



Title	ショウジョウバエ分子系統学研究の最前線
Author(s)	加藤, 徹
Relation	生物進化研究のモデル生物群としてのショウジョウバエ. 北海道大学低温科学研究所編
Citation	低温科学, 69, 1-9
Issue Date	2011-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/45183
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS69_002.pdf



ショウジョウバエ分子系統学研究の最前線

加藤 徹¹⁾

2010 年 12 月 15 日受付, 2010 年 12 月 18 日受理

ショウジョウバエ科の系統関係については古くから注目され, これまでにいくつかの古典的な研究が知られている. 中でも, Throckmorton は 1975 年に内部形態や地理的分布などに基づいたショウジョウバエ科の系統に関する仮説を提唱し, 多くの研究者に広く受け入れられてきた. しかし, その後, Grimaldi (1990) は数多くの外部形態を用いて分岐学的解析を行い, Throckmorton の説と大きく異なる仮説を提唱した. それ以来, ショウジョウバエ科の系統関係を分子系統学的見地から再検討しようとする試みが, これまで数多くなされている. 興味深いことに, 分子系統解析に基づく最近の研究結果は, 後から提唱された Grimaldi の仮説よりも, むしろ古典的な Throckmorton の仮説に近い傾向にある. しかしながら, ハワイ産ショウジョウバエを含むいくつかの重要な分類群の系統関係については, 分子系統解析から, 両者何れの仮説とも異なる独自の見解が新たに得られている. 本稿では, ショウジョウバエにおける最近の分子系統学研究の結果を概説するとともに, ショウジョウバエ系統学の今後の展望について議論する.

Progress and prospects of the molecular phylogenetic studies of Drosophilidae

Toru Katoh¹

The phylogeny of Drosophilidae has been of great interest, and several classical studies have been made. Among them, one of the most famous studies was Throckmorton (1975), in which he proposed a phylogenetic framework for Drosophilidae based on the comparisons of internal morphology and biogeography. On the other hand, based on a cladistic analysis of external morphology, Grimaldi (1990) put forward another hypothesis that was substantially different from that of Throckmorton (1975). Since then, many molecular approaches have been undertaken in order to solve this problem. It is noteworthy that many phylogenetic studies using molecular data on the whole are in agreement with Throckmorton's classical hypothesis rather than Grimaldi's. Furthermore, these studies also give some additional findings that are different from either Throckmorton's or Grimaldi's. I review these results and then discuss prospects of phylogenetic studies on Drosophilidae.

1. はじめに

ショウジョウバエは, ショウジョウバエ科 (Family Drosophilidae) に属する双翅目昆虫の総称を指す (図 1). これらは, 目が赤い, お酒に集まる習性があることから, 顔が赤くて酒好きの妖怪「猩々」にちなんで名付けられたとされる (森脇, 1979). 現在までに 4,000 種以上が記載され, 極地を除く世界各地に広く分布する (Bächli, 1999-2010; Toda, 2006-2010). また, その生活も, 果物食, 樹液食, 草本食, キノコ食と非常に多岐に渡る.

一般に, ショウジョウバエと言えば, キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) を指すことが多く, 実際, 本種はさまざまな研究分野のモデル生物として確固たる地位を築いている. しかし, キイロショウジョウバエ以外にも, これまでさまざまなショウジョウバエ種が, 遺伝学, 行動学, 生態学などの研究分野を含む生物学研究に広く用いられてきている (Powell, 1997). そして, 2007 年には 12 種のショウジョウバエ種について全ゲノムが決定され (Drosophila 12 Genomes Consortium, 2007), 比較研究の対象として重要性が増している. このように, ショウジョウバエが自然界で保有している遺伝的変異, あるいは種間のさまざまな生物学的特徴における差異は, 生命現象の探求のための得難い資産となる. そして, それらの多様性に着目して研究を拡大する際, ショウジョウバエ科の系統進化

1) 北海道大学大学院理学研究院自然史科学部門

¹ Department of Natural History Sciences, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

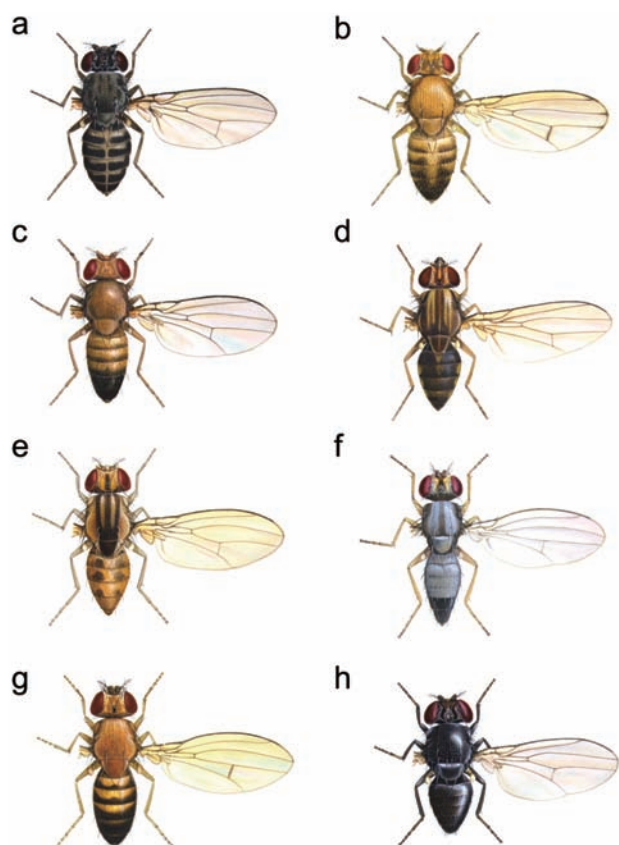


図1: ショウジョウバエ科の中のいくつかの種. a: *Drosophila (Drosophila) hydei*. b: *D. (Drosophila) immigrans*. c: *D. (Sophophora) simulans*. d: *Zaprionus grandis*. e: *Hirtodrosophila trilineata*. f: *Scaptomomyza pallida*. g: *Lordiphosa collinella*. h: *Scaptodrosophila coracina*.

