

자연집단에서의 초파리(*Drosophila melanogaster*)의
신돌연변이체(Surf Wings; *Srf*)*에 관한 연구

姜 永 善·朴 殷 浩
(서울대·大學院)

Studies on a New Wing Mutant (Surf Wings; *Srf*) of
Drosophila melanogaster Extracted from a Wild Population

Yung Sun Kang and Eun Ho Park
(Graduate School, Seoul National University)

(1971. 6. 7 수리)

SUMMARY

Genetic analysis of a new wing mutant, Surf wings (*Srf*), was performed. Mutant flies were extracted from a wild population of *Drosophila melanogaster* at the vicinity of Atomic Energy Research Institute, Seoul in August-September 1969.

1. The distal half of wings of heterozygotes (*Srf*/+) turned upwards about 40 degree from body axis, but flying ability was not disturbed. They overlap *Cy* in low frequency when they are grown below 22°C. This resembles with *Si* or *j* series, but wing margins are not rolled and diversified. Postscutellars are erected slightly, but they, in general, are not crossed. Any other external pleiotropic effects were not observed.

2. Penetrance and expressivity of both sexes are not complete. Their extents are variable with sex and temperature. These characters show maximum tendencies when the development is made at 22°C (♀ : P=0.996, E=0.932, ♂ : P=0.951, E=0.698).

3. The preliminary locus of *Srf* was determined to be 66.8 on the right arm of second chromosome by using recessive marker gene *cn bw*.

4. The homozygous flies (*Srf*/*Srf*) have shown perfect lethality. The hetero-

*신돌연변이체의 명명은 제10차국제유전학회의(Montreal, Canada, 1953)의 Brehme-Warren 및 Oliver (1959)의 제안을 따랐다.

zygotes (*Srf/+*), on the other hand, have shown to be viable and fertile. *Srf* chromosomes are kept in a balanced lethal system with *Pm* chromosomes which are associated with inversions. Hence, it is partially reasonable to suppose that *Srf* may persist in a natural population by the same mechanism.

5. Allelism test with *Cy* was also conducted. The fact that combination with *Cy* in the trans-phase (+ *Srf/Cy* +) is viable in contrast to the lethality of *Srf/Srf* and *Pm/Pm* indicates that *Srf* and *Cy* are not functionally allelic.

서 론

1910년 Morgan 에 의하여 초파리(*Drosophila melanogaster*)의 돌연변이체(*w*: white eye)가 최초로 발견된 이래 다양한 방법에 의하여 현재까지 약 3,000여 종에 달하는 돌연변이체가 알려져 있다(Lindsley and Grell, 1968). 이들의 대부분은 인위적인 방법에 의하여 실험실집단에서 유발된 것이나, 자연집단에서도 적지않은 수가 발견되고 있다.

이와같이 자연집단에서 일어나는 돌연변이현상은 생물진화의 중요한 요인이 될뿐 아니라, 종의 형성과정을 추구하는 데도 훌륭한 자료가 되고 있다. Ives (1945)가 미국의 초파리 자연집단에 존재하는 *cd* (cardinal)를 분석하여 자연집단내의 가지돌연변이체는 집단동태(population dynamics)를 추구하는 데 좋은 표식유전자(marker gene)가 될 수 있음을 시사한 이래, 자연집단에서의 돌연변이에 관한 연구는 여러 학자들에 의하여 널리 이루어지고 있다. 국내에서도 서울 및 광릉의 집단에서 *bw* (brown), *or* (orange)를 비롯하여 *p* (purple)와 같은 열성 가지돌연변이체가 Paik (1966)에 의하여 보고되었다.

저자는 1969년 8~9월에 걸쳐 원자력원(서울특별시 공능동 소재) 일대의 초파리 집단을 재료로 방사능 대기 오염 가능성을 조사하던중 날개에 빈이를 일으킨 개체를 얻어, 분석결과 신돌연변이체라는 결론을 얻어 그 결과를 발표하는 바이다.

재료 및 방법

초파리채집은 1969년 8~9월에 걸쳐 서울특별시 공능동 일대에서 이루어졌으며 특히 원자력원 구내의 야산의 300m 너비의 간격으로 6개 지역을 선정하여 호도표 발효시킨 사과 및 잠의물 넣은 trap을 설치하였다. 그뒤 1주일 간격으로 5회에 걸쳐 채집하였으며,

그 부근에서 sweeping도 병행하였다.

채집된 초파리는 실험실에 옮겨 *Drosophila melanogaster*만 골라낸 뒤 1쌍씩 분리 사육하였다. 그중 한 그룹에서 얻은 F₁(우9, ♂11)중 7개체(우4, ♂3)가 날개의 형질에 이상을 일으킨 빈이체임을 관찰하고, 채집된 153개체(우85, ♂68)를 조사한 결과 2개체(우1, ♂1)가 또한 동일한 빈이체임을 확인하였다. 위의 빈이체가 신돌연변이체(*Surf wings: Srf*)란 가정에 아래와 같은 4회에 걸친 방증실험을 실시했다.

실험 1. 연관군 및 생존력(viability)측정.

