

석사학위 청구논문

제주도 노랑초파리 (*Drosophila melanogaster*)  
자연집단의 Alcohol Dehydrogenase와  
 $\alpha$ -Glycerol-3-phosphate Dehydrogenase의  
유전적 변이에 관한 연구

지도교수 김 원 택



제주대학교 교육대학원


생물교육 전공

김 영 은

1989년도

제주도 노랑초파리 (*Drosophila melanogaster*)  
자연집단의 Alcohol Dehydrogenase와  
 $\alpha$ -Glycerol-3-phosphate Dehydrogenase의  
유전적 변이에 관한 연구

이 논문을 교육학 석사학위 논문으로 제출함

 제주대학교 중앙도서관  
제주대학교 교육대학원 생물교육전공

제 출 자 김 영 은

지도교수 김 원 택


1989년 7월 일


# 김영은의 석사학위 논문을 인준함


1989년 7월 일



제주대학교 중앙도서관  
JEJU NATIONAL UNIVERSITY LIBRARY

주심 吳 德鐵 

부심 鄭 忠德 

부심 金 源澤 

제주대학교 교육대학원

---

## 목 차

Abstract .....	1
I. 서 론 .....	3
II. 재료 및 방법 .....	5
III. 결 과 .....	9
IV. 고 찰 .....	16
V. 적 요 .....	20
참고문헌 .....	21



< Abstract >

**Study on Genetic Variations of Alcohol Dehydrogenase and  
 $\alpha$ -Glycerol-3-phosphate Dehydrogenase in Cheju Island  
Natural Population of *Drosophila melanogaster***

**Kim Young-Eun**

*Biology Education Major*  
*Graduate School of Education Cheju National University*  
*Cheju Korea*

*Supervised by professor* **Kim Won-Taek**

Genetic variation and linkage disequilibrium were examined at *Adh* and  *$\alpha$ -Gpdh* locus of two natural subpopulations of *Drosophila melanogaster*, sampled from March to November.

The results were as follows;

1. Cheju city population was similar in the frequency of gene and genotype for two allozyme loci to Sŏgwipo city population, and the frequency of genotype was commonly FF>FS>SS.
2. The gene frequency of *Adh<sup>s</sup>* from May to September appeared to be a little higher than that of the rest.
3. Heterozygosity for two allozyme loci showed a tendency to be lower than that of the other population of Korea.
4. Linkage disequilibrium between two linked loci showed a tendency to be

---

\* A Thesis submitted to the Committee of the Graduate School of Education, Cheju National University in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Master of Education in July, 1989.

---

lower than that of previous reports examined in Cheju natural population and showed significant negative disequilibrium.

In results

Maintenance of  $\alpha$ -*Gpdh* polymorphism in Cheju Island is hard to explain with these data, but maintenance of *Adh* polymorphism is considered to be influenced by natural selection.



## I. 서 론

생물의 자연집단내에는 다양한 유전적 변이가 보유되어 있으며 자연집단내의 이런 유전적 변이는 생물 진화의 원천이 된다고 알려져 있다.

지난 20여년 동안 집단 유전학자들에 의해 초파리(*Drosophila*) 자연집단의 유전적 변이의 보유 기구를 밝히기 위하여 전기 영동으로 검출할 수 있는 단백질의 다형현상에 관한 많은 연구가 진행되어 왔다(Anderson & Gibson, 1985; Mukai *et al.*, 1974; Prakash, 1973; Singh & Romberg, 1987; Sung *et al.*, 1987).

현재까지의 연구결과에 의하면 초파리의 여러 종에서도 유전적 변이에 차이가 있으며 같은 종이라도 집단에 따라서 유전적 변이가 다르게 나타나고 있다(Ayala *et al.*, 1971, 1972, 1974; Oakeshott *et al.*, 1982; prakash *et al.*, 1969; Sung *et al.*, 1987). 이처럼 유전적 변이가 다르게 보유되는 원인은 명확하게 밝혀지지 않았으나 이에 대해서는 자연선택에 의해서 유지된다는 주장(Alahiotis *et al.*, 1977; Ayala *et al.*, 1971; Prakash *et al.*, 1969; Singh & Rhomberg, 1987)과 선택에 중립적이라는 주장(Kimura, 1968; Kimura & Ohta, 1971; King & Jukes, 1969)이 있다.

노랑초파리(*D. melanogaster*)의 자연집단에서 자연선택이 동위효소의 변이를 유지할 수 있다는 설득력 있는 증거가 자연집단에 나타나는 많은 동위효소들 중 특히 Alcohol dehydrogenase(ADH)와  $\alpha$ -Glycerol-3-phosphate dehydrogenase( $\alpha$ -GPDH)의 다형현상에 관한 연구에서도 얻어졌다(Briscoe *et al.*, 1975; Munoz-Serrano *et al.*, 1985; Oakeshott *et al.*, 1982; Powell, 1971; Serradilla & Ayala, 1983; Triantaphyllidis *et al.*, 1982).

이 두가지 동위효소는 제2염색체 좌완에 연관되어 있는 유전자의 산물로서 전기영동에 의해 각기 두 가지 변이형으로 분리되는데 ADH-F와 ADH-S 변이형은 각기 *Adh<sup>F</sup>*와 *Adh<sup>S</sup>*의 인자에 의해 (Grell *et al.*, 1965),  $\alpha$ -GPDH-F와  $\alpha$ -GPDH-S

변이형은  $\alpha$ -Gpdh<sup>F</sup>와  $\alpha$ -Gpdh<sup>S</sup>의 인자에 의해 생성된다(Grell, 1967). 그런데 동위효소의 이런 변이형들은 온도변화(Alahiotis *et al.*, 1977; Oakeshott *et al.*, 1982), 지리적 요인(Oakeshott *et al.*, 1982; Triantaphyllidis *et al.*, 1982) 그리고 생태적 지위(Briscoe *et al.*, 1975; Muñoz-Serrano *et al.*, 1985)에 따라 빈도차이가 상당히 심한 것으로 알려져 왔다. 이런 결과들은 동위효소의 유전적 변이가 유지되는데 자연선택이 작용한다는 주장에 그럴듯한 증거가 되고 있다.

또한 동위효소의 다형현상의 보유기구를 밝히는데 동일한 염색체상에 연관되어 있는 유전자 상호작용을 조사하기 위한 연관불평형에 관한 연구가 집단유전학적 측면에서 중요시 되고 있다. 이 두가지 동위효소에 대해서 Charlesworth와 Charlesworth(1973)는 연관된 유전자 좌위에서 나타난 연관불평형을 자연선택으로 설명한 바 있다.

