

し、形質状態が不明なもの、および特定できないものは形質状態が不確定 (equivocal; データ行列中では[?]: Table 6) として扱った。また、系統情報を含まない形質（不变形質または固有形質など）は解析から除いた。

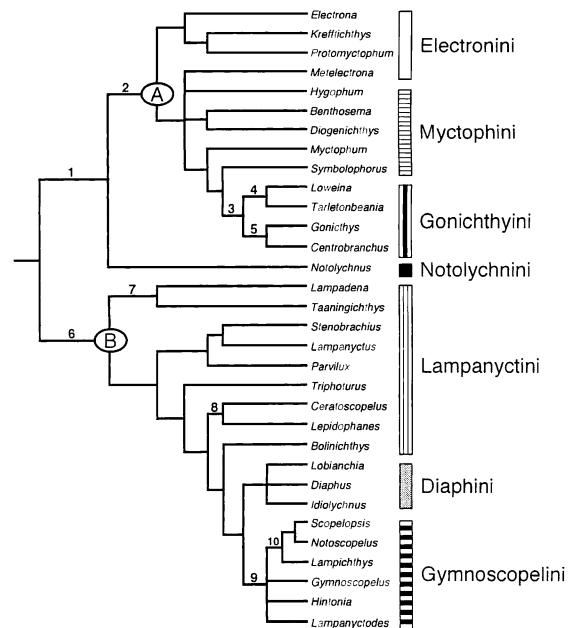
データ行列は発見探索法 (heuristic search) により解析した。解析手順は以下の通りである；(1) 付加する OTU の順序をランダムに選択して系統樹に順次付加（遂次 OTU 付加：stepwise addition）；(2) 全 OTU の付加が終了した段階で TBR 法 (tree bisection-reconnection) により分枝交換 (branch swapping)。形質配置の最適化は、DELTRAN には多くの問題があって積極的な根拠がある場合を除いては本法による最適化を行う必然性はないと言われていることから (三中, 1997), ACCTRAN でのみ行った。この作業を 10 回試行して、最終的に探索された最小ステップ数の分岐図を最節約樹とした。

以上、2 つのデータセットによる分岐解析によって得られた各々の分岐図ならびに形質個々の一一致指数 (consistency index: CI と ci), 保持指数 (retention index: RI と ri), および修正一致指数 (rescaled consistency index: RC と rc) を計算した。

#### 分岐図 1 : Paxton et al. (1984) の形質のみを用いた解析 (計 59 形質)

発見探索法を 10 回試行した結果、各々の試行で到達した最節約解は同一であった。すなわち、樹長 131 ステップの最節約樹が 16 本探索され、CI=0.44, RI=0.75, RC=0.38 であった。これら 16 本の最節約樹から作成した厳密合意樹 (strict consensus tree) を Figure 7 に示した。本解析で得られた結果は、Stiassny (1996) が同じデータ行列用いて得た結果とは樹長 (140 ステップ), および合意樹において *Lampichthys* 属と *Lampanyctodes* 属の位置が入れ換わる点で異なった。樹長に関しては、系統情報を含まない形質を含めて解析した場合に一致した。（*Lampichthys* 属と *Lampanyctodes* 属の系統的位置が入れ換わった原因は明らかでないが、この後で述べる解析 2 で得られた分岐図の樹形は Stiassny [1996] が報告した分岐図と同一であったので、本研究で解析に用いたデータ行列に入力ミスがあったとは考えられない。したがって、属名が類似することから、Stiassny が分岐図の原図を作成する際にタイプ・ミスしたものと思われる。）

このデータ行列に基づくと、Paxton et al. (1984) で示された分岐図 (Fig. 5) は樹長 151 ステップ以上



**Fig. 7.** A strict consensus tree of 16 equally most parsimonious (MP) trees generated by ten heuristic searches using 59 characters presented by Paxton et al. (1984), with Neoscopelidae as an outgroup. MP tree statistics as follows: tree length (TL)=131, consistency index (CI)=0.44, rescaled consistency index (RI)=0.75, retention index (RI)=0.38. Character change partitions show only unambiguous synapomorphies ( $ci=1.0$ ,  $ri=1.0$ ,  $rc=1.0$ ) except for characters 6 and 31. State "0" of character 6 was shared only by genera included in tribe Gymnoscopelini (branch number 9) (family Myctophidae). However, this character state was identical with the three outgroup genera (Neoscopelidae). Thus, if character 6 is recognized as a synapomorphy for tribe Gymnoscopelini, a single reversal (indicated by "r" in the synapomorphies listed below) on branch 9 must be accepted. Character 31 suggests the monophyly of *Notolychnus*+Myctophinae (branch 1), although the state of that character was undetermined in the outgroup. Each numbered branch is supported by synapomorphies as follows; **Branch 1**, 31 (1); **branch 2**, 2 (0→1); **branch 3**, 17 (0→1), 18 (0→1); **branch 4**, 57 (0→1); **branch 5**, 19 (0→1), 20 (0→1); **branch 6**, 3 (0→1), 31 (0); **branch 7**, 49 (0→1); **branch 8**, 13 (0→1); **branch 9**, 5 (0→1), 6r (1→0); **branch 10**, 37 (0→1).

となり、CI=0.44, RI=0.72, RC=0.31 となった。なお、樹長が確定できないのは、Paxton et al. (1984) で Notolychnini 族の系統的位置が不確定であることによる。

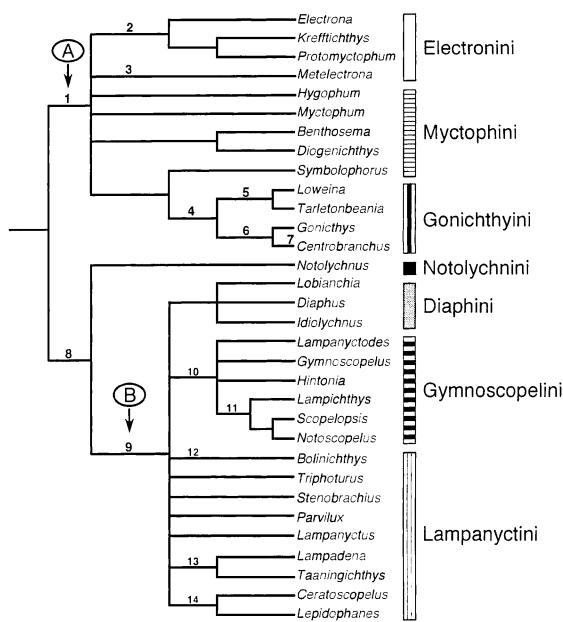
### 分岐図2：Stiassny (1996) の形質も加えた解析（計63形質）