연관군을 추구하기 위하여 동형접합을 할 때의 생존도를 동시에 측정할 수 있는Wallace (1951)의 *Cy L/Pm* 방법을 약간 변형하여 *Pm* (Plum eye: associated second chromosome inversion)을 표식유전자

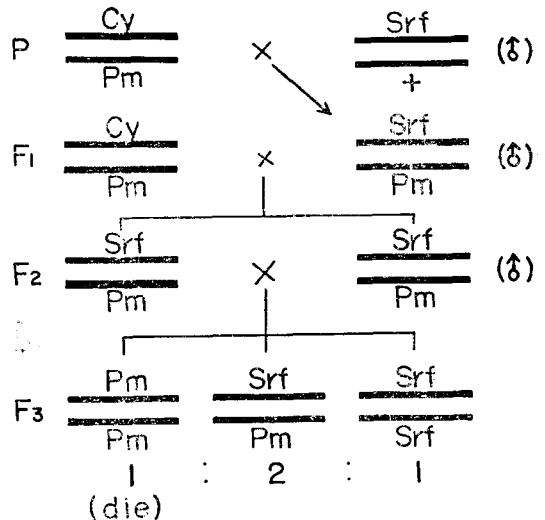


Fig. 1. Mating scheme for detecting the lethality of *Srf* genome on the second chromosome. *Cy*, *Pm*; these marker genes are associated with large complicated inversions.

로 사용하였다.

제집된 *Srf*(♂) 1개체를 *Cy/Pm* (♀) 3개체와 교배한 후 얻어지는 F_1 의 *Srf/Pm*(♂)을 *Cy/Pm*과 역교배하였다. 다음 F_2 에서 4~5쌍의 *Srf/Pm*개체를 골라 동계교배를하여 얻어지는 F_3 를 *Pm*과 *non-Pm*(wild eye)으로 구분 제수하고 이 양자의 출현비로 연관군과 생존도를 분석하였다. 만약 동일한 열색체에서 기원한 *Srf* 등형접합자(*Srf/Srf*)의 생존도가 정상이라면 $2Pm : 1non-Pm$ 이 될 것이며, 생존도의 감소에 따라 *non-Pm*의 출현율은 감소하여, 열성치사인자인 경우는 F_3 의 모든 개체는 *Pm*으로 나타나게 된다. 교배과정은 도표로 약술하면 Fig. 1과 같다.

*Cy/Pm*은 본과 실험실에서 계대배양 중인 것을 이용하였다.

실험 2. 표현율(表現率; penetrance) 및 표현도, (表現度; expressivity)에 미치는 온도의 영향

실험 1의 결과에 따라 *Srf*를 *Pm*과의 평형치사인자계(balanced lethal system)로 만들어 고정된 후 $19 \pm 1^\circ C$, $22 \pm 1^\circ C$, $25 \pm 1^\circ C$ 및 $28 \pm 1^\circ C$ 의 항온기에서 각각 구분사육하여 온도의 변화에 따른 *Srf*의 표현율 및 표현도를 각각 측정하였다.

체축(body axis)과 익축(wing axis)이 이루는 각도에 따라 20° 이상은 강표현형질(strong phenotype; a) $20^\circ \sim 5^\circ$ 는 약표현형질(weak phenotype; b), 그리고 5° 이하는 야생형과 일치하는 것 (c)으로 간주하였다. 표현율 및 표현도는 Timoféef Ressovsky (1931, cited from Sang, 1963)의 공식에 의하여 산출하였다. $25^\circ C$ 의 경우를 예로써 보면 Table 1과 같다.

Table 1. Penetrance and expressivity ($25^\circ \pm 1^\circ C$) of mutant gene *Srf*. *Srf* chromosomes are kept in a balanced lethal system with *Pm* chromosomes

Sex	No. of flies scored	Phenotypic expression			Penetrance \pm S.E	Expressivity \pm S.E
		a*	b*	c*		
♀	892	631	231	30	0.966 ± 0.006	0.732 ± 0.015
♂	964	368	451	145	0.850 ± 0.011	0.449 ± 0.017
Total	1856	999	682	175	0.906 ± 0.007	0.594 ± 0.012

a*: Strong phenotypic class ($\angle WOB > 20^\circ$)

b*: Weak phenotypic class ($20^\circ < \angle WOB < 5^\circ$)

c*: Wild type class ($\angle WOB < 5^\circ$)



실험 3. 유전자좌위(gene locus) 결정

실험 1에서 연관군의 결과에 따라 백색안의 표현형질을 나타내는 제2염색체의 *cn bw*(cinnabar; 2-57.5 brown; 2-104.5)를 표식유전자로 사용하여 삼점결정 교배(3-point test cross)를 실시하였다.

Fig. 2와 같이 *cn+bw/+Srf+*(♀)에 *cn bw*(♂)을 교배하여 F_2 의 교차가를 측정하고, Kojima 및 Dalebroux(1965)의 방법으로 $25^\circ C$ 에서의 *Srf*의 침투도를 감안하여 교차율을 산출하였다.

*cn bw*는 본과 실험실에서 계대배양 중인 것을 이용하였다.

실험 4. *Cy*와의 대립형질 추구

*Pm*과 평형이 유지된 *Srf/Pm*(♂)을 *Cy/Pm*(♀)과 교배시켰다. 여덟서 기대되는 F_1 의 유전형의 비는 *Srf/Pm* (1) : *Cy/Pm* (1) : *Srf/Cy* (1) : *Pm/Pm* (lethal)이 될 것이다. 따라서 이들을 안색으로만 제수하면 *non-Pm*은 모두 인자형이 *Srf/Cy*일 것이므로,

*Srf*의 불안정한 침투도나, *Cy*와의 형질상의 혼돈으로 야기되는 실험오차를 최대한으로 배제할 수 있을 것이다.

또한 *Srf*는 실험 1의 결과 *Cy*와 같이 열성치사인자로 작용하므로(Table 3) *Cy*와 *Srf*를 trans 상태로 조합시켜, 그의 생존도를 *Pm : non-Pm* 출현비로 측정하므로써 *Cy*와의 대립형질 관계를 추구하였다. 본 실험에서 표식 유전자로 사용한 돌연변이체의 약호(symbol) 및 유전자좌위는 Lindsley 및 Grell (1968)의 보고서에서 인용하였다.

