

## シロウジョウバエの比較形態学的研究 III “phallosomal index” より見た類縁関係

岡田豊日 (東京都立大学理学部生物学教室)

昭和28年6月13日受領

## I. 緒言

一般昆虫の雄性 genitalia 特に phallic organs は, species specific なる点, 類縁関係をよく示す点, 個体変異の少い点, 等から分類学的重要性が認められている。シロウジョウバエでは遺傳・進化的に見て機械的隔離の問題等とも直結するので, 特に詳細な比較形態学的研究が要望され<sup>17)</sup>, 幾多の知見も得られている<sup>2)3)4)7)10)14)15)19)</sup>。特に Rizki<sup>19)</sup> は aedeagus の長さとその最大幅との比を “penis index” と名付け, それにより従来雄性 genitalia には差異の認められなかつた<sup>5)</sup> *Drosophila pseudoobscura*, *D. persimilis* の両 sibling species を区別することに成功した。

著者は本報では, aedeagus とその basal apodeme との長さの比を “phallosomal index” (略符 P. I.) と名付け, それと従来 *Drosophilidae* の分類系との相関, 特に種亜群 (species-subgroup) 以上の分類群間の関係, を検討しようと思う。P. I. のような単一な形態特徴のみから類縁関係を云々することは危険であるので, 対照として phallic organs 全体の構成要素を考慮に入れた既報の<sup>14)15)</sup> divergency index (d. i.) を用いた。

## II. 材料

*Drosophilidae* 12 属 76 種 (内 12 種は外国産) で, 直接採集されたもの或は当教室に stock として保存されて居る系統を用いた。通常 10% NaOH で煮沸処理し euparal に封じて検鏡し, 接眼マイクロメーターで長さを計った。

本論に先立ち終始懇篤な御指導を忝うした森脇大五郎教授及び有益な御示唆をたまわつた團勝磨教授に深謝の意を表し, 併せて貴重な標本を惠與せられた小樽高等水産学校高田春夫氏及び金沢大学理学部堀克重氏初め材料供給に援助を惜まれなかつた当教室員諸氏に厚く御礼を申上げる。尙本研究は文部省科学研究費の補助により行われたものである。

## III. 双翅目昆虫の P. I. 動向

昆虫の phallic organs は種類により極めて多種多様で, 構成要素の相同関係も不明の場合が多いが, aedeagus とその basal apodeme とは一般昆虫に存在する<sup>11)</sup>。Diptera に於ても然りであるが, Nemato-cera 亜目には basal apodeme が存在しないものがある<sup>1)6)9)10)</sup>。Séguy<sup>20)</sup> は Acalyptera 諸科を, a: aedeagus は異常に長く basal apodeme や其他の “organs annexes” は発達しない科, b: aedeagus は短少で apodeme 其他は却つて発達する科, c: 両者の中間型の 3 型に分け, *Drosophilidae* を c 型に属せしめた。Séguy の図から 3 型の P. I. の範囲を判定すると, 大体に於て  $a > 10.0 \geq c \geq 1.0 > b$  となる。これに従えば著者のしらべた *Drosophilidae* 76 種のうち 45 種 (59%) は c, 28 種 (37%) は b, 3 種 (4%) は a 型となる。