한국 노랑초파리 자연집단에 대해서는 Kang(1978)과 Lee 등(1985)은 ADH의 인자빈도를 조사했으며 Chung(1978)과 Chung 등(1982)은  $\alpha$ -GPDH의 인자빈도를 조사한 바 있다. 그리고 Paik과 Yang(1983) 그리고 Sung과 Kim(1985)은 ADH와  $\alpha$ -GPDH의 다형현상과 연관불평형을 보고한 바 있다.

제주도 노랑초파리 자연집단에 대해서는 Kim(1987), Sung과 Kim(1985)이 연구한 바 있으나 채집시기가 짧고 특정 지역에서만 채집이 이루어진 것이므로 계절이나 지역적 차이에 따른 유전자 빈도변화와 연관불평형상태를 명확히 알 수 없었다.

따라서 본 연구는 제주시와 서귀포시에서 노랑초파리의 월별표본을 채집하여 ADH와  $\alpha$ -GPDH의 인자와 인자형빈도를 조사하고 연관불평형상태를 파악하여 공간과 시간상 차이에 따른 변이가 있는지를 알아봄으로써 자연집단내의 유전적 변이의 보유기구를 밝히는데 기초자료로 삼고자 하였다.



## II. 재료 및 방법

### 1. 표본 채집

본 실험에 사용된 노랑초파리는 1988년 3월 하순부터 동년 11월까지 제주시와 서귀포시에서 월별로 채집하였다. 채집지는 과수원과 청과물시장 근처의 과일이 버려진 쓰레기장 근처였으며, 주로 아침과 저녁에 포충망을 사용하여 채집이 행해졌다.

### 2. 전기영동

본 실험에서는 Selander 등(1971)과 Steiner 등(1976)의 방법을 변형한 agarose gel 전기영동을 이용하였다.

#### 1) 완충용액과 겔농도

**Gel buffer (T.C. buffer pH 8.55)**

0.074M Trizma Base(9.0g/L)

0.008M Citric Acid · H<sub>2</sub>O(1.7g/L)

**Electrode buffer (T.C. buffer pH 8.15)**

0.687M Trizma Base(166.4g/L)

0.157M Citric Acid · H<sub>2</sub>O(66.0g/L)

**Agarose Gel (1% agarose gel)**

Agarose 0.25g

Polyvinylpyrrolidone 0.5g

T.C. gel buffer 25ml

#### 2) 전기영동 및 염색

에틸에테르로 마취된 초파리 한마리를 증류수 한방울 떨어뜨린 유리판 위에

올려놓고 유리막대로 균질화시켰다. 이 균질화된 액을  $1 \times 3\text{mm}$  strip(whatman No. 1)에 흡수 시킨후 다른 유리판위의 겔판( $12 \times 16\text{cm}$ )에 줄을 맞추어 일정한 간격으로 올려놓은 다음  $4^\circ\text{C}$ 의 냉장고안에서 30분간 보관하였다. 그후 겔판위의 strip을 제거하여  $4^\circ\text{C}$ 의 냉장고안에서 100분 동안 전기영동 (D.C.  $140\text{V}$ ,  $20\text{mA}$ )을 하였다. 그후 전기영동된 겔판을 염색조에 넣어 염색액( $42.5\text{ml}$ )을 붓고  $37^\circ\text{C}$ 의 incubator속에서 40분간 염색시켰다. 본 실험에 사용된 염색액은 다음과 같이 ADH 염색액과  $\alpha$ -GPDH 염색액을 혼합한 것을 사용했다.

#### ADH와 $\alpha$ -GPDH 염색액

Trizma buffer (pH 7.2)<sup>1)</sup>  $35\text{ml}$

MTT solution ( $1\text{g}/100\text{ml}$ )  $1\text{ml}$

NAD solution ( $1\text{g}/100\text{ml}$ )  $2\text{ml}$

PMS solution ( $1\text{g}/100\text{ml}$ )  $0.5\text{ml}$

Isopropyl Alcohol  $2\text{ml}$

$\alpha$ -Glycerophosphate solution<sup>2)</sup>  $2\text{ml}$

<sup>1)</sup>  $0.1\text{M}$  Trizma Base( $12.1\text{g}/\text{L}$ )

$7.5\text{ml}$  Conc. HCl

$1000\text{ml}$  Distilled Water

<sup>2)</sup> DL- $\alpha$ -Glycerophosphate  $\text{Na}_2$ ( $32.4\text{g}/50\text{ml}$ )

Adjust to pH 7.0 with  $1\text{N}$  HCl

### 3. Zymogram 판정과 인자형 분석

ADH와  $\alpha$ -GPDH의 인자형과 연관상태를 분석하기 위하여 채집된 초파리 중 수컷(♂)만을 전기영동하였다. 그 결과 나타난 Zymogram으로부터 F형(Fast)과 S형(Slow)에 대한 판정은 음극으로부터 먼 band일때는 F형, 가까운 band일때는 S형으로 결정했으며 인자형을 FF, FS 그리고 SS형으로 분류했다. 이중(Double)이형접합자로 나타난 것은 trans형( $\frac{FS}{SF}$ )인지 cis형( $\frac{FF}{SS}$ )인지 확인하기 위하여 실험실에

서 사육되어 온 인자형이  $\frac{FF}{FF} (\frac{\alpha-Gpdh^f Adh^f}{\alpha-Gpdh^F Adh^F})$  인 Oregon-RC 암컷(♀)과 1:1로 교배시킨 후 생긴  $F_1$ 의 한 개체를 전기영동 하였으며, 그 결과 얻어진 Zymogram으로부터 trans형과 cis형을 구별했다. 채집된 야생형 수컷 초파리의 *Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh*의 인자형은 그림1. 과 같다.



Figure 1. The genotype of *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh* in *D. melanogaster*.

#### 4. 인자 빈도와 연관불평형의 계산

실험결과 얻어진 인자형으로부터 F와 S인자의 빈도를 계산했으며 Hardy-Weinberg 공식을 이용하여 기대치를 얻고  $\chi^2$ 검정법으로 유의성을 분석했다. 그리고 연관불평형의 계산은 접합자빈도와 배우자빈도로 모두 분석했다.

접합자빈도를 이용한 연관불평형은 Cockerham 등(1977)이 사용한 방법으로 계산했으며 접합자상태의 연관불평형은 비대립인자들 사이의 covariance( $\Delta$ )와 correlation(R)으로 나타냈다.

