



岐阜県の河川におけるアマゴとイワナによる異種間の配偶行動

田口瑛心¹・岸 大弼²・伊藤健吾¹

Author & Article Info

¹ 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)
 KI: joroken@gifu-u.ac.jp

² 岐阜県水産研究所下呂支所（下呂市）
 DK: kishi-daisuke@pref.gifu.lg.jp

Received 23 December 2022
 Revised 27 December 2022
 Accepted 27 December 2022
 Published 28 December 2022
 DOI 10.34583/ichthy.27.0_87

Eishin Taguchi, Daisuke Kishi and Kengo Ito. 2022. Intergeneric mating behavior between red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* and char *Salvelinus leucomaenis* in small mountain streams, Gifu Prefecture, central Japan. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 27: 87–94.

Abstract

We visually searched for conspecific and intergeneric mating behaviors of red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* and char *Salvelinus leucomaenis* at 16 river sites in Gifu Prefecture, located in central Japan. The results indicated that conspecific mating behavior was observed 90 times in red-spotted masu salmon and 54 times in char. In addition, intergeneric mating behavior was observed twice between female red-spotted masu salmon and male char and seven times between female char and male red-spotted masu salmon. Therefore, the former and latter intergeneric mating behaviors accounted for 1.3% and 4.6%, respectively, of the 153 mating behaviors observed in this study. The former was observed during the transition period from the breeding season peak of red-spotted masu salmon to that one of char, whereas the latter was observed at a time when the breeding season of red-spotted masu salmon was almost finished. In addition, the first observation of the intergeneric mating behavior between a female red-spotted masu salmon and male char supports the hypothesis that hybridization between *Oncorhynchus masou* complex and its mother species occurs in the field. Further, the case of a male red-spotted masu salmon exhibiting sneaking behavior in a male/female char pair was observed for the first time, suggesting that males of different species act as sneakers in conspecific pairs.

サケ科魚類は雌雄がペアとなって繁殖することが知られており、雌は尾鰭や体側を用いて河床の礫を掘り、造成した産卵床に産卵する（丸山, 1981; 木村, 1989; 丸山,

1989; 中野ほか, 1989; 藤岡, 2018; 亀甲, 2018）。雌を獲得するために、複数の雄が争うことがあるが、雄間には体サイズ依存的な厳密な順位性があり、一般的に、最もサイズが大きい個体が雌とペアを形成する（木村, 1989; 中野ほか, 1989; 小関・Fleming, 2004）。ペアを形成できなかった雄はスニーカーとなり、ペアの後方や物陰から放精のタイミングをうかがい、雌への接近を試みるが、ペア雄に追い返されたり、噛みつかれるなど攻撃を受けたりする（木村, 1972）。また、スニーカーが複数存在する場合はそれらの間にもサイズ依存的な順位性が形成される（小関・Fleming, 2004）。

日本の自然水域における在来サケ科魚類の種間交雑については、サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1972) とカラフトマス *O. gorbuscha* (Walbaum, 1972) の事例（沼知ほか, 1979; 市村ほか, 2011）、サクラマス群 *O. masou* (Brevoort, 1856) とイワナ属の事例が知られている（疋田, 1963; Honma, 1974; 加藤, 1977; 本間, 1978; 丸山, 1978; 斉藤, 1978; 山本, 1978; 成瀬, 1982; 佐藤, 1982; 関ほか, 1982; 森・内山, 1997; 上原, 1998; Koizumi et al., 2005; Sato et al., 2008; 武内ほか, 2011; 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; Nagasawa et al., 2022; 田口ほか, 2022）。特に後者は、属間交雑にもかかわらず各地から数多く報告されている点で特異的である。サクラマス群とイワナ属の雑種については、これまでの研究により、形態形質や成熟状態など採集された個体そのものに関する情報が蓄積されているほか、母系判別については進展している。しかし、野外で異種間の配偶行動を実際に確認したものは2事例しかなく（丸山, 1978; Sato et al., 2008）、ペアやスニーカーの行動については十分な知見が得られていない。また、雑種出現の機序については諸説が提示されているが、定点で定期的に同種間および異種間の配偶行動の両方を調査した事例はなく、異種間の配偶行動の発生頻度や時期については解明されていないのが実情である。本研究は、サクラマス群の1亜種であるアマゴ *O. m. ishikawae* Jordan and McGregor, 1925 とイワナ属の1種であるイワナ *Salvelinus*

