

## 学位論文全文に代わる要約 Extended Summary in Lieu of Dissertation

氏名 : 沖野 友祐  
Name

学位論文題目 : 日本のタカハヤの遺伝的集団構造と分布域形成史および国  
Title of Dissertation 内外来魚の由来

学位論文要約 :  
Dissertation Summary

### 第1章 序論

淡水魚は移動分散が淡水系に限られることから、様々な地理スケールで遺伝的な集団構造を示す。日本産淡水魚類を保全していくためには、生息地の保護のほか、遺伝的に分化した地域固有の集団を保全するために、対象種の遺伝的多様性・遺伝的集団構造の把握が重要である。また、日本産淡水魚類の分布域形成史の知見を蓄積する上でも、種内の遺伝的集団構造の把握が重要である。本研究では、人為的な移植放流の影響がほとんどなく、上流域における淡水魚の本来の遺伝的集団構造を調べるサンプルとして有効な種であるタカハヤ *Rhynchocypris oxycephalus* を対象とした。淡水魚の系統地理解析によく使われる mtDNA cytochrome *b* 遺伝子領域を用いて、タカハヤの遺伝的集団構造を把握することで、日本産淡水魚類の分布域形成史や純淡水魚の保全に関する有効な知見を得ることを目的とした。また、本種の太平洋側の自然分布域の東限に関して、既往の報告で曖昧な点があることから、太平洋側の自然分布域境界付近の遺伝子解析を行い、自然分布域の東限を調べた。さらに、近年、東京都や山形県などの自然分布域外で飛び地状に本種が確認されていることから、本種の遺伝子解析を行い、国内外来魚としての由来を調べた。

### 第2章 日本のタカハヤの遺伝的集団構造と分布域形成史

日本全国のタカハヤの遺伝的集団構造を解析した結果、日本列島68河川71標本群499個体で計187種類のハプロタイプを確認した (Fig. 2.1、Table 2.1)。標本群間の遺伝的分化の程度を表す固定指数  $F_{ST}$  は0.846 (平均値) であった。野生集団で  $F_{ST}$  が0.25以上の場合、遺伝的分化が大きいとされていることから、日本のタカハヤの遺伝的多様性は高いことが示唆された。遺伝的な系統樹では、{西瀬戸・九州・中国地方}、{高

知}、{東四国・近畿}、{北陸・愛知}、{三重・静岡}、{九頭竜川}、{琵琶湖・多摩川・山形}の大きく7つのグループに分けられた (Fig. 2.2)。なお、Hap1～95で構成される西瀬戸・九州・中国地方グループについては、ブートストラップ値が13～19と非常に低い値ではあるが、地理的に特定のハプロタイプ群で形成された5つのグループが認められた (Fig. 2.3)。ハプロタイプネットワークを作成したところ、タカハヤは大きく5つの集団 (高知集団、高知を除く岡山-香川以西の集団、東四国・近畿の集団、九頭竜川集団、九頭竜川を除く琵琶湖-三重以東の集団) に分化していることがわかった (Fig. 2.4)。各グループのミスマッチ分布のうち、単峰型を示したものは、西瀬戸・九州・中国地方グループ、高知グループ、東四国・近畿グループ、北陸・愛知グループ、琵琶湖・多摩川・山形グループの5グループであった。一方、多峰型を示したのは、九頭竜川、三重・静岡グループであった (Table 2.2、Fig. 2.5～Fig. 2.6)。サンプリング地点に各グループをプロットした図を示した (Fig. 2.7)。

分子時計を用いてタカハヤの遺伝的な分岐年代を推定した結果、各グループの境界に位置する諸山脈 (四国山脈、中国山脈、紀伊山地、鈴鹿山脈、赤石山脈) の隆起年代と各グループ間の分岐年代がほぼ一致したことから、各グループの遺伝的分化は地史的影響を強く受けていることを示唆していた。東四国・近畿グループは、最終氷期に瀬戸内海に存在した現在の塩飽諸島付近を分水嶺とする東西の2つの大水系を介して分布域を広げていったと考えられ、東四国・近畿グループと伊勢湾周辺域のグループの遺伝的分化 (分子時計：約175万年前) は鈴鹿山脈の隆起 (約150～100万年前) と紀伊山地の隆起 (約200万年前) によって起こったと考えられた。四国のグループをみると、過去に3河川 (仁淀川・鏡川・物部川) が繋がっていた時代の祖先を共通祖先に持つ遺伝的に近いハプロタイプが高知グループとなったと考えられた。高知グループと西瀬戸・九州・中国地方グループの遺伝的分化 (約98万年) は、四国山脈の隆起 (約100万年前) によって起こったと考えられた。また、四万十川の2標本群が西瀬戸・九州・中国地方グループに含まれた結果は、肱川水系と四万十川水系の過去の河川争奪の可能性を支持しており、河川上流域に生息するタカハヤは河川争奪の指標生物としても有効である可能性が示唆された。

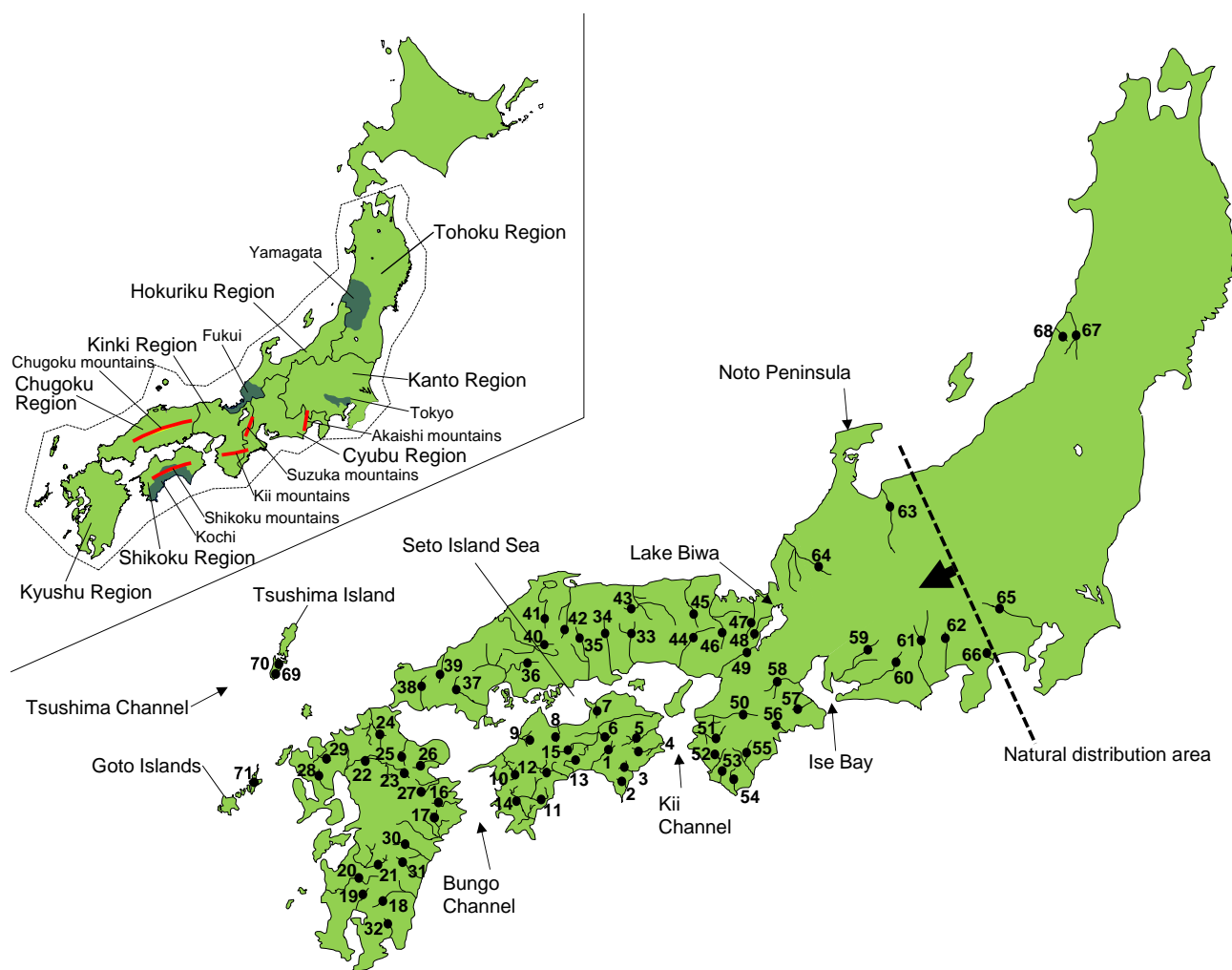


Fig. 2.1 Sampling locations of the upstream fat minnow *Rhynchocypris oxycephalus* in Japan.

