



## 岐阜県の河川におけるアマゴ／ヤマメ×イワナ雑種の母系判別

田口瑛心<sup>1</sup>・向井貴彦<sup>1</sup>・伊藤健吾<sup>1</sup>

### Author & Article Info

<sup>1</sup> 岐阜大学大学院自然科学技術研究科（岐阜市）  
 ET: a4522023@edu.gifu-u.ac.jp (corresponding author)  
 TM: tmukai@gifu-u.ac.jp  
 KI: joroken@gifu-u.ac.jp

Received 07 December 2022  
 Revised 12 December 2022  
 Accepted 13 December 2022  
 Published 14 December 2022  
 DOI 10.34583/ichthy.27.0\_45

Eishin Taguchi, Takahiko Mukai and Kengo Ito. 2022. Maternal identification of intergeneric hybrids between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* collected from natural environments in Gifu Prefecture, central Japan. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 27: 45–50.

### Abstract

Twenty-four hybrid individuals between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* were collected from 14 sites in three river systems in Gifu Prefecture, Japan. Hybrids were confirmed by body color patterns and polymerase chain reaction (PCR) detection for three loci of species-specific insertions of short interspersed repetitive elements (SINE), a codominant marker of nuclear DNA. Maternal lineages of hybrids were determined using the PCR-RFLP method for partial sequences of mitochondrial control region. These results indicated that 23 individuals were F<sub>1</sub> hybrid (all three SINE loci were heterozygotes), while one individual was F<sub>2</sub> or backcross progeny (two loci were heterozygotes and one locus was homozygote of *S. leucomaenis* alleles). The maternal lineages of almost hybrids (22 of 24 individuals) were *S. leucomaenis* type, and only two hybrids (one F<sub>1</sub> and one putative F<sub>2</sub>) were *O. masou* type.

サクラマス群 *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) は日本の溪流に生息する冷水性サケ科魚類であり、サクラマス群のうち北海道から九州まで日本海側を中心に広く分布するものはヤマメ（サクラマス）*O. m. masou* (Brevoort, 1856)、神奈川県以西の太平洋側および瀬戸内海沿岸に分布するものはアマゴ（サツキマス）*O. m. ishikawae* Jordan and McGregor, 1925 とされている（藤岡, 2018）。サクラマス群とイワナは別属であるが、その雑種が野外の河川で見られることは1920年代から知られており（加藤, 1977）、これまでに多

くの事例が報告されている（疋田, 1963; Honma, 1974; 本間, 1978; 丸山, 1978; 斉藤, 1978; 山本, 1978; 成瀬, 1982; 佐藤, 1982; 関ほか, 1982; 上原, 1998; Sato et al., 2008; 岸・徳原, 2012; 東京都島しょ農林水産総合センター, 2014; 向井ほか, 2015; 井藤・古川, 2021）。これまでの研究では、交雑を促進する要因として、定量的な検証はされていないものの、種苗放流や魚の移動を阻害する河川横断構造物など、人為的な攪乱が指摘される場合が多い（山本, 1978; 佐藤, 1982; 関ほか, 1982; 上原, 1998; 向井ほか, 2015）。サクラマス群とイワナの雑種は生殖腺の発達が著しく悪いために不稔であるとされており（加藤, 1977; 成瀬, 1982; 関ほか, 1982; 向井, 2017）、交雑は両親種の繁殖の失敗を意味すると考えられる。特に、配偶子への投資が大きいとされる母種への影響は大きいと考えられる（Wirtz, 1999; 小関・Fleming, 2004）。そのため、水産資源の管理や絶滅危惧種の保全においては、交雑の頻度や雑種の母種および父種を特定することが重要である。しかし、上記の先行研究のうち遺伝子解析が実施されたのは、東京都、岐阜県、奈良県の各1地点および徳島県の2地点、計5地点に限定されている（Sato et al., 2008; 東京都島しょ農林水産総合センター, 2014; 向井ほか, 2015; 井藤・古川, 2021）。同一地点において複数の個体が採集されていたとしても、単年度の調査の場合は1度の交雑によって生じた同腹の個体の可能性がある。そのため、交雑の方向性を定量的に検討するためには、多くの地点で独立に生じた雑種を解析することが望ましい。そこで本研究では、岐阜県内の多数の河川で採集されたサクラマス群とイワナの雑種について、遺伝子解析による母系判別を行い、交雑の方向性を検討した。