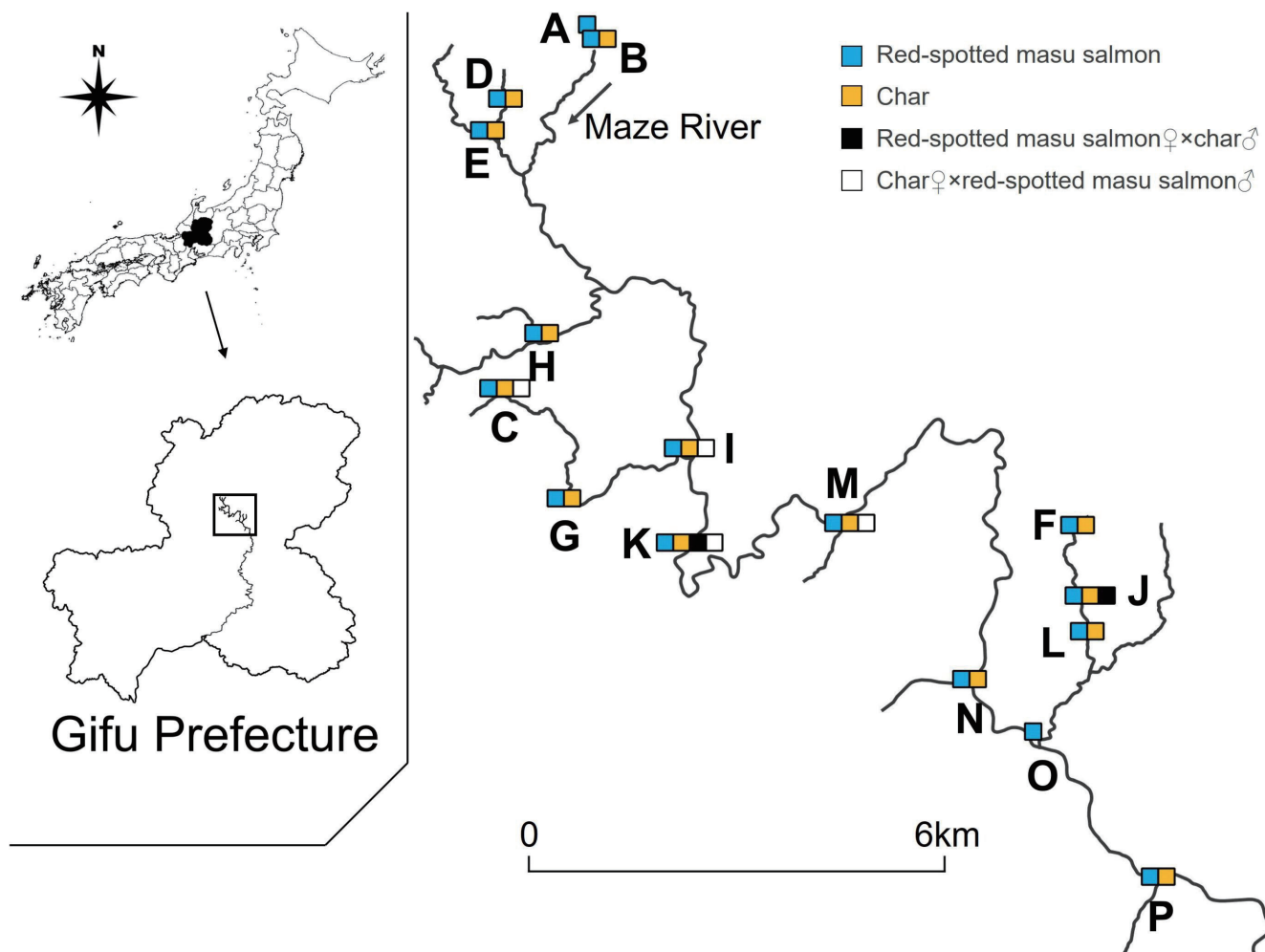


Fig. 1. Location of study river (Maze River and its tributaries) in Gifu Prefecture, Japan. Each letter indicates the name of a study site. The light blue indicate sites where conspecific mating behavior of red-spotted masu salmon was observed, and orange that of char. Black indicate sites where intergeneric mating behavior between female red-spotted masu salmon and male char was observed, and white that between female char and male red-spotted masu salmon. This map was created using [QGIS 3.26](#). The [administrative area dataset](#) and [island water dataset](#) were obtained from digital national land information.

leucomaenis (Pallas, 1814)を対象とし、配偶行動を定点で定期的に調査した。そして異種間の配偶行動のペアやスニーカーの行動を記録するとともに、異種間の配偶行動の発生頻度・時期、異種個体がスニーカーとなる可能性および交雑の方向性について考察した。

材料と方法

2020年10月2日–11月28日の期間に、岐阜県飛騨地方を流れる木曾川水系馬瀬川およびその支流のアマゴとイワナの混棲域16地点(St. A–P)において、2種の配偶行動の有無をおよそ3日に1回の頻度で各17回調査した(Fig. 1)。1地点当たりの調査時間は15分間を基準とし(動画の撮影を試みる場合は5–10分を追加)、調査距離は平均123.5 mとした。下流から上流に向かって川岸を歩き、物陰に隠れながらアマゴとイワナの配偶行動を目視探索した。本研究では、雌単独による産卵床造成行動もしくは雌雄のペアおよびスニーカーが存在している場合を配偶行動と定義した。ペアは、1–5分間程度並んで定位あるいは

接近を繰り返している状態の雌雄と定義した。ペア雄およびスニーカーの区分については、小関・Fleming (2004)および佐藤ほか(2016)に基づき、雌に最も接近し、他の雄に対して攻撃性を示す個体をペア雄とし、ペアへの接近を試みる個体をスニーカーとした。産卵床造成中の雌もしくは雌雄のペアが発見された場合はその魚種を記録した。スニーカーが存在する場合もその魚種を記録した。なお、雄が単独で発見された場合は配偶行動とみなさなかった。異種間の配偶行動が発見された地点では、魚種の確認後、さらに接近してスマートフォン(iPhone 6s, Apple社)を用いて3分間以上動画の撮影を試みた。魚種の判別が可能な動画を撮影できた地点については、動画をもとに各個体の詳細な行動を記録した。

結 果

馬瀬川およびその支流のアマゴとイワナの混棲域16地点(St. A–P)において、2種の配偶行動(雌単独による産卵床造成行動および雌雄のペア)の有無を調査した結果、

