

자연과 실험집단내 *Drosophila melanogaster* 제 2 염색체의 유전적 변이성에 대한 비교 연구

손성곤 · 최영현 · 이원호

부산대학교 자연과학대학 생물학과
(1994년 5월 10일 접수)

Comparative Studies on Genetic Variabilities of Second Chromosomes in Sasang Natural and Experimental Populations of *Drosophila melanogaster*

Seong-Kon Sohn, Yung-Hyun Choi and Won-Ho Lee

Dept. of Biology, College of Natural Sciences, Pusan National University,
Pusan 609-735, Korea

(Manuscript received 10 May 1994)

Abstract

The genetic variabilities of second chromosomes concealed Sasang natural and experimental populations of *Drosophila melanogaster* have been analyzed. The experimental population was composed of *D. melanogaster* which had the lethal-free second chromosome collected from Sasang natural population in 1982. The results were as follow;

The mean frequencies of deleterious genes were estimated to be 33.33% in Sasang natural population and 31.72% in experimental population. The allelism rates in lethal genes isolated from the natural and experimental populations were calculated to be about 0.95% and 12.28%, respectively. The allelism rates between lethal genes isolated from the natural population and those of the experimental population were calculated to be about 0.01%. The mean values of elimination by frequencies of deleterious genes and allelism rates were 0.0011 in the natural population and 0.0124 in the experimental population. The frequencies of phenotypic sterility of males in the natural and experimental populations were estimated to be 1.49% and 1.36%, respectively. The frequencies of genotypic sterility of females and males were estimated to be 0.90% and 1.80% in the natural population, and that of males was 2.38% in the experimental population.

Key Words : Genetic variability, Second chromosome, Natural and experimental populations, *Drosophila melanogaster*

1. 서론

생물집단은 다양한 유전적변이를 보유하고 있는

데 이들의 검출과 그 보유기구의 해석은 집단 및 진화유전학의 중요한 과제중의 하나이다. 자연집단을 구성하는 개체들에 대한 유해유전자의 구조적 파악에는 자연환경에 널리 분포되어 있고 적응

성이 우수하며, marker gene들이 구비되어 있고 인가성 종이란 점에서 인간생활과 밀접한 관련이 있는 *Drosophila melanogaster*를 실험대상으로 많이 사용하고 있다.

자연집단에 잠재된 유전적 변이성에 관하여는 Chetverikov가 최초로 조사한 이래 현재까지 많은 연구자들에 의해 계속되어지고 있는데, Ives(Ives, 1945; Band and Ives, 1961, 1963, 1968)등은 미국 *D. melanogaster* 자연집단을 대상으로 치사빈도와 환경변화와의 관계를 제 2 및 3 염색체 수준에서 비교 조사한 바 있으며, 지중해 연안을 중심으로 한 유럽과 러시아지역 집단의 분석(Goldschmidt *et al.*, 1955; Wallace, 1966; Wallace *et al.*, 1966; Watanabe, 1969), 그리고 Minamori등(Minamori and Azuma, 1962; Watanabe, 1969; Oshima and Watanabe, 1973; Watanabe *et al.*, 1976)에 의한 일본 자연집단의 유전적 구조와 특징의 비교 등 거의 전세계 지역을 대상으로 지역적 특이성과 연관된 결과들이 보고된 바 있다. 유사한 방법들에 의한 연구가 국내에서도 수개체 자연집단을 대상으로 보고되어져 왔으며(Paik, 1960, 1966; Paik and Sung, 1969; Choi, 1978; Choo and Lee, 1976, 1986), 본 연구실에서도 부산의 사상자연집단 등을 대상으로 수년간 조사 보고한 바 있다(Lee and Son, 1980; Lee and Park, 1982; Kim and Lee, 1987; Park *et al.*, 1987).

