

## 然別湖産イワナの変異性に関する研究

### III. オショロコマ *Salvelinus malma* の地理的変異と 然別湖産イワナの形態的特徴

前川光司

Studies on the Variability of the Land-locked Miyabe Char,  
*Salvelinus malma miyabei*

III. Geographical Variations of the Dolly Varden,  
*Salvelinus malma*, and Morphological  
Characters of the Miyabe Char

Koji Maekawa

(Received December 22, 1976)

Geographical variations of some meristic characters of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, which were collected in some districts (Nome, Anchorage, Juneau and Seattle) of North America, Bering Sea, Okhotsk Sea and in some rivers of Hokkaido, were investigated with special reference to the systematics of the Miyabe char, *S. malma miyabei*, in Lake Shikaribetsu in Hokkaido. An obvious "geocline" associated with an increase in the number of vertebrae, gill-rakers, dorsal rays and pored scales of the north American populations was found. Toward the east and toward the uplands, slight increases in the number of vertebrae and pored scale were observed in the land-locked populations of Hokkaido. No significant differences were recognized in the number of anal rays among populations of the Dolly Varden, however, pyloric caeca were slightly fewer in Hokkaido populations than in the others. Meristic characters of the Miyabe char, excepting gill-rakers, were similar to those of Dolly Varden living in Hokkaido. A striking characteristic of the Miyabe char was found in the number of gill-rakers, as well as accessory gill-rakers in the medial surface of the gill arch. Gill-rakers of the Miyabe char were the most numerous among all Dolly Varden investigated. It was discussed that, in relationship to food habitats of the anadromous Dolly Varden, the changes in morphology might be an adaptation to plankton feeding.

(Department of Oral Anatomy, Faculty of Dental Medicine, Hokkaido University, North 13, West 7, Kita-ku, Sapporo 060, Japan)

大島（1938）が北海道然別湖に生息するイワナをミヤベイワナ (*Salvelinus miyabei*) と名づけて以来、幾人かの研究者によって、形態的、生態的、あるいは生理学的な研究が続けられてきた（大島、1938, 1961；犬飼・佐藤、1943；稻村・中村、1962；久保、1967；Yoshiyasu, 1973）。しかし形態学的に詳細な研究は少なく、北海道各地に分布するオショロコマ *Salvelinus malma* (Walbaum)との関係も明らかにされていない。

ところで然別湖産イワナの形態的特徴に関する研究は

大島（1938, 1961）が18個体の標本をもとに鰓耙数および側線鱗数を調べているし、木村（1976）および宮地ら（1976）もこのイワナの鰓耙数が多いことを注目している。しかし然別湖産イワナの形態の特殊性を明らかにするためには、オショロコマの形態の地理的変異を検討し、その中から本イワナの位置づけを試みる必要があろう。

北半球に広く分布するオショロコマの地理的変異に関する研究としては、北アメリカで比較的詳細に調べた McPhail (1961) の研究を除けば、Taranets (1937),

Schmidt (1950), Andriyashev (1954) の断片的資料があるのみであり、北海道の河川型についても石城 (1969) の報告があるのみである。

本論文は北海道産のオショロコマのほか、ベーリング海、オホーツク海および北米の標本を用いてその形態的変異を再検討し、然別湖産イワナの特徴を明らかにすることを目的とした。

### 材料および方法

河川性および降海性オショロコマの採集は 1971 年 4 月から 1975 年 3 月までの期間に行なわれた。採集地点および北海道と北米での採集河川名は Fig. 1 および Table 1 に示す通りである。なおオホーツク海およびベーリング海のオショロコマの標本は北海道区水産研究所、遠洋水産研究所、北海道大学水産学部にそれぞれ保存されていたものを借用した。

然別湖産イワナの標本は、然別湖内の沿岸および湖中央部では刺し網を、注入河川ヤンベツ川では投網および掬網で採集したもの用いた。したがって、これらの標本には沖合型、沿岸型 (久保, 1967) の両型を含むと考えられる。

