

한국 섬집단에 있어서 *D. melanogaster*의 효소좌위와 염색체간의 연관관계

강영순·김 욱

단국대학교 자연과학대학 생물학과

한국의 세 섬집단으로부터 채집한 *Drosophila melanogaster*를 대상으로 465개의 haploid genome을 추출한 후, 제 2 염색체 상에 위치한 *Gpdh*와 *Adh* 유전자 및 *In(2L)t*의 빈도를 조사하여 이들간의 연관관계를 분석한 결과 *Gpdh*와 *Adh* 효소 좌위 사이에 유의한 연관 불평형이 제주도와 울릉도집단에서 관찰되었으며, *Gpdh*와 *In(2L)t*, *Adh*와 *In(2L)t* 사이에 모두 유의한 연관 불평형이 제주도, 영종도 그리고 울릉도집단에서 관찰되었다. 조사된 전체 genome들 중에서 *In(2L)t* 를 가지고 있는 염색체의 98%(48/49)가 *Gpdh*와 *Adh*^{*}형으로 연관된 결과를 보였다. 이러한 결과들로 볼 때 이들 효소 좌위 사이에 나타난 연관 불평형은 *In(2L)t* 와의 hitchhiking현상에 의해 나타난 결과로 해석되며 본 섬집단에서 그 정도가 더 심한 것으로 확인되었다.

KEY WORDS: Allozyme, *In(2L)t*, Linkage disequilibrium, Hitchhiking

초파리 자연집단(Lewontin and Hubby, 1966)과 인류집단(Harris, 1966)의 동위효소좌위에 유전적 변이가 높은 빈도로 존재한다고 보고된 이후, 이러한 유전적 변이의 보유기구에 관하여 학자들간에 논쟁의 대상이 되고 있다. 즉, 이러한 유전적 변이는 자기 선택적으로 유의성을 가지고 있으므로 자연선택에 의해 그 빈도가 유지된다고 주장하는 Selectionist(Prakash *et al.*, 1969; Ayala *et al.*, 1972)와 이와는 달리 이들 유전적 변이는 선택적으로 중립이며 단지 집단의 크기에 따른 유전적 부동현상에 의해 유지된다고 설명하는 Neutralist(Kimura, 1968; King and Jukes, 1969; Kimura and Ohta, 1971)간에 상반된 의견이 계속 제시되고 있으나, 지금까지 뚜렷한 해결점을 찾지 못하고있다. 따라서 이러한 문제점에 접근하기 위해서는 일차적으로 자연집단내에 존재하는 단백질 다형현상의 정도를 먼저 분석해야 할 것이며, 이후 이들 변이체들의 적응적 유의성을 밝히는 것이 그 순서일 것이다. 특히 동일한 염색체위에 연관된 유전자간의 독립성 유무를 분석하는 연관 불평형에 관한 연구가 유전적 변이의 보유기

를 설명할 수 있는 한 방법이 될 수 있다.

현재까지 조사된 바로는 allozyme 좌위 사이의 연관 불평형은 거의 보고되지 않았으며(Langley *et al.*, 1978), 단지 이들 좌위에 역위가 개재될 경우 교차의 억제로 인한 hitchhiking현상으로 효소 좌위간 또는 효소와 역위간에 연관 불평형이 나타난다고 보고된바 있다(Mukai *et al.*, 1971; Langley *et al.*, 1974; Watanabe and Watanabe, 1977; Paik and Yang, 1983; Kim and Sung, 1990). 그러므로, 자연집단내에서 역위 다형현상이 적응적으로 선택될 수 있다면 이러한 역위내에 위치하는 효소 좌위, 또는 breakpoint와 근접되어 있는 어떤 효소 좌위일 경우는 효소 유전자들의 보유기구 설명에 역위의 개재여부를 반드시 규명해야 할 것이다. 실제로 초파리의 어떤 역위형의 경우, 적응적으로 유의성을 갖는다는 사실이 자연집단과 실험집단을 대상으로 조사된 연구에서 확인된 바있다(Wright and Dobzhansky, 1946; Sperlich and Feuerbach-Mlavalag, 1974; Paik and Sung, 1974; Watanabe and Watanabe, 1973, 1977; Choi *et al.*, 1984; Kim and Sung, 1988; Sung and Kim,

1990). 또한, 이들 역위의 빈도가 지리적인 위도와 cline 현상이 있다(Mettler *et al.*, 1977; Voelker *et al.*, 1977; Knibb *et al.*, 1981; Kim and Sung, 1988)는 보고는 역위가 자연선택에 의해 유지될 수 있다는 가설을 뒷받침한다고 볼 수 있다.

