

琵琶湖の人工的な内湖的水域・矢橋帰帆島中間水路の植生湖岸における フナ・コイ・タモロコ属の産着卵の分布

馬渕浩司¹・西田一也^{1,2}

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（江東区）

Received 09 January 2026
Revised 20 January 2026
Accepted 20 January 2026
Published 21 January 2026
DOI 10.34583/ichthy.63.0_37

Kohji Mabuchi and Kazuya Nishida. 2026. Distribution of *Carassius*, *Cyprinus*, and *Gnathopogon* eggs along vegetated lakeshores in an artificial inland-lake-type water body: the Intermediate Channel of Yabase Kihan Island, Lake Biwa. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 63: 37–47.

Abstract

We investigated spatial variation in cyprinid egg assemblages along vegetated lakeshores bordering an artificial inland-lake-type water body (“Intermediate Channel of Yabase Kihan Island”) in Lake Biwa, Japan. Field sampling on 4–5 May 2020 collected 452 eggs (22 egg populations) from three shoreline areas spanning 2.7 km of the original Lake Biwa shore that faces the artificially reclaimed island: Area A (northern channel opening; willow-lined, wave-exposed; 124 eggs), Area B (island-sheltered side; calm, willows and other trees at the water’s edge; 153 eggs), and Area C (southern channel opening; backed by a deep reed belt with willows and other trees, low wave influence; 175 eggs). DNA-based genus identification of 176 randomly selected eggs (eight per population) assigned 33 to *Carassius*, 46 to *Cyprinus*, and 77 to *Gnathopogon* (20 unresolved). Species-level analysis identified *Gnathopogon caerulescens* ($n = 63$) and *G. elongatus* ($n = 3$) among *Gnathopogon* eggs (11 unresolved), predominantly from Area A. *Carassius* eggs, mainly from Areas B and C, included Nigoro-buna (*C. buergeri grandoculis*, $n = 3$), Gin-buna (*C. sp.*, $n = 10$), and Gengoro-buna (*C. cuvieri*, $n = 15$), with five unresolved. Cluster and non-metric multidimensional scaling grouped egg populations into two compositionally distinct clusters, one characterized by *Gnathopogon* and the other by Gengoro-buna, roughly corresponding to Area A and Areas B+C, respectively. Pairwise PERMANOVA showed significant differences between Area A and Area C, and between Area A and Area B. Wave exposure, interacting with shoreline vegetation, was thought to be the primary driver of spatial segregation in spawning taxa.

琵琶湖の湖岸の植生帯は、本湖固有の魚類であるニゴロブナ *Carassius buergeri grandoculis* Temminck and Schlegel, 1846, ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri* Temminck and Schlegel, 1846, ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* (Sauvage, 1883) や、琵琶湖にのみ高頻度で残存する日本在来系のコイ *Cyprinus* sp. (Mabuchi et al., 2008) などが産卵場所として利用している。これらのコイ科魚種は繁殖生態が類似しており、春から夏の産卵期になると沖合の生活場所から湖岸・内湖や水田地帯に進入し、水面近くにある水草・抽水植物の葉・茎やヤナギ類の根などに卵を産みつける(藤岡, 2013)。琵琶湖ではどの魚種も古くからの漁獲対象であり 100 年以上にわたる漁獲量の記録があるが、フナ類は 1987 年から、ホンモロコは 1996 年から、コイは 1980 年代、1993–1994 年、2004 年の 3 段階で急減して現在に至っている(藤岡, 2017; 馬渕・松崎, 2017)。このような状況から、環境省のレッドリスト(環境省, 2020)において、ホンモロコは絶滅危惧 IA 類 (CR) に、ニゴロブナとゲンゴロウブナは絶滅危惧 IB 類 (EN) に、琵琶湖の在来コイ(野生型コイ)は絶滅の恐れのある地域個体群 (LP) にランクされている。

漁獲量が急減した原因としては、特定外来生物のオオクチバス *Micropterus nigericans* (Cuvier, 1828) とブルーギル *Lepomis macrochirus* Rafinesque, 1819 による捕食に加えて、琵琶湖総合開発(1972–1997 年)の湖岸堤建設によって産卵場所が破壊され、さらに圃場整備も加わって産卵場所となる湖岸、内湖、水田へのアクセス(進入・遡上)が阻害されたことが大きく影響したと考えられている(藤岡, 2013, 2017; 馬渕・松崎, 2017)。漁獲量を回復させるためには、外来魚の駆除に加えて、産卵可能な場所とそこへのアクセス経路を保全・回復することが必要だが、多様な魚種の産卵場所を効率的に保全・回復するためには、まずは現在の各産卵場所で、魚種を区別して産卵状況を把握することが肝要である。琵琶湖水系における魚種を区別した産卵場所の評価には、DNA 種判別を用いた産着卵の分布調査が有効である(引用は次の文章を参照)。これまでに、

