

동위효소 다형특성에 의한 누에 품종의 유연관계

성 수 일

수원대학교 자연과학대학

Genetic Relationships of Silkworm Stocks in Korea Inferred from Isozyme Analyses

Su Il Seong

College of Natural sciences, The University of Suwon, Suwon, Korea

ABSTRACT

Isozyme was used to characterize general protein patterns of genetic relationships among 303 silkworm stocks preserved in National Sericultural and Entomology Research Institute, RDA. Six isozymes (esterase, acid phosphatase, alkaline phosphatase, amylase, glucose-6-phosphate dehydrogenase and sucrase) from hemolymph, midgut, and digestive juice were employed to construct dendograms(UPGMA method) using a polyacrylamide gel electrophoresis. A cluster analysis revealed four major groups out of 303 strains. The current data showed that the first and the second group, which were divided into several subgroups within each group, contained assemblages of Japanese and Chinese races. Especially, genetic differentiation in the first and second group was greatest rather than within Japanese and Chinese races respectively and was concordant with the hypothesis of phyletic sorting of initial variability in China many years ago. Hypothesized recent introgression between groups was also plausible, but the evidence suggested bidirectional gene flow between the the Chinese and the Japanese lineages. Interpreting the results in light of evidence from the current study, the genetic diversity and relationship showed in Korean silkworm race, Hansammyun reflected early and independent evolution from the Chinese ancestor, limited addition of new variability and phyletic sorting within Korean peninsula more than 4,000 years.

Key words : Silkworm race, Isozyme polymorphism, Genetic relationship, Dendrogram

서 론

누에는 멧누에로부터 분화된 원시형 누에가 자연적 또는 인위적인 교배와 도태에 의한 오랜 순화과정을 거치면서 수많은 돌연변이들의 출현과 함께 각각 고유의 유전형질을 보유하고 있는 누에 품종으로 분화하였다. 현재 그 지리적인 기원에 따라 중국종, 일본종, 유럽종, 열대종 등으로 분류되고 있는데, 최근 누에품종에 대한 유전자원보존의 중요성이 강조되면서 보존품종들 간의 보다 확연한 유전적 유연관계의 정립이 절실히 요구되고 있다. 이러한 누에의 품종분류에는 종래 동위효소 다형분석이 많이 이용되어 왔으며 최근에는 RFLP법등

DNA다형분석도 품종분류에 적극 활용되고 있다(강·성, 1995).

누에의 계통 및 품종에 대한 동위효소 다형분석은 주로 일본학자들에 의해 많이 연구되어 왔다. 특히, 일본의 吉武 연구실에서는 동위효소 다형분석을 통해 멧누에(*Bombyx mandarina*)로부터 누에(*Bombyx mori*)의 순화과정 및 일본종, 중국종, 유럽종, 열대종 등 지리적 품종들의 분화과정을 설명하였다(吉武, 1963, 1964, 1968a, 1968b; Yoshitake & Akiyama, 1964; 劉 등, 1984). 그 밖에도 누에의 품종에 따른 동위효소다형에 관해서는 지금까지 누에알, 체액, 중장, 소화액, 피부, 실샘 등을 대상으로 esterase(吉武·秋山, 1965; 吉武등, 1965; Eguchi & Yoshitake,

1966), α -amylase(原 등, 1984, 1986; 淺川·浜野, 1989), acid tease(江口·古川, 1970) 등의 연구결과가 보고되고 있으며, 이들 동위효소 가운데, esterase를 비롯한 몇몇 동위효소는 그들의 연관군 및 대립유전자형이 밝혀져있다. 한편, 동위효소 다형 외에도 蒲生·大塚(1980)은 체액단백질 유전자좌위의 유전자 빈도를 조사하여 누에의 지리적품종분화의 모식도를 제안하였다.

우리나라는 현재 농촌진흥청 잠사곤충연구소에 300여 이상의 누에품종이 보존되어 있어 앞으로 중요한 유전자원으로서의 활용이 크게 기대되고 있으나 이들 품종들간의 유전적 유연관계 및 품종분화에 관해서는 연구조사된 바가 없다. 따라서 저자는 잠사곤충연구소에 계대보존 중인 300여 누에품종에 대한 체액 단백질 및 동위효소 다형을 분석·조사해 그 특성을 파악하고, 얻어진 결과를 토대로 각 품종들간의 유전적 유연관계를 밝혀 유연관계모식도(genetic distance dendrogram)를 작성함으로써 우리나라의 보존 누에 품종에 대한 유전학적 및 계통분류학적 체계를 확립하고자 본 연구를 수행하였다.

본 연구는 농촌진흥청 농업특징연구개발사업(1993-1996)의 연구비에 의해 수행되었으며 본 연구를 위해 귀중한 보존누에품종을 분양해 주신 농촌진흥청 잠사곤충연구소 소장님과 관계관 여러분께 깊은 감사의 뜻을 올립니다. 아울러 본 연구의 실험을 처음부터 꼼꼼히 수행한 임봉학군과 자료분석은 물론 집단유전학에 관한 고견과 논문검토에 귀한 시간을 할애해주신 수원대학교 생명과학부 장진성교수님께도 심심한 감사의 뜻을 표합니다.

재료 및 방법

1. 누에 품종

동위효소 분석에 사용된 누에품종은 현재 농촌진

흥청 잠사곤충연구소에서 계대보존되고 있는 누에 품종들을 5령 1일째 분양반아 암수를 구분한 후 암컷을 5일째까지 $25^{\circ}\text{C} \pm 1$ 에서 뿔이므로 사육하여 효소추출에 사용하였다. 본 실험에 사용된 누에의 품종별 분포는 중국종 102종, 일본종 93종, 유럽종 33종, 열대종 13종, 원산지 불명 59종 외에 우리나라 재래종 3종이 포함된 총 303품종을 대상으로 하였다 (표 3참조).

2. 효소액 추출

누에의 발육기간 중 최대체중을 보이는 5령 5일째 누에로부터 체액, 중장, 소화액 등을 채취한 후 이들 조직으로부터 효소액을 추출하였다. 체액은 배발을 핀으로 찢어 차가운 미량원심튜브에 채취하였으며, 중장은 누에를 해부하여 채취한 후, 일정량의 차가운 인산완충액(PBS, pH 6.8)으로 마쇄하였다. 채취한 체액과 중장마쇄액은 11,000g에서 15분간 저온 원심($+4^{\circ}\text{C}$)하였으며 이때 얻어진 상등액을 효소원으로 하였다. 소화액은 전기충격 방법으로 누에 구기를 통해 채취하였으며 얻어진 소화액은 체액에서와 같은 방법으로 원심하여 그의 상등액을 효소원으로 하였다.

3. 전기영동

동위효소분석은 대부분 native polyacrylamide gel 전기영동(Native-PAGE)을 이용하였으며 효소에 따라 완충액, 겔농도 등 영동조건을 부분적으로 변경하였다. 또한 필요한 경우, 평판 agarose gel 전기영동(Ogita, 1962)을 병행하여 Native-PAGE의 실험결과를 보완하였으며, 중장 sucrase 검출은 Kanekasu *et al.*(1993)의 방법에 따라 SDS-PAGE를 이용하였다. 한편 체액단백질은 native-PAGE로 분석하여 얻어진 밴드의 변이를 통해 다형성을 비교하였다.

Table 1. Summary of buffer systems for detection of silkworm isozymes.

Isozymes	Staining buffer	Coenzymes	Substrate	Staining reagents
Acid phosphatase	Sodium acetate		α -naphthanyl phosphate	Fast blue B
Alkaline phosphatase	Borate		α -naphthanyl phosphate	Fast blue B
α -Amylase	Phosphate		Starch	Iodine
Esterase	Phosphate		β -naphthyl acetate	Fast blue B
Glucose-6-phosphate dehydrogenase	Tris	NAD	D-glucose-6-phosphate	NBT, PMS PMS
Sucrase	Phosphate		Sucrase	TTC

Abbreviations: NAD, Nicotiamide-adenine dinucleotide; NBT, Nitro blue tetrazolium; PMS, Phenazine methosulfate; TTC, Trichlorotetrazolium chloride.

4. 효소 검출

전기영동 후 영동 겔 위에 기질을 가하여 일정시간 기질-효소반응을 시킨 후 발색제로 반응시켜 활성 밴드를 검출하였다. 동위효소의 활성 밴드 검출에 사용된 기질과 발색제 및 발색기구를 요약하면 표 1과 같다.