に関する情報は、それ自身が興味深い知見であるのみならず、ショウジョウバエを用いたあらゆる研究の重要な基盤となる。

そして、近年の分子系統解析学的手法の発達に伴い、ショウジョウバエの系統関係に関する我々の理解は飛躍的に向上した。しかしながら、いくつかの重要な分類群の系統関係については、未だ不明な点が残されている。

本稿では、ショウジョウバエにおけるこれまでの系統学研究の結果を概説するとともに、ショウジョウバエ系統学の今後の展望について議論する。

2. ショウジョウバエの系統に関する二つの仮説

ショウジョウバエ科の系統関係については古くから注目され、これまでにいくつかの古典的な研究が知られている (Sturtevant, 1921, 1942; Patterson and Stone, 1952; Okada, 1956, 1989; Throckmorton, 1962, 1965, 1966, 1975; Wheeler, 1981, 1986)。その中で、最も注目すべき研究の一つとして、Throckmorton (1962, 1965, 1966, 1975) による内部形態を主に用いた一連の研究が挙げられる。

彼は、数多くのショウジョウバエについて、雌雄の内部生殖器、および卵の形態的特徴を詳細に観察し、比較を

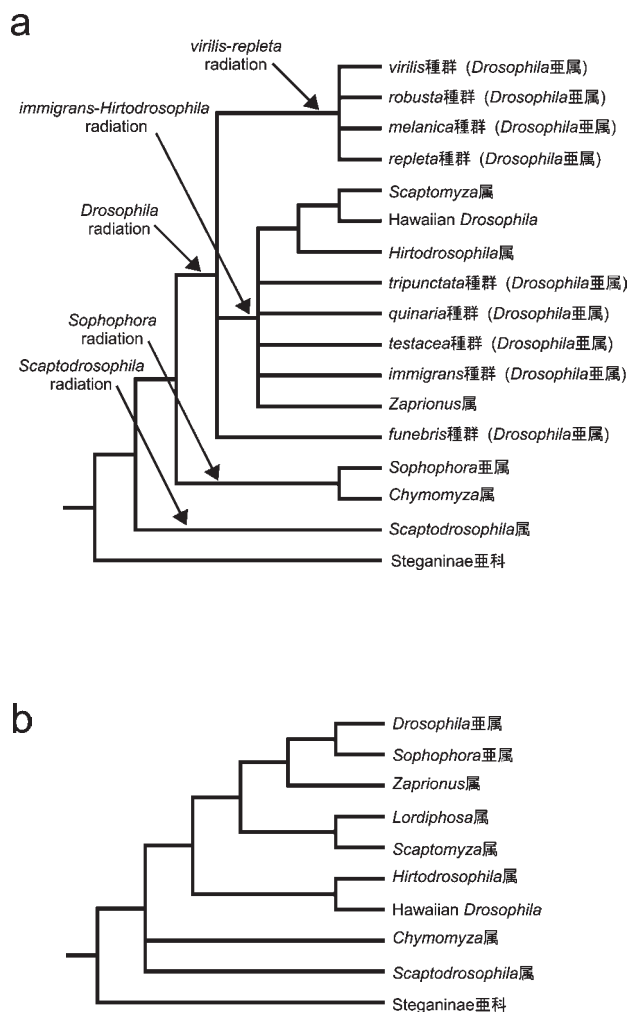


図2: Throckmorton (1975) および Grimaldi (1990) の仮説に基づく、ショウジョウバエ科の主な分類群間の系統関係. a: Throckmorton (1975) の仮説. b: Grimaldi (1990) の仮説.

行なった (Throckmorton, 1962, 1965, 1966)。そして、得られた知見に生態および生物地理学的情報も加え、ショウジョウバエ科全体の系統進化に関する仮説を1975年に提唱した (図2a)。

これによると、現在認められるショウジョウバエの系統群は、“radiation (放散)” と呼ばれる、特定の時期に分化が急速に生じるイベントが複数回起こったことにより、形成されたと考えられている。その中で、最初に起こったのは steganine radiation で、この放散では、Steganinae 亜科に属するショウジョウバエが分化したとされる。残りの放散は全て drosophiline radiation に含まれ、その中で *Scaptodrosophila* radiation, *Sophophora* radiation, および *Drosophila* radiation と呼ばれる放散が順次起こった。そして、*Drosophila* radiation からは *virilis-repleta* radiation および *immigrans-Hirtodrosophila* radiation の二つが起こったとされる。

そして、この仮説では、ショウジョウバエ科の中のいくつかの分類群が、必ずしも単系統群を形成しない点で注目される。中でも、*Drosophila* 属の中の *Drosophila*

亜属は典型的な側系統群であるとみなされ、いくつかの種群が、同亜属の他の種群よりも別属に近い関係にあることを提唱している。

Throckmorton の仮説は、ショウジョウバエ科全体に渡る包括的なもので、発表当時から多くの研究者に広く受け入れられてきた。しかしながら、その一方で、彼の研究から形質評価の判断基準を理解することは容易でなく、そのため客観的根拠に乏しいという批判も同時に存在した。

Throckmorton の仮説におけるこのような問題をふまえ、Grimaldi (1990) は、ショウジョウバエ成虫における 217 の外部形態の形質を用いて、最節約法による系統解析（分岐学的解析）を独自に行なった。その結果、得られた系統樹の樹形は、Throckmorton の仮説とは大きく異なるものであった（図 2b）。例えば、Throckmorton の仮説では、*Drosophila* 亜属は単系統的にまとまらないが、Grimaldi の系統樹では、*Drosophila* 亜属は単系統で、*Sophophora* 亜属と最も近い姉妹群を形成する。また、Throckmorton の仮説では、*Hawaiian Drosophila*、および *Scaptomyza* 属のショウジョウバエは、何れも *immigrans-Hirtodrosophila* radiation により生じたとされるが、Grimaldi の系統樹では、これらは単系統ではなく独立に生じ、それぞれ別々の系統と姉妹群を形成する。そして、この系統樹を基に、Grimaldi は、*Lordiphosa*、*Hirtodrosophila*、および *Hawaiian Drosophila* などの分類階級を属に昇格させるなど、いくつかの分類学的再編も同時に行なった。こうして、1990 年以降、ショウジョウバエの系統関係については、Throckmorton、および Grimaldi の仮説という、大きく異なる二つの説が存在するようになった。

3. 分子系統解析に基づくショウジョウバエの系統関係

分子系統学は、DNA やタンパクに刻まれた遺伝情報の違いを比較することで、生物の系統を推定しようとする研究分野である。DNA 塩基配列の決定が容易でなかった 1960-70 年代当時は、タンパク質を電気泳動して遺伝的差異を間接的に調べる研究がいくつかの生物群を対象に行われていたが、Throckmorton はこれをショウジョウバエの系統学研究に適用することに早く注目し、その有用性について論じた総説を報告している（Throckmorton, 1968, 1977）。また、1980 年代以降は、幼虫血リンパの免疫凝集反応あるいは DNA ハイブリダイゼーションを利用したショウジョウバエの系統学研究がいくつか報告されている（Beverley and Wilson, 1982, 1984; Caccone et al., 1992）。そして、1990 年代以降は、分子生物学的手法の発達とコンピュータの処理能

