

## *Drosophila simulans*와 *D. mauritiana* 사이 종간잡종의 성줄과 생식궁 형성에 미치는 X 염색체의 효과

### Effects of the X Chromosome on the Formation of Sex Comb and Genital Arch in the Hybrids between *Drosophila simulans* and *D. mauritiana*

최영현<sup>1</sup> · 유미애<sup>2</sup> · 이원호<sup>3</sup>

Yung Hyun CHOI<sup>1</sup>, Mi Ae YOO<sup>2</sup> and Won Ho LEE<sup>3</sup>

**ABSTRACT** *Drosophila simulans* and *D. mauritiana* are sibling species, the former cosmopolitan and the latter restricted to the oceanic island of Mauritius. Sex comb-tooth number of male flies of *D. simulans* were about 9.83, while those of *D. mauritiana* were 12.90. Genital arch of *D. simulans* is large semicircular shaped expansion, while that of *D. mauritiana* is a narrow fingerlike expansion. We used classical genetic analysis to measure effects of genes on the X chromosome responsible for numeral and morphological differences in sex comb-tooth and genital arch between these species, respectively. For these purposes, mutant strain of *D. simulans* and wild type strain of *D. mauritiana* were hybridized and males of the F<sub>1</sub> and the backcrossed progenies were compared with two characters above mentioned. The sex comb-tooth number of F<sub>1</sub> males were about 11.79, and the genitalia of F<sub>1</sub> male were intermediate in shape between those of *D. simulans* and *D. mauritiana*. Genetic analysis of sex comb-tooth number and genital arches differing between *D. simulans* and *D. mauritiana* showed that very little difference was due to effect of the X chromosome.

**KEY WORDS** *Drosophila simulans*, *D. mauritiana*, interspecific hybrids, X chromosome

**초 록** *Drosophila simulans* 와 *D. mauritiana* 는 동일 subgroup에 속하는 동포종으로, 전자는 전세계 분포종이며, 후자는 Mauritius 섬에만 서식하는 지역종이다. *D. simulans*의 성줄(sex comb)은 약 9.83개의 치열로 구성되어 있으며, *D. mauritiana*의 성줄 치열수는 약 12.90개 정도이다. *D. simulans*의 생식궁(genital arch)은 큰 반월형이며, *D. mauritiana*는 가는 막대형이다. 두 종간 성줄의 치열수와 생식궁의 형태적 차이에 미치는 X 염색체의 효과를 알아보기 위한 유전적 분석을 실시하였으며, 이를 위하여 X 염색체상 돌연변이 유전자들을 가지는 *D. simulans* 계통과 정상형의 *D. mauritiana* 사이의 잡종 F<sub>1</sub>을 부모계통과 역교배를 실시하여 얻은 자손들을 대상으로 상기 두가지 형질의 분석을 실시하였다. F<sub>1</sub>의 성줄 치열수는 평균 11.79개 정도였으며, 외부생식기의 일반적인 형태는 *D. simulans* 와 *D. mauritiana*의 중간형이었다. 성줄의 치열수와 외부생식기의 주요 특징분석에서 X염색체 효과에 따른 유의적인 차이는 거의 없는 것으로 나타났다.

**검색어** *Drosophila simulans*, *D. mauritiana*, 종간잡종, X 염색체

### 서 론

*Drosophila simulans*와 *D. mauritiana*는 *D. melanogaster* subgroup내 *D. melanogaster* complex에 속하는 종들로서, *D. simulans*는 전세계적으로 분포하는 종이며, *D. mauritiana*는 St. Mauritius 섬에서만 발견되는

지역종이다 (Tsacas & David 1974, Lemeunier & Ashburner 1976, Lemeunier *et al.* 1986, Ashburner 1989). *D. melanogaster* species group에 속하는 여러 종들 사이의 종분화에 관한 연구는 여러 측면에서 다각적으로 연구되어져 오고 있는데, *D. melanogaster* subgroup내의 *D. simulans*도 비교적 유용한 genetic mark-