Cov. (Covariance of nonallelic gene)

$$(\Delta) = \frac{1}{2} \left\{ 4f\left(\frac{FF}{FF}\right) + 2f\left(\frac{FF}{SF}\right) + 2f\left(\frac{FF}{FS}\right) + f\left(\frac{FF}{SS}\right) + f\left(\frac{FS}{SF}\right) \right\} - 2P_1P_2$$

R. (Correlation of nonalleles)

$$= \Delta / 2\sqrt{\{P_1P_2(1-P_1)\}(1-P_2)}$$

단 :  $f\left(\frac{FF}{FF}\right) = Adh$  좌위와  $\alpha$ -*Gpdh* 좌위에서 모두 동형접합자 빈도

$f\left(\frac{FF}{SF}\right) = Adh$  좌위에서는 이형접합자,  $\alpha$ -*Gpdh* 좌위에서는 동형접합자빈도

$P_1 = Adh$  좌위에서의 F인자의 빈도

$P_2 = \alpha$ -*Gpdh* 좌위에서의 F인자의 빈도

위 식에 의하여 얻어진 연관불평형의 값은  $x^2$ 검정법에 의해 유의성을 분석했다.

$$x^2_{df=1} = \frac{N(\text{Cov.})^2}{P_1 P_2 (1-P_1)(1-P_2)} = 4NR^2$$

단 :  $N$  = 표본 추출한 접합자수

배우자빈도를 이용한 연관불평형은 Knibb(1983)가 사용한 방법으로 계산했다.

$$D(\text{Linkage disequilibrium}) = x_1 x_4 - x_2 x_3$$

$$R(\text{Correlation coefficient}) = D / \sqrt{pq(1-p)(1-q)}$$

$$\text{단 : } x_1 = f(F^1 F^2)$$

$$x_2 = f(F^1 S^2)$$

$$x_3 = f(S^1 F^2)$$

$$x_4 = f(S^1 S^2)$$

$$p = f(F^1) = x_1 + x_2$$

$$q = f(F^2) = x_1 + x_3$$

단 :  $f(F^1 S^2) = Adh$  좌위에서는  $F$ ,  $\alpha-Gpdh$  좌위에서는  $S$ 인 배우자 빈도  
위 식에 얻어진 연관불평형의 값은  $x^2$ 검정법에 의해 유의성을 분석했다.

$$x^2_{df=1} = \frac{N(D)^2}{pq(1-p)(1-q)}$$

단,  $N$  = 표본추출한 배우자수



### III. 결 과

#### 1. *Adh*와 $\alpha$ -*Gpdh*의 대립 인자와 인자형 빈도

ADH와  $\alpha$ -GPDH는 각기 F와 S형으로 분리되어 다형현상을 보였으며 ADH는 Origin으로부터 음극쪽으로 이동했고 반면에  $\alpha$ -GPDH는 양극쪽으로 이동했다 (그림 2).

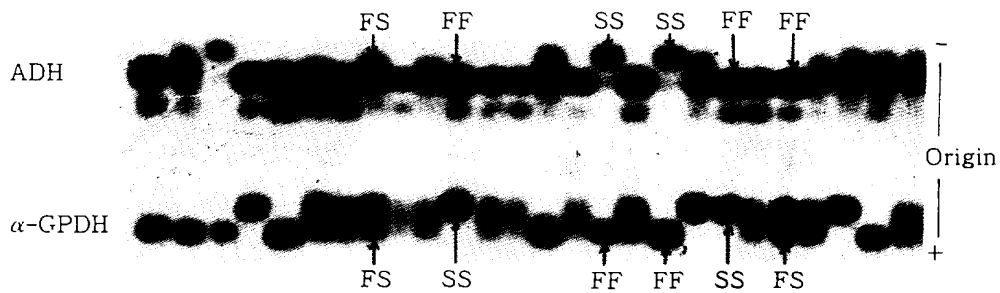


Figure. 2. Zymogram of ADH and  $\alpha$ -GPDH in *D. melanogaster*.

제주시와 서귀포시 집단의 *Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh*의 인자와 인자형빈도는 표 1.에 나타나 있으며 제주도 집단의 월별 빈도는 표 2.에 나타나 있다.

Table 1. The gene and genotype frequency of *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh* in two Cheju Island subpopulations of *D. melanogaster*

Locus	Population	Number of individuals	Gene frequency		Genotype frequency			
			F	S	FF	FS	SS	
<i>Adh</i>	Cheju city	353	0.7932	0.2068	0.6686	0.2493	0.0822	***
	Sŏgwipo city	194	0.8067	0.1933	0.7010	0.2113	0.0876	***
	Total	547	0.7980	0.2020	0.6801	0.2358	0.0841	***
$\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Cheju city	353	0.5397	0.4603	0.3626	0.3541	0.2833	***
	Sŏgwipo city	194	0.5567	0.4443	0.3814	0.3505	0.2680	***
	Total	547	0.5457	0.4543	0.3693	0.3528	0.2779	***

\*\*\*Significant at 0.1% level

Table 2. Monthly gene and genotype frequency of *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh* in Cheju Island population of *D. melanogaster*

Locus	Population	Number of individuals	Gene frequency		Genotype frequency			
			F	S	FF	FS	SS	
<i>Adh</i>	Mar.	19	0.8158	0.1842	0.6842	0.2632	0.0526	
	Apr.	25	0.82	0.18	0.64	0.36	0	
	May	19	0.7895	0.2105	0.6316	0.3158	0.0526	
	Jun.	78	0.7949	0.2051	0.6538	0.2821	0.0641	
	Jul.	206	0.7767	0.2233	0.6602	0.2330	0.1068	***
	Aug.	40	0.7875	0.2125	0.675	0.225	0.1	
	Sep.	11	0.7727	0.2273	0.6364	0.2727	0.0909	
	Oct.	70	0.8357	0.1643	0.6579	0.2429	0.0429	
	Nov.	79	0.8228	0.1772	0.7595	0.1266	0.1139	***
$\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Mar.	19	0.4737	0.5263	0.2632	0.4211	0.3158	
	Apr.	25	0.58	0.42	0.44	0.28	0.28	*
	May	19	0.5263	0.4737	0.3158	0.4211	0.2632	
	Jun.	78	0.5961	0.4038	0.4615	0.2692	0.2692	***
	Jul.	206	0.4903	0.5097	0.2767	0.4272	0.2961	
	Aug.	40	0.675	0.325	0.475	0.4	0.125	
	Sep.	11	0.5	0.5	0.2727	0.4545	0.2727	
	Oct.	70	0.5643	0.4357	0.4571	0.2143	0.3286	***
	Nov.	79	0.5759	0.4241	0.4177	0.3165	0.2658	**

