

平成 22 年 4 月 27 日現在

研究種目：基盤研究 (B)
 研究期間：2007～2009
 課題番号：19405013
 研究課題名 (和文) アジア地域ショウジョウバエ相の多様性形成過程：その包括的理解をめざして
 研究課題名 (英文) Evolutionary history of the Drosophilids diversity in the Asian region: For the comprehensive understanding.
 研究代表者
 青塚 正志 (AOTSUKA TADASHI)
 首都大学東京・大学院理工学研究科・教授
 研究者番号：40106604

研究成果の概要 (和文)：

ショウジョウバエ類は生命科学における最も優れた研究材料の 1 つであり、多くの研究分野の研究発展に貢献してきた。現在までに約 3,800 種が知られているが、いろいろな環境に適応放散しており、生物の適応と進化を探求する上でも優れた分類群である。本研究では、最大の属であるショウジョウバエ属およびその中のシマショウジョウバエ亜属の側系統性を確認するとともに、アジアグリーンベルトに沿ったショウジョウバエ科の多様性形成機構について、多くの重要な知見を得た。

研究成果の概要 (英文)：

This project aims to develop a new cooperative study on the evolutionary biology of drosophilids in the Asian region. During the term of this project, field surveys at many nature reserves in southeastern China, Indonesia, Vietnam and Malaysia were performed. By studying phylogenetic relationships of some Asian drosophilid groups, it was revealed that the largest genus *Drosophila* in the family Drosophilidae and its subgenus *Sophophora* including *Drosophila melanogaster* are paraphyletic, suggesting the necessity of revising the classification system of the whole family. Moreover, many new knowledge for speciation process of several closely related species groups of *Drosophila* were obtained from taxonomic, cytogenetic, population genetic and molecular phylogenetic studies.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2019 年度	5,100,000	1,530,000	6,630,000
2020 年度	5,000,000	1,500,000	6,500,000
2021 年度	2,800,000	840,000	3,640,000
年度			
年度			
総計	12,900,000	3,870,000	16,770,000

研究分野：進化遺伝学

科研費の分科・細目：生物学・生物多様性・分類

キーワード：ショウジョウバエ, アジア地域, 生物多様性, 種分化機構, 分子系統学, 国際研究協力, 進化遺伝

1. 研究開始当初の背景

ショウジョウバエ類は生命科学における最も優れた研究材料の 1 つであり、遺伝学、細胞学、発生学など多くの分野の研究発展に貢献してきた。現在までに全世界から約 3、800 種が知られているが、いろいろな環境に適応放散しており、生物の適応と進化を探求する上でも優れた分類群である。ショウジョウバエ科は、新生代第三紀初頭に現在繁栄している多くの生物群と共に出現し、その後、始新世から漸新世にかけて東南アジア熱帯を中心に主要な系統群を分化させ、中新世以降北半球温帯域に進出していったと推定されている。この進化的過程を示す多くの系統が、東南アジア熱帯から東シベリアに連なる長い森林帯（アジアグリーンベルト）に良く保存されている。ショウジョウバエ類がたどってきた歴史的、地理的過程は、多くの生物群にも共通している部分が多いと考えられるが、豊富な生物学的情報や研究手法の利用が可能なショウジョウバエ類は、アジアグリーンベルトに沿った生物多様性成立機構の解明に最も優れた研究材料である。

本研究課題代表者および分担者は、平成 12-17 年度の二次にわたる調査研究（科学研究補助金基盤（A））において、東アジア地域を中心に、ショウジョウバエ相の分布、多様性に関しての膨大な知見と標本を得た。それらが本研究の基盤となっている。

2. 研究の目的

アジア地域におけるショウジョウバエ多様性について、それまでの調査によって蓄積された知見と標本を基盤に分類学的、分子系統的研究を行い、過去の分布記録および分類体系の再検討を含めて、アジア地域のショウ

ジョウバエ相のインベントリーの完成を期する。また、染色体分析、形態の地理的変異測定、複数の遺伝子塩基配列、形態形質による系統関係の推定、交配実験、などの実験室内研究を行い、それらの結果を併せて、アジアグリーンベルトに沿ったショウジョウバエ科の多様性形成機構の解明を行う。本研究（総括的研究と位置づける）では、これまでの研究でその重要性がうきぼりとなり、かつ期間内に達成できる項目に絞って研究を推進し、前二次の調査研究を含むすべての成果を総合して、アジア地域ショウジョウバエ相の多様性成立過程についての包括的な理解を目指す。

