

## 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

誌名	魚類学雑誌
ISSN	00215090
著者	北川, えみ 中島, 淳 星野, 和夫 北川, 忠生
巻/号	56巻1号
掲載ページ	p. 7-19
発行年月	2009年4月

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北川えみ<sup>1,2</sup>・中島 淳<sup>3</sup>・星野和夫<sup>4</sup>・北川忠生<sup>1</sup><sup>1</sup>〒631-8505 奈良市中町 3327-204 近畿大学農学部<sup>2</sup>〒631-0061 奈良市富雄元町 1-21 おさかな総合研究所<sup>3</sup>〒819-0396 福岡市西区元岡 744 九州大学大学院工学研究院環境都市部門<sup>4</sup>〒870-0802 大分市高崎山下海岸 大分マリンパレス水族館「うみたまご」

(2008年5月12日受付; 2008年12月20日改訂; 2008年12月26日受理)

キーワード: mtDNA, PCR-RFLP, 生物地理, 古瀬戸内川

魚類学雑誌  
Japanese Journal of  
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2009

Emi Kitagawa, Jun Nakajima, Kazuo Hoshino and Tadao Kitagawa\*. 2009. Geographic distribution and biogeographical origin of the spined loach genus *Cobitis* in north-eastern Kyushu Island, Japan. Japan. J. Ichthyol., 56(1): 7-19.**Abstract** In order to clarify the distribution pattern of three Japanese spined loach species' complexes in the genus *Cobitis* ('yamato', *biwae*, and *striata* complexes) in north-eastern Kyushu Island, 106 specimens obtained from 19 drainage systems were morphologically and genetically examined. Although that region has been previously considered occupied only by the 'yamato' complex, some populations of the *biwae* and *striata* complexes were confirmed, the distribution patterns being explained by the paleo-Setouchi drainage pattern during the most recent Pleistocene glacial periods. Distinctive populations within the middle race of *striata* complex included 2 new local forms in Fukuoka Prefecture (the Setouchi form, Hakata form and Onga form).

\*Corresponding author: Faculty of Agriculture, Kinki University, Nara 631-8505, Japan (e-mail: tkitagaw@nara.kindai.ac.jp)

日本産シマドジョウ属魚類 *Cobitis* の分類は歴史的に混乱しており未だに決着を見ていないが、形態学的分類 (池田, 1936, 1937a; Okada and Ikeda, 1939; Mizuno, 1970; Saitoh and Aizawa, 1987; Suzawa, 2006) および核型・アロザイム・DNA 分析等による遺伝学的研究結果 (Ueno and Ojima, 1976; Saitoh et al., 2000; Kitagawa et al., 2001, 2003a,b, 2005; Shimizu et al., 2004) を総合すると、従来、シマドジョウ、ヤマトシマドジョウ (またはタイリクシマドジョウ)、スジシマドジョウ、イシドジョウとよばれてきた4グループに区分でき、それぞれのグループが複数の独立種を含んでいることが明らかになっている。斉藤 (2002) では、池田 (1936, 1937a) と整合させるため、従来のヤマト

シマドジョウとスジシマドジョウのグループをタイリクシマドジョウ群とまとめ、それぞれをヤマトシマドジョウ亜群、スジシマドジョウ亜群に区分している。しかし、遺伝学的研究からヤマトシマドジョウのグループはシマドジョウとスジシマドジョウのグループの個体間の交雑を起源とする異質4倍体で、このグループの名称の根拠となったヨーロッパ産のタイリクシマドジョウ *Cobitis taenia* とは全く異なるものであること (Ueno and Ojima, 1976; Sezaki et al., 1994)、さらに mtDNA 分析によりスジシマドジョウのグループとタイリクシマドジョウ *C. taenia* が近縁関係にないことが明らかになっていることから (Kitagawa et al., 2005)、タイリクシマドジョウ群として両者をまとめることは不

適当である。本報告では、Saitoh et al. (2000) における英語表記を基本として、それぞれの和名、学名をシマドジョウ種群 *Cobitis biwae* complex, スジシマドジョウ種群 *Cobitis striata* complex, ヤマトシマドジョウ種群 *Cobitis* sp. 'yamato' complex, イシドジョウ種群 *Cobitis takatsuensis* complex とよぶ。なお、Kitagawa et al. (2005) による mtDNA 分析の結果に基づくと、アジア大陸東部に生息している *Cobitis lutheri* と *Cobitis tetralineata* もスジシマドジョウ種に含めることが適当である。これら日本産4種群のうちイシドジョウ種群を除く3種群は、いずれも河川中・下流に生息し互いに形態的に類似しており、同定の困難さが本分類群内における分類の混乱の主たる要因となってきた。

これまで、九州地方におけるシマドジョウ類の分布に関する情報に混乱が生じており、特にシマドジョウ種群に関する分布情報の混乱は著しかった。その主たる原因は、Temminck and Schlegel (1846) において記載されたシマドジョウ *C. biwae* (原記載では *C. taenia japonica*) の模式産地が、長崎県とされていたことにある (澤田・相澤, 1983)。また、池田 (1936) の報告したシマドジョウの標本に福岡県産の個体が含まれていたこと、池田 (1937b) および Okada and Ikeda (1939) において大分県大分川水系にシマドジョウの分布が報告されていたこと、宮崎県大淀川水系からシマドジョウが報告されたこと (皆森, 1951)、1970年代までの図鑑においてシマドジョウの分布域に九州東部が含まれていること (中村, 1963; 宮地ほか, 1976)、宮崎県川内川水系上流部の個体がシマドジョウとして扱われたこと (山根, 1969) など、九州におけるシマドジョウ種群の分布を示唆する情報が複数存在していた。しかし、池田 (1937a) および Okada and Ikeda (1939) において福岡県筑後川水系や長崎県下などの九州北西部に生息しているのはシマドジョウ種群ではなくヤマトシマドジョウ種群であることが報告され、Kimizuka and Kobayashi (1983) も九州北西部地域からはヤマトシマドジョウ種群しか得られなかったことを報告している。また、Kimizuka and Kobayashi (1983) は、山根 (1969) の標本を再調査し、これがヤマトシマドジョウ種群であること、さらに同産地から採取した個体についても形態学的、核学的見地からすべてヤマトシマドジョウ種群と同定している。皆森 (1951) による大淀川水系におけるシマドジョウ種群の分布についても、その後の調査研究においてヤマトシマドジョウ種群しか得られていない

(宮崎県版レッドデータブック作成検討委員会, 2000)。以上の結果から、九州にはシマドジョウ種群が生息していないとの見解が近年まで受け入れられてきた (君塚, 2002)。九州における多くのシマドジョウ種群の生息情報が否定される一方で、池田 (1937b) や Okada and Ikeda (1939) が報告した大分県大分川水系におけるシマドジョウ種群の分布は再検証されないままになっていたが、近年、北川ほか (2004) が形態および mtDNA 分析に基づき大分川水系においてシマドジョウ種群 (4倍体) が生息していることを確認した。これに続き高濱ほか (2006) により、大分川水系に隣接する大野川水系からもシマドジョウ種群 (4倍体) の生息が報告されている。

一方、スジシマドジョウ種群についても、過去にヤマトシマドジョウ種群の2倍体種族とされていた有明海側流入河川の集団 (Ueno and Ojima, 1976; 上野ほか, 1980) が、スジシマドジョウ種群に属することが判明し、現在ではスジシマドジョウ種群小型種九州型として扱われている (斉藤, 2002)。また近年、今川水系および近隣河川から同種群中型種の分布が報告されている (福岡県環境部自然環境課, 2001; 中島ほか, 2006)。さらに、同県の遠賀川水系から新たにスジシマドジョウ種群小型種 (型不明) が記録され (福岡県環境部自然環境課, 2001)、この集団は中島ほか (2006) においてシマドジョウ属不詳種 A として記録されている。また同じく中島ほか (2006) において、福岡市を流れる河川からスジシマドジョウ種群小型種に類似するさらなるシマドジョウ属不詳種集団の存在が報告され、シマドジョウ属不詳種 B として記録されている。

