□ 보 문 □

韓應昆誌 33(3) : 141~147 (1994)
Korean J. Appl. Entomol.

*Drosophila melanogaster*의 ADH Polymorphism과 두 유전자 사이의 적응성에 관한 비교 연구

Comparative Studies on Polymorphism and Fitness between Two ADH Alleles in *Drosophila melanogaster*

최영현[1] · 유미애[2] · 이원호[1]
Yung Hyun Choi[1], Mi Ae Yoo[2] and Won Ho Lee[1]

ABSTRACT The present studies were carried out to investigate the allele frequency variations of alcohol dehydrogenase (ADH) in natural populations of *Drosophila melanogaster* and the correlations of two ADH alleles between fitness and ethanol. ADH alleles were found to be polymorphic in natural populations of *D. melanogaster*. The frequencies of FF, FS and SS genotypes were 47.66, 42.18, and 10.16%, respectively, therefore the F gene frequency (68.75) was shown to be higher than the S gene (31.25 %). The FF genotype was slightly superior to the SS genotype in both fecundity and eclosion. The frequency of Adh^F allele in the small artificial populations originated from natural populations was increased for 20 generations on normal media at 25°C In resistance to ethanol, the FF genotype was superior to the SS genotype, too. It meant that ethanol as environmental factor might be the selective factor on ADH locus in natural populations of *D. melanogaster*.

KEY WORDS Alcohol dehydrogenase, fitness, ethanol, *D. melanogaster*

초 록 *Drosophila melanogaster* 자연집단내 alcohol dehydrogenase(ADH) allele의 polymorphism 및 두 ADH allele 유전자형간의 적응도와 ethanol의 상관 관계를 조사하였다. *D. melanogaster*의 자연집단내 ADH는 polymorphic 하였으며, FF, FS 그리고 SS형의 유전자 빈도는 각각 47.66, 42.18 및 10.16%로 나타나 F 유전자의 빈도가 S 유전자에 비하여 높게 분포하였다. 산란력과 우화율에서는 FF 유전자형이 SS 유전자형에 비하여 모두 약간 높게 나타났다. 자연집단에서 유래된 인공 소집단에서는 세대의 흐름에 따라 Adh^F 유전자형의 빈도증가와 상대적 Adh^S 유전자형의 감소를 보였고, ethanol에 대한 저항성에서도 FF 유전자형이 SS 유전자형보다 강한 것으로 나타나 *D. melanogaster* 집단내에서 ethanol은 ADH locus 상의 selective factor로서 작용함을 시사하여 주었다.

검 색 어 Alcohol dehydrogenase, 적응도, ethanol, *D. melanogaster*

자연집단내에 보유되어 있는 다양한 유전적 변이에 관한 연구들이 많은 생물체들을 대상으로 연구되어지고 있으며, 단백질 분리를 위해 개발된 몇가지의 전기영동기술은 개체내에 보유된 isozyme의 연구에 큰 향상을 가져왔다. 초파리(*Drosophila*) 자연집단내의 isozyme에 관한 연구도 60년대 이후 활발히 진행되어져 왔는데 그 중 alcohol dehydrogenase(ADH)에 관해서 가장 많은 연구가 수행되어져 왔다.

노랑초파리(*D. melanogaster*)에서 ADH를 조절하는 유전인자는 제 2염색체상(II-50.1)에 있으며 그들의 전기영동상에 나타나는 Adh^F와 Adh^S 두 allele들간의 조합에 의하여 3가지 유전자형으로 나누어진다 (Wright & Shaw 1970, Chamber 1981). 이 ADH는 일반적으로 체내 alcohol의 해독작용이나 이용에 관여하여 환경에 적절한 반응을 행하도록 작용하는 것으로 알려져 있으며(McDonald & Avise 1976, Atrian & Gonzalez-Duarte 1985), ADH의 자연집단

