



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ギンガシヨウジョウバエ属（双翅目，シヨウジョウバエ科）に関する系統分類研究の現状
Author(s)	近藤，雅典
Relation	生物進化研究のモデル生物群としてのシヨウジョウバエ．北海道大学低温科学研究所編
Citation	低温科学，69，11-17
Issue Date	2011-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/45184
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS69_003.pdf



ギンガシヨウジョウバエ属（双翅目，シヨウジョウバエ科）に関する系統分類研究の現状

近藤 雅典¹⁾

2011 年 1 月 7 日受付, 2011 年 1 月 11 日受理

ギンガシヨウジョウバエ属は、頭部から胸部にかけて特徴的な銀白色縦条を持っており、そのため、同様に銀白色縦条を持つトゲアシシヨウジョウバエ属との分類の混乱が見られた。そこで、本稿では、まずギンガシヨウジョウバエ属の分類変遷について概観し、トゲアシシヨウジョウバエ属との分類の混乱の実態を明らかにした。次に、これまでのシヨウジョウバエ科のいくつかの系統仮説を紹介し、本属および、これまでに類縁が示唆された属との系統関係について考察した。さらに、銀白色縦条が非同形質であることを明らかにした Yassin et al. (2010) の研究を紹介し、最後に、ギンガシヨウジョウバエ属の今後の研究の方向性を示した。

History and perspectives of taxonomic and phylogenetic research on the genus *Phorticella* Duda (Diptera, Drosophilidae)

Masanori Kondo¹

Until the revisional work by Okada and Carson (1983), many taxonomists had confused the genus *Phorticella* with the genus *Zaprionus*, because of sharing the silvery or chalky white longitudinal stripes on their head and thorax. First, in this paper, I provided an overview of some taxonomic researches on *Phorticella* and their possible related genera. Second, I reviewed some hypotheses on the phylogeny of the family Drosophilidae and the previous work by Yassin et al. (2010) having shown that the silvery or chalky white longitudinal stripes on head and thorax are not homologous between the two genera. Finally, I presented some perspectives of researches on the genus *Phorticella*.

1. はじめに

ギンガシヨウジョウバエ属 *Phorticella* Duda (シヨウジョウバエ科 Drosophilidae, シヨウジョウバエ亜科 Drosophilinae) は、体長がおよそ 1.5–3.0 mm のハエで、本属の種の多くが頭部から胸部にかけて 1 対もしくは 2 対の銀白色縦条を持っている (図 1)。これまでに 2 亜属 11 種が記載されており、ギンガシヨウジョウバエ亜属 (subgenus *Phorticella*) は旧北区、東洋区、オーストラリア区から 7 種、ニセギンガシヨウジョウバエ亜属 (subgenus *Xenophorticella* Okada and Carson) は東洋区、エチオピア区から 4 種が知られている (Brake and Bächli, 2008)。頭部から胸部にある銀白色

縦条は、シヨウジョウバエ科のなかでも非常に特徴的な形質であることから、本属の分類に重要な形質と考えられてきた。しかし、エチオピア区～東洋区に分布しているトゲアシシヨウジョウバエ属 *Zaprionus* Coquillett (最近、そのうちの 1 種 *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 は新熱帯区に侵入した; Vilela, 1999) もこの形質を持っていることから、両属の分類はこれまで非常に混乱しており、現在でも納得のいく分類体系は提示されていない。シヨウジョウバエ科の分類における分子データの利用や、分子系統学的手法による系統解析は、飼育が容易なシヨウジョウバエ属 *Drosophila* Fallén で盛んに行われてきたが、近年、飼育が困難なグループにおいても分子系統学的研究が行われ始めてきた (Katoh et al., 2000; Zhao et al., 2009 など)。ギンガシヨウジョウバエ属やトゲアシシヨウジョウバエ属も分子データを用いた分類学的・系統学的研究が行われつつある。そこで、本稿では、まず本属の分類学的扱いの変遷について概観し、次に形態形質の分岐分類学的方法と DNA 分析によって得られた系統仮説を紹介し、本属とその近縁属と

1) 九州大学大学院比較社会文化学府生物多様性講座生物体系学教室

¹ Biosystematics Laboratory, Graduate School of Social and Cultural Studies, Kyushu University, Fukuoka, Japan