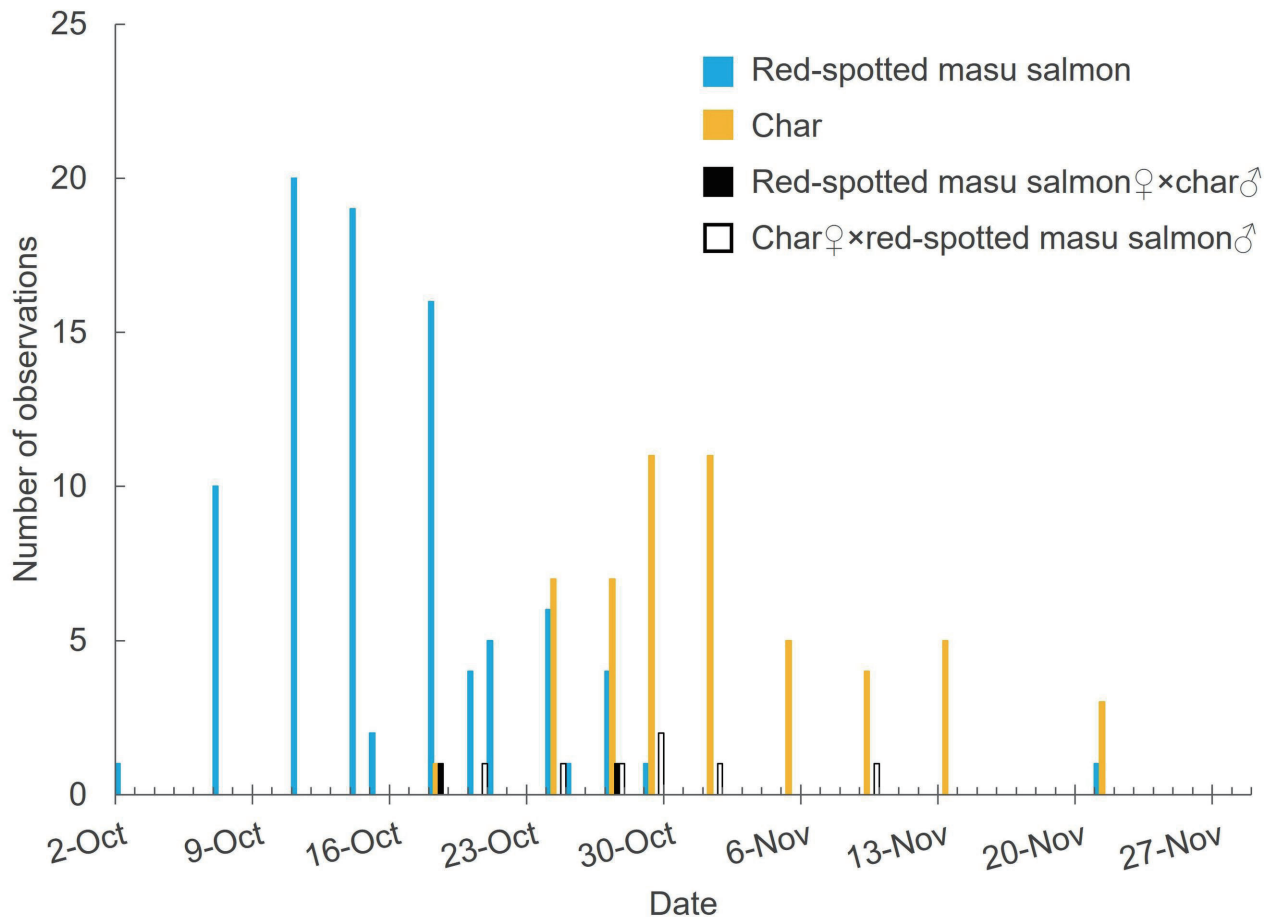


Fig. 2. Changes over time in the number of mating behavior of red-spotted masu salmon and char based on visual observation. The light blue indicate sites where conspecific mating behavior of red-spotted masu salmon was observed, and orange that of char. Black indicate sites where intergeneric mating behavior between female red-spotted masu salmon and male char was observed, and white that between female char and male red-spotted masu salmon. On October 2 and 4, October 14 and 15, October 20 and 21, and October 24 and 25, all 16 sites could not be surveyed in one day, so they were surveyed on two separate days.