모든 실험에서의 초파리 사육은 환천에 옥수수 분말과 설탕 및 활성효모를 첨가한 표준배지(standard medium)를 이용하였으며, 곰팡이 방지용으로 약 0.5%의 프로피온산(propionic acid)을 추가하였다. 또 실험 2(온도별 표현율 및 표현도)를 제외한 모든 실험은 $25 \pm 1^\circ C$ 의 항온실 및 항온기 내에서 이루어졌다.

초파리를 교배시켜 계속해서 3~5일 간격으로 5회씩

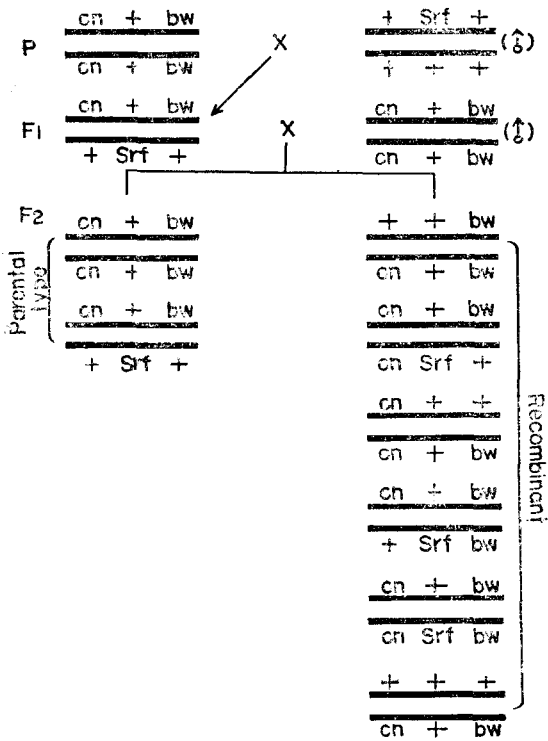


Fig. 2. Mating scheme for determining the locus of *Srf* gene on the second chromosome.

의 제내배양한 후 양친은 제거하였고, 이수는 파노의 초파리가 유포되어 나온후 7일간 양육했다.

결 과

1. 표현형질

이런접합(*Srf/+*)을 할 경우 날개의 중앙 후단 부분이 반곡되어 올라가 체축과 약 40°의 각도를 이룬다 (Plate 1). 이와같은 표현 형질은 *Si* (*Ski*: 2--36), *si-3* (*ski-3*: 3--46.5) 및 *j*계통(*jaunty* series: 2--48.7)과 유사하나, 일반적으로 양쪽 날개의 선단부위가 벌어지지 않고 함께 로케져 올라간 점이 특이하다. 또한 날개의 측면은 안으로 말리지 않아서 날개를 가로 지르는 직선과 동일 경면상에 놓인다. 후능상부연강모(後脛狀部探測毛, postscutellar)는 야생형에 비해 약간 올라갔으나, *cu* (*curled*: 3--50.0)와 같이 격립하지 않고, 양 강모의 선단이 서로 꼬차되지도 않는다 (Plate 2). 22°C 이하에서 사육할 경우 드물게나마 *Cy*와 같은 형태를 나타내는 지체도 관찰되었다.

우화직후 날개가 펼쳐나오면서부터 시작되는 건조기에 흰질이 발견되어 우화로부터 5분 이내에 반곡형성이 완료되는데, 그럼에도 불구하고 비행 능력에는 하등의 지장이 없는 것을 관찰하였다. 그 밖의 의성은 야생종과 유의한 차이를 나타내지 않는 점으로 비루어 *Srf* 유전자와 의적인 부수효과 (pleiotropic effect)는 없는 것으로 생각된다.

2. 연관관 및 생존도

순대선택종을 하기 위하여 *Srf*의 등재교배를 시도했으나, 계속 이생량이 출현하였다. *Srf/+*의 등재 교배에서는 Table 2와 같은 결과를 얻었다. Table 2의 관찰치에서 볼 때는 *Srf*의 분리비율 추측치 더러우나 25°C 때의 *Srf*의 평균 표현율인 0.906임을 감안해서 생각하면 2:1로 분리한다고 볼 수 있었다 ($\chi^2=0.13$, $d.f=1$, $p>0.02$). 따라서 이와같은 결과는 *Srf*가 우성적 형질이며, 아울러 일생치사인자로 작용함을 암시해 주고 있다. 그러나 실제 관찰치에서 나타난 오차가 표현율의 영향 때문인지 혹은 *Srf/+*의 생존도가 야생형 (+/+)에 비해 저하되어 초래된 결과인지는 불분명하다. 이와같은 의문점은 Fig. 1의 F₂ 결과를 증명한 Table 3에서 모든 개체가 *Pm*형질을 나타내고 non-*Pm*은 출현하지 않는다는 사실로 비루어 *Srf*는 *Pm*과 밀접치사체를 형성하고, 등형접합자는 완전 치사됨이 명백하다고 하겠다. 더욱이 이러한 결과는 *Srf*가 *Pm*과 동일한 인공군인 제2염색체에 존재함을 아울러 시사해 주고 있다. 표식 유전자로 사용한 *Pm*은 일생체 단계에 걸쳐 역위(*inversion*)가 제거되어 거의 완전한 그자역체

Table 2. F₁ data of *Srf/+* × *Srf/+*

Phenotype	Observed No. of flies	Coefficient of correction	Corrected No. of flies	Expected No. of flies
<i>Srf</i>	520	1.10*	583	578
+	337	0.84	284	289
Total	867	—	867	867

