

# 濟州島 노랑초파리 集團의 同位酵素에 관한 研究\*

金 源 澤 \*\*

## Study on Allozymes in Cheju Island Population of *Drosophila melanogaster*\*

Kim Won-Taek

### Abstract

Allozyme polymorphisms and linkage disequilibrium were examined at *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh* locus of 2 natural subpopulations of *Drosophila melanogaster*, sampled at Sŏgwipo, Cheju Island in 1986. Both loci have two alleles at appreciable frequencies. *Adh*<sup>F</sup> and  $\alpha$ -*Gpdh*<sup>F</sup> allele frequencies are dominant in both of the subpopulations. Heterozygosities commonly show a tendency to be higher in fall than in spring. Heterozygosity of  $\alpha$ -*Gpdh* is generally higher than that of *Adh*. Kangjŏng-dong subpopulation compared to Hogŭn-dong subpopulation tends to lower heterozygosity of *Adh* and higher heterozygosity of  $\alpha$ -*Gpdh*. Linkage disequilibrium can be obtained in negative in all case, and is stronger in spring than in fall. It is discussed that the nonrandom association of *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh* is genuine and overdominance and other selection may be the explanation for the maintained linkage disequilibrium.

### I. 緒 論

초파리의 自然集團에 遺傳的 變異가 많다는 것은 잘 알려져 있으며, 自然集團의 遺傳的

---

\* 이 논문은 1986년도 文敎部 學術研究助成費에 의하여 연구되었음.

\*\* 사범대학 과학교육과

變異는 生物 進化의 원천이 된다는 것도 잘 알려진 사실이다. 지난 20여년간 遺傳的 變異의 指標로서 電氣泳動에 의해 검출할 수 있는 단백질의 多型現象에 많은 연구가 집중되었으나 아직도 대부분의 단백질 變異가 進化에 有意한지 여부에 관해 명확한 결정을 내리지 못하고 논쟁의 대상으로 남아 있다. 즉 한편에서는 自然集團이 보유하는 同位酸素 (allozymes)의 變異가 適應의 이어서 自然選擇에 의해 유지된다고 설명하는 반면에 다른 편에서는 이러한 變異는 自然選擇에 中立的인 突然變異의 결과이며 集團의 變異는 確率的인 遺傳的 浮動(random genetic drift)에 의해 나타나는 현상이라고 설명하고 있다.

自然選擇이 同位酸素의 變異를 유지할 수 있다는 가장 설득력 있는 증거의 일부는 노랑초파리의 자연집단에서 나타나는 alcohol dehydrogenase (SDH)와  $\alpha$ -glycerol-3-phosphate dehydrogenase ( $\alpha$ -GPDH)의 多型現象 연구에서 얻어졌다. 이 효소는 대부분의 노랑초파리 自然集團에서 電氣泳動에 의해 각기 두 가지 變異型으로 분리되는데 ADH-F와 ADH-S 變異型은  $Adh^F$ 와  $Adh^S$  對立因子(Grell et al., 1965), 그리고  $\alpha$ -GPDH-F와  $\alpha$ -GPDH-S 變異型은  $\alpha$ - $Gpdh^F$ 와  $\alpha$ - $Gpdh^S$  對立因子(Grell, 19676)의 정보에 의해 각각 만들어진다. 이 對立因子들은 노랑초파리의 自然集團에서 cline 現象을 보이는데 赤道에서 멀어질수록  $Adh^F$ 와  $\alpha$ - $Gpdh^S$ 의 빈도가 증가한다 (Berger, 1971; Johnson & Schaffer, 1973; Pipkin et al., 1973; Vigue & Johnson, 1973; Oakeshott et al., 1982). 한편 그리스의 自然集團에서는 이와 반대되는 cline 現象도 보고된 바가 있다 (Triantaphyllidis et al., 1982). 이 對立因子들의 빈도와 環境의 여러 가지 物理的 成分과의 상관관계를 분석하고 이러한 cline 은 緯度上의 選擇壓 匄配에 의해 유지되는 것이라고 제안되었다 (Pipkin et al., 1973; Vigue & Johnson, 1973; Oakeshott et al., 1982).

