

琵琶湖・南湖の流入水路で検出されたワタカの産着卵： 近年の琵琶湖水系における自然産卵基質からの初報告

馬淵浩司¹・西田一也^{1,2}・佐土哲也¹・角野祐太^{1,3}

Author & Article Info

¹ 国立環境研究所 琵琶湖分室 (大津市)

KM: mabuchi.koji@nies.go.jp (corresponding author)

² 現所属：東京都環境公社 東京都環境科学研究所 (東京都)

³ 現住所：(東京都)

Received 25 June 2025

Revised 03 July 2025

Accepted 03 July 2025

Published 04 July 2025

DOI 10.34583/ichthy.57.0_1

Kohji Mabuchi, Kazuya Nishida, Tetsuya Sado and Yuta Kadono. 2025. Attached eggs of *Ischikauia steenackeri* detected in an inflow channel of the South Basin of Lake Biwa: first recent report from a natural spawning substrate in the Lake Biwa water system. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 57: 1–7.

Abstract

A single egg population sample, G3356 ($n = 14$), was obtained from fragments of the aquatic plant *Myriophyllum spicatum* floating on the surface of a small channel flowing into the South Basin of Lake Biwa, Japan, on July 17, 2024. The average egg diameter was 1.47 mm based on image analysis. Five eggs were randomly selected, and the mitochondrial 12S rRNA gene region was partially sequenced (181 bp). All eggs shared a single haplotype and were identified as wataka (*Ischikauia steenackeri*). These eggs are the first documented evidence of this species utilizing a natural spawning substrate within the Lake Biwa water system in recent years.

ワタカ *Ischikauia steenackeri* (Sauvage, 1883) は、コイ科に属する琵琶湖・淀川水系の固有種である (中村, 1950, 1969; 細谷, 1989; 松田, 2021; 根本, 2024). 植物性の食物を好むことが江戸時代から知られており (小林, 1806), エビ類や水生昆虫も食する雑食性であるが、とくに夏季の成魚は水草や緑藻類を飽食することが知られている (根本, 2024). かつては琵琶湖岸の全域や内湖に広く分布し、とくに湖南および湖東部の水草の繁茂した浅い温水帯に多く生息していたが (中村, 1950, 1969), 近年は個体数が著しく減少しており、ほとんど見かけられなくなっている (根本, 2024). 「滋賀県統計書」における本種の年間漁獲量のデータ項目が 1968 年を最後になくなったため (滋賀県, 2025), 本種が減少した時期を漁獲量データで示

すことは難しいが、滋賀県立琵琶湖文化館 (1980) には減少の記述がない一方で、1994–1995 年に実施された調査 (滋賀県水産試験場, 1996) では本種の湖内からの確認はないことから、1980 年代から 1990 年代の前半の間に減少したと考えられる。以降の琵琶湖水系における希少性から現在では、環境省のレッドリスト (環境省, 2020) で絶滅危惧 IA 類 (CR) に、滋賀県レッドデータブック (滋賀県生きもの総合調査委員会, 2021) で絶滅危惧種にランクされている。一方、琵琶湖産稚アユの放流に混じって全国に分布を広げ (滋賀県立琵琶湖文化館, 1980), 関東平野, 北陸地方, 岡山平野, 宍道湖, 山口県, 福岡県遠賀川などで定着している (細谷, 1989).

本種の本来の生息地である琵琶湖での減少要因としては、繁殖場所である湖岸・内湖のヨシ帯の減少や、オオクチバス *Micropterus nigricans* (Cuvier, 1828) やブルーギル *Lepomis macrochirus* Rafinesque, 1819 など外来魚による捕食圧などが考えられている (根本, 2024). これら外来魚の駆除やヨシ帯の造成が滋賀県により進められているが、現在のところ個体数等の目立った回復の兆しは報告されていない。本種の特殊な食性による水草繁茂の抑制を期待して 2002 年から種苗放流が実施されているが、標識放流調査では採捕個体の多くが放流魚である状態が続いており (根本, 2024), 持続的な再生産につながっていないと考えられる。

琵琶湖水系における本種の個体数回復のためには産卵場所の保全・再生が重要と考えられ、その第一歩としては、現在の自然産卵の把握が必要である。しかし、ワタカが減少したと考えられる 1980–1990 年代前半以降の琵琶湖水系におけるワタカの産卵例については、2022 年 7 月に南湖・赤野井湾 (Fig. 1B) の造成ヨシ帯において人工産卵藻 (キンラン) から産着卵が確認された例 (片岡, 2024) があるのみで、自然の産卵基質や産卵環境についての報告はない。この度、著者らの研究グループは、琵琶湖水系における一連のコイ科魚類産着卵の分布調査 (馬淵ほか, 2019, 2020, 2021, 2023, 2024, 2025 など) において、初めて自然の産卵基質からワタカの卵を検出したので、その

