

2. 政策課題研究 1

琵琶湖流域管理システムに関する政策課題研究（その2）

-水位操作がコイ科魚類の産卵に与える影響のモデル解析と対策効果予測-

佐藤祐一・西野麻知子

要約

琵琶湖のコイ科魚類の産卵環境に配慮した水位操作のあり方を検討することを目的として、琵琶湖の水位や降雨量などの環境条件からコイ・フナ類の産卵数を定量的に予測するモデルを構築した。このモデルを用いて琵琶湖沿岸帯の3地点（延勝寺、針江、新浜）における2004年から2008年の産着卵数の計算を行ったところ、各地点で観測された年間の産着卵数の変動や、年ごとの産着卵数の違いをよく再現できた。また水位操作の変更などの対策がコイ・フナ類の産卵に与える影響を予測したところ、6～7月に水位を高く維持する操作を実施し、長期的なスパンで産卵適正水温の高い系群の復活を図ることが重要であると考えられた。

1. はじめに

本研究は、政策課題研究1「琵琶湖流域管理システムに関する政策課題研究」の一環として、琵琶湖の水位操作がコイ科魚類の産卵に与える影響を解析できるモデルを構築し、対策効果の予測を行うことで、モデルを活用した政策提言という流域管理システムのプロセスにつなげることを目的として実施されたものである（佐藤ら、2010）。

琵琶湖とその流域河川には、一生を淡水域で生活する純淡水魚が約60種生息しており、これは日本列島に生息する純淡水魚の3分の2にあたる（西野・浜端、2005）。そのうち固有種は15種で（琵琶湖ハンドブック編集委員会、2007）、国内でこれほど多くの固有種が生息している水域はない。琵琶湖の歴史が古く長期間安定して存続してきたことなどが、このように多様な生物種を育ててきたと考えられている。

しかし近年、琵琶湖を取り巻く様々な環境の変化により、在来魚介類の生存が脅かされている。2000年に発行された「滋賀県で大切にすべき野生生物」では、滋賀県の絶滅危惧種、絶滅危機増大種、希少種に指定された魚類は合計26種だったが、2005年版では33種が指定され、わずか5年で7種も増えた（滋賀県生きもの総合調査委員会、2006）。また琵琶湖漁業の主な漁獲対象となっているコイ科魚類では、その漁獲量が著しく減少している。例えば固有種のニゴロブナは、1980年代後半には年間100t以上が漁獲されていたが、1990年頃から急激に減少し2006年には33tだった。西野・浜端（2004）は、琵琶湖の水辺に生息する動植物が減少した理由として、多くの動植物の生息環境である水陸移行帯が破壊されたこと、琵琶湖水位の季節的変

動パターンが変化したこと、侵略的外来種の人為的導入と増加など6つの要因をあげている。

このうち水位の変化については、1992年に瀬田川洗堰操作規則が制定されたことによって、琵琶湖水位の季節的変動パターンが変化し、5月中旬から6月中旬までの1ヶ月間で0.5mも水位が下げられるようになり、梅雨期の6～7月に水位が上昇しなくなっている（淀川水系流域委員会、2007）（図1）。この時期は琵琶湖ではコイやフナ類、モロコ類の産卵期にあたり、水位操作がこれらの産卵や産着卵の干出、仔稚魚の生残に影響を与えている可能性がある（山本、2002；国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所、2005）。

