

Brassica A genome의 최근 연구 동향

최수련 · 권수진

Current status of *Brassica* A genome analysis

Su Ryun Choi · Soo-Jin Kwon

Received: 5 March 2012 / Accepted: 15 March 2012
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract As a scientific curiosity to understand the structure and the function of crops and experimental efforts to apply it to plant breeding, genetic maps have been constructed in various crops. Especially, in the case of *Brassica* crop, genetic mapping has been accelerated since genetic information of model plant *Arabidopsis* was available. As a result, the whole *B. rapa* genome (A genome) sequencing has recently been done. The genome sequences offer opportunities to develop molecular markers for genetic analysis in *Brassica* crops. RFLP markers are widely used as the basis for genetic map construction, but detection system is inefficiency. The technical efficiency and analysis speed of the PCR-based markers become more preferable for many form of *Brassica* genome study. The massive sequence informative markers such as SSR, SNP and InDels are also available to increase the density of markers for high-resolution genetic analysis. The high density maps are invaluable resources for QTLs analysis, marker assisted selection (MAS), map-based cloning and comparative analysis within *Brassica* as well as related crop species. Additionally, the advents of new technology, next-generation technique, have served as a momentum for molecular breeding. Here we summarize genetic and genomic resources

and suggest their applications for the molecular breeding in *Brassica* crop.

Keywords *Brassica*, Genetic map, Marker, QTL, Breeding, Genome

서론

배추과 (*Brassicaceae*)는 개화식물 중에서 5번째로 큰 식물군으로 338속 (genera), 약 3,700여종 (species)을 포함하고 있으며 (Johnston et al. 2005), 다양한 기후조건에 적응하면서 다양한 형태적 특성으로 진화해 전 세계적으로 재배되고 있는 경제 작물이다. 작물로서 중요한 종들은 이배체인 배추 (*B. rapa*, A genome, $2n=20$), 흑겨자 (*B. nigra*, B genome, $2n=16$), 양배추 (*B. oleracea*, C genome, $2n=18$) 3종과 이들의 이형 배수체인 갓 (*B. juncea*, AB genome, $2n=36$), 유채 (*B. napus*, AC genome, $2n=38$), 에티오피아 겨자 (*B. carinata*, BC genome, $2n=34$)가 있다 (U's triangle). 식생활에 있어 채소, 식물성 유지, 양념으로 소비됨으로써 비타민 C와 섬유질의 공급원뿐만 아니라 항암 효과를 보이는 기능성물질인 glucosinolate가 함유되어 있어 최근 주목 받고 있다 (Lai et al. 2010).

유전체 연구에 있어서 유전자 지도는 식물이 가지고 있는 유전자 정보 및 기능을 염색체에 정확하게 할당하고 정보의 순서를 정하는 기본 자료로 이용되며 근연종과의 상동성 및 식물종간의 진화관계에 대한 정보를 제공해 줌으로서 유전체 간에 비교 연구를 가능하게 한다. 유전자 지도 작성에 이용된 초기 마커는 농업적 형질과 연계된 형태나 생화학적인 차이를 이용한 isozyme 마커가 사용되었다 (Sax et al. 1923). 그러나 표현형 차이를 이용하는 방법은 환경적인 영향이 크게 작용하기 때문에 재현성이 부족하고 특정 생육시기까지 기다려야 하며 마

S. J. Kwon (✉)
농촌진흥청 국립농업과학원 농업생명자원부
(Genomics Division, Department of Agricultural Biotechnology,
National Academy of Agricultural Science, RDA, Suwon
441-707, South Korea)
e-mail: sjkwon67@korea.kr

S. R. Choi
충남대학교 식물유전체연구소
(Genome Research Center, Department of Horticulture,
Chungnam National University, Kung-dong, Yuseong-gu,
Daejeon 305-764, South Korea)

키의 수에 있어서도 유전체를 대변할 수 있는 유전자 지도를 작성하기에는 그 수가 충분하지 않았다. 이후에 유전체의 염기서열 상의 차이를 이용하는 새로운 형태의 마커인 restriction fragment length polymorphisms (RFLP), random amplified polymorphic DNA (RAPD), amplified fragment length polymorphisms (AFLP), Sequence related amplified polymorphism (SRAP), simple sequence repeats (SSR) or microsatellites, STS (sequence tagged sites), SNP (single nucleotide polymorphism) 등 다양한 분자마커들이 개발되었다. 분자마커의 발달로 다양한 식물 중에서 유전자 지도가 개발 되었는데 특히, 배추과의 경우 모델식물인 애기장대의 염기서열 정보, 유전자 구조 및 기능 정보 등이 직·간접적으로 분자마커 개발에 이용되어 유전자 지도 작성에 이용되었다 (Snowdon and Friedt 2004). 정밀한 유전자 지도 및 분자마커 정보는 우량형질에 관련된 유전자의 클로닝 (map-based cloning) 과 마커도움선발 (Marker Assisted Selection, MAS) 방법 등으로 계통선발 및 품종 육성에 이용하여 전통 육종에 이어 분자유종이라는 새로운 장을 제공하고 있다 (Tanksley et al. 1989). 배추과 작물 중 *B. rapa* (배추)는 우리나라 주요 채소 작물로서 경제적으로 중요할 뿐 아니라 배수성 식물의 진화 연구의 모델로서도 중요한 재료이다. 본 논문에서는 A genome *B. rapa*에서 분자마커를 이용한 유전

자 지도 개발 및 유용형질 탐색을 위한 양적 형질 유전자 좌 (QTLs)의 연구 현황에 대하여 알아보고 유전체연구에서 유전자 지도의 중요성과 육종에의 응용에 대하여 서술하고자 한다.

*B. rapa*에서 유전자 지도

분자마커 종류/유전자 지도

Restriction Fragment Length Polymorphisms (RFLP)

초창기의 분자마커 형태인 RFLP 마커는 제한효소로 절단되는 양상이 달라지는 차이를 이용하는 방법으로 공유성으로 작용하고 유전체에 잦은 빈도로 존재한다는 점에서 초기 유전자 지도 작성에 있어 효율적으로 이용되었다. *B. rapa*에서 RFLP 마커의 이용은 *B. rapa*와 *B. oleracea*에 속한 채소류 아종의 근연관계 분석 (phylogenetic relationship)에 이용된 이후로 (Song et al. 1990), *B. rapa* 내 다양한 종간, 아종간 교배집단의 유전자 지도 작성에 이용되었다 (Table 1). 이후 모델식물인 애기장대 유전체 연구 결과가 보고됨에 따라 애기장대의 다양한 EST 정보와 *Brassica*에서 생산된 EST 정보를 이용함으로써 유전자 지도에 유전자를 표기할 수 있게 되었으며 종간, 종내에서 유전체의 구조적 변화/차이를 나타낼 수 있었다 (Tiffin

Table 1 Salient features of genetic linkage maps constructed in cultivated *Brassica rapa*

Species	Populations	No. of lines	Markers	Linkage groups	No. of loci detected	Total map length (cM)	Linkage analysis software	Reference
<i>B. rapa</i>	Interspecific F ₂ , Chinese cabbage (<i>B. rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i>) x Spring Broccoli (<i>B. oleracea</i> var. <i>italica</i>)	95	RFLP	10	280	1850	MAXLIKE 4 Mapmaker II	Song et al. 1991
	Intrasubspecific F ₂ , Turnip (<i>B. rapa</i> ssp. <i>rapifera</i>) x Mock Pac-choi (<i>B. rapa</i> ssp. <i>parachinensis</i>)	61	RFLP Isozyme	8	49	262	LINKAGE 1 Mapmaker	McGrath and Quiros 1991
	Intrasubspecific F ₂ , Canola type x Yellow Sarson	104	RFLP	10	360	1876	Mapmaker	Chyi et al. 1992
	Intrasubspecific F ₂ , <i>B. rapa</i> Biennial cv. Per x Annual cv. R500	93	RFLP	10+1 minor	139	1785	Mapmaker 3.0	Teutonico and Osborn 1994
	Intersubspecific RIL, <i>B. rapa</i> ssp. <i>oleifera</i> x <i>B. rapa</i> ssp. <i>chinensis</i>	65	RFLP	10	83	1138	Mapmaker 1.9	Novakova et al. 1996
	BC3, K -151 (yellow sarson) X No4003 <i>B. campestris</i> ssp. <i>oleifera</i> X <i>B. albolglara</i>		RAPD	-	42	-	-	Chen et al. 1997
	RIL, Biennial cv. Per (winter turnip rape) x annual cv. R500 (spring yellow sarson)	87	RFLP	10	144	890	Mapmaker 2.0	Kole et al. 1997
	Intrasubspecific F ₂ , <i>B. rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i> x <i>B. rapa</i> ssp. <i>japonica</i>	80	Phenotypic Isozyme RAPD	10	52	693	MAPL	Nozaki et al. 1997
	F ₂ , <i>B. campestris</i> L. ssp. <i>rapifera</i> Metzg x Chinese cabbage (<i>B. campestris</i> L. ssp. <i>pekinensis</i> Lour. Olsson).	-	RAPDs	10	99	1 632.4	-	Zhang et al. 2000