Table 2.1 Sampling localities, number of individuals (N), sampling day, and haplotypes detected in each locality

Locality			N	Sampling day	Haplotypes (N) *
No.	River system	River			
1	Monobe R.	Befu R.	7	2010/7/2	Hap 98(1), Hap100(1), Hap101(4), Hap103(1)
2	None R.	None R.	8	2010/7/22, 23	Hap101(8)
3	Kaifu R.	Ogawadani R.	7	2010/7/23	Hap97(1), Hap99(1), Hap101(2), Hap102(1), Hap169(2)
4	Naka R.	Momiji R.	7	2010/10/12	Hap169(7)
5	Katsuura R.	Sugitidani R.	6	2010/10/12	Hap169(6)
6	Yoshino R.	Iya R.	8	2010/5/23, 24	Hap101(1), Hap108(7)
7	Doki R.	Doki R.	8	2010/7/8	Hap94(4), Hap95(4)
8	Kamo R.	Kamo R.	5	2010/8/19	Hap1(2), Hap7(1), Hap91(1), Hap92(1)
9	Shigenobu R.	Ishite R.	8	2010/10/17	Hap11(1), Hap12(1), Hap13(1), Hap14(1), Hap15(1), Hap16(3)
10	Hiji R.	Taki R.	8	2010/11/11	Hap1(6), Hap4(1), Hap6(1)
11	Shimanto R.	Utsui R.	5	2008/8/4	Hap1(4), Hap2(1)
12	Niyodo R.	Doi R.	4	2010/10/11	Hap104(1), Hap105(3)
13	Kagami R.	Kagami R.	8	2010/11/3	Hap107(1), Hap108(6), Hap109(1)
14	Shimanto R.	Meguro R.	4	2008/9/1	Hap1(1), Hap5(1), Hap8(1), Hap19(1)
15	Yoshino R.	Omori R.	8	2012/9/29	Hap96(1), Hap105(6), Hap106(1)
16	Banjo R.	Kozukawa R.	8	2011/6/1	Hap24(4), Hap26(4)
17	Gokase R.	Kirikomi R.	8	2011/6/1	Hap20(1), Hap21(7)
18	Oyodo R.	Kawarahaku R.	8	2011/6/3	Hap27(1), Hap29(1), Hap34(6)
19	Beppu R.	Ushirogou R.	8	2011/6/4	Hap40(8)
20	Sendai R.	Sendai R.	8	2011/6/3	Hap30(4), Hap31(2), Hap53(2)
21	Kuma R.	Mune R.	8	2011/6/4	Hap52(1), Hap54(1), Hap55(5), Hap56(1)
22	Chikugo R.	Koishiwaru R.	8	2011/6/8	Hap38(1), Hap39(7)
23	Chikugo R.	Naruko R.	8	2011/6/9	Hap1(7), Hap25(1)
24	Onga R.	Yamase R.	8	2011/6/8	Hap18(2), Hap39(6)
25	Yamakuni R.	Keyamura R.	8	2011/6/8	Hap1(6), Hap3(2)
26	Yasaka R.	Minamihata R.	7	2011/6/9	Hap1(1), Hap17(1), Hap18(5)
27	Oita R.	Azono R.	8	2011/6/9	Hap1(1), Hap26(7)
28	Honmyo R.	Honmyo R.	8	2011/10/1	Hap35(1), Hap36(1), Hap37(6)
29	Matsuura R.	Matsuura R.	7	2011/10/1	Hap42(7)
30	Mimi R.	Ogawa R.	7	2012/7/25	Hap48(1), Hap49(1), Hap50(1), Hap51(1), Hap55(3)
31	Komaru R.	Mizukiyodani R.	8	2012/7/25	Hap49(1), Hap55(3), Hap57(1), Hap58(1), Hap59(1), Hap60(1)
32	Fukushima R.	Fukushima R.	8	2012/8/23	Hap28(1), Hap29(4), Hap32(1), Hap33(2)
33	Yoshii R.	Nakatsugawa R.	8	2011/8/8	Hap62(1), Hap70(2), Hap77(1), Hap85(4)
34	Asahi R.	Shitao R.	3	2011/8/9	Hap86(2), Hap87(1)
35	Takahashi R.	Furuya R.	8	2011/8/9	Hap63(3), Hap64(1), Hap65(2), Hap66(1), Hap67(1)
36	Ota R.	Sayama R.	7	2011/8/11	Hap83(1), Hap84(6)
37	Nishiki R.	Usa R.	5	2011/8/12	Hap82(1), Hap83(2), Hap90(1), Hap100(1)
38	Hushino R.	Niho R.	8	2011/8/12	Hap18(2), Hap22(5), Hap23(1)
39	Takatsu R.	Kanoashikowachi R.	7	2011/8/12	Hap88(4), Hap89(1), Hap90(1), Hap93(1)
40	Gono R.	Wananbara R.	7	2011/8/10	Hap68(5), Hap69(2)
41	Hii R.	Okuizumo R.	7	2011/8/10	Hap71(1), Hap78(1), Hap79(4), Hap80(1)
42	Hino R.	Hagiyama R.	8	2011/8/10	Hap70(2), Hap72(1), Hap79(4), Hap81(1)
43	Sendai R.	Saji R.	7	2011/8/9	Hap73(1), Hap74(1), Hap75(4), Hap76(1)
44	Kako R.	Tosaka R.	8	2011/11/13	Hap170(3), Hap171(1), Hap172(1), Hap181(3)
45	Maruyama R.	Okuyama R.	8	2011/11/14	Hap173(3), Hap174(3), Hap175(1), Hap176(1)
46	Yura R.	Itou R.	8	2011/11/14	Hap181(6), Hap182(1), Hap185(1)
47	Minami R.	Sakamoto R.	8	2011/11/14	Hap164(1), Hap165(1), Hap166(3), Hap167(2), Hap168(1)
48	Ado R.	Momoi R.	7	2011/11/16	Hap116(3), Hap117(1), Hap123(1), Hap124(1), Hap163(1)
49	Yodo R.	Takano R.	6	2011/11/16	Hap163(6)
50	Kino R.	Kasagi R.	8	2012/9/5	Hap177(1), Hap178(3), Hap181(2), Hap183(1), Hap184(1)
51	Arita R.	Usutani R.	7	2012/9/2	Hap186(6), Hap187(1)
52	Tonda R.	Kajiya R.	8	2012/9/4	Hap157(1), Hap158(1), Hap159(5), Hap160(1)
53	Susami R.	Susami R.	7	2012/9/3	Hap177(1), Hap178(5), Hap179(1)
54	Koza R.	Hirai R.	3	2012/9/3	Hap178(3)
55	Kumano R.	Yomura R.	3	2011/6/20	Hap161(1), Hap162(1), Hap178(1)
56	Akaba R.	Sando R.	6	2012/9/5	Hap129(1), Hap132(3), Hap133(1), Hap180(1)
57	Sakanai R.	Sakanai R.	2	2012/9/6	Hap143(2)
58	Kumozu R.	Tati R.	7	2012/9/6	Hap137(1), Hap138(1), Hap139(1), Hap140(1), Hap141(1), Hap142(2)
59	Yahagi R.	Kamikoshi R.	7	2012/9/7	Hap118(1), Hap119(1), Hap120(2), Hap130(2), Hap131(1)
60	Toyo R.	Kurishima R.	7	2012/9/7	Hap134(1), Hap135(4), Hap136(1), Hap144(1)
61	Ooi R.	Nagao R.	6	2012/9/8	Hap145(4), Hap146(1), Hap153(1)
62	Abe R.	Warashina R.	8	2012/9/8	Hap147(2), Hap148(1), Hap149(1), Hap150(1), Hap151(1), Hap152(1), Hap154(1)
63	Kurobe R.	Kurobe R.	5	2012/9/10	Hap125(1), Hap126(1), Hap127(1), Hap128(2)
64	Kuzuryu R.	Sasou R.	8	2012/9/12	Hap155(1), Hap156(7)
65	Tama R.	Hirai R.	6	2011/11/19	Hap113(1), Hap115(5)
66	Niizaki R.	Niizaki R.	7	2012/6/30	Hap121(1), Hap122(6)
67	Aka R.	Oyama R.	8	2012/9/2	Hap110(2), Hap114(1), Hap115(5)
68	Ira R.	Oseto R.	8	2012/9/2	Hap111(1), Hap112(1), Hap115(6)
69	Azu R.	Azu R.	8	2012/11/13	Hap41(8)
70	Sasu R.	Sasu R.	8	2012/11/14	Hap43(2), Hap61(6)
71	Aiko R.	Aiko R.	8	2012/11/15	Hap44(1), Hap45(4), Hap46(1), Hap(2)
Total			499		

\* Number in parentheses indicate number of individuals.