*1.10 = $\frac{1}{\text{penetrance}}$ $\chi^2=0.13$, $d.f.=1$, $p>0.20$

Table 3. F₂ data of Fig. 1: *Srf/Pm* × *Srf/Pm*

No. of Plum eyed flies	No. of wild eyed flies	Total
1,852	None	1,852

자(crossover suppressor)로 작용하므로 *Srf/Pm*의 교차의 의하여 야기될 수 있는 non-*Pm*의 출현 가능성을 배제하고 있다(Swanson, Merz and Young, 1967)

3. 온도변화에 따른 표현율 및 표현도의 변화

Table 4는 사육온도에 따른 *Srf*의 표현율 및 표현도의 변화를 종합한 것이다. 표현율의 변화를 서로 비교할 때 25°C군은 암컷인 경우 0.966이고, 19°, 22° 및 28°C에서 각각 0.970, 0.996, 그리고 0.967로서 19°C 군을 제외한 다른 온도군에서 유의한 변화(22°C: $\chi^2=43.49$, 28°C: $\chi^2=115.56$, d.f.=1, $p<0.01$)를 나타내었다. 한편 수컷인 경우는 25°C군에서 0.850으

로서 같은 온도의 암컷에 비해 현저한 차이($\chi^2=147.98$ d.f.=1, $p<0.01$)를 보여 주며, 19°, 22° 및 28°C군에서는 각각 0.838, 0.961 그리고 0.856으로서 22°C군에서만 유의한 변화($\chi^2=128.96$, d.f.=1, $p<0.01$)를 나타낸다. 이와같이 암·수 다 침투도는 22°C에서 사육할 때 거의 완전함을 보여 주었고, 22°C를 기준으로 온도의 변화에 따라 감소되는 추세를 나타낼 수 있다. 또한 25°C의 경우 암컷 아니라 28°C를 제외한 온도에서 암, 수간에 현저한 차이(19°C: $\chi^2=187.14$, 22°C: $\chi^2=53.40$, d.f.=1, $p<0.01$)를 나타낸다. (Table 4, Fig. 3 left),

Table 4. Penetrance and expressivity of *Srf* gene at various temperature

Female						
T°C	No. of scored	a	b	c	Penetrance ±S.E	Expressivity ±S.E
19	951	797	125	29	0.970±0.006	0.864±0.011
22	942	874	64	4	0.995±0.002	0.932±0.008
25	892	631	231	30	0.966±0.006	0.732±0.015
(control)						
28	877	537	223	117	0.867±0.011	0.707±0.016
Male						
T°C	No. of scored	a	b	c	Penetrance ±S.E	Expressivity ±S.E
19	901	510	245	146	0.838±0.012	0.675±0.017
22	871	584	253	34	0.961±0.007	0.698±0.016
25	964	368	451	145	0.850±0.011	0.449±0.017
(control)						
28	667	334	187	96	0.856±0.014	0.673±0.018

한편 표현도는 암컷의 경우 25°C군에서 0.732이며 19°, 22° 및 28°C군에서는 각각 0.864, 0.932 그리고 0.707이 되어 28°C군을 제외한 모든 온도 사이에서 현저한 변화(19°C: $\chi^2=97.58$, 22°C: $\chi^2=261.58$, d.f.=1, $p<0.01$)를 보여 주었다. 수컷인 경우는 25°C군에서 0.449로서 동일한 온도의 암컷에 비해 유의하게 낮았으며($\chi^2=278.39$, d.f.=1, $p<0.01$), 28°C군을 제외한 다른 온도에서도 암, 수간에 현저한 차이(19°C: $\chi^2=172.33$, 22°C: $\chi^2=330.58$, d.f.=1, $p<0.01$)를 나타내었고, 모든 온도군 사이에서도 동일한 결과(19°C: $\chi^2=162.94$, 22°C: $\chi^2=209.05$, 28°C: $\chi^2=134.97$,

d.f.=1, $p<0.01$)를 보여 주었다. (Table 4, Fig. 3 right) 특히 22°C에서 사육할 경우 표현도는 키코프에 달하여, 약 0.5%인 개체는 *Cy*와 같은 형질을 나타내었다. 이와같이 *Srf*의 표현도는 표현율보다 온도의 변화에 따라 심한 변이폭을 나타내었으며, 암수간에 이 점이 더욱 현저하다.

4. 유전자 좌위 결정

Table 5는 *cn bw Srf*의 3 점검정교배(Fig. 2) 결과를 종합한 것이다. F₂에서 불배 교차형 중 +와 그의 상호 교차형(reciprocal recombinant)인 *cn Srf bw*의 출현율이 3.6%로서 가장 적게 나타났다. 이러한 결과는

*Srf*가 *cn*과 *bw* 사이에 위치함을 시사해 준다. 또한 *cn-Srf*사이의 교착율은 38.4%, *Srf-bw*는 9.5%를 나

타내어 *Srf*의 유전자좌위는 대체로 제2염색체의 우완(right arm)의 전반부에 해당하리라 볼 수 있다.