Table 1 Continued

Species	Populations	No. of lines	Markers	Linkage groups	No. of loci detected	Total map length (cM)	Linkage analysis software	Reference
	F ₂ , <i>B. rapa</i> DH line ‘G004’ x Hokusai Chukanbohaon ‘Nou7’ (A9709)	94	RFLP SSR RAPD	-	-	-	-	Suwabe et al. 2003
	F ₂ , <i>B. rapa</i> DH line ‘G004’ x Hokusai Chukanbohaon ‘Nou7’ (A9709)	94	RFLP RAPD SSR	10	262 RFLP: 87 RAPD: 62 SSR: 113	1005.5	Mapmaker 3.0	Suwabe et al. 2006
	F _{2:3} (JWF3p), F ₁ cultivar Jangwon (<i>B. rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i>)	134	RFLP SSR STS	10	545 RFLP: 520 SSR: 21 <i>BrFLC</i>	1287	JoinMap 3.0	Kim et al. 2006
	Intrasubspecific DH, <i>B. rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i> , inbred lines, ‘Chiifu-401- 42’ and ‘Kenshin-402-43’	85	AFLP RAPD SSR ESTP/CAP/ STS	10	AFLP: 278 RAPD: 25 SSR: 235 ESTP/CAP/STS: 18	1119	Joinmap 3.0	Choi et al. 2007
	F ₂ , <i>B. rapa</i> yellow sarson inbred line R-o-18 x <i>B. rapa</i> Chinese cabbage accession B162	114	AFLP SSR	10	446 AFLP: 223 SSR: 23	664	Joinmap 3.0	Soengas et al. 2007
	DH(TBDH) (Qiu et al. 2006) & F ₂ , (AG) (Suwabe et al. 2006)	188TBDH, 94AG	SSR, RFLP SNP/Indel AFLP RAPD common markers:44	10	147 (TBDH) SSR: 30, RFLP: 18 SNP/InDel: 42 AFLP: 57 262 (AG) SSR:113, RFLP: 87 RAPD: 62	-	Mapmaker/Exp 3.0	Suwabe et al. 2008
	F ₂ , <i>B. rapa</i> <i>Bathari</i> mandi and IC 331817 inbred line	48	SSR	9	53	354.6	Mapmaker	Kapoor et al., 2009
	DH(CKDH) (Choi et al., 2007)	78	AFLP RAPD SSR ESTP/CAP/ STS	10	719 AFLP: 267 RAPD: 24 SSR: 411 (BAC clones derived SSRs: 191) ESTP/CAP/STS:17	1123.3	Joinmap 4.0	Kim et al. 2009
	DH, hybrid non-heading Chinese cabbage “Hanxiao” (lines SW- 13 x L-118)	127	SRAP SSR RAPD	10	512 SRAP: 397 SSR: 91 RAPD:126	973.38	Mapmaker/Exp 3.0	Cheng et al., 2009
	RIL (BraIRri), rapid cycling (IMB211) and yellow sarson <i>B. rapa</i> (R500).	160		10	225	1113.6	Joinmap 3.0	Iniguez-Luy et al. 2009
	F ₂ , ‘Yellow Sarson’ C634, an early-flowering Indian oilseed rape, and DH line P11 of <i>B. rapa</i> cv. ‘Osome’, a Japanese commercial variety of late flowering leafy vegetable.	132-134	SCAR, CAPS SSR, SNP	10	241 SCAR:8, CAPS: 70 SSR:12, SNP:151	1396	Antmap v. 1.2	Li F et al, 2009
	F ₂ , Chiifu-401-42 × rapid cycling <i>B. rapa</i> (CRF2), DH, cross of Chiifu-401-42 × Kenshim (CKDH)	78 CKDH, 190CRF2		10	1017 AFLP: 267, RAPD: 24 SSR: 563, IP: 146 STS: 8, ESTP: 7 CAPS: 2	1262	JoinMap v. 4	Li X et al. 2010
	F ₂ , DH‘501’ and ‘601’	154	SSR	10	226 SSR: 154 UGMS: 72	933.9	JoinMap v. 4	Yu et al. 2011
	4 population, CKDH (Choi et al. 2007), CRF2 (Li et al. 2010), PF2, CSKF2 (Yu et al. 2011)	78DH, 190F2, 94F2, 144F2	SSR, IP, AFLP, RAPD, STS,CAPS	10	1426 IP: 153 SSR: 701 others: 572	1245.9	JoinMap v. 4	Ramchiary et al. 2011
	RIL, <i>B. rapa</i> ‘Yellow Sarson’ and DH line ‘RI16’	92	SRAP	10	10,960 SRAP:9177 Solexa seq.: 1790 SSR:46	1495.6	JoinMap 3.0	Li et al. 2011
	DH (RCZ16_DH), <i>B. rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i> DH line (Z16) and a rapid cycling inbred line (L144)	119	Indel	10	507 Indel: 415 SSR: 92	1234.2	JoinMap 4.0	Wang et al. 2011

와 Hahn 2002). Kim (2006) 등은 *B. rapa*에서 방대한 RFLP 마커를 이용한 유전자 지도를 보고하였다. 이미 보고된 애기장대와 *B. rapa*의 EST를 이용하여 520개 RFLP 유전자좌를 표기하였는데 대다수의 마커가 2개 이상의 유전자좌에 혼성화 반응을 나타내어 배추유전체에 중복 유전자좌와 삼 반복 유전자좌 영역이 있음을 보여주었고, *Br-FLC* 유전자를 가지고 있는 5개의 염색체 단편의 위치를 유전자 지도에 표기함으로써 *Brassica* 유전체가 진화과정 중 배수화 과정을 거쳤으며 상당부분 보존되었고 최근에는 단편의 중복이 일어났음을 증명하였다. RFLP 마커는 유전자 지도의 기틀을 제공하였으나 DNA 시료의 양과 동위원소 이용 등의 단점으로 PCR기반 마커들의 등장 이후 최근에는 거의 이용되고 있지 않다.

Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD)

RAPD 마커는 무작위적 염기서열을 프라이머로 사용하여 유전체 DNA 단편을 증폭하는 PCR 기반 마커이다 (Williams et al. 1990). 유전체의 염기서열 정보없이 다형성 검정이 가능하다는 장점으로 초창기에 근연관계 분석과 유전자 지도 작성에 사용되었으나 목표 유전자좌의 확인이 어렵고 우성으로 작용한다는 단점이 있다. *B. rapa*에서는 Turnip rape, yellow sarson, rapifera의 근연관계 분석 및 유전자 지도에 대한 연구가 보고되어 있다 (Nozaki et al. 1997; Chen et al. 1997; Zhang et al. 2000).

Amplified Fragment Length Polymorphisms (AFLP)

Vos (1995)가 개발한 AFLP 기법은 PCR 반응을 이용하여 적은 양의 DNA로 단시간에 다수의 다형성 밴드를 확보할 수 있다는 장점때문에 배추 유전체간의 근연관계 분석, 유전정보가 부족한 다양한 배추과 유전집단의 유전자 지도 작성, 유전자 지도의 고밀도화 작업 등에 이용되었다 (Pradhan et al. 2003; Lombard and Delourme 2001; Choi et al. 2007; Soengas et al. 2007). 하지만 고밀도 유전자 지도에서 마커들이 고르게 분포하지 않고 밀집되는 (clustering) 단점이 보고되고 있다. 특히, 반복염기서열이 많이 분포되어 있는 동원체 주변에 이러한 밀집현상이 두드러지게 나타났다. 이 방법은 실험과정이 복잡하고 재현성의 문제와 false positive polymorphism의 가능성, 그리고 우성으로 작용한다는 단점이 있다 (Li and Quiros 2001).

Simple Sequence Repeat (SSR)

유전체 전반에 고루 분포하는 microsatellite는 이들과 인접한 염기서열이 매우 보존적이라는 점에 착안하여 마커로 개발되었다 (Morgante et al. 2002). 실험이 비교적 간단하고 적용이 쉬우며 재현성 또한 다른 마커에 비해 월등하여 식물의 유전학 및 분자유종 연구 등 다방면에 적용되고 있다 (Powell et al. 1996). 실제로 생성되는 allele 수

가 많아 유전적 배경이 다양한 식물들의 품종 동정 (cultivar identification)에 유리하며 공우성 특성이 있어 '잡종 (hybridity)'의 양친 기원 판별 및 야생형과 근연종 간의 연관관계 분석이 가능하다 (Allender et al. 2007). 초기의 SSR 마커의 개발은 반복염기서열을 갖는 클론을 대량 확보하여 염기서열 정보를 얻어 마커로 개발하는 방법이 사용되었으나 요즘에는 데이터베이스 (GenBank, EMBL 등)에 공개되어 있는 유전체와 EST 정보를 이용하여 비교적 쉽게 개발할 수 있게 되었다. 특히 EST를 기반으로 개발한 마커의 경우는 유전자 지도에 유전자의 위치정보를 알 수 있어 염색체의 유전자 밀집 부위에 마커의 밀도를 높일 수 있으며 (Morgante et al. 2002; Thiel et al. 2003; Li et al. 2004) 농업적으로 중요한 형질과 연관된 후보 유전자군의 분석 (Thornberry et al. 2001), 마커도움선발 (Zhang et al. 2011; Rafalski et al. 2002)의 적용으로 주목받고 있다.

초기에 배추과에서 SSR 마커의 개발은 *B. napus*에서 활발히 보고되었다. Lowe (2002, 2004)는 *Brassica* (*B. rapa*, *B. nigra*, *B. oleracea*, *B. napus*)에서 398개의 SSR 마커를 (BBSRC programme), Plieske and Struss (2001)와 Saal (2001)은 80개의 마커를 (AAFC), Suwabe 등 (2002)은 *B. rapa*에서 38개의 마커를 보고하였다. 2005년 Piquemal (2005)은 공통의 SSR 마커 (Celera AgGen Brassica Consortium)를 이용하여 consensus map 을 작성하였는데 이 지도에서 A genome에 해당하는 10개의 연관그룹 (N1-N10)의 SSR 마커는 *B. rapa*에서 적용이 가능하다.

배추 유전체 정보와 분자마커의 개발

배추과 작물의 경제적, 학문적 중요성이 인정되어 *B. rapa* 유전체 염기서열 해독을 목표로 다국적 유전체 프로젝트 (Multinational Brassica rapa Genome Sequencing Project, MBrGSP)가 결성되었고 배추과 작물을 위한 표준 재료로 A genome 'Chiifu-401-43'가 선정되었다. 10개의 배추 유전체 해독을 위한 시작점을 제공하기 위하여 유전자 영역에 해당하는 종자 BAC 클론이 선정되어 염기서열이 분석되었고 (Yang et al. 2005; Mun et al. 2009), BAC 클론의 양쪽 말단 염기서열, 염색체 A3와 A9의 염기서열 등 대량의 염기서열 정보가 축적되었다 (Table 2). 이들 염기서열 정보를 기반으로 대량의 SSR 마커 및 IBP 마커가 개발되어 유전자 지도와 물리 지도 작성에 이용되었다 (Mun et al. 2008; Mun et al. 2010; <http://www.brassica.info>). Choi (2007)는 MBrGSP에서 선정한 A genome 표준 재료를 사용하여 DH (double haploid) 집단의 유전자 지도를 작성하였는데 이 지도에는 *B. rapa*의 염기서열을 이용하여 개발한 SSR 마커를 사용했을 뿐 아니라 *B. napus*의 A genome에 해당하는 SSR 마커를 사용하여 그 적용성을 확인하였다. Iniguez-Luy 등 (2009)은 RIL 집단을 이

Table 2 Summary of *Brassica rapa* genomic resources

Resources	Classification	Description	Characteristics	No. of data
BAC library	KBrB	<i>Bam</i> HI	Avr. 124 kb	50,688 clones
	KBrE	<i>Eco</i> RI	Avr. 140 kb	23,040 clones
	KBrH	<i>Hind</i> III	Avr. 115 kb	56,592 clones
	KBrS	<i>Sau</i> 3AI	Avr. 132 kb	46,464 clones
	Sum			176,784 clones
BAC end Sequences	KBrB	<i>Bam</i> HI	55,296 clones	97,912 reads
	KBrE	<i>Eco</i> RI	23,040 clones	43,168 reads
	KBrH	<i>Hind</i> III	50,688 clones	88,951 reads
	KBrS	<i>Sau</i> 3AI	11,520 clones	22,489 reads
	Sum		146,688 clones	252,520 reads
Genetic map	JWF3p	<i>cv. Jangwon</i>	F _{2:3} population, 134 lines	1,287 cM, 545 markers
	CK	<i>cv. Chiifu</i> × <i>cv. Kenshin</i>	DH population, 78 lines	1,182 cM, 556 markers
	VCS	<i>cv. VCS3</i> × <i>cv. SR5</i>	DH population, 91 lines	837 cM, 355 markers
	RCZ16_DH	L144 × Z16	DH population, 119 lines	1,244 cM, 508 markers
Physical map	89,372 BACs	SNaPshot fingerprinting	1,534 contigs	750 Mbp
ESTs	cDNA libraries	33 libraries	214,425 ESTs	52,712 unigenes
Microarray chip (NimbleGen)	KBGP-24K	24,963 unigenes	60mer, 6 probes/gene	
	KBGP-50K	47,548 unigenes	60mer, 7 probes/gene	
BAC clone sequence	4 BAC libraries		BAC shotgun sequencing	1,850 BAC clones
			Anchoring on chromosome	647 BAC clones
Cytogenetic analysis	Major repeat sequences	CentBr, PCRBr, CRB, 45S rDNA, 5S rDNA	Heterochromatin region	More than 30% of genome
	Chromosome specific BACs	BAC FISH	2 BACs/chromosome	17 BAC clones

용하여 기존에 *B. napus*에서 보고된 RFLP 마커 (Parkin et al. 1995; Sharp et al. 1995)와 새로 개발한 SSR 마커를 사용하여 유전자 지도를 작성하고 그 결과를 애기장대 유전체 정보와 비교 해석하였다. 특히, Kim 등 (2009)은 188 개의 *B. rapa* BAC 클론 염기서열 정보를 유전자 지도에 표시함으로써 염기서열 해독사업에 중심적인 역할을 하였다. 최근 Yu 등 (2011)과 Ramchiary 등 (2011)은 배추 EST로부터 SSR 마커를 개발하였고, *Brassica* 35종에 적용하여 종간 범용으로 이용할 수 있음을 보여주었다.