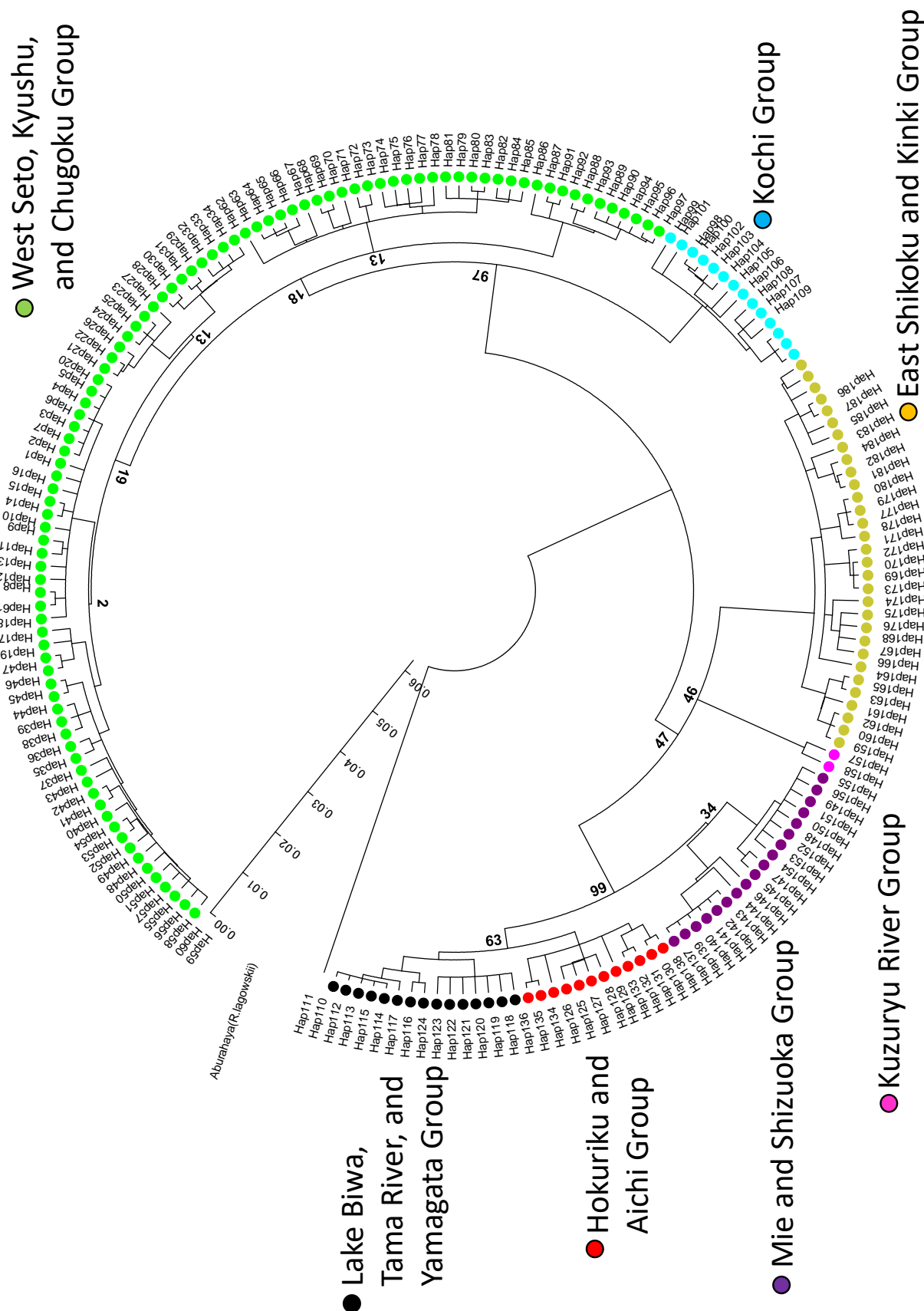


Fig. 2.2 Phylogenetic relationships among haplotypes based on the cytochrome *b* sequence (506 bp): neighbor-joining (NJ) tree based on sequence divergence by Kimura (1980). Bootstrap probabilities with 1,000 replications are shown for each cluster. Some geographical groups and subgroups were formed based on bootstrap values more than 46

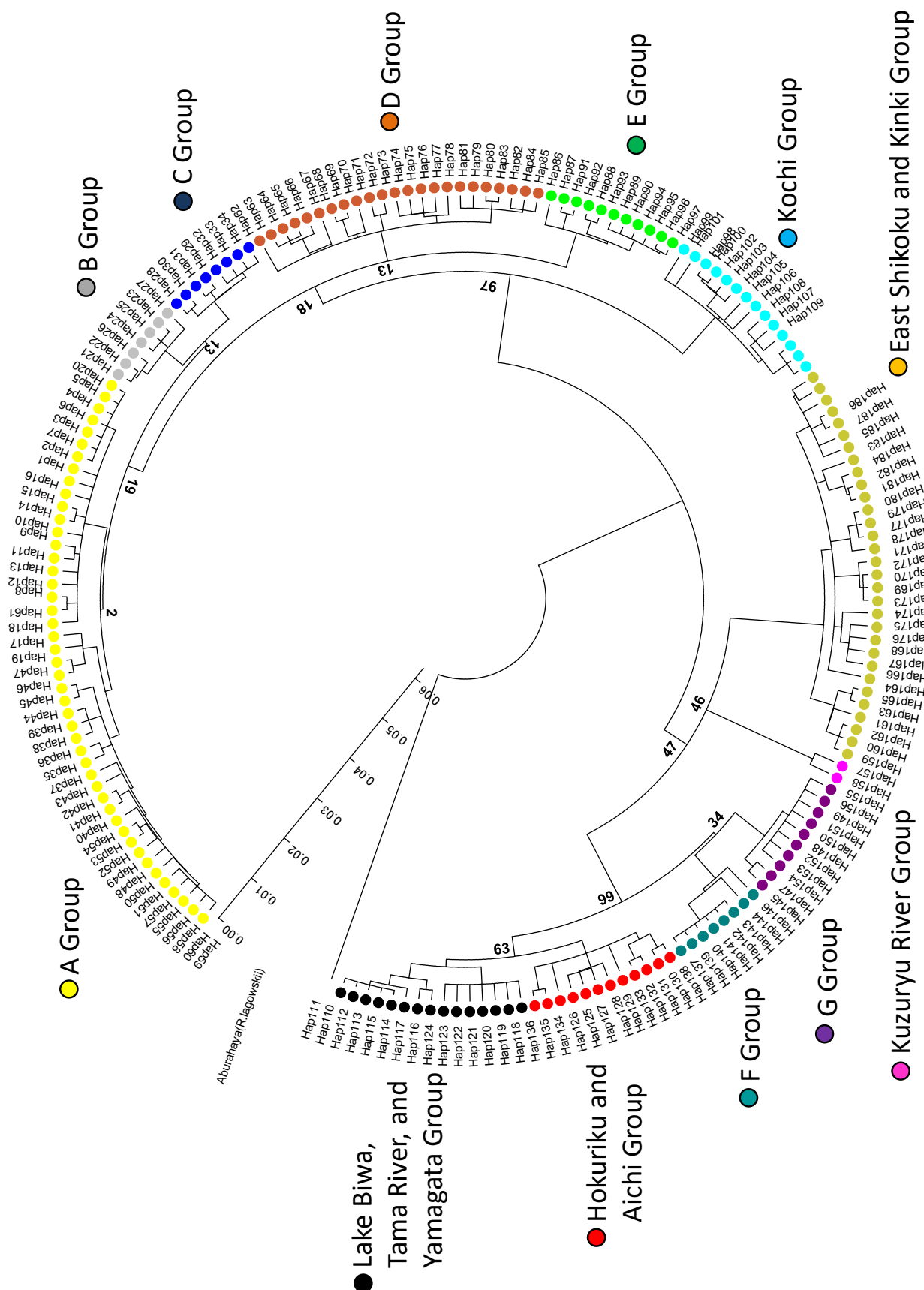


Fig. 2.3 Phylogenetic relationships among haplotypes based on the cytochrome b sequence (506 bp): neighbor-joining (NJ) tree based on sequence divergence by Kimura (1980). Bootstrap probabilities with 1,000 replications are shown for each cluster.