한편 1937년 Wright에 의하여 인공집단에 대한 분석이 시도되었으며, Murata(1970)는 인공 소집단내에서의 치사염색체 빈도에 관하여 조사하였고, Murata와 Tobar(1973)도 이와 유사한 실험을 행한 바 있으며, Nei(1968) 역시 유한의 실험집단에 대한 치사염색체의 빈도를 조사 보고하였다. Oshima와 Watanabe(1973)는 자연집단과 인공 cage 집단내의 치사유전자 빈도, allelism과 그 연속성의 관계를 분석하였고, Lee와 Watanabe(1977)는 인공집단에서 유발되어 축적된 치사유전자와 불임유전자가 평형에 도달할 때까지의 세대수를 추정한 바 있으며, Lee *et al.*(1986)은 실험집단내 제 2 염색체의 유해유전자 변이 정도, homo 계통의 생존도 변이와 동좌율, 집단의 실제 크기 등의 상관성을 보고하였다.

본 연구에서는 Lee등(Lee and Son, 1980; Lee and Park, 1982; Kim and Lee, 1987; Park *et al.*, 1987)에 의해 이미 수년간 조사되었던 지역적 특수성을 지닌 부산의 사상 자연집단 *D. melanogaster* 제 2 염색체상의 유해유전자 빈도, homozygote viability, allelism, homo에 의한 제거율, 유전적 불임 등을 조사하여 선행 결과와 비교하고자 하며, Lee *et al.*(1986)에 의하여 보고되었던 실험집단내에 대하여서도 현재까지의 변화 정도를 알아보고, 아울러 실험집단과 자연집단간의 변화를 비교하고자 한다.

2. 재료 및 방법

2.1. 실험재료

본 실험에 사용된 자연집단 *D. melanogaster*는 1989년 9월 중순 낙동강 연변 사상지역의 청과시장 주변에서 채집된 것들 중 무작위로 150개체의 수컷을 골라 실험에 사용하였다. 실험집단은 1981년 동일지역에서 채집 후, 유전적 분석을 통하여 제 2 염색체상의 생존력이 완전히 정상이고 임성 또한 정상인 20계통을 취하여 각 계통으로부터 20쌍(총 800 개체)을 플라스틱 사육상(30x40x13cm) 내에 투입하여 25°C 항온항명조건하에서 1982년 7월부터 유지되어 온 집단에서 무작위 150개체의 수컷을 선발하여 실험에 이용하였다. 제 2 염색체상의 유해유전자 검출을 위해 사용된 *Cy//Pm* 계통은 일본의 Kofu-Katsunuma background인 것을 본 집단의 background로 교체 시킨 계통이었으며, 유전적 불임 분석에 사용된 Oregon-R(OR)은 일본국립유전학연구소에서 분양받아 본 실험실에서 계속적으로 유지되어 온 계통을 사용하였다.

2.2. 실험방법

2.2.1. 제 2 염색체상의 유해유전자 빈도분석

사상자연집단 및 실험집단내 *D. melanogaster*의 제 2 염색체상에 보유되어 있는 열성치사유전자

의 검출은 *Cy//Pm*을 marker gene으로 사용한 Wallace(1968)의 *Cy//Pm* 방법에 준하였다. 이는 동계교배를 통하여 하나의 염색체상에 hetero 상태로 보유하고 있는 열성유전자를 homo화 함으로써 표현형으로 발현되게 하는 유전학적 방법이다. 각 집단에서 선발된 검출 대상 수컷 1개체와 미교배 상태의 *Cy//Pm* 2-3개체를 교배시켜 얻은 F_1 수컷(*Cy//+1*) 1개체를 다시 미교배 상태의 *Cy//Pm* 2-3개체와 역교배시켰다. 여기서 얻은 F_2 중 미교배의 *Cy//+1* 암컷과 *Cy//+1* 수컷을 4쌍 정도 선발 및 교배를 통하여 각 계통당 200개체 이상의 F_3 를 얻어 그들 자손의 표현형 비율, 즉 전체개체수에 대한 표현형상 non-*Cy(+1//+1)*의 비율에 의하여 1.0% 이하의 경우는 치사, 1.0-16.7%의 경우는 반치사, 16.7-25.0%와 25.0-42.0%의 경우는 각각 저생존력 및 정상으로, 42.0% 이상인 경우는 초생존력 염색체군으로 분류하였다. 아울러 두 집단내 각 개체의 제 2 염색체를 homo화 시켰을 경우 각 집단의 평균생존력을 치사를 포함한 전체 homozygote의 생존력과, 치사와 반치사를 제외한 quasinormal homozygotes의 생존력 등 2가지로 구분하여 비교하였다.

