

新種としてのキタノメダカへの異論

Counterargument to "*Oryzias sakaizumii*"

尾田 正二

東京大学大学院新領域創成科学研究科先端生命科学専攻〒277-8562 千葉県柏市柏の葉 5-1-5

Shoji ODA*

Department of Integrated Biosciences, Graduate School of Frontier Sciences,
The University of Tokyo / 5-1-5 Kashiwa-no-ha, Kashiwa, Chiba, 277-8562, Japan

ABSTRACT

The 4 morphological criteria for a new species of Japanese medaka, "*Oryzias sakaizumii*", proposed by Asai et al. (2011) were examined in males of 75 closed colonies derived from wild populations caught in the Japan islands and maintained for longer than 30 years in laboratory. Males of 14 colonies from the Northern population medaka ("*O. sakaizumii*") were identified only by one criterion: "dense network of melanophores along each scale margin on body side", and it was impossible to distinguish the males of the Northern populations from those of the Southern population (*O. latipes*) by the other 3 criteria. In addition, it has been known that hybrid populations between the Southern and the Northern populations are present in Tajima-Tango area in wild, providing the evidence for crossing of the two medaka populations in Japan in this area. In this report, the author concludes that the Southern and the Northern populations of Japanese medaka are the same species and the Northern population is a geographical subspecies of *O. latipes*, since both populations have crossed naturally and the confirmed morphological difference between them is slight, not giving a clear implication that these populations have differentiated into separate species.

Key words: Medaka, *Oryzias latipes*, *Oryzias sakaizumii*,

1. はじめに

南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の間に形態をはじめとする様々な差異が認められることは古くより報告されている。例えば既に1958年に尻鰭の鰭条数の差異が報告されているほか¹⁾、顔の形態の差異²⁾、低温・高温耐性³⁾、放射線耐性⁴⁾、海水耐性、卵サイズの違い、性格の違いなど両者の間

の生理的な違いが研究され、これら様々な多様性をもたらす分子基盤として、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の間での非常に大きな遺伝的差異が存在することも早くから知られていた^{5, 6, 7, 8, 9)}。2003年にミトコンドリアの遺伝子の解析から北日本集団と南日本集団は300-400万年前に別れたとの知見が報告され¹⁰⁾、さらに2007年にはメダ

* Corresponding author, Email: odasho@edu.k.u-tokyo.ac.jp

カゲノム解析の成果として、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）のゲノムの間に極めて遺伝的差異があることが解明され¹¹⁾、両者の生理的な違いをもたらず遺伝子基盤の解明研究が一層精力的に進められている^{12, 13, 14)}。

南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）のゲノム間の遺伝的差異は、ヒトとチンパンジーのゲノム間のそれを超えるにも関わらず同一種内の遺伝的多様性と捉えられてきた。その理由は南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）が実験室において完全に交配可能であり、その子孫が完全な稔性を示し、両者の間に性的嗜好性などの明瞭な生殖障害が認められていないことによる^{15, 16)}。そのため、実験室において南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）を飼育する際には飼育者の不注意により両者がお互いに混入しないように細心の注意を払う必要がある他、人為的な放流等により両者は「交雑」して遺伝的擾乱が容易に起こるものと広く受け止められている。

そもそも種の定義は「生態系において生存している生物個体群のうち、形態などの形質を同じくし、それら以外（＝別種）の個体群とはその形質に不連続性を示す個体群」である。形質を同じくするとは遺伝情報を共有していることであり、形質に不連続性があるとは遺伝情報を共有しないことを意味すると考えるべきである。同種とは生殖隔離がなされず交配が可能な個体群であり、完全な生殖隔離がなされた時点で別種となる。生殖隔離が完全ではなく、将来的に遺伝情報の交流がなされる可能性が残る段階では別種とは言えず、亜種とすべきである。南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）は交配が可能な2群であるためにこれらを別種とすることは種の定義に反するとして、両者は地理的に隔離され交配可能な2群として地理的亜種とすべきものと考えられてきたのである。

