

## 研究成果情報

## 外来サケ科魚類ニジマス・ブラウントラウトの定着メカニズムと在来生態系への影響

はせがわ こう

長谷川 功 (北海道区水産研究所 さけます資源部)

ニジマス *Oncorhynchus mykiss* とブラウントラウト *Salmo trutta* は、それぞれ北米からカムチャッカ半島にかけての地域、ヨーロッパ周辺の地域が原産のサケ科魚類で、日本には外来種として生息しています (図 1)。両種は、スポーツフィッシングの人気ターゲットであり、本州を中心に養鱒業界でも重宝されている水産有用種なのですが、自然河川に侵入するとサケ科魚類をはじめとした在来の魚類や生態系の存続を脅かすことがしばしばあるため、どのように管理すべきか、という議論が続いています。環境省が選定を進める侵略的外来種リストでは、レイクトラウト *Salvelinus namaycush* とともに産業管理外来種 (適切な管理が必要な産業上重要な外来種) にすることが提案されていますが、検討の余地は多いようです。ちなみに、両種は海外でも、外来種として日本と同じような問題を起こしているため、国際自然保護連合 (IUCN) によって侵略的外来種ワースト 100 に挙げられています (Lowe et al. 2000)。どのような方針になるにせよ、管理策については、ニジマスとブラウントラウトの特性と、どのようにして日本の河川に定着し、在来の生物や生態系にどのような影響を与えるのか、把握しておくことが必要です。両種の特性や日本への侵入の経緯については、SALMON 情報 (またはさけ・ます資源管理センターニュース) の「サケ科魚類のプロファイル (鈴木 2004 ; 長谷川 2010)」で紹介しましたので、今回は両種の定着メカニズムと在来の生物や生態系への影響の詳細について解説し、最後に管理方針に関する議論の仕方について考えてみたいと思います。

## 定着の条件とメカニズム

ニジマスとブラウントラウトが日本の水域に定着 (親から子へ、世代交代を繰り返す) するには、まず物理的環境面の制約、次に、その水域に生息している生物との種間関係による制約をクリアする必要があります (図 2)。

ニジマス、ブラウントラウト共に、一部の個体が海へ下る降海型、全ての個体が一生を河川で過ごす陸封型の両方の個体群が存在します。したがって、海との行き来ができない水域にも定着することができます。ただし、サケ科魚類ですので、



図 1. (上)ニジマス (写真撮影: 森田健太郎) と (下) ブラウントラウトの水中写真.

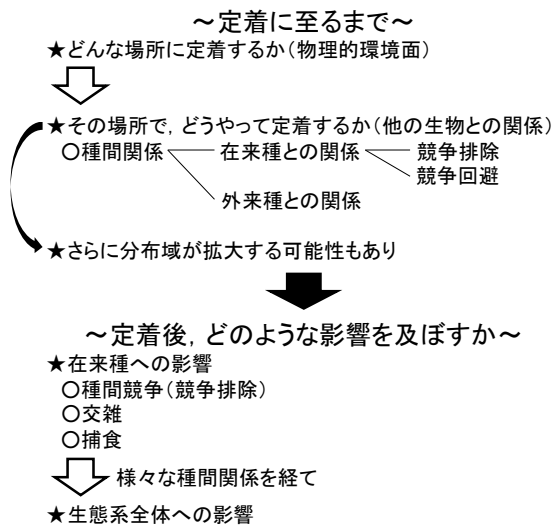


図 2. 外来サケ科魚類が日本の河川に定着し、在来生態系への影響に至るまで (長谷川 2013 図 1 を改訂).

夏季に水温が高くなりすぎる水域には定着できません。両種が生息できる水温は、本州に広く分布するサケ科魚類イワナ *Salvelinus leucomaenis* やヤマメ (アマゴ) *Oncorhynchus masou masou (ishikawae)* とだいたい同じくらいです。また、降海型の個体が海を介して、これまで生息が確認されていなかった河川へ分布域を広げる可能性がかねてから指摘されており、実際に北海道ではブラウントラウトの新たな河川への侵入が確認されています (青山ら 2002; 森田ら 2003)。いずれの事例も1個体のみの確認でしたが、Honda et al. (2012) はブラウントラウトが雌雄ともに降海することを確認していますし、新たに侵入した河川で、もしペアが産卵すれば、そこに個体群が形成されることは十分にあり得ます。また、長野県松本市を流れる信濃川水系梓川流域では、農業用の用水路を通じてブラウントラウトの分布域が広がったと考えられています (北野ら 2013)。本州ではサケ科魚類といえば、山奥の溪流に棲む魚、とイメージされがちですが、冷涼な地域では、畑作・稲作地帯を流れる川に彼らのごく普通に生息しています。そのことを考えると同様の分布域拡大は、梓川流域以外でも起こるかもしれません。

