

김옥[§] · 김미옥 · 김정수*

(단국대학교 생물학과, *성균관대학교 생물학과)

HYBRID DYSGENESIS AND DELETED P ELEMENTS IN A KOREAN POPULATION OF *D. MELANOGASTER*

WOOK KIM[§], MI OK KIM and JUNG SOO KIM*

Department of Biology, Dankook University, Cheonan, 330-714 Korea

*Department of Biology, Sungkyunkwan University, Suwon, 440-746 Korea

ABSTRACT

A total of 209 lines derived from a Korean population (Cheonan) of *Drosophila melanogaster* were tested with respect to the P-M system of hybrid dysgenesis. The P factor activity appeared to be nearly inactive or null. In the tests for cytotypic and P activity, about 47% of tested lines were characterized as M cytotypic (M' strains) and the remaining lines (53%) as P cytotypic (Q strains). Based on *in situ* hybridization with a full-sized 2.9 kb P element probe, the Q and M' strains were found to have 35.6 ± 10.3 and 34.5 ± 9.7 copies of P elements in the genome, respectively. Among these P elements in the genome, Q and M' strains were found to have 2.4 ± 0.5 and 2.1 ± 1.6 copies of complete P element, showing on hybridization with a 0.67 kb *Pst*I probe derived from internal region of a full-sized P element. On the basis of results for the genomic distribution of P elements and strain types, Korean populations of *D. melanogaster* appeared to have a mixed population structure similar to that of the coastal areas of China and the continental areas of Central Asia.

Key words : *Drosophila melanogaster*, P elements, hybrid dysgenesis, *in situ* hybridization.

서 론

P elements는 *Drosophila melanogaster*에서 가장 잘 알려진 전이성 인자 (transposable elements)로서 크게 complete P element와 incomplete P elements로 구분되고 있으며, 공통적으로 이들은 DNA 양측 말단 부위에 31 bp의 inverted repeat (IR) 구조를 지니는 특징이 있다 (Engels, 1989). 특히 complete P element는 2907 bp로 구성된 완전한 염기서열을 보유하고 있는데, 자신이 가지고 있는 4 개의 open reading frame (ORF)에 의해 합성된 87 kD (751 아미노산) 전이효소 (transposase)를 이용하

Received : May 1, 1995, Revised : Jun. 8, 1995, Accepted : Jun. 10, 1995.

[§]To whom correspondence should be addressed.

Korean J. Genetics 17(2) : 99-110, 1995.

여 염색체내에서 자율적인 전이를 일으킨다 (O'Hare and Rubin, 1983). Incomplete P elements는 complete P element로부터 내부 염기서열의 일부가 결실되어 생긴 다양한 길이의 짧은 P elements로서 활성 전이효소를 생산하지 못하기 때문에 스스로 전이할 수 없다. 그러나 이들도 양측 말단에 IR를 포함한 여타 전이효소와의 작용 부위를 지니고 있기 때문에 complete P element에서 합성된 전이효소를 공급받으면 (trans-acting) 전이가 가능하다 (O'Hare and Rubin, 1983; Rio, 1990).

이러한 P elements는 M 세포질 조건 (M 계통) 하에서 전이가 활성화되어 여러가지 유전적 이상현상을 일으킨다 (Engels, 1979; Bingham *et al.*, 1982; Kidwell, 1985). P elements를 가진 P 계통의 수컷과 P elements가 없는 M 계통의 암컷 사이에 생긴 F₁은 높은 돌연변이율을 비롯하여 생식선택화 불임, 웅성 재조합, 비균등 배우자형성 (segregation distortion : SD), 염색체 이상 등과 같은 'hybrid dysgenesis' 현상을 일으킨다 (Kidwell *et al.*, 1977). 그러나 P (♀) × M (♂) 또는 P (♀) × P (♂) 등의 교배에서 생긴 F₁에서는 P elements의 전이가 억제되어 hybrid dysgenesis 현상이 일어나지 않는다.

*D. melanogaster*는 계통에 따라 hybrid dysgenesis 현상을 유발하거나 억제하는 기능에 차이가 있는데, 이를 근거로 하여 P, Q 그리고 M 계통형으로 분류된다. P 계통형은 P 세포질을 지니고 있으며 P elements 전이에 따른 hybrid dysgenesis 현상을 유발할 수 있는 기능을 보유하고 있다. 강한 P 계통은 haploid genome 당 약 25-55 copy의 P elements가 존재하며, 이중 약 1/3 정도가 2.9 kb의 complete P element이다 (O'Hare and Rubin, 1983). Q 계통은 P 계통과 비슷한 copy 수의 P elements와 P 세포질로 구성되어 있으나, M 계통의 암컷과 교배했을 때 생식선택화 불임만은 유발하지 않는 점이 P 계통과 다르다 (Kidwell, 1981; Engels and Preston, 1981). M 계통은 진정 M 계통 (true M) 과 M' (pseudo-M) 계통으로 구분될 수 있다. 진정 M 계통이란 genome 내에 P elements를 전혀 가지고 있지 않으며 또한 M 세포질 조건을 지닌 계통으로서 40여년 이상 실험실에서 유지되어 온 일부 계통에서만 찾아 볼 수 있을 뿐, 자연집단에서는 거의 나타나지 않는다 (Bingham *et al.*, 1982). 그러나 M' 계통의 genome내에는 일부 complete P element를 포함하여 주로 incomplete P elements로 구성된 약 50여 copy의 P elements가 있다 (Black *et al.*, 1987). 대부분의 M' 계통은 P 세포질로 조절되는 방법과는 다른 기구로써 hybrid dysgenesis 현상을 억제할 수 있는 것으로 알려져 있다 (Kidwell, 1985; Black *et al.*, 1987).

