

형태 및 수리분류학적 분석에 의한 초파리 아속 16종간의 계통적 유연관계

이택준* · 송은숙**
중앙대학교 이과대학 생물학과

Phylogenetic Relationships Among Sixteen Species of the Subgenus *Drosophila* by Morphology and Taxometric Analysis

Lee, Taek Jun and Song, Eun Suk
Dept. of Biology, Chung-Ang Univ., Seoul

ABSTRACT

Phylogenetic relationships among sixteen species of the subgenus *Drosophila* in Korea were investigated by morphology and taxometric analysis. Morphological traits such as periphallallic organ, phallic organ, egg guide, egg filament, mouthhook of third larvae and puparial anterior spiracle among the sixteen species were compared. As a results of morphological comparisons on the sixteen species, they can divided into two groups, *virilis* and *quinaria*. Concerning the cluster analysis (Gower's similarity) of the 30 morphological characters, the similarity coefficient between *D.angularis* and *D.brachynephros* was the highest value (0.941) and relatively high over 0.8 have been found between *D.angularis* and *D.curvispina*. On the other hand, that between *D.virilis* and *D.kuntzei* is the lowest value (0.291). Phylogenic trees are constructed using the procedure of a cluster analysis according to Sokal and Sneath (1973). The sixteen species of the subgenus *Drosophila* were divided into two groups, *virilis* and *quinaria*. *quinaria* group was clustered *quinaria*, *testacea*, *bizonata*, *histrion* and *immigrans* species groups in order.

A cladogram was constructed by cladistic analysis among sixteen species with 30 morphological characters. These species were divided into two lines at their ancestors level : *virilis*, *robusta* and *melanica* species groups belonged to the one line, while *quinaria*, *bizonata*, *testacea*, *histrion* and *immigrans* species groups belonged to the other. In addition to this above results, it is inferred that some other ancestors existed between these species.

*이과대학 생물학과 교수
**이과대학 생물학과 강사

I. 서론

초파리아속은 초파리속에 속하고 22개의 species group을 포함하며, 범세계적으로 약 800종이 알려져 있고(Wheeler, 1986) 한국에서 보고된 초파리아속은 12종군, 23종으로 한국산 초파리과 112종중 20.5%를 차지하고 있다(Lee and Kim, 1987).

초파리아속의 형태적인 연구로는 Hsu(1949)에 의하여 파악기의 형태조사로써 *quinaria* section과 *virilis* section으로 나누었고, Okada(1955, 1956)는 일본산 초파리 아속 전체에 대한 외부형태, 생식기의 형태, 내부 생식기등을 종합분석하여 이들 두 section중 *quinaria* section을 계통 분류학상으로 primitive하다고 하였으나, 1988년에 새롭게 분류체계를 정립하여 *virilis* section이 더 primitive하다고 하였다. 또한 종래에는 어느 종군에 소속되지 못했던 *D. sternopleuralis*를 *histrion* 종군에 포함시켰다. 한국산 *quinaria* species group 3종에 대하여서는 수컷의 외부생식기의 종간 변이에 대하여 보고된바 있으며(Chung and Rho, 1960), *D. nigromaculata*를 포함한 *quinaria* 종군 4종에 대하여 생식기, 복부반문, 시장 및 시맥지수 등의 형태적 분석을 보고한바 있다(Lee and Choi, 1985).

종전의 형태학적 연구는 단순히 외부 및 내부의 형태적 특징을 기재하고 분류하는 단계였으나, 최근에는 형태분석의 결과를 수리적으로 분석하여 계통 유연관계를 밝히려는 연구가 이루어지고 있다. 수리분류학은 결과에 대한 반복성과 객관성이 중요한 장점으로 형태적 특징에 의한 종간 유연관계를 연구하는 학자들에 의해 많이 이용되고 있다. 초파리를 대상으로 한 수리분석학적 연구로 *Stegana*속, *Lordiphosa*속, *Mycodrosophila*속을 대상으로 cluster analysis를 수행한 바 있다(Okada, 1982, 1984, 1986).

국내의 경우 *Hirtodrosophila* 아속과 *melanogaster* 종군에 대하여 수리적 분석방법으로 보고된 바 있으며(Lee et al., 1990; Lee and Kim, 1990), 초파리아속에 대하여 수리적으로 분석한 결과는 보고된 바 없다. 그러나 한국산 설치류를 대상으로 cluster analysis와 ordination analysis를 수행한 바 있으며(Koh, 1986, 1989a, b), 흑무늬 툭툭이과와 털보 툭툭이과에

대하여 각각 cladistic analysis를 수행하여 보고하였다(Lee and Park, 1991).

본 연구는 초파리아속에 대한 진화 유전학적 연구의 일환으로 국내에서 채집한 16종을 대상으로 생식기를 포함한 개체의 형태적 형질을 상호비교하고, 이들을 토대로 하여 수리분류학적 분석방법으로 종간 유연관계를 밝히고 이들의 계통관계를 알아보고자 하였다.

II. 실험재료 및 방법

1. 실험재료

본 실험에 사용된 초파리아속에 속하는 16종과 그 채집지역은 다음과 같다.

- (1) *D. virilis* Sturtevant, 1916 인천 양조장
- (2) *D. tsigana* Burla & Gloor, 1952 경기도 천마산
- (3) *D. lacertosa* Okada, 1956 경기도 소리산
- (4) *D. angularis* Okada, 1956 경기도 소리산
- (5) *D. brachynephros* Okada, 1956 경기도 소리산
- (6) *D. curvispina* Watabe & Toda, 1984 전라남도 지리산
- (7) *D. kuntzei* Duda, 1924 강원도 치악산
- (8) *D. nigromaculata* Kikkawa & Peng, 1938 강원도 치악산
- (9) *D. takadai* Lee, 1964 강원도 대관령
- (10) *D. unispina* Okada, 1956 경기도 소리산
- (11) *D. testacea* von Roser, 1940 강원도 치악산
- (12) *D. bizonata* Kikkawa & Peng, 1938 경기도 소리산
- (13) *D. histrion* Meigen, 1830 경기도 소리산
- (14) *D. sternopleuralis* Okada & Kurokawa, 1957 강원도 치악산
- (15) *D. curviceps* Okada & Kurokawa, 1957 제주도
- (16) *D. immigrans* Sturtevant, 1921 경기도 소리산

Table 1. 30 Diagnostic characters for taximetical analysis on the sixteen species of the subgenus *Drosophila*