物理的環境面の制約として特に重要視されているのが、季節的な増水の影響です。ニジマスは、北海道の河川には定着できるのに、本州以南の河川にはどんなに放流しても定着できない、ということは古くから知られてきました (川那部 1980)。Fausch et al. (2001) は、このことを梅雨期の降雨に伴う河川の増水の有無から説明を試みました。つまり、ニジマスは春に産卵し、稚魚は6月頃から川の中を泳ぎだすのですが、この頃は、本州ではちょうど梅雨にあたり、長雨で河川も増水し、流れも強いので、遊泳力がまだ弱い稚魚は生き残ることができない、と考えました。また、梅雨のない北海道でも、大雨で河川が増水することはあります。大雨が降ったとき、湧水由来の河川は増水しにくく、そのような河川の方が上記と同じような理由でニジマスは定着しやすいと主張している論文もあります (Inoue et al. 2009)。ただし、河川の増水の有無だけでニジマスの定着の可否を説明できるわけではありません。実際、本州でもニジマスが定着している河川はあります (例: 群馬県野反湖の流入河川 中村・丸山 1994; 奈良県熊野川水系山上川 加藤・柳川 2000; 長野県信濃川水系雑魚川 北野ら 2003; 大分県駅館川水系雛戸川 白澤ら 2009)。それらの河川での定着メカニズムについては、別の視点から検討することも必要でしょう。

ブラウントラウトについては、雪解けによる増水の有無が、稚魚の生き残りを通した定着の可否に関係していると考えられています (Kawai et al.

2013)。北海道南西部を流れる石狩川水系千歳川では、ブラウントラウトの産卵は1月~2月の冬季を中心に行われ (長谷川ら 2014)、稚魚は雪解け増水の影響がある5月頃から川の中を泳ぎだします。Kawai et al. (2013) では、5月から6月にかけて千歳川の支流を調査し、雪解けによる増水の程度が小さい湧水由来の支流では稚魚を確認し、逆に増水の程度が大きい非湧水河川では稚魚が確認できませんでした。これらのことから、Kawai et al. (2013) は、雪解け増水の程度が小さい河川にブラウントラウトは定着しやすいと結論付けました。その理由は、ニジマスと同様だと考えられます。ニジマスとは対照的にブラウントラウトは、2000年以降、本州各地で新たな定着河川が相次いで見つかっています (例: 岐阜県神通川水系小鳥川 石崎ら 2012; 山梨県富士川水系金川 坪井 2013; 愛知県矢作川水系段戸川 加藤 2015)。侵入のきっかけは、養魚場からの逸出や釣り人による放流など様々ですが、定着できた一因として、稚魚が川の中を泳ぎだす時期がニジマスよりもブラウントラウトの方が早く、梅雨の頃には成長して増水にある程度耐えられるくらい遊泳力がついている、ということがあるのかもしれません。このことについては、今後の研究で明らかにしていく必要があります。

では、次に侵入した水域に生息する他の生物との種間関係が定着にどのようにかかわっているか、みていきましょう。一般に、外来生物が侵入した地域で定着できる条件として、①外来生物の天敵 (外来生物を捕食する生物) がいないこと、②種間競争を通じてすでに生息している生物を排除するか (競争排除)、逆に③異なる空間や餌を利用することで種間競争が回避されることが挙げられます。これらのうち、外来サケ科魚類の定着については、国内外を問わず、主に②と③の観点から研究が進められてきました。

日本に侵入したニジマス、ブラウントラウトとともに、在来サケ科魚類であるイワナやオショロコマに対しては、種間競争で優位にたち、同じく日本在来のヤマメとは利用する空間が違うために日本の河川に定着できたと考えられています (ただし、ニジマスがヤマメ (アマゴ) を競争排除したことを示唆する事例もあり)。競争排除については、在来種への影響を解説した次章で詳しく述べることにし、③について、ヤマメが生息する河川にブラウントラウトがどのように定着したか、ということについて、著者の研究事例の一つ紹介します (Hasegawa et al. 2012a)。ヤマメとブラウントラウトの稚魚が河川中に泳ぎだす時期や成長に伴う定位点 (流れてくる餌を待ち構えるところ) を千歳川支流のママチ川で潜水観察 (シュノーケリング) しました。すると、ブラウントラウトは

