Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 38(7) 779–788 (1972)

Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Southwest Japan—I. Genus *Salvelinus* (Char)*

Katsuhiko YOSHIYASU** and Yosiyasu HUMOTO***

(Received May 1, 1972)

K.Yoshiyasu,M.D.
Shin-Mori, 5-7-14, Asahi-Ku, OSAKA,
JAPAN

[redacted]

西南部日本に分布する河川，湖沼型サケ科魚類ヘモグロビンの澱粉ゲル電気泳動的研究—I. イワナ属魚類

吉安克彦・麓　禎康

本邦西南部に棲息するイワナ属魚類の分類の一助とするため，計7河川から数10尾の試料魚を採捕し，そのヘモグロビン (Hb) を垂直式澱粉ゲル電気泳動法で分析した。その結果，全試料とも陰極方向に移動する6成分と陽極方向に移動する4-5成分より成るほとんど同一 Hb の泳動像を示した。これらの供試魚が鰓耙数や幽門垂数において連続的な地理的変化を示すことも考え合わせ，以上の結果は日本産イワナ属魚類をオショロコマとそれ以外のものとに2大別する今西説を支持するもののように思われる。

Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 38(7) 779–788 (1972)

Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Southwest Japan—I. Genus *Salvelinus* (Char)*

Katsuhiko YOSHIYASU** and Yosiyasu HUMOTO***

(Received May 1, 1972)

The hemoglobins (Hb's) of *Salvelinus* fishes (chars), including "iwana", "kirikuchi", "gogi", etc., which inhabit mainly the southwestern part of Japan, were analyzed by means of a vertical starch-gel electrophoresis. Results obtained were as follows:

1. Their Hb patterns were almost indistinguishable from one another, and were similar to that of "amemasu" as reported by other authors.
2. The previous proposal that *Salvelinus* fishes in Japan excepting "oshorokoma" can be classified as one species on the basis of the geographical continuous variation (cline) in the number of pyloric caecums or gill-rakers was strongly supported by the present data.

Since Oshima[1] classified all the *Salvelinus* fishes (chars) indigenous to Japan into five species, several proposals have been presented on the classification of the fishes.[2–4] In spite of the effort of those taxonomists, however, the classification of Japanese *Salvelinus* fishes is still confusing. In this connection, one of the present authors (K.Y.)[5] has suggested recently that all of those fishes except "oshorokoma", Dolly Varden, *Salvelinus malma*, which is distributing in Hokkaido, may be classified into one and the same species, *Salvelinus leucomaenis*, on the basis of a continuous geographical variation (cline) in the number of pyloric caecums or gill-rakers, supporting IMANISHI's theory.[3] In order to classify them more reasonably, it seemed necessary to compare those fishes in terms of some characters other than morphological or ecological ones.

The usefulness of starch-gel electrophoretic pattern of hemoglobin (Hb) in the classification of fish has been indicated by several authors.[6–9] Among them, YAMANAKA *et al.*[9] analyzed some salmonid fishes mainly caught in Hokkaido and the northeastern part of "Honshu", the mainland of Japan, and noticed that the Hb patterns of "amemasu" and Dolly Varden were easily distinguishable from each other.

The above situation aroused the authors to examine electrophoretically the Hb's of *Salvelinus* fishes inhabiting mainly in the southwestern part of "Honshu", and the present investigation was undertaken.

---

* An outline of this article was presented to the Ann. Meetg. of Japan. Soc. Sci. Fish., Mie, Oct. 14, 1970.

** Dept. of Otolaryngology, Faculty of Medicine, Osaka University, Osaka, Japan (吉安克彦: 大阪大学医学部)

*** Laboratory of Fishery, Faculty of Education, Kobe University, Kobe, Japan (麓 禎康: 神戸大学教育学部)

(印刷費負担)

Materials and Methods

Materials: Specification of the *Salvelinus* fishes analyzed here are given in Table 1. Fig. 1 shows the distribution map of *Salvelinus* fishes in the southwestern part of Japan,

Table 1. Specificationsof the *Salvelinus* fishes analyzed.

Local or dialectal name	Place of catch	No. of specimens*
"Iwana"	Sodezawa, River Tadami, Fukushima Pref.	5 (At–1, At–2, At–3, At–4, and At–5)
"Imoyu" or "Imouo"	Kashio Valley, River Hino, Fukui Pref.	6 (Kh–1, Kh–2, Kh–3, Kh–4, Kh–5, and Kh–6)
"Kirikuchi"	Kotsubo Valley, River Kohse, Nara Pref.	3 (Tk–1, Tk–2, and Tk–3)
"Imona"	Kamisuisho Valley, River Kanzaki, Shiga Pref.	5 (Ek–1, Ek–2, Ek–3, Ekm–4, and Ekm–5)
"Gogi" or "Kogi"	Kijiyama Valley, River Kannose, Hiroshima Pref.	5 (Gk–1, Gk–2, Gk–3, Gk–4, and Gk–5)
"Iwana"	River Nishidani, Gifu Pref.	2 (In–1, and In–2)
"Tanburi"	River Yoshino, Okayama Pref.	3 (Yy–1, Yy–2, and Yy–3)

* Numbers in parentheses give a serial numbers of specimens at each place of catch.

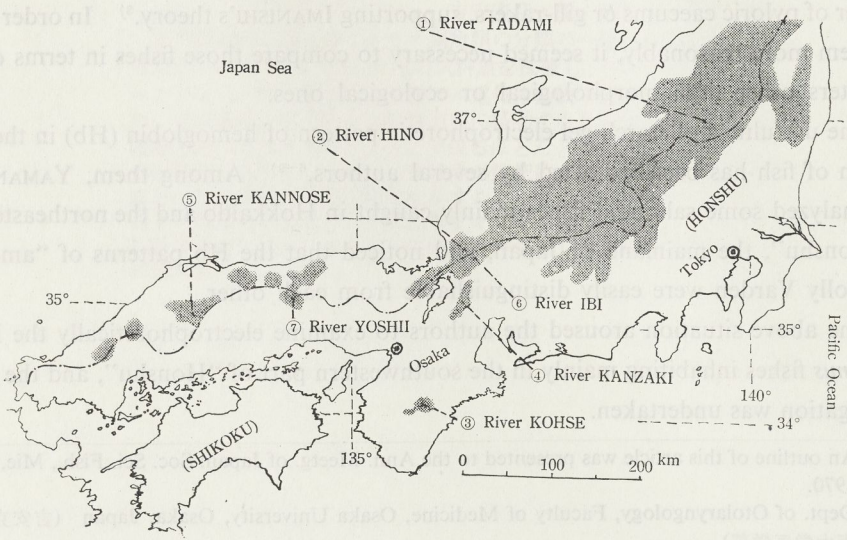


Fig. 1. Natural distribution of Genus *Salvelinus* fishes in the southwestern part of Japan (shaded areas). Numbers ①–⑦ show the places of catch of *Salvelinus* fishes analyzed in the present research.

which was drawn up on the basis of the observations by the present authors as well as other investigators,[2,10] together with the rivers where the specimens were caught this time. Since the *Salvelnius* fishes in these areas are called differently place by place, their local or dialectal names at the places of catch are cited in the table. All the *Salvelinus* specimens were of freshwater form and caught Nov., 1969 through Oct., 1970. Among those fishes, "gogi" or "kogi" has been classified as an independent species by some taxonomists.[2]

Preparation of Hb solutions: The live fish or the one within several hr after death was opened with a surgical knife at the abdominal side to expose the heart, from which the blood was taken individually with a disposable hypodermic syringe using sodium citrate as anticoagulant. The blood samples collected were preserved in an icebox at about 5°C. The blood corpuscles were separated by centrifugation (2000 rpm, 5 min), washed twice with physiological saline, and to that was added about five-fold volumes of the "Aculute" diluent pellet*** solution which was prepared by dissolving one tablet in 40 ml distilled water. The mixture was shaken to derive the ferrous Hb into cyanmet form and centrifuged. The supernatant cyanmet Hb (HiCN) solutions were used for the following electrophoretic analysis. The HiCN solutions were able to be preserved for a period up to two weeks in a refrigerator without any change in the electrophoretic pattern.

Starch-gel electrophoresis: This was performed essentially according to SMITHIES' method.[11,12] The equipments used were a vertical VW type starch-gel electrophoresis apparatus (Toyo Kagaku Sangyo) and D.C. generating deivce model III (Toyo Kagaku Sangyo). Starch-gel was prepared by heating the mixture containing one tablet of "Aculute", boric acid 0.9 g, caustic soda 0.105 g, "Starch-Hydrolysed" (Connaught)**** 65 g, and distilled water 500 ml in a one-liter round-bottom flask.

For the electrode solution, the borate buffer pH 8.5 was used which contained boric acid 9.25 g, sodium borate 0.3 g and caustic soda 1.7 g in 500 ml. Small pieces of Toyo filter papr No. 50 (5×6 mm, or 10×6 mm) were dipped in the HiCN solutions and inserted into the gel at 10 cm from the cathode, and electrophoresis was started under a constant voltage of 250 v and at 7°C. The duration was 17 hr. In this manner up to six Hb samples were analyzed simultaneously.

After the run, the gel was cut vertically into two halves, one being used for Hb detection by benzidine reaction and another for protein staining with amido black 10 B as usual. Benzidine-stained gels were washed several times with water, and dipped into the glycerin containing 1 g of thymol per 100 ml. The gels thus treated were made more transparent and able to be kept for much longer time, compared to the non-treated ones.

The benzidine- or amido black-stained gels were then placed on a sheet of white

*** A product of Ortho Diagnostics, New Jersey, U.S.A. One tablet (350 mg) contains sodium bicarbonate 250 mg, potassium ferricyanide 50 mg, potassium cyanide 10.2 mg, and starch 39.8 mg.

**** Purchased from Connaught Medical Research Laboratories, University of Toronto, Canada.

papr and photographed by use of Fuji Neopann SS 35 mm film under the natural light or a tungsten lamp. In the latter case, a red filter was helpful. If there were both major and faint components in a pattern, the film was developed with a soft-tone solution (for example, D–23 of Fuji Film Co., Ltd.) and printed on a soft-tone photographic paper.

Results and Discussion

In Fig. 2A is shown the pattern of "kirikuchi" Hb when electrophoresis was carried out without adding "Aculute" diluent pellet to the gel. On the other hand, the same Hb sample together with Hb's from several other sources exhibited much more clearcut patterns when electrophoresed in the presence of "Aculture", as seen in Fig. 2B. Necessity of the addition of cyanide to the gel has already been indicated by YAMANAKA *et al.*[7] In this connection, the pattern of human Hb agreed well with that reported by other authors.[12]

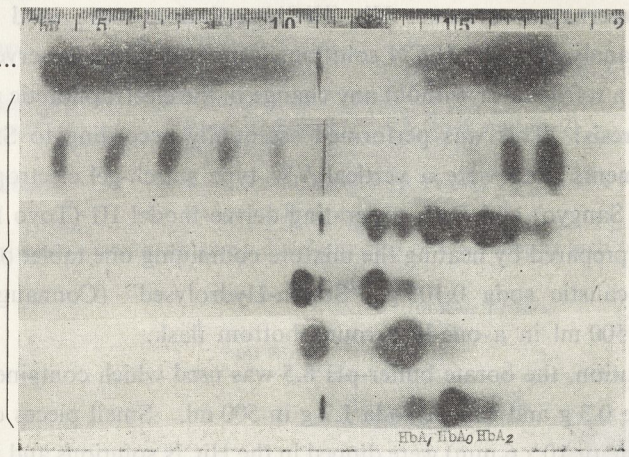


Fig. 2. A: Electrophoretic pattern of "kirikuchi" Hb when no "Aculture" diluent pellet was added to the gel.
B: Electrophoretic patterns of HiCN of several fishes including "kirikuchi" and human for reference, when "Aculute" diluent pellet was added to the gel.

The Hb patterns of the *Salvelinus* fishes are presented for each of the places of catch in Figs. 3–8. In Fig. 9 are given some examples of densitometric tracings of Hb patterns. Fig. 10 shows two types of Hb patterns of *Salvelinus* fishes as schematized on the basis of the present data.

As seen in those figures, the fishes analyzed here all showed almost indistinguishable Hb patterns, both in the number of components detected and in the relative proportions of those components. Irrespective of species. *Salvelinus* Hb is roughly composed of two groups, one group migrating to cathode which is composed of six components, and

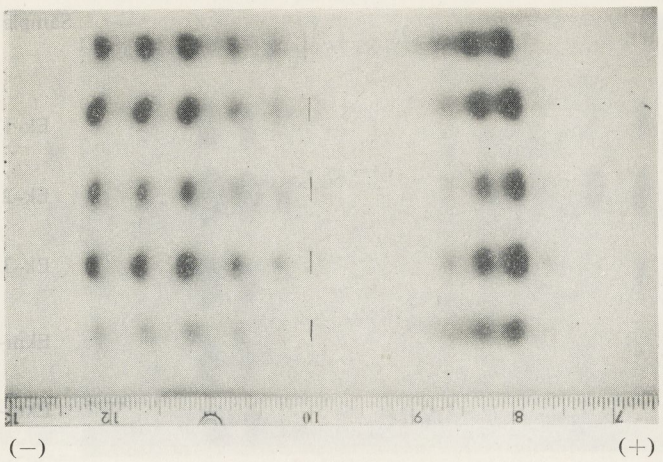


Fig. 3. Hb patterns of "iwana" caught at Sodezawa of River Tadami, Fukushima Pref.

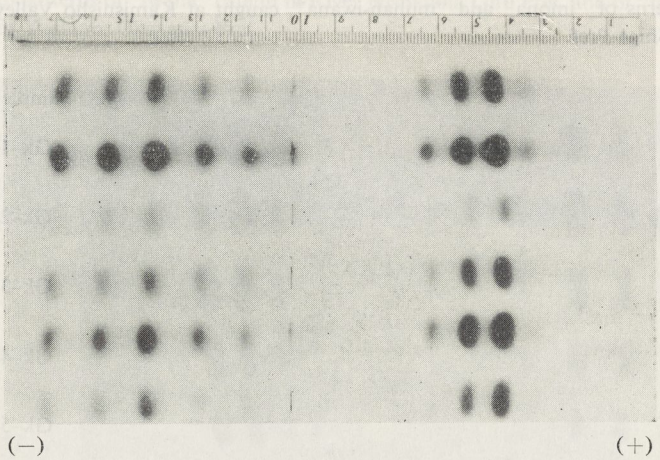


Fig. 4. Hb patterns of "imouo" caught at Kashio Valley of River Hino, Fukui Pref.

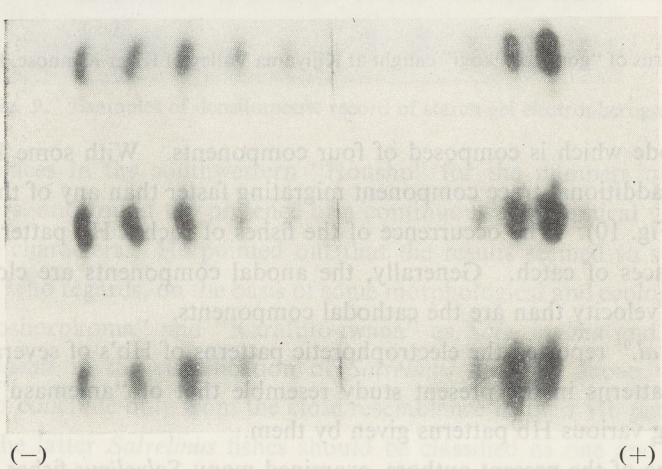


Fig. 5. Hb pattarns of "kirikuchi" caught at Kotsubo Valley of River Kouse, Nara Pref.

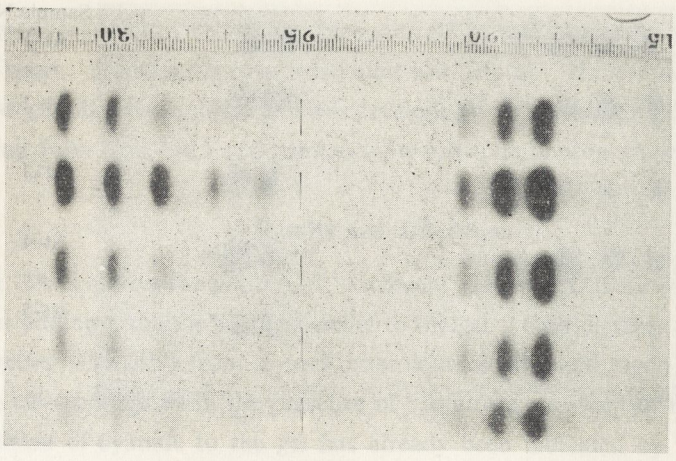


Fig. 6. Hb patterns of "imona" and "muhan-iwana", caught at Kamisuisho Valley of River Kanzaki, Shiga Pref.

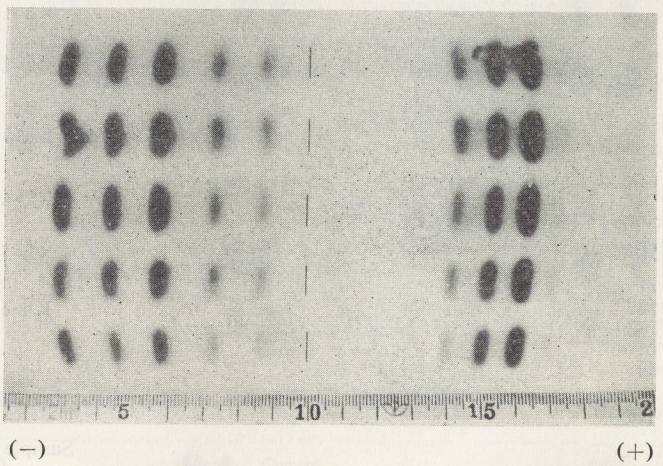


Fig. 7. Hb Patterns of "gogi" or "kogi" caught at Kijiyama Valley of River Kannose, Hiroshima Pref.

another to the anode which is composed of four components. With some Hb samples, there appeared an additional trace component migrating faster than any of the four components (refer to Fig. 10). The occurrence of the fishes of such a Hb pattern seems not related to their places of catch. Generally, the anodal components are closer to each other in migration velocity than are the cathodal components.

YAMANAKA *et al.*[9] reported the electrophoretic patterns of Hb's of several *Salvelinus* fishes. The Hb patterns in the present study resemble that of "amemasu", *Salvelinus leucomaenis*, among various Hb patterns given by them.

YOSHIYASU, one of the present authors, examined many *Salvelinus* fishes distributing

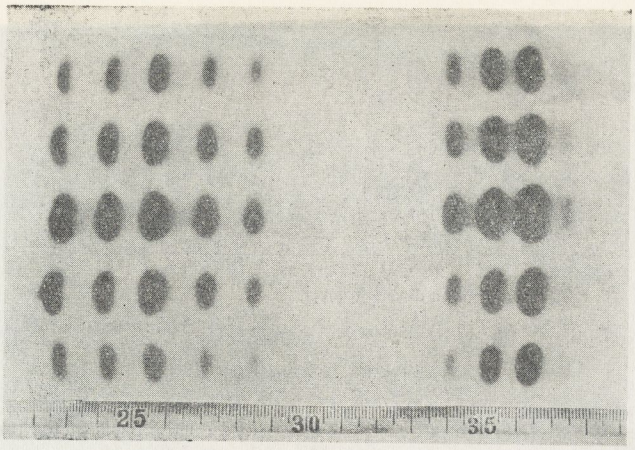


Fig. 8. Hb patterns of "iwana" caught in River Nishidani, Gifu Pref. and of "tanburi" caught in River Yoshino, Okayama Pref.

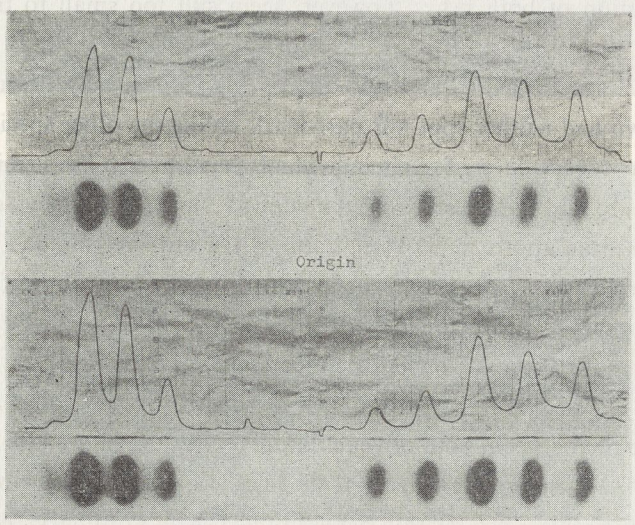


Fig. 9. Examples of densitometric record of starch-gel electropherograms.

in various places in the southwestern "Honshu" for the numbers of pyloric caecums and gill-rakers, and found the presence of a continuous geographical variation (cline), in each of both characters. He pointed out that the results seemed to support the theory of IMANISHI[3] who regards, on the basis of some morphological and ecological observations, "Hokkaido-oshorokoma" and "Karafuto-iwana" as *Salv. malma* and all of the rest as *Salv. leucomaenis* in the classification of *Salvelinus* fihses in Japan. It might not be reasonable to conclude only from the close resemblance of their Hb patterns as described above that the latter *Salvelinus* fishes should be classified as one and the same species. However, the present results also seem to support IMANISHI's theory.

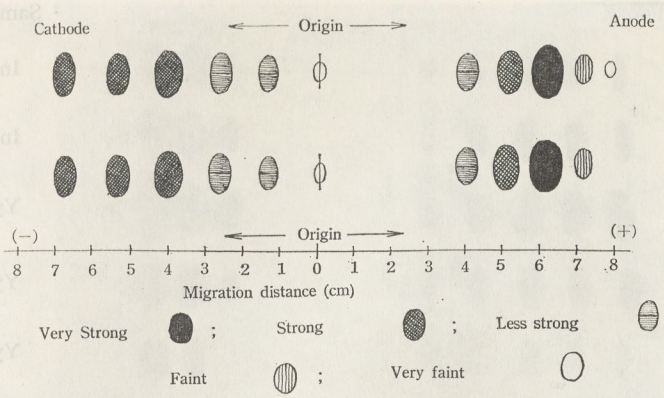


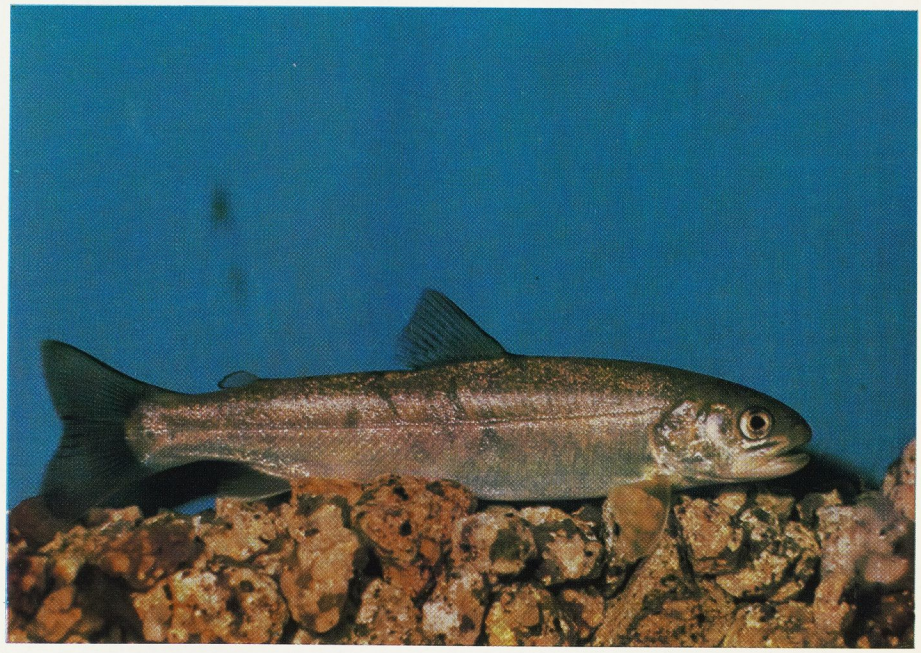
Fig. 10. Two Types of *Salvelinus* Hb patterns as schematized on the basis of the present data.

In passing, as YOSHIYASU[5] indicated previously from the observation of eccentric coefficients of scales that "gogi" and "kirikuchi" appear to be evolving in direct oppositions. The extents of evolution of both fishes, however, seem still too small to treat them as different species.

Among "imona" specimens, Ekm-4 and Ekm-5 individuals may deserve a special comment. Those two had neither spot nor parr-mark unlike the other specimens caught there. The sporadic occurrence of such individuals has already been pointed out by TAKEDA.[13,14] They are said to inhabit over 2 km along Kamisuisho Valley and its vicinity of River Kanzaki, with an approximate living ratio of the ordinary "imona" or "iwana" to the special type of "imona", 10: 1. In the authors' sampling, two out of twenty were the latter type of "imona". Since any name has not been given it the present authors would name it "muhan-iwana" ("iwana" having neither spot nor parr-mark). As is shown in Photo 1, the paar-marks, white spots from back to side, or yellow, orange and cinnabar spots lying from side to abdomen, both of which ordinary "iwana" have, are not observed with "muhan-iwana" at any growth stage. Only small, vague, dark-brown, branch-like or zigzag stripes are present. The relation between this fish and ordinary "iwana", seems to be similar to that between "iwame" and "amago" in the genus *Oncorhynchus*.[15]

As seen in Fig. 6, the Hb pattern of "muhan-iwana" was indistinguishable from that of "imona" or ordinary "iwana". It is interesting that "muhan-iwana" lives in the environs of the main "iwana" distributing area covering the northeastern to southwestern part of Japan as shown in Fig. 1. Considering also the coincidence in Hb pattern, "muhan-iwana" might be supposed to be a variant of ordinary "iwana". As will be published in detail elsewhere, the authors performed some microscopic observations on the scales of these two fishes. Both of them were found to have a core in the centre and indistinguishable from each other again. Further study seems to be needed to elucidate whether "muhan-iwana" should be classified as a subspecies of *Salvelinus leucomaenis*.

a



b

Photo 1. a: "Muhan-iwana" (char having neither spot nor parr-mark) specimens as compared to the ordinary "iwana", char (middle).
b: "Muhan-iwana". Zigzag stripes can be seen on the dorsal side.

Acknowledgements

The authors wish to express their heartfelt thanks to Prof. F. MATSUURA and Assoc. Prof. K. HASHIMOTO, The University of Tokyo, for their useful advice. The authors are also indebted to Dr. K. HIRAKI, Mr. F. NAKABAYASHI, Mr. K. KIUCHI, and Mrs. S. YOSHIYASU for their help in collection of *Salvelinus* fishes, to Tech. Dr. T. YOSHIYASU for his kind advice, and to Kansai Freshwater-fishes Protection Association for their help.

References

1) M. OSHIMA: *Chogyu-shuho*, **18**, 6–47 (1961).
2) A. INAMURA and M. NAKAMURA: *Repts. of Res. Inst. for Natural Resorces*, Nos. 58–59, 65–76 (1962).
3) K. IMANISHI: Natural History, Ecological Studies, 3–46 (1967). /Contributions in honor of Dr. K. IMANISHI on the occasion of his sixtieth birthday/
4) J. D. MCPHAIL: *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **18**, 793–812 (1961).
5) K. YOSHIYASU: *Tsuri-no-tomo*, No. 221, 74–84 (1969).
6) H. TSUYUKI, J. F. UTHE, E. ROBERTS, and L. W. CLARKE: *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23**, 1602–1604 (1966).
7) H. YAMANAKA, K. YAMAGUCHI, and F. MATSUURA: This Bull., **31**, 827–832 (1965).
8) H. AMANO, K. HASHIMOTO and F. MATSUURA: Read before Meeting of Japan. Soc. Sci. Fish. (Oct. 1969, Sendai).
9) H. YAMANAKA, K. YAMAGUCHI, K. HASHIMOTO, and F. MATSUURA: This Bull., **33**, 195–203 (1967).
10) Y. YASUE: *Odokon-chugoku*, **8**, 19–22 (1966).
11) Society of Electrophoresis: "Electrophoresis", 275–302, Bunkodo, Tokyo (1969).
12) K. MURAI: *Japan. J. of Hum. Genet.* **5**, 205–213 (1960).
13) K. TAKEDA: *Tsuri-no-tomo*, No. 218, 109–110 (1969).
14) K. TAKEDA: *ibid.*, No. 235, 141–142 (1970).
15) K. YOSHIYASU: *ibid.*, No. 213, 38–47 (1968).

Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 39(1) 97–114 (1973)

Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Southwest Japan—II. Genus *Oncorhynchus* (Salmon)*

Katsuhiko YOSHIYASU**

(Received September 18, 1972)

K.Yoshiyasu,M.D.
Shin-Mori, 5-7-14, Asahi-Ku, OSAKA,
JAPAN

[redacted]

西南部日本に分布する河川，湖沼型サケ科魚類ヘモグロビンの澱粉ゲル電気泳動的研究—II. サケ属魚類

吉 安 克 彦

前報と同様の実験方法により西南部日本に分布するサケ属魚類と外来種ニジマスの Hb 分析を行なつた。その結果純系種と考えられる地域のものは斉一に近い個体差のすくない成績を，他方，地形上または放流によつて交雑の疑いある地域のものは個体差のはげしい不斉な成績を示した。また異常と思われる Hb が検出される少数の個体がみられた。これらの結果は著者が先に，生態的観察も考慮しながら主として鱗相に基づいて行なつたサケ属魚類の分類と何ら矛盾しないようであつた。

日水誌. **39** (1), 97–114 (1973)

Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 39(1) 97–114 (1973)

Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Southwest Japan—II. Genus *Oncorhynchus* (Salmon)*

Katsuhiko YOSHIYASU**

(Received September 18, 1972)

The hemoglobins (Hb's) of the river and lacustrine forms of salmonid fishes such as "biwamasu", "amago", "yamame", etc., distributed in the southwestern part of Japan were analyzed electrophoretically by Smithies' starch-gel method.

The fishes living in areas supposedly isolated for a long time showed a close uniformity in Hb pattern with few individual differences, while those living in areas where hybridization was suspected by reason of geography or the stocking of closely related fishes showed remarkable individual differences. There were some individuals with Hb components regarded as abnormal.

The results obtained here seem not to conflict with the taxonomy previously proposed by the author on the basis of morphological and ecological observations.

In the previous paper,[1] the author *et al.* reported the electrophoretic patterns of the hemoglobins (Hb's) of several *Salvelinus* fishes inhabiting in the southwestern part of Japan, suggesting that the electrophoretic patterns of Hb generally are as useful to the classification of closely related fishes as the morphological characters employed usually.

Many kinds of *Oncorhynchus* fishes also inhabit in the rivers and lakes in the above area, and some of them are taxonomically unsettled. For example, "biwamasu" which is well known as one of the representative fishes living in Lake Biwa, is considered simply as a lacustrine form of "amago" *O. rhodurus* by some taxonomist.[2] However, some proposed to treat both fishes as quite different species (personal communication from T. KAMADA, Samegai Hatchery, 1968). As another example, "amago" and "yamame" which is demonstrated as a river form of "sakuramasu," cherry salmon *O. masou,* are usually classified as different species, but some taxonomists do not agree with it.[3] The present author[4] also pointed out previously the difficulty in identification of both fishes on the basis of morphological characters such as the aspect of scale, etc.

Taking the above situation into consideration, the author undertook this time the examination of those taxonomically unsettled fishes by the electrophoretic analysis of Hb.

Materials and methods

Materials: Fishes of genus Oncorhynchus. "Amago" and biwamasu", to both of

* An outline of this article was presented to the Ann. Meetg. of Japan. Soc. Sci. Fish., Tokyo, April 3, 1971

** Dept. of Otolaryngology, Faculty of Medicine, Osaka University, Osaka, Japan. (吉安克彦: 大阪大学医学部)

which a scientific name, *O. rhodurus* is usually given; "yamame" to which is given a scientific name, *O. masou*; "iwame" which is living in a limited area in Oita Pref., and is given a scientific name, *O. iwame*.

Salmonid fishes of other genera. "Nijimasu", rainbow trout *Salmo gairdnerii*, and "iwana", char *Salvelinus leucomaenis*, were also analyzed for comparison.

Details of those specimens such as the place of catch, age, sex, the presence or absence of cinnabar sports, etc., are given in Table 1.

Table 1. List of Salmonid Fish Specimens.

Place of catch	Common name	Specimen No.*	Age (years)	Sex	Cinnabar or red spot
	"Nijimasu"	(NS–1)	3	Male	−
Samegai Hatchery, Shiga Pref.	"Biwamasu"	BS–1	3	Female	+
		BS–2	3	M.	+
		BS–3	3	F.	+
		BS–4	3	F.	+
		BS–5	3	M.	+
Lake Biwa, Shiga Pref. Offiing of Imazu		BB–1	1	M.	−
		BB–2	2	M.	−
		BB–3	2	F.	−
		BB–4	3	F.	−
		BB–5	1	M.	−
Lake Biwa, Shiga Pref. Offing of Chikubu Is.		BB–6	2	F.	−
		BB–7	2	M.	−
		BB–8	2	F.	−
		BB–9	2	F.	−
		BB–10	2	M.	−
		BB–11	2	F.	−
River Ono, Oita Pref.	"Iwame"	AOi–1	1	M.	−
		AOi–2	2	F.	−
		AOi–3	2	F.	−
	"Amago"	AO–4	2	M.	+
		AO–5	2	F.	+
		AO–6	2	F.	+
River Yoshii, Okayama Pref.		AY2–1	2	F.	−+
		AY2–2	2	−M.	+
		AY2–3	2	F.	+
		AY2–4	2	F.	+
		AY2–5	2	M.	+
		AY2–6	2	M,	+
		AY2–7	2	M.	+
		AY2–8	1	M.	+
		AY2–9	2	F.	+
		AY2–10	2	F.	+
		AY2–11	3	M.	+

(Continued)

Place of catch	Common name	Specimen No.*	Age (years)	Sex	Cinnabar or red spot
River Totsu, Nara Pref.	"Amago"	AT–1	2	F.	+
		AT–2	3	F.	+
		AT–3	2	M.	+
		AT–4	2	F.	+
		AT–5	2	M.	+
		AT–6	2	F.	+
		AT–7	4	M.	+
		AT–8	4	F.	+
		AT–9	2	F.	+
River Kitayama, Nara Pref.		AK–1	1	M.	+
		AK–2	2	F.	+
		AK–3	2	M.	+
		AK–4	2	F.	+
		AK–5	2	F.	+
River Yoshino, Nara Pref.		AY1–8	2	F.	+
River Ibi, Gifu Pref.		AIs–1**	2	F.	+
		AIs–2**	1	F.	+
		AIs–3**	2	F.	+
		AI–4	2	M.	+
		AI–5	2	M.	+
River Hiki, Wakayama Pref.		AH–1	2	F.	+
		AH–2	2	M.	+
		AH–3	2	M.	+
		AH–4	1	F.	+
		AH–5	2	M.	+
		AH–6	2	M.	+
		AH–7	2	M.	+
		AH–8	2	F.	+
River Saji, Hyogo Pref.	"Amago" (Hybrid?)	AYS–1	1	F.	+
		AYS–2	2	M.	+
		AYS–3	1	F.	+
		AYS–4	2	F.	+
		AYS–5	2	M.	+
		AYS–6	3	F.	+
		AYS–7	1	M.	+
		AYS–8	2	F.	+
		AYS–9	2	M.	+
		AYS–10	2	M.	+
		AYS–11	1	F.	+
		AYS–12	2	F.	+
		AYS–13	2	M.	+
		AYS–14	1	M.	+
		AYS–15	2	F.	+
		AYS–16	2	M.	+
		AYS–17	2	F.	+
		AYS–18	2	M.	+
		AYS–19	2	M.	+
		AYS–20	2	F.	+

(Continued)

Place of catch	Common name	Specimen No.*	Age (years)	Sex	Cinnabar or red spot
River Saji, Hyogo Pref.	"Amago" (Hybrid?)	AYS–21	2	M.	+
		AYS–22	2	M.	+
		AYS–23	2	F.	+
		AYS–24	1	F.	+
		AYS–25	2	M.	+
		AYS–26	2	F.	+
		AYS–27	2	F.	+
		AYS–28	2	M.	+
		AYS–29	2	M.	+
		AYS–30	2	M.	+
River Ado, Shiga Pref.		ABA–1	3	F.	+
		ABA–2	3	M.	+
		ABA–3	3	M.	+
Shiga Pref.		ABA–3	3	M.	+
		ABA–4	2	M.	+
		ABA–5	2	F.	+
		ABA–6	2	M.	+
		ABA–7	3	F.	+
River Hattori, Mie Pref.		ABB–1	1	M.	+
		ABB–2	2	F.	+
		ABB–3	2	M.	+
		ABB–4	2	M.	+
		ABB–5	2	M.	+
		ABB–6	1	F.	+
		ABB–7	2	M.	+
River Nagata, Mie Pref.		ABN–1	2	F.	+
		ABN–2	2	M.	+
		ABN–3	2	M.	+
		ABN–4	1	M.	+
		ABN–5	2	F.	+
		ABN–6	1	F.	+
		ABN–7	2	M.	+
		ABN–8	2	F.	+
		ANB–9	2	F.	+
		ABN–10	1	M.	+
		ABN–11	2	M.	+
		ABN–12	2	F.	+
		ABN–13	2	M.	+
		ABN–14	2	F.	+
River Mimi, Fukui Pref.	"Yamame" × F_1 "Nijimasu" Artificial hybrid	(YNM–1)	2	M.	−
	"Yamame"	YM–2	2	F.	−
		YM–3	2	M.	−
		YM–4	2	F.	−
		YM–5	2	M.	−
		YM–6	2	M.	−

(Continued)

Place of catch	Common name	Specimen No.*	Age (years)	Sex	Cinnbar or red spot
River Kita, Fukui Pref.	"Yamame"	YK–1	2	M.	–
		YK–2	1	M.	–
		YK–3	2	M.	–
		YK–4	3	M.	–
		YK–5	2	M.	–
		YK–6	1	?	–
		YK–7	2	M.	–
		YI–1	1	F.	–
River Maruyama, Hyogo Pref.		YI–2	1	F.	–
		YI–3	1	F.	–
		YI–4	1	?	–
		YI–5	1	M.	–
		YAK–1	2	F.	+
River Kuroko, Fukui Pref.	"Yamame" (Hybrid?)	YAK–2	1	M.	+
		YAK–3	3	F.	+
		YAK–4	2	M.	+
		YAK–5	2	F.	+
		YAK–6	2	M.	+
		YAK–7	2	M.	+
	"Nijimasu"	(NK–1)	2	M.	–
River Kita, Fukui Pref.	"Yamame" × F_1 "Nijimasu"	(NYK–2)	1	?	–
		(NYK–3)	1	?	–
		(NYK–4)	1	?	–
River Ibi, Gifu Pref.	"Iwana"	(Yy–1)	2	F.	+
		(Yy–3)	2	F.	+

* Mark of ( ) indicates salmonid fishes except genus *Oncorhynchus*.
** A smoltified "amago".

All the specimens except "biwamasu" were caught by the present author with rod and line in the rivers from Nov., 1969 through June, 1971.

A part of "biwamasu" specimens were kindly given by Samegai Hatchery, Shiga Pref., and the remaining ones were caught at two locations in Lake Biwa. As seen in the table, the number of specimens was 42 for "amago", 16 for "biwamasu", 17 for "yamame", 3 for "iwame", 2 for "nijimasu", 2 for "iwana", 65 for the suspected hybrids between "amago" and "yamame" or "amago" and "biwamasu", and 4 for those between "yamame" and nijimasu".

Methods of analysis: The blood samples from those 151 salmonid specimens were treated in the same way as described previously[1] to prepare the cyanmet Hb solutions. The Hb solutions thus prepared were analyzed by SMITHIES' starch-gel electrophoretic technique as reported previously.[5–7]

For densitometry of the electropherograms, was used a universal selfrecording densitometer FUJIOX model FD–AIV (Fuji Riken Co. Ltd., Osaka) with an interference filter (wavelength of 600 mμ) and a slit, 0.5×4 mm.

Results and Discussion

The results obtained are shown in Figs. 1–23. Typical Hb patterns of the respective kinds of fishes as deduced from those results are presented schematically in Fig. 24. An atypical pattern of "amago" Hb is also included for reference. In each kind of fish, there seemed no differences in the Hb pattern between both sexes. For convenience' sake, those results are discussed for each of those kinds of fishes.

1) On "biwamasu": In the simultaneous raising tests of "sakuramasu" and "biwamasu", OSHIMA[2] observed that "biwamasu" is lower in body depth than "sakuramasu", and that the female of "biwamasu" generally matures in more than 3 years, while that of "sakuramasu" do in less than 3 years, and hence he concluded that both fishes are different species.

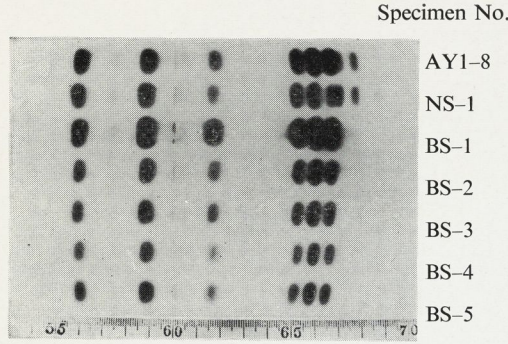
OSHIMA[2] reported on "biwamasu" that its scale has concentric circles around its focus and also has a much larger number of annular lines with narrower spacings than that of "amago", and that almost all of its females which come to lay eggs are 3-year-old, slightly but clearly differing from "amago" females. In spite of the above observations, however, OSHIMA assumed that both fishes are the same species.

According to the theory of MIZUNO[8], the lacustrine landlocked fishes have stronger tendency to differentiation than the river form ones, resulting in their being on the process to new species or subspecies such as "biwamasu" in Lake Biwa.

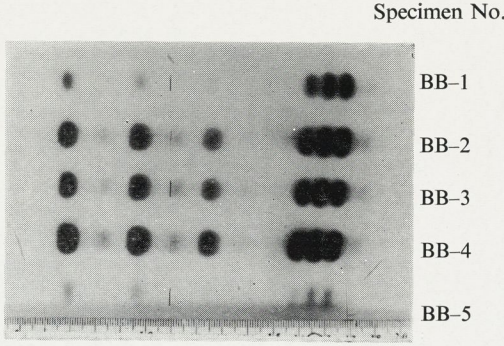
The present author[4], while raising both fishes simultaneously in Samegai Hatchery, observed that "biwamasu" is lower in body depth, and needs longer time for maturation, compared to "amago", in accordance with OSHIMA's data. Besides, the author noticed that "biwamasu" in nimbler than "amago", and that the former is raised more uniformly than the latter, the growth rate of which is widely different among individuals.

In respect of the aspect of scale, both the "biwamasu" specimens caught in Lake Biwa and the artificially bred ones in Samegai Hatchery, had a scale the focus of which is nearly in the centre and the annular lines of which get into the posterior densely, in contrast to the scale of "amago" whose focus lines only at the anterior, and whose protuberant lines mostly get into the posterior. All those results seem to support the above MIZUNO's theory, denying the rather widely accepted OSHIMA's theory that "biwamasu" is a lacustrine form of "amago" and vice versa.

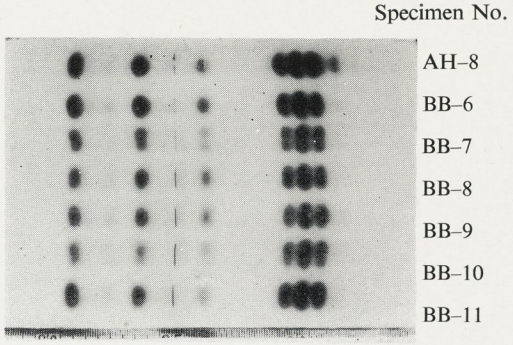
What makes the problem more complicated is that since 1922 the fry of "sakuramasu" produced in Shiribetsu River in Hokkaido, have been stocked several times in Lake Biwa, causing a possible hybridization between "biwamasu" and "sakuramasu". OSHIMA[2] says that it is possible to distinguish easily "sakuramasu" produced in Lake Biwa from "biwamasu" which is the native species, since both fishes are remarkably different from each other morphologically.



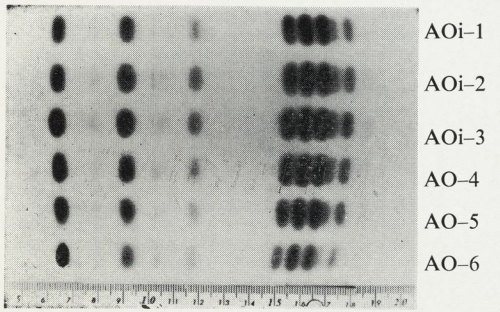
(−) **Fig. 1.** (+)



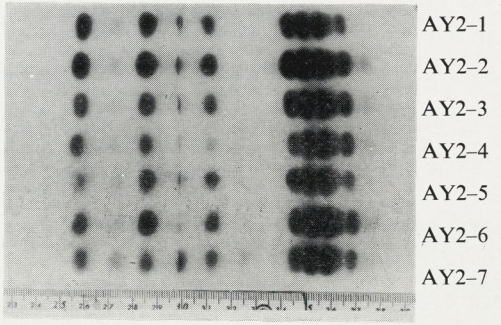
(−) **Fig. 2.** (+)



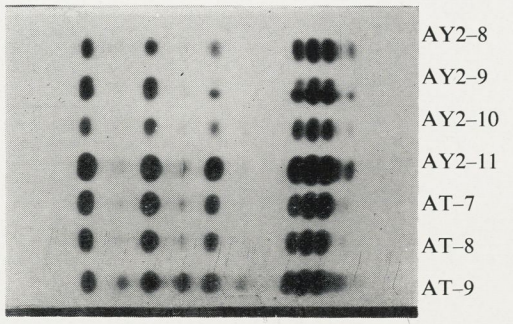
(−) **Fig. 3.** (+)



(−) **Fig. 4.** (+)



(−) **Fig. 5.** (+)



(−) **Fig. 6.** (+)

Figs. 1–6. Starch-gel electrophoretic patterns of Hb's of salmonid fishes. AY1, AH, AO, AY2, and AT, "amago"; NS, "nijimasu"; BS, and BB, "biwamasu"; AOi, "iwame". Refer to Table 1 for further details of those specimens.

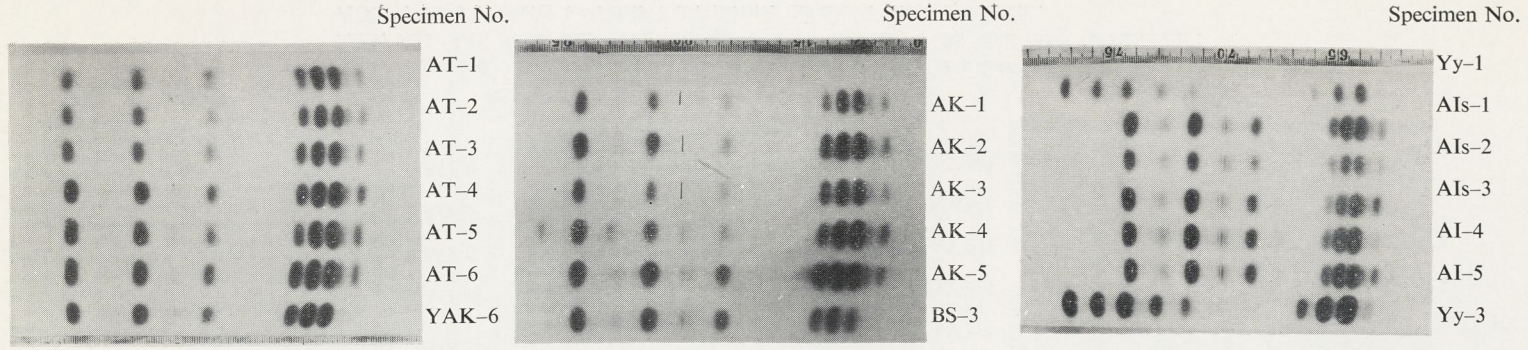


Fig. 7. **Fig. 8.** **Fig. 9.**

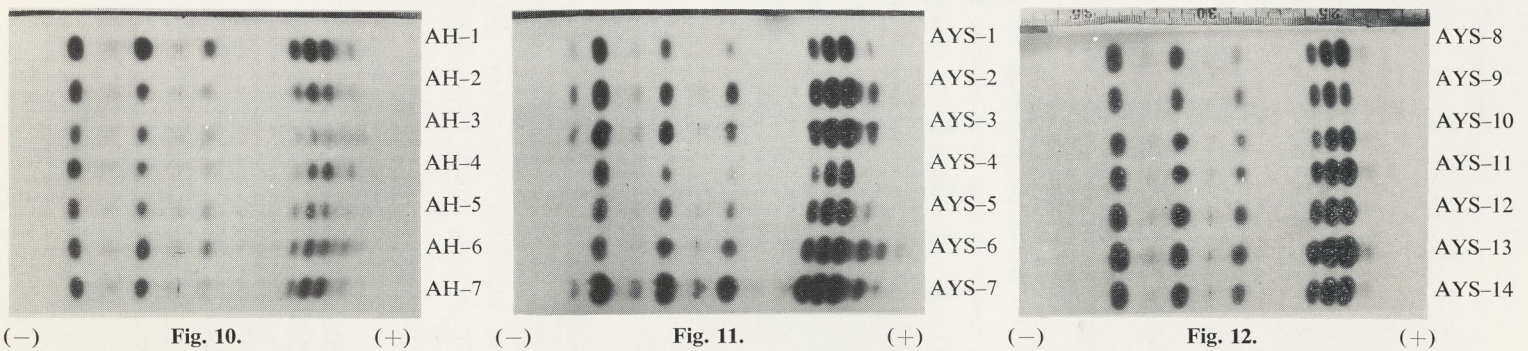


Fig. 10. **Fig. 11.** **Fig. 12.**

Fig.s 7–12. Starch-gel electrophoretic patterns of Hb's of salmonid fishes.
AT, AK, AIs, AI, AH, and AYS, "amago"; YAK, "yamame"; BS, "biwamasu"; Yy, "iwama".
Refer to Table 1 for further details of those specimens.

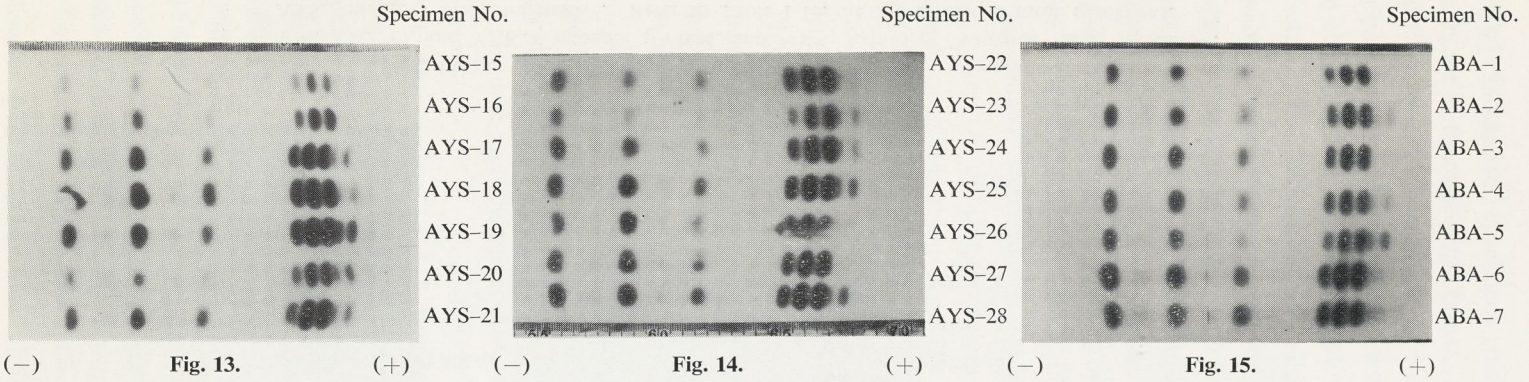


Fig. 13. **Fig. 14.** **Fig. 15.**

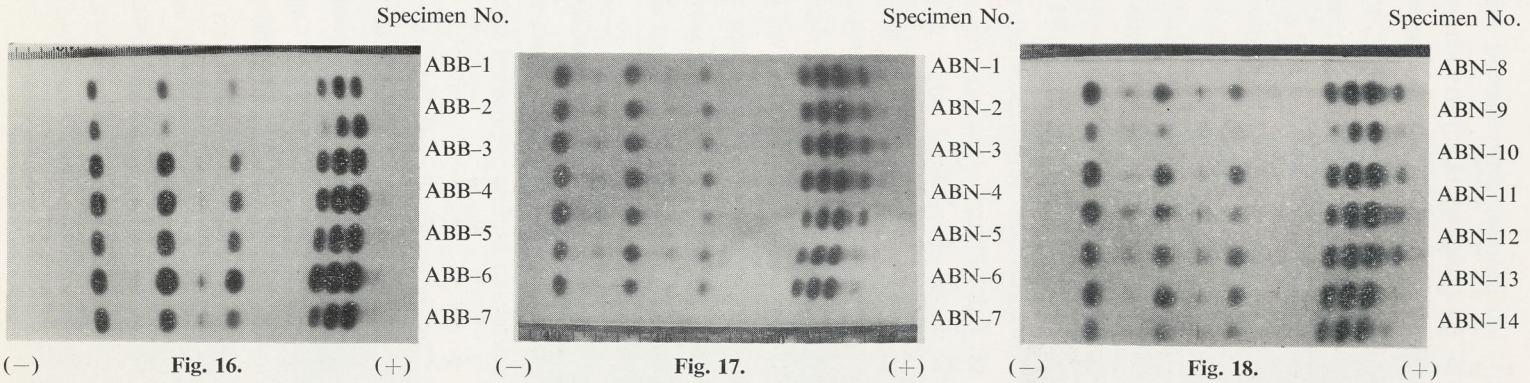


Fig. 16. **Fig. 17.** **Fig. 18.**

Figs. 13–18. Starch-gel electrophoretic patterns of Hb's of salmonid fishes. AYS, ABA, ABB, and ABN, "amago". Refer to Table 1 for further details of those specimens.

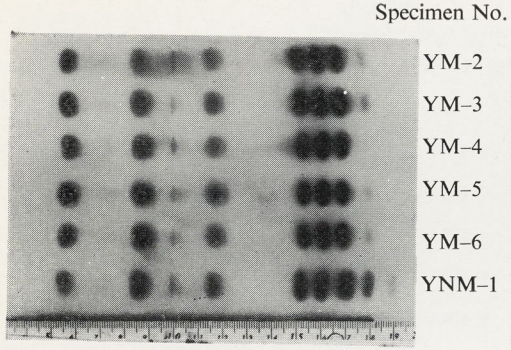


Fig. 19.

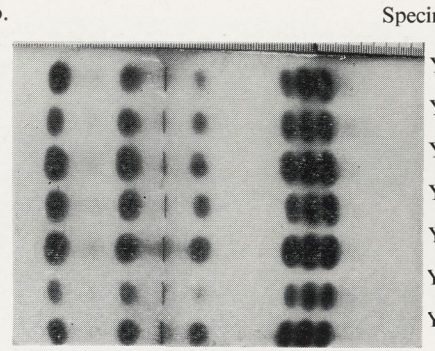


Fig. 20.

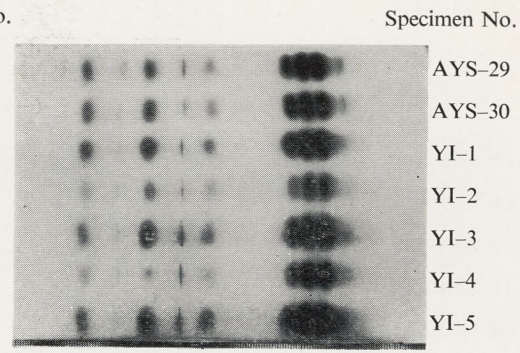


Fig. 21.

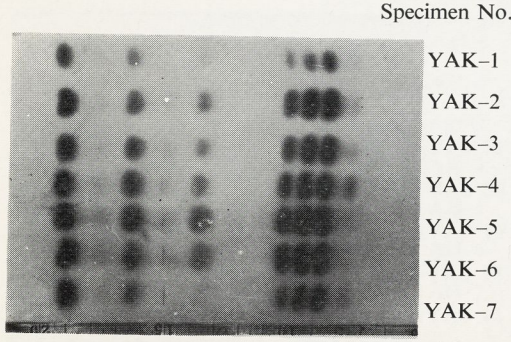


Fig. 22.

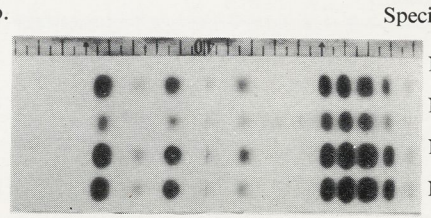


Fig. 23.

Figs. 19–23. Starch-gel electrophoretic patterns of Hb's of salmonid fishes. YM, YK, YI, and YAK, "yamame"; YNM, and NYK, hybrid of "yamame" and "nijimasu"; AYS, "amago"; NK; "nijimasu". Refer to Table 1 for further details of those specimens.

The "biwamasu" specimens used in the present study retained the typical outward appearance as described by OSHIMA. Nevertheless, the Hb patterns of "biwamasu" differed from the Hb pattern typical to "amago". (Refer to Figs. 1, 3, and 24.) Instead, their patterns, as a whole, resembled that of "yamame", and this created a doubt. Apart from the analytical technique employed in this experiment, which may not have been perfect, it is necessary to take into consideration the possibility of hybridization between "biwamasu" and "sakuramasu" and to examine thoroughly in this respect. However, it must be noted that "biwamasu" from 1 year to 3 years old caught off the coasts of Imazu and Chikubushima in the north of Lake Biwa, and 3-year-old "biwamasu" reared at Samegai Hatchery showed almost one and same pattern. (Refer to Figs. 1–3.)

As detailed later, the hybrids between two fishes are generally diversified and unsettled in the Hb pattern. Hence, if the Hb pattern of "biwamasu" was identical with that of "amago" (refer to Fig. 24) before the stocking of "sakuramasu" or "yamame" in the Lake, it is difficult to explain the above-mentioned results that the "biwamasu" specimens gave almost the same Hb pattern. That is, it would be more reasonable to consider that the original species of "amago" evolved into "biwamasu" in Lake Biwa.

According to the results of rearing experiments carried out at the Fish. Exp. Sta. of Gifu Pref., it is easy to rear "amago" and "yamame", while it is extremely difficult to rear "biwamasu": "biwamasu" grows well for the first 2 or 3 months after hatching, but in summer after 6 months of hatching, the percentage of mortality becomes high. They say that "himemasu"* is rather easier to rear than "biwamasu".

From the above-mentioned results, it is impossible at present to conclude that "biwamasu" and "amago" are different species.

Both fishes could be cryptic species (sibling species), as called so with some other vertebrates. It would be safer to give the same judgement as given previously[4] mainly based on some morphological characters that both fishes should be classified as different subspecies.

2) On "amago" and "yamame": As for the classification of "amago" and "yamame", OSHIMA[2] proposed a theory that they should be treated as different species since they differ from each other in some morphological characters such as cinnabar spots on the flank: "amago" has the spots, while "yamame" does not. The fact that the distributions of both fishes are geographically different from each other seems to be in favor of OSHIMA's theory. However, TANAKA[9] raised an objection to it, stating that the cinnabar spots are not so reliable character in their discrimination. IMANISHI[3], supporting TANAKA's view, insisted on that "amago" and "yamame" cannot be classified as different species on the basis of his observations: *e.g.*, that both fishes often live mixedly.

Later, OSHIMA[2] said on the basis of the aspect of scale as well as the cinnabar spot

---

* Kokanee *Oncorhynchus nerka var. adonis*.

that "sakuramasu" is the migrating form of *O. masou*, and "yamame" is its river form which spends all the life in a river, retaining unchanged the body color and the spots on the flank ever since its fry stage. He also wrote that there are two types of *O. rhodurus*: one which prefers colder waters of considerable depths where animal foods are rich, irrespective of freshwater or salt water, is "amenouo", and the other which lives chiefly in a river, retaining through the life the body color and the cinnabar spots, is "amago". In this connection, from the results of the hybridization tests between "sakuramasu" and "amago", he found that the cinnabar spot characteristic of the latter is a recessive character while the specific aspect of scale in the latter is dominant.

By comparing Hb patterns of "yamame" in Figs. 19–21 and those of "amago" in Figs. 5–10, one will easily notice that, as a whole, each of both fishes is specific in the Hb pattern, although there are slight individual differences in the pattern of each fish.

In Fig. 24, the typical patterns of "yamame" and "amago" are presented schematically.

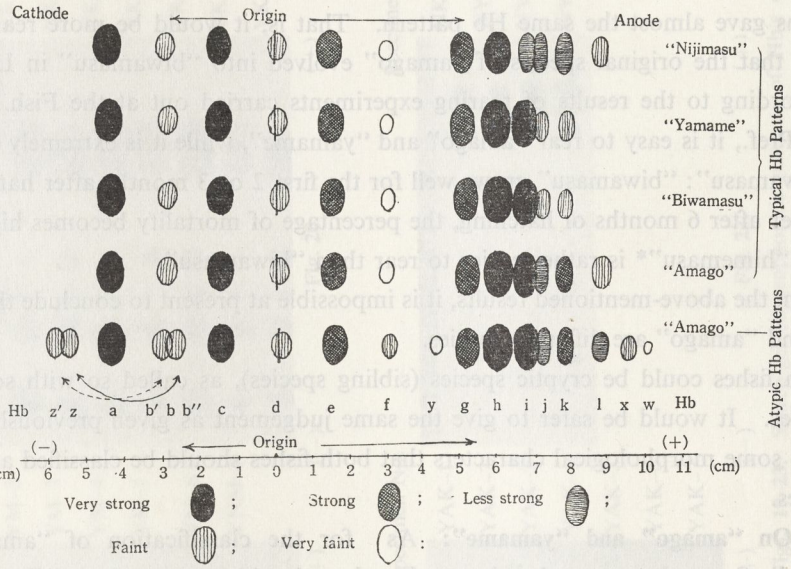


Fig. 24. Schematic Hb patterns of some *Oncorhynchus* fishes and "nijimasu", rainbow trout *Salmo gairdnerii*.

"Amago" having cinnabar spots is distributed in the "amago" area roughly enclosed by OSHIMA's Line (see Fig. 25).

Outside OSHIMA's Line are naturally distributed "yamame" without cinnabar spots.

As indicated by the densitometric curves in Fig. 26, relative proportions of Hb components j and k are higher in "amago" than "yamame", and in the former an additional component Hb l is observed.

Among the Hb patterns of "amago", the pattern of the specimen AK–4 in Fig. 8

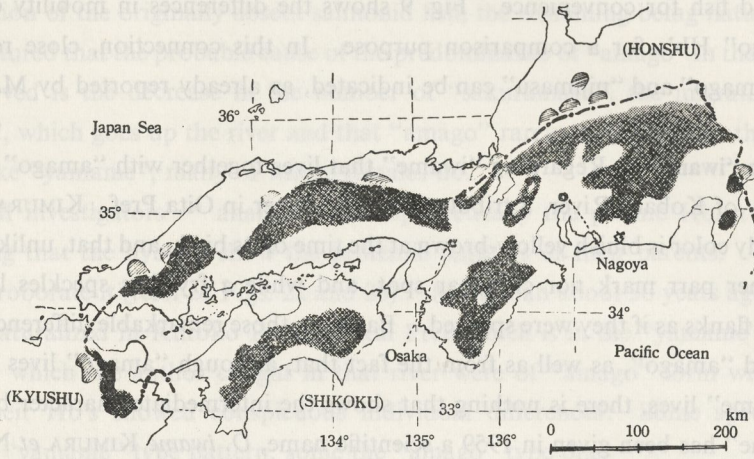


Fig. 25. Distribution of "amago" in the southwestern part of Japan.[4,10,17]
–•–• OSHIMA's *Line* separating the "amago" (inside the line) and the "yamame" (outside the line) areas.
● Native habitat of "amago".
◍ Habitat of "amago", native or resulting form the artificial stocking of the fry of "amago", in the "yamame" area.

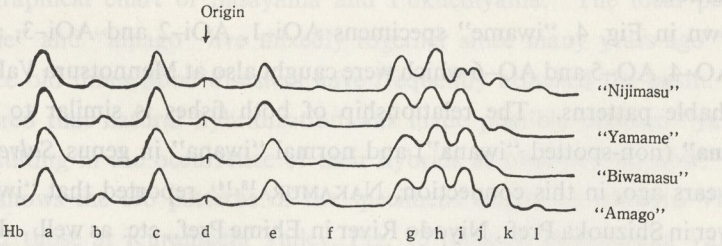


Fig. 26. Densitograms of the Hb patterns of some *Oncorhynchus* fishes and "nijimasu".

deserves special reference. In it, Hb z', a unique Hb component, occurred and in addition, the mobility of Hb b was slightly, but clearly, different from that with the other individuals. Hence the component was numbered Hb b'. Hb z' and Hb b' could be regarded as abnormal, and the author tentatively name Hb z' and Hb b' respectively **Hb z Kitayama** and **Hb b Kitayama** after the river where the fish was caught. MATSUURA *et al.** also have reported already the occurrence of similar Hb component in some related fish.

It must be noted that 4-year-old "amago" specimens, AT–7 and AT–8 in Fig. 6 whose body lengths exceeded 30 cm ,showed "yamame" type pattern. Comparable ontogenetic changes of Hb pattern have been indicated for some other salmonid fishes[7]. Further discussion in this respect is omitted here because the present study is focused on

* The Ann. Meltg. of Japan. Soc. Sei. Fish., Sendai (1969)

1–3 year-old fish for convenience. Fig. 9 shows the differences in mobility of "iwana" and "amago" Hb's for a comparison purpose. In this connection, close resemblance between "amago" and "nijimasu" can be indicated, as already reported by MATSUURA *et al.*[7]

3) On "iwame": Regarding "iwame" that lives together with "amago" in Mennotsura Valley of Kobaru River, a tributary of Ono River in Oita Pref., KIMURA[10,11] states that the body color is bluish yellow-brown at the time of its birth, and that, unlike "amago" it has neither parr mark nor cinnabar spot, and while a fry, has speckles like sesame seeds on its flanks as if they were sprayed. Based on those remarkable differences between this fish and "amago", as well as from the fact that, although "amago" lives in the area where "iwame" lives, there is nothing that shows the intermediate character between the two, "iwame" has been given in 1959 a scientific name, *O. iwame* KIMURA *et* NAKAMURA. According to NAKAMURA,[12] "iwame" could be a mutant of "amago" or its original species.

There is still divergence of opinions as to whether it should be recognized as a new species or not. The author caught 7 specimens of "iwame" at Mennotsura Valley on July 19, 1970. The aspects of their scales, were similar to those of "amago": the focus was located a exclusively in the anterior and nearly all of the annular lines ran in the perfect condition.

As shown in Fig. 4, "iwame" specimens AOi–1, AOi–2 and AOi–3, and "amago" specimens AO–4, AO–5 and AO–6 which were caught also at Mennotsura Valley, presented indistinguishable patterns. The relationship of both fishes is similar to that between **"muhan-iwana"** (non-spotted "iwana") and normal "iwana" in genus *Salvelinus*[1].

Some years ago, in this connection, NAKAMURA[13,14] reported that "iwame" lives in Sakawa River in Shizuoka Pref., Niyodo River in Ehime Pref., etc. as well. In June, 1971, MIMORI[15] reported that "iwame" is also found near Minami Valley of Mikunitani River, the upper stream of Inabe River, a tributary of Machiya River which flows into Ise Bay. Therefore, the present author personally visited the place and caught 2 fishes. Though the detail is omitted in this paper, those "iwame" specimens also showed the typical Hb pattern of "amago".

4) On suspected specimens of hybrid: Before discussing the fishes suspected as hybrids, let us examine papers dealing with the hybrid of "yamame" and "amago". The only report on the hybrid of both fishes in the "amago" area is KATO's one[16], in which he reports the morphology of the hybrid fishes caught at Chinai River in the north of Lake Biwa. Concerning the hybrid of both fishes in the "yamame" area, there are many reports and in addition, a morphological study has been published recently by TOSHISHIGE[17]. According to those studies, the hybrid specimens with cinnabar spots have been caught at various places in the "yamame" area, as indicated in the distribution diagram (see Fig. 25). Of those specimens, the majority seem to have been produced by artificial

naturalization of the originally absent salmonid fish, the remaining being natural hybrids. It is conjectured that the probable cause of the predominance of "amago" in the "yamame" area observed is the decrease in the number of "sakuramasu", the migrating form of "yamame", which goes up the river and that "amago" rarely turns out into the migrating form, unlike "yamame", many of whose females do.

Several investigators[7,18] analyzed electrophoretically the piscine Hb, avian serum, etc., finding that the hybrids show the proteinic patterns of their parents. The present results corroborate it (refer to Figs. 22 and 23). More than about 30 years ago, "amago" fry were naturalized in Kuroko River, Fukui Pref. which is in the "yamame" area. All of the fish which the author caught in that river were of "amago" form with cinnabar spots. Their Hb's showed conspicuous individual differences: Some specimens presented the "yamame" type pattern, some the "amago" type one.

In the next place, natural hybridization of "amago" and "yamame" is referred to. There are the two rivers, Saji and Takeda, in Hyogo Pref. Both rivers are separated by OSHIMA's Line, and Saji River is in the "amago" area, while Takeda River in the "yamame" area. Both rivers rise from the same basin at about 90 m above the sea level.

The geographical feature of both rivers is easily understood by referring to a map or the topographical chart of Sasayama and Fukuchiyama. The local people affiirm that "yamame" and "amago" live mixedly together since many years ago[19]. KOIDE[20] says that since old times flood disasters have frequently attacked the basin. Therefore, it is conjectured that natural hybridization was made possible between "yamame" and "amago", resulting in the occurrence of their hybrids as observed till now.

Fig. 11 shows the Hb patterns of the specimens caught at Ishiburo Valley of Saji River, Fig. 12 those at Kuramachi Valley, Fig. 13 those at Banshuzaka Valley, Fig. 14 those at Imade Valley, and Fig. 21 those at Ichinose Valley.

As seen in those figures, some specimens gave the typical pattern of "amago", some that of "yamame", and some the intermediary transitional pattern between both. At any rate, there were noted wide individual differences in those specimens. Although essentially different from the theory of IMANISHI[3] and others that "yamame" and "amago" cannot be distinguished merely by cinnaber spot, there were found many specimens which were of "amago" form morphologically but suspected to be the hybrids of both fishes based on the Hb patterns. Thus, it should be noted that "amago" cannot always be differentiated from "yamame" merely by cinnabar spot.

Further, the results with the specimens obtained from Kita River, (Fig. 15), Bano River, (Fig. 16), Kiryu River, (Fig. 17), and Maefukase River (Fig. 18), all made us suspect the occurrence of hybrids, this time the hybrids of "amago" with "biwamasu" not with "yamame", from the geographical point of view as well.

The scale of "amago" from Bano River was not the typical "amago" type in which

the focus is located exclusively at the anterior and nearly all the annular lines get into the posterior: the focus was located in the center and the annular lines got into the posterior densely. It closely resembled that of "biwamasu". There is no record of artificial naturalization of "amago" in Bano River in the past. These facts also support the above supposition that the fish could be the hybrid of "amago" and "biwamasu". It is difficult to trace the time of their hybridization to the Period of Old Lake Biwa which had extended over to Iga Basin. Instead, it would be more reasonable to surmise that about hundreds or thousands of years ago, "biwamasu", which might have evolved from its original species, "amago", in Lake Biwa, came down through Uji River to the vicinity of its confluence with Katsura and Kizu Rivers, and later went up to Bano River through Kizu River, to hybridize there with the native "amago".

In the specimens, AYS–1, –2, –3, and –7 in Fig. 11 and AYS–29 in Fig. 21, there appeared a Hb component which migrate to the cathode faster than any component with other specimens. The component was similar, though not identical, in migration velocity to Hb z' in the specimen, AK–4 in Fig. 8. In those specimens, the migration velocity of Hb b was slightly different from that of other specimens or from that of AK–4, and hence named Hb b". It is interesting to note that Hb z and Hb b" migrate correlatively, as do Hb z' and Hb b' (refer to Fig. 24).

Hb z and Hb b" are tentatively named by the author respectively **Hb z Saji** and **Hb b Saji** after the name of the river where the specimens were caught.

Hb y which appeared between Hb f and Hb g, and Hb x and Hb w both of which migrated quickly toward the anode were all observed in the specimen AYS–6 and, partially in AYS–7 in Fig. 11. Those Hb components were not observed in other specimens.

Regarding those "abnormal" Hb components, further investigation is needed to determine whether they are morbid ones such as Hb S, Hb M in human, or not.

Lastly, the results of Fig. 23 seem to indicate an important and interesting fact from the standpoint of Hb evolution. The Hb pattern of the specimen NK–1 that typical to "nijimasu". In the intergenerically artificial hybrids F_1 of "yamame" (female) and "nijimasu" (male) which were caught at Kochi Valley of Kita River in Fukui Pref., Hb i of each of the specimens, NYK–2, –3, and –4 showed the feature of "yamame".

Recently, many rivers in Japan have been artificially stocked with the fry of "amago" and "yamame". Therefore, it is desired that the research of this kind be carried out exhaustively before the distributions of salmonid fishes in those rivers will have been decidely affected by the stocking.

Summary

Hemoglobins of mainly native species of genus *Oncorhynchus* fishes distributed in

various rivers and a lake in the southwestern part of Japan were analyzed by starch-gel electrophoresis. Results obtained are as follows.

1) The "amago" specimens which were caught in the isolated areas gave an almost uniform pattern with little individual differences. So were the cases with "yamame" and "biwamasu". The patterns of both fishes in addition, were indistinguishable from each other. On the other hand, the specimens living in the areas where the hybridization among those fishes seems possible due to the geographical reason or due to the stocking with some of those fishes, showed wide individual differences in Hb pattern.

2) Their Hb patterns inculding that of "nijimasu", were practically the same in respect of six components near the origin, Hb a, Hb b, Hb c, Hb d, Hb e and Hb f. However, Hb g, Hb h, and Hb i, all of which migrated faster to the anode than Hb's a–f, were almost common to the *Oncorhynchus* fishes, but not to "nijimasu". As for Hb's j–l, Hb l was observed in "amago" and "iwame", but not at all in "yamame" and "biwamasu". Furthermore, the relative proportions of Hb j and Hb k in "yamame" and "biwamasu" were clearly less, compared to those in "amago" and "nijimasu".

3) In some specimens of "amago", Hb components regarded as "abnormal" were detected. In such cases another "abnormal" Hb component appeared additionally in one and the same specimen: e.g., in a pair of Hb z' and Hb b', or Hb z and Hb b".

4) The present results agree with the theory that "biwamasu" is not the lacustrine form of "amago", the theory chiefly based on the morphological observations such as the aspect of scales. Considering not only the feature of Hb pattern but the ecological observations, "biwamasu" could be the offspring of the original species of "amago" that made a peculiar evolution in Lake Biwa. In this connection, it may be suggested that "biwamasu" and "amago" be treated as two different subspecies.

Acknowledgements

The author expresses his heartfelt gratitude to Assoc. Prof. Y. HUMOTO, The University of Kobe, for his valuable suggestions and encouragement; to Prof. F. MATSUURA and Assoc. Prof. K. HASHIMOTO, The University of Tokyo, for their useful advice; to Mr. T. ABE and Mr. T. YAMAGUCHI of the Board of Education of Oita Pref., for their efforts by which the catch of "iwame" was made possible; to Mr. T. KAMADA of Samegai Hatchery for the "biwamasu" specimens; to Mr. T. INOMATA of Nango Fish Center for the fry of "biwamasu" specimens; to Mr. F. NAKABAYASHI, Dr. K. HIRAKI, Mr. K. KIUCHI and Mrs. S. YOSHIYASU who have cooperated with the author in collecting the various salmonid specimens. The author also expresses profound gratitude to Tech. Dr. T. YOSHIYASU for his pertinent criticism given in the course of the present study.

References

1) K. Yoshiyasu and Y. Humoto: This Bull, **38**, 779–788 (1972).
2) M. Oshima: *Sakuramasu to biwamasu*, lst ed., 79 pp., Nire Shobo, Sapporo (1957).
3) K. Imanishi: *Ringyo Kaisetsu Siriizu*, **35**, 1–35 (1951).
4) K. Yoshiyasu: *Tsuri-no-tomo*, **213**, 38–47 (1968).
5) H. Yamanaka, K. Yamaguchi, and F. Matsuura: This Bull, **31**, 827–832 (1965).
6) H. Yamanaka, K. Yamaguchi, and F. Matsuura: *ibid.*, **31**, 833–839 (1965).
7) H. Yamanaka, K. Yamaguchi, K. Hashimoto, and F. Matsuura: *ibid.*, **33**, 195–203 (1967).
8) N. Mizuno: *Bull, of Osaka Liberal Arts Univ.*, **11**, 129–161 (1963).
9) S. Tanaka: *Nihon-dobutsu-zukan*, 1st ed., 506 pp., Hokuryukan, Tokyo (1947).
10) S. Kimura: *Sobo, Keizangun no Enoha*, 1st ed., 109–118, Shintsukushi Sangakukai (1964).
11) S. Kimura, and M. Nakamura: *A new Salmonid Fish, Oncorhynchus iwame Sp. NOV., obtained from Kyushu, Japan*, Biogeograph. Soc. of Japan, **22**, (5), 69–74 (1961).
12) M. Nakamura: *Tsuribito*, **21**,(6), 129–132 (1966).
13) M. Nakamura: *ibid.*, **25** (3), 47–49 (1970).
14) M. Nakamura: *ibid.*, **25** (12), 67–69 (1970).
15) K. Mimori: *Tsuri-no-tomo*, **244**, 167–168 (1971).
16) F. Kato: *Seibutsu Kenkyu*, **9**, (1–2), 13–19 (1965).
17) M. Toshishige: *Data of Senior High School Animate Things Educational Research*, Compiled by Yamaguchi Pref. Senior High School Animate Things Study Association, **1**, 21–34 (1970).
18) L. Bechman, F. Conterio, and D. Mainardi: *Serol. Museum Bull.*, **29**, 120–129 (1963).
19) H. Kaita: *Hikami*, **No. 8**, 49–52 (1967).
20) H. Koide: *Nihon-no-kasen* (*River of Japan*), 1st ed., 248 pp., University of Tokyo Press, Tokyo (1970).

THE OHARA INSTITUTE FOR AGRICULTURAL BIOLOGY
OKAYAMA UNIVERSITY
KURASHIKI, JAPAN

20th, December, I972.

Dr. Robert Behnke,
Colorado Cooperative Fishery Unit,
Colorado State University,
Fort Collins, Colorado 8052I,
USA.

Dear Sir,

Thank you for your letter of November 30th,I972 again. I am very glad to inform to you that I have recently obtained two small specimens of Iwame which was captured at the type locality of Mennotsura stream,Mt.Sobo, Oita Pref.Kyushu and an Iwame like fish which was captured at Mikuni stream,Mt.Suzuka, Mie Pref, Both of them forwarding to me by courtesy of the executive director, Mr.Eizo Kimura, The freshwater Fish Conservation Association,Osaka City.

After taking the photography of them, I will send these two specimens to you by the air mail before the new year. Mr. E.Kimura told me that the Iwame like fish of Mie Pref. was already identified as the same species of Oncorhynchus iwame by Dr.Seiro Kimura,Fishery Institute of Kyushu University (not yet published).

As the results of our searching literatures on ichthyology, I have found the two important scientific reports preceding two years before Jordan & Oshima,I9I9 ; Oshima,I9I9 's first description on Salmo formosanus (Salmo saramao).

a) Takeo AOKI Nov.(I9I7) : Occurence of trouts in Taiwan. (A Preliminary report). Taiwan Suisan Zasshi (Formosan Fishery Journal),Taihoku,Formosa, No.23,pp.5I-54. Tab.I.

b) Takeo AOKI (Dec.,I9I7): Occurence of a trout in Taiwan (A Preliminary Report). Suisan Kenkyu Shi (Fishery Research Bulletin),Tokyo, Vol.I2,305-306. Fig.I.

It is very curious and tremendous fact to me that none of the Japanese ichthyologists including Dr.Oshima ! cited these articles in any other scientific journals in Japan.

TELEPHONE: (22) 5 5 7 0. CABLE ADDRESS: NOKEN KURASHIKI.

THE OHARA INSTITUTE FOR AGRICULTURAL BIOLOGY
OKAYAMA UNIVERSITY
KURASHIKI, JAPAN

Only once a time, Dr.Oshima (I9I9) cited (a) in his description on Salmo saramao. Dr.H.T.Teng(I959),now director of the Fishery Experiment Staion of Taiwan,Kielung also cited (b) in his report,"Ecology and morphology of the landlocked salmonid fishes in the central highlands of Taiwan",Bull.Fish.Exp.Sta.Taiwan, No.5 pp.77-82.(in Chinese).

Mr.Aoki (pronouncing "aóuki") at that time,was a junior ichthyologist of the Government Research Institute at Taihoku (now Taipei). From March,I9I7 to December,I9I8, Dr.Oshima went abroad to the laboratory of Dr.D.S.Jordan, Stanford University,Palo Alto, California for the study of Ichthyology.

During the absence of Oshima,in summer of I9I7, Mr.Aoki travelled to the central highlands of Formosa for collecting freshwater fishes. In the fall of the same year, after returning from his exploration, he was forwarded an adult trout in salted ones from a Japanese policeman of the central highlands. It was I8th, Octover,I9I7. As soon as receiving this salted specimen , he promptely informed the big finding to Oshima at Stanford University.

Mr.Aoki began to describe quickly in details of the fish to a local fishery bulletin,Taiwan Suisan Zasshi, No.23 issue published early at Taihoku in November,I9I7. His description on the journal (ref.my complete English translation) is very accurate and more details than that of Salmo formosanus,Jordan et Oshima,I9I9.

It is very important that Mr.Aoki didn't describe the presence of red spots on the fish such as Amago in his original article. Although Jordan & Oshima have described the red spots on the back of the same type specimen, I am of the opinion that this description had been written by none of any evidence, only written Oshima's wrong assumption indeed!.

In later years,Oshima have mentioned that owing to taking (Based by) the wrong report of Mr.Aoki, he had miss-described on the red spots. (M.Oshima(I934);Some biological contributions on the problems of Glaciation.(in Japanese),Shokubutsu oyobi Dobutsu,Vol.2,I657-64. M.Oshima(I936); Ecological studies on the trouts of Taiko River. (in Japanese), ibid,Vol.4,337-349. M.Oshima (I957);Studies on the dimorphic Salmon- - -.Sapporo,79pp.)

It is very regrettable that having written the accurate description, Aoki didn't concern the new specific name of the fish on his exellent articles. I assume he would gave the honor of the nomenclature of new species to Jordan et Oshima.

TELEPHONE: ㉒ 5 5 7 0. CABLE ADDRESS: NOKEN KURASHIKI.

Lately, Mr.Aoki appointed to the director of the Government Fishery Experiment Station in Taiwan. at the Japanese sovvereign.

Recently, The Chinese Government established a rainbow trout hatchery station at the middle part of the Taiko River. Two years ago, I have visited the station and the director told me that the young parr of the rainbow trouts was planted in the upper Taiko River.

Dr.M.Oshima or some other Japanese ichthyologists believed that the source of Taiko River is the southern most region of Salmonoid fishes on Northern Hemisphere (the north face of Mt.Gokan or Mt.Hohuan Shan, Gokan Kei stream or Ho Huan Chi stream, I2I°I7′,E,; 24°II′N). I think this is only the southern most region on Eurasian Continent and adjacent regions. The real southern most region of salmonoid fishes on Northern Hemisphere is now apparently the riverhead of Rio Del Presidio, near Durango in Mexico, 24°00′N. The region have been already reported by Cope,E.D.(I886) or P.R.Needham & R. Gard (I959).

On the early on this December, I visited to The Lake-side Biological Station,Faculty of Science,Kyoto University, Otsu City. and examined some specimens of " Saramao Trouts" of Formosa which was captured by the emeritus Prof.Dr.M.Uéno in I935 at the upper Taiko River,Formosa (Rf.enclosing coloured photographs taken by me).

with best wishes,

Yours sincerely,

Y.Yasue

Prof.Dr. Y.Yasue

P.S. I am sending to you the book "Natural History: Ecological Studies" by separate sea-mail on 15th, Dec. I will present to you it.

Prof.Dr. Y.Yasue,
THE OHARA INSTITUTE FOR AGRICULTURAL BIOLOGY
OKAYAMA UNIVERSITY
KURASHIKI, JAPAN

Dr. R.J.Behnke,Esq.,
Coloradio State University,
Colorado Cooperat,F.T.,
Collins, Colorado 8052I,
U.S.A.

VIA AIR MAIL

copy of Mrs's paper for Mrs

To Dr. Robert J. Behnke
with kind regards
K. Yoshiyasu

Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 39(4) 449–459 (1973)

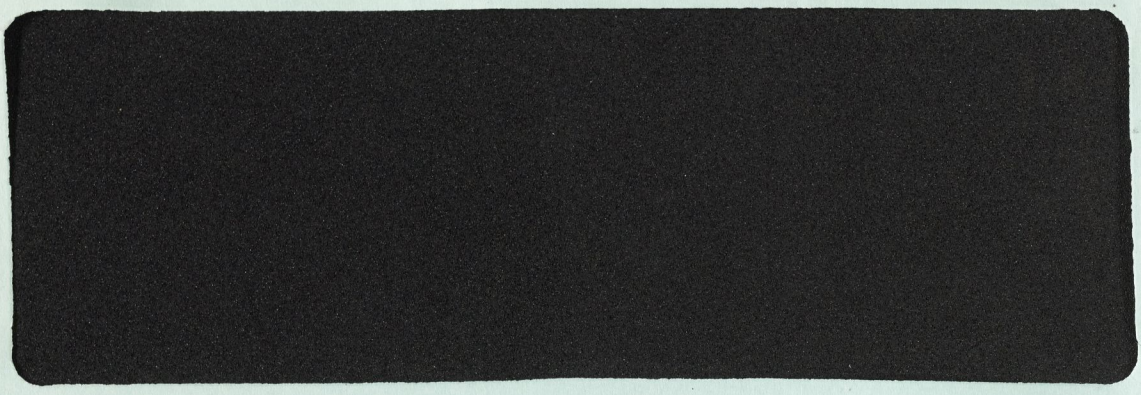
Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Northeast Japan

Katsuhiko YOSHIYASU**

(Received January 17, 1973)

Hemoglobins of "suginoko" belonging to genus *Oncorhynchus*, and of "oshorokoma",

K.Yoshiyasu,M.D.
Shin-Mori, 5-7-14, Asahi-Ku, OSAKA,
JAPAN



東北部日本に分布する河川，湖沼型サケ科魚類ヘモグロビンの澱粉ゲル電気泳動的研究

吉　安　克　彦

東北ならびに北海道地方に分布するサケ属のスギノコ，イワナ属のオショロコマ，アメマス，およびミヤベイワナの分類に資する目的で，それらのヘモグロビン(Hb)を電気泳動法で分析した。まずスギノコについては，形態・生態学的研究からこれをヤマメの一型とする中村らの説を支持する結果を得た。他方，イワナ属魚類については，著者は先に幽門垂数および鰓耙数から，本邦の本属魚類は二種に分つべきことを提唱したが，今回の結果もよくこれを裏付けた。さらに，これら魚族の系統発生，分種化に関し，Hb についての若干の考察を試みた。

日水誌. **39**(4), 449-459 (1973)

Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 39(4) 449–459 (1973)

Starch-gel Electrophoresis of Hemoglobins of Freshwater Salmonid Fishes in Northeast Japan

Katsuhiko YOSHIYASU**

(Received January 17, 1973)

Hemoglobins of "suginoko" belonging to genus *Oncorhynchus*, and of "oshorokoma", "amemasu", and "miyabe-iwana" belonging to genus *Salvelinus*, were analyzed by starch-gel electrophoresis to examine their classification from the biochemical point of view.

The results obtained seem to corroborate the theory of NAKAMURA *et al.* that taxonomically "suginoko" is a type of "yamame", and also the present author's opinion that genus *Salvelinus* fishes in Japan may be classified into two species on the basis of the geographical clines of pyloric caeca and gill rakers.

Based on the present and other data, the phylogeny and specialization of these species were discussed with reference to the evolution of their Hb's.

In the previous papers[1,2], the electrophoretic patterns of hemoglobins (Hb's) of salmonid fishes inhabiting in the southwestern part of Japan were analyzed and on the basis of the results obtained was discussed the present classification of those fishes based on their morphological and ecological characters.

There are several taxonomically unsettled salmonid fishes in northeast Japan as well. Hence, it seemed interesting to perform the similar electrophoretic analyses on the Hb's of those fishes and the present study was started. This paper deals with the starch-gel electropherograms of Hb's of "suginoko", an *Oncorhynchus* fish, and "oshorokoma", "amemasu", and "miyabe-iwana", all of which belong to *Salvelinus*, together with some discussion on their classification.

Materials and Method

Materials: "Suginoko". The "suginoko" specimens were caught near Akataki in the upper stream of River Ohata in Shimokita Peninsula, Aomori Pref.

For comparison, "amago" and "iwame" were also used. Both *Oncorhynchus* fishes analyzed here were from River Inabe, a tributary of River Machiya in Mie Pref.

"Oshorokoma", Dolly Varden *Salvelinus malma* (WALBAUM). The specimens analyzed were caught in River Mosekarushunai and River Kumadesawa, both of which are branches of River Shokotsu, Hokkaido.

"Amemasu", white spotted char *Salv. leucomaenis* (PALLAS). The specimens were caught in River Mosekarushunai.

"Miyabe-iwana". The specimens of this kind of *Salvelinus* fish were caught in Lake

** Dept. of Otolaryngology, Faculty of Medicine, Osaka University, Osaka, Japan (吉安克彦: 大阪大学医学部)

(印刷費負担)

Shikaribetsu, Hokkaido.

For comparison with those *Salvelinus* fishes, some specimens of "kawamasu", *Salv. fontinalis* (MITCHILL) caught at Kochi Valley of River Kita, Fukui Pref. were also used.

Details of the sample fishes used in the present study are given in Table 1. The places of catch of those fishes are shown in Fig. 1. The specimens were caught in June, 1971 through July, 1972. Blood samples were collected individually by heart puncture, and from them the cyanmet Hb solutions were prepared as reported in the previous paper[1].

Electrophoresis: Starch-gel electrophoretic analysis was performed in 0.03 M borate buffer solution by the vertical system as reported previously[1]. A constant voltage of 250 V was applied for 17 hr. Detection of Hb was mainly conducted by use of benzidine reaction. When necessary amido black 10B staining was also employed.

Results and Discussion

On "suginoko": NAKAMURA *et al.*[3] describe this fish as a type of "yamame" *Oncorhynchus masou* (BREVOORT), because of their ecological and morphological differences: the habitats of "suginoko" are, unlike that of "yamame", the upper streams of some rivers[4], resembling genus *Salvelinus* fishes in this respect. Besides, female adults of "suginoko" can often be met with, unlike with "yamame", in most rivers in Northeast Japan. The ecology of "suginoko" was also reported by Fish. Exptl. Sta of Aomori Pref[5,6]. On the other hand, KUBO[7] indicated some differences in the electrophoretic pattern of serum between "suginoko" and "sakuramasu".

As seen in Figs. 2~4, the Hb patterns of "suginoko" clearly differed from those of "amago" AM–1 and "iwame" AMi–2 analyzed for comparison. The Hb component k in "suginoko" specimen, SO–5, –12, –16, or –19 was somewhat more conspicuous than in the rest. As a whole, the Hb pattern of "suginoko", though less uniform, is similar to that of "yamame" reported in the previous paper[2]. In Fig. 12 are given schematically the Hb patterns of "suginoko", "yamame", and "amago". As far as the present results are concerned, "suginoko" seems to be a hybrid between unknown salmonid fishes, though there are no other evidences for it.

On "oshorokoma" *Salv. malma* **and "amemasu"** *Salv. leucomaenis*: In 1967 IMANISHI[8], in his position as an ecologist, published an article entitled "Genus *Salvelinus* fishes and their distribution in Japan", in which he concludes from their distribution, that genus *Savelinus* fishes in Japan are, so far as land-locked ones are concerned, to be classified into two species, "oshorokoma" *Salv. malma,* and "amemasu" *Salv. leucomaenis*, and one subspecies "kogi" or "gogi" *Salv. leucomaenis imbrius.*

Citing the research works hitherto made by JORDAN[9], DYMOND *et al.*[10], OSHIMA[11], INAMURA *et al.*[12] and many other ichthylogists, he states on the pedigree of *Salvelinus* fishes in Japan that *Salv. leucomaenis* could be derived from *Salv. malma* in the remote

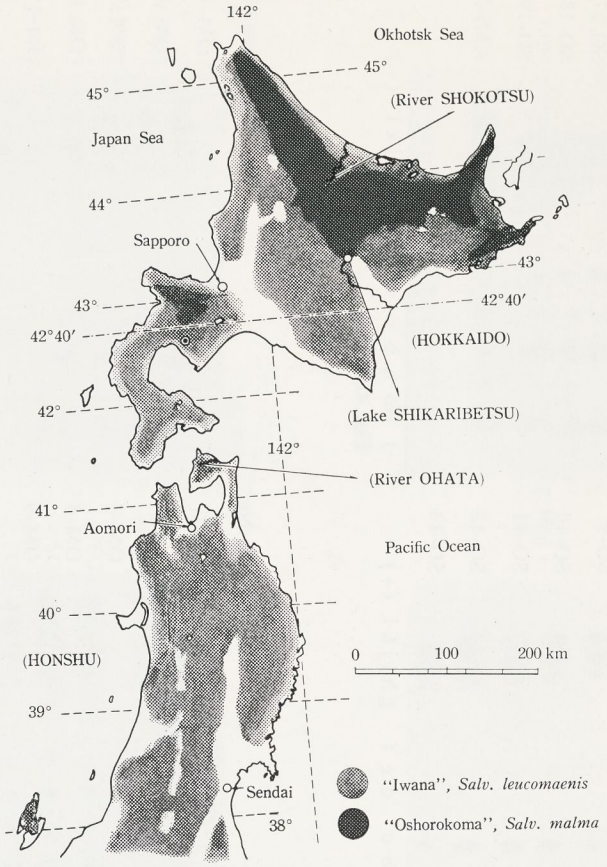


Fig. 1. Map showing the places of catch of salmonid fishes analyzed in the present research and native distribution of Genus *Salvelinus* fishes in the northeastern part of Japan.[13],*

past. *Salv. malma* is distributed only in the northern part, whereas *Salv. leucomaenis* in the southern part of Japan as well. Therefore, if genus *Salvelinus* originated in the northern area, it is deduced that *Salv. malma* is more original and more fundamental than *Salv. leucomaenis*.

In this connection, the present author indicated previously[13] that, judging from the geocline of the number of pyloric caeca or gill-rakers, genus *Salvelinus* fishes living in Japan are to be divided into two species, *Salv. malma* and *Salv. leucomaenis*, and there is none that falls under the category of subspecies. The author further stated from the anlyatical results of the eccentricity coefficient of scale, genus *Salvelinus* fishes are evolving into "kogi" and "kirikuchi" forms in the opposite directions.

In the northern Hokkaido, *Salv. malma* inhabits rivers north of latitude 42°40′N, distinctly differing from *Salv. leucomaenis* in this respect.

* Personal communication from T. MIYAZAKI, Sapporo, 1973.

Dear Dr. Robert J. Behnke

I should greatly appreciate a reprint of your article --- The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. J. Fish. Res. Bd. Canada 29 : 639-671. (1972)---
and any other reprints of similar nature---

With many thanks, I am, K. Yoshiyasu

Sincerely yours

16/VI '73

K.Yoshiyasu,M.D.
Shin-Mori, 5-7-14, Asahi-Ku, OSAKA,
JAPAN

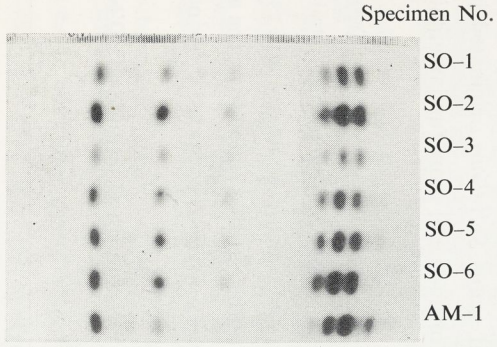


Fig. 2.

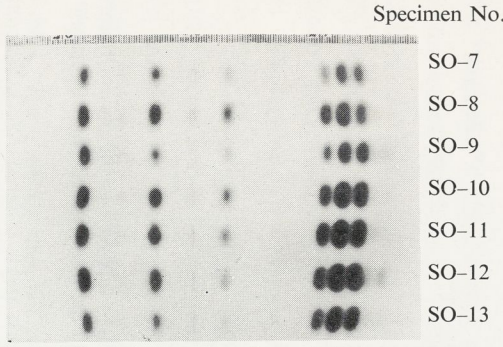


Fig. 3.

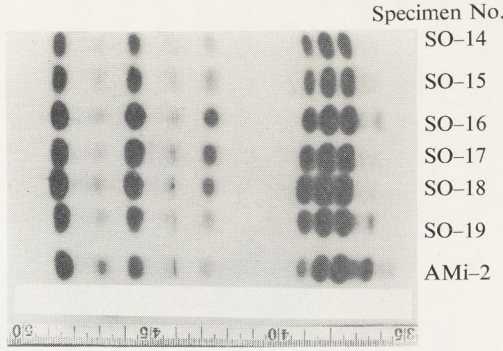


Fig. 4.

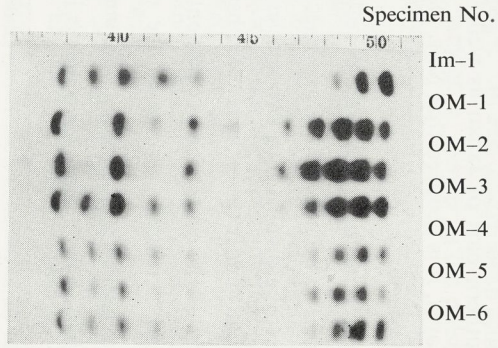


Fig. 5.

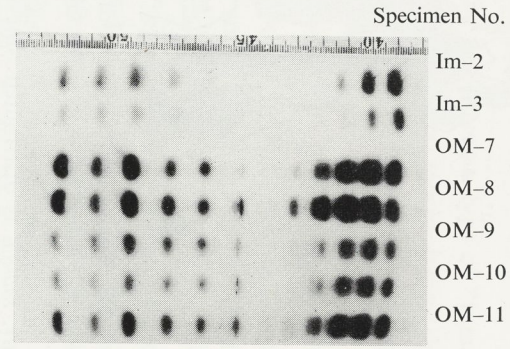


Fig. 6.

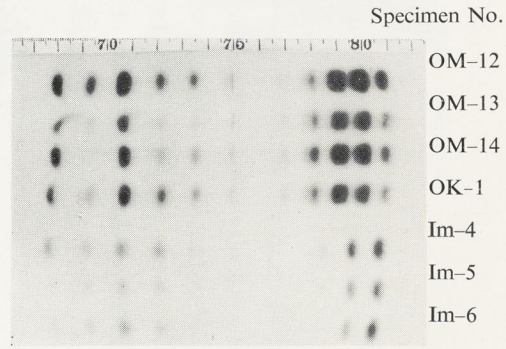


Fig. 7.

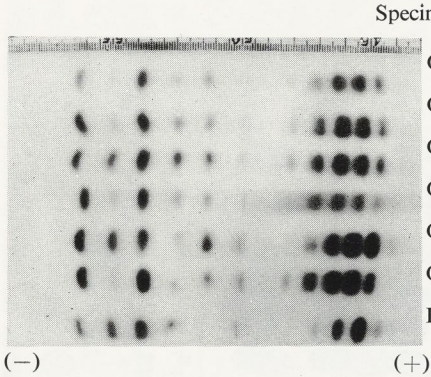


Fig. 8.

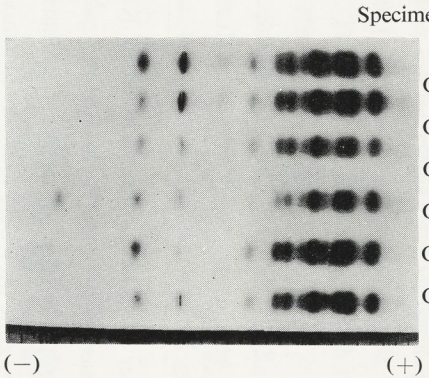


Fig. 9.

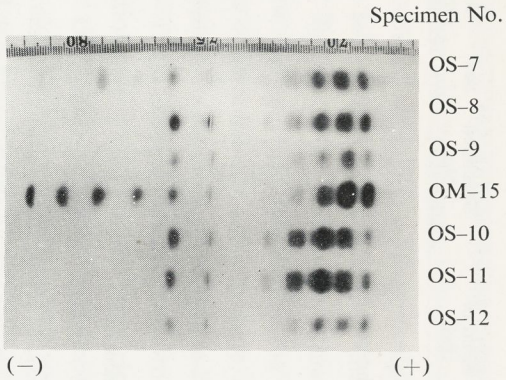


Fig. 10.

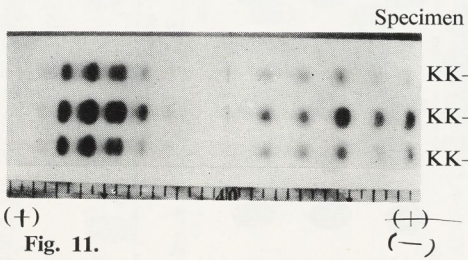


Fig. 11.

Figs. 2–11. Starch-gel electrophoretic patterns of Hb's of salmonid fishes.
SO, "suginoko"; AM, "amago"; AMi, "iwame"; OM, OK, "oshorokoma"; Im, "amemasu"; OS, "miyabe-iwana"; KK, "kawamasu":
Refer to **Table 1** for further details of those specimens.

Table 1. Details of the Salmonid Fish Specimens

Kind of fish	Specimen No.	Sex	Age (years)
"Suginoko"	SO–1	F.	2
	SO–2	F.	4
	SO–3	F.	3
	SO–4	M.	2
	SO–5	M.	3
	SO–6	F.	3
	SO–7	F.	2
	SO–8	M.	2
	SO–9	F.	2
	SO–10	F.	3
	SO–11	F.	4
	SO–12	M.	2
	SO–13	M.	2
	SO–14	F.	2
	SO–15	F.	2
	SO–16	F.	3
	SO–17	F.	3
	SO–18	M.	2
	SO–19	M.	2
"Amago"	AM–1	F.	2
"Iwame"	AMi–2	M.	1
"Oshorokoma"	OM–1	M.	2
	OM–2	M.	3
	OM–3	M.	2
	OM–4	F.	2
	OM–5	M.	3
	OM–6	F.	2
	OM–7	F.	3
	OM–8	F.	2
	OM–9	M.	2
	OM–10	F.	1
	OM–11	M.	2
	OM–12	M.	1
"Oshorokoma"	OM–13	F.	1
	OM–14	F.	1
	OM–15	F.	2
	OK–1	F.	2
	OK–2	F.	1
	OK–3	F.	1
	OK–4	M.	1
	OK–5	F.	1
	OK–6	M.	1
	OK–7	F.	1
"Amemasu"	Im–1	M.	2
	Im–2	M.	3
	Im–3	F.	3
	Im–4	F.	2
	Im–5	M.	2
	Im–6	M.	2
	Im–7	M.	2
"Miyabe-iwana"	OS–1	M.	2
	OS–2	M.	3
	OS–3	M.	3
	OS–4	M.	3
	OS–5	F.	3
	OS–6	M.	2
	OS–7	M.	2
	OS–8	F.	3
	OS–9	M.	2
	OS–10	M.	2
	OS–11	M.	1
	OS–12	M.	2
"Kawamasu"	KK–1	F.	2
	KK–2	M.	2
	KK–3	Intersex	2

According to the author's observation at River Mosekarushunai and River Kumadesawa where genus *Salvelinus* fishes used in the present experiment were caught, "oshorokoma" lives in the area where the river rises, while "amemasu" in its lower streams and "yamame" in much lower streams. In the boundary zone they were found to live mixedly.

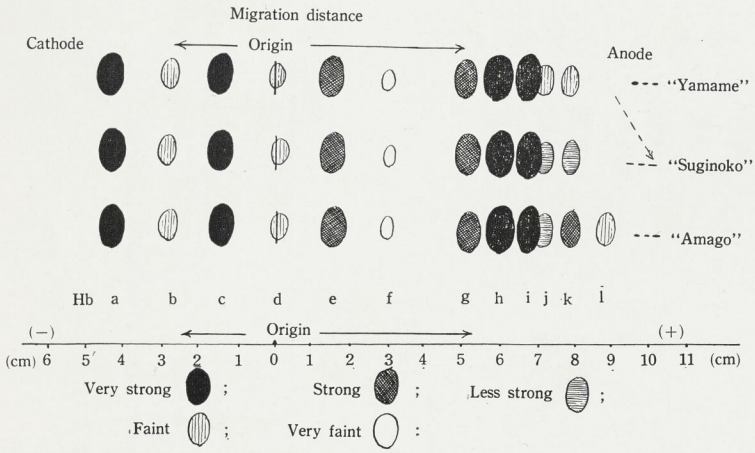


Fig. 12. Schematic Hb patterns of *Oncorhynchus* fishes on the basis of the present data.

In passing, the author found "nijimasu", rainbow trout *Salmo gairdnerii* living there together with "yamame".

Figs. 5～8 show the Hb patterns of "oshorokoma" and "amemasu", and Fig. 11 shows the Hb patterns of "kawamasu" *Salv. fontinalis* for comparison.

In Fig. 13 are presented schematic diagrams of their Hb patterns. As those figures show Hb patterns of "oshorokoma" were almost identical to each other. So was the case with "amemasu" analyzed here, and its pattern was indistinguishable from the pattern of *Salvelinus* fishes caught in Japan Proper[1].

The difference between "oshorokoma" and "amemasu" is very clear. In this connection, the present results were close to those reported by YAMANAKA *et al.*[14]

On "miyabe-iwana": "Miyabe-iwana", which was given a scientific name "*Salvelinus miyabei* OSHIMA" by Oshima[11] in 1938, is a unique "iwana" which has been land-locked in Lake Shikaribetsu at Tokachi in Hokkaido since ancient times. INAMURA and NAKAMURA[12], considering "miyabe-iwana" as belonging to Type A, included it in *Salvelinus malma*, but later NAKAMURA[15] remarked that it would be necessary to reinvestigate whether these two fishes are identical or not.

The present author could catch twelve "miyabe-iwana" specimens, and analyzed them for Hb pattern. (See Table 1).

Surely, those specimens were hardly distiguishable from "oshorokoma" in the aspect of scale, the number of lateral line scales, etc. However, the Hb pattern of "miyabe-iwana" was peculiar as shown in Figs. 9 and 10. That is, in genus *Salvelinus* fishes such

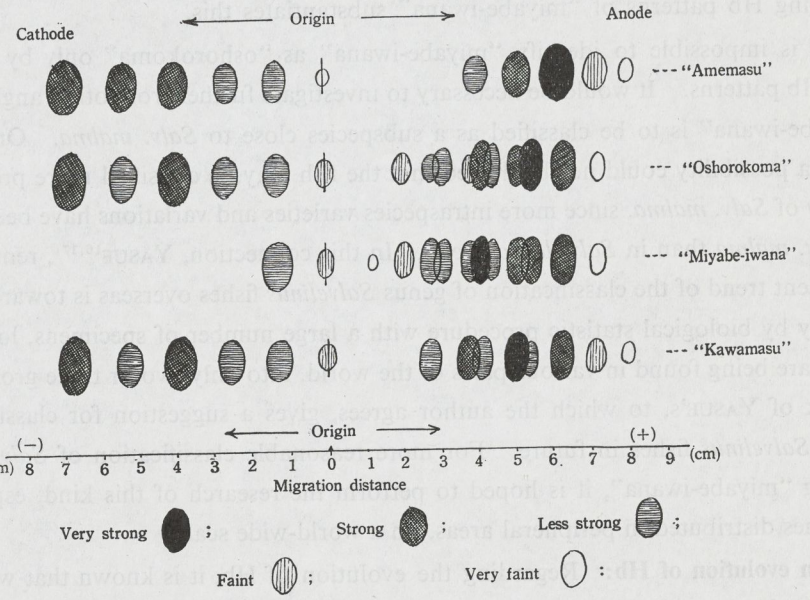


Fig. 13. Schematic Hb patterns of *Salvelinus* fishes on the basis of the present data.

as "oshorokoma", etc. are commonly seen six Hb components on the cathodal side, one component staying nearly at the origin and five components migrating towards the cathode. On the other hand, in ten of twelve specimens of "miyabe-iwana", only two components could be observed on the cathodal side, one component staying at the origin and one slowly migrating to the cathode. In the specimen OS–4 could be observed four components which correspond well to four of the six cathodal components of "oshorokoma". The specimen OS–7 showed a pattern analogous to that the specimen OM–15 of "oshorokoma", run for comparison on the same gel. Clear differences were also noticed between the anodal patterns of both fishes: Their patterns were easily distinguishable from each other based on the relative proportions of Hb components separated, as shown schematically in Fig. 13. From this it may be conjectured that for some reason or other the Hb of "miyabe-iwana" underwent a special evolution as the result of a long geographical isolation that apparently the same original species as "oshorokoma" had been forced in such a local area as Lake Shikaribetsu.

IMANISHI[8] hypothesized that the formation of new species takes place at a certain kind of peripheral or terminal area of distribution. If this hypothesis is true, it may be surmised that phylogenetically "oshorokoma" which lives in the north was derived from the original species of *alpinus* group earlier than "amemasu" which lives also in the south. From this point of view, the specialization of "miyabe-iwana" in Lake Shikaribetsu, which lies in the extreme south in the peripheral and terminal area of distribution of "oshorokoma", must be more advanced than that of "kogi" and "kirikuchi' 'living in the peripheral area of distribution of *Salv. leucomaenis*, and it seems that uniformity of the foregoing Hb patterns of "miyabe-iwana" substantiates this.

It is impossible to identify "miyabe-iwana" as "oshorokoma" only by comparing their Hb patterns. It would be necessary to investigate further from other angles whether "miyabe-iwana" is to be classified as a subspecies close to *Salv. malma*. On the other hand, a possibility could not be denied that the fish may be classified more properly as a variety of *Salv. malma*, since more intraspecies varieties and variations have been reported in *Salv. malma* than in *Salv. leucomaenis*. In this connection, YASUE[16,17], remarked that the recent trend of the classification of genus *Salvelinus* fishes overseas is towards dividing roughly by biological statistic procedure with a large number of specimens, local species which are being found in various parts of the world, into only two or three groups. This remark of YASUE's, to which the author agrees, gives a suggestion for classification of genus *Salvelinus* fishes in future. For more reasonable classification of *Salv.* fishes including "miyabe-iwana", it is hoped to perform the research of this kind, especially on the fishes distributed in peripheral areas, on a world-wide scale.

On evolution of Hb: Regarding the evolution of Hb, it is known that with human hemoglobin the evolution exists in individual polypeptide chains[18], but there have been

as yet very few reports discussing the evolution of Hb in relation to phylogeny and differentiation of species. YAMANAKA *et al.*,[19] in their report discussing this problem, gave an interesting suggestion: "It might be said that fish generally has more Hb components, compared with higher vertebrata."

The author, from the previous reports[1,2] dealing with the relative or affinitive species of salmonid fishes and from the present data, presumes that the tendency of evolution may be toward the decrease in the number of Hb components (see Figs. 12 and 13.). That is, with genus *Oncorhynchus*, in "biwamasu" into which the original species of "amago" seems to have evolved uniquely in Lake Biwa the number of Hb components appearing on the anodic side is evidently less, compared with that of "amago", resulting in a close resemblance of Hb patterns of "biwamasu" and "yamame" (refer to the preceding report[2]). Further, from the morphological and other biological studies, it is presumed that "yamame" has evolved from "suginoko", and the tendency of decrease of Hb components on the anodic side can be observed.

In the case of genus *Salvelinus* a more definite result has been given. With *Salv. leucomaenis* which is considered to have been derived from *Salv. malma*, the number of Hb components on the anodic side has been evidently reduced to one half. Further, to one's great interest, in the case of "miyabe-iwana", into which the original species of *Salv. malma* seems to have evolved uniquely in Lake Shikaribetsu, the cathodic pattern is clearly different from that of the original species. In respect of the anodic pattern, there are again clear differences as indicated above (refer to Fig. 13).

In addition, in the case of "kawamasu" *Salv. fontinalis* which lives in the farthest south of all fishes belonging to genus *Salvelinus* naturally distributed in North America, the number of Hb components is evidently fewer than that of *Salv. malma* which lives farther in the north (refer to Fig. 13).

In this connection, however, in some cases where one or more abnormal Hb components appear,[2] or artificial F_1 hybrids, e.g., between "himemasu" and chum salmon,[14] are concerned, this exceptionally does not seem to hold.

In spite of those exceptions, the evolution of salmonid Hb generally seems to be related to the decrease in the number of components detected. This may be regarded, in turn, as a kind of centralization[20], just as that in nervous, motional system, etc., if one considers blood as an organ.

Summary

The Hb's of some *Oncorhynchus* and *Salvelinus* fishes inhabiting in Northeast Japan were analyzed by starch-gel electrophoresis with the following results.

1. Hb pattern of "suginoko", an *Oncorhynchus* fish, is not so fixed as in ordinary "yamame", and hence it may be said that "suginoko" is less differentiated in Hb evolution,

compared to ordinary "yamame" as NAKAMURA *et al.*[3] have proposed, it is reasonable taxonomically to classify "suginko" as one type of "yamame".

2. The theory that genus *Salvelinus* fishes in Japan can be broadly divided into "oshorokoma", Dolly Varden *Salv. malma* and "iwana", Japanese char *Salv. leucomaenis* including "amemasu", "kirikuchi", "kogi" and "tanburi", the theory initially presented by IMANISHI[8] and later supported by the present author, both on the basis of the clines of some biological characters, were substantiated here by the analysis of Hb's from several *Salv.* fishes. Incidentally, "miyabe-iwana", a *Salvelinus* fish showed a unique Hb pattern, suggesting the occurrence of a kind of Hb evolution.

3. From analytical results with the Hb's from the river- and lacustrine-form salmonid fish as reported previously[1,2] and here, it could be said that with a few exceptions, there is a parallelism between the tendency of decrease in Hb components and the direction of evolution.

Acknowledgements

The author expresses his heartfelt gratitude to Assoc. Prof. Y. HUMOTO, The University of Kobe, for his encouragement and valuable suggestions; to Prof. F. MATSUURA and Assoc. Prof. K. HASHIMOTO, The University of Tokyo, for their useful advice; to the Fish. Sect. and the Fish. Exptl. Sta. of Aomori Pref., and Ohata-cho Fish. Coop. for the "suginoko" specimens; to the Shikaoi-cho Fish. Coop. (Hokkaido) for the "miyabe-iwana" specimens; to Mr. F. NAKABAYASHI, Dr. K. HIRAKI, Mr. K. KIUCHI and Mrs. S. YOSHIYASU who have cooperated with the author in collecting the various salmonid specimens. The author also expresses profound gratitude to Tech. Dr. T. YOSHIYASU for his pertinent criticism given in the course of the present study.

References

1) K. YOSHIYASU, and Y. HUMOTO: This Bull., **38**, 779–788 (1972).
2) K. YOSHIYASU: *ibid.*, **39**, 97–114 (1973).
3) M. NAKAMURA, and Y. KAWAI: Miscellaneous Repts. of Res. Inst. for Natural Resources, Nos. **46–47**, 103–107 (1957).
4) H. SATO: *Tsuri-bito*, **3**, 177–178 (1972).
5) Aomori Fisheries Experiment Station: *Report on "suginoko" in River Ohata*, i (1968).
6) Aomori Fisheries Experiment Station: *ibid.*, ii (1969).
7) T. KUBO: *"Monthly Bulletin" of Japan Fish. Resources Protection Assocn.*, **73**, 4–11 (1970).
8) K. IMANISHI: *Natural History, Ecological Studies*, 3–46 (1967).*/Contribution in honor of Dr.* K. IMANISHI *on the occasion of his sixtieth birthday/*
9) D. S. JORDAN: *Ann. Zool. Japan*, **4**, 69–75 (1902).
10) J. R. DYMOND, and V. D. VLADYKOV: *The distribution and relationship of Salmonoid fishes of North America and North Asia*, Proc. 5th Pacific Sci. Congr. Canada, **5**, 3741–3750 (1933).
11) M. OSHIMA: *Chogyu-shuho*, **18**, 6–47 (1961).
12) A. INAMURA, and M. NAKAMURA: *Repts. of Res. Inst. for Natural Resources*, Nos. **58–59**, 65–76 (1962).

13) K. YOSHIYASU: *Tsuri-no-tomo*, No. 221, 74–84 (1969).
14) H. YAMANAKA, K. YAMAGUCHI, K. HASHIMOTO, and F. MATSUURA: This Bull., **33**, 195–203 (1967).
15) M. NAKAMURA: *Keiryu-no-tsuri*, 1st ed., 204–212, Tsuribitosha, Tokyo (1965).
16) Y. YASUE: *"Odokon-Chugoku"*, **8**, 19–22 (1966).
17) Y. YASUE: *Tsuri-no-tomo*, No. **198**, 44 (1967).
18) V. M. INGRAM, *Nature*, **189**, 704 (1961).
19) H. YAMANAKA, K. YAMAGUCHI, and F. MATSUURA: This Bull., **31**, 833–839 (1965).
20) T. KOMAI: "Idengaku ni motozuku Seibutsu no Shinka" (*Evolution of living things based on genetics*), 1st ed., 526 pp., Baifukan, Tokyo (1963).

With the Author's Compliments
謹呈

サクラマス幼魚の相分化と変態の様相

久　保　達　郎
（北海道大学水産学部）

Notes on the Phase Differentiation and Smolt Transformation of Juvenile Masu Salmon (*Oncorhynchus masou*)

Tatsuro Kubo
(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

北海道さけ・ますふ化場　研究報告　第28号別刷 9 -26頁
昭和49年3月発行

Reprinted from Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery No. 28, pp. 9-26
March 1974

北海道さけ・ますふ化場
研究報告 第28号 9～26頁

サクラマス幼魚の相分化と変態の様相

久 保 達 郎
(北海道大学水産学部)

Notes on the Phase Differentiation and Smolt Transformation of Juvenile *Masu* Salmon (*Oncorhynchus masou*)

Tatsuro KUBO

(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

Some pieces of information on the differentiation of phase and smolt transformation of juvenile *Masu* salmon during stream life prior to seaward migration have been obtained for the present study.

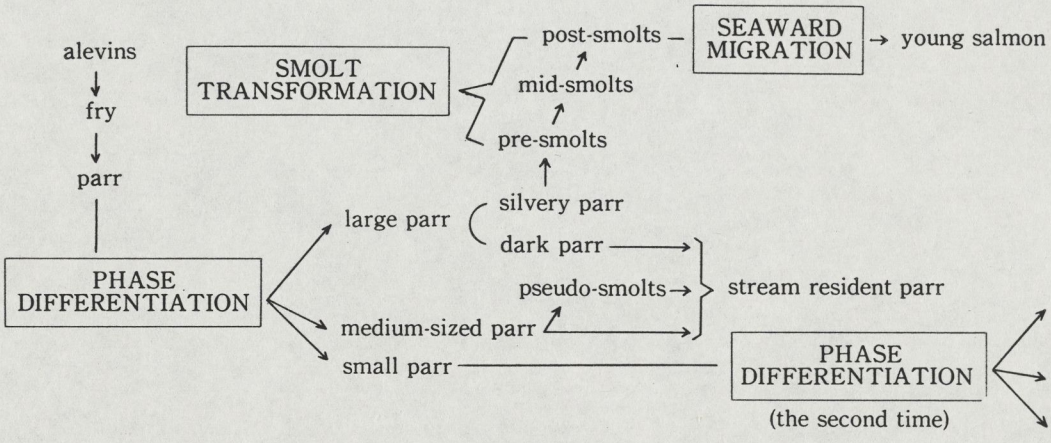
From summer to autumn, the changes in the body form and coloration or "differentiation of phase" occur on the juvenile, and these phenomena closely associate with the variation of life form.

The body size and growth type might be important factors concerning the differentiation of phase and the attainment of smolt transformation.

As a distinctive feature of the progress of smolt transformation, the gradual blackening of the dorsal fin tip can be observed with the silverization of body surface.

Such phase differentiation and smolt transformation in the external appearances are accompanied by notable changes in blood characteristcs and behavior patterns.

The definitions of the terms to be used must be clearly given because of their importance. The arrangement of the nomenclature applied to the various phases and stages of the fish can be formulated as follows:



北海道大学水産学部七飯養魚実習施設 業績, 第3号
IBP-JPF 業績, 162号
北海道さけ・ますふ化場研究業績 第236号

緒　　言

サケマス類の降海に先立つ銀毛化の変態に関する数多くの研究はHoar(1951)およびFontaine(1954)の総説によって紹介されているが，その後も目ざましい進展を示しつつあり，しかもなお実際に究明せらるべき多くの課題が残されている。

北太平洋水域の内，日本およびその周辺の地域にのみ見られるサクラマスの降海前の変態は，少くとも北海道という地理的条件の下では，極めてあざやかに発現し，典型的なparr—smolt transformationの形を示し，しかもまた同時に淡水に残留して成熟する型をも派生するという点において他のサケマス類に例の少い所である。近年この点が着目されて，サケマス類に共通の変態や海水順応に関する研究の有力な材料で，しかも興味ある対象としてしばしば取扱われるようになって来た。

一方，沿岸漁業の立場から見て，他の太平洋系のサケマスの大部分が遠洋性であるのに対して，サクラマスは比較的に近海性であるという意味で重要な魚種であり，更に内水面漁業の立場においては日本本土在来のサケマス類の中で特に池中養殖，河川湖沼放流に好適な魚種であることが再認識されるに至っている。

もともと，サケマス類は環境に対する適応性が比較的強いために，魚体の外的および内的特性に変異を生ずることが多いようで，例えば地理的条件の差によって，成熟の様式や変態の度合の異る特殊のストレインやストックの現われる可能性も考えられる。このような生活形に対する外的要因の干渉は，おそらく降海前の変態の兆しもさだかならぬ幼若の時期に特に強い影響の現れることもまた推測に難くない。このような問題を追求するために生活史の初期における色々な段階の移り変りの模様，型や相の区分ならびにそれらの特性についての基準となるべき知見を固めることが重要な仕事となる。なお同時にそれらに対する詳細な定義や術語の吟味も不可欠の問題である。

大野(1933)，佐野(1950)，佐野・尾崎(1969)およびTanaka(1965)のサクラマスの生態に関する研究においても，幼魚期の発育段階の区分は必ずしも明確なものではない。従って現在，各方面で行われている数々の実験研究においては，とかく基礎的事項の定義，術語が不明確なままに仕事が進められているきらいがあり，それらの研究の結果を比較検討する場合に色々の不都合の生ずる事が多い。

この報文においては可及的に正常な自然条件の下に生活しているサクラマスの幼魚について，発育段階の区分を試み，起り得るべき色々の型あるいは相の出現の外観上の特徴を知り，またそれらに関与する所の血液の性状の特性にも触れ，更にこれらに対して適当と思われる定義と術語を与えて，今後の研究の進展のための足がかりを作ろうとするものである。

本研究の実施にあたり，元北海道大学水産学部教務職員小坂淳氏（現在東北区水産研究所研究員）は標本材料の採取，実験飼育，生長度の観察，資料の整理その他の作業に筆者の片腕として力を尽された。北海道大学水産学部職員木村志津雄氏は実験飼育，魚体計測に一方ならぬ労を尽された。また，北海道さけ・ますふ化場研究員小林哲夫博士を長とするIBP—JPF遊楽部川研究グループ魚類班の各位からは，現地調査および取まとめの機会を通じて本研究に対する価値ある御批判と有益な御教示を頂いた。北海道立水産孵化場研究員粟倉輝彦，阿刀田光紹両氏は未発表の知見の引用を許され，重要な情報を与えられた。飼育の材料となったサクラマスの種卵，種苗はすべて北海道さけ・ますふ化場から分与されたものであり，特に同場渡島支場管下尻別事業場元場長幸内憲六氏（現在幕別事業場長）および故長谷川友之助氏からは，種卵の準備に多大の御好意を頂いた。

また，岐阜県水産試験場長本荘鉄夫氏と東京都水産試験場原武史氏からは，本州産ヤマメについての貴重な御教示を頂いた。更に北海道大学水産学部山本喜一郎教授，東京大学海洋研究所田中昌一教授ならびに名古屋大学農学部巌俊一博士からは術語について有益な御教示を頂いた。ここに記して上記の諸氏に深甚の謝意を表するものである。

材料および方法

この研究の基礎となった個々の資料の内，自然の河川の魚に関するものは主として1959年より1972年にわたる間の北海道南部の汐泊川，茂辺地川，知内川，見市川，千走川および遊楽部川におけるつりならびに投網に因る

採捕の結果得られた知見であり，また人工的に飼育された魚に関するものは主として1964年から1971年に至る間に，北海道大学水産学部七飯養魚実習施設の試験池および実験水路において得られた結果に基くものである。

飼育のために用いた試験池は素堀りで，長さ５m，幅約２m，水深約50cm，用水の注排量は毎秒10～15ℓであり，また実験水路はその長さ約30m，幅約１m，水深30～50cm，水の流量は毎秒約30ℓ，流速は表面で毎秒20～30cm，水底の水生昆虫の発生は良好で，近郊の小渓流の条件にかなり似た環境である。

試験池における飼育の場合には，市販のニジマス用配合飼料に若干の米ヌカもしくはフスマと麦粉を混じ，特に８月以前の幼若期にはその他に牛豚の生肝臓を細砕したものを10～20%の割合に混合して１日１回，残りのない程度に投与した。実験水路の魚に対しては人工飼料の投与は極めて僅少に止めた。

血液の性状の測定，定量はすでに久保(1953, 1954, 1955)の報告に示したものを原則として用いたが，浸透圧の測定にはベックマンの寒暖計を用いる通常の方法にあわせて，微量測定のためのオズモメーター（西ドイツ，クナウアー製）を使用し，また塩分の定量には従来の方法(Schales and Schalesの法)と併せてクロライドメーター（イギリス，エバンス製）使用の方法を用いた。従って一部のデーターの表示のためには，それぞれの間で数値の換算を行った。

体生長の概観

実際に飼育，観察した所によるとサクラマスの前期稚魚(alevin，アルバン*)は水温６～７℃においてふ化後約60日で腹面の卵黄を吸収し終って後期稚魚(fry，フライ**)の段階に入る。

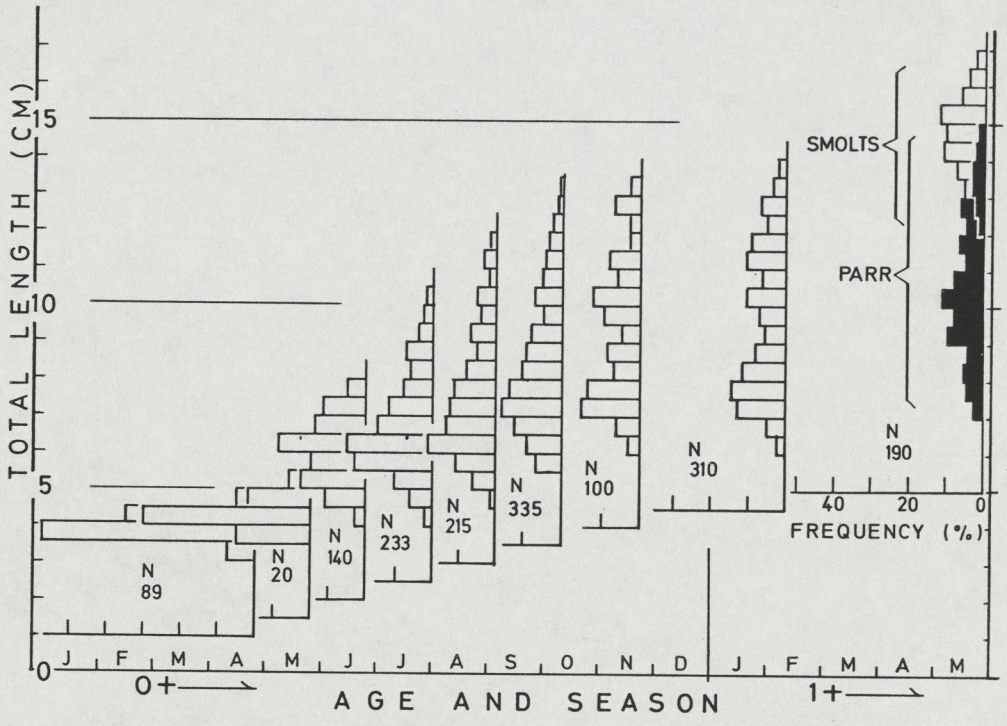


Fig. 1 Growth rate represented by the frequency distribution observed on the fish reared in a pond.

* ** 大西洋サケおよび大西洋マスについて普遍的に用いられている名称をそのまま準用。以下本文中，特別の場合を除き，カナ書きで記す。

その後，春から夏にかけて水温が上昇すると共に体内の諸機能の活性が高まって体生長は急速に増大するようになり，自然の状態では彼等はいわゆる幼魚（parr，パー*）の段階に移る。この頃から魚は河川内を活発に遊泳し，摂食して生長を続ける。秋半ばまでこのような生活は続くが，初冬に至って生長の伸びは鈍化し，冬季間は停滞するという一つの典型的なS字曲線的な生長様式を示すが，春には再び生長は進み，特に降海前の変態をした魚は著しい生長を遂げる。

この間の模様を例示するために，池中に飼育された1966年級の幼魚の1966年4月末から1967年5月末に至る間の全長分布の季節的変化を第1図として掲げた。

5，6月の稚魚及び幼魚すなわちフライから初期のパーの段階にかかるものは，体生長の変異の幅が極めて狭く，比較的単調な正規分布が想定されるが，当年の半ばを過ぎる頃（6月下旬）から急激に変異の幅が広くなり，分布のモードも二つ以上出現するようになる。

9月上旬の全長分布は明かにこの状態を示すもので，二つあるいは三つの異った生長のタイプの個体群の混合という様相を暗示する。

このような体生長の模様は，これまで連年行った実験飼育の結果では常に同じように見られる現象であって，同腹個体群の飼育の場合にも例外ではなかった。体生長の幅の広がりは11月に入って益々著しくなり，特に右側の山の割合が目立つようになる。冬季間は一般に生長が停滞するために，2月の全長分布の形状には11月のものと大きな差異が見られない。

5月下旬の全長分布を見ると右側の14.0，15.0cmをモードとする分布は外見上，明白に他と区別出来る所のいわゆるギンケヤマベ(smolt,スモルト**)によって形成されている。この場合，2月の分布のモードである10.0，11.0cmの部分が5月の14.0，15.0cmの部分に連ること，および2月の7.5cmの部分が生長して5月の10.0cmの山となっていることは容易に推測されるゆえに，スモルトになる魚の生長曲線の傾斜は驚く程に急であると言えよう。

このようにサクラマス幼魚の体生長は時間を追うに従ってその変化範囲が拡大し，一本の生長カーブで表現することは困難となる。このような体長の分布の多峯性に見られる色々な生長型の分布は恐らく形態，色彩その他の特性においても異る別個の生活型の分化，派生を暗示するものである。

上記の見地から，体生長についての観察結果を基盤として，主に外観上の特徴から各段階の魚および色々のタイプの魚を比較し，時期の推移に伴って外観の異なる数個のグループに分化して行く模様を眺め，更にまた，翌春の変態が完了するまでの変化の過程を検討するために一つの模式図を画いて見た。

第2図は第1図ならびにこれまでの連年のサクラマス幼魚の池中飼育の資料と，河川内の幼魚についての観察結果とをあわせて，生長，型の分化派生，変態の進行経過の様相を模式的に表現したものである。

以下，順を追って項を分けこの図の説明をかねて，稚魚および初期の幼魚の段階から1年後の降海の時期，あるいは河川残留型の生成の時期までの色々な段階ならびに型の諸特性を示し，またそれらに適用すべき術語を提唱する。

なお，北海道においては都合の良いことに，サクラマスのふ化が始まるのは早い場合で11月の中旬，一般には12月にかかることが多く，従って近似的には1月上旬から魚としての生活が始まるものと考えられるので，年令の単位の終始は便宜的に歴年のそれと合致させて表示出来る。すなわちこのような表現法では年令当才（0＋）は生活第1年の1月から12月まで，年令1才（1＋）はその次の年の1月から12月に至る期間を示すことになる。

稚魚期から幼魚期への移り変り

活発に遊泳するようになった後期稚魚は，外観上，発育の進んだその後の幼魚とは特別に著しい差異がないために，その間に明確な区切りを付けることは実際に容易ではない。強いて言えば，頭長と体長の比率に示される相対生長において微少の差異が認められる（久保，未発表）。なお，この稚魚期から幼魚期への移り変りの時期，体長にして4.0cm前後（全長で4.6cm内外）にウロコの原基（中心板）が発現することは1965，1966および1967

---

* ** これらもまた大西洋サケなどに用いられているものの準用。
以下本文中，原則としてパーならびにスモルトと記す。

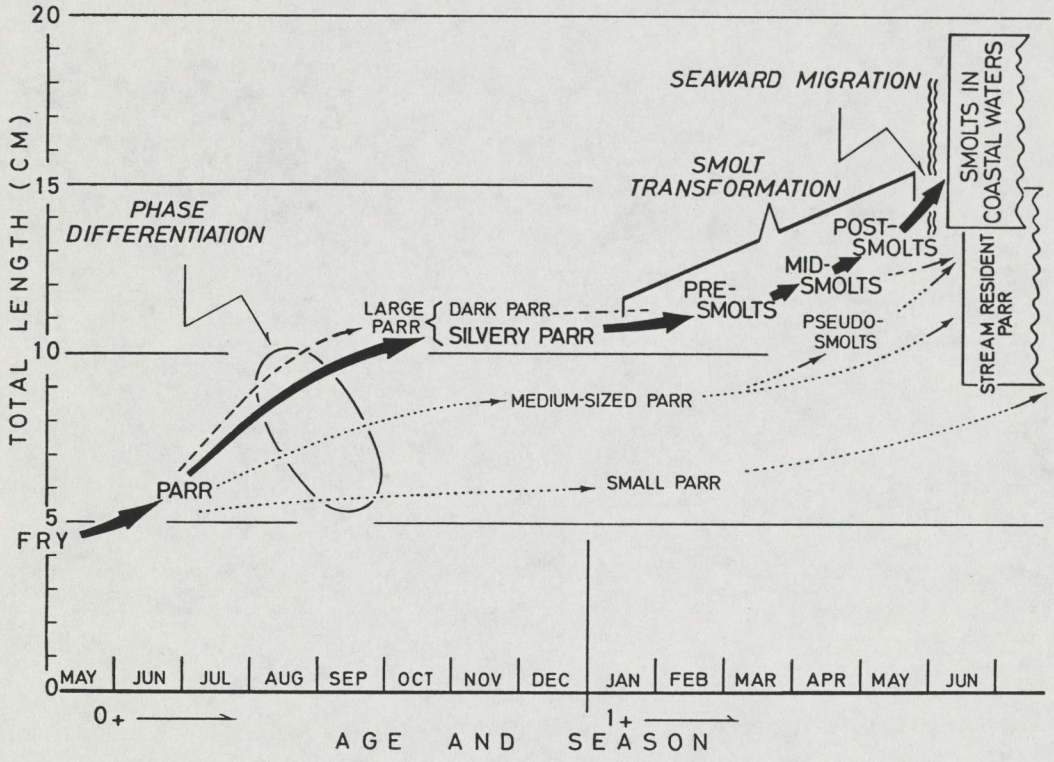


Fig. 2 Semi-diagrammatic representation of body growth, phase differentiation and smolt transformation.

