



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Homology assessment of luminous organs in the family Myctophidae (Teleostei: Myctophiformes) based on innervation
Author(s)	古庄, 誠
Description	この博士論文の全文は利用可能日以降に公開されます。利用可能日以前の閲覧方法は https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/ をご参照ください。
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第16563号
Issue Date	2025-09-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k16563
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/98173
Type	doctoral thesis
File Information	Makoto_Furusho_abstract.pdf, 論文内容の要旨 https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称：博士（水産科学）

氏名：古庄 誠

学 位 論 文 題 目

Homology assessment of luminous organs in the family Myctophidae

(Teleostei: Myctophiformes) based on innervation

(神経支配に基づくハダカイワシ科魚類の発光器の相同性の検証)

【背景と目的】

ハダカイワシ科 *Myctophidae* は、世界中の海洋に分布し、膨大な生物量を有する中深層遊泳性魚類で、5 亜科 34 属約 250 種で構成される。本科魚類は神経に支配される発光器を頭部と体に多数もつ。これらの発光器は、数、大きさ、形、位置などが種間で異なり、本科の分類や系統関係の推定に利用されてきた。しかし、現在広く使われる各発光器の名称は、外見上の位置や形に基づいて定義されるため、神経支配のような客観的な基準に基づいて再定義されることが望まれる。本科の発光器の神経支配に関する研究は極めて乏しいため、それらを包括的に調査することで、客観的な基準に基づいた本科の発光器の再定義、および再定義された発光器による本科の分類学的な有効性の評価が可能となることが期待される。

本研究では、ハダカイワシ科の発光器とその神経支配を詳細に記載すること、神経支配に基づき発光器の種間での相同性を検証すること、相同性の検証結果に基づき発光器を再定義すること、再定義した発光器の外部形態および神経枝の走行様式の形質進化を推定すること、および科、亜科および属の分類学的な有効性を評価することを目的とした。

【材料と方法】

ハダカイワシ科 5 亜科 34 属 91 種の比較解剖を行い、発光器と神経支配を観察した。さらに 49 種について発光器の外部形態を観察した。また、本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から 2 属 5 種も観察した。

ハダカイワシ科の発光器の相同性は、一次的相同性と二次的相同性の 2 つの概念に基づいて検証した。一次的相同性は、原則として発光器の神経支配に基づいて客観的に類似性を評価する「構造的類似性」と、同一個体内に存在する 2 つの器官は相同であってはならないとする「同時発生」の 2 つの基準に基づいて確立される。二次的相同性は、系統類縁関係に基づいて一次的相同性を評価するものであり、形質進化推定の結果、一次的相同性の推測が系統類縁関係と一致する場合に確立される。形質進化推定は最節約法で行い、従来の研究で超保存領域を用いて推定された本科の系統類縁関係を、本研究で比較解剖を行った種のみで再構築して用いた（上記の 91 種中 48 種を含む；図）。ソトオリイワシ科の全 3 属とハダカイワシ科の系統類縁関係は未解決であり、これら 3 属のうち唯一発光器を備えるソトオリイワシ属とハダカイワシ科の発光器の相同性は不明であるため、ハダカイワシ科内の形質進化推定には外群を設けなかった。

【記載】

多くの体の発光器を除く 11 部位の発光器（囲眼発光器，胸鰭下発光器など）と神経支配について，それらの有無および神経支配様式に基づいて部位ごとにタイプ分けし，詳細に記載した．体の発光器は，観察できた 1 種 2 個体のみを記載した．さらに，本科の発光器は交感神経系による単一支配であることも記載した．

【相同性の検証】

比較解剖を行った 91 種で発光器の一次的相同性を，および本研究で再構築した系統類縁関係に含まれる 48 種で一次的相同性が確立された発光器の二次的相同性を検証した．一次的相同性が確立されなかった発光器のうち，完全に同じ神経支配様式ではないものの極めて類似した走行様式を示す神経枝で共通する 7 個の発光器群（鼻部背側発光器，第 1 胸部発光器など）に対し，進化の過程で神経枝の増減が生じた可能性を考慮し，改めて相同性を検証した．その結果，これら全ての発光器群において相同性が確立され，神経支配の置換を含む神経枝の増減が推定された．