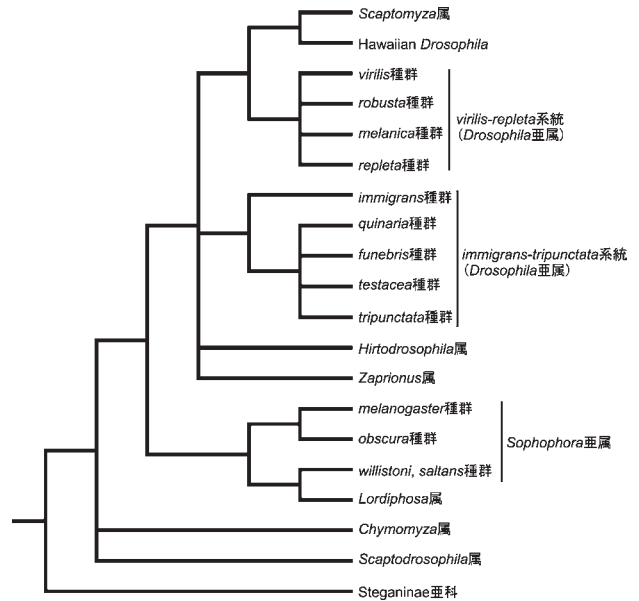


図 3：これまでの分子系統学的研究から推定された、ショウジョウバエ科の主な分類群間の系統関係。

力の段階的向上により、DNA 塩基配列を用いたショウジョウバエの系統学研究が活発に行なわれている。これらの研究は、いくつかの細かい部分で違いが認められるものの、おおまかには一致する結果を示している（Markow and O’Grady, 2006; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010）。

そこで、これまでの分子系統解析の結果に基づく、ショウジョウバエ科の主要な分類群間の系統関係をまとめると、図 3 のようになる。この系統樹を見ると、*Drosophila* 属のうち、*Sophophora* 亜属と *Drosophila* 亜属は姉妹群を形成せず、*Sophophora* 亜属の系統がショウジョウバエ亜科の他の属、亜属よりも先に分岐することが特徴的である。また、*Drosophila* 亜属についてはそれ自身が単系統的にまとまらず、何れも、*Zaprionus* 属、*Hirtodrosophila* 属、*Mycodrosophila* 属、*Scaptomyza* 属、および *Hawaiian Drosophila* などの分類群の側系統群として位置づけられる。従って、分子系統解析に基づくこれまでの研究結果は、後で提唱された Grimaldi の仮説よりも、むしろ Throckmorton の古典的仮説に近い傾向にある。ただし、いくつかの分類群の系統関係については、Throckmorton あるいは Grimaldi の仮説の何れとも異なる独自の見解が新たに得られている。以下に、これらの内容について、主要な分類群ごとに項目を分けて説明する。

3.1 *Scaptodrosophila* 属

Scaptodrosophila 属はこれまで 200 種以上が記載され、世界中に分布が認められるが、とりわけオーストラリア大陸での分化が著しい（Bock and Parsons, 1975）。本属は以前、*Drosophila* 属の中の一亜属として位置付けられていたことがある（Sturtevant, 1942; Wheeler, 1981）。しかし、Throckmorton (1975) は、これらは

Scaptodrosophila radiation により, ショウジョウバエ亜科に属する他の多くの系統群に先立って分化した古い系統であるとみなした. また, これと同様の見解は, Grimaldi (1990) の研究からも得られており, その結果をもとに, 彼は *Scaptodrosophila* の分類階級を亜属から属に昇格させた.

そして, 分子系統解析によるこれまでの研究は, 一致して, *Scaptodrosophila* 属が系統樹の根元で分岐する樹形を示すことから, 両者の見解を支持する結果が得られている (Kwiatowski et al., 1994, 1997; Kwiatowski and Ayala, 1999; Tatarenkov et al., 1999; Katoh et al., 2000; Tarrio et al., 2001; Da Lage et al., 2007; O'Grady and DeSalle, 2008; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010). なお, 最近では, これらの研究結果をふまえて, *Drosophila* 属およびその周辺の分類群の系統関係を調べる際に, 本属がそれらの外群 (アウトグループ) として用いられることもある (Robe et al., 2005, 2010; Katoh et al., 2007).

ただし, 本属の内部の系統関係についてはこれまであまり詳しく調べられておらず, その単系統性については疑問がある. 実際, O'Grady and DeSalle (2008), および van der Linde et al. (2010) による最近の研究において, 本属が単系統にならないことが示唆されている.

3.2 *Chymomyza* 属

Chymomyza 属はこれまで約 60 種が記載され, 新旧大陸の熱帯域を中心に分布が認められる. Throckmorton (1975) によると, 本属は *Scaptodrosophila* radiation の後に起こった *Sophophora* radiation で生じたとされる. しかし, 多くの分子系統樹において, 本属は *Sophophora* 亜属との近縁性を示すことはなく, *Sophophora* 亜属が分岐する前に系統樹の根元で分岐することが確認されている (Kwiatowski et al., 1994, 1997; Kwiatowski and Ayala, 1999; Tatarenkov et al., 1999; Katoh et al., 2000; Tarrio et al., 2001; O'Grady and DeSalle, 2008; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010). この結果は, *Scaptodrosophila* 属と同様, 本属が他の主要なショウジョウバエの外群として位置付けられるという Grimaldi (1990) の見解を支持する.

3.3 *Lordiphosa* 属

Lordiphosa 属はこれまで約 60 種が記載され, 旧北区および東洋区に分布が認められる. 本属の系統学的位置についてはこれまで不明な点が多く, *Sophophora* 亜属に近縁であるという説 (Okada, 1963; Laštovka and Máca, 1978), および *Scaptomyza* 属に近縁であるという説 (Grimaldi, 1990) が提唱されている. また, 本属に分類されている種の中には, かつては *Sophophora* 亜属, *Hirtodrosophila* 属, および *Drosophila* 亜属など,

それぞれ異なる分類群に属していたものも含まれている (Laštovka and Máca, 1978; Okada, 1984, 1990; Toda, 1983).

