기 위해서 real-time PCR (Takara사 SC101, Shiga, Japan)을 사용하였다. Real-time PCR 반응은 25 μL의 부피에 cDNA 1 μL, 1X의 Premix Taq, 3000배 희석된 SYBR Green I을 2.5 μL, 0.3 μM의 *Os-Bi1* forward primer (5' CTGCATCAACACATTCCAGAG 3')와 reverse primer (5' ACTGTTTGTTCAGATGGTAGAGTGA 3') 또는 *Os-Act1*[26]의 forward primer (5' TCCATCTTGGCATC-TCTCAG 3')와 reverse primer (5' GTACCCTCATCAGG-CATCTG 3')을 넣어 94°C에서 5분간 predenaturation을 하고, denaturation은 94°C에서 20초, annealing은 48°C에서 20초, extension은 72°C에서 30초 과정을 반복하여 수행되었다. *Os-Act1*은 벼의 actin 유전자이며 내부 표준[26]으로 사용되었다.

결과 및 고찰

SSR 마커에 의한 품종간 유전적 다양성 확인

일품벼와 상해향 혈나의 두 자포니카 품종을 대상으로 벼멸구 저항성 유전자(*Os-Bi1*)로부터 5.5 cM 거리에 위치한 벼멸구 저항성 SSR 마커인 R208를 이용하여 유전적 다양성을 분석하였다. Fig. 1에서 약 100 bp인 SSR 마커 R208의 PCR 산물은 상해향 혈나에서만 검출됨이 확인되었다.

마커를 사용한 벼멸구 저항성 개체 선발은 기존에 여러 연구자들에 의해 보고되었다. ‘가야벼/낙동벼’ 조합의 F₂ 집단을 대상으로 벼멸구 저항성과 마커와의 관계를 분석하여 벼멸구 저항성 유전자와 cosegregation 관계에 있는 RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) 마커(OPD7₇₀₀)를 선발하였으며[11], ‘삼강벼/낙동벼’ 조합의 F₂ 집단을 대상으로 벼멸구 저항성 유전자와 4.1 cM 거리에 위치한 RFLP

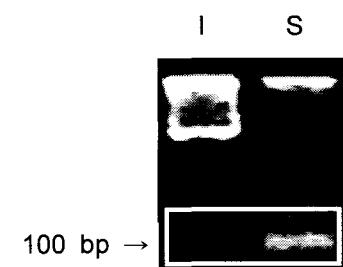


Fig. 1. SSR pattern in two japonica type rice cultivars. I and S represent the Ilpumbyeo and Sanghaehyanghyella, respectively.

(Restriction Fragment Length Polymorphism) 마커(G258)를 선별하여 보고한 바 있다[17]. 또한 벼 계놈 염기서열 완성과 더불어 전체 계놈을 대표하는 SSR 마커는 수 천종이상 개발되어 상용화하였으며, 벼의 품종간 유전적 배경과 유전적 다양성연구 및 저항성 유전자 탐색 등에 그 이용이 가속화되고 있다[1,16].

염처리시 벼멸구 저항성 유전자의 발현 정도

벼멸구 저항성과 다른 작물학적 형질과의 연관에 대해서 서론에서 언급한 바와 같이 벼멸구 저항성 유전자는 도복과 밀접한 연관이 있으며[13,14], 도복은 양적 유전자가 관여한다는 보고가 있었다[27]. 이러한 양적 유전자는 유전적 및 환경적 요인이 결부되어 나타나는 내염성과도 관련 있는 것으로 보고 되어 있다[2,3].

본 연구에서는 벼멸구 저항성 SSR 마커(R208)에서 확실한 차이를 보인 일품벼와 상해향혈나를 대상으로 벼멸구 저항성 유전자(Os-Bi1)와 양적 형질인 내염성과의 관련성을 조사하였다. 이를 위해 Os-Bi1 발현량의 변화가 real-time PCR[8]에 의해 분석되었으며, Os-Act1에 대비한 벼멸구 유전자의 발현량의 정량화는 'comparative ($\Delta\Delta C_t$) method'[7]를 사용하여 수행되었다.

Fig. 2에서 (A)와 (B)는 Os-Act1과 Os-Bi1 유전자 발현을 수치화하여 검량선으로 나타낸 것으로 원은 검량선 데이터이고 사각형은 각 시료의 유전자 발현 실측치이다.