出現状況とあわせて報告する。また、一連の産着卵調査で用いられてきた塩基サイト特異的プライマーによるPCR種判別法は、ワタカの親魚の鱗組織からのDNAサンプルを用いてテストされ、本種での有効性が確認されたものだが (Mabuchi, 2016), これまでの一連の産着卵調査では一度もワタカ卵が検出されなかった。これが手法的な問題である可能性を検証するため、今回初めて採集されたワタカ卵を用いて、卵から抽出したDNAサンプルでも正しくワタカと種判別されることを確認した。

材料と方法

卵採集と採集地点の情報取得 2024年7月17日に、琵琶湖の南湖 (Fig. 1A) の東岸 (Fig. 1B) に流入する小水路において採集した。より詳しくは、滋賀県草津市内にある内湖の一つ平湖 (ひらこ) から琵琶湖へ向かう接続水路 (Fig. 1C) の出口付近 (湖岸堤のすぐ内側の堤脚水路の入り口部分: Fig. 1D) において、水面に浮いた水草片から卵を採集した。一掴みの水草片から採集した卵は、付着した基質の水草片ごと採集し、水を入れた15 mlのプラスチックチューブに入れて実験室に持ち帰った。このようにして得た一群の卵を「卵群」と呼び、Gを冠した固有の番号 (G3356) を割り振った。卵の採集にあたっては、滋賀県の特別採捕許可 (許可番号特第 5-115-1 号) を取得した。卵が付着していた水草片と、同じ一掴みに含まれていた水草片は、滋賀の理科教材研究委員会 (1989) に基づいて種同定を行った。採集地点の緯度経度の情報はGPS端末GPSMAP64s (Garmin) で記録し (通常条件下で誤差は3 m以内)、堤脚水路の幅と水深は1 mの折尺を用いて計測した。採集地点付近の採集月の水位変動と降水量を把握するため、2024年7月の琵琶湖水位の日変動と大津市における日降水量をデータベースから取得し、グラフ化した [採集地点が位置する草津市には地域気象観測所がないため、気象データは最も近い観測所である大津市萱野浦 (Fig. 1B) のものを使用した]。水位データは、水文水質データベース (国土交通省, 2025) の「時刻水位月表検索」から琵琶湖の2024年7月のデータを取得し、各日の「24時」の値をその日の代表値とした。日降水量については、気象庁ホームページ (気象庁, 2025) の「過去の気象データ検索」から大津市の2024年7月の日ごとの値を検索して使用した。大津市の同月の風向風速データも同様に検索して考察に用いた。

卵の保管と卵径の推定 持ち帰った卵は、その日のうちに実験室で、付着基質の葉片とG3356の番号札とともに写真撮影した。卵は撮影後すぐに99.5%エタノールで固定して -30°C で保管した。後日、写真画像に基づいて次のように卵径を推定した。卵と同時に撮影した番号札と卵径の画像上の長さを、ドローソフトIllustrator 2025 (Adobe)

上で計測して両者の比率を求め、番号札の実際の長さ (2 cm) から卵径を推定した。なお、卵は綺麗な球形でなくやや歪んでいたため、各卵について長径と短径を推定し、両者の平均をその卵の卵径とした。

DNA シーケンスによる種判別 -30°C で保管した卵は、後日、ランダムに選んだ5個について、カネカ簡易DNA抽出キット Ver. 2 (カネカ) を用いて1卵ずつからDNAを抽出した。なお、抽出作業の最初のステップではProtease K (Promega) を添加してタンパク質の消化力を増強し、抽出後はエタノール沈殿 (中山・西方, 1995) で更に精製した。精製後のDNA濃度はNano Drop Lite (Thermo Fisher Scientific) で測定した。