ヤマメよりもずっと遅く、5月下旬になってようやく見つけられるようになりました。また、定位点は成長するにつれ、両種ともに、次第に「浅くて流れの緩いところ」から「深くて流れの速いところ」へシフトしていくのですが、ヤマメが「深くて流れが速いところ」にシフトした後に入れ替わるようにブラウントラウトが「浅くて流れが緩いところ」を使うようになることが分かりました。もし、稚魚が川の中を泳ぎだす時期が同じならば、両種稚魚間で定位点を巡る(つまり、空間を巡る)種間競争が強く生じたでしょう。しかし、成長のタイミングの「ずれ」が外来種と在来種の空間の利用の仕方の時間的な「ずれ」を生じさせ、両種稚魚間の種間競争が回避されたことがブラウントラウト定着の一因になったと考えました。ちなみに、同様のパターンは、栃木県中禅寺湖の流入河川でも報告されています(若林ら 2003)。

また、すでに生息している生物との種間関係については、複数の外来種が同じ場所に生息している地域が多々あることを考えると、在来種との関係に注目するだけでなく、別の外来種との種間関係についても目を向ける必要があります。例えば、千歳川水系では、1980年代頃にブラウントラウトが侵入し、それまで生息していたニジマスの分布域は、2010年代にはブラウントラウトが侵入

できない堰堤の上流側等に狭められました。ニジマスの減少には千歳川沿いの養魚場からの逸出がなくなった(飼育をやめたため)等も影響しているのでしょうけれど、ブラウントラウトがニジマスを競争排除して定着したという一面もあるようです(Hasegawa et al. 2014)。

これまで、物理的環境面と種間関係を分けて考えてきましたが、種間関係の影響は物理的環境によって変わることもあります。千歳川支流紋別川は、ブラウントラウトがイワナを競争排除して定着した典型例です(鷹見ら 2002)。ただし、水温の低い上流側の方が排除のペースは遅いようでした(Hasegawa and Maekawa 2008)。これは低水温の方がブラウントラウトの優位な度合いが小さかったためだと考えられています。

### 在来種及び在来生態系への影響

ニジマスやブラウントラウトが在来種へ与える影響については、主にサケ科魚類を対象として研究が進んでいます。影響が特に深刻な場合は、その水域に生息するサケ科魚類が在来種から外来種へ置換することがあり、そのような事例は特に北海道で多く報告されています(表1)。

在来サケ科魚類から外来サケ科魚類への置換が

表1. 在来サケ科魚類からニジマス・ブラウントラウトへの生息魚種の置換を記した文献の例(置換が起きた全河川を挙げてはいるわけではない)。ここで、置換とは個体数の大小関係が入れ替わることをいう。また、在来種減少の要因として、外来種その他、河川工物(堰堤など)など他の要因の影響も疑われる事例も含む。

都道府県	河川名	在来種	外来種	文献
北海道	尻別川水系 真狩川支流	オショロコマ	ニジマス	Baxter et al. 2007
北海道	居麻布川	オショロコマ ヤマメ	ニジマス	森田ら 2003
北海道	石狩川水系 空知川支流	オショロコマ イワナ	ニジマス (カワマスも生息)	Kitano et al. 2014
北海道	渚骨川支流	イワナ	ニジマス	吉安 1995
北海道	良瑠石川	ヤマメ	ニジマス	遠藤 2007
北海道	石狩川水系 千歳川支流	イワナ	ブラウントラウト*1	鷹見ら 2002 Hasegawa et al. 2012b
北海道	戸切地川	イワナ	ニジマス ブラウントラウト	森田・森田 2007
大分県	駅館川水系 雛戸川	アマゴ	ニジマス	白澤ら 2009
<参考>				
北海道	鳥崎川	ミヤベイワナ*2	ブラウントラウト	著者が2013年に 確認*3

\*1 1990年代以前にはニジマスも広域に分布しており、イワナ減少の要因となった可能性はある。

\*2 オショロコマの亜種で天然分布域は然別湖のみ。鳥崎川においては、国内(道内)移入種であるが、もし然別湖にブラウントラウトが侵入した場合、同様の置換現象が起こることは否定できないため、あえて記した。