年級の池中飼育の幼魚について確認されており（久保，未発表），二つの段階の境界は生活の一つの転換期であることが暗示される。形態と生活史においてサクラマスと良く似ているヨーロッパの sea trout についての「数週間*のフライの生活の後にパーの段階に入り，しかもフライの時期にはまだウロコが存在しない」という Nall (1930) の見方はサクラマスの場合にそのままあてはまりそうである。後で述べるように，この移り変りと共に，カルシウムの代謝に一つの変動がうかがわれることは上記の事実を例証するようである。

6月中頃，明かにパーの段階に入った魚ではその背ビレの上方が際立って黒色を呈し，更にその頂端がうすい乳白色を帯びるようになる（図版1－A）。このような現象は必ずしもすべての場合に起るとは限らないが，稚魚がパーの段階に入ったことの一つの目安となるもので，とかく河川内の栄養その他の環境条件の良好な場合に多く見られる傾向があり，しかもこの色相は通常は夏に入って減退するものであるが，時として秋までその状態が続くことがある。特に池中の魚と河川のものを比較すれば，この特徴は河川の魚において，より一層強く見られるようである。恐らく体内におけるある特定の窒素化合物の代謝の結果と推測される。

第1図の体長分布に見る通り，4月，5月のフライの段階の魚では分布の幅が極めて狭く，モードの部分の割合が著しく高いのに対して6月下旬のものは分布の幅がかなり広くなり，しかもモード部分の割合が目立って低下する。この点から5月と6月の間に少くとも生長様式における一つの変り目を想定出来そうである。

その後，なお，単一モード型の生長は8月上旬まで続くが，その後の生長様式にあっては分布の右すそに一つの延長した部分が現われ，しかもその部位の分布の割合が高まるようになる。このような状態から考えて，6月から8月上旬に至る間に，初期の幼魚すなわち，狭義の“parr”，「パー」という術語を与うべき一つの段階が継続

---

* この数週間という期間は必ずしも短いものでなく，Mills(1971)の著書では，春から夏の終りまでをフライの段階とし，Menzies(1925)の著書では，ほとんど同じ生活史の Atlantic salmon のフライの段階は夏の終りまでとしている。高緯度，寒冷の地ではそれらの体生長はサクラマスよりも著しく遅いものと考えられる。

して存在することを想定しても良いであろう。厳密に言えば，今後，この段階はもっと小さく時期を区切って検討，研究せらるべきであろう。

これから後の時期に入ると，体の生長度の変異分散が大きくなると共に，色相，生理学的条件あるいは行動習性の上で差異のある色々の型の個体群が分化，派生するようになる。

相の分化

前述のとおり，パーの段階にある魚が7月から8月にかけて体長の変化範囲が目立って広くなり，9月から10月に及んでは，単に生長度の差ばかりでなく，形態，色彩，血液の性状ならびに行動型においても，それぞれ別個の様式のものに分れて行くという興味ある現象が見られる。

Huntsman(1950)はAtlantic salmonおよびbrook troutの両魚種にそれぞれ外観の異る二つのタイプの存在することを認め，それらに“silver phase”ならびに“dark phase”という呼称を与えて銀白色のsmoltを前者に含め，成熟して黒ずんだいわゆるdark parrを後者に入れた。

彼が用いた“phase”という語は明らかに段階，期を意味するものでなく，形態を目安とした所のいわゆる生活形に該当するようである。

また昆虫の場合に群密度や環境条件の差異によって形態や行動型を異にする系統群の派生することを相変異，“phase variation”と呼ぶことがある（巌，1956）。

これらにならって，サクラマス幼魚において秋季に目立って来る特徴ある型を「相」“phase”と呼び，またその分化，派生する現象に対して「相分化」，“phase differentiation”という術語を用いることをここに改めて提唱する。

一般に「相」，“phase”という用語は，「期」，“stage”，「発育段階」と同じような意味をもって用いられることが多いが，筆者は少くともこの研究においては，ある一つの時期において生長度，外観，生理的条件および行動型などに現われる色々の特性を包括する所の広義の「生活型」ともいうべきものに「相」の用語を適用した。

若年成熟雄魚（成熟パー）の出現

天然の河川では8月の末頃から9月にかけて，体生長の比較的にすぐれた魚，特に体高の高いもので，体色がやや黒灰色を帯び，成熟の兆のうかがわれる雄魚が姿を見せるようになる。これらは一般に全長にして11.0～13.0cmであるが，ウロコの様相より見て当才魚と判断されるものが大部分である。一方，池中に飼育された魚では第1図に示すように9月上旬の全長分布の右すそ11.5cmの部分に分布の盛り上りが認められ，これらを実際に取り出して調べると，いわゆる「トビ」の個体の数と，成熟近い雄魚から構成されている。このような若年の成熟雄魚は北海道南部では11月上旬に至るまで認められる。

このような様相を呈する魚に対して，久保(1953)はすでにHuntsman(1950)に従ってdark parrの名称を与えた。最近，小坂(1971)はこの型の魚の成熟過程の問題について勝れた研究と取まとめを行っており，成熟の少し前の段階のものをprecociously mature parr，完全に成熟したものをprecociously ripe parrと呼び，二つの段階を区分している。このような細分化した術語は，成熟の現象を研究する上には当然必要であるが，その外観上の特徴は成熟の当初からかなり後の時期まで継続するということから見て，便宜上の呼名としてやはり両段階のものをあわせて“dark parr”，「成熟パー」という呼名を提案するものである。

なお，北海道各地の釣人はこのような型の魚をサビヤマベあるいはクロコ，翌春のやや生長したものをオツネン（越年）ヤマベと呼んでいるが，当を得た俗称と言えよう。

その典型的標本として10月上旬，河川の上流で採れたものを図版1－Bに掲げた。その下側に並べた銀化パーとの外観上の差は極めて対照的である。

なお，この様相の魚のその後の体生長は第2図でわかる通り，前半の顕著な上りカーブとは逆に秋から冬に，そして春にかけても意外に不良であり，図中の破線に現わされているように横ばいの生長カーブを示す。

また河川上流の小沢に生息する幼魚の場合，上に記したこととは逆に割合に体生長の良くない幼魚が成熟していることがある。この問題は生息環境の物理的条件，特に光条件ならびに「ネオテニー」の問題と関連して今後

深く検討せらるべき課題である。

池中に飼育される魚の場合，この型の成熟する雄魚の出現の率は通常の条件では10%を越すことは多くないが，天然の河川では実際の採捕の結果から推測して，もっと多くの割合で現われるように考えられる。

銀化パーの出現

第1図に示されるように，8月に入って急に右側に伸びて来た体生長の分布の山は9月に入って明らかに別個の群の形成を示すようにその割合は増す。10月の分布の模様では測定尾数が少いため，右側の山の特徴が判然としないが，11月の分布で明らかに8.5cm以上の大きさの山が目立っている。この中の11.0cm以上のものには前項で扱った若年成熟パーの割合が多いが，その左側の組成分布の主体を構成する所の9.0～11.0cmの範囲の魚はその外観の一般的特徴として，体高が割合に低く，体色は明るく，光線の当り具合によっては銀白光沢がかなり強く認められる。しかもウロコはかなりはげやすい傾向を有する。

この様相を呈する魚に対して，久保(1966)はすでにHouston等(1963)にならってsilvery parrの名を与えた上，これが翌春のスモルトの候補であると見なした。ここで改めて「銀化パー」の名称を，“silvery parr”とあわせて術語とすることを提案する。その典型的な個体を図版1－Cに示す。

このグラフの作製の材料である1966年級の幼魚の池中における飼育の成績は，例年のそれよりもやや劣る傾向があったため，銀化パーの組成の割合は少く現れているが，飼育の条件が良好で生長が勝れておれば，11月ごろには全体の50%以上のものが全長9.0cmを越えるに至り，しかもその中の成熟雄魚を除く大部分のものが体色の明るい銀化パーとなるのが通常である。

水温，えさとなる水生昆虫類その他の環境の特殊な場合には，10月，11月の間に発現した銀化パーの様相はそのまま初期あるいは中期のスモルトの状態にまで早目に進行することがある。しかし一般に冬季間の水温の低下，摂食の割合の低減する場合，その後の銀白化の現象は停滞し，また時として逆行して銀色がさめる傾向さえもうかがわれる。

中形および小形のパー

前述のような成熟パーならびに銀化パーの分化が明白となった場合，それ以外の個体は現実には体生長度の上では中形および小形の個体である。その外観の上では中形と小形のパーは必ずしも区別は容易ではない。また中形パーのあるものは見かけの上で銀化パーと区別し難いこともある。従って中形パー，小形パーの定義はいささかあいまいなものとならざるを得ないが，体生長の分布を目安として一応分けることが出来る。従って必ずしも最適の名称とは言い難いが，取りあえず，両者に「中形パー」，“medium-sized parr”ならびに「小形パー」“small parr”という，特定の「相」を示す術語を適用することを提唱する。

秋の中形パーでは，一般に成熟するものは見られないが，2年目の春以降の体生長はかなり良好で，河川内で釣の対象となる大形ヤマベの主体を形成している。また，ある個体は後述のように，変態に類似の特異の様相を示すという点が注目される。どちらのものもその大部分が2年目の夏には成熟への途をたどるようである。

しかし，一部，特に生長の良いものが，遅れてスモルトの仲間に加わるのではないかとも疑われる。この問題は今後の研究にまつ所が多い。

一方，小形パーは生長と成熟および変態の前段階のすべてにおいて取り残された魚であり，第2図の最下方の曲線に示される通り，ほとんど体生長の伸びが認められず，端的に言って正常のものより一年遅れて相の分化が越るものと言えよう。

第1図でもわかるように池中飼育された魚の場合，これら二つの相に属する魚の割合はかなり多く，全体の半ばに達することもある。

初期のスモルトへの変態の進行

秋のうちにすでに銀色化の兆の見え始めた魚では，水温の著しく低下する冬季間（12月～2月）は生長，変態

の進行が共に一時停滞する傾向が見られる。しかし天然の河川に生息するものは厳冬にあっても日中の晴天時，水温の上昇の時には摂食活動を続けるために一般に体表面の銀白化が池中の魚よりも早い傾向がある。

すでに久保（1954, 1955）の見たとおり，血中の蛋白質およびアミノ酸の含量の著しい低減，林（1971）の観察による冬季間のプリン誘導体の目立った減少は低温時の生活活性の低下，それに伴う核酸代謝の特異な変化の結果ということになろう。

北海道南部では３月の中頃から魚体の銀白化が目立ち始め，４月に入ってそれが急速に進む。すなわち，この期の魚では，外観上，薄いグアニン層の下にパーマークがまだかなり良く認められるが，光の当り具合によってはかなり強い金属光沢を呈し，またウロコはややはげやすい状態になっている。もう一つの有力な特徴として背ビレの頂端が薄黒く染まり，またその末部が微弱な乳白色を帯びることが多い。

しかし一般にこの段階の魚の外観は秋の銀化パーのそれに極めて良く似ており，単にその写真のみを比較した場合，ほとんど区別し難いことが多い。

筆者は以前の研究（久保，1965）において，すでにこの段階の魚に「前期スモルト」，“pre-smolt”の名を与えている。

変態中期のスモルトの様相

一般に北海道南部では４月上旬から５月上旬までこの状態が続く。すなわち体側のパーマークはまだかなり目につく傾向にあるが，その上面のグアニンに銀白色は著しく濃くなる。光の具合ではパーマークも認め難くなる。しかし体側の紅色帯および尾ビレ，シリビレの下部のうす紅色はなおかすかながら認められる。更に顕著な特徴としての背ビレ頂端の黒色は相当に濃くなり，もはや末端部の乳白色はほとんど消失するに至る。体高も著しく低くなる。

筆者はこの段階の魚に先に「中期スモルト」，“mid-smolt”の名を与えている（久保，1965）。

この型の魚の典型的なものを図版１－Dに示した。

変態末期のスモルトの様相

北海道南部では一般に４月下旬から５月下旬にわたってこの段階の魚が認められる。パーマークはほとんど認め難い程に体表面の銀白色化は著しくなり，側線部その他の薄紅色は全く消失し，背ビレの頂端部はあざやかな濃黒色に染まり，尾ビレの末端部もかなり黒化することがある。ウロコも極端にはげやすくなる。背部の色もこれまでの褐色の上に青味を帯びるようになる。

すでに述べたとおり，この段階に入ると，体生長の伸びは極めて著しくなり，第２図の太い矢線に示されるとおり，他の期や相のそれと比べてその上り傾斜の急であることが注目される。

この様相の典型的な魚を図版１－Eに示した。

筆者は先にこの段階の魚に対して「後期スモルト」，“post-smolt”の名を与えている（久保，1965）。

疑似スモルトの出現

後期スモルトが逐次河川を去って海に入る頃，すなわち北海道南部の河川では５月中旬になると，一見してスモルトとも大形のパーとも決めかねる様相を呈する魚が姿を見せ始める。外観は先に述べた前期スモルトに良く似ているが，しかしそれよりも更に一層銀白色が強く，ウロコがはげやすい。体は割合に大きく，同じ場所にいるスモルトとほとんど差がない。しかし，やや体高の高いことはスモルトと異なる特徴の一つである。池中の魚について観察すれば，秋の間に中形パーであったものを区分して飼育した場合にこのような様相の魚が多く出現する。従って，河川内に見られるスモルト類似のパーも，当初の体生長がそれ程良好でなかったものが，春に入ってから急速に生長が進むためにこのような型の魚となるものであろうと推定される。

恐らく体生長の急増進がもっと早く起るとすれば，スモルトの仲間に加わるかも知れない。

彼等の大部分は夏に成熟の予想される所の雄魚であり，池中に現れたものに関する限り，前年，未成熟であった

個体ばかりであるが，自然の河川内の同型の魚が果してすでに成熟したものかどうかは，今後追求すべき課題となるであろう。

なお，池中飼育によって生じたこの型の魚は，スモルトに比べて海水適応の能力が著しく低いという事実は，彼等は恐らく降海しないことの一つの例証となりそうである。

筆者はこのようなタイプの魚に対して，ここで「疑似スモルト」，“pseudo-smolt”の名称を与えることを提唱する。

なお，北海道南部ではこの型の魚および「退行型スモルト」(後述) に対して釣人は「夏ヤマベ」の名称を与えている。

疑似スモルトの典型的なものを図版１－Ｆに示す。

退行型スモルト

後期スモルトをそのまま池中で飼育する場合，通常の条件の下では，６月の後半から，おそくとも７月半ばにはその銀白の色相がさめ始めて次第にパーマークが目立つようになり，また背ビレの末部の黒さもあせて，秋には全くスモルトとしての固有の様相を失い，普通のパーの状態になる。すなわち初めのパーからスモルトへの変態とは逆の，いわば「戻り」の現象が起る。この問題については大野 (1933) がすでに指摘しており，正常な条件の自然の河川においては，極めて少いものであろうと考えられるが，下流域の汚濁その他の障害のために降海を妨げられて，河川内に停滞する場合には，当然このような変化が起り得るであろう。

筆者はこのような現象を“smolt—parr regressive transformation”と呼び，また，その変化の過程にあるスモルトに“regressive smolt”，「退行型スモルト」の術語を与えることを提唱する。

筆者の別の実験観察（未）によると，水位の高い池に魚を入れ，青色，透明のフタ（プラスチック板）をかける場合，このような退行現象を阻止して，年間かなり高い割合でスモルトに銀白相の保持をさせることが可能である。しかも反面において，スモルトを海水に移して飼育する場合，通常の条件の水槽中では淡水の池におけると同じく，夏，秋にはその中の相当数のものが外見上パーの様相を示すようになり，これらの個体の血液中の塩分が銀白相の魚に比べて有意的に高いことから推して，退行現象が起ると共に，体内の塩分の調節機能（海水中では排出）が低下するものと見なされる。恐らくストレス（広義の）が介在して起る現象であろうと考えられる。

生長および相の分化に関連ある血液性状の変化

春季，稚魚期の卵黄吸了直後のものから，幼魚期を経て冬に至る間の当才幼魚の血液の二三の性状を池中飼育の魚について調べた結果を第１表に掲げる。

Table. 1 Changes of some blood characteristics correlated with the phase differentiation.

Season	Stage & Phase	Density (sp. gr.)	Water content (%)	Red blood cell count (cells/mm³)	Hematocrit (%)	Serum ni trogen content (mg/dl)
March	F	1.0335±0.0055*(7)**	90.49±3.5 (11)			
May	F	1.0317±0.0041(12)	89.76±1.29(9)	915000±158000(6)	21.2±4.6(11)	218± 76(3)
June - July	P	1.0358±0.0033(15)	87.96±2.25(10)	1203000±136560(8)	24.4±3.0(9)	362±131(4)
August - Early September	P	1.0372±0.0040(23)	88.06±1.81(16)	996000 ±237300(9)	23.4±3.6(15)	467±150(9)
Late September- Late October	DP	1.0453±0.005 (8)	83.14±2.23(5)	1356700±211300(3)	34.8 (1)	630±141(5)
	SP	1.0407±0.0023(12)	86.08±1.51(12)	1085600± 90000(9)	26.0±2.9(8)	452± 97(10)
	P	1.0390±0.0019(6)	87.76±1.39(7)	1000000±207300(3)	26.9±6.7(5)	386±104(5)
Late November- Mid December	SP	1.0410±0.0036(15)	86.56±1.04(9)	1100000, 1210000(2)	25.1±2.1(9)	430±145(5)
	P	1.0387±0.0023(9)	88.41±2.0 (16)	1080000, 1090000(2)	20.8±1.7(7)	390±135(3)

* mean ± standard deviation
** number of fish

ここで特に，1年の前半すなわち稚魚期から相の分化の前の幼魚期の血液の模様について観察すると，一般的な傾向として，稚魚期の初めから9月上旬の幼魚の末期にかけて血液の全般的な濃度の増大がうかがわれる。しかし5月のフライ末期のものの比重が，前の段階のそれよりも低い傾向の見られることは注目に値する現象である。ウロコの原基の形成，行動型の変化に示されるように，恐らくフライからパーへと段階が移る時の代謝活性の著しい高まりに対する栄養の補給のアンバランスから起る生理的な不安定の状態の反映のように考えられる。

次いで6，7月のパーの段階には比重を初めとして，赤血球数，ヘマトクリット値および血清蛋白質含量が急激に増大しており，魚体内へ代謝が活発で栄養が良好であることが示される。第1図中の6，7月の体の生長の目立った伸びと結び付けて見れば，この時期が当才魚として，1年中で最も体の機能が高まっているということがわかる。

しかし8月から9月にかけては血液の水分量の増大，赤血球数およびヘマトクリット値の低減の傾向から判断すると，魚体全般的な機能の停滞ということが暗示される。実際に体生長の伸びの滞りも見られ（第1図），恐らく夏季の水温の上昇による魚体の疲れの現われとも解釈出来る。

9月の後半から外観上明白にわかるようになる相の分化は，当然，血液の性状の面にも反映する。この模様は第1表のDP, SP, Pの三区分の数値の上にあざやかに示され，各相の魚の間の差異は明白である。しかも，いづれの場合にも，前の段階の8月，9月の血液よりも濃度が増大していると言えよう。

成熟雄魚の血液の性状は最も特異な様相を示しており，表中のどの部分の値よりも濃度の高い傾向がわかる。その高比重，低水分量，高濃度の蛋白質含量は久保（1961）の報告する成熟前の親マスのそれにも匹敵するものである。

銀化パーの血液は成熟雄魚のそれよりもかなり薄い状態を示し，またパー（中，小形をあわせた所の）の相にあるものは更に一層薄い血液を有することを示す。

初冬（11～12月）の銀化パーおよびパーの血液は，前の段階のものと大よそ同一の状態が続く。

次に，血液の性状の中で特に重要な目安となる浸透圧濃度について，7月のパーから季節を追って銀化パー，更に春のスモルトに至る間の変動消長を現わしたものが第3図である。特別に詳しい観察を行った遊楽部川の魚

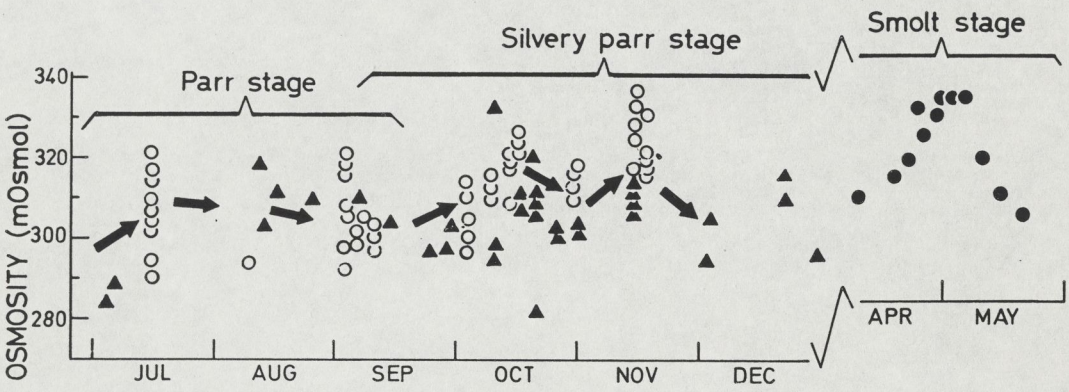


Fig. 3 Seasonal changes of serum osmoconcentration of the fish in natural streams; ○ ---fish of the Yurappu River, ● ---fish of the Moheji River, ▲ ---fish of other rivers.

のそれを眺めても他の河川のものと相似の上り下りの傾向がわかる。

この図で目立つ7月の上昇，8月から9月にわたる低下の傾向，9月末から10月に及ぶ上向の傾斜および11月末から12月にかけての低減は，第1表の池中の魚の血液の全般的な濃度の変動の有様と一脈相通ずるものをうかがうことが出来る。

なお，この図の10月半ばの一つの山は実際に観察される魚の摂食活動の季節的な高まり，ならびに血清のカルシウム含量の低減とも合致していて（IBP—JPF ユーラップ川研究グループ，1973）興味深い。

スモルトへの変態と魚体の生理的条件の変動

前記のように，外観上かなり明白なスモルトとしての変態の経過を裏付けるような血液の性状の動きについては，すでに久保（1955, 1965）が断片的にあるいは模式的に表現しているが，ここで改めて具体的に示すと，前掲第4図の右側部分のようになる。すなわち，函館郊外の茂辺地川における4，5月の各期のスモルトの血液の浸透圧の変化が良く示されているが，特に前期，中期，後期と分けられた変態の三段階の過程がわかるであろう。

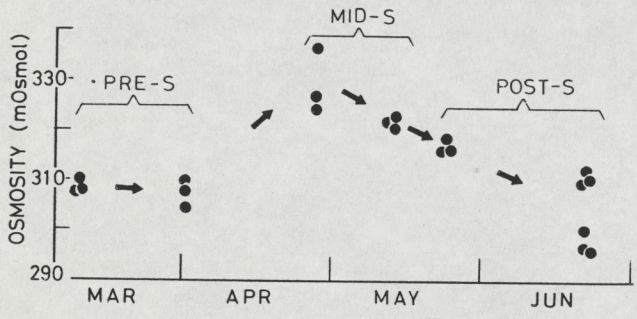


Fig. 4 Progress of smolt transformation of the fish in an artificial brooklet characterized by changes of serum osmoconcentration.

なお，このような変化の模様を，同一魚群について調べることを目的として，自然に近い形状，条件の実験水路に飼育したスモルトの血液の浸透圧の動きを示したものが第5図である。前掲の茂辺地川の魚のそれと良く一致した変動傾向を認めることが出来る。

このような浸透圧濃度の動きを強く支配すると考えられる血液中の塩分の消長を吟味するために特にぬき出したデーターを下に示す。

すなわち，三段階に区分して求めた平均値を眺めると茂辺地川の魚，実験水路の魚共に一般的な傾向として血液の浸透圧と塩分の相似変動を想定することが可能であるが，対応する個々の日時のデータを照合すると，必ずしも塩分が強く浸透圧の上り下りを支配しているとは断定し難い。むしろ魚の活動性と代謝に関連のある所の非蛋白性窒素化合物，例えばアミノ酸，尿素のような物質の動きについて検討することが重要であろう。

1959年春，茂辺地川におけるスモルトの血液塩分

段階	前期				中期			後期	
月／日	4/10	4/18	4/22	4/26	4/29	5/2	5/3	5/9	5/16
塩分：Cl (mg/dl)	375	360	385	385	385	395	380	375	375
平均値	376.2				386.7			375.0	

1971年春，実験水路におけるスモルトの血清塩分

段階	前期		中期		後期	
月／日	3/10	4/1	4/27	5/13	5/23	6/22
塩分：Cl (meq)	129	135	125	136	140	124
	129	137	137	133	132	124
		139	139	142	134	130
平均値	131.8		137.4		131.6	
±S.E.×$t_{0.05}$	±3.49		±3.86		±1.39	

スモルトとしての変態の進行に伴って，魚体内に起る生理的変化は，血液の性状に示される変化と共に，その

海水に対する適応の強さにおいても如実に現われる。この問題に関して，連年にわたって反復した多くの実験において，血液の浸透圧，濃度，塩分，カルシウム含量，比量および水分の消長，変動の型において興味ある結果を得ているが，取りあえずここでその一部として血清の浸透圧調節に関するものを第5図に示す。

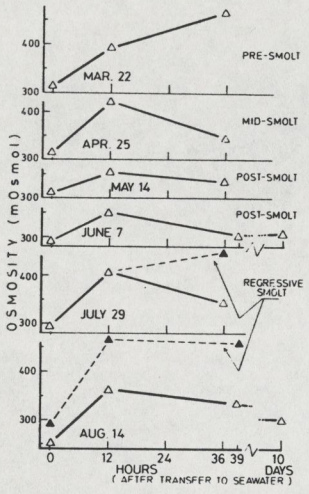


Fig. 5 Seawater adaptation of *Masu* smolts at various seasons; changes of serum osmoconcentration by immediate transfer to full seawater; each symbols show the mean value.

すなわち，魚が海水に急に投入された場合，ある時間後（ここでは12時間目）にはかなり上昇した浸透圧は，その後（ここでは36, 39時間目）に再び低下する。このような上昇と低減は，生理的安定性の回復を示すもので，もし，後の低下，回復が見られない場合は，それは魚が海水に良く適応し得ないことの証左となるものである。

浸透圧調節，海水に対する適応の様式にも色々あり，3月の前期スモルトはまず適応が不完全と見なされる。4月の中期スモルトは12時間目の浸透圧上昇はやや高いが，その後の低下が明白であり，5，6月の後期スモルトの場合は12時間目の上昇そのものが，前，中期のスモルトに比べて著しくないことが特徴で，海水適応の能力の強いことを例証している。実際に実験の過程において3月の場合には，魚は海水中でかなり苦しむ傾向が見られ5，6月の場合は極めて平静を保ち4月には両者の中間の状態を示している。

なお7月，8月の魚の場合，体色が銀白で5月の後期スモルトの様相をそのまま保つ所のものは，海水に投入された場合の浸透圧の上昇，低下回復の様式は春とほとんど同様で，海水に対する適応は極めて良好であるが，退行型のスモルトとなったものでは，そのような浸透圧の調節や良好な海水適応は見られず間もなく死亡する。

すなわち，これらの実験結果の示す範囲では体表面の銀白色の度合の如何は海水適応の強さと密接な関係を有するようであって，長く池に留め置かれた魚でも，銀白相を保つ限り9月あるいは10月においてもその海水に対する適応の能力は失わない。

魚の発育に伴う行動型の変化

この問題は一つの独立した課題として別に詳しくまとめられるはずであるが，ここでは取りあえず，汐泊川，遊楽部川および実験水路において観察した結果の極めて概要のみを記す。

4月から5月上旬のフライの段階の魚は割合に濃い群を作って流れの緩い瀬に泳ぐが，季節の移り，体の生長と共に分散，移動するようになる。実験水路の場合，5月後半に降下移動するものが多く，特に降雨後，水の濁った時にその現象が目立つ。

6月以降は個体間の距離間隔が目立って広くなり，大形個体群は流れの上手の下層もしくは物かげに位置することが多く，中，小形個体群は下手の表層に泳ぐような傾向がうかがわれる。

初夏，まだ水温の著しく上昇しない時期においては，群全体として流速の緩いやや深い場所に上り下りし，あるいは旋回して泳ぐことが多いが，水温が上昇し，また水生昆虫などの流下の多い場合には魚群は比較的流速の強い深みの上手に定位して摂食を続けるようになる。その後更に分散移動し，瀬の岩かげなどに定着するものが多くなる。

秋の末から初冬にかけて，魚は深みに集まり，割合に緩い流れの中で旋回遊泳する傾向が見られる。

実験水路では10月，11月に相当高い割合で魚群が降下移動するのが観察される。

自然の河川では冬季間，岸辺や大形の石の間に潜む魚が多いが，しかし厳寒でも日中，晴天時には流れの緩い瀬に姿を現して摂食する魚がかなり見られる。

汐泊川の魚について冬季間の摂食の模様を調べた所によると，初冬にはその胃の内容は夏，秋とほとんど差異なく，小形カゲロウ類やユスリカ類が多く食せられるが，厳冬季には夏，秋にあまり利用されない所のトビケラ類がかなり多く摂られるようになる。

早春，前期スモルトの段階では，かなり強い流れに抗して定位する行動型が見られるが，変態の進行と共に群の密度が高まり，旋回遊泳型を経て降下移動型へと変って行く。

降下移動の場合一般に日没後数時間に行動することが多いが，特別の障害のない限り，日中晴天時においても頭部を流れの下手に向けて泳ぎ下るという，かなり積極的な行動を示す。実験水路においては特にこのような特殊な降下行動が明確に観察される。

なおこれらの各段階の間の行動型の変化の著しい場合は，対応する血液の性状にも目立った変動が認められる。

総 合 考 察

名称，術語の問題

サケマス類の淡水生活時の色々な段階に関する一般的な呼称として，イギリス，ヨーロッパにおいてはかなり古くから alevin, fry, parr および smolt の四者が普遍化しており，現在では半ば術語としても用いられるようになっている。

一方，魚類一般の幼若のものに適用せらるべき術語として Hubbs (1944) の提唱したものによると prolarva, postlarva, young および juvenile 等があり，サケマス類では alevin, advanced fry が postlarva に相当すべきものとしているが，ややあいまいな表現である。それより先，藤田 (1933) が示した所の，卵黄の有無による二区分すなわち前稚期 pre-larval stage および後稚期 post-larval stage という術語はむしろ明確な表現である。すなわち，前者は alevin の段階，後者は fry 以降の段階を指すわけである。

従って少くもアナドロマスの生活をしているサケマス類に関しては上記の alevin から smolt に至る四つの語が基本的なものとして最も使い易いように考えられる。

なお，日本語の「稚魚」および「幼魚」という語はサケマス類に関しては，これまでの実際の習慣に従うと，狭義には「稚魚」は alevin と fry を意味し*，「幼魚」はそれよりやや長じたものを示すのが妥当のようである。筆者はここでは狭い意味の「幼魚」に対して“parr”を，そして広義の「幼魚」に対しては fry をも含む幼若の魚のすべての総称として“juvenile”**の語を好適のものとして当てはめようとするものである。

さて，サクラマス幼魚の場合，北海道各地で用いられる所の「ヤマベ」を初めとして，季節や発育の段階あるいは外観に応じて，かなり多くの呼名があり，産業的見地あるいは法規的立場からもある程度整理する必要性が感ぜられ，また，生物学的の立場から見ても，多くの段階や相の区分の必要であることは前述のとおりであり，ここで何等かの形で術語を検討することは，また一つの重要な問題となる訳である。

今回の取りまとめにおいては，特に「パー」と「スモルト」の二者を重点的に取り上げ，これらを根幹として，別の字句を付け加え，各種の術語を作って色々の段階や相の名称として適用しようと試みた。その結果として第2図に示されたとおり，やや複雑な用い方となっていて，それぞれの様相，特徴を示すためには必ずしも最適のものとは見なし難いものもあるが，あくまでも暫定的な用語として提示するものである。

先に各項で示した所の名称，術語をここに総括して整理，配列し，一般に用いられる多くの俗称の中から生物学的にも意味のあるもののみを取り出して対照的に並べたものを下に示す。

術語			俗称
alevin		前期稚魚（アルバン）	
fry		後期稚魚（フライ）	
parr		幼　魚（パー）	新子
dark parr	large parr	成熟パー ｝大形パー	黒子，サビヤマベ，越年ヤマベ
silvery parr	large parr	銀化パー ｝大形パー	新子
medium-sized parr		中形パー	〃

* 例えば「サケ稚魚」というように

** アメリカおよびカナダでは fry から smolt にわたる広い幅の意義をもって juvenile と young の両者を同じように使用することが多い。例えば Hoar (1954) の報文における……Juvenile Pacific salmon……のように

small parr	小形パー	新子
pre-smolt	前期スモルト	
mid-smolt	中期スモルト	銀毛ヤマベ，ヒカリヤマベ
post-smolt	後期スモルト	
pseudo-smolt	疑似スモルト	半銀毛ヤマベ } 夏ヤマベ
regressive smolt	退行型スモルト	
stream resident parr	河川残留型パー	ヤ マ ベ

すなわち，ヤマベという俗称は，実際には様々の段階，相およびタイプのものを雑多に含んでいることになる。

夏の新子ヤマベ（一般には単にシンコ）と呼ばれる小形のものは相分化の以前のパーであり，秋のそれは銀化パーを主とし，中形，小形パーがそれに次ぎ，また時として成熟パーを含む。

春，夏の大形ヤマベの主体をなすものは既述のとおり，当才魚時代の中形パーが２年目になって生長したものであり，成熟パーがそれに次ぎ，また，いわゆる疑似スモルトおよび退行型スモルトがそれに加わることがある。

また，春には各期のスモルトも広義にヤマベとして呼ばれる。

なお，上掲の一覧表の末尾に記した“stream resident parr”，（河川）残留型パーは，稚魚，幼魚，銀化パーからスモルトに至る主流コースの魚と小形パーを除いた所のすべてのものをあわせた名称であり，俗に陸封型ヤマベ*と呼ばれるものに相当する。

Vanstone と Markert（1968）はギンザケ幼魚の変態時の形態的，生化学的変化について報告しているが，その中で，断片的であるが pre-smolt および post-smolt の名称を用いており，その場合の pre-smolt は筆者がサクラマスについて示した silvery parr を含むもののようであり，また post-smolt と呼んでいるものは河川生活の末期から沿岸生活にかかるものをさすようで，筆者がサクラマスについて post-smolt と呼ぶ段階のものを early post-smolt と呼んでいる。なお彼等が smolting coho salmon と呼ぶものは筆者がサクラマスで mid-smolt と呼ぶものに該当するようである。一般的生活史においてギンザケはサクラマスに似ているようであるが，筆者自身がギンザケ幼魚を飼育観察した結果（久保，未発表）から見ても恐らく当才魚において相の分化と見なすべき現象が起らず，従って生長様式や生活形もサクラマスと幾分異っているため，それぞれの名称，術語に多少の差異の生ずることは止むを得ないものと考えられる。しかし何等かの機会にこのような術語は統合，調整さるべきものであろう。

初期の成長の問題

相分化が外見上で明白になるのは北海道南部では９月下旬－10月上旬であるが，実際にその兆の現れるのは案外早い時期であろうと推測される。極端な場合，パーの初期の段階においてすでに本質的に方向付けられているかも知れない。

原則として雌魚に若年成熟の現象の起らない北海道では，群全体の成長の良否と雄魚の精巣の発達の如何が相分化の内容を決定する重要なキメ手あるいは引きがね的な要素の一つとなる可能性が大きい。

実際に第１図でわかるとおり，すでに７月の全長分布の場合，右側に大形の個体群の出現がうかがわれ，この分布はその後，次第に発達してその主体はスモルトの分布の山に連なっていることから考えるならば，相分化に先立つ早い時期に体生長において顕著な上り勾配のカーブを示す魚の大部分は，一部の成熟パーを除いて，後にスモルトになるものと推測される。

変態の末期の体長があるレベル以上であることがスモルトになる重要な一要素であることはすでに久保（1954）の指摘した所であるが，実際にはその時の体の大きさが問題であると同時に，それまでに至る生長度の傾斜，換言すれば生長率の如何が重要な意義を有するものである。一方，銀化パーとは逆に，雄魚として成熟した個体はそれまでの生長が特に他を引離す程に良好であったにもかかわらず，その後停滞して，生長カーブが目立って緩

---

* このような名称は厳密には北海道ではあまり好適な語ではない。強いて言えば，主として関東以西の河川上流に生息する所の見かけの上で比較的スモルトの出現率の小さいいわゆる「ヤマメ」のストレインに対して「陸封型サクラマス」の名称が与えられるべきものである。従ってまた，北海道でいわゆるヤマベに対して「ヤマメ」と呼ぶことも好ましくないことであろう。

くなることは注目せらるべきことであろう。ひとたび成熟した雄魚は，その後，ギンケ化の変態をすることはほとんど見られないという事実から推測すると，成熟の過程で，魚体内の生理的特性，恐らく内分泌機構に起るある一つの変化が変態を抑えるように働くもののようである。逆に，銀化パーースモルトの場合には変態を誘導する所の体内のある前駆現象的なものが，体の生長を促進するように働くものとも推測される。Chartier-Baraduc(1959)がニジマスについて実験し，確認した生長ホルモンとギンケ化変態との深い結び付きは，当然サクラマスの相分化から変態へと進む過程に対してもあてはまるであろう。

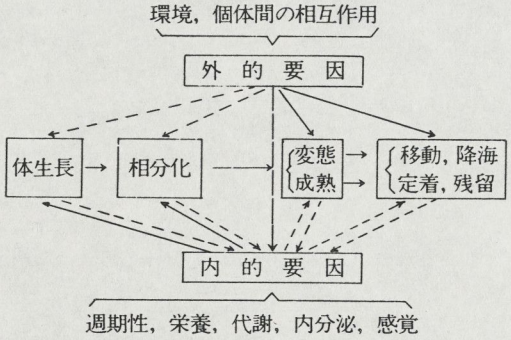
最近わかった事であるが，粟倉，阿刀田（未発表）によれば，北海道立水産孵化場，森支場で育成されるサクラマス幼魚の場合，特異な環境もしくは条件（恐らく過栄養の状態）にあるためか，当才魚の夏の間に見かけの上でスモルトとしての変態が起り，しかも秋にはそれの退行が始まって間もなくその銀白の相が消失するという自然条件下では見られない奇異な現象が認められる。このことは当年初期の成長の速度がその後の相分化や変態に如何に強く影響するかということを例証するものである。また同時に，このような事実は日本本土の南西部におけるいわゆる陸封型ヤマメの生成の要因の中で生活史の早期における過度の生長と変態の退行（もどり）が何等かの役割を果していることを暗示するものである。

環境要因の問題

血液の性状の変化，消長についてはすでに述べたとおり，発育段階の推移，相分化，成熟あるいは変態の反映として考うべき所が多いが，時にはむしろ環境条件そのものの直接の影響あるいはこれらに対応する魚体の生理学的および生態学的な反応，換言すれば適応の現象として解釈すべき場合が多い。

例えば8，9月の血液の一般的濃度の低下の様相を考える場合，1．水温の上昇と共に魚の行動が著しく活発となり（魚の本来の週期活動も当然考えられる訳であるが），極めて積極的に水流に抗して上手に向って泳ぐようになる。そのため体内における代謝が著しく高まり，摂食活動の盛んとなるにもかかわらず栄養の補給がとかく消耗に追い付かぬ結果として，血液の濃度の低下を招来するとも考えられる。2．もう一つの過程として，水温の過度上昇による生理機能そのものの低下が考えられる。すなわちSwift(1961)のbrown troutの生長に関する観察，同じくSwift(1964)のWindermere charについての研究の結果によると，正常な呼吸機能とそれに導かれる順調な生理条件と生長のために好適な水温域は予想外に低い所にあり，14℃はすでに不適で，実際にはもっと低い所に適温のあることが示されている。

また北太平洋の沖合の各種サケマスの回遊水域の温度上限は表層において13℃の付近であるという周知の事実も上記のことを裏付けるものである。



サクラマスの幼魚が発育の過程で，生長から変態，そして回遊の生活の方向をとるか，もしくは成熟を経て淡水残留の生活への途をたどるか，二者択一の分岐点に立つ場合，魚の体自体が本来有する所の週期性を主とする内的要因と，環境を主とする外的要因とがどのような形で関与するかを考察するために左に示すような一つのスキームをえがいて見た。

一般的な傾向として，恐らく幼魚期の生活の前の段階すなわち生長から相分化および変態もしくは成熟のはじめの道程に対しては，本来の週期性を主としながらも，エサ生物に関する有機的環境に強く影響される所の内的要因が大きく働きかけるものと考えられ，一方，後の道程に対しては河川の物理的，化学的環境を主体とする外的要因そのものが割合に強く作用するような可能性が推測される。

このように，生長に始まるすべての過程に対して，内的と外的の両方の要因がそれぞれ何等かの影響を与えるものであろう。この場合，血液性状のような内的な特性は相分化，変態等の現象に由来するものの便宜的な目安として用いられると同時に，環境（温度，光の強さ等）を主とする外的要因の反映としても観察されている訳である。

なお，また環境要因を複雑ならしめるものとして，地理的条件，例えば緯度による光週期，温度週期の差異，

あるいは雪どけ水，海流，標高差などの影響も無視できない存在であり，これらが二三微妙に組合わさって広義の環境要因として相分化や変態の過程に介入することも考えられる。これらの問題はいわゆる「陸封」の要因にもつながるものとして今後，更に重要な課題として追求せらるべきものであろう。

要　　約

サクラマス幼魚の生後約一年半にわたる河川生活期の発育段階の移り，相の分化および変態の進行に付随する外的ならびに内的特性の変化消長を主に体生長の問題に結び付けて観察した。

これまであまり明確でなかった各期，各相の定義と術語について整理し，二三の提案を試みた。

秋に起る相の分化はそれ以前の体生長の良否に強く支配され，しかもその後の生活形を方向付ける重要な意義を有する。

スモルトとしての変態の進行は外的には体色の銀白化に特徴付けられるが，更にまた背ビレならびに尾ビレ末端の黒化の現象も重要な目安となる。

生長，発育段階の推移，相分化および変態の進行によって起る外観上の変化は内的には血液の性状の変動，消長を伴い，特にスモルトとしての変態の過程では特異な変化が認められる。

摂食の型，遊泳行動の型および移動習性に対しても，生長から変態に至る過程の動きが反映する。

引　用　文　献

Chartier-Baraduc, M. M. (1959). Influence le l' hormone somatotrope sur les teneurs en eau et en electrolytes du plasma et du muscle du la Truite arc-en-ciel *(Salmo gairdnerii)*. Compt. Rend. Soc. Biol., **153**, 1757-1761.

Fontaine, M. (1954). Du déterminisme physiologique des migrations. Biol. Rev., **29**, 390-418.

藤田経信（1933. 水産蕃殖学. 427 p. 厚生閣；東京.

Hayashi, S. (1971). Biochemical studies on the skin of fish. II Seasonal changes of purine content of Masu salmon from parr to smolt. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., **37**, 508-512.

Hoar, W. S. (1951). Hormones in fish. University of Toronto Biological Series, No. 59, 1-51.

——— (1954). The behaviour of juvenile Pacific salmon, with paticular reference to the sock-eye (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Can. **11**, 69-97.

Houstone, A. H. & Threadgold. L. T. (1963). Body fluid regulation in smolting Atlantic salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. **20**, 1355-1369.

Hubbs, C. L. (1944). Terminolgy of early life history stages of fishes. Copeia, 1943 (4), 260.

Huntsman, A. G. (1950). Factors which may affect migration. The Salmon and Trout Magazine, (130), 227-239.

IBP-JPF ユーラップ川研究グループ（1973）. ユーラップ川の生物群集の生産力に関する研究, 49 p.

巌　俊一（1956）. 昆虫の相変異現象. 生物科学特集号, 37－42.

小坂　淳（1971）. サクラマスの早熟な残留型の精巣組織の変化について. 東北区水研研究報告.（31）, 163－172.

久保達郎（1953）. 日本産サケマス類の洄游時における血液について. 北大水産研究彙報, **4**, 138－148.

———（1954^a）. 池中飼育のサクラマス幼魚に於けるギンケヤマベの出現率その他について. 鮭鱒彙報,（55）, 17－20.

———（1954^b）. サクラマス（*Oncorhynchus masou*）の変態と血液中の二三の窒素化合物. 北大水産研究彙報, **5**, 248－252.

———（1955）. サクラマス（*Oncorhynchus masou*）の Smolt の降海途中に於ける血液性状の変化. 北大水産研究彙報, **6**, 201－207.

久保達郎（1961）．河川派上期に於けるサクラマス（*Oncorhynchs masou*）の血液の性状，特に滲透圧濃度の季節的変化について．北大水産研究彙報，**12**，189－195．

————（1965）．サクラマス幼魚の変態に及ぼす高水温の影響．北海道さけ・ますふ化場研究報告，（19），25－32．

————（1966）．サクラマス幼魚の変態期におけるウロコの成長型について．北海道さけ・ますふ化場研究報告，（20），11－20．

Menzies, W. J. M. (1925). The salmon, its life story. 211 p. Edinburgh & London ; W. Blackwood & Sons.

Mills, D. (1971). Salmon and trout. 351 p. Edinburgh ; Oliver & Boyd.

Nall, G. H. (1930). The life of the sea trout. 335 p. London ; Seeley.

大野磯吉（1933）．北海道産サクラマスの生活史（Ⅰ；Ⅱ）．鮭鱒彙報，**5**（2），15－26；**5**（3），13－25．

佐野誠三（1950）．サクラマスの生活．魚と卵（1950）年度，（2），15－22．

佐野誠三・尾崎豈志（1969）．サクラマス（*Oncorhynchus masou* (Brevoort)）の生態研究（人工飼育および標識放流）．北海道さけ・ますふ化場研究報告，（23），1－8．

Swift D. R. (1961). The annual growth-rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* Linn.) and its cause. J. Exp. Biol. **38**, 595-604.

———— (1964). The effect of temperature and oxygen on the growth rate of the Windermere char (*Salvelinus alpinus willughbii*). Comp. Biochem. Physiol., **12**, 179-183.

Tanaka, S. (1965). Salmon on the North Pacific Ocean - Part IX 3. A review of the biological information on Masu salmon (*Oncorhynchus masou*). Int. North. Pac. Fish. Comm., Bull. (16), 75-135.

Vanstone, W. E. & Markert, J. R. (1968). Some morphological and biochemical changes in coho salmon *Oncorhynchus kisutch*, during parr-smolt transformation. J. Fish. Res. Bd. Can., **25**, 2403-2418.

PLATE I

Explanation of plate
Typical fish in various stages and phases.

A Parr
B Dark parr
C Silvery parr
D Mid-smolt
E Post-smolt
F Pseudo-smolt

Explanation of plate
Typical fish in various stages and phases.

A Parr
B Dark parr
C Silvery parr
D Mid-smolt
E Post-smolt
F Pseudo-smolt

With the Compliments to Dr. Behnke

臺湾大甲溪産サラマオマスの本態について

安江安宣

岡山大学農業生物研究所

On the Saramao trout, Oncorhynchus masou subsp. of the Ta Chia Chi river, Formosa.

Y. Yasue (Okayama University)

The 39th Annual Meet. Japan. Soc. Limnology, 1974.

29th, September, 1974.

No. 1

台湾大甲溪産サラマオマスの本態について*

On the Saramao trout, Oncorhynchus masou subsp. of the Ta Chia Chi river, Formosa.

安江安宣

（岡山大学農業生物研究所）

1917年（大正6年）の秋，台湾西海岸に注ぐ大甲溪の源流，合歓山3416mより發する合歓溪シカヤブ附近において原住民により採捕された1尾のマスの塩蔵標本については当時の台湾總督府中央研究所青木赳雄技手によって逸早く精細正確な記載とともに学界に紹介(1),(2)された。

ついで彼の上司であった大島正滿技師はStanford大学のD. S. Jordan(3)と連名で1919年9月(4)このマスの1種に対しSalmo formosanus Jordan & Oshima，和名サラマオマスと命名した。ところが大島はこの新種名の公刊以前すでに彼自身単名をもって邦文による記載2篇を19

* 日本陸水学会第39回大会講演要旨（1974・IX・28）

岡山大学

19年6月1日同時発行の2学界誌(5),(6)に寄せ，Salmo saramao Jordan & Oshima，和名サラマオマスと発表しているから，この学名 Salmo saramao Oshima, 1919 が先取権をえることになる。

さて大島はサラマオマス第1号を入手後，新鮮個体の標本を得るため八方手段をつくし努力を重ねたが，現地治安状態悪化のため1935年7月やうやく現地調査が実現し，ピヤナン鞍部をこえて次高山（現名，雪山）3884m.南方の大甲溪上流に達した。原産地において彼自ら新鮮個体について観察した結果は従来いわゆるサラマオマスとよばれていたものには体側に朱点なく北日本系のヤマメ Oncorhynchus masou (Brevoort) の陸封されたものにすぎないことを確認した。

近ごろ1959年，1962年になって米国Colorado大学のR. J. Behnke(7),(8)は大島がかつて日本から送付したとおもわれるサラマオマスの副模式標本（Stanford大学標本番号SU23059号）について検討した結果，Jordan & Oshima(4)の原記

載にはみられぬ新しい特色すなわち口腔内の基鰓骨歯 basibranchial teeth を發見し，当該標本に関する限りでは Oncorhynchus 属ではなく，Salmo 属とみなすべきであることを主張した。ここにおいて完模式標本にもおなじ特色が若しみられるならば，今日まで永らく学界から O. masou の異名とみなされてきた Salmo formosanus Jordan & Oshima, 1919 の学名が復活する可能性がある事実をのべている。

Behnke らはさらに現存する大甲溪産マスについて形態的な検討をかえたうえ，その脊椎骨数，胸鰭條数，尻鰭條数などが典型的な日本産ヤマメと比較すると著しく少ない理由から現存する大甲溪産マスはヤマメの別亜種とみなすべきであると考えた。因みに現在大甲溪に棲息しているマスには基鰓骨歯がないという。

安江は1970年2月，大甲溪源流次高山から流下するスケラン溪を探査したがサラマオマスの採捕に失敗したので，かつて上野益三京

大名譽教授が採捕した京都大學附屬大津臨湖實驗所標本と淡水魚保護協会理事長木村英造採捕標本について外部形態を觀察したところ，サラマオマスの背上および体側にみられるパーマーク以外の小黒点の数が日本産ヤマメと比較して著しく少ない事実に気がついた。(附図3寫眞參照，表2)。

しかしこの特色は1938年までに中村(9)，與儀・中村(10)が指摘しているところであり，中村らはこのほかサラマオマスでは鰓條数が著しく少ないこと，体高が高いこと，頭前端の形状をやや異にするなどの諸点から日本産のヤマメとは明瞭な形態的差異が認められることを報告した。(附図9，10參照)

なお現在世界における陸封性サケ科魚類 landlocked Salmonidae の自然分布の最南限(11)はメキシコ，Durango州 El Salto附近，西経105°22′，北緯23°43′であるが，大甲溪産サラマオマスの分布南限とおもわれる合歡山の位置は略東経121°15′，北緯24°10′を示めすから，メキ

シコについで北半球における陸封性サケ科魚類自然分布の世界第2の南限界ということになる。

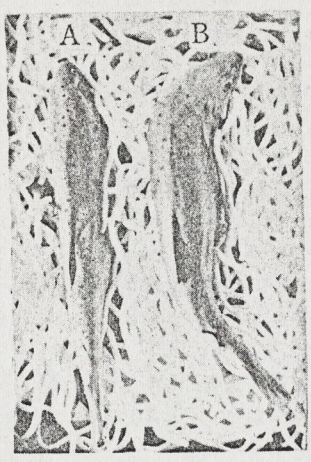
結論として現存する陸封性大型淡産サラマオマスについては日本列島産のサクラマスないしヤマメ *Oncorhynchus masou* (Brevoort) とはpopulationの交流も考えられず，地理的にも遠く隔離されているので，中村(9)，Behnke(8)らが主張する理由を支持して別亜種となすべきであると考える。[本研究は昭和44年度文部省海外学術調査費による]。

参考文献：(1)青木赳雄(1917)，台湾水産雑誌，23号，51-54；(2)——(1917)，水産研究誌，12巻，305-306；(3) Jordan, D.S. & M. Oshima (1919), Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. vol. 71, 122-124；(4)前記文献掲載号の日付は同年4月となっているが，71巻の頭に記載されている同誌編集責任者による各号配布日付をみると当該号の分は1919年9月11日と明記されている。(5)大島正満(1919)，台湾農事報，13巻，350-352；(6)——(1919)，

136　台湾大甲溪産サラマオマスの本態について

安江安宣（岡山大・農生研）

台湾西海岸に注ぐ大甲溪の源流にあたる合歡山（3416m）の合歡溪シカヤブにおいて，1917年の秋原住民によつて採捕された1尾のマスの塩蔵標本については青木赳雄[1][2]によつて逸早く正確な記載とともに学界に紹介された。ついで大島正満はD. S. Jordan[3]と連名で1919年9月[4] *Salmo formosanus* Jordan & Oshima と命名した。ところが大島はこの新種名の公刊以前すでに彼自身単記名をもつて邦文による記載を同年6月発行の学会誌[5]に寄せ，*Salmo sazamao* Jordan & Oshima，和名サラマオマスと発表しているから，この学名 *Salmo sazamao* Oshima, 1919 が先取権をえることになる。　そて大島はサラマオマス第1号を入手後，新鮮標本をえるため八方手段をつくし努力を重ねたが，現地治安状態悪化などのため1935年7月になつてやうやく現地調査が実現し，原産地である大甲溪上流に達した。そこで自ら新鮮な魚体について観察した結果は従来サラマオマスとよばれていたマスには体側に朱点なく北日本系のヤマメ *Oncorynchus masou*（Brevoort）にほかならない事実をはじめて確認したのである。



A　本州産ヤマメ（石川県手取川，安江採捕）
B　サラマオマス（大甲溪スケラン溪，木村英造）
Aの全長 23.5 cm

1962年になつてColorado大学のR. J. Behnke[6]はサラマオマスの副模式標本（Stanford大学標本番号 SU 23059）について検討した結果，Jordan & Oshima[3]の原記載にはない新しい特徴すなわち口腔内に基鰓骨歯 Basibranchial teeth を認め，当該標本に関するかぎりではこのマスは *Salmo* 属とみなすべきであると主張した。Behnkeはさらに現存する大甲溪産マスについても形態学的な検討を加えたうえ，その脊椎骨数，胸鰭條数，尻鰭條数などが典型的な日本産ヤマメと比較すると著しく少ない理由から，現存する大甲溪産マスはヤマメの別亜種とみなすべきであると考えた。

因みにJordan & Oshima[3]の完模式標本は現在のところ行方不明となつている。

安江は1970年2月，大甲溪源流にあたる次高山（現名，雪山）から流下するスケラン溪を探査したがサラマオマスの採捕に失敗したので，かつて上野益三教授によつて採捕された京大理学部大津臨湖実験所標本と淡水魚保護協会理事長木村英造採捕標本について外部形態を観察したところ，サラマオマスの背上および体側に散在するパーマーク以外の小黒点の数が日本産ヤマメと比較して著しく少ない事実に気がついた。しかしこの特徴については1938年すでに中村廣司[7]，與儀・中村[8]により指摘されている。中村らはこのほか鰭條数の少ないこと，体高が高いこと，頭部前端の形状をやや異にするなどの諸点から日本産ヤマメとは明瞭な形態的差異が認められることを報告した。

現在世界における陸封性サケ科魚類の自然分布の最南限はメキシコ，El Salto 北緯 23°43′であるが[9]，サラマオマスの南限とおもわれる合歡山の位置は東経 121°15′，北緯 24°10′を示めすから世界第2の分布南限ということになる。　最後に結論として現存する台湾のサラマオマスについては日本列島産ヤマメとpopulationの交流も考えられず，地理的にも隔離されているので，演者は中村[7]Behnke[6]らが主張する理由を支持してヤマメの別亜種となすべきであると考える。

引用文献―(1) 青木（1917），台湾水産雑誌，23号，51-54；(2) ―（1917），水産研究誌，12巻，305-306；(3) Jordan & Oshima (1919), Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. vol. 71, 122-124；(4) 前記文献掲載号配布日付は同誌編集者の告示によると1919年9月11日と明記．(5) 大島（1919），台湾農事報，13巻，350-352；(6) Behnke, R. J., T. P. Koh & P. R. Needham (1962), Copeia, 1962, No. 2, 400-407；(7) 中村廣司（1938），台湾水産雑誌，276号，15-22；(8) 與儀喜宣・中村廣司（1938），台湾総督府天然紀念物調査報告，5輯，1-19；(9) Needham, P. R. & R. Gard (1959), Univ. Calif. Publ. Zool. vol. 67, 1-108 (p. 9).

［本研究は昭和44年度文部省海外学術調査費による］

日本陸水学会第39回大会講演要旨集（1974年9月東京）P. 52

台湾博物学会会報，40号，10-11；(7) Behnke, K. J. (1957), Japan. Journ. Ichthy., vol. 1, 151-152；(8) ——, T. P. Koh & P. K. Needham (1962), Copeia, 1962, No. 2, 400-407；(9) 中村廣司 (1938)，台湾水産雑誌，27号，15-22；(10) 與儀喜宣・中村廣司 (1938)，台湾總督府史蹟名勝天然紀念物調査報告，第5輯，1-19；(11) Needham, P. R. & R. Gard (1959), Univ. Calif. Publ. Zool. vol. 67, p. 9.

謝辞　本研究に関し便宜供與を賜った淡水魚保護協会木村英造氏，北海道さけ・ます孵化場匹田豊彦博士，九州大學水産學教室木村清朗博士，鳥取県早栗養鱒場長早栗操氏，京都大學大津臨湖実験所，Colorado大學 R. J. Behnke博士の諸氏及諸機関に謝意を表す。

Table No. 1 作製の資料：

※ 既發表の青木 (1917), Jordan & Oshima (1919), Jordan & Snyder (1902), Oshima (1920), Jordan & McGregor (1925), 大島 (1934), 大島 (1935), 與儀・中村 (1938), 中村 (1938), 大島 (1957), 鄧 (1959), Okada (1960), Hikita (1962), Behnke et al. (1962), 匹田 (未發表) 等の資料から統計處理を行った。

Table No.I

The Comparative Difference of Certain Meristic Characters found in the Japanese(Oncorhynchus masou) and Formosan (Oncorhynchus masou subsp.) Trouts.

Vertebrates	N	mean	S.D.	S.E.	V.C.	range
Formosan str.	7	61.71	0.76	0.29	1.23%	61~63
Japanese str.	81	64.75	1.13	0.12	1.74	63~69

Pectoral Fin Rays	N	mean	S.D.	S.E.	V.C.	range
Formosan str.	84	13.13	0.40	0.04	3.08%	9~15
Japanese str.	162	14.42	0.85	0.07	5.93	12~17

Anal Fin Rays	N	mean	S.D.	S.E.	V.C.	range
Formosan str.	17	12.24	0.90	0.22	7.39%	11~14
Japanese str.	169	14.57	1.28	0.10	8.75	12~18

Table No.2

The Comparative Difference of the numbers of Small Black Spots on the Left Side above the Lateral Line between The Japanese and Formosan Trouts.

Locality	N	Mean	S.D.	S.E.	V.C.	Range
Japan.strain	23	78.I3	30.I6	6.29	38.60%	23 - I36
Formosan strain	8	2I.88	6.I5	2.I7	28.I2	II - 3I

MARUZEN 53

Fig. No. 1

The Comparative Difference of Certain Meristic Characters found in the Japanese and Formosan Trouts.

Locality	N	number of vertebrates: 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70
Formosan strain	7	
Japanese strain	81	

Locality	N	number of pectoral fin rays: 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18
Formosan strain	84	
Japanese strain	162	

Locality	N	number of anal fin rays: 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20
Formosan strain	17	
Japanese strain	169	

Fig. No. 2

The Comparative Difference of the numbers of Small Black Spots on the left side above the Lateral Line between the Japanese and Formosan Trouts.

Locality	number of small black spots: 0 50 100
Japanese strain (N=23)	
Formosan strain (N=8)	

MARUZEN 53

Fig. No. 3

A: 本州産ヤマメ

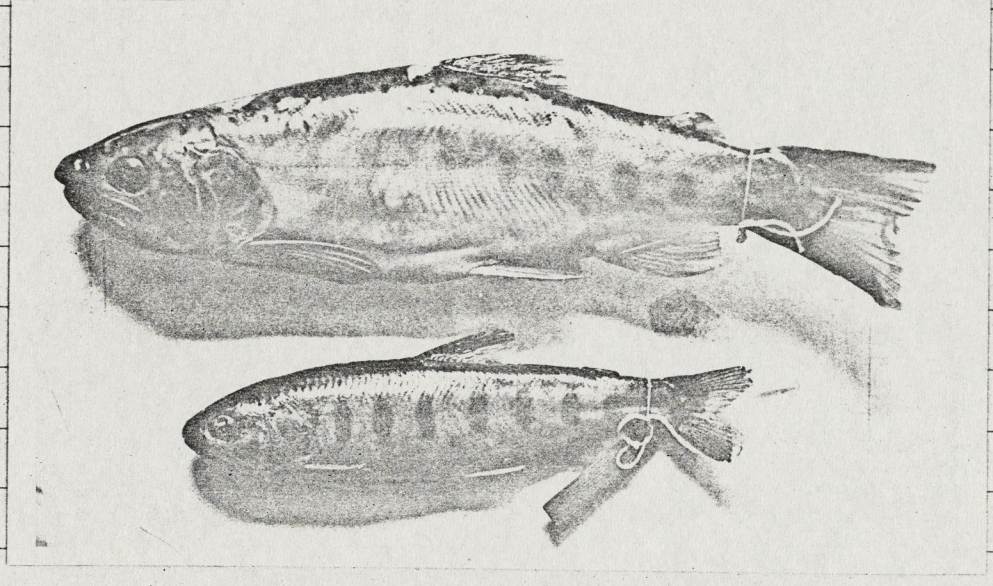
石川県牛取川, 1965年安江採捕.

B: 大甲溪産サラマオマス

台湾省台中県和平郷環山, 大甲溪支流スケラン溪産, 1969年木村採捕.

Comparison of the spotting coloration between the Japanese(A) and Formosan(B) trouts. Photo.Y.Yasue

Fig. No. 4

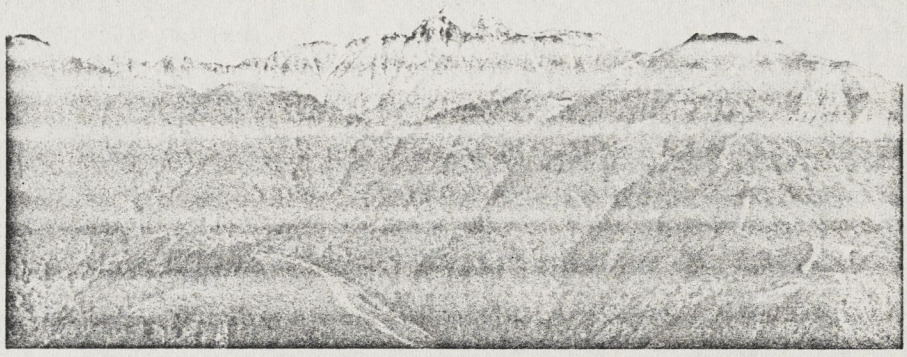


大甲溪産 サラマオマス (九州大学水産学教室標本)

上: 全長 20.5 cm. 下: 全長 15.0 cm.

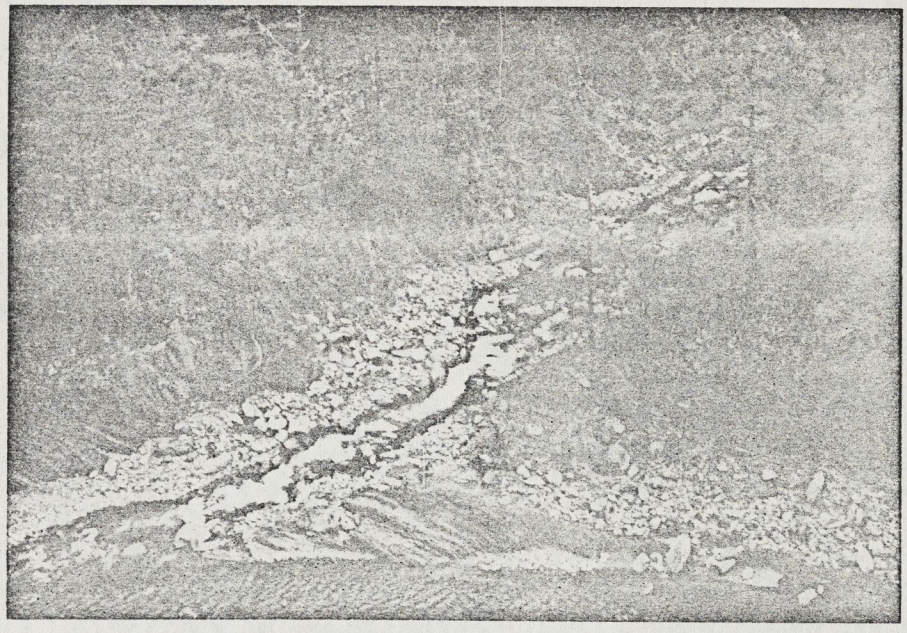
The Saramao Trout of the Ta Chia Chi River, Formosa.

MARUZEN 53



次高山 Mt. Hsuehshan, 3884m.
(Photo.Y.Yasue,Feb.1970.)

Fig. No.5



The junction of the Sukeran valley and
the Upper Ta Chia Chi river.
(Photo. Y.Yasue,Feb.1970.)

Fig. No.6

MARUZEN 53

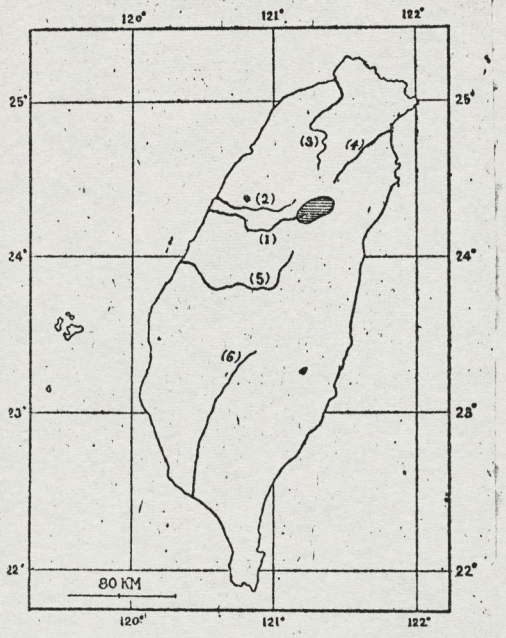


Fig. 16. The principal rivers of Formosa and the distribution of *Oncorhynchus masou*.

(I) Daikōkei; (2) Daian-kei; (3) Taikokan-kei (Tansui-gawa); (4) Giran-Dakusui-kei; (5) Dakusui-kei; (6) Minami-Sharisen-kei (Shimo-Tansui-kei).

Fig. No. 7

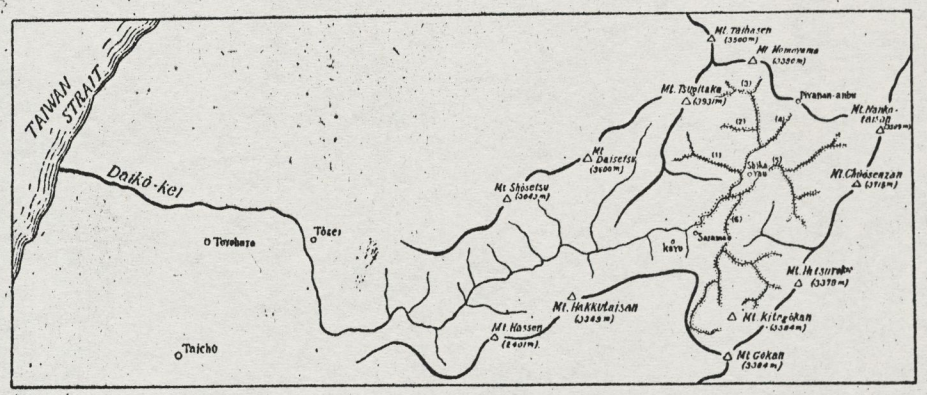


Fig. 17. The river-course of the Daikō-kei. The areas in which trout are distributed are dotted.

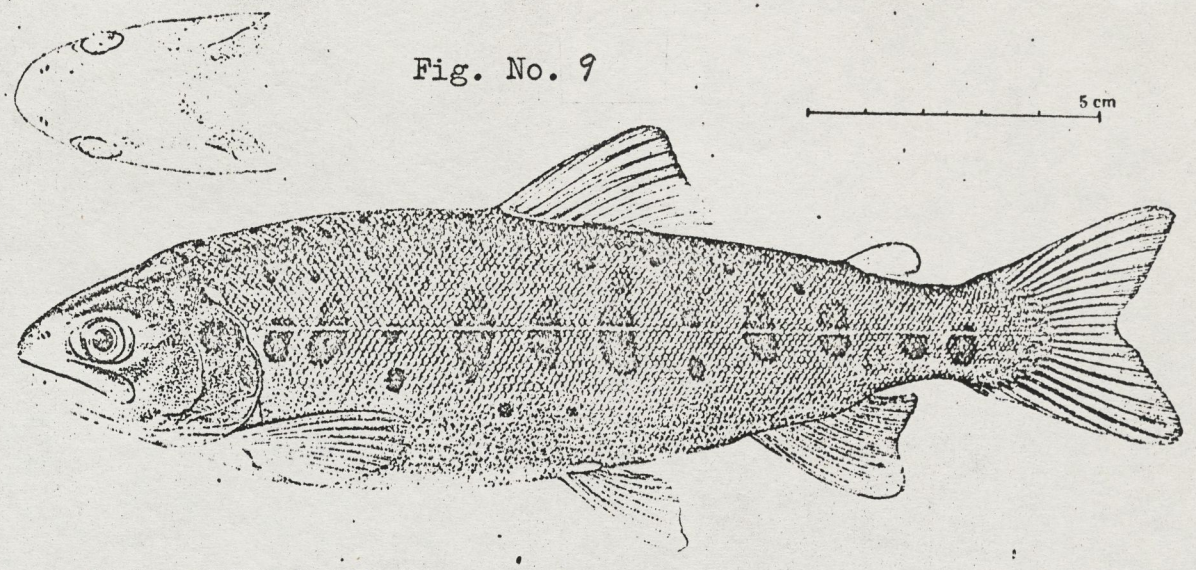
(1) Sukairan-kei; (2) Shirasetsu-kei; (3) Kiawan-kei; (4) Kaunu-kei; (5) Shiragan-kei; (6) Taboku-kei.

Fig. No. 8

(12)

與儀喜宣・中村廣司「台湾高地産鱒さらまおます」昭和十三年六月。より

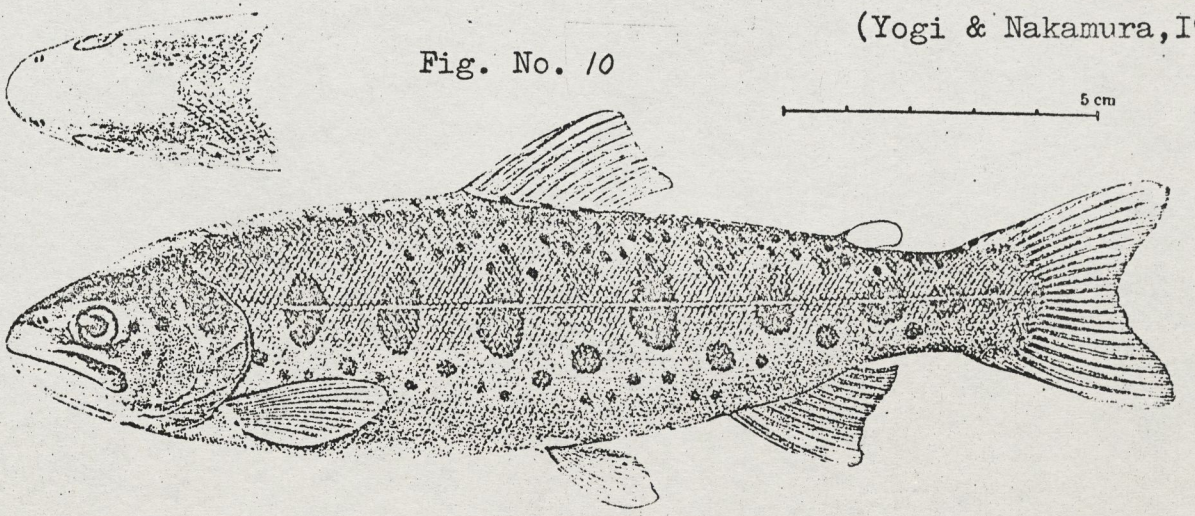
Fig. No. 9



第1圖。 大甲溪産ノ鱒 *Onchorhynchus masou* (BREVOORT)。

(Yogi & Nakamura, 1938)

Fig. No. 10



第2圖。 北海道鹿千歳鮭鱒孵化場ニテ人工孵化セル櫻鱒 *Onchorhynchus masou* (BREVOORT) ノ稚魚。

With the Compliments to Dr. Behnke

April, 1975.

台湾マスに関する文献集

安江安宣編

A Bibliography of the Formosan Trout.

Edited by Y. Yasue

(Okayama University)

* * * * * * * * * * * * * * * *

1917

青木赳雄：台湾にも鱒を産す（豫報）. 台湾水産雑誌, 23号, 51-54. 表1.

青木赳雄：台湾にて鱒の發見. 台湾博物学会報. 32号, 138. 寫真図版第3版（台湾産鱒）.

青木赳雄：台湾にも鱒の1種を産す（豫報）. 水産研究誌, 12巻12号, 305-306. 寫真図版1.

1919

青木赳雄：本島産鱒の學名決定す.
台湾水産雑誌, 40号, 41-42.
[Salmo saramao Jordan & Oshima p.42]

MARUZEN 53

1919

青木赳雄：台湾鱒學名決定（漢文）. 台湾水産雑誌, 41号, 漢文欄 7-8.
[Salmo saramao Jordan & Oshima]

大島正滿：台湾産鱒の1新種に就て. 台湾博物学会報, 40号, 10-11. [Salmo saramao, サラマオマス] 6月1日發行.

大島正滿：台湾に産する鱒の1新種に就て. 台湾農事報, 13巻(6号), 350-352. 図版a.b. [Salmo saramao サラマオマス] (Distributed 1st, June, 1919.)

Jordan, D.S. & M. Oshima: Salmo formosanus, a new Trout from the mountain streams of Formosa.
Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.. Vol. 7I, I22-I24. Pl. I.
(Distributed 11th, Sept. 1919)

1920

Oshima, M.: Notes on freshwater fishes of Formosa with descriptions of new genera and species.
Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. Vol. 72, I20-I35.
(Salmo formosanus, I20-I2I.)

1923

大島正滿：台湾産淡水魚の分布を論じ併せて台湾と附近各地との地理的関係に及ぶ. 動物学雑誌 35巻 1-49. [Salmo formosanus, サラマヲマス p.11]

MARUZEN 53

1925

Jordan, D.S. & E.A.McGregor: Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. Family Salmonidae. Mem.Carn.Mus., Vol.10, No.2, 122-146.

[Oncorhynchus formosanus (Jordan & Oshima) p.133]

1929

大島正満：ヤマメ及びアマゴの系統並びに生活史に関する二，三の知見．自然科学（改造社），4巻13号，129-150．

[サラマオマスと命名したものはアマゴであると思う．．p.150]

1930

大島正満：ヤマメ及びアマゴの分布境界線に就いて．地理学評論，6巻（7号），1186-1208．

[台湾の鱒と琵琶鱒の学名，1203-1204]

Oncorhynchus formosanus (Jordan & Oshima).

1934

Dymond, J.R. & V.D.Vladykov: The distribution and relationship of the salmonoid fishes of North America and North Asia. Proc.5th Pac.Sci.Congr. (Canada) 1933. Vol.5, 3741-3750.
(The so-called trout of Formosa has now been shown to belong to Oncorhynchus.)

Oshima, M.: Life history and distribution of the freshwater salmons found in the waters of Japan. Proc. 5th Pac. Sci.Congr.(Canada) 1933. Vol.5, 3751-3773.

MARUZEN 53

1934

鹿野忠雄：台湾山地に棲息するサラマヲマスと其の古地理學的意義．日本學術協会報告，10巻(4号)，1012－1016．

大島正満：氷河問題に関する生物學的寄與．植物及動物，2巻(10号)，1657－1664．

青木赳雄：台湾産の珍魚の話．台湾時報，177号．7－10．［高山鱒(蕃語グウンバン) 9-10］

1935

堀川安市：台湾の動物．東洋協会「東洋」，38年9号，203－209．［次高鱒 206－207］

大島正満：タイヤルは招く．大阪朝日新聞，昭和10年8月26日，9月6日．(田中梓教授切抜帖より)．

堀川安市・中村廣司：サラマオ鱒調査紀行．台湾時報，191号，81－87．

大島正満：大甲溪に鱒を探る．科學知識，15巻(12号)，684－687．寫眞5．

大島正満：タイヤルは招く．第1書房刊，東京，136頁．(成魚を次高鱒，稚魚を次高ヤマメと命名)

MARUZEN 53

1936

大島正満：大甲溪の鱒に関する生態学的研究．植物及動物，4巻(2号)，337－349．

大島正満：櫻鱒並びに琵琶鱒の學名に就て．鮭鱒彙報，8号29号，7－17．

上野益三：第2回台湾陸水踏査概報，陸水學雑誌，6巻，33－47．
[台湾鱒(ヤマメ)と寄生線虫，p45．]

上野益三：台湾陸水の特徴．科學，6巻，8－9．

1937

上野益三：台湾大甲溪の鱒の食性と寄生蟲．台湾博物學会報，27巻166号，153－159．

[サラマオマス Oncorhynchus formosanus の消化管中に北海道産マス類に寄生する同種の線虫 Metabronema salvelini が多数寄生]

1938

中村廣司：大甲溪産の鱒に就いて．台湾水産雑誌，276号，15－22．[Oncorhynchus masou

與儀喜宣・中村廣司：台湾島地産鱒(さらまおます)．台湾總督府天然記念物調査報告，5輯，19pp．figs 13．

MARUZEN 53

1940

Kano,T. : Zoogeographical Studies of the Tsugitaka Mountains of Formosa. Tokyo,I45pp.
("On the occurrence of Oncorhynchus masou in the mountains." 86-90.)

大島正満：脊椎動物大系「魚」，東京三省堂 661 pp.
[次高鱒 p. 249, 251]

1948

X Berg,L.S. : Ryby Presnykh Vod SSSR i
(Akad.nauk.,Fauna SSSR,No.27,I:466pp.)

[Oncorhynchus masu formosanus]

1950

Miller,R.R. : Notes on the cutthroat and rainbow trouts with the description of a new species from the Gila river,New Mexico.
Occas.Pap.Mus.Zool.Univ.Mich.No.529,43pp,Pl.I.
(Oncorhynchus formosanum p.33)

1955

Kobayashi,H. (I955): Comparative Studies of the Scales in Japanese Freshwater Fishes,with Special Reference to Phylogeny and Evolution.(IV)
Japan.Journ.Ichthy.Vol.4,64-75.
(Scale of "Saramao masu" are just the same as those of "Yamame" found in Japan.)p.68.

MARUZEN 53

1957

大島正満：九州に於けるヤマメとアマゴの分布.
動物学雑誌，66巻(1号)，21－23.
[台湾鱒 p.22]

大島正満：櫻鱒と琵琶鱒，79 pp. 札幌，楡書房.
[台湾鱒に関する研究，25－38]

1958

鄧火土：記台湾鱒的形態和生態. 中国水産，72期
19－21. [Oncorhynchus masou (Brevoort)].

1959

Behnke,R.J.: A notes on Oncorhynchus formosanum and Onchorhynchus masou. Japan.Journ.Ichth. Vol.7, 151-152.

鄧火土：台湾高地産陸封鮭魚的形態與生態.
台湾省水産試験所試験報告，5号，77－82.
表3，図5. [Oncorhynchus masou (Brevoort)]

1962

Behnke,R.J.,Ting Pong Koh,P.R.Needham: Status of the land-locked salmonid fishes of Formosa with a review of Oncorhynchus masou (Brevoort). Copeia,1962,No.2, 400-407.

MARUZEN 53

1963

Vladykov,V.D.: A review of Salmonid Genera and their broad geographical distribution. Trans.Roy.Soc. Canada. 4 ser.Vol.1,459-504.

× 楊鴻嘉：論養殖高山鱒與虹鱒孰爲有利. 漁業論壇，21期.

新田雅一（天子山人）：あまごモノローグ・台湾鱒ブンバンに就いて. 釣の友，149号，72－74. 図2.

1965

松原喜代松・落合 明： 魚類學（下） 958 pp.
［サラマオマス p.488］

1967

吉田 裕： マスについて. 木曽三川河口資源調査報告，4巻下，1397－1406.
［大甲溪ヤマベ熟雄 p.1397］

1968

吉安克彦：アマゴ，ビワマスと関連魚類の一考察. 釣の友，213号，38－47. 原色 Pl.2. fig.5
［タイワンマスの系統樹横式図］

MARUZEN 53

1969

吉安克彦：日本在来イワナ属と関連魚類．
釣の友，221号，74-84．図版2．
［タイワンマスの鱗相，80-81］

楊鴻嘉：台湾重要淡水魚．台湾農業，5巻3期
142-158．［石川氏鮭魚（擬称）Oncorhynchus masou
f. ishikawae Jordan & McGregor．図18，153-154］

赤塚邦夫：台湾紀行，その1，大甲溪のヤマメ．関西の
フリ，6巻1号，70-74．

加藤八州：台湾の魚，その1幻の魚．釣の友，216号
140-143．

木村英造（紀州落釣）：ついに幻の魚を捉えた―台湾
ヤマメ探索紀行．釣の友，219号，142-146．fig.4
［大甲溪源流スケラン溪にて採捕］

1973

吉安克彦：ビワマス属とサケ属．釣の友，272号124-126．
［Oncorhynchus masou タイワンマス型］

1974

安江安宣：台湾大甲溪産サラマオマスの本態
について．日本陸水学会第39回大会講演要旨集，
p.52（Behnke, 1962の説に賛同し学名は Oncorhychus
masou Sub. Sp. とす）

MARUZEN 53

追補文献: (Supplement)

1) 田中茂穂(1936):「日本の魚類」大日本図書,東京,334頁.[大甲溪のヤマメ,70-71p.]

2) Okada,Y.(1960):Studies on the freshwater fishes of Japan, II.Special Part. Journ.Fac.Fish.Pref. Univ.Mie,Vol.4(No.2),267-588. (p.318)
("Yamame" is found in the upper river of Daikokei Formosa,1700 meter above the sea level.--")

3) 小林久雄(1936): 日本産鮭鱒類の寄生虫. 鮭鱒彙報 第8号29号,18-25.
[Cystidicola salvelini (Fujita), C. iwana Fujita が台湾鱒の腸からも採集せられた. p.21]

4) 鹿野忠雄(1928): 次高山(シルヴィヤ山). 山岳, 22号(3号),374-394.
[サラマオマス p.377]

5) Neave,F.(1958): The origin and speciation of Oncorhynchus. Trans.Roy.Soc.Canada,Vol.52,Ser.3,25-39.
(the description of a freshwater form of Oncorhynchus as "Salmo formosanus" by Jordan & Oshima. p.26,28.)

6) 田中茂穂(1921): 日本魚学,上巻. 裳華房,東京. 482頁 (たいわんやまめ,p285).

7) 小林久雄(1950): 魚の生物学. 富山房,東京. 191頁.
[俗にサラマオマスとよばれ,この地は世界中のサケ・マス類分布の南の限界! p.185]

MARUZEN 53

8) 富田芳郎(1972):台湾地形発達史の研究
古今書院,東京.370頁.
(第9章 大甲溪水系 75~94(第7項). サラマオ鱒
Oncorhynchus formosanus)

9) 西村三郎(1974): 日本海の成立. 築地書館,
東京. 227頁. (p.201, 大島1934a, 1934bの説を引用
アマゴ,サクラマスの分布と氷期における朝鮮海峡の南開
との関係を論ず).

10) 国分直一(1975): 海上の道—海流・季節風・動物
をめぐって. えとのす(Ethnos in Asia) No.2, 21-33.
(p.28; 大甲溪上流に隔離されている北方型のマスは氷河の
遺物とされているが,ヴュルム氷期に海峡(朝鮮)が陸化
していた時期にはマスの廻遊(台湾)は考えうれなかったはず
であることを指摘).

以上 64編.

* * * * * * * * * * *

MARUZEN 53

謹呈 Dr. R. Behnke.

筆者.

魚類学雑誌 別冊

21 巻 4 号 : 198-202, figs. 1-3. 1975 年 3 月 15 日

琵琶湖水系に生息する特殊斑紋のイワナ *Salvelinus leucomaenis*

武田 恵三

On the Char *Salvelinus leucomaenis* with Atypical Color Patterns in Lake Biwa Tributaries

Keizou Takeda

Japanese Journal of Ichthyology
Vol. 21, No. 4. 1975

魚類学雑誌
21巻4号 1975年

琵琶湖水系に生息する特殊斑紋のイワナ *Salvelinus leucomaenis*

武田　恵三

(1973年12月11日受領)

On the Char *Salvelinus leucomaenis* with Atypical Color Patterns in Lake Biwa Tributaries

Keizou Takeda

In Ōnaga-tani (Fig. 1. B) and Sutani River (Fig. 1. C) in the upper reaches of Ane River and Echi River of Lake Biwa water system, the author collected specimens which seem to be the char, *Salvelinus leucomaenis* having zigzag marks, instead of parr-marks, on their body side. Since such specimens are not known, the author describes their form (Table 1), localities, and habitats.

Specimens with atypical color patterns may be variation of *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), and not hybrids between other salmonids and the char. Japanese name "nagaremon-iwana" is proposed for these variants.

(1991, Kuwamachi, Ueno-shi, Mie Prefecture, 518, Japan)

琵琶湖に注ぐ姉川と愛知川の上流域で，淡水魚類の分布を調べたところ，普通のイワナ *Salvelinus leucomaenis* Pallas のほかに，体側に虫喰模様をもつが，小判状パーマークが全くない，イワナと思われる個体を採集した．本州のイワナ類の斑紋と体色は極めて変異にとむことはよく知らてているが（大島，1961；稲村・中村，1962；今西，1967），このような特殊斑紋のものについては，天然ではまだ知られていないので，これらの形態と採集場所などについて簡単に報告する．

この報告で取り扱った特殊斑紋の標本は，1972年と1973年に，滋賀県坂田郡伊吹町地先の姉川源流の大長谷(Fig. 1. B) および同県神崎郡永源寺町地先の愛知川の支流須谷川 (Fig. 1. C) で，主として釣により採集した．

大長谷の特殊斑紋個体について

形態　大長谷で得た特殊斑紋の個体10尾（全長145～309 mm；♀5，♂4，性別不明1）の諸形態を調査したところ普通のイワナと差はなかった．

生時には背部は暗褐色で，背面には淡色の斑点が散在するが，大型の個体では不明瞭．体側の地色は淡橙色ないしクリーム色を呈し，パーマークは全く認められない．しかし体側には細長く不規則に屈曲分岐した暗褐色の斑紋がみられる．この斑紋の幅は通常，眼径より狭く，大型の個体ではその輪郭が少し不明瞭になる．また，個体によっては側線の下方に橙色の斑点がみられる．どの鰭も淡褐色で斑紋は認められない．胸鰭，腹鰭および臀鰭の前縁は乳白色で，尾鰭の上，下縁は橙色に縁どられる．

これらの標本の諸測定値，変異の幅と平均値をTable 1 に示した．

採集場所　上に述べた特殊斑紋の個所を採集した大長谷は，滋賀，岐阜両県境の山（海抜約 1200 m）から流下して，姉川本流に注ぐ流程約 1.5 km のかなり傾斜の急な渓流である (Fig. 1. B)．この谷には姉川との合流点より 100 m 程上流に，落差 2 m 余りの小さな滝がある．特殊斑紋の個体は1例を除き，すべてこの滝より上流で採集された（総採集尾数 39 尾，そのうち29尾は観察後放流）．筆者はこの場所で普通のイワナを採集したことはこれまでなかった．滝より下流と合流点付近の本，支流では普通のイワナが釣れ，特殊斑紋のものはまれであった．例えば 1972年 4月1日から 1973 年 9 月 30 日の間に 10回の調査を行ない，約 150尾のイワナを得たが，特殊斑紋の個体は滝のすぐ下流で釣った1尾のみであった．

このように大長谷では，両者は滝を境にして，すみ

Table 1. Counts and measurements of *Salvelinus leucomaenis*.

		Atypically speckled char		Ordinary char	
		Ōnaga-tani 10 specimens	Sutani R. 6 specimens	Ane R. 10 specimens	Sutani R. 6 specimens
Total length (mm)		145～309 mm	105～218 mm	160～290 mm	127～220 mm
Body length (mm)		125～274	85～197	142～271	107～197
% to body length	Body depth (%) ($\bar{x}$±standard deviation)	20.3～22.4% (21.3± 0.7)	19.4～22.5% (21.4± 1.1)	19.5～22.6% (21.2± 0.9)	19.6～25.4% (22.7± 1.7)
	Head length	23.4～28.8 (25.5± 1.8)	24.0～27.3 (25.9± 1.3)	21.5～28.8 (25.8± 2.4)	24.6～27.4 (26.0± 1.3)
	Snout length	5.8～ 7.7 (7.1± 0.6)	6.3～ 7.9 (7.2± 0.7)	6.4～ 7.8 (7.1± 0.4)	5.4～ 8.4 (7.1± 0.9)
	Diameter of eye	3.9～ 4.9 (4.5± 0.3)	4.7～ 5.9 (5.1± 0.5)	4.0～ 4.9 (4.5± 0.3)	4.5～ 5.2 (4.9± 0.2)
	Upper jaw length	13.9～16.7 (15.4± 1.1)	12.2～14.7 (13.4±1.0)	12.1～19.9 (15.5± 2.8)	12.3～16.2 (14.0± 1.3)
Dorsal fin rays ($\bar{x}$±standard deviation)		11, 12 (11.3± 0.45)	11, 12 (11.6± 0.49)	11, 12 (11.6± 0.49)	11, 12 (11.7± 0.47)
Anal fin rays		9 (9.0± 0)	9 (9.0± 0)	9 (9.0± 0)	9, 10 (9.2± 0.4)
Pored scales on lateral line		112～128 (119.9± 6.0)	117～121 (119.3± 1.7)	115～126 (121.9± 4.2)	113～126 (120.0± 4.8)
Scales on one row above lateral line		210～220 (215.0± 4.1)	200～210 (205.0± 4.08)	210～220 (214.3± 4.2)	200～210 (206.0± 3.7)
Gill-rakers		13, 14 (13.3± 0.5)	12, 13 (12.2± 0.4)	13, 14 (13.3± 0.5)	12～14 (12.7± 0.5)
Pyloric caeca		18～ 22 (19.7～ 1.4)	17～ 20 (18.8± 1.5)	18～22 (19.7± 1.6)	17～20 (18.5± 1.3)
Sexuality		♀5+♂4+?1	♀3+♂2+?1	♀6+♂4	♀3+♂3

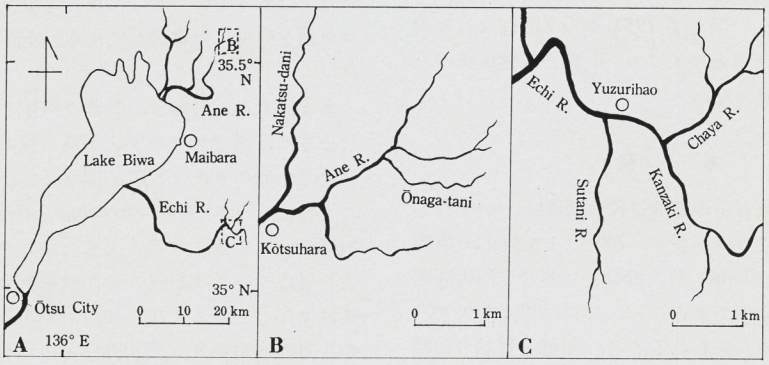


Fig. 1. (A) A map showing the locations of Ane River and Echi River in Shiga Prefecture.
(B) A map showing the locations of Ōnaga-tani, a branch valley on the upper reaches of Ane River. In Ōnaga-tani live atypical char (Fig. 2) and in the surrounding area live ordinary char.
(C) A map showing the location of Sutani River, a branch stream in the upper reaches of Echi Riverr. In Sutani River, atypical char (two lower fishes in Fig. 3) and ordinary char (the upper fish in Fig. 3) live together.

場を異にしているように思われた．また，筆者はこの大長谷とその付近の姉川本，支流で，両者の中間型や他のサケマス類をまだ採集，確認したことはない．なお，アマゴ *Oncorhynchus rhodurus* Jordan et McGregor の生息域は，大長谷，姉川合流点より約 2.3 km 下流の甲津原あたりまでである (Fig. 1. B).

須谷川の特殊斑紋個体について

形態　須谷川で採集した特殊斑紋の標本 6 尾 (全長 105～218 mm; ♀3, ♂2, 性別不明 1) について，その形態上の特徴と測定値 (Table 1) をみると，いずれも前述の大長谷の標本とは明確には区別し難く．体側の暗色斑紋の形状や色調なども，互いによく似ている．しかし須谷川の標本では大長谷のものよりも斑紋はまばらでその幅がやや広く (Fig. 3, 下 2 尾) 縦列鱗数，鰓耙数および幽門垂数の平均値が，わずかに小さい傾向が伺われた (Table 1)．その他，鋤骨と口蓋骨の両隆起部の配列にみられる特徴は，両者間において差異は認められなかった．

採集場所　須谷川は銚子ケロ (海抜 1077 m) に源を発し，3 km 程北へ流れて愛知川に注ぐ渓流で (Fig. 1. C)，イワナは合流点より 0.7～2.3 km 上流の区域にみられる．合流点近くには池田養鱒場があり．その付近には放流されたアマゴとニジマス *Salmo gairdneri* Richardson がすむが，前記のイワナ域にはこれらの姿はみられない．この渓流では大長谷の場合と異なり，特殊斑紋の個体は普通のイワナと共にすみ，その数も少ないようである．例えば 1973 年の 9 回行なった調査の際に，筆者は普通のイワナ 70 尾と異常斑紋のもの 6 尾を得たに過ぎない．

考　察

大長谷および須谷川の特殊斑紋の個体は，いずれもサケ科としては縦列鱗が多く，200 以上を数え，幽門垂が少ないこと (Table 1)，鋤骨と口蓋骨の両隆起部の配列が「M」字型であること，体には黒点を欠き，背部に淡色の斑点がみられること，対鰭と臀鰭の前縁が白いことなど，典型的なイワナ属の特徴を備えているといえよう．

筆者が姉川および須谷川で得た普通のイワナはともに，その体色斑紋から大島 (1961) によるヤマトイワナ *Salvelinus japonicus*，稲村・中村 (1962) による E 型に最も近いと思われた．これらのイワナの標本と今回報告した特殊斑紋の個体について，形態的な特徴を比較してみると，後者の体側にはパーマークが全くないかわりに虫喰模様がみられるが，その他，体色，斑紋，体の各部比や計数値など両者を分かつような差異は認め難い (Figs. 2, 3; Table 1)．また，大長谷の特殊斑紋の個体は須谷川の異常斑紋のものに較べて，縦列鱗，鰓耙および幽門垂の数の平均値が僅かに多いことはすでに述べた．これと同じ傾向の差異は，両水系で得た普通のイワナの間にも認められ，前記の特徴の平均値の差の値も，V 斑紋の個体の場合とほとんど違わない (Table 1).特殊

したがって，今回報告した大長谷と須谷川の特殊斑紋を有する個体は，いずれも分類学的には姉川と愛知川にすむ普通のイワナと極めて近縁で，恐らく同じ種類に属する斑紋の異型であろうと考えられる．

一方，イワナ属を親としたサケ科の種間および属間の交雑により，多様な形状の斑紋をもつ F_1 が生ずることが知られている (早栗，1936; Inaba, 1953; Suzuki and Fukuda, 1973)．組み合せによっては，両親の正常交配の場合よりも F_1 の生残率，成長ともに秀れているといわれる (Suzuki and Fukuda, 1971; 1972)．そして，天然でもサケ科の種間あるいは属間の雑種と思われる標本も報告されている (疋田，1963; Suzuki and Kata, 1966; Honma, 1974)．

今回の特殊斑紋の個体は，形態的にはこれらの天然雑種および Suzuki and Fukuda (1973) による各種の F_1 と異なり，パーマークおよび他種との中間形質と考えられる特徴を全く欠くので，交雑により生じたとは考え難い．次に大長谷と須谷川において，イワナ属と他種との雑種ができる可能性を，検討してみた．

まず，大長谷の場合，筆者の調査によれば，前述したように，普通のイワナと特殊斑紋のものを除けば，アマゴや他のサケマス類を認めたことはなく，またそこまでビワマス *Oncorhynchus rhodurus* Jordan et McGregor が遡上することもなかった．したがって，大長谷については，イワナが他種と天然に交雑する可能性はないといえよう．また，姉川上流漁業協同組合の佐野義知組合長，西川弥助元組合長ほか数氏によると，大長谷付近にはこれまで魚類の放流は，なされたことがないといわれる．さらに，西川氏 (73 才) は，すでに少年時代から，この特殊斑紋の個体が釣られていたと筆者に語られた．そこで，大長谷にすむ特殊斑紋個体は，人工的な雑種が放流，再捕されたものではないであろう．

次に須谷川の場合，その入口に養鱒場があり，その

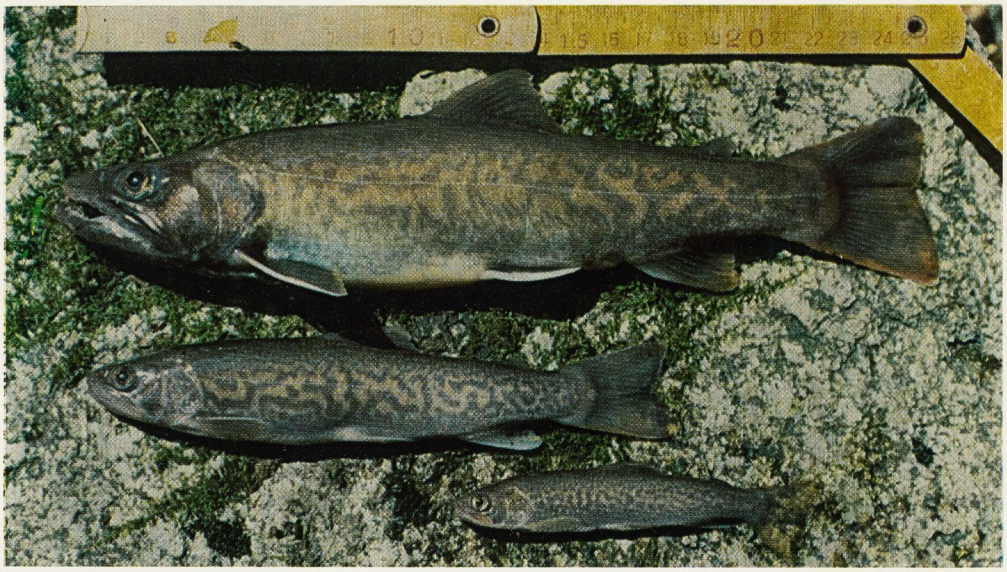


Fig. 2. Atypical char found in Ōnaga-tani. On the side, "nagare" patterns are observable without parr-marks. Photographed on Sep. 20, 1973. Top, male; middle, female; bottom, young.

Fig. 3. Ordinary and atypical char found in Sutani River. In the figure ordinary char (female) is at top, and atypical ones at middle (female) and bottom (youg). Their "nagare" patterns are thicker and more sparsely distributed than those of the fish in Fig. 2. One fish above in Fig. 3 is ordinary char living in the same valley. Photographed on Oct. 10, 1973.

付近にはアマゴとニジマスがすんでいるだけで，この川にはビワマスも遡上しない．イワナは養鱒場より約0.7km上流からみられ，放流された二種と共にすむ区域はほとんどないとはいえ，これらの間における天然交雑の可能性を否定し去ることは難しい．しかし，すでに述べたように，特殊斑紋の個体は，須谷川産と大長谷産について，形態上の区別はほとんどできないので，両者は同じものと考えられる．故に，須谷川のものもやはり，イワナと他種との交雑によって生じたものではないであろう．なお，池田養鱒場の池田留雄氏ほかによると，養鱒場が開設された．1966年以前より，この川に特殊斑紋のものがすんでいたといわれる．

このように，大長谷および須谷川にすむ特殊斑紋の個体は，その形態的特徴，測定値，すみ場付近の魚類相および聞込み調査などから，両河川にすむイワナの異型と推定され，イワナ属と他種との交雑種である可能性は極めて少ないと思われる．

この異型については，筆者はナガレモンイワナという名称が適当と考えている．

辞　謝

本研究を御指導下さった大阪市旭区新森の医師吉安克彦博士，有益なる御助言をいただいた淡水魚保護協会木村英造理事長，並びに九州大学農学部水産学第二講座の木村清朗先生に厚く御礼申し上げる．

引用文献

正田豊彦．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, 2 figs.

Honma, Y. 1974. A specimen of a possible hybrid between *Oncorhynchus masou* and *Salvelinus leucomaenis* from the Ohkura-gawa River, Sado Island. Ann. Rep. Sado Mar. Biol. Stat., Niigata Univ., 4: 1～3, 3 figs.

今西錦司．1967．イワナ属―その日本における分布．今西博士還暦記念論文集，1，自然生態学的研究，3～46, 1 fig.

Inaba, D. 1953. On the breeding and hybridization among the salmonoid fishes, 1. J. Tokyo Univ. Fish., 39 (2): 215～224, 6 figs., 2 pls.

稲村彰郎・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，58～59，65～78，12 figs.

大島正満．1961．日本産イワナに関する研究．鳥獣集報，18 (1): 3～70, 34 figs.

早栗操．1936．鱒類の交雑種について．水産研究，31 (5): 251～258, 3 figs.

Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1971. Survival potential of F_1 hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshw. Fish. Res. Lab., 21 (1): 69～83, 9 figs.

Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1972. Growth and survival of F_1 hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshw. Fish. Res. Lab., 21 (2): 117～138, 15 figs.

Suzuki, R. and Y. Fukuda. 1973. Appearance and numerical characters of F_1 hybrids among salmonid fishes. Ball. Freshw. Fish. Res. Lab., 23 (1): 5～32, 10 figs.

Suzuki, R. and T. Kato. 1966. Hybridization in nature between salmonid fishes, *Salvelinus pluvius*×*Salvelinus fontinalis*. Bull. Freshw. Fish. Res. Lab., 16: 83～90, 1 fig.

(518, 三重県上野市桑町 1991 番地)

PRINTED BY
KOKUSAI BUNKEN INSATSUSHA
SHINJUKU-KU, TOKYO

PAR AVION
航空郵便

Dr. Robert Behnke,
Colorado Cooperative Fishery Unit,
Colorado State University,
Fort Collins, Colorado 80521.
U S A.

S. lewisi Da. Biwa Trib.
– aberrant color – no spots
"mottled"

The freshwater Fish Conservation Association

44 Dōjima-Kitamachi
Kita Ku Osaka Japan.

大阪市北区堂島北町四四の五
楽ビル
財団法人 淡水魚保護協会
電話大阪(三四一)七三二〇番

大分県玖珠盆地産新生代後期淡水魚類化石

上野輝弥・木村清朗・長谷川善和

国立科学博物館専報 第8号 別刷
東京，1975年12月20日

Reprinted from the
MEMOIRS OF THE NATIONAL SCIENCE MUSEUM, No. 8
Tokyo, December 20, 1975

国立科博専報，（8），1975年12月20日

大分県玖珠盆地産新生代後期淡水魚類化石

上野輝弥*・木村清朗**・長谷川善和***

UYENO, Teruya*, Seirô KIMURA**, & Yoshikazu HASEGAWA***: Freshwater Fishes from Late Cenozoic Deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan

I. はじめに

大分県玖珠盆地の九重町野上から魚類や植物の化石が出ることは古くから知られている．それらは古玖珠湖に堆積した珪藻土中に含まれており，双石（なめし）または柴石と呼ばれている団塊に多いが，団塊を作らないものもある．玖珠盆地の地質に関しては，これまでに幾つかの報告があるが，魚化石が学界に紹介された初期のものは吉原重康（1901）福地信世（1904）などと思われ，この中で淡水魚であることが指摘されている．

首藤次男（1953）は玖珠川上流地区に発達する地層群・火山岩類の層序区分を行ない，玖珠層群（Kusu Formation）と名付け，下部より宝泉寺・野上・日出生（ひじう）の三部層に分けた．魚類化石はこの野上部層から産出しており，その時代を更新世初期（I）とした．林（1959）は宝泉寺部層および野上部層よりの植物化石は共通するものが多く，またすべて現生種であるとし，野上部層の中に結核構造をもって産する魚類は *Clupia pallascii* C.V.（ニシン，*Clupea pallasi* VALENCIENNES の誤り一筆者註）で，これは九州には現棲していないので，野上部層は Plio-Pleistocene として差し支えなかろうとある．また，確定されていないが *Esox*？（カワカマス）と思われるものがあるとしている．しかし，これらの種の同定者も標本の所在も明らかでなく，写真等もないので，今のところ再検討出来ない．筆者等の調査した限りでは，玖珠からこれらの魚種の化石は産出していない．珪藻土としての野上層は，*Cyclotella comta*, *Cymbella cistula*, *Stephanodiscus niagarae* などの種が優勢である（林，1959：HONDA, 1967）．また，SiO_2 の量が80%以上を占め，Al_2O_3 は3～4%で，奥双石（おくなめし）・小久保などは埋蔵量も多く，高品位の鉱床をなす（西村，1954）．このように野上部層堆積時代には特に珪藻の繁殖に適した好条件にあったといえるが，魚類化石との関連についてはまだ明らかにされていない．

宮久（1960）および松本（1963）等は火山層序学的研究から玖珠層群を中新世としているが，後述するように魚類化石による更新世初期と言う結論とは一致しない．松本は玖珠層群を上・中・下の三部層に分けたが，魚類化石を産出するのはこの上部層といえる．

本報告では古玖珠湖魚類相の概要と分類学的記載およびそれに導かれた若干の推論を記すにとどめた．しかし，今なお現地の方々のご協力をいただいているので，今後さらに検討をすすめた上で詳細な報告をする予定である．玖珠層群の野上部層からこれまでにヤマメまたはアマゴ，ニゴイ，カワムツ，ヤリタナゴの2科4種の存在が判明した．

* 日本ルーテル神学大学
Nippon Luther Shingaku Daigaku, Tokyo
** 九州大学 農学部 水産学第二講座
Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka
*** 国立科学博物館 地学研究部
Department of Geology, National Science Museum, Tokyo

稿を進めるに当たり調査に研究にご援助と励ましを頂いた九州大学農学部塚原博教授に心からお礼申し上げる．また学術研究上重要な標本を提供あるいは貸与して下さった九重町の梅木一氏，衛藤直喜氏，衛藤有治氏，小野喜美夫氏，佐藤一男氏，佐藤宏八氏，佐藤冨士人氏，佐藤文治氏，手島正八氏，陶山幸助氏，帆足文男氏，宮本智慧磨氏，百田長男氏に感謝の意を表する．白山工業株式会社の高山明紀氏，大分市の西村吉男氏，野矢小学校教諭郷司信義氏，昭和化学本社と瀬島珪藻土工業所の方々，日本大学学生北林栄一氏等からは資料の提供をうけ，また化石産出地一帯の案内あるいは，地質に関する諸種の知見を頂いた．また九重町町長麻生毅氏は調査に際して多くの便宜を計って下さり，黒沼勝造博士は原稿を読み，有益な助言を下さった，ここに記して深甚の謝意を表する次第である．

II. 魚類化石の産出層準について

筆者等は短期間に各地を調査して歩いたため充分な調査ができず，魚類化石の産出地点あるいは層準については白山工業 K.K. の高山明紀氏のご教示によるところが多いことを記しておく．野上層の魚類化石含有層は豊後中村地域では少なくとも三層準認められる．奥双石の衛藤父子等の採掘した上麦の平では二枚の層間異常を示す地層より約 2 m 余下位の珪藻土層中に確実に二層準みられる．上位層は 2 m 弱で，薄いブラックバンドを境にして下位層は 1 m 強の厚さがあり，下位層下底より約 60 cm 下に薄い帯紫色の砂質層がみられる．この帯紫色の持つ意味は不明であるが鍵層として使用できるようである．奥双石旧岩尾産業所有地で北林栄一氏が採集（1974年春）したサケ科の化石は帯紫色の薄層より 160 cm 上の位置にあり，これは，高山氏によれば上麦の平の上位魚類層の下位にくるようである．対岸の中村部落の瀬島珪藻土鉱業所では約 1 m の厚さの砂層をはさんで，上に 1 層，そして下に 2 層の帯紫色砂層がみられる．瀬島珪藻土採掘所の崖では，最下部帯紫色薄砂層より下位の層から魚化石が産出（郷司氏の談話による）し，一部は現場にも保管されている．この層準は奥双石，由里坊地区では最も下位層に当るようである．このことより少なくとも当地域では確実に 3 層～4 層の魚化石包含層がある．最も保存のよい団塊は奥双石地域に集中しているようである．中には全く魚形をした団塊もある．しかし，これらの団塊は平均して産出する訳ではなく，所々に集中的に含まれていると考えられる．

III. 方　　法

魚類の測定方法は主として松原（1955）に従った．コイ科魚類の脊椎骨数にはウェーベル氏器官を形成する 4 個の脊椎骨も含まれている．背鰭および臀鰭鰭条数においては特にことわらぬ限り不分岐鰭条をローマ数字で，分岐鰭条をアラビヤ数字で表わし，他の鰭では総数で表わしてある．

魚類などの化石の含まれる団塊を割るにはかなりの工夫がいるようである．地元の人々の話によると，寒の季節に水につけておいた団塊を夕刻に屋根の上にあげておくと翌朝割れているとか，団塊を風呂をたく際，下の灰の中に入れておき充分熱した時それを取り出して水中に入れると割れるとか，水に浸しておいた団塊を冷凍庫の中に入れておき，水分が凍結した頃取り出してタガネで割るとか，いずれにしても団塊や団塊に浸透した水分の熱による膨張や収縮を利用して割る方法が多く用いられている．

IV. 記　　載

硬骨魚綱　Class Osteichthyes
サケ目　Order Salmoniformes
サケ科　Family Salmonidae
サケ属　Genus **Oncorhynchus**

ヤマメ　**Oncorhynchus** cf. **O. masou** (Brevoort) or　アマゴ **O. rhodurus** Jordan et McGregor
（図版6，A～B；9，A）

標本：衛藤直喜氏 No. 1 の個体（図版6，A）は標準体長 117.5 mm；北林栄一氏の標本は標準体長 148.1 mm；昭和化学本社所蔵の個体は標準体長 288.8 mm で，以上はほとんど完全な個体である．陶山幸助氏の標本（図版1，B）は標準体長 377 mm で吻端と尾部後端の一部を欠くが鱗の配列状況が観察でき，臀鰭，脊椎骨などが明確に数えられる．宮本智慧磨氏の標本（図版9，A）は珪藻土に頭部骨格の一部が印象となっているもので，上下両顎の歯や顎骨が観察される．

これら標本のほか多数の個体を観察することができたが，それらの詳細に関する研究は今後に残されている．

これらの標本がサケ科サケ属の中でヤマメまたはアマゴに同定される根拠としては次のような点があげられる．（1）背鰭は1基で13軟条（痕跡的なものを含む）あり，体のほぼ中央にあること，（2）腹鰭が9軟条で背鰭の直下に位置すること，（3）臀鰭が13軟条（痕跡的なものを含む）であること，（4）腹鰭が下位で中烏口骨の存在を示唆していること，（5）脊椎骨数は腹椎が37個，尾椎が28個，計65個であることで，現生の九州産ヤマメとアマゴの脊椎骨数の範囲内にあること，（6）神経棘，特に脊椎前方の神経棘が細く弱いこと．（7）脊椎骨椎体の表面に深い凹みがなく，数多くの小孔に覆われていること，（8）両顎に鋭い歯があり，前上顎，主上顎骨とも歯を帯びること，（9）歯骨の先端に大型化した歯があること（Vladykov, 1963），（10）肉間骨が発達していること，（11）背鰭前神経間棘の数が多く21本もあること，（12）脊椎後端が上方に曲がり覆尾骨型を呈しており，尾鰭を担う諸骨が癒合しておらず，全体として多いこと，（13）体が細かい円鱗で覆われていること，（14）淡水産であること．

サケ属のヤマメとアマゴは外部形態が酷似するが，生きた個体では体側に朱小点をもつものがアマゴで，

第1表．大分県九重町産サケ属の化石と現生標本の計測値および比率

Table 1. Counts and measurements of fossil and recent specimens of the genus *Oncorhynchus* from Kokonoe-cho, Oita Prefecture.

	Fossil specimens				Recent specimens of *O. rhodurus* from Naruko River (n=3)
	1	2	3	4	
In mm					
total length	355.4		137		172～189
standard length	288.8	377	117.5	148.1	151～162
In percentage of standard length					
body depth	26	26	23	20	24～ 25
head length	33	21	24	26	26～ 27
length of caudal peduncle	11	10			9～ 10
depth of caudal peduncle	11	10	20	10	10
base of dorsal fin		13	12	10	14
base of anal fin	12	14		9	13
Number of					
dorsal fin rays*		13	13	14	12～ 13
anal fin rays*	13	13			13～ 14
pelvic fin rays		9	9	10	9～ 10
lateral line scales		ca. 125			122～131
vertebrae	61	65	64	64	
predorsal interneural spine	21				

The owners of the specimens: no. 1, Showakagaku Tokyo Office; no. 2, K. Suyama; no. 3, N. Etô; no. 4, E. Kitabayashi. *In total number.

ヤマメにはそれがない．西部日本における両者の分布は，ごく概略的にいって，ヤマメは日本海側に注ぐ河川に，アマゴは太平洋岸に注ぐ河川に棲息することが知られている（大島，1957；中村，1963；片山・藤岡，1965）．

化石の産出した玖珠盆地を流れる筑後川の支流，玖珠川では，上流の鳴子川，野上川の支流の平家川においてアマゴの棲息が確認されている（木村，1959）．そして，他の筑後川の支流にはヤマメが棲息している．一方，太平洋側に注ぐ大分川はアマゴの棲息する河川であり，その源流と玖珠川の上流の諸河川の源流とはごく近接している．このアマゴの分布から，地質時代に太平洋側へ流れる河川の上流の一部が地殻変動などにより，筑後川系へ争奪（Stream capture）された可能性が考えられる．しかし，現在のところ争奪の時期と古玖珠湖形成の時期とが明らかでない．したがって，古玖珠湖にどちらの種が生存していたかを推論することは困難な状況にあるので，野上のサケ属の化石はここではヤマメまたはアマゴと同定しておく．古玖珠湖の形成が河川の争奪より古ければ，これらの魚種はヤマメと考えてもさしつかえなかろう．

なお研究の途中まで筆者らが〝ウナギの化石〟と称してきた標本がある（上野・木村，1975）．脊椎骨二十数個からなり，いかにもウナギの形状を思わせる化石であったためであるが，研究が進み脊椎骨の表面が細かい網目模様を呈し，小孔に覆われている点に気が付き，この標本はウナギのものではなくサケ科のものであることが判明した．

コイ目　Order Cypriniformes

コイ科　Family Cyprinidae

3種のコイ科魚類が認められた．コイ科の化石には科の特徴として次のような形質のいくつかが観察された．（1）腹鰭が背鰭下附近に位置すること，（2）胸鰭の位置が低いこと，（3）尾鰭の分岐鰭条数が17本であること，（4）円鱗に覆われていること，（5）上下両顎に歯がないこと，（6）コイ科特有の咽頭歯を保持すること，（7）最前方の脊椎骨4個がウェーベル氏器官を形成していること，（8）肉間骨がよく発達していること，（9）鰓条骨が3本であること．

ニゴイ属　Genus **Hemibarbus**

ニゴイ　**Hemibarbus barbus** Temminck et Schlegel

（図版7，A；8，A，D；9，B～E）

供試標本：衛藤直喜氏の標準体長279 mmの個体（昭和49年春に麦の平で採集されたもの，図版7，A；8，D）；佐藤冨士人氏の標準体長 270 mm の個体（図版8，A．片側は九重町役場町長室に保存されている）；国立科学博物館 PV 15308（衛藤直喜氏寄贈）標準体長 418 mm の個体（図版9，C～E）；小野喜美夫氏の標準体長 304 mm と 241 mm の個体；佐藤宏八氏の標準体長 311 mm の個体．

これらの標本がニゴイと同定される根拠として次のような形質が観察される．（1）背鰭が一基で9～11鰭条からなり（前縁の短鰭条を含む），体の中央部よりわずかに前方に位置すること，（2）背鰭の第1分岐鰭条の直前にある鰭条が太く棘状を呈しており，その先端のみが節状になって軟条型になっていること（図版9，B），（3）臀鰭が8～9条からなり（短鰭条を含む）腹鰭と尾鰭のほぼ中間にあること，（4）腹鰭基部が背鰭鰭底後端下にあること，（5）咽頭歯は3列にならび（1，3，5－5，3，1）大きな歯の先端がやや曲がっていること，（6）側線鱗数が約50個であること，（7）鱗の後縁に黒い色素が見られること，などである．

現在，ニゴイは，北海道を除く本州・四国・九州の大きな河川に棲息し（中村，1969），筑後川の下流域にニゴイも分布している（塚原，1951）．朝鮮半島に分布するコウライニゴイ *H. labeo* (Pallas) は，背鰭第1分岐鰭条直前の棘状鰭条の先端が固い棘状になっている点で日本産のニゴイと区別される（内田，1939）．日本産のズナガニゴイ *Hemibarbus longirostris* (Regan) は側線鱗数や脊椎骨数が少ないので容易に区別される．

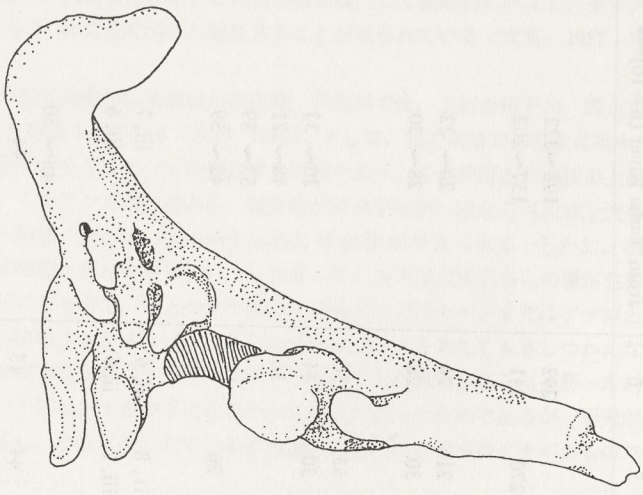
第2表. 大分県九重　町産ニゴイの化石と現生標本の計測値および比率

Table 2. Counts and measurements of fossil and Recent specimens of *Hemibarbus barbus*.

	Fossil specimens						Recent specimens
	1	2	3	4	5	6	from Tama River (n=10)***
In mm							
total length	ca. 485	379		341		292	198～322
standrd length	418	311	307	279	270	241	157～262
In percentage of standard length							
body depth	22		24	27	21	26	20～ 22
head length	31	33	32	33	30	28	28～ 30
In percentage of head length							
length of caudal peduncle	60	46	59	56	55	56	
depth of caudal peduncle	28	33	27	32	30	44	30～ 33
length of anal fin rays	56	53				56	48～ 71
length of pectoral fin rays	49		50				53～ 59
length of pelvic fin rays	37	39	39		26		42～ 59
Number of							
dorsal fin rays	iii, 7		10**	ii , 6	ii , 8	iii, 6	iii, 7
anal fin rays	iii, 6	iii, 6	8**	iii, 6	iii, 7	ii, 6	iii, 6
pelvic fin rays			8	8			
lateral line scales				49			48～ 50
vertebrae*	45	43	46	44	44	45	44
pharyngeal teeth	1,3,5–5,3,1						1,3,5–5,3,1

*Including Weberian apparatus. **In total number. ***Taken from Nakamura (1969).

The owner of the specimens: no. 1, National Science Museum, Tokyo PV 15308; no. 2, K. Satô; no. 3, K. Ono; no. 4, N. Etô; no. 5, F. Satô; no. 6, K. Ono.



第1図. 大分県九重町産ニゴイ化石の咽頭骨（衛藤氏寄贈ニゴイ化石標本より）.

Fig. 1. Left pharyngeal bone of a fossil *Hemibarbus barbus* from Kokonoe-cho, Oita Prefecture.

オイカワ属 Genus **Zacco**

カワムツ **Zacco, temminckii** (TEMMINCK et SCHLEGEL)

（図版7，B；8，C）

供試標本：衛藤直喜氏の標準体長 158 mm の個体．宮本智慧磨氏の標準体長 124 mm の個体．

カワムツに同定した根拠として次の形質が観察された．（1）背鰭が8軟条からなること，（2）臀鰭が10～11軟条からなること，（3）背鰭起部が腹鰭基部より若干後方から始まっていること，（4）脊椎骨数が46個であること，などである．

同属のオイカワは脊椎骨数が41～42個（中村，1969）と少なく，数的諸形質の似ているハスでは，背鰭起部が腹鰭基部の直上に位置することで区別される．現在におけるカワムツの分布は太平洋岸では静岡県以西，日本海側では福井県以西で，四国，九州ではほぼ全域に分布している（中村，1969）．

タナゴ属 Genus **Acheilognathus**

ヤリタナゴ **Acheilognathus lanceolata** (TEMMINCK et SCHLEGEL)

（図版8，B）

供試標本：宮本智慧磨氏の標準体長 72 mm の個体．

ヤリタナゴと同定した根拠となる形質は次の通りである．（1）体長は体高の3.4倍であること，（2）背鰭が約10軟条，臀鰭が10軟条からなること，（3）背鰭前神経間棘が幅広く7個あること，（4）臀鰭の第1近位担鰭骨が強大で，その前方突起が鎌状に突出していること，（5）脊椎骨数が少なく36個であること，などである．

ヤリタナゴは，現在青森県から四国，九州，朝鮮半島に至るまで広く分布する事が知られている（中村，1969）．ヤリタナゴはタナゴ類の他の種とは背鰭，臀鰭鰭条数，脊椎骨数，体長と体高の比などの形質の組み合わせによって区別される．

V. 時　代　論

古玖珠湖の魚類化石の時代については前述のように，古くは中新世から新しくは更新世に至るまで諸説があるが，決め手になる資料はまだ発表されていない．魚類の化石はこれまでに新生代における時代の決定に役割を果した例が少ないが，古玖珠湖とくに野上部層堆積当時の年代決定にあたっては，かなり有力な証拠となると思われるので，以下に一仮説として論じてみることにする．

まずサケ属のヤマメまたはアマゴの化石の存在が意味することから考察する．サケ科は北極の周辺に分布する北方系の魚類であるが，その中でサケ属は北太平洋周辺地域にのみ分布する．サケ属に最も近縁でこの属の祖先型に近いと考えられているニジマス属 *Salmo* は，太平洋では北米大陸の西岸に分布するが，カムチャッカ半島の周辺を除いてアジア側には分布していない．そこで Neave (1958) は，サケ属は更新世早期の氷河期に日本海における隔離が主な原因となってニジマス属より分化したと考えている．また他の証拠をも考慮して氷期と間氷期の交替がサケ属の種分化の主因であると推論している．この点に関連してテイラー・上野 (1965) は，カワシンジュガイとヤマメおよびアマゴとの関係を論じた．

一方 Cavender & Miller (1972) は北米大陸のオレゴン州およびアイダホ州よりサケ属の化石を発見したと述べ，サケ属は少なくとも鮮新世中頃には存在していたと主張している．しかしオレゴン州鮮新世のサケ属とされているものの化石は *Smilodonichthys* 属の方に類似している点も多く，アイダホ州鮮新世～更新世移行期のサケ属類似の *Rhabdofario* 属 (Uyeno & Miller, 1963 はこの属を *Salmo* に含めた) も現生のサケ属とはかなり違ったものである．

アジア側におけるサケ属の化石の記録はほとんど皆無である．現生のサケ属のなかで最も南に分布しているものは台湾の山地に棲息するもので，ヤマメ *Oncorhynchus masou* とされているが (大島, 1957)，これは氷河期における残存種であると考えられる．九州に分布するヤマメやアマゴもおそらく氷河期に分布域を拡げ最盛をきわめたのではなかろうか．アイダホやオレゴンの鮮新世ないし鮮新世～更新世移行期のサケ属類似の魚類が現世のものとかなり差異があるのに対し，古玖珠湖のヤマメまたはアマゴの化石と現存種との間にほとんど相違が認められない．したがって，これら玖珠の化石は少なくとも鮮新世～更新世移行期以後のもので，なおかつ更新世初頭に気候が寒冷化した時期ないし，それ以後のものと推察してよいのではなかろうか．

さて次にニゴイの化石の存在について考察する．現生のニゴイは日本固有種であるが，玖珠の化石との間に差異がほとんど認められない．一方，朝鮮半島にはコウライニゴイが分布し，前述のようにニゴイとコウライニゴイとの間には僅かに相違が確認されている．北米大陸におけるコイ科の歴史をみると，鮮新世～更新世移行期 (例えばアイダホの Glen's Ferry Formation) の種は現生の種と異なるものが多く (Uyeno, 1961)，コロラド河に棲息した鮮新世中期の *Ptychocheilus prelucius* は同流域の現生の近似種 *P. lucius* と明らかに異なる (Uyeno & Miller, 1965)．

一方，更新世中期以後のコイ科魚類の化石は絶滅種を除き現生のものと同一種である場合がほとんどである (Uyeno & Miller, 1963)．この事実からして，すでにコウライニゴイと種分化しているニゴイの化石の年代は少なくとも更新世中期よりは以前と考えてよいであろう．しかも急速多量に珪藻を繁殖せしめた当時の気候条件は寒冷な氷期のものであるより，むしろ温暖な間氷期のものであった可能性が強いのではないであろうか．

以上のような諸状況を考慮すると，本論で取り扱った魚類化石の年代は第一間氷期あたりと推論することが妥当であるように思われる．したがって，筆者等の結論は首藤 (1953) の考えとほぼ一致する．

VI. お　わ　り　に

大分県玖珠盆地にある九重町野上一帯から産出する新生代後期の淡水魚の化石は，良質の珪藻土という恵

まれた条件もあって，日本では珍しく保存状態の良いものである．特にヤマメまたはアマゴの化石とニゴイの化石はかなり多く発見されている．衛藤直喜氏が国立科学博物館に寄贈された個体は大きいばかりでなく，ちょうど咽頭の部分が風化していたため，咽頭骨をほとんど完全な状態で摘出することができ，種の同定を確実なものとした．

古玖珠湖の大きさと九州に分布する現生の魚類相から推察して，古玖珠湖には発見された4種以外にも，もっと多くの魚種が生存していたに違いなく，今後の徹底した調査により，より多くの化石魚種が明らかになると思われる．

Summary

A diatomaceous lake deposit in Kusu Basin yielded abundant fossils of freshwater fishes. The age of the deposit have been variably assigned from Miocene to Pleistocene by several geologists who investigated volcanic strategraphy, diatomes, and plants. However no decidive facts were presented until present. As far as fossil fishes are concerned, all species yielded from the Kusu Basin do not differ from Recent species. Fossils of *Hemibarbus barbus* indicate that they are already differentiated from *H. labeo* in Korea. The presence of *Oncorhynchus* cf. *O. masou* or *O. rhodurus*, which probably widened their distributional range during glacial time, and the differentiated endemic *H. barbus* probably indicate that age of the deposit is Early Pleistocene. The fossil species identified so far are a salmonid species, *Oncorhyncus* cf. *O. masou* or *O. rhodurus*, and three cyprinid species, *Hemibarbus barbus*, *Zacco temminckii*, and *Acheilognathus lanceolata*.

引 用 文 献

CAVENDER, T. M., & R.R. MILLER, 1972. *Smilodonichthys rastrosus*, a new Pliocene salmonid fish from western United States. *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon*, (18) : 1–44.

福地信世，1904．所謂豊後飯田の魚の化石．地質雑，11（126）：107—108.

郷司信義，1972．玖珠地方の地質教材の研究．大分県科学教育研究報告書（昭和47年度）：1—25.

林 行敏，1959．中部九州の非海成珪藻土について．地質雑，65（768）：519—527.

HONDA, T., 1967. Several diatomite and perlite deposits in Operation for filter did in Japan (II). 九州鉱山学会誌，35（5）：251—257.

片山正夫・藤岡 豊，1966．山口県におけるサケ科魚類とその分布．山口大学教育学部研究論叢，15（2）：65—76.

木村清朗，1959．祖母・傾山群のエノハ．立石敏雄・加藤教功編，祖母大崩山群：109—119．福岡，しんつくし山岳会.

松本征夫他4名，1973．大分県九重火山山麓の火山地質，九大生産研報告（57）：1—15.

宮久三千年，1962．新生界—その2．松本・野田・宮久編，九州地方：283—300．朝倉書店，東京.

中村守純，1969．日本のコイ科魚類．資源科学シリーズ4，資源科学研究所：1—455.

西村吉男，1954．大分県産珪藻土の産地及化学成分並2，3の性質．大分工業試験場年報：57—96.

西村吉男，1954．大分県産珪藻土の産地及2，3の性質．ibid.

大島正満，1957．桜樽と琵琶樽．札幌，楡書房：G＋79.

首藤次男，1953．豊州累層群の地史学的研究（I），地質雑，59（693）：225—240.

テイラー，D.W.・上野輝弥，1965．北太平洋周辺地域におけるカワシンジュガイとサケ科魚類の寄主特異性及びその進化．*Venus: Japan. Jour. Malacology*, 24 (3): 199–209.

塚原 博，1951．筑後川・矢部川の魚類目録．九州大学農学部学芸雑誌，13（1～4）：289—293.

UYENO, T., 1961. Late Cenozoic Cyprinid fishes from Idaho with notes on other fossil minnows in North America. *Papers. Michigan Acad. Sci. Arts. Letters.* XLVI : 329–344.

UYENO, T., & R. R. MILLER, 1963. Summary of Late Cenozoic freshwater fish records for North America. *Occa. Papers. Mus. Zool. Univ. Michigan.* (631) : 1–34.

UYENO, T., & R. R. MILLER, 1965. Middle Pliocene Cyprinid fishes from the Bidahochi Formation, Arizona. *Copeia,* 1965 (1) : 28–41.

上野輝弥，1966. 新世代における淡水魚相の変遷—特に北米大陸を中心として—. 化石，(11)：12—18.

上野輝弥・木村清朗，1975. 大分県玖珠産出の第三紀淡水魚類の化石. 昭和50年度日本魚類学会，講演要旨：17.

VLADYKOV, V. D., 1963. A review of salmonid genera and their broad geographycal distribution. *Trans. Roy. Soc. Canada,* I, Ser. IV, Sec. III : 459–504.

吉原重康，1901. 魚の化石に就て. 地学雑誌，13(147)：143—152, 1 pl.

図版 6－9 の説明

図版 6

A～B. *Oncorhynchus* cf. *O. masou* (Brevoort) または *O. rhodurus* Jordan et McGregor ヤマメまたはアマゴと思われる化石. A, 衛藤直喜氏所有個体, 標準体長 117.5 mm ; B, 陶山幸助氏所有個体, 標準体長 377 mm.

図版 7

A. *Hemibarbus barbus* Temminck et Schlegel ニゴイの化石. 衛藤直喜氏所有個体, 標準体長 279 mm.

B. *Zacco temminckii* (Temminck et Schlegel) カワムツの化石. 衛藤直喜氏所有個体, 標準体長 158 mm.

図版 8

A. *Hemibarbus barbus* Temminck et Schlegel ニゴイの化石. 佐藤冨士人氏所有個体, 標準体長 270 mm.

B. *Acheilognathus lanceolata* (Temminck et Schlegel) ヤリタナゴの化石. 宮本智慧磨氏所有, 標準体長 72 mm.

C. *Zacco temmincki* (Temminck et Schlegel) カワムツの化石. 宮本智慧磨氏所有個体, 標準体長 124 mm.

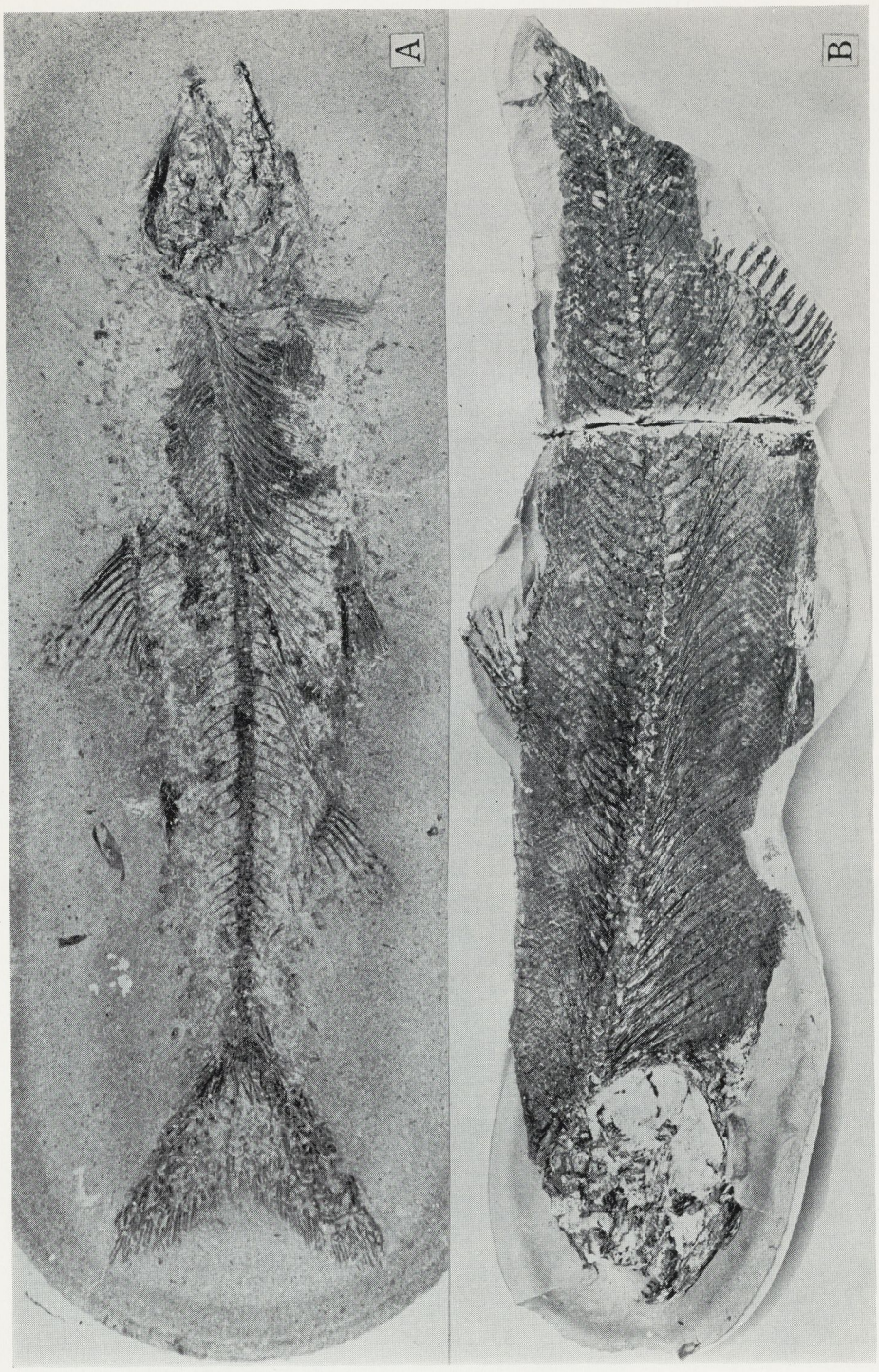
D. ニゴイ (図版7, A) の化石の一部拡大写真. 鱗の配列状況と各鱗の後縁を縁どる黒色色素が観察される.

