

초파리의 보행행동에 관한 인위도태와 자연도태에 의한 유전적 효과

秋 鍾 吉 · 李 賢 花

(中央大 文理大 生物學科)

Effects of Artificial and Natural Selection on Walking
Behavior in *Drosophila melanogaster*

Jong Kil Choo and Hyun Wha Lee

(Department of Biology, Chungang University)

(Received February 19, 1983)

SUMMARY

Selections for rapid and slow walking behavior were carried out with the populations, derived from Oregon-R and lethal free strain of *Drosophila melanogaster*. The behavior was measured by means of connected test-tube apparatus.

The populations responded effectively to the artificial selection, and it reached the selection plateau after 7 generations. The realized heritability for the first 10 generations was estimated to be about 9~14% for the rapid walking behavior, and those for slow walking behavior was about 11~16%.

The results of hybridization analysis between selected populations at generations 8 and 10 indicated that some polygenes showing a slow walking behavior were partially dominant over polygenes controlled rapid trait.

The populations selected for rapid and slow walking behavior were relaxed after 10 generations of selection. The response to natural selection of rapid population was completely returned to their neutral states after only 5 generations. Such phenomena would be explained by the genetic homeostasis resulted from an action of natural selection. However, the slow population did not make any difference from walking scores of their original artificial selection. It seems reasonable to assume that the slow walking behavior was possibly controlled by a major gene.

* 본 연구는 한국과학재단 연구조성비 (1982)에 의하여 이루어진 것임.

서 론

곤충의 행동에 관한 유전학적 연구는 많은 연구자들에 의하여 분석되어 왔다. 특히 초파리에 대하여 주광성 행동과 주지성 행동이 유전자에 의하여 조절되고 있음은 오래전부터 여러 연구자들에 의해서 밝혀진 바 있다 (Hirsch, 1959; Erlenmyer-Kimling *et al.*, 1962; Dobzhansky and Spassky, 1962; Walton, 1968, 1970). 이들은 특수하게 고안된 maze apparatus를 사용하여 주광성 및 주지성 행동에 대한 positive와 negative의 성질을 나타내는 행동을 분리하고, 분리된 양 집단에 대하여 잠종분석 및 diallel cross에 의한 유전분석을 행하였다. 이러한 분석결과 이들 행동은 polygene에 의하여 조절되는 양적 형질임을 밝힌 바 있다. 한편, 이들 행동의 유전율은 연구자에 의하여 다소 차이는 있으나 대체로 주광성 행동의 경우 약 10% 이내로 나타났으며 주지성 행동은 약 5% 이내였음을 보고한 바 있다. 또한 negative 주광성 행동의 유전자가 그리고 positive 주지성 행동의 유전자가 각각 partial dominance의 효과가 있음을 밝힌 바 있다 (Walton, 1968, 1970; Choo, 1975a). 한편 Choo (1975c)는 *Drosophila melanogaster*에 대한 보행행동의 도태 실험에서도 주광성이나 주지성과 같이 polygene에 의하여 조절됨을 밝혔으며, 보행행동의 slow gene이 rapid gene에 대하여 partial dominance를 나타내었고 각각 26%와 7%의 유전율을 나타내고 있음을 보고하였다. Dobzhansky and Spassky (1969)와 Choo (1977)는 주광성 행동에 대한 artificial selection을 행한후 natural selection에 의한 유전자의 행동을 분석한 결과 이들 행동이 genetic homeostasis의 성질이 있음을 보고한 바 있다.

본 실험은 *Drosophila melanogaster*의 보행행동에 관한 유전학적 분석의 일환으로 Choo (1975c)에 의하여 고안된 connected test tube apparatus를 사용하여 rapid와 slow성질을 나타내는 형질에 대하여 방향성 도태의 방법으로 15세대동안 분리하였다. 또한 분리된 양 집단에 대하여 유전율 및 잠종분석에 의한 dominance의 효과를 분석하였고, selection의 10세대째부터 natural selection에 의한 유전적 효과들을 조사하였다.

실험재료 및 방법

1. 실험재료

실험에 사용한 *Drosophila melanogaster*는 1979년 9월 경기도 반월지역에서 sweeping method로 채집된 수컷 200마리에 대하여 *Cy/Pm*법으로 제 2 염색체의 평균 생존력이 33.3%인 정상 생존력을 나타내는 lethal free집단 (이하 L-F집단이라 함)을 대상으로 하였다. 그리고 실험실에서 오랜 세대에 걸쳐 사육해온 Oregon R계통을 대상으로 실험하였다. 먹이는 cornmeal-molasses-agar medium을 사용하였고, 사육은 소형 우유병을 이용하였다. 사육실의 온도는 automatic heater와 automatic refrigerator를 이용하여 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 를 유지하였고 실내 광환경은 automatic switch를 이용하여 12L : 12D/day로 하였다.

