

謹呈
岡田曲豆日先生

ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化

高田春夫

Differentiation of the External Male Genitalia
in the Drosophilidae

Haruo TAKADA

1965

昭和40年3月
釧路女子短期大学紀要
第1号別刷

著者

ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化¹⁾

高 田 春 夫

I 緒 言

ショウジョウバエ雄成虫の外部生殖器官の比較形態学的研究については、Sturtevant (1919) が近似種として分類の困難な *Drosophila melanogaster* Meigen と、*D. simulans* Sturtevant を分離して記載することに成功してから、多くの研究者によつて 70篇以上の報告がなされている。然し、これらの殆んどは、ショウジョウバエ属 genus *Drosophila* を主な対象としている。それらのうち、まず Hsu (1949) の業績は特筆されるべきで、彼は11属158種の雄性外部生殖器の構造を明らかにした。続いて、Nater (1953) が主として欧米産種の3属を、また、Malogolowkin (1952, 1953) が主として南米産種を材料としてショウジョウバエ亜属の雄性生殖器官の特徴を62の形質に細分比較し、Okada (1956) は日本産種12属149種の形態を報告した。一方、Wheeler & Takada (1964) らは、ミクロネシア地方の17属69種の詳細な報告を行ない、3新属の記載に成功した。

現在、ショウジョウバエ科 family Drosophilidae には71属の記載があるが、この分類学の進歩と、それらの再検討により、有効な属は記載数に変更をもたらし、替りに新属の発見と追加が生ずることは今後予想されるところである。ともあれ、筆者はこれらのうち、32属343種に及ぶ標本の雄性生殖器官を比較検討する機会を得たので、ここにそのうちの外部生殖器官の分化を系統進化の観点から、これら属間の比較考察を試みたいと思う。

稿を草するに当り、終始懇篤な御指導と、御鞭撻を忝うした北海道大学教授牧野佐二郎博士に深甚の謝意を表するものである。また有益な御便宜と御激励を賜つた北海道大学助教授門馬栄治博士に、私の研究を直接指導されたテクサス大学教授 Marshall R. Wheeler 博士に、併せて、日本に於けるショウジョウバエ分類学の権威として数々の厚い御指導を戴いた、東京都立大学教授岡田豊日博士のそれぞれに心から御礼申し上げる。

II 材 料 と 方 法

用いた材料は、ショウジョウバエ科 (Drosophilidae) の次記した32属343種および本科に近縁のナガショウジョウバエ科 (Aulacigastridae) 1種である。

Microdrosophila, *Stegana*, *Rhinoleucophenga*, *Gitona*, *Amiota*, *Leucophenga*, *Cacoxenus*, *Celidosoma*, *Stylopetra*, *Titanochaeta*, *Cladochaeta-Clastopteromyia-Diathoneura* complex, *Scaptomyza*, *Paramycodrosophila*, *Mycodrosophila*, *Sphaerogastrella*, *Zaprionus*, *Zygothrica*, *Chymomyza*, *Dettopsomyia*, *Lissocephala*, *Baeodrosophila*, *Nesiodrosophila*, *Liodrosophila*, *Calodrosophila*, *Chaetodrosophila*, *Neotanygastrella*, *Idiomia*, *Antopocerus*, *Nudidrosophila*, *Drosophila*.

これらの種の生た標本、乾燥標本又はアルコール標本等のそれぞれから分離した第8背板以降

1)この研究は「日米科学協力事業」の一つとして行なわれたものであつて、その遂行にあたつては、文部省、財團法人日本学術振興会及び米国国立科学財団の協力、援助を得た。

の末端部を針の先で切りとり、下記要領によつて永久プレパラートとし、主として方眼紙にフリーハンドでスケッチして比較観察した。材料は10% KOH で数分間煮沸したもの、スライドグラスの上で水洗、一滴の石炭酸中に移行して解剖し、さらに一滴のクレオソート中に移し替えて、種々の方向から検鏡、終りにパルサムで封する。研究上の目的より、第9背板 (genital arch) を背面から2分し、肛門板 (anal plate), 把握器 (clasper), 第10腹板 (bridge connecting the clasper) 及び挿入器官 (phallic organs)などを解剖顕微鏡下で分けて、それぞれを複式顕微鏡 ($50\times\rightarrow 600\times$) で観察し、特にその微細構造に注意した。

III 外部生殖器官の形態

Hsu (1949) は、外部生殖器官のうち、把握器を欠くもの、一次把握器 (primary clasper) のあるもの、二次把握器 (secondary clasper) も備えているもの、一次把握器に一次櫛棘 (primary teeth) をもつもの、二次櫛棘 (secondary teeth) をもつもの、またその周縁剛毛 (marginal bristles) の数と型及び肛門板が第9背板に融合しているか分離しているか等によつて、11属158

Fig. 1 & 2. Supposed processes of differentiation of the external male genitalia in the Drosophilidae.