No.	Character	Cluster analysis	Cladistic analysis
1	Aedeagus	bifid(A), or fused(a)	bifid(0), or fused(1)
2	Aedeagus	non-pectinated(B), or pectinated(b)	non-pectinated(0), or pectinated(1)
3	Aedeagus	bare(-), or pubescent(+)	bare(0), or pubescent(1)
4	Aedeagus	laterally(C), or horizontally flattened(c)	laterally(0), or horizontally flattened(1)
5	Basal vertical rod on its ventral surface of aedeagus	present(+), or absent(-)	absent(0), or present(1)
6	Basal apodeme of aedeagus	longer than aedeagus(D), or less than half length of aedeagus(d)	longer than aedeagus(0), or less than half length of aedeagus(1)
7	Sensilla at anterior parameres	present(+), or absent(-)	present(0), or absent(1)
8	Posterior parameres	contiguous(E), or non-contiguous(e)	contiguous(0), or non-contiguous(1)
9	Phallosomal index	average index	less than 1.3(0), or more than its(1)
10	Anal plate and genital arch	contiguous(F), or separated(f)	contiguous(0), or separated(1)
11	Small hairs on anal plate	present(+), or absent(-)	present(0), or absent(1)
12	Black teeth on clasper	more than 10(G), or less than its(g)	more than 10(0), or less than its(1)
13	Secondary teeth on clasper	present(+), or absent(1)	present(0), or absent(1)
14	Bristle of upper of genital arch	present(+), or absent(-)	present(0), or absent(1)
15	Lobe of egg guide	round(H), or triangular(h)	round(0), or triangular(1)
16	Body color	black(I), or yellow(i)	black(0), or yellow(1)
17	Abdominal tergites	interrupted cross band(J), or spots(j)	interrupted cross band(0), or spots(1)
18	Numbers of upper branch of arista	less than 6(K), or more than its(k)	less than 6(0), or more than its(1)
19	Numbers of apical setae at palpus	one(L), or several(1)	one(0), or several(1)
20	Ratio of greatest width of cheeks and diameter of eye	average ratio	less than 0.3(0), or more than its(1)
21	Ratio of Orb ₁ and Orb ₂	average ratio	less than 0.3(0), or more than its(1)
22	Ratio of Or ₁ and Or ₂	average ratio	less than 0.6(0), or more than its(1)
23	Wing crossvein	clouded(M), or clear(m)	clouded(0), or clear(1)
24	C-index	average index	less than 3.5(0), or more than its(1)
25	4V-index	average index	more than 1.3(0), or less than its(1)
26	4C-index	average index	more than 0.8(0), or less than its(1)
27	3cf-ratio	average ratio	less than 0.5(0), or more than its(1)
28	5X-index	average index	less than 1.3(0), or more than its(1)
29	Sterno-index	average index	more than 0.65(0), or less than its(1)
30	Acrostichal hair	8 rows(N), or 6 rows(n)	8 rows(0), or 6 rows(1)

초파리 채집은 1989년과 1990년 매년 5월부터 10월에 걸쳐 매일 과일 trap과 sweeping방법으로 채집하였다.

2. 실험방법

1) 외부생식기의 형태적 분석

형태적 조사는 분류학상 중요한 기준이 되는 생식기를 중심으로 실시하였다. 수컷의 삽입기, 파악기 및 암컷의 도란돌기는 영구표본을 제작하였다. 영구표본은 0.7%생리 식염수에서 미부를 자른후 10% KOH용액에서 alcohol lamp로 끓여, 포화 phenol용액에서 해부하여 xylol에 약 3분간 침전시킨후, canada balsam으로 봉하여 제작하였다.

2) 발생단계에 따른 형태비교

알과 번데기는 0.7%생리 식염수에서 해부하여 즉시 관찰하였으며, 유충은 생식기의 영구표본 제작과 동일한 방법으로 입갈구리를 관찰하였다.

3) 수리현상학적 분석

초파리아속 16종에 대한 계통 유연관계를 cluster analysis로 분석하기 위해, 30개의 형태적 형질을 Table 1과 같은 기준으로 나누었으며 Gower(1971)의 similarity coefficient를 산출하였다.

〈Gower's Similarity Coefficient 공식〉

$$S_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^K P_{s_{ij}}}{\sum_{k=1}^K P_{w_{ij}}}$$

S_{ij} : 비교되는 종사이의 유사도

$S_{ij} K$: 비교되는 종(i)과 종(j)사이의 형질 (K)에 대한 Score

$W_{ij} K$: 비교되는 종(i)과 종(j)사이의 형질 (K)에 대한 Weight

4) 분지계통학적 분석

분지계통학적 분석은 Wagner계산법에 의한 형질 비평가 방법을 따랐으며 원시형질과 파생형질의 결

정은 Wiley(1981)의 기준에 따랐고, Okada(1954)의 기준도 참고하였다. 또한 분지도 작성은 HP-3,000/58computer를 이용하였다.

III. 실험결과

1. 외부생식기의 형태분석

생식기는 곤충의 부위중 변이가 가장 적기때문에 분류 및 계통학 연구에 중요하므로, 한국 초파리아속 16종에 대한 외부생식기의 형태를 비교 분석하였다. 한국 초파리아속 16종의 삽입기의 형태는 Fig. 1과 같다.

초파리아속에서 *virilis* section은 음경모양이 수평으로 편평하고 끝이 두갈래이며, *quinaria* section에서는 수직으로 편평하고 끝이 융합되어 있었다. *D. virilis*, *D. nigromaculata*, *D. histrio*에서는 음경에 작은 연모가 있었다. 또한 *D. virilis*와 *D. lacertosa*, *histrio* 종군, *immigrans* 종군은 복부표면에 기부 수직간상체가 있으며 기부 음경 내감길이의 1/2보다 짧다. 그리고 *D. virilis*, *D. tsigana*만이 전엽에 감각모가 없었다.

한국 초파리아속 16종의 파악기의 형태는 Fig. 2와 같다.

초파리아속에서 *virilis* section은 항문판이 생식궁과 융합되어 있으며, *quinaria* section은 융합되어 있지 않았다. 또한 *virilis* section은 항문판에 작은 연모가 나있다. *D. virilis*, *D. nigromaculata*, *D. histrio*, *D. sternopleuralis*, *D. curviceps*에서는 파악편에 검은 치열이 10개 이하로 수가 적었으며, *quinaria* 종군 7종과 *D. testacea*, *D. bizonata*, *D. sternopleuralis*는 파악편에 제2 치열이 있었다. 그리고 *D. virilis*, *D. lacertosa*, *D. unispina*에서는 생식궁 윗부분에 강모가 있었다.

한국 초파리아속 16종의 도란돌기의 형태는 Fig. 3과 같다.

초파리아속에서 도란돌기의 엽편 끝이 *D. tsigana*, *D. lacertosa*, *quinaria* 종군 7종과 *D. histrio*, *D. bizo-*

