

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

井藤大樹¹・古川 学²

[Taiki Ito¹ and Manabu Furukawa²: Records of hybrid specimens of *Salvelinus leucomaenis* and *Oncorhynchus masou ishikawae* (Salmoniformes: Salmonidae), collected from Naka-gawa River system, Tokushima Prefecture, Japan]

キーワード：属間交雑, 国内外来種, 形態, ミトコンドリア DNA, サケ科

はじめに

イワナ *Salvelinus leucomaenis* は、河川源流域を中心に生息し、日本では北海道と本州の東北地方から中国地方にかけて分布する(川那部ほか, 2001; 細谷, 2013; 細谷, 2019)。本種は、複数の亜種に分けられており、日本にはアメマス *S. l. leucomaenis*, ヤマトイワナ *S. l. japonicus*, ニッコウイワナ *S. l. pluvius*, ゴギ *S. l. imbrius* が分布する(細谷, 2013)。これらのうち、降海するのはアメマスのみで(川那部ほか, 2001)、アメマスの陸封型をエゾイワナと呼ぶ(細谷, 2013)。その他の亜種は、すべて陸封型である(ニッコウイワナでは一部の集団が海まで降ることがある: 川那部ほか, 2001)。しかし、それぞれの亜種を識別する形態的特徴と遺伝的特徴はかならずしも一致せず(Yamamoto et al., 2004)、各亜種の分類学的取り扱いについては混乱している(細谷, 2013)。

Oncorhynchus masou は、体側の朱点の有無と分布域によってサクラマス・ヤマメ *O. masou masou* とサツキマス・アマゴ *O. masou ishikawae* の2亜種に分けられている(Nakabo, 2009; 細谷, 2013)。すなわち、生時、体側に朱点がなく、北海道、本州の静岡県以北の太平洋側と山口県以北の日本海側、大分県を除く九州に分布するものがサクラマス・ヤマメで、体側の朱点は終生明瞭で静岡県以南の本州太平洋・瀬戸内海側、四国、九州の大分県・宮崎県に分布するものがサツキマス・アマゴである(細谷, 2013)。アマゴは、*O. m. ishikawae* の陸封型を指す名称で、降海型はサツキマスと呼ばれる(川那部ほか, 2001; 細谷,

2013)。本亜種は、イワナと同様に河川源流域を中心に生息する(川那部ほか, 2001)。

イワナとアマゴは、漁業価値が高く、遊漁の対象ともなることから古くより各地で種苗放流が行われ、放流個体と在来個体の交雑による遺伝的攪乱が生じている(中村ほか, 2012; 亀甲, 2013)。さらに、イワナ属とサクラマス群 *O. masou complex* (サクラマス・ヤマメ, サツキマス・アマゴ, ビワマス *O. sp.*, タイワンマス *O. formosanus* を含む種群: Nakabo, 2009 参照)の間でも交雑が生じることが知られる(疋田, 1963; 丸山, 1978; 鈴木, 1982; 佐藤, 1982; 成瀬, 1982; 服部, 1991; Sato et al., 2008; 向井ほか, 2015 など)。

徳島県には、アマゴが自然分布する一方で(徳島淡水魚研究会, 1987; 細谷, 2013)、イワナは自然分布しないが(細谷, 2013)、本県の河川において遊漁等の目的でイワナが放流されている(佐藤, 1996)。2020年3月と4月に徳島県的那賀川水系にてイワナとアマゴの雑種と考えられる2個体が採集された。徳島県からはこれまで交雑個体の報告例はないことから、本稿で報告する。

方法

形態観察・分析

魚体の計測・計数は、Hubbs and Lagler (1958) に従った。脊椎骨と背鰭および臀鰭の鰭条は、軟 X 線写真に基づいて計数した。本研究に用いた標本は徳島県立博物館所蔵標本(TKPM-P)として登録・保管した。

イワナとアマゴの交雑個体と考えられる標本の形態的

2020年11月20日受付, 12月23日受理.

¹ 徳島県立博物館, 〒770-8070 徳島市八万町文化の森総合公園. Tokushima Prefectural Museum, Bunka-no-Mori Park, Hachiman-cho, Tokushima 770-8070, Japan.

² 徳島県徳島市南沖洲 5-9-52, 〒770-0874. Minami-okinosu, Tokushima, Tokushima 770-0874, Japan.