2.2.2. 치사유전자간의 동좌율 및 homo에 의한 제거율의 분석

상기 방법에 의하여 제 2 염색체상의 열성유해 유전자중 생존도에 직접 영향을 주는 치사유전자의 빈도가 밝혀진 각 집단내 치사유전자에 대한 동좌, 비동좌의 여부를 조사하기 위해 동일집단내에서 검출된 치사유전자 보유 계통간 half diallel cross method에 준한 상호교배를 실시하였다. 그 결과 검정하고자 하는 치사유전자가 동일위치에 존재하게 될 경우 열성치사유전자는 homo로 결합되어 정상개체가 출현하지 못할 것이며, 서로 다를 경우는 정상개체가 출현하게 될 것이다. 전자를 동좌, 후자를 비동좌로 판정하여 각 집단의 동좌율을 구하였으며, 여기서 얻은 동좌율(I)과 유해 유전자 빈도(Q)를 이용하여 집단내 homo에 의해 제거되는 비율(IQ^2)을 구하였다.

2.2.3. 표현형불임 및 유전적불임율의 조사

표현형불임율은 대상 집단에서 무작위 선발된 수컷 1개체와 미교배 *Cy//Pm* 암컷 2-3개체와의 교배에서 F_1 의 생성여부로서만 판단하므로 염색체상의 분석은 불가능하다. 유전적불임은 각 집단 개체들의 대상 염색체상에 hetero 상태로 잠재해 있는 열성불임유전자를 검출하게 되는데, 치사유전자 분석에서 이미 homo화 시킨 *+1//+1* 개체의 염색체에 불임인자가 homo로 존재할 경우 자손을 얻지 못하기 때문에 homo화 된 검정 대상개체와

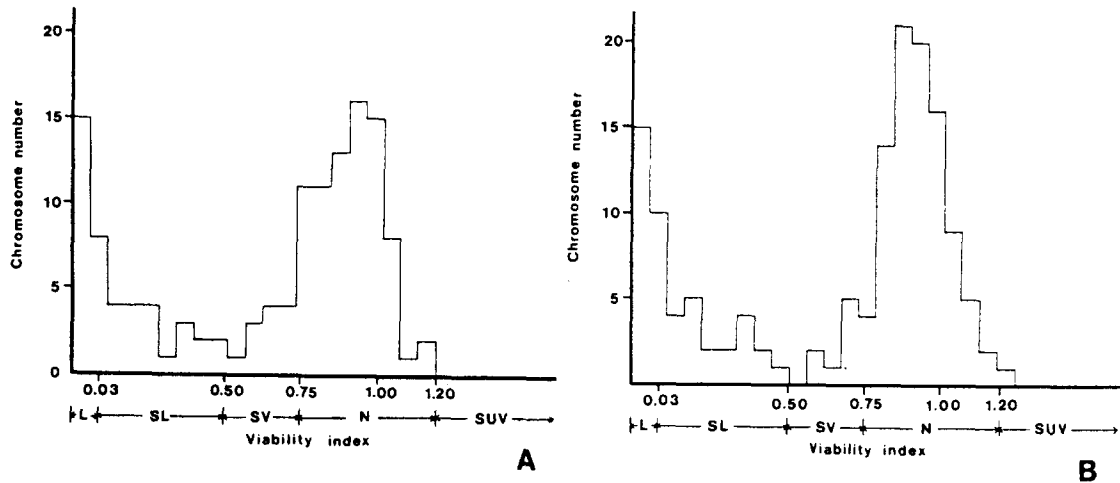


Fig. 1. Number and distribution of second chromosome isolated from Sasang natural(A) and experimental(B) populations.

