

学位論文題名

Taxonomy and phylogeny of the *Drosophila robusta*,
quadrissetata and *melanica* species groups (Diptera:
Drosophilidae)

(*Drosophila robusta*, *quadrissetata* および *melanica* 種群

(ハエ目:ショウジョウバエ科)の分類と系統)

学位論文内容の要旨

Indonesia is now endowed with huge biodiversity as one of the highest hotspots on earth, but the diversity of Drosophilidae in this region is still poorly investigated. This thesis aims to give light on the diversity of the *Drosophila robusta*, *melanica* and *quadrissetata* species groups in Indonesia and surrounding regions and further to resolve phylogenetic relationships of these groups by a cladistic analysis. These species groups have long been considered to be temperate elements, but recent studies suggest that they occur in tropical Asia as well. In this study, the occurrence and distribution of these species groups are surveyed throughout Indonesia, i.e., Sumatra, Java, Bali, Lombok, Sulawesi and the Halmahera Islands. In addition, specimens collected from Mt. Kinabalu (Malaysia), Vietnam and Taiwan are included in investigation.

Chapter I reports six new species of the *Drosophila robusta* species group from Southeast Asian Islands. Of the new species, *D. barobusta* and *D. uncinata* are assigned to the *lacertosa* subgroup but *D. sungaicola*, *D. baliensis*, *D. hitam* and *D. subaquatica* to the *okadai* subgroup. These species exclusively inhabit streamsides in mountainous highlands at elevations of more than 600 m from the sea level in Southeast Asian tropics.

Chapter II reviews the *D. quadrissetata* species group on the basis of samples collected from tropical to warm-temperate areas of the Oriental Region and the collection records so far accumulated for all known species. Three new species, *D. aotsukai*, *D. rinjaniensis* and *D. sundaensis*, are described, and new distribution records and supplementary, revised descriptions are given for known species. A multiple-entry key, based on a character database, to all species of this species group is constructed and uploaded to the Internet.

Chapter III describes a new species of the *D. melanica* species group, *D. denruoi*, from northern Vietnam. It is proved by cross experiments that reproductive isolation is complete between this species and its morphologically resembling species. Larval ganglion cells of *D. denruoi* possess $2n=12$ chromosomes, comprising 4 pairs of acrocentric, 1 pair of metacentric and 1 pair of micro-chromosomes. This largest number of rod-shaped chromosomes implies the most primitive configuration in the chromosomal evolution within the *melanica* group. Further, classification of Asian species of this species group is revised based on the results of cross experiments and close morphological examination. *Drosophila pengi* Okada & Kurokawa, 1957 from central Japan, which has once been regarded as a synonym of *Drosophila tsigana* Burla & Gloor, 1952, is considered to be a distinct species from the latter, and thus is resurrected as a

member of the *melanica* group. *Drosophila bisetata* Toda, 1988 described from central Myanmar is synonymized with *D. pengi*, and a population of Guizhou, southwestern China, which has once been regarded as *D. tsigana*, is identified as *D. pengi*, because of their sharing of diagnostic characters with *D. pengi*. At the same time, it is reconfirmed that the Hokkaido population is conspecific to European *D. tsigana*. Furthermore, another species, *Drosophila longiserrata* Toda, 1988, described from central Myanmar is synonymized with *Drosophila afer* Tan, Hsu & Sheng, 1949 from China, based on the identity of their karyotypes and external morphology.

Chapter IV analyzes phylogenetic relationships among the *Drosophila robusta*, *quadrissetata* and *melanica* species groups based on morphological characters. A total 33 species, including all the new species reported in Chapters I to III, are selected as ingroup taxa for this analysis: 3 spp. from the *robusta* subgroup, 7 spp. from the *lacertosa* subgroup and 8 spp. from the *okadai* subgroup of the *robusta* species group, 6 spp. from the *melanica* species group, and 9 spp. from the *quadrissetata* species group. *Drosophila virilis* is chosen as outgroup. Eighty-five characters of adults are observed and the resulting data matrix is subjected to a cladistic analysis using PAUP version 4.0b10. Based on the strict consensus tree of eight most parsimonious ones and branch-support values, the following conclusions are deduced. 1) The ingroup species are divided into two clades: clade I consisting of the *robusta* species subgroup and the *melanica* species group and clade II of the *lacertosa* and *okadai* species subgroups and the *quadrissetata* species group. Each of these basal clades is characterized by one distinct autapomorphy and some eco-physiological properties: the members of clade I are forest dwellers and feed/breed on fermented tree sap, whereas those of clade II inhabit very near vicinities of water in riparian habitats and some of them are known to use decayed phloem of branches and logs dipped in the water as breeding substrates. 2) Within the clade I, three subclades are recognized with high support values: the *robusta* subgroup, the subclade of *D. colorata* and *D. moriwakii*, and the *melanica* group proper. However, the relationships among these subclades are not so highly resolved. 3) Within the clade II, the *okadai* subgroup proper (excluding *D. unimaculata*) and the *quadrissetata* group are recognized as sister clades to each other, but the *lacertosa* subgroup as the basal, less resolved, paraphyletic group.