[1]부산대학교 자연과학대학 생물학과(Dept. of Biology, Coll. of Natural Sciences, Pusan Natl Univ., Pusan, 609-735, Korea)
[2]부산대학교 자연과학대학 분자생물학과(Dept. of Molecular Biology, Coll. of Natural Sciences, Pusan Natl. Univ., Pusan, 609-735, Korea)

내 유전적 변이에 관한 연구는 그 집단의 지역적 특수성에 따른 고유한 값으로 보고되어져 왔다(Birly & Barnes 1973, Pipkin *et al.* 1973, Alahiotis 1974, Anderson 1981, Oakeshott *et al.* 1982). 그리고 ADH 두 유전자형에 따른 계통간 적응도상의 비교 (Pot 1981, Vigue *et al.* 1982, Wilson *et al.* 1982, Bijlsma-Meeles & Bijlsma 1988), 온도와 alcohol 환경의 변화에 따른 ADH 유전자형의 빈도 변이(Pipkin *et al.* 1973, Johnson & Powell 1974, Van Delden 1984, Hernandez *et al.* 1986), ADH 활성도와 생존력과의 관계(McDonald *et al.* 1977, Van Delden *et al.* 1978, Heinstra *et al* 1987, Geer *et al.* 1991), ADH allele들간의 열 안정성에 관한 비교(Gibson 1970, Johnson & Powell 1974) 등을 통하여 자연집단내 다형현상 보유 기구의 분석에 관한 유전자와 환경요인의 상호관계성에 관한 많은 보고들이 있어 왔다. 특히 유전자형의 빈도변화는 alcohol 환경과 직접적 상관관계가 있다는 것은 자연집단내에서 뿐만 아니라(McKenzie & Parsons 1974, McKenzie & McKechnie 1981, Oakeshott *et al.* 1982) 실험집단에서도 잘 알려진 사실이며(Van Delden *et al.* 1978, Cavener & Clegg 1981, Vigue *et al.* 1982, Van Delden 1984). alcohol은 초파리의 수명 변화 및 변이 유발 효과도 있는 것으로(Starmer *et al.* 1977, Giesel & Niemann 1985, Hoffmann & McKechnie 1991) 알려져 있으나 거의 모든 실험이 alcohol을 함유한 배지내에서 수세대 사육에 의한 유전자의 빈도 변화 및 상호관계에 국한되어져 왔다.

본 연구에서는 자연집단내 ADH allele의 다형현상 조사와 ADH 두 allele간의 적응도 비교, 세대에 따른 ADH 유전자형의 빈도 변화 및 두 유전자형 성체들의 alcohol 환경에 대한 motality의 비교로서 유전자간의 저항성을 조사하였다.

재료 및 방법

본 실험에 사용된 노랑초파리(*D. melanogaster*)는 부산과 김해, 진주의 자연집단에서 trap 및 sweeping법으로 채집하여 실험실에서 3~4일 정도 산란시킨 후 각 집단내의 ADH 유전자빈도의 조사에 사용하였으며, 우화한 자손들은 집단별로 매 세대당 1,500~2,000개체 정도의 소집단을 형성하여 25°C 항온 조건 표준배지하에서 세대의 경과에 따른 ADH allele들의 빈도 변화조사를 매세대당 무작위 약 300 개체 정도 이상을 대상으로 20세대에 걸쳐 조사하였다. 그중 일부는 ADH 유전자형의 homozygote 선정을 위하여 미교배상태의 암·수를 한쌍씩 교배하여 약 2~3세대에 걸친 전기영동으로 반복 확인하였다. 몇 세대에 의해 확인된 ADH-FF와 ADH-SS 계통들은 실험실에서 장기간 사육, 적응시킨 후 ADH allele간의 적응치 비교를 위하여 산란력과 우화율에 대한 조사 및 ethanol에 대한 저항성 비교에도 사용되었다.

먼저 두 유전자형의 산란력은 3~4일령의 미교배 성체들을 약 25쌍씩(5 pairs/vial) 교배를 실시하여 24시간마다 새 vial로 옮기면서 8일간 해부현미경하에서 산란된 알을 계수하여 측정하였으며 여기서 얻어진 산란수에 대한 성체 우화율을 구하였다.