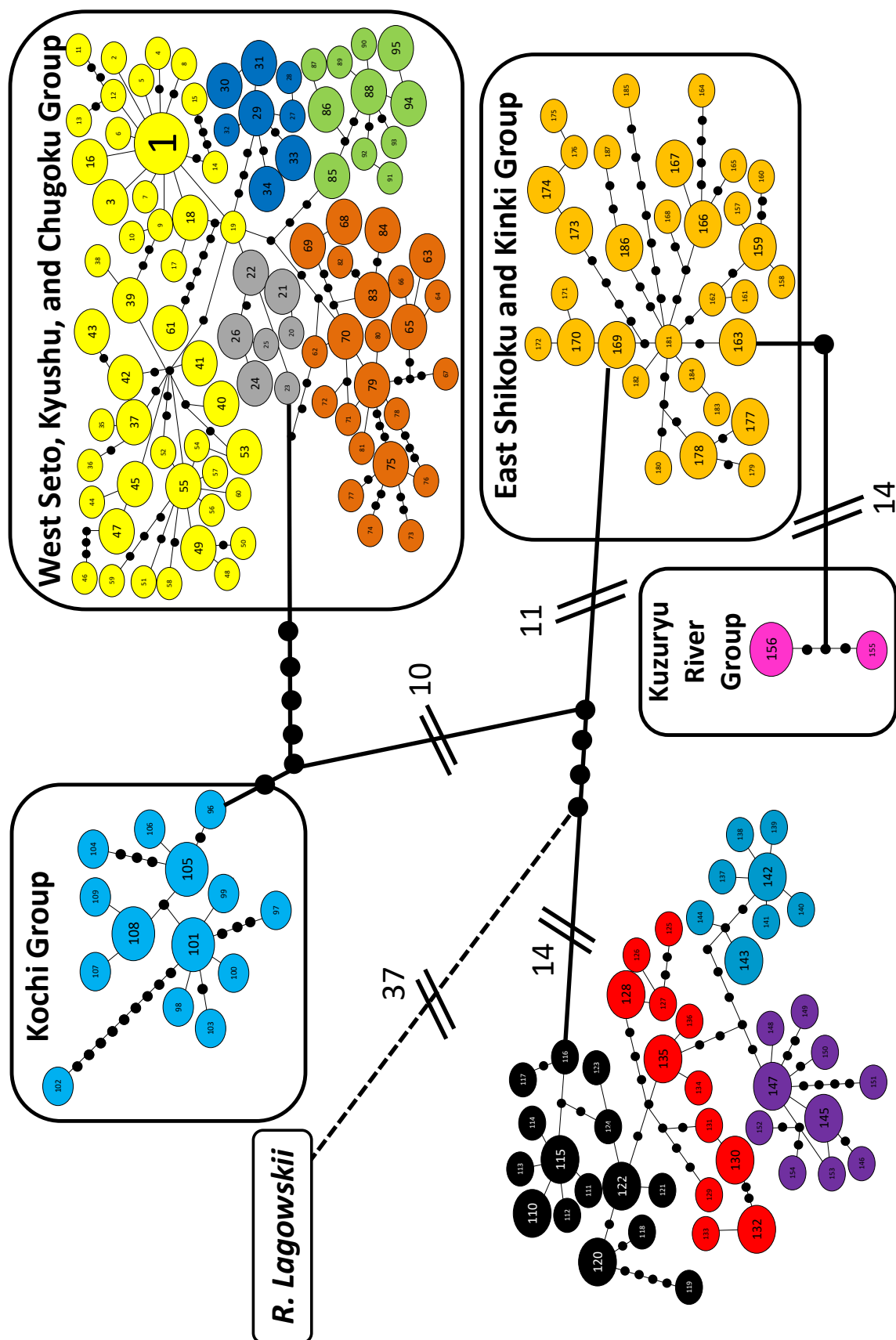


Fig. 2.4 Haplotype network tree of 187 haplotypes of *Rhynchocypris oxycephalus*. Each named circles are observed haplotypes and black circle (●) is missing haplotype in this study.

Table 2.2 Sum of squared deviation (SSD) and p-value in mismatch analysis based on 1000 replicates

Group	SSD	<i>p</i> -value
West Seto, Kyushu, and Chugoku Group	0.00340	0.371
Kochi Group	0.05816	0.057
East Shikoku and Kinki Group	0.00563	0.609
Kuzuryu River Group	0.04291	0.289
Mie and Shizuoka Group	0.01399	0.339
Hokuriku and Aichi Group	0.00759	0.785
Lake Biwa, Tama River, and Yamagata Group	0.01752	0.585
A Group	0.00457	0.601
B Group	0.01411	0.420
C Group	0.01755	0.219
D Group	0.00602	0.652
E Group	0.00838	0.497
F Group	0.05453	0.047
G Group	0.00838	0.659



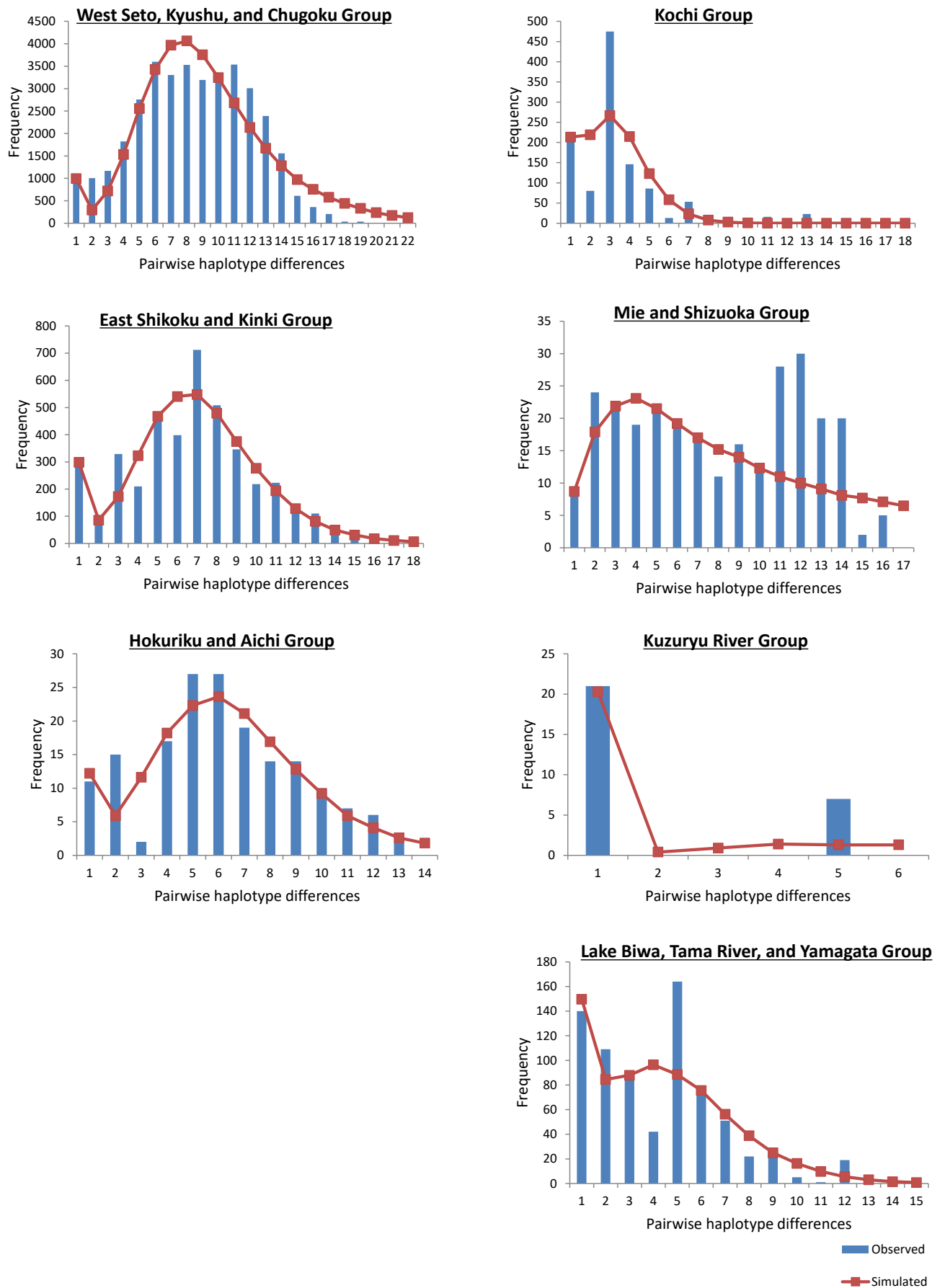


Fig. 2.5 Observed (bars) and simulated distributions (squares) of pairwise sequence differences under the spatial expansion model.

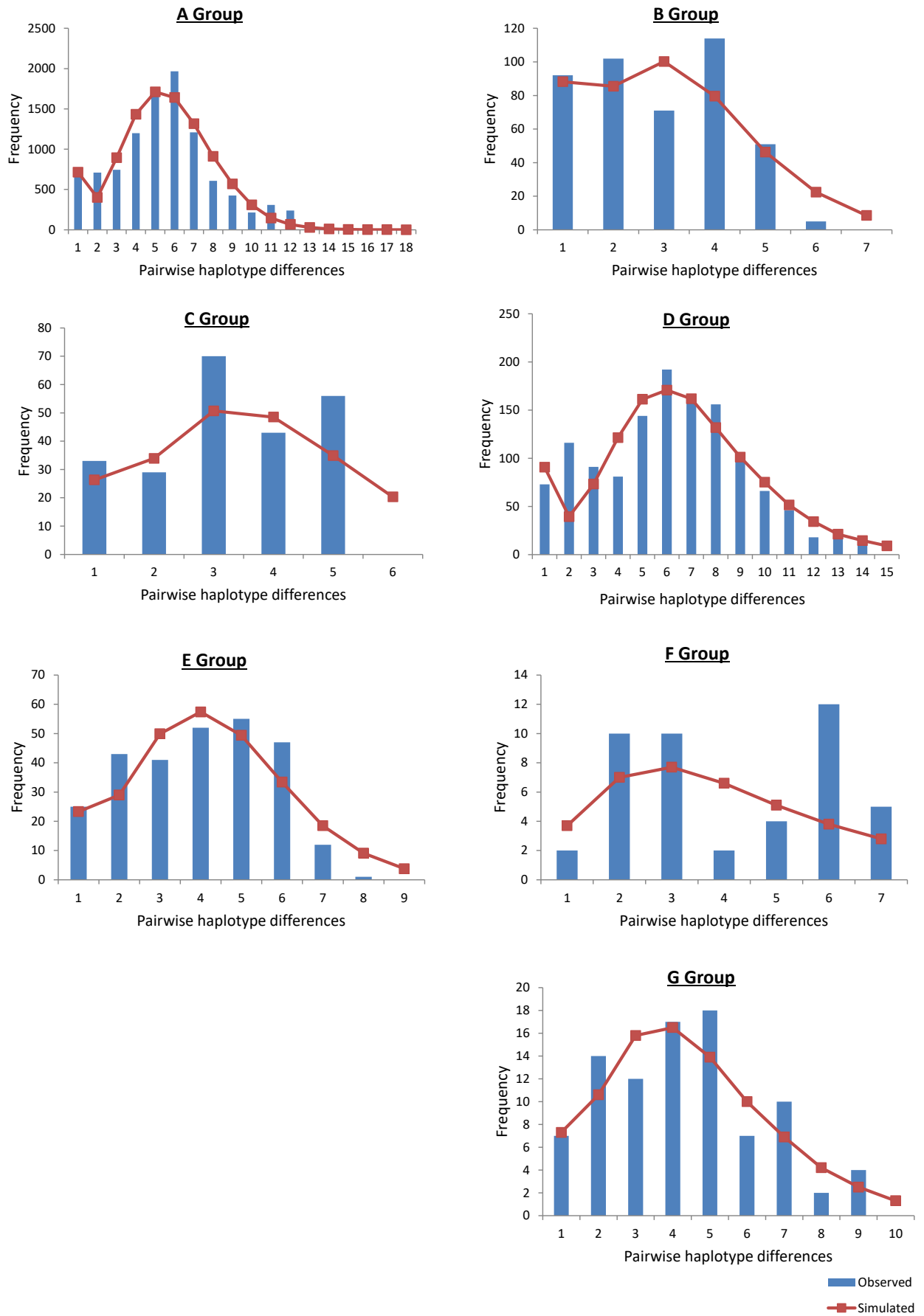


Fig. 2.6 Observed (bars) and simulated distributions (squares) of pairwise sequence differences under the spatial expansion model.

