

한국재래돼지의 G-, C-, 및 NOR-banding

손시환* · 권오섭** · 백규흠* · 정 원* · 조은정* · 강민영*

진주산업대학교 동물생명과학과 · 동물생명산업지역협력연구센터*, 농진청 축산기술연구소**

G-, C-, and NOR-banding of Korean Native Pig Chromosomes

S. H. Sohn*, O. S. Kweon**, K. H. Baik*, W. Jung*, E. J. Cho* and M. Y. Kang*

Department of Animal Science and Biotechnology & RAIRC, Jinju National University*,
National Livestock Research Institute, R. D. A.**

ABSTRACT

Using the G-, C-, and NOR-banding techniques, a karyotyping for Korean Native Pig was performed. Blood samples were collected from 50 male Korean Native Pigs that had been bred at the National Livestock Research Institute and then blood cells were prepared from *in vitro* cultures followed by karyotyping; G-, C-, and NOR-banding patterns of metaphase chromosomes were analyzed. The karyotype of Korean Native Pig is 38, XX or XY which consists of 5 pairs of submetacentric chromosomes(Group I), 2 pairs of acrocentric chromosomes with short p-arm(Group II), 5 pairs of medium metacentric chromosomes(Group III), 6 pairs of acrocentric chromosomes(Group IV) and metacentric X and Y sex chromosomes. On GTG-banding, the Korean Native Pig exhibited a typical and identical banding pattern in each homologous chromosomes. Overall chromosomal morphology and positions of typical landmarks of the Korean Native Pig were virtually identical to those of Committee for the Standardized Karyotype of the Domestic Pig(CSKDP). However, numbers of G-bands of the Korean Native Pig chromosomes were more than those of CSKDP. In chromosomes 1, 3, 5, 6, 7, 8, 13, 14, 15, 16, 17, 18 and X, the Korean Native Pig exhibited more separated bands as compared with CSKDP. In C-banding patterns, although the quantity of heterochromatin was variable in each chromosome, most of the Korean Native Pig chromosomes had heterochromatic C-bands on centromeres. However, the heterochromatic C-band was constantly observed on the whole Y chromosome. In AgNOR staining, the NORs were located at centromeres on the chromosomes 8 and 10. The number of NORs per metaphase ranged from 2 to 4 giving a mean value of 2.13. The number of NORs were distributed on all chromosome pair 10 but not on chromosome 8. The sizes of NORs were also differed between homologous chromosomes 8. Numbers of NORs of Korean Native Pig were significantly higher than those of Yorkshire. The pattern of pig NORs was polymorphic in breeds, individuals and cells, especially on chromosome 8.

(Key words : Korean Native Pig, G-banding, C-banding, NORs, Chromosomes)

I 서 론

지금까지 염색체 분석을 위하여 다양한 banding 방법이 개발되고 여러 생물 종에 적용

되어져 왔다. Caspersson 등(1970)이 사람에게 있어 최초로 Q-banding을 소개한 이래 Seabright (1971)가 trypsin을 이용한 G-banding 방법을 소개하였고, Sumner(1972)는 heterochromatin만을

Corresponding author : S. H. Sohn, Dept. of Animal Science & Biotechnology, Jinju National University, Jinju 660-758, Korea. Phone : (+82)55-751-3264, E-mail : shsohn@jinju.ac.kr

선택적으로 인지할 수 있는 C-banding 방법을 소개하였다. 이후 형광염료를 이용한 R-banding 기법, T-banding 기법 등도 소개되었으며, Nucleolus Organizer Regions(NORs)를 분석하기 위한 AgNOR 염색방법도 소개되었다(Goodpasture와 Bloom, 1975).

돼지 염색체의 banding 양상은 Gustavsson 등 (1972)이 이의 Q-banding을 제시한 이래 Berger (1972), Hansen-Melander와 Melander(1974) 등이 돼지의 G-band 양상을 소개하였고, 이후 많은 연구보고들과 더불어 1976년 영국의 Reading Conference(1980)에서 돼지를 포함한 여러 가축들에 대한 표준 핵형이 설정되었다. 이를 바탕으로 보다 발전된 band 표지를 이용하여 돼지 (*Sus scrofa*)의 표준 핵형이 1988년 돼지국제표준핵형위원회(Committee for the Standardized Karyotype of the Domestic Pig, 1988)에서 재설정되었고, 근래에는 high-resolution banding 방법을 이용한 더욱 정밀한 돼지의 핵형이 소개되고 있다(Yerle 등, 1991). 국내에서도 김 등 (1994)과 김과 손(1995)이 Yorkshire, Landrace, Duroc에 대한 염색체의 상대적 길이와 동원체 지수를 비교 분석하였고, 이들의 G-banding을 제시한 바 있다. 돼지의 heterochromatin 분석을 위한 C-banding에 관한 연구로서는 Lin 등 (1982)이 모든 상 염색체의 동원체 부위와 Y 염색체의 장완(q-arm) 부위가 heterochromatin임을 보고하였다. 핵인 형성 부위로서 rRNA 합성에 관여하는 NORs에 관한 연구도 최근 활발히 진행되고 있다. 돼지의 NORs는 8번과 10번 염색체에 존재하는 것으로 알려져 있고, NORs의 수는 개체에 따라 1개에서 4개 정도 있으므로 분석되어 각각 8번 및 10번 염색체에서 NORs의 수적 변이양상이 나타남을 보고하였다(Czaker와 Mayr, 1980; Mellink 등, 1992; 1994).

