

タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* による イタセンパラ *Acheilognathus longipinnis* への繁殖干渉 および繁殖行動の阻害

川上僚介^{1,3}・川本朋慶^{1,2}・西尾正輝³

¹ 〒935-0113 富山県氷見市惣領1927 NPO法人Bioクラブ

² 〒130-8606 東京都墨田区江東橋3-3-7 自然環境研究センター

³ 〒935-8686 富山県氷見市鞍川1060 氷見市教育委員会

(2019年12月26日受付；2020年7月10日改訂；2020年7月11日受理；2020年8月20日J-STAGE早期公開)

キーワード：種間相互作用, 適応度, 配偶者選択, 国外外来魚, 国指定天然記念物

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2020

Ryosuke Kawakami*, Tomonori Kawamoto and Masaki Nishio. 2020. Reproductive interference and inhibition of reproductive behaviour between rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus ocellatus*) and Itasenpara bitterling (*Acheilognathus longipinnis*). Japan. J. Ichthyol., 67(2): 259–264. DOI: 10.11369/jji.19-050.

Abstract Reproductive interference and inhibition of reproductive behaviour between two sympatric bitterlings (Itasenpara bitterling, *Acheilognathus longipinnis*, and rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*) were observed in the Moo River, Himi City, Toyama Prefecture, Japan. Male rosy bitterling and female Itasenpara bitterling individuals formed pairs, subsequently exhibiting interspecific reproductive behaviour. However, female Itasenpara bitterlings failed to lay eggs. Furthermore, rosy bitterlings attacked male Itasenpara bitterlings that defended territories around freshwater mussels, resulting in the latter abandoning their territories. This is the first report of rosy bitterlings negatively impacting the reproductive behaviour of Itasenpara bitterlings.

*Corresponding author: Specified Nonprofit Corporation Bio Club, 1927 Soryo, Himi, Toyama 935-0113, Japan (e-mail: bioclub.npo@gmail.com)

繁殖干渉は、配偶者獲得の過程において一方または両方の種の適応度を低下させる種間相互作用であり、ある種の個体が、別種個体を同種個体と誤った場合に発生する (Gröning and Hochkirch, 2008; Burdfield-steel and Shuker, 2011). 侵入種や近縁種間で繁殖干渉が生じると、種間での求愛、交配および雑種形成などにより、一方の種の排除や置換に繋がる。淡水魚類の繁殖干渉の事例として、モツゴ *Pseudorasbora parva* とシナイモツゴ *Pseudorasbora pumila* では、非対称型の交雑によってシナイモツゴからモツゴへの置換が生じている (Konishi and Takata, 2004; 小西, 2010). また、卵胎生魚であるグッピー *Poecilia reticulata* とカダヤシ *Gambusia affinis* では、種間での交尾

行動が確認され、繁殖干渉がカダヤシからグッピーへの置換を引き起こす要因の1つであると考えられている (Tsurui-Sato et al., 2019).

コイ科タナゴ亜科 (Cyprinidae, Acheilognathinae) に属する純淡水魚類 (以下、「タナゴ類」と呼ぶ) は産卵期から見て大きく2つに分かれ、3–7月に産卵する型 (以下、「春産卵型」と呼ぶ) と9–10月に産卵する型 (以下、「秋産卵型」と呼ぶ) がある (北村・内山, 2020). タナゴ類は繁殖期になると、婚姻色を呈した雄が二枚貝の周囲に縄張りを持ち、産卵管を伸長させた雌を二枚貝へと誘導し、雌が生きた二枚貝内の鰓に卵を産み込んだ後、雄が受精させるという特徴的な産卵生態を有する。