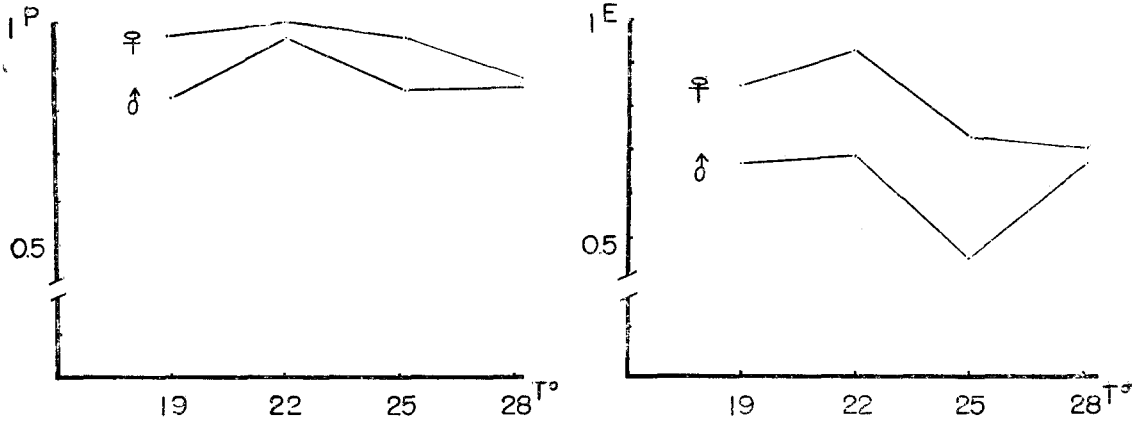


Fig. 3. Graph showing tendency of penetrance and expressivity of table 4.

Table 5. Preliminary estimation of the locus of *Srf* gene

Phenotype	Observed No. of F ₂ flies	Corrected No. of F ₂ flies*
<i>cn+bw</i>	512	511
<i>+Srf+</i>	570	626
<i>cn++</i>	308	306
<i>+Srf bw</i>	368	404
<i>++bw</i>	132	96
<i>cn Srf+</i>	23	25
<i>+++</i>	118	62
<i>cn Srf bw</i>	10	11
Total	2,041	2,041

*Based upon method of Kojima and Dalebroux(1965).

Distance between *cn* and *Srf* gene;

$$\frac{96+25+62+11}{2,041} = 9.5\%$$

Distance between *bw* and *Srf* gene;

$$\frac{306+404+62+11}{2,041} = 38.4\%$$

cn.....9.5.....*Srf*.....38.4.....*bw*
57.5...(9.3).....66.8...(37.7).....104.5

4. *Cy*와의 대립형질 관계

Table 6은 *Cy/Pm*과 *Srf/Pm*의 교배에서 얻어진 개체를 *Pm*과 non-*Pm*으로 구분 계수한 결과를 나타낸 것이다. *Cy/Srf*의 단자형은 갖는 non-*Pm*의 출현

Table 6. Result of cross designed to study the functional allelism of *Srf* with *Cy*: *Cy/Pm* × *Srf/Pm*

No. of <i>Pm</i> eyed flies(2*)	No. of wild eyed flies(1*) (<i>Cy/Srf</i>)		Total
	<i>Cy</i> type	<i>Srf</i> type	
	1,177	11	
2,511	1,188		3,699

*Expected Mendelian ratio $x^2=2.46$, d.f.=1, $p>0.10$

율이 Mendel의 비(1/3)로 출현하였으며 ($x^2=2.46$, d.f.=1, $p>0.10$), *Cy/Srf*의 개체를 날개 형질로 볼 때는 99%가 *Cy*형으로 나타났다.

이러한 결과로 미루어 *Srf*와 *Cy*가 trans상태일때 *Cy/Cy*와 *Srf/Srf*가 치사됨에도 불구하고 그들은 생존도에 하등의 영향을 받지 않았다. 따라서 *Cy*와 *Srf*는 최소한도 기능적인 대립 형질은 아님이 명백하다.

논 의

일찍이 Waddington(1940)은 *Cy*를 이용하여 그의 형질 발현기작은 우화 직후인 건조기에 날개의 포면과 이면의 수축도의 차이에서 기인된다고 밝힌바 있다. *Srf*도 건조기에 그 형질이 나타남은 발현기작이 *Cy*와 유사함을 시사해주고 있다. 그러나 *Cy*와 같이 만곡도가 극심하지 않고 두 날개의 선단부가 벌어지지 않

는 다른 점은 *Cy*와 구분할 수 있는 특색이라 하겠다.

돌연변이가 염색체이상(chromosomal aberration)과 관계 있다는 사실은 널리 알려지고 있다. 광범위하게 연구된 초파리에서 볼 때 현미경 밑에서 뚜렷한 염색체 이상이 관찰되지 않는 점돌연변이(point mutation)라 해도 실제로는 그들의 대부분이 미세한 부위의 염색체 이상과 관계있다고 알려지고 있다(Spencer, 1957, Lindsley and Grell, 1968). *Cy*와 같이 역위가 개재된 돌연변이의 유전적인 특성은 우성형질로 등형접합의 경우 치사작용을 나타내지만, 이형접합 때에는 강력한 교차억제자로 작용하여 교차율을 현저히 감소시킨다(Swanson, Merz and young, 1967). 실험 4의 결과 *Srf*는 *cn-brw*간의 교차율을 감소시키는 경향이 없는 것으로 미루어 아마도 염색체 역위와는 무관한 것으로 추측된다.

염색체 결실(deficiency)에 의하여 야기된 돌연변이는 그 정도가 미세하다 할지라도 유전자의 손실로 인하여 열성치사인자로 작용하며, 외부로 나타나는 형태적인 변화는 우성으로서 유전된다. 특히 *N* (Notch), *M* (Minute)의 대부분에서는 현미경적인 염색체 이상을 찾아볼 수 없으나 결실이 개재되었다는 점이 알려지고 있다(Swanson, Merz and young, 1967). 이러한 견지에서 볼 때 *Srf*가 비록 점돌연변이라 추측되나, 유전적인 특성은 결실과 관련되었으리라는 점을 간접적으로 시사해 주고 있다.

