

3단원 생명의 유전적 기초

13장 성생활 주기와 감수 분열

개념 13.1 자손은 부모로부터 염색체를 물려받아 유전자를 획득한다.

* 유전(heredity): 한세대에서 다음 세대로 형질이 전달되는 것. 그러나 아들, 딸은 부모의 동일한 사본이 아니다. 유전적 유사성과 함께 변이(variation)을 가지고 있다. 유전과 유전된 변이를 연구하는 학문을 유전학(genetics)이라고 한다.

1. 유전자의 전달

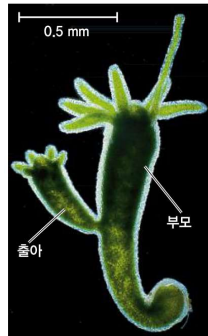
- 부모는 자손들에게 유전자(gene)라고 하는 유전 단위의 양식으로 암호화된 정보를 물려준다.
- 동물에서는 배우자(gamete, 정자, 난자를 말함.)라고 불리는 생식세포가 유전자를 한 세대에서 다음세대로 전달하는 운반체이다.

2. 무성생식과 유성생식의 비교

1) 무성 생식(asexual reproduction): 하나의 개체가 유일한 부모이고, 생식세포가 합쳐지지 않고 자신의 모든 유전자의 복사본을 자손에게 전달하는 생식. 예) 단세포 진핵생물의 유사분열에 의한 자손 생산(무성 생식), 일부 다세포 생물도 무성생식 가능(히드라의 출아, 삼나무)

- 무성 생식으로 생긴 자손은 유전적으로 부모와 똑같다. 무성 생식하는 개체는 부모와 유전적으로 동일한 개체나 집단인 클론(clone)을 만든다. 하지만 돌연변이로 약간 달라질 수 있음.

▼ **그림 13.2** 두 다세포 생물의 무성 생식. (a) 비교적 단순한 동물인 히드라는 출아에 의해 생식한다. 국부적으로 유사분열하는 세포 덩어리인 출아는 작은 히드로로 발생하여 어버이로부터 분리된다(LM 사진). (b) 원으로 둘러싸인 이 삼나무들은 중심의 그루터기를 만든 하나의 나무에서 무성 생식으로 생겨난 것들이다.



(a) 히드라



(b) 미국삼나무

2) 유성생식(sexual reproduction): 두 명의 양친으로부터 자손이 생기는 생식. 자손들은 두 부모로부터 전달받은 독특한 유전자 조합을 갖는다.

개념 13.2 성생활 주기에서는 수정과 감수분열이 교대로 일어난다.

* 생활주기(life cycle): 임신에서부터 그 자신이 자손을 낳는 것까지, 세대에서 세대로 이어지는 한 개체의 일련의 생식 역사 단계

1. 사람의 생활주기에서 염색체 세트의 행동

▼ **그림 13.5** 사람의 생활 주기. 각 세대에서 감수분열에서 염색체 세트의 수가 반으로 줄어드나 수정에 의해 염색체 세트의 수가 두 배가 된다. 사람은 반수체의 염색체 수가 23이며 한 세트를 구성한다($n = 23$); 2배체의 접합자와 체세포에서 염색체의 수는 46이며 두 세트로 이루어진다($2n = 46$).

The diagram illustrates the human life cycle as a circular process. At the top, a large orange circle represents the egg cell. A sperm cell is shown fertilizing it. A teal arrow leads to a yellow rectangle representing the zygote. From there, a teal arrow leads to another yellow rectangle representing the developing embryo/fetus. A teal arrow leads to a human figure representing the adult. From the adult, a red arrow leads to a human figure representing the parent. From the parent, a red arrow leads to a yellow circle representing the gamete (sperm or egg). A red arrow then leads back to the fertilization stage. A small inset shows a cross-section of the reproductive system. A legend box at the bottom right explains the color coding: red for the haploid (n) cycle and teal for the diploid (2n) cycle.

이 그림은 이 책에서 이후의 다른 생활 주기에서도 사용되는 규칙대로 색깔이 표시되어 있다. 옥색 화살표는 생활 주기의 반수체 단계를 강조하며, 붉은 갈색 화살표는 2배체 단계를 강조한 것이다.

