

形態形質を用いたハダカイワシ科魚類の系統解析： 現状、問題点、および今後の展望

山口 素臣

〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1 東京大学海洋研究所

(2000年7月30日受付；2000年9月4日改訂；2000年9月16日受理)

キーワード：ハダカイワシ科、形態形質、分歧解析、共有派生形質、相同性

魚類学雑誌
*Japanese Journal of
Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 2000

Motoomi Yamaguchi. 2000. Phylogenetic Analyses of Myctophid Fishes using Morphological Characters: Progress, Problems, and Future Perspectives. *Japan. J. Ichthyol.*, 47(2): 87–107.

Abstract Morphology-based phylogenetic studies of the lanternfishes (family Myctophidae) are reviewed the synapomorphies used to define traditionally-recognized subfamilies and tribes being surveyed. Re-analyses of 63 previously-reported characters indicated monophyly of the following taxa supported by unambiguous synapomorphies: subfamilies Myctophinae and Lampanyctinae and tribes Gymnoscopelini and Gonichthyini. Other tribes either failed to form clades (Myctophini, Electronini, Lampanyctini) or did so, but without the support by unambiguous synapomorphies (Diaphini). For evaluation of the monophyly of these clades, the following aspects are important: (1) character survey at species' level; and (2) assessment of homologies at the species' level between myctophids and neoscopelids. In addition, because reconstruction of the evolutionary processes of morphological characters, based on the “morphology-based tree”, involves circular logic, molecular phylogenetic approaches are now seen as indispensable. A robust molecular phylogenetic tree may contribute to a better understanding of the evolutionary patterns and processes of morphological characters.

Ocean Research Institute, University of Tokyo 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan (motoomi@ori.u-tokyo.ac.jp)

ハダカイワシ科はソトオリイワシ科とともにハダカイワシ目に属し (Rosen, 1973; Stiassny, 1996), その中に2亜科7族32属に含まれるおよそ240種が知られている (Paxton, 1979; Becker, 1983; Moser et al., 1984). 本科魚類は日本海や北極海など、一部の特殊な海域を除けば亜寒帯域から赤道域まで世界の海洋に広く分布し (Becker, 1983), 外洋ならびに大陸棚沿いの中層帶 (水深およそ200~1000 m)においてヨコエソ科やムネエソ科などとともに最も卓越する中・深層性魚類分類群の1つとなっている (川口, 1974; Marshall, 1979; Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980). ハダカイワシ科魚類はまた、多くのものが成魚で体長が3~10 cm程度と小さく、他の小型魚類や小型イカ類、大型の

アミ・オキアミ・エビ類などとともに、遊泳力の点でプランクトンとネクトンの中間に位置するマイクロネクトンとして位置づけられることが多い (Marshall, 1979). さらに、日中は中層帶にとどまり夜間により上層へ回遊する、大規模な日周鉛直回遊する種が多いことでも知られている (Clarke and Wagner, 1976; Badcock and Merrett, 1976; Pearcy et al., 1977). 海洋生態系において、ハダカイワシ科魚類はカニアシ類などの動物プランクトンの補食者としてより低次の海洋生物群集に大きな影響を与え、同時にカツオ・マグロ類などの大型魚類やイカ類、海鳥類、海獣類、鯨類の重要な餌料生物となっている (Fitch and Brownell, 1968; Jouventin et al., 1994; 小坂ほか, 1969; 渡辺, 1960). 海域に

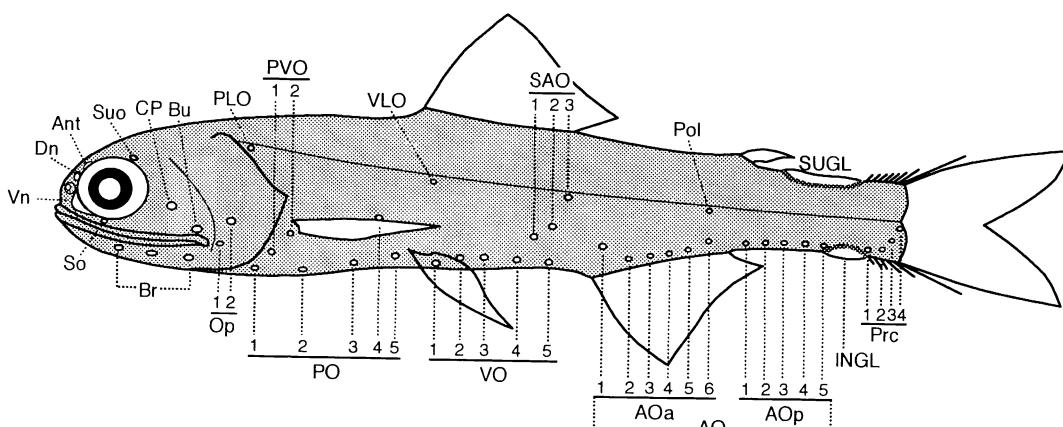


Fig. 1. Schematic representation of photophores and luminous gland arrangements in myctophid fishes (after Paxton, 1972). **Ant**, antorbital organ; **AO**, anal organ; **AOa**, anterior anal organs; **AOp**, posterior and organs; **Br**, brachiostegal organs; **Bu**, buccal organ; **CP**, cheek photophores; **Dn**, dorsonasal organ; **INGL**, infracaudal luminous gland; **Op**, opercular organs; **PLO**, suprapectoral organ; **PO**, pectoral organ; **Pol**, postero-lateral organ; **Prc**, precaudal organs; **PVO**, subpectoral luminous gland; **SAO**, supraanal organs; **So**, suborbital organ; **Suo**, supraorbital organ; **SUGL**, supracaudal luminous gland; **VLO**, supraventral organ; **Vn**, ventronasal organ; **VO**, ventral organs.

