

복숭아 유전체 및 전사체 최근 연구 동향

조강희 · 권정현 · 김세희 · 전지혜

Current status of peach genomics and transcriptomics research

Kang Hee Cho · Jung Hyun Kwon · Se Hee Kim · Ji Hae Jun

Received: 19 December 2015 / Revised: 23 December 2015 / Accepted: 24 December 2015
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract In this review, we summarized the trends of genomics and transcriptomics research on peach, a model species of *Rosaceae*. Peach genome maps have been developed from various progeny groups with many next-generation sequencing (NGS) based single nucleotide polymorphism markers. Molecular markers of qualitative traits and quantitative trait loci (QTL) such as fruit characteristics, blooming date, and disease resistance have been analyzed. Among many characteristics, markers related to flesh softening and flesh adhesion are useful for marker assisted selection. Through comparative genomics, peach genome has been compared to the genome of *Arabidopsis*, *Populus*, *Malus*, and *Fragaria* species. Through transcriptomics and proteomics, fruit growth and development, and flavonoid synthesis, postharvest related transcriptomes and disease resistance related proteins have been reported. Recently, development of NGS based markers, construction of core collection of germplasm, and genotyping of various progenies have been preceded. In the near future, accurate QTL analysis and identification of useful genes are expected to establish a foundation for effective molecular breeding.

Keywords Peach, Genome, Transcriptome, Molecular breeding

서론

복숭아는 장미과(*Rosaceae*) *Prunus*에 속하는 종으로 세계적으로 사과와 배에 이어 생산량이 가장 많은 온대 낙엽성 과수 작목이다. 6~10년 이상의 유년기를 가지는 다른 과수 작목과는 달리 유년기가 2~3년으로 비교적 짧고, 자가결실이 가능하여 다른 과수 작목에 비해 주요한 형질에 대한 유전 양식에 대한 연구가 잘 이루어져 왔다 (Monet et al. 1996). 뿐만 아니라 복숭아는 다른 작물에 비해 상대적으로 적은 염색체 수($n=8$)를 가지는 2배체 작물이고, 현재까지 밝혀진 유전체의 크기가 약 220~230 Mbs 정도로 비교적 작아(Dhanapal and Crisosto 2013) 장미과 과수의 유전체 연구에 있어 가장 알맞은 모델 작목이라 할 수 있다.

또한 복숭아를 포함한 핵과류(자두, 살구, 체리, 아몬드 등) 작목은 종간교잡을 통해 다양한 유전적 변이를 가진 후대의 양성이 가능하여 지난 20년 동안 복숭아를 모델 식물로 이용하여 핵과류와 장미과 과수의 분자마커 개발, 유전자 및 물리지도 작성, 비교 유전체, 데이터베이스 활용, 전체 유전체 염기서열 분석 등에 대한 연구가 진행되어 왔다. 따라서 본 연구에서는 복숭아에서 지금까지 진행되어 온 유전체 연구의 기초 기반 및 응용 가능한 연구 전반에 대하여 소개하고자 한다.

복숭아 유전체 분석 연구(Genomics)

유전자지도(Genetic map)와 물리지도(Physical map)

분자마커를 이용한 복숭아의 유전자지도는 1994년 처음 발표되었는데, NC174RL과 'Pillar'를 교배해서 얻은 F₂ 집단을 이용하여 83개의 randomly amplified polymorphic DNA

K. H. Cho · J. H. Kwon · S. H. Kim · J. H. Jun (✉)
농촌진흥청 국립원예특작과학원 과수과
(Fruit Research Division, National Institute of Horticultural and Herbal Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea)
e-mail: jun0810@korea.kr

(RAPD) 마커, 1개의 동위효소(isozyme), 4개의 표현형질을 분석하였다(Chaparro et al. 1994). 하지만 이 지도는 연관그룹이 실제 염색체 수와 다른 15개로 분리되었으며, 재현성이 낮은 RAPD 마커를 이용하였기 때문에 이후에 작성된 유전자지도에는 포함되지 않았다. 이후에 발표된 유전자지도는 46개의 restriction fragment length polymorphism (RFLP), 12개의 RAPD, 7개의 형태형질 마커를 분석한 것으로 복숭아 ‘New Jersey Pillar’와 KV 771194를 교배하여 얻은 F₂ 집단을 이용한 것이다(Rajapakse et al. 1995). 이 지도는 유전자좌(loci)의 25%가 연관되지 않는다는 한계가 있었으나, 복숭아 염색체 수와 같은 8개의 연관그룹을 작성하였다는데 의의가 있다. 복숭아 유전자지도를 작성하는데 있어서 문제점 중에 하나는 유전적 다양성이 떨어진다라는 것인데, 특히 복숭아는 *Prunus* 속에서 유전적 다양성이 가장 낮은 것으로 알려져 있다(Byrne et al. 1990). 이러한 문제를 해결하기 위해 중간교잡을 통한 집단 구축이 진행되었으며, 이를 이용한 유전자지도 작성이 활발히 이루어지고 있다(Table 1). 가장 널리 알려진 복숭아 유전자지도는 복숭아(*P. persica*) 품종 ‘Texas’와 아몬드(*P. dulcis*) 품종 ‘Earlygold’의 중간교잡 집단(T×E)을 이용한 것이다(Joobeur et al. 1998). 이 지도는 *Prunus*의 표준지도(reference map)로 쓰이며 다른 집단의 지도와 호환 가능한 마커(transferable marker)로 구성되어 있다. 8개 연관그룹 위에 RFLP, 동위효소 마커 등이 분포되어 있으며, 1998년 발표 당시에는 마커 간 평균 거리가 2.0cM였으나, 이후에 simple sequence repeat (SSR), RFLP 등의 마커가 추가

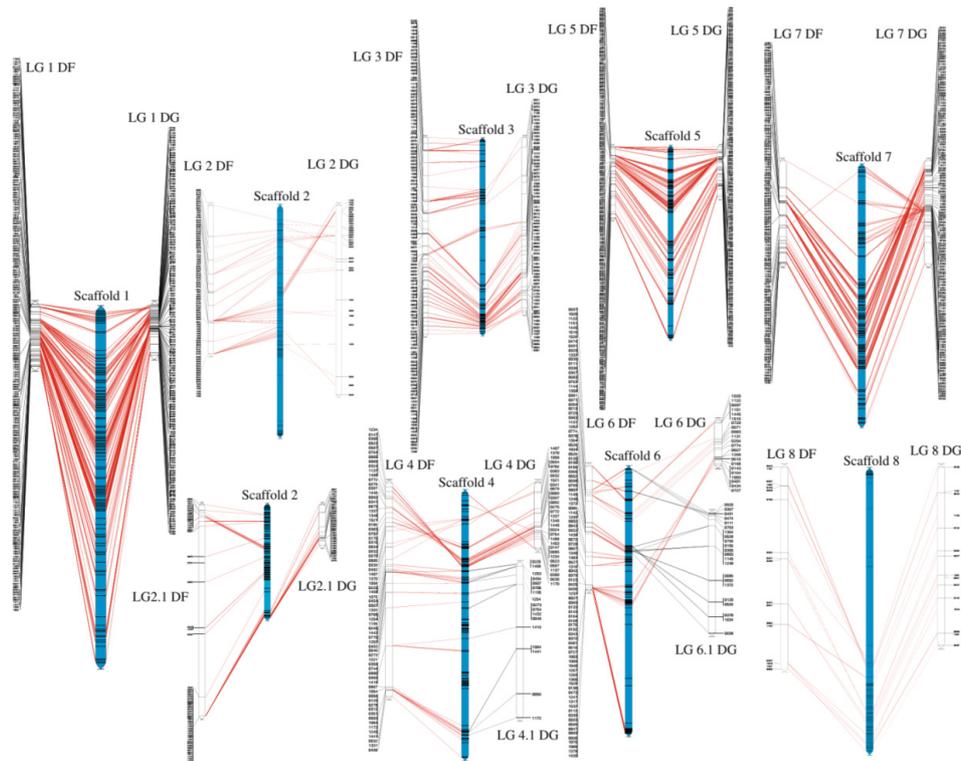
되어(Aranzana et al. 2003; Dirlwanger et al. 2004a; Dominguez et al. 2003; Howad et al. 2005), 현재는 0.63cM 정도로 정밀화되었다. *Prunus* 표준지도인 T×E 지도는 다른 지도와 호환 가능한 앵커(anchor) 마커를 제공하기 때문에 *Prunus* 식물 사이의 연관성을 연구하는데 매우 유용하게 쓰인다. 지금까지 *Prunus*에서 30개 이상의 지도가 만들어졌으며, 대부분 T×E 지도에 포함된 마커를 포함하고 있기 때문에 복숭아와 다른 *Prunus*의 식물인 아몬드(Joobeur et al. 2000), 살구(Lambert et al. 2004) 등과 비교된 바 있다. 복숭아 물리지도를 작성하기 위해 만들어진 대표적인 라이브러리(library)는 44,160개의 클론으로 구성된 ‘Nemared’의 bacterial artificial chromosome (BAC) 라이브러리(Georgi et al. 2002)와 34,560개의 클론으로 구성된 ‘Lovell’ 반수체 라이브러리이다. 복숭아 물리지도는 이 두 개의 라이브러리를 이용하여 작성되었으며, 2006년 발표된 초기 물리지도는 아크릴아마이드 전기영동에 기반한 핑거프린팅(fingerprinting) 기법을 이용한 것으로 10,128개의 클론을 이용하여 1,401개의 컨티그(contig)를 구성하였으며, 컨티그 길이는 197 Mb였다(Zhebentyayeva et al. 2006). 곧이어 대량정보 핵산지문 분석법(high information content fingerprinting: HICF)을 이용한 차세대 물리지도가 발표되었는데, 이는 15,655개의 클론으로 2,138개의 컨티그를 구성하였으며, 그 길이는 303 Mb였다(Zhebentyayeva et al. 2008). 즉 HICF를 이용한 기법은 물리지도에 연관시킬 수 있는 평균 컨티그 수를 현저히 증가시켰음을 알 수 있다.

