

分子系統地理が示す愛媛県松山平野におけるアブラボテの 人為移入起源

誌名	魚類學雜誌
ISSN	00215090
著者名	松葉,成生 吉見,翔太郎 井上,幹生 畑,啓生
発行元	日本魚學振興會
巻/号	61巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 89-96
発行年月	2014年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



分子系統地理が示す愛媛県松山平野における
アブラボテの人為移入起源松葉成生¹・吉見翔太郎²・井上幹生¹・畑 啓生¹¹ 〒790–8577 愛媛県松山市文京町 2–5 愛媛大学大学院理工学研究科² 〒790–8577 愛媛県松山市文京町 2–5 愛媛大学理学部

(2014 年 1 月 7 日受付; 2014 年 4 月 1 日改訂; 2014 年 4 月 16 日受理)

キーワード: アブラボテ, ミトコンドリア DNA (mtDNA), 系統地理学, 国内外来種

魚 類 学 雑 誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2014

Hideki Matsuba, Shotaro Yoshimi, Mikio Inoue and Hiroki Hata*. 2014. Origin of *Tanakia limbata* in Ehime Prefecture indicated by phylogeographic analysis of mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. Japan. J. Ichthyol., 61 (2): 89–96.

Abstract Phylogeographic analysis of the bitterling *Tanakia limbata* in western Japan was conducted to identify the origin of the fish population in Ehime, Shikoku Island. A survey of rivers and spring-fed ponds on the Matsuyama Plain, Ehime, indicated that *T. limbata* had become distributed on the plain over a period of 19 years to the present day. Sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene indicated that the 42 individuals sampled included 4 haplotypes, which were shared with a *T. limbata* population in the Yabe River, Fukuoka, Kyushu Island. All 4 haplotypes belonged to the West Kyushu group of *T. limbata*. On the other hand, *T. limbata* comprising the West Seto clade inhabits western Honshu and eastern Kyushu, which regions shared the same paleoriver system with Ehime 20,000 years BP. These results suggest that individuals of *T. limbata* presently collected in Ehime originated from the Yabe River or adjacent waters, having artificially transported over the mountain chain that may act as a natural barrier separating the West Kyushu and West Seto groups. To conserve an endangered native bitterling, *T. lanceolata*, in Ehime, management of the introduced *T. limbata*, so as to prevent competition and hybridization with the former, is necessary.

*Corresponding author: Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, 2–5 Bunkyo-cho, Matsuyama, Ehime 790–8577, Japan (e-mail: hata@sci.ehime-u.ac.jp)

アブラボテ *Tanakia limbata* は濃尾平野以西の本州、四国、および九州に生息するコイ科魚類であり (長田, 1989), 環境省レッドリストでは準絶滅危惧に指定されている (環境省, 2013). 一方で, 静岡県では国内外来種として定着が確認されている (松沢・瀬能, 2008). 愛媛県においては 1979 年に初めて採集され, 当時から国内外来種の可能性が疑われていた (愛媛県, 1979). しかし, 香川県や広島県など隣接する地域には在来個体群が生息するため, 県下にも未確認の在来個体群が存在する可能性を考慮して愛媛県レッドリストでは絶滅危惧 I 類とされてきた (愛媛県, 2003).

Hashiguchi et al. (2006) は福岡県, 佐賀県, 大

分県, 山口県, 島根県, 岡山県, および愛媛県で採集したアブラボテをミトコンドリア DNA (mtDNA) の部分塩基配列に基づいた系統地理から西九州グループ, 東瀬戸グループ, 西瀬戸グループの 3 グループに分けたが, その時, 愛媛県個体群として用いたアブラボテのハプロタイプは, 地理的に含まれると考えられる西瀬戸グループではなく西九州グループに内包された. このことから, Hashiguchi et al. (2006) が用いた愛媛県個体群は移入由来であることが示唆された. しかし, この研究では愛媛県松山平野の国近川水系における 1 地点のみで採集された個体を用いているため, 愛媛県のアブラボテ個体群がすべて移入由来であることを示すわけではない. 愛媛県における在来アブラボテ個体群