<sup>1</sup>미국국립암연구소(Medical Branch, Clinical Oncology Programs, National Cancer Institute, NIH, 9000 Rockville Pike, Bethesda MD 20892, USA)

<sup>2</sup>부산대학교 자연과학대학 분자생물학과(Department of Molecular Biology, College of Natural Sciences, Pusan National University, Pusan, 609-735, Korea)

<sup>3</sup>부산대학교 자연과학대학 생물학과(Department of Biology, College of Natural Sciences, Pusan National University, Pusan, 609-735, Korea)

er를 많이 지니고 있으며, *D. mauritiana*는 특정 섬에서만 서식한다는 점에서 종분화 연구재료로서의 중요도가 높다고 할 수 있다. Lee(1980)는 이들 두종과 *D. melanogaster* 사이의 유전적 유연관계와 종분화 관계를 해석하여, *D. simulans*는 *D. melanogaster*에서 유래하였으며, *D. mauritiana*는 *D. simulans*에서 분기되었음을 보고한 바 있다. 그 외 전기 영동에 의한 단백질과 동위효소의 연구 (Eisses *et al.* 1979, Gonzalez *et al.* 1982, Lee & Watanabe 1987), 형태 분석과 중간 잡종 형성에 의한 연구 (Coyne 1983, Coyne & Kreitman 1986, Lachaise *et al.* 1986) 및 염색체와 mtDNA를 포함한 핵산 수준에서의 연구 (Lemeunier & Ashburner 1976, Solignac & Monnerot 1986, Ashburner 1989) 등에서 나타난 결과 역시 *D. mauritiana*가 *D. simulans*에서 유래되었음을 잘 지지해 주고 있다. 특히 *D. melanogaster* subgroup의 여러 종 사이에서 repetitive DNA 서열이 이들 두 종에서 동일하다는 것은 매우 흥미롭다(Cseko *et al.* 1979).

한편 Watanabe와 Kawanishi(1979, 1981)는 *Drosophila*에서 근연종들 사이의 정역교배에 대한 선호도와 교배 성공율에 따른 분화 방향성을 제시하였고, Lee와 Watanabe(1987)는 *D. melanogaster* subgroup에 속하는 8종의 생식적 격리 실험을 통하여 Watanabe-Kawanishi model을 적용, 진화적 계통수를 작성한 바 있다. 본 연구에서는 *D. melanogaster* subgroup의 계통진화적 연구의 일환으로 *D. mauritiana*와 *D. simulans* 사이의 중간 잡종을 형성하여 그들의 성줄(sex comb)과 생식궁(genital arch)의 형성에 미치는 X염색체의 효과를 조사하였다.

재료 및 방법

본 실험에 사용된 X염색체상에 *yv<sup>2</sup>f* 유전자를 가진 *D. simulans* 들연변이체 및 *D. mauritiana*는 일본국립 유전학연구소에서 분양 받아 본 연구실에서 수년간 유지되어 온 계통들이다.

두 중간 잡종의 형성을 위해서는 Lee와 Watanabe (1987)의 결과에 준한 중간 교배를 실시하였고, 임성을 가지는 F<sub>1</sub> 암컷을 상기 두종과 각각 역교배 시켜 얻은 수컷들을 표현형으로서 조환형 및 부모형으로 분류하였다 (Fig. 1). 각 교배에서 얻은 수컷들을 대상으로 성줄의 치열수(sex comb-tooth number)를 계수하여 부모 계통과 상호 비교하였으며, 외부 생식기의 경우 각 부