완전한 임성이 확인된 정상계통 OR과 교배시커 자손의 출현 여부로서 판정하였다. 이상의 실험에서 사육을 위하여 corn meal-agar 표준배지가 사용되었으며, 25°C의 항온항명 조건하에서 실시하였다.

3. 결과 및 고찰

3.1. 제 2 염색체상의 유해유전자 빈도

Cy//Pm 교배법에 의한 사상자연집단과 실험집단 *D. melanogaster* 제 2 염색체상의 생존도에 관한 변이성 및 유해유전자의 빈도는 Fig. 1 및 Table 1과 같다.

Table 1. Viability distribution of homozygotes for second chromosome of *D. melanogaster* isolated from Sasang natural and experimental populations

Population	% Frequency						D/N** ratio	No. of chrom. tested
	L*	SL	SV	N	SUV	L+SL		
Natural	15.91 (21)***	17.42 (23)	9.85 (12)	56.82 (75)	0.00 (0)	33.33 (44)	0.5000	132
Experimental	13.20 (19)	18.62 (27)	5.52 (8)	62.07 (90)	0.69 (1)	31.72 (46)	0.4646	145

* L;lethal, SL;semilethal, SV;subvital, N;normal, SUV;supervital

** D = L + SL, N = SV + N + SUV

*** No. of chromosomes

동일 지역에 대한 1979년의 경우, 치사염색체의 빈도가 16.5%, 반치사와 정상염색체군이 7.5% 및 60.0%였으며(Lee and Son, 1980), 1981년의 경우는 각각 24.4%, 10.5% 및 47.5%라고 보고된 바 있다.(Lee and Park, 1982). 그리고 1984년부터 Park *et al.*(1987)의 3년간 조사에서, 치사염색체의 빈도가 각각 12.18%, 8.51%, 8.50%였으며, 반치사의 경우는 13.71%, 23.40%, 25.50%, 그리고 정상염색체의 경우는 62.94%, 44.15%, 28.50%라고 보고하였다. 이들을 본 결과와 비교해 볼때, 사상자연집단 제 2 염색체상의 치사염색체 빈도는 1985년과 1986년

에 비하여 약 2배 정도 증가하였으며, 정상염색체의 경우는 1986년에 비하여 2배 증가된 추세를 보였으나, 반치사 및 저생존력의 빈도는 상대적으로 감소되었음을 알 수 있었다.

실험집단의 경우, 1986년의 치사 15.0%, 반치사 3.5%, 저생존력이 3.5% 그리고 정상이 77.85%였음에 비하여(Lee *et al.*, 1986) 치사염색체군의 경우는 다소 감소된 반면, 반치사군이 6배 증가하였으며 저생존력군도 증가되었으나 정상의 경우는 다소 감소된 추세였다.

Table 2는 *D. melanogaster* 자연과 실험집단에서 유래한 제 2 염색체를 homo화 했을 때 전체 homozygote와 유해유전자(L+SL)를 제외한 quasinormal homozygote의 평균생존력을 비교한 것이다.

Table 2. Mean viabilities of homozygotes for second chromosome of *D. melanogaster* isolated from Sasang natural and experimental populations

Population	All homozygotes		Quasinormal homozygotes	
	No. of Chrom.	Viability	No. of Chrom.	Viability
Natural	132	21.10	88	29.62
Experimental	145	22.31	99	30.86

사상집단의 경우 전체 homozygote의 평균생존력은 본 실험의 결과와 1984년에서 1986년 사이에 조사된 평균값(21.13%, Park *et al.*, 1987)과 매우 유사하였으며, 실험집단의 경우도 동년의 자연집단과 유사하였다(Lee *et al.*, 1986). 유해유전자를 제외한 quasinormal homozygote의 경우 1984년 이후 다소 감소되는 추세를 나타내었으나 평균(27.48%)과 비교해 보면, 자연 및 실험집단에서 유의적인 차이는 없었다.

3.2. 집단내 및 집단간 치사유전자의 동좌율과 homo에 의한 제거율

본 실험법에 의해 검출된 치사유전자의 염색체

상 동좌율을 조사하기 위한 분석법 및 결과를 Fig. 2에 나타내었다.

