

*Drosophila melanogaster*와 *D. simulans* 및 그들간 잡종의 형태학적 유연관계

Morphological Relationship between *Drosophila melanogaster*,
D. simulans and their Hybrids

최영현¹ · 유미애² · 이원호¹

Yung Hyun Choi¹, Mi Ae Yoo² and Won Ho Lee¹

ABSTRACT The morphological relationship between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*, and their hybrids were investigated using comparisons of internal reproductive organs, male sex comb tooth number and male genital discs. Interspecific hybrids of all crosses were completely sterile, and had rudimentary gonads. Dysgenic ovaries and testes were morphologically similar to those of gonadal dysgenesis sterility associated with the PM system in *D. melanogaster*. The mean number of sex comb tooth in *D. melanogaster*, *D. simulans* and their male hybrids were 10.73, 8.35 and 9.97, respectively. The general aspects of the genital disc of the male hybrid were a mosaic-like structure between *D. melanogaster* and *D. simulans*.

KEY WORDS *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, interspecific hybrids, morphological relationship

초 록 *Drosophila melanogaster*(OR)와 *D. simulans*(09) 및 그들 중간 잡종 사이의 형태적 유연관계를 비교하기 위하여 내·외부생식기 및 성줄을 조사하였다. 이를 위하여 *D. melanogaster* 암컷과 *D. simulans* 수컷의 교배에서 암컷을, 그 정역 교배로서 수컷을 얻었으며 두 종간 사이의 잡종 F₁들은 모두 불임이었다. 내부생식기의 비교에서, 두종간(*melanogaster* ♀ × *simulans* ♂) 잡종 F₁ 암컷의 경우는 양쪽 난소가 모두 퇴화된 형태였으며, 그 정역교배에 의한 F₁ 수컷의 정소는 미발달된 상태로 남아 있었다. 이런 형태적 특징은 *D. melanogaster* P-M system에서의 hybrid dysgenesis에 의한 양상과 매우 유사하였다. 수컷의 앞다리 제1부절에 존재하는 성줄의 평균 치열수는 *D. melanogaster*와 *D. simulans*에서 각각 10.73개와 8.35개였으며, 잡종 F₁ 수컷의 경우는 9.97개 정도였다. 두 종간 잡종 F₁ 수컷의 외부생식기의 전체적인 형태는 *D. melanogaster*와 비슷하였으나, 부분적으로 *D. simulans*에 유사하거나 중간적인 형질을 가지는 mosaic 구조였다.

검 색 어 *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, 중간잡종, 형태적 유연관계

현재까지 밝혀진 *Drosophila melanogaster* sub-

group은 모두 8종으로 그들의 외부 형태적 비교, 다사 염색체의 banding 양상(Lemeunier & Ashburner 1976) 및 분류 생태적 기준(Lemeunier *et al.* 1986) 등에 의해 *D. melanogaster* complex와 *D. yakuba* complex로 나눈다. 전자는 *D. melanogaster*, *D. simulans*,

1 부산대학교 자연과학대학 생물학과(Dept. of Biology, Coll. of Natural Sciences, Pusan Natl. Univ., Pusan, 609-735, Korea)

2 부산대학교 자연과학대학 분자생물학과(Dept. of Molecular Biology, Coll. of Natural Sciences, Pusan Natl. Univ., Pusan, 609-735, Korea)

D. mauritiana 및 *D. sechellia*를 포함하며 후자에는 *D. yakuba*, *D. teissieri*, *D. erecta* 및 *D. orena*가 속한다. *D. melanogaster complex*에 속하는 *D. melanogaster*와 *D. simulans*는 상기 subgroup에 속하는 8종 중 세계 전지역에 거의 분포하고 있으며(David *et al.* 1976, Lemeunier *et al.* 1986, Watada *et al.* 1986, Ashburner 1989a), 두종 사이의 교배에 의한 잡종 F₁에 대한 고찰은 최근까지 종분화와 진화 문제의 해석을 위한 model로서 다양한 방법들로 논의되어져 오고 있다.

*D. melanogaster*와 *D. simulans* 두종의 형태상 차이점은 먼저 6번째 배판의 색소 침착 범위 정도가 *D. simulans*보다 *D. melanogaster*가 더 넓으며, *D. melanogaster*의 maxillary palps는 외측 표면에 일반적으로 stout bristle을 3개 가지는 반면 *D. simulans*은 2개이다. 알의 filament는 *D. melanogaster*가 다소 짧으며, 성체에서 눈의 상대적 크기에도 차이가 있으나, 가장 명확한 차이점은 외부 생식기 부분으로서 genital arch(epandrium)가 *D. melanogaster*의 경우 부등 4변형(trapezoid) 형태이나 *D. simulans*는 큰 반월형이다(Lemeunier *et al.* 1986, Ashburner 1989a).

