

カライワシ類 (Elopomorpha) を中心とした 下位真骨類の系統

井上 潤¹・宮 正樹²

¹ 〒164-8639 中野区南台1-15-1 東京大学海洋研究所

² 〒260-8682 千葉市中央区青葉町955-2 千葉県立中央博物館

(2001年3月15日受付；2001年5月16日改訂；2001年5月21日受理)

キーワード：下位真骨類の分類体系，カライワシ類の単系統性，レプトケファルス幼生，ミトゲノム

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2001

Jun G. Inoue* and Masaki Miya. 2001. Phylogeny of the basal teleosts, with special reference to the Elopomorpha. Japan. J. Ichthyol., 48 (2): 75-91.

Abstract Higher-level relationships of the basal teleosts are reviewed, with particular reference to the monophyly and interrelationships of the Elopomorpha. Since Greenwood et al. established in 1966 the Elopomorpha on the basis of eight putative synapomorphies, many authors have discussed validity of their monophyly through comparative observations of osteology, ontogeny, microstructure of spermatozoa, and physiology. Such circumstantial evidence have remained controversial, because none of them have reconstructed their phylogeny using character matrices derived from both morphological and molecular data. The same is true of long-standing controversy over phylogenetic positions of the Elopomorpha among major basal teleostean lineages, many authors simply demonstrating their “views” in the form of cladograms with putative synapomorphies until quite recently. Considering their morphological heterogeneity (from very primitive elopomorphs to highly derived eels) and ancient origins that presumably goes back to over a hundred million years ago, we concluded that corroboration of monophyly and determination of the phylogenetic position of the Elopomorpha should be based on comparisons of longer DNA sequences from many purposefully-chosen species. Recent development of a PCR-based approach for sequencing the fish mitochondrial genomes would be the most promising candidate for providing such data within a short period of time and they have actually resolved the latter problem in a recent study.

*Corresponding author: Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan (e-mail: jinoue@ori.u-tokyo.ac.jp)

真骨類 (Teleostei) は脊椎動物の中でも最も多様化したグループで、38目、426科、4064属に位置づけられる23,500を超える種（現生魚類のおよそ96%を占める）から構成されている (J. Nelson, 1994)。いくつかの異論があるとはいえ (Kumazawa et al., 1999を参照)、真骨類の起源は化石記録に基づき三畳紀後期のおよそ2億2千万-2億年前にまで遡ることができ (Carroll, 1988)、その単系統性については数多くの形態形質により確認されてきた (de Pinna, 1996)。また、ガーのなかま

(Lepisosteidae) やアミア (*Amia calva*)、そして他の化石種が単独で、あるいはさまざまな組み合わせで真骨類の姉妹群候補としてあげられてきた (Gardiner et al., 1996)。この莫大な多様性をもつ真骨類の系統学的研究が盛んになったのは、P. H. Greenwood, D. E. Rosen, S. H. Weitzman, G. S. Myersら4名の魚類学者による記念碑的論文 “Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms” (Greenwood et al., 1966) が出版された後のことであるが、それ以前にも分類群

間の進化的関係 (evolutionary relationships) が樹状図を用いて表現され、新たな分類体系を提示する際の論拠として用いられてきた (たとえば Romer, 1945).

このような初期の真骨類高次分類体系では、原始的な体制から中間的な段階を経て最も進歩的な体制に至るといって、一連の進化的段階群 (evolutionary grade) を認識することにより分類群の存在が正当化されてきた (松原 [1955: 1-59] の総説を参照). その影響は分岐学の理論が英語圏で発表された (Hennig, 1966) 後も色濃く残っており、たとえば真骨類の分類体系を機能形態学の視点から再構築しようとした Gosline (1971: 95) は、便宜的なものであるとことわっているとはいえ、真骨類を低位群 (lower group)、中位群 (intermediate group)、そして高位群 (higher group) に大きく分け、あたかも下位のグループから上位のグループが直接進化してきたかのような解説を行っている. 真骨類の莫大な多様性を体系的に認識するためにはこのような分類も便利ではあったが、分類体系は単系統群 (monophyletic group) 同士の姉妹群関係 (sister-group relationships) を表現すべきだという分岐学 (= 系統体系学; Wiley, 1981) の概念 (Hennig, 1966; Wiley, 1981) が広まるにつれて、側系統群 (paraphyletic group) を排除し単系統群を支持する研究スタイルが魚類体系学では大きな潮流となった (G. Nelson, 1989).

このような流れの先駆けとなったのが Greenwood et al. (1966) による革新的な真骨類分類体系の発表であった. 彼らの研究における最も大きな成果の一つは、それまで等椎類 (Isospondyli; Regan, 1929) やニシン類 (Clupeiformes; Berg, 1940) と一括して呼ばれてきた原始的な真骨類の一群が、実は側系統的なグループであることを骨格系や筋肉系などの比較解剖学的データに基づき明らかにした点であろう. この下位真骨類の分類に関する彼らの見解は、分岐学理論の普及にともないすぐさま Greenwood et al. (1973) によって一連の再解釈 (cladistic laundering; G. Nelson, 1989) を受けることとなり、Lauder and Liem (1983) による条鰭類 (Actinopterygii) の進化と系統関係に関する総説が発表されるまでには、若干の修正を施されつつもほぼ定説となった (G. Nelson, 1989). すなわち、オステオグロッサム類 (Osteoglossomorpha)、カライワシ類 (Elopomorpha)、ニシン類 (Clupeomorpha) などの下位真骨類がこの順に他の真骨類の姉妹群になっていくという、現在でも広く一般に受け入

られている系統関係 (Patterson and Rosen, 1977) が、あたかも既成事実であるかのように分類体系に組み込まれていったのである (Fig. 1; J. Nelson, 1984, 1994; Lauder and Liem, 1983; Maisey, 1986; Helfman et al., 1997).

こうした系統分類学上の大きな概念枠の変更とともに、Greenwood et al. (1966) の研究が多く魚類学者にとって衝撃的であったのは、カライワシ類というこれまでにない新たな分類群が実質上何の前触れもなく設立されたことであろう. この分類群には、当時広く受け入れられていた Regan (1929) の分類において、等椎類 (Isospondyli) に含まれていたカライワシ目とソトイワシ亜目、異肩類 (Heteromi) に含まれていたソコギス亜目、無足類 (Apodes) に含まれていたウナギ目、そして緩体類 (Lyomeri) に含まれていたフウセンウナギ目など、成魚の形態がきわめて異質な原始的な真骨類が含まれていたのである. 彼らは、このカライワシ類に共通する特徴 (major trends) として8つの形質をあげたが、仔魚期にレプトケファルス (leptocephalus) と呼ばれる柳葉状の幼生をもつという点を除いて、すべてのメンバーに共通する形質はなかった (詳細については後述). このこともあり、Greenwood et al. (1966) によるカライワシ類の設立は、仔魚期の形質が高次分類群を認識する一つの手がかりとなった例として大きな注目を集め (たとえば沖山, 1980; Smith, 1984), 仔魚分類学の権威であった故 E. H. Ahlstrom の業績を称える記念シンポジウム (Moser et al., 1984) では、各分類群の稚仔形態を基にした系統関係が中心的課題として取り上げられるほどにまでなった.

このように、カライワシ類は Greenwood et al. (1966) の先駆性を象徴する存在ともいえる分類群である. しかしながら一方で、カライワシ類の存在は厳密な系統学的検証を経ずに、無批判に分類体系に組み込まれてきたとも受け取れる. さらに、解決済みとされている下位真骨類の系統 (G. Nelson, 1989: 328) の中でカライワシ類はどのように位置づけられているのか、これまで十分な解説や議論がなされているとは言い難い. そこで本稿では、Greenwood et al. (1966) によって設立されたカライワシ類の高次系統を、その単系統性 (monophyly) と他の下位真骨類との相互関係 (interrelationships) という2つの観点から既往の知見をまとめて問題点を整理し、今後の展望について自らの見解を記すこととした.

なお、本稿の中心的素材となる Greenwood et al.

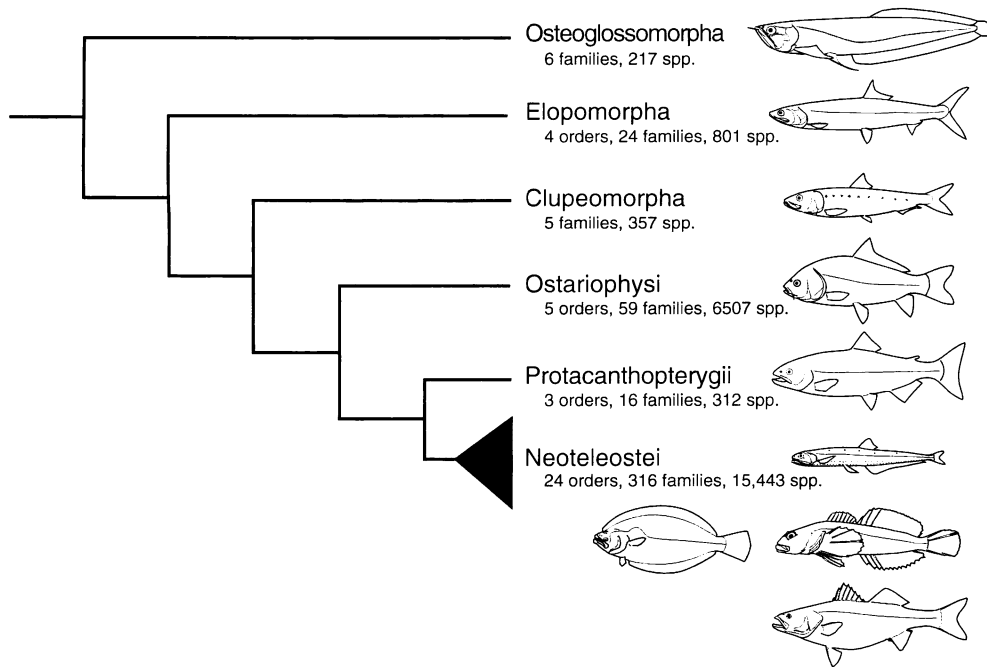


Fig. 1. Broadly accepted phylogeny of the basal teleostean lineages and numbers of included taxa (Patterson and Rosen, 1977; Lauder and Liem, 1983; Maisey, 1986; Nelson, 1994; Helfman et al., 1997).