の有無を明らかにするためには、さらに多くのサンプルを解析する必要がある。

一方、松山平野には愛媛県レッドリストに絶滅危惧 IB 類として記載されている同属のヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* が生息している（愛媛県，2003）。アブラボテとヤリタナゴとは人工交配下で累代妊性をもつ雑種が生じることが報告されている（鈴木・日比谷，1986）。Hashiguchi et al. (2006) も松山平野国近川水系にてヤリタナゴと同定された個体から、アブラボテ型の mtDNA を検出しており、2 種の交雑を示唆している。ヤリタナゴとの交雑がアブラボテの人為移入により生じているならば、ヤリタナゴに対する不可逆的な遺伝的改変であるため、アブラボテを適切に管理してヤリタナゴを保護する必要がある。

そこで本研究では、アブラボテの生息が確認されている松山平野全域に加え（愛媛県，2003）、瀬戸内海沿岸や九州からもアブラボテを採集し、分子系統樹とハプロタイプネットワークを構築することで松山平野のアブラボテの由来を検討した。また、松山平野に点在する湧水池において分布調査を行い、現在（2013 年）におけるアブラボテの在・不在を明らかにするとともに過去の文献と比較した。

材料と方法

サンプル採集および分布調査 松山平野を流れる重信川水系、国近川水系、長尾谷川、大谷川水系の 4 水系 59 地点、および湧水池 42 地点（愛媛

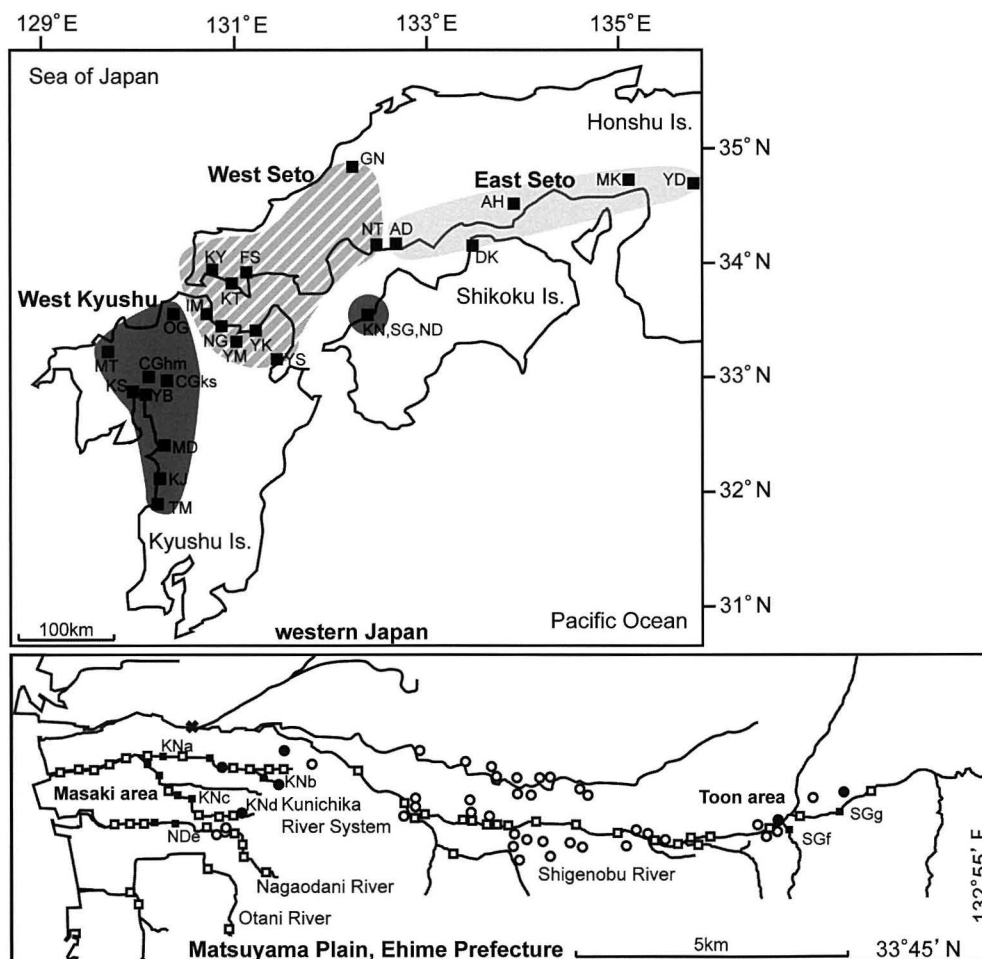


Fig. 1. Maps showing sampling sites. Abbreviations correspond to those in Table 1. Squares and circles indicate sampling sites and spring-fed ponds, respectively. *Tanakia limbata* collected or recorded indicated by solid symbols, open symbols indicating absence. Three groups of *T. limbata* based on mtDNA (West Kyushu, West Seto, East Seto group) indicated by dark gray color, oblique stitch, and light gray color, respectively. × on Shigenobu River indicates collection site of *T. limbata* in 1979.