特徴を明らかにするため、那賀川水系で採集されたイワナとアマゴの交雑個体と考えられる2標本と、イワナ(6標本)およびアマゴ(3標本)の標準体長(=SL)を含む17の計測形質を用いた主成分分析(principal component analysis: PCA)を実施した。これらの計測値について、分散共分散行列に変換して分析した。PCAにはR 3.6.0を使用した。

遺伝分析

分析は、那賀川水系で採集されたイワナとアマゴの交雑個体と考えられる2標本と、イワナおよびアマゴそれぞれ1

標本を対象とした。DNAの抽出は、エタノールで保存した鱭の一部からKaneka easy DNA extraction kit version 2(カネカ社)を用いて行なった。分析の対象は、ミトコンドリアDNAの調整領域とし、PCR増幅と塩基配列決定は、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)のプライマーセットを用いた。PCRには、BIOTAQ™ DNA polymerase (BIOLINE社)を使用し、向井ほか(2015)に従ってサーマルサイクラーで95°C1分、55°C1分、72°C2分の温度サイク



Fig. 1. Fresh specimen of the hybrid of *Salvelinus leucomaenis* and *Oncorhynchus masou ishikawae*, TKPM-P 25883, 160.0 mm SL, Sawatani-gawa River, Naka-gawa River system, Naka County, Tokushima Prefecture, Japan.



Fig. 2. Live specimen of the hybrid of *Salvelinus leucomaenis* and *Oncorhynchus masou ishikawae*, TKPM-P 25883, 160.0 mm SL, Sawatani-gawa River, Naka-gawa River system, Naka County, Tokushima Prefecture, Japan.

ルを 30 回繰り返して増幅した。PCR 産物は ISOSPIN PCR Product (ニッポンジーン社) を用いて処理した後、株式会社マクロジェン・ジャパン (東京都) に委託し、塩基配列を決定した。得られた塩基配列は、日本 DNA データバンク (DDBJ) に登録した (登録番号 LC595769-LC595771)。

結果と考察

標本 TKPM-P 25882, 1 個体, 128.0 mm SL, 徳島県那賀郡那賀町沢谷, 那賀川水系釜ヶ谷川, 33°54'5.4"N, 134°16'10.2"E, 2020 年 3 月 28 日, 古川 学; TKPM-P 25883, 1 個体, 160.0 mm SL, 徳島県那賀郡那賀町沢谷, 那賀川水系沢谷川, 33°53'42.2"N, 134°16'47.3"E, 2020 年 4 月 28 日, 古川 学。

記載 (Figs. 1, 2, Table 1) 体各部の計測値を Table 1 に示した。体は紡錘形でわずかに側扁する。吻端から背鰭起点にかけての体背縁は緩やかに上昇し、そこから尾鰭基底にかけて緩やかに下降する。体腹縁は下顎先端から腹鰭起点前方にかけて緩やかに下降し、そこから尾鰭基底にかけて緩やかに上昇する。頭部は側面からみると三角形である。吻端は丸く、口裂は斜位で、上顎後端は眼窩の後縁下を超える。眼は大きく、頭部のやや高位に位置する。主鰓蓋骨後縁は丸く湾曲する。背鰭起点は腹鰭起点より前方に位置する。背鰭第 1 軟条がもっとも長く、背鰭後縁は直線状である。脂鰭起点は臀鰭基底後端とほぼ同一垂線上に位置する。肛

門は臀鰭起点直前に位置する。尾鰭は二叉し、後縁はやや丸い。側線は完全。鋤骨歯は鋤骨の前端部および中軸上にあり、中軸上の最後位のは両眼窩の前縁を結ぶ線上付近に位置する。

背鰭鰭条数 16 (TKPM-P 25883) と 18 (TKPM-P 25882)、臀鰭鰭条数 15, 胸鰭鰭条数 14 (TKPM-P 25882) と 16 (TKPM-P 25883), 腹鰭鰭条数 9, 尾鰭軟条数 9+8。側線鱗数 131 (TKPM-P 25882) と 133 (TKPM-P 25883)。腹椎骨数 36 (TKPM-P 25882) と 37 (TKPM-P 25883), 尾椎骨数 26 (TKPM-P 25882) と 28 (TKPM-P 25883), 総脊椎骨数 62 と 65。