이와 같이 돼지 염색체에 대하여 다양한 banding 분석이 이루어져왔고, 염색체와 관련한 많은 유전적 표지가 구명되었으나 우리나라 고유 축종인 재래돼지에 대한 염색체 분석에 대해서는 거의 연구 보고 된 바 없는 실정이다. 그러나 최근 분자유전학적 기술의

진보와 더불어 재래돼지에 대해서도 이러한 기술을 이용한 유전적 특성을 밝히고자 하는 많은 시도들이 있는데 이들 중 유전자 지문법을 이용한 가계 또는 품종의 식별이나 유용 유전자의 marker들을 탐색하고 구명하는 연구들이 매우 활발히 진행되고 있다(여 등, 1997; 김 등, 1997; 김 등, 2001; 정 등, 2001). 재래돼지의 가계 분석, major gene의 확인 및 염색체상 유전자의 물리적 지도 작성 등 종합적 유전 특성 구명을 위하여서는 이러한 분자유전학적 연구들과 더불어 염색체의 핵형 분석이 필수적인 기초 자료라 하겠다. 따라서 본 연구에서는 한국재래돼지 염색체의 핵형 제시를 위하여 GTG-banding에 의한 G-band 표지를 설정하고, C-banding에 의한 heterochromatin의 양상을 분석하며, AgNOR 염색법에 의한 염색체상 NORs의 분포 양상을 고찰하고자 한다.

II 재료 및 방법

1. 공시축

본 시험은 축산기술연구소에서 선발 육종중인 재래돼지 중모돈 50두를 대상으로 각 개체별 혈액채취로서 핵형 분석을 수행하였고, Yorkshire를 이의 대조축으로 공시하였다.

2. 혈액배양을 이용한 염색체 분리

돼지의 혈액 배양으로부터 염색체 분리는 손과 정(1994)이 제시한 포유동물의 혈액배양법을 다소 변형시켜 다음과 같이 실시하였다. Heparinized vacuum tube를 이용하여 각 개체의 경정맥으로부터 혈액을 채취하여 배양액 10ml당 0.5ml의 전 혈액을 이용하여 배양하였다. 배양액은 RPMI 1640을 기본 배양액으로 하여 10% fetal bovine serum, 1% penicillin-streptomycin, 1% PHA mitogen(이상 Gibco, Invitrogen Corp. Grand Island, NY, USA)을 첨가하였고, 37.5℃ 5% CO₂ 배양기에서 72시간 배양하였다. 중기 상의 유도를 위하여 배양종료 50분전에

colcemid 0.1 μ g/ml(Gibco, Invitrogen Corp. Grand Island, NY, USA)을 처리하였다. 세포 수확 후 저장처리는 0.06M KCl (Sigma Chem, St Louis, MO, USA)로서 20분간 처리하였고, 고정 처리는 methanol과 acetic acid를 3:1로 혼합한 Carnoy's액으로 3회 반복 실시한 후 표본을 제작하였다.

3. GTG-banding 및 C-banding

G-banding은 하루 정도 가온판에서 건조된 표본을 이용하여 Wang과 Federoff(1974) 방법과 동일하게 실시하였다. 준비된 표본을 0.05% trypsin(Gibco, Invitrogen Corp. Grand Island, NY, USA)에 1분 정도 담근 후 Ca이온과 Mg이온이 없는 차가운 D-PBS(Gibco, Invitrogen Corp. Grand Island, NY, USA)로 행구어 내고 2% Giemsa (BDH Lab. Poole, UK) 염색액에 10분간 염색하고 검경하였다. C-banding은 Sumner(1972)의 방법을 다소 수정하여 실시하였다. 최소 3일간 건조된 슬라이드를 0.2N HCl에 1시간 정치한 후 초자수로 씻어내고 5% Ba(OH)₂ (Sigma Chem, St Louis, MO, USA)에 20~)분간 침적하고 0.05N HCl로 행군 후 초자수로 씻어내었다. 처리된 슬라이드는 2X SSC용액으로 60℃ 서 1시간 정치하고 수세한 후 0.04% Leishman 염색액(Sigma Chem, St Louis, MO, USA)으로 5분간 염색하였다.