### 材料と方法

**供試魚** 岐阜県の本曾川水系、長良川水系、神通川水系のサクラマス群とイワナが混棲する14地点（St. A–N）（Fig. 1）において、エレクトロフィッシャー（LR-24型、Smith-Root社）を用いて採集された両種の雑種と考えられる個体（後述）の鱗サンプルを収集した。岐阜県のサク

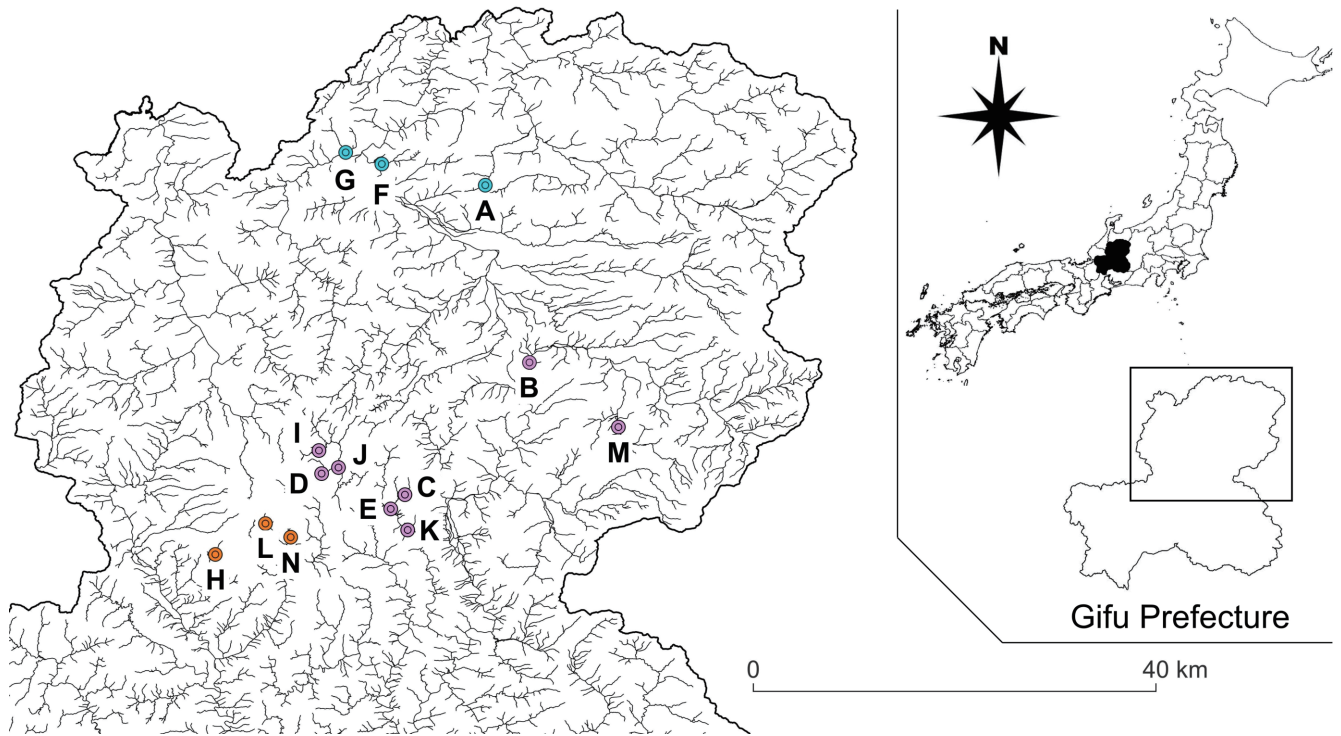


Fig. 1. Sampling sites of hybrid individuals between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis*. Each letter of the alphabet indicates the name of a sampling site. Purple, Kiso River system; orange, Nagara River system; and light blue, Jinzu River system. This map was created using [QGIS 3.26](#). The [administrative areas dataset](#) and the [island water dataset](#) were obtained from digital national land information.

