

学位論文題名

Phylogeny of the genus *Lordiphosa* and related taxa
in the subfamily Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae)

(ニセヒメショウジョウバエ属及びその近縁群に関する系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

ショウジョウバエ類は、Morgan らがキイロショウジョウバエを遺伝学の実験動物として確立して以来、生物学のさまざまな分野で最もよく使われる実験動物の1つとなっている。これまでに、ショウジョウバエ科としてまとめられたハエは世界から約3,500種が報告されている。

ショウジョウバエ科の分類体系の骨格は、Sturtevant (1921), Patterson & Stone (1952) らによって確立され、基本的にはそれが現在まで引き継がれてきている。Throckmorton (1975) は、形態、生態、分布情報などを統合したショウジョウバエ科の系統進化に関する総説の中で、特に、キイロショウジョウバエを含むシマショウジョウバエ亜属 (*Sophophora*) の系統的位置付けについて、ショウジョウバエ亜属 (*Drosophila*) とは独立した比較的古い系統群であるという注目すべき見解を提出した。しかし、その根拠としたデータなどが明示されず、科学的な仮説としては検証が難しいものであった。Grimaldi (1990) は、このような前科学的状況にチャレンジし、非常に多くの形態形質 (217) を用いて、分岐分析を行い、ショウジョウバエ科全体の系統関係に関する仮説を提出し、分類体系の一部再編成を行った。彼の仮説は Throckmorton (1975) のそれと多くの点で異なり、シマショウジョウバエ亜属とショウジョウバエ亜属の関係については、両者は比較的新しい1つの単系統群にまとめられるという見解を取った。しかし、彼の研究では、各属、各亜属の模式種1種のみをその分類群の代表種として扱ったために、各分類群の単系統性は検討できていない (このことがその後の分子系統学の結果も含めた混乱の一因となっている)。また彼の用いた形質を詳細に検討してみると、相同性、進化的極性に関して疑問のある形質も多い。

ショウジョウバエ科の系統関係に関する研究は、これまでも形態形質のほかに染色体や行動などいろいろな情報を用いて行われてきたが、近年、タンパク質や DNA の分子情報がさかんに使われるようになってきた。ショウジョウバエ類は、このように動物群の中でも非常に多くの分子情報をはじめとして最も多角的な系統解析が試みられたグループであるが、まだその系統仮説が定まっていない。その主な論争点は、ショウジョウバエ科の中のいくつかの重要な系統群、例えばヒメショウジョウバエ属 (*Scaptomyza*)、ハワイショウジョウバエ (*Idiomyia*)、シマショウジョウバエ亜属、ショウジョウバエ亜属などの系統関係である。特に、シマショウジョウバエ亜属の位置付けに関しては、形態形質に基づく Throckmorton (1975) と Grimaldi (1990) の2つの対立した仮

説をそれぞれ支持する分子系統仮説が提出されており、まだ決着がついていない。

私が研究材料として選んだニセヒメショウジョウバエ属 (*Lordiphosa*) については、シマショウジョウバエ亜属に近縁とする説 (Okada, 1963; Lastovka & Maca, 1978) とヒメショウジョウバエ属に近縁とする説 (Grimaldi, 1990) がある。しかも、現在ニセヒメショウジョウバエ属に含まれる多くの種は、過去にシマショウジョウバエ亜属、ショウジョウバエ亜属、フサショウジョウバエ属 (*Hirtodrosophila*) などに入れられていたことがあり、これらのショウジョウバエ亜科 (*Drosophilinae*) の骨格をつくる分類群と多少とも類縁があり、定説が定まっていないショウジョウバエ亜科の系統関係を解くカギとなる分類群である可能性が高い。しかるにこれまでの系統解析にこの属の種はほとんど含まれてこなかった。さらに、この属は中国を中心とした東アジアで適応放散した比較的まとまった分類群で、近年、中国大陸を中心とする地域からかなりの数の新種が発見され、それらを系統解析に含めることによりこれまで議論されてきたショウジョウバエ系統学上の諸問題を解決できる可能性が出てきた。そこで本研究は、(1) ニセヒメショウジョウバエ属の単系統性を検討すること、(2) ニセヒメショウジョウバエ属の各種群間及び本属とショウジョウバエ亜科の主な分類群間の系統関係を明らかにすることを目的として、次の研究を行った。