そのため国土交通省琵琶湖河川事務所（以下、琵琶湖河川事務所と記す）では、2003年より琵琶湖の生態系に配

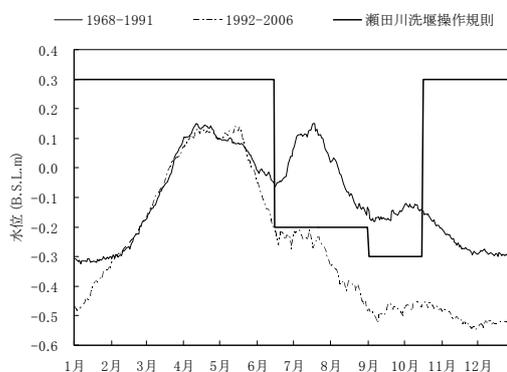


図1 1992年瀬田川洗堰操作規則制定前後の鳥居川観測所（瀬田川に設置）の水位の変化（琵琶湖河川事務所データより作成）

慮した水位操作の試行を行うとともに、その効果を検証するため、魚類の産着卵数、仔稚魚数などの調査を行っている。しかし、現行の操作規則の範囲内での試行であるため、6月15日以降の水位は依然として低い状態が続いている。また、魚類の産卵には水位だけでなく、水温や降雨量など様々な要因が絡んでいると考えられるが、魚類の産卵と水位等の環境条件との関係には不明確な点が多い。洪水被害を防ぎつつ、生態系に配慮した水位操作を行うには、調査結果を科学的に解析し、客観的に評価する必要がある。

本研究では、琵琶湖の水位や降雨量などの環境条件からコイ・フナ類の産着卵数を定量的に予測するモデルを構築することを目的とする。またそのモデルを用いて、水位操作の変更などの対策がコイ・フナ類の産卵に与える影響を予測し、今後の対策の方向性について検討する。

本研究で対象とするコイ・フナ類には、コイ *Cyprinus carpio*、ギンブナ *C. auratus langsdorfii*、固有種のニゴロブナ *Carassius a. grandoculis* やゲンゴロウブナ *C. cuvieri* が含まれている。いずれも粘着沈性卵を産むことが知られている(中村、1969)が、これら魚種の卵は酷似しており、卵の状態から形態から魚種を識別することは極めて困難であることから、以下ではこれらを合わせた解析を行うものとする。

2. モデル化の方法と対策シナリオ

2.1 産着卵数の調査

琵琶湖河川事務所では、2003年よりコイ科魚類の産着卵数、仔稚魚数などの調査を実施している。その中でも、①同じ地点・範囲・方法による調査が複数年実施されている
②1週間に複数回の詳細な調査が実施されている
という特徴を有する延勝寺、針江(以上、琵琶湖北湖に位置)、新浜(南湖に位置)の3地点(図2)についてモデル解析を行った。以下では、それらの調査のうち、本研究で対象としている産着卵数の調査の概要について述べる。調査は2004~2008年(新浜のみ2006~2008年)の3~8月にかけて、概ね3日に1回の頻度で実施された。2004

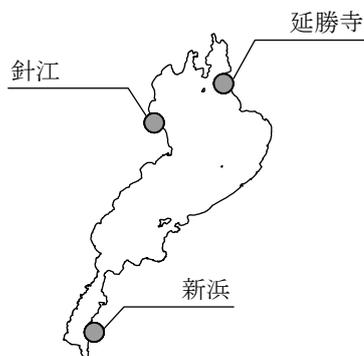


図2 琵琶湖沿岸帯の観測地点

年5月における延勝寺と針江の調査では、より詳細に産卵状況を把握するために毎日の調査が実施されている。

調査の方法は以下の通りである(国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所、2004に一部加筆)。

- ①ヨシ帯奥部~外部(ヒシ帯も含む、ヨシ帯縁部から外側10mの範囲)をほぼくまなく探索できる調査ルートを設定する。
- ②ルート上を必要に応じてシュノーケリングしながら探索(濁りのある場合は基質を拾い上げながら探索)する。
- ③産着卵を確認した場合にはルートにこだわらずその周辺をたどり、産着範囲を確定し図面上に記録する。
- ④産着範囲(1粒~最大1,000㎡以上)ごとに、水深、深度(水面から産着範囲までの鉛直距離)、基質の種類と状態等を記録し、平均的な産着密度の場所(広い場合には複数箇所)の一定面積(20×20cmのコドラートを使用)の産着卵をタイプ(魚種)別に計数する。

なお現地で観測できるのは、観測当日に魚卵がいくつ観測されたかという「産着卵数」で、当日に産卵された魚卵の数、すなわち「産卵数」とは異なる。産着卵数には産卵後数日経過している魚卵が含まれるほか、産卵された魚卵が干出したり、魚類等によって捕食されたり、その他何らかの理由で死亡したりすることで日を追うごとに減少するためである。つまり、ある調査日に観測された産着卵数は、その日までに産卵された魚卵がそれら様々な過程を経て残存している数であると解釈される。