## IV. 個体発生過程 (羽化後) に於ける P. I. の変化

P. I. は aedeagus 及び basal apodeme の両部の長さの比であるから, 個体の大小従つて外部生殖器全体としての大小とは無関係である。従つて或る種の P. I. に個体変異があるとすれば, 上記両部の相対的長

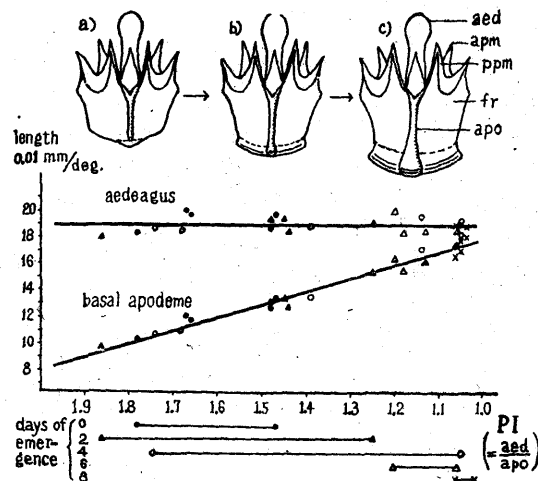
さ、云いかえれば相対成長に差があること等に基くと考えねばならない。P. I. の個体変異の有無をしらべるために、1 例として厚岸の森林で採集した *D. bifasciata* 89 個体を検した処、 $P. I. = 0.65 \pm 0.056$  となり、変異は小さかつた。然るに湯ノ川産 *D. auraria* type A の stock の材料 69 個体では  $1.57 \pm 3.17$  となり、変異は極めて大きく、到底比較の標準とはなり得ないようであつた。併し後者の場合は正規分布でなくて不相称分布を示し、P. I. mode は最小値の 1.0 となつたこと、個体の發育程度がまちまちであつたこと等から、個体発生過程に於ける変異であろうと考えられた。そこで同時に羽化した雄を室温 15°C 内外で飼育し、2 日毎に数匹ずつ P. I. を計つて見た処、その値は次第に減少し、成熟と共に一定値 (1.0) に達することが判つた、而して aedeagus の長さは終始殆ど不変であつたが、basal apodeme は遊離端が次第に伸長及肥大して行つた。即 P. I. の減少は basal apodeme の成長に起因することを知つた (第 1 図)。

同様の現象は *D. ananassae*, *D. virilis*, *D. hydei*, *D. bifasciata* 等でも実証され反証を示す種は未だ検し得なかつたので、恐らく一般に共通の現象と思われ、又羽化後の経過日数を想定する規準ともなり得るであろうか。

かゝる成長は筋肉の発達と関連するらしく、basal apodeme に protractor of aedeagus が附着する部分に、縦横の明暗の縞模様が現われて来る。これは Richards<sup>18)</sup> 等の示す如く、apodeme の cuticle 中に筋肉繊維が侵入する結果と思われる。同様な cuticle の徐々の成長と、それに呼應する縞模様の出現は、ショウジョウバエの ventral fragma (第 1 図) や 射精囊の apodeme にも見られ、又嘗て著者<sup>13)</sup> が *Anopheles* 幼虫の襟部 (collar region) にも観察したことがあり、何れも筋肉に関連がある部分である。一般昆虫の cuticle は脱皮や羽化の直後にのみ急激に伸長し、上述の basal apodeme の如く羽化後長期間 (10 日内外) にわたつて徐々に成長するのは異例である\*。

尙 basal apodeme の羽化後の成長と略並行して内部生殖器の一部 paragonia (prostate glands) にも成長が見られるが\*\*、後者は前者よりも短期間 (*D. auraria* type A では約 5 日) で maximum に達する。之に反し testis は羽化後は殆ど生長しない。即ち testis と paragonia との成長関係は、恰も aedeagus と basal apodeme との関係に於ける如くである。又 basal apodeme の成長は交尾活動によつて惹起される現象ではないことは、雌から隔離した雄にもかかる成長が見られることから明かである。この点では hypopygium inversum や h. circumversum と同様であつて、Oka<sup>12)</sup> の説く如く歴史的意義を含んでいる現象であろう。

P. I. が個体発生過程で変化する以上、或る種の P. I. を定めるには充分成熟した雄個体を必要とすることが判る。特に stock の材料の場合は羽化後 10 日以上経たものでなくてはならない。野外採集の材料は前章の *D. bifasciata* の例から見ると成熟したものが多くようであるが、なるべく多くの個体を検して成熟し



第 1 図 *D. auraria* type A の個体発生過程に於ける P. I. の変化: a) 羽化直後; b) 中間期; c) 成熟後; aed aedeagus; apo basal apodeme; apm anterior paramere; ppm posterior paramere; fr ventral fragma

\* この点に関しては、北大内田亨教授は sclerites 間膜の伸長硬化はダニ、ヒトデ等にも普通に見られるが sclerite 自身は伸長しないと話され、九大江崎悌三教授は昆虫に於ては例外的であることを認められた。ここに両教授の御助言に対して深謝を捧げる。