\*3 電気漁具による魚類採集を行ったところ、捕獲数はブラウントラウト 49 個体に対してミヤベイワナは 0 個体であった。

なぜ生じるのか、ということについては海外では30年以上前から、主に種間競争に着目して研究がされてきました (Krueger and May 1991 でそれまでの研究がレビューされています)。一方、日本でこのような置換現象が注目されることは海外ほどにはありませんでした。しかし、北海道石狩川水系千歳川支流紋別川での在来種イワナ (アメマス) から外来種ブラウントラウトへの置換現象を報告した鷹見ら (2002) の論文以降、日本でも外来サケ科魚類が在来種、在来生態系へ与える影響の解明に取り組む研究者が多く見受けられるようになりました。斯く言う著者もその一人であり、種間競争によってイワナからブラウントラウトへの置換が生じるのか、ということについて行動観察実験により検証しました。その結果、イワナもブラウントラウトも淵の底に餌を採るための縄張りを形成し、ブラウントラウトは多少体がイワナより小さくても、縄張りを巡る競争 (攻撃行動) に強いということが分かりました (Hasegawa et al. 2004; Hasegawa and Maekawa 2006)。しかも、ブラウントラウトが優位になる種間競争は、劣位であるイワナの種内競争よりも強く生じることが分かりました (Hasegawa and Maekawa 2009)。このようなとき、一般に種間競争に優位な種が、劣位な種を排除します。したがって、イワナからブラウントラウトへの置換の原因として種間競争があることが考えられました。視点を変えれば、ブラウントラウトはイワナを種間競争により排除して定着した、ともいえます。また、イワナはニジマスに対しても、攻撃行動を介した種間競争において劣位であり (Hasegawa et al. 2004)、イワナからニジマスへの置換についてもブラウントラウトと同様のことが起きていると考えています。ただし、攻撃行動は、優劣関係の良い指標なのですが、サケ科魚類の競争関係 (種内・種間問わず) は縄張りを巡る競争だけではありません。縄張りを巡る競争 (干渉型競争という) と対になって考えなくてはいけないのが、餌を巡る競争 (消費型競争) です。しかも、この2種類の競争は同時に起きていて、どちらの競争が強く生じるか、ということとは魚の密度や物理的条件 (石や倒木といった障害物あるいは流速など) によって変わります (Hasegawa and Yamamoto 2009, 2010)。欧米では、これらのことについて盛んに研究が行われているのですが、日本では研究事例が圧倒的に不足しているというのが実情です。

その他、置換の原因として考えられているのが交雑、産卵床の掘り返しと捕食です。交雑については、イワナとブラウントラウトの間で確認されています (図 3)。交雑個体は、両種が生息する河川では、少数ながらしばしば発見されます (例: 北海道各地; 栃木県中禅寺湖の流入河川; 山梨県

金川)。北海道で捕獲した交雑個体を用いて Kitano et al. (2009) で行った遺伝分析では、すべて母親がイワナ、父親がブラウントラウトでした。このことについて、産卵期を迎えるにあたって、サケ科魚類では一般に先に成熟するのはオスで、ブラウントラウトの方がイワナよりも産卵期が遅いため、ペアになる相手がいなかったブラウントラウトのオスが、イワナのメスとペアになったためと考察しています。また、イワナとブラウントラウトの交雑個体は、うまく発生が進まず稚魚まで残る確率は極めて低いのですが、それでも交雑個体が見つかるということは、かなりの数のイワナの卵がブラウントラウトの精子をかけられ、無駄になっていると推測されます。

また、希少種イトウ *Parahucho perryi* の産卵床をニジマスが掘り返すことも知られています。北海道東部の風蓮川では、3年間の調査で、約30%のイトウの産卵床が掘り返されたことが報告されています (Nomoto et al. 2010)。あるいは、上述の千歳川では、1月から2月にかけて産卵するサケがいて、水産資源としても保全生物学的にも、貴重であると指摘されているのですが、ブラウントラウトとサケが同じような場所で産卵していること、実際にサケの卵がブラウントラウトに掘り返されたことが観察されています (長谷川ら 2014)。

ニジマスやブラウントラウトがサケ科をはじめとする在来魚あるいは放流したサケ等の稚魚を捕食しているという記録は多数あります (例: 疋田ら 1959; 北野ら 1993; 真山 1999; 三沢ら 2001; 杉若 2010; Hasegawa et al. 2012b)。また、川で調査をしていると、「釣ったブラウントラウトの腹を裂いたところ、〇〇を何匹食べていた！」なんて話を釣り人から伺うこともあります。海外では、捕食が在来魚類の減少の大きな要因となっていることもあるので (例: Townsend 1996)、日本でももちろん注視すべきですが、ただ単に食べていた、