최근, 지리적으로 상이한 *D. melanogaster*의 집단에서 *In(2L)t* [22D3-E1: 34A8-9]와 연관관계에 있는 *Gpdh*(Glycerol-3-phosphate dehydrogenase locus: 2-17.8, 25F5)와 *Adh*(Alcohol dehydrogenase locus: 2-50. 1, 35B3) 효소 좌위는 각기 역위인 *In(2L)t*와 연관 불평형이 있다는 보고가 발표된 바 있다. 즉, *In(2L)t*를 지닌 염색체는 *Gpdh^s*와 *Adh^s* 유전자와 매우 유의한 연관관계를 갖는다는 보고가 미국(Mukai *et al.*, 1971; Langley *et al.*, 1974), 일본(Watanabe and Watanabe, 1977) 그리고 한국집단(Paik and Yang, 1983; Kim and Sung, 1990)등에서 제시되었다. 이는 allozyme 좌위가 역위와의 hitchhiking 현상에 의해 유지될 수 있으므로 효소 유전자 빈도 변화에 연관된 역위의 영향이 매우 중요하다는 가설을 입증하고 있다.

따라서 본 연구에서는 한국의 세 섬집단으로부터 채집한 *D. melanogaster*를 대상으로 *Gpdh*와 *Adh* 유전자 및 *In(2L)t* 각각의 빈도를 조사하고 이로부터 이들 두 효소 좌위간 및 *In(2L)t*와의 연관관계를 분석 함으로써 이들 섬집단의 유전적 구조를 밝히는데 필요한 기초자료를 마련함과 동시에, 이미 보고된 자연집단의 결과와 비교 분석하여 단백질 다형현상의 보유기구를 설명하는데 필요한 근거 자료로 활용코저 시도하였다.

재료 및 방법

재료

본 연구에 사용된 *D. melanogaster*는 1990년 5월과 8월 사이에 제주도(153), 영종도(168), 울릉도(144)등 세 섬으로부터 주로 파수원 근처에 trap을 설치한(각기 500 m 범위내) 후, 포충망을 이용한 sweeping 방법으로 채집하였다. 채집된 초파리는 운반용 관병을 사용하여 본 실험실로 운반하였다.

교배 및 사육

채집된 초파리 중에서 수컷만을 무작위로 선택하여 second chromosome balancer인 평형치사 계통의 *Cy/Pm virgin*과 각기 1(♂):3(♀)의 비율로 교배한 후, $F_1(Cy/+)$ 수컷 한 개체를 다시 *Cy/Pm virgin* 세 개체와 교배하였으며, 여기서 얻은 F_2 중에서 *Cy/+*의 인자형을 가진 수컷과 *virgin*을 각각 5:5의 비율로 교배하였다. 이 교배에서 생긴 $F_3(Cy/+)$ 의 계통을 계속 사육하면서 allozyme 인자형과 역위 분석에 사용하였다.

초파리는 standard corn meal food로 사육하였으며, 온도 $23 \pm 1^\circ C$ 의 incubator에서 사육하였다.

Allozyme 유전 인자형 분석

전기영동은 Sung and Kim(1990)의 방법을 다소 변형한 agarose gel 박층 전기영동법을 사용하였다. 실험에 사용된 *Cy/Pm*은 *Gpdh*, *Adh* 각각의 allotype이 F/F, F/F의 동형접합자인 계통으로 확인되었으므로, 채집된 야생 초파리의 haploid genome이 *Cy*와 고정된 *Cy/+*인 수컷을 한 개체씩 전기영동한 후, 나타난 각 효소의 인자형(Fig. 1)에서 F형을 제외한 나머지 만으로 채집된 수컷 초파리의 효소 인자형을 판정하였다.

In(2L)t 분석

채집된 초파리의 제 2 염색체 상의 *In(2L)t*(Fig. 2)의 유무를 조사하기 위하여 F_3 이후 계속 유지시켜 온 *Cy/+*, 또는 *+/+* 수컷을 역위가 없는 계통인 Oregon-RC *virgin*과 각기 1:3의 비율로 교배시켜 여기서 생긴 F_1 유충의 침샘 염색체를 현미경하에서 분석하였다. *In(2L)t*의 판정은 Lefevre(1976)에 의해 작성된 *D. melanogaster*의 표준 염색체 지도를 참고로 하였다.