Table 1 Peach intra- and inter- specific linkage maps

Population	Type	Marker #	No. linkage group	Map size (cM)	References
<i>P. persica</i> × <i>P. persica</i>					
Weeping clone 1:55 × ‘Early Summergrand’	F ₂	52	8	350	Dirlwanger and Bodo (1994)
NC174RL × ‘Pillar’	F ₂	88	15	396	Chaparro et al. (1994)
‘New Jersey Pillar’ × ‘KV77119’	F ₂	58	13	540	Rajapakse et al. (1995); Abbott et al. (1998); Sosinski et al. (2000)
‘Suncrest’ × ‘Bailey’	F ₂	147	23	926	Abbott et al. (1998); Sosinski et al. (2000)
‘Lovell’ × ‘Nemared’	F ₂	153	15	1,300	Abbott et al. (1998); Lu et al. (1998); Sosinski et al. (2000)
‘Harrow Blood’ × ‘Okinawa’	F ₂	76	10		Gillen and Bliss (2005)
‘Akame’ × ‘Juseitou’	F ₂	178	8	571	Shimada et al. (2000); Yamamoto et al. (2001, 2005)
‘Ferjalou Jalousia’ × ‘Fantasia’	F ₂	181	7	621	Dirlwanger et al.,(1998, 2006); Etienne et al. (2002)
‘Contender × Fla.92-2C’	F ₂	127	8	535	Fan et al. (2010)
‘Guardian ®’ × ‘Nemaguard’	F ₂	158	11	737	Blenda et al. (2007)
<i>(P. persica</i> × <i>P. davidiana</i>)					
PI91459 × ‘Bounty’	F ₂	1,148	8	537	Linge et al. (2015)

Table 1 Peach intra- and inter- specific linkage maps (Continue)

Population	Type	Marker #	No. linkage group	Map size (cM)	References
<i>P. dulcis</i> × <i>P. persica</i>					
‘Texas’ × ‘Earlygold’	F ₂	826	8	524	Joobeur et al. (1998); Aranzana et al. (2003); Dirlwanger et al. (2004b); Howad et al. (2005)
‘Padre’ × ‘54P455’	F ₂	161	8	1,144	Foolad et al. (1995); Bliss et al. (2002)
‘Garfi’ × ‘Nemared’	F ₂	51	7	438	Jáuregui et al. (2001)
<i>P. persica</i> × <i>P. ferganensis</i>					
IF7310828 (‘J.H. Hale’ × ‘Bonanza’) × <i>P. ferganensis</i>	BC ₁	216	8	665	Quarta et al. (1998, 2000); Verde et al. (2005)
<i>P. persica</i> × <i>P. davidiana</i>					
‘Summergrand’ × Clone P1908	F ₁	23/97	3/9	159/471	Dirlwanger et al. (1996); Viruel et al. (1998); Foulongne et al. (2002)
‘Rubira’ × Clone P1908 (<i>P. cerasifera</i>) × (<i>P. dulcis</i> × <i>P. persica</i>)	F ₁	4/88	0/8	454.2	Rubio et al. (2010)
P.2175 × GN22 (‘Garfi’ × ‘Nemared’)	F ₁	93/166	8/7	525/716	Dirlwanger et al. (2004a)

**Fig. 1** Comparison of positions of SNPs in the scaffolds of “peach v1.0” with their positions in the genetic maps obtained for Pop-DF and Pop-DG. The physical map of each chromosome is shown in blue (Martínez-García et al. 2013)

복숭아 유전체 염기서열 분석(Whole genome sequence)

복숭아 유전체 염기서열 분석은 미국, 이탈리아, 칠레, 스페인, 프랑스가 참여하는 IPGI (International Peach Genome Initiative) 컨소시엄에 의해 진행되었으며, 그 결과는 2013

년 발표되었다(Verde et al. 2013). 복숭아는 자가수정이 가능하지만 대부분 품종은 타가수정으로 만들어졌기 때문에 매우 이형접합적(heterozygous)이며, 이는 유전체 서열 분석에 매우 불리한 조건으로 작용한다. 이러한 문제를 해결하기 위해 복숭아 ‘Lovell’의 반수체를 배가시킨

계통(PLov2-2N)을 서열 분석에 이용하였다. 염기서열은 Sanger 분석법에 기반한 whole genome shotgun 방식을 통해 얻어졌으며, 조합된 염기서열은 유전자지도를 이용하여 염색체 위치를 확인하였다(Joobeur et al. 1998; Dirlwanger et al. 2004a; Howad et al. 2005; Verde et al. 2005; Fan et al. 2010; Eduardo et al. 2011). 227Mb에 해당하는 서열이 202 개의 주요 스캐폴드(scaffold)에 조합되었으며, 그 중에 8개는 복숭아의 8개 염색체를 대표하는 위분자(pseudomolecule)라 불린다(Fig. 1). 현재 분석된 서열은 99.96%의 정확도를 나타내는데, 이렇게 유전체 서열을 정확하게 분석할 수 있었던 두 가지 요인은 1) 완전히 동형접합인 개체를 이용한 것과, 2) Sanger 분석법에 기반한 whole genome sequence (WGS) 방법을 이용한 것에서 찾을 수 있다. Sanger 분석법이 정확도는 매우 높지만 최근 기술인 차세대 염기서열 분석(next generation sequencing: NGS)에 비하면 시간과 비용이 많이 드는 편이다.

유전체 주석(annotation)은 유전체 서열에서 유전자의 위치를 찾아내거나 특징을 찾아내는 과정이다. 구조적, 기능적 주석 과정은 생물정보학(bioinformatics)의 한 분야로 Peach v1.0 조합에서는 단백질을 암호화하는 유전자좌가 27,852개, 전사체가 28,689개 존재할 것으로 추정되었다. 또한 숙기, 당도, 병 저항성 등 주요 형질에 관련하는 유전자는 672개 정도 있을 것으로 추정되며, 이러한 분석 작업을 프로그래밍하기 위한 노력이 진행 중이다(Abbott and Verde 2013).

복숭아 비교 유전체 연구(Comparative genomics)

복숭아는 종 내의 다형성(polymorphism)이 매우 낮기 때문에 유연종과의 유전적 비교에 대한 필요성이 높은 편이다. 따라서 복숭아의 비교 유전체학은 장미과 내에서, 그리고 애기장대와 같은 다른 과의 식물을 대상으로 진행되었다. 농업적으로 중요한 형질과 관련된 분자마커들이 다른 종과 호환 가능한 경우 복숭아에서 유용하게 쓰일 수 있다.

장미과 이외의 식물과의 비교

복숭아와 장미과 이외 식물과의 비교는 유전체 정보가 잘 알려진 *Arabidopsis* (애기장대), *Populus* (포플라) 등에서 진행되고 있다(Jung et al. 2006; 2009). *Arabidopsis*와 *Prunus* 표준지도(reference map)를 비교한 연구에 의하면, *Prunus*의 23%와 애기장대의 17%가 유사하며, 연관 가능 영역(syntenic region)은 37개로 조사되었다(Dirlwanger et al. 2004b). Moore 등(2007)은 *Prunus*, *Arabidopsis*, *Populus*의 계통을 비교하였는데, 제1장미군(Rosid I)에 속하는 *Populus*

와 *Prunus*는 유사 영역이 넓은 반면, 제2장미군(Rosid II)에 속하는 *Arabidopsis*는 유사 영역이 매우 분절화되어 있음을 보여주었다. *Populus* 이외에 제1장미군에 속하는 *Medicago* (개자리) 식물의 계통과도 비교되었는데, 기존의 분류학상으로 *Prunus*와 근연관계가 가까운 것은 *Populus*보다 *Medicago*이지만 계통 분석결과 *Populus*와 더 유사한 것으로 밝혀졌다(Jung et al. 2009). 따라서 현재 *Prunus* 유전자 탐색 등에 있어서 장미과 이외의 식물을 참고로 할 때에는 *Populus* 서열 정보가 많이 참고된다.

장미과 내에서의 비교

장미과 내에서 복숭아 유전체 비교는 주로 사과(*Malus*)와 딸기(*Fragaria*)를 중심으로 진행되고 있다. Dirlwanger 등(2004b)은 2배체인 복숭아($n=8$)와 4배체인 사과($2n=34$) 유전체 비교를 통해 두 식물의 계통은 상당한 부분이 보존되어 있으며, 융합(fusion), 전좌(translocation) 등의 재배열도 일어났음을 보여주었다. 또한 사과에서 일어난 유전체 복제 양상도 비교하였는데, 복숭아의 특정 하나의 영역이 사과의 두 개의 염색체에서 보존되어 있음을 확인하였다. 최근의 비교는 *Prunus* 연관지도와 사과 유전체 서열을 비교한 것으로 T×E 지도의 784개의 서열이 사과 유전체의 988개의 서열에 해당함을 확인하였고, *Prunus*의 연관그룹 1, 3, 4는 사과의 연관그룹 5, 8, 9, 10, 13, 17과 연관성이 있음을 확인할 수 있었다(Illa et al. 2011; Velasco et al. 2010). 복숭아와 딸기는 같은 장미과에 속하지만, 두 개의 다른 아과(Rosoideae와 Spiraeoideae)에 속하기 때문에 장미과 내에서는 유연관계가 먼 편이다. Vilanova 등(2008)은 71개의 앵커 마커를 이용하여 유전체를 비교하였는데, 상당 부분이 유사한 것으로 확인하였으며 36번의 재배열이 일어난 것으로 확인하였다. 두 종에서 가장 상동성이 높은 연관그룹은 복숭아의 G7과 딸기의 G2로 한 구역을 제외한 나머지 부분이 상동성을 보이는 것으로 조사되었다. 이러한 연구들을 통해 두 종의 계통이 진화적으로 잘 보존이 되어 있음을 알 수 있으며, 이는 마커 선발이나 후보 유전자(candidate gene) 연구에 많은 도움이 될 수 있다(Ku 2001; Tani et al. 2007).

Prunus 내에서의 비교

Prunus 내에서는 T×E 지도와 다양한 *Prunus* 집단을 통해 만들어진 13개의 지도를 비교하는 연구가 진행 중이다. 아몬드, 복숭아, 살구, 체리, *P. davidiana*, *P. cerasifera*, *P. ferganensis* 등을 통해 중간 지도가 작성되었으며 이들을 비교한 결과는 *Prunus*가 하나의 독립된 유전적 집단이라는 것을 뒷받침해 준다(Arús et al. 2006; Dirlwanger et al. 2004b; Pozzi and Vecchietti 2009).