그리고 alcohol에 대한 두 유전자형간의 저항성 비교를 위해서는 Vogel과 Luers(1974)의 독성 검사법을 응용하여 5% sucrose 용액에 희석한 ethanol 용액을 농도별로 100 m*l* 비이커 속에 약 15~20 m*l*씩 넣어두고 30 m*l* glass filter 속에 성체를 암수별로 50개체씩 넣어 두번 반복 준비하고 12시간마다 사체수를 계수하여 108시간까지의 누가 기록 결과로서 유전자형별로 비교검토하였다.

이상의 실험은 25°C 항온사육실에서 실시하였으며 유전자형 분석을 위한 전기영동은 0.9%(W/V) agarose gel 수평 전기영동법을 이용하였다.

결 과

자연집단내의 ADH 유전자의 빈도

부산, 김해 및 진주 세 자연집단의 ADH 유전자 빈도결과를 Table 1에 나타내었다 조사된 3개 자연집단은 모두 polymorphic하였으며, 부산과 진주의 집단은 FF 유전자형이 53.17%와 51.16%였고 김해 집단은 42.02%였으나 세 집단의 평균치는 47.66% 로서 FS의 평균치 42.18% 보다 다소 높게 나타났으며, SS 유전자형의 빈도는 세 집단에서 10% 내외의 범위를 보였다. 세 집단 모두에서의 heterozygosity는 평균 42.18% 정도였으며 F 유전자의 빈도는 S 유전자의 빈도 31.25% 보다 2배 이상 높은 68.75 %로 나타났다.

Table 1. Genotypes and gene frequencies of ADH in natural populations of *D. melanogaster*

Population	No. of tested chrom	Observed No.(freq %) of genotype			Expected No. of genotype			Gene frequency		Probability
		FF	FS	SS	FF	FS	SS	F	S	
Pusan	126	67(53.17)	58(46.03)	11 (8.73)	73	46	7	76.19	23.81	>0.05
Kimhae	119	50(42.02)	57(47.90)	12(10.08)	43	45	11	65.97	34.03	>0.05
Chinju	129	66(51.16)	47(36.43)	16(12.40)	62	27	12	69 38	30.62	>0 05
Total (average)	384	183(47 66)	162(42.18)	39(10.16)	59	39	10	68.75	31.25	

Table 2. Fecundity and eclosion rate of two genotypes of ADH in *D. melanogaster* originated from natural populations

Genotype	Fecundity		Eclosion rate	
	No. of eggs(8 days)	Mean	No. of adults	Rate(%) of eclosion
ADH-FF	3.771	18 86± 0.5	3,359	89.07± 1.2
ADH-SS	3,685	18 43± 1.7	3,206	87.00± 0.9

산란력과 우화율에 대한 결과

ADH-FF와 SS 두 유전자형에 대한 산란력과 우화율의 결과는 Table 2와 같다. 이는 각 유전자형 25쌍에 대한 8일간의 결과로 암컷 1마리의 1일 평균산란수는 ADH-FF가 18.86개, SS가 18.43개로 나타났으며 그들의 우화율은 ADH-FF, SS에서 각각 89 07% 및 87 00%로 큰 차이는 볼 수 없었으나 ADH-FF 유전자형이 SS 유전자형에 비하여 다소 우세한 경향을 보였다.

세대에 따른 ADH 유전자 빈도의 변화

두 유전자형간에 나타난 약간의 산란력과 우화율의 차이가 미치는 집단내 영향을 조사하기 위하여 세 자연집단에서 유래된 소 인공집단을 형성하여 약 20세대에 걸쳐 매 세대마다 ADH 유전자형의 빈도 변화를 구하였다.