단백질 多型現象이 選擇의 결과인지 아니면 遺傳的 浮動의 결과인지를 밝히기 위하여 적응의 측면에서 相異한 遺傳子 座位간의 聯關과 上位性を 집단수준에서 관찰하는 방법이 중요하게 다루어지고 있다 (Kimura, 1956; Lewontin & Kojima, 1960; Franklin & Lewontin, 1970; Yamazaki et al., 1985).

지금까지 많은 自然集團에서 聯關不平衡이 연구되었으나 아직도 모든 문제가 해결된 것은 아니다. 더욱이 韓國의 노랑초파리 自然集團에 관한 聯關不平衡 연구는 극소수에 불과하다 (Paik & Yang, 1983; Sung & Kim, 1985).

이 보고서에서는 濟州島 노랑초파리의 自然集團을 대상으로, 단백질의 多型現象의 보유 기구를 밝히려는 노력에서 가장 많은 관심을 보여 온 同位酸素 座位인  $Adh$ 와  $\alpha$ - $Gpdh$  對立因子의 頻度와 이들간의 聯關不平衡을 분석하고, 自然環境의 몇가지 成分과의 관계를 論議하여 단백질 多型現象의 보유기구를 밝히는 데 기초자료를 삼고자 한다.

## II. 研究 方法

본 연구에 사용된 노랑초파리는 1987년 5월 18일부터 24일까지, 그리고 10월 5일에 西歸浦市 好近洞과 江汀洞(약 6 km 거리)에서 채집되었다. 好近洞 채집지는 주위에 굴, 파인애플 및 바나나 과수원이 있고 관광객이 수시로 들르는 관광농원의 쓰레기장이며, 江汀洞 채집지 역시 주위에 굴, 파인애플 및 바나나 과수원이 있는 굴농원이다. 江汀洞에서 5월에는 저장중 썩은 굴을 대량으로 버린 곳에서 채집하였고 10월에는 파인애플 trap을 설치하여 채집하였다.

표본중 숫파리만을 선별하여 실험실에서 사육되어온 *Adh<sup>F</sup> α-Gpdh<sup>S</sup> double homozygote Oregon-RC* 系統의 virgin 3마리와 交配하여 24 °C ± 1에서 standard corn-meal agar food로 사육했으며, 交配하여 5~7일 후 애벌레가 출현하였을 때 parent를 제거하고 이 중 수컷(wild fly)을 電氣泳動하였다. double heterozygote로 나타난 것은 cis형인지 trans형인지를 알기 위하여 F<sub>1</sub>의 한 개체를 다시 電氣泳動하였다.

電氣泳動은 Selander *et al.*(1971)과 Steiner *et al.* (1976)의 방법을 변형한 agarose gel electrophoresis를 이용하여 第2染色體 상에 있는 酸素 座位인 *Adh*와 *α-Gpdh* 對立因子的 產物인 ADH와 *α*-GPDH에 관해 시행하였다 (see Sung & Kim, 1983).

聯關不平衡의 정도는 Yamazaki *et al.* (1984)의 방법으로 계산하였다.

## III. 結果 및 考察

濟州島 西歸浦市の 好近洞과 江汀洞의 노랑초파리 野生集團에서 봄과 가을에 聯關된 同位酸素 座位인 *Adh*와 *α-Gpdh*를 조사하였다. ADH와 *α*-GPDH는 F型和 S型으로 분리되어 전형적인 多型現象을 보였는데 그 결과는 表1과 2에 나타낸 바와 같다. heterozygosity는 두 座位에서 모두 상당히 높게 나타났는데 *Adh*에 비해 *α-Gpdh*에서 더 높다. 두 座位의 heterozygosity는 공통적으로 江汀洞보다 好近洞의 集團에서 높았고, 季節적으로는 두 지역에서 공통적으로 봄보다 가을의 集團에서 높아진 현상을 보이는 데 특히 *α-Gpdh*에서 더 많은 차이를 보이고 있다.

