

ショウジョウバエの比較形態学的研究

X. *Drosophila* 属内における射精囊内甲の分化とその適応的意義

岡 田 豊 日

東京都立大学理学部生物学教室

昭和 36 年 2 月 27 日受領

動物学雑誌

第 70 卷 第 8 号 別刷

Reprinted from the Zoological Magazine
(Dobutsugaku Zasshi)

Vol. 70, No. 8

August 15, 1961

ショウジョウバエの比較形態学的研究

X. *Drosophila* 属内における射精囊内甲の分化とその適応的意義

岡 田 豊 日

東京都立大学理学部生物学教室

昭和 36 年 2 月 27 日受領

緒 言

前報 (IX) においてショウジョウバエの射精囊内甲に 5 通りの分化過程を認め、それらが従来知られる属以上の分類体系から見ても妥当であることを確めた。本報においては分類体系が最もよく樹立されている *Drosophila* 属内での、内甲の分化過程を追求し、その機能的適応の意義について考察した。

材料および比較の方法

用いた材料は下記の主として日本産の *Drosophila* 属 75 種で、番号は前報よりの通し番号を用いた。*印は国外産種である。比較の方法は前報に準ずる外、本属以外には見られなかった過程として、基板上への柄部の接続点において柄部が二又しない型 (a) から、2 又の傾向を示す型 (\hat{a}) への分化過程をも考慮に入れた。この過程は前報の第 1 過程のうちの a 型を更に分けたものである (図 3)。

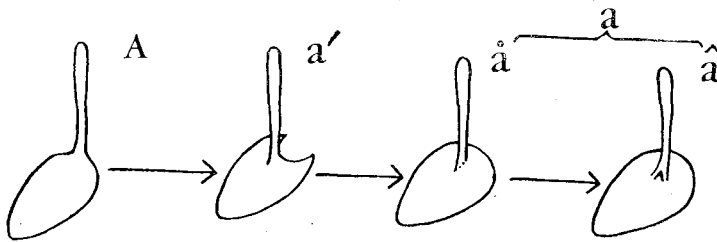


Fig. 3. Supposed processes of differentiation of the apodemal types in the *melanogaster* group.

39. *Drosophila busckii* COQUILLET, 40. *D. histrioides* OKADA, 41. *D. quadrivittata* OKADA, 42. *D. trivittata* STROBL, 43. *D. sexvittata* OKADA, 44. *D. sp. near sexvittata* OKADA, 45. *D. nokogiri* OKADA, 46. *D. denticeps* OKADA and SASAKAWA, 47. *D. coracina* KIKKAWA and PENG, 48. *D. rufifrons* LOEW, 49. *D. helvetica* Burla (Japanesc form), 50.* *D. helvetica* BURLA (European form), 51. *D. alpina* BURLA, 52.* *D. obscura* FALLÈN, 53. *D. bifasciata* POMINI, 54.* *D. ambigua* POMINI, 55.* *D. subobscura* COLLIN, 56.* *D. pseudoobscura* FROLOWA, 57.* *D. persimilis* DOBZHANSKY and EPLING, 58.* *D. miranda* DOBZHANSKY, 59.* *D. algonquin* STURTEVANT and DOBZHANSKY, 60. *D. sp. of fenestrarum* group, 61.* *D. willistoni* STURTEVANT, 62. *D. suzukii* (MATSUMURA), 63. *D. pulchrella* TAN, HSU, and SHENG, 64. *D. unipectinata* DUDA, 65. *D. ficusphila* KIKKAWA and PENG, 66. *D. melanogaster* MEIGEN, 67.* *D. simulans* STURTEVANT, 68. *D. lutea* KIKKAWA and PENG, 69. *D. takahashii* STURTEVANT, 70.* *D. nepalensis* OKADA, 71.* *D. bipectinata* DUDA, 72.* *D. ananassae* DOLESCHALL, 73. *D. nipponica* KIKKAWA and PENG, 74. *D. magnipectinata* OKADA, 75. *D. kikkawai* BURLA, 76. *D. auraria* PENG, 77.