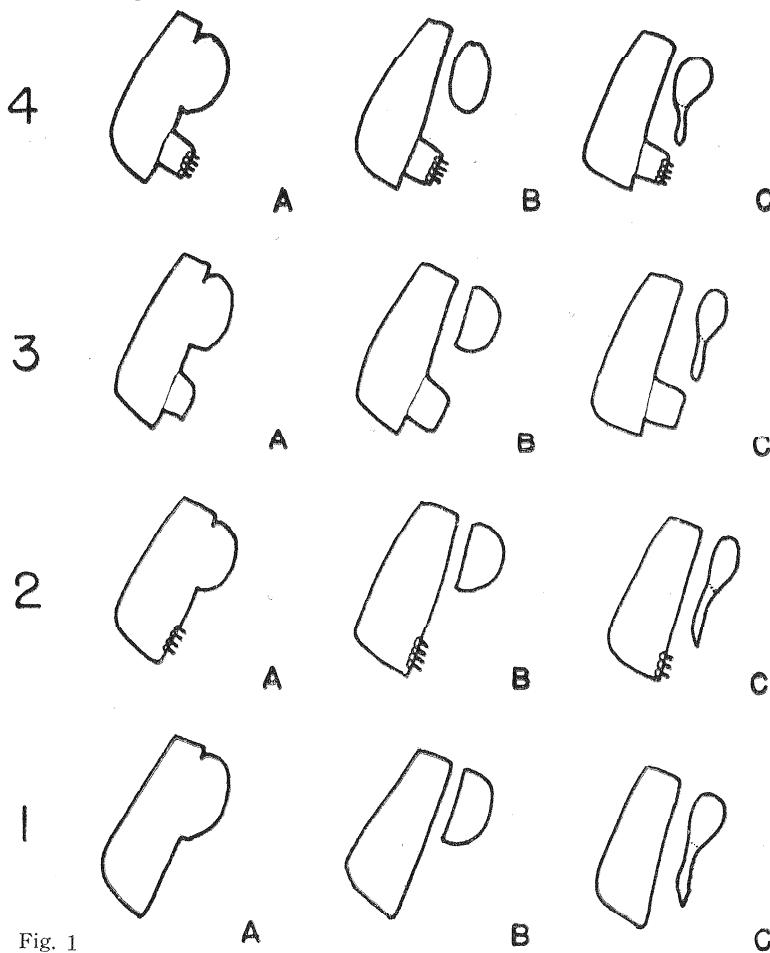


Fig. 1

ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化

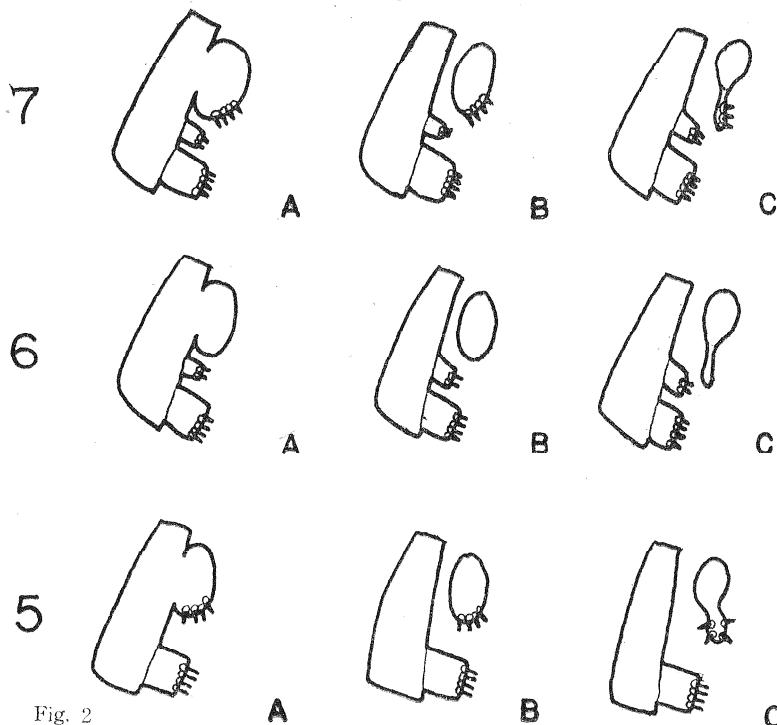


Fig. 2

種を大別分類した。また、Malogolowkin (1953) は、外部生殖器官のみを 40 の特徴に分けて考察し、ショウジョウバエ亜属の 2 群間の類縁関係を追究した。

筆者はこれらに新しい知見を加えて、雄性外部生殖器構造に 21 の型を設定し、その類縁関係を論じてみたい。(第 1, 第 2 図参照)

1. 一次把握器及び一次櫛棘を欠くもの
 - A. 肛門板が第 9 背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第 9 背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板 (secondary anal plate) を有するもの
2. 一次把握器を欠くが、一次櫛棘を有するもの
 - A. 肛門板が第 9 背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第 9 背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの
3. 一次把握器を有するが、櫛棘を欠くもの
 - A. 肛門板が第 9 背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第 9 背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの
4. 一次把握器に櫛棘を有するもの
 - A. 肛門板が第 9 背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第 9 背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの

5. 肛門板にも櫛棘 (marginal teeth) を有するもの
 - A. 肛門板が第9背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第9背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの
6. 二次把握器を有するが、肛門板の櫛棘を欠くもの
 - A. 肛門板が第9背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第9背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの
7. 二次把握器と肛門板櫛棘を共に有するもの
 - A. 肛門板が第9背板に癒着しているもの
 - B. 肛門板が第9背板から分離しているもの
 - C. 二次肛門板を有するもの