【発光器の名称と略号の再定義】

相同性の検証結果に基づき，38 個の発光器の名称と略号を再定義した．発光器の神経支配を観察していない種では，発光器の外部形態や系統的位置から各種の発光器に適用すべき名称を検討した．

【再定義した発光器の形質進化】

再定義した発光器のうちの 5 個について，発光器の位置または神経枝の走行様式の形質進化を推定した．

【分類体系】

神経支配に基づく発光器の相同性の検証および形質進化推定の結果，本科および 5 亜科のうち 4 亜科を支持する新たな派生形質を認めた．したがって，本研究は本科の有効性および本科に 5 亜科を認める体系を支持した．また，本研究で再定義した発光器などに基づき，従来から側系統群であると示されてきた *Benthosema* 属を 2 群に分割し，このうちの 1 群を新属とすることを提案した（図）．さらに，近年の分子系統学的研究によって細分化されたが，属の分類形質に重複がある *Ctenoscopus* 属，*Dasyscopelus* 属および *Myctophum* 属に対し，新たに 3 つの発光器の神経支配様式で識別可能であることを示した．これにより，系統的位置が不明なために暫定的に *Myctophum* 属とされていた *Myctophum fissunovi* Becker and Borodulina, 1971 と *Myctophum imperceptum* Becker and Borodulina, 1971 の 2 種を *Dasyscopelus* 属に移すべきと判断した．以上に基づき，本科の新たな分類体系を提示した．

【総合考察】

1. 発光器の機能仮説

本科の発光器の機能仮説には，カウンターイルミネーション（CI），コミュニケーション（CM），捕食者への威嚇などが提唱されてきた．本科の発光器を支配する交感神経系は，緊張時や興奮時に活性化し，被食回避行動や繁殖行動などに関与するとされる．本科の発光器の機能仮説はいずれもこれらの行動に関連し，交感神経支配であることと整合性があると判断した．また，交感神経系は不随意であるため，本科魚類は発光を意図的に制御できないと考えた．

2. ハダカイワシ科の発光器の特異性

本科の発光器のうち、CM や威嚇に用いると考えられる大型の囲眼発光器や尾柄部発光腺などは、同じく交感神経単一支配の発光器をもつソトオリイワシ属にはみられず、本科に特異的であった。また、CI に用いると考えられる体腹面の発光器の向きと海中姿勢も両群間で大きく異なり、本科では腹側向きで基本的に水平姿勢をとるのに対し、ソトオリイワシ属では前腹側向きで頭部を下に向けた姿勢を維持する。ソトオリイワシ属の発光器の向きと姿勢は上方向や水平方向への移動を制限するのに対し、本科のそれらはより自由度の高い行動を可能にすると考えられた。また、CI 用の発光器の数と配列も両群間で大きく異なり、本科では数が少なく（約 32–106 個）、配列がやや不規則であるのに対し、ソトオリイワシ属では多く（約 188–254 個）、規則的であった。本科の発光器数の少なさは、CI の精度低下を招く恐れがある一方、発光に要するエネルギーの節約をもたらし、さらにこの精度低下を補うために、配列が不規則になった可能性がある。したがって、本科はエネルギー消費を最小限に抑えた効率的な CI を実現していると判断した。

3. 結論

本研究の結果、神経支配は発光器の相同性の検証に有用であることが確認された。一方、一部の発光器では進化の過程で神経枝の増減や置換が起こったと推定されたため、発光器の相同性の検証には広範なタクソンサンプリングが必要であることも確認された。また、本科の発光器は不随意的な交感神経支配であることから、随意的な運動神経支配の骨格筋などと異なり、神経枝の増減が機能にあまり影響しない可能性を示唆した。

最後に、ハダカイワシ科は共通祖先から受け継いだ交感神経支配の発光器の外部形態と神経支配様式を科内で独自に多様化させることにより、CI のような適応的な特殊機能を獲得し、世界中の中深層で繁栄する多様な真骨類の一群へと進化したと結論した。

