이질배수체

한국양식 편집부

이질 배수체라는 것은 다른 종에서 유래하는 다른 비상동(非相同) 게놈을 가진 잡종의 배수체를 의미한다. 따라서 이질 배수체를 논하는 것은 다른 종간 교잡이 접합자의 발생과 유전에 미치는 영향의 체계적 이해가 전제로 된다. 이 장에서는 먼저 세포유전학적, 발생유전학적 관점에서 어류 잡종의 제 문제를 정리하고, 다시, 이것들을 기본으로 염색체 세트조작의 응용에 의해 가능하게 된 이질 배수체의 유도와 그 특성에 관한 연구의 현상을 논하겠다.

1. 다른 종간의 교잡

1-1. 잡종의 세포유전학

어류에 있어서 목(目)간, 과(科)간 교잡에는 대부분의 경우 수정이 일어나지 않지만, 속(屬)간, 종(種)간에서는 수정이 일어나, 배 발생이 개시된다. 일반적으로 속간보다도 종간의 교잡에서 잡종의 생존성과 임성이 높은 경향이 나타나지만, 결과는 교잡의 방향[정역교잡(正逆交雜)]에 의해 달라지는 경우도 있어, 계통유연 관계와의 대응은 명확하지 않다.

1) 생존성 잡종

홍송어 암컷×열기 수컷, 산천어 암컷×chinook salmon 수컷 등의 생존성 잡종은 모두 모계 종과 부계 종의 염색체 세트(게놈)를 반수씩 받아들여 양친 종의 중간 염색체 구성을 나타내는 것이 확인된다. 즉, 생존성 잡종에는 암수의 양 전핵 융합과 감수분열과정은 정상으로 진행하고, 세포유전학적 이상이 없는 것으로 판단된다.

그러나, 잡종 게놈을 구성하는 염색체의 비상동성이 높으면, 감수분열 접합기의 염색체 행동이 불규칙하고 임성의 저하가 예상된다. 실제 핵형 차가 큰 속간의 잡종 brown trout 암컷×산천어 수컷은 불임성을 나타내고, 핵형 차가 적은 종간의 잡종 홍송어 암컷×열기 수컷에서는 다음 대의 생산이 가능하다. 그러나 백연어×홍연어와 같이 핵형 차가 큰 종간에 있어서도 임성이 확인되는 예도 있어, 번식 능력을 양친 종간의 핵형 차만으로 설명하는 것은 어렵다.

2) 치사성(致死性) 잡종

발생 이상을 나타내어 부화 이전에 사망하는 치사성 잡종의 염색체 구성은 생존성 잡종의 경우와 크게 다르다. 백연어 암컷×홍송어 수컷은 치사적 이상 배로 되지만, 생존성 잡종의 경우와 같이, 양친 종의 중간 염색체 구성을 가지지만, 홍송어 암컷×백연어 수컷, 열기 암컷×백연어 수컷은 모두 이론적 수치보다도 낮은 염색체 수의 분포를 나타내는 이수체 였다(그림 1). 이것은 이수성(異數性)에 따른 유전자의 결실이 잡종 치사 원인의 하나로 되는 것을 시사하고 있다.