図 3. 山梨県金川で捕獲したイワナとブラウントラウトの交雑個体 (中央)。左はイワナ、右はブラウントラウトの0歳魚。

という観察事例だけでは捕食が在来種の減少を引き起こしているというには科学的な説得力には欠けます。個体群動態（個体数の変動）の理論に基づいた議論が待たれます。

これらの個々の在来サケ科魚類との種間関係を通して、生物群集全体にどのような影響が及んでいるのか、も気になることです。北海道長万部町を流れる静狩川の一部の流域でブラントラウトを駆除したところ、サケ科魚類であるヤマメの他、カジカ類やウキゴリ類といった在来魚個体群が回復したという報告があります（北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場 <https://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/hatch/section/kenkyuu/att/td6oqn000000lri.pdf>）。種間関係の詳細は分かりませんが、このことは、ブラントラウトの影響がサケ科魚類以外の在来魚にも及んでいたことを示唆する重要な結果です。また、著者は、千歳川支流ママチ川のサケ科魚類以外にも含む魚類群集全体にブラントラウトが与える影響について、種数・面積の関係に基づいて考えてみました（Hasegawa et al. submitted）。一般に、面積が大きくなるほど、ある場所に生息する生物の種数は増えます。ママチ川に設けた48の調査区でもそのパターンは見取れたのですが、種数の増え方は、ブラントラウトの密度が高くなるほどペースダウンしました。このように、ブラントラウトの影響を考えるとときには、イワナ、ヤマメといったサケ科魚類だけでなく、その川に棲む生物全体に目を向ける必要があるようです。

また、外来種が生物間のつながりに与える影響を調べた興味深い研究があります。北海道苫小牧市を流れる幌内川での野外操作実験や尻別川水系真狩川での野外調査を通じた一連の研究では、ニジマスは、種間競争を通じてオショロコマの食性を落下した陸生昆虫食から水生昆虫食へと変化させ、その結果、特に藻類食の水生昆虫が減ることで藻類の増加や水生昆虫が羽化して空中に飛び出した成虫を狙うクモの数を減少させるといった影響を及ぼすことが示されています（Baxter et al. 2004; 2007）。つまり、ニジマスは在来サケ科魚類オショロコマとの競争を通じて、藻類や昆虫といった他の生物、あるいはそれらの生物間のつながりにまで芽づる式に影響した、と言えます。

## ニジマス・ブラントラウトの管理方針を模索するにあたって

在来の生物や生態系が失われつつある今日、その対策は急務であり、とりわけ外来種対策は最重要課題の一つです。ただ、だからといって外来種を排除すれば全てうまくいくとは限りません。人々の暮らしと関わりが深いサケ科魚類は尚更です。

例えば、カワマス（ブルックトラウト）*Salvelinus fontinalis*は、ニジマス・ブラントラウトと同様、世界的に外来種として問題となっていますが、栃木県中禅寺湖に注ぐ湯川では、移殖放流に携わった偉人の名前をとってグラバー鱒（あるいはパーレット鱒）と呼ばれ、文化的価値が見出されています（福田 1999）。あるいは、ヒメマス *Oncorhynchus nerka* は、日本各地の湖に移殖され外来種として生息しています（山本 2015）。これらの湖の多くは、魚類がほとんど生息しないという特徴的な生態系を形成していましたが、ヒメマスの侵入はその様相を一変させたでしょう（そのことを調べようとした研究事例がないのが不思議です）。しかし、ヒメマスはたいへん美味しい魚で、その地域の特産品として重宝されています。したがって、カワマスもヒメマスも、外来種としての生態学的影響に加えて文化的、経済的な価値観も含めて議論しないと管理方針が定まらないのは明らかではないでしょうか。

ニジマスとブラントラウトの場合は、本稿で述べてきたような外来種としての生態学的影響を懸念する立場と遊漁や養鱒に利用したい立場で対立が生じています。さらに、遊漁者の間でも、ニジマスやブラントラウトを主なターゲットにルアーやフライで釣るいわゆるスポーツフィッシングの愛好者と在来種であるイワナやヤマメを狙う愛好者が対立し、関係は複雑です。本州の河川の場合は、内水面漁業協同組合（いわゆる漁協）が釣り場の管理をしていることが多いので、ニジマスやブラントラウトが持ち込まれても対処方針が比較的決まりやすいです（図4）。一方、北海道の場合は、漁協が遊漁を管理している河川はほとんどありません。そのような現状を憂いたニジマスやブラントラウト釣りを愛好する地域住民が、ゾーニング（生態系を守る川、遊漁のための川等、目的に応じて河川を使い分ける）の可否を検討したり、種々の対立を解消すべく活動してい