因子型의 分布에 대해 각 集團의 季節간 同質性和 季節別 集團간 同質性を  $\chi^2$ 檢定해 봤을 때 江汀洞 集團의 *α-Gpdh*에서 봄과 가을간에 有意한 差異가 있었고( $P < 0.05$ ), 봄에 好近洞과 江汀洞 集團간의 *α-Gpdh*도 有意한 差異를 보였다 ( $P < 0.05$ ). 따라서 어느 集團이 언제 Hardy-Weinberg 平衡에서 벗어나 있는지를 알아보기 위하여 allozyme

**Table 1. Allelic frequencies at two polymorphic loci in two Cheju Island subpopulations of *Drosophila melanogaster***

Locus	Population#	Sample	Frequency of Allele		Frequency of Heterozygote	
			F	S	Observed	Expected
<i>Adh</i>	SHS	220	.7227	.2773	.4091	.4008
	SHF	82	.6951	.3049	.4878	.4239
	Combined	302	.7152	.2848	.4305	.4074
	SKS	156	.7532	.2468	.3654	.3718
	SKF	80	.7125	.2875	.45	.4097
	Combined	236	.7394	.2606	.3941	.3854
$\alpha$ - <i>Gpdh</i>	SHS	220	.6295	.3705	.4864	.4665
	SHF	82	.5915	.4085	.6220	.4833
	Combined	302	.6192	.3808	.5232	.4716
	SKS	156	.5577	.4423	.3974	.4933
	SKF	80	.5125	.4875	.6	.4997
	Combined	236	.5424	.4576	.4661	.4974

# Sogwipo population. SHS, Hogŭn-dong in spring; SHF, Hogŭn-dong in fall; SKS, Kangjŏng-dong in spring; SKF, Kangjŏng-dong in fall.

**Table 2. Seasonal frequencies of alleles at two polymorphic loci in Cheju Island population of *Drosophila melanogaster***

Locus	Season	Sample	Frequency of Allele		Frequency of Heterozygote	
			F	S	Observed	Expected
<i>Adh</i>	Spring	376	.7367	.2633	.3910	.3879
	Fall	162	.6951	.3049	.4691	.4239
$\alpha$ - <i>Gpdh</i>	Spring	376	.5997	.4003	.4495	.4801
	Fall	162	.5525	.4475	.6111	.4945

頻度の二項分布에 대한 同質性を 檢定하였더니 好近洞 가을 集團과 江汀洞 봄 集團의  $\alpha$ -*Gpdh*가 有意하게 Hardy-Weinberg 平衡에서 벗어나 있었다 (각각  $P < 0.01$ 과  $P < 0.05$ ). 그러나 好近洞 봄 集團과 江汀洞 가을 集團은 Hardy-Weinberg 平衡에 있었다. 더욱이 *Adh*는 季節에 關係없이 두 집단이 Hardy-Weinberg 平衡에 있었다. 이런 결과로 볼 때 두 지역의 집단은 單一交配單位를 구성하고 있지 않으며 遺傳子の 交換도 없거나 있어도 극히 미약한 것으로 사료된다.

對立因자의 빈도는 태능 집단의  $Adh^F$ 와  $\alpha$ -*Gpdh*<sup>F</sup> 對立因자의 빈도와 유사하다 (Yang *et al.*, 1979; Paik & Yang, 1983). 1982년의 濟州 集團에서  $Adh^F$ 와  $\alpha$ -*Gpdh*<sup>F</sup>의 빈도가 각각 0.744와 0.754라고 보고되었는데 (Sung & Kim, 1985) 본 조사의 결과와 비교해 볼 때  $Adh^F$ 의 빈도는 유사하나  $\alpha$ -*Gpdh*<sup>F</sup>의 빈도는 큰 차이를 보인다.