色彩 (Figs. 2, 3) 吻部背面から尾柄背面にかけては緑がかかった黄色で、頬部から鰓蓋部は薄い茶褐色である。頭部背面には丸い暗色斑が散在する。頭部腹面は暗色である。体側面から尾柄側面の地色は黄色で、体背面から体側面にかけて茶褐色の虫食い状斑紋を備える。体側中央には 12 の楕円形の暗色斑が 1 列に並ぶ。腹部には丸い暗色斑が散在する。体腹面は銀白色である。背鰭は薄い黄色で、背鰭前方の先端付近が白色である。背鰭基底と基底やや上部にそれぞれ 1 本の暗色縦帯があり、背鰭中央部に薄い暗色縦帯が 1 本ある。胸鰭は茶褐色で前縁および先端付近は薄い橙色を呈する。腹鰭は薄い黄色で、前縁は橙色である。臀鰭は薄い黄色で、前縁基部付近は橙色、前縁先端付近は白色となる。脂鰭は薄い橙色。尾鰭は暗色で、上縁と下縁が橙

Table 1. Morphometric data of *Salvelinus leucomaenis* × *Oncorhynchus masou ishikawae*, *S. leucomaenis* and *O. masou ishikawae*. SD, standard deviation.

	Hybrid*		<i>S. leucomaenis</i>		<i>O. m. ishikawae</i>	
	range	mean±SD	range	mean±SD	range	mean±SD
In % of standard length						
Head length	28.1–29.7	28.9±1.1	26.1–29.4	27.2±1.4	27.2–30.6	29.5±2.0
Body depth	22.4–24.0	23.2±1.1	22.4–25.7	24.0±1.5	25.3–28.6	26.6±1.8
Body width	11.4–12.3	11.85±0.6	11.2–12.8	12.1±0.7	11.5–13.6	12.5±1.1
Depth of caudal peduncle	11.3–11.9	11.6±0.4	11.2–12.5	12.0±0.5	10.8–12.6	11.6±0.9
Length of caudal peduncle	16.7–18.3	17.5±1.1	16.2–18.1	17.4±0.7	15.2–17.3	16.2±1.1
Predorsal length	45.3–47.7	46.5±1.7	46.3–48.5	47.6±0.8	47.7–49.7	49.0±1.1
Preanal length	73.2–75.1	74.2±1.3	72.9–78.0	75.6±1.8	71.6–75.8	73.3±2.2
Preventral length	53.6–56.0	54.8±1.7	52.7–55.9	54.3±1.3	54.8–60.1	56.9±2.8
Length of longest dorsal ray	15.3–17.5	16.4±1.6	14.2–16.7	15.6±0.9	16.1–19.6	18.0±1.8
Length of longest anal ray	14.1–14.8	14.5±0.5	14.2–15.9	15.2±0.7	11.8–14.0	12.7±1.2
Length of longest pectoral ray	17.9–19.3	18.6±1.0	16.1–18.7	17.5±1.1	16.1–18.9	17.8±1.5
Length of dorsal fin base	14.4–18.0	16.2±2.5	14.1–15.8	14.9±0.6	15.9–16.1	16.0±0.1
Length of anal fin base	11.6–12.3	12.0±0.5	10.1–11.3	10.6±0.5	13.9–14.4	14.1±0.3
Snout length	7.8–8.0	7.9±0.1	6.8–8.7	7.6±0.7	7.2–9.9	8.2±1.5
Interorbital width	8.7–8.9	8.8±0.1	8.0–9.2	8.7±0.4	8.9–9.6	9.2±0.4
Orbital diameter	5.8–6.2	6.0±0.3	4.9–6.0	5.4±0.4	4.9–8.0	6.2±1.6

*: hybrid specimens of *S. leucomaenis* and *O. m. ishikawae*.

Table 2. Principal component analysis variables from the morphometric values of *Salvelinus leucomaenis* × *Oncorhynchus masou ishikawae*, *S. leucomaenis* and *O. masou ishikawae*, and their loadings with descriptive statistics.