이러한 P-M system에 의한 *D. melanogaster* 계통형의 지리적 분포 상태를 보면 지역간에 상당한 차이가 있다. P 계통은 주로 북, 남미와 중앙 아프리카 지역에 분포하고 있는 반면에 M' 계통은 유럽, 북아프리카, 그리고 아시아 지역에 우세하게 분포한다 (Anxolabehere *et al.*, 1988). 유라시아 지역에서는 서부 유럽으로 부터 중앙 아시아 지역에 이르기 까지 Q 계통에서 점차 M' 계통으로 분포가 변하는 구배현상을 보이고 있다 (Anxolabehere *et al.*, 1985). 또한 호주에서는 동부해안을 따라 북부에서 남부에 이르기 까지 P 계통으로 부터 점차 Q 계통과 M' 계통으로 분포가 변하는 구배현상이 나타난다 (Boussy, 1987).

최근 Anxolabehere *et al.* (1990)의 중국대륙을 대상으로한 조사에 의하면 주로 동부해안지역은 Q 계통과 weak P 계통이 분포하며 그밖의 내륙지역 대부분은 M' 계통이 분포하는 것으로 나타났다. 특히 중국내륙 지역에 우세하게 분포되어 있는 M' 계통들의 genome 내에는 KP element라는 incomplete P element가 다수 보유되어 있는 것으로 나타났다. 이는 Black *et al.* (1987)에 의해 중앙 아시아 지역과 인접된 러시아로 부터 채집된 M' 계통 (Krasnodar)에서 KP element가 최초로 조사된 바 있는데 이와 서로 일치하고 있다. 또한 Black *et al.* (1987)은 이러한 Krasnodar 지역에 분포

하는 M' 계통의 genome내에는 소수의 complete P element 외에 특히 KP element가 약 30여 copy 정도 보유되어 있으며, 이들 KP element는 complete P element의 808-2560 nucleotide 부분이 결실되어 (1753 bp) 생긴 1.15 kb element로서 hybrid dysgenesis 현상을 억제하는 기능을 가지고 있다고 했다. 일본집단의 경우, 일부 집단에서 P 계통이 발견되기는 하나 대부분 Q 계통이 우세하게 분포하며 M' 계통은 다소 낮은 빈도로 조사된 바 있다 (Takada *et al.*, 1983; Yamamoto *et al.*, 1984; S. I. Chigusa, unpublished results). 한국의 *D. melanogaster* 자연집단을 대상으로 조사한 바에 의하면 지금까지 P 계통은 확인되지 않았으며, Q 계통과 M' 계통이 각각 비슷한 빈도로 나타나고 있다 (Choo *et al.*, 1986; Paik *et al.*, 1989; Sung *et al.*, 1988). 또한 한국 자연집단내의 Q 계통과 M' 계통 모두가 소수의 complete P element와 대부분이 KP element로 보이는 incomplete P elements를 포함하여 genome 당 약 25-40 copy 정도의 P elements를 보유하는 것으로 보고되었다 (Paik *et al.*, 1991; Paik *et al.*, 1992; Sung and Kim, 1993).

*D. melanogaster*에서 P elements가 지리적으로 불균등하게 분포되어 나타나며, 또한 오랜기간 실험실에서 유지된 계통에서는 발견되지 않고 단지 자연집단에서만 나타나는 이유에 관하여 첫째, Engels (1981)는 'stochastic loss hypothesis'로써 설명했다. 즉, 이미 오래전부터 *D. melanogaster* 자연집단내에 P elements들이 존재하고 있었으나 이들 계통들이 오랜기간 실험실내에서 유지되는 과정에서 여러가지 실험실 조건이나 특히 유전적 부동 (genetic drift) 현상 등으로 인하여 P elements들이 소실되었다는 가설이다. 한편 이와는 달리 Kidwell (1983)은 'recent invasion hypothesis'로써 달리 설명하고 있다. 이 가설에 의하면 P elements가 최근 40-50여년 전에 *D. melanogaster*의 genome내로 침투된 이후 여러가지 집단변화 과정과 특히 인류의 활동과 함께 극적으로 전 세계에 분포되어 나간 것으로 설명하고 있다. 오래된 실험실 계통에서는 P elements가 없으며 또한 지리적으로 나타난 P elements의 분포상태나, *D. melanogaster* 종내에서의 P element sequence 상동성, 그리고 *D. melanogaster*의 자매종인 *D. simulans*에서는 P elements가 발견되지 않고 오히려 근연관계가 먼 *D. willistoni* 또는 *D. obscura* group 등에서 상동성이 매우 높은 P elements들이 나타나는 점 등으로 보아 recent invasion 가설이 지지되고 있다 (Kidwell, 1983; Kidwell *et al.*, 1983; Anxolabehere, *et al.*, 1988). 더욱이 Houck *et al.* (1991)은 P element가 *D. willistoni*로부터 초파리에 기생하는 mite (*Proctolaelaps regalis* DeLeon)에 의해 *D. melanogaster* 집단으로 horizontal transfer 되었다는 실험적 입증을 제시함으로써 이러한 가설이 더욱 지지되고 있다.