よっては種組成、季節的出現傾向、鉛直分布、生息史などについて集中的に調査されており (Paxton, 1967; Clarke, 1973; Kawaguchi and Mauchline, 1982; Gartner et al., 1987; Karnella, 1987), 生態学的特徴に関する基本的な知見については比較的蓄積があると言えるだろう。

ハダカイワシ科魚類の系統体系学的研究は、魚類の系統推定において伝統的に用いられてきた骨格形質のほか、種特異的に見られる発光器 (photophores) や発光組織 (luminous tissues) の配置パターン (Fig. 1), そして多種多様な仔魚の形態形質など、本科魚類に特徴的な形質に基づいて行われてきた (Fraser-Brunner, 1949; Moser and Ahlstrom, 1970, 1972, 1974; Paxton, 1972; Ahlstrom et al., 1976; Moser et al., 1984)。これらの研究において、系統は属を単位に形質の類似性に基づき類型的に推論してきた。類型的な研究では、系統推定の材料となる形質の特徴が記述されるものの、提示された系統樹がどのような過程を経て推定されたのかは明示されない。このため研究者は、類型的に推論された既存の系統仮説について、誰もが理解できる客観的な根拠に基づいて問題点を明示することが不可能に近かった。一方、分岐学の発展にともない形質行列に基づく系統推定法が普及したことで、研究者は既存の形質データを共有することが可能になっただけでなく、過去に行われた系統解析の問題点を明らかにした上で新たな研究

が展開できるようになった。分岐学的系統推定法の実践と普及に貢献した故D. E. Rosen博士の専門が魚類であったこともあり、魚類系統学では系統復元にあたってこの手法が早くから採用されてきた (新井, 1988; G. J. Nelson, 1972; 白井, 1999)。

ハダカイワシ科魚類において最初に分岐学的解析を行ったのは Paxton et al. (1984) であった。彼らは成魚と仔魚の形質を探索し、属間の系統関係を分岐学的に推定するとともに、各分岐群の単系統性を支持する共有派生形質を示した。しかし、彼らの提示したデータ行列をコンピュータ・プログラムを用いて再解析すると、論文で示されている分岐図が再現されないことが明らかになった (Stiassny, 1996)。このことは、Paxton et al. (1984) の示した分岐図が最節約的なものではなかったことと、そこで示された分岐群の単系統性が必ずしも共有派生形質によって特徴づけられるものではなかったことを示唆している。では、現在ハダカイワシ科内で認められている分岐群のうち、共有派生形質によって単系統性が支持されるのはいずれの分岐群なのだろうか?

本稿では、ハダカイワシ科魚類の系統学的研究に関する既往の知見を総括するとともに、Paxton et al. (1984) と Stiassny (1996) が提示した形態形質データを分岐学的に再解析し、伝統的に認識してきた分岐群の単系統性を支持する共有派生形質が存在するのかしないのかを明らかにしようと試

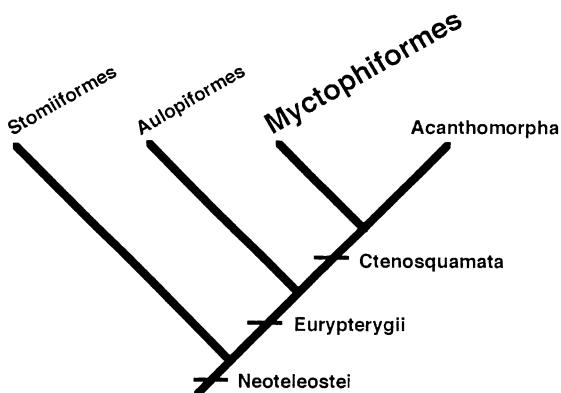


Fig. 2. Cladogram showing interrelationships of the major neoteleostean lineages proposed by Rosen (1973).

みた。また、再解析を通じて明らかになった問題点をふまえて、今後取り組むべき課題についても検討した。なお、本稿で用いる系統体系学上の用語は、主として宮ほか(1991)と宮(1992)による訳語、および三中(1997)に従った。また、目およびそれより高次の分類群の名称はRosen(1973)に従い、骨格系の呼称については上野(1975)および須田(1991)を参考にした。分類群の表記は、原則的に亜科以上は和名、族以下は学名で表記した。本論に入る前に、新真骨類(Neoteleostei)系統内でのハダカイワシ目の系統的位置づけ、およびハダカイワシ科の姉妹群であると考えられているソトオリイワシ科魚類の属間の系統仮説について略述する。

ハダカイワシ目

Rosen(1973)が分岐学的手法によって正真骨類(Euteleostei)の系統分岐関係の大枠を定める仮説を発表する以前、ハダカイワシ目(Myctophiformes)は現在ではヒメ目(Aulopiformes)に含められている諸科(ヒメ科[Aulopodidae]、エソ科[Synodontidae]、アオメエソ科[Chlorophthalmidae]、フデエソ科[Notosudidae]、デメエソ科[Scopelarchidae]、ハダカエソ科[Paralepididae]、ヤリエソ科[Evermannidae]、キバハダカ科[Omosudidae]、ミズウオダマシ科[Anopteridae]、ミズウオ科[Alepisauridae])を含む多様性に富んだ分類群であった(R. K. Johnson, 1982; Okiyama, 1984a; 1984b)。現在、ハダカイワシ目はハダカイワシ科(Myctophidae)とソトオリイワシ科(Neoscopelidae)からなる単系統群として認識されており、系統学

的には棘鰓類(Acanthomorpha)の姉妹群に位置づけられている(Figs. 2, 3)。この体系は後年提唱者のRosen自身によって疑問が投げかけられたものの(Rosen, 1985)、現在では研究者間でほぼコンセンサスが得られていると認識してよいだろう(Rosen, 1982; Lauder and Liem, 1983; G. D. Johnson, 1992; J. S. Nelson, 1994; Stiassny, 1996)。ハダカイワシ目+棘鰓類の分岐群は櫛鱗類(Ctenosquamata)と呼ばれている(Fig. 2)。櫛鱗類の単系統性を支持する共有派生形質としてRosen(1973)は10の形質(Table 1)をあげたが、G. D. Johnson(1992)によってその全てについて問題点が指摘された。G. D. Johnson(1992)はRosen(1973)があげた10の形質に代わる新たな共有派生形質として、第5上咽頭骨歯板が消失するとともに第3内挙筋も消失するという形質を示した(Table 1)。また、Stiassny(1996)はG. D. Johnson(1992)の形質に5つの新たな形質を加え、計6つの形質を櫛鱗類の共有派生形質と考えた(Table 1)。