\* Significant at 5% level

\*\* Significant at 1% level

\*\*\* Significant at 0.1% level

*Adh* 좌위에서는 표 1. 에서와 같이 제주시와 서귀포시 집단의 인자와 인자형 빈도를 분석한 결과, 두 집단 모두  $Adh^F$  빈도가  $Adh^S$ 에 비해 상당히 높았으며 인자형 빈도에 있어서는 FF형이 가장 높고 그 다음이 FS형이고 SS형은 아주 낮았다. *Adh*의 이형접합성(Heterozygosity)은 제주시 집단(0.2493)이 서귀포집단(0.2113)보다 다소 높게 나타났다. 집단간 유의성 검정결과 두 집단간에 유의한 차이가 없었으며 ( $P > 0.05$ ) 관찰치와 기대치로 계산한 인자형의 유의성 검정에서는 두 집단 모두 Hardy-Weinberg 평형에서 매우 유의하게 벗어나 있었다( $P < 0.001$ ).

표 2. 에서와 같이 3월에서 11월까지 인자와 인자형을 분석한 결과,  $Adh^F$  빈도가  $Adh^S$  빈도보다 항상 높았으나 기온이 상승하는 5월부터 9월까지의  $Adh^S$  빈도는

다른 달에 비해 다소 높아진 경향을 보였다. 인자형 빈도 분포에 있어서는 전 기간에 걸쳐 모든 집단이 FF형이 비교적 우세했고 SS형은 아주 낮은 빈도로 분포하였는데 4월에는 SS형이 전혀 나타나지 않았다. 월별집단간 유의성 검정결과 7월과 11월집단은 Hardy-Weinberg 평형에서 매우 유의하게 벗어나 있었다( $P < 0.001$ ).

$\alpha$ -Gpdh 좌위에서는 표 1. 에서와 같이 제주시와 서귀포시 집단의 인자와 인자형 빈도를 분석한 결과, 두 집단 모두  $\alpha$ -Gpdh<sup>F</sup> 빈도가  $\alpha$ -Gpdh<sup>S</sup> 빈도보다 약간 높게 나타났으며 인자형 빈도에 있어서는 FF형과 FS형이 비슷하게 나타났으나 SS형은 이들보다 다소 낮게 나타났다.  $\alpha$ -Gpdh의 이형접합성은 제주시 집단(0.3541)과 서귀포시 집단(0.3505)이 비슷하게 나타났다. 집단간 유의성 검정결과 두 집단간에 유의한 차이가 없었으며( $P > 0.05$ ) 관찰치와 기대치로 계산한 인자형의 유의성 검정에서는 두 집단 모두 Hardy-Weinberg 평형에서 매우 유의하게 벗어나 있었다( $P < 0.001$ ).

표 2. 에서와 같이 3월에서 11월까지 인자와 인자형을 분석한 결과  $\alpha$ -Gpdh<sup>F</sup> 빈도는 3월과 7월을 제외하면  $\alpha$ -Gpdh<sup>S</sup>에 비해 다소 높게 나타났다. 인자형 빈도분포에 있어서는 3, 5, 7, 9월을 제외하면 FF형이 가장 높았고 그 다음이 FS형이었으며 SS형이 가장 낮았다. 월별집단간 동질성 검정결과, 유의한 차이를 보이지 않았고( $P > 0.05$ ) 인자형의 유의성 검정결과, 4월, 6월, 10월, 11월 집단이 Hardy-Weinberg 평형에서 매우 유의하게 벗어나 있었다( $P < 0.001$ ).

## 2. 연관불평형

표 3. 은 제주시와 서귀포시 집단에서 연관된 두 효소좌위에 대한 접합자 빈도를 나타낸 것이다. 두 집단이 모두  $\frac{FF}{FS} \left( \frac{Adh^F \alpha-Gpdh^F}{Adh^F \alpha-Gpdh^S} \right)$  형이 가장 높은 빈도를 나타냈으며, 제주시 집단은  $\frac{SS}{SS}$  형이 가장 낮은 빈도를 나타낸 반면 서귀포시 집단에서는  $\frac{SF}{SS}$  형이 가장 낮은 빈도를 보였다. 또한 두 집단 모두 cis형인  $\frac{FF}{SS}$  형이 trans형인  $\frac{FS}{SF}$  형보다 낮은 빈도를 나타냈다. 그리고 두집단간 유의성 검정결과 유의한 차이가 없었다( $P > 0.05$ ).

Table 3. Zygotic frequency for two linked loci in two Cheju Island subpopulations of *D. melanogaster*

Loci	Popula-tion	No. of individu-als	Frequencies of zygotic genotype									
			$\frac{FF}{FF}$	$\frac{FF}{FS}$	$\frac{FF}{SF}$	$\frac{FS}{FS}$	$\frac{SF}{SF}$	$\frac{FS}{SS}$	$\frac{SF}{SS}$	$\frac{FF}{SS}$	$\frac{FS}{SF}$	$\frac{SS}{SS}$
<i>Adh</i> -	Cheju city	353	0.2068	0.2380	0.1218	0.2238	0.0340	0.0453	0.0340	0.0368	0.0453	0.0142
<i>α-Gpdh</i>	Sōgwipo city	194	0.2216	0.2887	0.1134	0.1907	0.0464	0.0464	0.0103	0.0206	0.0309	0.0309
	Total	547	0.1937	0.2539	0.1188	0.2157	0.0384	0.0457	0.0256	0.0031	0.0402	0.0201

$\frac{FS}{FF}$  is the zygote of *Adh<sup>F</sup>-α-Gpdh<sup>S</sup>* gamete and *Adh<sup>F</sup>-α-Gpdh<sup>F</sup>* gamete.

표 4. 에서와 같이 4월, 9월, 10월, 11월에는  $\frac{FF}{FF}$  형이 가장 높은 빈도를 나타냈고 3월, 7월, 8월에는  $\frac{FF}{FS}$  형, 5월, 6월에는  $\frac{FS}{FS}$  형이 가장 우세하게 나타났다. 9월에는  $\frac{FF}{SF}$  형이 전혀 나타나지 않았으며, 4월과 9월에는  $\frac{SF}{SF}$  형, 8월에는  $\frac{FS}{SS}$  형, 3월 4월, 5월, 8월에  $\frac{SF}{SS}$  형, 5월에  $\frac{FF}{SS}$  형, 3월, 4월에  $\frac{FS}{SF}$  형, 그리고 4월, 5월, 6월, 9월에는  $\frac{SS}{SS}$  형이 전혀 나타나지 않았다.