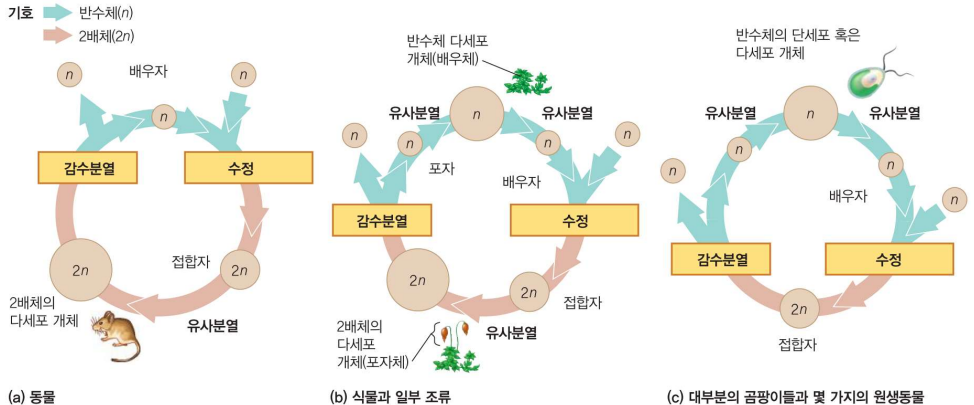
〈사람의 생활주기〉

1. 아버지 반수체(n) 정자세포와 어머니의 반수체 난자세포의 수정(fertilization)
2. 두 핵의 융합으로 생식세포가 결합하는 수정이 완성된다.
3. 수정된 세포를 수정란 혹은 접합자(zygote)라고 한다. 접합자는 이배체($2n$)이다.
4. 접합자는 유사분열을 통해 다세포 성인이 된다. 신체의 모든 체세포는 유사분열로 만들어지며 같은 DNA를 가지고 있다.
5. 단, 생식세포는 유사분열로 만들어지지 않는다. 생식세포(germ cell)는 생식소(남자는 정소, 여자는 난소)에서 감수분열(meiosis)이라는 과정으로 만들어진다. 감수분열과정에서 염색체수가 반(23 개)으로 줄어들어서 수정시 원래 염색체수(46 개)가 유지되도록 해준다.

* 감수분열은 사람만 하는 것이 아니라 유성생식을 하는 종은 모두 한다.

2. 성생활주기의 다양성

▼ **그림 13.6 성생활 주기의 세 가지 유형.** 세 유형의 공통된 특성은 감수분열과 수정이 번갈아오는 것이고, 이는 자손들 사이에서 유전적 다양성을 만드는 주요한 사건이다. 세 가지 생활 주기는 이러한 두 주요 사건이 일어나는 시점에 차이가 있다. (작은 원은 세포이고 큰 원은 개체이다.)



* 모든 성생활주기는 감수분열과 수정을 하지만 약간씩 다르다.

1) 동물의 생활 주기: 사람과 유사, 생식세포만 반수체이다.

2) 세대교번(alternation of generation): 식물과 몇 종의 조류에서 나타나는 생활주기
다세포 2배체와 다세포 반수체 시기가 번갈아 나타나는 생활 주기를 가진다.

- 포자체(sporophyte): 다세포 2배체 시기
- 포자(spore): 포자체가 감수분열로 만드는 반수체 세포
- 배우체(gametophyte): 포자체가 유사분열로 만든 다세포 반수체 시기.
- 배우자(gamete): 배우체가 유사분열로 만드는 생식세포

3) 균류, 조류, 원생생물의 생활 주기

- 생식세포가 융합해 2배체인 접합자가 형성된 뒤 바로 감수분열을 한다.
- 2배체는 접합자가 유일함.
- 감수분열로 만들어진 반수체 세포는 유사분열로 단세포 자손, 다세포의 반수체 개체가 됨
- 반수체 개체는 유사분열로 생식세포를 만든다.

개념 13.3 감수분열은 염색체 세트의 수를 2배체에서 반수체로 줄인다.