D. rufa KIKKAWA and PENG, 78. *D. subtilis* KIKKAWA and PENG, 79. *D. virilis* STURTEVANT, 80. *D. littoralis* MEIGEN, 81. *D. daruma* OKADA, 82. *D. pengi* OKADA and KUROKAWA, 83.* *D. robusta* STURTEVANT, 84. *D. lacertosa* OKADA, 85.* *D. cheda* TAN, HSU and SHENG, 86. *D. sordidula* KIKKAWA and PENG, 87. *D. moriwakii* OKADA and KUROKAWA, 88. *D. sp. of robusta group*, 89. *D. hydei* STURTEVANT, 90. *D. repleta* WOLLASTON, 91.* *D. transversa* STURTEVANT, 92. *D. kuntzei* DUDA, 93. *D. nigromaculata* KIKKAWA and PENG, 94. *D. angularis* OKADA, 95. *D. unispina* OKADA, 96. *D. brachynephros* OKADA, 97. *D. testacea* VAN ROSER, 98. *D. bizonata*

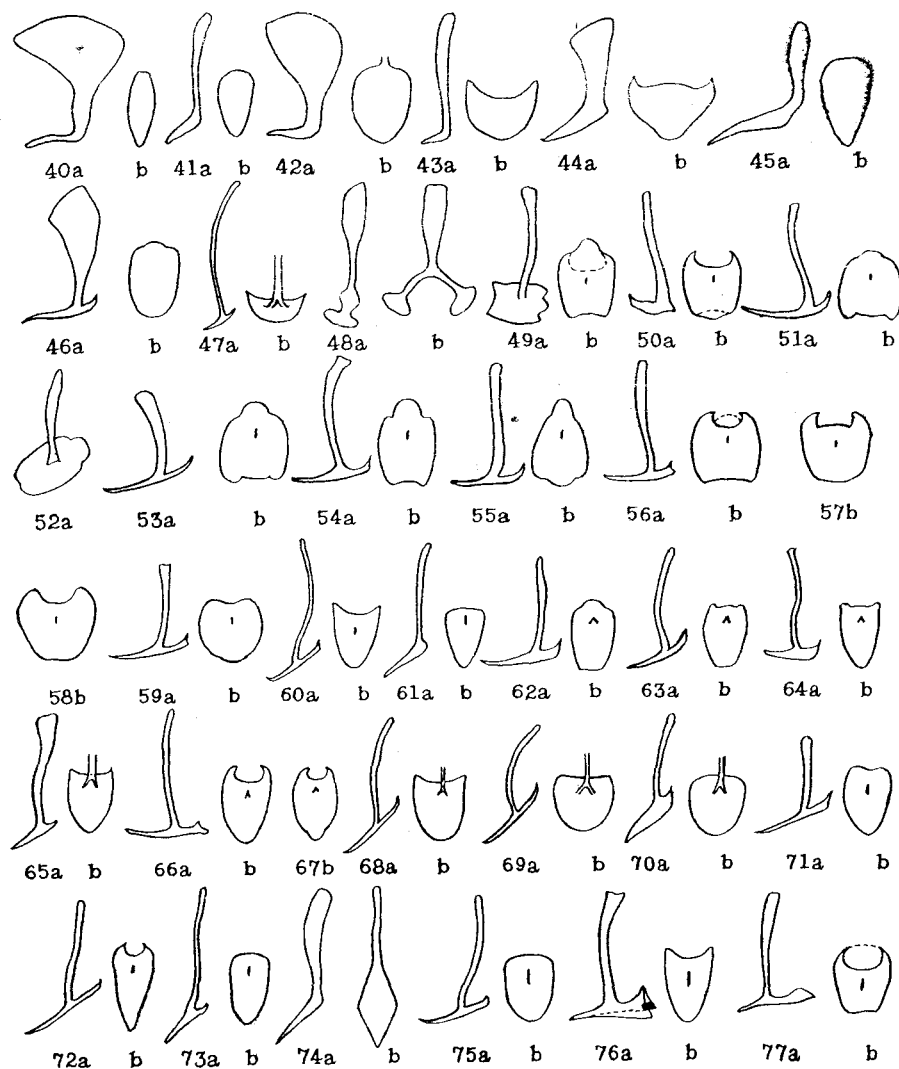


Fig. 4. Ejaculatory apodeme of the species belonging to the subgenera *Hirtodrosophila*, *Paradrosophila* and *Sophophora* of the genus *Drosophila*. The numerical signs correspond to the species code numbers given in the text. a: lateral, b: dorsal aspects. Magnification variable.