以上の21の型を配列してみた。これらの各型に該当する種を含む属又は近縁な科を列举すれば

1. A. **Cryptochaetidae** (quoted from Okada 1956)
 - B. **Aulacigastridae, Pseudiaastata** (quoted from Sabrosky 1951)
 - C. **Microdrosophila** (part), (quoted from Okada 1960)
2. A. **Rhinoleucophenga**
 - B. **Gitona, Cacoxenus**
 - C. **Scaptomyza (Exalloscaptomyza), Microdrosophila** (part)
3. A. **Microdrosophila** (part)
 - B. **Diastatidae** (quoted from Basden & Collin 1958), **Microdrosophila** (part),
Stegana, Protostegana (quoted from Okada 1956) *Ornithawongsa* (Huang 1985:
838 839)
 - C. **Microdrosophila** (part), **Scaptomyza (Mesoscaptomyza, part), Cladochaeta-complex**
4. A. **Styloptera, Zaprionus** (part), **Dettopsomyia, Baeodrosophila, Idiomyia, Drosophila** (part)
 - B. **Amiota, Cladochaeta-complex** (part), **Mycodrosophila, Sinopthalmus** (quoted from Hsu 1949), **Sphaerogastrella, Paramycodrosophila, Chymomyza, Lisscephala, Baeodrosophila, Nesiodrosophila, Liodrosophila, Calodrosophila, Chaetodrosophila, Neotanygastrella, Antopocerus, Nudidrosophila, Drosophila** (part)
 - C. **Microdrosophila** (part), **Titanochaeta, Cladochaeta-complex** (part), **Scaptomyza** (part), **Zygothrica, Drosophila** (part)
5. A. **Drosophila** (part)
 - B. **Drosophila** (part)
 - C. **Scaptomyza** (part), **Drosophila** (part)
6. A. **Zaprionus** (part), **Drosophila** (part)
 - B. **Drosophila** (part)
 - C. **Scaptomyza** (part)

7. A.

B. *Drosophila* (part)C. *Scaptomyza* (part)

さて、第9背板と肛門板とが癒着したものと、分離したものとのいずれが primitive で、どちらが derivative かという問題は複雑である。

Dettopsomyia のように、この属のすべてが癒着している属もあれば、*Microdrosophila* や *Drosophila* に見られるように、癒着しているものと分離しているものの、それそれを含む属もある。ここでは癒着しているものを A、分離したものを B、肛門板が一見伸長しているが、二次的なキノン硬化の構造がみられるものを C と排列してみた。そこで A から B への移行と同時に、B から A への移行(或いは還元)も考慮される訳である。しかし、C から B への移行は *Scaptomyza* の標本では殆んど見受けられず、わずかに *Mesoscaptomyza* の数種に一次肛門板と第9背板の癒着しているものが認められた。また、二次肛門板は第10腹板に由来することが観察された。続いて、櫛棘の派生と把握器の派生、即ち2段階と3段階とではいずれが先行したかと云う点ではいずれも第9背板に由来するものだけに、ほぼ同様に取扱つてよいものと考えられるが、櫛棘が剛毛より変化したもの、及び *Hemiscaptomyza* の数種が、その把握器が第10腹板から由来していることなどを考慮して1図のように配列してみた。

さらに、4段階より2段階への還元は考えられないで、1→2→3→4と配列してみた。同様な配慮により第2図の 5→6→7 の変化過程を認めることができるが、特に二次把握器に生ずる櫛棘の有無は、この際考慮には入れなかつた。また前例により5段階と6段階の取扱いも、ほぼ同様と見なすことができる。ただし、7段階の A に該当する種は未だ観察していない。

以上のことから、aromorphosis を考慮に入れて第1図及び第2図の21の型を設定してみた。

またこれらの各型に該当する種を一例づつ、第3図及び第4図に示しておいた。しかしながら当然これら21型の category に一致しないいろいろの型が現存することは当然で、その各々の intermediate 及び modification と考えられるいくつかを第5図に示した。即ち1の *Drosophila* (*Hirtodrosophila*) *duncani* Sturtevant は 6 B の型に該当するものであるが、第9背板のキノン硬化の弱い個所で肛門板と癒着しているので、6 A と 6 B の中間型と考えることができる。2の *Scaptomyza* sp. from Maui, Hawaii の第9背板には、硬く太い剛毛が約8本存在するので、4 C 又は 6 C の特殊化した例として興味がある。つづいて3の *Scaptomyza* (*Trogloscaptomyza*) sp. from Maui, Hawaii は 6 C に類似するが、二次把握器に似た構造が袋状に膨出しその突端が帽子状に強くキノン硬化している点が特異である。4の *Drosophila* (*Sophophora*) *nannoptera* Wheeler で見られる一次把握器にある二次櫛棘について、Hsu(1949)及びMalogolowkin(1953)らは分類上の特徴として重視しているが、筆者はこれらの特別な段階として設定することは、繁雑となるので省略し、把握器上の櫛棘を一次と二次との区別なく取扱つた。この図で示されているように、D. *nannoptera* は三次櫛棘まで存在し、種群間の分類上の重要な特徴となることは当然である。5の *Stegana ornatipes* Wheeler & Takada は、3 B と 4 B の中間の特徴を示している。6に示した *Scaptomyza denticauda* Malloch は、一見 4 C に相当するが、第9背板が2分され、一次把握器上の櫛棘の形態に二種類あり、また第10腹板と関連のある二次把握器の形成が認められるが、このような例は、多くの *Scaptomyza* (*Dentiscaptomyza*) で見受けられた。

一方、第3図 2 A *Rhinoleucophenga bezzi* は、第9背板からそのまま櫛棘が派生したものか、また 4 A のように一次把握器が形成されたその上に、櫛棘が派生したものか疑わしい点があ

Fig. 3 & 4. Twenty species of each patterns within the Drosophilidae arranged by the Figure 1 and 2. (see page 46)