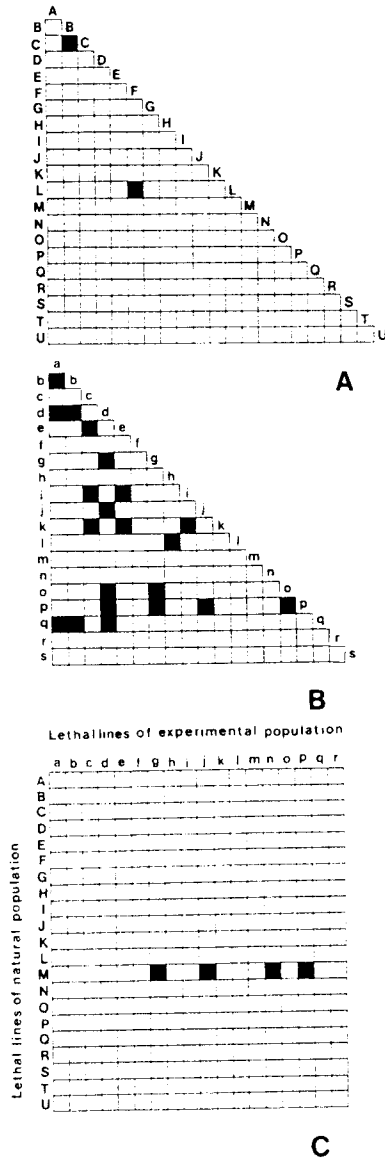


Fig. 2. Graphic representation of allelic lethals within Sasang natural(I) and experimental(II), and between natural and experimental(III) populations. Each of squares in the graph corresponds to an intercross. Those yielding no +1/+1 individuals(=allelic lethals) are shown in black. Allelic rates within Sasang natural population, experimental population, and between two populations were 0.95%, 12.28%, and 1.01%, respectively.

자연집단의 경우 1984년 이후 다소 증가추세 (1.09% → 1.67% → 2.12%, Park *et al.*, 1987)를 보였으나 0.952%(2/210)로 다시 다소 감소되었으며, 실험집단의 경우의 경우는 Lee *et al.*(1986)의 보고에 비하여 2배 정도 증가된 추세였다. 자연 및 실험집단간의 동좌율은 두 집단에서 유래된 치사유전자 계통 각각 21개 및 19개를 교배시켜 얻은 총 399 line 중 동좌의 경우가 4 line으로서 그 비율은 0.01%(Fig. 2)였다.

한편 검출된 유해유전자 빈도와 치사유전자간의 동좌율에 의한 특정집단에서 제거되는 비율을 조사한 결과는 Table 3과 같은데, 사상자연집단의 경우 1984년 이후 증가추세(0.0007 → 0.0017 → 0.0026, Park *et al.*, 1987)를 보여왔으나 0.0011였고, 실험집단의 경우는 Lee *et al.*(1986)에 의한 결과(0.0033) 보다 다소 증가되었음을 알 수 있었다.

동좌율과 관련하여 Watanabe(1969)는 미국과 지중해 지역의 경우는 유해유전자의 빈도가 높고 동좌율이 낮은 대집단이며, 한국, 일본, 소련지역 등은 반대로 유해유전자의 빈도가 낮고 동좌율이 높은 중집단이라고 한 바 있다.

Table 3. Elimination frequencies(IQ²) of deleterious chromosomes due to homozygosis in natural and experimental populations

Population	Frequency		Elimination frequencies (IQ ²)
	L + SL(Q)	allelism(I)	
Natural	0.3333	0.0095	0.0011
Experimental	0.3172	0.1228	0.0124

3.3. 표현형불임 및 유전적불임을 조사

두 집단에서 상기의 방법에 준하여 조사한 표현형불임 및 유전적불임율은 Table 4와 같다. 자연 집단에서 표현형불임의 경우 1.49%로 동일집단의 선행보고 비율보다는 비교적 낮은 편이고(Park *et al.*, 1987), 유전적 불임율도 1985년과 1986년의 경우 암컷이 각각 2.91%, 8.20%이었음에 비하여 현저하게 낮았으며, 수컷의 경우도 4.65% 및 4.37%에 비하여 2배이상 낮은 1.80%였다. 실험집단의

경우, Lee *et al.*(1986)에 의한 유전적불임이 수컷은 7.56%, 암컷은 4.2%를 나타내었으나 본 실험에서는 각각 2.38% 및 0.00%로 나타나 감소추세를 보였다.

