

北海道におけるトミヨ属魚類3種の地理的分布と形態変異*

高田啓介・後藤 晃・濱田啓吉

Geographic Distribution and Variation of Three Species of Ninespine Sticklebacks (*Pungitius tymensis*, *P. pungitius* and *P. sinensis*) in Hokkaido**

Keisuke Takata, Akira Goto and Keikichi Hamada

(Received March 29, 1984)

The patterns of geographic distribution and morphological variation of three species of nine-spine sticklebacks (*Pungitius tymensis*, *P. pungitius* and *P. sinensis*) in Hokkaido, Japan, were investigated. The range of geographic distribution of *P. tymensis* was essentially restricted to the following three areas, Teshio District of the northern part of Hokkaido, Ishikari District of the central part of Hokkaido and Kushiro-Nemuro District of the eastern part of Hokkaido. On the other hand, *P. pungitius* and *P. sinensis* were distributed more widely and continuously on Hokkaido, compared with the distribution of *P. tymensis*. *P. pungitius* was distributed continuously in the rivers of the Pacific slope from Nemuro District to Iburi District of the central part of Hokkaido, though, discontinuously in the rivers along the Japan Sea and the Okhotsk Sea slopes. In most rivers facing the Nemuro Straits, *P. pungitius* was not collected. *P. sinensis* was distributed in only a few rivers of the Pacific slope from Tokachi District to the Oshima Peninsula of the southern part of Hokkaido, but was continuously distributed in the rivers facing the Tsugaru Straits, the Okhotsk Sea and the Nemuro Straits.

In three rivers examined (Osatsu, Fukunaga and Bettoga) *P. tymensis* exhibited more of an upstream distribution than did *P. pungitius* and/or *P. sinensis*. In two rivers (Fukunaga and Bettoga), *P. pungitius* and *P. sinensis* did not occur together along the lengths of the river, but were distributed with a different range respectively. The morphological characteristics of *P. tymensis* were quite different from the other two species and its meristic characters varied less than those of *P. pungitius* and *P. sinensis*. Difference in morphology between *P. pungitius* and *P. sinensis* was not significant except for number of lateral plates. The number of vertebrae, in both *P. pungitius* and *P. sinensis* decreased gradually from north to south on the Japan Sea slope, though the other meristic characters did not indicate such a geo-cline. The patterns of geographic variations were most similar between the two species in the rivers of the Japan Sea slope.

Comparison of morphological characteristics and distribution patterns suggest that *P. tymensis* is distinguished as an independent species from *P. pungitius* and *P. sinensis*. Although the comparative study does not necessarily show that *P. pungitius* and *P. sinensis* are different species from each other, it does not show that they are completely identical. The latter two species show different distribution patterns in the coexisting rivers and are distributed contiguously and allopatrically in Hokkaido. It is supposed, therefore, that *P. pungitius* and *P. sinensis* in Hokkaido should be distinguished from each other at a lower taxonomic level than species.

(Laboratory of Embryology and Genetics, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate 041, Japan)

日本列島に分布するトミヨ属魚類には、イバラトミヨ (*Pungitius pungitius*), ムサントミヨ (*P. pungitius* f. sp.),

トミヨ (*P. sinensis*), ミナミトミヨ (*P. sinensis* f. *kai-barae*), エゾトミヨ (*P. tymensis*) が知られており (宮地ほか, 1976), 北海道には, このうちミナミトミヨとムサントミヨを除く3種が分布する。

北海道内の3種の地理的分布については, 池田(1933),

* 北海道の淡水魚に関する研究—V

** Studies on the Freshwater Fish in Hokkaido, Japan—V

小林 (1957, 1959) の研究がある。それによるとエゾトミヨは北海道西部の主として日本海へ注ぐ水系に、イバラトミヨは日本海側と太平洋側に注ぐ水系に、トミヨは太平洋側とオホーツク海側に注ぐ水系に分布する。その後、石城 (1967) は、エゾトミヨが北海道東部根釧地域にも分布することを確認した。しかし、これらの報告はいずれも断片的であり、北海道全域にわたる3種の分布パターンの特徴を十分捉えたとは言いがたい。

池田 (1933) は日本列島とサハリンにおいて、本属魚類の形態に変異が大きいことをみだし、特に背棘数と鱗板数をとりあげ、3種間の地理的変異を比較した。そして、エゾトミヨではサハリン産と北海道産の鱗板数に明瞭な差が存在すること、イバラトミヨとトミヨの2種においてはその鱗板数と背棘数が南方へ行くに従い減少すること、およびイバラトミヨとトミヨのそれらの減少の程度にはそれぞれ特異性が認められることを示した。一方、小林 (1959) は人為交配によって得たエゾトミヨとイバラトミヨ、ならびにイバラトミヨとトミヨのF₁雑種の形態が、北海道の混生域においてみだされる両種の間中型の形態とそれぞれ類似していることから、それらが一部で自然交雑している可能性を指摘した。最近、田中 (1982) は東北地方のイバラトミヨとトミヨの形態を詳しく調査し、混生域において、鱗板数の他に幾つかの計数的形質の平均値にも両種間で有意差があること、および中間型はごく少数しか出現しないことから、両種の間は何らかの生殖的隔離が存在していることを示唆した。

このように、トミヨ属3種の形態的特徴やその変異に種特異性があるか否か、及びそれらの間の生殖的隔離の程度については、必ずしも意見の一致をみていない。こうした未解決の問題と関連して、これら3種の分類に関しても異なる見解がある。池田 (1933, 1950)、石城 (1967)、宮地ほか (1976) は3種をそれぞれ独立した種としたのに対し、Okada (1960)、Münzing (1969)、Wootton (1976) はエゾトミヨ、トミヨをイバラトミヨの亜種とした。

以上のように、トミヨ属3種の変異や種の異同に関して幾つかの問題点が未解決のまま残されており、筆者らは北海道内におけるトミヨ属魚類の分布や地理的形態変異について再検討する必要があると考えた。そこで、形態変異に関してはこれまでに注目されてきた背棘数や鱗板数以外の形質をも含め、また地理的分布については、北海道全域にわたって詳細な調査を行った。本報では、各種ごとの分布パターンおよび変異パターンの特徴を明らかにし、またそれに基づいて3種の分類学的関係につ

いて再検討した。

調査地点の概要および調査方法

流程分布に関する調査は3河川で行った。エゾトミヨとイバラトミヨの2種が共存する道央地方の石狩川水系2次支流の長都川では、1979年5月16日および11月18日から22日までの2回、トミヨを含めた3種が共存する道東地方の別当賀川と道北地方の天塩川水系2次支流の福永川で、それぞれ1982年8月8・9日および1981年6月13日から17日に行われた (Fig. 1)。

長都川と福永川では、下流より上流に向かってほぼ等間隔に9調査地点 (St. 1~9)、また別当賀川では7調査地点 (St. 1~7) を設けた。各地点の河川形態を可児 (1944) に従って区分すると、長都川では St. 1 は Bc 型、St. 2~6 は Bb 型であり、St. 7~9 は Aa-Bb 移行型であった。また、福永川では、ペンケ沼からの流出および流入地点に位置する St. 1 と St. 2 は Bc 型であり、St. 3 は Bb-Bc 移行型、St. 4~7 は Bb 型、St. 8, 9 は Aa-Bb 移行型であった。別当賀川の河川形態は、St. 1 は Bc 型、St. 2~4 は Bb 型、St. 5~7 は Bb-Bc 移行型であった。各調査地点では追い込み網 (間口 1 m, 目合 3 mm) を用いてくり返し採集を行うことによって各種の生息の有無を確かめ、また、採集された場合には全個体数に対する各種の個体数比率を求めた。

北海道内における分布については、1979年3月25日から4月27日に道央地方、同年8月6日から8月15日に道北・道南地方の日本海側、8月28日から9月8日および1982年8月8日から8月12日に太平洋側、1980年7月26日から8月4日に道東地方、1981年8月18日から21日に道北地方とオホーツク海側の各河川で調査を行った。各調査河川では追い込み網の他、投網 (網丈 3 m, 目合 12 mm) を使用し、一部の河川の河口部では小型地曳網を用いた。また、これらの調査地点以外に、各方面から標本を借用することにより、分布記録の不備を補った。

採集された標本の種の同定は池田 (1933) に従った。しかし、イバラトミヨとトミヨについては、そのどちらかに査定することが困難な個体が存在したので、今回の調査では、鱗板列の完全な個体をトミヨ、不完全な個体をイバラトミヨとして便宜的に区別した。すなわち、田中 (1982) の区分した鱗板の A および B 型をトミヨ、C~L 型をイバラトミヨとしたが、C~F 型はごく少数しか出現せず、大多数の個体はどちらかの種にはっきりと分類することができた。