近年の分子および形態に基づく系統学研究によると, *Lordiphosa* 属の主な種群は *Sophophora* 亜属に近縁である一方, *tenuicauda* 種群については *Lordiphosa* 属の他の種群と異なり, *Hirtodrosophila* 属や *Mycodrosophila* 属に近縁であることが示唆されている (Katoh et al., 2000; Hu and Toda, 2001). この結果をふまえ, Hu and Toda (2002) は, *tenuicauda* 種群を *Lordiphosa* 属から *Dichaetophora* 属に含めるという分類学的再編を行った. また, Katoh et al. (2000) は, *Lordiphosa* 属の主な種群が, *Sophophora* 亜属の中の *willistoni-saltans* 系統群と姉妹群を形成することを示し, このことは, *Sophophora* 亜属を側系統とみなす点で注目される.

3.4 *Drosophila* 属

Drosophila 属のショウジョウバエはこれまで 1,000 種以上が記載され, 8 亜属 (*Chusqueophila*, *Dorsilophophora*, *Drosophila*, *Dudaica*, *Phloridosa*, *Psilodorha*, *Siphlodora*, *Sophophora*) に分類されている. そして, そのうちの多くの種は, *Drosophila* 亜属あるいは *Sophophora* 亜属のどちらかに含まれている.

3.4.1 *Sophophora* 亜属

Sophophora 亜属はこれまで 300 種以上が記載され, *melanogaster* 種群, *obscura* 種群, *willistoni* 種群, および *saltans* 種群の 4 つの種群で主に構成される. これらのうち, *melanogaster* 種群と *obscura* 種群は主に旧大陸で分化した系統, *willistoni* 種群と *saltans* 種群は新大陸の系統と, 大きく二つの系統に分けられる (Pélandakis et al., 1991; Pélandakis and Solignac, 1993; Kwiatowski et al., 1994; Powell and DeSalle, 1995; Kwiatowski and Ayala, 1999; O'Grady and Kidwell, 2002; Remsen and O'Grady, 2002; Da Lage et al., 2007).

これまでの形態および分子データを用いた多くの研究は, *Sophophora* 亜属が単系統群を形成し, *Drosophila* 属の中で最初に分化したことを支持する (Throckmorton, 1975; Russo et al., 1995; Tamura et al., 1995; Kwiatowski and Ayala, 1999; Tatarenkov et al., 1999; Tarrio et al., 2001; Remsen and O'Grady, 2002; Robe et al., 2005; Da Lage et al., 2007; Katoh et al., 2007; O'Grady and DeSalle, 2008; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010). ただし, *Lordiphosa* 属の系統学的位置をふまえると, これらが必ずしも単系統であるとは言えなくなる (Katoh et al., 2000; Hu and Toda, 2001). また, 核遺伝子を用いたいくつかの分子系統学研究では, 本亜属が単系統的にまとまらず, *willistoni-saltans* 系統群が, *melanogaster-obscura* 系統

群および *Drosophila* 亜属のショウジョウバエの分岐に先立って分岐する樹形を示すことがある (Pélandakis et al., 1991; Pélandakis and Solignac, 1993; Kwiatowski et al., 1994, 1997; Katoh et al., 2000; Tarrio et al., 2001). これについては, DNA コード領域内のコドン第 3 ポジションにおける塩基組成が, *willistoni-saltans* 系統群と *melanogaster-obscura* 系統群との間で著しく異なることに起因すると考えられている (Anderson et al., 1993; Rodriguez-Trelles et al., 1999; Tarrio et al., 2000, 2001; Powell et al., 2003; Vicario et al., 2007).

3.4.2 *Drosophila* 亜属

Drosophila 亜属はこれまで 700 種以上が記載されている大きな分類群で, 40 以上の種群に分けられている. これまでの研究によると, 本亜属は単系統群を形成せず, *Hirtodrosophila* 属, *Mycodrosophila* 属, *Zaprionus* 属, *Samoaia* 属, *Scaptomyza* 属, および Hawaiian *Drosophila* などの分類群を含むいくつかの系統の側系統群として位置付けられる (Throckmorton, 1975; Biverley and Wilson, 1984; DeSalle, 1992; Pélandakis and Solignac, 1993; Thomas and Hunt, 1993; Kwiatowski et al., 1994, 1997; Russo et al., 1995; Tamura et al., 1995; Remsen and DeSalle, 1998; Tataronkov et al., 1999, 2001; Katoh et al., 2000, 2007; Tarrio et al., 2001; Remsen and O'Grady, 2002; Da Lage et al., 2007; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010). そして, 本亜属の中には *virilis-repleta* 系統, および *immigrans-tripunctata* 系統と呼ばれる二つの大きな系統が認められ (Remsen and O'Grady, 2002; Yotoko et al., 2003; Robe et al., 2005; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010), これらは *Sophophora* 亜属が最初に分化した後, 上記の他の分類群とともにそれぞれ分化したと推定される.

3.4.2.1 *virilis-repleta* 系統

Throckmorton (1975) によると, *virilis-repleta* 系統は, *virilis-repleta* radiation と呼ばれる放散によって生じたと推定されている. この放散は 2 回の放散からなり, 最初の放散 (primary radiation) は旧大陸を中心に生じ, その後, 新大陸で *repleta* radiation と呼ばれる 2 回目の放散が生じたとされる. そして, 最初の放散で生じたものには, *virilis* 種群, *robusta* 種群, *melanica* 種群, *carsoni* 種群, *annulimana* 種群, *bromeliae* 種群, *peruviana* 種群, *nannoptera* 種群, *carbonaria* 種群, *tumiditarsus* 種群, および *polychaeta* 種群などが含まれる. 一方, *repleta* radiation で生じたものには, *repleta* 種群, *canalineae* 種群, *dreyfusi* 種群, *coffeata* 種群, および *mesophragmatica* 種群などが含まれる.

virilis-repleta 系統に関するこれまでの系統学研究は, これらの種群がある程度単系統的にまとまり, 全体とし

て Throckmorton (1975) の説と一致するような系統関係を示す. 例えば, 多くの分子系統学研究において, 最初の放散で生じたとされる種群同士は必ずしも一つの単系統群を形成することなく, 中でも *polychaeta* 種群は *virilis-repleta* 系統全体の根元から分岐する傾向にある. 一方, *repleta* radiation で生じたとされる種群同士は比較的単系統的にまとまり, 最初の放散で生じたとされる種群が, それらの側系統として位置付けられる (Tataronkov and Ayala, 2001; Remsen and O'Grady, 2002; Robe et al., 2005, 2010; Wang et al., 2006; Da Lage et al., 2007; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010). これらの結果は, *virilis-repleta* 系統の祖先は旧大陸を起源とし, その後, 一部の系統が新大陸で派生的に生じたとする Throckmorton (1975) の見解を支持する (Marcow and O'Grady, 2006).