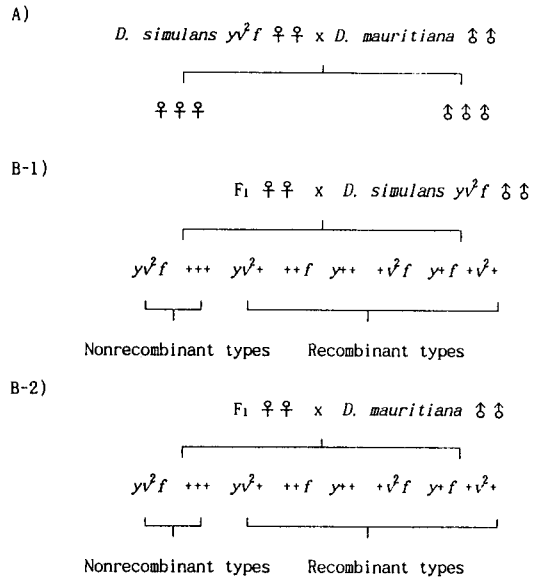


Fig. 1. Mating schemes of interspecific crosses between *D. simulans yv<sup>2</sup>f* and *D. mauritiana*(A), and backcross in hybrids between *D. simulans* (B-1) and *D. mauritiana* (B-2).

속기관 중 분류상 가장 중요한 기준이 되는 생식궁의 posterial lobe 등을 중심으로 부모계통과 상호 비교하여 그 유연관계를 조사하였다. 비교 대상 기관들은 연구 표본을 만들어 광학현미경하에서 관찰하였으며, 모든 사육 및 교배 실험은 corn-meal agar 배지를 사용한 25°C 항온 조건하에서 실시하였다.

결과 및 고찰

본 실험에 사용된 *D. simulans*의 암컷과 *D. mauritiana*의 수컷과의 중간 교배에서는 자손들을 얻을 수 있었으나 (Lachaise *et al.* 1986, Lemeunier *et al.* 1986) 그 정역교배에서는 자손을 얻을 수 없었는데, Lee (1980) 및 Lee와 Watanabe(1987)등의 선행 연구에서 보고된 바와 같이 매정율과 연관된 *D. mauritiana* 암컷과 *D. simulans* 수컷 사이에 pre-mating isolation 기작이 존재하기 때문인 것으로 사료된다. 그리고 상호교배 가능한 *Drosophila* 동포종간의 생식적 격리 실험을 통한 계통 추정에서 조상종으로 추정되는 암컷은 분화종으로 예측되는 수컷을 선호하여 그 교배 성공율이 정역교배 보다 높게 나타난다는 Watanabe-Kawanishi model에 적용하여 보면 (Watanabe & Kawanishi 1979,

1981), *D. mauritiana*는 *D. simulans*로 부터 유래되었음을 추정할 수 있었다 (Lee & Watanabe 1987).

*D. simulans*의 암컷과 *D. mauritiana*의 수컷 사이에서 얻은 중간 잡종 중 수컷은 불임이었으나, 암컷은 임성을 가지고 있어 선행 연구의 결과들과 일치하였다 (Lee 1980, Lee & Watanabe 1987, Lachaise et al. 1986, Lemeunier et al. 1986). 따라서 본 연구에서의 비교 대상이 되는 여러 형질들은 교배도에 준한 결과의 자손들만을 대상으로 비교 조사하였다.

*Drosophila*의 여러 subgroup에서 수컷의 앞다리 제 1 부절에 있는 특수화된 강모인 성줄은 종 특이적이며, Spieth(1952), Tsacas et al.(1981) 및 Coyne(1985)등에 의해 부분적인 보고가 있어 왔고, *Drosophila* subgroup에 관해서는 Lemeunier et al. (1986)이 정리를 한 바 있다. 본 실험에서 조사된 두 종 및 중간 잡종들에서 전각의 형태와 성줄의 위치 등은 선행 연구들의 결과들과 매우 유사하였으며, 성줄의 치열구는 *D. simulans yv<sup>2</sup>f*의 경우 8개에서 최고 11개까지의 분포를 보

여 평균 9.83개 정도였고, *D. mauritiana*의 경우는 이보다 다소 많은 평균 12.90개 정도로서 Coyne(1985) 및 Choi et al.(1994)의 결과와 유사하였다 (Table 1). 두종간 잡종에서 성줄의 치열수의 분포는 11개에서 13개 사이였으며 평균 11.79개로 두종의 중간 정도로서 계통간 약간의 차이는 있으나 Coyne(1985)의 결과와 유사하였다.