KIKKAWA and PENG, 99. *D. histrio* MEIGEN, 100. *D. sternopleuralis* OKADA and KUROKAWA, 101.* *D. guttifera* WALKER, 102. *D. makinoi* OKADA, 103. *D. grandis* KIKKAWA and PENG, 104. *D. tenuicauda* OKADA, 105. *D. acutissima* OKADA, 106. *D. multispina* OKADA, 107.* *D. macrospina* STALKER and SPENCER, 108. *D. funebris* (FABRICIUS), 109. *D. maculinitata* OKADA, 110. *D. immigrans* STURTEVANT, 111. *D. komaii* KIKKAWA and PENG, 112. *D. virgata* TAN, HSU and SHENG, 113. *D. curviceps* OKADA and KUROKAWA.

Drosophila 属内における内甲の分化過程

Drosophila 属内における亜属のうち *Paradrosophila* は *Sophophora* に近く, *Dorsilopha*, *Hirtodrosophila*, *Drosophila* は互に近縁である (Sturtevant '42, Hsu '49, Okada '56)。本属各種の内甲は図 4, 5 に示し, それらの内甲型は前報に一覧表として掲げた。これらをもととして各亜属, 区, 種群, 種亜群などの内甲型を前報に準じて定めると, 表 4 を得る。この表により内甲型の分化過程を検討して見ると, A→a の

Table 4. Apodemal type and divergency index (d.i.) of the taxa lower than the subgenus.

Species code number	Taxa	Number of species examined	Apodemal type	d.i.
39	<i>Dorsilopha</i>	1	ABCdE	1.0
40-46	<i>Hirtodrosophila</i>	7	AbcdE	3.0
47-48	<i>Paradrosophila</i>	2	abcdE	4.0
49-77	<i>Sophophora</i>	29	abCde	4.0
78-113	<i>Drosophila</i> s. str.	36	AbCde	3.0
49-59	<i>obscura</i> group	11	abCde	4.0
60	<i>fenestrarum</i> group	1	abCdE	3.0
61	<i>willistoni</i> group	1	a'BCdE	1.5
62-77	<i>melanogaster</i> group	16	abCdE	3.0
62-64	<i>suzukii</i> subgroup	3	abCde	4.0
65	<i>ficuspila</i> subgr.	1	abcdE	4.0
66-67	<i>melanogaster</i> subgr.	2	abCdE	3.0
68-70	<i>takahashii</i> subgr.	3	abCde	4.0
71-72	<i>ananassae</i> subgr.	2	abCde	4.0
73-74	<i>nipponica</i> subgr.	2	aBcDE	2.0
75-77	<i>montium</i> subgr.	3	abCdE	3.0
78-90	<i>virilis</i> section	13	a'bcde	3.5
78	<i>subtilis</i> group	1	abCdE	3.0
79-81	<i>virilis</i> group	3	a'BCdE	1.5
82	<i>melanica</i> group	1	a'bcde	3.5
83-88	<i>robusta</i> group	6	a'bode	4.5
89-90	<i>repleta</i> group	2	a'bcde	3.5
91-113	<i>quinaria</i> section	23	AbCde	3.0
91-96	<i>quinaria</i> group	6	Abcde	4.0
97	<i>testacea</i> group	1	Abcde	4.0
98	<i>bizonata</i> group	1	AbCde	3.0
99-100	<i>histrio</i> et al	2	Abcde	4.0
101	<i>guttifera</i> group	1	AbCDe	2.0
102	<i>melanderi</i> group	1	Abcde	4.0
103-105	<i>grandis</i> et al	3	a'bcde	3.5
106-109	<i>funebris</i> group	4	AbCde	3.0
110-113	<i>immigrans</i> group	4	AbCde	3.0