Table 1. Localities, sampling dates and numbers of specimens of *Tanakia limbata*.
 Individuals in gray shaded rows morphologically classified as *T. limbata*
 but have mtDNA type of *T. lanceolata* suggesting putative hybrids. See Fig.2a and text for detail

River system	Abbreviation	Locality	<i>n</i>	Date	Accession number
Ehime Prefecture					
Kunichika R.	KNa	Masaki	2	Sep. 2011	AB907119-31
Kunichika R.	KNb	Masaki	14	May 2011	AB907119-31
Kunichika R.	KNb	Masaki	2	May 2011	AB920290-91
Kunichika R.	KNe	Masaki	3	May 2011	AB907119-31
Kunichika R.	KNe	Masaki	1	May 2011	AB920289
Kunichika R.	KNd	Masaki	10	May 2011	AB907119-31
Kunichika R.	KN		3		*AB108980-82
Nagaodani R.	NDe	Masaki	6	Sep. 2011	AB907133-35
Shigenobu R.	SGf	Toon	1	Jun. 2012	AB907145-48
Shigenobu R.	SGg	Toon	6	Jun. 2012	AB907145-48
Kagawa Prefecture					
Doki R.	DK	Marugame	5	Oct. 2011	AB907110-11
Kyoto Prefecture					
Yodo R.	YD	Kameoka	9	May 2013	AB907114-15
Hyogo Prefecture					
Muko R.	MK	Amagasaki	5	Dec. 2013	AB907104-07
Okayama Prefecture					
Asahi R.	AH		4		*AB108968-71
Hiroshima Prefecture					
Ashida R.	AD	Fukuyama	8	Aug. 2012	AB907102-03
			2	Jun. 2013	AB907102-03
Numata R.	NT	Mihara	2	Jun. 2013	AB907108-09
Shimane Prefecture					
Gounokawa R.	GN		8		*AB108972-79
Yamaguchi Prefecture					
Fushino R.	FS	Yamaguchi	5	Oct. 2013	AB907160-61
Kotou R.	KT	Ube	3	Oct. 2013	AB907162-63
Koya R.	KY	Shimonoseki	8	Sep. 2013	AB907164-66
			10		*AB108958-67
Oita Prefecture					
Yamakuni R.	YM	Nakatsu	10	Feb. 2013	AB907139-42
Yakkan R.	YK	Usa	4	Feb. 2013	AB907136-38
			5		*AB108953-57
Yasaka R.	YS	Kitsuki	10	Oct. 2013	AB907143-44
Fukuoka Prefecture					
Onga R.	OG		3		*AB108935-37
Ima R.	IM		5		*AB108938-42
Nagasa R.	NG		3		*AB108943-45
Chikugo R.	CGhm		5		*AB108921-25
	CGks		9		*AB108926-34
Yabe R.	YB		8		*AB108913-20
		Yame	10	Feb. 2013	AB907153-59
Saga Prefecture					
Matsuura R.	MT		7		*AB108946-52
Kise R.	KS	Saga	6	Feb. 2013	AB907149-52
Kumamoto Prefecture					
Midori R.	MD	Kumamoto	4	Oct.2013	AB907116-18
Kagoshima Prefecture					
Kojiro R.	KJ	Izumi	5	Oct. 2013	AB907112-13
Takamatsu R.	TM	Akune	5	Oct. 2013	AB907132

* denote citations from DDBJ.

