

カサゴ目魚類の系統類縁関係：研究史、現状および問題点

今村 央¹・篠原現人²

¹〒031 青森県八戸市鰹町下盲久保25–259 水産庁東北区水産研究所八戸支所

²〒169 東京都新宿区百人町3–23–1 国立科学博物館動物研究部

(1997年5月26日受付；1997年9月5日改訂；1997年9月9日受理)

キーワード：カサゴ目、系統類縁関係、単系統性、分類体系、形態学、研究史

魚類学雑誌

*Japanese Journal of
Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 1997

Hisashi Imamura* and Gento Shinohara. 1997. Phylogenetic studies of the order Scorpaeniformes (Pisces: Acanthopterygii): progress, present condition and problems. *Japan. J. Ichthyol.*, 44(2): 77–95.

*Corresponding author: Hachinohe Branch, Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Agency, 25–259 Same, Hachinohe, Aomori 031, Japan (e-mail: hima@myg.affrc.go.jp)

カサゴ目 Scorpaeiniformes は棘鰓上目 Acanthopterygii の 1 分類群とされ (Greenwood et al., 1966; Lauder and Liem, 1983; Nelson, 1994), 第 2 眼下骨 second infraorbital が頬を横切り後方に伸びて形成される眼下骨棚 suborbital stay を持つことで認識され, この特徴によってかつては頬甲類 mail-cheeked fishes とも呼ばれていた。本目は 1,200 種以上を含む大きな分類群で, その多くは海産種であるが, カジカ亜目 Cottoidei の中には淡水域に生息するものも知られている。海産種の生息深度も変化に富み, 沿岸域から, クサウオ科 Liparidae の 1 種に見られるように水深 7,000 m にまで及ぶ (Nelson, 1994)。また歴史的に見ると, 本目の亜科以上の体系は時間経過と共に細分される傾向にあり (Table 1), 各分類群の定義も研究者によって様々である (Tables 2–5)。

カサゴ目の系統類縁関係に関する研究は, 古くは Gill (1888) まで遡ることができる。彼は断片的な骨格系の情報に基づいて本目の科間の類縁関係を推定した。すなわち, フサカサゴ科 Scorpaeinidae とオニオコゼ科 Synanceiidae が近縁で, その他アイナメ科 Hexagrammidae とギンダラ科 Anoplopomatidae [Gill (1888) は Anoplopomidae とした], コチ科 Platycephalidae とハリゴチ科 Hoplichthyidae, ケムシカジカ科 Hemitripteridae とカジカ科 Cottidae, そしてホウボウ科 Triglidae, キホウボウ

科 Peristediidae, クチバシカジカ科 Rhamphocottidae, トクビレ科 Agonidae およびセミホウボウ科 Dactylopteridae が, それぞれ近縁であると考えた (Fig. 1)。彼の仮説は頭部の棘や背鰓鰓条の状態などから主観的に求められたもので, いわゆる伝統的手法に基づいていた。Gill (1888) の後, カサゴ目全体の類縁関係について論じた研究に, Matsubara (1943), 松原 (1955), Washington et al. (1984a) などがある。Matsubara (1943) はフサカサゴ科魚類の鰓弓と尾鰓骨格を除く骨格系および鰓とそれに関与する筋肉を詳細に調べ, さらに本目全体の類縁関係を推定した。彼は本目に大きく 4 つの系統群, すなわち最も早期に分岐したホウボウ科, キホウボウ科およびセミホウボウ科を含む群, クロメヌケ *Sebastes glaucus* などの一般的なフサカサゴ型魚類 generalized scorpaenids, ギンダラ科およびアイナメ科を含む群, ヒメキチジ *Plectrogenium nanum* などの特化的なフサカサゴ型魚類 specialized scorpaenids, アカゴチ科 Bembridae, コチ科およびハリゴチ科を含む群, そしてシロカサゴ祖先 *Setarches*-ancestor から生じたトクビレ科, カジカ科, ダンゴウオ科 Cyclopteridae およびクサウオ科を含む群を認めた。松原 (1955) は Matsubara and Ochiai (1955) の仮説に従い, Matsubara (1943) で示したコチ類の類縁関係に若干の改変を加えたが, 大部分は Matsubara (1943) の結果を踏襲した (Fig.

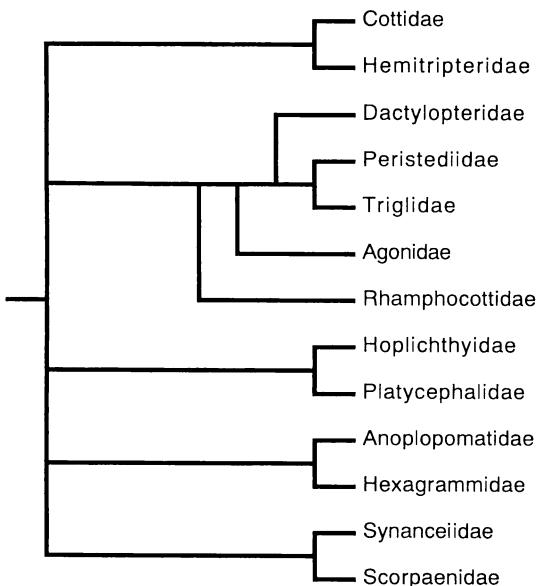


Fig. 1. Phylogenetic hypothesis of the order Scorpaeniformes, proposed by Gill (1888).

2). また、Washington et al. (1984a)も Matsubara (1943)や松原 (1955)の示した系統類縁関係を基礎としながら、自らの観察に基づいた断片的な骨格系などの情報から新たな系統仮説を示したり、松原 (1955)以後のカサゴ目の系統類縁関係に関する研究を紹介している。

このように、これまで提示されたカサゴ目全体の系統類縁関係は Matsubara (1943)を基礎としたものが多いが、彼の類縁関係も伝統的手法に基づ

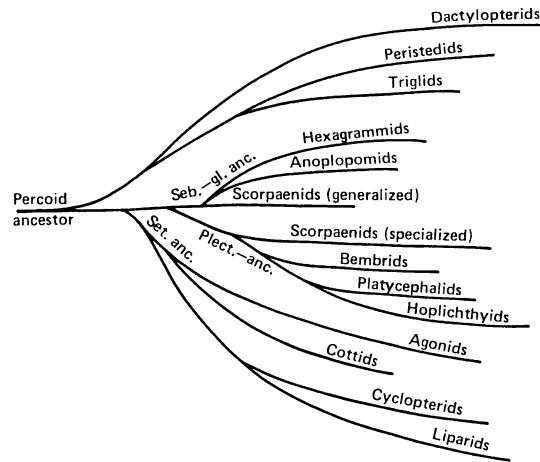


Fig. 2. Phylogenetic hypothesis of the order Scorpaeniformes, proposed by Matsubara (1955) (from Washington et al., 1984a).

いて推定されている。一方、分岐分類学が提唱されて以来、系統仮説に一層の科学的客觀性が求められるようになり、その理論は1960年代から1980年代にかけての進化分類学派や表形分類学派との論争を通じて、Eldredge and Cracraft (1980), Wiley (1981), Sober (1988)などによって一般化されていった。そして魚類学の分野でも分岐分類学的手法は広く普及していき、多くの研究者がこの方法論を用いてカサゴ目の系統類縁関係を形態形質から推定した(例えはLeipertz, 1985; Yabe, 1985; Kido, 1988; Begle, 1989; Kanayama, 1991; Ishida, 1994; Shinohara, 1994; Imamura, 1996)。また、カサゴ目

Table 1. Number of taxa in the order Scorpaeniformes recognized by previous studies

study	suborder	superfamily	family	subfamily
Gill (1888)	0	7	14	0
Regan (1913)*	3	0	20	4
Berg (1940)**	1	5	20	0
Matsubara (1955)***	3	6	18	28
Greenwood et al. (1966)	6	0	21	0
Nelson (1976)	6	0	21	31
Nelson (1984)	5	0	20	26
Washington et al. (1984)	2	0	22	11
Eschmeyer (1990)	6	0	21	21
Nelson (1994)	7	2	25	27

* Regan (1913) recognized 6 divisions between suborder and family.

** Berg (1940) placed the suborder Cottoidei into the order Perciformes.

*** Matsubara (1955) classified Japanese taxa only.

では例は少ないが（例えばKeenan, 1991），近年では形態形質以外に，酵素蛋白質の電気泳動パターンやDNAの塩基配列を用いた系統解析も盛んに行われている。そして現在では本目の多くの分類群の系統類縁関係が理解されるようになった。さらに，従来骨格系に偏りがちであった形態形質に加えて，Yabe (1985)がカサゴ目での筋肉形態の類縁関係推定における有効性を示して以来，本目の筋肉系の多くの情報も明らかにされた(Ishida, 1994; Shinohara, 1994; Imamura, 1996; Yabe and Uyeno, 1996)。このような過程を経て，類縁関係の知見と形態学的情報が蓄積された現在，カサゴ目の単系統性と系統的位置を再検討すべき段階に至っている。

本論文ではMatsubara (1943)を基盤としたそれ以後のカサゴ目の系統類縁関係，および本目の単系統性と系統的位置についての研究の歴史と現状を紹介し，今後なすべき課題を論じる。なお，本論文ではセミホウボウ科を除き，便宜的にWashington et al. (1984a)の概念に従って本目をカサゴ群 [Imamura (1996)が再定義したカサゴ亜目とコチ亜目から構成される] とカジカ群 [Shinohara (1994)が再定義したギンダラ亜目 Anoplopomatoidei, ザニオレピス亜目 Zanioletipoidei, アイナメ亜目 Hexagrammoidei およびカジカ亜目を含む] の2群に分けて扱う。後述するように，近年これら2群はそれぞれ単系統群であると考えられている(Shinohara, 1994; Imamura, 1996)。セミホウボウ科の系統的位置については一定の見解が得られていないため両群とは分けて扱い，カサゴ目の単系統性の項目で述べる。本論文で使用した系統関係の用語は主として宮ほか(1991)と宮(1992)による和訳に従った。

カサゴ群の系統類縁関係

カサゴ群の単系統性

カサゴ群には，メバル科Sebastidae，シロカサゴ科Setarchidae，ヒレナガカサゴ科Neosebastidae，フサカサゴ科，ハチ科Apistidae，オニオコゼ科などのカサゴ亜目と，ウバゴチ科Parabembridae，アカゴチ科，ホウボウ科，ハリゴチ科，コチ科などのコチ亜目が含まれる(Ishida, 1994; Imamura, 1996)。両亜目は従来から近縁であると考えられてきたが(Matsubara, 1943; 松原, 1955; Matsubara and Ochiai, 1955; Washington et al., 1984a) (Fig. 2)，全体が共有する具体的な派生形質は示されてこな

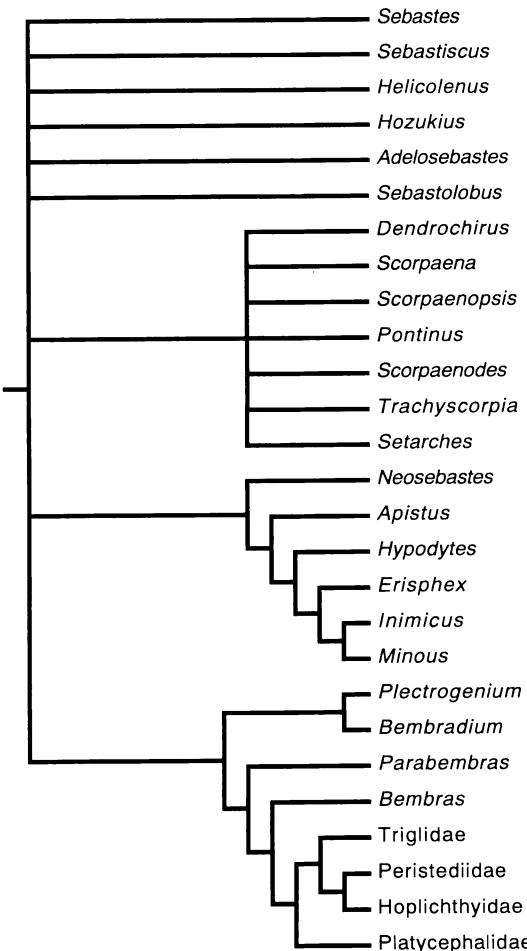


Fig. 3. Cladogram showing the relationships of the suborders Scorpaeoidei and Platycephaloidei, proposed by Imamura (1996).