ハダカイワシ科魚類とソトオリイワシ科魚類の近縁性は伝統的に広く認められてきたが(Gregory and Conard, 1936; Fraser-Brunner, 1949; Paxton, 1972; Stiassny, 1996)、共有派生形質を提示することで両者の単系統性が示されたのは比較的最近のことである。Rosen(1973)はソトオリイワシ科とハダカイワシ科からなるハダカイワシ目の存在を認めたにもかかわらず、本目魚類の共有派生形質を示さなかったのである。ハダカイワシ目の単系統性を支持する共有派生形質を初めて示したのはR. K. Johnson(1982)で、彼は本目魚類の共有派生形質として7つの形態形質をあげた(Table 2)。しかし、脊椎骨数、眼上骨や発光器の有無、高次の正真骨類における第4および第5上咽頭骨歯板の相同意に関する解釈など、R. K. Johnson(1982)が示した形質の多くは、ハダカイワシ目の共有派生形質とするには問題が多かった(G. D. Johnson, 1992; Stiassny, 1996)。一方、Stiassny(1986)は頬部靭帯の構成(buccal ligament systems)、神経頭蓋の後頭骨域と篩骨域(occipital and ethmoid regions of neurocranium)、ならびに後側頭骨と後頭骨の縫合部(posttemporal/neurocranial association)の詳細な観察に基づき、4つの新たな共有派生形質をあげた。彼女は後に、これらのうち2つ(吻部で交差する主上顎骨—前上顎骨靭帯；椎体の中軸上で接する、第1椎体上の固く円錐状で腹側に突出した横突起)に新たな形質を4つ加え、計6つの共有派生形質を示した(Stiassny, 1996)(Table 2)。

Table 1. List of synapomorphies for monophyly of the Ctenosquamata presented by three cladistic studies

Rosen (1973)

- (1) Reduction of posterior UP dentition and formation of a hinge between 4th TP and toothed surface of 3rd PBR
- (2) Reduction of cartilaginous 4th PBR
- (3) Development of a separate internal division of the RAB muscle inserted onto 3rd PBR
- (4) Formation of a hinge-joint between a TP of 2nd EBR and toothed surface of 2nd PBR
- (5) Further reduction of second preural neural spine in caudal skelton to a low crest and growth of first epural forward and downward over the latter
- (6) Formation of dorsal fin-spines
- (7) Formation of weak opercular spines
- (8) Formation of subocular shelf
- (9) Formation of ctenoid scales
- (10) Formation of spinous procurent caudal fin-rays

G. D. Johnson (1992)

Absence of 5th UPTP and associated 3rd LI muscles

Stiassny (1996)

- (1) Absence of 5th UP TPs and associated 3rd LI muscles[†]
- (2) Two posterior ceratohyal branchiostegel rays
- (3) Loss of craniotemporalis muscle
- (4) Loss of supraorbital bones of circumorbital series
- (5) Presence of a discrete interoperculohyoïd ligament
- (6) Neural arches of first vertebra fused into a single unit

EBR, epibranchial; LI, levator interni; PBR, pharyngobranchial; RAB, retractor arcuum branchialium; TP, tooth-plate; UP, upper pharyngeal.

[†] Same character described by G. D. Johnson (1992).

過去に報告されたハダカイワシ目の共有派生形質のうち、「第1椎体の腹側に円錐状の固い横突起を備え、左右の横突起は椎体腹側の中軸上で接する」という形質は、多くの研究で本目魚類の共有派生形質として支持されている (G. D. Johnson, 1992; Stiassny, 1986, 1996). 最近、Miyashita and Fujita (2000) は「ソトオリイワシ科とハダカイワシ科は脊柱に2列の横突起を備える」と報告したが、これはハダカイワシ目魚類の単系統性を考える上で興味深い形質である。なお、Stiassny (1986) で図示 (fig. 8d) されたソトオリイワシ科ソトオリイワシ属 (*Neoscopelus*) の横突起は椎体中軸上で接しているように見えるが、Miyashita and Fujita (2000) が図 (fig. 1) とともに報告した同属のソトオリイワシ (*Neoscopelus macrolepidotus*) の第1椎体上の横突起ではこのような形質状態は認められず、左右の横突起は明らかに分離している。したがって、「第1椎体上に大きく円錐状の横突起を備える」という形質状態はともかく、「左右の横突起が椎体中軸上で接するか接する程度にまで近接する」と

いう形質状態については再検討の余地がある。

ソトオリイワシ科

ハダカイワシ科とともにハダカイワシ目を構成するソトオリイワシ科は3属6種からなる (Nafpaktitis, 1977). その属と種の数はいずれも、姉妹群であるハダカイワシ科と比較して著しく少ない。3種を含むソトオリイワシ属 (*Neoscopelus*) はソトオリイワシ科魚類の中では最も種数が多い。ソトオリイワシ科としては本属のみが発光器をもつ。クロゴイワシ属 (*Scopelengys*) には2種が含まれる (Butler and Ahlstrom, 1976). ハダカイワシ目魚類としては本属のみが鱗をもたない (Marshall, 1960). *Solivomer* 属は単型模式種 *Solivomer arenidens* のみが知られ (Miller, 1947). 模式標本が採集されたフィリピン諸島周辺海域以外からの記録はない。また、ソトオリイワシ科では本属でのみ仔魚が知られていない (Okiyama, 1984a).

櫛鱗類やハダカイワシ目の系統に関する一連の議論にあって、ソトオリイワシ科はほとんど注目

Table 2. List of synapomorphies for monophyly of the order Myctophiformes presented by three cladistic studies

R. K. Johnson (1982)

- (1) Peritoneal pigment sections absent in larvae
- (2) BR fewer (6 to 12, usually 7 to 11), with 4+X pattern¹, but with only two BR on epihyal
- (3) Number of vertebrae, 35 to 41
- (4) Suborbitals absent
- (5) Only one UP TP present (assumed to be 5th UPTP)
- (6) RAB divided, with distinct medial (smaller, inserted onto 3rd PBR) and lateral (larger, inserted onto 4th PBR and associated TP, here assumed to be 5th UPTP) bundles
- (7) Photophores present

Stiassny (1986)

- (1) Median maxillo-premaxillary ligaments crossed over
- (2) Median process of maxilla is notched in region of premaxillary condyle
- (3) Solid, cone-like, ventrally projecting parapophysis on first vertebrae meeting ventrally in midline
- (4) The ethmo-maxillary ligament inserted onto maxillary flange

Stiassny (1996)

- (1) Presence of median dorsal keel on mesethmoid
- (2) Median maxillo-premaxillary ligaments inserted onto contralateral buccal elements²
- (3) Presence of a large TP fused to proximal face of fourth ceratobranchial
- (4) First levator externus muscle reduced or absent
- (5) Enlarged conelike parapophyses on first vertebral centrum meeting in ventral midline³
- (6) Adipose fin support ventrally inserted into supracarinalis posterior muscle mass

BR, branchiostegal rays; PBR, pharyngobranchial; RAB, retractor arcuum branchialium; TP, toothplate; UP, upper pharyngeal.

¹ *sensu* McAllister (1968).