한편 전기영동에 의해 나타나는 효소다형은 각 효소의 유전자좌위수, 단백질의 분자중, 대립유전자의 수 등에 기초하여 그림 1과 같은 표기법을 사용하였다.

5. 유전분석 및 유연관계모식도 작성

누에품종간의 유전적 유연관계모식도를 작성하기 위해 체액단백질의 전기영동다형을 포함한 체액, 중장, 소화액의 esterase, α -amylase, acid phosphatase, sucrase, alkaline phosphatase 및 D-glucose-6-phosphate dehydrogenase 등의 동위효소 다형에 기초하여 303품종 개개에 대한 형질표를 작성하였다. 303개 누에품종 서로간의 형질유사도관계를 SAS(Ver. 6.03), cluster analysis procedure의 UPGMA (unweighted pair group method using arithmetic averages)로 처리하여(Moss, 1982; David & Craig, 1990), 전체 누에품종에 대한 유전적 유연관계모식도를 작성하였다(Mettler *et al.*, 1988).

결 과

전기영동을 통해 검출된 누에의 체액, 중장 및 소화액에서의 효소별 다형을 그림 1의 효소다형 표기법과 함께 모식도로 나타내면 그림 2와 같다.

1. 체액단백질

5령 5일째 누에의 체액으로부터는 20개 이상의 단백질 밴드가 검출되었으며, 그중 확연하게 품종간의 차이를 보이는 5종의 단백질밴드(P1, P2, P3, P4, P5)를 선정하여 품종간의 다형성 비교의 marker로 사용하였다.

2. Esterase (Est)

누에 체액에서의 esterase 활성밴드는 2개의 유전자좌위 Est1, Est2에서 나타났다. Est1은 monomer의 분자중으로 2개의 대립유전자에 의해, 그리고 Est2는 monomer의 분자중으로 한개의 효소밴드의 발현여부에 의해 각각의 다형이 나타났다. 누에 중장의 esterase 역시 체액의 esterase와 같이 2개의 유전자좌위에서 다형이 인정되었다. Est1은 monomer의 분자중으로 활성밴드의 존재 여부에 의해, 그리고 Est2는 dimer의 분자중이 4개의 복대립유전자에 의해 다양한 다형을 나타냈다.

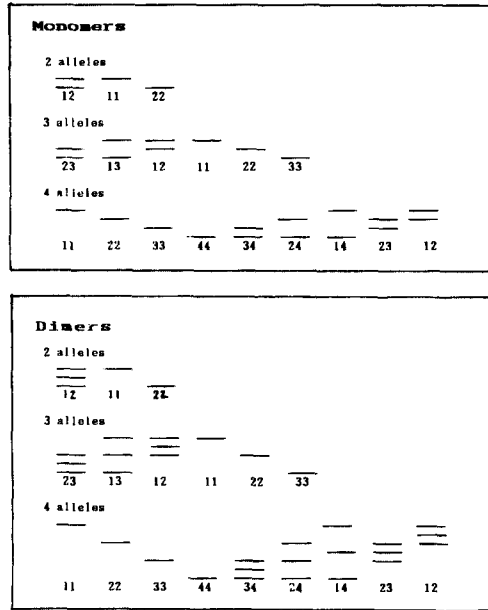


Fig. 1. Banding patterns and their allelic designations for monomer and dimer in silkworms.

3. Acid-phosphatase (Acp)

누에 체액의 acid phosphatase는 2개의 유전자좌위 Acp1과 Acp2에서 효소활성이 나타났으며 Acp1은 monomer의 분자중이 2개의 대립유전자에 의해, 그리고 Acp2는 monomer의 분자중이 3개의 복대립유전자에 의해 각각의 효소다형을 보였다.

4. Alkaline phosphatase (Alp)

누에 중장의 alkaline phosphatase는 2개의 유전자좌위, Alp1, Alp2에서 효소활성을 보였으며, Alp1은 monomer의 분자중이 2개의 대립유전자에 의해, Alp2는 dimer의 분자중이 4개의 대립유전자에 의해 각각 다양한 효소다형을 나타내는 것으로 확인되었다.

5. D-Glucose-6-phosphate dehydrogenase (G-6-PDH)

누에의 유충 체액에서 D-glucose-6-phosphate dehydrogenase의 다형은 인정되지 않았다. 즉 하나의 유전자 좌위에서 발현되는 것으로 추정되는 활성밴드가 모든 품종에서 공통으로 검출되었다.

6. α -Amylase (Amy)

누에 체액에서의 α -amylase는 한개의 유전자 좌위

에서 3개의 복대립 유전자에 의해 monomer의 분자 형태로 효소다형을 나타냈다. 반면 누에 소화액의 α -amylase 활성은 2개의 유전자좌위, *Amy1*과 *Amy2*에서 나타났으며 *Amy1*, *Amy2* 모두 dimer의 분자형태로 3개의 복대립 유전자에 의해 다양한 효소다형을 보였다.

7. Sucrase (*Suc*)

SDS-PAGE에 의해 누에의 중장으로부터 sucrase 활성을 조사한 결과 2개의 좌위 *Suc1*과 *Suc2*에서 monomer의 분자형태로 효소다형을 나타냈다.

이상과 같은 누에의 체액, 중장 그리고 소화액에서의 동위효소다형 조사결과를 예상되는 유전자좌위,

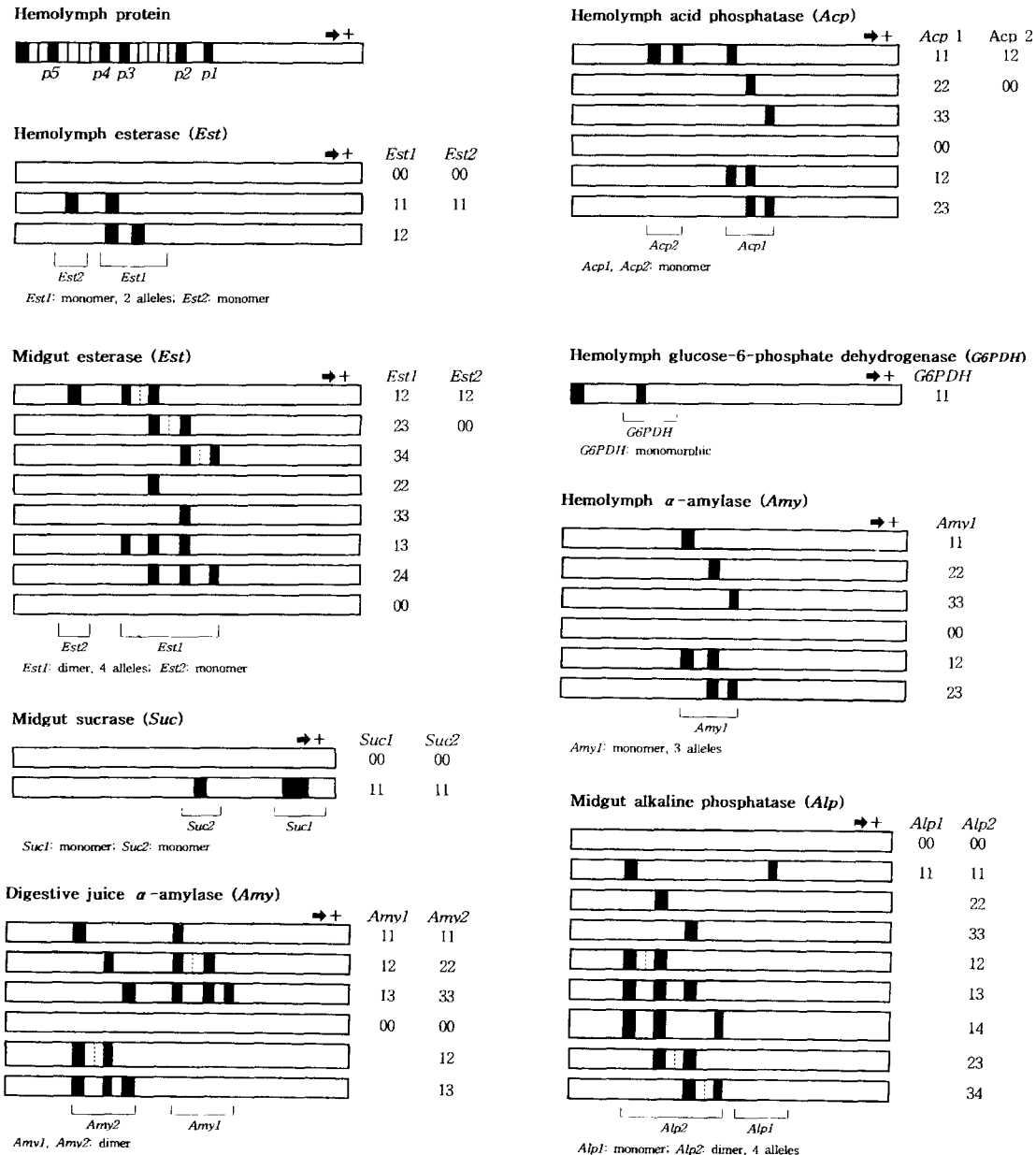


Fig. 2. Banding patterns found in different tissues of silkworm.