2011年に南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）を別種とする報告がなされた¹⁷⁾。本稿はそれに反論するものである。

2. 実験材料および方法

筆者が所属する研究室では酒泉満博士（新潟大学教授）と故江上信雄博士（東京大学名誉教授）により30年以上前に日本国内外各地より収集された野生メダカ集団81系統（国内75系統、海外6系統）を東京大学柏キャンパスにおいてクロードコロニーとして系統維持している（図1）¹⁸⁾。国内75系統のうち、南日本系統とされてきたものが56系統、北日本系統とされてきたものが14系統、北日本系統と南日本系統の分布域の境界域に分布する境界集団とされるものが5系統である。これらの全集団より成熟した雄個体（孵

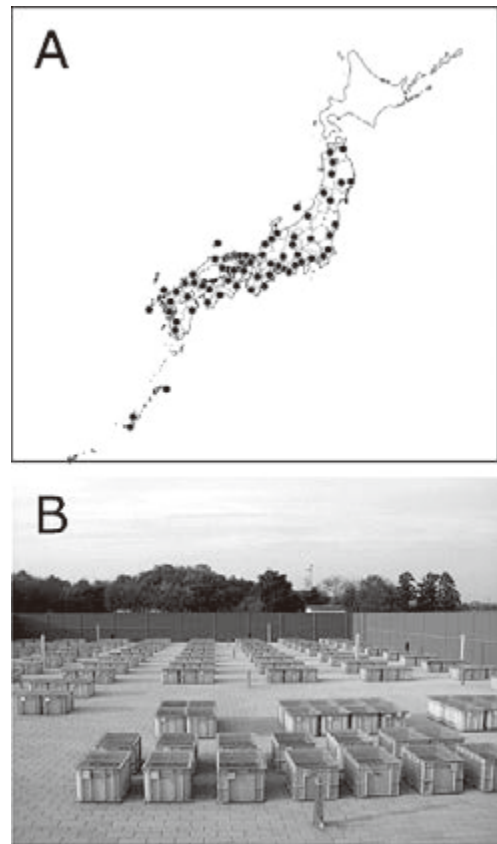


Figure 1. Closed colonies caught at 75 places in Japan islands (A) have been maintained in the University of Tokyo for longer than 30 years (B).

化後3 - 4年) 各1匹をマクロレンズ (Macro Lens EF 100 mm 1:2.8, Canon) を装着したデジタルカメラ (EOS digital, Canon) を使用して撮影した画像をもとに、Asai らの報告¹⁷⁾ において北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) と南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) を判別する形態的特徴とされた4つの指標について検討した。

3. 結果と考察

メダカ雄個体の背鰭の第5軟条と第6軟条の間の膜には大きな切れ込みがあり、雄雌の主要な形態的識別点となっている¹⁹⁾。Asai らは、北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) の切れ込みが南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) のそれより深いことを形態的な識別点としてあげている ("depth of the notch in the membrane between the dorsal-fin rays 5 and 6"¹⁷⁾)。東京大学柏キャンパスにおいて系統維持されている国内75系統において切れ込みの深さを測定し比較したところ、Asai らの報告¹⁷⁾ と同じく北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) では、南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) よりも切れ込みが深い個体が多いことが確認された。しかし、南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) においても北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) と同様に深い切れ込みを示す個体もあり、北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) は南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) に内含される分布を示した (図2)。この結果は、北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) は背鰭の切れ込みが深い集団であるが、南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) の切れ込みの深さの分布の範囲内に収まり、背鰭の切れ込みの深さを根拠に両者を識別することはできないことを示している。

次に、Asai らの報告において指摘されている2番目の形態的差異 ("dense network of melanophores along each scale margin on body side"¹⁷⁾) について検討した (図3、4)。北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) の体側部の鱗はその辺縁部に黒色素胞が密に分布することから、体躯側面に黒色の