2. 실험방법

1) 실험장치 : 보행행동의 유전자 분석은 Choo (1975c)가 고안한 connected test tube apparatus를 변형하여 만든 기구를 사용하였고 그 구조는 Fig. 1과 같다. 이 장치는 170 cm × 22 cm의 나무판에 길이 15 cm, 직경 1.4 cm의 유리관을 연결하여 고정시킨 것으로 starting tube에서 terminal tube까지 모두 12개의 test tube로서 이루어져 있다. Terminal tube에는

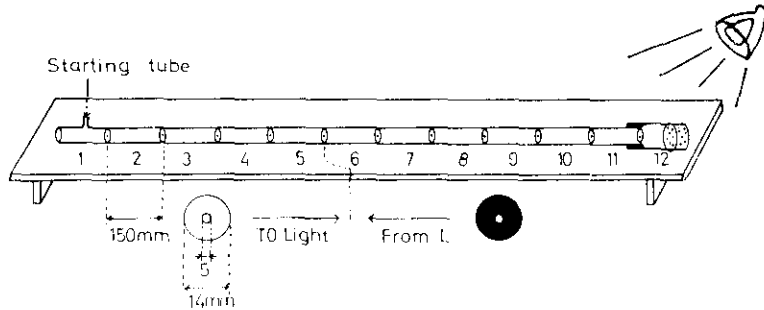


Fig. 1. Structure of the connected test-tube apparatus.

초파리 먹이를 넣은 관병으로 장치하였다. 각 test tube의 연결 부위에는 직경 5 mm의 구멍이 뚫린 septum을 장치하였고 이 septum이 빛을 향한 쪽으로 흰색, 그 반대쪽은 검은색으로 하여, 광원쪽으로 이동한 초파리가 starting tube쪽으로 되돌아가는 것을 최대한 억제하였다. 광원은 terminal tube 상단의 30 cm 위치에 60W 백열전구를 장치하여 기구 주변의 조도는 terminal tube 주변이 약 400 lux였으며, starting tube 주변은 약 400 lux의 조도를 유지하였다. 또한 암컷에서 분비되는 분비물에 의한 효과를 방지하기 위하여 암수 다른 장치를 사용하였다.

2) 보행행동의 방향성 도태: 보행행동의 도태실험에 사용한 초파리는 Oregon-R와 L-F cage집단을 사용하였다. 각 집단에서 유래한 우화 후 2~5일된 virgin 암컷 약 100마리를 기구의 starting tube에 넣고 10분동안 보행시킨 후, 각 tube에 분포된 파리를 산정하였다. 이 실험을 2회 반복하여 전체 약 200마리를 대상으로 분석하였다.

보행행동의 상대적 집단은 terminal tube쪽으로 이동한 10쌍의 초파리 (가장 빠른 개체)를 선택하여 rapid집단으로 하였고, 10분이 경과된 후에도 starting tube에 남아있는 10쌍의 초파리를 선택하여 slow집단으로 분리하여 매 세대 마나 위와 같은 성질을 나타내는 개체를 방향성 도태의 방법으로 도태하였다. 양 성질을 나타내는 각각 10쌍의 초파리는 2개의 우유병에 사육하였고, 다음 세대의 pupae가 나타나기 전에 parent를 제거하여 주었다. 이러한 도태 실험을 15세대 동안 행하였다.

3) 잠종분석: 보행행동에 대한 rapid와 slow집단의 방향성 도태를 시킨 제 8세대에서 rapid암컷과 slow수컷을 교배시켜 F_1 의 초파리에 대한 보행지수를 분석하였다. 또한 같은 세대의 reciprocal cross에 의한 F_1 에 대해서도 분석하였으며, 본 실험은 제 10세대에서도 반복실험을 행하였다.

4) 보행행동의 자연도태: 방향성 도태의 결과 분리된 rapid와 slow집단에 대하여 제 10세대째부터 인위적 방향성 도태를 중단하고 자연도태에 의한 이들 행동을 지배하는 유전자를 분석하였다. 실험방법은 10세대째의 rapid집단인 경우 인위도태 실험을 행하지 않은 상태에서 보행지수를 측정하였다. 실험 후 각 test tube에 분포된 파리중 10쌍을 random sampling하여 다음 세대로 남긴 후 같은 방법으로 보행지수를 측정하였다. 한편 slow집단의 경우도 같은 방법으로 실험하여 자연도태에 의한 보행행동의 유전적 효과를 분석하였다.

실험 결과

1. 보행행동의 방향성도태

Oregon-R집단과 lethal free집단에 대하여 방향성 도태의 방법으로 rapid와 slow의 보행행동을 분석한 결과는 Table 1과 2와 같다.