Sturtevant(1920)는 상기 두종간 교배에 의한 잡종들은 눈의 크기나 cheek의 폭 및 수컷 외부생식기등의 형태가 두종의 중간형이며, 상기 교배 양식에서 *simulans*의 X 염색체를 가진 잡종만이 살아 남을 수 있고 Y 염색체를 가질 경우 치사된다고 하였다. 즉, *D. melanogaster*와 *D. simulans*사이 중간 교배의 가장 현저한 특징이 불임성의 F₁이 교배 양식에 따라 정상 사육 조건하(25°C)에서 암컷 혹은 수컷만 출현하는 것으로, *D. melanogaster*의 암컷과 *D. simulans* 수컷의 교배에 의한 잡종 F₁ 수컷은 3령기때 치사하여 암컷만 생존하게 되며, 그 정역교배에 의한 경우의 암컷 zygote는 배발생 단계 동안에 치사되는 것으로 알려져 있다.(Coyne 1985a).

그후 Lee(1978)에 의해 *D. melanogaster* 암컷

과 *D. simulans* 수컷 사이의 잡종에서 온도 감수성으로 인한 생존도 변이가 있음이 밝혀졌고, 일본의 Kokura 자연집단 유래 계통(*D. simulans* K18 strain)에서 이러한 치사성 잡종을 구제할 수 있는 유전자가 제 2 염색체상에 존재하며(*Lhr*; Lethal hybrid rescue, 2:95.0), 이 *Lhr* 유전자는 *D. melanogaster* 세포질과 *D. melanogaster* X 염색체 및 *D. simulans* Y 염색체를 가진 잡종을 구제할 수 있는 것으로 알려져 있다(Watanabe 1979, Takamura & Watanabe 1980, Watanabe *et al.* 1977, 1984). 이러한 현상들은 *D. melanogaster*의 종내 교배에 의한 hybrid dysgenesis중 gonadal dysgenesis(GD) sterility와도 많은 유사성을 지닌 것으로 보고 되어지고 있다(Kidwell *et al.* 1977, Engels & Preston 1979, Engels 1981, Kidwell 1983, 1986, Ashburner 1989b).

한편 *Drosophila* 수컷의 앞다리 제 1 부절에 있는 특수화된 강모인 성줄(sex-comb)은 *Drosophila*의 여러 subgroup에 있어서 형태와 위치 및 그 치열의 수는 매우 특이적이며(Tsacas 1980), Lemeunier *et al.*(1986)에 의하여 *D. melanogaster* subgroup의 형태적 변이가 정리된바 있으나 동일종이라 할지라도 다소 지역적 변이가 있는 것으로 보고 되어지고 있다(Coyne 1985b, Choi & Lee 1993).

본 연구에서는 상기 두종에 대한 종분화 연구의 일환으로 두종과 그들간의 중간 잡종을 형성하여 형태적 유연관계를 비교 조사하였다. 이를 위하여 통상적으로 불임성인 중간 잡종 F₁ 암·수를 형성한후 내부 생식기를 정상 임성의 두종 개체와 비교하였으며, 수컷 성줄의 치열수와 외부 생식기의 형태적 유연관계를 부모계통들과 상호 비교하였다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 *D. melanogaster*는 Oregon-R(OR) 계통이며 *D. simulans*는 일본 Oita 자연 집단 유래의 *simulans* 09 계통을 사용하였다.

두 종간 잡종의 형성을 위해서는 Lee와 Watanabe(1987)의 결과에 준하여 미교배 상태의 *D. melanogaster*와 *D. simulans*의 암수를 취하여, *melanogaster* 암컷과 *simulans* 수컷의 교배에서 불임의 암컷 F₁을, 그 정역 교배로서 불임의 수컷 F₁을 얻었다.