一方、これまでに、ショウジョウバエ科の分類体系には、最大の属であるショウジョウバエ属が多系統群であるという重要な齟齬のあることが指摘されている。現在、世界の主だったショウジョウバエ分類学者が共同して（本研究のメンバーも加わっている）、この問題を解決すべく、分類体系の改訂準備が進行しているが、本研究によってもたらされるアジア地域の多様性成立過程についての知見は、この改訂を根拠づける重要な証拠となることが確信される。

本研究においては、これまでの調査研究結果を基盤にして、アジア地域におけるショウジョウバエ多様性形成過程を理解するために重要と思われる以下の研究項目を設定した。

- (1) ショウジョウバエ科全体の系統分類体系。
- (2) 北半球温帯性ショウジョウバエの起源とショウジョウバエ属の分類体系の再検討。
- (3) ベトナム、台湾におけるタロイモショウジョウバエ属分布およびの寄主植物の調査。

これらの研究遂行に必須と思われるいく

つかの分類群を対象を絞り込んで、国外各地での生態・分布調査を行い、得られた標本について、分子系統学的解析、形態解析、核型解析等の室内研究を行った。

3. 研究の方法

ショウジョウバエ多様性についての先行研究のほとんどは、材料を手持ち飼育系統に頼っているために、入手の難しい多くの興味深い系統群が解析に含まれていない。我々は、これまでの海外調査による多くの系統群の試料（標本と飼育系統）を保有・維持し、それらについての研究結果を得ている。さらに本課題では、設定した重要研究項目に必須な地域（中国南部からベトナム、マレーシア、インドネシア）、および分類群についての補完的調査を実施して標本、系統を得ると同時に、分子系統解析と形態系統分類、生態学的研究を駆使して分類体系を検討し、それらの解析知見を併せてショウジョウバエ相の系統関係、進化過程を検討する。先行研究によっても指摘されているいくつかの側系統あるいは多系統分類群については、解析結果を基に必要と思われる改訂を提唱する。

4. 研究成果

(1) ショウジョウバエ科全体の系統分類体系

従来から指摘されていたショウジョウバエ属の側系統性が、新たな分類群を分子系統解析に含めることによってさらに明確になった。これを解消するためには、ショウジョウバエ科全体にわたる大幅な分類体系の改訂が必要であるが、もしこの分類体系の改訂を「国際動物命名規約」に従って行うとなれば、最も著名な生物材料の1つであるキイロショウジョウバエの学名 “*Sophophora melanogaster*” ということになり、生物科学全般への影響ははかりしれない。そこで我々は、動物命名法国際審議会に対して、キイロ

ショウジョウバエの学名 “*Drosophila melanogaster*” を将来にわたって安定して使えるようにするための提案を行った。多くの賛否両論が寄せられるとともに、これを契機として、世界のショウジョウバエ研究者が一堂に会して、ショウジョウバエ分類学、系統学が直面する問題とその一般生物学研究に対する意義を議論するシンポジウムが開催され、“Nature” 誌上にも紹介された (Dalton, 2009)。シンポジウムでは、世界のショウジョウバエ分類・系統研究者が協同して、ショウジョウバエ科全体にわたる系統解析とそれに基づいた分類体系の改訂を進める必要があること、特に、骨格系統群がそろっているアジアのショウジョウバエの重要性が強く認識された。

(2) 北半球温帯性ショウジョウバエの起源と、ショウジョウバエ属の分類体系の再検討。

① クロショウジョウバエ区

クロショウジョウバエ区はショウジョウバエ属の根幹を形成する分類群で、その起源は東アジア低緯度地帯と考えられてきた。本研究での東南アジア諸島における調査では多くの種群が発見され、そのほとんどは新種であった。これらの新種と東アジア産、及び欧米産既知種との系統進化関係を考察した。主な結果は次の3点である。(a) 温帯種の *robusta* 種群では6新種が発見されたが、その生息地は山岳地帯に限られていた。(b) 水平分布に関しては、ウオーレス線より以西、東洋区から旧北区と考えられる。(c) アジア熱帯域では、*angor* 種群、*quadrisetata* 種群、*polychaeta* 種群は低地に生息し、分子系統樹で基部に位置する種、またはその近縁種が分布している。

② ニセヒメショウジョウバエ属

核2遺伝子とミトコンドリア2遺伝子を

使った分子系統解析によって、旧世界熱帯～温帯に分布するニセヒメショウジョウバエ属は、シマショウジョウバエ亜属の新世界熱帯系統群 (*saltans* 種群, *willistoni* 種群) の姉妹群であることが判明し、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自体も、従来の仮説を覆し、側系統群であることが明らかとなった。また、この旧世界熱帯系統と新世界熱帯系統の分離は、Throckmorton (1975) が推定した漸新世初期よりも古く、4,500～4,600 万年前の始新世に起こったと推定された。