かった。近年，Imamura (1996)はカサゴ群の類縁関係の推定に先立ち，本群は主鰓蓋骨 opercle に後方に伸びる棘〔小島(1988)の下部主鰓蓋棘〕を持つという派生形質を共有する単系統群であることを示した。この棘はMatsubara (1943)が定義したミノカサゴ亜科 Pteroinae の成魚には見られない(Matsubara, 1943; Imamura, 1996)。しかし，本亜科の下部主鰓蓋棘は仔魚期では小島(1988)とImamura and Yabe (1996)によって確認されているため，Imamura (1996)は成魚では二次的に消失したと考えた。さらにカサゴ群の類縁関係を推定した結果(Fig. 3)，ホウボウ科の一部で逆転現象(二次的消失)を認めなければならないが，体側筋の一部である obliquus dorsalis 由來の発音筋 extrinsic muscle を持つことも本群の共有派生形質と判断している。

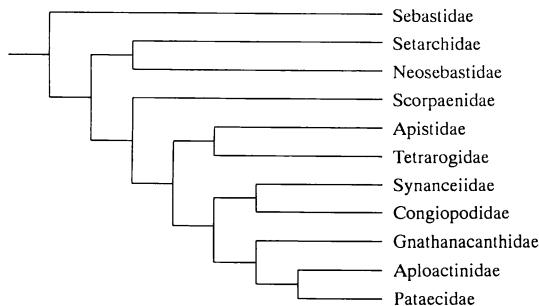


Fig. 4. Cladogram showing the interrelationships of the suborder Scorpaenoidei (from Ishida, 1994).

カサゴ群の類縁関係

カサゴ群の亜目レベルの分類は研究者によって様々に行われ、フエフキオコゼ亜目 *Congiopodioidei* やハリゴチ亜目 *Hoplichthyoidei* なども提唱されたが (Tables 2–3), 近年の Ishida (1994) と Imamura (1996) の系統仮説 (Figs. 3–4) から、本群にカサゴ亜目とコチ亜目を認めるのが妥当であると考えられる。

カサゴ亜目 Matsubara (1943) が示したカサゴ目の類縁関係 (Fig. 2) から判断すると、彼のカサゴ亜目は非系統群であると読みとることができる。これに対し、Ishida (1994) はカサゴ亜目の系統類縁関係推定に先立ち、論議によってカジカ群、ホウボウ科、キホウボウ科およびコチ亜目を研究対象から除外した上で、本亜目が眼下骨棚を持つことと前背鰭骨 predorsal が 1 本に減少することの 2 個の共有派生形質で支持される単系統群であるという仮説を示した。さらに、彼はカサゴ亜目の類縁関係を分岐分類学的手法によって推定し (Fig. 4), 以下の 12 科、すなわちメバル科、シロカサゴ科、ヒレナガカサゴ科、フサカサゴ科、ハチ科、ハオコゼ科 *Tetrarogidae*, オニオコゼ科、フエフキオコゼ科 *Congiopodidae*, グナサナカンサス科 *Gnathanacanthidae*, イボオコゼ科 *Aploactinidae*, パテクス科 *Pataecidae* およびダンゴオコゼ科 *Caracanthidae* を認めている。一方、Shinohara (1994) と Imamura (1996) はともにカサゴ亜目の単系統性を支持する形質を見つけることができなかった。

以下に Ishida (1994) が定義した各科を示す [Ishida (1994) は分岐分類学的手法を用いて包括的にカサゴ亜目の類縁関係を推定した唯一の研究である。しかし、その後に行われた Imamura (1996) の結果とは、選択した形質、用いた外群、類縁関係の分析方法などの違いから一致しない点もある。

カサゴ亜目の類縁関係は単系統性を含め、検討の余地がある]。

メバル科：メバル科はフサカサゴ科の 1 亜科 (メバル亜科 *Sebastinae*) として位置づけられることが多かったが (Table 2), 近年 Ishida (1994) によって科に昇格されている [Ishida (1994) は本科の他に、シロカサゴ科、ヒレナガカサゴ科およびハチ科を新科 new family としたが、いずれも亜科としてすでに提唱されており、彼の新科の設立は無効であると考えられる (ICZN, 1985, Art. 36)]. Matsubara (1943) と松原 (1955) は、カサゴ亜目に認めた 3 群のうちのひとつで最も早期に分岐したと推定したメバル幹 *Sebastes*-stem にメバル亜科とヒレナガカサゴ亜科 *Neosebastinae* を配属した。そして両亜科が姉妹群関係にあると推定したが、Ishida (1994) はメバル科が単独で最も早期に分岐したと考えている (Fig. 4). また、彼は本科の単系統性を脊椎骨が 24 個より多いことなど 2 個の共有派生形質で支持し、この中にメバル属 *Sebastes*, カサゴ属 *Sebastiscus*, ホウズキ属 *Hozukius*, ユメカサゴ属 *Helicolenus*, フトユビメヌケ属 *Adelosebastes*, キチジ属 *Sebastolobus*, ミナミキチジ属 *Trachyscorpia* およびヒメキチジ属 *Plectrogenium* の 8 属を認めた。しかし、Imamura (1996) はヒメキチジ属をコチ亜目のヒメキチジ科 *Plectrogeniidae* に配属し、さらにミナミキチジ属はヒオドシ属 *Pontinus*, フサカサゴ属 *Scorpaena* などと近縁であると考えた (Fig. 3). 本科については、これらの研究の他にも Barsukov (1981) がメバル亜科の類縁関係を伝統的手法で推定している。また、松原 (1955) は「最も進化の出発点に近い」という表現を用い、眼下骨棚があまり発達しないことと体形がスズキ型魚類に類似することを根拠に、カサゴ目のうちメバル属が原始的であると考えた。しかし、Eschmeyer and Hureau (1971) はこの説に否定的で、「メバル属を原始的なカサゴ類とみなすのは良い選択ではない」と述べている。

シロカサゴ科・ヒレナガカサゴ科：シロカサゴ科はシロカサゴ属 *Setarches*, ヤセアカカサゴ属 *Lioscorpius* およびクロカサゴ属 *Ectreposebastes* から、ヒレナガカサゴ科はヒレナガカサゴ属 *Neosebastes* と *Maxillicosta* 属から、それぞれ構成される (Eschmeyer and Collette, 1966; Ishida, 1994; Nelson, 1994). Matsubara (1943) と松原 (1955) はこれら 2 科をそれぞれ亜科と見なし、異なる系統群に位置づけた。すなわち、シロカサゴ亜科 *Setarchinae* をフサカサゴ幹 *Scorpaena*-stem に配置し、フサカサ

ゴ亞科 Scorpaeiniae とミノカサゴ亞科からなる単系統群の姉妹群であると判断し、またヒレナガカサゴ亞科をメバル幹に位置づけ、メバル亞科を姉妹群に持つと考えた。さらに、シロカサゴ亞科には基蝶形骨 basisphenoid がないなどとして、この骨を持たないトクビレ科、カジカ科、ダンゴウオ科およびクサウオ科を含む群がシロカサゴ祖先から生じたと推定した。しかし、Echmeyer and Collette (1966) はシロカサゴ亞科魚類全4種を詳細に観察し、これらが基蝶形骨を持つことを見いだし、松原の説を否定した。また、Ishida (1994) はシロカサゴ科とヒレナガカサゴ科は姉妹群関係にあり、両科は頭部腹面の筋肉要素である hyohyoïdes inferioris がないという共有派生形質で支持される単系統群を構成し、メバル科の次に分岐したと考えた (Fig. 4)。近年、Imamura (1996) はシロカサゴ属はヒオドシ属、フサカサゴ属などと近縁で、ヒレナガカサゴ属はハオコゼ属 *Hypodytes*、オニオコゼ属 *Inimicus*、ヒメオコゼ属 *Minous*、アブオコゼ属 *Erisphex* およびハチ属 *Apistus* から構成される群と姉妹群関係にあると考えている (Fig. 3)。彼によると、シロカサゴ属を含む群の単系統性は眼下骨の感覚管が後方に向かうことなど2個の共有派生形質で、ヒレナガカサゴ属を含む群は第1および第2

脊椎骨の神経棘が前方に屈曲することなど2個の共有派生形質で、それぞれ支持されている。

フサカサゴ科：本科は従来多くの亜科に細分されていたが、Ishida (1994) はそれらの多くを科に昇格した (Table 2)。Matsubara (1943) と松原 (1955) はフサカサゴ亞科とミノカサゴ亞科が姉妹群関係にあると考えた。Ishida (1994) も従来のミノカサゴ亞科の構成属を本科に含めたが、これには分類群名を与えなかった。フサカサゴ科は21属から構成される大きな分類群で、眼下骨の感覚管が頭蓋骨のそれと連続しないという1個の共有派生形質で単系統性が支持される (Ishida, 1994)。また彼によると、本科はシロカサゴ科とヒレナガカサゴ科から構成される単系統群の後に他のカサゴ亞目魚類から分岐したと考えられている (Fig. 4)。

ハチ科・ハオコゼ科：Matsubara (1943) と松原 (1955) はハチ科をフサカサゴ科の1亜科 (ハチ亜科 Apistinae) と見なし (Table 2)、ハオコゼ科などとともにカゴシマオコゼ幹 *Cocotropus-stem* に含め、ハチ属がこの幹から最も早期に分岐したと推定した [彼はハオコゼ科を Congiopodidae とした。現在では Tetrarogidae にハオコゼ科が、Congiopodidae にフェフキオコゼ科が与えられており (石田, 1990; 中坊, 1993a; Ishida, 1994)，両者は区別されてい

Table 2. Progress of definition of Ishida's (1994) twelve families in the suborder Scorpaeoidei in previous studies

	Matsubara (1955)	Greenwood et al. (1966)	Nelson (1976)	Nelson (1984)	Washington et al. (1984b)	Nelson (1994)
Scorpaenidae	recognized in SFS*	recognized in SS*	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Sebastidae	recognized in SFS as scorpaenid SB*		recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB
Setarchidae	recognized in SFS as scorpaenid SB		recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB
Neosebastidae	recognized in SFS as scorpaenid SB					
Apistidae	recognized in SFS as scorpaenid SB		recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB
Tetrarogidae			recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB	recognized in SS as scorpaenid SB
Synanceiidae	recognized in SFS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Congiopodidae	recognized in SFS		recognized in suborder Congiopodoidei	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Gnathanacanthidae			recognized in SS as pataecid SB	recognized in SS as pataecid SB	recognized in SS	recognized in SS
Aploactidae		recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Pataecidae		recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Caracanthidae		recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS

* SB, subfamily; SFS, superfamily Scorpaeiniae (sensu Matsubara, 1955); SS, suborder Scorpaeoidei.

Blank spaces indicate taxa not recognized or not discussed.