日本固有種であるタナゴ類のイタセンパラ *Acheilognathus longipinnis* は、淀川水系、濃尾平野および富山平野の諸水系に分布していたが、生息地の減少や悪化などにより、現在はこれら3地域の一部の河川にのみ生息している (Nishio et al., 2020). イタセンパラの寿命は約1年とされており、6月上旬に体長9 mmで二枚貝から泳ぎ出してから約3か月の間に体長56 mm程度まで成長すると性成熟し、9–10月に産卵する (Nishio et al., 2015). イタセンパラの雌は繁殖期の間に5回程度排卵し、一回あたり約70個の卵を二枚貝へ産み込む (上原, 2007). なお、イタセンパラは国指定天然記念物 (1974年, 文化庁) および国内希少野生動植物種 (1995年, 環境省) に指定されるとともに、環境省のレッドリストにおいて絶滅危惧IA類に分類されている (環境省, 2020). さらに、国際自然保護連合 (IUCN) のレッドリストにおいても *Endangered* (絶滅危惧種) に指定されている (IUCN, 2020).

国外外来魚であるタナゴ類のタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* は、1940年代に中国からソウギョ *Ctenopharyngodon idellus* やハクレン *Hypophthalmichthys molitrix* 等の種苗に混入し日本に移入され (中村, 1955), 現在では、日本全国で生息が確認されている (北村・内山, 2020). タイリクバラタナゴの寿命は長くて3年とされ (Solomon et al., 1985), 体長約25 mm以上で性成熟し、3–9月に産卵する (朝比奈ほか, 1980). また、タイリクバラタナゴは繁殖期の間に15回程度排卵し、一回の産卵で約14個の卵を二枚貝へ産み込む (河村ほか, 2009). なお、本報告の調査地である富山県氷見市においては、2019年9月下旬に完熟卵を保有したタイリクバラタナゴが確認されており (川本ほか, 未発表), タイリクバラタナゴとイタセンパラの繁殖期は重複している.

イタセンパラの減少要因として、国外外来魚であるオオクチバス *Micropterus salmoides* による捕食やタイリクバラタナゴの侵入による駆逐が指摘されており (環境省, 2015), 氷見市においても、オオクチバスによるイタセンパラの捕食が報告されている (山崎ほか, 2009). 一方、タイリクバラタナゴがイタセンパラに与える具体的な影響については、これまで報告されていない.

今回、イタセンパラとタイリクバラタナゴが同所的に生息する富山県氷見市万尾川において、イタセンパラの繁殖行動を記録するために水中撮影

を実施した際、タイリクバラタナゴの雄とイタセンパラの雌が繁殖行動を進行させ、イタセンパラの雌が産卵に失敗する様子が観察された。また、縄張りを形成したイタセンパラの雄に対するタイリクバラタナゴの攻撃行動が観察された。これら2例の観察記録は、タイリクバラタナゴによるイタセンパラへの繁殖干渉および繁殖行動の阻害と考えられたため、初めての知見として報告する。

材料と方法

調査地の概要 万尾川は、水田への用水路として利用されている小規模河川である。川幅は5 m程であり、4–7月の灌漑期には水田に水を引くために、河川内各所に設置されている水門の閉鎖により水位が上昇し止水環境となる。一方、8月以降から翌年3月までの非灌漑期には、水門が開き水位は低下し流水環境となる。撮影場所の河床 (水深約0.3 m) は砂であり、イタセンパラの他に、在来魚としてミナミアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira jordani*, ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata*, タモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus*, およびナマズ *Silurus asotus* 等が生息し、国外外来魚ではタイリクバラタナゴ、オオクチバスおよびカムルチー *Channa argus* が生息している (西尾ほか, 2017). なお、詳しい撮影場所については、イタセンパラの保護の観点から明示しない.

繁殖行動の記録 2014年9月12日および10月10日の計2日間、潜水した観察者が、イタセンパラの繁殖行動の様子を撮影した。撮影には、防水機能付きコンパクトデジタルカメラ Canon Power Shot D30 (キヤノン社) および OLYMPUS μTOUGH-6020 (オリンパス社) の動画機能を利用した。2014年9月12日は10時20分–12時00分および13時30分–15時00分の計2回潜水し、計1時間30分26秒間撮影した。ここでは、タイリクバラタナゴの雄によるイタセンパラの雌に対する繁殖行動が観察された。また、2014年10月10日は11時30分–13時30分に1回潜水し、計12分3秒間撮影した。ここでは、タイリクバラタナゴによるイタセンパラの雄に対する攻撃行動が観察された。撮影された2つの動画は、動物行動の映像データベース (MOMO: <http://www.momo-p.com>) にそれぞれ登録した (登録番号 momo151125al01b, momo191219ro01b).