3.4.2.2 *immigrans-tripunctata* 系統

immigrans-tripunctata 系統は, *Drosophila* 亜属のうち, *virilis-repleta* 系統を除いた残りの種からなる. そのうち, *immigrans* 種群, *quinaria* 種群, *testacea* 種群, *bizonata* 種群, および *historio* 種群などは旧大陸に分布し, *tripunctata* 種群, *pallidipennis* 種群, *calloptera* 種群, *cardini* 種群, および *guarani* 種群などは新大陸での分布が認められる. Throckmorton (1975) によると, これらの種群は, *Hirtodrosophila* 属, *Mycodrosophila* 属, *Samoaia* 属, および *Zaprionus* 属などとともに, *immigrans-Hirtodrosophila* radiation と呼ばれる放散によって生じたとされる. しかし, 分子系統解析による多くの研究では, 上記の種群がある程度単系統的にまとまり, *Hirtodrosophila* 属や *Zaprionus* 属とは別系統である可能性が示唆されることから, 最近ではこれらをまとめて *immigrans-tripunctata* 系統として扱うようになった (Remsen and O'Grady, 2002; Yotoko et al., 2003; Robe et al., 2005, 2010; Markow and O'Grady, 2006; O'Grady and DeSalle, 2008; van der Linde et al., 2010). ただし, いくつかの分子系統学研究では, これらの単系統性が必ずしも支持されない (Da Lage et al., 2007; Katoh et al., 2007).

なお, *immigrans-tripunctata* 系統の中においては, *immigrans* 種群とそれ以外との間で最初に分岐することが, 多くの研究から示唆されている (Remsen and O'Grady, 2002; Yotoko et al., 2003; Robe et al., 2005, 2010; van der Linde et al., 2010). しかしながら, *immigrans* 種群を除いた残りの種群間の系統関係については未だに不明な点が多い (Pélandakis and Solignac, 1993; Remsen and O'Grady, 2002; Carrasco et al., 2003; Yotoko et al., 2003; Robe et al., 2005; Da Lage et al., 2007; Hatadani et al., 2009; van der Linde et al., 2010). また, これらのうち, 少なくとも *tripunctata* 種群と *guarani* 種群については, それぞれの種群で単系統にな

らないことが示唆されている (Carrasco et al., 2003; Yotoko et al., 2003; Robe et al., 2005; Da Lage et al., 2007; Hatadani et al., 2009; van der Linde et al., 2010).

3.5 *Zaprionus* 属

Zaprionus 属はこれまで約 60 種が記載され、その多くがアフリカに分布し、いくつかの種が東南アジアやニューギニアに生息する。本属は *Phorticella* 属とともに、頭部から胸部背側にかけて数本の白い縦縞があることで特徴付けられる。本属の系統学的位置について、Throckmorton (1975) は *immigrans-Hirtodrosophila* radiation により生じた系統の一つであるとみなす一方、Grimaldi (1990) は、本属が *Phrticella* 属および *Samoaia* 属とともに *Zaprionus* genus group と呼ばれる単系統群を形成し、*Drosophila* 亜属を含む系統とはかけ離れた位置にあると示唆している。

これまでのいくつかの分子系統学研究では、本属が *Drosophila* 亜属を含むクレードの根元で分岐する樹形を示すことが多いが、その位置は安定せず、詳細については不明なままである (Pélandakis and Solignac, 1993; Kwiatowski et al., 1994, 1997; Kwiatowski and Ayala, 1999; Tatarenkov et al., 2001; Robe et al., 2005, 2010; Da Lage et al., 2007; Katoh et al., 2007; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde et al., 2010)。また、最近の Yassin et al. (2010) の研究では、Grimaldi (1990) が唱えた *Zaprionus* genus group のうち、*Zaprionus* 属と *Phorticella* 属は多系統で、*Samoaia* 属は *immigrans* 種群の *D. quadrilineata* に近縁であることが示唆されている。

3.6 *Hirtodrosophila* 属

Hirtodrosophila 属はこれまで約 160 種が記載され、熱帯域を中心に分布が認められる。本属は以前、*Drosophila* 属の中の一亜属として位置付けられていたが (Sturtevant, 1942; Wheeler, 1981), Grimaldi (1990) はこれを属へと昇格させた。Throckmorton (1975) によると、本属は *immigrans-Hirtodrosophila* radiation の中の Old World *Hirtodrosophila* radiation によって生じたとみなされる。一方、Grimaldi (1990) は、本属が *Mycodrosophila* 属や *Zygothrica* 属とともに *Zygothrica* genus group と呼ばれる独立した系統群を形成し、*Drosophila* 属とは非常にかけ離れた系統であるとみなしている。

そして、これまでの分子系統学研究では、本属が *Drosophila* 亜属を含むクレードの根元で分岐する樹形を示すことが多いが、*Zaprionus* 属の場合と同様、その位置は不安定である (Kwiatowski et al., 1994, 1997; Kwiatowski and Ayala, 1999; Katoh et al., 2000, 2007; Tatarenkov et al., 2001; Robe et al., 2005; Da Lage et al., 2007; van der Linde and Houle, 2008; van der Linde

et al., 2010)。ただし、少なくとも本属と *Mycodrosophila* 属との近縁性については、いくつかの分子系統学研究から示唆されており (Katoh et al., 2000; Remsen and O'Grady, 2002; Da Lage et al., 2007; van der Linde et al., 2010)、この点については Throckmorton (1975) および Grimaldi (1990) の両者の説と一致する。また、本属のうち、*Hirtodrosophila duncani* については、同属の他のショウジョウバエとは明らかに異なる系統であることが示唆されている (van der Linde et al., 2010)。