ラマス群については、日本海側の水系にヤマメ、太平洋側の水系にアマゴが分布するとされるが（向井，2017），本研究では両地域の水系を対象とした。また，日本海側の水系の一部調査地では，ヤマメの生息域にアマゴの放流歴が

あり，交雑などの人為的な影響が生じている（北西ほか，2017）。そこで，本研究ではアマゴとヤマメを区別せずに扱い，「アマゴ／ヤマメ」もしくは「サクラマス群」と表記する。イワナに関しても，岐阜県にはニッコウイワナ

Table 1. Samples of hybrid individuals between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* collected from 14 sites of three river systems in Gifu Prefecture, Japan.

| ID. | Date       | Site | mtDNA                 | Fork length (mm) | Wet weight (g) | River system |
|-----|------------|------|-----------------------|------------------|----------------|--------------|
| 1   | 2011/9/13  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 89               | 7.0            | Jinzu        |
| 2   | 2011/9/13  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 95               | 9.2            | Jinzu        |
| 3   | 2011/9/13  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 90               | 8.6            | Jinzu        |
| 4   | 2011/9/14  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 94               | 8.5            | Jinzu        |
| 5   | 2011/9/14  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 88               | 7.0            | Jinzu        |
| 6   | 2011/9/15  | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 77               | 4.5            | Jinzu        |
| 7   | 2012/6/3   | B    | <i>S. leucomaenis</i> | 165              | 60.6           | Kiso         |
| 8   | 2012/8/2   | A    | <i>S. leucomaenis</i> | 136              | 26.8           | Jinzu        |
| 9   | 2012/8/23  | C    | <i>S. leucomaenis</i> | 111              | 14.1           | Kiso         |
| 10  | 2012/8/28  | D    | <i>S. leucomaenis</i> | 80               | 5.4            | Kiso         |
| 11  | 2012/9/12  | E    | <i>S. leucomaenis</i> | —                | —              | Kiso         |
| 12  | 2012/9/12  | E    | <i>S. leucomaenis</i> | —                | —              | Kiso         |
| 13  | 2012/9/12  | E    | <i>S. leucomaenis</i> | —                | —              | Kiso         |
| 14  | 2012/11/15 | F    | <i>S. leucomaenis</i> | 129              | 22.7           | Jinzu        |
| 15  | 2012/11/19 | G    | <i>S. leucomaenis</i> | 102              | —              | Jinzu        |
| 16  | 2012/11/19 | G    | <i>O. masou</i>       | 143              | —              | Jinzu        |
| 17  | 2021/2/21  | H    | <i>O. masou</i>       | 149              | 35.4           | Nagara       |
| 18  | 2021/5/25  | I    | <i>S. leucomaenis</i> | 42               | 0.7            | Kiso         |
| 19  | 2021/6/10  | J    | <i>S. leucomaenis</i> | 61               | 2.3            | Kiso         |
| 20  | 2021/6/14  | K    | <i>S. leucomaenis</i> | 120              | 20.0           | Kiso         |
| 21  | 2021/6/14  | K    | <i>S. leucomaenis</i> | 182              | 65.6           | Kiso         |
| 22  | 2021/10/20 | L    | <i>S. leucomaenis</i> | 89               | 7.0            | Nagara       |
| 23  | 2021/11/1  | M    | <i>S. leucomaenis</i> | 162              | 46.0           | Kiso         |
| 24  | 2022/9/25  | N    | <i>S. leucomaenis</i> | 118              | —              | Nagara       |

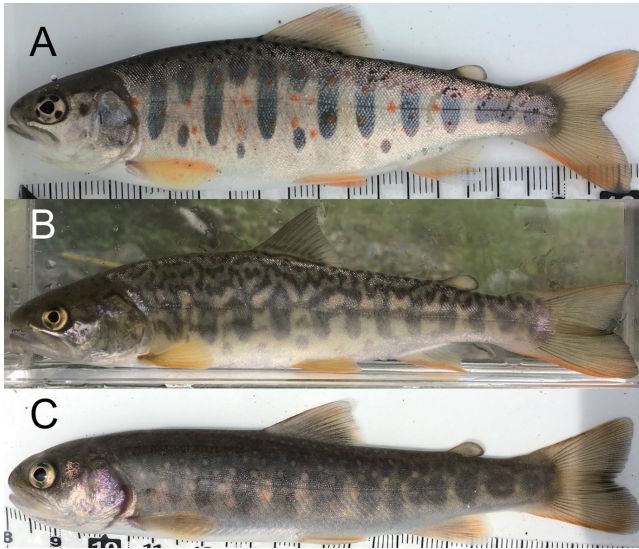


Fig. 2. Photographs of (A) *Oncorhynchus masou*, 98 mm folk length, (B) hybrid between *Salvelinus leucomaenis* female × *O. masou* male, 182 mm folk length, and (C) *S. leucomaenis*, 123 mm folk length. All photographs were taken in Gifu Prefecture, Japan. Dorsal surface of the hybrid with a peculiar worm-eaten pattern.