Oregon-R 계통에 있어서 모집단의 보행지수는 암컷이 6.54 수컷이 6.26으로서 보행행동의 neutral지수 ($\bar{X}=6.5$)에 가까운 분포를 나타내었다. 그후 15세대동안 약 10%의 도태압을 유지하면서 방향성도태의 실험결과, rapid계통은 11.00 (♀)과 10.01 (♂)로, slow계통은 2.02 (♀)와 1.71 (♂)로써 현저하게 도태의 효과를 나타내었다. 각 계통의 도태효과를 그림으로 표시하면 Fig. 2와 같다. 그림에서 나타난 바와 같이 도태초기에서부터 약간의 도태효과를 나타냈으며, 제 5세대 이후에는 rapid성질과 slow성질이 뚜렷하게 분리되기 시작하였고, 제 7세대부터는 거의 selection plateau에 도달되었다. 한편 L-F cage집단에서도 모집단의 경우 암컷이 4.65, 수컷이 5.28로서 Oregon R계통과 같은 neutral의 성질을 보였다. 도태된 제15세대째의 보행지수는 rapid의 경우 10.51 (♀)과 11.10 (♂)으로, slow는 3.04 (♀)와 2.42 (♂)로 나타나 뚜렷한 도태효과를 보여주고 있다. Fig. 2에서 보면 제 5세대까지는 약간의 도태효과를 보이고 있었으며 5세대 이후부터는 rapid성질과 slow성질이 완전히 분리되어 뚜렷한 도태효과를 나타내었고 제 8세대 이후에는 selection plateau에 도달되고 있다.

Table 1. Walking score and their variance for Oregon-R strain

Generation	Rapid				Slow			
	Female		Male		Female		Male	
	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2
F 0	6.54	15.60	6.26	16.31	6.54	15.60	6.26	16.31
1	8.32	14.03	8.94	11.28	5.73	12.06	5.88	13.45
2	8.30	13.77	8.97	7.34	5.92	14.04	5.12	11.48
3	9.58	10.57	9.21	14.73	6.89	10.72	3.36	10.49
4	8.35	10.41	8.41	11.03	5.14	12.07	4.19	9.99
5	8.96	9.79	9.02	9.66	2.72	5.70	3.64	11.21
6	10.25	6.97	10.35	7.59	1.71	2.69	2.98	5.06
7	10.75	4.59	10.68	5.73	2.82	8.44	3.07	7.90
8	11.05	3.93	10.92	5.63	3.13	6.76	2.55	4.04
9	10.90	5.89	10.66	7.52	2.98	5.71	2.98	4.34
10	10.96	2.55	11.22	4.58	2.51	5.02	2.20	3.98
11	11.41	3.46	10.48	7.29	3.84	8.01	2.76	7.25
12	11.08	3.93	11.07	5.63	2.18	4.00	2.91	6.52
13	11.50	2.71	10.95	5.73	1.89	3.34	1.30	0.33
14	11.26	3.07	11.14	3.67	2.06	5.94	1.85	2.43
15	11.00	3.93	10.01	3.58	2.02	3.53	1.71	1.05