図4. この川では、ブラントラウトが発見されてすぐに、漁協が釣り人に無計画な放流を慎むように看板で呼びかけた。

る事例もあります(例:北海道トラウト未来プロジェクト <http://h-trout.com/wordpress/>)。

近年,ニジマスとブラウントラウトについては,冒頭で述べたとおり,環境省が選定を進める侵略的外来種リスト上での扱いが議論の的となっています。あるいは北海道に限っていえば,北海道外来種対策基本方針に基づいてニジマスを指定外来種にすることの是非が議論されてきましたが,最終的には指定から外れたことについて(北海道環境生活部環境局生物多様性保全課 <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/shiteigairaihu01.htm>),賛否が分かれています。新たにニジマス・ブラウントラウトの生息が確認された地域では,上述のように対処方針がスムーズに決まることもある半面,両種を既存の法律では規制できないことが内水面漁業の現場に混乱をもたらすという指摘もあります(田子 2014)。管理方針の大勢を整えるには,このような国,都道府県レベルでの規制は有効でしょう。ただし,リストに掲載された・されなかった,あるいは指定外来種になった・ならなかったで一喜一憂するのではなく,真に求められるのは,ニジマス,ブラウントラウトに対する多様な価値観に基づく主張があるなか,これらの主張をバランスよくまとめ,社会の調和を保ったうえで彼らを管理していくための議論の舵取りではないでしょうか。その議論の際,客観的評価に基づく生態学的知見は不可欠なものであり,微力ながら本稿がその一助になればと思います。

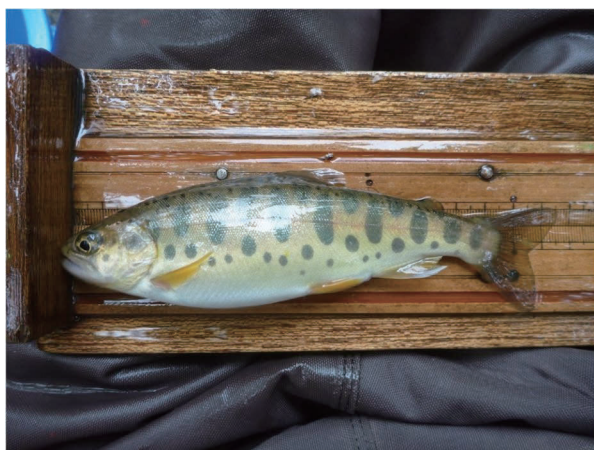
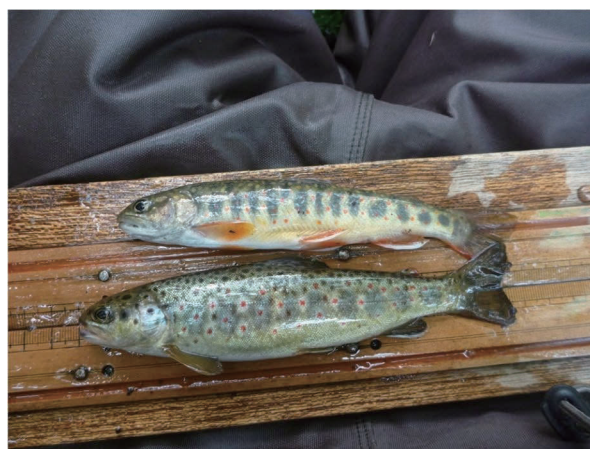
### 引用文献