採集された標本は 10% ホルマリン液に保存した後、

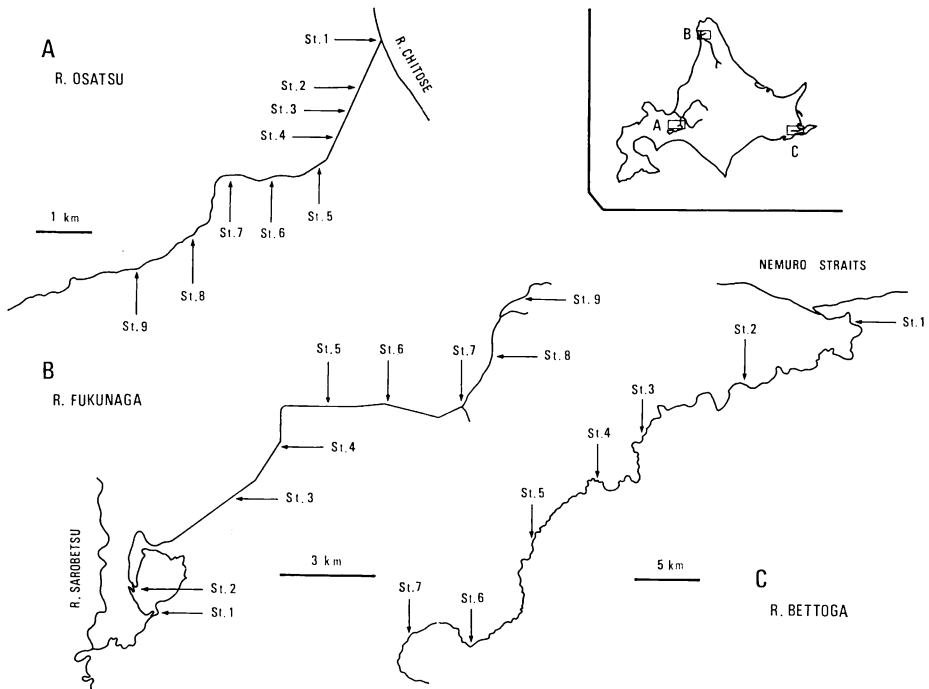


Fig. 1. Sampling stations of two species (*Pungitius tymensis* and *P. pungitius*) on the Osatsu River (A), the secondary tributary of the Ishikari River, and of three species (*P. tymensis*, *P. pungitius* and *P. sinensis*) on the Fukunaga River (B), the secondary tributary of the Teshio River, and on the Bettoga River (C).

骨化部をアリザリンレッドS水溶液で染色し、計測に供した。各標本について標準体長、腹棘長を計測した後、各鱗の棘数、軟条数、鱗板数、鰓耙数、および脊椎骨数(総脊椎骨数、腹椎骨数、尾椎骨数)を計数した。脊椎骨数についてはSoftexを使用し、撮影された像を読みとることによって計数した。なお、腹椎と尾椎の区分は、臀鰭担鰭骨の挿入部位から前部を腹椎、後部を尾椎とみなし、また尾椎骨には尾部棒状骨を含めた。

結 果

河川内流程分布 トミヨ属3種の河川における流程分布の特徴を把握するために長都川、福永川、および別当賀川の3河川における流程に沿った各種の個体数比率を示した (Fig. 1, Tables 1, 2).

5月と11月の2回にわたって調査を行った長都川には、エゾトミヨとイバラトミヨの2種が共存してい

Table 1. Longitudinal distribution of *Pungitius tymensis* (Pt) and *P. pungitius* (Pp) in the Osatsu River, 1979.

	Distance from the junction of the Chitose River (km)	Altitude (m)	Reach type*	N	Ratio of individuals (%) in May		N	Ratio of individuals (%) in November	
					Pt	Pp		Pt	Pp
St. 1	0.0	7.0	Bc	75	39	61	332	8	92
St. 2	0.8	7.5	Bb	31	61	39	159	23	77
St. 3	1.3	8.0	Bb	33	33	67	173	40	60
St. 4	2.0	8.5	Bb	144	85	15	190	80	20
St. 5	2.5	9.5	Bb	26	100	0	131	78	22
St. 6	3.4	11.0	Bb	26	96	4	37	51	49
St. 7	4.0	13.0	Aa-Bb	13	100	0	17	100	0
St. 8	5.5	18.0	Aa-Bb	0	—	—	3	100	0
St. 9	6.7	24.0	Aa-Bb	0	—	—	0	—	—

* Kani (1944).

Table 2. Longitudinal distribution of *Pungitius tymensis* (Pt), *P. pungitius* (Pp) and *P. sinensis* (Ps) in the Fukunaga and Bettoga rivers in 1981 and 1982 respectively.

	Distance* (km)	Altitude (m)	Reach type**	N	Ratio of individuals (%)		
					Pt	Pp	Ps
Fukunaga River							
St. 1	2.5	1.0	Bc	1	0	0	100
St. 2	3.1	1.0	Bc	3	0	33	67
St. 3	6.3	7.0	Bb-Bc	10	10	10	80
St. 4	8.3	8.0	Bb	18	33	0	67
St. 5	10.2	9.0	Bb	670	59	3	38
St. 6	11.8	10.0	Bb	38	32	0	68
St. 7	14.0	13.0	Bb	61	39	0	61
St. 8	15.4	17.0	Aa-Bb	43	91	0	9
St. 9	17.3	25.0	Aa-Bb	8	100	0	0
Bettoga River							
St. 1	2.5	0.5	Bc	17	0	100	0
St. 2	11.2	10.0	Bb	30	97	0	3
St. 3	17.5	23.0	Bb	56	84	0	16
St. 4	22.8	30.0	Bb	356	98	0	2
St. 5	27.7	35.0	Bb-Bc	307	86	0	14
St. 6	33.5	45.0	Bb-Bc	355	87	0	13
St. 7	37.4	52.0	Bb-Bc	242	98	0	2

* For the Fukunaga R., distance is measured from the junction of the Sarobetsu R.; For the Bettoga R., distance is measured from the river mouth.

** Kani (1944).

る。2回の調査で各地点における両種の個体数比率には、季節的に大きな差異は認められなかった。千歳川との合流点の St. 1 から St. 3 の下流域では、5月の St. 2 を除いてイバラトミヨの個体数比率は60%以上を占め、イバラトミヨがエゾトミヨより優占した。一方、St. 4 から上流では、エゾトミヨとイバラトミヨの個体数比率は逆転し、エゾトミヨがイバラトミヨを上回った。そして、上流の St. 7 と St. 8 ではエゾトミヨだけが採集され、最上流の調査地点 St. 9 では両種とも採集されなかった。

福永川と別当賀川にはエゾトミヨ、イバラトミヨとトミヨの3種が共存する。福永川下流部の St. 1 と St. 2 ではエゾトミヨは採集されず、トミヨが個体数比率の大部分を占めた。また、St. 5 を除き St. 3 から St. 7 では、トミヨが60%以上の個体数比率を示し、優占した。しかし、St. 8 ではトミヨとエゾトミヨの個体数比率は大きく逆転し、エゾトミヨは91%と優占し、さらに St. 9 ではエゾトミヨだけが採集された。一方、イバラトミヨは3地点 (St. 2, St. 3, St. 5) で採集されたにすぎず、その分布は中流部より下流に限られており、採集個体数も少なかった。

別当賀川の最下流の St. 1 は感潮域に位置しており、

そこではイバラトミヨのみが採集された。そして、本種の採集はこの地点に限られた。エゾトミヨとトミヨは St. 2 から St. 7 にかけてのすべての調査地点で採集されたが、いずれの地点でもエゾトミヨは個体数比率で84%以上を示し、優占した。しかし、上流部に Aa-Bb 移行型の河川形態を欠く別当賀川では、エゾトミヨの単独分布地点は認められなかった。

北海道内の分布 エゾトミヨの今回確認された分布地点に既往の分布記録を加え、Fig. 2 に示した。エゾトミヨは道央地方では日本海側の石狩川水系のみに分布し、道北地方では天塩川からオホーツク海側の頓別川にかけての7河川で分布が確認された。また、道東地方においては、根室海峡に注ぐ古多糠川 (石城, 1967) から太平洋側の釧路川にかけての11河川で分布が確認された。今回の調査では、十勝川においてエゾトミヨの分布を確認することはできなかったが、疋田 (1960) は十勝川水系ムム川から、また前川 (1975) は同水系のヤンベツ川からエゾトミヨの分布を報告している。しかし、ムム川では1個体しか採集されておらず、またヤンベツ川については明らかに移植されたと考えられる (前川, 私信) こと、および、釧路川と十勝川の間4調査河川からはエゾトミヨの分布が確認されなかったことから、十勝川