1. 材料としてショウジョウバエ科の主な分類群を代表する 10 属 9 亜属 41 種 (ニセヒメショウジョウバエ属から 5 種群 18 種) を選び、光学顕微鏡と走査電子顕微鏡下で成虫の形態を比較観察し、全部で 68 の形質を抽出した。得られた形質分布マトリックスをコンピュータープログラム PAUP(ver.3.1.1) を用いて分岐分析した。最大節約系統樹の求め方は、heuristic search 法により、また、得られた系統樹の信頼性をブーツ・ストラップ法により評価した。

分岐分析の結果、2本の最大節約系統樹が得られ (樹長 245 ステップ、CI=0.437、RI=0.765)、それらの合意樹とブーツ・ストラップ解析の結果を考慮して次のように結論した。(1) ニセヒメショウジョウバエ属は多系統群である。(2) ツバメショウジョウバエ種群 (*tenuicauda* species-group) はトゲオショウジョウバエ属 (*Nesiodrosophila*) と共に別の単系統群を形成する。(3) ニセヒメショウジョウバエ属の *tenuicauda* 種群を除く主要部分は単系統群であり、シマショウジョウバエ亜属と姉妹群の関係にある可能性が高い。(4) ニセヒメショウジョウバエ属の 5 つの種群のうち、*fenestrarum* 種群、*nigricolor* 種群、*tenuicauda* 種群、*denticeps* 種群はそれぞれ単系統群を形成するが、*miki* 種群の単系統性は強くは支持されなかった (ブーツ・ストラップの値が低い)。(5) フサショウジョウバエ属とヒメショウジョウバエ属及びシマショウジョウバエ亜属はそれぞれ単系統群である。(6) ショウジョウバエ亜科の中では、最初にマメショウジョウバエ属 (*Scaptodrosophila*) が分岐した。しかし、その後のハシリショウジョウバエ属 (*Chymomyza*)、ニセヒメショウジョウバエ属、シマショウジョウバエ亜属、トゲオショウジョウバエ属 + *tenuicauda* 種群、フサショウジョウバエ属、ヒメショウジョウバエ属、ヒョウモンショウジョウバエ亜属 (*Dorsilopha*) 及びショウジョウバエ亜属の分岐関係は確定できなかった。

以上の結論は、ニセヒメショウジョウバエ属の系統的立場づけに関して、シマショウジョウバエ亜属に近縁とする Okada (1963) と Lastovka & Maca (1978) の仮説を支持する。

2. 次に、ツバメショウジョウバエ種群の系統的立場をより明らかにするために、本種群の全 13 種と近縁と推定されたトゲオショウジョウバエ属、*Dichaetophora* 属を主な研究対象とし、

それにショウジョウバエ亜科の主な属を加えた 35 種類を選び、全部で 34 の形質に関して分岐分析した。その結果、この 3 分類群は属レベルの 1 つの単系統群にまとめられ、さらにその中に 3 つの単系統群が認められた（上記 3 分類群に対応しない）。この結果に基づいて分類体系を改訂し、この 3 分類群を *Dichaetophora* 属にまとめ、*Nesiodrosophila* は *Dichaetophora* の新同物異名とした。また、この属に含まれる 3 つの単系統群をそれぞれ亜属とし、*Dichaetophora* 亜属の他に 2 つの新亜属を設立した。

本研究の結果は、ショウジョウバエ系統学上の一大争点であるシマショウジョウバエ亜属の系統的立場付けについて、ショウジョウバエ亜属とは独立の比較的古い系統群であるという仮説を支持するようである。この仮説が正しいとすると、ショウジョウバエ属は多系統あるいは側系統群ということになり、分類体系を改訂する必要があるが出てくる。シマショウジョウバエ亜属をショウジョウバエ属の中に残して改訂するとすると、マメショウジョウバエ属などの少数の属を除いてショウジョウバエ亜科の大部分の属をショウジョウバエ属の亜属とするか、シマショウジョウバエ亜属を属に格上げするかである。しかし、前者の改訂を行うと多くの二次的異物同名が生じ、分類学的に多大な混乱を引き起こしかねない。一方、後者の場合は、キイロショウジョウバエの学名が *Drosophila melanogaster* から *Sophophora melanogaster* に変更されることになり、生物科学の諸分野に少なからぬ影響を及ぼすと考えられる。

