

## DNA 解析により明らかとなったオイカワとヌマムツの交雑個体

只野 亮<sup>1</sup>

### Author & Article Info

<sup>1</sup> 岐阜大学応用生物科学部 (岐阜市)

tadano.ryo.i0@f.gifu-u.ac.jp

Received 07 May 2024

Revised 14 May 2024

Accepted 15 May 2024

Published 16 May 2024

DOI 10.34583/ichthy.44.0\_31

Ryo Tadano. 2024. A hybrid of *Opsariichthys platypus* and *Candidia sieboldii* revealed via DNA analyses. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 44: 31–36.

### Abstract

A putative hybrid of *Opsariichthys platypus* and a species of the genus *Candidia* (*C. sieboldii* or *C. temminckii*) was collected from Gifu Prefecture, Japan. Parental species of this hybrid were identified via mitochondrial cytochrome *b* (*cytb*), nuclear interphotoreceptor retinoid-binding protein (IRBP), and rhodopsin (RH) gene analyses. Mitochondrial *cytb* gene analysis revealed that the haplotype of the hybrid exhibited 100% homology with that of *O. platypus*, suggesting *O. platypus* as the maternal species. Furthermore, nuclear IRBP and RH gene analyses revealed that the nucleotide sites of the hybrid were inherited from *O. platypus* and *C. sieboldii*, suggesting *C. sieboldii* as the paternal species. First filial generation (F<sub>1</sub>) hybrids of *O. platypus* and *C. sieboldii* are commonly sterile, with no progeny in later or backcross generations. Therefore, the identified hybrid is presumed to be formed through mating between a female *O. platypus* and a male *C. sieboldii* under natural conditions.

オイカワ *Opsariichthys platypus* (Temminck and Schlegel, 1846), カワムツ *Candidia temminckii* (Temminck and Schlegel, 1846) およびヌマムツ *Candidia sieboldii* (Temminck and Schlegel, 1846) は、西日本の河川や湖沼・池沼に生息する身近な淡水魚である (細谷, 2019)。これら3種は、以前はオイカワ属 (*Zacco*) に分類されていたが、形態と分子系統解析の結果に基づき、現在ではオイカワがハス属 (*Opsariichthys*) に、カワムツとヌマムツがカワムツ属 (*Candidia*) に分類されている (細谷, 2013)。オイカワとカワムツ、ヌマムツの3種が同所的に生息している河川では、カワムツ属魚類2種 (カワムツおよびヌマムツ) は交雑しないとされているが (Okazaki et al., 1991)、オイカワ

とカワムツ属2種の間では交雑が起こることが知られている。これまでに、オイカワとカワムツの交雑個体 (荒尾・下山, 2006; 松岡ほか, 2017) およびオイカワとヌマムツの交雑個体 (酒井ほか, 1992; 加藤, 2004; 松岡ほか, 2017) が報告されている。オイカワとヌマムツの交雑個体では、生殖腺が未発達であることが示されており (酒井ほか, 1992; 松岡ほか, 2017)、繁殖能力を持たず雑種第1世代 (F<sub>1</sub>) のみであると考えられている。これまでの先行研究では、形態的特徴のみあるいは形態的特徴に加えて母系遺伝をするミトコンドリア DNA 解析により交雑個体の判定がなされている。しかし、オイカワにおいて交雑個体と類似する変異個体が出現する可能性があり、形態的特徴による交雑の判断には注意が必要であることが報告されている (柳生ほか, 2019)。また、形態的特徴からオイカワ × カワムツの交雑個体とオイカワ × ヌマムツの交雑個体を区別するのは一般的に困難であると考えられる。さらに、ミトコンドリア DNA 解析からは交雑個体の母種しか特定することができない。交雑個体の父種を含めた両親種をより詳しく明らかにするには、両性遺伝をする核 DNA の解析も併せて行う必要がある。そこで本研究では、オイカワとカワムツ属魚類2種が同所的に分布する河川から得られた交雑が疑われる個体について、ミトコンドリアと核の DNA 解析に基づき、両親種の特定を行った。