発見探索法を10回試行した結果、各々の試行で到達した最節約解は同一であった。すなわち、樹長138ステップの最節約樹が264本探索され、CI=0.44, RI=0.77, RC=0.34となった。これら264本の最節約樹から作成した厳密合意樹をFigure 8に示した。本解析で得られた結果は、Stiassny (1996) が得た結果とは樹長(148ステップ)が異なるものの、厳密合意樹の樹形は一致した。樹長の不一致は、系統情報を含まない形質を解析に含め、かつDiaphus属の形質30をStiassny (1996)と同様「0 & 1」として解析した場合に一致した。このデータ行列によると、Paxton et al. (1984)で示された分岐図(Fig. 5)は樹長156ステップ以上となり、CI=0.44, RI=0.74, RC=0.33となった。

### 分岐図と共有派生形質

本解析の目的は分岐群を定義する共有派生形質を見出すことにある、分岐図上で形質の進化プロセスを調べることを目的にはしていない。そこで、解析に用いたすべての形質の進化プロセスを分岐図上に再現することはせず、逆転・並行進化のない共有派生形質( $ci=1.0, ri=1.0, rc=1.0$ )を見出すことに専念した。その結果、解析1では計13形質(形質2, 3, 5, 13, 17–20, 31, 37, 49, 57, 58)、解析2では計19形質(形質2, 3, 5, 13, 17–20, 27–29, 31, 37, 44, 48, 49, 54, 57, 58)が逆転・並行進化のない形質として探索された。また、計9形質(形質9, 14, 21, 23, 24, 33, 43, 59, 63)は固有派生形質( $ci=1.0, ri=0, rc=0$ )であり、解析から除いた。以上の形質を除くと、各形質の各指標の範囲は以下の通りであった：解析1,  $ci=0.20\text{--}0.67, ri=0.25\text{--}0.92, rc=0.10\text{--}0.56$ ；解析2,  $ci=0.20\text{--}0.50, ri=0.25\text{--}0.92, rc=0.06\text{--}0.46$ 。

2つのデータ行列から得られた分岐図では、2亜科ともに単系統群としてまとまった。Notolychnini族の系統的位置づけを除くと、各属の亜科レベルでの帰属はPaxton et al. (1984)の分岐図(Fig. 5)と一致した。ススキハダカ亜科の単系統性(Clade A)は形質2(融合して1つになった外肩甲骨)によって支持された。ススキハダカ亜科の単系統性は形質27(融合した第3上鰓骨歯板を欠く)によっても支持されうるが、本形質の形質状態はススキハダカ亜科の5属で不明である(Table 6)。一方、トンガリハダカ亜科の単系統性(Clade B)は形質3(擬



**Fig. 8.** A strict consensus tree of 264 equally most parsimonious (MP) trees generated by ten heuristic searches using 63 characters (59 reported by Paxton et al. (1984) and 4 by Stiassny (1996)), with Neoscopelidae as an outgroup. The MP tree statistics are as follows: TL=138, CI=0.44, RI=0.77, RI=0.34. Character change partitions show only unambiguous synapomorphies ( $ci=1.0, ri=1.0, rc=1.0$ ), except for character 30 (indicated by asterisk in the synapomorphies listed below). State “1” of the character 30 was not only shared by all of the genera within subfamily Lampanyctinae and *Notolychnus* (branch 8), but was also found in *Centrobranchus* (in myctophines). If character 30 is recognized as a synapomorphy for the clade Lampanyctinae+*Notolychnus*, a single reversal (marked by “r” below) must be accepted on branch 7. Each numbered branch is supported by synapomorphies as follows; **Branch 1**, 2 (0→1), 27 (0→1); **branch 2**, 44 (0→1); **branch 3**, 44 (0→1); **branch 4**, 17 (0→1), 18 (0→1), 44 (0→2); **branch 5**, 57 (0→1); **branch 6**, 19 (0→1), 20 (0→1); **branch 7**, 30r (0→1); **branch 8**, 28 (0→1), 29 (0→1), 30\* (0→1); **branch 9**, 3 (0→1), 31 (0→1); **branch 10**, 5 (0→1), 6r (1→0), 48 (0→1); **branch 11**, 37 (0→1); **branch 12**, 48 (0→1); **branch 13**, 49 (0→1); **branch 14**, 13 (0→1), 48 (0→1).

鎖骨床がある)によって支持された。形質31(Prc発光器の数が3つ以上)も亜科レベルでの共有派生形質となりうるが、本形質は外群の形質状態が不明である。

7族のうち単系統群としてまとまったのはススキハダカ亜科のGonichthyini族、ならびにトンガリハ

ダカ亜科のGymnoscopelini族とDiaphini族のみであり、Electronini族、Myctophini族、およびLampanyctini族は単系統群とはならなかった。またNotolychnini族の系統的位置づけも2つの解析で異なった(Figs. 7, 8)。Gonichthyini族の単系統性は形質17(吻端下に開口する口)と形質18(細い前眼下骨)によって支持され、Gymnoscopelini族の単系統性は形質5(下部尾鰭前鰭条の数が9–15本)によって支持された(Figs. 7, 8)。Gymnoscopelini族の単系統性は形質6(上主上顎骨をもつ)によつても支持されうるが、本形質の形質状態はHintonia属で不明であるうえ、その形質状態は外群と共有されている。3属を含むDiaphini族は解析では単系統群としてまとまつたものの、その単系統性を支持する共有派生形質を見出すことはできなかつた。

Notolychnini族とスキハダカ亜科の姉妹群関係(Fig. 7)は形質31によってのみ支持されるが、既に述べたように、本形質は外群の形質状態が不明である。一方、Notolychnini族とトンガリハダカ亜科の姉妹群関係は(Fig. 8)形質28と29によって支持されたが、これらの形質はスキハダカ亜科の5属とトンガリハダカ亜科の9属で形質状態が不明である(Table 6)。形質30もNotolychnini族+トンガリハダカ亜科の共有派生形質となりうるが、本形質の形質状態もスキハダカ亜科の1属とトンガリハダカ亜科の2属で形質状態が不明であり(Table 6)、スキハダカ亜科のCentrobranchus属で1回逆転している(Fig. 8)。