본 연구에서는 충남 천안지역으로 부터 채집된 209 line의 *D. melanogaster*를 대상으로 1) P-M system에 의한 GD sterility 검정 방법에 따라 계통형을 분석하고, 2) *in situ* hybridization에 의해 이들 계통형의 genome내에 분포된 P elements의 종류와 copy 수를 조사하여 한국집단내에 주종을 이루고 있는 Q 및 M' 계통형의 형성과정과 그 기원에 관하여 논의하였다.

재료 및 방법

1. 재료 및 사육

본 실험에서는 1993년 9월중에 충남 천안 근교의 포도 과수원으로 부터 채집하여 실험실내에서 isofemale line으로 유지되어온 209 line의 *Drosophila melanogaster*를 재료로 사용하였다. 이들 초파리는 $23 \pm 1^\circ\text{C}$ 및 $60 \pm 5\%$ 로 유지되는 항온실내에서 사육되었으며, GD sterility

검정시에는 일정기간 동안 $28 \pm 1^\circ\text{C}$ 및 $50 \pm 5\%$ 의 황온기내에서 교배 사육하였다. GD sterility 검정시에는 Harwich[®]와 Canton-S를 각각 P 및 M 계통형의 표준 계통으로 사용하였다 (Black *et al.*, 1987). 먹이는 초파리 표준 corn meal 배지 (0.5% propionic acid 포함)를 이용했다.

2. P-M system에 의한 세포질형 및 계통형 조사

채집된 각각의 line에 대한 GD sterility 검정에 따른 P element 활성 (P factor activity : cross A) 및 세포질형 (P susceptibility : cross A*)의 판정은 Kidwell (1986) 방법에 따라 실시했으며, GD sterility에 대한 판정기준은 10%로 하였다.

3. *In situ* hybridization 방법

GD sterility 검정에 의해 계통형이 확인된 209 line 가운데 M' 계통형 8 line과 Q 계통형으로 판정된 5 line을 무작위로 선택하여 이들 계통형의 genome내에 분포된 P elements를 분석하였다. 즉, Kim and Kidwell (1994)의 방법에 따라 Digoxigenin-11-dUTP로 표지된 P element probe (Fig. 1)를 이용하여 polytene chromosome 상에 *in situ* hybridization 하였다. 이때 probe는 2 종류를 사용했는데 첫째, P elements의 전체 copy 수를 조사하기 위해 p π 25.1 plasmid (2.9 kb complete P element insert : O'Hare and Rubin, 1983)로 부터 inverted repeat (IR) primer [(12/2896) AACATAAGGTGGTCCCGTCG (31/2877)]를 이용한 PCR (polymerase chain reaction) 방법 (Kim and Kidwell, 1994)에 의해 증폭 및 분리해낸 2.9 kb P element probe (probe 1)를 사용하여 polytene chromosome 상에 *in situ* hybridization 하였다 (Fig. 2). 둘째, 거의 대부분의 incomplete P element들의 경우 internal deletion되어 있기 때문에 complete P element의 copy 수만을 조사할 수 있는 방법으로써 p π 25.1 plasmid 상에 삽입된 complete P element를 분리한 후, 이를 *Pst*I 제한효소로 처리하여 얻어낸 0.67 kb fragment (Fig. 1)를 random primed DNA labeling 방법에 의해 probe (probe 2)로 제작하여 *in situ* hybridization에 사용하였다 (Fig. 3). Random primed DNA labeling 과정은 Boehringer Mannheim 사의 DIG DNA labeling 방법에 따라 수행하였다.