採集魚は直ちに約 10% ホルマリン液に入れ、研究室に持ち帰って測定を行った。

鰓耙数および幽門垂については実体顕微鏡下で、脊椎骨および背鰭、尻鰭の鰭条はソフトエックスで写真撮影した後に数えた。なお脊椎骨の計測では尾部棒状骨は除き、

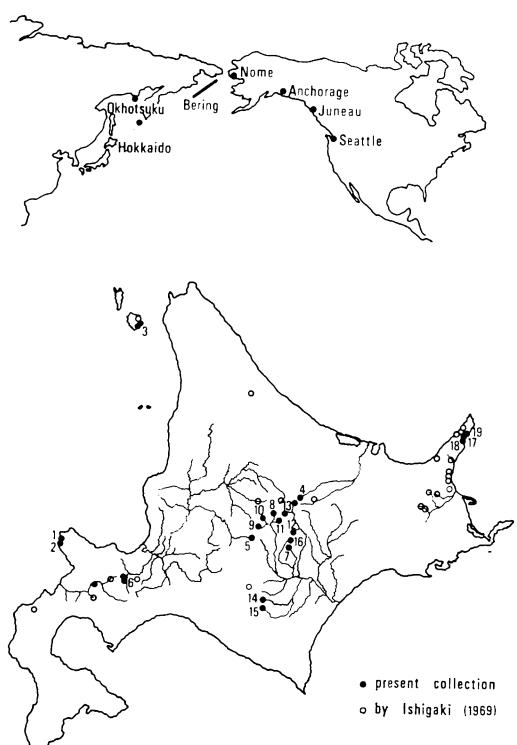


Fig. 1. Areas of capture of the Dolly Varden in Sea of Okhotsk, Bering, and North America (upper), and distribution of the land-locked Dolly Varden and Miyabe char in Hokkaido (lower).

Table 1. Name of rivers and number of specimens of the Dolly Varden and Miyabe char examined in the present study. Figures and tables used in this paper are abbreviated by the number and initial of localities shown in this table.

Name of rivers	Number of specimens	Name of rivers	Number of specimens	Name of rivers	Number of specimens
1. Obukaruishi	11	14. Satsunai	53	A. Anchorage	
2. Notto	6	(by Mr. Komiyama)		Cambell	50
3. A river of Rishiri I.	22	15. Tottabetsu	62	J. Juneau	
4. Tokoro	155	(by Mr. Komiyama)		J(1) Eagle	55
5. Nishitappu	84	16. Shikaribetsu	54	J(2) Switzer	104
6. Lake Bankei	89	17. Shoji	12	J(3) Sheep	13
7. Lake Shikaribetsu		18. Kennebetsu	8	J(4) Gold	13
Yambetsu river	1437	19. Rusa	10	J(5) Sea run form	33
Lake	204	O. Sea of Okhotsk	23	S. Seattle	
Kohan river	27	B. Sea of Bering	18	Skagit	29
8. Nuppun-Tomuraushi	141	N. Nome			
9. Shii-Tokachi	26	N(1) Sun set	58		
10. Tonokarishubetsu	178	N(2) Dry	36		
11. Pon-Tomuraushi	3	N(3) Solomon	17		
12. Nukabira	59	N(4) Penny	12	Total	3121
13. Otofuke	13	N(5) Anvil	6		

## 前川：オショロコマの地理的変異と然別湖産イワナの形態

鰓条数は前部にある短小な条数を含む全条数を示した。

側線有孔鱗は椎骨末端まで数えた。

### 結 果

#### 1) オショロコマの地理的分布

オショロコマと北極イワナ (*S. alpinus*) の分類学的関係はまだ確定されていない現状にあるので (DeLacy and Morton, 1942; Vladykov, 1954; Walters, 1955; McPhail, 1961; Савваитова, 1961a, 1961b; Berg, 1962; Behnke, 1972), 本報告では一応 McPhail (1961) に従って、オショロコマの地理的分布について概観しておきたい。すなわち、北極イワナは北極海を中心に大西洋まで分布を広げており、然別湖のイワナとの類縁はあるかもしれないけれども、分布上の隔絶その他から、後者はベーリング海以南の太平洋に分布するオショロコマに類縁をもつと考えるのが適当であろう。

McPhail (1961) および McPhail and Lindsey (1970)によれば、アジア側では南限は北朝鮮のヤル川で北はカムチャッカ半島北部の Anadyr 川までである。さらに北アメリカでは南はカリフォルニア州の McCloud 川から北は Mackenzie 水系である。但し、Nome 付近にも分布が認められている (McPhail, 1961)。なお、青柳 (1957) は満州の輝春河で採集したことを報告しているし、Mori (1935) も朝鮮北部の豆満江にオショロコマが生息することに触れている。したがって大陸での南限は朝鮮北部付近であろうと考えられる。