Fig. 1에서와 같이 세 인공집단내에서의 세대에 따른 ADH 유전자형의 변화는 집단간 다소 차이를 나타내었는데, 먼저 부산의 자연집단에서 유래된 경우는 세대에 따른 ADH-FF 유전자형의 빈도가 매 세대에 걸쳐 꾸준히 증가추세를 보여 약 10세대 경과후는 75% 정도, 20세대 경과후는 95% 이상으로 증가된 반면 FS와 SS 유전자형은 상대적 감소를 나타내었다. 특히 SS 유전자형의 빈도는 13세대 이후부터는 2%를 넘기지 못하여 소 인공집단내에서의

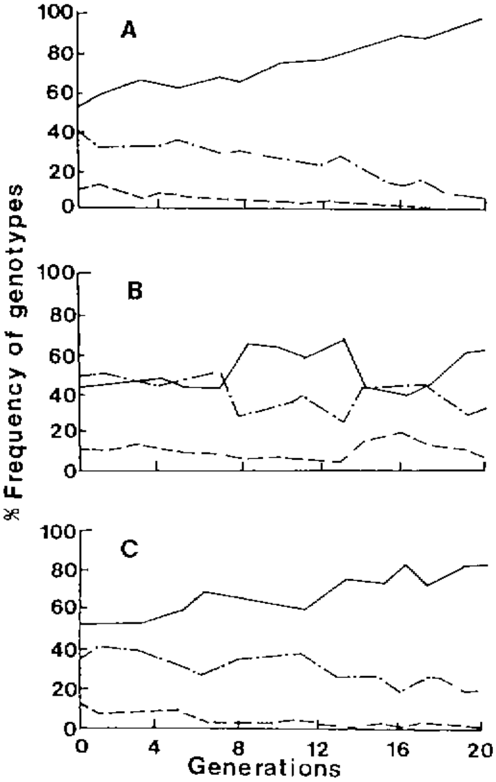

Fig. 1. Changes of the ADH genotypes in the three artificial populations of *D. melanogaster* originated from natural populations (A; Pusan, B; Kimhae, C; Chinju).
Symbols: ——; ADH-FF, -·-, ADH-FS, ---; ADH-SS.

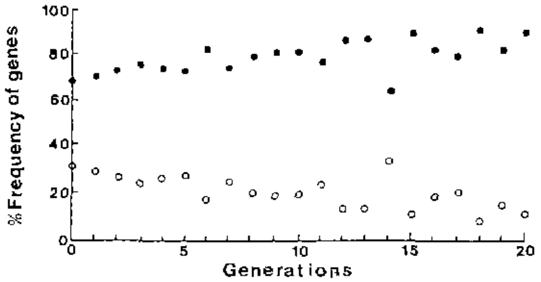

Fig. 2. Average changes of the ADH gene frequencies in the three artificial populations of *D. melanogaster* originated from natural populations.
Symbols : ●; F gene, ○; S gene

빠른 도태현상을 보여 주었다. 그러나 김해집단은 세대에 따라 FF와 FS 유전자형의 반복된 우월빈도를 보였고, SS 유전자형도 어느정도 지속이 되어졌지만 전체적으로 S 유전자보다 F 유전자의 빈도가 다소 높은 편이었다. 반면에 진주의 집단은 부산의 집단과 유사한 빈도 변화를 보여 약 13세대 후부터는 FF 유전자형이 75% 이상을 보였고 FS는 25%를 넘지 못하였으며, SS 유전자형의 빈도 역시 부산집단에서처럼 매우 낮은 빈도로서 계속 감소하였다.

이상의 결과에서 얻은 세 인공집단에서의 세대에 따른 두 ADH allele의 평균빈도 변화를 Fig. 2에 나타내었다. 집단 형성초기의 F 유전자는 평균 70.19%였으나 세대의 경과에 따라 F 유전자의 증가와 상대적 S 유전자의 감소현상을 보여 20세대 경과후는 F 유전자의 빈도가 약 20% 증가되어 본 실험 조건하에서는 F 유전자형이 S 유전자형에 비하여 적응도상에 우세함을 보여 주었다.

