

# 修士学位論文

## 題名

ハワイ諸島形成史に基づく  
シヨウジョウバエ亜科の種分化パターン解析

指導教員 田村浩一郎 教授

令和 3年 1月 8日 提出

東京都立大学大学院

理学研究科 生命科学 専攻

学修番号 19846437

氏名 綿貫 栞

## 学位論文要旨（修士（理学））

論文著者名 綿貫 葉

### ハワイ諸島形成史に基づくショウジョウバエ亜科の種分化パターン解析

ハワイ諸島は、海底に位置する火山性ホットスポットとプレートの動きによって形成された海洋島である。ホットスポットで起こるマグマの噴出によって形成された火山島は太平洋プレートの動きによって北西に運ばれる。そのため、最初に形成された島から最新の島までが時間軸に沿って連なっており、ホットスポットからの距離で各島の形成年代が推定できる。この特性を利用し、ハワイ諸島に生息する生物種について、それらが生じた種分化の過程が研究されてきた。その結果、ハワイ諸島に生息する生物の種分化は、多くの場合、新しい島が形成されるとその島へ移住し新たな種へ分化するという“*progression rule*”に従ったパターンで起こり、種分化の順序が島の形成順序と一致していることが知られている。しかし、対象生物によっては、分散能力などによって移住の向きが大きな影響を受けることで、種分化が *progression rule* に従わないことも予想できる。そこで本研究では、分散能力の違いが種分化のパターンに影響を及ぼすかどうかの検証を目的とし、固有種率が大きく異なる2属のショウジョウバエを用いて種分化パターンの比較解析をおこなった。

ハワイ諸島にはショウジョウバエ科に属する約1000種のショウジョウバエが生息することが分かっており、世界中に生息するショウジョウバエ種の約4分の1を占めている。その多くは *Drosophila* 属に属し、一般に“*Hawaiian Drosophila*”と呼ばれ、形態、生態、ともに独自の進化を遂げている。ハワイ諸島には *Scaptomyza* 属に属する種も多く生息する。*Hawaiian Drosophila* はその全てがハワイ諸島の固有種である。一方、*Scaptomyza* 属の種は6

割がハワイ諸島の固有種で残りの 4 割の種は世界各地に分布している。両者のこの固有種率の差は分散能力の差を反映していると考えられている。そこで分子系統推定、分岐年代推定、祖先種分布推定による 2 属間の比較解析をおこなった。解析には、ハワイ諸島に生息するショウジョウバエ 231 種 (*Drosophila* 属 160 種、*Scaptomyza* 属 71 種) の 4 遺伝子 (COI, COII, ND2, 16S) の塩基配列とハワイ諸島内での分布情報を用いた。

分子系統解析と分岐年代推定の結果、*Hawaiian Drosophila* の系統数が増加した年代は、ハワイ諸島の形成史の中で比較的大きな島が形成された年代と一致しており、*Hawaiian Drosophila* における種分化は“ハワイ諸島における地理的隔離”の影響を強く受けたと考えられる。一方、*Scaptomyza* 属の系統数が増加した年代は、ハワイ諸島の形成史の中で大きな島が形成された年代と必ずしも一致しておらず、*Scaptomyza* 属における種分化は *Hawaiian Drosophila* よりも“ハワイ諸島における地理的隔離”の影響を強く受けなかったということが示唆された。

また、分子系統推定と現存種の分布情報をもとにおこなった分布域変遷過程推定の結果、両属ともに、島の形成順序に逆行した種分化が複数起っていることが示され、分散能力が異なると予想される 2 属間に種分化パターンに大きな違いは見られなかった。しかし、他の系統群を用いておこなった分布域変遷過程の結果では、分散能力が低いとされている植物やクモなど移動分散は島の形成順序に一致しており、一方で、分散能力が高いとされている鳥類や飛翔性の昆虫では、島の形成順序に逆行した種分化が複数起っていることが示された。これらの結果から、分散能力が高い種は *progression rule* と逆行して種分化し、種分化パターンが複雑になることが示唆された。これは、生物の分散能力が種分化順序の地理的パターンに影響を及ぼすことを示す。

## 学位論文要旨（修士（理学））

論文著者名 綿貫 栞

### Island chronosequence of Hawaiian archipelago and speciation patterns in the subfamily Drosophilinae

The Hawaiian archipelago consists of oceanic islands generated by magma eruptions from the hotspot located under the sea. The volcanic islands were then shifted northwestward by the movement of the Pacific Plate. Therefore, the islands are aligned in order of their birth times, which can be estimated by the distance from the hot spot. Due to this property, speciation processes have been widely studied for the species in the Hawaiian archipelago. As a result, it is known that the speciation pattern in the Hawaiian archipelago often follows the "progression rule," in which newly diverged species migrate to a new island to make the order of speciation consistent with the order of island formation. However, the dispersal ability and other organismal factors may affect the speciation pattern to disturb the consistency with the progression rule. Thus, to verify whether the dispersal ability affects speciation patterns, I compared the speciation patterns of two genera of the subfamily Drosophilinae, which differ significantly in their endemism rates.

In the Hawaiian archipelago, approximately 1000 species of the genus *Drosophila* in the family Drosophilidae are inhabited. It is about a quarter of all *Drosophila* species in the world. Most species belong to the genus *Drosophila* called "Hawaiian *Drosophila*", which evolved with unique characteristics in morphology and ecology. Many species also belong to the genus *Scaptomyza*. The Hawaiian *Drosophila* species are all endemic to the Hawaiian archipelago, whereas 60% of the genus *Scaptomyza* are endemic to the Hawaiian archipelago, but the remaining 40% distribute worldwide. This difference in the endemism rates between the two genera likely reflects the differences in the dispersal ability. Therefore, I compared the speciation pattern between the two genera using molecular phylogenetic analysis, divergence time estimation, and ancestral distribution pattern reconstruction. I used nucleotide sequences of 4 mitochondrial genes (16S, ND2, COI, COII) and distribution information for 160 species of the Hawaiian *Drosophila* and 71 species of the genus *Scaptomyza* living in the Hawaiian archipelago.

The molecular phylogenetic analysis and the divergence time estimation showed that the ages of lineage divergences in Hawaiian *Drosophila* coincided with the ages of large island formations, suggesting that the speciation of Hawaiian *Drosophila* was strongly influenced by geographic isolations between islands in the Hawaiian archipelago. On the other hand, the ages of lineage divergences in *Scaptomyza* did not necessarily coincide with the ages of large island formations, suggesting that the speciation in *Scaptomyza* was not strongly influenced by geographic isolations in the Hawaiian archipelago.

The ancestral area reconstruction showed that the order of speciations against the order of island formations occurred multiple times in both genera. No significant difference in the speciation patterns between the two genera with different dispersal ability. However, in the ancestral area reconstruction using other taxa in the Hawaiian archipelago, the speciation patterns of plants and spiders with low dispersal ability were consistent with the order of island formation, whereas the speciation patterns against the order of island formation occurred multiple times in birds and flying insects with high dispersal ability. These results suggest that speciation patterns in taxa with high dispersal ability do not coincide with the progression rule, indicating that the dispersal ability of taxa influences the geographic pattern of speciation.

## 目次

序論	• • •	1
データ	• • •	3
方法	• • •	5
結果	• • •	8
考察	• • •	13
結論	• • •	17
謝辞	• • •	19
引用文献	• • •	20
表	• • •	24
図	• • •	46

## 序論

ハワイ諸島は、海底に位置する火山性ホットスポットとプレートの動きによって形成された海洋島である。ホットスポットで起こるマグマの噴出によって形成された火山島は太平洋プレートの動きによって一定の速度で北西に運ばれる。そのため、最初に形成された島から最新の島までが時間軸に沿って連なっており、放射年代測定法によって各島の形成年代が推定されている (Price & Clague 2002; Cowie & Holland 2008) (図 1)。

一般に海洋島の生物相は、大陸から海を越えて移住することができた、限られた祖先種に由来する。そのため、海洋島には大陸には当然生息する種が生息していないなどといった大きな偏りがある (ニッチに大きな空きができる)。少数の祖先種が空いたニッチを埋めながら独自の進化を繰り返すことで、適応放散が起こりやすく、多くの固有種を生み出してきた。ハワイ諸島もその好例で、自生する植物の約 90%、昆虫の 66% が固有種であると言われている (Ziegler 2002; Whittaker. & Fernandez-Palacios 2007)。そしてこのような特殊な島の形成過程と独自の進化を遂げた生物相をもつことから、ハワイ諸島は、進化生物学の研究において優れたモデルシステムとして知られている (O'Grady et al. 2011)。この特性を利用し、ハワイ諸島に生息する生物種について、それらが生じた種分化の過程が研究されてきた。これまで、クモやカタツムリ、ホソガ、オオバコなど多くの系統群で種分化のパターンについての研究がおこなわれている。そして、ハワイ諸島に生息する生物種は多くの場合、新しい島が形成されるとその島へ移住し新たな種へ分化するという “progression rule” に従ったパターンで起こり、種分化の順序と島の形成順序が一致していることが知られている (Holland & Hadfield 2004; Gillespie 2016; Johns et al. 2018; Johnson et al. 2019) (図 2)。しかし、鳥類や飛翔性昆虫、風や鳥によって種子を分散させる植物などの系統は分散能力が高いことが予想でき、progression rule に従わずに種分化することが期待される (Holland & Hadfield 2004; Cowie & Holland 2008)。そこで、本研究では、ハワイ諸島に生息するショウジョウバエを

用いて、生物の分散能力が *progression rule* に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

ハワイ諸島には、ショウジョウバエ科に属する約 1000 種のショウジョウバエが生息することが分かっており、世界中に生息するショウジョウバエ種の約 4 分の 1 を占めている (Hardy & Kaneshiro 1981; O'Grady et al. 2010)。その多くは *Drosophila* 属に属し、一般に “Hawaiian *Drosophila*” と呼ばれ、形態、生態、ともに独自の進化を遂げている。Hawaiian *Drosophila* は現在約 700 種が記載されており、その全てがハワイ諸島の固有種である。ハワイ諸島には *Scaptomyza* 属に属する種も多く生息する。*Scaptomyza* 属は現在記載されている約 270 種のうち約 6 割がハワイ諸島の固有種で残りの約 4 割は世界各地に分布している (O'Grady & DeSalle 2008)。両者の固有種率の差は分散能力の差を反映していると考えられている (Throckmorton 1975; O'Grady et al. 2010)。

本研究では、分散能力の違いが種分化の頻度やパターンに影響を及ぼすかどうかの検証を目的とし、両属のハワイ諸島内での移動分散による種分化に焦点を当てた。固有種率が大きく異なる 2 属のショウジョウバエを用いて分子系統推定、分岐年代推定、系統数変遷過程推定、分布域変遷過程推定をおこない、ハワイ諸島内での種分化パターンの比較解析をおこなった。また、分散能力が種分化に与える影響について広く検討するために、Matzke (2014) によるオオバコ (*Plantago* 属)、アカネ (*Psychotria* 属)、ギンケンソウ (Compositae 科)、クモ (*Orsonwells* 属)、ヨコバイ (*Nesophrosyne* 属)、トンボ (*Megalagrion* 属)、ミツスイ (Fringillidae 科)、ショウジョウバエ (Hawaiian *Drosophila*、*Scaptomyza* 属) の 9 系統群についても同様の方法で、系統数変遷過程推定と分布域変遷過程推定をおこなった。



## データ

### ショウジョウバエの遺伝子配列情報

本研究では O'Grady et al. (2011)、Lapoint et al. (2013)、Lapoint et al. (2014) による 231 種のショウジョウバエ亜科のデータを用いた。遺伝子情報として 4 ミトコンドリア遺伝子の配列情報を用いた (表 1)。160 種の Hawaiian *Drosophila* と 71 種の *Scaptomyza* 属の 16S rRNA 遺伝子、ND2 遺伝子 (NADH dehydrogenase subunit 2)、COI 遺伝子 (Cytochrome oxidase I)、COII 遺伝子 (Cytochrome oxidase II) の CDS 配列を GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) から入手した。なお、4 遺伝子すべての配列を入手できたのは 231 種中 126 種である。

入手した配列は MEGA-X (Kumar et al. 2018) 内の ClustalW (Thompson et al. 1994) を用いてアライメントをおこなった。アミノ酸配列をアライメントし、その後それをもとの塩基配列に戻した。アライメントの各パラメータの値は初期値を用いた。

### 各種の分布情報

遺伝子配列情報を入手した 231 種うち、Magnacca et al. (2008)、O'Grady et al. (2011)、Lapoint et al. (2014) によって分布情報が明らかになっている Hawaiian *Drosophila* の 160 種と *Scaptomyza* 属の 56 種の計 216 種のハワイ諸島内での現在の分布情報を用いた (表 1)。