分布南限付近の一つにあたる北海道内の分布は石城 (1969) によって詳しく調査されているが、その他に今回の採集で、新たに次の河川がつけ加えられた。すなわち、利尻島の一河川(無名)、知床半島のショウジ川、ケンネベツ川、ルサ川、石狩川水系西達布川、十勝川水系のトムラウシ地方の諸河川および糠平川、音更川、積丹半島オブカルイシ川、尻別川である。その他、日高山系の諸河川(小宮山、未発表)でもオショロコマが採集されている。したがって、北海道でこれまで確認された分布の南限は千走川および日高地方である。北海道のオショロコマは積丹半島および知床半島の諸河川で河口域まで生息しているほかはすべて山地渓流であった。

#### 2) 北海道以外のオショロコマの地理的変異

**脊椎骨数** 北から南へ連続的に採集された北米産オショロコマの脊椎骨数をみると、Seattle 産から Anchorage 産まですべて 61~67 の範囲にあり、明瞭な差は認められない。モードも 63, 64 のいずれかにあって、地域間に明瞭な差は認めがたい。しかし分布の北限に近

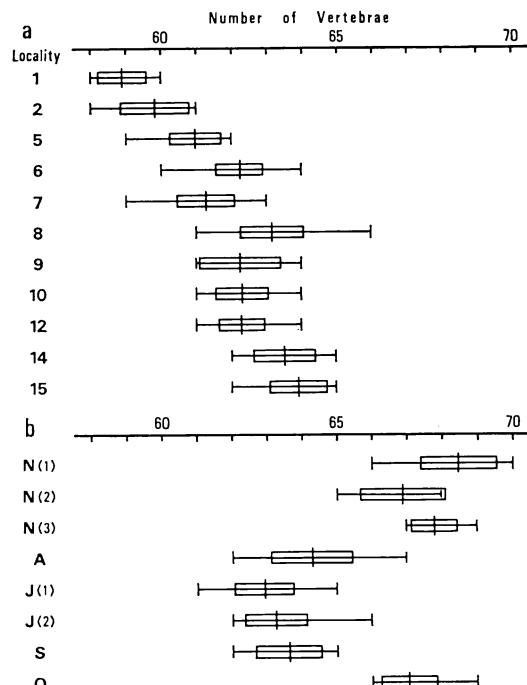


Fig. 2. Geographic variation in number of vertebrae of the Dolly Varden and Miyabe char.

い Nome 産では、いずれの河川でもモードが 68, 69 にあり、変異の幅、平均値とも Anchorage 以南よりも明らかに多い ( $p < 0.05$  有意) (Fig. 2b)。

オホーツク海産のオショロコマの脊椎骨数は変異の幅が 66~69、モード 67 であり、Nome 産に近かった。

**側線有孔鱗数** 北米産オショロコマの側線有孔鱗数についてみると (Fig. 3)，各地域間でそれぞれ変異の幅

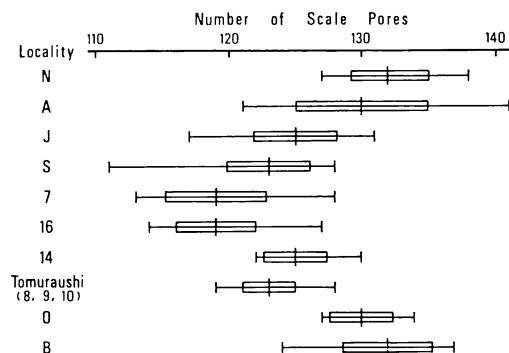


Fig. 3. Geographic variation in number of pored scales of the Dolly Varden and Miyabe char. N, A, and J include samples from all rivers of the district, respectively.

はきわめて広く重複しているが、平均値は北方で大きく、南方で小さくなる傾向が認められた。すなわち、Nome 産は平均値 132 であったが、Anchorage, Juneau, Seattle 産はそれぞれ 128, 125, 122 とわずかに少なくなる。このように北米産オショロコマの側線有孔鱗数には明瞭な geocline が認められた。

ベーリング海およびオホーツク海産のオショロコマの側線有孔鱗数の変異の幅には差異は認められなかつたが、平均値は前者がわずかに小さい。なおベーリング海産は Nome 産に、オホーツク海産は Anchorage 産にそれぞれ近い値を示していた。

**幽門垂数** 北米産オショロコマの幽門垂数は各地域とも変異の幅が広く重なり合っていると共に、平均値に明瞭な差を見い出すことはできなかつた。

**背鰭および尻鰭条数** 尻鰭条数は北米産の各地域間で変異の幅が互いに広く重なり、明瞭な差は認められなかつた。一方背鰭条数では、その変異の幅は地域間で重複するが、わずかに変異の幅、平均値 (Nome, 15.16; Anchorage, 14.10; Juneau, 13.44; Seattle, 13.87) は北方域で多く、南で少ない傾向が認められた (Table 2)。

オホーツク海産の背鰭および尻鰭条数は、Nome 産のそれに近似しており、北米産南方域のものよりも明らかに多かった。

Table 2. Geographic variation in number of dorsal rays of the Dolly Varden *Salvelinus malma* and the Miyabe char, *Salvelinus malma miyabei*.