두 정역교배 사이에서 얻은 잡종 암·수를 대상으로 먼저 내부 생식기를 조사하여 정상 임성을 지닌 부모계통과 비교하였다. 또한 수컷을 대상으로 성충의 치열수를 계수하여 상호 비교하였으며, 외부 생식기(male genital disc)를 구성하는 각 부속 기관중 분류상 주요 기준이 되는 주 4가지 형질(genital arch, clasper, anal plate 및 hypandrium)을 중심으로 부모계통과 상호 비교하여 그 유연관계를 조사하였다. 4가지의 비교 대상 기관들은 Faure 용액(gum arabic, 30 g; glycerol, 20 ml; chloral hydrate, 50 g; water, 285 ml)을 사용하여 영구 프레파라트를 만들어 광학 현미경하에서 관찰하였으며, 모든 실험은 25°C 항온 조건하에서 실시하였다.

결과 및 고찰

내부 생식기의 관찰

*D. melanogaster*와 *D. simulans* 두종 사이의 정역교배에 의한 잡종 F₁ 암·수의 내부 생식기를 Fig. 1에 나타내었다. 이들을 정상 임성을 가진 개체와 비교해 볼때, 먼저 *D. melanogaster*와 *D. simulans* 사이의 잡종 F₁ 암컷의 경우는 양쪽 난소가 모두 무정형의 결과 같은 조직이 얽혀 있는 퇴화된 형태를 띠고 있었다(Fig. 1A). 그리고 그 정역교배에 의한 잡종 F₁ 수컷은 양쪽 정소 모두 미발달의 상태로 남아 있었다(Fig. 1B). 따라서 두 종간의 교배에서 생기는 잡종 F₁의 모두가 불임성인 것은 퇴화된 난소 및 미발달된 정소와 직접적인 연관성을 가짐을 알 수 있었다.

*D. melanogaster*와 *D. simulans* 사이의 교배에 의한 잡종 F₁의 내부 생식기 형태(Fig. 1)와

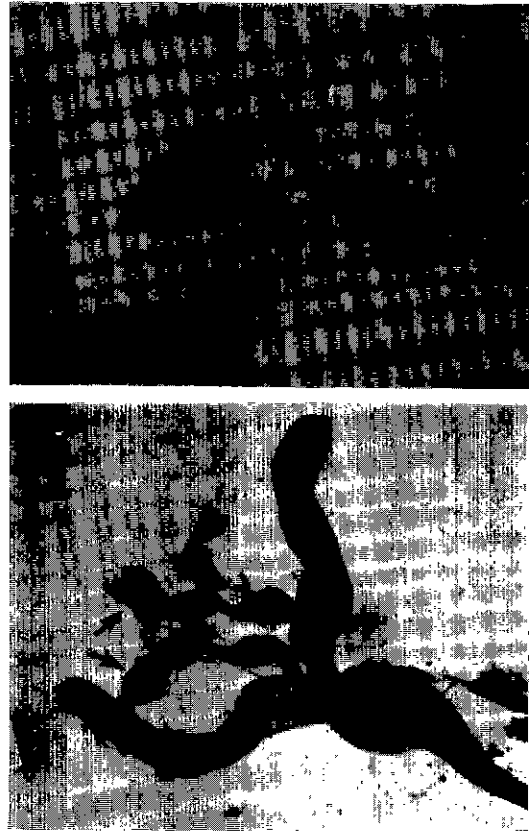


Fig. 1. Internal reproductive organs of F₁ hybrid female(A, *melanogaster* ♂ × *simulans* ♀) and male (B, *simulans* ♂ × *melanogaster* ♀). Arrows indicate ovaries(A) and testes(B).

D. melanogaster P-M system의 GD sterility에 의한 GD ovary와 GD testis를 비교해 볼때, 잡종 암·수의 경우도 난소 및 정소 자체만 퇴화되었으며 나머지 부속기관들은 모두 정상인 형태로 GD sterility와 매우 유사함을 알 수 있었다(Angus & Raisbeck 1979, Schaefer *et al.* 1979, Fukunaga 1980, Kidwell 1986, Ashburner 1989b, Choi *et al.*, 1992). Engels와 Preston (1979) 그리고 Kidwell(1983)등에 의하면 GD sterility 현상은 수정란이 생식선을 분화하기 시작하는 약 2시간동안 제한온도에 의해 germ cell이 파괴됨으로써 발생이 더이상 진행되지 못하기 때문이라고 하였다. *D. melanogaster*와

D. simulans 사이의 중간 교배중에서 온도 감수성 *D. simulans* 계통의 감응기는 pupation 시작에서 부터 early pupa까지라고 보고 되어지고 있으며, 이러한 현상과 중분화와의 연관된 해석이 수행되어져 오고 있다(Watanabe *et al.* 1977, Lee 1978, Lee & Watanabe 1987). 따라서 상기 두 현상에 대한 비교는 발생 유전적인 면에서 매우 흥미로운 것으로 부가적인 연구가 더 수행되어져야 할 것이다.

