

한국산 까마귀과(참새목) 鳥類의 계통 진화¹

심재한² · 박병상³ · 양서영⁴

Systematics and Evolutionary Study of the Family Corvidae(Passeriformes) in Korea¹

Jae-Han Shim², Byung-Sang Park³, Suh-Yung Yang⁴

요 약

참새목(Passeriformes) 조류인 까마귀과 조류 4속 4종과 물까마귀과의 물까마귀를 대상으로 전기영동 실험방법을 이용하여 유전적 근연관계와 종간의 분화연대를 분석한 결과, 까마귀과 4속과 두 개의 속은 다른 조류 분류군과 유사한 정도의 유전적 근연치를 나타내었으나, 조류를 제외한 다른 분류군보다는 근연치가 낮았다. 유전적 근연관계를 분석한 결과 어치(*Garrulus glandarius brandtii*)와 까마귀(*Corvus corone orientalis*)는 $S=0.81$ 로 가장 가까웠으며, 다음으로 까치(*Pica pica sericea*)가 $S=0.72$ 로 나타났다. 한편 물까치(*Cyanopica cyanus koreensis*)는 $S=0.68$ 로 까마귀과 조류 중 가장 근연치가 멀게 나타났다. 유전적 차이치로 5종간의 종 분화연대를 추산한 결과 물까마귀과 조류는 까마귀와 약 390만년 전에 분화된 것으로 나타났고, 까마귀과 조류 4종의 경우 물까치는 약 190만년 전에, 까치는 약 160만년 전에 각각 분화되었고, 약 100만년 전에 어치와 까마귀가 분화된 것으로 추정된다.

주요어 : 계통진화, 전기영동, 동위효소, 까마귀과

ABSTRACT

Electrophoresis methods were used to examined the degree of genetic relatedness and divergent times on the 4 genera 4 species of the family Corvidae and 1 species of the Family Cinclidae. Genetic relatedness between two families and between 4 genera of Corvidae showed similar to those reported at comparable taxonomic levels in other birds. But it appears to be considerably less than that of non avian taxa. Genetic relatedness between *Garrulus glandarius brandtii* and *Corvus corone orientalis* was the most close related($S=0.81$), whereas *Pica pica sericea*($S=0.72$) and *Cyanopica cyanus koreensis*($S=0.68$) were showed less close relatedness respectively. The presumed divergent time between two families was 3.9 million years before present. Whereas among the 4 species of Corvidae, the presumes divergent times of *Cyanopica cyanus koreensis* and *Pica pica sericea* were about 1.9 and 1.6 million years before present

1 접수 10월 14일 Received on Oct. 14, 1997

2 서울대학교 환경대학원 환경계획연구소 Environmental Planning Institute Seoul Nat'l Univ., Seoul, 151-741, Korea

3 인천도시생태·환경연구소 Incheon Ecology Lab., Chonghak-dong 485-3, Yonsu-ku, 406-120, Korea

4 인하대학교 생물학과 Dept. of Biology Inha Univ., Incheon, 402-751, Korea

respectively, and between *Garrulus glandarius brandtii* and *Corvus corone orientalis* was showed recently about 1.0 million years before present.

KEY WORDS : SYSTEMATIC EVOLUTION, ELECTROPHORESIS, ISOZYME, CORVIDAE

서론

鳥類綱(Aves)은 中生代 Triassic期에서 Jurassic期(약 2억 3천만년~1억 8천만년 前경) 사이에 걸쳐 번성하고 있었다고 알려진 槽齒類 중 2足步行類에서 부터 분화되어 현재 지구상에 8,000 餘種의 현존 조류가 보고되었고(Perrins and Middleton, 1984), 남한에는 총 18目 63科 420餘種 및 亞種으로 분류되어 있다(원병오, 1981). 참새目 조류는 형태적 변이가 다양하여 분류기준 설정이 애매하여 학자에 따라 분류체계에 차이가 있으나(Wetmore, 1951; Vaurie, 1959; Greenway, 1967; Kang, 1962; Won and Gore, 1971; 윤무부, 1990), 유전적으로는 매우 가까워(Avise, 1980; Avise *et al.*, 1980a, 1980b; Gutierrez *et al.*, 1983; Barrowclough *et al.*, 1984; Zink and Johnson, 1984; Johnson *et al.*, 1989) 조류의 속간 근연치가 양서류 및 포유류의 집단간 또는 아종간(Barrowclough and Corbin, 1978)의 근연치와 유사하다. 척추동물의 형태 및 유전적 종분화 속도에 대한 많은 학자들의 비교 연구결과 척추동물의 여러 분류군 중 양서류의 형태분화 속도는 타 척추동물군에 비하여 가장 느리고 조류가 가장 빠른 형태분화 속도를 갖는 것으로 보고되어 있다(Wilson *et al.*, 1974; Nolan *et al.*, 1975). 이것은 조류의 형태구조가 다양한 서식지의 생태적 조건에 쉽게 적응하면서 분화가 활발히 진행되어(Yang and Patton, 1981; Zink, 1982) 빠른 시간에 다양한 환경에 적응방사(adaptive radiation)하여 진화되었기 때문으로 보며, 특히 참새目 조류의 경우는 번식기의 울음소리, 몸의 크기 및 足筋(foot muscle)의 형태 등 형태구조의 특이성 때문에 환경에 쉽게 적응할 수 있어 종분화 기작을 더욱 촉진시켰을 것으로 추측한다(Raikow, 1986). 조류에 대한 외국의 최근 연구동향은 형태형질의 지리적 변이(Cracraft, 1985; Schnell *et al.*, 1985; Seutin *et al.*, 1992), 잡종지역에서의 종분화(Parkin and Cole, 1985; Baker and Moeed, 1987; Baker and Grand, 1990), 울음소리분석(Horn *et al.*, 1992; Loughheed and Handford,

1992; Whittingham *et al.*, 1992) 그리고 내부생식기관과 근육의 생리기작(Swierczewski and Raikow, 1981; Dial, 1992; Briskie and Montgomerie, 1993) 등의 연구 뿐 아니라, isozyme 전기영동에 의한 계통진화(Baker, 1992; Degnan and Moritz, 1992; Johnson and Marten, 1992; Love and Deininger, 1992; Pratt, 1992; Zink and Dittman, 1993)의 연구도 활발히 진행되어 Yang과 Patton(1981)은 남미 Galapagos군도에 분포하는 참새目(Passeriformes) 조류의 일종인 Galapagos finch의 계통적 유연관계 및 종분화 연대를 추정하고, Gutierrez 등(1983)은 닭목(Galliformes) 조류, Johnson 등(1989)은 Hawaii산 벌새(Fringilidae)의 계통진화를 연구하였고, 이밖에도 많은 연구가 수행되었다(Avise, 1980; Avise *et al.*, 1980a, 1980b; Barrow-clough *et al.*, 1981).