Locality	Number of dorsal rays							
	11	12	13	14	15	16	17	18
5			1	16	10			
6		1	22	13				
7			17	31	15	2		
8, 10, 11		2	10	6	2			
12			12	18	12			
13		1	3	2	6	1		
16		1	3	3				
N(2)			1	2	2			
N(3)				1				
A		2	13	4				
J(2)	1	3	5					
S		2	14					
O				11	8			

**鰓耙数** 北米産オショロコマの鰓耙数をみると、Nome 産および Juneau 産のそれぞれの河川間では変異の幅、モードとも明らかな差は認められなかつた。そこで地域毎にまとめて比較すると、Nome, Anchorage,

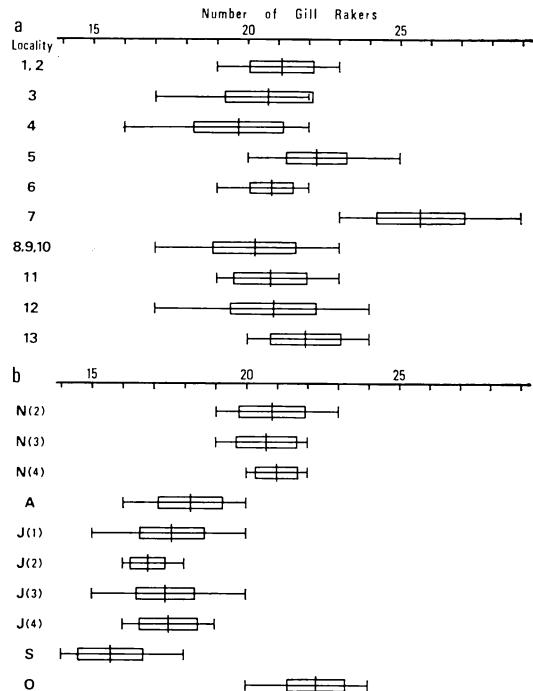


Fig. 4. Geographic variation in number of gill-rakers of the Dolly Varden and Miyabe char.

Juneau, Seattle 産のオショロコマの鰓耙数のモードはそれぞれ 21, 18, 17, 16 とわずかに北方域で多く、南方域で少ない傾向が認められた。特に Nome 産と Anchorage 産の間には他地域間 (1~2 本) よりも明らかに大きな差 (3 本) が認められた (Fig. 4b)。

一方ベーリング海およびオホーツク海産のオショロコマの鰓耙数には明瞭な差は認めがたく、共に Nome 産と変異の幅およびモードともきわめてよく近似していた。このように鰓耙はわずかに北で多く、南で少ない geocline が認められた。

### 3) 北海道内のオショロコマの地理的変異

北海道の河川型オショロコマについては石城 (1969) が二、三の形質について地理的変異を調べ、河川間で変異が多いことを述べている。ここでは筆者が採集した河川のうち 13 の河川について述べる。

**脊椎骨数** 各河川のオショロコマと然別湖産イワナの脊椎骨数を Fig. 2a に示す。

然別湖産を含めて、脊椎骨数の変異の幅は 58~66、モードは 59~64 の間でみられた。この河川間の変異の大きさは北米の河川間の変異よりもきわめて大きかつた

## 前川：オショロコマの地理的変異と然別湖産イワナの形態

が、北海道産を全体としてみれば、Nome 産、オホーツク海産のそれよりも明らかに少なかった。

この形質は北海道内でもきわめて変異に富んでいるが、さらに詳しくみれば次の通りである。すなわち、積丹半島のオブカルイシ川とノット川が最も少なく（変異の幅58~60, モード 59, 60), 大雪山中央部のトムラウシ地方の諸河川（変異の幅 61~66, モード 62, 64), 日高山脈の札内川および戸戸萬別川（変異の幅 62~65, モード 63, 64) と順に多くなる。このように生息域が高くなるに従って変異の幅およびモードがわずかながら多くなる傾向が認められる。石城（1967）、前川（1974）の知床半島の河川のオショロコマの脊椎骨数（58~62）と、知床半島の河川と同様、上流から河口付近まで分布しているオブカルイシ川、ノット川を比較すると、より寒冷な地方である前者の方がわずかに多い傾向が認められた。