#### 亜科および族の共有派生形質と単系統性

今回の解析の結果明らかになったスキハダカ亜科、ならびにトンガリハダカ亜科の共有派生形質(各々形質2と形質3)はともに、Paxton (1972)によって亜科の識別形質として記載された形質である。これら2形質については外群の形質状態が明らかで逆転もなく、各々の亜科の単系統性を支持する明確な共有派生形質といえるだろう。一方、従来亜科レベルの識別形質として重要視されてきたPrc発光器の数(形質31)と仔魚の眼の形状(形質50)は、前者は外群の形質状態が明らかでないこと、後者はNotolychnini族とLobianchia属の形質状態が未決定であるうえ、トンガリハダカ亜科のTriphoturus属で1回の逆転があることから、各々亜科の共有派生形質としては問題が残る。ただし、形質31については、Notolychnini族がスキハダカ亜科とこの形質状態を共有するので

(Table 6)、外群がNotolychnini族+スキハダカ亜科と形質状態を共有していれば、トンガリハダカ亜科の単系統性を示す共有派生形質となる。形質50については、これまでに仔魚の報告がないソトオリイワシ科のSolivomer属、ハダカイワシ科のIdiolychnus属とHintonia属の仔魚が各々同定されることが望まれる。Stiassny (1996)が亜科の共有派生形質としてあげた形質(形質27–30)は、1回の逆転が観察される形質30を除けば、分岐図と形質状態の分布に矛盾がない。しかし、その実体は、形質状態が調べられてない諸属の形質状態が明らかになるまで評価できない。

1属1種からなるNotolychnini族を除く6族について、共有派生形質によって単系統性が支持されたのはGonichthyini族とGymnoscopelini族の2族のみであった。Gonichthyini族の単系統性は形質17(やや下向きに開口する口)と18(細い前眼下骨)によって支持され、Gymnoscopelini族の単系統性は形質5(下部尾鰭前鰭条の数が9から15本)によつても支持される。しかし、Gymnoscopelini族の形質5については、Lampanyctus属の一部の種(例えばL. acanthurusでは9–11本; Wisner, 1976)で同様の形質状態が認められるので、形質状態を見直す必要があるかもしれない。Gymnoscopelini族の単系統性は形質6(上主上顎骨を備える)によつても支持されうる。しかし、本形質は内群のHintonia属で形質状態が未決定であるうえ、その形質状態は外群と共有されていることから、Gymnoscopelini族の共有派生形質として扱うには彼らの共通祖先で1回の逆転を認めなければならない。

Notolychnini族の亜科レベルでの帰属については明らかにならなかつたが、今回用いた形質によれば、本族(種)がスキハダカ亜科、あるいはトンガリハダカ亜科の内部で派生した系統である可能性は低いものと思われる。Notolychnini族とスキハダカ亜科の姉妹群関係を示唆する形質31はPrc発光器の数という計数形質であり(Table 5)、形質状態の決定に再現性が期待できる理想的な形質である。しかし、Notolychnini族のPrcの配置パターンは他のハダカイワシ科魚類では観察されない本族(種)固有なものであり、「数」という形質状態のみでこの形質を評価すること、さらには本形質のみをNotolychnini族とスキハダカ亜科の姉妹群関係を示す共有派生形質とすることは危険であろう。一方、Notolychnini族とトンガリハダカ亜科の姉妹群関係を示唆する形質28と29は骨格形質であり、形質状態の記載についても問題はないようと考え

られるが、両形質ともに形質状態が未決定の属が14属もある(Table 6)。

以上、解析の結果得られた分岐図に基づく分岐群の共有派生形質の探索により、これまでの研究で提示されてきた2亜科6族(+*Notolychnini*族)のうち、分岐学的に支持される(共有派生形質によって単系統性が支持される)分岐群はススキハダカ亜科、トンガリハダカ亜科、*Gymnoscopelini*族、*Gonichthyini*族の計4群のみであり、他のグループについては解析では単系統群として復元される*Diaphini*族を除けば、共有派生形質もなく単系統性も明らかではないことが判明した。また*Notolychnini*族の亜科レベルでの系統的帰属についても依然不明である。以下では、形態形質を用いたハダカイワシ科魚類の系統推定の何が問題なのかを、2つの観点から議論する。

#### 問題点その1 「属」をOTUとした系統解析

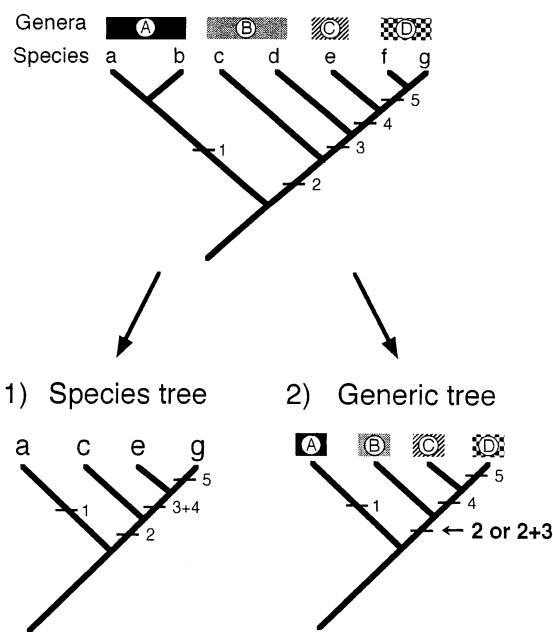
これまで論じてきたように、ハダカイワシ科魚類の系統学的研究は属をOTUとして行われてきた。しかし、属のような高次分類群をOTUとした系統解析には、以下に述べるような2つの問題があると考えられる。第一が形質のコーディングに関する問題で、第二はOTUとして採用する高次分類群の単系統性に関する問題である。

今回の解析に用いたデータ行列(Table 6)を見ると、形質によっては形質状態が未決定(データ行列中では“?”)のものがある。これら未決定の形質状態には2つのタイプがあり、1つはその属の形質が観察されていないために不明となっているもの、もう1つはその属の内部で複数の形質状態が混在して観察されるものである。形質状態が未決定のStiassny(1996)の4形質(形質27–30)は前者の例であるが、この場合は標本を観察して形質状態を決定すればよい。一方、後者の場合は多くの種を含む属をOTUとする限り解決のしようがない。Table 6で形質状態未決定とされたもの多くがこのタイプの形質である。具体例として、まず*Lobianchia*属の仔魚の眼の形状(形質50)と眼下のコロイド組織の有無(形質61)を取りあげる。*Lobianchia*属には*Lobianchia gemellarii*と*L. dofleini*の2種が知られ(Nafpaktitis, 1968, 1978; Moser et al., 1984)、両者ともに仔魚の形態が報告されている(Moser and Ahlstrom, 1974; Moser et al., 1984)。*Lobianchia*属はトンガリハダカ亜科の*Diaphini*族に属するが、興味深いことに、*L. dofleini*の仔魚は原則