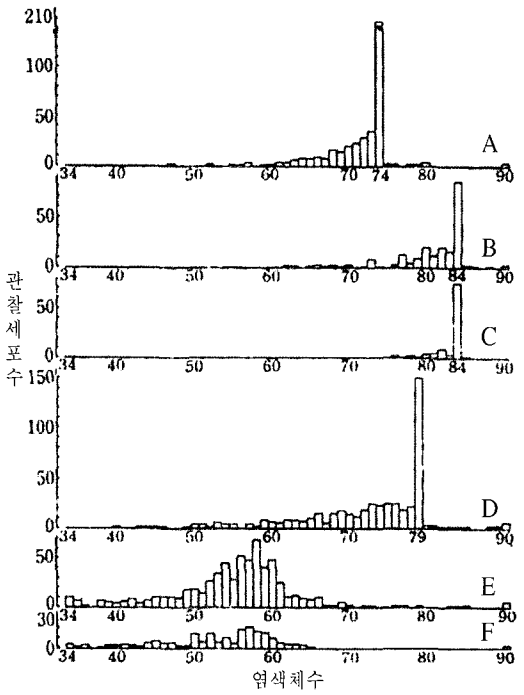

그림 1. 백연어(A), 홍송어(B), brook trout(C), 백연어 암컷과 홍송어 수컷(D), 홍송어 암컷과 백연어 수컷 (E) 및 brook trout 암컷과 백연어 수컷 (F), 배에서의 염색체 수의 분포 (Arai에서 인용).

잡종에 있어서 이수체의 출현은 수정후 난할 · 발생과정에 있어서 염색체가 세포분열에 남겨져 핵외로 배제된 결과로 추정되고 있다. 그러나 염색체의 소멸과 감소가 어떤 특정 염색체에 선택적으로 일어나는 지에 대해서는 불명확하며 앞으로의 연구가 기대된다.

3) 자연 단위발생과 배수화

앞 항목의 이수체와 같이, 다른 종의 정자로 난자와 수정시킨 결과가 반드시 게놈 구성상 잡종이 된다고는 할 수 없다는 경우가 나타났다. 연어 · 송어과 어류에서는 잡종에서 생기는 생존성 개체의 핵형이 모계 종과 동일하고, 자성발생 2배체로 석된 예(은연어 암컷×열기 수컷), 또, 모계 게놈 2조와 부계 게놈 1조를 가진 3배체 잡종(이질3배체)이 생긴 예(무지개송어 암컷×열기 수컷)가 보고되어져 있다. 교잡에 의해 3배체가 생기는 예는, 잉어 과에서 많고, 또, 가자미류 교잡에서도 자성발생 반수체의 출현이 시사되고 있다. 이러한 사실은 잡종 연구에 있어서는 그 게놈 구성의 확인이 중요하고 이것 없이는 결과의 해석을 잘못할 가능성이 있는 것으로 시사되고 있다. 과거 실시된 잡종 연구에 있어서 각종 형질이 암컷 어미 종의 한 쪽으로 치우치는 예가 알려져 있지만, 이 결과는 게놈 구성 면에서 재검토 되어져야 할 것이다.

1-2. 잡종의 발생유전학

종간의 차이를 나타내는 아이소자임을 유전자 지표로 하면, 배 발생에 있어서 잡종 성분의 출현에서 유전자 발현 시기의 추정이 가능하게 된다. Arai는 유산탈수소 효소 외에 복수의 아이소자임 지배 유전자좌에 대해서, 연어 · 송어과 어류의 생존성 잡종 발생 과정의 변화를 조사한 결과, 수정에서 배체 형성에 이르기 까지의 발생 초기에 있어서는 항상 모계 종의 아이소자임 표현형만이 나타나고, 부계 종 유래 유전자의 산물을 포함한 잡종 성분은 미아배기(尾芽胚期) 전후에 출현하는 것을 관찰하였다. 이러한 결과로 보아, 초기 배는 난세포질에 의존하여 발생을 진행하고, 잡종 게놈자체의 발현은 미아배기 전후에 일어나는 것으로 추정 관찰된다. 즉, 미아배기는 발생유전학상의 critical stage이고, 이 시기의 배 게놈의 기능 개시가 그 이후 정상 발생에 필수적인 것으로 여겨진다.

그런데, 연어·송어과 어류의 치사성 잡종 발생을 추적해 보면 염색체 구성에 불문하고, 수정 후 10~15일(수온10℃)에서 급격히 사망한다. 이 시기는 전술의 critical stage와 잘 일치하는 것으로 보아, 치사성 잡종에서는 유전자 발현에 있어 어떠한 이상이 생기고 있을 가능성이 있다. 사실 2배체의 치사성 잡종 산천어 암컷×백연어 수컷의 아이소자임 지배 유전자좌에는 미아배기 이후에도 모계 성분만이 나타나고, 잡종 성분의 출현은 전혀 나타나지 않거나, 현저히 늦어지는 것이 관찰되어, 일부 유전자의 발현이 억제되어 있는 것이 시사되고 있다.