성줄(性櫛 Sex-comb)의 비교

*D. melanogaster*의 경우는 평균 9.48개에서 본 실험에서 사용된 OR 계통의 경우 10.73개 까지로 종내 변이가 관찰 되어지며, *D. simulans*의 경우도 계통에 따라서 많은 경우에는 평균 10.48개 까지 알려져 있다. *D. melanogaster* complex에 속하는 Africa 일부 지역종인 *D. sechellia*의 경우는 평균 10.69개, *D. mauritiana*의 경우에는 계통에 따라 최고 14.64개 까지 보고 된바 있어 *D. melanogaster* subgroup 8종중에서 가장 많은 치열수를 가진 것으로 나타났다(Coyne 1985b).

D. simulans 암컷과 *D. melanogaster* 수컷의 교배에서 얻은 잡종 F₁ 수컷의 앞다리 제1부절에 있는 성줄을 구성하고 있는 흑색 강모의 형태를 Fig. 2에, 평균 치열수 및 그 분포도를 Table 1과 Fig. 3에 각각 나타내었다. 관찰된 *D. melanogaster*의 경우 9개에서 최고 13개까지의 분포를 보였으며 평균 약 10.73개였음에 비하여, *D. simulans*의 경우는 *D. melanogaster*

보다 다소 적은 7개에서 10개 내외의 분포를 보여 평균 약 8.35개 정도였다. *D. simulans* (♀)와 *D. melanogaster*(♂)의 교배에서 얻은 잡종의 F₁ 수컷은 외부 형태상으로는 *D. simulans*와 유사하였으나, 성줄을 구성하고 있는 치열의 수는 8개에서 최고 12개 정도였으며 평균 9.97개로서 평균 분포도 면에서 *D. simulans* 보다 모계인 *D. melanogaster*에 다소 가까움을 알수 있었다.

Park(1982)에 의한 *D. teissieri*와 *D. mauritiana* 사이의 중간 교배에서의 F₁ 잡종 수컷이 가지는 성줄의 치열수는 강한 모계 영향을 받는 것으로 보고 된바 있다. Coyne(1985b)에 의하면 *D. simulans*와 *D. mauritiana*의 중간 교배에서 그들 잡종의 성줄 치열수에 미치는 유전자의 수를 조사하기 위해 F₁ 잡종 수컷들을 대상으로 다양한 mutant들과 교배한 결과 최소한 3-5 loci가 관여 한다고 하였으나, 본 교배에 의한 잡종 F₁들은 모두 불임성인 관계로 상호 비교가 곤란하였다. 성줄에 관여하는 유전자의 염색체상 위치와 연관지어 볼때 상염색체성이므로 유전적으로 maternal 경향성이 강하다고

Table 1. Mean number of male sex comb tooth in *D. melanogaster* (OR), *D. simulans*(09) and their hybrids

Species	No. of males tested	mean \pm S.D
<i>melanogaster</i> (OR)	66	10.73 \pm 0.90
<i>simulans</i> (09)	68	8.35 \pm 0.78
<i>sim/mel</i> hybrid	70	9.97 \pm 0.94



Fig. 2. Male sex combs of *D. melanogaster*(A), *D. simulans*(B) and their hybrids(C) between *D. melanogaster* (♂) and *D. simulans*(♀).

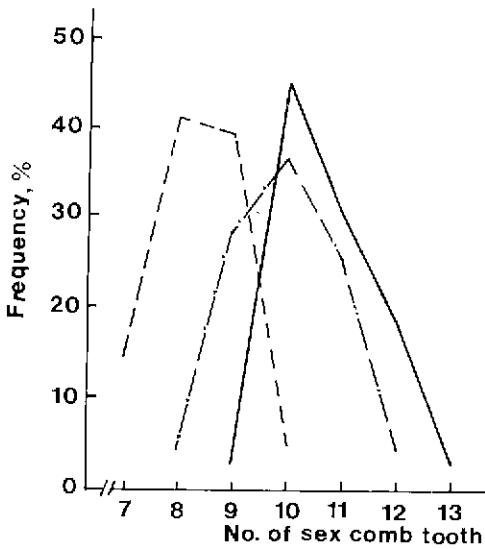


Fig. 3. Numerical distribution of male sex comb tooth in *D. melanogaster* (—), *D. simulans*(-----) and their hybrids(-·-·-).