*Adh<sup>F</sup>*의 빈도는 好近洞과 江汀洞의 集團에서 봄보다 가을에 약간 낮아지는 경향을 보이지만 0.6이상의 값으로 유지되고 있다. 계절간 *Adh<sup>F</sup>* 빈도의 차이는 好近洞보다 江汀洞의 集團에서 조금 더 크며, 平均頻度도 江汀洞에서 약간 더 높다. 그러나 전반적으로 *Adh<sup>F</sup>*의 빈도가 큰 변동을 보이지 않는 현상은 野外 集團에서 계절적으로 큰 변화를 보인다는 외국의 보고와 정반대이다 (Gionfriddo *et al.*, 1979; Muñoz-Serrano *et al.*, 1985).

$\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>* 對立因자의 빈도도 봄보다 가을에 약간 낮아지는 경향을 보였고, 好近洞보다 江汀洞의 集團에서 季節간의 차이가 좀더 크다. 그런데 *Adh<sup>F</sup>*와는 달리  $\alpha$ -*Gpdh<sup>F</sup>*는 江汀洞보다 好近洞 集團에서 平均頻度가 더 높다.

포도주저장고의 集團보다 野外集團에서 *Adh<sup>F</sup>* 對立因자의 變異가 큰 것은 서식지의 alcohol 水準이 生態的 地位에 따라 큰 차이가 있기 때문이라고 설명된다 (Muñoz-Serrano *et al.*, 1985). 이러한 설명의 타당성을 지지해줄 수 있는 증거는 여러 방면에서 얻어졌다. 예를 들면, 노랑초파리의 飼育培地에 ethanol을 첨가하면 애벌레의 *Adh<sup>F</sup>* 빈도가 증가하며 (Gibson, 1970), 卵을 ethanol에 노출하면 卵의 ADH 活性도가 증가한다 (Bijlsma-Meels, 1979). 培地의 yeast 量을 변화시키면 ADH 단백질 量이 4배까지 증가하며 (Clarke *et al.*, 1979) *Adh<sup>F</sup>* 同型接合子は *Adh<sup>FchD</sup>*나 *Adh<sup>S</sup>* 同型接合子보다 더 많은 ADH 단백질을 생산한다 (Gibson, 1972; Lewis & Gibson, 1978; Maroni, 1978; McDonald *et al.*, 1980). ADH-F型은 ADH-S型보다 比活性도가 높을 뿐 아니라 (Hewitt *et al.*, 1974), ADH-F型은 ethanol代謝의 中間產物로서 세포에 해로운 acetaldehyde를 산화시키는 데 필요한 aldehyde dehydrogenase (ALDH) 活性도 갖고 있다 (Heinstra *et al.*, 1983). 또한 *Adh<sup>F</sup>* 同形接合子は *Adh<sup>S</sup>* 同形接合子보다 ADH 活性도가 有意하게 2배 정도 높다 (Anderson & Gibson, 1985).

濟州島의 西歸浦 地域은 꿀, 파인애플 및 바나나를 대단위로 재배하는 곳이어서 초파리의 棲息處로서는 좋은 조건을 갖고 있다. 특히 3월부터 6월까지의 저장했다가 썩은 꿀이 放棄되어 있고 3월부터 11월까지 파인애플을 改殖하기 때문에 未熟한 果實은 버려진다. 따라서 과실이나 야채가 썩은 서식지와 양조장이나 포도주 저장고의 ethanol 수준에 큰 차이가 없다는 점 (Anderson & Gibson, 1985)을 고려한다면 好近洞과 江汀洞의 集團에서 *Adh<sup>F</sup>*의 빈도는 큰 차이가 생기지 않을 것으로 생각된다. 한편 봄에 비해 가을에 두 집단 *Adh<sup>F</sup>* 빈도가 감소하는 현상은 ethanol 수준의 차이가 選擇壓으로 작용할 수 있다는 측면에서 고찰할 필요가 있다 (Briscoe *et al.*, 1975; Hickey & McLean, 1980).