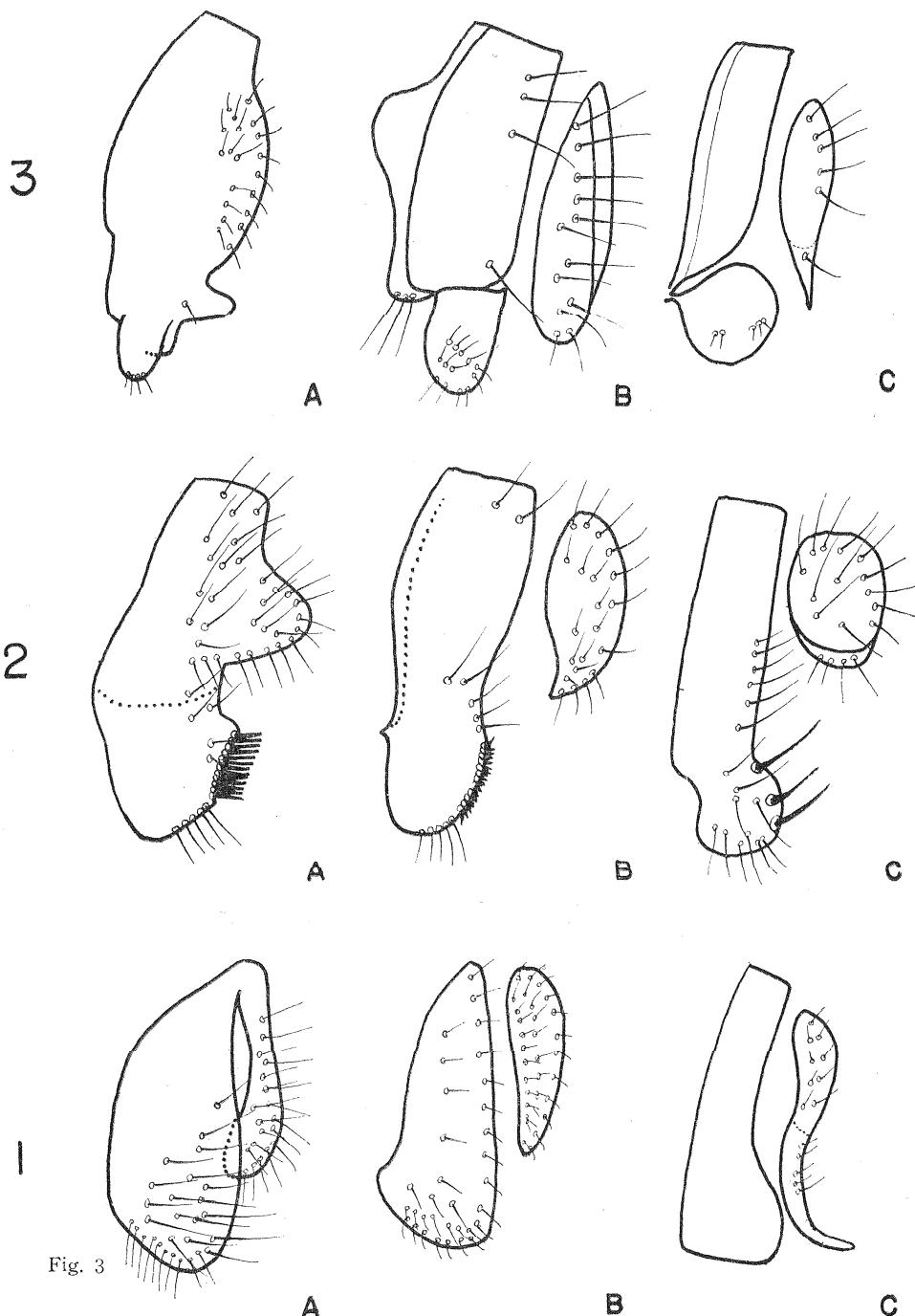


Fig. 3

ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化