このように、九州、特に北東部においてシマドジョウ類の分布に関する新たな情報が蓄積されつつあり、より詳細な再検証が必要である。そこで本研究では、現在もシマドジョウ類の分布情報が混乱している九州北東部から得られた標本を形態学的・遺伝学的に精査し、同地域に生息する3種群の分布について整理するとともに、その成立起源について考察した。また、先に述べた遠賀川水系と福岡市の河川の2つのシマドジョウ属不詳種集団について、これがスジシマドジョウ中型種の地方型に該当すると考えられたため、保全上の理由から仮の呼称を与えたので、これについても報告する。

**Table 1.** Comparison of character conditions of three Japanese species' complexes of *Cobitis* from eastern Kyushu. Specimens with identical character status in each locality grouped in single line

	No. in map	Drainage system	<i>n</i>	Sex* <sup>1</sup>	Lamina circularis	Color pattern	Composition of vertebrae* <sup>2</sup>	Position of dorsal fin* <sup>3</sup>	Ploidy	mtDNA* <sup>4</sup> ( <i>Hha</i> I, <i>Taq</i> I)	Identification* <sup>5</sup>
Fukuoka	1	Naka	1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17		(s, s)	<i>striata</i>
	2	Mikasa	1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			2	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
	3	Tatara	1	♀	circle	spotted	A, B, C	15-17		(s, s)	<i>striata</i>
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			1	♂		striped	C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
	4	Daikon	2	♀	circle	spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
	5	Saigo	1	♂		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			2	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
	6	Onga	1	♂	circle	spotted	B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			5	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17			(yamato or <i>striata</i> )
			2	♀		spotted	A, B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			5	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			2	♀		spotted	A, B, C	15-17			—
	7	Murasaki	1	—		spotted			tetraploid	(y, y)	yamato
			2	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
	8	Ima	1	♂	circle	striped	A, B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			1	♀		striped	A, B, C	14	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
			3	♀		striped	A, B, C	15-17	diploid	(s, s)	<i>striata</i>
	9	Harai	2	♀		spotted	A, B, C	15-17			—
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato
			1	♀		striped	A, B, C	15-17		(s, s)	<i>striata</i>
1			♀		spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato	
1			—		spotted				(y, y)	yamato	
10	Otonashi	1	♀		spotted	A, B, C	15-17			(yamato or <i>striata</i> )	
		3	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato	
11	Kii	1	♂	circle	striped	A, B, C	15-17		(s, s)	<i>striata</i>	
		2	♀		spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato	
Oita	Yamaguni	4	♀		spotted	A, B, C	15-17			—	
		1	♀		spotted	A, B, C	13			( <i>striata</i> )	
13	Iroha	1	♀		spotted	A, B, C	15-17			( <i>biwae</i> or <i>striata</i> )	
		1	♀		spotted	B, C	15-17			—	
14	Yakkan	2	♀		spotted	A, B, C	15-17			—	
		6	♀		spotted	A, B, C	15-17			—	
15	Yorimo	2	♀		spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato	
		1	—		spotted				(y, y)	yamato	
16	Yasaka	1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato	
		3	♀		spotted	A, B, C	15-17			—	
Oita	Oita	1	♂	beak like	spotted	B	18	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>	
		2	♂	beak like	spotted	B	18	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>	

## 材料と方法

シマドジョウ類標本の精査方法は北川ら (2004) に従った。すなわち、形態学的分析には相澤 (1981) および澤田・相澤 (1983) によって日本産シマドジョウ属の有効な分類形質とされている4形質 (雄の胸鰭基部骨質盤の形状、体側部の斑紋、腹椎・尾椎数の構成および背鰭の位置) の精査を、倍数性の判定には Sezaki and Kobayasi (1978) に基づく血球サイズの計測を、ミトコンドリアDNA (mtDNA) による遺伝学的分析には Kitagawa et al. (2003a,b, 2005) に基づく ND1 遺伝子領域を対象とした制限断片長多型 (RFLP) 分析を行った。

供試材料 1991年8月から2005年4月までの期間に九州北東部の河川19水系 (Table 1; Fig. 1) から著者らおよび研究協力者が採集した106個体を用いた。また、シマドジョウ類の分布情報に乏しい地域である九州南東部の宮崎県一ツ瀬川からも2個体を得たので、これも分析対象に加えた。これらの標本は近畿大学農学部水産学科 (FKUN) お

よび神奈川県立生命の星・地球博物館 (KPM-NI) に登録・保管されており、中島ほか (2006) により福岡県下から得られたシマドジョウ属不詳種の登録個体 (登録番号に\*を示した) も含まれている。採集地、登録番号、個体数は以下のとおりである。なお、各集団の個体数保全を考慮し、ここでの採集地の記載は県名と水系のみにとどめる。福岡県那珂川水系 (FKUN 033589, 033590, 033806\*,  $n=3$ ), 同御笠川水系 (FKUN 033725-033727,  $n=3$ ), 同多々良川水系 (FKUN 033758, 033759, 033807\*,  $n=3$ ), 同大根川水系 (FKUN 033728, 033529,  $n=2$ ), 同西郷川水系 (FKUN 0337730-033732,  $n=3$ ), 同遠賀川水系 (FKUN 033553-033555, 033587\*, 033588\*, 033733\*, 033734\*, 033735 -033745,  $n=18$ ), 同紫川水系 (KPM-NI 9148-9150,  $n=3$ ), 同今川水系 (FKUN 033556, 033557, 033583-033586, 033746, 033747,  $n=8$ ), 同祓川水系 (FKUN 033558-033561, 033748-033750, 033752,  $n=8$ ), 同音無川水系 (FKUN 033553,  $n=1$ ), 同城

Table 1. (Continued)

	No. in map	Drainage system	$n$	Sex* <sup>1</sup>	Lamina circularis	Color pattern	Composition of vertebrae* <sup>2</sup>	Position of dorsal fin* <sup>3</sup>	Ploidy	mtDNA* <sup>4</sup> ( <i>Hha</i> I, <i>Taq</i> I)	Identification* <sup>5</sup>
Oita	17		2	♂	beak like	spotted	B, C	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♂	beak like	spotted	B, C	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♂	beak like	spotted	B, C	15-17		(b, b)	<i>biwae</i>
			2	♀		spotted	B	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			3	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♀		spotted	B, C	15-17		(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♀		spotted	B, C	15-17			( <i>biwae</i> or <i>striata</i> )
	1	—				spotted		tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>	
	18	Ono	2	♂	beak like	spotted	B	18	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♂	beak like	spotted	B, C	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♀		spotted	B	18	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			3	♀		spotted	B	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
			1	♀		spotted	B, C	15-17	tetraploid	(b, b)	<i>biwae</i>
19	Banjo	1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato	
		5	♀		spotted	A, B, C	15-17	tetraploid	(y, y)	yamato	
Miyazaki	20	Hitotsuse	1	♂	circle	spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato
			1	♀		spotted	A, B, C	15-17		(y, y)	yamato

\*<sup>1</sup> Specimens less than 40 mm SL regarded as immature (—) based on Ikeda (1932).

\*<sup>2</sup> Letters indicate range of vertebral composition shown in Fig. 3.

\*<sup>3</sup> Represented by vertebral count of before insertion of anteriormost dorsal pterygiophore.

\*<sup>4</sup> Fragment patterns of each restriction enzyme shown in Table 2.

\*<sup>5</sup> Yamato, *C. sp.* 'yamato' complex; *biwae*, *C. biwae* complex; *striata*, *C. striata* complex; —, not identified. Names in parentheses indicate mtDNA analysis not done.