### 材料と方法

**供試魚** 交雑が疑われる1個体 (Hybrid)、この個体の両親種と考えられるオイカワ2個体 (DNA 解析における *Op\_01* と *Op\_02*)、ヌマムツ2個体 (*Cs\_01* と *Cs\_02*)、カワムツ2個体 (*Ct\_01* と *Ct\_02*) を用いた。Hybrid と他の3種の個体 (*Op\_01*, *Cs\_01*, *Ct\_01*) の写真を Fig. 1 に示した。これらは、2024年1月から2月にかけて岐阜県長良川支流の伊自良川ならびに近隣の水路において、遊漁券を購入した上で著者の只野が釣獲した。後述のDNA解析のため、これらの個体の鱭の一部を99%エタノールに入れ-20°Cで冷凍保存した。供試魚は、徳島県立博物館所蔵魚類標本 (TKPM-P) として登録・収蔵した。標本情報



Fig. 1. Photographs of the (A) putative hybrid of *Opsariichthys platypus* and *Candidia sieboldii* (Hybrid: TKPM-P 27196, 83.79 mm standard length), (B) *O. platypus* (*Op\_01*: TKPM-P 27197, 77.43 mm standard length), (C) *C. sieboldii* (*Cs\_01*: TKPM-P 27198, 80.49 mm standard length), and (D) *C. temminckii* (*Ct\_01*: TKPM-P 27200, 81.35 mm standard length) collected from Gifu Prefecture, Japan.

は以下のとおり。

Hybrid: TKPM-P 27196, 1 個体, 標準体長 83.79 mm, 岐阜市岩利, 伊自良川, 2024 年 1 月 2 日。オイカワ *Opsariichthys platypus*: TKPM-P 27197, 2 個体, 標準体長 64.33 (DNA 解析における *Op\_02*) –77.43 (*Op\_01*) mm, 山県市大森, 伊自良川, 2024 年 1 月 24 日。ヌマムツ *Candidia sieboldii*: TKPM-P 27198, 1 個体 (DNA 解析における *Ct\_01*), 標準体長 80.49 mm, 2024 年 1 月 16 日, 山県市大森, 伊自良川に流入する水路; TKPM-P 27199, 1

個体 (*Ct\_02*), 標準体長 66.02 mm, 2024 年 2 月 11 日, 山県市大森, 伊自良川に流入する水路。カワムツ *Candidia temminckii*: TKPM-P 27200, 2 個体, 標準体長 79.48 (*Ct\_02*) –81.35 (*Ct\_01*) mm, 岐阜市岩利, 伊自良川, 2024 年 1 月 5 日。

**形態計数および計測** 魚体の計数・計測方法は, 中坊・中山 (2013) に従い, 計数・計測項目は松岡ほか (2017) を参考に, 側線上方鱗数 (scales above lateral line), 臀鰭分岐軟条数 (branched anal-fin rays), 全長 (total length), 標準体長 (standard length), 頭長 (head length), 体高 (body depth), 眼径 (eye diameter) とし, Hybrid のみ, 側線鱗数 (lateral-line scales) も計数した。計測については, デジタルノギスを用いて 0.01 mm 単位までとし, 頭長, 体高, 眼径は標準体長に対する比率を算出した。計数・計測については, 氷殺後にホルマリン水溶液などで固定せずに実施した。

**DNA 解析** 各個体の鱗から, DNeasy Blood & Tissue Kit (キアゲン社) を使用して, 製品のプロトコルに従い DNA を抽出した。Hybrid の母種を明らかにするために, ミトコンドリア DNA の cytochrome *b* (*cytb*) 領域を PCR 法により増幅し塩基配列 (ハプロタイプ) を決定した。*cytb* 領域の増幅に使用したプライマーセットは, L14690-Cb-AH (5'-GGT CAT AAT TCT TGC TCG GA-3') と H15913-Thr-AH (5'-CCG ATC TTC GGA TTA CAA GAC CG-3') (Kitanishi et al., 2016) である。また, 魚類の分子系統解析で使用される核 DNA の interphotoreceptor retinoid-binding protein (IRBP) 遺伝子と rhodopsin (RH) 遺伝子の部分塩基配列も併せて決定し, Hybrid の父種の特定を試みた。IRBP 遺伝子の増幅では, IRBP 76F (5'-CTT RIT GTG GAT ATG GCA AAA AT-3') と IRBP 1162R (5'-TGG TGG WCT TYA GGC ACT TGT-3') (Chen et al., 2008) のプライマーセットを使用し PCR を行った。RH 遺伝子では, RH 193F (5'-CNT ATG AAT AYC CTC AGT ACT ACC-3') と RH 1039R (5'-TGC TTG TTC ATG CAG ATG TAG A-3') (Chen et al., 2003) のプライマーセットを用いた。すべての PCR において,

Table 1. Morphometrics of seven individuals used in this study.