는 할 수 없으며 향후 X 염색체상에 많은 marker들을 지니는 mutant들과 교배 실험을 더 실시해 볼 필요가 있을 것으로 사료된다.

외부 생식기의 비교

먼저 genital arch를 형성하는 posterior lobe의 경우, 잡종 수컷은 형태상 *D. melanogaster*보다 *D. simulans*에 더 유사하였으며, 구성하고 있는 강모의 수는 *D. melanogaster* 쪽에 더 가

까웠다. 그러나 강모의 배치 상태나 lateral plate의 경우는 두 종간의 중간 형태를 취하고 있었다. Clasper는 형태상 *D. simulans*와 유사하였고 그 수는 *D. melanogaster*와 비슷하였다. 두 clasper 사이의 폭은 *D. melanogaster*와 *D. simulans* 두종이 서로 유사한 반면 잡종 수컷은 오히려 두 종보다 다소 더 먼 것으로 나타났다. Anal plate 크기의 경우는 잡종 수컷, *D. melanogaster*, *D. simulans*의 순이었으며, 형태상으로는 *D. melanogaster*에, anal plate에 분포된 강모의 수는 *D. simulans*에 더 유사하였다. 그리고 hypandrium을 구성하는 hypandrial process나 penis mental 등의 일반적인 형태는 *D. melanogaster*와 유사하였으나 크고 작은 hypandrial bristles 사이의 모양이나 수는 오히려 *D. simulans*에 더 가까운 것으로 나타났다. 이상의 4가지 형질에 대해 종합해 본다면 전체적인 형태는 대체로 *D. melanogaster*에 가까운 반면 각각의 구성 요소들은 부분적으로는 *D. simulans*에 더 유사하였거나 두 종간의 중간적인 형질등 다양한 분포를 보여, 두 종간의 잡종 F₁ 수컷은 *D. melanogaster*와 *D. simulans*의 중간적인 형태를 취하는 mosaic 구조였다고 할 수 있겠으며, 이러한 결과들은 Tsacas *et al.* (1971)과 Coyne(1983)등에 의한 보고들과 매우 유사하였다.

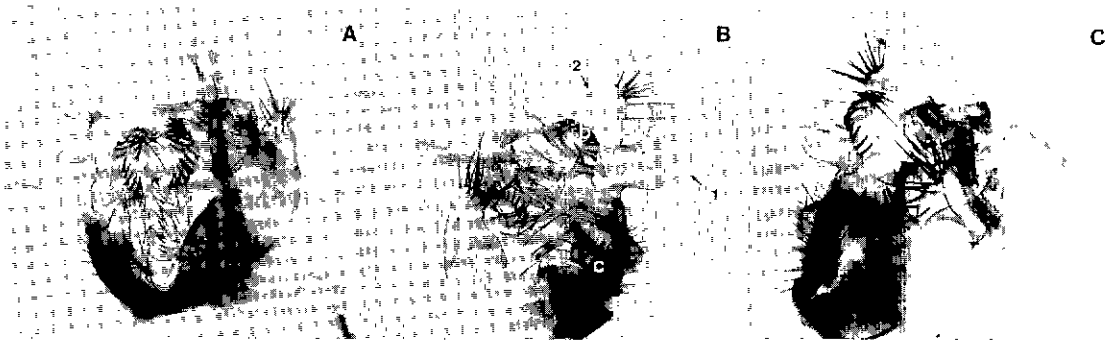


Fig. 4. Male genital discs of *D. melanogaster*(A), *D. simulans*(B) and their hybrids(C). a; genital arch(1; posterior lobe, 2; lateral plate), b; clasper, c, anal plate, d; hypandrium