1. 감수분열의 단계

간기	G1기 → S기(DNA복제) → G2기
분열기	제1감수분열(=감수I분열, meiosis I) → 제2감수분열(meiosis II) * 2개가 아닌 4개의 딸세포를 만들고, 이배체가 아닌 반수체(n) 세포를 만든다.

▼ 그림 13.7 감수분열의 개요: 감수분열은 어떻게 염색체 수를 줄이는가? 염색체가 간기에서 복제된 후에 2배체 세포는 두 번 분열하여 4개의 반수체 딸세포를 생산한다. 이 그림은 편의상 단순하게 한 쌍의 염색체를 응축된 상태로 그려놓고 끝까지 추적하는 그림이다. (염색체는 간기에는 응축되지 않는다.)

간기

2배체 부모 세포에 있는 상동염색체 쌍

염색체 복제

복제된 한 쌍의 상동염색체를

자매 염색분체

복제된 염색체를 갖는 2배체 세포

감수 I 분열

1 상동염색체가 분리

복제된 염색체를 갖는 반수체 세포

감수 II 분열

2 자매 염색분체가 분리

복제되지 않은 염색체를 갖는 반수체 세포

2N 상동염색체

좌위 (Locus) : 유전자가 존재함
= 주소
= 표기법

여기에 들어갈 수 있는 선택적인 형태가 "대립 유전자(Alele)"

1개~N개 존재함. 2N의 개체는 최대 2개를 가짐

③ Centromere에서부터 거리

② arm

① 염색체 번호

〈 감수 I 분열 〉

1. 전기I: 핵막 소실, 중심체 이동, 방추사 형성, 염색체 응축 시작, **이른 전기I**에 비자매염색분체끼리 **교차(crossing over)**가 일어난다. 교차에 의한 X자 모양을 **교차점(chiasmata, 단수 chiasma)**이라 한다. 늦은 전기 I에는 방추사가 염색체에 부착된다. 상동쌍의 자매염색분체의 두 방추사 부착점은 단백질에 연결되어 있고 하나의 방추사 부착점처럼 작용한다. 단 상동쌍의 다른 자매염색분체의 방추사부착점은 반대 방향으로 향해 있다.

2. 중기I: 상동염색체 쌍의 각각은 다른극 쪽을 향하면서 **중기판에 정렬**된다. 각 쌍은 다른 쌍과 독립적으로 정렬된다(독립적 분리라고 함).

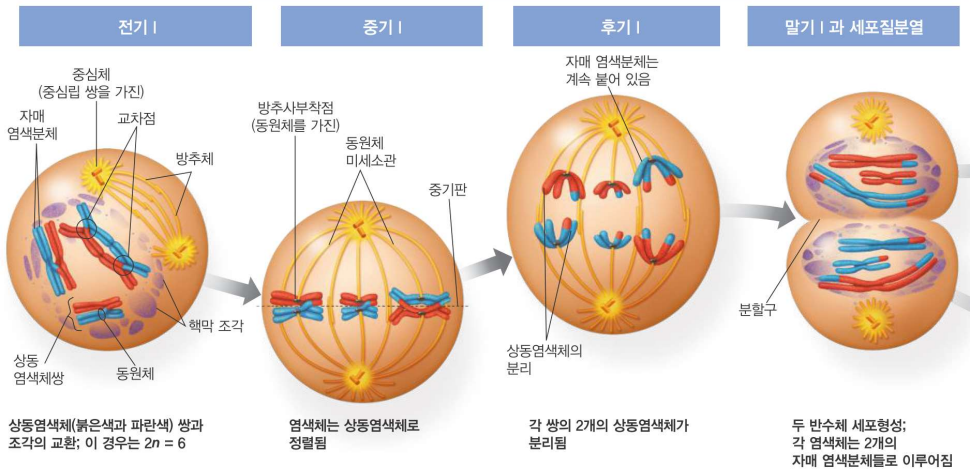
3. 후기I: **상동염색체 쌍의 분리**. 동원체에 의해 자매염색분체는 부착되어 하나의 단위로 끌려간다.

4. 말기I과 세포질분열: 세포의 반쪽은 각각 완전한 반수체 세트의 염색체를 가진다. **세포질 분열로 두 개의 반수체(n) 딸세포** 형성.