결과

효소 유전자의 빈도

세 섬집단에서 조사된 *Gpdh*와 *Adh* 유전자의

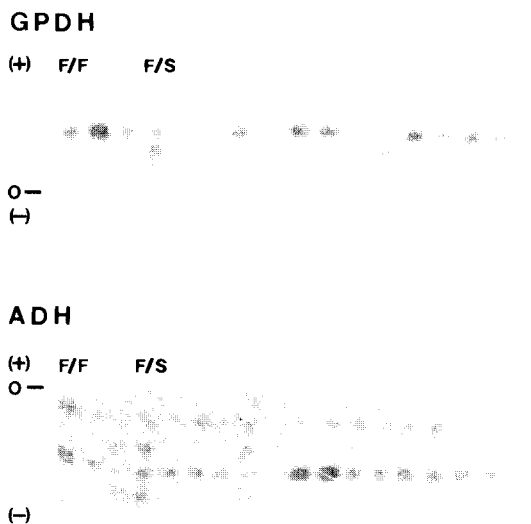


Fig. 1. Zymograms of GPDH and ADH in Cheju Island population of *Drosophila melanogaster*.

gametic frequency (Table 1)를 보면 세 집단 모두 FF형이 높은 빈도로 나타났으며 특히 제주도 집단에서 가장 높은 것(41.8%)으로 관찰되었다. 또한 SS인자형의 빈도가 전반적으로 가장 낮게 나타났으며 세 집단간에 이들 효소 유전자의 gametic frequency를 χ^2 검정으로 분석한 결과 ($\chi^2_{df=6} = 8.63, p > 0.05$), 유의성은 없는 것으로 나타났다 (Table 1).

한편 *Gpdh*와 *Adh* 각각의 유전자 빈도에 관한 결과 (Table 2)를 보면, *Gpdh* 유전자의 경우에

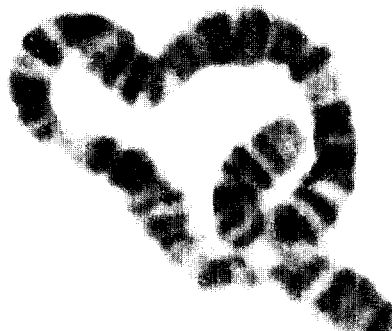


Fig. 2. Photograph of *In(2L)t* in Cheju population of *Drosophila melanogaster* ($\times 1,800$).

Gpdh' 유전자의 빈도가 세 집단 모두 *Gpdh'*에 비해 비교적 높은 것으로 조사되었다. *Adh* 유전자의 경우에 있어서도 *AdL'* 유전자가 *Adh'*보다 더 높은 빈도로 관찰되었다. 세 집단간에 나타난 *Gpdh* 유전자의 빈도를 χ^2 검정으로 분석한 결과 ($\chi^2_{df=2} = 1.32$) 통계적 유의성이 없는 것으로 조사되었으며 *Adh* 유전자의 경우에도 세 집단간에 통계적 유의성이 없는 것 ($\chi^2_{df=2} = 4.13$)으로 나타났다 (Table 2).

***In(2L)t*의 빈도**

*In(2L)t*의 빈도는 제주도 집단에서 가장 높고 (13.1%) 울릉도 집단에서 가장 낮게 (9%) 관찰되었으나 *In(2L)t*의 세 섬 집단간의 빈도차는 통계적으로 유의하지 않은 것 ($\chi^2_{df=2} = 1.41$)으로 분

Table 1. Frequencies of gametic genotype for two enzyme loci in Island populations of *Drosophila melanogaster*.

Locus	Gametic genotype	Locality			Total	$\chi^2_{df=6}$
		Cheju (n = 153)	Yeongjiong (n = 168)	Ulnung (n = 144)		
Gpdh vs. Adh	FF	64 (0.4183)	60 (0.3571)	49 (0.3403)	173 (0.3720)	8.63 (P > 0.05)
	FS	30 (0.1961)	37 (0.2202)	30 (0.2083)	97 (0.2086)	
	SF	52 (0.3399)	50 (0.2976)	53 (0.3681)	155 (0.3333)	
	SS	7 (0.0458)	21 (0.1250)	12 (0.0833)	40 (0.0860)	

The proportions of observed numbers are in parentheses. n, number of haploid genomes tested (hereafter same denoted).