² Originally described by Stiassny (1986). Character 1 in this table.

³ Originally described by Stiassny (1986). Character 3 in this table.

Table 3. List of synapomorphies for monophyly of the family Neoscopelidae presented by three cladistic studies

R. K. Johnson (1982)

- (1) Number of vertebrae, 28 to 34
- (2) Sclerotic bones absent
- (3) Gap in ossification between skull and first centrum with reduction in size of first centrum relative to succeeding centra

Stiassny (1986)

- (1) A trilobate rostral cartilage present
- (2) An enlarged bony protuberance on the median process of the maxilla
- (3) Maxillo-rostrid ligament is broad and strap-like and bifurcates on contacting rostral cartilage

Stiassny (1996)

- (1) Presence of an elaborate and extensive cervical gap¹
- (2) Presence of trilobate rostral cartilage ligamentously attached to maxillae and premaxillae²

¹ Originally described by R. K. Johnson (1982). Character 3 in this table.

² Originally described by Stiassny (1986). Character 1 in this table.

を集めなかった分類群である。Paxton (1972) は眼下骨床 (subocular shelf) がないことや前上顎骨-口蓋骨靭帯 (premaxillary-palatine ligament) があることなど、ソトオリイワシ科とハダカイワシ科を区別する9つの形質をあげている（後述）。R. K. Johnson (1982) はソトオリイワシ科の共有派生形質として3つの形質を取り上げたが (Table 3)，これらのうち脊椎骨数と強膜骨がないという2つの形質は、ソトオリイワシ科の共有派生形質にはならない (Stiassny, 1996)。Stiassny (1986) は3つの形質をソトオリイワシ科の共有派生形質として示したが (Table 3)，これらのうち2つ（主上顎骨中央突起上の肥大した骨隆起；主上顎骨-吻軟骨靭帯が幅広く帯状であり、吻軟骨に接する部位で分岐）は科内で形質状態に多型が認められ、ソトオリイワシ科の共有派生形質とするには問題があることが判明した (Stiassny, 1996)。Stiassny (1996) は、彼女が1986年に報告した残りの1つの形質（主上顎骨と前上顎骨に靭帯によってつながる三叉した吻軟骨）と R. K. Johnson (1982) があげた3つの形質のうちの1つ（後頭骨と第1椎体の間の間隙が広く構造が複雑）をソトオリイワシ科の共有派生形質として改めて提示した (Table 3)。

属間の系統分岐関係について、Fraser-Brunner (1949) は類型的に (*Neoscopelus* (*Scopelengys*, *Solivomer*)) と推定した。なお、Fraser-Brunner (1949) はこれら3属をソトオリイワシ亜科 (Neoscopelinae) にまとめ、ハダカイワシ亜科 (Myctophinae) とともにハダカイワシ科としている。Paxton (1972) は、ソトオリイワシ科の中では *Scopelengys* 属の形質状態がハダカイワシ科魚類と最も異なると述べたものの、3属間の系統分岐関係については触れなかった。一方、Stiassny (1996) は、*Neoscopelus* 属と *Solivomer* 属が3つの派生形質（背鰭前に並ぶ4本の上神経骨 [four supraneurals anterior to the dorsal fin]；斧状の第1上神経骨 [hatchet-shaped first supraneurals]；伸長した歯板に変化した鰓耙が第1上鰓骨上に配置 [gill rakers modified into elongate toothplates arrayed along the first epibranchial]）を共有することを報告し、ソトオリイワシ科3属間の分岐仮説を提示した (Fig. 3)。

ハダカイワシ科の単系統性

ハダカイワシ科の単系統性について疑う研究者はいなかったが、具体的に共有派生形質が示されるようになったのは比較的最近のことである (Stiassny, 1996)。Paxton (1972) がソトオリイワシ科と

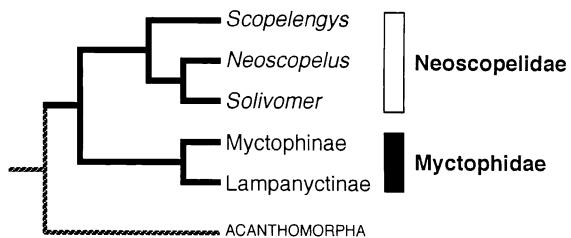


Fig. 3. Cladogram showing interrelationships of the major ctenosquamate lineages proposed by Stiassny (1996). Solid line indicates order Myctophiformes.

ハダカイワシ科を区別する9つの形質をあげたことは既に述べたが、これらの形質はそれぞれの科の共有派生形質として記載されたわけではなかった。しかし、後の研究によってこれら9つの形質のうち3つについては原始形質状態（ハダカイワシ目に対する外群の形質状態）が記載され、その結果、ハダカイワシ科の共有派生形質状態が明らかになった。まずR. K. Johnson (1982) は、眼下骨床を備えることと第2尾鰭椎をもたないことがハダカイワシ科の共有派生形質となることを、ソトオリイワシ科とヒメ目との比較に基づいて報告した。次にStiassny (1986) は、口蓋骨-前上顎骨靭帯を備えない状態がハダカイワシ科の共有派生形質になることを示した。

R. K. Johnson (1982) と Stiassny (1986) は、Paxton (1972) の上記形質も含めて、それぞれ4つと5つの共有派生形質を記載した (Table 4)。これら計9つの形質に重複はないが、R. K. Johnson (1982) の形質のうち第3上鰓骨歯板がないという形質状態を、Stiassny (1996) はハダカイワシ科2亜科のうちススキハダカ亜科 (Myctophinae) の共有派生形質として再記載している。なおStiassny (1986) は、ハダカイワシ科の共有派生形質を本文中では5つあげているにもかかわらず、分岐図上では4つしか示していないが、その理由については不明である。分岐図上で示されなかった形質は、上で述べた口蓋骨-前上顎骨靭帯を備えるという形質である。

Stiassny (1996) はさらに8つの共有派生形質をハダカイワシ科魚類の単系統性を支持する形質として示した。この論文と Stiassny (1986) で重複した共有派生形質はわずかに1つにすぎないが、その形質状態の記述には矛盾が認められる。第3下鰓骨と尾舌骨の関節様式について、Stiassny (1986) は両者が靭帯によって強く結合すると述べ、ハダカイワシ科の1属であるススキハダカ属 (*Mycto-*

phum) でこの部分が確かに靭帯によって結合している様子を図示している (Stiassny, 1986; fig. 7b). 一方 Stiassny (1996) では、靭帯で結合するのは原始形質状態 (ハダカイワシ科以外の分類群で観察される形質状態) であり、ハダカイワシ科は靭帯なしで結合すると述べられ、それを図示している (Stiassny, 1996; figs. 20C-G).