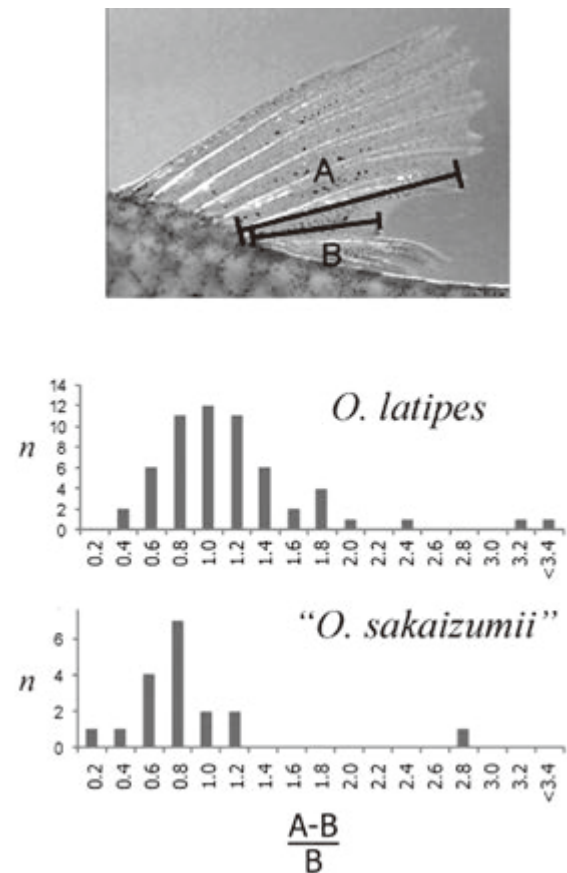


Figure 2. The depth of notch of dorsal fin of the Southern (n=56) and Northern (n=14) population males were measured and the ratios to the depth of remaining membrane were presented in histograms. The ratio of the Southern population (*O. latipes*) showed wider distribution, including the ratio distribution in the Northern population ("*O. sakaizumii*").

網目状模様が形成される (図3)。北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) 14系統において「鱗の辺縁部における黒色素胞の密な分布」による網目状の模様を共通して確認できた。一方、南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) は明瞭な網目状の模様を示さず、Asai らが報告した形態的差異の存在が確認された。両者の体側像を拡大して黒色素胞の成す模様を詳細に検討したところ、北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) (図4B) では体側部の鱗の辺縁部に黒色素胞が密に分布し体側部に網目状の模様を成すに対して、南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) (図4A) では一枚一枚の鱗の黒色素胞の分布が大館集団個体のそれと異なり、