分化は *Paradrosophila* と *Sophophora* とで進んでおり, *Dorsilopha* と *Hirtodrosophila* とでは進んでいない。又 *Drosophila* s. str. 内ではむしろ逆転し, $a \rightarrow a' \rightarrow A$ の傾向を示す。 $B \rightarrow b$ の分化は *Dorsilopha* 以外のすべての亜属で進み, $C \rightarrow c$ は特に *Hirtodrosophila* と *Paradrosophila* とで進み他の亜属では各所に散発するにすぎない。 $D \rightarrow d$ はすべての亜属でよく進んでいる。 $E \rightarrow e$ 過程は大体において分類群の体系に従っているが, *Sophophora* 内では逆転的傾向がある。*Drosophila* s. str. 内における $A \rightarrow a$ 過程の逆転と *Sophophora* 内における $E \rightarrow e$ 過程の逆転とは, 両過程の相互関係における補償的分化と見ることが出来る。すなわち *Drosophila* s. str. 内では $E \rightarrow e$ 過程が, *Sophophora* 内では $A \rightarrow a$ 過程が, それぞれ補償的に進んでいるのを見る。両過程とも進んでいない $AE \sim$ は *Dorsilopha* と *Hirtodrosophila* のみに

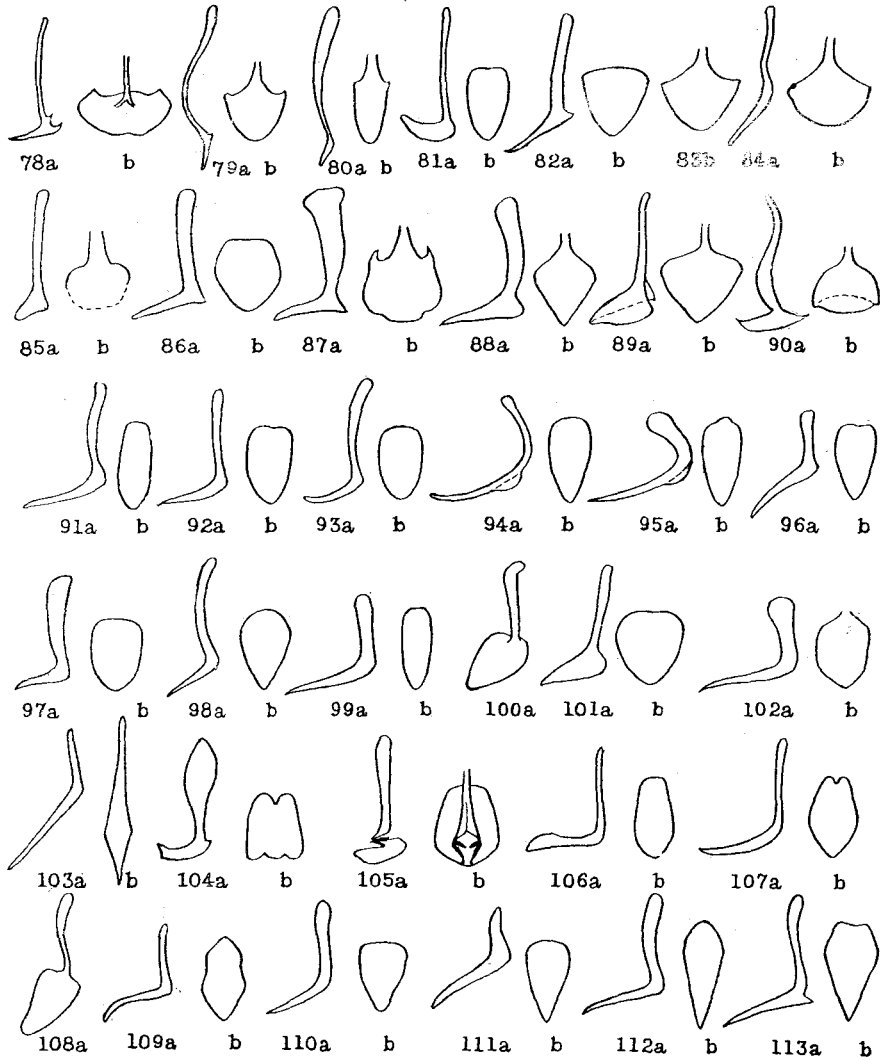


Fig. 5. Ejaculatory apodeme of the species belonging to the subgenus *Drosophila*. The numerical signs correspond to the species code numbers given in the text. a: lateral, b: dorsal aspects. Magnification variable.