### ハワイ諸島に生息する他の系統群

分散能力が種分化に与える影響について検証するためには、ショウジョウバエに限らず様々な系統群で種分化のパターンに違いがあるかを検証することが重要である。そこで、ハワイ諸島の生物の種分化について Matzke (2014) によるオオバコ (*Plantago* 属)、アカネ (*Psychotria* 属)、ギンケンソウ (Compositae 科)、クモ (*Orsonwells* 属)、ヨコバイ (*Nesophrosyne*

属)、トンボ (*Megalagrion* 属)、ミツスイ (Fringillidae 科)、ショウジョウバエ (Hawaiian *Drosophila*、*Scaptomyza* 属) の 9 系統群の系統樹のデータと分布情報を用いた。

## 方法

### MEGA-X による置換モデルテスト

MEGA-X を用いて、4 遺伝子それぞれについての塩基置換の最適進化モデルを Akaike-information criterion (AIC) により決定した (表 2)。

### 分子系統解析と分岐年代推定

本研究では *Drosophila* 属の 160 種 (Hawaiian *Drosophila*) と *Scaptomyza* 属の 71 種を対象に、4 遺伝子の DNA 塩基配列を用いて系統樹の推定と分岐年代推定をおこなった。両推定は BEAST v1.10.4 (Suchard et al. 2018) を用いたベイズ法でおこなった。各遺伝子にパーティションを設定し、16S と ND2 には HKY+G+I、COI と COII には GTR+G+I モデルを適用した。Clock model には the uncorrected relaxed clock モデルを設定した。また、Tree-Prior model として出生死亡過程 (birth-death speciation process) を設定した。このモデルでは、常に増加するような確率過程ではなく、増加と減少両方の確率過程(出生死亡過程)を考慮することができる。共通祖先年代 (tMRCA) を推定するために、Hawaiian *Drosophila* と *Scaptomyza* 属の分岐点を 3,050 万年前と設定した。これは Tamura et al. (2004) でハワイ諸島の Kauai 島の生成年代 (510 万年前) を基準として 176 遺伝子の配列を用いた分子時計および *Scaptomyza* 属の化石記録に基づいて推定された分岐年代に基づいたものである。解析はマルコフ連鎖モンテカルロ (MCMC) 法によって 1 億世代繰り返し、最初の 25% を Burn-in に設定した。その他のすべてのモデルパラメータは、初期値で設定した。推定した系統樹の信頼性は Tracer v1.7.1 (Rambaut et al. 2018) を用いて ESS 値 (Effective Sample Size) (Buntine 1991; Heckerman et al. 1995) が十分であるかを確認した。ESS 値は MCMC からサンプリングされたパラメータの、独立性に基づいた有効なサンプル数のことあり、一般に 200 を超えると事後確率分布の推定値が良好であると考えられている。BEAST のパッケージ内の

TreeAnnotator v1.10.4 (Suchard et al. 2018) を用いてコンセンサスツリーを推定し、FigTree v1.4.4 (Rambaut 2014) を用いて視覚化した。

### 系統数の変遷過程推定

系統樹から進化の過程を推定し、系統数の増減を定量的に調査するために、Lineage-Through-Time プロット (LTT プロット) (Stadler 2008) を作成し、蓄積系統数の経時的な変遷過程を推定した。LTT プロットの作成には R v4.0.3 のパッケージである phytools (Revell 2012) を使用した。

### 分布域変遷過程推定 (祖先分布域推定)

祖先分布域の推定には、分子系統解析で用いた 231 種から分布情報が不明である *S. apicata*、*S. baechlii*、*S. boninensis*、*S. consimilis*、*S. frustulifera*、*S. graminum*、*S. hennigi*、*S. hexasticha*、*S. himalayana*、*S. hsui*、*S. nigrita*、*S. nr. mitchelli*、*S. okadai*、*S. pallida*、*S. polygonia* の 15 種の *Scaptomyza* 属を除いた 216 種を用いた。種の分布範囲は Magnacca et al. (2008)、O'Grady et al. (2011)、Lapoint et al. (2014) に記載されている現存種の分布情報をもとに Kauai 島、Oahu 島、Maui Nui 島 (Molokai 島、Lanai 島、Maui 島)、Hawaii 島の 4 島に設定した。216 種について 231 種と同様の方法で系統樹推定と分岐年代推定をおこなった。分布域推定には RASP v4.2 (Yu et al. 2015) を使用し、R パッケージである BioGeoBEARS 分析 (Matzke 2014) をおこなった。BioGeoBEARS 分析には DEC+J モデルを使用し、分散・絶滅・分岐進化モデル (DEC: Dispersal-Extinction-Cladogenesis) (Ree & Smith 2008) に長距離の分散パラメータである founder-event jump dispersal を追加して考慮した。推定には各島の形成年代や島間の距離などは考慮せず、初期設定を用いた。

## ハワイ諸島の他の系統群を用いた系統数変遷過程推定と分布域変遷過程推定

分散能力が種分化に与える影響について検討するためには、ショウジョウバエ以外の様々な系統群間で種分化のパターンに違いがあるかを検証することが重要である。そこで、Matzke (2014)によるオオバコ (*Plantago* 属)、アカネ (*Psychotria* 属)、ギンケンソウ (Compositae 科)、クモ (*Orsonwells* 属)、ヨコバイ (*Nesophrosyne* 属)、トンボ (*Megalagrion* 属)、ミツスイ (Fringillidae 科)、ショウジョウバエ (Hawaiian *Drosophila*、*Scaptomyza* 属) の9系統群についてもショウジョウバエと同様の方法で系統数の変遷過程推定と祖先分布域推定をおこなった。9系統群には本研究で用いた Hawaiian *Drosophila* と *Scaptomyza* 属が含まれているため、それら2属に関しては本研究内の結果と比較をおこなった。

## 結果

### 分子系統解析と分岐年代推定

BEAST でのベイズ推定後の Tracer による信頼性解析では、ほとんどのパラメータで ESS が 1000 を大きく超えた。また他のすべてのパラメータでも 200 を超えることが示された (表 3)。ハワイ諸島の形成過程がショウジョウバエの種分化与える影響を検証するため、得られた系統樹において、系統樹の各クレードの分岐年代を推定した (図 3)。Hawaiian *Drosophila* では *picture wing*, *nudidrosophila*, *ateledrosophila group* が約 2150 万年前、*groupmodified mouthparts group* が 2030 万年前、*haleakalae group* が約 1380 万年前、*modified tarsus group* が約 1180 万年前、*antopocerus group* が約 680 万年前に分岐したと推定された。*Scaptomyza* 属では *Alloscaptomyza* 亜属、*Elmomyza* 亜属、*Engiscaptomyza* 亜属、*Grimshawomyia* 亜属、*Rosenwaldia* 亜属、*Tantalia* 亜属、*Tianochaeta* 亜属からなるクレードの分岐年代は約 1800 万年前、*Bunostoma* 亜属と *Exalloscaptomyza* 亜属からなるクレードの分岐年代は約 1640 万年前と推定された。

また、Hawaiian *Drosophila* と *Scaptomyza* 属は 3050 万年前の最初の分岐後、それぞれが単系統群を形成し、独立に分岐するという樹形が示された。これは、両属がハワイ諸島に移住した単一の祖先系統から分化し、その後 *Scaptomyza* 属の一部の系統がハワイ諸島以外の地域に分散したという「ハワイ単一起源説」 (Throckmorton 1975; Carson & Kaneshiro 1976) を支持している。

### 系統数の変遷過程推定

ベイズ法の出生死亡過程 (birth–death speciation process) による分子系統解析と分岐年代推定の結果をもとに、R パッケージの *phytools* を用いて Lineage-Through-Time プロット (LTT プロット) を作成し、系統数の変遷過程推定をおこなった (図 4-A, B)。LTT プロットは

属ごとに分けて作成し、2 属間の系統数の増加パターンに違いがあるかどうかを検証した。地理的要因による系統数への影響を検証するため、系統数の一定蓄積（純出生過程）を仮定した増加直線と 100 回のシミュレーション結果をプロットした。

Hawaiian *Drosophila* では 2000 万年前から 1300 万年前にかけて、および 1100 万年前から 200 万年前にかけて、系統数の著しい増加が示された。一方、*Scaptomyza* 属では、1500 万年前から 200 万年前にかけてシミュレーション結果を大きく外れる系統数の著しい増加が示された。このことから、それぞれのショウジョウバエ属は異なるタイミングで系統数が増加したことが示された。

#### ハワイ諸島の他の系統群における系統数変遷過程推定

Matzke (2014) によるオオバコ (*Plantago* 属)、アカネ (*Psychotria* 属)、ギンケンソウ (Compositae 科)、クモ (*Orsonwells* 属)、ヨコバイ (*Nesophrosyne* 属)、トンボ (*Megalagrion* 属)、ミツスイ (Fringillidae 科)、Hawaiian *Drosophila*、*Scaptomyza* 属の 9 系統群の系統樹のデータを用いて、ショウジョウバエと同様の方法で系統数変遷過程推定をおこなった (図 5)。

アカネ、クモ、ミツスイでは 300 万年前から、ヨコバイでは 150 万年前から、一定率での増加直線を上回る増加が示された。また、オオバコ、ギンケンソウ、トンボでは全年代を通して一定率での増加直線を下回る速度での増加傾向が示された。しかし、これらの系統群はヨコバイを除いた 6 系統群では種数が少ないデータが用いられており、また、トンボを除く 6 系統群では Tree age が 700 万年を下回ることから、ハワイ諸島の形成過程系統数の経時的な変遷を関連付けて議論することは難しい。Hawaiian *Drosophila* では、500 万年前から 1400 万年前にかけて、一定蓄積を仮定した直線を下回る速度での増加傾向が示された。*Scaptomyza* 属では 1000 万年前からシミュレーション結果を大きく外れる著しい増加が示され、本研究で新たにおこなった *Scaptomyza* 属の推定結果を支持した。

## 分布域変遷過程推定（祖先分布域推定）

ベイズ法の出生死亡過程（birth-death speciation process）による分子系統解析、分岐年代推定、各種の分布情報をもとに、DEC+J モデルの BioGeoBEARS 分析により祖先の分布域推定をおこなった（図 6, 7）。推定は属ごとに分けておこない、推定された祖先の分布に基づき、種分化のパターンを推定した。また、Hawaiian *Drosophila* については、染色体の逆位を用いて種分化パターンを明らかにした Carson (1983) の結果との比較をおこなった。その結果、両属ともに島の中で起こった種分化が全種分化イベントのうちの約 60%を占めることが示された。島間の移動分散については、Hawaiian *Drosophila* では島の形成順序に従った移動分散が 11.7%に対し、島の形成順序と逆行した移動分散が 28.1%であった。また、分散能力が高いと予想される *Scaptomyza* 属では、島の形成順序に従った移動分散が 16.7%に対し、島の形成順序と逆行した移動分散が 14.5%であった。これらのことから、両属ともに progression rule に従わない種分化が progression rule に従う種分化よりも高い割合で起きていることが示され、分散能力が異なると予想されている 2 属間に違いは見られなかった。

Hawaiian *Drosophila* について、Carson (1983) では、島の中で起こった種分化が全種分化イベントのうちの約 70%を占めており、本研究はその結果を支持している。しかし、島間の移動分散については、Carson (1983) では島の形成順序に従う移動分散が島の形成順序と逆行した移動分散よりも高い割合で起きていることが示されており、本研究はその結果を支持しなかった。

## 分布域変遷過程推定におけるハワイ諸島の他の系統群との比較解析

Matzke (2014)によるオオバコ (*Plantago* 属)、アカネ (*Psychotria* 属)、ギンケンソウ (Compositae 科)、クモ (*Orsonwells* 属)、ヨコバイ (*Nesophrosyne* 属)、トンボ (*Megalagrion* 属)、ミツスイ (Fringillidae 科)、ショウジョウバエ (Hawaiian *Drosophila*、*Scaptomyza* 属) の 9 系統群の系統樹のデータと分布情報を用いて、ショウジョウバエと同様の方法で分布



域変遷過程推定をおこなった（図 8）。9 系統群のうちの *Hawaiian Drosophila* と *Scaptomyza* 属に関しては本研究内の結果と比較をおこなった。

