

갈겨니(*Zacco temmincki*)의 進化에 관한 研究

1. MDH 同位酵素 2형의 地理的 分布 및 季節的 變異

梁瑞榮 · 閔婁淑

仁荷大學校 理科大學 生物學科

淡水魚類의 1種인 갈겨니(*Zacco temmincki*)의 cytosol malate dehydrogenase (*Mdh-1*)는 A형(*Mdh-1^{MM}*)과 B형(*Mdh-1^{MS}*)이 발견되며 A형은 주로 남부 동해안의 수계와 일부 남해안지역에 분포하며 B형은 서부 내륙 및 남해안지역에 분포하고 있었다. 남해안의 일부지역에서는 sympatry를 형성하나 이들 2형사이의 雜種개체는 전혀 발견되지 않았다. Sympatry지역의 하나인 남해의 동천천 수계에서 高度 및 季節에 따른 A형과 B형은 頻度변화를 조사한 결과 A형은 수계의 상류에서 頻도가 높았고 겨울철에 빈도가 높아지는 반면 B형의 하류에서 頻도가 높았고 여름철에 빈도가 높아지는 것으로 보아 溫度에 따라 選擇적으로 영향을 받는다고 추측되며 이는 地理的 分布에서도 동일한 경향성을 나타내고 있다.

Yang 등(1984)은 갈겨니의 기원이 약 100만년전 피라미(*Z. platypus*)에서 分化되었을 것이라 추정하 바 있고, Yang과 Min(1987)의 연구결과 A형과 B형의 分化연대를 약 70만년전으로 볼 때, 처음 피라미에서 分化된 갈겨니는 B형 갈겨니라 보며 B형 갈겨니에서 보다 저온 적응인 A형 갈겨니가 分化되었을 것이라 추측된다.

KEY WORDS: *Zacco temmincki*, MDH allelomorphs, Geographic distribution, Adaptation, Speciation.

電氣泳動法을 이용한 同位酵素 분석이 자연생물군의 集團遺傳學, 系統分類學 연구에 도입됨에 따라 이 분야에 대한 연구가 새로운 각도에서 재조명되었으며 특히 種分化를 포함한 進化學的 연구방향에 획기적인 발전을 가져왔다. 電氣泳動法에 의한 遺傳子 분석이 가능해짐으로써 姉妹種 등 種分類가 애매하던 生物群의 정리가 용이하게 되었으며 近緣種간의 系統進化學的 類緣關係, 分化年代 측정 등도 가능하게 되었다(Nei, 1975). 또한 집단간의 遺傳的 變異정도를 비교할 수 있어 種分化의 초기단계도 명확히 밝힐 수 있게 되었다(Avise, 1974, 1976; Yang *et al.*, 1972, 1974; Yang and Patton, 1981; Ayala, 1982).

한편 電氣泳動法에 의하여 검출할 수 있는 同

位酵素는 構造遺傳子의 산물로서 이는 自然選擇과는 무관하다고 보는 소위 中立說을 주장하는 학자(Kimura, 1968; King and Jukes, 1969; Soule, 1976)와 自然選擇에 직접 관여된다는 選擇說을 주장하는 학자 (Powell, 1971; Johnson, 1976; Anderson, 1981; Hoffmann, 1981; Nevo, 1983)들 사이에 치열한 논쟁이 전개되고 있으며 아직도 해결을 보지 못한 상태이다.

국내에서도 근년에 이르러 여러 分類群을 대상으로 電氣泳動法을 이용한 集團遺傳學, 系統分類學的 연구가 활발히 이루어 지고 있으며 淡水魚類에 대한 系統進化學的 연구도 이루어지고 있다(Yang and Park, 1982; Yang, 1983; Yang *et al.*, 1984; Son *et al.*, 1984; Kim *et al.*, 1985; Min and Yang, 1986; Yang and Son, 1986; Yang and Min, 1987, 1988).

Yang 등(1984)은 電氣泳動法을 이용하여 한

본 연구는 1985년도 문교부 기초과학 육성연구비의 지원에 의한 것임.

국산 1차 淡水魚中 잉어科的 피라미亞科 4種에 대한 系統進化學的 연구결과를 발표한 바 있는데 이 중에서 갈겨니(*Zacco temmincki*)의 경우 22개의 遺傳子중 cytosol malate dehydrogenase (*Mdh-1*)는 모두 異型接合子였으며 이는 遺傳子重複에 의한 결과라고 보고하였으나 이들 중 일부 개체의 경우는 同型接合子였다.

본 연구는 상기 *Mdh-1*의 異型接合子 집단과 同型接合子 집단의 分布를 면밀히 조사한 결과 지역에 따라 이들 2형의 分布가 다르고 季節 및 高度에 따라 2형의 頻度에 주기적인 빈도변화가 있음을 조사하였기에 보고하는 바 이다.

材料 및 方法

실험재료는 1981년 6월~1985년 8월 사이에 남한의 각 하천에서 총 48개 집단, 3,012개체를 채집하여 地理的 分布를 조사하였고(Table 1), 경남 남해의 동천천 집단의 季節에 따른 頻度の 변화조사를 위하여 1982년에서 1986년 사이에 총 2,387개체를 별도로 채집 조사하였다.