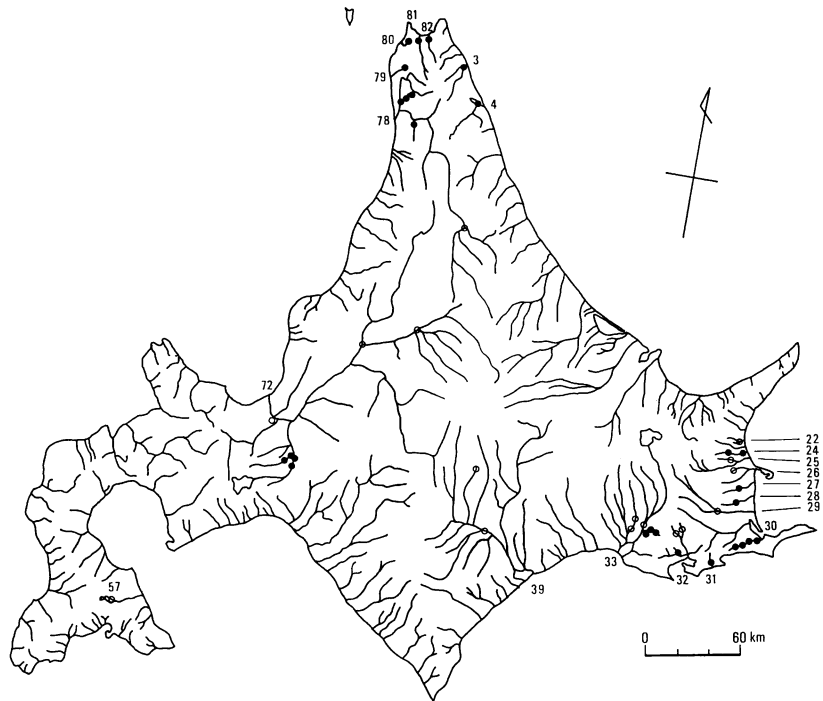


Fig. 2. Geographic distribution of *Pungitius tymensis* in Hokkaido. ●, records from the present study; ○, records by Kobayasi (1957), Hikita (1960), Ishigaki (1967) and Maekawa (1975). 3, Sarufutsu R.; 4, Tonbetsu R.; 22, Kotanuka R.; 24, Ichani R.; 25, Shibetsu R.; 26, Tohhoru R.; 27, Shunbetsu R.; 28, Tokotan R.; 29, Nishibetsu R.; 30, Bettoga R.; 31, Biwase R.; 32, Beganbeushi R.; 33, Kushiro R.; 39, Tokachi R.; 57, L. Ohnuma; 72, Ishikari R.; 78, Teshio R.; 79, Yuchi R.; 80, Kutonebetsu R.; 81, Koetoi R.; 82, Masuho R.

水系のエゾトミヨの分布を自然分布とみることに疑問が残る。また、道南地方の大沼からもエゾトミヨの分布が報告されているが(池田, 1933), 著者らは再三の調査を行ったにもかかわらず、これまでエゾトミヨの分布を確認していない。従って、少なくとも現在大沼にエゾトミヨが生息する可能性は極めて少ないと考えられる。

イバラトミヨは、道東地方根室海峡側の別当賀川から太平洋側の歴舟川にかけて、そして道央地方太平洋側の沙流川から敷生川に至る地域に分布することが確認された(Fig. 3)。そして、日高地方の静内川, 三石川, ケリマイ川, 幌別川でもイバラトミヨの分布が報告されており(中村・竹内, 1973), 本種は太平洋側では連続的に分布するとみなされる。一方、日本海側と道南地方太平洋側および津軽海峡側でイバラトミヨの分布が確認されたのは10河川だけであった。また、オホーツク海側では、鬼志別川から斜里川に至る10河川でイバラトミヨの分布が確認された。知床半島オホーツク海側基部の奥薬別川から根室海峡側の床丹川にかけては、イバラトミヨは

採集されなかった。

トミヨは、津軽海峡側では沙泊川から福島川にかけての8河川で分布が確認されたが、道南地方日本海側では3河川で採集されたにすぎなかった(Fig. 4)。一方、道北地方日本海側の古丹別川から宗谷岬を経てオホーツク海側幌別川にかけての17河川、沙留川から奥薬別川(小宮山, 1982)にかけての12河川、および道東地方根室海峡側と太平洋側における伊茶仁川から別寒辺牛川にかけての9河川で本種の分布が確認された。しかし、別寒辺牛川以西の太平洋側で、トミヨは歴舟川と安平川の2河川のみで採集されたにすぎず、極めて局所的に分布することが確認された。

地理的形態変異

腹棘長比: 北海道の各河川における3種の体長に対する腹棘長の比率をFig. 5に示した。全調査河川を通じ、エゾトミヨの腹棘長は3.65~9.15の範囲にあり、平均値は5.27~7.82の間であった。イバラトミヨのレンジは6.21~14.56, 平均値は7.62~12.24に、またトミヨ

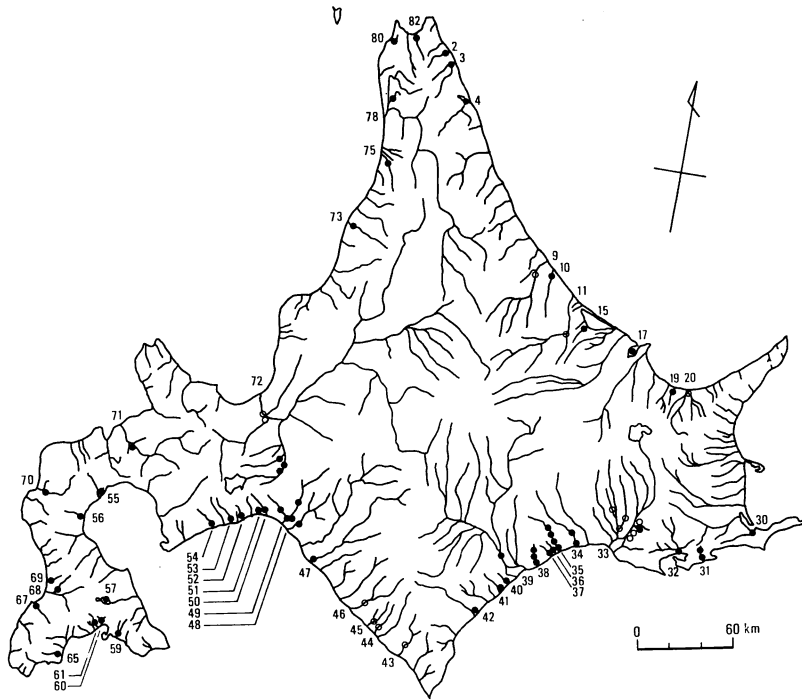


Fig. 3. Geographic distribution of *Pungitius pungitius* in Hokkaido. ●, records from the present study; ○, records by Ishigaki (1967), Nakamura and Takeuchi (1973), Yamashiro (1975), The Environmental Agency (1982) and Komiyama (1982). 2, Onishibetsu R.; 3, Sarufutsu R.; 4, Tonbetsu R.; 9, Shokotsu R.; 10, Mobetsu R.; 11, Yubetsu R.; 15, Kerochi R.; 17, L. Abashiri; 19, Uenbetsu R.; 20, Shari R.; 30, Bettoga R.; 31, Biwase R.; 32, Beganbeushi R.; 33, Kushiro R.; 34, Charo R.; 35, Onbetsu R.; 36, Chokubetsu R.; 37, Shakubetsu R.; 38, Atsunai R.; 39, Tokachi R.; 40, Chohbushi R.; 41, L. Yutohnuma; 42, Rekifuna R.; 43, Horobetsu R.; 44, Kerimai R.; 45, Mitsuishi R.; 46, Shizunai R.; 47, Saru R.; 48, Azuma R.; 49, Abira R.; 50, Tomakomai R.; 51, Usu R.; 52, Nishikitappu R.; 53, Tarumae R.; 54, Shikiu R.; 55, Oshamanbe R.; 56, Rukotsu R.; 57, L. Ohnuma; 59, Matsu-kura R.; 60, Kunebetsu R.; 61, Hekiriji R.; 65, Shiriuchi R.; 67, Amano R.; 68, Assabu R.; 69, Himekawa R.; 70, Toshibetsu R.; 71, Shiribetsu R.; 72, Ishikari R.; 73, Kotanbetsu R.; 75, Enbetsu R.; 78, Teshio R.; 80, Kutonebetsu R.; 82, Masuho R.