祖先の分布域推定の結果、ミツスイを除く 8 系統群で全種分化イベントのうち島の中で起こった種分化が過半数を超えることが示された。オオバコでは 85.7%、ヨコバイでは 82.4%、クモでは 80%、アカネでは 72.2%、ギンケンソウでは 71.4%、トンボでは 55.9%であった。*Hawaiian Drosophila* と *Scaptomyza* 属は両属ともに約 60%が島の中での種分化であったことが示され、本研究のショウジョウバエの結果と一致した。ミツスイでは 32.3%が島の中で起こった種分化であることが示された。島間の移動分散については、オオバコ、アカネ、クモでは全ての移動分散が島の形成順序に従っており、**progression rule** に従って種分化したことが示された。ギンケンソウでは島の形成順序に従った移動分散が 23.2%、島の形成順序と逆行した移動分散が 5.4%であり、**progression rule** に従う種分化が **progression rule** に従わない種分化よりも高い割合で起きたことが示された。ヨコバイでは両方向の移動分散が 8.8%ずつであった。一方、ミツスイでは、島の形成順序に従った移動分散が 24.2%、島の形成順序と逆行した移動分散が 43.5%であった。また、飛翔性の昆虫であるトンボでは島の形成順序に従った移動分散が 14.7%、島の形成順序と逆行した移動分散が 29.4%であった。これらの結果から、分散能力が低いとされているバルーニングをおこなわないクモや植物などは **progression rule** に従って種分化し、一般に分散能力が高いとされている鳥類や飛翔性の昆虫では **progression rule** に従わない種分化が **progression rule** に従う種分化よりも高い割合で起きていることが示された。

*Hawaiian Drosophila* では島の形成順序に従った移動分散が 15.9%に対し、島の形成順序と逆行した移動分散が 20.2%であり、*Scaptomyza* 属では島の形成順序に従った移動分散が 14.3%に対し、島の形成順序と逆行した移動分散が 26.5%であった。島間の移動分散についても、両属ともに **progression rule** に従わない種分化が **progression rule** に従う種分化よりも高い割合で起きていることが示され、本研究の結果と一致した。しかし、*Hawaiian Drosophila*

については、**progression rule** に従う種分化が高い割合で起きていることが示されている  
Carson (1983) の結果を支持しなかった。

## 考察

### ハワイ諸島の形成過程がショウジョウバエの種分化に与える影響

160種の Hawaiian *Drosophila* と 71種の *Scaptomyza* 属を用いた系統数変遷過程推定の結果 (図4)、Hawaiian *Drosophila* では2000万年前から1300万年前にかけてと1100万年前から200万年前にかけて、系統数の著しい増加が示された。これらの年代は、ハワイ諸島の形成過程で、比較的大きな島である Laysan 島 (1990万年前)、Garner 島 (1500万年前)、Kauai 島 (510万年前)、Maui Nui 島 (1900-1280万年前) が形成された年代と一致している (Price & Clague 2002 ; Cowie & Holland 2008)。このことから、Hawaiian *Drosophila* は、形成された新しい島への移動分散が起こり、地理的に隔離されることで種分化し、その結果、系統数が増加したと考えられる。ハワイ諸島の局所的な地理的隔離の影響を受けることで系統数が増加していることから、Hawaiian *Drosophila* の系統数の増加はハワイ諸島の独自の形成史が要因であると考えられる。

一方、*Scaptomyza* 属では、1500万年前から200万年前にかけて系統数の一定増加を仮定したシミュレーションの結果を大きく外れる系統数の著しい増加が示された。*Scaptomyza* 属の系統数が増加した年代は、Hawaiian *Drosophila* とは異なり、大きな島が形成された年代と必ずしも一致していないことから、*Scaptomyza* 属は Hawaiian *Drosophila* よりもハワイ諸島における局所的な地理的隔離の影響が小さかったと考えることができる。*Scaptomyza* 属は Hawaiian *Drosophila* とは異なり、ハワイ諸島の島の形成よりも世界規模の気候変動に影響を受けることで系統数が増加した可能性がある。

*Scaptomyza* 属の系統数が増加した中新世の中期 (1500-1200万年前)、中新世後期 (650~500万年前) は、海底堆積物の記録により、その前の比較的安定した温暖な気候から寒冷化が起こった年代であると推定されている。この気候変動は、特に中・低緯度域で乾燥化を拡大させ、植生に強い影響を与えた (Kennett 1996; Zachos et al. 2001)。1500万年前以降は、

*Scaptomyza* 属だけでなく世界的にショウジョウバエの種数が増加していることが知られている (Tamura et al. 2004)。また、インドシナにおいて、浅く湿った環境を好むクモである *Nesticella* 属は 1500 万年前ごろから、急速に系統数が増加し、また、内部の温度と湿度が一定である洞窟に生息し始めるようになったことが知られている (Ballarin & Li 2018)。これらのことから、1500 万年に起こった寒冷化と、それによって生じた乾燥環境や森林の分断などの不安定な環境が、ショウジョウバエやクモにおいて、生息地の好みの変化や、系統数の増加を引き起こしたと考えることができる。これは「種の急速な変化は気候の変化に起因する」という Wallace (1870) の仮説を支持するものである。

#### 分散能力が種分化に与える影響

多くのハワイ諸島に生息する生物種は、新しい島が形成されるとその島へ移住し新たな種へ分化するという "progression rule" に従ったパターンで起こり、種分化の順序と島の形成順序が一致していることが知られている (Holland & Hadfield 2004; Gillespie 2016; Johns et al. 2018; Johnson et al. 2019)。しかし、鳥類や飛翔性昆虫、風や鳥によって種子を分散させる植物などの系統は分散能力が高いことが予想でき、progression rule に従わずに種分化することも期待される (Holland & Hadfield 2004; Cowie & Holland 2008)。

本研究の 160 種の Hawaiian *Drosophila* と 56 種の *Scaptomyza* 属を用いた祖先分布域推定の結果、Carson (1983) とは異なり、Hawaiian *Drosophila* では progression rule に従わない種分化が progression rule に従っている種分化よりも高い割合で起こっていることが示された (図 7)。また、世界各地に分布することから分散能力が高いと予想されている *Scaptomyza* 属でも同様に、progression rule に従わない種分化の割合が progression rule に従った種分化より高いことが示された (図 7)。両属ともに、ハワイ諸島の生物の種分化では一般的であるとされている progression rule に逆行した種分化が多数起こっており、また、分散能力が異なると予想されている 2 属間に大きな違いは見られなかった。

分散能力が種分化に与える影響について広く検討するために、ショウジョウバエに限らず、Matzke (2014)によるハワイ諸島に生息する9系統群について、ショウジョウバエと同様に系統樹のデータと分布情報をもとに祖先種の分布域推定をおこなった。その結果、分散能力が低いと予想されるオオバコ、アカネ、クモの3系統群では、すべての移動分散が島の形成順序に従っていることが示された。一方で、分散能力が高いと予想されるトンボとミツスイでは、島の形成順序と逆行した移動分散が、島の形成順序に従った移動分散よりも高い割合で起きていることが示された(図8)。この結果は、「分散能力が高い生物の種分化は、ハワイ諸島の生物において一般的であるとされている、progression rule に必ずしも従わない」ということを示唆する。ハワイ諸島には北東からの貿易風が吹いており(<https://www.hawaii-guide.com/hawaii-weather>)、progression rule の方向と逆行している。風に飛ばされやすい生物種は、この風に飛ばされることが移動分散の原因になると考えられる。ハワイ諸島においては、生物がもつ飛翔能力だけでなく、貿易風も Progression rule と逆行した種分化の要因となる、重要な要素であると考えている。

本研究の祖先分布域推定では、分散能力が異なると予想されているショウジョウバエの2属間に大きな違いは見られず、また、両属ともに島の形成順序と逆行した移動分散が、島の形成順序に従った移動分散よりも高い割合で起きていることが示された。Hawaiian *Drosophila* では、計49.5回の島の形成順序と逆行した移動分散のうち、42回がもっとも新しく形成されたHawaii島からの移動分散であると推定された。Hawaii島からの42回の移動分散はすべてHawaii島が形成される43万年よりも前に起こった分岐であると推定されているため、これらの移動分散は現在のハワイ諸島の島々の中の移動分散では説明できないことが明らかである。Hawaiian *Drosophila* の全159回の分岐のうち、現在のハワイ諸島の中で最古の島であるKauai島が形成された510万年前以降に起こったと推定されたものは47回で、各島の形成年代に反しないものはたった17回であった。この17回の分岐はすべて島の中で起こったものであるため、現在の島間の移動分散について議論することはでき

なかった。また、*Scaptomyza* 属では、全 55 回の分岐のうち 510 万年以降に起こったのは 15 回で、形成年代に反しないものはたった 7 回だった。この 7 回の分岐はすべて島の中で起こった分岐であるため、現在の島間の移動分散について推定することはできなかった。ショウジョウバエについて、より詳細な種分化パターンを明らかにするためには、今後、島の形成年代や島間の距離等の条件を考慮したモデルで、過去の島間の分布域変遷過程推定をおこなうことが必要だと考えられる。

## 結論

本研究では分散能力の違いが種分化の頻度やパターンに影響を及ぼすかどうかの検証を目的とし、固有種率が大きく異なる2属のショウジョウバエ種を用いて、分子系統推定、分岐年代推定、系統数変遷過程推定、分布域変遷過程推定をおこなった。

160種の *Hawaiian Drosophila* と71種の *Scaptomyza* 属を用いておこなった進化時間における系統数変遷過程推定の結果、*Hawaiian Drosophila* では2000万年前から1300万年前にかけて1100万から200万年前にかけて、*Scaptomyza* 属では、1500万年前から200万年前にかけて、系統数の著しい増加が示された。*Hawaiian Drosophila* の系統数が著しく増加した年代は、ハワイ諸島の形成史の中で、比較的大きな島が形成された年代と一致している。このことから、*Hawaiian Drosophila* は、島が形成されることで起こる新しい島への移動分散によって種が地理的に隔離され、系統数が増加したと考えることができ、“ハワイ諸島における地理的隔離”の影響を受けやすいと考えられる。一方、*Scaptomyza* 属の系統数が増加した年代は、ハワイ諸島の形成史の中では大きな島の形成がない年代を含む。これにより、*Scaptomyza* 属は *Hawaiian Drosophila* よりも“ハワイ諸島における地理的隔離”の影響を受けにくいということが予想される。*Scaptomyza* 属の系統数の増加傾向が示された1500万年前以降は、世界規模で寒冷化が起こり、それに伴って世界的にショウジョウバエの系統数が増加したことが知られている。このことから、*Scaptomyza* 属は世界規模で起こった気候変動の影響を受けることで、ハワイ諸島以外に分布する他のショウジョウバエ種と同様に系統数が増加したと考えられる。

160種の *Hawaiian Drosophila* と71種の *Scaptomyza* 属を用いておこなった分布域変遷過程推定の結果、分散能力が異なると予想されているショウジョウバエの2属間で種分化パターンに大きな違いは見られなかった。しかし、Matzke (2014) のデータを用いた他の系統群の推定結果では、分散性が低いとされている植物やバルーニングをおこなわないクモなど

の種分化は、そのすべてが島の形成順序に従っており、一方で、分散能力が高いとされている鳥類や飛翔性の昆虫では、島の形成順序と逆行した移動分散が、島の形成順序に従う移動分散よりも高い割合で起こっており、**progression rule** に逆行した種分化が複数起こっていることが示された。このことから、分散能力が高い生物では、ハワイ諸島では一般的である **progression rule** に従わない種分化も起こることが示され、これらの結果から、分散能力の違いが種分化の頻度やパターンに影響を及ぼすことが示唆された。

本研究では、ハワイ諸島のショウジョウバエについて、分散能力の違いによる種分化パターンの違いは見られなかった。ショウジョウバエについて、より詳細な種分化パターンを明らかにするためには、今後、島の形成年代や島間の距離等の条件を考慮して、再度祖先の分布域の推定をおこなう必要があると考えている。



## 謝辞

本研究をおこなうにあたり、終始丁寧にご指導をいただいた北海道大学の山口諒助教、有益なご指導とご助言をいただいた田村浩一郎教授、林文男教授、高橋文准教授、野澤昌文准教授、田中健太郎博士に心より感謝申し上げます。多くのご支援をいただきました進化遺伝学研究室のみなさまにも深くお礼申し上げます。ありがとうございました。

## 引用文献

- Ballarin, F., & Li, S. (2018). Diversification in tropics and subtropics following the mid-Miocene climate change: A case study of the spider genus *Nesticella*. *Global Change Biology*, *24*(2), e577–e591.
- Buntine, W. (1991). Theory Refinement on Bayesian Networks. In *Uncertainty Proceedings*, 52–60.
- Carson, HL, & Kaneshiro, K. (1976). *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *7*, 311–345.
- Carson, H. (1983). Chromosomal sequences and interisland colonizations in Hawaiian *Drosophila*. *Genetics* *103*, 465–482.
- Cowie, R. H., & Holland, B. S. (2008). Review. Molecular biogeography and diversification of the endemic terrestrial fauna of the Hawaiian Islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1508), 3363–3376.
- Gillespie, R. G. (2016). Island time and the interplay between ecology and evolution in species diversification. *Evolutionary Applications*, *9*(1), 53–73.
- Hardy, D., & Kaneshiro, K. (1981). *Drosophilidae* of the Pacific Oceania. *The Genetics and Biology of Drosophila*, 309–348.
- Heckerman, D., Geiger, D., & Chickering, D. M. (1995). Learning Bayesian Networks: The Combination of Knowledge and Statistical Data. *Machine Learning*, *20*(3), 197–243.
- Holland, B. S., & Hadfield, M. G. (2004). Origin and diversification of the endemic Hawaiian tree snails (Achatinellidae: Achatinellinae) based on molecular evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *32*(2), 588–600.
- Johns CA, Toussaint EFA, Breinholt JW, Kawahara AY. 2018 Origin and macroevolution of micro-moths on sunken Hawaiian Islands. *Proc. R. Soc. B* *285*: 20181047.