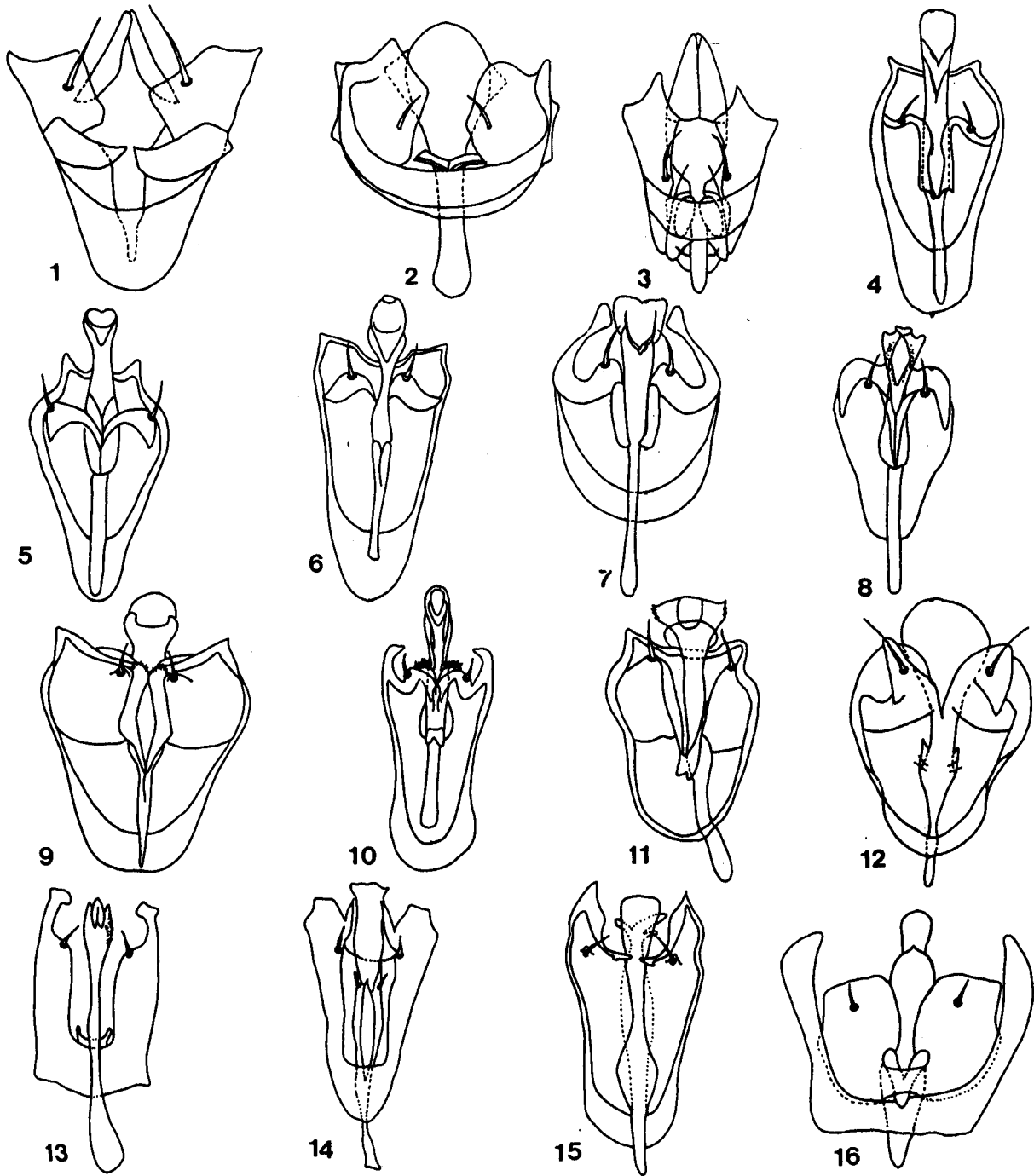


Fig. 1 Phallic organs on the sixteen species of the subgenus *Drosophila*.

- | | | | |
|----------------------------|------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| 1. <i>D. virilis</i> | 2. <i>D. tsigana</i> | 3. <i>D. lacertosa</i> | 4. <i>D. angularis</i> |
| 5. <i>D. brachynephros</i> | 6. <i>D. curvispina</i> | 7. <i>D. kuntzei</i> | 8. <i>D. nigromaculata</i> |
| 9. <i>D. takadai</i> | 10. <i>D. unispina</i> | 11. <i>D. testacea</i> | 12. <i>D. bizonata</i> |
| 13. <i>D. histrio</i> | 14. <i>D. stemopleuralis</i> | 15. <i>D. curviceps</i> | 16. <i>D. immigrans</i> |

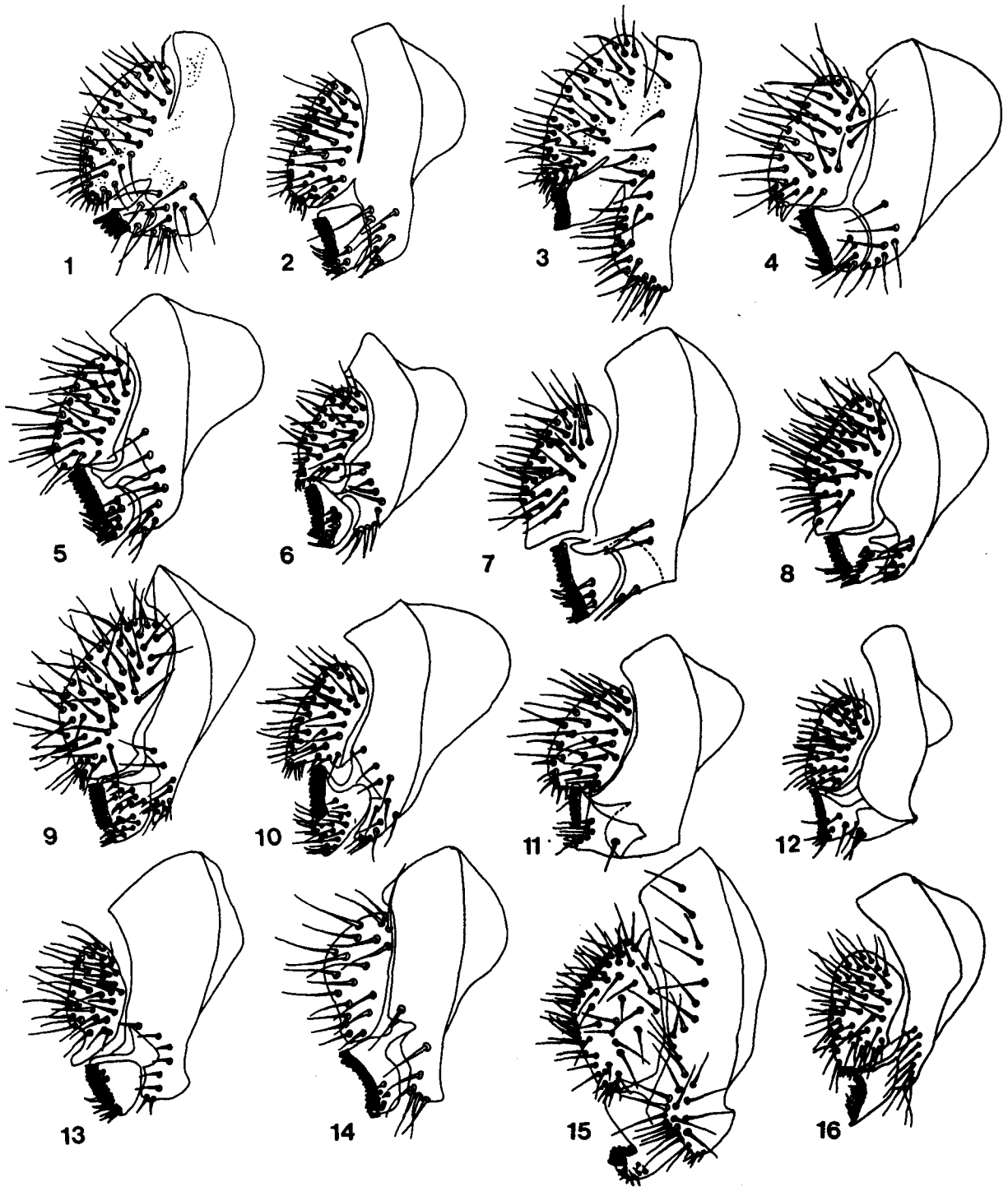


Fig. 2 Periphallallic organs on the sixteen species of the subgenus *Drosophila*.

- | | | | |
|----------------------------|-------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| 1. <i>D. virilis</i> | 2. <i>D. tsigana</i> | 3. <i>D. lacertosa</i> | 4. <i>D. angularis</i> |
| 5. <i>D. brachynephros</i> | 6. <i>D. curvispina</i> | 7. <i>D. kuntzei</i> | 8. <i>D. nigromaculata</i> |
| 9. <i>D. takadai</i> | 10. <i>D. unispina</i> | 11. <i>D. testacea</i> | 12. <i>D. bizonata</i> |
| 13. <i>D. histrio</i> | 14. <i>D. sternopleuralis</i> | 15. <i>D. curviceps</i> | 16. <i>D. immigrans</i> |