Table 4. Frequencies of phenotypic and genetic sterile flies isolated from natural and experimental populations

Population	Phenotypic sterility		Genetic sterility						
			Female			Male			
	Tested chrom.	Sterile chrom.	%	Tested chrom.	Sterile chrom.	%	Tested chrom.	Sterile chrom.	%
Natural	134	2	1.49	111	1	0.09	111	2	1.80
Experimental	147	2	1.36	126	0	0.00	126	3	2.38

3.4. 실험집단내 치사와 불임유전자의 빈도변화

실험집단의 최초 형성시에는 치사와 불임염색체가 전혀 없었으나 자연적 돌연변이에 의하여 세대를 거듭할수록 이들 유전자들이 집단내에 유발, 축적되어가는데 lethal-free와 sterile-free 집단에서 제 2 염색체상의 치사와 불임염색체의 빈도변화를 Lee *et al.*(1986)의 결과를 인용, 1989년 10월 (1,926일) 현재까지의 변화를 Lee와 Watanabe (1977)의 결과와 비교해 볼 때 전체적으로 낮은 비율을 나타내었다. Lee와 Watanabe(1977)는 치사와 불임유전자는 약 2,000(135세대) 정도에서 평형에 도달된다고 하였으며, 돌연변이의 축적과정에서 슛불임빈도가 암불임빈도보다 항상 높다는 Watanabe *et al.*(1976)의 견해는 본 실험의 결과와도 잘 일치된다.

4. 결론

자연집단과 실험집단내 *D. melanogaster* 제 2 염색체상의 유전적 변이성을 비교 분석하기 위하여 부산 사상자연집단과 동일집단에서 lethal-free 및 sterile-free 상태로 시작한 실험집단을 대

상으로 *Cy//Pm* method와 allelism test에 의한 제 2 염색체상의 유해유전자 빈도, homozygotes viability, allelism, homo에 의한 제거율 및 유전적 불임성 등을 대상으로 조사하였다.

사상자연집단과 실험집단의 치사 및 반치사 등의 유해유전자 빈도는 각각 33.33%와 31.72%로서 현재상태에서는 거의 유사한 빈도를 나타내었다. 치사유전자의 동좌율은 사상자연집단이 0.95%, 실험집단이 12.28%이었으며, 두집단간의 동좌율은 0.01%였다. 유해유전자와 그 동좌율에 의한 제거율은 사상자연집단이 0.0011, 실험집단이 0.0124이었다. 집단의 불임율은 사상자연집단의 경우 유전적불임은 암컷이 0.90%, 수컷이 1.80%이었고 표현형불임은 1.49%였다. 실험집단의 경우 유전적불임은 암컷에서는 0, 수컷이 2.38%이었고 표현형불임은 1.36%이었다.

참 고 문 헌

- Band, H.T. and P.T. Ives, 1961, Correlated changes in environment and lethal frequency in natural population of *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 47, 180-185.
- Band, H.T. and P.T. Ives, 1963, Comparison of lethal + semilethal frequencies in second and third chromosomes from a natural population of *Drosophila melanogaster*, *Can. J. Genet. Cytol.*, 5, 351-357.
- Band, H.T. and P.T. Ives, 1968, Genetic structure of population. IV. Summer environmental variables and lethal and semilethal frequencies in natural population of *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 22, 633-641.
- Choi, Y., 1978, Genetic load and effective size of natural population of *Drosophila melanogaster* in Korea, *Experimentia*, 41, 127-129.