*Salvelinus leucomaenis pluvius* (Hilgendorf, 1876) とヤマトイワナ *S. l. japonicus* Oshima, 1961 が生息しているが、各地で放流が行われたことで亜種の区別が困難である地域が多いため（向井, 2017）、本稿では区別せずに「イワナ」と表記する。

**雑種の判別** 人工交配により作出したアマゴ／ヤマメとイワナの雑種の背部には特有の虫食い状斑紋が現れることが知られており（服部, 1991；須藤ほか, 2000）、自然下で採集された雑種においても同様の斑紋が現れることが確認されている（足田, 1963；関ほか, 1982；加藤, 1977；Honma, 1974；本間, 1978；斉藤, 1978；山本, 1978；成瀬, 1982；佐藤, 1982；上原, 1998；向井ほか, 2015；井藤・古川, 2021；本研究, Fig. 2）。このことから背部の斑紋に基づき雑種かどうかの一次判別を現地で実施した。雑種と判別した個体は、FA-100（DS ファーマアニマルヘルス社）を用いて麻酔した後、脂鰭または尾鰭の一部を採取した。採取した鰭サンプルは 99% エタノール中で保存した。なお、雑種と判別されなかった個体については鰭を採取せず、採集した個体は雑種かどうかにかかわらず現地で再放流した。

背部の斑紋に基づいて雑種と考えられた個体は、向井ほか（2015）に従って核 DNA の共優性マーカーである SINE（短鎖散在反復配列：short interspersed repetitive elements）の種特異的な挿入を PCR で検出して、雑種であることを確認した。

DNA 抽出は、DNeasy Blood & Tissue Kit（キアゲン社）を用いて行い、アマゴ／ヤマメとイワナを識別できる 3 種類の SINE 遺伝子座（Hpa-461, 423, 445）の PCR を行った。

各遺伝子座の増幅用プライマーセットは Murata et al. (1996) によって設計されたものを用い、OneTaq Quick-Load 2X Master Mix with Standard Buffer（ニューイングランドバイオラボ社）を使用して 94°C 30 秒間の熱変性後、94°C 30 秒、55°C 1 分、68°C 1 分の温度サイクルを 35 回繰り返し、68°C 5 分間の最終伸長を行った。増幅産物は常法に従って TAE バッファーを用いて 2% アガロースで電気泳動後、SYBR™ Green I Nucleic Acid Gel Stain（タカラバイオ社）で染色し、デジタルカメラで撮影した。

背部の斑紋と SINE の遺伝子型から雑種と判別されたサンプルは、PCR-RFLP 法によってミトコンドリア DNA (mtDNA) の系統を判別した。プライマーセットは L15927-Thr (5'-AGA GCG TCG GTC TTG TAA KCC G-3') (Miya and Nishida, 2000) と H16484-CR (5'-GAG CCA AAT GCM AGG AAT ARW TCA-3') (Inoue et al., 2005) を使用して mtDNA の調節領域を増幅した。PCR は SINE 遺伝子座と同様に行った。アマゴ／ヤマメとイワナの mtDNA を判別するための制限酵素は、向井ほか（2015）で決定された塩基配列（国際塩基配列データベース INSDC 登録番号 LC043132–LC043135）に基づいて、両種で異なる切断パターンが得られる *Afa* I（認識配列 GTAC；タカラバイオ社）を使用した。なお、岐阜県各地で採集したアマゴ／ヤマメ 50 個体とイワナ 22 個体を用いて、両種の mtDNA が *Afa* I によって判別できることを事前に確認した。制限酵素の反応は、付属のプロトコルに従って行い、SINE 遺伝子座と同様に電気泳動と染色を行った後、デジタルカメラで撮影して記録した。