シーケンス用断片のPCR増幅は、魚類の環境DNA解析で用いられる汎用性の高いプライマー、MiFish-U-FとMiFish-U-R (Miya et al., 2015) を用い、ミトコンドリアDNAの12S rRNA遺伝子領域の中のいわゆるMiFish領域を増幅して塩基配列を決定した。PCR反応液の組成はEmeraldAmp PCR Master Mix (TaKaRa) が2.5 μl (最終濃度は規定濃度)、5 μM primer が0.5 $\mu\text{l}\times 2$ (最終濃度はそれぞれ0.5 μM)、distilled water が1.5 μl 、template DNA が1.0 μl (最終濃度は1–3 ng/ μl)。この反応液を用いてThermal Cycler Dice Touch (TaKaRa) 上で次の反応を行った: $94^{\circ}\text{C}\cdot 2$ 分の熱変性後、 $94^{\circ}\text{C}\cdot 10$ 秒の熱変性、 $59^{\circ}\text{C}\cdot 10$ 秒のアニーリング、 $72^{\circ}\text{C}\cdot 30$ 秒の伸張反応の3ステップを35サイクル、最後に $72^{\circ}\text{C}\cdot 2$ 分の伸張反応。PCRの増幅断片の電気泳動は3%アガロースゲル上で135V、20分で行い、サイズマーカーには100 bp DNA Ladder H3 RTU (NIPPON Genetics) を用いた。目的サイズの増幅断片 (約230 bp) を確認後、PCR産物をExoSAP-IT EXPRESS PCR Product Cleanup Reagent (USB) で処理し、BigDye Terminator Kit ver. 3.1 (Applied Biosystems) を用いてサイクルシーケンス反応を行った。反応にはPCR増幅に用いた2つのプライマーをそれぞれ用い、塩基配列の決定はSeqStudio Genetic Analyzer (Applied Biosystems) 上で行った。得られた塩基配列はDDBJに登録し (アクセッション番号: LC878663)、Web上でBLAST検索を行った。

塩基サイト特異的プライマーによるPCR種判別 上述のDNAシーケンスでは解析した5個の卵全てがワタカと同定されたので、塩基サイト特異的プライマーを用いたPCR種 (属) 判別 (Mabuchi, 2016) を行った。この方法では、コイ属、フナ属、タモロコ属、ワタカで異なった長さのDNA断片が増幅される (それぞれ451, 281, 202, 78 bp)。増幅断片の長さを確認する電気泳動は、キャピラリー電気泳動装置QIAxcel Connect (QIAGEN) 上で行った。キットはQIAxcel DNA Screening Kit (QIAGEN) を用い、DNAサイズマーカーにはQX DNA Size Marker 100 bp – 3 kb (QIAGEN) を、Alignment marker にはQX Alignment