遺傳子 분석을 위한 電氣泳動은 Yang 등 (1984)의 방법을 이용 horizontal starch gel

electrophoresis를 하였으며 *Mdh* 분석은 continuous tris citrate II(T.C II) buffer를 이용 100V에서 3시간 電氣泳動하였다.

電氣泳動후 얻은 *Mdh* band pattern을 이용 地理的 分布와 남해 동천천에서의 季節에 따른 頻度변화를 조사하였고 ANOVA test(Campbell, 1974)를 실시하여 유의성 여부를 확인하였다.

結 果

1. *Mdh-1*의 地理的 分布

갈겨니의 cytosol malate dehydrogenase (*Mdh-1*)를 電氣泳動한 결과 MM同型接合子(*Mdh-1^{MM}*)와 MS異型接合子(*Mdh-1^{MS}*)의 유전자형이 관찰되었고 이들 사이에서 예측되는 SS同型接合子(*Mdh-1^{SS}*)는 1개체도 발견되지 않았다(Fig. 1). MM同型接合子(*Mdh-1^{MM}*)를 A형, MS異型接合子(*Mdh-1^{MS}*)를 B형으로 하여 이들의 地理的 分布 및 頻度を 조사한 결과는 Table 2 및 Fig. 2와 같다.

A형은 남한의 태백산맥을 중심으로 동해안 일대 및 남해안의 일부지역에 국한되어 분포하고

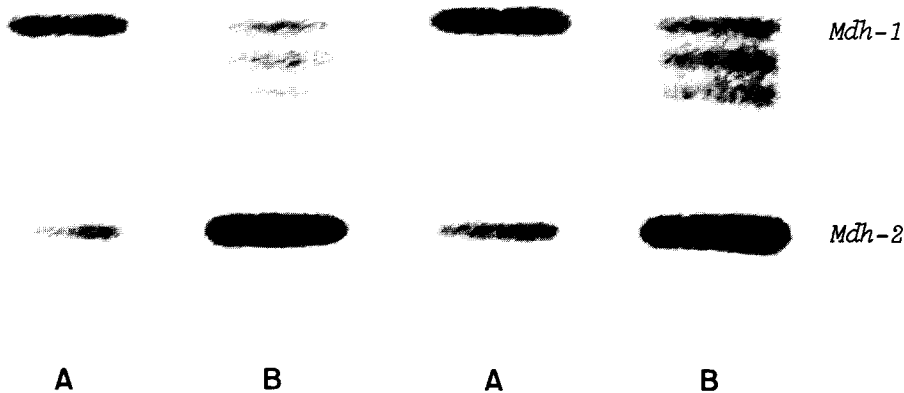


Fig. 1. Zymogram of malate dehydrogenase. A: *Mdh-1^{MM}* (A type) B: *Mdh-1^{MS}* (B type)

Table 1. Collecting localities, date, and number of specimens.