*Prunus*의 유전체를 비교했을 때 종종 동일 연관 그룹 상의 마커가 동일한 순서로 배열되지 않는 경우가 있는데, 이는 작은 규모의 역위(inversion)가 일어난 것으로 판단된다. 반면 염색체 재배열과 같은 큰 변화도 확인할 수 있는데, 지금까지 보고된 것은 연관그룹 6과 8 사이에 일어난 상호전좌(reciprocal translocation)가 한 가지이다. 대부분의 집단이 녹색 잎을 가진 복숭아를 교배하여 만들어진 반면, Jáuregui 등(2001)과 Yamamoto 등(2005)이 양성한 집단은 한쪽 부모가 적색 잎을 가진 경우이며, 이 집단을 비교해 보았을 때 적색 잎을 가진 복숭아 개체는 전좌된 염색체를 가지고 있음을 알 수 있었다.

복숭아 전사체 분석 연구(Transcriptomics)

최근 몇 년 동안 복숭아에 관한 expressed sequence tag (EST), cDNA 그리고 유전체 염기서열 분석연구는 복숭아 발달 단계별, 조건별로 발현되는 유전자에 관한 연구를 가능하게 하였다. 이러한 연구는 과실의 품질, 스트레스 저항성(생물학적 또는 비생물학적), 특정화된 기관(stone cell)의 형성, 내재휴면, 저온 반응에 관여하는 중요한 기능의 유전자들을 찾아내고, 전통육종과 분자육종에 이용하기 위한 목적으로 실시하고 있다. 주요 유전자에 관한 연구결과는 다음과 같다.

핵과류의 성숙 및 발달 단계에 따른 유전자에 관한 연구 결과로는 복숭아 성숙단계에서 발현하는 유전자들을 구명하기 위해 EST chips을 이용한 연구 결과가 Trainotti (2006)에 의해 처음으로 보고되었다. 복숭아 발달단계 후기에서 발현되는 unigenes으로부터 4,800개의 oligonucleotide를 포함하는 microarray (μ PEACH1.0)를 이용하여, 호흡상승 전기와 호흡 상승기에서 267개의 성숙촉진 조절유전자와 109개의 성숙저해 조절유전자를 동정하였다. 이들 유전자를 TAIR Gene Ontology를 이용해서 세포 내 분포 기관, 분자생물학적 기능 및 생물학적 경로의 3가지 범주로 유전자들을 구분하였다. 이러한 연구를 통해 에틸렌 생합성에 관여하는 전사인자와 효소에 관한 연구가 활발해졌으며, 복숭아 ETR family (Pp-ETR)와 MADS-box, AUX/IAA, bZIP, bHLH, HD와 Myb families에 관여하는 19개의 유전자를 찾았다. 이 중 과실의 품질을 조절하는 유전자에는 세포벽 형성에 관여하는 유전자, pectin-methyl esterase, 두 개의 익스팬진(expansin) 유전자, isoprenoid 및 carotenoid 합성에 관여하는 유전자 등이 있다. 국내에서는 백육계 복숭아인 '미백도'와 적육계 복숭아인 '조생혈도'의 전사체 분석 연구결과가 보고되었으며(Kim et al. 2012), 두 품종에서 발현 차이가 나타나는 유전자들은 대부분 안토시아닌(anthocyanin) 생합성 경로에 관련된 유전자로 정량적 발현을 quantitative PCR로 분석하였다.

핵과류의 주요 구성 요소 중 하나인 목질화되 내과피(핵: lignified stone)의 특징을 분석하기 위해 Dardick 등(2010)은 복숭아의 내과피, 중과피, 외과피 조직에서 발현하는 유전자들의 정량적 발현을 quantitative PCR로 분석하였다. 4,806개의 복숭아 oligonucleotide array를 사용해서 stone 형성 초기와 발달 단계의 RNA 시료로부터 관련된 유전자들을 동정한 결과를 종합해 보면 다음과 같다. 목질화와 플라보노이드 합성은 동일한 전구체 합성경로의 이용에도 불구하고 과실 발달 단계에서는 조직 특이적으로 발현되는데, 플라보노이드는 외과피와 중과피에서, 목질화는 내과피에서 발현되었다. 이러한 경로는 초기에는 기질을 공유하지만 플라보노이드 또는 리그닌 생합성은 각각의 경로로 나뉘어지며 이는 조직 특이적으로 조절되었다. 애기장대의 내과피 관련 조절 유전자와 복숭아의 내과피 발달단계에 관여하는 유전자를 비교 분석한 결과, 두 종에서 유사하게 조절되며 이는 내과피에서 목질화 경로가 종이 분리되기 이전 조상상태(ancestral state)에서부터 시작되었음을 알 수 있었다. Ziliotto 등(2008)은 과실 성숙 저해제로 알려진 1-methylcyclopropane (1-MCP) 처리에 의해 에틸렌 생합성의 초기 단계에 관여하는 유전자의 발현이 저해되는 것을 보고하였다. Endo-PG와 같은 일부 유전자들은 1-MCP 처리에 의해 발현이 증가되었지만 *PpEXP2* 또는 *PpEXP3* 유전자는 1-MCP 처리에 의해 발현이 저해되었다. Ziosi 등(2008)은 복숭아의 과실 성숙단계에서 자스몬산(jasmonate: JA) 처리를 했을 때 영향을 받는 전사체에 관한 연구 결과를 보고했다. JA의 기능은 식물 방어 기작 뿐만 아니라 뿌리 생장, 종자 발아, 화분 발달, 과실 발달 및 성숙에도 관여한다(Peña-Cortés et al. 2005; Wasternack 2007). 복숭아에서 JA 처리가 과실 성숙을 저해하는 것으로 알려졌으며, 이러한 저해조절에 관여하는 유전자는 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (*PpACO1*), polygalacturonase (*PG*), IAA7, transcriptional modulator 등이 있다. JA는 pectate lyase와 expansin과 같은 세포벽 관련 유전자들에도 영향을 주며, 내재하는 JA의 생합성과 스트레스 관련 유전자의 발현을 촉진한다.

복숭아는 수확 후 저장 기간 동안 과육의 수분이 빠져 분질화되어 식미가 떨어지는 문제점이 있는데, 복숭아를 저장하는 동안에 발현되는 유전자에 관한 연구도 보고되었다(González-Agüero et al. 2008; Ogundiwin et al. 2008; Vizoso et al. 2009). González-Agüero 등(2008)은 정상적인 과실과 분질화된 과실에서 차등적으로 발현되는 유전자 106개를 탐색하였는데, cobra, endo-polygalacturonase, cinnamoyl-CoA reductase, rab11과 같은 유전자들은 분질화된 과실에서는 발현이 높지 않은 것으로 보아 복숭아의 분질화는 세포벽 형성과 분해 과정 그리고 세포 내 이동에 관여하는 유전자들의 발현에 따라 영향을 받는 것으로 판단되었다. Vizoso 등(2009)은 과실 성숙 정도와 저온기간을 달

리한 시료를 이용하여 4개의 중과피 cDNA library를 구축하였다. 이를 이용한 전사체 분석 결과 각 시료에서 차등적으로 발현되는 유전자들을 동정하였고 복숭아 수확 후 저장기간 동안 발생하는 문제점들을 해결할 수 있는 일부 주요한 유전자들을 보고하였다.

복숭아 단백질체 분석 연구(Proteomics)

전사체 분석 연구는 수많은 유전자들을 쉽고 빠르게 분석할 수 있는 장점이 있지만, 실제로 단백질 수준에서 유전자의 발현이 관여하는지에 대해서는 의문이 있다. 단백질체 연구는 전사체 분석 연구와는 다르게 유전자의 최종 대사 산물인 단백질을 분석함으로써 보다 정확한 결과를 예측할 수 있는 장점이 있다. 복숭아 단백질체 연구는 지리적 영향, 저온 적응성, 휴면에 관한 특성 분야에서 주로 수행되었다. Renault 등(2008)은 복숭아 수피의 단백질체 연구 분석을 위해 2-D difference gel electrophoresis와 mass spectrometry 방법을 사용하여 단백질을 온도반응과 광주기 반응 범주에서 단백질 반응을 조사하였다. 그 결과 저온 처리와 관련된 단백질의 변화가 가장 차이가 있었으며, 짧은 광주기와 저온에 의해 변화하는 단백질들을 보고하였다. 이와 관련된 57개의 단백질들은 탄수화물(enolase, malate dehydrogenase), 에너지 생성(ATP synthases, lyases), 방어기작(dehydrins, HSPs, PR proteins), 세포 골격 조직(tubulins, actins), 전사 조절에 관한 단백질 등이 대부분이었다.

복숭아에서 보고된 또 다른 단백질체 연구로는 과실 성숙 기간 동안 발현되는 병 저항성 단백질(Chan et al. 2007), 수확 후 저장기간 동안의 과실 단백질(Borsani et al. 2009; Lara et al. 2009; Nilo et al. 2010)에 관한 보고가 있다. Chan 등(2007)은 *Penicillium expansum*의 저해제로 알려져 있는 *Pichia membranefaciens*과 살리실산(salicylic acid: SA)의 전처리에 의한 단백질체 변화에 관한 연구결과를 보고했는데, 25개의 단백질들이 상향조절(upregulation)과 하향조절(downregulation)에 관여하는 것으로 알려졌다. 이 단백질들 중 6개의 항산화제(antioxidant)와 3개의 PR protein, 당 대사와 관련된 단백질들은 SA와 *Pichia membranefaciens*에 의한 방어 기작에서 중요한 역할을 하는 것으로 보고되었다.