Table 2. Frequencies of alleles for enzyme loci in Island populations of *Drosophila melanogaster*.

Locus	Allele	Locality			Total	$\chi^2_{d.f=2}$
		Cheju (n = 153)	Yeongjong (n = 168)	Ulnung (n = 144)		
Gpdh	F	94 (0.6144)	97 (0.5774)	79 (0.5486)	270 (0.5806)	1.32 (P > 0.05)
	S	59 (0.3856)	71 (0.4226)	65 (0.4514)	195 (0.4194)	
Adh	F	116 (0.7582)	110 (0.6548)	102 (0.7083)	328 (0.7054)	4.13 (P > 0.05)
	S	37 (0.2418)	58 (0.3452)	42 (0.2917)	137 (0.2946)	

The proportions of observed numbers are in parentheses.

Table 3. Frequencies of *In(2L)t* in Island populations of *Drosophila melanogaster*.

Gene arrangements	Locality			Total	$\chi^2_{d.f=2}$
	Cheju (n = 153)	Yeongjong (n = 168)	Ulnung (n = 144)		
ST	133 (0.8693)	152 (0.9048)	131 (0.9097)	416 (0.8946)	1.41 (P > 0.05)
<i>In(2L)t</i>	20 (0.1307)	16 (0.0952)	13 (0.0903)	49 (0.1054)	

The letter 'ST' is the abbreviation for the standard gene arrangement.

The proportions of observed numbers are in parentheses

석되었다(Table 3).

효소 유전자와 역위형간의 빈도

*Gpdh*와 *Adh* 유전자 및 *In(2L)t* 간의 연관상태에 따른 유전 인자형의 빈도를 보면(Table 4), 세 집단 모두 *In(2L)t* 를 가지지 않은 정상 염색체로써 *Gpdh*와 *Adh* 유전자가 각각 FF형인 개체의 빈도가 가장 우세하게 관찰되었다. 특히, *In(2L)t* 를 가진 염색체는 세 집단 전체로부터 49개체가 관찰되었는데 제주도에서는 1개체를 제외하고는 48개체가 *Gpdh*와 *Adh*형으로 거의 완전한 연관관계를 이루고 있는 것으로 나타났다. 실제로 있어서도 세 집단 모두 *Gpdh*와 *Adh* 인자형의 관찰치가 기대치에 비해 높게 나타나고 있다(Table 4).

연관불평형

본 연구에서 gamete 빈도(Table 1)를 이용한 연관 불평형의 분석은 Mukai *et al.*, (1974)의 방법에 따라 계산하였으며 분석된 D(연관 불평형 계수)와 R(유전자 빈도에 관한 상관계수)값에 대한 유의성은 χ^2 검정으로 판정하였다.

(1) *Gpdh*와 *Adh* 유전자 좌위

*Gpdh*와 *Adh* 유전자 좌위간에 연관 불평형의 여부를 조사한 결과, D와 R값이 모두 negative value로 나타났으며 이들 수치에 대한 유의성을 χ^2 검정으로 분석한 바, 제주도($\chi^2_{d.f=1} = 8.11$, $p < 0.005$)와 울릉도($\chi^2_{d.f=1} = 6.47$, $p < 0.05$) 집단에서 유의한 연관 불평형이 관찰되었고, 영종도 집단은 연관 평형으로 나타났다($\chi^2_{d.f=1} = 1.22$)

Table 4. Observed numbers of second chromosome genotypes for two enzyme loci and gene arrangements.

Locality	Gpdh vs. Adh	Gene arrangements		Total	Expected ¹
		ST	<i>In(2L)t</i>		
Cheju	FF	63	1	64	71.27
	FS	11	19	30	22.73
	SF	52	0	52	44.73
	SS	7	0	7	14.27
Subtotal		133	20	153	
Yeongjong	FF	60	0	60	63.52
	FS	21	16	37	33.49
	SF	50	0	50	46.49
	SS	21	0	21	24.51
Subtotal		152	16	168	
Ulnung	FF	49	0	49	55.95
	FS	17	13	30	23.04
	SF	53	0	53	46.06
	SS	12	0	12	18.96
Subtotal		131	13	144	
Total		416	49	465	

1: Expected value is calculated as a product of sample size and allelic frequencies at the two loci.