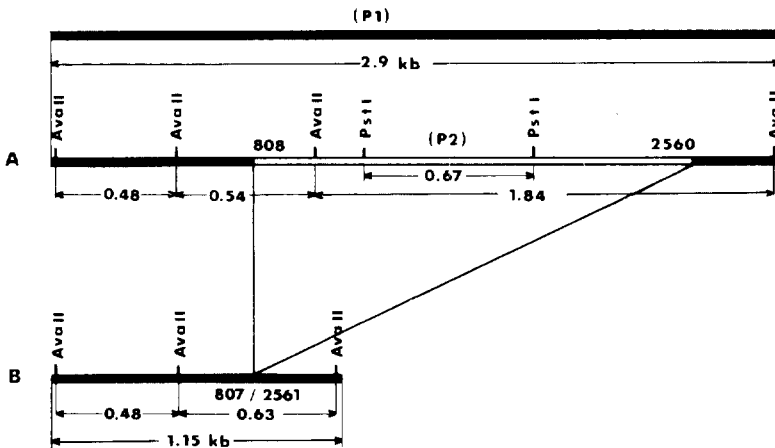


Fig. 1. Map of complete P element and KP element. A : Restriction map of the complete P element, showing the structure of complete P element probe (P1) and 0.67 kb *Pst*I fragment probe (P2). B : Restriction map of the KP element.

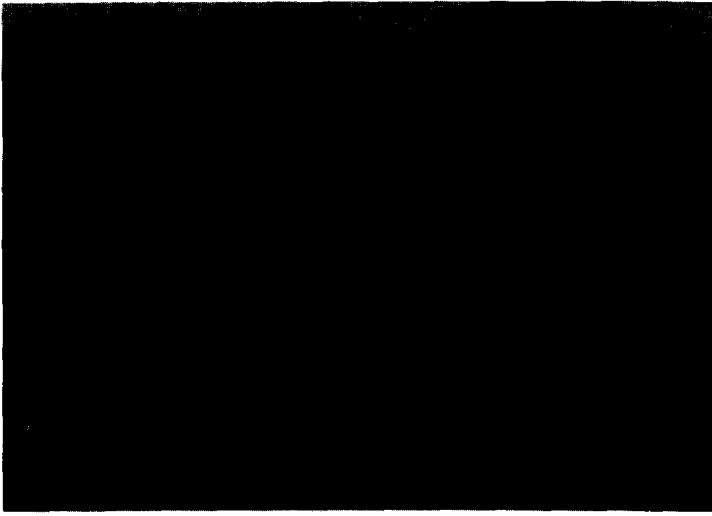


Fig. 2. Photograph of the polytene chromosome squash of a Q strain larva derived from a Korean population of *D. melanogaster*. Multiple positive hybridizations to the 2.9 kb $p\pi 25.1$ probe labeled by DIG-11-dUTP were stained deep blue in the polytene chromosomes.

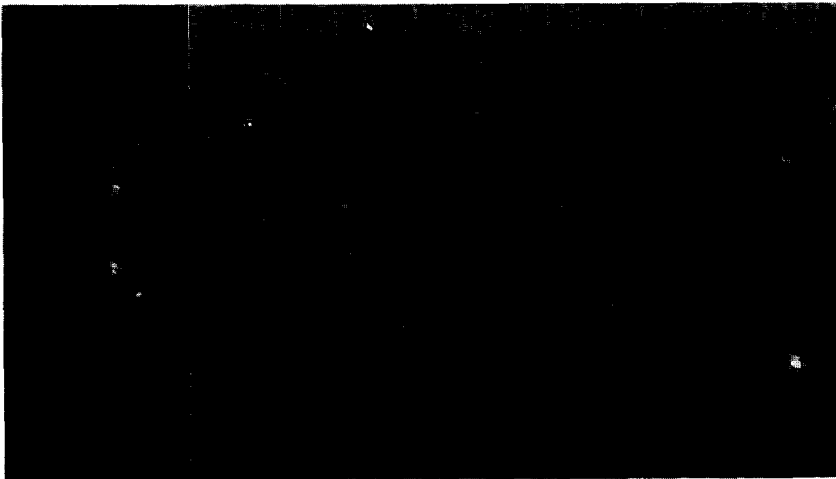


Fig. 3. Photograph of the polytene chromosome squash of a M' strain larva derived from a Korean population of *D. melanogaster*. Three positive hybridizations to the 0.67 kb *Pst*I fragment probe labeled by DIG-11-dUTP were stained deep blue in the polytene chromosomes.

결 과

1. P factor 활성 및 세포질형 분석

GD sterility 검정 방법에 의해 조사된 *D. melanogaster*의 209 isofemale line에 대한 P factor 활성과 이러한 P element에 대한 세포질의 감수성 정도를 보면 (Table 1), cross A의 결과에서 분석된 총 4159 F₁ female 가운데 약 1.5% 정도가 GD sterility를 나타냈다. 이는 조사된 전체 line들에서 P factor 활성이 거의 없음을 보여주고 있으며 실제로 P 계통형은 나타나지 않았다. 또한 cross A*의 결과에서는 총 4136 F₁ female 중에서 약 23.9%가 GD sterility를 나타냄으로써 P element에 대한 세포질의 감수성이 어느 정도 있음을 보여주고 있다.