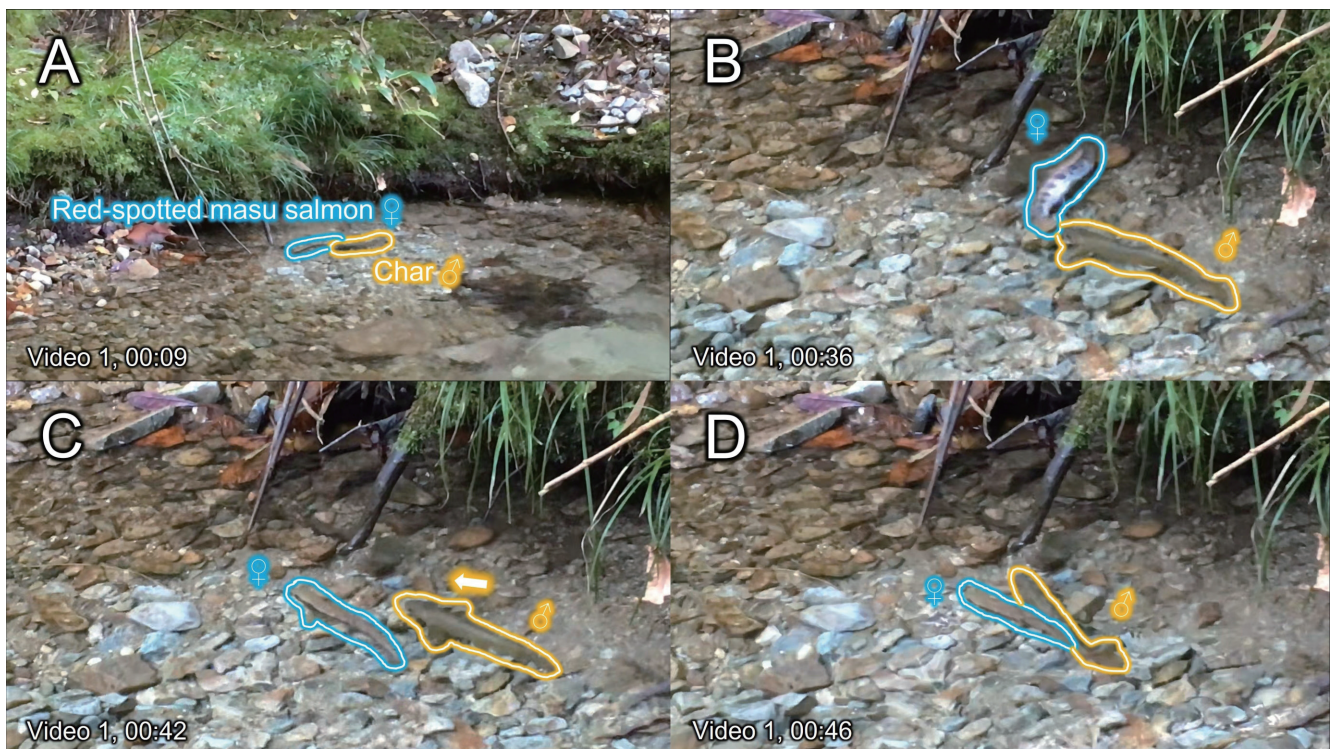


Fig. 3. Intergeneric mating behavior by female red-spotted masu salmon and male char (St. J, [Video 1](#), October 18, 2020). Orange arrow indicates the movement of char. The female red-spotted masu salmon was digging its nests (B), and the male char courted the female red-spotted masu salmon (C–D). The female red-spotted masu salmon did not reject the courtship of the male char.

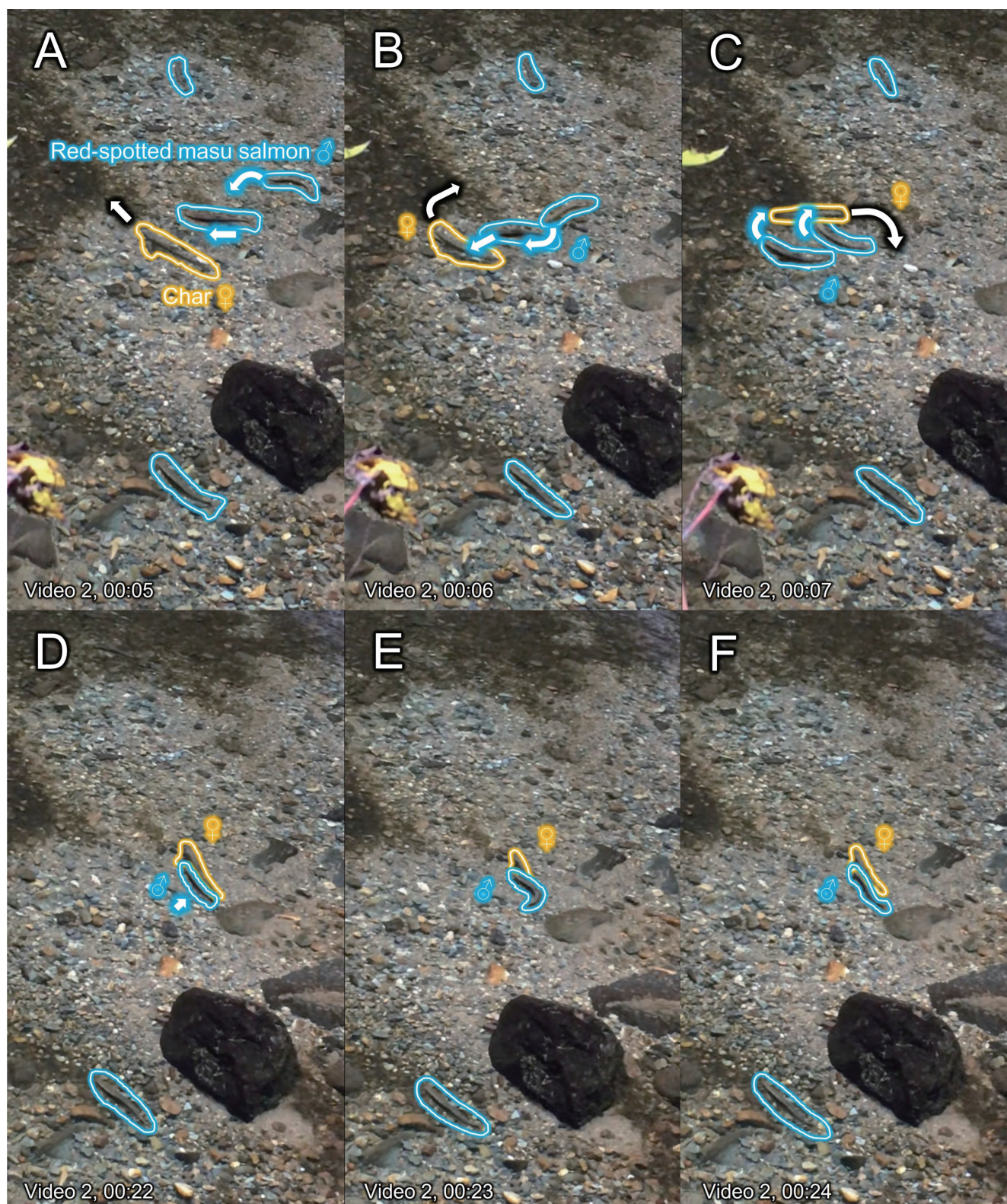


Fig. 4. Intergeneric mating behavior between female char and male red-spotted masu salmon and a male red-spotted masu salmon likely exhibiting sneaking behavior (St. I, [Video 2](#), October 20, 2020). Light blue arrows indicate the movement of red-spotted masu salmon, and black arrows indicate escape behavior. Long arrows indicate faster swimming speeds. The male red-spotted masu salmon courted the female char (D–F). However, the female char exhibited rejection behavior toward the male red-spotted masu salmon in proximity (A–C).