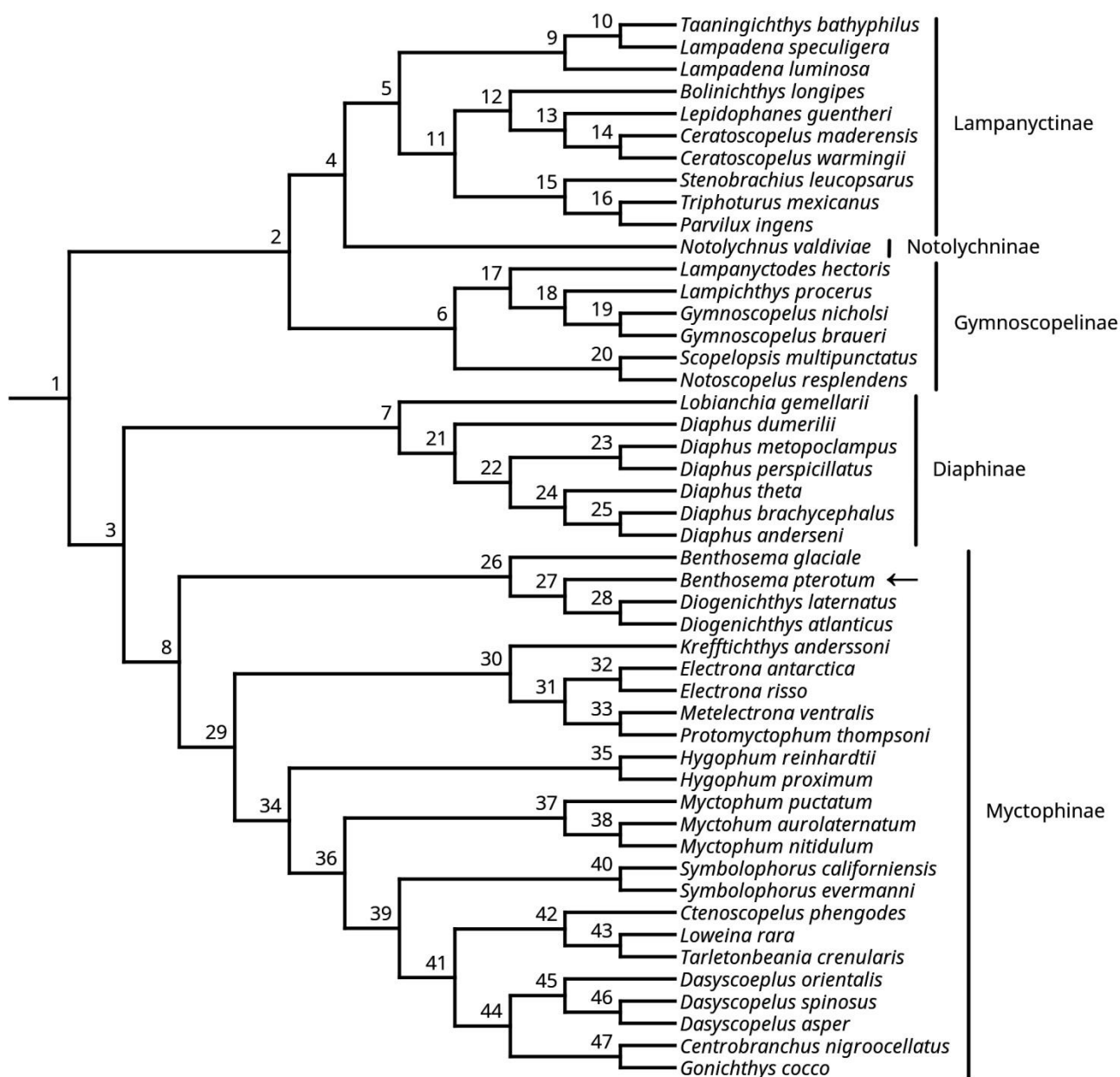


図. 本研究で再構築されたハダカイワシ科 5 亜科 31 属 48 種の系統類縁関係. 矢印は新属に相当する.