然別湖産イワナは変異の幅 59~63, モード 61 で、同地方の糠平川（変異の幅 61~66, モード 62) とよく近似しており、北海道内の河川型オショロコマと特に差は認めがたかった。

**側線有孔鱗数** 調べた3河川（札内川、然別川、トムラウシ川）におけるオショロコマの側線有孔鱗数の変異は大幅に重複するが、次のような傾向がみられた。すなわち脊椎骨数と同様に、札内川（平均 125）、トムラウシの諸河川（平均 123）、然別川（平均 119）の順に平均値は少なくなった（Fig. 3）。

然別湖産は札内川およびトムラウシの両河川より明らかに少なかったが、同一水系で同じ高度（共に 800~900 m）にある然別川のものとは平均値がよく似ていた。

次に北海道全体と外国産のものと比較すると、Seattle, Juneau 産とのよく似た傾向が示されたが、オホーツク、ベーリング海産および Nome 産より明らかに平均値は小さかった。

**幽門垂数** 幽門垂数は河川間でわずかながら変異の幅、平均値とも差が認められたが、それに一定の傾向を見い出すことはできなかった。

然別湖産についても、北海道産河川型の間には幽門垂数に差はなかった。一方、北海道全体と外国産のものと比較すると、前者の平均値は後者よりも明らかに小さかった。

**背鰭および尻鰭条数** 背鰭、尻鰭条数の両者ともに万計沼産のものが変異の幅、モードとも一つづつ然別湖産より少なかったほかは、河川間で差は認めがたい。

**鰓耙数** 北海道内各河川のオショロコマの第一鰓弓の鰓耙数の変異の幅は 16~25 で、河川間に geocline のような一定の傾向は認められなかった。しかし、河川間の鰓耙数の変異の幅には若干の差があった。変異の幅が少ない方に偏っている常呂川産で 16~22 であり、最も多い西達布川産で 20~25 であった。一方、モードをみると、西達布川および積丹半島の二河川（モードは共に 22) のほかはすべて 21 であった。このように河川間の差はわずかであった（Fig. 4a）。

北海道産のもの全体と他地域産の鰓耙数と比較すると、北海道産のものは北米分布域の南（Anchorage, Juneau, Seattle 産）のものより明らかに変異の幅、モードとも多かったが、Nome 産のそれよりモードで 1~2 本少ない傾向が認められた。

一方、然別湖産イワナの鰓耙数の変異の幅およびモードをみると、それぞれ 23~29, 26 と多い傾向が認められた。この変異の幅およびモードは北海道内の諸河川の河川型オショロコマの鰓耙数よりそれぞれ下限で 4~7 本、上限で 4~8 本、モードでは 4~5 本多いことを示している。Nome 産やベーリング海産の鰓耙数はそれぞれモード 22~23 であるから、これよりも 3~4 本多いことになる。

次に十勝川水系糠平川産と然別湖産イワナについて、この第1~第5鰓弓の鰓耙の数を合せた値を Table 3 に示した。糠平川は然別湖と同一水系に属すること、この川の標本の鰓耙数が北海道各地のものの平均値に近いことから抽出された。この表を見ると、各鰓弓の鰓耙数においてやはり然別湖産イワナは明らかに多い値を示し、

Table 3. Comparison of number of gill-rakers on each gill arch in the Dolly Varden and Miyabe char in Hokkaido.

Locality (Species)	Gill arch	Number of gill-rakers					
		1st	2nd	3rd	4th	5th	Total
Shikaribetsu Lake (Miyabe char)	Range	24~28	24~28	20~23	16~20	10~13	95~108
	Mean	25.7	25.3	22.7	18.1	11.4	103.2
Nukabira River (Dolly Varden)	Range	19~22	18~22	16~19	14~16	80~10	80~90
	Mean	19.9	20.5	17.9	15.2	9.4	82.9

Table 4. Comparison of number of accessory gill-rakers on each gill arch in the Dolly Varden and Miyabe char.