생물군의 분류 및 계통연구에서 종의 분포 및 형태형질분석 등의 기초 분류 작업은 모든 연구에 앞서 선행되어야 하는 중요한 과정으로, 분지분류학(cladistics)이나 수치분류학(numerical taxonomy)적 방법을 이용한 계통진화 연구가 활발히 진행되고 있다(Farris, 1981, 1986; Felsenstein, 1986). 그러나 이 분류에서 이용하는 형질은 주로 형태형질로서 형태형질의 선정에는 인위적인 오류가 가능하고 수렴진화(convergence)나 평행진화(parallel evolution)의 경우 정확한 계통분류학적 추적이 어렵다. 그러나 염색체 분석을 통한 세포유전학적 연구, mtDNA분석 및 전기영동법에 의한 isozyme분석 등 생화학 및 분자생물학적 연구방법은 형태형질만으로 분석하였을 때 생길 수 있는 오류를 보완할 수 있고, 각 종 및 자연 생물집단간의 정확한 비교가 가능하여 최근에는 이를 이용한 계통진화 연구가 많은 분류군에서 행해지고 있다. 자연 집단내 또는 종내에 유지되어온 다양한 유전적 변이 측정, 유전자형 구명 및 종분화 과정에서 발생하는 여러가지 기작의 유전적 특성을 분석할 수 있게 되어 자매종(cryptic species)과 같은 분류군의 분류에도 용이하게 이용하게 되었고(Avise, 1974;

Paik *et al.*, 1979; Avise *et al.*, 1980a, 1980b; Yang and Patton, 1981; Kim *et al.*, 1986; Park, 1988; Yang and Min, 1989, 1990; Dowling and Brown, 1989; Shim *et al.*, 1990), 유사종 사이의 잡종현상(Yang and Min, 1988; Paik and Yang, 1989; Kim and Yang, 1993)에 대한 분석도 가능하게 되어 계통진화 연구의 급속한 발전을 가져왔다. 한국의 조류분포는 지리적 구분으로 보아 대부분이 중국亞區에 속하며, 백두산 지역의 고지대는 시베리아 亞區에 속한다. 그러므로 한국의 조류상은 중국과 공통종이 많으며(약 90%), 소수의 근사아종이 있다. 한편 제주도와 울릉도에는 일본과 공통종이 많아, 국토 면적에 비하여 종의 구성이 다양하나 특산종은 적다고 할 수 있다. 한국산 조류에 관한 연구는 Austin(1948)이 "한국의 조류"를 간행한 이후로 연구가 시작되어 1900년대 초에는 일본학자에 의해 한국산 조류에 대한 연구가 행하여졌고(Kuroda, 1917; 1918; Mori, 1929; 1956), 1969년에는 입업시험장에서 "한국조류분포목록"을 발간하면서 한국의 419종의 조류를 기록하게 되었다. 또한 Won과 Gore(1971), 원병오(1981) 및 윤무부(1990) 등에 의하여 한국의 조류에 관한 도감이 발간되면서 조류에 관한 실질적인 연구들이 시작 되었으나, 참새目(Passeriformes)의 분류체계는 Vaurie(1959)과 Greenway(1967)의 기준에 준하였기 때문에 분류학적 검토가 필요하다고 본다. 최근 김상욱 등(1986), 박병상 등(1990)과 심재한(1994)의 isozyme 전기영동분석과 원병오와 함규황(1984), 함규황(1986), 원병오(1987), 환경청(1987), Park과 Yang(1988), 권기정과 함규황(1992) 및 박진영(1993) 등에 의한 울음소리 및 생태학적 연구가 활발하게 진행되고 있으나, 아직까지는 전기영동에 의한 조류의 isozyme 분석에 따른 계통분류학적 연구는 극히 미진한 실정으로 Yang(1980)의 미대륙과 아시아산 메추리屬(*Conturix*)에 관한 연구와 김상욱 등(1986)의 참새(*Passer montanus*) 및 박새(*Parus major*)의 아종간 계통분류 연구 그리고 현재범(1989)의 한국산 박새속(*Parus*) 조류의 계통진화학적 연구 등이 실시되었을 뿐이다. 멧금류 조류의 음성 분석은 휘파람새와 제주휘파람새 두 아종의 song변이에 관한 연구(Park and Yang, 1988)가 있었으나, 전기영동에 의한 분자수준에서의 亞種관계의 구명여부는 시도되지 않았다. 조류의 분류체계는 다양한 형태학적인 차이로 학자들간에 분류군에 대한 기준 설정이

모호한 실정으로 원병오(1971)에 의하면 딱새과(Muscicapidae)의 4아과를 각기 독립된 과로, 오목눈이는 박새과(Paridae)의 오목눈이屬(*Aegithalos*)으로 멧새類는 되새과(Fringillidae)의 멧새屬(*Emberiza*)으로 분류하였으나, 1980년대 들어서 지금의 분류체계로 변경하게 되었다. 전기영동법을 이용한 생화학적 분석은 계통분류학에 널리 사용되고 있으며(Ferguson, 1980), 형태형질만을 분석시 발생하는 분류체계의 편견과 오류를 극복할 수 있고, 각 종 및 집단간의 유전적 근연관계를 파악하여 종의 진화 경로 및 분화연대를 추정할 수 있는 새로운 방법으로 많은 분류군에 적용되었다(어류: Park, 1988; Min, 1991; Kim, 1992; 양서류: Hedges, 1986; 파충류: Paik *et al.*, 1979; Paik and Yang, 1989; 조류: Kim *et al.*, 1986; Hyun, 1989; 포유류: Johnson and Selander, 1971; Selander *et al.*, 1971; Patton *et al.*, 1975, 1976, 1981; Patton and Yang, 1977; Shim *et al.*, 1990).

본 연구의 목적은 전기영동실험 방법을 이용한 유전자 분석으로 한국산 참새目(Passeriformes) 조류 중 까마귀과(Corvidae) 조류 4속 4종, 까치(*Pica pica sericea*), 여치(*Garrulus glandarius brandtii*), 물까치(*Cyanopica cyanus koreensis*) 및 까마귀(*Corvus corone orientalis*)의 유전적 유연관계 및 계통분류학적 유의성을 구명하고자 하였으며, 이때 까마귀과 조류와 형태적으로 유사한 참새目的 물까마귀과 물까마귀(*Cinclus pallasii pallasii*)를 병행하여 실험을 실시하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

실험재료는 1986년 5월부터 1990년 2월까지 전국 12개지역에서 13회에 걸쳐 28개체를 새그물(5단×15m)과 수렵허가 지역에서 공기총을 사용하여 채집하였다(Table 1).