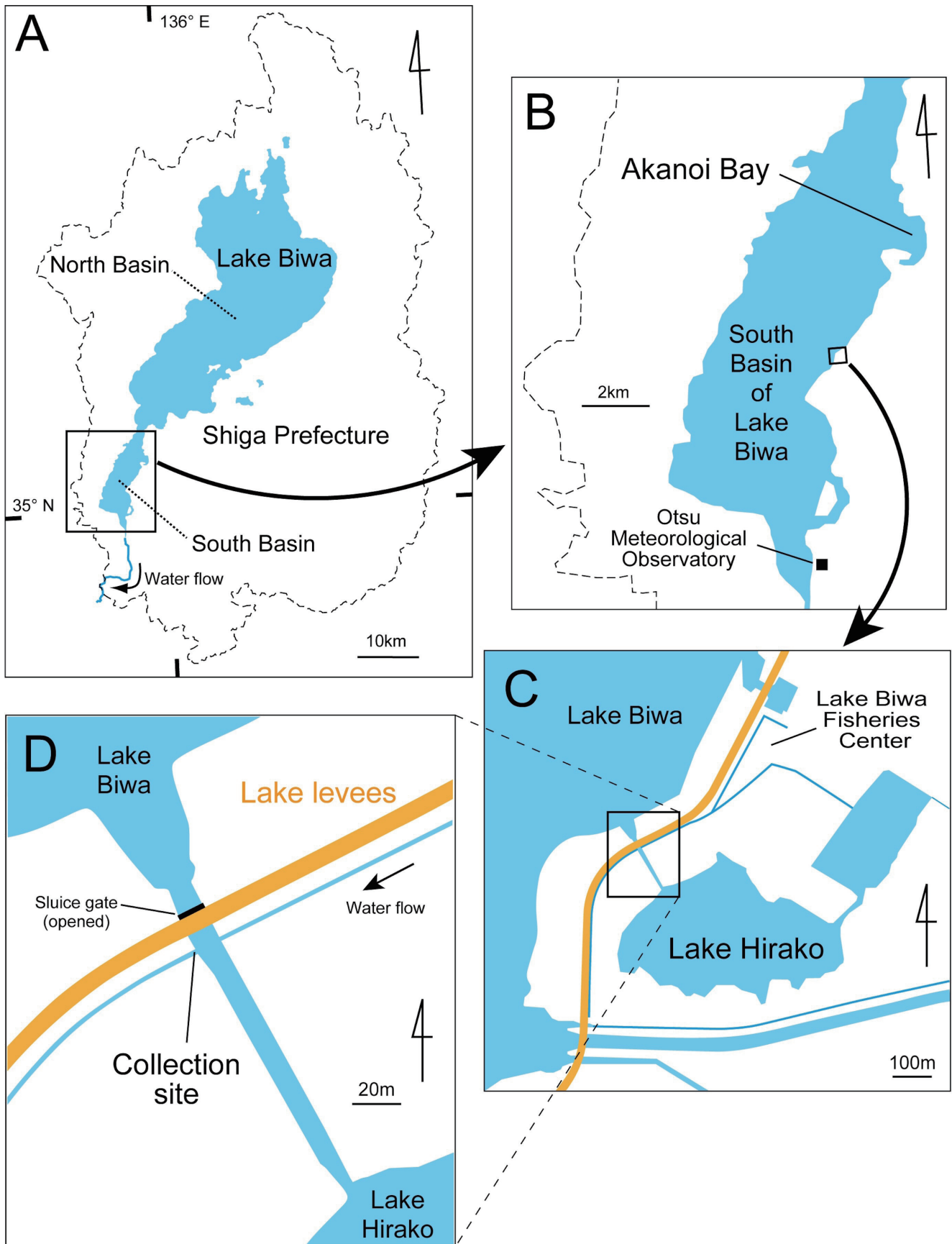


Fig. 1. Maps of *Ischikauia steenackeri* egg collection sites. A) South Basin of Lake Biwa. B) South Basin egg collection site. C) Waterway connecting Lake Hirako and Lake Biwa. D) Small channel where eggs were collected, and collection site.

Marker 15 bp/5 kb (QIAGEN) を用いた。泳動時には増幅断片長の比較対象として、コイ (国立環境研究所琵琶湖分室生物標本 NIES_B1223), ギンプナ (NIES_B1219), ホン

モロコ (NIES_B97), ワタカ (NIES_B734) の成魚から得られた DNA を別々に本方法で PCR 増幅した断片を混合し, 1 サンプルとして泳動した。



Fig. 2. Aquatic plant fragments, among which a single fragment with attached eggs was identified (center), and the water surface from which they were collected (upper background). Eggs were collected from the single fragment at far right; three leaves bearing the attached eggs were placed in a tube (no. 3356) and transported to the laboratory.



Fig. 3. Fourteen collected eggs that had been attached to three leaves. Five of the eggs became detached during transport before the photograph was taken. Based on the width of the label (2 cm), the average egg diameter was estimated to be 1.47 mm.

結 果

採集場所と採集卵 採集地点は、琵琶湖岸から約 80 m、湖岸堤の水門から 20 m ほど遡った場所 (Fig. 1D) で、緯度経度は 35°03'02.3"N, 135°55'10.5"E だった。コンクリート護岸の堤脚水路を 1 m ほど入った地点で、水路幅は 2.1 m、水深は 1 m で、この一角のみ多数の水草の切れ端 (Fig. 2 上奥) が水面を埋め尽くしていた。複数種の水草片 (大部分はコウガイモ *Vallisneria denseserrulata* とササバモ *Potamogeton wrightii* が入り混じったその一掴み (Fig. 2 中央) の中から、ホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* の 1 本の茎についた複数の葉に付着した 14 個の卵が採集

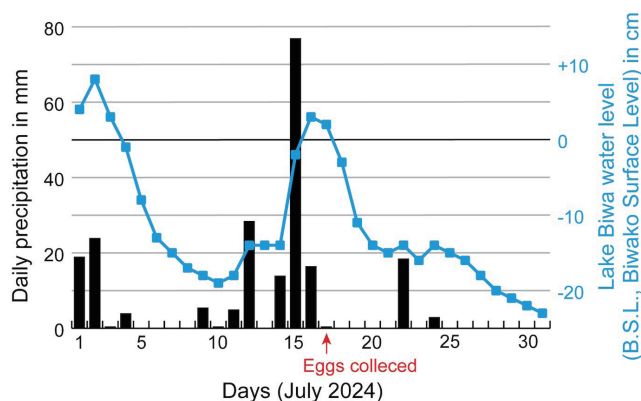


Fig. 4. Daily precipitation in Otsu (bar graph) and daily water level fluctuation in Lake Biwa (line graph) in July 2024. Daily water level values were those recorded at 24:00 and an average measurement was calculated for five remote locations across the lake: Katayama, Hikone, Ohmizo, Katata, and Mihogaseki. Water level data were obtained from the Water Information System of the Ministry of Land, Infrastructure, Transport and Tourism (2025), while daily precipitation data for Otsu were sourced from the Japan Meteorological Agency website (Japan Meteorological Agency, 2025).