Locality (Species)	Gill arch	Number of accessory gill-rakers			
		1st	2nd	3rd	4th
Shikaribetsu Lake (Miyabe char)	Range	4~12	11~19	14~20	10~13
	Mean	7.5	14.8	16.6	11.4
Nukariba River (Dolly Varden)	Range	0~7	6~13	11~16	8~11
	Mean	3.2	11.0	13.6	9.5

平均値を総計すると 20 本以上の差が認められた。

次に鰓弓の内側で、鰓耙と交互に咬み合う accessory gill-raker の数を調べて Table 4 に示した。この accessory gill-raker も然別湖産が襟平川産よりも各鰓弓で明らかに多かった。

一方、この鰓耙の形態を各地域別に比較してみると、然別湖産イワナは降海型に比べて幾分細く長い傾向が観察された。特に鰓耙数の少ない北米南方型 (McPhail, 1961) の降海型 (Juneau 産) の鰓耙は若干太短くなっていた。

### 考 察

外国産オショロコマの形態のうち、脊椎骨、側線有孔鱗、背鰭々条、鰓耙の数には明らかに一定の変異の傾向が認められた。すなわち北方で多く、南方では少なくなる傾向が現われた。一方、北海道内においても、脊椎骨数、側線有孔鱗数において、北から南へ、又は高地から低地へと明らかな geocline が認められると共に、北海道全体をオホーツク海産やベーリング海産と比較すると、数が少なくなる傾向があった。

しかし、さらに詳しくみれば、北米では脊椎骨数にはアラスカ半島を境として北方型と南方型の二型として現われるのに対し、側線有孔鱗数や鰓耙数ではわずかづつ各地で差が生じ、その結果きわめて明瞭な cline が認められるものであった。

すでに McPhail (1961) は北米産オショロコマについて、アラスカ半島を境として北方型と南方型を認めている。これに従えば、北海道の河川型オショロコマは Nome, ベーリング地方、オホーツク地方に連なる北方型の諸特徴を有していると考えられ、これはオショロコマの分布の拡大経路を地史との関係でみる場合きわめて興味深い。

なお、北海道以外の降海性オショロコマの標本では脊椎骨数の変異が比較的少ないのでに対し、北海道の河川残留型では各河川個体群間の脊椎骨数の変異の差が著しい

のは互いに地理的に隔離されていることと関係がある。

魚類の体節的形質における地理的変異は、Hubbs (1922, 1940) を始め多くの研究者によって調べられている (板沢, 1957)。一般的に、体節的形質の数は北で多く、南で少なくなる geocline が認められている。しかしその現われ方はすでに述べたように、すべての体節のあるいは数的形質に現われるわけではない。従来、このような傾向が生じる原因としては発生初期の水温やその他の影響が考えられているが (Ogawa, 1971)，その影響がどの段階で起こるのかは各形質によって異なるとされている。前川 (1977) がすでに述べたように、各形質ができる上る時期はきわめて初期からかなり後期にまでわたっており、影響を受ける時期はそれぞれ異なっていると考えられる。例えば鰓耙の数が揃うのは個体発生後期 (尾叉長約 65.0 mm) になってからである (前川、準備中)。このようにその変異の現われ方は外部の物理的影響と種の発育過程に応じて現われるものと考えられる。

さて然別湖のイワナについて見れば、鰓耙を除く諸形質は、北海道の河川型オショロコマと何ら變るところは認められなかった。すなわち、全体としてみれば南限付近の物理的影響を強く受けているとみることができる。

しかし、北海道産河川型オショロコマの鰓耙数が geocline に従ってわずかに少なくなっているのに対し、然別湖産のイワナのそれは統計的検討の必要もないほど多く、accessory gill-raker の数および長さや太さ等の形質までも若干相違している。大島 (1938, 1961) が、少數例ではあるがこのイワナの鰓耙数を調べ、それが 21~26 と記しているが、大島および他の日本の研究者 (青柳, 1957; 稲村・中村, 1962; 宮地ら, 1972) もこの点について考察しなかった。最近になって、木村 (1976) および宮地ら (1976) が鰓耙数に注目し始めた。さらに Behnke (1972) はイワナ属の湖沼型を論ずる中に、大島のこの測定値から本イワナを、鰓耙数が 30 以上にも達する北極イワナ *S. alpinus* のレリックであろうと推論

した。

然別湖のイワナのように鰓耙数が明らかに多い例を Behnke (1972) は湖沼に生息するイワナの系統を論ずる際に多数報告している。さらに Taranets (1937) が Okhota 川の上流の湖から報告した *S. neiva* Taranets があり、これは鰓耙数 26~33、脊椎骨 64~66、幽門垂 39~49 で、*S. alpinus* に類似しているが、その後の研究がない。次に最近、McCart (1971) はアラスカ北極海の Sagavanirktox 川の上流の湖で降海型の鰓耙数 (19~27) よりも多い 24~33 の鰓耙数をもつ個体群を報告している。McCart は後者が McPhail (1961) に従って北極イワナの北極海東部型のレリックであることを示唆している。