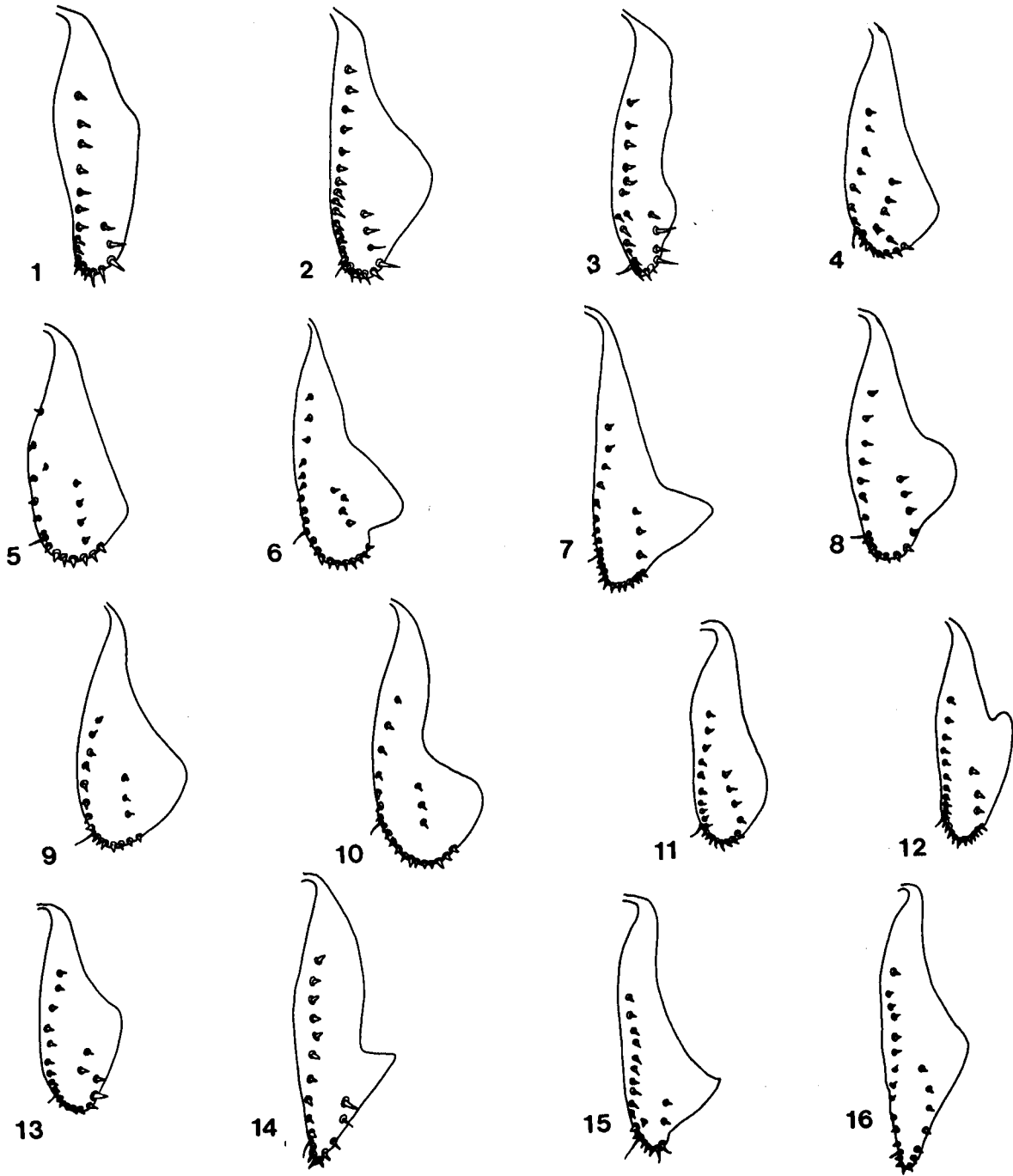


Fig. 3 Egg guides on the sixteen species of the subgenus *Drosophila*.

- | | | | |
|----------------------------|-------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| 1. <i>D. virilis</i> | 2. <i>D. tsigana</i> | 3. <i>D. lacertosa</i> | 4. <i>D. angularis</i> |
| 5. <i>D. brachynephros</i> | 6. <i>D. curvispina</i> | 7. <i>D. kuntzei</i> | 8. <i>D. nigromaculata</i> |
| 9. <i>D. takadai</i> | 10. <i>D. unispina</i> | 11. <i>D. testacea</i> | 12. <i>D. bizonata</i> |
| 13. <i>D. histrio</i> | 14. <i>D. sternopleuralis</i> | 15. <i>D. curviceps</i> | 16. <i>D. immigrans</i> |

nata에서는 둥근 모양인 반면, *D. virilis*, *D. testacea*, *D. sternopleuralis*, *D. immigrans*, *D. curviceps*에서는 삼각형이었다.

2. 발생단계에 따른 형태비교

사육이 불가능한 *D. curvispina*를 제외한 한국 초파리아속 15종의 발생단계에 따른 중간 유연관계를 알아보고자 Okada(1968)의 분류기준에 따라 형질을 나누었다.

- 1) 알의 사상돌기수
- 2) 3영기 유충에서 입갈구리의 치열이 크고 날카롭거나(V), 미소하다.(v)
- 3) 번데기의 복부 갈구리 모양의 배열은 중앙부위로 수렴되는 후열위에 중앙부위에 산재되어 있거나(W), 선상으로 배열되어 있다.(w).
- 4) 용호흡관 지수
- 5) 앞기문의 기주에서 가지의 배열이 pseudobasal(X) 이거나, pseudocentral이다(x).
- 6) 번데기의 앞기문의 가지에서 곤봉형의 분화정도가 강하거나(Y), 보통이다(y).
- 7) 뒷기문 형태가 개방형이거나(Z), 폐쇄형이다(z).

이상과 같은 알, 유충, 번데기의 발생단계에 따른 형태적 형질을 조사한 결과는 Table 2와 같다.

quinaria 종군은 알의 사상돌기의 수가 3개인데 반하여 *D. tsigana*는 2개이고 그 외는 모두 4개였다. 3영기 유충에서 입갈구리의 모양은 *virilis* section에서는 미소하였으며 특히 *D. tsigana* 복부치열이 하나인 반면, *quinaria* section에서는 날카로웠다. 용호흡관 지수는 *D. virilis*에서 13으로 가장 높았으며, *quinaria* 종군에서는 약 9이며, *D. lacertosa*, *D. histrio*, *D. sternopleuralis* 3종 모두는 3.5로 가장 낮았다. 또한 초파리아속은 번데기의 앞기문이 모두 곤봉형이나, *virilis* section은 곤봉형의 휘어짐이 가장 약한 편이었으며 *quinaria* 종군은 약간 강한 편이었고 *immigrans* 종군에서는 강하게 휘어져 있었다.

3. 수리현상학적 분석

한국 초파리아속 16종에 대하여 형태적으로 중간 유연관계를 알아보고자 30종류의 정량형질로서 cluster analysis를 위한 결과의 data matrix는 Table 3과 같다.

음경의 윗부분과 아랫부분의 비율을 음경지수라 하는데, *D. bizonata*, *D. tsigana*가 각각 0.95와 1.10으로 작은값을 나타냈으며 *D. sternopleuralis*가 2.33으로 가장 큰값을 나타냈다. 날개의 시맥비율에서는 전연맥지수가 *D. tsigana*에서 평균 2.445로 가장 낮았으며, *D. immigrans*가 평균 4.568로 가장 높았다. 복흉측강모지수에서 *D. virilis*, *D. tsigana*가 0.90으로 가장 높았으며, *D. takadai*, *D. testacea*, *D. sternopleuralis*에서는 0.50으로 가장 낮았다.

Table 3의 data matrix를 토대로 하여 Gower's similarity coefficient를 구한 결과는 Table 4와 같다.

형태적 형질의 비교에 의하여 *D. angularis*와 *D. brachynephros*사이는 유사도 0.941로 가장 높았으며, *D. curvispina*와 *D. takadai*, *D. angularis*와 *D. unispina*, *D. brachynephros*와 *D. curvispina*, *D. takadai*와 *D. kuntzei*사이의 유사도는 0.8이상의 높은 유연관계를 보였다. 반면 *D. kuntzei*와 *D. curviceps*, *D. takadai*와 *D. virilis*는 유사도가 각각 0.217, 0.271로 유연관계가 낮은것으로 나타났다.

Table 4의 similarity coefficient를 UPGMA법으로 clustering한 결과는 Fig. 4와 같다.