る]。Washington et al. (1984a) はハチ亜科が胸鰭遊離軟条を持ち、鰓の形態が類似しているなどとして、ホウボウ科・キホウボウ科との近縁性を示唆した。さらに、ハチ亜科がホウボウ科とキホウボウ科の原始的姉妹群 primitive sister group である可能性を示している。Ishida (1994) は頭部の筋肉要素の levator operculi の起発部位が2つに分枝することなど4個の共有派生形質を根拠に、ハチ科とハオコゼ科が姉妹群であると考えているが (Fig. 4), Imamura (1996) はハチ属がハオコゼ属、オニオコゼ属、ヒメオコゼ属およびアブオコゼ属から構成される単系統群と姉妹群関係にあると推定している (Fig. 3)。

オニオコゼ科・フエキオコゼ科：オニオコゼ科は Washington et al. (1984a) や Nelson (1994) などによってフサカサゴ科の1亜科（オニオコゼ亜科 *Synanceiinae*）に位置づけられていた (Table 2)。また、フエキオコゼ科は独立したフエキオコゼ亜目 *Congiopodioidei* に入れられることもあった (Nelson, 1976; Lauder and Liem, 1983)。Ishida (1994) はこれら2群は尾鰭の筋肉要素の adductor dorsalis を持たないことなど6個の派生形質を共有する単系統群で姉妹群関係にあると推定し (Fig. 4)，それぞれをカサゴ亜目の科として扱うのが妥当であると判断した。Matsubara (1943) と松原 (1955) はオニオコゼ科にヒメオコゼ亜科 *Minoinae*，オニダルマオコゼ亜科 *Synanceiinae*，オニオコゼ亜科 *Iminicinae*，ダルマオコゼ亜科 *Erosinae* を認めた。Ishida (1994) も松原のこれらの亜科の構成属をオニオコゼ科に含めたが、亜科の分類群名は特に与えなかった。

グナサンカンサス科：グナサンカンサス科は Gill (1891) によって設立された科で、*Gnathanacanthus goetzei* 1種のみから構成される (Scott, 1986; Nelson, 1994)。本科はパテクス科の1亜科（グナサンカンサス亜科 *Gnathanacanthinae*）とされることもあったが (Nelson, 1976, 1984) (Table 2), Ishida (1994) によってイボオコゼ科とパテクス科から構成される単系統群と姉妹群関係にあると推定され、独立した科として再認識された (Fig. 4)。本科は基舌骨 basihyal を持たないことなど11個の派生形質を持つ (Ishida, 1994)。

イボオコゼ科：本科は約17属37種から構成される (Nelson, 1994)。Ishida (1994) は本科とパテクス科が姉妹群関係にあり、両科は鰓条骨 branchiostegal ray が6本であるなど18個の共有派生形質で支持される単系統群を構成することを明らかにした。

イボオコゼ科の単系統性は肋骨 preural rib がないことなど6個の共有派生形質で支持される (Ishida, 1994)。

パテクス科：Mandrytza (1991a) はパテクス科魚類4種の眼下骨を調べ、これらに眼下骨棚が存在しないことから本科がカサゴ目に属さないと考えたが、棘鰓上目での具体的な系統的位置は明らかにしなかった。これに対し、Ishida (1994) は形質間の極性決定の際、パテクス科の眼下骨を持たない状態をカサゴ亜目の中での派生形質と見なし、本科をこの形質の他にも28個の派生形質を共有する単系統群とし、カサゴ亜目に位置づけている (Fig. 4)。Mooi and Gill (1995) も本科魚類の背側筋 epaxialis と背鰭担鰭骨 dorsal fin pterygiophore の付着状態は典型的なカサゴ目 (=彼らのカサゴ亜目) 魚類のそれと一致するとしている。

ダンゴオコゼ科：ダンゴオコゼ科はダンゴオコゼ属 *Caracanthus* のみから構成されている (Eschmeyer, 1986a; Ishida, 1994; Nelson, 1994)。本科は多くの研究者によって独立した科として認められてきたが (Table 2)，その系統的位置はいまだ不明である。

コチ亜目 コチ亜目は従来からヒメキチジと近縁であると考えられていた (Matsubara, 1943; Matsubara and Ochiai, 1955; 松原, 1955; Washington et al., 1984a)。Matsubara and Ochiai (1955) はごく限られた形質、すなわち頭と体の扁平化の程度、臀鰭棘条数、射出骨 actinost の形状などを用いて、ヒメキチジ祖先 *Plectrogenium*-ancestor から生じた1系統群がヒメキチジ属、ウバゴチ属 *Parabembras*、アカゴチ属 *Bembras* の順に分岐し、コチ科とハリゴチ科が最も遅い時代に分岐したと考えた。その後、Washington et al. (1984a) は鱗と尾鰭骨格の類似性を根拠に、Matsubara and Ochiai (1955) の説を支持した。ごく最近、Imamura (1996) はカサゴ群の類縁関係を分岐分類学的手法によって推定し、コチ亜目を腰骨の背面後部にくぼみ (posterior pelvic fossa) を持つという1個の共有派生形質で再定義し、ホウボウ科、キホウボウ科およびヒメキチジ属を初めてコチ亜目に含めた。そして上記の2科と、ヒメキチジ科、ウバゴチ科 *Parabembridae*、アカゴチ科、ハリゴチ科およびコチ科の合計7科をコチ亜目の中に認めた (Table 3)。また、背鰭担鰭骨と脊椎骨の関係によても彼のコチ亜目はカサゴ亜目から区別できる。すなわち、通常コチ亜目では第2および第3脊椎骨の神経棘の間に背鰭第1担鰭骨のみが挿入するが、カサゴ亜目では第1お

より第2担鰭骨が挿入する(ただし、これらの形質間では極性は決定されていない)。

ヒメキチジ科: 本科はヒメキチジ属とバラハイゴチ属 *Bembradium* を含む(Imamura, 1996)。ヒメキチジ属は従来フサカサゴ科の中に位置づけられ、バラハイゴチ属はコチ科のアカゴチ亜科 *Bembriinae*、またはアカゴチ科に含められていた(Nelson, 1984, 1994)(Table 3)。Imamura(1996)によれば、本科は背鰭・臀鰭担鰭骨の末端の骨片 stay が軟骨であることなど3個の派生形質を共有する単系統群で、コチ亜目の中で最も早期に他から分かれたと考えられている(Fig. 3)。

ウバゴチ科: ウバゴチ科は Jordan and Hubbs (1925)によって設立されたが、Imamura(1996)に再認識されるまでほとんど認められてこなかった(Table 3)。本科はヒメキチジ属の次に他のコチ亜目魚類から分岐し(Fig. 3)、ウバゴチ属のみを含み、上顎の上向突起 ascending process が単独の要素として存在するという1個の派生形質で特徴づけられる(Imamura, 1996)。

アカゴチ科: 本科はアカゴチ属のみから構成される(Imamura, 1996)。かつてアカゴチ科はコチ科の1亜科(アカゴチ亜科)として扱われたこともあ

ったが、近年では独立した科として再認識されている(Table 3)。Imamura(1996)もコチ亜目の類縁関係(Fig. 3)から、本科の妥当性を認めたが、本科のみが保持する派生形質を見いだすことはできなかった。

ホウボウ科・キホウボウ科: ホウボウ科とキホウボウ科は古くから近縁であると考えられてきた(Gill, 1888; Matsubara, 1943; 松原, 1955; Washington et al., 1984aなど)(Figs. 1–2)。これら2科について、松原(1955)は各眼下骨が異常に肥大して大きな保護板となっているなどの特異的な形質を持つ反面、眼下骨が支持する感覚管の状態などが原始的であるという判断を基に、「基本的にカサゴ型魚類の祖先とあまり著しく相違しない1祖先から、非常に早期に分かれ、特殊な進化過程を経てきた1特化群」と考えた。また、Greenwood et al.(1966)と Nelson(1984, 1994)は理由を示さず、これらをカサゴ亜目に位置づけた(Table 3)。Washington et al.(1984a)は胸鰭軟条や鰓などの類似から、両科とハチ亜科の近縁性を示唆している。Imamura(1996)はキホウボウ科とハリゴチ科はボウデロ韌帶 Baudelot's ligament が第1脊椎骨に付着することなど8個の派生形質を共有する単系統群を構成し、

Table 3. Progress of definition of Imamura's (1996) seven families in the suborder Platycephaloidei in previous studies

	Matsubara (1955)	Greenwood et al. (1966)	Nelson (1976)	Nelson (1984)	Washington et al. (1984b)	Nelson (1994)
Platycephalidae	recognized in SFP*	recognized in SP* (including subfamily <i>Bembrinae</i>)	recognized in SP (including subfamily <i>Bembrinae</i>)	recognized in SP (including subfamily <i>Bembrinae</i>)	recognized in SS*	recognized in SP
Bembridae	recognized in SFP (including <i>Bembradium</i>)	recognized in SP (including <i>Bembradium</i> and <i>Parabembras</i>)	recognized in SP as platycephalid subfamily	recognized in SP as platycephalid subfamily	recognized in SS (including <i>Bembradium</i> and <i>Parabembras</i>)	recognized in SP (including <i>Bembradium</i> and <i>Parabembras</i>)
Parabembridae	recognized in SFP					
Hoplichthyidae	recognized in SFP	recognized in suborder <i>Hoplichthyoidei</i>	recognized in suborder <i>Hoplichthyoidei</i>	recognized in SP	recognized in SS	recognized in SP
Triglidae	recognized in superfamily <i>Triglidae</i>	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS	recognized in SS
Peristediidae	recognized in superfamily <i>Triglidae</i>	recognized in SS as triglid subfamily	recognized in SS as triglid subfamily	recognized in SS as triglid subfamily	recognized in SS as triglid subfamily	recognized in SS as triglid subfamily
Plectrogeniidae	recognized in superfamily Scorpaenae as scorpaenid subfamily (excluding <i>Bembradium</i>)				recognized in SS as scorpaenid subfamily (excluding <i>Bembradium</i>)	recognized in SS as scorpaenid subfamily (excluding <i>Bembradium</i>)

* SFP, superfamily Platycephalidae (sensu Matsubara, 1955); SP, suborder Platycephaloidei; SS, suborder Scorpaenoidei. Blank spaces indicate taxa not recognized or not discussed.