3.7 *Scaptomyza* 属と Hawaiian *Drosophila*

Scaptomyza 属はこれまで 260 種以上が記載され、そのうち、約 160 種はハワイ固有で、残りは世界中に分布が認められる。一方、Hawaiian *Drosophila* は全てがハワイ固有で、これまで 400 種以上が記載されている。これらのショウジョウバエは顕著な適応放散の例の一つであること、そして、その進化的出来事の起こった絶対年代がハワイ列島を構成する島々の地質学的形成年代から推定できることから、進化機構を解明する上ですぐれた研究対象とされてきた (Throckmorton, 1966; Carson and Kaneshiro, 1976; Kaneshiro, 1980; Hardy and Kaneshiro, 1981; Carson and Yoon, 1982; Kambysellis et al., 1995; Tamura et al., 2004)。

Scaptomyza 属と Hawaiian *Drosophila* の系統学的位置については、従来、Throckmorton (1975) と Grimaldi (1990) の間で非常に異なる見解が得られている。まず、Throckmorton (1975) によると、この両者は近縁で、何れも *Drosophila* radiation の中の *immigrans-Hirtodrosophila* radiation で生じたとされる。一方、Grimaldi (1990) は、両者が姉妹群を形成せず、*Drosophila* 亜属を含む系統とはそれぞれ独立した系統であることを提唱し、それとともに、Hawaiian *Drosophila* には *Idiomyia* という属名を与えている。

しかしながら、分子系統学解析に基づくこれまでの研究は、*Scaptomyza* 属と Hawaiian *Drosophila* が姉妹群を形成するという点で Throckmorton (1975) を支持するが、このクレードが *virilis-repelta* 系統の姉妹群として位置付けられるという、新たな見解を示す点で注目される (Russo et al., 1995; Tamura et al., 1995; Katoh et al., 2000, 2007; Da Lage et al., 2007; O'Grady and DeSalle, 2008; van der Linde and Houle, 2008; Robe et al., 2010; van der Linde et al., 2010)。

また、*Scaptomyza* 属については、ハワイ固有種と世界中に分布する種が認められることから、本属がハワイ起源で一部が各大陸へ分散したという説と、本属は大陸起源で一部がハワイで適応放散したという説の二つが考えられる。この問題については現在もまだ決定的な解答が得られてないが、*Scaptomyza* 属が Hawaiian *Drosophila* と姉妹群を形成する点を考慮すると、どちらかと言うと前者を支持する傾向にある (Tamura et al.,

1995). また, 最近, O'Grady and DeSalle (2008) は mtDNA の約 10 kb の塩基配列を用いて分子系統解析を行ない, その結果, ハワイ産の *Scaptomyza* 属が大陸産の *Scaptomyza* 属の側系統となる樹形が得られたことから, 彼らも前者を支持している.

なお, いくつかの分子系統学研究では, Hawaiian *Drosophila* 種間における DNA の塩基置換率を基準とした分岐年代推定も行われている (Russo et al., 1995; Tamura et al., 2004). これらの研究によると, *Scaptomyza* 属と Hawaiian *Drosophila* のいくつかの亜属あるいは種群の分岐は, ハワイ列島が形成される以前に起こったという, 興味深い推定がなされている. ちなみに, 現在ハワイ列島が存在する地点には, ホットスポットと呼ばれるマンツルの湧昇流が存在し, その上をプレートが北西に移動するに従ってハワイ列島が形成され, ミッドウェー諸島や天皇海山などはその名残であると考えられている (Carson and Clague, 1995). 従って, ハワイ産ショウジョウバエにおけるいくつかの祖先系統の分化は, ハワイ列島が出来る以前の, 今では海に沈んだと思われる別の島で起こったかもしれない.

4. 今後の展望

Grimaldi がショウジョウバエの系統に関する独自の仮説を提唱した 1990 年以降, これまで多くの分子系統学的解析に基づく研究が行なわれ, ショウジョウバエの系統に関する我々の理解は, この 20 年で飛躍的に向上した. しかしながら, その詳細についてはまだ不明な点も多く, 今後もさらなる研究が必要である. 例えば, *Hirtodrosophila* 属, *Mycodrosophila* 属, *Zaprionus* 属, *Liodrosophila* 属, および *Dorsilopa* 亜属などの分類群は, 何れも *Drosophila* 亜属との近縁性を示すが, これらの具体的な系統学的位置については依然として不明なままである. また, *Drosophila* 亜属の主な系統のうち, *immigrans-tripunctata* 系統の内部の系統関係については未解決な部分が多く, 今後の重要な課題として注目されている. そして, 採集が容易でない, あるいは飼育が難しい等の理由により, 分子系統解析に用いられてないショウジョウバエ種もまだまだ多数存在する. 従って, ショウジョウバエ科の系統の全容を解明するためには, これらの種を含めた分子系統学的研究が必須である.

また, 前項で述べたように, これまでの系統学研究から, 少なくとも *Drosophila* 属や *Drosophila* 亜属については単系統群にならないことが確実と思われる. 従って, 将来的には, 分子系統学的研究によって明らかにされた系統関係を反映するような, 分類体系の再編が必要かもしれない (Dalton, 2009).

謝辞

北海道大学の戸田正憲教授には, 本稿を執筆する機会を提供いただくとともに, 多くの有益な助言をいただいた. 心より感謝を申し上げる.

参考文献

- Anderson, C. L., E. A. Carew, and J. R. Powell (1993) Evolution of the Adh locus in the *Drosophila-willistoni* group: the loss of an intron, and shift in codon usage. *Mol. Biol. Evol.*, **10**, 605-618.
- Bächli, G. (1999-2010) TaxoDros: the database on taxonomy of Drosophilidae. Available at: <http://taxodros.unizh.ch/>
- Beverley, S. M., and A. C. Wilson (1982) Molecular evolution of *Drosophila* and higher Diptera. I. Micro-complement fixation studies of a larval hemolymph protein. *J. Mol. Evol.*, **18**, 251-264.
- Beverley, S. M., and A. C. Wilson (1984) Molecular evolution in *Drosophila* and the higher Diptera II. A time scale for fly evolution. *J. Mol. Evol.*, **21**, 1-13.
- Bock I. R., and P. A. Parsons (1975) Adaptive radiation in the subgenus *Scaptodrosophila* of Australia. *Nature*, **258**, 602.
- Caccone, A., J. M. Gleason, and J. R. Powell (1992) Complementary DNA-DNA hybridization in *Drosophila*. *J. Mol. Evol.*, **34**, 130-140.
- Carrasco, S. F., L. F. Prado, and R. Godoy-Herrera (2003) Molecular phylogeny of the *mesophragmatica* species group inferred from cytochrome oxidase II sequence. *Dros. Inf. Serv.*, **86**, 72-75.
- Carson, H. L., and D. A. Clague (1995) Geology and Biogeography of the Hawaiian Islands. In: Wagner, W. L., and V. A. Funk (eds) *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*: 14-29. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Carson, H. L., and K. Y. Kaneshiro (1976) *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **7**, 311-345.
- Carson, H. L., and J. S. Yoon (1982) Genetics and evolution of Hawaiian *Drosophila*. In: Ashburner, M., H. L. Carson, and J. N. Thompson (eds) *Genetics and Biology of Drosophila*, **3b**: 297-344. Academic Press, New York.
- Drosophila 12 genomes consortium (2007) Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny. *Nature*, **450**, 203-218.
- Da Lage, J. L., G. J. Kergoat, F. Maczkowiak, J. F. Silvain, M. L. Cariou, and D. Lachaise (2007) A phylogeny of Drosophilidae using the *Amyrel* gene: questioning the *Drosophila melanogaster* species group boundaries. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **45**, 47-63.
- Dalton, R. (2009) A fly by any other name. *Nature*, **457**, 368.
- DeSalle, R. (1992) The phylogenetic relationships of flies in the family Drosophilidae deduced from mtDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **1**, 31-40.