*D. angularis*와 *D. brachynephros*가 가장 먼저 cluster되고 다음으로 *D. testacea*, *D. bizonata*가 순차적으로 cluster되어 하나의 group을 형성하였다. 한편 *D. immigrans*와 *D. curviceps*, *D. histrio*와 *D. sternopleuralis*가 각각 cluster되었고 두 group사이는 유사도 0.686으로 cluster되었다. 또한 *D. tsigana*와 *D. virilis*가 유사도 0.673으로 cluster되었고 *D. lacertosa*와는 유사도 0.630으로 순차적으로 cluster되어 하나의 group을 형성하였다. 한국 초파리아속 16종의 평균 유사도는 0.431로 나타났다.

Table 2. Comparison of morphological characters at developmental stage in the subgenus *Drosophila*

Char.	<i>vir</i>	<i>tsi</i>	<i>lac</i>	<i>ang</i>	<i>bra</i>	<i>kun</i>	<i>nig</i>	<i>tak</i>	<i>uni</i>	<i>tes</i>	<i>biz</i>	<i>his</i>	<i>ste</i>	<i>ccs</i>	<i>imm</i>
1	4	2	4	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4
2	v	v	v	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
3	w	w	w	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W
4	13	5.5	3.5	9	9	9	8	9	9	5	4	3.5	3.5	6	10
5	x	x	x	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
6	y	y	y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y	Y
7	Z	z	z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	z	Z	Z	Z	Z	Z

Table 3. Data matrix on the sixteen species of the subgenus *Drosophila* compared over 30 diagnostic characters, each of which is coded in quantitative characters

Char.	<i>vir</i>	<i>tsi</i>	<i>lac</i>	<i>ang</i>	<i>bra</i>	<i>cva</i>	<i>kun</i>	<i>nig</i>	<i>tak</i>	<i>uni</i>	<i>tes</i>	<i>biz</i>	<i>his</i>	<i>ste</i>	<i>ccs</i>	<i>imm</i>
1	A	A	A	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
2	B	B	b	B	B	B	B	B	B	B	b	b	B	B	B	B
3	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
4	c	c	c	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
5	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
6	d	D	d	D	D	D	D	D	D	D	D	D	d	d	d	d
7	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	E	E	E	e	e	E	E	E	E	E	e	e	E	E	e	e
9	1.28	1.10	1.41	1.71	1.27	1.22	1.42	1.14	2.14	1.32	1.11	0.95	1.13	2.33	1.66	1.20
10	F	F	F	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
11	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
12	g	G	G	G	G	G	G	g	G	G	G	G	g	g	g	g
13	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-
14	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
15	h	H	H	H	H	H	H	H	H	H	h	H	H	h	h	h
16	I	I	I	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i
17	J	J	J	j	j	j	j	j	j	j	J	J	J	J	J	J
18	K	K	k	k	k	K	k	K	k	k	k	K	K	k	k	k
19	L	l	l	l	l	l	l	L	l	L	l	l	l	l	l	l
20	0.33	0.25	0.33	0.17	0.17	0.14	0.29	0.25	0.25	0.14	0.14	0.20	0.20	0.25	0.20	0.33
21	0.33	0.33	0.25	0.25	0.20	0.20	0.20	0.25	0.20	0.17	0.25	0.20	0.20	0.33	0.40	0.25
22	0.50	0.50	0.67	0.50	0.50	0.50	0.25	0.75	0.80	0.40	0.80	1.00	0.75	1.00	0.50	0.50
23	m	m	m	m	m	m	M	M	M	m	m	m	m	M	M	M
24	2.73	2.45	4.19	3.01	2.77	3.09	3.75	3.24	3.10	3.13	3.41	2.86	4.12	3.71	3.82	4.57
25	1.75	1.71	1.61	1.60	1.68	1.62	1.89	1.53	1.53	1.48	1.63	1.77	1.52	1.65	1.52	1.27
26	0.99	1.05	1.45	0.97	1.31	0.79	0.81	0.74	0.82	0.91	0.71	0.83	0.66	0.67	0.66	0.54
27	0.65	0.33	0.64	0.42	0.40	0.39	0.38	0.52	0.43	0.45	0.29	0.36	0.47	0.41	0.33	0.41
28	1.31	1.23	1.33	1.38	1.26	1.18	1.05	1.07	1.09	1.35	1.43	1.49	1.09	1.44	1.33	1.10
29	0.90	0.90	0.70	0.60	0.60	0.60	0.60	0.70	0.50	0.60	0.50	0.60	0.60	0.50	0.60	0.75
30	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	N	N	n	N

Table 4. Similarity coefficient (Gower's) based on 30 quantitative characters

Species	vir	tsi	lac	ang	bra	cva	kun	nig	tak	uni	tes	biz	his	ste	ccs
<i>D. tsigana</i>	0.673														
<i>D. lacertosa</i>	0.665	0.594													
<i>D. angularis</i>	0.317	0.561	0.470												
<i>D. brachynephros</i>	0.331	0.531	0.464	0.941											
<i>D. curvispina</i>	0.401	0.630	0.582	0.872	0.877										
<i>D. kuntzei</i>	0.291	0.526	0.448	0.798	0.810	0.834									
<i>D. nigromaculata</i>	0.417	0.532	0.366	0.671	0.660	0.767	0.737								
<i>D. takadai</i>	0.271	0.512	0.439	0.822	0.841	0.885	0.853	0.758							
<i>D. unispina</i>	0.367	0.502	0.453	0.871	0.843	0.836	0.804	0.745	0.810						
<i>D. testacea</i>	0.302	0.415	0.495	0.761	0.776	0.719	0.656	0.551	0.652	0.751					
<i>D. bizonata</i>	0.320	0.497	0.460	0.808	0.791	0.795	0.671	0.607	0.682	0.701	0.833				
<i>D. histrio</i>	0.487	0.422	0.498	0.538	0.578	0.681	0.546	0.628	0.582	0.589	0.548	0.612			
<i>D. sternopleuralis</i>	0.443	0.343	0.460	0.545	0.523	0.618	0.599	0.546	0.646	0.529	0.549	0.539	0.701		
<i>D. curviceps</i>	0.416	0.358	0.462	0.627	0.602	0.569	0.217	0.559	0.611	0.565	0.623	0.573	0.678	0.700	
<i>D. immigrans</i>	0.378	0.333	0.488	0.593	0.620	0.578	0.622	0.516	0.598	0.484	0.614	0.515	0.679	0.686	0.770

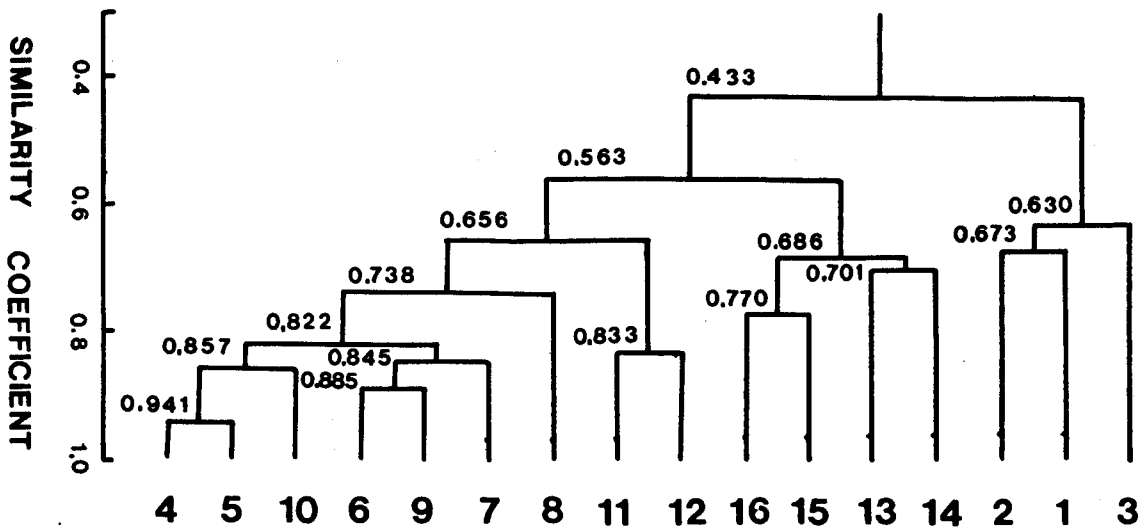


Fig. 4 A dendrogram on the sixteen species of the subgenus *Drosophila* based on similarity coefficient : 30 quantitative characters.