のレンジは 6.85~15.56, 平均値は 9.80~13.38 にあった。レンジでは 3 種間で重複を示すが, エゾトミヨとトミヨの平均値には差が認められ, エゾトミヨの腹棘が短い ($P<0.05$)。さらに, エゾトミヨとイバラトミヨの平均値は全体を通してわずかに重複するが, 両種の共存河川では, エゾトミヨの腹棘長比は有意に小さい。一方, イバラトミヨとトミヨではレンジだけでなく, 平均値も大幅に重複し, また混生する 4 河川でも両種間に有意差は認められなかった。

各河川間での種内変異をみると, エゾトミヨは道東地方の別当賀川 (7.82), 別寒辺牛川 (6.80) と道央地方日本海側の石狩川水系長都川 (5.34), ルルマップ川 (5.27) の間で平均値に有意差 ($P<0.05$) が認められたが, 道北

地方の天塩川水系福永川 (5.72), パンケオンネベツ川 (6.43) では上述した 2 地域の中間的な値を示した。イバラトミヨの腹棘長比の平均値は, オホーツク海側の河川では安定した値を示したが, 日本海側 (石狩川水系ルルマップ川, 8.51), および太平洋側 (有珠川, 7.62) では道央部に位置する河川で最も小さい。トミヨの腹棘長比の平均値は, 日本海側では増減をくり返し, 分布に沿った明瞭な変異の傾向は認められなかった。一方, オホーツク海側南部から道東地方太平洋側に向け, 腹棘長比の平均値は連続的に減少する。

3 種間で比較すると, エゾトミヨの腹棘長比は, 平均値の変異の幅が最も小さく安定している。イバラトミヨとトミヨには分布にそった連続した一定の変異傾向は認

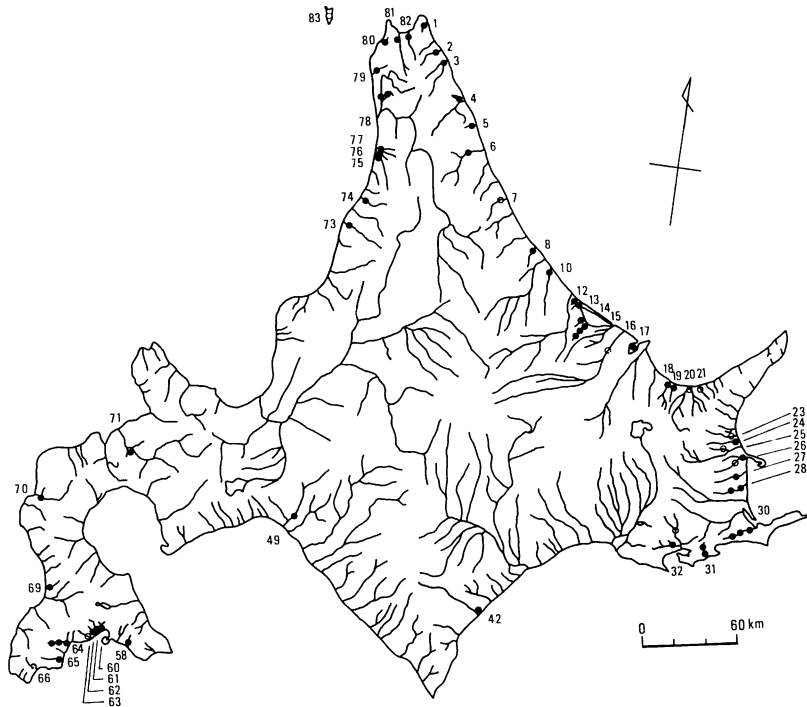


Fig. 4. Geographic distribution of *Pungitius sinensis* in Hokkaido. ●, records from the present study; ○, records by Otaki (1907), Kobayasi (1959), Ishigaki (1967), Ishigaki et al. (1975), Goto et al. (1978) and The Environmental Agency (1982). 1, Tokimae R.; 2, Onishibetsu R.; 3, Sarufutsu R.; 4, Tonbetsu R.; 5, Menashidomari R.; 6, Horobetsu R.; 7, Horonai R.; 8, Saruru R.; 10, Mobetsu R.; 12, On-nekomukenai R.; 13, Shibunotsunai R.; 14, Shibushi R.; 15, Keroch R.; 16, Tokoro R.; 17, L. Abashiri; 18, Yanbetsu R.; 19, Uenbetsu R.; 20, Shari R.; 21, Okushibetsu R.; 23, Churui R.; 24, Ichani R.; 25, Shibetsu R.; 26, Toh-horo R.; 27, Shunbetsu R.; 28, Tokotan R.; 30, Bettoga R.; 31, Biwase R.; 32, Bekanbeushi R.; 42, Rekifuna R.; 49, Abira R.; 58, Shiodomari R.; 60, Kunebetsu R.; 61, Hekiriji R.; 62, Ryukei R.; 63, Tohbetsu R.; 64, Kikonai R.; 65, Shiriuchi R.; 66, Fukushima R.; 69, Himekawa R.; 70, Toshibetsu R.; 71, Shiribetsu R.; 73, Kotanbetsu R.; 74, Chikubetsu R.; 75, Enbetsu R.; 76, Masarobetsu R.; 77, Utsu R.; 78, Teshio R.; 79, Yuchi R.; 80, Kutonebetsu R.; 81, Koetoi R.; 82, Masuhoro R.; 83, Rebut Island.

められない。

背棘数: エゾトミヨの背棘数は、レンジでは 9~13, 平均値では 11.13~12.00 の間で変異した (Fig. 6)。イバラトミヨでは背棘数のレンジは 8~12, 平均値は 8.44~10.01 の間にあった。また、トミヨではレンジは 7~10, 平均値は 8.18~9.11 の範囲にあった。エゾトミヨのレンジはイバラトミヨおよびトミヨとわずかに重なり、また、イバラトミヨとトミヨは大幅に重複する。しかし、エゾトミヨの平均値は、他 2 種に比べて大きい ($P < 0.05$)。イバラトミヨとトミヨの間では共存する 4 河川を含め全調査河川において、背棘数の平均値に有意差は認められなかった。

エゾトミヨの背棘数の平均値は道東地方で他の 2 地域

よりもやや大きい傾向を示したが、3 地域間には有意差はなかった。イバラトミヨの背棘数は日本海側にそって、増幌川 (8.71) からパンケオンネベツ川 (8.44) へと平均値が減少するが、古丹別川 (8.97) で再び増加し、それ以南でも久根別川 (9.06, 後藤ほか, 1979) にかけて増減をくり返し、明瞭な変異の傾向は認められなかった。オホーツク海側南部から太平洋側の地域でも、同様に一定の変異傾向は認められなかった。トミヨの背棘数は日本海側北部の増幌川 (8.89) からウツツ川 (8.18) へ南下するにつれ減少するが、古丹別川 (8.97) にかけて逆に増加する。しかし、津軽海峡側の福島川 (8.25) にかけては再び平均値は減少する。オホーツク海側においても日本海側と同様に一定の連続した変異は認められ

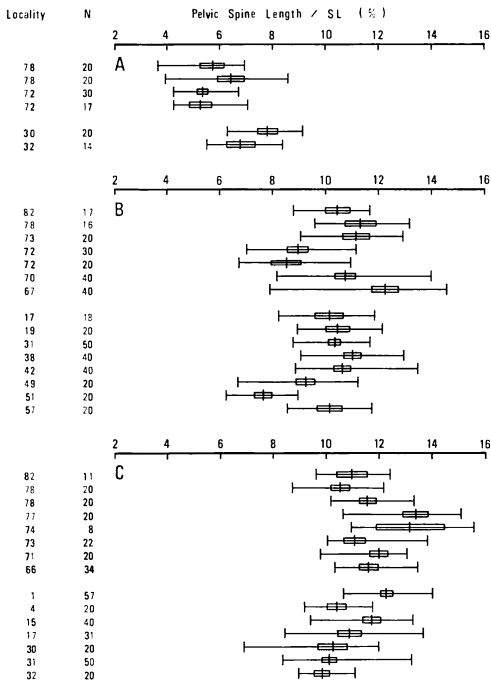


Fig. 5. Geographic variation of the ratio of pelvic spine length to standard length in the adult *Pungitius tymensis* (A), *P. pungitius* (B) and *P. sinensis* (C). Collection sites of specimens are abbreviated by the number shown in Figs. 2-4. Horizontal lines and bars indicate range and 95% confidence limits respectively.

なかった。

3 種間で比較すると、エゾトミヨの背棘数は他 2 種に比べて多く、かつ安定している。イバラトミヨの平均値は、オホーツク海側南部、太平洋側の河川では日本海側より大きくなる傾向が認められ、また、トミヨでは 7 本の背棘をもつ個体が出現した河川があるのに対し、イバラトミヨではこのような河川はなかった。しかし、日本海側において、背棘数は北部でいったん減少した後、再び古丹別川で増加し、さらに南下するにつれて減少するという変異傾向はイバラトミヨとトミヨに共通して認められる。

鱗板数: エゾトミヨの鱗板数のレンジは 3~12, 平均値は 6.02~10.50 の間で変異した (Fig. 7)。イバラトミヨのレンジは 4~30, 平均値は 7.46~21.10 に、またトミヨのレンジは 31~37, 平均値は 33.00~34.73 の範囲にあった。エゾトミヨとイバラトミヨを比べると、レンジだけでなく平均値でも一部重複するが、両種が混生す

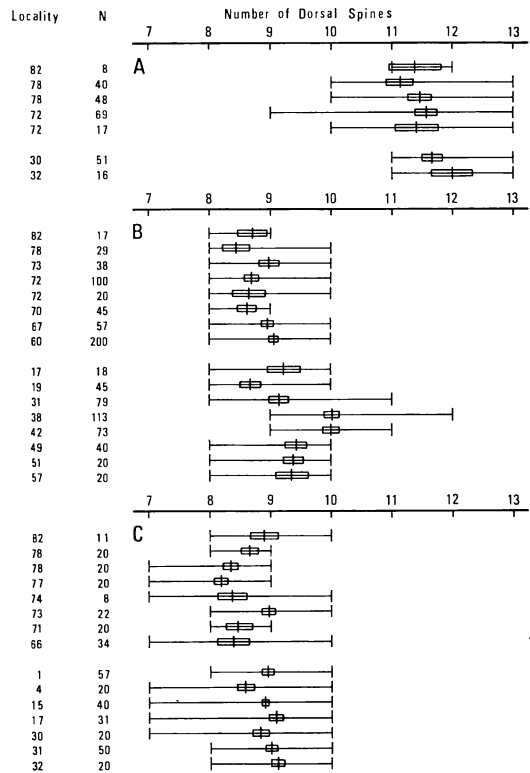


Fig. 6. Geographic variation in number of dorsal spines of *Pungitius tymensis* (A), *P. pungitius* (B) and *P. sinensis* (C). Collection sites of specimens are abbreviated by the number shown in Figs. 2-4. Horizontal lines and bars indicate range and 95% confidence limits respectively.