繁殖行動の定義 イタセンパラの繁殖行動の順序は、長田ほか (1984) および上原 (2007) により次のように定義されている。1) 二枚貝の出入

管部に吻端を向け逆立ち姿勢をとる雄の「貝覗き (male head-down posture)」, 2) 雄が選んだ二枚貝に産卵管の伸長した雌を連れてくる「誘導 (leading)」, 3) 雄の誘いを受け入れた雌との間でペアが成立し, 雌が二枚貝の出入管部に吻端を向け逆立ち姿勢をとる「貝覗き (female head-down posture)」, 4) ペア形成から産卵までに雄が二枚貝に向けて行う「産卵前放精 (pre-skimming)」, 5) 産卵管を二枚貝の出水管へ挿入する「産卵 (spawning)」, 6) 雄が入水管に向け精子をばらまく「放精 (skimming)」, まだが一連の繁殖行動である。また, 雌の「産卵」後に縄張りを形成できなかった雄が縄張り雄の間を縫って放精する「スニーキング (sneaking)」も報告されている (上原, 2007)。

上記に示したイタセンパラの繁殖行動の定義をもとに, 本研究において観察された繁殖行動を映像から記録した。また, タイリクバラタナゴの繁殖行動についてもイタセンパラの繁殖行動と同じ定義を用いた。なお, 繁殖行動の観察には, 動画再生ソフト VLC media player (<https://www.videolan.org/vlc/>) を用いた。

結 果

2014年9月12日の動画 (10時20分–12時00分の潜水時に撮影) において, タイリクバラタナゴの雄とイタセンパラの雌による異種間の繁殖行動が観察された。ここでは, タイリクバラタナゴ

の雄による「貝覗き」および「産卵前放精」が, また, イタセンパラの雌による「貝覗き」および「産卵」が, それぞれ観察された。加えて, イタセンパラの雄による「スニーキング」が観察された。

今回観察された繁殖行動の詳細を次に述べる。

1) 遊泳するタイリクバラタナゴの雄が, 二枚貝に対して「貝覗き」を開始し, 二枚貝の周囲に縄張りを形成した (momo151125a101b:0:01)。2) タイリクバラタナゴの雄が縄張りを形成した二枚貝 (以下, 「タイリクバラタナゴ縄張り貝」と呼ぶ) に対して, 産卵管を伸長させたイタセンパラの雌が「貝覗き」を開始した (同:0:02)。3) タイリクバラタナゴの雄がタイリクバラタナゴ縄張り貝に向け「産卵前放精」を行った (同:0:16)。4) タイリクバラタナゴの雄が縄張りを放棄した (同:1:06)。5) イタセンパラの雌は単独でタイリクバラタナゴ縄張り貝に残り「産卵」を試みた。しかし, 産卵管をタイリクバラタナゴ縄張り貝へ挿入することができず, 約60個の卵がタイリクバラタナゴ縄張り貝の周囲へばらまかれ, 「産卵」は失敗した (同:1:22; Fig. 1)。7) イタセンパラの雄による「スニーキング」が複数回行われた (同:1:46, 1:49)。なお, ばらまかれた卵は, 「産卵」を行ったイタセンパラの雌, タイリクバラタナゴ縄張り貝の周囲を遊泳していたイタセンパラ, タイリクバラタナゴおよびタモロコによって捕食された。