노랑초파리 自然集團에서 *Adh<sup>F</sup>*의 빈도가 월별 最低溫度와 平均 氣溫에 正相關關係를 보인다는 보고 (Pipkin *et al.*, 1973)와 달리 많은 연구에서 氣溫과의 相關關係가 발견되지 않았다 (Gionfriddo & Vigue, 1978; Gionfriddo *et al.*, 1979; Oakeshott *et al.*, 1982;

Triantaphyllidis *et al.*, 1982). 만약 氣溫과 相關關係가 있다고 하더라도 본 조사지의 5월과 10월의 氣候要素는 降雨量을 제외하고는 차이가 거의 없다. Oakeshott *et al.*(1982)은  $Adh^s$  빈도의 cline 현상을 분석하면서 그 빈도는 最高 降雨量과 相關關係가 있다고 하였으나 濟州島의 最高 降雨量은 10월보다 5월에 더 많기 때문에  $Adh^F$ 의 빈도가 봄에 더 높은 현상을 설명하기 어렵다. 따라서 10월보다 5월에 더 많은 과실이 버려지고, 好近洞보다 江汀洞에서 더 많은 과실이 버려진다는 지역적 특성을 고려해 볼 때  $Adh^F$ 의 빈도는 alcohol 수준에서 앞으로 더 논의되어야 할 것으로 생각된다.

$\alpha$ - $Gpdh^F$ 의 빈도는 1982년 濟州島 集團의 빈도인 0.754(Sung & Kim, 1985)와 큰 차이가 있는데, 이것만을 비교하면 random drift에 의한 것으로 해석될 수도 있으나 뒤에 논의된 聯關不平衡을 고려한다면 random drift로는 설명하기 어렵다. 왜냐하면 1982년의 조사와 마찬가지로 본 조사에서도  $Adh$ 와  $\alpha$ - $Gpdh$  간에 有意한 negative linkage disequilibrium이 얻어졌기 때문이다. 따라서  $\alpha$ - $Gpdh$ 에 관해서는 뒤에 더 논의하였다.

配偶者型的 數로 계산된 聯關不平衡(linkage disequilibrium)을 보면 두 集團에서 모두  $Adh$ 와  $\alpha$ - $Gpdh$ 간에 기대치와 유의하게 차이있는 聯關不平衡이 관찰된다(表 3, 4). 또한 가을보다 봄에 강한 non-random association을 보이고 있다. 1982년의 濟州島 集團과 비교해보면 repulsion gametic association ( $Adh^F$ - $\alpha$ - $Gpdh^s$  또는  $Ash^s$ - $\alpha$ - $Gpdh^F$ 型)이 기대치 이상으로 많다는 점에서 일치하고 있고, 聯關不平衡의 정도는 江汀洞의 봄 집단과 비슷하다.

Yamazaki *et al.* (1984)은 有意한 聯關不平衡이 짧은 기간 후에 흔히 사라져 버리기 때문에(Mukai & Volker, 1978; Yamaguchi *et al.*, 1980) 聯關不平衡의 有意성은 選擇 가능성을 배제할 수는 없으나 標本誤차이거나 random drift에 기인할 것이라고 하였다. 그런데 濟州島 集團에서는 가을에 標本이 작음에도 봄보다 關聯不平衡이 약하고, 두 subpopulation에서 모두 有意한 負聯關不平衡을 나타낸 점이 1982년 집단과 같기 때문에 標本誤차이거나 random drift에 의한 것으로 보기 어렵다.