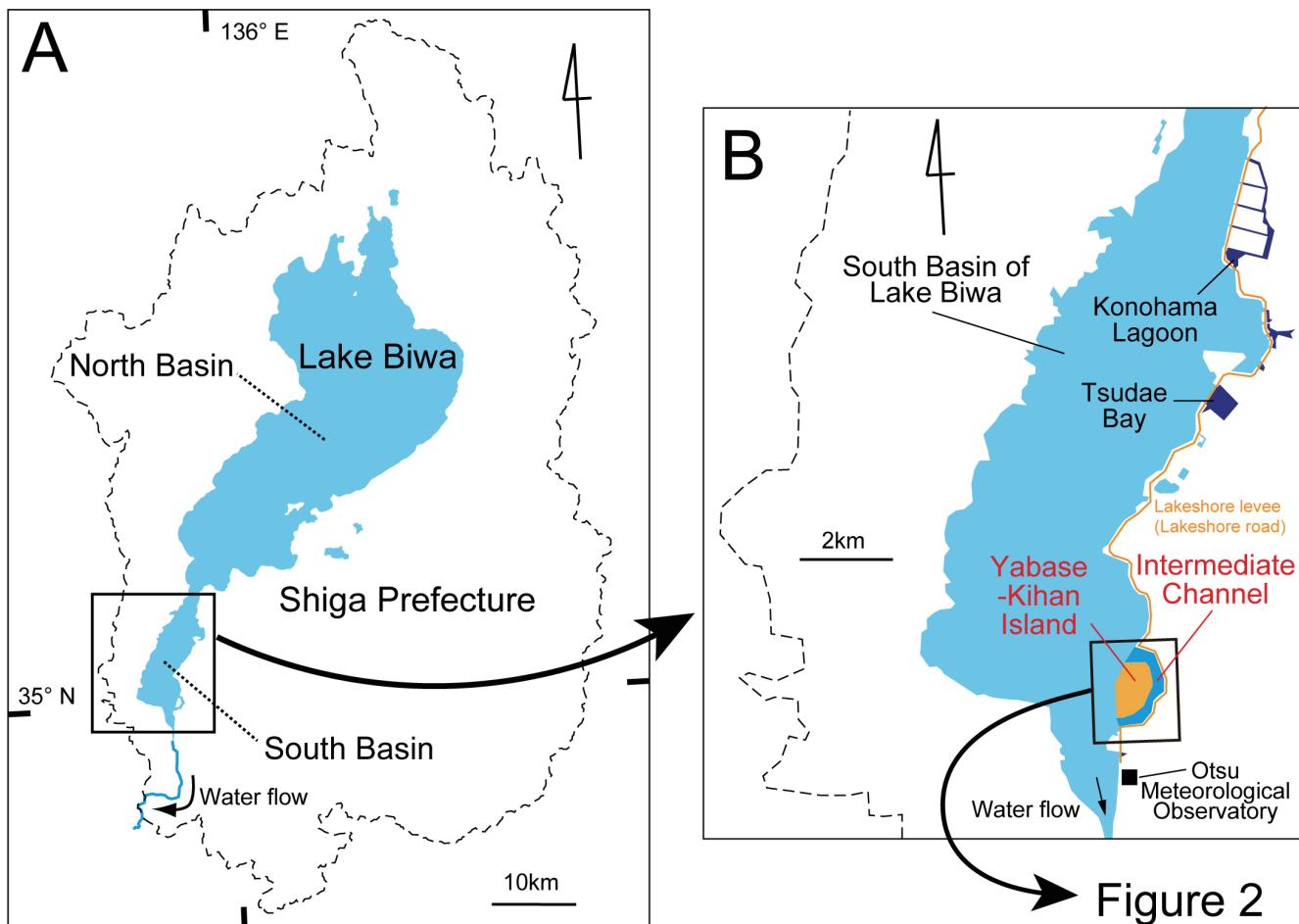


Fig. 1. Location of the study area. A) South Basin of Lake Biwa. B) Study area (the Intermediate Channel; dark light blue) examined in this study, located between Yabase Kihan Island (orange) and the adjacent lakeshore of Lake Biwa, and the artificial inland lakes (dark navy) shown for reference.

湖岸のヨシ帯（馬渕ほか, 2021, 2025）や湖畔のヤナギ〔マルバヤナギ *Salix chaenomeloides* が多い：馬渕ほか（2020, 2023）〕（以降、「湖畔のヤナギ」や「湖畔ヤナギ」はこの内容で用いる），および水田水路（馬渕ほか, 2024）における調査報告がなされているが，内湖における調査例はまだない。

内湖とは，琵琶湖の一部であった水域が，土砂等によって琵琶湖と隔てられて独立した水塊となったものの，現在も水路等で琵琶湖と繋がったままの水域である（西野, 2005）。細谷（2005）は，琵琶湖の淡水魚の回遊様式を整理し，ゲンゴロウブナとホンモロコは繁殖のために内湖に移動する「琵琶湖・内湖回遊型」に，ニゴロブナとコイは繁殖期に内湖や水田域に移動する「琵琶湖・内湖・水田型」に分類した。これに基づくと，内湖はこれら琵琶湖固有の4魚種が産卵場所として利用する重要な水域と評価できる。しかし，1942年から1971年にかけて，内湖は新たな農地造成のために次々に干拓され，1940年から1995年の間に総面積の7分の6が消失し，現在では合計面積で4.25 km²の内湖23ヶ所が残っているにすぎない（西野, 2005, 2008）。

一方で，産卵場所の破壊とアクセス阻害をもたらした

琵琶湖総合開発による湖岸堤の建設は，10ヶ所の人造内湖（合計面積1.11 km²）も生み出した（西野, 2005）。その最大のものは南湖（Fig. 1A, B）の東岸の草津市にある津田江湾（0.345 km²）（Fig. 1B）である（滋賀県, 2013）。また，同じ琵琶湖総合開発により，1973年から1981年にかけてこれも草津市の矢橋町の沖に人工島「矢橋帰帆島」が造成され，これと元の琵琶湖岸との間に内湖的な水域である「中間水路」が誕生した（Fig. 1B）。その面積は，津田江湾を越え，約0.6 km²に上る。琵琶湖固有のコイ科魚類の回復のためには，これら人工的な水域も，浅くて波静かな内湖的環境として貴重であり，これらについても，産卵場所としての現状評価を加えておく必要がある。そこで本研究では，矢橋帰帆島の中間水路においてDNA種判別を用いた産着卵の分布調査を行った。本稿では，その結果を報告する。

材料と方法

調査地 矢橋帰帆島（以後，帰帆島）の中間水路（以降，中間水路）は，帰帆島と元の琵琶湖岸に挟まれた水域で（Figs. 1B, 2），水深は約2 mである（川嶋ほか, 1983）。この人工島は鋼矢板工法で造成されたため，中間水路の島

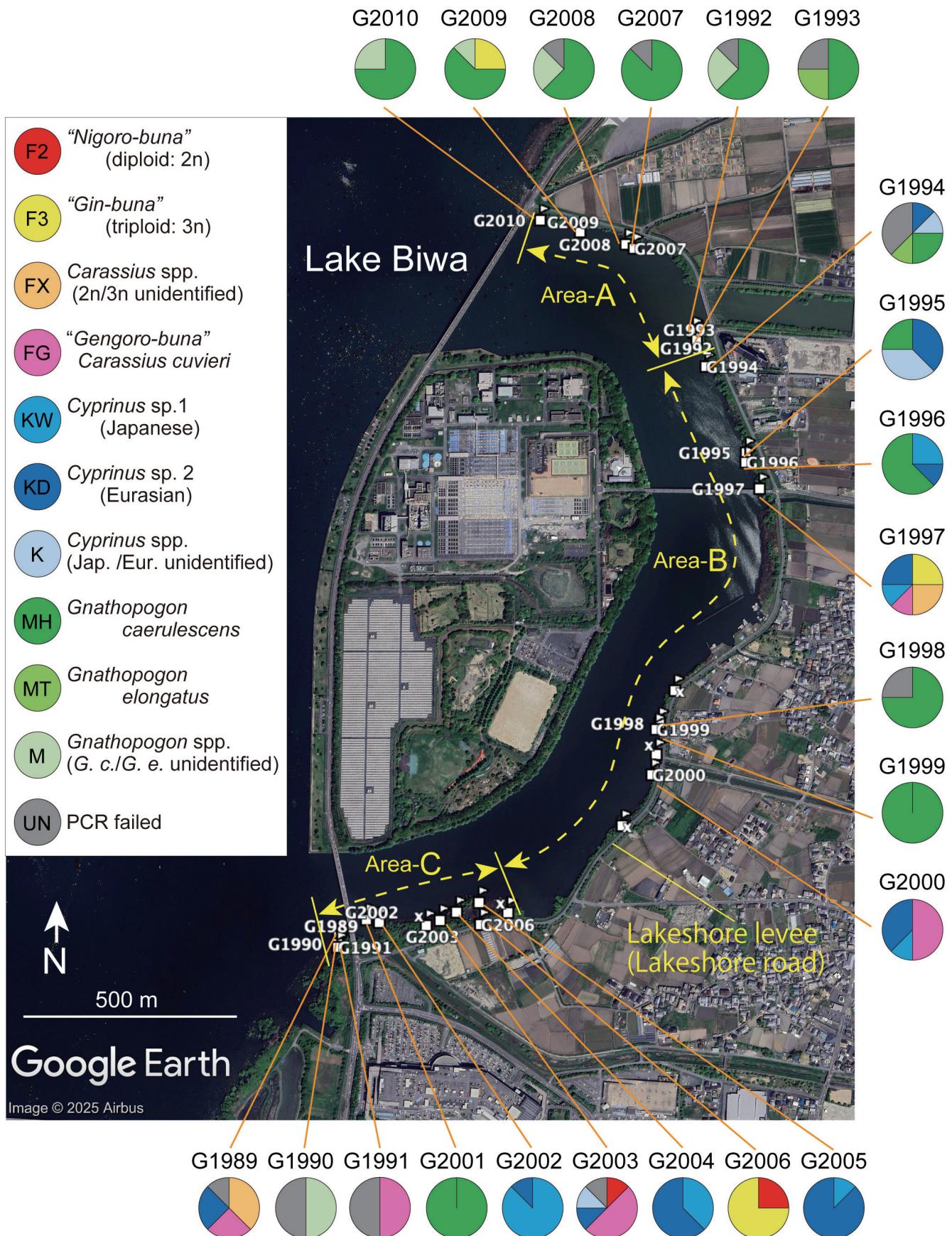


Fig. 2. Species/subspecies composition of the 22 egg populations marked on a Google aerial view (April 28, 2024) of the Intermediate Channel of Yabase Kihan Island. Names of egg populations (Gxxxx) are listed near each pie chart. For the number and species/subspecies identification of eggs analyzed in each egg population, see Table 1. The yellow dashed line with arrows at both ends denotes the three study areas, A, B, and C. Area A is characterized by willow growth along the shoreline with high wave exposure from Lake Biwa; Area B has willows and other trees along the shoreline but experiences relatively calm wave conditions; Area C features a well-developed, deep reed bed and is subject to little wave influence.