る河川では平均値に有意差 ($P < 0.05$) が認められ、エゾトミヨの方が鱗板数が少ない。トミヨはレンジ、平均値ともに他 2 種と重複せず、明瞭に鱗板数が多い。

エゾトミヨの鱗板数の平均値は、道東地方の別寒辺牛川 (10.50) では道央地方の石狩川水系 (長都川, 6.76; ルルマップ川, 6.02) に比べ有意に大きい。しかし、道北地方の平均値は道東地方と道央地方の中間に位置し、しかも他 2 地域に比べて変異の幅が広い。イバラトミヨの鱗板数の平均値は日本海側においては道央地方ルルマップ川 (10.92) で最も小さく、南北いずれに向かうにつれても大きくなる傾向があり、緯度に応じた連続した変異は認められなかった。また、オホーツク海側から太平洋側にかけての地域では、網走湖 (19.94) から有珠川 (7.46) にかけて増減のくり返しがみられた。トミヨの鱗板数の平均値は日本海側では道北地方の増幌川 (34.73)

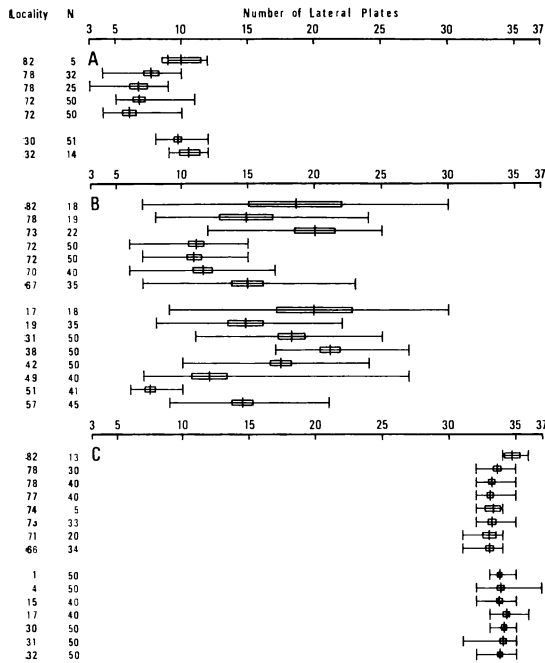


Fig. 7. Geographic variation in number of lateral plates of *Pungitius tymensis* (A), *P. pungitius* (B) and *P. sinensis* (C). Collection sites of specimens are abbreviated by the number shown in Figs. 2-4. Horizontal lines and bars indicate range and 95% confidence limits respectively.

から、道南地方の福島川 (33.03) まで極めてゆるやかに減少するが、天塩川水系の福永川 (33.60) 以南の諸河川間の平均値には有意差は認められなかった。また、オホーツク海側から道東地方太平洋側の各河川でも、変異の幅は極めて安定している。

鰓耙数: エゾトミヨの鰓耙数のレンジは 8~12, 平均値は 9.29~9.70 の間で変異した (Fig. 8)。イバラトミヨのレンジは 9~15, 平均値は 10.28~13.69, また、トミヨのレンジは 10~15, 平均値は 10.70~12.98 の範囲にあった。

エゾトミヨはレンジでは他 2 種と重複したが、平均値では他 2 種と有意差 ($P < 0.05$) があり、鰓耙数が明らかに少ない。イバラトミヨとトミヨはレンジ、平均値とも大幅に重複し、両種の間には有意な差は認められなかった。また、両種の共存する 4 河川でも平均値に有意差はみられなかった。

エゾトミヨの鰓耙数の平均値は各河川間で有意差がなく、9~10 の間で安定している。イバラトミヨの鰓耙数は道北地方日本海側の増幌川 (12.19) から道央地方日本

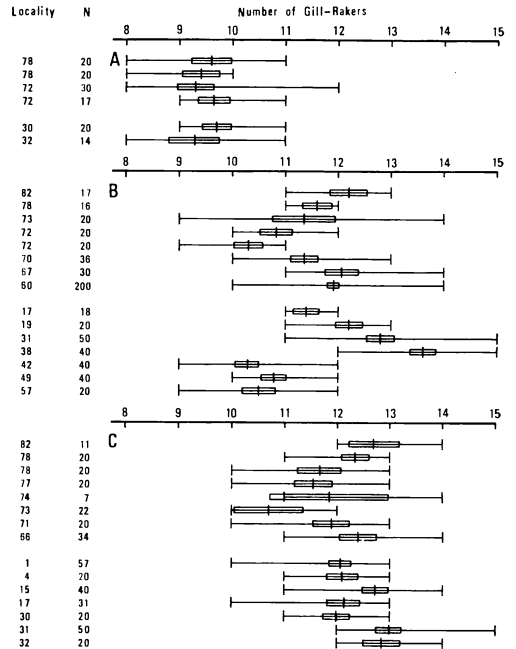


Fig. 8. Geographic variation in number of gill-rakers of *Pungitius tymensis* (A), *P. pungitius* (B) and *P. sinensis* (C). Collection sites of specimens are abbreviated by the number shown in Figs. 2-4. Horizontal lines and bars indicate range and 95% confidence limits respectively.

海側の石狩川水系ルマッ川 (10.83) にかけて北から南へと徐々に減少するが、それ以南では道南地方の久根別川 (11.91, 後藤ほか, 1979) にかけて再び増加する。オホーツク海側南部の網走湖 (11.39) から道東地方太平洋側の厚内川 (13.60) にかけての地域では、平均値は連続的な増加を示した。トミヨの鰓耙数の平均値は道北地方日本海側の増幌川 (12.70) から古丹別川 (10.70) にかけて徐々に減少するが、それ以南では再び増加傾向を示した。また、オホーツク海側北部の時前川 (12.07) から道東地方太平洋側の別寒辺牛川 (12.85) にかけての地域では、平均値は増減をくり返す。

従って、エゾトミヨは他 2 種に比べ明らかに鰓耙数が少なく、その変異パターンは安定している。イバラトミヨとトミヨの変異パターンはそれぞれ複雑な様相を示すが、日本海側では類似した変異傾向をもつ。

総脊椎骨数・腹椎骨数・尾椎骨数: エゾトミヨの総脊椎骨数のレンジは 30~35, 平均値は 32.35~33.80, イバラトミヨのレンジは 31~36, 平均値は 32.30~34.30, また、トミヨのレンジは 31~36, 平均値は 32.58~34.20

の範囲で変異した (Fig. 9)。3種のレンジと平均値は大幅に重複しており、3種あるいは2種が共存する河川においてもそれぞれの間に有意差は認められなかった。

しかし、腹椎骨数についてみると、エゾトミヨのレンジは14~17、平均値は15.18~16.13に、イバラトミヨのレンジは13~16、平均値は14.00~15.13に、そしてトミヨのレンジは13~16、平均値は13.81~14.95の範囲にあった。エゾトミヨのレンジと平均値は全体を通してみると他2種もしくは1種と一部に重なりが存在するが、共存する5河川で比較すると平均値には有意差 ($P < 0.05$) があり、そこではエゾトミヨは他の種に比べ明らかに腹椎骨数が多い。しかし、イバラトミヨとトミヨのレンジと平均値には差は認められず、また共存する4河川においても両種間に有意な差はみられなかった。

エゾトミヨの尾椎骨数のレンジは16~19、平均値は17.05~18.10、イバラトミヨのレンジは16~20、平均値は17.80~19.41、またトミヨのレンジは17~20、平均値は18.11~19.40の間で変異した。イバラトミヨとトミヨの間では、尾椎骨数においても差は認められなかった。しかし、エゾトミヨと他2種との間では腹椎骨数の場合と逆に、エゾトミヨで尾椎骨数が有意に少ない ($P < 0.05$)。