이러한 聯關不平衡이  $In(2L)t$ 와의 相互作用에 기인한 것인지는 조사하지 않았으나 그 가능성을 배제할 수는 없다. 왜냐하면  $Adh$ 와  $\alpha$ - $Gpdh$ 는  $In(2L)t$ 와 강한 相互作用을 하여 聯關不平衡을 나타낸다는 사실이 세계적으로 많은 집단에서 보고되었기 때문이다(Mukai *et al.*, 1971; 1974; Langley *et al.*, 1974; Mukai & Voelker, 1977; Watanabe & Watanabe, 1977; Paik & Yang, 1983; Inoue *et al.*, 1984; Yamazaki *et al.*, 1984). 그러나 다른 한편에서 보면 濟州島 集團에서  $In(2L)t$ 의 빈도는 봄(0.2204)보다 가을(0.2662)에 有意하게 증가하는데(Kim, 1986) 반해  $Adh$ 와  $\alpha$ - $Gpdh$ 의 聯關不平衡은 가을보다 봄에 ∴ 강해지는 현상을 보이고 있어  $In(2L)t$ 와의 相互作用만이 이 聯關不平衡에 중요한

**Table 3. Linkage disequilibrium between two allozyme loci, *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh*, in two subpopulation of *D. melanogaster***

Population#	Season	Gametic Type##				$x^2$	L###
		a	b	c	d		
SHS	Spring	175	143	102	20	30.88**	-0.0702
SHF	Fall	61	53	36	14	4.88*	-0.0298
	Combined	236	196	138	34	34.21**	-0.0566
SKS	Spring	117	118	57	20	13.81**	-0.0443
SKF	Fall	52	62	30	16	5.00*	-0.0313
	Combined	169	180	87	36	18.63**	-0.0387
	Pooled	405	376	225	70	52.63**	-0.0489

\* Significant at 5% level.

\*\* Significant at 1% level.

# is explained in Table 1.

## a, b, c, and d indicate the gametic type,  $Adh^F-\alpha-Gpdh^F$ ,  $Adh^F-\alpha-Gpdh^S$ ,  $Adh^S-\alpha-Gpdh^F$ , and  $Adh^S-\alpha-Gpdh^S$ , respectively.

###  $L < 0$  indicates the coupling gametes (with respect to allele frequency) are less than expected.

**Table 4. Seasonal linkage disequilibrium between two allozyme loci, *Adh* and  $\alpha$ -*Gpdh*, in Cheju Island population of *D. melanogaster*.**

Season	Gametic Type#				$x^2$	L##
	a	b	c	d		
Spring	292	261	159	40	44.95**	-0.0598
Fall	113	115	66	30	9.99**	-0.0308

\*\* Significant at 1% level.

# is explained in Table 3.

## is also explained in Table 3.

것은 아닌 것 같다. 더욱이 Voelker *et al.* (1978)은 북미(北美)에서 적어도 *Adh* cline의 77%와  $\alpha$ -*Gpdh* cline의 66%는  $In(2L)t$ 와의 聯關不平衡으로 설명할 수 없다고 하였다.

따라서 본 결과를 독립적인 遺傳子 作用에 의한 fitness의 측면에서 고려해 볼 수 있는데, 이 경우 강한 聯關不平衡은 overdominance 하에서 생기게 된다 (Franklin & Lewontin, 1970; Slatkin, 1972; Yamazaki, 1977). Yamazaki (1977)는 有限한 크기의 團에서 overdominant selection으로 만들어진 聯關不平衡 정도는 집단이 커짐에 따라 급속히 감소하고 안정된 聯關不平衡에 도달하는 데 필요한 시간은 상당히 길어진다고 하였다. 그런데 濟州島 集團은 가을보다 크기가 많이 증가하는 봄에 더 강한 聯關不平衡을 보인다는 점에서 전술한 것과 相反되고 있어 overdominance selection model만으로 해석하기도 어렵다. 이 점은 앞에서 다룬 바처럼 1982년 집단에 비해  $\alpha$ -*Gpdh*<sup>F</sup>의 빈도가 크게 감소

했음에도 *Adh* 와 강한 聯關不平衡을 계속 유지하고 있다는 것을 고려할 때 더욱 그렇다.