2014年10月10日の動画において, 1) イタセン

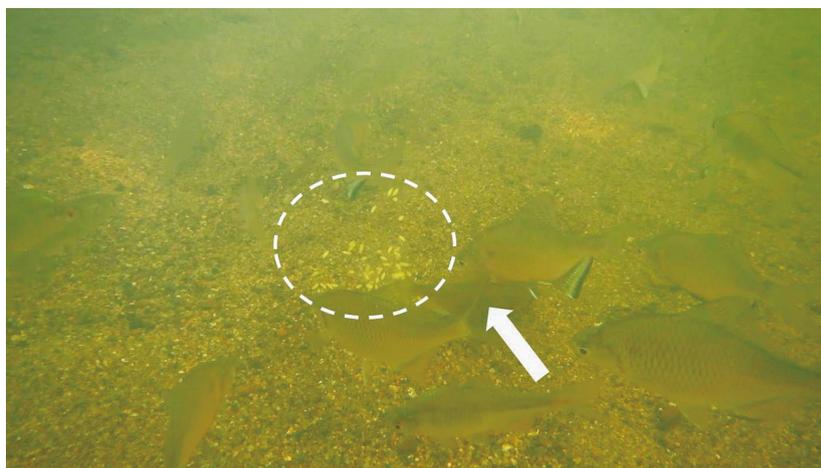


Fig. 1. A female Itasenpara bitterling (*Acheilognathus longipinnis*, indicated by white arrow) failing to lay its eggs into mussel by engaging in reproductive behaviour with male rosy bitterlings (*Rhodeus ocellatus ocellatus*). Eggs of Itasenpara bitterling indicated by broken white circle.



Fig. 2. Rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus ocellatus*, indicated by red arrow) attacking a male territory-holding Itasenpara bitterling (*Acheilognathus longipinnis*, indicated by white arrow).

パラの雄が縄張りを形成した二枚貝（以下、「イタセンパラ縄張り貝」と呼ぶ）に「貝覗き」をしていると、タイリクバラタナゴが接近し、イタセンパラの雄へ体側を打ち付けた（momol91219ro01b：0:06；Fig. 2；以下、「攻撃」と呼ぶ）。2）イタセンパラの雄は「貝覗き」を中断し、タイリクバラタナゴがイタセンパラ縄張り貝の上に定位した（同：0:07）。3）タイリクバラタナゴはイタセンパラ縄張り貝への定位をやめ、イタセンパラ縄張り貝の周囲を遊泳した（同：0:10）。4）イタセンパラの雄がイタセンパラ縄張り貝へ戻り「貝覗き」を再開した（同：0:11）。5）タイリクバラタナゴがイタセンパラ縄張り貝へ戻り、イタセンパラの雄に接近し2度目の攻撃を行った（同：0:47）。6）再度攻撃されたイタセンパラの雄は、2秒程度イタセンパラ縄張り貝から離れたが、すぐに戻り「貝覗き」を再開した（同：0:50）。7）イタセンパラの雄が「貝覗き」を再開した後も、タイリクバラタナゴはイタセンパラ縄張り貝の周囲を遊泳したが、最終的にイタセンパラの雄によって縄張りから追い出された（同：1:12）。8）タイリクバラタナゴが縄張りから追い出されてから約30秒後、イタセンパラの雄は「貝覗き」を中断し、縄張りを放棄した。なお、本動画からはタイリクバラタナゴの雌雄を判別することは不可能であった。

考 察

今回の観察では、タイリクバラタナゴの雄がイタセンパラの雌と繁殖行動を進行させ、タイリク

バラタナゴの雄による「産卵前放精」の後に、イタセンパラの雌が「産卵」に失敗し、タイリクバラタナゴ縄張り貝の周囲に約60個の卵をばらまいた。この観察例は、タイリクバラタナゴのイタセンパラに対する繁殖干渉であることを強く示唆する。イタセンパラの雌は一回の産卵で排卵されたすべての卵を二枚貝に産み込む（上原，2007）。このことから、イタセンパラの雌がタイリクバラタナゴの雄の繁殖干渉により繁殖機会を損失することは、適応度の大幅な低下を招く要因となり、氷見市のイタセンパラ個体群が今後縮小する可能性が高いことを示唆している。イタセンパラとタイリクバラタナゴが種間で交配した場合、受精の有無と受精卵の発生に関する知見はこれまでに得られていない。イタセンパラと同属で秋産卵型であるカネヒラ *Acheilognathus rhombeus* では、タイリクバラタナゴの精子とカネヒラの卵が受精した場合、胚は30日以上生存するが、後期仔魚まで成長せず死亡する（Kawamura and Hosoya, 2000）。タイリクバラタナゴの「産卵前放精」によりイタセンパラの卵が受精した場合も、卵から仔魚へと発生が進む可能性は低いかもしれない。

