

여우원숭이속(*Lepilemuridae*)의 핵형 분석을 통해 나타난 *Lepilemur* 6종(*L. mustelinus*, *L. edwardsi*, *L. dorsalis*, *L.* *leucopus*, *L. ruficaudatus*, *L. septentrionalis*)의 종 분화 양상

정 기 윤

Speciation Mode Reconstruction for *Lepilemur* six species (*L. mustelinus*, *L. edwardsi*, *L. dorsalis*, *L. leucopus*, *L. ruficaudatus*, *L.* *septentrionalis*) Based on the *Lepilemur* Karyotype Analysis

Ki-Yoon Jung

요 약 이 연구의 목적은 *Lepilemuridae*(여우원숭이속) 4종의 핵형은 그들의 선조적인 두 종의 교잡된 핵형으로부터 형성되었음을 검증하는데 목적이 있다. 여우원숭이 속의 가상적인 선조종의 반수체 핵형은 18개의 상염색체와 x염색체로 구성된다. *L. mustelinus*(LMU)의 핵형은 염색체 4개가 연속적으로 융합된 염색체와 하나의 Robertsonian 전이 염색체 쌍을 가진다. LSS의 핵형은 단지 2쌍의 상호전위된 염색체를 가지고 있다. 우리들은 LMU와 LSS의 조상핵형(anc LMU and anc LSS)을 재구성할 수 있었고, 그로부터 다른 4종의 *Lepilemur*가 생성될 수 있었다. anc LMU 와 anc LSS의 교잡종은 배우자 형성시 환형의 배치를 거치면서 전혀 다른 형태로 융합된 유전적으로 완전한 배우자를 형성할 수 있다. *L. dorsalis*의 핵형이 구성되기 위해서는 교잡종의 5조의 Trivalent염색체가 감수분열 중기에 환의 모양으로 배열되면서 인접한 단부동원체들이 융합되어 새로운 핵형인 *L. dorsalis*의 핵형이 만들어진다. *L. leucopus*의 핵형은 위와 같이 환모양을 구성하기 위해 배열된 Trivalent 염색체 조들 중에서 단지 한 조가 먼저와 다른 방향으로 환속에 위치하게 되므로써 이웃한 단부동원체들이 융합되어 *L. leucopus*의 핵형을 형성한다. *L. ruficaudatus*의 반수체 핵형이 만들어 지는 데에는 환으로 배열될 때 7개의 상동염색체 쌍이 배열되고 이웃하는 단부동원체들의 융합에 의해 새로운 조합으로 된 *L. ruficaudatus*의 반수체 핵형이 형성된다. *L. edwardsi*의 반수체 배우자가 형성될 때는 LRE가 만들어 질 때의 환형에서 단지 하나의 삼동염색체 쌍이 분리되므로써 LED의 반수체 핵형이 생성된다. 이러한 기전에 의해서 만들어진 새로운 완전한 배우체들은 동일한 형태의 배우자와 수정되므로써 새로운 상동염색체를 가진 종 *L. dorsalis*, *L. leucopus*, *L. ruficaudatus*, *L. edwardsi*가 형성되었다. 이 결과들은 유전적으로 완전한 새로운 종이 교잡종의 근집으로부터 활성화된 염색체들의 융합, 집합기에서 환형으로의 배열 기전을 통해 형성될 수 있다는 이론을 뒷받침한다.

Abstract The aim of this study was to test the validity of the hypothesis that the karyotypes of four species of *Lepilemuridae* were formed spontaneously from their ancestral hybrid karyotype. Hypothetical ancestral haploid Karyotype of *Lepilemuridae* is composed of 18 autosomes and X chromosomes. *Lepilemur mustelinus* karyotype has four tandem fused chromosomes and one Robertsonian translocated chromosome pairs. *Lepilemur septentrionalis* karyotype has only two pairs of translocated chromosomes. We reconstruct and suggest ancestral karyotype of LMU(ancLMU) and LSS(ancLSS), from which all four studied species were derived. Hybrids of ancLMU and ancLSS were formed and produce differently fused equilibrated gametes via circular form arrangement during gametogenesis. Five unit of trivalent homologous chromosome pairs were engaged in a circular form to give new gamete corresponding to the karyotype of *L. dorsalis*, orientation of one unit of trivalent was inversed in the circle to give new gamete corresponding to the karyotype of *L. leucopus*. Seven homologous chromosome pairs were engaged in circular form to give haploid karyotype of *Lepilemur ruficaudatus*. Only one homologous chromosome pair is dissociated and the other chromosome pairs rearranged in the circle to form haploid karyotype of *Lepilemur edwardsi*. The new gametes could be produced from these circular forms. When the new gamete fertilized with the same type of gamete, The new homozygote is produced as existing *L. dorsalis*, *L. leucopus*, *L. edwardsi* and *L. ruficaudatus*. These results support the theory that new species could be formed in hybrid population through activated chromosome fusion, chromosome rearrangement in circular form at zygotene stage and production of equilibrated gametes to form homozygote new species.

Key words : speciation, *Lepilemur*, hybrid, chromosome fusion, karyotype.

1. 서 론

*Lepilemur*는 마다가스카르 섬의 그의 전역에 분포하는 야행성 영장류이다. 마다가스카르 섬의 북단에 *Lepilemur septentrionalis*(LSS), 동북 측에 *L. mustelinus*(LMU), 서북 측의 북측 끝단에 *L. dorsalis*(LDO), 서북 측에 *L. edwardsi*(LED), 동남 측에 *L. microdon*(LMI), 서남 측에 *L. ruficaudatus*(LRU), 섬의 남측 끝단에 *L. leucopus*(LLE) 순으로 분포되어 있으며, 섬의 동 측은 건조하며 서 측은 습윤한 기후이다. 이들에 대한 세포유전학적 연구는 이들의 분류를 명확하게 하였으며, 이들의 조상 핵형을 규정하여 이들의 유연관계를 유추할 수 있게 하였다[1, 2, 3, 4]. 그러나 이들이 분화되어 새로운 종이 생기는 기작에 대해서는 전혀 설명을 하지 못하였다. 단지 염색체 재조합에 의해서 새로운 종이 생성된다는 사실을 묵시적으로 인정할 뿐, 어떤 기작에 의해 완전히 재조합된 핵형을 가진 새로운 종들이 생성되는지는 중요한 의문으로 항상 남아 있었다[5, 6].