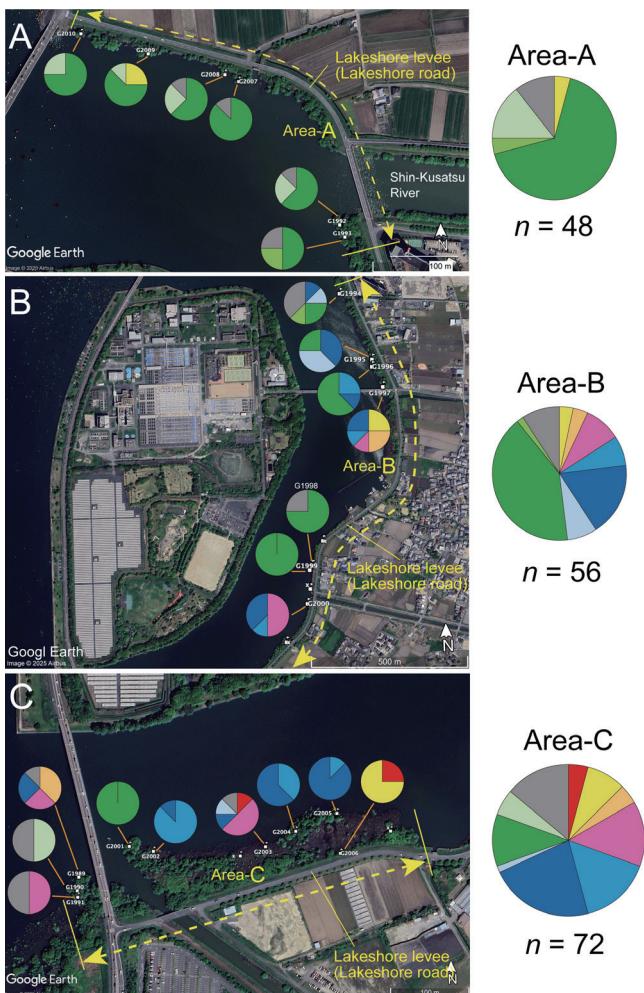


Fig. 3. Close-up views of each area in Fig. 2 and species/subspecies composition of eggs in each area: A) Area A, B) Area B, and C) Area C.

側の湖岸は直立した鋼矢板で囲まれており、産卵場所となる水深の浅い植生湖岸は存在しない。したがって産着卵の分布調査は、元の琵琶湖岸側で行った (Fig. 2)。この湖岸線 (川の河口部も含めて約 2.7 km) は、琵琶湖総合開発により建設された湖岸堤 (湖岸道路: Fig. 1B の橙線) に沿ったものだが、現在の植生環境や琵琶湖からの波浪の侵入程度に基づいて次の 3 つのエリアが区別できる (Figs. 2, 3)。最も北に位置するエリア A (Fig. 3A) の湖岸 (約 0.62 km) は、琵琶湖に対してやや北西へ末広がりに開口した水域の縁取り部分であり、琵琶湖からの波浪がよく進入し、植生には根元が波に洗われる湖畔ヤナギが生育している (Fig. 4A)。エリア B (Fig. 3B) の湖岸 (約 1.66 km) も、大部分の水際にはヤナギやラクウショウ *Taxodium distichum* などの樹木が生育しているが、琵琶湖に対しては帰帆島の真裏にあたるため、エリア A と異なって本湖の波浪の影響をほとんど受けない (Fig. 4B)。エリア C (Fig. 3C) の湖岸 (約 0.42 km) は、他のエリア同様、ヤナギ等の樹木が見られるものの、ヨシ群落が深い奥行 (約 50 m) で発達している (Fig. 4C)。琵琶湖に対して開けた水域ではあるが、エリア A と比べて開口部は狭く、やや南西向きに開いて

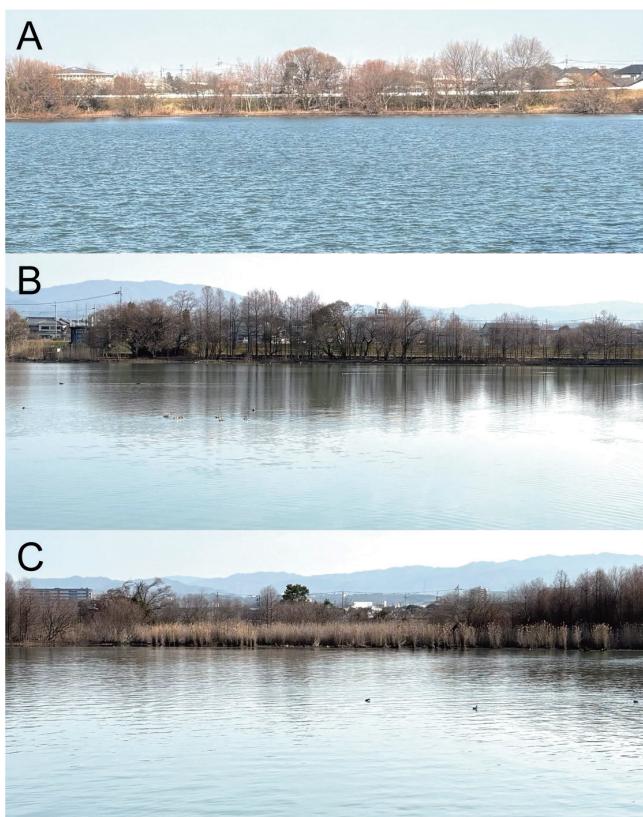


Fig. 4. Lakeshore landscape photographs of each area: A) Area A, B) Area B, C) Area C. Photographs were taken from the opposite shore at Yabase Kihan Island on 16 January 2026.

いて、琵琶湖の波浪はエリア A ほどには入らない。なお、特定外来生物のオオバナミズキンバイ *Ludwigia grandiflora* は、流れが緩やかな富栄養な環境を好むとされているが (Godfrey et al., 1981), エリア B と C では、夏以降にとくによく繁茂が見られる [例えば、田中ほか (2020) の図 2 と 4].