県立博物館, 1994, 1995) にて 2011 年 5 月から 2013 年 10 月に手網, 電気漁具もしくはモンドリ罟を用いてアブラボテの採集を試みた。そのうち, 3 水系 11 地点, および湧水池 3 地点の計 14 地点において計 45 個体のアブラボテが採集された。また比較サンプルとして香川県, 広島県, 兵庫県, 京都府, 山口県, 大分県, 福岡県, 佐賀県, 鹿児島県および熊本県においてもアブラボテの採集を行った (Fig. 1; Table 1)。なお, 香川県ではアブラボテは絶滅危惧 I 類, 広島県, 兵庫県, 京都府, 鹿児島県および熊本県では準絶滅危惧に指定されているため, これらの地域では一つの調査地で採集個体数を 9 個体以下とした。採集した個体は直ちに 99.9 % エタノールで固定した。種同定は中坊 (2013) の分類に従った。また, 42 地点の湧水池においては潜水調査も行い, アブラボテの在・不在を確認した。この調査は, 2012 年 12 月から 2013 年 7 月の期間に, 各池につき 1 回, Uchida and Inoue (2010) に準拠してベルトトランセクトを設けて行った。そして, 湧水池の魚類相が記載されている文献 (愛媛県立博物館, 1994, 1995; Uchida and Inoue, 2010) からタナゴ類の分布記録を抽出し, 本調査の結果と比較した。なお, 湧水池の概況や潜水調査の方法については Uchida and Inoue (2010) と藤原ほか (2014) に記述されている。

mtDNA 分析 エタノール固定した各試料より右腹鰭の一部を切り出し, Wizard® Genomic DNA Purification Kit (Promega) を用いて DNA を抽出した。mtDNA の cytochrome *b* (*cytb*) 領域についてプライマーセット Forward: NEW-FOR, 5'-AGCC TACGAAAAACACACCC-3' (Gilles et al., 2001), Reverse: *cytb*-Rev, 5'-GATCTTCGGATTACAAGACC-3' (Hashiguchi et al., 2006) を用いて PCR を行い増幅した。目的領域が増幅された PCR 産物については ABI3130 (Applied Biosystems) により塩基配列を決定した。得られた配列は DNA Data Bank of Japan (DDBJ) に登録した。

得られた *cytb* 領域の塩基配列データに加えて,

DDBJ のウェブサイトからアブラボテの *cytb* 遺伝子塩基配列として登録されている全データを引用して使用した。外群には国近川 (AB108912, AB108906), 福岡県矢部川水系 (AB108852), 福岡県遠賀川 (AB108874), 岡山県旭川 (AB108894), 島根県斐伊川 (AB108903) のヤリタナゴを用い, Clustal W (Thompson et al., 1994) により多重整列を行った。これらの塩基配列データをもとに, MEGA5 (Tamura et al., 2011) によりモデル選択を行い, ペイズ情報量基準により選択された Tamura-Nei + G model を用い, 最尤法による系統樹を作製した。また各枝について近隣結合法, 最尤法, それぞれで 1,000 回のランダム・サンプリングによるブートストラップ確率を求めた。松山平野で確認されたハプロタイプを含むクレードについて, 統計学的最節約法に基づくハプロタイプネットワークを TCS1.21 (Clement et al., 2000) により作製した。さらに, ARLEQUIN ver 3.5.1.3 (Excoffier and Lischer, 2010) を用いて松山平野のアブラボテ集団間のペアワイズ F_{st} 値 (Slatkin, 1995) を算出した。集団間の分化の有意性は Benjamini and Hochberg (1995, BH 法) による False Discovery Rate (FDR) 調整を行った P 値を用いて検定した。

結 果

愛媛県松山平野におけるアブラボテの分布変遷

湧水池における分布調査の結果, アブラボテは全湧水池 42 地点 (Fig. 1) のうち, 国近川水系, 長尾谷川水系周辺の松前区域 (Masaki area) に位置する 4 地点と重信川中流の東温区域 (Toon area) に位置する 2 地点の合計 6 地点に出現した。一方, 1994 年, 1995 年, 2000 年に魚類相が記録されている 29 地点の湧水池 (うち 2 地点の湧水池が 2012 年 12 月までに消失) では, そのいずれからでもアブラボテは確認されていない (愛媛県立博物館, 1994, 1995; Uchida and Inoue, 2010)。本研究で 2013 年にアブラボテを確認したこれらの 6 地点の湧水池は松前区域の 1 地点を除いて上記 29 地点の湧水池に含まれる (Table 2)。また, 2000 年にヤ

Table 2. Distribution of *Tanakia limbata* in spring-fed ponds on the Matsuyama Plain, Ehime Prefecture

Year	Number of ponds		Literature
	Presence	Absence	
1994, 1995	0	25	Ehime Prefectural Museum (1994, 1995)
2000	0	13	Uchida and Inoue (2010)
2013	6	36	This study