Table 2. Summary of loci, allele, and molecular type of silkworm isozymes.

Tissue	Isoenzyme	Loci	Molecule type	Allele
Hemolymph	Esterase	<i>Est1</i>	monomer	2
		<i>Est2</i>	monomer	2
	Acid-phosphatase	<i>Acp1</i>	monomer	2
		<i>Acp2</i>	monomer	3
α -Amylase	<i>Amy1</i>	monomer	3	
	Glucose-6-phosphate dehydrogenase	<i>G6PDH</i>	monomorphic	2
Midgut	Esterase	<i>Est1</i>	monomer	2
		<i>Est2</i>	dimer	4
	Alkaline phosphatase	<i>Alp1</i>	dimer	4
		<i>Alp2</i>	monomer	2
Sucrase	<i>Suc1</i>	monomer	2	
	<i>Suc2</i>	monomer	2	
Digestive juice	α -Amylase	<i>Amy1</i>	dimer	3
		<i>Amy2</i>	dimer	3

단백질분자종 및 대립유전자 등을 기준으로하여 각 효소별로 요약하면 표 2와 같다.

8. 누에품종간의 유연관계조사

이상의 체액단백질의 전기영동다형 및 체액, 중장, 소화액의 esterase, α -amylase, acid phosphatase, sucrase, alkaline phosphatase 및 D-glucose-6-phosphate dehydrogenase 등의 동위효소 다형에 기초하여 303개의 누에 품종 개개에 대한 형질표를 작성하였다 (표 3).

그림 2는 303 누에품종에 대해 작성한 유연관계 모식도를 간단히 요약하여 축소 조정한 그림이다. 작성된 유연관계 모식도로부터 누에 품종은 특정의 유전거리에서 몇개의 분류군으로 나누어짐을 알 수 있다. 우선 유전거리 1.1을 기준으로 하였을 때 전체 누에 품종은 제1, 제2, 제3, 제4 등 4개의 분류군으로 나뉘어지고 각 분류군 별 품종수는 제1분류군이 56품종, 제2분류군이 233품종, 제3분류군이 2품종, 제4분류군이 12품종으로 대부분의 품종들이 제1, 제2분류군에 집중적으로 분포되어 있었다. 품종수가 많은 제1, 제2분류군은 일정한 유전거리에서 다시 소분류가 가능하였는데 우선 제1분류군은 유전거리 0.9에서 2개의 1-1, 1-2로 소분류되었고 1-2군은 유전거리 0.82에서 다시 1-2-1, 1-2-2로 세분류되었다. 제2분류군은 유전거리 0.88 수준에서 3개의 분류군(2-1, 2-2, 2-3)으로 소분류되었으며 품종수가 많은 2-1분류군은 유전거리 0.85에서 다시 2개의 2-1-1, 2-1-2로 세분류가 가

능하였다. 제3분류군은 2개의 품종만으로 이루어진 극히 작은 분류군이나 그중에 한 품종이 우리나라 재래종 한삼면입이 밝혀졌다. 제4분류군은 앞의 제1, 2, 3분류군과 유연관계가 극히 멀뿐만 아니라 소속 품종들간에도 유연성이 먼 품종들로 구성되어 있음이 확인되었다.

이상의 누에품종의 분류군으로부터 누에의 지리적 품종분화 과정을 추정하기 위해 각 분류군별 지리적품종의 분포를 조사하였다. 표 4는 각 분류군별 지리적품종의 분포수와 분류군 안에서의 상대적 분포정도를 백분율로 나타낸 것이다. 각 분류군별 분포상의 특징을 보면, 제1분류군은 중국종이 40% 가깝게 우세를 보이고 있으나 소분류군별로 보면 1-2분류군에서 특히 중국종의 우위가 뚜렷하였다. 가장 큰 분류집단인 제2분류군은 전체적으로는 중국종 32%, 일본종 35%, 유럽종 10%, 원산지불명 19% 등으로 중국종과 일본종 간에 뚜렷한 차이를 발견할 수 없었으나 소분류군별로는 지리적품종의 분포상에 일정한 경향을 인정할 수 있었다. 즉 최대의 분류군을 보이는 2-1-1군이 일본종 40%, 다음 크기의 2-1-2군이 중국종 46%로 각각 우세보이는 가운데, 소분류군인 2-2군이 일본종, 그리고 2-3군이 중국종의 우세를 보이는 것으로 나타났다. 한편 타분류군과는 물론 소속분류군 간에도 유전거리가 먼 품종들로 구성된 제4분류군은 중국종이 다소 우세를 보이고 있으나 구성 품종수가 적은 관계로 어떤 경향을 찾기는 어려웠다.

Table 3. A character matrix of mono- and polymorphic loci summarized for 303 silkworm stocks in Korea.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice						
		G6PDH	Est1	Est2	Acp1	Acp2	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2	Amy3		
1	N74 (J)	11	12	00	00	00	00	0	1	0	0	1	1	00	12	33	11	11	11	11	00	0	
2	N76 (J)	11	12	00	12	00	11	0	0	1	0	1	1	1	12	33	11	11	11	11	00	0	
3	Sammyunjam (K)	11	11	00	00	00	00	0	1	0	0	0	1	00	12	33	11	11	11	00	13	0	
4	C11 (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	1	1	1	1	00	12	33	11	11	11	00	0	0	
5	N30 (J)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	1	1	11	12	33	11	11	11	00	13	1	
6	Rok191 (E)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	1	1	1	11	12	14	11	11	00	00	12	1	
7	Se215 (J)	11	12	00	00	00	22	0	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	11	0	
8	Hoknuwe (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	0	0	1	1	11	22	13	11	11	11	00	00	0	
9	Youkukjam (E)	11	12	00	00	00	22	22	0	1	0	1	1	11	11	22	11	11	11	00	00	0	
10	Hangang (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	0	1	1	1	11	33	22	11	11	11	00	11	0	
11	Hansammyun (K)	11	00	11	12	33	33	1	0	0	1	1	1	00	23	00	11	11	11	00	13	0	
12	Kumkwangju (J)	11	12	00	00	22	00	0	1	0	1	1	1	11	22	00	11	11	00	00	0	0	
13	Ku17ho (E)	11	12	00	00	22	33	1	0	0	1	1	1	11	13	14	11	11	00	33	11	0	
14	Galwon (C)	11	12	00	00	22	00	0	1	0	0	1	1	00	12	14	11	11	11	00	13	1	
15	Bagdad (E)	11	11	00	00	22	22	0	1	0	1	1	1	11	34	14	11	11	33	00	0	0	
16	Sammyunhong (C)	11	12	00	00	22	00	0	1	0	1	1	1	00	13	33	11	11	11	00	11	1	
17	Chung14 (C)	11	12	00	00	33	22	1	0	0	1	1	1	11	13	14	00	11	11	00	11	0	
18	Shansurian (E)	11	12	00	12	00	00	0	1	0	0	1	1	11	12	14	11	11	11	00	00	0	
19	Lemon (E)	11	12	00	00	33	22	0	1	1	1	1	1	00	12	33	11	11	11	00	00	0	
20	PR	11	12	00	00	00	33	22	0	1	0	0	1	00	12	22	11	11	11	33	11	0	
21	N64 (J)	11	12	00	00	22	00	0	0	1	1	1	1	11	13	34	11	11	11	00	00	0	
22	Heukho	11	12	00	00	22	33	0	0	1	1	1	1	11	22	23	11	11	11	00	00	0	
23	H28	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	12	14	11	11	11	00	11	0	
24	Y-pere	11	12	00	00	22	22	0	0	1	1	2	1	13	34	11	11	11	11	00	00	0	
25	Woosuk (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	1	00	13	4	11	11	11	00	00	0	
26	Niope (E)	11	12	00	00	23	33	0	1	0	1	1	1	00	12	12	11	11	00	11	0	0	
27	Usungrokeui (J)	11	11	00	00	22	00	1	0	0	1	1	1	11	13	14	11	11	00	11	0	0	
28	PK (E)	11	12	00	00	33	22	0	1	0	1	0	1	00	13	14	11	11	00	11	0	0	
29	Hojam (E)	11	12	00	00	33	22	0	1	0	0	1	1	11	34	14	00	11	11	00	11	0	
30	Pedis (E)	11	12	00	00	33	22	0	1	0	1	1	1	11	34	12	11	11	00	11	0	0	
31	J137 (J)	11	12	00	00	33	33	1	1	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0	
32	C53 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	0	1	00	13	23	11	11	11	00	11	0	
33	SC19	11	12	00	00	11	22	0	1	0	1	1	1	11	34	33	11	11	11	00	13	1	
34	I (E)	11	11	00	00	22	33	0	1	0	1	1	1	00	24	12	00	11	00	00	13	1	
35	S8Re	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	1	00	34	34	12	11	11	00	00	0	
36	Cre	11	12	00	00	22	33	0	1	0	1	1	1	11	34	33	11	11	11	00	00	0	
37	SJ21	11	12	00	00	33	22	0	1	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	11	11	0	
38	C57 (C)	11	00	11	00	22	22	1	0	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	11	11	0	
39	H7 (C)	11	12	00	00	22	33	1	1	0	1	2	1	00	13	14	11	11	00	11	22	11	0
40	Heukjam (J)	11	12	00	00	00	00	0	1	1	0	1	1	00	22	34	11	11	11	00	11	0	
41	C66 (C)	11	12	00	12	22	33	0	1	0	1	1	1	11	34	23	11	11	11	00	00	0	
42	KichoN27 (J)	11	12	00	00	00	23	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0	
43	Crimson (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	34	33	11	11	11	00	11	0	
44	Usungrokyun (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	1	11	13	34	11	11	00	00	13	0	
45	CSugang (C)	11	12	00	00	33	33	0	1	0	1	1	1	11	23	11	11	11	11	00	00	0	