	Collection locality	No. of specimens	Collection date
1.	Kapyong Bug-myon, Kapyong-gun, Kyonggi-do (Han river)	20	June 7, 1982
2.	Chorwon Kimhwa-up, Chorwon-gun, Kangwon-do (Imjin river)	25	Aug. 8, 1985
3.	Hongchon Nae-myon, Hongchon-gun, Kangwon-do (North Han river)	20	June 26, 1985
4.	Pongpyong Pongpyong-myon, Pyongchang-gun, Kangwon-do (South Han river)	16	Aug. 12, 1981
5.	Pyongchang Pyongchang-up, Pyongchang-gun, Kangwon-do (South Han river)	19	June 26, 1985
6.	chinbu Chinbu-myon, Pyongchang-gun, Kangwon-do (Woljong stream)	22	June 23, 1985
7.	Chongson Chongson-up, Chongson-gun, Kangwon-do (South Han river)	28	June 23, 1985
8.	Chechon Mt. Wolak, Chechon-shi, Chungchongbuk-do (Songgye stream)	51	June 1, 1985
9.	Sangju Konggom-myon, Sangju-gun, Kyongsangbuk-do (Nakdong river)	20	June 27, 1985
10.	Ulchin So-myon, Ulchin-gun, Kyongsangbuk-do (Wangpi stream)	20	Aug. 12, 1983
11.	Pyonghae Pyonghae-up, Ulchin-gun, Kyongsangbuk-do (Pyonghae Namdae stream)	20	Aug. 14, 1981
12.	Paeam Paeam-spring, Ulchin-gun, Kyongsangbuk-do (Pyonghae Namdae stream)	20	Aug. 14, 1981
13.	Pyonggok Pyonggok-myon, Yongdok-gun, Kyongsangbuk-do (Songchon stream)	20	Aug. 14, 1981
14.	Yongdok Chipum-myon, Yongdok-gun, Kyongsangbuk-do (Yongdok Oship stream)	20	Aug. 14, 1981
15.	Yongchon Pusan-myon, Yongchon-gun, Kyongsangbuk-do (Nakdong river)	23	Apr. 23, 1985
16.	Kyongju Kyongju-shi, Kyongsangbuk-do (Hyongsang river)	24	Apr. 24, 1985
17.	Hapchon Taeyang-myon, Hapchon-gun, Kyongsangnam-do (Nakdong river)	18	Apr. 24, 1985
18.	Kochang Ungyang-myon, Kochang-gun, Kyongsangnam-do (Nakdong river)	25	July 26, 1985
19.	Hamyang Sudong-myon, Hamyang-gun, Kyongsangnam-do (Nakdong river)	15	Apr. 24, 1985
20.	Sanchong Shindung-myon, Sanchong-gun, Kyongsangnam-do (Nakdong river)	20	July 26, 1985
21.	Hadong Hwagae-myon, Hadong-gun, Kyongsangnam-do (Somjin river)	30	July 11, 1985
22.	Konyang Konyang-myon, Sachon-gun, Kyongsangnam-do (Pibong stream)	28	Apr. 23, 1985
23.	Sanam Sanam-myon, Sachon-gun, Kyongsangnam-do (Chukchon stream)	63	Apr. 23, 1985
24.	Sachon Sachon-up, Sachon-gun, Kyongsangnam-do (Sachon stream)	18	July 2, 1982
25.	Namhae So-myon, Namhae-gun, Kyongsangnam-do (Sosang stream)	19	Nov. 7, 1982
26.	Tongchon Samdong-myon, Namhae-gun, Kyongsangnam-do (Tongchon stream)	20	Nov. 2, 1982
27.	Samdong Samdong-myon, Namhae-gun, Kyongsangnam-do (Samhwa stream)	18	Nov. 2, 1982
28.	Miryang Sano-myon, Miryang-gun, Kyongsangnam-do (Nakdong river)	11	Apr. 23, 1985
29.	Ulchu Pomso-myon, Ulchu-gun, Kyongsangnam-do (Taehwa river)	11	Apr. 23, 1985
30.	Ulsan Mugo-dong, Ulsan-shi, Kyongsangnam-do (Taehwa river)	18	Nov. 14, 1981
31.	Yangsang Sangbuk-myon, Yangsan-gun, Kyongsangnam-do (Yangsang stream)	18	July 4, 1982
32.	Onyang Onyang-myon, Ulchu-gun, Kyongsangnam-do (Chuksan stream)	19	July 3, 1982
33.	Ungchon Ungchon-myon, Ulchu-gun, Kyongsangnam-do (Hoeya river)	20	Nov. 14, 1981
34.	Obok-ri Obok-ri, Ungchon-myon, Ulchu-gun, Kyongsangnam-do (Hoeya river)	29	Apr. 23, 1985
35.	Shinhyon Shinhyon-up, Koje-gun, Kyongsangnam-do (Kohyon stream)	13	Apr. 25, 1985
36.	Tundok Yundok-myon, Koje-gun, Kyongsangnam-do (Tundok stream)	20	June 21, 1982
37.	Sangjjon Sangjjon-myon, Chinan-gun, Chollabuk-do (Keum river)	20	June 20, 1981
38.	Kosan Kosan-myon, Wanju-gun, Chollabuk-do (mankyong river)	14	June 20, 1981
39.	Maryong Maryong-myon, Chinan-gun, Chollabuk-do (Keum river)	17	June 20, 1981
40.	Chilbo Chilbo-myon, Chongup-gun, Chollabuk-do (Tongjin river)	4	June 26, 1985
41.	Imshil Shinpyong-myon, Imshil-gun, Chollabuk-do (Somjin river)	27	June 15, 1985
42.	Sunchang Sunchang-up, Sunchang-gun, Chollabuk-do (Somjin river)	2	Apr. 26, 1985
43.	Namwon Sandong-myon, Namwon-gun, Chollabuk-do (Nakdong river)	16	June 15, 1985
44.	Changsong Puka-myon, Changsong-gun, Chollanam-do (Yongsang river)	15	Apr. 26, 1985
45.	Songgwang Songgwangsa, Songgwang-myon, Sungju-gun, Chollanam-do (Posong river)	62	Apr. 25, 1985
46.	Naksu-ri Naksu-ri, Songgwang-myon, Sungju-gun, Chollanam-do (Posong river)	6	Apr. 25, 1985
47.	Sangsa Sangsa-myon, Sungju-gun, Chollanam-do (Isa stream)	20	July 23, 1985
48.	Haenam Samsan-myon, Haenam-gun, Chollanam-do (Samsan stream)	26	Apr. 26, 1985

Table 2. Genotype and allele frequencies of *Mdh-1*.

