

초형개선을 통한 초다수확벼육종의 발전동향

정광오, 전철

경애하는 최고령도자 김정은동지께서는 다음과 같이 말씀하시였다.

《농사에서는 종자가 기본입니다. 농업부문에서는 종자문제를 중요한 고리로 틀어쥐고 종자문제해결에 선차적인 주목을 돌려야 합니다.》

농작물의 육종력사는 육종리론, 육종재료, 육종방법 및 육종기술에서 큰 전진이 없으면 다수확품종육종에서도 비약이 일어날수 없다는것을 보여주고있다. 좋은 초형은 초다수확의 기초로 된다.[44] 최근 많은 나라들에서 벼수확고를 높이기 위한 주요방도의 하나로서 초다수확벼품종육종에 큰 관심을 돌리고 여기에 힘을 넣고있다.[4, 42]

론문에서는 초다수확벼육종의 리론, 전략, 발전단계, 그 성과에 대하여 개괄하였다.

1. 초형의 개념

세계적으로 주요알곡작물의 하나인 벼에서 초형은 수확고를 높이는 주요인자들중의 하나이다. 농작물개량에서 초형개념은 밀과 벼에서 난쟁이유전자의 발견에 큰 주의를 돌리면서 받아들이기 시작하였다.[9]

1962년에 한 연구자는 초형과 관련하여 수확고능력과 질소비료에 대한 벼유전자형들의 수확고반응을 비교하였다.[5] 수확고능력이 크고 질소비료반응성이 큰 품종들은 대가 짧고 단단하며 잎이 짧고 좁을뿐아니라 두껍고 곧추 서며 진한 풀색을 띤다. 그가 수확고가 높은 벼품종과 낮은 벼품종들을 비교분석한 후 수확고능력과 형태학적특징들사이관계에 많은 관심들이 돌려졌다.

1964년에 한 연구자는 일정한 형태학적형질과 질소비료에 반응하는 수확고능력사이의 밀접한 상관으로부터 품종들을 개량하기 위한 지표로서 《초형》(Plant Architecture)개념을 제기[33]하였다.

초형은 넓은 의미에서 땅우의 식물체부분의 3차원적구조이다.[44] 좁은 의미에서 초형은 가지치기(아지치기)형태, 식물체키, 잎모양과 잎각도, 생식기관구조를 포함한다.[42] 초형은 종특이적인데 이것은 초형이 빛, 온도, 습도와 영양상태와 같은 환경조건의 영향을 받지만 엄격한 유전적지배를 받는다는것을 의미한다.

초형은 작물의 재배적응성, 수확지수(Harvest Index: HI, 알곡대짚의 비율)와 수확고를 결정하므로 농업생산에서 중요한 의의를 가진다.[5] 좋은 초형을 가진 작물은 배게 심거나 식물체가 무성하여도 빛받이자세가 좋다.[14] 즉 모든 잎들이 될수록 해빛을 끌고루 받고 반사에 의한 빛손실이 적다.

따라서 초형은 식물체키, 아지수, 매 잎이 줄기에 붙은 상태, 잎각도, 잎의 두께와 넓이, 잎모양 등과 밀접한 관계를 가진다.[6, 45] 초형은 키, 잎, 줄기, 아지, 이삭 등 많은 형태학적형질들의 결합에 의하여 종합적으로 결정되므로 초형과 관련되는 유전자수도 많으며

그 유전자들사이의 작용방식도 매우 복잡하다. 따라서 초형개선에서는 초형을 이루는 매개 구성요소들을 개량하는것과 함께 다른 형질들과의 관계도 고려하는것이 중요하다.

초형개념은 전통농업의 현대화와도 특별히 관련되는데 비료시비, 관수와 기타 다른 영농방법의 도입과 관련하여 초형의 유전적다양성은 품종개량에 도움을 주었으며 초형유전자들은 많은 발전도상나라들에서 농작물개량과정을 촉진하였다.[9]

아지각도와 아지치기능력을 비롯한 아지치기특성은 벼초형에서 주요구성요소의 하나이다.[24] 아지각도는 아지들이 원대에서 퍼진 상태를 표시하는데 이것은 벼포기들사이와 포기내에서의 빛과 공기에 대한 경쟁에서 중요하다. 아지치기능력은 아지수, 빛합성하는 잎면적과 유효이삭비율과 관련되므로 수확고에 직접 영향을 미친다. 벼에서 포기당 아지수는 수확구성요소의 주요성분인 이삭수를 결정하므로 아지수는 알곡생산에서 가장 중요한 형질들중의 하나이다.[1]

이삭패는 시기의 벼초형은 유전적조성(유전자형)과 벼가 자라는 생태 및 재배조건에 의하여 결정된다.[5] 그리고 이삭패는 시기 잎크기, 잎각도와 식물체키와 같은 형태학적형질들은 초다수확벼의 초형육종에서 주요지표로서 인정되고있다. 이삭이 팸 후 아래층의 잎들은 점차 로화되므로 잎면적비율은 감소되지만 웃층의 잎면적비율은 점차 커진다. 잎이 곧추 선 품종에서는 아래층에 해빛이 더 잘 비치므로 아래층 잎들은 천천히 로화되며 웃층의 잎비율은 점차 커진다.[37]

벼과작물들의 수확고는 주로 썸점과 잣음점(source-sink)관계에 의하여 결정되는데 포기에서 우의 3개 잎 특히 받을잎은 1차썸점이고 쪽이삭은 빛합성산물의 1차잣음점이다.[9, 39] 알곡작물에서 썸점과 잣음점의 능력은 썸점인 잎과 잣음점인 이삭, 낱알의 크기와 모양(형태)과 같은 몇가지 형태학적형질들과 표현형적으로 관련된다.

벼에서 제일 위에 있는 3개의 잎 특히 받을잎은 당질의 주요원천으로 된다. 벼알에 들어있는 적어도 50%의 빛합성산물은 받을잎에서 합성되며 벼알에 축적되는 당질의 80%이상은 2개의 잎 즉 받을잎과 그 아래잎에서 합성된다.[9] 받을잎은 개별적인 식물체의 수확고에 44~48% 이바지하는데 그중에서 40%는 여문물에 그리고 10%는 1 000알질량에 기여한다.[2]

따라서 받을잎의 크기와 모양은 리상형벼의 주요지표의 하나로서 초형개선에서 주요선택지표의 하나로 된다.

조선형벼에서 받을잎길이(FLL)와 받을잎너비(FLW), 받을잎면적(FLA)은 2쌍의 유전자들에 의하여 조절되며 적어도 0.6이상의 유전력을 가진다.[10]

벼에서 우의 3개 잎들은 길고 곧추 서며 좁을뿐아니라 V자모양이고 두꺼워야 한다.[44] 길고 곧추 선 잎은 잎면적이 크고 잎의 양쪽 면에서 빛을 받을수 있고 서로 그들이 지지 않는다. 좁은 잎은 상대적으로 적은 공간을 차지하므로 더 효과적인 잎면적지수를 가지게 한다. 그리고 V자모양은 잎이 늘어지지 않게 잎몸을 받쳐준다. 두꺼운 잎은 빛합성기능이 더 높고 쉽게 로화되지 않는다.

대가 굵은 벼품종들은 식물체가 크고 이삭도 크며 줄기직경과 받을잎의 길이와 너비가 크고 아지수가 적으며 잎의 관목음집이 크고 이삭당 알수가 많으며 여문물이 낮다.[41] 벼이삭이 패기 전에 마른 물질을 더 많이 축적하고 알이 여무는 동안 잎면적유지기간이 더 오래며 잎면적지수(LAI)가 크고 빛합성능력이 큰것은 수확고를 높이는데서 필수적조건이다.[27] 벼수확고는 이삭이 팸 후 CO₂동화능력에 의존하는 빛합성산물에 주로 의존한다.[46]

벼에서 엽록소함량은 빛합성능력과 잎로화정도를 반영한다. 이삭이 팬 후 벼알이 여물 때 잎의 높은 빛합성기능은 초다수확벼의 주요조건이다.

받을잎의 엽록소함량은 순빛합성률과 마른물질축적과 련관된다.[5] 1대잡종과 품종에서 꽃핀 후 2일과 비교하면 꽃핀 후 23일의 엽록소함량은 각각 33, 36% 감소되며 모내기 날자는 받을잎의 엽록소함량에 영향을 주지 않는다.[27]

2. 벼육종에서 초형개선의 의의

현재 세계는 날이 갈수록 급격한 인구증가, 부족되는 식량과 에너지, 환경오염 등 심각한 도전들에 직면하고있다.