	Hybrid TKPM-P 27196	<i>Opsariichthys platypus</i>		<i>Candidia sieboldii</i>		<i>Candidia temminckii</i>	
		<i>Op_01</i> TKPM-P 27197	<i>Op_02</i>	<i>Cs_01</i> TKPM-P 27198	<i>Cs_02</i> TKPM-P 27199	<i>Ct_01</i> TKPM-P 27200	<i>Ct_02</i>
Total length (mm)	101.67	92.96	78.75	97.94	79.73	97.15	96.10
Standard length (mm)	83.79	77.43	64.33	80.49	66.02	81.35	79.48
% of standard length							
Head length	25.2	25.4	25.5	27.3	26.7	28.0	25.8
Body depth	20.3	19.0	17.9	21.2	18.9	20.6	20.4
Eye diameter	7.0	7.5	7.7	7.1	8.2	8.5	7.8
Scales above lateral line	10	8	8	13	13	12	10
Branched anal-fin rays	9	9	9	9	9	10	10
Lateral-line scales	47	—	—	—	—	—	—

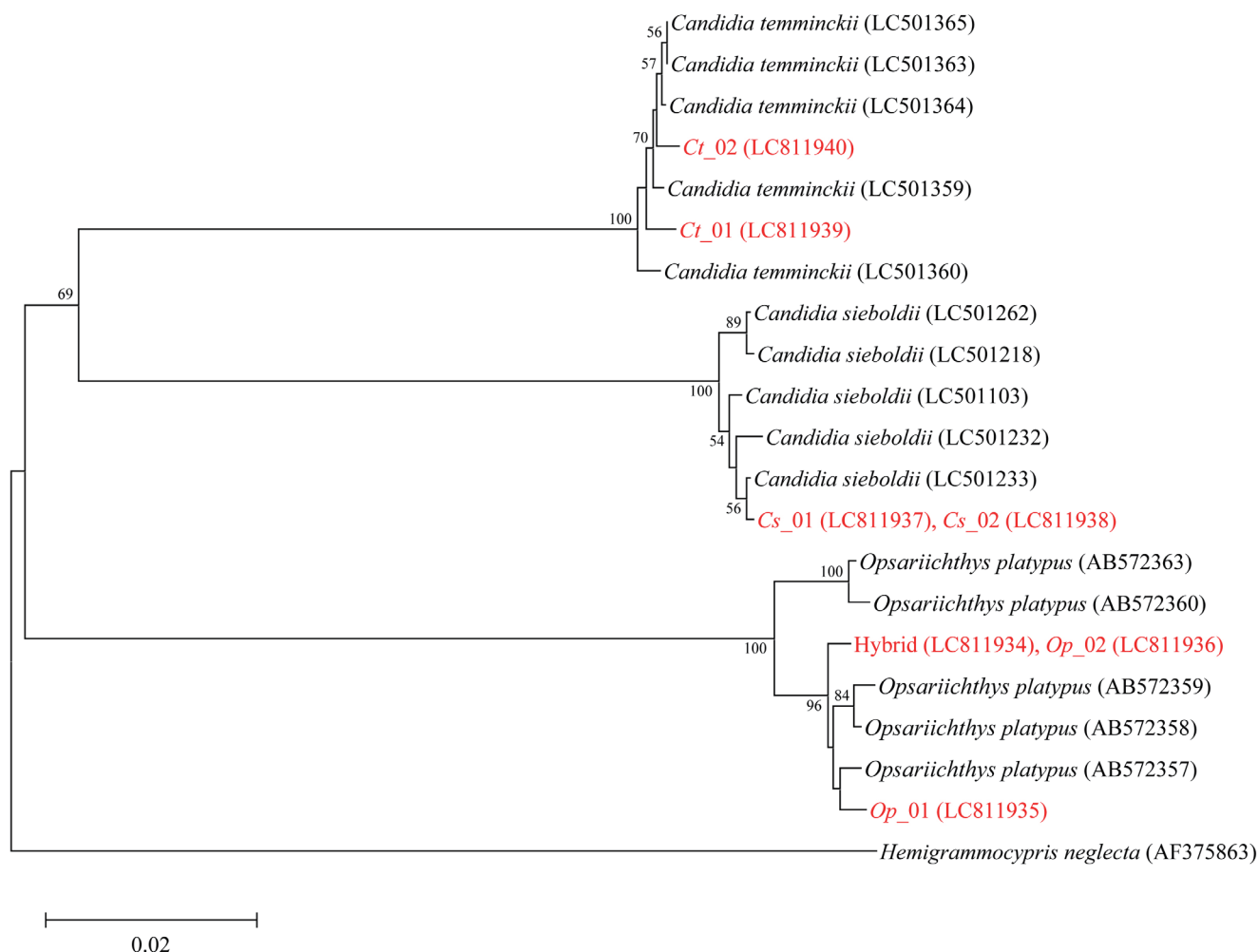


Fig. 2. Neighbor-joining tree created using the  $p$ -distances among mitochondrial DNA cytochrome  $b$  haplotypes (1,134 base pairs). Haplotypes detected in this study are indicated in red. GenBank accession numbers for haplotypes are indicated in parentheses. Bootstrap values  $>50\%$  are shown for each node.

AmpliTaq Gold DNA ポリメラーゼ(サーモフィッシャー社)を使用し、抽出したDNAは分光光度計による濃度測定後に15 ng/ $\mu$ lに調整し鋳型DNAとした。反応条件は、95°C 10分間の後、95°C 1分の熱変性、55°C 1分のアニーリング、72°C 1分の伸長反応を35サイクル行い、最後に72°C 1分とした。PCR産物を3%アガロースゲルによる電気泳動で確認し、ExoSAP-IT PCR Product Cleanup Reagent(サーモフィッシャー社)により製品のプロトコルに従い精製した。BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit(サーモフィッシャー社)とPCR時と同様の2つのプライマーをそれぞれ用い、シーケンス反応を行った。