4. AgNOR 염색

AgNOR 염색은 Bloom과 Goodpasture(1976)가 제시한 방법을 다소 변형하여 실시하였다. 이를 간략히 소개하면 60℃ 슬라이드 가온판에서 이틀 정도 건조시킨 염색체 표본을 이용하여 표본 위에 50% AgNO₃(Sigma Chem, St Louis, MO, USA) 용액을 세 방울정도 떨어뜨린 후 cover slip으로 덮고 빛이 투과되지 않는 moist chamber안에 넣은 다음 37℃ 배양기에서 24시간 배양하였다. 배양 후 초자수로서 2회 이상 세척하고 이를 검경하였는데 만약 염색이 부족할 경우 재 염색시킨 후 다시 배

양하였다.

III 결과 및 고찰

1. 재래돼지의 G-banding과 G-band 표지설정

염색체 내 DNA 구성이나 이들의 화학적 조성에 따라 나타나는 banding방법들이 개발되면서 이를 이용하여 각 종의 유전적 특성 구명이나 유전적 표지로 활용하고 있다. 염색체의 G-banding은 분리된 염색체에 trypsin이나 urea 또는 hot saline-citrate에 표본을 처리한 후 Giemsa 염색을 함으로서 생성되는 band이다. 본 연구에서는 재래돼지 염색체의 G-banding 양상을 고찰함으로써 한국 재래돼지 염색체의 G-band 표준 표지를 설정 제시하고자 한다.

Fig. 1은 한국재래돼지의 각 분열시기별 염색체의 G-banding을 나타낸 것이고, Fig. 2는 대표적인 G-band 핵형양상이다. 한국재래돼지의 핵형은 38, XX 또는 XY로서 5쌍의 submetacentric chromosomes(Group I), 짧은 단완을 가진 2쌍의 acrocentric chromosomes(Group II), 5쌍의 metacentric chromosomes(Group III) 및 동원체가 말단부에 있는 6쌍의 acrocentric chromosomes(Group IV)로 구성된 36개의 상염색체(autosomes)와 metacentric인 XX 또는 XY 성 염색체로 구성되어 있다. 재래돼지의 G-banding은 각 상동 염색체별 고유한 특징적 밴드 양상을 나타내고 있으며, 거의 모든 염색체의 동원체 부위가 염색되지 않는 특징과 더불어 상염색체의 대부분은 central negative band 양상을 보이는 반면 X 염색체는 central positive band를 보이며, Y는 q-arm 전체가 negative band로 나타난다. 이러한 landmarks는 돼지의 국제표준핵형(1988)과 큰 차이가 없는 양상이다. 따라서 고분염분석(high-resolution banding)에 의한 전기 혹은 전중기상으로 미세 band를 비교 분석하여 이를 토대로 재래돼지의 표준 G-band idiogram을 Fig. 3에 제시하였고, Table 1은 본 idiogram에 따른 재래돼지의 염색체별 G-band landmarks를 설정한

Table 1. G-banding serving as landmarks in the Korean Native Pig

Chromosome no.	Arm	No. of regions	Landmarks and bands
1	p	2	Central negative band(21)
	q	3	Central negative band(21), Subdivided bands in q14 and q210
2	p	1	Central positive band(12)
	q	2	Broad proximal negative band(21)
3	p	1	Central positive band(14)
	q	2	Central negative band(21), Subdivided into 3 sub-bands(14)
4	p	1	Central positive band(14)
	q	2	Negative band(21) in the distal half
5	p	1	Proximal positive band and subdivided into 3 sub-bands(12)
	q	2	Central broad negative band(21)
6	p	1	Central positive band and subdivided into 3 sub-bands(12)
	q	3	Negative band in the distal half(31), Subdivided into 3 sub-bands(34)
7	p	1	Central positive band and subdivided into 3 sub-bands(12)
	q	2	Central strong positive band(21)
8	p	2	Central negative band(21), Subdivided into 3 sub-bands(22)
	q	2	Broad negative band in proximal half(21), Subdivided into 3 sub-bands(26)
9	p	2	Positive band in distal half(21)
	q	2	Central positive band(21)
10	p	1	Telomeric positive band(16)
	q	1	Central positive band(14)
11	p	1	Proximal positive band(12)
	q	1	Proximal positive band(12)
12	p	1	Central positive band(14)
	q	1	Central negative band(13)
13	q	4	Proximal negative (21) and central negative band (31), negative band in the distal half(41), Subdivided into 2 sub-bands(11)
14	q	2	Negative band in the proximal half(21), Subdivided into 3 sub-bands(24)
15	q	3	Central positive band(21), Subdivided bands in q11, q12 and q25
16	q	2	Broad negative band in the distal half(21), Subdivided bands in q14 and q22
17	q	2	Distal positive band(12), Subdivided into 3 sub-bands(22)
18	q	2	Central positive band(21), Subdivided into 2 sub-bands(11)
X	p	2	Central strong positive band(21)
	q	2	Proximal positive band(21), Subdivided into 2 sub-bands(22)
Y	p	1	Central positive band(12)
	q	1	Whole negative band