調査日と直近の水位変動と降水量 上記の3つのエリアにおいて、2020年5月4日と5日に産着卵の探索と採集を行った。調査日までの水位と降水量を把握するため、4月14日から5月5日までの期間について、琵琶湖水位の日変動と大津市の測候所（場所はFig. 1B）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。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2020年4月と5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〔水位の表現法としては、鳥居川観測所の零点高（東京湾平均中等潮位からプラス84.371 m）を基準とするB.S.L.（Biwako Surface Level）が用いられている〕。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2020年4月と5月の日ごとの値を検索して使用した。

産着卵の採集 水面近くの植物体に付着している産着卵を目視で探索して徒手で採集した。探索・採集はウェーダー履きの徒歩で行い、卵を発見した場所では GPS 端末

GPSMAP64s (Garmin) で緯度経度の情報（通常条件下で誤差は3 m以内）を記録するとともに、その採集地点から手の届く範囲で8個以上の卵を採集し、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（白くなっている卵は死卵と判断し採集しなかった）。このように1地点から得た一群の卵を「卵群」と呼び、チューブごとにGを冠した固有の番号を割り振った。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31-87号）を取得した。

卵からのDNA抽出 実験室に持ち帰った卵は、その日のうちに99.5%エタノールで固定した後すぐに-30°Cで保管し、後日、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。抽出の対象とした卵は各卵群サンプルからランダムに8個を選んだ。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。

DNA種（亜種）判別 上述のようにして採集した卵の中には、フナ属魚類の3種・亜種のほかに、コイ属の日本在来系統と大陸導入系統、タモロコ属のタモロコ *Gnathopogon elongatus* (Temminck and Schlegel, 1846) とホンモロコ *G. caerulescens* (Sauvage, 1883)、さらにワタカ属のワタカ *Ischikauia steenackeri* (Sauvage, 1883) の卵が含まれている可能性がある (Mabuchi, 2016)。本研究では、多数のこのような卵について効率よく魚種判別するため、ミトコンドリアDNAをターゲットとした塩基サイト特異的プライマーによるPCR種（属）判別（増幅断片の長さの違いで判別）を段階的に用いた。なお、ニゴロブナとギンブナはミトコンドリアDNAでは区別できないため、この2魚種の判別については、Mishina et al. (2014)にしたがいマイクロサテライト多型解析によるゲノム倍数性判定（ニゴロブナは2倍体、ギンブナは3倍体）に基づいて判別した。各ステップのPCR増幅にはLifeECO (BioER) またはThermal Cycler Dice Touch (TaKaRa) を用い、ミトコンドリアDNAの増幅断片長の電気泳動解析は3%アガロースゲル上で100 V、15分の条件で行い、サイズマーカーには100 bp DNA Ladder RTU (GeneDireX) を使用した。また、フナ属魚類のマイクロサテライト多型解析には、ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) を用い、サイズマーカーにはGeneScan 500 LIZ dye Size Standard (Thermo Fisher Scientific) を使用した。

産着卵のエリア別魚種組成 卵群ごと（あるいはエリアごと）の魚種組成とその分布を可視化するため、卵の種（亜種）判別の結果をもとにパイグラフを作成し、地図（衛星画像、2024年4月28日撮影）上にマッピングした。パイグラフの色分けは、同一の調査手法を用いて行われた先行研究との比較を容易にするため、馬渕ほか（2019, 2021,

2024, 2025）に準拠した。緯度経度データに基づくマッピング作業にはGoogle Earth Pro (ver. 7.3.6.9796) (Google, 2024) を用いた。マッピングを行った衛星画像上では、湖岸の環境に基づいて上述の3つの領域（エリアA, B, C）の境界線を設定し、各卵群をエリア別にグループ分けした。

卵群の類似度に基づく解析 魚種組成からみた卵群間の類似関係を可視化するため、統計ソフトR (R Core Team, 2019) を用いて、1) クラスター分析による樹形図作成と、2) 非計量多次元尺度構成法 (NMDS) による二次元集約を行った。両解析に用いた卵群間の距離行列はRのveganパッケージ (Oksanen et al., 2019) の関数vegdistを用いて計算し、魚種組成の類似度指数にはChao指数 (Chao et al., 2005, 2006) を使用した。類似度の計算に当たっては、魚種判別のふるい分けが途中までしか成功しなかった卵が一定量存在したため、魚種カテゴリーの再編を行った。まず、フナ属では、ニゴロブナ (F2:図表中の魚種記号; Fig. 2の凡例を参照) とギンブナ (F3) の判別ができなかった卵 (FX) が相当量あったため、これらを一つの卵カテゴリー (F23) にまとめ、ゲンゴロウブナ (FG) との2カテゴリーに整理した。コイ属の2系統 (KWとKD) は、両者の判別ができなかった卵 (K) があったため、1つのカテゴリー (KWD) にまとめた。タモロコ属の卵のうち種まで判別できたものの大部分はホンモロコ (MH) のものだったが、タモロコ (MT) との判別ができなかった卵 (M) も存在したため、これらを1つのカテゴリー (MHT) にまとめた。属の判別ができなかった卵はカテゴリーから除いたので、卵群の類似度の計算には、ゲンゴロウブナ (FG)、それ以外のフナ (F23)、コイ属 (KWD)、タモロコ属 (MHT) の4カテゴリーの組成に基づいて行った。

クラスター分析 上記で得られた卵群間の距離行列から、Rのclusterパッケージ (Maechler et al., 2019) の関数hclustを用いて、卵群間の類似関係を表す樹形図を作成した。この図に基づいて認識された各卵群グループについて、指標となる魚種カテゴリーをIndVal法 (Dufrene and Legendre, 1997; Baker and King, 2010) で抽出した。この解析はlabdsvパッケージ (Roberts, 2019) の関数indvalを用いて行い、統計的な有意水準は0.05とした。

NMDS法による二次元集約 上記の距離行列に基づき、Rのveganパッケージの関数metaMDSを用いて、各卵群を二次元平面上に配置した。さらに、次元変換における当てはまりの良さを表すstress値 (0-1の範囲の値を取り、小さいほど当てはまりが良い; 金, 2007) を関数stressで計算した。また、関数envfitを用いて、各卵群と各魚種（カテゴリー）との相関を調べ、二次元平面上にベクトルとして射影した（ベクター解析）。ベクトルの方向は各魚種因子の変量の増加速度が最も大きな方向を表し、長さは各卵群の座標との相関の高さを表す。湖岸のエリア間で卵