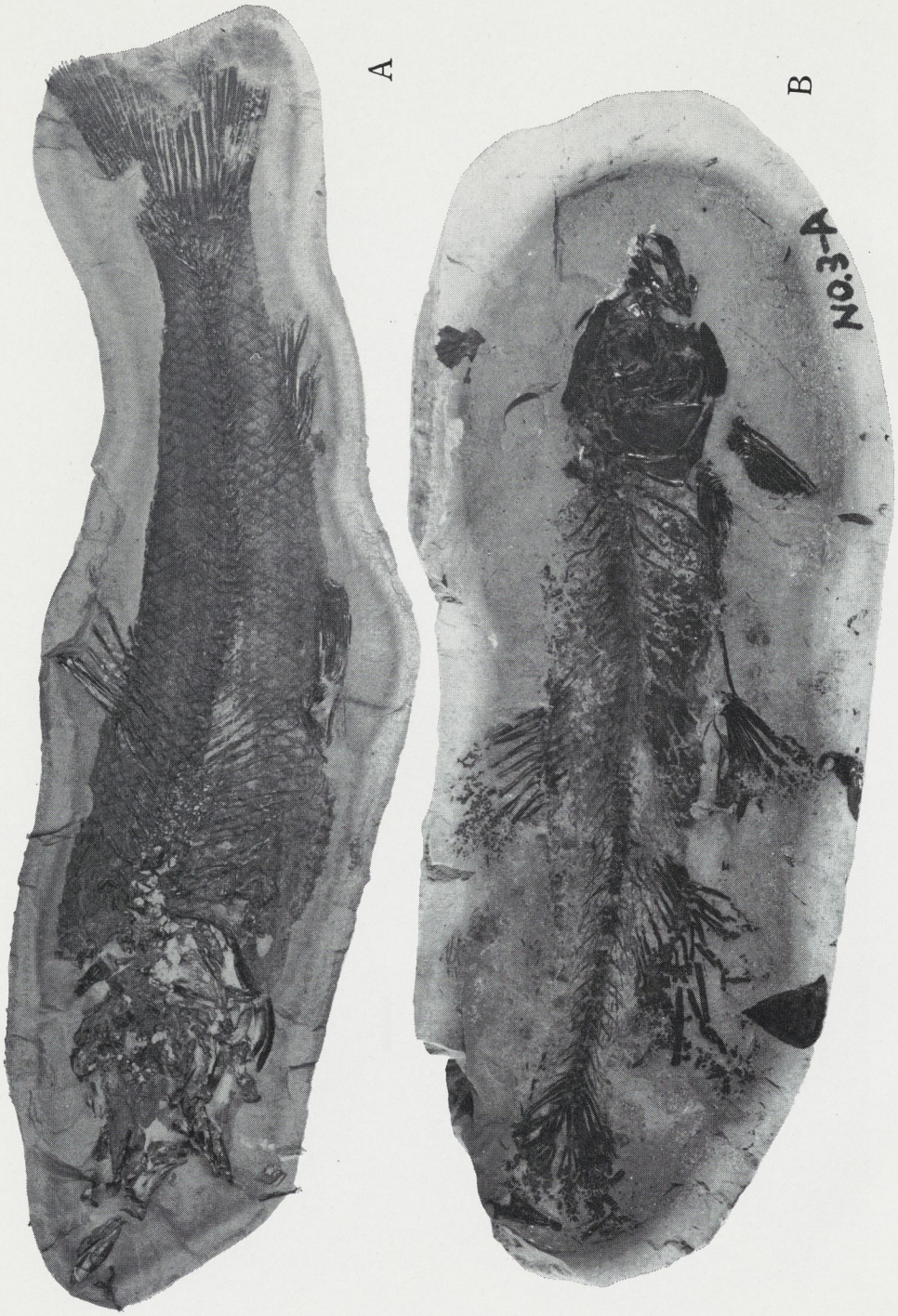
図版 9

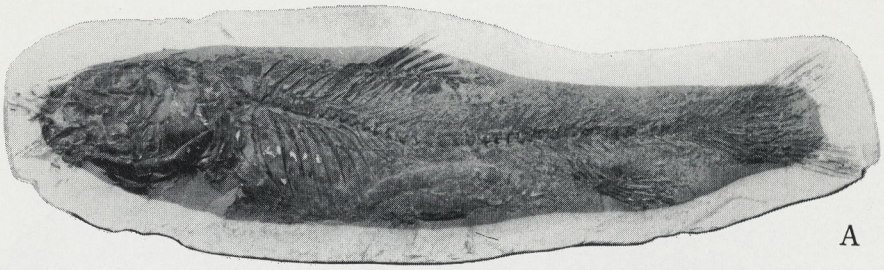
A. ヤマメまたはアマゴと思われる化石. 歯骨 (長さ 80 mm), 前上顎骨の歯が観察される.

B. ニゴイの背鰭棘状鰭条の先端部の写真. 節状構造が観察される.

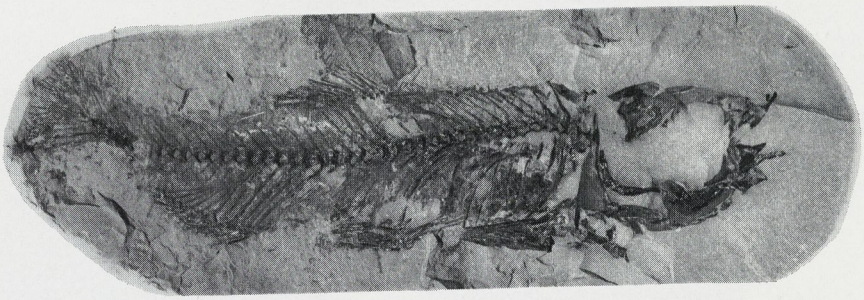
C.～E. ニゴイの左咽頭骨の化石で標準体長 418 mm の個体 (衛藤直喜氏寄贈の標本) より摘出されたもの, 1, 3, 5一の歯列が観察される.

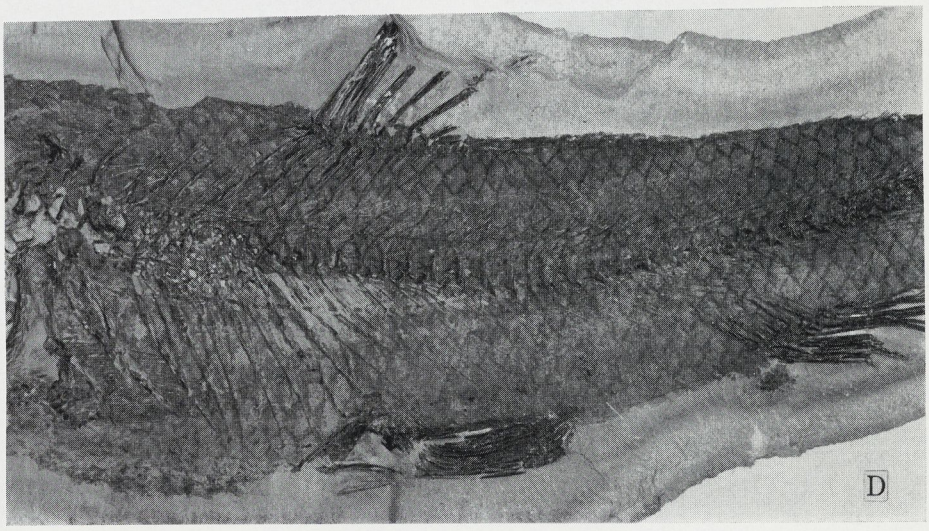

A
B

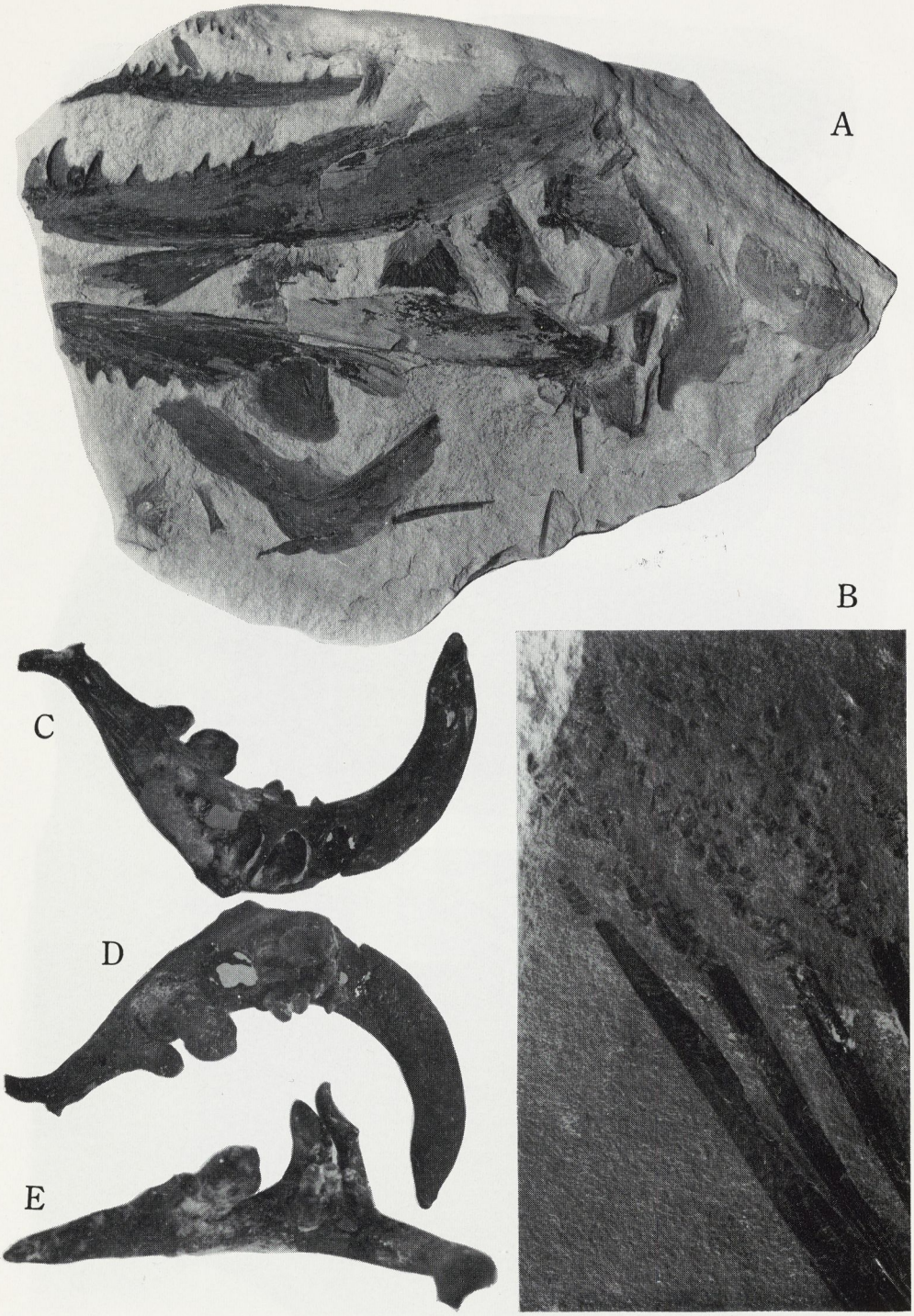

A
B
NO.34


A

B


C


D


A
B
C
D
E

サクラマス幼魚の河川生活期における移動習性[1)]

北海道大学水産学部養魚実習施設　久　保　達　郎

BEHAVIOUR AND MOVEMENTS OF THE JUVENILE "MASU" SALMON (*ONCORHYNCHUS MASOU*) DURING THE STREAM LIFE, IN HOKKAIDO

Tatsuro KUBO, *Nanae Fish Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Nanae, Hokkaido 041-11*

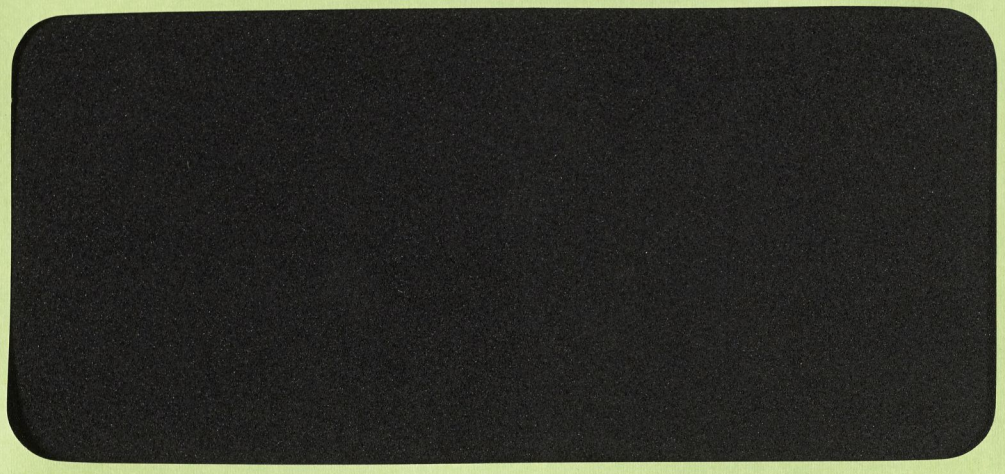
Synopsis

KUBO, Tatsuro (Nanae Fish Cult. Exp. Sta., Fac. Fish., Hokkaido Univ., Nanae, Hokakido). 1976. Behaviour and movements of the juvenile "Masu" salmon (*Oncorhynchus masou*) during the

生理生態　第17巻　第1・2号　別刷
森主一・森下正明両教授退職記念号

Physiol. Ecol. Japan, Vol. 17, No. 1/2.

1976



生理生態 (Physiol. Ecol. Japan), 17 (1976)

サクラマス幼魚の河川生活期における移動習性[1)]

北海道大学水産学部養魚実習施設　久　保　達　郎

BEHAVIOUR AND MOVEMENTS OF THE JUVENILE "MASU" SALMON (*ONCORHYNCHUS MASOU*) DURING THE STREAM LIFE, IN HOKKAIDO

Tatsuro KUBO, *Nanae Fish Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Nanae, Hokkaido 041-11*

Synopsis

KUBO, Tatsuro (Nanae Fish Cult. Exp. Sta., Fac. Fish., Hokkaido Univ., Nanae, Hokakido). 1976. Behaviour and movements of the juvenile "Masu" salmon (*Oncorhynchus masou*) during the stream life, in Hokkaido. Physiol. Ecol. Japan, 17: 411–417.

Some aspects of seasonal changes of habitat, feeding habit and swimming pattern of the juvenile "Masu" salmon during the stream life have been discussed. Generally, the fry and parr of the "Masu" salmon in the early stage descend streams during spring and early summer, the majority of the fish move in schools, spread down the streams and stay in slower riffles and shallow pools throughout summer, and they tend to move into deep pools as their body size increase. Significant changes of behaviour and movements of fish after the phase differentiation and those with the progress of smolt transformation have been particularly noted. Slightly yellowish fish in small pools of upper streams come to respond passively to the current in early winter, varying with the typical "silvery parr" in lower streams where their swimming pattern is active. In spring, a negative rheotaxis of smolts pronouncedly appears as a special reaction to water current when they reach the climax stage of metamorphosis externally. These ethological changes and differences in their response to the environments of the fish may be correlated with the physiolgical changes and differences in some characteristics of their blood sera.

サクラマスは北部日本とその近傍地域において沿岸・近海の重要な漁業対象種であると共に，地域によっては河川期の幼魚および残留型の魚（いわゆる陸封されたもの）が内水面漁業および釣の対象としても一般に関心が高まっている．さらにまた，サクラマスは太平洋サケ類の中では特異な生活様式をもつもので，河川期の幼魚の生活特にその行動習性についてはなお究明さるべき多くのものが残されている．

久保（1974）は先にその行動習性の概要のみを示したが，ここでは河川・実験水路の魚について観察した結果を取り上げ，特にその季節的なおよび発育段階に伴う行動習性の変化について二三の考察を試みた．

この研究のかなりの部分は IBP-JPF のユーラップ川研究グループ，魚類班の現地調査の時に行われたものであり，その際，魚の生息状況，水理条件等の観察において北海道さけますふ化場小林哲夫博士，北海道立水産孵化場・長内稔氏および北海道大学農学部井上聡博士から多大のお世話を頂いた．また，函館近郊河川における調査においては北海道さけますふ化場石田昭夫博士および東北区水産研究所小坂淳氏（元北海道大学水産学部）からお世話になる所が多かった．さらに実験水路における観察については北海道大学水産学部木村志津雄氏のお手伝いを頂いた．ここに記して深い謝意を表する．

1）北海道大学水産学部七飯養魚実習施設業績第6号
本研究は主に文部省科学研究費特定研究「生物圏の動態」によった．

方法および材料

この研究の材料は主として，1968～1972年，八雲町キソンペタン川（ユーラップ川上流）における調査の知見と資料，1962—1975年，函館市シオドマリ川における観察の結果，1974，1975年，厚沢部町ウズラ川における観察の結果，および北海道大学水産学部七飯養魚実習施設の実験水路を用いて行った観察結果に基くものであり，他に一部，古い年次の知見・記録を参考とした．

河川内の魚の遊泳状況の観察には，通常の水中のぞき用の箱メガネに凸面鏡を固着させたものを用い，写真撮影のためには当初はガラス箱内に自動巻き上げカメラと

鏡およびストロボを入れたものを用い，後では上記の箱メガネに水中カメラと水中用ストロボを取付けた装置を組立てた．実験水路は水量，流速および水底の礫石の状態などを自然の小川の模様に似せて作り，実際に相当多量の水生昆虫の発生する事を確認して後，幼魚を放し，かなりの期間を置いてこれの観察を行った．血液の性状の分析測定の方法は久保（1974）に準ずるが，血清カルシウムの分析には柳沢法とＯＣＰＣ法を併せて用いた．

なお，本文中の幼魚の主だった段階の名称として久保（1974）の提唱した前期稚魚（アルバン）から後期スモルトおよび疑似スモルトに至る各種の呼称をそのまま用いた．

春および夏の幼魚の行動

北海道では，サクラマスの河川そ上ならびに産卵が南部では北部よりも遅れる傾向がある（長内・大塚，1967）ため，卵および前期稚魚の発生は南部において僅かに後にずれるが，しかし冬季間の水温が北部において著しく低いため，後期稚魚の出現と発育の地域による較差は小さくなる．むしろその後の環境条件の差が後期稚魚からパーへの移り変りの時期にも大きな地域的変異をもたらすようである．実際に見られる後期稚魚の出現の時期は１月末から３月の初めにかかり，また，パーのそれは５月の初めから６月の初めにわたるものである．

現在，天然の状態の稚魚の初期の分散移動についての知見は，断片的なものを除いては皆無の状態である．偶然見ることのできた例として，1951年５月11日，シオドマリ川上流における稚魚のすみ場所は岸近い平瀬の，流速10—25cm/sec，水深 20cm 内外の場所であり，全長４cm 内外の稚魚が約30尾顕著な抗流性を見せながら遊泳していた．周辺には局部的に残雪があり，いわゆる植物暦ではカタクリおよびアイヌネギの花盛りの時期であった．

1968年５月15日，ユーラップ川上流でもほぼ同様の状態であった．サクラマスの後期稚魚も，他のサケマス類のそれと同様に遊泳時の群性はかなり強いが，体の生長につれてその度合は薄くなる．実験水路で観察したところでは，群の密度が厚い場合には，比較的弱い水流においても魚は下流に移動し分散するようで，特に夜間の降下行動が著しい．これは必ずしも激しい流れや濁りの影響によるものでなく，魚自体の積極的な動きであるように見なされる．1975年５月22日，実験水路の上手に放された1,000尾余の稚魚は，水路をさえぎるように水面上まで積み上げられた礫石（径２～５cm）の極めてわずかの隙間を抜け，翌日には当初の約⅓の魚が下手に降下した．この場合上手のプールの長さ約７m，幅約１m，深さ約0.4mで平均流速 15cm/sec であった事から判断すると，水界の面積に対して明らかに魚が多過ぎた事による個体間の相互作用の結果と見なされる．しかも興味ある事は，魚体の大きさを見た所では降下した魚群は上手に留まったものよりも劣弱であるとは見なし難かった．

1968年から1971年にかけて毎年５月，ユーラップ川上流に放された人工飼育の稚魚の場合（IBP-JPF ユーラップ川研究グループ，1972），および1975年５月ウズラ川上流に標識して放された稚魚の場合（佐野ほか，未発表），どちらも比較的短い期間に相当多数の魚が姿を消し，上流域への定着の割合が少かった事は，上記の事実から推して，激しい流れによる「押し流され」と同時に「魚群の膨張」と言う形の分散が起ったものとも考えられる．また，田中ほか（1971）によると尻別川支流目名川に人工的に放された多数の稚魚ではやはり下流に移動分散するものが多かった．しかし函館市の瀬戸川のような流程が短く，水理条件が安定し，しかも生産力の比較的高い細流の場合には魚はほとんど流下分散する事なく，むしろ一部上流に移動するものもあった（石田，1967）．

後期稚魚がパーの段階に入っても暫らくは（５月—７月上旬）流速の弱い，比較的浅いふちに生息，遊泳し，その後，生長するに従ってすみ場所も流速のかなり強い，深い場所へと変る．なお，一部の個体（いわゆるトビ）はかなり早く上流に移動して，瀬のわきや大石の下手にテリトリーを形成し，特に雄魚の大部分は若年成熟の途を進むようである．

初期の段階のパーにおいては河口部の半海水域にまで降下するものが往々にして見られる．特にこのような動きは降雨増水の後に起き易いもので，実際に筆者の確認した例として1946年７月14日，噴火湾に入る小河川の尾白内川口の塩分のかなりある水域で数尾の小形のパーを釣獲した．恐らく彼等は間もなく川をそ上して，本来の生息域に戻るはずのものであろう．

1970年７月15～16日，ユーラップ川の上流における IBP-JPF の調査の時，主要な５つのふちにおいて投網で幼魚の採捕を試みた結果，全長8.5cm 内外のパーの前段階にある魚の遊泳，摂食する標準的水理条件はここに示すようなものである事がわかった．

水深（cm）		水表面流速（cm/sec）		水底流速（cm/sec）	
範囲	平均	範囲	平均	範囲	平均
45—90	72	25—60	44	23—50	31

なお，この段階の魚においては，特別に大きいものを除いてふちの上手に出ず，中央部あるいはそれより少し上に寄った場所でこのような流速と水深を選ぶようで，

しかも中層以下の深さに遊泳する傾向が強い．

晩夏および秋の魚の行動

通常，夏の後半から秋の初めにかけて明確となる「相の分化」の結果として，自然の河川では正常の発育の魚の相当数のものは銀化パーとなり，体の生長のピークを越してもその一般的な生活活性は当才魚として著しく高まった状態を続けるようで，遊泳行動においてもその抗流性は極めて強く，ふちの上手に体位を保持しながら活発に摂食を続ける．Fig. 1のAはこのような行動をする典型的な魚の姿を示すもので，彼等は1974年8月末，ウズラ川上流の割合に大きなふちの，流れの強い上手に群泳する所の初期の銀化パーである．

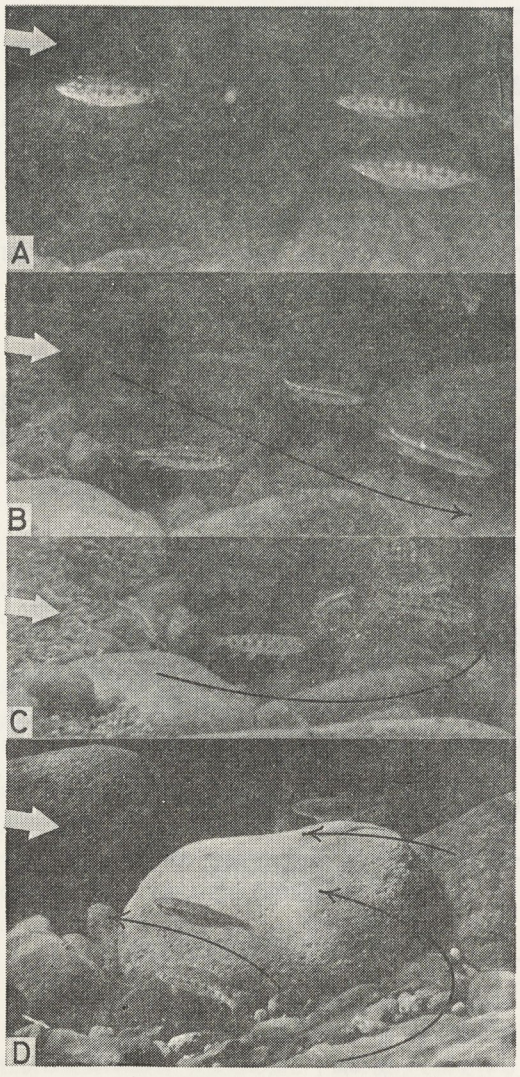


Fig. 1. Various types of swimming behaviour of the juvenile "Masu". Further explanation in text.

この時期から秋に至る活動的な魚の生息状態と水流との関係を検討するために，1968年10月16—18日にユーラップ川上流において一つの観察を試みた．すなわち，主なふち，および瀬落ちで打った投網26回の結果を採捕数1，2尾の場合と3－6尾の場合に分け，その場所の表面流速の範囲と平均値ならびに魚体の大きさを示すと次のとおりとなる．好適と思われる流速は必ずしもその場所の魚の多少と関係がないようで，全体を総括してみると，流速の範囲19—69 cm/sec，平均43 cm/secとなる．

尾数	回数	流速(cm/sec) 範囲	平均	魚体の全長範囲 (cm)
1－2	19	19—69	43	10.5—14.5
3－6	7	21—69	47	

その後，前述のように，1970年7月中旬に行った観察の結果およびシオドマリ川あるいはウズラ川における調査の結果から見ても，この40 cm/sec内外の流速は，冬を除いては年間を通じて魚の抗流反応を満足させ，さらに流下する昆虫類の効率的な摂取のためにも好適な条件であるように見なされる．7月中旬の魚はふちの上手に出る事はほとんどないが，8月，9月および10月の生長の進んだ魚はふちの流心部は避けながらも，かなり上手に遊泳する事が多い．

1971年7月中旬，ユーラップ川上流の割合に短い区間（約150m）の中の連続した3つのふちの各々に別個の標識をして放された計114尾の魚は9月上旬に計84尾，10月中旬に計14尾，11月中旬に計9尾残存し，しかもそれぞれのふちの群の間にはほとんど混合が見られなかった．自然減耗（釣によるものも含めて）がかなりあったとしても春の場合と比べて魚の定着の度合の高い事が推定される．しかし一方これらの残存魚と一緒に，他より入った（恐らく上手より降下）未標識の魚が，9月に95尾，10月に51尾，11月に41尾と意外に多くこの試験水域に現れている．これらの魚の数を基とし，仮に百分率の誤差を無視し，標識魚と未標識魚とが同じ確率で生残すると仮定して計算を試みると，9月中旬から10月中旬に至る間に降下移動してこの水域に入ったと推測される魚の数は次のように求められよう．

$$51-95\times\frac{14}{84}=35\ (尾)$$

また，同様にして10月中旬から11月中旬にかけて新しくこの水域に入ったと推測される魚の数は次のようになる．

$$41-51\times\frac{9}{14}=8\ (尾)$$

これらの数値のみから推測すると9月，10月の間に顕

著に魚の移動があったものと考えられる．特に3つのふちの群の間の混合が見られなかった事は，恐らくすみ着いた魚を除く標識魚の移動は徐々に起ったものではなく，かなり急速に試験水域を去ったものであろうとの推測を強めるものである．

また，先に述べたような，早期に上流に移動して成熟する雄の大形のパーの他に，やや遅れて成熟する中形の雄魚がおり，銀化パーとほとんど同一の行動をする事が多く，ふちの中では銀化パーよりも上手の部分にテリトリーを占める傾向が強い．

晩秋—初冬の魚

11月中旬から12月上旬に至る観察結果によると，比較的水量が多く，流速もかなり強い渓流の中流域および本流の銀化パーは，夏の抗流性をそのまま保持してふちの上手に群泳して摂食する状態が観察されるが，それに対比して渓流の上手の，特に水の少い細流や分流のパーは，上記と体生長がほとんど同一であるにも拘らず，体色は銀白色の度合がややうすくなり，わずかに暗黄色を帯び，側線部に暗色のしま目の現れる事が多く，しかも彼等の抗流性が著しく弱まる事が注目される．すなわち，魚はそれほど強くない水流にも押し流される傾向が見られ，ふちの上手からその中ほどや下手まで下ると反転して比較的流速の弱い部位を泳ぎ上ると言う行動が見られる．実際に1971年11月14日にユーラップ川上流の支流の細い分流の小さいふちでみた例を示すと，Fig. 1のB，CおよびDのとおり，魚群は流速のやや強い（20～40 cm/sec）右側中層の部分を泳ぎ下り（Fig. 1-B），ふちの中央より少しく下の部位で停止してその向きを変え（Fig. 1-C），流速の比較的弱い（5～10cm/sec）左側を水底近く泳ぎ上り（Fig. 1-D），その結果として，左回りの旋回運動を反復しているのが見られた．もちろん，その間にも流下，落下する虫を摂る事は夏の場合と同様であった．その時，日中の水温は5.0℃と言う冬の状態であった．1972年11月17日の同一の場所においてはさらに水温が低いためか（3.8℃），行動はやや活発さを欠いていたが，やはり同一の様式の遊泳型が見られた．しかし，この型はHoar（1954，1958）が示した所の「流れに乗る積極的な逆の抗流性」すなわち「泳ぎ下り」とはかなり異なる習性と言うべきもので，換言すれば水流には受動的ではあるが，しかしすみ場所にあくまでも留まろうと努める所の特殊な遊泳型であると見なされ，他の季節および発育段階には認められないもので，言わば越冬前の特殊な行動型と言うべきものであろう．

さらに興味ある現象として，上記のような特別の行動型を示す上流域の帯黄色のパーと中流域の銀化パーの血液の色々な性状には差異が見られ，両者の行動型の差異と生理的条件の差異との深い結び付きが考えられるが，ここで取りあえずユーラップ川上流およびシオドマリ川の魚を材料として調べた血清の浸透圧濃度とカルシウム含量をTable 1に示した．すなわち95%信頼限界を比較すると極めて明確に銀化パーの血清の浸透圧濃度およびカルシウム含量は帯黄色のパーよりも低い事が分る．この表では省略したが，これらの季節的推移を見ると，夏秋の平均的な値よりも一方は上昇，他方は下降していることが明白に認められた．池中飼育の魚について調べた結果では11月，12月の魚ではそれ以前の銀化パーの時期に比べて体色は暗色化し，全般的に活動性が鈍くなり更に血液の濃度も一般に濃縮化の傾向が見られる（久保，未発表）事を考えると上流域の魚は恐らくある種の環境的な色々のストレスを受ける状態に入っているものと推測される．

冬季間の幼魚の行動

冬季間のサクラマス幼魚の生活についての観察は極めて困難であるが，井上・石城（1968）の報告によれば，小さな支流の場合，魚は岸下が深くえぐられ，流れがゆるく，ササや枯草によって覆れた場所に多く潜伏するようで，少いながらも各種の水生昆虫を摂っている．筆者がシオドマリ川の中流で数か年にわたって調べたところ

Table 1. Comparison of serum osmosity and serum calcium content of two groups of early winter fish.

Group	Serum osmosity (m osmol) Mean and 95% confidence limit	No.	Serum calcium content (mg/dl) Mean and 95% confidence limit	No.
Upper stream group responding passively to current	321.9 317.2 – ~~321.9~~ 326.6	14	12.0 11.3 – 12.8	14
Lower stream group responding actively to current	304.5 300.6 – 308.4	10	8.0 7.4 – 8.6	12

では，冬季間は上記の井上らの観察結果とほぼ同一の様相の場所で越冬するものが認められた．しかし一方，冬季間でも瀬の落ちこむ部位やふち頭のわきで遊泳する魚の姿も観察された．

さらにまた，12月から2月上旬に至る厳冬季においても，日中の水温が上向きの傾向のある場合には，時として降雪中であってもかなり活発に摂食する事がわかった．従って蚊バリ釣によって魚を採捕する事は冬季間でも必ずしも難しくはない．

岸辺のボサの下に潜む魚と，瀬やふち頭に泳ぐものとは外見上でも明らかに異なり，前者は体色がかなり暗い色を呈するに対して，後者の体色は極めて明るく，秋の銀化パーの色相をそのまま保っていると言っても良いほどである．従って行動の上での差異と併せて考えると，冬季間の魚を「越冬型」と「活動型」の二者に区分できそうである．なおここで注目される現象として，両者の血液の性状にも差が見られ，1975年2月23日，シオドマリ川中流域で採取した両型の魚の血清，各3例[2]についてその性状を比べた結果はここに示すとおりで，銀白相を保つ活動型の魚の血液が越冬型の魚のそれよりも薄い事が明白にわかる．

血清の性状

	浸透圧濃度 (m Osmol)	蛋白質濃度 (mg/dl)	カルシウム濃度 (mg/dl)
活動型	318±3.8	563±104	10.3±0.53
越冬型	331±9.2	800±127	11.0±0.46

（各数値は平均値±$t_{0.05}$×標準偏差/√例数）

なお，両者の体生長(全長)は活動型の魚で10.0—13.0 cm，越冬型のそれが7.5—11.0 cmであり，また，当時の日中の水温は1.8℃であった．

このような対比の関係は前項に述べた初冬の場合の中流あるいは本流の銀白相の魚と上流あるいは細流の帯黄暗色の魚との関係（Table 1）と良く似ており，水温低下による血液の一般的濃度の増大と言う事も考えられるが，むしろ本質的な生活形の分化が同一水域の個体群の間に起る事を想定せねばならない．特に厳寒期の魚に見られる2型の差には，生活形の分化に先立つ所の体生長の良否も関与している事が明白である．

銀毛化変態期の魚の行動

以前，久保（1955）はスモルトの段階を前期，後期の2つに分け，両者の間のすみ場所と行動型および血液の性状の差異に触れ，後段階の魚が下流の深みで群を作るようになるとともに血液の全般的濃度の低下する事を示した．その後，スモルトの段階を魚体の外観と血液の性状の変化に基いて前期，中期および後期の3つに分けた（久保，1965，1974）．その行動型において，早春の前期スモルトはかなり強い抗流性を有するが，変態の進行とともに群の密度が高まり，旋回遊泳型を経て降下移動型へと変る事を述べた．

北海道の南部では，3月末より4月中旬に至る間，河川の上流，中流においてスモルトの採捕される場所は主として瀬が岸の近くで流速がやや弱まった部分や，ふちの上手のややわきの部分であり，しかも群集の密度はそれ程高くない．実際に1975年4月中旬にシオドマリ川の中流において箱メガネを用いてのぞいたところでは，前期スモルトの状態にある魚がかなり強い抗流性をもって数尾が遊泳する姿が認められた．しかし，5月中旬に上記の場所の少し下手で観察した結果では，ふちの中ほどから下手に至る流れのゆるい部位を銀白化の進んだ相当多数のスモルトが，かなり積極的に降下遊泳する様がうかがわれた．これより先，1955年6月上旬，標津川中流の流速の遅い平瀬の部分において橋の上から観察したところでは，多くのスモルトが群を作って上手より頭を下に向けて水流よりもかなり早い速度で泳ぎ下る姿が見られた．

また，自然の小川に似せて作った実験水路において試みたスモルトの降下行動に関する観察の結果では，5月中旬には，一般に夜明け方，時としてサケ稚魚の場合（小林，1958）と同様，日没後の数時間に多くの個体が実験関門（赤外線と光電管によるビーム）を通過するが，季節が進んで後期スモルトの末期に入った魚は，日中においても頭部を流れの下に向けて泳ぎ，関門の仕切網に接近すると体を反転させて泳ぎ上り，一種の旋回運動を行う姿が見られた．さらに変態がクライマックスに達して降下の欲求が激しくなると魚は濃い群となって仕切網に殺到し，鼻や体側をすり付けるようにする行動が見られた．このような銀毛化変態末期の積極的な降下遊泳行動は河川生活時の本来の抗流性が弱くなったような状態ではなく，逆に「負」もしくは「陰」の抗流性に変化したものと見なさざるを得ない．この事は KEENLEYSIDE & HOAR (1954) および HOAR (1954, 1958) がサクラマス以外の太平洋サケ類各種の幼稚魚について実験的に調べた結果ならびにその考察，特にベニサケとギンザケのスモルトに関する知見と対比して見て極めて興味が深い．

さらにここで注目さるべきものに魚体の生理的条件の変動の問題がある．すなわち，河川および実験水路における魚の行動の観察と同時に調べた血液の性状には，す

2）一例には数個体の血清を混合している．

でに久保（1974）が指摘したとおり，変態中期から後期にかけて特有の変動が見られ，特に最末期の段階では浸透圧濃度の顕著な低下，その他の諸性状の際立った変化が認められた．魚体の外観と行動習性の両面に同時に起る変化はまた，生理的特性の変化をも伴い，これらの微妙な組合わせが彼等の降海行動のために重要な役割を果すものであろう．

なお，北海道南部の河川では往々5月に入って通称「半ギンケ」と呼ばれる疑似スモルトが姿を見せる．彼等はふちの上手または瀬の岩の下手で強い抗流性をもって遊泳しながら摂食する．この型の魚は人工的に飼育された魚で見られる退行型スモルトと同じく季節とともに上流に移動する習性を有するようである．

考　　察

すでに各項において部分的考察を行ったが，ここで全般的なまとめを行うために後期稚魚から降海直前のスモルトまでの各期のすみ場所と行動を通観し，更にその中で特に魚の生活の上で転機となるような問題を論議するために一つの模式図を掲げた（Fig. 2）．

すなわち，この図では魚群の中の主流をなすものを矢印太線，他のものを矢印細線および破線で示した．

図中，特に生長・発育の進んだ後段階のパーが相の分化によって色々な途をたどる場合，すみ場所にも差が生ずる事を強調した．

フライから初期のパーに至る段階の魚の移動分散の模様には，前述のとおり河川の大きさ，水理条件や魚群の密度によって色々と差異が現われるものと考えられる．大きく移動し分散する事なくふちにすみ着くものは少なくとも初めの段階では生理的にも生態的にもより安定した優位にある個体群であろうと推測されるが，しかし魚群密度が高いために移動を余儀なくされたものは意外に長い距離を降下し分散した後に適所にすみ着いて生長するもののようで，一般に上流域の魚よりも中流域のそれがより良好な発育を遂げる傾向がある．この点から判断すると，上流域や支流に残るものと，早い時期に移動し降下するものとどちらが主体であるかは速断しにくいが，生後1年を経過して銀白相を保持しながら冬季間も活動的である中流域や本流の魚群は翌春の銀毛化変態との結び付きを考えても生活の主流をなすものと見なされる．反面，上流域で体色が暗色化し，遊泳行動においても受動的な魚は冬季間の消極的な越冬とその後の生活活性の停滞の傾向より見ても生活の亜流を行くものと考えられ，結果的には生態的地位の逆転と言う形にもなる訳であ

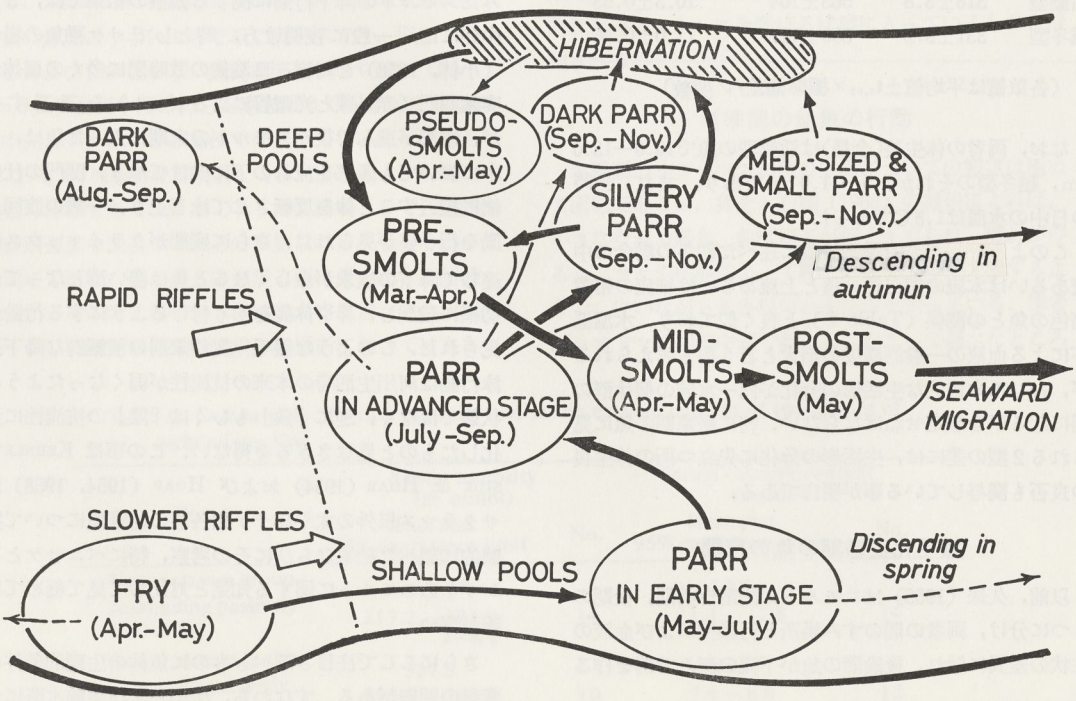


Fig. 2. Diagram showing seasonal changes of habitats and movements of the juvenile "Masu".

る．この図では，秋（9—11月）の銀化パーが一時色あせて岸辺の越冬場に向うコースと，冬季間も活性を保ってそのまま春の前期スモルトにつながるコースとの両方を併せて描いたが，上流域，支流の魚では主に前者が，中流域および本流のそれでは主に後者があてはまるであろう．

実際に1972年春，ユーラップ川の上流域で行った調査の結果によると，上流で不活発な越冬生活を送る魚も，5月中，下旬には北海道南部の標準的な変態の時期より多少は遅れても，その大部分は変態してスモルトになる事が確められている．従って北海道の河川の上流でこのような特殊な外観と行動を示す魚が現れても，それが直ちにいわゆる陸封型の系統群の派生を導く可能性は低い．しかし，低緯度の本州南西部の河川上流域に現実に存在するヤマメのストレインあるいは近似種のアマゴの生活において，光周期，水温および雪の有無と言う物理的および無機的環境要因は別個に考えても，すみ場所の特性，魚群密度と分散に関係ある行動型の特性などが，いわゆる「戻り」の現象（久保，1974）と並んで陸封型系統群の生成の要因に結び付いているかも知れない．これらの問題は今後の詳しい探求に委ねられるべきである．

摘　　要

1．サクラマスの各段階の幼魚の遊泳型と移動の模様を北海道南部の2，3の河川および実験水路において調べた．

2．フライから初期のパーに至る間，魚は適当な平瀬を求めて移動，分散し，生長とともに次第に深みに入る．

3．摂食と生長の盛んな夏・秋の魚は，流速40cm/sec内外，水深70cm前後の水域で抗流，遊泳する．

4．標識放流の結果から見ると，秋（恐らく10月）多くの魚が降下移動するらしい．

5．初冬，上流または支流のパーは体色暗黄色を帯び，遊泳型は受動的となり，血液は濃縮化の傾向を示すが，一方，中流または本流のパーは銀白相を保ち，抗流性を失わず，血液の濃度も前者より薄い．

6．厳寒の越冬期のパーは相当数のものは行動が不活発となり，岸辺の深みに入るが，銀化パーの様相を保って遊泳し摂食するものもかなり見られ，後者の血液はより薄い傾向を示す．

7．銀毛化変態が進むと抗流性が弱くなり，特に後期スモルトは逆に「負」の抗流性を示すようになり，またその血液は薄くなる．

引　用　文　献

HOAR, W. S. 1954. The behaviour of juvenile Pacific salmon, with particular reference to the sockeye (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 11：69—97.

——— 1958. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. Ibid., 15：391—428.

IBP-JPF ユーラップ川研究グループ．1972．ユーラップ川における調査経過概要と測定データ．JIBP-PFユーラップ川群集生産研究経過報告，3：17—62.

井上聡・石城謙吉．1968．冬期の河川におけるヤマメの生態．陸水雑，29：27—36.

石田昭夫．1967．小川のヤマベ(*Oncorhynchus masou*)の分布移動および生息数についての一観察．北水研報告，33：1—8.

KEENLEYSIDE, M. H. A. & HOAR, W. S. 1954. Effects of temperature on the responses of young salmon to water currents. Behaviour, 7：6—87.

久保達郎．1955．サクラマス（*Oncorhynchus masou*）の smolt の降海途中に於ける血液性状の変化．北大水研究彙報，6：201—207.

——— 1965．サクラマス幼魚の変態に及ぼす高水温の影響．さけますふ化場研究報告，19：25—32.

——— 1974．サクラマス幼魚の相分化と変態の様相．同上，28：9—26.

小林哲夫．1958．サケ稚魚の生態調査（5）．降海期に於けるサケ稚魚の行動について．同上，12：21—30.

長内稔・大塚三津男．1967．サクラマスの生態に関する研究．Ⅰ．瀬河サクラマスの形態と産卵生態について．水産孵化場研究報告，22：17—32.

田中哲彦・石田昭夫・松川洋・石川嘉郎・薫田道雄．1971．人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究．1．目名川とその支流における分散と定着についての観察．さけますふ化場研究報告，25：1—17.

To Dr. R.J. Behnke
With the compliments
of S. Kimura

九大農学会誌
第32巻　第2・3号　125-140 (1977)

ゴギの産卵習性と仔稚魚

木村清朗
九州大学農学部水産学第2教室

(1977年9月19日　受理)

On the Spawning Behavior and Early Life History

九大農学芸誌 (Sci. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.)
第32巻 第2・3号 125-140 (1977)

ゴギの産卵習性と仔稚魚

木村清朗
九州大学農学部水産学第2教室
(1977年9月19日 受理)

On the Spawning Behavior and Early Life History of the Gogi-Char, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas)

SEIRÔ KIMURA
Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-04, Fukuoka 812

山陰，山陽地方の河川の上流にすむゴギ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) は，頭頂に白い斑紋をもつイワナで (Fig. 1)，全長 30 cm を越えるものは少ない．この魚は降海せず，雌雄ともに体側にパーマークを止めたまま，生涯を河川内ですごす．

筆者は1971年と1974年に，島根県美濃郡匹見町紙祖字笹山地先の高津川水系の紙祖川に合流する三坂谷 (Fig. 2 A, B ; Fig. 3 A, B) で，ゴギの産卵習性を観察し，あわせてその稚魚などの習性について調査した．その他，1962年には島根県那賀郡金城町波佐字若生地先の周布川水系の波佐川 (Fig. 2 A, C) で，産卵床からゴギの発眼卵を採集，孵化させて，仔・稚魚の形態と習性を観察した．この報告では，これらの観察と調査の結果について述べる．

調査地について

産卵調査を行つた三坂谷は，島根，広島県境の三坂山（標高 1,169m）に源を発して西流し，匹見町の笹山で紙祖川 (Fig. 3 B) に注ぐ流程約 10 km の渓流である (Fig. 2 B ; Fig. 3 A)．この渓流には合流点より標高 700m の地点まで約 6 km の間，左岸に林道が沿つている．調査は主にこの林道の終点を中心に上，下ほぼ 1.5 km ずつの範囲で行つた．調査域はV字型の谷をなし，川幅は 5～10m，流水域の幅は 1～5m で，水量はさほど多くはない．真夏でも水温は 20°C 以下で，増水時にも水はさほど濁らない．両岸には広葉樹が多い．林道の終点より下流の河谷の傾斜はやや緩やかで，浅い淵や淀みと小さな落ち込みが交互に連続する．それより上流は急に傾斜が増し，転石も大きくなる．調査水域にはゴギとタカハヤ *Moroco steindachneri jouyi* (Jordan and Snyder) がすむが，三坂谷の下流部と紙祖川には，その他にヤマメ *Oncorhynchus masou* (Brevoort)，ウグイ *Tribolodon hakonensis* (Günther)，イシドジョウ *Cobitis taka-*

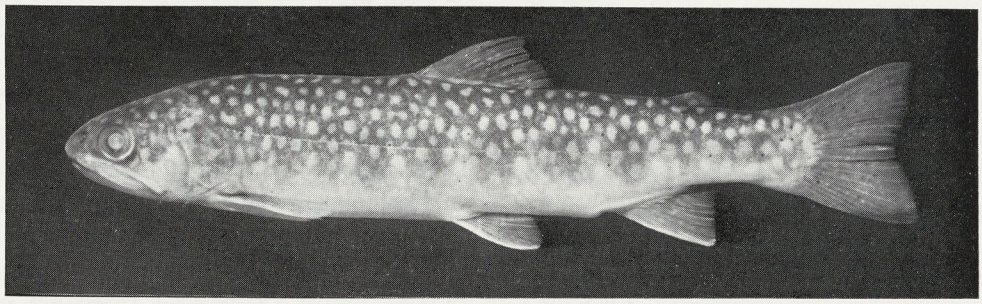


Fig. 1. Female specimen of gogi-char, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), 211 mm in total length, caught on August 3, 1971 in Misaka-dani of Takatsu River in Shimane Prefecture.

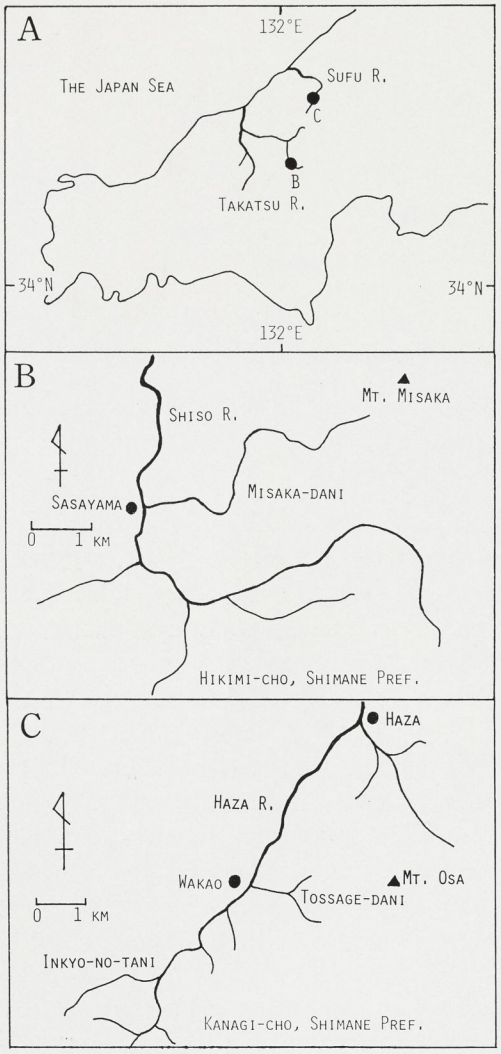


Fig. 2. A. Map showing the location of Takatsu River and Sufu River. B. Misaka-dani and Shiso River, both are upper reaches of Takatsu River. C. Haza River, a tributary of Sufu River. 'dani' and 'tani' mean a mountain stream in Japanese.

tsuensis (Mizuno), カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno) などもすむ.

仔・稚魚については，三坂谷の他に波佐川の支流トツサゲ谷と隠居ノ谷で調査を行った．両支流ともに金城町波佐字若生で，波佐川に合流する (Fig. 2 C). いずれも川幅は狭く流程も短いが，河相は三坂谷によく似ており，ゴギとタカハヤが生息し，合流点の近くにはヤマメもみられる.

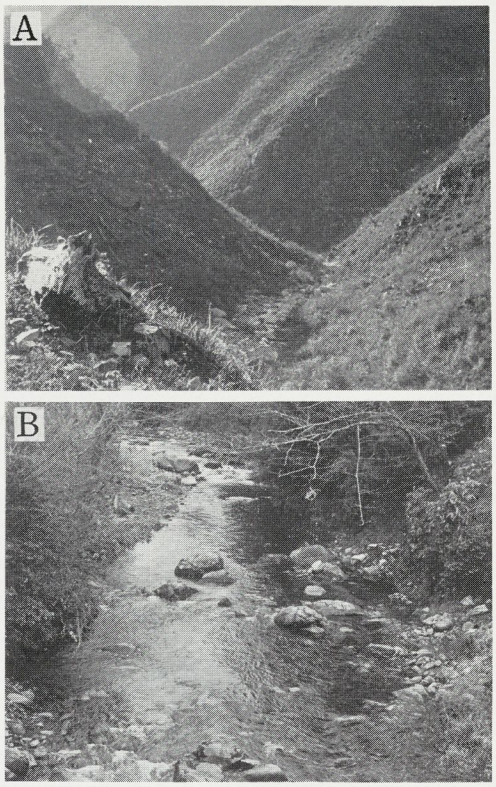


Fig. 3. A. View of Misaka-dani. B. View of Shiso River.

成魚について

ゴギの地理的分布は中国地方の一部に限られ，山陰では島根県下の斐伊川から高津川にかけて，山陽側では岡山県の吉井川と山口県の岩国川の間にこの魚はすむ（稲村・中村，1962；中村，1963；佐藤，1963；片山・藤岡，1966；今西，1967；宮地ら，1976)．そして，高梁川と吉井川および山口県の佐波川に生息するゴギは，山陰から移入されたものといわれる（桑原，1960；片山・藤岡，1966，1971；今西，1967)．また，吉安（1969）は鳥取県の千代川で，頭頂に斑点を有するイワナを認めているので，山陰のゴギ分布の東限については，まだ検討の余地があると思われる.

形 態

三坂谷で 1971 年 8 月 3 日に釣られた全長 211 mm のゴギの雌の成魚 (Fig. 1；Table 1, Specimen No. 8) をみると，体は少し側偏するが，体高，尾柄高ともに低い．頭は小さくて吻端は丸く，口はやや下位である．口裂は斜めで大きく，上顎骨の末端は眼の後縁下を越える．両顎骨と口蓋骨には小さくて鋭い歯を備

える．鋤骨の先端は隆起し，歯はその部分にのみみられる．口蓋骨と鋤骨の隆起部の配列はM字型を呈するが，これらの骨の先端は僅かに離れる．舌骨上にも2列の小さい歯があるが，基鰓骨の表面は滑らか．鱗は小さい円鱗で楕円状をなし，有孔鱗は縦列鱗よりもかなり少ない．側線は明瞭で白い点列となつて，体側の中央を直走する．

生時には，背部は暗褐色でやや青味を帯びる．体側の地色は茶褐色で，黒いパーマークが並ぶ．腹部側面は白く，腹面は淡い柿色．背部から側線下にかけて，瞳孔大の円い淡色斑が散らばる．通常，これらの斑点は白ないしクリーム色であるが，個体によつては側線より下方では，極めて淡い橙色を呈する．頭頂にも淡色斑がみられるが，虫喰模様になつた個体も多い．眼下部にはグアニンの沈着が著しく，やや赤味を帯びた強い銀色を呈し，虹彩は黒い．各鰭ともに褐色で，基部から先端にかけて淡くなり，対鰭と臀鰭の前縁は乳白色で，尾鰭の上，下縁は赤い．

三坂谷のゴギ15個体（全長 149～284 mm）の計測値を Table 1 に示した．

次に，三坂谷および波佐川産ゴギの計数値を，山形県最上川水系大井沢川と秋田県八幡平の能代川水系熊沢川のイワナ *S. leucomaenis*，および北海道知床半島のアメマス *S. leucomaenis* と比べてみると（Table 2），ゴギの縦列鱗数，上枝鰓耙数などが，僅かに少ない傾向を示した．最初，Jordan and McGregor (1925) はゴギの鰓耙数（総数）が少ないこと，頭頂に斑点があることから，この魚を本州中部以北のイワナ類とは別種と考え，*S. imbrius* と命名した．しかし，Table 2 に示すように，ゴギと他との計数値の差異は僅かであり，また，筆者は東北地方のイワナでも頭頂に白点をもつ個体少数を認めたので，この報告では今西 (1967) や Yoshiyasu and Humoto (1972) と同じくゴギを一応 *S. leucomaenis* として扱つた．

産卵習性

成熟と二次性徴

三坂谷で 1971 年秋に釣つたゴギ約 70 尾について，雌雄別に成熟個体の全長を調べてみた（Fig. 4）．その結果，雌の最小成体は 14.9 cm（体長 12.6 cm）で，全長 15.0～18.0 cm の雌 16 尾のうち 10 尾が成熟していた．18.0 cm 以上の 7 尾では，19.8 cm の 1 尾を除いて他は成熟していた．一方，雄の最小成体は雌より小さくて，11.7 cm（体長 9.8 cm）で，16.0 cm 以上の雄 32 尾はすべて成熟していた．

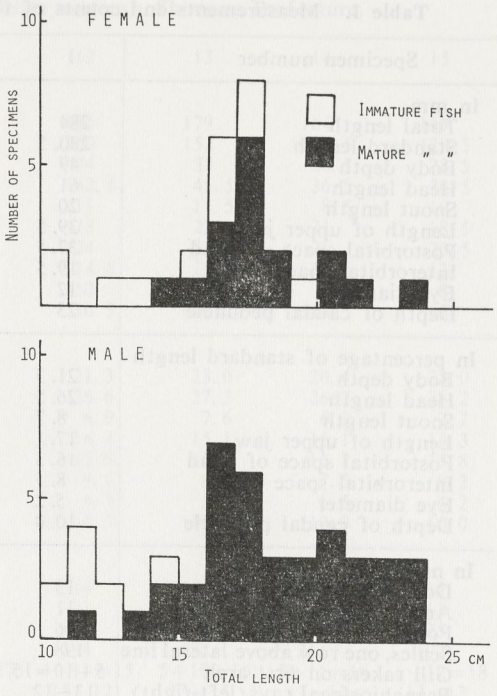


Fig. 4. Size frequency of gogi-char captured in the spawning season of 1971 in Misaka-dani.

上記の標本について雌雄差をみると，一般にゴギの雄の体は，雌よりも少し側扁してやや黄褐色を呈し，対鰭前縁と臀鰭前縁の白色帯が少し太く，その他に全長 16 cm 以上になると，吻長と上顎長が雌より長い傾向が認められた．しかし，これらの雌雄差は，降海性で大型になる他のサケ・マス類のように，極端なものではない．そして，完熟したゴギの雄の下顎先端にも，他のイワナ属でよくみられる 'kype' は発達していない．

産卵期

1971 年の産卵調査を始めた 10 月 26 日に，筆者は笹山地先の紙祖川で，ゴギの産卵床 1 を認めた．さらに同日，三坂谷の林道終点付近の 3 km の区域で，産卵床 1 カ所で産み出されて数日を経たと思われるゴギの卵を確認し，他に産卵行動中のペア 3 組を認めた．この区域で産卵行動が多くみられたのは，10 月 29 日から 6，7 日の間であつた．10 月末からこの頃の河川水温は 11.0～8.6°C であつた．また，筆者は 1961 年には 11 月 15 日になつても，波佐川の本，支流でまだ産卵行動中のペア 4 組を観察した．したがつて，この川に水温，河相がよく類似する三坂谷においても，産

Table 1. Measurements and counts of the gogi-char, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), caught

Specimen number	1	2	3	4	5	6
In mm						
Total length	284	242	238	236	227	219
Standard length	230. 5	209	203. 5	201. 5	196	188
Body depth	49	42	46	41. 5	40. 5	39. 5
Head length	61	58	55	56	57	51. 5
Snout length	20	15. 5	13	14	15	13. 5
Length of upper jaw	39. 5	33. 5	30	33	33	28
Postorbital space of head	37. 5	31	32. 5	31	32	30
Interorbital space	19. 5	18	17	17	17	16
Eye diameter	12	12	12	11. 5	10. 5	9. 5
Depth of caudal peduncle	23	20	20	20	20	19. 5
In percentage of standard length						
Body depth	21. 3	20. 1	22. 6	20. 6	20. 7	21. 0
Head length	26. 5	27. 8	27. 0	27. 8	29. 1	27. 4
Snout length	8. 7	7. 4	6. 4	6. 9	7. 7	7. 2
Length of upper jaw	17. 1	16. 0	14. 7	16. 4	16. 8	14. 9
Postorbital space of head	16. 3	14. 8	16. 0	15. 4	16. 3	16. 0
Interorbital space	8. 5	8. 6	8. 4	8. 4	8. 7	8. 5
Eye diameter	5. 2	5. 7	5. 9	5. 7	5. 4	5. 1
Depth of caudal peduncle	10. 0	9. 6	9. 8	9. 9	10. 2	10. 4
In number						
Dorsal fin rays	13	13	13	12	14	13
Anal fin rays	11	11	12	12	12	11
Pored scales on lateral line	116	122	118	125	123	120
Scales, one row above lateral line	198	191	191	207	190	197
Gill rakers on first arch	5+10=15	4+10=14	4+9=13	5+11=16	4+9=13	5+11=16
Branchiostegal rays (left-right)	13−12	13−12	13−13	13−11	13−12	13−11
Pyloric caeca	21	17	—	22	23	15
Vertebrae	37+24=61	37+23=60	34+26=60	36+25=61	37+24=61	36+25=61
Body weight in grams	203	135	132	121	130	113
Sexuality	♂	♂	♀	♂	♂	♂
Date	Nov. 5, '71	Aug. 3, '71	Nov. 2, '72	〃	〃	Aug. 3, '71

Table 2. Comparison of meristic counts of the local races of *Salveinus leucomaenis*. Mean value and standard deviation are in perentheses.

Local name	Gogi	Gogi	Iwana	Iwana	Amemasu*
Locality	Misaka-dani (Takatsu R.) in Shimane Pref.	Tossage-dani (Sufu R.) in Shimane Pref.	Ōisawa River (Mogami R.) in Yamagata Pref.	Kumazawa River (Noshiro R.) in Akita Pref.	Shiretoko Peninsula in Nemuro, Hokkaido
Number of specimens	15 *imbrius*	20 *imbrius*	20 *pleurius*	10 *pleurius*	10 *leucomaenis*
Scales, one row above lateral line	190～211 (195. 5±8. 3)	183～216 (197. 5±8. 9)	190～244 (216. 2±17. 3)	198～260 (232. 8±24. 5)	194～236 (213. 0±13. 6)
Pored scales	116～127 (121. 9±3. 0)	111～134 (120. 6±5. 8)	118～135 (127. 3±4. 4)	111～131 (119. 6±5. 7)	121～137 (126. 6±4. 4)
Gill rakers: upper limb	4～6 (4. 8±0. 7)	4～6 (4. 9±0. 5)	5～8 (6. 6±0. 9)	5～8 (6. 3±0. 8)	6～9 (7. 0±1. 0)
Gill rakers: lower limb	9～12 (10. 6±0. 9)	8～11 (9. 2±0. 9)	9～11 (10. 1±0. 5)	9～10 (10. 0±0. 4)	9～12 (10. 4±1. 0)
Gill rakers: total number	13～18 (15. 5±1. 4)	13～16 (14. 1±0. 9)	15～18 (16. 7±1. 0)	15～18 (16. 3±0. 9)	16～19 (17. 4±0. 9)
Pyloric caeca	15～23 (19. 7±2. 2)	14～24 (19. 3±2. 4)	18～28 (21. 4±2. 6)	16～27 (21. 5±3. 0)	17～24 (20. 4±2. 0)
Vertebrae	60～62 (60. 7±0. 7)	59～62 (60. 3±0. 8)	60～64 (61. 7±1. 4)	61～65 (62. 1±1. 3)	61～63 (61. 9±0. 5)

* Migratory form of *S. leucomaenis*.

in Misaka-dani flowing into Shiso River (Takatsu River system), Shimane Prefecture.

7	8	9	10	11	12	13	14	15
215	211	196	195	186	186	179	164	149
187	181	168	169	161	160	152	139. 5	129. 5
37. 5	39	37. 5	36. 5	37	34	35	28. 5	28. 5
52	48. 5	43. 5	47	43. 5	42. 5	41. 5	36. 5	36. 5
12. 5	13	11	12	10	11	11. 5	8. 5	10
28	26. 5	24	25. 5	23	23	23	21	18. 5
30. 5	27. 5	24. 5	27	25. 5	24	24	21	20. 5
16	15	14	14. 5	13. 5	14. 5	13	10. 5	12
11	11. 5	10	11	10	10	9	9	8
19	18. 5	17. 5	17. 5	16	16. 5	16	14	13
20. 1	21. 5	22. 3	21. 6	23. 0	21. 3	23. 0	20. 4	22. 0
27. 8	26. 8	25. 9	27. 8	27. 0	26. 6	27. 3	26. 2	28. 2
6. 7	7. 2	6. 5	7. 1	6. 2	6. 9	7. 6	6. 1	7. 7
15. 0	14. 6	14. 3	15. 1	14. 3	14. 4	15. 1	15. 1	14. 3
16. 3	15. 2	14. 6	16. 0	15. 8	15. 0	15. 8	15. 1	15. 8
8. 6	8. 3	8. 3	8. 6	8. 4	9. 1	8. 6	7. 5	9. 3
5. 9	6. 4	6. 0	6. 5	6. 2	6. 3	5. 9	6. 5	6. 2
10. 2	10. 2	10. 4	10. 4	9. 9	10. 3	10. 5	10. 0	10. 0
14	13	13	14	13	14	13	14	12
12	11	11	12	11	11	11	11	11
127	119	118	125	122	123	122	124	125
206	194	181	204	195	194	182	211	192
6+11=17	4+10=14	5+11=16	5+11=16	5+12=17	4+11=15	5+10=15	5+11=16	6+12=18
13−11	13−12	13−12	13−12	12−12	13−12	13−13	13−12	12−12
22	22	20	18	21	18	18	19	20
36+26=62	37+24=61	36+25=61	37+24=61	36+24=60	36+24=60	35+25=60	37+25=62	37+24=61
116	100	84	128	87	78	73	48	40
♀	♀	〃	♂	♀	♀	♂	♀	♂
Apr. 20, '74	Aug. 3, '71		Apr. 20, '74	Aug. 3, '71	May 26, '72	Aug. 3, '71	Apr. 20, '74	〃

卵期は11月中旬におよぶであろう．すなわち，この付近のゴギの産卵期は，10月20日頃からほぼ1カ月の間と思われる．

なお，笹山在住の郷田薫，杉迫学氏らによれば，この付近のヤマメは例年10月10日頃から10月末にかけて産卵するといわれる．ゴギとヤマメが共にすむ河川では，両者の産卵期が重なる時期を生ずる．実際に筆者は紙祖川で10月末にゴギの他にヤマメの産卵行動を認めた．この場合，ヤマメと異なりゴギの背面には淡色斑がみられ，また雄の対鰭の前縁が白いなど，現場で両者を見分けるのは難しくない．

産卵場

ゴギの産卵床は，一般に平瀬や淀みの脇もしくは淵の岸近い所にみられる（Fig. 5A, B, C）．産卵にあたり川底が掘られるので，そこは白つぽくなり，暗褐色の周囲とは容易に区別出来る．そこは砂混りの小石底で，水深 10～50 cm，そして水はほとんど停滞し所によつては極めて弱い反流が認められた．一方，紙祖川のヤマメは主に淵尻の流れのある所で産卵していた．このように，両者の産卵床では流速が違うため，底質にも相違が認められ，ゴギの産卵床の底質はヤマメの場合よりもこまかくて，砂が多かつた（Fig. 6）．

前産卵行動

三坂谷の林道終点より約 500 m 上流で，1974年10月28日から翌日にかけて観察したゴギの産卵行動について以下に述べる．

この付近の河床には，径 1～3 m の大型転石が多数みられ，観察場所は川幅約 3. 5 m，長さ 8 m 程の淀みで，その上，下流は落差 1 m 弱の落ち込みにつながつていた（Fig. 5B）．水は左岸寄りをゆるやかに流れ，右岸ではほとんど停滞し，僅かな反流が認められた．水量は少なく，水温は28，29日ともに 11°C で，天候は晴．

産卵行動は，この淀みの右岸近くの砂礫底でみられ（Fig. 5B），そこは水深 10～25 cm，礫の大きさは 5，6 cm以下であつた．観察は主として肉眼により，その他 300 mm 望遠レンズとモータードライブ装置をつけた 35 mm 1眼レフによる撮影も行つた．

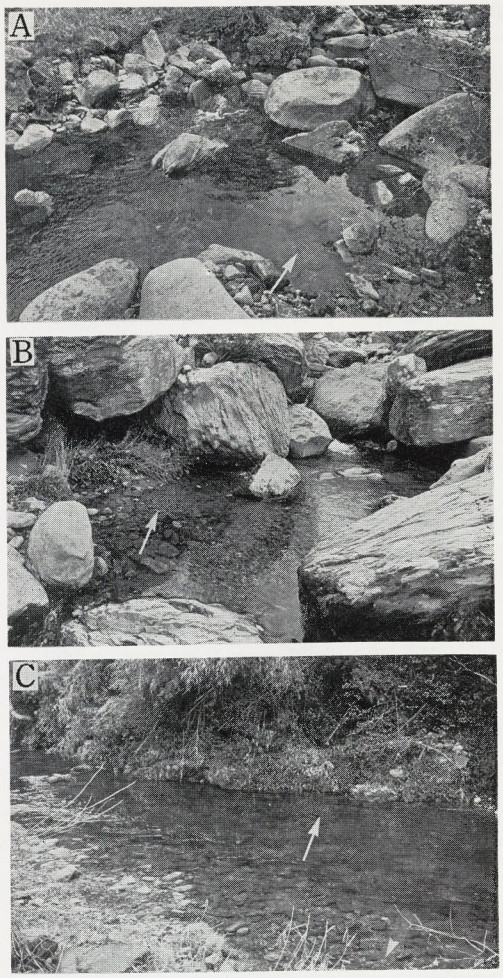


Fig. 5. Spawning places of gogi-char. Arrow indicates a location of spawning redd. A and B. At Misaka-dani. C. At Shiso River.

ペアについて この場所には 28 日正午頃，ゴギはいなかつたが，午後 3 時半頃になるとペア 1 組が認められた．一般にゴギのペアでは雌が雄よりも小さいが (Fig. 7A)，このペアでは雌が大きくて全長約 20 cm (目測)，雄は約 17 cm であつた (Fig. 7B)．産卵行動中のゴギは，流れに向かつて定位する．ここでは 3 cm/sec 程の反流のため，上記のペアは三坂谷の下流へ頭部を向け，雌は産卵床のほぼ中央に，雄はその斜め後方に位置していた．

このペアの他に，雄はほとんど見受けられなかつたが，別の観察例では雌 1 尾に常時 3，4 尾の雄がつきまとうことが多かつた．この場合，これらの雄の間には，優劣関係が認められ，通常は体の大きい雄が優位で，1 位のものが雌とペアになる．他の雄は産卵床の後方に群れ，それぞれが小さい雄を牽制，時に攻撃しながら，しつこく雌に接近を図る．その時，ペアの雄

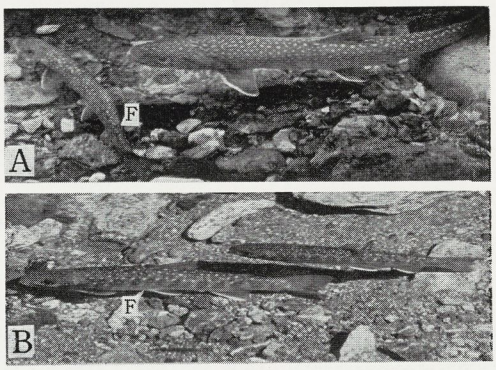


Fig. 7. Resting pair on spawning redd. A. A female (F) is attended by a male extremely larger than herself. B. It is not so uncommon to find a female (F) escorted by a male smaller than herself.

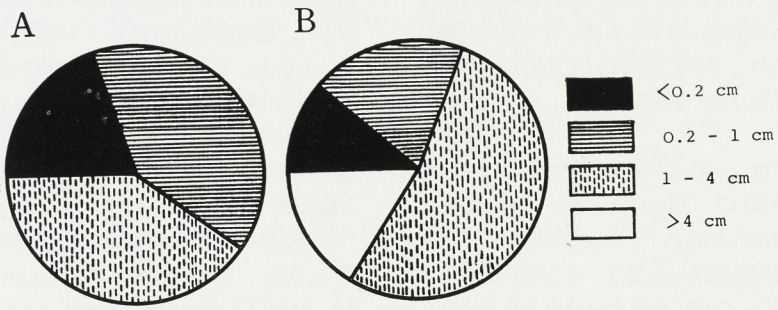


Fig. 6. Gravel sizes in spawning redds of gogi-char (A) and non-migratory form of masu salmon (B), *Oncorhynchus masou*. Compositions were calculated relatively from submerged displacement of gravel.

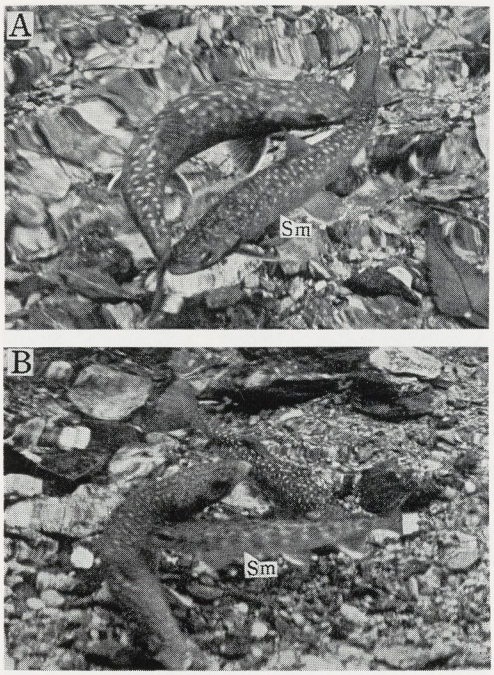


Fig. 8. Counterattack by a subordinate male. Dominant male usually darts and drives away subordinate one, whereas counterattacks by subordinate male occasionally seen in early prespawning period. A. A subordinate male (Sm) makes counterattacks against dominant male and they move quickly in small circles with biting each other caudal part. B. A subordinate male (Sm) counterattacks fiercely against a dominant male and turns him out of the spawning site, but the dominant male comes back soon after and defeats the subordinate one.

は激しく突進してこれらを追い払い，時には相手に噛みつくこともある．前産卵行動期にみられるこのような雄の個体関係は，白石ら（1957）によるアマゴ *O. rhodurus* Jordan and McGregor および木村（1972, 1976 b）によるヤマメの場合と大体一致する．しかしゴギではこれらと異なつた行動もみられた．すなわち，アマゴやヤマメではペアの雄が一方的に劣位個体を攻撃，追い払うだけであるが，ゴギでは劣位による反撃がしばしばみられ，互いに尾柄部を噛み合つて旋回しながら争つたり（Fig. 8A），小さい雄がペアの雄を攻撃して（Fig. 8B），産卵床から一時追い出すこともあつた．このような例は，前産卵行動の初期に多くみられるが，次第に優劣関係が明確になり，後には優位が劣位を一方的に追うようになる．

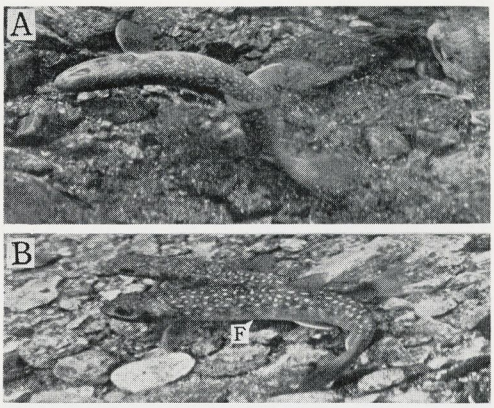


Fig. 9. Characteristic movements of female in prespawning period. A. Digging action. Female, turning on her side on the bottom, presses her tail on the gravel and lifts it with a series of powerful flexion and extension of her body. At this time, fine sand and gravel are stirred up and female moves forward slightly. B. Back-paddling. After digging, female (F) moves backward with the aid of her pectoral fins paddling slowly.

前述の場所で10月28日午後観察を始めた頃は，産卵行動が始まつて間もないと思われ，雌は川底をあちこち交互に掘つていた．そのうちに，雌はほぼ1カ所だけを掘るようになつた．その頃まではペアの組み合わせはさほど安定せず，時々雄は雌を攻撃したり，雌による反撃などが観察された．

営床と求愛　川底を掘るにあたり，ゴギの雌は急に体を横に倒して，各鰭をいつぱいに拡げ，口を少し開きながら体を激しく屈伸させ，尾部で強く川底を上下にあおりつつ 20～30 cm 前進する（Fig. 9A）．この間，2，3秒を要する．この営床動作により川底の砂礫は，はねおこされて少し後方に移動する．この動作のあと，ゴギの雌は普通の姿勢になり，産卵床を小さくぐるりと回りながら，あるいは川底に腹面を軽く触れて，胸鰭をゆつくりとあおりながら後ずさりして元へもどる．後ずさりの際，尾部が礫につかえて，雌の後半身が大きく曲ることが多い（Fig. 9B）．その時，雌は体を少し浮かし，またはくねらせて尾部を礫からはずして後退を続ける．このようなゴギの動作は，ヤマメなどに比べて，体を曲げあるいはくねらすことが多いとの印象を与える．

雌が体を横に倒して行う営床動作は，佐藤（1963）もゴギについて観察しており，Breder and Rosen（1966）が集約したサケ科一般の営床動作にもよく似る．また，Fabricius and Gustafson（1954）はヨー

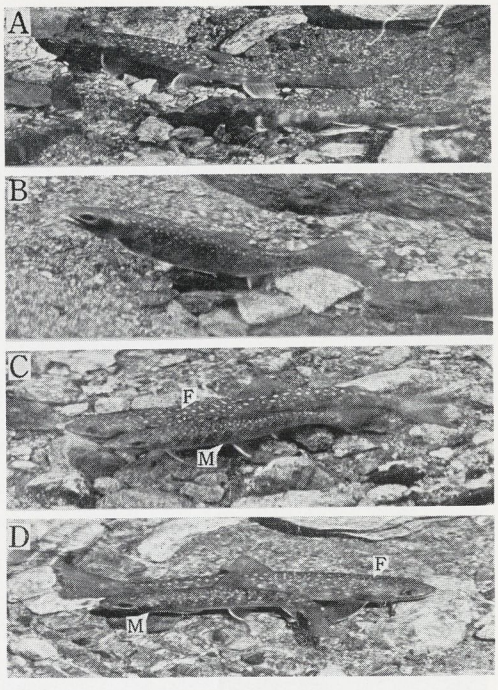


Fig. 10. Feeling and crouch posture of female and courtship of male. A. Feeling posture. Female (F) erects her anal fin and moves it as if fumbling for a crevice in gravel. B. Crouch posture. Female, inserting her erected anal fin into a crevice in gravel, crouches on the center of almost finished depression and slightly bends her anterior body upward. C. Courtship. If female takes feeling or crouch posture, male (M) quickly approaches her and nudges the side of her body with his side. D. Courtship. Male (M) courtes female passing by each other.

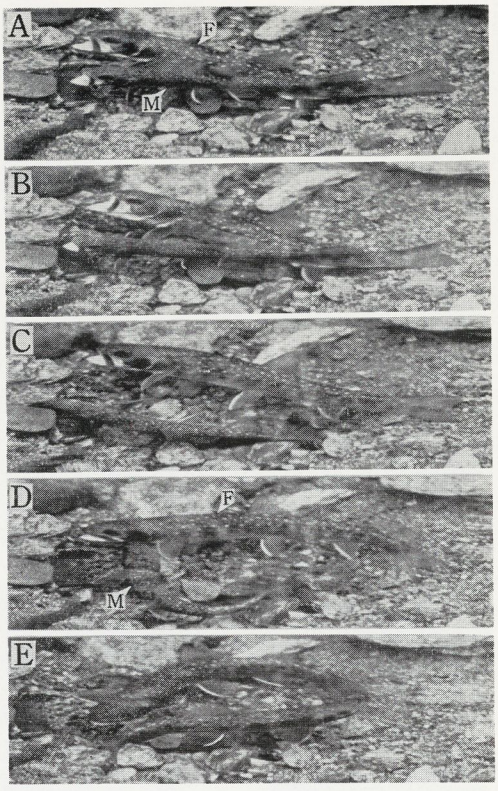


Fig. 11. Oviposition and postspawning fight by a pair. A. Initial phase of oviposition. Female (F) takes crouch posture first, and a male presses the female's side with his side. Then, they begin to release eggs and milt quivering violently and gaping widely. B. Climax of orgasm. Their bodies are gradually separating, for the pectoral fins are spread utmost. C. Final phase of oviposition. Bodies are completely separated. Orgasm continues for 4 to 5 seconds. Usually, a single oviposition occurs in a single depression. According to another observation, however, 3 times of oviposition at intervals of 15 and 30 minutes were seen in the same depression. D. After oviposition, male suddenly dashes and pokes the side of his partner's head with his snout. E. Counterattacks by female. Female makes cruel counterattacks against him, then they fight each other in small circles.

ロッパのイワナ *S. alpinus* (Linnaeus) について，このような営床動作の他に，普通の姿勢のまま体を強く横に振つて，川底を掘ると述べている．しかし，ゴギはそのような掘りかたは全くしなかつた．

ゴギの雌による営床動作は28日夕刻および翌朝の放卵放精の直前まで1～3分毎に繰り返された．その相間には，雌は普通の姿勢で体を川底に沈めながら，臀鰭をいつぱいに立てる動作に移る (Fig. 10A)．これによく似た動作は他のサケ・マス類にもみられ，フィーリング (feeling) (Jones and Ball, 1954 ; Jones, 1959) あるいはテスティング (testing) (Smith, 1941) と呼ばれている．

ゴギの雌がこのフィーリングの姿勢をとると，ペアの雄は直ちに雌に求愛するので，この姿勢は求愛を誘発する信号とも考えられる．

求愛にあたり，ペアの雄は斜め後方から静かに雌にすり寄り，体側をぴつたりとつけて，両者は頭を揃える (Fig. 10C)．また，雄は雌とすれ違いながら，体側で雌の体側をこすつて求愛することもある (Fig. 10D)．いずれの場合も，雌は雄により体を少し横に押さ

れるので，両者はすぐに離れる．そして，雌は次の営床動作に移り，雄は近寄ってくる他の雄を追うか，産卵床の後方にさがる．

雌が営床動作を同じ場所で何回も繰り返すうちに，川底に直径 30 cm，深さ 5，6 cm の浅いすり鉢型の「くぼみ」が出来始める．その中の礫の間隙から小石や砂が除かれると，やがて雌はそこでフィーリングの姿勢よりさらに前半身を上方にそらせ，体を前後左右にこきざみにゆすりながら，臀鰭を礫の間隙に差し込んで静止し，時には僅かに口を開く（Fig. 10B）．

この動作は他のサケ科からも知られており，Jones and Ball (1954) および Jones (1959) はこれをクローチ（crouch），Fabricius and Gustafson (1954) はアンカリング（anchoring）と呼び，やはり雄の求愛や，ペアによる放卵放精を誘発する重要な信号とされている．わが国でもヤマメの雌によるこの動作が知られている（木村，1972，1976b）．

放卵放精行動

翌 29 日午前 9 時頃，前日の営床動作によって出来た「くぼみ」に，ペアが現われて前産卵行動を始めた．そして，午前 9 時 40 分頃放卵放精が行われた．その際まず，雌は「くぼみ」の中央で強いクローチの姿勢で静止し，次いでペアの雄が雌に体をぴったりと押しつけて並び，両者は体をふるわせ始めた．雌が口を開きかけると，雄も大きく口を開け，両者は体を激しく硬直けいれんさせながら，4，5 秒の間に放卵放精した（Fig. 11A，B，C）．

産み出されたばかりの卵は「くぼみ」中央の礫の間隙に転がつて（Fig. 12A），そのほとんどが受精していた．

後産卵行動

放卵放精が終る頃には，雌雄の体は離れる（Fig. 11C）．この直後，ペアの雄は横から突然雌に突進して，その鰓蓋を強くつつき（Fig. 11D），雌も素早く雄の後にまわり込み，両者は「くぼみ」の周辺を小さく急速に旋回しつつ，互いに相手を噛もうとする（Fig. 11E）．この動作は，ゆるやかになりながらも約 15 分間続き，三坂谷における他の観察でも例外なくみられた．このような産卵直後の噛み合いは，ヨーロッパの grayling *Thymallus thymallus*(Linnaeus)（カワヒメマス科）についても知られているが（Fabricius and Gustafson, 1955），九州のヤマメや（木村，1972；1976b），筆者が観察した北海道のオショロコマ *S. malma* (Walbaum) では全くみられなかつた．

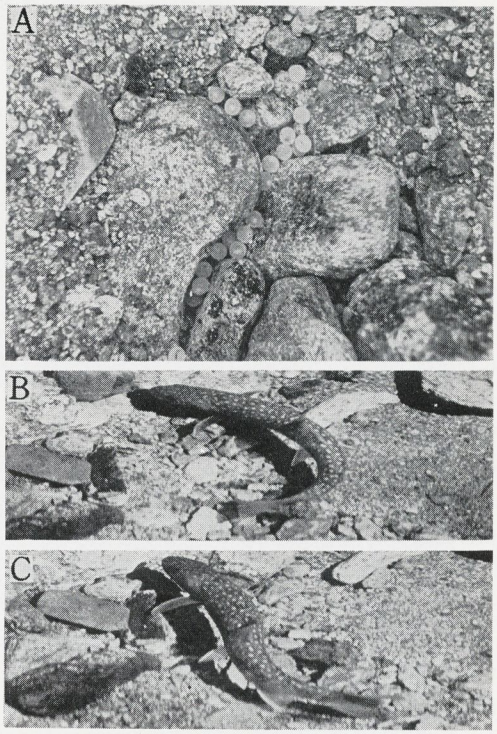


Fig. 12. Just fertilized eggs in the depression and undulating by female. A. Eggs roll into crevices of gravel in the center of depression. B and C. Undulating by female. After some 15 minutes of oviposition, female begins to undulate by a slow and rhysmic swinging her body from side to side just like a swimming snake. Undulating is gradually replaced with digging actions afterward.

その後，雌は「くぼみ」の中やその近くで，体をゆつくりと左右にくねらすアンデュレイティング動作（undulating）（Fig. 12B，C）を始め，雄は次第に産卵床から遠ざかる．放卵後 30 分たつと，「くぼみ」の前方で雌による営床動作が再び始まり，はね起こされた砂礫で卵は埋められる．しばらく雌は，営床動作とアンデュレイティング動作を交互にくり返えす．

このアンデュレイティング動作は，イワナ属に特有と考えられ（Fabricius, 1953），カワマス *S. fontinalis* (Mitchill)，オショロコマ，ヨーロッパのイワナなどの産卵で知られ，この動作のみでも受精卵は少し埋まるといわれる（Greeley, 1932；Needham and Vaughan, 1952；Fabricius, 1953；Needham, 1961；Breder and Rosen, 1966），しかし，ゴギの場合，卵がアンデュレイティング動作により埋まる徴候は認められなかつた．

雌によるアンデュレイティング動作は放卵後1時間半近くみられる．その後は営床動作のみとなり，放卵後2時間を経過すると，卵は 5～10 cm の深さに埋められる．その後も雌は産卵床に近づく他のゴギやタカハヤなどを追い払う．また，ペアの雄も時々戻つて求愛するが，雌から追い払われることが多い．午後になると，雌も産卵床から離れることが多くなる．夕方には雌雄ともに産卵床には姿を全くみせなくなり，ここでの産卵行動はすべて終つたと思われた．

以上に述べたように，この場所では10月28日午後に前産卵行動が始まり，その日の夕刻まで雌の営床動作や雄の求愛などがみられた．翌29日午前9時頃，前日と同じペアが産卵床に現われて前産卵行動を始め，9時40分頃ペアによる放卵放精が観察された．それに続く後産卵行動は正午過ぎまでみられたが，夕方には雌雄は産卵床に姿を全くみせなくなつた．

産卵回数

前述の観察例では，1回のみの産卵であつたが，同じ三坂谷で他に観察した3例によると，初回の産卵を行つた地点の約 20 cm 前方に，ゴギの雌が再び「くぼみ」を作り，次回の産卵が20～30時間後にみられた．他の1例ではさらに，3回目の産卵が同様にして行われた．このような2ないし3回の放卵放精を伴う一連の産卵行動には，普通2ないし3日間を要する．

また，1971年に三坂谷でみた1例では，全長約 18 cm の雌と 35 cm 位の雄よりなるペアが，ひとつの「くぼみ」で15～30分の間隔で，3回放卵放精した．その際，初回と次回の産卵後も雌のクローチと雄の求愛が続き，3回目の産卵後に後産卵行動が認められた．

産卵床と埋蔵卵

三坂谷で1971年11月にゴギの産卵床12カ所の形状，大きさ，深さ，流速，底質などを調べ，12月17，18日には発眼した埋蔵卵を数えて，その結果を Table 3 に示した．なお，卵の計数時の水温は 6.0～6.2°C であつた．

産卵床では長径 60～120 cm，幅 35～60 cm の楕円形の範囲に砂礫が少し盛りあがり（Table 3），その前縁は若干くぼむ．この前縁から約 20 cm 後方を 5～10 cm 掘ると，礫の間から受精卵が割合まとまつて現われ，さらにその後方 20 cm 程の所から，別の卵の群が掘り出されることが多い．卵群毎の斃死率は 0～40.4％で，数えた卵913粒のうち151粒が白色不透明の死卵でこれから全体の斃死率を算出すると16.5％であつた．

卵は球形を呈し，卵径は 5.1～5.4 mm，平均 5.2 mm（ホルマリン標本）で，孵化間際であつたため，不透明な厚い卵膜はやや緊張を失つていた．すでに血液循環も始まつていたので，卵は少し赤味を帯びていた．

仔・稚魚について

形 態

周布川水系波佐川に注ぐ隠居ノ谷（Fig. 2C）で，1962年12月15日に，ゴギの産卵床から発眼卵を集めて持ち帰つたところ，19日に孵化を始めた．孵化仔魚

Table 3. Physical characters of spawning redds of the gogi-char, *S. leucomaenis*, in Misaka-dani. Eyed eggs were dug and counted on December 17 and 18, 1971. Number of dead eggs is in perentheses.

Redd No.	Length	Width	Depth	Velosity	Size of gravels	No. of egg groups	No. of eyed eggs	Motality
1	60cm	45 cm	20～30 cm	1.2cm/sec	4～5cm	1	57(23)	40.4%
2	90	50	20～25	1.6	3～4	?*	207(28)	13.5
3	100	50	25～30	5.0				
4	90	30	30～40	0	2～3			
5	95	45	15～25	−1.0**	2～3	2	30 (7)	23.3
							95 (3)	3.2
6	80	35	10～20	−1.0**	4～5			
7	50	35	5～10	3.0	2～4	1	100(15)	15.0
8	70	35	5～10	2.7	2～4	1	48(12)	25.0
9	120	45	5～25	−4.7**	2～3	1	55(10)	18.2
10	90	30	15～20	4.1	2～3	2	92(13)	14.1
							24 (0)	0
11	95	50	10～20	5.5	1～2	2	52(11)	21.2
							72 (7)	9.7
12	120	65	5～15	5.1	2～3	1	81(22)	27.2

* Several pairs spawned in this redd, it was difficult to separate the egg groups one another.
** A negative number indicates counter flow.

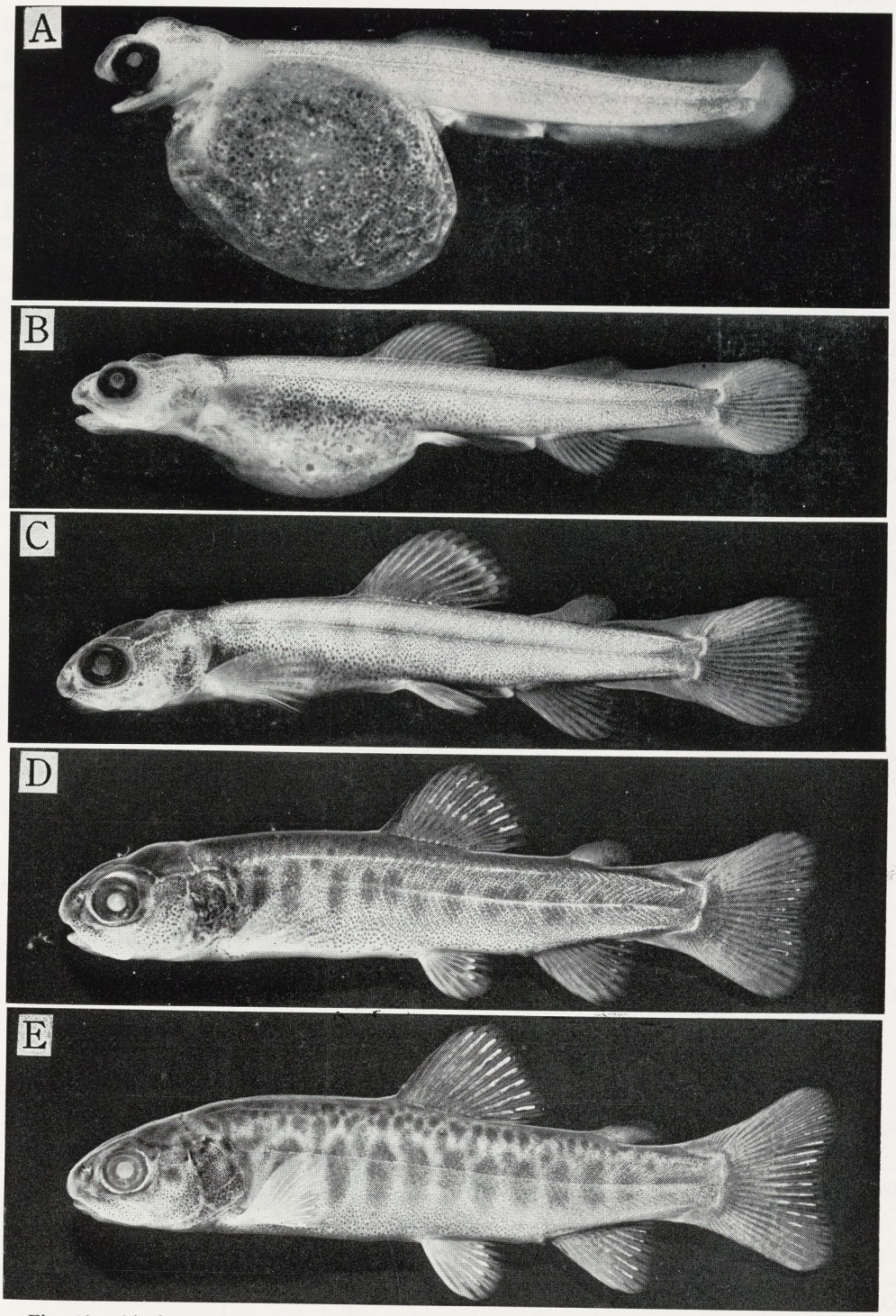


Fig. 13. Alevins and fry of gogi-char, *Salvelinus leucomaenis*. A. Newly hatched alevin, 14.8 mm in total length, fixed on November 19, 1962. B. Alevin, 22.2 mm, 21 days after hatching. C. Fry, 25.6 mm, 36 days after hatching, yolk sac was almost consumed and parr marks just appeared. D. Fry, 35.3 mm, caught in Misaka-dani on May 18, 1974. E. Fry, 45.6 mm, caught in Misaka-dani on June 16, 1974.

をさらに卵黄吸収が終るまで飼育した．この間，水温は 16.5～12.5℃ 平均 14.5℃ で，現場水温よりかなり高かつた．また，1974 年春と夏には三坂谷でゴギの稚魚を採集したので，次に仔・稚魚の形態について述べる．標本はすべて 5％ホルマリン固定後 70％ エタノールに保存中のものによつた．

孵化仔魚（全長 14.8 mm, Fig. 13 A） 孵化直後の仔魚 10 尾によると，全長 13.8～14.5 mm, 体長 12.1～13.2 mm, 卵黄嚢を除いた体高 1.1～1.4 mm, 頭長 2.3～2.4 mm, 吻長 0.3～0.4 mm, 眼径 0.8～1.0 mm, 筋肉節数 57～61．これらの標本の生時における全長は 17.7～18.5 mm で，エタノール保存により 22～24％の収縮がみられた．

孵化仔魚の外観は，他のサケ科仔魚によく似て，大豆状の大きな卵黄嚢をもつが，その後端は肛門下には達しない．体は細長くて少し側扁し，頭は小さい．眼は大きくて，虹彩は黒く，口裂も大きい．両顎には鋭い小歯がみられる．鰭は膜鰭状で，背鰭の原基は体のほぼ中央に位置する．垂直鰭にはいずれも鰭条原基を生ずるが，胸鰭はまだ膜質で円盤状．腹鰭は卵黄嚢のつけ根後端に接する．頭頂と体側には，黒色素胞が分布する．卵黄嚢の表面には多数の小油球が散在するが，大型の油球は生時にも全くみられなかつた．

仔魚（全長 22.2 mm, Fig. 13 B） 孵化後 21 日目の仔魚 8 尾によれば，全長 20.8～23.5 mm, 体長 17.9～19.8 mm, 卵黄嚢を除いた体高 2.1～2.4 mm, 頭長 3.7～4.8 mm, 吻長 0.6～0.8 mm, 上顎長 1.5～1.9 mm, 眼径 1.2～1.7 mm, 背鰭 12～14 軟条, 臀鰭 10～12 軟条．

卵黄はかなり吸収され，背鰭と臀鰭は膜鰭からほぼ分離し，鰭条も定数に達した．尾鰭後縁は叉入し始め対鰭には鰭条の原基が出現．体側の黒色素胞は孵化直後よりも濃密になり，頭頂，体の背面，尾鰭の基部および背鰭の前縁は黒い．パーマークはまだ体側に現われない．

稚魚（全長 25.6 mm, Fig. 13 C） 孵化後 36 日目

Table 4. Stomach contents of the fry of gogi-char, *Salvelinus leucomaenis*. These in Shimane Prefecture. A figure indicates a number of individuals.

Specimen number			1	2	3	4	5	6
Total length in mm			21.7	28.5	28.6	29.0	29.2	29.4
Ephemeroptera		カゲロウ目						
Baëtis sp.	larva	コカゲロウ属幼虫		1		3		
Ecdyonurus tobiironis	〃	クロタニガワカゲロウ 〃						
Ecdyonurus sp.	〃	タニガワカゲロウ属 〃						2
Epeorus uenoi	〃	ウエノヒラタカゲロウ 〃						
Epeorus sp.	〃	ヒラタカゲロウ属 〃						
Ephemerella sp.	〃	マダラカゲロウ属 〃						
Paraleptophlebia sp.	〃	トビイロカゲロウ属 〃	1	1			4	1
Isonychia japonica	〃	チラカゲロウ 〃						
Ameletus costalis	〃	マエグロヒメフタオカゲロウ 〃						
Unknown larva		不明 〃		1				
Tricoptera		トビケラ目						
Uenoa tokunagai larva		クロツツトビケラ幼虫						
Polycentropus sp.	〃	イワトビケラ属 〃		1				
Mystrophora inops	〃	イノプスヤマトビケラ 〃						
Tricopteridae	〃	トビケラ科 〃		1				
Tricopteridae	adult	トビケラ科成虫						
Plecoptera		カワゲラ目						
Alloperla sp. larva		ミドリカワゲラ属幼虫		1				
Diptera		双翅目						
Chironomidae larva		ユスリカ科幼虫						
Chironomidae pupa		ユスリカ科蛹						
Chironomidae adult		ユスリカ科成虫						
Unknown adult		不明 〃			1			
Others		その他						
Tubifex sp.		イトミミズ		1				
Date			May 14 '71	May 19 '74	May 14 '71	〃	〃	〃

の稚魚10尾によると，全長 24.1～27.4 mm，体長 19.9～22.7 mm，体高 2.9～3.5 mm，頭長 5.3～6.1 mm，吻長 0.6～0.9 mm，上顎長 2.1～2.6 mm，眼径 1.8～2.2 mm，尾柄高 1.2～1.4 mm，背鰭高 3.0～4.2 mm，臀鰭高 2.8～3.3 mm，背鰭 12～15 軟条，臀鰭 12～13 軟条，鰓皮条数左 8～10 右 8～10，鰓耙数 (1～3)＋(2～7)＝3～10.

卵黄はほとんど吸収され，体側にパーマークが現われ始める．吻は少しとがるが，上顎骨の末端はまだ眼の後縁下には達しない．背鰭と臀鰭はよく発達し，対鰭の鰭条も大体定数に達する．膜鰭は尾柄の背，腹中線上および肛門と腹鰭間に残存する．鰓皮条もほぼ出来たが，鰓弓は黒く，鰓耙もまだよく発達せず数が少ない．幽門垂は認められない．鰾は中空の突起をなしている．

稚魚（全長 35.3 mm, Fig. 13 D） 三坂谷で1974年5月18日に採捕した稚魚2尾によると，全長 35.3～36.4 mm，体長 28.7～29.2 mm，体高 5.8～6.4 mm，頭長 8.5～8.9 mm，吻長 1.5～1.6 mm，上顎長 3.7～4.1 mm，眼後長 4.5～4.6 mm，眼径 2.4～2.8 mm，尾柄高 2.1～2.2 mm，背鰭高 4.9～5.1 mm，臀鰭高 4.5 mm，背鰭 14～16 軟条，臀鰭 13 軟条，鰓皮条数左 10～13 右 9～12，鰓耙数 3＋(9～10)＝12～13，幽門垂数 17～19.

体高はやや高くなり，体側のパーマークは鮮明になり，背部には暗色の斑点が生ずる．膜鰭はほとんど消失した．鰓耙と幽門垂の数はほぼ定数となるが，ともにまだ短い．

稚魚（全長 45.6 mm, Fig. 13 E） 三坂谷で1974年6月16日に採捕した稚魚2尾によると，全長 45.6～48.4 mm，体長 37.5～39.8 mm，体高 6.5～8.4 mm，頭長 11.4～12.3 mm，吻長 1.9～2.0 mm，上顎長 4.9～5.8 mm，眼径 3.4～3.5 mm，尾柄高 2.6～3.4 mm，背鰭高 6.6～6.7 mm，臀鰭高 6.5～7.6 mm，背鰭 14～15 軟条，臀鰭 12～13 軟条，鰓皮条数左 12 右 10～11，鰓耙数 4＋10＝14，幽門垂数 19～23.

fry were captured in Tossage-dani of Haza River (Sufu River system)

7 29.5	8 30.3	9 32.4	10 32.5	11 34.7	12 34.8	13 38.4	14 42.1	15 43.5	16 47.4	17 49.1	18 49.6	19 55.1	20 57.6	21 58.3	22 63.9
2		2	3	4	2	1	11			1		2	4		2
											4				
					2						39		1	4	10
	1														
	2								1						
					1										
1	6	6	1	1		4			3			2		1	
				1											
								7							
	1			2											
							1						2		
										2					
								1						1	
														3	
														1	
													7	1	
											1				
													10		
〃	〃	〃	〃	〃	〃	Jun. 17 '74	〃	〃	〃	〃	Aug. 3 '71	〃	〃	〃	Aug. 29 '74

体形はほぼ整い，背部の暗色斑点は次第に不規則な形になり，数も増加する．吻端は下顎先端より僅かに前方に出て，上顎骨の末端は眼の後縁下に達する．体の全面に鱗を生じ，側線も白い点列をなして明瞭になる．

このような仔・稚魚の形態は，佐藤（1963）によるゴギの記述とよく一致するが，孵化直後の生きた仔魚の全長は，佐藤（1963）の19～20 mmより少し小さかつた．また，木村（1976 a），前川(1977) によるミヤベイワナ *S. miyabei* Oshima や Blackett (1968) による降海性オショロコマに比べて，ゴギのパーマーク出現期は遅いが，木村（1974）によるアメマスとは一致する．

そして，ゴギとヤマメが共にすむ河川では，両者の稚魚が獲れることがある．これらは互いによく似るが，イワナ属の稚魚では口蓋骨と鋤骨の隆起部の配列は逆U字型で，小字型を呈するサケ属とは明確に区別される（木村，1974）．

稚魚の習性

河川におけるゴギ稚魚の浮上期と習性を明らかにするため，高津川水系の紙祖川と三坂谷，周布川水系波佐川の支流トツサゲ谷（Fig. 2C）で，1974年の春から夏にかけて調査を行つた．次にその結果を述べる．

ゴギの仔魚は，他のサケ科と同じく，卵黄吸収を終えるまで，産卵床の砂利の中に潜む．紙祖川で4月20日に全長 26.2 mm の稚魚1尾を，翌21日にはトツサゲ谷で全長 21.7～22.6 mm のもの3尾をタモ網ですくつた．トツサゲ谷の稚魚のうち2尾はまだ腹部に卵黄嚢を僅かに残していたことや体の大きさから，これらは産卵床から脱出浮上したばかりと思われた．そして，5月には少し成長した稚魚がみられたので，この付近のゴギ稚魚の浮上期は4月中，下旬以降と考えられた．

ゴギは浮上後 50 mm 位までは，水が停滞する岸近くや水溜りに沈む枯枝，礫や転石などの下に潜むことが多い．普通は群を作らないが，増水時には暗いものかげに多数群れることがある．稚魚は全長 50 mm 以上になると，少し深くて流れのある所の底層を泳ぎ，80 mm 以上の未成魚は成魚とほぼ同じ生息域を占めている．

次に波佐川のトツサゲ谷の稚魚22尾（全長 21.7～63.9 mm）の胃内容物を調べて，その結果を Table 4 に示した．これによれば，カゲロウ目の幼虫と蛹の個体数が全体の83％を占め，気生性の落下昆虫はほとんど食われていない．そして，カゲロウ目でもタニガワカゲロウ属 *Ecdyonurus* の2種，トビイロカゲロウ属 *Paraleptophlebia* の1種，コカゲロウ属 *Baëtis* の1種などのように，比較的移動力の弱いものが多く食われている．また，三坂谷のゴギの稚魚19尾（全長 26.2～50.0 mm）の胃内容物も，トツサゲ谷の場合と同じく，カゲロウ目の幼虫が全個体数の80％以上で，その属や種類もほぼ同じであつた．なお，河端(1976) によれば，1963年5月に波佐川で採集したゴギの成魚44尾は水生昆虫の幼虫約40％，気生昆虫約60％を食べており，今回の稚魚よりも気生昆虫を多く摂餌していた．

紙祖川と三坂谷における筆者の採集記録によると，4月下旬に全長 26.2 mm，5月に 30.5～39.6 mm，6月に39.1～50.0 mm の稚魚が，また8月末には 80.5～93.7 mm の標本が採集されている．この成長傾向からみると，筆者が11月初めに三坂谷で釣つた全長 110 mm 前後のゴギは（Fig. 4），前年の秋に産み出されたものと思われる．

この研究を指導され，原稿を校閲して頂いた九州大学農学部の塚原博教授，稚魚の胃内容物の同定をお願いした淡水生物研究所の森下郁子専務理事，文献の入手について便宜を図られた広島大学教育学部の水岡繁登博士と水産大学校の多部田修博士に心から感謝する．また，現地調査にあたりお世話になつた高津川漁業協同組合の吉田春美組合長と堀田美友理事，匹見町笹山在住の大谷博氏および金城町若生在住の河野政一氏に深く感謝する．

文　献

Blackett, R. F. 1968 Spawning behavior, fecundity and early life history of anadromous Dolly Varden in southern Alaska. *Alaska Dep. Fish and Game, Res. Rep.*, (6): 1-85

Breder, C. M. Jr. and D. E. Rosen 1966 *Modes of reproduction in fishes*. Amer. Mus. Nat. Hist., New York

Fabricius, E. 1953 Aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus*. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, (34): 14-48

Fabricius, E. and K. -J. Gustafson 1954 Further aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus*. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, (35): 58-104

Fabricius, E. and K. -J. Gustafson 1955 Observations on the spawning behaviour of the grayling, *Thymallus thymallus* (L.). *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, (36): 75-103

Greeley, J. H. 1932 The spawning habits of brook, brown and rainbow trout, and the problem of egg predators. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, (62) : 239–248

今西錦司 1967 イワナ属——その日本における分布——. 森下・吉良編：自然 生態学的研究（今西錦司博士還暦記念論文集）. 中央公論社，東京，3–46頁

稲村彰郎・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) : 65–78

Jones, J. W. 1959 *The salmon*. A New Naturalist Spec. Vol., Collins, London

Jones, J. W. and J. N. Ball 1954 The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Brit. J. Anim. Behav.*, **2**(3) : 103–114

Jordan, D. S. and E. A. McGregor 1925 Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. *Mem. Carnegie Mus.*, **10**(2) : 93–346

片山正夫・藤岡 豊 1966 山口県におけるサケ科魚類とその分布について. 山口大教育研究論叢，**15**(2) : 65–76

片山正夫・藤岡 豊 1971 山口県の淡水魚類. 山口大教育研究論叢，**21**(2) : 73–97

河端政一 1976 食性からみたヤマメとゴギの相互関係. 加藤ら編：山岳 森林生態学（今西錦司博士古稀記念論文集）中央公論社，東京，417–432頁

木村清朗 1972 ヤマメの産卵習性について. 魚類学雑誌，**19**(2) : 111–119

木村清朗 1974 アメマス *Salvelinus leucomaenis* のものと思われる卵，仔・稚魚について. 魚類学雑誌，**21**(2) : 85–91

木村清朗 1976a ミヤベイワナとその仔・稚魚. 九大農学芸誌，**30**(4) : 191–197

木村清朗 1976b 九州のヤマメ——主にその産卵習性について——. 西日本新聞社編：九州・沖縄の生きものたち 第二集. 西日本新聞社，福岡，36–63頁

桑原良敏 1960 備北の岩魚. 比婆科学，**8**(2) : 1–4

前川光司 1977 然別湖産イワナの変異性に関する研究 I. 発育と稚魚期の生活史. 日生会誌，**27**(2) : 91–102

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. 保育社，大阪

中村守純 1963 原色淡水魚類検索図鑑. 北隆館，東京

Needham, P. R. 1961 Observations on the natural spawning of eastern brook trout. *Calif. Fish and Game*, 47(1) : 27–40

Needham, P. R. and T. M. Vaughan 1952 Spawning of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, in Twin Creek, Idaho. *Copeia*, **1952**(3) : 197–199

佐藤月二 1963 ゴギ（中国地方のイワナ）. 広島県教育委員会編：広島県文化財調査報告 第3集（天然記念物編），広島県教育委員会，広島，3–30頁

白石芳一・鈴木喜三郎・玉田五郎 1957 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究 第二報 産卵習性に関する研究. 淡水区水研資料，(14) : 1–7

Smith, O. R. 1941 The spawning habits of cutthroat and eastern brook trout. *J. Wildl. Manag.*, **5**(4) : 461–471

吉安克彦 1969 日本在来イワナ属と関連魚類. 釣の友，(221) : 74–84

Yoshiyasu, K. and Y. Humoto 1972 Starch-gel electrophoresis of freshwater salmonid fishes in southwest Japan —I. Genus *Salvelinus* (char). *Bull. J. Soc. Sci. Fish.*, **38**(7) : 779–788

Summary

So-called 'gogi' (Fig. 1), *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), is a non-migratory char attaining a length of 30 cm or less and occurs in the most upper reaches in the rivers in San-in and Sanyo districts of western Honshu. Because gogi-char has many pale spots on the head unlike other members of this genus and has slightly fewer gill rakers, this fish was described at first under the name of *S. imbrius* by Jordan and McGregor (1925). The present author, however, is considering it as one of the local races of *S. leucomaenis*, for the differences of meristic counts between gogi-char and *S. leucomaenis* from other districts are not so conspicuous (Table 2).

Field observations on the spawning behavior and early life history of this char were made in Misaka-dani of Takatsu River system and Haza River of Sufu River system (Fig. 2A, B, C) both in Shimane Prefecture, mainly in 1962, 1971 and 1974.

Spawning season of gogi-char extends from late October to middle November,

when the water temperature goes down to 11～8°C. The spawning acts by a single female and several males are usually seen in the pool-side (Fig. 5 A, B, C), where the current is very slow or slight counter flow is noticed. In the male group, the hierarchy is recognized according to their body sizes and the largest one succeeds in mating with the female. This male usually darts and drives subordinate males away if they attempt to approach his partner,however, in early period of prespawning he is occasionally turned out from the spawning redd by counterattacks of a smaller male (Fig. 8 B). The female defends her spawning site from other females and digs the bottom. As the female repeats digging action (Fig. 9 A) at the same point at an interval of 1 to 3 minutes, a saucer-shaped depression is gradually formed, in which she takes a feeling or crouch posture (Fig. 10 A, B) after each digging action. These postures cause courtship by attended males (Fig. 10 C, D), especially by the largest one. The prespawning acts by a pair used to continue for half a day or more.

The oviposition (Fig. 11 A, B, C) occurs in the center of finished depression and 20 to 100 eggs are shed into the crevices of gravel in it (Fig. 12 A, Table 3). Immeadiately after this, the mated male attacks his partner suddenly (Fig. 11 D). The female not only remains on her redd withstanding his attacks, but she makes violent counterattacks against him (Fig. 11 E). Thus, a series of fierce fight follows about 15 minutes. Soon after, the female starts undulating by swinging her body laterally (Fig. 12 B, C). After a quarter hour of this undulating, the males leave the redd and the female begins to dig the bottom at an area of about 20 cm upstream the eggs. The eggs in the depression are thus filled up gradually with the fine sand and gravel which are stirred up with postspawning digging actions of the female. Such postspawning acts generally continue for 2 to 5 hours. But sometimes, in several hours after the first oviposition the males appear again near the female who is making another depression slightly upstream site from the previous one and they repeat the same acts as they did in the first prespawning period. The next oviposition is usually seen in 20 to 30 hours after the first. Two or 3 days are necessary for 2 times of oviposition.

The eyed eggs of gogi-char were obtained on December 15, 1962 from a spawning redd in Inkyo-no-tani, a tributary of Haza River (Fig. 2 C). These eggs were measured 5.1 to 5.4 mm in diameter and began to hatch on December 19. The newly hatched alevins (Fig. 13 A) preserving in 70 % ethanol were 13.8 to 14.5 mm in total length. About 20 days after hatching the alevins reached as long as 20.8 to 23.5 mm. Two-thirds of yolk substance were consumed, but parr marks were not visible as yet (Fig. 13 B). It took 36 days for the present alevins to absorb the yolk sac completely in the water temperature of 16.5 to 12.5°C. The fry just after consumed their yolk were measured 24.1 to 27.4 mm and parr marks appeared in this stage (Fig. 13 C). In the rivers, the fry start emergence from the gravel of spawning redd after middle or late in April.

The fry after emergence (Fig. 13 D, E) are usually captured under the stones, pebbles and sunken withered branches in the shallow stream side where the current is very slow. As the fry grow, they gradually move into deeper waters.

The stomach contents of 22 fry from Tossage-dani of Haza River (Fig. 2 C) ranging 21.7 to 63.9 mm were examined. They ate the larvae and a few of pupa of aquatic insects, especially of ephemerids (Table 4).

北海道のサクラマスの生活史に関する研究

（委嘱）久　保　達　郎
（北海道大学水産学部，七飯養魚実習施設）

Studies on the Life History of the "Masu" Salmon (*Oncorhynchus masou*) in Hokkaido

Tatsuro KUBO
(Nanae Fish-Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries,
Hokkaido University, Nanae, Hokkaido, Japan)

北海道さけ・ますふ化場　研究報告　第34号　別刷　1—95頁
昭和55年3月31日発行

Reprinted from Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery No. 34, pp. 1–95
March 1980

北海道のサクラマスの生活史に関する研究*

（委嘱）久　保　達　郎
（北海道大学水産学部，七飯養魚実習施設）

Studies on the Life History of the "Masu" Salmon (*Oncorhynchus masou*) in Hokkaido

Tatsuro KUBO
(Nanae Fish-Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries,
Hokkaido University, Nanae, Hokkaido, Japan)

Abstract

"Masu" salmon varies from other Pacific salmon species in being geographically restricted to the south western Asiatic region of the North Pacific Ocean. However, "Masu" salmon is of considerable importance to the offshore and inshore fisheries of northern Japan.

In northern Japan "Masu" salmon spawn in numerous small coastal streams and in the tributaries of larger rivers, and the fishing intensity in various regions is not consistent. For these reasons, the determination of total stock size of "Masu" salmon is very difficult. But, the average annual catch in Hokkaido is estimated at about 1.2 million fish.

The fry emerge from the redds, between late March and early May and remain in schools in relatively calm water along the river banks or in pools, avoiding areas of rapid water. They passively move or are "washed" downstream during the period of high water from melting snow and remain in pools below riffles and shoals, or depending on their size and condition, may enter and establish themselves in the riffles where the current is quite strong. Occasionally, some of the fry may again move upstream.

Such a life pattern is commonly followed between mid-June or early July to September during which time they grow rapidly and reach almost the same size of seaward migrants the next year. It has been observed that the parr tend to shift downward from September to early October when the water temperature becomes low and the freshets of high water caused by precipitations occurs. Sometimes they move to a tributary with relatively high water temperature.

From summer to autumn, the changes in the body form and coloration or "phase diffesentiation" occurs in the juvenile.

These phenomena are closely associated with the variation of life form, especially smolt-transformation. The body size and growth type might de important factors concerning both the phase differentiation and smolt-transformation. At this stage of life, external differences are apparent between sea-run and resident fosms of juveniles: Sea-run form juveniles become elongate, rather slender, with a slight tinge of silvery white on the surface of the body. These are the silvesy parr, which will become smolts next spring and they predominate in the group. Resident parr have a greater body depth, generally more "stumpy" in appearance, and some of the males (precocious) gradually become darker with light pink stripe along the lateral line. The immature parr (sea-run form) in upper stream and small tributary, however, tend to differ from the silvery parr of lower

本研究は昭和39，40，41年度農林水産特別試験研究費補助金ならびに昭和48，49，50年度文部省科学研究費補助金（総合研究—A）による所が多い。

* 北海道大学水産学部，七飯養魚実習施設研究業績第13号
北海道さけ・ますふ化場研究業績第264号

and main stream in their coloration and behaviour pattern. Their body color tends to become slightly yellowish, that is similar to that of the dark parr.

During the winter months with gradual decrease in water temperature, they take refuge in areas under bamboo grass, roots of trees, and dead leaves in the river.

After the overwintering period, as the season advances the progress of smolt-transformation becomes distinctive, the gradual blackening of the dorsal fin tip and caudal fin end can be observed with the silverization of body surface, in southern Hokkaido, the smolts start to move actively downstream in schools when the water temperature rises between mid-April and mid-May, resting successively from pool to pool on their way to the sea. In northern and eastern Hokkaido, this descending movement occurs between late May and late June.

The smolts which have entered the sea gradually leave for offshore waters moving in the direction of north-east after a comparatively short stay in coastal waters.

Although, "Masu" salmon are almost absent in inshore waters from July to early September, results of the smolt-tagging experiment clearly indicate that the extremely rapid growth is made during the inshore of offshore migration in summer.

From late September, "Kuchiguro-masu" as young salmon appear in inshore waters, probably migrating southward and westward, stay as "Kan-masu" during the winter season (from December to late January), mainly in coastal waters of southern and western areas of Hokkaido. Then, they move southward in early spring (February and March), and in late spring the northward migration of "Haru-masu" (so called "Nihonkai-masu" in the Japan Sea) begins.

Generally speaking, in Hokkaido, ripening salmon enter the river in May and June, and spawning occurrs usually during late September and October at the upper streams. In several rivers of southern Hokkaido flowing into Tsugaru Strait, the "autumn" runners appear in late September and October, and they tend to spawn at the lower reaches of rivers.

The various developmental stages and the phases of "Masu" salmon are basic problems in studies of the life history.

Each stage is characterized by the external appearance, growth of the body, the behaviour pattern, and the reaction and response of the fish to various environmental factors.

The stream life of juvenile is divided into the larval period, parr life and smolt period. Also, the ocean life of young salmon and the stream life of ripening adults were respectively divided to many stages.

The periods from the phase differentiation to the smolt-transformation are very important and critical in the life history of "Masu" salmon. The arrangement of the nomenclature concerning the differences and process of variation of life forms and stages at these periods can de formulated as in the following schema.

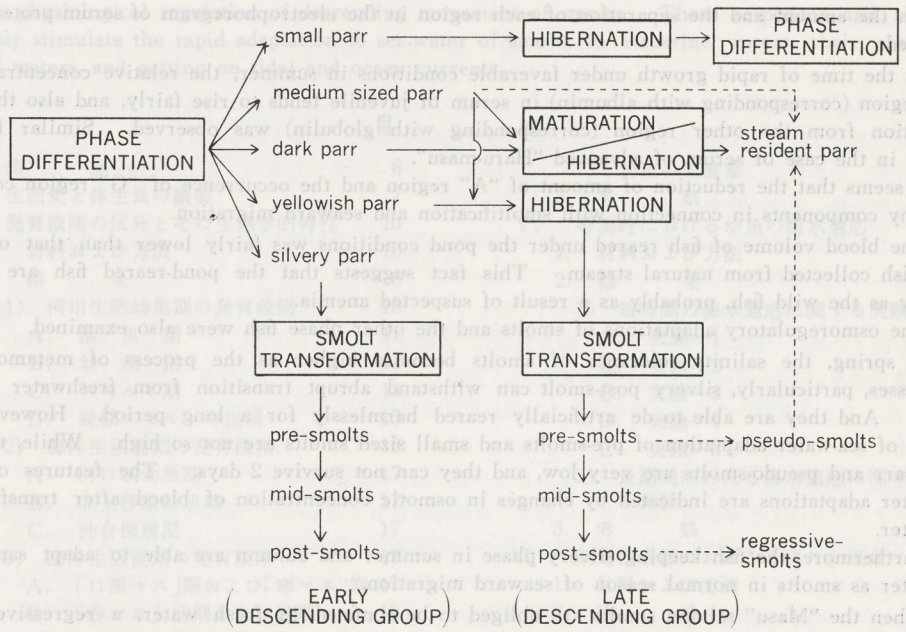
Studies on various physiological aspects which are possibly related with the observed variations in the life forms were carried out. These showed significant fluctuations in some blood characteristics of the fish during the parr life. Also, in early winter both the osmotic concentration and calcium content of serum of fish in the upper stream were found to be higher than those of fish in the lower or main stream.

The above variations and associated differences of the life forms might be of particular importance towards better understanding of the geographical distribution and possibly could explain about what is so called land-locked stock.

In general, the osmotic concentration and chloride content of blood of fish tend to relatively decrease at the early time of smolt-metamorphosis. In the middle part of the season, as the fish become more silvery, these concentrations markedly increase. However, in the latter part of smolt period, when the smolts are about to descend actively to the sea, the osmotic concentration of blood decrease again. Likewise, in this stage, the chloride content, urea content, amino acid content and density of blood also tend to decrease. Inversely, the total nitrogen content, lipid phosphorus content, and water content of blood tend to increase.

The elevations in the osmotic concentration, chloride content an dthe concentrations of some other characeristics of blood of "Masu" salmon migrating in coastal waters of Hokkaido are not so marked.

The osmotic concentration of blood of smolt which has been slightly raised once after entrance



into the sea in late May tends to decrease shortly afterward.

Also, the osmotic concentration, chloride content, density, and serum nitrogen content of young salmon blood during inshore migration in autumn and early winter are relatively low.

As to the salmon which have passed the winter in the sea, in early spring (January, February), the osmotic concentration of blood is found to be comparatively low, but in late spring (April, May), it is significantly elevated. When the salmon approach the estuary, this is found to decrease again. Changes of the water content and the density of blood are possibly related to the changes in the osmotic concentration of blood. Therefore, the reduction in the water content and elevation of the density before the entry into the river are remarkably conflicting with the decrease in the osmotic concentration.

There may be no direct relationship between these two characteristics and the osmotic concentration of blood. As for the changes of the chloride content of blood, the increase at the first beginning of inshore migration and the decrease before the ascending migration are noticeable.

On the other hand seasonal changes in osmotic concentration and some other characteristics of "Masu" salmon blood during upstream migration were studied. At the beginning of the migration when the fish stay in the lower part of a river, the osmotic concentration of their blood is slightly high, but it tends to decline, as the season progresses and the fish ascend the river. Then a temporary rise in the osmotic concentration of blood occurs in the fish whose sexual products are developing in preparation for spawning, and finally the osmotic concentration of blood falls markedly in the fish which is ready for spawning.

The chloride content of blood shows the same fluctuation as that of the osmotic concentration.

An apparent inverse correlation between changes of the density and that of the water content of blood were traced. These two characteristics may bear no direct relationship with the osmotic concentration and chloride content of blood. In contrast with blood of the inshore-migrating fish, that of fish during up-stream migration shows relatively high density and low water content. However the blood of the ripening fish, shows reduction in the density and low water content. In the blood of the ripening fish on the other hand the reduction in the density and the increase in the water content were obvious.

These changes of the density and the water content of blood may be induced by changes in protein content and some other biochemical characteristics of blood.

Electrophoretic analyses of serum proteins by means of filter papers and cellulose acetate membrances were made. With the progress of developement associated with time, significant changes

in both the amount and the separation of each region in the electrophoregram of serum protein were observed.

At the time of rapid growth under faverable conditions in summer, the relative concentration of "A" region (corresponding with albumin) in serum of juvenile tends to rise fairly, and also the clear separation from the other region (corresponding with globulin) was observed. Similar features appear in the case of serum of advanced "Haru-masu".

It seems that the reduction of amount of "A" region and the occurrence of "G" region consisted of many components in connection with smoltification and seaward migration.

The blood volume of fish reared under the pond conditions was fairly lower than that of same sized fish collected from natural stream. This fact suggests that the pond-reared fish are not as healthy as the wild fish, probably as a result of suspected anemia.

The osmoregulatory adaptations of smolts and the other phase fish were also examined.

In spring, the salinity tolerance of smolts becomes higher as the process of metamorphosis progresses, particularly, silvery post-smolt can withstand abrupt transition from freshwater to sea-water. And they are able to de artificially reared harmlessly for a long period. However, the ability of sea-water adaptation of pre-smolts and small sized smolts are not so high. While, those of dark parr and pseudo-smolts are very low, and they can not survive 2 days. The features of their sea-water adaptations are indicated by changes in osmotic concentration of blood after transfer into sea-water.

Furthermore, the fish keeping silvery phase in summer and autumn are able to adapt samely to sea-water as smolts in normal season of seaward migration.

When the "Masu" salmon smolts are obliged to be confined in fresh water, a regressive transformation often occurs. As the season progresses. the features of smolt characterized by a silver coloration of the body and a black coloration of the dorsal fin tip begin to disappear. As such in summer (July and August) the external appearances of fish resemble those of stream resident parr. In autumn, some male fish become sexually matured, and in the next spring a considerable number of the immature fish performs the second smolt-metamorphosis. The degree of capability of their sea-water adaptations tends to be reduced, while the fish maintaining the silver phase as smolt can tolerate immediate transfer from fresh water to sea-water even in October. Also, in artificially reared smolts in seawater for a long period, the same regression as those in fresh water occurs. In this case a significant elevation in concentration of blood of the regressive fish were indicated from osmotic concentration, chloride contentration, chloride content, density, protein content and calcium content in contrast to that of silver phase fish. Regressive fish reared in sea-water tend to mature the following year. Blue color treatment (rearing by the blue tank and blue cover) to the smolts can maintain their silver phases effectively. This special phenomenon that occurs in the "Masu" salmon smolts may be a kind of physiogical adaptive strategy to the reluctant fresh water life.

Estimates of the energy metabolism by determining the oxygen consumption of fish at various stages and phases were conducted.

Seasonal fluctuations of the standard metabolism were not traced also there were no significant correlation between metabolism and pattern of growth.

But, there was a correlation between standard metabolism and water temperature, the values for smolts were slightly higher than those of parr.

It was noted that the ratio of the active metabolism to standard metabolism in fish during their stream life was not so high. This was further estimated from the determination of excreted ammonia-nitrogen.

Moreover, the daily growth increment per fish per day in relation to the calorific content of the main food items which "Masu" Salmon utilize in the wild life have been concluded. This was used for estimating the minimum energy requirements for both growth and metabolism.

In conclusion concerning seaward migration, there are many environmental factors which might control the process of smolt-metamorphosis. Though photoperiod may be of special importance, the ecological and ethological changes of the behaviour patterns (reaction to stream current, schooling reaction ...) are involved. Therefore, the descending migration is not a passive drifting movement, but a possitive downstream swimming characterised by a negative rheotaxis and schooling reaction.

Moreover, there are preference to some environmental factors (temperature, light and salinity)

for the physiological regulation of descending movement of smolts. These responces and reactions probably stimulate the rapid adaptation to sea-water of smolts in estuarine waters, their entry into coastal waters, and getting on tidal and ocean currents.