전체 isofemale line들에 대한 세포질형의 분포는 Figure 4에 나타나 있다. P element의 활성을 조절하는 능력에 있어 계통간에 차이를 보여주고 있는데, P 세포질형으로 부터 M 세포질형에 이르기 까지 다양한 polymorphism 현상을 나타내고 있다. 특히 P element의 활성을 억제 (<10% GD sterility) 할 수 있는 P 세포질형 (본 결과에서는 Q 계통형)으로된 계통은 전체 209 계통 중에서 111 계통이 조사됨으로써 약 53.1%를 차지했으며, 여타 나머지 (46.9%) 계통들은 P element의 활성을 수용할 수 있는 M 세포질형 (M' 계통형)으로 분석되었다 (Fig. 4). 따라서 P-M system에 의한 계통형과 세포질형의 결과로 볼 때 천안 지역의 *D. melanogaster* 자연집단은 각각 Q 계통형 (53.1%)과 M' 계통형 (46.9%)으로 구성되어 있는 것으로 분석되었다. 이러한 결과는 지금까지 한국의 여타 다른 자연집단을 대상으로 조사된 경우 (Paik *et al.*, 1989; Sung *et al.*, 1988)와 거의 유사한 것으로 나타났다.

2. *In situ* hybridization에 의한 P elements 분석

Genome내에 분포된 P elements의 전체 copy 수를 조사하기 위하여 M' 계통형을 선택하여 2.9 kb의 P element probe 1으로 *in situ* hybridization한 결과 (Table 2), genome 당 평균 34.50 ± 9.70 (S. D.) copy의 P elements가 존재하는 것으로 나타났다. 또한 염색체 arm 별로 분포된 P elements의 copy 수는 X 염색체가 근소한 차로 다소 많이 나타내고 있으나 ($X > 3L > 2R > 2L > 3R$) 여타 염색체에서도 비교적 고르게 분포 되어 있는 것으로 나타났다. 한편 complete P element의 copy 수만을 조사하기 위하여 0.67 kb의 P element probe 2를 사용했을 때, genome 당 평균 $2.13 \pm$

Table 1
Frequencies of GD sterility in the tests for P factor activity (cross A)
and M cytotype (cross A*) in isofemale lines collected at Cheonan population
of *D. melanogaster*

Pop.	No. tested	Cross A				Cross A*			
		F ₁	female	scored		F ₁	female	scored	
		S ₂	S ₁	S ₀	%GD	S ₂	S ₁	S ₀	%GD
Cheonan	209	4071	54	34	1.47	3029	234	873	23.94

S₂, S₁ and S₀: the number of normal ovaries is two, one or zero.

Table 2

Copy numbers of P elements per chromosome arm in 8 M' strains detected by *in situ* hybridization using 2.9 Kb complete P element probe and 0.67 kb *Pst*I fragment probe

Line	Chromosome Arms					Total
	X	2L	2R	3L	3R	
KC-18	6	4(1)	3	6	3(1)	22(2)
KC-21	13(1)	8	9	8(1)	10	48(2)
KC-40	8(1)	8	3	9	8	36(1)
KC-106	12(2)	7	8	16	6	49(2)
KC-211	9	6(1)	9	3	3	30(1)
KC-251	10	8	6	6	5(1)	35(1)
KC-271	4	2(1)	11	6(1)	6	29(2)
KC-304	6(3)	8(2)	4	5	4(1)	27(6)
Mean	8.50	6.38	6.63	7.38	5.63	34.50
	(0.88)	(0.63)	(0)	(0.25)	(0.38)	(2.13)
S. D.	3.12	2.26	3.07	3.96	2.45	9.70
						(1.60)

Copy numbers of *in situ* hybridization band detected by 0.67 kb *Pst*I probe are in parentheses.

Table 3
Copy numbers of P elements per chromosome arm in 5 Q strains detected by *in situ* hybridization using 2.9 Kb complete P element probe and 0.67 kb *Pst*I fragment probe

Line	Chromosome Arms					Total
	X	2L	2R	3L	3R	
KC-34	10	8	10(2)	11(1)	13	52(3)
KC-46	8	4(1)	2	9(1)	6	29(2)
KC-114	9	6(1)	7	9	5(1)	36(2)
KC-222	8(3)	3	10	8	7	36(3)
KC-263	6	6(1)	4(1)	3	6	25(2)
Mean	8.20	5.40	6.60	8.00	7.40	35.60
	(0.60)	(0.60)	(0.60)	(0.40)	(0.20)	(2.40)
S. D.	1.48	1.95	3.58	3.00	3.21	10.31
						(0.50)

Copy numbers of *in situ* hybridization band detected by 0.67 kb *Pst*I probe are in parentheses.