Table 1에서 NaCl를 처리하지 않은 각 대조구와 비교하였을 때 일품벼는 50과 200 mM NaCl 처리에서 벼멸구 저항성 유전자(Os-Bi1)의 발현량이 농도 의존적으로 대조구의 12% 까지 감소하였으며, 상해향혈나는 50 mM에서 약간 증가하였지만 200 mM에서는 대조구의 5% 수준까지 감소하였다. 이러한 결과는 인디카로부터 여교배등의 방법을 이용해 오랜 기간 육성된 자포니카 저항성 계통에서 인디카와 달리 저항성의 정도가 불안정한 중도저항성이 관찰되는 경우가 많다는 보고와 관련이 있어 보인다[6,23].

일반적으로 자포니카보다 인디카 품종에서 내염성과 벼멸구 저항성이 빈번히 보고되어왔다[13,14,24]. 따라서, 벼멸구 저항성과 내염성과의 관련성을 밝히기 위해 내염성 품종인 Pokkali와 감수성인 품종인 IR29[24]을 가지고 Os-Bi1의 발현량을 염처리 후 비교하였다(Table 1). 내염성인 Pokkali는 대조구보다 Os-Bi1의 발현량이 100 mM에서 약 2배 증가하였으나 감수성인 IR29는 같은 농도에서 64%까지 감소하였다. 그러나 IR29가 벼멸구 저항성을 가지고 있는 품종으로 보고하였으므로[5], IR29는 벼멸구 저항성을 가지고 있으나 염처리에 의해 관련 유전자인 Os-Bi1의 발현량이 감소한 것으로 생각된다. 이러한 결과들은 벼멸구 저항성 유전자(Os-Bi1)가 적어도 인디카 품종들의 내염성 차이에 관여함을 의미한다.

일반적으로 벼의 내염성은 유전적 및 환경적 요인이 결부

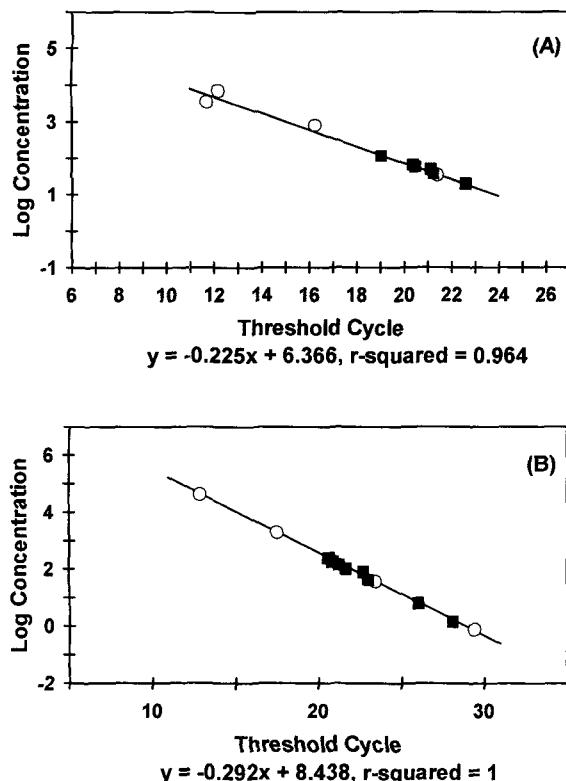


Fig. 2. Comparison of dilution end-point standard curves (A) and (B) for Os-Act1 and Os-Bi1, respectively. White circles represent data for standard curves depicted as a straight line, while black squares do real data for the samples.

Table 1. Detection of gene expression in Os-Bi1 and Os-Act1 by real-time PCR.