Chapter V proposes a new classification for the *Drosophila robusta*, *quadrissetata* and *melanica* species groups based on the results of phylogenetic analyses given in Chapter IV. In the revised system, the clade I is classified as the *melanica* species group comprising three species subgroups, the *melanica*, *colorata* and *robusta* subgroups, and the clade II as the *lacertosa* species group, upgraded from a subgroup of the old “*robusta* group”. Within the latter species group, two subgroups, the *okadai* subgroup and the downgraded *quadrissetata* subgroup, were recognized, but all species of the old “*lacertosa* subgroup” and *D. unimaculata*, of which phylogenetic positions are more or less uncertain and paraphyletic in the resulting cladogram, remain unassigned to any species subgroup.

学位論文審査の要旨

主査	教授	木村正人
副査	特任教授	東正剛
副査	准教授	鈴木仁
副査	名誉教授	戸田正憲
副査	教授	渡部英昭（北海道教育大学）

学位論文題名

Taxonomy and phylogeny of the *Drosophila robusta*, *quadrissetata* and *melanica* species groups (Diptera: Drosophilidae)

(*Drosophila robusta*, *quadrissetata* および *melanica* 種群

(ハエ目: ショウジョウバエ科) の分類と系統)

インドネシアは生物多様性のホットスポットの一つであり、ショウジョウバエにおいても多様な種が分布していることが予想されるが、ショウジョウバエの分類・生態に関する研究はほとんど進んでいない。申請者は、ショウジョウバエ科のなかで比較的まとまった分類群である

Drosophila robusta, *quadrissetata*, *melanica* 種群についてインドネシアを中心とする地域において調査を行うとともに、分岐分類学的手法を用いてこれら種群の系統および分類について再検討を行った。

第1章では *robusta* 種群について扱っている。インドネシア各地およびマレーシアサバ州（ボルネオ島）からの採集により、本種群に属する6新種を発見し、記載した。これは、この種群の東南アジア熱帯域からの最初の報告である。また、これら6種は標高600m以上の山地の川沿いにのみ生息していることを見いだしている。

第2章では、*quadrissetata* 種群全既知種についてのレビューを行うとともに、インドネシアから2種、台湾から1種の新種を報告している。また、この種群全種を同定できる多重検索データベースを作成し、インターネット上に公開している。

第3章では、*melanica* 種群について扱っている。まず、ベトナムより新種1種を報告するとともに、かけ合わせ実験により、この種が近縁種とは強く生殖隔離されていることを明らかにした。また、本種の染色体が原始的構成を持つことを明ら

かにした。さらに、本種群のこれまでの分類・採集記録を整理するとともに、かけ合わせ実験の結果により、アジア中部から北部にかけて分布するものは、北日本からヨーロッパにかけて分布する種 (*Drosophila tsigana*) と中部日本から中国南部にかけて分布する種 (*Drosophila pengi*) の2種に分かれることを明らかにした。次いで、ミャンマーから報告された2種は、それぞれ上記の*Drosophila pengi* 1種と中国南部より報告された*Drosophila afer* 2種のシノニムであることを示した。

第4章では、本研究で得られた種に、北アメリカを含む温帯域からこれまでに報告された種を加えた33種について、成虫の85にのぼる形態形質を精査し、分岐分析を行った。その結果、1) *quadrissetata*種群と*melanica*種群は単系統であったが、*robusta*種群は単系統ではない、2) *robusta*種群は*robusta*, *lacertosa*, *okadai*の3亜群より構成されているが、そのうち*robusta*亜群はむしろ*melanica*種群に近く、一方*lacertosa*亜群と*okadai*亜群は*quadrissetata*種群に近い、3) *melanica*種群は*colorata-moriwakii*系と他の種で構成される系に分かれた。以上のように、この3種群に属する種は、大きく2つの群に分かれることが示され、これは一方は川沿いのみに生息し、もう一方は川から離れた森林内にまで分布するという生態的特徴と一致していることを見いだした。また、本研究で示された系統関係は分子に基づく系統関係ともほぼ一致していた。

第5章では、第4章の結果に基づきこの3種群の分類体系の改訂を行った。まず、種群について、旧*melanica*種群と旧*robusta*亜群より構成される*melanica*種群と、旧*quadrissetata*種群、旧*lacertosa*亜群と旧*okadai*亜群より構成される*lacertosa*種群に改変し、前者には*melanica*亜群、*colorata*亜群と*robusta*亜群を配置し、後者には*quadrissetata*亜群、*okadai*亜群とともに、これら2亜群に属さない種を配置した。

このように申請者は、これまで東南アジア熱帯からは全く知見のなかった水辺性ショウジョウバエ類の一連の分類群について、インドネシア、マレーシア、ベトナム、台湾から新種を報告するとともに、分岐分類学的手法によりその系統関係を明らかにし、分類体系の改訂を行った。これらの結果はインドネシアにおけるショウジョウバエの多様性と進化の理解に大きく貢献するものである。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また申請者の誠実かつ熱心な研究姿勢は今後のインドネシアにおける多様性研究に大きく寄与するものと期待し、申請者が博士（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。