

多摩川上流で採集されたサケ科魚類の自然雑種

加藤 憲 司

Natural Hybrids of Salmonid Fishes from the Nippara River, Tokyo

Kenji Kato

(Received July 19, 1976)

Seven specimens of natural hybrids of salmonid fishes were collected during 1971 to 1976 in the Nippara River, an upper tribute in the Tama River, Tokyo.

In morphometric, meristic, and numerical characters as well as coloration, the natural hybrids showed intermediate character between the two native salmonids, *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus pluvius*, which are only representative of salmonids in the drainage. Four specimens of artificially crossed hybrids between the same combination (*O. masou* × *S. pluvius*) were studied.

Published records of natural salmonid hybrids as the cross between *O. masou* and *S. leucomaenis*, from Hokkaido, Sado Island, and unpublished record from Aomori Prefecture seem to support results of the cross of the same combination of species reported here from the Nippara River.

(Okutama Branch, Tokyo Metropolitan Fisheries Experiment Station. 720 Kotaba, Okutama-machi, Nishitama-gun, Tokyo, 198-01, Japan)

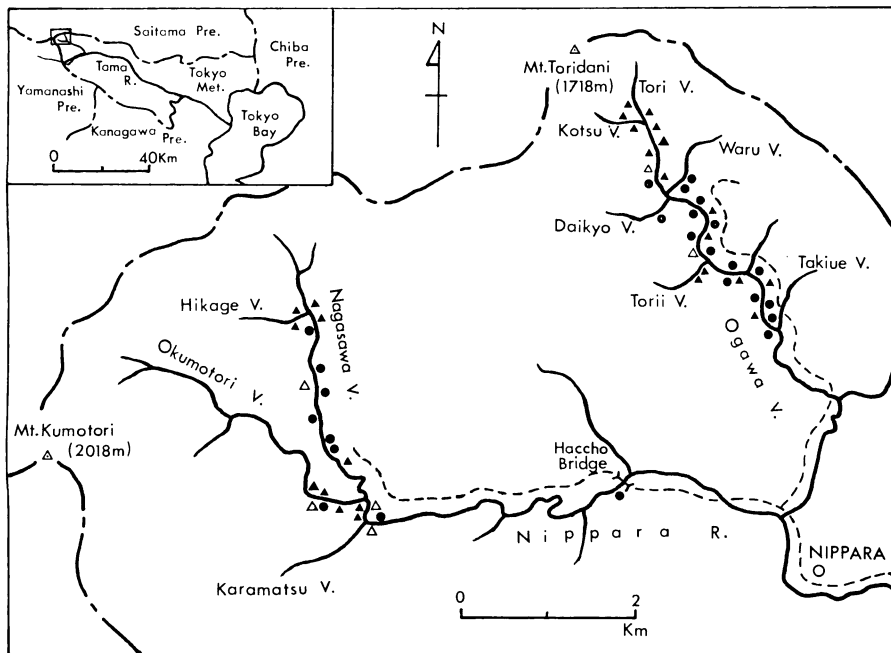


Fig. 1. The drainage of the Nippara River, Tokyo Metropolis, where the hybrids and parent species were collected: hollow-triangles for hybrid, dark-circles for *O. masou* and dark-triangles for *S. pluvius*. V. means valley.

筆者は 1971 年から 1976 年にかけて、東京都、多摩川水系上流の日原川で 7 尾のサケ科魚類の自然雑種と思われる個体を採集した。その両親種を推定し、自然交雑の起因を究明する目的で、日原川の魚類の生息状況、環境、魚類の放流記録につき調査した。また日原川の在来種であるヤマメ *Oncorhynchus masou* (Brevoort) とイワナ *Salvelinus pluvius* (Hilgendorf) を採集し、雑種との形態を比較した。さらにヤマメ×イワナの人工 F₁ 雑種を入手し、その形態を日原川のものと比較した。これらの結果、日原川の雑種がヤマメとイワナを両親種とする自然雑種であると推定した。なお種の査定は中村(1971)に従った。本研究に使用された標本は東京大学総合研究資料館に保存されている。

日原川(にっぽらがわ)の地形と環境

東京都の西部を流れる日原川は雲取山(標高 2,018 m)に源を発し、東京都西多摩郡奥多摩町氷川地区(標高 300 m)で多摩川本流に合流する流程約 21 km の典型的

な V 字型河谷をもつ溪流である。同川には多数の支流があり、これらを含めて日原川と総称する。奥多摩町日原地区(標高 600 m)の上流で西谷山(標高 1,718 m)に水源をもつ小川谷が合流し、この合流点付近から上流には人家はない (Fig. 1)。