## 結 果

本研究では、木曾川水系、長良川水系、神通川水系の計 14 地点（St. A–N）から、背部の斑紋に基づきアマゴ／ヤマメとイワナの雑種と考えられる 24 個体（ID. 1–24）の鰭サンプルを収集した（Table 1, Fig. 1）。これらの個体について、3 種類の SINE 遺伝子座（Hpa-461, 423, 445）のすべてにおいてヘテロ接合の遺伝子型を示したのは 23 個体（ID. 1–15, 17–24）であった。この 23 個体の母系を PCR-RFLP 法を用いて判別した結果、22 個体（ID. 1–15, 18–24）の mtDNA はイワナ由来、1 個体（ID. 17）はアマゴ／ヤマメ由来であった。残りの 1 個体（ID. 16）の電気泳動像は、3 種類の SINE 遺伝子座のうち Hpa-423 と 445 はアマゴ／ヤマメ型アリルとイワナ型アリルのヘテロ接合、Hpa-461 はイワナ型アリルのホモ接合のパターンを示した（Fig. 3）。この個体の mtDNA はアマゴ／ヤマメ由来と判別された（Fig. 4）。

複数個体の雑種が採集されたのは、St. A（7 個体）、St. E（3 個体）、St. G および K（各 2 個体）の 4 地点であり、その他の 10 地点では各 1 個体が採集された。複数の雑種



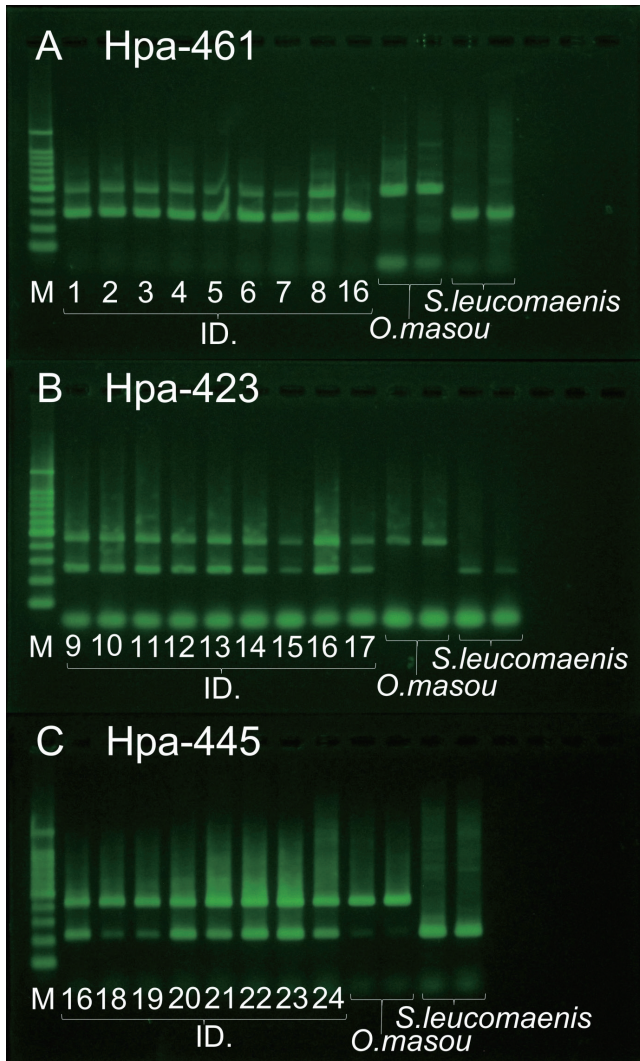


Fig. 3. Agarose gel electrophoresis patterns of PCR amplified orthologous loci of (A) Hpa-461, (B) Hpa-423, and (C) Hpa-445. Hpa-461, Hpa-423, and Hpa-445 are short interspersed repetitive elements (SINEs) with insertions in *Oncorhynchus* and without insertions in *Salvelinus* (Murata et al., 1996). All samples of individuals suspected to be hybrids between *O. masou* and *S. leucomaenis*, except for ID. 16, showing heterozygous genotypes with and without SINE insertions at the three loci.