| Sample Name | NaCl (mM) | Os-Bi1 ($C_t \pm SE$) ^a | Os-Act1 ($C_t \pm SE$) | Expression (Os-Bi1 vs. Os-Act1) ^b |
|---------------------|-----------|--------------------------------------|--------------------------|--|
| Ilpumbyeo | 0 | 22.40 ± 0.11 | 21.37 ± 0.26 | 1.00 |
| | 50 | 22.42 ± 0.43 | 21.11 ± 0.29 | 0.82 |
| | 200 | 25.49 ± 1.14 | 21.41 ± 0.90 | 0.12 |
| Sanghaeh-yanghyella | 0 | 22.53 ± 0.39 | 20.47 ± 0.43 | 1.00 |
| | 50 | 23.09 ± 1.90 | 21.40 ± 0.79 | 1.29 |
| | 200 | 27.87 ± 0.43 | 21.37 ± 1.65 | 0.05 |
| IR29 | 0 | 21.49 ± 0.87 | 22.36 ± 0.62 | 1.00 |
| | 100 | 21.14 ± 0.90 | 21.36 ± 0.71 | 0.64 |
| Pokkali | 0 | 20.48 ± 0.56 | 19.25 ± 0.37 | 1.00 |
| | 100 | 20.78 ± 0.20 | 20.58 ± 0.09 | 2.04 |

^aaverage value ± SE. Ct represents the fractional cycle number at which a significant increase in fluorescence signal above a threshold signal (horizontal zero line) can first be detected.

^b $2^{-\Delta\Delta C_t}$, using the comparative ($\Delta\Delta C_t$) method of real-time PCR analysis. The expression levels were indicated as a relative value of each control.

되어 나타나는 현상으로 양적 유전자(polygene)에 의해 조절

되며 본 연구의 결과에 의해 벼멸구 저항성 유전자는 양적 유전자들 중에 하나로 생각된다.

요 약

벼멸구(*Nilaparvata lugens* Stal.)에 대한 저항성 마커(R208)에서 확실한 차이를 보인 두 자포니카 품종(일품벼과 상해향 혈나)을 대상으로 벼멸구 저항성 유전자(*Os-Bi1*)와 내염성과의 관련성을 조사하였다. 이를 위해 두 품종에서 염처리에 의한 *Os-Bi1* 발현량의 변화를 real-time PCR을 이용해 정량화 하였으며, 인디카 두 품종(Pokkali와 IR29)의 결과와 비교하였다. 일품벼는 50, 200 mM NaCl 처리에서 *Os-Bi1* 유전자의 발현량이 농도 의존적으로 감소하였으며, 상해향혈나는 50 mM에서만 약간 증가하고 200 mM에서는 크게 감소하였다. 비교해서, 내염성인 Pokkali는 *Os-Bi1*의 발현량이 100 mM의 NaCl 처리에 의해 약 2배 증가하였으나 감수성인 IR29는 같은 농도에서 발현량이 감소하였다. 이러한 결과들은 벼멸구 저항성 유전자(*Os-Bi1*)가 적어도 인디카 품종들의 내염성 차이에 관여함을 의미하는 것으로 보인다.