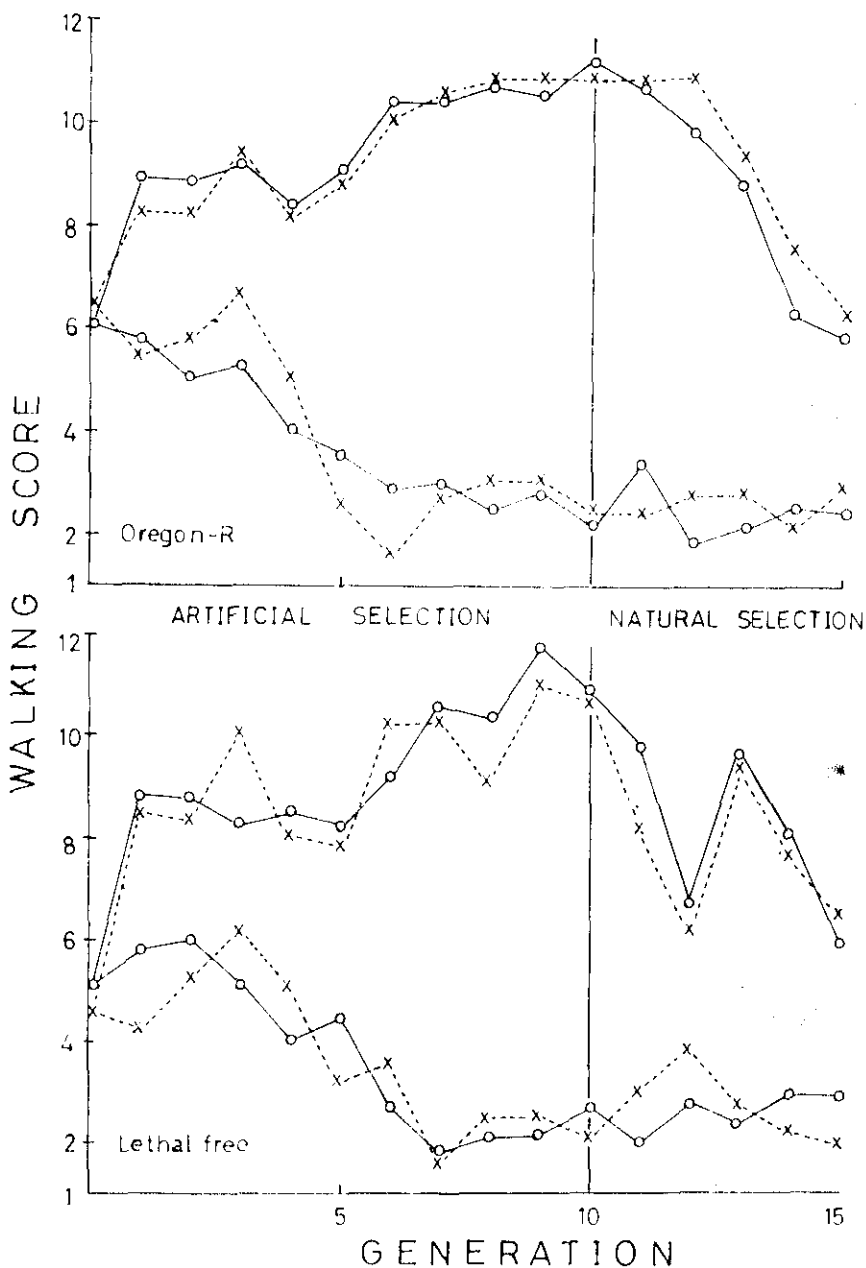


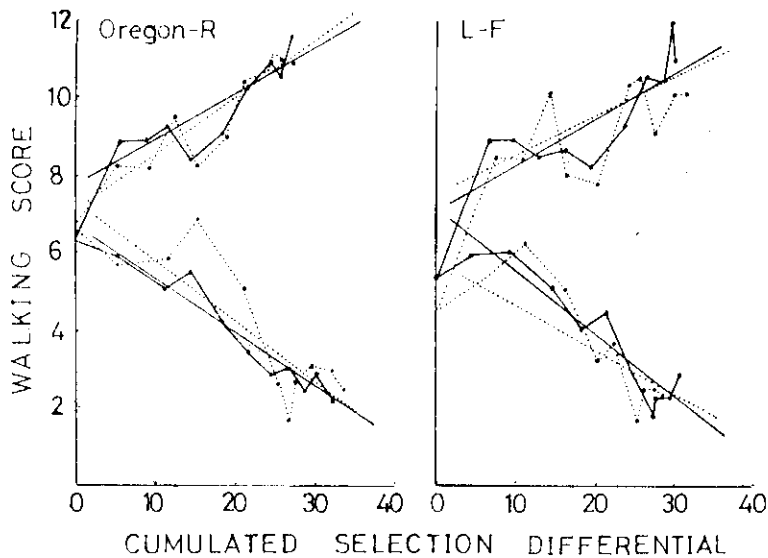
Fig. 2. Results of artificial and natural selections for walking behavior. Broken and solid lines indicate the female and male. Upper, rapid population; lower, slow population.

2. 보행행동의 유전율

보행행동의 방향성도태에 대한 유전율은 Falconer (1960)에 의한 realized heritability (h^2)

Table 2. Walking score and their variance for lethal free population

Generation	Rapid				Slow			
	Female		Male		Female		Male	
	\bar{X}	σ^2	X	σ^2	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2
F 0	4.65	14.38	5.28	18.48	4.65	14.38	5.28	18.48
1	8.51	11.26	8.91	8.87	4.25	13.62	5.96	8.98
2	8.40	13.32	8.90	5.32	5.32	13.61	6.07	12.88
3	10.15	5.64	8.47	14.65	6.20	13.81	5.21	12.10
4	8.13	11.76	8.64	12.64	5.02	10.52	4.14	11.14
5	7.95	11.24	8.30	11.83	3.20	7.92	4.52	14.76
6	10.28	6.60	9.26	11.29	3.68	6.91	2.89	5.30
7	10.43	5.70	10.51	6.97	1.63	1.90	1.80	2.74
8	9.14	9.44	10.48	6.88	2.47	2.90	2.30	2.53
9	11.19	5.04	11.96	4.29	2.57	5.46	2.39	3.79
10	10.71	2.60	10.91	2.96	2.17	3.58	2.84	4.53
11	10.90	4.29	10.84	3.38	2.29	6.47	2.81	7.26
12	10.52	3.50	10.27	3.98	3.06	11.48	3.55	14.01
13	10.39	9.54	10.72	3.97	3.93	14.84	3.65	13.59
14	11.32	2.31	11.18	4.48	2.23	6.84	2.00	6.61
15	10.51	8.75	11.10	3.48	3.04	9.40	2.42	7.50

**Fig. 3.** Realized heritability for the first 10 generations of rapid and slow walking behavior. Solid and dashed lines indicate female and male, respectively.