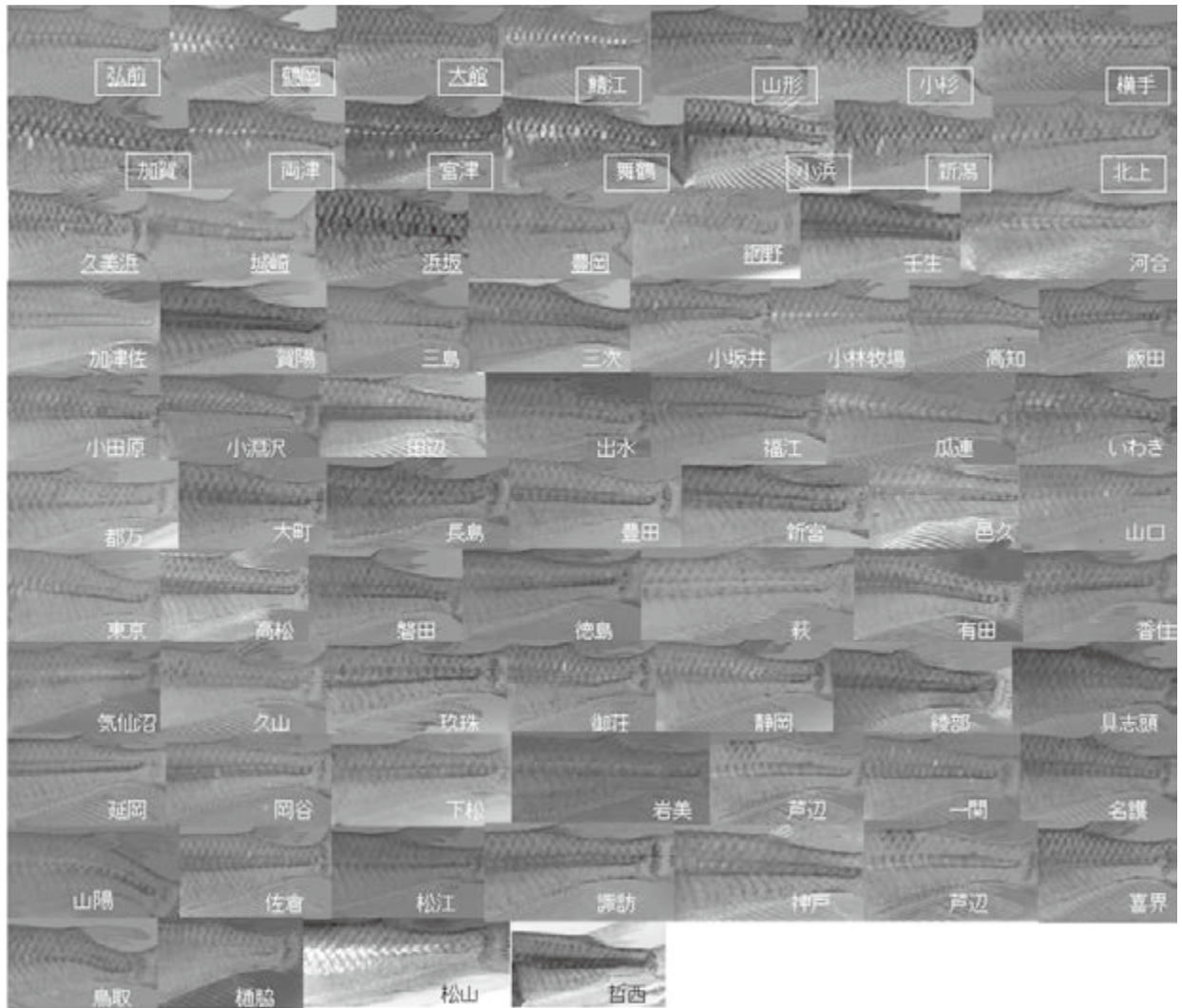


Figure 3. Side body views of males from 75 closed colonies: 56 of the Southern populations, 14 of the Northern populations (boxed) and 5 of hybrid populations (underlined) , and the place where they were caught are presented in Japanese.

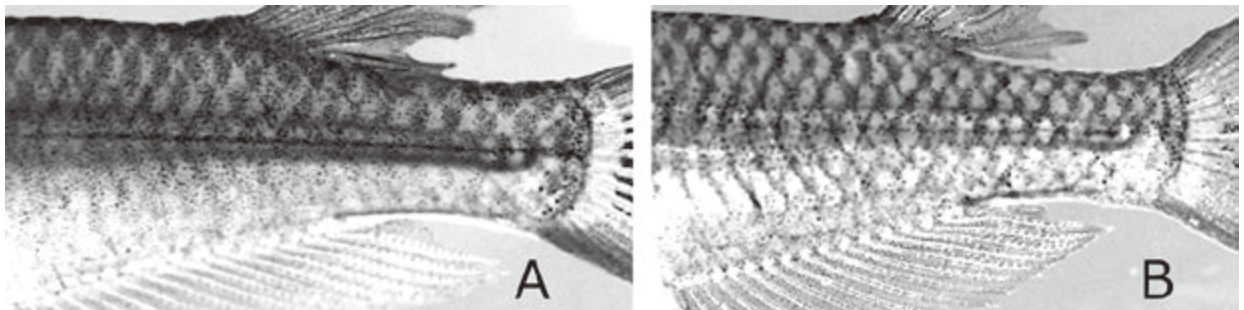


Figure 4. Side body views of males from Mibu (Southern population = *O. latipes*) (A) and Odate (Northern population = "*O. sakaizumii*") (B) . In B, "dense network of melanophores along each scale margin on body side" reported by Asai et al., (2011) are evidently observed. The both images are high-contrasted.