2. 동위효소(Isozyme) 분석

1) 시료채취

동위효소 분석은 Yang(1980)의 방법에 의하여 실험개체는 채집 즉시 dry ice(-70℃)에 급냉동시켜 실험실로 운반하였으며 실험에 사용할 조직

Table 1. Number of specimens used for this study

Family	Species	Population	Isozyme
Corvidae	<i>Garrulus glandarius brandtii</i>	3	6
	<i>Cyanopica cyanus koreensis</i>	3	4
	<i>Pica pica sericea</i>	2	8
	<i>Corvus corone orientalis</i>	2	6
Cinclidae	<i>Cinclus pallasii pallasii</i>	2	4
Total		12	28

(Heart:Liver:Kidney=1:1:1)을 적출하였다. 전기영동을 위한 시료는 4℃에서 조직과 grinding buffer(D.D.W)의 비율(V/W)을 1:2로 하여 glass homogenizer(B. Braun Co)로 마쇄한 후 Sorval RC-5B(rotor SS-34)를 이용하여 4℃에서 18,000rpm(39,000g)으로 30분간 저온 원심분리하여 상층액을 얻은 후 이를 동위효소 분석을 위한 전기영동 시료로 사용하였다.

2) 전기영동(Electrophoresis)

유전자 분석을 위한 전기영동은 Selander 등(1971) 및 박병상 등(1990)의 방법에 의해 수평 전분 전기영동(horizontal starch gel electrophoresis)을 실시하였다(Table 2). *Fum*, *Ipo*,

Me, *Adh*, *Xdh*, *Ldh*, *Gdh*, *Got*, α -*Gpd*, *Idh*, *Mdh*, *Mpi*, *Pgi*, *Pgm*, *Aco*, *Ldh*, *Pept*, *Est*, *6-Pgd*, *Gp* 및 *Sdh* 21개 효소 및 단백질에서 36개의 유전자를 검출하고 전기영동상(electromorph)을 이용하여 각 개체의 유전자형빈도(genotype frequency)를 구한 후 BIOSYS-1 program(Swofford and Selander, 1981)을 이용하여 대립인자빈도(allele frequency), 평균 다형성의 빈도(% polymorphism) 및 이형 접합자의 빈도(heterozygosity)를 구하여 종간의 유전적 변이를 조사하고(Selander, 1971), Rogers(1972)의 유전적 근연관계(genetic similarity coefficients)를 구하여 이 근연치를 토대로 UPGMA방법(Sneath and Sokal, 1973)으로 dendrogram을 작성하여

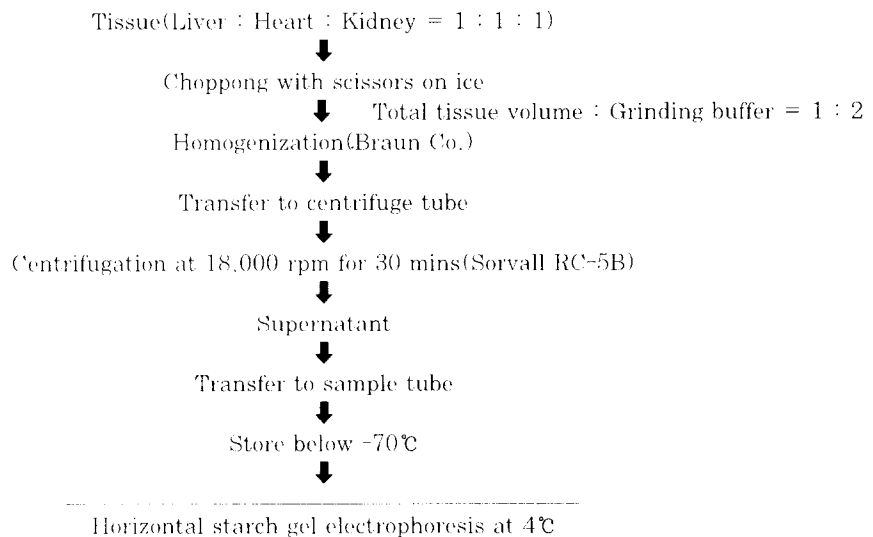


Figure 1. Experiment for electrophoresis sample extraction methods

Table 2. Buffer systems and stains for electrophoresis for this study

Buffer	E.C. No.	Enzymes	Volt / Time
Continuous tris citrate I (TC I) pH:8.0	4.2.1.3	Aconitic acid(<i>Aco</i>)	170V/1.5hrs
	5.3.1.9	Phosphoglucose isomerase(<i>Pgi-1, 2</i>)	
	1.1.4.42	Isocitrate dehydrogenase(<i>Idh-1, 2</i>)	
Continuous tris citrate II (T.C II) pH:8.0	4.2.1.2	Fumerase(<i>Fum-1, 2</i>)	100V/3hrs
	1.4.1.2	Glutamate dehydrogenase(<i>Gdh</i>)	
	1.1.1.37	Malate dehydrogenase(<i>Mdh</i>)	
	2.6.1.1	Glutamate oxaloacetate transaminase(<i>Got-1, 2</i>)	
	1.1.1.8	α -Glycerophosphate dehydrogenase(<i>α-Gpd</i>)	
	1.9.3.1	Indophenol oxidase(<i>Ipo</i>)	
	1.1.1.40	Malate enzyme(<i>Me</i>)	
5.3.1.8	Mannose phosphate isomerase(<i>Mpi</i>)		
Discontinuous citrate (Poulik) pH:8.2	1.1.1.27	Lactate dehydrogenase(<i>Ldh-1, 2</i>)	200V/3hrs
	3.1.1.1	Esterase(<i>Est-5</i>)	
	3.4.11.11	Peptidase(<i>Pept</i>)	
Lithiumhydroxide (LiOH) pH:8.1	3.1.1.1	Easterase(<i>Est-1, 2, 3, 4</i>)	300V/3hrs
	1.1.1.1	Alcohol dehydrogenase(<i>Adh</i>)	
		General protein (<i>Gp-1, 2, 3</i>)	
Tris-maleic EDTA (T.M) pH:7.4	1.1.1.44	6-phosphogluconate dehydronase(<i>6-pgd</i>)	100V/4hrs
	1.2.3.2	Xanthine dehydrogenase(<i>Xdh</i>)	
PGI-phosphate Phosphate(pH:6.7)	2.7.5.1	Phosphoglucomutase(<i>Pgm-1, 2</i>)	120V/2.5hrs
	1.1.1.14	Sorbital dehydrogenase(<i>Sdh</i>)	130V/7.25hrs

종간의 유전적 근연관계를 비교한 후 Nei(1972, 1975)의 방법에 의해 종 분화 연대 및 종분화 경로를 구명하였다.