産着卵数のほか、現地の水の状況を把握するために、調査地点のヨシ帯の奥部、内部、縁部、外部について、水温、EC、濁度、pH、DO、クロロフィルaの連続観測が行われている。これらのデータは年度や期間、場所により存在状況が異なるが、次に述べるように、モデル解析ではこのうち縁部の水温のデータのみを活用する。データの欠測期間については、適宜適切と考えられる相関・補間を用いて推定する。

2.2 モデル化の方法

2.2.1 モデル化の考え方と基礎式

水位等の環境条件と産着卵数の関係については、これまで重回帰分析を用いた解析が行われている(国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所、2008)。観測されたコイ・フナ類の産着卵数を目的変数、そのときの水位、水温、降雨量、濁度、それらの変化等の環境条件を説明変数として検討が行われたが、多重共線性の問題や、重相関係数の値が高くないなど、あまりよい結果は得られていない。この理由として、

- ①回帰式では、水位や降雨量、水温などの環境条件に比例して産卵数が変化するという前提が置かれるが、そ

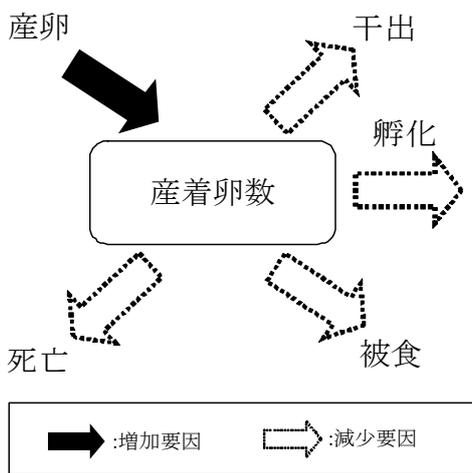


図3 ヨシ帯における産着卵数の収支

れら環境条件は、例えば閾値のような形で非線形的に影響している可能性がある。

②産卵数ではなく産着卵数を目的変数としているため、環境条件との関連の解釈が困難。

などが考えられるが、いずれにしてもコイ・フナ類の産卵や産着卵の減少に関する生物学的要因を考慮したモデル化の必要性が示唆される。

そこで本研究では、以下の考え方を基本としてモデル化を行う。

- ①「産卵数」と「産着卵数」を明確に区別し、産着卵数を、産卵や干出、死亡などのプロセスを経た魚卵のストックとしてモデルで表現する。
- ②産卵数の予測式を、生物学的要因を考慮した非線形モデルにする。
- ③魚卵の干出、捕食、死亡、孵化といった機構についても、環境条件との関連を明示的に考慮したモデルにする。

モデルの基礎式である産着卵数の収支の概念を示したのが図3である。産着卵数は、産卵によって増加し、魚卵の干出、被食、死亡、孵化によって減少する。これを式で表すと、以下ようになる。

$$\frac{dEGG_{a,t}}{dt} = PRO_{a,t} - DRY_{a,t} - PRE_{a,t} - MOR_{a,t} - JUV_t$$

ここで、

$EGG_{a,t}$: 産着卵数

$PRO_{a,t}$: 産卵数

$DRY_{a,t}$: 干出卵数

$PRE_{a,t}$: 被食卵数

$MOR_{a,t}$: 死亡卵数

JUV_t : t 日目に孵化する仔稚魚数

a : 地域 (針江、延勝寺、新浜)

t : 計算開始からの日数

2.2.2 産卵モデル

琵琶湖のコイ・フナ類は、一般に3~7月にかけて、降雨で増水したときに、水草や浮遊物に産卵すると言われている(友田、1978;宮地ら、1996;川那部・水野、2001)。降雨によって産卵が促される要因としては、

①降雨そのもの(例えば湖面を叩く雨音)