③ウスグロショウジョウバエ種群

シマショウジョウバエ亜属の中で、キイロショウジョウバエ種群と姉妹群の関係にあり、多くの研究者がさまざまな視点から研究したモデル生物群の1つである本種群 (3 新種) を、今回、東南アジア熱帯 (キナバル山, マレーシア・サバ州) で初めて発見、記載した。その内の1種 *Drosophila hypercephala* Gao & Toda が示す頭部形態の性的二型 (hypercephaly) は、ショウジョウバエ属からの新発見である。分子系統解析の結果、本種はアフリカ (ケニア) 高山から記録された種との類縁が示唆され、ウスグロショウジョウバエ種群の起源を推定する上で大変興味深い。

(3) タロイモショウジョウバエ属と寄主植物の相利共生的進化。

Sultana ら (2006) の系統解析よって提唱されたタロイモショウジョウバエ属とは類縁の遠い *arenga* 種群を、本属から分離して新属 *Arengomyia* Yafuso & Toda を設立した。また、中国雲南省から発見された新種を含めて 70 の形態形質を使って分岐分析したところ、Sultana et al. (2006) では未解明であった5種群間の系統関係を解明することがで

き、さらに、これまで種群所属不明であった2種と雲南省産の新種が単系統群を形成することが判明し、これらを新しい種群にまとめることにした。

タロイモショウジョウバエ属と寄主植物との相利共生的進化は、東アジア緑地帯の種多様性を生み出した要因の一つと考えられる。本属のハエが訪花する植物としてはモクレン科 (モクレン科経路)、ヤシ科 (ヤシ科経路)、サトイモ科 (サトイモ科経路) が知られているが、いずれもインドネシアやマレーシアなど熱帯地域からの報告が主であり、亜熱帯地域の調査は不十分であった。そこで、本研究では、熱帯から分布の北限である琉球列島にいたる中間地域、即ち亜熱帯のベトナムで調査を行い、ベトナムの *cristata* 種群は、熱帯地域から記載された種と琉球列島・台湾に分布する共寄主的ペアが混在し、*Alocasia* 属や *Colocasia* 属の複数の種を寄主植物としていることが明らかとなった。このことから、ベトナムは、サトイモ科経路に依存する本属のハエが熱帯から亜熱帯へ北上する過程で、寄主植物の乗り換え・転換をする「寄主複線経路」であると考えられた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計15件)

- ① Yassin, A., Da Lage, J.-L., David, J. R., Kondo, M., Madi-Ravazzi, L., Prigent, S. R. & Toda, M. J. (2010). Polyphyly of the *Zaprionus* genus group (Diptera: Drosophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 335-339. (査読有)
- ② Gao, J.-j., Tanabe, S. & Toda, M. J. (2009). Discovery of three new species of *Drosophila obscura* species group (Diptera: Drosophilidae) from Mount

Kinabalu in Borneo. Entomological Science, 12: 270-283. (査読有)

③Murata, Y., Ideo S., Watada, M., Mitsui, H. and Kimura, M. T. (2009). Genetic and physiological variation among sexual and parthenogenetic populations of *Asobara japonica* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of drosophilid flies. European Journal of Entomology 106: 171-178. (査読有)

④Yafuso, M., Toda, M. J. & Sembel, D. T. (2008). *Arengomyia*, new genus for the *Colocasiomyia arenga* species group (Diptera: Drosophilidae), with description of a new species. Entomological Science, 11: 391-400. (査読有)

⑤Cao, H. -z., Toda, M. J. & Chen, H. -w. (2008). Three new species of the subgenus *Parapenthecia* from the Oriental Region (Diptera: Drosophilidae: *Apenthecia*). Entomological Science, 11: 215-219. (査読有)

⑥Ideo, S., Watada, M., Mitsui, H., and Kimura, M. T. (2008). Host range of *Asobara japonica* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of drosophilid flies. Entomological Science 11: 1-6. (査読有)

⑦Chen, H. -w., Toda, M. J., Lakim, M. B. & Mohamed, M. B. (2007) *Amiota sinuata* species group from eastern Malaysia (Diptera, Drosophilidae). Entomological Science, 10: 73-80. (査読有)

⑧van der Linde, K., Bächli, G., Toda, M. J., Zhang, W. -x., Katoh, T., Hu, Y. -g., & Spicer, G. S. (2007). Case 3407: Genus *Drosophila* Fallén (Insecta, Diptera): proposed conservation of usage. Bulletin of Zoological Nomenclature, 64(4): 238-242.

(査読有)

⑨Cao, H. -l., Toda, M. J. & Chen, H. -w. (2007). Four new species of the genus *Apsiphortica* Okada, 1971 (Diptera, Drosophilidae), with supplementary descriptions of two known species. Journal of Natural History, 41: 2707-2718.