Locality	<i>Mdh-1</i>					
	Genotype			Gene		
	MM (N)	MS (N)	MS ⁻ (N)	M	S	S ⁻
1. Kapyong		1.00(20)		0.50	0.50	
2. Chorwon		1.00(25)		0.50	0.50	
3. Hongchon		1.00(20)		0.50	0.50	
4. Pongpyong		1.00(16)		0.50	0.50	
5. Pyongchang		1.00(19)		0.50	0.50	
6. Chinbu		1.00(22)		0.50	0.50	
7. Chongson		1.00(28)		0.50	0.50	
8. Chechon		1.00(51)		0.50	0.50	
9. Sangju		1.00(20)		0.50	0.50	
10. Ulchin	1.00(20)			1.00		
11. Pyonghae	1.00(20)			1.00		
12. Paeam	1.00(20)			1.00		
13. Pyonggok	1.00(20)			1.00		
14. Yongdok	1.00(20)			1.00		
15. Yongchon		1.00(23)		0.50	0.50	
16. Kyongju		1.00(24)		0.50	0.50	
17. Hapchon	0.94(17)	0.06(1)		0.97	0.03	
18. Kochang	1.00(25)			1.00		
19. Hamyang		1.00(15)		0.50	0.50	
20. Sanchong	0.05(1)	0.95(19)		0.53	0.47	
21. Hadong		1.00(30)		0.50	0.50	
22. Konyang	0.08(2)	0.71(20)	0.21(6)	0.54	0.36	0.10
23. Sanam	0.02(1)	0.98(62)		0.51	0.49	
24. Sachon	0.28(5)	0.72(13)		0.64	0.36	
25. Namhae	1.00(19)			1.00		
26. Tongchon	0.65(13)	0.35(7)		0.83	0.17	
27. Samdong	0.61(11)	0.39(7)		0.81	0.19	
28. Miryang		1.00(11)		0.50	0.50	
29. Ulchu		1.00(11)		0.50	0.50	
30. Uisan		1.00(18)		0.50	0.50	
31. Yangsan		1.00(18)		0.50	0.50	
32. Onyang		1.00(19)		0.50	0.50	
33. Ungchon	0.95(19)	0.05(1)		0.97	0.03	
34. Obok-ri	1.00(29)			1.00		
35. Shinhyon	1.00(13)			1.00		
36. Tundok		1.00(20)		0.50	0.50	
37. Sangjon		1.00(20)		0.50	0.50	
38. Kosan		1.00(14)		0.50	0.50	
39. Maryong		1.00(17)		0.50	0.50	
40. Chilbo		1.00(4)		0.50	0.50	
41. Imshil		0.93(25)	0.07(2)	0.50	0.46	0.04
42. Sunchang		1.00(2)		0.50	0.50	
43. Namwon		0.88(14)	0.12(2)	0.50	0.44	0.06
44. Changsong	0.93(14)	0.07(1)		0.97	0.03	
45. Songgwang	1.00(62)			1.00		
46. Naksu-ri		1.00(6)		0.50	0.50	
47. Sangsa	0.05(1)	0.95(19)		0.53	0.47	
48. Haenam	1.00(26)			1.00		