Ethanol에 대한 저항성 비교

Alcohol 환경에 대한 ADH 유전자형간의 적응성 비교를 위하여 Vogel과 Luers(1974)의 실험 방법을 응용하여 ADH 두 유전자형간의 성체에 대한 ethanol 저항성 결과를 Fig. 3에 나타내었다.

조사된 농도중 20%(V/V)와 2%에서 ADH-FF 형의 성체들이 SS 형에 비하여 다소 강한 저항성을 보여 주었는데, 20% ethanol 용액에서의 LD_{50}(the dose at which 50% of treated flies died) 까지의 시간은 FF 유전자형이 SS 유전자형에 비하여 약 3배 정도의 지연효과를 보였고, FF 유전자형의 성체들이 약 72% 치사된 60시간 경과후의 SS 유전자형은 거의 완전 치사를 보여 주었다. 이러한 결과는 5% ethanol 처리구에서도 유사한 결과임을 알 수 있었으며 5% sucrose 용액만을 동일 처리한 대조구에서도 ADH-SS 유전자형에 비하여 FF 유전자형의 motality는 다소 낮게 나타났다.

고 찰

본 실험에서 조사된 노랑초파리의 세 자연집단 ADH 유전자형은 모두 polymorphic하였으며 유전자 빈도의 분포는 ADH-FF 유전자형이 평균 47.66%로

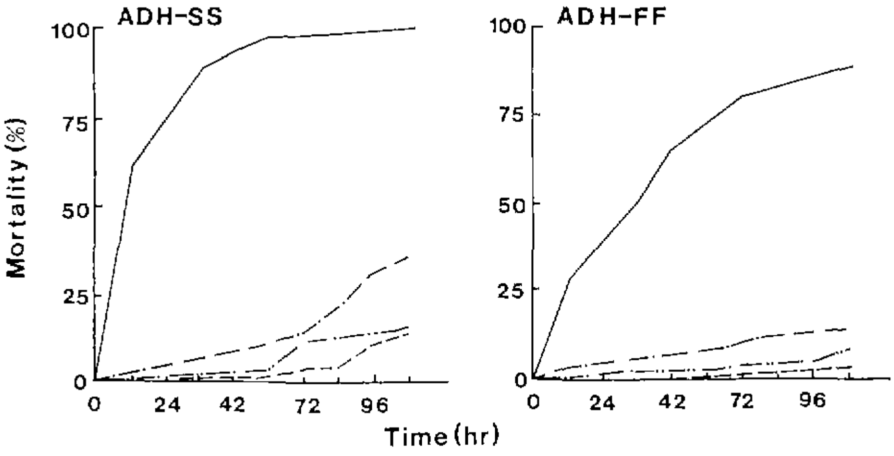

Fig. 3. Exposure-mortality relationship to ethanol of ADH-FF and ADH-SS after adults feeding.
Symbols: ——, 20% ethanol sol'n, -·-; 10%, -···-, 5%, ----; control

FS의 빈도 42.18%와 SS의 빈도 10.16%에 비하여 다소 높게 나타났으며, F 유전자의 빈도가 68.75%로 S 유전자의 빈도 31.25%에 비하여 우세한 분포를 보였다. 이러한 결과는 Chung과 Kang(1985)에 의한 국내 수개 지역의 평균 F 유전자의 빈도 66.86%, Kim과 Seung(1982)에 의한 75.00%와 매우 유사한 결과였고, Choi *et al.* (1988)의 결과와도 거의 동일한 양상이었으며, 지역 및 계절적인 다소의 차이는 있으나 한국 자연집단 노랑초파리의 ADH 유전자 빈도는 F와 S의 비율이 약 7 : 3 정도임을 추론할 수 있었다. Greek의 경우는 한국 집단과 유사한 것으로 보고된 바 있으며(Alahiotis 1974), 대만 자연집단의 F 유전자빈도는 95% 정도이며(Singh *et al* 1982), 일본 자연집단에서도 전 지역에 걸쳐 F 유전자의 빈도가 S에 비하여 약간 우세한 것으로 나타났으나 (Oakeshott *et al.* 1982), 미국의 Texas 지역 집단내 ADH 인자빈도는 F 형보다 S 유전자형이 약 50배 이상 높게 분포한다고 보고된 바 있다(Birley & Barnes 1973). 이러한 ADH polymorphic의 지역적 분포 차이는 Anderson(1981)과 Wilson *et al.* (1982)의 Australasis의 경우, Mexico를 중심으로한 Pipkin *et al.* (1973)의 연구, Singh *et al.* (1982)과 Oakeshott *et al.* (1982)의 동 아시아 지역 등의 여러 선행 연구들에서도 잘 나타나는 현상들이다.