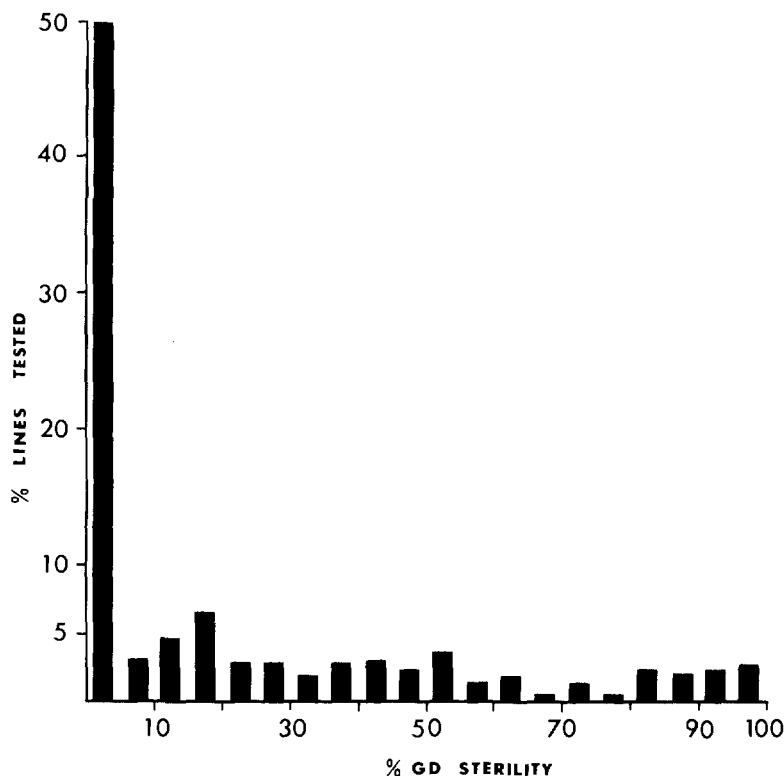


Fig. 4. Distribution of GD sterility frequencies in the test for cytotype in isofemale lines collected Cheonan population of *D. melanogaster*.

1.60 (S. D.) copy가 조사되었다 (Table 2). 따라서 M' 계통형에서 나타난 평균 약 35 copy의 P element 대부분은 incomplete P element들이며, complete P element의 경우는 소수 copy (약 2 copy)만이 존재한다고 볼 수 있다.

Q 계통형을 대상으로 2.9 kb P element probe 1을 사용한 결과 (Table 3), genome 당 평균 35.60 ± 10.31 (S. D.) copy의 P elements가 존재하는 것으로 조사되었다. 염색체 arm 별로 분포된 P elements의 copy 수는 M' 계통형에서처럼 X 염색체가 근소한 차로 다소 많이 나타내고 있으나 ($X > 3R > 3L > 2R > 2L$) 다른 염색체에서도 비교적 고르게 분포되어 있는 것으로 나타났다. 또한 0.67 kb P element probe 2를 사용했을 때, genome 당 평균 2.40 ± 0.50 (S. D.) copy가 조사되었다 (Table 3). 따라서 Q 계통형의 경우에도 genome 당 평균 약 36 copy의 P elements 가운데 약 2 copy 정도의 complete P element를 제외하고 거의 대부분이 incomplete P elements로 분포되어 있는 것으로 나타났다. 한편 *in situ* hybridization에 의한 결과로 볼 때, Q와 M' 계통형내의 P element 분포상태는 두 계통간에 분명한 차이를 보이지 않는 것으로 나타났다. 이는 GD sterility 검정방법에 의해 규정된 Q와 M' 계통형의 판단기준이 genome내의 P elements 분포상태로 볼 때 정량적이지 못한 것으로 분석되었다.

고 찰

본 연구에서 조사된 천안 지역의 *D. melanogaster* 자연집단은 P factor의 활성이 거의 없으며, Q (53.1%) 및 M' 계통형 (46.9%)이 비슷한 빈도로 분포하고 있다. 이러한 결과는 지금까지 한국의 여타 다른 지역을 대상으로 조사 보고된 결과 (Choo *et al.*, 1986; Paik *et al.*, 1989; Sung *et al.*, 1988)와 거의 일치하고 있다. 따라서 한국의 *D. melanogaster* 자연집단은 전지역에 걸쳐 Q 계통형과 M' 계통형이 서로 비슷한 빈도로 분포되어 있다고 판단된다. 일본의 경우, 일부 집단에서 P 계통이 발견되기도 하고 대부분 Q 계통이 우세하게 분포하며 M' 계통은 낮은 빈도로 조사된 집 (Takada *et al.*, 1983; Yamamoto *et al.*, 1984; S. I. Chigusa, unpublished results)으로 보아 한국집단과는 다소 다른 집단구조를 나타낸다고 볼 수 있다. 최근 Anxolabehere *et al.* (1990)에 의해 중국대륙을 대상으로한 조사에 의하면 주로 동부 해안지역은 Q 계통과 weak P 계통이 분포하며 그밖에 내륙지역 대부분은 M' 계통이 분포하는 것으로 나타났다. 이렇게 볼 때, *D. melanogaster* 한국집단은 중국의 동부 해안지역과 중앙 아시아를 포함한 내륙지역과의 혼합된 집단구조를 보인다고 판단된다.