현재 잡종 치사의 주요 원인으로서는 앞에서 밝힌 바와 같이 세포유전학적 연구와 더불어, 1) 유전자표현의 억제에 의한 기능적 이수체화와, 2) 염색체 이상에 의한 구조적 이수체화의 두 가지를 들 수 있다. 그러나 생존성 잡종에 있어서도 유전자 발현에 동조하지 않는 경우가 있고 몇몇의 잡종에서는 모계 종과 부계 종 유래의 대립 유전자 발현에 시간적 차이가 나타난다. 일반적으로 잡종에서는 치사의 원인이 되지 않더라도 유전자 발현에 어떠한 혼란을 줄 가능성이 있다.

2. 이질 배수체의 유도와 그 특성

2-1. 이질 배수체 유도 등의 이론과 기술

일부의 교잡에서는, 자연적으로 이질 배수체가 발생하지만, 이질 배수체를 확실히 유도하기 위해서는, 다른 종의 정자를 수정에 사용한 후, 접합자 처리에 의한 염색체 세트의 조작이 필요하다. 그러나, 그림 2에 표시한 것과 같이 그 이론과 기술은 동일 종 내에서 배수체(동질 배수체)를 유도한 경우와 기본적으로 동일하다.

다른 종 정자와의 수정 직후, 제2 극체 방출 저지를 하면 모계 게놈 2조(난핵+제2 극체 핵)와

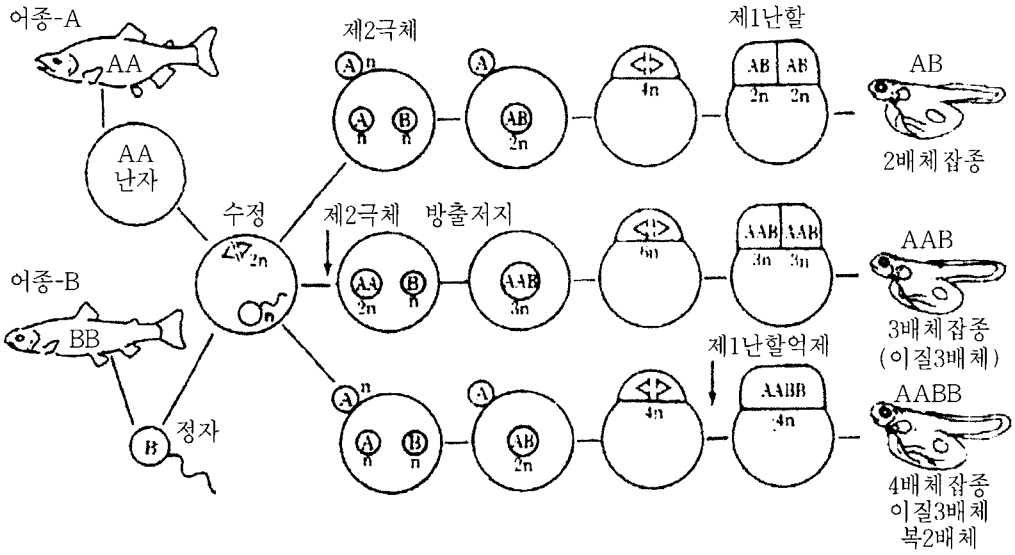

그림 2. 이종간 교잡후의 염색체 세트 조작에 의한 이질 배수체의 유도.