Sequence-related amplified polymorphism (SRAP)

Li 와 Quiros (2001년)에 의해 처음 보고된 SRAP은 PCR 기반으로 하는 분자마커 중에 하나로 RAPD 보다는 재현성이 높으며 만들어지는 단편 크기 및 다형성 밴드의 수에 있어 AFLP와 유사하지만 coding sequence를 반영하고 실험 방법이 더 간단하다는 장점을 가지고 있다. 이런 장점으로 유전적 유연관계분석, hybrids와 양친간의 유전적 유사도 추정 (Hale et al. 2007) 및 고밀도 유전자 지도 작성 (Sun et al. 2007)에 유용한 형태이며 유전자 클로닝에도 이용되었다 (Zang et al. 2009). 최근에 Li (2011)는 차세

대 염기서열 분석 (NGS, Next Generation Sequencing) 장비를 이용하여 확보한 대용량 염기서열 정보를 *B. rapa* 유전자 지도에 표기하여 10,000 개 SRAP 유전자좌를 보고하였다.

Single Nucleotide Polymorphism (SNP)

SNP는 DNA 염기서열에서 단일염기의 다형성을 일컫는 말로 유전체에서 가장 많이 존재하는 다형성 형태이다. 이는 유전체 전반에 걸쳐 분포하며 그 수가 방대하여 특정 유전자에서 allelic variation 구분이 가능하기 때문에 각종 진단을 위해 사용되고 있고, 육종에서 형질 연관 마커로 뿐 아니라 고밀도 유전자 지도 작성용으로도 주목 받고 있다 (Rafalski 2002; Rahman et al. 2007). Soybean 유전체 연구에서 고밀도 유전자 지도 작성 및 Scaffold를 연결하는데 이용되었고 (Hyten et al. 2010), *B. rapa*에서는 Li (2009) 등이 EST 염기서열로부터 대량의 SNP를 발굴하여 이를 유전자 지도 작성에 이용하였다. 식물유전체에서 SNP의 빈도에 대한 보고는 각기 다양한데 *B. napus*의 경우 coding region에서 1SNP/2.1Kb, non-coding region에서 1SNP/1.2Kb라고 하였다 (Trick et al. 2009). Li (2009)

등은 *B. rapa*에서 160개의 PCR amplicon을 염기서열 분석한 결과 12.6SNP/Kb라고 보고하였는데 두 보고간의 차이는 유전체 전반을 대변하는 데이터가 아니라 *B. rapa*와 *A. thaliana*의 EST 정보를 이용하여 유전자 밀집영역을 분석하였기 때문으로 해석하였다. Park (2010) 등은 8종의 *B. rapa*를 대상으로 *B. rapa* genome 전반에 걸쳐 분포하는 SNP/InDel을 분석한 결과 SNP의 빈도는 exon 영역에서 1SNP/103bp, intron 영역에서는 1SNP/54bp였고 InDel의 빈도는 exon 영역에서는 1InDel/2.2Kb, intron 영역에서는 1InDel/135bp였다고 보고하였다.

한편, 2011년 Wang 등은 *Brassica A* genome의 pseudochromosome을 만들기 위해 InDel 마커를 개발하여 유전자 지도를 (RCZ16_DH) 작성함으로써 scaffolds의 위치를 확인함과 동시에 기존에 보고된 3종의 *B. rapa* 유전자 지도 (VCS_DH, JWF3P, CK_DH) 정보를 이용하여 scaffolds의 위치를 결정하였다. 모두 4종의 유전자 지도정보를 이용하여 총 183개의 scaffolds가 연결되어 전체 252Mb 길이의 물리지도를 보고하였다. 이러한 결과로 볼 때 배추과에서 SNP와 InDel은 마커로 유용하게 이용될 수 있으며, 특히 coding region에서 고밀도의 SNP/InDel 마커 정보는 *B. rapa* 뿐 아니라 근연 *Brassica* 에서 농업적으로 중요 형질들과 관련된 후보유전자 탐색에도 도움이 되리라 기대된다.

고밀도 유전자 지도 및 통합 유전자 지도

작물에서 유전자 지도를 작성하는 이유 중 하나는 유용 형질을 육종에 이용하고자 함으로 유전체 전반적 특징을 나타낼 수 있는 고밀도 유전자 지도는 이를 위해 더 많은 정보를 제공해 줄 수 있을 것으로 기대되고 있다. 고밀도 유전자 지도를 만드는 방법으로는 이미 보고된 다양한 유전자 지도의 정보를 통합하거나 고정된 계통으로 구성된 집단을 이용하여 지속적으로 마커의 수를 집적하는 방법이다. 유전자 지도를 만들 때 주의할 점은 *Brassica* 유전체의 배수성이다. 유전체에서 중복되는 염색체 단편 및 여러 개의 유전자의 중복의 특징은 공통마커를 이용하여 서로 다른 유전자 지도를 연결하는데 있어 오류를 범할 가능성이 높기 때문이다. 이런 어려움에도 불구하고 여러 분리집단으로부터 만든 유전자 지도 정보의 통합은 단일 분리집단을 이용하여 만든 것에 비해 마커의 수, 해상력, genome coverage 면에서 월등히 뛰어나며 마커와 마커간에 보다 정확한 거리를 예측할 수 있다는 장점이 있다. 유전자 지도의 통합은 초기에는 몇 개의 공통마커의 위치를 비교하여 해당 연관 그룹을 찾는 composite map이 사용되었으나 최근에는 공통마커를 이용해 서로 다른 집단에서 분리되는 마커 데이터를 통합하는 통합 유전자 지도 (integrated map)가 선호되고 있다. RAPD와 AFLP 마커는 마커와 연관된 염기서열 정보가 없다는 점

에서 공통 마커로 사용하기에는 어려움이 있고 간단한 PCR로 검정이 가능하도록 하기 위해서는 SCAR로 변환해야 한다는 불편함이 있다 (Piao et al. 2004). SSR 마커는 타 식물/작물에 적용이 용이하다는 점에서 유전체의 특정 부위를 연결하는 연결자 (linker)로 가능하여 유전자 지도간 통합 및 유전자 지도와 물리 지도의 통합에도 유용하다 (Akkaya et al. 1995). 또한 SSR 마커가 농업적으로 중요한 표현형과 유전적 변이를 연관시킬 수 있다면 이는 형질과 연관시켜 육종에 이용이 가능하다 (Yu et al. 1994). 특히, EST-SSR은 유전자 정보인 EST 염기서열을 이용하여 개발한 것으로 non-coding 부위에서 개발한 SSR 마커에 비해 보존되었을 가능성이 높아 타 종에 적용 (transferability)이 용이하다 (Varshney et al. 2005). Li 등 (2010)은 CRF₂ 집단에 기 보고된 유전자 지도 (Choi et al. 2007; Kim et al. 2009)의 마커를 공통으로 사용함으로써 두 유전자 지도를 통합하여 *Brassica rapa* intra-specific 통합 유전자 지도를 보고하였다. 또한 *B. juncea*의 유전자 지도에 표기된 (Panjabi et al. 2008) 마커를 사용함으로써 두 종간의 비교유전체 연구를 가능하게 하였다. Ramchiary 등 (2011)은 4종의 유전자 지도를 통합하여 전체 마커수 1,426개의 통합 유전자 지도를 작성하여 *Brassica rapa* 작물 유전체의 consensus frame을 제시하였다.

비교 유전자 지도

Brassica species와 모델식물인 *A. thaliana*를 염색체 수준에서 비교하였을 때 유전자의 순서에서 매우 보존적 (collinear segment)이라고 보고되어 왔다 (Parkin et al. 2005; Panjabi et al. 2008). 이들은 공통의 조상에서 진화되었고 염기서열 수준에서 비교하였을 때 75-90%의 상동성을 나타내어 (Li and Quiros 2001) 방대한 유전학, 유전체 정보가 축적되어 있는 모델 식물의 정보를 *Brassica*에 적용할 수 있다는 점에서 매우 고무적이다. 공통마커를 이용한 비교유전자 지도 작성은 비교대상과의 유전적 차이와 상동성을 갖는 염색체 단편 내에서 homoeologous 또는 homologous loci를 동정을 할 수 있다. 따라서 genome에 대한 이해를 높이고자 *Brassica*의 유전자 지도에 애기장대 유전체와의 상동성 부위를 표기하려는 노력과 배추과 종간 유전자 지도를 비교하여 유전체 구조를 이해하고자 하는 연구들이 수행되었다. Suwabe (2006)는 *B. rapa*의 유전자 지도를 작성하고 지도에 표기된 마커의 염기서열을 애기장대에 비교하였는데 전체 유전자 지도의 28%가 상동성을 보였다. 특히, 이 유전자 지도에 표기된 병저항성 형질에 관여하는 주요 QTL 유전자좌를 애기장대와 비교 분석하였는데 애기장대의 병저항성 유전자 밀집 (MRCs) 영역과 일치하였다. Choi (2007) 등의 결과는 전체 유전자 지도의 29%가 상동성을 나타냈고 29개의

syntenic block을 확인하였다. Kim (2009) 등은 *B. rapa*의 유전자 지도에 BAC 클론과 연결된 마커를 표기함으로써 애기장대 유전체와 비교 하였는데 유전자 지도의 48%에 해당하는 syntenic block을 확인하였고 이는 애기장대 유전체의 60.5Mb에 해당하였다. Panjabi 등 (2008)은 가장 많은 유전자좌를 비교하여 애기장대 유전체의 97.2Mb에 해당하는 syntenic blocks을 확인하였다 (Table 3). 배추과 중간 유전자 지도의 공통마커의 위치를 이용하여 *B. napus*와 *B. rapa*, *B. juncea*와 *B. rapa*의 유전체를 비교한 결과 공통되는 A genome의 구조가 상당히 보존되어 있음을 보고하였다 (Table 4). Suwabe (2008)는 북 이배체인 *B. napus*와 이배체인 *B. rapa*의 A genome 공통영역을 비교 하였는데 두 종이 각각 독립적으로 진화하였음에도 불구하고 전반적으로 상동성을 나타냈다. Choi (2007) 등은 *B. napus* 유전자 지도에서 A genome에 분포하는 SSR 마커와 *B. juncea* 유전자 지도에 표기된 SSR 마커를 사용함으로써 세 종이 공통으로 갖는 A genome 영역 (R1-R10, N1-N10, J1-J10)을 연결하였다. 또한, Xu (2010) 등은 *B. rapa*에서 유래한 SSR 마커를 *B. napus*의 유전자 지도에 표기하여 *Brassica* 종 내에 A genome 간 비교분석이 가능함을 보여주었다. Li (2010) 등은 24 crucifer building blocks (A-X)을 이용해 애기장대와 보존적인 부위들을 표시하는 방법으로 *B. rapa* intra-specific 통합 고밀도 유전자 지도를 작성하였는데 이 정보는 보다 자세한 genomic block의 정보 확보를 가능하게 하였다 (Table 4). 유전자 지도 통합