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice					
		G6PDH	Est1	Est2	Acp1	Acp2	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2	Amy3	
46	Y54 (E)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	00	11	11	00	00	0
47	NTZN	11	11	00	00	22	22	1	0	0	0	0	2	11	12	23	11	11	11	00	11	1
48	A.K.P	11	12	00	12	00	22	0	1	0	0	0	1	11	13	34	11	11	11	33	00	0
49	NCBakran	11	12	00	12	00	22	0	1	0	0	0	1	11	13	33	11	11	11	11	11	0
50	B	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	34	13	11	11	11	00	11	0
51	HM (T)	11	12	00	12	00	22	1	0	0	0	1	1	11	23	33	11	11	11	00	11	0
52	Rok1042 (E)	11	12	00	00	22	22	0	0	0	1	1	1	11	22	00	11	11	11	00	11	0
53	Oktaksoran	11	11	00	00	22	33	0	1	0	0	1	1	11	24	23	11	11	00	00	11	0
54	Myun49 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	12	23	11	11	11	13	11	0
55	Sangga	11	12	00	00	22	11	1	0	0	0	1	1	11	22	23	11	11	11	13	11	0
56	N71 (J)	11	12	00	00	22	0	1	0	0	0	1	1	11	12	22	11	11	11	00	13	0
57	N69 (J)	11	12	00	00	22	12	0	1	0	0	1	1	11	12	23	11	11	11	00	11	1
58	Jamsanglho	11	12	00	12	22	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	1
59	C70 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0
60	N32 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	1
61	Jangsajang (J)	11	12	00	00	22	33	0	0	0	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	00	0
62	BakanEBKwainggi (J)	11	11	00	00	22	00	0	1	0	0	1	1	00	12	12	11	11	11	00	00	0
63	Usungjukei (J)	11	12	00	00	23	22	0	0	0	0	1	1	11	12	00	11	11	11	13	00	0
64	YW	11	11	11	00	22	22	0	1	0	1	0	1	11	13	14	00	11	11	00	13	0
65	ZC3	11	12	00	00	22	22	1	1	0	0	1	1	00	34	23	11	11	11	13	00	0
66	BY	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	00	34	14	11	11	11	00	13	1
67	S11	11	12	00	12	00	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
68	N29 (J)	11	12	00	00	11	00	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
69	Chung27 (C)	11	12	00	00	23	33	0	1	0	0	2	11	13	14	11	11	11	11	00	13	0
70	SA105 (T)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
71	11 (J)	11	12	00	00	22	00	0	1	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
72	TukC60 (C)	11	12	00	00	33	22	1	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	13	00	0
73	Sinchung103 (C)	11	12	00	12	00	22	11	0	1	1	1	1	11	12	14	11	11	11	00	13	1
74	Jamsang2ho	11	12	00	00	22	11	0	1	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
75	Kyunjuksak (E)	11	12	00	12	00	00	1	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
76	P50	11	12	00	00	00	11	1	0	0	0	1	1	00	11	23	11	11	11	00	00	0
77	Chung22 (C)	11	12	00	00	22	22	1	0	0	0	1	1	11	13	11	11	11	11	00	13	1
78	Kyungchu	11	12	00	00	22	11	0	1	0	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
79	C76 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	1	0	1	11	24	22	11	11	11	00	13	0
80	C61 (C)	11	12	00	00	13	22	0	1	0	0	1	1	11	12	33	11	11	11	00	13	1
81	Chungchun (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	0	1	0	1	11	12	33	11	11	11	00	13	0
82	WE2 (J)	11	12	00	00	33	23	0	1	0	1	0	1	00	13	14	11	11	11	11	00	0
83	Ubak (J)	11	12	00	00	22	23	0	1	0	0	1	1	11	12	11	11	11	11	33	11	0
84	TBO	11	12	00	00	22	33	0	1	0	0	1	2	11	12	12	11	11	11	00	11	0
85	Chung112 (C)	11	12	00	00	23	22	1	1	0	0	1	1	11	12	14	11	11	11	11	00	0
86	N80 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	1
87	Damhukjam	11	11	00	00	22	22	0	1	1	0	0	1	00	34	33	11	11	11	00	11	1
88	Chunmun (C)	11	12	00	00	23	22	0	1	0	1	0	1	11	34	14	11	11	11	00	11	0
89	Cambodge	11	12	00	12	00	22	0	1	0	1	1	1	00	23	12	11	11	11	00	11	0
90	Kwasulpuyng (C)	11	11	00	00	23	22	0	1	0	0	1	1	11	23	33	11	11	11	00	11	0