Table 4. Monthly zygotic frequency for two linked loci in Cheju Island population of *D. melanogaster*

Loci	Popula-tion	No. of individu-als	Frequency of zygotic genotype									
			$\frac{FF}{FF}$	$\frac{FF}{FS}$	$\frac{FF}{SF}$	$\frac{FS}{FS}$	$\frac{SF}{SF}$	$\frac{FS}{SS}$	$\frac{SF}{SS}$	$\frac{FF}{SS}$	$\frac{FS}{SF}$	$\frac{SS}{SS}$
<i>Adh</i> -	Mar.	19	0.1053	0.3684	0.0526	0.2105	0.0526	0.1053	0	0.0526	0	0.0526
<i>α-Gpdh</i>	Apr.	25	0.24	0.2	0.2	0.2	0	0.08	0	0.08	0	0
	May	19	0.1053	0.3158	0.1579	0.2105	0.0526	0.0526	0	0	0.1053	0
	Jun.	78	0.2308	0.1795	0.2051	0.2436	0.0256	0.0256	0.0385	0.0256	0.0256	0
	Jul.	206	0.1505	0.2913	0.0922	0.2184	0.0340	0.0534	0.0485	0.0340	0.0534	0.0243
	Aug.	40	0.25	0.325	0.15	0.1	0.075	0		0.025	0.05	0.025
	Sep.	11	0.2727	0.1818	0	0.1818	0	0.0909	0.0909	0.0909	0.0909	0
	Oct.	70	0.3	0.1571	0.1286	0.2571	0.0286	0.0571	0	0.0286	0.0286	0.0143
	Nov.	79	0.2911	0.2785	0.0633	0.1898	0.0633	0.0253	0	0.0127	0.0253	0.0506

$\frac{FS}{FF}$  is the zygote of *Adh<sup>F</sup>-α-Gpdh<sup>S</sup>* gamete and *Adh<sup>F</sup>-α-Gpdh<sup>S</sup>* gamete.

표 5. 에는 두 지역의 접합자 빈도로부터 얻어진 연관불평형과 상관관계의 값이



나타나 있다. 제주시 집단은 매우 유의한 부(-)의 연관불평형 상태를 나타냈고, 서귀포 집단은 유의하지 않았다.

Table 5. Linkage disequilibrium between two linked loci, *Adh* and *Gpdh*, in Cheju Island subpopulations of *D. melanogaster*

Locus	Population	No. of zygotes	Cov( $\Delta$ )	R	$x^2$	
<i>Adh</i> - $\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Cheju city	353	-0.0417	-0.1033	15.0673	***
	Sögwipo city	194	-0.0272	-0.0693	3.7267	
	Total	547	-0.0891	-0.0229	108.7	***

\*\*\* Significant at 0.1% level

$\Delta$  is the overall covariance of nonallelic genes in zygotes.

R is the average correlation of nonallelic genes in zygotes.

표 6. 에는 월별 집단의 접합자빈도로 부터 얻어진 연관불평형과 상관관계의 값이 나타나 있다. 3월, 5월, 6월, 7월 집단이 유의한 부(-)의 연관불평형 상태를 나타냈다.

Table 6. Monthly linkage disequilibrium between two linked loci, *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh*, in Cheju Island population of *D. melanogaster*

Locus	Population	No. of zygotes	Cov( $\Delta$ )	R	$x^2$	
<i>Adh</i> - $\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Mar.	19	-0.115	-0.2971	6.7084	**
	Apr.	25	-0.0312	-0.0823	0.6773	
	May	19	-0.0941	-0.2311	4.0589	*
	Jun.	78	-0.0759	-0.1916	11.4519	***
	Jul.	206	-0.0334	-0.0802	5.4329	*
	Aug.	40	-0.0506	-0.1320	2.7888	
	Sep.	11	-0.0454	-0.1083	0.5161	
	Oct.	70	-0.0289	-0.0786	1.7307	
	Nov.	79	-0.0047	-0.0125	0.0492	

\* Significant at 5% level

\*\* Significant at 1% level

\*\*\* Significant at 0.1% level

표 7.은 제주시와 서귀포시 집단에서 배우자 빈도와 연관불평형의 값을 나타낸 것이다. 두 집단 모두 FF형이 가장 높은 빈도로 나타났고 FS형도 높은 분포를 보였다.

Table 7. Linkage disequilibrium between two linked loci, *Adh* and *Gpdh*, in Cheju Island subpopulations of *D. melanogaster*

Locus	Population	No. of gametes	Frequency of gametic genotype				D	R	$\chi^2$	
			FF	FS	SF	SS				
<i>Adh</i> $^{\alpha}$ - <i>Gpdh</i>	Cheju city	706	0.4051	0.3881	0.1346	0.0722	-0.023	-0.1139	9.1769	**
	Sŏgwipo city	388	0.4330	0.3737	0.1237	0.0696	-0.0161	-0.0821	5.4086	*
	Total	1094	0.4150	0.3830	0.1307	0.0712	-0.025	-0.1025	28.790	***

\* Significant at 5% level

\*\* Significant at 1% level

\*\*\* Significant at 0.1% level

FS is the *Adh* $^{\alpha}$ -*Gpdh*<sup>S</sup> gamete.

D is the index of linkage disequilibrium.

R is the correlation of gene frequencies.

두 집단간 유의성 검정결과 유의한 차이가 없었다( $P > 0.05$ ). 제주시와 서귀포시 집단 모두 유의한 부(-)의 연관불평형을 보였는데 제주시 집단이 서귀포시 집단보다 더 심한 연관불평형을 나타냈다.

표 8.에서는 월별집단의 배우자빈도로 부터 얻어진 연관불평형과 상관관계의 값이 나타나 있다. 5월과 7월에는 FS형이 가장 우세했지만 그 이외의 모든 월별 집단에서 FF형이 가장 우세한 빈도를 나타냈다.