全体として石畳用の模様を成していた。境界集団とされる久美浜、城崎、浜坂、豊岡、網野の5集団において、城崎、浜坂、豊岡、豊岡、網野の4集団は北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）様の網目状模様を示したが、久美浜集団の個体は南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）様の石畳様模様を示した（図3）。

また、Asai らは、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の形態的差異として、「体躯後部にみられる不規則な黒色の斑点模様」（"irregular black spots present on the posterior portion of body"¹⁷⁾）と「パッチ状に分布する10-23個の銀色を呈する鱗」（"10-23 silvery scales in patches on the posterior portion of body"¹⁷⁾）をあげている。今回調査した個体では「体躯後部にみられる不規則な黒色の斑点模様」について南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の間に形態的差異を明瞭に認めることはできなかった（図3）。また、北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）のうち、宮津、舞鶴、新潟集団では「パッチ状に分布する10-23個の銀色を呈する鱗」（"10-23 silvery scales in patches on the posterior portion of body"¹⁷⁾）が認められたが、北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）に属する他の集団では明瞭に認められず、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）とを明瞭に識別する形態的指標とは認めることができなかった。

北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）は本州の日本海側に分布し、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）は本州太平洋岸と山陰地方に分布する。両者の分布域が出会う但馬・丹後地方には、北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）のゲノムながら南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）タイプのミトコンドリアを有する集団が分布し、境界集団と呼ばれている^{20, 21)}。境界集団メダカは北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）と南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）の間の交雑に由来する個体群と考えざるを得ない。但馬・丹後地方の野性メダ

カ集団について Takehana らが報告¹⁰⁾しているミトコンドリア cytochrome *b* の遺伝子タイプ別を地図上に図示すると図5のようになる。城崎・豊岡集団は北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）タイプのミトコンドリアを有する個体群であり、ただし南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）タイプのミトコンドリアを有する個体群が一部混在する。豊岡集団の南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）タイプのミトコンドリアを有する個体群と久美浜、網野の2集団のミトコンドリア遺伝型は南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）タイプのB-X型である¹⁰⁾。B-X型のミトコンドリア遺伝型は鳥取・島根県に分布する南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と共通である。一方、同じく境界集団である浜坂の集団は南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）タイプのB-IX型のミトコンドリア遺伝型を示し、島根県西部から山口県に分布する南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と共通性を示す¹⁰⁾。この地方の海域を対馬海流が西から東へ向けて流れることと、ダツ目に分類されるメダカ¹⁹⁾が強い海水耐性を有する²²⁾ことを考慮すると、対馬海流の流れによって西方からB-IX型のミトコンドリアをもつ南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）が浜坂の地に流れ着き、当地の北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）と交配したものが現在の浜坂集団の祖先集団と考えるべきである。久美浜、網野および豊岡の各集団にみられるB-X型のミトコンドリアを有する個体群



Figure 5. Distribution of the Southern and the Northern (underlined) population medaka in Taji-ma-Tango area in Japan. Mytotypes reported by Takehana et al., (2003) are mapped.

は、同様にすぐ西隣に分布する B-X 型のミトコンドリアをもつ南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）がこれらの地に流れ着き、当地の北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）と交配したものがその起源であり、浜坂の祖先集団における南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）の進入はこれとは独立に起こったものと考えるべきである。すなわち、但馬・丹後地方では今まさに土着の北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）に対して西方より南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）が進入しつつあるものとも考えることができる。