과정을 통해 *B. rapa*와 *B. juncea* genome을 비교하였을 때 두 genome이 독립적으로 진화하였음에도 불구하고 마커의 구성 및 순서에 있어서 부분적인 역위가 있었으나 전반적으로 매우 보존되어 있었는데, 이는 *B. juncea* 작물의 개량에 있어 *B. rapa*, *B. napus* 그리고 애기장대의 정보가 유용하게 이용할 수 있음을 시사하였다. 즉, *Brassica* A genome의 정보는 배추 뿐 아니라 *Brassica*에 속하는 타 종에도 적용 가능하며 애기장대의 genomic blocks과의 관계를 밝힘으로써 애기장대 정보를 이용하여 배추과 작물의 중요 형질에 관여하는 후보유전자를 밝힐 수 있는 가능성을 제시하고 있다.

유전자 지도와 세포유전학 지도 간의 통합

유전자 지도에서 연관그룹의 번호는 연관그룹의 크기가 큰 것으로부터 작은 것의 순서로 정렬하여 정한다. 이는 세포유전학에서 염색체의 크기가 큰 것에서 작은 것으로 나열하는 방식과 같지만 유전자 지도에서 가장 큰 연관그룹이 핵형분석에서 가장 큰 염색체라고 말할 수는 없다. 또한, 유전자 지도는 마커와 마커간의 상대적인 거리를 표기한 것으로 실제 염색체 위에서 나타나는 실제 거리와는 다른 의미이다. 따라서, 유전자 지도와 핵형분석 결과를 비교 연결하는 세포유전학 지도는 유전체학에서 매우 의미있는 일이며 여기에 물리 지도와의 통합은 유전체에 대한 이해도를 높이게 될 것이다. 밀, 보리, 애기

Table 3 Characteristics of conserved chromosomal regions between *A. thaliana* and *Brassica*

Species	No. of syntenic groups/blocks	No. of common loci	Map coverage of conserved region with <i>Arabidopsis</i> (%)	Genome coverage of conserved regions in <i>Arabidopsis</i> genome (Mb)	Reference
<i>B. rapa</i>		74	28		Suwabe et al. 2006
	29	153	29		Choi et al. 2007
	30	187	48	60.5	Kim et al. 2009
	67	335		97.2	Panjabi et al. 2008
	33	223			Li F et al. 2009
	40	147	67		Yu et al. 2011

Table 4 Genome homeology based on comparative genetic map in A genome of the *Brassica* species.

Species	Species	Common loci	Reference
<i>B. rapa</i> (A genome)	<i>B. napus</i> by Ferreira et al. 1994	63 RFLP loci	Teutonico and Osborn 1994
	<i>B. napus</i> by Parkin et al. 1995, Lowe et al. 2004	116 SSR loci	Choi et al. 2007
	<i>B. juncea</i> by Axelsson et al. 2000	29 SSR loci	Choi et al. 2007
	<i>B. napus</i> by Qiu et al. 2006	41 SSR,3 SNP/InDel	Suwabe et al. 2008
	<i>B. napus</i> by Cheng et al. 2009	168 SSR, 186 BrGMS loci	Xu J et al. 2010
	<i>B. juncea</i> by Panjabi et al. 2008	98 IP	Li X et al. 2010

장대 등에서는 염색체 deletions, translocations, trisomics과 같은 cytogenetic stocks이 분석에 사용되었으나 (Kunzel et al. 2000; Sandhu et al. 2001), cytogenetic stocks이 충분하지 않은 식물에서는 염색체 위에서 probe의 위치를 직접 표기하는 Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) 방법이 가능한데, 이러한 FISH 기술이 *B. rapa* 와 *B. oleracea*에 적용되었다 (Howell et al. 2002). *B. rapa* A genome의 10개의 염색체는 그 크기와 모양이 매우 비슷하나 45S rDNA, 25S rDNA, 5S rDNA, centromeric repeat의 분포가 염색체마다 차이가 있으므로 이들을 probe로 FISH를 하였을 때 6개 염색체의 구분이 가능하였다 (Fukui et al. 1998; Snowdon et al. 2002; Koo et al. 2004; Lim et al. 2005). 이후 Kim (2009) 등은 BAC 클론을 probe로 사용하는 BAC-FISH 분석을 수행하여 *B. rapa*의 10개의 연관그룹과 염색체를 연결하여 10개의 염색체를 구별할 수 있는 세포유전학 마커 쌍을 제공하였다. 이러한 결과는 유전자 지도의 연관그룹의 방향성 (위, 아래)을 염색체 (염색체의 단완, 장완) 수준에서 확인함으로써 유전자 지도의 정확성을 높여주었다.

*B. rapa*에서 양적 형질 연구

분자마커 개발로 고밀도 유전자 지도 작성이 가능하게 되었고 다양한 표현형에 대한 양적 형질 유전자좌 (QTLs) 연구가 가능해짐에 따라 다양한 작물에서 많은 농업적 형질과 관련된 QTLs이 보고 되고 있고 (Glazier et al. 2002), *Brassica*에서도 병, 형태, 개화, 성분, 내염성, 가뭄과 같은 형질을 이해하고자 QTLs 분석이 수행되고 있다. 본문에서는 이 중에서 작물의 수량 및 상품성에 현저하게 영향을 줄 수 있는 병 저항성 형질과 형태적 형질에 대한 보고를 요약해 보고자 한다.

병 저항성 형질

뿌리혹병

뿌리혹병은 *Plasmodiophora brassicae*에 의해 야기되는 토양전염성 식물 병으로 배추, 무, 양배추, 브로컬리 등 배추과 채소에 발생하여 전 세계적으로 커다란 피해를 주고 있다 (Hirai 2006). 병원체는 활물기생으로 감염되어 뿌리에 가장 큰 영향을 주는데 뿌리의 모양이 휘어서 꼬이거나 심하게 부풀어서 혹을 형성하여 감염의 정도가 심하면 채소로써 상품성을 잃게 된다 (Voorrips 1995). 병원체는 토양 내에서 포자체로 오랜 기간 생존하고, 유전적 다양성으로 race가 분화되어 있어 race에 따라 병원성도 다르게 나타나는 경우가 많아 방제를 어렵게 한다 (Wallenhammar 1996). 배추과 채소 작물의 뿌리혹병 저항

성 육종은 1976년 일본의 채소화훼 작물연구소에서 집중 방법 개발시험을 시작으로 하여 현재 다양한 저항성 품종이 상용화되고 있다. 우리나라는 1990년 중반부터 채소 종자회사를 중심으로 저항성을 지닌 품종이 개발되어 상용화되고 있으나 연작 및 병원체의 race 변화에 의하여 저항성 품종이 이병화되기도 하여 새로운 저항성 유전자 도입, 유전양식 구명, 나아가 복합 race 저항성 품종육성이 요구되고 있는 실정이다.

현재 배추에서 뿌리혹병 저항성 형질에 관여하는 인자로는 8가지 유전자좌 (*CRa*, *Crr1*, *Crr2*, *Crr3*, *Crr4*, *CRb*, *CRc*, *CRk*)가 보고되었다 (Piao et al. 2009). *CRa*는 Matsumoto (1998) 등이 보고한 뿌리혹병 저항성 QTLs인데, Hayashida (2008) 등은 이를 쉽게 이용 가능하도록 SCAR 마커로 보고 하였다. Suwabe (2003) 등은 Siloga S2 (European fodder turnip)에서 유래한 저항성 유전자좌 3개를 보고하였는데, *Crr1*이 주요 저항성 형질에 작용하며 *Crr2*는 *Crr1*과 *Crr4*에 영향을 주는 미동인자로 보고하고 이에 연관된 SSR, SNP 마커를 보고하였다. *Crr3*는 Milan White에서 유래한 저항성 QTLs로 단인자 우성으로 작용하는 것으로 알려져 있는데 Hirai (2004) 등이 형질과 연관된 RAPD를 Saito (2006) 등이 STS 마커를 개발하였다. Piao (2004)는 저항성인 'CR Shinki'를 재료로 하여 *CRb* QTLs에 연관된 AFLP/SCAR 마커를 보고하였고, Sakamoto (2008) 등은 european fodder turnip인 'Debra'에서 유래한 저항성 유전자좌를 *CRc*, *CRk*라 명명하였다. 이들 저항성 QTLs를 배추의 표준유전자 지도에서 살펴보면 5개의 연관그룹에 위치하고 있다. 즉, *Crr2*는 A1, *CRc*는 A2, *Crr4*는 A6, *Crr1*은 A8 그리고 *Cra*, *CRk*, *CRb*, *Crr3*는 A3에 위치하고 있다 (Table 5).