あり、両過程とも進んでいる *ae*~ は *Sophophora* の一部である *obscura* 群とそれに近い *suzukii*, *takahashii*, *ananasae* など *melanogaster* 群の 3 亜群とのみにある。これに反し両過程が補償的分化を示すもののうち、*aE*~ は *Paradrosophila*, *Sophophora* の大部分, *Drosophila* s. str. の *subtilis* 群などに見られ、*a'e*~ は *Drosophila* s. str. の *virilis* 区の大部分に、*Ae*~ は同じく *quinaria* 区の大部分に現われている (図 6)。

次に各亜属間の量的分化関係を、内甲型の分化指数によって示すと表 5 のようになる。すなわち分化指数は *Paradrosophila*→*Sophophora* および *Dorsilopha*→*Hirtodrosophila*→*Drosophila* の順に増大を示し、従来知られる亜属間の相互関係とよく関連を示すのを知る。

さらに亜属間における内甲型の質的分化の関係を各分化型の出現頻度 (亜属数および種数) で表わすと、表 6 のようになる。ここでも属の場合 (前報表 3) と同様に、“より一般的な分化型がより特殊なものよりも先に出現する” という関係が認められる。ただし出現頻度の順位は属の場合と多少異なり、特に *e*~ と *a*~ との位置が著しく逆転するのを見た。

分化型出現頻度の属間順位: *b*~*d*~*e*~*c*~*a'*~*a*

分化型出現頻度の亜属間順位: *d*~*b*~*a*~*c*~*e*~*a'*

これは前述の如く *A*→*a* 過程が進んでいながら、逆に *E*→*e* 過程は進んでいない種が多いことに基因している。かかる両過程間の補償的分化関係は、次に述べる所の内甲の一般的適応現象として解釈出来るであろう。

Drosophila 属内には上記の 5 過程の外、それに附随して次のような分化過程が見られる。Nater ('50) は *melanogaster* 群の 1 種 *D. takahashii* にお

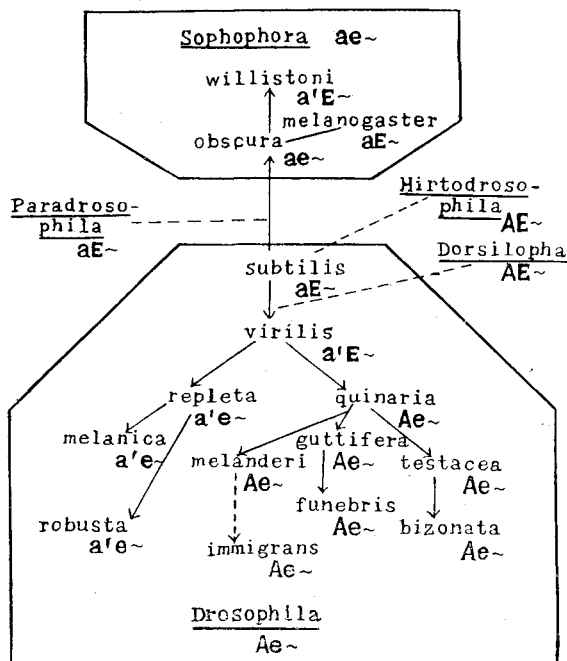


Fig. 6. Compensatory differentiation of the processes, *A*→*a'*→*a* (centripetal shifting of the junction of the stalk on the basal plate) and *E*→*e* (decrease in the relative length of the stalk and the basal plate) of the apodemal types found in the current system of inter-subgeneric and inter-group relationship diagram in the genus *Drosophila*.

Table 5. Frequency (number of species) of divergency index (d.i.) in each subgenus. Subgeneric names abbreviated.

d. i.	Para.	Sopho.	Dorsi.	Hirt.	Dros.
0.5-1.0		2	1		2
1.5-2.0	1	1		2	11
2.5-3.0		8		2	10
3.5-4.0	1	18		2	12
4.5-5.0				1	1

Table 6. Frequency distribution of the species of each subgenus involving specialized elements of apodemal types.