\*\* 同様のことは阪大の大島長造博士も認めて居られる。

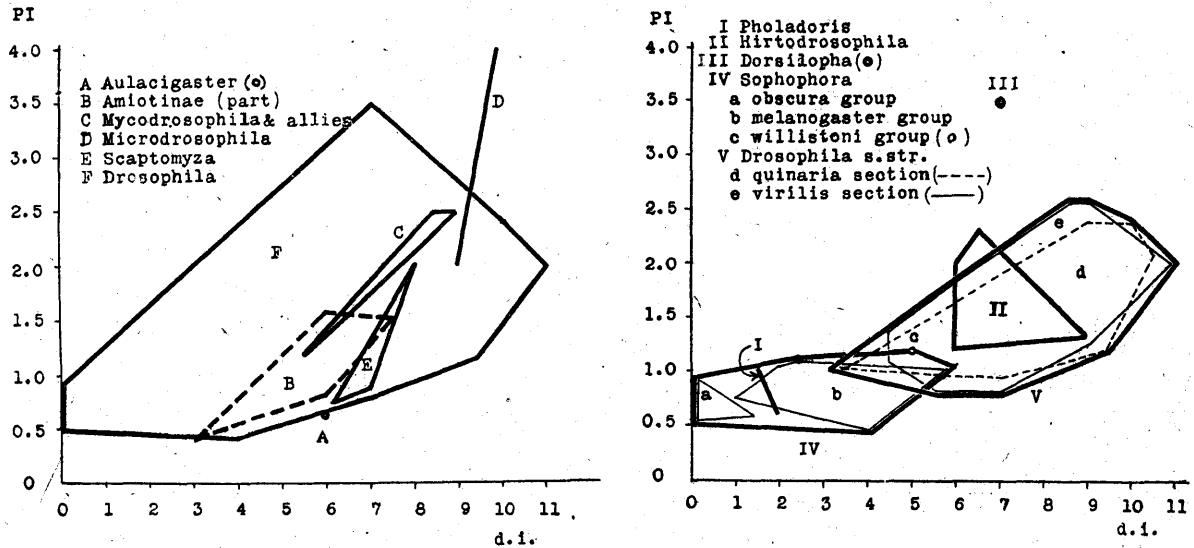
たものの値を求めることにした。かかる注意のもとに求めた各の種の P. I. 及び対照の d. i. の値 (緒言参照) は付表及び第 2 図に示す如くである。

附 表 Drosophilidae 各種の P I 及び d. i. の計測値: \* 小種名次報参照。  
 \*\* 小種名は小泉憲治 ('52) 倉敷昆虫同好会会報 1 による。