さらにこの群はホウボウ科と頭蓋骨背面に顆粒状突起を持つことなど15個の共有派生形質を持つと推定し、ハチ科（＝ハチ亜科）との近縁性は希薄であると考えた。しかし、ホウボウ科・キホウボウ科の内部の類縁関係はまだよくわかっていない。

ハリゴチ科：従来ハリゴチ科はコチ科と姉妹群関係にあると考えられてきた (Matsubara and Ochiai, 1955; 松原, 1955; Washington et al., 1984a)。Winterbottom (1993)はハゼ亜目 Gobioidei の姉妹群を探索し、12個の派生形質を基に、その候補のひとつとしてハリゴチ科をあげた。しかし、Imamura (1996)はハリゴチ科とホウボウ類の近縁性を認め (Fig. 3), Winterbottom (1993)の仮説を支持しなかった。Mooi and Gill (1995)も背側筋と背鰭担鰭骨の付着状態からは彼の仮説は支持されないとしている。ハリゴチ科の系統類縁関係は松原・落合 (1950)によって初めて示された。彼らは日本産ハリゴチ科魚類5種のうち、ハリゴチ *Hoplichthys regani* を除く4種の骨格系と外部形態を観察し、さらに外国産の種を含む10種の類縁関係を伝統的手法で推定した。その後、松原 (1955)は松原・落合 (1950)の類縁関係を若干改変した仮説を示した (Fig. 5)。近年、Imamura (1996)もハリゴチ科の類縁関係を示したが、材料として用いたのはソコハリゴチ *H. gilberti*, ナツハリゴチ *H. langsdorffii* および *H. haswelli* の3種のみであった。なお、ハリゴチ科は第1咽鰓骨 first pharyngobranchial が軟骨であることなど17個の派生形質を共有する単系統群であると考えられている (Imamura, 1996)。

コチ科：Matsubara and Ochiai (1955)はコチ科魚類8属10種の骨格系の観察を行い、属間関係を伝統的手法によって推定した。材料は日本産の種に限られていたが、彼らは文献からの情報を用いて外国のみから知られていた属の系統的位置の推定も行った。Taniguchi et al. (1972)は日本産コチ科魚類11種の筋肉タンパク質、LDH および MDH の電気泳動パターンを比較し、類縁関係を推定した。彼らはメゴチ *Suggrundus meerervoortii* とマツバゴチ *Rogadius asper* の泳動パターンが同様であることを見いだしたが、あらたな分類体系は提唱しなかった。アイソザイムを用いてコチ科の類縁関係を推定した研究には他に Keenan (1991) がある。彼はオーストラリア産のコチ科魚類24種の類縁関係を40種類の酵素と筋肉蛋白の泳動パターンから平均距離法 (UPGMA: unweighted pair-group method using arithmetic averages) を用いて推定し、偽系統群を認める立場をとって属と亜科の分類を行った。

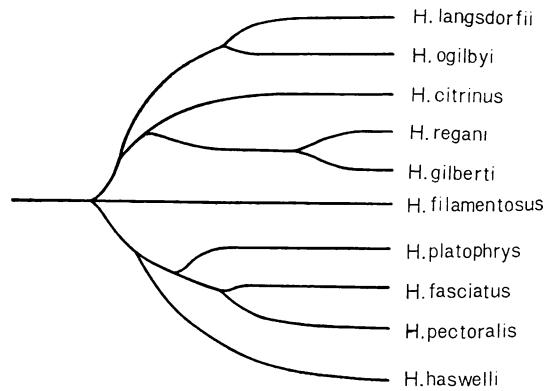


Fig. 5. Phylogenetic hypothesis of the family Hoplichthyidae (from Matsubara, 1955).

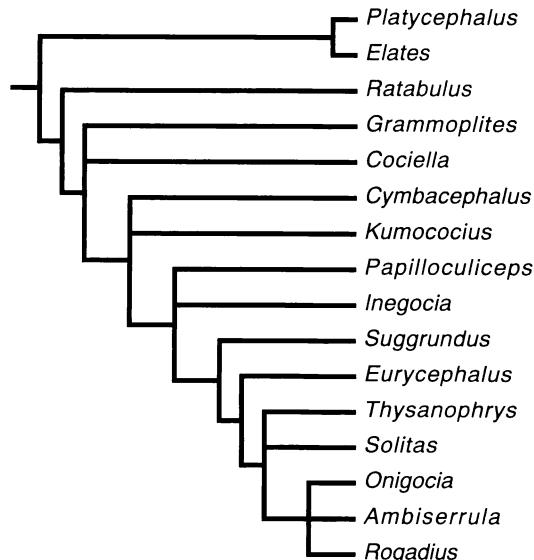


Fig. 6. Cladogram showing the interrelationships of the family Platycephalidae, proposed by Imamura (1996).

一方、形態形質を用いた近年の研究には、太平洋、インド洋および大西洋に産するコチ科魚類38種の類縁関係を分岐分類学的手法によって推定した Imamura (1996) がある (Fig. 6)。彼の類縁関係は多くの点で Keenan (1991) と一致しているが、偽系統群を認めなかったため、*Neoplatycephalus* 属をコチ属 *Platycephalus* の新参シノニムにするなど、分類では異なった見解を示している。コチ科の単系統性は尾舌骨 urohyal が第1基鰓骨 first basibranchial に固着することなど6個の共有派生形質で支持されている (Imamura, 1996)。

カジカ群の系統類縁関係

カジカ群の単系統性

カジカ群には、ギンダラ科(ギンダラ亜目)、ザニオレピス科Zaniolepididae(ザニオレピス亜目)、アイナメ科(アイナメ亜目)、クチバシカジカ科(以下カジカ亜目)、トリカジカ科Ereuniidae、カジカ科、ケムシカジカ科、トクビレ科、ウラナイカジカ科Psychrolutidae、ダンゴウオ科、クサウオ科などが含まれる(Washington et al., 1984a; Yabe, 1985; Shinohara, 1994)。カジカ群の個々の分類群間の近縁性は古くから示唆されていたが(Gill, 1888; Matsubara, 1943; 松原, 1955; Quast, 1965; Rutenberg, 1962; Yabe, 1981, 1985; Kido, 1988; Kanayama, 1991など)，本群全体の単系統性は明確には述べられてこなかった。特に，Quast(1965)はギンダラ科が他のカジカ群とは異なる系統群に属する可能性を示唆していた(カサゴ目の単系統性の項を参照)。近年，Shinohara(1994)はカサゴ目全体の系統類縁関係を分岐分類学的手法によって推定し，カジカ群が前背鰭骨predorsalを持たないなど7個の共有派生形質で支持される単系統群であることを初めて示した(Fig. 7)。

カジカ群の類縁関係

カジカ群の亜目間の類縁関係はShinohara(1994)によって分岐分類学的に初めて推定された(Fig. 7)。彼は得られた類縁関係から，ギンダラ亜目，ザニオレピス亜目，アイナメ亜目およびカジカ亜目の4亜目を認めるという新しい分類体系を提唱した。

ギンダラ亜目 ギンダラ亜目はギンダラ科のみ

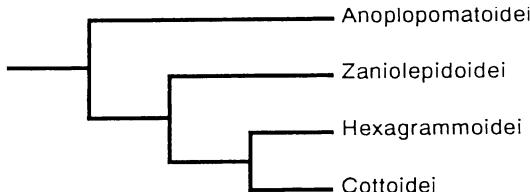


Fig. 7. Cladogram showing the relationships among the suborders Anoplopomatoidei, Zaniolepidoidei, Hexagrammoidei and Cottoidei, proposed by Shinohara (1994).

から構成され，ギンダラ *Anoplopoma fimbria* とアブラボウズ *Erilepis zonifer* を含む(Nelson, 1984, 1994; Shinohara, 1994)。ギンダラ科は外部形態の類似性からアイナメ科との近縁性が示唆され(Gill, 1888; Berg, 1940; 松原, 1955など)(Figs. 1–2)，アイナメ亜目(あるいは上科)に配属されることもあった(Table 4)。しかし，Quast(1965)は本科魚類の尾鰭骨格の癒合パターン，咽鰓骨の相対的な大きさなど骨格系の6形質がアイナメ科と異なることを見いだし，後者との近縁性を疑問視した。Nelson(1984, 1994)はこの考えを分類体系に反映させ，本科をアイナメ亜目から分離し，独立したギンダラ亜目に位置づけた(Table 4)。Shinohara(1994)はこれらの仮説の妥当性を検証し，ギンダラ科はアイナメ科，ザニオレピス科およびカジカ亜目の3群から構成される単系統群の姉妹群になるという新たな仮説を提唱した(Fig. 7)。また分類学的には，配列規定(Nelson, 1974)によって本科を亜目レベルで独立させ，Nelson(1984, 1994)を支持する見解を示した。さらに，彼はギンダラ科の単系統性は下

Table 4. Progress of definition of Shinohara's (1994) three families in the suborders Anoplopomatoidei, Zaniolepidoidei and Hexagrammoidei in previous studies

	Matsubara (1955)	Greenwood et al. (1966)	Nelson (1976)	Nelson (1984)	Washington et al. (1984b)	Nelson (1994)
Anoplopomatidae (Anoplopomatoidei)	recognized in SFH*	recognized in SOH*	recognized in SOH	recognized in suborder Anoplopomatoidei	recognized in SO*	recognized in suborder Anoplopomatoidei
Zaniolepididae (Zaniolepidoidei)		recognized in SOH (excluding <i>Oxylebius</i>)	recognized in SOH (excluding <i>Oxylebius</i>)	recognized in SOH (excluding <i>Oxylebius</i>)		recognized in SOH as hexagrammid subfamily (excluding <i>Oxylebius</i>)
Hexagrammidae (Hexagrammoidei)	recognized in SFH	recognized in SOH (including <i>Oxylebius</i>)	recognized in SOH (including <i>Oxylebius</i>)	recognized in SOH (including <i>Oxylebius</i>)	recognized in SO (including <i>Oxylebius</i> and <i>Zaniolepis</i>)	recognized in SOH

* SO, suborder Cottoidei; SFH, superfamily Hexagrammiae (sensu Matsubara, 1955); SOH, suborder Hexagrammoidei. Blank spaces indicate taxa not recognized or not discussed.

尾骨側突起hypurapophysisが著しく発達することなど2個の共有派生形質で支持されると考えた。

ザニオレピス亜目 ザニオレピス亜目はザニオレピス科のみから構成される(Shinohara, 1994)。本科は多くの研究者によって様々に分類されていた。例えば、本科はザニオレピス属のみを含むとみなされたり(Quast, 1965; Greenwood et al., 1966; Nelson, 1976, 1984), アイナメ科の1亜科(ザニオレピス亜科Zaniolepidinae)に位置づけられたりした(Regan, 1913; Berg, 1940; Rutenberg, 1962; Hart, 1973; Nelson, 1994)(Table 4)。類縁関係については、Quast(1965)がカサゴ目の代表的な分類群の骨格系の比較を行い、本科とカジカ科の近縁性を示唆した。これらの考え方に対し、Shinohara(1994)はザニオレピス属ZaniolepisとOxylebius属からなる群がアイナメ亜目とカジカ亜目から構成される単系統群と姉妹群関係にあると推定し(Fig. 7)，これら2属にザニオレピス科を適用するが妥当であると判断した。さらに、彼は本科を新設したザニオレピス亜目に含め、他のカジカ群から独立させた(Table 4)。彼によると、ザニオレピス科は角骨angular(=anguloarticular)の上向突起が退化することなど2個の派生形質を共有する単系統性である。また、Shinohara(1994)はKendall and Vinter(1984)とWashington et al.(1984b)がザニオレピス属とOxylebius属の仔魚期の特徴とした、色素が密に沈着した大型の胸鰓を持つという形質も、彼の定義したザニオレピス科の共有派生形質となる可能性を示唆している。

アイナメ亜目 アイナメ亜目はアイナメ科のみから構成される(Nelson, 1984, 1994; Shinohara, 1994)。Gill(1888)は頭部の棘が少なく、基蝶形骨が良く発達する点では本科はフサカサゴ科より原始的であると述べた。さらに、副蝶形骨parasphenoidが眼窩蝶形骨orbitosphenoid(現在の知見から判断すると、彼がこう呼んだ骨は翼蝶形骨pterosphenoidであると考えられる)と接することなどから、彼はアイナメ科がフサカサゴ科よりカジカ科に近縁で、後者の祖先型を保持する分類群であると考えた。Matsubara(1943)と松原(1955)は頭部に明瞭な棘を持たないという類似性に着目し、アイナメ科とギンダラ科はクロメヌケ祖先から派生したと推定した(Fig. 2)。Rutenberg(1962)は本科の骨格系を含む広範な形態学的特徴を記載し、その情報を基にザニオレピス亜科が彼の定義したアイナメ科の中で最も原始的であると考えた。Quast(1965)は骨格系の比較を行い、本科とカジ