*Lepilemur*의 다른 한 속인 *Eulemur*에서 5종이 교잡에 의한 염색체 융합에 의하여 형성되었다는 이론이 발표되었다[7]. 즉 근집간에 교잡종이 형성, 유지될 때 상동 염색체의 게놈상 이형 접합성이 많은데 이들이 쌍을 이룰 때 동형 접합성이 유도된다. 주로 이질 염색질이 많은 부위에서 반복 배열이 복제될 때 동원체나 telomere가 활성화되어, 다른 염색체와 융합을 일으키는 원인이 되며 염색체 간 무작위적 융합이 일어난다. 이러한 교잡종이 임성을 가지려면 생식세포 형성시 염색체 융합을 통하여 상동염색체끼리 배열될 때 고리 모양으로 배열될 수 있어야 하며 이러한 배열을 한 생식세포에서 만 균형잡힌 생식세포가 만들어 질 수 있다. 융합을 통하여 만들어진 생식 세포의 염색체 조성은 교잡 근집 속에 계속 유지될 수 있으며 동형의 배우자를 만나게 되면 새로운 동형 접합자 핵형을 가진 종으로 탄생되게 된다는 이론이다. 이로 미루어 볼 때 *Lepilemur*도 *Eulemur*에서와 같은 과정을 거쳐 종들이 생성되었을 것이라는 가설을 세우게 되었다.

*Lepilemur*의 조상 핵형(ancLEPI)은 *Lepilemur*의 각 종에서 볼 수 있는 공통되는 염색체의 단편들을 임의적으로 크기에 따라 재배열한 것 일 뿐 실제로 존재하는

동물의 핵형이 아니다. 그러나 세포 유전학적 결과들을 정리하고 비교 분석하는 방법으로는 충분한 가치가 있다[8]. *Lepilemur*의 조상 핵형은 *Lemuridae*의 조상 핵형(ancLEM)으로부터 열 번 이상의 염색체 융합으로 만들어진 핵형이며, 주로 ancLEM의 20번 이하의 작은 염색체들이 큰 염색체들과 융합되어 총 18쌍의 상염색체와 1쌍의 성염색체로 구성된다. 단지 ancLEPI의 5번은 ancLEM의 9번, 17번, 20번이 융합된 것이며 ancLEPI의 6번은 ancLEM의 5번과 12번이 융합된 것이다. 이는 *Eulemur*의 5종이 형성될 때 작은 염색체들은 융합에 전혀 관여하지 않고 큰 염색체들만 Robertsonian translocation에 관여하여 종이 분화된 것과 대조를 이룬다. 핵형 비교 분석은 종분화 기작을 조직적으로 분석하기 위한 수단이다. 따라서 조상 핵형의 규정이나 계통도의 작성은 실제로 존재하는 종을 토대로 한 것이 아니므로 핵형 비교 분석을 통하여 조상 핵형을 찾아내는 것은 계통도를 재작성 하는 데에 가장 중요한 일이며 이를 토대로 다른 종들이 분화되는 과정을 밝히는 것은 진화의 원리를 밝히는 중요한 작업 중의 하나이다[9, 10].

본 연구에서는 *Eulemur*에서 이미 검증된 교잡종에 의한 종분화 기작 이론을 *Lepilemur*의 핵형 비교 분석을 통하여 확인하므로써 이론의 당위성을 보강하는 것을 목적으로 한다. 여기서는 ancLEPI와 가장 유사한 핵형을 가진 pre-LSS(*Lepilemur*의 다른 종들이 분지되어 나오기 전의 LSS 핵형)와 *Lepilemur* 종들 중 가장 먼저 생성되었고 다른 종들과는 공통되는 재배열을 하나도 가지지 않는 pre-LMU(*Lepilemur*의 다른 종들이 분지되어 나오기 전의 LMU 핵형)의 교잡에 의하여 pre-LLE, pre-LED, pre-LRF와 pre-LDO가 생성되는 과정을 교잡종에 의한 종분화 기작 이론을 적용하여 살펴보기로 한다. 이러한 전구체 종들이 종내 염색체 재배열을 통하여 현존하는 *L. septentrionalis septentrionalis*, *L. dorsalis*, *L. leucopus*, *L. mustelinus*, *L. ruficaudatus*, *L. edwardsi* 등이 형성되는 과정을 추가하여 설명하기로 한다. 개체군 내에서의 진화는 개체와 환경과의 feed back 작용으로써, 주로 유전자의 증폭이나 소실 등의 분자 진화를 통하여 다른 개체군과의 차별화를 가져오는 결과를 초래하지만, 핵형이 다른 새로운 종을 분지해 낼 수 있는 기작은 아니다. 물론 핵형이 같지만 색깔이나 형태가 다른 많은 아종이 생기는 기작으로 작용할 수는 있다. 형태는 유사하지만 핵형이 전혀 다른 같은 속 내

의 종들은 주로 유전자에는 별 차이가 없고 생식적으로는 완전히 격리되는데 이러한 종의 생성은 교잡종을 통한 염색체 재배열 기작에 의해 생성되었다고 생각될 수 있다. 그러므로 형태적으로 유사하지만 핵형은 다른 *Lepilemur* 속의 종들을 교잡종에 의한 종분화 기작 이론을 증명하기 위하여 분석하였다.