塩基配列の決定には、ABI 3500xL Genetic Analyzer(サーモフィッシャー社)を使用した。個体ごとに得られた両鎖の塩基配列は、結合させた後に解析データとした。cytb領域のハプロタイプについては、MEGA11(Tamura et al., 2021)を用い、 $p$ -distanceと近隣結合法による系統樹を作成した。系統樹の作成には、National Center for Biotechnology Information(NCBI)に登録されている既報のオイカワ(accession no. AB572357–572360, AB572363)、ヌマムツ(LC501103, LC501218, LC501232, LC501233, LC501262)、カワムツ(LC501359,

LC501360, LC501363–501365)のハプロタイプも加えた。なお、外群としてカワバタモロコ *Hemigrammocypris neglecta* (Stieler, 1907) (AF375863)のハプロタイプを用いた。各枝の信頼性は、1,000回のブートストラップ検定により推定した。本研究で得られた塩基配列は、日本DNAデータベース(DDBJ)に登録した(cytb領域: accession no. LC811934–811940, IRBP遺伝子: LC811941–811947, RH遺伝子: LC811948–811954)。

## 結果と考察

形態計測の結果をTable 1に示した。Hybridの標準体長に対する頭長の比率は25.2%で、オイカワ2個体の平均値25.5%とより近い値を示した。標準体長に対する体高は20.3%で、ヌマムツ2個体とカワムツ2個体の平均値(20.1%ならびに20.5%)により近かった。標準体長に対する眼径は7.0%で他の3種よりも低い値であった。側線上方鱗数は10でオイカワとカワムツ属2種の間であり、加藤(2004)によるオイカワ×ヌマムツの交雑個体と一致していたが、松岡ほか(2017)によるオイカワ×ヌマムツの交雑個体の12とオイカワ×カワムツの交雑個体の11よりも少な

かった。臀鰭分岐軟条数は9でオイカワおよびヌマムツ、松岡ほか（2017）によるオイカワ×ヌマムツの交雑個体、荒尾・下山（2006）によるオイカワ×カワムツの交雑個体と一致していた。オイカワ、ヌマムツ、カワムツの側線鱗数は、それぞれ43–48、53–60、43–51とされている（細谷，2013）。Hybridの側線鱗数は47であり、オイカワならびにカワムツの範囲内に含まれた。Hybridでは、胸鰭と腹鰭の前縁は朱色であることが確認され、これはオイカワならびにヌマムツの特徴と同様であり、松岡ほか（2017）によるオイカワ×ヌマムツの交雑個体とも一致していた。

ミトコンドリア DNA の *cytb* 領域では、1,134塩基対を決定した。Hybridのハプロタイプは、本研究で用いたオイカワ2個体のうちの1個体 (*Op\_02*) と完全に一致した。さらに、NCBIに登録されているオイカワの在来の東日本