부계 게놈 1조(정자 핵)를 가진 이질 3배체가 생산 가능하고, Chevassus 등, Scheerer 등은 고온처리(28~29℃, 10분간)를, 그리고 Arai는 압력 처리(650~700kg/㎠, 6~7분간)를 이용하여 연어·송어과 어류에서 이질 3배체를 만들었다. 한편 제1난할을 억제하는 것이 가능하면, 모계, 부계 게놈을 각각 두 조 가진 이질 4배체(복 2배체)의 유도가 가능하지만, 이질 4배체의 생산은 Chourrout 및 Ma 와 Yamazaki가 단편적으로 보고하고 있는 것에 불과하다. 그러나 이미 무지개송어에 있어서는 압력 처리에 의해 유도한 동질(同質) 4배체와 정상 2배체의 교잡 등에 의해 차세대 배수체 생산의 성공을 보고하고 있고, 4배체 개체가 안정적으로 이루어지면 교배와 그것에 뒤따른 염색체 세트조작에 의해 더욱 고차적이고 복잡한 이질배수체 생산이 가능하게 된다.

최근 폴리에틸렌글리콜 또는 고 pH·고 Ca의 처리에 의한 정자의 융합과 그 수정을 이용한 배수화 기술이 개발되어 새로운 방법으로서 주목되고 있다. 이 방법에 의하면 다른 종 유래의 부계 게놈을 복수로 가진 이질 배수체의 유도가 가능해 질 것이다.

2-2. 이질 배수체의 유전학적 확인

교잡에 의해 특수한 발생 양식이나 게놈 구성의 변화가 생기는 예는 이미 봤다. 더욱이 잡종 배수체인 이질 배수체의 경우에도, 그 확인에는 상당한 주의가 필요하다. 이질 배수성의 확인에는 염색체 수 및 핵형의 관찰이 가장 직접적이고 확실하지만, 표본의 제작과 관찰·분석에 많은 노력을 필요로 한다. 여기서 DNA양 측정, 세포(핵) 지름 측정, 아이소자임 표현형 관찰 등의 방법을 단독 또는 병용하여 확인을 시도한 예가 많다.

그러나, 아이소자임 분석만에 의한 확인에는 충분한 주의를 필요로 하는 경우가 있다. Seeb 등에 의하면 수정 직후 고온 처리된 알에서 유래하는 chinook salmon 암컷×은연어 수컷은 명확하게 3배체의 DNA양을 가지지만, 분석한 6효소 유전자좌중 이질 3배성을 나타내는 아이소자임 표현형이 나타나는 것은 3 유전자좌에 불과하고, 다른 3 유전자좌에서는, 유전자 발현에 어떠한 부동조(不同調)가 생겨 아이소자임 표현형에 있어 2배체 잡종 또는 자성 발생체와 구별되지 않는 전기영동상이 출현한다고 한다.

2-3. 이질 배수체의 생존·치사성

일반적인 교잡 결과가 생존성으로 되는 조합에서는 이질 3배체도 생존성을 나타내지만, 교잡 결과가 치사성으로 되는 조합에서는 이질 3배체화 처리에 따라 생긴 F_1이 생존성을 나타내는 경우와 치사성을 나타내는 경우가 있다.

그림 3과 같이 백연어의 난자에 홍송어의 정자를 수정시킨 경우, 배는 양친 종의 중간 염색체 구성(2n=79)을 나타내지만 발생 이상을 일으켜 전멸한다. 그러나 압력 처리에 의해 유도된 백연어 암컷×홍송어 수컷 이질 3배체(3n=116)는 정상적인 형태 형성을 나타내고, 부화 후, 발육, 성장하였다. 여기에 비하여 역(逆)교잡 홍송어 암컷×백연어 수컷에서는 미처리 대조군과 가압처리군 모두 이수성을 나타내고, 치사하였다.

이 사실은 염색체 이상(이수체화)이 생기지 않는 교잡의 조합이라면 모계, 부계 게놈의 양적 비율을 1:1에서 2:1로 변화시키는데 따라, 발생이 이상에서 정상으로 회복하는 것을 나타내어 주목