リタナゴの生息が確認されていた東温区域の1地点 (Uchida and Inoue, 2010) では2013年にはヤリタナゴは見られず、アブラボテが確認された。

アブラボテの系統地理 *cytb* 領域の塩基配列を決定したアブラボテ146個体にDDBJから引用した70配列を加え、合計216個体から得られた1,016塩基対を相同領域として解析に用いた。この領域において挿入や欠損による塩基配列長の多型はなく、塩基置換によって区別される87種類のmtDNAハプロタイプが検出された。アブラボテはHashiguchi et al. (2006) と同じ東瀬戸グループ、西瀬戸グループ、西九州グループの3グループに分けられた (Fig. 2a)。それぞれのグループは高いブートストラップ値を示して単系統性が支持された。西九州グループと西瀬戸グループとの境界はHashiguchi et al. (2006) が示した結果と一致するものであったが、鹿児島県を流れる高松川と小次郎川と熊本県の緑川が西九州グループに含まれることや、愛媛県とは豊後水道をまたいで近接する大分県で国東半島を南に流れる八坂川が西瀬戸グループに含まれることが新たに明らかとなった。また、Hashiguchi et al. (2006) ではやや不明瞭であった西瀬戸、東瀬戸グループの境界が瀬戸内海側では広島県沼田川と芦田川との間にあることが示された。一方で、松山平野で採集された42個体はすべて西九州グループに包括された。この西九州グループにおいて統計学的最節約法によるハプロタイプネットワークを作成したところ、愛媛県でみられた4種類のハプロタイプは、そのすべてが福岡県矢部川水系でのみみられる11種のハプロタイプの中に含まれた (Table 3; Fig. 2b)。遺伝的な分化の指標であるFst値は、松前区域内の国近川と長尾谷川水系間では-0.085となり、有意な遺伝的分

化は見られなかった (BH法によるFDR調整後 $P = 0.802$)。一方で松前区域と東温区域の間の、国近川と東温区域、長尾谷川と東温区域の間ではFst値は0.227と0.280となり、どちらの集団間でも有意な遺伝的分化が見られた (どちらもBH法によるFDR調整後 $P = 0.041$)。

アブラボテとヤリタナゴとの交雑個体 *cytb* 領域の塩基配列を決定した松山平野のアブラボテ45個体のうち、国近川水系のKNbで採集された2個体とKNcで採集された1個体は、ヤリタナゴの遺伝子型をもっていた (Fig. 2; Table 1)。これらの個体は、側線鱗数が32, 33および35であり、側線鱗数32-36 (中坊, 2013) というアブラボテの形質に一致し、側線鱗数36-39というヤリタナゴとは一致しなかった。これらのヤリタナゴの2ハプロタイプは、松山在来ヤリタナゴ個体群と単系統群となった。

考 察

松山平野のアブラボテの分布は、湧水池が集中する松山平野沿岸部の松前区域と重信川水系中流の東温区域の2区域に限られていた。この2区域で採集したアブラボテはすべてmtDNAの系統において西九州グループに含まれた。1979年に重信川中下流域 (Fig. 1の×地点) で初確認された松山平野のアブラボテ (愛媛県, 1979) は、湧水池における過去の魚類相との比較から分布域を拡大していることが考えられた (Fig. 1)。松前区域には水田が多くみられ、灌漑用の複雑な水路網により、湧水池と河川が結ばれている (愛媛県立博物館, 1994, 1995)。また、1979年にアブラボテが初確認された重信川の地点もこの区域に含まれる。この区域のアブラボテが確認された湧水池では、接続する周辺河川に多くのアブラボテ個体や、産卵床となるイシガイ科二枚貝が生息しているため (松葉, 未発表)、アブラボテはこの水路網を介して分布を広げたと考えられる。その結果、国近川と長尾谷川の個体群には遺伝的な分化が見られなかったと考えられる。一方、松山平野においてアブラボテが確認された松前区域と東温区域の間には連続的な分布が見られず、この2区域の個体群間では遺伝的な分化が見られた。そのため、東温区域への分布域の拡大にはまれな長距離分散が生じたと考えられるが、人為的な移植の関与が疑われる。