同種間の配偶行動が、アマゴは計 90 回 (St. A–P), イワナは計 54 回 (St. B–N, P) 観察された (Fig. 2)。つまり、16 地点のうち 2 地点 (St. A, O) ではアマゴの同種間の配偶行動のみ、14 地点 (St. B–N, P) ではアマゴおよびイワナ両方の同種間の配偶行動が観察され、9 割近くの地点で

2 種の繁殖場が混在していた。アマゴの配偶行動のうち、89 回 (98.9%) は 10 月 2 日–10 月 29 日に観察され、特に 10 月 11 日–10 月 18 日に 57 回 (63.3%) が集中していた。例外的に 1 回だけ 11 月 21 日にも観察されているが、繁殖が概ね終了したのは 10 月 29 日であった。イワナの配偶行

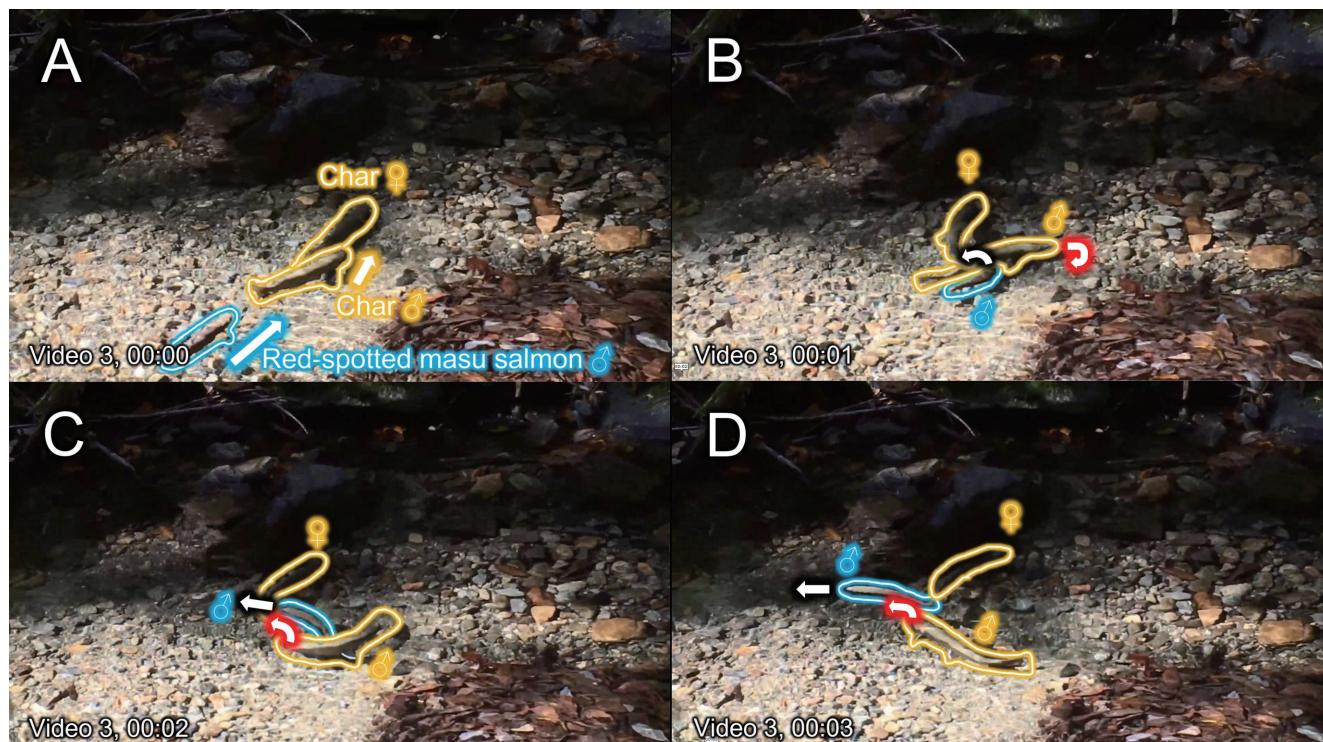


Fig. 5. Male red-spotted masu salmon likely exhibiting sneaking behavior toward a male/female char pair (St. M, [Video 3](#), October 27, 2020). Light blue and orange arrows indicate the movement of red-spotted masu salmon and char, respectively. Red arrows indicate a paired male chasing away a sneaker, and black arrows indicate escape behavior. Long arrows indicate faster swimming speeds. Immediately after the male char courted the female char, the red-spotted male masu salmon likely exhibited sneaking behavior by rapidly approaching the pair (A–B). Subsequently, the male red-spotted masu salmon was chased away by the male char (B–D).

動は10月18日–11月21日に観察され、特に10月24日–11月1日に36回(66.7%)が集中していた。また、異種が介在した配偶行動が計9回(St. C, I–K, M)観察された。そのうち、アマゴ雌とイワナ雄による異種間の配偶行動の事例が10月18日(St. J)および27日(St. K)に計2回、イワナ雌とアマゴ雄による異種間の配偶行動およびアマゴ雄がスニーキングと思われる行動を示した事例が10月20日(St. I)に1回、イワナ雌雄のペアにアマゴ雄がスニーキングと思われる行動を示した事例が10月24日–11月9日にかけて計6回(St. C, K, M)観察された。それらの事例のうち、St. I, J, Mでは動画の撮影に成功した。得られた動画から次の行動が確認された。