エゾトミヨの総脊椎骨数は日本海側において増幌川 (33.80) から、石狩川水系 (32.35, 33.17) にかけて減少する傾向が認められた。エゾトミヨの腹椎骨数は、各河川を通じほぼ安定していることから、総脊椎骨数にみられる変異の傾向は尾椎骨数の変異によって生じていることは明らかである。イバラトミヨの総脊椎骨数は日本海側では道北地方の増幌川 (34.06) から道央地方のルマップ川 (32.30) にかけて、平均値が徐々に減少するが、それ以南の道南地方にかけてほぼ一定の値を示した。また、オホーツク海側南部の網走湖 (34.12) から道南地方太平洋側の大沼 (32.70) にかけて、総脊椎骨数は増減をくり返しながらか減少する傾向がある。イバラトミヨにおいても、腹椎骨数は比較的安定しており、総脊椎骨数にみられる変異の傾向は尾椎骨数の変異を反映したものである。トミヨの総脊椎骨数にも、イバラトミヨと同様に日本海側北部の増幌川 (34.20) から築別川にかけて連続的に減少し、それ以南の道南地方の福島川 (32.74) まではほぼ一定した値をとるという変異パターンが認められた。しかし、腹椎と尾椎に分けてみると、トミヨでは両椎とも総脊椎骨と平行した変異を示し、イバラトミヨの場合と異なる。オホーツク海側から道東地方太平洋側にかけての地域では、日本海側と比べ、トミヨの総脊椎骨数、腹椎骨数、尾椎骨数はともに変異が小

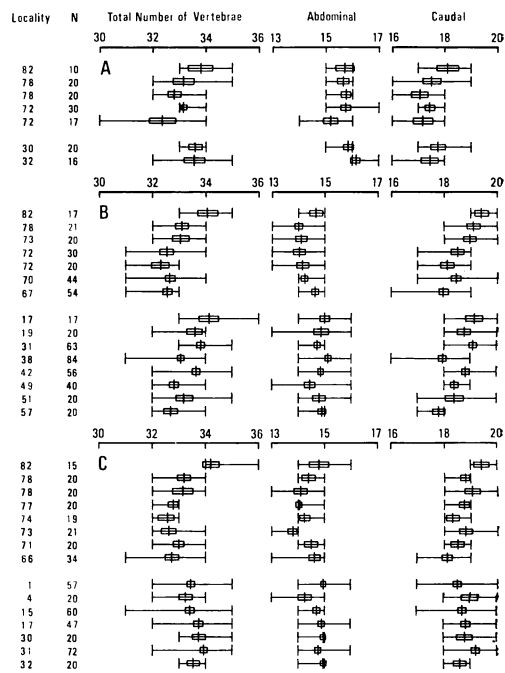


Fig. 9. Geographic variation in total number of vertebrae and in number of abdominal and caudal vertebrae of *Pungitius tymensis* (A), *P. pungitius* (B) and *P. sinensis* (C). Collection sites of specimens are abbreviated by the number shown in Figs. 2-4. Horizontal lines and bars indicate range and 95% confidence limits respectively.

さく、各値は安定している。

考 察

河川内流程分布 北海道におけるトミヨ属3種の河川内流程分布に関する詳しい調査は極めて少ない。石狩川の5地点を調査した小林 (1957) は、最も上流の旭川ではエゾトミヨだけが採集されたこと記している。また石城 (1967)、石城ほか (1975) によると、オホーツク海側の河川や太平洋側の別寒辺牛川においては、下流域に比べ中・上流域ではイバラトミヨやトミヨよりもエゾトミヨの占める割合が高いという。

今回調査した北海道の3河川におけるトミヨ属3種の流程分布にみられる特徴の一つは、長都川ではエゾトミヨとイバラトミヨ、福永川では3種すべてが、また、別当賀川ではエゾトミヨとトミヨの分布域が広く重複していることである。第二の特徴は、エゾトミヨの分布が他2種より上流にずれ、他2種のほとんど生息していないAa-Bb移行型の河川形態の上流部にも分布することで

ある。エゾトミヨの分布上限は Aa-Bb 移行型の河川形態とよく対応しており、エゾトミヨの上流への分布は河川形態によって規定されている可能性が示唆される。別当賀川においては、エゾトミヨは単独分布域を持たず、最上流の調査地点までトミヨと混生していたが、それは本河川が湿地流で上流部に Aa-Bb 移行型を欠くことによるものと考えられる。一方、エゾトミヨは下流部でその個体数比率が低く、別当賀川 St. 1 と福永川 St. 1, 2 ではまったく採集されなかった。別当賀川 St. 1 は海水の影響がおよぶ所であり、また、福永川 St. 1, 2 は海水の影響を受ける可能性がある。そして、これら3種の塩分耐性を比較すると、エゾトミヨは他2種より耐性がかなり低い(高田, 未発表)。従って、下流部におけるエゾトミヨの分布の下限を規定する要因の一つとして塩分耐性が関係していると考えられるが、海水の影響をまったく受けない長都川の下流部でもエゾトミヨの個体数比率が減少することから、エゾトミヨの分布下限を規定する要因を塩分耐性だけに帰すことはできない。

イバラトミヨとトミヨの間にみられる分布関係はどうか。東北地方の雄物川ではトミヨはより下流に、イバラトミヨはより上流に分布する傾向がある(池田, 1950)。また、北海道東部の別寒辺牛川においても、イバラトミヨはトミヨより上流まで分布することが確認されている(石城ほか, 1975)。しかし、今回の調査では共存河川におけるイバラトミヨとトミヨの分布域は、河川形態との対応も明瞭ではなく、また、イバラトミヨはより上流に、トミヨはより下流にという一定の分布パターンも認められなかった。つまり、福永川および別当賀川とも、トミヨがより上流まで分布することでは共通しているが、前者ではトミヨが、後者ではイバラトミヨがより下流部まで分布する。東北地方や北海道における両種の河川内分布の現われ方の差異が、どのような要因と結びついて起こるのかは明らかでない。しかし、少なくともイバラトミヨとトミヨは共存河川内で一緒に混在しているのではなく、いずれの河川でも共通して分布の偏りを示す。この事実はイバラトミヨとトミヨの間に共存河川においても互いに一緒に混じり合うことを防ぎ、それぞれ独自の分布域を保つ何らかの機構が存在している可能性を示している。

北海道内の地理的分布 エゾトミヨは北海道内3地域に極めて不連続に分布し、分布域も3種のうちで最も狭い。イバラトミヨは太平洋側に連続して分布し、他地域では不連続に分布しており、しかも分布域が最も広い。トミヨは津軽海峽側および、日本海側北部からオホーツク海側を経て道東地方太平洋側の別寒辺牛川まではほぼ連

続した分布をもつが、太平洋側の他の地域にはほとんど分布することはない。

エゾトミヨは北海道内では3地域に局所的に分布するが、この3地域に共通する地形学的特徴は、それぞれ大河川およびその下流域に広大な湿地帯が発達していることである。本種はこれまで感潮域である河口部からの採集記録はなく、また塩分耐性が低いことからみて、海を通じて分布を拡大することは不可能と考えられる。

エゾトミヨの世界的分布についても、サハリン、北海道および朝鮮半島北部日本海側の雄基(森・内田, 1934)に分布するとされており、3種の間では分布域が最も狭く、局所的である。しかも、雄基でのエゾトミヨの分布については、豆満江やピョートル大帝湾で本種が採集されていないことから、その真否を疑問視する見解もある(Lindberg and Legeza, 1965)。これらのことから、現在エゾトミヨが示す局所的な分布は、第四紀における氷期・間氷期のくり返しに伴って起こった海浸・海退の中で、彼らの生存に適した環境条件が大河川でのみ維持されたことと結びついて生じたレリック現象である可能性が示唆される。

また、トミヨはオホーツク海ジャンタル諸島およびカムチャツカ半島オホーツク海側中部(Münzing, 1969)に北限を、また揚子江(Berg, 1949)に南限を持つというように、極東のトミヨ属魚類の中では最も南まで分布している。その分布域は主に、日本海側、オホーツク海側に面した地域に限られ、太平洋側に面した地域では本州北部の下北半島(山本ほか, 1969)と北海道東部、千島列島のクナシリ島、エトロフ島(池田, 1935)およびウルップ島(上野, 1938)に分布するにすぎない。

一方、北極海を中心として周極的に分布(Münzing, 1969; Wootton, 1976)するイバラトミヨは、アジア大陸では清津以北(森・内田, 1934)、また日本列島では日本海側で新潟以北(池田, 1933)に、太平洋側では青森県南部にまで分布している。太平洋側では、イバラトミヨの変異型に分類されているムサントミヨ(*P. pungitius* f. sp.)が関東地方(中村, 1975)に、また、トミヨの変異型に分類されているミナミトミヨ(*P. sinensis* f. *kaibarae*)が京都・兵庫にかつて分布していた記録がある。両変異型とも極めて局所的に分布すること、および、分類学的な精査が十分に行なわれていないために、すぐさまその分布をもってイバラトミヨとトミヨの日本列島における分布の南限と断定することはできない。従って、ここでは、イバラトミヨは日本海側ではトミヨより北に分布の南限を持ち、太平洋側ではイバラトミヨに比較してトミヨは分布域が狭いというにとどめたい。こ