- | | | | |
|----------------------------|-------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| 1. <i>D. virilis</i> | 2. <i>D. tsigana</i> | 3. <i>D. lacertosa</i> | 4. <i>D. angularis</i> |
| 5. <i>D. brachynephros</i> | 6. <i>D. curvispina</i> | 7. <i>D. kuntzei</i> | 8. <i>D. nigromaculata</i> |
| 9. <i>D. takadai</i> | 10. <i>D. unispina</i> | 11. <i>D. testacea</i> | 12. <i>D. bizonata</i> |
| 13. <i>D. histrio</i> | 14. <i>D. sternopleuralis</i> | 15. <i>D. curviceps</i> | 16. <i>D. immigrans</i> |

4. 분지계통학적 분석

한국 초파리아속 16종에 대한 형태적 계통관계를 알아보하고자, 30종류의 형질을 cladistic analysis를 위해 조사한 결과의 data matrix는 Table 5와 같다.

선정한 30종류의 형질을 원시형질(0)과 파생형질(1)의 binary character로 나누어 Wagner 계산법에 의한 형질 비평가 방법에 따라 분석하였으며 그 결과는 Fig. 5에 나타내었다.

한국 초파리아속 16종의 cladistic analysis에서는 14종의 ancestor가 존재하였다. *virilis* section은 ancestor P₁에서 분지되어 각각 *D. virilis*, *D. lacertosa*, *D. tsi-gana*로 파생되었다.

P₁에서 거리지수 13으로 P₃가 분지되어 *quinaria*, *bizonata*, *testacea*, *histrion* 종군이 파생되었으며, P₁에서 거리지수 12로 P₄가 분지되어 *immigrans* 종군으로 파생되었다. 한국 초파리아속은 크게 *virilis* section과 *quinaria* section으로 분지되었으며, *quinaria* section은

Table 5. Data matrix on the sixteen species of the subgenus *Drosophila* compared over 30 diagnostic characters, each of which is coded in binary characters

No.	vir	tsi	lac	ang	bra	cva	kun	nig	tak	umi	tes	biz	his	ste	ocs	imm	p ₁	p ₂	p ₃	p ₄	p ₅	p ₆	p ₇	p ₈	p ₉	p ₁₀	p ₁₁	p ₁₂	p ₁₃	p ₁₄
1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
10	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
11	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
14	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
17	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
18	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
19	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
20	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1
23	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
24	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0
27	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
29	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

p₁—p₁₄ : Ancestors

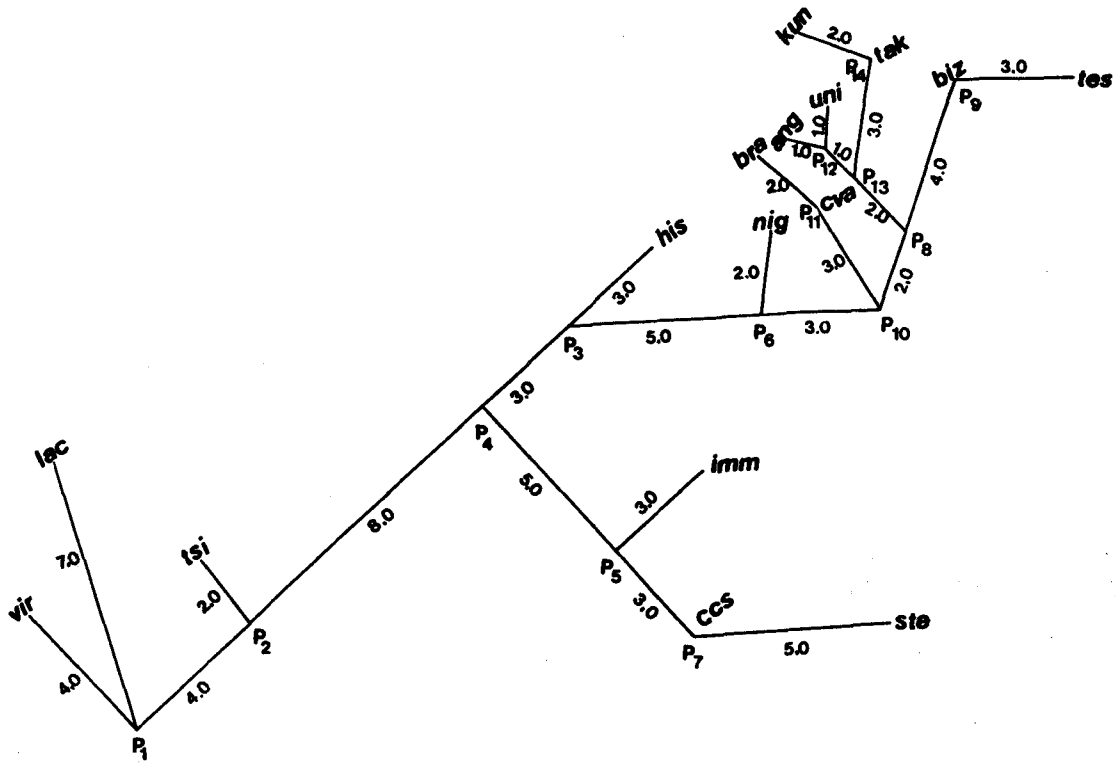


Fig.5 A cladogram on the sixteen species of the subgenus *Drosophila* by Wagner algorithm.

- | | | |
|----------------------------------|--|-----------------------------------|
| <i>vir</i> : <i>D. virilis</i> | <i>lac</i> : <i>D. lacertosa</i> | <i>tsi</i> : <i>D. tsigana</i> |
| <i>ang</i> : <i>D. angularis</i> | <i>bra</i> : <i>D. brachynephros</i> | <i>cva</i> : <i>D. curvispina</i> |
| <i>kun</i> : <i>D. kuntzei</i> | <i>nig</i> : <i>D. nigromaculata</i> | <i>tak</i> : <i>D. takadai</i> |
| <i>uni</i> : <i>D. unispina</i> | <i>tes</i> : <i>D. testacea</i> | <i>biz</i> : <i>D. bizonata</i> |
| <i>his</i> : <i>D. histrio</i> | <i>ste</i> : <i>D. sternopleuralis</i> | <i>cur</i> : <i>D. curviceps</i> |
| <i>imm</i> : <i>D. immigrans</i> | | |

quinaria, *bizonata*, *testacea*, *histrio* 종군이 속하는 하나의 line과 *immigrans* 종군의 또다른 한 line으로 분지되어 나간것으로 분석되었다.

IV. 논 의

초파리아속은 초파리속에 속하며 22개의 종군, 784종을 포함한다고 알려졌다(Wheeler, 1986). Patterson과 Stone(1952)에 의하면 이들 아속의 특징은 알의 사상돌기의 수가 3개 또는 4개이며(*melanica* group만이 2개), 관상 수정낭이 가늘고 길게 꼬여 있으며

정소는 나선형으로 길다. 또한 복부 후측의 검은띠가 좁거나 중간이 끊어져 있다고 하였다.

본 실험에 사용된 한국 초파리아속 16종은 Okada (1988)의 분류체계에 따르면 크게 *virilis* section과 *quinaria* section으로 나뉜다.