참 고 문 헌

- Ahn, S.N., Y.K. Kim, H.C. Hong, S.S. Han, S.J. Kwon, H.C. Choi, H.P. Moon and S.R. McCouch. 2000. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice blast (*Pyricularia grisea* Sac.). *Euphytica* **116**, 17-22.
- Akbar, M. and T. Yabuno. 1975. Breeding for salin-resistant varieties of rice, III Response of F_1 hybrids to salinity in reciprocal crosses between Jhona 349 and Magnolia. *Jpn. J. Breed.* **25**, 215-220.
- Akbar, M. and T. Yabuno. 1977. Breeding for salin-resistant varieties of rice, IV Inheritance of delayed-type panicle sterility induced by salinity. *Jpn. J. Breed.* **27**, 237-240.
- Baek, M.H., J.H. Kim, B.Y. Chung, J.S. Kim and I.S. Lee. 2004. Alleviation of salt stress by low dose γ -irradiation in rice (*Oryza sativa* L.). *Biol. Plant* (in press)
- Brar, D.S. and G.S. Khush. 1997. Alien introgression in rice. *Plant Mol. Biol.* **35**, 35-47.
- Cho, C.I., D.H. Kim and J.H. Yuh. 1988. Resistance aspects of tongil and japonica varieties to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.). *Res. Rept. RDA (R)* **30**, 1-6.
- Grace, M.B., C.B. Mcleland and W.F. Blakely. 2002. Real-time quantitative RT-PCR assay of GADD45 gene expression changes as a biomarker for radiation biodosimetry. *Int. J. Radiat. Biol.* **78**, 1011-1021.
- Ha, W.H., K.M. Kim and J.K. Sohn. 1999. Detection of resistance gene to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.) using RFLP and Isozyme marker in rice. *Kor. J. Breed.* **32**, 319-322.
- Heid, C.A., J. Stevens, J.K. Livak and P.M. Williams. 1996. Real time quantitative PCR. *Genome Res.* **6**, 986-994.
- Hirabayashi, H. and O. Tsugufumi. 1995. RFLP mapping of *Bph 1* (Brown Planthopper Resistance Gene) in rice. *Breed. Sci.* **45**, 369-371.
- Huang, N., A. Parco, T. Mew, G. Magpantay, S. McCouch, E. Guiderdoni, J. Xu, P. Subudhi, E.R. Angeles and G.S. Khush. 1997. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population. *Mol. Breed.* **2**, 105-113.
- Jeon, Y.H., S.N. Ahn, H.C. Choi, T.R. Hahn and H.P. Moon. 1999. Identification of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice. *Euphytica* **107**, 23-28.
- Ji, H.S., H.J. Koh, S.U. Park and S.R. McCouch. 1998. Varietal identification in japonica rice using microsatellite DNA markers. *Kor. J. Breed.* **30**, 350-360.
- Kaneda, C. and R. Kisimoto. 1979. Status of varietal resistance to brown planthopper in Japan. In: brown planthopper-threat to rice production in asia, pp 209-218, IRRI. Los Baños. Philippines.
- Kaneda, C. 1984. Studies on breeding japonica rice resistant to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.). *Bull. Nat. Agric. Res. Cent.* **2**, 1-74.
- Kim, S.M., S.J. Yang and J.K. Sohn. 2003. Development of a DNA marker for selection of resistant plants to brown planthopper (BPH) in rice. *Kor. J. Breed.* **35**, 277-282.
- Kwon, S.J., S.N. Ahn, J.P. Suh, H.C. Hong, Y.K. Kim, H.G. Hwang, H.P. Moon and H.C. Choi. 2000. Genetic diversity of Korean native rice varieties. *Kor. J. Breed.* **32**, 186-193.
- Mohler, V., A. Klahr, G. Wenzel and G. Schwarz. 2002. A resistance gene analog useful for targeting disease resistance genes against different pathogens on group 1S chromosomes of barley, wheat and rye. *Theor. Appl. Genet.* **105**, 364-368.
- Murai, H., Z. Hashimoto, P.N. Sharma, T. Shimizu, K. Murata, S. Takumi, N. Mori, S. Kawasaki and C. Nakamura. 2001. Construction of high resolution linkage map of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.) resistance gene *bph 2*. *Theor. Appl. Genet.* **103**, 526-532.
- Murashige, T. and F. Skoog. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiol. Plant* **15**, 473-497.
- Oluwofote, J.O., Y. Xu, X. Chen, W.D. Park, H.M. Beachell, R.H. Dilday, M. Goto and S.R. McCouch. 1997. Comparative evaluation of within-cultivar variation of rice (*Oryza sativa* L.) using microsatellite and RFLP markers. *Genome* **40**, 370-378.
- Sardesai, N., A. Kuma, K.R. Rajyashri, S. Nair and M. Mohan. 2002. Identification and mapping of an AFLP marker linked to *Gm7*, a gall midge resistance gene and its conversion to a SCAR marker for its utility in marker aided selection in rice. *Theor. Appl. Genet.* **105**, 691-698.
- Shin, M.S. 1990. Genetic analysis for resistance to bacterial blight and brown planthopper in japonica rice cultivars breed in Korea. pp 1-53, Ph. D. Thesis. Chonnam Nat. Univ., Chonnam.
- Xie, J.H., F.F. Zapata-Arias, M. Shen and R. Afza. 2000. Salinity tolerant performance and genetic diversity of four

- rice varieties. *Euphytica* **116**, 105-110.
25. Xu, X.F., H. Mei, W. Luo, X.N. Cheng and Z.K. Li. 2002. RFLP-facilitated investigation of the quantitative resistance of rice to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.). *Theor. Appl. Genet.* **104**, 248-253.
26. Yamanouchi, U., M. Yano, H. Lin, M. Ashikari and K. Yamada. 2002. A rice spotted leaf gene, *Spl7*, encodes a heat stress transcription factor protein. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **99**, 7530-7535.
27. Yeo, U.S. and J.K. Sohn. 2001. Linkage analysis between some agroanomic traits and resistance gene to brown planthopper in rice. *Kor. J. Breed.* **33**, 287-293.