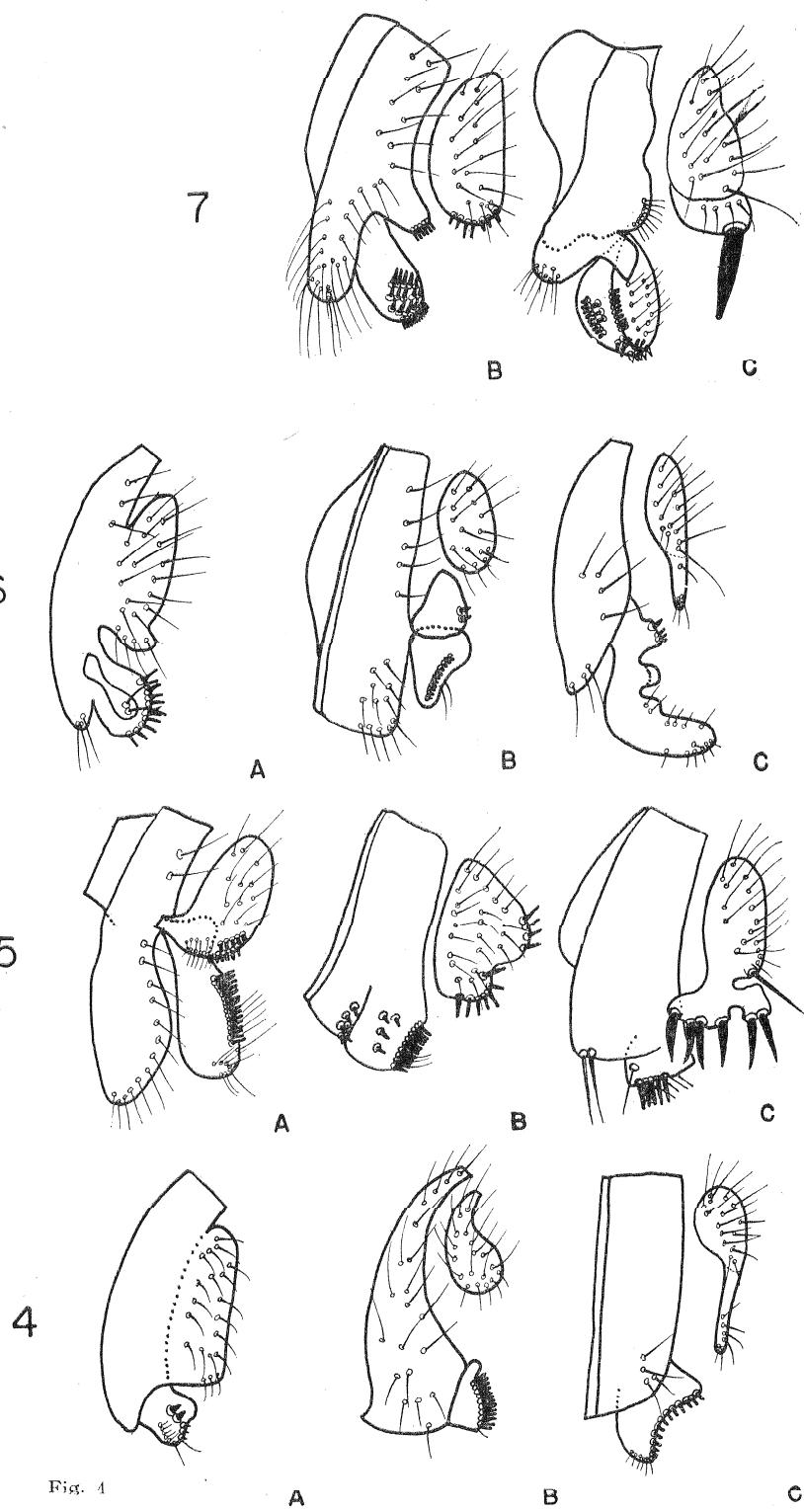
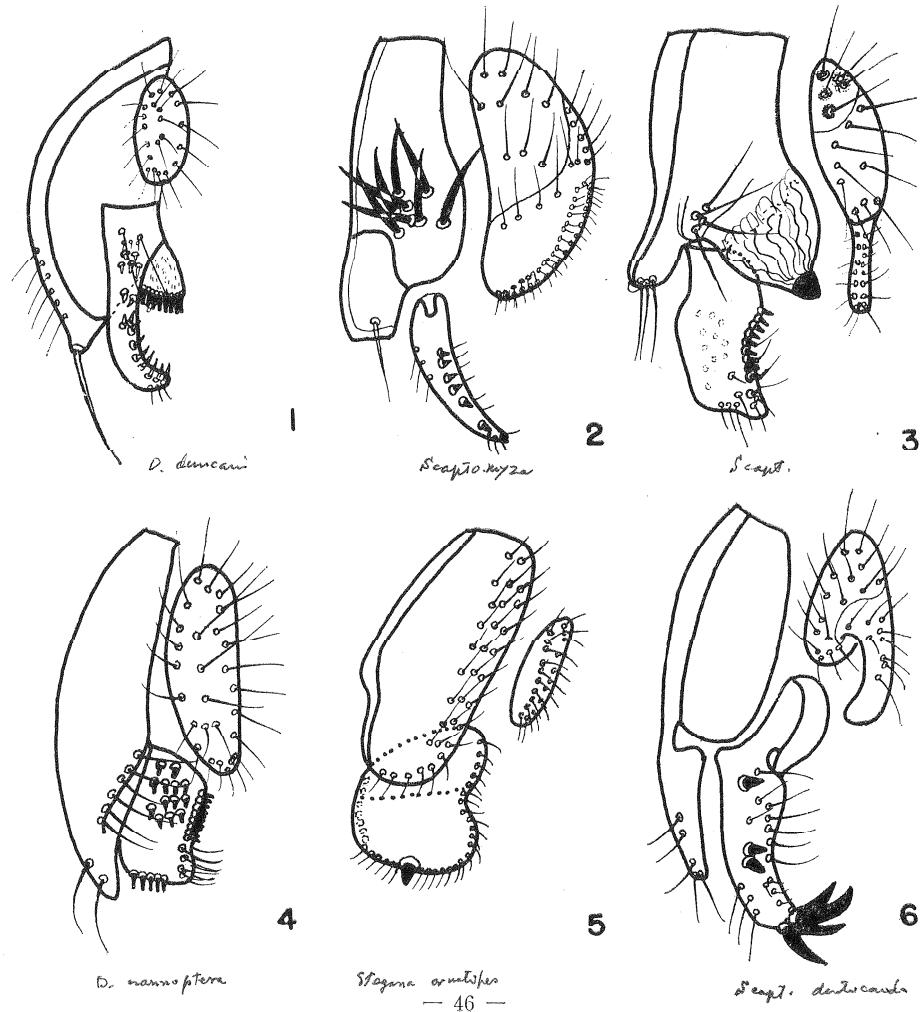