- Johnson, M. A., Pillon, Y., Sakishima, T., Price, D. K., & Stacy, E. A. (2019). Multiple colonizations, hybridization and uneven diversification in *Cyrtandra* (Gesneriaceae) lineages on Hawai'i Island. *Journal of Biogeography*, *46*(6), 1178–1196.
- Kennett, J. P. (1996). A review of polar climatic evolution during the Neogene, based on the marine sediment record. *Palaeoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). *MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms*.
- Lapoint, R. T., Magnacca, K. N., & O'Grady, P. M. (2014). Phylogenetics of the antopocerus-modified tarsus clade of Hawaiian *Drosophila*: Diversification across the Hawaiian Islands. *PLoS ONE*, *9*(11), 1–26.
- Lapoint, R. T., O'Grady, P. M., & Whiteman, N. K. (2013). Diversification and dispersal of the Hawaiian Drosophilidae: The evolution of *Scaptomyza*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *69*(1), 95–108.
- Magnacca, K. N., Foote, D., & O'Grady, P. M. (2008). A review of the endemic Hawaiian Drosophilidae and their host plants. *Zootaxa*, *58*(1728), 1–58.
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, *63*(6), 951–970.
- O'Grady, P. M., & DeSalle, R. (2008). Out of Hawaii: the origin and biogeography of the genus *Scaptomyza* (Diptera: Drosophilidae). *Biology letters*, *4*, 195-199.
- O'Grady, P. M., Lapoint, R. T., Bonacum, J., Lasola, J., Owen, E., Wu, Y., & DeSalle, R. (2011). Phylogenetic and ecological relationships of the Hawaiian *Drosophila* inferred by mitochondrial DNA analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *58*(2), 244–256.
- O'Grady, P. M., Magnacca, K. N., & Lapoint, R. T. (2010). Taxonomic relationships within the endemic Hawaiian Drosophilidae ( Insecta : Diptera ). *Bishop Museum Occasional Papers*,

34(108), 1–34.

Price, J. P., & Clague, D. A. (2002). *How old is the Hawaiian biota? Geology and phylogeny suggest recent divergence.*

Rambaut, A. (2014). *FigTree - a graphical viewer of phylogenetic trees and a program for producing publication-ready figures.* undefined-undefined.

[https://www.mendeley.com/catalogue/620a2e47-2cc4-32f9-b483-](https://www.mendeley.com/catalogue/620a2e47-2cc4-32f9-b483-faf9de5eb923/?utm_source=desktop&utm_medium=1.19.4&utm_campaign=open_catalog&userDocumentId=%7B4abb54fb-b352-4ef9-8833-03014d40c5a6%7D)

[faf9de5eb923/?utm\\_source=desktop&utm\\_medium=1.19.4&utm\\_campaign=open\\_catalog&userDocumentId=%7B4abb54fb-b352-4ef9-8833-03014d40c5a6%7D](https://www.mendeley.com/catalogue/620a2e47-2cc4-32f9-b483-faf9de5eb923/?utm_source=desktop&utm_medium=1.19.4&utm_campaign=open_catalog&userDocumentId=%7B4abb54fb-b352-4ef9-8833-03014d40c5a6%7D)

Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901–904.

Ree, R. H., & Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1), 4–14.

Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223.

Stadler, T. (2008). Lineages-through-time plots of neutral models for speciation. *Elsevier Enhanced Reader.*

<https://reader.elsevier.com/reader/sd/pii/S0025556408001557?token=555DFD6B7ACD3BA4CD7E1172428CB0956A6B8B369FF4BE231B36945067D374B44B23738BC255A6B792E0355C674BCDD0>

Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2018). Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4(1).

Tamura, K., Subramanian, S., & Kumar, S. (2004). Temporal Patterns of Fruit Fly (*Drosophila*)

- Evolution Revealed by Mutation Clocks. *Molecular Biology and Evolution*, 21(1), 36–44.
- Thompson, J. D., Higgins, D. G., & Gibson, T. J. (1994). CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22), 4673–4680.
- Throckmorton, L. (1975). The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. *Invertebrates of Genetic Interest*, 421–469.
- Wallace, A. R. (1870). The measurement of geological time: I. In *Nature*, Issue 16, 399–401).
- Whittaker., RJ, & Fernandez-Palacios, J. M. (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation* - *Google Books*. Retrieved February 8, 2021,
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292,686–693.
- Ziegler, A. C. (2002). *Hawaiian Natural History, Ecology, and Evolution*. - *Google Books*. Retrieved February 8, 2021,

表 1

ショウジョウバエ 231 種の塩基配列データと分布情報

Species	Species group	Island	GenBank accession number			
			16S	ND2	COI	COII
<i>D. adunca</i>	<i>antopocerus</i>	Maui Nui	EU494374	EU493520	KM252254	EU493773
<i>D. aethostoma</i>		Kauai		EU493521	EU493645	EU493774
<i>D. ambochila</i>	<i>grimshawi</i>	Oahu		EU493522		EU493776
<i>D. ancyla</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170952	HQ170861	HQ170749	HQ170632
<i>D. anomalipes</i>	<i>anomalipes</i>	Kauai		HQ170862	HQ170750	HQ170633
<i>D. antecedens</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ170953	HQ170863	HQ170751	HQ170634
<i>D. apicipuncta</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170954		HQ170752	HQ170635
<i>D. apodasta</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ170955	HQ170948	HQ170753	HQ170636
<i>D. aquila</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170956	HQ170864	HQ170754	HQ170637
<i>D. atroscutellata</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171020	HQ170927	HQ170817	HQ170713
<i>D. attenuata</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii		KM252379	KM252260	KM252507
<i>D. barbata</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170957	HQ170865		HQ170638

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. basimacula</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ170958	HQ170866	HQ170755	HQ170639
<i>D. basisetosa</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170959	HQ170867	HQ170756	HQ170640
<i>D. bipolita</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui				AY343532
<i>D. biseriata</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu		HQ170868	HQ170757	HQ170641
<i>D. bostrycha</i>	<i>grimshawi</i>	Maui Nui	EU494378	EU493525	EU493649	EU493778
<i>D. brevitarsus</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu		HQ170869	HQ170758	HQ170642
<i>D. brunneifrons</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	KM252231		KM252255	KM252502
<i>D. canipolita</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii				AY343531
<i>D. capitata</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	KM252217	HQ170870	KM252241	HQ170643
<i>D. chaetocephala</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu	KM252218	HQ170871	KM252242	HQ170644
<i>D. clavitibia</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170960	HQ170872	HQ170759	HQ170645
<i>D. cnecopleura</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170961	HQ170873	HQ170760	HQ170646
<i>D. comatifemora</i>	<i>modified mouthpart</i>	Maui Nui	EU494380	EU493527	EU493651	EU493780

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. conformis</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171023	HQ170930	HQ170820	HQ170716
<i>D. contorta</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ171021	HQ170928	HQ170818	HQ170714
<i>D. cracens</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii, Maui Nui	KM252227	KM252371	KM252251	HQ170731
<i>D. crucigera</i>	<i>grimshawi</i>	Oahu				AY343526
<i>D. cyrtoloma</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	HQ170962	HQ170874	HQ170761	HQ170647
<i>D. dasyncnemia</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171026	HQ170933	HQ170823	HQ170719
<i>D. desallei</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170963	HQ170875	HQ170762	HQ170648
<i>D. diamphidiopoda</i>	<i>antopocerus</i>	Maui Nui	KM252216	KM252365	KM252239	KM252494
<i>D. differens</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006397		HQ170840	AY006435
<i>D. disjuncta</i>	<i>grimshawi</i>	Maui Nui	U94243			U94213
<i>D. dissita</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170964	HQ170876	HQ170763	HQ170649
<i>D. dolomata</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu	HQ170965		HQ170764	HQ170650
<i>D. eurypeza</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ170966	HQ170944	HQ170765	HQ170651



表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. expansa</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui, Hawaii	HQ170967	HQ170877	HQ170766	HQ170652
<i>D. fastigata</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu	HQ171019	HQ170926	HQ170816	HQ170712
<i>D. flavibasis</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ170968	HQ170878	HQ170767	HQ170653
<i>D. forficata</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	KM252220	HQ170879	KM252244	HQ170654
<i>D. fulgida</i>	<i>haleakalae</i>	Kauai				AY343529
<i>D. fundita</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170969	HQ170880	HQ170768	HQ170655
<i>D. fungiperda</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii				AY343535
<i>D. furcatarsus</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	KM252221	HQ170881	KM252245	HQ170656
<i>D. furvifacies</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu	HQ170970	HQ170882		HQ170657
<i>D. fuscoamoeba</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu				HQ170658
<i>D. glabriapex</i>	<i>grimshawi</i>	Kauai	EU494384	EU493531	EU493655	EU493784
<i>D. grimshawi</i>	<i>grimshawi</i>	Maui Nui	BK006341	BK006341	BK006341	BK006341
<i>D. haleakalae</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui		EU493532		EU493785

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. hamifera</i>	<i>adiastola</i>	Maui Nui	EU494267		EU493657	EU493786
<i>D. hanaulae</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006389		HQ170841	AY006427
<i>D. hemipeza</i>	<i>plantibia</i>	Oahu	AY006391		HQ170842	AY006429
<i>D. heteroneura</i>	<i>plantibia</i>	Hawaii			HQ170843	AY006434
<i>D. hirtitibia</i>	<i>nudidrosophila</i>	Oahu	EU494387	EU493533	EU493658	EU493787
<i>D. hystricosa</i>	<i>modified mouthpart</i>	Maui Nui	EU494388	EU493534	EU493659	EU493788
<i>D. iki</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii	HQ171032		HQ170829	HQ170727
<i>D. imparisetae</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170971	HQ170883	HQ170769	HQ170659
<i>D. inciliata</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui	HQ171033		HQ170830	HQ170728
<i>D. incognita</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171027	HQ170934	HQ170824	HQ170720
<i>D. infuscata</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170972	HQ170884	HQ170770	HQ170660
<i>D. ingens</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006406			AY006444
<i>D. insignita</i>	<i>haleakalae</i>	Oahu				HQ170723

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. involuta</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170973	HQ170885	HQ170771	HQ170661
<i>D. ischnotrix</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu	HQ170974	HQ170886		HQ170662
<i>D. kambysellisi</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170975	HQ170949	HQ170772	HQ170663
<i>D. kauluai</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu		HQ170887	HQ170773	HQ170664
<i>D. kikalaeleele</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ703706	HQ703790	HQ703724	HQ703742
<i>D. kokeensis</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	KM252222	HQ170888	KM252246	HQ170665
<i>D. konaensis</i>	<i>nudidrosophila</i>	Hawaii	HQ171038		HQ170835	HQ170732
<i>D. kraussi</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu	KM252236	KM252380	KM252261	KM252508
<i>D. kualapa</i>	<i>nudidrosophila</i>	Kauai	HQ170976	HQ170889	HQ170774	HQ170666
<i>D. latigena</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170977	HQ170890	HQ170775	HQ170667
<i>D. lineosetae</i>	<i>grimshawi</i>	Maui Nui	HQ171039		HQ170836	HQ170733
<i>D. longiperda</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii	HQ171034		HQ170831	HQ170729
<i>D. longiseta</i>	<i>antopocerus</i>	Maui Nui	HQ171030		HQ170827	HQ170725