를 적용하여 분석하였다. 보행행동의 각 도태집단에 있어서 매 세대마다의 평균보행지수에 대하여 다음 세대의 selection에 이용한 개체 (암수 각각 10마리)의 평균보행지수를 제하여

Table 3. Realized heritabilities for rapid and slow walking behavior

Population	Rapid		Slow	
	Male	Female	Male	Female
Oregon-R	0.1197±0.03	0.1407±0.05	0.1390±0.07	0.1590±0.06
Lethal free	0.1170±0.02	0.0980±0.02	0.1632±0.05	0.1137±0.02

그 세대의 selection differential (SD)을 구한다. 매세대의 SD를 적산하여 그 세대에 나타난 보행지수를 plot시키면 Fig. 3과 같은 regression line을 얻을 수 있다. 최초집단 (F_0)에서부터의 회귀계수는 양 집단 모두 유의적으로 차이를 나타내었다. 이러한 분석결과는 Oregon-R집단과 L-F집단이 서로 비슷한 pattern을 보여주고 있어 실험결과에 대한 재현성이 입증되었다.

한편 인위도대 10세대까지의 유전율을 회귀계수에 의하여 얻은 결과는 Table 3과 같다. Rapid집단의 경우 수컷은 약 12% 그리고 암컷은 약 14%와 10%로 나타났다. 그러나 slow 집단의 수컷의 경우는 약 14%와 16%를 나타내었고, 암컷의 경우도 약 16%와 11%를 나타내어 전체적으로 rapid집단보다 다소 높은 경향이 있음을 알 수 있다.

3. 보행행동의 도태집단간의 잡종분석

보행행동의 rapid와 slow집단의 인위도대 제 8 및 제 10세대째의 초파리에 대한 잡종분석의 결과는 Table 4와 같다. 제 8세대째의 Oregon-R집단에서 rapid와 slow의 평균보행지수는

Table 4. Hybridization analysis between flies of rapid and slow populations 8 and 10

Population	Crosses	Oregon-R				Lethal free			
		Female		Male		Female		Male	
		\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2	\bar{X}	σ^2
Parent(G8)	Rapid	11.05	3.93	10.92	5.63	9.14	9.44	10.48	6.88
	Slow	3.13	6.76	2.55	4.04	2.47	2.90	2.36	2.53
	Average	7.09		6.73		5.80		6.42	
Hybrid	R♀×S♂	5.64	19.96	6.02	16.84	6.38	20.38	7.04	15.76
	S♀×R♂	6.35	17.96	4.16	16.25	5.96	19.32	9.38	13.11
	Average	5.99		5.09		6.17		8.21	
Parent(G10)	Rapid	10.96	2.55	11.22	4.58	10.71	2.60	10.91	2.96
	Slow	2.51	5.02	2.20	3.89	2.17	3.58	2.84	4.53
	Average	6.73		6.71		6.44		6.87	
Hybrid	R♀×S♂	7.67	17.30	7.85	14.36	5.75	21.18	6.92	20.12
	S♀×R♂	6.33	14.09	4.94	13.60	6.24	21.15	4.51	16.47
	Average	7.00		6.39		5.99		5.71	

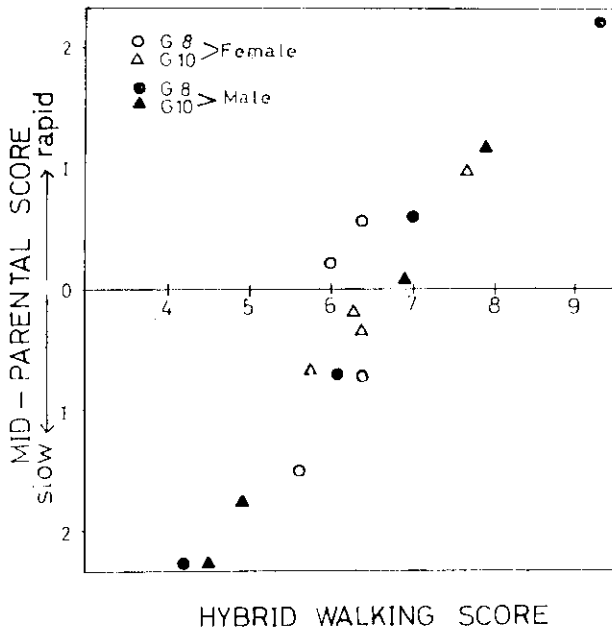


Fig. 4. Difference of walking scores between hybrid and mid-parents, plotted against the mid-parent values.

암수 각각 7.09와 6.73으로 나타났다. 이들 도태집단간의 diallel cross에 의한 hybrid 개체들의 보행행동지수는 모두 양친의 평균지수보다 slow의 경향을 나타내었다. 그러나 L-F 집단인 경우는 Oregon-R집단의 경우와 전혀 상반된 결과를 나타내었다.