Element	Number of subgenus	Number of species	Para.	Sopho.	Dorsi.	Hirt.	Dros.
a'~	1	12		1			11
e~	3	49		17		3	29
c~	4	19	1	2		6	10
a~	4	31	2	27		1	1
b~	4	66	2	26		7	31
d~	5	60	1	27	1	6	25

いて、柄部の基端が2叉して基板に接続するのを見た。著者も同種につきそれを確かめ(図4: 69), 更に同様な傾向(â)が *takahashii* 亜群の他の種(*lutea*, *nepalensis*)にも, また *suzukii* 亜群(*suzukii*, *pulchrella*, *unipectinata*), *melanogaster* 亜群(*melanogaster*, *simulans*), *ficuspshila* 亜群(*ficuspshila*)にも見られることを確めた(図4: 62-70)。これに反し *ananassae*, *montium*, *nipponica* 3 亜群にはかかる傾向が見られず â 型を示す(図7)。以上の *melanogaster* 群の諸亜群間の関係は, 著者('55)の phallic or-

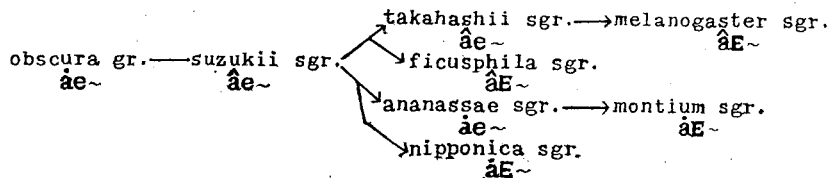


Fig. 7. Supposed processes of differentiation of the apodemal types found in the *melanogaster* species-group, in relation to that in the *obscura* species-group. sgr, species subgroup.

gans による分類と一致する。すなわち著者はこれらの亜群を *suzukii* series (*suzukii* 亜群), *melanogaster* series (*takahashii*, *melanogaster*, *ficuspshila* 3 亜群), *montium* series (*ananassae*, *montium*, *nipponica* 3 亜群) の3系に分類している。â 型は更に *Paradrosophila* や *Drosophila* s. str. の *D. subtilis* にも現われる(図4: 47-48, 74)が, これらは *sophophora* と近縁であることが知られている。この型が *D. acutissima* (図5: 105) にも見られる点は更に検討を要する。

Nater ('50) は又基板の前端両側が突出する *melanogaster* 群(彼の第6群)から, 中央が突出する *obscura* 群(彼の第8群)への過程を示した。著者の調査によれば, *melanogaster* 群の中にも *suzukii*, *nipponica* 両亜群のように中央突出型があり, *obscura* 群の中にも *pseudoobscura* 亜群(*pseudoobscura*, *persimilis*, *miranda*) のように両側突出型が存在する。従ってこの両型間の分化過程は, 何れが先行すると考えるべきかは不明である。

機能より見た内甲の分化

Brown ('58) は, “環境の如何にかかわらず常に生物にとって有利な形質の発現” を一般的適応 (general adaptation) と呼んだ。射精囊内甲は生殖機能に関連した一般的適応を示すと考えられる。Simpson ('53) は, “ある形質はそれが適応的である限り定向的分化を続ける” とし, Bigelow ('58) は “形質は適応的であることが止んだ場合に plastic となる” とした。従って内甲のように一般的適応を示す器官が, 前述のような幾通りかの定向的分化過程をとるのは, むしろ当然と考えられる。内甲の柄部は射精囊収縮筋の附

着点としての機能、基板は囊壁の圧迫板としての機能を有する (Nonidez '20, Gleichauf '36, Miller '50) が、前述の内甲の諸分化過程は、何れもかかる機能と密接な関連を示している。A→a'→a, B→b, D→d の諸過程は、基板の圧迫作用をより効果的ならしめる方向への過程であり、C→c, E→e の両過程は、柄部の筋肉力を強化する方向への過程である。基板に加わる力点が板の一端にある (A) よりも、より中央にある (a', a) 方が、基板に斜めに力が加わる (B) よりも、直角に加わる (b) 方が、又基板の幅が狭い (D) よりも広い (d) 方が、それぞれより効果的である。又柄部の膨大 (c) と短縮 (e) とは、より強大で短距離に働らく効果的な筋肉の附着をもたらす。特に E→e 過程は、Lull ('48) らによって示された馬の大腿と下腿との長さの比 (speed ratio, Simpson '53) の系統的減少——これは Romer '49 により一部否定されたが——と相通ずる過程として解釈される。同様な現象はショウジョウバエの phallosomal index (aedeagus とその apodeme との長さの比) にも見られる (岡田 '53)。更に柄部の基端が 2 叉するに至る過程 (ā→â) は、基板との連結を強固にする点で効果的である。