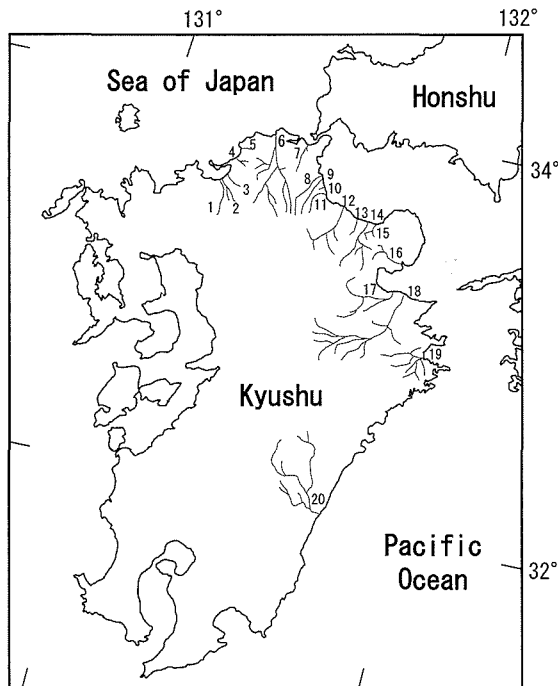


Fig. 1. Sampling localities of spined loaches in this study. Locality names given in Table 1.

井川水系 (FKUN 033548–033550,  $n=3$ ), 大分県山国川水系 (FKUN 033562–033565,  $n=4$ ), 同伊呂波川水系 (FKUN 033566–033569,  $n=4$ ), 同駅館川水系 (FKUN 033570–033575,  $n=6$ ), 同寄藻川水系 (KPM-NI 9151–9153,  $n=3$ ), 同八坂川水系 (FKUN 033207, 033576–033578,  $n=4$ ), 同大分川水系 (KPM-NI 9106–9112, FKUN 033202–033206, 033579–033581,  $n=15$ ), 同大野川水系 (FKUN

033210–033218,  $n=9$ ), 同番匠川水系 (FKUN 03315–03319,  $n=6$ ), 宮崎県一ツ瀬川水系 (FKUN 033208, 033209,  $n=2$ ).

得られた標本には, 生体, 70%エタノール固定, 10%ホルマリン固定の3種類の状態のものが含まれていた. 13水系から得られた生体標本 ( $n=63$ ) については, 頸椎または鰓蓋部分の切断により採血して血液塗抹標本を作製し, 血球サイズによる倍数性の確認を行った. これらの個体は採血後70%エタノールで固定し, 他の70%エタノール固定標本と共に形態分析およびmtDNA分析に用いた. 10%ホルマリン固定標本については形態分析のみを行った. 腹椎・尾椎数の構成および背鰭の位置の計測には軟X線写真を用いた. 脊椎骨数は尾部棒状骨を含めて計数し, 腹椎・尾椎の区分は松原 (1955) に従い, ウェーベル器官に關与する4本の脊椎骨を含めた腹椎・尾椎数の構成を計測した.

mtDNAのPCR-RFLP分析 70%エタノール固定標本 ( $n=81$ ) から Asahida et al. (1996) に従い核DNAを含む全DNAを抽出した後, Kitagawa et al. (2003a,b, 2005) の方法に従い, PCR法により2種類のプライマーセット (L鎖側 5'-ACC CCG CCT GTT TAC CAA AAA CAT-3', H鎖側 5'-GGT ATG AGC CCG ATA GCT TA-3' または L鎖側 5'-GGC TCG CCT GTT TAC CAA AAA CAT-3', H鎖側 5'-GGT ATG GGC CCG AAA GCT TT-3') のいずれかを用いて ND1 遺伝子を含む約 2.0 kbp の領域を増幅した. 引き続き行った RFLP 分析では, Kitagawa et al. (2003a,b, 2005) で実施された各種群の全分布域にわたる網羅的な遺伝解析の結果から, ヤ

Table 2. Fragment patterns and approximate molecular size of ND1 region generated by 2 restriction enzymes for three *Cobitis* species' complexes (based on Kitagawa et al., 2003a,b, 2005). y, fragment pattern for *C. sp.* 'yamato' complex; b, for *C. biwae* complex; s, for *C. striata* complex

Enzyme		Fragment patterns (bp)						
<i>Hha</i> I	y	1050	420	390	140			
	b	950	600	360	110			
	s	950	580	360	110	20		
<i>Taq</i> I	y	1160	520	220	100			
	b	710	670	520	100			
	s	670	520	260	230	220	100	

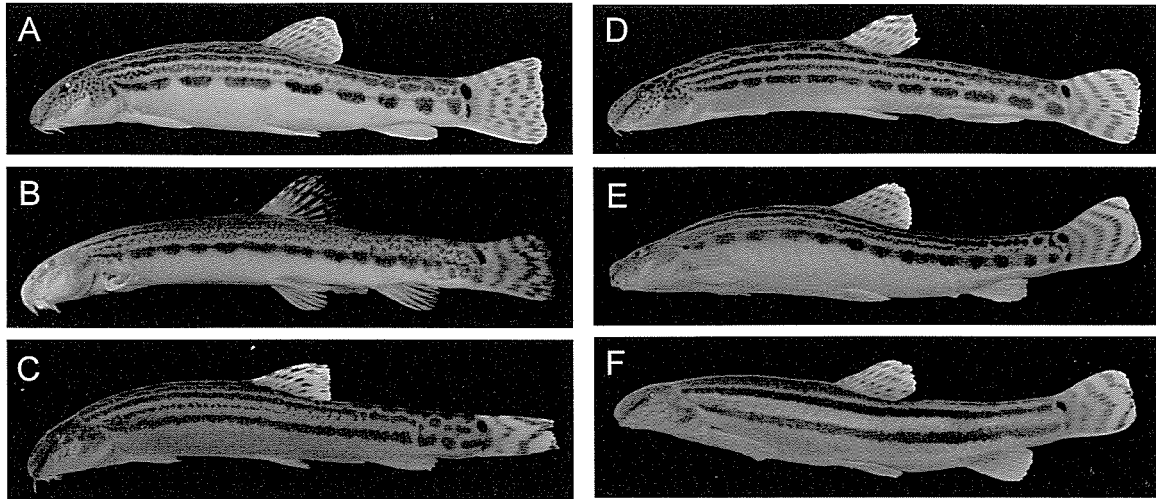


Fig. 2. A, *Cobitis* sp. 'yamato' complex (sensu Saitoh et al., 2000), Onga drainage, Fukuoka Prefecture, FKUN 033739, female, 88.1 mm SL; B, tetraploid race of *Cobitis biwae* complex, Oita drainage, Oita Prefecture, KPM-NI 009111, male, 70.4 mm SL; C, normal type (Setouchi form) of middle race in *Cobitis striata* complex (sensu Saitoh et al., 2000), Harai drainage, Fukuoka Prefecture, FKUN 033752, female, 64.1 mm SL; D, Onga form of middle race of *C. striata* complex, Onga drainage, Fukuoka Prefecture, FKUN 033734, female, 70.2 mm SL; E, Hakata form of middle race of *C. striata* complex, Tataru drainage, Fukuoka Prefecture, FKUN 033758, female, 82.6 mm SL; F, Hakata form of middle race of *C. striata* complex, Tataru drainage, Fukuoka Prefecture, FKUN 033759, male, 65.9 mm SL.

マトシマドジョウ・シマドジョウ・スジシマドジョウの3種群間で4塩基認識型の2制限酵素 (*Hha* I, *Taq* I) による切断パターンに Table 2 に示したような違いがあることが確認されているため、これに基づく判定を行った。PCR産物を各制限酵素に添付されているプロトコールに従って処理し、3%アガロースゲル上での電気泳動を行い、臭化エチジウム染色、紫外線写真撮影によってバンドパターンを検出してmtDNAによる種群の判別を行った。

さらに、上記の2酵素による種群の判別解析においてスジシマドジョウ種群と判別された標本については、Kitagawa et al. (2005) に基づく上記mtDNA領域の10制限酵素処理による断片長多型分析を行い、Kitagawa et al. (2005) のデータに組み込むことで同種群内の種族・地方型(齊藤, 2002)の判別を行った。使用制限酵素、各種族・地方型の各制限酵素による切断型および遺伝的距離・樹形図の算出法については、Kitagawa et al. (2005) を参照されたい。