(1966) の論文では、明示的な分岐学的手法を採用して系統が解析されているわけではなく、また、単系統群、共有派生形質 (synapomorphy)、姉妹群関係など、分岐学のキーワードが使われているわけでもない。しかしながら Patterson (1977: 614) が指摘しているように、Greenwood et al. (1966) は意識的にしろ無意識的にしろ、共有派生形質を探索することにより姉妹群関係を推定している。したがって本稿では、彼らが設立した分類群は単系統群であることを暗示しているとみなし、またそれを支持する形質 (彼らは major trends と呼んでいる) を共有派生形質として解釈することにした。また、本稿で用いる“下位真骨類” (basal teleosts) は、Gosline (1971) が真骨類の低位群とした認めたオステオグロッサム類、カライワシ類、ニシン類、骨鰈類 (Ostariophysi)、原棘鱗類 (Protacanthopterygii) の5つのグループの総称である。さらに、研究者によって目より高次の分類群に与える階級 (rank) が大きく異なるため、これらの分類群に対しては和名に“類”を付すことによって示した (たとえばカライワシ類)。目、ならびにそれより低次の分類群に関しては、基本的に J. Nelson (1994) の分類に従い、和名に階級名を付けて示した (たとえばウナギ目) が、分類体系上の歴史的な変遷を

記述する際には、階級名の変更をしばしばともなうために、和名に“類”を付けて示した。

カライワシ類の分類と生物学

カライワシ類を中心とした下位真骨類の高次系統に関する記述を進める前に、そもそもカライワシ類がどのような分類群から構成され、どのような生物学的特徴をもっているのか、J. Nelson (1994) における目レベルの分類 (Fig. 2) に従って概観してみることにする。なお、これらの生物学的情報に関する記述において出典が示されていない場合は、J. Nelson (1994) に記されているデータに基づくものであることを最初におことわりしておく。

カライワシ目 (Elopiformes)

世界の熱帯・亜熱帯沿岸域に生息し、2科2属に含まれる8種から構成されている。体は細長い紡錘形で、下顎先端近くの腹面に喉板 (gular plate) と呼ばれる特異な構造が発達する (Whitehead, 1962)。水産資源としては有用でないが、活発に遊泳し、最大体長が60–100 cmと大きくなるものが多いため、ゲームフィッシングの対象魚として人

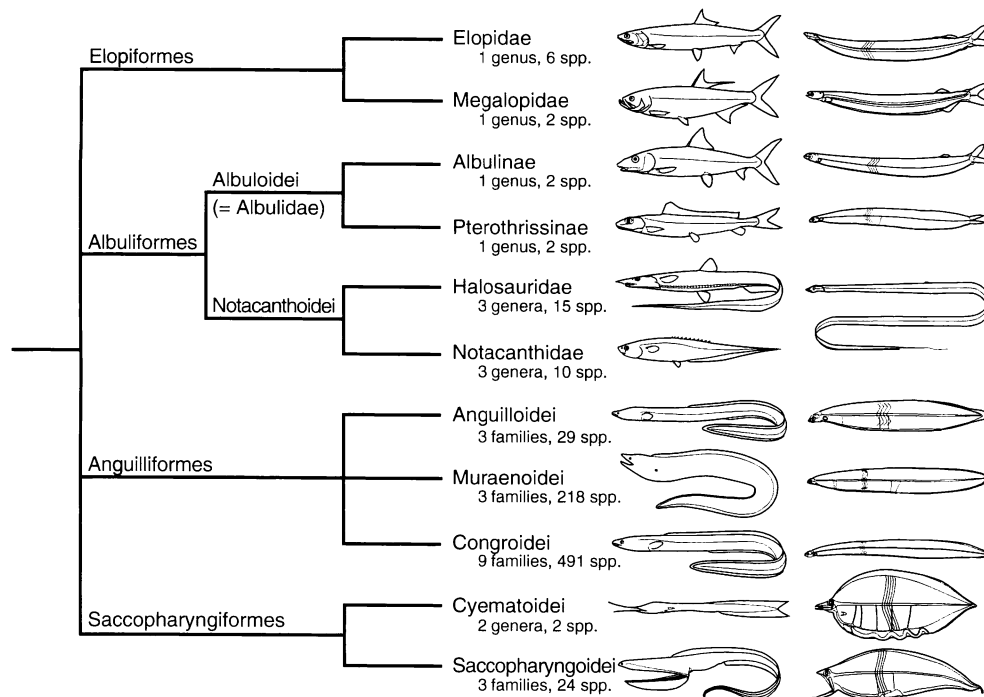


Fig. 2. Higher-level classification of the four elopomorph orders and numbers of included taxa (Robins, 1989; Nelson, 1994). Adult and larval illustrations were indicated.

気の高いものが多い。日本近海からはカライワシ *Elops hawaiiensis* やイセゴイ (=ターポン) *Megalops cyprinoides* が知られている (中坊, 1993, 2000)。ターポンは海産魚の中で唯一大西洋から太平洋へパナマ運河を完全通過した魚種として知られている (Hildebrand, 1939)。一般に、レプトケファルス幼生の最大伸長期になると汽水域に進入し、若齢個体が淡水域に生息するなど生態的な共通点が多い (塚本, 1998)。レプトケファルス幼生は尾が二又し、イセゴイ類ではサイズが小さくその期間も短い (Smith, 1979; Richards, 1984; Hulet and Robins, 1989)。

ソトイワシ目 (Albuliformes)

ごく普通の魚の体形をもつソトイワシ亜目 (Albuloidei) と体が伸長しウナギ型の体形をもつソコギス亜目 (Notacanthoidei) の2つの亜目に大きく分けられている (G. Nelson, 1973; Greenwood, 1977)。

ソトイワシ亜目 (=ソトイワシ科 [Albulidae]) には2亜科2属4種が知られているが、ソトイワシ亜科内部の分類、とくに *Albula vulpes* の分類については混乱がみられる (Rivas and Warlen, 1967; Shak-

lee and Tamaru, 1981; Whitehead, 1986; Myers, 1989; Colborn, 2001)。ソトイワシ亜科 (Albulinae) のソトイワシ属 *Albula* が世界の熱帯・亜熱帯沿岸域に出現するのに対して、ギス亜科 (Pterothrissinae) のギス属 *Pterothrissus* (= *Istieus*) は水深200 m以深の大陸棚縁辺域をおもな生息場所とする (中坊, 1993, 2000)。ソトイワシ亜科の未成魚の一部では汽水域や淡水域に進入することが知られるが、ギス亜科についてはその生態に関する知見は限られている (塚本, 1998)。

ソコギス亜目は200 m以深の深海をおもな生息場所とし、2科6属25種からなる (McDowell, 1973; Sulak, 1977; Paulin and Moreland, 1979)。口が吻の下面につき、海底近くを遊泳している姿がしばしば観察されているという。1960年代に入るまで、ソコギス亜目がどのような仔魚をもつのか謎であったが、レプトケファルス幼生をもつことが明らかになり (Marshall, 1962; Mead, 1965; Harrison, 1966)、ウナギ目との類縁が示唆されるようになった (Greenwood et al., 1966)。ソコギス亜目のなかには、全長2 mに達するレプトケファルス幼生をもつものもいる (Smith, 1979)。

レプトケファルス幼生の体形は、両亜目ともに

成魚の形態とよく似ている。ソトイワシ亜目ではカライワシ目と同様に尾鰭が二分するが、ソコギス亜目では糸状に伸びる (Smith, 1979)。

ウナギ目 (Anguilliformes)

カライワシ類最大の分類群で、15科141属に含まれるおよそ738種が知られている (Böhlke, 1989)。ウナギ属 *Anguilla* 以外は一生のすべてを海で生活する海産魚である。体形はいわゆるウナギ型と呼ばれるもので、腹鰭と鰓蓋がないのが大きな特徴となっている (Robins, 1989)。前頭骨の接合状態に基づき、ウナギ亜目 (Anguilloidei)、ウツボ亜目 (Muraenoidei)、アナゴ亜目 (Congroidei) の3つの亜目に分けられているが、ウナギ目内部の系統解析については、成魚形態の均質性もあり、ほとんど手がつけられていないのが現状である (Robins, 1989)。

ウナギ亜目は3科5属に含まれる29種からなる。水産資源としてきわめて重要なウナギ属は、成魚期を淡水域で過ごす唯一のウナギ目魚類であり、大洋規模の長距離産卵回遊を行うことでもよく知られている (Schmidt, 1923, 1925; Tsukamoto, 1992)。ウツボ亜目には3科24属に含まれるおよそ218種が知られている。代表的なものはウツボ科 (Muraenidae) で、世界の熱帯・亜熱帯域沿岸の岩やサンゴの割れ目をおもな生息場所とし、200を超える種が知られている (Böhlke, 1989)。ウナギ目最大のアナゴ亜目には9科112属に含まれるおよそ491種が知られている (Böhlke, 1989)。アナゴ *Conger myriaster* やハモ *Muraenesox cinereus* などの水産重要種のほか、浅海から深海まで幅広い環境に適応した多様な種が含まれている。