결 과

까마귀과(Corvidae)와 물까마귀과(Cinclidae) 5종 28개체에 대하여 전기영동을 실시하여, 21개의 효소 및 단백질에서 36개의 유전자(loci)를 검출하여 2과 5종의 대립 인자 빈도를 구한 결과는 Table 3과 같다. 36개의 유전자 중 *Aco-1*, *Fum-1*, *Fum-2*, *Gdh*, *Got-2*, *Gp-2*, *Ipo-1*, *Ipo-2*, *Ldh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me* 및 *Pept*의 13개(36%)는 까마귀과 4종 및 물까마귀과 1종에서 공히 하나의

대립인자로 동일하였으나, 나머지 23개 유전자(64%)는 과간 및 종간의 대립인자 빈도에서 차이가 뚜렷하였다. *Got-1*, *Gp-3*, *Idh-2* 및 *Pgi-2*의 4개 유전자(11%)는 까마귀과 4종에서 모두 동일한 대립인자인 반면 물까마귀와는 구별되었다. *Est-2*의 유전자는 까마귀과에서 대부분(94%)의 대립인자가 동일한 반면 물까마귀와는 뚜렷한 대립인자의 차이를 가졌다.

Table 3의 대립인자의 빈도를 이용하여 Rogers (1972)의 유전적 근연치(S)와 Nei(1972)의 유전적 차이치(D)를 구한 결과는 Table 4와 같다. 물까마귀는 까마귀과 4종과는 유전적 근연치가 평균 $S=0.47$ 로 조사된 5종 중 유전적 근연치가 가장 멀었으며, 까마귀과에서는 여치와 까마귀사이에 유전적 근연치 $S=0.81$ 로 가장 가까웠으며, 까치와 물

Table 3. Allele frequencies for polymorphic loci obtained by electrophoresis of the family Corvidae and Cinclidae in Korea

Locus	Allele	1	2	3	4	5	Locus	Allele	1	2	3	4	5
<i>Aco-2</i>	a			1.00			<i>Idh-2</i>	a	1.00	1.00	1.00	1.00	
	b					1.00		b					1.00
	c	1.00	1.00				<i>Ldh-1</i>	a			1.00		1.00
	d				1.00			b	1.00	1.00		1.00	
<i>Adh</i>	a			1.00		1.00	<i>Est-4</i>	a	0.37		1.00	1.00	
	b	1.00	1.00		1.00			b	0.63				1.00
<i>Est-1</i>	a		1.00	1.00	1.00		<i>Est-5</i>	c		1.00			
	b	1.00				1.00		a					1.00
	c					1.00	b	1.00	1.00	1.00			
<i>Est-2</i>	a	0.94	1.00	1.00	1.00		c				1.00		
	b	0.06					<i>Got-1</i>	a					1.00
	c					1.00		b	1.00	1.00	1.00	1.00	
<i>Est-3</i>	a				1.00		<i>Gp-1</i>	a			1.00		
	b	1.00	1.00	1.00				b	1.00				
	c					1.00		c		1.00		1.00	1.00
<i>Idh-1</i>	a					1.00	<i>Gp-3</i>	a					1.00
	b	0.06	0.25		1.00			b	1.00	1.00	1.00	1.00	
	c	0.94	0.75	1.00			α <i>Gpd</i>	a	1.00		1.00	1.00	
a					1.00	b						1.00	
b				1.00		c			1.00				
<i>Mpi</i>	a					1.00	<i>Pgm-2</i>	a			1.00		
	b				1.00			b	1.00				
	c	1.00	1.00		1.00			c		1.00		1.00	1.00
<i>6Pgd-1</i>	a	1.00					<i>Sdh</i>	a					1.00
	b		1.00	1.00	1.00	1.00		b				0.12	
<i>6Pgd-2</i>	a	0.06						c	0.19		1.00		
	b	0.94	1.00		1.00		d	0.81	1.00		0.88		
	c			1.00		1.00	<i>Xdh</i>	a				1.00	1.00
a	1.00		1.00	1.00		b		1.00	1.00	1.00			
<i>Pgi-1</i>	b		1.00	1.00	1.00		<i>Pgm-1</i>	a		1.00	1.00	1.00	1.00
	c					1.00		b	1.00				
	a	1.00	1.00	1.00	1.00								
<i>Pgi-2</i>	a	1.00	1.00	1.00	1.00								
	b					1.00							

1. *Pica pica sericea*2. *Garrulus glandarius brandtii*3. *Cyanopica cyanus koreensis*4. *Corvus corone orientalis*5. *Cinclus pallasii pallasii*

Table 4. Rogers' (1972) genetic similarity coefficients (Above diagonal) and Nei's (1972) genetic distance coefficients (Below diagonal)

Family	Species	1	2	3	4	5
Corvidae	1. <i>Pica pica sericea</i>		0.77	0.65	0.67	0.38
	2. <i>Garrulus glandarius brandtii</i>	0.25		0.72	0.81	0.48
	3. <i>Cyanopica cyanus koreensis</i>	0.41	0.33		0.67	0.50
	4. <i>Corvus corone orientalis</i>	0.39	0.20	0.40		0.50
Cinclidae	5. <i>Cinclus pallasii pallasii</i>	0.96	0.75	0.69	0.69	

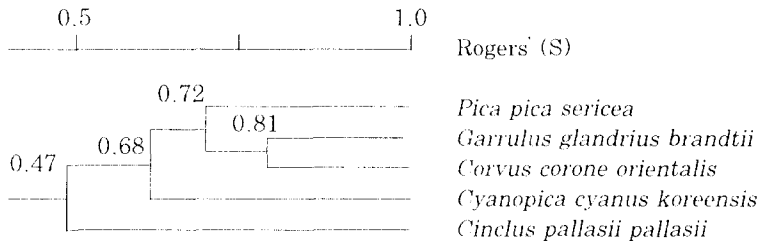


Figure 2. Phenogram of 5 species of the two families Corvidae and Cinclidae based on Rogers' (1972) genetic similarity coefficients(S) and UPGMA method

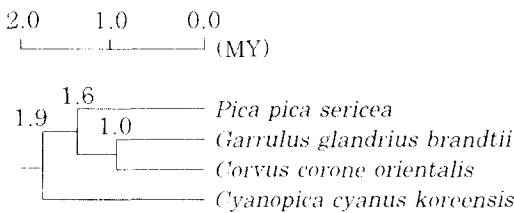


Figure 3. Estimated divergent times of 4 species of the family Corvidae based on Nei's (1972) genetic distance coefficients (D) and Nei's formula(1975)

까치가 S=0.65로 제일 멀게 나타났다. 또한 까마귀과 4種의 평균 유전적 근연치는 S=0.72로 나타났다.