## 結 果

**雄の胸鰭基部骨質盤の形状** 成熟雄の胸鰭基部骨質盤の形状はヤマトシマドジョウ種群およびス

ジシマドジョウ種群では円盤状、シマドジョウ種群では細長状(嘴形)とされている(池田, 1936)。すべての成熟雄標本 ( $n=26$ ) について胸鰭基部骨質盤の形状を観察した結果、大分川水系と大野川水系の標本ではすべてがシマドジョウ種群の特徴である細長い形状、その他の水系の標本はすべてがヤマトシマドジョウ・スジシマドジョウ両種群の特徴である円盤状であった(Table 1)。

**体側斑紋** Gambetta (1934) の定めたZ<sub>4</sub>、または、武田・藤江(1945)の定めたL<sub>5</sub>に該当する体側中央部の斑紋の形態は、ヤマトシマドジョウ種群、シマドジョウ種群では点列状、スジシマドジョウ種群では縦帯状であるとされてきた(池田, 1936, 1937a)。しかし、スジシマドジョウ種群に含まれる3種群のうち、大型種と中型種は典型的な縦帯状斑紋をもつものに対し、小型種には点列型の斑紋をもつ地方型が含まれるとされている(Saitoh and Aizawa, 1987; 齊藤, 2002)。典型的な縦帯状斑紋を示す中型種においても、体長約40 mm以下の成長段階では不連続な点列型を示すことが報告されている(齊藤, 1984)。また、シマドジョウ・ヤマトシマドジョウ種群の中にも点列状と縦帯状の中間的な斑紋をもつ個体も存在するため(武田・藤江, 1945; 藤岡, 1978)、本研究では、体側中央

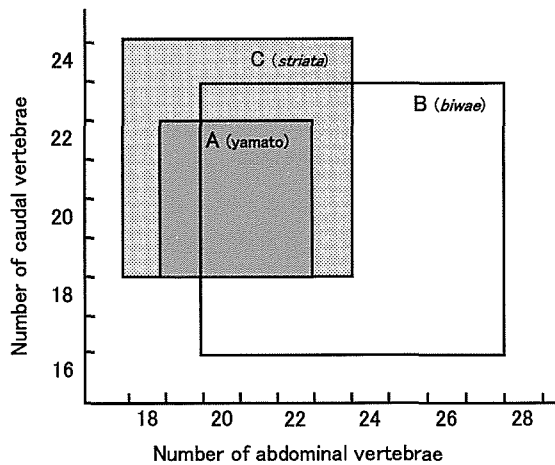


Fig. 3. Vertebral compositions of three species complexes of Japanese spined loaches genus *Cobitis*. Shaded, open and dotted areas, respectively, indicate reported ranges of *Cobitis* sp. 'yamato' (A), *Cobitis biwae* (B) and *Cobitis striata* (C) complexes (Aizawa, 1981; Ueno, 1981; Sawada and Aizawa, 1983; Saitoh and Aizawa, 1987).

部に明瞭な縦帯状斑紋が認められる個体のみをスジシマドジョウ種群と同定し、それ以外のものについては同定に使用しなかった。全標本 ( $n=108$ ) の体側部斑紋を観察した結果、多々良川水系、今川水系、祓川水系および城井川水系から得られた一部の個体に明瞭な縦帯状斑紋が認められた (Table 1; Fig. 2C, F)。これらはすべて、点列状の斑紋をもつ個体と同所的に認められた。

**腹椎・尾椎数の構成および背鰭の位置** 標本の保存状態の良好な 104 個体について軟 X 線写真撮影による腹椎・尾椎数の計測および背鰭の位置の確認を行った。相澤 (1981)、澤田・相澤 (1983)、Saitoh and Aizawa (1987)、上野 (1981) で報告されている各種群の腹椎・尾椎数の範囲は、ヤマトシマドジョウ種群 19–22・19–22 ( $n=39$ ; Fig. 3a)、シマドジョウ種群 20–27・17–23 ( $n=385$ ; Fig. 3b)、スジシマドジョウ種群 18–23・19–24 ( $n=1569$ ; Fig. 3c) で、種群間に大幅な重複が認められるが、シマドジョウ種群とスジシマドジョウ種群にはそれぞれ種群固有の範囲が存在した (Fig. 3)。

本研究において得られた個体を計測した結果、すべてが上記の 3 種群の脊椎骨構成の範囲内にあった。シマドジョウ種群の分布が確認されている大分川水系とこれに近接する大野川水系からは、シマドジョウ種群単独の範囲にある個体を得られた。一方、脊椎骨構成によりヤマトシマドジョウ

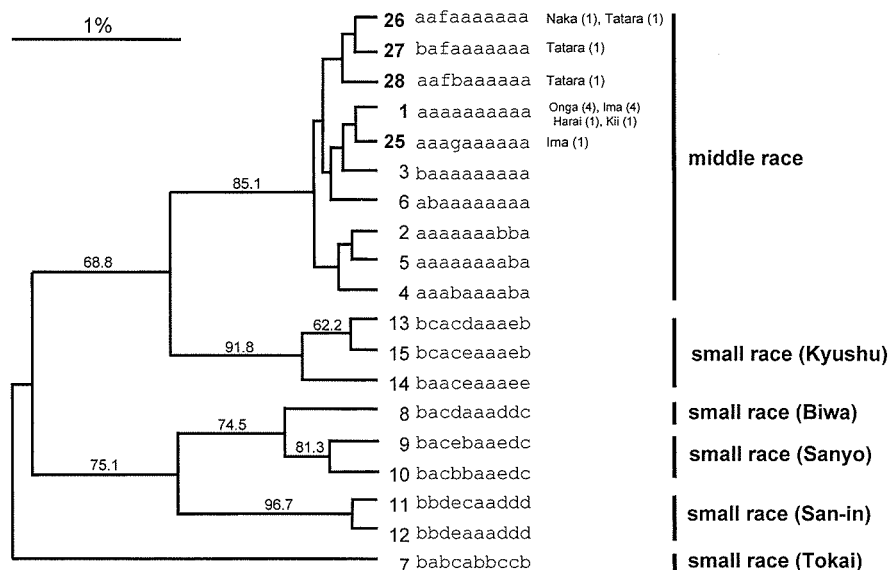
種群またはスジシマドジョウ種群を単独で識別できる個体は存在しなかった (Table 1)。

背鰭の位置は澤田・相澤 (1983) に基づき背鰭の第 1 担鰭骨が挿入する脊椎骨よりも前にある脊椎骨数で表した。澤田・相澤 (1983) および Saitoh and Aizawa (1987) で報告されている範囲はヤマトシマドジョウ種群 14–17 ( $n=40$ )、シマドジョウ種群 15–18 ( $n=87$ )、スジシマドジョウ種群 13–17 ( $n=1497$ ) と大幅な重複が見られるが、シマドジョウ種群では 18、スジシマドジョウ種群では 13 の種群固有の範囲をもっていた。観察の結果、大分川水系および大野川水系からシマドジョウ種群固有の範囲 (18) にある個体が、また遠賀川水系および伊呂波川水系からスジシマドジョウ種群固有の範囲 (13) にある個体を得られた。なお、過去に脊椎骨の構成に関する知見のなかったスジシマドジョウ種群小型種九州型 (佐賀県嘉瀬川水系産, FKUN 033544–033550,  $n=7$ ) についても腹椎・尾椎数の計測および背鰭の位置の確認を行ったところ、その範囲はそれぞれ 20–21・21–22 と 13–15 で、すべてが既報のスジシマドジョウ種群の範囲に入った。

**倍数性** 日本産シマドジョウ属魚類には 2 倍体と 4 倍体の存在が報告されており、ヤマトシマドジョウ種群には 4 倍体、シマドジョウ種群およびスジシマドジョウ種群には 2 倍体と 4 倍体の両方が含まれている (Ueno and Ojima, 1976)。13 水系から得られた 63 個体について血液塗抹標本から赤血球長径を測定した結果、多々良川水系、遠賀川水系および今川水系から得られた一部の標本の範囲は Sezaki and Kobayasi (1978) が報告した 2 倍体集団の値 (10.54–12.63 mm) に該当し、その他の標本の範囲は 4 倍体集団の値 (14.84–16.03 mm) の範囲内にあったため、それぞれを 2 倍体、4 倍体と判定した (Table 1)。