目　次

Ⅰ. 緒　論 6
Ⅱ. 生活史と体生長の概要 7
Ⅲ. 発育段階の区分とその生態学的特性 10
1. 材料および方法 10
2. 結　果 10
1) 河川生活幼魚期の発育段階 10
A. 稚　魚　期 11
B. 幼　魚　期 11
C. スモルト期 14
D. 疑似スモルトの出現 15
2) 海洋生活前期の発育段階 16
A. 河口域幼魚期 17
B. 北上移動幼魚期 17
C. 沖合深層期 17
3) 海洋生活後期の発育段階 17
A. 「口黒マス」期および「寒マス」期 17
B. 「春マス」前期および後期 18
4) 河川生活成魚期の発育段階 18
A. そ河成魚期 18
B. 産　卵　期 18
3. 考　察 19
Ⅳ. 発育段階の推移に伴う血液性状の変化 23
1. 材料および方法 23
2. 結　果 25
1) 稚魚および幼魚の血液性状 25
2) 銀毛化変態に伴う血液性状の変化 27
A. 血液の浸透圧濃度 28
B. 塩分含量 30
C. 血清のカルシゥム含量 32
D. 血液の比重および水分 33
E. 血液の窒素および燐化合物 35
3) 海洋生活前期の魚の血液性状 38
A. 河口域幼魚期ならびに北上移動幼魚期 38
B. 沖合深層期 41
4) 海洋生活後期の魚の血液性状 41
A. 「口黒マス「期ならびに「寒マス」期 41
B. 「春マス」前期および後期 42
5) 河川そ上成魚期の血液性状 43
6) 電気泳動法によって観察された血清蛋白質の特性 45
A. 当才幼魚の血清の電気泳動像の季節的変化 48
B. 銀毛化変態過程および海洋生活初期にある魚の血清の電気泳動像の特性 48
C. 海洋生活後期にある魚の血清の電気泳動像 49
D. そ河後の魚の血清の電気泳動像 51
7) 幼魚の血液量 51
3. 考　察 53
Ⅴ. 降海時における幼魚の海水適応 58
1. 材料および方法 58
2. 結　果 58
1) 短時間の海水適応に関する実験 58
A. 実験—1 59
B. 実験—2 60
C. 実験—3 60
D. 実験—4 61
E. 実験—5 61
2) 長期間にわたる海水適応に関する実験 62
3. 考　察 63
Ⅵ. 銀毛化変態における「戻り」現象 64
1. 材料および方法 65
2. 結　果 65
1) 実験池ならびに実験水路における「戻り」現象とその抑制 65
2) 戻りの現象に伴う血液性状の変化 67
3) 海水飼育されたスモルトに起る「戻り」現象 67
A. 長期間（3～4ケ月間）海水に飼育された魚の戻りと血液の性状 68
B. 1年間海水に飼育された魚の戻りと成熟と血液の性状 68
3. 考　察 70
Ⅶ, Ⅷ. 呼吸量とエネルギー代謝に関する二三の実験と考察 70
1. 材料および方法 71
2. 結果および考察 71
1) 当才幼魚のエネルギー代謝 71
A. 標準代謝 71
B. 特殊動的作用（いわゆるSDA） 72
C. 運動代謝 72
2) 銀毛化の時期におけるエネルギー代謝 72
A. 標準代謝 72
B. 運動代謝 73
3) 海洋生活期のエネルギー代謝 74
4) アンモニア態窒素の排出量 74
5) 栄養の要求量の推算 74
A. 河川生活期の当才幼魚について 74
B. 海洋生活期の魚について 75
Ⅷ. 総合考察 76
Ⅸ. 要約と結論 82
Ⅹ. 謝　辞 83
Ⅺ. 引用文献 84
付　表 87

I. 緒　論

サクラマス *Oncorhynchus masou* はサケ科，サケ属の中の一種であり，いわゆる太平洋系サケ類の一つであるが，他の北洋五種*と呼ばれるものが北太平洋の遠洋海域に回遊，分布するのに対して，サクラマスは主として北部日本，千島列島，樺太，カムチャッカ半島の南部，オホーツク，沿海州，および朝鮮半島の東側の沿岸，近海の比較的狭い範囲に分布，回遊する事が特徴的である。

なお，その淡水生活型の系統群の分布は日本本土の南西部すなわち宮崎県にも及び，更に台湾の一部(大甲溪)にも生息している（大島，1957)。

従ってサクラマスは北洋漁業の対象とはなっておらず，しかもその漁獲高については日本国内の公的機関による資料を欠くため（一般にカラフトマスと混合表示)，正確な数字はつかみ難いが，三原・佐野（1953）によると北海道では多い年で400万尾を越す事もあるが，平均して1年当り120万尾内外と推定されており，今田等（1952）によると北海道の西部では初冬から一本釣が行われており，従って北海道，東北ならびに北陸地方の近海の漁業にとっては重要な魚種の一つである。また，地域によっては，いわゆる陸封型のヤマベ，ヤマメとして内水面漁業（増殖も含め）および遊魚の対象として一般に強い関心が持たれている。

更にサクラマスは太平洋系サケ類の中では特異な生活様式を有するもので，河川生活期の幼魚の生活型の変異と，外部環境に対する適応性の問題で生物学的にも多くの興味ある話題を提供するものである。

ソ連邦の各地のサクラマス（シーマ，ショマ）に関する研究もかなり多く，セムコ（1956）の西カムチャッカにおけるシーマの年令組成，成熟，食性および倭小型の存在についての研究，ドヴィニン（1956）のカラフトにおけるシーマの生長，年令および産卵習性などの研究，ブラウディン（1949）の概説，スミルノフ（1962）の繁殖生態に関する研究のほか，クリフチン（1962）の河川生活期に関するかなり詳細な研究があり，生長，食性，呼吸，回遊移動の問題および発育段階にもふれている。

それにもかかわらず，河川生活時の幼魚の生理と生態の相互の関連性特に血液性状に関するもの，降海時の環境に対する反応，産卵年令，産卵期を異にする色々の系統群のそ河産卵の実態および淡水残留いわゆる陸封の現象の機構などになお不明の所が多い。

最近，筆者（久保，1974）はこれまでの諸研究において取上げられたサクラマスの幼魚の発育段階や生活型についての定義付けや，術語について整理を行うと共に二三の提唱を試み，夏から秋にかけて起る，いわゆる「相分化」に伴う血液性状の変動，差異に注目し，特にそれら幼魚の中の主体を占める「銀化(ギンカ)パー」が翌春のスモルトの候補者である事を明示し，彼等の生後1年半にわたる血液性状の一般的消長について示し，またスモルトの海水適応能の一端にも触れた。

本研究ではそのような考え方をサクラマスの生活史全体にわたって拡げ，発育段階の区分，設定ならびに定義を行って，それぞれの生態学的特性を明かにしようと試みた。

また，生理学的特性を示すものとして重要な血液の性状について各段階の移りと関連して検討し，特に秋の相分化の時ならびに春の銀毛化変態の過程における特徴的な変動の模様を詳しく調べ，更に銀毛化変態の末期すなわち降海の時に一段と強まる所の浸透圧調節機能の究明のために，スモルトを主とする海水適応に関する実験を行った。

なおまた，サケマス類共通の問題である「陸封」の要因とも係り合う「戻り」の現象について魚体の外観と血液性状の両面から検討を試みた。

付随的な研究として各発育段階における酸素消費量に基く代謝量を調べ，体生長の基礎および生息環境の生理学的，生態学的意義の問題にも触れようとした。

このようにサクラマスの生活の色々な側面からの総合的な取まとめによって，彼等の生活の実態をより明確にし，その増殖，保護の基礎を固めようとするものである。

研究の材料は可及的に河川および沿岸水域で自然生活をしている魚を用い，それらに見られる現象を側面的に例証するために池中ならびに実験水路において飼育された魚についても観察した。

---

* サケ，カラフトマス，ベニサケ，マスノスケおよびギンザケを指す漁業上の名称。

研究の期間は大よそ 1951 年春から現在に至るもので，幼魚期の材料は主として北海道南部の数河川，根室方面の一二の河川において採捕し，沿岸水域のものとしては主として函館周辺，釧路沿岸，網走沿岸および石狩川河口域のものを用い，またそ河後のものは北海道さけますふ化場で管理された成魚を用いた。Fig. 1 にこれらの主な材料採取地点を示す。

河川内の魚の行動習性に関する観察は血液の採取と併行して行い，特にユーラップ川上流域における調査は JIBP-PF のユーラップ川研究グループ，魚類班の調査に付随するものが多い。

実験的飼育の大部分は北海道大学水産学部七飯養魚実習施設で行った。試験池として主に大きさ約 1.7 m×4.5 m×0.9 m のものを用いた。この注水量は毎分 200 *l* 内外であった。また人工的に小川の状態を再現した実験水路は長さ 30 m，幅約 1 m，深さ約 0.5 m，流水量毎分 700 *l* 内外であった。水温は池，水路共 0°C（厳冬）～19°C（盛夏）の範囲内にあった。

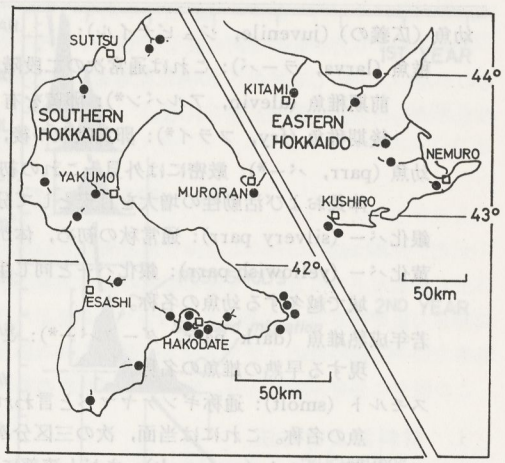


Fig. 1 Map showing sampling stations

各種の実験装置の仕様ならびに血液の分析，測定の方法等の細部はそれぞれの章において記述する。

II. 生活史と体生長の概要

サクラマスの生活史そのものについては，かなり早く大野（1933）の勝れた論文があり，また，佐野（1950）は一般的な解説の形でその記述を行い，更に田中（1963）はその生物学的知見全般について日本およびソ連の多くの文献を要約して論述している。これらと筆者自身の観察，考察の結果を併せ，そのアウトラインを以下に述べる。それに関連して生活史全体を通ずる体生長のあらましについても触れる。

サクラマスの生活史の中のそれぞれの発育段階に対する名称と定義の詳細は次の第 2 章において Table 1-a および Table 1-b として示される所であるが，本文全体を通ずる一般的論述のため，筆者独自の立場で用い，しかもまた，他のサケマス類にも普遍的に相通ずるような述語を列記して説明すれば別記（次ページの一覧表）の通りとなる。もち論これらの一部は Table 1 の内容ならびにその説明と重複する。

通常，ふ化後腹部の卵黄を吸収した後期稚魚（フライ）は春から夏の水温の上昇とともに体内の諸機能の活性が高まり，体生長は急速に増大するようになり，自然状態では幼魚（パー）の段階に入る。この頃から魚は河川内の流れに抗しながら活発に摂食して急速に生長する。そして秋から初冬に至って生長の伸びは鈍化して冬期間は停滞するという典型的な S 字曲線的な生長様式を示し，春の訪れと共に再び生長へと進む。この時期には降海前の銀毛化変態が完了した魚の生長は著しい（久保，1974）。

このような生長過程について，池中で実験的に飼育した結果（1966 年 4 月～1967 年 5 月）を示せば Fig. 2 の通りである。図示されるように 5 月，6 月の稚魚から幼魚の段階にかかるものは体生長の変異の幅も狭く，比較的単調な正規分布が想定されるが，6 月下旬頃から急激な生長増にともなって，変異の幅が広くなり，全長の分布のモードも二つ以上出現するようになる。更に体生長の分布の広がりは 11 月に入って著しくなり，特に右側の山の割合が目立つようになる。しかし 3 カ月後の 2 月の分布の形状は冬期間の水温の低下，摂餌活動の不活発による生長の停滞によって 11 月のそれと大きな差異は示されない。このような状態も 4 月下旬～5 月上旬になると全長 14～15 cm のモードをもつ群と 10 cm 前後にモードをもつ群に明らかに区分される。右側の 14～15 cm をモードとする群は実際に中～後期スモルトによって形成されており，2 月において 10～11 cm であったものが生長したものと推定され，2 月の 7.5 cm のモードのものが 5 月の 10 cm のモード群となったと見なされる。すなわちスモルトになる魚の生長曲線の傾斜は驚く程急であるといえよう。

幼魚（広義の）(juvenile，ジュビナイル)：

稚魚 (larva，ラーバ)：これは通常次の二段階がある。

前期稚魚 (alevin，アルバン*)：卵黄を有し，天然条件下でまだまだ砂礫の下に潜むものの名称。

後期稚魚 (fry，フライ*)：卵黄吸収の後，浮遊し流速の緩い平瀬で群泳，摂食するものの名称。

幼魚 (parr，パー*)：厳密には外見上これの初期のものと後期稚魚との区分が難しいが，ウロコの出現，体長および活動性の増大を目安として分ける。

銀化パー (silvery parr)：通常秋の初め，体がやや細長くなり，銀白化の兆の見え始めた幼魚の名称。

黄化パー (yellowish parr)：銀化パーと同じ生長，外形のものであるが，秋以降黄色を帯び，主に上流域で越冬する幼魚の名称。

若年成熟雄魚 (dark parr，ダークパー*)：これは厳密な定義では幼魚ではないが，当才魚にも往々出現する早熟の雄魚の名称。

スモルト (smolt)：通称ギンケヤマベと言われるもので，降海前のいわゆる銀毛化変態の過程にある幼魚の名称。これには当面，次の三区分が可能である。

前期スモルト (pre-smolt)：まだ上流部におり，銀毛化初期のもの。

中期スモルト (mid-smolt)：銀毛化がかなり進み，徐々に降下するもの。

後期スモルト (post-smolt)：銀毛化がクライマックスに達し，降下行動が明かなもの。時として降海後の沿岸回遊中の魚にもこの名称を用いる。

疑似スモルト (pseudo-smolt，半銀毛ヤマベ)：銀毛化変態が完全に進行せずに河川に滞留する魚。

退行型スモルト (regressive-smolt，戻りヤマベ)：一たん銀毛化してスモルトとなった魚が何等かの原因で銀白相がさめ，再びパーの姿となったもの。

河川残留型パー (stream resident parr，ヤマベ)：降海の機を失って終生河川に残るようになった魚で，幼魚，銀化パー，およびスモルトを除くものの総称。

成魚（広義の）：いわゆるマスとして漁業の対象となるもので，生殖巣の熟度の如何を問わずこの様に呼ぶ。

準成魚：初冬の候，接岸するいわゆる「口黒」ならびに1月，2月のいわゆる「寒マス」で，成熟のまだ進まぬものの仮称，従ってあまり普遍的なものではない。

成魚：一たん南下し，再び北上し，更に接岸回遊するものから，河川にそ上し，産卵期に至るもののすべてを含む魚の名称。

* 本文中必要に応じ仮名書きで表示した。

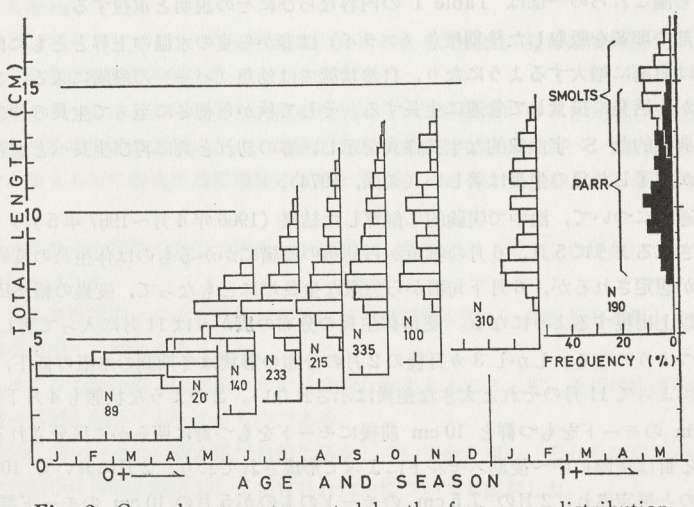


Fig. 2 Growth rate represented by the frequency distribution observed on pond-reared fish (from Kubo, 1974)

このようなサクラマス幼魚の体生長は時間を追うに従って，その変化範囲が拡大し，一本の生長カーブで表示することは困難である。このような体長分布の多峰性に見られる特異な生長型式は恐らく形態，色彩その他の特性においても異る別個の生活型の分化，派生を暗示するものであり，特に生活初期の体の生長の度合が夏の終りから秋の初めに起る相分化の如何に強く影響し，その後の複雑な生活史の方向を決定する素因として重要な役割を果すと判断される。そして一定レベル以上の体生長に到達した魚は群の主流として銀毛化変態へのコースをたどるものと考えられる。

次にサクラマスの生活史全体を通ずる生長について，北海道南部の代表的河川で得られた資料に基いて幼魚期の体生長と更に引続く海洋生活期ならびに河川そ上期の魚の体生長を合せて示せば Fig. 3* の通りとなる。この図では夫々の重要な時期の体長の頻度分布を分布折線によって表示した。

この図で明かなように稚魚として浮遊した後の約半年間は前掲の Fig. 2 に示された養魚池における結果と同様，体長の分布の幅が著しく狭く，モードの峰も卓越している。しかし季節の推移とともにこの形状は次第に崩れ，6月下旬のものでは分布の幅は目立って広がり，モードの山が低くなり，更に季節が進んで来るとモードは二つ以上出現するもののように見受けられる。

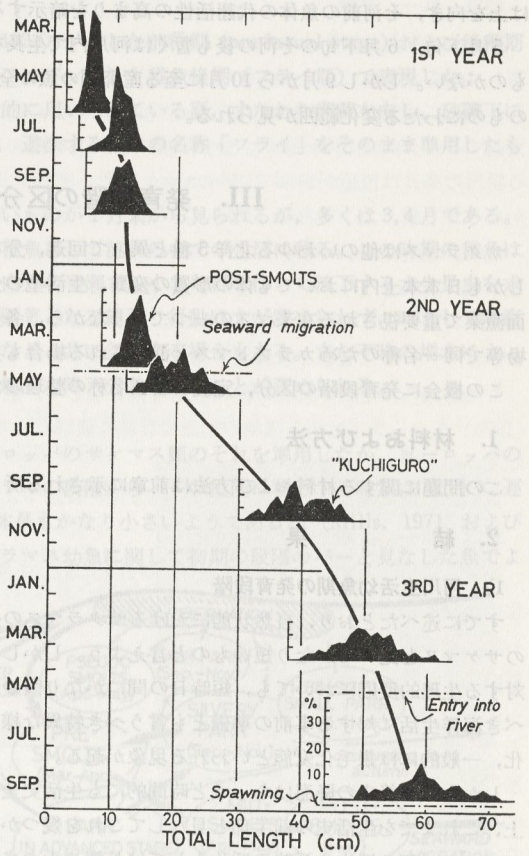


Fig. 3 Graph showing growth pattern of the "Masu" salmon in Hokkaido throughout the life cycle

このような生長の特性の現れる時期は北海道南部ではおおむね7月から8月の初めであり，更に一層明確となる8月末～9月初めには，いわゆる相分化が起り，群の主体を占める大形のパーの中で，初夏の間にすでに特別の生長を遂げていた雄魚は性成熟の兆を示し，その後は体生長の停滞を示すと共に9月半ばには放精するようになる。その他のものは体色が僅かであるが銀白化を始め11月に至るまで生長を続ける。これは後述する「銀化パー」で翌春のスモルトに連るものである。もち論，池中の場合と同じく体成長において遅滞した中，小形個体も少くない。

冬季間は相当の割合のものは越冬状態に入り，生長はほとんど停止し，体色も暗黄色化の傾向を示すが，一部は銀毛パーの状態を保ち，摂食と生長を続ける個体も少ない。

春季の銀毛化変態が進むと，全体の中の主流群は前述の池中飼育のものと同様，急速に生長し，銀毛化変態の末期には全長 10～17 cm の範囲，全長のモード 14，15 cm の体生長を遂げる。

降海後，沿岸回遊中，更に急速に生長し，5月末～6月初めの測定値では 14～25 cm の全長となる。

その後の海洋生活期における回遊の間の魚体は観察できないが，後述のとおり，7月上旬根室沿岸ならびに9月半ばに枝幸沿岸で再捕された標識魚の例，および1月初めのいわゆる「口黒マス」の生長を見ると，この間の体長および体重の増大には驚くべきものがあり**，この頃の全長の範囲は 33 cm から 57 cm におよぶ。

「口黒」から1月，2月のいわゆる「寒マス」への体長増はそれ程目立たないが，3，4，5月と再び生長カーブ

---

* 大部分は筆者自身の測定によるもの。一部は北海道さけますふ化場の資料より引用。

** 1976-5-14，厚沢部川で放流，1976-9-10，枝幸で再捕の場合，平均 1.9 mm/d の増長，平均 4.9 g/d の増重
B. L.: 13.0 cm ⟶ 35.0 cm
B. W.: 25 g ⟶ 600 g

は上を向き，そ河前の魚体の代謝活性の高まりを暗示する。

5月下旬，6月下旬のそ河の後も暫くは河川内で生長をするが，7月下旬以降の体長増にはほとんど見るべきものがない。しかし9月から10月に至る産卵期の魚の全長には図示のとおり 50 cm 未満のものから 70 cm 以上のものにわたる変化範囲が見られる。

III. 発育段階の区分とその生態学的特性

サクラマスは他のいわゆる北洋5種と異って回遊，分布が割合に狭いと言いながら，極東水域に広く見られ，しかも日本本土内においても体の形質の変異，生活型の分化に関連して色々の地方的系統群が存在し，近年内水面漁業で重要視される在来マスの一つでありながら，各発育段階の名称の混乱に悩む場合が多い。また時に魚市場等で同一名称のためカラフトマスと混同される場合も多い。

この機会に発育段階の区分，定義および名称の整理のため一試案を提唱する。

1. 材料および方法

この問題に関する材料および方法は前章に示される所とほとんど同一である。

2. 結　　果

1) 河川生活幼魚期の発育段階

すでに述べたとおり，自然状態におけるサクラマスの生活史は原則的には3年に充たないものであるから，他のサケマスと比べてかなり短いものと言えよう。しかしその反面において，形態的にも，生態的にもまた環境に対する生理的反応においても，短時日の間にかなり微妙な変化が見られ，特に河川生活の末期にはその後に来るべき海洋生活に対する事前の準備とも言うべき特異な様相が示され，魚体には外的にも内的にも注目すべき変化，一般的には銀毛化変態といわれる現象が起る。

しかもこの終末の降海はちょうど時間的にも生活史全体の約2分の1すなわち1年半に当るので考察の便宜上，これまでを生活史の前半部と見なしてこれを幾つかの発育段階に区分する事を試みた。

サケマス類の淡水生活時の呼称としては外観や大きさに応じて古くから多くの名称が用いられて来たが，学術用語，事業的な用語共にやや不統一の嫌いがあり，それらを術語として検討し整理配合することは，生物学的立場はもち論，社会経済的な面でも必要なことである。今，ふ化から降海直前の変態末期までの間を生理生態学的な見地から区分すれば Table 1-a に示される通り，9区分となる。勿論，これらはあくまでも便宜的な，しかも人為的なものであり，今後の研究の進展の結果として，より一層適切な区分が期待される。

Table 1-a Various stages during the stream life of juvenile

STREAM LIFE OF JUVENILE　河川生活幼魚期	
LARVAL PERIOD　稚魚期	
Alevin stage　稚魚前期	I
Fry stage　稚魚後期	II
PARR LIFE　幼魚（パー）期	
Early parr stage　幼魚初期	III
Advanced parr stage　幼魚中期	IV
Late parr stage　幼魚後期	V
Hibernating parr stage　越冬期	VI
SMOLT PERIOD　スモルト期	
Pre-smolt stage　スモルト前期	VII
Mid-smolt sage　スモルト中期	VIII
Post-smolt stage　スモルト後期	IX

A. 稚 魚 期

この期の二区分は卵黄の有無によって区分した藤田（1933）が示した前稚期（pre-larval stage）および後稚期（post-larval stage）とほとんど同一の意味で稚魚前期（アルバン期）と稚魚後期（フライ期）で表現した。

これはヨーロッパのサケマス類について古くから普遍的に用いられている語，すなわち卵黄を有し，砂礫下に潜む稚魚の名称「アルバン」，卵黄を吸収し終って浮出，遊泳する稚魚の名称「フライ」をそのまま準用したものである。

北海道南部の渓流においてフライの出現する時期は早いものが1月末から見られるが，多くは3,4月である。そして出現の遅い北海道の北部域でも5月中頃までには稚魚として流れの中での生活に移る。この時期の稚魚は比較的流れの緩い（流速 10～25 cm/sec），水深 20 cm 内外の平瀬で，小さな群を作って流下する水生昆虫を求めて生活する。なおこの時期にはその後のパーの時代に顕著となる縄張り行動はまだ認められず，時として降海するサケ稚魚と混じり，あるいは越冬するウグイの幼魚などと共に行動する場合もある。また不時の増水によって下流への分散や，時としては「押流され」以外にも積極的な降下分散も起ることが認められる。

B. 幼 魚 期

ここに用いた「パー」の語も，前項の場合と同様ヨーロッパのサケマス類のそれを準用したが，ヨーロッパの場合，気候の寒冷であると言う地理的条件のためか，フライの段階からパーの段階に移行する時期は意外に遅く，夏の終り頃であり，まだウロコが出現せず，その体長もかなり小さいようであるが（Mills, 1971 および Menzies, 1925），このような見地に立つと，筆者がサクラマス幼魚に関して初期の段階のパーと見なした魚でようやくウロコが出現し，カルシゥムの代謝ならびに呼吸量に有意的な変動が起り，活動性が一般的に高まると言う事実（久保，未発表）は発育段階の境目を示す所の目安としても重要なものとなり得よう。この期は更に便宜上，表示のように4区分される。

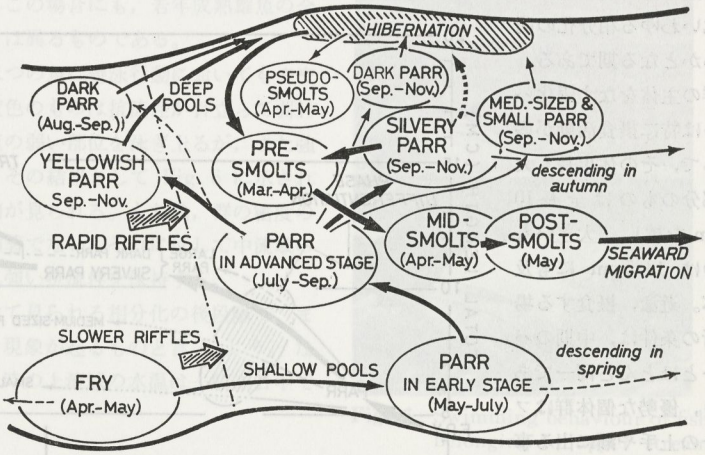


Fig. 4 Diagram showing seasonal changes of habitats and movements of juvenile "Masu" salmon (from Kubo, 1976)

久保（1976）より引用した Fig. 4 は大ざっぱではあるが稚魚としての浮遊から降海までの約1年半の河川生活時代の季節による各段階の推移とすみ場所の特色を模式的に示すものである。

すなわち，一般に晩春—初夏の候，フライの段階を終った個々の小群は多くは上手より，一部は下手より分散，移動してパーとしての定着の生活に入る。

幼魚（パー）初期

実際に北海道南部では5月から7月にわたる時期に浅いフチや平瀬の岸近くに群泳する魚がこれに該当するものである。

Fig. 2 にも示したとおり，この期の初めの頃（5月末—6月上旬）の魚の体長はその分布の幅が著しく狭いが，季節が進むと共にその幅は広がり，群中の努力の強いものとそうでないものとの差が目立つようになり，勢力の強い大形個体は流速の強い平瀬あるいはフチの上手の大きい石の蔭などに縄張を作っていわゆる孤独相を示す傾向を増すが，中小形のものはなお群集相を保ち，水域の中程や下手に泳ぐ傾向が現れる。このような現象は河川の小さい程顕著に認められる。この場合，恐らく群密度の高い時，上手の魚は下手に降下分散する傾向がある。実験水路の初期の幼魚では明らかに「押し流され」の移動でなく，かなり積極的な降下の行動が起る可能性があり，特に夜間にそのような移動が起るようである。

幼魚（パー）中期

Fig. 4 の中心部分に示される7—9月のパーがこれに該当する。すなわち7月以降のパーは体生長の伸びが著しくなる（Fig. 2）と共に行動も活発となり，そのすみ場は水流の強い部分に移るようになる。大形の個体は往々にして完全な孤独相のものとなって上流部の瀬に移行するが，平瀬やフチには中小形の魚が群集相を保って定着するようになる事が多い。一般に彼等が流れに抗って体位を保ち，流下する水生昆虫や水表面の虫を摂取する場所の条件は流速が表面で 44 cm/sec 内外，水底で 31 cm/sec 内外の所であり，このような状態はその後もかなり長く続くようである（久保，1976）。

なお，上流において初期から中期のパーを通じて注目される外観上の特徴として往々にして背ビレ上端部がかなり強い黒色となり，しかもその頂端外縁が乳白色を帯びるようになる。このような特性は恐らく体内の窒素—代謝の特異な動きの結果と推測される。しかしこのような背ビレ上部の黒化の現象は後に述べる銀毛化変態の場合の背ビレの黒化現象とは直接つながらないようである。

この時期の体生長が幼魚の河川生活時代を通じて，最も良好である事は JIBP-PF ユーラップ川研究グループ（1973）がユーラップ川上流域の幼魚で詳細に観察し，また Kubo (1975) がその結果について比生長率をまとめた所からも明らかである。

更にこの期の後の段階から次第に相の分化が目立つようになる。

幼魚（パー）後期と生活型の分化

通常，河川の上流域で9月後半から10月末にわたる段階であり，Fig. 5 の銀化パーを中心とする生活型の分化いわゆる相分化の明らかとなる期である。群の主体をなす銀化パーは特に摂食活動が盛んで，その体生長も大部分のものは全長10 cm を越し，大きいものは 14.5 cm にも及ぶ。遊泳，摂食する場所の条件は，中期のパーとほとんど同一であり，優勢な個体群はフチの上手や瀬に出る事もあるが，一般にフチの中央よりやや下手に群泳する事が多い。また，成熟した同一群中の雄は通常主群から離れて行動し，底層に縄張を作る事が多く，摂食の仕方も銀化パーが流下する小形の水生昆虫や落下昆虫を主として食うに対して，彼等は下層，底層を流下し，あるいは生息するやや大形の虫を食う傾向がある。

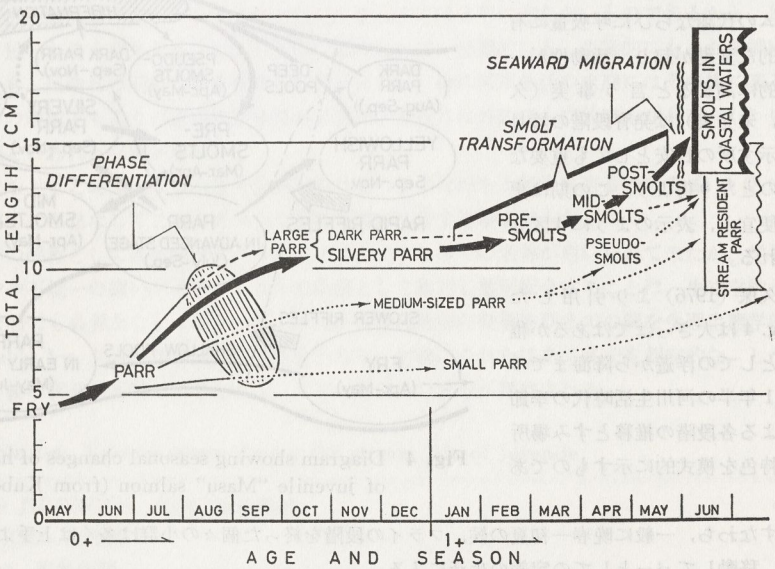


Fig. 5 Semi-diagrammatic representation of body growth, phase differentiation and smolt-transformation (from Kubo, 1974)

この成熟雄魚いわゆるダークパーの出現の割合は後述のスモルトのそれと共に重要な問題であるが，自然の河川においてその数値を確める事は極めて難しい。実際に外的環境，特に地理的条件および生息密度によっても著しい変異を示すもののようで，例えばクリフチン（1962）によればサハリンではこの割合は極めて小さい。小林哲夫氏（私信）の現地における観察でもその事は明らかである。

JIBP-PF ユーラップ川研究グループの未整理資料によると1968年10月，支流キソンペタン川の広範囲から獲った当才幼魚75尾の中のダークパーは37尾で，ちようど半数であるが，水域を上下に区分して計数すると，

上流域（河川型ではいわゆる Aa 型よりもさらに源流の型）では34尾中25尾（74%）を占め，下流域では41尾中12尾（29%）となっていて，上下による差はかなり大きい。1969年の同一場所における調査の結果もほとんど同じ様相を示していた。しかも全体として下手の魚は上手のものよりも体長が大きい傾向が認められた。

しかしサクラマス幼魚を池中に飼育する場合，当才秋にダークパーとして成熟するものは著しく少い。すなわち筆者の連年にわたる飼育観察の資料によると3～19%の範囲に止まり，飼育密度を大きくする程その組成は低下する。また細長い実験水路に放養して飼う場合通常の池中の場合よりもやや組成が多くなるが，しかも上記のキソンペタン川の場合と同様に，上手と下手の割合の差異が著しく現れる。

恐らく自然の河川生活においては少くとも，上流域では当才魚の半数近いものが若年成熟するものと推測される。

さらにユーラップ川における実際の調査（JIBP-PF ユーラップ川研究グループ，1973）によると標識放流の結果として9月中旬より10月中旬にかけて下手に移動するものが多くなる傾向が見られる。恐らく水温の低下を主とする環境条件の変化によって起る行動であろう。

しかしながらこの場合にも下手に移動せずに成熟雄魚と同様に上流域あるいは小さい支流に留まり，そのまま越冬状態に入る魚も少くない。このような様相は人工的な実験水路においても良く観察できる（久保，1976）。魚体の外観上からも明白に両相の区別は可能で，中流域，本流の魚が銀化パーの様相を保つのに対して上流域，小支流の魚は僅かながら暗黄色を帯び，特に側線部の暗色化が目立つようになる。しかしこの場合にも，若年成熟雄魚の全体的に黒ずんだいわゆる「さび」とは異るものである。

なお，このような外観の異なる二つの魚は遊泳行動においてもやや異っており，上流域にとどまる帯黄色のものは抗流性が目立って弱わまり，従ってフチの中で日中，流速の弱い部位を泳ぎ上るが，また強い水流に押されて下手に泳ぎ下り，その結果として Fig. 6 に示されるような一種の旋回群泳を行う傾向が見られる。もち論，群の密度の小さい場合はこのような遊泳型は顕著でない。それに反して中流域の銀化パーは前述のように夏秋と同じ強い抗流性を保持する。

従って秋の末から冬の初めにかけて見られる相分化の後段階で，また一つの生活型の分化とも言うべき現象が起るものと言えよう。なお，このような生活型の分化の起る時の上流域の水温は一般に日中でも 5°C 以下の状態である。

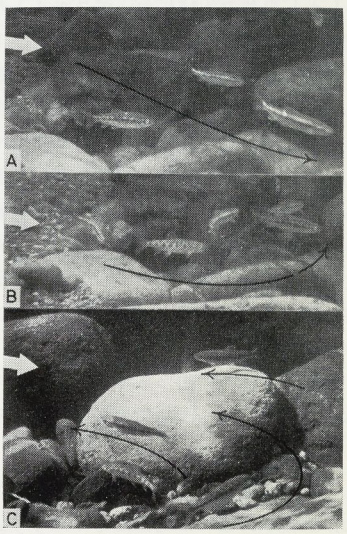


Fig. 6 Swimming behaviour of fish belonging to upper stream group in early winter responding passively to current; a circular movement in a pool
A—Downward swimming.
B—Pause of swimming.
C—Upward swimming.

越 冬 期

冬期間は大部分の魚は行動の上でも，体内の生理の面でも，停滞が起るため原則的には越冬状態に入る。冬期のサクラマス幼魚の生活についての観察は極めて困難であるが，井上・石城（1968）の報告によれば，小さな支流の場合，魚は岸下が深くえぐられ，流れがゆるく，ササや枯草によって覆れた場所に多く潜伏するようで，少いながらも各種の水生昆虫を摂っている。筆者が汐泊川の中流で数ケ年にわたって調べた所では，冬季間は上記井上等の報告とほぼ同一の様相の場所で越冬するものが認められた。しかし一方，冬季間でも瀬の落ちこむ部位やふち頭のわきで遊泳する魚の姿も観察された。

更にまた12月から2月上旬に至る厳冬季においても日中の水温が上向きの傾向のある場合には，時として降雪中であってもかなり活発に摂食する事が分った。従って蚊バリ釣によって魚を採捕する事は冬季間でも必ずしも難しくはない。

岸辺のボサの下に潜む魚と，瀬やふち頭に泳ぐものとは外見上でも明らかに異なり，前者は体色がかなり暗い色を呈するに対して，後者の体色は極めて明るく，秋の銀化パーの色相をそのまま保っていると言っても良い位である。従って行動の上での差異と併せて考えると，冬季間の魚を「越冬型」と「活動型」の二者に区分できそ

うである。なおまた注目される現象として，両者の血清の性状にも差がある事は後章に示す所である。

C. スモルト期

北海道南部においては3月上旬には通常，河川の中流域では雪解が始まり，水温も次第に上昇するが，それまで越冬状態にあった幼魚も逐次流水の中心部に近く遊泳するようになり，その体色の銀白化も再び進み始める。

すなわち，越冬期からスモルト期の初期にかけての魚体の外観ならびに行動型には二通りのものがあると言える。

一つは秋の銀化パー本来の薄い銀白相がさめてやや暗黄色を帯び，行動も不活発となって越冬状態に入る魚（主として上流域および支流の黄化パー），一つは銀化パーの薄い銀白相がほとんどさめる事なく冬を越し，そのまま初期のスモルトとなり，そのまま本格的な銀毛化変態の途を進むものの二者が併存する事になる。この模様は Fig. 4 の中でも模式的に図の中央部に描いたが，いづれのタイプのものが主体であるかは，その地域の環境条件により必ずしも一定しないであろう。

冬を越して年令 0^+ から 1^+ となった魚の中でスモルトが占める割合がどのようであるかと言う事は，生物学上の興味ある問題であると共に，本種の増殖の立場からも極めて重要な問題である。

しかし自然の水域においてスモルトの出現の組成を正確につかむ事は，秋のダークパーの場合よりもなお一層困難である。すなわち，同一水系で上下の差があり，これはダークパーと逆の傾向を示すが，秋から初冬にかけて魚群の移動が目立ち，特に活動型の銀化パーを主体とする群は銀毛化変態の進行と共に次第に降下するものであるから，特定の場所のスモルトの割合を一時的に調べてもあまり意味のない事となる。もち論一つの河川の水系全域について長期間にわたって観察できれば良いが現実には困難である。

一方，池中飼育の場合には生長が順調であればかなりの割合のものが銀毛化する事はすでに良く知られる所である。筆者自身が1952年以来27年間調べた池中飼育による年令 1^+ のスモルトの割合は，28～70%と言う変異を示し，そのモードは45～60%の辺を示す。雄雌の割合が同じと仮定すると，体生長が良好である場合，雌の大部分と雄の相当数がスモルトとなる訳で，その率は当然50%を越す事になる。さらに池中の場合には生長の劣った小形パーの組成が比較的多く，これらの中の相当数のものは年令 2^+ の春に銀毛化する事が確認されている。

実際に自然の河川のスモルトにおいても年令 2^+ のスモルトが意外と多く見られる所であり，従って北海道全体の傾向として一つの魚群から出現するスモルトの割合は少くとも60%を下らないものであろうと推測される。

スモルト前期

一般に北海道南部の河川で，主に中流域あるいは本流の魚は3月上旬より銀毛化変態の進捗の兆しを見せ始め，上流域あるいは支流のものはやや遅れて変態が始まる傾向がある。恐らく前項で示した所の冬季間も薄い銀白相を保つタイプの魚では一層早く変態が進むものと見なされる。

この場合，変態の速度は生息場所の水温との関係を無視できないが，むしろ後の項で論議されるように季節の推移に伴う日照週期に支配されることが大きいようである。実際に3月中，下旬はもち論，4月上旬においても日中の水温が 6°C 前後に止まる事は珍らしくない。

この期の魚はその初めのものは秋の銀化パーのそれと良く似ているが，背ビレ頂部の黒化がやや目立ち始め，しかもウロコがはげやすくなっている事が特徴的である。また外観上薄いグアニン層の下にパーマークがかなり認められ，側線部，尾ビレ，ならびにシリビレ末は薄桃色を呈する。

また，この期の魚は行動習性の上でも，銀化パーと同様，あるいはむしろ群集の密度はあまり高くなく，河川の上，中流において主として瀬が岸の近くで流速のやや弱まった部分や，フチの上手のややわきの部分に遊泳し摂食する。しかもその抗流性はかなり強く，日中の水温の上昇する時は流水の中心部上層に出て活発に摂食する。

スモルト中期

北海道南部の場合，一般に4月中，下旬に日中の水温が 10°C 前後となる状態で銀毛化変態は目立って進行する。

すなわち外観上，光の当り様ではパーマークはなお認められるが，グアニン層はかなり厚くなって銀白の度が強まり，背ビレ頂部の黒化も著しく，また側線部，尾ビレ，およびシリビレ末の薄桃色も極めてかすかとなる。

行動の上では抗流性が目立って衰え，時として旋回遊泳をしながら下手に降下しようとする。河川において，また実験水路においてもこの姿は観察できる。

スモルト後期

北海道南部では一般に4月下旬から5月中下旬にわたり，また根室方面では6月上中旬においてこの段階に入る。

すなわち変態の末期で，生理学的にも生態学的にもそのクライマックスの様相を示すものである。外観上ほとんど完全な銀白色を呈し，パーマークもウロコを除去しなければ見えない場合が多い。背ビレ頂部は文字通り真黒くなり，側線部や尾ビレおよびシリビレの薄桃色は痕跡をとどめなくなる。背部の色もうぐいす茶に青緑色を帯びたような色になる。

また，行動の上でも著しい変化が生じ，かなり強い群集性を示すようになり，その降下行動も目立つようになり，夜間はもち論日中も積極的な泳ぎ降りの動きを示す。正に「負」の抗流性と言う事になる。この姿は中期のスモルトと同じく自然の河川あるいは実験水路で良く観察する事ができる。

この期の魚の生息環境の水温は日中 13～14°C 以上の事が多い（久保，1955)。もち論温度の上昇のみが直接変態の進捗を導くものではないと考えられるが，一つの重要な目安となるであろう。

なお，この変態末期のスモルトの体生長は，北海道の場合，全長にして 10 cm から 19 cm に及び，特別大形の魚には年令 2^+ のものが含まれるが，一般には 17 cm 未満である。その中 13～15 cm のものが主体を占めるが，場所により，また同一水系の河川でも支流によっては異った大きさのものが見られる。

そのような差異は環境の条件(主として水生昆虫による二次生産力)によるものか，遺伝的に異る系統群の存在に起因するかは良くわからない。

Fig. 7 の上は函館近郊の汐泊川と茂辺地川の2河川の後期スモルト（採取年次混合，また中期スモルト若干混入）の全長のヒストグラムであり，互に近接する河川でありながらかなり体生長に差異のある事がうかがわれる。

また，北海道のものに対比するために4月上旬に新潟県魚野川を降下する途中のサクラマスのスモルトの全長分布を示したが（図中最下部)，明かに勝れた体生長のものである事がわかる。これにもわずか 2^+ 年の魚が混入しているが，しかしこの体生長の差異は恐らく魚野川の良好な環境条件か，もしくはこの魚群の系統群の特殊性に由来するものであろう。

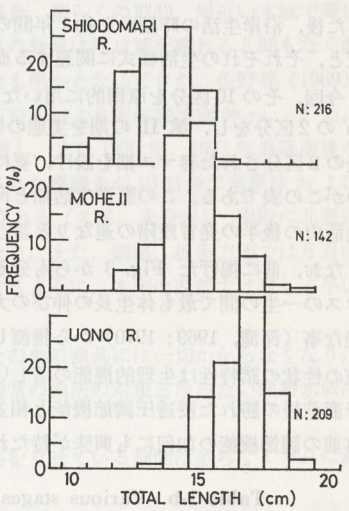


Fig. 7 Histogram showing occurrence of different lengths of the "Masu" salmon smolts according to rivers

D. 疑似スモルトの出現

後期スモルトが逐次河川を去って海に入る頃，すなわち北海道南部の河川では5月中旬になると，一見してスモルトとも大形のパーとも決めかねる様相を呈する魚が姿を見せ始める。外観は先に述べた前期スモルトに良く似ているが，しかしそれよりも更に一層銀白色が強く，ウロコがはげやすい。体は割合に大きく，同じ場所にいるスモルトとほとんど差がない。しかし，やや体高の高い事はスモルトと異なる特徴の一つである。池中の魚について観察すれば，秋の間に中形パーであったものを区分して飼育した場合にこのような様相の魚が多く出現する。従って，河川内に見られるスモルト類似のパーも，当初の体生長がそれ程良好でなかったものが，春に入ってから急速に生長が進むためにこのような型の魚となるものであろうと推定される。

恐らく体生長の急増進がもっと早く起るとすれば，スモルトの仲間に加わるかも知れない。

彼等の大部分は夏に成熟の予想される所の雄魚であり，池中に現れたものに関する限り，前年，未成熟であった個体ばかりであるが，自然の河川内の同型の魚が果してすでに成熟したものかどうかは，今後追求すべき重要な課題となるであろう。

なお，池中飼育によって生じたこの型の魚は，スモルトに比べて海水適応の能力が著しく低いという事実は，彼等は恐らく降海しないことの一つの例証となりそうである。

筆者はこのようなタイプの魚に対して，すでに「疑似スモルト」，"pseudo-smolt" の名称を与えた（久保，1974）。

なお，北海道南部ではこの型の魚および「退行型スモルト」（後述）に対して釣人は「夏ヤマベ」の名称を与えている。

クリフチン（1962）の報告によると，カラフトのサクラマス幼魚の場合においても，夏季体長 11～12 cm のものでスモルトとパーの中間的な形態，色彩のものがしばしば見られ，これは何等かの原因で夏の初めに降海しなかったものであり，クリフチンはその主な原因として豊富な飼料条件の影響を指摘している。

恐らくこれら疑似スモルトは，その後降海する機会を得ることなく，終生河川生活を行なうであろう。

2）海洋生活前期の発育段階

サクラマスの標準的な生活史の約3年間を二つに分けることができる。前半の1年半の河川生活を終って降海した後，沿岸生活の時期から約1年間の海洋生活を経て，そ河，産卵に至る間の1年半については10の段階の設定と，それぞれの生活様式に関連する血液の性状の特性については既に報告した所である（久保，1960；1961）。

今回，その10区分を原則的に用いながらも Table 1-b に示すようにそれに多少修正を加え，第Iの期を Ia，Ib の2区分をし，第 II の期を実態の明かでないものとして取扱い，また V の一部を VI の期にふくめて前後の2区分された春マス期を設け，更にそれらの期の名称として，具体的に生活様式を現すものをあてはめたものがこの表である。この海洋生活期と河川そ上成魚期は時間的には1年半にわたるものであるから，換言すれば生活史の後半の発育段階の連なりと言う事になる。

なお，前に掲げた Fig. 3 からも分るように，海洋生活に入ってから接岸，そ河するまでの約1年間はサクラマスの一生の間で最も体生長の伸びの大きい時であり，恐らく回遊の規模の意外に大きい事と，摂食が著しく活発な事（深滝，1969；1970）から推測して，その体内の代謝活性が極めて高くなる時期と考えられる。恐らく血液の性状の諸特性は生理的機能の著しい高まりと同時にその安定性の強まりを示すものであろう。しかし一方，降海前後の勝れた浸透圧調節機能と相並んで，海洋生活の末期，そ河前に血液性状に起るかも知れない何等かの事前の調節機能の如何にも興味が持たれる所である。

Table 1-b Various stages during the ocean life and the period of river ascending

FORMER PART OF OCEAN LIFE　海洋生活前期	
Estuarine waters smolt stage　河口域幼魚期	Ia
North-ward migrating smolt stage　北上移動幼魚期	Ib
Off-shore and deep waters fish stage　沖合深層期	II
LATTER PART OF OCEAN LIFE　海洋生活後期	
"Kuchiguro-masu" stage	
South-ward and coast-ward migrating adult stage　口黒マス期	III
"Kan-masu" stage	
South-ward migrating adult stage　寒マス期	IV
Early "Haru-masu" stage	
North-ward and off-shore migrating adult stage　春マス前期	V
Advanced "Haru-masu" stage	
North-ward and in-shore migrating adult stage　春マス後期	VI
STREAM LIFE OF ADULT　河川そ上成魚期	
Ascending adult stage (in the lower reaches) そ河成魚前期	VII
Ascending adult stage (in the middle reaches) そ河成魚中期	VIII
Ascending adult stage (in the upper reaches) そ河成魚後期	IX
Spawning adult stage　産卵期	X

A. 河口域幼魚期

サクラマスのスモルトが河口域の塩分の薄い水域に滞留する時間は，前述のような理由からあまり長くないものと推定される。この事はまた厚沢部川における標識放流試験の結果として，下流域に放された魚は約18時間の後，約8km北方の沿岸の流網で2尾再捕されたと言う事実からも裏付けられそうである。従って「河口域幼魚期」の魚の生活について，その後の段階のものから強いて区分して考察する事の意義はあまり大でないとも考えられるが，次の本当の海洋生活に移る中間の段階すなわち生理学的には海水に対する一つの順応，適応の時期として重要なものであろうからここで一つの段階を設定するものである。ただし現実にはそれに該当する魚について行動を観察し血液を調べる事は極めて困難である。

B. 北上移動幼魚期

河口域を去ったスモルトは，活発に摂食しながら群泳し，沿岸水域のかなり沖の部分を回遊するようであり，魚はそのまま「北上移動幼魚期」に入って行く訳で，その後，比較的大形の定置網（沖出1000m前後の）に乗る事が多い。この時にまた，河口域に向って来遊する成魚（未熟）が同時に網に入る事が多い。

降海後のスモルトの河口域，沿岸における遊泳行動は，サケの稚魚の場合，暫らくの期間，岸近い水域で滞留する事と比べると多少異なるように見受けられる。すなわち，サクラマスの幼魚は河口域を離れると間もなく海流に乗ってかなりの長い距離を南西から北東の方向にむかって移動する事も明かとなってきた。佐野等（1969）によると1951年5月25日千歳川で標識して放されたスモルトは7日後石狩川口より天塩国遠別沖へ，また，1966年6月14日ユーラップ川口から放された魚は18日後釧路沖へと回遊し，また1970年，1971年春降海後のサクラマス幼魚の回遊を明らかにするために行なわれた汐泊川から放流された標識魚が10日余で室蘭沖および伊達沖で再捕され，そのルートは恵山沖をまわって移動したものと推察される（久保，未発表）。実際に北海道南部で降海後の多少の時日を経過したスモルトは5月上旬から下旬にわたり，また，釧路，根室方面では6月中旬から下旬にかけて沿岸と沖合の中間の水域に姿を見せる。なお，後記するように，本州の西部では著しく早い時期に降海して沿岸域を回遊するようである。

その後，6月下旬から7月上旬にかけて急に定置網，流し網，延縄，その他の漁具には一切かからなくなり，近海からは全く姿を消し去るように見受けられる。もしかすると彼等は通常の漁法の対象とならない深層水域に入るものかも知れない。

従って，ある特定のスモルトの群が北海道沿岸，あるいは周辺海域に姿を見せている期間は恐らく1カ月に満たぬ短かいものであろう。

C. 沖合深層期

前記のような次第で北上移動の後，スモルトは通常7月以降全く姿を消すためその実態は明かでなく，この沖合深層期と言う名称も，漁業者が極めて稀であるが底曳網で底層よりそれらしい魚を混獲すると言う情報によってこのような段階を設けたものである。

3） 海洋生活後期の発育段階

A.「口黒マス」期および「寒マス」期

9月下旬頃から北海道の沿岸水域，特にオホーツク海沿岸，日本海沿岸および津軽海峡沿岸の各地に来遊接岸する所のいわゆる「口黒（クチグロ）」は，夏季の約4カ月近くの間全く姿を消していたスモルトが成長を遂げ，数カ月ぶりでサクラマスの準成魚として顔を見せたものである。その全長の範囲は33～57cmであるが，38～42cmのものが主体を占め，しかも大部分のものが年令2^+の魚であり，僅か4，5カ月の間に驚異的な生長をする事になる。実際の例として1976年5月14日厚沢部川口から標識を付けて放された全長14.7cmのスモルトは，116日後の9月10日北見枝幸において全長39.5cmの口黒として再捕されており，この間24.8cmの生長をした事になる（久保，未発表）。

一般に岸沿いに来遊し，時に定置網の場所よりも更に岸沿いに寄る事もあり，また往々にしてそ河前のサケと混って定置網に乗る事もあり（知床—宗谷沿岸），その数量も少くないものである。

地域によっては，この口黒マスがそのまま次の段階の寒マスに連る事もあるが，一般に寒マスの漁獲量は2月から3月にかけて著しく減少し，また漁場も次第に南の水域に，しかも次第に沖合に移る傾向がある事から，恐

らく寒流に押されて別水域に移動するのではないかと推測される。

B.「春マス」前期および後期

その後いわゆる「春マス」が沖合で獲れ始めるようになり，3，4月にかなり南に寄った漁場が再び北に移動する事から見ると，彼等は前記の寒マスの発育したものとして北上回遊するものと見なされる。彼等は日本海において，いわゆる日本海マスの一部を占める重要な漁業資源となっている。

4月，5月と季節の進むに従って岸に近づき，河口域に向うようになるために一本釣による漁獲は次第に減少し，定置網に入る魚が多くなる。

ここで以前に，久保（1960）が示した区分を多少修正し，V および VI を併せた春マス期を二区分し，主として3，4月に沖合を北上しながら漁獲される魚の段階を「春マス」前期とし，5，6月に岸沿いに回遊して河口域に接近する魚の段階を「春マス」後期と定めた。ただし，この事はあくまでも今までに知られている通常の春季そ河群の場合にのみ当てはまる区分であり，最近知られるようになった津軽海峡沿いの河川の秋季そ河群の場合には全く適用できない段階の名称である。すなわち，秋季そ河群の魚が春マスの段階を経てその後夏の間沿岸の何処かに潜むものか，あるいは，春マスもしくはそれ以前の段階の口黒，寒マスとしても姿を見せずに海洋生活を続けた後，秋になって急に来遊するものかその実態が不明であるため，彼等に対しては海洋生活後期における発育段階の設定は不可能である。

4）河川生活成魚期の発育段階

A. そ河成魚期

Table 1-b の下方に示された VII，VIII 期および IX 期の三者は，生殖巣の発達と併行して河川をそ上する魚に与えられた発育段階の名称である。

標準的な生活をするサクラマスの成魚は北部日本全般を通じて，春季に河川にそ上するのが通常であり，北海道では一般に5月末から6月の上旬に河川に入る（長内，大塚，1967，1969）。その後，生殖巣の発達の進むと共に上流にさかのぼるものであり，このような過程を人為的に下流域期，中流域期および上流域期の三段階を設ける事は妥当でないのはもち論であるが，その実態を見ると産卵期以前の6月，7月および8月の時期の三区分と下流，中流および上流における生活とほぼ合致するようであり，しかも後記のように，この三区分された段階の血液の性状にはそれぞれ特徴が認められるので，観察および考察の便宜上，あえてこのような三段階の区分を行った。

長内・大塚（1969）によると，生殖巣の発達は7月半ばまでは緩慢であるが，その後急速になり，また筆者の血液の採取に関連する観察では，7月半ば以降の材料では胃の内容が空虚のものが多く，しかも体色がやや変化して本来の銀白相いわゆる銀毛がさめて特有の兆候を示すようになり，8月の材料で婚姻色は明かにその色相が強まっているのが特徴的であった。なお，サケ科魚類の婚姻色は各種毎に特有のもので，その鮮かな模様は通称ブナ毛と呼ばれ，サクラマスでは緑色とピンク色が交互に連った雲形の斑紋が体側に現れ，特に雄魚で鮮麗である。

B. 産　卵　期

生殖巣が完熟して産卵する時期のピークは，北海道では一般に9月上旬であるが（長内・大塚，1967），外観上もまた後記のとおり血液の性状もそれ以前とかなり異ってくるので，ここでは産卵期の発育段階を設けた。

もち論，この時期のものの体色は完全なブナ毛の状態となりそれまでのピンク色は暗紅色となる。

この研究で用いた材料の大部分は，北海道さけますふ化場における採卵の時の魚から採血したもので，実際にはその後期，10月のものが多く含まれている。しかも自然の状態では河川の上流，支流が産卵場所となるが，さけますふ化場で管理される場合，かなり早く採捕された魚が中流域の池で蓄養される事が多い。

先に述べた特殊な秋季そ河群では，河口域で採捕された魚体の状態から判断して，恐らく沿岸生活中にすでにかなり成熟が進行し，いわゆるブナ毛も濃化しているようである。すなわち VII，VIII，IX 期に相当するものがなく，VI 期より直接 X 期に移るものと考えられる。

3. 考　　察

河川生活幼魚期

Table 1-a に示すように，本文中で河川生活期幼魚と呼ぶものは，卵黄を有する稚魚から降海時の末期のスモルトまでを含むかなり広義のもので，アメリカ，カナダで用いられるジュビナイルに相当するものである事は，既述のとおりである。

従って稚魚と狭義の幼魚との区分，および定義を他のサケマス類の場合にも共通する普遍的なものとして，より一層明確にする必要がある。そのためにはウロコの出現の有無は，幼魚期の始まりの客観的な目安の一つと見なす事は，クリフチン（1962）と同じであるが，行動型に示される積極的な活動性の発現，次章に示す血液性状の目立つ変化，特に比重の上昇，水分の低下，赤血球数の増大なども同時に考慮に値するものであろう。

このような見方は生活型の著しく異なるサケの稚魚期と，降海時の幼魚期の境目の問題に対してもあてはまる可能性のあるものである（久保，未発表）。

幼魚初期から越冬期に至る半年の生活は，その後の２年余の生活の運命を左右するもので，特に初期から中期の体生長の良し悪しが，秋の初めの相分化に深い関係を有する重要なものである。

幼魚初期に見られる一部の個体の定着と相当数のものの分散移動は，生態学的にはかなり重要な意義がありそうである。すなわち，水域の生産力，収容能力に対して個体群密度の過剰の場合，当然一種の膨弱回遊的移動分散が起るが，この模様はその後の生長，相分化にも深い関係があり，当初優位な立場をもってフチを占領した個体群が必ずしも後の時期まで優勢を保つとは限らず，往々にして降下移動した中，小形の個体群が全体の主流となるいわゆる生態的地位の逆転が観察され（久保，1976），早期の銀化パーの系列に入るものは，初期に分散移動を余儀なくされたものである。

この事は，幼魚後期の上流域群，中流域群の生理，生態両面の差異，および人工的小川における実験的観察結果からも明かである。

特に幼魚期から中期に当る６月，７月の体生長の勾配の急である事は，前掲の Fig. 2，Fig. 3 に見られる通り，銀毛化変態の末期ならびに推定される海洋生活初期の生長の上り勾配にも匹敵するもので，この事は Kubo (1975) の報告するユーラップ川上流のサクラマス幼魚の高い，比生長ならびに近似種である吉野川のアマゴの比生長にも示される所である。

恐らく次の段階に明白となる相分化の下地はすでに幼魚の初期，中期の生長の良否によって決められるものであろう。宇藤（1976）の幼魚の生殖巣の観察の結果では，体長（フォーク長）7 cm 前後，７月以前に当才雄魚の成熟の有無が決るようである。

相分化により体生長の上位を行く群は，若年成熟雄魚（ダークパー）と銀化パーの二者に区分されるが，雄魚の中には早期に急生長してダークパーとなるものの他に恐らく後にやや遅れて体生長が，伸び成熟せぬまま銀化パーとなる事もあり得よう。

実際に池中飼育されたスモルトの中には，北海道南部の自然の河川のそれには見られない多くの割合（時として30%近い）の雄魚が含まれる事があり，これは幼魚初期，中期の生長が良くなかった半面，その後の生長の良好となった場合に起る現象である。

前掲 Fig. 2 でわかるように，すでに７月の全長分布において右側に大形個体群の出現があり，これがその後次第に発達してスモルトに連なっている事を見ても，ダークパーを除く右側の分布の主体すなわち，銀化パーがスモルトの候補である事が明示できる。

自然の河川においては９月中旬以降，上流域の魚は次第に降下移動をするが，この後越冬時にかけて見られる上流域（支流）定着の群と中，下流域（本流）の群の二つの生活型の分化は，北海道南部においてはその後の銀毛化変態の時期の遅速に影響の及ぶ事に止まるが，しかし本州南西部地域の場合には他の環境要因の作用を同時に受ける事によって，もしかするといわゆる陸封型の系統群の派生と言う現象に結び付くかも知れない。

もう一つの問題として次の事がある。すなわち，秋の末の放精後のダークパーと河川上流域（支流）の黄化パーとは外見上および行動型において良く似ており，特に池中飼育された魚ではその区別はかなり困難である。

Chapman（1962）が河川生活期のギンザケ幼魚を「放浪魚群」とも言うべき nomads と上流域の「定着魚，

残留魚」とも言うべき residual との二つを区分したが，筆者のサクラマスについて行った銀化パーを主とする下流群と黄化パーが大部分である上流群の二つの区分は，上記の Chapman のギンザケ幼魚に関する区分と良く類似するものである。ただし，前述のような理由でサクラマスの resident は見かけの上の定着魚（黄化パー）と本当の意味の定着魚，むしろ残留成熟魚（ダークパー）の両者を併せたものになるであろう。

しかも，ユーラップ川上流の場合（JIBP-PF ユーラップ川研究グループ，1973）およびウズラ川上流の場合（佐野外，未発表）を例にすると9月，10月の降下移動よりもむしろ5月，6月の幼魚初期に分散移動する度合が高いものと見なされ，実験水路における観察結果からもこの現象が認められる所であるから（久保，未発表），この問題は更に今後の重要な課題として追求さるべきであろう。

厳寒の候における完全な越冬型の魚群と，そうでないかなり活動的な魚群の併存も，北海道の河川にあっては上記と同じように銀毛化変態の進行速度の差をもたらすに過ぎないものと考えられる。

春季に顕著となる銀化変態は，日照周期の長日化と水温の上昇に導かれる所が多いが，魚自体の生理的周期に伴う体内の生長ホルモンの作用（Chartier-Baraduc, 1959）が強い役割を有する事が考えられる。

しかし幼魚期の夏の終りにすでに成熟の状態に到達するダークパーの出現の割合は，恐らく地理的条件による南北の緯度差と共に生息環境の生産力の大小にも左右され，更には地方的系統群の特異性とも関連があり，問題は将来の研究に残される。

また，秋に至っても生長不良で体長がパーの初期の状態に留まるものも時としてかなりの割合に見られる事があり，これらは勿論翌春の銀毛化のコースを外れ，2年目の秋に雄魚の大部分は成熟してダークパーとなり，雌魚のほとんどが銀化パーとなって3年目の春に銀毛化変態するものである。

この事実は，池中飼育観察の結果として明白である。成魚のウロコの観察によっても，このような淡水生活2年の後3年目の降海の魚は意外に多い事が知られる（北水試・北水研，1956）。

更にまた，疑似スモルトの出現は銀毛化変態の過程において作用する，外的要因と魚自体の内的要因の両者のからみ合いの微妙なものを含む興味ある問題である。

推測される原因の一つとして，変態の速度の雌雄による差異がある。実際に疑似スモルトのほとんど全部が雄魚であり，しかもまた一般に雄魚の銀毛化は雌魚のそれより遅い傾向があり，その結果として変態がクライマックスに到達する以前に外的要因により，早期の「戻り」現象（後述，退行型スモルトの出現）が発現する事が考えられる。

クリフチン（1962）の報告中にもカラフトのシーマの幼魚の中で，降海の機を失った半銀毛の魚の多い事および，スモルト中に雄の割合の多い事（45.6%）が示される。これは北海道の河川におけるスモルトのそれ（26%内外）をかなり上回るものであり，あるいはこのような多くの雄魚の一部が割合に容易に外的要因の影響を受けて，河川に残留するようになるかも知れない。

クリフチンは初期発生から，稚魚期および幼魚期の発育と摂食の行動についてかなり詳細に記述しているが，反面において発育段階の区分に関しては極めて大まかに，1. 水深の浅い場所での成育期，2. 深部における成育期，3. 降海期の3段階を設定している。

これらはそれぞれ本研究の稚魚期，幼魚期およびスモルト期にほぼ該当するもので，幼魚期の細分化についてはふれておらず，またスモルト期の間の変化についても述べていない。しかしカラフトにおけるスモルトの降海の時期の幅がかなり広く，春から8月の終りにかけて起るものと見なしている事から，北海道南部に比べてかなり異った様相を示すものである事がわかる。

また群の主体であるスモルトの体生長や変態の速度においても，地域的変異の著しい事は前述のとおりで，前掲 Fig. 7 に示す汐泊川と茂辺地川の魚の体長差はともかく，魚野川のスモルトの著しく大きい事は，信濃川水系の一部（大河津分水）に見られる極めて大形のサクラマスの系統群の存在の事実（久保，未発表）と結び付くものかも知れない，

上述の考察をまとめると，河川生活期間に主体を占める銀毛化パー→スモルトのコースをたどる魚の体生長や出現の割合に関しても，色々と検討の余地を残すが，傍系のコースを走るダークパーや小形パーならびに疑似スモルトの存在についても，環境条件との係り合いや地理的変異あるいは，系統群の問題において多くの課題が残される。

海洋生活期

海洋生活前期特に沿岸回遊初期の魚は，実態の明白でない夏季の沖合深層期の魚はとも角として，降海後の時間的経過がなお浅く，実際に降海前の後期スモルトと比べて外見もほとんど同一であり，体生長の伸びもそれ程著しくない事（標識放流後12日目に再捕のもので約5mm，久保，未発表），から見るとこれらはなお幼魚として取扱われるべきものであろう。一方，海洋生活後期の春マスのように河口域に近接した魚は，産卵までにはかなりの時日があっても急速な成熟進行の過程にあることは明かであり，正確な言い方でないがやはり成魚として取扱わるべきものである。更に「口黒マス」「寒マス」の場合いわゆる未熟であるが，卵形成も相当に進んでおり，しかも体の大きさ，形態から見れば成魚にかなり近いものであり，便宜上やはり成魚あるいは準成魚と呼んで差支えないであろう。

このように標識放流試験の結果（佐野・尾崎，1969；久保，未発表）から推測しても，降海後のスモルトが河口域を去った後，比較的早く北方もしくは東方に移動するらしいことは，サケ稚魚の場合，一般にはかなり長期間岸近くに滞留する習性が認められること（佐野・小林，1953）とやや異っている。

ここで筆者が現在継続中のスモルトの標識放流と再捕の結果に関する資料を中間報告的に示すと，Table 2 と Fig. 8 のようになる。

上記の知見と深滝（1869；

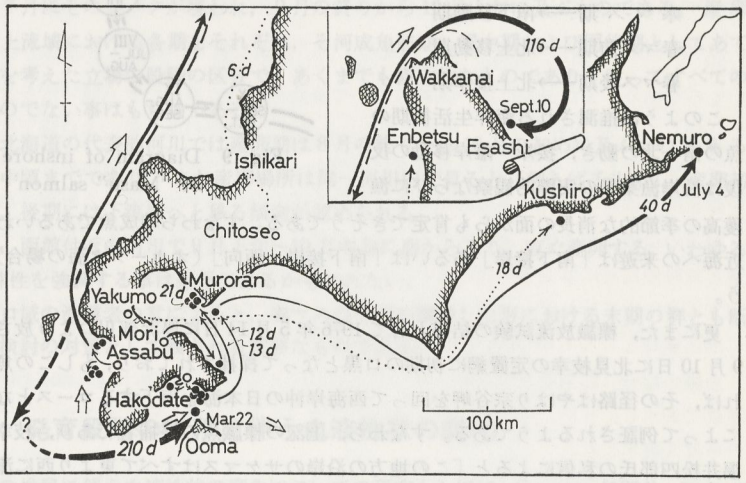


Fig. 8 Map showing recoveries (black dots) from the smolt-tagging experiments in southern Hokkaido; black arrow lines suggest migration route (dotted lines, from Sano and Ozaki, 1969), while white arrows indicate ocean current

Table 2 Summary of smolt-tagging experiments conducted in the period 1970–1979 inclusive

Release				Recovery		
Date	Location	No.		Date	Location	No.
May 6, 1970	Shiodomari R.	111	⟶	May 18, '70	Off Muroran	1
May 29, 1970	〃	37	⟶	June 1, '70	Off Ishizaki	1
May 28, 1971	〃	198	⟶	June 12, '71	Off Date	2
May 23, 1973	〃	299	⟶	June 8, '73	Off Kamiiso	1
May 20, 1975	Assabu R.	300	⟶	May 21, '75	Off Otobe	2
May 14, 1976	〃	342	⟶	Sept. 10, '76	Off Kitamiesashi	1
				Mar. 22, '77	Off Ooma	1
May 16, 1977	〃	409	⟶	May 22, '77	Off Esashi	3
May 20, 1977	Shiodomari R.	314	⟶	May 23, '77	Off Toi	3
May 18, 1978	Shiodomari R.	446	⟶	June 1, '78	Off Ishizaki	1
May 23, 1978	Assabu R.	697	⟶	May ?, '78	Off Esashi	1
May 24, 1979	Torisaki R.	800	⟶	May 27, '79	Off Kinaoshi	1
				June 14, '79	Off Date	1
				June 16, '79	Off Date	1
				July 4, '79	Off Nemuro	1

1970）の日本海における成魚の標識放流試験の結果に基いて一つの大まかな想定をするならば，回遊の径路と時期は Fig. 9 の模式図のようなものとなり，従って海洋生活後期の口黒マス期から春マス後期に至る四つの段は必要に応じて下記のように呼び変えられても良いであろう。

口黒マス期⟶南下接岸期
寒マス期⟶南下移動期
春マス前期⟶北上移動期
春マス後期⟶北上接岸期

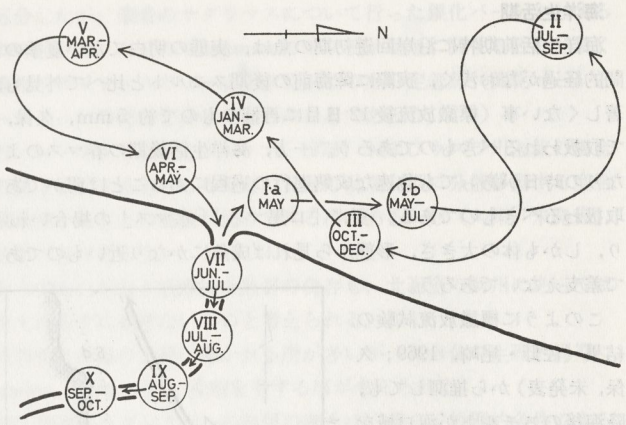


Fig. 9 Diagram of inshore and offshore migration of "Masu" salmon

このように推測される海洋生活後期の魚の南—北の動き，接岸—離岸移動の反復は沿岸漁業者の実際的観察ならびに漁獲高の季節的な消長の面からも肯定できそうである。すなわち準成魚であるいわゆる「口黒」の9月末頃からの近海への来遊は「南下接岸」あるいは「南下接岸・西向」（オホーツク海の場合）の回遊移動と解すべきであろう。

更にまた，標識放流試験の結果として1976年5月14日に厚沢部川口より放されたスモルトの中の1尾は同年9月10日に北見枝幸の定置網に初期の口黒となって採捕されており，もしこの魚が元の川に向って回帰するとすれば，その径路はやはり宗谷岬を回って西海岸沖の日本海を南下するコースとなるに相違なく，これは次の知見によって例証されるようである。すなわち，上記の標識魚の採捕者であり，枝幸町において定置漁業を経営する福井松四郎氏の私信によると「この地方の沿岸のサケマスはすべて東より西に流れる海流の強い場合，来遊するものが多く，口黒は9月中旬頃より漁獲が始まり，水温の低下の目立つ11月中旬に特に漁獲が多くなり，12月上旬まで続き，魚は専ら海流と同じ方向から（右側より）乗網する。漁場の水深は約 900 m 沖で約 25 m であり，魚群はもっと岸近くを回って網に入るらしい」。すなわち口黒の魚群はオホーツクに一たん接岸してから海流に乗って右から左へ向って回遊移動するものらしい。実際に知床方面では11月中旬にはすでに漁獲が少くなる事から推測すると，漁場の左方向，宗谷方面への移動，すなわち口黒の魚群の東か西への動き，更に宗谷岬をかわしてからの南下の移動を想定できそうである。

このような想定はまた今田等（1952）の報告するサクラマス漁業の実態とも符合する。

なお実際に，口黒の漁場は一般に距岸 1000 m 以内，水深約 30 m，水温 8°C 内外であり（知床，ウトロ沿岸の場合），他方寒マスのそれは一般に距岸 1000 m 以遠，水深 40～90 m，水温 2°C 前後の事が多く（例えば道南，恵山沖で），このような漁場すなわち生活場所の差異も両者の活動性の差異や，口黒から寒マスに移る段階の変化の様相を暗示している。

その後の1月下旬頃をピークとするいわゆる「寒マス」の漁場の南への移りと2月に入ってからの目立った漁獲の減少は，「南下移動」（例えば北海道南部河川起源のものは恐らく青森—新潟の沖合まで）が暗示される。その後，3月半ばから大形の春マスが南の海域で，特に日本海では，いわゆる日本海マスとしてカラフトマスと混って本格的に流網や延縄によって獲れ始め，その漁場が次第に北の方にしかも岸近くなる傾向（このような事は三陸沖から北海道東岸にわたる太平洋側でも同様である）の見られる事から「北上移動」と「北上接岸」の二つの段階の連続を考えて見ても良いであろう。

これらの降海よりそ河直前までの一連の段階の連続に対応する血液の性状の変動消長は，次の章で詳しく述べられるように，魚体自体の発育段階の変化を示すと共に海流，塩分，水温，餌生物等の外的環境の影響もしくは魚体のそれらに対する反応の現われと見なされる。

セムコ（1956）によるとカムチャッカ西岸のボリシャヤ川からイーチャ川に至る地域で獲れるシーマの中には64%近い 3_1^+ 年魚（2年目春降海，4年目夏そ河の魚），約25%の 4_2^+ 年魚（3年目春降海，5年目夏そ河の

魚）が含まれる。換言すると90%近い魚が海洋で2回の冬を過した魚と言う事になり，これは北海道周辺のサクラマスが海洋で1回の冬を過すと言う事と比べて著しく異る現象で，恐らく生育海域の環境条件に影響されるものであろう。

従ってまた，カムチャッカ西岸の河川に来遊するサクラマスの沖合回遊の範囲やコースは，北海道，カラフト周辺に来遊するものと推定される日本海マスの回遊の範囲やコースとはおのずから異るものと推定される。

河川そ上成魚期

サクラマスの産卵回遊としての河川そ上に関しては，長内・大塚（1967）が紹介しているように地域によってかなり差異があるが，北海道の主要河川で調べられた所では，河川の下流で姿を確認できるのは一般に5月中旬から6月上旬に始まり6月から7月にそのピークが現われ，9月の終りから10月上旬に及ぶものである。産卵期までの下流域，中流域および上流域における各期をそれぞれ，そ河成魚前期，同中期および同後期としてあてはめた事も一つの典型的な模式を考えた立場の段階の区分で，あくまでも便宜的なものであり，従ってすべての河川の場合に一律に通用するものでない事はもち論である。

更に長内等の観察によると，北海道の代表的河川では産卵期は8月の終りから10月の初めに及ぶものであるが，その盛期は9月の初旬から中頃までであり，また産卵場所は同一河川内で見ると（例えば千走川），産卵初期には上流域，盛期には中流域，後期には下流域へと移る傾向が認められる。

このような観察結果に従うと，函館付近の河川で9月下旬～10月中旬に海から入り，直ぐ産卵する，いわゆる「秋マス」の系統群としての特殊性を強調する事は過早であるかも知れない。

しかし目下の段階において河口域の漁業者の言によると，春マスのそ河の継続した形における末期の群とも断定しかねるものであり，今後の検討の対策として残される重要なものである。

IV. 発育段階の推移に伴う血液性状の変化

サケマス類の回遊や発育段階の推移に伴う血液性状の変化についての研究としては Greene (1904) および Benditt (1941)，久保（1953，1954，1955，1960，1961）のものが有るが，そ河産卵期や降海移動期のものに対する観察に偏しており，その魚種の生活史全体にわたり，季節的変化を追ったものは少い。

本研究ではそれぞれのサクラマスの発育段階に応ずる血液の季節的変化および生活史の中の生活型の分化および変異と関連して血液の性状を調べ，その生理学的特性を検討した。

1. 材料および方法

血液の性状観察のための材料はできるだけ自然の生活をしている魚の材料を用いる事を努め，またそれらの不足の点を補い，実験的に例証を行う意味で，試験池あるいは人工的な実験水路で飼育された魚を用いた。それに関する詳細は結論において述べたとおりであり，Fig. 1 で採集ならびに調査を行った場所を示した。

天然河川の魚の血液の性状については，同一の河川内で同一年次に多数の標本の充分の量を入手する事は実際上かなり困難であり，更にまた，春季のように魚の移動の激しい時には同一の水域においても体生長の個体差に起因する発育段階の異なる魚が混合して生息している事が普通であるから，一つの年次の観察結果のみでそれぞれの形質の季節的の動きを示す事は容易でない。そのような見地から，止むなく多くの年次の魚についての観察結果を混合して表示し，必要に応じて外観上の同一様相の魚の資料をまとめてそれぞれのカテゴリーに括って現わすと言う方法を採った。

それに対して，試験池や実験水路の魚の場合には，事前にかなり魚体の大きさをそろえて放養しているので，原則として，各年次ごとにまとめて血液のそれぞれの形質の季節的変動を示した。

海洋生活期および河川そ上期の魚については多くの年次の資料を混合し，各段階ごとに季節の順に配列した。浸透圧濃度の測定においては，当初はベックマンの寒暖計を用いる従来の基本的方法を多少改変した独自の方法を用い，血液全体について測定を行い（久保，1953），数値は氷点降下度（FP（－°C））そのものをもって表示した。その後1969年より血清についてクナウアーのオズモメーターを用い，浸透圧濃度（osmolarity）をミリオズモル/l (mOsmol/l) の値で現した。

なお氷点降下度と浸透圧濃度の間には，通常次記のような理論的関係の式が成り立っている。ただし，−1.86は水溶液の分子凍点降下度を示す数値である。

$$\frac{\text{FP}\ (-°\text{C})}{\text{Osmolarity}\ (\text{mOsmol/l})} \times 1000 = -1.86 \quad \cdots\cdots (1)$$

従って

$$\text{FP}\ (-°\text{C}) = \frac{\text{Osmolarity}\ (\text{mOsmol/l})}{1000} \times -1.86 \quad \cdots\cdots (2)$$

しかし，実際に多くの試料について全血液の氷点降下度（−°C）を測定し，更にそれぞれの血清の浸透圧濃度(mOsmol/l) を測定してそれから（2）式によって氷点降下度を逆算すると，その数値は実際に測ったものの約 $\frac{1}{1.09}$ 倍に相当する低い値となる。別記のとおり血清の塩分含量は，血液全体について調べたものよりもやや高いものであり，また実際に同一試料について全血と血清の両者の氷点降下度を比較すると，前者は後者よりも明かに低く，0.95 内外となる。それにもかかわらず，実際の全血液の氷点降下度が浸透圧から換算した血清の氷点降下度よりも高い値となると言う事は，恐らく血液中の高い蛋白質含量と，半ば固形状態の血球や血繊維などの存在に起因する氷点降下度測定の時の異状な過冷却が作り出す誤りと解釈される。

筆者の血液の氷点降下度に関する一連の研究においては，その見かけの値をそのまま表示しており，それら数値と対照のために本文中では，また，そのような見地から血清について測定値から全血液の氷点降下度を換算推定する事は敢て行わず，比較の必要のため止むを得ず全血液の氷点降下度を推定する場合には，前記の（2）式に補正係数として 1.09 を乗じて計算を行った。

血液の塩分（塩素量)*の分析には，全血液のそれについては Schales and Schales の方法を用いて mg/dl の単位で表示し，また，血清についてはエバンス（イギリス製）のクロライドメーターを用い，ミリ当量 (mEq/l) の単位で表示した。

元来，血清中の塩分含量は血液全体のそれよりもかなり多く，実際に 1968 年 4 月下旬～5 月上旬のスモルト 10 数尾の全血液と血清について同一方法により塩分を定量した結果を見ると，全血液の塩分は血清の塩分の 0.81～0.86（平均 0.83）の割合となる。

更に同じ要領で，しかも多くの同一の試料について Schales and Schales の方法で測定した全血液の塩分の数値 (mg/dl 表示) は血清の塩分の数値 (mEq/l 表示) の平均 0.38 に相当する事が判った。

従って浸透圧濃度の場合と同様に，止むを得ず血液全体の塩分と血清塩分とを相互に推測換算する場合にはそれぞれ上記の平均値を用いた。

比重の測定は Hammer Schlag の方法*に改変を加えた方法，水分の測定は黒田の方法*によった。また窒素化合物の定量はキールダール，ネスラー化法*，燐化合物の定量は Fiske and SubbaRow* の方法によった。

なお，以下の本文ならびに関連する図表において，窒素および燐化合物の各種の名称は次のような略称を用いることがある。

全窒素	全-N	Total-N	T-N
血清窒素	血清-N	Serum-N	S-N
全燐	全-P	Total-P	T-P
血清燐	血清-P	Serum-P	S-P
血清無機燐	血清無機-P	Inorganic-P	I-O-P
全脂質燐	全脂質-P	Total lipid-P	T-L-P
血清脂質燐	血清脂質-P	Serum lipid-P	S-L-P
残余窒素	残余-N	Rest-N	R-N
アミノ酸態窒素	アミノ酸態-N	Amino acid-N	A-N
尿素態窒素	尿素態-N	Urea-N	U-N

* これらの詳細は久保（1954, 1955）に記した所による。

2. 結　　果

1) 稚魚および幼魚の血液性状

稚魚については自然の河川において調べる機会を得ず，飼育された魚について分析した。その結果は Table 3（久保，1974 より引用）の上側に示したとおりである。すなわち既述のとおり，一応の目安としてウロコの発現する以前の段階を稚魚期と見なしたもので，表中の 2，3，4 月および 5 月のものがそれに該当するものである。前期稚魚および後期稚魚の初めのものは血液の比重と水分のみを示すに止まったが，低比重，高水分の状態は一見してわかるとおり，幼若期の血液の薄い事実を現している。

幼魚の段階に入ると各性状の値，成分の濃度が高まる様子が Table 3 で示される。特に 9～10 月の相分化後

Table 3 Some characteristics of blood of the pond-reared juveniles in their first year of life

Season	Stage / Phase	Density (sp. gr.)	Water content (%)	Red blood cell count (100 cells/mm³)	Hematocrit (%)	Serum nitorogen content (mg/dl)
February	AL	1.0305±0.0057* (3)	91.68±4.75 (5)			
March	F	1.0335±0.006 (7)	90.49±3.5 (11)			
May	F	1.0317±0.0041 (12)	89.76±1.29 (9)	9150±1580 (6)	21.2±4.6 (11)	218± 76 (3)
June-July	P	1.0358±0.0033 (15)	87.96±2.25 (10)	12030±1366 (8)	24.4±3.0 (9)	362±131 (4)
August-September	P	1.0372±0.0040 (23)	88.06±1.81 (16)	9960±2373 (9)	23.4±3.6 (15)	467±150 (9)
September-October	DP	1.0453±0.0050 (8)	83.14±2.23 (5)	13567±2113 (3)	34.8 (1)	630±141 (5)
	SP	1.0407±0.0023 (12)	86.08±1.51 (12)	10856± 900 (9)	26.0±2.9 (8)	452± 97 (10)
	P	1.0390±0.0019 (6)	87.76±1.39 (7)	10000±2073 (3)	26.9±6.7 (5)	386±104 (5)
November-December	SP	1.0410±0.0036 (15)	86.56±1.04 (9)	11000, 12100 (2)	25.1±2.1 (9)	430±145 (5)
	P	1.0387±0.0023 (9)	88.41±2.00 (16)	10800, 10900 (2)	20.8±1.7 (7)	390±135 (3)

* Mean ± standard deviation, ** Sample number
L=Alevin, F=Fry, P=Parr, DP=Dark parr, SP=Silvery parr

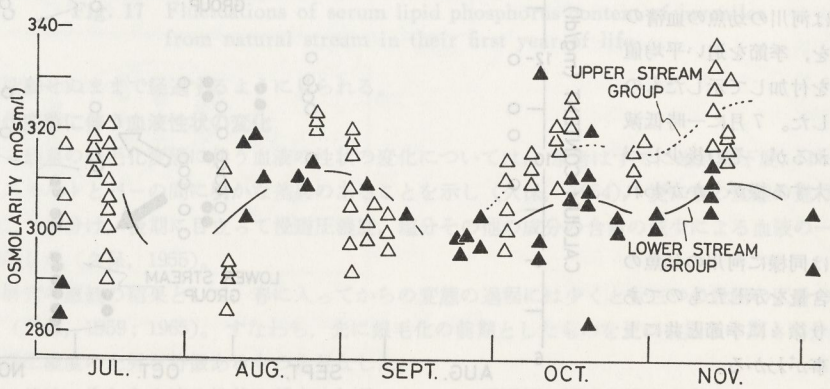


Fig. 10 Fluctuations of serum osmolarity of juveniles from natural stream in their first year of life

の銀化パー，ダークパーおよび中小形パーの三者の差異には注目されるものがある。

Fig. 10 は河川の幼魚の血清浸透圧の季節的消長を示したもので，初期（7月）の段階から中期（8月）にかけてやや高まりの傾向が見られるが，9月には低減の様相が認められる。その後二通りに分れる動向がうかがわれる。すなわち，上流域でやや消極的な生活型を示す群の場合には，一時低下はしながらも11月にかなり高い値を示すようになる。逆に中流域に生活し，割合に活動的である魚では9月の状態の低い値を続けて保持するようである。Fig. 11 は実験水路の幼魚の血清浸透圧の動きを示すものであり，自然の河川魚のそれとは必ずしも合致しないが，9月から10月に向う上昇，11月の低下，12月の上昇の模様は少し季節が後にずれているが，河川の魚の秋冬の動きと似ている。

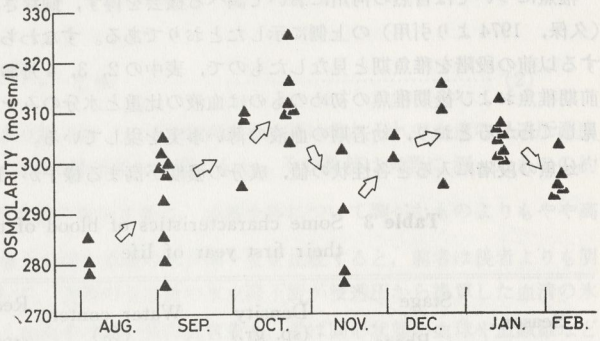


Fig. 11 Fluctuations of serum osmolarity of pond-reared juveniles in their first year of life

河川の幼魚の血清の塩分について調べた結果は Fig. 12 に示されるとおりで，例数が少いので明言できないが，浸透圧のそれと同じく秋冬の候の上流域群と中流域群の二つの分化が存在しそうである。

血清のカルシュム含量について河川の魚，実験水路の魚の両者について調べた結果が Fig. 13 および 14 に示すものである。すなわち河川の魚の場合，図中において区分された二つのカテゴリーは浸透圧のそれと同様に，明らかに上流域の魚と中流域の魚の生活型の差異を示す。Fig. 14 の水路の魚の10月から11月にかかる低減の傾向は河川の場合の中流域の魚の様相に近い。しかもこの場合，10月下旬から11月中旬に向う顕著な下向の状態は，魚の行動の上の何らかの変化と関係がありそうである。更に1月の高い値，2月の低い値は寒中の魚の血液の一時的濃化と，その後の生理条件の変化（恐らく栄養上の不利）の模様を反映するようである。

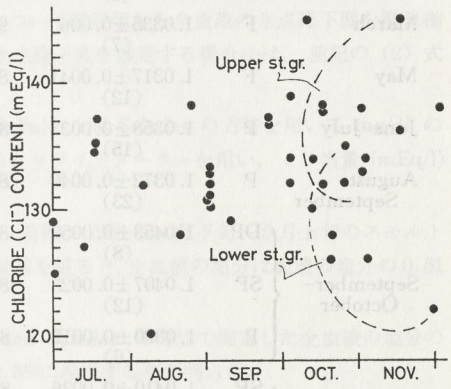


Fig. 12 Fluctuations of serum chloride content of juveniles from natural stream in their first year of life

Fig. 15 は河川の幼魚の血清の総-N 含量を，季節を追い平均値に標準誤差を付加して示したものをプロットした。7月に一時低減の傾向が現れるが，その後少しづつ含量の増大する様がうかがわれる。

Fig. 16 は同様に河川の幼魚の血清-P の含量を示したものであるが，やはり徐々に季節と共に上昇している事がわかる。

血清の無機-P について同様にして示したものが Fig. 17 であ

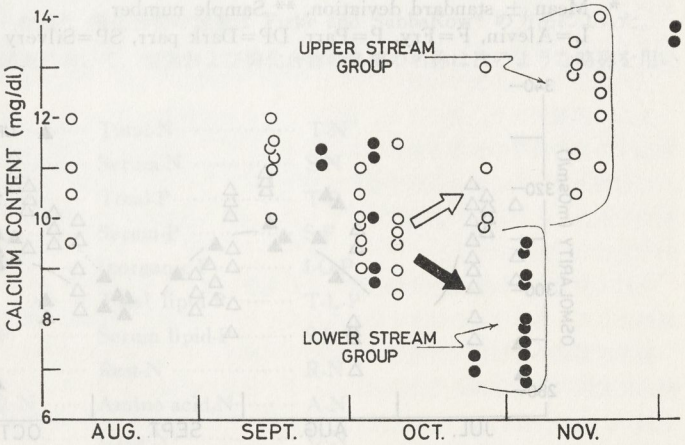


Fig. 13 Fluctuations of serum calcium content of juveniles from natural stream in their first year of life

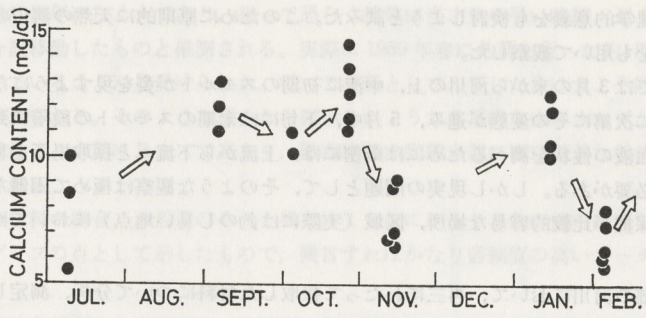


Fig. 14 Fluctuations of serum calcium content of juveniles from experimental stream in their first year of life

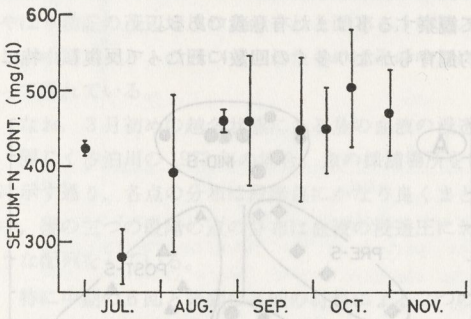


Fig. 15 Fluctuat one of serum nitrogen content of juveniles from natural stream in their first year of life; accompanied by the standard deviation

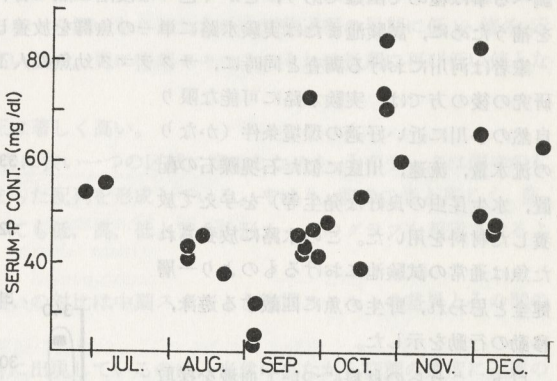


Fig. 16 Fluctuations of serum phosphorus content of juveniles from natural stream in their first year of life

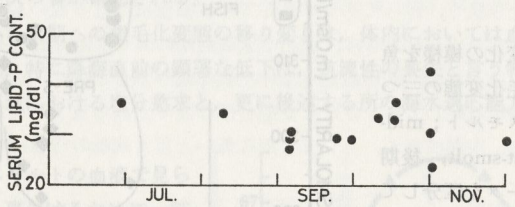


Fig. 17 Fluctuations of serum lipid phosphorus content of juveniles from natural stream in their first year of life

るが，ほぼ変動せぬままで経過するように見られる。

2) 銀毛化変態に伴う血液性状の変化

サクラマス幼魚の銀毛化変態に伴う血液の性状の変化については，筆者はすでに氷点降下度，N-化合物の含量についてスモルトとパーの間に明かな差異のあることを示し（久保，1954），更に春の変態の進行の過程を前期，後期の二つに分け，後期に目立って浸透圧濃度，塩分その他の成分の含量の減少による血液の一般的濃度低下の模様を示した（久保，1955）。

その後の研究の継続の結果として，春に入ってからの変態の過程には少くとも三つの段階の区分の可能である事を示した（久保，1959；1965）。すなわち，先に銀毛化の前期としたものを更に前期と中期とに分けて，中期における浸透圧濃度の上昇を特徴あるものと見なした。

本項においては，それら血液の性状に関する知見について，浸透圧に関するものを基本として，その後新たに得られたデータを付け加え，特に変態の末期から降海に至る間に起る血液性状の変化が，その後の海洋生活に対

して関与する所の生理学的意義をも検討しようと試みた。このために原則的に天然の河川の魚を材料とし，また同時に人工飼育の魚をも用いて観察した。

北海道南部においては3月の末から河川の上，中流に初期のスモルトが姿を現すようになり，魚は上流より下流へと移動すると共に次第にその変態が進み，5月中，下旬には末期のスモルトの段階に到達する。

従って変態に伴う血液の性状を調べるためには厳密には，上流から下流へと採取場所を移しながら，同一の魚群を追うようにする必要がある。しかし現実の問題として，そのような観察は極めて困難な事であり，ここで扱った材料も河川内の採捕が比較的容易な場所，区域（実際には釣のし易い地点）において回数を重ねて採られたものが多い。

本文では函館の近郊の河川において，再三にわたって採取した材料について分析，測定した結果の中の代表的なものを二三取り上げて検討を試みた。

しかしながら自然の河川の魚について銀毛化変態の過程を追う場合，前記のように単一の魚群の時間的変化を調べる事は極めて困難であり，とかく色々な段階の魚の材料を混ぜて扱う事も避けられない。このような不都合を補うために，試験池または実験水路に単一の魚群を放養して観察する事はまた有意義である。

筆者は河川における調査と同時に，サクラマス幼魚の人工的飼育もかなり多くの回数にわたって反復し，特に研究の後の方では，実験水路に可能な限り自然の小川に近い好適の環境条件（かなりの流水量，流速，川底に似た石塊礫石の配置，水生昆虫の良好な発生等）を与えて放養した材料を用いた。この水路に放養された魚は通常の試験池におけるものより一層健全と思われ，野生の魚に匹敵する遊泳，移動の行動を示した。

以下，これらの材料について血液を採取し分析測定した結果について，天然河川の魚のそれと対比して検討した。

A. 血液の浸透圧濃度

Fig. 18 にはその季節的変化の模様を魚体の外見上の特色による銀毛化変態の三つの段階（pre-smolt, 前期スモルト；mid-smolt, 中期スモルト；post-smolt, 後期スモルト）毎に浸透圧のデータを区分して掲げた。その中の A に示したものは 1959 年の春の茂辺地川のスモルトの血液に関するもので，4月，5月を通ずる期間の中で，主として初期には上流，中流，中期には中流，後期には下流において採取するように努力したために，それぞれ初期には前記スモルト，中期には中期スモルト，更に後期には後期スモルトの段階にある魚が捕えられた事になる。なお実際に茂辺地川の河川の形態は河口域に至るまでいわゆる広義の「渓流」の様相（可児の区分によると Bb 型）を保っており，しかも 1958 年の 8，9月の観察によると，その春先に発生した

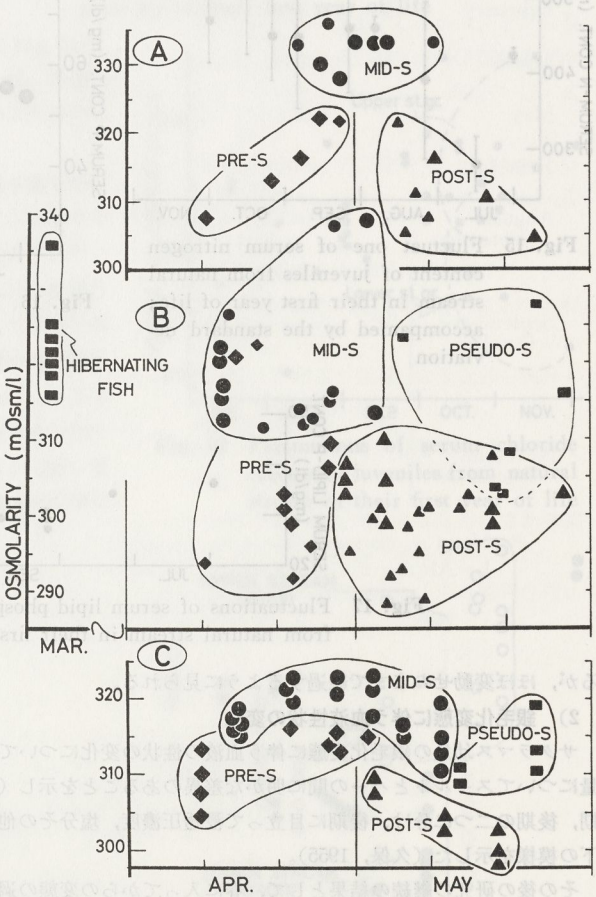


Fig. 18 Fluctuations of serum osmolarity of fish from natural stream during the period of smolt-metamorphosis
A—Moheji River, 1959, B—Shiodomari River, 1972, C—Shiodomari River, 1973

サクラマス幼魚の数量は例年になく大であり，従って恐らく彼等は当才魚の早い時期，遅くも秋の初めには河川の全域にかなり広く分散移動したものと推測される。実際に1959年春に釣獲を行った約 8km の流程の間にはほぼ一様に魚が分布しているように見受けられた。従って材料として入手した魚は大よそ同一の速度で銀毛化変態を遂げていたとも推測される。そのような理由から図示したような典型的な山形カーブが得られたかも知れない。すなわち初期には低く，中期に目立って高まり，降海直前の変態末期に再び顕著な低減をすると言う極めて鮮かなカーブが想定される。

なおこの茂辺地川の材料の場合，汐泊川のそれと異り，1日毎にかなり多数の魚の血液を混合したものの分析結果を求めて1個のグラフの点として示したもので，換言すればかなり信頼度の高いデータの平均値の配列と言う事になる。

次に B 示す1972年のものを主とする所の，汐泊川の魚に関するグラフは一見してかなり不規則な散布を感じさせられるが，これは材料の採取場所の不連続的な事に起因するものと考えられ，結果的には様々な段階の魚が前後入り混っていたものと見なされる。しかし，それぞれ，同一のカテゴリーのものに囲いを付けて眺めると，やはり前記の茂辺地川の魚のそれと同じく，前期スモルトの囲いをされたものは変態過程の早期に低い値を示し，中期スモルトの囲いをされたものはその中期に高い値で，更に後期スモルトのそれは後期に再び低い値となって現れている。

なお，3月初めの越冬状態にある魚の血液の浸透圧は著しく高い。

同じく汐泊川の1973年の場合，魚の採捕場所を割合に狭い一つの区域に定めたためか，そのデータは図中のCに示す通り，各点の分布は段階毎にかなり良くまとまった配列を形成している。やはり，前の二者と同じく，前，中，後の三つの段階の点の分布は血液の浸透圧においても低，高，低と言う山形カーブのグラフを想定させるような配列をしている。

特に中期の6回と後期の3回の材料による二つの囲いの対比は中期スモルトと後期スモルトの差異とその間の変動を極めて明確に示している。

また，同一の採取の日に二つの別の段階の魚が同時に出現しているのは，当然の事ながら変態の速度に遅速の差異のある小魚群が次々と日を追って上流から下流へと移動するために，4月の初めと5月の末を除いては，二つ，あるいは三つの段階の魚が混って採捕されると言う理由に基くものであろう。

これら三つの事例を通じて次の事が確認される。

外見的に区分される初期から末期への銀毛化変態の移り変りは，体内においては血液の浸透圧濃度の上り下りと言う明白な現象として現れ，特に降海直前の顕著な低下は，抗流性の喪失と言う特別な生態学的特性と併行するようであり，更にまた河口域における塩分慾求と，更に後述する所の海水適応能力の強さを事前に具えると言う生理学的特性をも暗示する。

次に前述の天然の河川のスモルトの血液で見られる浸透圧の消長を実験的に裏付けるために，試験池ならびに実験水路に飼育された魚の血液の時期的変動の観察により，側面的な例証を試みた。

1955年以降の4カ年の3月，4月，5月および6月に亘るサクラマス幼魚の変態とその血液の浸透圧濃度の消長の関係を示したものは Fig. 19 である。この図は1955年の外4年実験観察の結果であり，氷点降下度はもち論個体変異を示さないが数個体の混合血液であるから，それらの平均値と考えて差支えない。年次により，氷点降下度のピークの現れる時期がやや異るが，気候，気象の条件，人為的な管理の条件の多少の差異が変態の進行の遅速に影響したためと見なされる。3月

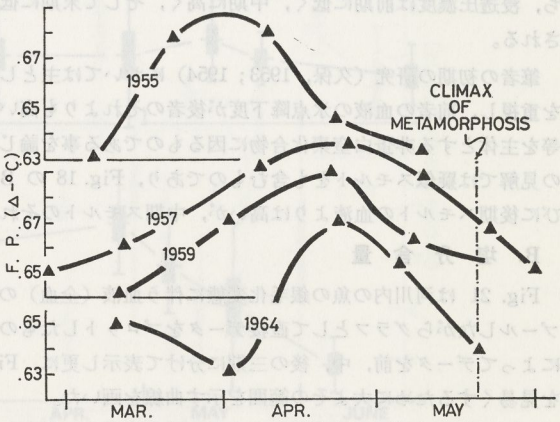


Fig. 19 Fluctuations of blood freezing point of pond-reared fish during the period of smolt-metamorphosis

上，中旬に低く4月中，下旬あるいは5月上旬にスモルト中期特徴を示す峰が出来，その後，5月中，下旬に向って目立って低下する事は自然の河川の場合と似ているが，一般的な通性として，河川の魚の血液の性状に見られる上り下りよりも時間的に幅が広いようで，これは試験池と言う条件と関係があるかも知れない。

1964年のカーブの示す3月中旬のやや高い値は冬季間の高い値の状態の持続と言えそうである。

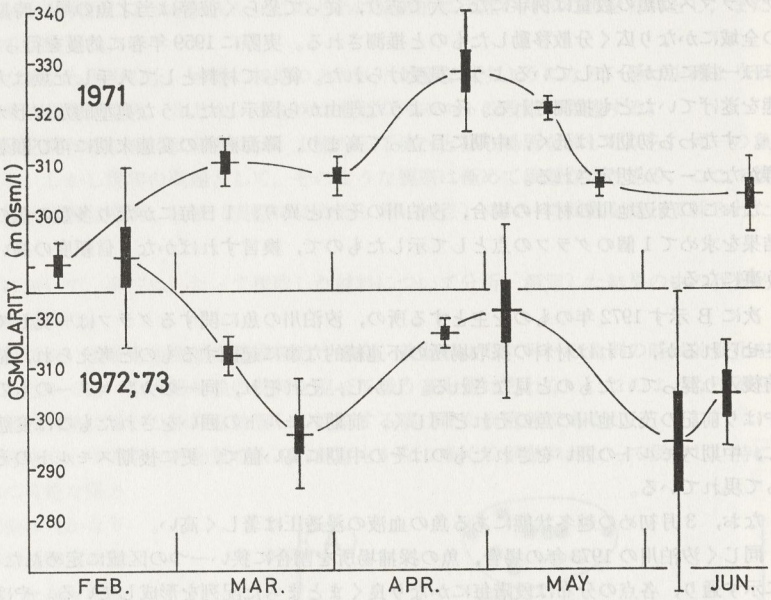


Fig. 20 Fluctuations of serum osmolarity of fish from experimental stream during the period of the smolt-metamorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

その後，1971年，1972年および1973年に天然の小川に似せて作られた実験水路において行った観察の結果を Fig. 20 に示す，1972，1973両年はやや材料数が少くなり，しかも見かけの上で結果が似ているので，両方の結果を併せて計算した。

1971年と1972，73年の結果を比べると，中期スモルトの特性を示すピークは4月末，5月初めに現れる事は河川のものと同一であるが，1971年の結果を示すカーブは個々のデータの変異の幅は標準誤差によるものはもち論，平均値の信頼限界もかなり狭く，従ってグラフとしての信頼性はかなり高いものと見なされる。

すなわち，両図から共通して認められる事は，前記の天然河川において魚を釣獲して血液を取った場合と異り，原則として魚群は単一であるため，変態の進行に伴う個体差が割合に少く，血液の性状においてもその分散は比較的少く，時期の前中後に対応して区分された変態各期の魚の血液の有する特徴が良く認められる。すなわち，浸透圧濃度は前期に低く，中期に高く，そして末期に低いと言う変動の模様はかなり判然とグラフ上に観察される。

筆者の初期の研究（久保，1953；1954）においては主としてスモルトとダークパー（若年成熟雄魚）との比較を重視し，前者の血液の氷点降下度が後者のそれよりも高い事は，血中の塩分含量よりもむしろ尿素，アミノ酸等を主体とする非蛋白窒素化合物に因るものである事を論じた。その時にダークパーとして扱った魚は，その後の見解では疑似スモルトをも含むものであり，Fig. 18 の B および C で示されるようにその浸透圧は前期ならびに後期スモルトの血液よりは高いが，中期スモルトのそれよりは低い値を示している。

B. 塩分含量

Fig. 21 は河川内の魚の銀毛化変態に伴う血液（全血）の塩分含量の季節的な動きを示す為，各年次のものをプールしながらグラフとして直接データをプロットしたものである。浸透圧の場合と同様に魚体の外観上の特徴によってデータを前，中，後の三期に分けて表示し更に，Fig. 18 の場合と同じように各期毎にその分散の模様を見易くするために大よその範囲を示す曲線を画いた。

これによって概観するとやはり3月～4月中頃まで見られる，前期スモルトの血液の塩分はやや薄い傾向を示し，4月後半に現れる中期スモルトのそれは広く分散しながらも矢印の示すようにやや上向きの動きが想定される。しかし，これは僅かにそのような傾向があると言う程度のものである。しかし中期スモルトが後期スモルト

に変る場合，動きは矢印のようにかなり強い低下の状態を示すものである。これを実験的に例証するものとして試験池の魚の血液の塩分を示す Fig. 22 と実験水路のそれを示す Fig. 23 とがある。

Fig. 22 の最上部に示される 1957 年のデータを示す折線は Fig. 19 の 1957 年の魚の氷点降下度の動きと合致するが，他の二つものものは 4 月上旬の高い塩分と低い氷点降下度の対照と言う事になり，一見矛盾した現象がうかがわれ，浸透圧と塩分との関連性の強さには否定的な考え方が生れる。また実験水路のスモルトの血液（この場合は血清）の塩分の消長を示す Fig. 23 の模様も同じように 3 月末から 4 月初めのスモルト前期から 4 月末のスモルト中期にかかる塩分の上昇は有意的に認めるのは難しい。従って Fig. 19 に示される 1957 年のスモルト前期から中期にわたる浸透圧の上昇とその後の下降の現象か塩分含量の消長と結び付くものと即断し難い。

しかし，銀毛化変態の後半すなわち試験池，実験水路においては 5 月上，中旬から下旬に向ってあるいはその後も目立って起る塩分の低減は各図に共通する所の，かなり有意性の強い動きと見られる。ただし，この低減が浸透圧の低下を導く最も重要の因子か否かは明言できない。なお，氷点降下度の場合と同じく，この研究の初期においては初期および中期のスモルトの血液の塩分と同時に採捕される，パーおよび若年成熟雄魚の

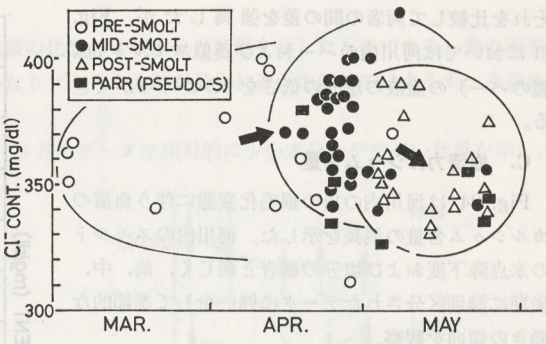


Fig. 21 Fluctuations of blood chloride content of fish from natural stream during the period of smolt-metamorphosis

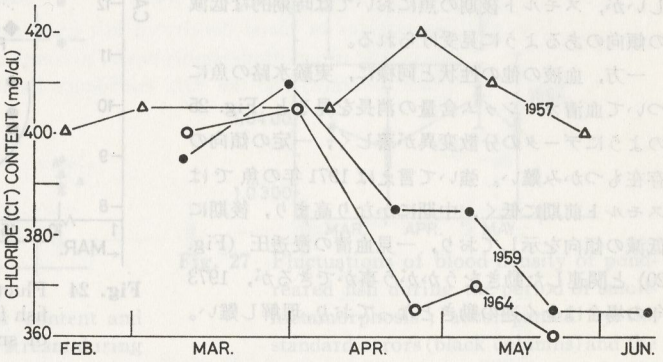


Fig. 22 Fluctuations of blood chloride content of pond-reared fish during the period of smolt-metamorphosis

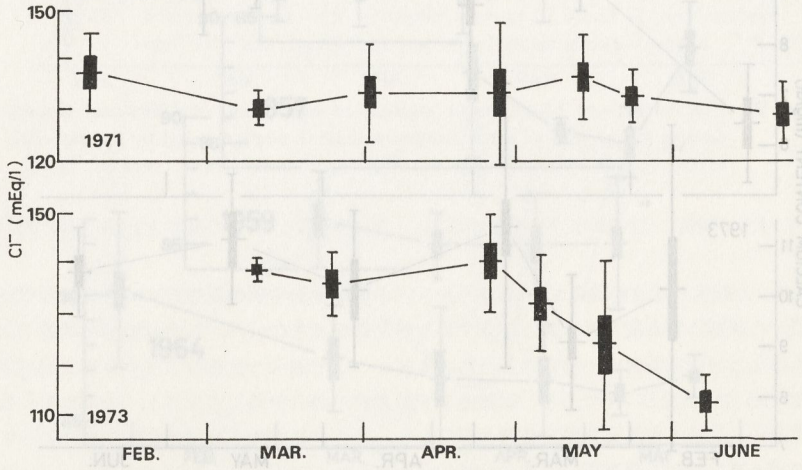


Fig. 23 Fluctuations of serum chloride content of fish from experimental stream during the pesiod of smolt-metamorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

それを比較して両者の間の差を強調したが，Fig. 21においては河川内のパーおよび疑似スモルト（広義のパー）の血液の塩分の低さをうかがう事ができる。

C. 血清カルシゥム含量

Fig. 24 は河川内の魚の銀毛化変態に伴う血清のカルシゥム含量の消長を示した。河川内のスモルトの氷点降下度および塩分の場合と同じく，前，中，後期に識別区分されたデータに囲いをして季節的な動きの傾向を観察。

1969～1972年の混合したデータと1973年データの両者を配置したが，塩分の場合と同じくスモルト前期より中期に至る動きの傾向を明白にする事は難しいが，スモルト後期の魚においては時期的な低減の傾向のあるように見受けられる。

一方，血液の他の性状と同様に，実験水路の魚について血清カルシゥム含量の消長を見ると Fig. 25 のようにデータの分散変異が著しく，一定の傾向の存在もつかみ難い。強いて言えば1971年の魚ではスモルト前期に低く，中期にかなり高まり，後期に低減の傾向を示しており，一見血清の浸透圧（Fig. 20）と関連した動きをうかがう事ができるが，1973年の場合は全く逆の動きとなっており，理解し難い。

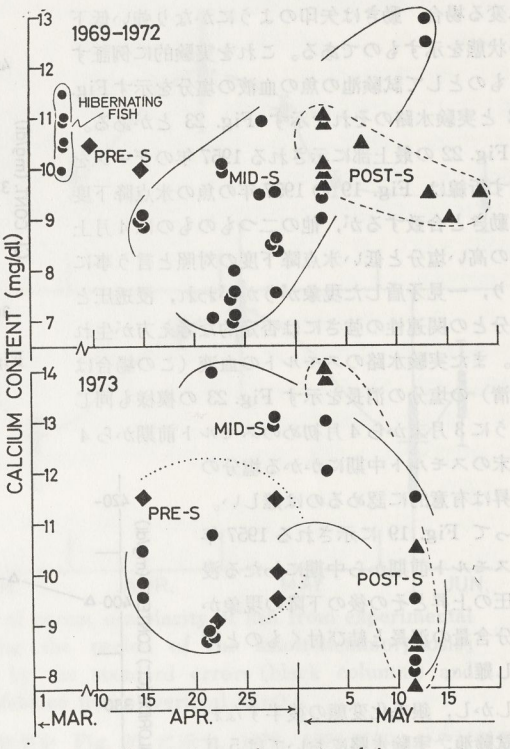


Fig. 24 Fluctuations of serum calcium content of fish from natural stream during the period of smolt-metamorphosis

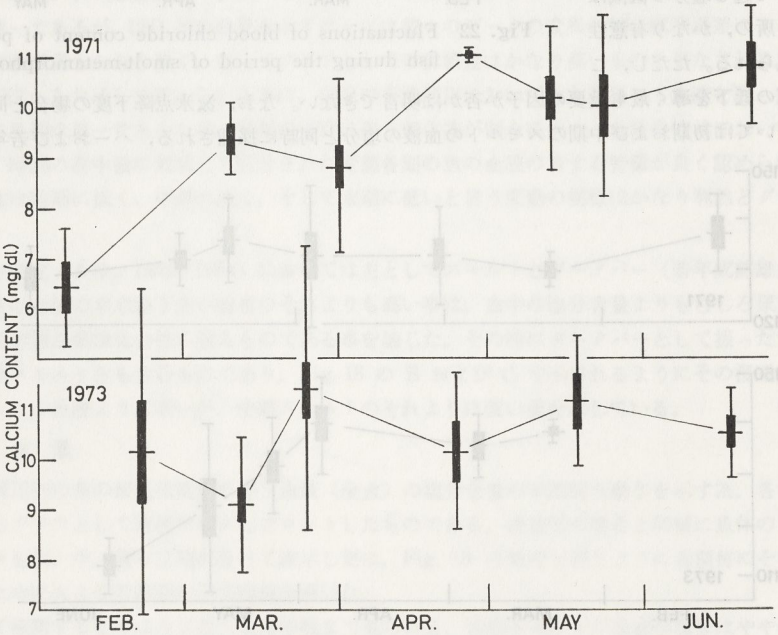


Fig. 25 Fluctuations of serum calcium content of fish from experimental stream during the period of smolt-metamorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

D. 血液の比重および水分

Fig. 26 は河川内のスモルトの変態の過程を追う血液の比重および水分の変動を示したものである。他の形質と同じく同じ時期に各期の魚が混合している為に，かなりデータの分散が見られるが主観的ではあるが，点線によって上り下りの傾向の表示を試みた。

比重と水分はちょうど逆の変動の傾向が現れており，4月のデータは相対的に少い水分とやや高い比重を示し，

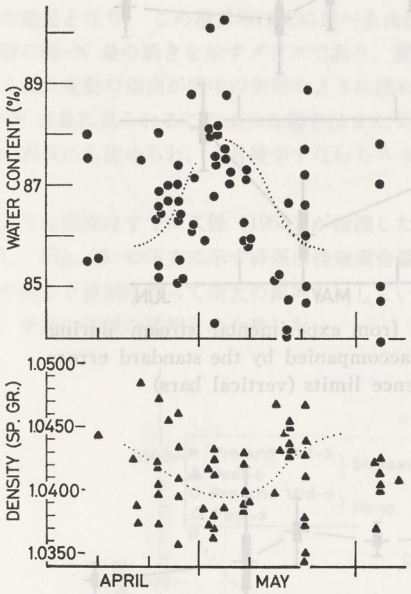


Fig. 26 Fluctuations of blood water content and density of fish from natural stream during the period of smolt-metamorphosis

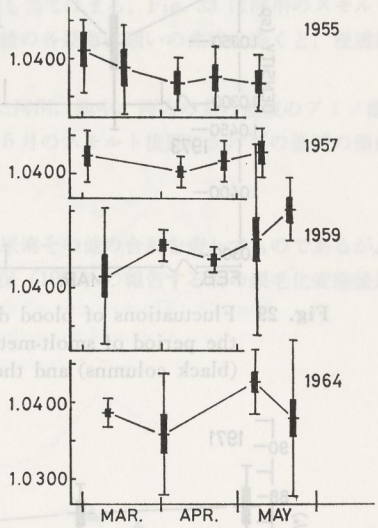


Fig. 27 Fluctuations of blood density of pond-reared fish during the period of smolt-metamorphosis ; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

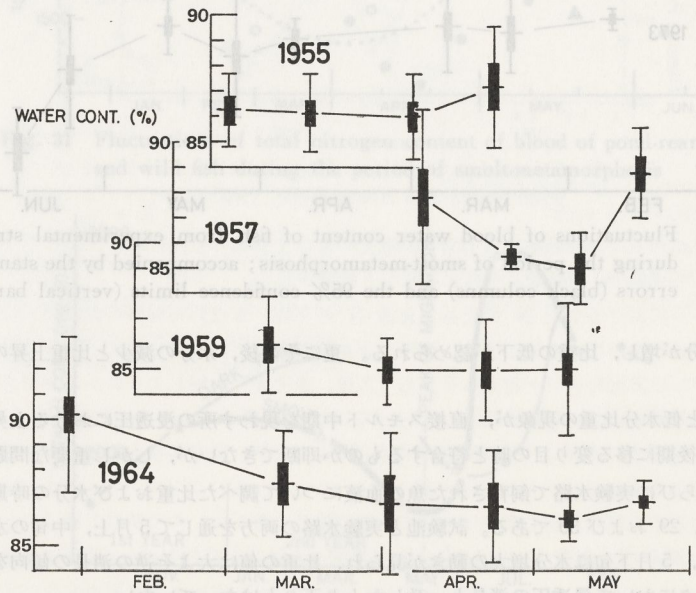


Fig. 28 Fluctuations of blood water content of pond-reared fish during the period of smolt-metamorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and 95% confidence limits (vertical bars)

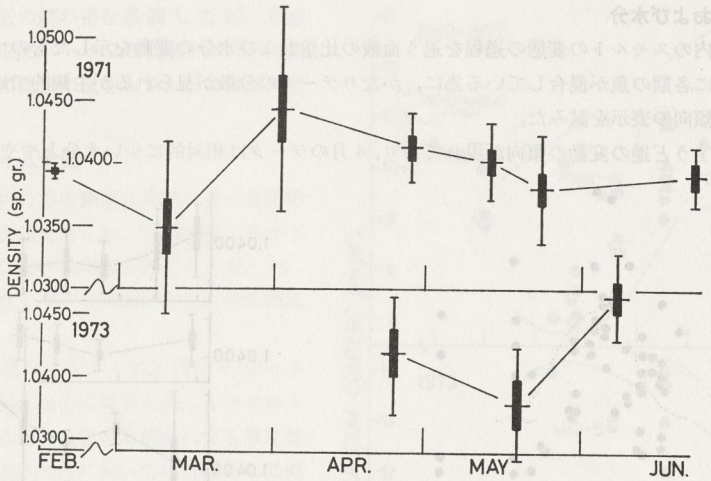


Fig. 29 Fluctuations of blood density of fish from experimental stream during the period of smolt-metemorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

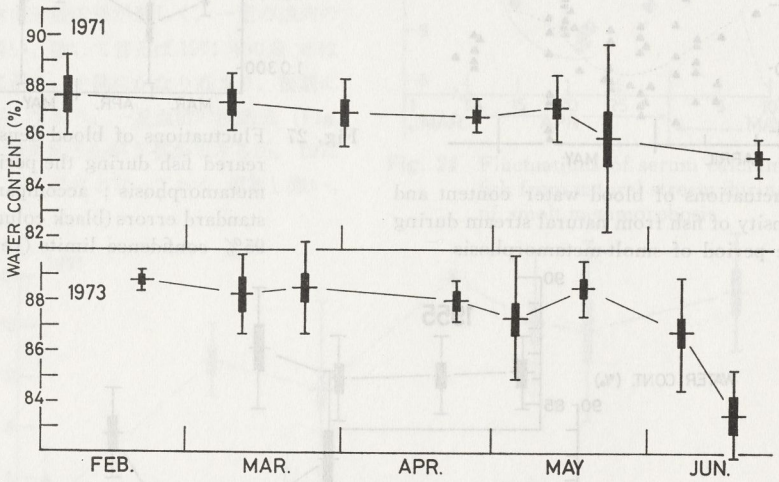


Fig. 30 Fluctuations of blood water content of fish from experimental stream during the period of smolt-metamorphosis; accompanied by the standard errors (black columns) and the 95% confidence limits (vertical bars)

5月上旬は明かに水分が増し，比重の低下が認められる。更にその後，水分の減少と比重上昇の傾向が現れている。

5月上旬の高水分と低水分比重の現象が，直接スモルト中期を現わす所の浸透圧における上昇の時に該当するかもしくは中期から後期に移る変り目の時と符合するものか即断できないが，しかし重要な問題である。

更にまた，池中ならびに実験水路で飼育された魚の血液について調べた比重および水分の時期的変化を示したものが Fig. 27, 28, 29 および 30 である。試験池と実験水路の両方を通じて5月上，中旬の水分低域の傾向が現われ，またその後，5月下旬に水分増大の動きが見られ，比重の値は大よそ逆の消長の傾向を示す。もち論，これらは各年のデータにおいて浸透圧の消長と一致した上り下りとはなっていない。

すなわち，血液の比重，水分の値は直接その浸透圧を支配するものではないが，銀毛化変態の末期の比重の下降と水分の増大の動向を肯定できそうである。

E. 血液の窒素および燐化合物

Fig. 31 は河川のスモルトならびに池中飼育された魚の血液の全-N の季節的変動を示すグラフである。河川のもの，池のものをプールして一つの変動の傾向を表示すると図中の点線のようになり，銀毛化の進むにつれて全-N 量の増大する模様がうかがわれる。このような銀毛化変態時の全-N 量の動きは，筆者の研究初期のデータ（久保，1955 より引用の Fig. 32, 34）とも良く合致する。ちなみに，この数値を 6.25 倍した値は大よその蛋白質の総量となり，この積算率は次に述べる血清の総-N 量にも当てはまる。Fig. 33 は河川のスモルトに関する血清の総-N 量の動きを示すグラフであり，変態を前，中，後の各期毎に囲いの曲線を画くと，浸透圧の場合と良く似た変動の傾向が図中の矢印のように認められる。

血清-N 含量に見られるこのような動きはまた Fig. 35 に示した河川，池中，両方の魚の血液のアミノ酸態-N の含量の消長にも認められ，4 月後半すなわちスモルト中期から 5 月のスモルト後期にかけての低減の傾向がわかる。

このような模様はすでに久保（1955）が指摘した所である。

しかし，Fig. 35 の下方に示す非蛋白性窒素含量はアミノ酸，尿素その他の合計を表わすものであるが，むしろ変態中期より後期に向って増大の傾向を示している。これは久保（1955）の報告する所の銀毛化変態後期のアミノ酸，尿素の低減の様相とは合致しない。

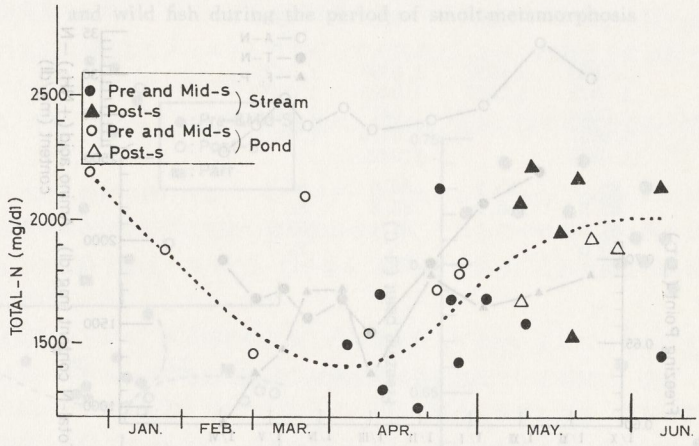


Fig. 31 Fluctuations of total nitrogen content of blood of pond-reared and wild fish during the period of smolt-metamorphosis

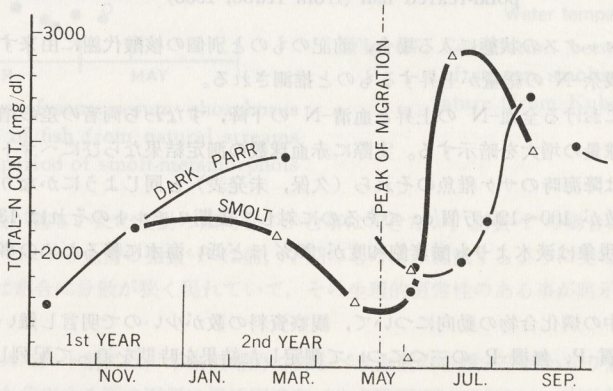


Fig. 32 Fluctuations of total nitrogen content of blood of pond-reared fish during the period of smolt-metamorphosis (from Kubo, 1954)

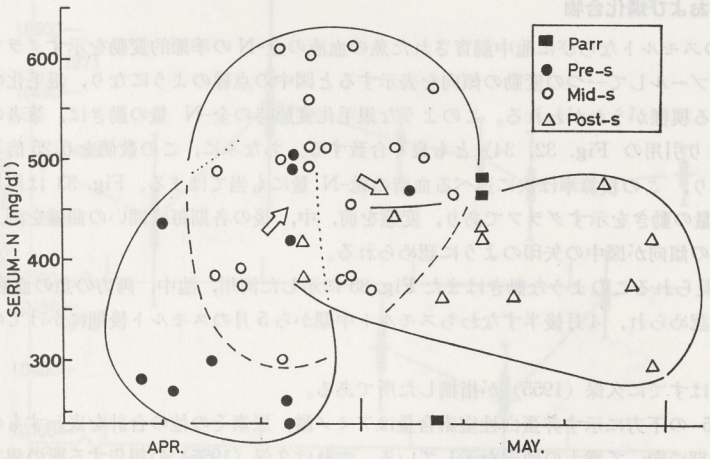


Fig. 33 Fluctuations of serum nitrogen content of fish from natural stream during the period of smolt-metamorphsis

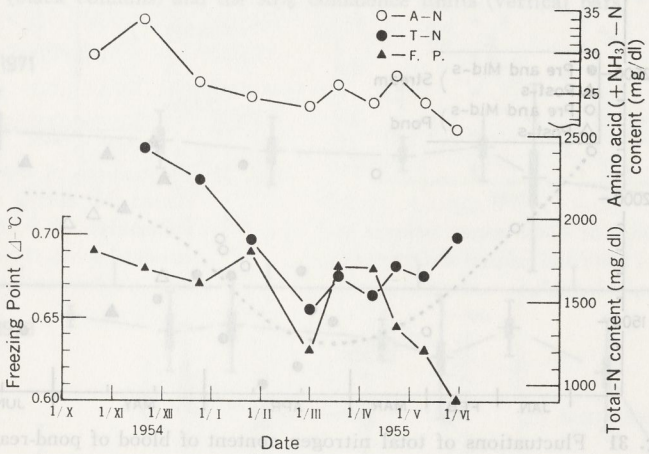


Fig. 34 Seasonal fluctuations of characteristics of blood of pond-reared fish (from Kubo, 1955)

銀毛化変態がクライマックスの状態に入る場合，前記のものと別個の核酸代謝に由来するある種の N 化合物が増大する結果として残余-N の総量が上昇するものと推測される。

また，後期スモルトにおける全血-N の上昇と血清-N の下降，すなわち両者の差の増大の傾向はスモルトの降海前における相対血球量の増大を暗示する。実際に赤血球数の測定結果ならびにヘマトクリット値の観察結果（筆者の未整理資料*）は降海時のサケ稚魚のそれら（久保，未発表）と同じようにかなり目立った上昇を示す。すなわちパーの赤血球数が 100～120 万個/cc であるのに対して後期スモルトのそれは 130～150 万個/cc の数値に達する。このような現象は淡水よりも酸素飽和度が 20% ほど低い海水に移るための事前適応の現れの一つかも知れない。

銀毛化変態時の血液中の燐化合物の動向について，観察資料の数が少いので明言し難いが，河川のスモルトについて血清の総-P，脂質-P，無機-P の三つについて測定した結果を時期を追って配列したものが Fig. 36 である。

---

* スモルト以外の段階および相にある大形幼魚の血液は極めて疑固し易く，方法上の誤差が大きいため，本文では取まとめを保留した。

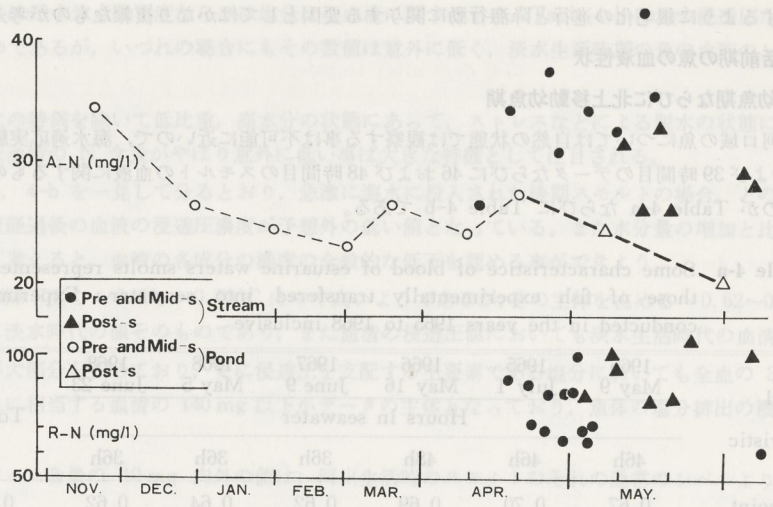


Fig. 35 Fluctuations of some nitrogen compounds of blood of pond-reared and wild fish during the period of smolt-metamorphosis

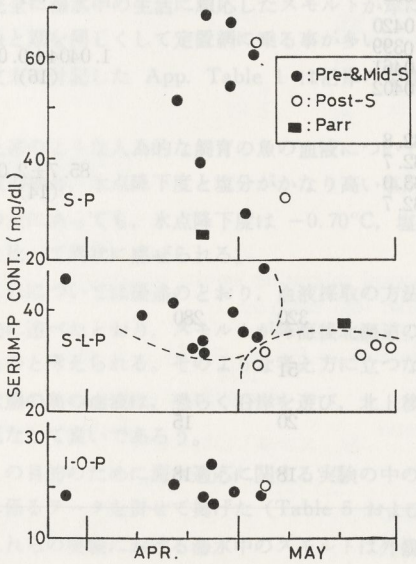


Fig. 36 Fluctuations of some serum phosphorus compounds of fish from natural streams during the period of smolt-metamorphois

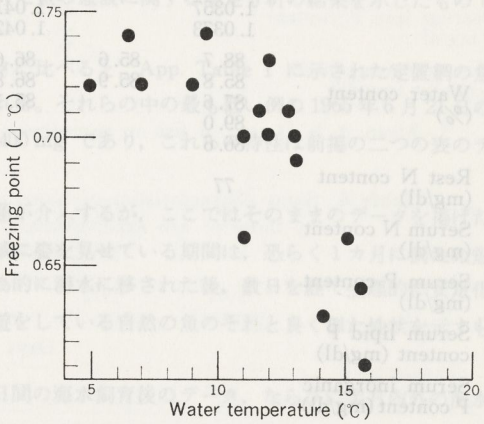


Fig. 37 Correlation between freezing point of stream smolts and water temperature (from Kubo, 1955)

総-P に関しては分散が甚しいため変動の傾向をつかむ事はできない。脂質-P の場合，曲線をもってカテゴリーを分けると後期のスモルトの血清の脂質-P は前，中期のものより低減するように見なされる。

また，血清無機-P は割合に分散が狭く現れていて，その生理的恒常性のある事が暗示される。

このように降海前のスモルト期には，本来恒常的であるべき血液の各種成分がかなり意味のありそうな変動消長を示す。特にそれらを代表する所の形質は浸透圧濃度（氷点降下度）であり，一方外部環境を代表するものとしての水温の顕著な上昇が実際に起る。久保（1955）より引用した Fig. 37 の示すように一見して氷点降下度と水温との間には明白な逆相関がうかがわれる。

しかし後述するように銀毛化の進行と降海行動に関与する要因としてはかなり複雑なものが考えられる。

3) 海洋生活前期の魚の血液性状

A. 河口域幼魚期ならびに北上移動幼魚期

降下直後の河口域の魚については自然の状態では観察する事は不可能に近いので，海水適応実験における，海水移行後36および39時間目のデータならびに46および48時間目のスモルトの血液に関するものの一部を抽出して掲げたものが Table 4-a ならびに Table 4-b である。

Table 4-a Some characteristice of blood of estuarine waters smolts represented by those of fish experimentally transfered into seawater : Experiments conducted in the years 1965 to 1968 inclusive

Blood characteristic	1965 May 9	1965 July 1	1966 May 16	1967 June 9	1968 May 5	1968 June 23	Total average*
	Hours in seawater						
	46h	46h	48h	36h	36h	36h	
Freezing point (⊿−°C)	0.67	0.70	0.69	0.62 0.63	0.64	0.62	0.653±0.034 (7)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	380	405	360	350 355			370±22.6 (5)
Density (sp. gr.)	1.0390 1.0372 1.0384 1.0357 1.0373	1.0397 1.0417	1.0396 1.0433 1.0417 1.0416 1.0422	1.0420 1.0399 1.0461 1.0402			1.0404±0.0033 (16)
Water content (%)	88.7 85.8 87.6 89.0 86.6	85.6 85.9	86.6 86.8 85.1	82.8 82.7 83.0 82.7			85.7±2.01 (14)
Rest N content (mg/dl)	77						
Serum N content (mg/dl)					320	280	
Serum P content (mg/dl)					51		
Serum lipid P content (mg/dl)					20	15	
Serum inorganic P content (mg/dl)					18	18	

* Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis

Table 4-b Some characteristics of blood of estuarine waters smolts represented by those of fish experimentally transfered into seawater: Total average (Mean±S. D.) of data in many experiments conducted in 1971 and 1972

Blood characteristic \ Hours in seawater	36—39h
	(No. of fish)
Serum osmolarity (mOsm/l)	338.1±26.8 (22)
Serum chloride content (Cl^-mEq/l)	144.6±16.1 (8)
Serum calcium content (mg/dl)	10.9± 1.9 (19)
Density (sp. gr.)	1.038±0.004 (24)
Water content (%)	87.8± 2.6 (25)

Table 4-a に示す氷点降下度ならびに塩分は全血液に関するもの，Table 4-b に示す浸透圧ならび塩分は血清に関するものであるが，いづれの場合にもその数値は意外に低く，淡水生活時期の魚の血液のレベルに近いものである。

しかも一二の特例を除いて低比重，高水分の状態にあって，ストレスなどによる脱水の状態に陥っている様子はなく，また血清の N 含量がやはり意外に低い事は大きな特徴として注目される。

Table 4-a, 4-b を一見して分るとおり，急激に海水に投入された後期スモルトの場合，どの系列の魚においても，一昼夜経過後の血液の浸透圧濃度が予想外の低い値となっている。また水分量の増加と比重の低下と言う現象を併せて考えると，血液の各成分の濃度の全般的な低下を認める事ができよう。

全血の氷点降下度の -0.69, $-0.70°C$ はやや高いようであるが，その主体を占める -0.62～$0.67°C$ と言う値の範囲は正に淡水時代の値そのものであり，また血清の浸透圧値においても淡水生活時代の血清の 340 mOsmol 以下の数値が大部分を占めており，更に浸透圧を支配する主要素である塩分においても全血の 380 mg/dl 以下，ならびにそれに相当する血清の 140 mg 以下がデータの主体となっており，魚体の塩分排出の機能の強さを良く示している。

血清カルシゥム含量の 10 mg 内外の値は，河川生活時のスモルトのそれの通常のレベルよりも低下の傾向がうかがえる。

また，血清蛋白質量の目安としての血清総窒素含量は明かに淡水生活時の数値より低いと言えよう。

完全に海水中の生活に順応したスモルトが岸に沿って逐次北方，あるいは東北方に移動する時，丁度そ河前の成魚と期を同じくして定置網に乗る事が多い。

文末に付記した App. Table 1 は沿岸の定置網に入った魚の血液に関する測定分析の結果を示したものである。

上述のような人為的な飼育の魚の血液についてのデータに比べると，App. Table 1 に示された定置網の魚の血液の場合，氷点降下度と塩分がかなり高い事が注目される。それらの中の最も低い例の 1965 年 6 月 21 日の釧路の魚にあっても，氷点降下度は $-0.70°C$，塩分量も 400 mg であり，これらの特性は前掲の二つの表のデータと比べて異状に感ぜられる。

これについては後述のとおり，血液採取の方法上の問題が介入するが，ここではそのままのデータを掲げた。

先に述べたとおり，スモルトが降海後北海道の沿岸水域に姿を見せている期間は，恐らく 1 カ月に満たぬ短かいものと考えられる。そのような考え方に立つならば人為的に海水に移された後，数日を経て生理的に安定化した状態の魚の血液は，恐らく沿岸を遊び，北上移動の回遊をしている自然の魚のそれと良く似た性状を示すものと見なして良いであろう。

この目的のために海水適応に関する実験の中の 3～6 日間の海水飼育後のデータ，ならびに半月内外の海水飼育に係るデータを併せて掲げた（Table 5 および 6)。

これらの実験における海水中のスモルトは外観上かなり安定化したように見受けられ，良く摂食もするようになり，特に半月内外の海水生活を経たものは極めて鮮かな銀白色を呈し，遊泳行動も平静で，自然状態の沖合のスモルトと全く同様であった。

海水移行後 3～6 日目のスモルトの血液の特徴は Table 5 で示されるように，明かに氷点降下度と塩分含量の低い事において先に述べた河口域の幼魚の状態に似ており，更に Table 6 から海水に入って半月近い魚の血液が全般的にかなり薄くなっている事が良く分る。特に血清の浸透圧値が 300 mOsmol 以下のものが多い事は，全血に換算すれば氷点降下度 $-0.62°C$ 内外のものが主体となる事を示すもので，また血清塩分 140 mEq は全血に推測換算すれば約 380 mg/dl と言う低塩分に相当するものである。このような低い数値の浸透圧および塩分含量は淡水生活時のレベルと同一か，もしくはそれよりもむしろ低いようにも見受けられ，彼等の海洋生活初期の順調な塩分排出能，浸透圧調節能には注目されるものがある。更に血清カルシゥム含量の少い事，低比重と比較的高い水分量は本来の北上移動期にあるスモルトが，恐らく自然の状態で保持しているであろうと推測される浸透圧の調節に関する勝れた自律性の存在を示すものであろう。

Table 5 Some characteristics of blood of north-ward migrating smolts represented by those of fish experimentally transfered into seawater (3-6 days after transfer)