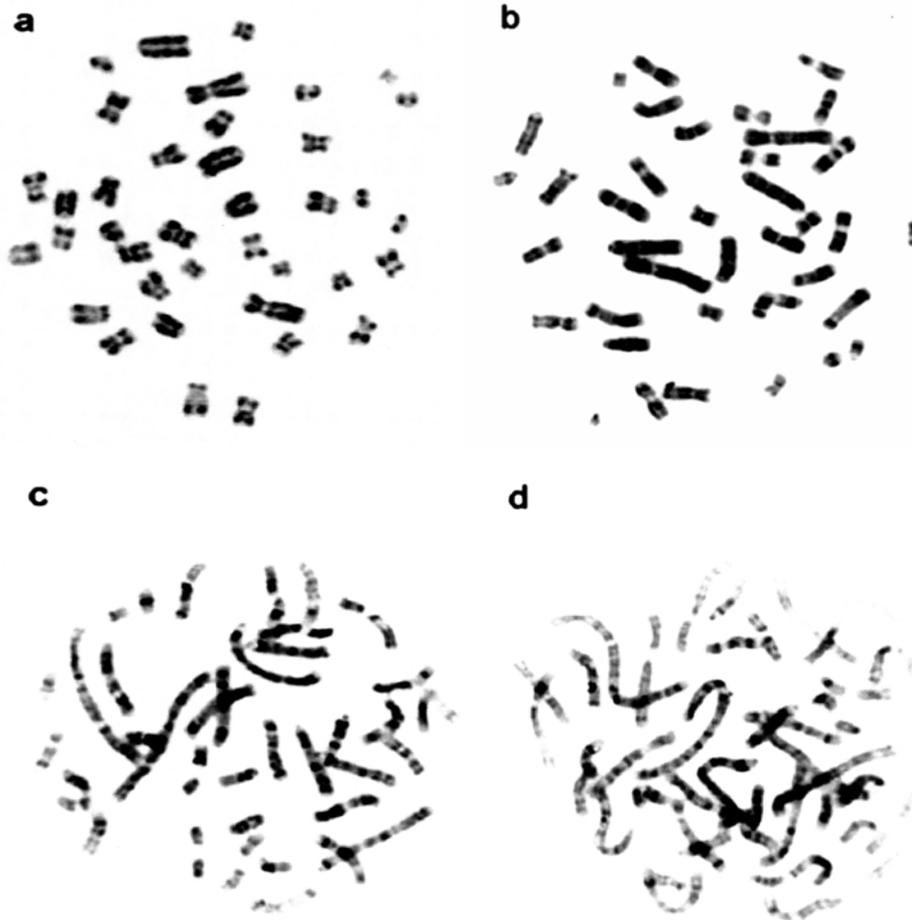


Fig. 1. G-banded chromosome spreads of late metaphase (a), mid-metaphase (b), early metaphase (c) and prophase (d) of Korean Native Pig.

것이다.

재래돼지의 경우 국제표준핵형과 1번, 3번, 5번, 6번, 7번, 8번, 13번, 14번, 15번, 16번, 17번, 18번 및 X 염색체에서 G-bands의 수적 차이를 보이며 이러한 차이는 대부분 각 염색체의 sub-bands 분리에 따른 것으로 나타났다. Sub-bands의 출현 현상은 품종 간 차이에 기인된 유전적 표지라기보다는 염색체 응축도에 따른 major band의 분리 양상으로 사료된다. 즉, 염색체상의 proximal과 distal part의 broad band가 초기 중기 상태에서는 분리된 양상을 보이다가 세포분열의 진행과 더불어 중기 상태에서 염색체가 응축되어 인접된 band들이

겹쳐져 나타나는 양상으로 해석된다.