系統のハプロタイプ（accession no. AB572354, AB572357, AB572358: Takamura and Nakahara, 2015）と最も高い相同性（99.5%）を示した。オイカワ2個体とカワムツ2個体からは、それぞれ異なるハプロタイプが検出されたが、ヌマムツ2個体のハプロタイプは同一であった。ハプロタイプ間の関係を示す系統樹では、オイカワ、ヌマムツ、カワムツが種ごとに個別のクラスターを形成し、Hybridのハプロタイプはオイカワのクラスターに含まれた（Fig. 2）。母系遺伝をするミトコンドリア DNA の解析結果は、HybridがF<sub>1</sub>とすれば、母種はオイカワであることを示していた。

核 DNA の IRBP 遺伝子では、737塩基対を決定し34の変異サイトが検出された（Table 2）。同種の2個体間では、オイカワで1カ所 [35番のGとR (A/G)] とカワムツで1カ所 [398番のK (G/T) とG] の変異サイトの違いがみ

Table 2. Variable nucleotide positions of partial IRBP gene (737 base pairs) detected in a hybrid and its candidates of parental species.

Species	Accession no.	Variable position																
		17	35	54*	59	62	101*	104	113	125	133*	134	164	189	191	277*	294	302*
<i>Op</i> ( <i>Op_01</i> )	LC811942	G	G	A	C	C	G	T	Y	G	C	R	G	R	A	A	G	T
<i>Op</i> ( <i>Op_02</i> )	LC811943	G	R	A	C	C	G	T	Y	G	C	R	G	R	A	A	G	T
Hybrid	LC811941	S	K	W	Y	Y	K	W	C	S	C	G	K	A	M	A	G	T
<i>Cs</i> ( <i>Cs_01</i> )	LC811944	C	T	T	T	T	T	A	C	C	C	G	T	A	C	A	G	T
<i>Cs</i> ( <i>Cs_02</i> )	LC811945	C	T	T	T	T	T	A	C	C	C	G	T	A	C	A	G	T
<i>Ct</i> ( <i>Ct_01</i> )	LC811946	C	T	A	T	T	G	A	C	C	A	G	T	A	C	T	R	A
<i>Ct</i> ( <i>Ct_02</i> )	LC811947	C	T	A	T	T	G	A	C	C	A	G	T	A	C	T	R	A

Species	Accession no.	Variable position																
		305	359	372*	381	383*	398	506	518	560	601*	604*	615*	650	662*	694	698*	713
<i>Op</i> ( <i>Op_01</i> )	LC811942	C	T	C	C	G	G	C	T	A	T	G	G	G	T	C	A	T
<i>Op</i> ( <i>Op_02</i> )	LC811943	C	T	C	C	G	G	C	T	A	T	G	G	G	T	C	A	T
Hybrid	LC811941	Y	Y	S	Y	G	G	Y	T	M	Y	R	R	K	T	M	M	Y
<i>Cs</i> ( <i>Cs_01</i> )	LC811944	T	C	G	T	G	G	T	T	C	C	A	A	T	T	A	C	C
<i>Cs</i> ( <i>Cs_02</i> )	LC811945	T	C	G	T	G	G	T	T	C	C	A	A	T	T	A	C	C
<i>Ct</i> ( <i>Ct_01</i> )	LC811946	T	C	C	T	A	K	T	K	C	T	C	G	T	A	A	A	C
<i>Ct</i> ( <i>Ct_02</i> )	LC811947	T	C	C	T	A	G	T	K	C	T	C	G	T	A	A	A	C

*Op* (*Opsariichthys platypus*), *Cs* (*Candidia sieboldii*), *Ct* (*Candidia temminckii*); R (A/G), M (A/C), W(A/T), S(C/G), Y(C/T), K(G/T); \* indicates that parental species of Hybrid are *Op* and *Cs*.

Table 3. Variable nucleotide positions of partial RH gene (512 base pairs) detected in a hybrid and its candidates of parental species.