された。Fig. 3 は、これを実験室に持ち帰り撮影した写真で、5 個の卵 (卵番号 10 から 14) は、運搬中にチューブの中で葉片から脱離した。写真中の 3 つの葉片は同じ 1 本の茎 (Fig. 2 右端) から採取したものである。採集地点付近の採集月の水位変動と降水量は Fig. 4 の通りで、7 月 15 日に顕著な降水があり、この間、琵琶湖の水位も大きく上昇していた。

卵径の推定 14 個の卵の中で 5 個の卵 (Fig. 3 の卵番号 2, 3, 4, 6, 9) は、画像中で葉片の影になる部分があり短径を推定することができなかったが、残りの 9 個は長径・短径から卵径を推定でき、平均 1.47 ± 0.08 mm, 最大 1.64 mm (卵番号 13), 最小 1.40 mm (卵番号 11) だった。

卵の DNA 種同定 5 個の卵 (#1–5) から抽出した DNA サンプルの濃度はそれぞれ、20.5, 18.8, 23.1, 22.7, 19.7 ng/ μ l でどれも 20 ng/ μ l 前後だった (# 付き卵番号と Fig. 3 中の卵番号との対応は不明)。すべてのサンプルから同一の 181 bp の塩基配列 (アクセッション番号: LC878663) が得られ、BLAST 検索の結果、データベース上に登録されているワタカの塩基配列 (AP006761, LC104386, LC468866, LC519349, LC720448, NC_008667) と 100% 一致した。塩基配列特異的プライマーによる PCR 種判別では、#3 の卵で増幅が確認できなかったが、他の 4 個の卵では、ワタカ成魚から得られた DNA 断片と同じサイズの断片が確認された (Fig. 5)。

考 察

今回採集・同定されたワタカの産着卵は、近年の琵琶湖水系における 2 例目の報告だが、自然の産卵基質に産み

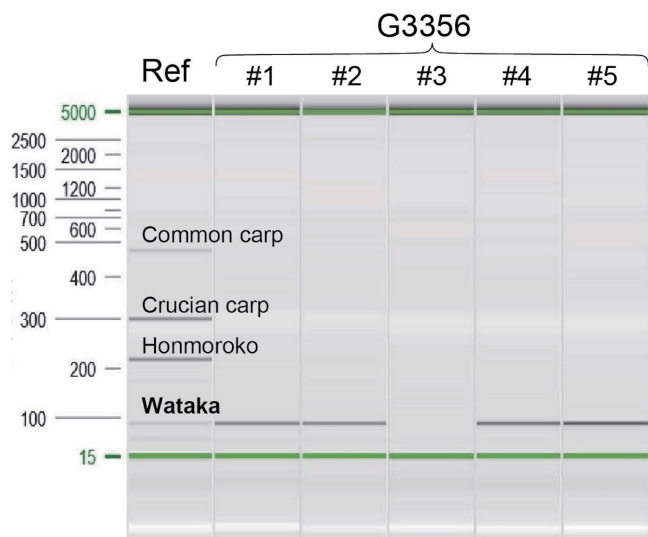


Fig. 5. Electrophoresis of polymerase chain reaction products amplified using fish genus (species) identification primers (Mabuchi, 2016). The five rightmost lanes show products from individual eggs (#1–5), while the leftmost lane contains reference samples from four fish species, ordered by increasing product size: common carp (*Cyprinus* sp.), crucian carp (*Carassius* sp.), honmoroko (*Gnathopogon caerulescens*), and wataka (*Ischikauia steenackeri*). Amplification products matching the expected size for wataka (approximately 80–90 bp) were detected in four lanes, excluding #3. Electrophoresis was conducted using a capillary system (QIAXcel Connect; Qiagen, Hilden, Germany), and the 15-bp and 5,000-bp bands were used as alignment markers.