- 青山智哉・鷹見達也・下田和孝・小山達也. 2002. 北海道におけるブラウントラウトの年齢と成長および性成熟. 北海道水産孵化場研報, 56: 115-123.
- Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M., and Chapman, P.L. 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85: 2656-2663.
- Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M., and Chapman, P.L. 2007. Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance. *Oecologia*, 153: 461-470.
- 遠藤辰典. 2007. 北海道南西部の良瑠石川におけるニジマスとサクラマスの種間関係. 北海道大学大学院水産科学院, 修士論文.
- Fausch, K.D., Taniguchi, Y., Nakano, S., Grossman, G.D., and Townsend C.R. 2001. Flood disturbance regimes influence rainbow trout invasion success among five Holarctic regions. *Ecol. Appl.*, 11: 1438-1455.
- 福田和美. 1999. 日光鱒釣紳士物語. 山と溪谷社, 東京. 255pp.
- 長谷川功. 2010. サケ科魚類のプロファイル〜ブラウントラウト〜. *SALMON 情報*, 4: 27-29.
- 長谷川功. 2013. 外来サケ科魚類の生態学〜ブラウントラウトの定着要因と在来種及び生物多様性への影響〜. *日水誌*, 79: 630-633.
- Hasegawa, K., Ishiyama, N., and Kawai, H. 2014. Replacement of nonnative rainbow trout by nonnative brown trout in the Chitose river system, Hokkaido, northern Japan. *Aquat. Invasions*, 9: 221-226.
- Hasegawa, K., and Maekawa, K. 2006. The effects of introduced salmonids on two native stream-dwelling salmonids through interspecific competition. *J. Fish Biol.*, 68: 1123-1132.
- Hasegawa, K., and Maekawa, K. 2008. Different longitudinal distribution patterns of native white-spotted charr and nonnative brown trout in Monbetsu stream, Hokkaido, northern Japan. *Ecol. Freshw. Fish*, 17: 189-192.
- Hasegawa, K., and Maekawa, K. 2009. Role of visual barriers on mitigation of interspecific interference competition between native and nonnative salmonids. *Can. J. Zool.*, 87: 781-786.
- 長谷川功・宮内康行・清水智仁. 2014. 北海道千歳川で冬季に自然産卵する野生サケの現状. *魚雑*, 61: 125-127.
- Hasegawa, K., and Yamamoto, S. 2009. Effects of competitor density and physical habitat structure on the competitive intensity of territorial white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *J. Fish Biol.*, 74: 213-219.
- Hasegawa, K., and Yamamoto, S. 2010. The effect of flow regime on the occurrence of interference and exploitative competition in salmonid species, white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67: 1776-1781.
- Hasegawa, K., Yamamoto, T., Murakami, M., and Maekawa, K. 2004. Comparison of competitive ability between native and introduced salmonids: evidence from pairwise contests. *Ichthyol. Res.*, 51: 191-194.
- Hasegawa, K., Yamazaki, C., Ohkuma, K., and Ban, M. 2012a. Evidence that an ontogenetic niche shift by native masu salmon facilitates invasion by nonnative brown trout. *Biol. Invasions*, 14: 2049-2056.
- Hasegawa, K., Yamazaki, C., Ohta, T., and Ohkuma, K. 2012b. Food habits of introduced brown trout