최근에 보고된 단백질체 연구 결과는 복숭아 성숙 과정에서 당 대사와 단백질의 변화(Borsani et al. 2009)와 수확 후 저장 기간 동안 열처리에 의한 단백질 변화(Lara et al. 2009)에 관한 내용이다. Borsani 등(2009)의 연구 결과는 정상적인 과실 성숙기간 중의 당 대사와 관련한 단백질의 변화를 제시하였는데, sorbitol 증가, sucrose 소모, glycolytic 회피 경로, 발효 과정 등이 해당된다. Lara 등

(2009)은 수확 후 과실에서 열 처리에 의해 당 대사에 관여하는 효소의 변화를 비교한 결과, 처리구와 대조구간에 57개의 펩타이드(peptides)가 발현에 변화를 나타내었는데 주로 방어 기작과 스트레스에 관여하는 단백질(cysteine proteases, dehydrins, HSPs 등)들이었다. Nilo 등(2010)도 수확 후 정상 과실과 저온처리를 한 복숭아 과실에서 43개의 단백질들의 변화를 조사하였는데, 이들 단백질은 주로 스트레스 반응, 세포 항상성, 탄수화물 생합성 경로, 단백질 생합성 경로에 해당되었다.

형질 연관 분자마커(Molecular marker) 탐색 및 육종에의 활용

지난 세기 동안 식물 육종은 농업적 특성(생산량, 품질, 내병충성 등)을 향상시키기 위해 진행되어 왔으며, 유전체 연구의 시작은 분자유종과 유전공학을 통한 고전육종에서 진행해 온 농업적 특성의 개량에 대한 더 많은 기회를 제공하게 되었다. 중요한 농업적 형질에 관여하는 단일유전자(single gene) 또는 폴리진(polygene)과 연관되어 있는 분자마커를 활용하여 유용형질을 가진 개체를 조기에 선발(marker-assisted selection: MAS)하여 육종에 소요되는 시간과 노력을 줄일 수 있게 되었는데, 지금까지 작성된 복숭아 연관지도에는 많은 주요 농업적 형질들이 위치해 있어 MAS의 활용성을 증가시키고 있다. 더욱이 주요 형질 관련 유전자들이 포함된 정밀 지도가 작성되어 있고, 현재 유전자지도에 기반을 둔 유전자 클로닝(map-based cloning)이 진행되고 있어, IPGI (www.peachgenome.org)에 의한 복숭아 유전체의 염기서열 판독 기술은 식물 육종의 이용성을 획기적으로 증대시킬 것이다.

주동 유전자(Major gene) 탐색

Prunus 작물의 유전체 연구 결과를 기반으로 28개의 형태형질이 포함된 한 개의 유전자지도가 작성되었는데(Dirlewanger et al. 2004b), 이 유전자지도에는 복숭아 산업에 영향을 줄 수 있는 과실(복숭아와 천도, 원형과 원반형의 과실 모양, 점핵성과 이핵성, 용질과 불용질성, 저산미와 고산미, 황육과 백육), 나무 특성(원주형과 정상수형), 병저항성(선충, 흰가루병) 형질에 관여하는 주요 유전자를 포함하고 있다. 최근에는 3개의 유전자 위치가 추가적으로 밝혀졌는데, 첫째는 꽃의 형태(비화려/화려. *Sh/sh*)를 결정하는 유전자가 연관군 G8 (Fan et al. 2010)에 위치하는 것을 확인하였고, 둘째는 과육발달과 과실의 조기 퇴화를 유도하는 유전자(*Af/af*)가 원반형 과실 모양에 관여하는 유전자(*S/s*)와 공분리(co-segregation)되면서 G6에 위치해 있음을 확인하였다(Dirlewanger et al. 2006). 세 번째로 밝

혀진 유전자는 흰가루병(*Podosphaera pannosa* var. *persica*) 저항성을 결정하는 유전자(*Vr2/vr2*)로 이는 잎 색깔(붉은 색 vs 녹색: *Gr/gr*) 관여 유전자와 밀접히 연관되어 있는 것으로 알려져 있는데, 이러한 잎 색깔 관여 유전자는 몇 개의 붉은 잎을 가진 품종에서 G6와 G8 사이의 상호 전이의 중단점(breakpoint)에 위치하는 것으로 알려져 있었다(Jáurgui et al. 2001; Yamamoto et al. 2005). 그 이후 연구 결과에서 *Vr2* 유전자는 Foulongne 등(2003)이 흰가루병 저항성 주요 QTL이 G6에 위치하고 있다는 보고와 같이 G6에 있음이 밝혀졌다(Pascal et al. 2010).

복숭아 품종 중에는 과육이 붉은 색을 띠는 품종들이 있는데, 이러한 과육의 붉은 색은 단일 열성유전자(*bf*)에 의해 발현되는 것으로 알려져 있고(Werner et al. 1998), *bf* 유전자는 G4에 위치하는 것으로 확인되었다(Gillen and Bliss 2005). 그러나 최근 이러한 열성 단일 유전자에 의해 발현되는 'Harow Blood' 품종과는 달리 중국의 'Wu Yue Xian' 품종의 붉은 과육은 단일 우성 유전자인 *DBF* (Dominant Blood-Flesh)에 의해 발현된다. 또한 *bf*의 대립인자가 아니고 G5의 윗부분에 위치하며 dihydroflavonol-4-reductase 유전자군 중 3개의 유전자가 *DFB*를 조절하는 것으로 밝혀졌다. 이러한 *DBF*는 AMPP157과 AMPP178의 SSR 마커로 조기선발이 가능한 것으로 보고되었다(Shen et al. 2013).

과육의 용질성(용질/불용질, *M/m*)과 핵의 점리(이핵성/점핵성, *F/f*) 형질들에 대한 MAS의 활용성은 매우 높는데, 이 두 형질은 *M*과 *F* 유전자좌에 의해 매우 밀접하게 연관되어 있는 것으로 보고되었다(Bailey and French 1933; 1949). 그러나 Monet (1989)과 Peace 등(2005)은 이 두 가지 형질이 3개의 대립인자(*F/ff/I*)를 가진 한 개의 유전자좌(*F*)에 의해 조절된다고 보고하였다. 즉 *F* 유전자는 다른 대립인자에 비해 우성으로 *ff*는 다른 유전자에 대해 열성으로 작용한다는 것이다. Peace 등(2005)은 이러한 형질에 관여하는 후보유전자로 세포벽 분해효소인 endopolygalacturonase 관련 유전자를 제안하였고, 이 유전자의 microsatellite 반복서열을 파악하여 이러한 형질과 endo-PG 마커는 G4의 끝 부위인 같은 위치에 있는 것을 확인하였다. 또 다른 연구에서는 두 형질(*M*과 *F*)이 endopolygalacturanase 유전자와 연관된 두 개의 복사본에 의해 조절되며(Peace et al. 2007; Peace and Norelli 2009), 실험을 통해 이 두 개의 endoPG 유전자들이 에틸렌 호르몬에 다르게 반응하는 것을 확인하였다(Vendramin 2006). 최근 보고에 의하면 2개의 endoPG 유전자가 과육의 용질성과 핵의 점리 형질에 관여하며, 이들은 G4 끝부분인 nt 22,649,519과 nt 22,687,159 사이에 위치하고, Peach V1.0 assembly에 포함되었다(IPGI, www.peachgenome.org).

복숭아 과즙의 저장성은 우성인자 *D*에 의해 결정되는데, 최근 *D* 유전자의 주변의 고밀도 유전자지도도를 이용하여 이러한 형질과 매우 밀접히 연관(0.4cM)되어 있는

SSR, SCAR, CAPS 마커들이 개발되었다(Boudehri et al. 2009). 이러한 고밀도 유전자지도도를 기반으로 한 *D* 유전자를 클로닝하게 된다면 저산미 품종 개발에 기여할 수 있을 것이다. 또 다른 형질로는 과실 모양을 결정하는 유전자(*S/s*)로 복숭아 과실 중 원반형 과실은 *Ss* 유전자형을 가진다. 일반적으로 원반형 과실은 뛰어난 식미와 풍미를 가지고 있어 시장에서 호평을 받고 있다. G6 그룹에 위치한 이 유전자좌와 연관된 여러 마커들을 활용하여 원반형 개체를 조기에 선발하게 된다면 육종 효율을 높일 수 있을 것이다.

양적형질(Quantitative trait)의 탐색

과실품질, 수량성, 병 저항성 등 복숭아에서 중요한 농업적 형질들은 단일 유전자가 아닌 다수의 유전자에 의해 발현된다. 이러한 형질들은 소위 양적형질 유전자좌(quantitative trait locus: QTL)에 의해 발현되는 것으로 알려졌고, 최근에도 새로운 형질에 대한 QTLs이 밝혀지고 있다. Table 2는 지금까지 밝혀진 주요 형질에 관여하는 유전자 및 QTLs의 위치를 정리한 것이다.

복숭아 종들 중 *P. davidiana*는 자두곰보바이러스(plum pox virus: PPV)에 저항성인 것으로 알려져 있는데, *P. persica* cv. 'Summerland' × *P. davidiana*의 교배후대를 이용한 연관 지도에서 6개의 영역(G1의 2개 지역, G2, G4, G6 및 G7)에 PPV의 QTLs이 위치하는 것으로 밝혀졌다(Decroocq et al. 2005; Marandel et al. 2009). 그리고 *P. davidiana*의 6개의 QTLs 중 4개가 F_1 과 F_2 세대에도 같은 위치로 유전된다는 것을 확인하였다(Marandel et al. 2009). 최근에는 *P. davidiana*와 복숭아 품종 'Rubira'의 F_1 후대에서도 PPV에 차등발현 양상을 보이는 9개 영역을 동정하였고, 그 중 6개 영역은 기존의 보고와 일치하였다(Rubio et al. 2010). *P. davidiana*를 이용한 다른 조합에서는 과실의 당 함량, 유기산 함량, 과실크기 및 핵의 크기, 과피색 및 과육색에 영향을 주는 여러 QTLs의 유전체내 위치를 확인하였다(Quilot et al. 2004).