자연집단에서 유래된 ADH-FF와 SS 유전자형의 산란력과 우화율을 비교한 결과 ADH-FF 유전자형이 SS형에 비하여 약간 우세하게 나타나 유전자형에 따른 적응도상에 영향을 미칠것이라는 추측은 약 20 세대에 걸친 소 인공집단내 ADH 유전자형의 빈도 변화를 잘 뒷받침하여 준다. 즉 세대의 흐름에 따른 ADH-SS 유전자형의 도태 현상을 나타내어 세 인공집단에서 평균적으로 ADH-FF 유전자형의 우세 현상을 보여 주었다. 이러한 인공집단내 세대에 따른 ADH-FF 유전자형의 증가, 즉 F 유전자의 우세한 적응력은 Oakeshott와 Gibson(1981)과 Vigue *et al.* (1982), Wilson *et al.* (1982), Van Delden(1984) 및 Bijlsama-Meeles 과 Bijlsma(1988) 등의 보고들과 일치된 현상이었으며, Pot(1981)가 ADH-FF와 SS 유전자형의 계통들간의 교배율 비교에서 FF 유전자형이 SS 유전자형에 비하여 더 우세하다는 보고 등은 본 실험에서 나타난 산란력과 우화율에서 FF 유전자형의 우세현상과 인공집단내 세대의 흐름에 따른 유전자빈도 변이의 변화를 잘 지지하여 주는 것으로 사료된다.

McKenzie와 Parsons(1974)는 포도밭 주변 집단을 대상으로 계절적 변화에 따른 ADH의 빈도 변화조사에서 수확기에 F 유전자의 빈도가 높게 나타나 자연집단내 ADH 유전자형의 빈도형성에 alcohol의 영향이 크다는 것을 시사한 바 있다. 본 연구에서 나타난 ADH 두 유전자형에 따른 ethanol의 저항성 비교는 Fig. 3에서 처럼 FF 유전자형이 SS 유전자형에 비하여 더 강한 것으로 나타났는데, 이는 10% ethanol 첨가 배지에서 약 50세대 경과후 초기에 비하여 S 유전자형의 빈도가 6.5배 이상 감소 되었다는 Cavener과 Clegg(1981)의 보고 및 Oakeshott와 Gibson(1981)의 3% ethanol에서 보다 9% ethanol 처리구에서 ADH-FF의 빈도증가가 더 빨리 유도되었다는 결과와, Gibson(1970), Vigue *et al.* (1982)과 Van Delden(1984)의 ethanol이 첨가된 배지에서 세대의 흐름에 따라 ADH의 F 유전자의 빈도가 높아진다는 보고, 즉 F 유전자를 가진 개체가 ethanol 환경에 대한 적응도의 우수성과 동일한 결과임을 알 수 있었다.

Van Delden *et al* (1978)은 기질내 alcohol의 함량이 높을 때 ADH의 활성이 높은 초파리가 생존력이 강하다고 하였으며, McDonald *et al* (1977)은 ADH의 활성이 높은 초파리가 기질에 alcohol을 첨가시킬 때 생존력이 높은 것은 조절유전자의 변화에 의한 것이라고 하였고, Parsons(1979)는 기질로서 활용 가능한 alcohol의 농도(4~9%)를 산출한 바도 있다 그리고 ADH가 환경에 표출된 alcohol의 해독이나 이용, 혹은 두 가지 작용을 동시에 할 수 있다는 점(McDonald & Avise 1976, Atrian & Gonzalez-Duarte 1985) 등을 감안 할 때 초파리의 자연집단내 ADH isozyme의 유전적 변이에 alcohol은 selective factor로서 직접적인 영향을 준다고 사료된다.