的にススキハダカ亜科の仔魚の特徴とされる「楕円形でコロイド組織を備える眼」を備える。ところが、本属のもう一方の種である*L. gemellarii*の仔魚の眼はほとんど円形でコロイド組織もなく、トンガリハダカ亜科一般に観察される形質状態を備える。眼の形状が円形か楕円形(形質50で各々形質状態0と1)、眼下にコロイド組織を備えないか備える(形質61で各々形質状態0と1)という、各々の形質の2つの形質状態を同属の2種が備えているため、本属ではこれら2形質の形質状態が一意的に決定できない(Table 6)。同様に、*Hypophthalmus*属には3タイプの仔魚が認められ、タイプ毎に眼の形状が著しい楕円、楕円、ほぼ円形と異なるにもかかわらず(Moser and Ahlstrom, 1974; Moser et al., 1984; Yamaguchi et al., 2000)，本属仔魚の眼球の形状は「1」、すなわち「楕円」として一括されている(Table 6)。このように、高次分類群をOTUにすると、まず形質のコーディングに際して問題が生じる。

第二の高次分類群の単系統性に関する問題は図を使って説明する。Figure 9の上段の分岐図は、4属(A–D)7種(a–g)からなる仮想的な分類群の系統分岐関係を示している。分岐図の内部枝に割りふった番号(1–5)は、各分岐群の単系統性を支持する共有派生形質である。この分類群から4つのOTUを選んで分岐解析した結果の例を2つ、下段に示した。左の例(Fig. 9–1)では、4属の各々から1種ずつ代表種を選んで分岐解析をしている。この場合、各々の分岐群の単系統性は共有派生形質によって矛盾なく説明される。一方、右の例(Fig. 9–2)ではOTUのサンプリングを属で行っている。この場合、B属+C属+D属の単系統性は形質2によって支持される。しかし、形質1によって単系統性が支持されるA属や形質5によって支持されるD属、および1種のみからなるC属などとは対照的に、B属は側系統群(paraphyletic group)であることから、形質3の共有関係についてこの属の直下の内枝の形質状態が決定できない(B属は形質3をもたない種cと、形質2と3をもつ種dからなる)。この内枝の共有派生形質をより厳密に表記すると「2または2+3」であり、形質3の共有関係が互いに異なる2つのOTU(種cとd)を、見かけ上単系統群として取りまとめていることが分かる。すなわち、分岐学的に見て、B属には客観的な存在根拠がない。

高次の分類ランクに括られたグループはなかば暗黙のうちに「単系統群」であると信じられてしま



**Fig. 9.** Two examples of taxon sampling: cladogram comprises seven species (a–g) included in four genera (A–D). In case 1, sampled at species' level, taxon sampling is successful because all internal nodes are defined by distinctive synapomorphies. In contrast, case 2, which represents generic level taxon sampling, is problematic because it includes a “paraphyletic” group genus B. Clade B+C+D is defined by character 2. However, because genus B including two species in which character 3 is present or absent, the synapomorphy representing clade B+C+D should be noted as “2 or 2+3”, which fails to provide a sufficiently objective basis for the clade.

う傾向があるが、「単系統群」とは共有派生形質によって矛盾なく定義されるグループを指す。普通はそうだが、ハダカイワシ科魚類の場合も他の魚類と同様に、属として認知されるグループは成魚の標本観察に基づく分類学的研究によって設立された。ところが、ハダカイワシ科には、*Myctophum*属に代表されるように成魚の形態的特徴が均質でも仔魚形態が著しく多様化しており、仔魚形質に基づく複数の進化系列の存在が示唆されるような属がある(Moser and Ahlstrom, 1974; Moser et al., 1984)。そして、このような属の単系統性を検証する研究は、分子系統解析によって*Hygophum*属の単系統性を強く支持する結果を得た Yamaguchi et al. (2000) を除き、これまでのところ行われていない。その単系統性を支持する根拠(共有派生形質)がない以上、属をOTUとした分類群