여러가지 실험적 근거 (Kidwell, 1983; Kidwell *et al.*, 1983; Anxolabehere, *et al.*, 1988)로 보아 *D. melanogaster*의 P elements 기원에 관하여 'recent invasion hypothesis'가 현재로서는 가장 유력하다고 볼 수 있다. 이런 가정하에 최근 Anxolabehere *et al.* (1990)은 미국 남부지역으로 부터 기원된 P 계통의 *D. melanogaster*가 유라시아 대륙으로 migration 하는 과정에서 생겨난 weak P 또는 Q 계통형이 북미대륙과 가까운 서부 유럽 및 중국의 동부해안 지역에 많으며, 중앙아시아 내륙으로 갈수록 M' 계통형이 주로 분포한다고 보고하였다. 따라서 한국의 *D. melanogaster* 자연집단의 경우, Q 및 M' 계통형이 비슷한 빈도로 분포하고 있음은 중국 동부 해안지역과 중앙 아시아 내륙으로 부터 주로 영향을 받았을 가능성이 크다고 볼 수 있다.

In situ hybridization 결과로 볼 때, 천안집단의 Q 및 M' 계통형내에는 genome 당 약 2 copy 정도의 2.9 kb의 complete P element가 존재하며 그밖에 대부분은 incomplete P elements들로 구성되어 있다. 이는 한국 자연집단내의 Q 계통과 M' 계통 모두가 소수의 complete P element와 대부분이 KP element로 보이는 incomplete P elements를 포함하여 genome 당 약 25-40 copy 정도의 P elements를 보유하고 있다는 보고 (Paik *et al.*, 1991; Paik *et al.*, 1992; Sung and Kim, 1993)와 일치되고 있다. 특히 본 연구에서 조사된 Q 및 M' 계통형내에는 KP element가 우세하게 분포하고 있는 것으로 분석된 바 있는데 (Kim, W. and Kim, J. S. unpublished data), 이러한 결과는 Anxolabehere *et al.* (1990)에 의해 중앙 아시아 및 중국지역에서 조사된 M' 및 Q 계통들이 모두 KP element라는 incomplete P elements를 우세하게 보유하고 있다는 분석과 일치한다. 또한 Black *et al.* (1987)은 중앙 아시아와 접한 러시아의 Krasnodar 집단으로 부터 채집한 M' 계통에는 소수의 complete P element 외에 특히 KP element가 haploid genome 당 약 30 copy 정도 보유되어 있으며, 이들 KP element는 complete P element의 808-2560 nucleotide 부분이 결실되어 (1753 bp) 생긴 1.15 kb element로서 hybrid dysgenesis 현상을 억제하는 기능을 가지고 있다고 했다.

한편 Q 및 M' 계통형의 genomic DNA내에 존재하는 P elements의 분포로 볼 때 (Tables 2과 3), 두 계통간에 정량적 차이가 없이 거의 비슷하게 나타났다. 이와는 달리 GD sterility 검정에 따라 구별된 Q 및 M' 계통형간에 나타난 hybrid dysgenesis 현상의 차이는 아마도 염색체내에 삽입된 KP element의 position effect 차이로 생겼

을 가능성이 있다. 즉, Simmons *et al.* (1990)은 스페인 집단으로 부터 채집된 M' 계통형인 Sexi 계통에서 KP 및 일부 incomplete P element 들이 염색체내에서 삽입된 위치에 따라 P factor의 활성 억제 정도가 M' 계통형간에 다양하게 나타날 수 있다고 했다. 따라서 본 조사에서 나타난 Q 및 M' 계통형의 구분은 정량적인 것이 아니며 이들 계통형의 genome내에 존재하는 KP element와 같은 incomplete P element들이 염색체내에 삽입된 위치에 따라 GD sterility의 정도를 달리한 결과라고 생각된다.

따라서 이상의 결과를 종합해 볼 때, P-M system에 의한 *D. melanogaster* 한국집단내의 Q 및 M' 계통형의 분포상태는 중국의 동부 해안지역과 중앙 아시아 내륙지역의 혼합된 집단구조를 나타낸다고 볼 수 있다.