노균병

노균병 (Downy mildew, *Hyaloperonospora parasitica*)은 기온이 서늘하고 습도가 높을 경우 작물의 유묘기 및 성체의 지상부에 나타나는데 어리고 연약한 잎, 가지, 그리고 열매 조직에 발생한다 (Constantinescu and Fatehi 2002). 배추에 발병하는 병 중에서 식물의 생존에 심각한 영향을 주지는 않으나 병해를 입은 배추는 상품성이 떨어진다. 노균병에 대한 유전 육종에 관하여 *B. napus*, *B. oleracea*에서 광범위하게 보고되었다. *B. oleracea*에서는 단인자 우성 (Mahajan et al. 1995; Coelho and Monteiro 2003), 두 개의 우성인자 (Monteiro et al. 2005), 열성인자 (Carlsson et al. 2004)에 의해 조절된다는 다양한 연구결과가 있으며 식물의 유묘기와 성숙모본시기에 저항성 기작이 다른 유전자에 의해 조절된다는 보고도 있다 (Coelho and Monteiro 2003; Monteiro et al. 2005). 배추 (*B. rapa*)에서도 이와 유사한 연구가 진행되어 단인자 우성으로 작용한다고 보고하였다 (Yuen 1991). 배추의 노균병 육종체계는 전통 육종 방법에 의해 진행되어 왔으나 최근 배추 (*B. rapa*)에

Table 5 Clubroot and downy mildew resistance loci detected in *Brassica rapa*

Trait	Locus name	Marker type	Map position	Homologous region in <i>Arabidopsis</i>	Resistance origin	Reference	
Clubroot	<i>Cra</i>	RFLP/RAPD/SCAR/STS	A3		Fodder turnip, ECD02, DH: T136-8	Kuginuki et al. 1997 Matsumoto et al. 1998	
		RAPD SCAR STS				Matsumoto et al. 2005 Hayashida et al. 2008 Sakamoto et al. 2008	
	<i>Crr1</i>	SSR SNP	A8		At4	Siloga S2, european fodder turnip	Suwabe et al. 2003 Suwabe et al. 2006
	<i>Crr2</i>	SSR SNP	A1		At4	Siloga S2, european fodder turnip	Suwabe et al. 2003 Suwabe et al. 2006
	<i>Crr4</i>	SSR	A6		At4		Suwabe et al. 2006
	<i>Crr3</i>	RAPD STS	A3		At3	Milan white, european turnip	Hirai et al. 2004 Saito et al. 2006
	<i>CRk</i>	RFLP	A3			Debra, european fodder turnip, DH: T136-8, K10, C9	Sakamoto et al. 2008
	<i>CRc</i>	RAPD/STS	A2		Debra, european fodder turnip DH: T136-8, K10, C9	Sakamoto et al. 2008	
	<i>CRb</i>	AFLP/SCAR	A3	At4	Gelria R	Piao et al. 2004	
	Downy mildew	<i>BraDM</i>	RAPD/Isozyme	A8	At3		Yu et al. 2009
<i>BrRHPI</i>		SCAR/InDel	A1			Kim et al. 2011	

서도 분자마커를 이용한 육종의 가능성이 제시되고 있다. Yu (2009)는 유묘기에 나타나는 노균병 저항성 형질에 관여하는 QTLs을 분석하여 *BraDM*로 명명하였으며 A8 연관그룹에 위치한다고 보고하였다. 최근 양배추와 마찬가지로 배추에서도 노균병 저항성 형질에 관여하는 유전자가 유묘기와 성숙기가 다르다는 연구결과가 보고되었다 (Kim et al. 2011). 유전분석을 수행한 결과 단인자 우성으로 확인하였고, 저항성과 이병성 개체를 구분하는 SCAR 마커를 개발하여 유전자 지도의 연관그룹 A1에 표기하였다. 이러한 결과는 성숙모본과 유묘기의 반응에 관여하는 유전자좌가 있음을 제시하였고, 저항성 형질 (*BrRHPI*, *Brassica rapa* recognition of *Hyaloperonospora parasitica*)에 근접한 마커를 (M05, N18) 개발하였다.

형태적 형질

*B. rapa*에는 엽채류, 유지류, 순무 형태형 등이 포함되어 다양한 형태적 변이를 나타낸다. 현저한 형태적 변이는 생육 환경 조건에 대한 적응의 결과 또는 작물 개량을 위한 지속적인 선발효과의 영향으로 보고되고 있다 (Zhao et al. 2005). 이러한 다양한 형태적 특성은 형질과 관련된 유전분석, 유전자의 기능 연구, 배추과 작물의 진화 연구

뿐만 아니라 작물로 사용하는데 있어 상품성에서도 중요한 형질로 이용될 수 있다. 다양한 형태적 변이 중 잎 크기 형질, 종자색, 엽모, 결구에 관한 형질들에 대하여 여러 연구결과가 발표되었다.

*B. rapa*에서 형태적 형질과 분자마커에 연관성에 대한 초기 연구는 1994년 Teutonico and Osborn이 종자색, 엽모, 종자의 erucic acid 함량에 관여하는 QTLs에 대한 보고이다. 유지류로 사용되는 종자 종피색은 품질 면에 중요한 형질이며 검은색 보다 노란색을 선호하는데 이는 기름 및 단백질 함량이 높고 투명한 기름을 생산하며 식이섬유소가 적어 식용 뿐 아니라 가축사료로써 가치가 높기 때문이다 (Tang et al. 1997). Ahmed와 Zuberi MI (1971)는 종피색 형질에 대한 유전분석으로 단인자 우성인자가 관여한다고 보고하였고 Stringam (1980)은 두 개의 유전자가 우성으로 작용한다고 보고하였다. 종피색과 관련하여 Teutonico와 Osborn (1994)이 RFLP, Chen (1997)이 RAPD, Rahman (2007)은 SRAP, SNP, SCAR 마커를 각각 보고하였다. 최근 이 형질에 대한 주목할 만한 보고가 있는데 Zhang (2009)은 엽모가 있으면서 검은색 종자인 ‘Y177-12’와 엽모가 없으면서 노란색 종자인 ‘Y195-93’을 이용하여 종피색에 관여하는 후보 유전자를 탐색하였고 map-based cloning을 하였다. 애기장대의 종피색과 엽모 형질에 관

여하는 *TTG1*과 *TTG2* (Walker et al. 1999; Johnson et al. 2002)를 *B. rapa* BAC 클론 염기서열에서 확인하여 *BrTTG1*를 분리한 후 배추에서도 이 유전자가 동일한 기능을 하는지 확인하기 위하여 애기장대의 돌연변이체 *ttg1*에 형질전환하였는데 기능이 회복되는 것으로 보아 *TTG1* ortholog (*BrTTG1*)가 엽모와 종피색 형질 차이의 원인임을 증명하였다.

식물의 엽모는 생육에 있어서는 벌레에 대한 방어 기작의 일환으로 작용하며 식용에 있어서는 식감에 관여한다. 엽모가 없는 형질은 단일자 우성에 의해 조절되고 엽모의 정도 차이는 미동인자들에 의해 조절된다고 보고있다 (Teutonico and Osborn 1994; Song et al. 1991; Nozaki et al. 1997). Li (2009)는 'P11' (엽모가 없으면서 갈색 종자)과 'C634' (엽모가 있으면서 노란색 종자)를 이용한 실험에서 'P11'의 엽모 형성에 관한 형질은 애기장대 유전자 *GLABRA1* (*GLI*)이 deletion에 의해 기능을 잃어버림으로 형질에 관여한 것이라고 보고하였다 (David et al. 1991; Larkin et al. 1994).

Muangprom (2004)는 *Brassica*에서 식물의 키에 *dwarf* 유전자가 관여한다고 보고하였다. Lou (2007)는 4개의 분리 집단 (F_2 , F_3 , DH, BC₁)을 이용하여 개화시기, 종자, 식물의 키, 잎 가장자리의 모양, 엽모, 엽수, 엽장, 엽폭, 엽수 등 22가지 형태적 형질을 조사하였다. 서로 다른 형태의 집단을 이용하여 분석하였음에도 개화시기 및 잎 형질에 관련하여 연관그룹 R02에서 공통된 QTL이 나타났으며 turnip 형성에 관한 QTL 또한 R02의 유사한 영역에 나타나서 이 형질들이 매우 가까이 연관되어 있거나 다면발현현상 (pleiotropy)일 가능성 또는 turnip 형성이 개화시기 형질의 상위에서 조절될 수 있음을 제안하였다. 잎의 형태 중에 잎 가장자리 모양 (결각형성)과 관련하여 적어도 3군데에 (R02, R03, R06) QTL이 존재하며 이 중에서 R03가 표현형에 가장 많이 관여하는 인자라고 보고하였다. 최근 이 형질에 대하여 다른 재료를 사용하여 더 자세한 연구결과가 보고되었는데, 2009년 Li 등은 Lou (2007) 등과는 달리 두 군데 (A03, A10)에서 QTLs이 확인되었고 기존에 보고된 것과 공통된 A03에 위치하고 있는 QTL이 미동인자이며 A10에 위치한 것이 주동인자라고 보고하였다. A10에 위치한 QTL 영역에 애기장대에서 보고된

잎의 결각의 수나 깊이에 관여하는 유전자 *AtGA20OX3* (AT5G07200)가 있는 것으로 보아 *BrGA20OX3*가 잎의 결각 형질에 관여하는 주요 후보유전자일 가능성이 제시되었다.

B. rapa 유전체 연구 resources

배추 유전체 연구와 분자 육종

지구상에는 약 370,000 여 개의 식물종이 존재하는 것으로 알려져 있으며 현재 공개된 데이터베이스에 약 80,000 여 종의 DNA 정보가 등록된 상태이다. 식물 종 중에서는 애기장대 (2002)와 벼 (2005)가 가장 먼저 전체 유전체 (Whole genome)의 서열이 해독되었으며 이후 산업적 측면이나 또는 연구적 측면에서 중요하다고 판단되는 주요 작물의 유전체 연구가 활발히 진행 중이다. 그 결과 포플러 (2007), 포도 (2007), 파파야 (2008), 수수 (2008), 오이 (2009), 옥수수 (2009), 콩 (2010), 감자 (2011), 딸기 (2011), 배추 (2011) 등의 유전체 서열이 밝혀졌으며 현재에도 상당 수 작물의 유전체 해독작업이 진행 중에 있다. 또한 최근 들어, NGS 분석 기술의 등장으로 표준 유전체 (reference genome) 분석 뿐 아니라 재분석 (re-sequencing) 및 발현유전체 (transcriptome) 연구 또한 활발히 진행 중이다. 예를 들면 1000 Plant & Animal Reference Genome Project (BGI), One thousand plant transcriptome project (<http://www.onekp.com/>), SOL 100 project 등 식물 유전체의 재분석연구를 통해 각 작물 별 유용 형질관련 유전자를 탐색하거나 분자마커를 개발하는 등 작물 분자유종을 위한 유전체 연구가 진행되고 있다.