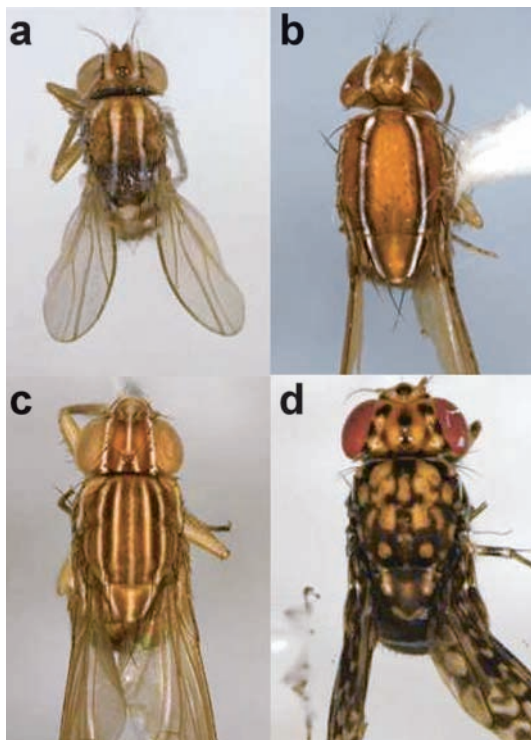


図1：頭部および中胸の銀白色縦条. (a) *Phorticella* (*Phorticella*) *bistriata*, (b) *P.* (*Xenophorticella*) *flavipennis*, (c) *Zaprionus* (*Anaprius*) *obscuricornis* (de Meijere, 1916), (d) *Samoaia leonensis* Wheeler and Kambyseilis, 1966.

の系統関係について議論する。

2. ギンガシヨウジョウバエ属の分類変遷

図2にギンガシヨウジョウバエ属の分類変遷について主なものを示す。

ギンガシヨウジョウバエ属は1923年にDudaによって、鼻瘤 (carina) が低い、中眼縁剛毛 (anterior reclinate orbital seta) が小さい、中胸背毛 (acrostichal setulae) が4列、前脚腿節 (fore femur) に瘤 (tubercle) が無いといった形質に基づいて設立された。Stur-

tevant (1927) は, *Drosophila bistriata* de Meijere, 1911 をギンガシヨウジョウバエ属のタイプ種に指定すると共に, 本属をトゲアシシヨウジョウバエ属の1亜属として扱った。Wilson et al. (1969) や Lin and Tseng (1972) は, *Drosophila immigrans* 種群について細胞学的研究, および分類学的研究をそれぞれ行い, それらの論文で, 現在はギンガシヨウジョウバエ属もしくは, トゲアシシヨウジョウバエ属とされている種, それぞれ5種, および7種の計12種を *D. lineosa* 種亜群として, ショウジョウバエ属に含めた。Wilson et al. (1969) は, 中胸に白色縦条を持っている点で *D. lineosa* 種亜群とトゲアシシヨウジョウバエ属が類似していると述べている。しかし, アフリカ産のトゲアシシヨウジョウバエ属や中胸に銀白色模様を持つサモアイア属 *Samoaia* Malloch と, *D. lineosa* 種亜群は別属としてはっきりと区別できるとしている。Okada (1977) と Wheeler (1981) はそれぞれ東洋区, 全世界についてのショウジョウバエ科の種のカatalogを作成し, ギンガシヨウジョウバエ属を再び独立属として扱っている。しかしながら, これらの文献ではどの形質に基づきギンガシヨウジョウバエ属を独立属として判断したのか書かれていない。さらに Wheeler (1981) では, ギンガシヨウジョウバエ属とトゲアシシヨウジョウバエ属のどちらか所属が不明な種として5種が所属未決定のままリストされている。また, どちらのCatalogにおいても, *P. singularis* (Duda, 1924) (銀白色縦条が胸部の途中で途切れている) がショウジョウバエ属として扱われていることから推測されるように, 頭部から胸部にかけて存在する銀白色縦条が本属の分類に重要であると考えられており, 同様に銀白色縦条を持つトゲアシシヨウジョウバエ属や *D. immigrans* 種群の *D. lineosa* 種亜群との分類が困難であった。この問題を解決するために, Okada and Carson (1983) はギンガシヨウジョウバエ属, トゲアシシヨウジョウバエ属, *D. immigrans* 種群