ウナギ目のレプトケファルス幼生はいずれもW字型の筋節をもち、その体形は細長い紐状のものから、円盤状のものまで多種多様である (Smith, 1979)。外洋で中層ネットを曳くと、時期や場所によってきわめて多くのレプトケファルス幼生が採集されるが、その同定が可能になったのは Castle (1969, 1984) や Smith (1979) らによる精力的な研究が行われた後のことである。また、分類群によってはレプトケファルス幼生の形態的多様性が成魚のものを上まわり、多くの未記載種の存在が仔魚の分類学的研究によって明らかになった (Castle, 1984)。初期のレプトケファルス幼生の記載的研究では、成魚との関連が不明のため、便宜的に *Lep-tocephalus* という属名が用いられていたことはよく

知られている (Castle, 1969; Fahay and Obenchain, 1978)。

フウセンウナギ目 (Saccopharyngiformes)

フウセンウナギ目は、いずれも中・深層を生息域とし、明瞭な背鰭と臀鰭をもつセムシウナギ亜目 (Cyematoidei) (=セムシウナギ科 [Cyematidae]) と3科からなるフウセンウナギ亜目 (Saccopharyngoidei) から構成され、全5属26種が知られている (Nielsen and Bertelsen, 1985; Bertelsen and Nielsen, 1987; Bertelsen et al., 1989; Smith, 1989)。顎骨が著しく長いフクロウナギ科 (Eurypharyngidae) やフウセンウナギ科 (Saccopharyngidae)、上顎骨が欠失しているタンガクウナギ科 (Monognathidae) など、ウナギ目とはかけ離れた特異な形態をもつものが多い (Smith, 1989)。レプトケファルス幼生の体側に見られる筋節はウナギ目ではW字型であるのに対して、フウセンウナギ目ではV字型になっている (Smith, 1979)。そのあまりに特異な形態から、フクロウナギやフウセンウナギのなかまは硬骨魚類の一員であることさえ疑問視されたこともある (Tchernavin, 1946)。

カライワシ類の単系統性

既に述べたことであるが、Greenwood et al. (1966) によってカライワシ類 (Elopomorpha) が設立される以前、Regan (1929) に代表される分類体系では、カライワシ目とソトイワシ亜目は等椎類 (Isospondyli)、ソコギス亜目は異肩類 (Heteromi)、ウナギ目は無足類 (Apodes)、そしてフウセンウナギ目は緩体類 (Lyomeri) という、大きく異なる分類群に含まれていた。現在、カライワシ類はレプトケファルス幼生を共通してもつ下位真骨類として、カライワシ目 (Elopiformes)、ソトイワシ目 (Albuliformes)、ウナギ目 (Anguilliformes)、ならびにフウセンウナギ目 (Saccopharyngiformes) の4つの目からなる単系統群として広く認められている (たとえば J. Nelson, 1994; Helfman et al., 1997)。とはいえ、カライワシ類の単系統性を認める形質については研究者によって異なっており、さらにはその単系統性を疑問視する研究者すら存在している。

単系統性を支持する研究

カライワシ類の単系統性を支持する形質として、Greenwood et al. (1966) は8個の形質 (major trends)

をあげた (Table 1). これら8個の形質のうち、すべてのメンバーが共有する (あるいは未調査の種がいるために共有すると推定される) のは、レプトケファルス幼生の存在(8)のみであり、残りの7個の形質については大半の種がもつ形質 (1, 3, 6, 7) や特定のグループのみがもつ形質 (2, 4), あるいはその形質をもつ数種のみにも適用される形質 (5) であり (Table 1), 形質の逆転や二次的消失などの何らかの仮定をおかない限り、共有派生形質としては認められないものであった。

その後、新たなカライワシ類の共有派生形質を探る試みが続いた。Forey et al. (1996) によれば、Forey (1973a, b) は 1) 吻と前鼻骨における小骨片 (osicles) の存在, 2) 下顎における角骨と後関節骨の融合, ならびに 3) 胸鰭最外縁の鰭条の硬化 (pectoral splint) という3つの形質をカライワシ類の共有派生形質としてあげたことになっているが、それらは実際のところ Forey (1973a) でカライワシ“目”レベルの特徴として記載されたものである。一方、ニシン類を中心に下顎の構造を広く調べた G. Nelson (1973) は、上記 2) の形質がオステオグロッサム類を除く真骨類において、カライワシ類とより上位の真骨類を分ける形質になるのではないかとはっきり述べている。Lauder and Liem (1983) と Smith (1984) は、レプトケファルス幼生の存在に加えて上記 1) と 2) をカライワシ類の共有派生形質として認めた (両者ともに情報の出典を明記していない) が、3) の形質についてはまったく触れなかった。

真骨類のみならず、魚類全般の精子について詳細な比較形態学的観察を行った Jamieson (1991) は、精子頭部や鞭毛の微細形態など、カライワシ類の精子のみがもつ計5つの共有派生形質を見い

だした。ほぼ同時に Mattei (1991) も、精子におけるミトコンドリアの位置など、カライワシ類のみがもつ計5つの共有派生形質を見いだした。Jamieson (1991) と Mattei (1991) のあいだで3個の形質が重複するものの、これだけ数多くの共有派生形質 (計7個) がカライワシ類の精子で発見されたことは、レプトケファルス幼生と同様に彼らの精子がきわめて特異な形状をもっていることの証左であろう。

近年、形態と分子の両側面からカライワシ類の系統を再検討した Forey et al. (1996) は、カライワシ類の共有派生形質として認められるのは結局のところレプトケファルス幼生の存在と特異な精子形態の2つにすぎないという結論に達した。一方、ごく最近になって Pfeiler (1998) は、仔魚の生理学的研究に基づきカライワシ類に第三の共有派生形質を発見したと述べている。彼は、ウナギ目から10種、ニシン目から2種、正真骨類 (ヒメ目) 1種を選び、仔魚体内におけるグリコサミノグリカンの電荷密度を比較した結果、ウナギ目仔魚の電荷密度が他のものより低いことを見いだしたのである。もっとも彼が対象とした分類群には、カライワシ類としてはウナギ目しか含まれていないことに注意すべきであろう。

単系統性を疑問視する研究

このようにカライワシ類の単系統性を支持する一連の研究がある一方で、カライワシ類の単系統性を疑問視する研究もいくつか存在する。たとえば Gosline (1971: 100) は、Greenwood et al. (1966) が設立したカライワシ類の“難点 (difficulty)”を、このグループには著しく特化した成魚をもつもの (たとえばウナギ目) がいる一方で、カライワシ属のように真骨類の中でも最も原始的なものもいるという異質性があると指摘している。彼はこの“難点”を回避するために、カライワシ類 (Elopoidei; 現在のカライワシ科、イセゴイ科、ソトイワシ亜目を含む) をレプトケファルス幼生をもたないネズミギス類やニシン類とともに1つの目に収め、カライワシ類が原始的な成魚形質を保持しつつも、独自に特化した仔魚形態 (レプトケファルス幼生) をもつに至ったのでであろうと推測している。

Nybelin (1971: 44) は、レプトケファルス幼生を共通してもつことがカライワシ類 (Elopoidei) とソトイワシ類 (Albuloidi) の近縁性を示唆する良い規

Table 1. List of major trends for monophyly of the Elopomorpha presented by Greenwood et al. (1966)

1. Principally marine fishes of diverse form, most of the modern species eel-like
2. Gular plate in non-eel-like representatives
3. Branchiostegals usually very numerous
4. Mesocoracoid arch present only in the non-eel-like forms
5. Hypurals, when present, on three or more centra
6. Ethmoidal commissure present or in modified state in many groups
7. Opercular series often reduced or even absent
8. Larva, when known, a leptocephalus

準になるとは考えられないとし、レプトケファルス幼生に類似する仔魚（肛門が体のはるか後ろで開口するリボン状の仔魚）は原始的な真骨類が共通してもつものではないかと主張している。さらに、尾鰭骨格の詳細な比較に基づき、カライワシ属はコクチマス属 *Coregonus*（サケ科）に近縁だとする結論を出している。

こうした成魚の形態に注目して議論を展開する研究者がいる一方で、レプトケファルス幼生の適応的意義とその由来に着目してカライワシ類の単系統性を疑問視する研究者も現れた。チョウザメ類やサケ科など多くの原始的な硬骨魚類が、成魚期の大半を海洋で過ごし産卵のために淡水域に戻る (anadromy) と呼ばれる生活史パターンを有することはよく知られている。しかしながら、仔魚が浸透圧調節機構を備えないために、彼らは一生を海で過ごすことができない。Hulet et al. (1972) はレプトケファルス幼生の体液が海水とほぼ等張であることを見だし、さらに同様の観察例を増やした Hulet and Robins (1989) は、レプトケファルス幼生が条鰭類のなかで最も早く海水への適応を果たした仔魚であると推察した。Hulet and Robins (1989) は、この推察が正しければとことわったうえで、レプトケファルス幼生をもつことは単に原始形質を共有しているにすぎない、すなわちレプトケファルス幼生をもつことがカライワシ類の単系統性を支持する証拠にはならないと主張した。さらに Hulet and Robins (1989: 677) は、レプトケファルス幼生の存在をカライワシ類をまとめる証拠として用いることによって、われわれはすでに破綻し消滅するかもしれない、深刻な欠陥をもつ分類体系を構築してきたとまで断じている。

カライワシ類の単系統性に関する問題点と今後の課題

このように、カライワシ類の単系統性は「何を共有派生形質として考えるか」という視点から論じられてきたが、一方でレプトケファルス幼生の存在を派生形質の共有だと主張する研究者 (Greenwood et al., 1966; Lauder and Liem, 1983; Smith, 1984; Jamieson, 1991; Forey et al., 1996) もいれば、他方でそれは原始形質の共有にすぎないと主張する研究者 (Nybelin, 1971; Hulet and Robins, 1989) もおり、結局のところ議論は平行線をたどっている。また、Gosline (1971: 100) がいみじくも指摘しているように、この問題は「成魚を見る