付けられたものとしては初めての報告例となる。

卵形質 卵はやや歪んだ球形で卵黄は淡黄緑色をおびており (Fig. 3), この点で中村 (1950, 1969) や大畑 (2010) の記載と一致した。採集卵の卵径は平均 1.47 mm だったが、この値は中村 (1950, 1969) の琵琶湖産ワタカ卵の平均 1.26 mm よりかなり大きく、大畑 (2010) の北部九州産卵の平均 1.41 mm に近かった。これら 3 つの卵径値の違いは、卵の固定処理の有無や計測方法の違いなどによる可能性があり、ここで十分な議論はできない。今回の測定値が、卵の輪郭がやや不明瞭な画像を用いている点も考慮する必要がある。年代や地域による卵径の違いについては、今後、手法を統一した調査が必要である。

卵の DNA 種同定 解析に供した 5 個の卵は、すべてミトコンドリア DNA の部分塩基配列からワタカと同定できた。塩基配列特異的プライマーによる PCR 種判別では、5 個中 4 個でワタカに対応するサイズの増幅断片が確認できた (Fig. 5)。以上の結果は、Mabuchi (2016) の PCR 種判別法がワタカの卵にも有効であることを示しており、同手法を用いた一連の研究でワタカ卵が検出されなかったのが手法的な欠陥によるものではないことを示唆している。今回解析した 5 個の卵のうち 1 個 (#3) で増幅断片が確認されなかった理由は判然としない。このサンプル (#3) の DNA 濃度は他のサンプル (#1, 2, 4, 5) と同程度だったので、

濃度の低さが原因で増幅されなかったのではないと考えられる。

採集場所と採集時期 近年の琵琶湖水系におけるワタカ卵の最初の報告は、2022 年の 7 月に今回の採集場所から約 4 km 北東に位置する赤野井湾 (Fig. 1B) の守山市木浜町地先の造成ヨシ帯において採集されたものである (片岡, 2024)。この報告では、7 月の 5 日、20 日、28 日に卵が採集され、解析の対象となった卵の採集日や個数は示されていないが、「持ち帰りふ化で (ワタカ卵であることを) 確認」と記載されている (括弧内は著者による補足)。今回の卵の採集月も 7 月であり、時期的に大きな違いはなく、採集場所も、ともに南湖の東岸北部に位置している。個体数が激減する以前の知見では、ワタカは琵琶湖水系において「全湖岸及び内湖」に分布するものの、「生息数が多いのは湖南および湖東部の水草の繁茂した浅い温水帯」であり (中村, 1950, 1969), 産卵期は 6 月上旬から 7 月中旬まで (滋賀県水産試験場, 1915) とされている。今回卵が採集された場所は「湖南」に該当し、個体数が減る以前に多くの個体が分布していた場所と一致するが、産卵の時期的には以前の産卵期の終末期にあたる。ただし、最新の琵琶湖魚類の図鑑 (根本, 2024) では産卵期は 6–8 月とされており、これに基づく今回の卵は産卵期中盤に採集されたことになる。文献上の産卵期を単純に比較すると、現在は 110 年前と比べて産卵期の終わりが真夏にまで伸びているように見えるが、この点については、詳しい調査が必要であろう。

産卵のタイミング ワタカの産卵は降雨後の夜間に多いことが知られているが (中村, 1950, 1969; 根本, 2024), 今回採集した卵もこれに該当する可能性が高い。Fig. 4 に示したように、卵を採集した 7 月 17 日の 3 日前の 14 日から降雨があり、15 日には 80 mm 近い日降水量で琵琶湖の水位が一気に約 10 cm 上昇し、16 日も降雨でさらに水位が 5 cm 上昇している。ワタカの卵は受精後 3–4 日で孵化することが知られているので (細谷, 1989), 今回採集した卵は 14 日の夜から 16 日の夜までの降雨日の間に産卵されたと推測される。

産卵基質 ワタカの産卵環境としては、古くから「ヨシやマコモの繁茂した浅所で、被産着物は水面に浮かぶ水草や岸辺から水中に下されたヤナギの根など」であることが知られている (中村, 1950, 1969)。片岡 (2024) の報告は人工産卵藻 (キンラン) からの報告なので、自然の産卵基質についての情報はないが、今回のワタカ卵は水に浮かぶ水草片から採集されており、古くから認識されている「水面に浮かぶ水草」に対応する。水草片の多くはコウガイモやササバモの断片で、これらが入り混じった状態で水面に浮かんでいたが (Fig. 2), 卵が付着していたのはホザキノフサモの葉片のみだった (Fig. 3)。卵が付着していた植物

片が、現場の水面を埋め尽くしていた2種ではなく、ホザキノフサモの葉のみに付着していた理由は判然としないが、櫛状に分枝する本種の葉には卵が付着しやすいのかもしれない。あるいは、卵が産み付けられたのは水中に生えていた状態の時で、その後に本体から千切れた葉片が、他の水草片と混じって今回採集された場所に流れ着いた可能性も考えられる。