일반적으로 유전자활동(gene action)은 환경적인 제반요소와 상관관계를 갖는다는 점은 널리 알려진 사실이며(Stahl, 1969), 실제로 *Cy*, *j*와 같이 만곡된 날개를 지니게 하는 유전자는 온도의 상승에 따라 표현율과 표현도는 증가하는 추세를 보여 주며, 한편 저온(20°C 이하)에서 사육할 경우는 현저히 감소된다. 이와같이 환경의 변화에 따른 표현율 및 표현도의 변화는 각 돌연변이체에 따라 특이하여 그들의 유전적인 특성이 될 수 있다(Lindsley and Gell, 1968). *Srf*의 표현율 및 표현도가 22°C에서 최고조에 달하며, 오히려 고온에서 감소하는 경향은 *Cy*, *j*와는 대조적인 특성이라고 볼 수 있다. 또한 수컷이 암컷에 비해 표현율 및 표현도가 현저히 낮고 이점이 표현도에 있어서 더욱 심하다는 본 연구의 결과는 *Srf*의 온도에 대한 민감도가 성에 따라 다르다는 점을 시사해 주고 있다. 아울러 *Srf*는 불완전한 침투도 때문에 이것을 표식유전자로 이용하기는 부적합하다고 사료되며, Brehme-Warren (1958)의 돌연변이 등급기준에 따르면 제2급인 Rk2에

해당하리라 본다.

초파리집단의 진화과정에 미치는 염색체역위 현상은 많은 학자들에 의하여 광범위한 조사가 이루어 졌다. Ives (1947)는 미국의 초파리 자연집단을 분석하여 그들의 제2염색체에 상당수의 역위가 개재함을 밝혔고, Watanabe 및 Oshima (1966) Oshima 및 Watanabe (1968) 그리고 Oshima(1969)는 일본의 자연집단에 존재하는 제2염색체 역위가 열성치사인자와 이형접합을 형성하여 치사인자의 유지(persistence)에 중요한 역할을 하고 있음을 강조한 바 있으며, 그 뿐만 아니라 가시돌연변이인 경우도 그러하다는 점을 Watanabe(1969) 등이 지적하고 있다. 국내에서는 안양집단에서 제2 및 염색체에 역위가 존재함을 Paik 등(1969)이 보고하였다 이와같은 초파리의 역위다형성(inversion polymorphism)은 *Drosophila virilis*를 제외한 모든 초파리 속에서 공통적이며 집단의 유전적인 다양성을 유지하는데 있어 중요한 역할을 한다고 볼 수 있다. 더욱이 자연 집단에서는 열성치사인자가 흔히 나타난다. 극히 악성적인 이들 유전자를 집단내에 어떠한 빈도로나 유지시키는 부분적인 기작으로서 역위와의 평형치사현상이 제시되고 있다(Tompson, 1960, Wallace, 1970). 따라서 *Srf*가 열성치사인자로서 역위가 개재된 *Pm*과 열성치사제를 형성한다는 본 연구 결과는 그들이 자연집단 내에서도 소멸되지 않고 어떠한 빈도로나 유지될 수 있다는 가능성을 시사해 주고 있다.

Tokunaga(1967)는 *y Tft Bl*을 표식유전자로 이용한 삼점검정교배에서 이중교차체인 *y Tft Bl*과 그의 상호교차체인 +의 출현율이 1:1이 되지 않고 +가 현저히 높음을 보고하였다. 또한 Rockwell(1969)도 *ec vs⁶¹¹ v*를 이용한 실험에서 모든 그르프의 상호교차체가 1:1로 분리되지 않음을 관찰하고 그 가능한 요인으로 교차에 의하여 새로히 형성된 유전 배경(genetic background) 때문에 야기된 표현율내지 생존도의 변화를 제시한 바 있다. *cn Srf brw*를 이용한 본 실험에서도 F₂의 각 상호교차체가 표현율로 수정했음에도 불구하고 현저한 차이를 나타내었다는 점은 Rockwell(1969)이 제시한 가능성 때문이 아닌가 생각된다.

Benzer (1955)가 T₄파아지(T₄ phage)를 재료로 교차가 일어날 수 있는 단위는 DNA의 1개의 뉴클레오타이드(nucleotide)까지도 가능하리라는 점을 시사하고 기능적인 단위의 유전자로서 시스트론(cistron) 개념을 도입하였다. 이러한 개념하에서 고안된 cis-trans 방법에 의한 대립형질 검정으로 종전에는 단일한 유전자라

위라 생각되었던 많은 좌위가 실제로는 위대립인자(pseudoallele)로 형성되었음이 알려졌고, 그뒤 이러한 방법은 파이카나 뉴로스포라(Neurospora)와 같은 하등성물 뿐만아니라 초파리에도 적용될 수 있음이 밝혀졌다. (Weishons, 1965 Hayes, 1968). 여기서 trans 상태로 존재하는 두 열성치사인자를 갖는 개체가 생존할 수 있다면 그들은 최소한도 서로 다른 시스트론에 위치할 것이 예측된다. 다시 말하면 그들은 기능적인 대립형질은 아니라는 것이다. 실험4의 결과 *Cy*와 *Srf*가 trans 상태임에도 불구하고 Mendel의 비로 나타남은 그들이 최소한도 기능적인 대립형질은 아님이 명백하다. *Cy*는 암색체의 전부위에 걸쳐 역위가 개재되었으므로 *Srf*와 cis상태로 조합시키기는 불가능 하리라 생각된다.