松山平野では湧水池に加え、河川で採集したすべてのアブラボテ個体が福岡県西部の矢部川水系

Table 3. Haplotype frequencies of *Tanakia limbata* collected at sampling sites on the Matsuyama plain, Ehime Prefecture

site	n	haplotypes			
		22	25	26	28
KNa	2	0	0	1	1
KNb	14	3	4	2	5
KNc	3	0	2	0	1
KNd	10	2	3	3	2
NDe	6	0	3	1	2
SGf	1	0	0	0	1
SGg	6	2	0	0	4

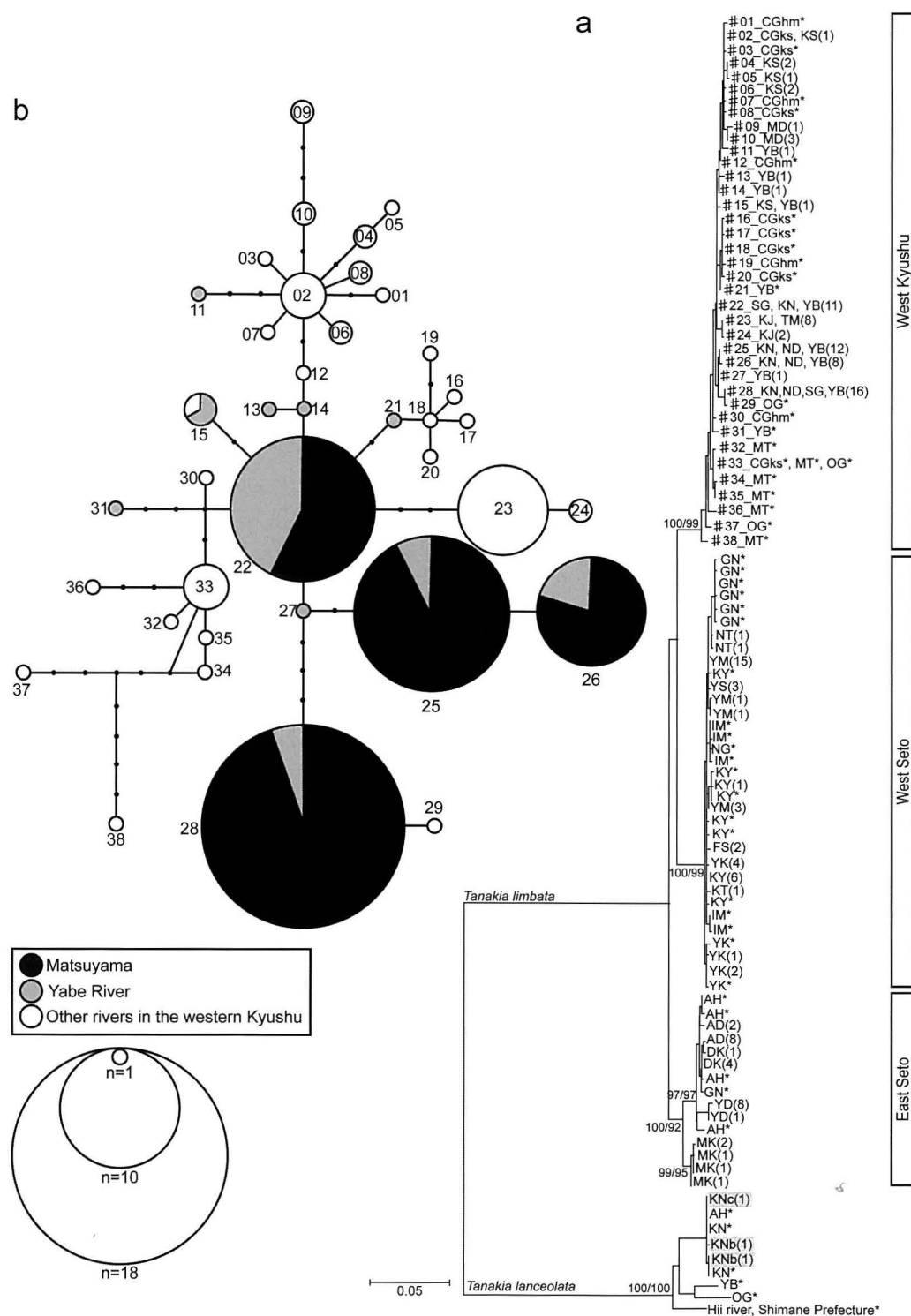


Fig. 2. **a:** Maximum likelihood (ML) tree of *Tanakia limbata* in western Japan based on 1016 bp of mitochondrial *cytb*. Numbers on branches are bootstrap values (shown only above 60%) of ML and neighbor joining (NJ) analyses with 1000 replicates. Numbers following # indicate haplotype code shown in Fig. 2b. Abbreviations denote rivers listed in Table 1; number of individuals given in parentheses; Gray shaded individuals in *T. lanceolata* clade morphologically classified as *T. limbata* suggest putative hybrids; *, citation from DDBJ. **b:** Statistical parsimony network of mitochondrial haplotypes of *T. limbata* belonging to West Kyushu group. Circle size reflects number of individuals of each haplotype. Periods indicate missing haplotypes, each line segment indicating a single mutation between haplotypes. Code of each haplotype corresponds to that of haplotypes in Fig. 2a.