2. 재료 및 방법

실험재료

실험에 사용된 여우원숭이 속 동물들은 *Lepilemure septentrionalis septentrionalis*(LSS), *L. dorsalis*(LDO), *L. leucopus*(LLE), *L. mustelinus*(LMU), *L. ruficaudatus*(LRU), *L. edwardsi*(LED)이며, 원산지인 아프리카 남단의 마다가스카르에서 마취 총이나 그물로 포획된 다음 피부 조직을 절취하여 D-MEM 배지에 담구어 항공편으로 프랑스 스트라스부르 루이 파스퇴르대학교 의과대학 세포유전학 실험실로 이송된 다음 섬유아세포를 배양하여 실험 재료로 사용하였다.

핵형 분석

섬유아세포를 D-MEM배지(fetal calf serum 15%)에 배양하여 콜히친 (2 시간)으로 처리한 후 저장액 (1/6 Hanck's 용액)처리하여 고정하였다. 염색체 band는 주로 RHG(R-bands by Heat denaturation and Giemsa staining) 방법에 따라 수행되었다[11]. 각 종에서 공통적으로 존재하는 유사 염색체들의 단편을 정리하여 가상적인 "선조 핵형"을 작성하였다. 때로는 어떤 염색체 단편이 다른 종에서는 그대로 존재하는데 유일하게 하나의 종에서 만 잘려져 있을 경우 잘려있지 않은 보편적인 단편을 선조 핵형이라 규정하였다. 그 반대의 경우도 마찬가지로 보편적인 형태를 따랐다. 크기에 따라 배열한 다음 일련 번호를 붙여 만든 가상적인 선조 핵형의 번호를 모든 종의 핵형 분석에 공통적으로 사용하였다.

핵형 비교 분석을 통한 유연 관계의 정립

각 종의 핵형을 가상적인 선조 핵형과 비교하여 일어난 염색체 변이의 종류를 규정하고 각 종에서 동일한 염색체의 동일한 부위에 공통되는 염색체 변이가 일어난 경우, 그들 종이 분지되지 않았을 때부터 존재하는 염색체 형태로 간주하여 공통되는 가지에 정리하였으며, 각 종에서 만 관찰되는 염색체 변이는 각 종으로 분지된 후의 가지에 표기하였다. 이 때에 표기되는 염색체 변이의 서열은 이들 변이가 일어난 차례와는 무관하다. 다음 단계에서 가장 먼저 분지된 두 종의 핵형을 기초

로 하여 두 종이 교잡될 때 나머지 종들에 있는 haploid 핵형이 나올 수 있도록 교잡종의 생식세포 형성 과정에서 상동염색체끼리의 짝짓기 배열을 만들었다. 짝짓기 배열을 할 때 기초된 이론은 환상의 형태로 배열되어야만 균형 잡힌 생식세포가 생성될 수 있고, 교잡 균집 속에서 계속 유지되면서 동일한 생식세포와 수정되므로써 완전히 새로운 동형 집합자를 형성할 수 있다는 이론이다. 이렇게 환상으로 배열되는 염색체를 토대로 교잡 당시 실제로 존재하였다고 생각되는 핵형을 규정하였다. 이러한 형태로 만들어진 핵형은 현존하는 LMU와 LSS의 핵형과 비슷하므로 과거에 교잡을 통하여 LDO, LLE, LRF와 LED를 생성할 때의 핵형이라 간주 할 수 있으므로 pre- LMU와 pre-LSS로 표시하였다. 교잡을 통한 각 종의 생성 이후 종내에서 일어난 부가적인 염색체 재배열은 각 종으로 향하는 가지의 끝 쪽으로 배열하였다.

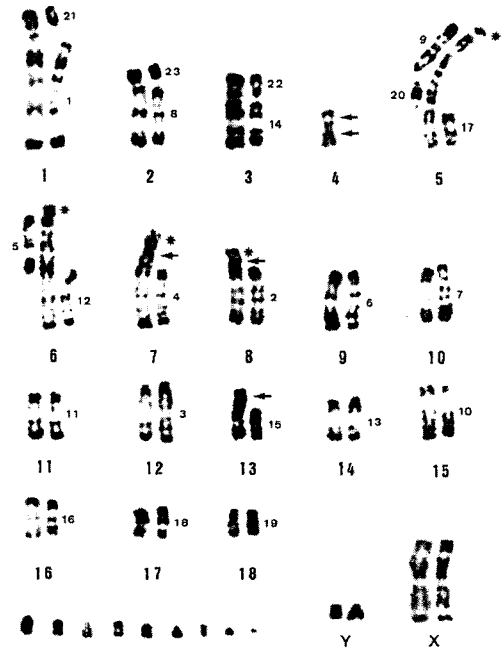


Fig. 1. Haploid karyotype comparison in band R(right: ancestral chromosome of *Lemuridae*, left: ancestral chromosome of *Lepilemuridae*, for LEPI 5 and LEPI 6; LEM chromosomes are situated both side of the LEPI), small chromosomes alined in bottom are part of the LEM which could not be found their position with certainty but probable sites are marked with fleshes. * = heterochromatin. Numbering: under the chromosomes = LEPI, side of the chromosomes = LEM.

Table 1. Chromosome correspondence between *Lepilemur* species and their ancestral chromosomes

LEPI	LSS	LDO	LED	LLE	LRF	LMU
1	7+16	3	5	4 inversion	6	1p+1q proximal
2	2 inversion	7	8	7	7	7 inversion
3	3	9	9	9	9	13+14
4	6 distal	10	7p	10	5p	3
5	4	1q	1q	1q	1q	5 distal
6	5	2q	3q	2q	3q	4 proximal
7	8	1p	4q	3q	2q proximal	8 proximal+9
8	9	4q	2p	5q	4q distal	6+16
9	10	11	7q	11	1p	11
10	11	12	10	12	3p	12
11	12	5q	1p	6q	2p	10
12	6 proximal	6q	6q	3p	4q proximal	4 distal
13	13	2p	3p	2p	5q distal	2q
14	14	6p	6p	1p	5q proximal	8 distal
15	1q distal	5p	4p	6p	2q distal	1q distal
16	1q proximal	8q	2q distal	8q	8q	5 proximal
17	15	4p	2q proximal	5p	4p	2p
18	1p	8p	2q intercal.	8p	8p	15
X	X	X	X inversion	X	X	X inversion

*Chromosome numbers in each colons represent chromosome numbers of each species. LEPI; hypothetical ancestor of *Lepilemuridae*. p; short arm, q; long arm of the chromosome. proximal, intercal, distal; parts of the chromosome from centromere successively. inversion; pericentric inversion of the chromosome.