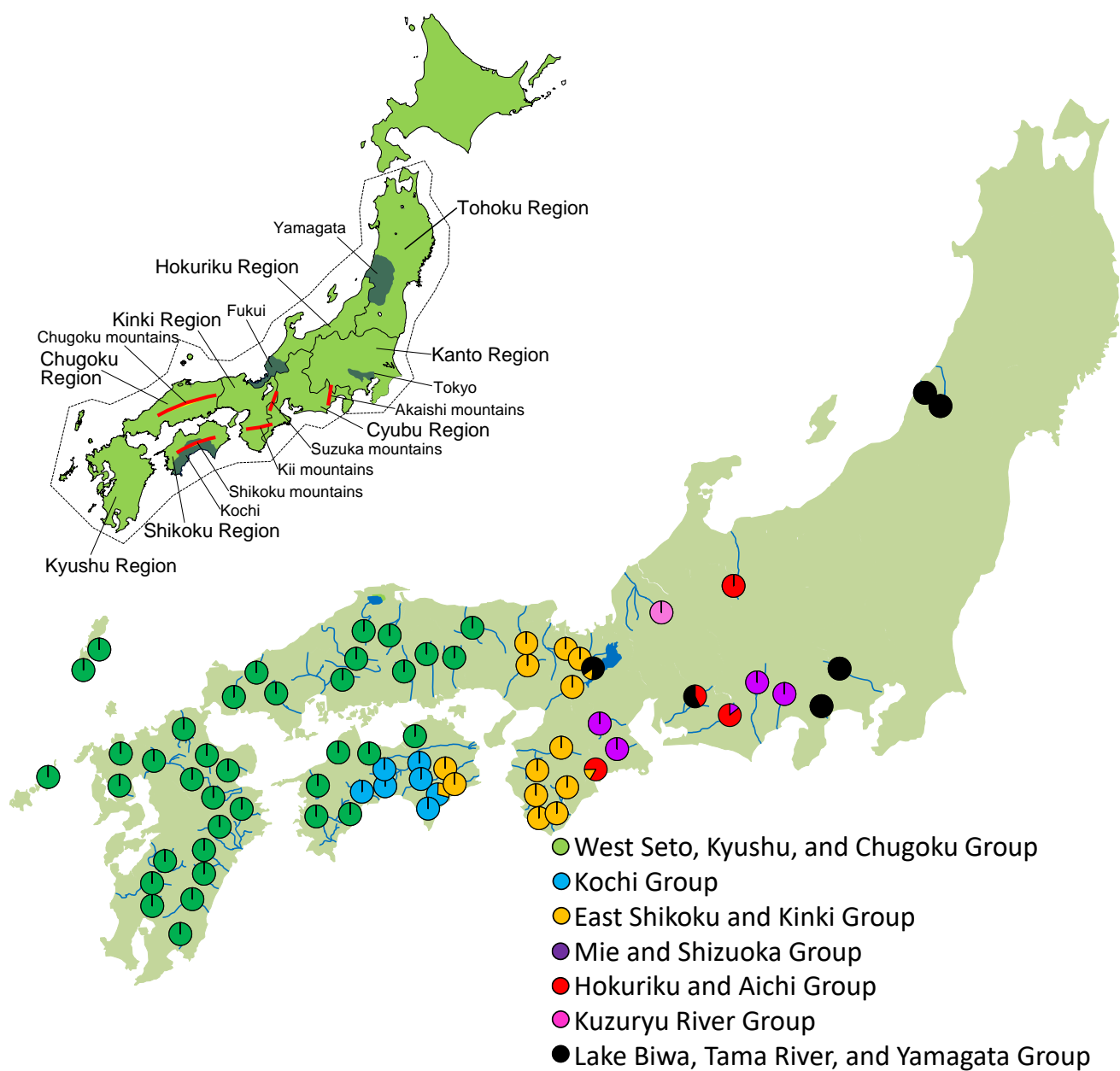


Fig. 2.7 The mixing ratio of each group in each locality.

### 第3章 伊豆半島周辺のタカハヤの遺伝的集団構造からみた自然分布域の東限

タカハヤの太平洋側の自然分布域の東限を把握することを目的として、伊豆半島周辺域および国内外来魚の侵入元と考えられた琵琶湖標本群を解析した (Fig. 3.1)。その結果、9河川9標本群61個体で計20種類のハプロタイプを確認した (Table 3.1)。遺伝的な系統樹では、{大井川・安倍川・興津川}、{琵琶湖・多摩川・伊豆半島} の大きく2つのグループに分けられた (Fig. 3.2、Fig. 3.3)。静岡県中部に位置する興津川は、大井川・安倍川・興津川グループに含まれた。神奈川県西部に位置する新崎川と伊豆半島内を流れる狩野川、河津川は、琵琶湖・多摩川・伊豆半島グループに含まれた。よって、タカハヤの自然分布域の東限は興津川である可能性が示唆され、伊豆半島内のタカハヤは国内外来魚である可能性が示唆された。

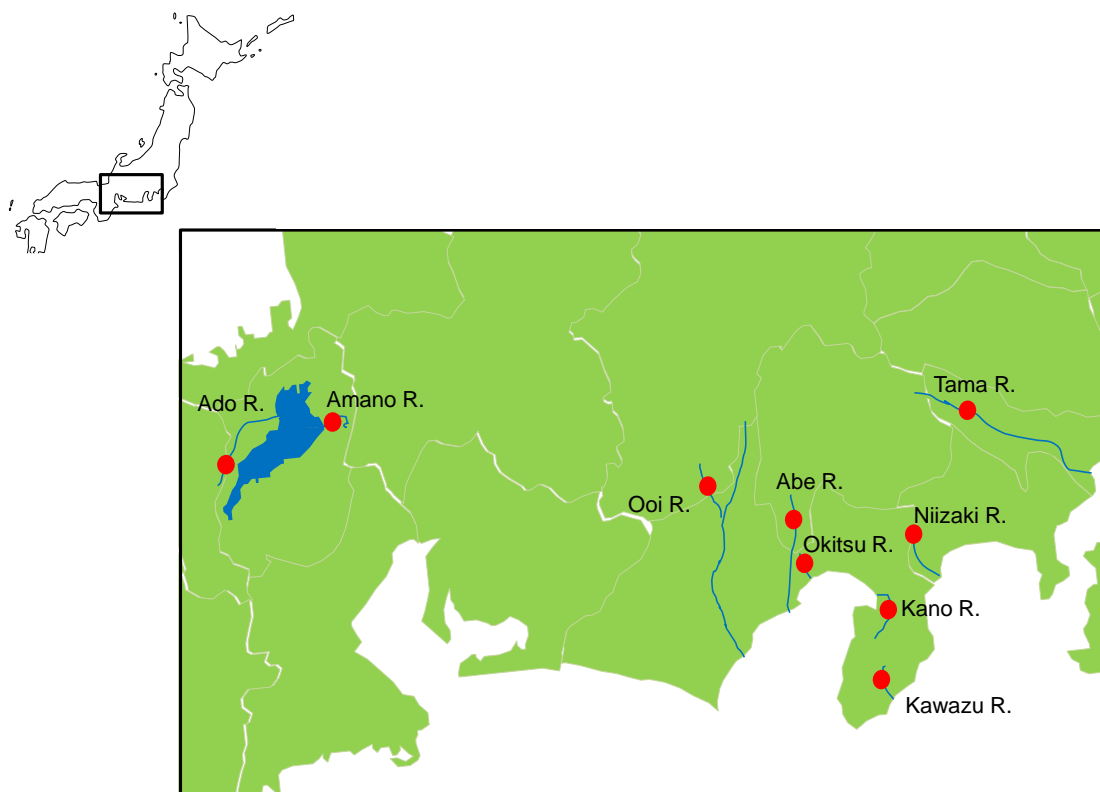
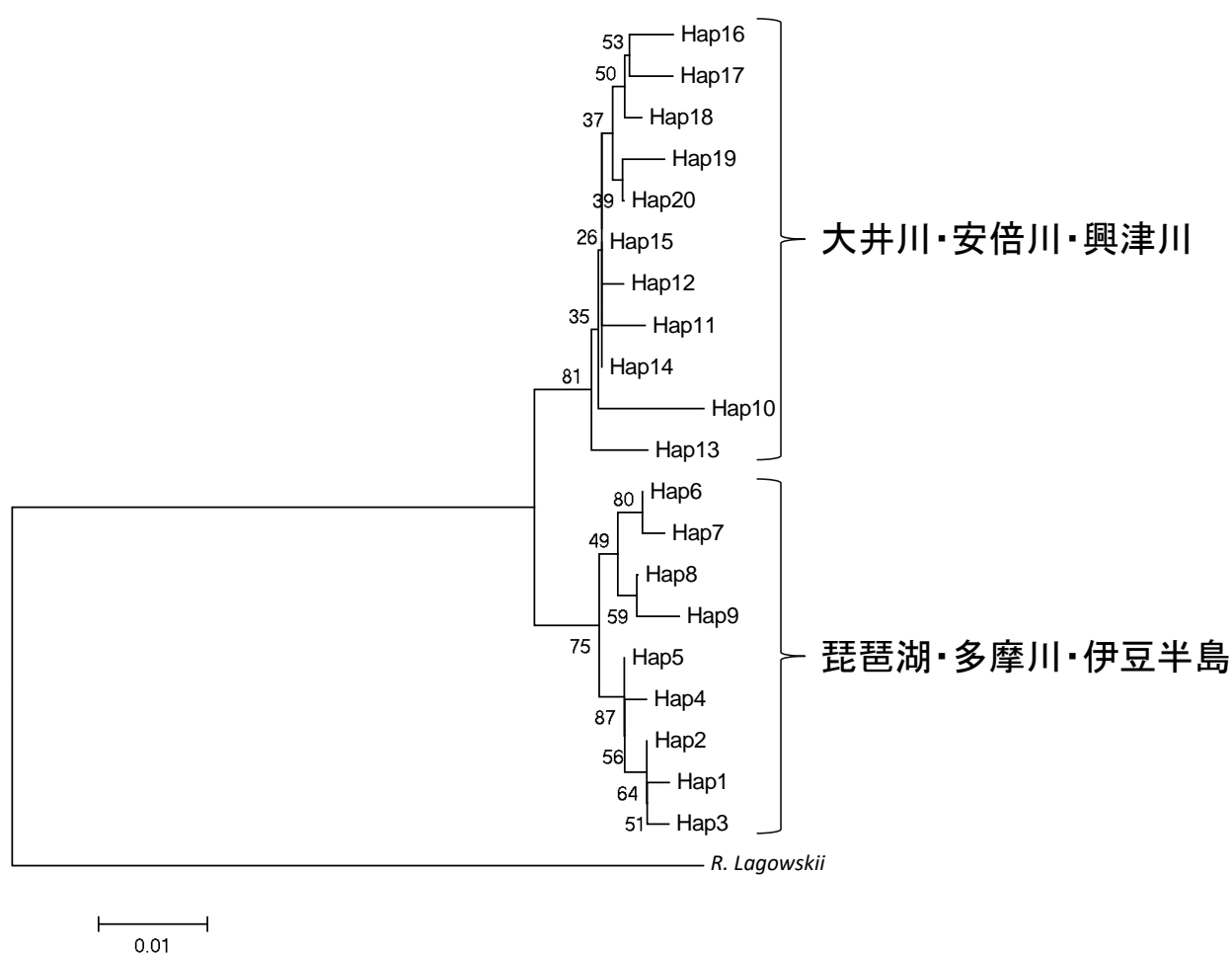