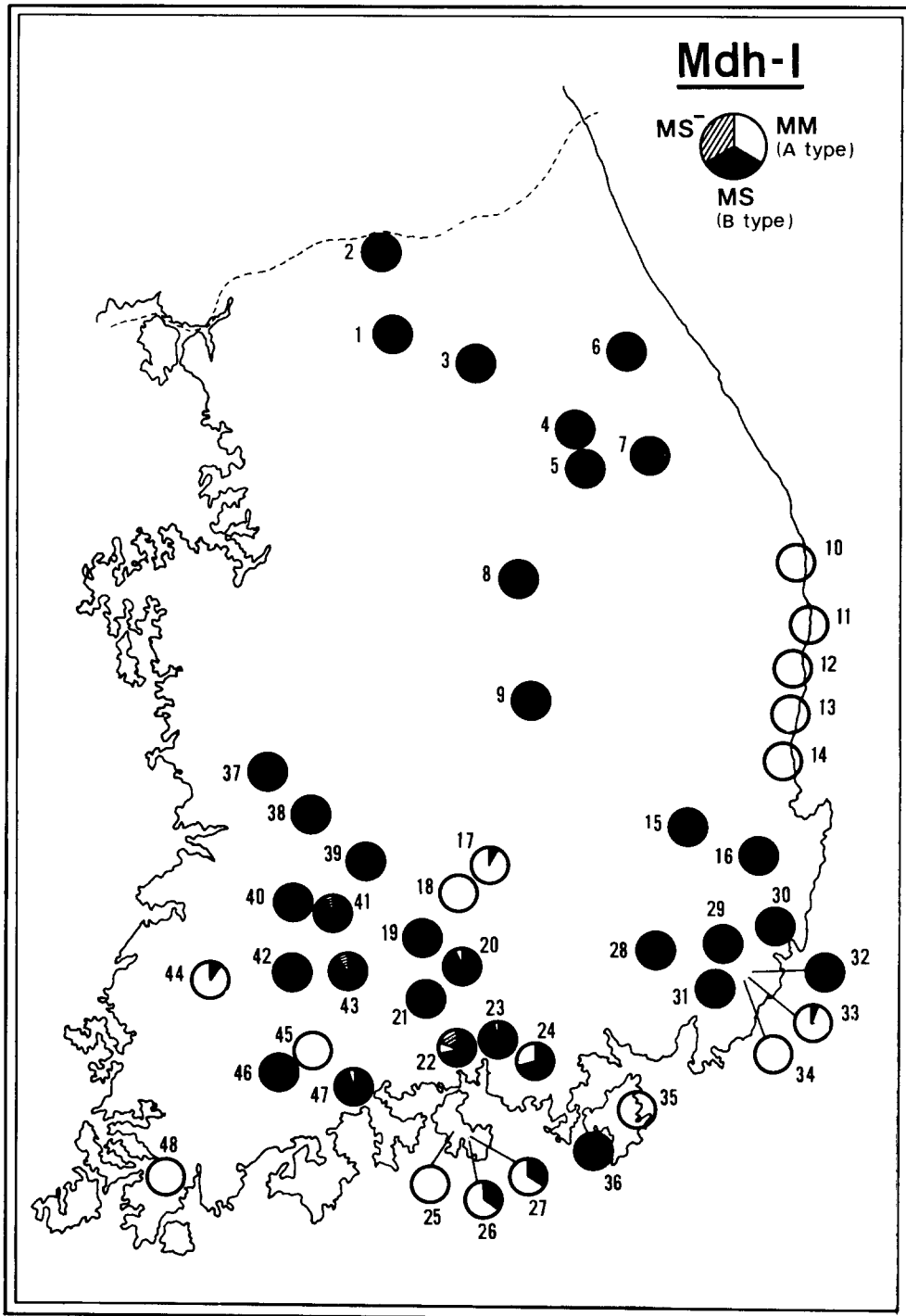


Fig. 2. Geographic variation of *Mdh-I* genotypes. Numbers refer to sample localities listed in Table 1.

Table 3. Seasonal frequency changes of the *Mdh-1^{MS}* at three stations in Tongchon-stream, Namhae.

Altitude	Nov. ('82)	Apr. ('84)	June ('84)	Oct. ('84)	Nov. ('84)	Feb. ('85)	Aug. ('85)	Dec. ('85)	Mar. ('86)	Average
	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)	MS (N)
Low	.35 (20)	.98 (88)	.91 (113)	.93 (172)	.69 (89)	.88 (109)	.83 (121)	.41 (87)	.69 (157)	.80 (936)
Middle			.87 (79)	.86 (154)	.68 (118)	.50 (32)	.82 (72)	.57 (44)	.91 (171)	.80 (670)
Upper			.75 (48)	.24 (121)	.13 (294)	.02 (35)	.85 (67)	.13 (109)	.53 (87)	.30 (761)
Average	.35 (20)	.98 (88)	.90 (240)	.72 (447)	.36 (501)	.68 (176)	.83 (260)	.31 (240)	.75 (415)	

있었고 B형은 서해내륙지역 및 남해안 일대에 분포하고 있었으며 남해안 일부지역에서는 A형과 B형이 공존하고 있었다(집단번호 17, 20, 22, 23, 24, 26, 27, 33, 44, 47). 곤양집단(22), 임실집단(41) 및 남원집단(43)의 3개 집단에서는 *Mdh-1^{MS}*이외에도 頻度는 낮으나 *Mdh-1^{MS}* 개체가 일부 발견되었다.

2. 高度 및 季節別 *Mdh-1* 의 변화

간거나 A형과 B형이 공존하는 지역중에서 경남 남해의 동천천집단(26)을 선정하여 高度 및 季節에 따른 이들 2형의 빈도변화를 조사한 결과는 Table 3 및 Fig. 3과 같다.

동천천수계(약 12km)를 상류, 중류 및 하류의 3개 지역으로 구분하여 高度에 따른 B형의 빈도

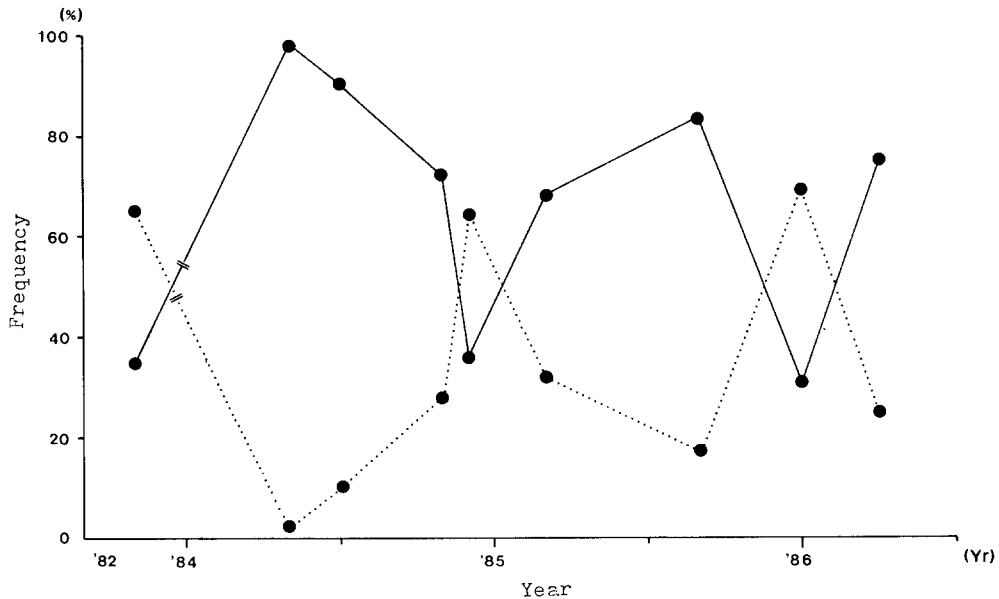


Fig. 3. Average seasonal frequencies of the *Mdh-1^{MM}* and *Mdh-1^{MS}* in Tongchon-stream, Namhae.
 *Mdh-1^{MM}* (A type), — *Mdh-1^{MS}* (B type)