Table 4의 유전적 근연치를 근거로 dendrogram을 작성하여 상기 2科 5種의 유전적 근연 관계를 조사한 결과(Figure 2), 까마귀과와 물까마귀과 조류는 뚜렷하게 구별되었다. 까마귀과의 어치와 까마귀가 S=0.81로 가장 가깝게 나타났으며, 다음으로는 까치가 S=0.72로 나타났다. 한편 물까치가 S=0.68로 까마귀과 조류 중 가장 근연치가 멀게 나타났다. 한편 까마귀과와 물까마귀과의 전체 평균 유전적 근연치는 S=0.47로 나타났다.

Table 4의 유전적 차이치로 상기의 5種 간의 종분화 연대(Nei, 1975)를 추산한 결과 물까마귀과 조류는 까마귀과와 약 390만년 전에 분화된 것으로 나타났고, 까마귀과 조류 4種의 경우 물까치는 약 190만년 전에, 까치는 약 160만년 전에 각각 분화되었고, 약 100만년 전에 어치와 까마귀가 분화된 것으로 추정된다(Figure 2). 본 실험 결과 물까마귀는 까마귀과 조류 4種과의 과간 유전적 근연치가 S=0.47로 이 값은 어류(Yang and Min, 1989) 및 양서류(Yang and Park, 1988)의 동일屬내 종

간의 근연치와 유사하였다. 본 실험에 사용된 까마귀과 조류는 모두 다른 屬이며 이들간의 평균 유전적 근연치는 S=0.72로 이 값은 어류의 sibling species간의 유전적 근연치와 대체적으로 유사하였다(Yang and Min, 1989; 1990).

고 찰

생물군을 통하여 볼 때 모든 종에 있어서 발현되는 진화 양상은 분자 수준에서의 단백질 진화(protein evolution)와 생활방식의 변화로 유발되는 형태적인 진화(morphological evolution)의 두 가지 측면에서 생각할 수 있으며, 이 두 형태의 진화 양상은 서로 독자적으로 일어나는 것이 통례이다(Wilson et al., 1974; Turner, 1974). 조류의 동일속내 종들의 단백질 수준에서의 분화정도는 다른 척추동물의 동일속내 종보다 보존적이며, 대부분의 현존하는 조류는 지질학적으로 비교적 최근인 洪積世(Pleistocene)시기에 분화되었다고 한다(Brodkorb, 1960; Moreau, 1963; Perrin and Middleton, 1984). 과거의 조류 연구는 생리(Van Tyne and Berger, 1976), 생태(Baker, 1975), 행동(Baker and Fox, 1978; Sherman, 1981) 등의 연구가 주로 행하여졌으나 분자생물학의 발전과 함께 DNA-DNA 잠종실험(Sibley and Ahlquist, 1981), 면역학적 분석(Ryttman et al., 1980) 및 전기영동(Avise, 1980a; 1980b; Zink, 1982; Gutierrez et al., 1983) 등이 활발하게 진행되었는데, 이 중 전기영동법은 조류의 계통분류나 진화의 기작(Matson, 1984)을 구명하는데 유용하게 사용되었다.

조류에 있어서 단백질분화 속도는 형태형질 분화 속도에 비하여 느리며 타 척추동물에 비하여 유전적으로 보존적이어서 유전적 차이치(D)가 적어 분화

속도가 느리다고 보고되었으며(Prager *et al.*, 1974; Prager and Wilson, 1975; Barrow-clough and Corbin, 1978; Avise *et al.*, 1980b), 단백질 분화속도가 느린 이유는 조류 생체에 보유하고 있는 세포당 DNA양이 적고, 또한 조류의 체온은 포유동물에 비하여 3~10°C가 높아 온도가 amino acid치환율을 억제하여 단백질 분화속도가 느리다고 보고하였으나(Avise, 1976), 이와는 달리 단백질 분화를 촉진하는 유전자보다 형태분화에 관여하는 유전자가 더 빨리 형태분화를 유발시켰을 것으로 보며, 또한 조류에 있어서는 형태 구조의 특이성(足筋의 형태, 날개모양, 몸의 크기) 등으로 인하여 다양한 생태적 서식처에 쉽게 적응하면서 분화가 활발히 진행되어(Yang and Patton, 1981; Zink, 1982) 빠른 시간에 다양한 서식처에 적응방산(adaptive radiation)하여 진화되었기 때문이라 보며, Dobzhansky 등(1977)에 의하면 조류에 있어서 표현되는 각각의 형질은 서로 다른 양상으로 변하는 mosaic evolution으로 설명되는데 음성행동학, 깃털색 및 깃털의 모양은 종분화와 생식적 격리를 유발시키는 중요한 요인이 되며(Johnson *et al.*, 1984), 각각의 형질이 변하는 정도는 형태학적 그리고 유전자분석으로 쉽게 비교할 수 있다(Lewontin, 1984). 특히 Wyse 등(1983)은 뇌의 크기와 해부학적 진화(anatomical evolution)사이의 상호 연관성을 제시하였는데 명금류(song bird)에 있어서는 환경보다는 행동양식이 진화의 driving force로 작용하며, 지리적 격리에 의해 나타나는 울음소리가 지역 특징에 따라 종내 방언이 되고(Marler and Tamura, 1962; Bitterbaum and Baptista, 1979; Trainer, 1983), 지역적인 방언(local dialects)은 서로 다른 방언 집단과의 premating isolating mechanism(Baker and Mewaldt, 1978; Baptista, 1977)이 작용하여 서로 특이한 환경에 적응하면서 진화하여(Baker, 1974; Hafner and Peterson, 1985) 종분화에 크게 작용(Raikow, 1986) 하였을 것으로 본다. 최근 Galapagos군도에 서식하는 일부 Darwin's finches의 생태적 조건 변화에 따른 형태 변화의 정도를 연구한 결과에서도 매우 짧은 기간 동안에 형태형질의 변화가 종 수준에서 일어나고 있음이 보고되어 있다(Grant, 1991).