- 동물세포는 분할구, 식물세포는 세포판 형성
- 몇몇 종에서는 염색체가 풀리고 핵막이 형성됨.
- 감수 I, II 분열 사이에서는 염색체 복제 없음.

▶ 그림 13.8 탐구 동물세포의 감수분열

감수 I 분열: 상동염색체를 분리한다



전기 I

- 중심체의 이동, 방추사 형성, 핵막 소실이 유사분열처럼 일어난다. 전기 I을 거치는 동안 점차적으로 염색체가 응축된다.
- 위에서 보는 시기 이전의 이른 전기 I 동안, 각 상동염색체가 쌍을 이루므로 유전자들이 하나씩 맞춰 배열되고, **교차(crossing over)**가 일어난다; 비자매 염색분체의 DNA 분자가 단백질에 의해 절단되어 다른 분체와 다시 연결된다.
- 그림에서 보는 시기에 각 상동염색체 쌍은 X 모양을 한 한 개 이상의 영역이 있는데, 이를 **교차점(chiasmata)**, 단수는 **chiasma**이라고 하며, 교차가 일어난 부분이다.
- 그림에서 보는 시기의 후인 늦은 전기 I에는, 한쪽 극이나 다른 극에서 온 미세소관은 각 상동쌍의 동원체에 있는 방추사부착점에 부착된다. (상동쌍의 자매 염색분체에 있는 두 방추사부착점은 단백질에 의해 연결되어 있고 단일 방추사부착점처럼 작용한다.) 미세소관은 상동쌍을 중기판 쪽으로 이동시킨다(중기 I 모식도).

중기 I

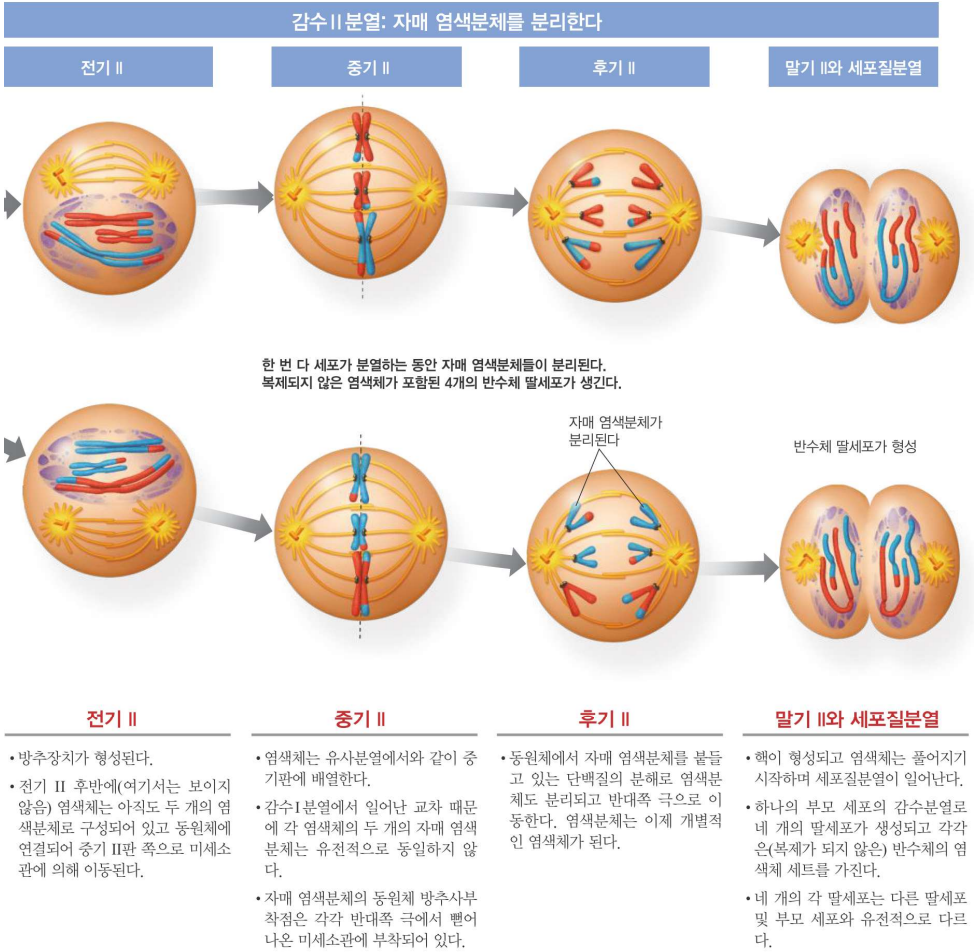
- 상동염색체 쌍은 하나의 염색체가 각각 다른 극 쪽을 향하면서 중기판에 정렬한다.
- 각 쌍은 다른 쌍과 독립적으로 정렬된다. (이러한 배열을 독립적인 분리라고 하며 나중에 설명할 것이다.)
- 한 상동염색체의 두 염색분체는 모두 한 쪽 극에서 온 동원체 방추사부착점 미세소관과 부착되어 있다; 다른 상동염색체의 두 염색분체는 반대쪽 극에서 온 미세소관에 부착되어 있다.