②降雨による水位上昇

③降雨に伴う何らかの水質変化

が考えられるが、産着卵数の増加と環境条件(水位、降雨量、風速、気温、水温、Ec、濁度の産卵から最大5日前までの変化量もしくは日値)の単相関を取った結果、統計的に有意な相関が得られたのは降雨量と水位変化だった(国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所、2006b)。そのため、本研究ではこれら2つを考慮したモデル化を行う。

水位の高さに関しても、産着卵数との比較的明瞭な関係が読み取れる。図4に各観測地点における産着卵数と水位の高さの関係を示す。水位が高いほど多くの産着卵数が観測される傾向にあり、また水位の高さがある閾値(いずれの地域においてもB.S.L. ±0m前後)を超えないとほとんど産着卵がみられない。この理由として、水位上昇による産卵場(冠水したヨシ帯など)の増大などが考えられる。

一方水位が非常に高い(B.S.L.+0.4m以上)にもかかわらず産着卵の見られないケースを調べると、4月でも例年より水温の低い時期にあったか、あるいは7月末以降の産

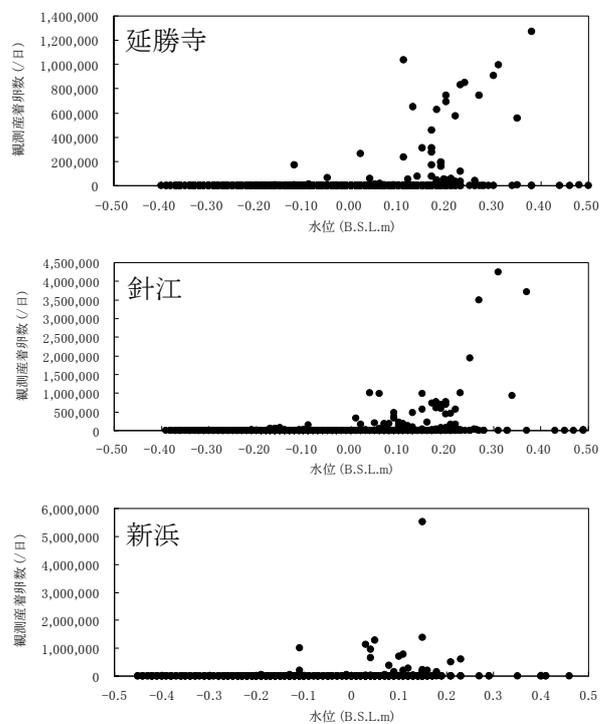


図4 産着卵数と水位の関係(琵琶湖河川事務所データより作成)

卵がほとんど生じない時期であった。そのため、水温も産卵環境に影響を与えていると考えられる。

これらのことを考慮して、本研究では「琵琶湖のコイ・フナ類は、水温が適正な時期に、降雨（あるいはそれによる水位上昇）をトリガーとして、水位の高さがある一定以上になったときにその産卵場のポテンシャルに応じて産卵する」と考える。この産卵メカニズムを次のように定式化する。

$$PRO_{a,t} = \alpha_a \prod_{i=1}^4 \{PI_a^{x_i}(x_{i,t})\}^{\beta_{x_i}}$$

$$= \alpha_a \cdot \{PI_a^{WTMP}(WTMP_t)\}^{\beta_{WTMP}} \cdot \{PI_a^{WR}(WR_{t-d_w})\}^{\beta_{WR}}$$

$$\cdot \{PI_a^{RAIN}(RAIN_{t-d_r})\}^{\beta_{RAIN}} \cdot \{PI_a^{WL}(WL_t)\}^{\beta_{WL}}$$

ここで、

α_a : 産卵係数（親魚やエリアの産卵ポテンシャル）

x_i : 環境条件（ $WTMP, WR, RAIN, WL$ ）

$PI_a^{x_i}$: Preference Index（選好係数：環境条件 x_i に対する選好の度合い、0~1の値をとる）

β_{x_i} : 環境条件 x_i に対する重み

$WTMP_t$: 水温

WR_{t-d_w} : 水位差（= $WL_{t-d_w} - WL_{t-d_w-1}$ ； d_w 日目の水位差を参照する）

$RAIN_{t-d_r}$: 降雨量（ d_r 日目の降雨量を参照する）

WL_t : 水位

すなわち、産卵の要因となる「水温」「水位差」「降雨量」「水位の高さ」という4つの環境条件について、産卵にとっての好ましさを0~1の選好係数で表現し、それぞれに重みを付けた積の形で産卵数を算出する。