화아 형성과 개화기에 관여하는 저온 및 고온요구도의 형질은 열대 및 아열대 지방에서 복숭아의 재배 가능성 및 앞으로 지구온난화에 따른 복숭아의 재배 한계지를 결정하는데 매우 중요한 형질이다. 이와 관련된 22개의 QTLs의 위치가 확인되었고, 이 중 2개는 표현형과 매우 일치하는 경향을 나타냈는데, 개화기와 관련 QTLs이 G7에, 저온요구도 QTLs은 G1에 위치하고 복숭아 지속성장 유전자(Evergrowing; *Evg*) (Bielenberg et al. 2008)와 2cM 정도 거리의 매우 가까운 곳에 위치하는 것으로 보고되었다(Fan et al. 2010). Zhebentyayeva 등(2014)은 전체 유전체 염기서열 분석을 이용하여 저온 요구도와 개화기의 분리가 일어나는 F_2 세대에서도 저온 요구도에 가장 주동적으

Table 2 Peach major genes and quantitative traits loci (QTLs) placed on the reference map of *Prunus*

Characters	Linkage group	Gene	Populations	References
Aborting fruit	G6	<i>Af</i>	'Ferjalou Jalousia®' × 'Fantasia'	Dirlewanger et al. (2006)
Anther color (yellow/anthocyanic)	G3	<i>Ag</i>	'Texas' × 'Earlygold'	Joobeur et al. (1998)
Blooming date	G1, G2, G4, G5, G6, G7	QTL	'Contender' × 'Fla.92-2C'; 'Summergrand' × P1908	Fan et al. (2010); Quilot et al. (2004)
Blooming time, ripening time, fruit development period	G4	QTLs	'Ferjalou Jalousia®' × 'Fantasia'; (<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁ ; 'Venus' × 'BigTop'; 'Summergrand' × P1908	Etienne et al. (2002); Verde et al. (2002); Cantín et al. (2010); Quilot et al. (2004)
Broomy (or pillar) growth habit	G2	<i>Br</i>	Various progenies	Scorza et al. (2002)
Chilling injury traits	G4	QTL	'Venus' × 'BigTop'	Cantín et al. (2010)
Chilling requirement	G1, G4, G5, G6, G7, G8	QTLs	'Contender' × 'Fla.92-2C'	Fan et al. (2010)
Double flower	G2	<i>Dl</i>	'NC174RL' × 'PI'	Chaparro et al. (1994)
Evergrowing	G1	<i>Evg</i>	'Empress op op dwarf' × PI442380	Wang et al. (2002)
Flesh adhesion (clingstone/freestone)	G4	<i>F</i>	(<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁ ; 'Akame' × 'Juseitou'	Verde et al. (2002); Dettori et al. (2001); Yamamoto et al. (2001)
Flesh color (blood)	G5	<i>DBF</i>	'Honey Blaze®' × 'D6090'	Shen et al. (2013)
Flesh color (white/yellow)	G1	<i>Y</i>	'Padre' × '54P455'	Warburton et al. (1996); Bliss et al. (2002)
Flesh color around the stone	G3	<i>Cs</i>	'Akame' × 'Jusetou'	Yamamoto et al. (2001)
Flower color	G1	<i>B</i>	'Garfi' × 'Nemared'	Jáuregui (1998)
	G3	<i>Fc</i>	'Akame' × 'Jusetou'	Yamamoto et al. (2001)
Flower morphology	G8	<i>Sh</i>	'Contender' × 'Fla.92-2C'	Fan et al. (2010)
Fruit blush	G3, G4, G7	QTLs	'Zin Dai' × 'Crimson Lady' F ₂	Frett et al. (2014)
Fruit shape (flat/round)	G6	<i>S</i>	'Ferjalou Jalousia®' × 'Fantasia'	Dirlewanger et al. (1998, 1999, 2006)
Fruit skin color	G6-G8 ^c	<i>Sc</i>	'Akame' × 'Juseitou'	Yamamoto et al. (2001)
	G2, G6	QTLs	(<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁	Verde et al. (2002)
Fruit size	G4	QTLs	'Venus' × 'BigTop'; 'Summergrand' × P1908	Cantín et al. (2010); Quilot et al. (2004)
Fruit weight, fruit diameter, glucose content	G3	QTLs	'Suncrest' × 'Bailey'	Abbott et al. (1998)
Heat requirement	G1	QTLs	'Contender' × 'Fla.92-2C'	Fan et al. (2010)
Internode length	G1	QTL	(<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁	Verde et al. (2002)
Kernel taste (bitter/sweet)	G5	<i>Sk</i>	'Padre' × '54P455'	Bliss et al. (2002)
Leaf color (red/yellow)	G6-G8	<i>Gr</i>	'Garfi' × 'Nemared'; 'Akame' × 'Juseitou'	Jáuregui (1998); Yamamoto et al. (2001)
Leaf curl resistance	G3, G6	QTL	'Summergrand' × P1908	Viruel et al. (1998)
Leaf gland (reniform/globose/eglandular)	G7	<i>E</i>	(<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁	Dettori et al. (2001)
Leaf shape (narrow/wide)	G6	<i>Nl</i>	'Akame' × 'Juseitou'	Yamamoto et al. (2001)
Malate	G5	QTLs	'Ferjalou Jalousia®' × 'Fantasia'; 'Summergrand' × P1908	Etienne et al. (2002); Quilot et al. (2004)
Male sterility	G6	<i>Ps</i>	'Ferjalou Jalousia®' × 'Fantasia'	Dirlewanger et al. (1998, 2006)
Mildew resistance	G7	QTL	(<i>P. ferganensis</i> × 'IF310828') BC ₁	Verde et al. (2002)

Table 2 Peach major genes and quantitative traits loci (QTLs) placed on the reference map of *Prunus* (Continue)

Characters	Linkage group	Gene	Populations	References
Non-acid fruit	G5	D	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’	Dirlewanger et al. (1998, 1999); Etienne et al. (2002)
pH, titratable acidity	G4	QTLs	‘Venus’ × ‘BigTop’	Cantín et al. (2010)
	G5	QTLs	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’; ‘Summergrand’ × P1908	Etienne et al. (2002); Quilot et al. (2004)
Plant height	G4	QTL	‘Venus’ × ‘BigTop’	Cantín et al. (2010)
Plant height (normal/dwarf)	G6	<i>Dw</i>	‘Akame’ × ‘Juseitou’	Yamamoto et al. (2001)
Polycarpel	G3	<i>Pcp</i>	‘Padre’ × ‘54P455’	Bliss et al. (2002)
Powdery mildew resistance	G1, G6, G8	QTL	‘Summergrand’ × P1908	Foulongne et al. (2003)
	G6	<i>Vr2</i>	‘Rubira’ × ‘Pamirskij 5’ F ₂	Pascal et al. (2010)
PPV resistance	G1, G4, G6, G7	QTLs	‘Summergrand’ × P1908; ‘Summergrand’ × P1908 F ₂ ; ‘Rubira’ × P1908	Decroocq et al. (2005); Marandel et al. (2009); Rubio et al. (2010)
	G2	QTLs	‘Summergrand’ × P1908; ‘Rubira’ × P1908	Decroocq et al. (2005); Rubio et al. (2010)
	G5	QTLs	‘Summergrand’ × P1908 F ₂ ; ‘Rubira’ × P1908	Marandel et al. (2009); Rubio et al. (2010)
	G8	QTL	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’	Etienne et al. (2002)
Quinase	G8	QTL	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’	Etienne et al. (2002)
Ripening time	G2, G6	QTLs	(<i>P. ferganensis</i> × ‘IF310828’) BC ₁	Verde et al. (2002)
Root-knot nematode resistance	G2	<i>Mi³</i>	‘P.2175’ × ‘GN22’; ‘Akame’ × ‘Juseitou’; ‘Lowell’ × ‘Nemared’; ‘Garfi’ × ‘Nemared’; ‘Padre’ × ‘54P455’	Claverie et al. (2004); Yamamoto et al. (2001); Lu et al. (1998); Bliss et al. (2002); Jáuregui (1998)
Soluble-solid content, fructose, glucose	G4	QTLs	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’; ‘Venus’ × ‘BigTop’; ‘Summergrand’ × P1908	Etienne et al. (2002); Cantín et al. (2010); Quilot et al. (2004)
	G2, G6	QTLs	(<i>P. ferganensis</i> × ‘IF310828’) BC ₁	Verde et al. (2002)
Skin hairiness (nectarine/peach)	G5	<i>G</i>	‘Ferjalou Jalousia®’ × ‘Fantasia’; ‘Padre’ × ‘54P455’	Dirlewanger et al. (1998, 1999); Bliss et al. (2002)

²G6–G8 genes located close to the translocation point between these two linkage groups.

³One or two genes of nematode resistance with different notations and one QTL have been described in this linkage group.

로 관여하는 3개의 QTLs이 G1, G4, G7에 위치하는 것을 밝혀냈고, 저온 요구도가 낮은 개체를 선발할 수 있는 SNP마커를 개발하였다. 또한 휴면에 관여하는 유전자인 *PpeDAM5*와 *PpeDAM6*가 저온 요구도와 휴면에 관여하는 유력한 후보유전자로 판단되며, G1의 말단 부위에 위치한다고 보고하였다.

과실의 숙기 형질의 QTL 관련 연구는 처음에는 G2, G6 (Verde et al. 2002)에 위치하는 것으로, 그 이후 G2, G3, G4 (Quilot et al. 2004)에 그리고 G1, G3, G6에 위치하는 것으로 알려졌다. 가장 유의성 높은 QTLs은 G4, G6에 위치하고 주동 유전자는 G4에 위치하며 복숭아 Contender × Ambra F₂ 조합에서 이 QTL의 숙기 표현형 변이는 97.5%였다(Eduardo et al. 2011). 또한 Dirlewanger 등(2012)도 복숭아, 살구, 체리에서 숙기와 관련된 주요 QTLs은 G4에 위치한다고 보고하였다.

복숭아 과실의 저장기간 동안 발생하는 저온 장해는 과실의 분질화, 과육갈변, 과즙 유출 등을 가져오는데, 이러한 분질화에 관여하는 QTLs이 G4에 위치하는 것을 확인하였다(Cantín et al. 2010). 또한 표현형과 일치하는 22개의 SNP 마커를 찾아내었고, 과실의 분질화(M)와 연관된 SNP은 4번 염색체에, 갈변화(FB)에 관여하는 9개의 SNP 중 7개는 염색체 5번, 2개는 2번, 과즙 노출(FBL)에 관여하는 6개의 SNP은 염색체 1번과 4번에 위치하는 것을 밝혀냈다(Dhanapal and Crisosto 2013).