		number of species examined	P I	d. i.	species trivial names				
Aulacigasterinae	<i>Aulacigaster</i>	1	0.7	6.0	sp.				
Amiotinae	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Paraphortica</i></li> <li>{ <i>Stegana</i></li> <li>{ <i>Amiota</i></li> <li>{ <i>Leucophenga</i></li> </ul>	1	0.4	3.0	sp.				
		1	0.8	6.0	sp.				
		1	1.5	7.5	<i>variegata</i>				
		3	1.6, 12.0, ∞	6.0, 8.5, 7.0	spp.				
Cryptochaetinae s. meo.	<i>Cryptochaetum</i>	1	18.0	9.0	<i>grandicorne**</i>				
Drosophilinae	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Paramycodrosophila</i></li> <li>{ <i>Mycodrosophila</i></li> <li>{ <i>Styloptera</i></li> <li>{ <i>Microdrosophila</i></li> <li>{ <i>Scaptomyza</i></li> </ul>	1	1.2	5.5	sp.				
		1	2.5	8.5	sp.				
		1	2.5	9.0	sp.				
		2	2.0, 4.0	9.0, 10.0	spp.				
		3	0.7, 0.9, 2.0	6.0, 7.0, 8.0	spp.				
	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Pholadoris</i></li> <li>{ <i>Hirtodrosophila</i></li> <li>{ <i>Dorsilopha</i></li> <li>{ <i>Sophophora</i></li> <li>{ <i>Drosophila</i></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Pholadoris</i></li> <li>{ <i>Hirtodrosophila</i></li> <li>{ <i>Dorsilopha</i></li> </ul>	2	0.6, 1.0	1.5, 2.0	*			
			4	1.2-2.3	6.0-9.0	spp.			
		<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Sophophora</i></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>obscura</i> gr.</li> <li>{ <i>melanogaster</i> gr.</li> <li>{ <i>willistoni</i> gr.</li> </ul>	1	3.5	7.0	<i>busckii</i>		
				10	0.5-0.9	0.0-1.0	*		
				14	0.5-1.1	1.5-6.0	*		
		<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Drosophila</i></li> <li>{ <i>Drosophila</i> s. str.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>quinaria</i> section</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>bizonata</i> gr.</li> <li>{ <i>testacea</i> gr.</li> <li>{ <i>quinaria</i> gr.</li> <li>{ <i>immigrans</i> gr.</li> </ul>	1	0.8	5.5	<i>bizonata</i>	
					1	1.1	5.5	<i>testacea</i>	
					2	1.0-1.8	4.5-5.0	*	
					3	1.1-2.2	8.0	*	
			<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>Drosophila</i> s. str.</li> <li>{ <i>virilis</i> section</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>quinaria</i> section</li> <li>{ <i>virilis</i> section</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>{ <i>funnebris</i> gr.</li> <li>{ <i>polychaeta</i> gr.</li> <li>{ <i>histrion</i> gr.</li> <li>{ <i>ungrouped</i></li> <li>{ <i>subtilis</i> gr.</li> <li>{ <i>melanica</i> gr.</li> <li>{ <i>virilis</i> gr.</li> <li>{ <i>robusta</i> gr.</li> <li>{ <i>replereta</i> gr.</li> <li>{ <i>annulimana</i> gr.</li> </ul>	2	1.4, 2.6	6.5, 8.0	*
						1	1.9	8.5	<i>grandis</i>
						3	1.2-2.6	9.0-11.0	*
						4	0.8-1.3	7.0-9.0	spp.
						1	1.1	3.0	<i>subtilis</i>
						1	1.0	7.0	<i>melanissima</i>
		3	1.2-1.4	9.0	*				
	3	1.2-2.4	9.5-10.5	*					
	2	1.7	7.5	*					
	1	2.4	9.0	<i>gibberosa</i>					

V. P.I. より見た類縁関係

従来 Sturtevant<sup>23)24)25)</sup>, Séguy<sup>21)22)</sup>, Wheeler<sup>28)29)</sup>, Hsu<sup>8)</sup> 等により考えられ来た Drosophilidae の分類系と P. I. とが如何なる相関を示すかを次に検討する。先ず附表及び第 2 図によれば P. I. と d. i. とは大体に於て正比例をなしているから, P. I. のみで類縁関係を云々することの一應の妥当性が認められてよい。寧ろ d. i. が或る原始的種の仮定に立脚した値であるのに反し, P. I. は実測値そのままである点で, d. i. に勝る比較標準とも云える。

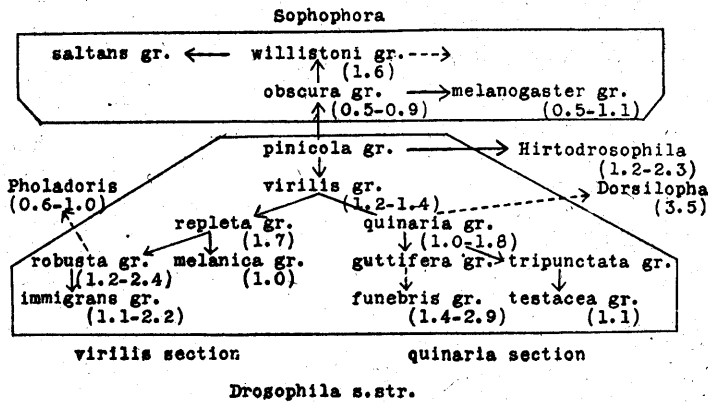


第 2 図 Drosophilidae の各分類群に於ける P. I. 及び d. i. の範囲の比較:  
(i) 各属の比較, (ii) *Drosophila* 属内各分類群の比較