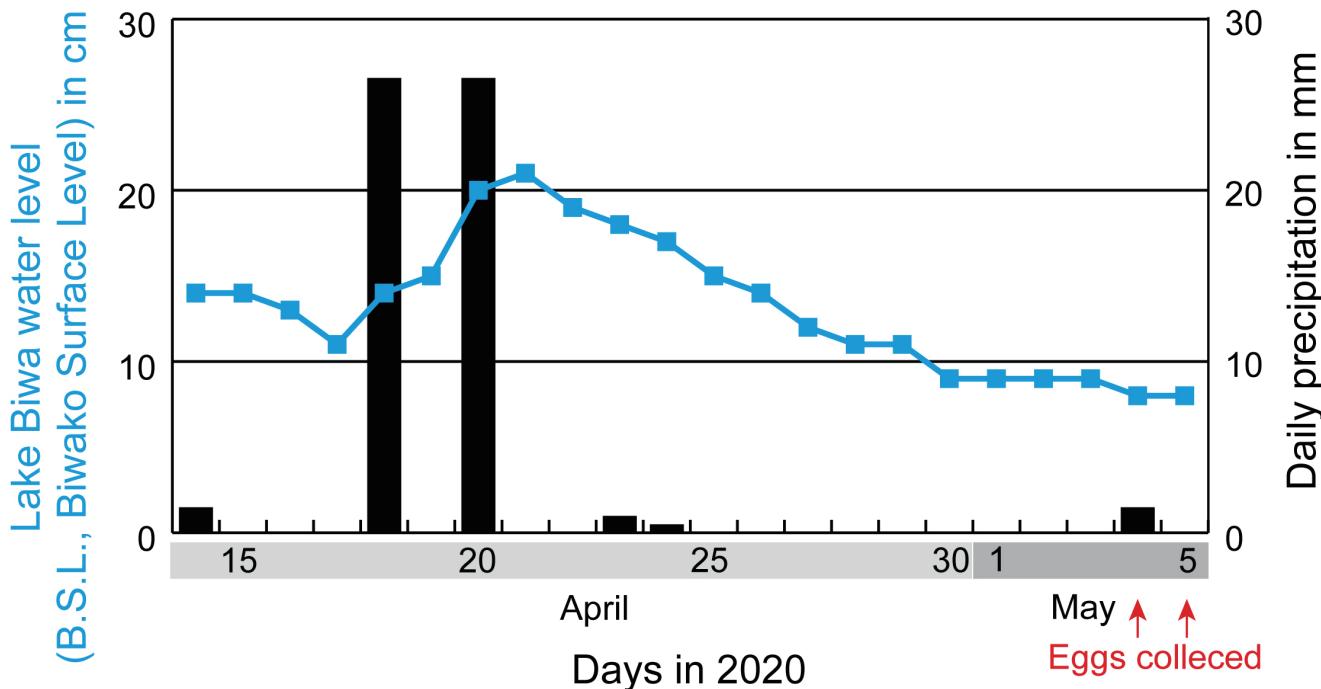


Fig. 5. Daily precipitation in Otsu City and Daily fluctuation of Lake Biwa water level from April 14 to May 5, 2020. The water level for each day is the value observed at 24:00. The Lake Biwa water level was calculated by averaging the values observed at 5 remote points in the lake (Katayama, Hikone, Ohmizo, Katata and Mihogaseki). The Lake Biwa water level data at 24:00 every night was from Water Information System (Ministry of Land, Infrastructure, Transport and Tourism, 2025), and the daily precipitation data at Otsu City was from Japan Meteorological Agency website (Japan Meteorological Agency, 2025).

群の魚種組成が異なるかを検証する統計的な解析は、R の pairwiseAdonis パッケージ (Arbizu, 2020) の関数 pairwise.adonis を用い、pairwisePERMANOVA (PERmutational Multivariate ANalysis Of VAriance) により行った。以上すべての統計解析において有意水準は 0.05 とした。

結果

調査日までの水位・降水量 調査日以前の 20 日間の琵琶湖の水位と日降水量は Fig. 5 の通りで、調査日の 2 週間前まで顕著な降水はなく、この間一貫して水位は低下し続け、B.S.L. で約 20 cm から 10 cm 以下にまで低下した。

卵群の探索・採集地点 27 地点において卵の探索を行い、うち 22 地点で卵群を発見し、1 地点から 1 卵群だけ採集した。各地点の緯度経度や採集日は Table 1 の通り。エリア A では 6 地点を探索し全ての地点で卵群 (G1992, 1993, 2007–10) を、エリア B では 10 地点で探索し 7 地点で卵群 (G1994–2000) を、エリア C では 11 地点で探索し 9 地点で卵群 (G1989–91, 2001–6) を採集した。

産着卵の魚種組成 採集した 22 の卵群に含まれる卵の合計数は 452 個だった (Table 1)。うち 176 個の卵について DNA 解析による種 (亜種) 判別を行ったところ、ニゴロブナ (F2) が 3 個 (1.7%), ギンブナ (F3) が 10 個 (5.7%), 両者のいずれか判別できなかった卵 (FX) が 5 個 (2.8%), ゲンゴロウブナ (FG) が 15 個 (8.5%), コイの日本在来系統 (KW) が 15 個 (8.5%), 大陸導入系統 (KD) が 26

個 (14.8%), 両者のいずれか判別できなかった卵 (K) が 5 個 (2.8%), ホンモロコ (MH) が 63 個 (35.8%), タモロコ (MT) が 3 個 (1.7%), 両者のいずれか判別できなかった卵 (M) が 11 個 (6.3%) と判定され、属の判別もできなかった卵 (UN) が 20 個 (11.4%) だった。

エリア A で採集された卵は 124 個で、うち 48 個を魚種判別した結果、ギンブナが 2 個 (4.2%), ホンモロコが 32 個 (66.7%), タモロコが 2 個 (4.2%), 両者のいずれか不明が 7 個 (14.6%), 属も不明な卵が 5 個 (10.4%) だった。

エリア B で採集された卵は 153 個で、うち 56 個を魚種判別した結果、ギンブナが 2 個 (3.6%), これとニゴロブナのいずれか不明が 2 個 (3.6%), ゲンゴロウブナが 5 個 (8.9%), コイの日本在来系統が 4 個 (7.1%), 大陸導入系統が 10 個 (17.9%), 両者のいずれか不明が 4 個 (7.1%), ホンモロコが 23 個 (41.1%), タモロコが 1 個 (1.8%), 属不明が 5 個 (8.9%) だった。

エリア C で採集された卵は 175 個で、うち 72 個を魚種判別した結果、ニゴロブナが 3 個 (4.2%), ギンブナが 6 個 (8.3%), 両者のいずれか不明が 3 個 (4.2%), ゲンゴロウブナが 10 個 (13.9%), コイの日本在来系統が 11 個 (15.3%), 大陸導入系統が 16 個 (22.2%), 両者のいずれか不明が 1 個 (1.4%), ホンモロコが 8 個 (11.1%), これとタモロコのいずれか不明が 4 個 (5.6%), 属不明が 10 個 (13.9%) だった。

卵群の類似度に基づく解析

魚種組成の類似度に基づく

Table 1. Geographic data and search/collection date for egg search points (coded as “x” when no eggs were found) and collected egg populations (coded as Gxxxx when eggs were collected) with numbers of collected and DNA-analyzed eggs and species/subspecies composition.

Code	Search area	Latitude	Longitude	Date	Number of collected eggs	Species/subspecies composition		Number of DNA-analyzed eggs	F2	F3	FX	FG	KW	KD	K	MH	MT	M	UN
						F2	F3												
G1992	A	35°00'50.832"	135°55'08.396"	4 May 2020	21	8	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	2	1	1
G1993	A	35°00'50.256"	135°55'08.688"	4 May 2020	20	8	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	2	2
G2007	A	35°00'57.650"	135°55'02.723"	5 May 2020	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	1	1
G2008	A	35°00'57.989"	135°55'01.938"	5 May 2020	27	8	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	2	1	1
G2009	A	35°00'59.026"	135°54'57.546"	5 May 2020	19	8	0	2	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0
G2010	A	35°01'00.016"	135°54'53.698"	5 May 2020	22	8	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	2	0	0
G1994	B	35°00'48.125"	135°55'09.541"	4 May 2020	29	8	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0
G1995	B	35°00'41.256"	135°55'13.310"	4 May 2020	14	8	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0
G1996	B	35°00'40.493"	135°55'13.260"	4 May 2020	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
G1997	B	35°00'38.401"	135°55'14.545"	4 May 2020	14	8	0	2	2	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0
G1998	B	35°00'20.282"	135°55'04.861"	4 May 2020	33	8	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	2
x	B	35°00'22.784"	135°55'06.341"	4 May 2020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G1999	B	35°00'19.818"	135°55'04.544"	4 May 2020	31	8	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
x	B	35°00'17.903"	135°55'04.541"	4 May 2020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2000	B	35°00'16.362"	135°55'04.116"	4 May 2020	17	8	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	3	0	0
x	B	35°00'12.506"	135°55'01.308"	5 May 2020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G1989	C	35°00'04.446"	135°54'34.949"	4 May 2020	17	8	0	0	0	0	3	2	0	2	0	0	0	0	1
G1990	C	35°00'03.888"	135°54'34.859"	4 May 2020	22	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4
G1991	C	35°00'03.622"	135°54'34.877"	4 May 2020	16	8	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
G2001	C	35°00'05.670"	135°54'37.516"	5 May 2020	47	8	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
G2002	C	35°00'05.447"	135°54'38.722"	5 May 2020	21	8	0	0	0	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0
x	C	35°00'05.180"	135°54'43.078"	5 May 2020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2003	C	35°00'05.544"	135°54'44.359"	5 May 2020	8	8	1	0	0	0	4	0	1	1	0	0	0	1	0
G2004	C	35°00'06.152"	135°54'45.893"	5 May 2020	17	8	0	0	0	0	0	0	0	3	5	0	0	0	0
G2005	C	35°00'06.858"	135°54'47.977"	5 May 2020	17	8	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	0	0	0
x	C	35°00'06.080"	135°54'50.656"	5 May 2020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2006	C	35°00'05.206"	135°54'48.114"	5 May 2020	10	8	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total					452	176	3	10	5	15	15	26	5	63	3	11	20		

Search area codes correspond to those in Figs. 2, 3, 6 and 7. In the results of DNA analyses, species/subspecies are indicated by codes shown in Fig. 2.