繁殖干渉を受けた種は、個体数が減少することにより次世代でさらに強い干渉を受け、その個体群は急速に駆逐される（高倉ほか，2010；京極・西田，2012）。さらに、希少種の雌は同種の雄と遭遇する頻度が低下すると、配偶者選択が弱まり他種の雄を受け入れるようになる（Wirtz, 1999）。氷見市万尾川においては、イタセンパラの繁殖期である10月の小型定置網を用いた調査において、

タイリクバラタナゴの個体数（1044 個体）がイタセンパラの個体数（177 個体）の約 6 倍であった（西尾，2019）。これらのことから、万尾川におけるイタセンパラ個体群は、タイリクバラタナゴへの置換が危惧される状況であり、今後、タイリクバラタナゴからイタセンパラへの繁殖干渉がさらに加速することが予想される。

タイリクバラタナゴによるイタセンパラの雄への攻撃は 2 度観察された。バラタナゴ（タイリクバラタナゴおよびニッポンバラタナゴ *Rhodeus ocellatus kurumeus*）の雄が縄張りを形成する際には、雄同士で鱗を広げる威嚇（threat）や、吻側や体側を相手の体に当てる威圧（jerking）といった闘争行動をとる（長田，1980）。このことから、本研究において観察されたタイリクバラタナゴによるイタセンパラの雄への攻撃は、婚姻色が明瞭でないタイリクバラタナゴの雄が、イタセンパラの雄の縄張りを奪うためにとった闘争行動の一種であると考えられる。さらに、イタセンパラの雄がタイリクバラタナゴを追い出してから約 30 秒後、イタセンパラの雄は「貝覗き」を中断し、縄張りを放棄した。また、タイリクバラタナゴの 2 度目の攻撃からイタセンパラの雄が縄張りを放棄するまでの間に、イタセンパラの雄が他の個体から攻撃を受ける様子は観察されなかった。これらのことから、イタセンパラの雄が縄張りを放棄した理由の 1 つとして、タイリクバラタナゴの攻撃による繁殖行動の阻害が要因であると推察される。

これまでタイリクバラタナゴの侵入によりイタセンパラの個体群サイズが縮小する指摘はあったものの（中村，1969）、そのメカニズムは不明であった。本研究は少数例ではあるが、イタセンパラの個体群サイズが縮小するメカニズムについて、タイリクバラタナゴによる繁殖干渉であることを示唆した。在来タナゴ類の絶滅の危険性は全般に高く、ゼニタナゴ *Acheilognathus typus* やミヤコタナゴ *Tanakia tanago* では、タイリクバラタナゴの侵入および増加により個体群サイズが縮小した事例がある（勝呂，1995；望月，1997）。しかし、これらの在来タナゴ類についても減少のメカニズムは明らかになっていない。また、野生下におけるタイリクバラタナゴとの交雑個体がニッポンバラタナゴ、アブラボテ *Tanakia limbata* およびヤリタナゴなどで報告されている（Kawamura et al., 2001；加納ほか，2005；稲留・山本，2012；西尾ほか，2020）。さらに、春産卵型ではカゼトゲタナゴ *Rhodeus atremius atremius*、シロヒレタビラ *Acheilognathus*

tabira tabira、ミナミアカヒレタビラおよびアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira erythropterus*（Kitamura，2007；Kitamura et al., 2009；北村・諸澤，2010；鴛海ほか，2018）、秋産卵型ではカネヒラ（Kitamura，2007）がタイリクバラタナゴと同所的に生息し、繁殖期が重複している。このように、春産卵型および秋産卵型の在来タナゴ類とタイリクバラタナゴの繁殖期が重複していることから、全ての在来タナゴ類がタイリクバラタナゴから繁殖干渉を受けていることが示唆され、タイリクバラタナゴの繁殖干渉は、在来タナゴ類が減少する要因の 1 つであることが危惧される。