- Grimaldi, D. A. (1990) A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **197**, 1-139.
- Hardy, D. E., and K. Y. Kaneshiro (1981) Drosophilidae of Pacific ocean. In: Ashburner, M., H. L. Carson, and J. N. Thompson (eds) *Genetics and Biology of Drosophila*, **3a**: 309-347. Academic Press, New York.
- Hatadani, L. M., J. O. McInerney, H. F. de Medeiros, A. C. M. Junqueira, A. M. de Azeredo-Espin, and L. B. Klaczko (2009) Molecular phylogeny of the *Drosophila tripunctata* and closely related species groups (Diptera: Drosophilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, **51**, 595-600.
- Hu, Y. G., and M. J. Toda (2001) Polyphyly of *Lordiphosa* and its relationships in Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae). *Syst. Entomol.*, **26**, 15-31.
- Hu, Y. G., and M. J. Toda (2002) Cladistic analysis of the genus *Dichaetophora* Duda (Diptera: Drosophilidae) and a revised classification. *Insect Syst. Evol.*, **33**, 91-102.
- Kambyssellis, M. P., K.-F. Ho, E. M. Craddock, F. Piano, M. Parisi, and J. Cohen (1995) Pattern of ecological shifts in the diversification of Hawaiian *Drosophila* inferred from a molecular phylogeny. *Curr. Biol.*, **5**, 1129-1139.
- Kaneshiro, K. Y. (1980) Sexual isolation, speciation and the direction of evolution. *Evolution*, **34**, 437-444.
- Katoh, T., D. Nakaya, K. Tamura, and T. Aotsuka (2007) Phylogeny of the *Drosophila immigrans* species group (Diptera: Drosophilidae) based on *Adh* and *Gpdh* sequences. *Zool. Sci.*, **24**, 913-921.
- Katoh, T., K. Tamura, and T. Aotsuka (2000) Phylogenetic position of the subgenus *Lordiphosa* of the genus *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) inferred from alcohol dehydrogenase (*Adh*) gene sequences. *J. Mol. Evol.*, **51**, 122-130.
- Kwiatowski, J., and F. J. Ayala (1999) Phylogeny of *Drosophila* and related genera: Conflict between molecular and anatomical analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **13**, 319-328.
- Kwiatowski, J., M. Krawczyk, M. Jaworski, D. Skarecky, and F. J. Ayala (1997) Erratic evolution of glycerol-3-phosphate dehydrogenase in *Drosophila*, *Chymomyza*, and *Ceratitis*. *J. Mol. Evol.*, **44**, 9-22.
- Kwiatowski, J., D. Skarecky, K. Bailey, and F. J. Ayala (1994) Phylogeny of *Drosophila* and related genera inferred from the nucleotide sequence of the Cu, Zn *Sod* gene. *J. Mol. Evol.*, **38**, 443-454.
- Laštovka, P., and J. Máca (1978) European species of the *Drosophila* subgenus *Lordiphosa* (Diptera, Drosophilidae). *Acta. Ent. Bohemoslov.*, **75**, 404-420.
- Markow, T. A., and P. M. O'Grady (2006) *Drosophila: a Guide to Species Identification and Use*. Elsevier, London.
- 森脇大五郎 (編) (1979) ショウジョウバエの遺伝実習——分類・形態・基礎的実験法——. 培風館.
- O'Grady, P. M., and R. DeSalle (2008) Out of Hawaii: the origin and biogeography of the genus *Scaptomysa* (Diptera: Drosophilidae). *Biol. Lett.*, **4**, 195-199.
- O'Grady, P. M., and M. G. Kidwell (2002) Phylogeny of the subgenus *Sophophora* (Diptera: Drosophilidae) based on combined analysis of nuclear and mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **22**, 442-453.
- Okada, T. (1956) *Systematic Study of Drosophilidae and Allied Families of Japan*. Gihodo, Tokyo.
- Okada, T. (1963) Cladogenetic differentiation of Drosophilidae in relation to material compensation. *Mushi*, **37**, 79-100.
- Okada, T. (1984) New or little known species of *Drosophila* (*Lordiphosa*) with taximetric analysis (Diptera: Drosophilidae). *Kontyû*, **52**, 565-575.
- Okada, T. (1989) A proposal of establishing tribes for the family Drosophilidae with key to tribes and genera (Diptera). *Zool. Sci.*, **6**, 391-399.
- Okada, T. (1990) New taxonomic changes in the family Drosophilidae (Diptera). *Jpn. J. Ent.*, **58**, 154.
- Patterson, J. T., and W. S. Stone (1952) *Evolution in the Genus Drosophila*. MacMillan, New York.
- Pélandakis, M., D. G. Higgins, and M. Solignac (1991) Molecular phylogeny of the subgenus *Sophophora* of *Drosophila* derived from large subunit of ribosomal RNA sequences. *Genetica*, **84**, 87-94.
- Pélandakis, M., and M. Solignac (1993) Molecular phylogeny of *Drosophila* based on ribosomal RNA sequences. *J. Mol. Evol.*, **37**, 525-543.
- Powell, J. R. (1997) *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: the Drosophila Model*. Oxford University Press, New York.
- Powell, J. R., and R. DeSalle (1995) *Drosophila* molecular phylogenies and their uses. *Evol. Biol.*, **28**, 87-138.
- Powell, J. R., E. Sezzi, E. N. Moriyama, J. M. Gleason, and A. Caccone (2003) Analysis of a shift in codon usage in *Drosophila*. *J. Mol. Evol.*, **57**, S214-S225.
- Remsen, J., and P. O'Grady (2002) Phylogeny of Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae), with comments on combined analysis and character support. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **24**, 249-264.
- Remsen, J., and R. DeSalle (1998) Character congruence of multiple data partitions and the origin of the Hawaiian Drosophilidae. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **9**, 225-235.
- Robe, L. J., E. L. S. Loreto, and V. L. S. Valente (2010) Radiation of the "*Drosophila*" subgenus (Drosophilidae, Diptera) in the Neotropics. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **48**, 310-321.
- Robe, L. J., V. L. S. Valente, M. Budnik, and E. L. Loreto (2005) Molecular phylogeny of the subgenus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) with an emphasis on Neotropical species and groups: a nuclear versus mitochondrial gene approach. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **36**, 623-640.
- Rodriguez-Trelles, F., R. Tarrio, and F. J. Ayala (1999) Switch in codon bias and increased rates of amino acid substitution in the *Drosophila saltans* species group. *Genetics*, **153**, 339-350.
- Russo, C. A. M., N. Takezaki, and M. Nei (1995) Molecular phylogeny and divergence times of drosophilid species. *Mol. Biol. Evol.*, **12**, 391-404.