Table 5. Linkage disequilibrium between *Gpdh* and *Adh* enzyme loci

Locality	Gpdh vs. Adh		
	D	R	$\chi^2_{df=1}$
Cheju	-0.0475	-0.2279	8.11**
Yeongjong	-0.0209	-0.0890	1.22
Ulnung	-0.0484	-0.2139	6.47*

D is the coefficient of linkage disequilibrium.

R is the correlation of gene frequencies.

*P < 0.05, **P < 0.005.

(Table 5).

한편 *In(2L)t* 를 제외한 정상 염색체 (ST) 만으로 조사한 *Gpdh*와 *Adh*간의 연관관계는 제주도 ($\chi^2_{df=1} = 0.25$), 영종도 ($\chi^2_{df=1} = 0.25$), 울릉도 ($\chi^2_{df=1} = 1.01$) 집단 모두 연관 불평형 현상이 없는 것으로 나타났다.

(2) 효소 유전자 좌위와 *In(2L)t*

Gpdh 유전자와 *In(2L)t* 사이의 연관 불평형 상태를 분석한 결과, 상당히 높은 negative value의 D와 R값으로 나타났다. 특히 이들 수치를 χ^2 검정으로 유의성을 조사한 결과, 제주도 ($\chi^2_{df=1} = 14.22$, P < 0.001), 영종도 ($\chi^2_{df=1} = 12.80$, P < 0.001), 울릉도 ($\chi^2_{df=1} = 12.60$, P < 0.001) 집단 모두 불평형의 정도가 매우 높은 것으로 분석되었다 (Table 6).

또한 *Adh*와 *In(2L)t*의 연관관계에 있어서도 불평형도의 정도를 χ^2 검정한 결과 제주도 ($\chi^2_{df=1} = 62.96$, P < 0.001), 영종도 ($\chi^2_{df=1} = 33.60$, P < 0.001), 울릉도 ($\chi^2_{df=1} = 34.73$, P < 0.001) 집단에서 모두 매우 유의한 연관 불평형이 관찰되었다 (Table 6). 그러나 불평형의 정도를 나타내는 D와 R값이 positive value로 나타났는데 이는 *Gpdh*와 *Adh* 또는 *Gpdh*와 *In(2L)t*와는 달리 cis-type의 빈도가 trans-type의 빈도에 비하여 낮게

Table 6. Linkage disequilibrium between two enzyme loci and *In(2L)t*.

Locality	<i>Gpdh</i> vs. <i>In(2L)t</i>			<i>Adh</i> vs. <i>In(2L)t</i>		
	D	R	$\chi^2_{d.f=1}$	D	R	$\chi^2_{d.f=1}$
Cheju	-0.0504	-0.3071	14.22***	0.0925	0.6397	62.96***
Yeongjong	-0.0402	-0.2774	12.80***	0.0623	0.4463	33.60***
Ulnung	-0.0408	-0.2863	12.06***	0.0640	0.4908	34.73***

D is the coefficient of linkage disequilibrium. R is the correlation of gene frequencies. ***P < 0.001.

관찰된 것을 의미하고 있다.

考 察

*Gpdh*와 *Adh* 유전자 및 *In(2L)t* 각각의 빈도를 조사하고 이로부터 이들 두 효소 좌위간 및 *In(2L)t*와의 연관관계를 분석한 바, *Gpdh* 유전자의 경우 세 섬집단에서 전반적으로 *Gpdh'* 유전자의 빈도가 *Gpdh*'에 비해 높게 나타나고 있으며 평균빈도를 볼 때 *Gpdh'* 유전자의 빈도가 58.1%로 나타났다. 또한 세 섬집단간에 *Gpdh* 유전자 빈도에 있어서 통계적 유의성은 없는 것으로 분석되었다. 이러한 결과는 최근 한국 자연집단내의 *D. melanogaster*를 대상으로 연구된 결과(Lee *et al.*, 1982; Paik and Yang, 1983; Sung and Kim, 1985; Kim and Sung, 1990)와 비교해 볼 때 *Gpdh'* 유전자 빈도는 지역간에 다소 차이가 있으나 전반적으로 0.5~0.7로 나타나고 있는 것으로 보아 한국내의 *D. melanogaster* 자연집단이 내륙이나 섬집단 모두 상당 기간동안 안정적으로 유지되어 온 것으로 보인다. 이러한 결과는 *Adh* 유전자의 경우에서도 같은 경향으로 나타나고 있다. 즉, 과거 10여 년간 한국 자연집단을 대상으로 조사된 *Adh'*의 빈도는 70~80%로 보고(Kang, 1978; Lee *et al.*, 1982; Paik and Yang, 1983; Kim and Sung, 1990)된 바 있는데 본 연구에서 나타난 세 집단의 *Adh'* 평균 빈도가 70.5%로써 매우 유사한 결과를 보이고 있다. 따라서 이들 효소 유전자의 빈도로 볼 때 한국의 *D. melanogaster* 자연집단은 내륙과 섬집단간에 이주현상이 다소 활발하며 동시에 어떤 평형 다형현상이 작용한다고 해석될 수 있다. 본 연구에서 조사된 세 집단의 *In(2L)t* 평