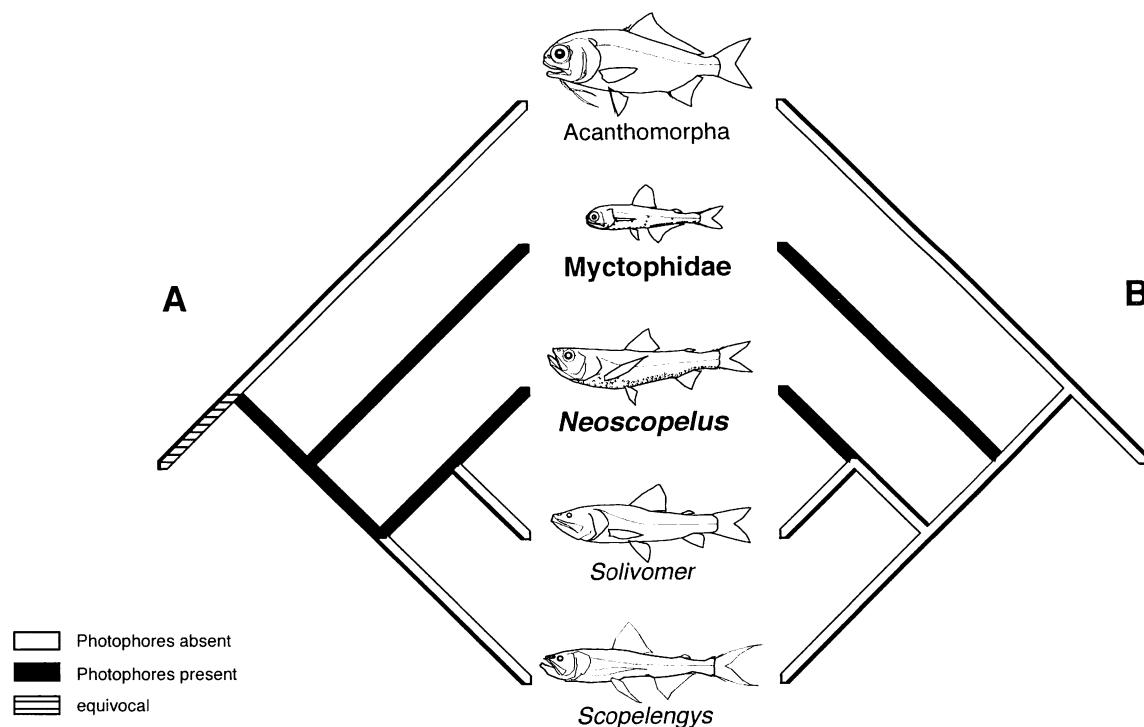
のサンプリングには明らかに問題があるだろう。

以上であげた2つの問題点は、種をOTUにすることで解決できる。*Lobianchia*属仔魚の眼を例にした形質のコーディングの問題は、*L. dofleini*と*L. gemellarii*の各々について形質をコーディングすればよい。また、B属の問題は種cがOTUであれば形質2によって(Fig. 9-1)、種dがOTUであれば形質2と3によって、各々の種が含まれる分岐群の単系統性を定義することが可能である。もし属のような高次分類単位をOTUにするのであれば、OTUとする高次分類群の単系統性が事前に保証されなければならない。

## 問題点その2 形質の相同性：ハダカイワシ目魚類の発光器

ハダカイワシ科魚類の発光器の配置パターンは、この分類群の進化の方向を示す形質として重視され、その進化プロセスには2つの仮説がある。一方はMoser and Ahlstrom (1972)が提唱した仮説である。彼らの仮説では、本科魚類の発光器の配置パターンは、*Scopelopsis multipunctatus*に観察されるような体表上に比較的小型の発光器がまんべんなく配置する状態を原始形質状態とし、腹部の発光器を残して他の部分の発光器が消失するとともに、残った発光器が大型化することによって進化したものと推定されている。ハダカイワシ科にはFigure 1に示したような一次発光器の他に、二次発光器と呼ばれる小型の発光器を体表にもつ種がいる。二次発光器を備える種はトンガリハダカ亞科にのみ出現することから(形質39)、Moser and Ahlstrom (1972)はスキハダカ亞科よりもトンガリハダカ亞科の方が系統的に古いと想定した。

もう一方の仮説は、腹側に多くの発光器が配列する状態を原始形質状態とし、これら腹側に集中して配置した発光器のいくつかがより背側へと移動することで現在の配置パターンが獲得されたと想定するものである(Fraser-Brunner, 1949; Paxton, 1972)。伝統的なこの仮説の原始形質状態は、やはり伝統的にハダカイワシ科の姉妹群であると考えられてきたソトオリイワシ科の発光器が腹側に集中して配列することを根拠としており、ハダカイワシ科において発光器が腹側に集中して配置する種を多く含むElectronimi族の属するスキハダカ亞科がトンガリハダカ亞科よりも古い系統であると考えられてきた。Paxton et al. (1984)もいくつかの発光器の配置パターンの形質状態について、腹



**Fig. 10.** Evolution of photophores in the order Myctophiformes based on two criteria for parsimony. The derived condition “black (photophore present)” reconstructed based on the “Dollo parsimony (A)” and the “unordered parsimony (known as Fitch parsimony) (B)” (see Felsenstein, 1983 for each criterion). Hypothesis A assumes a restrictive model of evolution where in a photophore (evolution from “white” to “black”) occurs only once, whereas photophore loss occurs more than once (twice in this case). As a result, at least two (two independent losses), or three steps (one gain and two independent losses) are required. Hypothesis B requires only two steps, being two independent gains of a photophore. The cladistic relationship for three neoscopelid genera follows Stiassny (1996) (Fig. 3). Both reconstructions were done using MacClade ver. 3.06 (Maddison and Maddison, 1992).

側から見て高位（背側）に発光器が配列する状態を派生形質状態とした（形質 32, 34, 36, 38）。

以上で述べた2つの仮説は、前者がハダカイワシ科魚類の発光器の配置パターンの進化をあくまで「ハダカイワシ科の系統内部」で考えるのに対し、後者はソトオリイワシ科とハダカイワシ科の発光器が「相同な形質」であるという前提が保証されない限り成立しない点で大きく異なる。ソトオリイワシ科とハダカイワシ科の発光器の相同性についてはこれまでにも疑問がもたれてきたが（Paxton et al., 1984; Stiassny, 1996），発光器の獲得をソトオリイワシ科とハダカイワシ科の姉妹群関係（ハダカイワシ目の単系統性）を示す共有派生形質とした R. K. Johnson (1982) のように (Table 2)，基本的には相同な形質であると想像してきた。しかし、實際にはソトオリイワシ科魚類のうち発光器を備えるのは *Neoscopelus* 属の3種にすぎず、他の2属3

種は発光器を備えない。Stiassny (1996) が推定したハダカイワシ目の分岐図 (Fig. 2)に基づくと、*Neoscopelus* 属魚類とハダカイワシ科魚類の発光器が各々独立に進化したホモプラシーである可能性を考慮する必要も出てくる。この点についてもう少し考察する。

Figure 10 に2つの最節約原理に基づいて推定した発光器の進化プロセスを示した。分岐図において白抜きの枝は発光器を備えない系統、黒塗りの枝はこれを備える系統を示し、斜線の枝は形質状態が決定できないことを示している。向かって左の分岐図では発光器の進化プロセスは「ドロの最節約原理 (Dollo parsimony)」に基づいて復元された (Fig. 10A)。この原理では、共有派生形質のすべてが固有に派生することを要求し（共有派生形質は系統樹上で一度しか出現しない）、これらの共有派生形質は逆転できるが、一回逆転すると二度

ともとへは戻れない（したがって並行的に派生形質になることはない）と仮定する（Felsenstein, 1983; 宮, 1992）。つまり、神経支配によって自家発光する発光器（Ray, 1950; Barnes and Case, 1974; Herring, 1982）のような精密な器官はめったに進化するものではないが、一度進化した後で二次的に失われることはあると仮定するわけである。この仮定に基づくと、ハダカイワシ目の発光器は本目魚類の共通祖先ではすでに獲得されていたが、ソトオリイワシ科の2属（*Solivomer* と *Scopelengys*）で2回、独立して失われたと推定される（Fig. 10A）。*Neoscopelus* 属とハダカイワシ科の発光器の相同性は、両者の発光器がこのようなプロセスで進化した場合に保証される。