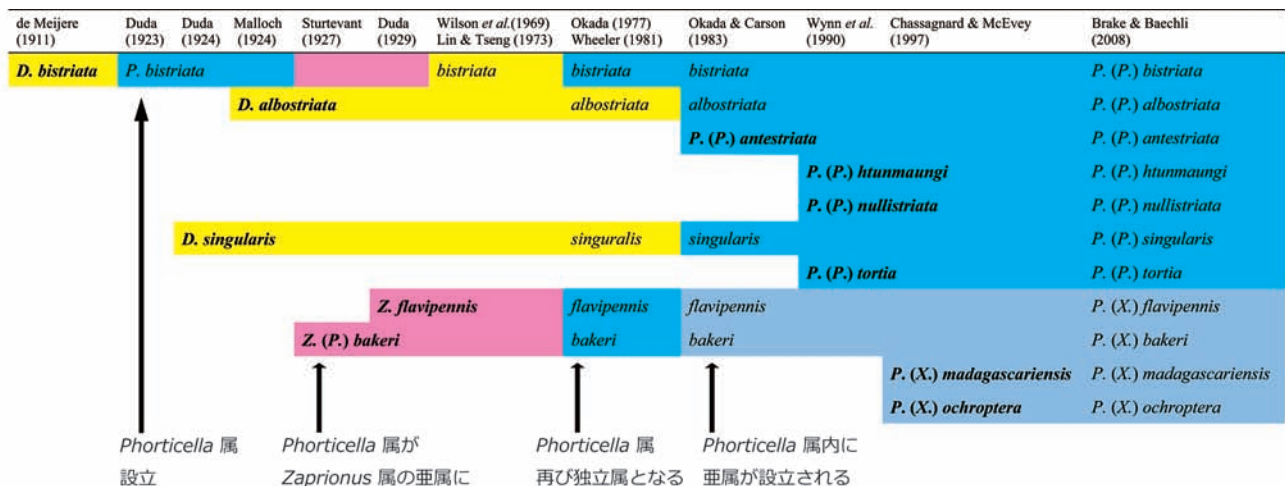


図2：ギンガシヨウジョウバエ属の分類変遷。ギンガシヨウジョウバエ属12種について, 記載されてからの属, もしくは亜属の分類の変遷を色分けして示してある。同物異名 (junior synonym) などについてはここでは省略する。

の3群の、1) 中眼縁剛毛の位置、2) 中・後脚の跗節のくさび状剛毛の有無、3) 雄の腹節背板第9節 (epandrium, 以下、雄第9背板) の形態、そして、4) 雄の腹節腹板第9節 (hypandrium, 以下、雄第9腹板) 中央部の剛毛数について検討を行った。シヨウジョウバエ科の分類には雄交尾器の形態形質がよく用いられるが、本属において雄交尾器の形態形質による分類が行われたのはこの論文が初めてである。その結果、3群をはっきりと識別することができ、これらの形質を診断形質として、ギンガシヨウジョウバエ属とトゲアシヨウジョウバエ属を再定義するとともに、前者をギンガシヨウジョウバエ亜属とニセギンガシヨウジョウバエ亜属に、後者をトゲアシヨウジョウバエ亜属とトゲナシシヨウジョウバエ亜属 (subgenus *Anaprionus*, 原記載では *Aprionus* と命名されたが、後に Itonididae の *Aprionus* Kieffer, 1894 の新参異物同名 (junior homonym) であることがあることがわかり、改名された; Okada, 1990) のそれぞれ2亜属に分類した (表1)。しかし、亜属の分類において用いられた、頭部中央の銀白色縦条と、中・後脚のくさび状剛毛を持っているという形質はニセギンガシヨウジョウバエ亜属とトゲアシシヨウジョウバエ属に共通しており、亜属の分類形質を含めると、両属を定義する分類形質が混在していることになる。その後、Okada and Carson (1983) の定義に基づいて、Wynn et al. (1990) はギンガシヨウジョウバエ亜属の3新種を記載している。Chassagnard and McEvey (1997) はマダガスカルとスマトラ島からニセギンガシヨウジョウバエ亜属の2新種を記載している。Chassagnard and McEvey (1997) では、このとき記載された2新種と *P. (X.) bakeri* (Sturtevant, 1927) は、Okada and Carson (1983) においてニセギンガシヨウジョウバエ亜属を定義づける形質とされた頭部中央の銀白色縦条を持っていないことから、頭部中央の銀白色縦条は亜属を定義づける形質ではなく、*P. (X.) flavipennis* (Duda, 1929) が持つ種特有の形質ではないかと述べている。また、彼女らが記載した2新種のうち、*P. (X.) ochroptera* は第9腹板の亜中央棘毛が1対しかなく、Okada and Carson (1983) で定義されたギンガ