**mtDNA の PCR-RFLP 分析** 70% エタノール固定標本 ( $n=81$ ) について mtDNA の 2 種類の制限酵素による RFLP 分析を行った結果、大分川・大野川水系から得られたすべての個体はシマドジョウ種群に該当する切断型を、那珂川水系、多々良川水系、遠賀川水系、今川水系、祓川水系および城井川水系から得られた計 15 個体はスジシマドジョウ種群に該当する切断型を、その他の個体はすべてヤマトシマドジョウ種群に該当する切断型を示した (Table 1)。中島ほか (2006) が報告したシマドジョウ属不詳種の登録個体 6 個体はすべてこれに含まれた。スジシマドジョウ種群と判定された 15





**Fig. 4.** UPGMA tree for mtDNA haplotypes from the Japanese diploid *Cobitis striata* complex based on nucleotide sequence divergence (Nei and Li, 1979). Bootstrap probabilities ( $\geq 50\%$ ) with 1,000 replications are shown for each cluster. Composite genotypes of each haplotype given on right (from left to right) *Bst* UI, *Hinf* I, *Hsp* 92II, *Mbo* I, *Msp* I, *Rsa* I, *Sau* 96I, *Scr* FI, and *Taq* I. Bold letters indicate haplotypes detected from north-eastern Kyushu. Haplotype numbers 1–15 correspond to Kitagawa et al. (2005). Numbers in parentheses with drainage names indicate number of individuals.

個体について、さらにKitagawa et al. (2005)に基づく8制限酵素を加えたRFLPによる本種族の種族・地方型判別解析を行いmtDNAのハプロタイプを決定したところ、多くの個体が中型種で最も多く見られるハプロタイプ1をもち、那珂川水系の1個体、多々良川水系の3個体、今川水系の1個体から新規のハプロタイプ25–28が得られた。これらすべての新規のハプロタイプは塩基置換率に基づく樹形図において中型種のクラスターに含まれた (Fig. 4)。このうち、那珂川水系の1個体と多々良川水系の3個体から得られたハプロタイプ26–28は、制限酵素 *Hinf* Iによるパターンにおいて新規の切断型 f (1000, 410, 410, 80, 80, 20 bpの組み合わせ) を共有し、樹形図上で1つのクラスターにまとまった (Fig. 4)。今川水系から得られた新規のハプロタイプ25は、制限酵素 *Hsp* 92IIによるパターンにおいて新規の切断型 g (1030, 350, 350, 170, 100 bpの組み合わせ) を示す点で、中型種においてもっとも高頻度に出現するハプロタイプ1の同酵素による切断型 a と異なるのみであった。中型種内全体から得られた各ハプロタイプ間の塩基置換率の範囲は0.3–1.1%で、那珂川水系と多々良川水系から得られたハプロタイプ26–28間では0.3–0.5%、ハプロタイプ26–28とその他のハプロ

タイプの間には0.3–1.1%、ハプロタイプ26–28を除くその他のハプロタイプの間では0.3–0.8%であった。

**種群の判別** 本研究で精査した70%エタノール固定標本個体については、mtDNA分析により明確に3種群を同定することができた。また、これらすべての個体においてmtDNAの判別結果と形態および倍数性判定の結果に矛盾は見られなかった。すなわち、大分川水系と大野川水系から得られた個体はシマドジョウ種群 (4倍体)、また、那珂川水系、多々良川水系、遠賀川水系、今川水系、祓川水系および城井川水系から得られた一部の個体はスジシマドジョウ種群、その他の個体はすべてヤマトシマドジョウ種群と同定される (Table 1)。一方、倍数性の判定やDNA分析が行えなかった10%ホルマリン固定標本については、その多くで種群の同定には至らなかった。

スジシマドジョウ種群の15個体を対象とした10制限酵素によるRFLP分析の結果において、すべての個体から得られたミトコンドリアDNAはすべて中型種のクラスターに属した。このうち、今川水系、祓川水系および城井川水系から得られた7個体は、雌雄に関係なくすべて明瞭な縦帯状の斑紋をもち、従来報告されている中型種の特徴とも

一致した (Saitoh and Aizawa, 1987). 一方, 不詳種 B (那珂川水系産 FKUN 033806, 多々良川産 FKUN 033807) を含む博多湾流入河川のスジシマドジョウ種群の4個体の mtDNA は, 制限酵素 *Hinf* I の切断型により特徴付けられるこの地域固有のハプロタイプを示すとともに, 多々良川水系で4月下旬に得られた雄1個体を除きすべて点列状の斑紋をもってことから, 従来報告されている中型種の特徴とは異なっていた. また, 中島ほか (2006) がシマドジョウ属不詳種 A として登録標本 (遠賀川産 FKUN 033587, 033588, 033733, 033734) からなる遠賀川水系の4個体についても, すべての個体が中型種においてもっとも頻出するハプロタイプ1をもっていたが, 雌雄に関係なくすべてが点列型で, 従来報告されている中型種の特徴とは異なっていた.

## 考 察

本研究において mtDNA 分析を行うことができた標本に関しては, その分析結果と成熟雄の胸鰭骨質盤形状, 体側斑紋, 脊椎骨の構成のいずれかの特徴により判別された形態的な各種群の同定結果との間に矛盾はなかった (Table 1). また, 血球サイズによる倍数性の判定が行えた標本についても mtDNA の分析結果と矛盾はなかった. したがって, mtDNA 分析を行った標本に関しては正確な種群の同定ができたと考えられる. 一方, 形態分析のみを行った10%ホルマリン固定標本では, 従来の形態的判別形質とされる体側中央部の斑紋型, 脊椎骨構成および背鰭担基骨の位置だけでは確実な種群の同定には至らない標本がほとんどであった. 各形態的特徴においてヤマトシマドジョウ種群の多様性の範囲がスジシマドジョウ種群の範囲に含まれているため, 両者を判別することが不可能な場合が多く, 今後, 本研究で遺伝的な識別ができた標本を用いて, 他の形態形質についても各種群・種族・型間の差異について比較検討する必要がある.

本研究によって確認された九州北東部におけるシマドジョウ属3種群の分布をまとめると次のとおりである. (1) ヤマトシマドジョウ種群は筑前地域 (那珂川水系) から国東半島南側の八坂川水系まで連続的に分布し, 豊後地域の大分県番匠川水系および宮崎平野を流れる宮崎県一ツ瀬川水系にも分布する. (2) シマドジョウ種群 (4倍体) は大分川水系とこれに隣接した大野川水系に分布する. (3) スジシマドジョウ種群では, 縦帯状の斑紋をも

つ典型的な中型種が, 豊前地域の今川水系, 城井川水系および祓川水系にも分布する. また博多湾に流入する那珂川水系, 多々良川水系と, 筑豊地域全域を集水する遠賀川水系には点列状の斑紋をもつ中型種の集団が存在する.

博多湾流入河川と遠賀川水系から得られたスジシマドジョウ種群の集団については, 2倍体であることから中型種または小型種に該当すると考えられるが, mtDNA において明らかに中型種のクラスターに属することから, 中型種に位置づけることが妥当であろう. また, 博多湾流入河川である多々良川水系から得られた雌個体 (Fig. 2E) については, 全長が95.9 mmと比較的大型であり, 小型種の雌における一般的な成魚サイズ (60–80 mm TL; 斉藤, 2002) を大きく上回っていることも中型種であることに矛盾しない. 中型種と小型種の間には, 卵径に差異があることも報告されており (Minamori, 1952), 今後, 各集団の卵径についても比較していく必要がある.