후기 I

- 자매 염색분체가 염색분체의 팔을 따라 붙어 있게 하는 단백질의 분해로 상동염색체 쌍이 서로 분리된다.
- 상동염색체가 방추장치의 도움으로 극 쪽으로 이동한다.
- 동원체에 의해 자매 염색분체의 접합이 지속되므로, 염색분체가 하나의 단위로 같은 극으로 끌려가도록 한다.

말기 I 과 세포질분열

- 말기 I의 시작 때에 세포의 반쪽 각각은 완전한 반수체 세트의 복제된 염색체들을 가진다. 각 염색체는 두 개의 자매 염색분체로 구성되어 있다; 하나 또는 두 개 모두의 염색분체는 비자매 염색분체 DNA의 일부분을 가진다.
- 세포질분열(세포질이 둘로 나뉘는)은 일반적으로 말기 I과 동시에 이루어져 두 개의 반수체 딸세포를 형성한다.
- 동물세포에서는 분할구를 형성한다. (식물세포에서는 세포판이 형성된다.)
- 몇몇 종에서는 염색체가 풀리고 핵막이 형성된다.
- 감수 I 분열과 감수 II 분열 사이에서는 염색체 복제가 일어나지 않는다.



<감수 II 분열>

1. 전기II: 방추체 형성, 미세소관이 자매염색분체에 각각 붙는다.
2. 중기II: 유사분열과 같이 자매염색분체가 중기판에 배열될. 하지만 교차 때문에 자매염색분체가 동일하지 않음. 자매염색분체의 동원체 방추사부착점은 반대방향으로 되어 있다.
3. 후기II: 동원체에서 자매염색분체를 붙들고 있는 단백질의 분해로 염색분체분리, 반대극으로 이동.
4. 말기II와 세포질분열: 핵형성, 염색체 풀림. 세포질분열로 4개의 반수체(n) 딸세포가 형성된다.

2. 전기 I 동안의 교차와 접합

▼ 그림 13.9 전기 I에서 교차와 접합: 자세히 보기

한 쌍의 상동염색체 부계쪽 자매 염색분체들 모계쪽 자매 염색분체들

DNA 절단 코헤신 동원체 DNA 절단

1 간기가 지나면, 염색체는 이미 복제되어 자매 염색분체가 코헤신(보라색)이라는 단백질에 의해 붙어 있다. 각 상동쌍은 길게 연결되어 있다. 두 개의 비자매 염색분체의 DNA 분자에서 정확히 대응되는 부위가 잘라진다. 염색체의 염색질은 응축하기 시작한다.

접합 복합체의 형성

2 지퍼 같은 단백질 복합체인 접합 복합체(초록색)가 형성되기 시작하여 상동염색체가 다른 상동염색체에 부착한다. 염색질의 응축은 계속된다.

자매 염색분체 자매 염색분체 접합 복합체

교차

3 접합 복합체가 완성된다; 두 상동염색체 쌍은 접합되었다고 말한다. 접합 동안에 DNA는 끊어지고 각 끊어진 말단이 비자매 염색분체의 해당 부위와 연결되어 교차가 생성된다.