標本の採集は、日原川本流の八丁橋より上流部、長沢谷、日影谷、大雲取谷、および小川谷、鳥居谷、大京谷、悪谷、骨谷、西谷でおこなわれ、採集魚種はヤマメ、イワナと今回の雑種のみで他の魚種の生息は認められなかった。最源流域の長沢谷上流部、日影谷、大雲取谷上流部、西谷上流部ではイワナのみが採集され、また、雑種の採集地点付近ではヤマメとイワナの両種が採集された (Fig. 1)。標本の採集地点の標高は最上流部で約 1,300 m、最下流部で約 700 m であった。流水域の幅は最広部で約 10 m、源流部では 2 m 以下になり、また水深は最深部で 2 m 以上あった。1975 年 2 月 24 日午後 2 時に西谷と悪谷の合流点で観測した結果は、水温 2.2°C、pH 7.1、1975 年 7 月 25 日午後 2 時の同地点

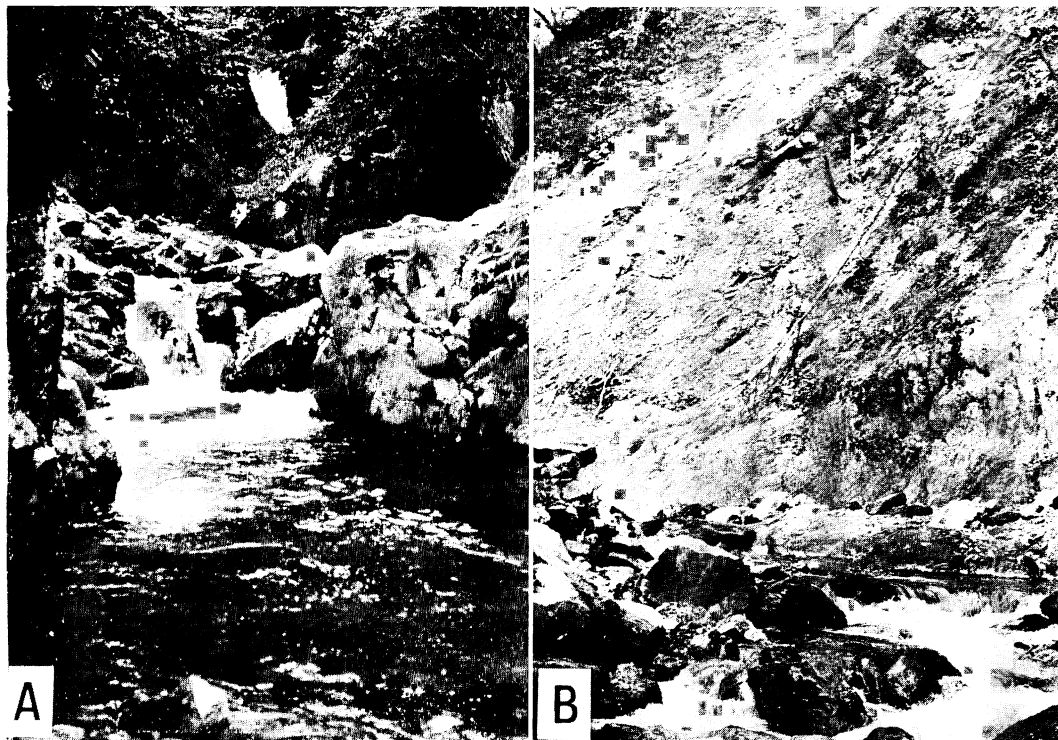


Fig. 2. Two representative environmental features in the Nippara River drainage. A, Junction of Okumotori Valley and Karamatsu Valley, where a hybrid was collected. B, Junction of Okumotori Valley and Nagasawa Valley, where a hybrid was also taken. Land sliding due to road construction along left bank effects a change of habitat. Both A and B photographed on October 1974.

の水温は 14.8°C であった。この川は瀬と淵が交互に出現し、下流部では瀬が多いが、上流部になると谷は急峻になり、落ち込みと淵の連続する険しい溪相となる (Fig. 2, A) 河床は主に砂、礫、岩盤からなるが、流速の小さい場所では時に泥底も観察された。1972 年 5 月にはサケ科のふ化稚魚 (種名不明) を採集し、天然での再生産を確認した。水は透明で底石には付着藻類が繁茂し、水生昆虫類も多数みられた。日原川本流と小川谷に沿って林道 (道幅約 5 m) があり、長沢谷と大雲取谷の合流点付近ではその延長工事が進行中で周辺環境破壊が著しかった (Fig. 2, B)。また日原川では多数の遊漁者による漁獲努力が大きかった。