Fig. 4

1. A, *Cryptochaetum grandicornis* Rondai (redrawn from Okada 1956). B, *Aulacigaster leucopeza* (Meigen). C, *Microdrosophila maculata* Okada (redrawn from Okada 1960).
2. A, *Rhinoleucophenga bezzi*. B, *Gitona brasiliensis* Costa Lima. C, *Scaptomyza (Exalloscaptomyza) sp.* from Kauai, Hawaii.
3. A, *Microdrosophila pleurolineata* Wheeler & Takada. B, *Leucophenga ponapensis* Wheeler & Takada. C, *Microdrosophila distincta* Wheeler & Takada.
4. A, *Dettopsomyia preciosa* (de Meijere). B, *Drosophila populi* Wheeler & Throckmorton. C, *Titanochaeta chauliodon* Hardy.
5. A, *Drosophila pinicola* Sturtevant. B, *Drosophila funebris* (Fabricius). C, *Scaptomyza vittata* Coquillett.
6. A, *Zaprionus ghesquierei* Collart (redrawn from Burla 1954). B, *Lissocephala mettlescens* (de Meijere). C, *Scaptomyza (Tantalia) albovittata* (Malloch).
7. B, *Drosophila makinoi* Okada. C, *Scaptomyza picifemorata* Hackman.

るが、挿入器官の分化過程にも 4 A 段階とは、少しく差異を認めたので、2 A として取扱つてみた。おなじく 6 C の該当例として *Scaptomyza (Tantalia) albovittata* Malloch も、一次把握器上に櫛棘を欠くので、6 C の例としては充分でないが、subgenus *Tantalia* の例として興味がある。なお、6 C として一致するものに *Scaptomyza multispinosa* Malloch がある。

Fig. 5. Some exceptions of the external male genitalia within the Drosophilidae. (see page 47)



ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化

- 1, *Drosophila duncani* Sturtevant. 2, *Scaptomyza* sp. from Maui, Hawaii. 3, *Scaptomyza* (*Trogloscaptomyza*) sp. from Maui, Hawaii. 4, *Drosophila nannoptera* Wheeler. 5, *Stegana ornatipes* Wheeler & Takada. 6, *Scaptomyza denticauda* Malloch.

IV 考 察

第6図のグラフで示すように、いま1Aに近い方を primitive, 7Cに近づくにつれて derivative と仮定すると、Okada (1956) の詳述した近縁の科の *Cryptochaetidae* の一種 *Cryptochaetum grandicorne* Rondani は、明らかに1Aに相当する外部生殖器官を有し、1Bには本邦の北海道の各地でも得られる *Aulacigastridae* の一種、*Aulacigaster leucopeza* (Meigen) が該当し、1Cには Okada (1960) の *Microdrosophila maculata* Okada が適当するものと思う。Sabrosky (1951) は *Pseudiastata predacious* Sabrosky の外部生殖器の簡単な構造を報告したが、1Bと3Bとの差異が明記されていない、ここでは一応1Bとして取扱つた。いずれにしても *Drosophilidae* の原始型は、既に第1段階に於いて出現していることが予想され、特に *Microdrosophila* の広い分化は注目される。即ち、Okada (1960) によると、日本産のそれらには 1C → 3C, 3B が見られ、Wheeler & Takada (1964) によるミクロネシア地方のこの属はすべて第3段階で、3A, 3C と、4Aへの移行型 (*Mi. errator* Wheeler & Takada)などを含み、また、北米より 2C に相当する *Mi. quadrata* Sturtevant が得られている。さらに *Microdrosophila* (*Oxystyloptera*) *matsudairai* Okada が本邦ならびに韓国に分布しているが、これが 4C を示すことは、*Oxystyloptera* の分化を示すものとして注目される。Burla (1954) は西アフリカ産の *Oxystyloptera* 2種を検討し、これを genus *Oxystyloptera* として取扱つているが、第6図の *Microdrosophila* のグラフが示す 4C の位置から考慮して有意であると考える。

第2段階に於いては、先ず *Rhinoleucophenga* が A型を示しているが、これはコスタリカ産標本一種を基礎としているので、今後更に多くの異種標本を検討する必要があろう。B型としては、ガラパゴス群島から得られた、*Gitona brasiliensis* Costa Lima が典型的な構造を有しているが、Hsu (1949) も *Gitona* 2種について同じ見解をとつてゐる。また *Cacoxenus lepidotthorix* の把握器は第9背板の下部がそのまま変型したものとして、この型を入れた。C型の属としては前述の北米産 *Microdrosophila* と、ハワイ産の *Exalloscaptomyza* が一致するが、特に広い分布と分化を示している genus *Scaptomyza* の原始型としてその位置づけが重視されよう。