シヨウジョウバエ属の形質と一致しない。さらに、ニセギンガシヨウジョウバエ亜属とトゲナシシヨウジョウバエ亜属の定義にも混乱が見られる。ギンガシヨウジョウバエ属を定義する形態形質として、第9背板が伸長しないとされているが、ニセギンガシヨウジョウバエ属 *P. (X.) flavipennis* の雄第9背板は、把握器 (surstylus) と弱く癒合しており観察が困難であるが、よく見てみると雄第9背板はトゲアシシヨウジョウバエ属のように伸長していることが分かる。また、Wynn and Toda (1988) によって記載された、トゲナシシヨウジョウバエ亜属の *Z. (A.) aungsani* は“2対”の“長い”亜中央棘毛を持つと記されている。これは、Okada and Carson (1983) の定義によるとギンガシヨウジョウバエ属が持つ形態形質である。実際、雄交尾器のスケッチを見ると、ニセギンガシヨウジョウバエ亜属の雄交尾器形態と非常に類似していることがわかる。このように、従来の Okada and Carson (1983) による属の定義に当てはまらない種が見つかったことから、Okada and Carson (1983) 以降に記載された種も含めた分類学的再検討を行い、新しい属の定義を行う必要がある。

Okada and Carson (1983) は、ギンガシヨウジョウバエ亜属の雄交尾器とマメシヨウジョウバエ属 *Scaptodrosophila* Duda の雄交尾器の類似についても言及しており、その後のいくつかの研究によっても同様のことが指摘されている (Wynn et al., 1993; Chassagnard and McEvey, 1997)。マメシヨウジョウバエ属は Duda (1924) によって設立され、Wheeler (1949) によってシヨウジョウバエ属の1亜属となり、Grimaldi (1990) によって再び属へと昇格された経緯を持つ。これまでに世界で約300種が記載されており、シヨウジョウバエ科の中でも種数の多い属の一つと言える (Brake and Bächli, 2008)。マメシヨウジョウバエ属は種数が多いことから、記載分類以外の分類学的研究はこれまでほとんど行われていないが、その形態的特徴の多様さから、おそらく多系統群となるのではないかと考えられる。マメシヨウジョウバエ属と本属との類縁関係については、交尾器の類似が指摘された他に研究例はないが、Bock (1978) は、現在ギンガシヨウジョウバエ属に含まれる

表1: Okada and Carson (1983) によって示されたギンガシヨウジョウバエ属、トゲアシシヨウジョウバエ属、*D. immigrans* 種群を定義する形態形質。表中の属名、亜属名から“シヨウジョウバエ”は省略している

形態形質	ギンガ属		トゲアシ属		<i>D. immigrans</i> 種群
	ギンガ亜属	ニセギンガ亜属	トゲアシ亜属	トゲナシ亜属	
中眼縁剛毛の長さ	小さい		よく発達		発達
後眼縁剛毛の位置	前眼縁剛毛により近い		前眼縁剛毛と内頭頂剛毛の中央		前眼縁剛毛により近い
雄第9背板の形態	伸長していない		伸長している		
雄第9腹板の亜中央棘毛の本数/長さ	2対/長い		1対/普通	1対 or 2対/短い	
頭部中央の銀白色縦条	なし	あり	あり		
中・後脚のくさび状剛毛	なし	あり	あり		
中胸の銀白色縦条数			4本	5本 or 7本	