→ 但馬半島の西岸は B-X タイプのミトコンドリアを有する南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）個体群の進入を受けたものと考え、城崎・豊岡集団は土着の北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）群が依然として維持されていることになる。豊岡盆地の中央を円山川が流れ、その日本海への河口近くに城崎集団が生息する。円山川河口から豊岡盆地にかけては高低差がほとんどなく、豊岡盆地全体が海岸線より奥まった湾のような地形である。海岸線にすぐ山地が迫り、河川長が短く急峻な河川が多い但馬・丹後地方の中では円山川水系は特殊な地形にあることが、豊岡・城崎の北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）群が現在に至っていることと関係すると想像できる。また、由良川水系では上流域（綾部、福知山）に南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）が、下流域（宮津・舞鶴）に北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）が分布する^{10, 23)}。綾部集団のミトコンドリア遺伝型は B-VII 型¹⁰⁾であり、瀬戸内海に分布する南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と一致する。由良川水系の水源の一つは日本で最も標高が低い分水嶺であることから、瀬戸内海の南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）集団が加古川水系を遡上し、分水嶺を越えて由良川水系に進出したものが現生の綾部集団の起源と考えて無理がない。

境界集団、特に浜坂の祖先集団において南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）が「交雑」したのは、早く

ても南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）のミトコンドリアタイプ B-IX 型と B-X 型が分離した後であり、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）が分化してよりも年代は大きく新しい。すなわち、両者は 400 万年の長きにわたって生殖隔離されてきたのではなく、南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）それぞれにおいて現生集団の直接の祖先集団がいつせいに分化した年代以降に交配したことを示す。

Takehana らによって示されたメダカの遺伝的近縁関係の樹形図をみると、日本列島が今の形になった時期に相当するであろう 400 万年前²⁴⁾に南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の祖先集団が分岐し、それぞれの集団内でのさらなる細かい分岐は年代が新しくなるまで起こっていない¹⁰⁾。これをメダカ種内での集団分化が最近になって初めて起こったと解釈するべきではない。メダカの祖先集団が日本列島に土着してから 400 万年の間に複数回の氷河期を経験しており、その都度メダカ集団は絶滅の危機を迎え生息域を変化させたはずである。すなわち、現在の個体群は 400 万年のメダカたちの栄枯盛衰の過程の時間的な一断面を示しているにすぎない。たしかに現生の集団の系譜は 400 万年前に分岐した南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の 2 系統に分かれるが、ミトコンドリア遺伝子のみの系統として見出されている第 3 の系統の存在（系統 C²⁵⁾）は、400 万年の間にメダカ集団内において複数の系統が生じ、あるいは絶えて、現生集団として我々が知り得るものが南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）の 2 系統となっていることを強く示唆する。メダカの受精において重要な機能を有していると思われる PLCZ1 遺伝子²⁶⁾を南日本集団メダカ（「ミナミメダカ」）と北日本集団メダカ（「キタノメダカ」）で比較したところ、驚くべきことに塩基配列レベルで完全に保存されていた

丹後

(尾田未発表データ)。これは、400 万年経った今でも南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) と北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) の間で受精分子機構が積極的に保存されていることを示唆する。両者は生殖的に隔離された 2 群となる方向には未だ進んでいないと考えるべきである。

結語

東京大学柏キャンパスにおいて系統維持している南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) 56 系統と北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) 14 系統、境界集団 5 系統を検討した結果、*O. latipes* より "*O. sakaizumii*" を判別するための形態的差異として報告された 4 つの形態指標のうち、「鱗の辺縁部における黒色素胞の密な分布」("dense network of melanophores along each scale margin on body side") のみを北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) の形態的特徴として見出すことができた。2 群の間にみられる形態的差異のうち、顕著なもの、あるいは生態的生理的に重要である差異はそれ自体が両者が遺伝的に隔離され別の進化の道を進む別群すなわち別種であることを十分条件的に示す根拠となるが、小さい形態的差異を根拠に別種であると主張することは慎重さが必要となる。南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) 56 系統と北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) の間で今回確認できた形態的差異は、両者が別種として分化していることを印象付けるものではなかった。形態が異なるから別種だとは限らないと筆者は考える。生理的、生態的、自然史的な両者の関係を踏まえて慎重に検討する必要がある、両者に形態的差異があることだけを根拠に南日本集団メダカ (「ミナミメダカ」) と北日本集団メダカ (「キタノメダカ」) が別種であるとの主張には反対である。丹後・但馬地方では両者の交配の証拠があり、両者は交配可能な個体群が地理的に隔離されている状態にあるので地理的亜種とするべきであり、別種とすることは間違いであると考え。両者の交配の証拠である境界集団の形成史のより詳細な解