균빈도는 10.6%로써 이는 최근 한국 *D. melanogaster* 자연집단내에서 보고(Choi, 1977; Paik, 1979; Rim *et al.*, 1986; Kim and Sung, 1988)된 *In(2L)t*의 빈도(10~20%)와 비슷한 결과를 보여주고 있다. 이와 같이 *In(2L)t*의 빈도 또한 이들 세 섬집단이 내륙집단과 같이 상당기간 동안 비슷한 빈도로 유지되어 온 점이나 특히 그 빈도 역시 비교적 높게 유지되고 있음은 염색체 역위가 적응적 유의성을 갖는다는 간접적인 증거가 될 수 있다고 본다. 따라서 효소 유전자와 더불어 역위 다형현상의 보유기구에 자연선택이 작용하고 있음을 시사하고 있다.

한편, 효소 다형현상의 보유기구에 관한 설명에 있어서 역위의 개재 여부를 반드시 확인할 필요가 있다고 본다. 왜냐하면 어떤 효소 유전자가 특정 역위내에, 또는 역위의 절단점과 매우 근접한 곳에 위치하는 경우, 교차가 억제(실제로는 교차된 재조합형이 생존력 상실)되므로써 이들 유전자들이 역위와 hitchhiking 현상에 의해 supergene 처럼 행동을 같이 하게 되기 때문이다. *D. melanogaster*에 있어서 *In(2L)t* 내에는 *Gpdh* 유전자가 위치하며, 이 역위의 우측 절단점 근처에 *Adh* 유전자가 위치한다(Grell *et al.*, 1965; Woodruff and Ashburner, 1979a, b). 따라서 이러한 효소 유전자와 역위 사이에 hitchhiking 현상에 의해 연관 불평형이 나타날 것으로 기대되는데, 최근 지리적으로 상이한 집단인 미국(Langley *et al.*, 1974), 일본(Watanabe and Watanabe, 1977; Inoue *et al.*, 1984), 한국(Paik and Yang, 1983; Kim and Sung, 1990)의 자연집단에서 *In(2L)t*를 가진 염색체는 *Gpdh'* 및 *Adh'*와 밀접한 연관관계를 이루고 있음이 발표되었다.

이에 관하여 본 연구결과(Table 4)에서도 *In*

(2L)t 를 가진 염색체의 약 98% (48/49)가 *Gpdh*' 및 *Adh*'로 고정되어 있으며 연관 불평형의 정도 (Table 6)가 매우 유의한 것으로 나타났다. 따라서 *Gpdh*와 *Adh* 효소 유전자 좌위 사이에 나타난 연관 불평형 (Table 5)은 *In(2L)t* 와의 hitchhiking 현상에 의한 결과로 해석될 수 있다. 즉 조사된 표본 중에서 *In(2L)t* 를 제외한 정상 염색체만으로 *Gpdh*와 *Adh* 사이에 연관관계를 분석한 바, 제주도($\chi^2_{df=1} = 0.25$), 영종도($\chi^2_{df=1} = 0.25$), 울릉도($\chi^2_{df=1} = 1.01$) 집단 모두가 유의성이 없는 것으로 나타났다. 최근, 지리적으로 상이한 집단 간에 나타나는 이러한 공통적인 결과에 대하여 Mukai and Voelker(1977), Paik and Yang (1983) 등은 *Gpdh*'와 *Adh*'로 된 초기의 *In(2L)t* 염색체가 이들 자연집단에 유입되면서 나타난 창시자 효과(founder effect)라고 설명한 바 있다. 특히 본 연구에서 조사된 섬집단에서 이들 두 효소 좌위와 *In(2L)t* 간의 연관 불평형의 정도가 지금껏 보고된 어느 경우 보다 더 심한 것으로 보아 창시자 효과로써 설명됨이 타당하다고 사료된다.