Species	Accession no.	Variable position											
		18	24	33	45	99	112	127	171	174	207	283	286
<i>Op</i> ( <i>Op_01</i> )	LC811949	C	G	C	C	G	T	K	C	A	C	G	A
<i>Op</i> ( <i>Op_02</i> )	LC811950	C	G	C	C	G	T	K	C	A	C	G	A
Hybrid	LC811948	Y	R	Y	C	S	W	K	Y	M	Y	R	R
<i>Cs</i> ( <i>Cs_01</i> )	LC811951	T	A	T	Y	C	A	T	T	C	T	A	G
<i>Cs</i> ( <i>Cs_02</i> )	LC811952	T	A	T	C	C	A	T	T	C	T	A	G
<i>Ct</i> ( <i>Ct_01</i> )	LC811953	T	A	T	C	C	A	T	T	C	T	A	G
<i>Ct</i> ( <i>Ct_02</i> )	LC811954	T	A	T	C	C	A	T	T	C	T	A	G

Species	Accession no.	Variable position											
		288	306	315	330	336	363	372	402*	430	431	432	444
<i>Op</i> ( <i>Op_01</i> )	LC811949	C	C	G	C	C	A	C	C	A	C	A	C
<i>Op</i> ( <i>Op_02</i> )	LC811950	C	C	G	C	C	A	C	C	A	C	A	C
Hybrid	LC811948	Y	Y	S	Y	Y	R	Y	C	M	Y	M	Y
<i>Cs</i> ( <i>Cs_01</i> )	LC811951	T	T	C	T	T	G	T	C	C	T	C	T
<i>Cs</i> ( <i>Cs_02</i> )	LC811952	T	T	C	T	T	G	T	C	C	T	C	T
<i>Ct</i> ( <i>Ct_01</i> )	LC811953	T	T	C	T	T	G	T	G	C	T	C	T
<i>Ct</i> ( <i>Ct_02</i> )	LC811954	T	T	C	T	T	G	T	G	C	T	C	T

*Op* (*Opsariichthys platypus*), *Cs* (*Candidia sieboldii*), *Ct* (*Candidia temminckii*); R (A/G), M (A/C), W(A/T), S(C/G), Y(C/T), K(G/T); \* indicates that parental species of Hybrid are *Op* and *Cs*.