が採集された4地点のうち、St. A, E および K はすべての個体の母系がイワナと判別されたが、St. G の雑種の母系は1個体がイワナ、もう1個体がアマゴ/ヤマメと判別された。

## 考 察

**交雑の方向性** アマゴ/ヤマメとイワナの属間雑種の母系判別を行った先行研究のうち、3事例4地点では母系がイワナ (Sato et al., 2008; 東京都島しょ農林水産総合センター, 2014; 井藤・古川, 2021), 1事例1地点では母系がアマゴ/ヤマメであった (向井ほか, 2015)。しかし、これらの事例では、それぞれの研究において1地点または少数の地点の限定的な区間だけが対象とされており、個々の事例における雑種は1回または少数回の親世代の異種間

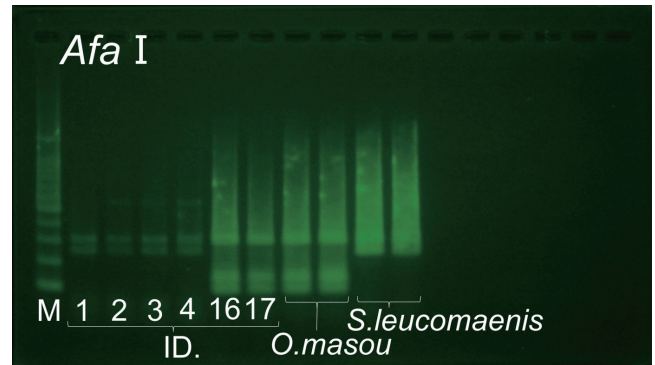


Fig. 4. Agarose gel electrophoresis patterns of PCR-RFLP. mtDNA fragment lengths of ID. 16 and 17 matched those of *Oncorhynchus masou*. The mtDNA fragment of the other hybrid individuals matched with that of *Salvelinus leucomaenis*.

の配偶行動に由来する可能性がある。一方、本研究で遺伝子解析に使用した雑種は、St. A, E および K で少なくとも各1回、St. G で2回、その他の10地点で各1回の繁殖行動に由来するため、少なくとも計15回分の交雑事例を収集できたと考えられる。それらの雑種の母系判別の結果、少なくとも13回 (St. A-G, I-N) の繁殖行動に由来する雑種は、イワナ雌×アマゴ/ヤマメ雄の組み合わせで生じたと考えられる。これらのことから、本研究における岐阜県および先行研究における他の都県において、アマゴ/ヤマメとイワナの属間雑種の多くは、イワナが母種となっていることが示された。

**雑種の母系がイワナに偏っていた要因** 雑種の母系がイワナに偏る要因として、次の3つの仮説が考えられる。(1) イワナ雌×アマゴ/ヤマメ雄の雑種の方が特有の虫食い状斑紋が顕著でサンプリングに偏りが生じた、(2) アマゴ/ヤマメとイワナの間で生じる配偶行動における母種・父種の組み合わせに偏りはないが、イワナ雌×アマゴ/ヤマメ雄の雑種の方がその逆の組み合わせよりも生残率が高いために雑種の母系に偏りが生じた、(3) イワナ雌×アマゴ/ヤマメ雄の組み合わせの配偶行動が、その逆の組み合わせよりも多く生じ、雑種の母系に偏りが生じた。

(1) に関しては、人工交配を行った須藤ほか (2000) は、ヤマメ雌×イワナ雄とイワナ雌×ヤマメ雄を識別できる形態的な差異は認められなかったとしている。また、向井ほか (2015) はアマゴ/ヤマメ雌×イワナ雄の雑種を野外で採集しているが、現地での雑種の判別は既知のイワナ属雌×アマゴ/ヤマメ雄の雑種の斑紋と類似することに基づき行っている。これらのことから、両親種の組み合わせによって雑種の斑紋が顕著に異なることはないと考えられるため、背部の斑紋に基づく一次判別が母系の偏りに繋がった可能性は低い。(2) に関しては、人工交配を行った Suzuki and Fukuda (1971) の実験結果に基づき浮上期までの生残率を計算すると、イワナ雌×サクラマス群雄は42.6%

であるのに対し、サクラマス群雌×イワナ雄は20.6%である。そのため、雑種の生残率の違いが母系の偏りに影響した可能性がある。(3)に関しては、これまでにアマゴ/ヤマメとイワナの異種間での配偶行動を定量的に調査した事例はない。佐藤(1982)、上原(1998)および向井ほか(2015)は、両種の個体数密度の差が交雑の方向性に影響する可能性を論じているが、野外での個体数密度の差や異種間の配偶行動の確認は行っていない。したがって、異種間の配偶行動における母種・父種の組み合わせに偏りがある可能性があり、今後、野外調査による確認が必要である。また、仮説(3)の異種間の配偶行動における母種・父種の組み合わせの偏りは、仮説(2)の雑種の生残率の差と排他的ではなく、両方が影響している可能性もある。