상기 두종간 잡종 중 임성을 가지는 암컷을 부모계통 수컷들과 역교배하여 얻은 자손들을 대상으로 한 성줄의 치열수 비교의 경우, 먼저 잡종 암컷과 *D. simulans yv<sup>2</sup>f* 및 *D. mauritiana* 수컷 사이의 교배 (Fig. 1B-1 & B-2)에서 얻은 잡종 수컷 중, X염색체상 재조합이 일어나지 않은 개체들에서의 평균 치열수는 각각 10.72개 및 11.93개로서 *D. mauritiana*를 수컷으로 한 경우가 1개 이상 정도 많은 경향을 보였다. 그리고 잡종 암컷과 *D. simulans* 수컷 사이의 잡종 중, X염색체상의 재조합이 일어난 경우, 6가지의 유전자형에 따른 큰 차이는 없이 평균 11개 내외의 분포를 보였으며, 수컷이 *D. mauritiana* 인 경우도 11개 내외로서 성줄을 구성하는 치열의 수에 X염색체의 효과가 비교적 적음을 알 수 있었다 (Table 2). 이에 대하여 Coyne(1985)은 성줄의 치열수에 관여하는 유전자가 적어도 제 2 염색체상에 두개, 제 3 염색체상에는 세개가 관여하여, 최소한 다섯개의 유전자에 의해 결정될 것이라고 추정한 바 있다.

Table 2의 결과들에서 처럼, 역교배에 의한 잡종 수컷의 성줄 치열수는 본 실험의 표지유전자로 사용된 세가지 유전자의 조합에 따라 큰 차이를 나타내지 않

**Table 1. Male sex comb-tooth number of both species, and their hybrids between *D. simulans yv<sup>2</sup>f* and *D. mauritiana***

Genotype	No. of males	Mean tooth No. ± SD
Pure species		
<i>D. simulans yv<sup>2</sup>f</i>	100	9.83 ± 0.090
<i>D. mauritiana</i>	100	12.90 ± 0.083
F1 hybrids males		
<i>D. simulans yv<sup>2</sup>f</i> ♀ × <i>D. mau.</i> ♂	100	11.79 ± 0.088

**Table 2. Mean number (±SD) of sex comb according to backcross analysis of male sex comb-tooth number in hybrids between *D. simulans yv<sup>2</sup>f* and *D. mauritiana***

Genotype	<i>yv<sup>2</sup>f</i>	+++	<i>yv<sup>2</sup>+</i>	++f	<i>yv<sup>2</sup>+</i>	+v <sup>2</sup> f	<i>yv<sup>2</sup>+</i>	+v <sup>2</sup> +
backcross with <i>D. simulans</i>	10.67 ± 0.09 (100)	10.76 ± 0.11 (100)	11.08 ± 0.11 (80)	10.76 ± 0.10 (92)	11.18 ± 0.08 (61)	11.46 ± 0.10 (93)	10.56 ± 0.11 (57)	11.04 ± 0.14 (68)*
mean	10.72 ± 1.10**				11.01 ± 0.11***			
backcross with <i>D. mauritiana</i>	12.08 ± 0.09 (100)	11.78 ± 0.10 (00)	11.86 ± 0.09 (100)	11.70 ± 0.09 (100)	11.90 ± 0.10 (100)	11.50 ± 0.09 (100)	10.73 ± 0.11 (81)	11.30 ± 0.11 (82)
mean	11.93 ± 0.10				11.50 ± 0.98			