과중과 과실 크기는 여러 개의 유전자의 조합과 환경 요인에 의해 나타나는 양적형질로 이 두 형질은 시장성을 결정하는 매우 중요한 형질이라고도 할 수 있다. 복숭아에서 과중과 관련된 QTLs은 원반형 과실 모양 형질(S)과 연관되어 G6에 위치하는 것으로 처음 보고되었다(Dirlewanger et al. 1999). 그 이후 상업적 품종들의 F₂ 후대를 이용하여

표현형과 일치하는 QTL의 위치를 확인한 결과 첫해에는 G4, 그 다음해의 표현형 결과로는 G6에 위치하는 것으로 보고하였다(Eduardo et al. 2011). 그러나 최근 SNP를 이용한 이들 QTLs를 분석한 결과 표현형과 연관된 28개의 QTLs을 발견하였고, 이 중 11개의 QTLs은 연차간 안정적으로 발현되는 것을 확인하였다. 특히 QTL 중 G7에 위치한 SNP_IGA_776826 마커는 과중, 과실 크기와 매우 연관성이 높은 것으로 밝혀져 과실크기와 관련된 후보유전자를 찾아내고 안정적으로 과중과 과실크기 형질을 조기 선발하는데 활용될 수 있을 것이다(Linge et al. 2015).

농업적으로 주요한 형질에 관여하는 QTLs이 밝혀지고 있지만 현재까지 복숭아를 비롯한 다른 핵과류에서도 QTLs에 대한 MAS가 직접적으로 활용되는 예는 거의 없다. 이는 이들 유전자에 대한 보다 정밀한 정보가 부족하고 다른 조합에서 똑같이 발현되는지의 확인이 부족하기 때문이다. 따라서 양적형질의 선발에 MAS가 활용되기 위해서는 보다 정밀하면서 범용적으로 활용할 수 SNP 마커의 개발이 더 많이 필요할 것으로 판단된다.

결론

복숭아 유전체의 염기서열 해석을 통해 복숭아와 *Prunus* 연구에 있어서 유전자형과 표현형 사이의 관계를 해석하고 유전적 측면에서 구조와 기능을 이해할 수 있다. 이미 관심 있는 유전자와 QTLs을 포함하고 있는 유전체 내에서 새로운 마커 및 후보 유전자의 탐색은 새로운 유전자의 표현형을 정확하게 예측하거나, 지금 사용되고 있는 MAS를 대신해서 보다 빠르고 경제적으로 접근할 수 있는 육종 방법이 될 것이다. 유전자지도에 기반을 둔 유전자 클로닝은 관심 있는 목표 유전자를 디자인하여 주요 형질에 유전적 배경을 연구하는데 매우 유용하다. 축적된 유전자 정보는 관심 있는 유전자의 자연적 또는 인위적 돌연변이를 유도하여 병 저항성, 환경적응성, 품질 및 건강 증진을 위한 유망 품종을 육성하는데 유용하게 활용될 수 있다.

처음 예상했던 것보다 초기 작성된 복숭아 유전체가 작아서 많은 수의 복숭아와 *Prunus* 계통에서 다양성 분석과 SNP 개발을 위해 염기서열 분석이 다시 진행되고 있다. 또한 유전자의 발견과 발현을 위해 여러 복숭아 조직에서 NGS를 통해 전사체(RNA-seq) 분석에 노력을 기울이고 있다. 이와 병행해서 RosBREED가 복숭아 유전체 전체를 5cM 정도의 간격으로 SNPs를 얻는 작업들이 진행되고 있다(www.rosbreed.org). NGS를 이용하여 IRTA는 8개의 복숭아 품종을 사용하여 다량의 SNPs를 발굴하고 있는데, 이것은 복숭아 육종 및 유전 연구에서 새로운 분자마커로 활용될 수 있을 것이다.

염기서열 재분석(re-sequencing) 프로젝트는 복숭아 품종 내에서뿐만 아니라 이들의 야생종 및 도입종들 사이에 다양성의 분포 및 수준에 대한 대규모의 정보를 제공할 수 있다. 이러한 장미과 유전체의 전체 염기서열 비교를 통해 근연종의 진화 즉 식물의 중요한 특성, 생식생장 및 과실 특성과 같은 진화의 과정을 밝힐 수 있다. 염기서열 재분석을 통해 얻어진 대량의 genome-wide SNP 마커들은 기존의 QTLs에 대한 정보를 보완하고, QTLs에 대한 다른 유전자를 동정하여 전체 유전체의 연관 관계를 파악하는 데에 유용하다. 육종에 활용될 다양한 유전자형(genotype)의 자원을 대상으로 염기서열을 재분석하고 이를 통해 얻어진 염기서열 정보를 활용하여 농업적으로 유용한 양적형질을 구명해 육종에 도입하려는 전장 유전체연관 분석연구(genome wide association study)가 활발히 진행되고 있다. 국제적인 프로젝트인 RosBREED (Iezzoni et al. 2010)와 FruitBreedomics (Laurens et al. 2010) 등 주요 과수 유전체 분석에 공통 SNP 칩(9K SNP array)이 활용되고 있는데, 이 두 프로젝트의 목적은 주요 작물 중 하나인 복숭아를 이용하여 온대 과수에서 추가적인 유전체 분석을 수행하고, 이를 현재 육종에 적용하는데 있다. 현재까지 축적된 복숭아에 대한 유전적 정보를 기반으로 앞으로는 전통 육종법으로 해결하기 어려웠던 농업형질에 대한 개량이 활발히 진행되어 생산자와 소비자에 보다 뛰어난 복숭아 품종을 제공할 수 있을 것으로 기대된다.

적요

본 논문에서는 장미과 과수의 유전체 연구의 모델작물인 복숭아 유전체 연구에 대한 동향을 파악해서 국내 복숭아 유전체 연구 방향을 설정하고자 하였다. 분자육종을 위한 기반 연구인 유전자지도는 다양한 교배집단에서 작성되었고, 현재 차세대 염기서열분석을 통해 얻은 대량의 single nucleotide polymorphism 마커를 이용하여 고밀도 화시키고 있다. 과실형질, 개화기, 병 저항성 등 질적형질과 양적형질에 관한 분자마커와 양적형질유전자좌가 동정되었고, 이중 과육의 용질성과 핵의 점리 형질에 대한 분자마커를 이용한 조기선발(marker assisted selection)의 활용성은 매우 높다. 애기장대, 포플라, 사과, 딸기 등 다른 작물과의 비교유전체, 복숭아의 성숙 및 발달, 플라보노이드 합성, 수확 후 저장기간에 발현하는 유전자 등에 대한 전사체, 과실 성숙기간에 발현되는 병 저항성 단백질 등에 대한 단백질체 연구도 보고되었다. 현재 차세대 염기서열 분석을 통해 대량 분자마커의 개발, 핵심 유전자원의 구축, 집단의 유전형 분석이 빠르게 진행되고 있다. 이를 통해 농업적으로 유용한 형질에 대해 더 정확한 양적형질 유전자좌 분석과 유용유전자의 개발이 가능하

게 되고, 효율적인 분자육종의 기초기반을 구축할 수 있을 것으로 기대한다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 연구사업(세부과제번호: PJ90696503)의 지원에 의해 이루어진 것임.

References

- Abbott AG, Rajapakse S, Sosinski B, Lu ZX, Sossey-Alaoui K, Gannavarapu M, Reighard G, Ballard RE, Baird WV, Scorza R, Callahan A (1998) Construction of saturated linkage maps of peach crosses segregating for characters controlling fruit quality, tree architecture and pest resistance. *Acta Hort* 465:41-49
- Abbott AG, Verde I (2013). The peach genome: insights on genetic diversity and domestication. *Acta Hort* 1084:63-68
- Aranzana MJ, Pineda A, Cosson P, Dirlewanger E, Ascasibar J, Cipriani G, Ryder CD, Testolin R, Abbott A, King GJ, Iezzoni AF, Arús P (2003) A set of simple-sequence repeat (SSR) markers covering the *Prunus* genome. *Theor Appl Genet* 106:819-825
- Arús P, Yamamoto T, Dirlewanger E, Abbott AG (2006) Synteny in the Rosaceae. p. 175-211. In: Janick J (ed) *Plant breeding reviews*, vol 27. Wiley, Hoboken
- Bailey JS, French AP (1933) The inheritance of certain characteristics in the peach. *Proc Am Soc Hort Sci* 29:127-130
- Bailey JS, French AP (1949) The inheritance of certain fruit and foliage characteristics in the peach. *Mass Agr Exp St RE B* 452
- Bielenberg DG, Wang Y, Li Z, Zhebentyayeva T, Fan S, Reighard GL, Scorza R, Abbott AG (2008) Sequencing and annotation of the evergrowing locus in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] reveals a cluster of six MADS-box transcription factors as candidate genes for regulation of terminal bud formation. *Tree Genet Genomes* 4:495-507
- Bliss FA, Arulsekhar S, Foolad MR, Becerra V, Gillen AM, Warburton ML, Dandekar AM, Kocsisne GM, Mydin KK (2002) An expanded genetic linkage map of *Prunus* based on an interspecific cross between almond and peach. *Genome* 45:520-529
- Blenda AV, Verde I, Georgi LL, Reighard GL, Forrest SD, Muñoz-Torres M, Baird WV, Abbott A (2007) Construction of a genetic linkage map and identification of molecular markers in peach rootstocks for response to peach tree short life syndrome. *Tree Genet Genomes* 3:341-350
- Borsani J, Budde CO, Porrini L, Lauxmann MA, Lombardo VA, Murray R, Andreo CS, Drincovich MF, Lara MV (2009) Carbon metabolism of peach fruit after harvest: changes in enzymes involved in organic acid and sugar level modifications. *J Exp Bot* 60:1823-1837
- Boudehri K, Bendahmane A, Cardinet G, Troadec C, Moing A, Dirlewanger E (2009) Phenotypic and fine genetic characterization of the D locus controlling fruit acidity in peach. *BMC Plant Biol* 9:59
- Byrne DH (1990) Isozyme variability in four diploid stone fruits compared with other woody perennial plants. *J Hered* 81:68-71
- Cantín CM, Crisosto CH, Ogundiwin EA, Gradziel T, Torrents J, Moreno MA, Gogorcena Y (2010) Chilling injury susceptibility in an intra-specific peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] progeny. *Postharvest Biol Technol* 58:79-87
- Chan Z, Qin G, Xu X, Li B, Tian S (2007) Proteome approach to characterize proteins induced by antagonist yeast and salicylic acid in peach fruit. *J Proteome Res* 6:1677-1688
- Claverie M, Bosselut N, Lecouls AC, Voisin R, Lafargue B, Poizat C, Kleinhentz M, Laigret F, Dirlewanger E, Esmenjaud D (2004) Location of independent root-knot nematode resistance gene in plum and peach. *Theor Appl Genet* 108:765-773
- Chaparro JX, Werner DJ, O'Malley D, Sederoff RR (1994) Targeted mapping and linkage analysis of morphological isozyme, and RAPD markers in peach. *Theor Appl Genet* 87:805-815
- Dardick CD, Callahan AM, Chiozzotto R, Schaffer RJ, Piagnani MC, Scorza R (2010) Stone formation in peach fruit exhibits spatial coordination of the lignin and flavonoid pathways and similarity to *Arabidopsis* dehiscence. *BMC Biol* 8:13
- Decroocq V, Foulongne M, Lambert P, Le Gall P, Mantin C, Pascal T, Schurdi-Levraud V, Kervella J (2005) Analogues of virus resistance genes map to QTLs for resistance to sharka disease in *Prunus davidiana*. *Mol Genet Genom* 272:680-689
- Dettori MT, Quarta R, Verde I (2001) A peach linkage map integrating RFLPs, SSRs, RAPDs, and morphological markers. *Genome* 44:783-790
- Dhanapal AP, Crisosto CH (2013) Association genetic of chilling injury susceptibility in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) across multiply years. *Biotech* 3:481-490
- Dirlewanger E, Bodo C (1994) Molecular genetic mapping of peach. *Euphytica* 77:101-103
- Dirlewanger E, Cosson P, Boudehri K, Renaud C, Capdeville G, Tauzin Y, Laigret F, Moing A (2006) Development of a second generation genetic linkage map for peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] and characterization of morphological traits affecting flower and fruit. *Tree Genet Genomes* 3:1-13
- Dirlewanger E, Cosson P, Howad W, Capdeville G, Bosselut N, Claverie M, Voisin C, Pozat R, Lafargue B, Baron O, Laigret F, Kleinhentz M, Arús P, Esmenjaud D (2004a) Microsatellite genetic linkage maps of myrobalan plum and an almond-peach hybrid-location of root-knot nematode resistance genes. *Theor Appl Genet* 109:827-838
- Dirlewanger E, Graziano E, Joobeur T, Garriga-Calderé F, Cosson P, Howad W, Arús P (2004b) Comparative mapping and marker assisted selection in Rosaceae fruit crops. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:9891-9896
- Dirlewanger E, Moing A, Rothan C, Svanella L, Pronier V, Guye A, Plomion C, Monet R (1999) Mapping QTL controlling fruit quality in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Theor Appl Genet* 98:18-31