か、仔魚を見るか」で解釈がまったく異なってきてしまうのである。このような場合、誰の主張が最も説得力をもつのか、あるいは誰の主張に欠陥があるのか論じることもできるかもしれないが、これでは問題の解決にはならない。むしろ、こうした一連の議論の最大の問題点は、単系統性という概念が系統樹を用いて定義されてきたにもかかわらず (Hennig, 1966; Wiley, 1981)、これまで誰もカライワシ類の単系統性を系統樹上で確認したものがいなかったことにある。すなわち形態であろうが分子であろうが、形質行列を作成して系統樹を構築し、カライワシ類が系統樹上で単系統群を形成するかどうか確かめたものは皆無であったわけである。カライワシ目に代表される原始的な真骨類の形態をもつものから、ウナギ目やフウセンウナギ目のような特化した形態をもつものまで、カライワシ類における成魚形態の異質性を考えれば、比較解剖学に基づく伝統的な系統解析法が通用しなかったのも無理からぬ話である。しかしながら、分子データが魚類高次系統解析に通用しないという見解 (Patterson et al., 1993) は、ロング PCR の技術と多数の汎用プライマーを用いた魚類ミトコンドリアゲノム全塩基配列決定法の開発 (Miya and Nishida, 1999) や、この手法によって得られたデータの高次系統解析における有効性の検証 (Miya and Nishida, 2000) を通じて過去のものになりつつある (詳細については後述)。今後、形態とは独立性の高い分子データを大量に用いた解析が行われることにより、カライワシ類が単系統であるか否かが系統樹上で検証され、(カライワシ類が単系統であった場合に) 何が真の共有派生形質であるのか明らかになる日も近いと考えられる。

カライワシ類の系統的位置

これまで見てきたように、カライワシ類の単系統性をめぐる問題については賛否両論、何を共有派生形質として考えるのか、数多くの見解が提出されてきた。とはいえ、レプトケファルス幼生と特異な精子形態は、この問題に対する異論の存在がかすむほど強烈な印象を魚類分類学者に与えてきたようで、現在多くの書物でカライワシ類は単系統群 (もしくは正式な階級をもつ分類群) として扱われている (たとえば J. Nelson, 1976, 1984, 1994; Smith and Heemstra, 1986; 中坊, 1993, 2000; Helfman et al., 1997)。

カライワシ類の系統的位置についても、その単系統性を暗黙のうちに仮定した研究が Greenwood

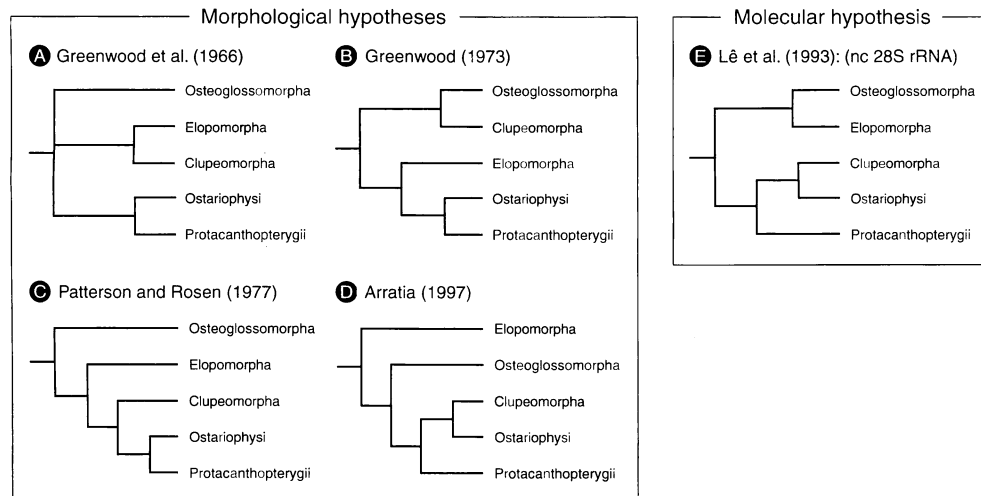


Fig. 3. Alternative phylogenetic hypotheses for the basal teleosts. Morphology-based phylogenetic hypotheses of (A) Greenwood et al. (1966); (B) Greenwood (1973); (C) Patterson and Rosen (1977) (=Lauder and Liem, 1983; J. Nelson, 1994); (D) Arratia (1997). Molecular phylogenetic hypotheses based on the nuclear 28S rRNA gene (E) (Lê et al., 1993) (modified from Inoue et al., 2001c).

et al. (1966) 以来この30数年間活発に行われ、数多くの議論を巻き起こしてきた。これらの議論のなかで、カライワシ類は一貫して下位真骨類の一員として扱われてきたが、その系統的位置については研究者のあいだで見解が異なる。以下、オステオグロッサム類、カライワシ類、ニシン類、骨鰈類、ならびに原棘鰭類を下位真骨類を代表する5つの主要分岐群とみなし、カライワシ類がその中でどのように位置づけられてきたのか、また他の下位真骨類主要分岐群はどのような相互関係をもつと考えられてきたのか、形態データと分子データに基づく研究に分けて時代順に概観してみることにする。なお、以下に取り上げた研究で系統樹を明示しているものだけに限り、それらをFigure 3に示す。

形態データに基づく研究

Greenwood et al. (1966) は骨格や筋肉系などの比較解剖学的観察に基づき現生真骨類を大きく3つに分け (divisions I-III; Fig. 3A), カライワシ類をニシン類とともに division Iに、オステオグロッサム類を division IIに、それ以外の真骨類を division IIIに含めた。Division Iについては、彼らはカライワシ類とニシン類をまとめることに積極的な理由を見いだしたわけではなく、この部分については伝統的な分類に従っただけと述べている (Greenwood

et al., 1996: 348)。この一見消極的とみえる態度は、当時広く受け入れられていた等椎類 (Isospondyli) を葬り去ることに対するためらい、すなわちカライワシ類とニシン類が無関係であると自信をもって主張することに対するためらいがあったとみる研究者もいる (Forey et al., 1996)。彼らがその直後に division Iに対してテニオペディア類 (Taeniopodia) という名称を与えたにもかかわらず (Greenwood et al., 1967), 名づけ親の一人である Greenwood 自身がこのグループからニシン類を取り除いた (Greenwood, 1973) ことは、当時の伝統的分類を変革する行為の困難さを物語っている (結果的にテニオペディア類はカライワシ類と内容がまったく同一の余剰分類群になってしまった)。

後に G. Nelson (1989: 327) により Greenwood et al. (1966) の業績に対する分岐学的再解釈 (cladistic laundering) と呼ばれた論文集 “Interrelationships of Fishes” 第一版 (Greenwood et al., 1973) で、Greenwood (1973) はオステオグロッサム類の章を担当した。彼は、鰾と内耳の連絡管の比較解剖学的観察に基づき、オステオグロッサム類とニシン類が下位真骨類の中でも最も近い共通祖先をもち、真骨類内部で最も古いグループであると考えた (Fig. 3B)。また、オステオグロッサム類とニシン類以外の関係は Greenwood et al. (1966) に従っており、カライワシ類は正真骨類の姉妹群になるとしている。一方、同書でニシン類の章を担当した G. Nelson

(1973) は、下顎の詳細な比較解剖学的観察に基づきニシン類と正真骨類の姉妹群関係を示唆し、下顎の構造にはカライワシ類とニシン類の類縁性を示唆する形質は見あたらないとしている。彼は論文中に系統樹を示しているわけではないが、後に広く受け入れられる下位真骨類の系統 (Patterson and Rosen, 1977; Fig. 3C) を比較解剖学的データに基づき最初に示唆したものとして評価されるべきであろう。

中生代の化石を中心とした真骨類における尾骨と神経頭蓋の比較解剖学的観察を行った Patterson and Rosen (1977) は、下位真骨類の中で最初に分岐したのはオステオグロッサム類で、カライワシ類とニシン類がこの順にその後分岐したとする仮説を発表した (Fig. 3C)。化石から得られた形質を系統解析に含めた点が説得力をもつと評価されたのか、彼らの見解はその後の総説 (Lauder and Liem, 1983) や分類体系 (J. Nelson, 1984, 1994; Smith and Heemstra, 1986; Helfman et al., 1997) に積極的に取り入れられてきた。なお、先に述べたようにこの仮説は G. Nelson (1973) が文章中で示唆したものと同一である。

Patterson and Rosen (1977) 以降10数年にわたって、下位真骨類主要5分岐群の系統関係をめぐる新たな仮説を提唱したものはいなかった。G. Nelson (1989: 328) が魚類主要分類群の系統を論じた総説の中で「このように、近年の研究は下位真骨類の系統に関する未解決の問題に決着をつけ... (Thus, recent work has resolved the bush at the bottom...)」と述べたのも無理からぬことであり、人々の目は未解決の“bush at the top” (G. Nelson, 1989: 328) と名づけられた棘鱗類 (Acanthopterygii) あるいはスズキ類 (Percomorpha) を代表とする上位真骨類へと移っていった (Johnson, 1993; Johnson and Patterson, 1993)。 “Interrelationships of Fishes” 第二版 (Stiassny et al., 1996) でも、オステオグロッサム類 (Li and Wilson, 1996)、カライワシ類 (Forey et al., 1996)、ニシン類 (Lecomte and G. Nelson, 1996) など個々の分類群内の関係 (intrarelations) についてはそれぞれ個別の章が設けられたにもかかわらず、これら分類群間の系統関係 (interrelations) についてはトピックとして取り上げられなかったことから、Patterson and Rosen (1977) の仮説がいかに多くの人に受け入れられていたか (あるいは反論し難い存在であったか) が理解できるであろう。

この平穏な時代を破ったのが化石魚類学者のG.