교차점들 (카이즈마타)

4 접합 복합체가 해체된 후에 상동쌍은 서로 약간 떨어지나 여전히 붙어 있다. 이는 DNA가 더 이상 원래의 염색체에 부착되어 있지 않더라도 자매 염색분체 접합을 때문에 붙은 채 있다. 교차가 일어난 지점의 붙어 있는 자리를 교차점이라고 한다. 염색체는 더욱 응축하여 중기판 쪽으로 이동한다.

1. 왼쪽 그림은 간기가 끝난 직후의 전기 I 초기부터 전기 I의 비교적 늦은 시기까지를 그린 것이다.

2. 과정

① 간기 끝난 후 복제된 염색분체들은 코헤신에 의해 결합되어 있다. 전기 I의 이른 시기부터 두 개의 상동염색체들이 염색체를 따라 느슨히 연결되어 있다. 각 쌍의 유전자는 해당 유전자와 짝을 이루어 배열된다. 두 비자매 염색분체는 교차 전에 특정한 같은 위치에서 정확히 절단이 일어난다.

② 접합 복합체(synaptonemal complex)가 형성되어 두 상동쌍을 지퍼처럼 붙잡아 준다.

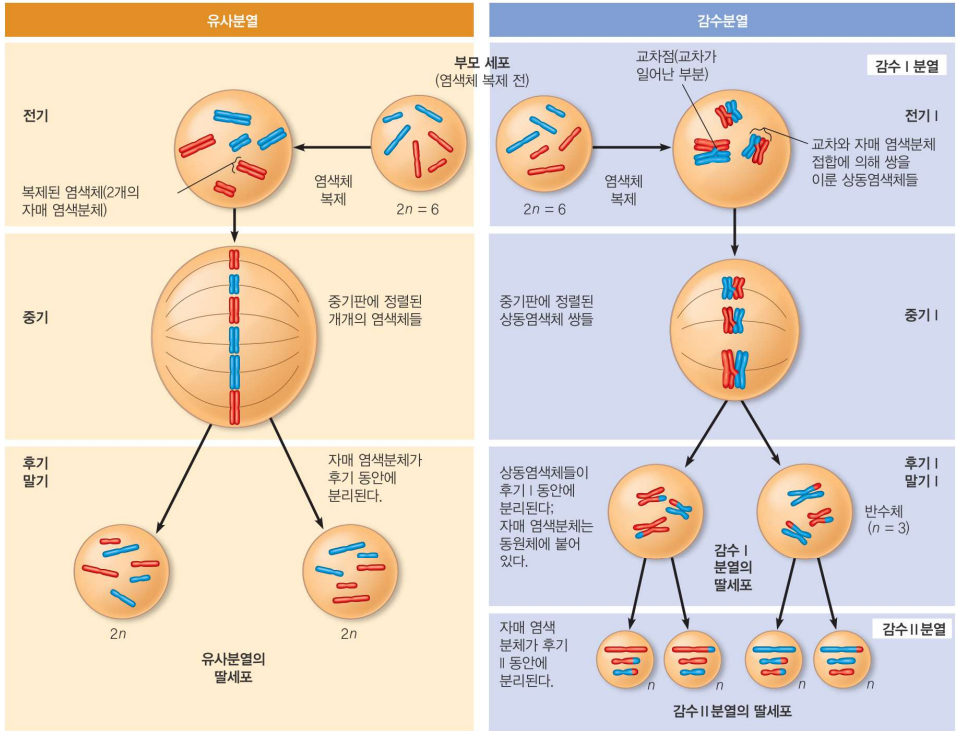
③ 위와 같은 과정을 접합(synapsis)이라고 하는데, 이때 잘려진 부위가 비자매염색분체끼리 연결된다. (부계-모계, 모계-부계끼리 연결된다.)

④ 교차가 일어난 지점들은 접합 복합체가 분해되고 상동 염색체들이 서로 약간 떨어지게 되어 교차점들(chiasmata, 단수 chiasma)를 형성한다. 이때 자매염색분체들은 계속 코헤신에 의해 부착되어 있다.

교차점에 의해 상동염색체(4개의 염색분체)는 중기 I 까지 붙어있게 된다.