以上のように、引きつづき検証が必要な形質もあるが、ハダカイワシ科魚類の単系統性が「形態体系学者の誰もがうらやむ [an enviable situation for any morphological systematist]」(Stiassny, 1996) ほどに多数の共有派生形質によって支持されることは間違いないようである。

ハダカイワシ科内の系統仮説

はじめに述べたように、ハダカイワシ科内の系統類縁関係については、仔魚と成魚から得られたさまざまな形質を用いて推定されてきた。仔魚形質と成魚形質から各々得られた系統仮説には互い

に大きく異なる系統分岐関係もみられたが (後述), ハダカイワシ科が大きく 2 つの進化系列 (evolutionary lineages) からなるというのは一致した見解であり、各々ススキハダカ亜科 (Myctophinae) (Fig. 4 の Lineage A) とトンガリハダカ亜科 (Lampanyctinae) (Fig. 4 の Lineage B) に分類されてきた (Moser and Ahlstrom, 1970, 1974; Moser et al., 1984; Paxton, 1972; Paxton et al., 1984; Stiassny, 1996). 亜科として報告されたこれら 2 つの進化系列は、成魚の形質としては外肩甲骨要素 (extrascapular elements) の数、擬鎖骨床 (cleithrum shelf) の有無、尾鰭前発光器 (Prc; Fig. 1) の数などによって識別されることにより (Paxton, 1972)，また仔魚の形質としてはススキハダカ亜科では眼の形状がほとんどすべての種において橢円形で眼下にコロイド組織を備えるのに対し、トンガリハダカ亜科魚類では円形でコロイド組織を備えないという観察結果からも支持された (Moser and Ahlstrom, 1970, 1974). 以上の形質は、記載された当初は原始形質状態が明記

Table 4. List of synapomorphies for the monophyly of the family Myctophidae presented by three cladistic studies

R. K. Johnson (1982)

- (1) Subocular shelf present
- (2) 3rd EBR TP absent
- (3) 2nd EBR uncinate process not extending to a point dorsomedial to dorsolateral border of 3rd PBR
- (4) Second ural centrum absent

Stiassny (1986)

- (1) Firm ligamentous attachment of a bony overlap of 3rd HBRs on either side of URH bone
- (2) Strong ligament passing between dorsal limb of posttemporal and first neural spine
- (3) Strong ligamentous connection between opercular bones of either side wide with each other and with parasphenoid
- (4) Cartilaginous supporting plate below adipose fin
- (5) Absence of plato-premaxillary ligament

Stiassny (1996)

- (1) Subdivision of first levator interni muscle into two heads, each inserted independently onto 2nd PBR element
- (2) Reduction of dorsal hypohyal element
- (3) Presence of a distinct gap between epihyal branchiostegals and first two ceratohyal branchiostegal
- (4) Presence of a cylindrical median rostral cartilage firmly bound to mesethmoid and only loosely attached to buccal jaws
- (5) Medial row of serially arranged TP arrayed along length of the first branchial arch
- (6) Presence of a simple $A1\beta^1$ muscle component for maxillary control
- (7) Bony connection between descending process of 3rd HBR element with the URH
- (8) Bony articulation between URH and second, or second and third, basibranchial element

EBR, epibranchial; HBR, hypobranchial; PBR, pharyngobranchial; TP, toothplate; URH, urohyal.

¹This is a part of the adductor mandibulae (*sensu* Rosen, 1973; see also Stiassny 1986).

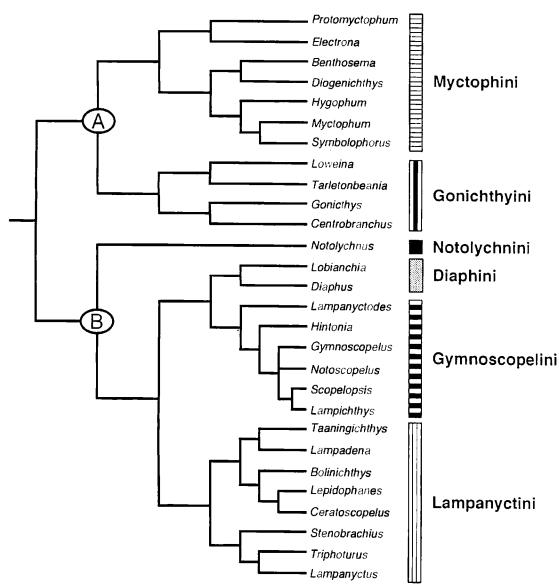


Fig. 4. Phylogenetic diagram of myctophid genera proposed by Paxton (1972). Circled A and B indicate subfamilies Myctophinae and Lampanyctinae, respectively.

されずに亜科レベルでの共有派生形質となりうる形質状態が不明であったが、Paxton et al. (1984)によって以上の形質も含む計59形質の多くについて外群（ソトオリイワシ科）の形質状態が明らかになった (Tables 5, 6)。また、Stiassny (1996)は成魚骨格の予備的な観察に基づき、ススキハダカ亜科について1つ ([上鰓骨に] 融合した第3上鰓骨歯板を欠く [loss of fused third epibranchial toothplate]), トンガリハダカ亜科について2つ (伸長した第2基鰓骨 [elongation of the second basibranchial element]; 伸長した尾舌骨上の前方突起と基鰓骨との関節面の退化 [urohyal with elongate anterior process and reduced articulation facet]) 等の共有派生形質を追加している。

現在の体系では、ハダカイワシ科はさらに7つの進化系列に細分され、各々は族 (tribe) のランクに分類されている (Moser et al., 1984; Paxton et al., 1984)。Paxton (1972) はススキハダカ亜科 (Lineage A) には Myctophini 族と Gonichthyini 族を、トンガリハダカ亜科 (Lineage B) には Notolychnini 族, Diaphini 族, Gymnoscopelini 族, および Lampanyctini 族を各々認めた (Fig. 4)。これらのうち、Notolychnini 族は1属1種ウラハダカ (*Notolynchus valdiviae*) のみからなる単型模式族である。この Notolychnini 族を除く5族を Paxton (1972) は明ら