1960년대초부터 1990년대말까지 세계벼수확고는 점차 높아지는 경향성을 나타냈지만 21세기초에는 수확고증가가 점차 낮아졌다.(표 1)[10] 1980년대초 세계적으로 해마다 벼수확고의 평균증가률은 3.68%였지만 1990년대말에는 0.74%로 줄어들었다.[31] 벼수확고증가률이 이렇게 낮아진것은 여러가지 원인이 있지만 주요원인은 불리한 생태환경과 재배조건에서 높은 수확을 낼수 있는 다수확벼품종들이 많이 육종되어 널리 재배되지 못한데 있다.

표 1. 1961년부터 2007년까지 46년동안의 세계벼수확고

년도	1961	1971	1981	1991	2001	2007
벼수확고 $/(t \cdot ha^{-1})$	1.87	2.36	2.83	3.54	3.94	4.15

최근 여러 나라들에서 ha당 벼수확고는 아직 높은 수준에 이르지 못하고있다.(표 2)[31]

표 2. 여러 나라들에서 벼생산량, 재배면적과 ha당 수확고

나라명	벼생산량 $/(10^3 t)$	재배면적 $/(10^3 ha)$	수확고 $/(t \cdot ha^{-1})$
중국	205 714	30 600	6.72
월남	44 480	7 780	5.72
브라질	12 500	2 450	5.10
인도네시아	59 370	12 160	4.88
필리핀	19 365	4 890	3.96
인디아	159 016	44 000	3.61
타이	31 061	10 900	2.85
만마	18 984	7 065	2.69

2014년 USDA자료

최근 인구의 급격한 장성과 경제발전의 요구로부터 생기는 식량에 대한 늘어나는 수요를 충족시키기 위해서는 세계벼생산량을 해마다 약 1%씩 증가시켜야 한다.[32] 이로부터 사람들은 벼의 빛합성강화에 큰 기대를 걸고있다. 여기서 태양에너지를 가장 효과적으로 리용할수 있는 리상적인 초형을 가지면서 수확고가 높은 초다수확벼품종개발은 특별히 중요한 의의를 가진다.

농작물육종에서 기본은 해당 작물의 품종이 원래 가지고있던 형태, 구조 및 기능을 변화시켜 수확고가 높으면서 안전하고 수확물의 질이 좋으며 자체의 물질소비가 적은 품종을 육성하는것이다.

그러므로 농작물의 초형문제는 실질적으로 다수확을 어떻게 실현하는 문제와 직접 련되어있다. 리상적인 초형을 가진 품종을 육성하는 주요목적은 포기형의 기하학적구조와 공간배렬방식을 변화시켜 작물의 빛에너지리용률과 빛합성능력을 높이는것이다. 이런 까닭에 작물육종은 빛합성효률이 높은 초형육종이라고 할수 있다.

최근 다수확벼품종들의 평균빛리용률은 약 1.5%밖에 안되는데 리론적으로 벼의 빛합성

효률을 3~5%까지 높일수 있다.[48]

벼에서 알곡수확고는 3개의 수확구성요소 즉 이삭수, 이삭당 알수와 1 000알질량과 관련된 형질들에 의하여 곱하기식으로 결정되는 복합형질이다.[27, 28]

이삭당 알질량이 5g이고 이삭수가 약 300개/m²인 경우 이론적으로 수확고능력은 15t/ha이다.[44] 수확구성요소들은 모두 주동유전자와 미동유전자들에 의하여 조절되며 환경조건의 영향도 크게 받는 량적형질들이다.[1, 37]

지금 세계적으로 널리 재배되고있는 다수확품종들을 비교하면 빛합성효율과 알곡수확고를 높이는데서 초형이 중요한 조건으로 된다는것을 보여준다.[23, 26]

$$\text{알곡수확고} = \text{생물량} \times \text{HI} \quad [44]$$

따라서 수확고는 전체 생물량이나 HI를 크게 하거나 생물량과 HI를 둘 다 크게 하여 높일수 있다.[9] 현재 다수확벼품종들의 HI는 0.5에 가깝고 최적조건에서 전체 생물량은 약 20t/ha이다.[35] 그러나 벼에서 생물량을 약 22t/ha로 그리고 HI를 0.6으로 높이면 13t/ha의 수확고를 얻는것이 가능하다.[50] HI는 잣음점크기를 크게 하여 높일수 있다.[9]

벼재배지역에 따라 생태조건과 재배조건의 차이가 크므로 벼초형육종과 재배에서는 어느 특정한 초형설계모형을 기준으로 할수 없다.

다수확을 낼수 있는 벼초형육종에서 고려하여야 할 문제는 다음과 같다.

열대지방에서 재배되고있는 인디아형벼(*indica*)품종인 경우 빛세기가 필요이상으로 높은 열대지방조건에 맞게 완전히 곧추서는형이어야 한다. 그리고 온대지방의 조선형벼(*japonica*)품종인 경우 빛세기가 높은 시기인 이삭패기 전에는 곧추서는형으로 되였다가 그 이후시기에 빛세기가 낮아짐에 따라 빛합성중심잎(활동중심잎)이 빛 쏠임방향에 수직되게 늘어지는 모양을 가져야 한다. 조선형품종을 완전곧추서는형, 곧추서는형으로 만들면 밀식재배에는 유리하지만 벼포전집단에서의 빛합성측면에서는 불리하다. 우리 나라의 기후풍토조건에서 벼에 적합한 초형은 재배방법과 재배계절에 따라 일부 차이날수 있지만 기본적으로 반곧추서는형이어야 한다.

우리 나라에서는 《평양 15》호와 《평양 21》호 등 초형이 좋은 벼품종들이 많이 육종되어 알곡생산에 크게 기여하였다. 최근 일반벼품종들보다 수확고가 더 높고 초형이 개선된 《강성》계렬의 1대잡종벼들도 육종되어 재배되고있다.

3. 초다수확벼육종리론과 방법의 발전

1) 초다수확벼육종의 시작

초다수확벼육종(Rice Breeding for Super High Yield)은 처음으로 1980년대초에 제기되어 실행되기 시작하였다.[16] 1981년 어느 한 나라의 농림수산성에서는 전국의 주요논벼육종단위들이 망라되어 시작된 《초다수확벼육성 및 재배기술확립》이라는 큰 규모의 연구과제를 설정하였다.[4] 이 과제에서는 15년 동안에 인디아형벼와 조선형벼사이의 잡종을 통하여 수확고가 중간지역과 낮은 지역에서는 7.7~9.8t/ha를 그리고 수확고가 높은 지역에서는 10t/ha(현미)이상을 내며 수확고가 대조품종보다 50% 더 높은 《초다수확벼》(Super Rice)를 육종하고 거기에 알맞는 재배기술을 배합함으로써 초다수확을 실현하는것을 목표로 내세웠다.[20] 8년이 지난 1980년대말 다수확지역에서 거의 10t/ha의 수확을 내는 몇가지 다수확

논벼품종들이 육성되었다.[2, 35] 이 품종들은 이삭당 쪽이삭수가 많고 1 000알질량이 작은 이삭무게형과 이삭당 쪽이삭수가 적고 1 000알질량이 큰 이삭무게형이었다. 적은 재배면적에서 이 품종들의 수확고는 10t/ha수준에 접근하였지만 여문물, 쌀질이 나쁘고 낮은온도건달성이 약하여 널리 도입되지 못하였다.[29]

2) 국제벼연구소에서 초다수확벼육종의 발전

(1) 리상형(ideotype)벼의 개념

국제벼연구소(International Rice Research Institute: IRRI)에서 육성한 벼품종 《IR8》은 인도네시아에서 재배되던 인디아형품종 《Peta》를 어미로 하고 대만에서 반난쟁이버로 유명한 인디아품종 《Dee Geo Woo Gen》을 아비로 하여 1962년 섞붙임하여 1966년에 육성된 인디아형벼품종이다.[32] 후날 《기적의 벼》로 불리워진 《IR8》의 육종에 의해 키가 큰 벼로부터 키가 작은벼로, 잎이 늘어지는형으로부터 곧추서는형으로 그리고 잎이 진한 풀색이고 아지를 많이 치는 벼품종이 육종되게 되었다. 《IR8》은 높은 수확을 내는데 필요한 수확구성요소와 초형을 가지였다. 《IR8》은 질소비료에 더 잘 반응하고 생물량(약 18t/ha)이 더 많으며 HI는 0.45였다.[9] 《IR8》이 출현함으로써 열대지방에서 수확고능력은 6t/ha로부터 10t/ha으로 높아졌다.[29, 32] 그러나 반난쟁이버인 《IR8》의 결합은 무효아지들이 많고 서로 그늘이 생기므로 잣음점(sink)크기가 작아지며 특히 직파조건에서 재배할 때 과도한 잎면적을 형성하는것이였다.