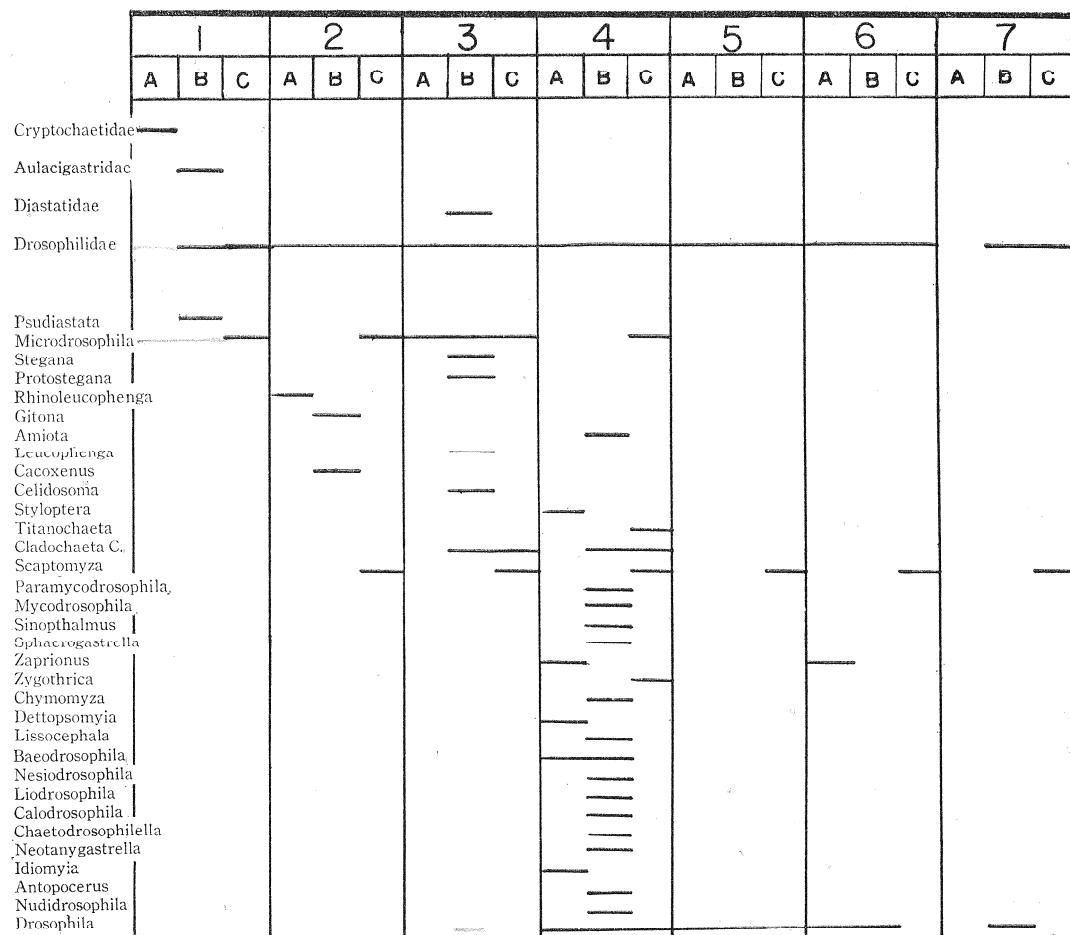
第3段階の A型には、ミクロネシア地方の *Microdrosophila* がこれに相当し、*Microdrosophila* の系統進化における継ぎ手として興味がある。続いて B型には、徐々に多くの属を含み始め、先述の *Microdrosophila* を始め、*Stegna*, *Protostegana*, *Leucophenga*, *Celidosoma*, *Cladochaeta-Complex* が相当する。*Cladochaeta complex* とは、*Cladochaeta* Coquillett 1903, *Clastopteromyia* Malloch 1925 及び *Diathoneura* Duda 1924 の三属に分類上の類似点が多いので Complex として取扱つた。このうちの *nebulosa* 群の構造がこれに含まれる。C型としては、おなじく *Microdrosophila*, *Cladochaeta-complex*, *Scaptomyza* が相当するが、前二者の後者への類縁関係が伺えて興味がある。一方、Basden & Collin (1958) による *Diastatidae* の *Campichaeta punctum* (Meigen) 及び *Campichaeta obscuripennis* (Meigen) などが 3B に該当することが注目される。Okada (1956) は *Diastata ussurica* Duda や *Protostegana kanoi* Okada に二次把握器の存在することを報告しているので、6Bへの関連性も生じてくるから *Diastatidae* の分類学上の位置が再検討されなくてはならないであろう。ここでは、これらに櫛

棘を全く欠除する点などを考慮して、ひとまず 3B の category に入れておいた。

第 4 段階はショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の中心を占めるもので、材料として用いた属の半数以上がこれにあてはまる。A型としては、*Styloptera*, *Zaprionus*, *Dettopsomyia*, *Baeodrosophila*, *Idiomyia* 及び *Drosophila* があげられるが、*Zaprionus* の *Zaprionus vittiger* Coquillett がこれに一致するが、Burla(1954)による *Z. ghesquierei* Collart は二次把握器を有するので、6Aに相当し、4Aから6Aへの直接移行の証明となるであろう。*Dettopsomyia* や *Idiomyia* のそれぞれの形態は4Aだけに限られている。ハワイ産の endemic species よりなる *Idiomyia* は、おなじく 4B の *Antopocerus* と、第 9 背板が肛門板と癒着しているか否かだけの差異を有するもので、これらの系統進化上の類縁関係が明らかである。

B型には、第 6 図で示したように 17 属の多数をあてはめることができる。Wheeler(1963)によるとメキシコ原産(1957)の琥珀より得られた化石ショウジョウバエが、推定約 3 千万年前の漸新世から新第三紀中新世の間に棲息していたと考えられる *Neotanygastrella* であつたことから、4 段階 B 型の占める地質学的背景を推察することができよう。また、ハワイ群島の形成されたの

Fig. 6. Distribution of patterns of the external male genitalia shown by the genera of the Drosophilidae and allied families.