**F<sub>1</sub> 雑種の稔性** 雑種24個体のうち23個体は3種類のSINE遺伝子座すべてがヘテロ接合であり、F<sub>1</sub>雑種と考えられた。しかし、神通川水系のSt. Gの雑種ID. 16では、3種類のSINE遺伝子座のうちHpa-423と445はヘテロ接合であり、Hpa-461ではイワナ型アリのホモ接合と判別された。また、雑種ID. 16のmtDNAはアマゴ/ヤマメ由来と判別されたため、ID. 16はアマゴ/ヤマメ雌×イワナ雄の交雑で生じたF<sub>1</sub>(mtDNAがアマゴ/ヤマメ)雌がイワナ雄と交配した子孫の可能性もある。これまでアマゴ/ヤマメとイワナの雑種は生殖腺の発達が著しく悪いため不稔であるとされていたが(加藤, 1977; 成瀬, 1982; 関ほか, 1982; 向井, 2017)、飼育下ではごく少数の成熟個体が確認されている(Suzuki and Fukuda, 1973)。アマゴとキリクチ(ヤマトイワナの地域個体群)の雑種15個体について5つの遺伝子座のマイクロサテライトを調べたSato et al. (2008)では、13個体はF<sub>1</sub>と推定されたが、2個体は2つの遺伝子座でアマゴ特有のアリが欠けていたためF<sub>2</sub>以降である可能性が示唆されている。このことから、低頻度でF<sub>1</sub>間の交配や戻し交雑が生じていた可能性が考えられる。その場合、F<sub>1</sub>間の交配や両親種のいずれかとの戻し交雑によっても3つの遺伝子座すべてがヘテロ接合の個体が生じ得るため、本研究でF<sub>1</sub>雑種と推定した個体数は過大推定の可能性もある。しかし、F<sub>2</sub>や戻し交雑を示唆する遺伝子型の個体はID. 16の1個体のみであり、他にそのような遺伝子型の個体は確認されなかったため、F<sub>1</sub>雑種が子孫を残す頻度はかなり低いと考えられる。したがって、アマゴ/ヤマメとイワナの属間交雑による遺伝子浸透や遺伝的攪乱が広がる可能性は低いと考えられるが、一方で、ほとんど不稔のF<sub>1</sub>雑種が生じることは母種にとって繁殖機会の損失となる。今後、異種間の配偶行動における母種・父種の組み合わせを明らかにする必要があるが、本研究の結果では、雑種の母種はイワナが多かったため、在来イワナの生息域へのアマゴ/ヤマメの放流は、イワナ個体群への負の影響を及ぼす可能性がある。

## 謝 辞

岐阜県水産研究所にはサンプルを提供していただきました。また、栗本凌輔氏、櫻井潤弥氏、太田有紀氏、鈴木崇史氏には魚類の採集に協力していただきました。益田川・益田川上流・馬瀬川上流・郡上・宮川下流・高原川の各漁業協同組合の方々には調査を行う上でお取り計らいいただきました。そして、Ichthy編集委員の木村祐貴氏および愛媛大学の高木基裕氏には本稿に対して適切な助言を頂きました。ここに記して皆様に厚く御礼申し上げます。