배추과 유전체 해독은 애기장대를 비롯해 배추, 양배추, 유채의 유전체 해독이 완료되었거나 진행 중인데 이 중 A genome 인 배추 (*B. rapa*)는 앞서 서술한 바와 같이 2011년 배추의 10개 염색체의 유전자 영역 (gene space), 약 98% (83.8Mb)의 염기서열이 해독되어 발표되었다 (Table 6). 배추 유전체 완전 해독 결과 총 41,174 개 유전자 (protein-coding genes)를 가지고 있으며, 이 가운데 약 1,000개의 유전자군은 배추에만 존재하는 고유 유전자로

Table 6 Status of genome sequencing in *Brassicaceae*

Scientific name	Common name	Taxonomy	Genome size (Mb)	Project status
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Arabidopsis	<i>Brassicaceae</i>	135	Finished
<i>Arabidopsis lyrata</i>	Arabidopsis lyrata	<i>Brassicaceae</i>	207	Finished
<i>Brassica rapa</i>	Chinese Cabbage	<i>Brassicaceae</i>	285	Finished
<i>Brassica oleracea</i>	Cabbage	<i>Brassicaceae</i>	650	In process
<i>Brassica napus</i>	Rapeseed	<i>Brassicaceae</i>	1,200	In process

확인되었으며 이들 유전자 정보는 앞으로 배추 (*B. rapa*)의 구조 및 기능, 고유 특성 연구의 중요한 기반이 될 것임에 틀림이 없다. 배추 (*B. rapa*) 유전체 해독 연구를 통해 유전체 서열 정보 뿐 아니라 BAC 클론 은행 4종, 총 1,850개의 BAC 클론 염기서열, 25만 여 개의 BAC 클론 말단 서열, 유전지도 4종, 고해상 물리지도, 발현유전자 21만 건, 유전자칩 2종 및 생물정보 pipeline 구축 등 다양한 resources가 생산되었다 (Table 2). 이 정보들은 앞으로 배추과 작물의 유전체 연구를 위한 길잡이가 될 것이며 완성된 표준유전체 정보는 야생종, 재래종, 재배종 등 배추 유전자원의 다양한 gene pool을 탐색하는 기반으로 배추 분자유종 시스템 구축을 위한 디딤돌이 될 것이다.

최근 들어 등장한 NGS 유전체 해독 기술은 비용과 분석 그리고 속도 면에서 기존의 기술과 차별화되어 적은 비용으로 단시간에 많은 정보의 생산이 가능해졌다. 즉, 비용과 시간이라는 커다란 제약이 해결됨으로써 지금까지 유전체정보를 바탕으로 제안되었던 다양한 분자유종적 방법을 시도해 볼 수 있으며 우리가 목적으로 하는 모든 형질에 관하여 연관된 유전자, 유전학적 특성을 밝힐 수 있는 실마리가 제공되었다. 따라서 보다 빠르고 정확하게 효율을 높이는 분자유종을 실현할 수 있게 되리라는 가능성을 시사하였다 (Jackson et al. 2011).

배추 유전체 정보와 인터페이스 구축

최근 다양한 유전체 정보 뿐 아니라 오믹스 정보가 축적되면서 이들 정보를 이용하여 개발한 분자마커를 적용하는 분자유종이 가능해졌고 급속도로 증가하는 유전체 정보가 미래의 육종 및 종자산업에 미치는 파급효과가 대

단하리라는 기대감이 크다. 하지만 아직 육종가와 연구자, 유전체 연구와 분자유종 사이에는 기초 정보의 활용과 실용화라는 장벽을 가지고 있는 것이 사실이다. 따라서 이러한 거리감을 좁히기 위하여 유전체 정보를 효율적으로 활용할 수 있도록 정보를 재해석하고 전달하는 통로가 필요하다. 즉, 효율적인 분자유종 시스템을 구축하기 위해서는 유전체 정보를 통합하여 분자유종 수요자의 요구에 맞는 데이터베이스를 구축하고 유기적인 비교 유전체 분석 시스템과 생물정보 분석 도구를 개발할 필요가 있다. 국제 컨소시엄을 통한 배추 유전체 해독 과정 중에 연구자간 원활한 정보교환을 위하여 몇 개의 유전체 정보 데이터베이스와 분석도구, 유전자원 정보, 비교 유전체를 위한 인터페이스 등이 개발되었지만 이것은 연구자 중심의 인터페이스로서 앞으로 분자유종을 위해서는 사용자 중심의 인터페이스 개발이 적극적으로 요구되고 있다 (Table 7). 배추 유전체 정보가 배추과 작물의 분자유종을 위한 도구로서 제 역할을 하기 위해서는 배추 유전체에 관련된 모든 정보로부터 형질과 연관된 유전자를 발굴하고 작물 육종 목적에 맞는 다양한 분자마커를 개발하여 웹 인터페이스를 통해 사용자에게 직접 제공함으로써 유전체 정보가 분자유종에 적극적으로 활용되고 실용화될 수 있는 시스템을 구축하고 확대시켜 나아가야 할 것이다.

적 요

작물의 구조와 기능을 이해하려는 과학적 탐구심과 이를 작물 육종에 적용하려는 실험적 노력의 일환으로 다양한

Table 7 List of some important databases for *B. rapa* genome research

Database	Family or Species	URL
BRAD	<i>Brassica</i> species	http://brassicadb.org/brad
<i>Brassica</i> genome gateway	<i>Brassica</i> species	http://brassica.bbsrc.ac.uk
<i>Brassica/Arabidopsis</i> comparative genome viewer	<i>Brassica</i> species	http://brassica.agr.gc.ca/navigation/viewer_e.shtml
BrGP	<i>B. rapa</i> DB	http://www.brassica-rapa.org/BRGP/index.jsp
European <i>Brassica</i> DB	<i>Brassica</i> germplasm DB	http://documents.plant.wur.nl/cgn/pgp/brasedb/
Korea <i>Brassica</i> Genome Resource Bank	<i>Brassica</i> species	http://www.brassica-resource.org/
Plant GDB	<i>A. thaliana</i> genome DB	http://www.plantgdb.org
	<i>Brassica rapa</i> Genome DB <i>Brassia napus</i>	
Resource for plant comparative Genome		
TAIR	<i>Arabidopsis thaliana/A. lyrata</i>	http://www.arabidopsis.org
The UK Crop Plant Bioinformatics Network	<i>Brassica</i> species	http://brassica.bbsrc.ac.uk/BrassicaDB/

작물에서 유전자 지도가 개발되었다. 특히, 배추과 작물의 경우 모델식물인 애기장대의 유전체 정보가 공개된 이후 다양한 정보 (염기서열 정보, 유전자 구조 및 기능 정보 등)의 이용이 가능해져 유전자 지도 작성이 가속화되었으며 이는 최근 *B. rapa* A genome (배추) 유전체 해독이라는 결과를 가져왔다. 배추과 작물의 유전자 지도 작성에 있어서 초기에는 RFLP 마커들이 사용되었으나 이후 분자마커, 즉, RAPD, AFLP, SSR 등과 같이 비교적 사용이 간단하고 시간적 제약이 없는 PCR 마커의 형태로 점차 바뀌었다. 배추과 작물의 경제적, 학문적 가치가 고려되어 *B. rapa* (배추)를 표준재료로 A genome 유전체 염기서열 해독이라는 목표로 다국적 유전체 프로젝트가 결성되었고 2011년 국내연구진이 주도적으로 참여한 국제 컨소시엄 (BrGSPC, *B. rapa* Genome Sequencing Project Consortium)에 의해 배추 (10개 염색체)의 유전자 영역 (gene space), 약 98% (83.8 Mb)의 염기서열이 해독되어 발표되었다. 유전체 해독 과정에서 축적된 염기서열 정보는 대량의 SSR, SNP, IBP 마커의 개발을 가능하게 하였고 이들 마커는 *B. rapa* A genome 유전자 지도와 물리 지도 작성에 이용되어 이후 배추과 작물연구 전반에 널리 적용되고 있다. 대량의 분자마커 개발은 유전자 지도 작성을 가속화하여 더욱 정밀한 유전자 지도를 가능하게 하였고 공통의 분자마커 정보는 애기장대와 배추과 작물 간 비교유전체 연구를 통해 농업적 우수 형질의 클로닝, 마커도움선발 (MAS) 등의 방법으로 분자육종의 기반을 제공하고 있다. 뿐만 아니라, 최근 등장한 NGS 유전체 해독 기술로 생산된 대량의 정보는 분자육종 실현 가능성을 높여 분자육종 실용화에 박차를 가하는 계기가 되고 있다. 본 논문에서는 *B. rapa*에서 분자마커를 이용한 유전자 지도 개발의 과정과 농업적 유용형질 탐색을 위한 양적 형질 유전자좌 (QTLs)의 연구 현황에 대하여 알아보고 유전체연구에서 유전자 지도의 중요성과 육종에의 응용에 대하여 서술하였다. 또한 다양한 유전체 정보와 오믹스 정보를 국내 배추과 분자육종에 효율적으로 활용하여 분자육종 실용화를 가능하게 하기 위해 사용자가 쉽게 사용할 수 있는 데이터베이스를 구축함으로써 연구자와 육종가 간의 간격을 좁히고 원활한 정보교환의 필요성을 제기하였다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 기관과유 과제 (과제번호 NAAS PJ008725)와 농림수산식품부 양배추류 유전체 육종 통합 지원 시스템 개발사업 (과제번호 610008-05-1-SU000)의 연구비지원으로 수행되었습니다.

인용문헌

- Ahmed SU, Zuberi MI (1971) Inheritance of seed coat color in *Brassica campestris* L. variety Toria. *Crop Sci* 11:30
- Akkaya MS, Shoemaker RC, Specht JE, Bhagwat AA, Cregan PB (1995) Integration of simple sequence repeat DNA markers into a soybean linkage map. *Crop Sci* 35:1439-1445
- Allender CJ, Allainguillaume J, Lynn J, King GJ (2007) Simple sequence repeats reveal uneven distribution of genetic diversity in chloroplast genomes of *Brassica oleracea* L. and (n = 9) wild relatives. *Theor Appl Genet* 114:609-618
- Axelsson T, Bowman CM, Sharpe AG, Lydiate DJ, Lagercrantz U (2000) Amphiploid *Brassica juncea* contains conserved progenitor genomes. *Genome* 43:679-688
- Carlsson M, Bothmer RV, Merker A (2004) Screening and evaluation of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) and clubroot (*Plasmodiophora brassicae*) in genetic resources of *Brassica oleracea*. *Hereditas* 141:293-300
- Chen BY, Jørgensen RB, Cheng BF, Heneen WK (1997) Identification and chromosomal assignment of RAPD Markers linked with a gene for seed colour in a *Brassica campestris-alboglabra* addition line. *Hereditas* 126 (2):133-138
- Cheng Y, Geng J, Zhang J, Wang Q, Ban Q, Hou X (2009) The construction of a genetic linkage map of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis* Makino). *J Genet Genomics* 36 (8):501-8
- Choi SR, Teakle GR, Plaha P, Kim JH, Allender CJ, Beynon E, Piao ZY, Soengas P, Han TH, King GJ, Barker GC, Hand P, Lydiate DJ, Batley J, Edwards D, Koo DH, Bang JW, Park BS, Lim YP (2007) The reference genetic linkage map for the multinational *Brassica rapa* genome sequencing project. *Theor Appl Genet* 115:777-792
- Chyi YS, Hoenecke ME, Ssernyk JL (1992) A genetic linkage map of restriction fragment length polymorphism loci for *Brassica rapa* (syn. *campestris*). *Genome* 35:746-757
- Coelho PS, Monteiro AA (2003) Expression of resistance to downy mildew at cotyledon and adult plant stages in *Brassica oleracea* L. *Euphytica* 133:279-284
- Constantinescu O, Fatehi J (2002) *Peronospora*-like fungi (*Chromista*, *Peronosporales*) parasitic on *Brassicaceae* and related hosts. *Nova Hedwigia* 74:291-338
- David GO, Herman PL, Sivakumaran S, Esch J, Marks MD (1991) A *myb* gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell* 67 (3):483-493
- Ferreira ME, Williams PH, Osborn TC (1994) RFLP mapping of *Brassica napus* using doubled haploid lines. *Theor Appl Genet* 89:615-621
- Fukui K, Nakayama S, Ohmido N, Yoshiaki H, Yamabe M (1998) Quantitative karyotyping of three diploid *Brassica* species by imaging methods and localization of 45S rDNA loci on the identified chromosomes. *Theor Appl Genet* 96:325-330
- Glazier AM, Nadeau JH, Aitman TJ (2002) Finding genes that underlie complex traits. *Science* 298:2345-2349
- Hale AL, Farnham MW, Nzaramba MN, Kimbeng CA (2007) Heterosis for horticultural traits in broccoli. *Theor Appl Genet*