P. (P.) albostrata (Malloch, 1924) の雄交尾器を観察し、マメショウジョウバエ属（当時はショウジョウバエ属マメショウジョウバエ亜属）に含まれるのではないかと考察している。筆者らの研究でも、現在マメショウジョウバエ属とされている種の中に、その形態学的特徴からギンガショウジョウバエ属とした方がよいと思われる種が含まれていることが示唆されており、今後マメショウジョウバエ属とギンガショウジョウバエ属との関係についてもさらなる研究が必要であろう。

3. ギンガショウジョウバエ属の系統学的研究

ギンガショウジョウバエ属はこれまでに述べたとおり、トゲアシショウジョウバエ属や *D. immigrans* 種群と同属として扱われたり、また、ギンガショウジョウバエ亜属とマメショウジョウバエ属の雄交尾器形態の類似性が言及されたりしてきたが、これらの属間の系統関係についての研究はほとんど行われていない。そこで、本稿ではショウジョウバエ科のいくつかの代表的な系統仮説について、これまでに本属との類縁性が示唆されたグループの系統的位置や系統関係に的を絞って紹介することで、ショウジョウバエ科における本属の系統的位置について考察したい。

表2に、ショウジョウバエ科の系統仮説の代表的なものについて、提唱者、用いた分類群の数、系統推定に用いた形質を示す。

3.1 形態形質に基づく系統仮説

形態形質に基づく系統仮説の代表的なものとして、Throckmorton (1975) 仮説があり、その対立仮説として Grimaldi (1990) が挙げられる。Throckmorton (1975) の系統仮説は、卵や蛹、雌雄成虫の内部生殖器官などの形態形質の比較研究に基づき系統推定が行われている。彼の系統推定では、ショウジョウバエ科の系統進化の過程において、いくつかの放散のイベント (Radiation) が生じ、それぞれの Radiation で様々な

系統群が分化してきたと考えられている。彼の系統仮説に、ギンガショウジョウバエ属は含まれていない。本属と分類の混乱が見られたトゲアシショウジョウバエ属や *D. immigrans* 種群はサモアイア属や *D. quinaria* 種群などの一部のショウジョウバエ属と共に、immigrans-Hirtodrosophila Radiation から分化したと考えられている。一方で、ギンガショウジョウバエ亜属との交尾器の類似が示唆されたマメショウジョウバエ属は、ショウジョウバエ亜科の最初の放散である Scaptodrosophila Radiation から分化したと考えられ、トゲアシショウジョウバエ属や *D. immigrans* 種群とは、系統的に離れた関係にあると言える。

Grimaldi (1990) はショウジョウバエ科のほぼすべての属を網羅する、非常に多くの属、亜属について、成虫の外部形態形質に基づき系統解析を行った。その結果、ギンガショウジョウバエ属はトゲアシショウジョウバエ属、サモアイア属と共にクレードを形成した。このクレードは、中胸に1対以上の銀白色縦条を持つ、中脚・後脚にくさび状剛毛を持つ、などの診断形質に基づいて、トゲアシショウジョウバエ属群として定義された (図3)。しかし、Grimaldi (1990) の解析でギンガショウジョウバエ属の代表として選定された *P. argent- striata* (Bock, 1966) は、Okada and Carson (1983) の分類学的改訂以来、トゲアシショウジョウバエ属の種

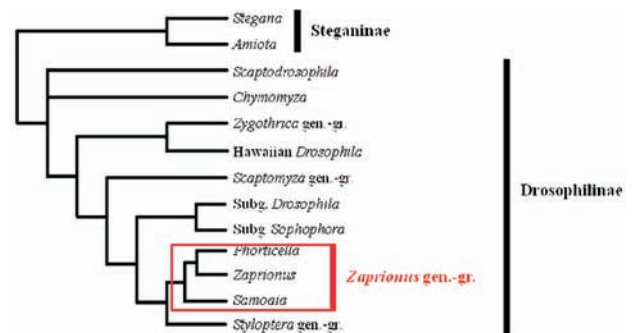


図3：Grimaldi (1990) によるショウジョウバエ科の系統仮説。本文と関係のない属については多少省略する。

表2：ショウジョウバエ科の様々な系統仮説。代表的なものについて、提唱者、分類群の数、推定に用いた形質について示してある。その他の系統仮説については van der Linde and Houle (2008) を参照されたい