Variable	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	7.46	2.29	1.72
% variance explained	98.5	0.9	0.3
Standard length	-0.998	0.048	-0.035
Head length	-0.977	-0.140	0.076
Body depth	-0.954	-0.247	-0.044
Body width	-0.980	-0.149	0.081
Depth of caudal peduncle	-0.928	-0.318	0.148
Length of caudal peduncle	-0.985	-0.106	0.041
Predorsal length	-0.936	0.151	0.041
Preanal length	-0.990	-0.042	0.053
Preventral length	-0.961	0.245	0.012
Length of longest dorsal ray	-0.996	-0.019	-0.041
Length of longest anal ray	-0.998	0.044	0.039
Length of longest pectoral ray	-0.994	-0.105	0.013
Length of dorsal fin base	-0.974	-0.071	0.181
Length of anal fin base	-0.950	-0.276	0.084
Snout length	-0.962	-0.116	-0.079
Interorbital width	-0.969	0.134	0.188
Orbital diameter	-0.836	-0.440	-0.282

色である。

形態比較 PCAの結果、第1主成分(PC1)の寄与率は98.5%、第2主成分(PC2)の寄与率は0.9%、第3主成分(PC3)の寄与率は0.3%、PC1からPC3の累積寄与率は99.7%であった(Table 2)。PC1は、SLで特に因子負荷量が大きかったため(Table 2)、体サイズ要素を含むと考えられた。PC2では尾柄高、眼径でほかの形質よりもわずかに因子負荷量が大きかった(Table 2)。PC2とPC3の主成分スコアを用いて散布図を作成したところ、イワナとアマゴがまとまってプロットされる傾向がみられた(Fig. 3)。交雑個体と考えられるTKPM-P 25882およびTKPM-P 25883はイワナとアマゴの中間的な位置にプロットされた。

イワナとアマゴは臀鰭鰭条数と総脊椎骨数が異なる(細谷, 2013)。本研究で観察した標本の臀鰭鰭条数は、イワナが12–14、アマゴが16–17であった(Table 3)。交雑個体と考えられるTKPM-P 25882およびTKPM-P 25883は15であり、イワナとアマゴの中間的な値を示した(Table 3)。総脊椎骨数では、イワナが60–63、アマゴが63–66であった。交雑個体と考えられるTKPM-P 25882は62、TKPM-P 25883では65で、TKPM-P 25882はイワナの値範囲に、TKPM-P 25883はアマゴの値範囲に含まれた(Table 3)。側線鱗数を比較す

ると、イワナが119–126、アマゴが129–136で、差異が確認された(Table 3)。TKPM-P 25882は131、TKPM-P 25883では133であり、2標本ともアマゴの値範囲に含まれた(Table 3)。

イワナの鋤骨歯は鋤骨の最前端のみに認められ、アマゴでは最前端と中軸上に認められた。アマゴの鋤骨中軸上の最後位の鋤骨歯は両眼窩中央を結ぶ線上付近にあった。交雑個体と考えられるTKPM-P 25882とTKPM-P 25883の鋤骨中軸上の最後位の鋤骨歯はイワナとアマゴの中間的な位置であった。

遺伝分析 交雑個体と考えられるTKPM-P 25882およびTKPM-P 25883と、イワナ、アマゴそれぞれ1標本のミトコンドリアDNA調整領域の部分塩基配列を決定した。本研究で決定したTKPM-P 25882およびTKPM-P 25883の塩基配列は504塩基対の同じハプロタイプ(登録番号LC595769)であり、BLASTによる相同性検索を行なったところ、揖斐川で得られたイワナ[LC43132:向井ほか(2015)のハプロタイプIbi_c01]ともっとも類似した(99.80%一致)。本研究で決定したイワナの塩基配列(504 bp, 登録番号LC595770)は、揖斐川で得られたイワナ[LC43132:向井ほか(2015)のハプロタイプIbi_c01]ともっとも類似した(99.80%一致)。本研究で決定したアマゴの塩基配列(499 bp, 登録番号LC595771)は、揖斐川で得られたアマゴ[LC43134:向井ほか(2015)のハプロタイプIbi_a02]ともっとも類似した(99.80%一致)。

備考 主成分分析の結果、TKPM-P 25882およびTKPM-P 25883は、同河川で得られたイワナとアマゴの中間的な体形を有することが明らかとなった。また、臀鰭鰭条数でもイワナとアマゴの中間的な値を示した。一方、総脊椎骨数、側線鱗数では、1個体が総脊椎骨数でイワナの値範囲に含まれたものの、概ねアマゴの値範囲に含まれた。また、ミトコンドリアDNAはイワナのものであった。さらに、TKPM-P 25882