2. 재래돼지의 C-banding

C-banding은 염색체내 이질염색질을 간접적으로 나타내는 banding기법으로 heterochromatin은 세포분열과정 중 염색체상에서 지속적으로 응축된 부위로서 이를 구성하고 있는 DNA는 유전자로서의 기능이 없는 것으로 알려져 있고 대부분 고도의 반복 염기서열로 구성되어 있다(Comings 등, 1973; Pathak과 Arrighi, 1973; Holmquist, 1979).

Fig. 4는 재래돼지 염색체의 C-banding을 제



Fig. 2. The G-banded metaphase and karyotype of Korean Native Pig.

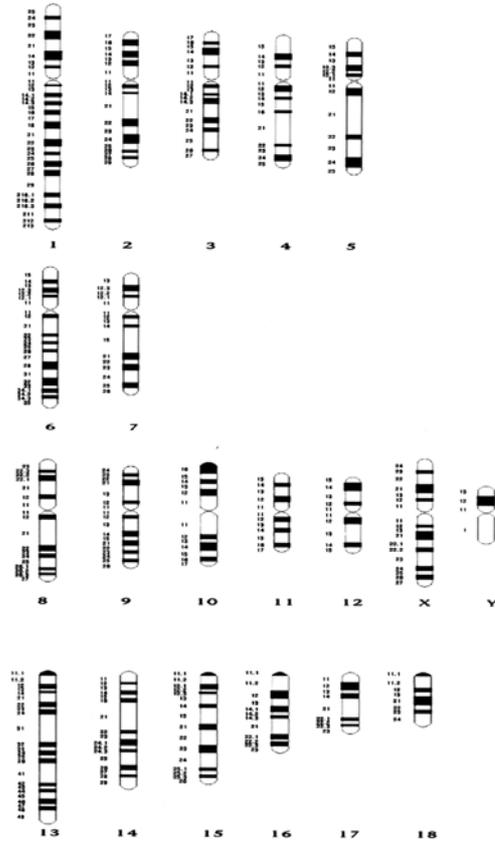


Fig. 3. Idiogrammatic representation of G-banded chromosomes in Korean Native Pig.

시한 것으로 채래돼지는 거의 모든 상 염색체의 동원체 부위가 heterochromatin으로 구성되어 있으며 Group간에 뚜렷한 분포율의 차이를 보이고 있다. Acrocentric으로 구성된 IV group의 경우 10% 이상의 heterochromatin 양상을 보인 반면 가장 긴 metacentric chromosomes로 구성된 I group의 경우 4% 이하의 분포율을 나타내었다. 반면 성 염색체인 X의 경우는 동원체 부위에 3~ % 정도의 heterochromatin 분포율을 나타내고 있으나, Y 염색체는 동원체를 포함한 염색체의 전장에 걸친 heterochromatin의 분포양상을 보인다. 한편 Group IV 및 Y 염색체의 heterochromatin은 품종 간, 개체 간, 심지어는 세포 간 양적 다형 현상을 보이고 있다. 이러한 heterochromatin의 다형성은 사람을 포함한 여러 동물 중에서 나



Fig. 4. C-banded metaphase chromosomes of Korean Native Pig.

타나고 있고 돼지에서도 본 결과와 유사한 다형 양상을 보고하고 있다 (Hansen, 1982; Lin 등, 1982; Di Meo 등, 1998). 또한 이들은 특정 돼지 품종에 있어 heterochromatin이 동원체 부위뿐만 아니라 1번, 3번 및 16번 염색체에서 interstitial C-band가 존재함을 제시하였으나 본 결과에서는 모든 염색체에서 interstitial band의 양상은 발견할 수 없었다. 이러한 차이점은 품종 간 유전적 차이에 의한 결과로 볼 수 있겠으나 C-banding의 처리 방법에 의한 차이도 배제할 수 없다.

3. 재래돼지의 NORs

NORs는 핵인 형성부위로서 18s + 28s rRNA 합성에 주된 역할을 하는 유전자를 함유하고 있는 곳으로 종별 특정 염색체 부위에 존재한다. 염색체 상에 AgNOR 염색은 이전 간기 상태에서 단백질의 전사가 활성화된 NORs의 위치를 나타낼 뿐만 아니라 NORs의 활성도를 간접적으로 나타내기도 한다(Zurita 등, 1998).