タイリクバラタナゴによる在来タナゴ類への繁殖干渉については、本研究の知見を除いてこれまで研究されていなかった。繁殖干渉は様々な繁殖行動によって引き起こされることから（Burdfield-Steel and Shuker，2011）、今後はタイリクバラタナゴによって発生する繁殖干渉の事例を蓄積し、在来タナゴ類への繁殖干渉がどの程度生じているかを把握することが課題となる。

謝 辞

本研究は国指定天然記念物イタセンパラ再生事業（氷見市）として実施され、国宝重要文化財保存整備費補助金（文化庁）、文化財保存整備費補助金（富山県）、公益財団法人河川財団の河川整備基金助成事業により行われた。原稿の改訂にあたり、編集委員の武山智博博士ならびに 2 名の匿名の査読者には非常に有益なご指摘を頂いた。また、三重県総合博物館の北村淳一博士にはタイリクバラタナゴに関する貴重な情報を頂いた。この場を借りて深く感謝申し上げる。

引用文献

- 朝比奈潔・岩下いくお・羽生 功・日比谷京. 1980. タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* の生 殖年周期. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 46: 299–305.
- Burdfield-Steel, E. R. and D. M. Shuker. 2011. Reproductive interference. *Curr. Biol.*, 21: 450–451.
- Grønning, J. and A. Hochkirch. 2008. Reproductive interference between animal species. *Q. Rev. Biol.*, 83: 257–282.
- 稲留陽尉・山本智子. 2012. 北薩地域におけるタナゴ類とイシガイ類の分布と産卵床としての利用. *保全生態学研究*, 17: 63–71.
- IUCN. 2020. 2020 IUCN Red List of Threatened Species: <https://www.iucnredlist.org/search?query=Itasenpara%20>