Blood characteristic	1965 May 14	1966 May 21	1967 June 13	1968 June 16	Total average*
	Days in seawater				
	5d	5d	6d	3d	
Freezing point (Δ − °C)	0.64	0.65	0.65	0.64	0.645±0.006 (4)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	385	370	375	370	375±7.07 (4)
Density (sp. gr.)	1.0368 1.0403 1.0364 1.0300 1.0414		1.0486 1.0445 1.0391 1.0421	1.0332 1.0334	1.039±0.005 (11)
Water content (%)	85.0 89.0 85.4 85.7		83.1 82.9 82.7 82.8	82.4 82.4	84.1±2.1 (10)
Rest N content (mg/dl)	72	75			
Serum N content (mg/dl)			260		
Serum P content	48		48		
Serum lpid P content (mg/dl)			26		
Serum inorganic P content (mg/dl)		19			

* Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis

Tabfe 6 Some characteristics of blood of north-ward migrating smolts represented by those of fish experimentally transfered into seawater (10-17 days afters transfer)

Blood characteristic	1971 June 17	1972 Aug. 31	1973 Oct. 13		1974 June 19		Total average*
	Days in seawater						
	10d	17d	10d		15d		
Serum osmolarity (mOsm/l)	318 320 322	302 304 310	298 306 306	304 302			308.4±8.09 (11)
Serum chloride content (Cl^-mEq/l)	140 142 144						142±2 (3)
Serum calcium content (mg/dl)	6.6 10.0 10.0	9.0 11.0 10.5					9.4±1.8 (6)
Density (sp. gr.)					1.0300 1.0406 1.0359	1.0396 1.0369	1.036±0.004 (5)
Water content (%)	84.8 83.8	87.6 86.0 92.1	89.4 85.4 90.0	87.6	89.7 85.5 89.4	86.3 88.8	87.6±2.39 (14)
Serum N content (mg/dl)					560 670	580 610	604±41.6 (4)

* Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis

B. 沖合深層期

この期，すなわち海洋生活における7～9月の魚に関しても，自然の条件においては全く見る事ができないものであり，それに代替するものを人工的に再現するために，長期間スモルトの海水水槽中の飼育を行い，盛夏を中心とした所の海水移行後70日～125日目に魚を取り揚げて調べた血液の分析，測定の結果が Table 7 である。

4回の実験的飼育の結果を通じてかなり低い氷点降下度と塩分が見られ，また比重，水分を見ても血液の濃度が淡水時代のレベルに匹敵する程に低い事は注目され，非蛋白性（残余）N の含量，血清のカルシゥム含量も河川生活期のスモルトのそれらとは著しい差異がなく，前項に示した北上移動期の幼魚の血液と共に極めて強い浸透圧の調節，塩分の排出機能の存在が暗示される。

Table 7 Some characteristics of blood of fish experimentally reared in seawater for a long period

Date / Days in seawater / Blood characteristic	1963 Sept. 28	1965 July 21	1966 Sept. 21	1971 Aug. 20	Total average*
	125d	70d	90d	75d	
Freezing point (Δ −°C)	0.66 0.67	0.66 0.67	0.67	0.68 0.66	0.667±0.008 (7)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	380	385	370	350 340	365±19.4
Density (sp. gr.)	1.0327 1.0334	1.0377 1.0346	1.0477 1.0471 1.0424	1.0372 1.0359	1.039±0.006 (9)
Water content (%)	87.2 88.5	86.3 87.0	85.5 86.6 87.0	87.8 87.4	87.0±0.86 (9)
Rest N content (mg/dl)		70 72			
Serum inorganic P content (mg/dl)		11			
Serum calcium content (mg/dl)				11.5 11.5 10.0	11.0±0.87 (3)

* Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis

4) 海洋生活後期の魚の血液性状

A.「口黒マス」期ならびに「寒マス」期

App. Table 2 は晩秋，初冬に接岸する，いわゆる口黒の血液の主な性状を，また，App. Table 3 は冬季間沿岸を南下する成魚，いわゆる寒マスの血液の主な性状を示したものである。前記のとおり，場所によっては両者の生活様式の明確な区分は困難であるが，一般には前者が一時的にかなり岸近くに来遊し，時として河口域にまで接近するようである（宗谷地方北部の漁業の実状）。一方，ここで寒マスとして取扱ったものは時期の上でかなり幅があり，特に後期（3月下旬）のものには実際の漁況から見て，前期の春マスのものに近いものも含まれる事もあるが，口黒，寒マス共に一部の例外を除いて，一本釣による魚を材料として血液を採取したものである。

先に App. Table 1 および Table 5, 6 で示した約4カ月前の北上移動幼魚期の魚の血液と比べると，一方は定置網による採捕，一方は一本釣と言う方法上の差異とも見られるが，口黒の血液は明かに全般的に濃度が低下しているように見えるが，しかし人工飼育によって再現した所の北上移動幼魚期ならびに沖合深層期の魚の血液の性状（Table 4-a～6）ならびに長期海水飼育による夏の魚（沖合深層期の魚に相当するもの，Table 7）の血液との間には目立った差異が認め難いようである。

ここで一つ注目される事として，例外的に定置網で採捕され，水槽で陸上まで運搬された後に血液を調べられた1964年11月12日のウトロの魚に関するものは，同時に一本釣によって獲られ，その場で直ちに採取された

Table 8 Some characteristics of blood of "Kuchiguro" and "Kan-masu" (Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis)

Blood characteristic \ Stage	"Kuchigro"	"Kan-masu"
Freezing point (⊿−°C)	0.67±0.016 (8)	0.71±0.04 (17)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	389±19 (8)	418±43 (15)
Density (sp. gr.)	1.047±0.004 (9)	1.049±0.003 (9)
Water content (%)	84±1.4 (5)	84±1.5 (8)
Total N content (mg/dl)	1853±278 (6)	1948±318 (9)
Serum N content (mg/dl)	568±97 (6)	673±101 (8)
Total P content (mg/dl)	153±29 (3)	397±66 (5)
Serum P content (mg/dl)	77±16 (7)	181±59 (6)
Total lipid P content (mg/dl)	25± 5 (6)	88±11 (5)
Serum lipid P content (mg/dl)	42± 7 (5)	42±12 (9)
Serum inorganic P content (mg/dl)	21± 3 (7)	

血液の分析測定値に比べて，すべてにおいて高い値を示し，血液が全般的に濃縮されている事が明かに分る。これは方法上の問題として考慮されねばならない。

Table 8 は App. Table 2 の1枚および App. Table 3 の2枚について内容を集約するために各表から抽出した血液の主要な性状について統計的処理を行い（平均値に標準偏差を付加）一括して表示したものである。

原則として例数（個体数）が3以上ある形質についてのみ計算を行った。ただし一見して甚しく異常と見なされる数値は除外した。

すでに述べたように口黒が準成魚として来遊する頃の海況は，北海道では未だ本当の冬季の状態に入っていないようであるが，彼等は南下もしくは西流する海流に押され，あるいはそれに乗るようにしてかなり濃密な群を形成して接岸するようで，その漁場が寒マスのそれに比べると一般に水深が割合に浅い事，水温の比較的高い事から見て，その行動が活動的であると言える。

それに比べると寒マスはその漁場および漁況より推測して言わば冬ごもりに近い状態にあって，その活動も口黒の場合よりも停滞の傾向があるようにも見受けられる。

今，Table 8 によって口黒と寒マスの血液の性状を比較すると，両者の活動性の大小，生活型の上の差異がかなり良く血液の性状の面にも反映している事が分る。

すなわち，水分においては明かでないが，氷点降下度，塩分量，比重，総-N 含量，血清-N 含量および全血-P 含量について比較すると，すべてにおいて寒マスの血液の方が口黒のそれよりも高濃度である傾向が示される。

特に全血液の総-P と脂質-P ならびに血清の P 含量において寒マスの値が口黒のそれの2倍以上になっている事が注目される。

B.「春マス」前期および後期

App. Table 4 は北上移動中の成魚，すなわち前期春マスの血液の主な性状を，また App. Table 5 は北上接岸期にある成魚，すなわち後期春マスの血液のそれを示したものである。これらの魚の大部分は沿岸の定置網

Table 9 Some characteristics of blood of "Haru-masu" (Mean ± S. D., no. fish in parenthesis)

Blood characteristic \ Stage	Early "Haru-masu"	Advanced "Haru-masu"
Freezing point (Δ−°C)	0.74±0.014 (8)	0.74±0.054 (12)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	389±11 (7)	391±26 (14)
Density (sp/gr.)	1.053±0.003 (7)	1.052±0.004 (12)
Water content (%)	82±1.0 (5)	81±2.0 (9)
Amino acid N content (mg/dl)	34± 3 (7)	
Total N content (mg/dl)	2637±578 (7)	2629±407 (10)
Serum N content (mg/dl)	845±199 (4)	903±230 (12)
Serum albumin N content (mg/dl)		583±114 (8)
Total P content (mg/dl)	114±50 (3)	168±48 (5)
Serum P content (mg/dl)		81±14 (6)
Total lipid P content (mg/dl)	58±25 (6)	53±13 (10)
Serum lipid P content (mg/dl)		72±13 (5)
Serum inorganic P content (mg/dl)		24± 6 (7)

において網起しの直後に漁船上で処理されたものである。従ってすでに述べたように採血にあたって方法上の誤差の介入を完全に防ぐ事は困難であり，極端に高い数値の出ているものは主観的ではあるがこれを除去し，また時期的な消長変動を考えて表中のデータは季節（月日）を追って配列した。

更に App. Table 4～5—(続) の5枚のデータを統計的に集約して表示したものは Table 9 である。一見してわかるように前期春マスと後期春マスとの間には目立った差が認められないようである。しかしこれらを前掲の Table 8 の寒マスの血液性状と対比するとかなり際立った差異変動が示される。すなわち前期春マスの血液は寒マスのそれと比べて氷点降下度の上昇と逆に塩分の低下が目立ち，高比重，低水分，更に総-N 含量，血清-N 含量の著しい上昇が認められる。しかし P 化合物の含量の変化は明らかではない。

5) 河川そ上成魚期の血液性状

App. Table 6, 7 および8はそ河期の成魚の血液の主な性状を，また，App. Table 9 の3枚は産卵期の成魚の血液の主要な性状を示したものである。これらの魚の大部分は，北海道さけますふ化場の採卵場においてウライ（ヤナに類する捕獲装置）で採捕され，一時，イケスもしくは蓄養池に入れられたものの中から取り揚げられて血液が採取された。

海洋生活期の魚の場合と同じく，表中のデータは，血液の性状の時期的な変動があるかも知れないと言う事を予測して，年次にかかわらず季節（月日）の順に配列した。更に前項の場合と同様にそれらの内容を統計的に集約して各段階毎に配列したものが Table 10 である。

そ河成魚前期すなわち下流域期の魚の血液は App. Table 6 および Table 10 を一見してわかるとおり，著しく高い氷点降下度と塩分，更に異状に少い水分と高比重，それと並んで N および P 化合物の含量の多い事が注目され，血液が全体として極端に濃縮されているようにうかがわれる。

Table 10 Some characteristics of blood of ascending adults and spawning adults (Mean ± S. D., no of fish in parenthesis)

Stage / Blood characteristic	Ascending adult in the lower reaches	Ascending adult in the middle reaches	Ascending adult in the upper reaches	Spawning adult
Freezing point (Δ−°C)	0.76±0.047 (6)	0.67±0.043 (6)	0.67±0.015 (5)	0.64±0.022 (15)
Chloride content (Cl^-mg/dl)	408±72 (6)	328±18 (6)	376±47 (5)	364±28 (14)
Density (sp. gr.)	1.058±0.001 (3)	1.058±0.003 (3)	1.05±0.006 (6)	1.051±0.007 (9)
Water content (%)	78±2.0 (4)		83± 3 (4)	83±4 (11)
Amino acid N content (mg/dl)				22±3 (3)
Total N content (mg/dl)	2996±587 (5)	2963±225 (4)		2229±754 (4)
Serum N content (mg/dl)	1103±457 (5)		597±67 (3)	618±226 (6)
Serum albumin N content (mg/dl)	750±567 (4)		388±36 (3)	255±121 (4)
Serum P content (mg/dl)	131±36 (3)			62±11 (6)
Total lipid P content (mg/dl)				29±3 (5)
Serum inorganic P content (mg/dl)				20±4 (9)

先に後期春マスの例として示した石狩川河口域の魚の場合，氷点降下度，塩分共にかなり低い値となっており，環境水の塩分の低い事との関連が考えられるが，この App. Table 6 中の6月の魚のデータは1963年6月の斜里川のものを除いては血液の濃度が一般的に後期春マスの末期の河口域の魚のそれよりも低下しているようには見なし難い。

特に注目される事は血液の比重が高く，水分量の少い事である。更にまた，全血の総-N 含量，血清の総-N 含量およびアルブミン-N 含量が目立って高い事も特徴的である。脂質-P の含量もまたかなり高いようである。

その後の中期（中流域期），ならびに後期（上流域期）の魚では氷点降下度の低下と相まって，水分もやや多くなっている。しかし中期の場合，なお全血の総-N 量，血清の総-N 量の高い値が続いて見られる。

産卵期の魚は比重，水分においては必ずしも血液が薄まっているようには見えないが，氷点降下度，塩分共に目立って低下し，アルブミン-N ならびに P 化合物の含量の低下が，魚体の栄養状態が目立って低下している事を良く示している。

以上述べた所の発育段階や季節の推移に伴う血液の諸性状の変動消長の中で，特に 3)，4)，5) 項を通ずる生活史の後半の部分すわなちスモルトとして降海してからそ河産卵に至る間の動向について，半ば模式的に表現したものが Fig. 38 である。この図中の数値は主として App. Table 1～9 の中に示したそれぞれの測定値ならびに海水による飼育実験の結果を示す Table 4～7 の中の測定値の平均を要約して示したものであり，これによって各段階各季節における血液の性状を概観し，しかもそれらを結ぶ直線の傾きによって，時間的な変化の傾向をうかがい知る事もできよう。これらの中でやはり浸透圧濃度を示す氷点降下度，塩分，比重および水分はかなり多くの例数の資料に基くものであって，その変化の模様を示す有意性は高い。

蛋白質の濃度を示す窒素の含量ならびに燐化合物の含量の場合，資料の例数がそれ程多くないので大よその傾向を示すに止まる。

沿岸回遊時のスモルトから口黒マス初期の血液の濃度はすべての性状から見て意外に低い状態にあり，一方，厳寒期の寒マスと接岸そ河前の春マスの血液は目立って濃くなっている事が認められる。

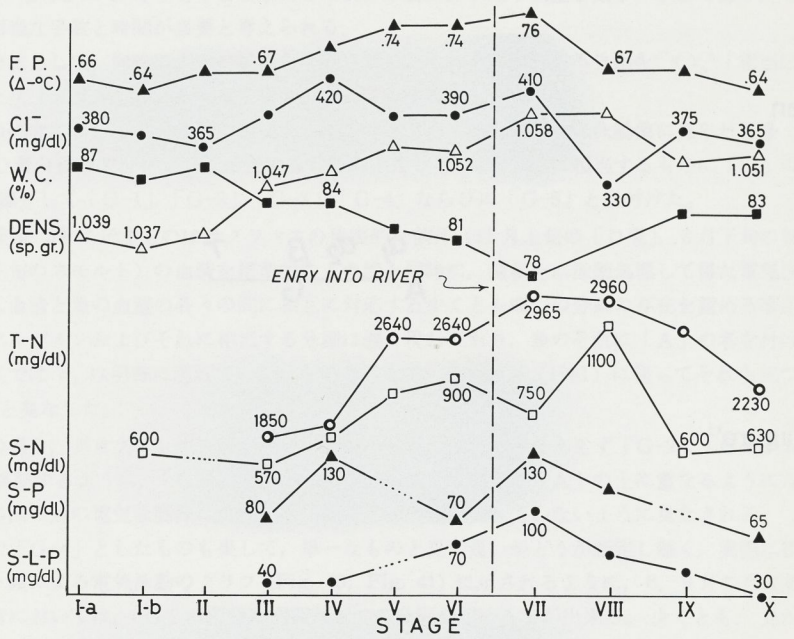


Fig. 38 Fluctuations of some blood characteristics of "Masu" salmon throughout the latter part of their whole life

このような海洋生活前半期の血液の濃度の低さは魚体の浸透圧調整能力の強さを示すが，この事と，その時期の体の生長度が著しく大きい事を併せ考えると，夏から秋にかけて魚体の生理的活性全体が目立って高まる事が推定できる。

反面，そ河後間もない時期の成魚（第 VII 期）の血液の濃度がむしろ，そ河前の状態よりも高くなって現れているのは今後の興味ある課題を提起している。

6） 電気泳動法によって観察された血清蛋白質の特性

血清の電気泳動法による蛋白質の各成分の分離後観察は現在かなり普遍化しているが，主として魚種および系統群の区分，識別および比較のために用いられると共にまた，魚自体の健康度や環境条件による影響の良し悪しの目印として用いられる事も多い（橋本，1975；久保，1970，1977）。

魚類について系統群，発育の段階および生活型の特徴を示すものとして，血清もしくは血漿の電気泳動像を取りあげた研究としては斎藤（1957），山下（1968）の海産魚や一般の淡水魚に関するものおよび原（1975）の免疫学的研究があり，更にまた，ヘモグロビンの電気泳動像をサケマス類の種類や系統群の特性として取り上げたものに Yoshiyasu（1973）の興味ある研究がある。

しかし，サケマス類の発育段階や生活型と関連して血清の電気泳動像を取りあげたものは極めて少いようで，西野（1967）のそ河前後のサケに関するもの，Vanston and Chung-Waiho (1961) および Vanston and Markert (1968) のギンザケの発育や変態に伴う変動差異を論じたものを見るに過ぎない。

本研究では，濾紙およびセルローズアセテート膜を媒体とする，血清の蛋白質を対象とする電気泳動を標準的方法により行い，その電気泳動標本を作り，更にデンシトメーターによりそれらのカーブを作製した。

しかし，濾紙法の場合はとかく，泳動条件の調整，画一化が技術的にも難しくて再現性が弱く，また試料が濾紙面に吸着されて，分画によっては移動し難いものもあるようであり，更にまた全般的に細かい分画の区分が良くない傾向があり，従ってデンシトメーターによるグラフ作製も，一部について対比のために行ったのみで，電気泳動像そのものの観察をする事とした。

根本的な問題として，電気泳動像の各分画の名称は，高等動物の血清蛋白質の場合のアルブミンおよびグロブ

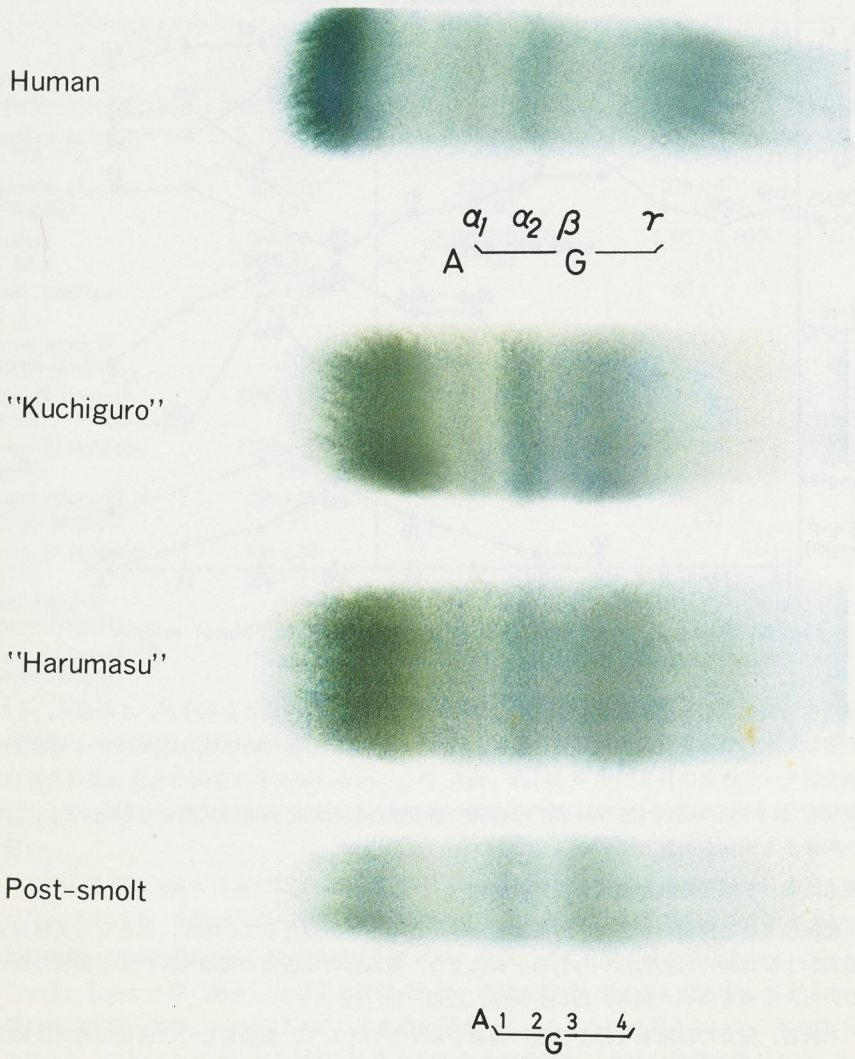


Fig. 39 Electrophoresis of human and "Masu" salmon serum by filter paper

リンの α, β ならびに γ 等をそのまま準用して良いか否か，かなり慎重を期すべき事であり，そのための基礎的研究にも相当な手数と時間が必要と考えられる。

一般的な方法として，同時に人血の試料を泳動させて，それぞれ該当する分画を○○○「相当区」と呼ぶ事もあるが，また左（プラス）側より一連番号を付けて呼称する事も多い。

筆者はこの研究においては，当面の便法として，サクラマスの血清の電気泳動像に見られる多くの分画の中で，人血清の蛋白質のアルブミンに相当するものに「A」，グロブリンに相当するものに「G」の仮称を与え，「G」を更に細分して「G-1」，「G-2」，「G-3」，「G-4」ならびに「G-5」と名付けた。

すなわち Fig. 39 に示すものはサクラマスの代表的な個体（11月上旬の「ロ黒」，3月下旬の初期「春マス」および5月下旬のスモルト）の血清を標準的な人血清と同時に，濾紙上に泳動処理して得た電気泳動像であり，これにより人血清と魚の血清の各々の間に相互に対応する少くとも四つの分画の存在を認める事ができる。いづれも左端のアルブミンおよびそれに相当する分画は濃く現れており，魚のそれに「A」の名を付けた。人血清のグロブリン区では α_1 は明確に現れていないものと考えて，森・小林（1961）に従ってそれら三つの分画を α_2, β および γ と見なした。

魚の血清の場合，グロブリン相当区の「G」区の小分画の三つを取りあえず「G-2」，「G-3」および「G-4」としたが，後記するように，「G-1」と呼ぶべき小分画が往々にして「A」の上に重なるようになる可能性がある故に，この図の魚の電気泳動像においても「G-1」が明確に現れていないように見なされる。

またここで「G-4」としたものも果して，単一なものと見て良いかどうか断定し難く，実際に後記のセルローズアセテート膜による電気泳動のグラフ (Fig. 40, Fig. 41) に示されるように，8，9月の当歳魚および初期スモルトの血清においては，「G」の部分に明確な五つの分画を認める事が出来る。少くとも，見かけの上では「G-2」，「G-3」および「G-4」の分画はそれぞれ人血清 α_2, β および γ に相当するもののように見える。

以下，季節を追い，また各段階毎に血清の電気泳動像を比較し，それぞれの期，段階の魚の保有する生理学的および生態学的な特性が泳動像およびそのグラフの上に反映している模様を観察し，特に生活形の転換に伴う泳

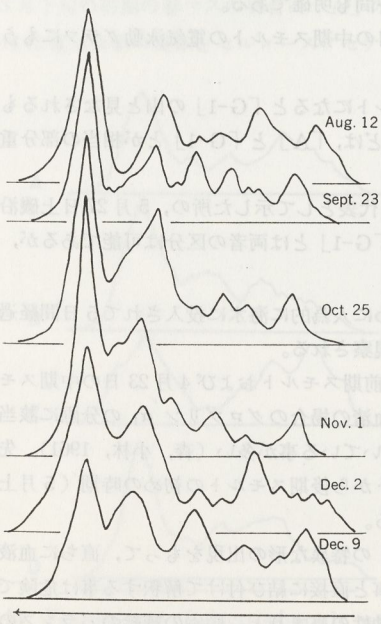


Fig. 40 Fluctuations of electrophoretic pattern of "Masu" salmon juvenile serum in their first year of life

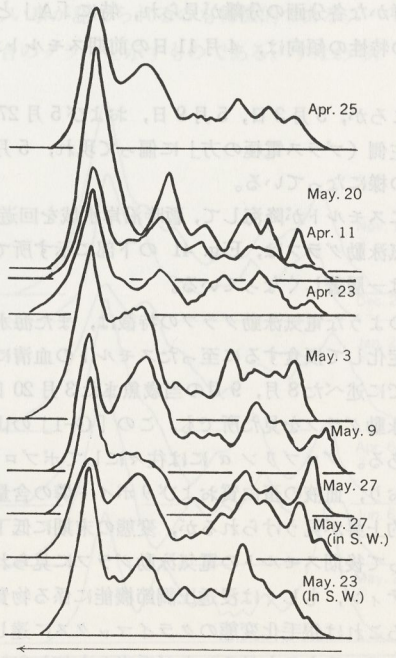


Fig. 41 Fluctuations of electrophoretic pattern of "Masu" salmon juvenile serum during the period of smolt-metamorphosis

動像の変転を知ろうとした。

A.　当才幼魚の血清の電気泳動像の季節的変化

Fig. 40 には河川生活中の生後約1年間の魚の血清の電気泳動グラフを示したもので，相分化の過程の初めにある8月の魚のものから，12月上旬の越冬の初期にある魚のものまでを季節を追って配列したものである。

8月中旬，見市川の魚の血清の電気泳動グラフは最も活動的な段階にある当歳魚の特徴を良く示すもので「A」の峰が大きく，「G」の群との間の深い谷間が出来て完全に分離しており，しかも「G」区内に少くとも五つある小分画の位置の明確な事はパーの段階にある魚の典型とも見なされる。同じ川の9月下旬の魚（銀化パー）では「A」と「G-1」の谷がやや浅い感じが見られるが全体として8月の場合と似ており，「A」の峰の高い事は相の分化後の活動的な魚の生理条件の良い事が現れている。これら8，9月の魚の血清の電気泳動グラフと目立って異なる形状を示すものは図中，下部の12月の2例である。すなわち，「A」の峰は明確に認められるが，「G-1」の山が「A」のそれに匹敵するように大きく，しかも両者の間の谷が著しく浅くなっている。初冬に入った魚の電気泳動グラフに見られるこのような形状は，魚の活動が全体的に低下し，摂食量も少くなって，生理的な活性が全般的に低下していると言う事と関係がありそうである。

実際に12月9日の魚は12月2日のそれと比べて魚体もやや小さく，釣獲の際の所見においても活動性を欠くものであった。それらに比べて10月下旬，11月上旬の魚の場合には，かなり流れの強い瀬にいて活発な摂食をしていたもので，「A」，「G」の間の谷間は浅くなっているが「A」の峰が鋭く，高く現れている事は生理的活性もまだそれ程停滞していない事を示すようである。

すなわち強いて言うならば，10月末から11月初めの魚は見かけの上の活動性において8，9月と12月上旬との中間にあり，その状態が血清電気泳動グラフの上に反映しているものと考えられる。

B.　銀毛化変態過程および海洋生活初期にある魚の血清の電気泳動像の特性

変態前期の典型的魚体内外の特性を示すものと見なされる，3月20日の魚の血清の電気泳動グラフは Fig. 41 の上から2番目に掲げた。すなわち前記の8月の見市川のものと同様，「A」の鋭い大きな山を初めとして，極めて鮮かな各分画の分離が見られ，特に「A」と「G-1」との谷間も明確である。

この特性の傾向は，4月11日の前期スモルトおよび4月23日の中期スモルトの電気泳動グラフにもうかがえる。

ところが，5月3日，5月9日，および5月27日の後期スモルトになると「G-1」の山と見なされるものが著しく左側（プラス電極の方）に偏って現れ，5月27日のものなどは，「A」と「G-1」とが相当の部分重っているかの様になっている。

更にスモルトが降海して，暫時沿岸水域を回遊しているものの代表として示した所の，5月27日上磯沿岸の魚の電気泳動グラフは，Fig. 41 の下部に示す所であり「A」と「G-1」とは両者の区分は可能であるが，その重なりは一層著しくなっている。

このような電気泳動グラフの特徴は，また海水適応試験のために人為的に海水に投入されて5日間経過，完全に安定化して摂食するに至ったスモルトの血清において同様に観察される。

すでに述べた8月，9月の当歳魚また3月20日，4月11日の前期スモルトおよび4月23日の中期スモルトの電気泳動グラフを見た所でも，この「G-1」の山は高等動物の血清の場合のグロブリン α_1 の分画に該当するようである。グロブリン α には往々にしてポプロティンが結び付いている事が多い（森，小林，1961）。先に述べたとおり，血液の蛋白質およびリポイド燐の含量は中期スモルトから後期スモルトの初めの時期（5月上旬）に一時的上昇が見うけられるが，変態の末期に低下する傾向がある。

従って後期スモルトの電気泳動グラフに見られる所の「G-1」の特異な形の出現をもって，直ちに血液中のポプロティン，もしくは浸透圧調節機能に係る物質の増大と言う事と直接に結び付けて解釈する事は危険であり，むしろこれは銀毛化変態のクライマックスに達した魚の体の活動性の高まりと，栄養の補給のバランスの乱れが反映しているものと見ることが妥当かも知れない。この事については Fig. 42 に示したサケ稚魚の血清の電気泳動グラフから一つの暗示を得る事が出来る。すなわち，生後100日目の降下最適期のサケ稚魚は極めて活動的で，相当多量に飼料を投与するにかかわらず，とかく栄養不足になり勝ちであり，しかも図示するように，卓越

した「G-1」の山が左に偏して出現する事は，他の分画の魚種による差異とは別に，降海時期の前後のサクラマスのスモルトのそれと全く同一である。

なお，ここで注意せらるべき事は，このように極めて活動的である降海期前後の魚の血清電気泳動グラフの特徴は，前項に述べた当歳魚の冬近く活動性の鈍化した魚および Fig. 41 の最上部に掲げた疑似スモルトのそれらと，見かけの上で同一の形状となっている事は一つの矛盾を感じさせると共に，興味ある課題を打ち出すものである。

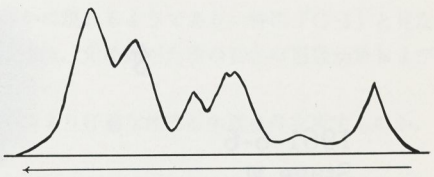


Fig. 42 Electrophoretic pattern of a chum fry serum

C. 海洋生活後期にある魚の血清の電気泳動像

前記のとおり，海洋生活前期の魚の材料としては沿岸を北上回遊する幼魚以後のものは入手出来ないが，冬近くなって，かなり生長したいわゆる「口黒」が沿岸に来遊する。

Fig. 43 の上に示された知床半島ウトロ沖の 11 月 12 日魚の血清蛋白質電気泳動グラフは，その典型的な口黒のものである。その下に示された 12 月末の津軽海峡に面する吉岡沖のそれも口黒のものであるが，この電気泳動の媒体が濾紙であるために，「G」区のプラス電極の方に寄った蛋白質の分画が媒体に吸着されて見かけの上で明確でないが，図の三番目に示された 2 月上旬のいわゆる寒マスのグラフは一見して「A」が幅広く大きく現れているが，峰の部分が二つに分れていて，「A」が単一のものでない事を暗示するようで，この様相は次の図の中の 1 月下旬の吉岡沖の寒マスのグラフに良く示されている。

要するに，2 月上旬の寒マスの血清蛋白質では「G」区が全般的に大きく現れ，「A」区が割合に小さい事がうかがわれよう。この事は臨床医学において人血清中のアルブミンとグロブリンの含量の比，いわゆる A/G 比を健康度の目安として用い，この数値が正常よりも著しく低い場合を病的状態と見なす習慣があるが，この寒マスの血清の電気泳動グラフにおける「A」の割合の小さい事をもって，彼等の健康度が落ちていると見なす事は妥当でなく，むしろ魚体の代謝全体が低下し，活動性が少しく鈍っている事の現われと考えられよう。それと比べると 3 月下旬の初期の春マスの場合に「A」の山の伸びの著しい事が認められるのも特徴的である。

Fig. 44 は電気泳動の媒体をセルローズアセテート膜とした場合のグラフを示すものである。すなわち，口黒，

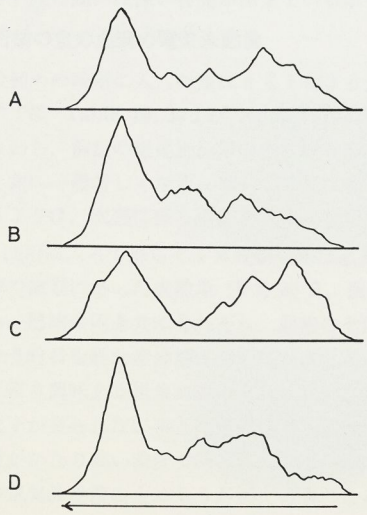


Fig. 43 Fluctuations of electrophoretic pattern of "Masu" salmon serum during the latter part of ocean life: A, B="Kuchiguro" C="Kanmasu" D=Early "Harumasu" (by filter paper)

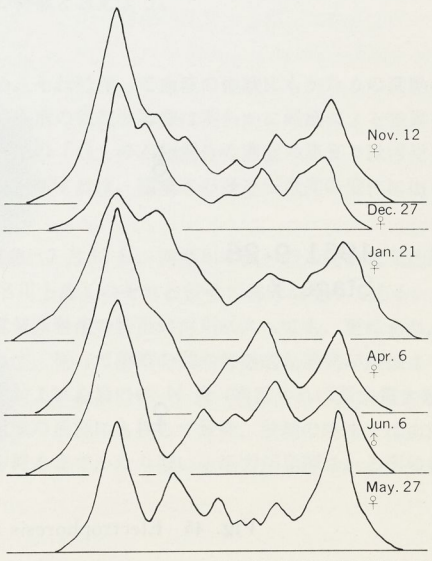


Fig. 44 Fluctuations of electrophoretic pattern of "Masu" salmon serum during the latter part of ocean life

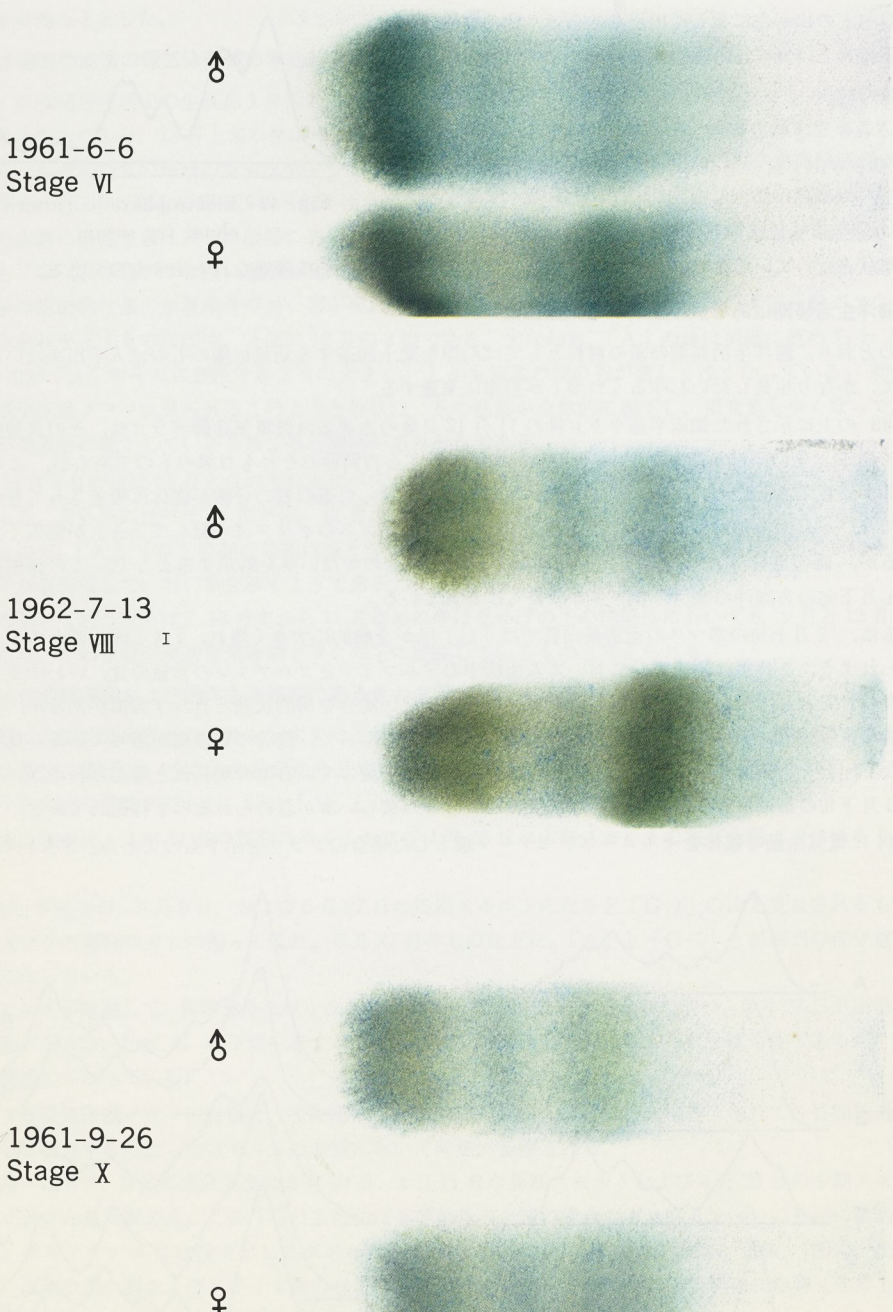


Fig. 45 Electrophoresis of "Masu" adult serum by filter paper

寒マスについて見ても，濾紙法によるものよりも小分画の区分が鮮かに現れるようであり，特に「G-1」と見なされるものが，左側に流れて「A」の上に重なるように現れている事は，先に述べた所の初冬の当歳幼魚および変態末期のスモルトの場合と相似た形状と言えよう。

この場合にもやはり「G-1」の部分の特殊な動きが海洋中の生活により好適な体内の生理条件を現すものか，もしくは冬季間の代謝の停滞に関連するものかとの疑問が生ずる。

初期の春マスの標本として示された4月6日の敦賀沿岸の魚の電気泳動グラフでは中間の谷間が深く，そのため「A」の山の右の膨らみが「G-1」の一部か否か断定し難いが，「A」そのものの大きい事はこの時期の魚の活動性の高まりを示す。

1965年6月6日，網走の東方，浜モコト湖の外海で獲られた魚の電泳グラフは，遡河直前の後期春マスの典型的なものである。

この段階に到達した魚の血清蛋白質では，往々にして雌雄の間に電気泳動グラフに著しい差が生ずる事がある。同時期，6月3日モコト湖に入った雌魚の血清蛋白質の電気泳動グラフは全く前者のそれと同一で，雌雄の間の差異は認められないので図示を省くが，1961年6月6日，知床半島岩尾別沿岸で獲れた後期春マスの雌雄の間には濾紙法による血清蛋白質の電気泳動像において明白な差異が認められる。濾紙上の電気泳動像は写真（Fig. 45）の通り，「A」の分画においては雌雄共にかなり濃く現れているのに対して，逆に「G」区においては雌の電気泳動像は右側の分画がかなり濃く現れ，その左側にもまた一個の分画が認められるのに対して，雄の電気泳動像は「G」の部分全体が極めて薄い組成となっているに過ぎない。なお，すでに App. Table 9 で示したとおり，この材料の雄の血清中の総 N 量は 700 mg/dl，雌のそれは 1140 mg/dl であり，どちらも血液中の重要な栄養の目安である蛋白質量の相当に多い事から，雌雄共に生理的にも，また行動の上でも活性の高い事が推測出来る。

Fig. 45 の最下部に示される所の函館に近い上磯の沿岸部，5月下旬の魚の血清蛋白質の電気泳動グラフは正に上記の，河川に上る直前の状態を示す典型的な例であり，「G」区の右端の分画の目立った高まりは「A」の山をしのぐ程であり，また血清の総 N の含量も 750 mg/dl と言う高い値はやはりこの時期の魚の活性の強さを示すようである。

なお，後期春マスでは「G-1」の分画は「A」を離れ，右に寄って「G」区に入っているようで，従って「A」の山と「G」区の間には深い谷間が出来ている事も見かけの上の特徴と言えよう。

D. そ河後の魚の血清の電気泳動像

性成熟の初めの段階に入った魚は5月下旬より河川に入り始め，それに伴って血液の性状にもかなりの変動の起る事はすでに Table 10 および App. Table 9 に示したが，血清の電気泳動像は明らかに雌雄による差異を示す。すなわち，前記の岩尾別沿岸の魚の場合のように電気泳動像の「G」の右側部分の濃度の高まりは河川生活に入ると共に一層著しくなる。雄においてはそうでない事から判断すれば，環境水の浸透圧濃度の変化に由る変動と言うよりは，成熟に伴う現象と言うべきであろう。

Fig. 45 は川に入って恐らく1カ月余を経たと見なされる未成魚（7月13日，斜里川中流）の血清の電気泳動像と，産卵の盛期にあった成熟魚（9月26日，尻別川支流，目名川上流）のそれと併せて掲げたものである。

すなわち，雌雄の両者共にそれぞれ，前掲のそ河前の血清の電気泳動像の特徴は河川に入っても，更にまた，絶食後かなり時日を経た産卵期においてもほとんど変化しておらず，従って雌雄の間の特徴的な差異が最後まで継続すると言う興味ある現象が認められる訳で，これは血液全体および血清の総-N 量（換言すれば蛋白質含量）に著しい低下が見られない事と関係があり，筋肉，脂肪等の体組織の消耗にも拘らず放卵，放精の時までは血液中の蛋白質がかなり高い濃度で保持され，そのために生殖行動を終るまでかなり強い生活力が発揮される所の様相が血清の電気泳動像の上にもうかがえる事になる。

7) 幼魚の血液量

この血液量の問題は本来は，血液の性状を論ずる以前の事項として取り上げらるべきものである。

ここで血液量と言っているものは，もち論魚体内の循環血液の全量を示すものではなく，実際に尾柄部を切断して採取の可能である所の量を血液量と呼んだ。即ち，あくまでも便宜的な呼称である。もともと健康度の目安

としてはむしろ他の性状よりも手取早く調べ得る言わば初歩的なものである。

元来，血液量を調べる方法としては，採血法，稀釈法，一酸化炭素法並びにアイソトープ法等があり，色々な研究者による多くの報告があるが，その結果は必ずしも一定していない。

何れにしても体内の血液全部を採取し，又推定することは極めて困難である。

血液の量は生理条件，環境条件の他に，その発育段階によって著しく異ることは当然予測される所であり，そのためにはかなり多くの時日をかけて観察する必要があり，ここでは限られた一部分についてのみ断片的に報告するに止めなければならない。

血液量の表示法としては上記の採取可能量そのものの1尾当りの量（cc）と併せて体重 100 g に対する血液量（cc）との両者を用いた。

Fig. 46 は1尾当りの血液量と体長との関係を示すグラフである。

この図で分るとおり，池中の飼育された魚の場合，生長の盛期にあたる体長 9～10 cm の魚の血液量は必ずしも生長に伴って増大しているとは見なしがたい。

この傾向は暫く続くようで，春の生長を示す体長 12 cm の辺に到達してやっと血液量の増大が明かとなり，後期スモルトの生長を示す体長 13～14 cm の辺の血液量 0.3 cc から 0.4 cc 内外に至る血液量の増大の模様は曲線的ではあるが，しかし河川の魚に比べると著しく低い方にずれている事が明かである。これらの現象は体重の増大と深い関係があり，次に掲げた Fig. 47 の中の右上方に示されたコラム即ち 1.16 cc，100 g のものに示される通り，同一季節の天然の魚に比べて著しく少いことになる。一方，自然生活の魚では上側のカーブの示す通り明かに体長の増大と共に，恐らく季節の推移に伴って血液量も増加し，しかもそれが池中の魚の値を著しく上回る状態が明白に認められる。この Fig. 47 は魚の体重 100g に対する血液量を体長と季節との関係を表現するための三次元的グラフである。別途に示すように，池中飼育された魚の体の生長は意外にも自然生活の魚のそれよりも勝れており，少くとも生活第1年目においてこの傾向が示される。この図の中に示された生長カーブは，スモルト並びにそれに至るべき運命を有する中形以上の個体群の体生長の平均的なものを試験池，河川の両方の魚について求めたものである。

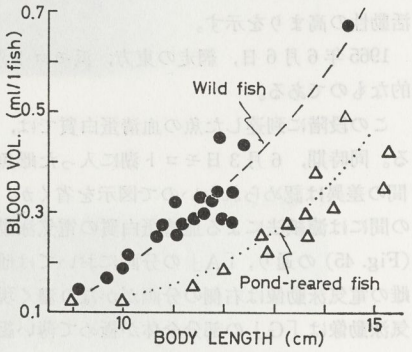


Fig. 46 Graph showing the difference of blood volume of different fish sizes collected from natural streams compared to the same fish sizes reared under the pond conditions

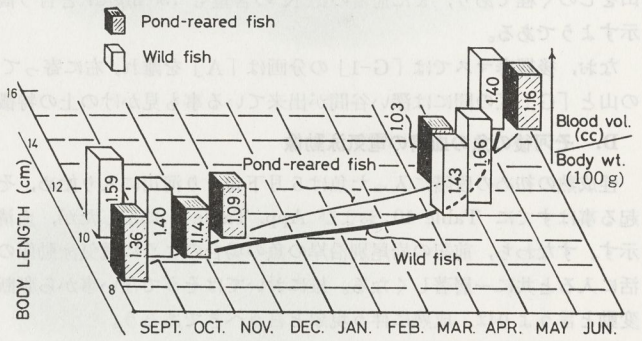


Fig. 47 Graph showing blood volume body weight ratio in relation to season of both wild and pond-reared fish

図中の各コラムの示すように，単位体重に対する血液量は明かに自然生活の魚の場合には，池中の魚のそれに比べてかなり多いことは驚くべき程である。ただしこの二つの図が示す結果から見れば，1尾当りの血液量は体生長の増大と共に増加するのは明白であるが，しかし，単位体重に対する血液量は発育に直接関係あるとは見なしがたいようで，むしろ季節に左右されるものである事が推測される。単にこのことのみを以て池中で飼育された魚が自然生活の魚よりも著しく虚弱であり，生残りの割合が小さいであろうと言うことは直ちに推論できないが，しかし少くも池中で飼育された魚では一種の慢性の貧血の状態にあり，この原因としては人工池の有する不自然な構造に由来する，各種のストレスの存在が考慮されなければならない。即ち，魚の自由な行動を抑制するような狭い面積，水量の不足，排泄物の蓄積による水質汚濁，不適当な水温，不適な日照，生息密度の過剰，飼

料の不足，特に天然飼料の不足による栄養の失調，人間，鳥，獣による不断の脅威その他不利な条件は枚挙に暇がない。一面の理として，池中では自然の生活環境におけるような敏速な活動を必要としないために，おのずから生じた適応現象として血液量の低下を招いているとも言えよう。

しかしながら，血液量が正常以下にあると言うことは血液中に含有される各種の重要な成分，例えば無機塩，アミノ酸，アルブミンのようなものの絶対量が正常の天然の魚のそれらに比べて，相対的に不足していることを意味しており，このことは環境が安静である場合は別として，もし天候の異変，上流部からの水質の汚濁，その他の色々な外的なストレスを受ける場合に魚の抵抗力の低下による衰弱の結果として各種の疾病を招き，生存を危くされるおそれが大きいであろう。

このように1個体より採取できる血液の量は体重との関連が大きく，従って幼若小形の魚の場合，意外に少量であり，先に述べたとおりそれぞれの性状の分析，測定の方法上の制約が強く，各個体についての数値の得られない事が多かった。

なお，Holnes と Donaldson (1969) が紹介する多くの血液量に関する研究例の中から，サケマス類について拾い出して見ると，大よそ体重の 2.4～6.9% である。これらと比べると，この研究で示した数値を比重値を考慮してもかなり低い値となる。やはり尾部の切断による採血方法に問題が残るものと考えられる。

3. 考　　察

生活型，行動型と血液の性状との関係

当歳のパーは10月に入って体生長の増加は目立たないながら，摂餌活動が一段と活発になり，特に河川では魚はフチの下手に群泳する傾向が見られる（釣による観察の結果）。

水温の低下の目立つ10月下旬には河川，実験水路共に魚の降下移動が著しくなる（河川では標識放流の結果として）この時期の血液の性状は前掲の Fig. 10 および 11 の示すように血清浸透圧の目立った低下，Fig. 12 の示す塩分の低下の傾向，また Fig. 13, 14 に見られる血清カルシウム含量の低下が起っており，移動行動と血液の濃度の全般的な低下との関連が認められる。

特に注目される事として，河川の上流域の支流で定着して越冬する群の場合，体色も暗黄色を帯び，血清の浸透圧，カルシウム含量が上昇を示し，N および P の含量においても同様の傾向が見られる。

更に冬季間の越冬状態にあるパーの場合には一層その状態が強まる（久保，1976）。このような環境水温の低下に関係すると考えられる血液の濃縮の問題は，海洋生活後期の1，2月の寒マスの場合にも出て来る。

一般に血液の成分の濃度上昇の原因には多くのものが考えられるが，このような海洋生活期のものでは，常識的には無機塩排出機能の低下の現象が考えられるが，しかし実際には比重の増大と N 含量に示される蛋白質濃度 P-化合物の増大も伴われる事は，一面において栄養の蓄積と言う事も考えられるが，それと同時にあるいはまた，逆に寒冷の環境下におかれた魚では，代謝機能の全般的な低下と共に，低温ストレスと言う過程を経て，塩分ならびに水分の収支の調節機能が低下し，その結果として，血液中の無機塩の増大ならびに全般的な濃縮が起ると共に，寒冷に対する一種の適応の現象が働いているものとも考えられる。この事は Scholander 等 (1957) の見解から暗示される所である。しかし，地域によっては寒冷期においても漁場の水温が極端に低下せず，従って魚の活動性も意外と高い場合もあり（たとえば福島，松前方面），実際に水分量の減少も目立っていない事から推定すると，海洋生活後期の魚の場合必ずしも血液の全般的な濃度上昇の傾向と，魚の非活動性との直接の結び付きを強調しすぎる事は妥当でない。これらの変動の中でも，寒マスの血液中の脂質 P の他の成分のそれとは異った著しい増大は興味ある現象であり，あるいは透過性の調節に関与して，浸透圧調節作用に補償的に働くものかも知れない。

実際に渡島半島（北海道南部）東端の沿岸の水温は，表層では2月下旬で 2°C 内外であるに対して，海峡の西側水域（福島付近）は暖流の影響もあって 7～8°C の場合が多く，従って寒マスの動きと，漁法も両者の間に差があり，前者では 50～100 m の水域で舟を停めて海底の魚を釣る一本釣（テンテン釣）を行うに対して，後者では魚がかなり活動的である為，漁船がゆっくり走りながら魚を中層に誘うヘラ釣による事が多い。このような差異は水温と魚の行動型の違いに関連するものである。しかしこの場合，両水域の魚の血液の性状には著しい差異が明かでない。

春マスの血液性状は寒マスと比較して，血清-N 含量の増大が認められ，更に，その中の栄養条件に関係の深いと見られるアルブミン-N 含量について，血清の電気泳動像を観察した結果では，その濃度の相対的な割合は寒マスのそれよりもかなり増大しているようにうかがわれ，また，アミノ酸-N 含量が寒マスのそれよりもやや増える傾向が見える事を併せ考えると，冬季間に停滞気味であった魚の代謝機能が，全般的に回復して，活動性が再び増すと言う事が暗示される。

前期と後期の春マスの血液の各形質における両者の差異の中，総-N 含量と血清含量の変化は比較的目立つようで，これは後期春マスの体内の代謝が全般的に高まって，行動の面においてもより一層活発化している事を示すようである。

このような後期春マスの血液の性状に示される代謝機能の高まりの傾向は，季節の推移に伴う日照時間や水温の変化と関係がありそうで，実際にその漁場の水温を調べた例を示すと前期春マスの場合，1958年4月25日アナマ沖で 7～9°C であり，後期春マスでは石狩で 12～14°C と言う状態であり，このような差は当然，魚の回遊行動の面にも反映しているであろう。

更に注目される事は，石狩および藻琴湖の場合，流出する河川水の影響で環境水の塩分はかなり低下しており，比重 (15°C) で示すと1959年6月4日，石狩の場合，沖合 1000 m で 1.0039，600 m では 1.0023 であり，しかもサクラマスの漁獲は実際に 1000 m の位置よりも 600 m の位置においてより多かったと言う事は，魚がかなり積極的に河川を求めて行動しているものと言えよう。藻琴湖の場合は 1.0014 内外で，やはり魚の獲れた位置は川口に近い。また，1961年6月6日岩尾別における魚は，岩尾別川口よりはかなり左側に偏ってはいるが，割合に岸に近い位置（沖出約 200 m）で獲られており，この付近には二三の小溪流の流入もあり，薄められた海水の影響で魚の血液の浸透圧濃度が低減したのではないかと推測される。しかしまた，河川水の影響が少いと見られる1962年5月の上磯沖の魚の血液では，やはり低い塩分含量が示され，一方1957年5月および1059年5月の函館のアナマ沖のもの，ならびに1965年浜藻琴のものは氷点降下度および比重，水分量の割合にはかなり高い塩分含量が示されており，例数が少いので断定し難いが，前期春マスの血液の塩分とも併せて考えると，河口水域に接近する以前に一時的に血液の塩分濃度の上昇が起り，その現象はあるいは魚の淡水域に進入する慾求と何等かの関係を有するかも知れない。

生理的環境と銀毛化変態の速度および血液の性状

サケマス類幼魚がスモルトになる銀毛化の変態が地理的条件，特に物理的環境により色々と修正を受ける事は Hoar (1953)，Fontaine (1954) の述べる所であり，サクラマスの場合は久保 (1955, 1956, 1959, 1965) が示した所であり，水温の問題については前掲の Fig. 37 のように結果的に高水温と血液の氷点降下度の逆相関も考えられ，更に人為的な温度上昇により，銀毛化の速度を早める事の可能性も実験的に確めている。

水温と日照周期はもち論緯度と関係ある重要な因子であり，自然の河川におけるこれら物理的要因と銀毛化の速度との関係の一例を示すと次のとおりである。

比較的函館に近いけれども雪どけのかなり遅れる所の八雲，ユーラップ川の支流キソンペタン川においては，銀毛化変態もまたやや後にずれる傾向があり，実際に1972年5月13日に採捕した魚の大部分が外観上，未だ明らかに中期スモルトの段階にあり，それらの血清の性状を見ると次に示す通りである。

浸透圧 (mOsm/l)	310	312	314	340	318	338	350
塩分 (mEq/l)	140	140	136	148	144	148	148
Ca 含量 (mg/dl)	10.0	10.0	11.0	14.0	12.0	13.0	

すなわち比較的高い浸透圧と塩分濃度が特徴的と言えよう。また血清のカルシウム含量の高い傾向もうかがわれる。

このような血液の性状は前掲の Fig. 18, Fig. 21 および 24 と比較して分るとおり，正に典型的な中期スモルトの状態にあるものと言える。また，同時に採捕された疑似スモルトの血液の性状は，スモルトのそれと比べ

て明かに低い事も注目に価するものである。

これらの中期スモルト群は，前の秋冬に見られた黄化パーが越冬を終って銀毛化しつつある事は容易に推測される所である。実際にこれと前後する調査の結果から見ても，ユーラップ川の中流に完全に銀白化した後期のスモルトが姿を現すのは，5月の末頃である。しかし地元の釣人の話によると，この川の下流域では5月上旬にすでに降海直前と見なされる銀毛ヤマベが多く見られた由であり，従って上流域の黄化パーに由来するものと見なされる，中流域の5月末の中期スモルトは恐らく遅れて降海する群である公算が強い。

一方，函館の汐泊川中流域には5月3日にすでに，中期スモルトよりも後期スモルトの段階の魚が多く現れる事に対比して，キソンペタン川では変態がまだ中期の段階に留まる魚のみと言う事から見ると，両者の間には銀毛化変態の進み方に10日以上の差異があることが分る。実際に川岸にはまだ残雪がかなり多く見られ，水温も日中，10°C と言う比較的低いものであった（5月10日，汐泊川中流域は日中，15°C を越した）。

しかし，このように銀毛化変態の経過の遅速に見られる地域差は，単に緯度の高低のみに由るものではなく，積雪の条件などの気候，地理上の問題を多く含むが，更にまた生活型を異にする魚群の分化と言う生態学的な問題とも関連があろう。

血液の氷点降下度と塩分含量との関係

本質的には，血液の氷点降下度の高低を支配する第一の要素は血液中の無機塩，特に塩化ナトリウムと見なされ，従って両者の関係をグラフで表示するとすれば，かなり明確な直線回帰の形が予想される。

しかしながら，実際に氷点降下度の値の変動の大きいスモルト期の魚と，海洋生活期の魚の血液について1955年春から，1969年春に至る間の自然生活の魚を材料として，両形質の相互の関係を見ると Fig. 48 に示すとおりとなり，相関の度合はかなり高いと言う事ができ，一応，点線で表示した所の回帰直線が想定できるが，しかしその両側の分散は意外に大きく拡がっている。

既述のように銀毛化変態の末期の血液，および血清の浸透圧の低下と塩分の低減とは相伴う事も多いが，当歳魚の生活の前半，銀毛化の初めの段階あるいは，春マス前後期ならびにそ河後の下流域期の魚の血液では，塩分と浸透圧との間には予期した結び付きは明白でない。

実際に久保（1974）の報告に示した例のように，茂辺地川のスモルトの血液の氷点降下度の時期的な消長は，極めて鮮かであるにかかわらず，対応する血液の塩分含量の動きは必ずしも強い相似変動を示さず，前，中，後と各期毎に平均値を眺めた場合に一応の上り，下りの動きの傾向を認め得るに過ぎない。

Scholander 等（1957）も北極に近い水域で調べた，イワナの血液において同様の観察をしている。

この原因としては，まず単純に考えて分析測定の際の誤差がかなり見込まれる。また，血液採取の時の魚の急激なストレスに基く脱水濃縮と共に，特異の物質（例えば乳酸）の急増（Black, 1956）が氷点降下度に影響する事も当然あり得よう。

更にもう一つ注目せらるべき要因として，魚の代謝活性の動きに大きな役割を占める N-代謝特に，核酸代謝に由来する非蛋白性-N 化合物および炭酸塩ならびに，燐酸塩などの増減が強く関与する可能性が大きい。

Fig. 48 では分散の範囲の観察を容易にするために，スモルトと海洋期の魚の両者のそれぞれの分布に囲いを付けて表示したが，スモルトの範囲の左上の部分に偏った点の分散があり，これらは中期スモルトにおける高い

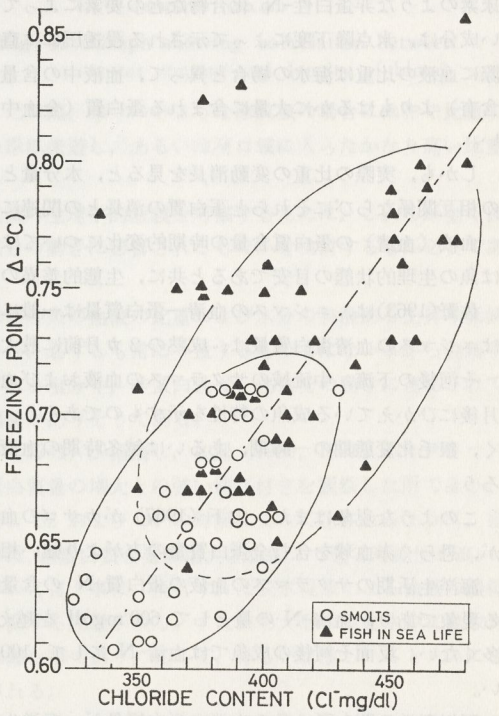


Fig. 48 Graph showing correlation between freezing poiot and chloride (Cl^-) content of blood

氷点降下度と，割合に低い塩分の取り合せの現れであり，しかもこれらの魚では非蛋白性-N の血中の含量は80～95 mg/dl と言う高い値が示される（一般には 80 mg/dl に至らぬ事が多い）。

この問題を更に具体的に考察すると，非蛋白性-N 化合物の重要な構成物質のアミノ酸および尿素の含量の消長がある。すなわち久保（1954）は，銀毛化した魚の血液のアミノ酸および尿素の含量は，残留型の魚のそれらより著しく高く，従って残余-N の量も同様に高い値を示しており，スモルトの魚体の代謝全体の高まりが現れると共に，氷点降下度が高い値を示す事が理解される。またスモルト前期，中期の魚の血液の氷点降下度はむしろ後期の魚のそれより高いが，アミノ酸，および尿素の含量でも同じ現象が明かである。

一方池中飼育によって，銀毛化の過程にある魚の血液のアミノ酸含量の消長を見ると，やはりスモルト中期に氷点降下度とほとんど併行して上り下りをしている（久保，1955）。

このような事実は，魚体の代謝の高まる時期には血液の氷点降下度を支配する要素として，塩分よりも非蛋白性の N 化合物の含量を考慮せねばならない事が分る。

海洋期の魚について相関図を検討して見ると，やはり左側にかなりずれた点が数例認められ，これらは春マス後期のそ河直前の魚や，回遊の型の異る別の段階への変り目にある魚を示すもので，いづれも他のものより非蛋白性-N の含量が高い傾向がある。すなわち，石狩川口のものは 96 mg/dl および 85 mg/dl で，スモルトのそれと同様に普通のレベルよりはかなり高い数値である。

先に（方法の項で）述べたとおり，血液全体について氷点降下度を測定する場合には，血球その他の固形物の存在と，高濃度の蛋白質含量に起因する強い過冷却の現象のために，一種の誤差の生ずる事を避けられないものであり，更にまた，全血液はそれから分離した血清よりも相対的に塩分含量が少いために，その中の塩分が全血液の氷点降下度に対して占める役割が，血清におけるよりも小さくなるのは止むを得ない事であろう。

血液の蛋白質含量，比重ならびに水分

血液の濃度を示すために，重要な浸透圧は通常品質すなわち塩化物，カルシウムのような無機塩やアミノ酸，尿素のような非蛋白性-N 化合物などの要素によって支配される所が大きい。一方，蛋白質のような分子の大きい成分は，氷点降下度によって示される浸透圧には直接関与せず，比重水分量の大小に反映する所が大きい。実際に血液の比重は海水の場合と異って，血液中の含量の少い塩分（全血中，通常 NaCl として 660 mg/100 cc 含有）よりもはるかに大量に含まれる蛋白質（全血中通常 12000 mg/100 cc 含有）の支配を受ける可能性が高い。

しかも，実際の比重の変動消長を見ると，水分量と逆の動きを示すように見られる。今，ここで改めて両形質の相互関係ならびにそれらと蛋白質の消長との関連についても検討する必要がある。

血液（血清）の蛋白質含量の時期的変化については Kulikova (1964), Shulman (1972) の研究があり，これは魚の生理的状態の目安であると共に，生態的差異の如何をも示すものと考えられる。

佐野(1963)は，ニジマスの血清—蛋白質量は一般に体の生長に伴って増大する事を報告し，Hirose 等 (1968) はニジマスの血清蛋白質量は，成熟の２カ月前に最大値を示す事を観察している。

そ河後の下流，中流域のサクラマスの血液および血清の蛋白質含量の著しく高い事は，やはり産卵を２～３カ月後にひかえている成魚の特性を示すものであろう。おそらく血液の蛋白質量は成熟に伴う上昇の場合のみでなく，銀毛化変態期の一時期，あるいは越冬時期の血液の濃縮—比重の高まりとかなり深い関連を有するものであろう。

このような現象はまた，山下（1967）がカサゴの血液で比重と血清蛋白質含量との関係について観察しているが，恐らく赤血球を含む全蛋白質量の方がより強い相関を示すであろう。

海洋生活期のサクラマスの血液の蛋白質-N の含量が，淡水生活時のそれと比べて目立って少い事は注目される現象であり，血清-N の量として 600 mg/dl を越える事が少く，総-N 量としても 2000 mg/dl 以上のものは多くない。反面そ河後の成魚では血清-N にして 1000 mg/dl 以上，総-N として 3000 mg/dl 以上のものが多い。

河川海洋の間を動く魚の血清の蛋白質量が，海洋生活時に低下する事はすでに Firly と Fontaine (1932) がウナギで報告し，また，Bertin (1956) はウナギが海に入った後，血中のリポプロティンが分解して結合水を放出し，体内の水分の補償に用いられるであろうと示唆している。

実際にサケマス類の降海後しばらくの間血液中の蛋白質-N の含量は注目される程低く，これが高い値の水分に反映している可能性は強い。特に人為的な淡水→海水の移しかえの実験（第V章）の結果はその事実を如実に示している。

1952 年春から 1967 年秋に至る間の河川と沿岸域の魚の血液について，その比重と水分との関係を考察するために，一つのグラフを描いて見た (Fig. 49)。

すなわち全体を通じて，その分布は直線的配列に近いものとなり，二つの形質の間にはかなり高い度合の逆相関の関係が存在するようにうかがわれ，これらの両形質が互に極めて深く結び付く事が理解される。

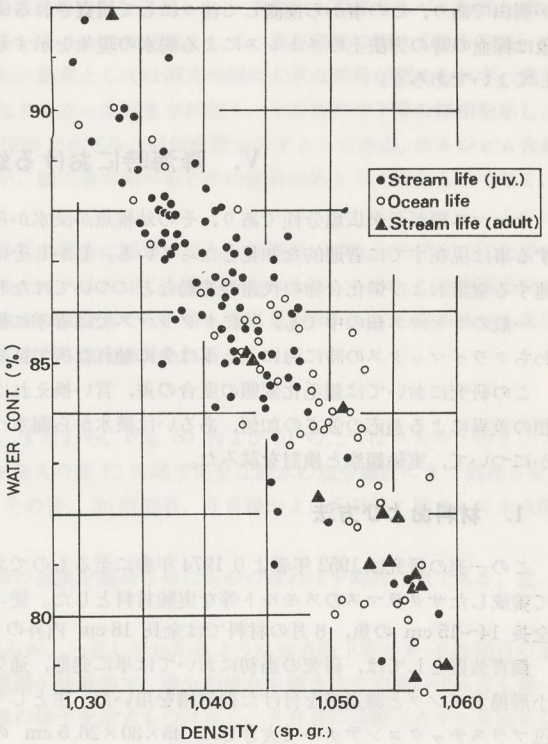


Fig. 49 Graph showing correlation between water content and density of blood

このグラフの中で，河川生活期の幼魚が占める点の分布範囲は，分散の全体の範囲の中のやや左上方の部分すなわち低比重，高水分の領域に偏って存在し，海洋生活期を終って淡水生活に入った成魚の分布の範囲は，逆にグラフの右下方すなわち高比重，低水分の領域に偏って存在し，更に一方，海洋生活期のものは全体として両者の中間に位すると言う傾向が見られ，しかも降海後のスモルトに続く段階のものはすでに久保（1960, 1961）が触れ，また前記の B 項においても述べた通り，割合に低比重，高比重の様相を示すが，その後発育の進んだ口黒，寒マスのような準成魚の場合にはやや比重の上昇，水分の低減の状態となり，更にそ河のために春季沿岸に来遊し，あるいは河口域に入ったかなり高い比重と低い水分の状態に到達している。

このような比重および水分における際立った上昇や，低減の生理学的意義を考察するために，これらが全く独自の動きをするものか，あるいは血液中の何等かの含有成分の動きに影響されるものかを検討する事が必要である。

銀毛化変態の過程において，池中飼育の魚および実験水路の魚の血液の比重および水分の特徴ある上昇や低減と，中期から後期に向って起る氷点降下度の特異な下降とが，必ずしも常に一致するものではない事から判断すると，血液の比重および水分は恐らく氷点降下度に反映される塩分や，非蛋白性-N 化合物の動きに左右されて増減すると言うよりは，むしろ分子量の大きい蛋白質と関係がありそうである。

この問題についてはすでに黒田（1941）および黒田・李（1941）が指摘し，久保（1960, 1961）がサクラマス成魚の血液において水分の減少，比重の上昇と血液の総蛋白質量の増大との強い結び付きを観察した所であり，また，本文においても Fig. 26, 27 および 29 と Fig. 31, 32 および 34 の対照によって示されるように，自然の河川や池中において後期スモルトの血液の比重の上昇は，総蛋白質含量の増大と相伴って起る可能性が高い。

なお，血液の比重の上昇が水分の減少に由来する所が多いと言う事は，換言すれば脱水現象による血液の濃縮の起る事を示すもので，一つの疑問として血液採取方法に関する問題が残る。すなわち大形の魚を水中より取あげて採血する時に，苦しめる事なく採血する事はかなり困難な事であり，従って，あるいは激しいストレスによる血液の脱水濃縮の現象が方法上の誤差として一応心配される。

しかし後述（第 VI 章の Table 14）のように，接岸の時あるいは産卵前の自然の成魚に比べて割合に小さい魚においても，成熟の過程にある魚の血液の場合には，同一の大きさの未成熟の魚のそれに比べ明らかに高比重，低水分の状態にあり，しかも氷点降下度も高まる等あらゆる面において，血液の濃縮化の状態に到達している事

が明白であり，この事から推測して往々にして観察される成魚などの血液の高比重，低水分に示される濃縮の現象は採血の時の方法上のストレスによる脱水の現象を示すものでなく，やはり血液の性状の本質的な変化と見なしてよいであろう。

V. 降海時における幼魚の海水適応*

サケマス類が元来広塩分性であり，その幼稚魚が淡水から海水に移行するに際して，強い浸透圧調節機能を有する事は現在すでに普遍的な知見となっている。しかしその機構の細部すなわち水分，塩分の出入り，それに関連する窒素および燐化合物の代謝の変動などについてはなお未知の面が多い。

一般のサケマス類の中でも，特にサクラマスでは春季に極めて鮮かな銀毛化変態が起り，その後期の段階すなわちクライマックスの時に海に入る事は先に触れた所である。

この研究においては銀毛化変態の度合の差，言い換えれば季節の差による海水適応能力の大小，魚体の外的様相の差異による適応の強さの如何，あるいは淡水から海水へ移し換えの緩急による適応の状態がどのようになるかについて，実験観察と検討を試みた。

1. 材料および方法

この一連の研究は1952年春より1974年春に至るものであり，北海道大学水産学部，七飯養魚実習施設において養成したサクラマスのスモルト等を実験材料とした。従って魚体の大きさは標準的な5月上旬のスモルトでは全長 14～15 cm の魚，8月の材料では全長 18 cm 内外のものを用いた。

飼育装置としては，研究の当初においては単に発泡，通気を行う簡易なものを用いたが，後の段階においては小形揚水ポンプと濾過槽を付けた循環槽を用いた。主として用いた水槽は円形ガラス水槽（35×30）と市販の青色プラスチックコンテナーで大きさは 45×30×26.5 cm のものである。いづれの場合にも水槽の外側に冷却水を流して低温（10°～13°C）を保持した。また，上面を青プラスチック板で被覆し，魚に安静感を与えるように努めた。またかなり長期間にわたる飼育のために，容積約 80 l（97×41×47 cm）の透明プラスチック水槽に冷却装置，循環ポンプ，濾過槽を付けたものを用いた。

海水適応の結果の如何は主として，血液の浸透圧の上り下りの模様により判定した。なお併せて血液，もしくは血清の塩分（塩素量），血清のカルシウム含量，血液の比重および水分の変動消長をも観察した。それらの形質の分析，測定の方法は前に第 IV 章に示したとおりである。

2. 結　　果

研究の当初（1952～1964年にわたる期間）は材料とした，スモルトの飼育の方法ならびに材料としての選び方に問題があり，また養魚池より学部研究室までの運搬の方法に不具合があり，そのために実験の開始前にかなり衰弱，また生理的に不安定な状態にある魚を用いた嫌いがあり，更に実験装置においても多くの不備な所が考えられ，そのために魚に必要以上の脅し，ストレスを与え，従って実験の結果を見ても数値の分散，不ぞろいが甚しく，本来の自然の海水適応の様相を観察し得たものと見なし難いものが多くあったため，その方法上の影響等に関する諸問題の検討は別の機会にゆずり，ここでは主として実験の経過の比較的順調に進んだ 1967 年以降のものを考察の対象とした。

1) 短時間内の海水適応に関する実験

銀毛化の末期すなわち変態のクライマックスの状態に入ったスモルトの海水適応について実験的に調べ，併せてそれと対照的にスモルト以外のパーの各型のもの（ダークパー，プソイドスモルトを含む）ならびに戻りの起ったスモルトについても実験した。

海水移行のために二通りの過程を経た。一つは当初 1/4 にうすめた海水に魚を投入して逐次塩分濃度を高め，12 時間後に全海水すなわち函館周辺の海水の塩分濃度 33‰，比重値 1.0245 (15°C) の状態に到達させた。この

* この問題については現在も実験的研究を続けており，その詳細な取まとめは別途に改めて行う予定である。

場合，開始の時間を海水中，0－時間としてその後の採血の時間を決定した。すなわち魚になるべく無理を強いずに，徐々に海水に馴致させる事を考えたものである。もう一つの過程として，魚を直接に海水（塩分33‰）に投入し，その後時間の経過に応じて採血した。しかし，結果としては両方の間に大きな差異が認められず，海水への移行後8～12時間の辺に血液の浸透圧濃度のかなり目立った高まりが起り，その後やや下降の様相を示し，24～39時間には明かに低下する。塩分も大よそ浸透圧の上り下りと似た変動を示すようである。カルシゥム含量はやはり一時上昇して再び低下する模様が見られるが，前二者に比べるとその変動はあまり大きなものでなく，むしろ恒常性保持の傾向がうかがわれるようである。

血液の比重ならびに水分においては，サケの海水移行の場合に顕著に見られる現象，すなわち目立って上昇する比重と，逆に下降する水分の動きはサクラマスのスモルトにおいてもうかがわれるが，しかしこの変動はサケの場合ほどに顕著なものではなく，数多くの実験例の中には有意でない事も再三見られ，むしろ海水移行と共にかなり長期にわたって比重の低下と水分の上昇とが持続する傾向が見られる。

A. 実験-1

1967年5月下旬に行った数回の実験の結果を示す。すなわち，Fig. 50 および 51 の二つはスモルトおよびプソイドスモルトに関するものであり，1/4 海水に魚を投入の後 12 時間で完全な海水の塩分濃度にまで到達させ，その少し前（8～9時間目）に第1回の採血を行い，その後，36時間目，3日後および6日後に採血して氷点降下度その他の観察を行った結果である。

図中のデータは各個体ごとの数値ではなく，数個体の血液を混合させたものの言わば平均的な値である。従って統計的検定は難しい。

Fig. 50 は氷点降下度と塩分の動きを示すものであるが，一見してわかるように氷点降下度の8～9時間目の著しい上昇とその後の急速な下降，その後の低い値の継続が特徴的で，塩分の場合も動きはやや鈍いけれども同一の消長が観察される。実験中，魚は極めて平静で焦燥の様子を示すものはなく，3日目には餌（カゲロウ幼虫）を活発に摂取するようになっていた。

すなわち健康，正常なスモルトにあってはこのような仕様による人為的な移し換えによっても，ほぼ完全に海

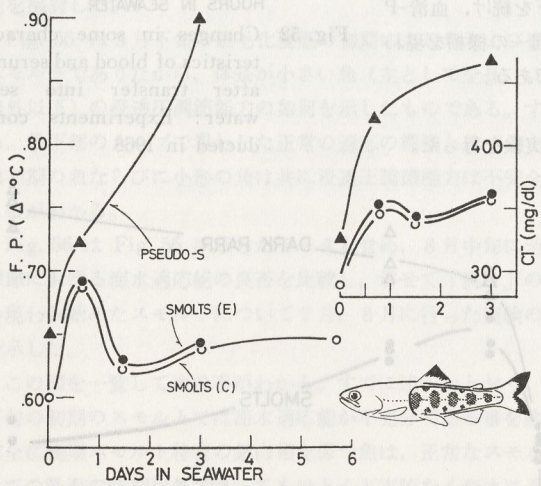


Fig. 50 Changes of freezing point and chloride content of blood of scale removed smolts after transfer into seawater: Experiments conducted in 1966 67

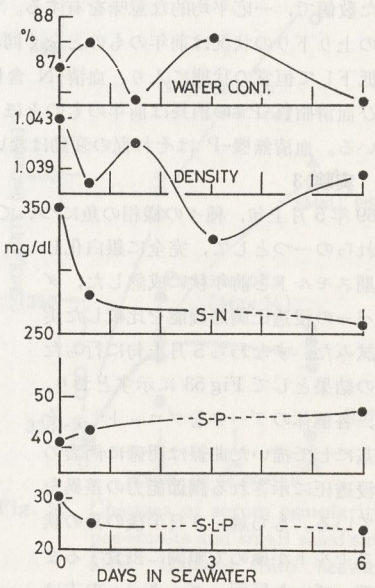


Fig. 51 Changes in some characteristics of blood and serum after transfer into seawater: Experiments conducted in 1967

水適応が可能である事がわかる。

なお，Fig. 51 は同時に測定した血液の比重と水分，ならびに血清の総-N，総-P および脂質-P の含量の動きのあらましを，半ば模式的に現したものである。この実験の場合，比重および水分はやや大きい動きを示した後，安定の状態に入り，血清の蛋白質（N で示される）と血清の脂質-P は目立って低下した含量がそのまま続き，血清総-P の含量はやや上昇して後そのままの状態を保つと言う様相がうかがわれる。

この実験に付随して，広義のパーの一つであるブソイドスモルトを全く同一の条件で海水に移し，血液の氷点降下度と塩分の消長を見ると図に良く示されるとおり，8～9時間目の上昇も明かにスモルトのそれよりも高く，3日後の氷点降下度の高まりは驚くべき程であり，塩分の上昇も際立っている。この実験の途中，魚はかなり苦しむ模様を見せ，3日目には半数以上のものが死亡するに至った。

すなわち，スモルトの適応能力に比べると，短時間の適応はほとんど不可能と言う事ができる。

更にもう一つの実験として銀白化の完全な後期スモルトの表皮（ウロコ共）を Fig. 50 の下部に示すように，全体の 1/4 以上はぎ取った後に海水に移したが，途中，血液の性状を見ると，全く対照と異る所がなく，3日目の魚の状態を見ても極めて平静な様相を示していた。すなわち体の表皮の粘膜ならびにグアニン層の透過性は，スモルトの場合その浸透圧調節にあまり強い係り合をもっていないように見なされる。

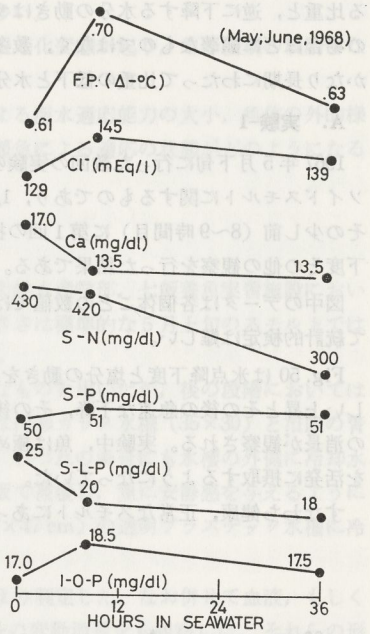


Fig. 52 Changes in some characteristics of blood and serum after transfer into sea water: Experiments conducted in 1968

B. 実験-2

1968年5月下旬に行った実験の結果を示す。この年次から後は淡水より海水への移し換えは，原則として緩徐な過程を経ず，直接に全海水に急転移する方式によった。

Fig. 52 は5月下旬の後期スモルトに関する海水適応実験の結果を半ば模式的に示したもので，やはり血液の各特性は数個体の材料を混合した数値で，一応平均的な意味を有する。すなわち，氷点降下度，塩分の上り下りの状況は前年のものと全く同様である。カルシウム含量は低下して恒常の状態に入り，血清-N 含量は低下を続け，血清-P および血清脂質-P の消長は前年のものとほとんど同一の様相を現わしている。血清無機-P はそれ程の変動はないようである。

C. 実験-3

1969年5月上旬，種々の様相の魚について数回の実験を行った。

それらの一つとして，完全に銀白化した後期スモルトと前年秋に成熟した，ダークパーの浸透圧調節機能を比較した実験を試みた。すなわち5月上旬に行った実験の結果として Fig 53 に示すとおり，図中，各個体のデータをプロットし，それを基にして描いた曲線は明確に両者の血清浸透圧に示される調節能力の差異を示している。もち論，3日半後の魚の状態はスモルトが極めて順調に摂食するまでに至っていた反面，ダークパーの方は半数以上死亡し，衰弱して5尾がようやく生残っていたに過ぎない。ここで表示を省いたが，血清の塩分も浸透圧と同一

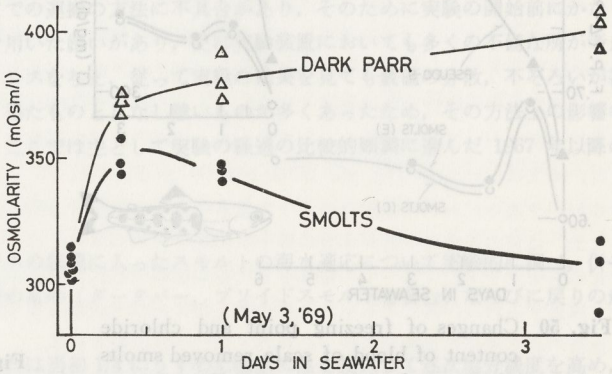


Fig. 53 Changes of serum osmolarity of smolts and dark parr after transfer into seawater: Experiments conducted in 1969

の消長を示した。

D. 実験-4

1970年春，5月から6月にわたって数回の実験を行った。

すなわち，スモルトとパーの海水適応能力の比較を追試的に行い，更にまた，同一水路における中期スモルトと後期スモルトの浸透圧調節能の比較も試みた。

Fig. 54 にその結果を示すが，図の上半部のグラフのとおり，スモルトの強い浸透圧の調節機能に対してパーの場合の調節機能の弱さが明白である。しかも魚の衰弱甚しくて死亡する魚が多く，海水移行後30時間に至らずして生残2尾となった。

また，図の下半部のグラフでわかるように，実験水路内の同一魚群において5月半ば過ぎまで，銀毛化変態の完全でない魚の海水適応能の充分でない事がわかる。なお，小川の状態を模した実験水路においては，比較的水位の深い池の場合よりも銀毛化変態の遅滞する傾向が認められる。

E. 実験-5

1971年，1972年の両年次において，正常な銀毛化の時期の外に早春および夏季の数回にわたって海水適応能力に関する実験を行った。

すなわち5月の後期スモルトの外に，3月下旬に池中で銀毛化の初期にある魚の海水適応能を調べ，更に6月，7月および8月において正常の降海時期以後でありながら，スモルトのままの完全な銀白相を保っている魚の海水適応能についても調べた。またそれに付随して体成長の充分でない魚，および銀白相がさめていわゆる「戻り」の現象の起り始めた魚についても同様に海水適応能を検討した。

Fig. 55 は3月下旬の銀毛化変態の初期にある魚および後期のスモルトでありながら，体長が小さい魚（主として全長，12 cm内外以下）の浸透圧調節能力の如何を示したものである。すなわち，最下部のカーブで現わした正常の適応の模様と比べると，変態初期の魚ならびに小形の魚は共に浸透圧調節能力は不完全である事がわかる。

Fig. 56 は Fig. 55 に示したデータも含め，8月中旬に至る各季節における海水適応能の良否を比較し，併せて「戻り」の現象の現われ始めたスモルトについて7月，8月に行った実験の結果を示した。

この図を一覧して次の事がわかる。すでに述べたとおり，3月下旬の初期のスモルトでは海水適応能が不充分である事を除き，完全に後期スモルト特有の銀白相を保つ魚は，正常なスモルトとしての降海の時期以外であってもほとんど支障なく海水に適応できる。8月中旬の魚の場合，5月上旬のそれと同様，海水に移して10日の後において魚は見かけの上でも極めて安定の状態に入り，良く餌を食い，更に血清浸透圧も一層低下の状を示す。しかし，「戻り」の現象の見え始めたスモルトでは図中，黒三角破線の示すとおり，36～39時間後の浸透圧の低下，回復が起らず，実際に魚の衰弱も顕著となる。

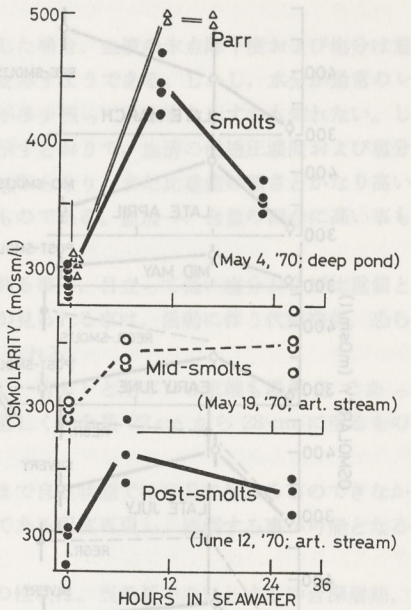


Fig. 54 Changes of serum osmolarity of parr and smolts after transfer into seawater in various stages: Fxperiments conducted in 1970

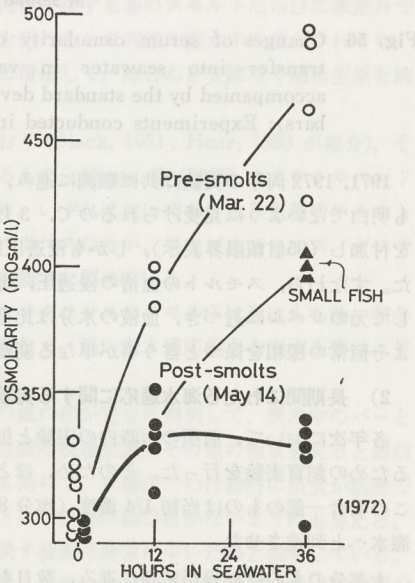


Fig. 55 Changes of serum osmolarity of pre-smolts and small sized smolts after transfer into seawater: Experiments conducted in 1972

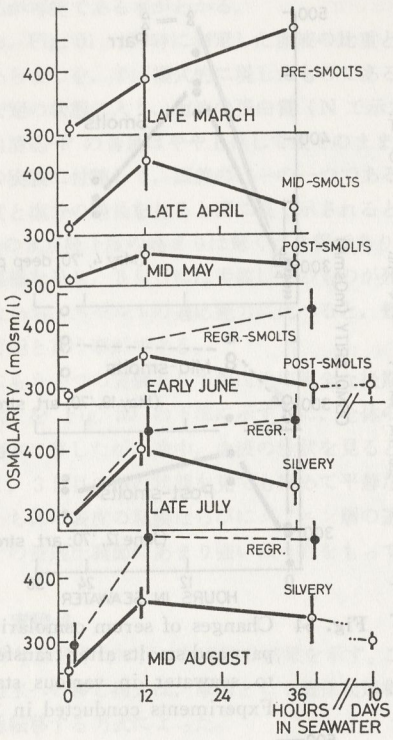


Fig. 56 Changes of serum osmolarity of smolts after transfer into seawater in various seasons; accompanied by the standard deviations (vertical bars): Experiments conducted in 1971 and 1972

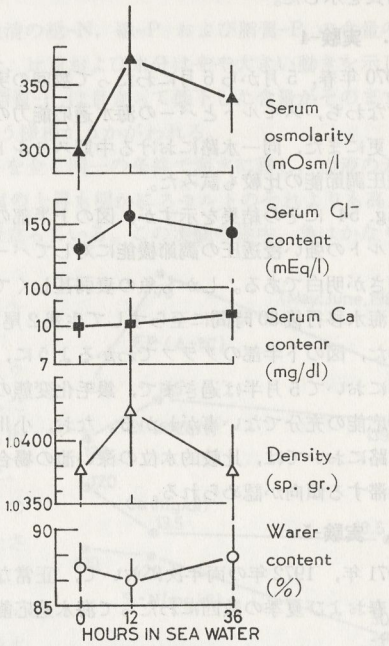


Fig. 57 Changes in some characteriscs of blood after transfer into seawater; accompanied by the 95% confidence limits (vertical bars): Experiments conducted in 1971 and 1972

1971, 1972 両年の実験は共に順調に進み，見かけの結果も良く似ており，しかも上述のように季節による差異も明白でないように見受けられるので，3月の実験結果を除いて全部のデータをプールして計算し，平均値に幅を付加し（95信頼限界表示），しかも浸透圧以外の二三の性状の消長についても同様に計算し Fig. 57 に現わした。すなわち，スモルトの血清の浸透圧，塩分および血液の比重は海水に移されて一時上昇するが間もなく低下して元のレベルに近づき，血液の水分は比重とは逆に一時低下して一種の脱水状態になり，カルシウム含量は大よそ恒常の様相を保つと言う事が単なる変動の傾向以上に，かなり有意的なものとして認められる。

2）　長期間にわたる海水適応に関する実験

各年次において，前項の短時内の実験と併行して海に入ってから，相当の日時を経過した魚の生理状態を調べるための飼育実験を行った。そのため，ほとんど同時に相当数のスモルトを別の海水槽に移して飼育を始めた。この場合一部のものは当初 1/4 濃度（塩分 8～9‰）の海水に魚を入れ，徐々に塩分を増し約 24 時間をかけて全海水へと到達させた。

大部分のものは経過が順調に進み，数日を経ないで良く摂食するようになった。

ただし一つの問題として，次の章において記述する所の淡水中における「戻り」の現象が，これらの海水による飼育実験の途中にも同じように起る事が注目される。すなわち多くの場合，7月半ばに全体の 1/3～1/2 の個体が銀白相を失うようになり，しかも血液の性状においても不正常なもの（濃度全般に上昇）となる事が多い。これらは一応そのまま保留し，銀白相を完全に保つもののみを正常な生活のコースをたどる魚と見なし観察の対象とした。

今，それらの結果としての血液の性状に見られる浸透圧調節の模様を，すでに前章で掲げた Table 5, 6 およ

び7を再度引用して観察しよう。

Table 5 が示すように，スモルトが海水に移って3～6日を経過した場合，血液の氷点降下度および塩分は意外に低減しており，比重値の低さと共に血液の濃度の全般的な低下を示すようである。しかし，水分が通常のレベルよりも少く現れているのはやはり，人為的な取扱の影響の結果が多少残っている事を示すかも知れない。しかし，移行後10～15日を経過した場合の血液の性状は Table 6 に示すとおりで，血清の浸透圧濃度および塩分の平均値から推定した血液の氷点降下度は−0.64°C，塩分は 370 mg/l となり，また比重値の低さとかなり高い水分量は，彼等が完全に海水に適応した生活に入っている事を示すものである。血清-N 含量の割合に高い事も栄養の上で比較的恵まれた条件にある事を示すものである。

更に，海水生活75～125日目の血液の状態を示す Table 7 から判る事は，目立って低い塩分および比重値と逆に高い水分量に拘らず，氷点降下度が前よりも高まっている傾向が見られる事は，活動に伴う代謝機能，恐らく N および P-化合物の出入の度合の高まりを反映するものと考えられる。

これら飼育され，採血された魚は，その体色は鮮かな銀白色を呈し，背ビレと尾ビレの末端も濃黒色であって，しかも水槽中であるにも拘らず，良く摂食して体生長の伸びも著しく，全長 22 cm から 28 cm に至るものが大部分であった。

このように魚の外観，生長度と血液の性状を併せ考えると，これまで自然状態では容易に触れる事のできなかった，夏季の沖合生活をする魚の生理状態も人工的飼育管理によってある程度再現し，観察する事が可能となる訳である。

従って，Table 7 に示す所の長期間海水中に飼育された魚の血液の性状は，当然夏季のいわゆる沖合深層期，あるいは秋の口黒マスの初期の段階に近い魚の血液の性状を現すものともなる。

3. 考　　察

連年にわたって反復した実験の示す所では，原則として体色が銀白色を呈する春のスモルトならびに季節外であっても，銀白相のスモルト型の外観を保つ魚は，特に小形の個体を例外として直接に海水中に投入されても，血液の濃度が全般的に一時上昇する事はあるが，間もなく元の状態に復帰して，ほとんど支障なく海水生活を続ける可能性のある事を確認した。

サケマス類の海水適応については，かなり多くの研究がなされており (Black, 1951; Hoar, 1953 が紹介)，その後の研究として Parry (1960, 1961) の大西洋サケその他に関するもの，Conte 等 (1965) のスチールヘッドトラウトの浸透圧調節能力の出現する時期に関する詳しい研究があり，いずれにおいてもそれら魚種のスモルトの海水適応能力の強さが確認されている。筆者自身（未発表）もサクラマスのほか，アマゴ，ヒメマス，ギンザケおよびイワナ類のスモルトに関して実験を試み，その海水適応能の強さを認めている。

更に，著者が別途に行っている研究において，青色光処理をされたサクラマスのスモルトは夏はもち論，初冬に至るまで体色の銀白相が保持され，しかもそれらの魚は季節に関係なく，強い海水適応能力を有する事は，見かけの上で銀白相と浸透圧調節機能との強い関連性を示すようである。

しかしながら，実際には長期間海水に飼育された魚の中で，体色の銀白相が完全に消失して，淡水中のパーと全く同一の色彩を呈するものがかなり出現し(詳細は後述)，しかも血液の浸透圧濃度その他の性状を見ると銀白相の魚のそれらと比べて，一般にその濃度が増大する傾向があるにも拘らず，水槽内での行動特に摂食が活発である事を見ると，どうも浸透圧調節機能の強弱と体色の銀白の度合とは，直接に結び付かないようにも見える。内田 (1973) もこの問題について触れ，魚類の皮膚が浸透圧調節に果す役割は非常に少いためと説明している。実験1のように，体表の約 1/4 以上ものグアニン層とウロコをはぎ取った場合でも，その海水適応能には支障がないように見える (Fig. 50)。

このような事実は，表皮のグアニン，ウロコの生物学的の役割を無視するものでなく，むしろ皮膚を含む体表面全部の透過性の調節機能の強さを示すものであろう。すなわち，Houston (1964) の示したサケマス類の幼魚の生体膜の透過機能とカルシウムイオンの関連性に関する興味ある資料が提供された事にもなる。

更にここで，また西田 (1953) によって認められたエラの塩分排出細胞の機能の重要性が再認識されなければならない。

内田等（1973）はウナギのエラの Na-K ATP アーゼが，エラの塩類排出機構に関与する事を示しており，また内田・平野（1968）はウナギ，サケマスの降海前の銀毛化に伴う ACTH—間腎系の活性化，およびコーチコイドの分泌増大が腸からの無機塩と水分の出入の調節に重要な役割を果す事を示唆しており，この実験においても当然魚体内でそのような機構が働いているものと考えられるが，細部については今後の研究にまつべきである。

これまでの知見によっても，サクラマスの場合，他のサケマス類と同様にスモルトの相にあるもの以外の魚は，急激な海水適応が難しい事が予想されていたが，銀毛化変態の初期にある魚および完全な銀白化のスモルトでありながら，体生長の不充分な魚の場合，海水適応において弱い事は意外の事であった。

すなわち実験5の結果に見られるとおり，同じ銀白色のスモルトにおいても，小形のものは急激に淡水から海水に移される時には大形のものに比べて，36～39時間目の血液の浸透圧濃度の低下，すなわち元のレベルへの回復の模様が香しくないと言う事から推測すると魚体の大きさ，もしくは春のスモルト化の時の生長速度の遅速は，魚の海水適応能力の大小と深く係り合うように考えられる。

Komourdjian 等（1976）の研究は，上記の問題を良く例証するように見える。すなわち彼等が行った実験の結果として，大西洋サケのパーに対して豚の生長ホルモンを注射した場合，4週間後に体長は著しく伸びると共に，その海水適応能が明かに増大し，そのまま海水中の飼育を続けると，9カ月後にはパーマークの消失と体色の銀白化が起ったと言う興味ある事実がある。この場合，体重の増加が有意的でなく，一種の「ヤセ」の現象を伴っているから，恐らく甲状線ホルモンの介在も考えられるが，やはり生長ホルモン→生長の促進→浸透圧調節機能の増大と言う過程，もしくは生長ホルモンと浸透圧調節機能の直接の結び付きの過程が考えられそうである。

また別の見方をすると，Fig. 56 に示した8月中旬の実験の供試魚は，池中で美しい銀白相を保持し，生長度も他の魚を著しくしのぎ，全長 20 cm 内外にも達しているが，海水に移された時，実際にそのカーブの示すとおり，血液の浸透圧調節の具合も順調で，5月中旬のそれに匹敵するものであった。この事実からも魚体の大きいと言う事が，海水適応のために有利な条件である事が良く理解される。

前掲の Fig. 3 の中の生長カーブの強い勾配からも判る所であるが，実際に筆者の行った標識放流試験の結果の一つである1976年9月10日の再捕の魚は1日当り平均 1.9 mm の増長，1979年7月4日の再捕魚は1日当り平均 1.4 mm の増長をしており，その生長速度には驚くべきものが見られる。

筆者の今回のサクラマス幼魚に関する実験で，後期スモルトを海水に入れて長期間飼育した場合，魚は極めて活発に摂食して著しい体生長（30 cm に近い全長）を遂げ，鮮麗な銀白相を保って自然の海域の初期の口黒マスのような姿となる。しかもまた，血液の性状においては浸透圧濃度，塩分その他が予想外に低い値を示していて，海水中における体内からの塩分排出機能の強さ，すなわち魚体の生理的活性の高さを良く認める事ができる。

このように人工的な海水飼育実験の結果と，自然の海域での魚の発育の模様を併せ考えて見ると，推測される沖合深層期の魚から準成魚としての初期の口黒マスに至る段階は，サクラマスの一生の中でも，春マスの後期のそれと並んで生態学的にも活動的であり，更に生理学的にも極めて安定した段階であると言う事が良く判る。

VI. 銀毛化変態における「戻り」現象

人工的飼育の場合はもち論であるが，自然の状態においても（例えば水位，流速の異常，水質や水温の激変等，河川の中下流特に河口域の環境条件に特異な変化が生じた場合），サクラマスのスモルトが降海せずに河川内に残留すると言う現象が往々にして起り得る。そのような場合に，彼等の体の内外に如何なる変化が生ずるかと言う事は一つの重要な研究の課題となる。

銀毛ヤマベを池に留めておくと，間もなくその「銀毛」がさめて普通のヤマベの型になると言う事は，すでに大野（1933）が指摘した所であるが，しかしこれらを更に長期間そのまま継続飼育する場合の魚体の変化の詳細についてはほとんど触れられていない。

筆者は先にこの現象を「戻り」と呼び，そのようになった魚を「退行型スモルト」と定義し，このような現象は魚体の生理的条件特に成熟，海水適応との関連，更にはサケマス類全般に通ずる所の，いわゆる陸封の問題の

一要因に係るものと考え，ここ10数年にわたり，その現象の観察と検討を試みて来た。

ここではそれら観察の経過および結果の中の代表的なものを抜き出し，「戻り」現象の実態の概要を述べ，またその「戻り」を抑制する方法として，いわゆる青色光処理の実験を行ってその効果を確め，それらに伴う血液の性状の差異，変動にも触れ，「戻り」現象の有する生理学的あるいは生態学的意義について考察した。

なお海水槽中で長期飼育された魚においても，淡水中におけると同様に「戻り」現象が起る。この問題はスモルトの海水適応に関する実験に付随するものであるが，この章において「戻り」現象に係る部分を特に取上げて検討を試みた。

1. 材料および方法

この一連の研究においては5月下旬に，生後1年半池中に養成された同一のスモルトの魚群を二つに分け，一群は通常の自然状態を示すものすなわち青色光実験の対照群として，半ば自然の小川に近い状態の，比較的浅い実験水路に放し，他方は実験群として割合に深い水位の池（これらの大きさ等は冒頭に記述）に入れて，上面の三分の二を青いプラスチック板（厚さ 2mm，濃青色透明塩化ビニール（商品名，三菱ヒシプレート））で被覆した。海水中の「戻り」に関する観察の材料，および方法に関してはスモルトの海水適応の実験の部分で示したとおりである。

2. 結　　果

1) 実験池ならびに実験水路における「戻り」現象とその抑制

正常の条件と見なされる実験水路もしくは実験池に放養された魚，すなわち青色光実験の対照群の魚は，夏の初め（6月の末から7月の初めにかけて）かなりの割合のものが「銀毛」の色相がさめて，いわゆる半銀毛もしくはヤマベの色合を呈するに至る。多くの観察の結果の中から代表的なものとして，1973年と1975年の青色光処理の実験を兼ねたものの結果を示したものが Table 11 である。表中に示すSは完全に銀白相を留めるもの，Rは「戻り」の様相を示すもの，Pは完全にもどって明白にパーの様相を呈するもの，DPは雄魚の成熟したもので，すなわち実際に戻りの経過は S→R→P（♀），DP（♂）の過程をたどるものである。しかしこの場合，恐らく P の大部分は雌魚であり，しかも雄の場合と異って成熟するものは皆無である。R，P および DP の三者を総括して銀白相を失ったものと見なすと，一般的な条件下で10月半ばに至ると，それら三者は Table 11 の A および B の示すように全体の80%内外と言う事になる。逆に銀白相を留めるものは20%内外の割合である。

他の年次の観察結果を通観しても，大よそこのような割合に近いものが見られる。なお，このような通常の飼育条件の下ではスモルトの中に20%を越す雄魚が含まれており，しかもそれらが降海の機を失う時には，その中の相当数のものがその秋の内に成熟すると言う事は注目に値する。

それに対して深水位，青色透明板で被覆されて飼育された群では10月半ばまでに，その半数近いものが銀毛の状態を保つ。実際に1973年5月下旬，銀毛化変態の末期に到達したスモルトを実験群，対照群の二区分をして飼育し，10月中旬に観察した結果は Table 11 の A および Fig. 58 に示すとおりであり，スモルト本来の銀白相を完全に保持するものの割合は両者の間で著しく異っている。すなわち，対照群における銀白相の個体（S）の割合は20%であるに対して，青色光処理をされた群では42%の値を示している。この比率の差異は表の下の部分のように四分表を作って x^2-検定（Yates の修正をした）を行うと $x^2=10.29$ となり，通常，$x^2>5.4$ であれば，危険率1%で二つの出現率の有意差を認める事ができるから，この場合の両群の差の有意性は極めて高い事になる。また全体として，実験群の魚の体生長が目立って良好な事は Fig. 58 の分布多角形からわかるとおりであり，特に銀白相保持の群（S）および半銀毛の戻りの相（R）の群のすぐれた生長は，それぞれ対照群のものに比べて驚くべき程である。

更に注目される現象として，見かけの上では両群の間の戻り相の魚（R）の割合に大きな差が見られず，数字の上では対照群において少いようにも見えるが，実際には対照群において成熟雄魚（DP）が極めて多く出現している。このものは早期に戻りの状態を経過して急速に成熟したものであり，他方実験群では極めてわずかの雄魚が成熟しており，Table 11 中の27%と3%の数値の差の有意性はあえて x^2-検定を行うまでもなく極めて明白

Table 11 Difference in keeping capability of silvery phase of fish reared in blue coloured pond compared to that of control fish; numbers and percentages (in parentheses) of fish of various phases
(S=smolt; R=regressive smolt; P=parr; DP=dark parr)

A Experiment from late May to mid-October, 1973

Group	Phase				Total
	S	R	P	DP	
Experimental	51 (42)	46 (37)	22 (18)	4 (3)	123 (100)
Control	18 (20)	31 (34)	17 (19)	25 (27)	91 (100)

	S	R+P+DP	Total
E	51	72	123
C	18	73	91
	69	145	214

Test for significance of the proportion of "S" phase fish

$x^2=10.29$　　$a<0.0007$

B Experiment from late May to mid-October, 1975

Group	Phase			Total
	S	R+P	DP	
Experimental	22 (38)	31 (53)	5 (9)	58 (100)
Control	9 (19)	27 (58)	11 (23)	47 (100)

	S	R+P+DP	Total
E	22	36	58
C	9	38	47
	31	74	105

Test for significance of the proportion of "S" phase fish

$x^2=3.55$　　$a=0.03$

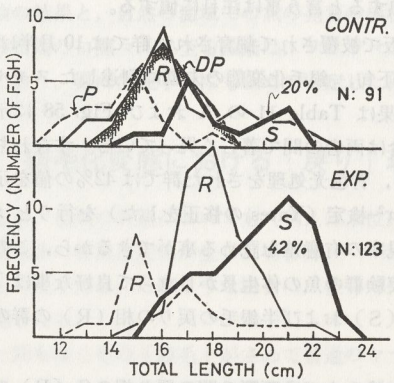


Fig. 58 Effect of rearing in blue coloured pond illustrating regression of smolt-metamorphosis and retardation of maturity followed by the promotions of body growth

なものであり，換言すれば実験群においては成熟がほぼ完全に抑えられている事になる。また1975年5月末から10月半ばにわたる同様の実験の結果は，Table 11 の下方 B に示すとおり，上記と良く似た様相となる。この場合，1973年のものと比べて供試尾数が少いために百分率の検定を行うと有意性はやや低くなるが，表で判るとおり，銀白相の魚の割合は x^2-検定による信頼度95%以上 ($\alpha=0.03$) と言う値を示しており，明かに実験群において高くなっている。

両年次の実験の対照群の数値が示すように，通常の管理をされたスモルトは，8割内外のものが銀白相を失い，秋までに戻りの相か，もしくは成熟（雄の場合）の状態に到達する事が明かである。

厳冬季に入って水温が著しく低下する場合，通常の条件下に飼育された対照群の魚はもち論，深水位で青色光処理を受けた魚でも大部分のものが戻りの傾向を示すようになる。

実際に1974年秋から1975年秋にわたり，別の年次の魚について観察を行った結果として，実験水路に飼育された魚において，年齢 1^+ の秋に一たん戻りの状態に達した魚が翌春（1975年，年齢 2^+）に再び50%内外のものが銀毛化してスモルトとなる事がわかった。すなわち，同一個体において銀毛化変態が2回起る事になる。しかもこれらの中でも雌は，その年の秋には成熟しない事がわかった。

換言すればこのような魚は，正常のサクラマスの雌魚の成熟年齢 2^+ よりも遅れると言う事になる。

2) 戻りの現象に伴う血液性状の変化

このようなスモルトの戻りの現象が明かとなった時期，すなわち，その戻りを抑えるために行った青色光実験の途中において，スモルトのままの銀白相を示す魚と，実験水路内の戻りの相の魚の両方より血液を採取して分析，測定し，両者間の血液の性状の異同を比べた。

Table 12 に示すものは，1971年8月16日に行った両相の魚の血液性状の比較である。

各性状の数値に関して両者の間で統計的検定を行うと，t-値（摘要欄）の示すとおり，血清の浸透圧と血清のカルシゥム含量において，銀白相の魚よりも戻り相の魚は著しく高い値を示している。平均値の見かけでは戻り相の魚の血液は水分が少くして，比重が高い傾向がうかがえるが，これらの材料の範囲内ではその有意性は高くない（低い t-値）。もしかすると，窒素化合物の影響によって浸透圧が高まっているかも知れない。

Table 12 Comparison of blood characteristics between two phases of fresh water reared fish samples taken in mid-August (Mean ± S. D.; no. of fish in parenthesis)

Blood characteristic \ Phase	Smolt	Regressive smolt	Remarks
Serum osmolarity (mOsm/l)	272±20.0 (7)	292±4.5 (9)	$t=3.02>t_{0.05}$
Serum chloride content (Cl^-mEq/l)	119±1.2 (3)	118±4.8 (5)	
Serum calcium content (mg/dl)	9.0±3.38 (7)	11.8±1.28 (8)	$t=4.07>t_{0.05}$
Density (sp. gr.)	1.0394±0.0033 (7)	1.0416±0.0035 (9)	$t=1.36<t_{0.05}$
Water content (%)	86.3±1.16 (8)	85.3±1.48 (8)	$t=1.61<t_{0.05}$

3) 海水飼育されたスモルトに起る「戻り」現象

すでに前章でも触れたとおり，長期間スモルトを海水槽中で飼育する場合にも，往々にしてその個有の銀白の色相が消失して，淡水中の大形のパーの様相に変化する。一般には変態後の銀白相と海洋生活とは強い結び付きがあるように考えられているので，このような現象は一見奇異に感ぜられる。

このような海水中で起る「戻り」の現象は，生理的には如何なる意味を有し，また性成熟とどの様な関係を有するかと言うことを検討するために，二三の実験的観察と考察を行った。

A. 長期間（3～4ケ月間）海水に飼育された魚の戻りと血液の性状

第IV章で述べた海洋生活前期の中の沖合深層期の魚の状態を，人工的に再現するために行った長期間の海水飼育実験，すなわち海水移行の後，3ヵ月～4ヵ月を経過した魚で，実際に起る戻りの現象についてここで再度取り上げ，戻りの起らない正常の魚（銀白相の）と比較しながら血液の性状を調べた。

連年のスモルトの海水中長期飼育の実験において，7月上旬には全体の半数近いものが「戻り」の現象の兆候を示す事が認められた。8月中旬には，それらは見かけ上完全な河川生活をするパーの姿と変ってしまう。その頃にはスモルトの銀白相を保持するものがむしろ半数に満たない事が普通である。

Table 13 には血液の性状について1963年9月28日（海水移行125日目）のデータ，1966年9月21日（海水移行90日目）のデータをプールして計算し，平均値と標準偏差を示し，更に t-検定によって銀白相の魚，戻り相の魚の間における平均値の差の如何を吟味して表示した。

氷点降下度および塩分は見かけの数値においても，また平均値の差の検定の結果（$t=5.42>t_{00.5}$）を見ても，戻りの相の魚は銀白相の魚よりも高い値を示す。しかし，比重および水分においてはその差異は明確ではない。また，血清カルシュムの含量は例数が少いので t-検定を省いたが，見かけ上戻りの相の魚のものが高いと言えそうである。

すなわち，前項の池中および実験水路の中の銀白相の魚と，戻り相の魚の血液の比較の場合と異り，塩分の含量において，戻りの相の魚が高い事は海水中の事であるから当然のように考えられるが，戻りの相の魚の塩分排出機能がより弱い事に起因するもので，これが氷点降下度にも反映するものであろう。なお，両相を通じて水分量が淡水中のそれのレベルに近いようであるが，比重において海水中のもの，特に戻りの相のものが低い傾向の見られるのは注目される現象である。

Table 13 Comparison of blood characteristics between two phases of fish reared in seawater for a long period of time; samples taken in late September (Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis)

Blood characteristic	Phase		Remarks
	Smolt	Regressive smolt	
Freezing point (Δ-°C)	0.667±0.008 (8)	0.748±0.0432 (5)	$t=5.42>t_{0.05}$
Chloride content (Cl^- mg/dl)	365±19.37 (5)	397±24.9 (5)	$t=2.54>t_{0.05}$
Serum calcium content (mg/dl)	11.0±0.87 (3)	14.33±0.95 (3)	
Density (sp. gr.)	1.0387±0.0057 (9)	1.0369±0.00078 (4)	$t=0.69$
Water content (%)	87.03±0.86 (9)	86.53±2.0 (6)	$t=0.72$

B. 1年間海水に飼育された魚の戻りと成熟と血液の性状

1964年春にスモルトとなった魚を海水中に1年間飼育し，1965年（本来成熟すべき年齢 2^+）の春，血液の性状と生殖巣発達の模様を調べた。

淡水より海水に移された魚の大きさは，全長 15 cm 内外の後期スモルトの段階にあるもので，実験水槽は室内におかれ，自然光の照射は余り強くない状態であった。装置は水道水によって冷却し 5°～10°C に保持した。この場合の水槽は直径 35 cm，深さ 30 cm の円形ガラス槽と，45 cm×30 cm×26.5 cm の角形ガラス槽を併せ用い，これらにはエアリフトとサイフォンによる循環装置を付したものである。

飼育水の清浄保持のために，飼育装置の濾床の掃除と水換はかなり頻繁に行ったが，魚の個体間の相互作用の不調和のためか，摂食が不充分となり，ほとんど生長せず，衰弱するものが相次いで生じ，1年間にその半数以上が死亡した。比較的順調に生長したものも秋9月末には，体色の銀白の度合がかなりうすらいで見かけの上で，ウロコがはげかけたようなうす汚い状態となり，しかも全体的に紫黒色を呈するに至った。もち論，背ビレ頂端

Table 14 Comparison of blood characteristics between two phases of fish reared in seawater for a year; samples were taken in late May 1965 (Mean ± S. D., no. of fish in parenthesis)

Blood characteristic	Phase		
	In seawater		In freshwater
	Regressive or dark	Silvery and immature	Regressive or dark
Freezing point (⊿-°C)	0.698±0.05 (4)	0.63±0.012 (5)	0.67±0.008 (5)
Chloride content (Cl^- mg/dl)	366±26.9 (4)	348±2.9 (3)	374±20.6 (4)
Density (sp. gr.)	1.0497±0.00438 (4)	1.0418±0.00438 (4)	1.0448±0.003 (6)
Water content (%)	81.5±3.23 (4)	85.9±0.99 (5)	84.0±1.0 (6)
Rest N content (mg/dl)	95～110 (2)	75～80 (2)	

と尾ビレ末部の黒い色相も消失するに至った。このように当初，鮮麗なスモルトとして海水に移され，かなり周到な注意の下に飼育されたにもかかわらず，見かけ上でかなりの数の魚が淡水中のパーの様相に変化した事になる。

3月中旬よりこれらの残存個体の約半数は，再びスモルトの様相を呈しはじめ銀白色が次第に強まり，背ビレ，尾ビレの先の黒さも目立つ様になり，5月に入ると完全に大形の後期スモルトと言う外見を示すに至った。一方，約半数のものはむしろ前者より体長が大きく体高もまた大となり，以前にも増してパー型へのもどりの度合いが高まり，5月中旬～下旬には完全に淡水残留型パーの外観を呈するようになった。水槽内での行動においても，スモルト型のものを圧迫するような傾向が見られた。

5月下旬，供試魚の全部を水槽より取りあげて血液を採取した。生殖巣の外見ではスモルト型の5尾の魚は全部雌で，しかも全く未成熟であったが，パー型の4尾の魚は1尾が雄，3尾が雌で全部が秋の成熟の見込まれる所の，かなり発達した生殖巣を有していた。

この時の魚の血液の諸性状に示される所の，濃度と性成熟との関連を示したものが Table 14 である。

戻りの相の魚の血液は高い氷点降下度，比重より見て血液の濃度が高い事が判り，特に水分量の目立って少い事は，海水中の生活において水分代謝の面でスモルト型未成熟の魚に比べて，かなり強い無理を強いられている事が推測される。比重の違いはその事を明らかに反映するものである。

氷点降下度の高低と塩分含量の大小とが直接結び付かないのは意外な所であるが，非蛋白性-N の含量において成熟初期の魚の方が高い傾向を示す事は，アミノ酸，尿素その他に由来する窒素の量の大小を示すもので，恐らく，蛋白質ならびに核酸の代謝において成熟予定の個体の方がより高いものであり，自然生活の成魚のそ河前後の血液における蛋白質含量の著しい高まり（久保，1961）が，今回の実験の結果にも同様に現れているものと見てよいであろう。

このように，戻り相の魚の浸透圧の濃度の高さが塩分よりもむしろ，非蛋白性-N の量に支配される事は，下に示す所の淡水中の同一年令群の魚の血液の性状からも判る所で，高い氷点降下度と非蛋白性-N 量と低い塩分含量が特徴的であり，また割合に少い水分量も海水中の成熟すべき魚のそれと共通した傾向がうかがわれる。

なお，例数が少いので表に示さなかったが，戻り相の魚の血液のヘマトクリット値が，未成熟のそれより低い事は両型の血液濃度の差は血液全体としてよりも，血清の濃度の差に左右されているものと推測される。

生殖巣の発達状態を観察すると戻りの相の魚では，雌直径 2～3 mm 位の卵を有し，雄はまたかなり幅広い(5 mm) 近い精巣を有していた。それに反しスモルト型の魚では，雌雄共に秤量出来ぬ程の細小な生殖巣を有し，前年のスモルトのそれと何ら異らぬ未熟なものであった。

3. 考　　察

サケマス類に起る「戻り」の現象について，実験的に扱った研究は極めて少い。わずかに Koch (1968) はその著書に Van Dyck (1968)（原著を見る機会を得ない）の研究を引用し，大西洋サケ幼魚の銀毛化に伴って，増大する塩類細胞の数は脱スモルト化 (desmoltification) に伴って減少する事を述べており，内田 (1974) もこれを引用して，サケマス幼魚の銀毛化と海水適応の関連の問題を論じている。この「脱スモルト化」の語は，ここで言う「戻り」と全く同じ意義である。

筆者はニジマス，アマゴ，アメマス，オショロコマのスモルトにおいて，またそれらを海水中に長期間飼った場合に起る所の，サクラマスのそれと全く同様の「戻り」を観察している（久保，未発表）。

このような現象は，恐らく内的要因（恐らく主として内分泌機能の周期性）に誘導される銀毛化と裏腹のものであり，従って，外的要因としての環境の諸条件がそれを助長し，あるいは抑制するように働くものであろう。

しかも実際に見られる事象として，「戻り」と色々な外的要因に由来する多くのストレス（恐らく人為的なものが多い），ならびに性成熟との結び付きが極めて大きいようである。

実際に筆者は，サクラマスの後期スモルトの場合ばかりでなく，前期もしくは中期スモルトに対して不適当な標識（やや大形のアンカータグ）の取付をして，安静感を欠くような水槽に移し入れた場合，その後の銀毛化の進行は停止して急速に元のパーの姿に戻る事を確認している。

多少ともこの「戻り」の傾向の見られる魚は，正常の海水適応の能力が低下する事は第 VI 章に述べたとおりで，注目される現象である。

換言すれば「戻り」の現象は，サケマス類の淡水生活のための一種の生理的適応であるとも考えられ，この事は延いてはいわゆる「陸封」の現象の一要因としても考慮に値するものである。しかし場合によっては，長期間海水中に飼育されてパーの姿にもどり，しかもそのまま成熟放卵の段階に至った事例もあり，「戻り」の現象は即ち，浸透圧調節の不可を招くものと断定する事にはなお疑問が残る。

「戻り」を抑える方法として，青色光処理が極めて効果的である事が認められ，この処置が有効に働く過程の一つとして魚に安静感を与え，当然ストレス緩和のために役立つ事が考えられるが，あるいは体内の代謝（例えば核酸の）に直接，間接の影響を与えているかも知れない。

しかも，この青色処理がサケマス類の幼魚の銀毛化変態にも役立つ事は，筆者（未発表）が現在，普通の条件の下では，銀毛化の起り難いオショロコマや本州系（信濃川系）のイワナについて，試験して確認している事実である。

このような試験の効果は，いわゆる一種の保護色の結果の現象とも解せられるが，しかし，長期間の光エネルギーの取入れ方の変化に基く内分泌機能の修正，もしくは代謝様式の変化も考慮して見るべきであろう。

このような問題に関する綿密な実験と検討は今後の重要な課題となる。

VII.　呼吸量とエネルギー代謝に関する二三の実験と考察

元来，魚類の呼吸に関する研究は，生理学の上で血液循環との関係において独自の分野を占め，またその応用の面では池，水槽の収容能力の決定あるいは，活魚運搬の方法などの基礎的知見を提供する重要な問題である。

一方，いわゆる生産生態学の立場では，通常呼吸による酸素消費量をもって代謝量を推定する場合が多い。すなわち，標準代謝量あるいは運動代謝量を基にして，日常の生活ならびに体生長に応ずる栄養の要求量を推定する事は，環境の生産力を評価する上で大きな課題となる。

本研究では，主として発育段階の移りに伴う代謝様式の変化を観察し，血液の性状と併せて魚の生活活性の消長をうかがう目安とすると共に，また生息水域の生物生産の利用の仕方と，エネルギー代謝の係り合いの模様を知る足がかりとして，この問題に触れた。

実際に各発育段階の中の重要な時期の代謝量を測定し，体生長に必要な餌の量の算定を試みた。

また，蛋白質の代謝の一つの目安として，アンモニア-N の排出量についても付随的実験として行った。

1. 材料および方法

呼吸量測定の材料として，卵の時期から飼育した幼稚魚を飼育槽，実験池あるいは実験水路から適時取揚げて用いた。

特に当才魚の場合には，実験水路において天然餌料を摂取しているものを用いるように努めた。

海水生活をする魚の状態を人工的に再現するためには，主として第 V 章で扱った海水適応実験のために海水に移されて，安定状態に入ったスモルトならびにその後長期間飼育され，銀白相を良く保ってしかもかなり生長した魚を用いた。

標準代謝量測定のための容器としては，主にスチロール製の角型小水槽（内容積 3.7 *l* 弱，21.0 cm×13.0 cm×13.5 cm）を用い，これに密閉できるようゴム板，プラスチック板およびガラス板を重ねてフタとし，容器の上下に水の注排のため小口径の管を取り付け，フタはターンバックルによって圧着できるよう装置をした。この容器以外に，小型の魚のためには約 1 *l* の広口ビンのプラスチック製のフタに，用水の注排のための小管を接着して測定容器とした。

標準代謝量測定のためには，このような器内に魚を入れて冷却槽に浸漬し，暗い状態で安静を保ち，充分に通気した清水を一定量（可及的に少量）流した。通水量は水温と魚体重を考慮して決め，一般に毎分 200 cc～500 cc とした。なお特に大形の魚などの場合，次に記す運動代謝量測定のための角型容器に魚を入れ，水を流動させずに呼吸量を測った。

運動代謝量測定のための容器として，角型のプラスチック容器（デシケーター，30 cm×20 cm×10 cm）を改造工作して用い，特に魚の出し入れのためのロと，大量に水を注排させるロを別個に取付けたもの，および透明パンライト管（内径 5 cm，長さ 25 cm）の両端にエンビ管のソケットを付けたものを準備し，更に，水の循環のためにプラスチックのマグネットポンプ（レイシー製）と水量調節のためのパイプおよび水道用の流量計を装着した導管（径路をバイパスとした）を用いた。

水中の溶存酸素量の定量はウィンクラー法，ならびに DO メーター（東芝ベックマン製）を用いる直接法によって行った。

更に，付随的に運動の状態におけるアンモニア態-N の測定を行った場合の容器として，大形ポリエチレン製のタライに少し加工し，ポンプと組合せて一種の環流装置を組立てた。アンモニア態-N の定量は通常の蒸溜法とネスラー化比色法によった。

2. 結果および考察

1) 当才幼魚のエネルギー代謝

A. 標 準 代 謝

年令 0^+ の幼魚の標準代謝量について，1974 年から 1977 年に至る間に調べた結果を取りまとめて，三次元の相関図としたものが Fig. 59 である。

すなわち，横軸に体重，縦軸に水温を示し，酸素消費量は立ち上りの棒の長さによって示した。

この図では季節の表示をしていないが，左下側に位置する体重 0.56 g のものは最も早い 4 月上旬のフライの段階のもので，その後の 5，6，7，8 の各月から 9 月中旬に至る魚についての測定をプロットした。

この中で比較的高い値，すなわち 200 cc を越すものは 7 月下旬，8 月上旬の魚に関するものである。Kubo (1975) がユーラップ川上流のサクラマス幼魚で観察しているように，この時期は飼育条件の下でも，当才幼魚の摂食活動が最も活発であり，従ってその生長速度も年間で最も高い値を示す時であり，エネルギー代謝の度合も特に高まっているものと見なされる。

ここでは比較的高温の 13°C を越すもののデータは，17°C のもの一例だけであるからあまり強くは言えないが，全般的には体重に示される生長度および水温と代謝量との間に，高い相関を考える事は難しいようである。

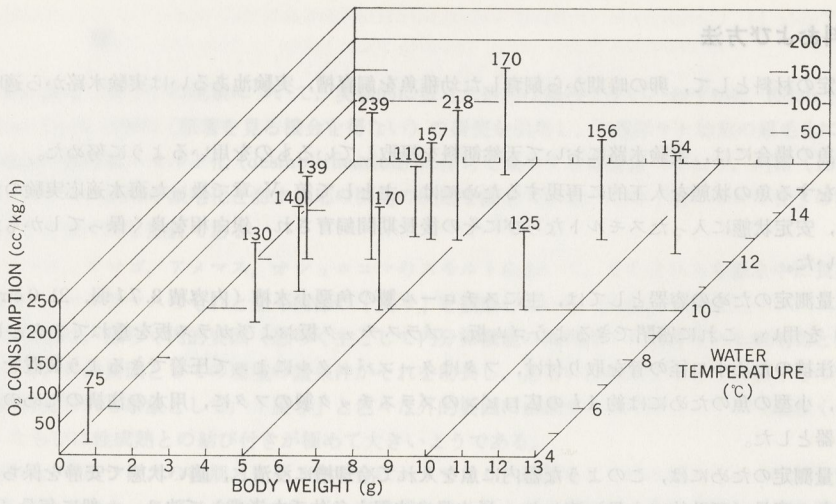


Fig. 59 Fluctuations of standard metabolism of 0^+ year juveniles in relation to body weight and water temperature

B. 特殊動的作用（いわゆる SDA）

魚の興奮，特に摂食に伴って呼吸量はかなり増大する。通常食物が体内に吸収されるにあたって起る，不可避的エネルギーの消費を特殊動的作用 (Specific Dinamic Action) 通称 SDA と呼ぶ。一般に蛋白質の場合には，全代謝量の約30%と見られる値が SDA として現される。

サクラマス幼魚では，摂食後の消化の終了には約24時間を要すする事が知られているので (IBP-PF，ユーラップ川研究グループ，1973)，今回の実験では，給餌の直後に装置に入れて約3時間の後測定した呼吸量の値と，別に装置に入れて24時間を経過した後測定した呼吸量の値との差を調べて，これを暫定的な SDA の値とした。なおその厳密な検討は別の機会にゆずる事とする。

実際に算出された SDA の二三の例を示すと次のとおりである。

		全代謝量 (cc/kg/h)	標準代謝量 (cc/kg/h)	SDA (cc/kg/h)	SDA/標準代謝量 (%)
74-9-6	parr	180	156	24	15.5
75-6-2	smolt	129	108	21	19.5
76-4-1	fry	89	75	14	18.5
76-4-25	smolt	69	58	9	15.5
78-9-14	parr	155	124	21	17.0

すなわち，SDA の標準代謝量に対する割合は15～20%の辺にあるものと見なされる。この SDA は測定された代謝量から栄養の要求量を推算する場合に見かけの代謝量を修正する要素として重要なものである。

C. 運 動 代 謝

当才幼魚が河川生活において行う遊泳行動を人為的に再現するため実験を行った。1978年9月13日～14日，当才幼魚の主体をなす銀化パー（平均体重 8.5 g）について 10°C で調べた標準代謝量は 124 cc/kg/h であったが，更に9月15日同群の魚13尾をパンライト製筒型の容器に入れ，上記と同じく水温 10°C において毎秒 60 cm 内外の流速で水を環流させ，魚にかなり強い遊泳運動をさせて呼吸量を測定した。その結果は 130～140 cc/kg/h と言う値が示され，標準代謝量よりも少しだけ高い値となっている。この事は未だ活動の盛期にある当才魚のスタミナの強さを示すようである。

2) 銀毛化の時期におけるエネルギー代謝

A. 標 準 代 謝

生活の第1年目の冬が終って水温の上昇が目立つようになると，当然幼魚の主群の銀毛化が進む事はすでに述

べた通りである。この銀毛化と季節の推移に伴う代謝量の変化の模様は Fig. 60 に鮮かに現れている。図中のそれぞれの値は変化範囲で表現した。

9°C と 11°C の間でスモルトの代謝量がパーのそれよりも著しく高い。4月5月を通じてスモルトの生活活性が全体として高まり，体重はとも角として体長の伸びが著しい事と関係があるであろう。

13°C においてその様相が逆転する事はまた注目に値するが，実際に自然の渓流にあっても，このような水温の状態では，スモルトよりもむしろパーの方が摂食行動が活発となる事は良く認められる所であり，更に 13°C 以上の水温が昼夜を通して長時間続くような場合，スモルトの降下の行動が目立つようになる事も，自然の河川ならびに実験水路で明かに観察される。そのような行動習性の変化はあるいは，代謝様式の変化と結び付くかも知れない。

全般を通して水温の上昇，季節の移りに伴う代謝量の高まりは明白であるが，しかしその数値が当才魚の時の代謝量よりやや低い傾向が見られる事は予想外である。

なお，スモルトを池中に留め，いわゆる青色光処理をしてその銀白相を保持させた魚について，10月末，標準代謝量を調べた。魚体は全長 18～21 cm のもの9尾を容器中に入れ，10°C において測定した値は Table 15 のとおりで，春季のそれに比べて著しく低下している。

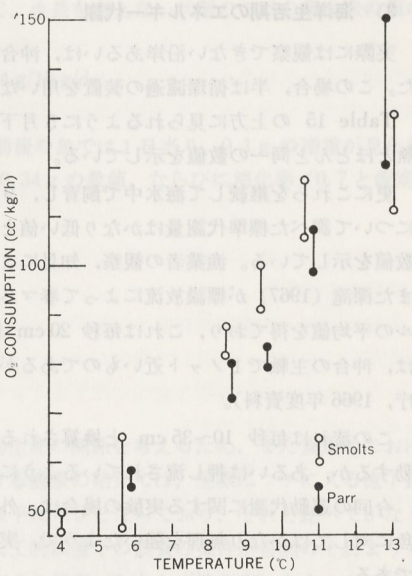


Fig. 60 Relation of standard metabolism to water temperature in fish during the period of smolt-metamorphosis; vertical bar shows the range

Table 15 Standard and active metabolism of smolts and young salmon, tested at 10°C

Stage or phase and date	Std. metabolism (O_2cc/kg/h)	Act. metabolism* (O_2cc/kg/h)	Total length (cm)
IN FRESHWATER LIFE			
Smolts, May 10	90～100	120～135	14～15
Silvery**, Oct. 30	50～ 55	75～ 80	18～21
IN OCEAN LIFE***			
In-shore migrating smolts May 23	90～100		14～15
Young salmon "Kuchiguro" Sept. 25	70～ 80	170～180	22～27

* Velocity, 50～70 cm/sec
** Smolts confined in pond
*** Artificially reared in seawater

B. 運 動 代 謝

これもパーの場合と同様に，実験例数が少いが，その結果を示すと次のとおりである。すなわち，前述した角型容器にかなり多数のスモルトを収容し，水温 10°C において，毎秒 50～70 cm の流速で水を流して運動時の代謝量を測定した。その数値は Table 15 の右上のとおり，120～135 cc と言う数値であり，標準代謝量と比べてそれ程高い値ではない。

更に秋遅くまでスモルトとしての銀白相を保つ魚について 10 月下旬，標準代謝量測定と同時に測った運動代謝量も Tabe 15 に示すとおりである。標準代謝量に比べて約 1.5 倍の数値となる。

3)　海洋生活期のエネルギー代謝

実際には観察できない沿岸あるいは，沖合の生活時のエネルギー代謝の模様をやはり人工的な装置により調べた。この場合，半ば循環濾過の装置を用いながらも，相当量の新しい海水を連続して注加，補充した。

Table 15 の上方に見られるように5月下旬の降海後間もない時期にある魚の標準代謝量は，銀毛化の末期の魚とほとんど同一の数値を示している。

更にこれらを継続して海水中で飼育し，9月下旬に初期の口黒の状態に到達した銀白相の魚（全長 22～27 cm）について調べた標準代謝量はかなり低い値となっている。それに対して，運動代謝量は2倍以上のかなり大きな数値を示している。漁業者の観察，知見によると口黒の段階に入った魚は海流にうまく乗って走るようであり，また深滝（1967）が標識放流によって春マスの回遊移動を調べた結果として，1日 10.9 マイルおよび 13.3 マイルの平均値を得ており，これは毎秒 20 cm および 25 cm の速度となる。その頃の日本海を北上する暖流の流速は，沖合の主軸で1ノット近いものであるが，一般にはもっと遅く 0.2～0.7 ノット程度と見られる（海上保安庁，1966 年度資料）。

この流れは毎秒 10～35 cm と換算されるから，春マスは積極的に走ると言うよりは，むしろ海流に乗って移動するか，あるいは押し流されているようにも推測される。

今回の運動代謝に関する実験の場合は，外部より観察しても流速 60 cm/sec 内外の流れは全長 25 cm 内外の魚に対してはかなり無理を強いたようで，実験条件としてはやや不自然の感があり，今後の追試，再検討が必要である。

4)　アンモニア態窒素の排出量

生長の盛期にある当才幼魚のアンモニア態-N の排出量について，8月から9月にかけて数回測定した。

静止状態のものは標準代謝量の測定の時に同時に採水し，また運動状態のものは簡単な環流装置に魚をかなり多数入れ，20 cm/sec 内外の流速で水を動かして魚に抗流運動をさせ，これから一定量を採水した。

こうして測定したアンモニア態-N の量は次のとおりとなる。

静止時：1.7～2.7 mg/kg/h

運動時：1.7～3.5 mg/kg/h

一般にはこのように排出される窒素は，平常の生活において不可避的に分解排出される蛋白質の最終生産物を現すもので，いわゆる内生窒素である。厳密にはこの他にもかなりの量の揮発性，非蛋白性-N およびアルブミン態-N が出ているはずだから，この測定値から直ちに栄養源としての蛋白質の要求量を推算する事は難しい。

しかし，この二つの数値はこの程度の流速に対応する遊泳行動，恐らく自然の河川のあまり流れの強くないフチの中の生活では，当才幼魚のエネルギーの消耗は静止時とほとんど変らない事を示すものであり，先に述べた9月中旬の幼魚の標準代謝量と運動代謝量の間にほとんど差のない事を例証するようである。

5)　栄養の要求量の推算

測定されたエネルギー代謝量に基いて，平常の生活のための最少限の栄養ならびに生長，増肉のために必要な栄養の要求量の推定を行った。

A.　河川生活期の当才幼魚について

呼吸量をもって示されるエネルギー代謝量は，魚体の生長増肉にも深い係り合いを有する。すなわち魚の正常の発育のためには，日常生活のための最少限の代謝エネルギーを作り出す栄養と，体生長に必要な栄養の和が要求される事になる。Fig. 58 から判るように，当才幼魚の生長盛期の標準代謝量は 200 cc/kg/h を越すように見られるが，一般には 150～170 cc/kg/h の場合が主体である。

しかも前述のように，河川生活の盛期には相当の流速の場所においても，運動代謝量が標準代謝量とほとんど同じ値を示す。従って，これらの平均的な数値 160 cc/kg/h を生長盛期の相当量の運動も伴う日常の代謝量と見なした。

今この数値 160 cc/kg/h に SDA を考慮して 200 cc/kg/h を基礎とし，これとユスリカ，かげろう類の湿重量あたりのカロリー値を少な目に見た 0.64 kcal/g の値（Cummins と Wuycheck, 1971），更に蛋白質の酸化