- Dirlewanger E, Pascal T, Zuger C, Kervella J (1996) Analysis of molecular markers associated with powdery mildew resistance genes in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] × *Prunus davidiana* hybrids. *Theor Appl Genet* 93:909–919
- Dirlewanger E, Pronier V, Parvery C, Rothan C, Guye A, Monet R (1998) Genetic linkage map of peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] using morphological and molecular markers. *Theor Appl Genet* 97:888–895
- Dirlewanger E, Quero-Garcia J, Le Dnatec L, Lambert P, Ruiz D, Dondini L, Illa E, Quilot-Turion B, Audergon JM, Tartarini S, Letourmy P, Arus P (2012) Comparison of the genetic determinism of two key phenological traits, flowering and maturity dates, in three *Prunus* species: peach, apricot and sweet cherry. *Heredity* 190:208–292
- Dominguez I, Graziano E, Gebhardt C, Barakat A, Berry S, Arús P, Delseny M, Barnes S (2003) Plant genome archeology: evidence for conserved ancestral chromosome segments in dicotyledonous plant species. *Plant Biotechnol J* 1:91–99
- Eduardo I, Pacheco I, Chietera G, Bassi D, Pozzi C, Vecchiotti A, Rossini L (2011) QTL analysis of fruit quality traits in two peach intraspecific populations and importance of maturity date pleiotropic effect. *Tree Genet Genomes* 7:323–335
- Etienne C, Rothan C, Moing A, Plomion C, Bodenec C, Dumas LS, Cosson P, Pronier V, Monet R, Dirlewanger E (2002) Candidate genes and QTL for sugar and organic acid content in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Theor Appl Genet* 105:145–159
- Fan S, Bielenberg DG, Zhebentyayeva TN, Reighard GL, Okie WR, Holland D, Abbott AG (2010) Mapping quantitative trait loci associated with chilling requirement, heat requirement and bloom date in peach (*Prunus persica*). *New Phytol* 185:917–930
- Foolad MR, Arulsekhar S, Becerra V, Bliss FA (1995) A genetic map of *Prunus* based on an interspecific cross between peach and almond. *Theor Appl Genet* 91:262–269
- Frett TJ, Reighard GL, Okie WR, Gasic K (2014) Mapping quantitative loci associated with blush in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Tree Genet Genomes* 10:367–381
- Foulongne M, Pascal T, Pfeiffer F, Kervella J (2002) Introgression of a polygenic resistance to powdery mildew from wild species *Prunus davidiana* into peach [*Prunus persica* (L.) Batsch], a case study of marker assisted selection in fruit tree. *Acta Hort* 592:259–265
- Foulongne M, Pascal T, Pfeiffer F, Kervella J (2003) QTL for powdery mildew resistance in peach × *Prunus davidiana* crosses: consistency across generations and environments. *Mol Breed* 12:33–50
- Gillen AM, Bliss FA (2005) Identification and mapping of markers linked to the Mi gene for root-not nematode resistance in peach. *J Amer Soc Hort Sci* 130:24–33
- Georgi LL, Wang Y, Yvergniaux D, Ormsbee T, Inigo M, Reighard GL, Abbott AG (2002) Construction of a BAC library and its application to the identification of simple sequence repeats in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Theor Appl Genet* 105:1151–1158
- González-Agüero M, Pavez L, Ibáñez F, Pacheco I, Campos-Vargas R, Meisel LA, Orellana A, Retamale J, Silvia H, Gonzalez M, Gambianzo V (2008) Identification of wooliness response genes in peach fruit after post-harvest treatments. *J Exp Bot* 59:1973–1986
- Howad W, Yamamoto T, Dirlewanger E, Testolin R, Cosson P, Cipriani G, Monforte AJ, Georgi L, Abbott AG, Arús P (2005) Mapping with a few plants: using selective mapping for microsatellite saturation of the *Prunus* reference map. *Genetics* 171:1305–1309
- Iezzoni A, Weebadde C, Luby J, Yue CY, van de Weg E, Fazio G, Main D, Peace CP, Bassil NV, McFerson J (2010) RosBREED: enabling marker-assisted breeding in Rosaceae. *Acta Hort* 859:389–394
- Illa E, Sargent DJ, Lopez Girona E, Bushakra J, Cestaro A, Crowhurst R, Pindo M, Cabrera A, Van der Knapp E, Iezzoni A, Gardiner S, Velasco R, Arús P, Chagné D, Troglio M (2011) Comparative analysis of rosaceous genomes and the reconstruction of a putative ancestral genome for the family. *BMC Evol Biol* 11:9
- Jáuregui B (1998) Identification of molecular markers linked to agronomic characters in an interspecific almond × peach progeny. University of Barcelona, Spain
- Jáuregui B, de Vicente MC, Messeguer R, Felipe A, Bonnet A, Salesses G, Arús P (2001) A reciprocal translocation between ‘Garfi’ almond and ‘Nemared’ peach. *Theor Appl Genet* 102:1169–1176
- Joobeur T, Periam N, Vicente MD, King GJ, Arús P (2000) Development of a second generation linkage map for almond using RAPD and SSR markers. *Genome* 43:649–655
- Joobeur T, Viruel MA, de Vicente MC, Jáuregui B, Ballester J, Dettori MT, Verde I, Truco MJ, Messeguer R, Batlle I, Quarta R, Dirlewanger E, Arús P (1998) Construction of a saturated linkage map for *Prunus* using an almond × peach F₂ progeny. *Theor Appl Genet* 97:1034–1041
- Jung S, Main D, Staton M, Cho I, Zhebentyayeva T, Arús P, Abbott A (2006) Synteny conservation between the *Prunus* genome and both the present and ancestral Arabidopsis genomes. *BMC Genom* 7:81
- Jung S, Jiwan D, Cho I, Lee T, Abbott A, Sosinski B, Main D (2009) Synteny of *Prunus* and other model plant species. *BMC Genom* 10:76
- Kim SH, Nam EY, Cho KH, Shin IS, Kim HR, Whang HS (2012) Comparison of transcriptome analysis between red flesh peach cultivar and white flesh peach cultivar using next generation sequencing. *J Plant Biotechnol* 39:273–280
- Ku HM, Liu J, Doganlar S, and Tanksley SD (2001) Exploitation of Arabidopsis-tomato synteny to construct a high-resolution map of the ovate containing region in tomato chromosome 2. *Genome* 44:470–475
- Lambert P, Hagen LS, Arus P, Audergon JM (2004) Genetic linkage maps of two apricot cultivars (*Prunus armeniaca* L.) compared with the almond Texas × peach Earlygold reference map for *Prunus*. *Theor Appl Genet* 108:1120–1130
- Lara MV, Borsani J, Budde CO, Lauxmann MA, Lombardo VA, Murray R, Andreo CS, Drincovich MF (2009) Biochemical