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. malele</i>	<i>nudidrosophila</i>	Kauai	HQ170978	HQ170891	HQ170776	HQ170668
<i>D. medialis</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170979	HQ170892	HQ170777	HQ170669
<i>D. melanocephala</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	HQ170980		HQ170778	HQ170670
<i>D. melanoloma</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui	EU494391	EU493536	EU493662	EU493791
<i>D. micromyia</i>	<i>grimshawi</i>	Kauai	HQ170981	HQ170893	HQ170779	HQ170671
<i>D. mimica</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170982	HQ170950	HQ170780	HQ170672
<i>D. mitchelli</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170983	HQ170894	HQ170781	HQ170673
<i>D. multiciliata</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii	EU494393	EU493538		EU493794
<i>D. nanella</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ170984	HQ170895	HQ170782	HQ170674
<i>D. neoperkinsi</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006398		HQ170844	AY006436
<i>D. neopicta</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006401			AY006439
<i>D. neutralis</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171024	HQ170931	HQ170821	HQ170717
<i>D. nigella</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui		EU493539	EU493666	EU493795

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. nigra</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui	EU494394	EU493540	EU493667	EU493796
<i>D. nigribasis</i>	<i>plantibia</i>	Oahu	AY006394		HQ170845	AY006432
<i>D. nigritarsus</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	KM252224	KM252367	KM252248	KM252496
<i>D. nigrocirrus</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170985	HQ170896	HQ170783	HQ170675
<i>D. nr. ancyla</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171007	HQ170913	HQ170805	HQ170698
<i>D. nr. basimacula 1</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171001	HQ170951	HQ170799	HQ170692
<i>D. nr. basimacula 2</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171003	HQ170909	HQ170801	HQ170694
<i>D. nr. basimacula 3</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171005	HQ170911	HQ170803	HQ170696
<i>D. nr. brunneisetae</i>		Maui Nui	HQ171008	HQ170914	HQ170806	HQ170699
<i>D. nr. dorsigera</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	KM252219	HQ170946	KM252243	HQ170700
<i>D. nr. fundita</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171009	HQ170915	HQ170807	HQ170701
<i>D. nr. hirtitarsus</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ171010	HQ170916	HQ170808	HQ170702
<i>D. nr. humeralis</i>	<i>modified mouthpart</i>	Kauai	HQ171011	HQ170917	HQ170809	HQ170703

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. nr. melanopedis</i>		Hawaii	HQ171012	HQ170918	HQ170810	HQ170704
<i>D. nr. perissopoda 1</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171002	HQ170908	HQ170800	HQ170693
<i>D. nr. perissopoda 2</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171004	HQ170910	HQ170802	HQ170695
<i>D. nr. perissopoda 3</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ171006	HQ170912	HQ170804	HQ170697
<i>D. nr. residua</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ171013	HQ170919	HQ170811	HQ170705
<i>D. oahuensis</i>	<i>plantibia</i>	Oahu	AY006393		HQ170846	AY006431
<i>D. obscuripes</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006405			AY006443
<i>D. ochracea</i>	<i>orphnopeza</i>	Hawaii	EU494395	EU493541		EU493797
<i>D. ochropleura</i>	<i>haleakalae</i>	Hawaii	KC609625		KC609728	KC609683
<i>D. orthoptera</i>	<i>antopocerus</i>	Maui Nui	KM252228	KM252372	KM252252	KM252500
<i>D. papaalai</i>	<i>nudidrosophila</i>	Kauai	HQ170986	HQ170897	HQ170784	HQ170676
<i>D. paraanthrax</i>	<i>haleakalae</i>	Kauai				HQ170722
<i>D. paracracens</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	KM252237	KM252381	KM252262	KM252509

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. paucitarsus</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170987	HQ170898	HQ170785	HQ170677
<i>D. paucula</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu	KM252233	KM252376	KM252257	KM252504
<i>D. pectinitarsus</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170988	HQ170899	HQ170786	HQ170678
<i>D. percnosoma</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171022	HQ170929	HQ170819	HQ170715
<i>D. perissopoda</i>	<i>modified tarsus</i>	Kauai	HQ170989	HQ170945	HQ170787	HQ170679
<i>D. petalopeza</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	KM252226	KM252370	KM252250	KM252498
<i>D. picticornis</i>	<i>planitibia</i>	Kauai	AY006392		HQ170847	AY006430
<i>D. planitibia</i>	<i>plantibia</i>	Maui Nui	AY006400		HQ170848	AY006438
<i>D. polita</i>	<i>haleakalae</i>	Maui Nui	HQ171035		HQ170832	AY343538
<i>D. polliciforma</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ170990	HQ170900	HQ170788	HQ170680
<i>D. poonia</i>	<i>nudidrosophila</i>	Kauai	HQ170991		HQ170789	HQ170681
<i>D. preapicula</i>	<i>ateledrosophila</i>	Hawaii	HQ170992	HQ170901	HQ170790	HQ170682
<i>D. primaeva</i>	<i>primaeva</i>	Kauai	HQ170993		HQ170791	HQ170683

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. procerisetae</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170994	HQ170902	HQ170792	HQ170684
<i>D. prodita</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ170995	HQ170903	HQ170793	HQ170685
<i>D. prolaticilia</i>	<i>grimshawi</i>	Hawaii	HQ171040		HQ170837	HQ170734
<i>D. propiofacies</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170996	HQ170904	HQ170794	HQ170686
<i>D. pullipes</i>	<i>grimshawi</i>	Hawaii			EU493671	EU493800
<i>D. pychnochaetae</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu	HQ170997	HQ170905	HQ170795	HQ170687
<i>D. quasiexpansa</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	KM252225	KM252369	KM252249	KM252497
<i>D. redunca</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ170998	HQ170906	HQ170796	HQ170688
<i>D. reschae</i>	<i>modified mouthpart</i>	Oahu	HQ170999		HQ170797	HQ170689
<i>D. scitula</i>	<i>haleakalae</i>	Kauai				AY343533
<i>D. seclusa</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii, Maui Nui	HQ171000	HQ170907	HQ170798	HQ170690
<i>D. setosifrons</i>	<i>plantibia</i>	Hawaii	AY006404		HQ170849	AY006442
<i>D. silvestris</i>	<i>plantibia</i>	Hawaii	AY006395		HQ170850	AY006433



表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. sodomae</i>	<i>grimshawi</i>	Maui Nui	HQ171041		HQ170838	HQ170746
<i>D. soonae</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	EU494398	EU493544	EU493672	EU493801
<i>D. sordidapex</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171025	HQ170932	HQ170822	HQ170718
<i>D. spKNMa</i>		Hawaii				HQ170691
<i>D. stigma</i>	<i>adunca</i>	Maui Nui	KM252232	KM252375	KM252256	KM252503
<i>D. substenoptera</i>	<i>plantibia</i>	Oahu	AY006402		HQ170851	AY006440
<i>D. systemopeza</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	HQ171014	HQ170920	HQ170812	HQ170706
<i>D. tanythrix</i>	<i>antopocerus</i>	Hawaii	HQ171031	KM252368	HQ170828	HQ170726
<i>D. tetraspilota</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ171015	HQ170921		HQ170707
<i>D. torula</i>	<i>modified tarsus</i>	Maui Nui	KM252229	KM252373	KM252253	
<i>D. toxacantha</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii		HQ170922		HQ170708
<i>D. trichaetosa</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171016	HQ170923	HQ170813	HQ170709
<i>D. unacula</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171017	HQ170924	HQ170814	HQ170710

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>D. villosepedis</i>	<i>grimshawi</i>	Kauai	HQ171042		HQ170839	HQ170747
<i>D. waddingtoni</i>	<i>modified tarsus</i>	Hawaii	HQ171028	HQ170935	HQ170825	HQ170721
<i>D. williamsi</i>	<i>modified tarsus</i>	Oahu	KM252235	KM252378	KM252259	KM252506
<i>D. xenophaga</i>	<i>modified mouthpart</i>	Hawaii	HQ171018	HQ170925	HQ170815	HQ170711
<i>D. yooni</i>	<i>antopocerus</i>	Hawaii	KM252234	KM252377	KM252258	KM252505
<i>S. abrupta</i>	<i>Rosenwaldia</i>	Maui Nui	KC609618		KC609723	KC609678
<i>S. akalae</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	HQ171045		HQ170854	HQ170736
<i>S. albovittata</i>	<i>Tantalia</i>	Oahu	U94249		KC609725	KC609680
<i>S. amplilobus</i>	<i>Engiscaptomyza</i>	Kauai	KC609616	KC609640	KC609721	KC609676
<i>S. anomala</i>	<i>Bunostoma</i>	Oahu	HQ171043		HQ170852	HQ170748
<i>S. apicata</i>	<i>Hemiscaptomyza</i>	unknown	KC609623	KC609646	JX160024	JX160028
<i>S. apiciguttula</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	KC609601	KC609631	KC609693	KC609650
<i>S. baechlii</i>	<i>Scaptomyza</i>	unknown	LC061479	LC061512	LC061490	LC061501

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>S. boninensis</i>	<i>Bunostoma</i>	unknown	LC061480	LC061513	LC061491	LC061502
<i>S. bryani</i>	<i>Titanochaeta</i>	Maui Nui	KC609620		KC609726	KC609681
<i>S. buccata</i>	<i>Alloscaptomyza</i>	Hawaii	KC609600	KC609630	KC609690	
<i>S. caliginosa</i>	<i>Exalloscaptomyza</i>	Hawaii	EU494402		EU493676	EU493805
<i>S. chauliodon</i>	<i>Titanochaeta</i>	Oahu			MK277185	KC609684
<i>S. connata</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai			KC609701	KC609656
<i>S. consimilis</i>	<i>Scaptomyza</i>	unknown	LC061481	LC061514	LC061492	LC061503
<i>S. crassifemur</i>	<i>Engiscaptomyza</i>	Maui Nui, Hawaii	KC609614	EU493547	EU493677	EU493806
<i>S. ctenophora</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609715	KC609670
<i>S. cuspidata</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui	KC609610		KC609714	KC609669
<i>S. cyrtandrae</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	HQ171046	HQ170936	KC609694	HQ170737
<i>S. decepta</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui		KC609638	KC609712	KC609667
<i>S. dentata</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai	KC609607		KC609703	KC609658

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>S. devexa</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609716	KC609671
<i>S. elmoi</i>	<i>Parascaptomyza</i>	Oahu, Hawaii	HQ171044		HQ170853	HQ170735
<i>S. exigua</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	KC609603	KC609634	KC609697	KC609652
<i>S. fastigata</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai			KC609706	KC609661
<i>S. frustulifera</i>	<i>Parascaptomyza</i>	unknown		EU493549		
<i>S. graminum</i>	<i>Scaptomyza</i>	unknown	LC061483	LC061516	LC061494	LC061505
<i>S. hackmani</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609708	KC609663
<i>S. hamata</i>	<i>Bunostoma</i>	Kauai				KC609685
<i>S. hennigi</i>	<i>Hemiscaptomyza</i>	unknown	LC061484	LC061517	LC061495	LC061506
<i>S. hexasticha</i>	<i>Boninoscaptomyza</i>	unknown	LC061485	LC061518	LC061496	LC061507
<i>S. himalayana</i>	<i>Parascaptomyza</i>	unknown	LC061486	LC061519	LC061497	LC061508
<i>S. hsui</i>	<i>Hemiscaptomyza</i>	unknown	KC609626		KC609729	KC609687
<i>S. intricata</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui		KC609637	KC609709	KC609664

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>S. latitergum</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609710	KC609665
<i>S. lobifera</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	KC609604			KC609654
<i>S. longisetosa</i>	<i>Alloscaptomyza</i>	Hawaii		HQ170938	HQ170856	HQ170739
<i>S. magnipalpa</i>	<i>Titanochaeta</i>	Kauai	HQ171048	HQ170947	HQ170857	HQ170740
<i>S. nasalis</i>	<i>Engiscaptomyza</i>	Maui Nui	KC609617	KC609641	KC609722	KC609677
<i>S. neocyrtandrae</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui	HQ171049	HQ170939	KC609689	HQ170741
<i>S. neosilvicola</i>	<i>Titanochaeta</i>	Hawaii		KC609629	HQ170858	HQ170742
<i>S. nigrita</i>	<i>Scaptomyza</i>	unknown	KC609624	KC609647	JX160025	JX160029
<i>S. nr. anomala</i>	<i>Bunostoma</i>	Kauai			KC609692	KC609649
<i>S. nr. cuspidata</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609718	KC609673
<i>S. nr. decepta</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609707	KC609662
<i>S. nr. inflatus</i>	<i>Engiscaptomyza</i>	Oahu	KC609615		KC609720	KC609675
<i>S. nr. longipecten</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui	KC609609		KC609711	KC609666