\* ; Number of males tested

\*\* ; Nonrecombinant types

\*\*\* ; Recombinant types

았으며, 이는 성줄의 치열수 역시 다유전자에 의해 결정되는 것인 만큼 단일 대립유전자의 치환에 의한 명확한 효과를 기대하기는 어려운 것으로 사료된다. 그러나 잡종 암컷과 교배된 수컷이 *D. mauritiana*인 경우가 *D. simulans*인 경우 보다 *D. mauritiana*와 더 유사하였다. 이는 잡종 암컷이 가지고 있는 *D. mauritiana* 유래의 X염색체와  $yv^2f$ 로 표지되는 *D. simulans*  $yv^2f$  유래의 X염색체가 사용된 수컷의 Y염색체와 어느 정도의 친화력을 가지느냐에 따라서 나타나는 차이로 보여진다.

본 실험에 사용된 *D. simulans*와 *D. mauritiana* 및 그들간 잡종 수컷의 외부생식기에 있어서, 종 분류상 중요한 key가 되는 생식공의 posterial lobe와 lateral plate를 주 비교 대상으로 하여 형태적 측면에서 조사하였다. 먼저 *D. simulans*의 posterial lobe는 큰 반월형 입에 비하여 *D. mauritiana*는 가는 막대형이었으며 (Coyne 1983, Lemeunier *et al.* 1986, Ashburner 1989), 그들간 잡종에서의 모양은 두 종의 중간 정도였고, lateral plate는 두종 및 중간 잡종에서 강모의 배치나 형태상의 차이가 거의 없었던 점은 Coyne 과 Kreitman (1986)의 결과와도 유사하였다. 그리고 posterial lobe의 폭은 *D. simulans*가 100 $\mu$ m 정도였으며, *D. mauritiana*는 이보다 훨씬 적은 30 $\mu$ m 내외였으나, 두종간 잡종에서는 이들의 중간 크기인 약 50-60 $\mu$ m 정도였다. 이들 중간 잡종과 *D. simulans*와의 역교배에 의한 잡종들에서는 *D. simulans*의 수준이었으나, *D. mauritiana*와의 역교배에 의한 자손들은 *D. mauritiana*와 잡종의 중간 정도 크기였다. 그외 생식공의 여러 부속기관인 clasper, anal plate, penis apodeme 및 penis의 전체적인 형태나 강모의 배치 상태, 크기 등은 뚜렷한 차이점이 없었다.

한편, *D. melanogaster* subgroup 중 *D. melanogaster* 암컷과 *D. simulans* 수컷 사이의 중간 잡종 생식공의 경우, 전체적으로는 암컷인 *D. melanogaster*에 가까운 반면 각각의 구성 요소들은 부분적으로는 *D. simulans*에 더 유사하였거나 두 종간의 중간적인 형질 등 다양한 분포를 보이는 mosaic 구조였었고 (Tsacas *et al.* 1971), 종에 따른 생식공의 형태적 차이점은 최소한 전체 염색체에 걸친 3 또는 4 좌위 이상이 관여하기 때문인 것으로 보고되어지고 있다 (Coyne 1983).

즉 역교배에 의한 잡종 수컷의 posterial lobe의 크기가 성줄의 결과에서 처럼 본 실험의 표지 유전자로 사용된 세 가지 유전자에 따라서 큰 차이를 나타내지 않

는 것은 생식공의 형성 역시 다유전자성이기 때문인 것으로 사료되며, 잡종 암컷과 교배된 수컷이 *D. simulans*인 경우가 *D. mauritiana*인 경우보다 평균 폭의 크기가 큰 것으로 보아 다소 부계성의 영향이 있는 것 같으나, 본 실험의 결과만으로 유추하기는 어렵고, 보다 정확한 자료를 얻기 위해서는 상염색체에 연관된 다양한 돌연변이체들을 사용한 부가적인 실험이 뒤 따라야 할 것으로 사료된다.