アマゴ雌とイワナ雄による異種間の配偶行動(2020年10月18日 St. J, Fig. 3, [Video 1](#)) Fig. 3において、並んでいる2個体のうち前方に位置するのがアマゴ雌、後方に位置するのがイワナ雄である。アマゴ雌は毎分3–4回の頻度で産卵床を造成していた(Fig. 3B, [Video 1](#)の00:00–00:32, 00:35, 00:57参照)。イワナ雄は、毎分2–3回の頻度でアマゴ雌に体を摺り寄せる求愛行動(丸山, 1978)を示していた(Fig. 3C–D, [Video 1](#)の00:00–00:32, 00:45参照)。イワナ雄が体を摺り寄せることに対して、アマゴ雌が拒絶行動を示すことはなかった。また、2個体の周囲にスニーカーなど他個体はいなかった。

イワナ雌とアマゴ雄による異種間の配偶行動およびス

ニーキングと思われる行動を示したアマゴ雄(2020年10月20日 St. I, Fig. 4, [Video 2](#)) Fig. 4D中央において、並んでいる2個体のうち前方に位置するのがイワナ雌、後方に位置するのがアマゴ雄である。イワナ雌の隣に並ぶアマゴ雄は体を摺り寄せる求愛行動を示していた(Fig. 4D–F, [Video 2](#)の00:12–00:47参照)。しかし、イワナ雌はアマゴ雄が近くに定位することに対して拒絶行動を示した(Fig. 4A–C, [Video 2](#)の00:05–00:08, 00:52–00:58参照)。このように雌が雄の求愛に対して拒絶行動を示した事例は、本行動など少数の事例を除いてほとんど観察されなかった。なお、掲載した動画には映っていないがイワナ雌の産卵床造成行動を確認している。

イワナ雌雄のペアにスニーキングと思われる行動を示したアマゴ雄(2020年10月27日 St. M, Fig. 5, [Video 3](#)) Fig. 5Aにおいて、並んでいる2個体のうち前方に位置するのがイワナ雌、後方に位置するのがイワナ雄である。イワナ雌は産卵床の造成を行い([Video 3](#)の00:31参照)、イワナ雄は雌に体を摺り寄せる求愛行動を示していた(Fig. 5A–B, [Video 3](#)の00:00–00:01, 00:09–00:10参照)。このペアの後方に位置するのはアマゴ雄である。アマゴ雄は、イワナ雄に追い払われることがあるが(Fig. 5B–D, [Video 3](#)の00:01–00:06, 00:11–00:13, 00:18–00:20, 00:32–00:34参照)、常にペアの周囲におり、イワナ雄の求愛行動の直後にペアに急接近するスニーキングと思われる行動を示

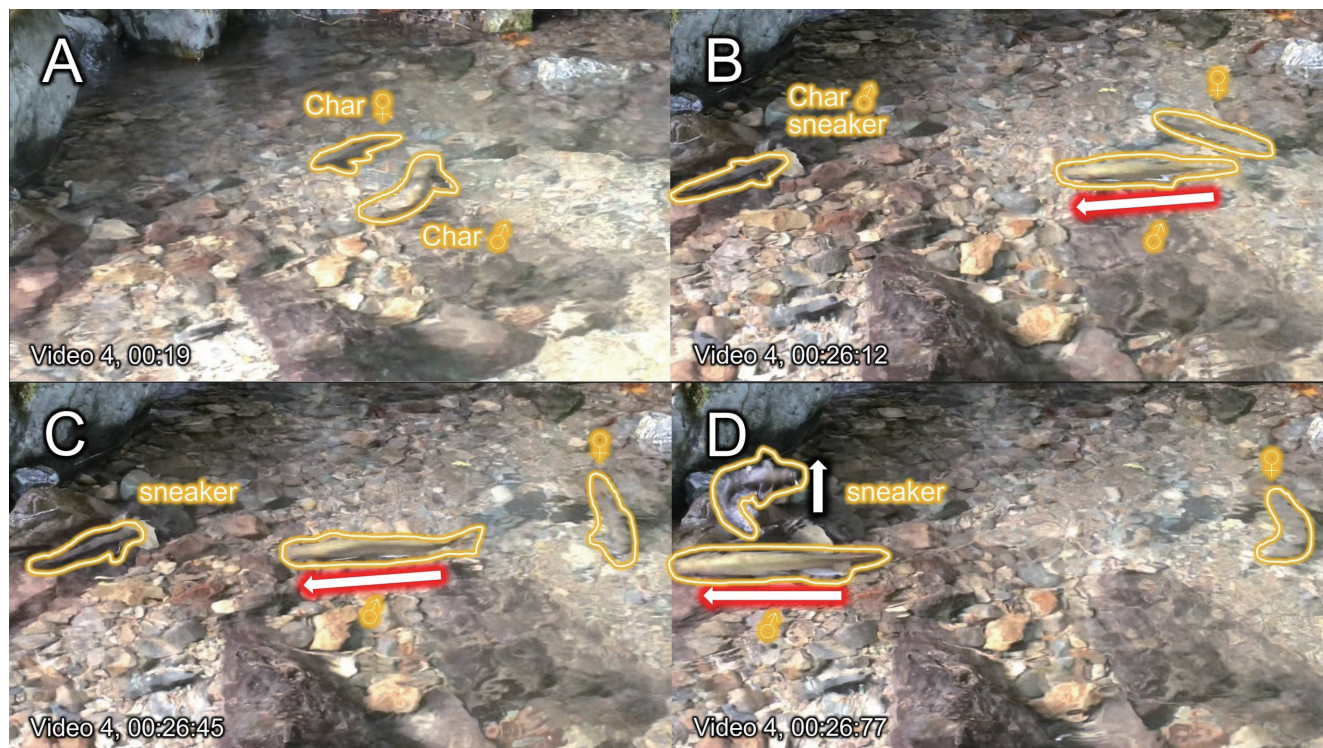


Fig. 6. Female and male char pair and char sneaker (St. K, Video 4, October 24, 2020). Red arrows indicate paired male chasing away sneaker, and black arrow indicates escape behavior. Long arrows indicate faster swimming speeds. A char sneaker was violently and relentlessly chased away by a paired male char (B–D).