明が、この問題のより明確な判断を可能とするものと期待する。

謝辞

本稿は 2015 年 9 月 3 日に開催された第 21 回日本環境毒性学会研究発表会での企画シンポジウム「毒性研究モデル生物“メダカ”の未来について考える」における尾田の発表の内容を文章にしたものである。本発表にあたり、勝村啓史博士より多大なる助言をいただいたことを感謝とともにここに明記する。

参考文献

- 1) 江上信雄, 吉野道仁 (1958) メダカの臀鰭軟条数の変異に関する研究 III. 野生メダカ軟条数の地理的変異 *魚類学雑誌* 7 (2-4) : 83 - 88
- 2) Kimura T., Shimada A., Sakai N., Mitani H., Naruse K., Takeda H., Inoko H., Tamiya G. and Shinya M. (2007) Genetic analysis of craniofacial traits in the medaka, *Genetics*, 177 (4), 2379-2388.
- 3) Hirayama M., Mukai T., Miya M., Murata Y., Sekiya Y., Yamashita T., Nishida M., Watabe S., Oda S. and Mitani H. (2010) Intraspecific variation in the mitochondrial genome among local populations of Medaka *Oryzias latipes*, *Gene*, 457 (1-2), 13-24.
- 4) 保田隆子 (2009) メダカ胚発生中の脳へ及ぼす放射線影響研究, 千葉大学博士論文
- 5) Sakaizumi, M., Moriwaki K. and Egami N. (1983) Allozymic variation and regional differentiation in wild population of the fish *Oryzias latipes*, *Copeia*, 1983 (2), 311-318.
- 6) Kubota Y., Shimada A. and Shima A. (1992) Detection of gamma-ray-induced DNA damages in malformed dominant lethal embryos of the Japanese medaka (*Oryzias latipes*) using AP-PCR fingerprinting. *Mutat Res. lett.*, 283