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice			
		G6PDH	Est1	Est2	Acp1	Acp2	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2
91	N6 (J)	11	12	00	12	22	22	22	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0
92	4056 (C)	11	11	00	00	22	22	22	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0
93	Woongjinhi (C)	11	12	00	00	22	22	22	0	1	0	11	24	14	11	11	11	33	11	0
94	Suwonjam101 (J)	11	12	00	00	00	22	22	0	0	1	11	13	23	11	11	11	00	11	0
95	C78 (C)	11	12	00	00	22	22	22	0	1	1	11	13	33	11	11	11	00	11	0
96	Turkish	11	12	00	12	00	22	22	0	1	0	11	12	14	11	11	11	00	11	1
97	N18 (J)	11	12	00	00	22	33	0	1	0	0	11	13	14	11	11	11	00	11	1
98	pnd ^r	11	12	00	12	22	23	0	1	1	1	11	12	12	11	11	11	13	00	0
99	Jam110 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	11	13	34	11	11	11	00	11	0
100	C79 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0
101	Y	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	11	23	33	11	11	11	00	13	0
102	NT2	11	12	00	00	22	12	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
103	SK-1 (J)	11	12	00	00	23	22	0	1	0	1	11	34	14	11	11	11	00	11	0
104	C51 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	11	13	33	11	11	11	00	11	0
105	CHINESE (E)	11	12	00	00	22	22	0	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	11	0
106	Ku2Tho (E)	11	12	00	00	33	33	0	1	0	0	11	13	14	11	11	11	00	13	0
107	O8N	11	11	00	12	22	22	0	1	0	0	11	13	33	11	11	11	13	13	0
108	C3 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	11	13	33	11	11	11	13	00	0
109	Daedong (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	1	11	34	33	11	11	11	00	13	0
110	C14 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	1	11	34	33	11	11	11	00	13	0
111	yang2	11	12	00	12	00	12	0	1	0	1	00	12	14	11	11	11	00	13	0
112	4051 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
113	Qoichuk (J)	11	12	00	00	22	33	0	1	0	1	11	13	22	11	11	11	00	13	1
114	380	11	12	00	00	22	12	0	1	0	1	11	24	23	11	11	11	13	00	0
115	N43 (J)	11	12	00	00	00	22	0	1	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
116	LT (E)	11	12	00	00	33	33	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
117	QHibakran (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	11	13	23	11	11	11	00	13	0
118	Jam103 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	33	00	1
119	Huka (E)	11	12	00	00	00	00	0	1	1	1	00	13	22	11	11	11	00	13	0
120	Kumgang (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	11	00	33	11	11	11	00	13	0
121	rep(Hukeui)	11	12	00	00	22	22	1	0	0	1	11	13	33	11	11	11	13	13	0
122	ZO (C)	11	12	00	00	12	22	0	1	0	0	11	13	23	11	11	11	00	13	1
123	KH (C)	11	12	00	00	11	22	0	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	13	1
124	Urokbakran (C)	11	12	00	00	22	12	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
125	C60 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	13	11	0
126	Chung17 (C)	11	12	00	00	33	22	0	1	0	1	11	12	14	11	11	11	00	13	0
127	LNOVI (E)	11	12	00	00	12	22	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	33	13	0
128	O9C	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	13	0
129	N20 (J)	11	12	00	00	22	23	0	1	0	0	11	13	14	11	11	11	00	13	0
130	Ascori A	11	12	00	12	00	00	0	1	1	0	11	12	12	11	11	11	00	13	0
131	Mirmi	11	12	00	00	22	22	0	1	0	2	11	12	12	11	11	11	00	13	0
132	123E	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	11	34	11	11	11	11	00	13	0
133	rep(Jukeui)	11	12	00	00	33	22	1	1	0	1	11	13	23	11	11	11	13	13	0
134	C27 (C)	11	11	00	00	22	22	0	1	1	0	11	13	33	11	11	11	00	13	0
135	MD (T)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice						
		G6PDH	Est1	Est2	Acpl	Acpl	Ac2	Amy	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2	Amy3
136	C10 (C)	11	12	00	00	22	33	0	1	0	0	1	11	13	33	11	11	11	11	00	13	0	0
137	Jam104 (C)	11	12	00	12	22	33	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	11	11	00	13	0	0
138	Z3 (E)	11	11	11	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	11	11	11	11	00	00	13	0	0
139	Hansang4ho (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	00	00	00	13	0	0
140	SK-2 (E)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	00	00	00	13	1	1
141	Yunil (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	11	00	13	0	0
142	SA5 (T)	11	11	00	00	00	22	0	1	1	0	2	11	24	33	11	11	11	11	00	13	0	0
143	Jam115 (J)	11	11	00	00	22	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	00	13	0	0
144	DY (J)	11	11	00	00	22	12	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	00	00	00	13	1	1
145	C12 (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	00	13	0	0
146	Jam108 (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	00	00	00	13	0	0
147	141 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	00	13	0	0
148	L864	11	12	00	00	22	00	1	1	0	1	1	00	00	22	11	11	11	00	00	00	0	0
149	odEujam	11	11	00	00	22	00	1	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	00	00	00	0	0
150	Hwangyu (J)	11	12	00	00	33	33	1	1	1	1	1	00	34	12	11	11	11	00	00	00	0	0
151	Hansunghojam (E)	11	12	00	00	11	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	11	00	11	00	11	0
152	JF (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	12	33	11	11	11	00	00	13	0	0
153	Hangsang2ho (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	00	11	0
154	Iheralig (E)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	0	1	00	22	22	11	11	11	00	00	12	0	0
155	N12 (J)	11	11	00	00	22	22	0	1	1	0	2	00	22	14	11	11	11	00	00	12	0	0
156	SA16 (T)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	12	22	11	11	00	00	00	12	0	0
157	C7 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	00	12	23	11	11	11	00	11	00	11	0
158	Jam111 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	00	11	0
159	GalH (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	34	14	11	11	00	00	11	00	11	1
160	C16 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	0	11	12	33	11	11	11	00	00	11	0	0
161	Yonggaljam (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	00	11	0	0
162	AKT (E)	11	12	00	00	22	22	1	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	00	11	00	11	0
163	Suwon10ho (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	11	00	11	0
164	N15 (J)	11	12	00	00	22	12	0	1	1	0	1	11	12	33	11	11	11	00	11	00	11	1
165	Jam117 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	1	00	12	14	11	11	11	00	00	13	0	0
166	Suwonjam102 (C)	11	00	00	12	00	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	11	00	11	0
167	Jam101 (J)	11	12	00	00	11	11	0	1	1	0	0	11	13	14	11	11	11	00	12	1	1	1
168	UR (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	11	00	11	0
169	N39 (J)	11	12	00	00	22	23	0	1	1	1	1	00	13	11	11	11	11	00	00	13	0	0
170	C42 (C)	11	12	00	12	22	23	0	1	1	0	1	11	13	13	11	11	11	00	00	13	0	0
171	B-1 (E)	11	12	00	00	12	22	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	00	13	1	1
172	C31 (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	00	11	1	1
173	Hansungjukran (C)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	1	11	13	22	11	11	11	13	00	00	0	0
174	N63 (J)	11	12	00	12	00	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	13	00	0
175	C68 (C)	11	11	00	00	12	22	0	1	1	0	1	11	13	12	11	11	11	00	11	11	1	1
176	Hansang1ho (J)	11	12	00	00	22	11	0	0	1	0	1	11	13	12	11	11	11	00	00	11	1	1
177	SC (C)	11	12	00	00	22	11	0	1	0	0	2	11	13	14	11	11	11	00	00	13	0	0
178	I9ho (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	00	13	0	0
179	JeIbakran	11	12	00	00	22	00	0	1	0	0	1	11	13	33	11	11	11	00	11	00	11	0
180	N24 (J)	11	11	00	00	33	22	3	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	13	00	13	00	0

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice					
		G6PDH	Est1	Est2	Acp1	Acp2	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2	Amy3	
181	N26 (J)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	0	1	00	13	33	11	11	11	00	13	0
182	C46 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	1	00	13	33	11	11	11	00	13	1
183	N9 (J)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	0	1	00	13	33	11	11	11	00	13	1
184	RHS (J)	11	00	11	00	22	23	1	1	0	1	0	1	11	13	14	11	11	11	13	13	1
185	Jam12 (C)	11	12	00	12	00	12	0	1	1	0	1	0	00	13	14	11	11	11	00	13	1
186	N64 (J)	11	12	00	00	11	11	0	1	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	00	13	1
187	Jam105 (J)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
188	C5 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
189	CH4 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
190	CH3 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	1	00	13	33	00	11	00	00	13	0
191	N19 (J)	11	12	00	00	22	00	0	1	1	0	1	1	11	13	11	11	11	11	13	00	0
192	Chungjong (C)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	1	1	00	13	22	11	11	11	13	00	0
193	NHibakran (J)	11	12	00	00	22	00	0	1	1	0	0	1	11	13	14	11	11	00	00	13	1
194	J95 (J)	11	12	00	00	22	00	0	1	1	1	1	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
195	F9	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	1	1	11	13	33	11	11	00	00	13	0
196	BN (J)	11	12	00	00	22	33	0	1	1	0	1	1	11	13	13	11	11	11	00	13	1
197	G7ho	11	12	00	00	22	33	1	1	1	0	1	1	11	13	00	11	11	11	11	13	0
198	Bibakjam (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	00	13	0
199	R89	11	12	00	00	00	22	0	1	1	1	1	1	11	13	33	11	11	00	13	00	0
200	Sinchung202 (C)	11	12	00	00	11	00	0	1	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
201	C108 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	1	00	13	33	11	11	11	13	00	0
202	Abenarihyung	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	0	0	00	13	14	11	11	11	00	13	0
203	SA6 (T)	11	00	00	12	22	22	0	1	1	0	0	1	11	13	33	11	11	11	00	13	0
204	Romogua (E)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	0	1	00	22	23	11	11	11	00	13	0
205	H	11	11	00	12	22	23	0	1	1	0	1	1	00	13	14	11	11	11	00	13	0
206	E56 (E)	11	12	00	11	12	22	33	0	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	00	13	1
207	Hansungbanmun (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	0
208	Y4 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	0
209	Hongbak (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	1	0	1	1	11	13	14	11	11	00	00	11	0
210	N13 (J)	11	12	00	00	12	00	0	1	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
211	N28 (J)	11	12	00	00	11	23	0	1	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
212	CHBakran (C)	11	12	00	00	00	22	0	1	1	0	1	1	11	13	12	11	11	11	13	00	0
213	T(Y)pc	11	12	00	00	33	22	1	0	1	1	1	2	11	23	33	11	11	11	00	11	0
214	N59 (J)	11	12	00	00	33	22	0	1	1	1	1	1	00	23	11	11	11	00	00	11	0
215	JIN (J)	11	12	00	00	33	23	0	1	1	1	1	1	11	12	14	11	11	11	13	00	0
216	Jam118 (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	1	11	13	33	11	11	00	00	13	0
217	Bukak (J)	11	12	00	00	11	22	0	1	1	1	0	1	11	13	12	11	11	00	00	13	1
218	Rok517 (E)	11	12	00	00	22	22	1	1	1	1	1	1	11	12	00	11	11	11	11	13	0
219	Soyang (C)	11	12	00	00	22	33	0	1	1	1	1	1	11	22	13	11	11	11	00	13	0
220	W109 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	1	1	00	13	14	11	11	11	00	11	0
221	Q (E)	11	12	00	00	33	00	1	1	1	1	1	1	00	13	11	11	11	00	00	11	0
222	LY (C)	11	11	11	12	00	33	0	1	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
223	EP	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	1	00	22	22	11	11	11	00	11	0
224	Usunghukei (J)	11	12	00	00	11	22	0	1	1	0	1	1	11	13	11	11	11	00	00	13	1
225	C48 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	13	0