していた (Fig. 5A–B, Video 3 の 00:00–00:01, 00:10–00:11, 00:31–00:32 参照). なお, 本行動中に観察されたアマゴのスニーカーを追い払うイワナのペア雄は, 別地点におけるイワナのスニーカーを追い払うイワナのペア雄 (Fig. 6, Video 4) と比較して, 突進速度が遅く, 執拗に追い回していなかった.

考 察

異種間の配偶行動の発生頻度・時期 目視観察により, 同種間の配偶行動が, アマゴは計 90 回, イワナは計 54 回観察された. それら以外に, アマゴ雌とイワナ雄の配偶行動が 2 回, イワナ雌とアマゴ雄の配偶行動 (イワナ雌雄のペアの配偶行動にアマゴ雄が介在した事例を含む) が 7 回観察された. したがって, 今回観察された計 153 回の配偶行動のうち前者は 1.3%, 後者は 4.6% を占めていることが確認され, 本研究により, 異種間の配偶行動の発生頻度が初めて明らかになった.

アマゴの同種間の配偶行動は大部分が 10 月 2 日–10 月 29 日に観察され, そのうち 6 割以上が集中した 10 月 11 日–10 月 18 日が繁殖盛期と考えられた. イワナの同種間の配偶行動は 10 月 18 日–11 月 21 日に観察され, そのうち 6 割以上が集中した 10 月 24 日–11 月 1 日が繁殖盛期と考えられた.

アマゴ雌とイワナ雄の配偶行動は 10 月 18 日と 27 日に観察された. 10 月 18 日はアマゴの繁殖盛期およびイワナの繁殖盛期以前, 27 日はアマゴの繁殖盛期以降およびイ

ワナの繁殖盛期に相当していた. これら 2 回は, アマゴの繁殖盛期からイワナの繁殖盛期に移行する時期に発生するという共通点があった.

イワナ雌とアマゴ雄の配偶行動に分類した計 7 回の事例のうち, イワナ雌とアマゴ雄による配偶行動およびアマゴ雄によるスニーキングは 10 月 20 日に 1 回観察された. これはアマゴの繁殖盛期以降およびイワナの繁殖盛期以前に相当していた. また, イワナ雌雄のペアに対するアマゴ雄によるスニーキングは 10 月 24 日–11 月 9 日にかけて計 6 回観察された. このうち 2 回が観察された 10 月 24 日–10 月 27 日はアマゴの繁殖盛期以降およびイワナの繁殖盛期に相当し, 4 回が観察された 10 月 29 日–11 月 9 日はアマゴの繁殖の大部分が終了した後およびイワナの繁殖盛期から盛期以降に相当していた. これら計 7 回は, イワナの繁殖期を通して幅広く発生していたが, いずれもアマゴの繁殖が概ね終了する時期に発生するという共通点があった.

サクラマス群雌とイワナ雄による配偶行動の証拠 これまでに報告例が少ないものの, サクラマス群を母種とする雑種が野外で採集されている (向井ほか, 2015; 田口ほか, 2022). しかし, 配偶行動を確認した事例は, イワナ雌とサクラマス群雄のペアに限られていた (丸山, 1978; Sato et al., 2008). 一方, 本研究では St. J において, アマゴ雌に求愛行動を示すイワナ雄が初めて記録された. その際に, アマゴ雌がイワナ雄を追い払うといった拒絶行動は観察されず, ペアを形成しているものと思われた. 放卵・

放精の瞬間は確認していないが、本研究により、野外でサクラマス群を母種とする交雑が実際に生じていることが裏付けられた。

異種個体がスニーカーとなる可能性 St. M.において観察されたアマゴ雄は、イワナ雌雄のペアの周囲から離れようとせず、イワナ雄の求愛行動の直後にペアに急接近することもあった。このことから、アマゴ雄はイワナのペアに対してスニーキングしていた可能性がある。これまでに報告されている異種間の配偶行動の事例は、異種からなる雌雄のペアに限られていたが(丸山, 1978; Sato et al., 2008), 本研究により、同種ペアに異種の雄がスニーカーとして介入する可能性が示唆された。また、アマゴのスニーカーをイワナのペア雄が追い払うことがあったが、イワナのスニーカーを追い払う場合と比較して、突進速度が遅く、執拗ではなかったため、追い払い行動は緩慢であるように見受けられた。一方、キリクチ(ヤマトイワナ *S. l. japonicus* Oshima, 1961 の地域個体群)雌とアマゴ雄のペアおよびキリクチのスニーカーという事例(Sato et al., 2008)においては、アマゴのペア雄がキリクチのスニーカーを強く追い払う様子が観察されている。また、海外における実験水路での研究では、ブラントラウト *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 のペアにスニーキングするタイセイヨウサケ *Salmo salar* Linnaeus, 1758 雄を、ブラントラウトのペア雄が攻撃して追い払ったために交雑が生じなかったことが報告されている(Garcia-Vazquez et al., 2002)。このように、今回観察されたイワナのペア雄のアマゴのスニーカーに対する緩慢な追い払い行動は、先行研究で報告されている属間または種間の配偶行動と異なる新知見であると言える。