3. 유사분열과 감수분열의 비교

▶ 그림 13.10 유사분열과 감수분열의 비교



요약		
특성	유사분열(2배체 및 반수체 세포에서 모두 일어남)	감수분열(2배체 세포에서만 일어남)
DNA 복제	유사분열이 시작되기 전인 간기에 일어남	감수 I 분열이 시작되기 전인 간기에 일어나지만 감수 II 분열에서는 일어나지 않음
분열 횟수	전기, 전중기, 중기, 후기, 말기를 포함하는 한 번	각각의 전기, 중기, 후기, 말기를 포함하는 두 번
상동염색체의 집합	일어나지 않음	전기 I 동안에 비자매 염색분체 사이의 교차가 일어난다; 이로 인해 생겨난 교차점들에 의해 자매 염색분체가 붙어 있어 상동염색체 쌍이 유지된다.
딸세포의 수와 유전적 구성	두 개, 각각 같은 염색체 수를 가지며 부모 세포와 유전적으로 동일	네 개, 각각은 반수체(n); 유전적으로 부모 세포 및 다른 딸세포와는 다름
동물, 균류 및 식물에서의 역할	다세포 동물 또는 식물(배우체 또는 포자체)이 단일 세포로부터 생기에 함; 생장, 수선 및 일부 종에서 무성 생식을 위한 세포를 생산; 배우체 식물에서 생식세포 생산	생식세포(동물) 형성이나 포자(균류와 포자체 식물) 형성; 염색체 수를 반으로 줄이고, 생식세포나 포자의 유전적 다양성을 제공

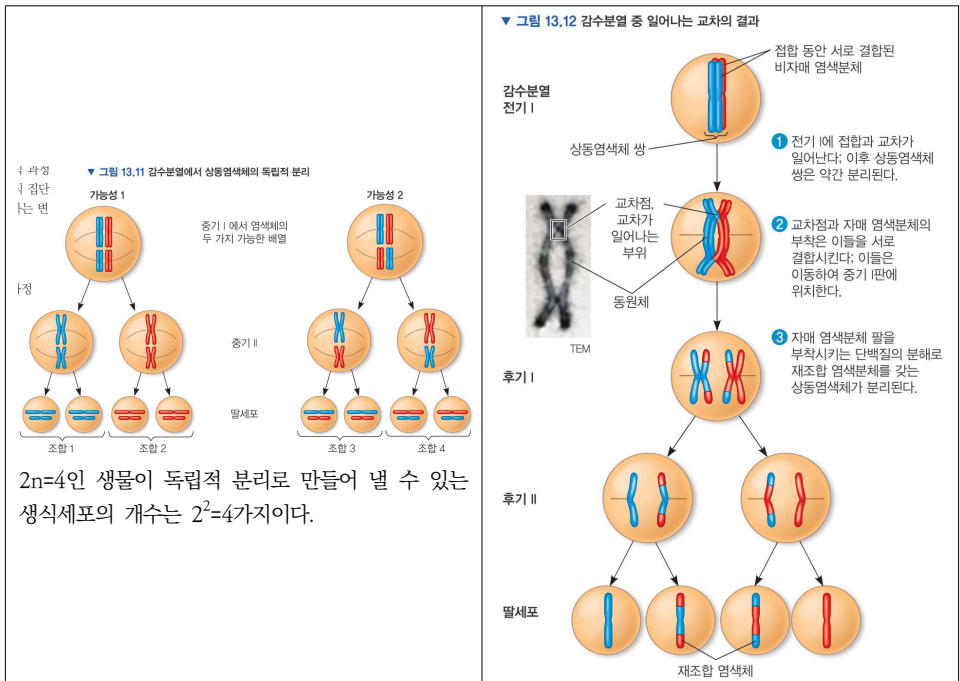
* 감수분열의 독특한 3가지 사건: 모두 감수 I분열시기에서 일어난다.
1) 접합과 교차 2) 상동쌍의 중기판 배열 3) 상동염색체의 분리($2n \rightarrow n$)
* 자매염색분체 사이에 코헤신은 2 단계로 분해된다. 감수 I 분열에서는 팔(arm)부분의 코헤신만 분해되고, 감수 II 분열에서는 동원체 부분의 코헤신이 분해되면서 자매염색분체가 분리된다.