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice				
		G6PDH	EstI	Est2	Acp1	Acp2	Amy	PI	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2	Amy3
226	34 (J)	11	12	00	12	00	11	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	1
227	N44 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	00	12	14	11	11	11	00	11	0
228	SA2 (T)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	24	14	11	11	11	13	00	0
229	Il9ho (J)	11	12	00	00	22	12	0	1	0	0	1	11	13	11	11	11	11	00	13	0
230	N50 (J)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	14	00	11	11	00	13	0
231	Myohyang (J)	11	12	00	00	00	22	6	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
232	L378	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	11	13	33	11	11	11	00	13	1
233	124F	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	11	00	12	0
234	Jam106 (C)	11	12	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	34	22	11	11	11	00	12	0
235	C18 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	11	00	13	0
236	Sulak (J)	11	11	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	22	11	11	11	00	13	0
237	SA7 (T)	11	12	00	00	00	23	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	13	00	0
238	C44 (C)	11	00	11	00	00	23	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
239	CH1 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
240	Jam109 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
241	JP1 (J)	11	12	00	12	00	12	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
242	E58 (E)	11	00	11	00	11	33	0	1	1	1	2	11	24	14	11	11	11	00	13	0
243	SA8 (T)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	11	00	13	1
244	Il83ho (J)	11	12	00	00	11	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	11	00	12	0
245	IJE (E)	11	12	00	12	22	33	0	1	0	1	1	00	13	22	11	11	11	00	12	0
246	Jam116 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	33	11	11	11	00	12	0
247	SA17 (T)	11	12	00	00	22	23	0	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	12	0
248	Hinode (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	11	1
249	J037	11	12	00	00	23	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
250	rb	11	12	00	00	22	33	0	1	1	0	1	11	00	00	11	11	11	00	13	1
251	S1	11	11	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	24	33	11	11	11	00	11	0
252	Moran (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	12	14	11	11	11	00	13	1
253	Jam107 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
254	Hansang3ho (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
255	SA10 (T)	11	12	00	12	22	22	0	1	0	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	0
256	Mudung (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	11	00	13	1
257	Kumho (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	1	1	1	11	23	33	11	11	11	00	13	0
258	Chuhwa (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	00	13	33	11	11	11	00	13	0
259	RHwang (C)	11	12	00	00	22	33	0	1	1	0	2	11	13	14	00	11	11	00	13	1
260	Sannyunhongoibaek (K)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	1	1	00	13	34	11	11	11	00	13	1
261	Jam127 (J)	11	11	00	00	22	11	0	1	1	1	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
262	Jam129 (J)	11	11	00	00	22	11	0	1	0	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	0
263	Jam119 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	0	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
264	Jam135 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	0	0	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
265	Jam133 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	1	1	00	13	14	11	11	11	00	13	0
266	Jam113 (J)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	11	00	13	1
267	GC (J)	11	12	00	00	11	22	0	1	1	1	1	00	13	14	11	11	11	00	13	1
268	5.3	11	12	00	00	22	12	0	1	0	0	1	11	13	12	11	11	11	00	13	0
269	CH2 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	11	00	13	0
270	C26 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	11	00	13	0

Table 3. Continued.

No.	Strains	Hemolymph										Midgut					Digestive juice			
		G6PDH	Est1	Est2	Acp1	Acp2	Amy	P1	P2	P3	P4	P5	Est1	Est2	Alp1	Alp2	Suc1	Suc2	Amy1	Amy2
271	N27 (J)	11	12	00	00	22	12	1	1	0	1	1	00	13	14	11	11	00	13	0
272	C45 (C)	11	12	00	00	12	22	0	1	0	0	1	11	13	12	11	11	00	13	1
273	O9Q	11	11	00	00	22	22	0	1	0	0	1	11	13	22	11	11	00	13	0
274	C25 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	00	13	1
275	C17 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	00	13	0
276	Jam121 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	0	1	11	13	14	11	11	00	13	0
277	Bakdu (J)	11	12	00	00	11	22	0	1	0	1	1	11	13	11	11	11	00	13	0
278	NB18 (T)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	00	13	0
279	AP (E)	11	11	00	00	33	00	1	0	0	1	1	11	13	11	11	11	00	13	0
280	Abenarig	11	12	00	00	00	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	00	11	1
281	I-BAGDAT (E)	11	12	00	00	33	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	00	11	0
282	NB7 (T)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	0	1	11	13	14	11	11	00	00	0
283	Jam125 (J)	11	11	00	00	22	11	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	13	00	0
284	Nakdong (C)	11	11	00	00	22	33	0	1	1	1	1	11	13	00	11	11	11	13	0
285	K3	11	12	00	00	22	11	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	00	13	0
286	Jam301 (J)	11	12	00	00	22	23	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	00	00	0
287	Jam131 (J)	11	12	00	00	22	11	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	00	13	0
288	Jam123 (J)	11	12	00	00	22	12	0	1	1	0	1	00	13	14	11	11	00	13	1
289	Pndre	11	12	00	00	33	22	0	1	0	1	2	11	12	23	11	11	00	13	0
290	Jam122 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	33	11	11	00	13	0
291	Jam302 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	0	1	1	11	13	33	11	11	00	13	0
292	Jam126 (C)	11	12	00	12	22	12	0	1	1	1	1	00	13	23	11	11	00	13	0
293	Jam134 (C)	11	11	00	12	22	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	00	13	0
294	Jam128 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	1	11	13	23	11	11	00	13	0
295	6.8	11	12	00	12	00	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	00	13	0
296	Jam138 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	00	00	0
297	Jam120 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	00	13	0
298	Jam132 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	1	1	11	13	33	11	11	00	13	0
299	Jam114 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	1	1	1	11	13	14	11	11	00	13	1
300	Jam130 (C)	11	12	00	12	00	22	0	1	0	1	1	11	13	23	11	11	00	13	0
301	Jam140 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	23	11	11	00	13	0
302	Jam136 (C)	11	11	00	12	00	22	0	1	1	0	1	00	13	33	11	11	00	13	0
303	Jam124 (C)	11	12	00	00	22	22	0	1	1	0	1	11	13	33	11	11	00	13	0

Abbreviations : C, Chinese race; E, European race; J, Japanese race; K, Korean race; T, Tropical race

Table 4. Distribution of geographical silkworm races.