한편 제10세대제의 경우 Oregon-R과 L-F집단에서 유래한 8경우의 diallel cross중 5군이 양친의 평균지수보다 slow를, 그리고 3군이 rapid의 지수로 나타나 전체적으로 다소 slow형질이 부분적 우성 (partial dominance)의 효과가 있음을 보여주고 있다.

Fig. 4는 보행행동의 rapid와 slow집단의 제8 및 제10세대제의 mid-parental score (MPS)를 0으로 하였을때 이들로부터 diallel cross의 모든 경우에서 나타난 차이를 hybrid walking score에 plot시켜 dominance의 효과를 검토하였다. 그림에서 나타난 바와 같이 MPS의 0 line 보다 다소 slow 쪽으로 기울어져 있음을 볼 수 있고, 특히 8세대의 수컷을 제외할 경우 전체 평균이 slow에 가까운 수치를 나타내고 있다.

4. 보행행동의 자연도태

보행행동에 대한 방향성 도태실험을 10세대동안 행하여 rapid계통과 slow계통을 인위적으로 분리시킨 후 5세대동안에 걸쳐 자연도태에 의한 보행지수를 분석하였다. 자연도태 실험 결과 나타난 매 세대의 보행지수와 분산은 Table 5와 Fig. 2와 같다.

보행행동에 대한 방향성 도태실험의 제6~10세대 사이의 평균보행지수는 Oregon-R의 경우 rapid암컷이 10.78이었고 수컷은 10.76으로 나타났다. 10세대 이후의 natural selection 제 1세대 (전체 11세대)에서는 암컷이 11.03이며 수컷은 11.04로서 변화가 없었으나 natural selection 제 5세대 (전체 15세대)에서 암컷과 수컷이 각각 6.36, 5.87로 나타나 보행행동의 neutral score인 6.5의 수준에 도달되었다. 반면에 slow 집단의 경우에는 방향성도태 제6~10세대의 평균보행지수는 암컷과 수컷이 각각 2.63과 2.75로서 selection limit의 수치를 나

Table 5. Results of artificial and natural selections for rapid and slow walking behavior

Selection Gen.	Rapid				Slow				
	Female		Male		Femals		Male		
	X	σ^2	\bar{X}	σ^2	X	σ^2	\bar{X}	σ^2	
Oregon-R strain									
Artificial	F 0	6.54	15.60	6.26	16.31	6.54	15.60	6.26	16.31
	1~5	8.70	11.71	8.91	10.91	5.17	10.91	4.83	11.32
	6~10	10.78	4.78	10.76	6.21	2.63	5.73	2.75	5.06
Natural	11	11.03	5.36	11.04	4.70	2.58	6.48	3.58	12.21
	12	11.25	1.37	9.89	7.16	2.88	7.94	1.88	3.32
	13	9.63	11.62	8.85	14.80	2.86	9.65	2.10	4.62
	14	7.62	17.55	6.22	19.05	2.14	4.04	2.57	4.23
	15	6.36	16.98	5.87	14.33	3.10	6.51	2.56	5.80
Lethal free strain									
Artificial	F 0	4.65	14.38	5.28	18.48	4.65	14.38	5.28	18.48
	1~5	8.62	10.64	8.64	11.10	4.79	11.89	5.18	11.97
	6~10	10.35	5.87	10.62	6.47	2.50	4.15	2.44	3.77
Natural	11	8.17	16.79	9.80	12.11	3.06	11.37	2.11	6.34
	12	6.01	18.12	6.47	16.69	3.90	9.89	2.91	12.49
	13	9.70	11.18	10.02	10.95	2.77	6.80	2.74	6.84
	14	7.82	16.41	8.47	16.27	2.35	5.02	3.09	7.02
	15	6.48	16.14	5.97	14.55	2.04	5.80	3.11	9.21

타내고 있다. 10세대 이후의 5세대에 걸쳐 natural selection에 의한 보행지수의 변화는 Table 5에 나타난 바와 같이 모집단인 slow 집단과 동일한 결과를 나타내고 있다. 즉 natural selection 제 5세대 (전체 15세대)에서의 암컷과 수컷의 보행지수가 각각 3.10과 2.56으로 나타났다. 한편 L-F cage집단에서도 Oregon-R과 같이 rapid는 곧 neutral상태로 복원되었으나 slow 집단의 보행지수는 neutral로 복원되지 않았다. 따라서 보행행동의 rapid와 slow 형질을 지배하는 유전자는 서로 다른 유전적 조성에 의하여 이루어진 것을 확인할 수 있었다.

논 의

초파리문 대상으로 본능적 행동에 대한 유전적 분석은 주로 주광성 및 주지성 행동에 대하여 방향성도태의 방법으로 분석되어 왔다.