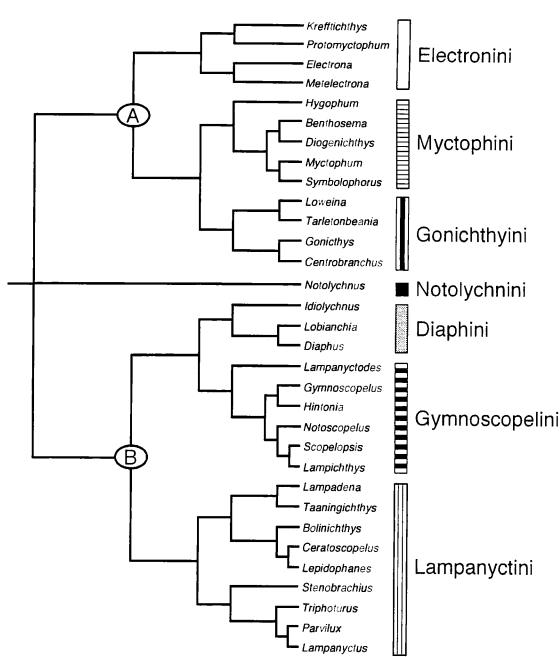


Fig. 5. Cladogram of the myctophid genera proposed by Paxton et al. (1984), estimated using 59 characters listed in Table 6 (except for the numbers 27–30) and rooted by Neoscopelidae (outgroup).

かに単系統群であると考えており、各進化系列を特徴づける形質を列挙している。しかし、それらの形質は共有派生形質ではなく識別形質としてあげられており、系統類縁関係 (Fig. 4) も類型的に推論されている。一方、Paxton et al. (1984) は成魚と仔魚の形質を用いて分岐解析を行い、その結果得られた分岐図に基づき新たな体系を提唱した (Fig. 5)。族レベルでの進化系列の認知について、この体系と Paxton (1972) の体系で大きく異なる点は2つある。第一に、Paxton et al. (1984) は Paxton (1972) の体系では Myctophini 族 (Fig. 4) に含められていた2属を含む計4属 (*Electrona*, *Protomyctophum*, *Keffrichthys*, *Metelecetrona*) を新たに Electronini 族として独立させた (Fig. 5)。Electronini 族は Wisner (1963) が新属新種 *Metelecetrona ahlstromi* の記載に際して設立したハダカイワシ科では最初に設立された族であったが、Paxton (1972) は本族と Myctophini 族に含まれる属を明確に区別する骨学的特徴が見いだせないとして、両者をまとめて Myctophini 族としたのである。ただし、Paxton (1972) は分類ランクを与えなかっただけで、Electronini 族に含まれる属 (当時は *Protomyctophum* と *Electrona* の2属) が単系統であると推定していた

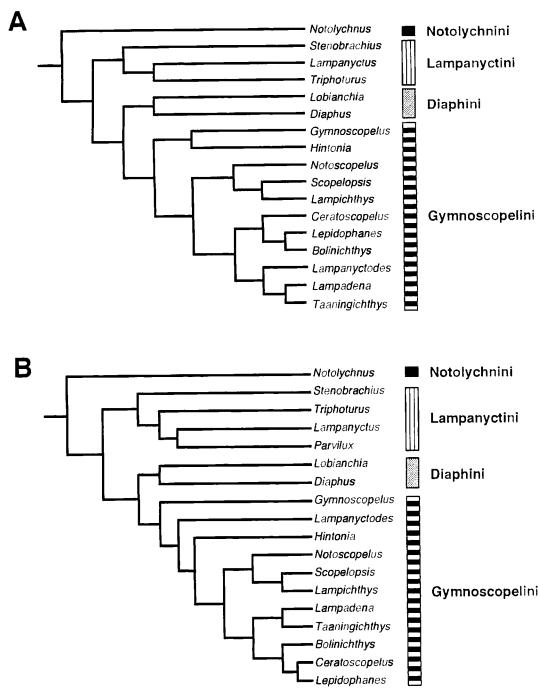


Fig. 6. Phylogenetic diagram of genera in subfamily Lampanyctinae, inferred from larval morphological characters (A; Moser and Ahlstrom, 1972) and 20 larval and adult characters (B; Ahlstrom et al., 1976).

(Fig. 4). Paxton (1972) と Paxton et al. (1984) で異なる第二の点は、前者は Notolychnini 族がトンガリハダカ亜科の系統で最も初期に分岐した系統であるとみなしていたのに対し (Fig. 4)，後者はその亜科レベルでの帰属が不明であるとしてススキハダカ亜科 (Fig. 5 の Clade A)，トンガリハダカ亜科 (Fig. 5 の Clade B)，ならびに Notolychnini 族が未解決の三分岐を形成していることである。

以上の研究では、成魚の形質、あるいは成魚と仔魚の形質を共に用いて系統推定が行われた。一方、仔魚形質のみ (Moser and Ahlstrom, 1972)，あるいは仔魚形質を主体 (Ahlstrom et al., 1976) に推定されたトンガリハダカ亜科魚類の系統仮説は、各族における属の構成が Paxton (1972) や Paxton et al. (1984) とは大きく異なるユニークなものであった (Fig. 6)。Moser and Ahlstrom (1972) はトンガリハダカ亜科に含まれる多くの属が、(1) 個体発生初期に3対以上の連続的に出現する発光器をもつこと、(2) 背腹面と尾柄部に出現する黒色素胞シリーズをもつこと、および(3) 1つか2つの黒色素胞が脳背縁に出現すること、という3つの形質を共有すると述べた。特に、(1) の発光器の発現順

序については大まかに4つのパターンを認め、それらのパターンが系統を反映した形質であろうと推察している。Moser and Ahlstrom (1972) はこれらの仔魚形質に基づきトンガリハダカ亜科における属間の系統関係を Fig. 6A のように推論した。この系統仮説に基づく体系では、Paxton (1972) が8属を含めた Lampanyctini 族 (Fig. 4) が3属のみからなる小さなグループとなる一方で、Paxton (1972) が6属しか含めなかった Gymnoscopelini 族 (Fig. 4) には11もの属を含めている。Ahlstrom et al. (1976) は仔魚の形質に加えて成魚の形質も考慮してトンガリハダカ亜科の系統を推定した。そこで示された系統樹は、属間の系統関係に若干の変更が認められるとはいえ（また、*Lampanyctus* 属の亜属にされることの多かった *Parvilux* [Paxton, 1979] が *Lampanyctus* 属の姉妹属として新たに加わっている）、属の族レベルでの帰属と族間の系統関係は Moser and Ahlstrom (1972) と同様であった。どちらの研究でも Notolychnini 族はトンガリハダカ亜科で最も初期に分岐した系統であると推定されている。Ahlstrom et al. (1976) と同様に仔魚・成魚形質を共に用いて推定された Paxton et al. (1984) の分岐図におけるトンガリハダカ亜科の樹形 (Fig. 5 の Clade B) が、Fig. 6 に示した系統樹とは大幅に異なることは興味深い。