標本の採集

日原川の採集標本には筆者が釣った標本の他に一般の釣り人や東京都水産試験場職員が釣ったものも含まれ、その標本の数はヤマメ 25 尾、イワナ 25 尾、雑種 7 尾であった。ヤマメ、イワナは 1972~1975 年に、雑種は 1971~1973 年と 1976 年に採集されたものである。その他、筆者は酒井富氏 (山梨県北都留郡小管村在住の養魚家) よりヤマメ×イワナの F₁ 雑種 4 尾 (標準体長 123.0~182.5 mm) を購入して上記の日原川産の標本と比較した。この人工雑種は酒井氏が 1972、1973 年の 11

月に交雑して養成したものである。親魚は共に山梨県小管川 (多摩川の上流) で採集、飼育されたものである。

観察方法

採集標本はホルマリン (10 倍希釈液) 固定後に以下の諸形質につき計測、観察した。測定は主として寺尾 (1970) が示した部位についておこない、各部位長で標準体長を割った値 (以後比体長値という) を求めた。測定 (Table 1) と計数 (Table 2) は Hubbs and Lagler (1970) に従った。鰭条は主鰭条を数えた。側線鱗は側線上のすべての鱗を、また側線の一列上の縦列鱗数も数えた。パールマーク数には鰓蓋後縁に接する不完全斑紋も含めた。

比体長値と計数的形質でヤマメとイワナの平均値の差異がヤマメの平均値の 10% 以上に達した場合、ヤマメの平均値を 0、イワナの平均値を 100 として Hubbs and Kuronuma (1942) の方法で雑種指数を計算した。

また、Jordan and McGregor (1925)、野村 (1953、1954) に従い、鋤骨歯の配列、とくに鋤骨中軸上の歯の有無および最後位の鋤骨歯の位置について観察した。生時の体色と斑紋を採集直後にカラー写真で記録した。雑種の年令を耳石によって推定し、生殖巣の発達状態も観察した。

Table 1. Proportional measurements in the hybrids and parent species *O. masou* and *S. pluvius* collected in the Nippara River. Values are in standard length. Mean values are in parentheses. Hybrid index is calculated following Hubbs and Kuronuma (1942), in which the value of *O. masou* is 0 and the value of *S. pluvius* is 100.

	<i>O. masou</i>	Hybrid	<i>S. pluvius</i>	Hybrid index
Number of specimens	25	7	25	
Standard length (mm)	94.5~179.5 (129.44)	84.5~234.0 (128.50)	87.5~219.5 (130.74)	
Total length	0.83~0.88 (0.85±0.00)	0.84~0.87 (0.85±0.01)	0.83~0.88 (0.85±0.01)	
Body depth	3.68~4.62 (4.21±0.11)	3.70~4.55 (4.06±0.25)	4.13~5.40 (4.50±0.13)	
Head length	3.53~4.10 (3.83±0.06)	3.60~4.01 (3.69±0.13)	3.40~3.99 (3.70±0.06)	
Head depth	5.15~5.95 (5.54±0.08)	5.45~6.20 (5.66±0.28)	5.70~6.67 (6.11±0.11)	21.1
Length of orbit	15.75~22.44 (18.25±0.67)	15.36~21.27 (17.30±2.88)	13.46~21.94 (17.22±0.85)	
Snout length	11.20~14.88 (13.09±0.36)	11.14~13.53 (12.74±0.90)	10.71~14.35 (12.73±0.36)	
Interorbital width	10.55~12.57 (11.66±0.23)	10.88~12.07 (11.41±0.46)	9.89~11.95 (10.95±0.19)	
Length of upper jaw	5.83~7.66 (6.80±0.19)	6.48~7.70 (6.94±0.44)	5.49~8.09 (7.09±0.24)	
Depth of caudal peduncle	9.62~11.48 (10.45±0.23)	9.30~10.40 (9.93±0.34)	8.90~10.82 (9.74±0.21)	
Length of anal base	6.68~9.10 (7.88±0.25)	7.68~9.19 (8.31±0.47)	9.40~13.05 (10.32±0.30)	17.6

Table 2. Meristic counts made on the same material fishes as shown in Table 1. Mean values are in parentheses. Hybrid index was calculated in the same way as explained in Table 1.