따라서 자연집단내의 효소 다형현상은 어떤 선택작용과 함께 이와는 별도의 기구인 유전적 부동현상 등에 의해 복합적으로 설명될 수 있으며, 특히 공적용된 역위가 이러한 효소 유전자 좌위에 개재된 경우에는 역위와의 hitchhiking 현상에 의해 이들 유전자의 연관상태와 빈도변화에 유의한 영향을 줄 수 있다고 본다.

인용문헌

- Ayala, F. J., 1972. Darwinian versus non-Darwinian evolution in natural populations of *Drosophila*. In: Proceedings of The Sixth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. 5: 211-236.
- Ayala, F. J., J. R. Powell, and Th. Dobzhansky, 1971. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. II. Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **68**: 2480-2483.
- Choi, Y., 1977. Chromosomal polymorphism in a Korean natural population of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* **47**: 155-160.
- Choi, Y., Y. M. Ha, and S. K. Kim, 1984. Further studies in chromosomal inversion polymorphisms in a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Genetics* **6**: 81-90.
- Grell, E. H., K. B. Jacobson, and J. B. Murphy, 1965. Alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*: Isozymes and genetic variants. *Science* **149**: 80-82.
- Harris, H., 1966. Enzyme polymorphisms in man. *Proc. Roy. Soc. B* **164**: 298-310.
- Inoue, Y., Y. N. Tobari, K. Tsuno, and T. K. Watanabe, 1984. Association of chromosome and enzyme polymorphisms in natural and cage populations of *D. melanogaster*. *Genetics* **106**: 267-277.
- Kang, S. J., 1978. A study of frequencies of alcohol dehydrogenase alleles in the Korean natural populations of *D. melanogaster*. *Jour. Kor. Res. Inst. Bot. Liv.* **21**: 39-50.
- Kim, D. I. and K. C. Sung, 1988. Chromosomal polymorphisms of *D. melanogaster* according to the seasonal changes and geographical clines in Korea. *Korean J. Genetics* **10**: 17-36.
- Kim, W. and K. C. Sung, 1990. A study on the linkage between allozyme loci and inversions in Korean natural populations of *D. melanogaster*. *Korean J. Genetics* **12**: 205-220.
- 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., J. G. Oakeshott, and J. B. Gibson, 1981. Chromosome inversion polymorphism in *D. melanogaster*. I. Latitudinal clines and associations between inversions in Australasian populations. *Genetics* **98**: 833-847.
- Langley, C. H., D. B. Smith, and F. M. Johnson, 1978. Analysis of linkage disequilibria between allozyme loci in natural populations of *D. melanogaster*. *Gene. Res.* **32**: 215-229.
- Langley, C. H., Y. N. Tobari, and K. Kojima, 1974. Linkage disequilibrium in natural populations of *D. melanogaster*. *Genetics* **78**: 921-935.
- Lee, H. Y., S. Y. Yang, and B. L. Choe, 1982. Genetic variation in natural populations of Korean *D. melanogaster*. *Bull. Inst. Basic Sci. Inha Univ.* **3**: 141-149.
- Lefevre, G., 1976. A photographic representation and interpretation of the polytene chromosomes of *D. melanogaster* salivary glands. In: Genetics and Biology of *Drosophila*, Vol. 1 (E. Novitski and M. Ashburner, editors) Academic Press, London, pp. 31-36.
- Lewontin, R. C. and J. L. Hubby, 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of