一方、右の分岐図では「配列未決定の最節約原理（unordered parsimony）」、あるいは「フィッチの最節約原理（Fitch parsimony）」と呼ばれる最節約原理に基づいて発光器の進化プロセスを復元した（Fig. 10B）。この原理では形質の進化の方向性に関して制約がなく、形質は無制限に逆転することができる。つまり、ドロの最節約原理とは逆に、発光器のような精密かつ複雑な器官であっても、そのような器官の獲得が適応上有利ならば容易に進化すると仮定する。この仮定に基づく復元では、発光器はハダカイワシ科と *Neoscopelus* 属で2回、独立に獲得されたことが示されている（Fig. 10B）。発光器がこのようなプロセスで進化した場合、ハダカイワシ科と *Neoscopelus* 属の発光器は両系統で独立に進化したホモプラシーであると認知され、系統解析に用いることには問題が生じてくる。真骨類系においては化学発光型の発光器が並行的に進化している（Hastings, 1983; Herring, 1987）。したがって、いわゆる「深海魚」が発光器を適応的に獲得することはそれほど珍しいことではなく（McAllister, 1967）、ハダカイワシ科と *Neoscopelus* 属で発光器が並行進化した可能性も十分に考えられる。発光器に関する14個の形質（形質31–44）と発光組織に関する5つの形質（45–49）のうち、発光器の配置パターンと数に関する計13形質（31–38, 40–44）の形質状態がソトオリイワシ科の3属では未決定となっているが（Table 6），これは、形質状態の決定に際してソトオリイワシ科とハダカイワシ科の発光器を単純に比較できなかったことを示唆しているように思われる。ソトオリイワシ科において形質状態が決定されている残りの6形質（形質39, 45–49）は各々の器官の有無に関する形質状態であり、これらを備えないソトオリイワシ科の3

属では暫定的に形質状態が与えられているにすぎない。間接的ではあるが、こういった事情からも両分類群間の発光器の相同性については疑問が残らざるをえない。

上で述べた発光器の進化プロセスに関する2つの仮説のうち、ドロの最節約原理に基づく仮説は祖先形質状態が一意的に推定できず、想定する祖先形質状態によって2ステップ（「発光器あり」を祖先形質状態とする場合）、または3ステップ（「発光器なし」を祖先形質状態とする場合）を必要とする。しかし、櫛鱗類の姉妹群であるヒメ目には *Neoscopelus* 属魚類やハダカイワシ科魚類のような発光器を備える種が見いだせないことから（発光組織をもつものは少数いる），祖先形質状態は「発光器なし」と考える方が妥当である。このように仮定すると、ドロの最節約原理に基づく発光器の進化仮説はフィッチの最節約原理に基づく仮説（*Neoscopelus* 属とハダカイワシ科で独立に発光器が獲得された）よりも1ステップ多く必要とするため、最節約原理に基づく限り後者がより優れた仮説であると結論づけられてしまう。しかし実際には、ハダカイワシ科魚類二百数十種のうち明らかに二次的に発光器を失ったと想像される種（*Taenigichthys paurolychnus*; Davy, 1972），あるいは著しく発光器を減じている種（*Lampadena anomala*; Nafpaktitis and Paxton, 1968）が存在することは、ドロの最節約原理に基づく仮説と整合的であり、この問題が「最節約原理」のみに基づいては解決できないことを示唆している。*Neoscopelus* 属魚類とハダカイワシ科魚類の発光器の相同性に関する問題は、ソトオリイワシ科魚類の系統分岐関係が判明すれば明らかになるというわけではなく、発光器の個体発生に伴った発現パターンや組織学的構造の比較観察などによる総合的な評価が必要となる。ここでは発光器を例に形質の相同性について論じたが、相同性の問題を抱えた形質は潜在的には他にもあるはずであり、形質の記載にあたってはこの問題をつねに念頭におく必要があるだろう。

### 今後の研究課題

形態形質を用いて分岐図を構築し、その結果判明した分岐群を共有派生形質によって定義することに問題はないが、その分岐図上で解析に用いた形質の進化を検証することには論理循環の問題がある（三中, 1997）。「なぜ系統分岐関係を推定するのか？」に対する答えが、「系統樹上に配置される

様々な形質の進化過程を復元すること」にあるとすれば、そのような形質を用いて推定された系統樹上でそれらの進化プロセスを調べるために論理循環があるのは自明である。各種分子形質が系統解析に容易に導入できるようになった現在では、形態形質の進化プロセスは分子系統樹に基づいて議論されるべきであろう (Larson, 1991; 三中, 1997; 西田, 1999)。以上をふまえた上で、今後検討すべき課題を以下で述べる。

まず、種を OTU とした形質のコーディングを行う必要がある。Zahuranec (1980) や Oliver and Beckley (1997) は *Lampanyctus* 属などの形質のコーディングを種を対象に行っているが、このような試みが、とくに単系統性が疑われる属 (*Myctophum* など) についてもなされるべきである。これと並行して、新たな形質も探索すべきであろう。これまでに用いられてきた骨格形質や発光器の配置パターン、仔魚形質などを再調査するとともに、筋肉系や内蔵系など、これまでに観察されてこなかった形質の観察が望まれる。また、頑健な分子系統樹に基づく形態形質の系統学的評価も検討すべき重要な課題の1つであろう。

さらに、種間における形質の相同性を評価することも必要である。とくに、*Neoscopelus* 属魚類とハダカイワシ科魚類の発光器の相同性を明らかにすることは、ハダカイワシ目魚類の発光器の進化を研究するうえで避けて通ることのできない重要な課題である。発光器は適応的に並行進化した可能性がある。そのような形質の相同性に関する評価は、精度の高い系統樹に基づき、さまざまな視点から総合的かつ詳細に検討されることが望まれる (Wake and Larson, 1987; Wake, 1991; Wake and Marks, 1993)。

### 謝 辞

本稿の執筆を強く奨めてくださった宮 正樹氏 (千葉中央博), ならびに学生時代より私の研究を暖かく見守って下さった渡邊良朗氏 (東大海洋研), 沖山宗雄氏 (現国立科博), および西田 陸氏 (東大海洋研) に深く感謝いたします。J. R. Paxton 氏 (オーストラリア博物館) からは、彼が共同研究者とともにってきたハダカイワシ科魚類の系統分類学的研究に関する筆者の質問についてコメントをいただきました。また、G. S. Hardy 氏 (ニュージーランド・テムズ在住) には英文を校閲していただき、2人の校閲者諸氏、ならびに嶋田 正和氏 (東大) は原稿を全体に渡って校閲して的