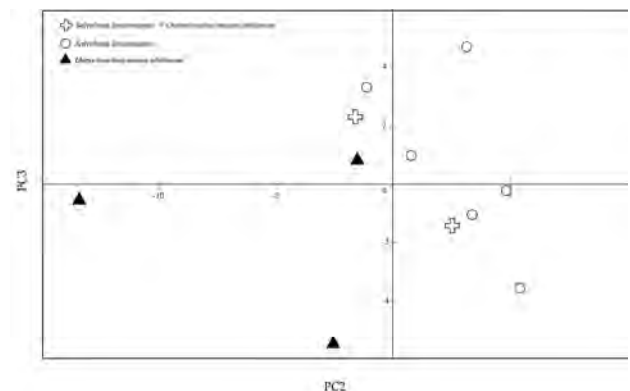


Fig. 3. Plots of principal component (PC) scores based on 17 body measurements of *Salvelinus leucomaenis* × *Oncorhynchus masou ishikawae*, *S. leucomaenis* and *O. masou ishikawae*.

Table 3. Frequency distribution of selected fin ray and scale counts of *Salvelinus leucomaenis* × *Oncorhynchus masou ishikawae*, *S. leucomaenis* and *O. masou ishikawae*.

		Anal-fin soft rays						Total vertebrae							
		12	13	14	15	16	17	60	61	62	63	64	65	66	
<i>Salvelinus leucomaenis</i> × <i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>	n=2				2					1			1		
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	n=6	1	2	3				2	3		1				
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>	n=3					2	1					1	1	1	

		Lateral line scales																	
		119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136
<i>Salvelinus leucomaenis</i> × <i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>	n=2														1			1	
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	n=6	1		1		2	1		1										
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>	n=3												1				1		1

および TKPM-P 25883 が有する虫食い状の斑紋と鋤骨歯の配列は、過去に報告されたイワナとサクラマス群の交雑個体の特徴と一致する(片山, 1975;加藤, 1977;木村, 1977;丸山, 1978;佐藤, 1982;井田・奥山, 2017)。これらから, TKPM-P 25882 および TKPM-P 25883 はイワナとアマゴの交雑個体と判断した。

ミトコンドリア DNA は母系遺伝することが知られることから, 本研究で観察・分析したイワナとアマゴの交雑個体は母種がイワナと考えられる。人工的に交配させたイワナ属の雌とサクラマス群の雄の雑種は精巣や卵巣の発達が悪く, ほとんどが不妊であることから(Suzuki and Fukuda, 1973;鈴木, 1982), 戻し交配等は行なわれていない可能性が高く, 本研究で観察・分析した標本はイワナとアマゴの F1 雑種と考えられた。

イワナの雌とアマゴの雄を人工的に交配させた F1 雑種では, 頭長比等がアマゴに類似するとされる(服部,1991)。一方, 向井ほか(2015)では, 自然環境下で生じたアマゴの雌とイワナの雄の F1 雑種では, 頭長比, 体高, 背鰭条数においてイワナに類似することを報告している。向井ほか(2015)は, イワナとアマゴの交雑個体の体形は父種に類似する可能性を示したが, 飼育下や野外といった環境の差異が F1 雑種の体形に影響を与える可能性もあり, それらの条件を整えた上での評価が必要としている。本研究で観察した標本は, イワナの雌とアマゴの雄の F1 雑種と考えられるが, 体形はイワナとアマゴの中間的な特徴を示し, いくつかの計数形質ではアマゴに類似した。本研究での観察・分析結果から, イワナとアマゴの F1 雑種は単純に父種の体形に類似するわけではないことが示された。

紀伊半島のヤマトイワナ(キリクチ)の生息地では, アマゴが分布を拡大し, 生息場所や餌資源をめぐる競合のみならず, 交雑によってキリクチの個体群を抑制している可能性が示唆されている(佐藤, 2008)。徳島県においても, 在来のアマゴが生息している河川にイワナを放流することで, 生息場所や餌資源をめぐる競合, 交雑等により, アマゴの個体数を減少させている可能性がある。那賀川でのアマゴの保全と利用の観点から, アマゴの生息域でのイワナの放流は行なう