Arratiaであった。彼女は尾骨と尾椎の構造を現生種と化石種とで比較し、カライワシ類が現生真骨類では最も原始的な位置を占めるというユニークな仮説を発表した (Arratia, 1991)。さらに Arratia (1997) は、これまでの彼女の一連の研究 (Arratia, 1991, 1993; Arratia and Schultze, 1990, 1991, 1992) に基づき35分類群から得られた135もの形態形質からなるデータ行列を作成し、これを用いて最節約解析を行った。その結果、彼女は Arratia (1991) が唱えた仮説を支持する最節約樹を得ただけでなく、近年核DNAの分析により新たに提唱され (Lê et al., 1993)、その後形態データからも確証された (Lecomte and G. Nelson, 1996) ニシン類と骨鰈類の姉妹群関係を支持する結果も得た (Fig. 3D)。

Arratia (1997) の主張は、自らの仮説を否定されたかたちの C. Patterson から激しい反論を受けることになった (Patterson, 1998)。Patterson (1998) が Arratia (1997) の形質行列を用いてあらためて最節約解析を行ったところ、Arratia (1997) の仮説 (カライワシ類が最も原始的) と Patterson and Rosen (1977) の仮説 (オステオグロッサム類が最も原始的) とではわずか1ステップしか違わないことが判明した。さらに、Patterson (1998) が Arratia (1997) の仮説を支持する共有派生形質を再検討したところ、側翼状骨歯 (parasphenoid teeth) のコーディングに問題があることが判明し、これをコーディングし直して最節約解析を行ったところ、旧来の仮説 (Patterson and Rosen, 1977) と一致する系統樹が得られたとしている。また Patterson (1998) は、ニシン類と骨鰈類の姉妹群関係についても Arratia (1997) の解析には同様の問題があることを指摘している。

これに対して Arratia もすぐさま反論を行った (Arratia, 1998)。彼女は対象分類群を35から48に、また形質数も135から196に増やして大規模な形質行列を作成し、これを用いて再び最節約解析を行ったところ、その結果は Arratia (1997) の主張をさらに補強することになった。彼女は、これまで広く認められていた Patterson and Rosen (1977) の仮説の問題点が表面化しなかった理由として、おもに化石魚類を研究していた Patterson と現生魚類の比較解剖に通じていた Rosen が協力し、これら二つの分野のあいだに横たわる大きな溝を埋めたこと、さらに彼らが両分野の権威であったため、誰も反論するものが現れなかった点にあるという興味深い指摘をしている。

Arratia と Patterson の議論の応酬は、当事者の一

方である Patterson が亡くなってしまった現在、結論を得ることなく終息してしまっただけでなく、形質のコーディングについては説明不足であったことを Arratia (1998) も認めているが、問題は単にそれだけではないだろう。化石も含めた解析を行う以上、形態データが不可欠であるとはいえ、研究者間で用いる形質の種類や形質間の相同性に関して完全に合意を得ることは可能性としては非常に低く、議論は平行線をたどることになりやすい。当然のことながら、そうした問題の少ない分子データに対する期待が魚類系統学の世界で高まってきたが (J. Nelson, 1984; G. Nelson, 1989)、はたしてその期待に分子データは応えてきたのだろうか。残念ながらごく最近に至るまでその答は否であった (Stepien and Koehler, 1997; Miya and Nishida, 2000)。

分子データに基づく研究

カライワシ類、もしくはその他の下位真骨類を含む分子系統学的研究は、これまでにいくつか行われてきた。Normark et al. (1991) はミトコンドリア DNA の3つのタンパク質遺伝子 (COI, COII, *cyt b*) の部分アミノ酸配列に基づき新鱗類 (Neopterygii: ガー類 + アミア類 + 真骨類) の系統解析を試みた。彼らの解析には6種の真骨類が含まれていたが、イセゴイが真骨類よりポリプテルス属の一種 (*Polypterus* sp.) と近縁になり、シクリッド類2種が条鱗類 (Actinopterygii) の姉妹群になり、さらには真骨類が単系統にならないなど、既往の系統仮説とは大きくかけ離れた結果となった。彼らの解析結果は当時の分子系統学の現状をレビューした Patterson et al. (1993) に “goofy (とんまな)” と揶揄されるほど奇妙なもので、分子データに少なからず期待を寄せていた魚類系統学研究者たちに大きなショックを与えたことは想像に難くない。

Müller-Schmid et al. (1993) は核 DNA のエベンジミン遺伝子のアミノ酸配列約200残基に基づき真骨類の系統解析を行い、ニシン類と骨鰈類が姉妹群になることを示唆した。しかしながら、彼らの解析にはわずか5種の真骨類しか含まれていない。図示された系統樹は非加重二群平均連結法 (unweighted pair-group method using arithmetic averages; UPGMA 法) によって得られた無根樹であった。Lecointre and G. Nelson (1996) が指摘しているように、外群を用いてデータを再解析すれば、彼らが得た系統樹の根の位置は変わってしまう可能性が高い。Müller-Schmid et al. (1993) も、近隣

結合法 (neighbor-joining method; NJ法) を用いた場合には、異なる樹形の系統樹 (ニシン類が骨鰈類でなくサケ類と姉妹群を形成) が得られたことを認めているが、それを論文中で図示していないために、実際にどのような系統樹が得られたのかは明らかでない。

その後 Bernardi et al. (1993) と Rubins and Dores (1995) は、魚類の成長ホルモン遺伝子のアミノ酸配列を用いた系統解析を行い、正真骨類が単系統になることを報告している。しかしながら、彼らの解析にはウナギ属1種に加えてサケ類と骨鰈類がいずれも5種ずつ含まれているにもかかわらず、オステオグロッサム類とニシン類がまったく含まれていないために、下位真骨類の系統に関する新たな知見は得られていない。

核 DNA を扱った上記3つの研究はいずれもタンパク質遺伝子を対象としたものであったが、Lê et al. (1993) は非常に保存性の高いことで知られる核の28S リボゾーム RNA (rRNA) 遺伝子に注目した。彼らは、無顎類から上位真骨類まで魚類全体を網羅する計29種 (真骨類18種を含む) を解析対象として選び、28S rRNA 遺伝子約500 bpの部分塩基配列を決定した。得られた塩基配列は変異性に乏しくしかも500 bpと短かったため、系統樹の内部枝を支持する統計値は全般に高くはなかったが、下位真骨類の系統に関する新たな知見がいくつか得られた (Fig. 3E)。中でもニシン類と骨鰈類が姉妹群を形成するという、これまでに Monod (1968) や Gosline (1971) が尾骨の形態に基づき示唆してきたとはいえ、それ以降ほとんど注目を集めることのなかった系統関係が、高い統計値 (ブーツストラップ値92%) によって支持されたことは注目に値する。その後、Lecointre and G. Nelson (1996) はこのニシン類と骨鰈類の姉妹群説を確認する比較解剖学的データを数多く集め、これまで正真骨類 (Euteleostei) の一員として扱われてきた骨鰈類を、ニシン類とともに正真骨類の姉妹群 (Otocephala) として扱う新たな分類体系 (正真骨類の再定義; Johnson and Patterson, 1996) の基礎を築いた。

このように新たな知見がいくつか得られたとはいえ、これまでの分子系統学的研究はいずれも数百サイトのデータに基づき系統推定が行われ、内部枝を支持する統計値は全般に低く、解析結果に対する信頼性に乏しいのが実状であった。Hillis (1996) は、高次系統のような分岐の古い複雑な系統 (complex phylogeny) を正確に推定するには最低

でも5000 bpほどの塩基配列が必要となり、それより短い配列では系統推定にそれ相応の過誤が伴うことをモデル系統樹に基づくコンピュータ・シミュレーションによって明らかにした。長い塩基配列が高次系統の推定に有用であることは直観的にも明らかであるが、そのような塩基配列を得るための時間的・人的・資金的制約を考えると、塩基配列を長くするよりむしろ対象分類群を増やす方が効率が良いという研究結果も出てきた (Graybeal, 1998)。当然のことながら、長い塩基配列を短時間でしかも少ないコストで得る技術が確立されれば、対象分類群を増やしてなおかつ塩基配列を長くするという、高次系統解析にとって理想的な状況が実現することになる。

Miya and Nishida (1999) は、ロングPCRの技術と新たに設計した150個余りの汎用プライマーを用いることにより、魚類のミトコンドリアゲノム(ミトゲノム)を対象にした全塩基配列決定法を確立した。ミトゲノムは母系遺伝を行うこと、遺伝子の組み換えがないこと、その結果、遺伝子系列間の合体時間 (coalescence time) が短くなること (Avise, 1994; Moore, 1995; Springer et al., 1999; Curole and Kocher, 1999) など、系統マーカーとして優れた特性を数多くもつことが知られているが、Miya and Nishida (1999) はそれまでのクローニングをベースにした手法よりはるかに短期間(数日から数週間)で魚類のミトゲノム全塩基配列を決定する基礎技術を確立したのである。もちろん、このような長い塩基配列が容易に得られるようになることと、それが目的とする系統解析に有用かどうかということは、その領域や遺伝子の進化速度が関連してくるため別問題である。しかしその後、彼らはこの手法によって得られたミトゲノム全塩基配列データが魚類の高次系統解析に有用であることを、新真骨類 (Neoteleostei) のモデル系統樹を用いて明らかにし (Miya and Nishida, 2000)、Normark et al. (1991) の研究によってもはや魚類の高次系統解明に通用しないとみられていたミトコンドリア DNA (Patterson et al., 1993) に再び光を当てることになった。