に見られるアブラボテ個体群とハプロタイプを共有した。これらは西九州グループに属する。愛媛県と隣接する香川県、広島県芦田川以東では東瀬戸グループの個体群が、山口県、広島県沼田川以西、大分県、福岡県東部の豊前地域（中島ら、2006）は西瀬戸グループの個体群が生息していた。瀬戸内西部は、約2万年前まで陸化した瀬戸内海を豊後水道へ流れていたとされる古瀬戸内川水系を共有していたと考えられている（桑代、1959；日本第四紀学会、1987；北川ほか、2009）。一方、九州北部では三郡山地・英彦山地の東西で魚類相が異なり（中島ほか、2006）、本研究や Hashiguchi et al. (2006) でもこの両山地東西でアブラボテが遺伝的に別グループに分かれることが示されている。三郡山地・英彦山地が障壁となってその間で遺伝的分化が生じている例は他の魚種にも見られ、メダカでは愛媛県に生息する個体群は山口県や大分県の個体群と同一のグループに属する一方で、有明海沿岸諸河川の個体群はそれらと大きく隔たったグループに属することが系統地理解析で明らかになっている（Takehana et al., 2003）。そのため、松山平野で採集されたアブラボテの個体群が、福岡県西部の矢部川のみでみられるハプロタイプをもつのは不自然であり、三郡山地・英彦山地の地理的隔離を越えて人為的にもたらされた個体群である可能性がきわめて高い。

ヤリタナゴとアブラボテが同所的に生息している九州北部では、アブラボテはヤリタナゴに比べ川幅の狭い場所を好むことが知られている（Onikura et al., 2012）。松山平野は規模が小さく、平野部で湧出して生じた河川は比較的細いまま海に流れ込む。このような小河川はアブラボテにとって潜在的な生息適地であり、アブラボテの分布域拡大を容易にしている要因なのかもしれない。さらに、松山平野においては、アブラボテと在来ヤリタナゴとの間に交雑が生じていることが示唆され（Hashiguchi et al., 2006）、本研究でも国近川水系神寄川（KNc）で1個体、国近川の水源となる出作新泉（KNb）で2個体、側線有孔鱗数ではアブラボテに分類される個体から、松山平野在来のヤリタナゴ型の mtDNA が検出された。現在、松山平野においてアブラボテが分布を広げる一方で、ヤリタナゴは急速に生息地を減少させている（藤原ほか、2014）。愛媛県のヤリタナゴ個体群を保全するためにも、人為移入起源の可能性がきわめて高い松山平野のアブラボテの個体群を早急に管理し、これ以上の人為的な移植を防ぐこと、また2種の遺伝子浸透について

モニタリングしていくことが必要である。

本研究では、徹底した分布調査と mtDNA を用いた分子系統解析により、福岡県西部矢部川水系からの移入起源の可能性がきわめて高いアブラボテが松山平野において、近年急速に分布を拡大したことを明らかにした。ただし、mtDNA は有効集団サイズが核遺伝子より小さく、かつて松山平野に小規模の在来アブラボテ集団が存在したが、西九州クレードの個体群が移植されたことで、その遺伝子型が集団内に固定された可能性を否定できない。在来ヤリタナゴとアブラボテとの交雑を防ぐためにも、在来アブラボテ個体群が未発見のまま消失することを防ぐためにも、今後はこの知見を地域住民と行政が共有し、タナゴ類の人為的拡散を防ぎ、在来ヤリタナゴの保全に努める必要がある。