## 인용문헌

- Ashburner, M. 1989. The *melanogaster* species subgroup, pp. 1167-1190. In *Drosophila*; A laboratory handbook. CSH. New York.
- Choi, Y. H., Y. W. Kwon, M. A. Yoo & W. H. Lee. 1994. Comparative studies on sex comb variation in the *Drosophila* species. Korean J. Appl. Entomol. 33: 216-224.
- Coyne, J. A. & M. Kreitman. 1986. Evolutionary genetics of two sibling species, *Drosophila simulans* and *D. sechellia*. Evolution 40:673-691.
- Coyne, J. A. 1983. Genetic basis of differences in genital morphology among three sibling species of *Drosophila*. Evolution 37:1101-1118.
- Coyne, J. A. 1985. Genetic studies of three species of *Drosophila* with relationship to theories of speciation. Genet. Res. Camb. 46:169-192.
- Cseko, Y. M. T., N. A. Dower, P. Minoo, L. Lowenstein, G. R. Smith, J. Stone & R. Sederoff. 1979. Evolution of polypirimidines in *Drosophila*. Genetics 92: 459-484.
- Eisses, K. T., H. van Dijk & W. van Delden. 1979. Genetic differentiation within the *melanogaster* species group of the Genus *Drosophila* (Sophophora). Evolution 33:1063-1068.
- Gonzalez, A. M., V. H. Cabrera, J. M. Larruga & A. Gullon. 1982. Genetic distance in the sibling species *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans* and *Drosophila mauritiana*. Evolution 36:517-522.
- Lachaise, D., J. R. David, F. Lemeunier, L. Tsacas & M. Ashburner. 1986. The reproductive isolationships of *Drosophila sechellia* with *D. mauritiana*, *D. simulans* and *D. melanogaster* from Afrotropical region. Evolution 40:262-271
- Lee, W. H & T. K. Watanabe. 1987. Evolutionary genetics of the *Drosophila melanogaster* subgroup. I. Phylogenetic relationships based on matings, hybrids and

- proteins. Japan. J. Genetics **62**:225-239.
- Lee, W. H. 1980. A study on the hybridization in sibling species of *Drosophila*. J. Pusan Natl. Univ. **29**:69-78.
- Lemeunier, F. & M. Ashburner. 1976. Relationship within the *melanogaster* species subgroup of genus *Drosophila* (Sophophora). II. Phylogenetic relationships between six species based upon polytene chromosome banding sequences. Proc. R. Ent. Soc. London B. **193**:275-294.
- Lemeunier, F., J. R. David, L. Tsacas & M. Ashburner. 1986. The *melanogaster* species group, pp. 147-256. In M. Ashburner *et al.* (ed), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 3e. Academic Press, London.
- Soliganc, M. & M. Monnerot. 1986. Race formation, speciation and introgression within *Drosophila simulans*, *D. mauritiana* and *D. sechellia*. inferred from mitochondria DNA analysis. Evolution **40**:531-539.
- Spieth, H. T. 1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera). Bull. Amer. Mus. Natl. Hist. **99**: 395-474.
- Tsacas, L. & G. Bachli. 1981. *Drosophila sechellia*, n. sp., huitieme espece du sous-group *melanogaster* des Iles Sechelles [Diptera, Drosophilidae]. Rev. Fr. Ent. (N.S.) **3**:146-150.
- Tsacas, L., C. H. Bocquet, M. Daguzan & A. Mercier. 1971. Comparason des genitalia males de *Drosophila melanogaster*, de *Drosophila simulans* et de leurs hybrides [Dipt. Drosophilidae]. Ann. Soc. Ent. Fr. **7**:75-93.
- Tsacas, L. & J. David. 1974. *Drosophila mauritiana*, n. sp., du Groupe *melanogaster* de L'Ile Maurice. Bull. Soc. Ent. Fr. **79**:42-46.
- Watanabe, T. K. & M. Kawanishi. 1979. Mating preference and the direction of evolution in *Drosophila*. Science **205**:906-907.
- Watanabe, T. K. & M. Kawanishi. 1981. Symmetrical mating success and the phylogeny of *Drosophila*. Zoological Magazine **90**:317-324.

(Received March 25, 1996)