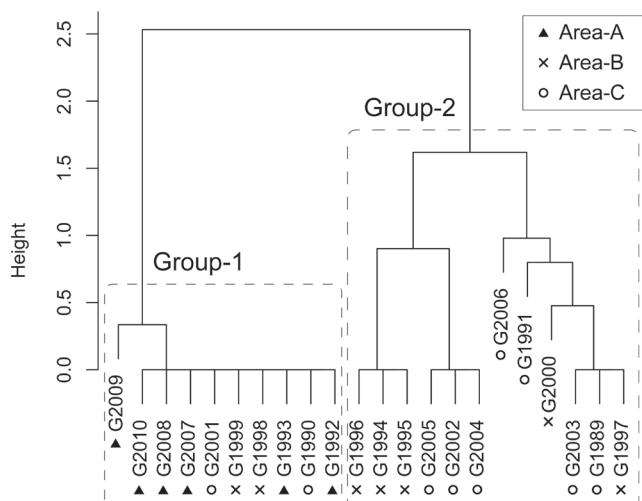


Fig. 6. Dendrogram of 22 egg populations based on the similarity of species composition. The similarity was calculated using the Chao index, based on the following four species categories: Nigoro-buna or Gin-buna (F2+F3+FX in Table 1); Gengoro-buna (FG: *Carassius cuvieri*); *Cyprinus* spp. (KW+KD+K); and *Gnathopogon* spp. (*G. caerulescens* or *G. elongatus*; MH+MT+M). These categories are indicated by F23, FG, KWD and MHT in Fig. 7. The labels under the names of the egg populations (Gxxxx) indicate the collection areas: solid triangles, Area A; crosses, Area B; and open circles, Area C. Groups 1 and 2 were clearly recognized in the dendrogram.

く卵群のクラスター分析では、明瞭な 2 グループが認識された (Fig. 6)。グループ 1 にはエリア A で採集された全ての卵群 (G1992, 1993, 2007–10) とエリア B または C で採集された 4 つの卵群 (それぞれ G1998, 1999 と G1990, 2001) が含まれ、グループ 2 にはエリア B または C で採集された残りの 12 卵群が含まれていた。それぞれのグループに特徴的に出現する魚種を IndVal 法で求めたところ、グループ 1 にはタモロコ属 (MHT) ($IndVal = 0.89, p < 0.05$) が、グループ 2 にはコイ (KWD) ($IndVal = 0.83, p < 0.05$) とゲンゴロウブナ (FG) ($IndVal = 0.41, p < 0.05$) が指標種として抽出された。

これらの 2 グループに属した卵群は NMDS でもそれぞれ近い位置に配置された (Fig. 7). stress 値は 0.01 だった. 卵群の配置と魚種カテゴリーの相関をベクター解析で調べたところ, 有意に相関のある魚種カテゴリーとして, グループ 1 の方向にはタモロコ属 (MHT) が, グループ 2

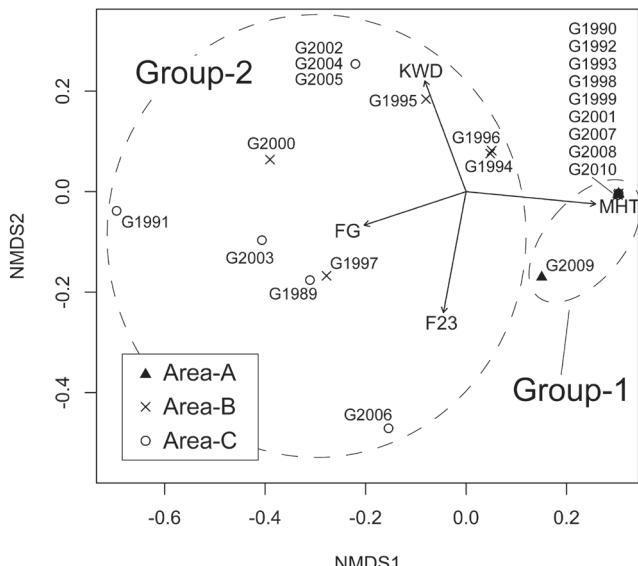


Fig. 7. Ordination plots resulting from non-metric multidimensional scaling (NMDS) of 22 egg populations based on the similarity of species composition. The index and species categories used to calculate similarity were the same as those used in the cluster analysis (see legend to Fig. 6). Each plot is indicated by the collection area markings with the name of the egg population. Species categories [F23 (F2+F3+FX), FG, KWD (KW+KD+K), and MHT(MH+MT+M)] are plotted as centroids with respect to site scores. Vectors indicate directions of increasing species gradient and strength of their correlations with site scores, all the four vectors having significant ($P < 0.05$) relationships with site scores based on random permutation tests (999 iterations).

の方向には主にゲンゴロウブナ (FG) が output された (Fig. 7 中のベクトル). エリア間で卵群の魚種組成が異なるかを pairwisePERMANOVA で解析したところ、エリアの A-C 間と A-B 間でそれぞれ有意な違いが検出された (Table 2).

考 窥

卵群における検出魚種 今回調査を行った湖岸では、ニゴロブナ、ギンブナ、ゲンゴロウブナ、コイ、ホンモロコ、タモロコの卵が検出された。ギンブナとタモロコを除いた4魚種は、細谷（2005）が整理した琵琶湖淡水魚の回遊様式で「琵琶湖・内湖回遊型」（ゲンゴロウブナ、ホンモロコ）と「琵琶湖・内湖・水田型」（ニゴロブナ、コイ）に分類された魚種たちであり、内湖的環境での調査結果と

Table 2. Pairwise permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for the difference in species composition of egg populations among lake shore areas.

pairs	Df	Sums Of Squares	F.Model	R ²	p.value	p.adjusted
Area-C vs Area-A	1	1.581	7.008	0.350	0.006	0.018*
Area-C vs Area-B	1	0.290	0.979	0.065	0.407	1
Area-A vs Area-B	1	0.721	6.113	0.357	0.013	0.039*

P-values on the right are Bonferroni corrected values. * $P<0.05$.