Fig. 3.1 Sampling locations of *Rhynchocypris oxycephalus* in Japan.

Table 3.1 Sampling localities, number of individuals (N), sampling day, and haplotypes detected in each locality

Locality			N	Sampling day	Haplotypes (N) *
No.	River system	River			
1	Ado R.	Momoi R.	6	2011/11/16	Hap4(1), Hap5(1), Hap8(3), Hap9(1)
2	Amano R.	Souya R.	15	2013/3/9	Hap1(3), Hap2(9), Hap6(3)
3	Ooi R.	Nagao R.	6	2012/9/8	Hap18(1), Hap19(1), Hap20(4)
4	Abe R.	Warashina R.	8	2012/9/8	Hap10(1), Hap11(1), Hap12(1), Hap13(1), Hap15(2), Hap16(1), Hap17(1)
5	Okitsu R.	Okitsu R.	1	2012/12/30	Hap14(1)
6	Kano R.	Kano R.	8	2012/12/30	Hap2(8)
7	Kawazu R.	Kawazu R.	4	2012/12/29	Hap2(4)
8	Niizaki R.	Niizaki R.	7	2012/6/30	Hap2(6), Hap3(1)
9	Tama R.	Hirai R.	6	2011/11/19	Hap6(5), Hap7(1)
Total			61		

\* Number in parentheses indicate number of individuals.

Fig. 3.2 Phylogenetic relationships among haplotypes based on the cytochrome *b* sequence (506 bp): neighbor-joining (NJ) tree based on sequence divergence by Kimura (1980). Bootstrap probabilities with 1,000 replications are shown for each cluster.

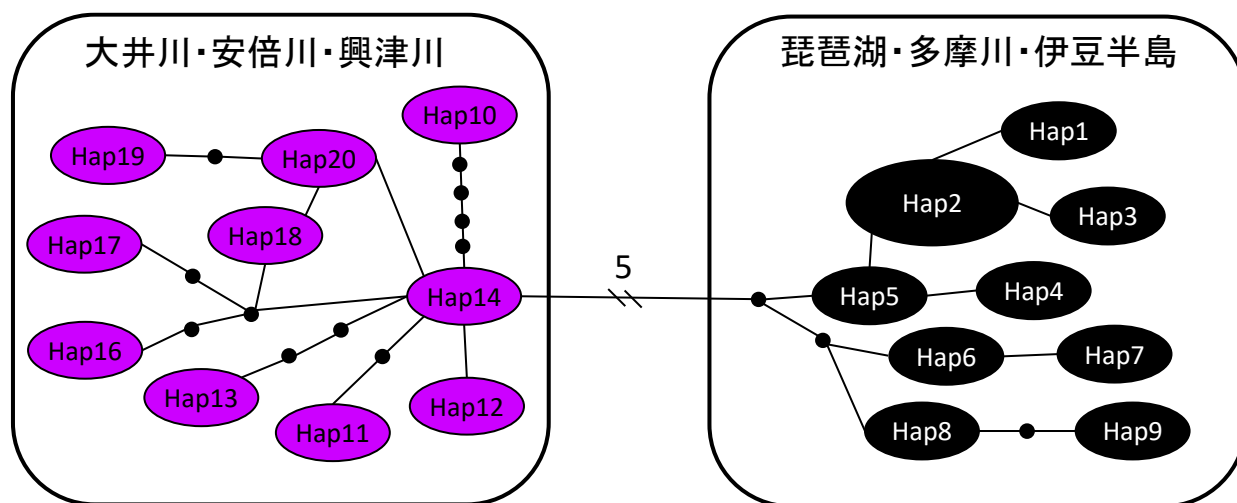


Fig. 3.3 Haplotype network tree of 20 haplotypes of *Rhynchocypris oxycephalus*. Each named circles are observed haplotypes and black circle (●) is missing haplotype in this study.

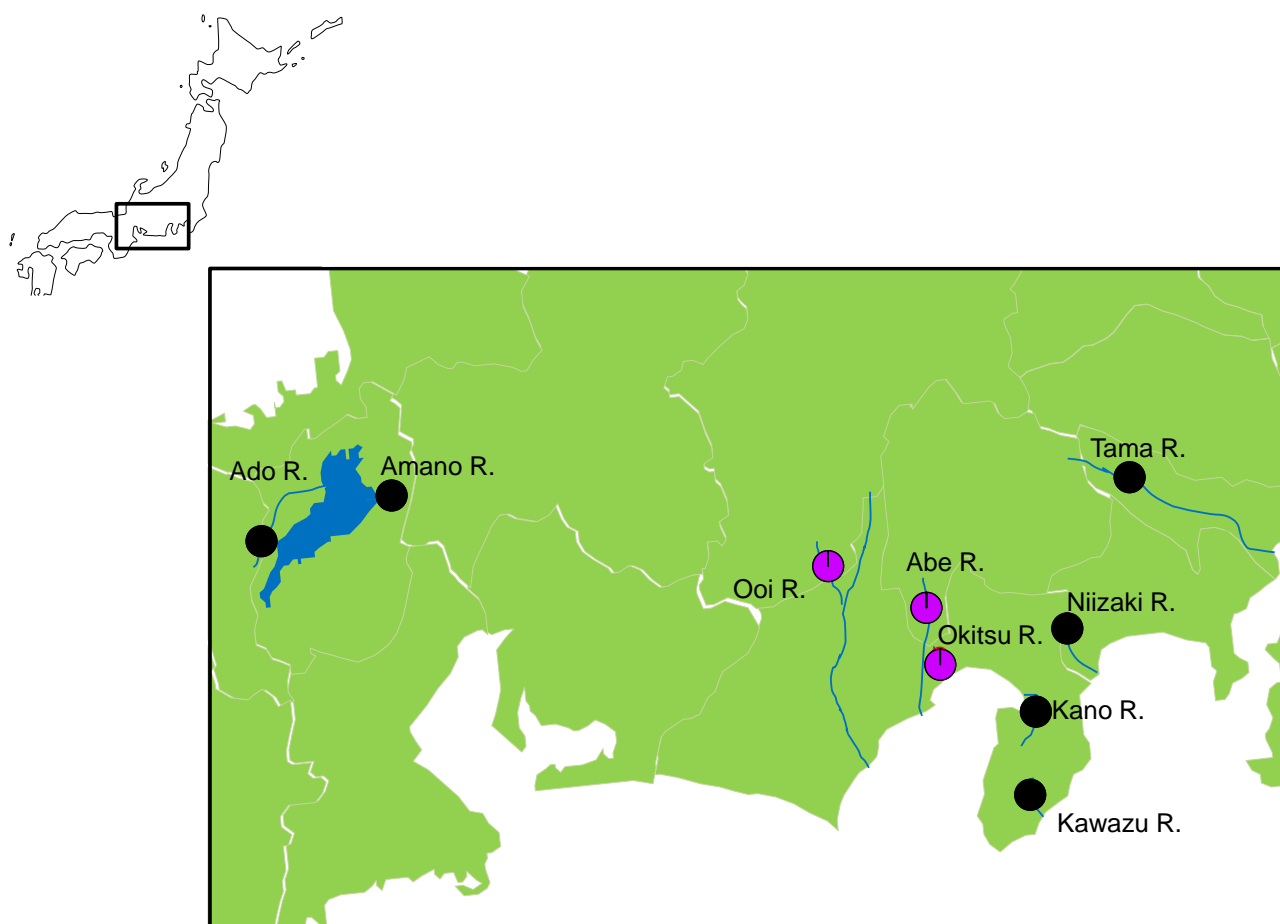


Fig. 3.4 Clade compositions of *Rhynchocypris oxycephalus* in Japan.