の時の酸素 1 l の発生熱量＝4.5 kcal と言う三つの数字を基にして，生長を考えない状態の 1 日の最少限の餌の要求量を求めると次式のようになる。

200 cc/kg/h⟶0.9 kcal/kg/h⟶0.216 kcal/10 g/d⟶0.34 g/10 g/d

（ただし，ここで餌の消化率は 1 とする）

なお，河川上流における当才幼魚の生長盛期にあっては，10 g 前後の魚では 1 日当り，0.1 g の増重が見られる（JIBP-PF，ユーラップ川研究グループ，1973）。これと上記の 0.34 g の数値，ならびに消化率（0.7 と仮定）を基として 1 日の摂餌量（F）を試算すると次のようになる。

$$F=\frac{0.34\,\mathrm{g}+0.1\,\mathrm{g}}{0.7}/10\,\mathrm{g/d}$$

$$=0.63\,\mathrm{g}/10\,\mathrm{g/d}$$

また増肉係数（R）を考えると

$$R=0.63\,\mathrm{g}/0.1\,\mathrm{g}$$

$$=6.3$$

となる。これらの数値は河川上流域のサクラマス幼魚の発育と生物生産の関係を考えるため，また養魚池における給餌量の決定のため重要である。しかしユーラップ川上流における観察の結果では，実際にフチに入る流下昆虫の量とサクラマス幼魚の餌の利用の割合から計算した増肉係数は平均 4.5 となっており，それと比べてかなり高いこの 6.3 と言う数値は餌の利用効率の劣る事を示している。人工的環境下の摂食の条件が自然のそれよりも不良であるかどうか直ちに決定し難いもので，特にこの試算には多くの仮定（たとえば消化率）を含んでおり，今後の検討が必要である。

B. 海洋生活期の魚について

河川生活時のパーの場合と同じ方法で，生長に必要な餌料の数量の推算を試みた。

前述のとおり自然の回遊を考える場合の代謝量としては，本来運動代謝量を考うべきであろうが，実験的に求めた数値にはなお検討を要すべきものが含まれるので，ここでは取りあえず Table 15 に示した 5 月下旬ならび 9 月下旬の標準代謝量を基礎として試算しよう。

それぞれのモード 95 cc および 75 cc に SDA 20％を加算すると，それぞれ 114 cc および 90 cc となる。

サクラマスの海洋生活期の主要餌料は，イカナゴを代表とする小魚とオキアミを主とする甲殻類であるが（北水試・北水研，1956），西山（1977）によるとイカナゴのカロリー値は約 1.97 kcal/g である。また，蛋白質の酸化の時の酸素 1 l の発生熱量は 4.5 kcal（脂肪の場合もほぼ同値）である。

今，イカナゴが主な餌料であり，その消化利用率が 1 であると仮定し，上記の数字を基礎として生長，増肉を考えない 1 日の最少限の餌の所要量を推算すると次のようになる。

5 月下旬の場合：114 cc/kg/h⟶0.513 kcal/kg/h⟶0.26 g/kg/h⟶6.24 g/kg/d

9 月下旬の場合：90 cc/kg/h⟶0.405 kcal/kg/h⟶0.21 g/kg/h⟶ 4.9 g/kg/d

降海したスモルトの初冬に至る約半年間の体生長はかなり急速であり，5 月末から 11 月末までの 180 日間の生長は，一般に体長で約 20 cm，体重で約 760 g の増加をする。この数値から 1 日平均 4.2 g の増重が考えられるが，恐らく 8 月から 9 月にかかる最盛期にはこれを上回る生長があるに違いない。

今，毎日の増重 4.2 g と上記の 6.24 g ならびに 4.9 g および消化率（仮に 0.7 として）を基礎として 1 日の摂食量（F）を計算すると

5 月下旬の場合：$F=\frac{6.24\,\mathrm{g}+4.2\,\mathrm{g}}{0.7}/\mathrm{kg/d}$

$=14.9\,\mathrm{g/kg/d}$

9 月下旬の場合：$F=\frac{4.92\,\mathrm{g}+4.2\,\mathrm{g}}{0.7}/\mathrm{kg/d}$

$=13.0\,\mathrm{g/kg/d}$

また増肉係数（R）を考えると

5 月下旬の場合：$R=\frac{14.9\,\mathrm{g}}{4.2\,\mathrm{g}}$

$=3.6$

9 月下旬の場合：$R=\frac{13.0\,\mathrm{g}}{4.2\,\mathrm{g}}$

$=3.1$

となる。これらの増肉係数は河川生活時の生長盛期のパーのそれよりも著しく低い値で，この事は餌料の利用効

率が高い事を示すが，実際の海洋生活期の１日当りの増重量は，標識放流魚の再捕時のデータから判断してもっと大きいものであるから，少くとも９月の場合，３以下の数値となるものと考えられる。これらF，およびRの値は恐らく生長期の全体にも通ずるものと見なされ，細部については今後更に吟味すべき余地を残しているが，当面，サクラマスの生産量と餌料生物の資源量との関係を考察する上で重要なものとなるであろう。

VIII. 総　合　考　察

部分的考察はすでに各章において行ったが，ここで更に全般に通ずる問題の一二を論じなければならない。

方法上の諸問題

本研究において観察の対象としたデータは長年月にわたり，北海道各地より得た材料に基く資料をプールして再配列して観察し，検討した場合が多い。一個所で一時に入手できる材料の数に限度があるために，止むを得ず行ったものであり，厳密な意味では正確さを欠く事になるが，逆な見方をすれば普遍的，平均的な値を現しているものと見なす事もできる。

しかし，同一の場所であっても年次による変異がある事は避けられないもので，特に実験的な観察を行った池中飼育の魚の場合では人為的な要素が加わるため，その可能性が高い。そのため，血液の性状，行動の両面共に自然の河川と試験池あるいは実験水路の両者を用いたが，自然の河川ではもち論，健康な魚を供試，観察できる事は，すでに述べたとおり，血液の量における明確な差異を見ても明かである。しかし，反面において同一の群を観察し得ないうらみがある。従って，互の長短を補うべき意味から河川の材料と，人工的飼育に由来する魚の両方を併せて用いた。

また，大形の魚，特に例えば沖合の漁船上での血液の採取にあたり，止むなく必要以上に魚を苦しめた場合，その血液全体として著しく濃縮した状態になった事が実見され，そのような数値はあえてデータより外したが，外的障害もしくは環境要因によって起る血液性状や，行動習性あるいは形態色彩の変化変異は別個の見地より検討し，また，積極的に研究の対象として価値あるものである。既述の青色光処理の問題も正にそのような意味を有するものである。

銀毛化変態の速度に及ぼす生態学的要因

先に環境と銀毛化の速度と血液性状の関係について，ユーラップ川上流の中期スモルトを例として論じたが（第 IV 章の考察），ここで改めて後段階の相分化に由来する，生態学的要因に絡む銀毛化の速度の問題を考察しよう。

同一河川内で秋に至って，中下流域（本流）の銀化パーを主とする当才魚群と上流域（支流）に居付く黄化パーの群の二者が併存する事は，翌春降下するスモルトに少くとも二つの群がある事を暗示する。換言すれば，早期降海群と後期降海群とがある事が推測される。

実際に北海道南部で，八雲のユーラップ川以外の各地でも５月上旬～中旬に降海するスモルトの他に，５月下旬から６月上旬にわたって降下移動するスモルトの魚群の相当数が遊漁者によって釣獲される事実が知られている。

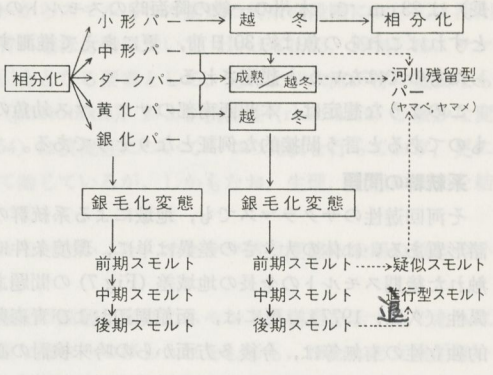
函館郊外の汐泊川の例をあげると，筆者自身の連年の釣と水中鏡による観察の結果から判断して，４月下旬～５月上旬にすでに完全に銀白化したやや大形の後期スモルトが相当数，中下流域を下手に向って活発に移動し，小魚群が次々と上手から流れ下る様子が確認できる。反面，５月末頃になって体形が逆にやや小形で，しかも雄魚が割合に多く含まれるスモルトが，疑似スモルトと混って下流域で多く釣獲されるようになる。

ちょうど，この時期に標識放流したスモルトが１，２日中に海に出る事が確認されるゆえ，これら遅い魚群も大部分は当然降海するものと推測されるが，しかし，下流域で標識放流したスモルトの一部が６月に入って逆にそ上し，中流域で再捕されている事実から判断すると，遅い季節のスモルトの一部は，外部の環境条件の不適（例えば河口域，沿岸部の水温の上昇），あるいは体内の生理条件の変化で一種の「戻り」が起って，降海せずに残留するものもあろう。

このような後期変態群は，もしかすると秋冬の上流，支流の黄化パーの群あるいは冬季間活動的でない，いわ

ゆる越冬生活型の魚群と結び付く可能性が大きい。

このような見地に立って，相分化の後から銀毛化の時期にわたる生活型の分化の模様を示して見ると右記の一覧表のようになる。



銀毛化変態降海と時期の地理的変異

光その他の地理的条件とスモルトの出現の割合との関係については，かって筆者（久保, 1954; 1956）が触れ，外的条件が直接もしくは間接に（主として体生長の良否を介して）スモルトの出現の割合を変化させる事を示した。更に水温の相対的に高い事が，ギンケ化変態を早める事についても明かにした（久保，1965）。

これらの問題は広い意味で，緯度の差異と関連の深い日照週期の影響の問題として取扱われるべきものである。

サケマス類が元来，短日動物であるために，秋冬にかけて成熟に向い，しかも北方程早く成熟が進む事は周知の事実で，いわゆる電照処理による成熟延期などが事業化されている。一方，変態の速度と緯度との関係は，Fontaine (1954) が軽く示唆しているが，日本のサケマス類に関してはこの問題の例証は無い。しかし，根室方面の河川に後期スモルトが多く出現するのは6月上旬から中旬である。その事についてはすでに久保 (1955) は血液の性状との関連において述べ，また実際に北海道漁業調整規則でも，ギンケヤマベの降海時期の差異の実態にかんがみ，採捕禁止の期間を北海道の南部および中央部で4，5月の2カ月とするに対し，東部および北部では5，6月として，1カ月のズレを与えている。実際に筆者および山代（未発表）の調査によれば，根室近郊の小河川におけるサクラマス幼魚の銀毛化変態の盛期は，北海道南部より少くとも30日以上も遅れているもようである。

北海道北部地方（天塩，宗谷方面）の場合はとも角として，東部地方（根室，釧路方面）における遅い銀毛化変態の要因として高緯度と言う条件よりもむしろ，沿岸を流れる親潮（寒流）に影響される独特の冷涼な気候と濃い霧による連続的な弱い日照条件が重要なものとして考慮せらるべきであろう。

また，先に述べた通り，緯度差において函館汐泊川から僅か25分（南北の距離にして50 km）北に位置する八雲，ユーラップ川水系では，その上流の場合には銀毛化変態が10日以上の遅れが認められる。しかしこのような差異も，既述の生態学的の要因と共に単に緯度に関係ある日照週期の差のみならず，積雪の量，雪解けの時期の差とも関係がありそうである。

逆に山陰方面の河川では，現地（香住，城崎方面）の釣人の話によれば，3月中にすでにギンケヤマベの姿は消えるようで，また実際に筆者が，敦賀魚市場において4月7日に観察した沿岸の降海後のスモルトは，魚体の大きさやウロコの輪条の形成の模様から見ると，それらは3月半ばよりも早い時期に降海したものと推定される。すなわち，20.0 cm から 28.5 cm に及ぶ全長は，後期スモルトの通常の魚体の大きさよりもはるかに大きく，またウロコの発達の状態 (Fig. 61) は，久保 (1966) の報文中に示された所の降海後沿岸を回遊している，かなり大形のスモルトのウロコに匹敵するものである。

筆者（未発表）が連年実施しているサクラマスのスモルトの河口域からの標識放流の結果得られた知見として，函館より伊達に至る魚の移動12日間の体の生長量は約 5 mm である。これより一つの逆算を試みるならば次のような推定が成り立つ。

すなわち，敦賀の沿岸でとれたサクラマス幼魚の平均体長（全

Fig. 61 Comparison between scale pattern of the inshore migrating smolts from the two districts of Hokkaido and Honshū

長）は23 cm で，本州の一般の降海時のスモルトの体長平均 16 cm（前掲 Fig. 7）との差が，約7 mm であるとすればこれらの魚は約30日前，更にあえて推測するならば彼等は，山陰や九州に及ぶ地域の河川から海に入ったものではないかと想定される。

このような想定は，本州西南部のサクラマス幼魚の銀毛化変態と降海時期が，北海道のそれよりもかなり早いものであると言う間接的な例証となりそうである。

系統群の問題

そ河回遊性のサクラマスでも，地域による系統群の差異のある可能性の強い事は他魚種の場合と同様で，体の諸形質あるいは体の大きさの差異は単に，環境条件に由来するもののみでは律し切れないものも多い。本研究で触れた後期スモルトの全長の地域差（Fig 7）の問題あるいは，血清の電気泳動像に見られる杉の子の系統群の特異性（久保，1977），更には，函館周辺および青森県老部川の秋そ河型のサクラマス（いわゆる秋マス）の遺伝的独立性の有無等は，今後多方面からの吟味検討の必要ある課題であり，本州各地から台湾大甲溪にまで分布の及ぶいわゆる，陸封型のヤマメ型系統群の地域性も当然今後の研究の対象として重要な課題となるであろう。

幼魚の銀毛化変態および降海時期に地理的変異をもたらす各種の環境要因は，本州西南部の本来のそ河回遊性のサクラマスの降海時期の変異の原因となるのみならず，また，サクラマスと言う魚種の中の異った生活型の色々のストレインの派生に対しても何等かの影響を与えるかも知れない。すなわち，緯度の差に起因する日照週期，水温，降雪および融雪の時期，積雪量ならびに水生昆虫を主とする餌生物の生活状態などの差異が，各地方群の世代の繰返しの過程で，長年月にわたって作用する場合，それぞれの地域に特有のストレインが生ずる可能性が大きい。

特に，成熟年令が若く，銀毛化の時期が早く，しかもスモルトの出現の割合の著しく小さい，いわゆる陸封型のヤマメの系統群が本州の各地の河川上流に現実に存在する事，例えば木村等（1969）の研究によれば，九州一円にも分布する事は興味ある事である。

このヤマメのストレインは往々にして，その形態色彩が本来のサクラマスのそれとはやや異ったものである事があり，実際に久保・小坂（未発表）の観察した所では，多摩川水系のヤマメの種卵を北海道に運んで，北海道在来のサクラマス幼魚と比較飼育して見ると，ヤマメの体側の小斑点は著しく数が多い事が注目された。なお，スモルトの出現は原産地（東京都水産試験場奥多摩分場）において明かに少いが，北海道に移殖飼育されたものにおいても著しく少かった（10%以下）。しかし，このスモルトの出現率はその後，世代を反復して飼育した場合に，どのようになるかは今後の検討を要する課題である。

すでに周知の事であるが，ヤマメ型のストレインの例として，青森県大畑川のいわゆる「杉の子」がある。すなわち，その分布が不連続であるため，その生成の要因に関しては，単に前述した緯度の高低に係る地理的要因のみでは解釈の難しい所がある。

久保（1970，1977）および小坂（未発表）の調べた所では，大畑川では，中下流域にはサクラマス系のヤマベが分布生息しているにもかかわらず，上流の滝から上手には見かけ上からも下手のヤマベと異なる特殊のヤマメ型の系統群が分布する。

その外観上の特色としてその体色は，下流域のヤマベと比べて僅かながら青緑色を帯びており，またパーマークの形状は比較的大形で，上縁部の輪郭が不明確な個体の割合が著しく多い。

更に重要な事として，血清を電気泳動して蛋白質の特性を観察すると，現地において採取した血清の材料においてはもち論，北海道に移してサクラマス幼魚と対照飼育した「杉の子」の血清においても，サクラマス幼魚（ヤマベ）とそれとは明かに異る特徴が認められる。

なお，成熟の年令がヤマベよりも1年若いのが普通であり，自然状態，飼育された状態のどちらでも雌は年令 1^{+} の秋に成熟する。

なお，自然の状態ではまだ明かでないが，池中飼育された「杉の子」では良く銀毛化が進み，かなりの割合のスモルトが出現する（30%%以上）。この点はヤマメ型の場合と異るようで，むしろヤマベ的である。

降海時期の幼魚の環境に対する生理学的ならびに生態学的反応

一般にサケマス類の幼魚がスモルトとなり，その生理学的条件がその後の海洋生活に，事前に適応するようになる経過については，かなり多くの研究が行われている（例えば Fontaine，1954；内田，1973）。また，各種の

太平洋サケ類の幼魚がフライの末期において，あるいはパーからスモルトへの変態の終末の段階において，河川を降って海に出る時の外的環境要因に対する魚体の反応，特に遊泳行動について Hoar (1953, 1954) は，サケマス類の幼魚の降下移動に関する諸要因の中で，最終的な引金となる要素として，光および水流が特に重要なものであると考え，それらに対する魚の反応としての走光性 (phototaxis)，および抗流性 (rheotaxis) の微妙な変化について考察を試み，また Keenleyside と Hoar (1954) は抗流性について一つの実験を行っており，更に Hoar (1958) はこれらの問題を系統進化の問題と結び付けて論じているが，しかもなお，生理，生態の両面を結び付けた見方において研究の余地が残されている。

筆者は上記の問題に関しては，これまでほとんど触れられていなかった，サクラマスの変態の末期の魚について試みた実験と観察の結果に基いて，二三の考察を行いたい。

体色が著しく銀白化し，特に背ビレ頂端と尾ビレ末部の黒化の顕著な後期のスモルトの様相を示す魚であれば正常の時期を失して，夏秋に至りしかも人為的にかなり無理な海水への移し入れをしても，ほとんど支障が無いと言う前述の実験結果から判断すると，自然生活のスモルトの場合には塩分濃度において，かなり緩い勾配の河口域を経て海に出る事は極めて容易であろうと考えられる。

実際に筆者が，ここ数年連続して行っているサクラマスのスモルトの下流域での標識放流試験の結果として，魚が多少とも干満の動きのある水域に放された場合，通常，一昼夜前後で沿岸水域に出ると言う事実（久保，未発表）がわかったが，これから推定すると，魚は河口域の塩分の勾配に対しては徐々に順応しながらも，一方，また積極的な「塩分選好」を行いつつ，より塩分濃度の高い水域を求めると言う事も考えられる。

Houston (1957) はサケ，カラフトマスの稚魚およびギンザケのスモルトの，強い塩分勾配に対する反応について調べた実験結果から，淡水，海水の混合した場所において，当初はうすい海水を求めるが，短時間の後に濃厚海水を求めて，積極的にそれに移行すると言うことを確認し，このような慾求が彼等の降海のきっかけとなる要素であると見なしている。

ギンザケと生活様式の酷似するサクラマスのスモルトにあっても，そのような機構の存在することは当然考えて良いであろう。

また，後期スモルトの血液の性状の一つの特徴である，かなり高い水分量とやや少い傾向の血清カルシウム含量から推定される所の，外界よりの「水の浸透」を防ぐ為に，カルシウム含量の少い淡水に比べて，それの含量のかなり高い海水に対する生理的欲求のために，本能的に海水中への移動が起るものかも知れない。

ギンケ化変態の末期におけるサケマス幼魚や，ウナギ成魚の体内の塩分の低減とそれに起因する塩分欲求が，彼等の海に入る要因であると言う考え方 (Fontaine and Fage, 1951; Callamand and Fontaine, 1940; Fontaine and Callamand, 1941) もあり，サクラマスの後期スモルトの血液において，認められる塩分含量の低減の傾向もそのような機構に結び付くかも知れない。しかし，これらの生理学的現象を確認する為にはなお一層深い実験的研究が必要である。

また一方，生態学的立場から見たスモルトの降下と，降海の要因と過程についても触れなければならない。

すでに述べた通り，自然の小渓流に似せて作った実験水路において，変態の進行に伴うスモルトの血液の性状の変動の模様についても，実験的観察（関門通過記録装置を用いた所の）を行った結果（久保，未発表）によると変態の後期，すなわち5月中，下旬には一般に夜明け方，時としては小林 (1958) のサケ稚魚についての観察の結果と同様日没後，数時間に多くの個体が関門を通過して水路を流れ下るが，その後活動性の著しく高まった時期においては，日中においても水路を流れ下る行動がうかがわれた。この場合の魚の行動は，水の流れに乗って頭部を水の下手に向けて遊泳し関門の仕切網に接近すると，体を反転して水流の緩い部分を泳いで上り，再び流れに乗って下手に降ると言う，一種の旋回運動を反復するのが見られた。ギンケ化変態がクライマックスの状態に到達し，その降下の欲求がより一層激しくなると群をなして仕切網に殺到し，吻端や体側をすりつけるような行動を示す。その衝動的な姿は決して，淡水生活時期を通じて保有するはずの本来の抗流性 (rheotaxis) の度合が薄れた程度のものでなく，遊泳型において逆に「負」の抗流性 (negative rheotaxis) の状態に変化したものと見なさざるを得ない。

実験水路では，このような行動は必ずしも永く継続しないが，この時の血液の浸透圧濃度は実際の例として前掲 Fig. 11 のとおり，1971年5月下旬および1973年6月上旬の浸透圧の消長（図中の矢印）が示すように，際

立った低下の状態になり，一方，同じ時期，場所で血液の比重ならびに水分の消長を示す Fig. 29 で分るように，変態の末期には血液の比重値の増大と水分の減少とが認められる。このような一見矛盾した血液の性状の変化は，無機塩その他の溶解成分の減少の現れであると同時に，血中蛋白質の増大 (Fig. 31) に起因する一種の濃縮の結果と見なされるが，このような血液の性状の変動と極めて，積極的なスモルトの降下行動とは何等かの形で結び付くものであろう。

かような積極的な降下型の泳遊行動は，往々にして，自然の河川においても見る事が出来る。1955年6月上旬，筆者が標津川中流の流速のかなり緩い平瀬の部分に作られた所の，さけますふ化場のウライ（川を仕切った捕獲装置）の桁の上から観察すると，かなりの数からなるスモルトの群が上手より頭を下に向けて，水流よりも早い速度で泳ぎ下って来る様子が明かに認められた。彼等は人影を見て反転して泳ぎ上ったが，時間を置いてまた降下すると言う有様であった。なお，外観上からも完全に銀白化した所のこれらの魚を採捕して調べた血液の氷点降下度，および塩分含量は著しく低いものであった（久保，1955）。

また，魚種は異なるが，1950年6月25日，洞爺湖，東側にある北電の発電所用水の取入口（これは事実上，湖水の排出河川に相当する）の周辺に集まったヒメマスのスモルトの大群は，やはり頭部を水流の下手に向けて鉄柵に接近し，あえてこれを通過しようとする姿が見受けられた。

Hoar (1953年) が，サケマスの降下移動の重要な要因として，ギンケ化変態に伴う抗流性の転換の問題について取り上げており，また，Keenleyside と Hoar (1954) がサケ，ベニザケおよびギンザケの三魚種について，それらの抗流性を実験的に調べているが，ギンザケのスモルトの場合，低温の時にはかなり強く見られた本来の「正」の抗流性は，季節が進んで高水温の状態になると，抗流性において積極的な「負」の反応を示し，水流よりも速く泳ぐと言う事を発見した。しかもこのような行動は正常の降海の時期以後（8月）にも認められたと言う。

前述のサクラマスのスモルトにおける「負」の抗流性は，人為的に淡水に留め置かれた場合，正常の後期スモルトの時期以後，次第に弱まり，また元の「正」の抗流性を示すに至る。この事はすでに久保 (1974) が報告し，また，本文においても詳細に触れたギンケ化変態の逆行，いわゆる戻りの現象とも深い関係がある。

なお，サクラマスのスモルトの抗流性に関連してもう一つの問題が存在する。すなわち魚の「負」の抗流性が直ちに彼等の降下移動に結び付く為の外的条件の重要な一つとして，ある限度以上の流速が必要のようであり，極端に流速の小さい場合には降下行動が停止する可能性がある。この事は，飼育池の大きさの割合に注排する水の量の少い場合に普通に見られる現象である（久保，未発表）。更に，この場合に適正な水温の条件の如何も重要な素因となろう。

淡水残留型（いわゆる陸封型）サクラマスの資源ができる要因の一つとしても，当然上記の事が考慮せらるべきであり，洞爺湖，十和田湖，幌加内湖，糠平湖，金山湖その他各地の，排水部を有する人工湖において湖沼型のサクラマスができている原因の大きなものは，スモルトの降下停止と言う現象に由来するものと見なされる。しかし，いわゆる「陸封」の問題は，この他に成熟の速度や変態の戻りの現象が複雑に介在するので，別個に詳しく論ぜられなければならない。

このように，サクラマスのみならず各種のサケマスの幼魚に見られる降海時期の「負」の抗流性（積極的な降下行動とも見なされる）は，彼等を河川から海に運び出す重要な要因の一つと考うべきものであろう。

Houston (1957) は，河口域における水の流れは極めて緩徐であるから，スモルトがこれに反応して行動する事はほとんど有り得ないだろうと考え，むしろ「塩分選好」と言う生理的の立場を他の条件よりも重要な降海移動の引金的要因と考えている。

しかしながら，少くとも日本の河川の場合には，サケマス幼魚の降海の時期は雪解け水の影響により，年間で最も水量が多いと言う事から，魚に対して水流が反応を与えるには充分であり，更にまた，河口域で潮汐による水位の上り下りがある場合，たとえ河川水の流れが緩い場合でも，1日の内のある特定の時間には，干満の差がわずかであってもかなり強い水流を起す事になり，従って，流れに敏感となったサクラマスの後期スモルトが，この流れに乗って河口域から海に泳ぎ出ると言う可能性はかなり高いものであろう。実際に筆者が行った試験の結果（久保，未発表）をあげよう。

1975年5月20日正午に，北海道南部の厚沢部川の下流域（多少潮汐の影響のある場所）に標識して放された

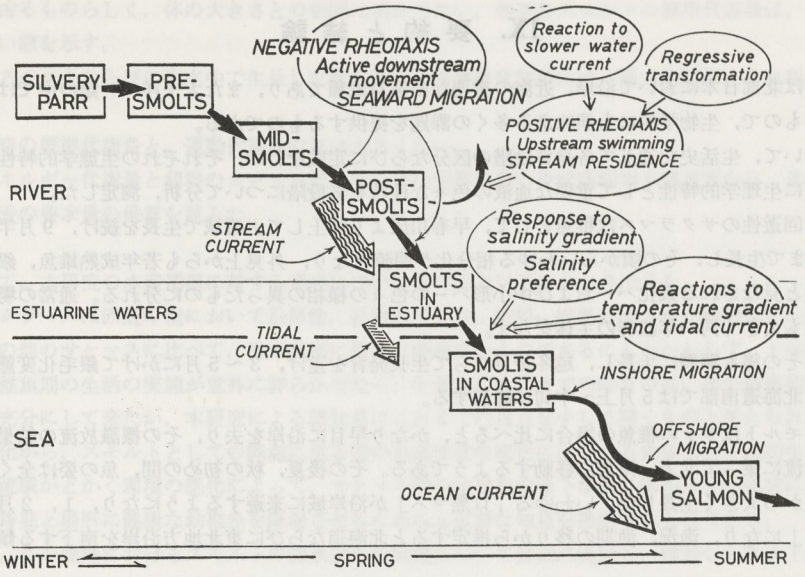


Fig. 62 Diagram showing some effects of environmental factors and respective and adaptive reactions of fish during the period from the beginning of smolt-metamorphosis up to seaward migration

300尾のスモルトの中の2尾は，翌朝川口より約 8 km 北方に移動して流網にかかっている。この間の潮汐の勾配はかなり急であり，それによって起る河口域の強い潮汐流と，河川水自体の流れが予想外に早い魚の降海移動の要因となったものと推測される。

すなわち，彼等の降下移動を誘導すると見なされる色々な外的条件の中で，特に後の段階においては，環境水の流動とそれに対する魚自体の積極的な反応の絡み合いの問題を重要視すべきであろう。

なお，これまで述べ来ったサクラマスのスモルトの変態の進行に伴う，魚の行動習性の変化と水の流れを主とする外的環境との相互関係を，半ば推定を加えながら模式的に表現したものが Fig. 62 である。

すなわち，春夏の幼魚および秋—冬の間の銀化パーで原則的に見られる「正」の抗流性は，春先の前期スモルトの場合にもほぼ同じように認められるが，変態が進んで中期スモルトの段階に入ると，その抗流性は目立って弱まり，流れに対して受動的，消極的になる。次いで「負」の抗流性は次第に強まって積極的な降下移動となり，海水の混合する河口域に到達する事になる。この間，若し途中に極端に流速の緩い場所があれば，下手への移動行動が鈍る可能性が生まれる事は前記の通りである。その他に天然もしくは，人工的な要因によって行動を阻害されるような場合，また光の条件を主とする環境要因がギンケ化変態の進行を鈍らせ，あるいは停止させるような場合には，外観上の銀白化が逆転退行すると共に降下行動が停滞し，あるいは，水質汚染の起った水域を通過できないための降海の中断も起り得よう。

半鹹水域では適正な塩分を欲求選択し，塩分および水温の勾配ならびに明暗の変化に反応し，さらに河川水の流れに干潮の動きの加わった水流と共に海に出るものであろう。このような動きは特に，干満の差の大きい太平洋側の沿岸の河口域で起り得る事であり，しかも前に述べた早期降海群では，雪どけ水の増水と干潮の相乗した流れに乗る可能性が高い。

そこでしばらくの間，沿岸を回遊する内に次第に沖合の海流（恐らく暖流系）に押し流され，あるいは巻き込まれて北方に向う回遊移動を始めるであろうと推測される。恐らくこの場合にも，標識放流試験における再捕地点，移動距離および日数から計算して見ても，魚の移動遊泳は海流の速度よりも早いのではないかと考えられる。また時としては，南下反流に乗って一時期反対の方向に移動する事もあるらしい。

IX. 要約と結論

サクラマスは北部日本において沿岸，近海の重要な漁業対象種であり，また太平洋サケ類の中では特異な生活様式を有するもので，生物学的にも興味ある多くの課題を提供するものである。

本研究において，生活史を通じて各発育段階の区分ならびに定義を行い，それぞれの生態学的特性の変化について触れ，更に生理学的特性として重要な血液の色々な性状を各段階について分析，測定した。

本来のそ河回遊性のサクラマスは稚魚として，早春川床より浮上して上流域で生長を続け，9月半ば頃全長7～12 cm にまで生長し，その頃からいわゆる相分化が明瞭となり，外見上からも若年成熟雄魚，銀化パーおよびそれの亜型と見なされる黄化パーおよび中小形パーの色々の様相の異ったものに分れる。通常の場合，銀化パーの組成が最も大きく同一年級群の主体をなす。

銀化パーはその後も順調に生長し，越冬後目立って生長発育を遂げ，3～5月にかけて銀毛化変態をしてスモルトになり，北海道南部では5月上～中旬に降海する。

降海後のスモルトはサケの稚魚の場合に比べると，かなり早目に沿岸を去り，その標識放流の結果からもわかるとおり，海流に乗って北方，東方に移動するようである。その後夏，秋の初めの間，魚の姿は全く見られない。9月中頃から大きく生長した，いわゆる「口黒マス」が沿岸域に来遊するようになり，1，2月には次の段階の「寒マス」になり，漁況，漁期の移りから推定すると北海道ならびに東北地方沿岸を南下する傾向が見られる。

春季，暖流の北上が強まると共に「寒マス」の段階は「春マス」に移り，やはり海流と共に北上し，逐次接岸し，主として5月末，6月の初めに河川にそ上する。その後河川内で成熟が進み，通常9月下旬～10月上旬に産卵する。

サケマス類は典型的な広塩分性の魚類であり，その血液の浸透圧濃度ならびに各種の性状，成分は恒常的である事を原則とするが，実際の観察の結果では，季節の推移や生活型の分化に伴ってその変動消長が認められる。特に降海前の銀毛化変態の中期には浸透圧は一時上昇し，また塩分や非蛋白-N 類の含量も増える傾向を示すが，変態の末期，降海の直前には低減の状態が目立つ。

銀毛化変態の後，完全なスモルトとなった魚を実験的に急に海水に移しても何等支障は無く，血液の浸透圧も一時（約12時間後）やや上昇し，他の性状もかなり変化するが2昼夜に至らぬ間に，元の淡水生活時のレベルに回復する。

このような後期スモルト特有の銀白相と，強い海水適応能の結び付きは極めて重要で，池中に留め置かれたままで鮮かな銀白相を保つものは，6月～9月においても正常な季節と同様に海水適応が可能である。しかしパー，疑似スモルト，若年成熟雄魚ならびに初期のスモルトではこの適応が不充分である。

海洋生活期を通じてやはり，血液の浸透圧濃度の高まりはそれ程大きくない。特に人工的飼育によって推測された夏季の魚および「口黒マス」の血液は，淡水生活時期の幼魚のそれに近い低いレベルにある。

冬季の「寒マス」では血液はやや濃くなる傾向を示し，更に「春マス」では一層濃縮化の状態に入る。

そ河前の成魚すなわち，春マス後期の血液の一般的濃度の高まりは，塩分よりもむしろ N-代謝の高まりに由来する所が大きいように見なされる。

そ河後，下流，中流域の生活では，一時血液が濃くなる（特に比重において）傾向を示すが，その後次第に低下の傾向をたどり，産卵期の浸透圧，塩分その他の成分の含量の低減はかなり顕著である。

何等かの理由で降海の機を失ったスモルトには，通常の環境では特有の銀白相が消失して元のパーの型になる，いわゆる「戻り」の現象が起る。しかし青色光の処理等，安静を保つ事のできる環境においては戻りを抑える事ができる。

自然の状態にあっても，例えば本州南西部の場合，銀毛化の過程にある魚に対して何等かの外的条件が変態を抑えて戻りを誘うように働き，それが低緯度による銀毛化の時期の変異と結び付いて，生活型を「陸封」のコースへ導く可能性もある。

各段階，各相の魚の酸素消費量に基くエネルギー代謝量を測定した。標準代謝量の季節的消長は，主として水

温の変化に由るものらしく，体の大きさとの相関は明かでない。春季のスモルトの標準代謝量は，パーのそれに比べやや高い値を示す。

降海後のスモルトならびに海水中で生長した秋の準成魚の標準代謝量には，淡水生活時とそれ程の差異は見られない。

淡水生活時の標準代謝量と，運動代謝量の差は大きくない。

また，エネルギー代謝量と餌料のカロリー値，ならびに実際の魚の単位時間当り増重量から，体生長のための最少限の栄養の要求量の推算を試みた。

結論として，本研究の水産増殖に対する意義について述べると以下のとおりである。

元来，サクラマスは回遊の型において沿岸性，近海性であり，回帰，成熟の年令も比較的短かいものであり，遠洋回遊型の他のサケマスに比べて，沿岸漁業に取って価値高いものであるにもかかわらず，1年以上の河川生活をする幼稚魚期の生活の実態が意外に詳らかでなく，そ河後の産卵までの時日の長い事が積極的な増殖，保護の施策を不充分にして来たが，本研究による諸知見はこれまでの盲点を少しく開くものと考えられる。

秋の相分化から，スモルトとしての降海に至る間の血液性状の変化に示される魚体内の生理的条件の研究は，河川の中下流域がとかく環境の悪化によって，サケマス類の幼稚魚の降下移動に障害の多い現状に立って見ると，適正な時期と場所に健康な幼稚魚を降海させるためにも重要な知見を提供するものである。

更にまた，この段階におけるスモルトの海水適応の問題について詳細に実験し，検討した事は上記の事項に一層の力を添えると共に，今後の課題である幼稚魚期から，スモルト末期に至る大量飼育ならびに沿岸水域における，育成管理の基礎としても意義あるものである。

スモルトからパーへの「戻り」の現象の究明とその抑止方法の研究は，降海前のスモルトの生理的な安静の保持，環境要因に基くストレスの緩和に有効な方策を与えると共に，逆に「戻り」の現象が時として自然の状態においても起り得る事に関連して，サケマス類全般に往々に見られるいわゆる「陸封」の現象の解明に有力な手掛りを提供するものである。

また，スモルトの標識放流試験の結果を有効に利用し，沿岸の漁況，海況を参考として想定された沿岸水域での発育と回遊の模様はサクラマスのみならず，沿岸～沖合の各種サケマス類の回遊の研究に対しても，重要な足掛りを提供するであろう。

主として，呼吸量測定によって求められた幼稚魚ならびに準成魚の標準代謝量と運動代謝量の推定は，河川の二次生産力ならびに沖合沿岸の生産力の利用の問題に，一筋の光をあてるものである。

これらを要するに，本研究におけるサクラマスの生活史を通ずる各発育段階の重要な転機における魚体の生態的，ならびに生理的条件と環境との係り合い，および回遊移動に関する諸知見はサクラマスのみならず，他のサケマス類にも相通ずる今後の多くの課題と，それらの解決への暗示を生み出すものである。

さらに，これまでそれ程明確でなかったサクラマスの発育段階の区分，定義を暫定的ながら作り上げた事は，その資源管理，漁業調整および増殖（孵化放流および集約的養殖の広い範囲の）の基盤を作り，それらを円滑に実施し，またその社会経済的基準を明確にする上で，寄与する所多いものと期待される。

X. 謝　　辞

本研究の遂行と取りまとめにあたり，終始ご懇切なご指導と綿密なご校閲の労を賜った，元東北大学農学部佐藤隆平教授に深甚の謝意を表すると共に，ご多忙中この拙い原稿に対して，ご校閲の労と有益なご助言を賜った東北大学農学部川崎健教授，津田恒之教授ならびに須藤俊造教授に心から感謝申し上げる。

なお，本研究の基礎となっている河川，沿岸からの材料採取に関しては，北海道さけ・ますふ化場の各位はじめ，多くの人々のご好意を頂いた。特に JIBP-PF の現地調査における材料採取と観測の機会を通じて，北海道さけ・ますふ化場の小林哲夫博士，疋田豊彦博士，石田昭夫博士，北海道立水産孵化場長内稔氏，寺尾俊郎博士，北海道大学農学部井上聰博士および元北海道さけ・ますふ化場佐野誠三博士から懇なご協力と有益なご批判を頂いた。また，東北区水産研究所小坂淳氏および北海道教育大学山代昭三教授は河川，沿岸の材料採取と調査なら

びに池中飼育のお手伝を願い，多大の労を煩せた。函館近郊の河川の材料採取については，再三函館市中嶋溪風氏のご助力を頂いた。更に，北海道大学水産学部木村志津雄技官には，飼育魚の管理と各種の実験について並々ならぬお手数を煩した。ここに上記の各位に深甚の謝意を表したい。

XI. 引 用 文 献

Benditt, E., Morrison P. and Irving, L. 1941. The blood of the Atlantic salmon during migration. Biol. Bull., **80**: 429–440.

Bertin, L. 1956. Eels, A Biological Study. 192 p. Cleaver-Hume Press Ltd., London.

Black, V. S. 1951. Osmotic regulations in teleost fishes. University Toronto Biological Series, No. **59**: 53–89.

Callamand, O. and Fontaine, M. 1940. La chlorémie de l'anguille femelle au cours de son developpement. C. R. Soc. Biol., **211**: 293–300.

Chapman, D. W. 1962. Aggressive behavionr in juvenile coho salmon as a cause of emigration. J. Fish. Res. Bd. Can., **19**: 1047–1080.

Chartier-Baraduc, M. M. 1959. Influence le l'hormone somatotrope sur les teneurs en eau et en electrolytes du plasma et du muscle du la truite (*Salmo gairdnerii*). Compt. Rend. Soc., **153**: 1757–1761.

Conte, F. P. and Wagner, H. H. 1965. Development of osmotic and ionic regulation in juvenile steelhead trout *Salmo gairdneri*. Comp. Biochem. Physiol., **14**: 603–620.

Cummins, K. W. and Wuycheck, J. C. 1971. Caloric equivarents for investigations in ecological energetics. Intern. Verein. Limm. Mitteil., **18**, 159 p. Michigan.

Dvinin（ドヴィニン）, P. A. 1956. カラフト産シーマについて．魚学諸問題，7；ソ連北洋文献集，**33**（竹村浩吉訳）.

Firly, S. and Fontaine, M. 1932. Sur la teneur en protéines du serum d'anguille et ses variations au cours des changements de salinite. C. R. Acad. Sci., **194**: 1854–1856.

Fontaine, M. and Callamand, O. 1941. Sur certains facteurs des migrations de l'anguille. Bull. Soc. Zool. France, **66**: 68–76.

Fontaine, M. and Fage, L. 1951. Sur la diminution de la teneur en chlore de muscle jeunes saumons (smolts) lors de la migration d'avalasion. C. R. Acad. Sci., **232**: 2477–2479.

Fontaine, M. 1954. Du determinisme physiologique des migrations. Biol. Rev., **29**: 390–418.

深滝　弘 1969. 日本海沖合におけるサクラマス成魚の食性．日本海区水研研究報告，**21**: 17–31.

Fukataki, H. 1970. Further notes on migration of the Masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort), in the Japan Sea as determined by tagging. 日本海区水研研究報告，**22**: 1–14.

藤田経信 1933. 水産蕃殖学．427 p. 厚生閣，東京.

Greene, C. W. 1904. Physiological Studies of chinook salmon. Bull. U. S. Bur. Fish., **24**: 429–456.

橋本周久 1975. 日本水産学会編，魚類種族の生化学的判別．122 p. 恒星社厚生閣，東京.

原　彰彦 1975. 魚類血清蛋白の電気泳動的，免疫学的分析．日水会誌，**41**: 105–113.

Hirose, K. and Hibiya, T. 1968. Physiological studies on growth promoting effect of protein analobic steroids on fish. -II. Jap. Soc. Sci. Fish., **34**: 473–481.

Hoar, W. S. 1953. Control and timing of fish migration. Biol. Rev., **28**: 437–452.

Hoar, W. S. 1954. The behaviour of juvenile Pacific salmon, with particular reference to the sockeye (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Canada, **11**: 69–97.

Hoar, W. S. 1958. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Bd. Canada, **15**: 391–428.

Holmes, W. N. and Donaldson, E. M. 1969. The body compartments and the distribution of electrolytes. p. 1–89. In Hoar and Randal (ed.), Fish Physiology. Vol. 1. 465 p. Academic Press, New York and London.

Houstion, A. H. 1957. Responses of juvenile chum, pink, and coho salmon to sharp sea-water gradients. Can. J. Zool., **35**: 371–383.

Houston, A. H. 1964. On passive features in the osmoregulatory adaptation of anadromous salmonids to sea water. J. Fish. Res. Bd. Canada, **21**: 1535–1538.

北水研・北水試 1956. 対島暖流系水域の開発に関する研究. No. 3, 北海道区資源調査要報, **13**: 185–232.

井上 聰・石城謙吉 1968. 冬期の河川におけるヤマメの生態. 陸水誌, **29**: 27–36.

JIBP-PF, ユーラップ川研究グループ 1973. ユーラップ川の生物群集の生産力に関する研究. 日本陸水群集の生産力に関する研究. JIBP-PF 分科委, 411 p.

Keenleyside, M. H. A. and Hoar, W. S. 1954. Effect of temperature on the responses of young salmon to water currents. Behaviour, **7**: 76–87.

Koch. H. J. A. 1968. Migration. In "Perspectives in Endocrinology", ed. by Barrington and Jørgensen, Academic Press, New York, p. 305–349.

Komourdjian, M. P., Saunders, R. L. and Fenwick, J. C. 1976. The effect of porcine somatotropin on growth, and survival in seawater of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. Can. J. Zool., **54**: 531–535.

木村清朗・塚原 博 1969. 有明海で獲られたギンケヤマベについて. 魚類学雑誌, **16**: 131–134.

小林哲夫 1958. サケ稚魚の生態調査 (5). さけ・ますふ化場研究報告, (**12**): 21–30.

今田光夫・大宅伊佐人・丹羽和美 1952. サクラマスの一本釣. 北水試月報, **9**: 10–16.

Krykhtin (クリフチン), M. L. 1962. シーマの河川生活期に関する資料. 太平洋漁業海洋研報告, 48, ソ連北洋文献集, No. 77 (大屋善延訳).

久保達郎 1953. 日本産サケマス類の洄游時における血液について, 第1報血液の氷点降下度. 北大水彙報, **4**: 138–148.

久保達郎 1954. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の変態と血液中の二三の窒素化合物. 北大水彙報. **5**: 248–252.

久保達郎 1955. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の smolt の降海途中に於ける血液性状の変化. 北大水彙報, **6**: 201–207.

久保達郎 1956. サクラマスの幼魚の変態と成長に及ぼす光の影響. 孵化場試験報告, (**11**): 19–23.

久保達郎 1959. サクラマス幼魚の変態に及ぼす環境要因の影響について (予報). さけますふ化場研究報告, (**14**): 15–19.

久保達郎 1960. 沿岸洄游時に於けるサクラマスの血液性状の季節的変化特に滲透圧濃度について. 北大水彙報, **11**: 15–19.

久保達郎 1961. 河川溯上期に於けるサクラマス (*Oncorhynchus masou*) の血液の性状, 特に滲透圧濃度の季節的変化について, 北大水彙報, **12**: 189–195.

久供達郎 1965. サクラマス幼魚の変態に及ぼす高水温の影響. さけますふ化場研究報告, (**19**): 25–32.

久保達郎 1966. サクラマス幼魚の変態期におけるウロコの生長型について. さけますふ化場研究報告, (**20**): 11–20.

久保達郎 1970. 青森県における渓流魚の増殖診断. 水産資源保護協会月報, **73**: 4–11.

久保達郎 1974. サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. さけますふ化場研究報告, (**28**): 9–26.

Kubo, T. 1975. Part 9 Concluding discussion on productivity of Japanede inland water communities: Running water communities. p. 410–416. In Mori and Yamamoto (ed.), JIBP SYNTHESIS, Vol. 10. 436 p. Univ. Tokyo Press.

久保達郎 1976. サクラマス幼魚の河川生活期における移動習性. 生理生態, **17**, 411–417.

久保達郎 1977. 杉の子およびサケマス類の陸封について．淡水魚，**3**：100–107.

Kulikova 1964. Electrophoretic investigation of blood serum proteins in the "large" and "small" Black Sea horsemachkerel. Trudy Azchero NIRO, **22** (Russian) (Shul'man, 1972 による).

黒田嘉一郎 1941. 血液水分量より観た動物の環境に対する適応．日本学協報告，**16**：109–115.

黒田嘉一郎・李　基寧 1941. 魚類血液水分量の生物学的意義．植物及び動物，**9**：781–794.

Lysaya (ルイサヤ), N. M. 1951. 産卵回遊期間におけるサケマス類の血液成分の変化について．太平洋漁業海洋研．報告，35，ソ連北洋文献集，**35** (竹村浩吉訳).

Menzies, W. J. M. 1925. The Salmon, Its Life Story. 211 p. W. Blackwood and Sons, Edinburgh and London.

Mills, D. 1971. Salmon and Trout. 351 p. Oliver and Boyd, Edinburgh.

森　五彦・小林茂三郎 1961. 濾紙電気泳動法の実際．356 p. 南江堂，東京.

三原健夫・佐野誠三 1953. 重要資源の維持涵養対策，(2) サケマス．北海道の水産．臨時北海道水産振興対策審議会，1953 年 3 月；17–45.

西野一彦 1967. 産卵遡上さけ (*Oncorhynchus keta*) の血液性状について，II. さけますふ化場研究報告，(**21**)：35–47.

西田秀夫 1953. ヤマベとギンケヤマベの鰓上皮の細胞組織学的比較．孵化場試験報告，8 (1・2)：33–38.

西山恒夫 1977. 海洋生活終期のブリストル湾系ベニサケ個体群の食物エネルギー要求量の推算．北大水産，北洋研業績集：特別号，289–320.

大野磯吉 1933. 北海道産サクラマスの生活史．鮭鱒彙報，**5** (2)：15–26；**5** (3)：13–25.

大島正満 1957. 桜鱒と琵琶鱒の研究．79 p. 楡書房，札幌.

長内　稔・大塚三津男 1967. サクラマスの生態に関する研究，I. 水孵研究報告，(**22**)：17–32.

長内　稔・大塚三津男 1969. サクラマスの生態に関する研究，II. 水孵研究報告，(**24**)：45–53.

Parry, G. 1960. The development of salinity tolerance in the salmon, *Salmo salar* (L.) and some related species. J. Exp. Biol., **37**：425–434.

Parry, G. 1961. Osmotic and isnic changes in blood and muscle of migrating salmonids. J. Exp. Biol., **38**：411–427.

Pravdin (プラウディン), I. F. 1949. ソ連の有用魚類—シーマ *Oncorhynchus masu* Brevoort. 全連邦海洋漁業研究所，ソ連北洋文献集，No. **45** (崎浦治之訳).

佐野誠三 1950. さくらますの生活．魚と卵，**2** (1950 年 2 月号)：15–22.

佐野誠三・小林哲夫 1953. さけ稚魚の生態調査 (2)．さけますふ化場研究報告，8 (1・2)：71–79.

佐野誠三・尾崎豈志 1969. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の生態研究 (人工飼育および標識放流)．さけますふ化場研究報告，(**23**)：1–8.

佐野徳夫 1963. 養殖魚の血液性状．日水会誌，**29**：1113–1118.

斎藤　要 1957. 魚類血液の生化学的研究–X．日水会誌，**22**：768–772.

Scholander, P. F., Van Dam, L., Kanwisher, J. W., Hammel, H. T. and Gordon, M. S. 1957. Supercooling and osmoregulation in Arctic fish. J. Comp. Physiol., **49**：5–24.

Semko (セムコ), R. S. 1956. 西カム産シュマ (*Oncorhynchus masu*) についての新資料．魚類学雑誌，**35** (7)．ソ連北洋文献集，No. 3 (崎浦治之訳).

Shul'man, G. E. 1972. Life Cycles of Fish. (Trans. from Russian) 258 p. John, Wiley and Sons, New York and Toronto.

Smironov (スミルノフ), A. I. 1962. シーマ *Oncorhynchus masu* の繁殖の生態．科学アカデミー報告，ソ連北洋文献集，No. 64 (鈴木敬一訳).

Swift, D. R. 1961. The effect of temperature and oxygen on the growth rate of the Windermere char *Salvelinus alpinus willughbii*). Comp. Biochem. Physiol., **12**：179–183.

田中昌一 1963. さくらますに関する生物学的知見．北太平洋漁業国際委研究報告，**16**：67–111.

内田清一郎・平野哲也 1968. 副腎皮質．ホルモンと臨床，**16**：83–95.

内田浦一郎・神谷美江・白井延子・水平敏知 1973. 硬骨魚類のえらの塩類排出機構．細胞生物学シンポジゥム，**24**：133–140.

内田清一郎 1973. 海洋動物生理．218 p，東大出版会，東京.

宇藤　均 1974. サクラマス *Oncorhynchus masou* Breboort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究 1. 北大水彙報，**26**：321–326.

Vanston, W. E. and Chung-Wai Ho. F. 1961. Plasma proteins of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, as separated by zone electrophoresis. J. Fish. Res. Bd. Can., **18**: 393–399.

Vanston, W. E. and Markert, J. R. 1968. Some morphological and biochemical changes in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during parr smolt transformation. J. Fish. Res. Bd. Can., **25**: 2403–2418.

山下秀夫 1967. カサゴの血液学的研究，1. 日水会誌，**33**：81–90.

山下秀夫 1968. カサゴの血液学的研究，IV. 日水会誌，**34**：1066–1071.

Yoshiyasu, K. 1973. Starch-gel electrophoresis of freshwater salmonid fishes in northeast Japan. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., **39**: 449–459.

付　　表

App. 1 Some characteristics of blood of north-ward migrating smolts in coastal waters

Blood characteristic \ Date and locality	1960 May 10 Hakodate	1956 May 15 Hakodate	1958 May 20 Hakodate	1957 May 25 Hakodate	1966 May 27 Kamiiso
Freezing point (Δ–°C)	0.78	0.79	0.84	0.76	0.72
Chloride content (Cl^- mg/dl)	330	465	570	460	400
Density (sp. gr.)		1.0618 1.0523 1.0506 1.0504	1.0476 1.0472 1.0490 1.0483 1.0526	1.0463 1.0425 1.0509 1.0524 1.0454 1.0484	1.0451
Water content (%)		82.5 83.2 84.2 84.7	85.0 83.7 84.5 85.6	86.2 88.0 83.5	
Rest N content (mg/dl)					75
Amino acid N content (mg/dl)		32	28	28	
Total N content (mg/dl)		2110	1930	2300	
Serum N content (mg/dl)	650		540		460
Serum albumin N content (mg/dl)	265		240		
Total P content (mg/dl)		74	130		
Serum P content (mg/dl)	77		50		47
Total lipid P content (mg/dl)		36	30	33	
Serum lipid P content (mg/dl)					37
Serum inorganic P content (mg/dl)					20

App. 1 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1957 June 10 Muroran	1965 June 8 Kushiro	1965 June 21 Kushiro	1963 June 25 Kushiro	1963 June 25 Kushiro
Freezing point (⊿-°C)	0.73	0.71	0.70	0.77	0.73
Chloride content (Cl^- mg/dl)	390	410	395	470	450
Density (sp. gr.)	1.0487 1.0487 1.0467 1.0458	1.0389	1.0422	1.0434	1.0429
Water content (%)	83.7 83.3 84.6				83.5
Rest N content (mg/dl)		90	120	96	93
Amino acid N content (mg/dl)	28				
Total N content (mg/dl)	2380				1720
Serum N content (mg/dl)		545			535
Serum P content (mg/dl)					95
Serum inorganic P content (mg/dl)					19

App. 2 Some characteristics of blood of "Kuchiguro"

Blood characteristic \ Date and locality	1957 Oct. 25 Muroran	1961 Noy. 3 Utoro	1964 Nov. 12 Ωtoro	1964 Dec. 27 Yoshioka	1965 Jan. 21 Yoshioka
Freezing point (⊿-°C)	0.68	0.67 0.64	0.69 0.67	0.68 0.65	0.67
Chloride content (Cl^- mg/dl)	425	390 370	380 375	375 405	395
Density (sp. gr.)	1.0412 1.0440 1.0424	1.0484	1.0442 1.0539	1.0475 1.0488	1.0489
Water content (%)	83.0 85.3 82.9		85.8 83.0		
Total N content (mg/dl)	1765		1600 1750	1800 1800	2400
Serum N content (mg/dl)		690 690	550	490 490	500
Serum albumin N content (mg/dl)		320 345			
Total P content (mg/dl)				165 120	175
Serum P content (mg/dl)		97 95	70 85	60 70	60
Total lipid P content (mg/dl)	17		24 26	29 24	30
Serum lipid P content (mg/dl)			35 37	50 50	38
Serum inorganic P content (mg/dl)		17 18	24 26	20 20	24

App. 3 Some characteristics of blood of "Kan-masu"

Blood characteristic \ Date and locality	1964 Jan. 29 Muroran	1960 Jan. 31 Fukushima	1959 Feb. 2 Furube	1960 Feb. 4 Fukushima	1956 Feb. 11 Todohokke
Freezing point (Δ-°C)	0.67 0.70	0.72	0.66 0.69	0.80 0.73 0.69 0.70	0.80
Chloride content (Cl^- mg/dl)	340	435	430 408	459 459 484	483
Density (sp. gr.)	1.0483 1.0495		1.0502 1.0490		1.0540
Water content (%)	82.2 83.1		84.0 84.2		
Amlno acid N content (mg/dl)			31 29		
Total N content (mg/dl)			1690 1790		2170
Serum N content (mg/dl)			720 790	530	
Serum albumin N content (mg/dl)			420 445		
Total P content (mg/dl)			185 175	296	
Serum P content (mg/dl)			93 92		
Total lipid P content (mg/dl)			47 65	37	58

App. 3 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1957 Feb. 23 Nezaki	1960 Feb. 25 Kinaoshi	1961 Feb. 27 Fukushima	1965 March 23 Todohokke	1960 March 26 Fukushima
Freezing point (Δ-°C)	0.66	0.69 0.68	0.68	0.71 0.71	0.70
Chloride content (Cl^- mg/dl)	403	402 442	390	350 390	400
Density (sp. gr.)	1.0446	1.0518 1.0430	1.0518		
Water content (%)	85.5	85.6 85.2	81.1		
Amino acid N content (mg/dl)	28				
Total N content (mg/dl)	2130	1710 1400	2340	2300 2000	
Serum N content (mg/dl)		505	690	720 690	
Serum albumin N content (mg/dl)		315	340		465
Total P content (mg/dl)				150 140	140
Serum P content (mg/dl)				78 75	101
Total lipid P content (mg/dl)	38	34 34		33 30	
Serum lipid P content (mg/dl)				51	
Serum inorganic P content (mg/dl)				19 19	

App. 4 Some characteristics of blood of early "Haru-masu"

Blood characteristic \ Date and locality	1956 March 29 Nezaki	1965 Apr. 6 Tsuruga	1957 Apr. 13 Hakodate	1957 Apr. 23 Hakodate	1958 Apr. 25 Hakodate
Freezing point (⊿-°C)	0.75	0.73	0.73	0.75	0.71
Chloride content (Cl^- mg/dl)	370	390	390	400	395
Density (sp. gr.)	1.0504	1.0543	1.0520		1.0500
Water content (%)	81.0		81.8		83.8
Amino acid N content (mg/dl)	37		36	37	30
Total N content (mg/dl)	2220	2360		3925	2400
Serum N content (mg/dl)		880			730
Serum albumin N content (mg/dl)					370
Total P content (mg/dl)		170			72
Serum P content (mg/dl)		80			
Total lipid P content (mg/dl)	40	42		100	38
Serum lipid P content (mg/dl)		53			
Serum inorganic P content (mg/dl)		17			

App. 4 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1958 May 5 Kotaniishi	1960 May 10 Hakodate	1956 May 15 Hakodate	1956 May 15 Hakodate
Freezing point (⊿-°C)	0.86	0.74	0.75	0.73
Chloride content (Cl^- mg/dl)	480		380	400
Density (sp. gr.)	1.0572		1.0579	1.0524
Water content (%)			82.7	82.5
Amino acid N content (mg/dl)	33		33	35
Total N content (mg/dl)	2500		2530	2540
Serum N content (mg/dl)	660	1110		
Serum albumin N content (mg/dl)	370			
Total P content (mg/dl)	100			
Serum P content (mg/dl)		125		
Total lipid P content (mg/dl)	48			77

App. 5 Some characteristics of blood of advanced "Haru-masu"

Blood characteristic \ Date and locality	1959 May 23 Hakodate	1957 May 25 Hakodate	1959 May 27 Hakodate	1966 May 27 Kamiiso	1962 May 28 Kamiiso
Freezing point (Δ-°C)	0.95	0.75	0.78	0.76	1.05
Chloride content (Cl^- mg/dl)		413	448	400	380
Density (sp. gr.)		1.0557	1.0516	1.0514	
Water content (%)		80.2	84.0		
Rest N content (mg/dl)			81		
Amino acid N content (mg/dl)		32			
Total N content (mg/dl)	2120	2800	2550		1999
Serum N content (mg/dl)	690		860		660
Serum albumin N content (mg/dl)	410		510		605
Total P content mg/dl)				126	130
Serum P content (mg/dl)	77		94		77
Total lipid P content (mg/dl)	43	43	60	56	
Serum lipid P content (mg/dl)				87	83
Serum inoranic P content (mg/dl)				27	20

App. 5 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1962 May 28 Kamiiso	1958 May 30 Ishikari	1958 May 30 Ishikari	1965 June 6 Mokoto	1965 June 3 Mokoto L.
Freezing point (Δ-°C)	0.83	0.71	0.83	0.71	0.69
Chloride content (Cl^- mg/dl)	375	388	396	440	370
Density (sp. gr.)		1.0552	1.0554	1.0431	1.0526
Water content (%)		80.2	80.2	85.8	80.2
Rest N content (mg/dl)			90		
Total N content (mg/dl)	2570	2400			
Serum N content (mg/dl)	800	975	975	690	820
Serum albumin N content (mg/dl)	590	495	585		
Total P content (mg/dl)	145				
Serum P content (mg/dl)	64				
Total lipid P content (mg/dl)				44	
Serum lipid P content (mg/dl)		63		55	70
Serum inorganic P content (mg/dl)	20			16	33

App. 5 –Continued

Date and locality / Blood characteristic	1959 June 4 Ishikari	1959 June 4 Ishikari	1961 June 6 Iwaobetsu	1961 June 6 Iwaobetsu	1957 June 8 Ishikari
Freezing point (⊿–°C)	0.70		0.68	0.68	0.75
Chloride content (Cl^- mg/dl)	367	390	369	364	376
Density (sp. gr.)	1.0563	1.0560	1.0509	1.0461	1.0508
Water content (%)	79.4	79.9			80.3
Rest N content (mg/dl)	85				
Amino acid N content (mg/dl)					29.1
Total N content (mg/dl)	3190	2920	3200		2550
Serum N content (mg/dl)	1470	990	1140	770	
Serum albumin N content (mg/dl)	710	760			
Total P content (mg/dl)	210		230		
Serum P content (mg/dl)			122	96	
Total lipid P content (mg/dl)	84	60	47	47	50
Serum inorganic P content (mg/dl)			23	31	

App. 6 Some characteristics of blood of ascending adults in the lower reaches

Date and locality / Blood characteristic	1951 June 6 Nishibetsu R.	1952 June 18 Tokoro R.	1963 June 23 Shari R.	1959 June 24 Shari R.
Freezing point (⊿–°C)	0.85	0.75	0.74 0.73	0.73 0.73
Chloride content (Cl^- mg/dl)	430	540	370 335	375 395
Density (sp. gr.)			1.0583	1.0561 1.0583
Water content (%)			76.0 80.0	78.5 79.0
Rest N content (mg/dl)	75	74		
Amino acid N content (mg/dl)	27	60		
Total N content (mg/dl)	2100		3410 3410	3370 2690
Serum N content (mg/dl)	560	1790	1165 850	1150
Serum albumin N content (mg/dl)		1560	445 280	715
Serum P content (mg/dl)			154 89	150
Total lipid P content (mg/dl)			75 40	
Serum lipid P content (mg/dl)			135 65	
Serum inorganic P content (mg/dl)			19 15	

App. 7 Some characteristics of blood of ascending adults in the middle reaches

Blood characteristic \ Date and locality	1967 July 7 Chihase R.	1962 July 13 Shari R.	1964 July 17 Chihase R.	1957 July 25 Tokoro R.
Freezing point (Δ-°C)	0.74	0.66 0.61	0.68	0.65 0.68
Chloride content (Cl^- mg/dl)	355	330 310	305	330 335
Density (sp. gr.)	1.0614			1.0562 1.0554
Water content (%)				80.7 81.9
Total N content (mg/dl)		3090 2640		3140 2980
Serum N content (mg/dl)		1245 930		
Total P content (mg/dl)		154		
Serum P cnotent (mg/dl)		110 82		
Total lipid P content (mg/dl)		35 40		50
Serum lipid P content (mg/dl)		65 65		
Serum inorganic N content (mg/dl)		28 28		

App. 8 Some characteristics of blood of ascending adults in the upper reaches

Blood characteristic \ Date and locality	1965 Aug. 10 Chihase R.	1965 Aug. 10 Chihase R.	1960 Aug. 15 Iwaobetsu R.	1959 Aug. 21 Tokoro R.	1959 Aug. 21 Tokoro R.
Freezing point (Δ-°C)	0.68	0.67	0.65	0.69	0.68
Chloride content (Cl^- mg/dl)	355	355	320	435	415
Density (sp. gr.)	1.0552	1.0477	1.0550 1.0550	1.0439	1.0435
Water content (%)			80.6 80.6	85.0	85.2
Total N content (mg/dl)	2900	2500			
Serum N content (mg/dl)			640	630	520
Serum albumin N content (mg/dl)			430	365	370
Total P content (mg/dl)	175	145			
Serum P content (mg/dl)			72		
Total lipid P content (mg/dl)	33	30			
Serum lipid P content (mg/dl)	62	42			
Serum inorganic N content (mg/dl)	20	23			

App. 9 Some characteristics of blood of spawning adults

Blood characteristic \ Date and locality	1963 Sept. 20 Shiribetsu R.	1964 Sept. 22 Shiribetsu R.	1965 Sept. 23 Ken-ichi R.	1961 Sept. 26 Shiribetsu R.	1965 Sept. 28 Chihase R.
Freezing point (⊿-°C)	0.69	0.64	0.66	0.61 0.62	0.62
Chloride content (Cl^- mg/dl)	400	330	355	360 385	335
Density (sp. gr.)	1.0550		1.0493		1.0557
Water content (%)	81.0	82.2		80.2 81.2	
Serum N content (mg/dl)				900 860	
Serum albumin N content (mg/dl)				200 155	
Serum P content (mg/dl)				62 67	
Total lipid P content (mg/dl)	29		33	26 29	30
Serum lipid P content (mg/dl)	45				
Serum inorganic P content (mg/dl)	17	21	20	20 17	20

App. 9 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1967 Sept. 29 Shiribetsu R.	1962 Oct. 1 Shiribetsu R.	1952 Oct. 8 Shiribetsu R.	1958 Oct. 10 Chitose R.	1956 Oct. 15 Shiribetsu R.
Freezing poiot (⊿-°C)	0.64 0.64		0.66	0.64	0.62
Chloride content (Cl^- mg/dl)	380 340		366	310	410
Density (sp. gr.)			1.0510	1.0565	1.0330
Water content (%)			84.0	80.5	91.7
Rest N content (mg/dl)			61		
Amino acid N content (mg/dl)			19	25	22
Total N content (mg/dl)			1940		1360
Serum N content (mg/dl)		560	390	630	
Serum albumin N content (mg/dl)				430	
Total P content (mg/dl)					90
Serum P content (mg/dl)		64			
Serum inorganic P content (mg/dl)		21			

App. 9 –Continued

Blood characteristic \ Date and locality	1957 Oct. 15 Chitose R.	1957 Oct. 15 Chitose R.	1959 Oct. 20 Chitose R.	1961 Oct. 26 Chitose R.	1969 Oct. 30 Shiodomari R.
Freezing point (Δ–°C)	0. 67	0. 64	0. 64	0. 61	
Chloride content (Cl^- mg/dl)	380	380	370		
Density (sp. gr.)	1. 0530	1. 0490	1. 0541		
Water content (%)	81. 0	82. 4	82. 0	88. 0	
Total N content (mg/dl)	2495	3120	610		
Serum N content (mg/dl)				370	
Serum albumin N content (mg/dl)				235	
Total P content (mg/dl)					
Serum P content (mg/dl)			60	76	44
Serum lipid P content (mg/dl)					24
Serum inorganic P content (mg/dl)				16	30

魚類学雑誌 別冊

28巻2号：193-196, figs. 1-2, 1981年8月15日

九州北部におけるサケの捕獲例

木村清朗

Records of the Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*, from Northern Kyushu

Seirô Kimura

Japanese Journal of Ichthyology
Vol. 28, No. 2 1981

魚類学雑誌
28巻2号 1981年

九州北部におけるサケの捕獲例

木村清朗

Records of the Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*, from Northern Kyushu

Seirô Kimura

(Received January 19, 1981)

Three males and 3 females of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), were collected from shore waters and streams in Fukuoka and Saga Prefectures in northern Kyushu. Their photographs, measurements, counts, dates of capture and localities are shown in this paper. All of the present specimens had attained maturity; especially the females caught in the Tamashima and Onga Rivers had eggs fully matured. In the basins of these rivers, it is said that almost every year a very small run of the chums had been observed in the Tamashima River before the 1950's and also in the Onga River before the 1920's. The Tamashima River, flowing through the northern territory of Saga Prefecture, is at present the southwesternmost record of the return of the chum salmon in Japan.

(Laboratory of Fisheries Environmental Science, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka 812, Japan)

サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)は，日本海側において，一般に山口県まで分布するとされているが，九州北部にも少数ながら来遊し（吉田・伊藤，1957; 大島，1957; 内田，1960; 市川，1977; 待鳥，1978, 国分，1978），かつては福岡県の遠賀川に遡上していたといわれる(中島，1976)．しかし，九州で獲れたサケの標本を示した報告は内田（1960）以外にはないので，筆者が確認した捕獲例をここに記録しておく．

1. 全長 52.7 cm，標準体長 44.1 cm，体重 1.09 kg の成熟した雄 (Figs. 1, 2A; Table 1, No. 1)：この標本は昭和 55 年 10 月 28 日早朝，北九州市小倉北区馬島の菅義雄氏らが小型定置網によって 1 尾のみ漁獲，北九州市魚市場の松宮房光氏を通じて九州大学に寄贈されたものである．体が小さく，体高もやや低い．体側には暗色の雲状紋がみられ，河川遡上直前の外観を呈する．精巣は発達し，左右合せて 51.4 g になっている．消化管は萎縮して空虚であった．

2. 全長 77.7 cm，標準体長 66.5 cm，体重 4.17 kg の成熟した雄(Figs. 1, 2B; Table 1, No. 2)：この標本は昭和 55 年 10 月 3 日早朝，北九州市若松区脇田の亀津征久氏が，(株)電源開発若松火力発電所沖 200 m に設置した小型定置網により，1 尾漁獲したものである．二次性徴が発達し始め，両顎先端の歯は少し大きくなり，上顎はやや前方に延びて曲りかけている．体側には雲状紋がみられ，河川遡上直前の外観を呈する．精巣は発達し，左右合せて 115.9 g．消化管は萎縮して空虚であった．

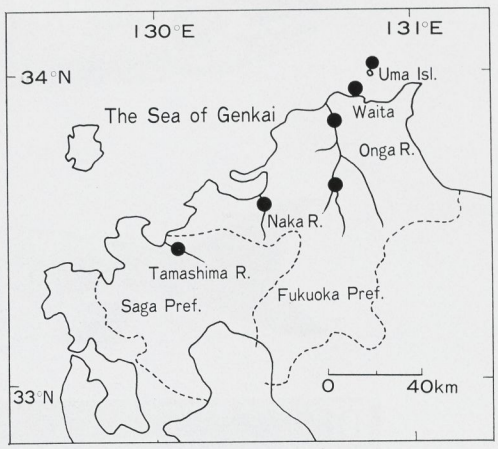


Fig. 1. Map of northern Kyushu. Solid circle indicates the locality from where the chum salmon were taken.

3. 全長 75.3 cm，標準体長 64.1 cm，体重 5.25 kg の成熟した雌 (Figs. 1, 2C; Table 1, No. 3)：この標本は昭和 53 年 12 月 13 日，福岡県遠賀郡水巻町の遠賀川の伊佐座堰下に合流する曲川で，同町在住の千々岩敏之，山川昇両氏が投網によって採捕したものである．遠賀川の上流にある嘉穂郡嘉穂町上大隈の鮭神社に魚体を供えた後，氏子代表の大里司氏の御厚意により九州大学に寄贈された．二枚におろして塩蔵されていたため，内臓と鰓はなくなっていた．卵粒は互いに分離し，サーモンピンクを呈して完熟の状態であった．

4. 全長 77.3 cm，標準体長 66.3 cm，体重 4.15 kg の成熟した雄 (Fig. 1; Table 1, No. 4)：この標本は昭和 32 年 10 月 19 日昼頃，福岡市博多区美野島地先を流れる那珂川の浅瀬で，同市下月隈在住の宮本国弘氏が捕獲したもの．このサケの写真はすでに内田(1960)が公表している．体は銀白色で，淡い雲状紋が体側に

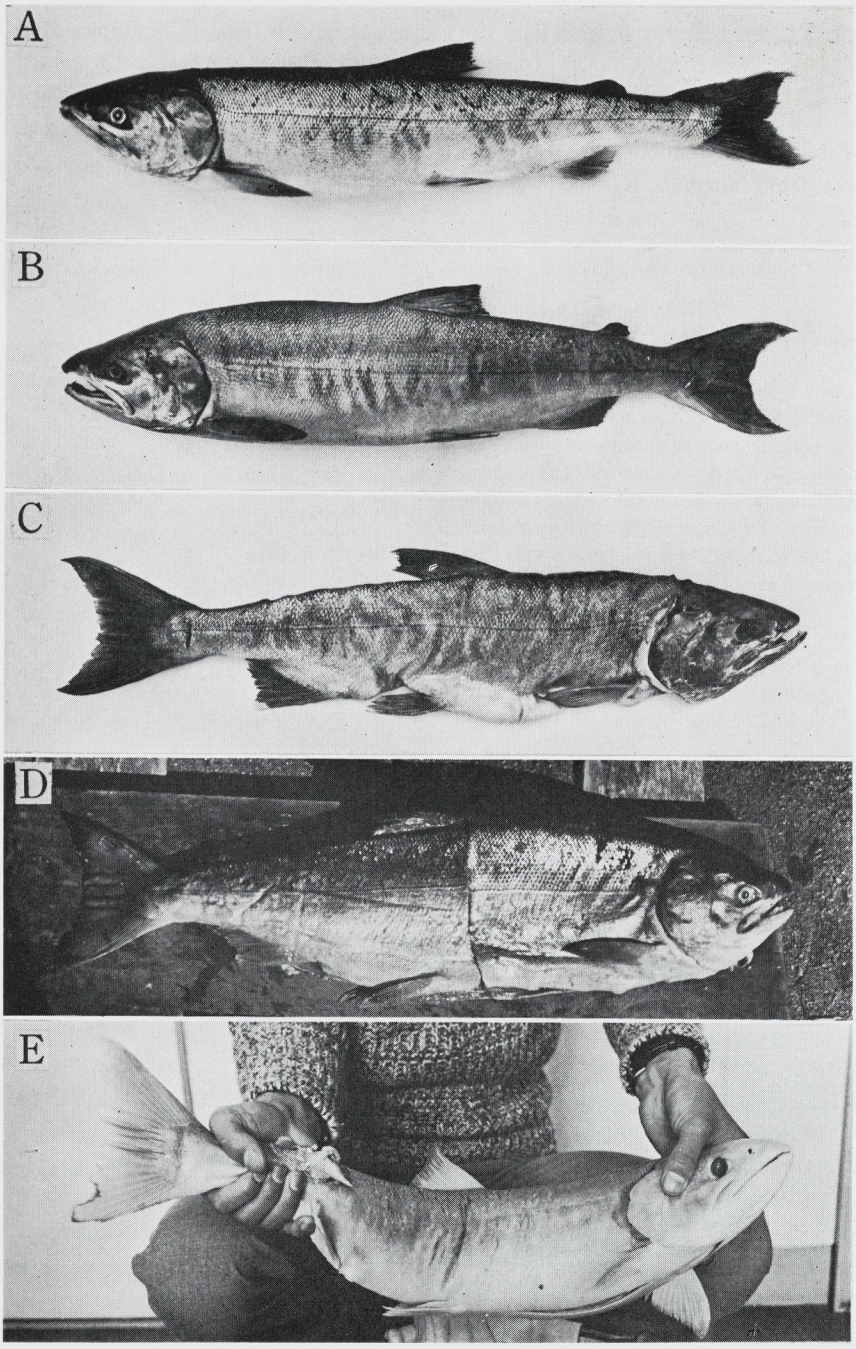


Fig. 2. Chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from northern Kyushu. A: Mature male, 527 mm in total length (TL). B: Mature male, 777 mm TL. C: Mature female salted, 753 mm TL. D: Mature female salted, 727 mm TL. E: Mature female, 617 mm TL.

Table 1. Measurements and counts of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), caught in northern Kyushu. All measurements are shown in mm.

Specimen number	1	2	3	4	5	6
Total length	527	777	753	773	727	617
Standard length	441	665	641	663	627	535
Body depth	94	156	149	158	—	125
Head length	120	181	174	177	152	134
Snout length	41	67	57	64	52	42
Length of upper jaw	68	104	98	106	—	72
Postorbital length of head	65	89	90	91	—	72
Interorbital space	44	64	—	63	—	42
Eye diameter	18	28	29	29	—	21
Depth of caudal peduncle	32	48	46	48	—	40
Height of dorsal fin	66	94	97	86	—	70
Height of anal fin	45	68	80	61	—	53
Dorsal fin rays	11	13	10	11	—	10
Anal fin rays	14	15	14	14	—	15
Scales on one row above lateral line	137	146	142	145	—	131
Scales above and below lateral line (above-below)	26–23	24–23	24–21	22–21	—	—
Gill rakers on first arch	8+13=21	9+14=23	—	8+14=22	—	8+14=22
Branchiostegal rays (left-right)	13–11	14–13	—	14–13	—	13–13
Pyloric caeca	162	154	—	—	—	—
Vertebrae	37+28=65	38+29=67	38+27=65	—	—	—
Body weight	1,086 g	4,170 g	5,250 g	4,150 g	—	2,230 g
Sexuality	♂	♂	♀	♂	♀	♀
Locality	Uma Isl., Kitakyushu-shi, Fukuoka Pref. (33°58′N, 130°52′E)	Waita Beech, Kitakyushu-shi, Fukuoka Pref. (33°56′N, 130°44′E)	Onga River, Isaza, Mizumaki-cho, Fukuoka Pref. (33°50′N, 130°42′E)	Naka River, Minoshima, Fukuoka-shi (33°35′N, 130°25′E)	Tamashima River, Yanaba, Hamatama-cho, Saga Pref. (33°26′N, 130°05′E)	Honami River (Onga River system), Tokuzen-cho, Iizuka-shi, Fukuoka Pref. (33°38′N, 130°42′E)
Date	Oct. 28, 1980	Oct. 3, 1980	Dec. 13, 1978	Oct. 19, 1957	Oct. 19, 1957	Nov. 3, 1926

認められる．両顎先端の歯は少し大きくなり，精巣もよく発達している．

5. 全長 72.7 cm，標準体長 62.7 cm の成熟した雌 (Figs. 1, 2D; Table 1, No. 5)：このサケは昭和 32 年 10 月 19 日，佐賀県東松浦郡浜玉町五反田字築場の玉島川で，同町在住の重潔氏がタモ網によって採捕したものである．10 月 22 日に筆者がこのサケを確認した際，魚体はすでに二枚におろされ，塩蔵品になっていたので，保存標本にはしなかった．やや体高が高く，体側は一様に銀白色．卵粒は互いに分離して，完熟の状態であった．22日の現場水温は 13.5°C．

6. 全長 61.7 cm，標準体長 53.5 cm，体重 2.23 kg の成熟した雌 (Figs. 1, 2E; Table 1, No. 6)：この標本は大正 15 年 11 月 3 日，福岡県飯塚市西徳前の遠賀川支流，穂波川で獲れ，飯塚小学校に保管されている．九州歯科技工専門学校の田中正太校長によれば，当時小学 4 年の同氏らが向町橋(現在の徳前大橋)下の浅瀬でサケをみつけ，附近の人が手摑みにしたといわれる．標本の尾柄部には，その際に受けた空気銃弾による傷が認められる．腹腔内の卵はほぼ完熟の状態に達している．

木村 (1954) は古代九州にサケが来ていたと推定して

いるが，上記の捕獲例から，現代においてもこの魚は九州北部に達することが明らかになった．中島(1976)は昭和10年頃までは例年，サケが遠賀川に遡っていたと述べ，産卵行動に由来すると思われる伝承なども紹介している．

次に，玉島川漁業協同組合の小柳徳松組合長および重氏ほかによると，昭和30年代始めまでは，毎年10月中下旬に少数のサケがこの川に遡上し，礫底の浅瀬で産卵していたといわれる．さらに，筆者は昭和30年秋にこの川で獲れたサケの鱗を佐賀県内水面漁場管理委員の松尾痩竿氏より頂き，種類を同定をしたこともある．しかし，玉島川以西では今のところ捕獲の確証がないので，この川あたりが一応サケ来遊の限界と考えられる．この玉島川は，吉田・伊藤(1957)がサケの南限と認めた福岡県前原町の泉川より，少し西南に位置している．

御指導をうけた九州大学の内田恵太郎名誉教授，指導と原稿の校閲をたまわった同大学農学部の塚原博教授，および標本の計測と撮影を許された飯塚小学校の津田順一校長に深謝する．

引　用　文　献

市川健夫．1977．日本のサケ，その文化誌と漁．NHKブックス，日本放送出版協会，東京，242 pp., 24 figs.

木村圭一．1954．アイヌ地名から見た古代日本の鮭の分布．東北地理，6(3)：1～8，1 fig.

国分直一．1978．海上の道-海流・季節・風・動物をめぐって-．国分直一編：論集海上の道．日本古代文化叢書，大和書房，東京，pp. 6～40，11 figs.

待鳥精治．1978．本州日本海沿岸地方のシロザケ増殖と水温問題．さけとます，20(33)：6～23.

中島忠雄．1976．遠賀川流域における鮭神信仰．西日本文化，123：10～13.

大島正満．1957．桜鱒と琵琶鱒．楡書房，札幌，xii＋79 pp., 41 figs., 1 pl.

内田恵太郎．1960．サケの生活史．自然，15(11)：8～9, 24 figs.

吉田　裕・伊藤健生．1957．日本海の魚類相．農林省水産講習所研究報告，6(2)：113～122.

(812　福岡市東区箱崎6-10-1　九州大学農学部水産増殖環境学講座)

Chum Salmon from Northern Kyushu

S. Kimura,
Department of Fisheries,
Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-04,
Hakozaki, Fukuoka-shi,
812 J A P A N

PRINTED MATTER

AIR MAIL

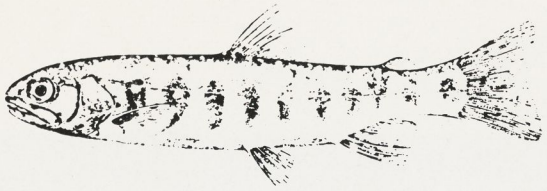
Dr. R. J. Behnke,
Department of Fisheries and Wildlife Biology,
Colorado State University, Fort Collins,
Colorado 80523, U. S. A.

PAR AVION
航空郵便

PRINTED MATTER

AIR MAIL

[1981]



南限地帯のイワナ

The Southernmost Charrs of the World

安江安宣

岡山大学名誉教授·農学博士

Prof. Emeritus, Dr. Y. Yasue, Okayama University

I　サケ・マス類の生態地理

II　南限附近のイワナたち

III　本州のイワナの南限

IV　紀伊半島のイワナ

V　キリクチの研究

VI　中国地方のゴギについて

別冊「フィシング」イワナ・ヤマメ，59～66頁抜刷

昭和56年5月20日発行

Reprinted from The "Fishing" Special,
Iwana·Yamame (Charrs and Trout), pp. 59-66.

May, 1981. Tokyo

I サケ・マス類の生態地理

伯耆大山、大休峠のブナ天然林

われわれが生をうけている地球という惑星は太陽エネルギーの恩恵をうけ、南北両半球とも赤道をはさんで、寒帯、温帯、熱帯の三気候区に分かれる。それぞれ特有の動植物が繁茂して独特の景観をつくっていることはいうまでもない。この生物相のちがいは気候にもとずくばかりでなく、オーストラリアの有袋類のように地質年代、地理的隔離、大陸移動説などの要因も加わり、特に温帯では洪積世に起こった氷河期の影響を強く受けており、両者相俟ってこの地球は今日みるような華麗多端な衣裳をまとっているわけである。

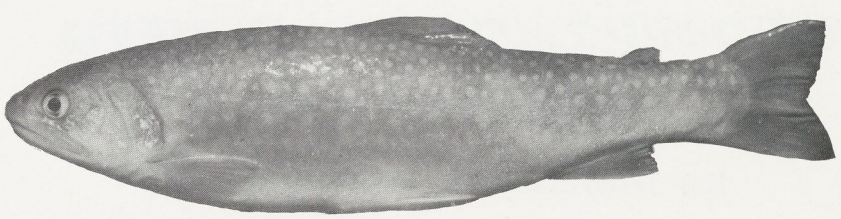
さてわが国の渓流魚の主体を占める淡水魚にはウグイ、アブラハヤなどコイ科のものもいるが、ヤマメ、アマゴ、イワナ、など分類学上ではサケ科にぞくするものが多い。

東亜特産のアユはその特異性から、一科一属一種の独立国家となっているが、もとはれっきとしたサケ科の魚であった。

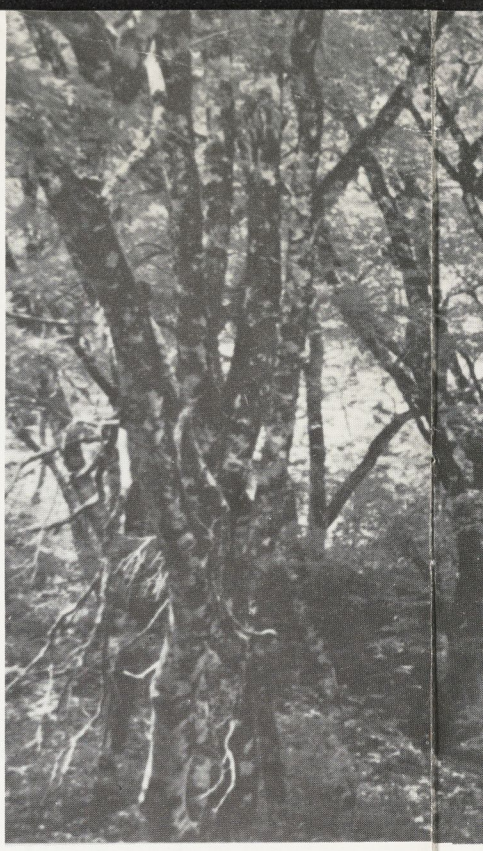
サケ科魚類は本来北半球の寒帯から温帯北部の海洋にのみ分布しており、いま南半球でみられるマス類はすべて一九世紀になってからの人為的放流である。

イワナ、ヤマメと生息環境の立地条件が似ている北半球起源の随伴生物をあげると日本では、ブナノキ、ヤグルマソウ(ユキノシタ科)、カワシンジュガイ、川虫ではヒラタカゲロウがある。ヨーロッパではニレの木をあげる学者もいる。南半球ではブナにかわって、常緑広葉樹のナンキョクブナ(ミナミブナ)の森林が山々の中腹をしめ、この地帯では北半球から移殖したマス類がよく育っている。

いままでは巨視的な観点から地球上のサケ・マス類の生息環境の由来を述べたが、ひとつの河川について源流から河口までの流路を考えてみよう。川においてイワナ、ヤマメがすみ分けている事実を名釣り師でもあった文豪幸田露伴の随筆集『潮待ち草』から紹介する。



北陸、石川県手取川(三の宮谷)のイワナ(全長25cm)
Salvelinus leucomaenis f. Pluvius



香魚の居るわたりより猶川上に
至れば、香魚居らざるなりて山鱒
居り、やまめ居るあたりより猶又
川上に至れば、山鱒居らずなりて
嘉魚のみ棲むなり
（ふりがなは筆者）

このことは今日の動物生態学ではすみ分け現象の好例として教科書にも引用されているくらい周知の事実である。しかし明治三九年（一九〇六年）という時点、今日隆盛をきわめている英米の生態学会がまだ発足してもいなかったころ、既に露伴が気づいている点はその自然観照の眼の鋭さにはまったく敬服のほかはない。

II 南限附近のイワナたち

サケ科のなかではイトウ属Huchoとならんで、もっとも原始的形態をのこしているといわれるイワナ属Salvelinusは主として北半球の寒冷な海洋に生育し、産卵期にはサケと同じく沿岸の河川に遡上する。なかには終生降海しないで内陸の河川や湖沼ですごし、陸封型となって特殊な分化をとげているものが多く、イワナ属の分類の困難さのもととなっている。この世界における地理的分布を示すと第1図のように、北極を中心に北緯三四、五度以北の海洋、河川に分布する。図の小黒点は陸封種を意味する。

この分布図から南限のイワナについて探ぐると、北米大陸大西洋沿岸では米国東部アパラチア山脈に広く生息しているカワマスSalvelinus（Baione）fontinalisがもっとも南方種となり、その南限はジョージア州北部（北緯約三四度）とおもわれる。ご承知のようにカワマスはニジマスSalmo（Salmo）gardnerii やブラウントラウトSalmo（Salmo）truttaとともに世界各地へさかんに移殖放流されている。カナダ、ゲルフ大学のマックリモン博士（H·R·MacCrimmon, 1968～1971）はこの三種のマス類の各国における放流先を詳しく追跡調査した結果、カワマスだけは放流受入国での成績が著しく劣ることを報告している。

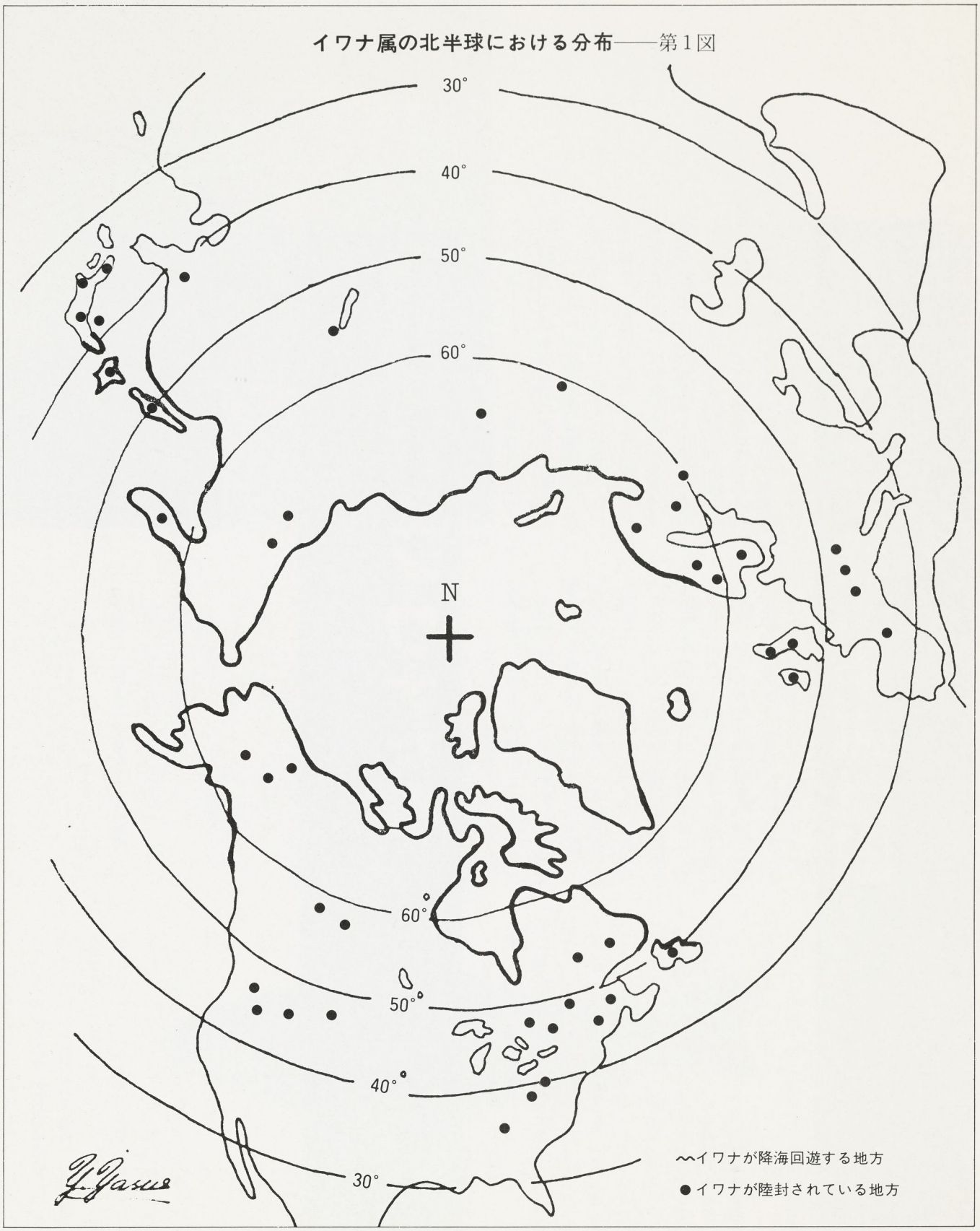
次に北米大陸太平洋沿岸におけるイワナの南限は加州北部カスケード山脈のシヤスタ山（4386m）南麓のマックロード川Mc·Cloud Riverにいる陸封のブルイワナ（bull charr）Salvelinus confluentusで、この川はサンフランシスコ湾に注ぐサクラメント川の上流にあたる。その位置は約西経一二二度、北緯四一度一五分になる。

欧亜大陸の西端を占める欧州ではイワナ属の宗家格といえる北極イワナ（アルプスイワナ）Salvelinus alpinusが北極海から北大西洋の東岸を南下し、イギリス諸島やアルプス山岳地帯が南限となっている。

標高三、〇〇〇メートルを越すピレネー山脈には氷河が懸っている高山もあるが、イワナの天然分布はなく、現在みられるのは放流ものにすぎない。

因みに欧洲大陸の陸封性イワナの分布南限に近いオーストリアの山岳地帯では琵琶湖の小鮎より小さい成魚で一〇センチ前後の体長しかないコビトイワナ（dwarfed charr）が発見されている。それは標高二、二一八メートルの高山湖、デスナー湖に産し、成長がおそく、湖中に発生するユスリ

イワナ属の北半球における分布——第1図



カ幼虫を食餌としているらしい。分類上はコビトイワナは北極イワナに属する。(E.K. Balon & T. Penczak, 1980)

また欧亜大陸の南縁にのぞむインド半島の河川にはサケ科の魚は放流もの以外記録はない。したがって世界の屋根といわれるヒマラヤ山脈の南斜面には土産のイワナ、マス類はおらず、生態的に空白となった山中の渓流には、コイ科の冷水を好むアスラ Schizothorax spp. などが生息する。(M.C.Paint, 1970; 西山, 1976.) ただ西方カラコルム、ヒンズークシ山脈の北斜面では中央アジアのアラル海からアムダリアをへてオキサス川に、ブラウントラウトの一種オキサスマス Salmo trutta oxianus が分布する。またカシミール地方では英領時代にブラウントラウトを一八八九年に放流したものが現在よく繁殖して遊漁の対象となっているのは有名である。最近ではネパールにも移殖された。(MacClinmon & Marshall, 1968)

III 本州のイワナの南限

わが国は太平洋の西北隅に位置し、その沿岸はベーリング海峡やオホーツク海から流出する寒流が親潮となって沿岸を洗っている関係上、サケ、マス等の冷水魚が遠く九州あたりまで南下する。広大な太平洋をはさんで、緯度のうえからみて米国とほぼ同位置なので、イワナ類の南限点は米大陸、東亜のそれが奇しくも共に国土内にもつ点で両国は完全に一致する。

さて日本に産するイワナ類だが、この分類はその変異型の多様性から魚類学者により難事とされ、明治以来内外多数の専門家の報告がなされてきた。要するにわが国のイワナ属魚類 Salvelinus は北海道と本州にかぎり生息し、四国や九州では陸封型はもちろん、北方からの回遊魚もその姿をみない。東北地方から北と日本海にうかぶ佐渡島では降海性のイワナとなる。なお隠岐島には分布しない。日本全体についてのイワナ属に関する地理的分布図は詳細なものが発表されているので、これを参照してもらう(吉安克彦、釣の友、二二一号、昭和四十四年八月及淡水魚増刊、イワナ特集号、昭和五十五年四月)。

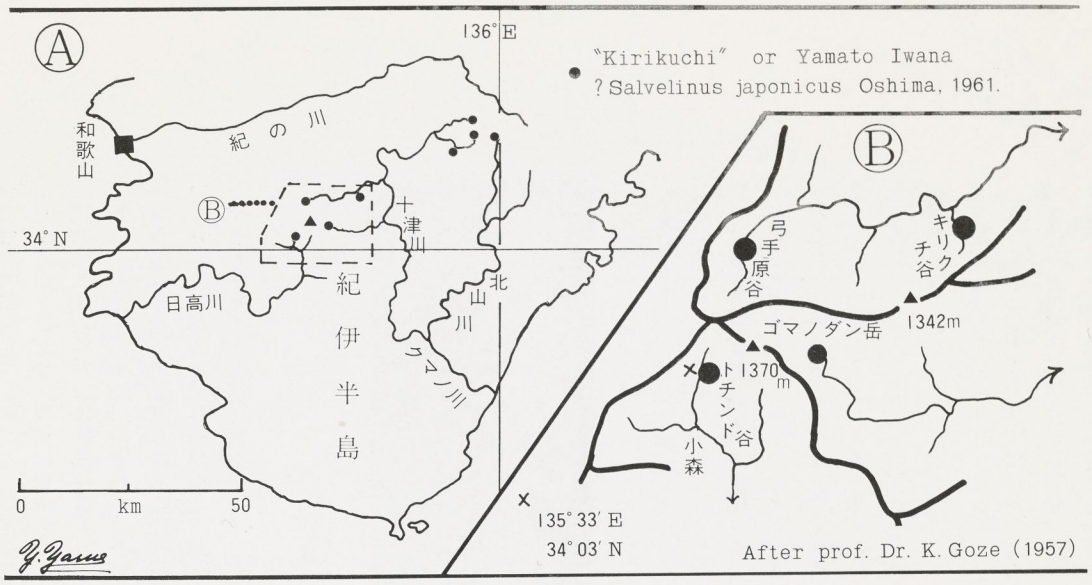
結局日本全体からみると近畿地方以西の山岳地帯を流れる特に紀伊半島と中国地方諸渓流の最奥の源流に、細々と隠遁者のように生息している陸封イワナが、わが国や欧州を含めて欧亜大陸における南限地帯のイワナということになる。

ところで紀伊半島や中国地方にいるイワナを取りあげるにあたり、問題は米国東部アパラチア山脈南端にいるカワマスとの相対的関係だ。カワマスの天然分布をしめす地図はこれまでも数回発表されているが、いずれも世界図的なものばかりで、局地的に適確に生息地点をあらわしたものは筆者には未見、米国東部の地形図から判断するとカワマスの生息地とされる山脈南端はジョージア州の州都アトランタ市より北方で、隣接する北カロライナ州境(カワマスを産す)より南の山岳地域と考えられる。緯度からみると北緯三四度から三五度にあたる。

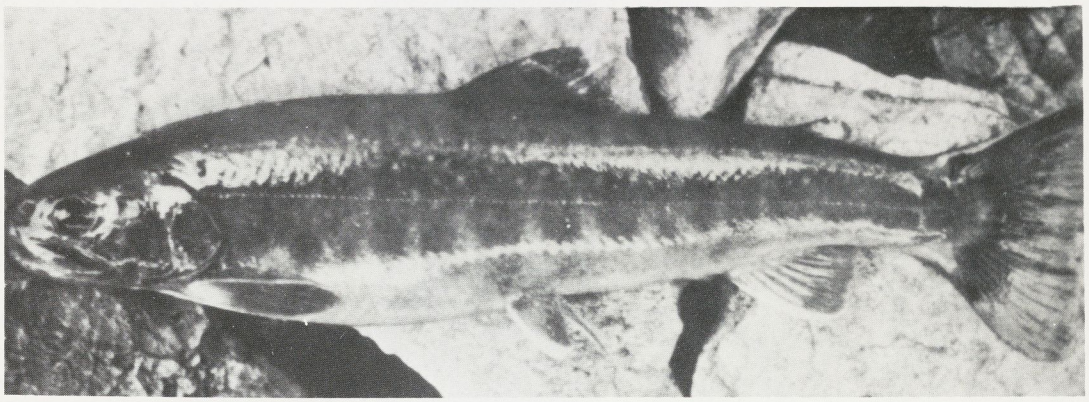
とすれば緯度のうえではわが国のイワナ類の南限地とほぼ同じ位置にあたる。

コロラド州立大学のベンケ博士は陸封性サケ・マス類研究の第一線で活躍する専門家だが、昨年世界におけるイワナ属を整理し系統分類に関する有益な総説を発表した。(R.J.Behnke: A systematic review of the genus Salvelinus. 1980). この論文で彼は日本のイワナはイワナ属のなかでは世界最南限 Southermost distribution of the genus と記している。

世界最南限のイワナ、紀伊半島の〝キリクチ〟の地理的分布——第2図



紀伊半島のイワナ、〝キリクチ（吉安克彦博士、釣の友、221号、1969年より）



IV 紀伊半島のイワナ

紀伊半島でイワナのいるところは奈良県十津川上流、川迫川の大峯山系、山上か岳（一七二〇㍍）周辺の小谷、同じく十津川の支流、川原樋川の源にそびえる護摩の壇岳（一三七〇㍍）周辺の小谷のみであって、不思議に大台が原山（一六九五㍍）には分布をみない。紀伊半島のイワナは、昔から方言でキリクチと呼んでいる。これは眼玉のうしろの方まで、大きく口が裂けているためらしい。

産地は第2図Aで示したように山上が岳頂上直下から急斜面の山腹を南流する神童寺谷、反対に北側を吉野郡天川村洞川へくだる蓮華坂谷、山上川の奥、神童寺谷出合いで南から合流する小壺谷、弥山の八経が岳（一九一五㍍）から発し北流して川迫川に合する弥山川の双門の大滝より上流の部分（ここは県指定永年禁漁区）、神童寺谷とは尾根をはさんで東側にあり、北山川の最源流になる西原谷（移殖放流）。これまでが大峯山系のうち今まで記録のあるイワナの生息地である。

次に護摩の壇岳周辺について述べると（第2図Bを参照）奈良県吉野郡野迫川村にあって、川原樋川が護摩の壇岳の尾根筋から北流する弓手原谷（奈良県天然記念物指定捕獲禁止）、この下流右岸の支谷キリクチ谷、十津川村川津で本流に入る神納川源流地区、

このほか護摩の壇岳西南尾根にかかる日高川の上流、小森谷左岸のトチンド谷（和歌山県日高郡竜神村字小森）。以上がいわゆるキリクチと称する紀伊半島のイワナで従来記録のみられる産地をあげた。因みに釣り場については山本素石氏著「西日本の山釣」（昭和四八年刊）に詳しい。

せんじつめると第2図で明らかなように、今のところ紀伊半島においてイワナの最南限生息地は日高川源流のトチンド谷か、小森谷とは尾根越しに北流する川原樋川上流の弓手原谷（奈良県吉野郡野迫川村）ということになる。念のため国土地理院地形図からトチンド谷出合地点の位置を計測すると、東経一三五度三三分、北緯三四度〇三分であり、弓手原谷は約北緯三四度〇七分となる。これに対し中国地方に生息するイワナの一種ゴギ **Salvelinus leucomaenis imbrius** の南限は山口県都濃郡鹿野町北方の錦川上流（片山・藤岡、一九六五）となっており、緯度にすると北緯三四度一〇分以北に位置する。したがって日本の、いや世界におけるイワナ属 **Genus Salvelinus** の南限地点は若しキリクチが健在であれば、前記のとおり和歌山県日高郡竜神村のトチンド谷に落着く。最近の風説ではこの貴重なイワナも風水害や森林皆伐などのため繁殖が良くないときく。事実なら何らかの保護対策を講ずる要があるのではないか。

V キリクチの研究

ところで紀伊半島のイワナは近畿地方北部の例えば鈴鹿山脈のイワナ地域から距離的には二〇〇キロ近く南へ隔絶されており、お互いの集団のあいだには遺伝子交換がないものと考えねばならない。またキリクチという独特の方言もあることから、本州中央部にすむ本来のイワナの母集団とはちがった変り者がでてきてもよさそうに思える。

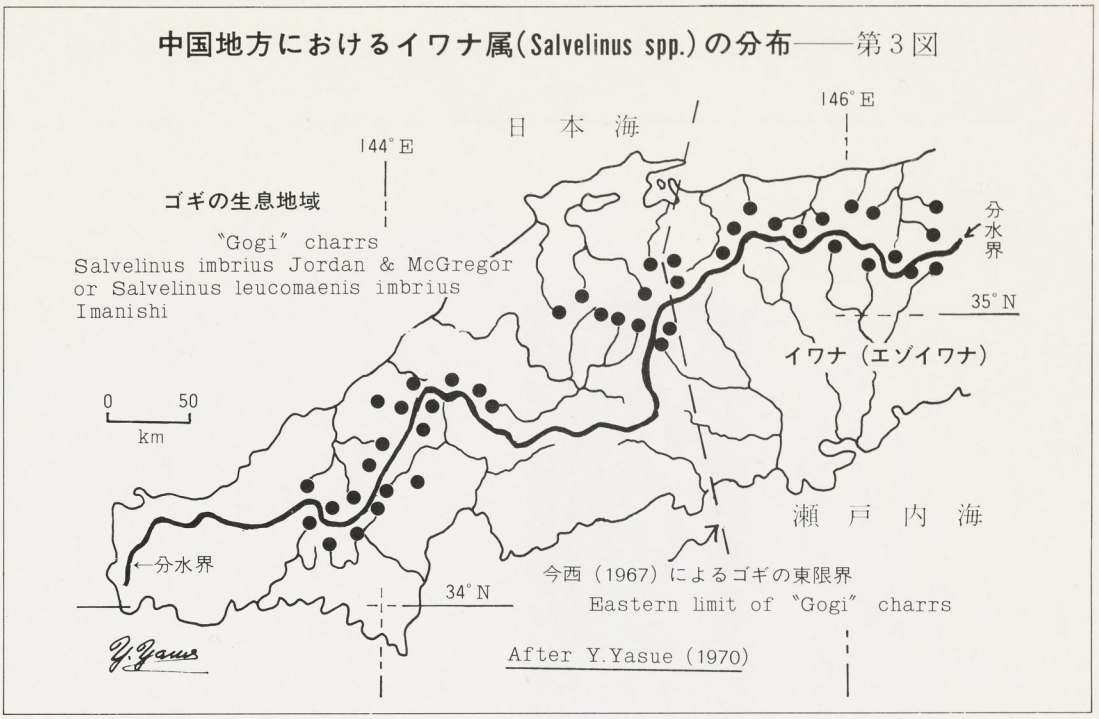
大島正満博士（一九三八）は最初にキリクチの特異性に気づいた黒岩恒氏（一九二六）の慫慂（しょうよう）もあり、この渓流魚の側線鱗数の多いこと、鰓耙数の少ない点などに注目した。しかし結局彼は木曽谷や岐阜県の益田川にいるイワナと同系統であるとしてヤマトイワナ **Salvelinus japonicus Oshima, 1961** という新種にキリクチをふくめた。

また吉安克彦博士（一九六九）はキリクチの鱗相は他地域のイワナ類とは異り、鱗の核心部が著しく基部に偏している事実を認めた。

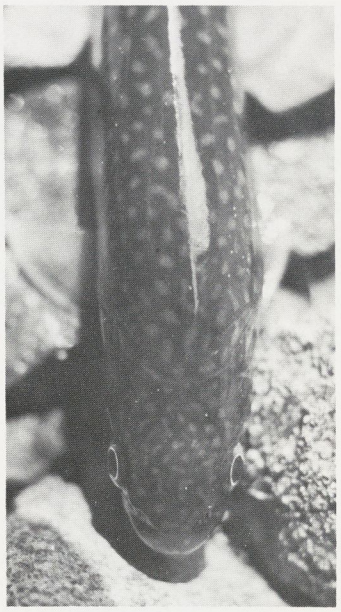
また、キリクチもふくめた各地のイワナについて血液中ヘモグロビンの電気泳動像を観察し、この研究手段ではアメマス **Salvelinus leucomaenis** とは互いに区別できないという。要するにキリクチは最初黒岩氏（一九二六）が指摘したように総じて表現型についていえば体色が真黒に近く、背上は体色が暗色なので頭から尾部まで全くイワナ特有の白斑を見わけにくい個体が多いのが特色であるらしい。

温血動物では有名なグロージャーの法則がある。それは例えばクマのように北方種ほど体色が白くなり、南方種ほど黒くなる。アマミノクロウサギなどはその好例。冷血脊稚動物の魚類にもこの法則があてはまるのであろうか？生物地理学上からみて特異な立地条件にその生息範囲をもつキリクチと称するイワナに関しては、現在まで学問上、系統的な基礎的研究が殆んどなされていない。このまま幻の魚となって絶滅にむかうようなことにならぬよう念願するばかりである。

VI 中国地方のゴギについて



与えられた紙数はすでにつきてしまい、本州の西端に位置する中国地方特産のイワナの一種ゴギ Salvelinus imbrius (S. leucomaenis imbrius) について言及する余地がなくなったが、分布図だけは第3図にしめしておいた。ゴギの現在における南限は先に少↖しふれたように、山口県錦川源流で北緯三四度一〇分であるから、本州のイワナの南限はゴギではなくて和歌山県日高川上流のトチンド谷のキリクチに落着く。本稿では南限地帯のイワナということなので、ゴギについてはいろいろ面白い問題もかかえているが、今回は割愛する。昨年オランダから出版されてイワナに関する純学術専門の大著バロン編著『イワナ…サケ科魚類のイワナ属』全九二八頁ではカーベンダー、ベンケ両博士はかつて今西錦司博士（一九六七）が主張したように日本のゴギの特異性をみとめて、狭義のいみのイワナ Salvelinus leucomaenis とは分類学的には極めて近縁の関係にあるとした。しかし種々の形態的な点を比較すれば、前記のイワナとは別種とする程の違いはないとみている。



頭上にも白斑のある鳥取県三朝町天神川源流のイワナ、ゴギに近い？
標高750メートル

附記　筆者はこの報文のなかで一部のイワナの生息場所について具体的に地名を明記した。専ら生物地理学の立場から論述したもので、地名抜きでは成りたたない。学者は真実を報告する義務があると信ずるからである。稀少生物に対する自然保護の問題とは次元を異にするが、南限のイワナについても絶滅することのないよう乱獲は勿論つつしまなければならない。

岡山県吉井川源流で出会った　タンブリ(イワナ)・
ヒラメ(アマゴ)釣りの村漁師(p. 75)

撮影＝安江安宣

別冊フィッシング　**イワナ・ヤマメ**　釣魚シリーズ①

Reprinted from
Japanese Journal of Ichthyology

Vol. 29, No. 3 : 298–302, figs. 1–5. November 25, 1982

Occurrence of a Sea-rum Type of the Dolly Varden in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido

Eishige Komiyama, Noriyuki Ohtaishi and Koji Maekawa

Japanese Journal of Ichthyology
Vol. 29, No. 3 1982

魚類学雑誌
29巻3号 1982年

Occurrence of a Sea-run Type of the Dolly Varden in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido

Eishige Komiyama, Noriyuki Ohtaishi
and Koji Maekawa

(Received May 25, 1982)

At the southern extremes of its range the Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum), is usually non-migratory. Hokkaido is within the southern limits of its range in Asia, and the sea-run type of the Dolly Varden has not been recorded there, with the exception of two anadromous males (Hikita, 1962; Ishigaki, 1967) and one smolt of an immature female (Maekawa, 1973). Interestingly, all three individuals were collected from rivers in and around the Shiretoko Peninsula.

In 1980, we came across a silvery Dolly Varden in a river on the Shiretoko Peninsula during a survey of fish fauna in this district. The following year, we conducted a further study on the occurrence of the silvery Dolly Varden in the river and were successful in collecting some silvery ones.

The present paper reports the possibility of the transformation of the Dolly Varden into silvery smolt in eastern Hokkaido.

Observation and discussion

The present investigation was carried out from August 3rd to 4th, 1981, in the Oketchiushi River of the Shiretoko Peninsula in eastern Hokkaido (Fig. 1). The river is about 5.0 km in length with a steep gradient from the mouth upward, of the so-called "Aa" type in the stream classification of Kani (1944), and its water is clear. Three species, *S. malma*, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and *O. gorbuscha* (Walbaum), have been collected in the river (Komiyama, 1981). Dolly Varden were visually observed and collected in a range extending from the mouth of the river to about 400 m upstream where there was a 3.5 m high waterfall, apparently forming a barrier to upstream migration. Only resident types of the Dolly Varden have been taken from upstream.

The number of fish longer than about 10 cm in total length (older than 1^+ year) were counted repeatedly in two pools between the mouth to the waterfall by diving observations. Pool A, located 40 m upstream from the mouth of the river, is about 6 m at its widest width, 25 m in length, and 1 m at its deepest point, and Pool B, which is directly below the waterfall, is 8 m at its widest width, 12 m in length, and 2.5 m at its deepest point. The number of Dolly Varden in Pools A and B was 34 and 88 in mean, including 3 and 1 silvery specimens of Dolly Vardens, respectively (Fig. 2).

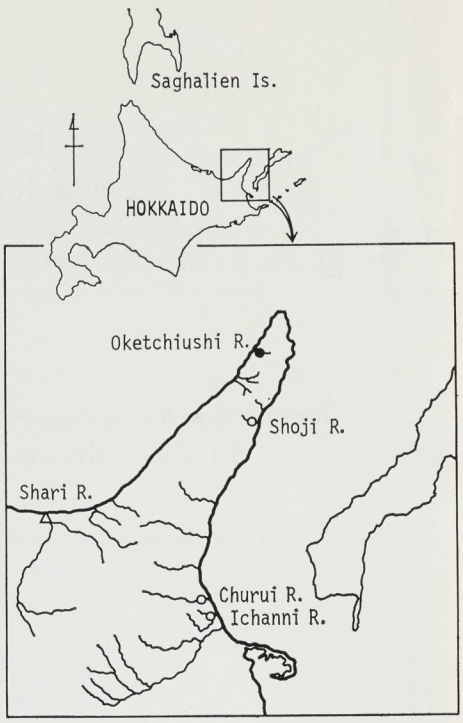


Fig. 1. Location of the Oketchiushi River in Shiretoko Peninsula, Hokkaido. ●, present collection; ○, by Hikita (1962), Ishigaki (1967) and Maekawa (1973); △, Kubo (1967) reported an anadromous individual collected from the Shari River, June 26th, 1959, but the detail characteristics have not been reported.

Eighty-six specimens of Dolly Varden including three silvery ones and 0^+-year-old individuals were collected by a casting net after the diving observations. One silvery Dolly Varden escaped (about 27 cm in total length) in the sea during

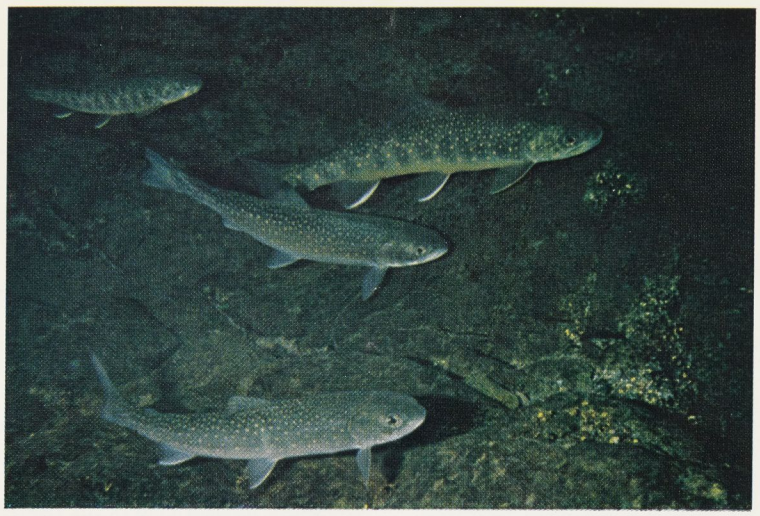


Fig. 2. Photograph taken at Pool A by skin diving observation, August 3rd, 1981. Lower two fish are silvery individuals of the Dolly Varden.

the collecting. All of the resident charrs collected were preserved in 10% formalin, and the silvery specimens were placed in 70% alcohol after fixed in 10% formalin for a day to retain the silvery coloration. Otoliths were used for determining their ages. Table 1 shows the measurements of the silvery specimens as compared with those of the sea-run individuals reported previously (Hikita, 1962; Ishigaki, 1967; Maekawa, 1973). The size of the present silvery specimens was intermediate between that of the anadromous ones from the Ichanni and Churui Rivers and smolt from the Shoji River. Numerical characters of the present silvery ones, such as the number of vertebrae and gill rakers, were fewer than those of anadromous ones from the Churui and Ichanni Rivers, as well as those of the smolt from the

Table 1. Counts and measurements of the silvery specimens from the Oketchiushi River, compared with the data of the sea-run type from eastern Hokkaido. Number of dorsal fin rays was counted from a soft-X ray radiograph.

	Ichanni R. Ishigaki, 1967	Churui R. Hikita, 1962	Shoji R. Maekawa. 1973	Present samples		
				S_1	S_2	S_3
Total length (mm)	339.0	372.0	153.1	203.3	192.4	221.9
Fork length (mm)	—	359.0	—	193.0	184.6	212.5
Body length (mm)	298.0	—	127.8	172.1	188.0	165.0
Head length (mm)	64.0	—	30.0	41.0	37.2	42.6
Body depth (mm)	49.0	—	23.4	33.6	28.7	38.6
Diameter of eye (mm)	7.5	—	7.0	7.2	7.2	6.6
Number of dorsal fin rays	iii, 10	iii, 9	iii, 11	iii, 11	iii, 12	iii, 11
gill-rakers	10+12=22	10+12=22	8+11=19	7+12=19	6+12=18	7+12=19
branchiostegal rays	13, 14	11, 12	10, 11	11, 11	10, 11	10, 11
pyloric caeca	32	28	18	25	23	20
vertebrae	66	66	60	61	60	58
Sex	♂	♂	♀	♂	♀	♀
Age	—	—	—	5^+	5^+	3^+
Stage of maturity*	—	(II)	(I)	V	II	II
Date of collecting	May 1 '64	Aug. 18 '62	Apr 23 '72	Aug. 3 '81	Aug. 3 '81	Aug. 4 '81

* according to Blackett (1968).

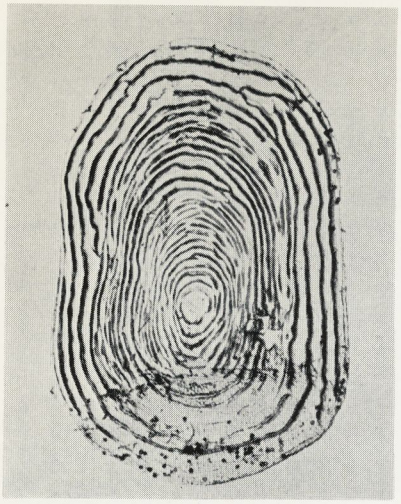


Fig. 3. Scale from Specimen S_3 caught in the Oketchiushi River, August 4th, 1981, as shown in Table 1. Note the 'sea-growth zone' around the edge of the scale.

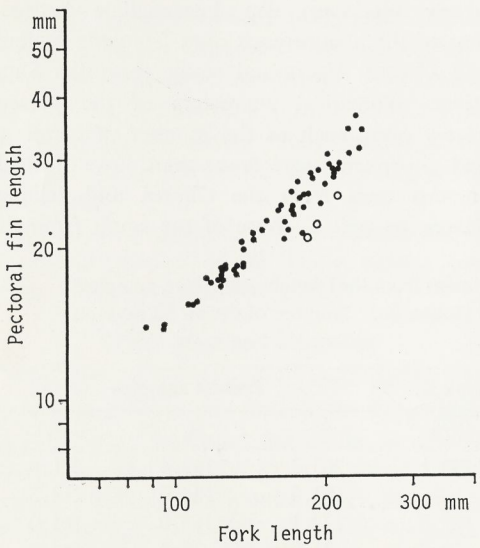


Fig. 4. Relation of pectoral fin length to fork length in the river residents (●) and the silvery Dolly Varden (○) from the Oketchiushi River.

Shoji River.

We examined the patterns of circuli in scales of the silvery specimens and compared the relative growth curves between silvery individuals and resident fish in the Oketchiushi River in order to determine whether the former were anadromous. An incipient sea-growth

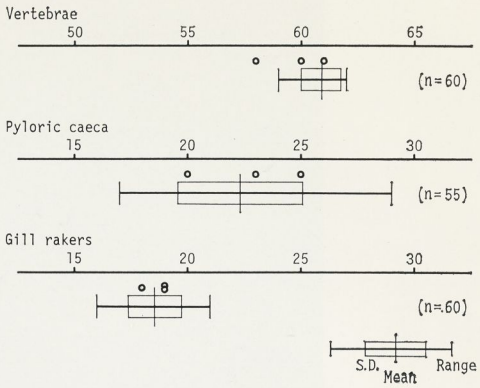


Fig. 5. Comparison of the number of vertebrae, pyloric caeca and gill rakers in three silvery individuals (shown by circles) and river resident ones of the Dolly Varden collected in the Oketchiushi River.

zone, which was distinct from the river-growth zone, could be recognized around the edge of the scales of specimens S_1 and S_2. Specimen S_3 appeared to have a more distinct and wider sea-growth zone than in the others (Fig. 3). From the ratio of the distance of the sea-growth to the river-growth zone, the smoltification was estimated to have occurred in individuals from 157.1 to 163.7 mm in fork length. No winter zone, however, could be observed in the sea-growth zone from the border of the river-growth zone to the edge of the scale.

In the relative growth curve of the river-resident population, i.e., the relation of the fork length and the pectoral fin length, no growth inflections were observed, but the relative value was clearly lower in the present silvery specimens than in the resident ones (Fig. 4). Maekawa (1978) has recognized three inflections in the relative growth curve of the sea-run type of the Dolly Varden. Martin (1949) and Maekawa (1978) reported that the fork length of the second inflection coincided with that of smoltification in the Dolly Varden.

The stomachs of all three specimens were scanty, and the reproductive organs of specimens S_2 and S_3 were stage II representing the stage as the individual approaches full maturity according to Blackett (1968). Therefore, the present silvery charrs were thought to be anadromous individuals. Specimens S_2 and S_3 might be, at least, individuals just ascending to the river to spawn.

Ishigaki (1967) suggested that anadromous specimens probably hatched in a river located in a region farther north of Hokkaido, because they possessed significantly higher values in meristic characteristics than the river resident population. Numbers of vertebrae, pyloric caeca and gill rakers were compared for the present silvery specimens and the river resident population of the Oketchiushi River. The number of vertebrae was counted by using a soft-X ray. No significant differences in characteristics were recognized between the two groups of specimens, though number of vertebrae of specimen S_1 was somewhat less than that of the resident charrs (Fig. 5). From the present results, we speculated that the silvery specimens originated in a river in the Shiretoko district, not in a region farther north of Hokkaido. As stated by Armstrong and Morrow (1980), if the Dolly Varden has strong homing tendencies and returns to spawn in the river from which it originated, it is conceivable that maturing specimens hatched in the Oketchiushi River.

McPhail (1961) stated that *S. malma* was usually non-migratory at the southern extremes of its range, such as in Hokkaido. Even in southern Saghalien Island, however, the nearest island to Hokkaido, *S. malma* has sea-run and non-migratory populations (Ishida, 1942). Komiyama (1981, unpublished data) has collected eight specimens of silvery Dolly Varden from 4 rivers in eastern Hokkaido, in addition to the present river. From these facts, the fish might have smoltified at a relatively higher rate in and around the Shiretoko Peninsula, one of the coldest regions in Hokkaido, than we had so far known.

On the basis of our findings, we conclude that the life cycle of some of the eastern Hokkaido populations of Dolly Varden are as follows. The majority of fishes in the population are non-migratory, but there are a few sea-run individuals. Begining at about age 3^+, a few fish smoltify, and become silvery to descend from rivers. The duration of life in the sea may not be more than half a year. Some fish, therefore, ascend to rivers to spawn in the year when they smoltify, suggesting that they are more precocious than typical anadromous Dolly Varden in the northern region of its range.

Acknowledgments

We wish to express our hearty thanks to Dr. Hisashi Abe, Faculty of Agriculture of Hokkaido University, for critical reading of the manuscript, Mr. Masami Yamanaka, Faculty of Fisheries of Hokkaido University, and Miss Junko Terazaki, School of Dentistry of Hokkaido University, for their various assistances. This work was supported by a grant from the Hokkaido Government.

Literature cited

Armstrong, R. H. and J. E. Morrow. 1980. The dolly varden charr, *Salvelinus malma*. In: Balon, E. K., ed: Charrs, pp. 99～140, figs. 1～10.

Blackett, R. F. 1968. Spawning behavior, fecundity and early life history of anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) in south-eastern Alaska. Alaska Dep. Fish and Game Res. Rep., 6: 1～85, figs. 1～61.

Hikita, T. 1962. On the sea-run char, *Salvelinus malma* (Walbaum) taken from an eastern stream of Hokkaido Island. Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery, 17: 59～63, figs. 1～2. (In Japanese).

Ishida, J. 1942. *Salvelinus* in southern Saghalien. Zool. Mag., 54: 431～440, 1 fig., pls. 1～2. (In Japanese with English summary).

Ishigaki, K. 1967. On a anadromous specimen of the Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* (Walbaum), from the Ichanni River, eastern Hokkaido. Bull. Biogeogr. Soc. Japan, 24: 37～43, figs. 1～3. (In Japanese with English summary).

Kani, T. 1944. Ecology of torrent-inhabiting insects. In: Furukawa, H., ed.: Insects, I, pp. 171～317, figs. 1～18, pls. 1～2, Kenkyu-sha, Tokyo. (In Japanese).

Komyiyama, E. 1981. Freshwater fishes fauna of rivers in the Shiretoko Peninsula. In: Ohtaishi, N., ed.: Report of the survey on vertebrate communities in Shiretoko Peninsula, Hokkaido Japan, pp. 4～19, 1 fig. (In Japanese with English summary).

Kubo, T. 1967. Ecological and physiological studies on the Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in Lake Shikaribetsu, Hokkaido. Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, 21: 11～33, figs. 1～15, pl. 1. (In Japanese with English summary).

Maekawa, K. 1973. On a silvery smolt of the Dolly Varden *Salvelinus malma*, collected from the Shiretoko Peninsula, Hokkaido. Japan. J. Ichthyol., 20: 245～247, fig. 1. (In Japanese with English summary).

Maekawa, K. 1978. Growth and development of

Salvelinus malma miyabei compared with other forms of *S. malma*. Japan. J. Ichthyol., 25(1): 9～18, figs. 1～7.

Martin, W. R. 1949. The mechanics of environmental control of body form in fishes. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., 58: 1～72, figs. 1～24.

McPhail, J. D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in northern America. J. Fish. Res. Bd. Canada, 18: 793～816, figs. 1～6.

(EK: Department of Applied Zoology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, N9 W9, Kita-ku, Sapporo 060, Japan; NO and KM: Department of Oral Anatomy, School of Dentistry, Hokkaido University, N13 W7, Kita-ku, Sapporo 060, Japan)

知床半島における降海型オショロコマの出現

小宮山英重・大泰司紀之・前川光司

1981 年 8 月 3～4 日にかけて，知床半島先端にある小河川，オケツチウシ川でオショロコマを集中的に採集した結果，銀白色個体 3 尾を捕獲した．この標本と同河川で採集した河川残留型オショロコマの諸形質を比較した．銀白色個体の鱗には海洋生活帯が認められた．相対生長比（特に尾叉長—胸鰭長）は銀白色個体が河川残留型よりも明らかに低かった．しかし，数的形質には両者間で明らかな差はなかった．これらの結果から，銀白色個体がオケツチウシ川産の降海型遡上個体であること，知床地方において，従来考えられていたよりも，降海型は多く出現している可能性があることなどを論議した．

(小宮山: 060 札幌市北区北 9 西 9　北海道大学農学部応用動物学教室; 大泰司・前川: 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)

高知大学海洋生物研究センター研究報告
4：55～57　(1982)

高知県の物部川で獲れたサケについて

谷口順彦・木村清朗

Record of the chum salmon from the river Monobe in Kochi

Nobuhiko TANIGUCHI and Seirō KIMURA

Published by
The Usa Marine Biological Institute
Usa Inoshiri, Kochi-Ken 781-04, JAPAN

編集発行　〒781-04土佐市宇佐町井の尻194
高知大学海洋生物教育研究センター

Rep. Usa mar. biol. Inst. 4：55～57 (1982)

高知県の物部川で獲れたサケについて

谷口順彦*1・木村清朗*2

*1 783 南国市物部　高知大学農学部水族生態学研究室
*2 812 福岡市東区箱崎　九州大学農学部水産増殖環境学教室

Record of the chum salmon from the river Monobe in Kochi

Nobuhiko TANIGUCHI*1 and Seirō KIMURA*2

*1 *Laboratory of Aquatic Ecology, Faculty of Agriculture, Kochi University, Nankoku, Kochi Pref., 783 Japan*
*2 *Laboratory of Fisheries Environmental Science, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Hakozaki, Higashiku, Fukuoka* 812 Japan

One mature male of the chum salmon, *Oncohynchus keta* (WALBAUM), was collected from the river Monobe in Kochi Prefecture in southern part of Shikoku Island. This specimen is the first record in Kochi Prefecture, where is far from the southwest border of the distribution of the species. The photograph, measurements, counts, data of capture and locality are shown in this paper. The specimen was identified based on the meristic counts and the characters of scales.

本州太平洋側におけるサケ *Oncorhynchus keta* (WALBAUM) の南限は利根川とされるが（松原，1955；宮地ほか，1976；中村，1979），高知県中部の物部川本流で1980年11月20日にサケが1尾獲れた（Fig. 1）．高知県下の淡水魚のリストには，本種は見当らず（蒲原，1961；伊藤・水野，1972；岡村ほか，1976；岡村・為家，1977；落合ほか，1979），この事例が同県下で初記録で，しかも表日本におけるもっとも南の記録と思われるのでここに報告する．

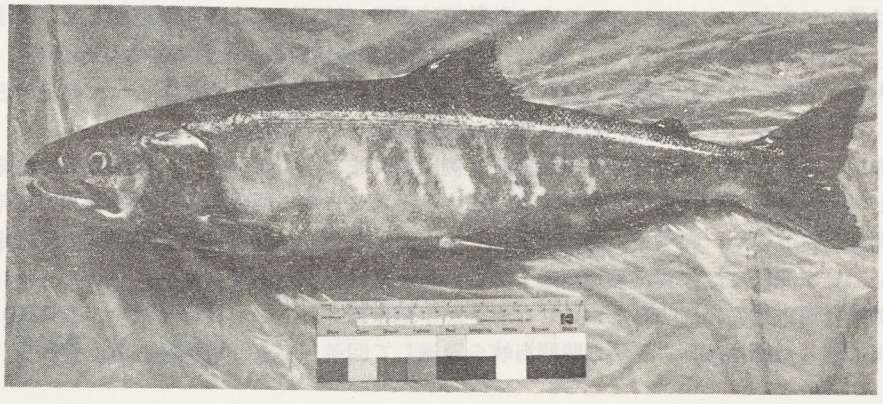


Fig. 1. Chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the river Monobe, Kochi Prefecture (33° 35' N, 133° 42' E). 647 mm in total length.

このサケは全長 64.7 cm の成熟した雄で，物部川河口から約 7 km 上流の香美郡土佐山田町戸板島地先の本流にかかる戸板島橋下手の渕において中村章氏ら（香美郡土佐山田町在住）が仕掛けた落アユの刺網にからまって獲れた．標本の測定値は次のとおりである．

全長 647 mm，標準体長 573 mm，体重 2,570 g，体高 136 mm，頭長 153 mm，上顎長 93 mm，眼径 24 mm，尾柄高 41 mm，背鰭条数11，臀鰭条数15，側線鱗数132，鰓耙数22，幽門垂数140.

その外形をみると，体高が高くて頭はやや大きく，尾柄が細い．体側に黒色斑点がない．二次性徴が発達し始め，上顎は少し下方に曲り，両顎前端の歯も大きくなって，体側には暗色の雲状紋がみられる．鱗は少しゆがんだ長円形で，隆起線は露出部に入ると消失し，境界部には顕著な網目状構造が発達する（Fig. 2）．中心部で真円をえがく隆起線は認め難い．なお，休止帯の数からこの個体は満 4 才と推定された．

Fig. 2. Scale from the above pectoral fin of the specimen.

上記の測定値と外形はいずれも松原（1955）が示したサケの特徴とほぼ一致するが，幽門垂と縦列鱗は僅かに少ない．しかし，これらの計数値は疋田（1956）による北海道産サケの変異内（119～179，125～149）に入っている．また，サケ属の種類の検索にあたり重要な手がかりとなる鱗相も，大野・安藤（1933），近藤・北原（1962）および Koo（1962）らによるサケの記載とよく一致している．したがって，今回，物部川で獲れた個体はサケと同定された．

つぎに，物部川やその附近で本種が獲れた例はこれまで全くないので，今回の来遊は単なる迷い込みと考えられる．南日本へのこのような迷い込みは北日本に回帰するサケの著しい近年の増加傾向と関係があるのか，興味深い問題である．土佐湾に至るその回遊径路も現段階では推定し難い．しかし，日本海側では佐賀，福岡両県下でこの魚が獲れた例があり（木村，1981），1981年 11 月には福岡県行橋市地先の周防灘において，サケが 1 尾確認されている（林・木村，未発表）．そこで，物部川に遡った個体は日本海から関門海峡を通過して回遊してきた可能性も考えられる．

本報をまとめるに当り御指導を賜った高知大学農学部教授落合明博士，標本の写真撮影をお願いした同大学大学院学生半沢直人氏，標本をいただいた同大学職員西山一一氏，物部川漁業協同組合中村章・中村隆俊の両氏に御礼申し上げる．

文　献

疋田裕雍，1956．北海道沿岸及び河川で捕られる太平洋鮭鱒類，北海道さけますふ化場試験報告，**11**：25-44.

伊藤猛夫・水野信彦，1972．仁淀川水系水産資源調査会（松山），pp. 41-72.

蒲原稔治，1961．高知県の淡水魚類について．高知大学術研報．**10**：7-18.

木村清朗，1981．九州北部におけるサケの捕獲例．魚類学雑誌，**28**(2)：193-196.

近藤恵一・北原　満，1962．サケおよびその近似種の鱗相について．東海水研報，**33**：1-15.

Koo, T.S.Y., 1962. Differential scale characters among species of Pacific salmon. Koo, T.S.Y. (ed) Studies of Alaska red salmon. University of Washington Press (Seatle) : pp. 127-135.

松原喜代松，1963．形態と検索Ⅰ．石崎書店（東京），pp. 1-789.

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．保育社（大阪），pp. 1-462.

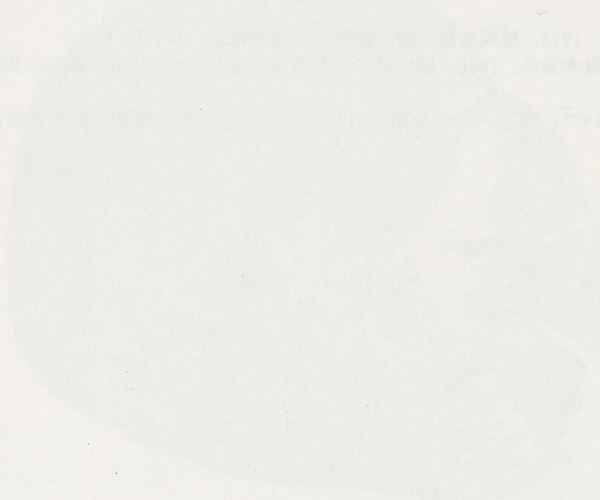
中村守純，1979．原色淡水魚類検索図鑑，第6版．北隆館（東京），pp. 1-262.

落合　明・寺岡　澄・半沢直人，1979．高知県における淡水魚の生息と分布の概況．高知大学術研報，**28**：145～156.

大野磯吉・安藤寿三郎，1933．鮭属魚類の鱗の観察．水産学雑誌，**34**：14-23.

岡村　収・為家節弥・青木博幸，1976．鏡川の生物と環境に関する総合調査一鏡川の魚類．高知県，pp. 81-121.

岡村　収・為家節弥．1977．四万十川の魚類一四万十川水系の生物と環境に関する総合調査．高知県，pp. 159-224.