집단유전학적인 견지에서 볼 때 진화는 집단의 유전자 빈도나 혹은 유전자형의 집단적인 변화라고 풀이할 수 있다. 이러한 변화를 제공하는 유일한 근본적인 원천으로서 돌연변이 현상을 들 수 있으며, 이에 의하여 형성된 집단의 유전적인 다양성은 개개의 유전자가 약성일지라도 변화된 새로운 환경에 대처할 수 있는 적응성을 부여한다. (Carson, 1969; Wallace, 1970). 전세계에 걸쳐 초파리의 집단은 수백종류에 달하는 가지 돌연변이체를 보유하고 있으며, 성연치사인자의 경우는 가장 우위를 점한다. (Spencer, 1957, Dobzansky, 1970). 국내에서도 서울, 광능, 대구 및 나주의 집단에서 많은 수의 열성치사인자가 축적되어 유전적인 다양성이 제시된 바 있다. (Paik, 1958, Paik, 1959 a,b Paik, 1960, Paik, 1966). 이와같은 유전적인 다양성은 통계적인 수준에서도 증명할 수 있다. Rasch 등 (1971)과 같이 초파리의 배우자당 DNA 총량을 11×10^{10} dalton으로 추산하면 뉴클레오타이드 쌍으로는 약 1.6×10^8 쌍이 될 것이다($11 \times 10^{10}/660 = 1.6 \times 10^8$). 1개의 유전자가 1,500개의 뉴클레오타이드쌍으로 구성되었다면 유전자의 총수는 1.0×10^6 개가 될 것이다. 돌연변이 돌연율을 10^{-6} /locus/generation(Wallace, 1970)으로 계산하면 최소한도 모든 배우자는 어느 유전자 좌위엔가 돌연변이를 갖게될 것이다 ($1.0 \times 10^6 \times 10^{-6} = 1$). 따라서 *Srf*의 돌연변이체가 원자력원 일대에서 얻어졌다고 해도 그 기원이 원자력원이라는 특수한 환경인데 기인 했다고 단정하기는 어려우며, 이 점에 대하여는 보다 광범하고, 재민한 조사가 필요하다고 생각된다.

결 론

저자는 1969년 8~9월에 건지 원자력원(서울특별시 공릉동)일대의 초파리(*Drosophila melanogaster*) 자연집단을 조사한 바, 날개에 번이를 일으킨 실돌연변이체(Surf wings: *Srf*)를 발견하여 다음과 같은 유전분석 결과를 얻었다.

1. 본 돌연변이체는 우성형질로서 이형접합일 경우 날개의 끝 부분이 체측에 비하여 약 40°정도 반곡되어 올라간다. 그러나 비행능력은 저해되지 않는다. 22°C 이하에서 사육할 때 간혹 *Cy*와 같은 형질을 나타내는 수도 있었다. 이들의 형질은 *Si* 및 *j*계통과 비슷하나 역번이 안으로 말리지 않고 선단부가 벌어지지 않는다. 후능상부연강모는 약간 올라간 편이나 보통 서로 꼬차 되지 않는다. 기타 외적인 *Srf*의 부수효과는 없는 것으로 생각된다.

2. 침투도(P)와 표현도(E)는 암, 수 다 불완전하고 성별 사육온도별로 현저한 차이를 나타낸다. P 및 E는 22°C인 경우 최고조에 달했다. (우 : P=0.996, E=0.932, ♂ = P=0.961, E=0.698).

3. 유전자 좌위는 제2염색체의 66.8 단위 정도라고 생각되며, 표식유전자로서는 *cn bw*를 사용하였다.

4. 동형접합(*Srf/Srf*)의 경우 완전치사작용을 나타내나, 이형접합(*Srf/+*)는 생존력이나 출산력에 영향이 없었다. 본 돌연변이체는 역위와 관계된 *Pm*과 평형치사제를 형성한다. 따라서 이러한 특성은 자연집단 내에서 이들이 유지될 수 있다는 가능성을 제시하였다

5. *Cy*와 대립형질 관계를 추구한 결과 trans-phase (+*Srf/Cy*+) 때 *Srf/Srf* 및 *Cy/Cy*가 치사임에도 불구하고 생존도에 하등의 영향을 미치지 않는 것으로 비루이 기능적인 대립형질은 아닐 것이다.

문 헌

- Benzer, S., 1955. Fine structure of a genetic region in bacteriophage. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* **41** : 341—354.
- Brehme-Warren, K., 1958. Valuation or rank of mutants. *DIS* **32** : 115.
- , and C.P. Oliver, 1959. A discussion on *Drosophila* terminology. *Proc. X Int. Congr. Genet.* Montreal **1** : 497—498.