産卵場所 今回ワタカ卵が採集された場所は、琵琶湖岸から約80 m (水門から20 m) 遡ったコンクリート護岸の水路内で、従来知られている「ヨシやマコモの繁茂した浅所」とは異なっている。また、北部九州の遠賀川水系の池で行われた調査(大畑ほか, 2010)では、ワタカは「コンクリート護岸化されておらず、遠浅で、抽水植物や沈水植物が繁茂する環境を産卵場所として好んでいる」という結果が得られているが、このような「好みの環境」とも異なっている。以上のように既知の産卵場所の条件と異なることから、今回卵が採集された場所はやはり、産卵が行われた場所ではなく、別の場所で産み付けられた卵が基質ごと流されてきた場所である可能性が高いと考えられる。この推測は、以下の状況証拠からも支持される: 1) 卵が複数種からなる一掴みの水草片の中で1片のホザキノフサモのみに付着していた; 2) 一掴みの水草片から採取された卵数が14個だけと非常に少なかった; 3) 水面に浮いていた水草類(ホザキノフサモのほかコウガイモやササバモ)は水路内で生育が確認できなかった; 4) 採集日の前日の7月16日には琵琶湖から水路内に向かう北寄りの風(最大風速3.6 m/s 北北西, 最大瞬間風速6.6 m/s 北西)が吹いていた; 5) 水路出口周辺の琵琶湖岸では上と同じ種の水草片の漂着が見られた。最後の2項目を考え合わせると、今回の採集卵は、琵琶湖内の浅い沈水植物帯で産み付けられたと考えるのが最も自然である。片岡(2024)によると、約4 km 北東に位置する造成ヨシ帯前面でワタカ卵が検出されているので、同じ琵琶湖・南湖の東岸北部では浅い植生湖岸で僅かながらも本種の産卵が回復しており、今回の検出はそれを反映したものと考えられる。

一方、今回の水路系がワタカの種苗育成を行っている琵琶湖栽培漁業センターにつながっていることも考慮しておく必要がある(Fig. 1C)。近年、琵琶湖のコイ科魚類では、生まれた場所への産卵回帰 [Kikko et al. (2024) のホンモロコ] が報告されていることから、もし、ワタカにもそのような性質があるとする、栽培漁業センターで育てられて琵琶湖に放流された個体が、この水路やその周辺の湖岸に回帰して産卵することも考えられる。今回採集された卵については、上で検討した状況から湖内で産卵された可能性が高いと考えられるが、この水路系における産卵の可能性は、栽培漁業センターからの逸出個体の産卵の可能性も含めて、今後の検討の必要があるだろう。

今回、ワタカの卵が初めて琵琶湖水系の自然基質(ホザキノフサモ)から確認されたことは、現在の琵琶湖におけるワタカの産卵状況を把握する大きな手がかりになる。ワタカがこの水草のみを産卵基質として好むとは限らないが、産卵実績のある水草種として、今回の採集場所に近い湖岸域や、南湖の東岸北部の浅場でホザキノフサモの分布状況を調べることにより、現在、ワタカの産卵場所として機能している可能性が高い水域が把握できるであろう。この候補水域で詳しい産卵調査を行えば、より一般的な状況の理解が進み、本種の産卵場所の保全に役立つ、実態に即した基礎的知見の集積が進むと期待される。

謝 辞

滋賀県立琵琶湖博物館の図書室には文献の閲覧・複写で便宜を図っていただいた。本研究の一部は、滋賀県委託研究費「在来魚の生息状況に関する調査研究業務(OS2024RR2, OS2025RR2)」の援助を受けた。