OFFICE MEMO

TO: 1983. **Date**

FROM: Shanxi Zoology : 118-130

SUBJECT:

REMARKS: 1984. Jour. Classification of Animal 3: 34-37

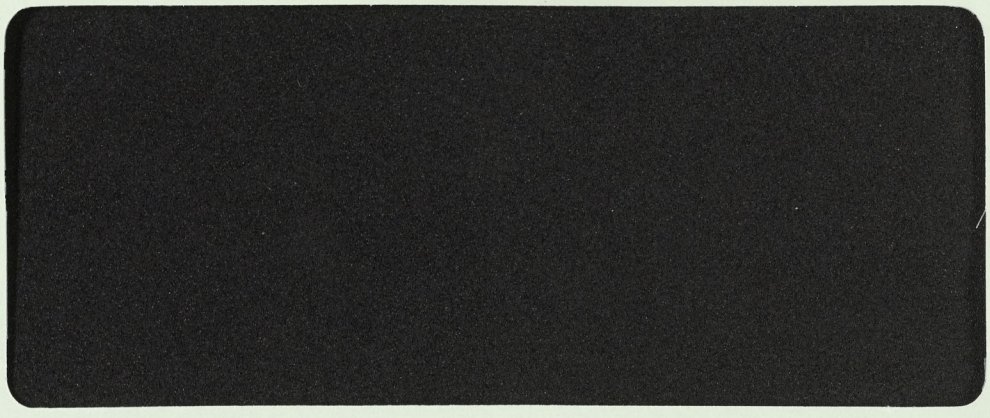
[1986]

第40巻　第4号　239-247（1986）

福岡県多々良川のバラタナゴおよびその生息環境

木村清朗・松井誠一*
早田浩文†・立原一憲
九州大学農学部水産増殖環境学講座
* 九州大学農学部水産学第二講座

（1985年12月28日受理）



九大農学芸誌（Sci. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.）
第40巻　第4号　239-247（1986）

福岡県多々良川のバラタナゴおよびその生息環境

木村清朗・松井誠一*
早田浩文†・立原一憲
九州大学農学部水産増殖環境学講座
* 九州大学農学部水産学第二講座
（1985年12月28日受理）

On the Rose Bitterling, *Rhodeus ocellatus* subsp., in the Tatara River, Fukuoka Prefecture and Its Habitats

Seirô Kimura, Seiichi Matsui*, Hirofumi Wasada†
and Katsunori Tachihara
Laboratory of Fishery Environmental Science, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-04, Fukuoka 812
* Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-04, Fukuoka 812

バラタナゴ（Fig. 1）は，コイ科バラタナゴ属 *Rhodeus* の小さな美しい淡水魚で，現在は在来のニッポンバラタナゴ *R. ocellatus smithii* (Regan) と中国原産のタイリクバラタナゴ *R. ocellatus ocellatus* (Kner) の2亜種に分けられている．

ニッポンバラタナゴは近畿地方と九州北部に分布するが（中村，1963，1969；宮地ら，1976），近年はタイリクバラタナゴが各地で急速に繁殖したため，本州ではニッポンバラタナゴが，ほとんどいなくなつたといわれる（紀平，1978；長田，1980）．そこで，九州におけるその分布を明らかにするために，昭和57年から59年にかけて，福岡市郊外を流れる多々良川水系で，バラタナゴ分布の実態と生息環境について研究を行なつた．その結果を以下に報告する．

研究の便宜を計られ，原稿を校閲して下さつた九州大学農学部水産増殖環境学講座の小林邦男教授，水質の分析に御協力頂いた同講座の今田信良助手に深謝する．なお，この研究の一部は，文部省科学研究費総合B（課題番号56308037）および総合A（課題番号57342001）によつたものであり，両研究の代表者である国立科学博物館の新井良一博士および関係者の方々に心から感謝する．

Fig. 1. The rose bitterling, *Rhodeus ocellatus* subsp., caught in the Tatara River. A. Mature male, 46.3 mm in standard length. B. Mature female, 41.1 mm.

† 日本水産（株）広島支店勤務

調査場所および方法

多々良川は，福岡県粕屋郡宇美町の砥石山に源を発し，宇美町，篠栗町，粕屋町および福岡市東区の水田地帯や住宅地を北西へ流れ，途中，久原川，猪野川，宇美川，須恵川などの支流を合わせて（Fig. 2），福岡市東区名島地先で博多湾に注ぐ流程 17 km ほどの小流である．

この川は平野部を流れるため，河床勾配が小さくて，中・下流の河相を呈する所が多い．水の色は緑，緑褐色で透明度が低く，支流の宇美川と須恵川は褐色に濁つている．また，多々良川の本，支流には農業用の取水堰が多数あり，その開閉のために，この水系は季節による水位変動が大きい．

このような多々良川の本，支流に 37 の調査定点を設け（Fig. 2），昭和 57 年 2 月から 59 年 10 月にかけて，バラタナゴの分布と生息環境を投網やセルビンなどを用いて調査した．とくに，須恵川の調査定点 S-2（福岡市東区大字箱崎，国道 3 号線バイパス須恵川橋の上，下）では，月に 1 回バラタナゴを採集し，その形態や生息環境を調べた．

結果および考察

1. 多々良川産バラタナゴの形態

腹鰭前縁の白色帯の有無

ニッポンバラタナゴとタイリクバラタナゴを外見上分けるために，腹鰭前縁に沿う白色帯の有無が重視され，前者には白色帯が認められないが，後者では顕著であるといわれている（中村，1955, 1963, 1969；宮地ら，1976；Nagata and Nishiyama, 1976；西山・長田，1978；長田，1980）．そこで，多々良川産バラタナゴの亜種名を確かめるために，須恵川の調査定点 S-2 で，昭和 58 年 4 ～ 7 月に 383 個体を採集し，腹鰭前縁の白色帯の有無を調べた．5 月と 6 月に採捕した雄の成魚 1 尾ずつが，腹鰭片方の前縁に極めて僅かな白色光沢を示したが，他の個体では全く認められなかつた．しかも，5 月採捕の 1 個体は水槽に収容したところ，数時間で腹鰭の白色光沢が見えなくなつたので，この時点では多々良川のバラタナゴは一応，ニッポンバラタナゴと判定された．

ところが，同年 8 月初旬に同じ場所で捕獲した雌雄には，片方あるいは両方の腹鰭前縁の一部に，かすかな白色光沢をもつものが混じり始め，産卵末期の 8 月中旬には雄の 60 %以上がそのような特徴を示した．その後，9 月中旬にはその出現率が雌雄ともに低下し，10 月に採捕した 226 個体では，腹鰭前縁が白いものは 1 尾もいなかつた．

昭和 59 年もそのような個体の出現状況を月別に調べ，前年の結果も含めてその出現率を Fig. 3 に示した．59 年には前年より 1 ～ 2 カ月早くから白色光沢をもつものが見られたが，両年ともに 8 月に出現率はピークに達し，10 月以降にはゼロに戻つた．

次に，腹鰭前縁に白色光沢が現われる部位や程度を調べたところ，多々良川産では腹鰭第 1 鰭条の一部に（Fig. 4B, C, D），あるいはその鰭条の前縁と後縁の一部に（Fig. 4A），グアニンが沈着するものが多か

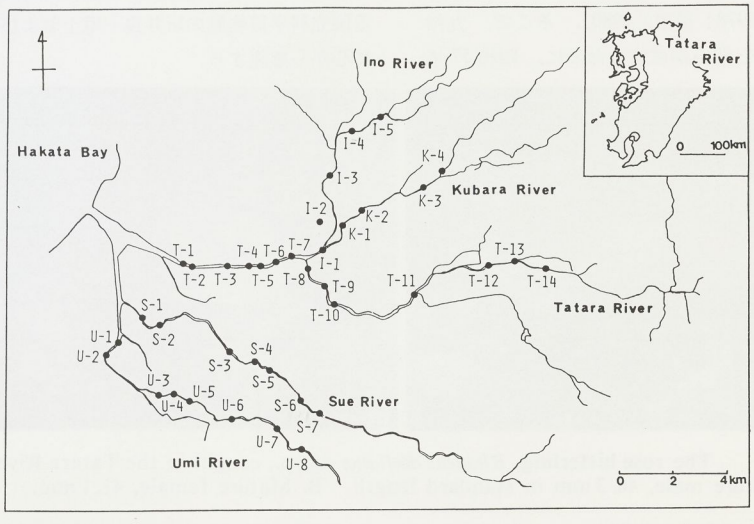


Fig. 2.　Map showing the research stations in the Tatara River.

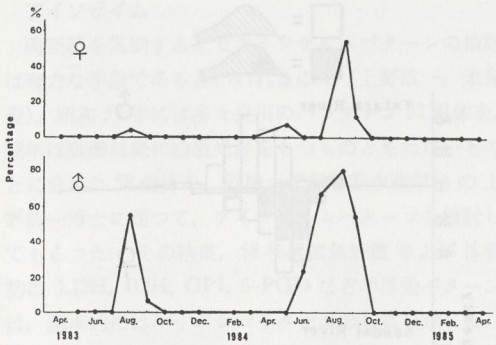


Fig. 3. Monthly changes in percentage of the rose bitterling possessing the first ventral rays spotted with faint whitish color, among the fish collected in the Tatara River.

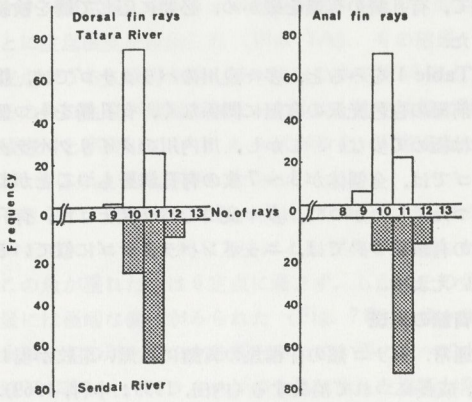


Fig. 5. Number of dorsal and anal fin rays of *R. ocellatus* subsp., collected in the Tatara River and *R. ocellatus ocellatus* of the Sendai River, Kagoshima Pref. Branched rays were counted.

つた．しかし，タイリクバラタナゴのように周年第1鰭条の基部から先端まで，時には第2鰭条まで白く光ることは全くなかつた．

このように，腹鰭前縁に僅かな白色光沢をもつ個体が夏季にのみ出現する意味については，“多々良川のバラタナゴは元来このような特徴を持つていた”あるいは“ニッポンバラタナゴがすむ多々良川に，タイリクバラタナゴが侵入して交雑した”とする二つの考えが成り立つであろう．

これらのうち，どの可能性が大きいのか，現段階では断定し難い．

次に，鹿児島県薩摩郡宮之城町荒瀬地先の川内川本流で，昭和58年4～6月に採捕したタイリクバラタナゴと多々良川産との形態を比較した．

背鰭と臀鰭の分枝鰭条数

両河川産の標本各100個体について，背鰭と臀鰭の分枝鰭条数を比較してみた (Fig. 5)．その結果，多々良川のバラタナゴの背鰭と臀鰭の分枝鰭条数のモードはともに10で，川内川のタイリクバラタナゴよりも1本ずつ少なかつた．このような特徴は中村 (1969)，Nagata and Nishiyama (1976)，西山・長田 (1978) および長田 (1980) が，両亜種間の差異の一つとしている．したがつて，背鰭と臀鰭の分枝鰭条数については，多々良川産はニッポンバラタナゴに近いといえよう．

有孔鱗の有無

タナゴ類の属や種の同定にあたり，一般に有孔鱗（側線鱗）の有無や側線の完全，不完全が重要な特徴とされ（松原，1955；中村，1963；伍ら，1964），Jordan and Thompson (1914) は筑後川のバラタナゴには有孔鱗がないと述べている．また，大阪教育大学池田分校生物学教室の長田芳和博士から，本州のニッポンバラタナゴは有孔鱗を欠くが，タイリクバラタナゴには数枚存在するとの教示を受けた．筆者らも昭和58年8月に採捕した多々良川産のうち，腹鰭前縁に白色光沢がないもの40個体，かすかに見えるもの29個体，および川内川産タイリクバラタナゴ30個体について，有孔鱗の有無を調べた (Table 1)．これらはホルマリン標本であつたので，よく水洗した後，希釈したアリザリンレッドS水溶液を両体側に筆でぬ

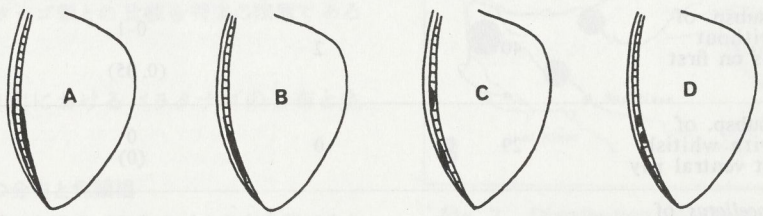


Fig. 4. Appearance of whitish color at the anterior margin of ventral fin of the rose bitterling collected in the Tatara River. Black parts indicate the aggregation of guanophores.

つて，有孔鱗の有無を確かめ，必要に応じて鱗を検鏡した．

Table 1 をみると，多々良川のバラタナゴでは，腹鰭前縁の白色光沢の有無に関係なく，有孔鱗をもつ個体は極めて少ない．しかし，川内川のタイリクバラタナゴでは，全個体が3～7枚の有孔鱗をもつことがわかつた．したがつて，多々良川のバラタナゴは，有孔鱗の有無については，ニッポンバラタナゴに似ているといえよう．

背鰭の黒斑

通常，タナゴ類の仔稚魚の背鰭には黒い斑紋が現われ，成長につれて消失する（内田，1939；中村，1969）．飼育中の多々良川産バラタナゴと川内川産タイリクバラタナゴをみると，背鰭の黒斑が消失する時の体長は前者が小さいと思われた．そこで，多々良川の標本335個体（雄164，雌171個体）および川内川の標本175個体（雄90，雌85個体）について，雌雄別に背鰭黒斑の消失と体長との関係を調べた（Fig. 6）．

Fig. 6 をみると，多々良川産の雄では体長 31 mm，雌では 39 mm 以上になると，背鰭に黒斑をもつものは1個体もない．一方，川内川のタイリクバラタナゴの雄では，体長 39 mm，雌では 40 mm 以上になつてから黒斑は消失した．また，体長 34～36 mm の場合，多々良川の雌雄では背鰭に黒斑をもつものは10％に過ぎないが，川内川の標本ではまだ80％以上の個体が黒斑をもつていた．このように，多々良川のバラタナゴは川内川のタイリクバラタナゴに比べて，小さい時期に背鰭黒斑がみえなくなる．このような特徴は，九州の他河川のバラタナゴや本州のニッポンバラタナゴでもみられるのか，さらに検討が必要である．

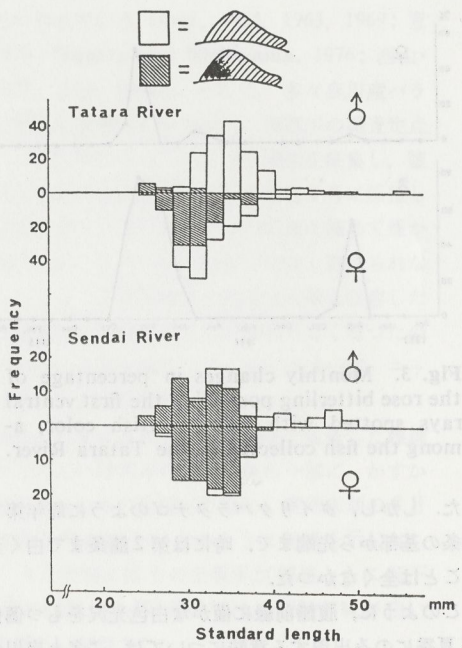


Fig. 6. Appearance and disappearance of a black spot on dorsal fin of the rose bitterling with their growth.

婚姻色，最大体長および体高

紀平（1978）と長田（1980）は，ニッポンバラタナゴの方が，タイリクバラタナゴよりも，赤味の強い婚姻色を示し，最大体長が小さいと述べている．また，中村（1955，1963）によればニッポンバラタナゴは体高が低いという．しかし，今回は川内川のタイリクバラタナゴの婚姻色，最大体長および体高などについては，まだ十分な比較をしていない．

Table 1. Number of pored scales of the rose bitterlings collected in the Tatara and Sendai River.

	No. of fish examined	No. of fish with pored scales	No. of pored scales	
			Left side (mean)	Right side (mean)
R. ocellatus subsp. of Tatara R. without whitish parts on first ventral ray	40	2	0–1 (0.05)	0–3 (0.13)
R. ocellatus subsp. of Tatara R. with whitish parts on first ventral ray	29	0	0 (0)	0 (0)
R. ocellatus ocellatus of Sendai R. with a white stripe along anterior margin of ventral fin	30	30	2–6 (4.8)	3–7 (4.8)

アイソザイム

両亜種を区別する上でアイソザイムパターンの検討は有力な手段であるといわれるので（上野紘一，未発表），昭和58年には多々良川のバラタナゴ32個体を，翌年は腹鰭前縁に白色光沢をもつものともたないものとに分けた58個体を，近畿大学農学部水産学科の上野紘一博士に送つて，アイソザイムパターンを検討してもらつた．その結果，58年供試魚肝臓および体側筋の LDH, IDH, GPI, 6-PGD などの泳動パターンは，基本的にはニッポンバラタナゴの特徴を示した．59年の供試魚もまた，腹鰭の白色光沢の有無にかかわらず，前年とほぼ同じ結果を得た．

すでに述べたように，多々良川のバラタナゴでは，腹鰭前縁に極めて僅かな白色光沢をもつ個体が，夏にかなりの頻度で出現するが，他の季節にはそれらは全くみられなくなつた．したがつて，多々良川のものはどの亜種に属するか正確な判定は難しい．しかし，背鰭の黒斑が消える時の体長は，多々良川のものとタイリクバラタナゴとで異なる．しかも，背鰭と臀鰭の分枝鰭条数や有孔鱗の有無およびアイソザイム分析の結果をみると，両亜種の交雑を否定する根拠はまだ十分でないが，多々良川のバラタナゴはニッポンバラタナゴに近いと考えられる．

従来，ニッポンバラタナゴは九州北部からも知られていたが（中村，1969；長田，1980など），佐藤ら(1979)，藤岡（1979）および木村（1981）によれば，広島，山口両県下ではこの魚は確認されていない．したがつて，ニッポンバラタナゴは，近畿地方と九州に不連続分布することになり，両地方のものの間では，腹鰭におけるかすかな白色光沢の有無など，多少の形質の差異を生じたのかもしれない．

今後は，九州北部の他河川のバラタナゴについても，腹鰭前縁の白色光沢の有無や季節によるその消長を明らかにし，関西のニッポンバラタナゴと形態を詳細に比較する必要がある．さらに，九州北部の淡水魚類相は，大陸との関係が深いので（池田，1937），朝鮮半島のバラタナゴ類との比較も将来の課題であろう．

2. 多々良川におけるバラタナゴの分布と生息環境

バラタナゴの分布と魚類相

多々良川水系におけるバラタナゴの分布を調べるために，昭和58年8～9月に Fig. 2 の各調査定点で，5回ずつ投網を打つて魚類を採集した．採集物はホルマリン固定後，バラタナゴの個体数をあたり，定点ごとに生息密度を算出した（Fig. 7A）．その結果，37定点のうち久原川を除く多々良川の本支流18定点で，この魚の生息が確認された．とくに，住宅地帯に近い須恵川と宇美川にバラタナゴが多く，1定点あたり200個体以上獲れた所もあつた．

さらに，同年12月には，夏にバラタナゴを認めた18定点について，同じ方法による採集を実施した．この魚が獲れたのは6定点に過ぎず，しかもその分布量には極端な偏りがみられた（Fig. 7B）．多々良川水系は冬に用水堰の水を落とすため，夏に比べて水位低下が著しく，バラタナゴの生息に適した場所が限定されるので，分布と生息量に偏りを生じたと考えられる．

分布調査の際に，猪野川と久原川を除く多々良川水系で獲れた魚類は14科29属35種，1,760個体であつた（Table 2）．本流では11科25属31種，633個体，須恵川で5科13属17種，706個体，宇美川で4科9属11種，421個体の魚類を確かめた．

多々良川全水系，本流，須恵川および宇美川におけ

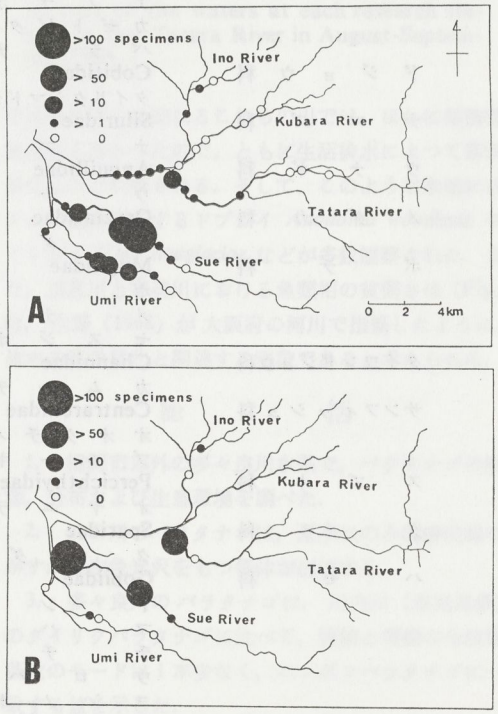


Fig. 7. Distribution of the rose bitterling in the Tatara River in August (A) and December (B), 1983. Specimens were collected with 5 throws by a cast-net.

る採集魚類の組成（個体数）を Fig. 8 に示す．全水系（Fig. 8 D）をみると，バラタナゴ（13％）の優先順位はオイカワ *Zacco platypus*（35.6％），フナ類 *Carassius auratus* subspp.（19.7％），モツゴ *Pseudorasbora parva*（14.4％）に次ぎ，タナゴ類6種（Table 2）のうちもつとも多い．比較的水がきれいで流れのある多々良川本流では，バラタナゴの占める割合は少なく，カネヒラ *Acheilognathus rhombeus* が多かつた．しかし，須恵川と宇美川では，バラタナゴの割合はオイカワ，フナ類，モツゴ，ツチフキ *Abbottina rivularis* などとともに高くなるが，他のタナゴ類は極めて少なく，本流よりも魚類相がやや貧弱になる傾向がみられた．

生息環境

Table 2. List of the fishes collected in the Tatara River system during August and September, 1983.

アユ科	Plecoglossidae	
	アユ	*Plecoglossus altivelis*
コイ科	Cyprinidae	
	ムギツク	*Pungtungia herzi*
	イトモロコ	*Squalidus gracilis*
	ツチフキ	*Abbottina rivularis*
	カマツカ	*Pseudogobio esocinus*
	モツゴ	*Pseudorasbora parva*
	オイカワ	*Zacco platypus*
	カワムツ	*Z. temmincki*
	コイ	*Cyprinus carpio*
	ギンブナ	*Carassius auratus langsdorfii*
	ゲンゴロウブナ	*C. auratus cuvieri*
	ヤリタナゴ	*Acheilognathus lanceolatus*
	カネヒラ	*A. rhombeus*
	セボシタビラ	*A. tabira* subsp.
	アブラボテ	*A. limbatus*
	カゼトゲタナゴ	*Rhodeus atremius*
	バラタナゴ	*R. ocellatus* subsp.
ドジョウ科	Cobitidae	
	タイリクシマドジョウ	*Cobitis taenia taenia*
ナマズ科	Siluridae	
	ナマズ	*Silurus asotus*
ウナギ科	Anguillidae	
	ウナギ	*Anguilla japonica*
メダカ科	Oryziatidae	
	メダカ	*Oryzias latipes*
ボラ科	Mugilidae	
	ボラ	*Mugil cephalus*
	メナダ	*Liza haematocheila*
	セスジボラ	*L. carinata*
タイワンドジョウ科	Channidae	
	カムルチー	*Channa argus*
サンフィッシュ科	Centrarchidae	
	オオクチバス	*Micropterus salmoides*
	ブルーギル	*Lepomis macrochirus*
スズキ科	Percichthyidae	
	オヤニラミ	*Coreoperca kawamebari*
タイ科	Sparidae	
	クロダイ	*Acanthopagrus schlegeli*
ハゼ科	Gobiidae	
	ドンコ	*Odontobutis obscura*
	マハゼ	*Acanthogobius flavimanus*
	チチブ	*Tridentiger obscurus obscurus*
	ウロハゼ	*Glossogobius olivaceus*
	ヨシノボリ	*Rhinogobius brunneus*
フグ科	Tetraodontidae	
	クサフグ	*Takifugu niphobles*
コチ科	Platycephalidae	
	コチ	*Platycephalus indicus*

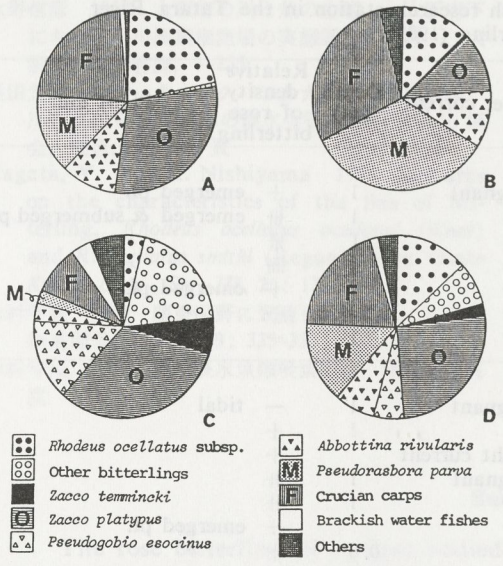


Fig. 8. Compositions of fish species collected in the Tatara River system in August, 1983. A. The Sue River, 706 specimens. B. The Umi River, 421. C. Main course of the Tatara River, 633. D. Total of A, B and C, 1,760.

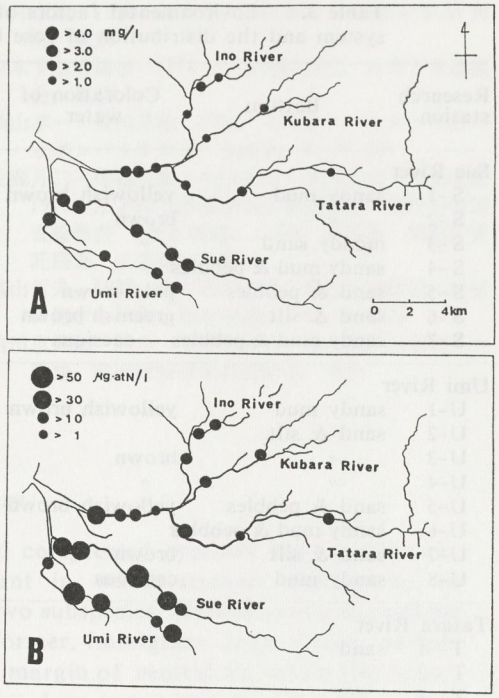


Fig. 9. COD and organic nitrogen concentrations of the waters at each research station in the Tatara River in August-September, 1983.

昭和58年8月に行なつた分布調査の際に，各調査定点の底質，流速，水深，水の色，濁りや水草類の有無などを同時に調べた（Table 3）．バラタナゴが多い場所は一般に“砂あるいは砂泥底で，少し水が褐色に濁つて停滞し，挺水植物や沈水植物の多い所”といえよう．

次に，昭和58年8～9月に多々良川本支流の22調査定点から採水し，COD，有機態窒素，無機態窒素，pH，DO などを定量・測定し，そのうち富栄養化の指標となる COD 値と有機態窒素量を調査定点ごとに示した（Fig. 9）．

溶解有機物量の指標となる COD は，試水を東洋濾紙 No. 2 で濾過し，富山（1938）に準じてアルカリ過マンガン酸カリ法によつて求めた．この値は須恵川と宇美川の下流域で高い傾向が認められた（Fig. 9A）．また，富栄養化の程度を知る有機態窒素量はケルダール法（日本下水道協会，1974）で求めた．この量も須恵川と宇美川では，本流や久原川などに比べて，高い値を示した（Fig. 9B）．

以上に述べたバラタナゴの分布（Fig. 7）を，生息環境（Table 3）や水質（Fig. 9）と対応させてみると，この魚は多々良川水系では，富栄養化が進んだ須恵川と宇美川の下流域に多いことが明らかである．住宅地帯の近くを流れるこれらの川では，ほかに無機態窒素量も高かつたので，ともに生活排水によつて富栄養化したと判断される．そして，このような水域にはタナゴ類が産卵するドブガイ *Anodonta woodiana* やイシガイ *Unio douglaciae* などが多数観察された．また，須恵川と宇美川における魚類相の貧弱さは（Fig. 8），水野（1968）が大阪府の河川で指摘したように，流水の富栄養化と関連する現象であると考えられる．

総　括

1. 福岡市郊外の多々良川水系で，バラタナゴの形態，分布および生息環境を調べた．

2. この川のバラタナゴは，夏季にのみ腹鰭前縁にかすかな白色光沢をもつ個体が出現する．

3. 多々良川のバラタナゴは，川内川（鹿児島県）のタイリクバラタナゴに比べて，背鰭と臀鰭の分枝鰭条数のモードは1本少なく，ニッポンバラタナゴに一致する値を示した．

4. 多々良川産は腹鰭前縁の白色光沢の有無に関係なく，有孔鱗をもつ個体が，川内川産より著しく少なく，ニッポンバラタナゴに近い特徴をもつていた．

Table 3. Environmental factors of each research station in the Tatara River system and the distribution of rose bitterling (1983).

Research station	Bottom	Coloration of water	Water current	Depth (m)	Relative density of rose bitterling	Plant etc.
Sue River						
S-1	sandy mud	yellowish brown	stagnant	1	+	emerged pl.
S-2	〃	brown	〃	1	++	emerged & submerged pl.
S-3	muddy sand	〃	〃	1	++	〃
S-4	sandy mud & pebbles	〃	〃	1	++	〃
S-5	sand & pebbles	pale brown	〃	1	+	emerged pl.
S-6	sand & silt	greenish brown	〃	0.3–1.5	+	〃
S-7	sandy mud & pebbles	caesious	〃	1	—	
Umi River						
U-1	sandy mud	yellowish brown	stagnant	1	—	tidal
U-2	sand & silt			1	+	
U-3	〃	brown	slight current		+	
U-4	〃	〃	stagnant	1	++	
U-5	sand & pebbles	yellowish brown	〃	1	++	
U-6	sandy mud & pebbles		〃		++	emerged pl.
U-7	sand & silt	brown	〃	0.8	+	〃
U-8	sandy mud	caesious	〃	1.5–2.0	—	
Tatara River						
T-1	sand		slight current	0.3–1.0	—	emerged pl., tidal
T-2	〃		〃	0.3–1.0	—	〃 〃
T-3			stagnant	1.0–1.5	+	emerged pl.
T-4	pebbles with silt		〃	0.5–1.0	+	emerged & submerged pl.
T-5	pebbles		slight current	1	+	〃
T-6	sand & pebbles	clear	stagnant	0.5–1.0	+	emerged pl.
T-7	mud	brown	slight current		+	emerged & submerged pl.
T-8	sand & pebbles	clear	stagnant	1	++	〃
T-9	〃	〃	〃	0.5–1.0	+	〃
T-10	sandy mud	yellowish green	〃	1.0	+	〃
T-11	sand & pebbles	pale green		0.5–1.5	+	〃
T-12	sand	clear		0.5–1.0	—	submerged pl. & spirogyra
T-13	sand & pebbles	〃	stagnant		—	
T-14	〃	〃		0.3–1.0	—	

5. 多々良川産のアイソザイムパターンは，腹鰭前縁の白色光沢の有無に関係なく，ニッポンバラタナゴに近い特徴を示した．

6. この水系ではバラタナゴは，須恵川と宇美川に多く，砂泥底で水が褐色に濁つて停滞し，水草の多い所を好む．

7. バラタナゴが多い所では，オイカワ，フナ類，モツゴ，ツチフキも多いが，魚類相はやや貧弱であつた．

8. バラタナゴが多い須恵川と宇美川は，COD 値および有機態窒素量が高かつた．

文　献

藤岡　豊　1979　第2回自然環境保全基礎調査　動物分布調査報告書（淡水魚類），1978，山口県．環境庁委託調査，山口県，1–30

池田兵司　1937　筑後川水域（福岡県）の淡水魚相にみられる大陸系魚類の浸潤に就て．博物学雑誌，**35**: 108–118

伍献文等　1964　中国鯉科魚类志　上巻．上海科学技术出版社，上海

Jordan, D. S. and W. F. Thompson　1914　Records of the fishes obtained in Japan in 1911. *Mem. Carnegie Mus.*, **6**: 205–313

紀平　肇　1978　滅びゆくニッポンバラタナゴ．淡水魚，**4**: 101–102

木村英造　1981　ニッポンバラタナゴ．第2回自然環境保全基礎調査　動物分布 調査報告書（淡水魚類），全国版，1980．日本自然保護協会，77–80

松原喜代松　1955　魚類の形態と検索．石崎書店，東京

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．保育社，東京（第3版）

水野信彦 1968 大阪府の川と魚の生態. —大阪府下における河川漁業権漁場の実態調査報告書—. 大阪府水産林務課, 1–235
長田芳和 1980 タイリクバラタナゴ—純血の危機. 川合禎次ら編, 日本の淡水生物, 東海大学出版会, 東京, 147–153頁
Nagata, Y. and K. Nishiyama 1976 Remarks on the characteristics of the fins of bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus* (Kner) and *R. ocellatus smithi* (Regan). *Mem. Osaka Kyoiku Univ., Ser. III*, **25**: 17–21
中村守純 1955 関東平野に繁殖した移殖魚. 日本生物地理学会報, **16–19**: 333–337
中村守純 1963 原色淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京
中村守純 1969 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京
日本下水道協会 1974 下水試験方法. 日本下水道協会, 東京
西山孝一・長田芳和 1978 タイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴ. 淡水魚, **4**: 91–101
佐藤月二・佐藤文雄・山田正司・平井孝司・堂面安広 1979 第2回自然環境保全基礎調査 動物分布調査報告書 (淡水魚類), 1978, 広島県. 環境庁委託調査, 広島県, 1–50
富山哲夫 1938 水の過マンガン酸加里消費量の定量に関する研究. 陸水学雑誌, **8**: 314–322
内田恵太郎 1939 朝鮮魚類誌 第一冊, 絲顎類, 内顎類. 朝鮮総督府水産試験場, 釜山

Summary

The rose bitterling is a deep-bodied and compressed cyprinid fish, seldom exceeding 6.5 cm in total length, and abundant in warm streams and ponds in lowlands. This fish has been classified into two subspecies, *Rhodeus ocellatus ocellatus* (Kner) and *R. ocellatus smithii* (Regan). The former, immigrant from China, reveals a conspicuous white stripe along the anterior margin of ventral fin, while the latter, native in Kinki district and northern Kyushu, does not reveal any of such stripe. Recently, the former is rapidly occupying main waters in plains including the original ranges of the latter.

In order to elucidate the actual distribution of this fish in the Tatara River flowing in an eastern suburb of Fukuoka City, Kyushu, the authors collected the specimens of the rose bitterling in 1982 to 1984. Many of the specimens, whether male or female, showed tiny and faint whitish parts on their first ventral ray in mid-summer, but these whitish color faded out in other seasons. Therefore, there are difficulties to decide exactly the subspecific name of these specimens. Other taxonomical characters, such as fin ray counts, number of pored scales and presence of a black spot on dorsal fin, suggested the rose bitterling of the Tatara River has less affinity with *R. ocellatus ocellatus* than another subspecies. The electrophoretic analysis of their isozymes also came to a similar result.

In the Tatara River system, this fish was found most abundantly in the muddy lower reaches of the Sue and Umi River where eutrophication of waters has been advanced and the fish fauna is rather simple. The habitats of the rose bitterling were characterised by the stagnant and brownish turbid waters and moderate growths of aquatic plants.

TOKYO INSTITUTE OF TECHNOLOGY
FACULTY OF BIOSCIENCE AND BIOTECHNOLOGY
4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan

Phone : 81-45-922-1111
Telex : 3823553 TITNAGJ
Fax : 81-45-923-1136

July, 1993

Dear Dr. R. J. Behnke

Please find enclosed our recent papers concerining SINEs. I am very happy if you enjoy them.

Best wishes,

Norihiro Okada

Norihiro Okada, PhD
professor
FAX 81-45-1136(international)

NO/ht
enclosure

UNIV
CCF-78 A4 80
ニュウハク

TOKYO INSTITUTE OF TECHNOLOGY

FACULTY OF BIOSCIENCE AND BIOTECHNOLOGY
4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan

Phone : 81-45-922-1111
Telex : 3823553 TITNAGJ
Fax : 81-45-923-1136

July, 1993

Dear Dr. R. J. Behnke

Please find enclosed our recent papers concerining SINEs. I am very happy if you enjoy them.

Best wishes,

Norihiro Okada

Norihiro Okada, PhD
professor
FAX 81-45-1136(international)

NO/ht
enclosure

5/6/93 - M.S.G.

JOBNAME: Docket # PAGE: 1 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

LM / MLS(v)
Article long
Too much art

AU: SEE QUERIES ON MS. throughout

MASTER: RETURN TO PNAS

Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 90, pp. 0000–0000, •••••••• 1993
Genetics

Several short interspersed repetitive elements (SINEs) in distant species may have originated from a common ancestral retrovirus: Characterization of a squid SINE and a possible mechanism for generation of tRNA-derived retroposons

(*Loligo bleekeri*/lysine tRNA)

KAZUHIKO OHSHIMA*†, RYUTA KOISHI*†, MAMI MATSUO*†, AND NORIHIRO OKADA*†‡

*Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Ibaraki, Japan; and †Faculty of Bioscience and Biotechnology, Tokyo Institute of Technology, 4259 Nagatsuda-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan •••

Communicated by Russell F. Doolittle, March 8, 1993

ABSTRACT Using labeled transcripts generated *in vitro* from squid total genomic DNA as a probe, we isolated and characterized a SINE that is present in the squid genome. The squid SINE appears to be derived from a $tRNA^{Lys}$. When the consensus sequences of five different SINEs with a $tRNA^{Lys}$-like structure from distantly related species, including squid, were aligned, we found in the tRNA-unrelated region two sequence motifs that were almost identical among these five SINEs. This observation suggests a common evolutionary origin for these SINEs and/or some function(s) for these motifs. Similar sequences were unexpectedly found to be present in sequences complementary to the U5 regions of several mammalian retroviruses whose primer is a $tRNA^{Lys}$. On the basis of these findings, we present a model for the generation of SINEs. We propose that they are derived from a "strong-stop DNA" with a primer $tRNA^{Lys}$ that is an intermediate in the reverse transcription of certain retroviruses. Our model suggests that a certain group of SINEs may have been generated by horizontal transmission, although it is not clear whether information was transmitted via a similar retrovirus or via an RNA or DNA of a SINE.

In higher eukaryotes, protein-coding genes constitute 10% of the genome at most, and the remainder of the genome is composed of a variety of repetitive sequences. Repetitive sequences in eukaryotic genomes can be classified into two groups: tandemly repeated sequences and dispersed sequences (1). The dispersed sequences can be further classified into two categories on the basis of size: long interspersed elements (LINEs), which include L1 sequences, and short interspersed elements (SINEs), such as the primate *Alu* family and the rodent type 1 and type 2 families (2).

Repetitive sequences can be classified in a different way, according to the mechanisms by which they are generated. Tandemly repeated sequences are generated by gene duplication at the DNA level (1, 3), while in the case of dispersed elements another mechanism, known as retroposition, has been characterized. During retroposition, information in a cellular RNA transcript flows back into the genome via a complementary DNA intermediate (4, 5).

Retroposon is the name given to a repetitive element that is amplified by retroposition (4). Nonviral retroposons can be classified into three groups—processed retropseudogenes, SINEs, and LINEs (5). In 1985, three laboratories, including one of ours, reported that mammalian SINEs, with the exception of the human *Alu* family (6, 7), are derived from tRNAs (8–12). At that time, SINEs were believed to be restricted to mammals, since none had been found in the genomes of birds or *Drosophila* (4, 5). Recently, it has been shown that SINEs are widespread in the animal kingdom (for reviews, see refs. 13 and 14) and in plants (15, 16). These findings indicate that retroposition by way of SINE amplification continuously generates genetic and structural variations in the genomes of many more animal and plant species than had previously been supposed.

In general, SINEs are not simple tRNA pseudogenes but have a composite structure, consisting of a region homologous to a tRNA, a tRNA-unrelated region, and an A+T-rich region (13). Previously, it was suggested that the tRNA-related region of several SINEs may have originated from tRNA itself, rather than from tDNA, because a CCA sequence, like that present at the 3′ end of all mature tRNA species, is found in the tRNA-related region of these SINEs (13, 17). This view contrasts with that of Deininger and Daniels (18), who proposed that SINEs may have been generated from tDNAs that accumulated mutations that did not hinder the intrinsic functions of tRNAs. At present, however, the molecular mechanism by which the composite structure of SINEs has been generated during evolution remains unknown. In this paper, we present a possible model for the initial generation of SINEs.

RESULTS

Transcription *in vitro* of total genomic DNA from squid resulted in production of a discrete transcript of about 250 nucleotides (Fig. 1, lane 1). In view of the sensitivity of this transcription to α-amanitin, this RNA was concluded to be transcribed by RNA polymerase III (Fig. 1, lanes 2 and 3). Using the transcript as a probe, we isolated six phage clones, localized the DNA loci that hybridized to the probe, and determined their sequences. Fig. 2 shows the alignment of these sequences and a consensus sequence, which is typical of a SINE sequence, composed of a tRNA-related region and a tRNA-unrelated region. The SINE is designated as the squid SK family, where S stands for squid and K stands for lysine (see below). The average sequence divergence was 7%. The six clones appear to be divided into two subfamilies: the sequence divergences of NO25, NO6, NO22, and NO28 are low (4.2% on average), whereas those of NO4 and NO31 are relatively high (12.7% on average). Four cloned DNAs belonging to the group with low sequence divergence were active as templates for transcription *in vitro* in a HeLa cell extract (Fig. 1, lanes 4–7). The other two clones, NO4 and NO31, were not active as templates for transcription *in vitro*,

The publication costs of this article were defrayed in part by page charge payment. This article must therefore be hereby marked "*advertisement*" in accordance with 18 U.S.C. §1734 solely to indicate this fact.

‡To whom correspondence should be addressed at: Faculty of Bioscience and Biotechnology, Tokyo Institute of Technology, 4259 Nagatsuda-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan.

••••/•••:•/0416

JOBNAME: Docket # PAGE: 2 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

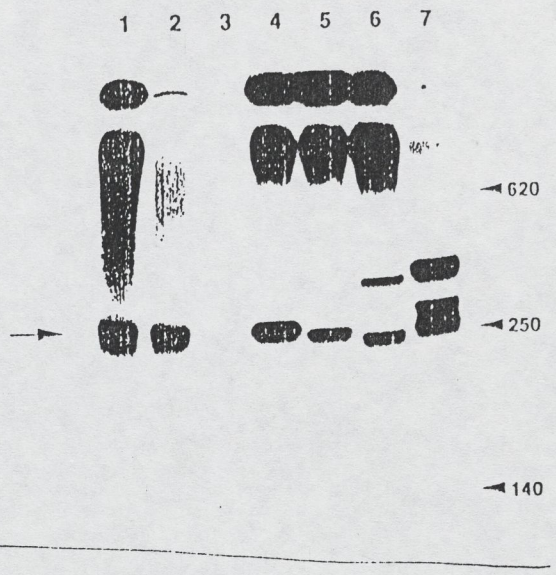


FIG. 1. *In vitro* transcription of total genomic DNA and cloned DNAs in a HeLa cell extract. Total genomic DNA from squid (*Loligo bleekeri*) was transcribed in the absence of α-amanitin (lane 1) and in the presence of α-amanitin at 2 μg/ml (lane 2) or 200 μg/ml (lane 3). The templates used were plasmid DNAs designated NO6 (lane 4), NO25 (lane 5), and NO22 (lane 6) and phage DNA designated NO28 (lane 7). Arrow shows the discrete transcript of about 250 nucleotides. Arrowheads indicate positions of markers. Electrophoresis was performed in an 8% polyacrylamide gel at 600 V for 4 hr.

a result that confirms the high sequence divergence among these clones.

A computer-assisted homology search revealed that the tRNA-related region of the SK family was most similar to tRNA^{Lys} from rabbit (19) (Fig. 3). The extent of the similarities between the tRNA-related region of the SK family and the tRNA^{Lys} sequences from mammals and squid is about the same (Fig. 3). No other similar tRNA was detected in a computer compilation of tRNA sequences (●●●). Therefore, it is very likely that tRNA^{Lys} is a progenitor of the SK family, although it is possible that some unknown tRNA species from a mollusk are more similar to the SK family than the tRNA^{Lys}. The CCA sequence, present at the 3′ end of all mature tRNA species, is retained in the tRNA-related region of the SK family, as is also the case in several other SINEs with a tRNA^{Lys}-like structure (see *Discussion*).

DISCUSSION

A Superfamily of tRNA^{Lys}-Related SINEs. About 20 families of SINEs that are derived from tRNAs have been reported to date. Among these SINEs, 9 families, including the squid SK family, are similar to tRNA^{Lys} (Table 1). Although they are similar to tRNA^{Lys}, it is sometimes very difficult to identify the actual parental tRNA species of several families of SINEs, because some tRNA sequences are very similar to one another and the consensus sequence of a repetitive family has often diverged far from the original tRNA sequence. In the case of the charr *Fok* I family, however, it seems likely that this family really is derived from tRNA^{Lys}, given its extensive similarity to this tRNA (79% homology, including the aminoacyl-stem region) (20). Since the tRNA-unrelated regions of the *Fok* I family and the salmon *Sma* I family are similar to each other, it also seems probable that the *Sma* I family is derived from a tRNA^{Lys} (20). The tortoise Pol III/SINE resembles a tRNA^{Lys} and a tRNA^{Thr} to a similar extent, so the tRNA species that is the source of this SINE cannot yet be identified, even from an improved consensus sequence of this family (17). The origin of the *Galago* type 2 family (21) was originally proposed to be tRNA^{Met} (9), but careful reexamination of the similarities between the *Galago* type 2 family and tRNAs showed that it is more likely to have originated from tRNA^{Lys} (21). As for the parental tRNA species of the rodent type 2 *Alu* family (26), two groups (8, 10) have shown that this family most closely resembles tRNA^{Lys}, whereas another group (9) has claimed that tRNA^{Ser} is the most likely parental species. Three families—namely, salmonid *Hpa* I (20), octopus OK (unpublished data), and tobacco TS (16)—are also included in this group, but the extent of their similarities to tRNA^{Lys} is low. We have tentatively listed these 9 families of SINEs in Table 1 as members of a superfamily of tRNA^{Lys}-related SINEs. However, it seems necessary to validate our hypothesis about the existence of a superfamily of tRNA^{Lys}-related SINEs by some other criteria before the final allocation of each family of repetitive sequences to this superfamily (see below).

Several SINEs in Distant Species Exhibit Similarities to One Another. We found that, among the families of SINEs in the superfamily of tRNA^{Lys}-related SINEs in Table 1, the tRNA-unrelated regions of five families of SINEs—rodent type 2, charr *Fok* I, salmon *Sma* I, tortoise Pol III/SINE, and squid SK families—exhibit similarities to one another (data not shown). It is noteworthy that SINEs from phylogenetically distant taxa such as rodent, tortoise, fish, and squid are similar to one another. This finding prompted us to attempt the alignment of these five SINEs, as shown in Fig. 4*a*. When at least four nucleotides are identical at the same position of the aligned sequences, they are highlighted in black. Of 78 positions in the tRNA^{Lys}-related region, 39 positions are highlighted in this way. To our surprise, we found that in the tRNA^{Lys}-unrelated region, the two sequence motifs GATCTG and TGG, at a distance of 10–11 nucleotides, were highly conserved. Although two mismatches and one deletion are present in the *Fok* I and in the *Sma* I sequences, respectively, the complete sequences of these motifs are present in the SINEs from squid, rodent, and tortoise. These results provide convincing evidence that the similarities are significant.

A Possible Model for the Initial Generation of tRNA-Derived SINEs. It is possible that the two conserved sequences GATCTG and TGG have functions that led to their generation by convergent evolution. It is also possible, however, that these motifs were generated from a common evolutionary ancestor and have a function that has led to their conservation during evolution.

Unexpectedly, sequences similar to these motifs were detected in sequences complementary to the U5 regions of several mammalian retroviruses [SRV-1 (27), SRV-2 (28), MPMV (29), MMTV (30), HIV-1 (31), SIVcpz (32), EIAV (33), BIV127 (34), SA-OMVV (35)], and these sequences were located at distances from the respective primer-binding sites similar to the distance between the 3′ end of the tRNA-related region and these two motifs in the SINEs (Fig. 4*b*). All these retroviruses are presumed to use tRNA^{Lys} as a primer tRNA during reverse transcription because of the presence of a sequence complementary to tRNA^{Lys} at their respective primer-binding sites.

In our model for the initial generation of SINEs (Fig. 5), the 3′-terminal sequence of a tRNA^{Lys} (15–18 nucleotides), including the CCA sequence, hybridizes to the primer-binding site in the viral genome. Reverse transcription proceeds from the CCA end toward the 5′ end of the genome. The main product of reverse transcription *in vitro* is a single-stranded DNA with tRNA^{Lys} at its 5′ terminus, which is known as "strong-stop DNA." During reverse transcription *in vivo*,

JOBNAME: Docket # PAGE: 3 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

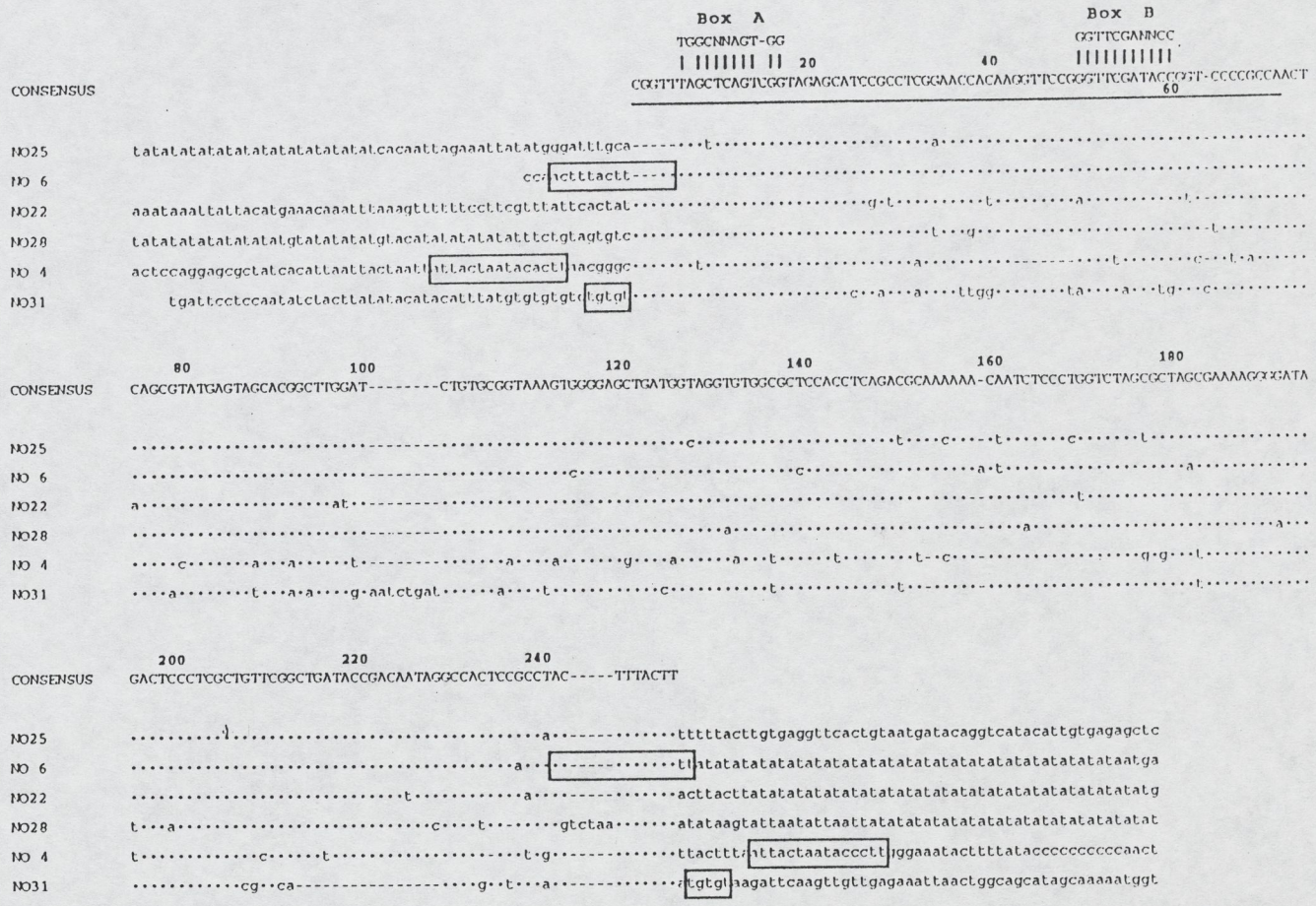


FIG. 2. Sequences of members of the squid SK family and a consensus sequence. The tRNA^{Lys}-related region is underlined. The two internal promoters are indicated above the consensus sequence. Direct repeats are boxed.

the transcribed DNA "jumps" to the 3′ terminus of the viral genome because of the presence of the duplicated R region. From the sequence similarities described above, we propose a model wherein the strong stop DNA with the tRNA^{Lys} becomes a SINE after several further unidentified processes. The primer tRNA is not removed, and it is copied instead into DNA or inserted directly into the genome as a covalent *tRNA–DNA hybrid*, thereby creating a tRNA^{Lys} pseudogene. This model explains the peculiar presence of the CCA sequence at the 3′ terminus of the tRNA-related regions of several SINEs (see Introduction). A similar mechanism for the generation of a tRNA pseudogene was originally suggested by Saigo (36), and Okada and coworkers (13, 17) have discussed such a mechanism subsequently. The model presented here has been briefly described elsewhere (37).

When Saigo's model was proposed in 1986, it appeared to be very difficult to detect any similarities between SINEs and U5 regions of retroviruses, since the evolutionary rate of mutation of genes in retroviruses is 10^6 times higher than that of nuclear genes (38). We suspected at that time that no similarities would remain, even if the model were correct. However, the present study has revealed sequence similarities between SINEs and retroviruses. Nonetheless, such similarities may not be extensive enough to convince us of an evolutionary relationship. If we could isolate a pair consisting of a new animal or plant SINE and a new retrovirus in which the sequences of the regions mentioned in this study were much more similar to one another, we would be more confident of the validity of our model.

Our model appears to support our original notion that the five families of SINEs described above, which include the rodent type 2, may have been derived from tRNA^{Lys} [the progenitor of the rodent type 2 *Alu* family was proposed to be tRNA^{Ser} by Daniels and Deininger (9), see above].

With regard to the origin of SINEs, tRNA^{Lys} appears to be the most frequent progenitor of SINEs (13, 14). If this

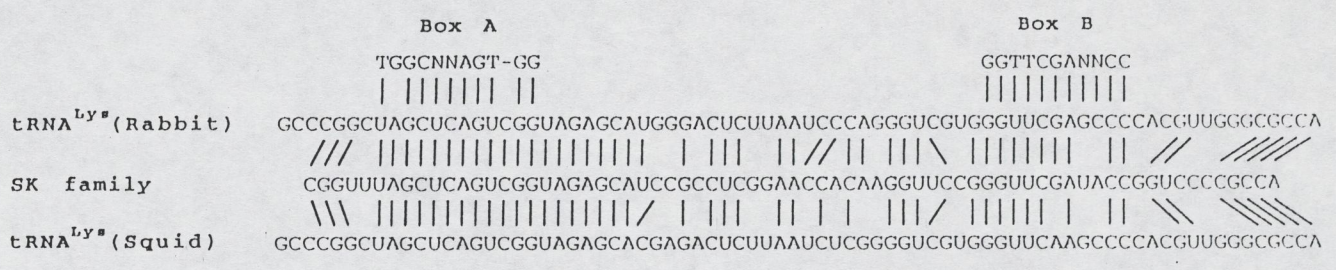


FIG. 3. Sequence comparisons between the tRNA-related segment in the consensus sequence of the squid SK family and the tRNA^{Lys} sequences from rabbit and squid. The sequence of the rabbit tRNA^{Lys} is taken from ref. 19 and the gene sequence for the squid tRNA^{Lys} is our unpublished result.

JOBNAME: Docket # PAGE: 4 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

Table 1. Classification of three superfamilies of SINEs

SINE	Species	Ref.
Superfamily of tRNA^{Lys}-related SINEs		
Galago type 2 family	*Galago*	21
Rodent type 2 (B2) family	Mouse, rat, hamster	10
Tortoise Pol III/SINE	Tortoise	17
Charr *Fok* I family	*Salvelinus* spp.	21
Salmon *Sma* I family	Chum and pink salmon	12
Squid SK family	Squid	This paper
Salmoid *Hpa* I family	All salmonid species	20
Octopus OK family	Octopus	Unpublished
Tobacco TS family	Tobacco	16
Superfamily of tRNA^{Arg}-related SINEs		
SMα family	*Schistosoma mansoni*	22
Pig PRE-1 family	Pig	23, 24
Octopus OR1 family	Octopus	Unpublished
Octopus OR2 family	Octopus	Unpublished
Superfamily of tRNA^{Gly}-related SINEs		
Rabbit C family	Rabbit	10
Bovine and goat 73-bp repeat	Bovine, goat	10
Rice pSINE$_1$	Rice	15

Pol, polymerase.

preponderance reflects the relative proportion of retroviruses that use tRNA^{Lys} as a primer among all retroviruses, it can be concluded that such retroviruses are abundant in the biological world. If retroviruses that use tRNA^{Lys} were selectively utilized in the origination of SINEs, it is likely that the sequences of SINEs with a tRNA^{Lys}-like structure have some function(s) and may confer some selective advantage on the respective hosts (22). If all retroviruses have ••• the potential to generate a SINE from a strong-stop DNA, we should be able to find many kinds of SINE with a variety of tRNA-like structures that correspond to the variety of primer tRNA species used by many kinds of retrovirus in the animal kingdom. As shown in Table 1, the second most abundant SINEs are those with a tRNA^{Arg}-like structure, and the third are those with a tRNA^{Gly}-like structure. We have tentatively designated these groups as superfamilies, hoping to find homologous retroviruses with the respective primer tRNAs in the future.

On the Possible Generation of SINEs by Horizontal Transmission. Our model also suggests that SINEs in distantly related species may have been generated by horizontal transmission. With respect to the question of how several SINEs in distant species happen to have similar sequences, there are two possible answers. One possibility is that a similar retrovirus infected distantly related organisms, such as rodents and squid, during a very short evolutionary time period and that the strong-stop DNA with a primer tRNA gave rise independently to the respective SINE within each organism. Phylogenetic analysis of retrons (39), based on their reverse transcriptases, has revealed the presence of related retrotransposable elements in very different taxa, and it has been proposed that the retrotransposons have spread horizontally (40, 41). In the case of the plant *copia*-like retrotransposons, more concrete evidence for horizontal transmission has been presented recently (42). Moreover, it is well established that many endogenous retroviruses have spread to new species by horizontal transfer, and there is also every reason to believe that endogenous viruses are the descendants of exogenous viruses that infected germ-line cells (40). The generation of SINEs by independent infection of retroviruses is not unlikely. However, it should be noted that sequences of the tRNA^{Lys}-related regions of five SINEs (highlighted nucleotides in Fig. 4*a*) are highly conserved among these SINEs. It is difficult to envision that such coincidentally highly conserved stretches arose as a result of the independent generation of SINEs within each organism unless these conserved regions were selected during a process of retroposition within a germ cell or during a fixation process in each species. The alternative possibility is that genetic information in a primordial SINE in one organism was transmitted horizontally to another organism as the transcript of this SINE or as the SINE DNA itself. The fact that the rice pSINE$_1$ is more similar to the rabbit C family than to tRNA^{Gly} (our own alignment, not shown here) can be explained only by assuming such a process. The two possibilities described above are not, however, mutually exclusive. More examples are required if we are to identify the dominant mechanism for the dispersion of SINEs throughout the biological world.

Doolittle *et al.* (40) noted that, judged from their present-day distribution, genuine retroviruses must have appeared well after the evolution of vertebrates and perhaps even after the emergence of mammals. If this were the case and if SINEs were generated from retroviruses as we propose, the SINEs evolved and have been amplified only after the time when mammals emerged. This view may explain why there are many SINEs within mammalian genomes and fewer SINEs in nonmammalian genomes (see Introduction). Since the establishment of mammals, SINEs with retroviral genetic information consisting of a long terminal repeat with a primer tRNA might have been flowing continuously into the genomes of vertebrates and also invertebrates, contributing to the remodeling of the host genomes and endowing them with genetic variability during evolution.

1. Singer, M. & Berg, P. (1991) *Genes and Genomes* (University Science Books, •••).
2. Singer, M. F. (1982) *Cell* 28, 433–434.
3. Denison, R. A. & Weiner, A. M. (1982) *Mol. Cell. Biol.* 2, 815–828.
4. Rogers, J. (1985) *Int. Rev. Cytol.* 93, 231–279.
5. Weiner, A. M., Deininger, P. L. & Efstratiadis, A. (1986) *Annu. Rev. Biochem.* 55, 631–661.
6. Weiner, A. M. (1980) *Cell* 22, 209–218.
7. Ullu, E. & Tschudi, C. (1984) *Nature (London)* 312, 171–172.
8. Lawrence, C. B., McDonnell, D. P. & Ramsey, W. J. (1985) *Nucleic Acids Res.* 13, 4239–4252.
9. Daniels, G. R. & Deininger, P. L. (1985) *Nature (London)* 317, 819–822.
10. Sakamoto, K. & Okada, N. (1985) *J. Mol. Evol.* 22, 134–140.
11. Endoh, H. & Okada, N. (1986) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83, 251–255.
12. Matsumoto, K., Murakami, K. & Okada, N. (1986) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83, 3156–3160.
13. Okada, N. (1991) *Trends Ecol. Evol.* 6, 358–361.
14. Okada, N. (1991) *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1, 498–504.
15. Mochizuki, K., Umeda, M., Ohtsubo, H. & Ohtsubo, E. (1992) *Jpn. J. Genet.* 67, 155–166.
16. Yoshioka, Y., Matsumoto, S., Kojima, S., Ohshima, K., Okada, N. & Machida, Y. (1993) submitted.•••
17. Endoh, H., Nagahashi, S. & Okada, N. (1990) *Eur. J. Biochem.* 189, 25–31.
18. Deininger, P. L. & Daniels, G. L. (1986) *Trends Genet.* 2, 76–80.
19. Raba, M., Limburg, K., Burghagen, M., Katze, J. R., Simsek, M., Heckman, J. E., RajBhandary, U. L. & Gross, H. J. (1979) *Eur. J. Biochem.* 97, 305–318.
20. Kido, Y., Aono, M., Yamaki, T., Matsumoto, K., Murata, S., Saneyoshi, M. & Okada, N. (1991) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 2326–2330.
21. Okada, N. (1990) *J. Mol. Evol.* 31, 500–510.
22. Spotila, L. D., Hirai, H., Rekosh, D. M. & LoVerde, P. T. (1989) *Chromosoma* 97, 421–428.
23. Takahashi, H., Awata, T. & Yasue, H. (1992) *Animal Genet.* 23, 443–448.
24. Sugiura, N., Hagiwara, H. & Hirose, S. (1992) *J. Biol. Chem.* 25, 18067–18072.
25. Daniels, G. R., Fox, G. M., Loewensteiner, D., Schmid,

JOBNAME: Docket # PAGE: 5 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

C. W. & Deininger, P. L. (1983) *Nucleic Acids Res.* 11, 7579–7593.
26. Krayev, A. S., Markusheva, T. V., Kramerov, D. A., Ryskov, A. V., Skryabin, K. G., Bayev, A. A. & Georgiev, G. P. (1982) *Nucleic Acids Res.* 10, 7461–7475.
27. Power, M. D., Marx, P. A., Bryant, M. L., Gardner, M. B., Barr, P. J. & Luciw, P. A. (1986) *Science* 28, 1567–1573.
28. Thayer, R. M., Power, M. D., Bryant, M. L., Gardner, M. B., Barr, P. J. & Luciw, P. A. (1987) *Virology* 157, 317–329.
29. Sonigo, P., Barker, C., Hunter, E. & Wain-Hobson, S. (1986) *Cell* 45, 375–385.
30. Fasel, N., Buetti, E., Firzlaff, J., Pearson, K. & Diggelmann, H. (1983) *Nucleic Acids Res.* 11, 6943–6955.
31. Spire, B., Sire, J., Zachar, V., Rey, F., Barré-Sinoussi, F., Galibert, F., Hampe, A. & Chermann, J.-C. (1989) *Gene* 81, 275–284.
32. Huet, T., Cheynier, R., Meyerhans, A., Roelants, G. & Wain-Hobson, S. (1990) *Nature (London)* 345, 356–359.
33. Derse, D., Dorn, P. L., Levy, L., Stephens, R. M., Rice, N. R. & Casey, J. W. (1978) *J. Virol.* 61, 743–747.
34. Garvey, K. J., Oberste, M. S., Elser, J. E., Braun, M. J. & Gonda, M. A. (1990) *Virology* 175, 391–409.
35. Querat, G., Audoly, G., Sonigo, P. & Vigne, R. (1990) *Virology* 175, 434–447.
36. Saigo, K. (1986) *Nucleic Acids Res.* 14, 7815.•••
37. Okada, N. & Ohshima, K. (1993) *J. Mol. Evol.*, in press.
38. Gojobori, T. & Yokoyama, S. (1985) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82, 4198–4201.
39. Temin, H. M. (1989) *Nature (London)* 339, 254–255.
40. Doolittle, R. F., Feng, D.-F., Johnson, M. S. & McClure, M. A. (1989) *Quart. Rev. Biol.* 64, 1–30.
41. Xiong, Y. & Eickbush, T. H. (1990) *EMBO J.* 9, 3353–3362.
42. Voytas, D. F., Cummings, M. P., Konieczny, A., Ausubel, F. M. & Rodermel, S. R. (1992) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 7124–7128.

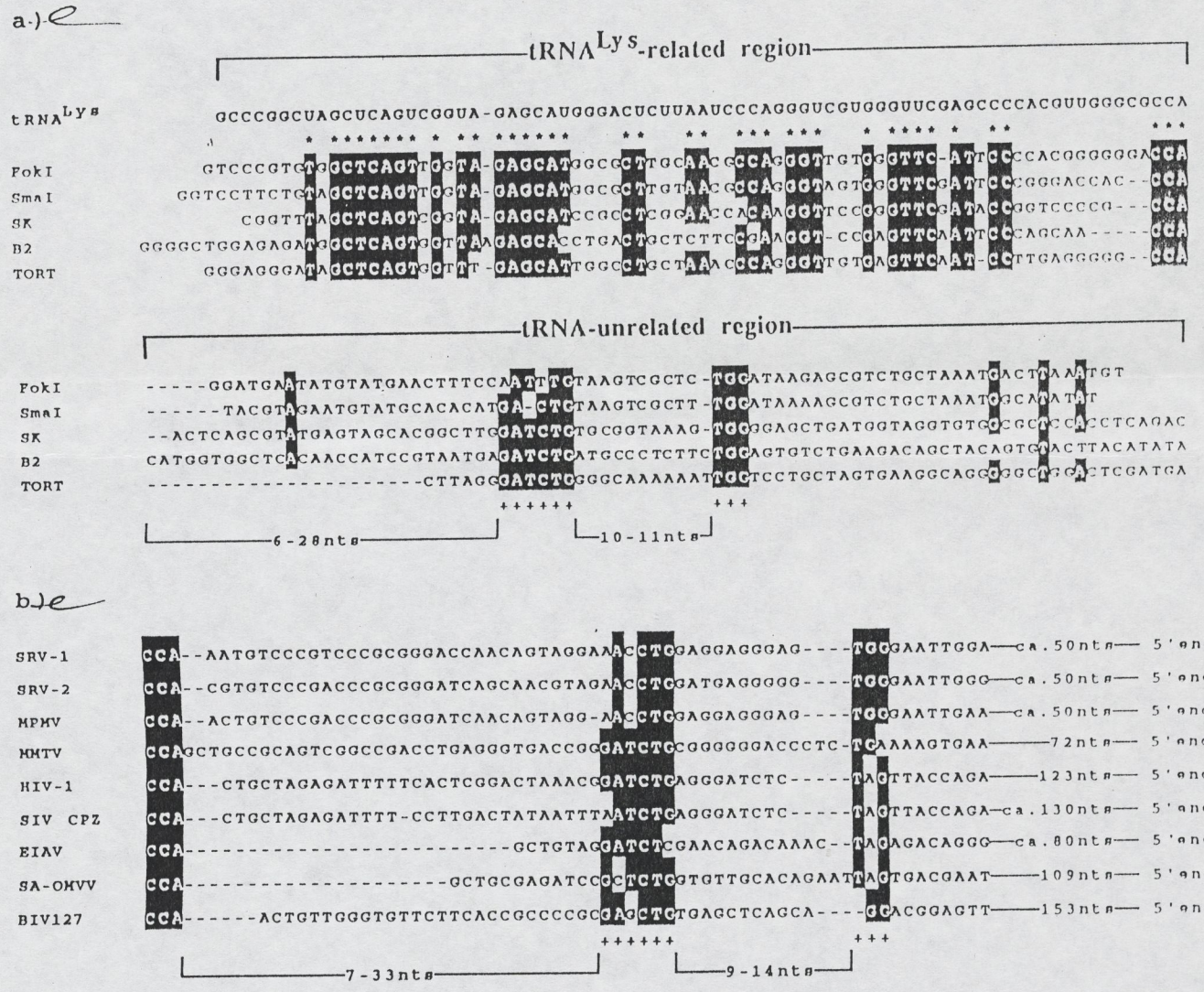


FIG. 4. SINEs may have been generated from a strong-stop DNA. (*a*) Alignment of five SINEs that appear to be derived from tRNA^{Lys}. Nucleotides at positions at which at least four nucleotides are identical are highlighted in black. When the highlighted nucleotides are also identical to a nucleotide in tRNA^{Lys} (rabbit), the nucleotides are indicated by a star. Two conserved regions of GATCTG and TGG are indicated by plus signs. Deletions are shown by bars. Fok I, Sma I, SK, B2, and TORT stand for the charr *Fok* I family, the salmon *Sma* I family, the squid SK family, the rodent type 2 (B2) family, and the tortoise Pol III/SINE family, respectively. (*b*) Alignment of sequences complementary to the U5 regions of several retroviruses that use tRNA^{Lys} as a primer. The CCA sequences at the end of each primer-binding site and the two conserved regions are highlighted in black. The two conserved regions are indicated by plus signs. References for these retroviruses are indicated in the text. Deletions are shown by bars. The distance in nucleotides to the 5′ end of the R region of the viruses is indicated.

JOBNAME: Docket # PAGE: 6 SESS: 3 OUTPUT: Tue May 4 07:42:59 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0416a8900

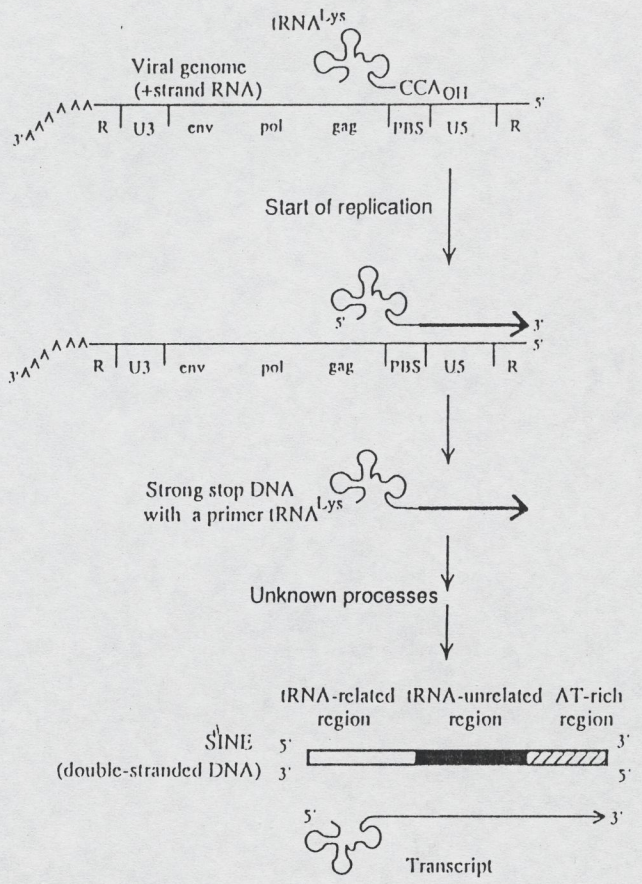


FIG. 5. Model for the mechanism of the initial generation of SINEs (see text for details). PBS, primer-binding site.

JOBNAME: Docket # PAGE: 1 SESS: 3 OUTPUT: Thu May 20 10:01:50 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0600a8884
MLS / BRS(v)

MASTER: RETURN TO PNAS

Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 90, pp. 0000–0000, •••••••• 1993
Genetics

Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution

(retroposon/PCR/phylogeny/orthologous locus/salmon)

SHIGENORI MURATA, NOBUYOSHI TAKASAKI, MASAKO SAITOH, AND NORIHIRO OKADA*

Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Ibaraki, Japan, and Faculty of Bioscience and Biotechnology, Tokyo Institute of Technology, 4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan

Communicated by C. Clark Cockerham, March 31, 1993 (received for review November 20, 1992)

ABSTRACT Several subfamilies of the salmonid *Hpa* I short interspersed element (SINE) family were isolated from salmonid genomes and were sequenced. For each genomic locus that represented the subfamily, amplification by PCR of the orthologous loci in the 12 fish allowed us to determine the order of branching of the Pacific salmonid species. The deduced phylogeny suggests three evolutionary lines, namely, a line of chum salmon, pink salmon, and kokanee; a line of coho salmon and chinook salmon; and a line of steelhead trout. Our data also support a change in the phylogenetic assignment of steelhead trout from *Salmo* to *Oncorhynchus*. We present here an extensive phylogenetic tree constructed from an analysis of differential insertion of SINEs, and we propose that SINE insertion analysis is one of the best available methods for clarifying the order of divergence of closely related species.

A retroposon is defined as a nucleotide sequence, present initially as a cellular RNA transcript, that has been reincorporated into the genome, presumably via a cDNA intermediate. Retroposons constitute roughly 10% of the human genome and are similarly abundant in other mammalian genomes (1, 2). As a result, the remarkable fluidity of eukaryotic genomes reflects the contributions of retroposition (2) as well as mechanisms operating at the DNA level such as mutation and recombination (1–4). Retroposons can be unique to one species, a few species, a genus, or in some cases a family. Retroposition is therefore a specialized form of gene duplication, which is believed to be of major importance in the creation of genetic diversity during evolution (5).

Nonviral retroposons are classified into three main groups: processed retropseudogenes, LINEs (long interspersed elements), and SINEs (short interspersed elements) (6). Except for the rodent type I and human *Alu* families (7, 8), all of the SINE families examined to date have been shown to be derived from tRNAs (9–14). ~~A family is identified by a characteristic restriction endonuclease site.~~ In contrast to DNA transposable elements, which are often capable of being excised precisely ~~or imprecisely~~, SINEs appear to be inserted irreversibly and should therefore provide an ideal evolutionary and phylogenetic marker (4).

The Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) are a group of closely related species with complex life histories and an interesting global distribution (reviewed in ref. 15). Previously, in an attempt to elucidate a possible role of SINEs in the genomic organization and speciation of salmonids, we characterized three families of tRNA-derived SINEs in salmonid genomes (16, 17). The salmon *Sma* I family is restricted to the genomes of chum salmon and pink salmon. The charr *Fok* I family is present only in species that belong to the genus *Salvelinus*. The third family, the salmonid *Hpa* I family, is present in all species in the family Salmonidae but not in other species (16). These results suggest that these SINEs were amplified specifically within certain salmonid lineages during evolution.

Our data prompted us to attempt to construct a phylogenetic tree for the salmonid species by using SINE insertions as irreversible events that would serve as informative markers of evolution. In this report, we present a characterization of the four subfamilies of the *Hpa* I family.† These subfamilies were amplified in the four different ancestral species within the genus *Oncorhynchus*. Such characterization provides a highly reliable order of branching of the various species of *Oncorhynchus*.

MATERIALS AND METHODS

Experiments were performed by using standard techniques (18–21).

The fish species examined in this study and their geographic sources are listed in Table 1. The family Salmonidae consists mainly of four genera: *Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*, and *Hucho*. The genus *Oncorhynchus* includes eight species, of which six species were analyzed in this study. Genomic DNAs from chum salmon (*O. keta*), kokanee (*O. nerka adonis*), and coho salmon (*O. kisutch*) were used to construct three genomic libraries. Each genomic library was screened for phage clones that contained the salmonid *Hpa* I family and their sequences were determined by the chain-termination method (19). When a unit of the family appeared to be integrated into a unique region of the genome, we synthesized 5′ and 3′ 20-meric primers that flanked the unit. Then PCR was performed (20), using the DNAs from the 12 listed species as templates. Each locus was named after the number of the clone and the name of the species from which it was isolated. For example, when a phage clone was isolated from the genomic library of kokanee and the number of the clone was 345, the locus was named Hpa(ON)-345 (where ON stands for *O. nerka*). The orthologous loci of chum salmon (*O. keta*), pink salmon (*O. gorbuscha*), coho salmon (*O. kisutch*), and steelhead trout (*O. mykiss*), which could be detected by PCR, were named Hpa(OK)-345, Hpa(OG)-345, Hpa(OKi)-345, and Hpa(OMy)-345, respectively. To confirm the presence or absence of a SINE unit, Southern hybridization experiments were performed (21) and several sequences of products of PCR at the orthologous loci were determined. To distinguish different loci from one another, different numbering systems were adopted for the different genomic libraries.

The publication costs of this article were defrayed in part by page charge payment. This article must therefore be hereby marked "*advertisement*" in accordance with 18 U.S.C. §1734 solely to indicate this fact.

Abbreviation: SINE, short interspersed element.

*To whom reprint requests should be sent at the present address: Faculty of Bioscience and Biotechnology, Tokyo Institute of Technology, 4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan.

†The sequences reported in this paper have been deposited in the GenBank data base (accession nos. D16238–D16246).

••••/•••:•/0600

JOBNAME: Docket # PAGE: 2 SESS: 3 OUTPUT: Thu May 20 10:01:50 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0600a8884

Table 1. Fish species analyzed

Family	Genus	Species	Common name	Geographic source
Salmonidae	*Oncorhynchus*	*keta*	Chum salmon	Okhotsk Sea
		gorbuscha	Pink salmon	Japan Sea
		nerka adonis	Kokanee	Lake Shikotsu, Hokkaido
		tshawytscha	Chinook salmon	Willapa River, Washington
		kisutch	Coho salmon	Lake Eva Creek, Alaska
		mykiss	Steelhead trout	Univ. of Washington
	Salmo	*trutta*	Brown trout	Nikko Branch, National Research Institute of Aquaculture, Honshu
		salar	Atlantic salmon	Atlantic Ocean
	Salvelinus	*malma*	Dolly Varden	Montana Creek, Alaska
		leucomaenis leucomaenis	White-spotted charr	Shakotan River, Hokkaido
	Hucho	*perryi*	Japanese huchen	Sorachi River system, Hokkaido
Plecoglossidae	*Plecoglossus*	*altivelis*	Ayu fish	Lake Biwa, Honshu

RESULTS

The Genomes of the Pacific Salmon and Trout Are Distinct from Those of the Atlantic Salmon and Trout. The Hpa-345 locus was isolated from a genomic library of kokanee. The sequence of this locus, which contains a unit of the *Hpa* I subfamily, and that of flanking regions were determined [Hpa(ON)-345 in Fig. 1*A*], and two primers flanking the unit (Table 2) were synthesized. Using the 12 fish DNAs as templates, we amplified by PCR. As shown in Fig. 2*A*, the unit of the *Hpa* I subfamily is apparently integrated in the genomes of the Pacific salmon and trout, whereas it is not integrated in those of the other fish. To confirm this result, two Southern hybridization experiments were performed. First, an agarose gel of the products of the PCR experiment described in Fig. 2*A* was blotted onto a membrane filter. The filter was then hybridized with a T7 transcript that contained only the unit sequence of the *Hpa* I family (from nucleotides 8–101 of the consensus sequence in ref. 16) as a probe. Fig. 2*B* shows that the probe hybridized specifically to the upper bands (395 bp) in the gel, confirming that the unit is integrated in the genomes of the Pacific salmon and trout. Second, after being washed, the same filter was hybridized with labeled cloned DNA of the Hpa-345 locus that contained the unit sequence as well as the unique flanking regions as a probe. This experiment was performed to ascertain that the loci into which the unit was not integrated were intact. Fig. 2*C* shows that the probe hybridized to the lower bands as well. Furthermore, to confirm that the genomes of the Atlantic salmon and trout do not contain the unit of the *Hpa* I subfamily at this locus, the sequence of a 255-bp fragment of DNA from brown trout was determined [Hpa(ST)-345 in Fig. 1*A*].

The above results clearly indicated that all the present-day Pacific salmon and trout, including the steelhead trout, which was recently moved from the genus *Salmo* to the genus *Oncorhynchus* (see *Discussion*) (15), form a monophyletic group. The *Hpa* I subfamily, including Hpa-345 as a member, was amplified in one individual of the ancestral species of all the present-day Pacific salmon and trout, and the unit in this

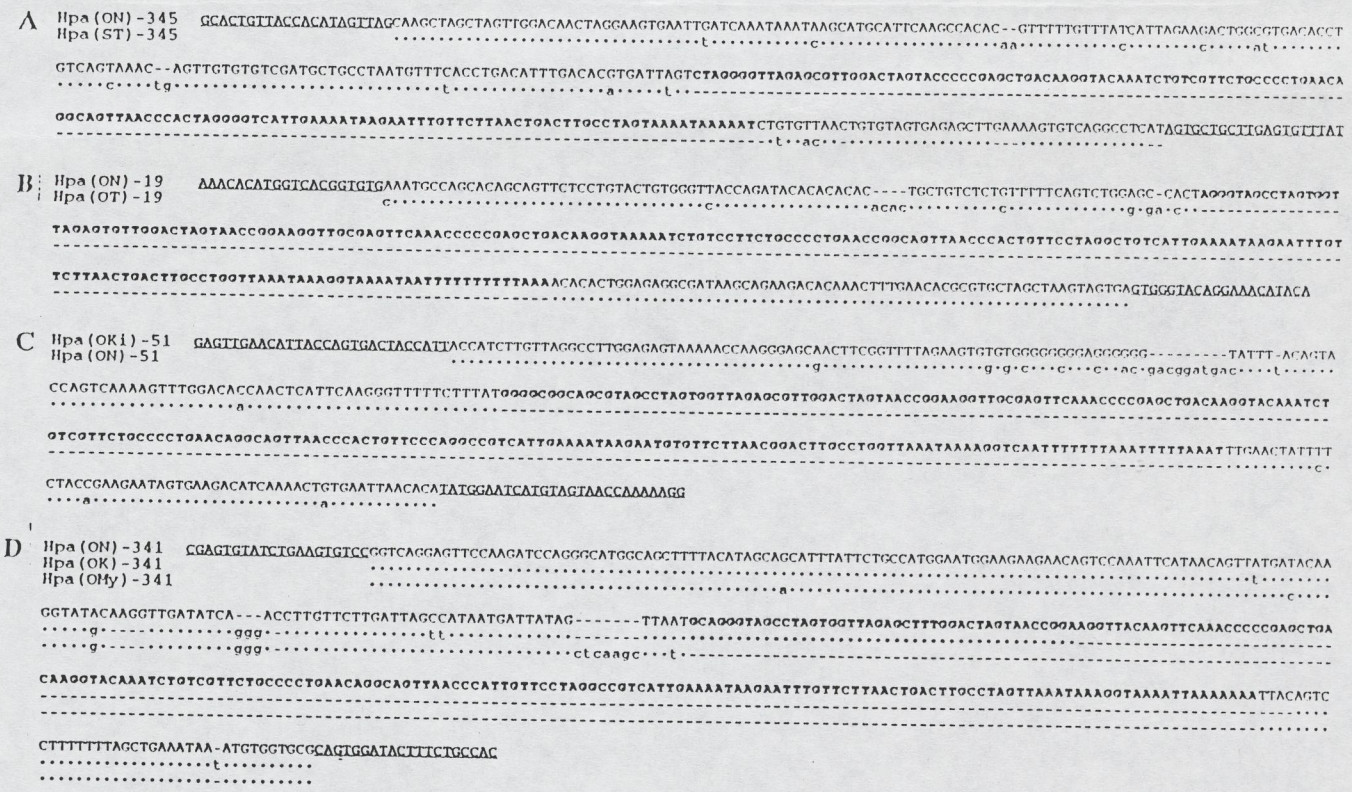


FIG. 1. Sequences of the orthologous loci of Hpa-345 (*A*), Hpa-19 (*B*), Hpa-51 (*C*), and Hpa-341 (*D*). Primer sequences are underlined. A unit sequence of the *Hpa* I family is given in boldface. Identical nucleotides are indicated as dots, and deletions are indicated as dashes.

The nucleotides in DNAs amplified by PCR, which are different from those in phage DNA clones, are shown by small letters.

JOBNAME: Docket # PAGE: 3 SESS: 3 OUTPUT: Thu May 20 10:01:50 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0600a8884

Table 2. Sequences of primers used for detection of the four loci analyzed

Locus	5′ flanking	3′ flanking
Hpa-345	5′-GCACTGTTACCACATAGTTAG-3′	3′-TCACGACGAACTCACAAATA-5′
Hpa-19	5′-AAACACATGGTCACGGTGTG-3′	3′-CACGCATGTCCTTTGTATGT-5′
Hpa-51	5′-GAGTTGAACATTACCAGTGACTACCATT-3′	3′-ATACCTTAGTACATCATTGGTTTTTCC-5′
Hpa-341	5′-CGAGTGTATCTGAAGTGTCC-3′	3′-GTCACCTATGAAAGACGGTG-5′

locus was fixed among the population, most likely by random genetic drift. We have isolated several other loci that indicate a clear distinction between the genomes of the Pacific and Atlantic groups. A compilation of these loci, together with other loci that specify other subfamilies, will be published elsewhere.

Chum Salmon, Pink Salmon, and Kokanee Form a Monophyletic Group. The Hpa-19 locus was isolated from a genomic library of chum salmon and its nucleotide sequence was determined. Primer DNAs were synthesized (Table 2) and PCR was performed. Judging from additional DNA products amplified by PCR (Fig. 3*A*), sequence polymorphisms are present in this locus among several salmonid species. However, it is evident that a unit of this *Hpa* I subfamily is integrated in the genomes of chum salmon, pink salmon, and kokanee (Fig. 3*B*). These results suggest the existence of a common ancestral species for the three present-day species. The nucleotide sequences of the Hpa(ON)-19 locus in kokanee and the Hpa(OT)-19 locus in chinook salmon were determined and confirmed the validity of this inference (Fig. 1*B*).

Coho Salmon and Chinook Salmon Are Sister Species. The Hpa-51 locus was isolated from a genomic library of coho salmon and its nucleotide sequence was determined (Fig. 1*C*). As shown in Fig. 4, it is evident that a unit of the *Hpa* I subfamily at this locus was integrated only in the genomes of coho salmon and chinook salmon, although some of the orthologous loci in species other than *Oncorhynchus* were lost during evolution (Fig. 4*C*). The sequence of the orthologous locus Hpa(ON)-51 indicates that the unit is present in the genome of coho salmon but not in that of kokanee (Fig. 1*C*).

The Five Pacific Salmon Form a Monophyletic Group. The Hpa-341 locus was isolated from a genomic library of kokanee. A unit of the *Hpa* I subfamily was demonstrated to be integrated into the orthologous loci of the five Pacific salmon (Fig. 5). Thus, chum salmon, pink salmon, kokanee, chinook salmon, and coho salmon form a monophyletic group. The band in the lane for chum salmon in Fig. 5*A* has higher mobility than the other four bands, but a hybridization signal was detected in this lane (Fig. 5*B*). The nucleotide sequence of the Hpa(OK)-341 locus in chum salmon indicated that a deletion of 160 bp of DNA has occurred specifically in this lineage, with only 42 nucleotides of the unit at the 5′ end being present at this locus. Fig. 1*D* shows the sequences of the three orthologous loci of kokanee, chum salmon, and steelhead trout.

This locus does not provide information about the divergence of the former *Salmo* (steelhead trout) from the genus *Oncorhynchus* (see *Discussion*), because the unit was not integrated at the orthologous locus of cherry salmon (*O. masou*), which belongs to *Oncorhynchus* (data not shown). Therefore, the data indicate the existence of an ancestral species that was common to the above five salmon after the divergence of cherry salmon and steelhead trout. The relationship between cherry salmon and steelhead trout is currently unknown.

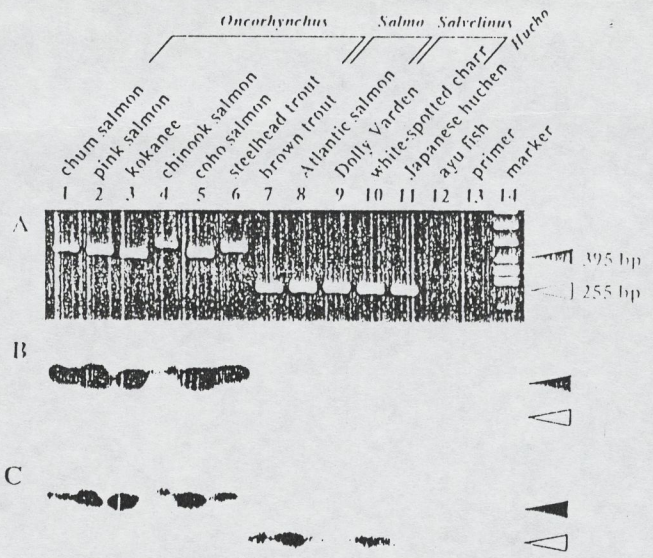


FIG. 2. The Pacific salmonids form a monophyletic group. (*A*) Analysis of the products of PCR of the orthologous loci of Hpa-345 by electrophoresis in an agarose gel. (*B*) Southern hybridization of a blot of the gel in *A*, using the unit sequence of the *Hpa* I family as a probe. (*C*) Southern hybridization of the same blot, using the Hpa(ON)-345 DNA as a probe. Hybridization was performed in buffer [50% (vol/vol) formamide/1% SDS/1 M NaCl] at 42°C for 16 hr. In the experiment in *C*, the blot was treated with an alkaline solution (0.4 M NaOH) at 42°C for 30 min before hybridization. Black and white arrowheads indicate positions of DNA with and without an integrated unit of the *Hpa* I subfamily, respectively.

DISCUSSION

SINE Insertion Analysis Is an Excellent Method for Determining the Order of Divergence of Closely Related Species.

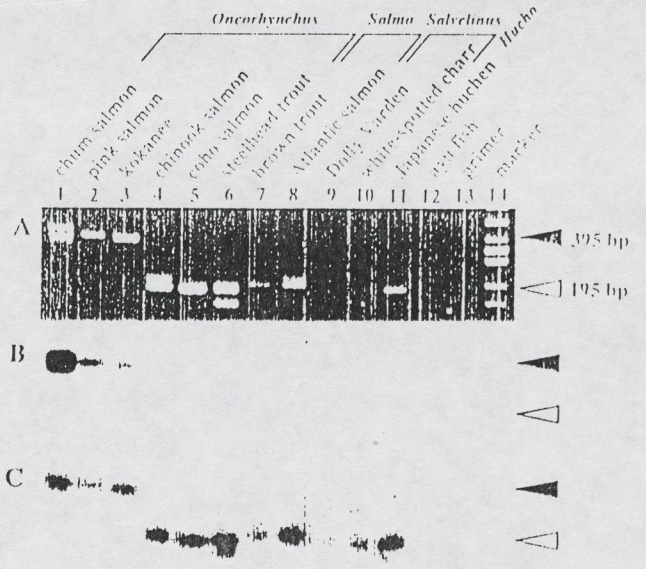


FIG. 3. Chum salmon, pink salmon, and kokanee form a monophyletic group. (*A*) Analysis of the products of PCR of the orthologous loci of Hpa-19 by electrophoresis in an agarose gel. (*B*) Southern hybridization of a blot of the gel in *A*, using the unit sequence of the *Hpa* I family as a probe. (*C*) Southern hybridization of the same blot, using the Hpa(OK)-19 DNA as a probe. The hybridization conditions were the same as those described in the legend to Fig. 2.

JOBNAME: Docket # PAGE: 4 SESS: 3 OUTPUT: Thu May 20 10:01:50 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0600a8884

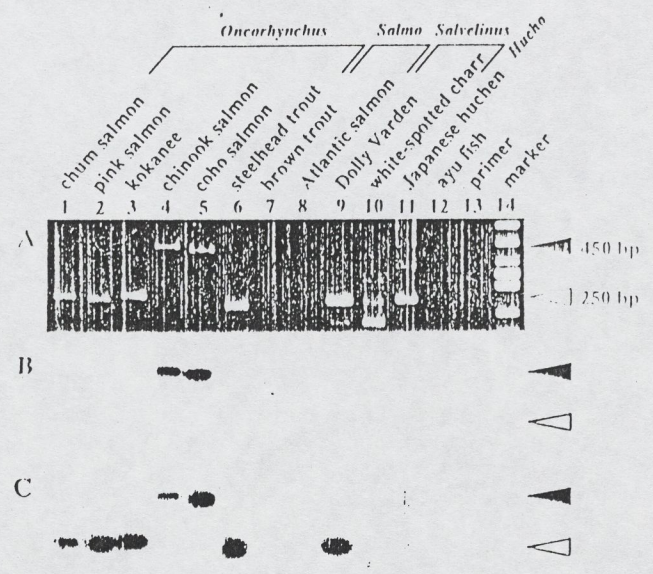


FIG. 4. Coho salmon and chinook salmon are sister species. (*A*) Analysis of the products of PCR of the orthologous loci of Hpa-51 by electrophoresis in an agarose gel. (*B*) Southern hybridization of a blot of the gel in *A*, using the unit sequence of the *Hpa* I family as a probe. (*C*) Southern hybridization of the same blot, using the Hpa(OKi)-51 DNA as a probe. The hybridization conditions were the same as those described in the legend to Fig. 2.

Several types of variation in DNA and protein have been used to infer phylogenetic relationships among species (22). The methods based on comparisons of sequence data among species must, however, always involve statistical errors and often require a large quantity of sequence data to ensure the validity of the branching orders. Moreover, the fact that the rate of molecular evolution is sometimes not constant makes it very difficult to generate an accurate phylogeny.

We propose that SINE insertion analysis, as presented here, is one of the best methods for determining the branching orders of closely related species. Previously, several laboratories demonstrated that the human *Alu* family can be divided into several subfamilies, with each being inserted into the host genome at a different time during evolution (23–26). Britten *et al.* (24) and Jurka and Smith (25) clearly showed that the human *Alu* repeats that arose at earlier times shared correlated blocks of nucleotides that were different from the current consensus sequence at diagnostic positions. On the basis of these findings, Ryan and Dugaiczyk (27) suggested the possibility that the distribution of *Alu* elements might be used to resolve the branching order in the evolution of primates. In this case, however, only the loci specific to the human genome were analyzed, and no extensive classification using this strategy has been attempted to date. We believe that our phylogeny is the first example of the full application of this methodology. We have isolated and characterized several loci per branching point, greatly reducing the probability of phylogenetic incongruence due to polymorphisms in the ancestral species (28).

With regard to the four loci described in the present study, it is not precisely determined whether each inserted SINE is fixed or polymorphic in the lineages of salmonid species. Recently we isolated one locus which contains a member of the *Hpa* I subfamily amplified specifically in the chum salmon, and we showed that the inserted SINE in this locus is fixed in all the populations of chum salmon from various places in the Pacific Ocean (unpublished results). This result strongly suggests that the SINE members in the four loci described above may be fixed in all the populations of salmonid species, because they are much older than the member of the species-specific SINE in the chum salmon.

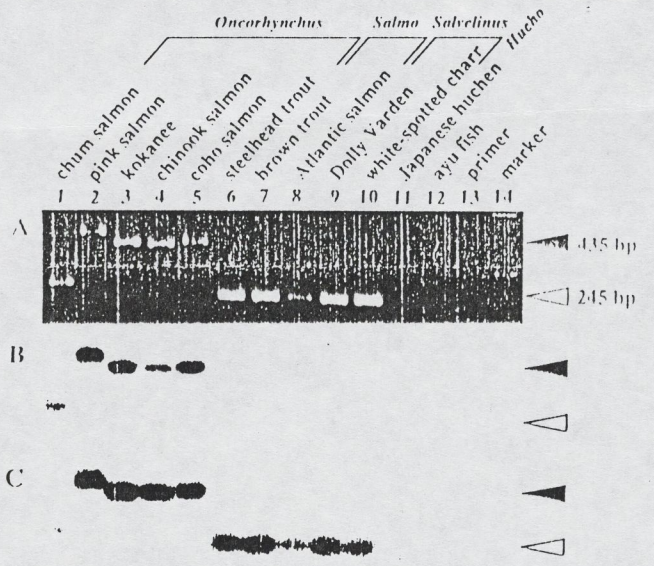


FIG. 5. The five Pacific salmon form a monophyletic group. (*A*) Analysis of the products of PCR of the orthologous loci of Hpa-341 by electrophoresis in an agarose gel. (*B*) Southern hybridization of a blot of the gel in *A*, using the unit sequence of the *Hpa* I family as a probe. (*C*) Southern hybridization of the same blot using the Hpa(ON)-341 DNA as a probe. The hybridization conditions in the experiment of *C* were the same as those described in the legend to Fig. 2. In the experiment of *B*, hybridization was performed in buffer (1% SDS/0.9 M NaCl/0.09 M sodium citrate, pH 7.0/0.1% bovine serum albumin/0.1% Ficoll/0.1% polyvinylpyrrolidone/*Escherichia coli* DNA at 5 mg/ml) at 37°C for 16 hr.

Phylogeny of Pacific Salmonids. Western American trout consist of various species, which include steelhead trout (rainbow trout), cutthroat trout, and allied ~~species~~ subspecies. The phylogenetic position of these species, represented by the steelhead trout in this study, has long been disputed because of their close relatedness both to Pacific salmon (*Oncorhynchus*) and to Atlantic salmon (*Salmo*) (reviewed in ref. 15). Recently, these species, which were previously classified as *Salmo*, were officially renamed *Oncorhynchus* (29). The decision was based on studies of the osteology (30) and biochemistry (31) of trout and salmon, which showed that steelhead trout and their close relatives are more closely related to Pacific salmon than to brown trout and Atlantic salmon.

The SINE insertion analyses described herein support this change in classification. The data presented here and other data to be published elsewhere demonstrate that there are several genomic loci that show clear distinctions between the Pacific salmonids and the Atlantic ones. Our results indicate that all the Pacific salmonids, including steelhead trout, have a common ancestral species and form a monophyletic group. Since all the present-day Pacific salmonids contain the inserted SINE in the Hpa-345 locus, it is likely that the ancestral species lived as a unique species in the Pacific Ocean during a long enough period of time for several variations in the DNA to be fixed among the population.

Chum salmon, pink salmon, and kokanee were shown to have a common ancestral species and to form a monophyletic group (Fig. 6). With respect to the relationship among these three species, we suggest that the kokanee lineage diverged before the divergence of the remaining two species, because the salmon *Sma* I family is present only in the genomes of chum salmon and pink salmon (16). The salmon *Sma* I family may have been amplified in a common ancestral species of these two species, suggesting that kokanee is distinct from

JOBNAME: Docket # PAGE: 5 SESS: 3 OUTPUT: Thu May 20 10:01:50 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0600a8884

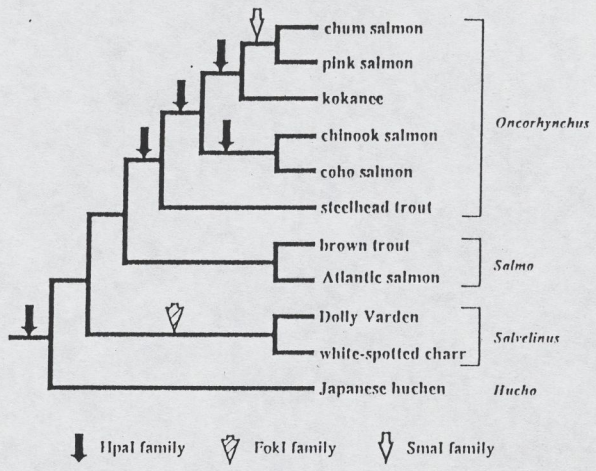


FIG. 6. Phylogenetic tree of the salmonid species as deduced from SINE insertion analyses. Three different kinds of tRNA-derived SINEs, namely, the *Sma* I family, the *Fok* I family, and the *Hpa* I family, were amplified at specific stages of evolution of salmonid species. Multiple filled arrows show the *Hpa* I subfamilies described in the text and ref. 16.

that pair of species and might occupy an intermediate evolutionary position (16). The phylogeny in Fig. 6 is well correlated with that of Thomas *et al.* (32), obtained from analysis of mitochondrial DNA, but not with that obtained from allozyme variations by Utter *et al.* (33) or with that derived from morphological comparisons (29).

On the basis of ecological, morphological, behavioral, and biochemical data, there is general agreement that coho salmon and chinook salmon are the most closely related species (29, 30, 32, 33). Our SINE insertion data support this conclusion.

With respect to the phylogenetic position of steelhead trout, our phylogeny (Fig. 6) indicates that steelhead trout diverged before the divergence of the other five Pacific salmon. This conclusion is in accordance with that from morphological comparisons (29), but not with that of Thomas *et al.* (32), who showed, by analysis of mitochondrial DNA, that rainbow trout (steelhead trout), coho salmon, and chinook salmon form a monophyletic group. When a root of the phylogenic tree of Thomas *et al.* (32) is moved to the evolutionary line of rainbow trout, their phylogeny becomes the same as ours. Therefore, we suggest that the rate of molecular evolution altered in the lineages of rainbow and cutthroat trout. With respect to the order of branching, we believe that our phylogeny (Fig. 6) is the most reliable of those presented to date.

We thank Drs. Susumu Nishimura and Shozo Osawa for encouragement. We are grateful to Drs. Masami Hasegawa, Hidenori Tachida, Toshio Okazaki, Ruth Phillips, Axel Meyer, Linda Park, and Alan Weiner for critical reading of the manuscript. We also thank Profs. Minco Sancyoshi and Takeshi Matsunaga for giving us salmonid samples and Mr. Y. Hamada for help in isolation of phage clones.

1. Rogers, J. (1985) *Int. Rev. Cytol.* 93, 187–279.
2. Weiner, A. M., Deininger, P. L. & Efstratiadis, A. (1986) *Annu. Rev. Biochem.* 55, 631–661.
3. Okada, N. (1991) *Trends Ecol. Evol.* 6, 358–361.
4. Okada, N. (1991) *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1, 498–504.
5. Ohno, S. (1970) *Evolution by Gene Duplication* (Springer, Heidelberg).
6. Singer, M. F. (1982) *Cell* 28, 433–434.
7. Weiner, A. M. (1980) *Cell* 22, 209–218.
8. Ullu, E. & Tschudi, C. (1984) *Nature (London)* 312, 171–172.
9. Lawrence, C. B., McDonnell, D. P. & Ramsey, W. J. (1985) *Nucleic Acids Res.* 13, 4239–4252.
10. Daniels, G. R. & Deininger, P. L. (1985) *Nature (London)* 317, 819–822.
11. Okada, N., Endoh, H., Sakamoto, K. & Matsumoto, K. (1985) *Proc. Jpn. Acad. Ser.* B61, 363–367.
12. Sakamoto, K. & Okada, N. (1985) *J. Mol. Evol.* 22, 134–140.
13. Endoh, H. & Okada, N. (1986) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83, 251–255.
14. Matsumoto, K., Murakami, K. & Okada, N. (1986) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83, 3156–3160.
15. Phillips, R. B. & Pleyte, K. A. (1991) *J. Fish Biol.* 39, Suppl. A, 259–275.
16. Kido, Y., Aono, M., Yamaki, T., Matsumoto, K., Murata, S., Sancyoshi, M. & Okada, N. (1991) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 2326–2330.
17. Koishi, R. & Okada, N. (1991) *J. Mol. Evol.* 32, 43–52.
18. Blin, N. & Stafford, D. W. (1976) *Nucleic Acids Res.* 3, 2303–2308.
19. Sanger, F., Nicklen, S. & Coulson, A. R. (1977) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74, 5463–5467.
20. Saiki, R. K., Gelfand, D. H., Stoffel, S., Scharf, S. J., Higuchi, R., Horn, G. T., Mullis, K. B. & Erlich, H. A. (1988) *Science* 239, 487–491.
21. Southern, E. M. (1975) *J. Mol. Biol.* 98, 503–517.
22. Nei, M. (1987) *Molecular Evolutionary Genetics* (Columbia Univ. Press, New York).
23. Slagel, V., Flemington, E., Traina-Dorge, V., Bradshow, H., Jr., & Deininger, P. L. (1987) *Mol. Biol. Evol.* 4, 19–29.
24. Britten, R. J., Baron, W. F., Stout, D. B. & Davidson, E. H. (1988) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 4770–4774.
25. Jurka, J. & Smith, T. (1988) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 4775–4778.
26. Willard, C., Nguyen, H. T. & Schmid, C. W. (1987) *J. Mol. Evol.* 26, 180–186.
27. Ryan, K. & Dugaiczyk, A. (1989) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 9360–9364.
28. Tachida, H. & Iizuka, M. (199?) *Genetics*, ~~in press~~. 133, 1023–1030
29. Smith, G. R. & Stearley, R. F. (1989) *Fisheries* 14, 4–10.
30. Behnke, R. J. (1965) Dissertation (Univ. of California, Berkeley).
31. Okazaki, T. (1984) *Jpn. Ichthyol.* 31, 297–311.
32. Thomas, W. K., Withler, R. E. & Beckenbach, A. T. (1986) *Can. J. Zool.* 64, 1058–1064.
33. Utter, F. M., Allendorf, F. W. & Hodgins, H. O. (1973) *Syst. Zool.* 22, 257–270.
34. Ferguson, A. & Fleming, C. C. (1983) Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance (Academic Press) eds. Oxford, G. S. & Rollinson, D. vol. 24, 85–99.

JOBNAME: Docket # PAGE: 1 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0507a8884
EMK / EAK(v)
AU: SEE QUERIES ON MS.
Article long (will fit if refs. reduced.)
RETURN TO PNAS

Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 90, pp. 0000–0000, •••••••• 1993
Genetics

Molecular characterization of a short interspersed repetitive element from tobacco that exhibits sequence homology to specific tRNAs

YASUSHI YOSHIOKA*, SHOGO MATSUMOTO†, SHOKO KOJIMA*, KAZUHIKO OHSHIMA‡, NORIHIRO OKADA‡, AND YASUNORI MACHIDA*§

*Department of Biology, School of Science, Nagoya University, Chikusa-ku, Nagoya 464-01, Japan; †Institute for Cell Biology and Genetics, Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka 020, Japan; and ‡Faculty of Bioscience and Biotechnology, Tokyo Institute of Technology, 4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan

Communicated by Roy J. Britten, March 18, 1993 (received for review January 5, 1993)

ABSTRACT We have characterized a family of tRNA-derived short interspersed repetitive elements (SINEs) in the tobacco genome. Members of this family of SINEs, designated TS, have a composite structure and include a region structurally similar to a rabbit $tRNA^{Lys}$, a tRNA-unrelated region, and a TTG repeat of variable length at the 3′ end. Southern blot hybridization, together with a search of the GenBank data base, showed that various plants belonging to the families Solanaceae and Convolvulaceae contain sequences homologous to the TS family in the introns and flanking regions of many genes, whereas *Arabidopsis* in the family Cruciferae and several species of monocotyledonous plants do not. The TS family is widely involved in structural and genetic variations in the genomes of many plants that belong to the order Tubiflorae. All of nine sequences identified in a data base search are truncated at their 5′ regions and lack the tRNA-related region of the TS family. We characterized the entire sequence of the members of the TS family and found that this family can be categorized as a member of a group of SINEs with a $tRNA^{Lys}$-like structure, as can several animal SINEs. The TS family can be divided into two major subfamilies by analysis of diagnostic positions, and one of the subfamilies is clearly younger than the other. Amplification of many copies of the full sequence of the younger subfamily occurred during the recent evolution of the tobacco lineage. We also discuss mechanisms that could be involved in the generation of SINEs in animals and also in plants.

A retroposon is a unit of information, initially present as in an RNA transcript, that has been incorporated back into the genome via a cDNA intermediate (1, 2). A mechanism that creates retroposons, called retroposition, was recently characterized as one that generates structural variability in eukaryotic genomes (1, 2). Retroposons can be divided into viral and nonviral superfamilies (2). Nonviral retroposons are classified into three main groups: processed retropseudogenes, long interspersed repetitive elements (LINEs), and short interspersed repetitive elements (SINEs) (2). Among the retroposons, SINEs are predominant and most mammalian genomes typically contain large numbers of SINEs (3). Recent findings confirm the notion that amplifications of the SINE continuously generate genetic and structural variations in the host genome even at the present time (2, 4, 5).

In 1985, three groups demonstrated that most mammalian SINEs are derived from tRNAs or their genes (1, 6–8). Except for human *Alu* and related families, most SINEs have a composite structure that consists of a region homologous to a tRNA, a tRNA-unrelated region, and an A- or (A+T)-rich region (8, 9). A major group of SINEs in the animal kingdom is considered to be derived from a $tRNA^{Lys}$, or to a tRNA species that is structurally related to $tRNA^{Lys}$, because of the marked structural resemblance of these SINEs to this tRNA (9). Because of the absence of such retroposons in avian and *Drosophila* genomes, it was believed initially that SINEs are restricted to mammalian species (1, 2). Recent reports from several laboratories have indicated, however, that the $tRNA^{Lys}$-related SINEs are widespread in the animal kingdom in vertebrates and invertebrates (9). In plant species, only a single SINE family, named p-SINE*1*, has been characterized. It is found in the rice genome (10) but it has no significant similarity to a tRNA.

We report here an example of a plant SINE family that may have been derived from a tRNA. This SINE family, designated the TS family, is probably a member of the class of SINEs with a $tRNA^{Lys}$-like structure (11) that have been characterized in animals.

MATERIALS AND METHODS

For cloning of the TS family sequences and DNA sequencing, a tobacco genomic library of *Nicotiana tabacum* L. var. NK326 (purchased from Clontech) was screened using the ^{32}P-labeled *Eco*RI–*Dra* I DNA fragment (Fig. 1) that contains the repetitive sequence present around the target site for integration of transferred DNA (T-DNA) in clone D-2T (12, 13). Three independent positive clones were obtained and were designated Nt2, Nt3, and Nt4. A 0.7-kb *Sau*3AI fragment of Nt2, a 0.78-kb *Sau*3AI–*Eco*RI fragment of Nt3, and a 0.56-kb *Sau*3AI–*Eco*RI fragment of Nt4 were detected by Southern hybridization (14) using the ^{32}P-labeled *Eco*RI–*Dra* I DNA fragment as a probe. These fragments were subcloned in the pUC18 vector (15). DNA sequencing was carried out by the dideoxy chain-termination method (16).

RESULTS

Characterization of Repetitive Sequences in Tobacco and Other Plants. Our laboratory previously reported that a repetitive sequence is present around the target site for integration of T-DNA (a specific DNA region of the Ti plasmid that can be transferred from *Agrobacterium* to plant chromosomes) (12). Fig. 1 shows a restriction map of the genomic DNA fragment that contains the T-DNA integration site. The previous study showed that a repetitive sequence is present in the *Hin*dIII–*Eco*RI fragment (Fig. 1) (12). When we hybridized *Eco*RI digests of genomic DNA from leaves of nontransformed tobacco with the DNA fragments a, b, and c

The publication costs of this article were defrayed in part by page charge payment. This article must therefore be hereby marked "*advertisement*" in accordance with 18 U.S.C. §1734 solely to indicate this fact.

Abbreviations: SINE, short interspersed repetitive element; T-DNA, transferred DNA.

§To whom reprint requests should be addressed.

••••/•••:••/0507

AUTHOR

Please note that your paper will fit on 5 pages. If you add copy, make sure that you delete an equal amount.

JOBNAME: Docket # PAGE: 2 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0507a8884

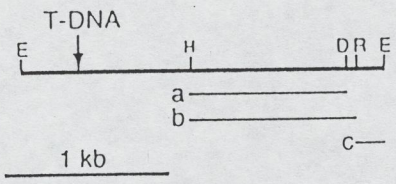
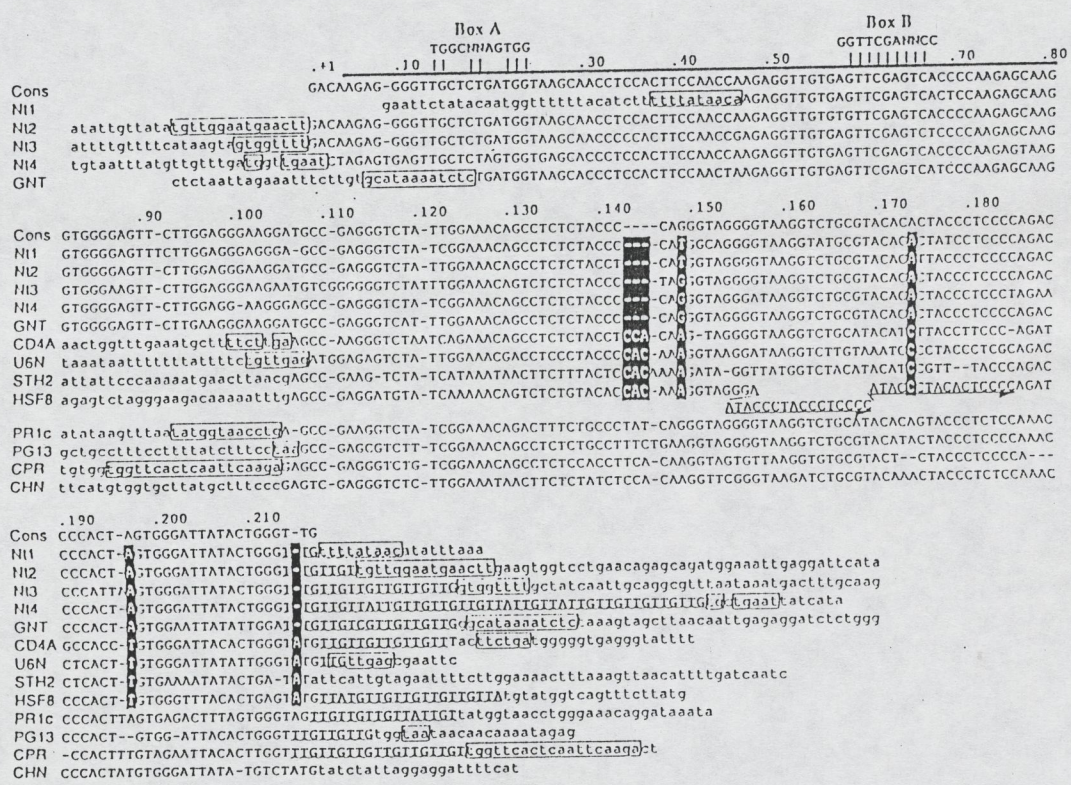


FIG. 1. Restriction map of the DNA fragments around the target site of T-DNA integration in the transformant D-2T (12). E, *Eco*RI; H, *Hind*III; D, *Dra* I; R, *Rsa* I. An arrow indicates the integration site of T-DNA.

as probes, fragments b and c hybridized to many heterogeneous DNAs, whereas fragment a hybridized to a single band of DNA (data not shown). This result shows that the *Dra* I–*Eco*RI fragment contains the repetitive sequence. The pattern of hybridization also indicates that this repetitive sequence is interspersed throughout the genome of tobacco.

We determined the nucleotide sequence of this fragment (Fig. 2, Nt1) and found that the sequence was flanked by direct repeats of TTTTATAACA but had none of the characteristic features of DNA transposons, such as terminal inverted repeats. A search of the GenBank data base (release 73.0) using the FASTA program (24) revealed that related sequences are present in introns and flanking regions of many genes in species belonging to the family Solanaceae, such as tobacco, tomato, and potato. Nine sequences related to that of Nt1 are shown in Fig. 2 (designated GNT to CHN). With the exception of GNT, all sequences are about 60 nucleotides shorter than that of Nt1, although three of them (STH2, HSF8, and CHN) have no obvious target site duplications, and ambiguities of one or two nucleotides are present around the 5′ and 3′ boundaries of these units.

Isolation of a tRNA-Derived Full-Length SINE from the Tobacco Genome. To isolate full-length members of this repeated family, we screened a tobacco genomic library using the *Dra* I–*Eco*RI fragment as a probe and isolated three additional members of this repetitive sequence from the tobacco genome (designated Nt2, Nt3, and Nt4). An alignment of these sequences showed that they constitute a typical SINE family, each of them composed of three distinct regions: a region homologous to a tRNA (thick line in Fig. 2) (see below), a tRNA-unrelated region, and a simple repeated unit of $(TTG)_n$ with a variable length of 7–45 nucleotides at the 3′ end (Fig. 2). The consensus sequence deduced from Nt2, Nt3, and Nt4 contains two blocks of sequences in the tRNA-related region that are homologous to the box A and box B sequences of the promoter for RNA polymerase III (23) (Fig. 2). We designated these SINEs as members of the TS (Tobacco SINE) family. As described below, *in vitro* transcription indicated that the G residue marked +1 (Fig. 2) is a site for initiation of transcription, and it may be the 5′ end of this repetitive sequence. Therefore, Nt2 and Nt3 contain the entire sequence that is typical of the TS family, whereas



Replace this Figure with enclosed one.

FIG. 2. Sequences of members of the TS family. Nt1 shows the nucleotide sequence of the repetitive sequence within the *Dra* I–*Eco*RI fragment shown in Fig. 1. Nt2, Nt3, and Nt4 show the nucleotide sequences of members of the TS family from clones Nt2, Nt3, and Nt4, respectively. GNT, CD4A, U6N, STH2, HSF8, PR1c, PG13, CPR, and CHN show the nucleotide sequences of members of the TS family associated with the genes indicated: GNT35, the auxin-inducible gene GNT35 (GNT5) of tobacco (17); PR1c, the gene for pathogenesis-related 1c protein (PR1c) of tobacco (18); PG13, the G13 gene for the TGA1a-related protein in tobacco (19); CHN, the gene for class I chitinase CHN50 in tobacco (20); CPR, the gene for the chloroplast 29-kDa ribonucleoprotein in *Nicotiana sylvestris* (21); CD4A, the gene for ATP-dependent protease CD4A of tomato (22); HSF8, the gene for heat-stress transcription factor 8 in tomato (accession no. X67599); U6N, the gene for the U6 small nuclear RNA in potato (accession no. X60506); STH2, the STH-2 gene for the pathogenesis-related protein in potato (accession no. M29041). Cons shows a consensus nucleotide sequence deduced from the sequences of clones Nt1, Nt2, Nt3, Nt4, and GNT. Numbers above the consensus sequence represent nucleotide positions with respect to the first G residue, which was determined by the primer extension experiment, as shown in Fig. 4. Direct repeats are boxed. The tRNA-related region is indicated by a thick line. The TTG repeat is indicated by a thin line. Deletions are shown by bars. Box A and box B show consensus sequences for the RNA polymerase III promoter (23). Diagnostic positions are highlighted. Horizontal arrows indicate a tandem direct repeat.

JOBNAME: Docket # PAGE: 3 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/tcam5/pnas/original/0507a8884

Nt4 lacks two nucleotides at the 5′ end. These sequences are flanked by perfect or nearly perfect short, direct repeats with lengths of 15 bp for Nt2, 8 bp for Nt3, and 7 bp for Nt4. The lengths of these units without their TTG repeats are 204, 207, and 202 nucleotides, respectively. The flanking regions of these repetitive sequences are slightly enriched for (A+T) pairs but differ completely from one another. Alignments of all of the sequences related to the TS family clearly showed that those detected by a search of GenBank are truncated forms and that the truncation sites are almost identical (positions 105–108, Fig. 2). It is possible that truncation may be a general feature of one subfamily of the TS sequences (see below).

tRNA-Related Sequence of the TS Family. In a computer-assisted similarity search, we found that of plant tRNA species reported to date, $tRNA^{Phe}$ (*Arabidopsis*) (25) and $tRNA^{Trp}$ (wheat) (26) are the most similar to the tRNA-related region of the TS family and they are 64% and 63% identical to this region, respectively (Fig. 3*A*). Since the sequences of several tRNAs in angiosperms ($tRNA^{Asp}$, $tRNA^{Glu}$, $tRNA^{Leu}$, $tRNA^{Lys}$, and $tRNA^{Thr}$) are not yet available, we cannot conclude that $tRNA^{Phe}$ and $tRNA^{Trp}$ are definitively the most similar to the TS SINE. The TS family also exhibits considerable sequence homology to a rabbit $tRNA^{Lys}$ (27). Fig. 3*B* shows the sequences and structural similarities between the tRNA-related region of members of the TS family and this $tRNA^{Lys}$ from rabbit (27). Of the 76 nucleotides in the tRNA-related region, 48 are identical to those in the tRNA (63% identity). It should also be noted that, in addition to box A and box B (Fig. 2), several nucleotides conserved and semiconserved in all tRNA molecules are present in the sequence of the TS family. For example, the conserved CU dinucleotide on the 5′ side of the anticodon loop of all tRNAs is retained at positions 38 and 39 in the TS family. The semiconserved AA dinucleotide on the 3′ side of the anticodon loop and the semiconserved GGU trinucleotide in the "extra" loop are also retained at positions 43 and 44 and 51–53 of the TS family, respectively.

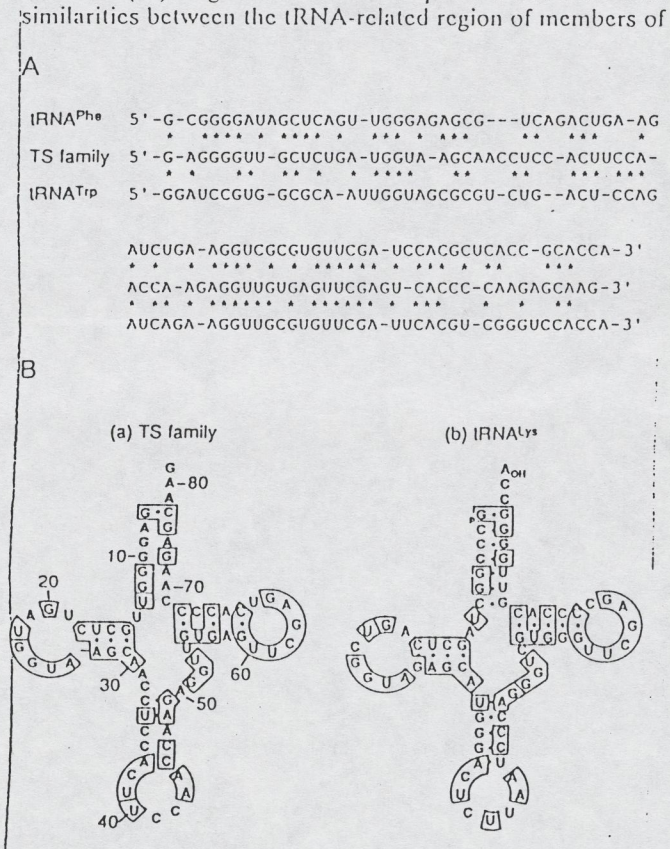


FIG. 3. Sequence and structural comparisons of the tRNA-related region of members of the TS family and tRNAs. (*A*) Sequence homologies between two plant tRNAs and the tRNA-related region of the TS family. The tRNA-related region of the consensus sequence of the TS family (Fig. 2) is aligned with *Arabidopsis* $tRNA^{Phe}$ (25) and wheat $tRNA^{Trp}$ (26). Identical sequences are indicated by asterisks. (*B*) Sequence and structural homologies between the tRNA-related region of members of the TS family (a) and rabbit $tRNA^{Lys}$ (b). Numbers along the sequence of the TS family are nucleotide sequence coordinates of the consensus sequence in Fig. 2. The sequence of $tRNA^{Lys}$ is taken from ref. 27. Identical sequences are boxed. Deletions are shown by bars. Only the four unmodified nucleotides are shown.

The TS Family Can Be Divided into Two Major Subfamilies. We found five diagnostic positions in the sequences of the TS family that allow the TS family to be clearly divided into two major subfamilies, designated the TSa and TSb subfamilies. The TSa subfamily includes Nt1, Nt2, Nt3, Nt4, and GNT, whereas the TSb subfamily includes CD4A, U6N, STH2, and HSF8 (Table 1). The nucleotides at the five diagnostic positions—namely, 143–145, 149, 174, 197, and 215—are specific to each subfamily, as highlighted in Fig. 2. It is possible that the TSa subfamily can be further subdivided into smaller subfamilies but this hypothesis cannot be validated at present because of the small size of the sample. The diagnostic nucleotides in PR1c, PG13, CPR, and CHN exhibit patterns intermediate between those of the TSa and TSb subfamilies. For example, in PR1c, the bases at positions 149, 174, and 197 reflect the pattern in TSa, whereas those at positions 143–145 and 215 reflect that in TSb. It also remains to be determined whether these clones belong to subfamilies intermediate between TSa and TSb or whether they reflect divergence of the TSb subfamily generated by the accumulation of neutral mutations in these sequences (28).

The consensus sequence was deduced separately for TSa and TSb, and their average sequence divergences were calculated to be 4.8% and 14.1%, respectively. These values indicate that the TSb subfamily is far older than the TSa subfamily.

Transcription of the TS Family *in Vitro*. We performed *in vitro* transcription in a HeLa cell extract. Fig. 4*A* shows an example of an assay in which the cloned Nt2 DNA (Fig. 2) was transcribed *in vitro* to produce a transcript of 350 nucleotides. In view of the sensitivity of the transcription to α-amanitin, it appears that this RNA is transcribed by RNA polymerase III. When total genomic DNA of tobacco was used as a template, it did not serve as a template for RNA polymerase III (data not shown), consistent with the frequent observation of 5′ truncated forms of the TS family. A primer extension experiment was performed to identify the site(s) of initiation of the transcription *in vitro*. As shown in Fig. 4*B*, three extension products were detected. The initiation site deduced from the longest extension product was assigned to the G residue at position +1, which is assumed to be the 5′ end of members of the TS family (Fig. 2).

Table 1. Nucleotides in the diagnostic positions

Class	Location	Position*						
		143	144	145	149	174	197	215
TSa	Nt1	—	—	—	T	A	A	—
	Nt2	—	—	—	T	A	A	—
	Nt3	—	—	—	G	A	A	—
	Nt4	—	—	—	G	A	A	—
	GNT	—	—	—	G	A	A	—
TSb	CD4A	C	C	A	A	C	T	A
	U6N	C	A	C	A	C	T	A
	STH2	C	A	C	A	C	T	A
	HSF8	C	A	C	A	C	T	A

*Numbers indicate the positions shown in Fig. 2.

JOBNAME: Docket # PAGE: 4 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0507a8884

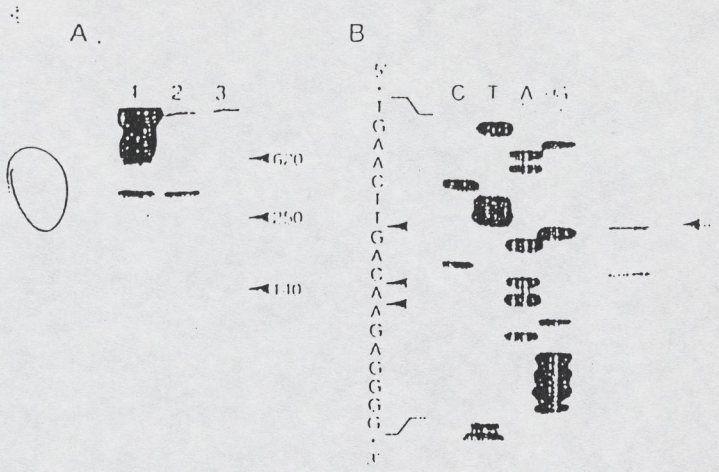


FIG. 4. Transcription *in vitro* of the TS family by a HeLa cell extract. (*A*) An extract of HeLa cells was prepared as described elsewhere (29) with slight modification (30). RNA was synthesized *in vitro* essentially as described elsewhere (29). Transcription of Nt2 DNA was performed in the absence (lane 1) or the presence of α-amanitin at 2 μg/ml (lane 2) or 200 μg/ml (lane 3). The transcript is indicated by the arrow and the positions of the size markers are indicated by numbers (nucleotides). (*B*) Determination of the site of initiation of transcription by primer extension analysis (right lane). The transcript generated *in vitro* was isolated from a denaturing 10% (wt/vol) polyacrylamide gel (31). The solution of RNA was mixed with 1 pmol of 5'-end-labeled synthetic oligonucleotide P1 (5'-GGTGACTCGAACACACAACC-3'; sequence complementary to nucleotides 51–70 in Nt2; see Fig. 2). The mixture was heated to 100°C for 2 min and then cooled on ice. RNA was synthesized with 33 units of reverse transcriptase under conditions recommended by the supplier (BRL). The transcript was subjected to electrophoresis on a 6% polyacrylamide/7 M urea gel with DNA sequencing markers. The longest extension product is indicated by an arrow.

Identification of Sequences Similar to the TS Family in the *Solanaceae*. Quantitative dot-blot hybridization showed that, assuming a tobacco cell contains 1.6×10^9 bp of DNA per haploid genome (32), at least 5.0×10^4 copies of the TS family are present in the haploid genome (data not shown). To examine the distribution of sequences similar to the TS family in the genomes of various plants, we performed Southern hybridization experiments. Sequences that can be hybridized with the TS family were detected in the genomes of plants belonging to the family Solanaceae and in the genome of *Pharbitis nil* (morning glory) but not in those of *Arabidopsis thaliana* and several monocotyledonous plants (data not shown). The systematic classification of plant species used in these experiments is shown in Table 2. These results indicate that many copies of sequences homologous to the TS family are interspersed throughout the genomes of species belonging to the order Tubiflorae.

DISCUSSION

Characteristics of the TS Family. In this study, we characterized a series of SINEs of tobacco, which were designated members of the TS family. The sequence of the TS family contains a region homologous to a few specific tRNAs and a tRNA-unrelated region (see Fig. 2). In addition, there is a TTG repeat of variable length at the 3' end. Most SINEs in the animal kingdom have A- or (A+T)-rich sequences at their 3' ends (1, 2, 14). The presence of the TTG repeat at the 3' end is a characteristic feature of the TS family. Rogers (1, 33) has proposed a model for the generation of the 3' tail of a SINE, in which the 3' tailing by telomerase of a nick in the chromosomal target for insertion of the SINE is postulated. Because the telomeric motifs from various organisms have been shown to be (G+T)-rich (34), the TTG repeat of the TS family may have been generated by telomerase at a certain step in its retrotransposition. Telomeric structures and telomerase from tobacco remain, however, to be characterized experimentally.

Diagnostic Positions Reveal Unique Features of the TS Subfamilies. Britten *et al.* (35) and Jurka and Smith (36) showed that the human *Alu* repeats that arose at earlier times shared correlated blocks of nucleotides that were different from the current consensus sequence at diagnostic positions. Using the same strategy, we identified two major subfamilies in the TS family. Unexpectedly, we found that all members of the TS family of full length (Nt2 and Nt3) or nearly full length (Nt4 and GNT) fall into the TSa subfamily, whereas several other members (CD4A, U6N, STH2, and HSF8) with truncated sequences fall into the TSb subfamily. The results suggest that members of the TSb subfamily tended to be truncated specifically at positions 105–108 during retroposition. From the average sequence divergences of the two subfamilies, the source gene of TSb seems to be far older than that of TSa. Indeed, the source gene of TSa may have been generated from TSb by accumulation of mutations at five diagnostic positions. Introduction of mutations at these positions may have altered the secondary structure or the sensitivity to nucleases of the transcript from TSb, thereby creating repeated units of TSa of full length during retroposition. These results also suggest that the first amplification of the TSa subfamily, which gave rise to dispersion of sequences of full length, occurred relatively recently in the evolution of the tobacco lineage.

Possible Mechanisms for the Generation of the TS Family in Plants. To our knowledge, a tRNA-derived SINE in plants has not been reported previously. It is fairly well established

Table 2. Plant species analyzed

Class	Order	Family	Genus	Species	Common name	Existence of the TS family
Dicotyledoneae	Tubiflorae	Solanaceae	*Nicotiana*	*tabacum*	Tobacco	+
			Nicotiana	*sylvestris*		+
			Solanum	*tuberosum*	Potato	+
			Lycopersicon	*esculentum*	Tomato	+
			Datura	*stramonium*		+
			Petunia	*hybrida*	Petunia	+
			Hyoscyamus	*niger*		+
		Convolvulaceae	*Pharbitis*	*nil*	Morning glory	+
	Rhoeadales	Cruciferae	*Arabidopsis*	*thaliana**		−
Monocotyledoneae	Glumiflorae	Gramineae	*Oryza*	*sativa**	Rice	−
			Triticum	*aestivum**	Wheat	−
			Zea	*mays**	Maize	−

*Unpublished data.

JOBNAME: Docket # PAGE: 5 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0507a8884

that most animal SINEs have evolved from tRNAs (for review, see ref. 9). It is remarkable that the tobacco TS family is composed of three distinct blocks as are animal SINEs, a feature that suggests that a general or similar mechanism may be involved in the initial generation of SINEs in animals and plants. Among animal SINEs, members of several families of SINEs are very similar to a vertebrate $tRNA^{Lys}$, being categorized as a superfamily of $tRNA^{Lys}$-related SINEs (11). Recently, it was found that five $tRNA^{Lys}$-related SINEs from distant species, such as rodent, fish, tortoise, and squid, have similar sequence blocks in their tRNA-unrelated regions and that the sequences complementary to these blocks are present in the U5 regions of several retroviruses, whose primer for reverse transcription is a $tRNA^{Lys}$. On the basis of these findings, a model for the generation of SINEs has been proposed, in which SINEs are derived from a "strong stop DNA" with a primer $tRNA^{Lys}$ that is an intermediate in the process of reverse transcription of retroviruses (11). If we assume that a similar mechanism is involved in the generation of the tobacco TS family, the most likely candidate for the origin of the tRNA-related region of the TS family is a primer tRNA of plant retrotransposons because retroviruses have yet to be demonstrated in plants.

The distribution of copia-like retrotransposons in higher plants has been studied extensively and they have been shown to be ubiquitous in such plants (37, 38). All plant retrotransposons characterized to date, including tobacco Tnt1, utilize $tRNA^{Met}$ as a primer for reverse transcription (39–41). Since the tRNA-related region of the TS family exhibits structural similarities to plant $tRNA^{Phe}$, $tRNA^{Trp}$, and animal $tRNA^{Lys}$ (Fig. 3), it is unlikely that the TS family originated from any of the plant retrotransposons reported to date. The present results might predict the possible presence of an unknown plant retrotransposon that can utilize a tRNA as a primer that might be an ancestor of the tRNA-related region of the TS family.