그러나 노랑초파리 암컷의 產卵力에서 나타나는 overdominance 가 *Adh* 와  $\alpha$ -*Gpdh* 의 遺傳的 多型現象을 유지하는 데 기여한다는 증거가 얻어져 있기 때문에 (Cockerham *et al.*, 1972; Hadelder & Liberman, 1975; Serradilla & Ayala, 1983) 이런 측면에서 가능한 설명이 나올 수 있다. 즉 濟州島 노랑초파리 集團은 봄에 크게 증가하는데 이 시기에 產卵力은 높게 증가해야 한다. *Adh* 나  $\alpha$ -*Gpdh* 座位에서 同型接合子인 것은 같은 座位의 同型接合子와 짝짓기했을 때보다 다른 座位의 同型接合子와 짝짓기했을 때 產卵力이 높아 지고, 產卵力에 overdominance 가 있어 이들은 選擇에 유리해지므로 강한 聯關不平衡을 보이지만, 가을에는 먹이의 제한성 때문에 전략적으로 集團의 크기를 감소시켜야 하므로 이러한 overdominance 는 어떤 방식의 선택(가령 frequency dependent selection)에 의해 회석되고 聯關不平衡의 정도도 감소하게 될 것이라고 설명할 수 있다. 그러나 이런 설명은 직접적인 증거에 의해 뒷받침되고 있는 것이 아니어서 앞으로 標本을 크게 하여 장기적으로 조사하고, *In(2L)t* 및 다른 座位들과의 相互作用도 조사하는 동시에 alcohol 수준이나 다른 環境成分과의 相關關係를 분석해야만 좀더 확실한 설명에 접근할 수 있다고 사료된다.



## 參 考 文 獻

- 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.
- Berger, E. M. 1971. A temporal survey of allelic variation in natural and laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 67 : 121-136.
- 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.
- 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., P. M. Burrow, S. S. Young, and T. Prout. 1972. Frequency-dependent selection in random-mating populations. *Am. Nat.* 106 : 493-515.
- 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*. *Experimentia* 28 : 975-976.
- Gionfriddo, M. A. and C. L. Vigue. 1978. *Drosophila* alcohol dehydrogenase frequencies and temperature. *Genet. Res.* 31 : 97-101.
- Gionfriddo, M. A., C. L. Vigue, and P. A. Weisgram. 1979. Seasonal variation in the frequencies of the alcohol dehydrogenase isoalleles of *Drosophila* : correlation with environmental factors. *Genet. Res.* 34 : 317-319.
- 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.
- Hadeler, K. P. and U. Liberman. 1975. Selection models with fertility differences. *J. Math. Biol.* 2 : 19-32.
- 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. Thörig. 1983. A dual function of alcohol dehydrogenase in *Drosophila*. *Genetica* 60 : 129-137.
- Hickey, D. A. and M. D. McLean. 1980. Selection for ethanol tolerance and *Adh* allozymes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 36 : 11-15.
- Inoue, Y., Y. N. Tobari, K. Tsuno, and T. K. Watanabe. 1984. Association of chromosome and enzyme polymorphisms in natural and cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 106 : 267-277.