提唱者	分類群	系統推定に用いた形質
ショウジョウバエ科全般		
Throckmorton (1975)	65 群 (属, 種群など)	形態形質 (卵, 蛹, 成虫内部形態など)
Grimaldi (1990)	50 属 127 種	形態形質 (雌雄成虫外部形態)
Remsen and O'Grady (2002)	20 属 46 種	DNA データと形態形質の結合系統樹 (形態, 16S, 28S, Adh, COII, Sod)
van der Linde and Houle (2008)	9 属 297 種	スーパーツリー法による系統樹 (127 系統樹を基に作成)
van der Linde et al. (2010)	12 属 126 種	DNA データ (Supermatrix) (Adh, Amyrel, per, Ddc, Sod, ypl, 28Sdl, 28Sd2, 28Sd8, COI, COII, COIII, 16S)
ギンガショウジョウバエ属が含まれるもの		
Yassin et al. (2010)	6 属 25 種	DNA データ (Amyrel, COII)

とされている。したがって、Grimaldi (1990) の解析にはギンガショウジョウバエ属が含まれていなかったことになる。なお、*Zaprionus argentostratus* (Bock, 1966) は、Wynn and Toda (1988) によって *Zaprionus bogoriensis* Mainx, 1958 の新参同物異名 (junior synonym) とされた。

3.2 DNA データに基づく系統仮説

DNA データを用いたショウジョウバエ科の系統推定は、多くの研究者によって行われている。DNA データを用いた系統解析の中には、DNA データと形態形質データを組み合わせた解析や (Remsen and O'Grady, 2002)、過去に発表された 127 の系統樹をスーパーツリー法によって解析したものまで (van der Linde and Houle, 2008)、様々な DNA 領域や、解析方法によってショウジョウバエ科の系統推定が試みられている。これまでの研究については van der Linde and Houle (2008) の表にわかりやすくまとめられているので、そちらを参照されたい。ここでは、van der Linde et al. (2010) によって提唱されたショウジョウバエ科の系統仮説について紹介したい。van der Linde et al. (2010) は 12 属 176 種について最大 13 の異なる遺伝子座の DNA 配列を用いて系統解析を行った。図 4 は van der Linde et al. (2010) の最尤法によって得られた系統樹を要約したものである。ギンガショウジョウバエ属とサモアイア属は解析に含まれておらず、トゲアシショウジョウバエ属群の系統関係について議論することはできない。彼女らの系統仮説では、トゲアシショウジョウバエ属は *D. immigrans* 種群や *Hirtodrosophila* 属、*Mycodrosophila* 属とクレードを形成しており、これは Throckmorton (1975) が示唆した *immigrans-Hirtodrosophila* Radiation とよく一致している。さらに、ギンガショウジョウバエ亜属と雄交尾器の類似性が示唆されたマメショウジョウバエ属は、他のショウジョウバエ亜科と姉妹群関係となる系統と *Chymomyza* 属と姉妹群関係となる系統 (*rufifrons* 種群 + *victoria* 種群) の 2 つの異なる系統から構成される非単系統群であるこ

とが示唆された。

3.3 ギンガショウジョウバエ属は単系統群か?

これまでのいずれの系統仮説においても、ギンガショウジョウバエ属は解析に含まれておらず、またトゲアシショウジョウバエ属群を構成する 3 属を含む解析も行われていないため、ギンガショウジョウバエ属の系統的位置や、トゲアシショウジョウバエ属群の単系統性を議論することはできなかった。この状況を解決するために、Yassin et al. (2010) はトゲアシショウジョウバエ属群の単系統性を検証することを目的としてギンガショウジョウバエ属 2 亜属 4 種を含む、6 属 25 種について *Amyrel* 領域と *COII* 領域の DNA 配列に基づき系統解析を行った。その結果、トゲアシショウジョウバエ属群を構成する 3 属はすべて異なるクレードに含まれ、トゲアシショウジョウバエ属群は非単系統群であることが示唆された。さらに、ギンガショウジョウバエ亜属は他のショウジョウバエ亜科すべてと姉妹群関係になり、一方、ニセギンガショウジョウバエ亜属はトゲナシショウジョウバエ亜属の一部とクレードを形成し、ギンガショウジョウバエ属の単系統性を支持しないとする非常に興味深い結果が得られた。Yassin et al. (2010) はさらに、トゲアシショウジョウバエ属群を定義していた中胸の銀白色縦条の形質に注目し、電子顕微鏡を用いて観察を行ったところ、トゲアシショウジョウバエ亜属とニセギンガショウジョウバエ亜属の銀白色縦条は、微小毛 (microtrichia) が密集して生えることによる構造色であり、それに対してギンガショウジョウバエ亜属やトゲナシショウジョウバエ亜属の銀白色縦条には、密集して生える微小毛はなく、色素の欠損もしくは白色色素の沈着によって生じたものであることが明らかとなったことから、長年、ギンガショウジョウバエ属とトゲアシショウジョウバエ属の分類の混乱を招いていた銀白色縦条は、異なる起源に由来する非相同な形質であることが示唆された。