## 引用文献

- 藤岡康弘. 2018. サケ科, pp. 140–141. 中坊徹次(編)小学館の図鑑Z. 日本魚類館. 小学館, 東京.
- 服部克也. 1991. イワナ(雌)とアマゴ(雄)間での雑種に見られた形態的, 生化学的特徴. 水産増殖, 39: 77–82. [URL](#)
- 疋田豊彦. 1963. 北海道産の俗称“イワメ”について. 北海道立水産孵化場研究報告, 18: 41–43.
- Honma, Y. 1974. A specimen of a possible hybrid between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* from the Ohkura-gawa River, Sado Island. Annual report of the Sado Marine Biological Station, Niigata University, 4: 1–3.
- 本間義治. 1978. 佐渡の変わりものイワナ覚え書き. 淡水魚, 4: 139–146.
- Inoue, J. G., M. Miya, B. Venkatesh and M. Nishida. 2005. The mitochondrial genome of Indonesian coelacanth *Latimeria menadoensis* (Sarcopterygii: Coelacanthiformes) and divergence time estimation between the two coelacanth. Gene, 349: 227–235. [URL](#)
- 井藤大樹・古川 学. 2021. 徳島県那賀川水系から得られたイワナとアマゴの交雑個体. 徳島県立博物館研究報告, 31: 43–48. [URL](#)
- 加藤憲司. 1977. 多摩川上流で採集されたサケ科魚類の自然雑種. 魚類学雑誌, 23: 225–232. [URL](#)
- 岸 大弼・徳原哲也. 2012. 飛騨地方南部の飛騨川支流群における魚類相. 岐阜県河川環境研究所研究報告, 57: 1–10. [URL](#)
- 北西 滋・向井貴彦・山本俊昭・田子泰彦・尾田昌紀. 2017. サクラマス自然分布域におけるサツキマスによる遺伝的攪乱. 日本水産学会誌, doi: 10.2331/suisan.16-00082 (May 2017), 83: 400–402 (May 2017).
- 小関右介・I. A. Fleming. 2004. 第2章-2 繁殖から見た生活史二型の進化, pp. 71–106. 前川光司(編)サケ・マスの生態と進化. 文一総合出版, 東京.
- 丸山 隆. 1978. イワナとヤマメの自然交雑. 淡水魚, 4: 154–157.
- Miya, M. and M. Nishida. 2000. Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: A tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion. Molecular Phylogenetics and Evolution, 17: 437–455. [URL](#)
- 向井貴彦. 2017. サケ目サケ科, pp. 124–125, 128–131. 向井貴彦(編)岐阜県の魚類. 岐阜新聞社総合メディア局出版, 岐阜.
- 向井貴彦・二村 凌・丹羽大樹・後藤暁彦・三輪直生・石塚 航・矢追雄一・高木雅紀. 2015. 岐阜県揖斐川支流におけるイワナとアマゴの交雑個体の形態および遺伝的特徴. 魚類学雑誌, 62: 149–156. [URL](#)
- Murata, S., N. Takasaki, M. Saitoh, H. Tachida and N. Okada. 1996. Details of retropositional genome dynamics that provide a rationale for a generic division: The distinct branching of all the pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the atlantic salmon and trout (*Salmo*). Genetics, 142: 915–926. [URL](#)
- 成瀬智仁. 1982. びわ湖水系のアマゴ・イワナの自然交雑種について. 淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集, 172–174.
- 斉藤裕也. 1978. イワナとヤマメの雑種と思われる個体. 淡水魚, 4: 102.
- 佐藤一彦. 1982. ヤマメとイワナの自然交雑について. 淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集, 167–172.

- Sato, T., K. Watanabe, M. Arizono, S. Mori, M. Nagoshi and Y. Harada. 2008. Intergeneric hybridization between sympatric Kirikuchi char and red-spotted masu salmon in a small Japanese mountain stream. *North American Journal of Fisheries Management*, 28: 547–556.
- 関 泰夫・金子文与・鈴木 亮. 1982. サケ科魚類における不妊の天然雑種. *水産育種*, 7: 31–33.
- 須藤篤史・永倉一徳・木島明博. 2000. イワナとヤマメの一対交配による交雑魚. *水産育種*, 29: 69–80. [URL](#)
- Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1971. Survival potential of F<sub>1</sub> hybrids among salmonid fishes. *Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 21: 69–83.
- Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1973. Sexual maturity of F<sub>1</sub> hybrids among Salmonid fishes. *Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 23: 57–74.
- 東京都島しょ農林水産総合センター. 2014. 多摩川だより 1 号. 東京都島しょ農林水産総合センターホームページ センター便り 多摩川便り. [URL](#) (16 Nov. 2022)
- 上原武則. 1998. 梓川・稲核ダム下流域で得たヤマメとイワナの雑種について. *長野女子短期大学研究紀要*, 5: 10–15. [URL](#)
- Wirtz, P. 1999. Mother species-father species: unidirectional hybridization in animal with female choice. *Animal Behaviour*, 58: 1–12.
- 山本素石. 1978. 釣師から見たサケ科溪魚の謎. *淡水魚*, 4: 150–154.