Erlenmyer-Kimling *et al.* (1962)은 미로기구를 사용하여 주지성 행동을 분석한 결과 주지성의 positive와 negative의 selection효과가 서로 다르게 나타나는 결과를 얻었다. 이러한 결과는 Choo (1975a)가 행한 주광성 실험에서도 보고된 바 있다. 이러한 일련의 실험결과는 한가지 character에 대한 행동을 지배하는 유전자가 서로 다른 유전적 지배하에 있음을

암시하고 있다.

초파리의 활동능 (locomotor behavior)에 관한 유전적 기작에 관한 연구는 일찌기 Ewing (1963)에 의하여 mass screening technique를 이용하여 분석된 바 있다. 그는 *D. melanogaster*를 대상으로 활동능에 관한 개체단위에서의 분석결과 좁은 공간에서의 이들의 활동능은 claustrophobic effect에 의하여 많은 차이가 있음을 보고하였다. 그후 Connolly (1966)는 circular run way apparatus를 사용하여 초파리의 active와 inactive행동에 대하여 25세대 동안 인위도태 실험을 행하여 초파리의 활동능이 유전자에 의하여 지배되며 이들의 유전율이 약 5% 범위로 나타남을 밝혔다. 한편 Choo (1975c, 1980)는 초파리의 보행능에 관한 실험에서 connected test tube apparatus를 고안하여 보행행동의 rapid와 slow행동을 나타내는 성질을 15세대동안 도태시켰다. 또한 분리된 양 집단에 대한 유전분석 결과 slow 행동이 rapid에 대하여 우성의 효과가 있으며, slow 행동을 나타내는 유전자는 수개의 major gene에 의하여 지배되고 있음을 밝힌 바 있다.

본 실험에서는 보행행동에 대한 rapid와 slow 형질을 directional selection의 방법으로 도태시킨 결과 slow의 행동이 rapid행동보다 더욱 selection limit에 가까운 결과를 얻을 수 있었다. 이러한 결과를 뒷받침 하는 것으로 10세대까지의 유전율을 비교할때 slow 쪽이 rapid보다 높은 율을 나타내고 있다. 따라서 보행행동을 지배하는 polygene은 그 유전적 조성에 있어서 서로 다른 구조로 조절되고 있는 것으로 사료된다.

Polygenic character에 대한 dominance의 효과를 분석하는 것은 매우 어려우나 여러 학자들에 의해서 시도된 diallel cross의 방법이 많이 응용되고 있다. Walton (1968)과 Choo (1975a, b)는 주광성 및 주지성 행동에 대한 도태집단에 대하여 diallel cross의 방법으로 분석한 결과 주지성의 positive gene이 그리고 주광성의 negative gene이 각각 상대 behavioral gene에 대하여 partial dominance의 효과가 있음을 보고한 바 있다. 본 실험에 있어서도 selection 8세대와 10세대째의 rapid 및 slow 집단에 대하여 diallel cross에 대한 분석결과에서 slow gene이 rapid gene에 대하여 partial dominance의 효과가 있음을 확인할 수 있었다.

Mather and Harrison (1949)은 초파리의 abdominal chaetae의 수에 대하여 100여 세대에 걸친 장기간의 방향성 도태실험을 행한 후, 이들을 지배하는 유전자가 강력한 genetic homeostasis의 효과가 있음을 지적하였다. 즉 하나의 형질에 대하여 장기간에 걸쳐 인위도태를 행할 경우 inbreeding effect에 의한 생존력의 저하 및 다른 polygenic character에 대한 pleiotrophism의 효과가 유도되어 집단의 유지가 어렵게 되는것을 보고한 바 있다. 비슷한 실험은 domestic chicken의 crooked toes의 도태실험에서도 입증된 바 있다 (Hicks and Lerner, 1949).

본 실험의 결과 rapid계통에 대한 natural selection의 효과는 약 5세대 경과 후, neutral score에 가까운 지수로 복원되었다. 이러한 결과는 rapid집단의 유전적 조성이 보행행동의 neutral behavior를 나타내려고 하는 성질이 있음을 보여주고 있다. 즉 rapid 집단의 유전자 조성은 보행행동에 대하여 heterozygotic advantage의 유전적 효과에 의한 genetic homeostasis의 한 예로 입증된 것으로 사료된다.