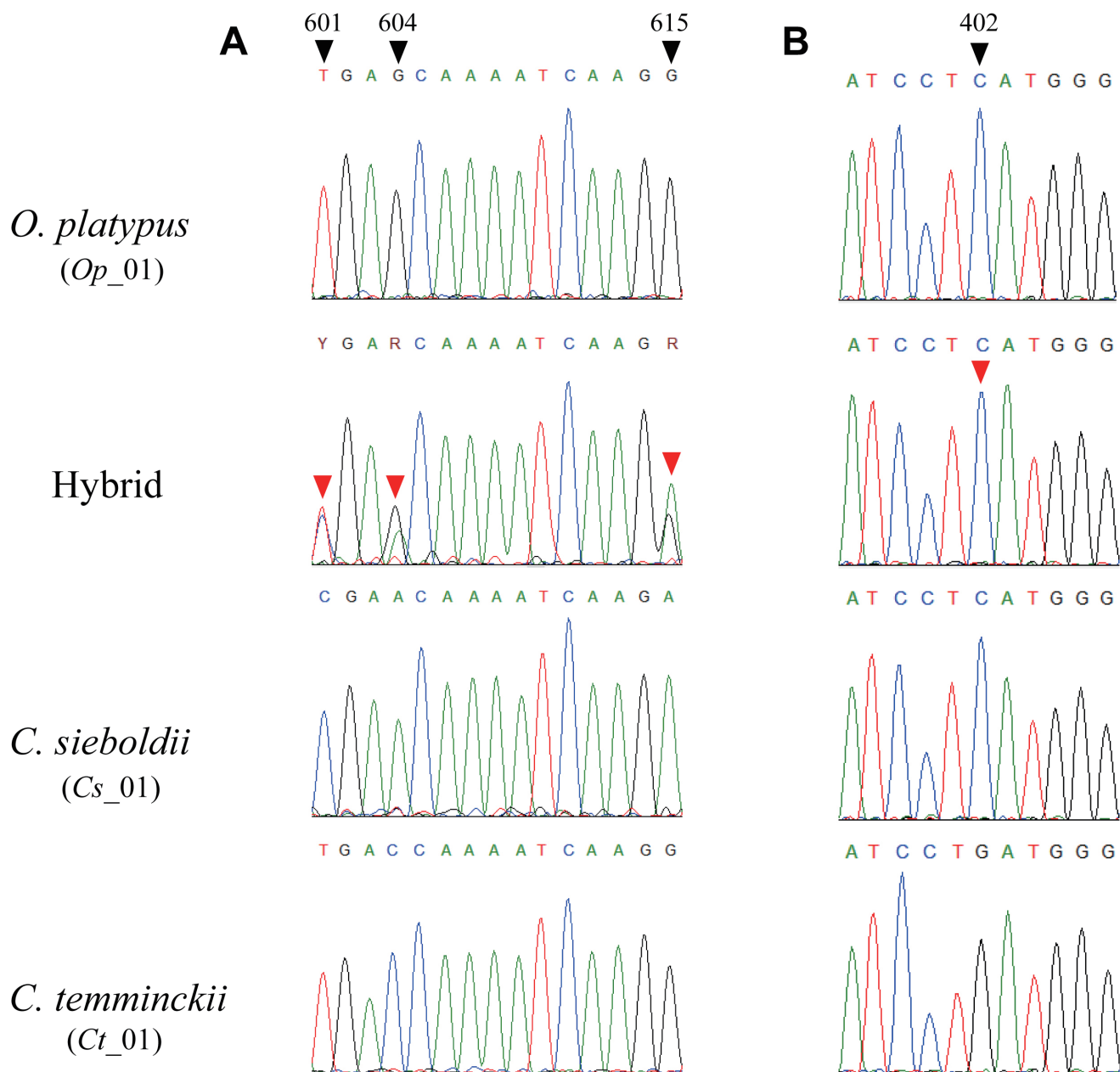


Fig. 3. Electropherograms of the partial sequences of (A) interphotoreceptor retinoid-binding protein (IRBP) and (B) rhodopsin (RH) genes from *Opsariichthys platypus* (Op\_01), Hybrid, *Candidia sieboldii* (Cs\_01), and *C. temminckii* (Ct\_01). Black arrowheads indicate the variable nucleotide positions (base pairs) (see Tables 1 and 2). Red arrowheads indicate that the parental species of Hybrid are *O. platypus* and *C. sieboldii*.

られ、ヌマムツでは個体間の変異はみられなかった。また、オイカワでは 35 番の R (A/G) や 113 番の Y (C/T) など計 4 カ所、カワムツでは 294 番の R (A/G) や 398 番の K (G/T) など計 3 カ所、ヘテロ型のサイトが検出されたが、これらは種内の多型であると考えられる。Hybrid がオイカワを母種とする F<sub>1</sub> であるとした場合、父種の特定のためには、ヌマムツとカワムツで塩基が異なるサイトに着目する必要がある。このようなサイトは 34 カ所中 12 カ所存在しており、すべてのケースで交雑個体の父種はヌマムツであることを示していた。例えば変異サイト 601 番、604 番、615 番では、Hybrid のシーケンスの波形はオイカワとヌマムツのヘテロ型を示していた (Fig. 3A)。

RH 遺伝子の解析では、Hybrid において RH 193F プラ

イマーを用いたシーケンス反応から正確な配列を得ることができなかった。そのため、増幅した約 850 塩基対のうち、RH 1039R プライマーによって得られた 512 塩基対の塩基配列を解析した (Table 3)。オイカワ 2 個体とカワムツ 2 個体については、それぞれ種内の個体変異はみられなかったが、ヌマムツ 2 個体間では 1 カ所 [45 番の Y (C/T) と C] で個体間の変異がみられた。オイカワの 127 番の K (G/T) とヌマムツの 45 番の Y (C/T) のヘテロ型は、種内の多型であると考えられる。RH 遺伝子 7 個体から合計で 24 の変異サイトが検出されたが、ヌマムツとカワムツで塩基が完全に異なるのは 402 番の 1 カ所のみであった。402 番では、Hybrid は C/C のホモ型でありオイカワの C とヌマムツの C に由来すると考えられる (Fig. 3B)。もしオイカ

ワとカワムツの交雑の場合は、ヘテロ型の S (C/G) となるものと考えられる。以上のように、核 DNA の 2 つの遺伝子の解析結果から、Hybrid はオイカワとヌマムツの雑種であり、ミトコンドリア DNA の系統からオイカワを母種とすることが明らかとなった。