4. ギンガショウジョウバエ属の研究の今後

Yassin et al. (2010) の研究により、1) ギンガショウジョウバエ属が非単系統群であること、2) 銀白色縦条は非相同形質であり、属間および亜属間の分類に用いることができないことが示唆された。従来のギンガショウジョウバエ属の単系統性が支持されなかったことから、ニセギンガショウジョウバエ亜属を独立属とするのか、それともトゲアシショウジョウバエ属とするのかなどの分類学的扱いを含め、ギンガショウジョウバエ属の分類学的再検討が必要である。同時に、系統学的解析も行い、非単系統群であることが示唆されたマメショウジョウバエ属との系統関係についてもさらに検討する必要がある。筆者のこれまでの研究では、van der Linde

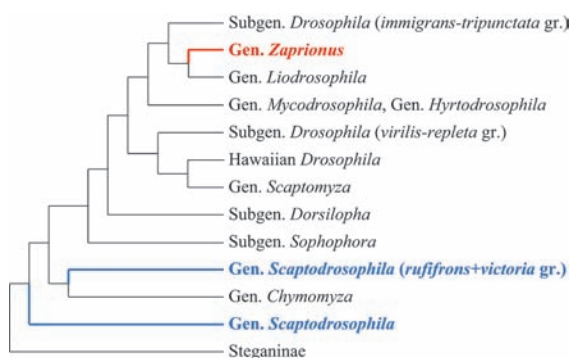


図 4: van der Linde et al. (2010) によるショウジョウバエ科の系統仮説。本文と関係のない属については多少省略する。

et al. (2010) のマメシヨウジョウバエ属の2系統のうち、*rufifrons* 種群+*victoria* 種群は、ギンガシヨウジョウバエ亜属といくつかの交尾器形態の形質状態を共有しており、両群が系統学的に近縁な関係にあるのではないかと示唆されている。今後、ギンガシヨウジョウバエ属と、マメシヨウジョウバエ属の種数を増やした系統解析を行うことで、両属の単系統性や系統関係についての新しい系統仮説および、共有派生形質に基づく新分類体系を提示できるのではないかと思われる。

最後に、銀白色縦条についても、今後の研究に期待されることを記しておきたい。Yassin et al. (2010) によって、銀白色縦条が複数の系統群で進化してきた非同形質であることが示唆され、ギンガシヨウジョウバエ亜属は微小毛による銀白色縦条を持たないとされていた。しかし、最近の筆者らの研究により、ギンガシヨウジョウバエ亜属内においても、微小毛の構造色による銀白色縦条を持つ種の存在が明らかになってきた。なぜ、微小毛の獲得（もしくは消失）が、複数の系統群で独立に行われたのか、その発生メカニズムはどのようなになっているのか？ また、銀白色縦条はギンガシヨウジョウバエ属やトゲアシシヨウジョウバエ属にとってどのような進化的・生態的意義を持っているのか？ 今後、様々な分野において更なる研究が期待されるシヨウジョウバエである。

謝辞

本稿は2010年9月に北海道大学で開催された、ワークショップ「シヨウジョウバエ研究のいまとこれから——特に、キイロシヨウジョウバエ以外の研究に関して——」での発表の内容をもとに執筆された。ワークショップの世話人である首都大学東京の田村浩一郎教授、北海道大学の戸田正憲教授、愛媛大学の和多田正義教授には、発表の機会をいただきました。さらに、戸田正憲教授には、本誌への投稿を勧めいただき、また、草稿に対し丁寧な添削をしていただきました。ワークショップでは、多くの方々から有益な助言をいただきました。以上の方々には厚く御礼申し上げます。加えて、日頃、研究指導をして頂いている九州大学の荒谷邦雄教授にも記して感謝申し上げます。なお、本稿の執筆にあたり、文部科学省グローバルCOEプログラム（自然共生社会を拓くアジア保全生態学）の支援を受けた。