《IR8》이 육종된 후 40년이상동안 벼수확고능력은 그 이상 더 높아지지 않았다.[27] IRRI의 육종가들과 식물생리학자들은 반난쟁이버품종 《IR8》의 수확고능력한계점을 돌파하여 수확고를 더 높이자면 반드시 초형개선에서 새로운 돌파구를 열어야 한다고 인정하였다.

물과 로력, 화학비료의 부족과 살초제오염과 같은 많은 요인들을 고려하여 1968년 한 연구자는 경험적인 육종방법과 달리 식물육종에 리상형(Ideotype)방법을 적용할것을 제기하였다.[5] 그는 식물과 농작물의 생리학 및 형태학적지식에 기초하여 빛합성, 생장과 알곡생산에 유리한 특징을 결합시킨 리상적인 초형으로서 《농작물의 리상형》을 정의하였다.

1973년에 어느 한 나라의 연구자도 리상형의 특징을 구체적으로 제기하였다.[26] 즉 리상형벼는 키가 작고 아지치는 능력이 강할뿐아니라 잎은 짧고 곧추 서며 두껍고 잎각도가 작아야 한다고 하였다. 지금은 리상형벼에서 형태학적형질외에 생리적형질들을 강조하고있다. 리상형개념은 다수확을 얻기 위한 벼의 육종과 재배에서 중요한 역할을 하였다.

리상형벼는 장려품종보다 더 많은 수확을 내는데 기여하는 형태학적 및 생리적형질들을 가진다. 이러한 초형관련형질들은 재배조건에 따라 차이난다. 이삭패는 시기 앞크기, 잎각도와 식물체키와 같은 형태적형질들은 초다수확을 위한 초형육종에서 주요지표로서 인정되었다.[5]

벼수확고가 포화점에 이르기 시작하자 앞으로의 벼육종연구를 위한 목표로서 벼수확과 관련된 두가지 생리적파라메터 즉 마른물질생산량과 HI가 제기되었다. 전통적인 벼육종에서는 키와 생육기일, 알수와 같은 개별적인 형질들을 변화시킴으로써 벼의 유전적수확고능력을 높이려고 하였다. 여기서 수확고에 의한 선발은 언제나 일반벼육종에서 중요한 부분이었다. 그러나 리상형벼육종에서는 초형을 이루는 매개 형질들에 주목하게 된다.

벼수확고능력을 높이기 위하여 리상형방법이 IRRI와 중국에서의 벼육종계획들에 리용

되었는데 중국에서 초다수확잡종벼육종에서 이룩한 성과와 IRRI에서 새로운 초형육종의 발전은 리상형방법이 벼의 수확고한계를 돌파하는데서 효과적이라는것을 보여주었다.[24]

(2) 새로운 초형벼(NPT)의 개념과 그 육종

NPT의 개념 1968년에 《리상형》개념이 제기된 후 많은 육종가들은 벼수확고를 높이기 위한 여러가지 모형들을 제기하였다. 1985년 한 연구자는 리용할수 있는 수평공간(부침땅겉면)과 수직공간으로부터의 자원 즉 CO_2 , O_2 , 태양빛복사, 물과 용해된 무기영양물질들을 최대로 리용하여 주어진 상태에서 가장 높은 수확을 내기 위하여 개발한 리상형벼를 제기[30]하였다.(그림 1)

그림 1에서 보는바와 같이 그는 가장 효율이 높은 초형은 최소한의 수평공간과 최대한의 수직공간을 차지하는것이라고 가정하였다. 이러한 전제에 기초하여 그는 공간을 최대로 리용할수 있는 형태학적형질들을 확인하였다.

새로운 리상형의 특징은 다음과 같다.

우선 키가 더 크고 아지수는 더 적으며 대가 굳고 넘어지지 않으며 모두 유효아지 일뿐아니라 우로 곧추 자란다. 다음으로 잎은 더 적고 잘 퍼지며 두껍고 크지만 곧추 선 상태를 유지할수 있도록 뻗뻗하여야 한다. 그리고 포기내에서 제한된 이삭소출변이를 가진 무거운 이삭, 높은 빛투과률, 깊고 넓은 뿌리계통을 가진다.



그림 1. 1985년에 제기된 새로운 리상형벼[30]

1989년 IRRI의 한 연구자는 새로운 초형벼(New Plant Type Rice: NPT)모형을 제기[19]하였다.(그림 2) 이 벼를 초다수확벼(Super Rice)라고도 한다. IRRI에서는 C_4 식물들인 강냉



그림 2. 벼수확고를 높이기 위하여 제기된 리상형(Ideotype)초형벼[9]

ㄱ) 전통적인 초형, ㄴ) 반난쟁이초형(현재의 품종들), ㄷ) 새로운 초형

이와 수수의 초형특징을 참고하여 벼와 비교분석한 후 NPT육종리론을 제기하고 NPT에 대한 설계를 진행하였다.[9]

그림 2에서 보는바와 같이 새로운 초형벼는 아지를 적게 치고(직파조건에서 3~4개의 아지를 친다.) 무효아지가 적으며 이삭당 알수는 200~250알이다. 그리고 키는 90~100cm이고 대는 굵고 단단하며 잎이 두껍고 진한 풀색이면서 곧추 선다. 그리고 왕성한 뿌리계통을 가지고 생육기일은 100~130일이며 HI가 높다.[29] NPT의 가장 뚜렷한 특징은 아지수가 적고 이삭이 크며 HI가 큰것이다. 그 주요목표는 13~15t/ha의 수확고능력을 가지며 대조품종보다 수확고가 20~30% 더 높은 새로운 벼품종을 육종하는것이였다.[32]

리상형벼는 IRRI의 육종계획에서 강조된 새로운 초형으로 되였고 NPT를 개발하기 위한 육종은 1989년에 시작되였다.[35] 새로운 초형은 주로 모형화에 기초하여 설계되였는데 NPT와 관련하여 제기된 형질들은 생리적형질에 비하여 선발이 상대적으로 쉬운 형태학적 형질들이였다.[29]

벼뿌리는 식물체를 땅에 고정하고 물과 광물질을 흡수할뿐아니라 호르몬과 아미노산 등 생물활성물질들이 합성되는 중요한 장소이다. 지난 시기 초형육종에서 뿌리에 대한 연구는 벼의 다른 부분보다 훨씬 더 적게 진행되였다. 최근 초다수확잡종벼육종에서 큰 이삭을 가진 벼는 이삭이 여물기 전에 뿌리가 빨리 노화되므로 뿌리계통육종에 큰 관심이 돌려지고 있다.[3] 이삭패는 시기 벼의 뿌리활성이 높은 품종은 질소비료를 적당히 주고 논토양의 공기조건이 좋으면 알여물기가 개선되어 알곡수확고가 높아질수 있다.[5]

발육의 마감시기 뿌리로화는 기능잎들의 수명, 알이 여무는 동안 뿌리활성에 직접 영향을 미치므로 뿌리활성은 초다수확벼에서 높은 수확고를 담보한다. 지금까지 뿌리와 관련된 형태학적형질들인 뿌리길이, 굵은 뿌리수, 마른 뿌리질량, 뿌리침투깊이, 뿌리/씩비 그리고 N, P, K의 흡수능력, 뿌리활성 등과 같은 생리적형질들에 대한 유전연구는 크게 전진하였다.[6] 그러나 이런 연구들은 아직 초보적인데 불과하므로 초다수확벼육종에서 뿌리와 관련된 주요지표와 평가방법을 제기하고 뿌리계통의 유전적조절과 땅우식물체부분들과의 관계를 더 상세히 밝히는것이 필요하다.

NPT의 육종

① 1세대 NPT의 육종

NPT에 대한 IRRI의 초기육종계획의 첫 단계에서는 열대조선형벼유전자원으로부터 큰 이삭과 단단한 줄기를 지배하는 유전자들을 리용하였다.[16] 두번째 단계에서는 중간형벼를 만들기 위하여 개량된 열대조선형벼를 인디아형품종과 섞붙임시켰다.