AgNOR 염색에 의한 재래돼지의 NORs의 출현양상은 Fig. 5와 같다. AgNOR 염색 후 G-banding을 한 결과 재래돼지의 NORs는 8번 및 10번 염색체에 존재하는 것으로 확인되었고, 이들의 분포위치는 각 염색체의 동원체 주

위에 있는 것으로 나타났으며, NORs의 수는 세포에 따라 최소 2개에서부터 최대 4개까지 나타났다.

Table 2는 재래돼지의 NORs의 분포 양상을 분석한 것으로 재래돼지 10두 및 Yorkshire종 10두를 대상으로 혈액배양으로부터 얻은 중기상 600개에 대한 분석 결과이다. Table 2에 제시된 바와 같이 세포 당 평균 NORs의 수는 재래돼지의 경우 2.13개인 반면 Yorkshire는 3.11개로서 두 품종 간 유의적 차이가 있었으며($t < 0.01$), NORs가 존재하는 염색체는 8번과 10번 염색체로서 두 품종 공히 10번 염색체에서는 100%의 분포빈도를 보이거나 8번 염색체에서는 품종 간 차이를 나타내었다. 한편 NORs의 형태적 양상으로서 상동염색체 모두에서 NORs가 나타나는 positive homozygous(+/+)형과 하나의 염색체에서 나타나는 heterozygous(+/-)형 그리고 모두에서 나타나지 않는 negative homozygous(-/-)형으로 구분할 수 있다. 분석 결과 10번 염색체에서는 재래돼지와 Yorkshire 품종에서 공히 positive homozygous형이었으나, 8번 염색체의 경우 재래돼지는 positive homozygous형이 없고, negative homozygous형이 많은 반면, Yorkshire는 모든 형이 출현하고 이들 중 heterozygous 형태가 가장 많이 나타났다. 이는 Mellink 등(1992, 1994)이 보고한 Yorkshire에서 2.77개,

Table 2. Mean number and heteromorphic patterns of AgNORs per cell and per chromosome pair in Korean Native Pig and Yorkshire

Breed	Chromosome	Mean number of AgNORs ¹⁾	Frequencies of AgNORs types ²⁾		
			+/+	+/-	-/-
		 %		
Korean Native Pig	8	0.13 ± 0.02**	0.00	13.00	87.00
	10	2.00 ± 0.00	100.00	0.00	0.00
	Total	2.13 ± 0.02**			
Yorkshire	8	1.11 ± 0.03	16.67	77.33	6.00
	10	2.00 ± 0.00	100.00	0.00	0.00
	Total	3.11 ± 0.03			

¹⁾ Values are mean±standard error of 300 metaphases.

²⁾ Frequencies of AgNORs types; ‘+/+’ positive homozygous type, ‘+/-’ heterozygous type, ‘-/-’ negative homozygous type.

** Means in the same chromosomes were significantly different between Korean Native Pig and Yorkshire($t < 0.01$).



Fig. 5. AgNOR stained metaphase of Korean Native Pig.

Liu 등(1992, 1995)이 제시한 Yorkshire 2.15 - 2.53개, Berkshire 1.99 - 3.30개, Duroc 2.05 - 2.59개와 같이 품종 간 차이가 있으며 또한 동일 품종 내 개체들 간에도 NORs의 활성도의 차이가 있다는 것과 일치하는 결과로서 돼지의 NORs 분포 양상은 특히 8번 염색체에 있어 품종 간, 개체 간 및 세포 간에 다형적 변이 양상이 존재한다. 이러한 원인은 개체 간 rDNA 함량의 차이나 이들 유전자의 발현도의 차이 또는 AgNOR 염색과정 자체에 기인된 변이로서 동일 세포에서도 염색체의 분열 상태가 다름에 따라 일어날 수 있는 결과로 사료된다 (Miller 등, 1977; Schwarzacher 등, 1978; Hartung 등, 1979; Tantravahi 등, 1981; Zakharov 등, 1982).

IV 요약

본 연구는 한국재래돼지 염색체의 핵형 체시를 위하여 G-banding, C-banding 및 AgNORs를 분석하였다. 시험에 공시된 공시축은 축산기술연구소에서 선발 육종중인 재래돼지 종모돈 50두를 대상으로 각 개체별 혈액채취로서 혈액배양을 이용한 핵형 분석을 수행하였다. 한국재래돼지의 핵형은 38, XX 또는 XY로서 5쌍의