カ科が近縁であるとした。また前述したように、彼はそれまでの定説、すなわち本科とギンダラ科が近縁であるという考えを初めて疑問視した。Yabe(1985)はカジカ上科Cottoideaの類縁関係を推定する際、カジカ上科とアイナメ科に共通するいくつかの派生形質を見いだしているが、両者の類縁関係には言及していない。近年、Shinohara(1994)は本科の単系統性と系統的位置を再検討した。その結果、Rutenberg(1962)やQuast(1965)のアイナメ科は偽系統群であり、アイナメ属Hexagrammos、ホッケ属PleurogrammusおよびOphiodon属のみが単系統群であると推定されたため、彼はこれら3属から構成される新しい定義のアイナメ科を提唱した。彼によれば、アイナメ科の単系統性は上後頭骨隆起supraoccipital crestが退化的であることなど3個の共有派生形質で支持され、またアイナメ亜目はカジカ亜目と姉妹群関係にある(Fig. 7)。さらに、Shinohara(1994)は本科魚類全9種の種間関係も推定している(Fig. 8)。

カジカ亜目 本亜目はカジカ上科とダンゴウオ上科Cylopteroideaの2上科に分類されている(Nelson, 1994; Yabe and Uyeno, 1996)。Yabe(1985)は分岐分類学的手法によって構築した系統類縁関係から、カジカ上科にクチバシカジカ科、トリカジカ科、カジカ科、ケムシカジカ科、トクビレ科、ウラナイカジカ科を認めた(Fig. 9)。さらに、彼は材料として用いなかったが、バイカル湖固有のコメフォルス科Comephoridaeとアビッソコッタス科Abyssocottidae、およびチリ沿岸のみに分布するノルマニクチス科Normanichthyidaeもカジカ上科に含めた。また、Nelson(1994)は近年設立されたバシリュティクチス科Bathylutichthyidaeも本上科に加えている(ノルマニクチス科とバシリュティクチス科のカジカ亜目への帰属については否定的な見解が出されているので、別項で説明する)。一方、ダンゴウオ上科はダンゴウオ科とクサウオ科から構成される(Nelson, 1994; Yabe and Uyeno, 1996)。Yabe(1985)とKido(1988)はダンゴウオ科とクサウオ科が単系統群を形成し、この群がカジカ上科と姉妹群関係にあることを示した(Fig. 9)。なお、カジカ亜目の単系統性は発音筋が頭蓋骨と擬鎖骨cleithrumを結びつけること、間帯骨intercalarが小さいことなど20個の共有派生形質で支持されている(Yabe and Uyeno, 1996)。

クチバシカジカ科：本科はクチバシカジカRhamphocottus richardsoni属1種からなる(Nelson, 1994)。Yabe(1985)は成魚の形態形質から、クチ

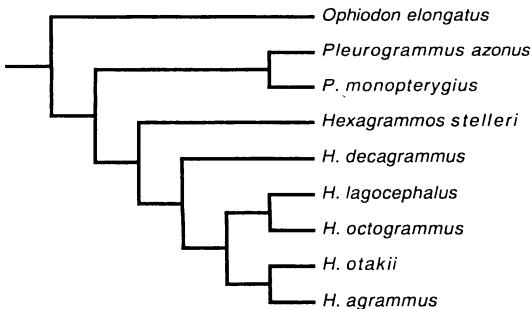


Fig. 8. Cladogram showing interrelationships of the family Hexagrammidae, proposed by Shinohara (1994).

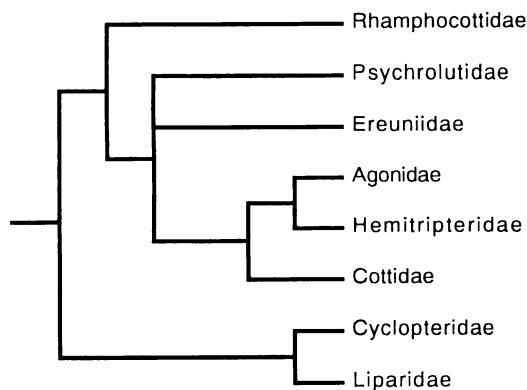


Fig. 9. Cladogram showing interrelationships of the suborder Cottoidei, combined from Yabe (1985) and Kido (1988).

バシカジカ科が他のカジカ上科魚類から最も早期に分岐したと推定した(Fig. 9)。彼のこの仮説は、Washington et al. (1984b)が示した仔稚魚の形質から推定された類縁関係を支持する結果となった。本科は腰帯の subpelvic keel と suprapelvic keel とともに良く発達することなど5個の派生形質で特徴づけられる(Yabe, 1985)。

トリカジカ科: Yabe (1981)はBerg (1940)のコオリカジカ科 Icelidae の有効性を検証するため、彼が本科に認めたコオリカジカ属 *Icelus*, マルカワカジカ属 *Marukawichthys* およびトリカジカ属 *Ereunias* の3属の形質評価を試みた。彼は骨格系で観察された7個の形質を用いて分岐分析を行い、コオリカジカ属が典型的なカジカ科のヨコスジカジカ属 *Hemilepidotus* に近縁であることを示した。さらに、彼はマルカワカジカ属とトリカジカ属はコオリカジカ属とは別方向へ進化したと判断し、両属からなるトリカジカ科を認め、Rass and Lindberg (1971)

の見解を支持した。本科の単系統性は胸鰓に遊離軟条を持つことなど4個の共有派生形質で支持される(Yabe, 1985)。なお、Yabe (1981)はトリカジカ科がカジカ科と姉妹群関係にあると考えたが、後の研究(Yabe, 1985)では、本科の姉妹群を特定しなかった(Fig. 9)。

カジカ科: カジカ科は系統に関する研究がカジカ群の中で最も多く行われてきた分類群である。Taranetz (1941)は本科魚類の骨格系を調査し、属間関係を伝統的手法で推定した。Bolin (1947)はカリフォルニアのカジカ科の進化経路を伝統的手法で推定し(Fig. 10), 得られた系統類縁関係に基づいて分類体系を示した。Bolin (1974)の後、伝統的手法を用いた日本産カジカ科に関する渡部(1958), 形態と生化学的形質の類似性によってギスカジカ属 *Myoxocephalus* の種間関係を示したCowan (1972), ヨコスジカジカ亜科 *Hemilepidotinae* の類縁関係を伝統的手法で推定したPeden (1977), 頭部感覺管から伝統的手法に基づきギスカジカ亜科 *Myoxocephalinae* とオキカジカ亜科 *Artediellinae* の類縁関係を示したNeyelov (1979)などの研究が行われていった。上記の研究は成魚を材料としたが、Richardson (1981)は仔魚の形質からカジカ科とその近縁群を6群に分類し、属間関係を表形分類学的に推定している。Washington et al. (1984a)も仔稚魚の形質を用いて分岐分類学的に推定したカジカ科とその近縁群の類縁関係を示している。一方、Yabe (1985)は成魚の骨格系と筋肉系の比較から、分岐分類学的手法を用いてカジカ上科の系統類縁関係を包括的に推定し、カジカ科はケムシカジカ科とトクビレ科から構成される単系統群と姉妹群関係にあるとした(Fig. 9)。また、彼は本科の属間関係も推定した(Fig. 11A)。彼によると、本科の単系統性は舌頸骨 hyomandibular に側突起を持つことなど2個の共有派生形質で支持される。Yabe (1985)以後の分岐分類学的研究としては、北アメリカの太平洋岸の浅海性の小型種を扱った Washington (1986), Begle (1989), Strauss (1993)などが知られている。Washington (1986)は仔稚魚期の形質を用い、*Artedius* 属, *Clinocottus* 属およびブチカジカ属 *Oligocottus* が単系統群であり (ACO-monophly hypothesis sensu Strauss, 1993, 以下 ACO 単系統説), さらに後2属が姉妹群関係にある (CO-monophly hypothesis sensu Strauss, 1993, 以下 CO 単系統説) という仮説を示した。Begle (1989)は *Artedius* 属の分類学的整理を行う目的で、本属魚種とその近縁群の類

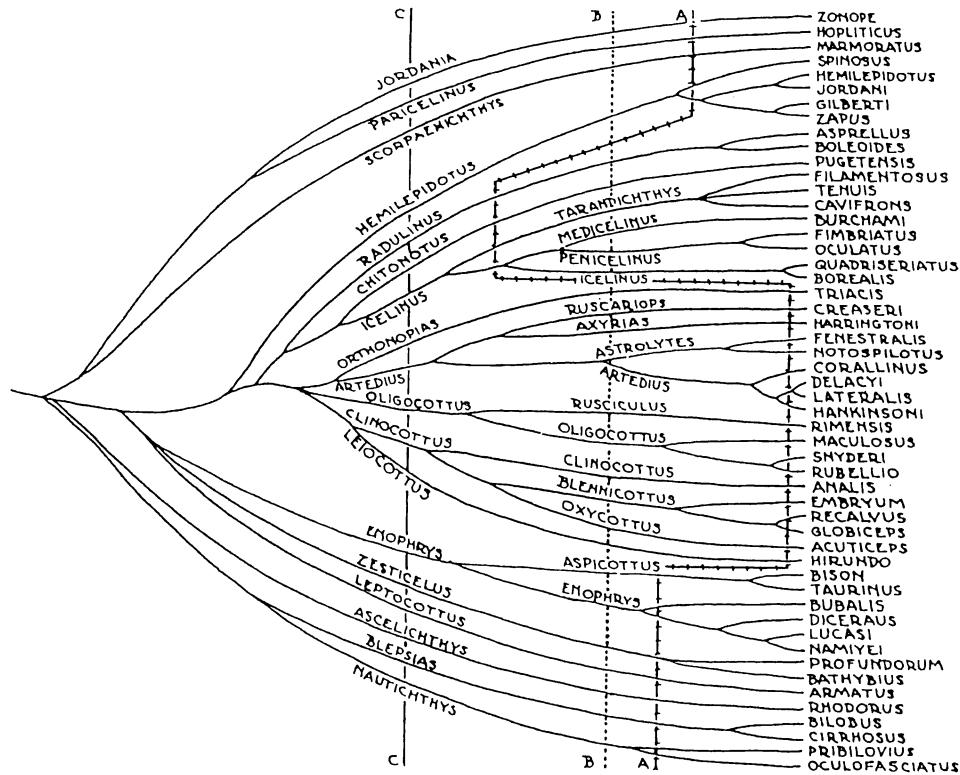


Fig. 10. Phylogenetic hypothesis of the family Cottidae of California (from Bolin, 1947).