ショウジョウバエ科雄性外部生殖器官の分化

もこの頃だと推定されているので (Stearns 1946), 現存する多くのショウジョウバエ (特に太平洋地域) は、漸新世から中新世にかけて、活潑な分化が行なわれて現在に至っているものと想像される。

つづいて C型には 6 属があげられるが、特に *Scaptomyza* には多くの種の該当例をあげることができる。

第 5 段階は、*Scaptomyza* と *Drosophila* のみに見受けられる特徴で、特に A型に相当する *Drosophila pinicola* Sturtevant の存在が注目される。この種は、多年、分類学者間の論争の焦点となつていて、その挿入器官は、*Drosophila* よりも *Scaptomyza* のそれに類似しているが、外部形態は *Drosophila* の特徴を有するものである。C型の *Scaptomyza* は二次肛門板の櫛棘が特殊化の傾向を示している。またこの型を示す *Drosophila* としては、*D. mommai* Takada & Okada をあげることができる。第 5 段階も少數の属に限られていて、*Scaptomyza*, *Drosophila* 及び先述の *Zaprionus* が相当する。

最も複雑に分化の進んだ第 7 段階は、B型として *Drosophila* の *D. makinoi* Okada, *D. melanderi* Sturtevant 及び *D. magnafumosa* Stalker & Spencer をあげることができると、北海道、アラスカ、北米にかけて分布している一群であることが注目される。終りに C型として高次に分化した *Scaptomyza* は南米のコロンビア、ペルー及びボリビアで得られた種である。

以上の考察を通じて、*Microdrosophila*, *Scaptomyza* 及び *Drosophila* は各属の種間に於いて、系統的に広く分化していることが想定されるし、特に *Scaptomyza* は C系列に於いて、例えば二次肛門板を保有しながら分化が進展したものと考えることができよう。従つてショウジョウバエ科は、1B から 7C に渡つて広く分化した多くの属を有する双翅類の一科であるが、今後の研究の進歩と共に、これらの間を埋める多くの種による新たな知見が期待できるであろう。また筆者が現在進めつつある、雄性挿入器官の分化に関する研究によつて、これらの類縁関係を更に明確なものとしたい。

V 摘 要

ショウジョウバエ科 32 属の雄性外部生殖器官を比較検討して、これらを 21 の型に大別した。

- 1) *Drosophilidae* に近縁な科の *Cryptochaetidae* は、ショウジョウバエ科より、やや原始的な基部に位置すると考えられるが、*Aulacigastridae* はショウジョウバエ科の原始型と類似し、また *Diastatidae* は、より分化したショウジョウバエの数属と一致した型を示している。
- 2) *Microdrosophila* は、原始型から分化し、多くの派生した型をもつ種を含んでいる。
- 3) *Scaptomyza* は、比較的原始型から出発し、その分化と分布の広さは注目すべきで、いずれも二次肛門板を有することに特徴がある。また各部器官の特殊化の傾向がみられた。
- 4) *Drosophila* は第 4 段階から派生し、その分化は多くの型を含み、その分布も広い。
- 5) 第 4 段階とは、漸新世から新第三紀中新世の間に棲息していたと推定される化石ショウジョウバエの *Neotanygastrella* を含み、ショウジョウバエ科の半数以上の属の外部生殖器型を包含している。

参考文献

- 1) Basden, E. B. & J. E. Collin 1958. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B) 27 : 133-144.
- 2) Burla, H. 1954. Rev. Swiss. Zool. 61 : 1-218.

高 田 春 夫

- 3) Hsu, T. C. 1949. Univ. Tex. Publ. 4920 : 80-142.
- 4) Malogolowkin, C. 1952. Rev. Brasil. Biol. 12 : 79-96.
- 5) _____ 1953. ibid., 13 : 245-264.
- 6) Nater, H. 1953. Zool. Jb. (Systematik) 81 : 437-624.
- 7) Okada, T. 1956. Gihodo Co. (Tokyo) : 1-183.
- 8) _____ 1960. Kontyu 28 : 211-222.
- 9) Sabrosky, C. W. 1951. Bull. Ent. Resr. 41 : 623-627.
- 10) Stearns, H. T. 1946. Hawaii Div. Hydrogr., Bull. 8:1-106.
- 11) Sturtevant, A. H. 1919. Psyche 26 : 153-155.
- 12) Wheeler, M. R. 1961. Ann. Ent. Soc. Amer. 54 : 750.
- 13) _____ & H. Takada 1964. Insects of Micronesia 14 (B. P. Bishop Mus.) : 163-242.

Differentiation of the External Male Genitalia in the Drosophilidae

Haruo TAKADA

The external male genitalia of 343 species of the Drosophilidae, belonging to 32 genera, were examined from the view point of comparative morphology and their phylogeny.

The taxonomic systems established for the Drosophilidae by several authors, based on various morphological characteristics, including the internal male genitalia, were proved generally applicable also for a classification using the external male genitalia.

The general features of the external male genitalia of the Drosophilidae show a gradual complication from genus to genus. Keys to each elements are made for the Drosophilidae based upon the structure of the external male genitalia, as follows :

1. Lacks primary clasper and primary tooth on genital arch.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.
2. Genital arch with primary tooth; primary clasper absent.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.
3. Primary clasper present; without primary tooth on it.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.
4. Primary clasper with primary teeth.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.
5. Anal plate with marginal tooth.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.
6. Secondary clasper present; without marginal tooth on anal plate.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.

- C. Anal plate with secondary anal plate.
- 7. Anal plate with marginal teeth; secondary clasper present.
 - A. Anal plate fused with genital arch.
 - B. Anal plate separated from genital arch.
 - C. Anal plate with secondary anal plate.