오랜 지구 역사를 통하여 생물의 진화는 계속되어 왔고, 진화 과정 중 여러 요인에 의해 생물군의 유전적 특성의 변형은 종의 형성을 유도하여 다양한 분화

가 이루어졌다. 전기영동에서 얻어진 동위효소의 유전적 변이는 자연선택설과는 무관하게 각 유전자의 돌연변이율에 따라 일정한 비율로 변하는 소위 중립설에 입각한 molecular clock theory가 여러 학자들(Wilson *et al.*, 1974, 1977; Fitch, 1976; Sarich, 1977; Thorpe, 1983)에 의하여 주장된 이후 이를 근거로 하여 Nei(1975), Gutierrez 등(1983), Marten 과 Johnson(1986) 등에 의하여 각 분류군간의 분화연대 추정이 시도되었다. Nei(1975)는 여러 구조유전자의 단위시간(년)당 치환율을 평균하여 유전자의 변화율을 산출하고 $t = 5 \times 10^6 D$ (t =분화연대, D =유전적 차이치)의 공식을 유도하였다. Gutierrez 등(1983)은 닭목(Galliformes) 조류에 대한 계통진화 연구에서 이들의 조상종으로 알려진 화석연대를 추정하고 이 화석에서 분화되었으리라 여겨지는 현존종인 2 종간의 D 값을 구한 결과 $t = 26.3 \times 10^6 D$ 의 공식이 유도되었다. 그후 Marten과 Johnson(1986)은 동일 화석에 대한 연대 추정을 재 시도한 결과 화석연대의 오류가 있음을 지적하여 $t = 19.7 \times 10^6 D$ 로 개정하였다. 또한 Sarich(1977)에 의한 단백질 진화속도의 양상을 밝힌 결과에서 진화속도가 빠른 유전자의 분화연대는 $t = 2.4 \times 10^6 D$ 으로 유도되었고 대사과정에 관여하지 않는 esterase, ribonuclease, lysozyme, carbonic anhydrase 등의 효소의 분화연대는 $t = 30 \times 10^6 D$ 의 공식을 유도하는 등 현존 생물군에 대한 분화연대 추정은 여러면에서 문제점이 많으며 정확한 연대 추정이 어렵다고 보나 지질시대의 변화와 비교하는 의미에서 분화연대 추정은 의미가 있다고 보며 각 종들의 상대적 분화양상이 파악되리라 사료된다. 또한 까마귀과(Corvidae) 조류 4종의 경우에 물까치는 까마귀과 동일 조상으로부터 약 190만년전에 분화가 이루어졌고 그 다음은 까치가 160만년전 그리고 어치와 까마귀가 약 100만년전 종분화된 것으로 추정되어 본 실험에 사용된 참새목 조류의 속내 종간의 종분화는 대략 100만~190만년전으로 지질시대와 비교하면 비교적 최근인 초기 홍적세(Pleistocene)부터 이루어진 것으로 사료된다.

인용문헌

권기정, 함규환(1992) 월동기 민물도요(*Calidris alpina*)의 지방과 단백질의 변화. 한국환경과학 학회지 1(1): 23-27.

- 박진영(1993) 주남저수지에 도래하는 큰기러기와 쇠기러기의 월동생태. 경희대학교 대학원 석사학위논문, 57쪽.
- 원병오(1971) 원색과학 대사전, 제 5권 조류, 정학사, 382~389쪽.
- 원병오(1981) 한국 동식물 도감(조류생태), Vol. 25, 문교부, 413~423쪽.
- 원병오(1987) 가창오리 20,000대군의 새로운 월동지가 된 주남저수지, 자연보존, 59: 22-23.
- 원병오, 함규황(1984) 낙동강 하구 일원과 주남저수지 일원의 조류군집과 종다양성의 예비적 평가. 경희대학교 논문집 13: 99-117.
- 윤무부(1990) 최신 한국 조류 명집, 중앙정밀공사, 73쪽.
- 임업시험장(1969) 한국산 조류 분포목록, 178쪽.
- 함규황(1986) 주남저수지 일원의 조류군집과 종다양성의 예비적 평가. 경희대논문집 13: 159-171.
- 환경청(1987) 우포늪과 주남저수지의 생태계 조사, 서울, 213쪽.
- Austin, O. L.(1948) The birds of Korea. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll. 101: 1-301.
- Avise, J. C.(1974) Systematic value of electrophoretic data. Syst. Zool. 23: 465-481.
- Avise, J. C.(1976) Commentary. In perspective in ornithology(Brush, A. H. and G. A. Clark, Jr. eds.), Cambridge Univ. Press, pp. 262-270.
- Avise, J. C.(1980) Evolutionary genetics of birds II. Conservative protein evolution in North American sparrows and relatives. Syst. Zool. 29: 323-334.
- Avise, J. C., J. C. Patton and C. F. Aquadro (1980a) Evolutionary genetics of bird. I. Relationships among North American Thrushes and allies. Auk 97: 135-147.
- Avise, J. C., J. C. Patton and C. F. Aquadro (1980b) Evolutionary genetic of birds II. Comparative molecular evolution in New World warbler and rodents. Syst. Zool. 29: 323-334.
- Ayala, F. J.(1975) Genetic differentiation during the speciation process. in evolutionary biology, vol. 8. (Dobzhansky, T., M. Hecht and W. C. Steere eds.) Plenum Press New York.
- Baker, A. J.(1975) Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*). Evolution 29: 226-241.
- Baker, A. J.(1992) Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendent New Zealand populations of chaffinches(*Fringilla coelebs*). Evolution 46: 1784-1800.
- Baker, A. J. and A. Moed(1987) Rapid genetic differentiation and founder effect in colonizing populations of common mynas (*Acridotheres tristis*). Evolution 41: 525-538.
- Baker, A. J. and G. Le Grand(1990) Genetic divergence in peripherally isolated populations of chaffinches in the Atlantic Island. Evolution 44: 981-990.
- Baker, M. C.(1974) Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects. Condor 76: 351-356.
- Baker, M. C. and L. R. Mewaldt(1978) Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows. *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. Evolution 32: 712-722.
- Baker, M. C. and S. F. Fox(1978) Dominance, survival and enzyme polymorphism in dark-eyed Juncos, *Junco hyemalis*. Evolution 32: 697-711.
- Baptista, L. F.(1977) Geographic variation in song and dialects of the Puget Sound white-crowned sparrow. Condor 79: 356-370.
- Barrowclough, G. F., K. W. Corbin and R. M. Zink(1981) Genetic differentiation in the Procellariiformes. Comp. Biochem. Physiol. 69(B): 629-632.
- Barrowclough, G. F., N. K. Johnson and R. M. Zink(1984) On the nature of genic variation in birds. In current ornithology, vol., 2(Johnson, R. F., eds.) Plenum Press, New York.
- Barrowclough, G. F. and K. W. Corbin(1978) Genetic variation differentiation in the Parulidae. Auk 95: 691-702.
- Bitterbaum, E. and L. F. Baptista(1979) Geographic variation in songs of California house finches (*Carpodacus mexicanus*). Auk 96: 462-474.
- Briskie, J. V. and R. Montgomerie(1993) Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds. Condor