縁関係を示した。彼の結果では、7種からなる Bolin (1947) の *Artediush* 属は単系統群ではなく、このうちの5種から構成される群は *Clinocottus* 属と ブチカジカ属の2属からなる単系統群と、残りの2種を含む群（この結果から *Ruscarius* 属を適用する群）は *Chitonotus* 属と、それぞれ姉妹群関係にあることが示された。Strauss (1993) は ACO 単系統説と CO 単系統説を、彼自身が再評価した Washington (1986) と Begle (1989) の研究データから最節約法を用いて再検討した。その結果、仔稚魚の形質のみを用いた解析、仔稚魚と成魚の形質を合わせた解析のいずれの場合でも、ACO 単系統説は支持された。これに対し、CO 単系統説は仔稚魚の形質のみを用いた解析では認められず、仔稚魚と成魚の形質を合わせた場合では支持されるという結果となり、安定した類縁関係は得られなかった。彼は結論として、Yabe (1985) と Begle (1989) が示した *Clinocottus* 属とブチカジカ属の姉妹群関係の証拠が弱いこと [Yabe (1985) は両属の姉妹群関係を認めておらず、Begle (1989) は体の鱗を持たないという成魚に見られる1個の派生形質のみで支持した]、Washington (1986) が最節約法を用いていない

ことを理由に、更なるデータが蓄積されるまでこれら3属の多分岐状の関係を認めるのが最適であろうという考え方を示した。

ケムシカジカ科：ケムシカジカ科の系統類縁関係は Yabe (1985) によって推定された。本科はケムシカジカ属 *Hemitripterus*、イソバテン属 *Blepsias* およびオコゼカジカ属 *Nautichthys* の3属を含み、後2属は姉妹群関係にあると考えられている (Yabe, 1985) (Fig. 11B)。彼によると、ケムシカジカ科の単系統性は細かい棘が体表を覆うという1個の共有派生形質で支持される。また、本科はトクビレ科と姉妹群関係にあり (Fig. 9)、両科はボウデロ韌帯が第1脊椎骨に付着するという1個の派生形質を共有する (Yabe, 1985)。

トクビレ科：西村 (1974) は日本海固有種の適応放散を説明する際、イヌゴチ亜科 *Percidinae* のみから構成される群の類縁関係と、シチロウウオ亜科 *Brachyopsinae* とオニシャチウオ亜科 *Tilesininae* からなる群の類縁関係を、それぞれ伝統的手法で推定している。Leipertz (1985) は骨格系から得られた形質を用い、分岐分類学的手法により *Xeneretmus* 属魚類4種の類縁関係を推定した。さらに、

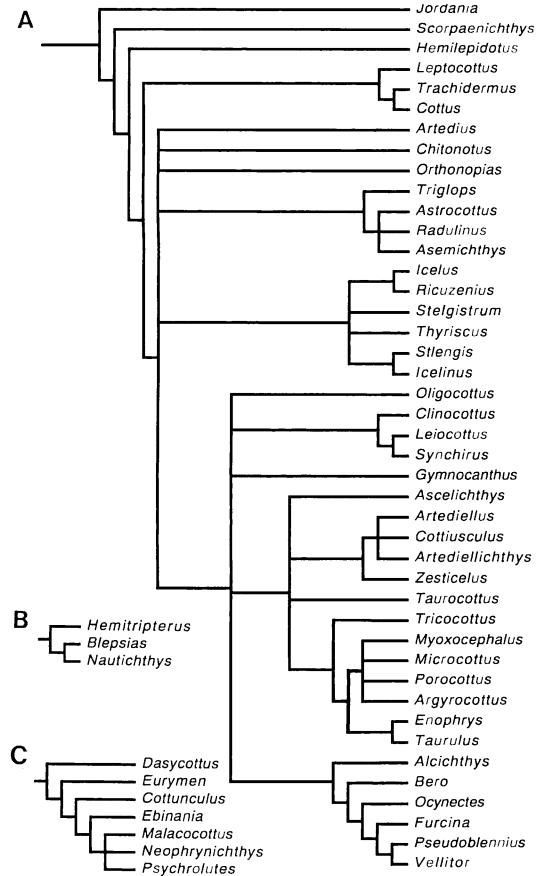


Fig. 11. Cladograms showing interrelationships of the families Cottidae (A), Hemitripteridae (B) and Psychrolutidae (C), reduced from Yabe (1985).

Leipertz (1988)はデブトクビレ *Bothragonus swanii* の骨格系を調べ、その系統的位置を分岐分類学の立場から推定した。Kanayama (1991)はトクビレ科全体の類縁関係を分岐分類学的に推定し (Fig. 12), その仮説に基づいて本科に4亜科を認めたが、彼の分岐図にはLeipertz (1985, 1988)と一致しない点が認められる。Kanayama (1991)はこの点について特に説明しなかったが、今後の研究で検討しなければならない問題のひとつであろう。なお、本科の単系統性は眼下骨が3個であることなど16個の派生形質で支持される (Kanayama, 1991)。

ウラナイカジカ科：本科は多くの研究者により、カジカ科とダンゴウオ科・クサウオ科を系統的に結びつける分類群であると考えられてきた (例えば Taranetz, 1941; 松原, 1955; Ueno, 1970)。この仮説に対し、Yabe (1985)はトクビレ科、ケムシカジカ科、カジカ科からなる単系統群、トリカジカ科およびウラナイカジカ科を3分岐の関係で示し、

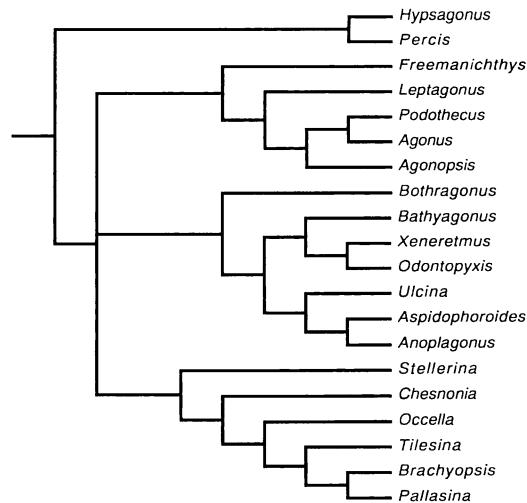


Fig. 12. Cladogram showing interrelationships of the family Agonidae, reduced from Kanayama (1991).

これら3群は基舌骨 basihyal が小さいかまたはないなど2個の共有派生形質で支持される単系統群であると考えた (Fig. 9)。また、彼は本科魚類全7属の類縁関係も推定している (Fig. 11C)。ウラナイカジカ科の単系統性は眼下管 infraorbital canal が鰓蓋下頸管 operculomandibular canal につながることなど3個の共有派生形質で支持される (Yabe, 1985)。

アビッソコッタス科・コメフォルス科：アビッソコッタス科は6属20種を含む分類群で、またコメフォルス科はコメフォルス属 *Comephorus* 魚類2種のみから構成される (Sideleva, 1982)。Taliev (1955)は骨格系と外部形態を観察し、伝統的手法によりアビッソコッタス科とコメフォルス科の系統類縁関係を推定した。彼はこれら2科がギスカジカ亞科とカジカ亞科 Cottinae の2つが混在する群を祖先に持ち、そこから2つの系統に分かれて進化したと考え、バイカル湖産のカジカ類は単系統群であるという説を唱えた。一方、Sideleva (1982)は頭部感覚管を観察し、伝統的手法を用いて2科のうちコメフォルス科はバイカル湖に棲む他のカジカ類とは別の系統群に位置すると考え、バイカル湖産のカジカ類の多系統説を主張した。Yabe (1985)はこれら2科を材料に加えなかったが、暫定的に彼のカジカ上科に含めた (Table 5)。彼は後に、*Comephorus dybowskii* の筋肉系を観察し、発音筋などに見られる3つの派生形質がカジカ上科魚類と同様であることを見いだし、コメフォルス属を本上科に含めるのが妥当であると考えた (Yabe, 1986)。また、本種では頭部の筋肉要素の levator

arcus palatini が2つに分かれるなどの4形質が他のカジカ上科魚類と異なるため、彼は本属を特異な単系統群であると見なしているが、その系統的位置については述べていない。

ダンゴウオ科：ダンゴウオ科の類縁関係を推定した研究としては、伝統的手法を用いた Ueno (1970) が知られているだけである。本科は分岐分析が待たれる分類群のひとつである。Yabe (1985) は閉顎筋 adductor mandibulae の1要素である A1 が2分枝することなど4個の派生形質の共有を根拠に、本科がクサウオ科と単系統群を形成することを示唆した。Kido (1988) は第1および第2基鰓骨が軟骨であることなど、Yabe (1985) が用いなかつた6個の共有派生形質から彼の仮説を支持した (Fig. 9)。本科の単系統性は篩骨 ethmoid が左右の前頭骨 frontal に挟まれることなど3個の共有派生形質で支持される (Kido, 1988)。

クサウオ科：Burke (1930) は外部形態の類似性に基づいて本科の属間関係を論議した。Kido (1988) は骨格系と外部形態から北半球に生息するクサウオ科の類縁関係を推定し、特にインキウオ属 *Paraliparis* については種間関係まで示している (Fig. 13)。彼によると、本科の単系統性は第3眼下骨が針状に細くなることなど5個の共有派生形質で支持される。類縁関係は示さなかったが、Andriashev (1986) は南半球産のインキウオ属の形態進化

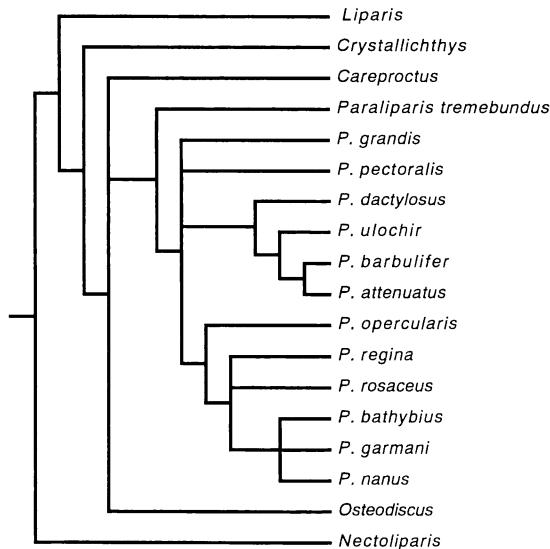


Fig. 13. Cladogram showing interrelationships of the family Liparidae, reduced from Kido (1988).

を論議し、Burke (1930) が指摘した本属の多系統性を支持する見解を示した。

ノルマニクチス科とバシリュティクチス科の系統的位置 ノルマニクチス科は *Normanichthys crockeri* のみからなる (Nelson, 1984, 1994; Washington et al., 1984a)。本科の設立時には目レベルの帰属は論議

Table 5. Progress of definition of Nelson's (1994) eleven families in the suborder Cottoidei in previous studies

	Matsubara (1955)	Greenwood et al. (1966)**	Nelson (1976)**	Nelson (1984)**	Washington et al. (1984b)**	Yabe (1985)**
Rhamphocottidae						
Ereuniidae	recognized in SCO* as cottid SB*		recognized in SO* as cottid SB	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SCO
Cottidae	recognized in SCO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SCO
Comephoridae		recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SCO
Abysscottidae			recognized in SO as cottocomorphid SB	recognized in SO as cottocomorphid SB		recognized in SCO
Hemitripteridae	recognized in SCO as cottid SB					recognized in SCO
Agonidae	recognized in SFA*	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SCO
Psychrolutidae	recognized in SCO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SCO
Bathylutichthyidae						
Cyclopteridae	recognized in SCY*	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	recognized in SO	
Liparidae	recognized in SCY		recognized in SO as cyclopterid SB	recognized in SO as cyclopterid SB	recognized in SO as cyclopterid SB	

* SB, subfamily; SFA, superfamily Agonicae (sensu Matsubara, 1955); SCO, superfamily Cottoicea (sensu Matsubara, 1955) or Cottoidea; SCY, superfamily Cyclopterina (sensu Matsubara, 1955); SO, suborder Cottoidei.

** Authors recognized the family Normanichthyidae, which was included in the suborder Normanichthyoidei by Nelson (1994), in the suborder Cottoidei or superfamily Cottoidea.

Blank spaces indicate taxa not recognized or not discussed.

されなかったが(Clark, 1937), 後に多くの研究者が本科をカジカ亜目に含めた(Table 5). Mandrytza (1991b)も頭部感覚管と骨格系の観察からこの見解を支持した. 一方, Nelson (1994)は本科を独立したノルマニクチス亜目 Normanichthyoidei に位置づけているが, 具体的な根拠は明記していない. 近年, Yabe and Uyeno (1996)は筋肉系を含む内部形態を観察し, カジカ亜目の共有派生形質と本科の状態を詳細に比較した. その結果, ノルマニクチス科が眼下骨棚を持つことから, 本科をカサゴ目に含めることは認めたが, 亜目レベルでの所属ははつきりせず, 少なくともカジカ亜目には属さないという結論に達した. さらに, 彼らはスズキ系 Percomorpha との比較によって姉妹群が明らかになるまで, 本科を所属不明 incertae sedis の分類群としてカサゴ目に位置づけることを提案した.