Inoue et al. (2001c) はこの手法を用いて決定したカライワシ類2種 (ウナギ [Inoue et al., 2001a] とマアナゴ [Inoue et al., 2001b]) ならびにニシン類2種 (マイワシ [Inoue et al., 2000] とカタクチイワシ [Inoue et al., 2001d]) のミトゲノム全塩基配列に既存のデータ (板鰓類1種, ポリプテルス類1種, 骨鰈類2種, 原棘鰭類2種) を加え、さらにオステオ

グロッサム類2種 (シルバーアロワナとパントドン) のミトゲノム全塩基配列を新たに決定することにより、下位真骨類主要5群の系統関係をめぐめる問題に決着をつけようと試みた。ND6 遺伝子を除く12個のタンパク質遺伝子からコドンの第一および第二座位のみを抜き出し、それに22個のtRNA 遺伝子のステム領域の塩基配列を加えたデータセットを作成し、最節約法と最尤法による系統解析を行ったところ、樹形が完全に一致し内部枝が全般に高い統計値によって支持される頑健な系統樹が得られた (Inoue et al., 2001c; Fig. 4)。この系統樹の樹形は、過去に提唱されたとの仮説とも厳密には一致しなかったが、オステオグロッサム類が最も原始的な位置を占め、次いでカライワシ類が分岐するという点においては、G. Nelson (1973) が最初に示唆し、後に Patterson and Rosen (1977) が確証した最も広く受け入れられている系統関係 (Lauder and Liem, 1983; J. Nelson, 1984, 1994) に一致した。一方それより上位では、ニシン類と骨鰈類が明瞭な姉妹群を形成したが、これは Lê et al. (1993) が核の28S rRNA 遺伝子から得られたデータに基づいて示唆し、後に Lecointre and G. Nelson (1996) が形態データに基づいて確証し、さらに Arratia (1997) が化石データを中心にした解析から提唱した関係である。また、Inoue et al. (2001c) はミトゲノムデータを用いて過去に提唱された仮説の統計的検定を行ったが、いずれの仮説も高い有意水準で棄却されることが明らかになった。なお Inoue et al. (2001c) は、系統推定における正確性を増すために各分岐群から長い枝を分割するように2種ずつ選ぶ分類群の選定法 (taxonomic sampling; Hillis [1998] の戦略4) を採用したことにも注目すべきであろう。

結論と今後の展望

このように、Greenwood et al. (1966) 以来、過去30数年間にわたって下位真骨類の主要5群の系統関係をめぐめるさまざまな仮説が提唱されてきたが、この問題はミトゲノムデータを用いた Inoue et al. (2001c; Fig. 4) の研究によって大きな前進を遂げたとみてよいだろう。彼らが得た系統樹は、樹形全体としてはこれまで提出されたとの仮説とも一致しないユニークなものであったが、オステオグロッサム類が最も原始的な位置を占め、次いでカライワシ類が分岐するという点においては広く受け入れられてきた仮説 (Patterson and Rosen, 1977) と一致し、ニシン類が骨鰈類と姉妹群を形成するとい

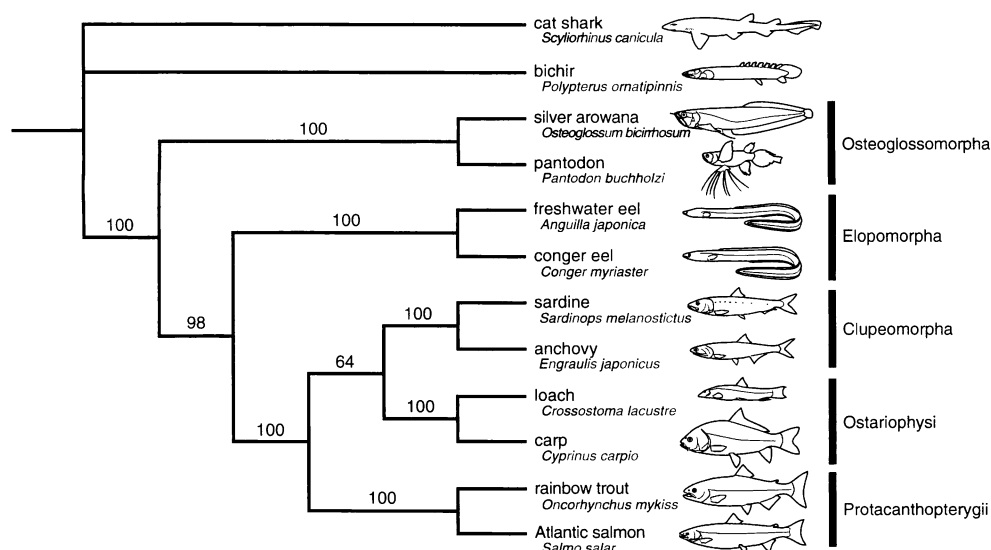


Fig. 4. The single most parsimonious tree of the 10 basal teleosts and two outgroups based on the mitochondrial DNA sequences from the concatenated 12 protein-coding (no 3rd codon positions) and 22 tRNA (stem regions only) genes. Numbers above branches denote bootstrap values obtained for 500 replicates using the branch-and-bound algorithm (modified from Inoue et al., 2001c).

う点においては近年核 DNA, 形態および化石に基づき確証された関係 (Lê et al., 1993; Lecointre and G. Nelson, 1996; Arratia, 1997) と一致した。したがって, Inoue et al. (2001c) の仮説は, 多くの魚類系統学者にとって決して奇異なものでなく, むしろこれまで出された数々の仮説を総括したかたちのもので受けとめられるであろう。

一方, 先に述べたようにカライワシ類の単系統性についてはいまだに確証が得られておらず, 議論は平行線をたどってきた。言うまでもないことだが, ミトゲノムデータはこの問題を解決する有力な候補の一つである。現在われわれの研究グループは, カライワシ類を広く網羅する 17 種から得たミトゲノムデータを用いて予備的系統解析を行い, その単系統性の確認を急いでいる。もちろんミトゲノム自体, 系統推定に数多くの利点もっているとはいえ, 核遺伝子でいえば一つの座 (locus) に相当するにすぎない。したがって, 今後さまざまな核遺伝子を用いた研究が行われることにより, カライワシ類の単系統性や Inoue et al. (2001c) で示された下位真骨類主要 5 群の系統仮説の妥当性が検証されることになる。

なお, 本稿では触れなかったが, カライワシ類内部の系統関係も大変興味深い研究課題である。きわめて異質な形態をもつ 4 つの目がどのような系統関係をもつのか, すでに分類体系のかたちを通

じてさまざまな仮説が提唱され (Greenwood et al., 1966; Gosline, 1971; Forey, 1973a; G. Nelson, 1973; Greenwood, 1977; Patterson and Rosen, 1977; Robins, 1989), ようやく近年になって Forey et al. (1996) により形質行列 (形態 + 分子) に基づく初めての系統樹が発表されるに至った。一方, 目間の関係とは逆に, きわめて均質な形態をもつ目内 (とくにウナギ目内) の系統関係については, 少数の形態形質に基づく高次分類群が認識されているにすぎないのが現状である (たとえば Robins, 1989)。最近, マアナゴのミトゲノムで特異な遺伝子配置を発見した Inoue et al. (2001b) は, この遺伝子配置がウナギ目内のいくつかの科にまたがって共有されることを見だし, さらにこれらの分類群が単一の共通祖先から派生したことを分子系統樹上で確認した (Fig. 5)。もしこのような特異な遺伝子配置が単系統群を認識する形質となりうるならば (Kumazawa and Nishida, 1995; Macey et al., 1997; ただし Mindell et al., 1998 を参照), 新たな共有派生形質の供給源として魚類系統学においても注目を浴びることになる。

最後に, 下位真骨類には化石にしか残っていないさまざまな絶滅分類群が存在することを事実として正しく認識すべきである (Arratia, 1997 の総説を参照)。このような, 形態からしか復元できない分類群の系統的 position を明らかにするためには, 下

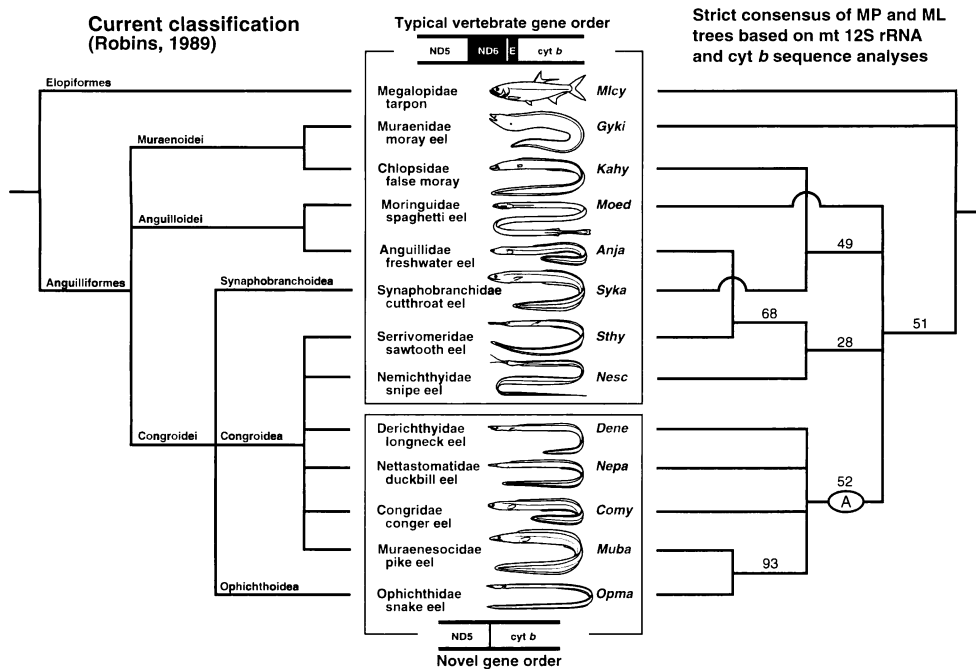


Fig. 5. *Left:* Relationships between the current classification of eels (Robins, 1989) and the gene organization of the ND5–cyt *b* region of 12 anguilliform and an outgroup species (Megalopidae). *Right:* Strict consensus of MP and ML trees derived from the partial nucleotide sequences from the mitochondrial 12S rRNA and cyt *b* genes for the 12 anguilliform and an outgroup species. Numbers above branches indicate bootstrap values obtained for 500 replicates for the MP tree. Translocated ND6 and tRNA^{Glu} genes are highlighted. ND5 and 6, NADH dehydrogenase subunits 5 and 6 genes; E, tRNA^{Glu} gene; cyt *b*, cytochrome *b* gene (modified from Inoue et al. [2001b]). *Mlcy*–*Megalops cyprinoides*; *Gyki*–*Gymnothorax kidako*; *Kahy*–*Kaupichthys hyoproroides*; *Moed*–*Moringua edwardsi*; *Anja*–*Anguilla japonica*; *Syka*–*Synphobranchus kaupii*; *Sthy*–*Stemonidium hypomelas*; *Nesc*–*Nemichthys scolopaceus*; *Dene*–*Nessorhamphus danae*; *Nepa*–*Nettastoma parviceps*; *Comy*–*Conger myriaster*; *Muba*–*Muraenesox bagio*; *Opma*–*Ophisurus macrorhynchus*.