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>S. nr. longisetosa</i>	<i>Alloscapteromyza</i>	Maui Nui			KC609691	KC609648
<i>S. nr. mitchelli</i>	<i>Rosenwaldia</i>	unknown	KC609619	KC609642	KC609724	KC609679
<i>S. okadai</i>	<i>Hemiscapteromyza</i>	unknown	LC061487	LC061520	LC061498	LC061509
<i>S. palata</i>	<i>Grimshawomyia</i>	Oahu				KC609686
<i>S. pallida</i>	<i>Parascapteromyza</i>	unknown	KC609622	KC609645	JX160023	JX160027
<i>S. pallifrons</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui			KC609713	KC609668
<i>S. palmae</i>	<i>Bunostoma</i>	Kauai, Hawaii	EU494406	EU493550	EU493680	EU493809
<i>S. polygonia</i>	<i>Scapteromyza</i>	unknown	LC061489	LC061522	LC061500	LC061511
<i>S. protensa</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai	KC609606		KC609702	KC609657
<i>S. pusilla</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui	KC609605		KC609699	KC609655
<i>S. recava</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii		KC609633	KC609696	
<i>S. recta</i>	<i>Elmomyza</i>	Maui Nui	KC609611	KC609639	KC609717	KC609672
<i>S. reducta</i>	<i>Engiscapteromyza</i>	Hawaii	KC609613		KC609719	KC609674

表 1 の続き

Species	Species group	Island	16S	ND2	COI	COII
<i>S. scolopichas</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii			KC609698	KC609653
<i>S. setosiscutellum</i>	<i>Titanochaeta</i>	Maui Nui		KC609643	KC609727	KC609682
<i>S. silvicola</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii		HQ170940	HQ170858	HQ170742
<i>S. trivittata</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai		KC609635	KC609704	KC609659
<i>S. tumidula</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	HQ171050	HQ170941	KC609688	HQ170743
<i>S. umbrosa</i>	<i>Elmomyza</i>	Hawaii	KC609602	KC609632	KC609695	KC609651
<i>S. undulata</i>	<i>Grimshawomyia</i>	Hawaii	EU494407	EU493551	EU493681	EU493810
<i>S. vagabunda</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai	KC609608	KC609636	KC609705	KC609660
<i>S. varia</i>	<i>Elmomyza</i>	Kauai			KC609700	
<i>S. varifrons</i>	<i>Bunostoma</i>	Oahu	KC609598	KC609627	HQ170859	HQ170744
<i>S. varipicta</i>	<i>Tantalia</i>	Kauai	HQ171051	KC609628	HQ170860	HQ170745

表 2

MEGA-X で推定された 4 遺伝子についての塩基置換の最適進化モデルと Bayesian information criterion (BIC)、Akaike information criterion (AIC)

Gene	Model	#Param	BIC	AICc
16S	HKY+G+I	369	12542.9986	9066.17782
ND2	HKY+G+I	309	24708.5346	21858.995
COI	GTR+G+I	415	53110.2217	49000.8846
COII	GTR+G+I	461	48875.434	44291.4748



表 3 Tracer による各推定統計量の有効なサンプル数 (ESS: Effective Sample Size)

Statistic	Mean	ESS
joint	-65933.026	2000
prior	-3583.241	2072
likelihood	-62349.785	1686
treeModel.rootHeight	30.588	2354
treeLength	2101.222	2076
tmrca(Scaptomyza)	30.387	58653
birthDeath.meanGrowthRate	0.108	4556
birthDeath.relativeDeathRate	3.62E-02	85133
16S.kappa	4.856	19882
16S.frequencies1	0.438	17196
16S.frequencies2	6.43E-02	20182
16S.frequencies3	0.115	14991
16S.frequencies4	0.384	20718
16S.alpha	0.421	19035
16S.pInv	0.608	17631
COI.gtr.rates.rateAC	0.107	7107
COI.gtr.rates.rateAG	2.302	707
COI.gtr.rates.rateAT	0.302	2559
COI.gtr.rates.rateCG	0.119	11950
COI.gtr.rates.rateCT	3	729
COI.gtr.rates.rateGT	0.17	5276
COI.frequencies1	0.352	5566

表3 続き

Statistic	Mean	ESS
COI.frequencies2	0.117	2114
COI.frequencies3	8.62E-02	1080
COI.frequencies4	0.444	2608
COI.alpha	0.61	4674
COI.pInv	0.574	10136
COII.gtr.rates.rateAC	0.13	11056
COII.gtr.rates.rateAG	2.246	1647
COII.gtr.rates.rateAT	0.191	4038
COII.gtr.rates.rateCG	0.245	8992
COII.gtr.rates.rateCT	3.073	1624
COII.gtr.rates.rateGT	0.115	11530
COII.frequencies1	0.37	2393
COII.frequencies2	0.11	857
COII.frequencies3	5.52E-02	4504
COII.frequencies4	0.465	2890
COII.alpha	0.515	5679
COII.pInv	0.473	13944
ND2.kappa	17.157	5112
ND2.frequencies1	0.416	8113
ND2.frequencies2	8.62E-02	11157
ND2.frequencies3	6.31E-02	11777
ND2.frequencies4	0.435	5735

表 3 続き

Statistic	Mean	ESS
ND2.alpha	0.496	35119
ND2.pInv	0.401	30100
16S.nu	4.20E-02	15936
COI.nu	0.529	2733
COII.nu	0.28	10153
ND2.nu	0.149	7181
16S.mu	0.224	15936
COI.mu	1.187	2733
COII.mu	1.372	10153
ND2.mu	0.918	7181
ucl.d.mean	7.12E-03	2142
ucl.d.stdev	2.76E-03	740
meanRate	7.17E-03	2413
coefficientOfVariation	0.386	751
covariance	3.27E-02	3756
treeLikelihood	-62349.785	1686
branchRates	-2820.364	-
speciation	-739.784	2093

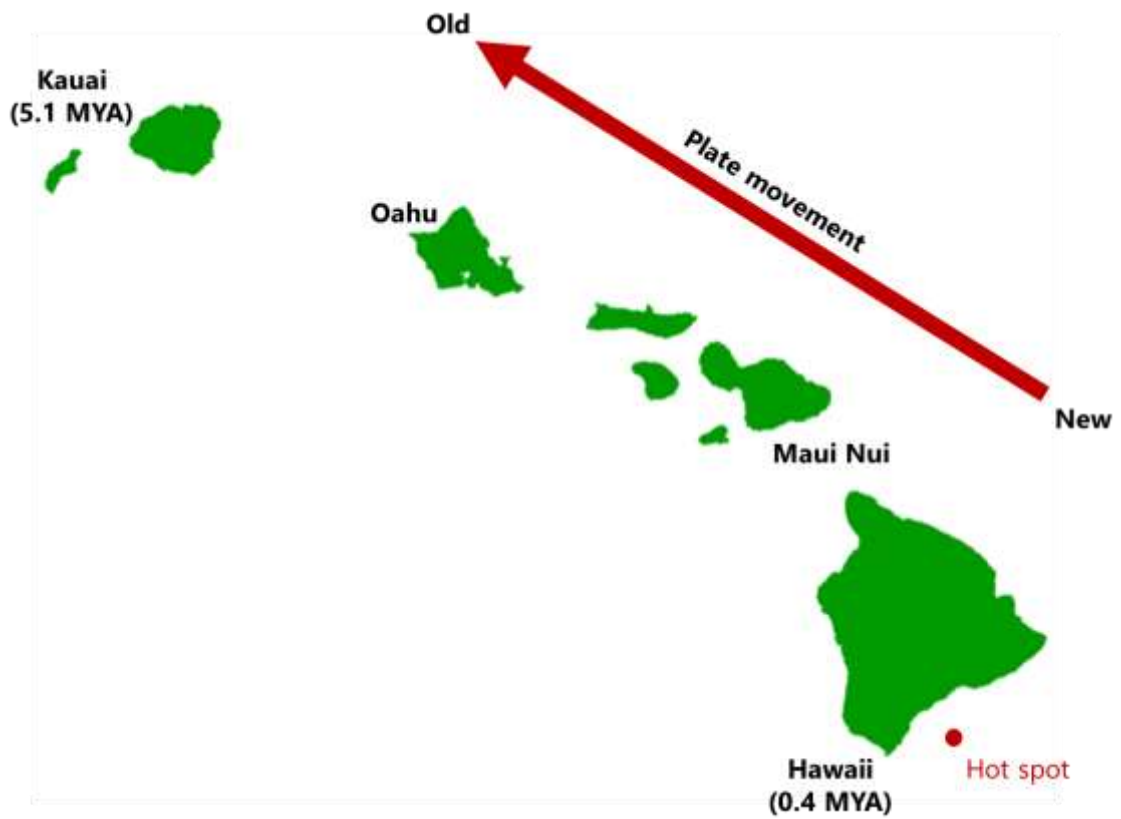


図 1 ハワイ諸島の形成過程

赤矢印はホットスポット（赤い点）で起こるマグマの噴出によって形成された火山島が太平洋プレート動きによって運ばれる方向を示す。カッコ内の数字は Kauai 島と Hawaii 島の形成年代（Million Years Ago: MYA）を示す。

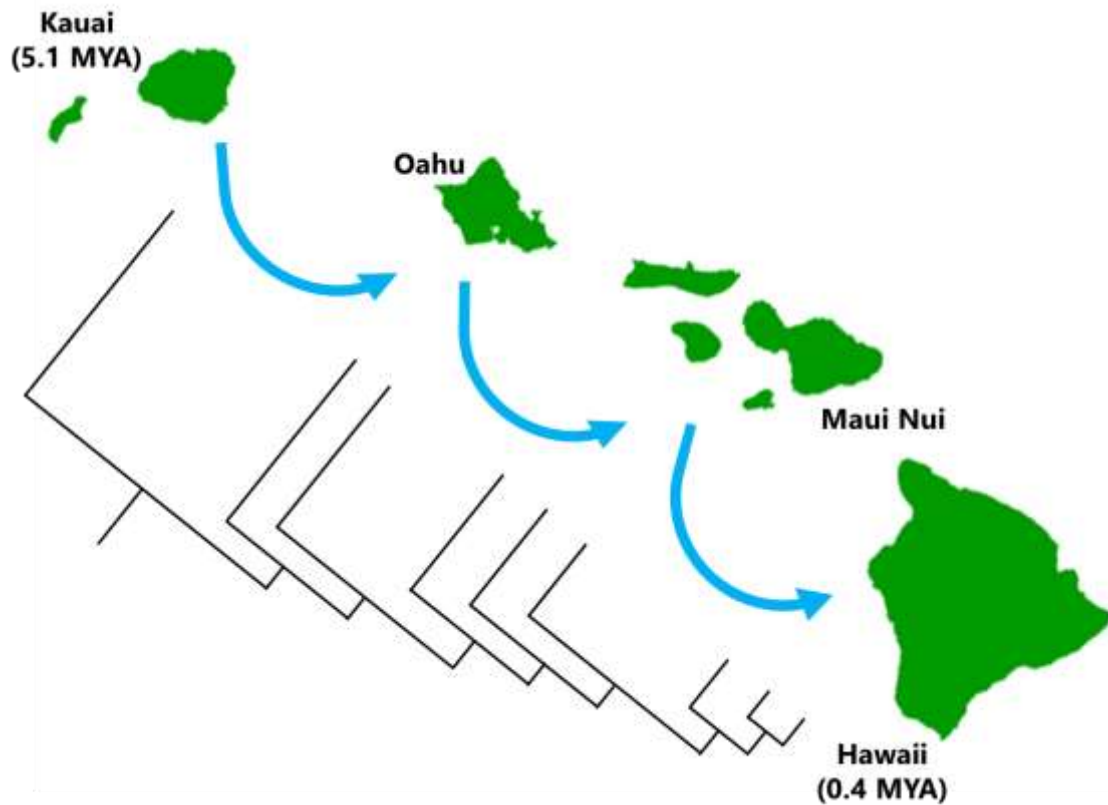


図 2 ハワイ諸島において一般的である“progression rule”に従った種分化パターン  
 青い矢印は、新しい島が形成されるとその島へ移住し新たな種へ分化する progression rule に  
 従った移動分散を示す。その下の系統樹は、progression rule に従って種分化が起こった場合  
 に期待される各島に生息する種の系統関係を示す。