	<i>O. masou</i>	Hybrid	<i>S. pluvius</i>	Hybrid index
Number of specimens	25	7	25	
Dorsal rays	10~12 (11.08±0.33)	11~12 (11.29±0.45)	10~12 (11.52±0.24)	
Anal rays	11~13 (11.84±0.28)	10~12 (11.00±0.53)	8~10 (9.04±0.14)	35.7
Gill-rakers	17~19 (18.16±0.31)	17~19 (17.86±0.83)	16~20 (18.04±0.40)	
Gill-rakers on upper limb	6~8 (6.92±0.24)	5~8 (6.86±0.99)	5~8 (6.28±0.28)	
Gill-rakers on lower limb	10~12 (11.24±0.25)	10~12 (11.00±0.53)	10~13 (11.76±0.27)	
Branchiostegals	11~14 (12.64±0.33)	12~14 (13.00±0.76)	12~15 (13.16±0.26)	
Pyloric caeca	34~60 (43.24±2.34)	32~39 (35.00±3.29)	21~30 (24.68±1.03)	46.3
Vertebrae	62~65 (63.24±0.34)	62~65 (63.00±0.93)	58~61 (59.88±0.34)	
Scales on lateral line	113~127 (120.00±1.59)	120~125 (123.14±1.82)	111~120 (115.68±1.07)	
Scales on one row above lateral line	121~138 (128.88±1.92)	150~175 (162.17±10.58)	210~247 (225.96±4.35)	34.3
Transverse row over lateral line	27~38 (33.72±1.05)	34~41 (37.57±2.26)	39~48 (43.76±0.92)	38.3
Transverse row below lateral line	26~36 (30.88±1.18)	30~35 (32.00±2.20)	28~42 (32.63±1.41)	
Parr marks	8~11 (9.52±0.34)	11~15 (13.43±1.40)	12~16 (14.67±0.48)	75.9

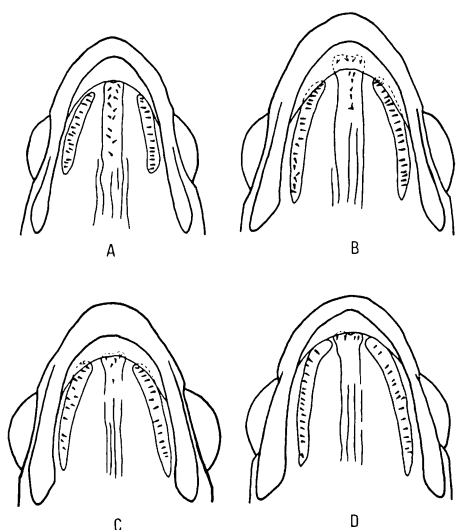


Fig. 3. Pattern of vomerine and paratine teeth in *O. masou* (A), the natural hybrid (B), artificially crossed hybrid (C) and *S. pluvius* (D) showing intermediate pattern in the hybrid of vomerine teeth. A, 118.5; B, 142.5; C, 123.0; D, 126.0 mm in standard length.

結 果

雑種指数は頭高、臀鰭基底長、臀鰭条数、幽門垂数、側線の一系列上の縦列鱗数、パールマーク数（このうち頭高を除く6形質はヤマメとイワナの範囲が重複しない）において全てヤマメとイワナの間接値を示し（Tables 1, 2）、これらの雑種指数の平均値は38.5でややヤマメに近い値を示した。

鋤骨歯の配列では、Jordan and McGregor (1925)、野村 (1953, 1954) の指摘のように、ヤマメの鋤骨歯は鋤骨の前端部と中軸上に認められたが (Fig. 3, A)、イワナでは鋤骨の前端部のみにあり、中軸上にはなかった (Fig. 3, D)。またヤマメでは最後位の鋤骨歯は両眼窩の中央を結ぶ線上付近にあった (Fig. 3, A)。日原川の雑種では、鋤骨歯は鋤骨の前端部と中軸上にあるが、最後位の鋤骨歯は両眼窩の前縁を結ぶ線上に接近し、ヤマメとイワナとの中間形であった (Fig. 3, B)。比較に用いた人工雑種の鋤骨歯の配列は自然雑種によく似るが、最後位の鋤骨歯は両眼窩の前縁に達していなかった (Fig. 3, C)。

生時の体色と斑紋は季節によって変化するので、ここでは夏季（6~7月）に採集した標本について Table 3 に記載する。日原川の雑種 (Fig. 5, B~E) は、その体