IRRI에서는 NPT에 대한 육종연구를 중심과제로 설정하고 그것을 1989년부터 시작하였다.[5] 새로운 육종목표를 달성하기 위하여 1989년 IRRI에서는 가물철과 여름철의 두 계절동안 2 000여개의 벼품종들에 대하여 초다수확벼설계에 따라 아지수가 적고 이삭이 큰 등 목표형질들에 대한 선발을 진행하여 열대조선형벼인 자바형벼(*Javanica*)가 적합하다는것을 확인하였다.[33] 자바형벼는 아지수가 적고 이삭이 크며 줄기가 단단한 형태학적특징을 가지고있다. 이 벼는 분류학적으로 인디아형과 조선형벼사이의 중간형벼로서 조선형벼에 더 가까우므로 열대조선형벼라고 한다. 지리적으로 이 벼의 원산지는 인도네시아이다. 1990년 가물철에 1세대 NPT계통을 육종하기 위한 섞붙임이 시작되였다. F₁은 1990년 장마철에 재배되였다. 1991년 가물철에 F₂후대를, 1991년 장마철에 첫가계를 재배하였다. 그후 2 000개이

상의 섞불임조합들이 만들어졌고 100 000개의 가계들이 얻어졌다. 필요한 형태학적리상형 형질들을 가진 계통들이 선발되어 약 500개의 NPT계통들에 대한 수확고관정시험을 진행하였다. 자바형벼와 조선형벼사이의 섞불임을 진행하여 선발한 결과 1세대 NPT계통들은 5년동안에 육종되었다. 1993년말 1세대 NPT계통들은 시험적으로 처음 재배되었다. 1994년 국제농업연구자문리사회(CGIAR)의 회의에서 IRRI는 1세대 NPT의 수확고가 대조품종보다 20% 더 높은 12.5t/ha에 도달하였다는것을 선포하였다.[29] 1세대 NPT계통들은 이삭이 크고 무효아지가 적었으며 잘 넘어지지 않았지만 생산되는 생물량이 적고 여분물이 낮았다.[33] 이 초다수확벼의 여분물이 낮고 저항성이 비교적 차이므로 IRRI는 광범한 면적에서 이 벼를 재배할수 없다는것을 인정하였다.

1세대 NPT계통의 수확고가 낮아진것은 총적으로 이 계통의 HI가 낮기때문이었다. 그 원인은 샘점(source)크기가 작고(레하면 m^2 당 쪽이삭수가 적은것) 여분물이 낮으며 꽃피기 전에 축적된 동화산물이 이삭이 여물 때 벼알에로 잘 이동하지 못하기때문이었다. 그리고 1세대 NPT계통의 여분물이 낮은 생리적원인은 이삭에서 정단우세부족과 이삭에서 쪽이삭들의 조밀한 배치, 동화물질이동을 보장하는 큰 관류음수가 제한되고 초기잎로화에 의해 샘점크기가 제한된것과 관련되었다.[41]

1세대 NPT는 자바형벼에 속하므로 1세대 NPT계통육종은 본질에 있어서 여전히 벼아종내에서의 육종이라고 볼수 있다. 비록 이 1세대 NPT계통의 초형은 개선되었지만 역시 아종내수준에서의 수확고한계를 돌파할수 없었다. 결국 이 벼에 의해서는 25%의 수확고증수목표를 달성하기가 힘들었다.

그러나 1세대 NPT계통은 벼의 유전적평가를 위한 국제망(INGER)을 통하여 90개이상의 나라들에 배포되어 세계적범위의 벼육종계획들에서 유전재료로서 많이 리용되었다.[33]

IRRI에서 NPT가 육종된 후 세계의 출판보도계에서는 《초다수확벼》(Super Rice)라는 단어가 초다수확벼육종의 대명사로 되었고 각종 선전수단들에서 널리 보급되어 많은 사람들에게 점차 접수되어 인정되었다.

② 2세대 NPT의 육종

1995년 1세대 NPT계통을 인디아형벼와 섞불임함으로써 2세대 NPT계통개발이 시작되었다. 당시 가장 높은 수확을 내는 인디아형벼품종과 1세대 NPT계통을 여러 지점들에서 비교한데 의하면 이 NPT계통은 아지치는 능력이 높지 않다는것이 증명되었다.

2세대 NPT계통으로 벼수확능력을 10% 더 높이기 위한 목표형질은 다음과 같았다.[33] 평방당 이삭수는 330개, 이삭당 쪽이삭수는 150개, 여분물은 80%, 마른 알질량은 25mg, 땅우 전체 생물량(14%의 물기함량으로)은 22t/ha, HI는 0.5이다. 이 형질들에서 열쇠는 이삭당 150개의 쪽이삭들이 달린 이삭을 가진 2세대 NPT계통을 개발하는것이였다. 그다음 필요한 이삭수와 여분물, HI를 가진 가장 좋은 계통을 큰 이삭계통들가운데서 선발하는것이였다.

인디아형벼와 조선형벼사이의 중간형품종을 개발하기 위하여 열대조선형벼개량에 인디아형벼유전자를 도입하여 유망한 여러개의 2세대 NPT계통들을 얻어냈다. 육종목표는 생물량생산을 높이고 영양생장단계에서 곤충피해나 다른 요인들에 의하여 아지가 없어지는 경우 그것을 보상하는 아지치는 능력을 높이는것이였다. 2세대 NPT계통에서 이삭길이는 변화되지 않고 이삭크기가 약간 작아진것은 쪽이삭들이 조밀하게 배열되지 않게 하는데 유리하였다. 인디아형벼로부터 받은 유전자들은 2세대 NPT계통에서 이삭크기가 효과적으로 작

아지게 하였고 아지치는 능력을 높였다. NPT에서 인디아형벼의 유전자들은 난알질과 병과 곤충저항성과 같은 특성을 개량하는데도 도움을 주었다. 이렇게 개량된 특성을 가진 일부 2세대 NPT계통(F_5 대)들이 선발되어 1998년 여름철에 처음으로 시험재배되었다.[33] 2002년 8개의 2세대 NPT계통들과 1개의 1세대 NPT계통(IR68552-100-1-2-2)이 인디아대조품종 《IR72》와 비교하여 재배되었다. 2002년 가을철에 4개의 2세대 NPT계통들은 대조품종인 인디아형벼 《IR72》보다 수확고가 유의하게 더 높았다. 이렇게 수확고가 더 높아진것은 3개의 NPT계통들에서 땅우의 전체 생물량생산이 높아지고 HI가 커졌기때문이었다. 이 2세대 NPT계통의 이삭당 쪽이삭수는 《IR72》보다 45~75% 더 많았다. 나머지 수확구성요소들에서 이 NPT계통과 대조품종사이의 차이는 일정하지 않았다. 이 4개 2세대 NPT계통들중에서 수확고가 가장 높은 IR71700-247-1-1-2의 생육기일은 《IR72》와 같았고 다른 3개의 생육기일은 《IR72》보다 8일 더 늦었다. 8개 2세대 NPT계통들중에서 5개 계통은 1세대 NPT계통의 수확고보다 유의하게 높았다.

IR72158-16-3-3-1과 IR72967-12-2-3은 HI가 0.5아래이고 여분물이 80%이하였으므로 자기의 수확고능력을 충분히 나타내지 못하였다.

2003년 5개의 2세대 NPT계통들과 5개의 인디아대조품종들이 재배되었다. 모내기전에 밑비료로서 린 30kg/ha, 칼리움 40kg/ha, 아연 5kg/ha를 치고 벼모를 20cm×20cm의 간격으로 심었다. 가을철에는 200kg/ha의 질소비료를 네번에 나누어주었다. 밑비료는 60kg/ha, 중간아지치기비료는 40kg/ha, 초기이삭비료는 60kg/ha, 이삭비료는 40kg/ha 주었다. 여름철에는 90kg/ha의 질소비료를 세번에 나누어주었다. 밑비료는 30kg/ha, 중간아지치기비료는 30kg/ha, 이삭비료는 30kg/ha 주었다.

2003년 가을철에 2세대 NPT계통들중에서 수확고가 가장 높은 IR722967-12-2-3의 수확고는 10.16t/ha였는데 이것은 인디아형벼대조품종들중에서 수확고가 가장 높은 《PSBRc52》보다 유의하게 더 높았다. 2세대 NPT계통의 수확고가 더 높아진것은 땅우의 전체 생물량생산이 더 높아지고 알질량이 더 커진것과 관련되었다.

2003년 여름철에 2세대 NPT계통(IR72164-384-6-2-2-2)의 수확고는 인디아형벼대조품종보다 유의하게 더 높았다. 이 계통은 2002년 여름철에도 수확고가 두번째로 높았다. 이 계통의 수확고가 높아진것은 2002년과 2003년 여름철에 여분물이 가장 높았기때문이었다. 2006년 필리핀에서 2세대 NPT계통의 하나인 IR771 86-122-2-2-3이 《NSICRc 158》이라는 국가품종으로 도입되었다.

2003년 벼과학자들은 1세대 NPT계통과 비교하여 2세대 NPT계통에서 수확고개선목표가 달성되었다는것을 발표하였다.[33]

2세대 NPT계통의 수확고가 1세대 NPT계통에 비하여 높아진것은 인디아형벼로부터 1세대 NPT계통으로 유전자도입을 통하여 m^2 당 이삭수가 늘어나고 여분물이 높아졌기때문이다. 2세대 NPT계통의 수확고가 인디아형벼대조품종보다 높아진것은 공통적인 요인때문이었다.