3. 결 과

*Lepilemuridae*의 조상 핵형과 각 종들의 핵형 비교 분석

조상 핵형은 4 쌍의 중부 동원체 염색체와 14 쌍의 단부 동원체 그리고 1 쌍의 성염색체로 구성되며, 여우원숭이 속 전체의 조상 핵형(ancLEM)으로 부터 2개 혹은 3개씩 염색체가 융합되어 형성된 것으로 알려져 있다[Fig 1].

연구에 사용된 각 종의 핵형과 비교 분석표는 스트라스부르 루이 파스퇴르대학교 의과대학 세포유전학 연구실로부터 제공되었으며, 비교 분석한 것을 표로 정리하면 다음과 같다[Table 1].

공통된 염색체 변이에 따라 연구된 6 종을 그림으로 정리하여 보면 Fig. 2와 같으며 LMU와 LSS가 가장 먼저 분지된 것으로 나타난다. LLE와 LDO가 형성되는 과정에는 R-T 융합에 의한 염색체 변이만 관찰되고, LED와 LRF의 형성 과정에는 동원체와 telomere 융합이 많이 보이며 변이가 일어났던 염색체가 각각 다른 가지에서 또 다른 변이를 일으키고 있다[Fig. 2]. 그러나 이것은 dicotomic 종분화 기작 이론에 기초를 두고 각 종 사이에 공통으로 일어난 염색체 변이를 찾아 도식화하였을 뿐, 각 종들의 유연관계를 설명하는 데는

많은 문제점이 있다. 그 중 하나는 한번의 변이가 일어날 때마다 하나의 새로운 종이 생성되어야 하는데 그러한 종들이 자연계에서 발견되지 않는다. 둘째는 하나의 종에서 다른 종이 생길 때, 여러번의 변이가 관찰되는데 여러번의 변이를 거치면서 군집 속에서 하나의 개체가 새로운 종으로 분화되어진다는 것은 불가능하다. 그

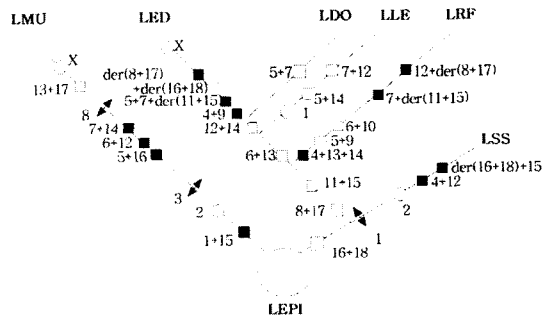


Fig. 2. Reconstructed evolutionary tree based on cytogenetic results from their ancestral karyotype LEPI to the *L. mustelinus*, *L. edwardsi*, *L. ruficaudatus*, *L. septentrionalis*, *L. leucopus*, *L. dorsalis*. Numbers are chromosome number of LEPI. Square; empty = translocation Robertsonian, black = translocation centromere-telomere. Fleshes = fission. circle = pericentric inversion.

래서 이러한 문제점들이 해결될 수 있는 새로운 중분화 이론이 만들어져야 한다.

교잡에 의한 교잡종의 형성과 염색체 융합에 의한 중분화 기작 이론을 토대로 하여, pre-LMU와 pre-LSS의 교잡종에서 균형 잡힌 생식세포 형성이 일어날 수 있도록 생식 세포 형성 과정(접합기 과정)을 그림으로 나타내면 다음과 같다(Fig. 3).

그러므로, pre-LSS의 핵형은 16+18, 8+17, 11+15, 13, 6, 12, 14, 7, 5, 와 1, 2, 3, 4, 9, 10, X로 구성되며, 전자를 구성하는 염색체들은 ancLEM으로 부터 Centromere-Telomere tandem 융합(C-T 융합)에 의해서 형성된 염색체들이며, 후자는 ancLEM으로 부터 Robertsonian translocation(R-T)에 의해 형성된 것(1, 2, 3, 4)과 전혀 변형되지 않은 것(9, 10, X)으로 구성되어 있다. 이 중 C-T 융합에 의해 생성된 염색체들은 또 다른 융합을 일으킬 만큼 충분히 동원체나 말단이 활성화되어 있다. 그래서 Pre-LSS와 pre-LMU의 교잡종에서 생식세포 분열이 일어날 때 [Fig. 3]에서와 같이 융합이 일어날 수 있다.

pre-LMU의 핵형은 5+16, 7+14, 6+12, 13+17, 8+18, 11, 15와 1, 2, 3, 4, 9, 10, X로 구성되며, 전자를 구성하는 염색체들은 ancLEM으로 부터 C-T 융합에 의해서 형성된 염색체들이며 pre-LSS와 교잡종에서 생식세포 형성시 환상으로 배열될 수 있게 되는 구간이 되며, 후자는 ancLEM으로 부터 R-T에 의해 형성된 것(1, 2, 3, 4)과 전혀 변형되지 않은 것(9, 10, X)으로 구성되어 있다.