그러나 slow 집단에 대한 natural selection의 효과는 전혀 나타나지 않았다. 실험결과에 의하면 artificial selection 후반기의 지수와 natural selection의 보행지수 간에는 전혀 통계적 유의성을 볼 수 없었다. 만약 slow 집단이 inbreeding effect에 의한 생존력의 저하 및 그의

유해유전자의 축적에 의한 집단 유지가 어려울 경우, 보행행동의 neutral지수인 heterozygote gene complex로 복원할 것이다. 하지만 이들의 지수가 natural selection의 효과에 반응을 보이지 않은 것은 다른 유전적 요인이 있음을 암시하고 있다. 즉 보행행동의 slow gene은 polygene에 의하여 지배되는 형질이지만 소수의 major gene에 의하여 유지되고 있음을 알 수 있다. 이들 major gene은 유전적으로 안정된 상태로 유지되기 때문에 다른 character와의 pleiotrophism을 동반하지 않고 있는 것으로 사료된다. 본 실험결과에 대한 가설을 뒷받침하기 위하여는 이들 유전자의 염색체 수준에서의 보다 정밀한 분석을 하여야 할 것이다.

적 요

*Drosophila melanogaster*의 Oregon-R 계통과 lethal free 집단을 대상으로 connected test tube apparatus를 사용하여 보행행동에 관한 rapid와 slow 행동을 방향성도태의 방법으로 15세대 동안에 걸쳐 도태하였다. 한편 10세대째부터 natural selection을 행하여 유전적 효과를 분석하였다.

1. 보행행동의 rapid와 slow 성질은 초기세대에서부터 뚜렷한 도태효과를 나타내어 제 7세대 이후에 각각 selection plateau에 달하였다.

2. 방향성 도태를 10세대 동안 실시한 후 realized heritability를 계산한 결과 rapid 성질은 9~14%, slow 성질은 11~16%로서 rapid행동보다 slow 행동의 유전율이 다소 높게 나타났다.

3. Rapid 성질을 지배하는 유전자와 slow 성질을 지배하는 유전자의 우열관계를 밝히기 위한 hybridization 실험결과 slow 유전자가 rapid 유전자에 대하여 partial dominance의 효과가 있었다.

4. 10세대 동안에 걸쳐 방향성도태를 실시한 후 natural selection을 5세대 동안 실시한 결과 rapid 성질은 단 5세대만에 neutral의 상태 (6.5)로 복원되었으나 slow 성질은 모집단의 보행지수와 비교하여 전혀 변화가 없었다.

실험결과로 미루어 rapid와 slow 형질은 polygenic system에 의하여 control 되는 양적 형질임을 알았다. 한편 rapid유전자는 natural selection에 의한 homeostasis의 효과가 있으나 slow 행동은 소수의 major gene에 의하여 지배되는 것을 알았다.

REFERENCES

- Choo, J.K., 1975a. Genetic studies on the phototactic behavior in *Drosophila melanogaster*. I. Selection and genetic analysis. *Japan. J. Genet.* 50:205-215.
- Choo, J.K., 1975b. Genetic studies on the phototactic behavior in *Drosophila melanogaster*. II. Correlated response: Lethal frequency and eclosion rhythm. *Japan. J. Genet.* 50:361-372.
- Choo, J.K., 1975c. Genetic studies on walking behavior in *Drosophila melanogaster*. I. Selection and hybridization analysis. *Can. J. Genet. Cytol.* 17:535-542.
- Choo, J.K., 1977. Artificial and natural selection for phototactic behavior in *Drosophila melanogaster*. *Kor. J. Zool.* 20:1-8.
- Choo, J.K., 1980. Genetic studies on walking behavior in *Drosophila melanogaster*. II. Correlated

- response: Fecundity and mating speed. *Kor. J. Genet.* 2:19-28.
- Connolly, K., 1966. Locomotor activity in *Drosophila*. II. Selection for active and inactive strains. *Animal Behav.* 14:444-449.
- Dobzhansky, T. and B. Spassky, 1962. Selection for geotaxis in monomorphic and polymorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 48:1704-1712.
- Dobzhansky, T. and B. Spassky, 1969. Artificial and natural selection for two behavioral traits in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 62:75-80.
- Erlenmyer-Kimling, L., J. Hirsch and J.M. Weiss, 1962. Studies in experimental behavior genetics. III. Selection and hybridization analysis of individual differences in the sign of geotaxis. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 55:722-731.
- Ewing, A.W., 1963. Attempts to select for spontaneous activity in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behav.* 11:369-378.
- Falconer, D., 1960. Introduction to Quantitative Genetics. Ronald Press, New York.
- Hicks, A.F., and I.M. Lerner, 1949. Hereditary crooked toes in chickens. In: Genetic homeostasis (I.M. Lerner, editor). Gen. Publ. Co., London, pp. 27-34.
- Hirsch, J., 1959. Studies in experimental behavior genetics II. Individual differences in geotaxis as a function of chromosome variation in synthesized *Drosophila* population. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 52:304-308.
- Mather, K. and B. Harrison, 1949. The manifold effects of selection. *Heredity* 3:1-52.
- Walton, P.D., 1968. The genetics of geotaxis in *Drosophila melanogaster*. *Can. J. Genet. Cytol.* 10:673-687.
- Walton, P.D., 1970. The genetics of phototaxis in *Drosophila melanogaster*. *Can. J. Genet. Cytol.* 12:283-287.