인 용 문 헌

Anderson, P. R 1981 Geographic clines and climatic associations of *Adh* and *α-Gpdh* gene frequencies in *Drosophila melanogaster* pp 237-250. *In* J.B Gibson & J.G Oakeshott(ed), Genetic studies of *Drosophila* populations. Australian Natl Univ Press

Alahiotis. S. 1974. Isozyme genotype-environment rela-

tionship in artificial cage populations originated from a Southern Greek *D melanogaster natural* populations. *Dros Inf Serv.* **51**: 63.

Atrian, S. & R Gonzalez-Duarte. 1985. Purification and molecular chracterization of alcohol dehydrogenase from *Drosophila hydei*: Conservation in the biochemical features of the enzyme in several species of *Drosophila Biochem.* Genet. 23, Nos, **11/12**. 891-911.

Birley, A. J. & B. W Barnes 1973. *Genetical variation* for enzyme activity in a population of *Drosophila melanogaster*. I Extent of the variation for alcohol dehydrogenase activity. Heredity **31**: 413-417.

Bijlsma-Meeles, E. & R. Bijlsma. 1988. The alcohol dehydrogenase polymorphism in *Drosophila melanogaster*: Fitness measurements and predictions under conditions with no alcohol stress *Genetics* **120**: 743-753.

Cavener. D. R & M. T. Clegg. 1981. Mutagenic response to ethanol in *Droosphila melanogaster Evolution* **35**: 1-10.

Chambers. G. K. 1981. Biochemistry of alcohol dehydrogenase variation in *Drosophila* pp.77-93 *In* J B. Gibson & J. G. Oakeshott(ed), Genetic studies of Drosophila populations Australian Natl. Univ. Press

Choi, Y H., H. W. Huh, M. A Yoo & W H Lee. 1988 Genetic studies of alcohol dehydrogenase (ADH) alleles in natural populations of *Drosophila melanogaster PNU J of Mol. Bio.* **4**: 33-41.

Chung, Y. J & S. J. Kang 1985 Gene frequency variations of ADH and α-GPDH enzymes of *Drosophila melanogaster* in Korea. *J. Kor. Res Inst Bet Liv* **35**: 75-82.

Geer, B W, S. W. McKechnie, P W H. Heinstra & M. J Pyka 1991. Heritable variation in ethanol tolerance and its association with biochemical traits in *Drosophila melanogaster. Evolution* **45**: 1107-1119

Gibson, J. B. 1970 Enzyme flexibility in *Drosophila melanogaster. Nature* **227**: 959-960.

Giesel, J. T & M. M. Niemann. 1985 Effects of exposing *Drosophila melanogaster parents to ethanol on* expression of vegitigial in their progeny *The J. Exp. Zoo.* **233**: 467-471

Heinstra, P W, W. Scharloo & G E W Thorig. 1987. Physiological significance of the alcohol dehydrogenase polymorphism in larvae of *Drosophila. Genetics* **117**: 75-84.

Hernandez. M., G. Pardron & V M. Cabrera. 1986 Persistance of an alcohol dehydrogenase thermostable variant in a natural population of *Drosophila melanogaster. Genet Res. Camb.* **47**. 143-146.

Hoffmann, A A & S. W. McKenchnie. 1991 Heritable variation in resource utilization and response in a winery population of *Drosophila melanogaster. Evolution* **45**: 1000-1015.