- 115 (3):351–360
- Hayashida N, Takabatake Y, Nakazawa N, Aruga D, Nakanishi H, Taguchi G, Sakamoto K, Matsumoto E (2008) Construction of a practical SCAR marker linked to clubroot resistance in Chinese cabbage, with intensive analysis of *HC352b* genes. *J Jpn Soc Hortic Sci* 77:150–154
- Hirai M (2006) Genetic analysis of clubroot resistance in *Brassica* crops. *Breed Sci* 56:223–229
- Hirai M, Harada T, Kubo N, Tsukada M, Suwabe K, Matsumoto S (2004) A novel locus for clubroot resistance in *Brassica rapa* and its linkage markers. *Theor Appl Genet* 108:639–643
- Howell EC, Baker GC, Jones GH, Kearsley MJ, King GJ, Kop EP, Ryder CD, Teakle GR, Vicente JG and Armstrong J (2002) Integration of cytogenetic and genetic linkage maps of *Brassica oleracea*. *Genetics* 161:1225–1234
- 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* 15:11–38
- Iniguez-Luy FL, Voort AV, Osborn TC (2008) Development of a set of public SSR markers derived from genomic sequence of a rapid cycling *Brassica oleracea* L. genotype. *Theor Appl Genet* 117 (6): 977–985
- Iniguez-Luy FL, Lukens L, Farnham MW, Amasino RM, Osborn TC (2009) Development of public immortal mapping populations, molecular markers and linkage maps for rapid cycling *Brassica rapa* and *B. oleracea*. *Theor Appl Genet* 120 (1):31–43
- Johnson CS, Kolevski B, Smyth DR (2002) *TRANSPARENT TESTA GLABRA2*, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell* 14:1359–1375
- Kapoor R, Banga SS, Banga SK (2009) A microsatellite (SSR) based linkage map of *Brassica rapa*. *New Biotechnol.* 26 (5):239–43
- Kim H, Choi SR, Bae J, Hong CP, Lee SY, Hossain MJ, Van Nguyen D, Jin M, Park BS, Bang JW, Bancroft I, Lim YP (2009) Sequenced BAC anchored reference genetic map that reconciles the ten individual chromosomes of *Brassica rapa*. *BMC Genomics* 10:432.
- Kim JS, Chung TY, King GJ, Jin M, Yang TJ, Jin YM, Kim HI, Park BS (2006) A sequence-tagged linkage map of *Brassica rapa*. *Genetics* 174 (1):29–39
- Kim S, Song YH, Lee JY, Choi SR, Dhandapani V, Jang CS, Lim YP, Han T (2011) Identification of the *BrRHP1* locus that confers resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) and development of linked molecular markers. *Theor Appl Genet* 123 (7):1183–1192
- Kole C, Kole P, Vogelzang R, Osborn TC (1997) Genetic linkage map of a *Brassica rapa* recombinant inbred population. 88 (6):553–557
- Koo DH, Plaha P, Lim YP, Hur Y, Bang JW (2004) A high-resolution karyotype of *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* revealed by pachytene analysis and multicolor fluorescence *in situ* hybridization. *Theor Appl Genet* 109:1346–1352
- Kuginuki Y, Ajisaka H, Yui M, Yoshikawa H, Hida K, Hirai M (1997) RAPD markers linked to a clubroot-resistance locus in *Brassica rapa* L. *Euphytica* 98:149–154
- Kunzel G, Korzun L, Meister A (2000) Cytologically integrated physical restriction fragment length polymorphism maps for the barley genome based on translocation breakpoints. *Genetics* 154:397–412
- Lai KC, Hsu SC, Kuo CL, Ip SW, Yang JS, Hsu YM, Huang HY, Wu SH, Chung JG (2010) Phenethyl isothiocyanate inhibited tumor migration and Invasion via suppressing multiple signal transduction pathways in human colon cancer HT29 Cells. *J Agric Food Chem* 58 (20):11148–11155
- Larkin JC, Oppenheimer DG, Marks MD (1994) The *GL1* gene and the trichome developmental pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Results Probl Cell Differ* 20:259–275
- Li F, Kitashiba H, Inaba K, Nishio T (2009) A *Brassica rapa* linkage map of EST-based SNP markers for identification of candidate genes controlling flowering time and leaf morphological traits. *DNA Res* 16 (6):311–323
- Li G and Quiros CF (2001) Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica*. 103:455–461
- Li W, Zhang J, Mou Y, Geng J, McVetty PB, Hu S, Li G (2011) Integration of Solexa sequences on an ultradense genetic map in *Brassica rapa* L. *BMC Genomics* 12:249
- Li X, Ramchiary N, Choi SR, Van Nguyen D, Hossain MJ, Yang HK, Lim YP (2010) Development of a high density integrated reference genetic linkage map for the multinational *Brassica rapa* Genome Sequencing Project. *Genome* 53 (11):939–947
- Li YC, Korol AB, Fahima T, Nevo E (2004) Microsatellites within genes: structure, function and evolution. *Mol Biol Evol* 21:991–1007
- Lim KB, de Jong H, Yang TJ, Park JY, Kwon SJ, Kim JS, Lim MH, Kim JA, Jin M, Jin YM, Kim SH, Lim YP, Bang JW, Kim HI, Park BS (2005) Characterization of rDNAs and tandem repeats in heterochromatin of *Brassica rapa*. *Mol Cell* 19:436–444
- Lombard V, Delourme R (2001) A consensus linkage map for rapeseed (*Brassica napus* L.): Construction and integration of three individual maps from DH populations. *Theor Appl Genet* 103:491–507
- Lowe AJ, Jones AE, Raybould AF, Trick M, Moule CL, Edwards KJ (2002) Transferability and genome specificity of a new set of microsatellite primers among *Brassica* species of the U triangle. *Molecular Ecology Notes* 2 (1):7–11
- Lowe AJ, Moule C, Trick M, Edwards KJ (2004) Efficient large-scale development of microsatellites for marker and mapping applications in *Brassica* crop species. *Theor Appl Genet* 108:1103–1112
- Mahajan V, Gill HS, More TA (1995) Inheritance of downy mildew resistance in Indian cauliflower (group III). *Euphytica* 86:1–3

- Matsumoto E, Yasui C, Ohi M, Tsukada M (1998) Linkage analysis of RFLP markers for clubroot resistance and pigmentation in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Euphytica* 104 (2):79-86
- McGrath JM and Quiros CF (1991) Inheritance of isozyme and RFLP markers in *Brassica campestris* and comparison with *B. oleracea*. *Theor Appl Genet* 82:668-673
- Monteiro AA, Coelho PS, Bahcevandziev K, Vale'rio L (2005) Inheritance of downy mildew resistance at cotyledon and adult plant stages in 'Couve Algarvia' (*Brassica oleracea* var. *tranchuda*). *Euphytica* 141:85-92
- Morgante M, Hanafey M, Powell W. (2002) Microsatellites are preferentially associated with nonrepetitive DNA in plant genomes. *Nat Genet* 30 (2):194-200
- Muangprom A, Osborn TC (2004) Characterization of a dwarf gene in *Brassica rapa*, including the identification of a candidate gene. *Theor Appl Genet* 108 (7):1378-1384
- Mun JH, Kwon SJ, Seol YJ, Kim JA, Jin M, Kim JS, Lim MH, Lee SI, Hong JK, Park TH, Lee SC, Kim BJ, Seo MS, Baek S, Lee MJ, Shin JY, Hahn JH, Hwang YJ, Lim KB, Park JY, Lee J, Yang TJ, Yu HJ, Choi IY, Choi BS, Choi SR, Ramchiary N, Lim YP, Fraser F, Drou N, Soumpourou E, Trick M, Bancroft I, Sharpe AG, Parkin IA, Batley J, Edwards D, Park BS (2010) Sequence and structure of *Brassica rapa* chromosome A3. *Genome Biol* 11 (9):R94
- Mun JH, Kwon SJ, Yang TJ, Kim HS, Choi BS, Baek S, Kim JS, Jin M, Kim JA, Lim MH, Lee SI, Kim HI, Kim H, Lim YP, Park BS (2008) The first generation of a BAC-based physical map of *Brassica rapa*. *BMC Genomics* 9:280
- Mun JH, Kwon SJ, Yang TJ, Seol YJ, Jin M, Kim JA, Lim MH, Kim JS, Baek S, Choi BS, Yu HJ, Kim DS, Kim N, Lim KB, Lee SI, Hahn JH, Lim YP, Bancroft I, Park BS (2009) Genome-wide comparative analysis of the *Brassica rapa* gene space reveals genome shrinkage and differential loss of duplicated genes after whole genome triplication. *Genome Biol* 10:R111
- Novakova B, Salava J, Lydiat D (1996) Construction of a genetic linkage map for *Brassica campestris* L. (syn. *Brassica rapa* L.). *Genetika Slechteni* 32:249-256
- Nozaki T, Kumazaki A, Koba T, Ishikawa K, Ikehashi H (1997) Linkage analysis among loci for RAPDs, isozymes and some agronomic traits in *Brassica campestris* L. *Euphytica* 95: 115-123
- Panjabi P, Jagannath A, Bisht NC, Padmaja KL, Sharma S, Gupta V (2008) Comparative mapping of *Brassica juncea* and *Arabidopsis thaliana* using Intron Polymorphism (IP) markers: homoeologous relationships, diversification and evolution of the A, B and C *Brassica* genomes. *BMC Genomics* 9 (1):113
- Park S, Yu HJ, Mun JH, Lee SC (2010) Genome-wide discovery of DNA polymorphism in *Brassica rapa* *Mol Genet Genomics* 283:135-145
- Parkin IA, Gulden SM, Sharpe AG, Lukens L, Trick M, Osborn TC, Lydiat DJ (2005) Segmental structure of the *Brassica napus* genome based on comparative analysis with *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 171 (2):765-781
- Piao ZY, Deng YQ, Choi SR, Park YJ, Lim YP (2004) SCAR and CAPS mapping of *CRb*, a gene conferring resistance to *Plasmodiophora brassicae* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Theor Appl Genet* 108:1458-1465
- Piao Z, Ramchiary N, Lim YP (2009) Genetics of clubroot resistance in *Brassica* species. *Plant Growth Regul* 28:252-264
- Piquemal J, Cinquin E, Couton F, Rondeau C, Seignoret E, Doucet I, Perret D, Villeger M-J, Vincourt P, Blanchard P. (2005) Construction of an oilseed rape (*Brassica napus* L.) genetic map with SSR markers 111 (8):1514-1523
- Plieske J, Struss D (2001) Microsatellite markers for genome analysis in *Brassica*. I. development in *Brassica napus* and abundance in *Brassicaceae* species 102 (5):689-694
- Powell W, Gordon CM, Provan J (1996) Polymorphism revealed by simple sequence repeats. *Trends in plant science* 1 (7): 215-222
- Pradhan AK, Gupta V, Mukhopadhyay A, Arumugam N, Sodhi YS, Pental D (2003) A high-density linkage map in *Brassica juncea* (Indian mustard) using AFLP and RFLP markers. *Theor Appl Genet* 106:607-614
- Rafalski A (2002) Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Curr Opin Plant Biol* 5:94-100
- Rahman M, Peter B, Mcvetty E, Li G (2007) Development of SRAP, SNP and multiplexed SCAR molecular markers for the major seed coat color gene in *Brassica rapa* L. *Theor Appl Genet* 115:1101-1107
- Ramchiary N, Nguyen VD, Li X, Hong CP, Dhandapani V, Choi SR, Yu G, Piao ZY, Lim YP (2011) Genic microsatellite markers in *Brassica rapa*: development, characterization, mapping, and their utility in other cultivated and wild *Brassica* relatives. *DNA Res* 18 (5):305-320
- Saito M, Kubo N, Matsumoto S, Suwabe K, Tsukada M, Hirai M (2006) Fine mapping of the clubroot resistance gene, *Crr3*, in *Brassica rapa*. *Theor Appl Genet* 114:81-91
- Sakamoto K, Saito A, Hayashida N, Taguchi G, Matsumoto E (2008) Mapping of isolate-specific QTL for clubroot resistance in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). *Theor Appl Genet* 117:759-767
- Sandhu D, Champoux JA, Bondareva SN, Gill KS (2001) Identification and physical localization of useful genes and markers to a major gene-rich region on wheat group 1S chromosomes. *Genetics* 157:1735-1747
- Sax K (1923) The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *PHASEOLUS VULGARIS*. *Genetics* 8 (6):552-560
- Schranz ME, Lysak MA, Mitchell-Olds T (2006) The ABC's of comparative genomics in the *Brassicaceae*: building blocks of crucifer genomes. *Trends in Plant Sci* 11:535-542
- Snowdon RJ, Friedt W (2004) Molecular markers in *Brassica* oilseed breeding: current status and future possibilities *Plant Breeding* 123 (1):1-8
- Snowdon RJ, Friedrich T, Fried T, Kohler W (2002) Identifying the chromosomes of the A- and C-genome diploid *Brassica* species *B. rapa* (syn. *campestris*) and *B. oleracea* in their