submetacentric chromosomes(Group I), 짧은 단완을 가진 2쌍의 acrocentric chromosomes(Group II), 5쌍의 metacentric chromosomes(Group III) 및 동원체가 말단부에 있는 6쌍의 acrocentric chromosomes(Group IV)로 구성된 36개의 상염색체와 metacentric인 XX 또는 XY 성염색체로 구성되어 있다. 재래돼지의 G-banding은 각 상동염색체별 고유한 특징적 밴드 양상을 나타내고 있으며, 전체 염색체의 형태적 특징이나 대표적 landmarks는 국제표준핵형과 큰 차이가 없는 양상이다. 그러나 재래돼지의 경우 국제표준핵형에 비하여 보다 많은 band가 출현하였고 특히 1번, 3번, 5번, 6번, 7번, 8번, 13번, 14번, 15번, 16번, 17번, 18번 및 X 염색체에서 sub-bands의 분리를 나타내었다. 재래돼지의 C-banding은 비록 각 염색체들 간 heterochromatin의 양적 다형성이 존재하지만 거의 모든 상염색체의 동원체 부위에 C-bands가 나타나고, Y 염색체는 염색체의 전장에 걸친 heterochromatin의 분포를 보였다. AgNOR 염색에 의한 재래돼지의 NORs는 8번 및 10번 염색체의 동원체 부위에 확인되었고, 세포 당 NORs의 수는 2개에서 4개까지 관찰되었으며, 평균 2.13개로 분석되었다. 10번 염색체의 경우 모든 상동염색체에서 NORs가 나타나나 8번 염색체에서는 수적 다형성뿐만 아니라 양적 다형성을 나타내었다. 품종 간 NORs의 비교 분석에서 재래돼지의 NORs 수가 Yorkshire에 비해 유의적으로 높게 나타나 돼지의 NORs 분포 양상은 특히 8번 염색체에 있어 품종 간, 개체 간 및 세포 간에 다형적 변이 양상이 존재하는 것으로 사료된다.

V 사 사

본 연구는 한국과학재단 지정 진주산업대학교 동물생명산업지역협력연구센터의 연구비 지원에 의한 것입니다. 이에 감사드립니다.

VI 인용 문헌

- Berger, R. 1972. Etude du caryotype du porc avec une nouvelle technique. Exp. Cell Res. 75:298-300.

2. Bloom, S. E. and Goodpasture, C. 1976. An improved technique for selective silver staining of nucleolar organizer regions in human chromosomes. *Humangenetik* 34:1999-2006.
3. Caspersson, T., Zech, L., Johansson, C. and Modest, E. J. 1970. Identification of human chromosomes by DNA-binding fluorescent agents. *Chromosoma* 30(2):215-27.
4. Comings, D. E., Avelino, E., Okada, T. A. and Wyandt, H. E. 1973. The mechanism of C- and G-banding of chromosomes. *Exp. Cell Res.* 77(1):469-483.
5. Committee for the Standardized Karyotype of the Domestic Pig. 1988. Standard karyotype of the domestic pig. *Hereditas* 109:151-157.
6. Czaker, R. and Mayr, B. 1980. Detection of nucleolus organizer regions in the chromosomes of the domestic pig (*Sus scrofa domestica* L.). *Experientia* 36:1356-1357.
7. Di Meo, G. P., Perucatti, A., Ferrara, L., Palazzo, M., Matassino, D. and Iannuzzi, L. 1998. Constitutive heterochromatin distribution in pig (*Sus Scrofa*) chromosomes. *Caryologia* 51:65-72.
8. Goodpasture, C. and Bloom, S. E. 1975. Visualisation of nucleolus organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. *Chromosoma* 55:37-50.
9. Gustavsson, I., Hageltorn, M., Johansson, C. and Zech, L. 1972. Identification of the pig chromosomes by quinacrine mustard fluorescence technique. *Exp. Cell Res.* 70:471-474.
10. Hansen, K. M. 1982. Sequential Q- and C-band staining of pig chromosomes, and some comments on C-band polymorphism and C-band technique. *Hereditas* 96:183-189.
11. Hansen-Melander, F. and Melander, Y. 1974. The karyotype of the pig. *Hereditas* 77:149-158.
12. Hartung, M., Mirre, C. and Stahl, A. 1979. Nucleolar organizers in human oocytes at meiotic prophase I, studied by the silver-NOR method and electron microscopy. *Hum. Genet.* 52:295-308.
13. Holmquist, G. 1979. The mechanism of C-banding: depurination and beta-elimination. *Chromosoma* 72(2):203-224.
14. Lin, C. C., Joyce, E., Biederman, B. M. and Gerhart, S. 1982. The constitutive heterochromatin of porcine chromosomes. *J. Hered.* 73:231-233.
15. Liu, W. S., Lu, X. Z. and Liu, X. D. 1992. Study on the genetic pattern of Ag-NORs in swine. *Acto Universitatis Agriculturae Borealioccidentalis* 20:11-19.
16. Liu, W. S., Lu, X. Z. and Qiu, H. 1995. Number and distribution of silver-stained nucleolar organizer regions and evolutionary relationships in domestic pigs. *Animal Genetics* 26: 293-298.
17. Mellink, C. H. M., Bosma, A. A. and De Haan, N. A. 1994. Variation in size of Ag-NORs and fluorescent rDNA in situ hybridization signals in six breeds of domestic pig. *Hereditas* 120:141-149.
18. Mellink, C. H. M., Bosma, A. A., De Haan, N. A. and Macdonald, A. A. 1992. Numerical variation of nucleolar organizer regions after silver staining in domestic and wild Suidae (Mammalia). *Animal Genetics* 23:231-239.
19. Miller, D. A., Tantravahi, R., Dev, V. G. and Miller, O. J. 1977. Frequency of satellite association of human chromosomes is correlated with amount of Ag-staining of the nucleolus organizer region. *Am. J. Hum. Genet* 29:490-502.
20. Pathak, S. and Arrighi, F. E. 1973. Loss of DNA following C-banding procedures. *Cytogenet. Cell Genet.* 12:414-422.
21. Reading Conference. 1980. Proceeding of the first international conference for the standardization of banded karyotypes of domestic animals. *Hereditas* 92:145-162.
22. Schwarzacher, H. G., Mikelsaar, A. V. and Schnedl, W. 1978. The nature of Ag-staining of nucleolus organizer regions. Electron- and light-microscopic studies on human cells in interphase, mitosis, and meiosis. *Cytogenet. Cell Genet.* 20:24-39.
23. Seabright, M. 1971. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet* 2(7731):971-972.
24. Sumner, A. T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell Res.* 75:304-306.
25. Tantravahi, U., Breg, W. R., Wertelecki, V., Erlanger, B. F. and Miller, O. 1981. Evidence for methylation of inactive human rRNA genes in amplified regions. *Hum. Genet.* 56:315-320.
26. Wang, H. C. and Federoff, S. 1974. Trypsin technique to reveal G-bands. In: *Tissue culture methods and applications*. New York. Academic Press.
27. Yerle, M., Galman, O. and Echard, G. 1991. The