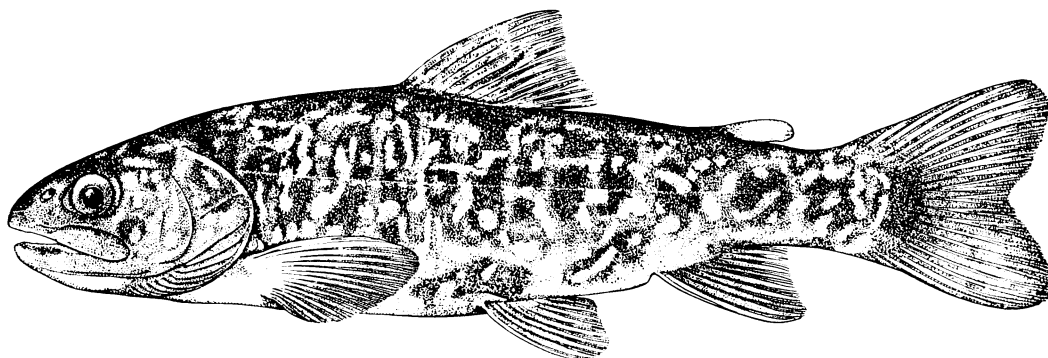


Fig. 4. A supposed trout hybrid collected in the Nippara River by Dr. Katsuzo Kuronuma in May, 1945, about 206 mm, T.L. The specimen drawn was lost by fire.

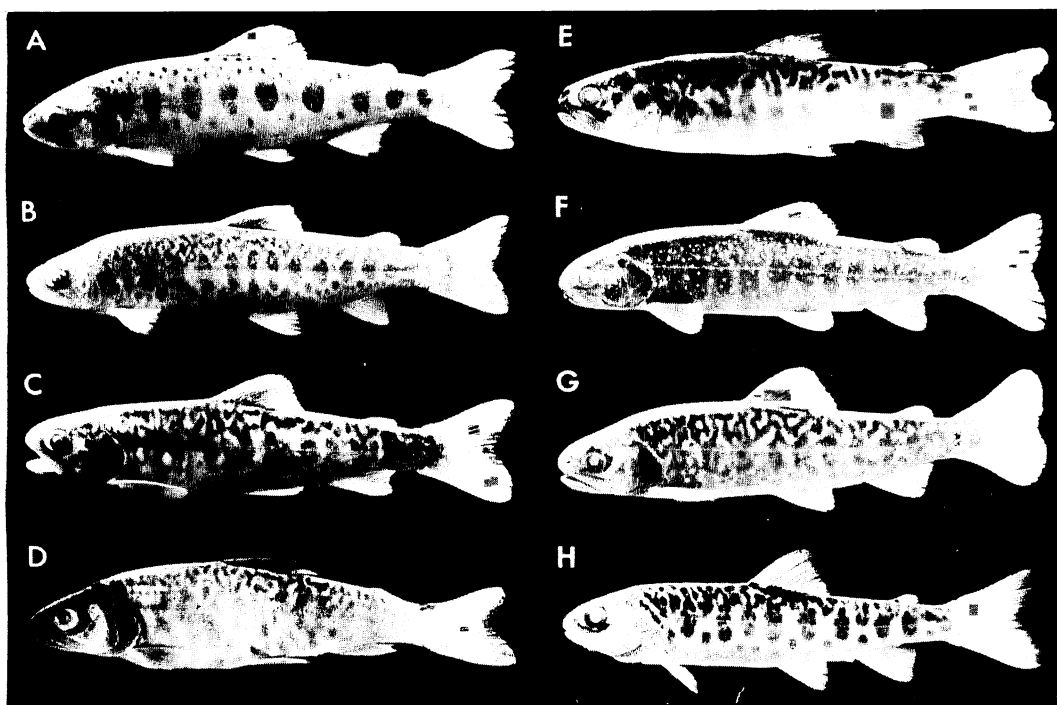


Fig. 5. *Oncorhynchus masou*, *Salvelinus pluvius*, and their hybrids. A. *O. masou*, 132.5 mm in S.L.; B. natural hybrid, 142.5; C. same, 94.0; D. same, 101.5; E. same, 93.0; F. *S. pluvius*, 135.5; G. hybrid artificially crossed, 123.0; H. a supposed natural hybrid between the *O. masou* and *S. leucomaenis*, 89.8. The fishes A, B, C, D, E and F were collected in the Nippara River during 1971~1976; H, taken in the Kanita River, Aomori Prefecture, August 1974 (presented here through permission of Mr. Kazuya Nagasawa, the collector).

色と腹側の暗い円形の斑紋でヤマメ (Fig. 5, A) に似るが背部から体側のムシクイ状斑紋などイワナ (Fig. 5, F) に類似の斑紋ももち、ヤマメとイワナの間間形を示した。ヤマメ×イワナの人工雑種 (Fig. 5, G) は冬季に入手したため黒味を帯びていたが、その体色、斑紋は Table

3 にあげた諸点で日原川の雑種とほぼ同様であった。しかしムシクイ状斑紋が自然雑種よりも顕著で側線の下方面におよぶ点が多かった。

日原川の雑種は雄3尾、雌2尾、不明2尾であり、その年令は耳石により 1⁺~3⁺ 年魚と推定された。また、

Table 3. Coloration and markings of parent species and the hybrids observed on fresh caught specimens from the Nippara River.