一般には以上の諸過程の間に相関的分化が見られるが、逆に前述の A→a 過程と E→e 過程との間におけるような、補償的分化関係も見られる。同様な現象は C→c, E→e 両過程間にも見られ、結果として ce~ 型は比較的少数の種 (*Drosophila* 属 75 種中では 11 種) にしかなく、Ce~ は多数の種 (38 種) に見られる。有弁翅ハエ類では大多数が cE~ を示し (例: 堀 '50, Hori '51, '60, Kano '50, '51, Kano and Okazaki '55), C~ は特に Scatophagidae や Anthomyiidae のような原的な科に多く現われている (Hori, '60)。

かかる過程間の補償的分化関係は、同一機能に関与する過程間に見られる適応現象で、一方の過程の促進だけで機能が充分果せるために、他方の過程が遅滞する、と考えられる。従ってかかる現象を“補償的適応 (compensatory adaptation)”または“経済的適応 (economic adaptation)”といってよいであろう。この現象はまた、Rensch ('39-'60) らの説く‘体物質の補償 (Compensation of body material)’の理論によって解釈することが出来よう。Haldane ('32) は“個体を犠牲にすることがかえって集団には有利となるような適応現象”を犠牲的適応 (altruistic adaptation) と呼んだが、これを形質間の関係に当はめたのが補償的適応であるといえよう。

摘 要

ショウジョウバエ属 75 種の射精囊内甲に現われる分化過程を検討した結果、前報と同様に分類体系に従った簡単より複雑への諸過程を認め、それらが機能と密接な関連を示すのを知った。又ある過程の促進が他の過程の遅滞を伴う現象を認め、それに“補償的適応 (compensatory adaptation)”なる語を提称した。

文 献 (前報に示したものを外く)

- Bigelow, R. S. '58 Syst. Zool., 7, 49. Brown, W. L. '58 *ibid.*, 7, 157. Gleichauf, R. '36 Zeit. wiss. Zool., 148, 1. Haldane, J. B. S. '32 The causes of evolution, New York & London. 堀 克重 '50 資源研彙, 16, 11. Hori, K. '51 Sci. Rep. Kanazawa Univ., 1, 1. Hsu, T. C. '49 Univ. Texas Publ., 4920, 80. Kano, R. '50 Japan. J. Exp. Med., 20, 823. ——— '51 *ibid.*, 21, 223. ——— & Okazaki, T. '55 Bull. Tokyo Med. Dent. Univ., 2, 103. Lull, R. S. '48 Organic evolution (Rev. ed.), New Haven. Miller, A. '50 In Demerec's Biology of *Drosophila*, New York. Nonidez, J. F. '20 Biol. Bull., 39, 207. 岡田豊日 '53 動雑 62, 278. Okada, T. '55 Kontyû, 23, 97. Rensch, B. '60 Evolution above the species level, 419 pp. Columbia Univ. Press. Romer, A. S. '49 In Jepsen, Mayr & Simpson, Genetics, Paleontology, and evolution, Princeton Univ. Press.

RésuméComparative Morphology of the *Drosophilid* FliesX. Differentiation of the Ejaculatory Apodeme in the Genus *Drosophila*

Toyohi OKADA

Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University

The processes of differentiation of the ejaculatory apodeme recognized by 75 species belonging to the genus *Drosophila* in view of the current systematic relationships are found to be directed to a highly effective “general adaptation (Brown '58)”, closely correlated with the functional development of the organ. Moreover, a phenomenon of “compensatory adaptation” or economic adaptation is adopted here to signify that an acceleration of a process related to a function accompanies a retardation of another process related to the same function. This is recognized in some cases as, for instance, between the process of centripetal shifting of the junction of the stalk on the basal plate and that of decrease of the relative length of stalk and basal plate.

OKADA, T.,

1961

Comparative morphology of the Drosophilid flies
X. Differentiation of the ejaculatory apodeme in the genus Drosophila.

Zool. Mag., 70:259-266.