#### 第4章 多摩川と山形県の諸河川に生息するタカハヤ（国内外来魚）の由来

タカハヤの国内外来魚の由来を把握することを目的として、東京都多摩川と山形県の諸河川および国内外来魚の侵入元と考えられた琵琶湖周辺の標本群を解析した(Fig. 4.1)。その結果、14河川14標本群138個体で計29種類のハプロタイプを確認した(Table 4.1)。遺伝的な系統樹では、{琵琶湖西側}、{琵琶湖東側・多摩川・山形}、{九頭竜川}の大きく3つのグループに分けられた(Fig. 4.3、Fig. 4.2)。多摩川と山形県の五十川・赤川の各標本群は、琵琶湖東側・多摩川・山形グループに含まれ、琵琶湖流入河川である天野川、愛知川と同一のハプロタイプ(Hap12、Hap13)が認められた。多摩川と山形県の諸河川の標本群は、琵琶湖グループと遺伝的に近く、琵琶湖の東側に流入している河川为天野川、愛知川と同一の遺伝子型が認められたことから、多摩川と山形県の諸河川のタカハヤは、琵琶湖東側の流入河川からの侵入である可能性が示唆された。これらの侵入個体は、琵琶湖の湖産アユ種苗に付随して非意図的に導入された国内外来魚である可能性が示唆された。

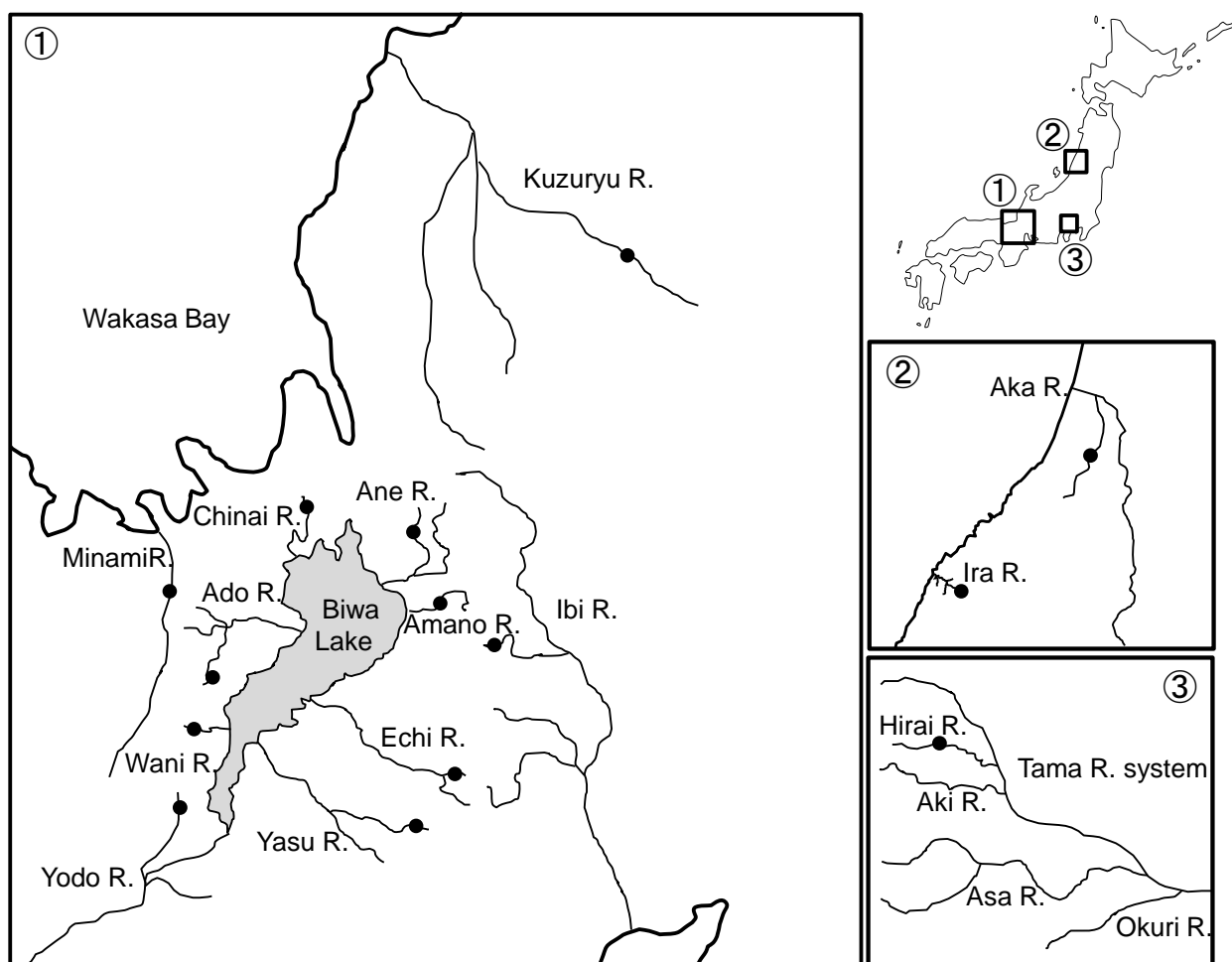


Fig. 4.1 Sampling locations of *Rhynchocypris oxycephalus* in Japan.

Table 4.1 Sampling localities, number of individuals (N), sampling day, and haplotypes detected in each locality

Locality			N	Sampling day	Haplotypes (N) *
No.	River system	River			
1	Ane R.	Kusano R.	14	2013/3/9	Hap2(12), Hap3(1), Hap5(1)
2	Amano R.	Souya R.	15	2013/3/9	Hap2(9), Hap12(3), Hap4(3)
3	Echi R.	Oike R.	13	2013/3/10	Hap13(13)
4	Yasu R.	Tamura R.	14	2013/3/11	Hap6(1), Hap7(13)
5	Wani R.	Wani R.	14	2013/3/8	Hap1(1), Hap2(6), Hap18(1), Hap23(3), Hap24(3)
6	Ado R.	Momoi R.	7	2011/11/16	Hap8(1), Hap9(1), Hap18(3), Hap19(1), Hap23(1)
7	Chinai R.	Hatiouji R.	13	2013/3/9	Hap10(1), Hap18(11), Hap20(1)
8	Yodo R.	Takano R.	6	2011/11/16	Hap23(6)
9	Ibi R.	Fujiko R.	4	2013/3/10	Hap11(4)
10	Minami R.	Sakamoto R.	8	2011/11/14	Hap25(1), Hap26(3), Hap27(1), Hap28(1), Hap29(2)
11	Kuzuryu R.	Sasou R.	8	2012/9/12	Hap21(7), Hap22(1)
12	Tama R.	Hirai R.	6	2011/11/19	Hap12(5), Hap13(1)
13	Ira R.	Oseto R.	8	2012/9/2	Hap12(6), Hap14(1), Hap15(1)
14	Aka R.	Oyama R.	8	2012/9/2	Hap12(5), Hap16(1), Hap17(2)
Total			138		

\* Number in parentheses indicate number of individuals.