引用文献

- 細谷和海. 1989. ワタカ, pp. 280, 286–287. 川那部浩哉・水野信彦(編・監修) 山溪カラー名鑑 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 環境省. 2020. 環境省レッドリスト 2020. [URL](#) (18 June 2025)
- 片岡佳孝. 2024. 造成ヨシ帯における漁場生産力の把握. 令和4年度滋賀県水産試験場事業報告, 76.
- Kikko, T., T. Sato, M. Kanaiwa, D. Ishizaki, K. Kuwamura, H. Okamoto, A. Ide, M. Nemoto, S. Takeoka, Y. Kai, K. Nakayama and Y. Fujioka. 2024. Apparent migration and natal homing of a small minnow in a large ancient lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 81: 311–325.
- 気象庁. 2025. 気象庁ホームページ. 2025年6月17日. [URL](#) (17 June 2025)
- 小林義兄. 1806. 湖魚考. [URL](#) (18 June 2025)
- 国土交通省. 2025. 水文水質データベース. 2025年6月17日. [URL](#) (17 June 2025)
- Mabuchi, K. 2016. A method for PCR-based identification of fish eggs attached to vegetation in Lake Biwa, Japan. *Conservation Genetics Resources*, 8: 215–217.
- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2019. 琵琶湖流入河川・丁野木川の人工護岸支流におけるホンモロコ・ニゴロブナ・在来コイの産卵: 産着卵のDNA種判別にもとづく知見. *魚類学雑誌*, doi: 10.11369/jji.19-012 (Aug. 2019), 66: 237–243 (Nov. 2019).
- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2020. マルチプレックスPCR法を用いた琵琶湖水系産タモロコ属2種のミトコンドリアDNAの簡易識別法: 手法開発と南湖の産着卵への適用. *魚類学雑誌*, doi: 10.11369/jji.19-033 (Mar. 2020), 67: 51–65 (Apr. 2020).
- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2021. 琵琶湖・早崎内湖干拓地外の造成ヨシ帯におけるゲンゴロウブナ(コイ科フナ属)の産卵: 産着卵のDNA種判別にもとづく確認. 伊豆沼・内沼研究報告, 15: 31–45.
- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2023. 琵琶湖沿岸におけるホンモロコ産着卵の分布: 野外および文献調査に基づく最近80年の歴史の変遷. *魚類学雑誌*, doi: 10.11369/jji.21-044 (Sept. 2022), 70: 1–20 (Apr. 2023).
- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2024. 琵琶湖につながる水田水路におけるフナ属魚類の卵の分布の傾向と範囲: 河口からの直線距離と標高から見た概要. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 42: 15–30.

- 馬淵浩司・西田一也・吉田 誠. 2025. 琵琶湖岸の自然ヨシ帯におけるフナ・コイ・タモロコ属産着卵の分布. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 53: 1–10.
- 松田征也. 2021. ワタカ, p. 580. 滋賀県生きもの総合調査委員会 (編) 滋賀県で大切にすべき野生生物 滋賀県レッドデータブック 2020年版. サンランズ出版, 彦根.
- Miya, M., Y. Sato, T. Fukunaga, T. Sado, J. Y. Poulsen, K. Sato, T. Minamoto, S. Yamamoto, H. Yamanaka, H. Araki, M. Kondoh and W. Iwasaki. 2015. MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science*, 2: 150088.
- 中村守純. 1950. 琵琶湖産ワタカの生活史. *日本水産学会誌*, 15: 833–840.
- 中村守純. 1969. ワタカ, pp. 247–253. 中村守純 (編) 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京.
- 中山広樹・西方敬人. 1995. 細胞工学別冊 目で見える実験ノートシリーズ バイオ実験イラストレイテッド 1 分子生物学実験の基礎. 秀潤社, 東京. 184 pp.
- 根本守仁. 2024. ワタカ, pp. 68–69. 藤岡康弘・川瀬成吾・田畑諒一 (編) 琵琶湖の魚類図鑑. サンランズ出版, 彦根.
- 大畑剛史・乾 隆帝・井原高志・中島 淳・鬼倉徳雄. 2010. 遠賀川水系で確認された国内外来魚ワタカ *Ischikauia steenackeri* の産卵場. *日本生物地理学会会報*, 65: 21–28.
- 滋賀県. 2025. 滋賀県統計書 (昭和23年から平成10年度まで). 2025年7月2日. [URL](#) (2 July 2025)
- 滋賀県生きもの総合調査委員会. 2021. 滋賀県で大切にすべき野生生物—滋賀県レッドデータブック 2020年版—. サンライズ出版, 彦根. 675 pp.
- 滋賀県立琵琶湖文化館. 1980. 湖国びわ湖の魚たち. 第一法規出版, 東京. 177 pp.
- 滋賀県水産試験場. 1915. 琵琶湖水産調査報告 第三巻. 滋賀県水産試験場, 彦根. 119 pp.
- 滋賀県水産試験場. 1996. 平成6~7年度 琵琶湖および河川の魚類等の生息状況調査報告書. 滋賀県水産試験場, 彦根. 177 pp.
- 滋賀の理科教材研究委員会. 1989. 滋賀の自然観察シリーズ No.2 滋賀の水草・図解ハンドブック. 新学社, 京都. iv + 56 pp.