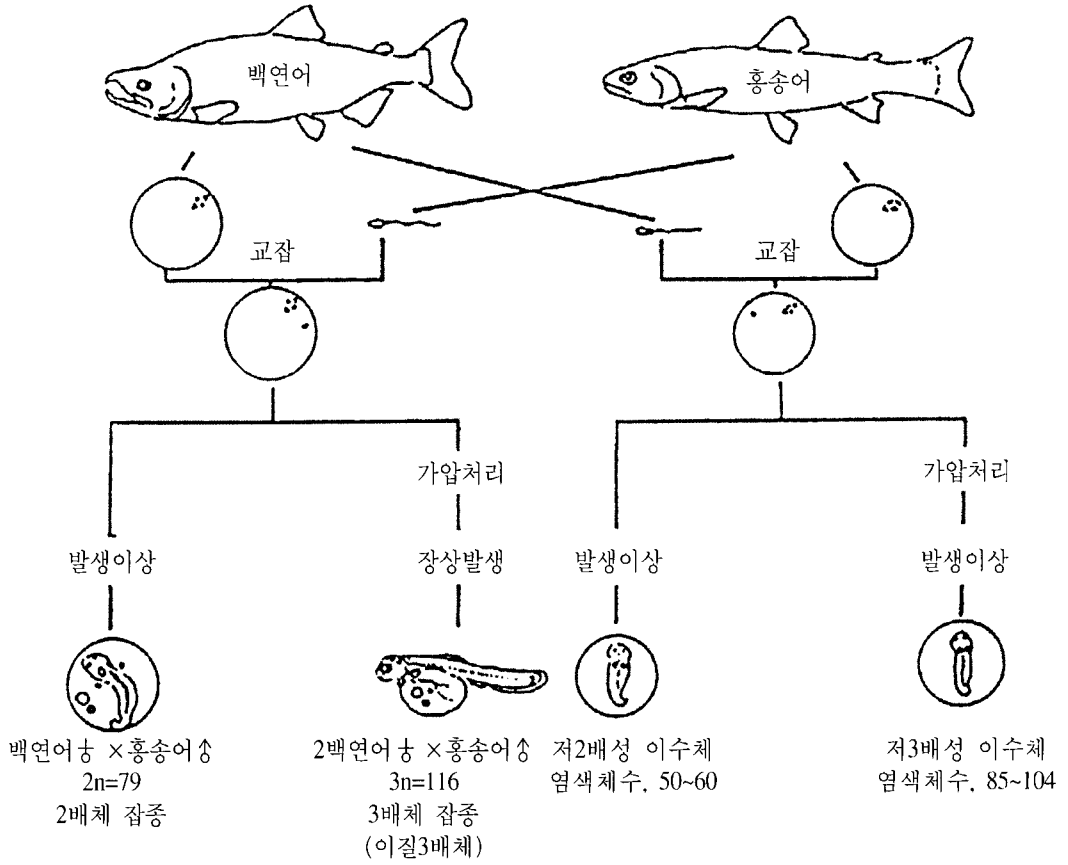

그림 3. 홍송어 · 백연어 간의 이종간 정역교잡에 있어서의 인위 이질 3배체화의 배발생과 염색체 구성에 미치는 영향(荒井에서 인용).

되는 점이다. 그러나 그 기구는 불명하며, 앞으로 많은 조합에 관한 검토가 행하여져야 하며 이질 4배체 등, 게놈 구성이 다른 배수체에서 생존성 회복 효과의 유무를 조사할 필요가 있다. 상기의 이질 3배체 이외의 배수체의 생존 · 치사성에 관한 보고는 거의 없지만, Johnson 과 Wright는 brown trout, 대서양연어 및 열기의 게놈을 각 1조 가진 생존성의 개체를 소수 얻고 있다.

2-4. 이질 배수체의 특성-형태, 임성, 성장 등

1) 형태

Purdom에 의하면, plaice 암컷×flounder 수컷 이질 3배체의 척추 골수는 plaice와 2배체 잡종 사이가 되고, 형질은 양친 유래 게놈의 양적 비율을 반영한다고 한다. 또 Scheerer 등은 brown trout 암컷×열기 수컷의 2배체와 이질 3배체간에서 좌우 가슴지느러미의 가시 수 등을 비교한 결과, 3배체에서 대칭성이 높은 것으로 나타났다. 이 사실은 이질 3배체의 발생 안전성(Developmental stability)이 높은 것을 시사하고 있고, 전술의 생존성 회복 효과와 관련하여 흥미 깊은 점이다.