- and native masu salmon are influenced by seasonal and locational prey availability. *Fish. Sci.*, 78: 1163-1171.
- 疋田豊彦・亀山四郎・小林明弘・佐藤行孝. 1959. 西別川に於けるニジマスの生物学的調査 特に害魚の食性に就いて. さけ・ますふ研報, 14: 91-121.
- Honda, K., Arai, T., Kobayashi, Y., Tsuda, Y., and Miyashita, K. 2012. Migratory patterns of exotic brown trout *Salmo trutta* in south-western Hokkaido, Japan, on the basis of otolith Sr:Ca ratios and acoustic telemetry. *J. Fish Biol.*, 80: 408-426.
- Inoue, M., Miyata, H., Tange, Y., and Taniguchi, Y. 2009. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion in Hokkaido streams, northern Japan, in relation to flow variability and biotic interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 66: 1423-1434.
- 石崎大介・谷口義則・淀 大我. 2012. 岐阜県神通川水系小鳥川におけるブラウントラウトの定着. 魚雑, 59: 49-54.
- 加藤大貴. 2015. 愛知県の河川における外来魚ブラウントラウトと在来魚類の関係. 名城大学理工学部環境創造学科, 卒業論文.
- 加藤憲司・柳川利夫. 2000. 熊野川水系上流部, 山上川におけるニジマスの自然繁殖個体群. 水産増殖, 48: 603-608.
- Kawai, H., Ishiyama, N., Hasegawa, K., and Nakamura, F. 2013. The relationship between the snowmelt flood and the establishment of non-native brown trout (*Salmo trutta*) in streams of the Chitose River, Hokkaido, northern Japan. *Ecol. Freshw. Fish*, 22: 645-653.
- 川那部浩哉. 1980. ニジマス—放流すれども定着せず. 日本の淡水生物 (川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編), 東海大学出版会, 東京. pp. 44-48.
- Kitano, S., Hasegawa, K., and Maekawa, K. 2009. Evidence for interspecific hybridization between native white-spotted charr and nonnative brown trout on Hokkaido Island, Japan. *J. Fish Biol.*, 74: 467-473.
- 北野聡・逸見泰明・柳生将之・美馬純一. 2013. 松本市梓川幹線水路で増加するブラウントラウト *Salmo trutta*. 長野県環境保全研究所研究報告, 9: 67-70.
- 北野聡・河合吉岡・井田秀行. 2003. 雑魚川減流域におけるニジマスとイワナの生態的特徴. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績, 40: 9-13.
- 北野聡・中野繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一郎. 1993. 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖行動. 日水誌, 59: 1837-1843.
- Kitano, S., Ohdachi, S., Koizumi, I., and Hasegawa, K. 2014. Hybridization between native white-spotted charr and nonnative brook trout in the upper Sorachi River, Hokkaido, Japan. *Ichthyol. Res.*, 61: 1-8.
- Krueger, C.C., and May, B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 (suppl 1) : 66-77.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., and De Poorter, M. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. Invasive Species Specialist Group of the World Conservation Union, Auckland
- 真山紘. 1999. 千歳川におけるサクラマス幼魚およびブラウントラウトによる浮上期サクラマス稚魚の捕食. さけ・ます資源管理センター研究報告, 2: 21-27.
- 三沢勝也・菊池基弘・野澤博幸・帰山雅秀. 2001. 外来種ニジマスとブラウントラウトが支笏湖水系の生態系と在来種に及ぼす影響. 国立環境研究所研究報告, 167: 125-132.
- 森田健太郎・岸 大弼・坪井潤一・森田晶子・新井崇臣. 2003. 北海道知床半島の小河川に生息するニジマスとブラウンマス. 知床博物館研究報告, 24: 17-26.
- 森田健太郎・森田晶子. 2007. イワナ (サケ科魚類) の生活史二型と個体群過程. 日本生態学会誌, 57: 13-24.
- 中村智幸・丸山 隆. 1994. 群馬県野反湖におけるニジマス, *Oncorhynchus mykiss* の自然産卵. 水産増殖, 42: 7-13.
- Nomoto, K., Omiya, H., Sugimoto, T., Akiba, K., Edo, K., and Higashi, S. 2010. Potential negative impacts of introduced rainbow trout on endangered Sakhalin taimen through redd disturbance in an agricultural stream, eastern Hokkaido. *Ecol. Freshw. Fish*, 19: 116-126.
- 白澤聡一郎・近藤卓哉・永田新悟・高橋 洋・木本圭輔・景平真明・竹下直彦. 2009. 駅館川水系雛戸川におけるニジマスとアマゴの成長. 水産増殖, 57: 654. (日本水産増殖学会第8回大会講演要旨集)
- 杉若圭一. 2010. No. 673 ブラウントラウトの魚食性. 「試験研究は今」地方独立行政法人北海道立総合研究機構水産研究本部, 北海道余市町. URL: <http://www.fishexp.hro.or.jp/cont/marine/o7u1kr000000288d.html>, (参照 2015-11-02)
- 鈴木俊哉. 2004. サケ科魚類のプロファイル〜ニジマス〜. さけ・ます資源管理センターニュース, 12: 9-10.
- 田子泰彦. 2014. 神通川中下流域へのブラウント

ラウトの出現. 富水研だより, 12: 3.  
 鷹見達也・吉原拓志・宮腰靖之・桑原 連. 2002. 北海道千歳川支流におけるアメマスから移入種ブラウントラウトへの置き換わり. 日水誌, 68: 24-28.  
 Townsend, C. 1996. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. Biol. Conserv., 78: 13-22.  
 坪井潤一. 2013. 金川でブラウントラウトの駆除が始まりました. 山梨県水産技術センター便り,

55: 4-5.  
 若林 輝・中村智幸・久保田仁志・丸山 隆. 2003. 中禅寺湖流入河川に生息するサケ科魚類2種の当歳魚の生息環境. 魚雑, 50: 123-130.  
 山本祥一郎. 2015. ヒメマスー複雑な移殖の歴史をもつ水産重要種. 魚雑, 62: 195-198.  
 吉安克彦. 1995. 巨大オシヨロコマが遡る道北の秘境ー最果ての渚滑川ー. 岩魚草紙, 朔風社, 東京. pp. 48-56.



資料. 日本の在来サケ科魚類

(左上写真)イワナ(撮影地:岐阜県神通川水系).

(右上写真)オシヨロコマ(撮影地:北海道尻別川水系). ちなみに, 下はブラウントラウト. この2種はしばしば見間違えられる.

(左下写真)ヤマメ(撮影地:北海道尻別川水系).

(右下写真)イトウ(産卵行動中のペア)(撮影地:北海道内某所).