Group	Origin	Chinese(%)	Japanese(%)	European(%)	Tropical(%)	Korean(%)	Unknown(%)	Total
1st group	1-1 group	0(0)	2(33)	3(50)	0(0)	0(0)	1(17)	6
	1-2-1 group	17(40)	7(17)	2(5)	5(12)	1(2)	10(24)	42
	1-2-2 group	5(63)	2(25)	0(0)	0(0)	0(0)	1(12)	8
	Subtotal	22(39)	11(20)	5(9)	5(9)	1(2)	12(21)	56
2nd group	2-1-1 group	38(28)	55(40)	18(13)	4(3)	0(0)	22(16)	137
	2-1-2 group	29(46)	13(21)	3(5)	3(5)	1(2)	13(21)	62
	2-2 group	2(13)	10(62)	1(6)	1(6)	0(0)	2(13)	16
	2-3 group	5(28)	3(17)	2(11)	0(0)	0(0)	8(44)	18
	Subtotal	74(32)	81(35)	24(10)	8(3)	1(1)	45(19)	233
3rd group		0(0)	1(50)	0(0)	0(0)	1(50)	0(0)	2
4th group		5(41)	2(17)	3(25)	0(0)	0(0)	2(17)	12
Total		101(33)	95(31)	32(11)	13(4)	3(1)	59(20)	303

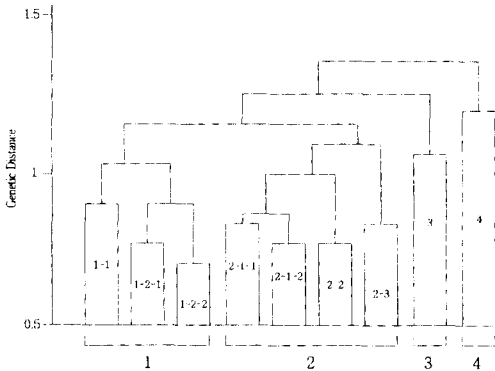


Fig. 3. Genetic relationships of 303 silkworm strains preserved in Korea.

고찰

누에 품종간의 유전적 유연관계를 해명하기 위한 동위효소 다형 조사는 지금까지 주로 일본학자들에 의해 이루어져 왔으나 그 대부분은 어느 특정 효소를 대상으로 그리고 제한된 누에 품종 간의 유연성을 비교한 비교적 단순한 조사연구에 그치고 있다. 또한 분석방법도 주로 agarose gel 전기영동을 이용함으로써 다양한 효소다형을 얻기에는 한계가 있었다. 본 실험에서는 분리가 탁월한 native- 및 SDS-PAGE에 의해 보다 다양한 효소다형을 얻을 수 있었고, 뿐만 아니라 수종의 동위효소와 300여 누에 품종으로부터 얻어진 방대한 양의 자료들을 컴퓨터에 의해 분석함으로써 우리나라 현 보존 품종들간의 유전적 유연관계를 종합적으로 파악할 수 있는 유연관계 모식도를 작성할 수 있었던 것이 큰 성과로 간주된다.

누에의 품종분화에 관해서는 몇가지 학설이 있으나 일반적으로는 원산지(중국)를 중심으로 서식하고 있던 원시형 누에가 자연적 또는 인위적 이동과 함께 여러 지역으로 퍼져나가 그 지역 특유의 환경에 적응하면서 선발, 도태 되어 오늘날과 같은 중국종, 일본종, 유럽종, 열대종으로 불리우는 지리적 품종을 형성한 것으로 알려지고 있다(吉武, 1986). 이러한 누에의 품종분화와 관련하여 吉武(1968)와 蒲生·大塚(1980)는 각각 누에 동위효소 유전자좌위다형과 누에 체액단백질 유전자좌위의 유전자빈도를 기초로 하여 누에의 지리적 품종분화를 추정한 모식도를 제안한 바 있다.

본 연구에서도 동위효소 다형 조사를 통해 얻어진 우리나라의 300여 보존 품종에 대한 유연관계 모식도와 각 분류군별 지리적 품종의 분포 비율에 근거하여 누에의 지리적 품종 분화과정을 추정하고자 한다. 누에 품종분화의 첫 단계는 멧누에에서 분화하여 당시 중국을 중심으로 서식하고 있던 원시형 누에가 우선 크게 2개의 분류군으로 나뉘어져 중국종 중심의 제 1분류군(1-2)과 제 2분류군(2-1-2분류군)으로 분화되는 과정을 생각할 수 있다. 상당기간 중국에 서식하고 있던 이들 중국종들은 이후 일본, 유럽 및 동남아 쪽으로의 자연적 및 인위적 이동과 함께 1-2분류군과 2-1-2분류군으로부터 일본종, 유럽종, 열대종 등으로의 지리적 품종 분화가 이루어졌을 것으로 추정되며 그러나 이들 품종의 이동경로나 분화시기는 양 분류군 간에 차이가 있었을 것으로 생각된다(그림 4).

이미 언급했던 바와 같이 제 2분류군은 제 1분류군에 비해 품종수가 훨씬 많고 그 안에서도 다시 4개의 소 분류군이 존재함으로써 이들로부터의 품종분화는 제 1분류군에 비해 다소 복잡한 경로를 밟았을 것으로 생각된다. 하나의 가정으로서는 중국종의 모분류군이

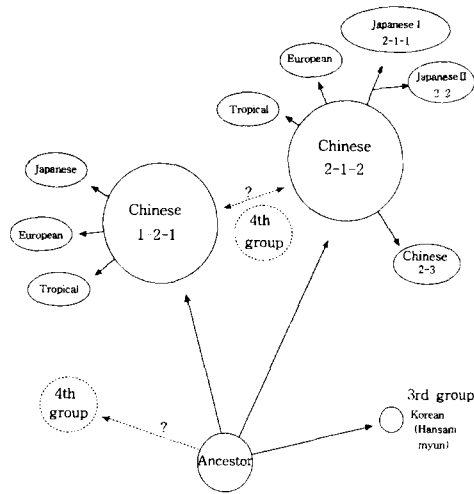


Fig. 4. A hypothetical diagram of racial differentiations of the silkworm, *Bombyx mori*, on the basis of polymorphic isozymes.

라고 할 수 있는 2-1-2군으로부터 일차로 일본종(2-1-1분류군)이 분화되어 나가고 일정한 시간이 경과한 후에 이들 일본종으로부터 또 다른 일본종(2-2분류군)의 분화가 일어났을 가능성이 있다. 한편 이러한 일본종으로의 분화와 함께 2-1-2 중국종으로부터 유럽종이나 열대종으로의 분화도 병행하여 이루어졌을 것으로 추정된다. 이와같은 누에 품종분화에 대해 吉武(1968b)는 동위효소 유전자좌위다형에 의한 지리적품종분화의 추정 결과 우선 중국종 1화성이 성립된 후 이곳에서 중국종 2화성이 분화되어 나오고 이들 2부류의 중국종들로부터 각 지리적품종들이 형성되었을 것이라고 주장하므로써 본 연구와 다소의 견해차를 보이고 있으나 전체적인 품종분화 구도는 같다 하겠다.

한편 제2-3분류군은 위낙 품종수가 적고 또한 원산지 불명의 품종이 많아(44%)추정이 어려우나 근래의 누에 육종을 위한 빈번한 품종교류로 인해 생긴 교잡 결과로서 그 기원은 역시 2-1-2 중국종에 두고 있을 것으로 추정한다. 제4분류군은 다른 분류군과 유전적 유연관계가 극히 멀고 또한 구성품종들간에도 유전적으로 거리가 먼 소수의 분류군이였다. 이들 품종군의 분화에 대해서는 역시 추정에 불과하나 이들 역시 앞의 제1, 제2분류군에서와 같이 원시형누에로부터 독자적으로 분화되었을 가능성, 혹은 이보다는 시간적으로 훨씬 늦게 제1분류군과 제2분류군 간의 교잡에 의해 생긴 품종들일 가능성이 있다.

본 연구에서 누에의 지리적품종분화에 대한 추정을 무엇보다 어렵게 한 요인은 각 분류군별로 지리적품종

들이 상당수 혼재되어 있다는 사실이다. 이것에 대해 吉武(1986)는 오랜 세월 서로 격리상태에서 각각의 특징적인 유전적 성질을 보존하고 있던 지리적품종들이 대체로 1900년경을 기점으로 육종을 목적으로한 지리적 품종간의 교잡으로 인해 그때까지 각각의 지역에 순수하게 보존되어 있던 지리적품종내에 다른 지역품종들이 유입되어 들어온 사실을 지적하고 있다. 따라서 본 연구 결과에서와 같이 각 분류군별로 주류를 이루는 지리적 품종 외에 다른 지역품종들이 혼재되어 있는 사실은 吉武의 지적과 같이 아마도 비교적 근래의 이와같은 분류군간의 인위적인 교잡에 의한 결과가 아닐까 한다.