位真骨類の比較解剖学的情報をより一層充実させることが重要になる。今後、カライワシ類をはじめとする下位真骨類を分子系統進化的・比較解剖学的・古生物学的・生物地理学的な側面から総合的に比較検討することにより、分子データだけではわからない真骨類初期進化の実態が明らかになっていくと考えられる。

謝 辞

本稿は、第一著者(井上)が東京大学大学院農学生命科学研究科に提出した学位論文の一部に基づき、第二著者(宮)と共同で大幅な改訂を行い完成稿に仕上げたものである。したがって本来、第一著者が学位論文執筆時にお世話になったすべての方々にお礼を言うべきところであるが、ここでは誌面の都合上、本稿執筆にとくに深く関連した一部の人に限らせて名前をあげさせていただ

くことにした。

第一著者の大学院時代の指導教官である塚本勝巳教授(東大海洋研)には、本稿の執筆を強く勧めていただいただけでなく、その基礎となった一連の研究に対してさまざまなかたちでご支援をいただいた。また、これらの研究を遂行するうえで、西田陸教授(東大海洋研)には実験施設等の使用を快諾していただいただけでなく、研究の節目節目で適切なアドバイスをいただくことができた。西田教授のご指導なしには、本稿執筆はそのきっかけさえつかむことができなかったはずである。さらに、白井滋博士(日本海区水研)、齊藤憲治博士(東北海区水研)、塚本・西田両先生の研究室に在籍するスタッフや大学院生・研究生との議論は、本稿執筆を進めるうえで欠かせないものであった。以上の方々に深く感謝する。

最後に、本稿は著者二人の経験不足・勉強不足

を省みず、魚類系統学史上に燦然と輝く故 P. H. Greenwood, D. E. Rosen, C. Patterson 博士、ならびに今なお現役の研究者として活躍する W. A. Gosline, G. J. Nelson, P. L. Forey 博士等の業績を題材に持論を展開させていただいた。その当時としては最大限の情報を活用し、鋭い洞察力のもとに真実を探求してきた彼らの努力とその結果生まれた膨大な業績に対してあらためて敬意を表する。

なお、本研究の一部は文部省科学研究費 (No. 11640705) を用いて行われた。

引用文献

- Arratia, G. 1991. The caudal skeleton of Jurassic teleosts: a phylogenetic analysis. Pages 249–340 in M.-M. Chang, Y.-H. Liu and G.-R. Zhang, eds. Early vertebrates and related problems of evolutionary biology. Science Press, Beijing.
- Arratia, G. 1993. The Jurassic and the early history of teleosts. Pages 243–259 in G. Arratia and G. Viohl, eds. Mesozoic fishes. Verlag Dr. Pfeil, München.
- Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica*, 7: 5–168.
- Arratia, G. 1998. Basal teleosts and teleostean phylogeny: response to C. Patterson. *Copeia*, 1998: 1109–1113.
- Arratia, G. and H.-P. Schultze. 1990. The urohyal: development and homology within osteichthyans. *J. Morphol.*, 203: 247–282.
- Arratia, G. and H.-P. Schultze. 1991. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology of the palatoquadrate in osteichthyans. *J. Morphol.*, 208: 1–81.
- Arratia, G. and H.-P. Schultze. 1992. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes. III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures. *J. Morphol.*, 214: 187–249.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York. 511 pp.
- Berg, L. S. 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. USSR*, 5: 87–517.
- Bernardi, G., G. D'Onofrio, S. Caccio' and G. Bernardi. 1993. Molecular phylogeny of bony fishes, based on the amino acid sequence of the growth hormone. *J. Mol. Evol.*, 37: 644–649.
- Bertelsen, E. and J. G. Nielsen. 1987. The deep sea eel family Monognathidae (Pisces, Anguilliformes). *Steenstrupia*, 13: 141–198.
- Bertelsen, E., J. G. Nielsen and D. G. Smith. 1989. Suborder Saccopharyngoidei: Families Saccopharyngidae, Eurypharyngidae, and Monognathidae. Pages 636–655 in E. B. Böhlke, ed. Fishes of the western North Atlantic. Part 9. Vol. 1. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Sears Foundation for Marine Research, New Haven.
- Böhlke, E. B. (Ed.) 1989. Fishes of the western North Atlantic. Part 9. Vol. 1. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Sears Foundation for Marine Research, New Haven. 655 pp.
- Carroll, R. L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. Freeman, New York. 698 pp.
- Castle, P. H. J. 1969. An index and bibliography of eel larvae. Special publication of the J. L. B. Smith Institute of Ichthyology No. 7. Rhodes University, Grahamstown. 121 pp.
- Castle, P. H. J. 1984. Notacanthiformes and Anguilliformes. Pages 62–93 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.
- Colborn, J., R. E. Crabtree, J. B. Shaklee, E. Pfeiler and B. W. Bowen. 2001. The evolutionary enigma of bonefishes (*Albula* spp.): cryptic species and ancient separations in a globally distributed shorefish. *Evolution*, 55: 807–820.
- Curole, J. P. and T. D. Kocher. 1999. Mitogenomics: digging deeper with complete mitochondrial genome. *Trends Ecol. Evol.*, 14: 394–398.
- de Pinna, M. C. C. 1996. Teleostean monophyly. Pages 147–162 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, California.
- Fahay, M. P. and C. L. Obenchain. 1978. Leptocephali of the ophichthid genera *Ahlia*, *Myrophis*, *Ophichthus*, *Pisodonophis*, *Callechelys*, *Letharchus* and *Apterichtus* on the Atlantic continental shelf of the United States. *Bull. Mar. Sci.*, 28: 442–486.
- Forey, P. L. 1973a. Relationships of elopomorphs. Pages 351–368 in P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, London.
- Forey, P. L. 1973b. A revision of elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Suppl.*, 10: 1–222.
- Forey, P. L., D. T. J. Littlewood, P. Ritchie and A. Meyer. 1996. Interrelationships of elopomorph fishes. Pages 175–191 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, California.
- Gardiner, B. G., J. G. Maisey and D. T. J. Littlewood. 1996. Interrelationships of basal neopterygians. Pages 117–146 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, California.
- Gosline, W. A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. The Univ. Press of Hawaii, Honolulu. 208 pp.
- Graybeal, A. 1998. Is it better to add taxa or characters to a difficult phylogenetic problem? *Syst. Biol.*, 47: 9–17.
- Greenwood, P. H. 1973. Interrelationships of osteoglossomorphs. Pages 307–332 in P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press, London.
- Greenwood, P. H. 1977. Notes on the anatomy and classification of elopomorph fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 32: 65–102.
- Greenwood, P. H., R. S. Miles and C. Patterson. (Eds.) 1973. Interrelationships of fishes. Academic Press, London. 536