のような極東における、トミヨは日本海側・オホーツク海沿岸を中心に、また、イバラトミヨはトミヨの分布する河川の少ない太平洋沿岸にも豊富に生息するという分布パターンは、結果で示した両種の北海道内での分布と共通した特徴である。

トミヨとイバラトミヨの分布の異所性については、北海道の日本海側などのように両種がモザイク状に分布する地域が存在することから、その原因を地理的傾斜にそった物理的要因に求めることは困難である。同様に、各地域に一方の種だけが分布でき、他種は分布できないような生物学的要因が存在するとも考えにくい。こうした理由から現段階では、両種の分布は主に種分化に伴う分布拡大過程という歴史的要因と関連して形成されたのであろうと考えたい。トミヨは分布域が狭く、また、南方にかたよっている。このことは、本種が第四紀の氷期に南下した集団のうち、間氷期に日本海周辺を中心にとり残された集団から派生したものであることを示唆する。従って、イバラトミヨとトミヨは少なくとも一度は日本海周辺を境にして隔離された後に再び分布域を拡大し、現在のような側所性異所的な分布域を形成したのであろうと考えられる。

北海道の日本海側ではイバラトミヨとトミヨはモザイク状の分布を示したが、その原因は必ずしも明らかではない。しかし、この地域の河川は流程が比較的短く、トミヨ属魚類の生息に適した下流部の止水的環境が乏しいという点で共通している。これに対し、両種が共存する河川、例えば、天塩川、別当賀川や別寒辺牛川は、流程が比較的長く、発達した下流部をもつ。従って、下流部に生活に適した環境が少ないことが両種の共存をさまたげる方向に作用し、モザイク状の分布を形成する、一つの原因となっていると考えられる。

北海道内の地理的形態変異 エゾトミヨの背棘数と鱗板数には北海道とサハリンの間で差異が認められ、また、サハリン、北海道、本州の各地点においては、イバラトミヨとトミヨの背棘数と鱗板数が南北に連続した変異を示し、その程度はイバラトミヨで大きく、トミヨでは小さいとされてきた(池田, 1933)。ところが、最近東北地方のイバラトミヨとトミヨの形態変異を再検討した田中(1982)は背棘数には北から南へゆくにつれて減少するという傾向は認められず、また鱗板数には両種の混生域でその変異の幅が拡大する傾向があることを示した。

北海道においてエゾトミヨは、腹棘長比、背棘数、鰓耙数、腹椎骨数、尾椎骨数において、イバラトミヨやトミヨと明瞭な差異があるとともに、各地点間の変異の幅

が小さく、安定しており、また変異の現れ方はこれら2種とは明らかに異なる。エゾトミヨは北海道内の道北・道央・道東地方にそれぞれ局所的に分布しているにもかかわらず、形態変異の幅が他2種に比べて小さいのは、その生息場所がいずれも低湿地帯に位置し、類似した環境条件のもとで生活しているためであると考えられる。

イバラトミヨとトミヨの間の形態変異に関して指摘された、イバラトミヨでは変異が大きく、トミヨで小さいという傾向(池田, 1933)は、今回調査した腹棘長比、背棘数、鰓耙数、脊椎骨数では認められなかった。また、北海道内で南北に連続して変異し、地理的クラインとみなされた形質は、総脊椎骨数と尾椎骨数だけであった。

池田(1933)の調査は、サハリンから本州にいたる広い地域にわたるものであった。しかし、池田は主に異所的に分布するトミヨとイバラトミヨの形態を比較したために、鱗板の変異と平行した背棘数の変異の現われ方の2種間での違いが、変異様式の種の差異によるものなのか、単に分布域の違いによる地理的・地形的差異を反映したものかを考察することが困難であった。そこで、北海道においてイバラトミヨとトミヨが共存している5河川、即ち、日本海側の増幌川、天塩川、古丹別川、オホーツク海側の網走湖、および太平洋側の琵琶瀬川で両種の形態を比較した(Figs. 5~9)。その結果、古丹別川での鰓耙数をのぞいて背棘数・脊椎骨数・鰓耙数・腹棘長比に有意な差はみいだされなかった。しかし、イバラトミヨとトミヨが混生している東北地方の平鹿では、両種の鱗板数の差異と平行して背棘数・背鰭軟条数・腹鰭軟条数・臀鰭軟条数・鰓耙数の各形質にも両種間に有意差($P < 0.05$)がみいだされている(田中, 1982)。従って、北海道での両種の形態的差異の現われ方は、東北地方のそれとは著しく異なると考えられる。

東北地方の混生地では、形態的差異が鱗板数だけでないことから、イバラトミヨとトミヨの両種間には種間交雑が行われにくい何らかの生殖的隔離機構があると推測されている(田中, 1982)。北海道のイバラトミヨとトミヨに関しては、水槽内において産地が異なる両種の雌雄個体が自由に交雑し、また、混生地でのイバラトミヨとトミヨの個体群間には遺伝的差異が認められていない(丹羽, 1983)。以上のことは、東北地方と北海道地方ではイバラトミヨとトミヨの分化の程度に差異がある可能性を示唆する。東北地方のイバラトミヨとトミヨの生息地はそれぞれ分布南限に近く、しかも湧水域に限られている。北海道では湧水域に限らず、河川の中・下流域に広く分布しており、その生息環境は東北地方の河川と大き

く異なっている。

東北地方では、トミヨ属魚類の生息環境は、氷期・間氷期を通じて北海道に比べて地域集団が隔離されやすい条件にあったと推察される。こうした隔離の起こりやすさの歴史的条件の違いが、東北地方と北海道で同所的に分布した際の両種の形態的差異の現われ方の差に反映しているのかもしれない。

北海道産イバラトミヨとトミヨの人為交配によって得られた F_1 は、正逆両組合せともイバラトミヨに比較的近い鱗板数を持つ個体が多いこと (小林, 1959) から、野外でも交雑によって生じた中間型の鱗板型は、イバラトミヨに近い形態を示すと推測される。北海道のように両種の混生する河川が存在する地域では、イバラトミヨの鱗板数や背棘数の変異の幅は、イバラトミヨしか生息しない地域、例えば、北米大陸のイバラトミヨの鱗板数 (McPhail, 1963) や、ヨーロッパ産イバラトミヨの背棘数 (Gross, 1979) の変異の幅より大きい。日本産イバラトミヨの変異の幅が北米やヨーロッパ産よりも大きいという事実は、イバラトミヨとトミヨの混生地において両種が完全には生殖的に隔離されず、交雑によって、鱗板型だけに基づけばイバラトミヨに分類される中間型を生じていることを示唆する。同様のことは、東北地方における両種の混生地 (平鹿) でも指摘されている (田中, 1982)。

トミヨ属3種の分類学的位置 ここでは、エゾトミヨ、イバラトミヨ、トミヨの分布にみられた特徴、形態差および形態変異に基づいて、3種の分類学的位置について再検討し、また幾つかの問題点を指摘する。

まず、エゾトミヨについて考える。小林 (1959) は石狩川水系においてエゾトミヨとイバラトミヨの中間的形質を持つ個体をごく少数みだし、両種の人為交配によって得られた F_1 個体は天然の中間型の形態とはほぼ一致することを確かめた。一方、石城 (1967) は道東地方の河川において、エゾトミヨとイバラトミヨまたはトミヨとの中間的形態を持つ個体はまったくみだされなかったと報告している。今回の調査でもエゾトミヨと他2種との中間的形態を持つ個体はまったく採集されなかった。エゾトミヨとイバラトミヨの混生する石狩川水系長都川、エゾトミヨとイバラトミヨおよびトミヨの共存する天塩川水系福永川では河川内分布が大幅に重複するにもかかわらず、エゾトミヨは他2種と形態的に明瞭に区別された。また、北海道内におけるエゾトミヨの地理的分布および形態変異のパターンは、イバラトミヨやトミヨと比較して極めて特異的である。これらの事実は、共存域では極めて稀に交雑する可能性はあるが、エゾトミ

ヨと他2種の間にはかなり厳密な生殖的隔離機構があることを示している。従って、Okada (1960), Münzing (1969), Wootton (1976) のようにエゾトミヨを *P. pungitius* の亜種とする見解は妥当性を欠き、エゾトミヨはイバラトミヨあるいはトミヨとは明瞭に区別される独立した種であることは間違いない。

次に、イバラトミヨとトミヨの関係はどうか。現在のところイバラトミヨとトミヨを区別する形態的形質は鱗板列だけである。池田 (1933, 1935, 1950) は前述した両種の形態変異、河川内分布における違い、および混生域で両種の形態的移行型がみ出されず、それらの中で交雑が起こらないと考えられることを理由に、イバラトミヨとトミヨをそれぞれ独立した種として扱うべきだと主張した。そして、北海道厚岸およびクナシリ島東沸ポンド産のトミヨとイバラトミヨに、鱗板列の完全なものから退化型にいたる移行型をみだしているが、それはむしろいずれかの種の奇形とみなすべきであると考えた。この移行型は小林 (1959) が厚岸でみだした中間型に相当すると推測されるが、小林は天然中間型の出現する原因について、いずれか一種の変異により生ずると考えるよりも、イバラトミヨとトミヨの自然交雑に起因すると考えた方が妥当であろうと述べている。