제3분류군은 2개 품종만이 분포되어 있는 극히 작은 분류군이지만 독자적인 분화양식을 보이고 있고 특히 1개 품종은 우리의 고유품종인 한삼면이라는 점에서 주목된다. 본 연구에서의 공식품종 가운데는 삼면홍회백잠(품종번호, 260), 삼면잠(품종번호, 3), 한삼면(품종번호, 11)등 3개의 우리나라 고유품종이 포함되어 있어 이들의 소속분류군을 통해 우리품종의 기원과 그 분화 과정을 추정해 보는 것은 의미있는 일이라 하겠다. 우선 삼면회백잠은 제1분류군의 1-2-1군에, 그리고 삼면잠은 제2분류군의 2-1-2군에 각각 분포하므로써 두 품종의 기원이 서로 다름을 알 수 있다. 이들 품종 역시 일정기간 중국대륙에 서식하던 중 한반도에 이행하여 우리나라의 환경에 적응, 순화되어 우리 고유의 품종을 형성하였을 것으로 생각된다. 그러나 한삼면은 다른 하나의 일본종(품종번호, 244)과 함께 다른 대부분류군과 동등하게 독립적인 제3분류군을 형성하므로써 앞의 삼면홍회백잠이나 삼면잠과는 전혀 별도의 품종분화과정이 예상된다. 즉 한삼면은 처음 원시형누에에서 제1, 제2분류군이 성립되는 비교적 이른 시기에 중국대륙으로부터 직접 한반도로 이동하여 우리나라에 정착된 우리의 가장 우리 고유의 누에품종일 가능성이 큰 것으로 생각된다. 이러한 의미에서 한삼면의 유전학적 가치는 대단히 크며 따라서 앞으로 이 품종의 보존은 물론 한삼면의 각종 유전형질을 비롯한 유전적특성에 관한 후속연구가 기대된다. 아울러 유전자보존의 차원에서 현재까지 지리적품종별로 품종의 이름이 정해져 이에 대한 보존에 치중하였으나 본 연구에서 도출된 결과에 의하면 앞으로 4개의 품종계(lineage)별로 각각 독립적으로 관리하는 것이 유전적 다양성을 보존하면서 후에 품종육종을 위한 올바른 전략으로 사료된다.

적 요

현재 우리나라에서 계대 보존되어 오고 있는 303개의 누에품종들간의 유전적 유연관계를 알아보기위해

5령 누에의 체액단백질다형 및 체액, 중장, 소화액에서의 동위효소다형을 조사하였다. 효소다형 분석은 Native- 및 SDS-PAGE에 의해 체액의 esterase, acid phosphatase, amylase, D-glucose-6-phosphate dehydrogenase, 중장의 esterase, alkaline phosphatase, sucrase, 그리고 소화액의 amylase 등 8종의 동위효소를 대상으로 하였다.

누에 품종별 체액단백질 및 동위효소다형에 기초하여 품종별 형질표를 작성하고 이를 토대로 품종 서로간의 유전거리를 산출한 후 컴퓨터분석에 의해 303개 전체 보존품종간의 유전적 유연관계를 나타내는 유연관계 모식도를 작성하였다. 작성된 이 모식도에 의해 누에 품종은 크게 4개의 분류군으로 나뉘었으며, 제1, 및 제2분류군은 다시 34개의 소분류군으로 세분되었다. 각 분류군별로 지리적 품종분포를 조사하고 이를 토대로 누에의 품종분화 과정을 추정한 결과 대부분의 누에 품종은 원시형누에에서 독립적으로 성립된 2부류의 중국종 품종군으로부터 각 지역 고유의 품종분화가 이루어졌을 것으로 추정되었다. 특히 우리나라의 한삼면은 중국 대륙의 원시누에로부터 직접 한반도에 이행하여 우리 고유의 품종이 되었을 가능성이 큰 것으로 생각된다.

인용문헌

- 淺川秀哉·浜野國勝 (1989) カイコ消化液アミラーゼアイソザイムの多型性. 日蠶雜, **58**(4):322-326.
- David, M. and M. Craig (1990) Molecular systematics. Sianuer Associates, Inc. pp. 411-501.
- Eguchi, M. and N. Yoshitake. (1966) Genetic studies on isozymes of the integument esterase in the silkworm, *Bombyx mori* L. *Jpn. J. Genet.* **41**:267-273.
- Eguchi, M. (1968) Changes in zymograms of some dehydrogenases and hydrolases in several organs of the silkworm, *Bombyx mori* L. *Appl. Ent. Zool.* **3**(4):189-197.
- 江口正治·古川 繁 (1970) 家蠶座の中腸の蛋白質分解酵素. 日蠶雜, **39**(5):387-392.
- Eguchi, M., M. Sawaki and Y. Suzuki (1972) Multiple forms of midgut alkaline phosphatase in the silkworm: New band formation and the relationship between the midgut and digestive fluid enzymes. *Insect Biochem.* **2**:297-304.
- 江口正治·山下善弘 (1977) 家蠶幼蟲の中腸組織と消化液アルカリ性ホスファターゼについての遺傳學的研究. 日蠶雜, **46**(6):515-520.
- Eguchi, M., Y. Takahama, M. Ikeda, and S. Horii (1988) A novel variant of acid-phosphatase isozyme from hemolyph of the silkworm, *Bombyx mori*. *Jpn. J. Genet.* **63**:149-157.
- Gamo, T and Y. Ohtsuku (1980) Phylogenetic studies on the racial differentiation of the silkworm, *Bombyx mori*, on the basis of polymorphic genes in hemolymph proteins. *Bull. Sericul. Exp.* **28**(1):15-50.
- 原和二郎·藤井 博·城口文語 (1984) カイコ消化液アミラーゼ活性の強弱とアイソザイムの多型性について. 日蠶雜, **53**(6):496-500.
- 原和二郎·藤井 博·城口文語 (1986) カイコ消化液アミラーゼの陰極側アイソザイムを支配する遺傳子とae座. 日蠶雜, **55**(2):147-152.
- Kanekatsu, R., M. Hori, and K. Igeta, (1992) Presence of three sucrases with different molecular weights in the larval midgut of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.* **61**(1):6-14.
- Kanekatsu, R., M. Satoh, R. Kodaira, and T. Miyashita (1993) Midgut sucrase-1 (Suc-1) of the silkworm, *Bombyx mori*: genetics and changes in the activities during the pupal-adult development. *J. Seric. Sci. Jpn.* **62**(1):13-19.
- 강현아·성수일 (1995) RFLP에 의한 누에 계통간의 DNA 다형성 분석. 한삼면지, **37**(1):16-26.
- Mettler L., T. Gregg and H. Schaffer (1988) Population genetics and evolution. Prentice-Hall, New Jersey, pp. 10-49.
- Moss, D. W. (1982) Isozymes. Chapman and Hall, New York. pp. 117-138.
- Ogita, Z. (1962) Genetico-biochemical analysis on the enzyme activities in the house fly by agar gel electrophoresis. *Jpn. J. Genet.* **37**(6):518-521.
- 성수일 (1996) DNA 다형현상을 이용한 누에 유전자 해석 기술 개발. 농진청 농업특정연구개발사업최종보고서.
- 竹田 晋·東政明·江口正治 (1990) 家蠶中腸のアルカリ性ホスファターゼアイソザイム: 酵素活性, 抗原量および電気泳動像の多型. 日蠶雜, **59**(2):127-134.
- Takeda, S., M. Azuma, M. Itoh, and M. Eguchi (1993) The strain difference of polymorphic nature of membrane-bound alkaline phosphatase in the midgut epithelium of the silkworm, *Bombyx mori*. *Comp. Biochem. Physiol.* **104B**(1):81-89.
- 吉武成美 (1963) カイコの中腸におけるエステラーゼ型の品種的差異について. 日蠶雜, **32**(5):285-291.
- 吉武成美 (1964) カイコにおける中腸組織のアルカリ性ホスファターゼ型に関する遺傳學的研究. 日蠶雜, **33**(1):28-33.
- Yoshitake, N. and M. Akiyama (1964) Genetical studies on the acid-phosphatase in the blood of the silkworm, *Bombyx mori*. *L. Jpn. J. Genet.* **39**(1):26-30.
- 吉武成美·秋山昌子 (1965) カイコ卵のエステラーゼ活性に関する遺傳的考察. 日蠶雜, **34**:327-332.
- 吉武成美·江口正治·土屋洋子 (1965) カイコの絹絲腺におけるエステラーゼ型の品種間差異について. 日蠶雜, **35**:331-335.
- 吉武成美 (1968a) 日本産クワコのエステラーゼおよびホスファターゼ型の地域的差異. 日蠶雜, **37**:195-200.
- 吉武成美 (1968b) 家蠶日本種の起原に関する一考察. 日蠶雜, **37**:83-87.
- 吉武成美·佐藤忠一 (1986) 養蠶のはじまりとカイコの起原. 筑波書房, 236-285.
- 劉治國·小林正彦·吉武成美 (1984) 家蠶中腸の耐熱性エステラーゼに関する遺傳學的研究. 日蠶雜, **53**(5):432-435.