確なコメントを下さいました。ここに深く感謝いたします。最後に、本稿を執筆するにあたり、東京大学海洋研究所の分子海洋科学分野ならびに資源生態分野の方々、とくに、渡辺勝敏氏 (現奈良女子大) と渡部諭史氏との議論は欠くことのできない刺激となりました。以上の方々に厚くお礼申し上げます。

### 引 用 文 献

- Ahlstrom, E. H., H. G. Moser and M. J. O'Toole. 1976. Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish, *Lampanyctodes hectoris* (Günther), off the west coast of Southern Africa with a discussion of phylogenetic relationships of the genus. Bull. South. Cal. Acad. Sci., 75: 138–152.
- 新井良一. 1988. 魚類の系統分類と分歧分類学. 上野輝彌・沖山宗雄 (編著), pp. 4–33. 現代の魚類学. 朝倉書店, 東京.
- Badcock, J. and N. R. Merrett. 1976. Midwater fishes in the eastern North Atlantic—I. Vertical distribution and associated biology in 30°N, 23°W, with developmental notes on certain myctophids. Prog. Oceanogr., 7: 3–58.
- Barnes, A. T. and J. F. Case. 1974. The luminescence of lanternfish (Myctophidae): Spontaneous activity and responses to mechanical, electrical, and chemical stimulation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 15: 203–221.
- Becker, V. E. 1983. Myctophid fishes of the world ocean. Science Publishers, Moscow. 248 pp. (In Russian.)
- Butler, J. L. and E. H. Ahlstrom. 1976. Review of the deep-sea fish genus *Scopelengys* (Neoscopelidae) with a description of a new species, *Scopelengys clarkei*, from the central Pacific. Fish. Bull., 74: 142–150.
- Clarke, T. A. 1973. Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. Fish. Bull., 71: 401–434.
- Clarke, T. A. and P. J. Wagner, 1976. Vertical distribution and other aspects of the ecology of certain mesopelagic fishes taken near Hawaii. Fish. Bull., 74: 635–645.
- Davy, B. 1972. A review of the lanternfish genus *Taaningichthys* (family Myctophidae) with the description of a new species. Fish. Bull., 70: 67–78.
- Felsenstein, J. 1983. Parsimony in systematics: Biological and statistical issues. Ann. Rev. Ecol. Syst., 14: 313–333.
- Fitch, J. E. and R. L. Brownell, Jr. 1968. Fish otolith in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. J. Fish. Res. Bd. Canada, 25: 2561–2574.
- Fraser-Brunner, A. 1949. A classification of the fishes of the family Myctophidae. Proc. Zool. Soc. London, 118: 1019–1106.
- Gartner, Jr. J. V., T. L. Hopkins, R. C. Baird and D. M. Milliken. 1987. The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. Fish. Bull., 85: 81–98.
- Gjøsæter, J. and K. Kawaguchi. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fish. Tech. Pap., 193: 1–155.

- Gregory, W. K. and G. M. Conard. 1936. Pictorial phylogenies of deep sea Isospondyli and Inomi. *Copeia*, 1936: 21–36.
- Hastings, J. W. 1983. Biological diversity, chemical mechanisms, and the evolutionary origins of bioluminescent systems. *J. Mol. Evol.*, 19: 309–321.
- Herring, P. J. 1982. Aspects of the bioluminescence of fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 20: 415–470.
- Herring, P. J. 1987. Systematic distribution of bioluminescence in living organisms. *J. Biolumines. Chemilumines.*, 1: 147–163.
- Johnson, G. D. 1992. Monophyly of the euteleostean clade—Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata. *Copeia*, 1992: 8–25.
- Johnson, R. K. 1982. Fishes of the families Evermannellidae and Scopelarchidae: Systematics, morphology, interrelationships, and zoogeography. *Fieldiana (Zool.) New Ser.*, 12: 1–252.
- Jouventin, P., D. Capdeville, F. Cuenot-Chaillet and C. Boiteau. 1994. Exploitation of pelagic resources by a non-flying seabirds: Satellite tracking of the king penguin throughout the breeding cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 106: 11–19.
- Karnella, C. 1987. Family Myctophidae, lanternfishes. *Smith. Contrib. Zool.*, 452: 51–168.
- 川口弘一. 1974. 魚類マイクロネクトン. 丸茂隆三(編著), pp. 173–190. 海洋学講座10: 海洋プランクトン. 東京大学出版会, 東京.
- Kawaguchi, K. and J. Mauchline. 1982. Biology of myctophid fishes (family Myctophidae) in the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Biol. Oceanogr.*, 1: 337–373.
- 小坂昌也・久保田正・小椋将弘・尾田健彦・中井甚二郎. 1969. 駿河湾産サクラエビの捕食魚に関する研究. 東海大紀要海洋, 2: 87–101.
- Larson, A. 1991. A molecular perspective on the evolutionary relationships of the salamander families. *Evol. Biol.*, 25: 211–277.
- Lauder, G. V. and K. F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150: 95–197.
- Maddison, W. P. and D. R. Maddison. 1992. MacClade, Ver. 3. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Marshall, N. B. 1960. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discov. Rep.*, 27: 1–121.
- Marshall, N. B. 1979. Developments in deep-sea biology. Blandford Press, Dorset. x+566 pp.
- McAllister, D. E. 1967. The significance of ventral bioluminescence in fishes. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 24: 537–554.
- McAllister, D. E. 1968. The evolution of branchiostegals and associated gular, opercular and hyoid bones and the classification of teleostome fishes, living and fossil. *Bull. Nat. Mus. Canada*, 221: 1–239.
- Miller, R. R. 1947. A new genus and species of deep-sea fish of the family Myctophidae from the Philippine Islands. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 97: 81–90.
- 三中信宏. 1997. 生物系統学. 東京大学出版会, 東京.
- xiv+458 pp.
- 宮 正樹 (訳). 1992. 系統分類学入門：分岐分類学の基礎と応用. 文一総合出版, 東京. x+201 pp. (原著: Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures. Special Publ. No. 19., Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., Lawrence. x+158 pp.)
- 宮 正樹・西田周平・沖山宗雄(共訳). 1991. 系統分類学：分岐分類の理論と実際. 文一総合出版, 東京. xvi+529 pp. (原著: Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York. xvi+439 pp.)
- Miyashita, T. and K. Fujita. 2000. Two series of parapophyses in neoscopelid fishes (Teleostei: Myctophiformes). *Ichthyol. Res.*, 47: 143–148.
- Moser, H. G. and E. H. Ahlstrom. 1970. Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California Current. Part 1. Species with narrow-eyed larvae. *Bull. Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Sci.*, 7: 1–145.
- Moser, H. G. and E. H. Ahlstrom. 1972. Development of the lanternfish, *Scopelopsis multipunctatus* Brauer 1906, with a discussion of its phylogenetic position in the family Myctophidae and its role in a proposed mechanism for the evolution of photophore patterns in lanternfishes. *Fish. Bull.*, 70: 541–564.
- Moser, H. G. and E. H. Ahlstrom. 1974. Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: The Myctophidae, a case study. *Fish. Bull.*, 72: 391–413.
- Moser, H. G., E. H. Ahlstrom and J. R. Paxton. 1984. Myctophidae: Development. Pages 239–244 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- Nafpaktitis, B. G. 1968. Taxonomy and distribution of the lanternfishes, genera *Lobianchia* and *Diaphus*, in the North Atlantic. *DANA Rep.*, 73: 1–131.
- Nafpaktitis, B. G. 1977. Family Neoscopelidae. Pages 1–12 in R. H. Gibbs, Jr. ed. Fishes of the western North Atlantic, No. 1 (Part 7). Mem. Sears Found. Mar. Res. Yale Univ., New Haven.
- Nafpaktitis, B. G. 1978. Systematics and distribution of lanternfishes of the genera *Lobianchia* and *Diaphus* (Myctophidae) in the Indian Ocean. *Bull. Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Sci.*, 30: 1–92.
- Nafpaktitis, B. G. and J. R. Paxton. 1968. Review of the lanternfish genus *Lampadena* with a description of a new species. *Bull. Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Contrib. Sci.*, 138: 1–29.
- Nelson, G. J. 1972. Comments on Hennig's "Phylogenetic Systematics" and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.*, 21: 364–374.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world, 3rd ed. John Wiley & Sons, New York. xvii+600 pp.
- 西田 睦. 1999. 自然史研究における分子的アプローチ. 松浦啓一・宮 正樹(編著), pp. 99–116. 魚の自然史：水中の進化. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