2) 임성

이질 3배체 잉어 암컷×초어 수컷, 초어 암컷×흑련어 수컷은 불임으로 된다고 보고되어져 있으나, 연어·송어과 어류의 이질3배체에는 수컷이 성숙하는 예가 확인되어져, 2배체의 잡종, 또 동질 3배체의 경우와 마찬가지로, 불임화에는 여러 가지 정도의 차이가 생길 것이 예상된다.

한편, Ma 와 Yamazaki는 산천어 암컷×곱사연어 수컷의 2배체는 대부분의 경우 불임이지만, 한 개체만의 이질 4배체(복 2배체)는 정상적인 난소를 가진다고 보고하고 있다. 이 관찰은 이질 4배화에 의한 불임성 잡종의 임성 회복 가능성을 나타내어 주목할 가치가 있다.

3) 성장

가자미류의 불임성 이질 3배체는 임성을 가진 2배체 잡종이나 양친성 보다도 양호한 성장을 나타내는 것이 보고되어져, 불임화에 의한 성장도 개선을 필요로 한다. 그러나 헤테로시스 현상에 의한 성장도 개선을 이질배수체에서 관찰한 예는 찾아볼 수 없었다.

4) 그 외

그 이외에 연어·송어과 어류의 이질 3배체에는 IHN 비루스 저항성, 근육 성분의 변화가 보고되어져 있지만, 이질 3배체의 일반적인 특성으로 논하기에는, 더욱 많은 정보의 축적이 필요하다.

3. 장래 전망

거리가 먼 다른 종간의 교잡을 이용한 육종이라는 것은, 잡종 차 세대에 생기는 폭넓은 변이를 기초로 하여 유전적 개선을 꾀하는 방법이다. 그러나, 어류에서는 일반적으로 잡종 차 세대의 육성이 곤란한 것이 장벽으로 되고, 불임화 또는 헤테로시스 효과의 일방적 기대를 기본으로 한 일대 잡종의 이용이라고 하는 방향으로 연구가 진행되어져 왔다. 그리고 그 성과는 극히 일부를 제외하고 좋은 것이라고는 말할 수 없고, 오히려 육종 효과상의 한계, 수산양식 실용상의 확실성, 그리고 방류 등에 의한 유전자원 보존에의 영향이 문제점으로 지적되고 있다. 이상과 같이, 수산양식에 있어서는 육종 수단으로서 이종간 교잡은 의문시되어 있는 것이 현실이지만, 최근의 염색체 세트 조작 기술의 발전은 잡종의 배수화를 실현하여 교잡 육종의 새로운 발전 계기를 도입하기에 이르렀다. 즉, 이질배수체에 의한 잡종의 생존성 향상과 임성 회복의 가능성이 시사된 것에 의해 종래에 없는 능력을 가진 잡종 생산의 길이 개척 되어지고 있다. 가까운 장래에 임성을 가진 이질 4배체(복 2배체)를 친어로서 자연에 존재하지 않는 게놈을 가진 차세대의 안정된 생산이 가능하게 되면, 이러한 것들을 바탕으로 선택·고정을 하는데 따라 우량 품종의 개발이 기대된다. 그러나 이와 같은 경우에 있어서 중요한 것은 육종 목표의 설정이며, 이것 없이는 육종 계획의 입안이 될 수 없다. 그러기 위해서는, 각종 육종 기술의 개발도 추진되어져야 할뿐만 아니라 소재로 되는 원종(原種)의 유전적 특성 파악과, 이질 배수화, 잡종 등의 조작이 차 세대 접합자 발생과 유전에 미치는 영향의 명확한 평가가 기초로 되는 것은 논할 필요도 없을 것이다.

※본 내용은 「수산양식과 염색체조작」(제주대학교출판부, 2000년 2월)의 일부 내용을 재편집한 것입니다. 게재를 허락하여주신 제주대학교의 여인규 교수님과 국립수산과학원의 최미경 박사님께 감사드립니다.