このように、然別湖のイワナの調べた形態のうち、鰓耙のみが地理的クラインからはずれてきわめて多くなっている。上述した通り、イワナ属は形態的に変異に富むので、この形質が変化して現在にいたったものであるか又はレリックであるかを速断するのは難しい。しかしこの点については、分類上重要な意味をもつて、他の形態の検討や体各部の相対成長を含めてあらためて別稿で論議したい。さて、降海型オショロコマは海洋では魚食性とされているが (Roos, 1959)，一方、然別湖のイワナは古くからプランクトン食者として知られていた (北海道水産試験場, 1933; 羽田・富田, 1949)。これは然別湖形成以来、本イワナのみが在来種であり、他の魚種が生息していなかったことと関係している。この食性は多くの魚種が移植された現在でもよく保たれている (前川, 1977)。普通プランクトン食性の魚類の鰓耙は数が多く、細長くなることはよく知られている事実である (松原ら, 1965)。例えばオショロコマと同じサケ科に属するベニザケ *Oncorhynchus nerka* はサケ属の中でもプランクトン食の強い魚種であるが、サケ属の他の魚種よりも数が幾分多くかつ長い鰓耙を持っている (Hikita, 1962)。そして然別湖産イワナの鰓耙は数・形態ともこのベニザケによく似ているのである。さらに Martin and Sandercock (1967) はイワナ属魚類 *S. namaycush* (lake trout) の食性に応じて鰓耙がどのように変異するかを調べ、プランクトン食の傾向の強い個体群の方がそうでない個体群より、数も多く、また長くなることを報告している。したがって、本イワナの餌の選択性の実験的解明という課題を将来に残しながらも、北太平洋に分布するオショロコマに比較すれば、然別湖産イワナはきわめて高率にプランクトンを食べるための適応的構造を有していると考えられる。

## 謝 詞

本研究に対して、常に有益な助言を頂いた北海道大学農学部森樊須教授、ならびに種々有益な助言と原稿の校閲をしていただいた同農学部阿部永助教授、北海道さけ・ますふ化場疋田豊彦博士に深く謝意を表する。また終始御指導して下さった北海道大学農学部石城謙吉助教授は北海道内のオショロコマの分布に関する資料の引用も許された。深く謝意を表する。さらに下記の方々には、研究上の便宜や助言、又採集の援助などを頂いた、北海道大学歯学部口腔解剖学教室 中根文雄教授、同 大泰司紀之講師、同 八谷昇氏、同 寺崎純子氏、Alaska Department of Fish & Game の R.E. Armstrong 氏、北海道大学農学部応用動物学教室 井上聰博士、同大学院小宮山英重氏、同水産学部元教授 岡田篤博士、然別湖自然保護管理人 阿部佐美雄氏、水産庁北海道区水産研究所の方々、ここに記して深く感謝する。なお、本論文は北海道大学農学部学位請求論文の一部である。

## 引 用 文 献

- Andriyashev, A. P. 1956. ソ連邦北方海域の魚類. ソ連北洋漁業関係文献集、北洋資源研究協議会, 40: 113~115.
- 青柳兵司. 1957. 日本列島産淡水魚類総説. 大修館、東京・大阪, v+272 pp.+20, 212 figs.
- Behnke, R. J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. J. Fish. Res. Bd. Canada, 29: 639~671.
- Berg, L. S. 1962. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries, vol. I. The Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, x+504 pp., 281 figs.
- \*DeLacy, A. C. and W. M. Morton. 1942. Taxonomy and habits of the chars, *Salvelinus malma* and *Salvelinus alpinus* of the Karluk drainage system. Trans. Am. Fish. Soc., 72: 79~91.
- 羽田良禾・富田光政, 1949. 湖沼プランクトンと魚類との関係. I. 然別湖のオショロコマ. 生物, 4: 21~26, 1 fig.
- Hikita, T. 1962. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, (17): 1~97, 9 figs., 30 pls.
- 北海道水産試験場. 1933. 湖沼調査(然別湖). 水産調査報告, (29): 1~48.
- Hubbs, C. L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of the water during development. Am. Nat., 56: 360~372.
- Hubbs, C. L. 1940. Speciation of fishes. Am. Nat., 74: 198~211.