本研究で解析したのは 2 種類の核遺伝子座のみであり、F<sub>2</sub> や戻し交雑による個体であっても両方の遺伝子座がオイカワ由来の対立遺伝子とヌマムツ由来の対立遺伝子のヘテロ型となることは考えられる。しかし、オイカワとヌマムツの F<sub>1</sub> では、生殖腺が未発達な状態であるとされており、不稔であると考えられている (酒井ほか, 1992; 松岡ほか, 2017)。そのため、F<sub>1</sub> 同士の交配や F<sub>1</sub> と両親種との間で戻し交雑が起こる可能性は低い。したがって、本研究の Hybrid は、ミトコンドリアと核の DNA 解析の結果から、オイカワ雌とヌマムツ雄の交配で生じた F<sub>1</sub> であると推測される。これまで、オイカワとカワムツ属魚類 2 種間の交雑個体について DNA 解析が行われた例数は少ないが、松岡ほか (2017) によるミトコンドリア DNA の解析では、オイカワ × ヌマムツならびにオイカワ × カワムツの両方の交雑個体 (それぞれ 1 個体ずつ) で母種がともにオイカワであることが報告されており、本研究のオイカワ × ヌマムツの交雑個体でも同様の結果であった。これらの事例から、オイカワ雌とカワムツ属雄の間での方向性のある交雑が生じやすい可能性が示される。今後、交雑の方向性を詳細に明らかにするには、より多くの交雑個体について核およびミトコンドリア DNA の解析によって確認することが必要である。

## 謝 辞

本研究の DNA 解析にあたり、岐阜大学科学研究基盤センターゲノム研究分野にご協力いただきました。Ichthy 編集委員の井藤大樹氏からは標本登録へのご協力と本稿への有益な助言をいただきました。また、匿名の査読者 2 氏か

らも、本稿に対して有益な助言をいただきました。ここに記して感謝申し上げます。

## 引用文献

- 荒尾一樹・下山淳二. 2006. 愛知県で採集されたオイカワとカワムツの交雑個体. 豊橋市自然史博物館研報, 16: 53–54. [URL](#)
- Chen, W. J., C. Bonillo and G. Lecointre. 2003. Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 262–288.
- Chen, W.-J., M. Miya, K. Saitoh and R. L. Mayden. 2008. Phylogenetic utility of two existing and four novel nuclear gene loci in reconstructing tree of life of ray-finned fishes: the order Cypriniformes (Ostariophysi) as a case study. *Gene*, 423: 125–134.
- 細谷和海. 2013. コイ科, pp. 308–327, 1813–1819. 中坊徹次 (編) 日本産魚類検索 全種の同定. 第 3 版. 東海大学出版会, 秦野.
- 細谷和海. 2019. 山溪ハンディ図鑑 15. 増補改訂 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京. 559 pp.
- 加藤文男. 2004. 福井県におけるオイカワ属魚類の分布と雑種の記録. 福井市自然史博物館研究報告, 51: 15–24. [URL](#)
- Kitanishi, S., A. Hayakawa, K. Takamura, J. Nakajima, Y. Kawaguchi, N. Onikura and T. Mukai. 2016. Phylogeography of *Opsariichthys platypus* in Japan based on mitochondrial DNA sequences. *Ichthyological Research*, 63: 506–518.
- 松岡 悠・平井規央・石井 実. 2017. カワムツ属 2 種とオイカワの交雑個体の形態比較およびミトコンドリア DNA 解析. *地域自然史と保全*, 39: 53–59.
- 中坊徹次・中山耕至. 2013. 魚類概説 第 3 版, pp. 3–30. 中坊徹次 (編) 日本産魚類検索 全種の同定. 第 3 版. 東海大学出版会, 秦野.
- Okazaki, T., M. Watanabe, K. Mizuguchi and K. Hosoya. 1991. Genetic differentiation between two types of dark chub, *Zacco temmincki*, in Japan. *Japanese Journal of Ichthyology*, 38: 133–140. [URL](#)
- 酒井治己・永田昭広・藤岡 豊. 1992. 山口県におけるオイカワ属魚類の分布と雑種の出現. 水産大学校研究報告, 40: 75–82. [URL](#)
- Takamura, K. and M. Nakahara. 2015. Intraspecific invasion occurring in geographically isolated populations of the Japanese cyprinid fish *Zacco platypus*. *Limnology*, 16: 161–170.
- Tamura, K., G. Stecher and S. Kumar. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38: 3022–3027.
- 柳生将之・中村明日加・鈴木湧之介・佐々木 剛. 2019. 天竜川で捕獲されたオイカワの形態変異個体. 伊那谷自然史論集, 20: 27–32. [URL](#)