일부 2세대 NPT계통들은 인디아형벼대조품종보다 생물량생산이 더 높았으며 다른 계통들은 HI가 더 높았다. 일반적으로 2세대 NPT계통들은 인디아형벼대조품종보다 이삭당 쪽이삭수가 더 많았다. 대부분의 2세대 NPT계통들은 생육기일이 125일보다 짧았다.

우의 3개의 잎들과 관계되는 이러한 형태적 및 생리적형질들은 이삭당 150알의 큰 이

삭이 여무는데 필요한 효율적인 동화산물들을 보장하기 위하여 IRRI의 2세대 NPT계통들에 결합시켜야 한다.(그림 3)

앞으로의 연구에서는 다음과 같은 점들에 초점을 두어야 한다.

- ① NPT의 형태학적형질들의 생리적기능의 해석
- ② 큰 이삭의 여물기를 제한하는 인자들의 확증
- ③ 생산능력에서 G×E호상작용의 생리적기초의 밝히기
- ④ 다양한 환경에서 여러가지 NPT계통들의 설계
- ⑤ NPT계통의 수확고능력이 충분히 나타날수 있는 경영방법을 발전시키는것이다.



그림 3. 초다수확인디아형벼와 조선형벼사이1대잡종벼품종 《IR H-74》[9]

3) 중국에서 초다수확벼육종의 발전

중국에서도 1980년대에 들어서면서 많은 논벼품종들과 1대잡종들이 육성되었지만 1980년대 중엽에 이르러 새로 육성된 벼품종들의 수확고능력(yield potential)은 모두 뚜렷이 높아지지 못하였다. 벼생산수준이 더 높아지지 못하고 제자리걸음을 하는 문제에 대처하여 초다수확벼육종에 힘을 넣게 되었다. 1980년대 중엽 심양농업대학 벼연구소를 중심으로 인디아형벼와 조선형벼잡종과 리상형벼육종연구에 기초하여 북방조선형벼초다수확육종리론과 방법에 대한 연구를 시작하였다.[3] 과학자들은 벼의 형태, 해부와 생리 등에 대한 연구로부터 동북지방에서 재배되고있는 많은 품종들과 어느 한 나라에서 육성된 초다수확벼품종들을 비교분석한 후 생물량생산을 늘이는것이 초다수확을 실현하기 위한 물질적기초이고 수확구성요소를 최적화하는것은 초다수확의 필요조건이라고 인정하였다.[43] 이 목표는 인디아형벼를 조선형벼와 섞불임함으로써 달성할수 있다는것이 제기되었다. 그동안 아종사이 또는 지리적으로 먼 벼를 섞불임함으로써 유리한 유전자들을 결합시켜 주요형질들을 최적화하기 위하여 섞불임과 되돌이섞불임하는 초다수확벼육종방법이 개발되었다.[18, 38] 이 방법의 기본목적은 인디아형벼와 조선형벼사이의 잡종강세를 리상형과 결합시켜 초다수확벼품종들을 육종하는것이였다. 10.0~13.5t/ha의 목표수확고를 달성하기 위하여 추운 동북지방의 생태조건과 생산조건에 맞게 다음과 같은 다수확벼초형모형이 정량적으로 설계되었다.[27]

- ① 식물체당 15~18개의 이삭을 가지며 중간정도의 아지치는 능력
- ② 식물체키 95~105cm
- ③ 이삭은 곧추서는형
- ④ 이삭당알수 150~200알
- ⑤ 왕성한 뿌리계통
- ⑥ 생육기일 155~160일
- ⑦ HI는 0.55~0.60
- ⑧ 수확고능력 12~15t/ha

IRRI의 NPT개념과 비교하면 이 초형설계에서 가장 뚜렷한 특징은 곧추 선 이삭과 설계적인 생물량생산이다. IRRI의 NPT초다수확벼모형과 비교하면 심양농업대학의 초다수확벼리론은 잡종강세와 리상형의 결합을 강조함으로써 기능과 형태를 둘 다 고려한것이다. 이

리론은 일반초다수확벼육종뿐아니라 초다수확1대잡종벼육종에도 역시 적용되었다.

인디아형벼와 조선형벼사이의 잡종후대에서 1980년대말부터 뚜렷한 형질들을 가진 새로운 초형을 가진 품종들이 육성되었다.[38] 그중에서 《심농 89366》의 줄기는 짧고 단단하며 이삭이 길고 컸다. 그리고 《심농 159》의 이삭은 곧추 서고 키가 작으면서 초형이 치밀하고 개별적인 개체들사이의 경쟁이 약하였다. 일부 계통은 우량한 NPT벼를 육종하는데 출발재료로서 리용되었고 다른 일부 품종들은 초다수확잡종벼육종에서 중간재료로서 리용되었다. 특히 《심농 265》, 《심농 606》과 《심농 6014》와 같은 다수확품종들이 성공적으로 육종된것은 심양농업대학연구자들이 제기한 리론과 방법의 정확성을 시험하고 증명하였을뿐 아니라 동북지방의 벼재배지역에서 초다수확을 달성하기 위한 가능성을 보여주었다.

중국에서 작물개량을 통하여 벼알곡수확고를 높이는데서 일부 전진이 있었지만 리상형벼를 리용하여 수확고를 높이기 위한 육종활동은 1996년까지 국가적범위에서 조직화되지 못하였다.[32]

IRRI의 NPT육종계획에 기초하여 1996년 중국에서는 다음과 같은 목표를 가지고 초다수확벼개발에 대한 대형계획을 국가적범위에서 세웠다.[6, 8] 적어도 6~7ha의 큰 재배면적에서 2000년까지 최고수확고가 9.0~10.5t/ha, 2005년까지 12t/ha, 2015년까지 13.5t/ha인 《초다수확》벼를 육종하는것, 이러한 수확고목표들을 시험적규모에서 달성하는것과 함께 초다수확벼품종을 개발함으로써 국가의 평균벼수확고를 2010년까지 6.9t/ha, 2030년까지 7.5t/ha까지 높이는것이다.

중국에서 초다수확1대잡종벼육종계획은 1998년에 한 벼육종가에 의하여 시작되었다.[4] 이 육종계획에서 전략은 리상형방법과 아종사이잡종강세의 리용을 결합시키는것이였다.

다음의 초형지표들은 매일 100kg/ha의 당질을 생산할수 있는 초다수확1대잡종벼를 만들기 위하여 잡종강세와 결합되어 제기되었다.[33]

- ① 아지치기능력을 이삭수로 270~300개/m²로 조절하고
- ② 이삭은 무겁고(이삭당 5g) 여물 때 수그러지며
- ③ 키는 적어도 100cm(토양결면으로부터 구부러지지 않은 벼식물체끝까지)이고 여물 때 이삭높이는 60cm(토양결면으로부터 자연상태에서 이삭끝까지)이며
- ④ 우의 3개 잎들은 다음과 같은 특징을 가진다.
 - 받을잎길이는 50cm이고 두번째와 세번째 잎길이는 55cm이며 3개 잎들은 이삭우로 나와야 한다.
 - 앞은 좁고 V자형(이삭이 여물 때 잎너비는 2cm)이고 두꺼워야 한다.
 - 우의 3개 잎의 잎면적지수(LAI)는 약 6.0이어야 한다.
- ⑤ HI는 약 0.55이어야 한다.

이 초다수확벼초형은 IRRI의 NPT설계와 유사성이 많다. 두 초형은 둘 다 감소된 아지치기능력과 넘어지기견딜성과 함께 크고 무거운 이삭들을 강조하였다. 잣음점(sink)크기와 무효아지를 줄임으로써 HI가 커질수 있다는것이 기대되었다. 생물량생산을 증가시키기 위하여 다른 일반형질들에서 잎갓이 곧추 서고 식물체키가 약간 커졌다.[32] 이삭높이와 벼키사이의 거리는 이삭높이를 낮추거나 벼키를 높임으로써 커졌다.

IRRI가 제기한 새로운 초다수확벼모형과 비교하면 중국의 초다수확벼육종리론에서 가장 큰 특징은 초형과 잡종강세의 결합 즉 형태와 기능을 결합시켜 초다수확벼를 육종하여

야 한다는것이다.

유엔식량농업기구(FAO)도 세계적인 벼생산을 높이기 위한 중요한 방도는 1대잡종벼기술이라고 인정하였다.[27] 그것은 1대잡종벼는 현재의 일반품종들보다 수확고가 15~30% 더 높기때문이다.