를 비교한 결과 상류지역의 연 평균 頻度는 30%였고 중류 및 하류지역의 연 평균 빈도는 80%로서 상류보다 중·하류에서 그 빈도가 높게 나타났다. 한편 季節에 따른 빈도변화를 보면 1982년 11월에 조사한 B형의 평균빈도는 35%였으나 1984년 4월에는 평균 98%로 증가하였고 동년 6월(90%), 10월(72%), 11월(36%)로 가면서 빈도가 감소하는 경향을 보였고 1985년 2월에는 68%로 증가하기 시작하여 8월에는 83%였고 12월에는 31%로 빈도가 낮아졌으며 1986년 3월에는 75%로 다시 증가추세를 나타냈다.

高度 및 季節別 頻度변화의 유의성 여부를 분산분석(ANOVA test)한 결과 高度別로는 상류에서 하류로 갈수록 B형의 빈도가 증가하고($F_{14}=6.52$, $p<0.05$) 季節別로는 겨울철에서 여름철로 갈수록 빈도가 증가하여($F_2=21.12$, $p<0.05$) 高度 및 季節別 공히 통계적으로 유의한 차이가 있었다.

考 察

Yang 등(1984)은 한국산 피라미亞科(Danioninae) 魚類 4種에 대한 동위효소분석결과 22개의 遺傳子중 cytosol malate dehydrogenase(*Mdh-1*)는 4種 공히 異型接合子로 발견되며 이는 遺傳子 重複의 결과일것이라 추정하였고 Yang과 Min(1987)은 이를 확인한 바 있다. 이같은 遺傳子 中複현상은 他 魚類群에서도 여러 遺傳子에서 보고된 바 있다(Buth, 1983).

피라미亞科의 1種인 갈겨니(*Zacco temmincki*)의 *Mdh-1* 2형에 대한 地理的 分布를 조사한 결과 A형은 주로 동해안의 중·남부 일대와 남해안지역 일부에 분포하며 일부 남부지역에서는 이들 2형이 공존하고 있었다(Fig. 2). 이들 공존지역에서는 2형사이에 雜種개체는 전혀 발견되지 않는 점으로 미루어 보아 別種으로 인정된다. Lee 등(1986)의 核型분석, Yang과 Min(1987)의 人工交配 실험 및 Lee 등(1988)의 mtDNA 분석결과도 2형간에 뚜렷한 차이가 있고, 이들 사이에 交配가 되지 않는 것으로 보아

이들 사이에는 완전한 生殖的 隔離가 되었음을 입증한다.

構造遺傳子の 산물인 동위효소는 自然選擇과는 무관하다는 中立說에 반하여 환경의 영향하에 自然選擇이 관여된다고 볼 수 있는 예들이 많은 動物群에서 제시된 바 있다. *Drosophila melanogaster*의 경우 *Adh*는 열에 대한 생화학적 특성에 차이가 있고(Gibson, 1970; Day *et al.*, 1974; Johnson and Powell, 1974), 季節에 따른 주기적 변이(Franklin, 1980) 및 위도에 따른 cline 현상(Anderson, 1981; Simmons *et al.*, 1989) 등의 연구보고가 있다. *aGpd*의 경우도 위도 및 온도에 따라 頻度에 차이가 있음이 보고된 바 있다(Berger, 1971; Alahiotis *et al.*, 1977; Oakeshott *et al.*, 1984; Barnes *et al.*, 1986). Hoffmann (1981)은 말미잘의 일종인 *Metridium senile*에서 *Pgi* 遺傳子の 다형현상이 온도에 따라 빈도변화가 있음을 보고한 바 있다.

일부 魚類중에서 *Ldh*와 *Mdh*의 경우 온도 및 위도에 따라 遺傳子 頻度에 차이가 있음을 보고된 바 있다(Merrit, 1972; Powers, 1972; Utter *et al.*, 1974; Richmond and Zimmerman, 1978; Hines *et al.*, 1983).

갈겨니의 경우 A형과 B형이 공존하는 남해 동천천에서 두형이 季節 및 高度에 따라 頻度の 변화에 유의한 차이가 있는 점으로 미루어 보아 (Table 3, Fig. 3) 이들도 환경의 영향을 받는다 고 사료되며 A형은 온도가 낮은 겨울철에 그 頻도가 높아지고 또한 높은 高度에서 그 빈도가 높은 것으로 보아 저온에 보다 잘 適應되었다고 보며 반대로 B형은 고온에 보다 잘 適應되었다고 사료된다. Kang 등(1987)의 생화학적 연구결과 A형은 저온에서 *Mdh-1*의 활성도가 보다 높아짐을 밝히고 이는 低溫適應의 결과라고 결론지었다. 한편 A형의 地理的 分布를 볼 때 비교적 평균 수온이 낮은 동해안 일대에 분포하고 있어 상기 季節 및 高度에 따른 빈도변화와 일치한다고 하겠다.