先ず各亜科の P. I. であるが, Aulacigasterinae 0.7, Amiotinae 0.4~∞, Cryptochaetinae 18.0, Drosophilinae 0.4~4.0 となつた, Amiotinae は種数が比較的少ないにも拘らず P. I. の範囲が廣く特に *Leucophenga* 属には basal apodeme が全く発達せず従つて P. I. = ∞ を示す種が含まれている。一方 Drosophilinae は種数が多い割に P. I. の範囲が狭い。Cryptochaetinae は aedeagus が頗る細長く, Séguy の a 型に相当する。この型には Acalyptera の中でも原始的と考えられている科 (Platystomidae, Ortalidae, Piophilidae 等) が多く, *Cryptochaetum* も亦幾多の原始的形質を具えて居る。即ち a 型の種の aedeagus は“発展的变化”でなく“特殊化”<sup>26)</sup>を遂げたものと考えられる。*Leucophenga* の 1 種で basal apodeme を全く欠き aedeagus はラツバ状に膨大しているものがあり, P. I. = ∞ であるが, これも“特殊化”の例であろう。Hsu<sup>8)</sup>によれば本属も亦 primitive であるという。Drosophilinae は Amiotinae より進化が進んでいると考えられている<sup>8)25)</sup>が, 前者の中で *Paramycodrosophila*, *Mycodrosophila*, *Styloptera* 等は相類似した属で P. I. も似ている (1.2~2.5)。*Microdrosophila* には P. I. = 4.0 という Drosophilinae 中の最大値を示すものがあり, basal apodeme が短小なるに反し vertical rod がよく発達して居り, 著者の既報した“basal apodeme と vertical rod の逆比例的関係”の最も極端な例である。

*Scaptomyza* (P. I. = 0.7~2.0) は *Drosophila* (0.4~2.6) に最も近い属と思われるが, P. I. の範囲も似ている。*Drosophila* の諸亜属のうち *Hirtodrosophila* (1.2~2.3) 及び *Dorsiofpha* (3.5) は *Sophophora* (0.5~1.2) よりも *Drosophila* s. str. (0.8~2.6) に近いとされる<sup>8)16)</sup>が, P. I. もその関係を物語っている。*Pholadoris* (0.6~1.0) は逆に *Drosophila* s. str. より *Sophophora* に近い P. I. を示す (第 2 図) が, その分類系上の位置については後述する。

Sturtevant<sup>24)</sup> は *Drosophila* 56 種, *Scaptomyza* 2 種, 計 58 種を 33 形態特徴を基準として比較し, 其後<sup>25)</sup>更に染色体, 交尾習性等 11 特徴を加えて属・亜属・種群の類縁を検討した。Hsu<sup>8)</sup>は *Drosophilidae*



第3図 *Drosophila* 属の分類系 (Patterson & Stone '52 による) と P. I. との関係: 括弧内の数字は P. I. を示す。

より原始的の位置に移すべきものと思ふ (一部既報<sup>15)</sup>)。immigrans 群は Hsu<sup>8)</sup>の分類に従えば quinaria section に入れるべきであることは既報<sup>15)</sup>の如くである。又第3図にはないが, *subtilis*, *bizonata* 両群は P. I. も d. i. も小さく, 夫々 *virilis*, *quinaria* 両 section の基部に位置せしむべき原始的種であると思ふ。

次に亜群間の類縁・系統関係と P. I. との関係を考察しよう。*obscura* 群にあつては testis の構造<sup>23)</sup>等から *affinis* 亜群 (P. I. = 1.0) よりも *obscura* 亜群の方が原始的と云える。*affinis* 亜群の P. I. は材料不足で決定的ではないが, *obscura* 亜群より少しく大きいことは上説を裏書するものの如くである。次に最も調査のよく行届いた *melanogaster* 群にあつては *szukii* 亜群 (P. I. = 0.6) が最も原始的で *obscura* 群に近いこと Sturtevant<sup>25)</sup>, Hsu<sup>8)</sup>, は及び著者<sup>15)</sup>等の認める所で, それより *takahashii* (0.6~0.7), *nipponica* (0.6), *melanogaster* (0.4), *ficuspila* (0.7) 諸亜群を含む *melanogaster* series と *bipectinata* (0.5), *anassae* (0.5), *montium* (1.0~1.1) 諸亜群を含む *montium* series<sup>16)</sup>とが分れる。即ち亜群間に於ても大体に於て上説が成立つことを知る。

以上を要約すると, “P. I. は或る種属 (亜移・属・種群等) 内にあつては原始型より進化型へと値の増大という定向的变化を示し, 種属間 (例えば *melanogaster*, *montium* 両 series 間; *quinaria*, *virilis* 両 section 間等) にあつては値の増大に向つての並行的变化を示す。” ということになる。