謝 辞

本研究は、環境省環境研究総合推進費 S-9、4RFd-1201 に基づいて行われた。本研究をまとめるにあたり、愛媛大学の大森浩二博士、川西亮太博士、その他の研究室の皆様、愛媛県農林水産研究所の清水孝昭博士、九州大学の鬼倉徳雄博士にご助言をいただいた。心より感謝申し上げます。

引 用 文 献

- Benjamini, Y. and Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.*, 57: 298–300.
- Clement, M., D. Posada and K. A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.*, 9: 1657–1660.
- 愛媛県. 1979. 第2回自然環境保全基礎調査 河川調査報告書. 愛媛県, 愛媛. 27 pp.
- 愛媛県. 2003. 愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物—愛媛県レッドデータブック—. 愛媛県, 愛媛. 101 pp.
- 愛媛県立博物館. 1994. 重信川周辺の泉とその生物 I. 愛媛県立博物館自然科学普及シリーズ 14. 愛媛自然科学教室, 愛媛. 62 pp.
- 愛媛県立博物館. 1995. 重信川周辺の泉とその生物 II. 愛媛県立博物館自然科学普及シリーズ 15. 愛媛自然科学教室, 愛媛. 58 pp.
- Excoffier, L. and H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.* 10: 564–567.
- 藤原結花・内田有紀・川西亮太・井上幹生. 2014.

- 灌漑用湧水池における魚類群集の変化—護岸改修と外来魚に着眼した10年前との比較—。応用生態工学, 16: 91–105.
- Gilles, A., G. Leconitre, A. Miquelis, M. Loerstcher, R. Chappaz and G. Brun. 2001. Partial combination applied to phylogeny of European cyprinids using the mitochondrial control region. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 19: 22–23.
- Hashiguchi, Y., T. Kado, S. Kimura and H. Tachida. 2006. Comparative phylogeography of two bitterlings, *Tanakia lanceolata* and *T. limbata* (Teleostei, Cyprinidae), in Kyushu and adjacent districts of western Japan, based on mitochondrial DNA analysis. *Zool. Sci.*, 23: 309–322.
- 環境省. 2013. 汽水・淡水魚類 環境省第4次レッドリスト (2013). http://www.env.go.jp/press/file_biew.php?serial=21437&hou_id=16264. (参照: 2014-4-1)
- 北川えみ・中島 淳・星野和夫・北川忠生. 2009. 九州北東部におけるシマドジョウ属魚類の分布パターンとその成立過程に関する考察. 魚類学雑誌, 56: 7–19.
- 桑代 勲. 1959. 瀬戸内海の海底地形. 地理学評論, 32: 24–35.
- 松沢陽士・瀬能 宏. 2008. 日本の外来魚ガイド. 文一総合出版, 東京. 117 pp.
- 中坊徹次. 2013. 日本産魚類検索—全種の同定—第3版. 東海大学出版会, 東京. 311 pp.
- 中島 淳・鬼倉徳雄・松井誠一・及川 信. 2006. 福岡県における純淡水魚類の地理的分布パターン. 魚類学雑誌, 53: 117–131.
- 長田芳和. 1989. アブラボテ. 川那部浩哉・水野信彦 (編), pp. 356–357. 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 日本第四紀学会. 1987. 日本第四紀地図. 東京大学出版会, 東京. 118 pp.
- Onikura, N., J. Nakajima, T. Miyake, K. Kawamura and S. Fukuda. 2012. Predicting distributions of seven bitterling fishes in northern Kyushu, Japan. *Ichthyol. Res.*, 59: 124–133.
- 鈴木伸洋・日比谷 京. 1986. ヤリタナゴとアブラボテの雑種. 日本大学農獣医学部学術報告 43: 151–164.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139: 457–462.
- Takehana, Y., N. Nagai, M. Matsuda, K. Tsuchiya and M. Sakaizumi. 2003. Geographic variation and diversity of the cytochrome *b* gene in Japanese wild populations of medaka, *Oryzias latipes*. *Zool. Sci.*, 20: 1279–1291.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei and S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.*, 28: 2731–2739.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins and T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic. Acids Res.*, 22: 4673–4680.
- Uchida, Y. and M. Inoue. 2010. Fish species richness in spring-fed ponds: effects of habitat size versus isolation in temporally variable environments. *Freshw. Biol.*, 55: 983–994.