Yang 등(1984)은 갈겨니의 기원이 약 100만년 전 피라미(*Zacco platypus*)에서 低溫適應 결과로 分化되었을 것이라 추정한 바 있다. 본 연구결

과를 토대로 하면 이때 分化된 갈겨니는 B형으로 추측되며 Yang과 Min(1987)의 연구결과 B형과 A형의 分化年代를 약 70만년 전으로 볼 때 피라미에서 B형 갈겨니에서 보다 低溫適應인 A형 갈겨니가 分化되었으리라 여겨진다.

引用文獻

- Alahiotis, S., S. Miller, and E. Berger, 1977. Natural selection at the GDH locus in *Drosophila*. *Nature* **269**:144-145.
- Anderson, P. R., 1981. Geographic Clines and Climatic Associations of *Adh* and α -*Gpd* Gene Frequencies in *Drosophila melanogaster*, In: Genetic Studies of *Drosophila* Populations (Gibson, J. B. and J. G. Oakeshott, eds.). Australian National University Press, pp. 237-250.
- Avise, J. C., 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* **23**:465-481.
- Avise, J. C., 1976. Genetic Differentiation During Speciation, In: Molecular Evolution (Ayala, F. J., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 106-122.
- Ayala, F. J., 1982. The Genetic Structure of Species, In: Perspectives on Evolution (Milkman, R., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 60-82.
- Barnes, P. T. and C. C. Laurie-Ahlberg, 1986. Genetic variability of flight metabolism in *Drosophila melanogaster*. III. Effects of *Gpdh* allozymes and environmental temperature on power output. *Genetics* **112**:267-294.
- Berger, E., 1971. A temporal survey of allelic variation in natural and laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **67**:121-136.
- Buth, D. G., 1983. Duplicate Isozyme Loci in Fishes: Origins, Distribution, Phyletic Consequences, and Locus Nomenclature, In: Isozymes: Current Topics in Biological and Medical Research, Vol. 10: Genetics and Evolution. New York, pp. 381-400.
- Campbell, R. C., 1974. Statistics for Biologists. Cambridge University Press. London.
- Day, T. H., P. C. Hillier, and B. Clarke, 1974. Properties of genetically polymorphic isozymes of alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*. *Biochem. Genet.* **11**:141-153.
- Franklin, I. R., 1980. An Analysis of Temporal Variation at Isozyme Loci in *Drosophila melanogaster*, In: Genetic Studies of *Drosophila* Populations (Gibson, J. B. and J. G. Oakeshott, eds.). The Australian National University Press, pp. 217-236.
- Gibson, J. B., 1970. Enzyme flexibility in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **227**:956-961.
- Hines, S. A., D. P. Philipp, W. F. Childers, and G. S. Whitt. 1983. Thermal kinetic differences between allelic isozymes of malate dehydrogenase (*Mdh-B* Locus) of Largemouth Bass, *Micropterus salmoides*. *Biochem. Genet.* **21**:1143-1151.
- Hoffmann, R. J., 1981. Evolutionary genetics of *Metridium senile* II. Geographic patterns of allozyme variation. *Biochem. Genet.* **19**:145-154.
- Johnson, G. B., 1976. Genetic Polymorphism and Enzyme Function, In: Molecular Evolution (Ayala, F. J., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 46-59.
- Johnson, F. M. and A. Powell, 1974. The alcohol dehydrogenase of *Drosophila melanogaster* frequency changes associated with heat and cold shock. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **74**:1783-1784.
- Kang, D. C., C. S. Chang, and S. Y. Yang, 1987. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*). III. The effect on reaction temperature on the kinetic mode of isolated sMDH isozymes from *Zacco temmincki*. *Korean J. Zool.* **30**:219-230.
- Kim, I. S., G. Y. Lee, and S. Y. Yang, 1985. Systematic study of the subfamily Leuciscinae (Cyprinidae) from Korea. *Bull. Kor. Fish. Soc.*, **18**:381-400.
- Kimura, M., 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**:624-626.
- King, J. L. and T. H. Jukes, 1969. Non-Darwinian evolution. *Science* **164**:788-798.
- Lee, H. Y., J. W. Cho, and S. Y. Yang, 1986. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*). II. Chromosome analysis of two types of *Mdh*. *Korean J. Zool.* **29**:208-214.
- Lee, H. Y., S. Y. Yang, S. G. Paik, C. S. Park, S. L. Yu, and S. K. Lee, 1988. A study on the speciation of a fresh water fish *Zacco temmincki*. VII. Variation of mitochondrial DNA between 2 types of *Zacco temmincki*. *Korean J. Zool.* **31**:236-242.
- Merritt, R. B., 1972. Geographic distribution and enzymatic properties of lactate dehydrogenase allozymes in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. *Nature* **106**:173-184.
- Min, M. S. and S. Y. Yang, 1986. Classification, distribution and geographic variation of two species of the genus *Moroco* in Korea. *Kor. J. Syst. Zool.* **2**:63-78.
- Nei, M., 1975. Molecular Population Genetics and Evolution, North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- Nevo, E., 1983. Adaptive Significance of Protein Variation, In: Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance (Oxford, G. S. and D. Rollin-