しては、この分類と整合的だった。

タモロコについては、細谷（2005）では「内湖・水田型」に分類されていて一見整合的だが、「繁殖期になると水田に移動する」（水田で産卵する）としているので、この回遊型分類の内容とは一致しない。一方、タモロコ卵は過去に少數ながらも同じ草津市の琵琶湖岸で検出されている（馬渕ほか, 2020, 2023）。草津市の湖岸でタモロコ卵が比較的よく検出される理由の検討は、ホンモロコとの交雑の可能性も含めて今後の興味深い課題である。

ギンブナについては、細谷（2005）で明白な回遊様式のタイプ分けがされていないが、水田で繁殖する魚種として記述しており〔西野（2008）ではタモロコと同じ回遊タイプに分類されている〕、これもタモロコ同様、今回の結果とは整合していない。しかし、ギンブナの卵は、北湖を含むこれまでの湖岸調査でも検出されており（馬渕ほか, 2020, 2021, 2023, 2025）、こちらも水田域以外（湖岸）でも産卵する魚種であると考えてよいだろう。

卵の探索・採取のタイミング 今回検出された魚種の琵琶湖における産卵の盛期は、ニゴロブナが5月、ゲンゴロウブナが5-6月、ホンモロコが4月上旬から6月上旬、タモロコが4月中旬から6月上旬であり（中村, 1969），これらの知見から判断すると、これらの魚種については本研究は例年の平均的な産卵盛期内の調査だったと言える。一方、ギンブナの産卵盛期（地域は限定されていない）は4月上旬、琵琶湖の天然のコイの産卵期は5-7月とされている（中村, 1969），ギンブナについては平均的な産卵盛期の後、コイについてはその初期の調査であったと言える。

また、琵琶湖におけるフナ類やコイの産卵行動は、降雨後に多く、とくにゲンゴロウブナとコイは大雨後の出水後に多いとされているが（中村, 1969），今回調査を行った地域では調査日の14日前（4月20日）まで遡らないと合計日降水量が2mmを上回る日がなかった（Fig. 5）。産卵から孵化までの日数は、ゲンゴロウブナが4-6日〔米田（2024）：水温20°C付近〕、ニゴロブナが3-10日ほど（藤岡, 2024），ギンブナが5日〔中村（1969）：5月〕、コイが4日〔細谷（1989）：水温20°C〕、ホンモロコが約12-15日〔藤岡ほか（2016）の変動水温下の回帰式より5月初めの値〕、タモロコが5-8日（中村, 1969）という知見から判断すると、今回採取した卵のうちフナ類やコイおよびタモロコの卵は、降雨とは関係ないタイミングで産み付けられたと判断できる。したがって、大雨後の数日間に調査した際には、とくにゲンゴロウブナやコイの卵は今回より高頻度で検出される可能性がある。一方、ホンモロコについては孵化までの日数が長いため、14日前の降雨時に産み付けられた卵も含まれていた可能性がある。

卵群魚種組成のエリア別の傾向 卵群ごとの魚種組成

をマッピングしたFigs. 2, 3を見ると、エリアA（Fig. 3A）ではホンモロコ卵が優占する卵群のみが見られたが、対照的に、エリアC（Fig. 3C）ではフナとコイの卵が大部分を占めていた。エリアB（Fig. 3B）では、両隣のエリアAとCで出現した魚種組成の卵群がともに2つずつ出現し（ホンモロコ卵からなるG1998, 1999とフナ・コイ卵からなるG1997, 2000），かつホンモロコ卵とコイ卵からなる卵群（G1994-6）も見られ、全体としてエリアAとCとの中間的な特徴を持っていた。

魚種組成の類似度に関してのクラスター分析（Fig. 6）では、明瞭に異なる2つのグループが認識され、グループ1は主にエリアAの卵群、グループ2は主にエリアCの卵群からなり、エリアBの卵群はグループ1に2つの卵群（G1998, 1999）、グループ2に5つの卵群（G1994-7, 2000）が振り分けられた。IndVal法により抽出した各グループの指標魚種（カテゴリー）はグループ1がタモロコ属（大部分がホンモロコ）、グループ2がコイとゲンゴロウブナであり、この状況は上で記述したパイグラフのマッピング結果（Figs. 2, 3）とよく一致していた。

卵群種組成のNMDS解析（Fig. 7）でもクラスター分析と同様の2つの類似グループが認識され、ベクトル解析の結果、両グループの特徴を決める魚種カテゴリーも同様で、グループ1がタモロコ属（MHT）、グループ2がゲンゴロウブナ（FG）だった。エリア間で卵群の種組成が異なるかを pairwisePERMANOVA で統計的に解析したところ、ホンモロコ卵が優占するエリアAは、フナ・コイ卵が優占するエリアCと、さらにフナ・コイ卵が相当程度出現するエリアBとの間で有意な違いが検出された。

以上の結果をまとめると次のようになる：卵群の種組成にはエリア毎に特徴があり、エリアAではホンモロコの卵が、エリアCではフナ・コイ卵が優占し、エリアBでは中間的な組成（ややエリアC寄り）でこれら魚種の卵が出現した。エリアBとCで多い卵群を特徴付ける魚種はゲンゴロウブナである。

各エリアの卵群魚種組成を決める環境要因 以下では、卵群の種組成の特徴を、各エリアの環境条件と比較して検討する。

エリアAは、琵琶湖からの波浪がよく進入し、植生的には根元が波に洗われる湖畔ヤナギが多く（Fig. 4A），ホンモロコ卵が優占した（Fig. 3A）。これは、ホンモロコは、琵琶湖岸では波に洗われる湖畔ヤナギの根によく産卵する報告（馬渕ほか, 2020, 2023, 2025）と一致している。エリアAは中間水路の一部だが、波浪環境の上では内湖的ではなく、一般的な琵琶湖岸に近い環境だと評価できる。

エリアCは、奥行のあるヨシ帯と比較的波が穏やかであることが特徴で（Fig. 4C），フナ・コイ卵が優占した（Fig. 3C）。ヨシ帯の前面の樹木の根元にコイやホンモロコの卵

(G1990, 2001, 2002, 2004, 2005), 開放水面にゲンゴロウブナ卵 (G1989, 1991, 2003), ヨシ帯奥にニゴロブナ, ギンブナ卵 (G2006) が多く出現したが, 各魚種の卵の出現環境は, 既報の自然ヨシ帯や造成ヨシ帯, および湖畔ヤナギにおける調査例 (馬渕ほか, 2020, 2021, 2023, 2025) とよく一致する. ただし, ゲンゴロウブナ卵は, 既報のような植生帯内部の開放水面ではなく, 普通の湖岸であれば波が打ち寄せる「植生帯の前面」で検出された. 本種は波の静かな開放水面を好むが (馬渕ほか, 2025), エリア C は内湖的環境にあり, 波が静かなため産卵場所となったと考えられる.

エリア B は, 最も波静かなエリアで水際に樹木が多く (Fig. 4B), 卵群の種組成は両隣のエリアの中間的なものだった (Fig. 3B). 水際の樹木にホンモロコやコイの卵が多いのは, 自然ヨシ帯における既報の知見 (馬渕ほか, 2025) と一致する. 奥行のあるヨシ帯の発達はほとんどないので, とくにヨシ帯の奥を好むニゴロブナの卵 (馬渕ほか, 2021, 2025) は検出されなかつたが, 水路や小河川の河口近くの小規模ヨシ群落からゲンゴロウブナの卵 (G1997, 2000) が検出された. 内湖的に波の静かな抽水植物帯が, 本種の産卵場所として選ばれたと考えられる.

中間水路の今後の整備に向けて 滋賀県は令和 6 年の河川整備計画 (滋賀県, 2024) で, 帰帆島側の矢板護岸について「ヨシ原を再生し (中略) 魚や鳥等多様な生物の生息・生育空間として, 生態系の保全や水質の保全を図ります」と明記している. 令和 8 年 1 月時点で再生は未実施だが, 本研究は, ヨシ原再生を通じて多様な魚種の産卵場所を確保する際には, 中間水路のどの位置にどの植生を整備すべきかについて実証データに基づく指針を示す.