- Johnson, F. M. and H. E. Schaffer. 1973. Isozyme variability in species of the genus *Drosophila*. VII. Genotype-environment relationships in populations of *D. melanogaster* from the Eastern United States. *Biochem. Genet.* 10 : 149-163.
- 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, T. I. 1986. Genetic polymorphism in Korean natural population of *Drosophila melanogaster*. Ph. D. dissertation, Sung Kyun Kwan University, Suwon, Korea.
- Kimura, M. 1956. A model of genetic system which leads to closer linkage by natural selection. *Evolution* 10 : 278-287.
- Langley, C. H., Y. N. Tobari, and K. Kojima. 1974. Linkage disequilibrium in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 78 : 921-935.
- Lee, H. Y., S. Y. Yang, and B. L. Choe. 1982. Genic variation in natural populations of Korean *Drosophila melanogaster*. *Bull. Inst. Basic Sci., Inha Univ.* 3 : 141-149.
- Lewis, N. and J. B. Gibson. 1978. Enzyme protein amount variation in natural populations. *Biochem. Genet.* 16 : 159-170.
- Lewontin, R. C. and K. Kojima. 1960. The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. *Evolution* 14 : 458-472.
- 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*. *Genetics* 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. and R. A. Voelker. 1977. The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. VIII. Further evidence on linkage disequilibrium. *Genetics* 86 : 175-185.
- Mukai, T., L. E. Mettler, and S. I. Chigusa. 1971. Linkage disequilibrium in a local population of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* 68 : 1065-1069.
- 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. Kibb, D. G. Anderson, and G. K. Chambers. 1982. Alcohol dehydrogenase and 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.

- Pipkin, S. B., C. Rhodes, and N. Williams. 1973. Influence of temperature on *Drosophila* alcohol dehydrogenase polymorphism. *J. Hered.* 64 : 181-185.
- 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. Wheeler. Publication 7103. Austin, University of Texas, pp. 49~90.
- Serradilla, J. M. and F. J. Ayala. 1983. Effects of allozyme variation on fitness components in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 62 : 139-146.
- Slatkin, M. 1972. On treating the chromosome as the unit of selection. *Genetics* 72 : 157-168.
- Steiner, W. W. M., K. C. Sung, and Y. K. Paik. 1976. Electrophoretic variability in island populations of *Drosophila simulans* and *Drosophila immigrans*. *Biochem. Genet.* 14 : 495-506.
- Sung, K. C. and W. Kim. 1985. Linkage disequilibrium between allozyme loci in two Korean populations of *Drosophila melanogaster*. *J. Sung Kyun Kwan Univ.* 36 : 31-38.
- Triantaphyllidis, C. D., Z. G. Scouras, J. N. Panourgias, and G. C. Ioannidis. 1982. Allozyme variation in Greek wild populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* along a North-South gradient. *Genetica* 58 : 129-136.
- Vigue, C. L. and F. M. Johnson. 1973. Isozyme variability in species of the genus *Drosophila*. VI. Frequency-property-environment relationships of allelic alcohol dehydrogenase in *D. melanogaster*. *Biochem. Genet.* 9 : 213-227.
- Voelker, R. A., C. C. Cockerham, F. M. Johnson, H. E. Schaffer, T. Mukai, and L. E. Mettler. 1978. Inversions fail to account for allozyme clines. *Genetica* 88 : 515-527.
- Watanabe, T. K. and T. Watanabe. 1977. Enzyme and chromosome polymorphisms in Japanese natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 85 : 319-329.
- Yamaguchi, O., M. Ichinose, M. Matsuda, and T. Mukai. 1980. Linkage disequilibrium in isolated populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 96 : 507-522.
- Yamazaki, T. 1977. The effect of overdominance on linkage in multilocus system. *Genetics* 86 : 227-236.
- Yamazaki, T., Y. Matsuo, Y. Inoue, and Y. Matsuo. 1984. Genetic analysis of natural populations of *Drosophila melanogaster* in Japan. I. Protein polymorphism, lethal gene, sterility gene, inversion polymorphism and linkage disequilibrium. *Jpn. J. Genet.* 59 : 33-49.
- Yang, S. Y., H. Y. Yang, and Y. K. Paik. 1979. Allozyme polymorphisms at 15 gene loci in Korean natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Ann. Meeting of Korean Zool. Soc.* (Abstract).