- Okiyama, M. 1984a. Myctophiformes: Development. Pages 206–218 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- Okiyama, M. 1984b. Myctophiformes: Relationships. Pages 254–259 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- Oliver, M. P. and L. E. Beckley. 1997. Larval development of *Lampanyctus* species (Pisces: Myctophidae) from the southwestern Indian Ocean, and species groups based on larval characters. Bull. Mar. Sci., 60: 47–65.
- Paxton, J. R. 1967. A distribution analysis of the lanternfishes (family Myctophidae) of the San Pedro Basin, California. Copeia, 1967: 422–440.
- Paxton, J. R. 1972. Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). Bull. Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Sci., 13: 1–81.
- Paxton, J. R. 1979. Nominal genera and species of lanternfishes (family Myctophidae). Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Contrib. Sci., 322: 1–28.
- Paxton J. R., E. H. Ahlstrom and H. G. Moser. 1984. Myctophidae: Relationships. Pages 239–244 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- Pearcy, W. G., E. E. Krygier, R. Mesecar and F. Ramsey. 1977. Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. Deep–Sea Res., 24: 223–245.
- Ray, D. L. 1950. The peripheral nervous system of *Lampanyctus leucopsarus*. J. Morph., 87: 61–178.
- Rosen, D. E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. Pages 397–513 in Greenwood, P. H., R. S. Miles and C. Patterson, eds. Interrelationships of fishes. J. Linn. Soc. (Zool.) 53. Suppl. 1. Academic Press, London.
- Rosen, D. E. 1982. Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. Am. Zool., 22: 261–273.
- Rosen, D. E. 1985. An essay on euteleostean classification. Am. Mus. Novit., 2782: 1–57.
- Stiassny, M. L. J. 1986. The limits and relationships of the acanthomorph teleosts. J. Zool. London (B), 1: 411–460.
- Stiassny, M. L. J. 1996. Basal ctenosquamate relationships and the interrelationships of the myctophiform (Scopelomorph) fishes. Pages 405–426 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego.
- 白井 滋. 1999. さかなの由来が知りたい：分岐論の実際とその周辺. 松浦啓一・宮 正樹（編著），pp. 3–23. 魚の自然史：水中の進化. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 須田有輔. 1991. 日本産マアジ *Trachurus japonicus* の骨格系. Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist., 10: 53–89.
- Swofford, D. L. 1999. “PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, Ver. 4.0b2a,” Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- 上野輝彌. 1975. 魚類. 鹿間時夫（編），pp. 181–242. 新版 古生物学III. 朝倉書店, 東京.
- Wake, D. B. 1991. Homoplasy: The result of natural selection, or evidence of design limitation? Am. Natur., 138: 543–567.
- Wake, D. B. and A. Larson. 1987. Multidimensional analysis of an evolving lineage. Science, 238: 42–48.
- Wake, D. B. and S. B. Marks. 1993. Development and evolution of plethodontid salamanders: A review of prior studies and a prospectus for future research. Herpetologica, 49: 194–203.
- 渡辺久也. 1960. マグロ・カジキ類の食餌組成の海域的相違について. 南海水研報, 12: 75–84.
- Wisner, R. L. 1963. A new genus and species of myctophid fish from the south-central Pacific ocean, with notes on related genera and the designation of a new tribe, Electronini. Copeia, 1963: 24–28.
- Wisner, R. L. 1976. The taxonomy and distribution of lanternfishes (family Myctophidae) of the eastern Pacific Ocean. NORDA Rep., 3: 1–229.
- Yamaguchi, M., M. Miya, M. Okiyama and M. Nishida. 2000. Molecular phylogeny and larval diversity of the lanternfish genus *Hygophum* (Teleostei: Myctophidae). Mol. Phylogenet. Evol., 15: 103–114.
- Zahuranec, B. J. 1980. Zoogeography and systematics of the lanternfishes of the genus *Nannobrachium* (Lampanyctini: Myctophidae). Unpubl. Ph. D. Dissertation. George Washington Univ., Washington, D.C.