Another possible mechanism for the generation of the TS family involves horizontal transmission of a member of the superfamily of $tRNA^{Lys}$-related SINEs from an animal to a plant. With regard to horizontal transmission among many plant species, such a mechanism has already been proposed to be involved in the generation and distribution of the copia-like retrotransposons of plants (37, 38, 42). On the basis of the finding that plant cellular RNAs are encapsulated by the coat protein of tobacco mosaic virus (43), Hirochika and Hirochika (42) postulated the plant-virus-mediated transmission of an RNA transcript of a retrotransposon. They also proposed that insects play a role in transmission of retrotransposons because a number of plant viruses are known to be transmitted by insects. In addition to horizontal transmission among plant species, it has been suggested that a copia-like element was transmitted between *Arabidopsis* and *Drosophila* (44). The insect-mediated infection of plant viruses has also been postulated to account for the transmission of the copia-like element between this plant and the fruit fly (42). A similar mechanism may have contributed to horizontal transmission of SINEs between the animal and the plant kingdoms.

We are grateful to Dr. S. Iida (Science University of Tokyo, Japan) for the gift of the genomic DNA of *Pharbitis nil*. This research was supported in part by a Grant-in-Aid for General Scientific Research and a Grant-in-Aid for Scientific Research on Priority Areas from the Ministry of Education, Science and Culture of Japan and by a grant for Pioneering Research Projects in Biotechnology from the Ministry of Agriculture, Forestry, and Fisheries of Japan.

1. Rogers, J. (1985) *Int. Rev. Cytol.* 93, 187–279.
2. Weiner, A. M., Deininger, P. L. & Efstratiadis, A. (1986) *Annu. Rev. Biochem.* 55, 631–661.
3. Singer, M. F. (1982) *Cell* 28, 433–434.
4. Muratani, K., Hada, T., Yamamoto, Y., Kaneko, T., Shigeto, Y., Ohue, T., Furuyama, J. & Higashino, K. (1991) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 11315–11319.
5. Wallace, M. R., Andersen, L. B., Saulino, A. M., Gregory, P. E., Glover, T. W. & Collins, F. S. (1991) *Nature (London)* 353, 864–866.
6. Lawrence, C. B., McDonnel, D. P. & Ramsey, W. J. (1985) *Nucleic Acids Res.* 13, 4239–4252.
7. Daniels, G. R. & Deininger, P. L. (1985) *Nature (London)* 317, 819–822.
8. Sakamoto, K. & Okada, N. (1985) *J. Mol. Evol.* 22, 134–140.
9. Okada, N. (1991) *Trends Ecol. Evol.* 6, 358–361.
10. Mochizuki, K., Umeda, M., Ohtsubo, H. & Ohtsubo, E. (1992) *Jpn. J. Genet.* 67, 155–166.
11. Ohshima, K., Koishi, R., Matsuo, M. & Okada, N. (1993) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, in press.
12. Matsumoto, S., Ito, Y., Hosoi, T., Takahashi, Y. & Machida, Y. (1990) *Mol. Gen. Genet.* 224, 309–316.
13. Feinberg, A. P. & Vogelstein, B. (1983) *Anal. Biochem.* 132, 6–13.
14. Southern, E. M. (1985) *J. Mol. Biol.* 98, 503–517.
15. Yanisch-Perron, C., Vieira, J. & Messing, J. (1985) *Gene* 33, 103–119.
16. Sanger, F., Nicklen, S. & Coulson, A. R. (1977) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74, 5463–5467.
17. Van der Zaal, E. J., Droog, F. N. J., Boot, C. J. M., Hensgens, L. A. M., Hoge, J. H. C., Schilperoort, R. A. & Libbenga, K. R. (1991) *Plant Mol. Biol.* 16, 983–998.
18. Ohshima, M., Harada, N., Matsuoka, M. & Ohashi, Y. (1990) *Nucleic Acids Res.* 18, 182.
19. Fromm, H., Katagiri, F. & Chua, N.-H. (1991) *Mol. Gen. Genet.* 229, 181–188.
20. Van Buuren, M., Neuhaus, J. M., Shinshi, H., Ryals, J. & Meins, F. (1992) *Mol. Gen. Genet.* 232, 460–469.
21. Ye, L., Li, Y., Fukami-Kobayashi, K., Go, M., Konishi, T., Watanabe, A. & Sugiura, M. (1991) *Nucleic Acids Res.* 19, 6485–6490.
22. Gottesman, S., Squires, C., Pichersky, E., Carrington, M., Hobbs, M., Mattick, J. S., Dalrymple, B., Kuramitsu, H., Shiroza, T. & Foster, T. (1990) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87, 3513–3517.
23. Galli, G., Hofstetter, H. & Birnstiel, M. L. (1981) *Nature (London)* 294, 626–631.
24. Pearson, W. R. & Lipman, D. J. (1988) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 2444–2448.
25. Akama, K. & Tanifuji, S. (1990) *Plant Mol. Biol.* 15, 337–346.
26. Ghosh, K. & Ghosh, H. P. (1984) *Nucleic Acids Res.* 12, 4997–5003.
27. Raba, M., Limburg, K., Burghagen, M., Katze, J. R., Simsek, M., Heckman, J. E., RajBhandary, U. L. & Gross, H. J. (1979) *Eur. J. Biochem.* 97, 305–318.
28. Kimura, M. (1983) in *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, eds. Osawa, S. & Honjo, T. (Cambridge Univ. Press, Cambridge), pp. 175–186.
29. Manley, J. L., Fire, A., Cano, A., Sharp, P. A. & Gefter, M. L. (1980) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77, 3856–3859.
30. Talkington, C. A., Nishioka, Y. & Leder, P. (1980) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77, 7132–7136.
31. Maxam, A. M. & Gilbert, W. (1980) *Methods Enzymol.* 65, 499–560.
32. Meyrowitz, E. M. & Pruitt, R. E. (1985) *Science* 229, 1214–1218.
33. Rogers, J. (1983) *Nature (London)* 305, 101–102.
34. Blackburn, E. H. (1991) *Nature (London)* 350, 569–573.
35. Britten, R. J., Baron, W. F., Stout, D. B. & Davidson, E. H. (1988) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 4770–4774.
36. Jurka, J. & Smith, T. (1988) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 475–478.
37. Flavell, A. J., Dunbar, E., Anderson, R., Pearce, S. R., Hartley, R. & Kumar, A. (1992) *Nucleic Acids Res.* 20, 3639–3644.
38. Voytas, D. F., Cummings, M. P., Konieczny, A., Ausubel, F. M. & Rodermel, S. R. (1992) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 7124–7128.
39. Voytas, D. F. & Ausubel, F. M. (1988) *Nature (London)* 336, 242–244.
40. Grandbastien, M. A., Spielman, A. & Caboche, M. (1989) *Nature (London)* 337, 376–380.

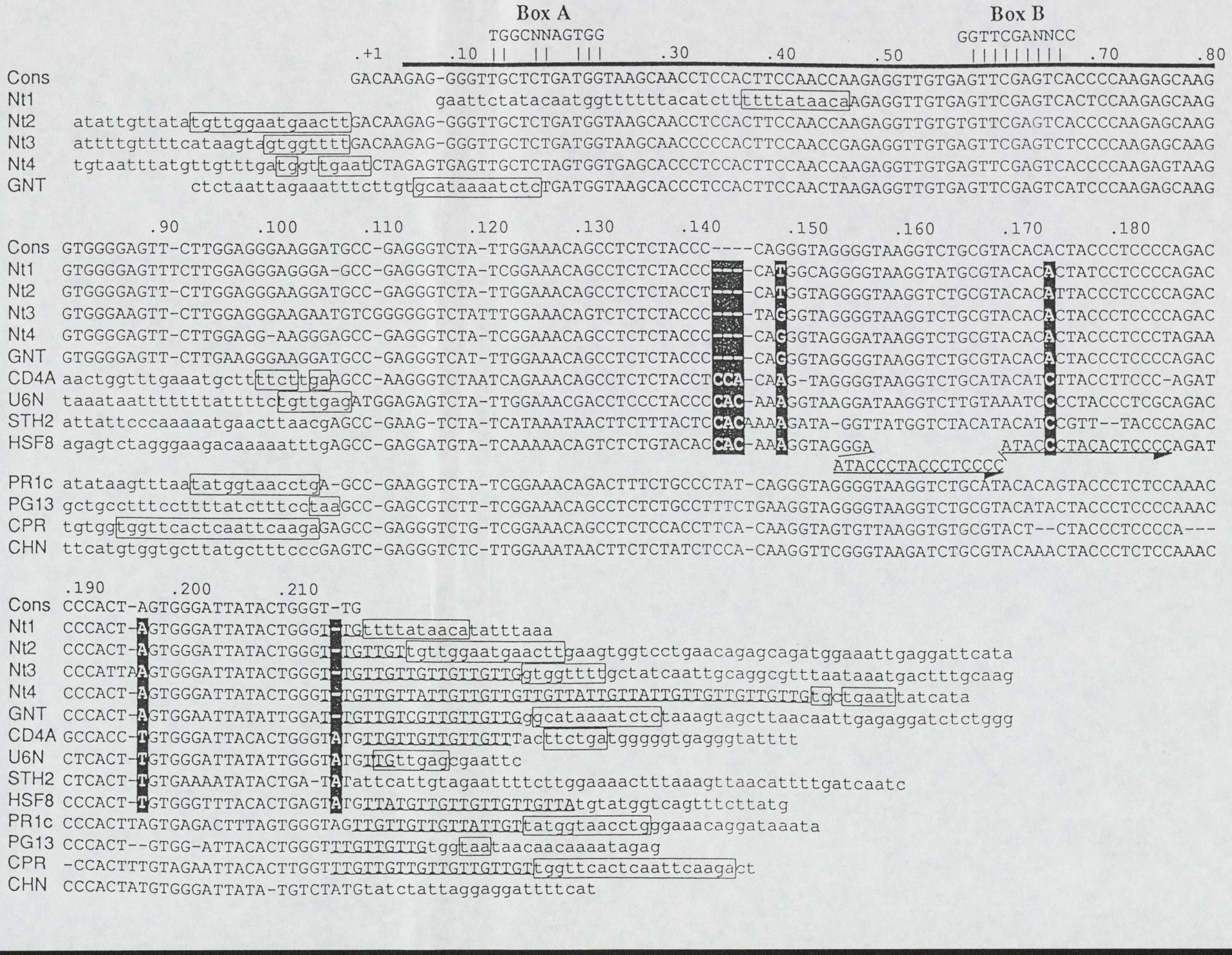
Ptr.: Rerun references in smaller type.

Au.: This saves 8 lines (@ 10% reduction).

JOBNAME: Docket # PAGE: 6 SESS: 3 OUTPUT: Fri May 14 11:14:43 1993
/bs3/301/team5/pnas/original/0507a8884

Transfer to p. 5

41. Hirochika, H., Fukuchi, A. & Kikuchi, F. (1992) *Mol. Gen. Genet.* 233, 209–216.
42. Hirochika, H. & Hirochika, R. (1993) *Jpn. J. Genet.* 68, in press. 35–46
43. Rochon, D. & Siegel, A. (1984) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81, 1719–1723.
44. Konieczny, A., Voytas, D. F., Cummings, M. P. & Ausubel, F. M. (1991) *Genetics* 127, 801–809.


Box A
TGGCNNAGTGG
Box B
GGTTCGANNCC
Cons
Nt1
Nt2
Nt3
Nt4
GNT
CD4A
U6N
STH2
HSF8
PR1c
PG13
CPR
CHN

Norihiro Okada
Faculty of Bioscience and Biotechnology
Tokyo Institute of Technology

4259 Nagatsuta-cho, Midori-ku, Yokohama 227, Japan
Phone: 81-45-922-1111
Fax: 81-45-923-1136

SINEs

AIR MAIL

Prof. R. J..Behnke
Department of Fishery
and Wildlife Biology
Colorado State University,
Fort Collins,
Colorado 80523
USA

Bob —
A copy you can
keep.
PDF

Environmental Biology of Fishes 52: 97–124, 1998.
© 1998 *Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands.*

Distribution of the freshwater fishes of Japan: an historical overview

Masahide Yuma[1], Kazumi Hosoya[2] & Yoshikazu Nagata[3]
[1] *Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-0105, Japan*
(e-mail: yuhma@ecology.kyoto-u.ac.jp)
[2] *National Research Institute of Fisheries Science, Ueda 386-0031, Japan*
[3] *Department of Biology, Osaka Kyoiku University, Kashiwara 582-8582, Japan*

Received 25.2.1997 Accepted 28.11.1997

Key words: indigenous fishes, exotic fishes, historical processes, extinct fishes, endangered fishes, current distribution patterns, Lake Biwa, artificial water system

Synopsis

Japanese freshwater fishes, including lampreys, comprise 15 orders, 35 families, and 96 genera, with 211 species and subspecies. Most belong to the families Cyprinidae (29% of species and subspecies), Gobiidae (21%), Salmonidae (10%), and Cobitidae (8%). Cyprinids and cobitids presumably originated from east Asia, gobiids from southeast Asia, and cottids and salmonids from the north Pacific. Japanese freshwater fishes include 88 endemic species and subspecies, of which three have been extirpated. Fishes introduced into natural rivers and lakes for inland commercial fisheries and sport fishing, and by accident, include many exotic species, of which 23 now inhabit natural freshwaters. These often have destroyed the local fish fauna by predation, and caused genetic pollution by hybridization with local strains. Destruction of freshwater environments by land development also poses a threat to Japanese freshwater fish communities. In addition Japanese freshwater systems have been markedly altered by development of rice paddy fields which have caused some species to decline but others to flourish ones, and changed the distribution patterns of fishes between upstream and downstream areas. To conserve endangered species and declining communities of Japanese freshwater fishes, we need to clarify the characteristics of their original habitats and the effects of developing paddy fields, from both the ecological and historical points of view.

Introduction

The Japanese Archipelago extends from northeast and consists of four major islands (Hokkaido, Honshu, Shikoku and Kyushu) and other smaller island chains to the south, such as Ryukyu Islands, Ogasawara Islands and numerous other smaller islands (Figure 1). The archipelago is located close to the eastern margin of the Eurasian continent and spans from the subarctic in the north to the subtropical in the south, with a wide range of seasonal temperature changes and a large amount of rainfall. There are numerous small mountain rivers; the longest, the Shinano, is 367 km, and the second longest, the Tone, is 322 km. There are also many small lakes and a few large ones, the largest is Lake Biwa (670 km^2 in surface area), and the second largest is lake Kasumigaura (168 km^2).

The geologic history and geography of Japan has had profound effects on the freshwater fish fauna. In this paper, the composition and distribution of Japanese freshwater fish are reviewed with respect

Buddhist deities – stock group

– L. Ashinsko – p. 108

L/ Biwa tank 109

p. 114

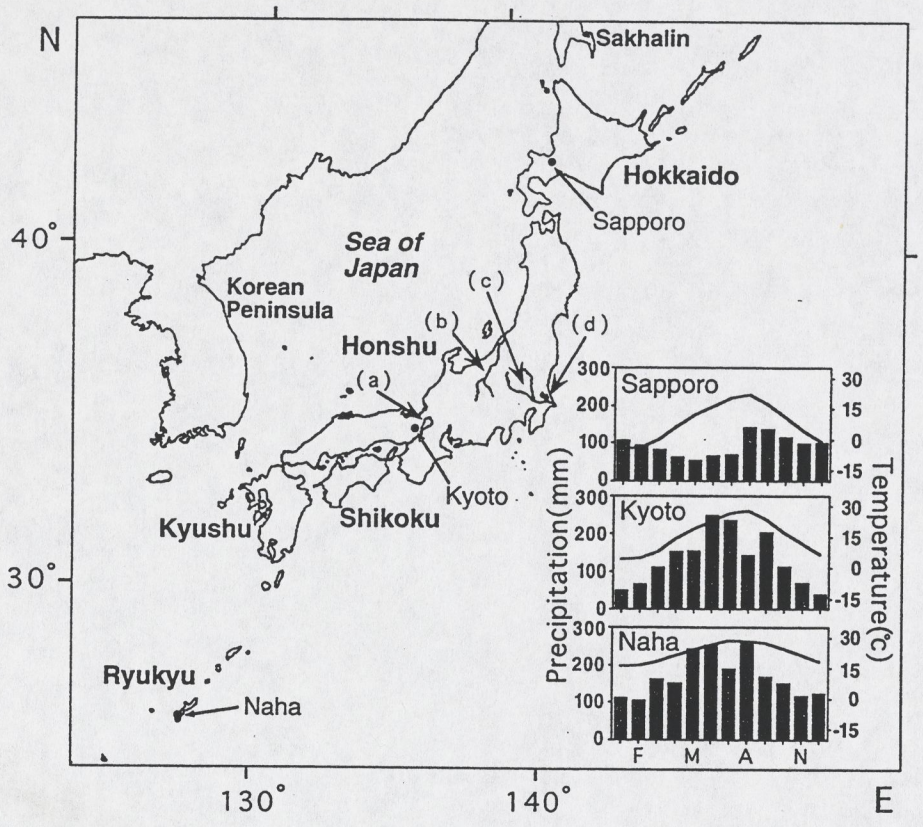


Figure 1. Map of Japan. Average temperature (lines) and precipitation (bars) between 1961 and 1990 for three cities are shown: a – Lake Biwa, b – River Shinano, c – River Tone, d – Lake Kasumigaura.

to their centers of origin, plate tectonics of the Japanese archipelago, and the introduction of exotic fishes. Their distribution is also discussed in relation to expansion of artificial freshwater systems due to development of rice paddy cultivation in Japan.

Freshwater fishes of Japan (FFOJ below) - taxonomic composition also next p.

Freshwater fish fauna

Okada (1959–1960) reviewed 1949 articles on Japanese freshwater fishes published from 1709 to 1959, and synthesized their information. These papers refer to 147 species and subspecies belonging to 10 orders, 32 families, and 82 genera. Later Kawanabe & Mizuno (1989) and Nakabo (1993) listed 211 species and subspecies of Japanese freshwater fishes belonging to 15 orders, 35 families, and 96 genera (Table 1, Appendix). These fishes comprise 6% of about 3800 fish species that have been recorded from marine and freshwater of Japan, and include some taxonomically undetermined forms. The freshwater fish fauna of Japan consists mostly of the families Cyprinidae (29% of species and subspecies), Gobiidae (21%), Salmonidae (10%), and Cobitidae (8%). In general, the cyprinids are widely distributed, while the salmonids and cottids are confined to the northern area and the gobiids to the south.

These freshwater fishes include 134 fluvial and lacustrine forms (63% of species and subspecies) and 77 diadromous ones (37%). These include 88 endemic species and subspecies (41%; 32 cyprinids, 17 gobiids, 14 cobitids, 7 salmonids, 4 bagrids, 4 gasterosteids, 3 cottids, 2 silurids, 1 osmerid, 1 plecoglossid, 1 engraulid, 1 amblycipid and 1 salangid, and 23 exotic ones, mostly cyprinids and salmonids (11%) (Table 1).

The freshwater fish fauna of Japan is composed of freshwater fishes like cyprinids and cobitids that

Table 1. Number of freshwater fish species and subspecies in Japan after Kawanabe & Mizuno (1989) and Nakabo (1993). Fishes living mainly in brackish and marine waters were excluded. Scientific names follow Nakabo (1993).

	Number of genera (%)	Number of species & subspecies (%)	Primary freshwater fishes	Diadromous species	Fishes endemic to Japan	Fishes only in Hokkaido & north	Fishes only in Ryukyu Is. & south	Exotic fishes
Petromyzontiformes								
Petromyzontidae	2 (2.1)	4 (1.9)	2	2	–	–	–	–
Acipenceriformes								
Acipenceridae	1 (1.0)	1 (0.5)	0	1	–	–	–	–
Anguilliformes								
Anguillidae	1 (1.0)	2 (0.9)	0	2	–	–	–	–
Clupeiformes								
Engraulididae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	1	–	–	–
Cypriniformes								
Cyprinidae	24 (25.0)	61 (28.9)	60	1	32	1	–	5
Cobitidae	6 (6.3)	16 (7.6)	16	0	14	2	–	–
Siluriformes								
Bagridae	3 (3.1)	4 (1.9)	4	0	4	–	–	–
Siluridae	1 (1.0)	3 (1.4)	3	0	2	–	–	–
Amblycipitidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	1	–	–	–
Clariidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	1	1
Salmoniformes								
Osmeridae	3 (3.1)	4 (1.9)	1	3	1	2	–	–
Plecoglossidae	1 (1.0)	2 (0.9)	0	2	1	–	1	–
Salangidae	2 (2.1)	1 (0.5)	1	0	1	–	–	
Salmonidae	5 (5.2)	21 (10.0)	10	11	7	3	–	5
Atheriniformes								
Atherinidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	–	1
Cyprinodontiformes								
Poeciliidae	2 (2.1)	2 (0.9)	2	0	–	–	–	2
Beloniformes								
Adrianichthyidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	–	–
Hemiramphidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	–	–
Gasterosteiformes								
Gasterosteidae	2 (2.1)	8 (3.8)	7	1	4	1	–	–
Syngnathiformes								
Syngnathidae	1 (1.0)	2 (0.9)	0	2	–	–	2	–
Synbranchiformes								
Synbranchidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	–	–
Scorpaeniformes								
Scorpaenidae	1 (1.0)	1 (0.5)	0	1	–	–	1	–
Cottidae	2 (2.1)	7 (3.3)	3	4	3	1	–	–
Perciformes								
Ambassidae	1 (1.0)	2 (0.9)	0	2	–	–	2	–
Percichthyidae	1 (1.0)	1 (0.5)	1	0	–	–	–	–
Terapontidae	1 (1.0)	3 (1.4)	0	3	–	–	3	–
Kuhliidae	1 (1.0)	2 (0.9)	0	2	–	–	–	–
Centrarchidae	2 (2.1)	2 (0.9)	2	0	–	–	–	2
Scatophagidae	1 (1.0)	1 (0.5)	0	1	–	–	–	–
Cichlidae	2 (2.1)	3 (1.4)	3	0	–	–	–	3
Mugilidae	1 (1.0)	1 (0.5)	0	1	–	–	1	–
Rhyancichthyidae	1 (1.0)	1 (0.5)	0	1	–	–	1	–
Gobiidae	19 (19.8)	44 (20.9)	7	37	17	–	18	–
Belontiidae	1 (1.0)	2 (0.9)	2	0	–	–	1	1
Channidae	1 (1.0)	3 (1.4)	3	0	–	–	1	3
Total	96 (100.0)	211 (100.0)	134	77	88	10	32	23

FFOJ- zoogeography — to p. 101 ✓
- endangered and rare species → to p. 104 ✓

originated from east Asia, and diadromous ones such as gobiids from southeast Asia and cottids and salmonids from the north Pacific (Aoyagi 1957, Okada 1959–1960, Mizuno 1987). According to Nakabo (1993), 21% of the 188 indigenous freshwater fishes in Japan are also found on the Korean Peninsula, 28% of them are widely distributed in southeast Asia (southern China, Taiwan and the western Pacific), and 15% of them are also found in eastern Russia (farther north than Sakhalin).

The distribution of Japanese cyprinids indicates a strong affinity with those of Korea, inasmuch as 23% of the 56 indigenous Japanese cyprinids are also found on the Korean Peninsula, as compared with 13% in the Far East (Russia) and 4% in southeast Asia. As far as the freshwater gobiids are concerned, 52% of the 56 indigenous Japanese species and subspecies are widely distributed from Japan to southeast Asia, while 23% are found on the Korean Peninsula and only 9% in the Far East of Russia. Among salmonids and cottids, 48% of the 23 species and subspecies also occur in the Far East of Russia, 13% on the Korean Peninsula, and only 8% in southeast Asia.

The distribution of the freshwater fishes depends on the geological history of the Japanese Archipelago and climatic conditions, primarily temperature (Goto 1987). Until the early Miocene (15–20 million years ago) the Japanese Archipelago was a part of the Eurasian Mainland, at which time it became separated from the mainland by tectonic plate movements. Until the mid-Pliocene (ca. 2.8–3 million years aso), a huge freshwater lake (the Paleo-Japan Sea) is thought to have existed at the location of the present Sea of Japan (Nishimura 1980). The primary freshwater fishes are considered to have been widely distributed around the Paleo-Japan Sea. The Paleo-Japan Sea then became a bay with a narrow mouth at the location of the present Ishikari Plain in western Hokkaido near Sapporo. During the Quaternary, there was a series of at least four marine transgressions and regressions. Freshwater fishes might have migrated between the Eurasian Mainland and the Japanese Archipelago by means of a land bridge during the times of marine regression, and speciated there during the marine transgressions (Aoyagi 1957, Lindberg 1972, Nishimura

Table 2. Freshwater fishes in 'The list of endangered wild animals in Japan (Red Data Book in Japan): vertebrates' published by the Environment Agency of Japan (1991). The list covers the fishes living in fresh and brackish waters, and includes undescribed species, subspecies, and forms. Scientific names follow Nakabo (1993).

Extinct species
Oncorhynchus nerka kawamurae, Salmonidae
Pungitius kaibarae, Gasterosteidae
Endangered species
A form of *Salvelinus leucomanis japonicus*, Salmonidae
Oncorhynchus masou ishikawae, Salmonidae
A color variant of *Oncorhynchus masou masou*, Salmonidae
Plecoglossus altivelis ryukyuensis, Plecoglossidae
Salanx ariakensis, Salangidae
Neosalanx reganius, Salangidae
Aphyocypris chinensis, Cyprinidae
Pseudorasbora pumila subsp., Cyprinidae
Acheilognathus longipinnis, Cyprinidae
Rhodeus ocellatus kurumeus, Cyprinidae
Rhodeus atremius suigensis, Cyprinidae
Tanakia tanago, Cyprinidae
Leptobotia curta, Cobitidae
Coreobagrus ichikawai, Bagridae
Pseudobagrus tokiensis, Bagridae
Pungitius sp., Gasterosteidae
Vulnerable species
Hucho perryi, Salmonidae
Salvelinus leucomaenis imbrius, Salmonidae
Tribolodon sp., Cyprinidae
Gasterosteus microcephalus, Gasterosteidae
Boleophthalmus pectinirostris, Gobiidae
Trachidermus fasciatus, Cottidae
Rare species
Entosphenus tridentata, Petromyzontidae
Lethenteron kessleri, Petromyzontidae
Coilia nasus, Engraulididae
Salvelinus malma miyabei, Salmonidae
Salvelinus malma malma, Salmonidae
Oncorhynchus masou subsp., Salmonidae
Pseudorasbora pumila pumila, Cyprinidae
Acheilognathus typus, Cyprinidae
Pungitius tymensis, Gasterosteidae
Macropodus opercularis, Belontiidae
Coreoperca kawamebari, Percichthyidae
Lates japonicus, Centropomidae
Hypseleotris cyprinoides, Gobiidae
Chaenogobius sp. 3, Gobiidae
Luciogobius pallidus, Gobiidae
Luciogobius albus, Gobiidae
Rhyacichthys aspro, Rhyncichthyidae
Local populations
Coilia nasus Engraulididae, in the River Rokkaku, Saga Pref.
Hemigrammocypris rasborella, Cyprinidae, in Shizuoka Pref.
Liobagrus reini, Amblycipitidae, in the Kyushu District
Oryzias latipes, Adrianichthyidae, in Okinawa Pref.
Monopterus albus, Synbranchidae, in Okinawa Pref.
Gasterosteus sp., Gasterosteidae, in the Aizu District, Fukushima Pref.
Gasterosteus sp., Gasterosteidae, in the Ohno Basin, Fukui Pref.

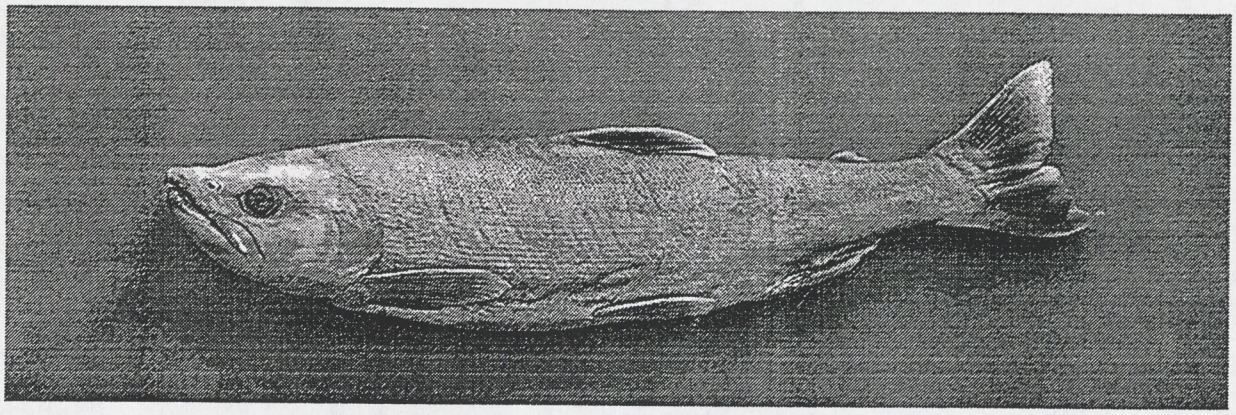


Figure 2. Kuni-masu, black kokanee, *Oncorhynchus nerka kawamurai*, specimen from the Center for Ecological Research, Kyoto University. Photograph by H. Akiyama.

1980, Mizuno 1987). Thus, the species and genera endemic to Japan are considered to have immigrated from the mainland in earlier times of marine regression, while the species and genera held in common with those of the mainland are considered to have immigrated during subsequent marine regressions (Lindberg 1972, Nishimura 1980).

There may have been two different routes of migration over the land bridge during the times of marine regression, one through the Korean Peninsula and the other through Sakhalin. The latter route is indicated by the distribution patterns of the Sakhalin lake minnow, *Phoxinus percnurus sachalienesis*, the Siberian stone loach, *Noemacheilus barbatulus toni* and the Hokkaido eight-barbel loach, *Lefua nikkonis*, for each of which the southern limit is located in the Ishikari Plain (Goto et al. 1978). The former route is indicated by many fishes commonly distributed in southwestern Japan and the Korea-China Region (Aoyagi 1957, Mizuno 1987).

Some fishes might have spread to northern Japan with the propagation of paddy-field cultivation during historical times, such as the topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, the field gudgeon, *Gnathopogon elongatus elongatus*, the pike gudgeon, *Pseudogobio esocinus esocinus*, the steed barbel, *Hemibarbus barbus*, the common carp, *Cyprinus carpio*, the silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorfi*, the slender bitterling, *Tanakia lanceolata*, the Asian pond loach, *Misgurnus anguillicaudatus*, the sand loach, *Cobitis biwae*, and the Far Eastern catfish, *Silurus asotus* (Nishimura 1980, Balon 1995). The original distributions of Japanese freshwater fishes are, therefore, becoming obscured due to human activities including the transplantation of fishes and the alteration of the natural environment.

Endangered species

In 1991 the Environment Agency of Japan published 'The list of endangered wild animals in Japan (Red Data Book of Japan): vertebrates'. The list included 2 extinct, 16 endangered, 6 vulnerable, and 17 rare species of freshwater fishes, and 7 declining local populations of widely distributed species (Table 2).

One of the extinct species is the black kokanee, *Oncorhynchus nerka kawamurai* (Salmonidae) (Figure 2). The fish, called kuni-masu or kinosirimaru in Japanese, once occurred in Lake Tazawa, Akita Prefecture. Kawanabe & Watanabe (1993a) cited a work entilted 'History of Akita Region', or 'Akita fudoki' in Japanese, written during the mid-Edo Period (ca. 1700 AD), which notes that 'there are fish called kuni-masu. They provide the usual food resource for the people around the lake'. The kuni-masu seems to have exhibited a black nuptial coloration throughout the year, which deepened particularly in January-March and July-October (Oshima 1941). Among the salmonid fishes, such reproductive changes are unique.

Lake Tazawa is the deepest lake in Japan with a surface area of 25.8 km^2, a maximum depth of

Figure 3. Minami-tomiyo, Kyoto ninespine stickleback, *Pungitius kaibarae*; holotype ZUMT 8197 (Zoology, University Museum, the University of Tokyo). Photograph by K. Hosoya.

423.4 m, and once had transparency to 30 m (recorded in 1926; it is the second clearest record for lakes in Japan, but dropped to 4 m in 1993 by recent eutrophication). However, in 1940, strong acid water was diverted into Lake Tazawa from the adjacent River Tama to work a hydro-power station, at which time the pH of the lake abruptly dropped to 4.6 and almost all of organisms in the lake including the kuni-masu were extirpated, thus preventing any study of their biological and ecological features. Apart from the type specimens in the Field Museum of Natural History, Chicago, only a few specimens remain, eight at the Center for Ecological Research (formerly the Otsu Hydrobiological Station) of Kyoto University, three at the Fisheries Research Station, Faculty of Agriculture, Kyoto University, two at the Lake Tazawa Regional Museum, and several at Akita University and the Akita Prefectural Museum. The Japanese dace, *Tribolodon hakonensis*, is the only species of fish now living in the lake.

Another extinct species is the Kyoto ninespine stickleback (minami-tomiyo), *Pungitius kaibarae* (Gasterosteidae) (Figure 3). This species inhabited springs and small streams around Kaibara Town, Hyogo Prefecture, and the southwestern part of Kyoto City. Tan (1928) and Kobayashi (1933) reported that the fish was found in paddies of Japanese parsley with cool spring water (Figure 4) and in

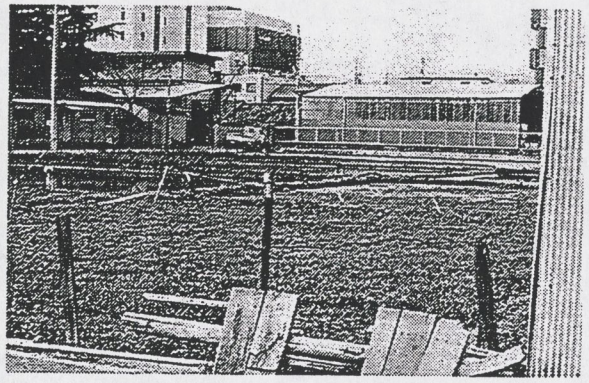


Figure 4. The paddy field of Japanese parsley where *Pungitius kaibarae* survived until the 1960s. Photograph by K. Hosoya.

shallow spring ponds. However, these populations declined after reclamation of paddies and ponds for land development. An attempt to transplant a population into the Kyoto City Zoo in 1959 was unsuccessful, and the fish disappeared after the early 1960s (Kawanabe & Watanabe 1993b). Type specimens have been preserved at the University Museum, University of Tokyo, and there are more than 20 specimens at the Center for Ecological Research, Kyoto University. In addition to these two fishes, the Suwa gudgeon, *Gnathopogon elongatus suwae* (Cyprinidae), which was endemic to Lake Suwa in Nagano Prefecture, must have become extinct following its replacement by *G. elongatus elongatus* (Miyadi et al. 1976; Hosoya in Nakabo 1993).

The endangered, vulnerable, and rare fishes listed in the Red Data Book include (1) those confined to restricted areas which are referred to as local species and subspecies such as the swampy bullhead, *Coreobagrus ichikawai*, the cuttailed bullhead, *Pseudobagrus tokiensis*, the Ryukyu-ayu, *Plecoglossus atlivelis ryukyuensis*, the Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*, and the Biwa trout, *Oncorhynchus masou* subsp.; (2) those living in small streams and shallow ponds such as the Venus fish, *Aphyocypris chinensis*, the dwarf topmouth gudgeon, *Pseudorasboro pumila pumila*, an undescribed gudeon, *P. pumila* subsp., the Japanese rose bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*, the Suigen rose bitterling, *R. atremius suigensis*, the netted bitterling, *Acheilognathus typus*, and the kissing loach, *Leptobotia curta*; as well as (3) diadromous fishes in

large rivers such as the red-spotted masu trout, *Oncorhynchus masou ishikawae.*

Following the publication of many full-colored books and introductory essays on endangered species, the appearance of the Red Data Book further publicized the threatened status of organisms and their natural environments. It also may have contributed to enactment of the Basic Environmental Law of 1993 and to the increased use of improved techniques to conserve natural organisms and their environments associated with public works such as channelization of rivers and revetment of their banks.

Table 3. Fishes registered and protected as National Natural Monuments of Japan. Scientific names follow Nakabo (1993).

Species registered and protected in all of Japan
Acheilognathus longipinnis, Cyprinidae
Designated in 1974
Tanakia tanago, Cyprinidae
Designated in 1974
Leptobotia curta, Cobitidae
Designated in 1977
Coreobagrus ichikawai, Bagridae
Designated in 1977
Local populations
Anguilla japonica, Anguillidae
In Kayugawa, Minami-mura, Gujo-gun, Gifu Pref.
Designated in 1924
Anguilla japonica, Anguillidae
In Kashiko-numa, Hiranuma-no-uchi, Iwaki City, Fukushima Pref.
Designated in 1939
Anguilla marmorata, Anguillidae
In Shirahama-cho, Nishimuro-gun, Wakayama Pref.
Designated in 1923
Anguilla marmorata, Anguillidae
In Hahagawa, Kaifu-cho, Kaifu-gun, Tokushima Pref
Designated in 1923
Anguilla marmorata, Anguillidae
In Nomozaki-cho, Nishisonogi-gun, Nagasaki Pref.
Designated in 1923
Tribolodon hakonensis, Cyprinidae
In Yokoyama, Tsuyama-cho, Motoyoshi-gun, Miyagi Pref.
Designated in 1935
Tribolodon hakonensis, Cyprinidae
In Yanaizu, Yanaidu-cho, Kawanuma-gun, Fukushima Pref.
Designated in 1940
Carassius auratus langsdorfi, scarlet morph, Cyprinidae
In Lake Harutori, Harutori, Kushiro City, Hokkaido
Designated in 1937
Carassius auratus subsp. var., Cyprinidae
In Yutori-numa, Miyazaki-cho & Onoda-cho, Kami-gun, Miyagi Pref.
Designated in 1933
Gasterosteus aculeatgus, Gasterosteidae
In Hongan-shouzu, Itoyo-cho, Ohno City, Fukui Pref.
Designated in 1934
Cottus kazika, Cottidae
In River Kuzuryu, Ohono City and Fukui City, Fukui Pref.
Designated in 1935

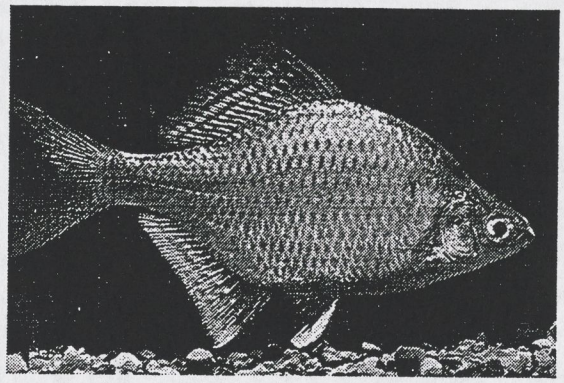


Figure 5. Ita-sen-para, deepbodied bitterling, *Acheilognathus longipinnis.* Photograph by Y. Nagata.

Before the Red Data Book was published, four species of freshwater fishes confined to restricted areas had been designated as National Natural Monuments (tennen-kinenbutsu) and were protected by the national government under the Cultural Properties Protection Law (Table 3, Kato et al. 1995). One is the deepbodied bitterling, *Acheilognathus longipinnis* (Cyprinidae, Figure 5), which was designated a National Natural Monument in 1974. This bitterling is confined to the River Yodo system and its tributaries (Osaka and Kyoto prefectures), rivers in the Noubi Plains (Aichi and Gifu prefectures), and the Toyama Plains (Toyama Prefecture). In the Yodo, it is found in small inlets between the spur dikes, which were constructed 110 years ago to facilitate boat passage. The metropolitan bitterling, *Tanakia tanago* (Cyprinidae), also was designated a National Natural Monument in 1974. It is now confined to small streams near springs and small ponds in the Tochigi, Saitama, and Chiba prefectures, although it seems to have become extinct in the Tokyo and Kanagawa prefectures. The third is the kissing loach, *Leptobotia curta* (Cobitidae, Figure 6), which was designated a National Natural Monument in 1977. It is distributed only in the River Yodo system through the Shiga, Kyoto, and Osaka prefectures and the Yoshii, Asa-

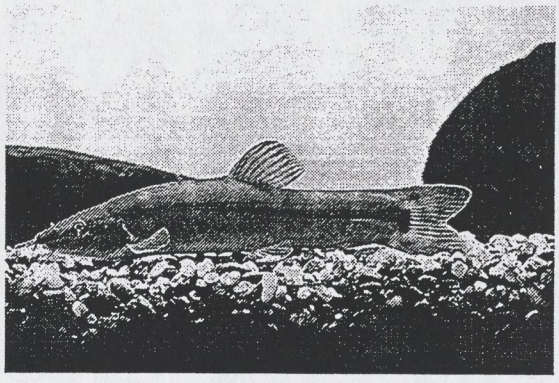


Figure 6. Ayu-modoki, kissing loach, *Leptobotia curta*. Photograph by H. Akiyama.

hi, and Takahashi rivers in Okayama Prefecture. The last species is the stumpy bullhead, *Coreobagrus ichikawai* (Bagridae), designated a National Natural Monument in 1977. Its distribution is confined to the mid-reaches of rivers around the Ise Bay and Mikawa Bay in Mie and Aichi prefectures.

In addition, 11 local populations of 7 species of freshwater fishes have been registered and protected as National Natural Monuments, although these seem to have been nominated more in response to regional or social demands than for biological or ecological reasons (Table 3). Many other populations of freshwater fishes have also been registered and protected as natural monuments at the prefectural, city, town, or village level. Thus, the endangered and protected fishes described above are those confined to restricted areas either because they are local species or subspecies in a biological sense, or because their distribution was reduced by human activities.

Human activities and freshwater fishes

Inland fisheries, fish stocking, and culture of indigenous species

Japanese freshwater fishes, as well as marine ones, have served as an important source of food. For example, the abundant populations of salmon in rivers supported many people during the Jomon Period (ca. 10 000–300 BC) (Ichikawa 1977), and bones of freshwater fishes have been found in ruins of their shell mounds. The oldest Japanese literature, 'Record of ancient matters' (Ko-ji-ki) (712 AD) and 'Chronicles of Japan' (Nihon-shoki) (720 AD), refer to ayu, common carp, and crucian carp together with marine fishes such as sea bream, tuna, perch, and shark.

Among the protocol manuals for the Shinto religion, 'Engi-shiki' (905–927 AD), the eight volume describes dishes of salmon, trout, ayu, common carp, and crucian carp. The traditional cooking style since the early Heian Period (ca. 800–1200 AD), Shijo-ryu, transmits a typical traditional preparation of common carp called 'Carp at the gate of the dragon' (Ryumon no koi) derived from Chinese culture, even though the Japanese, during the Nara and early Heian periods, generally had inhibitions about eating fishes and mammals because of Buddhist precepts (Yano 1981).

Thus, Japanese freshwater fishes were highly exploited as a source of food. Since 676 AD, on the other hand, they were also stocked into rivers and ponds in order to compensate for their consumption as food, according to the protocol of shrines and temples called 'Houjou-e' (Masutani & Kanaoka 1994). 'Chronicles of Japan' (Nihon-shoki) (720 AD) mentions how the Emperors Tenmu (region 673–686 AD) and Jitou (690–697 AD) ordered the local people to release living organisms. This protocol has been continued up to the present with people releasing common carp, crucian carp, eel, and soft-shelled turtles. In addition, the aquaculture of common carp in paddy fields has been carried on from at least the early Edo Period (16th–17th centuries) (Matsui 1948).

At present, the harvest of inland water fishes is much less than that of marine fishes. In 1994, the annual harvest of inland water fishes was 138 506 metric tons, but this was only 2% of the total fish harvest in Japan including marine fishes and aquaculture. Among freshwater harvest in 1994, 36% was from rivers (61 388 mt, 18% from lakes (31 122 mt) and 45% from aquaculture facilities (76 579 mt).

In 1984 and 1994 respectively, the major fish species taken from inland waters were ayu (22% and 22% of the annual fish harvest), anadromous salmon and trout (13% and 28%), crucian carp (12% and

7%), and common carp (11% and 8%) (Table 4). The major species produced by aquaculture were eel (40% and 38% of freshwater fish culture yield in 1984 and 1994, respectively), common carp (22% and 18%), rainbow trout (18% and 18%), and ayu (12% and 15%).

To support these inland water fisheries, many eggs and juvenile fishes have been transplanted into natural rivers and lakes (Table 5). From 200 to 250 million juvenile ayu per year were released into rivers between 1973 and 1988. The ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, is an amphidromous fish, young of which swim upstream to grow in the middle reaches of rivers. The adults spawn downstream in the lower reaches, and the early juveniles move downstream to grow in a littoral marine environment. A population of ayu in Lake Biwa and its tributaries is, however, a fluvial-lacustrine one. In the spring, some fish move from the lake into its tributaries where they graze on the algae attached to stones (amphidromous life history), while the others remain in the lake, feed on zooplankton, and mature

Table 4. Fish landings (in metric tons, mt) from inland water fisheries and fish culture. Data are from the 'Annual report of fisheries and culture (1996)' by the Statistics and Information Department, Japan Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries.

		1984		1994	
		mt	%	mt	%
Inland water fisheries					
Anadromous salmon and trout	Salmon	8639	(12.9)	17460	(27.8)
	Pink salmon	317	(0.5)	3598	(5.7)
	Masu salmon	45	(0.1)	91	(0.1)
	Subtotal	9001	(13.5)	21149	(33.6)
Landlocked salmon and trout	Kokanee	114	(0.2)	83	(0.1)
	Rainbow trout	530	(0.8)	567	(0.9)
	Masu salmon	645	(1.0)	761	(1.2)
	Japanese charr	256	(0.4)	403	(0.6)
	Others	554	(0.8)	703	(1.1)
	Subtotal	2099	(3.1)	2517	(4.0)
Japanese smelt		3872	(5.8)	2082	(3.3)
Ayu		14919	(22.3)	14272	(22.7)
Japanese icefish		1196	(1.8)	1119	(1.8)
Carp		7594	(11.4)	4968	(7.9)
Crucian carp		8034	(12.0)	4402	(7.0)
Japanese dace		5216	(7.8)	3216	(5.1)
Dark chub		3248	(4.9)	1672	(2.7)
Japanese eel		1573	(2.4)	949	(1.5)
Asian pond loach		647	(1.0)	223	(0.4)
Mugilid species		2011	(3.0)	973	(1.5)
Gobiid species		1919	(2.9)	1338	(2.1)
Others		5556	(8.3)	3983	(6.3)
	Total	66885	(100.0)	62863	(100.0)
Fish culture					
Trout	Rainbow trout	16773	(17.5)	13280	(17.6)
	Others	3047	(3.2)	4628	(6.1)
Ayu		11705	(12.2)	11554	(15.3)
Carp		21071	(22.0)	13284	(17.6)
Crucian carp		1492	(1.6)	1014	(1.3)
Eel		38030	(39.6)	29431	(38.9)
Tilapia		3544	(3.7)	2125	(2.8)
Others		280	(0.3)	327	(0.4)
	Total	95942	(100.0)	75643	(100.0)

at a smaller size (lacustrine life history) (Miyadi 1960).

In 1913, C. Ishikawa discovered that when juveniles of the lacustrine ayu population in Lake Biwa were transplanted to other rivers they grew as large as amphidromous ayu (Ishikawa 1932, Miyadi 1960). Inasmuch as juvenile ayu in the lake are easy to catch in large quantities, the transplantation of ayu from Lake Biwa to other Japanese freshwaters has become well established. Moreover, because the ayu in Lake Biwa are more aggressive in guarding their territories than those from any other area (Kawanabe 1976, 1977), they are favored as a game fish and recently have been transplanted more for sport fishing than for the commercial fishery.

Ayu in Lake Biwa are genetically different from other populations in Japan (Nishida 1985, Tsujimura & Taniguchi 1995). However, because Lake Biwa ayu reproduce earlier than sea-run populations, transplanting ayu from Lake Biwa does not seem to cause any genetic contamination of the sea-run populations (Nishida 1985). Furthermore, because Lake Biwa ayu show only a weak tolerance to marine salinity, they are unlikely to spread to other freshwater accessible only via the ocean (Azuma 1980). On the other hand, the transplantation of ayu from Lake Biwa has resulted in the chance introduction of other fishes such as *Opsariichthys uncrostris uncrostris* and *Zacco platypus* which are captured with the juvenile ayu (Sunaga 1980, Mori & Nagoshi in Kawanabe & Mizuno 1989).

Another fish that is becoming popular for sport fishing is the deepbodied crucian carp which is a variety developed from the *Carassius cuvieri* endemic to Lake Biwa. This species lives in the offshore water of the lake and feeds on phytoplankton (Tokui & Kawanabe 1984), so it is transplanted into artificial ponds and reservoirs with open waters. The fish is both easy for beginners to catch and of angling interest to veterans, so it has been introduced all over Japan and has often hybridized with the local crucian carps.

The number of stocked juveniles of anadromous salmon and trout, mainly the chum salmon, *Oncorhynchus keta*, has greatly increased, from 47 million fish in 1973 to 766 million in 1988. Since 1877, transplanting salmon and trout has been recommended as public projects for promotion of inland fisheries by national and local governments. In addition to indigenous salmonids, exotic ones such as the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, have been stocked widely in natural rivers and lakes (see below).

The number of transplanted eggs of the Japanese smelt, *Hypomesus transpacificus nipponensis*, has increased markedly, to nearly 18 billion in 1988. The original purpose of this stocking was to improve the inland fisheries but it now has changed to serve for sport fishing.

Japanese freshwater fishes have also played a vital role in the hobby aquarium trade. The first record of this pasttime can be found in 'Nihon-shoki' (chronicles of Japan); when people in the 7th century enjoyed keeping common carp in garden ponds. Although the colored carp 'nishikigoi' are now popular throughout the world, these color variants of the common carp appeared only in later years (Ba-

Table 5. Fish stocking for Japanese inland fisheries. Data are from the 'Fisheries Census in Japan' by the Statistics and Survey Division, Ministry of Agriculture and Forestry, Govenment of Japan.

	1973	1978	1983	1988
Young of fishes (millions of indiv.)				
Anadromous salmon and trout	47	113	489	766
Landlocked salmon and trout	20	130	31	59
Rainbow trout	–	–	–	20
Red-spotted masu salmon	–	–	–	13
Masu salmon	–	–	–	13
Japanese charr	–	–	–	6
Others	–	–	–	8
Ayu	230	204	219	251
Common carp	43	64	26	29
Crucian carp	23	74	16	24
Eel	10	16	10	7
Other fishes	469	960	113	498
Total	841	1561	905	1633
Eggs of fishes (millions of eggs)				
Anadromous salmon and trout	17	–	–	–
Landlocked salmon and trout	+	–	–	–
Ayu	341	–	–	–
Common carp	–	–	–	–
Crucian carp	13	–	–	–
Japanese smelt	–	–	8679	17886
Other fishes	16021	–	–	1009
Total	16392	86436	8679	18894

lon 1995). The primitive forms of colored carp with orange, white, and dark-blue colors are mutant forms of the common carp that first appeared in Niigata Prefecture during the Bunka and Bunsei eras (1804–1830) (Kuroki 1986, Kataoka 1989), Kataoka (1989) suggested that these forms were produced from wild common carp, because Suzuki (1836–1842) reported that common carp, ayu, trout, and salmon were common in the River Uono, a tributary of the Shinano. The white and red form, 'kouhaku', was claimed to have been crossbred during the Tempou Era (1830–1843) and treated as one of the important local products from the domain of Nagaoka (now in Niigata Prefecture) (Kuroki 1986). The beautiful colored carp, nishikigoi, to today were produced by also crossbreeding with the German common carp by the people of Ojiya City, Nagaoka City, and Yamakoshi Village in Niigata Prefecture during the late-Meiji and Taisho periods (ca. 1910–1925) (Kuroki 1986). More beautiful colored strains were developed after World War II from selected strains which were saved from consumption as food during the acute food shortages of the war (personal communication with residents of Yamakoshi Village in 1994).

Fancy goldfish are another renowned home aquarium fish that was developed in Japan. The ancestor of the goldfish is considered to have been a red form of *Carassius auratus auratus* (Balon 1995) in China during the Chinese Jin Dynasty (265–419 AD), which was introduced into Japan in 1502 (Ojima 1988, Ojima & Takai 1995). Since then, many different forms of goldfish, like the 'wakin' and 'ranchuu', have been produced in Japan, as described by Matsui (1935, 1971).

Introduction of exotic species

Many species of foreign freshwater fishes have been introduced into Japan. The records of introduction of freshwater fishes after 1877 have been reviewed in detail by Maruyama et al. (1987). The introduction of 103 species and subspecies of freshwater fishes into Japan has been recorded, excluding those introduced only for hobby aquaria, but including those accidentally introduced into the natural environment as a result. These belong mainly to the Cyprinidae (33 species and subspecies), Salmonidae (18), Cichlidae (11), Acipenseridae (9), Anguillidae (5), Centrarchidae (5), and some others. They include fishes important for inland fisheries, and some have been intensively used in attempts to stock ponds, lakes, and rivers. As a result, at least 23 species and subspecies are now established in natural freshwaters in Japan. These belong to the Salmonidae (5 species and subspecies), Cyprinidae (5), Channidae (3), Cichlidae (3), Poeciliidae (2), Centrarchidae (2), Atherinidae (1), Clariidae (1), and Belontiidae (1).

Suzuki (1992) has categorized the various reasons for fish introduction: (1) to promote commercial fishing from the 1880s to the 1940s, (2) to increase food/protein resources during the 1940s, and (3) for culture or multiplication of fish stocks after the 1950s. The purpose of introduction of mosquitofish, *Gambusia affinis*, was unique, that is, to control mosquito populations. In recent years, the importation of aquarium fishes has increased sharply, which probably increases the chance of escape of exotic aquarium fishes. In addition, stocking fishes for sport angling also has increased, as sport fishing has become a booming leisure activity. Stocked fishes include indigenous species such as ayu and trout but also exotic species such as the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*. The largemouth bass has become a predatory piscine pest that has likely destroyed native fish communities in may Japanese freshwaters (Ohtani & Kikukawa 1980).

The introduction of subspecies or other genetically different strains often pollutes the genome of the indigenous form of the same species by hybridization. A typical case is the interaction between the Japanese rose bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*, and an exotic rose bitterling, *R. ocellatus ocellatus* (Nagata et al. 1996). The latter subspecies was introduced accidentally with the 1942 introduction of the grass carp, *Ctenopharyngodon idellus*, from China. In later years, it was introduced probably for aquarium purposes, and became widespread in natural habitats of the indigenous Japanese rose bitterling. As a result of hybridization between the two subspecies or replacement of the native subspecies

by exotic one, the indigenous subspecies now faces extinction (Nagata 1980, Nagata et al. 1969).

Another case of widespread introduction concerns the common carp. At least nine subspecies or forms of this species have been introduced into Japan from Indonesia, Taiwan, Israel, and Germany (Maruyama et al. 1987). Hitherto, the common carp in Japan was thought to be the form brought with the technique of carp-culture in paddy fields as one of the tools of rice farming, and Jordan & Fowler (1903) claimed that the common carp in Japan was an introduced species (see also Balon 1995). However, a native species of common carp might have existed in Japan because many fossil species of *Cyprinus* have been found from Tertiary formations in the Fukui, Gifu, Shiga, and Nagasaki prefectures (Hosoya, in Kawanabe & Mizuno 1989). Nakajima (1994) demonstrated the process of evolution in species of *Cyprinus* from ancient Lake Biwa (ca. 3 million years ago) to recent Lake Biwa, based on the fossil record. Pharyngeal teeth of the common carp were found in ruins of shell mounds from the early Jomon Period (ca. 10 000–6000 BC) in Ibaragi Prefecture (Kafuku 1980) which was long before rice culture appeared in Japan. Based on this evidence, some form of common carp probably existed in Japan, but a detailed comparative analysis with the common carp in recent Japan has yet to be carried out.

Lake fish fauna

There are numerous lakes, created by volcanic and tectonic activity, especially in the middle and eastern mountainous areas of Japan. Originally, few fishes inhabited such lakes because they were isolated from rivers by falls, but various species, especially salmonids and cyprinids, have been introduced to provide inland fisheries.

A typical example is Lake Chuzenji in Tochigi Prefecture. The lake is situated 1271 m above sea level and has a surface area of 11.6 km^2 and a maximum depth of 161.5 m. The Kegon Fall (97 m) inhibited upstream migration of fishes from the River Daiya. Tanaka (1936) mentioned that there had been no fish in the lake. However, Tochigi Prefecture (1980, 1993) recently reported more than 17 species and subspecies of fishes from the lake. Of course, these fishes are considered all to be introduced species, such as the Japanese ell, *Anguilla japonica*, Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, brook charr, *S. fontinalis*, lake charr, *S. namaycush*, brown trout, *Salmo trutta*, rainbow trout and steelhead, *Oncorhynchus mykiss*, Biwa trout, *O. masou subsp.*, kokanee, *O. nerka nerka*, Japanese smelt, *Hypomesus transpacificus nipponensis*, Japanese dace, *Tribolodon hakonensis*, common carp, *Cyprinus carpio*, silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorfi*, a species of cobited loach, *Cobitis* sp., a cottid, *Cottus* sp., and the common freshwater goby, *Rhinogobius* sp.

Another example is Lake Ashinoko in Kanagawa Prefecture. It is 724.5 m above sea level with a surface area of 7.0 km^2 and a maximum depth of 40.6 m. Ishihara et al. (1986) presented a list of fishes in the lake (Table 6), including eight species thought to be indigenous, five introduced Japanese ones, three introduced exotic ones, and nine which were probably accidentally introduced without any commercial purpose. The year of introduction was included when known and records of unsuccessful introductions were also listed.

Fishes in Lake Biwa

Lake Biwa is the largest lake in Japan with a maximum depth of 104 m. The catchment area is 3848 km^2 with about 120 rivers flowing into the lake, one natural outlet, the River Seta, flowing into Osaka Bay and one artificial outlet, the Kyoto Canal, constructed in 1890 to provide water for neighboring Kyoto City.

There are two outstanding characteristics of the fish fauna in the lake; first, the large number of species, more than in any other lake in Japan, and second the high number of endemic species and subspecies (Ueno 1984, Kawanabe 1996). At present, there are 71 species and subspecies of freshwater fishes found in Lake Biwa and its tributaries (Table 7), which represents more than half of the primary freshwater fish fauna of Japan. More than half of the fishes of Lake Biwa belong to the family Cypri-

nidae (37 species and subspecies), and the rest to the Cobitidae (6), Gobiidae (6), Salmonidae (5), Siluridae (3), and others. This accounting includes nine exotic species and subspecies and four introduced species from other Japanese waters, but excludes three extinct species (the deepbodied bitterling, the Japanese rose bitterling, and the kissing loach). Also excluded from the list are species that seem to have appeared accidentally, e.g., having escaped from private aquaria.

The greater part of the Lake Biwa fauna is of boreal origin, believed to be derived from the Eurasian freshwater fauna and some brackish water and marine stocks (Ueno 1984). Fishes like the piscivorous chub, *Opsariichthys uncirostris uncirostris*, and the lakeweed chub, *Ischikauia steenackeri*, are considered to be relics of an old freshwater fauna that was once distributed widely in Eurasia before the most recent ice age.

There are 13 species and subspecies of fishes endemic to lake Biwa (Table 7). These represent 22% of the 58 species and subspecies indigenous to the lake and 15% of the fishes endemic to Japan. The ratio of endemism is the highest of any lake in Japan. In Lake Biwa there is also an endemic genus or subgenus of snail, *Biwamelania*, which consists of at

Table 6. Fish fauna in Lake Ashinoko (after Ishihara et al. 1986). Scientific names follow Nakabo (1993). ◎= successful introduction, × = unsuccessful introduction, △ = uncertain record.

		Japanese name	Native indigenous fish	Introduced Japanese fish	Introduced exotic fish	Accidentally introduced fish	Year of introduction
1 Anguillidae	*Anguilla japonica*	Unagi	△	×		△	1919
2 Cyprinidae	*Cyprinus carpio*	Koi	△	◎			1938
3 Cyprinidae	*Tribolodon hakonensis*	Ugui	△	◎			1981
4 Salmonidae	*Oncorhynchus masou masou*	Yamame	△	◎			1975
5 Salmonidae	*Oncorhynchus masou ishikawae*	Amago	△	◎			1985
6 Siluridae	*Silurus asotus*	Namazu	△			△	
7 Gobiidae	*Rhinogobius* sp.	Yoshinobori sp.	△				
8 Gobiidae	*Chaenogobius urotaenia*	Uki-gori	△				
9 Cyprinidae	*Carassius auratus langsdorfi*	Gin-buna		◎			1940
10 Cyprinidae	*Carrasius cuvieri*	Gengorou-buna		◎			1967
11 Osmeridae	*Hypomesus transpacificus nipponensis*	Wakasagi		◎			1918
12 Salmonidae	*Oncorhynchus masou* subsp.	Hon-masu		◎			1880
13 Salmonidae	*Oncorhynchus nerka nerka*	Hime-masu		◎			1909
14 Osmeridae	*Plecoglossus altivelis altivelis*	Ayu		×			1940
15 Salmonidae	*Salvelinus leucomaenis* subsp.	Iwana		×		◎	1889
16 Salmonidae	*Oncorhynchus masou* subsp.	Biwa-masu		×			1907
17 Salmonidae	*Oncorhynchus nerka nerka*	Beni-mass		×			1928
18 Salmonidae	*Oncorhynchus keta*	Sake		×			1938
19 Salmonidae	*Salmo trutta*	Brown trout			◎		1972
20 Salmonidae	*Oncorhynchus mykiss*	Niji-masu			◎		1910
21 Centrarchidae	*Micropterus salmoides*	Ookuchi-bass			◎		1925
22 Salmonidae	*Salvelinus fontinalis*	Kawa-masu			×		1928
23 Atherinidae	*Odonthestes bonariensis*	Peherei			×		1974
24 Cyprinidae	*Carassius auratus* subsp. 2	Kin-buna				◎	
25 Cyprinidae	*Zacco platypus*	Oikawa				◎	1977
26 Centrarchidae	*Lepomis macrochirus*	Bluegill				◎	1984
27 Cyprinidae	*Sarcocheilichthys variegatus* subsp.	Higai sp.				△	
28 Cyprinidae	*Pseudorasbora parva*	Motsugo				△	
29 Cyprinidae	*Phoxinus lagowski steindachneri*	Abura-haya				△	
30 Cobitididae	*Misgurnus anguillicaudatus*	Dojou				△	
31 Gobiidae	*Tridentiger obscurus*?	Chichibu?				△	
32 Cyprinidae	*Rhodeus ocellatus ocellatus*	Tairiku-bara-tanago				×	1977

Table 7. Fishes in Lake Biwa and its tributaries. Scientific names follow Nakabo (1993). Naka (1991) shows the year of introduction of Japanese and alien fishes. Symbols referring to origin of taxa are defined in the footnote. Our assessment of the origin of each species is shown by symbols to the left of scientific names.

			Japanese name	Mori (1970)	Mori & Miura (1980)	Tokui & Kawanabe (1984)	Kawanabe & Mizuno (1989)	Biwako bunkakan (1991)	Naka (1991)	Nakabo (1993)
Petromyzontidae										
○	1	*Lethenteron reissneri*	Suna-yatsume	○	○	○		○	○	
Anguillidae										
○	2	*Anguilla japonica*	Unagi	○	○	○		○	○	
Cyprinidae										
○	3	*Zacco temminckii*	Kawamutsu B							
○	4	*Zacco* sp.	Kawamutsu A	○	○	○		○	○	
○	5	*Zacco platypus*	Oikawa	○	○	○	○	○	○	
○	6	*Opsariichthys uncirostris uncirostris*	Hasu	★	★	○	○	○	○	○
○	7	*Hemigrammocypris rasborella*	Kawabata-moroko	○	○	○	○	○	○	
○	8	*Tribolodon hakonensis*	Ugui	○	○	○		○	○	
○	9	*Phoxinus lagowski steindachneri*	Abura-haya	○	○	○	○	○		
○	10	*Phoxinus oxycephalus jouvi*	Taka-haya	○	○	○	○	○		
+	11	*Ctenopharyngodon idellus*	Sougyo	○	○	+	○	○	+ 1916	
+	12	*Mylopharyngodon piceus*	Ao-uo					○	+ 1956?	
★	13	*Ischikauia steenackeri*	Wataka	★	★	○	★	○	★	★
+	14	*Hypophthalmichthys molitrix*	Hakuren			○		○	+ 1957?	
○	15	*Gnathopogon elongatus elongatus*	Ta-moroko	○	○	○	○	○	○	
★	16	*Gnathopogon caerulescens*	Hon-moroko	★	★	★	★	○	★	★
○	17	*Pungtungia herzi*	Mugitsuku	○	○	○	○	○		
○	18	*Pseuudorasbora parva*	Motsugo	○	○	○	○	○	○	
★	19	*Sarcocheilichthys variegatus microoculus*	Biwa-higai	○	○	○	★	○	★	★
★	20	*Sarcocheilichthys biwaensis*	Abura-higai				★	○	★	★
○	21	*Pseudogobio esocinus esocinus*	Kamatsuka	○	○	○		○	○	
△	22	*Abbottina rivularis*	Tsuchifuki	○	○	◎		○	△1937?	
○	23	*Biwia zezera*	Zezera	○	○	○	○	○	○	○
★	24	*Squalidus chankaensis biwae*	Sugo-moroko	○	○	○	★	○	○	★
○	25	*Squalidus japonicus japonicus*	Deme-moroko	○	○	○	○	○	○	○
○	26	*Squalidus gracilis gracilis*	Ito-moroko			○	○	○		
○	27	*Hemibarbus barbus*	Nigoi	○	○	○	○	○	○	
○	28	*Hemibarbus labeo*	Kourai-nigoi							
○	29	*Hemibarbus longirostris*	Zunaga-nigoi			○	○	○		
○	30	*Cyprinus carpio*	Koi	○	○	○	○	○	○	○
★	31	*Carassius auratus grandoculis*	Nigoro-buna	○	○	★	★	○	★	★
○	32	*Carassius auratus langsdorfi*	Gin-buna	○	○	○	○	○	○	
★	33	*Carrasius cuvieri*	Gengorou-buna	★	★	★	★	○	★	★
○	34	*Tanakia lanceolata*	Yari-tanago	○	○	○	○	○	○	
○	35	*Tanakia limbata*	Abura-bote	○	○	○	○	○	○	
+	36	*Rhodeus ocellatus ocellatus*	Tairiku-bara-tanago		○	+	○	○	+1960s	
●?	37	*Rhodeus ocellatus kurumeus*	Nippon-bara-tanago	○	○		○	○	○	○
○	38	*Acheilognathus cyanostigma*	Ichimonji-tanago	○	○	○	○	○	○	
○	39	*Acheilognathus tabira tabira*	Shiro-hire-tabira	○	○	○	○	○	○	○
○	40	*Acheilognathus rhombeus*	Kanehira	○	○	○	○	○	○	
●	41	*Acheilognathus longipinnis*	Ita-sen-para							
Cobitidae										
●	42	*Leptobotia curta*	Ayu-modoki	○	○	○	○	○	○	○
○	43	*Misgurnus anguillicaudatus*	Dojou	○	○	○		○	○	
★	44	*Cobitis* sp. 1	Suji-sima-dojou (large)	○	○	○	★	○	?	★
★	45	*Cobitis* sp.2 subsp. 4	Suji-sima-dojou (small-Biwako)				★		?	★
○	46	*Cobitis biwae*	Shima-dojou	○	○	○	○	○		
○	47	*Niwaella delicata*	Ajime-dojou			○	○	○		○
○	48	*Lefua echigonia*	Hotoke-dojou			○		○		

Table 7. Continued.

	Japanese name	Mori (1970)	Mori & Miura (1980)	Tokui & Kawanabe (1984)	Kawanabe & Mizuno (1989)	Biwako bunkakan (1991)	Naka (1991)	Nakabo (1993)
Bagridae								
○ 49 *Pelteobagrus nudiceps*	Gigi	○	○	○	○	○	○	
Siluridae								
○ 50 *Silurus asotus*	Namazu	○	○	○	○	○	○	
★ 51 *Silurus biwaensis*	Biwako-oo-namazu	★	★	★	★	○	★	★
★ 52 *Silurus lithophilus*	Iwatoko-namazu	★	★	★	★	○	★	★
Amblycipitidae								
○ 53 *Liobagrus reini*	Akaza	○	○	○		○		
Osmeridae								
△ 54 *Hypomesus transpacificus nipponensis*	Wakasagi	○	○	○		○	△1910	
Plecoglossidae								
○ 55 *Plecoglossus altivelis altivelis*	Ayu	○	○	○	○	○	○	
Salmonidae								
○ 56 *Salvelinus leucomaenis japonicus*	Yamato-iwana			○	○	○		○
+ 57 *Oncorhynchus mykiss*	Niji-masu	○	○	+		○	+1911	
△ 58 *Oncorhynchus masou masou*	Yamame					○		
○ 59 *Oncorhynchus masou ishikawae*	Amago	○	○		○	○	○	
★ 60 *Oncorhynchus masou* subsp.	Biwa-masu	★	★	○	○	★	★	★
Adrianichthyidae								
○ 61 *Oryzias latipes*	Medaka	○	○	○		○	○	
Gasterosteidae								
○ 62 *Gasterosteus microcephalus*	Hariyo	○	○	○	○	○		○
Cottidae								
○ 63 *Cottus pollux*	Kajika	○	○	○		○		
○ 64 *Cottus reinii*	Utsusemi-kajika			○	★	○	★	
Centrarchidae								
+ 65 *Micropterus salmoides*	Ookuchi-bass		○	+	○	○	+1974	
+ 66 *Lepomis macrochirus*	Bluegill		○	+	○	○	+1965	
Cichlidae								
+ 67 *Tilapia zillii*	Zilli tilapia							
Gobiidae								
○ 68 *Odontobutis obscura obscura*	Donko	○	○	○	○	○		
○ 69 *Rhinogobius* sp. OR	Tou-yoshinobori	○	○	○	○	○	○	
○ 70 *Rhinogobius flumineus*	Kawa-yoshinobori			○		○		
△ 71 *Tridentiger brevispinis*	Numa-chichibu						△1989	
★ 72 *Chaenogobius isaza*	Isaza	★	★	★	★	○	★	★
○ 73 *Chaenogobius urotaenia*	Uki-gori	○	○	○	○	○	○	
Channidae								
+ 74 *Channa argus*	Kamuruchii	○	○	+	○	○	+1933	

★ = species or subspecies endemic to Lake Biwa.
○ = indigenous species or subspecies of Lake Biwa.
● = extinct species or subspecies.
△ = introduced Japanese species or subspecies.
+ = exotic species or subspecies.

least 14 nominal endemic species (Watanabe & Nishino 1995). Such high endemism in the animals of Lake Biwa is evidence that the current lake is ancient, perhaps as old as 300 000 to 500 000 years (Horie 1984, Yokoyama 1995, Kawanabe 1996). However, also there was an old lake Biwa in the Ueno Basin in Mie Prefecture 4 to 6 million years ago.

The endemic species and subspecies of fishes in Lake Biwa contain those living in offshore water of the lake, such as the piscivorous chub, the Biwa gudgeon, *Gnathopogon caerulescens*, the deepbodied crucian carp, *Carassius cuvieri*, the Biwa catfish, *Silurus biwaensis*, the Biwa salmon, and the Biwa goby, *Chaenogobius isaza*. No other fish is found in

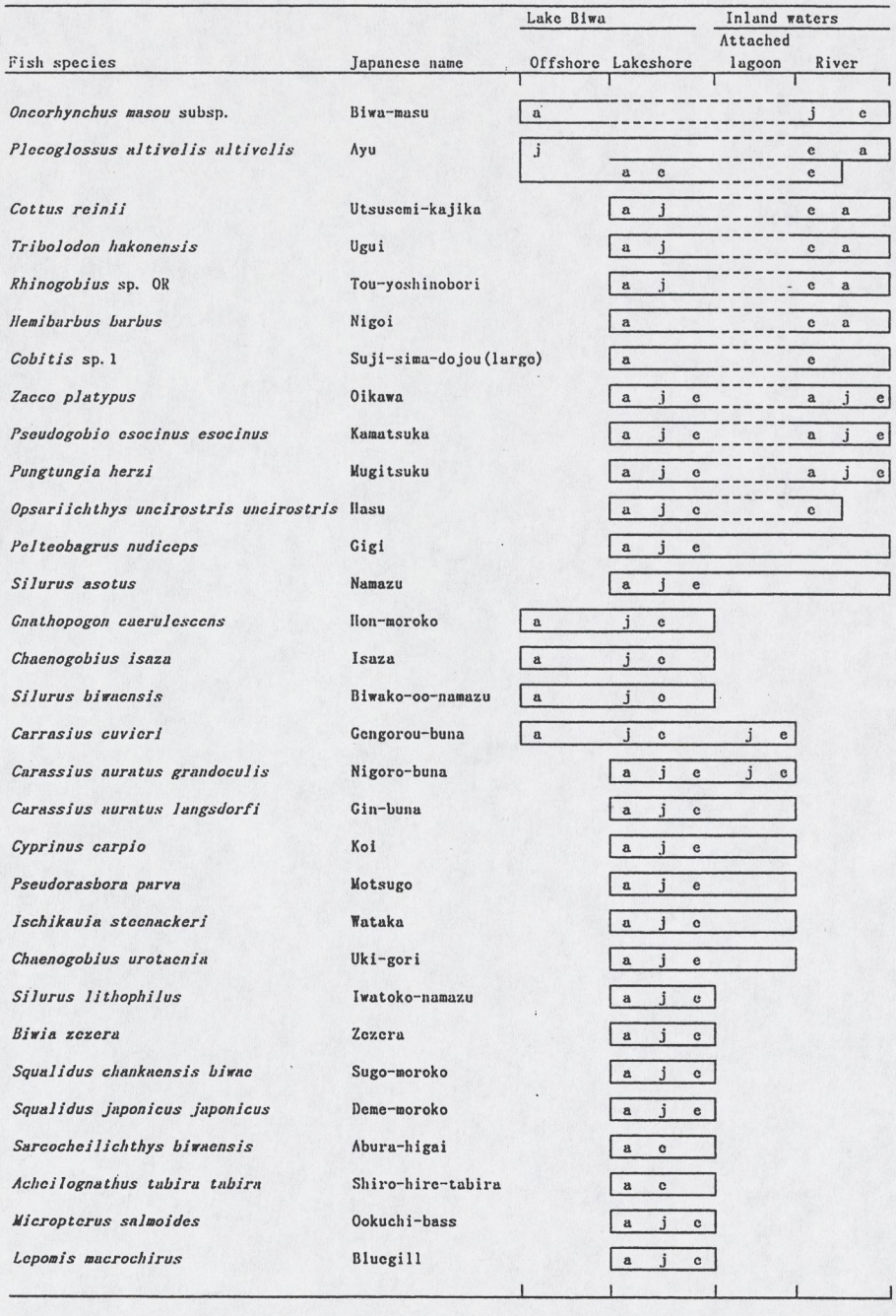


Figure 7. Habitat utilization by fishes in Lake Biwa: a – adults, j – juveniles, e – embryos. After information in Kawanabe & Mizuno (1989), Biwako Bunkakan (1990) and Naka (1991).

offshore water of the lake except the ayu, which has a unique subpopulation adapted to offshore water of the lake (see above). This suggests that these fishes speciated in response to the unexploited habitat offshore (Tokui & Kawanabe 1984, Kawanabe 1996).

However, all fishes in Lake Biwa, including those living offshore, need the shallow littoral zone to reproduce (Figure 7). For example, numerous individuals of the deepbodied crucian carp, the round crucian carp, *C. auratus grandoculis* and the common carp, are known to migrate to the lakeshore and associated lagoons from spring to early summer for reproduction (e.g. Kawanabe 1996). The spawning behavior of Lake Biwa fishes can be categorized into four types those attaching eggs to weeds near the surface as do common carp, crucian carps, and gudgeons; those attaching eggs to the undersides of stones as do gobiids and cottids; those scattering eggs on the bottom or covering them over as do silurids, chubs, ayu, and salmonids; and those inserting the eggs inside mussels as do bitterlings. No Lake Biwa fish spawns in open water or on the deep bottom, and all spawning takes place in shallow waters. Many fish species also migrate into the tributaries to reproduce and their eggs and juveniles develop there (Figure 7).

People, however, have disturbed the lake's environment to satisfy the demands of an increasing population with its need for more cultivated fields. For example, they have reconstructed the lakeshore and reclaimed the estuaries and lagoons connected with Lake Biwa, reducing the area of the lagoons from about 3440 ha before 1944 to about 570 ha in 1991,[1,2] and the area of reeds beds along the lakeshore from 260 ha in 1953 to 130 ha in 1991 (Itoh 1992). These areas served as spawning and nursery sites for Lake Biwa fishes (Kawanabe 1996). The Amagase Dam was constructed for hydropower on the lower reach of the River Seta (Uji City, Kyoto Prefecture) in 1964, and this completely blocked upstream migration of catadromous fishes like the Japanese eel and the ayu. In 1905, the Seta Weir was constructed 5 km downstream from the outlet of Lake Biwa to control the water level of the lake for flood prevention and water supply for downstream cities. It was rebuilt in 1961. However, water level control is disadvantageous for fishes because the lake is kept at low level during the rainy season when the fishes migrate into the shallow shores and adjoining waters to spawn.

The environmental alteration of the lake and surrounding areas has increased since 1972 due to a national comprehensive development project for Lake Biwa. A significant change in the aquatic environment resulted from installing a drinking-water system for more than 90% of the houses around the lake in 1975. Previously, in 1955 only 5% had been so provided (Kada 1995). Dams were constructed in the lake tributaries to provide drinking-water, and the number and area of artificial poinds decreased. The development of this water supply system also reduced the need for water in small canals and ditches that had played an important role in the daily lives of the people, so these were covered over or even diverted. Water systems around paddies were also made more effective by using concrete bottoms and water gates. Many steps were also constructed in the river beds to moderate their gradient.

These changes in the lake and its tributaries threaten the freshwater organisms, especially fishes that migrate between the lake and inland waters. For example, the Biwa salmon has been forced to spawn in rivermouths because its upstream migration was interrupted by weirs and steps (Y. Fujioka personal communication), and Shiga Prefecture was forced to construct artificial streams to provide spawning sites for the ayu.

Some changes in the fish community of Lake Biwa can be surmised from a study of the fish harvested from the lake. Although fishery activities have gradually decreased, the catch of ayu has increased, and the catches of oikawa, hon-moroko, and hasu have remained unchanged (Table 8). Since 1985, catch of the exotic largemouth bass has increased. The species was discovered in the lake in 1964 and eight years later it had spread over the entire lake (Biwako Bunkakan 1991). The population of the Bi-

[1] Lake Institute, Shiga University (ed.) 1974. Lake Biwa II. The future development. Sankyo Shuppan, Tokyo. 190 pp. (in Japanese).

[2] Shiga Prefecture. 1993. Report on lake environment at the 4th basic survey for conservation of natural environment. Environment Agency of Japan 25: 1–124 (in Japanese).

wa goby (isaza) has been known to fluctuate with the population of ayu, which competes with it for food, both being zooplankton-feeders in the offshore water (Miura 1996). Meanwhile, the catch of crucian carps (funa) decreased abruptly after 1985, especially of the nigoro-buna which is an important rural food fish. In the inland waters around Lake Biwa, fishes such as eel, chub, bitterling, loach, and catfish were reported to have decreased during the last 20–30 years (Yuma et al. 1995).

Another problem faced by the lake fish fauna is the introduction of exotic species; as of now, there are 14 exotic species and subspecies in Lake Biwa. Fishermen have paid much attention to the predatory largemouth bass, because of its effect on the populations of commercially important fishes like the ayu. As mentioned earlier, many attempts have been made to introduce species of fishes into Lake Biwa. According to Furukawa & Awano (1969), since 1883, 24 potentially important fishes have been introduced into the lake, but only the rainbow trout and the grass carp have become established.

In addition to these two deliberately introduced species, some fishes have been accidentally but successfully introduced into the lake. One is the bluegill, *Lepomis macrochirus*. This species was cultured in ponds to serve as a host fish for the glochidia of the Biwa pearly mussel, *Hyriopsis schlegeli*. It appeared in the lake unnoticed in mid 1960s and spread throughout the lake in the early 1970s (Furukawa & Awano 1969, Terashima 1980). Terashima (1980) suggested that the bluegill occupied a vacant niche in the lake fish community due to its unique breeding habit and wide range of prey. Another is the short-spined Japanese trident goby, *Tridentiger brevispinis*, which became common in Lake Biwa after 1989 (Takahashi 1990, Ohno 1994). Ohno (1994) suggested that the algal feeding habit of this

Table 8. Fish harvest (annual mean, metric tons in Lake Biwa. Data are from the Shiga Statistics Information Office, Bureau of Agriculture and Fisheries of Kinki District. Japanese names for fishes are employed (see Table 7 and Appendix) because the classification in fisheries literature is often not consistent with the accepted scientific one.

	1954/1955	1959/1963	1969/1974	1975/1979	1980/1984	1985/1989	1990/1994
Masu-salmon	53.4	36.0	32.9	16.4	26.6	25.0	32.4
Ayu	377.7	327.7	842.2	1050.0	1285.0	1614.0	1580.0
juveniles	–	(327.7)	(527.3)	(614.2)	(699.1)	(920.8)	(921.8)
subadults	–	–	(314.9)	(435.8)	(585.9)	(693.8)	(658.1)
Koi	80.5	92.2	166.3	162.7	132.7	86.2	62.4
Funa-group	653.9	810.3	616.2	628.8	702.0	476.5	167.6
Nigoro-buna	–	–	–	–	–	177.6	82.0
Ugui	33.0	27.3	53.6	60.6	56.7	27.6	17.9
Oikawa	10.9	15.0	30.8	39.3	48.7	31.8	31.8
Unagi	27.0	23.6	29.3	10.5	7.9	8.4	9.0
Isaza	24.7	113.7	420.1	397.4	422.4	293.4	21.1
Moroko-group	–	297.2	404.3	227.2	271.5	291.7	365.9
Hon-moroko	–	(178.6)	(330.0)	(200.8)	(222.8)	(242.0)	(223.1)
Hasu	–	75.8	139.4	106.4	110.1	102.7	100.8
Other fishes	732.0	375.2	512.5	397.2	256.2	361.8	330.4
Wataka	–	(47.8)	–	–	–	–	–
Gori (gobiids)	–	(99.7)	–	–	–	–	–
Gigi	–	(19.2)	–	–	–	–	–
Higai-group	–	(3.6)	–	–	–	–	–
Largemouth bass	–	–	–	–	–	(76.5)	(88.7)
Total	1993	2194	3248	3097	3319	3320	2719
No. of fisherman	–	1704	1536	1597	1377	1242	1113
No. of fishing boats	–	1961	2058	2272	2167	2006	1750
Cumulative days of fishing	–	211939	209967	227975	185619	180013	156134

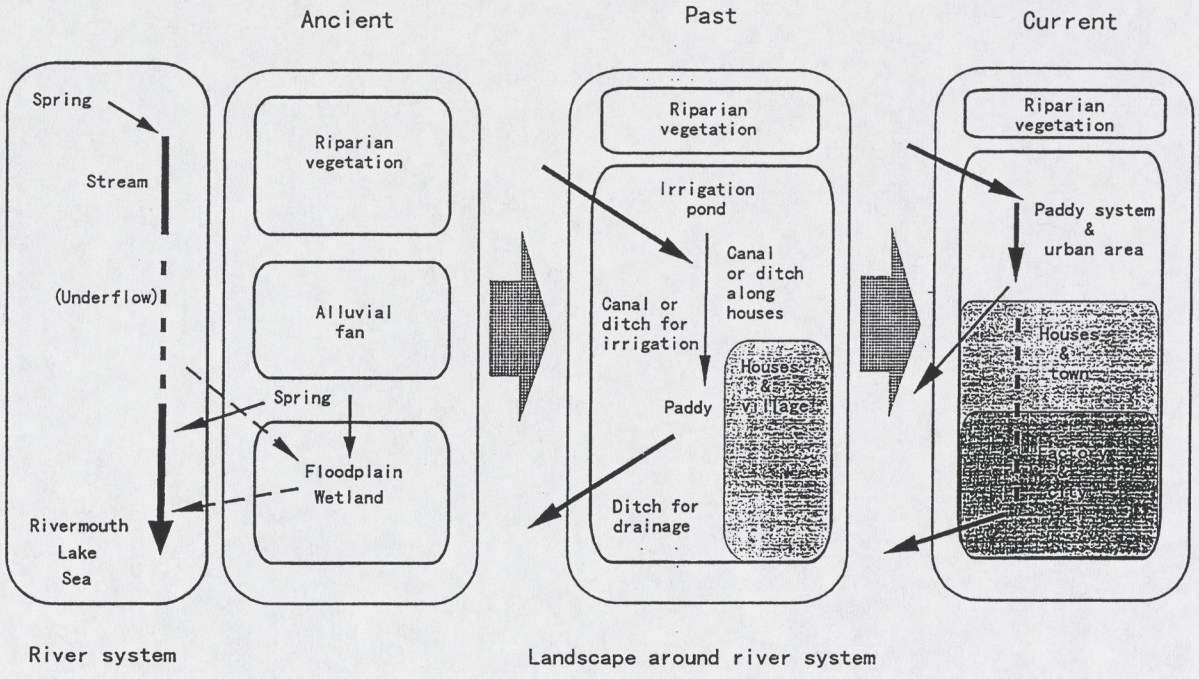


Figure 8. A schematic of changes in landscapes and water systems in Japan from ancient times to the present.

species might have helped it become established in the fish community along the lakeshore where no fish used the attached algae. It is noteworthy that a cichlid, *Tilapia zillii*, is confined to a restricted area of a lake tributary polluted with warm water from a factory. More recently, the Japanese smelt was found alive in the lake. This species had been introduced repeatedly from 1910 to 1919 and from 1939 to 1953 (Furukawa & Awano 1969), but only a few fish were ever found. However, its population increased abruptly from 1994 (The Kyoto Newspaper 17.3.1996, an interview in Kohoku Town), despite the fact that no more introductions of this species had been carried out since 1954. This may suggest some unknown changes are taking place in the lake ecosystem.

Development of paddy-fields and the distribution of fishes

To understand the distributions of Japanese freshwater fishes, we need information on the geological influences on migration and isolation of organisms as well as the patterns of ecological and physiological adaptation. We also have to understand changes in the natural environment during historical times because humans have greatly modified the landscape, including water systems. Especially in Japan, the role of rice paddies is very important for understanding the current distributions of freshwater organisms because the Japanese have operated artificial water systems for irrigation on a huge scale. Such artificial water systems included canals, ditches, and ponds near the paddies, and similar systems developed around each family's house for daily use.

In Japan, paddy fields occupied a large part of the land, with a maximum area of 3.4 million ha in 1969 and 2.8 million ha in 1990. This is more than twice the surface area of natural freshwater lakes and rivers, which accounted 1.3 million ha in 1989.[3] Paddy field cultivation started as long ago as the Jomon Period (ca. 1000 BC) (Kubodera 1993). The area of paddy fields was estimated to reach 1 million ha during the Nara Period (610–784 AD), and was en-

[3] Yano Kataro Memorial Foundation (ed.) 1991. A hundred years of Japan, showing by numerals, 3rd ed. Kokuseisha, Tokyo. 542 pp. (in Japanese).

larged during the Kamakura and early Edo periods and the early Meiji Period (Furushima 1967).

Paddy fields were developed on valley slopes at the foot of the mountains, and on the plains surrounding the estuary near the sea. They replaced natural environments like riparian forests in the valleys, the dry land on alluvial fans near the foothills, and the plains and marshes around estuaries (Figure 8). Paddy fields were constructed on alluvial fans by diverting water from mountain streams and irrigation ponds, changing the dry land into artificial wetlands. Surface waters had originally been scarce on alluvial fans because they were well drained. Deep marshes around the lower reaches of rivers were changed into shallow wetlands by eliminating water from the marshes. As a result, the relatively homogenous environment of paddy fields with their artificial water systems became continuous from the estuaries all the way to the foothills, including the area that was once dry land on alluvial fans and plains.

Following these environmental changes, freshwater organisms inhabiting shallow waters expanded their distribution through the paddy fields and artificial water systems, while freshwater organisms in deeper waters likely decreased or become extinct. To analyze and understand the current distribution of freshwater organisms in Japan, it is essential to remember that some species living in the lower reaches or rivers have expanded their distributions through the alluvial fans up to the foothills (Yuma 1995).

In mountains, small, rapid streams often have been changed into significantly slower ones by constructing small weirs for irrigation and flood control. This may cause organisms adapted to rapid streams to move into more mountainous areas, and result in their replacement by organisms adapted to slower streams.

Recent land development creating towns, cities, and factories has decreased the paddy fields and artificial water systems, especially in the lower and middle reaches of rivers, and altered the land use from wet to dry. Such human activity forced freshwater organisms out of artificial wetlands around the lower and middle reaches of rivers, and may cause the loss of freshwater organisms, especially those living in stagnant waters on the plains. It also might bring about the decline of aquatic biota that inhabit stagnant or shallow water during certain parts of their life cycles, such as during reproduction. The latter organisms include fishes like cyprinids and cobitids which constitute the major part of the freshwater fish fauna of Japan. The same might occur for the lacustrine-riverine fishes around Lake Biwa, as mentioned above.

With regard to the present distribution of freshwater organisms, it can be said that some species that originated in wetlands around the lower and middle reaches of rivers can maintain their populations in small artificial wetlands such as paddy fields, canals, ditches, and irrigation ponds in the upper zone of the alluvial fans and the lower part of the valley (Yuma 1995). Examples of fish with such distribution patterns are the Japanese rose bitterling, the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, and the golden Venus fish, *Hemigrammocypris rasborella*, which are found in irrigation ponds, and the kissing loach, and the metropolitan bitterling, which occur in irrigation canals (Kawanabe & Mizuno 1989). These patterns suggest that original habitats of such species have already disappeared and that they inhabit artificially managed freshwaters which may resemble their original habitats.

The distribution pattern of Japanese freshwater fishes was originally established by migration and speciation of fishes throughout the geological history of the Japanese Archipelago. Recent human activities such as destruction of freshwater environments by land development, and fish introductions in natural habitats, apparently caused a decline in Japanese freshwater fish communities. In addition, the historical changes of Japanese freshwater systems by development of paddy fields has caused some species to decline but others to flourish, and changed the distribution patterns of fishes between upstream and downstream areas. To conserve endangered species and declining communities of freshwater fishes, we need to clarify characteristics of their original habitats and also the ecological advantages and disadvantages of modification and maintenance of freshwater systems by humans.

Acknowledgements

We thank James W. Atz and Kurt Fausch for a thorough revision of language and style, as well as Eugene Balon, Ed Crossman and David Noakes for detailed review of earlier drafts of this manuscript. We also thank Nagatoshi Hayase, Ibaragi Prefectural Natural Museum, Hiroshi Ikeda, Agency for Cultural Affairs, Hiroya Kawanabe, Yasuhiro Fujioka, Masakazu Maehata, Lake Biwa Museum, Toshio Yokoyama, Institute of Humanities, Kyoto University, and Seiro Kimura, Fukuoka City, for their useful information. The discussions in the Kyoto International Seminar at the Kyoto Seminar House, Keihoku-cho, in 1994, including those with Eugene K. Balon who was invited by the Japan Society for the Promotion of Science in 1994 were most helpful for us. This study was supported in part by grants-in-aid for the International Scientific Research Program (No. 04044088, 07044194), for Cooperative Scientific Research (No. 05304004), for Scientific Research (No. 05804004, 06640814, 07458120) from the Japanese Ministry of Education, Science, Sports, and Culture, and by the Nippon Life Insurance Foundation (1995–1996).

References cited

Aoyagi, H. 1957. General notes on the freshwater fishes of the Japanese Archipelago. Daishuukan Shoten, Tokyo. 272 pp. (in Japanese).

Azuma, M. 1980. Small ayu of Lake Biwa: only the invader of one generation? pp. 154–161. *In:* T. Kawai, H. Kawanabe & N. Mizuno (ed.) Freshwater Organisms in Japan: Their Ecology of Invasion and Disturbance, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Balon, E.K. 1995. The common carp, *Cyprinus carpio:* its wild origin, domestication in aquaculture, and selection as colored nishikigoi. Guelph Ichthyol. Rev. 3: 1–55.

Biwako Bunkakan (ed.) 1991. Fishes in Lake Biwa, 3rd ed. Daiichi-Houki Publ., Tokyo. 190 pp (in Japanese).

Environment Agency of Japan. 1991. A list of endangered wild animals in Japan (Red Data Book in Japan): vertebrates. Research Center for Wildlife of Japan, Tokyo. 331 pp. (in Japanese).

Furukawa, Y. & K. Awano. 1969. Records of introduction of freshwater animals and plants into Lake Biwa. Sci. Rep. Shiga Pref. Fish. Exper. St. 22: 245–350.

Furushima, T. 1967. History found in landscape. Iwanami Shoten, Tokyo. 222 pp. (in Japanese).

Goto, A. 1987. Freshwater fishes: their grouping by life history strategy and their distribution pattern. pp. 231–244. *In:* N. Mizuno & A. Goto (ed.) Freshwater Fishes in Japan: Their Distribution, Variation and Speciation, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Goto, A., T. Nakanishi, H. Utoh & K. Hamada. 1978. A preliminary study of the freshwater fish fauna of rivers in southern Hokkaido. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 29: 118–130 (in Japanese).

Horie, S. (ed.) 1984. Lake Biwa. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 654 pp.

Ichikawa, T. 1977. Salmon of Japan: its cultural aspect and fishery. Nihon Housou Publ., Tokyo. 242 pp. (in Japanese).

Ishihara, T., M. Kikkawa, K. Kurimoto & N. Uetsuma. 1986. Fishes in Hakone. Kanagawa Shinbunsha, Yokohama. 259 pp. (in Japanese).

Ishikawa, C. 1932. 'Koayu' and marine young 'ayu'. Kagaku Chishiki 25:8 (in Japanese).

Itoh, M. 1992. The reed beds conservation ordinance in Lake Biwa. pp. 145–149. *In:* H. Isozaki, M. Ando & Y. Natori (ed.) Towards Wise Use of Asian Wetlands, International Lake Environmental Committee Foundation, Kusatsu.

Jordan, D.S. & H.W. Fowler. 1903. A review of the cyprinoid fishes of Japan. Proc. U.S. National Mus. 26(1334): 811–862.

Kada, Y. 1995. Environmental science in human life: messages from Lake Biwa. Nousan Gyoson Bunka Kyoukai, Tokyo. 320 pp. (in Japanese).

Kafuku, T. 1980. Sociology of fishes. Kyoritsu Shuppan, Tokyo. 214 pp. (in Japanese).

Kataoka, M. 1989. Talking on nishikigoi. Musashi-token, Kumagaya City. 76 pp. (in Japanese).

Kato, M., M. Numata, K. Watanabe & M. Hata. 1995. Natural monuments of Japan. Kodansha, Tokyo. 1101 pp. (in Japanese).

Kawanabe, H. 1976. A note on the territoriality of ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel (Pisces: Osmeridae) in the Lake Biwa stock, based on the 'relic social structure'. Physiol. Ecol. Japan 17: 395–399 (in Japanese).

Kawanabe, H. 1977. Relic social structure hypothesis on the territoriality of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Pisces: Osmeridae). Proc. Japan Acad. 53 (Ser. B): 74–77.

Kawanabe, H. 1996. Asian great lakes, especially Lake Biwa, Env. Biol. Fish. 47: 219–234.

Kawanabe, H. & N. Mizuno (ed.) 1989. Freshwater fishes of Japan. Yama-to-Keikoku-sha, Tokyo. 720 pp. (in Japanese).

Kawanabe, H. & K. Watanabe. 1993a. Black kokanee, *Oncorhynchus nerka kawamurai.* pp. 130–132. *In:* S. Ueno (ed.) Japanese Animals Going Extinct, Tsukiji Shokan, Tokyo (in Japanese).

Kawanabe, H. & K. Watanabe. 1993b. Kyoto ninespine stickleback, *Pungitius kaibarae.* pp. 133–135. *In:* S. Ueno (ed.) Japanese Animals Going Extinct, Tsukiji Shokan, Tokyo (in Japanese).

Kobayashi, J. 1933. Ecology of a stickleback, *Pungitius sinensis*

var. *kaibarae* (Tanaka). J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B. Div. 1: 2(5): 1–19.

Kubodera, K. 1993. Folklore and culture of rice. Sekai Seiten Kankou Kyoukai, Tokyo. 252 pp. (in Japanese).

Kuroki, T. 1986. Introduction to nishikigoi. Shin Nihon Kyouiku Tosho Co., Shimonoseki. 304 pp. (in Japanese).

Lindberg, G.U. 1972. Large-scale fluctuation of sea level in the Quaternary Period. Izd. Nauka, Moscow (in Russian); Japanese translation by T. Shinbori & F. Kanemitsu, 1981, Tokai University Press, Tokyo. 548 pp.

Maruyama, T., K. Fujii, T. Kijima & H. Maeda. 1987. Process of introduction of exotic fishes. Section of Resources at Japan Fisheries Department and National Research Institute of Aquaculture. 157 pp. (in Japanese).

Masutani, F. & H. Kanaoka. 1994. Causal dictionary of Buddhism. Taiyo Shuppan, Tokyo. 596 pp. (in Japanese).

Matsui, Y. 1935. Study of goldfish from the viewpoints of science and hobby. Koudoukaku, Tokyo. 421 pp. (in Japanese).

Matsui, Y. 1948. Paddy field fish culture. Tomi Shoten, Kyoto. 166 pp. (in Japanese).

Matsui, Y. 1971. Goldfish. Hoikusha, Osaka. 123 pp.

Miura, T. 1966. Competitive influence of isaza, *Chaenogobius isaza*, on ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa. Res. Popul. Ecol. 8: 37–50.

Miyadi, D. 1960. Story of ayu-fish. Iwanami Shoten, Tokyo. 226 pp. (in Japanese).

Miyadi, D., H. Kawanabe & N. Mizuno. 1976. Colored illustrations of the freshwater fishes of Japan (revised edition). Hoikusha, Osaka. 462 pp. (in Japanese).

Mizuno, N. 1987. Establishment of freshwater fish fauna in Japan. pp. 231–244. *In:* N. Mizuno & A. Goto (ed.) Freshwater Fishes in Japan: Their Distribution, Variation and Speciation, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Mori, S. 1970. List of animal and plant species living in or on Lake Biwa, Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol. 3: 22–46.

Mori, S. & T. Miura. 1980. List of plant and animal species living in Lake Biwa (revised). Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol. 8: 1–33.

Nagata, Y. 1980. Rose bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus:* a crisis of indigenous strain. pp. 147–153. *In:* T. Kawai, H. Kawanabe & N. Mizuno (ed.) Freshwater Organisms in Japan: Their Ecology of Invasion and Distribution, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Nagata, Y., T. Tetsukawa, T. Kobayashi & K. Numachi. 1996. Genetic markers distinguishing between two subspecies of the rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus* (Cyprinidae). Ichthyol. Res. 43: 117–124.

Naka, K. 1991. Changes of fish fauna in Lake Biwa. pp. 55–64. *In:* Lake Biwa Institute (ed.) Report of the 9th Symposium at Lake Biwa Institute, Otsu (in Japanese).

Nakabo, T. (ed.) 1993. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokai University Press, Tokyo. 1474 pp. (in Japanese).

Nakajima, T. 1994. Cyprinid fishes and their pharyngeal teeth. pp. 168–203. Cyprinid fishes. pp. 235–275. *In:* Research Group for Natural History of Lake Biwa (ed.) The Natural History of Lake Biwa, Yasaka Shobo, Tokyo (in Japanese).

Nishida, M. 1985. Substantial genetic differentiation in ayu *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 51: 1269–1274.

Nishimura, S. 1980. Establishment of the Japan Sea, 2nd ed. Tsukiji Shokan, Tokyo. 228 pp. (in Japanese).

Ohno, Y. 1994. Resource utilization by an invader to Lake Biwa, *Tridentiger brevispinis.* Masters Thesis, Kyoto University, Kyoto. 43 pp.

Ohtani, K. & Y. Kikukawa. 1980. Largemouth bass: a typical harmful fish? pp. 20–29. *In:* T. Kawai, H. Kawanabe & N. Mizuno (ed.) Freshwater Organisms in Japan: Their Ecology of Invasion and Disturbance, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Ojima, Y. 1988. Stories of fishes. Gihoudo Shuppan, Tokyo. 191 pp. (in Japanese).

Ojima, Y. & A. Takai. 1995. World of fishes: from microbiology to macrobiology. Shoukabou Co., Tokyo. 160 pp. (in Japanese).

Okada, Y. 1959–1960. Studies on the freshwater fishes of Japan. J. Fac. Fish. Mie Prefect Univ. 4: 1–860.

Oshima, M. 1941. Studies on a rare salmonid fish 'Kuni-masu' in Lake Tazawa, Akita Prefecture. Nihon Gakujutsu Kyoukai Koukoku (Report of Japanese Scientific Society) 16: 254–259 (in Japanese).

Sunaga, T. 1980. *Opsariichthys uncirostris uncirostris:* ecological conditions for piscivorous fish. pp. 30–36. *In:* T. Kawai, H. Kawanabe & N. Mizuno (ed.) Freshwater Organisms in Japan: Their Ecology of Invasion and Disturbance, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Suzuki, B. 1836–1842. Natural features in Hokuriku region of Japan. Iwanami Shoten, Tokyo. 348 pp. (in Japanese, corrected and revised by T. Okada in 1936).

Suzuki, S. 1992. Some problems of introduced exotic fishes. pp. 5–9. *In:* Union of Inland Fisheries Cooperation (ed.) All of the Largemouth Bass and Bluegill. Report of Discussion for Introduced Fishes, Tokyo (in Japanese).

Takahashi, S. 1990. *Tridentiger kuroiwae brevispinis* caught in Lake Biwa. Ann. Rep. Biwako Bunkakan 11: 7 (in Japanese).

Tan, N. 1928. Ecology of *Pungitius kaibarae* Tanaka. Published by himself, Kyoto. 41 pp. (in Japanese).

Tanaka, S. 1936. Fishes in Nikko. pp. 346–354. *In:* Nikko Toshogu Shrine (ed.) Plants and Animals in Nikko, Yokendo, Tokyo (in Japanese).

Terashima, A. 1980. Bluegill: a vacant ecological niche in Lake Biwa. pp. 63–70. *In:* T. Kawai, H. Kawanabe & N. Mizuno (ed.) Freshwater Organisms in Japan: Their Ecology of Invasion and Disturbance, Tokai University Press, Tokyo (in Japanese).

Tochigi Prefecture. 1980. Report on the lake environments in Tochigi Prefecture (The second survey for conservation of natural environment). Environment Agency of Japan, Tokyo. 64 pp. (in Japanese).

Tochigi Prefecture. 1993. Report on the lake environments in Tochigi Prefecture (The fourth survey for conservation of natural environment). Environment Agency of Japan, Tokyo. 62 pp. (in Japanese).

Tokui, T. & H. Kawanabe. 1984. Fishes. pp. 339–360. *In:* S. Horie (ed.) Lake Biwa, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

Tsujimura, A. & N. Taniguchi. 1995. Genetic differences in some reproductive characters found between landlocked and amphidromous forms of ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*. Nippon Suisan Gakkaishi 61: 165–172.

Ueno, M. 1984. Biogeography of Lake Biwa. pp. 625–633. *In:* S. Horie (ed.) Lake Biwa, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

Watanabe, N. & M. Nishino. 1995. A study on taxonomy and distribution of the freshwater snails, genus *Semisulcospira* in Lake Biwa, with descriptions of eight new species. Lake Biwa Study Monographs 6: 1–36.

Yano, K. 1981. Folklore of fishes. Yuzankaku Shuppan, Tokyo. 190 pp. (in Japanese).

Yokoyama, T. 1969. Paleography of ancient Lake Biwa in late Pliocene deduced from paleocurrent directions of Kobiwako group at Sanagu area in Mie Prefecture, Japan. Sci. Eng. Rev. Doshisha University 15: 37–44.

Yokoyama, T. 1995. Lake Biwa and its geohistorical migration. Housei Shuppan Yawata City. 312 pp. (in Japanese).

Yuma, M. 1995. Familiar animal communities in artificial water systems, in relation to paddy-field cultivation. Environmental Technology 24: 695–700 (in Japanese).

Yuma, M., Y. Kada & Y. Fujioka. 1995. Historical changes of aquatic fauna and childhood-play in familiar freshwaters – through a three-generational interviewing survey. Res. Environ. System 23: 20–31 (in Japanese).

Appendix. Freshwater fishes shown in Kawanabe & Mizuno (1989) and Nakabo (1993). Fishes living mainly in brackish and marine waters are excluded. Scientific names follow Nakabo (1993). English names follow Miyadi et al. (1976). Habitat: F, freshwater; B, brackish water; M, marine; ◎= main habitat; ○ = common habitat. Distribution: H, only in Hokkaido and north; R, only in Ryukyu Islands and south.

	English name	Japanese name	Habitat			Distribution		Endemic to Japan	Alien fish (origin, year of introduction)
			F	B	M	H	R		
Petromyzontiformes									
Petromyzontidae									
1 *Entosphenus tridentata*	Pacific lamprey	Mitsuba-yatsume	○	○	○	-			
2 *Lenthenteron japonicum*	Arctic lamprey	Kawa-yatsume	○	○	○				
3 *Lenthenteron kessleri*	Landlocked Siberian lamprey	Siberia-yatsume	○			▲			
4 *Lenthenteron reissneri*	Sand lamprey	Suna-yatsume	○						
Acipenseriformes									
Acipenceridae									
5 *Acipenser medirostris*	Sakhalin green sturgeon	Chouzame	○	○	○				
Anguilliformes									
Anguillidae									
6 *Anguilla japonica*	Japanese eel	Unagi	○	○	○				
7 *Anguilla marmorata*	Marbled eel	Oo-unagi	○	○	○				
Clupeiformes									
Engraulididae									
8 *Coilia nasus*		Etsu	○	○				★	
Cypriniformes									
Cyprinidae									
9 *Zacco temminckii*	Dark chub type B	Kawamutsu B	◎						
10 *Zacco* sp.	Dark chub type A	Kawamutsu A	◎						
11 *Zacco platypus*	Pale chub	Oikawa	◎						
12 *Opsariichthys uncirostris uncirostris*	Piscivorous chub	Hasu	◎						
13 *Aphyocypris chinensis*	Venus fish	Hina-moroko	◎						
14 *Hemigrammocypris rasborella*	Golden venus fish	Kawabata-moroko	◎					★	
15 *Tribolodon hakonensis*	Japanese dace	Ugui	◎	○	○				
16 *Tribolodon* sp.		Ukekuchi-ugui	◎	○				★	
17 *Tribolodon brandti*	Far Eastern dace	Maruta-ugui	◎					★	
18 *Tribolodon ezoe*	Rosyface dace	Ezo-ugui	◎						
19 *Phoxinus percnurus sachalinensis*	Sakhalin lake minnow	Yachi-ugui	◎			▲			
20 *Phoxinus lagowski steindachneri*	Japanese fat minnow	Abura-haya	◎			▲			
21 *Phoxinus lagowski yamanotis*	Yamanaka minnow	Yamanaka-haya	◎					★ (subsp)	
22 *Phoxinus oxycephalus jouyi*	Chinese minnow	Taka-haya	◎						
23 *Ctenopharyngodon idellus*	Grass carp	Sougyo	◎						● (China)
24 *Mylopharyngodon piceus*	Black Chinese roach	Ao-uo	◎						● (China, 1943)
25 *Ishikauia steenackeri*	Lakeweed chub	Wataka	◎					+	
26 *Hypophthalmichthys nobilis*	Striped bighead	Kokuren	◎						● (China)
27 *Hypophthalmichthys molitrix*	Silver bighead	Hakuren	◎						● (China, 1943)
28 *Gnathopogon elongatus elongatus*	Field gudgeon	Ta-moroko	◎					★ (subsp)	
29 *Gnathopogon elongatus suwae*	Suwa gudgeon	Suwa-moroko	◎					★ (subsp)	
30 *Gnathopogon caerulescens*	Biwa gudgeon	Hon-moroko	◎					★	
31 *Pungtungia herzi*	Black stripe gudgeon	Mugitsuku	◎						
32 *Pseudorasbora parva*	Topmouth gudgeon	Motsugo	◎						
33 *Pseudorasbora pumila pumila*	Dwarf topmouth gudgeon	Shinai-motsugo	◎					★ (subsp)	
34 *Pseudorasbora pumila* subsp.		Ushi-motsugo	◎					★ (subsp)	
35 *Sarcocheilichthys variegatus variegatus*	River gudgeon	Kawa-higai	◎					★ (subsp)	
36 *Sarcocheilichthys variegatus microoculus*	Biwa gudgeon	Biwa-higai	◎					★ (subsp)	
37 *Sarcocheilichthys biwaensis*	Oily gudgeon	Abura-higai	◎					★	
38 *Pseudogobio esocinus esocinus*	Pike gudgeon	Kamatsuka	◎						
39 *Abbottina rivularis*	Chinese false gudgeon	Tsuchifuki	◎						
40 *Biwia zezera*	Biwa gudgeon	Zezera	◎					★	
41 *Squalidus chankaensis biwae*		Sugo-moroko	◎					★ (subsp)	
42 *Squalidus chankaensis* subsp.		Kourai-moroko	◎						

Appendix. Continued.

	English name	Japanese name	Habitat F	Habitat B	Habitat M	Distribution H	Distribution R	Endemic to Japan	Alien fish (origin, year of introduction)
43 *Squalidus japonicus japonicus*		Deme-moroko	◎					★ (subsp)	
44 *Squalidus gracilis gracilis*	Slender gudgeon	Ito-moroko	◎					★ (subsp)	
45 *Hemibarbus barbus*	Steed barbel	Nigoi	◎	◎				★	
46 *Hemibarbus labeo*		Kourai-nigoi	◎	◎				★	
47 *Hemibarbus longirostris*	Longnose barbel	Zunaga-nigoi	◎					★	
48 *Cyprinus carpio*	Common carp	Koi	◎	◎					
49 *Carassius auratus* subsp. 1		Naga-buna	◎					★ (subsp)?	
50 *Carassius auratus* subsp. 2	Golden crucian carp	Kin-buna	◎					★ (subsp)	
51 *Carassius auratus buergeri*		Oo-kin-buna	◎						
52 *Carassius auratus grandoculis*	Round crucian carp	Nigoro-buna	◎					★ (subsp)	
53 *Carassius auratus langsdorfi*	Silver crucian carp	Gin-buna	◎						
54 *Carrassius cuvieri*	Deepbodied crucian carp	Gengorou-buna	◎					★	
55 *Tanakia lanceolata*	Slender bitterling	Yari-tanago	◎						
56 *Tanakia limbata*	Oily bitterling	Abura-bote	◎						
57 *Tanakia tanago*	Metropolitan bitterling	Miyako-tanago	◎					★	
58 *Rhodeus ocellatus ocellatus*	Rose bitterling	Tairiku-bara-tanago	◎						▲ (China, 1940s)
59 *Rhodeus ocellatus kurumeus*	Japanese rose bitterling	Nippon-bara-tanago	◎					★ (subsp)	
60 *Rhodeus atremius atremius*	Kyushu rose bitterling	Kazetoge-tanago	◎					★ (subsp)	
61 *Rhodeus atremius suigensis*	Suigen rose bitterling	Suigen-zeni-tanago	◎						
62 *Acheilognathus melanogaster*	Broadstriped bitterling	Tanago	◎					★	
63 *Acheilognathus cyanostigma*	Striped bitterling	Ichimonji-tanago	◎					★	
64 *Acheilognathus tabira tabira*	White rock bitterling	Shiro-hire-tabira	◎					★ (subsp)	
65 *Acheilognathus tabira* subsp. 1	Red rock bitterling	Aka-hire-tabira	◎					★ (subsp)	
66 *Acheilognathus tabira* subsp. 2	Spotted rock bitterling	Seboshi-tabira	◎					★ (subsp)	
67 *Acheilognathus rhombeus*	Flat bitterling	Kanehira	◎						
68 *Acheilognathus longipinnis*	Deepbodied bitterling	Ita-sen-para	◎					★	
69 *Acheilognathus typus*	Netted bitterling	Zeni-tanago	◎					★	
Cobitidae									
70 *Leptobotia curta*	Kissing loach	Ayu-modoki	◎					★	
71 *Misgurnus anguillicaudatus*	Asian pond loach	Dojou	◎						
72 *Cobitis matsubarai*	Spined loach	Yamato-sima-dojou	◎					★	
73 *Cobitis* sp. 1	Striped spined loach (large)	Suji-sima-dojou (large)	◎					★?	
74 *Cobitis* sp. 2 subsp. 1	Striped spined loach (small-San'you)	Suji-sima-dojou (small-San'you)	◎					(subsp)?	
75 *Cobitis* sp. 2 subsp. 2	Striped spined loach (small-Toukai)	Suji-sima-dojou (small-Toukai)	◎					★ (subsp)?	
76 *Cobitis* sp. 2 subsp. 3	Striped spined loach (small-spotted)	Suji-sima-dojou (small-tenkogata)	◎					★ (subsp)?	
77 *Cobitis* sp. 2 subsp. 4	Striped spined loach (small-Biwako)	Suji-sima-dojou (small-Biwako)	◎					★ (subsp)?	
78 *Cobitis* sp. 3	Striped spined loach (middle)	Suji-sima-dojou (middle)	◎					★?	
79 *Cobitis biwae*	Sand loach	Shima-dojou	◎					★	
80 *Cobitis takatsuensis*	Secret loach	Ishi-dojou	◎					★	
81 *Niwaella delicata*	Delicate loach	Ajime-dojou	◎					★	
82 *Noemacheilus barbatulus toni*	Siberian stone loach	Fuku-dojou	◎			▲			
83 *Lefua echigonia*	Japanese eight barbel loach	Hotoke-dojou	◎					★	
84 *Lefua nikkonis*	Hokkaido eight barbel loach	Ezo-hotoke-dojou	◎			▲	★		
85 *Lefua* sp.		Nagare-hotoke-dojou	◎					★	
Siluriformes									
Bagridae									
86 *Pelteobagrus nudiceps*	Folktail bullhead	Gigi	◎					★	
87 *Pseudobagrus tokiensis*	Cuttailed bullhead	Gibachi	◎					★	
88 *Pseudobagrus aurantiacus*	Kyushu bullhead	Ariake-gibachi	◎					★	
89 *Coreobagrus ichikawai*	Swampy bullhead	Neko-gigi	◎					★	
Siluridae									
90 *Silurus asotus*	Far Eastern catfish	Namazu	◎						
91 *Silurus biwaensis*	Biwa catfish	Biwako-oo-namazu	◎					▲	
92 *Silurus lithophilus* Amblycipitidae	Rock catfish	Iwatoko-namazu	◎					★	

Appendix. Continued.

	English name	Japanese name	Habitat F	Habitat B	Habitat M	Distribution H	Distribution R	Endemic to Japan	Alien fish (origin, year of introduction)
93 *Liobagrus reini*	Reddish bullhead	Akaza	◎					★	
Clariidae									
94 *Clarias fuscus*		Hire-namazu	◎						● (Taiwan)
Salminoformes									
Osmeridae									
95 *Spirinchus lanceolatus*	Shishamo smelt	Shishamo	○	○	○			★	
96 *Osmerus eperlanus mordax*	Olive rainbow smelt	Kyuuri-uo	○	○	○	▲			
97 *Hypomesus transpacificus nipponensis*	Japanese smelt	Wakasagi	◎	○	○				
98 *Hypomesus olidus*	Pond smelt	Ishikara-wakasagi	◎			▲			
Plecoglossidae									
99 *Plecoglossus altivelis altivelis*	Ayu	Ayu	◎	○	○				
100 *Plecoglossus altivelis ryukyensis*	Ryukyu ayu	Ryuukyuu-ayu	○	○	○		▼	★ (subsp)	
Salangidae									
101 *Neosalanx reganius*	Regan icefish	Ariake-hime-sirauo	◎	○				★	
Salmonidae									
102 *Hucho perrvi*	Sakhalin huchen	Itou	◎	○	○	(▲)			
103 *Salvelinus malma malma*	Dolly varden	Oshorokoma	◎	○	○	▲			
104 *Salvelinus malma miyabei*	Miyabe's charr	Miyabe-iwana	◎			○		★ (subsp)	
105 *Salvelinus leucomaenis leucomaenis*	Whitespotted charr	Ame-masu, Ezo-iwana	◎	○	○				
106 *Salvelinus leucomaenis pluvius*	Japanese charr	Nikkou-iwana	◎	○	○			★ (subsp)	
107 *Salvelinus leucomaenis japonicus*	Japanese charr	Yamato-iwana	◎					★ (subsp)	
108 *Salvelinus leucomaenis imbrius*	Head spotted charr	Gogi	◎					★ (subsp)	
109 *Salvelinus fontinalis*	Brook trout	Kawa-masu	◎						● (USA, 1902)
110 *Salvelinus namaycush*	Lake trout	Lake trout	◎						● (Canada, 1966)
111 *Salmo trutta*	Brown trout	Brown trout	◎						● (USA?)
112 *Oncorhynchus mykiss*	Rainbow trout	Niji-masu	◎						● (USA, after 1877)
113 *Oncorhynchus masou masou*	Masu salmon, Masu trout	Sakura-masu, Yamame	◎	○	○				
114 *Oncorhynchus masou ishikawae*	Red-spotted masu trout	Satsuki-masu, Amago	◎	▲	▲			★ (subsp)	
115 *Oncorhynchus masou* subsp.	Biwa trout	Biwa-masu	◎					★ (subsp)	
116 *Oncorhynchus kisutch*	Coho salmon	Gin-zake	○	○	○				
117 *Oncorhynchus tshawytscha*	Chinook salmon	Masu-no-suke	○	○	○				
118 *Oncorhynchus keta*	Chum salmon	Sake	○	○	○				
119 *Oncorhynchus gorbuscha*	Pink salmon	Karafuto-masu	○	○	○				
120 *Oncorhynchus nerka nerka*	Sockeye salmon, Kokanee	Beni-zake, Hime-masu	◎	○	○	▲			
121 *Oncorhynchus nerka kawamurai*	Black kokanee	Kuni-masu	◎					★ (subsp)	
122 *Coregonus larvaretus maraena*	Sig	Shinano-yuki-masu	◎						● (Europe?)
Atheriniformes									
Atherinidae									
123 *Odonthestes bonariensis*	Peherei	Peherei	◎						● (Argentina, 1966)
Cyprinodontiformes									
Poeciliidae									
124 *Gambusia affinis*	Common gambusia	Ka-dayashi	◎	◎					● (through Taiwan, 1916)
125 *Poecilia reticulata*	Guppy	Guppy	◎	◎					● (Aquarium trade)
Beloniformes									
Adrianichthyidae									
126 *Oryzias latipes*	Medaka	Medaka	◎	◎	◎				
Hemiramphidae									
127 *Hyporhamphus intermedius*	Japanese brackish halfbeak	Kurume-sayori	◎	◎					

Appendix. Continued.

	English name	Japanese name	Habitat F	Habitat B	Habitat M	Distribution H	Distribution R	Endemic to Japan	Alien fish (origin, year of introduction)
Gasterosteiformes									
Gasterosteidae									
128 *Gasterosteus aculeatus*	Threespine stickleback (anadromous)	Itoyo; anadromous form	◎	○	○				
129 *Gasterosteus* sp.	Threespine stickleback (landlocked)	Itoyo; landlocked form	◎					★	
130 *Gasterosteus microcephalus*	Naked threespine stickleback	Hariyo	◎					★	
131 *Pungitius tymensis*	Short-spined ninespine stickleback	Ezo-tomiyo	◎			○			
132 *Pungitius pingitius*	Ninespine stickleback	Ibara-tomiyo, Kita-no-tomiyo	◎	◎					
133 *Pungitius* sp.	Musashi ninespine stickleback	Musashi-tomiyo	◎					★	
134 *Pungitius sinensis*	Chinese ninespine stickleback	Tomiyo	◎						
135 *Pungitius kaibarae*	Kyoto ninespine stickleback	Minami-tomiyo	◎					★	
Syngnathiformes									
Syngnathidae									
136 *Microphis (Oostethus) brachyurus brachyurus*		Tengu-youji	○	○	○		▼		
137 *Microphis (Coelonotus) leiaspis*	Coelonotous pipefish	Issen-youji	○	○	○		▼		
Synbranchiformes									
Synbranchidae									
138 *Monopterus albus*	Swamp eel	Ta-unagi	◎						
Scorpaeniformes									
Scorpaenidae									
139 *Tetraroge niger*		Higesori-okoze	○	○	○		▼		
Cottidae									
140 *Trachidermus fasciatus*	Roughskin sculpin	Yama-no-kami	○	○					
141 *Cottus kazika*	Fourspine sculpin	Ayu-kake, Kamakiri	○	○	○			★	
142 *Cottus hangiongensis*	Tyuman-river sculpin	Kankyou-kajika	○	○	○				
143 *Cottus amblyostomopsis*		Ezo-hana-kajika	○	○	○	★			
144 *Cottus nozawae*	Wrinkehead sculpin	Hana-kajika	◎	○	○			★	
145 *Cottus pollux*	Japanese sculpin	Kajika	◎	○	○			★	
146 *Cottus reinii*		Utsesemi-kajika	◎					★	
Perciformes									
Ambassidae									
147 *Ambassis miops*		Sesuji-takasago-ishimochi	○	○	○		▼		
148 *Ambassis urotaenia*		Takasago-ishimochi	○	○	○		▼		
Percichthyidae									
149 *Coreoperca kawamebari*	Japanese aucha perch	Oya-nirami	◎						
Terapontidae									
150 *Mesopristes* sp.		Misuji-sima-isaki	○	○	○		▼		
151 *Mesopristes argenteus*		Nise-sima-isaki	○	○	○		▼		
152 *Mesopristes cancellatus*		Yoko-sima-isaki	○	○	○		▼		
Kuhliidae									
153 *Kuhlia marginata*	Spotted flagtail	Yugoi	○	○	○		(▼)		
154 *Kuhlia rupestris*	Rock flagtail	Ookuchi-yugoi	○	○	○		(▼)		
Centrarchidae									
155 *Micropterus salmoides*	Largemouth bass	Ookuchi-bass	◎						● (USA, 1925)
156 *Lepomis macrochirus*	Bluegill	Bluegill	◎						● (USA, 1960)
Scatophagidae									
157 *Scatophagus argus*		Kurohoshi-manjuudai	○	○	○				
Cichlidae	Mozambique tilapia	Mozambique tilapia	◎	◎	◎				
158 *Oreochromis mossambicus*									● (Thailand, 1954)
159 *Oreochromis niloticus*	Nile tilapia	Nile tilapia	◎	◎					● (Egypt, 1962)
160 *Tilapia zillii*	Zilli tilapia	Zilli tilapia	◎	◎	◎				● (Egypt, 1962)
Mugilidae									
161 *Crenimugil heterocheilos*		Nagare-fuurai-bora	○	○	○		▼		

Appendix. Continued.

	English name	Japanese name	Habitat F	Habitat B	Habitat M	Distribution H	Distribution R	Endemic to Japan	Alien fish (origin, year of introduction)
Rhyncichthyidae									
162 *Rhyacichthys aspro*	Rhyacichthyid fish	Tsubasa-haze	○	○	○		▼		
Gobiidae									
163 *Eleotris oxycephala*	Spined sleeper	Kawa-anago	○	○	○				
164 *Eleotris fusca*	Indian spined sleeper	Tenjiku-kawa-anago	○	○	○		▼		
165 *Eleotris acanthopoma*		Chichibu-modoki	○	○	○				
166 *Ophieleotris* sp.		Tametomo-haze	○	○	○		▼		
167 *Odontobutis obscura obscura*	Dark sleeper	Donko	◎					★ (subsp)	
168 *Hypseleotris cyprinoides*	Carp-like sleeper	Tanago-modoki	○	○	○		▼		
169 *Schismatogobius roxasi*		Eso-haze	○	○	○		▼		
170 *Schismatogobius* sp.		Shima-eso-haze	○	○	○		▼		
171 *Awaous melanocephalus*		Kuro-minami-haze	○	○	○		▼		
172 *Awaous ocellaris*	Ocellated river goby	Minami-haze	○	○	○		▼		
173 *Redigobius bikolanus*	Blackspotted goby	Hina-haze	○	○	○				
174 *Rhinogobius giurinus*	Paradise goby	Gokuraku-haze	◎	○	○				
175 *Rhinogobius* sp. cross-band CB	Common freshwater goby (CB)	Shima-yoshinobori	◎	○	○				
176 *Rhinogobius* sp. dark DA	Common freshwater goby (DA)	Kuro-yoshinobori	◎	○	○			★?	
177 *Rhinogobius* sp. depressed large dark DL	Common freshwater goby (DL)	Hira-yoshinobori	○	○	○		▼	★?	
178 *Rhinogobius* sp. large dark LD	Common freshwater goby (LD)	Oo-yoshinobori	◎	○	○			★?	
179 *Rhinogobius* sp. cobalt CO	Common freshwater goby (CO)	Ruri-yoshinobori	◎	○	○			★?	
180 *Rhinogobius* sp. orange OR	Common freshwater goby (OR)	Tou-yoshinobori	◎	○	○			★?	
181 *Rhinogobius* sp. mosaik MO	Common freshwater goby (MO)	Aya-yoshinobori	◎	○	○		▼	★?	
182 *Rhinogobius* sp. yellow belly YB	Common freshwater goby (YB)	Kibara-yoshinobori	◎				▼	★?	
183 *Rhinogobius* sp. blue belly BB	Common freshwater goby (BB)	Aobara-yoshinobori	◎				▼	★?	
184 *Rhinogobius flumineus*	Lizard goby	Kawa-yoshinobori	◎					★	
185 *Stenogobius* sp.	Filletcheek goby	Tanekawa-haze	○	○	○				
186 *Tridentiger obscurus*	Japanese trident goby	Chichibu	◎	◎	○				
187 *Tridentiger brevispinis*	Short-spined Japanese trident goby	Numa-chichibu	◎	◎	○				
188 *Tridentiger kuroieae*		Nagano-gori	◎	○	○			★	
189 *Glossugobius celebius*		Iwa-haze	○	○	○		▼		
190 *Glossogobius aureus*		Konjiki-haze	○	○	○				
191 *Pandaka trimaculata*		Mitsuboshi-goma-haze	○	○	○		▼		
192 *Chaenogobius laevis*		Juzukake-haze	◎					★?	
193 *Chaenogobius isaza*	Biwa goby	Isaza	◎					★	
194 *Chaenogobius urotaenia*	Floating goby	Uki-gori	◎	○	○				
195 *Chaenogobius* sp. 1		Sumi-uki-gori	○	○	○				
196 *Chaenogobius* sp. 2		Shima-uki-gori	○	○	○				
196 *Luciogobius guttatus*	Flathead goby	Mimizu-haze	○	○	○				
197 *Luciogobius pallidus*	Well goby	Ido-mimizu-haze	○	○	○			★	
198 *Luciogobius albus*	Cave goby	Doukutsu-mimizu-haze	○	○				★	
199 *Leucopsarion petersii*	Ice goby	Shiro-uo	○	○	○				
200 *Sicyopus leprurus*		Kaeru-haze	○	○	○		▼	★?	
201 *Sicyopus zosterophorum*		Fude-haze, Aka-bouzu-haze	○	○	○		▼		
202 *Lentipes armatus*		Yoroi-bouzu-haze	○	○	○		▼	★	
203 *Stiphodon elegans*		Nan'you-bouzu-haze	○	○	○				
204 *Stiphodon stevensoni*		Hayase-bouzu-haze	○	○	○		▼		
205 *Sicyopterus macrostetholepis*		Ruri-bouzu-haze	○	○	○		▼		
206 *Sicyopterus japonicus*	Parrot goby	Bouzu-haze	○	○	○				
Belontiidae	Roundtailed paradise fish	Chousen-buna	◎						● (Korea, ca. 1914)
207 *Macropodus chinenis*									
208 *Macropodus opercularis*	Paradise fish	Taiwan-kingyo	◎				▼		
Channidae									
209 *Channa argus*	Northern snakehead	Kamuruchii	◎						● (Korea?, 1923–24)
210 *Channa maculata*	Formosan snakehead	Taiwan-dojou	◎						● (Taiwan, 1906)
211 *Channa asiatica*		Koutai	◎				▼		● (Taiwan)

Pat –
F.Y.I.
Gary

Subject: RE: Tenkara
Date: Sun, 8 Mar 1998 01:37:25 +0900
From: "Yoshikazu Fujioka" <yoshikazu@hi-ho.ne.jp>
To: "Gary Soucie" <wf5f@usa.net>

Dear Gary,

How are you ?

I'm glad to read the news about your wife.
I hope your wife will get out of the hospital and go back your home soon.

Well, I will respond to your inquiries.

About Japanese salmonids:

1) About Yamame(Sakura masu), Amago(Satsuki masu):
There is not decisive difference between these two trouts.
But Biwa masu became subspecies because of special evolution
in isolated environment, Lake Biwa. This is a general trend now.

Yamame(Sakura masu), Amago(Satsuki masu) are named various
scientific name with various specimens.
These are more and more confused us.

Feature of specimens are as follows:
-- O. masou rhodurus --- That specimen has not orang color spots.
-- O. masou ishikawae --- That specimen has orange color spots.
-- O. masou macrostomus ---It is impossible to make the decision
about existence of orange color
spots.

If it dare to classify, Scientific name and Japanese name are
as follows.
-- Yamame(Sakura masu) --- O. masou masou
-- Amago(Satsuki masu) --- O. masou ishikawae
-- Biwa masu --- O. masou subsp. (rhodurus ?)

A specimen of rhodurus was got by Jordan and Mcgregor in Lake Biwa
in 1925.
But I feel uneasy about that specimen has not orange color spots.
I can't trust a specimen macrostomus that it was bought by Gunther
in market of Yokohama in 1880.

Yamame, Amago are landlocked form and Sakura masu,
Satsuki masu are anadromus form as your reference about
Beni sake and Hime masu.
There are to go down the sea or not in a river.
And they tends to stay in river in the southern part of Japan.

2) About Iwana:
Japanese char is malma, leucomaenis and leucomaenis imbrius
that is two species and one subspecies.

Scientific names and Japanes names are as follows.
-- Oshorocoma, Karaft iwana, Miyabe iwana --- S. malma
-- Ame masu, Ezo iwana, Nikko iwana, Yamato iwana
--- S.
leucomaenis
-- Gogi (This is iwanas name in Sanin.) --- S. leucomaenis imbrius

In conclusion, Yamame and Amago are not different species
so they are concluded one species.
Japanes char(iwana) is two species and one subspecies.
This theory is based on "Iwana and Yamame"(1951),
"Salvelinus - The distribution in Japan" (1967)
by the late Dr. Kinji Imanishi.
His theory about Yamame and Iwana are accepted by the society now.

We are angler.
I think it is doubtful whether it is right for us to classify species
in detail as a scholar.
Because we had called "Amago" both of trouts with orange color spots
and not in Kansai at one time.
And moreover Amago has a variety of pattern.
There are Amago which has not few orange color spots.

I checked over many books again.
And I will correct former classification.
I changed clasification of my web site not to make confusion.
I am convinced that these are best classification now.

Sincerely,

Yoshikazu Fujioka
E-Mail : yoshikazu@hi-ho.ne.jp
Trouts and Seasons of The Mountain Village in Japan
URL : http://www.itow.com/amago/index2.html

Reshetnikov (61)

- gillrakers - Salvelinus

total attained 120-130 mm.

feeding of young ⇒ gillrakers

feeding of adult ⇒ calca.

- calca no. - 50 mm.

Colorado State University

Department of Fishery and Wildlife Biology
Fort Collins, Colorado 80523-1474
(970) 491-5020
FAX: (970) 491-5091

April 30, 1998

Dr. S. Kimura
4-2-24 Kashii
Fukuoka, 813-0011
Japan

Dear Dr. Kimura:

Thank you for the reprints. It is good that you remain active in your fish research after retirement--keeping busy keeps you young.

I am particularly interested in resolving the subspecies names in O. masou. The important points concern dates of original descriptions, the type specimen and the type locality on which a name is based. Obviously, Brevoort's name masou is the earliest description and the valid name for the species. There is no type specimen nor type locality for the name, only "Salmo masou" illustrated and named on plate 9. In the text, Brevoort must have changed his mind and regarded masou as Salmo orientalis (=O. tshawytscha). Although an original description, based only on a name on an illustration, is no longer valid, in 1856, it was a valid original description of the species masou. Brevoort's descriptions were based on illustrations prepared by artists of the U.S. Japan Expedition. No specimens were brought from Japan to the U.S. The illustration of masou, without markings, is almost certainly of a sea-run fish from an unknown locality. It is a "masu", not a "sake" (O. keta), thus, it serves to fix the subspecies O. masou masou for yamame

and anadromous masu. Jordan and Snyder (1902), probably acted as the "first revisors" of the type locality of masou. They gave a "type locality" for the specimen illustrated as Salmo masou to be Hokodate. First revisors of masou to firmly associate the name in its present context for masu salmon could be Kitahara (1904) and further clarified by Kitahara and Tanaka (1929). Jordan and McGregor (1925) were so confused on Japanese salmon taxonomy that they concluded that masou was a synonym of O. keta.

Gunther's Salmo macrostomus from Yokohama market in 1879, almost certainly must be an amago. The scale you illustrate, I interpret to be from a fish that completed four years of life, with relatively rapid growth in its last year. Its size indicates it lived all its life in freshwater. It was most likely an amago caught by a local fisherman and sold at the market (lack of refridgeration and rapid transportation in 1879 would indicate the "type locality" was not far from Yokohama).

If only two subspecies are recognized, I would use macrostomus for all red-spotted salmon (amago), based on the above interpretation. If a subspecies name restricted to Lake Biwa salmon is recognized, the name ishikawae would be correct based on the type specimen designated by Jordan and McGregor (Carnegie Museum number 7786). This type specimen is from Lake Biwa (with a "Rhinogobius in its stomach"). Although Jordan and McGregor's work is badly confused--specimens included as ishikawa represent all three subspecies--their designation of the type specimen of ishikawae from Lake Biwa, fixes the name ishikawae to a type locality--Lake Biwa.

The type specimen for the name rhodurus (Carnegie 7794) has the type locality of Lake Hakone. If the type specimen represents a native population of Lake Hakone salmon and someone believes they are subspecifically distinct, similar to the Biwa salmon, then rhodurus could be recognized for the L. Hakone salmon. Otherwise, rhodurus is a synonym (of macrostomus, in my opinion).

Much transplanting of trout and salmon had already occurred in Japan before the collections of Jordan and McGregor were made. Note their description of a new species, O. adonis, (introduced O. nerka) from Lake Hakone and collection of rainbow trout from Lake Biwa. Berg (1948. Freshwater Fishes of the USSR) quotes from Oshima that in 1923, juvenile masou from anadromous Hokkaido masu were stocked into Lake Biwa and in 1926, mature spawners entered Biwa tributaries.

Jordan and McGregor's specimens were collected in 1922 but they mention a private hatchery "in Otsu" on Lake Biwa at the time. Thus, the possibility exists that the type specimens of ishikawae and rhodurus were introduced or a hybrid mixture of native and nonnative O. masou.

Sincerely,

Robert Behnke
Professor