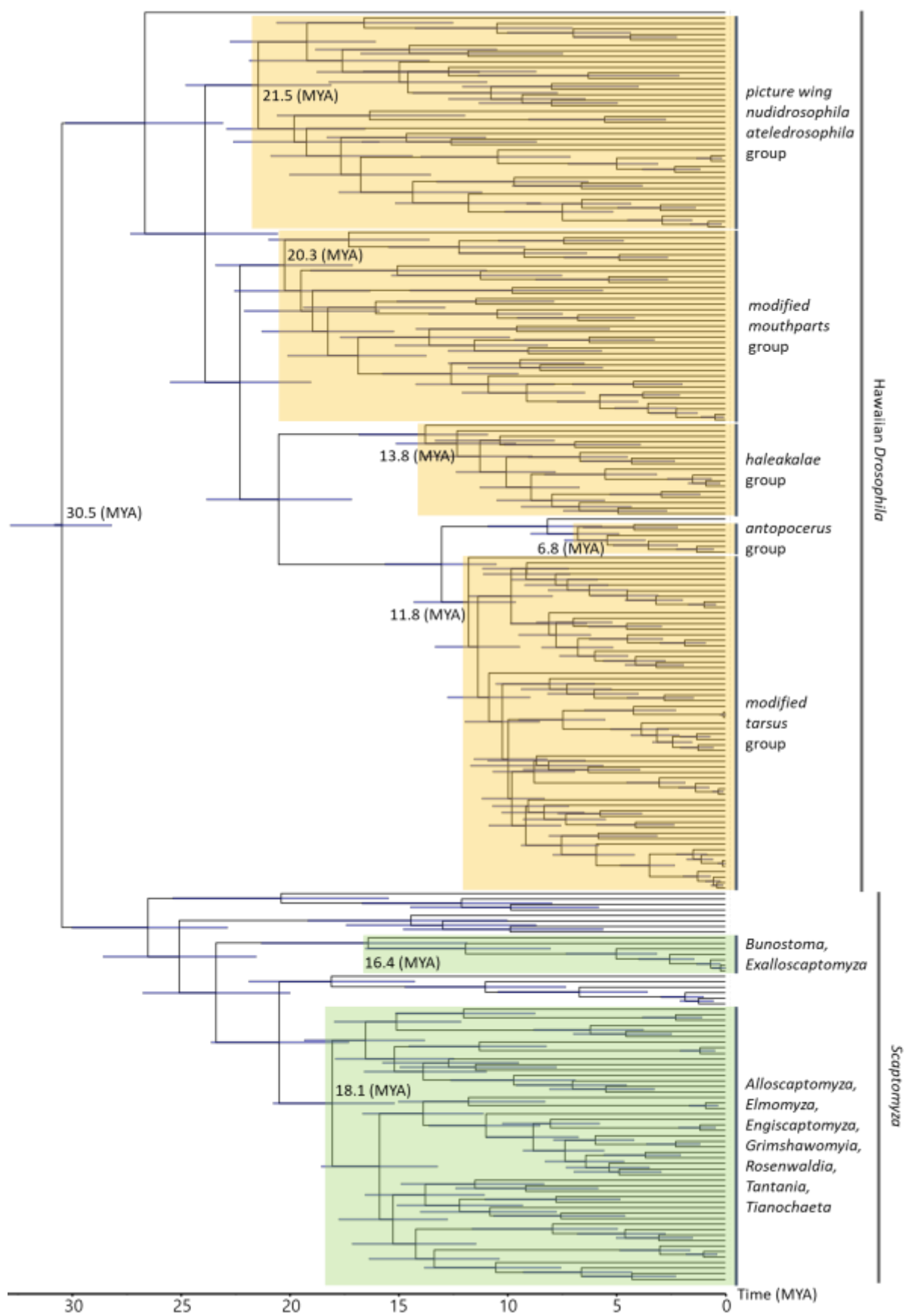


図 3 160 種の Hawaiian *Drosophila* と 71 種の *Scaptomyza* 属の分子系統樹とそれらの間の分岐年代

青色のバーは分岐年代の 95%信頼区間を示し、ノード横の数字は主なクレードの分岐年代を示す。

30.5MYA: Hawaiian *Drosophila* と *Scaptomyza* 属の分岐

21.5 MYA: *picture wing*, *nudidrosophila*, *ateledrosophila* group の分岐  
group

20.3 MYA: *modified mouthparts* group の分岐

13.8 MYA: *haleakalae* group の分岐

11.8 MYA: *modified tarsus* group の分岐

6.8 MYA: *antopocerus* group の分岐

18.1 MYA: *Alloscaptomyza* 亜属、*Elmomyza* 亜属、*Engiscaptomyza* 亜属、*Grimshawomyia* 亜属、*Rosenwaldia* 亜属、*Tantalia* 亜属、*Tianochaeta* 亜属の 7 亜属からなるクレードの分岐

16.4MYA: *Bunostoma* 亜属と *Exalloscaptomyza* 亜属からなるクレードの分岐

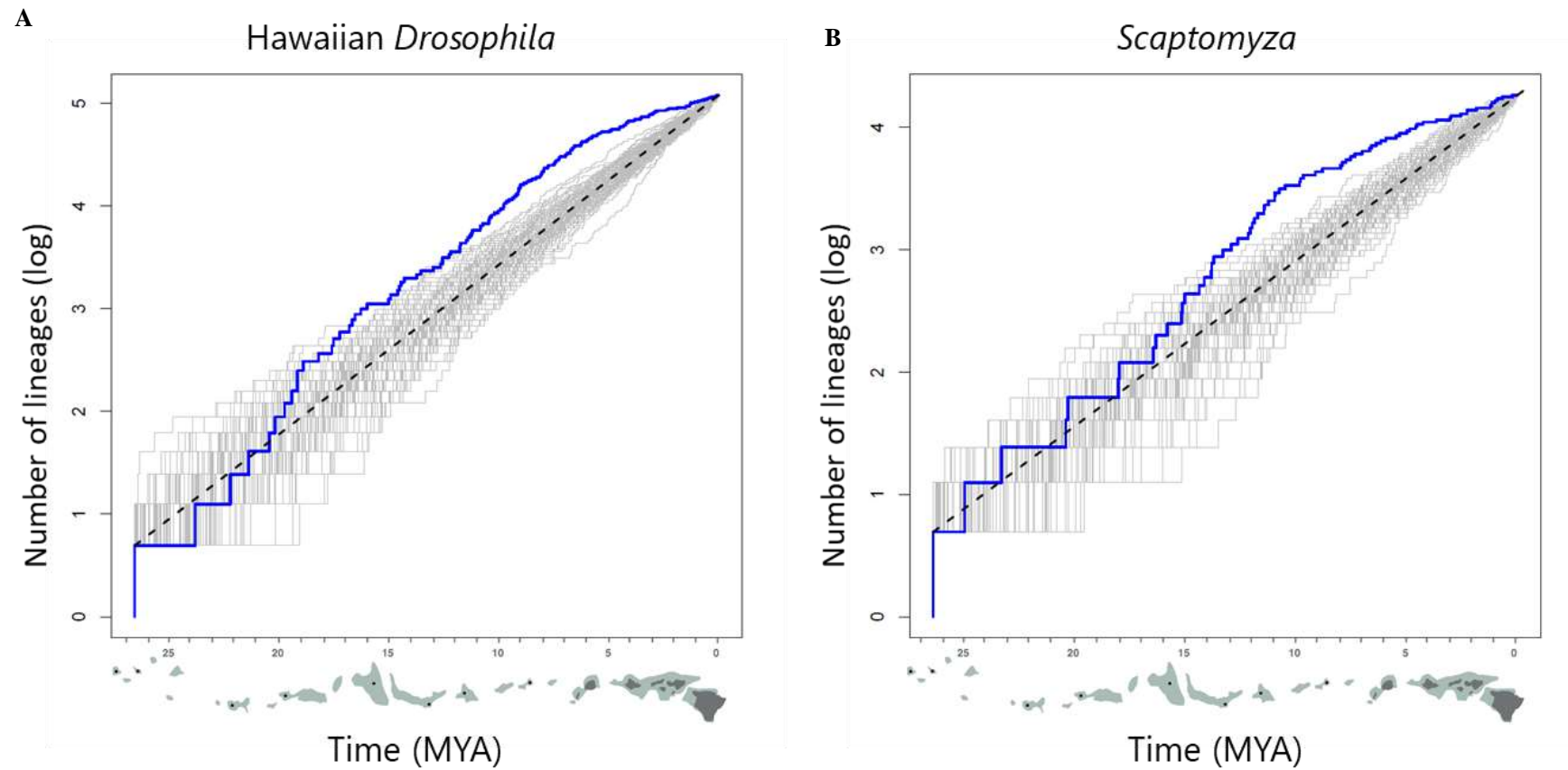
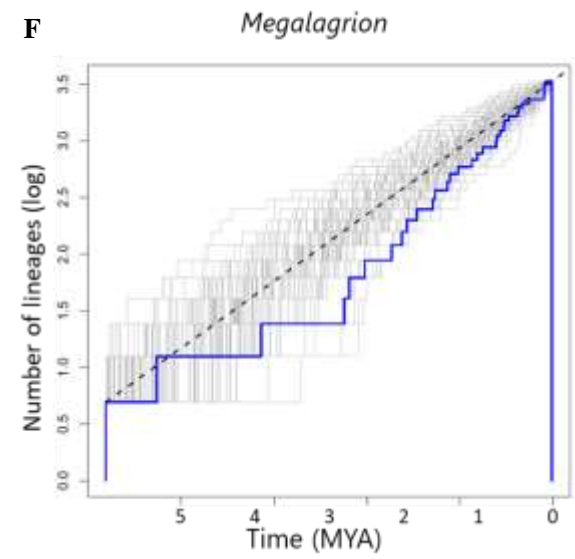
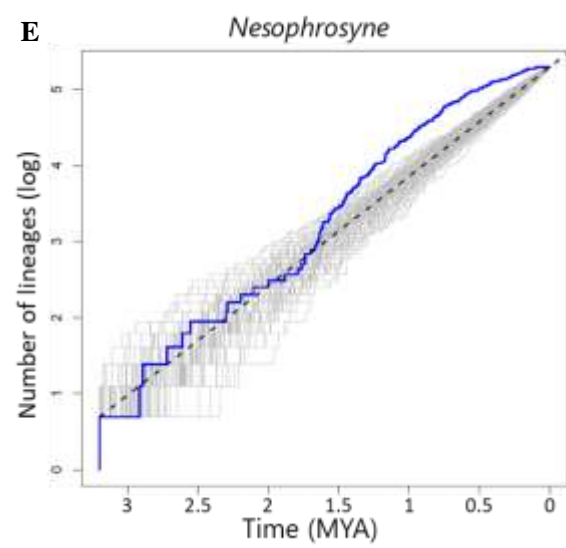
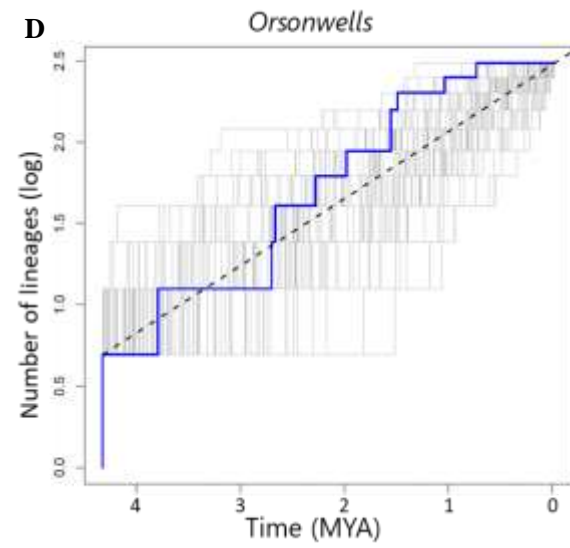
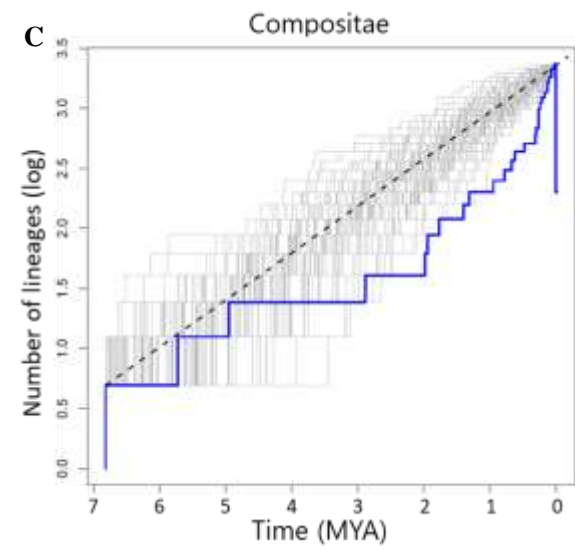
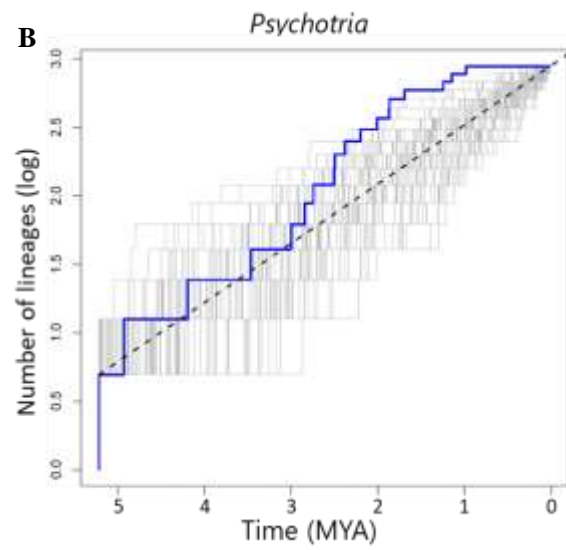
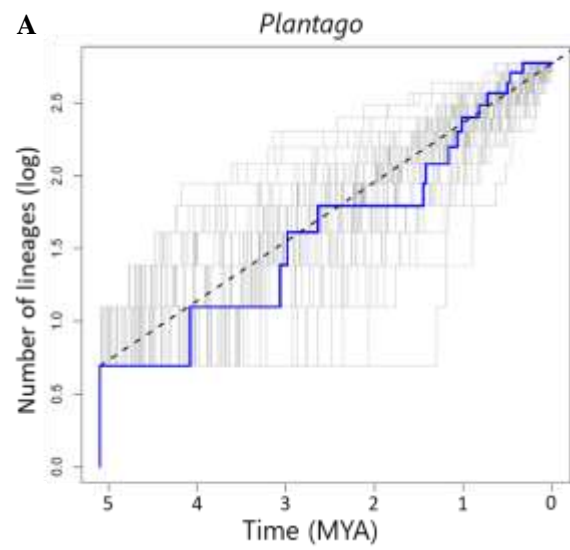