- Sturtevant, A. H. (1921) *The North American Species of Drosophila*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Sturtevant, A. H. (1942) The classification of the genus *Drosophila*, with descriptions of nine new species. *Univ. Texas Publ.*, 4213, 5–51.
- Tamura, K., S. Subramanian, and S. Kumar (2004) Temporal patterns of fruit fly (*Drosophila*) evolution revealed by mutation clocks. *Mol. Biol. Evol.*, **21**, 36–44.
- Tamura, K., G. Toba, J. Park, and T. Aotsuka (1995) Origin of Hawaiian drosophilids inferred from alcohol dehydrogenase gene sequences. In: Nei, M., and N. Takahata (eds) *Current Topics on Molecular Evolution*: 9–18. Institute of Molecular Evolutionary Genetics, The Pennsylvania State University, University Park.
- Tarrio, R., F. Rodriguez-Trelles, and F. J. Ayala (2000) Tree rooting with outgroups when they differ in their nucleotide composition from the ingroup: the *Drosophila saltans* and *willistoni* groups, a case study. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **16**, 344–349.
- Tarrio, R., F. Rodriguez-Trelles, and F. J. Ayala (2001) Shared nucleotide composition biases among species and their impact on phylogenetic reconstructions of the Drosophilidae. *Mol. Biol. Evol.*, **18**, 1464–1473.
- Tatarenkov, A., and F. J. Ayala (2001) Phylogenetic relationships among species groups of the *virilis-repleta* radiation of *Drosophila*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **21**, 327–331.
- Tatarenkov, A., J. Kwiatowski, D. Skarecky, E. Barrio, and F. J. Ayala (1999) On the evolution of Dopa decarboxylase (*Ddc*) and *Drosophila* systematics. *J. Mol. Evol.*, **48**, 445–462.
- Tatarenkov, A., M. Zurovcova, and F. J. Ayala (2001) *Ddc* and *amd* sequences resolve phylogenetic relationships of *Drosophila*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **20**, 321–325.
- Thomas, R. H., and J. A. Hunt (1993) Phylogenetic relationships in *Drosophila*: a conflict between molecular and morphological data. *Mol. Biol. Evol.*, **10**, 362–374.
- Throckmorton, L. H. (1962) The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, 6205, 207–343.
- Throckmorton, L. H. (1965) Similarity versus relationship in *Drosophila*. *Syst. Zool.*, **14**, 221–236.
- Throckmorton, L. H. (1966) The relationships of endemic Hawaiian Drosophilidae. *Univ. Texas Publ.*, 6615, 335–396.
- Throckmorton, L. H. (1968) Biochemistry and taxonomy. *Annu. Rev. Entomol.*, **13**, 99–114.
- Throckmorton, L. H. (1975) The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. In: King, R. C. (ed) *Handbook of Genetics*, **3**: 421–469. Plenum Press, New York.
- Throckmorton, L. H. (1977) *Drosophila* systematics and biochemical evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 235–254.
- Toda, M. J. (1983) Two species of the subgenus *Lordiphosa* Basden of the genus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) from Japan. *Kontyû*, **51**, 468–473.
- Toda, M. J. (2006–2010) DrosWLD-Species: taxonomic information database for world species of Drosophilidae. Available at: <http://bioinfo.lowtem.hokudai.ac.jp/db/modules/stdb/index.php>
- van der Linde, K., and D. Houle (2008) A supertree analysis and literature review of the genus *Drosophila* and closely related genera (Diptera, Drosophilidae). *Insect Syst. Evol.*, **39**, 241–267.
- van der Linde, K., D. Houle, G. S. Spicer, and S. J. Steppan (2010) A supermatrix-based molecular phylogeny of the family Drosophilidae. *Genet. Res.*, **92**, 25–38.
- Vicario, S., E. N. Moriyama, and J. R. Powell (2007) Codon usage in twelve species of *Drosophila*. *BMC Evol. Biol.*, **7**, 226.
- Wang, B. C., J. Park, H. A. Watabe, J. J. Gao, J. G. Xiangyu, T. Aotsuka, H. W. Chen, and Y. P. Zhang (2006) Molecular phylogeny of the *Drosophila virilis* section (Diptera: Drosophilidae) based on mitochondrial and nuclear sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **40**, 484–500.
- Wheeler, M. R. (1981) The Drosophilidae: a taxonomic overview. In: Ashburner, M., H. L. Carson, and J. N. Thompson (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*, **3a**: 1–97. Academic Press, New York.
- Wheeler, M. R. (1986) Additions to the catalog of the world's Drosophilidae. In: Ashburner, M., H. L. Carson, and J. N. Thompson (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*, **3e**: 395–409. Academic Press, New York.
- Yassin, A., J. L. Da Lage, J. R. David, M. Kondo, L. Madi-Ravazzi, S. R. Prigent, and M. J. Toda (2010) Polyphyly of the *Zaprionus* genus group (Diptera: Drosophilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, **55**, 335–339.
- Yotoko, K. S. C., H. F. Medeiros, V. N. Solferini, and L. B. Klaczko (2003) A molecular study of the systematics of the *Drosophila tripunctata* group and the *tripunctata* radiation. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **28**, 614–619.