スジシマドジョウ種群は, 体側中央の斑紋列が縦帯状になることにより特徴づけられるが (池田, 1936; 1937a), 国内に生息する小型種の4地方型 (九州型, 山陰型, 山陽型, 東海型) とアジア大陸産の *Cobitis lutheri* では, 繁殖期の雄を除きこの斑紋列が点列型になることが報告されている (Saitoh and Aizawa, 1987; Kim and Lee, 1988; 斉藤, 2002). 今回, 多々良川水系から繁殖期に得られた雄個体 (Fig. 2F, 2005年4月25日採集) は, 典型的な縦帯状の斑紋を有しており, 博多湾流入河川の集団は一部の小型種の地方型や *C. lutheri* の集団に類似した斑紋の変化を示す可能性がある. 一方の遠賀川水系からも円盤形の骨質板をもつ雄1個体 (FKUN 033588) が得られているが, この個体の体側斑紋は点列状であった. この個体の採集が2003年12月10日と, 繁殖期ではなかったことによるかもしれない. 本研究では確認できなかったが, 遠賀川の個体からも縦帯状に近い斑紋をもつ個体が報告されている (測上, 2002). 新たに確認された点列型の斑紋をもつそれぞれの中型種集団における斑紋型の性差や季節変化について, 今後詳細に観察する必要がある.

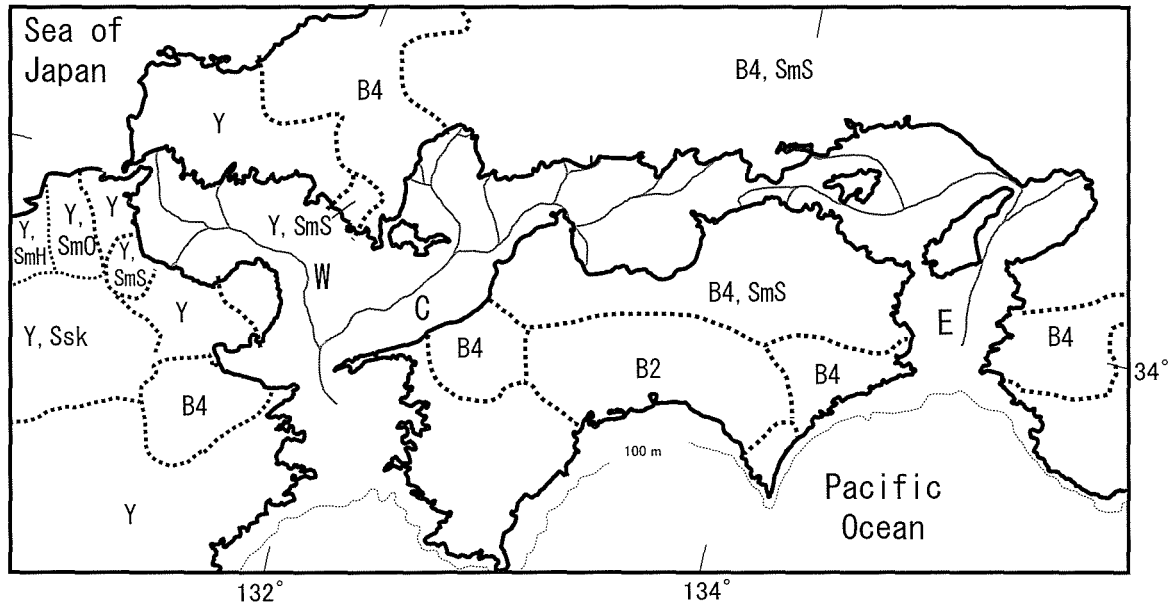
従来から認識されてきたスジシマドジョウ種群中型種の典型的な縦帯状の斑紋をもつ瀬戸内地方の中型種集団と新たに確認された博多湾流入河川の集団および遠賀川水系の集団の3者は, それぞれ形態的または遺伝的に識別可能なこと, それぞれ分布域を異にしていることから, それぞれを仮

に「中型種瀬戸内型」, 「中型種博多型」, 「中型種遠賀型」とよんで識別することにし, 現在, 著者らの一部が詳細な分類学的精査および記載を試みている. 今後の混乱を避けるため, これらの呼称についてまとめると, 従来, 単にスジシマドジョウ中型種とよばれていた集団が「中型種瀬戸内型」に, 中島ほか (2006) においてシマドジョウ属不詳種Bとされた集団が「中型種博多型」に, 福岡県RDB (福岡県環境部自然環境課, 2001) においてスジシマドジョウ小型種の遠賀川集団とされ, 中島ほか (2006) でシマドジョウ属不詳種Aとされた集団が「中型種遠賀型」に対応する. また, 今回行ったmtDNA分析において, 中型種の完全に縦帯状をもつ斑紋の集団 (瀬戸内型) と, 点列状の斑紋をもつ集団 (博多型および遠賀型) の間に明瞭な遺伝的差異は認められず, 遠賀型については瀬戸内型とハプロタイプを共有していた. 博多型の3つのハプロタイプについても, 制限酵素 *Hinf* I による固有の切断型により特徴づけられる単一のクラスターを形成したが, これらと他の2型から得られたハプロタイプとの間の遺伝的分化程度 (0.3–1.1%塩基置換率) は, 他の2型内で得られたハプロタイプ間で見られる分化程度0.3–0.8%と同程度であった (Fig. 4). このことは, 中型種における異なる斑紋型をもつ集団の分化が比較的新しい時代に起きたことを意味している. 今後, 核型分析も含めたより詳細な遺伝解析を行うことにより, 新たに確認された博多型と遠賀型の関係や, その起源, すなわち, 単なる縦帯型に生じた突然変異が固定されたものか, 典型的な縦帯型をもつ中型種瀬戸内型の祖先集団であるのか, あるいは中型種瀬戸内型と他の点列型を示す種族または地方型との雑種集団であるのかについて検証していく必要がある. 今回確認された中型種博多型と中型種遠賀型の生息域は極限されている上に, 近年これらの採集地において河川改修工事等が行われており, 両型の集団は早急な保護を必要としている. これらそれぞれの型を, 中型種内における独立した保全対象とするべきかを判断するためにも早急な分類学的, 遺伝学的精査が必要である. 九州北部は山脈を境として筑前地域, 筑豊地域, 豊前地域, 筑後地域に区分され, それぞれの地域で淡水魚類相が異なっている (中島ほか, 2006). 前3地域においてスジシマドジョウ種群中型種の異なる地方型集団が, また筑後地域のみにもスジシマドジョウ種群小型種九州型がそれぞれ分布していることは興味深い. スジシマドジョウ中型種内の分

化や分布パターンの成立についてもこの地域の地形の成立と併せて考えていく必要がある. また, 本研究で得られた伊呂波川の標本に, 背鰭の位置においてスジシマドジョウ種群の特徴を示す個体があったこと, 瀬崎ほか (1985) が大分県の駅館川水系より2倍体のヤマトシマドジョウ種群の存在を報告していることから, これらの地域にも既知あるいは未知のスジシマドジョウ種群の種族・地方型が生息している可能性は否定できない. 本地域における未調査の河川についても, 引き続き調査を行っていく必要がある.

九州北東部の淡水魚類相は一般に中国・四国地方の瀬戸内側西部地域のそれと高い類似性を示している (Watanabe, 1998). また, 広域分布している種の種内の集団構造を見ても, これらの地域間には高い遺伝的類縁性が認められる場合が多い (カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus*, Shimizu et al., 1993; ドンコ *Odontobutis obscura*, Sakai et al., 1998; ギギ *Pseudobagrus nudiceps*, Watanabe and Nishida, 2003). このようなこれらの地域における生物地理学的近縁性は, 鮮新世中後期に瀬戸内海地域に広がっていたとされる大淡水域 (第二瀬戸内湖) の存在や (西村, 1974), この地域の最終氷期の河川連結様式 (桑代, 1959) を反映しているためと考えられる (Watanabe and Nishida, 2003). 従来のスジシマドジョウ属3種群の分布についての知見では, 九州北東部と中国地方の西端部にヤマトシマドジョウ種群, 中国・四国瀬戸内側地域にはシマドジョウ種群 (4倍体) とスジシマドジョウ種群中型種瀬戸内型が分布しているとされ, Watanabe (1998) に示されているような九州北東部と中国・四国地方の瀬戸内側西部地域で高い類似性をしめず一般的な淡水魚の生物地理学的パターンとの不一致が認められていた. しかし, 九州北東部地域においてシマドジョウ種群 (4倍体) とスジシマドジョウ種群中型種瀬戸内型の分布が確認されたことにより, シマドジョウ属魚類においても九州北東部地域と中国・四国地方の瀬戸内側地域との間に深い生物地理学的関わりをもつことが判明した (Fig. 5).