- high-resolution GTG-banding pattern of pig chromosomes. *Cytogenet. Cell Genet.* 56(1):45-47.
28. Zakharov, A. F., Davudov, A. Z., Benjush, V. A. and Egolina, N. A. 1982. Polymorphism of Ag-stained nucleolus organizer region in man. *Human Genetics* 60:334-339.
 29. Zurita, F., Jimenez, R., Burgos, M. and Diaz, del la G R. 1998. Sequential silver staining and in situ hybridization reveal a direct association between rDNA levels and the expression of homologous nucleolar organizing regions, a hypothesis for NOR structure and function. *J. Cell Sci.* 111:1433-1439.
 30. 김철욱, 손시환, 김형균, 오하식. 1994. 동원체지수 및 상대적 길이에 의한 돼지의 품종별 핵형 분석. *한국축산학회지* 36:353-361.
 31. 김철욱, 여정수, 조광근, 진상근, 오명곤, 박준규, 권은정, 홍연희, 김지현, 이보경, 박다혜, 김재우, 이지홍. 2001. 재래돼지 특이 genetic marker와 육질 연관성 분석. *한국동물자원과학회지* 43(6):789-802.
 32. 김철욱, 손시환. 1995. 염색체분염법(G-banding)에 의한 돼지의 품종별 유전적 표지인자 구명에 관한 연구. *한국축산학회지* 37:19-26.
 33. 김태현, 윤두학, 최승철, 박응우, 이영창, 이장형, 조진기. 1997. 재래돼지 미토콘드리아 DNA의 유전적 다형성 분석. *한국축산학회지* 39(3):209-214.
 34. 손시환, 정구민. 1994. 혈액세포를 이용한 염색체 분리분석에 관한 방법적 고찰. *대한불임학회지* 21:207-214.
 35. 여정수, 김재우, 이은준, 이석태. 1997. 유전자지문에 의한 한국재래돼지의 유전적 특성구명에 관한 연구. *한국축산학회지* 39(6):647-652.
 36. 정의룡, 김우태, 김연수, 이정구, 한상기. 2001. AFLP marker를 이용한 한국 재래돼지의 유전적 다양성 및 품종식별. *한국동물자원과학회지* 43(6):777-788.
- (접수일자 : 2003. 8. 5. / 채택일자 : 2003. 9. 18.)