Table 8. Monthly linkage disequilibrium between two linked loci, *Adh* and *Gpdh*, in Cheju Island population of *D. melanogaster*

Locus	Population	No. of gametes	Frequency of gametic genotype				D	R	$\chi^2$
			FF	FS	SF	SS			
<i>Adh</i> - $\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Mar.	38	0.3421	0.4474	0.0790	0.1316	0.0097	0.0482	0.0889
	Apr.	50	0.48	0.34	0.1	0.08	0.0044	0.0232	0.0278
	May	38	0.3421	0.4474	0.1842	0.0263	-0.0734	-0.3607	4.9444 *
	Jun.	150	0.4359	0.3590	0.1603	0.0449	-0.0379	-0.6234	5.7168 *
	Jul.	412	0.3592	0.4175	0.1311	0.0922	-0.0216	-0.1037	4.4388 *
	Aug.	80	0.5	0.2875	0.175	0.0375	-0.0315	-0.1644	2.1608
	Sep.	22	0.4091	0.3636	0.0909	0.1364	0.0227	0.0108	0.2574
	Oct.	140	0.4571	0.3786	0.1071	0.0571	-0.0145	-0.0789	0.8698
	Nov.	158	0.4684	0.3544	0.1076	0.0696	-0.0055	-0.0291	0.1348

\* Significant at 5% level

FS is the *Adh*<sup>F</sup>- $\alpha$ -*Gpdh*<sup>S</sup> gamete.

D is the index of linkage disequilibrium.

R is the correlation of gene frequencies.

이 월별 집단에서 3월, 4월 및 9월 집단은 정(+)의 연관불평형을 나타냈고 다른 월별 집단은 부(-)의 연관불평형 값을 보였지만 유의성 없는 것은 5월, 6월, 7월 집단 뿐이었다.



#### IV. 고 찰

제주도 자연집단의 *Adh* 대립인자의 빈도는 서귀포시 집단이 제주시 집단보다 *Adh<sup>F</sup>* 빈도가 다소 높게 나타났으나 두 집단간에는 유의성은 없었다. 이미 보고된 기록과 비교해 볼 때 Sung과 Kim(1985)이 조사한 1982년의 제주도 집단과는 유의한 차이가 없었으나 Kim(1987)이 조사한 1986년의 서귀포시 집단보다 *Adh<sup>F</sup>* 빈도는 유의하게 높았다( $P < 0.05$ ).

$\alpha$ -*Gpdh* 대립인자 빈도는 *Adh*와 마찬가지로 서귀포시가 제주시 집단보다  $\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>* 빈도에 있어서 약간 높게 나타났으나 두 집단간에 유의성은 없었다. 본 조사에서 나타난 제주도 집단은 Kim(1987)의 결과와는 유의성이 없었으나 Sung과 Kim(1985)의 결과와는  $\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>* 빈도가 매우 유의하게 낮게 나타나서 *Adh*와는 다른 양상을 보였다. 이처럼 제주도 자연집단의 *Adh<sup>F</sup>*와  $\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>* 빈도는 같은 지역의 집단이라 하더라도 유의한 변화가 있는 것으로 나타났다.

또한 본 조사를 한국의 다른 집단과 비교해 볼 때 *Adh<sup>F</sup>* 빈도에 있어서는 Kang(1978)이 1977년에 한국의 8개 지역에서 조사한 평균빈도와 비슷한 값이나 태능집단(Paik & Yang, 1983)보다는 유의하게 높게 나타나고 있었다( $P < 0.05$ ).

$\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>* 빈도에 있어서는 Chung 등(1982)이 한국의 11개 지역에서 조사한 평균 빈도보다 높은 값으로 나타났으나 태능집단(Paik & Yang, 1983)보다는 유의하게 낮게 나타났다( $P < 0.05$ ).

이처럼 제주도보다 위도가 높은 태능집단(Paik & Yang, 1983)과 그 밖의 한국의 다른 집단(Kang, 1978)은 *Adh<sup>F</sup>*와  $\alpha$ -*Gpdh<sup>S</sup>* 빈도가 제주도 집단보다 높지 않게 나타나고 있어서 제주도를 포함한 한국의 자연집단에서는 cline현상(Oakeshott *et al.*, 1982)이 없는 것처럼 보였다. 이런 결과는 아마도 한국에서 조사된 집단은 위도상 차이가 크지 않기 때문인 것으로 사료된다. 왜냐하면 Oakeshott 등(1982)이

관찰한 cline 현상은 위도상 분포범위가 아주 큰 집단들을 분석한 결과에서 얻어진 것이기 때문이다.

그러나 *Adh*의 월별 빈도에 있어서는 기온이 상승하는 5월부터 9월까지의 집단이 다른 월별 집단보다 유의성은 없었으나 *Adh<sup>S</sup>* 빈도가 약간 높게 나타났는데, 온도 상승에 따라 *Adh<sup>F</sup>* 동위효소는 기질에 대한 친화력이 감소하는 반면 *Adh<sup>S</sup>* 동위효소는 기질 친화력이 상승한다는 보고(Alahiotis, 1982)에 비추어 볼 때 본 조사 결과는 *Adh<sup>S</sup>*가 기온 상승에 선택적이라는 것을 암시하는 지도 모른다.

*Adh*의 유전자형 빈도는 전 기간에 걸쳐 항상 FF형, FS형, SS형 순으로 나타났고  $\alpha$ -*Gpdh*는 3월, 5월, 7월, 9월을 제외하면 FF형, FS형, SS형 순으로 나타나서 빈도상으로 보면 FF형 동형접합자가 가장 적응력이 있는 것처럼 보였다.

*Adh<sup>F</sup>* 빈도는 알코올 수준에 비례하여 변이가 크다는 보고 (Muñoz-Serrano *et al.*, 1979)가 있을 뿐 아니라 노랑초파리 사육배지에 에탄올을 첨가하면 애벌레의 *Adh<sup>F</sup>* 빈도가 증가하며(Gibson; 1970), 알을 에탄올에 노출하면 알의 ADH 활성도가 증가한다(Bijlsma-Meels, 1979). 배지의 효모양을 변화시키면 ADH 단백질양이 4배까지 증가하며(Clarke *et al.*, 1979) *Adh<sup>F</sup>* 동형접합자는 *Adh<sup>F</sup>chd*나 *Adh<sup>S</sup>* 동형접합자보다 더 많은 ADH 단백질을 생산한다(Lewis & Gibson, 1978; Maroni, 1978; McDonald *et al.*, 1980). ADH-F형은 ADH-S형보다 비활성도가 높을 뿐 아니라(Hewitt *et al.*, 1974); ADH-F형은 에탄올대사에서 세포에 해로운 아세트알데히드를 산화시키는데 필요한 aldehyde dehydrogenase의 활성도를 갖고 있다(Heintra *et al.*, 1983). 또한 *Adh<sup>F</sup>* 동형접합자는 *Adh<sup>S</sup>* 동형접합자보다 ADH 활성도가 유의하게 2배 정도보다 높다(Anderson & Gibson, 1985).