REFERENCES

- Anxolabehere, D., K. Hu, D. Nouaud and G. Periquet, 1990. The distribution of the P-M system in *Drosophila melanogaster* strains from the People's Republic of China. *Genet. Sel. Evol.* 22 : 175-188.
- Anxolabehere, D., M. G. Kidwell and G. Periquet, 1988. Molecular characteristics of diverse populations are consistent with the hypothesis of a recent invasion of *Drosophila melanogaster* by mobile P elements. *Mol. Biol. Evol.* 5 : 252-269.
- Anxolabehere, D., D. Nouaud, G. Periquet and P. Tchen, 1985. P-element distribution in Eurasian populations of *Drosophila melanogaster* : a genetic and molecular analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82 : 5418-5422.
- Bingham, P. M., M. G. Kidwell and G. M. Rubin, 1982. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis : the role of the P element, a P-strain specific transposon family. *Cell* 29 : 995-1004.
- Black, D. M., M. S. Jackson, M. G. Kidwell and G. A. Dover, 1987. KP elements repress P-induced hybrid dysgenesis in *D. melanogaster*. *EMBO J.* 6 : 4125-4135.
- Boussy, I. A., 1987. A latitudinal cline in P-M gonadal dysgenesis potential in Australian *Drosophila melanogaster* populations. *Genet. Res.* 49 : 11-18.
- Choo, J. K., M. K. Huh, Y. J. Han and S. U. Dang, 1986. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* : cytotype determination of the P-M system in laboratory strains. *Envir. Muta. Carcin.* 6 : 25-34.
- Engels, W. R., 1979. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* : rules of inheritance of female sterility. *Genet. Res.* 33 : 219-236.
- 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., 1989. P elements in *Drosophila melanogaster*. In *Mobile DNA*, D. E. Berg and M. M. Howe, eds., American Society for Microbiology, Washington, D. C., pp. 437-484.
- Engels, W. R., and C. R. Preston, 1981. Characteristics of a 'neutral' strain in the P-M system of hybrid dysgenesis. *Drosophila Inf. Serv.* 56 : 35-37.
- Houck, M. A., J. B. Clark, K. R. Peterson and M. G. Kidwell, 1991. Possible horizontal transfer of *Drosophila* genes by the mite *Proctolaelaps regalis*. *Science* 253 : 1065-1180.
- Kidwell, M. G., 1981. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* : the genetic determination in a neutral strain. *Genetics* 98 : 275-290.
- Kidwell, M. G., 1983. Evolution of hybrid dysgenesis determinants in *Drosophila*

- melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 1655-1659.
- Kidwell, M. G., 1985. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: nature and inheritance of P element regulation. *Genetics* 111: 337-350.
- Kidwell, M. G., 1986. P-M mutagenesis. In *Drosophila: A Practical Approach*. D. B. Roberts, ed., IRL Press, Oxford, pp. 59-82.
- Kidwell, M. G., T. Frydryk and J. B. Novy, 1983. The hybrid dysgenesis potential of *Drosophila melanogaster* strains of diverse temporal and geographic origin. *Drosophila Inf. Serv.* 59: 63-69.
- Kidwell, M. G., J. F. Kidwell and J. A. Sved, 1977. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: A syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. *Genetics* 86: 813-833.
- Kim, W., and M. G. Kidwell, 1994. *In situ* hybridization to polytene chromosomes using Digoxigenin-11-dUTP-labeled probes. *Drosophila Inf. Serv.* 75: 44-47.
- O'Hare, K., and G. M. Rubin, 1983. Structure of P transposable elements and their sites of insertion and excision in the *Drosophila melanogaster* genome. *Cell* 34: 25-35.
- Paik, Y. K., C. G. Lee, B. H. Cha and H. S. Yim, 1992. Prevalence of incomplete P elements in natural Q and M strains of *D. melanogaster* in Korea. *Drosophila Inf. Serv.* 71: 256-257.
- Paik, Y. K., M. S. Lyu and C. G. Lee, 1989. Hybrid dysgenesis in wild populations of *Drosophila melanogaster* in Korea: distribution of P factor activity and cytotype. *Korean J. Genetics* 11: 47-55.
- Paik, Y. K., H. S. Yim and C. G. Lee, 1991. *In situ* hybridization of biotin-labeled P-elements on polytene chromosomes from a M/Q population of *D. melanogaster* in Korea. *Drosophila Inf. Serv.* 70: 167.
- Rio, D. C., 1990. Molecular mechanisms regulating *Drosophila* P element transposition. *Annu. Rev. Genet.* 24: 543-578.
- Simmons, M. J., J. D. Raymond, K. E. Rasmusson, L. M. Miller, C. F. McLarnon and J. R. Zunt, 1990. Repression of P element mediated hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 124: 663-676.
- Sung, K. C., H. T. Kim and Y. S. Kim, 1988. Distribution of P elements in natural populations of *Drosophila melanogaster* in Korea. *J. Nat. Sci. Sung-Kyun-Kwan Univ.* 39: 1-15.
- Sung, K. C., and W. T. Kim, 1993. Molecular and genetic analysis of cytotype determinants and transposability of P elements in Q strains of Korean *Drosophila melanogaster*. *Korean J. Genetics* 15: 61-82.
- Takada, S., M. Murai, E. Yakanashi, K. Ohishi, K. Fukami, N. Hagiwara, Y. Satta and S. Ishiwa, 1983. On the P-M system in natural populations of *D. melanogaster* in and around Japan. *Japanese J. Genetics* 58: 686.
- Yamamoto, A., F. Hihara and T. K. Watanabe, 1984. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: predominance of Q factor in Japanese populations and its change in the laboratory. *Genetica* 63: 71-77.