産卵数を環境条件に対応した選好係数の積で表現した理由は以下のとおりである。すなわち、水温、水位差、降雨量、水位といった環境条件のいずれか一つでも条件が整わなければ産卵が生じないと考えられ（例えば水温の高い

8月には、その他の環境条件が整ってもほとんど産卵しない）、上記式により選好係数の値が一つでも0となれば産卵が生じない機構を表現できるためである。

選好係数の式形は以下のように設定する（図5）。

・水温：コイ・フナ類の産卵適正水温を表現するため、ある一定水温内で選好が上昇すると考える。なお水温としては、コイ・フナ類が通常はヨシ帯縁辺部から沖帯に生息し、産卵期にヨシ帯内部から奥部へ進入してくることから、ヨシ帯縁辺部で観測された水温を参照するものとする。

$$PI_a^{WTMP}(WTMP_t) = \begin{cases} 0 & (WTMP_t \leq t_1, t_4 < WTMP_t) \\ (WTMP_t - t_1)/(t_2 - t_1) & (t_1 < WTMP_t \leq t_2) \\ 1 & (t_2 < WTMP_t \leq t_3) \\ -(WTMP_t - t_4)/(t_4 - t_3) & (t_3 < WTMP_t \leq t_4) \end{cases}$$

ここで、

t_1, t_2, t_3, t_4 : 水温に関するパラメータ

・水位差・降雨量：産卵トリガーとなる閾値を設定し、一定値以上で選好が上昇すると考える。

$$PI_a^{WR}(WR_{t-d_w}) = \begin{cases} 0 & (WR_{t-d_w} \leq w_1) \\ (WR_{t-d_w} - w_1)/(w_2 - w_1) & (w_1 < WR_{t-d_w} \leq w_2) \\ 1 & (w_2 < WR_{t-d_w}) \end{cases}$$

$$PI_a^{RAIN}(RAIN_{t-d_r}) = \begin{cases} 0 & (RAIN_{t-d_r} \leq r_1) \\ (RAIN_{t-d_r} - r_1)/(r_2 - r_1) & (r_1 < RAIN_{t-d_r} \leq r_2) \\ 1 & (r_2 < RAIN_{t-d_r}) \end{cases}$$