以上のように、ハダカイワシ科魚類の属間の系統関係については比較的多くの研究がある。とくに、Paxton et al. (1984) は、類型的で検証することが困難であったそれまでの研究とは異なり、59もの形質のコーディングを行って分岐学的に系統推定を行い、検証可能なかたちで系統仮説を提出した点で高く評価される。しかし、彼らの系統推定には明らかに問題があったので (Stiassny, 1996)、各分岐群（亜科と族）の単系統性を支持する共有派生形質も探索し直す必要がある。そこで、Paxton et al. (1984) ならびに Stiassny (1996) が示した形質データを再解析し、各々の分岐群の単系統性を支持する共有派生形質の探索を試みた。なお、7族のうち1属1種からなる Notolychnini 族については、亜科レベルでの帰属を支持する共有派生形質に着目した。

分岐解析と分岐図

分岐解析は(1) Paxton et al. (1984) の計59形質、および(2) Stiassny (1996) が記載した4形質を加えた計63形質を用いて各々行った (Table 5)。これらの形質はコーディング済みであったため、Mac-

Table 5. Character diagnoses*

| | |
|--|---|
| 1. Relative jaw length. 0=long; 1=moderate; 2=short | 1=raised. |
| 2. Extrascapulars. 0=1 from fusion; 1=2; 2=1 from loss. | Arrangement of PO_3 with PO_5 . 0=level; 1=narrow. |
| 3. Cleithral shelf. 0=absent; 1=present. | Relative position of VO_3 . 0=level; 1=raised. |
| 4. Hooked teeth in posterior dentary. 0=absent; 1=present. | Relative position of PVO photophores. 0=horizontal; 1=angled; 2=vertical. |
| 5. Number of procurent ventral rays. 0=5–10; 1=9–15. | Relative position of AO_{A_1} . 0=level; 1=raised. |
| 6. Supramaxillary. 0=present; 1=absent. | Relative arrangement of Pol photophores. 0=angled; 1=horizontal. |
| 7. Shape of pubic plate. 0=narrow; 1=wide. | Relative position of VO_2 . 0=level; 1=elevated. |
| 8. Enlarged teeth in dentary. 0=absent; 1=present. | Secondary photophores. 0=absent; 1=present. |
| 9. Number of vertebrae. 0=28–41; 1=41–45. | Number of Pol photophores. 0=0; 1=1; 2=2–3. |
| 10. Enlarged dentigerous area on anterior premaxillary. 0=absent; 1=present. | Arrangement of SAO photophores. 0=weakly angled; 1=strongly angled. |
| 11. Hooked teeth in posterior dentary. 0=absent; 1=present. | Arrangement of PLO with PVO_1 . 0=level with PVO_1 ; 1=above PVO_1 . |
| 12. Position of hyomandibular foramen. 0=behind anterior head; 1=in anterior head. | Number and Relative position of SAO photophores. 0=2 and close to VO and AO series; 1=2–3 and above VO and AO series. |
| 13. Procurent ventral rays. 0=without hooks; 1=with hooks. | Relative position of PLO photophore with pectoral base. 0=far above upper, 1=below; 2=opposite or proximate. |
| 14. Procurent dorsal rays. 0=without hooks; 1=with hooks. | Dn photophore. 0=present; 1=absent. |
| 15. Crescent of white tissue on posterior iris. 0=absent; 1=present. | Caudal luminous organs. 0=present; 1=absent. |
| 16. Dorsal process of opercular head of hyomandibula. 0=absent; 1=present. | Sexual dimorphism in caudal luminous organs? 0=yes; 1=no. |
| 17. Mouth opening. 0=terminal; 1=subterminal. | Accessory luminous tissue. 0=absent; 1=present. |
| 18. Width of antorbital. 0=broad; 1=thin. | Structure of caudal luminous organ. 0=any other state; 1=homogeneous and translucent. |
| 19. Shape of lower pharyngeal teeth. 0=conical; 1=pegs or plates. | Shape of larval eyes. 0=round; 1=narrow. |
| 20. Nasal trough. 0=shaped; 1=convex. | Relative gut length of larvae. 0=moderate; 1=initially short; 2=long. |
| 21. Shape of gill rakers. 0=lathe-like; 1=tooth plates. | Larval trunk myoseptal pigment. 0=absent; 1=present. |
| 22. Number of dorsal hypurals. 0=4; 1=3–2; 2=1. | Larval photophores (except Br_2). 0=absent; 1=present. |
| 23. Coracoid fenestra. 0=present; 1=absent. | Size of larval eyes. 0=moderate; 1=very large. |
| 24. Premaxillary teeth. 0=conical; 1=flattened. | Size of larval pectoral fin. 0=moderate; 1=large. |
| 25. Number of ossified distal pectoral radials. 0=0; 1=1–7. | Size of larval fin fold. 0=small; 1=extensive. |
| 26. CO_5 keel or ridge. 0=absent; 1=present. | Elongation of larval lower pectoral ray. 0=not elongate; 1=elongate. |
| 27. Fused third epibranchial toothplate. 0=present; 1=absent. | Double row of isthmus pigment in larvae. 0=absent; 1=present. |
| 28. Elongated second basibranchial element. 0=absent; 1=present. | Larval pectoral base. 0=fan-shaped; 1=wing-shaped. |
| 29. Urohyal with elongated anterior process and reduced articulation facet. 0=absent; 1=present. | Larval head pigment. 0=present; 1=absent. |
| 30. Dorsally projecting metapterygoid strut. 0=absent; 1=present. | Larval choroid tissue. 0=absent; 1=present. |
| 31. Number of Prc photophores. 0=1–2; 1=3–9. | Larval body width. 0=moderate; 1=thin. |
| 32. Relative position of PO_4 photophore. 0=level; | Larval gut. 0=uniform; 1=bipartite. |

* Character set and codings based on those of Paxton et al. (1984) and Stiassny (1996). All unknown character states coded as “?”. These characters were coded as “9” (Paxton et al., 1984), “?” and/or “0 and 1” (Stiassny, 1996) in the original character matrices.