*Lepilemur dorsalis*의 haploid 핵형 형성 과정

이 때의 환상 배열에는 LMU 유래의 중부동원체 염색체 5개(5+16, 7+14, 12+16, 13+17, 8+18) 와 이에 상응인 LSS 유래의 단부동원체 10개가 환을 이루는 데에 관여하고 있으며, 다른 종들의 핵형 형성 과정에서도 이 환의 골격은 그대로 유지되고 있다. Fig. 3.a 의 환상으로 된 배열로부터 pre-LSS 기원의 염색체들이 R-T 융합된 상태로 모두 한쪽 극으로 이동하게 되고 나머지 bivalents(1, 2, 3, 4, 9, 10, 11, 15, X)들은 정상적으로 분리되어 양극으로 이동하게 된다. 이때 bivalent 1, 2, 3은 중부동원체 염색체 쌍이므로 telomere 나 centromere가 안정되어 있으나, bivalent 4, 9, 10 번의 단부동원체 염색체 쌍은, 환을 형성하는데 관계하는 다른 단부동원체 염색체들과 마찬가지로, 점착성을 가진 활성화되어 있는 상태이다. Bivalent 11, 15는 LSS 유래의 염색체가 균집 내에서 활성화되어 있어 융합되어 있기도 하고 분리되어 있기도 한 것으로 생각된다. 이들이 생식세포로 분화되면 그 핵형이 동원체끼리 융합

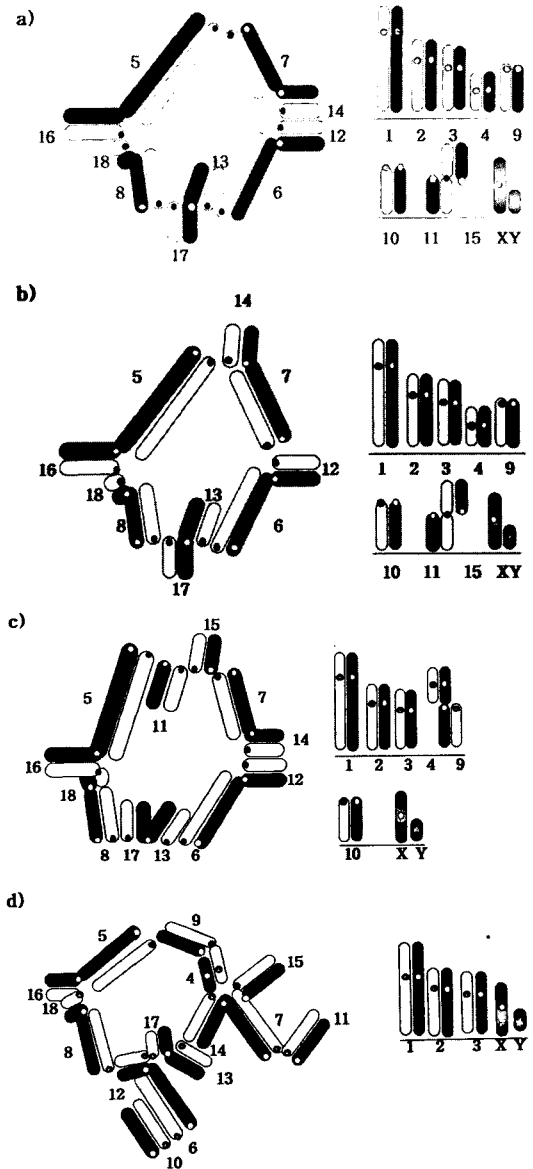


Fig. 3. Schematic representation of circularized forms of chromosomes of the hybrid (LMU X LSS) at pachytene stage deduced by centromeric fusion, showing five units of trivalents chromosomes in hybrid germ cell are rearranged in a circle to produce equilibrated LDO gametes(a), only unit(7+14) engaged other orientation in the circle to produce LLE gametes(b), in the same arrangement, trivalent (11+15) originated from LSS engaged in circle and that LMU originated 11 and 15 fused with LSS originated 5 and 7 respectively to produce LED gametes(c), in stead of 11+15, 9+4 engaged in circle, causing rearrangement of right side of the circle to produce LRF equivalent gamete(d). Dark chromosomes represents LMU, bright chromosomes represents LSS originated chromosomes, centromeres and numbers of ancestral chromosomes are marked.

에 의해 새로이 형성된 5+7, 14+12, 6+13, 17+8, 16+18 염색체와 11+15, 1, 2, 3, 4, X(이미 존재하던 중부동원체 염색체) 그리고 단부동원체 염색체 9, 10으로 구성되며, 이는 현존하는 LDO의 haploid핵형과 동일하다[Fig 4. and Fig 5.].

Lepilemur leucopus의 haploid 핵형 형성 과정

LDO 핵형 형성 과정 때 만들어지던 환상의 배열이 똑같이 관여하게 되는데, 단지 환에 관여하는 7+14 중부 동원체의 trivalent 쌍이 반 바퀴 회전한 모양으로 환을 형성하게 되면, 즉 pre-LSS 유래의 5번과 14번, 7번과 12번이 융합되게 되면 Fig. 3.b와 같이 된다.

이로부터 LDO의 핵형 형성 과정과 똑 같은 과정을 거쳐 pre-LLE의 haploid 핵형이 형성되고 훗날에 1번 염색체가 역위를 일으켜 현존하는 LLE의 핵형을 형성하게 되었다. 즉 LLE의 핵형은 LDO의 5+7, 12+14 대신 5+14, 7+12의 염색체를 가지며, 부가적으로 1번 염색체에 역위가 한 번 일어나 있을 뿐, 그 외의 염색체는 LDO와 똑같은 핵형을 가지게 된다[Fig 4. and Fig 5.].