(査読有)

⑩ Chen, H. -w., Toda, M. J., Lakim, M. B. & Mohamed, M. B. (2007). The *Phortica* sensu stricto (Insecta: Diptera: Drosophilidae) from Malaysia. The Raffles Bulletin of Zoology, 55: 23-41. (査読有)

⑪ Toru Katoh, Daisuke Nakaya, Koichiro Tamura, Tadashi Aotsuka (2007). Phylogeny of the *Drosophila immigrans* Species Group (Diptera: Drosophilidae) Based on *Adh* and *Gpdh* Sequences. Zoological Science 24: 913-921. (査読有)

⑫ Gao J, Watabe H., Aotsuka T., Pang J, Zhang Y (2007). Molecular phylogeny of the *Drosophila obscura* species group, with emphasis on the Old World species. BMC Evol. Biol. 7 art. no. 87. (査読有)

⑬He L, Watabe H., Xiangyu J, Gao J, Liang X, Aotsuka T., Zhang Y (2007). Genetic differentiation and cryptic speciation in natural populations of *Drosophila lacertosa*. Mol. Phyl. Evol. 43:24-31. (査読有)

[学会発表] (計 10 件)

①高野宏平, 片桐千似, 屋富祖昌子, 戸田正憲: クワズイモ (サトイモ科) の中性花は送粉者への報酬器官であった: 開花時には花蜜を分泌し開花後は腐って幼虫の餌となる。日本生態学会第 57 回大会(東京), 2010 年 3 月 15 日-20 日.

②粕谷菜月, 三井偉由, 木村正人, 青塚正志 :

キノコ食ショウジョウバエの寄生蜂:多様性と宿主選択. 日本生態学会第 57 回大会(東京), 2010 年 3 月 15 日-20 日.

③村田祐亮, 井手尾進介, 和多田正義, 三井偉由, 木村正人: ショウジョウバエ寄生蜂 *Asobara japonica* の有性生殖及び単為生殖個体群における遺伝的・生理的変異. 日本昆虫学会第 69 回大会(三重), 2009 年 10 月 9 日-12 日.

④Biljana Novkovic, 木村正人: アジア産 *Leptopilina* 属の系統と進化. 日本昆虫学会第 69 回大会(三重), 2009 年 10 月 9 日-12 日.

⑤加藤 徹, 川名沙羅, 小川佳孝, 田村浩一郎. DNA および翅形態を利用したショウジョウバエの分類システムの開発. 第 11 回日本進化学会大会(札幌), 2009 年 9 月 2 日.

⑥戸田正憲 学名を変更すべきか, すべきでないか?: *Drosophila melanogaster* を例に. 分類学の帰還, 北海道大学総合博物館, (札幌), 2008 年 6 月 28 日.

⑦戸田正憲, 高野宏平, 屋富祖昌子 同じ寄主植物(クワズイモ)の花を利用するタロイモショウジョウバエ 2 種系と 3 種系の共存機構の比較. 日本昆虫学会第 68 回大会(高松), 2008 年 9 月 14 日-16 日.

⑧Toda, M. J. To be changed or not to be changed: *Drosophila melanogaster* or *Sophophora melanogaster*? *Drosophila* taxonomy, systematics and phylogenetics and their implications for *Drosophila* biology, University California San Diego *Drosophila* Stock Center, San Diego, USA, 2008 年 11 月 23 日.

⑨菊池舞, 吉原里香, 高森久樹, 青塚正志: *D. prolongata* 雄の闘争行動について. 日本動物学会第 79 回大会(福岡), 2008 年 9 月 5 日-7 日.

⑩田辺美知, 高森久樹, 青塚正志:

Drosophila suzukii 種亜群の産卵行動の進化について. 日本動物学会第 79 回大会(福岡), 2008 年 9 月 5 日-7 日.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

青塚 正志 (AOTSUKA TADASI)
首都大学東京・大学院理工学研究科・教授
研究者番号: 40106604

(2) 研究分担者

戸田 正憲 (TODA MASANORI)
北海道大学・低温科学研究所・教授
研究者番号: 40113592

渡部 英昭 (WATABE HIDEAKI)
北海道教育大学・教育学部・教授
研究者番号: 10167190

木村正人 (KIMURA MASAHITO)
北海道大学・大学院環境科学研究院・教授
研究者番号: 30091440

高森 久樹 (TAKAMORI HISAKI)
東京学芸大学・教育学部・助教
研究者番号: 40188090

屋富祖 昌子 (YAFUSO MASAKO)
首都大学東京・大学院理工学研究科・客員
研究員
研究者番号: 50045134

加藤 徹 (KATOH TORU)
北海道大学・大学院理学研究院・助教
研究者番号: 80374198