- heterozygosity in natural populations of *D. pseudoobscura*. *Genetics* **54**: 595-609.
- Mettler, L. E., R. A. Voelker, and T. Mukai, 1977. Inversion clines in natural populations of *D. melanogaster*. *Genetics* **87**: 169-176.
- Mukai, T. and R. A. Voelker, 1977. The genetic structure of natural populations of *D. melanogaster*. XIII. Further studies on linkage disequilibrium. *Genetics* **86**: 175-185.
- Mukai, T., L. E. Mettler, and S. I. Chigusa, 1971. Linkage disequilibrium in a local population of *D. melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **68**: 1065-1069.
- Mukai, T., T. K. Watanabe, and O. Yamaguchi, 1974. The genetic structure of natural populations of *D. melanogaster*. XII. Linkage disequilibrium in a large local populations. *Genetics* **77**: 771-793.
- Paik, Y. K., 1979. Inversion polymorphisms in wild populations of *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Genetics* **1**: 18-27.
- Paik, Y. K. and K. C. Sung, 1974. Variation in chromosomal polymorphism in Hawaiian populations of *D. immigrans*. *Jap. J. Genetics* **49**: 159-169.
- Paik, Y. K. and J. Y. Yang, 1983. A simultaneous study of enzyme and chromosome polymorphisms in a Korean population of *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Genetics* **5**: 47-59.
- Prakash, S., R. C. Lewontin, and J. L. Hubby, 1969. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations, IV. Patterns of genetic variation in central, marginal and isolated populations of *D. pseudoobscura*. *Genetics* **61**: 841-858.
- Rim, N. R., B. S. Lee, and T. H. Lee, 1986. Chromosomal inversion studies in local populations of *D. melanogaster*. *Korean J. Genetics* **8**: 12-22.
- Sperlich, D. and H. Feuerbach-Mlavalag, 1974. Epistatic gene interaction, crossing over, and linked and unlinked inversions in *D. subobscura*. *Evolution* **28**: 67-75.
- Sung, K. C. and W. Kim, 1985. Linkage disequilibrium between allozyme loci in two Korean populations of *D. melanogaster*. *J. Sung Kyum Kwan Univ.* **36**: 31-38.
- Sung, K. C. and W. Kim, 1990. Linkage equilibrium between isozyme-isozyme and isozyme-inversion in artificial populations of *D. melanogaster*. *Korean J. Genetics* **12**: 113-131.
- Voelker, R. A., T. Mukai, and F. M. Johnson, 1977. Genetic variation in populations of *Drosophila melanogaster* from the Western United States. *Genetica* **47**: 143-148.
- Watanabe, T. K. and T. Watanabe, 1973. Fertility genes in natural populations of *D. melanogaster*. III. Superiority of inversion heterozygotes. *Evolution* **27**: 468-475.
- Watanabe, T. K. and T. Watanabe, 1977. Enzyme and chromosome polymorphisms in Japanese natural populations of *D. melanogaster*. *Genetics* **85**: 319-329.
- Woodruff, R. C. and M. Ashburner, 1979a. The genetics of a small autosomal region of *Drosophila melanogaster* containing the structural gene for alcohol dehydrogenase. I. Characterization of deficiencies and mapping of *Adh* and visible mutations. *Genetics* **92**: 117-132.
- Woodruff, R. C. and M. Ashburner, 1979b. The genetics of a small autosomal region of *Drosophila melanogaster* containing the structural gene for alcohol dehydrogenase. II. Lethal mutations in the region. *Genetics* **92**: 133-149.
- Wright, S. and Th. Dobzhansky, 1946. Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain population of *D. pseudoobscura*. *Genetics* **31**: 125-156.

(Accepted November 30, 1991)

Linkage between Enzyme Loci and Chromosomal Inversion in Korean Island Populations of *Drosophila melanogaster*

Young Soon Kang and Wook Kim (Department of Biology, College of Natural Sciences, Dan Kook University, Cheonan 330-714, Korea)

Associations of enzyme loci and chromosomal inversion from three Island populations (Cheju, Yeongjong and Ulnung) of *Drosophila melanogaster* were analyzed to determine whether the linkage disequilibrium among enzyme loci are due to the hitchhiking with inversion. In all, 465 haploid genomes were examined for two enzyme loci on the second (*Gpdh*, *Adh*) as well as for the cosmopolitan inversion, *In(2L)*. The linkage disequilibrium between *Gpdh* and *Adh* allozyme

loci was found to be statistically significant in Cheju and Ulnung populations. The significant linkage disequilibria between *Gpdh* and *In(2L)t*, *Adh* and *In(2L)t* were found in all three Island populations. Nearly 98% (48/49) of the *In(2L)t* chromosomes in the total genomes tested were associated with *Gpdh^f* and *Adh^s*. These results indicated that the enzyme loci might have been maintained by hitchhiking with the inversions.