この問題を解決するためには、信頼に足るショウジョウバエ科の系統関係の確立が先決である。そのためには、さらに多くの分類群の種を分析に含め、分子、形態、生態、生物地理などの情報を統合し、総合的な研究を行うことが大切であると思われる。

学位論文審査の要旨

主査 教授 戸田正憲
副査 教授 木村正人
副査 助教授 鈴木 仁

学位論文題名

Phylogeny of the genus *Lordiphosa* and related taxa in the subfamily Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae)

(ニセヒメショウジョウバエ属及びその近縁群に関する系統分類学的研究)

生物学のさまざまな分野で最もよく使われる実験動物の1つとなっているショウジョウバエ類の系統関係は形態学及び分子系統学の成果を含めていろいろな仮説が提出されているが、まだ、完全に解明されていない。申請論文は、この問題を解くカギを握っている可能性があるニセヒメショウジョウバエ属に着目して、この属の単系統性を検討することと、この属とショウジョウバエ亜科の主な分類群間の系統関係を明らかにすることを目的としている。

論文は、2章より構成されている。これまでのショウジョウバエ科の系統に関する形態、染色体、行動、タンパク質、DNAなどを用いた研究を概説したあと、第1章では、材料としてニセヒメショウジョウバエ属の5種群から18種、ショウジョウバエ科を代表する主な分類群から23種、合わせて41種を選び、電子顕微鏡、実体顕微鏡などの観察により68の形態形質を抽出して、分岐分析を行っている。その結果、ニセヒメショウジョウバエ属は多系統群であることを明らかにした。この部分の研究で特に評価できる点は、1) 混乱しているショウジョウバエ科の系統仮説を整理できる可能性があるニセヒメショウジョウバエ属を研究対象として選んだ着眼力、2) 系統推定に意味があると考えられる40の新しい形質を発見した鋭い観察力、3) 全ての形質を今後の研究に役立てることができるよう明確に定義した客観性である。第2章では、第1章でニセヒメショウジョウバエ属本体とは別の系統群であることが明らかになったツバメショウジョウバエ種群の全13種とそれに近縁と推定された*Nesiodrosophila*属、*Dichaetophora*属を主な研究対象とし、全部で34の形質に関して分岐分析している。その結果に基づいて分類体系を改訂し、この3分類群を*Dichaetophora*属にまとめ、*Nesiodrosophila*は*Dichaetophora*の新同物異名とした。また、この属に含まれる3つの単系統群をそれぞれ亜属とし、

Dichaetophora 亜属の他に 2 つの新亜属を設立した。このことにより、研究対象とした 3 つの分類群の系統関係が明らかになり、それらの分類体系の混乱が解消された。

以上の研究によって、ニセヒメショウジョウバエ属の多系統性が明らかにされ、ニセヒメショウジョウバエ属本体はシマショウジョウバエ亜属と姉妹群の関係にあることが示唆された。最も興味深い点は、ショウジョウバエ系統学上の一大争点であるシマショウジョウバエ亜属の系統的 position 付けについて、ショウジョウバエ亜属とは独立の比較的古い系統群であるということを示唆している点である。現段階で科学的結論とするにはまだ証拠が不足しているが、これらの推論は混乱しているショウジョウバエ亜科の系統仮説を整理するきっかけを与えるものであり、その意義は高く評価される。

さらに、申請者は、本研究を通じて、形態系統分類学者として必須の意味のある形態形質を抽出する深い洞察力と観察眼を培い、分岐分析の論理を理解し、その技術を修得して、ショウジョウバエ系統分類学の分野ではエポックメイキングとされる Grimaldi (1990) の仕事と質の面では優さるとも劣らない成果を挙げたと判断される。また、論文の主要部である第 1 章は、既に国際誌に受理されており、他に参考論文として添えられた 4 編のうち 2 編も第 1 著者として、国内の権威ある学術誌に公表されたものである。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。