발생단계에 따른 형태적 비교에 의하면 Okada (1963)는 초파리과에서 유충의 입갈구리는 유충의 식성 또는 특수한 서식지와 관련이 있다고 하였다. 수액등에서 서식하는 종은 유충의 입갈구리의 복부 치열이 매우 날카로우며, 과일류의 식성을 갖는 종은 치열의 모양이 완만하다고 하였다. 즉 발생단계에 따른 유충의 입갈구리의 진화단계는 복부 치열이

하나인것에서, 매우 날카로운 것으로, 다시 완만한 모양으로 진화된다고 하였다. 따라서 초파리아속은 *D. tsigana*에서 *quinaria* 종군으로 파생되어 *immigrans* 종군으로 진화되었을 것으로 추측된다. 또한 초파리아속은 번데기의 앞기문이 모두 곤봉형으로, *virilis* section이 곤봉형의 휘어짐이 가장 약한 편이며, *quinaria* 종군은 약간 강하였으며 *immigrans* 종군이 강하게 휘어져 있었다. Okada(1968)는 초파리과에서 번데기의 앞기문의 형태를 4가지로 나누었다.

즉 끝이 둥근 conical type은 *Amiota*, *Leucophenga*, *Chymomyza*, *Scaptomyza*, *Scaptodrosophila*, *subtilis* group이며, 끝의 모양이 곤봉상인 clubbed type은 *Microdrosophila*, *Liodrosophila*, *Dettopsomyia*, *Dorsilopha*, *Hirtodrosophila*와 대부분의 *Drosophila*종이고, hooked type은 *Sophophora*아속의 *obscura*, *melanogaster* group과 *ananassae* subgroup이며, pointed type은 *montium* subgroup의 종이 포함된다고 하였다. 이와같이 전기문의 형태가 conical type에서 clubbed type, hooked type, pointed type순으로 진화가 이루어졌다는 model을 제안하였다. 본 연구결과를 이 model에 적용시켜보면 *virilis* section, *quinaria* 종군, *immigrans* 종군 순으로 진화가 된것으로 추측할 수 있다.

Throckmorton(1975)이 제안한 초파리과의 계통수에 의하면 *Drosophila*방산은 *virilis-repleta*방산과 *immigrans-Hirtodrosophila*방산의 두계통에서 분화되었다고 한다. *virilis-repleta*방산은 열대지역의 분리에 의해 현재 범세계적으로 분포하는 *Dettopsomyia*속, *polychaeta* group과 Asia에 분포하는 *tumiditarsus* group이 생성되게 되었고, 그후에 열대 낙엽수림으로부터 *robusta*, *melanica*, *virilis*, *carsoni* group이 분화하고 각각 온대림으로 분포를 넓히게 되었다고 하였다. *immigrans-Hirtodrosophila*방산은 *immigrans*방산과 *Hirtodrosophila*방산으로 대별된다. *immigrans*방산에 있어서도 역시 구세계 열대와 신열대구에서 각각 독립적으로 방산이 일어난다. 구세계에서는 *immigrans*방산에서 모여지는 일련의 group이 열대에 분화하게 되었다고 한다. 이런 열대종과 동시에 온대종도 분화하여 그중에 *testacea*, *quinaria*종군은 온대종과 같이 진입해 왔다. 또한 *D. histrio*, *D. sternopleuralis*,

*D. bizonata*등 다수의 온대종은 구북구에 한정되어 한국및 일본에 분포하게 되었다. 이와같이 형태적 분석, 발생단계에 따른 형태비교, 식성등에 따른 실험결과를 Throckmorton(1975)의 계통수와 비교해보면 초파리아속은 *virilis* section과 *quinaria* section으로 분화하였으며, *quinaria* section은 *quinaria*, *bizonata*, *testacea*, *histrio*, *immigrans*종군으로 진화되어 나간것으로 추측된다.

형태적 형질을 중심으로 종간의 유연관계를 추정하고 종분화의 과정을 밝히는 방법의 하나로 수리학적 방법을 응용할 수 있다. Sneath와 Sokal(1973)은 가능한 많은 양의 형질을 사용하여 개개의 형질에 동일한 비중을 두고 각각의 형태적 유사성에 근거한 체계적 유사성은 서로 함수관계에 있다는 근본원리를 제시하였다. 30개 형질을 정량형질로서 cluster analysis를 수행한 결과 *quinaria* 종군이 cluster되고 *immigrans*, *histrio*, *testacea*, *bizonata* 종군이 순차적으로 cluster되었으며 *melanica*, *virilis*, *robusta* 종군이 cluster되었다. 즉 형태적 형질에 의한 수리학적 분석결과 한국 초파리아속 16종은 크게 두개의 section으로 나뉘는데, 먼저 *quinaria* 종군 7종이 크게 cluster되어 하나의 group을 형성하고 다음으로 *testacea*, *bizonata*, *histrio*, *immigrans* 종군이 하나의 group을 이뤄 *quinaria* section을 형성하였으며 *D. virilis*, *D. tsigana*, *D. lacertosa*가 순차적으로 cluster되어 *virilis* section을 형성하였다.

또한 Okada(1956)는 초파리과 전체에 대한 외부형태, 생식기의 형태, 내부생식기 등을 종합 분석하여 초파리아속을 두개의 section 즉, *quinaria*와 *virilis* section으로 나누고 *quinaria* section을 더 primitive형으로 분류하였으나, 1988년에 새롭게 분류체계를 정립하여 초파리아속을 두 section으로 나누고 *virilis* section이 *quinaria* section보다 더 primitive하다고 분류체계상의 위치를 설정하였다. 본 실험결과에서 형태적인 면과 발생단계에 따른 형태변화를 종합해보면 Okada(1988)의 분류체계와 거의 일치하였다. 그러나 Okada와 Kurokawa(1957)에 의해서 알려진 *Drosophila pengi*와 Takada와 Maekawa(1984)가 신종으로 발표한 *Nesiodrosophila septentriata*를 Watabe 등

(1990)은 *D. tsigana*의 synonym이라고 하였다. *D. tsigana*와 *Nesiodrosophila*속과의 형태적 유사성을 보면 단안강모 바깥쪽이 삼각형 모양이며 두번째 전연맥이 가늘게 갈라져 있고 안연강모 앞쪽이 크며 소순판 후면이 갈라져 있다. 또한 과약편의 제1치열에 12개의 강모가 있으며 음경의 복부주위가 톱니모양으로 증홍배모가 6줄이고 전연강모비가 1/3보다 작은점이 유사하다고 하였다. *D. tsigana*는 이런 형태적 유사성에 미루어 보아 종 분류 단계상 다른 종군으로 취급할 것인가의 문제는 앞으로 계속적인 연구가 필요하다.

Wagner는 분지분석의 방법론을 제안하였고 이를 기초로 하여 Kluge와 Farris(1969), Farris(1970)는 전자계산기를 이용할 수 있도록 수리적으로 정리하였으며 이후 이방법은 여러 분류학자들이 이용하게 되었다. Cladistic analysis는 운영분류단위를 체계적으로 배열하는 것이라 할 수 있으며, Wagner tree는 진화가 가장 빠른길로 진행되었다는 가정을 바탕으로 한다. 종을 분류하거나 종에 대한 계통을 세울 경우 많은 종류의 자료에 기본을 두어 cladistic analysis를 수행하여야 할 것이다(Henning, 1966; Farris, 1971; Miyamoto, 1983).

본 연구결과 cluster analysis와 cladistic analysis 결과가 일치하였다. 즉 한국 초파리아속 16종은 *virilis*와 *quinaria* section으로 나뉘었다. 그리고 *virilis* section은 초파리아속중 가장 primitive한 것으로 나타났으며 *quinaria* section의 직접적인 primitive는 아니며 그들 종 사이에는 몇몇종의 ancestor가 있었을 것으로 추측된다.

V. 적 요

한국 초파리아속 16종에 대하여 형태조사와 수리 분류학적 분석을 통하여 이들 종간의 유연관계 및 그들의 계통관계를 알아보고자 하였다.