そこで、今回の調査結果から、北海道内の2種の分類学的異同を検討する。イバラトミヨとトミヨは同一河川に共存する場合、分布全域で混在するのではなく、流程分布に偏りをもつ。また、両種の地理的分布をみると、イバラトミヨは主に太平洋側に、トミヨは日本海側北部からオホーツク海側、根室海峡側にそれぞれ連続的に分布し、同所的分布域では一部でモザイク状に分布するが、全体としてみると側所性異所的である。ところが、形態においては鱗板数を除いて両種間で各形質に違いは認められず、日本海側を中心とした同所的分布域では、各形質の変異の現われ方にほとんど違いが認められない。共存河川では両種の流程分布に偏りがあることから、これらの河川で完全な任意交雑が起こっているとは考えにくい。北海道の両種が水槽内で交雑すること (丹羽, 1983)、および共存河川に中間型が出現 (池田, 1933; 小林, 1959) することから、共存河川においては一部に交雑の起こる可能性がある。これらのことから、北海道のイバラトミヨとトミヨは、それぞれ異なる集団として区別すべきであるが、別種とするほど分化を遂げているとは考えられない。一方、東北地方の雄物川の混生地における両者の関係 (田中, 1982) は北海道と異なり、両者は別種としうる程度まで分化していると推察される。

以上のことから、イバラトミヨとトミヨの分化の程度は生息域によって異なっていると考えられ、今後、両者の分類学的関係を整理する場合には、次のような二つの可能性を検討する必要がある。一つは両者の分化の程度が、分布南限に近い東北地方ではより大きく、北方の北海道ではより小さいという傾斜が存在する場合である。この時には、東北地方では両者が共存しても交雑率が低いが、北に行くに従って交雑率が高くなる、つまり、遺伝子混合の割合が徐々に高くなることが認められるはずである。第二の可能性は、両者の分化の程度が津軽海峡などの地形的境界で質的に大きく異なる場合である。この時には、東北地方では両者が共存してもかなり厳密な生殖隔離があるが、北海道では、そのような隔離が充分には確立されておらず、高い頻度で交雑が認められることになる。分類学的には、もし、前者の場合のようにイバラトミヨとトミヨの分化の程度に地理的ラインが存在するならば、従来の生物学的種概念 (Mayr, 1963) に基づく分類は困難となろう。一方、後者の場合が検証されるならば、イバラトミヨとトミヨは、東北地方ではそれぞれ独立した種に、北海道では種以下の段階の分類群に分類すべきことになろう。そして、その際には、イバラトミヨあるいはトミヨの東北地方と北海道の集団間の異質性が検討されなければならないことは言うまでもない。

謝 辞

本研究過程で有益な批判・助言をいただいた、北海道大学水産学部山崎文雄博士および小野里 坦博士に心から感謝を表す。北海道大学農学部附属苫小牧地方演習林長石城謙吉助教授、同天塩地方演習林長滝川貞夫助教授は、長期にわたる施設の使用を許可され、標本採集の便宜を計ると共に、有益な助言をおしまれなかった。また、野村総合研究所の丹羽卓朗氏と北海道大学水産学部の酒井治己氏には標本採集に協力いただくとともに、有益な批判をいただいた。愛媛大学理学部水野信彦教授および三重県私立皇学館高校教諭向井正人氏、北海道立網走水産試験場の宇藤 均博士、そして、苫小牧市立青少年センターの吉田国吉氏および佐藤一夫氏は北海道の各河川で採集したトミヨ属魚類の標本の借用を許された。ここに記して各氏にお礼申し上げる。なお、本研究の経費の一部は昭和 57・58 年度文部省科学研究費補助金 (No. 57340035) によった。

引用文献

- Berg, L. S. 1949. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries, III. Zool. Inst. Acad. Sci. U.S.S.R., No. 27. English Transl. Israel Prog. Sci. Transl. Ltd., Jerusalem, 510 pp.
- 後藤 晃・中西照幸・宇藤 均・濱田啓吉. 1978. 北海道南部の河川の魚類相についての予察的研究. 北海道大学水産学部研究彙報, 29(2): 118-130.
- 後藤 晃・大石浩平・高田啓介. 1979. 北海道久根別川水系一水路におけるイバラトミヨ *Pungitius pungitius* (L.) の産卵習性, 生長及び食物. 北海道大学水産学部研究彙報, 30(4): 239-251.
- Gross, H. P. 1979. Geographic variation in European ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*. Copeia, 1979 (3): 405-412.
- 疋田豊彦. 1960. 十勝川支流メム川の生物学的調査. メム川の淡水魚及びその環境. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 15: 47-67.
- 池田嘉平. 1933. トゲウヲの分布と其の変異. 動物学雑誌, 45: 141-173.
- 池田嘉平. 1935. 千島列島の棘魚に就て. 日本生物地理学会報, 5: 213-232.
- 池田嘉平. 1950. 雄物川流域に於ける富魚属の分布形態. 細胞学遺伝学論文集 (小熊記念集): 29-37.
- 石城謙吉. 1967. 北海道根釧地域におけるトミヨ属魚類の分布と形態. 動物学雑誌, 76: 249-254.
- 石城謙吉・前川光司・小宮山英重・渡部 裕. 1975. 別寒辺牛川の河川形態と魚類相. 195-217. 館脇 操編, パイロット・フォレスト造成に伴う環境の変遷. 217 pp., 帯広営林局.
- 可児藤吉. 1944. 溪流性昆虫の生態, pp. 3-91. 「可児藤吉全集」(1970), 思索社, 東京.
- 環境庁. 1982. 日本の重要な淡水魚類. 北海道版. 122 pp., 6 pls.
- 小林 弘. 1957. 北海道の棘魚に認められた 2, 3 の新事実に就て. 北海道学芸大学紀要 (第二部), 8 (1): 44-51.
- 小林 弘. 1959. 3種トミヨの交雑実験. 北海道学芸大学紀要 (第二部), 10(2): 363-384.
- 小宮山英重. 1982. 斜里川水系の淡水魚相. 知床博物館研究報告, 第4集: 29-36.
- Lindberg, G. U. and M. I. Legeza. 1965. Fishes of the sea of Japan and the adjacent areas of the sea of Okhotsk and the Yellow sea, II. Zool. Inst. Acad. Sci. U.S.S.R., No. 84. English Transl. Israel Prog. Sci. Transl. Ltd., Jerusalem, iv+389pp.
- 前川光司. 1975. 十勝川上流域の魚類調査一特に然別湖水系のイワナについて一, pp. 114-121. 大雪山系自然生態総合調査, 中間報告, 北海道.
- McPhail, J. D. 1963. Geographic variation in North American ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*. J. Fish. Res. Bd. Can. 20 (1): 27-40.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, 797 pp.
- 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, 462 pp., 56 pls.
- 森 為三・内田恵太郎. 1934. 補訂朝鮮産魚類目録. 朝鮮博物学会雑誌, 19: 1-23.

- Münzing, J. 1969. Variabilität, Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung *Pungitius* Coste, 1848 (Pisces, Gasterosteidae). Z. Zool. Syst. Evol. Forsch., 7: 208-233.
- 中村守純. 1975. 原色淡水魚類検索図鑑. 第5版. 北隆館, 東京, 260 pp.
- 中村守純・竹内直政. 1973. 北海道日高地方における淡水魚について. 国立科学博物館専報, (6): 201-206, pls. 13-14.
- 丹羽卓朗. 1983. 北海道産トミヨ属魚類の生殖的隔離. 日本魚類学会年会講演要旨, 16.
- Okada, Y. 1960. Studies on the freshwater fishes of Japan II. Special Part. J. Fac. Fish., Pref. Univ. Mie, 4 (3): 589-860.
- Otaki, K. 1907. Stickle-backs of Japan. Trans. Sap. Nat. Hist. Soc., 2: 85-91.
- 田中 晋. 1982. 東北・北陸地方におけるイバラトミヨとトミヨの形態の変異. 魚類学雑誌, 29(2): 203-212.
- 上野益三. 1938. 中部千島淡水動物相資料. 植物及動物, 6(3): 609-612.
- Wootton, R. J. 1976. The biology of the stickle-backs. Academic Press, London, x+387 pp.
- 山本護太郎・樫村利道・吉田勝一・関野哲雄. 1969. 下北半島における陸水生物学とくにプランクトンと魚類分布について. 日本生態学会誌, 19(6): 246-254.
- 山代昭三. 1975. 釧路湿原の魚類, pp. 227-249. 釧路湿原総合調査報告書, 釧路市立郷土博物館.
- (041 函館市港町 3-1-1 北海道大学水産学部発生学・遺伝学講座)