인용문헌

- Angus, D.S. & J.A. Raisbeck. 1979. A transmissible factor involved in hybrid sterility in *Drosophila melanogaster*, *Genetica* 50: 81~87.
- Ashburner, M. 1989a. The *melanogaster* species subgroup, pp.1167~1190. In *Drosophila*; A laboratory handbook. CSH. New York.
- Ashburner, M. 1989b. Hybrid dysgenesis and related phenomena, pp. 996~1015, In *Drosophila*; A laboratory handbook. CSH. New York.
- Choi, Y.H., M.A. Yoo & W.H. Lee, 1992. Hybrid dysgenesis in the PM system of *D. melanogaster*: Influence of temperature on the GD sterility. *PNU. J. of Mol. Biology* 8: 115~122.
- Choi, Y.H. & W.H. Lee. 1993. Comparative studies on sex comb variation in the *Drosophila* species (Unpublished).
- Coyne, J.A. 1983. Genetic basis of differences in genital morphology among three sibling species of *Drosophila*. *Evolution* 37: 1101~1118.
- Coyne, J.A. 1985a. The genetic basis of Haldane's rule. *Nature* 314: 736~738.
- Coyne, J.A. 1985b. Genetic studies of three species of *Drosophila* with relationship to theories of speciation. *Genet. Res. Camb.* 46: 169~192.
- David, J., C.Bocquet, F. Lemeunier & L. Tsacas. 1976. Persistence of male sterility in strains issued from hybrids between two sibling species: *Drosophila simulans* and *D. mauritiana*. *J. of Genetics* 62: 93~100.
- Engels, W.R. 1981. Hybrid dysgenesis in *Drosophila* and the stochastic loss hypothesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 45: 561~565.
- Engels, W.R. & C.R. Preston. 1979. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: The biology of female and male sterility. *Genetics* 92: 161~174.
- Fukunaga, A. 1980. Sterility in *D. melanogaster* due to nucleocytoplasmic interactions. *J. of Heredity* 71: 349~352.
- Kidwell, M.G. 1983. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Factors affecting chromosomal contamination in the P-M system. *Genetics* 104: 317~341.
- Kidwell, M.G. 1986. P-M mutagenesis, pp 59~81. In D.B.Roberts(ed.), *Drosophila*; A practical approach. IRL press. Washington.
- Kidwell, M.G., J.F.Kidwell & P.T.Ives. 1977. Spontaneous nonreciprocal mutation and sterility in strain crosses of *Drosophila melanogaster*. *Mutation Res.* 42: 89~98.
- Lee W.H. 1978. Temperature sensitive viability of hybrid between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Japan. J. Genetics* 53: 339~334.
- Lee, W.H. & T.K. Watanabe. 1987. Evolutionary genetics of the *Drosophila melanogaster* subgroup. I. Phylogenetic relationships based on matings, hybrids and proteins. *Japan. J. Genetics* 62: 225~239.
- Lemeunier, F. & M. Ashburner. 1976. Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila*(Sophophora). II. Phylogenetic relationships between six species based upon polytene chromosome banding sequences. *Proc. R. Soc. London B.* 193: 275~294.
- Lemeunier, F., J.R. David, L. Tsacas & M. Ashburner. 1986. The *melanogaster* species group, pp. 147~256. In M. Ashburner *et al.*(ed.), *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol. 3e. Academic Press London.
- Park, M.Y. 1982. Genetic study on the hybridization between *Drosophila teissieri* and *D. mauritiana*. Master of Education Thesis, Pusan Natl. Univ.
- Schaefer, R.E., M.G. Kidwell & A. Fausto-Sterling. 1979. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Morphological and cytological studies of ovarian dysgenesis. *Genetics* 92: 1141~1152.
- Sturtevant, A.H. 1920. Genetic studies on *Drosophila simulans* I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 5: 488~500.
- Takamura, T. & T.K. Watanabe. 1980. Further studies on the lethal hybrid rescue(*Lhr*) gene of *Drosophila simulans*. *Japan. J. Genetics* 55: 405~408.
- Tsacas, L. 1980. Les groupes d'especes du sous-genre Sophophora Sturtevant(Diptera, Drosophilidae, *Drosophila*) et le role du fonctionnement des genitalia males dans la definition des taxons supraspecificques. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105: 529~543.
- Tsacas, L., C.H. Bocquet, M.Daguzan & A. Mercier. 1971. Comparason des genitalia males de *Drosophila melanogaster*, de *Drosophila simulans* et de leurs hybrides[Dipt. *Drosophilidae*]. *Ann. Soc. Ent. Fr.* 7: 75~93.
- Watada, M., Y. Inoue & T.K. Watanabe. 1986. Expansion of *Drosophila simulans* in Japan. *Zoological Science* 3: 873~883.
- Watanabe, T.K. 1979. A gene that rescues the lethal hybrids between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Japan. J. Genetics* 54:325~331.

Watanabe, T.K., W.H. Lee, Y. Inoue & M. Kawanishi. 1977. Genetic variation of the hybrid crossability between *Drosophila melanogaster* and *D.*

simulans. Japan. J. Genetics 52: 1~8.

(1993년 2월 8일 접수)