쪽이삭수 대 잎면적(이삭패는 시기)의 비, 잣음점 대 잎면적(이삭패는 때로부터 이삭이 여물 때까지)비는 1대잡종과 일반품종들에서 샘플-잣음점관계를 반영한다. 1대잡종벼의 수확고가 높은것은 유전자형과 환경조건의 호상작용에 의하여 나타나는 복잡한 결과이다.

중국에서 초다수확벼육종계획은 두단계 즉 1996-2000년과 2001-2005년으로 나누어 진행되었다.[7] 새로운 벼품종이 연속 2년동안 2개 시험지점에서 수확고목표를 달성하거나 지역적인 수확고시험에서 대조품종보다 수확고가 높으면 초다수확벼로서 인정되었다.[44] 최근 중국에서는 벼수확고가 생태조건과 재배기술에 크게 의존하므로 초다수확벼의 수확고능력을 정확히 판정할수 없다는데로부터 수확고가 대조보다 약 8% 더 높은 벼를 초다수확벼로 보아야 한다는 주장도 제기되었다.[4]

아종사이잡종강세를 리용하기 위하여 인디아형벼와 조선형벼사이의 중간형벼를 인디아형벼와 섞붙임하여 F_1 잡종조합을 개발하는데 2계법 또는 3계법이 리용되었다.[6] 아종사이잡종강세를 리상형벼방법과 결합시킴으로써 초다수확1대잡종벼육종계획에서는 큰 전진이 이룩되어 많은 초다수확 F_1 잡종들이 개발되었다. 2000년까지 1단계수확고표준에 도달한 여러개의 2계법 초다수확벼품종들이 개발되었는데 2000년 6.7ha와 67ha면적의 20개이상 시험지점들에서 평균수확고는 10.5t/ha이상이었다.[44] 잡종조합 P64S/9311은 벼생산에 도입된 후 이 잡종벼의 재배면적은 급속히 확대되었는데 2001년 한해 재배면적은 2백만ha였다. 그것의 평균수확고는 8.4t/ha로서 국가적범위의 평균수확고인 6.3t/ha보다 더 높았다. 그리고 다른 잡종조합 P64S/E32는 1999년 시험구(720m²)에서 17.1t/ha의 수확고를 기록하였다.

2단계에서는 수확고능력이 13t/ha인 일부 유망한 조합들이 개발되었는데 그중에서 가장 좋은 조합인 P88S/0293은 2003년 4개 지점에서 그리고 2004년 12개 지점들에서 수확고가 12t/ha였다. 큰 규모의 면적에서 12t/ha의 수확고를 얻기 위한 초다수확벼계획목적은 2004년에 달성되었다.[40]

한편 2모작재배에 적합한 초다수확잡종벼육종에서도 큰 전진이 있었는데 2004년 생육기일이 짧은 잡종조합(J23A/Q611)은 8.5ha의 시험지점에서 평균수확고가 10.3t/ha였다. 이 잡종은 품종사이3계법잡종과 일반품종보다 수확고가 각각 20, 40% 더 높았다. 2004년 7ha와 70ha의 3개 지점들에서 수확고는 10.5t/ha였다. 이 초다수확1대잡종들은 포전시험에서 12t/ha의 수확을 냈는데 대조잡종보다 수확고가 8~5% 더 높았다.

최근 초다수확벼육종실천은 벼수확고를 높이기 위한 효과적인 방도는 두가지 즉 초형개선과 잡종강세리용이라는것을 보여주었다. 그러나 초형만을 개선하여 수확고를 높이려면 수확고를 더 높일수 없으며 한편 잡종강세를 초형개선과 결합시키지 않는다면 잡종강세육종도 응당한 결과를 얻을수 없다.

중국농업성에서는 2005년부터 2016년까지 156개의 초다수확벼품종들을 등록하였다.(표 3)[38]

남부지방에서 2모작벼로서 재배된 모든 품종들과 중부와 서남지방에서 2모작벼로서 재

표 3. 2005년부터 2016년까지 중국에서 육성된 초다수확벼품종들의 분류

구분	동북지방		중부지방		남부지방		서남지방		전체	
	품종	비율/%	품종	비율/%	품종	비율/%	품종	비율/%	품종	비율/%
아종										
인디아형	0	0.0	64	69.6	26	100.0	12	85.7	102	65.4
조선행	24	100.0	24	26.1	0	0.0	2	14.3	50	32.1
인디아형×조선행	0	0.0	4	4.3	0	0.0	0	0.0	4	2.5
품종형태										
일반품종	22	91.7	26	28.3	5	19.2	2	14.3	55	35.3
3계법1대잡종벼	2	8.3	43	46.7	12	46.2	11	78.6	68	43.6
2계법1대잡종벼	0	0.0	23	25.3	9	34.6	1	7.1	33	21.2
육종단위										
농업과학원	18	75.0	61	66.3	17	65.4	7	50.0	103	66.0
대학	5	20.8	9	9.8	4	15.4	5	35.7	23	14.7
회사	1	4.2	22	23.9	5	19.2	2	14.3	30	19.2
전체	24	15.4	92	59.0	26	16.7	14	9.0	156	100.0

배된 대부분의 벼품종들은 인디아형벼품종이었지만 동북지방에서 재배되는 단모작벼의 모든 품종들은 조선행벼품종이었다. 대부분의 조선행벼품종들은 일반품종이고 대부분의 인디아형벼품종들은 3계법과 2계법에 의해 육성된 1대잡종벼였다.(표 3) 중국에서 초다수확1대잡종벼육종의 성과요인은 아종사이의 잡종강세를 리용한것외에 IRRI의 NPT설계에서 좋은 요소들을 받아들여 결합시킨것이다. 두 초다수확벼초형설계에서는 이삭을 크게 하고 아지치는 능력을 낮추고 넘어지기견딜성을 개량하는데 초점을 두었다. 더 중요하게는 큰 썸점공급에 대한 무거운 이삭들의 요구를 만족시키기 위하여 벼웃층(canopy)에서 우의 3개 잎들과 이삭위치를 강조함으로써 중국의 초다수확1대잡종벼의 초형설계가 더욱 개선되었다.(그림 4) 국제벼연구소의 초기 NPT설계보다 초다수확잡종벼의 초형설계에서 개선된 다른 내용은 우의 3개 잎들에 대하여 매우 중시한것이다.[32] 즉 우의 3개 잎의 길이, 각도, 두께와 잎면적을 초다수확잡종벼설계에서 정량적으로 상세히 규정하였다.



그림 4. 중국에서 육종된 2개 다수확벼품종의 초형비교[9]

7) 개선된 초형을 가진 1대잡종품종, 8) 필요한 초형을 가진 초다수확1대잡종벼품종

이상과 같이 중국에서 초다수확1대잡종벼육종의 성과와 IRRI에서의 NPT육종의 발전은 리상형벼육종이 벼의 수확고한계점(yield ceiling)을 돌파하는데서 효과적이라는것을 보여주었다.[33]

최근 중국과 일부 나라들에서 초다수확벼육종에서 큰 전진이 있었지만 세가지 중요한 문제들도 제기되고있다.[4]

첫째로, 초다수확벼품종들이 많이 육성되지 못하고 둘째로, 대부분 초다수확벼품종들의 적응성이 약하며 셋째로, 최근 제기된 육종리론들에서 성장모형을 많이 강조하였지만 그것들은 벼육종을 선도하는데서 실용적이지 못한것이다.

4) 초형개선을 위한 분자유종

식물육종방법은 크게 세가지 즉

- ① 일반품종에서 나타나거나 자연적으로 생기는 자연변이체에 대한 선발육종,
- ② 서로 다른 량친으로부터 필요한 유전자들이 재조합된 계통의 선발에 의한 섞붙임육종,
- ③ 계놈내 변이를 추적하는 분자적수단을 리용한 특수한 유전자의 재조합이나 표식자 선발에 의한 육종으로 나눌수 있다.[11]

지난 수십년동안 섞붙임을 기본으로 하는 전통적인 육종방법은 초다수확벼품종개발에서 중요한 역할을 하였다. 그러나 우량한 계통들을 선발하는데 오랜 시간이 걸리고 대부분의 수확구성요소들이 유전자형-환경의 호상작용을 많이 받는 량적형질에 속하므로 필요한 특성을 나타내는 유전자형을 선발하는것이 힘들었으며 초다수확벼의 개발속도도 느리었다.[34] 이것은 벼연구자들이 초다수확벼육종에 분자유종(Molecular breeding)방법을 받아들이는것을 추동하였다. 그리고 최근 초다수확벼육종기술이 일정한 수준에 도달한 조건에서 초다수확벼육종을 더 높은 수준으로 발전시키자면 분자유종원리와 방법을 리용하여야 초형개선과 강한 잡종강세를 기대할수 있다는것이 벼육종가들의 일반적견해이다.[44]