べきではないだろう。

比較標本 イワナ:TKPM-P 25880, 6 個体, 113.6–178.7 mm SL, 徳島県那賀郡那賀町沢谷, 那賀川水系釜ヶ谷川, 33°54'5.4"N, 134°16'10.2"E, 2020 年 3 月 28 日, 古川 学。
アマゴ:TKPM-P 108, 1 個体, 170.9 mm SL, 徳島県那賀郡木沢村, 那賀川, 1987 年 9 月 21 日;TKPM-P 23907, 1 個体, 66.0 mm SL, 徳島県那賀郡那賀町大戸, 那賀川, 2011 年 8 月 18 日;TKPM-P 25881, 1 個体, 137.4 mm SL, 徳島県那賀郡那賀町沢谷, 那賀川水系釜ヶ谷川, 33°54'5.4"N, 134°16'10.2"E, 2020 年 3 月 28 日, 古川 学。

引用文献

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 (1) : 77–82.
 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.
 細谷和海. 2013. サケ科. 中坊徹次編, 日本産魚類検索 全種の同定 第三版, p. 362–367, 1833–1835. 東海大学出版会, 神奈川.
 細谷和海. 2019. 増補改訂 日本の淡水魚. 560 p. 山と溪谷社, 東京.
 Hubbs, C. L. and K. F. Lagler. 1958. Fishes of the Great Lakes region. Cranbrook Institute of Science Bulletin, 26: 1–213.
 井田 齊・奥山文弥. 2017. 改訂新版サケマス・イワナのわかる本. 263 p. 山と溪谷社, 東京.
 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 coelacanths. Gene, 349: 227–235.
 片山正夫. 1975. 錦川上流深谷川で漁獲されたムシクイアマゴについて. 山口県の自然, 33:13–16.
 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 (4) :225–232.

- 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海. 2001. 日本の淡水魚, 719 p. 山と溪谷社, 東京.
- 木村英造. 1977. 溪流魚の変異型を語る. 淡水魚, 3: 121–124.
- 亀甲武志. 2013. 琵琶湖水系のイワナの保全と利用に向けて. 向井貴彦・鬼倉徳雄・淀 太我・瀬能 宏編, 見えない脅威“国内外来魚”どう守る地域の生物多様性, p. 123–138. 東海大学出版会, 神奈川.
- 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.
- 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 (2) : 149–156.
- Nakabo, T. 2009. Zoogeography of Taiwanese fishes. *Korean Journal of Ichthyology*, 24 (4): 311–321.
- 中村智幸・岸 大弼・徳原哲也・久保田仁志・亀甲武志・坪井潤一. 2012. 在来溪流魚(イワナ類, サクラマス類): 利用, 増殖, 保全の現状と課題. *魚類学雑誌*, 59: 163–167.
- 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. 木村英造編, 淡水魚 増刊・ヤマメ アマゴ特集, p. 172–174. 淡水魚保護協会, 大阪.
- 佐藤一彦. 1982. ヤマメとイワナの自然交雑について. 木村英造編, 淡水魚 増刊・ヤマメ アマゴ特集, p. 167–171. 淡水魚保護協会, 大阪.
- 佐藤拓哉. 2008. “キリクチ”(紀伊半島のヤマトイワナ): 分断された小個体群の保全に向けて. *魚類学雑誌*, 55: 53–55.
- 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.
- 佐藤陽一. 1996. 穴吹川(吉野川水系)の魚類相. 徳島県立博物館研究報告, 6: 73–88.
- 鈴木 亮. 1982. ヤマメ・アマゴの雑種. 木村英造編, 淡水魚 増刊・ヤマメ アマゴ特集, p. 74–78. 淡水魚保護協会, 大阪.
- Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1973. Sexual maturity of F1 hybrids among salmonid fishes. *Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 23: 57–74.
- 徳島淡水魚類研究会. 1987. 徳島県魚貝図鑑. 271 p. 徳島新聞社, 徳島.
- Yamamoto, S., K. Morita, S. Kitano, K. Watanabe, I. Koizumi, K. Maekawa and K. Takamura. 2004. Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Zoological Science*, 21: 229–240.