- 95: 442-454.
- Brodkorb, P.(1960) How many species of birds have existed? Fl. St. Mus. Bull. 5: 41-53.
- Cracraft, J.(1985) Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: a numerical cladistics analysis. Auk 102: 834-853.
- Degnan, S. M. and C. Moritz(1992) Phylogeography of mtDNA in two species of white eyes in Australia. Auk 109: 800-811.
- Dial, K. P.(1992) Avian forelimb muscles and nonsteady flight: Can birds fly without using the muscles in their wings? Auk 109: 874-885.
- Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins and J. W. Valentine(1977) Evolution. W. H. Freeman and Company San Francisco, California.
- Dowling, T. E. and W. M. Brown(1989) Allozyme mtDNA and levels of phylogenetic resolution among four minnow species (*Notropis* : Cyprinidae). Syst. Zool. 38: 126-143.
- Farris, J. S.(1981) Distance data in phylogenetics analysis. In : Advance in cladistics(Funk, V. A. and D. R. Brooks eds.). The New York Botanical Garden Bronx, New York, pp. 3-23.
- Farris, J. S.(1986) Distance stastics. Cladistics 2: 144-157.
- Felsenstein, J.(1986) Distance methods: A reply to Farris. Cladistics 2: 130-143.
- Ferguson, A.(1980) Biochemical systematics and evolution. Halsted Press New York, pp. 1-187.
- Fitch, W. M.(1976) Molecular evolutionary clock. In molecular evolution. F. J. Ayala eds. Sinauer Associate, Sunderland Massachusetts.
- Grant, B. R.(1991) Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on Isla Genovesa, Galapagos. Evolution 39: 523-532.
- Greenway, J. C.(1967) Extinct and vanishing birds of the World. Dover Publ., New York, 520pp.
- Gutierrez, R. J., R. M. Zink and S. Y. Yang (1983) Genic variation systematic and biogeographic relationships of some Galliformes birds. Auk 100: 33-47.
- Hafner, D. J. and K. E. Petersen(1985) Song dialects and gene flow in the white-crowned sparrow. *Zonotrichia leucophrys nutalli*. Evolution 39: 687-694.
- Hedges, S. B.(1986) An electrophoretic analysis of holaric hybrid frog evolution Syst. Zool. 35: 1-21.
- Horn, A. G., M. L. Leonard, L. Ractcliffe, S. A. Shackleton and R. G. Weisman(1992) Frequency variation in songs of black-capped chickadees(*Parus atricapillus*). Auk 109: 847-852.
- Hyun, J. B.(1989) A systematic study on the Paridae(Passeriformes) in Korea. MS. Thesis. Inha Univ..
- Johnson, N. K., R. M. Zink, G. F. Barrowclough and J. A. Marten(1984) Suggested techniques for modern avian systematics. Wilson Bull. 96: 543-560.
- Johnson, N. K., R. M. Zink and J. A. Marten (1989) Genetic evidence for relationships in the avian Family Vireonidae. Condor 90: 428-445.
- Johnson, N. K. and J. A. Marten(1992) Macrogeographic patterns of morphometric and genetic variation in the sage sparrow complex. Condor 94: 1-19.
- Johnson, W. E. and R. K. Selander(1971) Protein variation and systematical genetics of sibling species of cotton rat(*Sigmodon*). Studies in Genetics VII. Texas Univ. Publ. 7213: 297-305.
- Kang, Y. S.(1962) Illustrated encyclopedia of Fauna and Flora of Korea.(3) Aves. Ministry of Education, pp. 305.
- Kim, J. H.(1992) Systematic study on the Fishes of the Family Cobitidae(Pisces, Cypriniformes) in Korea. Ph. D. Dissertation. Inha Univ..
- Kim, J. H. and S. Y. Yang(1993) Systematic studies of the genus *Cobitis*(Pisces: Cobitidae) in Korea. IV. Introgressive hybridization between two spined loach

- subspecies of the genus *Cobitis*. Korean J. Zool. 36: 535-544.
- Kim, S. W., J. H. Shim and S. Y. Yang(1986) Taxonomic study on the subspecies of two passerine birds in Korea. Bull. Inst. Basic Sci., Inha Univ. 7: 123-131.
- Kuroda, N.(1917) The Bird of Korea and Manchuria. Orn. Soc. Jap. Spec. Publ. 7: 1-82.
- Kuroda, N.(1918) Notes on Corean and Manchurian Birds. Annot. Zool. Jap. 9: 495-573.
- Lewontin, R. C.(1984) Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. Am. Nat. 123: 115-124.
- Lougheed, S. C. and P. Handford(1992) Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. Evolution 46: 1443-1456.
- Love, J. and P. Deininger(1992) Characterization and phylogenetic significance of a repetitive DNA sequence from whooping cranes(*Grus americana*). Auk 109: 73-79.
- Marler, P. and M. Tamura(1962) Song "dialects" in three populations of white-crowned sparrow. Condor 64: 368-377.
- Marten, J. A. and N. K. Johnson(1986) Genetic relationships of North American cardueline finches. Condor 88: 409-420.
- Matson, R. H.(1984) Genetic variation in two insular populations of the house finch, *Carpodacus mexicanus*(Aves:Fringillidae). MS. Thesis. Long Beach, California, California State Univ..
- Min, M. S.(1991) Systematic study on the genus *Zacco*(Pisces, Cyprinidae). Ph. D. Dissertation. Inha Univ..
- Moreau, R. E.(1963) The distribution of tropical African birds as an indicator of past climate changes. In Howell F. C. and Bourliere(eds). African ecology and human evolution, pp. 28-42.
- Mori, T.(1929). Two new addition to the list of Japanese birds and new records of Korean in fauna. Tori 6: 100-108.
- Mori, T.(1956) Synopsis of Natural Monuments: Animals. Chosen Gakuho. Jour. Acad. Assoc. Koreanology Jap. 9: 323-336.
- Nei, M.(1972) Genetic distance between population. Am. Nat. 106: 283-192.
- Nei, M.(1975) Molecular population genetics and evolution. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- Nie, N. H., C. H. Hull, J. G. Jenkins, K. Steinbrenner and D. H. Beny(1975) SPSS statistical package for the social science. McGraw-Hill. Book Co., pp. 434-462.
- Nolan, R. A., A. H. Brush, N. Arnheim and A. C. Wilson(1975) An inconsistency between protein resemblance and taxonomic resemblance: Immunological comparison of diverse protein from Gallinaceous Bird. Condor 77: 154-159.
- Paik, N. K., Y. J. Kim and S. Y. Yang(1979) Biochemical variation and systematic status of the genus *Agkistrodon*(Crotalidae) in Korea. Korean J. Zool. 22: 153-164.
- Paik, N. K. and S. Y. Yang(1989) Geographic variation and interspecific hybridization between two species of the genus *Agkistrodon* (Crotalidae) in Korea. K. J. Syst. Zool. 5: 77-88.
- Park, B. S. and S. Y. Yang(1988) Song variation on two subspecies of *Cettia diphone* in Korea. Bull. Inst. Basic Sci., Inha Univ. 9: 113-124.
- Parkin, D. T. and S. R. Cole(1985) Genetic differentiation and rates of evolution in some introduced populations of the house sparrow, *Passer domesticus* in Australia and New Zealand. Heredity 54: 15-23.
- Patton, J. L., H. MacArthur and S. Y. Yang(1976) Systematic relationship of the four-toed populations of *Dipodomys heermssni*. J. Mammal. 57: 159-163.
- Patton, J. L., S. W. Sherwood and S. Y. Yang(1981) Biochemical systematic of chaetodipine pocket mice genus *Perognathus*. J. Mammal. 62: 477-492.