- 稻村彰郎・中村守純. 1962. 日本産イワナ属魚類の分布と変異. 資源研彙報, (58~59): 64~78, 3 figs., 2 pls.
- 犬飼哲夫・佐藤信一. 1943. 然別湖に於けるミヤベイワナ (*Salvelinus miyabei* OSHIMA) の産卵習性に就いて. 動物学雑誌, 55: 78~79.
- 石城謙吉. 1969. 北海道産イワナ属魚類の形態的・生態的研究. 北海道大学農学部博士論文, pp. 1~249, 41 figs.
- 板沢靖男. 1957. 魚類における体節的形質の変異, 特に環境との関係について(総述). 水産学集成, 東京, 東京大学出版会, 763~795, 9 figs.
- 木村清朗. 1976. ミヤベイワナとその仔・稚魚. 九大農学芸誌, 30: 191~197, 3 figs.
- 久保達郎. 1967. 北海道然別湖のオショロコマ *Salvelinus malma* に関する生態学的並びに生理学的研究. 北海道さけ・ますふ化場研報, (21): 11~33, 15 figs., 1 pls.
- 前川光司. 1974. 知床地方で採集した降海期の銀毛オショロコマについて. 魚類学雑誌, 20: 245~247, 1 fig.
- 前川光司. 1977. 然別湖産イワナの変異性に関する研究. I. 発育と初期生活史. 日生態会誌, 16 figs. (印刷中)
- Martin, N. V. and F. K. Sandercock. 1967. Pyloric caeca and gill raker development in Lake Trout, *Salvelinus namaycush*, in Algonquin Park, Ontario. J. Fish. Res. Bd. Canada, 24: 965~974, 4 figs.
- 松原喜代松・落合 明・岩井 保. 1965. 魚類学(上). 水産学全集9, 恒星社厚生閣, 東京, ii+xi+342 pp., 397 figs.
- McCart, P. 1971. Meristic differences between anadromous and freshwater-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Sagavanirktok River drainage, Alaska. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28: 115~118, 3 figs.
- McPhail, J. D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in north America. J. Fish. Res. Bd. Canada, 18: 793~816, 6 figs.
- McPhail, J. D. and C. C. Lindsey. 1970. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, Bull., 173: xiv+381 pp., 26 figs., 63 pls.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1972. 原色日本淡水魚類図鑑, 東京, 保育社, xii+275 pp., 44 pls.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色日本淡水魚類図鑑, 東京, 保育社, 1~462, 56 pls.
- Mori, T. 1935. On the geographical distribution of Korean salmonoid fishes. Bull. Biogeogr. Soc. Japan, 6: 1~9, 2 pls.
- Ogawa, M. N. 1971. Effect of temperature on the number of vertebrae with special reference to temperature-effective period in the medaka (*Oryzias latipes*). Annot. Zool. Jap., 44: 125~132.
- 大島正満. 1938. 本邦産イハナ類に関する研究 [II]. 北海道のイハナ. 植物及動物, 6: 1668~1674, figs. 3~4.
- 大島正満. 1961. 日本産イワナに関する研究. 鳥獸集報, 18: 3~70, 34 figs., 5 pls.
- Roos, T. F. 1959. Feeding habits of the Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum), at Chignik, Alaska. Trans. Am. Fish. Soc., 88: 253~260, 4 figs.
- Савваитова, К. А. 1961а. О систематическом положении камчатских гольдов рода *Salvelinus*. Зоол. Журнал., 40: 1696~1702.
- Савваитова, Н. А. 1961б. Овнотривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* (L.) камчатски. Вопросы Ихтиологии, 4: 695~706.
- Shmidt, P. Yu. 1950. オホーツク海の魚類. ソ連北洋漁業関係文献集, 北洋資源研究協議会, 40: 111~113.
- Taranets, A. T. 1937. Hand-book for identification of fishes of Soviet Far East and adjacent waters. Bull. Pac. Sci. Inst. Fish. Oceanogr., 11: 1~200, 103 figs. [1954. 極東魚類検索. 平野義見・竹内勇訳, 北水研ソビエト漁業研究会, 余市, 1~274, 54 figs.]
- Vladkov, V. D. 1954. Taxonomic characters of the eastern north America chars (*Salvelinus* and *Cristivomer*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 11: 904~932, 12 figs.
- \*Walters, V. 1955. Fishes of western Arctic America and eastern Arctic Siberia—Taxonomy and zoogeography. Bull. Am. Mus. nat. Hist., 106 (5): 1~368.
- Yoshiyasu, K. 1973. Starch-gel electrophoresis of hemoglobins of freshwater salmonid fishes in northeast Japan. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 39: 449~459, 13 figs.
- \* これらの文献は次の論文から引用された。
- Armstrong, R. H. and W. M. Morton. 1969. Revised annotated bibliography on the Dolly Varden char. Alaska Dept. Fish & Game Res. Rep., 7: 1~108.
- (060 札幌市北区北13西7 北海道大学歯学部口腔解剖学第一講座)