参考文献

- Brake, I., and G. Bächli (2008) *World Catalogue of Insects, v. 9 Drosophilidae (Diptera)*. Stenstrup, Appolo Books.
- Bock, I. R. (1978) A note on *Drosophila albostriata* Malloch (Diptera: Drosophilidae). *Aust. Entomol. Mag.*, **5**, 51–53.
- Chassagnard, M.-T., and S. F. McEvey (1997) Le genre *Phorticella* Duda de la région Afrotropicale et de Sumatra. Description de deux nouvelles espèces (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **33**, 81–87.
- de Meijere, J. C. H. (1911) Studien über südostasiatische Dipteren. VI. *Tijdschr. v. Entomol.*, **54**, 258–432.
- Duda, O. (1923) Die orientalischen und australischen Drosophiliden-Arten (Dipteren) des Ungarischen National-Museums zu Budapest. *Ann. hist.-nat. Mus. Nat. Hung.*, **20**, 24–59.
- Duda, O. (1924) Beitrag zur Systematik der Drosophiliden unter besonderer Berücksichtigung der paläarktischen u. orientalischen Arten (Dipteren). *Archiv f. Naturg.*, **90A**, 172–234.
- Duda, O. (1929) Fauna Buruana. Diptera, Acalyptera. *Treubia*, **7**, 415–422.
- Grimaldi, D. A. (1990) A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **197**, 1–139.
- Lin, F. J., and H. C. Tseng (1973) The *Drosophila immigrans* species group in Taiwan with descriptions of five new species. *Bull. Inst. Zool., Acad. Sin.*, **12**, 13–26.
- Malloch, J. R. (1924) Notes on Australian Diptera. No. IX. *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, **49**, 348–359.
- Okada, T. (1977) Family Drosophilidae. In: Delfinado, M. D., and D. E. Hardy (eds) *A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. Vol. III Suborder Cyclorrhapha (Excluding Division Aschiza)*: 342–387. The University Press of Hawaii, Honolulu.
- Okada, T. (1990) New taxonomic changes in the family Drosophilidae (Diptera). *Jpn. J. Ent.*, **58**, 154.
- Okada, T., and H. L. Carson (1983) The genera *Phorticella* Duda and *Zaprionus* Coquillett (Diptera, Drosophilidae) of the Oriental region and New Guinea. *Kontyû*, **51**, 539–553.
- Sturtevant, A. H. (1927) Philippine and other Oriental Drosophilidae. *Philip. J. Sci.*, **32**, 361–374.
- Throckmorton, L. H. (1975) The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila*. In: King, R. C. (ed) *Handbook of Genetics*, **3**: 421–469. Plenum, New York.
- van der Linde, K., and D. Houle (2008) A supertree analysis and literature review of the genus *Drosophila* and closely related genera. *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.
- Vilela, C. R. (1999) Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Drosoph. Inf. Serv.*, **82**, 37–39.
- Wheeler, M. R. (1981) The Drosophilidae: a taxonomic overview. In: Ashburner, M. et al. (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*, **3a**: 1–97. Academic Press, London.
- Wilson, F., M. R. Wheeler, M. Harget, and M. Kambyzellis (1969) Cytogenetic relations in the *Drosophila nasuta*

- subgroup of the *immigrans* group of species. *Univ. Texas Publ.*, 6918, 207-253.
- Wynn, S., and M. J. Toda (1988) Drosophilidae (Diptera) in Burma. IV. The genus *Zaprionus*. *Kontyû*, **56**, 843-851.
- Wynn, S., M. J. Toda, and T. X. Peng (1990) The genus *Phorticella* Duda (Diptera: Drosophilidae) from Burma and Southern China. *Entomol. Sci.*, **7**, 297-302.
- 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.
- Zhao, F., J.-J. Gao, and H.-W. Chen (2009) Taxonomy and molecular phylogeny of the Asian *Paraleucophenga* Hendel (Diptera, Drosophilidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, **155**, 615-629.