シマドジョウ種群 (4倍体) とスジシマドジョウ種群中型種瀬戸内型がこれら3地域において共通して分布しているのに対し, 九州北東部に連続的に分布しているヤマトシマドジョウ種群が中国地方 (西端部を除く)・四国の瀬戸内側地域に分布していないことは, ヤマトシマドジョウ種群の瀬戸内海斜面への分散時期と深く関わっていると考



**Fig. 5.** Geographic distribution of three ('yamato', *biwae* and *striata*) Japanese *Cobitis* complexes (Kimizuka and Kobahyashi, 1983; Kimizuka, 1987; Saitoh, 2002; present study), drainage patterns in western Japan during the last glacial period (Kuwashiro, 1959) (gray lines) and 100 m depth contour line (broken line). Broken lines indicate distribution boundaries among each species complex, race or local form. E, Eastern drainage system; C, Central drainage system; W, Western drainage system. Y, *C. sp.* 'yamato' complex; B4, tetraploid race of *C. biwae* complex; B2, diploid race of *C. biwae* complex; SmS, Setouchi form of middle race of *C. striata* complex; SmO, Onga form of middle race of *C. striata* complex; SmH, Hakata form of middle race of *C. striata* complex; Ssk, Kyushu form of small race of *C. striata* complex. Small race forms distributed on Honshu Island were excluded from the study.

えられる。桑代 (1959) は、最終氷期に瀬戸内海地方に存在した大水系を東水系 (備讃叢島区から播磨灘を経て紀伊水道に向かう水系)・中水系 (芸予・防予の島々から伊予灘を経て豊後水道に向かう水系)・西水系 (周防灘より伊予灘西部を経て中水系に合流する水系) の3つに分類している (Fig. 5)。九州北東部および中国地方の瀬戸内側西部地域における現在のヤマトシマドジョウ種群の分布は、この西水系に属したと考えられる河川とよく一致する (藤岡, 1978; 大分県生活環境部生活環境課, 2001; 福岡県環境部自然環境課, 2001)。このことから、ヤマトシマドジョウ種群が西水系を伝って分布域を広げたと推測できる。また、シマドジョウ種群とヤマトシマドジョウ種群は、いずれも連続的な分布をしており、分布の境界となっている河川を除いて同一水系に共存しない (藤岡, 1978)。このことから両者は競合関係にあり、どちらかが優勢であることがわかる。仮に、優勢な種群のこれらの地域への進入が中水系と西水系が連結している時代におきた場合、優勢な集団が両水系を通じて分散し、瀬戸内側西部地域全

体が一方の優勢な種群の分布域になっていたと想定される。したがって、現在の分布様式からは、1) 劣勢の種群が両水系にわたって広く分散した後、両水系の分断が起こり優勢な種群がいずれかの水系に侵入した、または、2) 両者の侵入が、両水系が分断された後にそれぞれの水系で起こったものと考えられる。シマドジョウ種群が両水系の下流域にあたる大分県の大分川や大野川に生息していることを考慮すると、劣勢にあるシマドジョウ種群 (4倍体) が西水系と中水系にわたり広範囲に分散していた後に、優勢なヤマトシマドジョウ種群が既に分断していた西水系に進入 (または誕生) し、シマドジョウ種群 (4倍体) を駆逐しながら九州北東部および中国地方西端部に広がったと考えれば現在の分布がうまく説明できる。基本的に中国・四国地方の瀬戸内側に連続的に分布するシマドジョウ種群 (4倍体) と同様な分布パターンを示すスジシマドジョウ種群中型種瀬戸内型についても、シマドジョウ種群 (4倍体) と同様に西水系と中水系が連結していた時代に両水系にわたり広範囲に分散していたのではないかと

と考えられる。ヤマトシマドジョウ種群とスジシマドジョウ種群は同一河川においてある程度共存できることから、ヤマトシマドジョウ種群に完全に駆逐されず一部の地域に残存していると推察される。このヤマトシマドジョウ種群の方が後にこの地域に侵入したという仮説は、ND1 遺伝子領域を対象としたRFLP分析による同地域内のヤマトシマドジョウ種群の遺伝的分化程度 (0.1–0.7%; Kitagawa et al., 2003b) がスジシマドジョウ種群中型種瀬戸内型 (0.3–0.8%; Kitagawa et al., 2005) およびシマドジョウ種群 (4倍体) (0.3–1.1%; Kitagawa et al., 2003a) の遺伝的分化程度より若干低いこととも矛盾しない。

九州南東部はシマドジョウ類の分布情報に乏しい地域であったが、近年の調査により大分県南部と宮崎県の複数河川からヤマトシマドジョウ種群とされるシマドジョウ属個体が確認されている (宮崎県版レッドデータブック作成検討委員会, 2000)。本研究においても、番匠川水系と一ツ瀬川水系から得られた標本はヤマトシマドジョウ種群と同定されており、九州南東部にはヤマトシマドジョウ種群が連続的に分布している可能性が高い。しかし、これら九州南東部のヤマトシマドジョウ種群は、先に述べた古瀬戸内水系の西水系を経由した分散では説明がつかず、これとは異なる分散経路 (例えば、九州西部から河川争奪を経て東側に侵入など) をたどった可能性が高い。今後、九州全域におけるシマドジョウ属の分布を精査し、詳しいDNA分析を行うことによりその生物地理学的起源を解明する必要がある。

## 謝 辞

軟X線写真の撮影には近畿大学農学部の久保喜計講師にご指導・ご協力頂いた。宮崎大学農学研究科の小林千恵氏、番匠おさかな館の立川淳也氏、近畿大学大学院農学研究科の森宗智彦氏、久米幸毅氏、遠賀川河川環境保全モニターの測上信好氏、九州大学大学院農学研究院の鬼倉徳雄博士、宇都宮靖士氏には標本採集においてご協力頂いた。近畿大学農学部の細谷和海教授および神奈川県立生命の星・地球博物館の瀬能 宏博士には標本の登録・保管においてご協力頂いた。国土交通省九州地方整備局の各河川国道事務所の方々にはこの地域の淡水魚の分布に関する情報提供を頂いた。神奈川県横須賀市の君塚芳輝氏と河川生物研究所 (有) の洲澤 讓氏からは、建設的なご意見を頂いた。また2名の匿名の校閲者には、本稿の