1. 한국 초파리아속 16종에 대하여 분류학상 기준이 되는 외부생식기를 중심으로 수컷의 삽입기, 파

악기 및 암컷의 도란돌기등의 형태를 비교한 결과 크게 *virilis* section과 *quinaria* section으로 나뉘었다. 또한 이들종의 발생단계에 따른 알의 사상돌기수, 3영기 유충의 입갈구리 및 번데기의 앞기문의 분화 정도 등의 비교에서도 *virilis* section과 *quinaria* section으로 나뉘었다.

2. 한국 초파리아속 16종에 대한 20종류의 형질을 정량형질로서 cluster analysis (Gower's similarity)한 결과 *virilis* section은 평균 유사도 0.644, *quinaria* section은 평균 유사도 0.672로 나타났다. *D. virilis*와 *D. kuntzei*는 유사도 0.291로 가장 먼 유연관계를 나타냈으며 *quinaria* 종군의 *D. angularis*와 *D. brachynephros* 사이는 유사도 0.941로 가장 높았고 *D. angularis*와 *D. unispina*, *D. brachynephros*와 *D. curvispina*사이도 유사도 0.8이상의 높은 유사도를 보였다. 초파리아속 16종의 similarity coefficient를 UPGMA법으로 계통수를 작성한 결과 *virilis* section과 *quinaria* section으로 나뉘었고 *quinaria* section은 *quinaria*, *testacea*, *bizonata*, *histrion*, *immigrans* 종군이 순차적으로 cluster되었다.

3. 한국 초파리아속 16종에 대한 30종류의 형태적 형질을 기초로 하여 분지분석한 결과 *virilis* section은 ancestor P₁에서 분지되었으며 P₁에서 거리지수 13으로 P₃가 분지되어 *quinaria*, *bizonata*, *testacea*, *histrion* 종군이 파생되었고 P₁에서 거리지수 12로 P₄가 분지되어 *immigrans* 종군으로 파생되었다. 초파리아속은 ancestor P₁에서 2개의 line으로 분지되었으며 한 line은 *virilis*, *robusta*, *melanica* 종군이 속하고 다른 line은 *quinaria*, *bizonata*, *testacea*, *histrion*, *immigrans* 종군이 속하였다. 또한 이들중 *virilis* 종군이 가장 primitive형으로 추정되며 그들 종사이에는 몇몇의 ancestor가 있었을 것으로 생각된다.

감사의 말씀

본 연구수행에 귀중한 조언을 해주신 충북대학교 고흥선교수님께 깊은 감사를 드립니다.

References

- Chung, Y.J. and B.J. Rho, 1960. Systematic study on species of *quinaria* species group. Bet. Liv. Ewha Womans Univ. 1 : 353-367.
- Farris, J. S., 1970. Methods for computing Wager trees. Syst. Zool. 19 : 83-92.
- Farris, J. S., 1971. The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2 : 277-302.
- Gower, J. C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 27 : 857-871.
- Henning, W., 1966. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- Hsu, T. C., 1949. The external genital apparatus of male Drosophilidae in relation to systematics. Univ. Texas Publ. 4920 : 80-142.
- Kluge, A. G. and J. S. Farris, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool. 18 : 1-32.
- Koh, H. S., 1986. Systematic studies of Korean rodents : II. A chromosome analysis in Korean field mice, *Apodemus peninsulae* Thomas (Muridae, Rodentia). Mungyong, with the comparison of morphometric characters of these Korean field mice to sympatric striped field mice, *A. agrarius coreae* Thomas. Korean J. Syst. Zool. 2 : 1-10.
- Koh, H. S., 1989a, Systematic studies of Korean rodents : V. Morphometric and chromosomal analysis on island populations of striped field mice (*Apodemus agrarius coreae*) in Southwestern coastes of the Korean peninsula. Korean J. Syst. Zoo. 5 : 1-12.
- Koh, H. S., 1989b. Morphometric analysis on 24 species (13 families of six orders) of Korean mammals. Korean J. Zool. 32 : 14-21.
- Lee, B. H., 1985. Cladistic analysis of Neauridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. Korean J. Syst. Zool. 1 : 3-20.
- Lee, B. H. and K. H. Park, 1991. A systematic study of Korean Entomobridae (Collembola, Insecta) based on cladistic analysis of phenotypic and allozyme data. Korean J. Zool. 34 : 265-288.
- Lee, T. J. and S. S. Choi, 1985. Comparative studies on morphology and electrophoretic patterns of proteins in *Drosophila quinaria* group. Rev. Sci. & Eng. Chung-Ang Univ. 15 : 21-34.
- Lee, T. J. and N. W. Kim, 1987. Systematic study of the Drosophilidae in Korea. Rev. Sci. & Eng. Chung-Ang Univ. 1 : 113-129.
- Lee, T. J. and N. W. Kim, 1990. Morphological and taximetric analysis on the eight species of the *Drosophila melanogaster* species group in Korea. J. of Nat. Sci. Chung-Ang Univ. 33 : 39-57.
- Lee, T. J., E. S. Song and J. W. Park, 1990. Morphological and taximetric analysis on nine species of the subgenus *Hirtodrosophila* (Genus : *Drosophila*) from Korea. Rev. Nat. Sci. Chung-Ang Univ. 4 : 141-149.
- Miyamoto, M. M., 1983. Frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group : A cladistic study of allozyme, morphological and karyological data. Syst. Zool. 32 : 109-124.
- Okada, T., 1955. Comparative morphology of the Drosophilid flies. II. Phallic organs of the subgenus *Drosophila*. Kontyu 23(3) : 97-110.
- Okada, T., 1956. Systematic study of Drosophilidae and allied families of Japan. Gihodo Co., Tokyo.
- Okada, T., 1963. Caenogenetic differentiation of mouth hooks in Drosophilid larvae. Evol. 17 : 84-98.
- Okada, T., 1968. Systematic study of the early stages of Drosophilidae. Bunka Zugsisha Co., Ltd. Tokyo.
- Okada, T., 1982. A revision of the subgenus *Pseudostegana* of the genus *Stegana* (Diptera : Drosophilidae) with description of eight new species. Pacific Insects 24 : 39-49.

- Okada, T., 1984. New or little known species of *Drosophila* (*Lordiphosa*) with taximetric analysis (Diptera, Drosophilidae). *Kontyu* 52 : 565–575.
- Okada, T., 1986. The genus *Mycodrosophila* oldenberg (Diptera, Drosophilidae) of Southeast Asia and New Guinea. II. Atypical species. *Kontyu* 54 : 291–302.
- Okada, T., 1988. Selected papers by Dr. Toyohi Okada. The association of the memorial issue of Dr. Toyohi Okada. 412pp.
- Okada, T. and H. Kurokawa, 1957. New or little known species of Drosophilidae of Japan (Diptera). *Kontyu* 25 : 2–12.
- Patterson, J. T. and W. S. Stone, 1952. Evolution in the Genus *Drosophila*. The Macmillan Co., New York 610pp.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal, 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and company, San Francisco 573pp.
- Takada, H. and H. Maekawa, 1984. *Drosophila* survey of Hokkaido, XXXIX. (Description of the Genus *Nesiodrosophila* Wheeler & Takada (Diptera, Drosophilidae) from Northern Hokkaido, Japan). *J. Fac. Gen. Educ., Sapporo Univ.* 25 : 41–44.
- Throckmorton, L. H., 1975. The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. In : “Handbook of Genetics” (R. C. King, ed.) Vol. 3 : 421–469. Plenum Press, New York.
- Watabe, H., S. Nakata and M. Toda, 1990. Two new synonyms of *Drosophila tsigana* Burla et Gloor (Diptera, Drosophilidae), with the results of cross-experiments. *Jpn. J. Ent.* 58(2) : 313–318.
- Wheeler, M. R., 1986. Additions to the catalog of the World's Drosophilidae. *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol. 3e : 395–409.
- Wiley, E. O., 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons. 439pp.