벼분자유종에서 분자표식자도움선발(Marker-assisted selection: MAS), 량적형질유전자자리(quantitative trait locus: QTL)분석, 유전자전이기술, 기능계놈학기술 등은 유용한 도구로 되고있다.[40]

벼에서 수확구성요소들과 초형관련형질들은 모두 주동유전자와 미동유전자의 지배를 받는 량적형질들이므로 다수확이나 초형과 상관이 높은 분자표식자를 리용하여 선발을 진행하는것은 초다수확벼육종을 발전시키는데서 중요하다.[2] 특히 병저항성과 관련된 주요유전자들인 경우 MAS는 잡종벼개량에 기여하고있다.[27] 1990년대말부터 중국에서는 MAS가 벼육종계획 특히 벼회복계통의 균병저항성개량에 널리 리용되였다.[7]

현재 MAS와 일반육종기술의 결합은 벼육종에서 효과적인 방도로 되고있다. MAS성가들은 벼육종가들이 수확구성요소와 관련된 주요QTL을 동정하고 리용하는것을 추동하고있다.[27] 그러나 MAS에 리용할수 있는 주요유전자들이 아직 불충분하고 복잡한 량적형질들에 대한 MAS는 확립되지 못하였다.[7]

최근 벼초형을 개선하여 수확고를 높이기 위한 분자유종에 리용될수 있는 몇가지 유전자들에 대한 분자생물학적인연구들이 진행되였다. FLW와 관련된 주요QTL인 *qFLW7.2*는 7번 염색체의 27.1kb에 위치하며 *qFLW7.2*와 *qPY7*은 7번 염색체에 45.30~34.53cM의 간격으로 위치하고있다.[2, 47] FLL, FLW와 받을잎각도(FLA)와 각각 관련된 QTL *qFLL-4b*,

*qFLW-12*와 *qFLA-2a*는 받을잎의 표현형에 대한 상가적효과가 크므로 이 유전자들은 초다수확벼육종에서 주목되는 QTL의 하나이다.

⁶⁰Co- γ 선을 쪼인 인디아형벼품종 《93-11》의 M₂에서 유도된 등글게 말린 잎갑작변이체의 *rl3(t)*유전자는 3번 염색체의 표식자 S3-39와 S3-36에 의하여 지배되는 길이 46kb 영역에 위치한다.[13]

벼에서 곧추 선 잎은 브라시노스테로이드(Brassinosteroid: BR)에 의하여 조절되는 주요 형태학적형질이다.[21] 즉 잎각도는 BR에 의하여 조절된다. *d6l.d2*, *drd2*와 같은 BR관련갑작변이체들은 잎이 곧추 선다. 그러므로 BR의 생합성 또는 신호전달을 변화시킴으로써 벼초형을 개선하는것은 수확고를 높이는데서 실현가능한 방도의 하나로도 된다.

연구자들은 *OsBR11*의 발현을 조절하여 벼초형을 개선하려고 시도하고있다.[21] *OsBR11* 갑작변이체 d61-7은 키가 작고 잎이 곧추 섰지만 이 갑작변이체는 알이 작으므로 수확고는 높지 못하였다. 벼에서 BR1의 공동접수체인 *OsBAK1*의 발현은 벼키, 잎각도, 벼알의 형태학적 특징과 병저항성과 같은 주요형질들을 변화시켰다. 이것은 *OsBAK1*의 발현을 억제함으로써 곧추 선 잎과 정상적인 이삭을 가진 새로운 벼품종을 쉽게 육종할수 있다는것을 보여주었다. 따라서 *OsBAK1*은 벼초형을 개선하여 수확고를 높이기 위한 분자유종수단의 하나로 된다.

수확구성요소와 관련된 아지수와 쪽이삭수유전자 *IPAI/WFP*, 이삭패는 시기, 벼키와 쪽이삭수유전자 *DTH8*, *Gha*와 *Gha7*, 쪽이삭수유전자 *Gn1*, 여문물유전자 *GIF1*, 알크기와 알질량유전자 *GS3*과 *GW5* 등 많은 QTL들이 유전자지도에 기초하여 클론화(map-based cloning)되었고 이것들은 초다수확벼품종개발에 리용되고있다.[12]

또한 아지수, 여문물, 포기당 수확량을 조절하는 분자표식자들인 *qTL-3*, *qTL-6*, *qTL-12*, *qSS-5*, *qSS-9*와 *qGY-8*의 염색체위치도 밝혀졌다.[50]

최근 벼초형을 크게 변화시키고 수확고를 높일수 있는 불완전우성량적형질유전자 *IPAI*(*Ideal Plant Architecture 1*)이 클론화되고 그 특성이 밝혀졌다.[15] *IPAI*은 *OsSPL14*(*Souamasa Promoter Binding Protein-Like 14*)를 암호화하며 miRNA *OsmiR156*에 의하여 조절된다. *OsSPL14*를 점갑작변이시킨 결과 *OsmiR156*가 유도하는 *OsSPL14*조절이 억제되어 아지수가 적고 넘어지기견딜성이 높으며 수확고가 높은 《리상형벼》가 생겼다.

벼아지치기와 관련된 유전자 *MONOCLUM1(MOCI)*은 6번염색체긴팔에서 표식자 R1559와 S1437사이에 있다.[16] 그리고 질소리용률과 관련된 16개 QTL들이 IR64/Azucena로부터 유도된 82개의 반수체를 배수화한 계통들에서 검출되었다.[36]

지금까지 수확구성요소와 관련된 많은 QTL들이 클론화되었지만 초다수확벼에서 초다수확의 유전적물림새를 밝히자면 아직도 멀었다.

좋은 초형에 기초하여 C₄벼를 만들어내는것은 잎에서 빛합성효률을 높이기 위한 효과적이고 현실성있는 방법의 하나로 되고있다.[48]

벼과작물에서 C₃식물과 C₄식물들사이의 잡종에서는 불규칙적인 염색체쌍짓기와 유전적장애로 하여 불념성이 일반적으로 나타난다. 그러므로 C₃작물에 C₄ 식물의 형질을 옮기기 위하여 일반육종방법을 리용하는것은 효과성이 적다. 20세기 90년대에 이르러 분자생물학기술의 빠른 발전으로 하여 외래유전자들을 농작물에 옮기는것이 점차 일반적인 방법으로 됨에 따라 C₃작물에 C₄빛합성효소를 암호화하는 유전자들을 도입하는것이 가능해지고

있다. 1999년 *Agrobacterium*에 의한 형질전환방법을 리용하여 강냉이에서 C_4 빛합성경로에서 기본효소인 포스포에놀피루빈산카르복실라제(PEPC)유전자를 전이시킨 벼를 만들어냈다. [17] 예비시험에 의하면 이 유전자전이벼의 개별잎의 빛합성효율은 대조보다 30% 더 높았다. 빛합성효율이 더 높은 최근의 초형에 기초하여 일반 C_3 벼에 C_4 유전자들을 도입하는데 이 유전자전이벼를 리용하기 위한 연구가 진행중에 있다.[44] 초다수확1대잡종 C_4 벼의 수확고능력은 이론적으로 20%이상 높아질수 있다. 앞으로 C_4 벼를 개발하기 위하여 계놈학의 새로운 도구들을 리용하는것이 필요할것이다.

수확고와 관련된 형질들은 주동유전자와 미동유전자들의 지배를 받으므로 1개 유전자를 전이시키는 방법으로 목적형질을 개량하는것은 어렵다. 식물형질전환기술에서 보통 리용되는 유전자운반체에 의해서는 1개의 유전자만을 전이시킬수 있다. 그러므로 *Agrobacterium*이 매개하는 형질전환에 의하여 여러유전자들을 한번에 전이시키기 위한 다유전자조립은 반체체계가 개발되었다.[44] 이 체계는 분자유종에서 해충과 병저항성벼개발과 다유전자의 지배를 받는 량적형질개량에 효과적으로 리용될것이다.