- Bitterling&searchType=species (参照 2020-7-26).
- 加納義彦・原田泰志・河村功一. 2005. ニッポンバラタナゴ外来種と隔離がもたらしたもの. 片野 修・森 誠一 (編), pp. 122-132. 希少淡水魚の現在と未来ー積極的保全のシナリオ. 信山社, 東京.
- 環境省. 2015. イタセンパラ. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (編), pp. 20-21. レッドデータブック 2014. ー日本の絶滅のおそれのある野生生物ー 4 汽水・淡水魚類. ぎょうせい, 東京.
- 環境省. 2020. 【汽水・淡水魚類】環境省レッドリスト 2020 : <http://www.env.go.jp/press/files/jp/113667.pdf> (参照 2020-4-9).
- Kawamura, K. and K. Hosoya. 2000. Masculinization mechanism of hybrids in bitterlings (Teleostei: Cyprinidae). *J. Heredity*, 91: 464-473.
- 河村功一・片山雅人・三宅琢也・大前吉広・原田泰志・加納義彦・井口恵一朗. 2009. 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. *日本生態学会誌*, 59: 131-143.
- Kawamura, K., T. Ueda, R. Arai, Y. Nagata, K. Saitoh, H. Ohtaka and Y. Kanoh. 2001. Genetic introgression by the Rose Bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*, into the Japanese Rose Bitterling, *R. o. kurumeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Zoo. Sci.*, 18: 1027-1039.
- Kitamura, J. 2007. Reproductive ecology and host utilization of four sympatric bitterling (Acheilognathinae, Cyprinidae) in a lowland reach of the Harai River in Mie, Japan. *Environ. Biol. Fish.*, 78: 37-55.
- 北村淳一・諸澤崇裕. 2010. 霞ヶ浦流入河川におけるタナゴ亜科魚類の産卵母貝利用. *魚類学雑誌*, 57: 149-153.
- Kitamura, J., T. Abe and J. Nakajima. 2009. The reproductive ecology of two subspecies of the bitterling *Rhodeus atremius* (Cyprinidae, Acheilognathinae). *Ichthyol. Res.*, 56: 156-161.
- 北村淳一・内山りゅう. 2020. 日本のタナゴ 生態・保全・文化と図鑑. 山と溪谷社, 東京. 224 pp.
- 小西 蘭. 2010. シナイモツゴ: 希少になった雑魚をまもる. *魚類学雑誌*, 57: 80-83.
- Konishi, M. and K. Takata. 2004. Impact of asymmetrical hybridization followed by sterile F1 hybrids on species replacement in *Pseudorasbora*. *Conserv. Genet.*, 5: 463-474.
- 京極大助・西田隆義. 2012. 繁殖干渉の頻度依存に関する現在までの知見と今後の研究の方向性. *日本生態学会誌*, 62: 239-245.
- 望月賢二. 1997. ミヤコタナゴ. 長田芳和・細谷和海 (編), pp. 64-75. 日本の淡水魚の現状と系統保存. 緑書房, 東京.
- 長田芳和. 1980. タナゴの繁殖行動. pp. 165-179. 無名のものたちの世界 III. 思索社, 東京.
- 長田芳和・小川力也・国富隆夫. 1984. イタセンパラの繁殖行動. *淡水魚*, 10: 71-78.
- 中村守純. 1955. 関東平野に繁殖した移植魚. *日本生物地理学会報*, 16-19: 333-337.
- 中村守純. 1969. イタセンパラ. pp. 56-65. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京.
- 西尾正輝. 2019. 氷見市イタセンパラ生息地等におけるオオクチバス等外来魚駆除業務. 氷見淡水魚食文化研究会, 氷見. 26 pp.
- Nishio, M., K. Edo, R. Kawakami, T. Kawamoto, and Y. Yamazaki. 2020. Morphological changes and habitat shifts with growth of endangered floodplain fish: Possible adaptations to fluctuating environments. *Ecol. Freshw. Fish.*, 29: 197-209.
- 西尾正輝・川上僚介・川本朋慶・倉澤 央. 2020. 富山県で確認されたタイリクバラタナゴとヤリタナゴの交雑個体. *富山の生物*, 59: 68-73.
- Nishio, M., T. Kawamoto, R. Kawakami, K. Edo and Y. Yamazaki. 2015. Life history and reproductive ecology of the endangered Itasenpara bitterling *Acheilognathus longipinnis* (Cyprinidae) in the Himi region, central Japan. *J. Fish Biol.*, 87: 616-633.
- 西尾正輝・川本朋慶・川上僚介・秦 康之・江戸謙顕・山崎裕治. 2017. 富山県氷見市万尾川に生息する絶滅危惧種イタセンパラ *Acheilognathus longipinnis* の繁殖期における微生息場所利用. *魚類学雑誌*, 64: 25-30.
- 鴛海智佳・古林敏彦・國井秀伸. 2018. 島根県の河川におけるミナミアカヒレタビラの生活史と季節移動. *魚類学雑誌*, 65: 9-20.
- Solomon G., K. Matsushita, M. Shimizu and Y. Nose. 1985. Age and Growth of Rose Bitterling in Shin Tone River. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 51: 55-62.
- 勝呂尚之. 1995. 横浜市におけるゼニタナゴの生息. *神奈川淡水誌報*, 31: 60-64.
- 高倉耕一・西田佐知子・西田隆義. 2010. 植物における繁殖干渉とその生態・生物地理に与える影響. *分類*, 10: 151-162.
- Tsurui-Sato, K., S. Fujimoto, O. Deki, T. Suzuki, H. Tatsuta and K. Tsuji. 2019. Reproductive interference in live-bearing fish: the male guppy is a potential biological agent for eradicating invasive mosquitofish. *Sci. Rep.*, 9: 5439.
- 上原一彦. 2007. イタセンパラの増殖方法に関する研究. 博士学位論文. 近畿大学, 奈良. 86 pp.
- Wirtz, P. 1999. Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Anim. Behav.*, 58: 1-12.
- 山崎裕治・中村友美・西尾正輝. 2009. 富山県氷見市河川においてオオクチバスに捕食されていたイタセンパラ. *魚類学雑誌*, 56: 76-77.