## VI. 摘 要

1) 主として日本産ショウジョウバエ科 (*Drosophilidae*) 12 属 76 種 (内 12 種は外国産) につき, 雄性 genitalia の主要部たる aedeagus とその basal apodeme との長さの比 (phallosomal index 略して P. I. とする) を計り, P. I. と従来考えられて来た分類系との関係を検討した。2) P. I. は個体発生過程上 (羽化後) 次第に減少し, 個体の成熟と共に種により一定の或る値に到達する。この減少は basal apodeme の漸進的成長に起因する。3) 一般に P. I. は原始的種程小さく, 或る分類群内では定向的变化, 分類群間では並行的变化を以て増大する傾向を示す。

## 文 献

- 1) Crampton, G. C. '41 *Psyche*, 68, 79-94. 2) Burla, H. et al '49 *Evolution*, 3, 300-314.

- 3) Cain, A. H., J. E. Collin & V. R. Demerec '52 Entom. Month. Mag. 88, 193-196. 4) Cordeiro, A. R. '52 Amer. Nat. 86, 185-188. 5) Dobzhansky Th. & C. Epling '44 Carnegie Inst. Wash. Publ. 554. 6) Edwards, F. W. '20 Ann. Trop. Med. Paras. 14, 23-40. 7) Flolowa, S. L. & B. L. Astaurov '30 Zeitsch. f. Zellforsch. Mikr. Anat. 10, 201-213. 8) Hsu, T. C. '49 Univ. Texas Publ. 4920: 80-142. 9) Metcalf, C. L. '21 Ann. Ent. Soc. Amer. 14, 169-226. 10) 森脇大五郎・外 '52 動雑, 61, 283-287. 11) Newell, A. G. '18 Ann. Ent. Soc. Amer. 11, 109-156. 12) Oka, H. '26 Zool. Anz. 68, 205-208. 13) 岡田豊日 '43 熱帯医学, 1, 20-25. 14) ——'53 a Kontyû (in press). 15) ——'53 b ibid. (in press). 16) Patterson, J. T. & W. S. Stone '52 Evolution in the genus *Drosophila*, New York. 17) Reed, S. C. & E. W. Reed '48 Evolution, 2, 40-48. 18) Richards, A. G. '51 The integument of arthropods, Oxford. 19) Rizki, T. M. '51 Proc. Nat. Acoad. Sci. 37, 156. 20) Séguy, E. '32 Encycl. Entom. B II 6, 145-197. 21) ——'34 Faune de France, 28. 22) ——'51 Traité de Zool. 10: 449-744. 23) Sturtevant, A. H. '21 The North American species of *Drosophila*, Washington. 24) ——'39 Proc. Nat. Acad. Sci. 35, 137-141. 25) ——'42 Univ. Texas Pub. 4213, 5-51. 26) 徳田御稔 '51 進化論, 東京. 27) Tokunaga, M. '30 Col. Agric. Univ. 10, 1-93. 28) Wheeler, M. R. '49 Univ. Texas Publ. 4920, 157-195. 29) ——'52 ibid. 5204, 162-218.

### Résumé

#### Comparative Morphology of the Drosophilid Flies III. The "Phallosomal Index" and its Relation with Systematica

Toyohi OKADA

Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo, Metropolitan University

The "phallosomal index" (P. I.) which is the ratio between the length of the aedeagus and that of its basal apodeme of the male phallic organs was measured for each of 64 Japanese and 12 exotic species of the drosophilid flies belonging to the 12 genera. The P. I. of a certain species tends to decrease slowly in value after the emergence of the adult flies, to settle to an ultimate level, characteristic to the respective species. The primitive species seem to show relatively small ultimate values of P. I. while, the more advanced forms take the larger values. This serial change of P. I. (from more primitive to more advanced species) finds parallels among different larger systematic groups such as subfamilies, subgenera, or sections.

### 日本動物學彙報 第 26 卷 第 3 号 予告

本号は久佐守, 小泉清明 (2 篇), 井上栄, 竹脇潔, 小林英司, 江上信雄, 山本喜一郎, 伊藤智夫, 本城市次郎諸氏 (順序不同) の論文 10 篇を登載, 目下印刷中。