Lepilemur edwards의 haploid 핵형 형성 과정

Fig 3.c 의 환상으로 된 배열로부터 융합된 염색체들이 모두 한쪽 극으로 이동하게 되고 나머지 bivalents(1, 2, 3, 4, 9, 10, X)들은 정상적으로 분리되어 양극으로 이동하게 된다. 이 때의 환상 배열은 *Lepilemur dorsalis*와 *Lepilemur leucopus*가 형성될 때와 똑같은 배열에 따로 존재하던 11+15 쌍이[7] 환 속의 5번과 7번 염색체 사이에 끼어 들어간 것과 같은 배열이며 8+17의 17번 말단과 16+18의 18번 말단이 융합된 것이다. 환상의 배열로부터 새로이 융합된 염색체들이 같은 극 쪽으로 이동하게 된다. 5번과 융합된 11번과 7번과 융합된 15번은 LMU 유래의 염색체이다. 환과 관계없이 4번과 9번이 융합되어 독자적으로 분리되고 있다. 이 4+9 쌍은 LRF의 형성시 환의 11+15쌍 대신 끼어들게 되어 환 속의 염색체 쌍들의 연쇄적 재배열이 일어난다. 이들이 생식세포로 분화되면 그 핵형이 5+11, 7+15, 12+14, 6+13, (8+17)+(16+18), 4+9(새로이 형성된 중부 동원체 염색체)와 1, 2, 3, 10, X(이미 존재하던 염색체)로 구성되며, 이는 pre-LED의 핵형을 구성하게 되고 부가적으로 X염색체에 역위가 일어나서 현존하는 LED의 haploid핵형이 만들어지게 되었다[Fig 4., Fig 5.].

Lepilemur ruficaudatus의 haploid 핵형 형성 과정

Fig. 3.d 의 환상으로 된 배열에서 독자적으로 있던 9+4가 환 속에 들어가면서 9번은 5번과 4번은 14번과

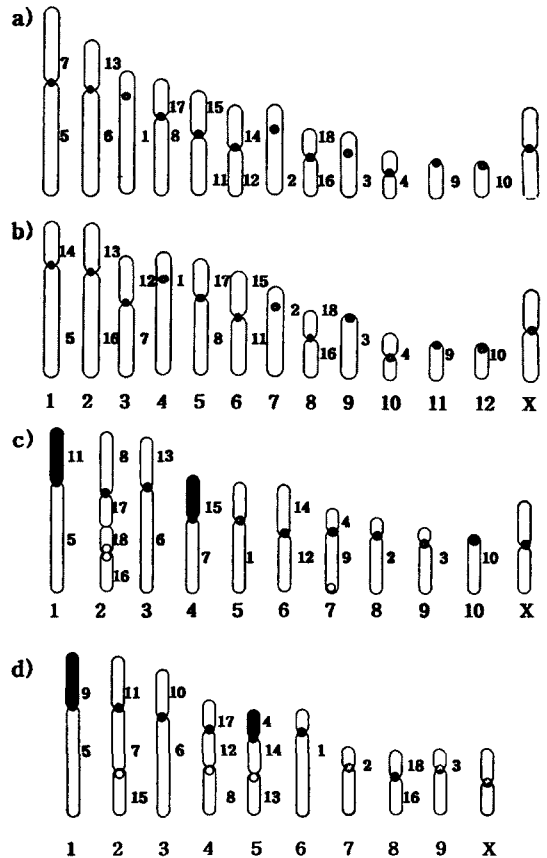


Fig. 4. Existing haploid karyotypes of LDO(a), LLE(b), LED(c) and LRF(d): Newly formed translocated chromosomes marked by dark centromeres, the other chromosomes are marked in gray centromere, bright spots in chromosomes represents centromeres of ancLEPI. Dark chromosome arms represent LMU originated, others are originated from LSS. Large number under the chromosomes are chromosome number of each species, small number side of the chromosomes are that of LEPI.

융합되고 연쇄적으로 14번은 13번과 융합된다. 유리된 6+12 염색체 쌍은 12번 염색체가 이웃하는 8+17의 동원체 사이에 결합되고 흥분 상태의 6번은 유일하게 홀로 존재하는 단부동원체 염색체인 10번과 결합하게 된다. 이들 중 9번, 4번, 11번, 15번 염색체는 pre-LMU로부터 유래된 것이며 나머지는 모두 pre-LSS로부터 유래된 것이다. 나머지 1번, 2번, 3번 염색체는 bivalent 중부 동원체인데 정상적으로 분리된다. 결합된 염색체들이 모두 한쪽 극으로 이동하여 pre-LRF의 haploid 핵형과 같은 생식세포로 발달한다. 즉 5+9, 11+7+15, 4+14+13, 17+12+8, 18+16, 6+10과 1, 2, 3번 염색체로 구성되는 pre-LRF의 haploid 핵형이 되고 이들이 동형

4. 고찰

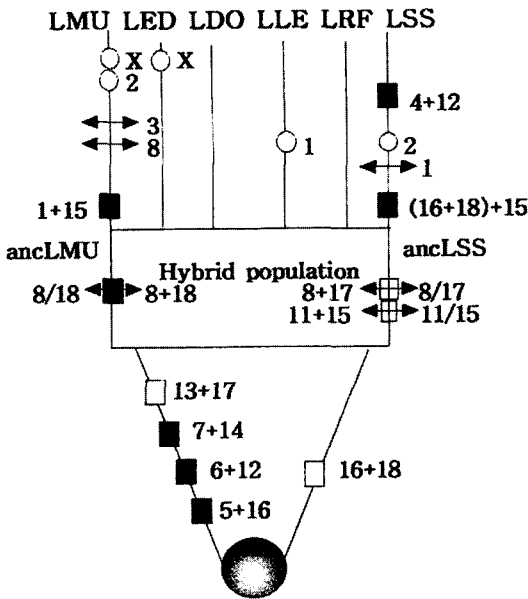


Fig. 5. Reconstructed phylogenetic tree after proposed new speciation mechanism, showing six species in each lineage could be formed spontaneously without their intermediate species. Marked numbers are chromosome number of ancLEPI.

의 배우자를 만나게 되어 현존하는 LRF의 핵형이 만들어지게 되었다[Fig 4., Fig 5.].