バシリュティクチス科は Balushkin and Voskoboinikova (1990)によって新設され, 彼らによって新属新種として記載された *Bathyutichthys taranetzi* のみを含む. 彼らは本種の外部形態と骨格系を観察し, 体が柔軟であるなどの特徴からバシリュティクチス科とクサウオ科の類似性を認めた. そして本科をカジカ亜目の一員と見なしたが, 下顎に1対の大きな皮弁を持つことなど3個の派生形質がカジカ亜目の中では特異であるとした. Nelson (1994)も本科をカジカ亜目に含めているが, Mooi and Gill (1995)は *B. taranetzi* の背側筋と背鰭担鰭骨の付着状態が他のカサゴ目魚類と異なることから, 本科をカサゴ目に帰属させることを疑問視している.

カサゴ目の単系統性

カサゴ目は長い間, 下眼骨棚を持つという1個の派生形質のみでまとめられてきた. この形質は認識しやすい反面とらわれやすく, 類縁関係が疎遠ないいくつかの群がひとつの分類群としてまとめられてしまっている可能性も否定できない. 実際にかつて, Regan (1913)はこの形質を根拠にトゲウオ目 Gasterosteiformes のトゲウオ科 Gasterosteidae とクダヤガラ科 Aulorhynchidae をカサゴ目に位置づけていた. 松原 (1955)はカサゴ目とトゲウオ類の下眼骨棚について, 「疑いもなく単なる類似現象」と述べたが, 同様の現象が現在のカサゴ目に見られないとは言い切れないものである.

本目の単系統性を疑問視した研究に Quast (1965), Johnson and Patterson (1993), Nelson (1994)などがある. Quast (1965)は骨格系の特徴か

ら, カサゴ目にギンダラ類, カサゴ類, カジカ類の3系統群を認めた. そしてこれらの中で少なくとも2回, 下眼骨棚が独自に発生した可能性を示唆したが, 多系統説に基づいた分類学的措置を行うには至らず, 従来通りのカサゴ目を容認した. Freihof (1963)は顔面神経の1分枝の ramus lateralis accessorius の走行パターンが Quast (1965) の示した3系統群に相当する群で, それぞれ異なっていることを示した. また, Johnson and Patterson (1993)と Nelson (1994)も本目の単系統性ははつきりしないと述べている. これらの説に対し, Shino-hara (1994)は下眼骨棚の存在以外に, 頭頂骨 parietal の感覚管および発音筋を持つという2個の共有派生形質を示し, カサゴ目の単系統性を支持した. 彼はギンダラ亜目と他のカジカ群の神経パターンはそれぞれ独自に獲得されたものであると判断している. 一方, Imamura (1996)は筋肉纖維の方向と頭蓋骨への挿入位置の違いを根拠に, カサゴ群とカジカ群の発音筋はそれぞれ腹側筋 hypaxialis の1要素である obliquus dorsalis と背側筋に由来し, 両者は相同ではないと判断した. しかし, Shino-hara (1994)の示した残りの2形質の相同性は現在のところまだ検証されていない. カサゴ目の単系統性は継続して調査していくなければならない, 本群の系統類縁関係における最大の問題点のひとつであろう.

セミホウボウ科の系統的位置 セミホウボウ科の分類学的位置については大きく2つの仮説があり, カサゴ目内の1分類群として位置づける考え方 (Gill, 1888; Jordan and Richardson, 1908; Allis, 1909; Regan, 1913; Matsubara, 1943; 松原, 1955; 矢頭・落合, 1981; Washington et al., 1984a; Eschmeyer, 1986b, 1990; 中坊, 1993b; Nelson, 1994など) と, 目のランクを与えカサゴ目から独立させる説 (Berg, 1940; Nelson, 1976, 1984; Lauder and Liem, 1983; Johnson, 1993; Johnson and Patterson, 1993; Mooi and Gill, 1995など) が示してきた. 本科の類縁関係については, Gill (1888), Matsubara (1943), 松原 (1955), Washington et al. (1984a)などがホウボウ・キホウボウ類との近縁性を認めている. 矢頭・落合 (1981)はセミホウボウ *Dactyloptena orientalis* とホシセミホウボウ *Daicocus petterseni* の骨格形成過程を観察し, Allis (1909)の pontinale [Regan (1913)の第2下眼骨] は出現位置と時期から, 下眼骨に由来しないことをつきとめたが, ホウボウ類の骨格系と多くの点で形態的に類似するとして, 本科をカサゴ目に含めるのが適

当であるという見解を示した。一方、Johnson (1993)は頭頂骨に棘と骨で覆われた感覚管がないことを指摘し、セミホウボウ科をカサゴ目から分離した。さらに、Johnson and Patterson (1993)はカサゴ目との類縁関係を示す証拠は見いだせないと述べた。また、Quast (1965), Ishida (1994), Shino-hara (1994), Imamura (1996)などはセミホウボウ科魚類を材料に含めなかつたため、本科の系統的位置について言及していない。これらの説のどちらが妥当であるか、検討しなければならない。

カサゴ目の系統的位置

カサゴ目は多くの研究者によってスズキ目 *Perciformes* 魚類との近縁性が示唆されてきた (Gill, 1888; Regan, 1913; Matsubara, 1943; 松原, 1955など)。例えは、Gill (1888)はスズキ目のうちゴンベ科 *Cirrhitidae* (彼は *Cirritidae*とした) を本目の祖先の位置においている。松原 (1955)は「カサゴ目の基本的な種類では、眼下骨棚を除く他の形質において、典型的なスズキ型魚類に著しく類似する」と述べ、自ら構築したカサゴ目の系統類縁関係の根幹にスズキ型祖先 *percoid ancestor* を設置した (Fig. 2)。また、Greenwood et al. (1966)はカサゴ目を棘鰓上目に位置づけ、その起源をスズキ目の前段階 *pre-perciform position* に求めるという新しい仮説を提唱した。Lauder and Liem (1983)はGreenwood et al. (1966)の説を分岐分類学的に改良した独自の系統仮説、すなわち本目とスズキ目、フグ目 *Tetraodontiformes*、カレイ目 *Pleuronectiformes*、タイワンドジョウ目 *Channiformes* およびタウナギ目 *Synbranchiformes* が尾鰓主鰓条 *principal caudal fin ray* が17本であるなど3個の共有派生形質で支持される単系統群であるという考えを示した。彼らの示した形質の頑健性には問題があるが、カサゴ目がキンメダイ目 *Beryciformes* やマトウダイ目 *Zeiformes* よりスズキ目に近縁であることを具体的な派生形質に基づいて示した点は注目に値する。さらに、共有派生形質は示していないが、Yabe (1985), Ishida (1994) および Imamura (1996) はそれぞれカジカ上科、カサゴ亜目およびカサゴ群の中の形質間の極性を決定するため、外群としてスズキ亜目 *Percoidei* を選択し、本亜目とカサゴ目との近縁性を認めた。鱗表面の棘の観察から、カサゴ目、カレイ目およびスズキ目の3目が単系統群を形成するという仮説も提唱されている (Roberts, 1993)。また、Johnson and Patterson (1993)は「カサゴ目がスズキ目の前段階を占める」という仮説を支

持する形質は何もない」と述べ、カサゴ目の分類階級を亜目に降格してスズキ目に配属することを提案し、結果的にスズキ目との近縁性を強調している。この考えはMooi and Gill (1995)やMooi and Johnson (1997)にも採用されている。それとは対照的に、Shinohara (1994)はこれまでの形態学的情報の再評価から、カサゴ目がスズキ目やキンメダイ目と同程度に原始的な棘鰓上目の1群であることをだけを認め、姉妹群を特定しない立場をとった。以上のようにカサゴ目の系統的位置は棘鰓上目にあるという点では研究者間で一致しているが、その近縁な分類群についてはいまだ定説がない。

今後の課題

カサゴ目の系統類縁関係は多くの研究者によって100年以上にわたり研究されてきたが、これまで述べてきたように、十分に解明されているわけではない。セミホウボウ科、ノルマニクチス科、バシリュティクチス科のようにその系統的位置がいまだ明らかにされていない分類群がある一方、ホウボウ科のように種間・属間関係がよくわかっていないものもある。また、ダンゴウオ科のように類縁関係は推定されているが、再検討すべき分類群も残されている。

カサゴ目の単系統性や系統的位置に関する問題については、本目魚類の研究のみから解決できるものではなく、近縁性が提示してきた分類群をはじめとする多くのグループとの比較検討が必要である。しかし、これらの作業は容易なものではない。なぜなら前述の通り、カサゴ目の近縁群が棘鰓上目という巨大な1群のどこにあるのか定説がないからである。

近年、Johnson (1993)は頭頂骨上の感覚管の類似からカサゴ目とワニギス科 *Champsodontidae* との近縁性を示唆した。ワニギス科はそれまで本目との近縁性が全く論じられることのなかった分類群である。その後、この仮説はMooi and Gill (1995)が観察した背側筋と背鰓担鰓骨の付着状態の類似からも支持された。ごく最近になって、Mooi and Johnson (1997)はワニギス科とカサゴ目を含む多くの魚類を調査した結果、ワニギス科が彼らのカサゴ亜目の一員であるという説を提唱した。彼らはカサゴ群とカジカ群のそれぞれの単系統性を支持する諸形質をワニギス科が共有するかについてはほとんど触れておらず、この仮説の妥当性は慎重に検討されなければならないが、カサゴ目の系統類縁関係の研究に新たな展開をもたらした点は意

義深い。

カサゴ目の系統類縁関係は上述の通り、これまで多くの研究者によって、主に成魚の形態形質を用いて推定されてきた。一方、本目では例が少ないが、仔稚魚から抽出した形態形質を用いた Washington et al. (1984a)などの研究があることも述べてきた。仔稚魚は同定が困難であることが多く、單一種の標本シリーズの確保も容易ではない。しかし、より信頼性の高い系統仮説を得るためにには、成魚と仔稚魚の区別なく総合的に形質を調査していかなくてはならない。また、骨格形成過程を観察することによって、形質の相同性の評価も可能である(Johnson, 1993)。一方、遺伝子レベルからの分子系統学的解析も有効であり、この分野からの積極的な研究も望まれる。

謝 詞

北海道大学水産学部の矢部衛氏に本稿の校閲をお願いし、有益な助言をいただいた。また、国立科学博物館の松浦啓一氏には本稿をまとめる機会を与えていただき、匿名のレフェリーの方々には貴重なご指摘をいただいた。ここに心から感謝の意を表する。