	<i>O. masou</i>	Hybrid	<i>S. pluvius</i>
Tone	Bright.	Bright.	Dark.
Ground color	Olive on back becoming silvery ventrally.	As in <i>O. masou</i> .	Olive on back and side becoming whitish on belly. In some individuals orange ventrally.
Parr mark	8~11: well-marked, elliptical, bluish gray	11~15: color as in <i>O. masou</i> .	13~16: not well-marked, elliptical, dark gray.
Horizontal stripe on lateral line	Light crimson with pinkish flush.	As in <i>O. masou</i> , but lighter.	Absent.
Blackish spots surrounding pupil	Present.	Absent or weakly developed.	Absent.
Other markings on side	Dark mottlings same as parr mark in color mixed with smaller blackish spots on back. Below parr mark on side, dark mottlings same in color but smaller in size of those on back.	Dark rough vermiculation on back with dark mottlings of <i>O. masou</i> , but without blackish spots. Marking below parr mark same as in <i>O. masou</i> .	Pale spots or blotches on side, those on back sometimes vermiculated. Dark mottlings like parr mark in color present. In some cases orange spots scattered on belly.
Dorsal and caudal fin	Usually no particular markings sometimes with blackish spots basally on the dorsal.	Generally as in <i>O. masou</i> . Few individuals with light blotches of irregular shape basally on the dorsal.	No markings.
Paired and anal fins	Light orange without marking. Pelvic and anal whitish distally.	Light orange. The first ray of each fin pale.	Light orange. The first ray of each fin whitish.

その生殖巣は同じ時期に採集したほぼ同じ大きさのヤマメ、イワナのものよりも非常に発達が悪かった。

考 察

一般に魚類の雑種はその諸形質が両親の中間を示すとされ、両親種の範囲のほとんど重複しない形質があれば、これが両親種の推定に役立つとされている (Trautman, 1957)。今回の雑種は、ヤマメとイワナの間で差異の認められた形質において、いずれも両者の中間に位置したので、その両親はヤマメとイワナであると考えられる。ヤマメ×イワナの人工雑種がその外見、鋤骨歯の配列などにおいて日原川の雑種とほぼ同様の形態を示したことも上記の推定を裏付けるといえよう。また、ヤマメの産卵期は9~10月、イワナは10~11月 (中村, 1971) でヤマメが先行するが両者の産卵期の重複は確実と思われる。

Suzuki and Fukuda (1971 a, 1971 b) によれば、ヤマメ×イワナの人工雑種 F_1 は9ヶ月まで60%以上の生残率であったという。また早栗 (1936) はイワナ×ヤ

マメ (原著での和名はアマゴ) *O. masou* の F_1 が2年以上生残したとしている。

酒井崑氏によればヤマメ×イワナの人工雑種はその約80%が2年以上生き残り、全長約40cmにまで成長するという。一方、1973年5月に日原川で採集された全長約120mmの自然雑種を東京都水産試験場で1975年7月にへい死するまで飼育したところ全長268mmにも達した。これらからヤマメとイワナの人工雑種 F_1 は2年以上生き残り、日原川の雑種の年令とも一致することが認められた。

日原川には現在までに外来種のカワマス *S. fontinalis* (Mitchill)、ブラウンマス *Salmo trutta* Linnaeus、ニジマス *Salmo gairdneri* Richardson と在来種のカワマス、イワナが放流されている (東京都水産試験場の放流資料)。しかしカワマス、ブラウンマスは1930年代に放流されたのみで、日原川の古老、山崎憲一郎氏 (80才、漁業者) によれば現在これらは全く捕獲されないという。またニジマスとサケ科魚類各種の人工雑種 F_1 はそのほとんどが1年以内に死亡するといわれる (Suzuki and

Fukuda, 1971 a, 1971 b). 筆者の調査でも標本の採集場所ではヤマメ、イワナ、雑種以外の生息は確認されず、これらからカワマス、ブラウンマス、ニジマスは雑種の親魚ではないと思われ、イワナ、ヤマメが両親種であると考える。