Lepilemur mustelinus, *Lepilemur septentrionalis* septentrionalis의 haploid 핵형 형성 과정

Fig 4에 따르면, LMU의 핵형은 ancLEM으로 부터 형성된 Pre-LMU 핵형으로부터 부가적으로 3번과 8+18번 염색체에 fission이 일어나고 8번은 다시 두 개의 염색체로 나누어지며, 1번은 15번과 C-T 융합을 일으키고, 2번 염색체와 X염색체에서 역위가 일어나므로써 현존하는 LMU의 핵형이 되었고, LSS의 핵형은 ancLEM으로 부터 형성된 Pre-LSS 핵형으로부터 부가적으로 8+17, 11+15, 의 재분리가 일어나면서 분리된 15번은 기존의 16+18 염색체와 융합이 일어났다. 그 외에도 4번과 12번이 융합되었으며 1번과 2번은 각각 절단과 역위가 일어나서 현존하는 LSS의 핵형으로 발전하였다고 생각된다[Fig 4.].

그러나 LMU와 LSS의 핵형 형성은 지금은 다른 속으로 분류되어 있을지도 모르는 종들로부터 형성되었으므로 근연의 다른 속들의 세포유전학적 연구가 완성되어야 밝힐 수 있을 것이라 생각된다.

근연종에서 가장 빈번하게 관찰되는 염색체 재배열은 Robertsonian translocation (R-T) 형태이다[12]. 예를 들면 *Eulemur* 속의 5종은 모두 R-T에 의해 분화되었다. 그 중 *Eulemur fulvus colaris*(EFC)와 *Eulemur fulvus albocolaris*(EFA)는 그들이 만들어질 때 환 형태로 배열된 염색체 배열 모양에서 환의 한 부분이 역방향으로 배열되므로써 다른 한 종이 형성되어 나온 것으로 보고되어 있으며[12], *Lepilemur*에서도 LLE와 LDO가 형성될 때 단지 하나의 상동염색체 쌍이 다른 방향으로 환 속에 배열되므로써 다른 하나의 종이 되는 것이 관찰되었다[12]. EFC와 EFA는 부가적으로 3번의 염색체 변이가 일어났음에도 불구하고 같은 종이며, LLE와 LDO는 서로 다른 종으로 분류되고 있다. 이러한 문제는 단지 핵형을 비교 분석하는 것으로 해결될 문제가 아니라, 종이 분화되는 과정을 연구하므로써 해결될 수 있는 문제이다.

Lepilemur 조상종이 생성되는 과정에서는 C-T translocation이 많이 관찰되고 있으며, 단지 1번, 2번, 3번 염색체들만이 R-T로 이루어져 있다. *Eulemur*에서는 큰 염색체들끼리 조합을 달리하고 있으며, ancLEPI 형성의 경우는 작은 염색체들이 많이 관여하고 있다. 교잡 군집에 ancLMU의 8+18 혹은 ancLSS의 8+17 염색체가 포함되어 있었어야만 다른 종들을 만들어 낼 수 있는 환을 형성할 수 있으므로 둘 중에 한가지는 선조 종에 포함되어 있었다고 생각되나 어느 것이 있었는지를 알 수 없으므로 두 가지 모두 존재하였다고 가정하였다. 11+15염색체가 ancLSS에 존재하였다고 생각되는 이유는 LDO와 LLE의 핵형에도 있을 뿐 만 아니라, LED와 LRF의 종이 분화되는 염색체 환상 배열에 관여하고 있기 때문이다.

사슴과(*Cervidae*)의 다른 종에서는 물론, 근연종인 Indian Muntjacs 과 Chinese Muntjacs의 염색체를 비교하면 각각 2n=6개와 2n=46개로 보고되어 있는데, 2n=6은 염색체의 tandem 융합에 의해 형성되었다고 한다[13, 14]. 더욱이 이 두 종 간에 잡종이 태어날 수 있다고 한다. 잡종이 형성될 수 있다는 것은 체세포 분열만이 문제가 되므로 교잡되는 두 종 간의 유전자 변이만 심하지 않다면 충분 조건이 될 수 있지만, 잡종의 생식세포 형성은 감수분열 동안 상동염색체끼리 접합할 때 환상으로 배열 되어야 하며 환 형성에 관여하지 않은 염색체들은 bivalent 혹은 trivalent로 남아있어야 균형잡힌 양쪽 극으로의 분리가 일어날 수 있다[11]. 환상으로 배열되기 위해서는 염색체끼리의 융합이 전제되어

야 한다[6]. 염색체의 동원체나 telomere가 활성화되는 것은 서로 복제 빈도가 다른 반복 서열을 가진 상동 염색체들이 접합을 할 때 짧은 쪽이 더 복제되어 길어지거나 긴 쪽이 잘려나가 짧은 쪽이 집으로서 상동염색체의 길이 같아지고, 이 때에 염색체 상의 변이가 일어난 부위는 불완전하게 된다. 특히 반복 서열은 동원체나 염색체 말단에 많이 분포하고 있으며 이 부위에 변이가 일어날 경우 말단 특수 구조를 불안정하게 하므로써 동원체나 telomere 부위가 활성화되는 경우가 많다고 생각된다[16]. 교잡종의 핵형에서 주로 중부동원체를 가진 염색체의 동원체는 잘 활성화되지 않고 그와 쌍을 이루는 자유로운 말단을 가진 단부동원체의 동원체나 말단이 활성화될 수 있다고 생각된다[17]. 교잡에 의해 새로운 종이 생성 될 때는 주로 염색체 융합이 일어나고 동형 접합자가 종내에서 유지되고 수많은 세대를 거치면서 감수분열이 반복되는 동안 반복 서열이 점차 길어져 어느 순간이 되면 많은 절단이 일어나게 된다고 생각된다. 그래서 진화의 과정을 살펴보면 때로는 절단이 많이 일어난 것이 관찰되고 때로는 융합이 많이 일어난 시기가 있다고 생각된다[1]. 이러한 과정을 되풀이 하면서 많은 종들이 생성된다고 생각된다.