- Carson, H. L., 1969. Maintenance of lethal and detrimental genes in natural populations (Symposium 15. the XII International Congress of Genetics). *Japan. J. Genet.* **44**, Suppl. 1 : 225—227.
- Dobzansky, T., 1970. Genetics of evolutionary process. Columbia Univ. Press. New York. pp. 95—125.
- Hayes, W., 1968. The genetics of bacteria and their viruses. 2nd Edition. John Wiley & Sons Inc. New York. pp. 127—157.
- Ives, P.T., 1945. The genetic structure of American populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **30** : 167—196.
- , 1947. Second chromosome inversions in wild populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **1** : 42—47.
- Kojima, K. and M. Dalebroux, 1965. A procedure for analyzing three-point test data when one gene shows low penetrance. *DIS* **40** : 49—52.
- Lindsley, D.L., and E. H. Grell., 1968. Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Wash. Publ. No. 627.
- Oshima, C., 1969. Persistence of some recessive lethal genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Japan. J. Genet.* **44**, Suppl. 1 : 209—216.
- , and T.K. Watanabe, 1968. Significance of loci of the persisting lethal genes. *Ann. Rep., Nat. Inst. Genet. Japan* **19** : 53—54.
- Paik, Y. K., 1958. Genetic analyses of lethal mutation in Korean populations. *DIS* **32** : 145—147.
- , 1959 a. Further studies of lethal concentration in a Korean population of *Drosophila melanogaster*. *DIS* **33** : 152.
- , 1959 b. Nonrandom distribution of lethal genes in the second chromosome of *Drosophila melanogaster* in natural populations. *DIS* **33** : 153.
- , 1960. Genetic variability in Korean populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **14** : 293—303.
- , 1966. Genetic variabilities in second and third chromosomes from Korean populations of *Drosophila melanogaster*. *Japan J. Genetics* **41** : 325—333.
- , U.C.Hong and K.C. Sung, 1969. Inversions of a Korean *Drosophila melanogaster* population. *DIS* **44** : 67—68.
- Rasch, E.M., H. J. Barr and R.W. Rasch, 1971. The DNA content of sperm of *Drosophila melanogaster*. *Chromosoma* **33** : 1—18.
- Rockwell, R.F., 1969. *Drosophila melanogaster* linkage data ; *vs*⁶⁷¹ (vesiculated-671). *DIS* **44** : 52—53.
- Sang, J.H., 1963. Penetrance, expressivity and thresholds. *J. Heredity* **54** : 143—151.
- Spencer, W.P., 1957. Mutations in wild populations in *Drosophila*. In: *Advances in Genetics*. Academic Press Inc., New York. **1** : 359—402.
- Stahl, F.W., 1969. The mechanics of inheritance. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. pp. 193—197.
- Swanson, C.P., T. Merz and W. J. Young, 1967. Cytogenetics. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey pp. 93—124.
- Thompson, P.E., 1960. Effects of some autosomal inversions on lethal mutation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **45** : 1567—1580.
- Tokunaga, C., 1967. Recombination frequency between tufted and bristle. *DIS* **42** : 40.
- Waddington, C.H., 1940. The genetical control of wing development in *Drosophila*. *J. Genet.* **41** : 75—139.
- Wallace, B., 1951. Genetic changes within populations after X-irradiation. *Genetics* **36** : 612—628.
- , 1970. Genetic load. Its biological and conceptual aspects. Prentice-Hall Inc., New Jersey. pp. 20—30.
- Watanabe, T.K., 1969. Persistence of a visible mutant in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Japan. J. Genet.* **44** : 15—22.
- , and C. Oshima, 1966. Distribution of natural lethal genes on the second chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Japan J. Genet.* **41** : 367—378.
- Welshon, W.J., 1965. Analysis of a gene in *Drosophila*. *Science* **150** : 1122—1129.

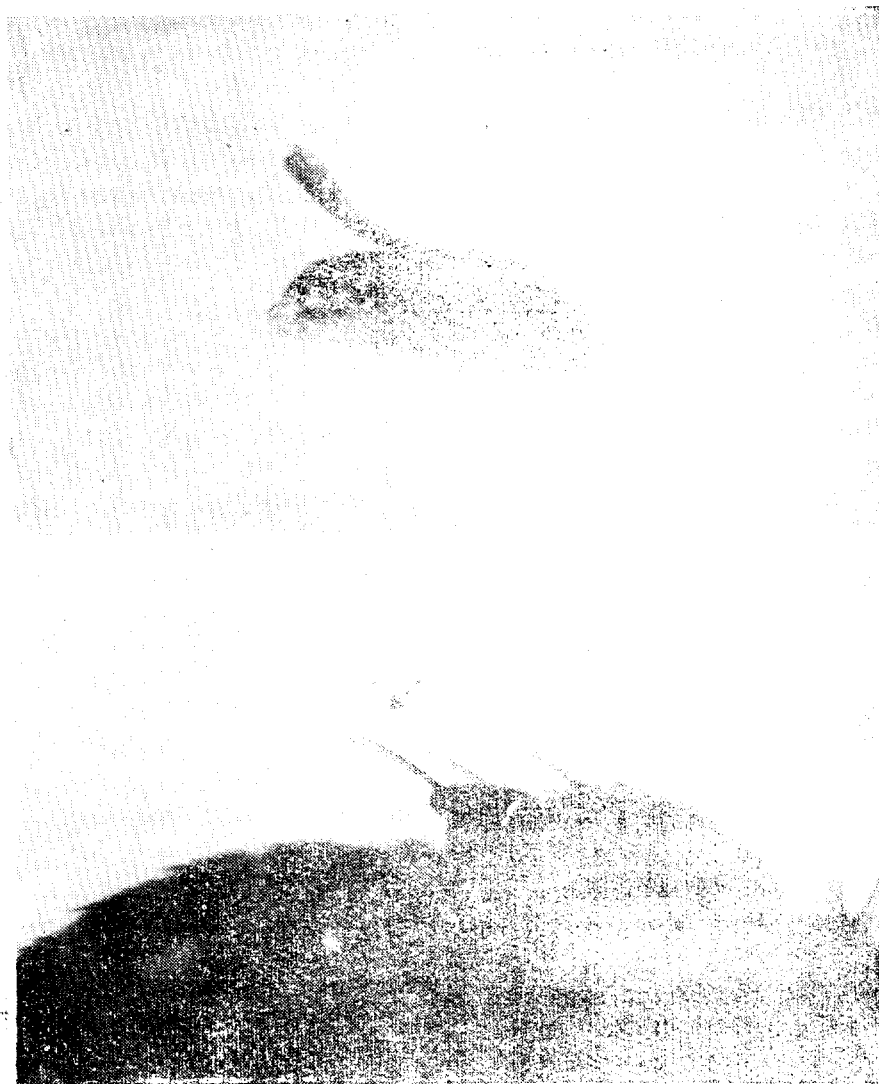


Plate 1. *Srf* (♀). Distal half of wings are upturned.

Plate 2. Postscutellars of *Srf*. Postscutellars are erected slightly.