日原川の雑種と類似の外見をもつサケ科魚類の人工 F_1 雑種として、ピワマス *O. rhodurus* Jordan et McGregor×イワナ、カワマス×サクラマス *O. masou* (Brevoort)、カワマス×ピワマス (Suzuki and Fukuda, 1973 a)、サクラマス×カワマス (早栗, 1936)、カワマス×アマゴ *O. rhodurus* Jordan et McGregor、カワマス×ヤマメ (Inaba, 1953) が報告されている。しかし前述の日原川の魚類の生息状況からカワマスが自然雑種の親魚であるとは考え難い。またアマゴは 1974 年に標本の採集場所よりも下流部に放流されたのみで、サクラマス、ピワマスは全く放流されていないので、ここではこれらが自然雑種の両親となる可能性はない。

サケ科の人工 F_1 雑種の生殖能力に関しては早栗 (1936)、Inaba (1953)、Suzuki and Fukuda (1973 b)、Suzuki (1974) 等多くの報告があり、属間雑種の多くが不稔となるという。また前記の酒井氏によるとヤマメ×イワナの F_1 同志を交配しても卵はふ化以前にすべて死亡したという。日原川の雑種の生殖巣は雌雄共に極めて発達が悪かったので、これらは完全な稔性をもたないと思われた。

一方、日原川の雑種と類似の標本が日本のいくつかの天然河川で採集されている。疋田 (1963) は 1961 年から 1962 年にかけて北海道の徳志別川、古宇川、幌内府川、余別川で数尾を採集し、その外見と鋤骨歯の配列は日原川の雑種に似る。Honma (1974) は 1970 年に新潟県佐渡の大倉川で 1 尾を得ており、その記載は鋤骨歯の配列がイワナに似るという点を除けば日原川の雑種に類似する。長沢和也氏 (東京大学農学部水産学科第二講座) は 1974 年に青森県蟹田川の支流西ノ股沢で 1 尾 (標準体長 89.8 mm) を採集した。筆者の観察の結果、この標本 (Fig. 5, H) の外見と鋤骨歯の配列などはいずれも日原川の雑種とよく似ていた。これらはいずれも、採集河川に生息するヤマメとエゾイワナ (またはアメマス) *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) の自然雑種と推定されている。そしてこのような雑種が各地の天然河川で採集されている事実も日原川の雑種の両親がヤマメとイワナであることの一つの証左になると考えられる。

前記の山崎氏によれば、同様の雑種は日原川では 50 年以上前から時折捕獲され、大型魚は全長約 40 cm に達し、“ウンネエ” (語義不明) という俗称で呼ばれてい

たという。また黒沼博士 (私信による) は 1945 年 5 月の調査で雑種と思われる個体一尾を採集している (Fig. 4)。これに従えば、今回の雑種は外来マス類の放流以前から捕獲されていたことになり、在来種のカワマスとイワナが雑種の両親種であるという推測を更に裏付けるといえよう。

また山崎氏や他の釣り人によれば、この雑種はヤマメ、イワナよりも釣りやすく、釣り人の立場からはむしろイワナに似た性質であるという。Lagler et al. (1962) はコイ科やサケ科の自然雑種が、その推定される両親種よりも釣獲されやすく、またサンフィッシュでは、両親種と雑種が同居するところへ餌を与えた場合、最初に雑種が摂餌する事実をあげて、これらを雑種強勢現象としている。上記の山崎氏らの体験も、その原因は不明であるとしても、これと類似の現象であろう。

自然交雑の起こる条件として、例えば Trautman (1957) は、生息場所の過密化、異種間の隔離障壁の除去、生息環境条件の変化、産卵場の重複をあげている。日原川は降雨による出水、土砂の流出で環境の変化が大きく、現在進行中の林道工事による環境破壊も著しい (Fig. 2, B)。また同じ場所にヤマメとイワナが生息し、ヤマメ、イワナの放流もおこなわれている。遊漁者の漁獲努力も大きい。これらの事項はいずれも上記の Trautman のいう条件に該当すると考えられる。しかし今回の雑種が 50 年以上前から採集されていることなどから、その交雑の起因は不明である。

なお最近、武田 (1975) は琵琶湖水系で体側にムシクイ状斑紋をもつイワナ属魚類を記載したが、その計数的特徴および鋤骨歯と口蓋骨歯の隆起配置が、採集河川に生息する武田のいうイワナ *S. leucomaenis* にほぼ一致し、またパールマークを欠くことで明らかに日原川産の自然雑種と区別される。筆者がこの特殊な斑紋のイワナの鋤骨歯の配列を観察した結果、鋤骨歯は鋤骨の前端部にのみあって中軸上になく、これは明らかにイワナ属の特徴を示していた。