Clade ver. 3.06 (Maddison and Maddison, 1992) でデータ行列を作成した後、ソトオリイワシ科3属 (*Neoscopelus*, *Scopelengys*, *Solivomer*) を外群として、PAUP ver. 4.0b2a (Swofford, 1999) により大域的最節約樹を探索した。なお、データ行列での形質の配置は便宜的に成魚形質（形質番号 1–30）、発

光器（31–44）、発光組織（45–49）、および仔魚形質（50–63）の順に配列してあり（Table 6），原著論文で提示された形質の配列順序とは異なる。Stiassny (1996) が新たに記載した形質は形質 27–30 の 4 形質である（Tables 5, 6）。

すべての形質は形質間の配列が未決定であると

Table 6. Character matrix¹ need in the present analyses

| Genera | Characters ² | | | | | | | |
|-----------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|--|
| | 1 123456789 | 2 0123456789 | 3 0123456789 | 4 0123456789 | 5 0123456789 | 6 0123456789 | 0123 | |
| <i>Neoscopelus</i> | 200000000 | 00000000000 | 00000000000 | 0?????????0 | ?????11000 | 0000010000 | 0000 | |
| <i>Solvomer</i> | 000000000 | 00000000000 | 00000000000 | 0?????????0 | ?????11000 | ??????????? | ???? | |
| <i>Scopelengys</i> | 000000000 | 00000000000 | 00000000000 | 0?????????0 | ?????11000 | 0000010000 | 0000 | |
| <i>Krefftichthys</i> | 210001000 | 0010000000 | 00000000000 | 0????00000000 | 00000100100 | 10000000000 | 1100 | |
| <i>Protomyctophum</i> | 210001000 | 0010000000 | 00000?0100 | 00000000000 | 00011?0100 | 11000000000 | 1000 | |
| <i>Electrona</i> | 210001000 | 0010000000 | 00000?0100 | 0000010000 | 0?11100100 | 11000000000 | 0?00 | |
| <i>Metelectrona</i> | 210001000 | 0010000000 | 0000010??? | 0000010010 | ?111100100 | 1000001010 | 0011 | |
| <i>Benthosema</i> | 210001000 | 0010000000 | 0000010100 | 00000000010 | 1?110?0100 | 1?01000000 | 0?00 | |
| <i>Diogenichthys</i> | 210101000 | 0010000000 | 0010110100 | 00000000010 | 1011000100 | 1001000000 | 0000 | |
| <i>Hygophum</i> | 210001000 | 0010000000 | 0000010100 | 0000010000 | 2?11000100 | 10000000010 | 0??? | |
| <i>Myctophum</i> | 210001000 | 001000000? | 00?00?0100 | 0000010000 | 1011000100 | 1?0?00?000 | 0100 | |
| <i>Symbolophorus</i> | 2100010?0 | 0010000000 | 00000?0??? | 0000010000 | 1111000100 | 1000010001 | 0100 | |
| <i>Loweing</i> | 120001010 | 0010000110 | 0010010??? | 0000010000 | 1011200100 | 1200011100 | 0010 | |
| <i>Tarletonbeania</i> | 110001000 | 0010000110 | 0011000??? | 0000010000 | 1011200100 | 1200011100 | 0110 | |
| <i>Gonicthys</i> | 110001000 | 0010000111 | 1010000100 | 0000010000 | 1011200100 | 1000011000 | 0110 | |
| <i>Centrobranchus</i> | 110001000 | 0010000111 | 1120010100 | 1000010000 | 1011200100 | 1000011000 | 0110 | |
| <i>Notolychnus</i> | 0?0001000 | 0000000000 | 002000?011 | 10?0010010 | 2001000100 | ?100000000 | 0000 | |
| <i>Lobianchia</i> | 001001100 | 0010000000 | 00?0011011 | 1110110010 | ?011000100 | ?011010000 | 1?00 | |
| <i>Diaphus</i> | ?010011?0 | 00?0000000 | 00?001?011 | ?11011?010 | ?0110010?0 | 0001000000 | 1000 | |
| <i>Idiolychnus</i> | 001001000 | 0010000000 | 00?001????? | ?110111010 | 2011000100 | ??????????? | ???? | |
| <i>Lampanyctodes</i> | 001010100 | 0000000000 | 0000001??? | 1101100010 | 1011000010 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Gymnoscopelus</i> | 001010001 | 00?000?000 | 00?0001011 | 1100021000 | 2011001010 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Scopelopsis</i> | 001010000 | 0110001000 | 0000001??? | 11000201?1 | 2011000110 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Lampichthys</i> | 001010000 | 0010001000 | 0000001??? | 1100020101 | 2011000010 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Notoscopelus</i> | 001010010 | 1110001000 | 0000001011 | 1100020100 | 2011000110 | 0111000000 | 0000 | |
| <i>Hintonia</i> | 00101?010 | 0100000000 | 0000000??? | 1100020?11 | 2011001010 | ??????????? | ???? | |
| <i>Lampadena</i> | 001101010 | 1000000000 | 0000000011 | 11?0020000 | 10110100?1 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Taaningichthys</i> | 101101000 | 1000010000 | 0000000??? | 1100020000 | 1011010001 | 00000000000 | 0000 | |
| <i>Ceratoscopelus</i> | 101101000 | 0011100000 | 0000000011 | 1100020000 | 2011010010 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Lepidophanes</i> | 001101000 | 0011001000 | 0000010011 | 1110020010 | 2111010010 | 0001000000 | 0000 | |
| <i>Bolinichthys</i> | 201101000 | 1010010000 | 0000001??? | 111002001? | 2011010010 | 0001100000 | 0000 | |
| <i>Triphoturus</i> | 001101000 | 0000000000 | 0000000??? | 1110020010 | 2111010000 | 10000000000 | 0100 | |
| <i>Stenobrachius</i> | 001101000 | 000000?000 | 00?0000011 | 1110020000 | 1011010000 | 00100000000 | 0000 | |
| <i>Parvilux</i> | 001101000 | 0000001000 | 0000000??? | 1110020000 | 2011010000 | 00001000000 | 0000 | |
| <i>Lampanyctus</i> | 001101000 | 0000001000 | 00?0000011 | 11100200?? | 21110100?0 | 0010?00000 | 0000 | |

¹ Characters from Paxton et al. (1984) and Stiassny (1996). Character diagnoses are presented in the Table 5.

² Number from 1 to 30=adult characters; 31–44=photophore characters; 45–49=luminous tissues; 50–63=larval characters. This order of the characters is not identical to the original character matrix in Paxton et al. (1984) and Stiassny (1996). Four characters presented by Stiassny (1996) correspond to characters 27–30 in this table.