引 用 文 献

- Allis, E. P. 1909. The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. *Zoologica*, 22: 1–219, 5 pls.
- Andriashev, A. P. 1986. Southern Ocean *Paraliparis* (Liparidae). Koeltz Sci. Books, Koenigstein. 204 pp.
- Balushkin, A. V. and O. S. Voskoboinikova. 1990. A new family, Bathylutichthyidae (Cottoidei, Scorpaeiformes), for the deepwater fish *Bathylutichthys taranetzi* gen. et sp. nov. from South Georgia Island (Antarctica). *Vopr. Ichthyol.*, 30: 185–191. (In Russian.)
- Barsukov, V. V. 1981. A brief review of the subfamily *Sebastinae*. *Vopr. Ichthyol.*, 21: 3–27. (In Russian.)
- Begle, D. P. 1989. Phylogenetic analysis of the cottid genus *Artedius* (Teleostei: Scorpaeiformes). *Copeia*, 1989: 642–652.
- Berg, L. S. 1940. Classification of fishes, both Recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. USSR*, 5: 87–517.
- Bolin, R. L. 1947. The evolution of the marine Cottidae of California with a discussion of the genus as a systematic category. *Bull. Nat. Hist. Mus., Stanford Univ.*, 3: 153–168.
- Burke, C. V. 1930. Revision of the fishes of the family Liparidae. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 150: 1–204.
- Clark, H. W. 1937. New fishes from the Templeton Crocker Expedition of 1934–35. *Copeia*, 1937: 88–91.
- Cowan, G. I. McT. 1972. Relationships within the genus *Myoxocephalus* (Pisces: Cottidae) based on morphological and biochemical data using numerical and conventional methods of analyses. *Can. J. Zool.*, 50: 671–682.
- Eldredge, N. and J. Cracraft. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. Columbia Univ. Press, New York. vii+586 pp.
- Eschmeyer, W. N. 1986a. Family No. 153. Caracanthidae. Page 481 in M. M. Smith and P. C. Heemstra, eds. Smiths' sea fishes. Southern Book Publ., Johanesburg.
- Eschmeyer, W. N. 1986b. Family No. 159. Dactylopteridae. Page 490 in M. M. Smith and P. C. Heemstra, eds. Smiths' sea fishes. Southern Book Publ., Johanesburg.
- Eschmeyer, W. N. 1990. Catalog of the genera of Recent fishes. Calif. Acad. Sci., San Francisco. v+697 pp.
- Eschmeyer, W. N. and B. B. Collette. 1966. The scorpionfish subfamily Setarchinae, including the genus *Ectrepobastes*. *Bull. Mar. Sci.*, 16: 349–375.
- Eschmeyer, W. N. and J. C. Hureau. 1971. *Sebastes mouchezi*, a senior synonym of *Helicolenus tristanensis*, with comments on *Sebastes capensis* and zoogeographical considerations. *Copeia*, 1971: 576–579.
- Freihofer, W. C. 1963. Patterns of the ramus lateralis accessorius and their systematic significance in teleostean fishes. *Stanford Ichthyol. Bull.*, 8: 80–189.
- Gill, T. 1888. On the classification of the mail-cheeked fishes. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 11: 567–592.
- Gill, T. 1891. On the genus *Gnathanacanthus* of Bleeker. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 14: 701–751.
- 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.
- Hart, J. L. 1973. Pacific fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 180: 1–740.
- ICZN. 1985. International code of zoological nomenclature. 3rd ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London. xx+338 pp.
- 石田 実. 1990. フエフキオコゼ科. 尼岡邦夫・松浦啓一・稻田伊史・武田正倫・畠中 寛・岡田啓介(編), pp. 242–244. ニュージーランド海域の水族. 深海丸により採集された魚類・頭足類・甲殻類. 海洋水産資源開発センター, 東京.
- Ishida, M. 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaeonoidei (Pisces: Scorpaeiformes). *Bull. Nansei Nat. Fish. Res. Inst.*, 27: 1–112.
- Imamura, H. 1996. Phylogeny of the family Platyccephalidae and related taxa (Pisces: Scorpaeiformes). *Spec. Div.*, 1: 123–233.
- Imamura, H. and M. Yabe. 1996. Larval record of a red firefish, *Pterois volitans*, from northwestern Australia (Pisces: Scorpaeiformes). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 47: 41–46.
- Jordan, D. S. and C. L. Hubbs. 1925. Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan. *Mem. Carnegie Mus.*, 10: 93–346.
- Jordan, D. S. and R. E. Richardson. 1908. A review of the flat-heads, gurnards, and other mail-cheeked fishes of the waters of Japan. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 33: 629–670.

- 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.
- Kanayama, T. 1991. Taxonomy and phylogeny of the family Agonidae (Pisces: Scorpaeniformes). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 38: 1–199.
- Keenan, C. P. 1991. Phylogeny of Australian species of flatheads (Teleostei, Platyccephalidae) as determined by allozyme electrophoresis. J. Fish. Biol., 39: 237–249.
- Kendall, A. W., Jr. and B. Vinter. 1984. Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS, 2: i–iii+1–44.
- Kido, K. 1988. Phylogeny of the family Liparidae, with the taxonomy of the species found around Japan. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 35: 125–256.
- 小島純一. 1988. フサカサゴ科. 沖山宗雄(編), pp. 777–810. 日本産稚魚図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- Lauder, G. V. and K. F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. Bull. Mus. Comp. Zool., 150: 95–197.
- Leipertz, S. L. 1985. A review of the fishes of the agonid genus *Xeneretmus* Gilbert. Proc. Calif. Acad. Sci., 44: 17–40.
- Leipertz, S. L. 1988. The rockhead poacher, *Bothragonus swani* (Teleostei: Agonidae): selected osteology, with comments on phylogeny. Copeia, 1988: 64–71.
- Mandrytza, S. A. 1991a. The structure of the seismosensory system of the members of the family Pataecidae (Pisces, Acanthopterygii). USSR Acad. Sci. Proc. Zool. Inst. Leningrad, 235: 29–36. (In Russian with English summary.)
- Mandrytza, S. A. 1991b. The peculiarities of the seismosensory system of *Normanichthys crockeri* Clark (Scorpaeniformes' Normanichthyidae). USSR Acad. Sci. Proc. Zool. Inst. Leningrad, 235: 9–21. (In Russian with English summary.)
- Matsubara, K. 1943. Studies on the scorpaenoid fishes of Japan: anatomy, phylogeny and taxonomy (I). Trans. Sigenkagaku Kenkyusyo, 1: 1–170.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索. 石崎書店, 東京. xi+v+1605+viii pp., 135 pls.
- 松原喜代松・落合 明. 1950. 日本乃其近海産ハリゴチ科魚類の研究(第1報). 魚類学雑誌, 1: 73–88.
- Matsubara, K. and A. Ochiai. 1955. A revision of the Japanese fishes of the family Platyccephalidae (the flathead). Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ., (68): 1–109, 3 pls.
- 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.)
- Mooi, R. D. and A. C. Gill. 1995. Association of epaxial musculature with dorsal-fin pterygiophores in acanthomorph fishes, and its phylogenetic significance. Bull. Nat. Mus. Lond. (Zool.), 61: 121–137.
- Mooi, R. D. and G. D. Johnson. 1997. Dismantling the Trachinoidei: edidence of a scorpaenoid relationship for the Champsodontidae. Ichthyol. Res., 44: 143–176.
- 中坊徹次. 1993a. ハオコゼ科. 中坊徹次(編). pp. 521–522, 1298. 日本産魚類検索. 全種の同定. 東海大学出版会, 東京.
- 中坊徹次. 1993b. セミホウボウ科. 中坊徹次(編), pp. 542, 1300. 日本産魚類検索. 全種の同定. 東海大学出版会, 東京.
- Nelson, G. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships. Sys. Zool., 22: 344–359.
- Nelson, J. S. 1976. Fishes of the world. John Wiley & Sons, New York. xiii+373 pp.
- Nelson, J. S. 1984. Fishes of the world. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. xv+475 pp.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. 3rd ed. John Wiley & Sons, New York. xvii+600 pp.
- Neyelov, A. V. 1979. Seismosensory system and the classification of sculpins (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae). Zool. Inst. Acad. Nauka, Leningrad. 208 pp. (In Russian.)
- 西村三郎. 1974. 日本海の成立:生物地理学からのアプローチ. 築地書館, 東京. iii+228 pp.
- Peden, A. E. 1997. A systematic revision of the hemilepidotine fishes (Cottidae). Syesis, 11: 11–49.
- Quast, J. C. 1965. Osteological characteristics and affinities of the hexagrammid fishes with a synopsis. Proc. Calif. Acad. Sci., 31: 563–600.
- Rass, T. S. and G. U. Lindberg. 1971. Modern concepts of the classification of living fishes. J. Ichthyol., 11: 302–319.
- Regan, C. T. 1913. The osteology and classification of the telesotean fishes of the order Scleroparei. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8, 11: 169–184.
- Richardson, S. L. 1981. Current knowledge of larvae of sculpins (Pisces: Cottidae and allies) in northeast Pacific genera with notes on intergeneric relationships. Fish. Bull. U. S., 79: 103–121.
- Roberts, C. D. 1993. Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei. Bull. Mar. Sci., 52: 60–113.
- Rutenberg, E. P. 1962. Survey of the fishes of family Hexagrammidae. Pages 1–103 in T. S. Rass, ed. Greenlings: taxonomy, biology, interoceanic transplantation. Isr. Program Transl., Jerusalem.
- Scott, E. O. G. 1986. Observations on sole Tasmanian fishes: part XXXI—review of Gnathanacanthidae. Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania, 120: 51–75.
- Shinohara, G. 1994. Comparative morphology and phylogeny of the suborder Hexagrammoidei and related taxa (Pisces: Scorpaeniformes). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 41: 1–97.

- Sideleva, V. G. 1982. Seismosensory systems and ecology of the Baikal sculpins (Cottoidei). Izv. Nauka, Novosibirsk. 149 pp. (In Russian.)
- Sober, E. 1988. Reconstructing the past: parsimony, evolution, and inference. MIT Press, Cambridge, Massachusetts. xviii+265 pp.
- Strauss, R. E. 1993. Relationships among the cottid genera *Artedius*, *Clinocottus*, and *Oligocottus* (Teleostei: Scorpaeiformes). Copeia, 1993: 518–522.
- Taniguchi, N., A. Ochiai and T. Miyazaki. 1972. Comparative studies of the Japanese platycephalid fishes by electropherograms of muscle proteins, LDH and MDH. Japan. J. Ichthyol., 19: 89–96.
- Taliev, D. N. 1955. Sculpins of Baikal (Cottoidei). Akad. Nauk, SSSR, East Siberia Branch, Moscow. 603 pp. (In Russian.)
- Taranetz, A. Y. 1941. On the classification and origin of the family Cottidae. Inst. Fish., Univ. British Columbia Mus. Contr., 5: 1–28.
- Ueno, T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Acad. Press Japan, Tokyo. 233 pp, 13 pls.
- Washington, B. B. 1986. Systematic relationships and ontogeny of the sculpins *Artedius*, *Clinocottus*, and *Oligocottus* (Cottidae: Scorpaeiformes). Proc. Calif. Acad. Sci., 44: 157–224.
- Washington, B. B., W. N. Eschmeyer and K. M. Howe. 1984a. Scorpaeiformes: relationships. Pages 438–447 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahey, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- Washington, B. B., H. G. Moser, W. A. Laroche and W. J. Richards. 1984b. Scorpaeiformes: development. Pages 405–428 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahey, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1.
- 渡部正雄. 1958. 日本産カジカ科魚類の研究. 角川書店, 東京. 461 pp., 132 pls.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York. xvi+439 pp.
- Winterbottom, R. 1993. Search for the gobioid sister group (Actinopterygii: Percomorpha). Bull. Mar. Sci., 52: 395–414.
- Yabe, M. 1981. Osteological review of the family Icelidae Berg, 1940, (Pisces: Scorpaeiformes), with comment on the validity of this family. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 32: 293–315.
- Yabe, M. 1985. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeiformes), and its phylogenetic classification. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 32: 1–130.
- Yabe, M. 1986. Myology of a Baikal oil fish, *Comephorus dybowskii*. Pages 962–963 in T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura, eds. Indo-Pacific fish biology. Ichthyol. Soc. Japan, Tokyo.
- Yabe, M. and T. Uyeno. 1996. Anatomical description of *Normanichthys crockeri* (Scorpaeiformes, insertae sedis: family Normanichthyidae). Bull. Mar. Sci., 58: 494–510.
- 矢頭卓児・落合 明. 1981. セミホウボウ科魚類の骨格系. 昭和56年度日本魚類学会年会講演要旨集. p. 20.