Johnson, F. M. & A Powell. 1974. The alcohol dehydrogenase of *Drosphila melanogaster*: Frequency changers associated with heat and cold shok. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* **71**: *1783-1784*

Kim, O & K. C. Seung 1982 Linkage disequilibrium between allozyme loci and in two Korean populations *Drosophila melanogaster. Kor. J. Genet.* **14**: 97-98.

McDonald, J. F. & J C. Avise. 1976. Evidencs for the adaptive significance of enzyme activity levels *Biochem. Genet.* **14**: 347-355.

McDonald, J F., G K Chambers, J. David & F. J. Ayala. 1977. Adaptive response due to changes in gene regulation: A study with *Drosophila. Proc Natl. Acad Sci. USA* **74**: 4562-4566.

McKenzie, J. A. & P. A Parsons. 1974. Microdifferentiation in a natural population of *Drosophila melanogaster* to alcohol in the environment. *Genetics* **77**: 385-394.

McKenzie, J. A & S. W. McKechnie. 1981. The alcohol dehydrogenase polymorphism in a vineyard cellar population of *Drosophila melanogaster.* pp 201-215. *In* J. B. Gibson & J G. Oakeshott(ed), Genetic studies of *Drosophila populations. Australian Natl. Univ.* Press.

Oakeshott. J G. & J. B. Gibson. 1981. Is there selection by environmental ethanol on the alcohol dehydrogenase locus in *Drosophila melanogaster*?. pp. 103-120. *In* J. B. Gibson & J G. Oakeshott (ed.), Genetic studies of *Drosophila populations. Australian Natl. Univ.* Press

Oakeshott, J. G, J B. Gibson, P. R. Anderson, W. R. Knibb. D G Anderson & G. K. Chambers 1982. Alcohol dehydrogenase and glycerol-3-phosphate dehydrogenase clines in *Drosphila melanogaster* on *different continents. Evolution* **36**: 86-96.

Parsons, P. A 1979. Polygenic variation in natural populations of *Drosophila.* pp. 61-79. In Quantitative Genetic Variation. Acad Press, New York.

Pipkin, S. B., C. Rhodes & N. Williams 1973. Influence of temperature on *Drosophila* alcohol dehydrogenase polymorphism *J. Heredity* **64**: 181-185.

Pot, W. 1981. *Courtship and mating success in alcohol* dehydrogenase genotypes of *Drosophila melanogas-*

ter. Evolution **37**: 1306-1316.

Singh, R. S., D A. Hickey & J. David. 1982. Genetic differentiation between geographically distant populations of *Drosophila melanogaster. Genetics* **101**: 235-256.

Starmer, W. T., W B. Heed & E. S Rockwood-Sluss 1977. Extension of longevity in *Drosophila mojavensis* by environmental alcohol: Differences between subgraces. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* **74**: 387-391.

Van Delden, W., A. C. Bperema & A. Kamping. 1978. The alcohol dehydrogenase polymorphism in populations of *Drosophila melanogaster*. I Selection in different environments. *Genetics* **90**: 161-191.

Van Delden, W. 1984 The alcohol dehydrogenase polymorphism in *Drosophila*, Facts and problems. pp. 127-142. *In* K Wohrmann and V Loeschcke(ed.): Population Biology and Evolution. Springer-Verlag.

Vigue, C L., P. A. Weisgram & E Rosenthal 1982. Selection at the alcohol dehydrogenase locus of *Drosphila melanogaster*· Effects of ethanol and temperature. *Biochem. Genet* **20**, Nos **7/8**: 681-688.

Vogel, E. & H. Luers 1974. A comparison of adult feeding to injection in *D. melanogaster. Dros. Inf. Serv* **51**· 113.

Wilson, S. R., J. G Oakeshott, J. B. Gibson & P R. Anderson 1982 Measuring selection coefficients affecting the alcohol dehydrogenase polymorphism in *Drosophila melanogaster. Genetics* **100**· 113-126.

Wright, D. A & C. R. Shaw. 1970. Times of expression of gene controlling specific enzymes in *Drosophila embryos. Biochem. Genet.* **4**: 385-394.

(1993년 9월 16일 접수)