따라서 본 조사에서 *Adh<sup>F</sup>*의 동형접합자 빈도가 증가한 것은 서식지의 알코올 수준이 증가한데서 기인한 변화일 수 있다고 사료된다. 이러한 가능성은 바로 뒤에 보는 이형접합성의 변화에 의해서 뒷받침되고 있다.

*Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh* 이형접합성은 제주시가 서귀포시 집단보다 약간 높게 나타났으나 유의한 차이는 없었다. 본 제주도 집단의 이형접합성은 이전에 서귀포에서 조사된

결과(Kim, 1987)와 태능집단(Paik & Yang, 1983)의 결과에 비해 어느정도 낮아진 값을 나타내고 있다. 이처럼 SS형 빈도에 큰 변화가 없으면서 이형접합성이 낮아진 것은 FF형 빈도가 증가한 데서 온 결과이다. Sung과 Kim(1985) 조사한 제주집단과 비교할 때 본 조사에 나타난 이형접합성은  $\alpha$ -Gpdh는 이들과 유의한 차이가 없었으나 Adh는 상당히 낮은 값을 보이고 있어서 적어도 Adh<sup>F</sup>의 동형접합자 빈도의 증가와 이형접합성의 감소는 유의성이 있는 것으로 사료된다.

한편, Adh의  $\alpha$ -Gpdh의 연관불평형 상태를 분석한 결과를 보면 전반적으로 유의한 부(-)의 연관불평형 상태를 나타내고 있었는데 서귀포시 집단에 비해 제주시 집단의 연관불평형 상태가 다소 심하게 나타났다. 그런데 연관불평형의 정도는 이전에 보고된 제주도 집단(Kim, 1987; Sung & Kim, 1985)보다 아주 약해졌고 태능집단(Paik & Yang, 1983)보다 다소 약해졌는데, 이것은 Adh<sup>F</sup>의 동형접합자 빈도가 증가한 때문인 것으로 판단된다.

월별로 분석된 연관불평형은 접합자 빈도와 배우자 빈도로 계산했을 때 공통적으로 표본크기가 큰 5월, 6월, 7월에 유의하게 나타났는데(P<0.05) 이는 확실히 알 수 없지만 자연선택의 결과로 보인다. 또한 접합자 빈도로 계산된 연관불평형은 표본크기가 아주 작은 3월에도 유의하게 나타났는데(P<0.05) 이는 표본크기가 작기때문에 생긴 오차인 것 같다.

한편 Kim(1987)은 봄(5월)과 가을(10월)의 표본을 비교하여 가을보다 봄에 연관불평형이 심하다고 보고했는데 본 조사에서도 5월의 연관불평형 정도가 가장 심하게 나타난 결과는 비교 할만하다. 본 조사에서는 8월 이후에는 유의한 연관불평형을 볼 수 없어서 Kim(1987)이 10월에 관찰한 결과와 차이가 있지만 이는 앞에서 본 바와 같이 전체적으로 연관불평형 정도가 약해진 때문인 것으로 사료된다.

이상에서 본 바와같이  $\alpha$ -Gpdh의 다형현상이 유지되는 것에 관해서는 해석이 안되나 Adh<sup>F</sup>의 동형접합자 빈도의 상승과 이형접합성의 감소현상이 나타났고 약해지긴 하였으나 유의한 부(-)의 유의한 연관불평형을 보이는 것으로 볼 때 적어도 Adh의 다형현상은 선택의 영향을 받고 있는 것이 아닌가 사료된다. 증거로는

약하지만 *Adh*의 빈도가 기온이 상승하는 5월에서 9월까지의 집단이 다른 월별집단에 비해 높아진 현상도 어떤 의미가 있을 수 있다. 물론 *Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh*의 연관불평형은 In(2L)t와 관계가 있을 수 있기때문에 이것과의 연관불평형을 조사하고 집단크기도 조사되어야만 *Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh*의 연관불평형이 In(2L)t와 동반된 결과(Paik & Yang, 1983) 때문인지 또는 유전적 부동현상의 결과인지의 여부를 명확히 밝힐 수 있을 것이다.



## V. 적 요

제주도 노랑초파리 자연집단을 대상으로 제2염색체의 좌완에 연관되어 있는 *Adh*와  $\alpha$ -*Gpdh* 좌위의 유전적 변이 및 연관불평형 상태를 파악하기 위하여 1988년 3월부터 11월까지 월별로 표본을 채집하여 조사한 바 다음과 같은 결과를 얻었다.

1. 제주시와 서귀포시 집단은 두 동위효소의 인자와 인자형 빈도는 비슷하게 나타났으며 인자형은 대체로 FF형, FS형, SS형 순이었다.
2. 기온이 상승하는 5월에서 9월까지의 *Adh*<sup>S</sup> 빈도가 다른달보다 다소 높게 나타났다.
3. 두 동위효소의 이형접합성은 국내 타집단에 비해 비교적 낮게 나타났다.
4. 연관불평형은 이전에 조사된 제주도 집단과 비교할 때 다소 약해졌고 유의한 부(-)의 연관불평형 상태를 나타냈다.

이상에서 볼때  $\alpha$ -*Gpdh*의 다형현상에 대해서는 해석이 곤란하나 *Adh*의 다형현상은 자연선택의 영향을 받고 있는 것이 아닌가 사료된다.





## 참 고 문 헌

- Alahiotis, S.N.1982. Adaptation of *Drosophila* enzymes to temperature. IV. Natural selection at the alcohol dehydrogenase locus. *Genetica* 59 : 81-87.
- Alahiotis, S., S. Miller and E. Berger.1977. Natural selection at the  $\alpha$ -GDH locus in *Drosophila*. *Nature* 269 : 144-145.
- Anderson, D G. and J. B. Gibson. 1985. Variation in alcohol dehydrogenase activity in vitro in flies from natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 67 : 13-19.
- Ayala, F. J., J.R. Powell and T. Dobzhansky, 1971. Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni* Pro. Nat. Acad. Sci. USA 68 : 2480-2483.
- Ayala, F. J., J.R. Powell, M.L. Tracey, C. A. Mourão and S. Perez-Salas, 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni* *Genetics* 70 : 113-139.
- Ayala, F. J., M. T. Tracey, L. G. Barr, J. F. McDonald and S. Pérez-Palás. 1974. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms. *Genetics* 77 : 343-384.
- Bijlsma-Meels, E.1979. Viability in *Drosophila melanogaster* in relation to age and ADH activity of eggs transferred to ethanol food. *Heredity* 42 : 79-89.
- Briscoe, D. A., A. Robertson and J. M. Malpica. 1975. Dominance at Adh