- (4):263-270.
- 7) Matsuda M., Yonekawa H., Hamaguchi S. and Sakaizumi M. (1997) Geographic variation and diversity in the mitochondrial DNA of the medaka, *Oryzias latipes*, as determined by restriction endonuclease analysis, *Zoological Science*, **14** (3), 517-526.
 - 8) Naruse K., Fukamachi S., Mitani H., Kondo M., Matsuoka T., Kondo S., Hanamura N., Morita Y., Hasegawa K., Nishigaki R., Shimada A., Wada H., Kusakabe T., Suzuki N., Kinoshita M., Kanamori A., Terado T., Kimura H., Nonaka M. and Shima A. (2000) A detailed linkage map of medaka, *Oryzias latipes*: comparative genomics and genome evolution, *Genetics*, **154** (4), 1773-1784.
 - 9) Kimura T., Yoshida K., Shimada A., Jindo T., Sakaizumi M., Mitani H., Naruse K., Takeda H., Inoko H., Tamiya G. and Shinya M. (2005) Genetic linkage map of medaka with polymerase chain reaction length polymorphisms, *Gene*, **363**:24-31
 - 10) Takehana Y., Nagai N., Matsuda M., Tsuchiya K. and Sakaizumi M. (2003) Geographic variation and diversity of the cytochrome *b* gene in Japanese wild populations of medaka, *Oryzias latipes*, *Zoological science*, **20** (10), 1279-1291.
 - 11) Kasahara M., Naruse K., Sasaki S., Nakatani Y., Qu W., Ahsan B., Yamada T., Nagayasu Y., Doi K., Kasai Y., Jindo T., Kobayashi D., Shimada A., Toyoda A., Kuroki Y., Fujiyama A., Sasaki T., Shimizu A., Asakawa S., Shimizu N., Hashimoto S., Yang J., Lee Y., Matsushima K., Sugano S., Sakaizumi M., Narita T., Ohishi K., Haga S., Ohta F., Nomoto H., Nogata K., Morishita T., Endo T., Shin- I T., Takeda H., Morishita S. and Kohara Y. (2007) The medaka draft genome and insights into vertebrate genome evolution, *Nature* **447**, 714-719.
 - 12) Murata Y., Oda S. and Mitani H. (2012) Allelic expression changes in Medaka (*Oryzias latipes*) hybrids between inbred strains derived from genetically distant populations, *PLoS One*, **7** (5), e36875
 - 13) Tsuboko S., Kimura T., Shinya M., Suehiro Y., Okuyama T., Shimada A., Takeda H., Naruse K., Kubo T. and Takeuchi H. (2014) Genetic control of startle behavior in medaka fish, *PLoS One*, **9** (11), e112527
 - 14) Watanabe-Asaka T., Sekiya Y., Wada H., Yasuda T., Okubo I., Oda S. and Mitani H. (2014) Regular heartbeat rhythm at the heartbeat initiation stage is essential for normal cardiogenesis at low temperature, *BMC Dev Biol.* **14**, 12.
 - 15) Sakaizumi, M., Shimizu Y. and Hamaguchi S. (1992) Electrophoretic studies of meiotic segregation in inter- and intraspecific hybrids among east Asian species of the genus *Oryzias* (Pisces: Oryziatidae), *J. Exp. Zool.*, **264** (1), 85-92.
 - 16) Fukamachi S., Kinoshita M., Aizawa K., Oda S., Meyer A. and Mitani H. (2009) Dual control by a single gene of secondary sexual characters and mating preferences in medaka, *BMC Biol.* **7**, 64
 - 17) Asai T., Senou H. and Hosoya K. (2011) *Oryzias sakaizumii*, a new ricefish from northern Japan (Teleostei: Adrianichthyidae), *Ichthyol. Explor. Freshwaters* **22** (4), 289-299
 - 18) Mitani H., Kamei Y., Fukamachi S., Oda S., Sasaki T., Asakawa S., Todo T., and Shimizu N. (2006) The medaka genome: why we need multiple fish models in vertebrate functional genomics, *Genome Dyn.* **2**: 165-182.

- 19) 岩松鷹司 (1997) メダカ学全書, 大学教育出版, 岡山
- 20) 酒泉満 (1990) 遺伝学的にみたメダカの種と種内変異, 江上信雄、山上健次郎、嶋昭紘編, メダカの生物学, 東京大学出版会, 東京, 143-161p
- 21) Sakaizum M. (1984) Rigid Isolation between the Northern Population and the Southern Population of the Medaka, *Oryzias latipes*, *Zoological science*, **1** (5), 795-800
- 22) Inoue K. and Takei Y. (2003) Asian medaka fishes offer new models for studying mechanisms of seawater adaptation, *Comparative Biochemistry and Physiology B*, **136** (4), 635-645
- 23) 魚野隆、濱口昂雄、久米幸毅、細谷和海 (2011) 京都府由良川水系産メダカ南北集団の群れ行動の比較, *水環境学会誌*, **34** (9), 109-114
- 24) 堤之恭 (2014) 絵でわかる日本列島の誕生, 講談社, 東京
- 25) 竹花佑介 (2010) メダカの高精度系統地理マップをつくる, 渡辺 勝敏・高橋洋編, 淡水魚類地理の自然史, 北海道大学出版会, 札幌, 105-122pp
- 26) Ito M., Shikano T., Oda S., Horiguchi T., Tanimoto S., Awaji T., Mitani H. and Miyazaki S. (2008) Difference in Ca^{2+} oscillation-inducing activity and nuclear translocation ability of PLCZ1, an egg-activating sperm factor candidate, between mouse, rat, human, and medaka fish, *Biol Reprod.*, **78** (6), 1081-1090.

(受付 ; 2016 年 3 月 30 日)