図 4 分子系統解析と分岐年代推定に基づいた Lineage-Through-Time プロット

A: Hawaiian *Drosophila*、B: *Scaptomyza* 属。横軸が時間、縦軸が系統数の自然対数で示す。青色の線がデータから得られた推定値、灰色の線は一定確率で系統数が蓄積することを仮定したシミュレーションによって得られた値、破線が一定確率で系統数が蓄積することを仮定した値を示す。横軸の下には、現在のハワイ諸島と北西ハワイ諸島の各島が形成年代の下に描かれている (Johns et al. 2018)。





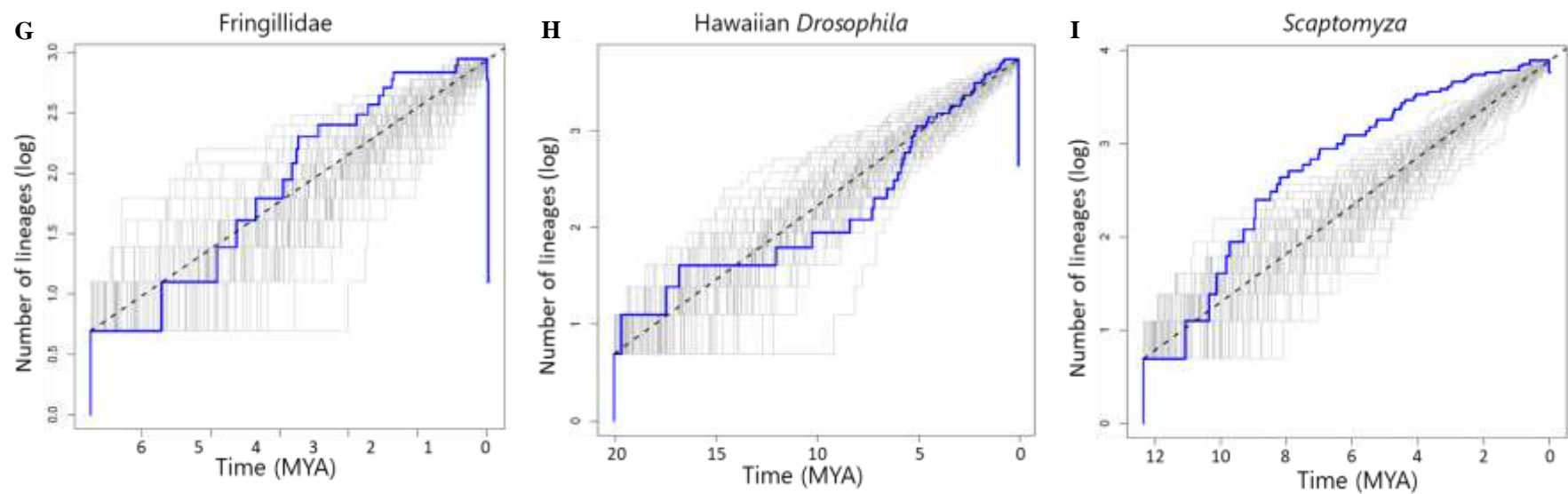


図 5 ハワイ諸島に生息する 9 系統群における Lineage-Through-Time プロット

A: オオバコ (*Plantago* 属)、B: アカネ (*Psychotria* 属)、C: ギンケンソウ (Compositae 科)、D: クモ (*Orsonwells* 属)、E: ヨコバイ (*Nesophrosyne* 属)、F: トンボ (*Megalagrion* 属)、G: ミツスイ (Fringillidae 科)、H: Hawaiian *Drosophila*、I: *Scaptomys* 属。

横軸が時間、縦軸が系統数を示す。青色の線がデータから得られた推定値、灰色の線が一定確率で系統数が蓄積することを仮定したシミュレーションによって得られた値、破線が一定確率で系統数が蓄積することを仮定した値を示す。



図 6 分子系統解析、分岐年代推定、各種の分布情報をもとにおこなった分布域変遷過程推定によって推定された種分化パターン  
 A : Carson (1983) による Hawaiian *Drosophila*、B : 本研究による Hawaiian *Drosophila*、C : 本研究による *Scaptomyza* 属の結果。島の中の数字が各島の中で起こった種分化の回数、青色の矢印が島の形成順序に従った移動分散の回数、赤色の矢印が島の形成順序と逆行した移動分散の回数を示す。

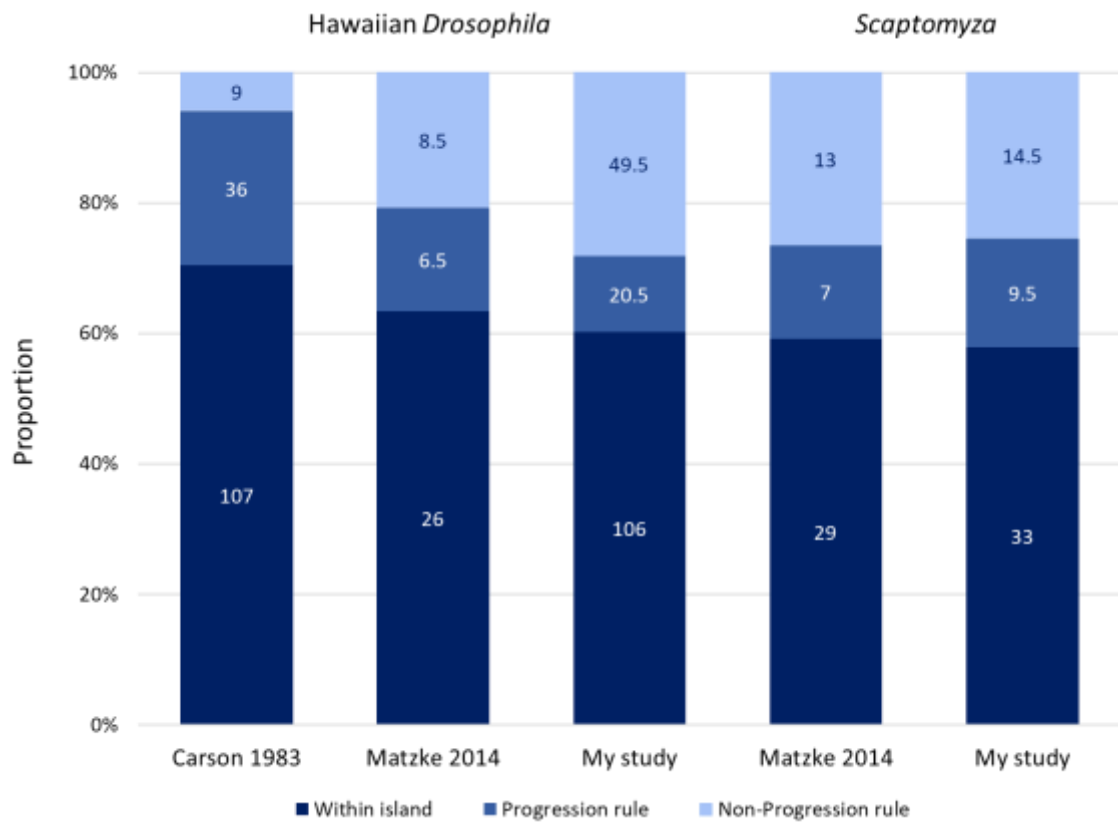


図 7 先行研究と本研究で推定されたショウジョウバエの種分化パターン  
 各島内で起こった種分化の割合（濃青）、島の形成順序に従った種分化の割合（青）、島の形成順序と逆行した種分化の割合（薄青）。グラフ中の数字は推定された各種分化の回数を示す。

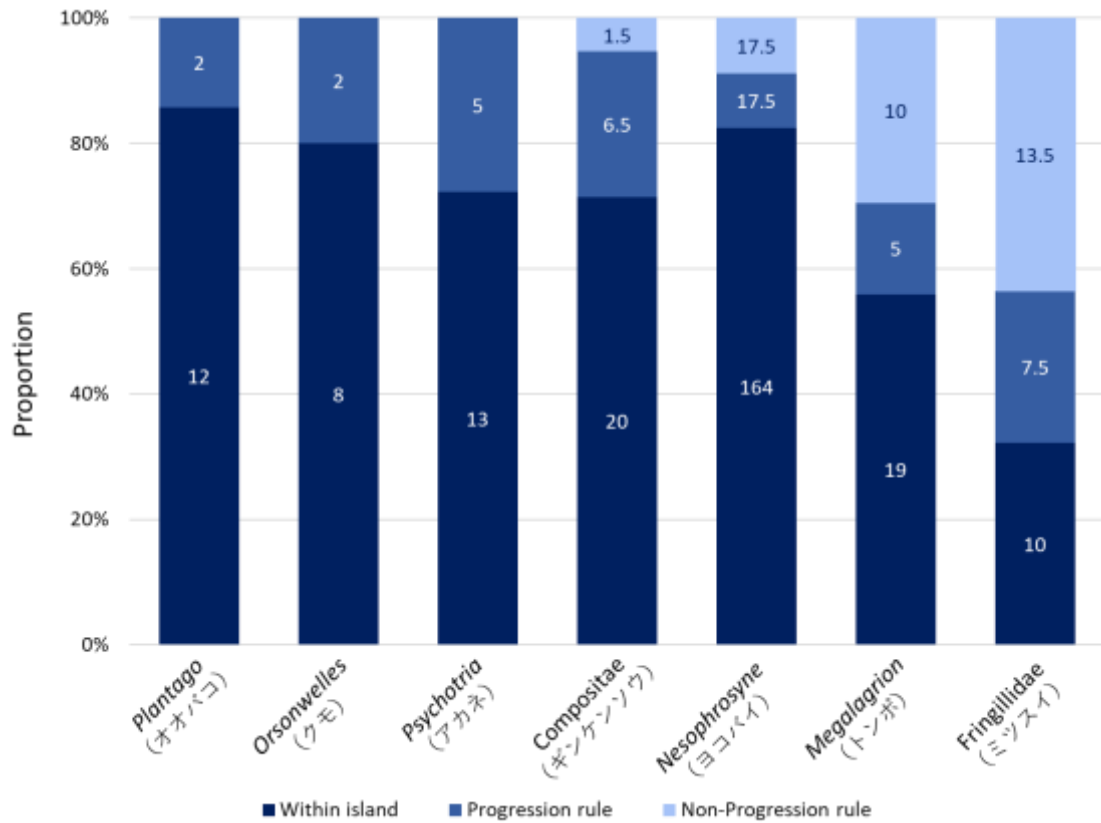


図 8 ショウジョウバエ以外の 7 系統群の種分化パターン

各島内で起こった種分化の割合（濃青）、島の形成順序に従った種分化の割合（青）、島の形成順序と逆行した種分化の割合（薄青）。グラフ中の数字は推定された各種分化の回数を示す。