- Choo, J.K. and T.J. Lee, 1976, Frequency and allelism of deleterious genes concealed in Korean population of *Drosophila* -Lethality, sterility and visible mutants -, Kor. J. Zool., 19, 15-24.
- Choo, J.K. and T.J. Lee, 1986, Genetic changes in Korean population of *Drosophila melanogaster*, Jap. J. Genet., 61, 337-343.
- Goldschmidt, E., J. Wahrman, A. Ledermann-Klein and R. Weiss, 1955, A two year's survey of population dynamics in *Drosophila melanogaster*, Evolution, 9, 353-366.
- Ives, P.T., 1945, The genetic structure of American population of *Drosophila melanogaster*, Genetics, 30, 167-196.
- Kim, K.B. and W.H. Lee, 1987, The genetic variability of third chromosome in Sasang natural population of *Drosophila melanogaster*, J. Environ. Studies., Pusan Natl. Univ., 5, 87-97.
- Lee, W.H., and T.K. Watanabe, 1977, Accumulation of deleterious genes in a cage population of *Drosophila melanogaster*, Genetics, 86, 657-664.
- Lee, W.H. and Y.W. Son, 1980, The study of deleterious genes in a natural population of *Drosophila melanogaster*, J. Coll. Edu.(Nat. Sci.), Pusan Natl. Univ., 7, 47-54.
- Lee, W.H. and H.S. Park, 1982, Genetic studies on the effects of adverse environmentals in animals, J. Sci., Pusan Natl. Univ., 33, 120-126.
- Lee, S.Y., M.A. Yoo and W.H. Lee, 1986, The study of deleterious genes in an experimental population of *Drosophila melanogaster*, J. Environ. Studies, Pusan Natl. Univ., 4, 75-90.
- Minamori, S. and M. Azuma, 1962, A study of deleterious genes in some natural population of *Drosophila melanogaster* in Japan, Jap. J. Genet., 37, 36-41.
- Murata, M., 1970, Frequency distribution of lethal chromosomes in small population of *Drosophila melanogaster*, Genetics, 64, 559-571.
- Murata, M. and I. Tobar, 1973, Changes in frequency of lethal second chromosomes in experimental populations of *Drosophila melanogaster* with the radiation histories. Jap. J. Genet., 48, 349-359.
- Nei, M., 1968, The frequency distribution of lethal chromosomes in finite populations, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 60, 517-524.
- Oshima, C. and T.K. Watanabe, 1973, Fertility genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. Frequency genes and persistence of sterility genes, Genetics, 74, 351-361.
- Paik, Y.K., 1960, Genetic variability in Korean population of *Drosophila melanogaster*, Evolution, 14, 293-303.
- Paik, Y.K., 1966, Genetic variabilities in second and third chromosomes from Korean populations of *Drosophila melanogaster*, Jap. J. Genet., 41, 325-333.
- Paik, Y.K. and K.C. Sung, 1969, Behavior of lethals in *Drosophila melanogaster* populations, Jap. J. Genet., 44, 180-192.
- Park, T.D., Y.H. Choi and W.H. Lee, 1987, Genetic variabilities of second chromosomes in Sasang and Ulsan natural population of *Drosophila melanogaster*, J. Environ. Studies, Pusan Natl. Univ., 5, 75-85.
- Wallace, B., 1966, Distance and the allelism of lethal in a tropical population of *Drosophila melanogaster*, Ameri. Natur., 100, 565-578.

- Wallace, B., 1968, Detecting and measuring concealed variability. In ; Topics in population genetics, Norton, 30-54pp.
- Wallace, B., E. Zouros and C.B. Krimbas, 1966, Frequency of second and third chromosome lethals in a tropical population of *Drosophila melanogaster*, Ameri. Natur., 100, 245-251.
- Watanabe, T.K., 1969, Frequency of deleterious chromosomes and allelism between lethal genes in Japanese natural populations of *Drosophila melanogaster*, Jap. J. Genet., 44, 171-187.
- Watanabe, T.K., T. Watanabe, and E. Oshima, 1976, Genetic changes in natural populations of *Drosophila melanogaster*, Evolution, 30, 100-118.