- amphidiploid *B. napus*. Theor Appl Genet 104:533-538
- Soengas P, Vicente JG, Pole JM, Pink DAC (2007) Identification of quantitative trait loci for resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica rapa*. Theor Appl Genet 114:637-645
- Song K, Osborn TC, Williams PH (1990) *Brassica* taxonomy based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs) 3. Genome relationships in *Brassica* and related genera and the origin of *B. oleracea* and *B. rapa* (syn. *campestris*). Theor Appl Genet 79:497-506
- Song KM, Suzuki JY, Slocum MK, Williams PH, Osborn TC (1991) A linkage map of *Brassica rapa* (syn. *campestris*) based on restriction fragment length polymorphism loci. Theor Appl Genet 82:296-304
- Stringam GR (1980) Inheritance in seed color in turnip rape. Can J Plant Sci 60:331-335
- Sun Z, Wang Z, Tu J, Zhang J, Yu F, Mcvetty PB, Li G (2007) An ultradense genetic recombination map for *Brassica napus*, consisting of 13551 SRAP markers. Theor Appl Genet 114 (8):1305-1317
- Suwabe K, Iketani H, Nunome T, Kage T, Hirai M (2002) Isolation and characterization of microsatellites in *Brassica rapa* L. Theor Appl Genet 104:1092-1098
- Suwabe K, Morgan C, Bancroft I. (2008) Integration of *Brassica A* genome genetic linkage map between *Brassica napus* and *B. rapa*. Genome 51 (3):169-176
- Suwabe K, Tsukazaki H, Iketani H, Hatakeyama K, Kondo M, Fujimura M, Nunome T, Fukuoka H, Hirai M, Matsumoto S (2006) Simple sequence repeat-based comparative genomics between *Brassica rapa* and *Arabidopsis thaliana*: the genetic origin of clubroot resistance. Genetics 173:309-319
- Suwabe K, Tsukazaki H, Iketani H, Hatakeyama K, Fujimura M, Nunome T, Fukuoka H, Matsumoto S, Hirai M (2003) Identification of two loci for resistance to clubroot (*Plasmodiophora brassicae* Woronin) in *Brassica rapa* L. Theor Appl Genet 107:997-1002
- Tang ZL, Li JN, Zhang XK, Chen L, Wang R (1997) Genetic variation of yellow-seeded rapeseed lines *Brassica napus* L. from different genetic sources. Plant Breed 116:471-474
- Tanksley SD, Young ND, Paterson AH, Bonierbale MW (1989) RFLP Mapping in Plant Breeding: New Tools for an Old Science. Nature Biotechnology 7:257-264
- Teutonico RA, Osborn TC (1994) Mapping of RFLP and qualitative trait loci in *Brassica rapa* and comparison to the linkage maps of *B. napus*, *B. oleracea*, and *Arabidopsis thaliana*. Theor Appl Genet 89:885-894
- The *Brassica rapa* Genome Sequencing Project Consortium (2011) The genome of the mesoheptaploid crop species *B. rapa*. Nat Genet 43:1035-1039
- Thiel T, Michalek W, Varshney RK, Graner A (2003) Exploiting EST databases for the development and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L.). Theor Appl Genet 106 (3):411-22
- Thornsberry JM, Goodman MM, Doebley J, Kresovich S, Nielsen D, Buckler ES (2001) *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. Nat Genet 28:286-289
- Tiffin P and Hahn MW (2002) Coding sequence divergence between two closely related plant species: *Arabidopsis thaliana* and *Brassica rapa* ssp. *pekinensis*. J Mol Evol 54:746-753
- Trick M, Long Y, Mern J, Bancroft I (2009) Single nucleotide polymorphism (SNP) discovery in the polyploidy *Brassica napus* using solexa transcriptome sequencing. Plant Biotechnol J 7:334-346
- UN (1935) Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Japanese Journal of Botany 7:389-452
- Varshney RK, Graner A, Sorrells ME (2005) Genic microsatellite markers in plants: features and applications. Trends Biotechnol 23 (1):48-55
- Voorrips RE (1995) *Plasmodiophora brassicae*: aspects of pathogenesis and resistance in *Brassica oleracea*. Euphytica 83:139-146
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Lee T, Hornes M, Friters A, Pot J, Paleman J, Kuiper M, Zabeau M (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting Nucl. Acids Res. 23 (21):4407-4414
- Walker AR, Davison PA, Bolognesi-Winfield AC, James CM, Srinivasan N, Blundell TL, Esch JJ, Marks MD, Gray JC (1999) The *TRANSPARENT TESTAGLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. Plant Cell 11:1337-1350
- Wallenhammar AC (1996) Prevalence of *Plasmodiophora brassicae* in a spring oilseed rape growing area in central Sweden and factors influencing soil infection levels. Plant Pathol 45: 710-719
- Wang Y, Sun S, Liu B, Wang H, Deng J, Liao Y, Wang Q, Cheng F, Wang X, Wu J (2011) A sequence-based genetic linkage map as a reference for *Brassica rapa* pseudochromosome assembly. BMC Genomics 12:239
- Williams J, Kubelik A, Livak K, Rafalski J, Tingey S (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucl Acids Res 15:6531-6535
- Xiong Z, Kim JS, Pires JC (2010) Integration of genetic, physical, and cytogenetic maps for *Brassica rapa* chromosome A7. Cytogenet Genome Res 129:190-198
- Xu J, Qian X, Wang X, Li R, Cheng X, Yang Y, Fu J, Zhang S, King GJ, Wu J, Liu K (2010) Construction of an integrated genetic linkage map for the A genome of *Brassica napus* using SSR markers derived from sequenced BACs in *B. rapa*. BMC Genomics 11:594
- Yang TJ, Kim JS, Lim KB, Kwon SJ, Kim JI, Jin M, Park JY, Lim MH, Kim HI, Kim SH, Lim YP, Park BS (2005) The Korea *Brassica* Genome Project: A glimpse of the *Brassica* genome based on comparative genome analysis with *Arabidopsis*. Com Funct Genomics 6:138-146
- Yu G, Ramchiary N, Wang T, Liang C, Wang N, Wang Z, Choi SR, Lim YP, Piao ZY (2011) Development and linkage mapping of unigene-derived microsatellite markers in *Brassica rapa* L. Breeding Science 61:160-167

- Yu S, Zhang F, Yu R, Zou Y, Qi J, Zhao X, Yu Y, Zhang D, Li L (2009) Genetic mapping and localization of a major QTL for seedling resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Mol Breeding* 23:573-590
- Yu YG, Saghai MA, Biss GR, Maughan PJ, Tolin SA (1994) RFLP and microsatellite mapping of a gene for soybean mosaic virus resistance. *Phytopathology* 84:60-64
- Yuen JE (1991) Resistance to *Peronospora parasitica* in Chinese cabbage. *Plant Dis* 75:10-13
- Zhang J, Lu Y, Yuan Y, Zhang X, Geng J, Chen Y, Cloutier S, McVetty PBE, Li G (2009) Map-based cloning and characterization of a gene controlling hairiness and seed coat color traits in *Brassica rapa*. *Plant Molecular Biology* 69(5): 553-563
- Zhang LG, Wang M, Chen H, Liu L (2000) Construction of RAPDs molecular genetic map of Chinese cabbage. *Acta Botanica Sinica* 42 (5):485-489
- Zhang XQ, Li C, Panozzo J, Westcott S, Zhang G, Tay A, Appels R, Jones M, Lance R (2011) Dissecting the telomeric region of barley chromosome 5HL using rice gene sequences as references: new markers for tracking a complex region in breeding. *Mol Breed* 27:1-9
- Zhao J, Wang X, Lou BDP, Wu J, Sun R, Xu Z, Vromans J, Koornneef M, Bonnema G (2005) Genetic relationships within *Brassica rapa* as inferred from AFLP fingerprints. 110 (7): 1301-1314