개념 13.4 성생활 주기에서 형성된 유전적 변이는 진화에 기여한다.

1. 자손들 간의 유전적 변이의 기원

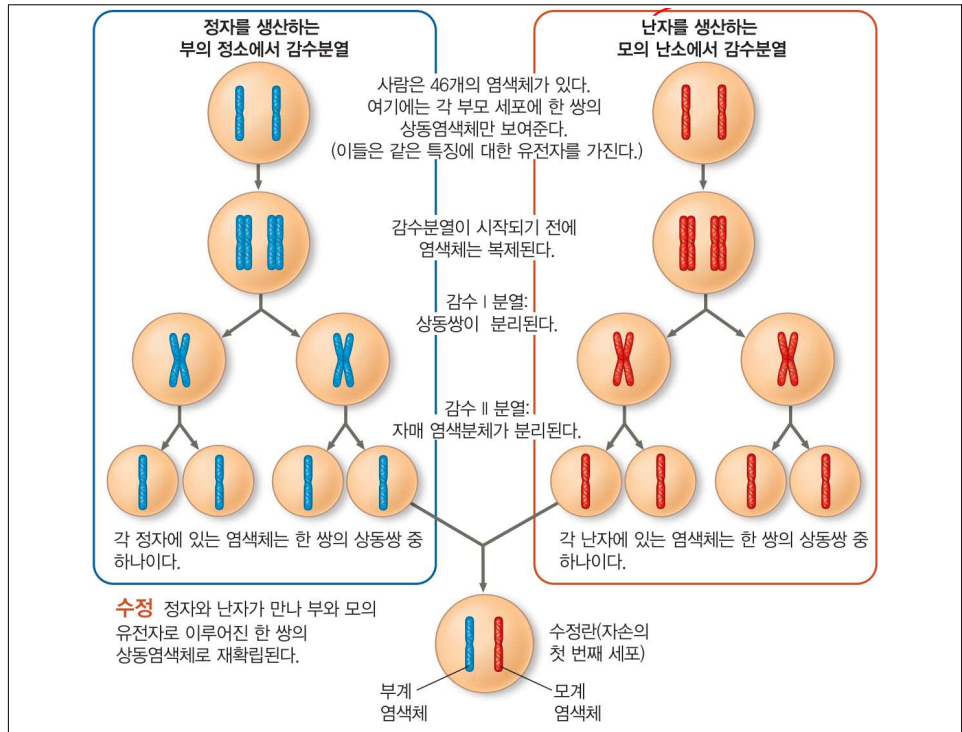
0) 돌연변이: 새로운 대립유전자가 생기게 된다.

1) 염색체의 독립적 분리: 중기 I때 상동염색체 쌍이 무작위 배열된다. 그리고 각각의 상동염색체 쌍은 독립적 분리(independent assortment)된다. 그러므로 한 남자가 염색체 독립적 분리로 만들 수 있는 정자의 개수는 2^{23} 가지(약 840만 가지)이다.



2) 교차: 교차를 통해 부모에는 없었던 새로운 재조합 염색체(recombinant chromosome)를 만들어낸다. 각 상동염색체당 평균 1~3번의 교차가 일어난다. 위 그림처럼 상동염색체 하나당 4가지의 경우의 수가 생긴다면 사람은 4^{23} 가지의 생식세포를 만들 수 있다.

3) 무작위수정: 한명의 남자와 한명의 여자에서 만들어진 정자와 난자가 만나 수정해서 그 다음 세대의 개체를 만들기 때문에 자손의 유전적 변이는 (정자의 가지 수)*(난자의 가지 수)이다. 염색체 독립적 분리로 840만 가지의 생식세포가 만들어진다면, 생식세포가 만나 접합자가 만들어지는 가지 수는 840만*840만=약70조이다.



2. 집단 내 유전적 변이의 진화적 중요성

: 유성 생식하는 종은 자손의 유전적 변이가 다양하므로 그 중에 가장 번식에 성공하는 자손이 진화에 최적이 된다.