- Patton, J. L., S. Y. Yang and P. Myer(1975) genetic and morphological divergence among introduced rat population(*Rattus rattus*) of the Galapagos Archipelago, Equador. Syst. Zool. 24: 296-310.
- Patton, J. L. and S. Y. Yang(1977) Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers : Macrogeographic patterns. Evolution 31: 697-720.
- Perrins, C. M. and A. L. A. Middleton(1984) The encyclopedia of animals. 7: 1-25.
- Prager, E. M., A. H. Brush, R. A. Nolan, M. Nakamishi and A. C. Wilson(1974) Slow evolution of transferrin and albumin in birds according to micro-complement fixation analysis. J. Molec. Evol. 3: 263-278.
- Prager, E. M. and A. C. Wilson(1978) Phylogenetic relationships and rates of evolution in birds. Proc. XVII Int., Ornithol. Congr. 17: 1209-1214.
- Pratt, H. D.(1992) Systematics of the Hawaiian creepers *Oreomystis* and *Paroreomyza*. Condor 94: 836-846.
- Raikow, R. J.(1986) Why are there so many kinds of passerine birds? Syst. Zool. 35: 255-259.
- Rogers, J. S.(1972) Measure of genetic similarity and genetic distance. Univ. Texas Publ., 7213: 145- 153.
- Ryttman, H., H. Tegelstorm and H. Jansson (1980) Immunoelectrophoretic comparison of sera from herring gull(*Larus argentatus*) and lesser black-backed gull(*Larus fuscus*). Hereditas, 92: 113-116.
- Sarich, V. M.(1977) Rates, sample size and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. Nature(London), 265: 24-28.
- Schnell, G. D., G. L. Worthen and M. E. Douglas(1985) Morphometric assessment of sexual dimorphism in skeletal elements of California gulls. Condor, 87: 484-493.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson and B. Gentry(1971) Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I : Variation in the old-field mouse(*Peromyscus poliontus*). Studies in Genetics VI., Univ. Texas Publ., 7103: 49-50.
- Seutin, G., P. T. Boag and L. M. Ratcliffe (1992) Plumage variability in redpolls from Churchill, Manitoba. Auk, 109: 771-785.
- Sherman, P. W.(1981) Electrophoresis and avian genealogical analyses. Auk, 98: 419-422.
- Shim, J. H., N. K. Paik and S. Y. Yang(1990) A systematic study on the two subspecies of the horse-shoes bat(*Rhinolophus ferrumequinum*) in Korea. Bull. Inst. Basic. Sci. Inha Univ., 11: 131-142.
- Sibley, C. G. and J. E. Ahlquist(1981) The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. In Scudder, G. G. and J. L. Reveal (Eds.), Evolution Today Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, pp. 301-335.
- Sneath and R. R. Sokal(1973) Numerical taxonomical : the principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 573pp.
- Swierczewski, E. V. and R. J. Raikow(1981) Hind limb morphology, phylogeny and classification of the Piciformes. Auk 98: 466-480.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander(1981) BIOSYS-1: FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics. J. Heredit., 72: 281-283.
- Thorpe, J. P.(1983) The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 139-168.
- Trainer, J. M.(1983) Changes in song dialect distributions and micrographic variation in song of white-crowned sparrows(*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). Auk 100: 568-582.
- Turner, B. J.(1974) Genetic divergence of death pupfish species : Biochemical versus morphological evidence. Evolution 28: 281-294.
- Van Tyne, Jr. and A. J. Berger(1976)

- Fundamentals of ornithology, second eds. New York, John Wiley and Sons, 452pp.
- Vaurie, C.(1959) The birds of Palaearctic Fauna. I. Passeriformes. Witherby London. 762pp.
- Wetmore, A.(1951) A revised classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 117: 125-236.
- Whittingham, L. A., A. Kirkconell and L. M. Ratcliffe(1992) Difference in song and sexual dimorphism between Cuban and North American red-winged blackbirds(*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 109: 928-933.
- Wilson, A. C., L. R. Maxon and V. M. Sarich (1974) Two types of molecular evolution. Evidence from studies of inter-specific hybridization. *Proc. Nat'l Acad. Sci. U. S. A.* 71: 2843-2847.
- Wilson, A. C., S. S. Calson and J. J. White (1977) Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46: 573-639.
- Won, P. O. and M. E. Gore(1971) The birds of Korea. vol. 25. Avifauna, pp. 954-1027.
- Wyse, J. s., J. G. Kunkel and A. C. Wilson (1983) Birds behavior and anatomical evolution. *Proc. Nat'l Sci. USA* 80: 4394-4397.
- Yang, S. Y.(1980) Genetic variation and systematics of the Galliforme birds(Order Galliformes). Commemoration Papers for Professor C. W. Kim's 60th birthday Anniv., pp. 293-302.
- Yang, S. Y. and B. S. Park(1988) Speciation of the two species of the genus *Hyla*(Anura) in Korea. *Korean J. Zool.* 31: 11-20.
- Yang, S. Y. and M. S. Min(1988) Sympatry and species status of *Moroco lagowskii* and *M. oxycephalus*(Cyprinidae). *Korean J. Zool.* 31: 56-61.
- Yang, S. Y. and M. S. Min(1989) Genic variation and speciation of fishes of the genus *Moroco*(Cyprinidae). *Korean J. Zool.* 32: 75-83.
- Yang, S. Y. and M. S. Min(1990) Genetic variation and systematic of the sticklebacks(Pisces, Gasterosteidae) in Korea. *Korean J. Zool.* 33: 499-508.
- Yang, S. Y and J. L. Patton(1981) Genic variability and differentiation in the Galapagos finches. *Auk* 98: 230-242.
- Zink, R. M.(1982) Patterns of genic and morphological variation among sparrows in the genus *Zonotrichia*, *Melospiza*, *Junco* and *Passernella*. *Auk* 99: 632-649.
- Zink, R. M. and D. L. Dittmann(1993) Gene flow and evolution of geographic variation in the song sparrow(*Melospiza melodiad*). *Evolution* 47: 717-729.
- Zink, R. M. and N. K. Johnson(1984) Evolutionary genetics of flycatchers I. Sibling species in the genera *Empidonax* and *Contopus*. *Syst. Zool.* 53: 205-216.