중국에서 초다수확1대잡종벼들의 수확고능력이 큰 규모포전의 벼생산에서 충분히 발휘되지 못하는 주요원인은 초다수확1대잡종벼에 알맞는 재배조건을 보장하지 못하는것과도 관련된다. 여기서 가물은 65%이상의 논들에서 초다수확벼품종들이 자기 능력을 발휘하지 못하게 하는 가장 중요한 제한요인들중의 하나이다. 수확고가 낮거나 중간인 논들에서 벼생산수준을 안정화하고 높이기 위하여 물소비가 적은 물절약형 또는 가물견딜성(Water-saving 또는 drought-resistance: WDR)벼품종개발이 농업연구에서 주요과제로 되고있다.[25] WDR와 다수확을 결합시키는데서 일반육종방법과 분자유종방법이 중요하다. 여기서 가물견딜성과 관련된 유전자들과 연관된 QTL을 리용한 분자유종방법이 주목되고있다. 최근 벼계놈학과 분자생물학에서 큰 전진이 이룩되었지만 초다수확벼육종에 대한 그 기여몫은 아직 적다.[27]

벼의 수확고능력을 높이기 위한 육종계획에서는 섞불임육종법, 1대잡종육종법, 갑작변이육종법, 연이 먼사이잡종법, 유전자전이방법, 분자표식자도움선발법 등 여러가지 육종방법들을 리용할수 있다. 초다수확벼의 육종결과들은 어느 한 육종방법에만 의거하여서는 현재의 다수확품종보다 수확고가 더 높고 병해충저항성이 강하고 불리한 환경에 더 잘 견디면서 질이 좋은 품종을 개발하는데서 제한성이 있으므로 육종재료와 육종목표에 맞게 여러가지 육종방법 즉 일반육종법과 분자유종법을 잘 결합시켜 적용하는것이 중요하다는것을 보여주고있다.

많은 량친들가운데서 편리한 2개 조합으로부터 다유전자형품종들을 개발하기 위한 새로운 육종방법(Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross: MAGIC)이 개발되었다.[22] 일반적인 량친지도작성집단에 비하여 MAGIC법은 복잡한 형질들에 대한 큰 규모의 효율적이고 정확한 QTL지도작성에 리용될수 있다.

최근 초다수확벼육종에서는 살초제와 살충제, 비료, 물소비가 적으면서 주요벼병균들과 곤충에 대한 저항성, 높은 영양물질흡수률과 리용률, 다른 비생물학적스트레스에 대한 견딜성, 좋은 쌀질과 함께 높은 수확고를 가진 녹색초다수확벼(Green Super Rice: GSR)개발이 주목되고있다.[49] 그리고 일반육종, 체계생물학과 합성생물학(Synthetic Biology)은 수확고가 더 높은 벼유전자원을 개발하기 위한 방도를 제공해주고있다.[29]

이와 같이 일반다수확육종에 비하여 초다수확벼육종에서는 초형관련형질들에 대한 육

종목표가 정량적으로 명백히 제시되어있고 이러한 육종목표를 달성하기 위한 육종재료, 방법 및 그 기술체계가 세워져있다.

최근 우리 나라의 벼농사에서는 다수확을 목적으로 소식재배, 벼강화재배, 큰모재배 등 물절약형 및 로력절약형농법 등 선진영농방법들이 많이 도입되고있다. 그러므로 이러한 선진적인 영농방법에 적합한 초다수확품종들을 빠른 기간에 육종하기 위해서는 우리 나라의 기후풍토조건과 출발재료의 특성, 육종목표에 알맞는 효과적이고 성공률이 높을뿐아니라 현실적의의가 있는 육종원리와 방법을 잘 연구하여 벼육종실천에 적용하는것이 중요하다.

참 고 문 헌

- [1] Ali Sattari et al.; Intl J. Farm & Alli Sci., 4, 2, 147, 2015.
- [2] Balram Marathi et al.; BMC Plant Biology, 12, 137, 2012.
- [3] Cao Li-yong et al.; Rice Science, 17, 2, 87, 2010.
- [4] Chen Li-yun et al.; Rice Science, 14, 2, 17, 2007.
- [5] Chen You-ding et al.; Rice Science, 12, 2, 92, 2005.
- [6] Cheng Shi-hua et al.; Rice Science, 11, 5-6, 225, 2004.
- [7] Cheng Shi-Hua et al.; Annals of Botany, 100, 959, 2007.
- [8] S. Cheng et al.; J. Integr. Plant Bio., 49, 805, 2007.
- [9] Deepak Sharma et al.; African Journal of Agricultural Research, 40, 8, 5004, 2013.
- [10] H. B. Donn; Soils, Plant Growth and Crop Production, 2, 11, 2008.
- [11] Flavio Breseghello et al.; J. Agric. Food Chem., 61, 8277, 2013.
- [12] Gao Zhen-Yu et al.; PNAS, 110, 35, 14492, 2013.
- [13] Guo Min et al.; Rice Science, 22, 1, 44, 2015.
- [14] Hu Ning et al.; Rice Science, 20, 3, 229, 2013.
- [15] Jiao Yongqing et al.; Nature Genetics, 10, 1038, 2010.
- [16] J. E. Sheeby et al.; Field Crops Research, 71, 77, 2001.
- [17] Ku M. et al.; Nature Biotechnology, 17, 76, 1999.
- [18] Kuo Yih-Chuan et al.; J. Agric. Res. China, 43, 2, 123, 1994.
- [19] G. S. Khush; Geo. Journal, 35, 329, 1995.
- [20] K. Kushibuchi; Science of the Rice Plant 3, Food and Agriculture Policy Research Center, 837 ~875, 1997.
- [21] Li Dan et al.; Plant Biotechnology Journal, 7, 791, 2009.
- [22] Li Xiao-Fang et al.; Euphytica, 192, 77, 2013.
- [23] Li Xueyong et al.; Nature, 422, 618, 2003.
- [24] Liang Kang Jing et al.; Agricultural Science in China, 1, 8, 837, 2002.
- [25] L. J. Luo; Journal of Experimental Botany, 5, 1, 2010.
- [26] Ma Jun et al.; Agricultural Science in China, 5, 12, 911, 2006.
- [27] Md Moinul Haque et al.; The Scientific World Journal, 11, 1, 32, 2015.
- [28] Min Huang et al.; Australian Journal of Crop Science, 7, 5, 600, 2013.
- [29] Mohammad Anisuzzaman et al.; Middle-East Journal of Scientific Reseach, 24, 11, 3644, 2016.
- [30] Y. Morinaka et al.; Plant Physiol., 141, 924, 2006.

- [31] Mudasir Hafiz Khan et al.; Agricultural Sciences, 6, 467, 2015.
- [32] Peng Shaobing et al.; Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, 1~11, 2004.
- [33] Peng Saobing et al.; Field Crops Res., 108, 32, 2008.
- [34] R. Babu et al.; Current Science, 87, 5, 607, 2004.
- [35] S. K. Singh et al.; Int. J. Agr. Biol., 17, 2, 221, 2015.
- [36] S. Senthilvel et al.; J. Integr. Plant Biol., 50, 1108, 2008.
- [37] Shoaib Ahmed Wagan et al.; Journal of Environment and Earth Science, 5, 3, 76, 2015.
- [38] Tang Liang et al.; Journal of Integrative Agriculture, 16, 5, 984, 2017.
- [39] Y. Wang et al.; Jpn J. Crop Sci., 66, 293, 1997.
- [40] Wang Yonghong et al.; Trends in Plant Science, 10, 12, 610, 2005.
- [41] Wu Li-Li et al.; Australian Journal of Crop Science, 5, 11, 1356, 2011.
- [42] Yan Wengui et al.; Plant Breeding, 131, 282, 2012.
- [43] S. R. Yang; Journal of Shengyang Agricultural University(in Chinese), 18, 1, 1987.
- [44] Yuan Longping; ASPA Technical Report 42, Asian Seed, 1~8, 2005.
- [45] T. Yamagishi et al.; Jpn. J. Crop Sci., 65(Extra Issues 2), 160, 1996.
- [46] Zhai Huqu et al.; Science in China, C 45, 6, 637, 2002.
- [47] Zhang Bin et al.; Rice, 8, 2, 1, 2015.
- [48] Zhang Bianjiang et al.; African Journal of Food Science, 3, 13, 434, 2009.
- [49] Zhang Qifa; PNAS, 104, 42, 16402, 2007.
- [50] Zhou Shuxian et al.; Pak. J. Bot., 45, 1, 183, 2013.

주제107(2018)년 7월 5일 원고접수

Development Tends of Super Rice Breeding through Improvement of Plant Architecture

Jong Kwang O, Jon Chol

The great progress in rice breeding for super high yield in many countries has been made in recent years. The ideotype approach has been used in breeding programs at the International Rice Research Institute (IRRI) and in some countries to improve rice yield potential. The new plant type is one of the ideas to increase rice yield proposed in 1989 by IRRI scientists.

The high yield potential in rice is limited when using morphological improvement alone and heterosis breeding will also produce undesirable results if it is not combined with morphological improvement.

Practices of super rice breeding are currently showing that there are only two effective ways to increase the yield potential through rice breeding—the morphological improvement and the use of heterosis. Principles and approach of modern breeding, including molecular breeding, must be incorporated into tailoring rice plant architecture and intersubspecific heterosis for further development of super rice breeding.

This paper reviewed the achievements in theory, approach, development steps and breeding practices of super rice breeding.

Key words: super rice, plant architecture, rice breeding, ideotype rice, new plant type, heterosis