基本方針として, 中間水路は本湖からアクセスしやすい波の静かな内湖的環境として貴重であり (多くの内湖では琵琶湖との接続水路に水門がある), その特徴を生かした整備が望ましい. エリア B・C の対岸にヨシ帯を造成すれば, 前面の開放水面がゲンゴロウブナの良好な産卵場所となり, ヨシ帯内部や奥部はニゴロブナやギンブナの産卵場所になると期待される. 一方, エリア A の対岸は波が強いため, 湖畔ヤナギ帯を造成すればホンモロコの良好な産卵になると期待される. ただし, エリア A の対岸は新草津川の河口と対面している点で管理上の注意を要する. 新草津川 (草津川放水路) は, 典型的な天井川として有名な草津川の流れを 2002 年に流路変更したものであることから (滋賀県, 2024), その堆積作用により造成地が急速に拡大する恐れがある.

滋賀県の「内湖再生全体ビジョン」(滋賀県, 2013) では, 人造内湖については, 「南湖における在来魚の産卵, 成育の場としての価値を高める」とし, ヨシの植栽などを対策として掲げている. 中間水路は内湖として扱われていない

ものの, 本研究の結果から, 少なくとも産卵場所としては内湖に相当すると評価できる (生育場所としては別の検証が必要). エリア B・C の対岸 (約 1.5 km) に奥行 30 m のヨシ帯を整備すれば, 約 4.5 ha の内湖的ヨシ帯が創出されるが, その面積は南湖周辺の内湖 (人造を含む) で最も奥行の深いヨシ帯を持つ木の浜内湖 (Fig. 1B) (美濃部・桑村, 2001) のヨシ面積 3.8 ha (滋賀県, 2013) より広く, 南湖の産卵場として大きく貢献すると期待される.

謝 辞

滋賀県琵琶湖環境科学センターにはシーケンサーを使用させていただいた. 本研究の一部は, 滋賀県委託研究費「湖沼の生態系の評価と管理・再生に関する調査研究 (OS2020RR2)」および「在来魚の生息状況に関する調査研究業務 (OS2021RR2, OS2022RR2, OS2023RR2, OS2024RR2, OS2025RR2)」の援助を受けた.

引用文献

- Arbitzu, P. M. 2020. pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using Adonis. R package version 0.4. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- Baker, M. E. and R. S. King. 2010. A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 25–37.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell and T. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8: 148–159.
- Chao, A., T. J. Shen and W. H. Hwang. 2006. Application of Laplace's boundary-mode approximations to estimate species and shared species richness. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 48: 117–128.
- Dufrene, M. and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345–366.
- 藤岡康弘. 2013. 琵琶湖固有 (亜) 種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題. *魚類学雑誌*, 60: 57–63.
- 藤岡康弘. 2017. 魚類と湖岸環境の保全, pp. 151–173. 西野麻知子・秋山道雄・中島拓男 (編) 琵琶湖岸からのメッセージ 保全・再生のための視点. サンライズ出版, 彦根.
- 藤岡康弘. 2024. ニゴロブナ, pp. 42–43. 藤岡康弘・川瀬成吾・田畠諒一 (編) 琵琶湖の魚類図鑑. サンライズ出版, 彦根.
- 藤岡康弘・岡本晴夫・石崎大介. 2016. 一定水温および変動水温下におけるホンモロコ卵の孵化時間. *水産増殖*, 64: 97–102.
- Godfrey, R. K. and J. W. Wooten. 1981. Aquatic and wetland plants of southeastern United States: Dicotyledons. University of Georgia Press, Athens, Georgia. 944 pp.
- Google. 2024. Google Earth Pro ver. 7.3.6.9796. [URL](#) (20 Jan. 2026)
- 細谷和海. 1989. コイ, pp. 334–338. 川那部浩哉・水野信彦 (編・監修) 山溪カラーネ鑑 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 細谷和海. 2005. 琵琶湖の淡水魚の生活型と利用場所, pp. 118–125. 西野麻知子・浜端悦治 (編) 内湖からのメッセージ—琵琶湖周辺の湿地再生と生物多様性保全. サンライズ出版, 彦根.
- 環境省. 2020. 環境省レッドリスト 2020. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- 川嶋宗繼・原 博一・杉田陸海・板坂 修・堀 太郎. 1983. 琵琶湖における水質変動 II, 南湖表層水における COD, SS, リン, 窒素およびクロロフィル a の季節変化. 滋賀大学教育学部紀要自然科学, 33: 103–109.
- 金 明哲. 2007. R によるデータサイエンス—データ解析の基礎から最新手法まで. 森北出版, 東京. 307 pp.

- 気象庁. 2025. 気象庁ホームページ 2025年12月31日. [URL](#) (31 Dec. 2025)
- 国土交通省. 2025. 水文水質データベース 2025年12月31日. [URL](#) (31 Dec. 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.
- 馬渕浩司・松崎慎一郎. 2017. 日本の自然水域のコイ：在来コイの現状と導入コイの脅威. *魚類学雑誌*, 64: 213–218.
- 馬渕浩司・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).
- 馬渕浩司・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).
- 馬渕浩司・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.
- 馬渕浩司・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年の歴史的変遷. *魚類学雑誌*, doi: 10.11369/jji.21-044 (Sep. 2022), 70: 1–20 (Apr. 2023).
- 馬渕浩司・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.
- 馬渕浩司・西田一也・吉田 誠. 2025. 琵琶湖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.
- Mabuchi, K., H. Senou and M. Nishida. 2008. Mitochondrial DNA analysis reveals cryptic large-scale invasion of nonnative genotypes of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan. *Molecular Ecology*, 17: 796–809.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert and K. Hornik. 2019. cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.1.0. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- 美濃部博・桑村邦彦. 2001. 琵琶湖周辺の内湖における魚類相の変化と生息環境分析—在来魚の繁殖・生息の場としての生態的機能の復元に向けて—. *応用生態工学*, 4: 27–38.
- Mishina, T., M. Takada, H. Takeshima, M. Nakano, R. Tabata, M. Nishida and K. Watanabe. 2014. Molecular identification of species and ploidy of *Carassius* fishes in Lake Biwa, using mtDNA and microsatellite multiplex PCRs. *Ichthyological Research*, doi: 10.1007/s10228-014-0388-9 (Jan. 2014), 61: 169–175 (Apr. 2014).
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京. 455 pp.
- 中山広樹・西方敬人. 1995. 細胞工学別冊 目で見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.
- 西野麻知子. 2005. 内湖の変遷, pp. 41–49. 西野麻知子・浜端悦治(編) 内湖からのメッセージ—琵琶湖周辺湿地の生物多様性保全—. サンライズ出版, 彦根.
- 西野麻知子. 2008. 内湖の生物多様性保全・修復に向けて. 滋賀大学環境総合研究センター研究年報, 5: 13–30.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, E. Szoecs and H. Wagner. 2019. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. [URL](#) (6 Jan 2026)
- Roberts, D. W. 2019. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 2.0-1. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- 滋賀県. 2013. 内湖再生全体ビジョニー価値の再発見から始まる内湖機能の再生—. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- 滋賀県. 2024. 淀川水系 甲賀・湖南圏域河川整備計画（変更）. [URL](#) (6 Jan. 2026)
- 田中周平・大島靖弘・長谷川達朗・高見 航・Zhang Hongwei・渡部優希・田淵智弥・西川博章・藤井滋穂. 2020. 特定外来生物オオバナミズキンバイ *Ludwigia grandiflora* の茎断片からの再生に及ぼす影響要因の検討. 土木学会論文集G（環境）, 76: III_349–III_354.
- 米田一紀. 2024. ゲンゴロウブナ, pp. 40–41. 藤岡康弘・川瀬成吾・田畠諒一（編）琵琶湖の魚類図鑑. サンライズ出版, 彦根.