- pp.
- Greenwood, P. H., D. E. Rosen, G. Myers and S. H. Weitzman. 1967. Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 80: 227–228.
- Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman and G. S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339–456.
- Harrison, C. M. H. 1966. On the first halosaur leptocephalus from Madeira. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 14: 444–486.
- Helfman, G. S., B. B. Collette and D. E. Facey. 1997. The diversity of fishes. Blackwell Science, Massachusetts. 528 pp.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana. 263 pp.
- Hildebrand, S. F. 1939. The Panama canal as a passage way for fishes, with list and remarks on the fishes and invertebrates observed. *Zoologica*, 24: 15–45.
- Hillis, D. M. 1996. Inferring complex phylogenies. *Nature*, 383: 130–131.
- Hillis, D. M. 1998. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. *Syst. Biol.*, 47: 3–8.
- Hulet, W. H., J. Fischer and B. J. Rietberg. 1972. Electrolyte composition of anguilliform leptocephali from the Straits of Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 22: 432–448.
- Hulet, W. H. and C. R. Robins. 1989. The evolutionary significance of the leptocephalus larva. Pages 669–677 in E. B. Böhlke, ed. *Fishes of the western North Atlantic*. Part 9. Vol 2. Sears Foundation for Marine Research, New Haven.
- Inoue, J. G., M. Miya, J. Aoyama, S. Ishikawa, K. Tsukamoto and M. Nishida. 2001a. Complete mitochondrial DNA sequence of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fish. Sci.*, 67: 118–125.
- Inoue, J. G., M. Miya, K. Tsukamoto and M. Nishida. 2000. Complete mitochondrial DNA sequence of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, 66: 924–932.
- Inoue, J. G., M. Miya, K. Tsukamoto and M. Nishida. 2001b. Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for anguilliform families. *J. Mol. Evol.*, 52: 311–320.
- Inoue, J. G., M. Miya, K. Tsukamoto and M. Nishida. 2001c. A mitogenomic perspective on the basal teleostean phylogeny: resolving higher-level relationships with longer DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 20: 275–285.
- Inoue, J. G., M. Miya, K. Tsukamoto and M. Nishida. 2001d. Complete mitochondrial DNA sequence of the Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Fish. Sci.*, 67: 822–831.
- Jamieson, B. G. M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge University Press, Cambridge. 319 pp.
- Johnson, G. D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bull. Mar. Sci.*, 52: 3–28.
- Johnson, G. D. and C. Patterson. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bull. Mar. Sci.*, 52: 554–626.
- Johnson, G. D. and C. Patterson. 1996. Relationships of lower euteleostean fishes. Pages 251–332 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, California.
- Kumazawa, Y. and M. Nishida. 1995. Variations in mitochondrial tRNA gene organization of reptiles as phylogenetic markers. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 759–772.
- Kumazawa, Y., M. Yamaguchi and M. Nishida. 1999. Mitochondrial molecular clocks and the origin of euteleostean biodiversity: familial radiation of perciforms may have predated the Cretaceous/Tertiary boundary. Pages 35–52 in M. Kato, ed. *The biology of biodiversity*. Springer-Verlag, Tokyo.
- Lauder, G. V. and K. F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150: 95–197.
- Lê, H. L. V., G. Lecointre and R. Perasso. 1993. A 28S rRNA-based phylogeny of the gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2: 31–51.
- Lecointre, G. and G. Nelson. 1996. Clupeomorpha, sister group of Ostariophysi. Pages 193–207 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, California.
- Li, G.-Q. and M. V. H. Wilson. 1996. Phylogeny of Osteoglossomorpha. Pages 163–174 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson, eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Macey, J. R., A. Larson, N. B. Ananjeva, Z. Fang and T. J. Papenfuss. 1997. Two novel gene orders and the role of light-strand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 91–104.
- Maisey, J. G. 1986. Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics*, 2: 201–256.
- Marshall, N. B. 1962. Observations on the Heteromi, an order of teleost fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 9: 249–268.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索 I, II. 石崎書店, 東京. 1605 pp.
- Mattei, X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implications in fishes. *Can. J. Zool.*, 69: 3038–3055.
- McDowell, S. B. 1973. Order Heteromi (Notacanthiformes). Pages 1–228 in D. M. Cohen, ed. *Fishes of the western North Atlantic*. No. 1, Part 6. Sears Foundation for Marine Research, New Haven.
- Mead, G. W. 1965. The larval form of the Heteromi *Breviora*, 226: 1–5.
- Mindell, D. P., M. D. Sorenson and D. E. M. Dimcheff. 1998. Multiple independent origins of mitochondrial gene order in birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 10693–10697.
- Miya, M. and M. Nishida. 1999. Organization of the mitochondrial genome of a deep-sea fish *Gonostoma gracile* (Teleostei: Stomiiformes): first example of transfer RNA gene rearrangements in bony fishes. *Mar. Biotechnol.*, 1: 416–426.
- Miya, M. and M. Nishida. 2000. Use of mitogenomic infor-

- mation in teleostean molecular phylogenetics: a tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 17: 437–455.
- Monod, T. 1968. Le complexe urophore des poissons téléostéens. *Mém. Inst. Found. Afr. Noire*, 81: 1–705.
- Moore, W. S. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene tree versus nuclear-gene tree. *Evolution*, 49: 718–726.
- Moser, H. G., W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson. (Eds). 1984. Ontogeny and systematics of fishes. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ.* 1. 760 pp.
- Müller-Schmid, A., B. Ganss, T. Gorr and W. Hoffmann. 1993. Molecular analysis of ependymins from the cerebrospinal fluid of the orders Clupeiformes and Salmoniformes: no indication for the existence of an euteleost inradivision. *J. Mol. Evol.*, 36: 578–585.
- Myers, R. F. 1989. Micronesian reef fishes, a practical guide to the identification of the coral reef fishes of the tropical central and western pacific. Coral Graphics, Guam. 298 pp.
- 中坊徹次. (編). 1993. 日本産魚類検索：全種の同定. 東海大学出版会, 東京. 1477 pp.
- 中坊徹次. (編). 2000. 日本産魚類検索：全種の同定, 第二版. 東海大学出版会. 東京. 1748 pp.
- Nelson, G. J. 1973. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. Pages 333–349 in P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson, eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, London.
- Nelson, G. 1989. Phylogeny of major fish groups. Pages 325–336 in B. Fernholm, K. Bremer and H. Jörnvall, eds. *The hierarchy of life*. Excerpta Medica, Amsterdam.
- Nelson, J. S. 1976. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, New York. 416 pp.
- Nelson, J. S. 1984. *Fishes of the world*, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. 523 pp.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the world*, 3rd ed. John Wiley & Sons, New York. 600 pp.
- Nielsen, J. G. and E. Bertelsen. 1985. The gulper-eel family Saccopharyngidae (Pisces, Anguilliformes). *Steenstrupia*, 11: 157–206.
- Normark, B. B., A. R. McCune and R. G. Harrison. 1991. Phylogenetic relationships of neopterygian fishes, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 8: 819–834.
- Nybelin, O. 1971. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleostean fishes. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Goth., Zool.*, 7: 1–52.
- 沖山宗雄. 1980. 稚魚分類学入門④ウナギ型変態. *海洋と生物* 6, 2: 62–68.
- Patterson, C. 1977. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. Pages 579–643 in M. K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht, eds. *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York.
- Patterson, C. 1998. Comments on basal teleosts and teleostean phylogeny, by Gloria Arratia. *Copeia*, 1998: 1107–1113.
- Patterson, C. and D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 158: 81–172.
- Patterson, C., D. M. Williams and C. J. Humphries. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 153–188.
- Paulin, C. D. and J. M. Moreland. 1979. Halosauridae of the south-west Pacific (Pisces: Teleostei: Notacanthiformes). *New Zealand J. Zool.*, 6: 267–271.
- Pfeiler, E. 1998. Acidic glycosaminoglycans in marine teleost larvae: evidence for a relationship between composition and negative charge density in elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol.*, 119: 137–144.
- Regan, C. T. 1929. Fishes. Pages 305–329. *Encyclopaedia Britannica*, 14th ed. London.
- Richards, W. J. 1984. Elopiformes: development. Pages 60–62 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.
- Rivas, L. R. and S. M. Warlen. 1967. Systematics and biology of the bonefish, *Albula nemoptera* (Fowler). *Fish. Bull.*, 66: 251–258.
- Robins, C. R. 1989. The phylogenetic relationships of the anguilliform fishes. Pages 9–23 in E. B. Böhlke, ed. *Fishes of the western North Atlantic*. Part 9. Vol. 1. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Sears Foundation for Marine Research, New Haven.
- Romer, A. S. 1945. *Vertebrate paleontology*, 2nd ed. Chicago University Press, Chicago. 687 pp.
- Rubin, D. A. and R. M. Does. 1995. Obtaining a more resolute teleost growth hormone phylogeny by the introduction of gaps in sequence alignment. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 4: 129–138.
- Schmidt, J. 1923. The breeding places of the eel. *Phil. Trans. Royal Soc.*, 211: 179–208.
- Schmidt, J. 1925. The breeding places of the eel. *Ann. Rep. Smithsonian Inst.*, 1924: 279–316.
- Shaklee, J. B. and C. S. Tamaru. 1981. Biochemical and morphological evolution of Hawaiian bonefishes (*Albula*). *Syst. Zool.*, 30: 125–146.
- Smith, D. G. 1979. Guide to the leptocephali (Elopiformes, Anguilliformes, and Notacanthiformes). NOAA Tech. Rept. NMFS Circ., 424: 1–39.
- Smith, D. G. 1984. Elopiformes, Notacanthiformes and Anguilliformes: relationships. Pages 94–102 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.
- Smith, D. G. 1989. Order Saccopharyngiformes. Pages 629 in E. B. Böhlke, ed. *Fishes of the western North Atlantic*. Part 9. Vol. 1. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Sears Foundation for Marine Research, New Haven.
- Smith, M. M. and P. C. Heemstra. (Eds.) 1986. *Smiths' sea fishes*. Mcmillan South Africa, Johannesburg. 1047 pp.
- Springer, M. S., H. M. Amrine, A. Burk and M. J. Stanhope.

1999. Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes, and the impact of data partitions with heterogeneous base composition. *Syst. Biol.*, 48: 65–75.
- Stepien, C. A. and T. D. Kocher. 1997. Molecules and morphology in studies of fish evolution. Pages 1–11 in T. D. Kocher and C. A. Stepien, eds. *Molecular systematics of fishes*. Academic Press, San Diego, California.
- Stiassny M. L. J., L. R. Parenti, and G. D. Johnson. (Eds). 1996. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, California. 496 pp.
- Sulak, K. J. 1977. *Aldrovandia oleosa*, a new species of the Halosauridae, with observations on several other species of the family. *Copeia*, 1977: 11–20.
- Tchernavin, V. V. 1946. A living bony fish which differs substantially from all living and fossil osteichthyans. *Nature*, 158: 667.
- Tsukamoto, K. 1992. Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, 356: 789–791.
- 塚本洋一. 1998. カライワシ目魚類 (Elopiformes) の変態様式と葉形仔魚型変態における進化的位置. *魚類学雑誌*, 45: 65–75.
- Whitehead, P. J. 1962. The species of *Elops* (Pisces: Elopidae). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 13, 5: 321–329.
- Whitehead, P. J. P. 1986. The synonymy of *Albula vulpes* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Albulidae). *Cybium*, 10: 211–230.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York. 439 pp.