以上に述べてきた諸点、すなわち日原川の雑種の形態が同川に生息するヤマメとイワナの間中を示し、ヤマメ×イワナの人工 F_1 雑種によく似ること、ヤマメとイワナの雑種 F_1 が生残能力をもつこと、そして既往の文献および現地調査の結果などを総合して、今回の自然雑種の両親をヤマメとイワナであると推定する。

ヤマメとイワナ類は日本の河川に普遍な魚種であり、この両者の生息する河川で同様の雑種が稀に採集される事実は、この異属の 2 種間で何らかの起因によって自然交雑のおこることを示しているものと考えられる。

謝 辞

今回の研究にあたり、本稿の校閲、文献の収集、未発表資料の貸与をはじめ、常に御指導下さった黒沼勝造博士、同じく多くの御教示をいただいた石山礼蔵博士、標本の提供、放流資料の収集の労をとられた東京都水産試験場の方々、採集、調査に協力された東京水産大学笠原昇氏、青森県産雑種標本と資料を貸与された東京大学農学部水産学科第二講座の長沢和也氏、琵琶湖水系の特殊斑紋のイワナ標本を観察する機会を与えられた三重県上野市の武田恵三氏とその便宜をはかって頂いた日本ルーテル神学大学の上野輝弥博士、原稿を読み適切な御助言を下された九州大学農学部水産学第二講座の木村清朗氏の各位に深謝する。

引用文献

疋田豊彦. 1963. 北海道産の俗称“イワメ”について. 水産孵化場研究報告, (18): 41~43, figs. 1~2.
 Honma, Y. 1974. A specimen of a possible hybrid between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* from Okura-gawa River, Sado Island. Ann. Rep. Sado Mar. Biol. Sta., Niigata Univ., (4): 1~3, figs. 1~3.
 Hubbs, C. L. and K. Kuronuma. 1942. Hybridization in nature between two genera of flounders in Japan. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts, Lett., 27: 267~306, figs. 1~5, pls. 1~4.
 Hubbs, C. L. and K. F. Lagler. 1970. Fishes of the Great Lakes Region (3rd ed.). Univ. Mich. Press, xv+213 pp., 251 figs., 44 col. pls., 1 map.
 Inaba, D. 1953. On the breeding and hybridization among the salmonid fishes 1. J. Tokyo Univ. Fish., 39 (2): 215~221, fig. 1, pls. 8~9.
 Jordan, D. S. and E. A. McGregor. 1925. Family Salmonidae. In Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. Mem. Carnegie Mus., 10 (2): 122~146, pls. 5~7.
 Lagler, K. F., J. E. Bardach, and R. R. Miller. 1962. Ichthyology: The study of fishes. John Wiley

and Sons, Inc., New York, viii+545 pp., 183 figs.
 中村守純. 1971. 原色淡水魚類検索図鑑 (第2版). 北隆館, 東京, 260 pp., 2 maps.
 野村稔. 1953. サケ科魚類の口腔にある分類形質に就いて. 魚類学雑誌, 2 (6): 261~270, figs. 1~3, pls. 1~3.
 野村稔. 1954. サケ科魚類の口腔にある分類形質に就いて, II 太平洋産サケ科魚類. 魚類学雑誌, 3 (6): 232~237, fig. 1.
 早栗操. 1936. 鱒類の交雑に就いて. 水産研究誌, 31 (5): 251~258, figs. 1~3.
 Suzuki, R. 1974. Inter-crossings and back-crossings of F₁ hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 24 (1): 11~31, figs. 1~5, pls. 1~2.
 Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1971 a. Survival potential of F₁ hybrids among salmonid fishes 1. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 21 (1): 69~83, fig. 1.
 Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1971 b. Growth and survival of F₁ hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 21 (2): 117~138, figs. 1~15.
 Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1973 a. Appearance and numerical characters of F₁ hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 23 (1): 5~32, pls. 1~5.
 Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1973 b. Sexual maturity of F₁ hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 23 (2): 57~74, figs. 1~3, pls. 1~3.
 武田恵三. 1975. 琵琶湖水系に生息する特殊斑紋のイワナ *Salvelinus leucomaenis*. 魚類学雑誌, 21 (4): 198~202, figs. 1~3.
 寺尾俊郎. 1970. サケ科魚類, 特にサケおよびヒメマス的人工交雑と育種に関する研究. 水産孵化場研究報告, (25): 1~101, figs. 1~39, pls. 1~11.
 Trautman, M. B. 1957. The fishes of Ohio with illustrated keys. Ohio Univ. Press, Columbus, xvii+683 pp., 172 figs., 7 col. pls., 172 maps.
 (198-01 東京都西多摩郡奥多摩町小丹波 720 東京都水産試験場奥多摩分場)