交雑の方向性 野外で採集されたサクラマス群とイワナの雑種の母系判別を行った田口ほか(2022)は、24 個体のうち 22 個体の母系がイワナであるという結果を得ている。田口ほか(2022)は、母系がイワナに偏っていた要因として、(1) イワナ雌とサクラマス群雄の雑種の方が特有の斑紋が顕著でありサンプリングされやすい、(2) イワナ雌とサクラマス群雄の組み合わせの方が雑種の生残率が高い、(3) 異種間の配偶行動がイワナ雌とサクラマス群雄の組み合わせに偏る、という 3 つの仮説を立てている。(1)については、須藤ほか(2000)および向井ほか(2015)に基づき、外部形態による判断が母系の偏りに繋がった可能性が低いと結論付けられている。(2)については、人工交配を行った Suzuki and Fukuda (1971) の結果よりイワナ雌とサクラマス群雄の雑種およびサクラマス群雌とイワナ雄の雑種の各生残率を算出し、仮説が支持されることを示した。そして、検証できていなかった仮説(3)が本研究によって実証された。以上により、田口ほか(2022)および本研究によってサクラマス群とイワナの交雑の方向性が明らかになった。また、前述のように、アマゴのペア雄がキ

リクチのスニーカーを強く追い払う事例がある一方(Sato et al., 2008), 本研究では、イワナのペア雄がアマゴのスニーカーを緩慢に追い払う行動が観察された。このようなスニーカーに対するペア雄の攻撃性の差異も、野外で採集される雑種の母系がイワナに偏ることの一因なのかもしれない。

本研究では、異種間の配偶行動が、アマゴ雌とイワナ雄の組み合わせよりもイワナ雌とアマゴ雄の組み合わせの方が多く生じていることが明らかになった。また、発生時期やその長さが親種の組み合わせによって異なることも明らかになった。雑種の母系がイワナに偏ること(田口ほか, 2022)はイワナ雌とアマゴ雄の配偶行動の発生頻度の高さに起因すると言える。また、サクラマス群とイワナ属の異種間の配偶行動の組み合わせについては、先に繁殖が始まるサクラマス群の雄のうち同種の繁殖に参加できなかった劣位の雄が後から繁殖が始まるイワナ属の繁殖に参加して交雑するという見解があり(疋田, 1963; 上原, 1998; Sato et al., 2008), 本研究の結果はこの見解と一致している。今後は、雄の繁殖可能な時期も考慮し、異種間の配偶行動の発生時期や組み合わせについてより詳細に調査する必要がある。

謝 辞

現地調査では、馬瀬川上流漁業協同組合の方々にご配慮を賜りました。Ichthy 編集委員の木村祐貴博士および匿名の査読者 1 名には、本稿に対して的確な助言を頂きました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- Garcia-Vazquez, E., P. Moran, J. Perez, J. L. Martinez, J. I. Izquierdo, B. de Gaudemar and E. Beall. 2002. Interspecific barriers between salmonids when hybridization is due to sneak mating. *Heredity*, 89: 288–292. [URL](#)
- 藤岡康弘. 2018. サケ科, pp. 138–141. 中坊徹次(編) 小学館の図鑑 Z 日本魚類館. 小学館, 東京.
- 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.
- 市村政樹・柳本 卓・小林敬典・正岡哲治・帰山雅秀. 2011. 北海道東部根室海峡周辺で採集された「サケマス」の DNA 分析による交雑判別. *日本水産学会誌*, 77: 834–844. [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](#)
- 亀甲武志. 2018. サケ科, pp. 129–131. 中坊徹次(編) 小学館の図鑑 Z 日本魚類館. 小学館, 東京.
- 木村清朗. 1972. ヤマメの産卵習性について. *魚類学雑誌*, 19: 111–119. [URL](#)
- 木村清朗. 1989. サケ科, pp. 156–168. 川那部浩哉・水野信彦(編) 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.

- 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](#)
- Koizumi, I., H. Kobayashi, K. Mackawa, N. Azuma and T. Nagase. 2005. Occurrence of a hybrid between endemic Miyabe charr *Salvelinus malma miyabei* and introduced masu salmon *Oncorhynchus masou masou* in the Lake Shikaribetsu system, Hokkaido, Japan. Ichthyological Research, 52: 83–85.
- 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.
- 丸山 隆. 1981. ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou masou* (Brevoort) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) の比較生態学的研究 I. 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件. 日本生態学会誌, 31: 269–284. [URL](#)
- 丸山 隆. 1989. サケ科, pp. 114–123. 川那部浩哉・水野信彦(編) 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 森 文俊・内山りゅう. 1997. サケ科, pp. 134–165. 淡水魚(山溪フィールドボックス). 山と溪谷社, 東京.
- 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](#)
- Nagasawa, K., D. Kishi and T. Tokuhara. 2022. Occurrence of a skin parasite *Argulus coregoni* (Branchiura: Argulidae) on salmonids in mountain streams, central Japan, with discussion on its longitudinal distribution and host utilization in rivers. Species Diversity, 27: 159–166. [URL](#)
- 中野 繁・田口茂男・柴田勇治・古川哲夫. 1989. サケ科, pp. 169–179. 川那部浩哉・水野信彦(編) 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 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.
- 沼知健一・長洞幸夫・岩田宗彦. 1979. 北西太平洋に分布する通称「シロマス」について. 東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター報告, 5: 87–102.
- 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.
- 佐藤正人・菊地賢一・坪井潤一. 2016. サクラマス雄の生活史型と産卵環境および発眼率の関係. 日本水産学会誌, doi: 10.2331/suisan.16-00006 (Jun. 2016), 82: 581–586 (Aug. 2016).
- 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 F₁ hybrids among salmonid fishes. Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory, 21: 69–83.
- 田口瑛心・向井貴彦・伊藤健吾. 2022. 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. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 27: 45–50. [URL](#)
- 武内啓明・朝井俊亘・内山りゅう・細谷和海. 2011. 近畿大学農学部所蔵の内山りゅう魚類標本コレクション. 近畿大学農学部紀要, 44: 63–87. [URL](#)
- 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](#)
- 山本素石. 1978. 釣師から見たサケ科溪魚の謎. 淡水魚, 4: 150–154.