- and proteomic analysis of ‘Dixiland’ peach fruit (*Prunus persica*) upon heat treatment. *J Exp Bot* 60:4315–4333
- Laurens F, Aranzana MJ, Arús P, Bonany J, Corelli L, Patocchi A, Peil A, Quilot B, Salvi S, van de Weg E, Vecchiatti A (2010) Fruit-Breedomics: a new European initiative to bridge the gap between scientific research and breeding Rosaceae fruit tree crops. p. 242. Book of abstracts v 2. IHC Lisbon
- Linge CS, Bassi D, Bianco L, Pacheco I, Pirona R, Rossini L (2015) Genetic dissection of fruit weight and size in an F2 peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) progeny. *Mol Breed* 35:71
- Lu ZX, Sosinski B, Reighard GL, Baird WV, Abbott AG (1998) Construction of a genetic linkage map and identification of AFLP markers for resistance to root-knot nematodes in peach rootstocks. *Genome* 41:199–207
- Marandel G, Pascal T, Candresse T, Decroocq V (2009) Quantitative resistance to plum pox virus in *Prunus davidiana* P1908 linked to components of the eukaryotic translation initiation complex. *Plant Pathol* 58:425–435
- Martínez-García PJ, Parfitt DE, Ogundiwin EA, Fass J, Chan HM, Ahmad R, Crisosto CH (2013) High density SNP mapping and QTL analysis for fruit quality characteristics in peach (*Prunus persica* L.). *Tree Genet Genomes* 9:19–36
- Monet R (1989) Peach genetics: past, present and future. *Acta Hort* 254:49–53
- Monet R, Guye A, Roy M, Dachary N (1996) Peach Mendelian genetics: a short review and new results. *Agronomie* 16:321–329
- Moore MJ, Bell CD, Soltis PS, Soltis DE (2007) Using plastid genome scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19363–19368
- Nilo R, Saffie C, Lilley K, Baeza-Yates R, Cambiazio V, Campos-Vargas R, González M, Meisel LA, Retamales J, Silva H, Orellana A (2010) Proteomic analysis of peach fruit mesocarp softening and chilling injury using difference gel electrophoresis (DIGE). *BMC Genomic* 11:43
- Ogundiwin EA, Martí C, Forment J, Pons C, Granel A, Gradziel TM, Peace CP, Crisosto CH (2008) Development of ChillPeach genomic tools and identification of cold-response genes in peach fruit. *Plant Mol Biol* 68:379–397
- Pascal T, Pfeiffer F, Kervella J (2010) Powdery mildew resistance in the peach cultivar Pamirskij 5 is genetically linked with the *Gr* gene for leaf color. *HortScience* 45:150–152
- Peace CP, Callahan A, Ogundiwin EA, Potter D, Gradziel TM, Bliss FA, Crisosto CH (2007) Endopolygalacturonase genotypic variation in *Prunus*. *Acta Hort* 738:639–646
- Peace CP, Crisosto CH, Gradziel TM (2005) Endopolygalacturonase: a candidate gene for freestone and melting flesh in peach. *Mol Breed* 16:21–31
- Peace CP, Norelli JL (2009) Genomics approaches to crop improvement in the Rosaceae. p. 19–53. In: Foltá KM, Gardiner SE (eds) Genetics and genomics of Rosaceae. Springer, New York
- Peña-Cortés H, Barrios P, Dorta F, Polanco V, Sánchez C, Sánchez E, Ramírez I (2005) Involvement of jasmonic acid and derivatives in plant responses to pathogens and insects and in fruit ripening. *J Plant Growth Regul* 23:246–260
- Pozzi C, Vecchiatti A (2009) Peach structural genomics. p. 235–257. In: Foltá KM, Gardiner SE (eds) Genetics and genomics of Rosaceae. Springer, New York
- Quarta R, Dettori MT, Sartori A, Verde I (2000) Genetic linkage map and QTL analysis in peach. *Acta Hort* 521:233–241
- Quarta R, Dettori MT, Verde I, Gentile A, Broda Z (1998) Genetic analysis of agronomic traits and genetic linkage mapping in a BC1 peach population using RFLPs and RAPDs. *Acta Hort* 365:51–60
- Quilot B, Wu BH, Kervella J, Génard M, Foulongne M, Moreau K (2004) QTL analysis of quality traits in an advanced backcross between *Prunus persica* cultivars and the wild relative species *P. davidiana*. *Theor Appl Genet* 109:884–897
- Rajapakse S, Bethoff LE, He G, Estager AE, Scorza R, Verde I, Ballard RE, Baird WV, Callahan A, Monet R, Abbott AG (1995) Genetic linkage mapping in peach using morphological, RFLP and RAPD markers. *Theor Appl Genet* 90:503–510
- Renaut J, Hausman J, Bassett C, Artlip T, Cauchie H, Witters E, Wisniewski M (2008) Quantitative proteomic analysis of short photoperiod and low-temperature responses in bark tissues of peach (*Prunus persica* L. Batsch). *Tree Genet Genomes* 4:589–600
- Rubio M, Pascal T, Bachellez A, Lambert P (2010) Quantitative trait loci analysis of plum pox virus resistance in *Prunus davidiana* P1908: new insights on the organization of genomic resistance regions. *Tree Genet Genomes* 6:291–304
- Scorza R, Melnicenco L, Dang P, Abbott AG (2002) Testing a microsatellite marker for selection of columnar growth habit in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Acta Hort* 592:285–289
- Shen Z, Confolent C, Lambert P, Poëssel JL, Turion BQ, Yu Mingliang, Ma R, Pascal T (2013) Characterization and genetic mapping of new blood-flesh trait controlled by the single dominant locus *DBF* in peach. *Tree Genet Genomes* 9:1435–1446
- Shimada T, Yamamoto T, Hayama H, Yamaguchi M, Hayashi T (2000) A genetic linkage map constructed by using an interspecific cross between peach cultivars grown in Japan. *J Japan Soc Hort Sci* 69:536–542
- Sosinski B, Gannavarapu M, Hager LD, Beck LE, King GJ, Ryder CD, Rajapakse S, Baird WV, Ballard RE, Abbott AG (2000) Characterization of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Theor Appl Genet* 101:421–428
- Tani E, Polidoros AN, and Tsaftaris AS (2007) Characterization and expression analysis of FRUITFULL- and SHATTERPROOF-like genes from peach (*Prunus persica*) and their role in split-pit formation. *Tree Physiol* 27:649–659
- Trainotti L, Bonghi C, Ziliotto F, Zanin D, Rasori A, Casadoro G, Ramina A, Tonutti P (2006) The use of microarray μ PEACHI.0 to investigate transcriptome changes during transition from preclimacteric to climacteric phase in peach fruit. *Plant Sci* 170:606–613
- Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaró A, Kalyanaraman A, Fontana P, Bhatnagar SK, Troggio M, Pruss D et al (2010) The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nat Genet* 42:833–839

- Vendramin E (2006) Application of advanced molecular techniques in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] breeding to improve fruit quality traits. Dissertation, University of Tuscia, Italy
- Verde I, Abbott AG, Scalabrin S, Jung S, Shu S, Marroni F, Salamini F (2013) The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. *Nat Genet* 45:487–494
- Verde I, Lauria M, Dettori MT, Vendramin E, Balconi C, Micali S, Wang Y, Marrazzo MT, Cipriani G, Hartings H, Testolin R, Abbott AG, Motto M, Quarta R (2005) Microsatellite and AFLP markers in the [*Prunus persica* (L.) Batsch] × *P. ferganensis* BCl linkage map: saturation and coverage improvement. *Theor Appl Genet* 111:1013–1021
- Verde I, Quarta R, Cerdola C, Dettori MT (2002) QTL analysis of agronomic traits in a BCl peach population. *Acta Hort* 592:291–297
- Vilanova S, Sargent DJ, Arús P, Monfort A (2008) Synteny conservation between two distantly-related Rosaceae genomes: *Prunus* (the stone fruits) and *Fragaria* (the strawberry). *BMC Plant Biol* 8:67
- Viruel MA, Madur D, Dirlwanger E, Pascal T, Kervella J (1998) Mapping quantitative trait loci controlling peach leaf curl resistance. *Acta Hort* 465:79–87
- Vizoso P, Meisel LA, Tittarelli A, Latorre M, Saba J, Caroca R, Maldonado J, Ambiazo V, Campos-Vargas R, González M, Orellana A, Silva H (2009) Comparative EST transcript profiling of peach fruits under different post-harvest conditions reveals candidate genes associated with peach fruit quality. *BMC Genom* 10:423
- Wang Y, Georgi LL, Reighard GL, Scorza R, Abbott AG (2002) Genetic mapping of the evergrowing gene in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *J Hered* 93:352–358
- Warburton ML, Becerra-Velasquez VL, Goffreda JC, Bliss FA (1996) Utility of RAPD markers in identifying genetic linkages to genes of economic interest in peach. *Theor Appl Genet* 93:920–925
- Wasternack C (2007) Jasmonates, an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann Bot* 100:681–697
- Werner DJ, Creller MA, Chaparro JX (1998) Inheritance of the blood-flesh trait in peach. *HortScience* 33:1243–1246
- Yamamoto T, Shimada T, Imai T, Yaegaki H, Haji T, Matsuta N, Yamaguchi M, Hayashi T (2001) Characterization of morphological traits based on a genetic linkage map in peach. *Breed Sci* 51:271–278
- Yamamoto Y, Yamaguchi M, Hayashi T (2005) An integrated genetic linkage map of peach by SSR, STS, AFLP, and RAPD. *J Jpn Soc Hortic Sci* 74:204–213
- Zhebentyayeva TN, Horn R, Mook J, Lecouls A, Georgi L, Abbott AG, Reighard GL, Swire-Clark G, Baird WV (2006) A physical framework for the peach genome. *Acta Hort* 713:83–88
- Zhebentyayeva TN, Swire-Clark G, Georgi LL, Garay L, Jung S, Forrest S, Blenda AV, Blackmon B, Mook J, Horn R, Howard W, Arús P, Main D, Tomkins JP, Sosinski B, Baird WV, Reighard GL, Abbott AG (2008) A framework physical map for peach, a model Rosaceae species. *Tree Genet Genomes* 4:745–756
- Zhebentyayeva TN, Fan S, Chandra A, Bielenberg DG, Reighard GL, Okie WR, Abbott AG (2014) Dissection of chilling requirement and bloom data QTLs in peach using a whole genome sequencing of sibling trees from an F2 mapping population. *Tree Genet Genomes* 10:35–51
- Ziliotto F, Begheldo M, Rasori A, Bonghi C, Tonutti P (2008) Transcriptome profiling of ripening nectarine (*Prunus persica* L. Batsch) fruit treated with 1-MCP. *J Exp Bot* 59:2781–2791
- Ziosi V, Bonghi C, Bregoli AM, Trainotti L, Biondi S, Sutthiwal S, Kondo S, Costa G, Torrigiani P (2008) Jasmonate-induced transcriptional changes suggest a negative interference with the ripening syndrome in peach fruit. *J Exp Bot* 59:563–573