改訂にあたっての適切な助言を頂いた。この場をお借りして御礼を申し上げる。

## 引用文献

- 相澤裕幸. 1981. 東海地方から得られた *Cobitis taenia*. 魚類学雑誌, 28: 187–192.
- Asahida, T., T. Kobayashi, K. Saitoh and I. Nakayama. 1996. Tissue preservation and total DNA extraction from fish stored at ambient temperature using buffers containing high concentration of urea. Fish. Sci., 62: 727–730.
- 測上信好. 2002. 魚オヤジの速賀川魚ガイド. 国土交通省速賀川河川工事事務所, 福岡. 40 pp.
- 藤岡 豊. 1978. 山口県におけるシマドジョウ属について. 淡水魚, 4: 110–114.
- 福岡県環境部自然環境課. 2001. 福岡県の希少野生生物: 福岡県レッドデータブック 2001. 福岡県環境部自然環境課, 福岡. 789 pp.
- Gambetta, I. 1934. Sulla variation del Cobite fluviale (*Cobitis taenia* L.) e Sul rapporto numerico dei sessi. Boll. Musei Zool. Anat. Comp. Trino, 44: 287–324.
- 池田兵司. 1936. 日本産ドジャウ科魚類の雌雄性徴と其分類に就て I. ドジャウ *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor) とシマドジャウ 2種 *Cobitis biwae* Jordan and Snyder, *Cobitis taenia striata*, subsp. nov. 動物学雑誌, 48: 983–994.
- 池田兵司. 1937a. 日本産ドジャウ科 Cobitidae 魚類の性徴とその分類の考察 (II). *Cobitis taenia japonica* Schlegel に就て. 動物学雑誌, 49: 4–8.
- 池田兵司. 1937b. 筑後川水域 (福岡県) の淡水魚相に見られる大陸系魚類の浸潤に就て. 博物学雑誌, 35 (60): 108–118.
- Kim, I. S. and J. H. Lee. 1988. Taxonomic study of the cobitid fish, *Cobitis lutheri*, Rendahl and *C. striata* Ikeda (Cobitidae) from Korea. Korean J. Syst. Zool., 4: 71–78 (in Korean with English resume).
- Kimizuka, Y. and H. Kobayasi. 1983. Geographic distributions of karyological races of *Cobitis biwae* (Cobitidae). Japan. J. Ichthyol., 30: 308–312.
- 君塚芳輝. 1987. シマドジョウ類—核学的種族の動物地理. 水野信彦・後藤 晃 (編), pp. 61–70. 日本の淡水魚類—その分布, 変異, 種分化をめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- 君塚芳輝. 2002. シマドジョウ. 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海 (編), pp. 392–393. 日本の淡水魚, 第3版. 山と溪谷社, 東京.
- 北川えみ・星野和夫・岡崎登志夫・北川忠生. 2004. 大分県大分川水系からえられたシマドジョウとその生物地理学的起源. 魚類学雑誌, 51: 117–122.
- Kitagawa, T., Jeon, S. R., E. Kitagawa, M. Yoshioka, M. Kashiwagi and T. Okazaki. 2005. Genetic relationships among the Japanese and Korean striated spined loach complex (Cobitidae: *Cobitis*) and their phylogenetic position. Ichthyol. Res., 52: 111–122.
- Kitagawa, T., M. Watanabe, E. Kitagawa, M. Yoshioka, M. Kashiwagi and T. Okazaki. 2003a. Phylogeography and the maternal origin of the tetraploid form of the Japanese

- spined loach, *Cobitis biwae*, revealed by mitochondrial DNA analysis. *Ichthyol. Res.*, 50: 318–325.
- Kitagawa, T., M. Watanabe, T. Kobayashi, M. Yoshioka, M. Kashiwagi and T. Okazaki. 2001. Two genetically divergent groups in the Japanese spined loach, *Cobitis takatsuensis*, and their phylogenetic relationships among Japanese *Cobitis* inferred from mitochondrial DNA analyses. *Zool. Sci.*, 18: 249–259.
- Kitagawa, T., M. Yoshioka, M. Kashiwagi, and T. Okazaki. 2003b. Genetic structure of a Japanese allotetraploid loach of the genus *Cobitis* (Osteichthyes, Cobitidae). *Folia Biol. (Krakow)*, 51 (Suppl.): 93–100.
- 桑代 勲. 1959. 瀬戸内海の海底地形. 地理学評論, 32 (1): 24–35.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索I. 石崎書店, 東京. 789 pp.
- 皆森寿美夫. 1951. シマドジョウ類の交雑と分類. 魚類学雑誌, 1: 215–225.
- Minamori, S. 1952. Physiological isolation in Cobitidae I. Two races of the striated spinous loach with special reference to the difference in their embryonic respiration. *J. Sci. Hiroshima Univ.*, 13: 199–212.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色淡水魚類図鑑全改訂新版. 保育社, 大阪. 462 pp.
- 宮崎県版レッドデータブック作成検討委員会. 2000. 宮崎県版レッドデータブック—宮崎県の保護上重要な野生生物—. 宮崎県環境科学協会, 宮崎. 384 pp.
- Mizuno, N. 1970. A new species of cobitid fish from Japan. *Mem. Ehime Univ.*, B-6 (3): 133–143.
- 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.
- 中村守純. 1963. 原色淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京. 258 pp.
- Nei, M. and W. H. Li. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76: 5269–5273.
- 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. 230 pp.
- 大分県生活環境部生活環境課. 2001. レッドデータブックおおい—大分県の絶滅のおそれのある野生生物—. 大分県自然環境学術調査会野生生物専門部会, 大分. 507 pp.
- Okada, Y. and H. Ikeda. 1939. A revision of the Japanese striped loaches, referred to the genus *Cobitis*. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, Sec. B*, 4 (69): 89–104.
- Sakai, H., C. Yamamoto and A. Iwata. 1998. Genetic divergence variation and zoogeography of a freshwater goby, *Odontobutis obscura*. *Ichthyol. Res.*, 45: 363–376.
- 斉藤憲治. 1984. スジシマドジョウの地方種族. 遺伝, 34(8): 31–37.
- 斉藤憲治. 2002. タイリクシマドジョウ亜群. 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海 (編), pp. 386–391. 日本の淡水魚, 第3版. 山と溪谷社, 東京.
- Saitoh, K. and H. Aizawa. 1987. Local differentiation within the striated spined loach (the *striata* type of *Cobitis taenia* complex). *Japan. J. Ichthyol.*, 34: 334–345.
- Saitoh, K., T. Kobayashi, R. Ueshima and K. Numachi. 2000. Analyses of mitochondrial and satellite DNAs on spined loaches of the genus *Cobitis* from Japan have revealed relationships among populations of three diploid-tetraploid complexes. *Folia Zool.*, 49 (Suppl. 1): 9–16.
- 澤田幸雄・相澤裕幸. 1983. シマドジョウの学名について. 魚類学雑誌, 30: 318–323.
- Sezaki, K. and H. Kobayashi. 1978. Comparison of erythrocytic size between diploid and tetraploid in spinous loach, *Cobitis biwae*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 44: 851–854.
- 瀬崎敬次郎・小林 弘・渡部終五・橋本周久. 1985. 日本産ドジョウ科魚類の赤血球径と倍数性. 日本水産学会誌, 51: 777–781.
- Sezaki, K., S. Watanabe, Y. Ochiai and K. Hashimoto. 1994. Biochemical genetic evidence for a hybrid origin of spined loach, *Cobitis taenia taenia*, in Japan. *J. Fish Biol.*, 44: 683–691.
- Shimizu, T., Y. Suzawa and H. Sakai. 2004. Allozyme divergence between two groups of the Japanese spinous loach, *Cobitis takatsuensis*. *Ichthyol. Res.*, 51: 241–247.
- Shimizu, T., N. Taniguchi and N. Mizuno. 1993. An electrophoretic study of genetic differentiation of a Japanese freshwater goby, *Rhinogobius flumineus*. *Japan. J. Ichthyol.*, 39: 329–343.
- Suzawa, Y. 2006. A new loach, *Cobitis shikokuensis* (Teleostei: Cobitidae), from Shikoku Island, Japan. *Ichthyol. Res.*, 53: 315–322.
- 高濱秀樹・飛瀬麻美・松尾敏生・江藤竜治・石田 淳. 2006. 大分県内の河川に生息するシマドジョウ *Cobitis biwae* とヤマトシマドジョウ *Cobitis matsubarai* の地理的分布. 大分大学教育福祉科学部研究紀要, 28: 155–160.
- 武田良逸・藤江君夫. 1945. シマドジョウの各斑紋型の分布. 動物学会誌, 56: 1–5.
- Temminck, C. J. and H. Schlegel. 1846. Pisces (Part 5), Pages 173–269. in P. F. Von Siebold, ed. *Fauna Japonica*. Leiden, 323 pp, 144 pls.
- 上野紘一. 1981. ドジョウ類の核型—特に染色体多型と倍数性について—. 月刊 海洋科学, 13(1): 60–70.
- 上野紘一・岩井修一・小島吉雄. 1980. シマドジョウ属にみられた染色体多型と倍数性, ならびにそれらの染色体型の地理的分布. 日本水産学会誌, 46: 9–18.
- Ueno, K. and Y. Ojima. 1976. Diploid-tetraploid complex in the genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae). *Proc. Japan. Acad.*, 52: 446–449.
- Watanabe, K. 1998. Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyol. Res.*, 45: 259–270.
- Watanabe, K. and M. Nishida. 2003. Genetic population structure of Japanese bagrid catfishes. *Ichthyol. Res.*, 50: 140–148.
- 山根伸一. 1969. 霧島山系産淡水魚類目録. 霧島山総合調査報告書. 霧島山総合研究会 (編). pp. 228–236. 宮崎.