- son, eds.). The Systematics Association Publ. New York, pp. 239-282.
- Oakeshott, J. G., S. W. McKenichine, and G. K. Chambers, 1984. Population genetics of the metabolically related *Adh*, *Gpdh* and *Tpi* polymorphism in *Drosophila melanogaster* I. Geographic variation in *Gpdh* and *Tpi* allele frequencies in different continents. *Genetics* **63**:21-29.
- Powell, J., 1971. Genetic polymorphisms in varied environments. *Science* **174**:1035-1036.
- Powers, D. A., 1972. Enzyme kinetics in predicting gene frequencies of natural populations. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.* **32**:77.
- Richmond, M. C. and E. G. Zimmerman, 1978. Effect of temperature on activity of allozymic forms of supernatant malate dehydrogenase in the Red Shiner, *Notropis lutrensis*. *Comp. Biochem. Physiol.* **61B**:415-419.
- Simmons, G. M., M. E. Kreitman, W. F. Quattlebaum, and N. Miyashita, 1989. Molecular analysis of the alleles of alcohol dehydrogenase along a cline in *Drosophila melanogaster*. I. Maine, North Carolina, and Florida. *Evolution* **43**:393-409.
- Son, Y. M., E. Y. Choi, and T. I. Ahn, 1984. Comparisons among the fishes of genus *Liobargus* in Korea by their morphology and electrophoretic pattern of proteins. *Kor. J. Zool.* **27**:25-34.
- Soule, M., 1976. Allozyme Variation: Its Determinants in Space and Time, In: *Molecular Evolution* (Ayala, F. J., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 60-70.
- Utter, F. M., H. O. Hodgins, and F. W. Allendorf, 1974. Biochemical Genetic Studies of Fishes: Potentialities and Limitations, In: *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology*, Vol. 1, (Malins, P. C. and J. R. Sargent, eds.). Academic Press, New York, pp. 213-238.
- Yang, S. Y., 1983. Genic variation in natural population of the subfamily Acheilognathinae (Cyprinidae) in Korea. *Ann. Rep. Biol. Res., Jeonbug Nat'l. Univ.* **4**:11-19.
- Yang, S. Y., S. R. Jeon, I. Y. Choo, and J. H. Kim, 1984. Genetic variation and systematics in the subfamily Danioninae (Fishes). *Bull. Inst. Basic Sci., Inha Univ.* **5**:111-118.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1987. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temminckii*) IV. Genetic variation, morphology, and artificial hybridization. *Kor. J. Zool.* **30**:417-431.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1988. Sympatry and species status of *Moroco lagowskii* and *M. oxycephalus* (Cyprinidae). *Kor. J. Zool.* **31**:56-61.
- Yang, S. Y. and B. S. Park, 1982. Genic variation and systematics of the subfamily Acheilognathinae (Cyprinidae) in Korea. *Ann. Rep. Biol. Res., Jeonbug Nat'l Univ.* **3**:25-32.
- Yang, S. Y. and J. L. Patton, 1981. Genic variability and differentiation in the Galapagos finches. *Auk* **98**:230-242.
- Yang, S. Y. and Y. M. Son, 1986. Genetic and morphological variation of the genus *Liobargus* in Korea. *Kor. J. Syst. Zool.* **2**:1-12.
- Yang, S. Y., M. Soule, and G. C. Gorman, 1974. *Anolis* lizards of the eastern Caribbean: A case study in evolution. I. Genetic relationships, phylogeny and colonization sequence of the *Roquet* group. *Syst. Zool.* **23**:387-399.
- Yang, S. Y., L. L. Whaeler, and I. R. Bock, 1972. Isozyme variation and phylogenetic relationships in the *Drosophila bipetinata* species complex. *Studies in Genetics VII*, Univ. Texas Publ. **7213**:213-227.

(accepted May 10, 1989)

Evolutionary Study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*) I. Geographic Distribution and Seasonal Variation of Two Allelomorphs of MDH

Suh Yung Yang and Mi Sook Min (Dept. of Biology, Inha University, Incheon 402-751, Korea)

Two cytosol malate dehydrogenase allelomorphs are found in the Dark Chub, *Zacco temmincki*, a freshwater fish inhabiting Korean waters.

Mdh-1^{MM} (hereafter referred to as A-type) is distributed along the south and southeastern parts of Korea, whereas the B-type (*Mdh-1^{MS}*) is found everywhere except the southeast. Several sympatric populations can be found in the southern areas with no hybridization between them.

The pattern of geographic distribution would indicate that A-type is superior adaptation to colder water temperature; this is collaborated by evidence collected from a sympatric length of the Tongchon stream, Namhae. The relative warmth of the water along this portion of the stream's length was determined its altitude and the time of year. Frequency of B-types found was directly proportional to the relative warmth of the water and inversely proportional to the number of A-types found in the same station.

Current data tends to suggest that the B-type of *Zacco temmincki* first differentiated from *Zacco platypus* approximately one million years ago (Yang *et al.*, 1984) while A-type subsequently branched from B-type 300,000 years later (Yang and Min, 1987) through a progressive adaptation toward colder temperature.