*Lepilemur*에서 염색체 비교 분석을 통한 계통도 [Fig 2.]와 실제 종의 교잡(pre-LMU x pre-LSS)을 통한 종 생성 계통도[Fig 4.]를 비교하여 보면 전자에서 8+17, 11+15 염색체는 LSS가 분리된 후 재배열된 것으로 표시되지만, 후자에서 보면 이들은 이미 Pre-LSS에 존재하고 있던 염색체이다. 이들이 붙어있지 않았으면 교잡될 때 교잡종에서 환상으로 배열되는 생식세포 형성 과정이 형성될 수 없으므로 임상을 가질 수 없다. 그러므로 현존하는 다른 종들을 분지해 낼 수 있도록 이들이 융합되어 있었다고 생각하며, 이들은 pre-LSS와 pre-LMU가 교잡을 통해 LDO, LLE, LED와 LRF가 만들어진 후 LSS 자체 내에서 진화 과정동안 재분리된 것으로 생각된다. 같은 이유에서, pre-LMU에서는 8+18이 존재하고 있었으나 교잡을 통한 종 형성 이후 종내 진화과정 동안 재분리 된 것으로 생각된다.

본 연구에서 볼 때 종 분화 기작은 교잡종 군집내에서 pre-LSS의 염색체들이 동원체 부위가 활성화되므로써 융합되고 그중 pre-LMU와 교잡되었을 때 환상을 이룰 수 있도록 융합된 염색체 군들은 계속 군집 속에서 유지되다가 그와 동일한 생식세포를 만났을 때 homozygote로 되어 LDO, LLE, LED와 LRF라는 새로운 핵형의 종을 만들게 된 것으로 생각된다. 이러한 결과는 *Eulemur*의 종 분화 기작에서 처음으로 주장되었던 교잡에 의한 동원체의 활성화를 통한 종 분화 기작 이론을 뒷받침하는 또 다른 증거가 될 수 있다고 생각

된다. 그러나 *Lepilemur*의 종들을 분화시켜 내는 pre-LSS와 pre-LMU는 여우원숭이 속의 어떤 종들로부터 생성되었을까 하는 문제는 진화상 이들이 존재하기 전부터 존재하는 다른 종들의 염색체 연구가 완성되어야만 밝혀질 것이라 생각된다.

참고문헌

- [1] Dutrillaux, B., "Chromosomal evolution in primates: Tentative phylogeny from *Microcebus murinus*(Prosimian) to man", *Human Genet.* pp.48: 251-315, 1979.
- [2] Dutrillaux, B. and Y. Rumpler, "The role of chromosomes in speciation: A new interpretation", In: *Chromosomes today*. Stahl A. Luciani J. M. (eds), Allen & Unwin, London. 9:pp.75-90, 1987.
- [3] Ishak B., C. Ratomporinina., B. Brun, S. Warter and Y. Rumpler, "Meiotic study of some Lemur species and their hybrids, and possible role of Robertsonian translocations in Lemur evolution", *9th International chromosome conference*, Marseille (abstract:p154), 1986.
- [4] Rumpler Y., B. Ishak, S. Warter and B. Dutrillaux, "Chromosomal evolution in Malagasy lemurs", VIII. Chromosomal banding studies of *Lepilemur ruficaudatus*, *L. leucopus* and *L. septentrionalis*. *Cytogenet. Cell Genet.* 39: pp.194-199, 1985.
- [5] Gropp, A. and H. Winking, "Robertsonian translocation: Cytology, meiosis, segregation pattern and biological consequences of heterozygosity", *Symp. Zool. Soc. Lond.* 47: pp.141-181, 1988.
- [6] Redi, C.A. and E. Cappana, "Robertsonian heterozygotes in the house mouse and the fate of germ cells", In: *The Cytogenetics of Mammalian Rearrangements*. Liss AR Inc. New York, pp. 315-359, 1988.
- [7] Jung K-Y, "New speciation mode constructed on the *Eulemur* karyotype analysis", *Kor. J. Genet.* 19: pp.1-9, 1997.
- [8] Rumpler Y. and B. Dutrillaux, "Evolution chromosomique des prosimiens", *Mammalia* 50: pp.82-107, 1986.
- [9] White, M. J. D., "Chromosomal repatterning, regularities and restrictions", *Genetics* 79: pp.63-72, 1975.
- [10] White, M. J. D., "Mode of Speciation", W. H. Freeman. San Francisco. pp.1-500, 1978.
- [11] Dutrillaux, B. and E. Viegas-Péguignot, "High resolution R- and G- banding on the same preparation", *Human Genet.* 57: pp.93-95, 1981.
- [12] Jack W., J. R. Sites and C. Moritz, "Chromosome evolution and speciation revisited." *Syst. Zool.* 36:

pp.153-174, 1987.

- [13] Liming S., Y. Yingying and D. Xingsheng, "Comparative cytogenetic studies on the red muntjac, chinese muntjac, and their F1 hybrids", *Cytogenet. Cell Genet* **26**: pp.22-27, 1980.
- [14] Linn C. C., R. Sasi, Y. S. Fan and Z. Q. Chen, "New evidence for tandem chromosome fusions in the karyotypic evolution of Asian muntjacs", *Chromosoma* **101**: pp.19-24, 1991.
- [15] Lin, M. S. and R. L. D. Davidson, "Centric fusion, satellite DNA, and DNA polarity in mouse chromosomes", *Science* **185**: pp.1179-1181, 1974.
- [16] Lin, M. S. and R. L. D. Davidson, "Centric fusion, satellite DNA, and DNA polarity in mouse chromosomes", *Science* **185**: pp.1179-1181, 1974.
- [17] Hsu, T. C., S. Pathak and T. R. Chen, "The possibility of latent centromeres and a proposed nomenclature system for total chromosome and whole arm translocations", *Cytogenet. and Cell Genet.* **15**: pp.41-49, 1975.