- locus in response of adult *Drosophila melanogaster* to environmental alcohol. *Nature* 255 : 148-149.
- Charlesworth, B. and D. Charlesworth. 1973. A study of linkage disequilibrium in populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 73 : 351-359.
- Chung, Y. J. 1978. A study of frequencies of  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase alleles in the Korean natural populations of *D. melanogaster*. *J. Kor. Res. Inst. Bot. Liv.* 21 : 45-50.
- Chung, Y. J., Y. S. Han and Y. L. Chung. 1982. Biochemical genetic study of *Drosophila* populations in Korea :  $\alpha$ -Glycerophosphate dehydrogenase allele of *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Zoology* 25 : 123-129.
- Clarke, B., R., Camfield A. Galvin, and C. Pits. 1979. Environmental factors affecting the quantity of alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*. *Nature* 280 : 517-518.
- Cockerham, C. C. and B. S. Weir. 1977. Digenic descent measures for finite populations. *Genetical Research* 30 : 121-147.
- Franklin, I. and R. C. Lewontin. 1970. Is the gene the unit of selection? *Genetics* 65 : 707-734.
- Gibson, J. B. 1970. Differences in the number of molecules produced by two allelic electrophoretic enzyme variants in *Drosophila melanogaster*. *Experientia* 28 : 975-976.
- Grell, E. H. 1967. Electrophoretic variants of  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*. *Science* 158 : 1319-1320.
- Grell, E. H., K. B. Jacobson, and J. B. Murphy. 1965. Alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*: isozymes and genetic variants. *Science* 149 : 80-82.
- Heinstra, P. W. H., K. Th. Eisses, W. G. E. J. Schoonen, W. Aben, A. J. de

- Winter, D. J. van der Horst, W. J. A. van Marrewijk, A. M. Th. Beenackers, W. Scharloo and G. E. W. Thorig. 1983. A dual function of alcohol dehydrogenase in *Drosophila*. *Genetica* 60 : 129-137.
- Hewitt, N. S, Pipkin, N. Williams and P. Chakrabartty. 1974. Variation in Adh activity in Class I and Class II strains of *Drosophila*. *J. Heredity* 65 : 141-148.
- Kang, S. J. 1978. A study of frequencies of alcohol dehydrogenase alleles in the Korean natural population of *Drosophila melanogaster*. *J. Kor. Res. Inst. Bet. Liv. Iwha Univ.* 21 : 39-50.
- Kim, W. T. 1987. Study on allozymes in Cheju Island population of *Drosophila melanogaster*. *J. Ins. Sci. Edu. Cheju. Nat. Uni.* 4 : 127-137.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217 : 624-626.
- Kimura, M. and T. Ohta, 1971. Protein polymorphism as a phase of molecular evolution. *Nature* 229 : 467-469.
- King, J. L and T. H. Jukes. 1969. Non-Darwinian evolution. *Science* 164 : 788-798.
- Knibb, W. R. 1983. Chromosome inversion polymorphism *Drosophila melanogaster*. III. Gametic disequilibrium and the contributions of inversion clines to the Adh and  $\alpha$ -Gpdh clines in Australasia. *Genetica* 61 : 139-146.
- Lee, Y. O. and H. Y. Lee. 1985. Influence of temperature and ethanol on Adh polymorphism in cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Kor. J. Genetics* 7-2 : 61-68.
- Lewis, N. and J. B. Gibson. 1978. Enzyme protein amount variation in natural populations. *Biochem. Genet.* 16 : 159-170.

- Maroni, G. 1978. Genetic control of alcohol dehydrogenase levels in *Drosophila*. *Biochem. Genet.* 16 : 509-523.
- McDonald, J.F., S.M. Anderson and M. Santes. 1980. Biochemical differences between products of the Adh locus in *Drosophila*. *Genet.* 95 : 1013-1022.
- Muñoz-Serrano, A., A. Alonso-Moraga and A. Rodero. 1985. Annual variation of enzyme polymorphism in four natural populations of *Drosophila melanogaster* occupying different niches. *Genetica* 67 : 121-129.
- Mukai, T., T. K. Watanabe and O. Yamaguchi. 1974. The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. VII. Linkage disequilibrium in a large local population. *Genetics* 77 : 771-793.
- Oekeshott, J. G., J. B. Gibson, P. R. Anderson, W. R. Knibb, D. G. Anderson, and G. K. Chambers. 1982. Alcohol dehydrogenase and  $\alpha$ -glycerol-3-phosphate dehydrogenase clines in *Drosophila melanogaster* on different continents. *Evolution* 36 : 86-96.
- Paik, Y. K. and J. Y. Yang. 1983. A simultaneous study on enzyme and chromosome polymorphisms in a Korean population of *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Genetics* 5 : 47-59.
- Powell, J. R. 1971. Genetic polymorphisms in varied environments. *Science* 174 : 1035-1036.
- Prakash, S. 1973. Patterns of gene variation in central and marginal populations of *Drosopila robusta*. *Genetics* 75 : 347-369.
- Prakash, S., R. C. Lewontin and J. L. Hubby. 1969. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 61 : 841-858.
- Selander, R. K., M. M. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson and J. B. Gentry. 1971.

- Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*  
I. Variation in the old-field mouse. *Peromyscus polionotus*. In *studies in Genetics*, VI, ed. M. R. Wheder. Publication 7103. Austin, University of Texas 49-90.
- Serradilla, J. M. and F. J. Ayala, 1983. Effects of allozyme variation on fitness components in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 62 : 139-146.
- Singh, R. S. and L. R. Rhomberg. 1987. A Comprehensive study of genic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Estimates of hetero zygoty and patterns of geographic differentiation. *Genetics* 117 : 255-271.
- Steiner, W. W. M. , K. C. Sung, and Y. K. Paik. 1976. Electrophoretic variability in island populations of *Drosophila smulans* and *Drosophila immigrans*. *Biochem. Genet.* 14 : 495-506.
- Sung, K. C. , M. C. Suh, W. T. Kim, Y. S. Kim. 1987. The genetic relationship among 16 species in genus *Drosophila*. *J. Nat. Sci. Sung Kyun Kwan Uni.* 38 : 149-164.
- Sung, K. C. and W. Kim. 1985. Linkage disequilibrium between allozyme loci in two Korean populations of *Drosophila melanogaster*. *J. Sung Kyun Kwan Uniy.* 36 : 31-38.
- Triantaphylidis, C. D. , Z. G. Scouras, J. N. Panourgias, and G. C. Ioannidis. 1982. Allozyme variation in Greek wild populations of *D. melanogaster* and *D. simulans* along a North-South gradient. *Genetica* 58 : 129-136.