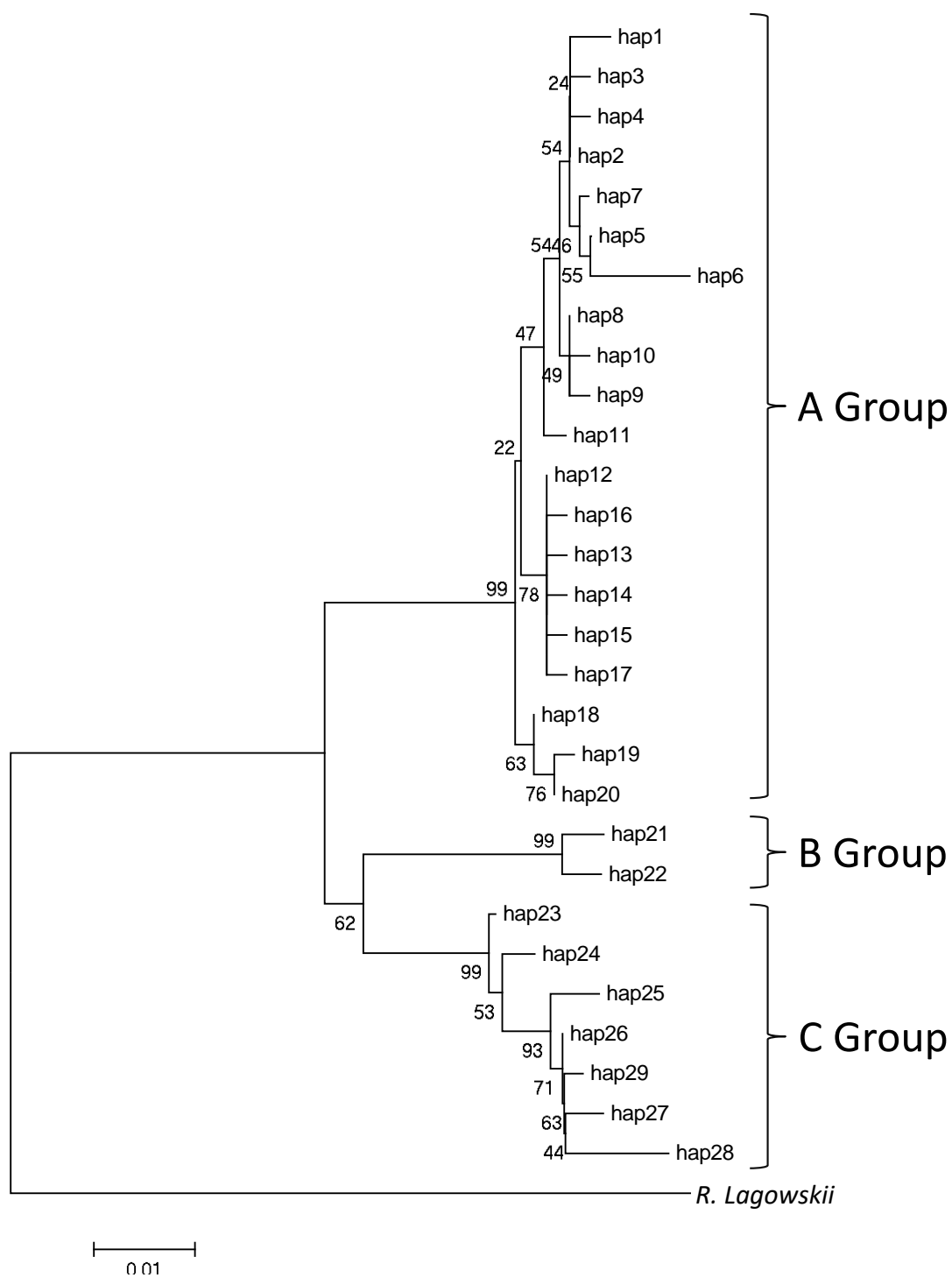


Fig. 4.2 Phylogenetic relationships among haplotypes based on the cytochrome *b* sequence (506 bp): neighbor-joining (NJ) tree based on sequence divergence by Kimura (1980). Bootstrap probabilities with 1,000 replications are shown for each cluster.

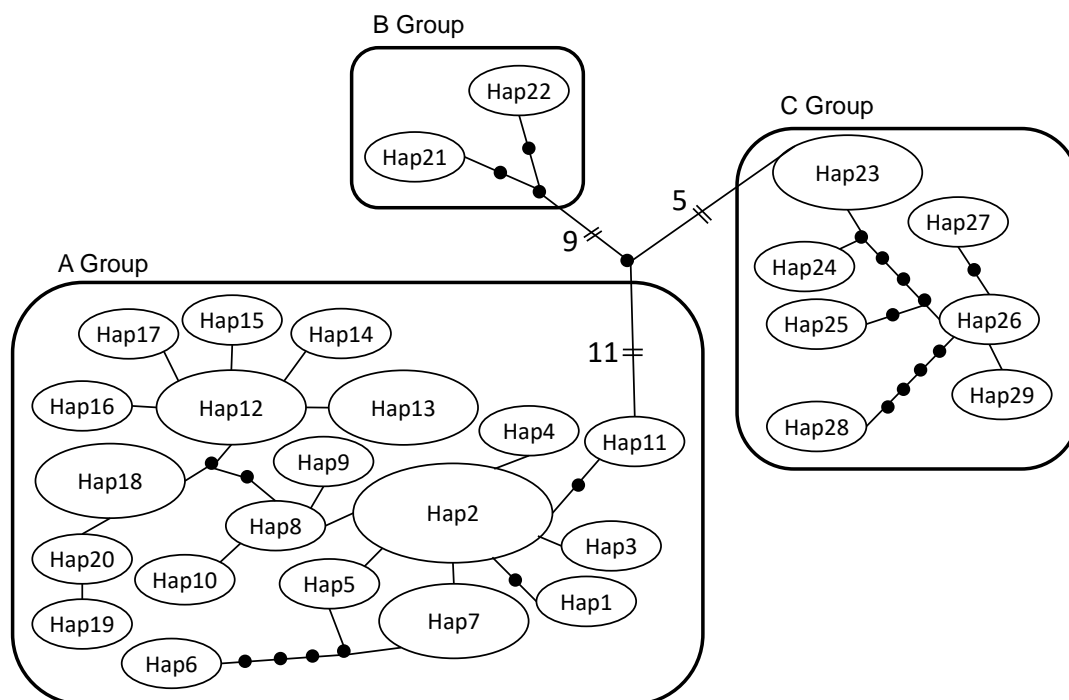


Fig. 4.3 Haplotype network tree of 29 haplotypes of *Rhynchocypris oxycephalus*. Each named circles are observed haplotypes and black circle (●) is missing haplotype in this study.

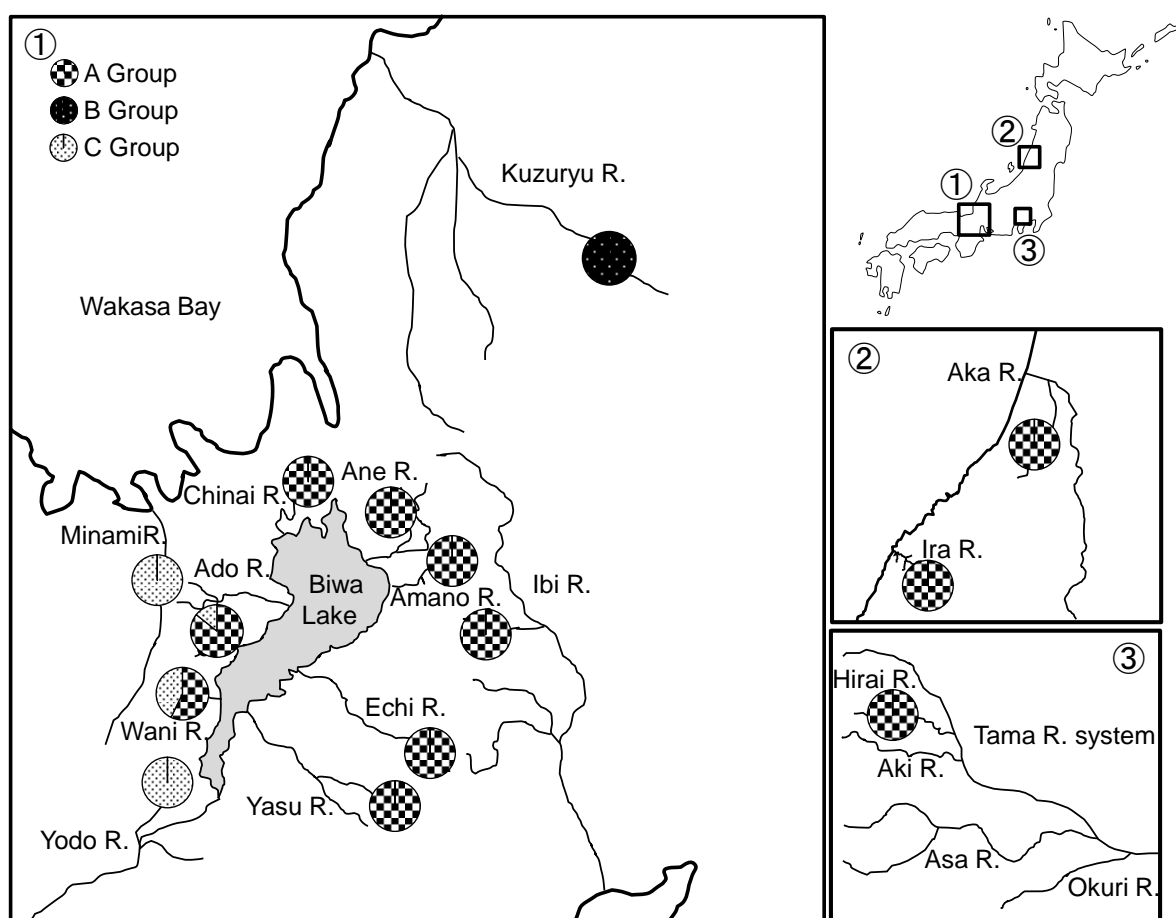


Fig. 4.4 Clade compositions of *Rhynchocypris oxycephalus* in Japan.

(様式5) (Style5)

(注) 要約の文量は，学位論文の文量の約10分の1として下さい。図表や写真を含めても構いません。(Note) The Summary should be about 10% of the entire dissertation and may include illustrations