ここで、

w_1, w_2 : 水位差に関するパラメータ

r_1, r_2 : 降雨量に関するパラメータ

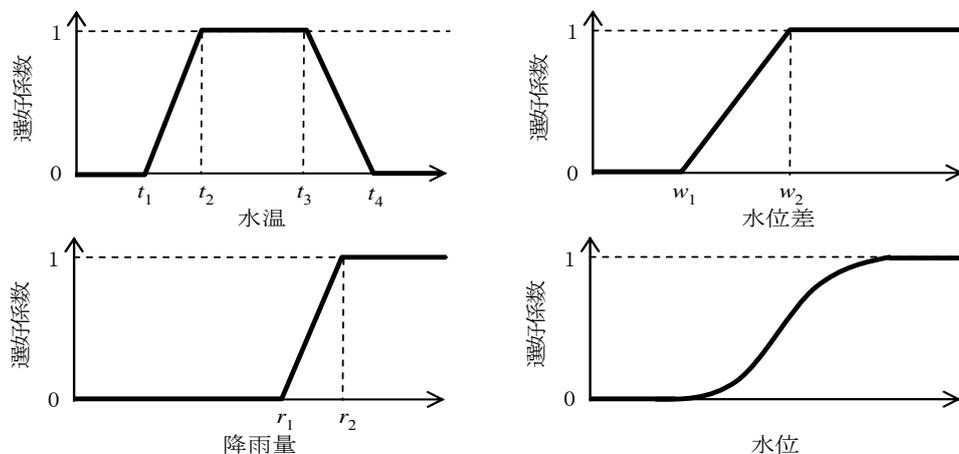


図5 各要因に関する選好係数

・水位：次式のロジスティック曲線により、水位に応じたヨシ帯面積など産卵場のポテンシャルの連続的な変化を表現する。

$$PI_a^{wl}(WL_t) = \frac{1}{1 + \exp(-l_1 \cdot (WL_t + l_2))}$$

ここで、

l_1, l_2 : 水位に関するパラメータ

2.2.3 干出モデル

産着卵は、孵化までの間に水位が低下すると干出することが観測されており、水位操作にあたっての大きな課題となっている。本研究では、水位の低下に応じた魚卵の干出量について、次のように定式化する。

$$DRY_{a,t} = EGG_{a,t} \times DRYR_a(WLD_t)$$

ここで、

WLD_t : 水位低下量

$$= \begin{cases} WL_{t-1} - WL_t & (WL_{t-1} > WL_t \text{ のとき}) \\ 0 & (WL_{t-1} \leq WL_t \text{ のとき}) \end{cases}$$

$DRYR_a(WLD_t)$: 水位低下量が WLD_t のときの干出率

水位低下量に応じた魚卵の干出率については、各地点で過去に観測された全産着卵に関する水深等のデータから、水位低下量と干出率の平均的な関係を求め、算出する。

2.2.4 被食・死亡・孵化モデル

被食、死亡による産着卵数の減少については、産着卵数に比例すると仮定して以下のように定式化する。

$$PRE_{a,t} = EGG_{a,t} \times PRER_a$$

$$MOR_{a,t} = EGG_{a,t} \times MORR_a$$

ここで、

$PRER_a$: 被食係数

$MORR_a$: 死亡係数

なお式形が同じであるため、被食と死亡に関するパラメータは統合することも可能であるが、琵琶湖北湖（延勝寺、針江）と南湖（新浜）では後者の方が産着卵の捕食者であるブルーギルなどの外来魚の資源量が卓越し、その寄与を明確にするために分離する。

産卵された魚卵は、水温に応じて数日後に孵化する。フナ類の魚卵は一般に積算 100°C で孵化すると言われており、フナ類産卵期間中の水温（機器実測値）の平均が 20.7°C であったこと、また木村（1976）のニゴロブナ孵化日数に関するデータおよび調査による孵化日数情報（2004年の針江産着卵を室内孵化させたもの）をあわせた孵化日数と水温の関係（孵化日数 = 274.9 / 水温 - 7.9）（国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所、2006a）より、本

研究では孵化日数を 5 日間とした。これより、孵化する仔稚魚数について以下のように定式化する。

$$JUV_t = EGG_{a,t}^5$$

ここで、

JUV_t : t 日に孵化する仔稚魚数

$EGG_{a,t}^5$: 産卵から 5 日目の産着卵数

2.2.5 パラメータ最適化の方法

以上で説明したモデルには複数の未知パラメータが含まれるが、産着卵数の観測値と計算値が近づくよう、産卵数 $PRO_{a,t}$ を求めるモデルについては勾配法によりパラメータの最適化を行う。勾配法とは制約条件のない非線形最適化の一手法であり、最大値を求める勾配法は山登り法、最小値を求める勾配法は最急降下法と呼ばれる（金谷、2007）。ここで最急降下法を例にとると、これは探索方向として探索点における勾配の負の方向を用いる方法である。すなわち、試行点 x^k からの探索方向として、

$$d^k = \left(-\frac{\partial f}{\partial x_1}(x^k), -\frac{\partial f}{\partial x_2}(x^k), \dots, -\frac{\partial f}{\partial x_n}(x^k) \right)^T$$

を用いる。 x^k の近傍においては、勾配方向は最も傾斜の急な方向であるから、局所的にはこの方向は目的関数を最小化するうえで最も良い方向である。最急降下法のアルゴリズムは次のとおりである（飯田、1995）。

ステップ 0 初期点 x^0 を決める。 $k=0$ とする。

ステップ 1 $\nabla f(x^k) = 0$ ならストップ。

ステップ 2 $d^k = \nabla f(x^k)$ とする。

ステップ 3 $f(x^k + \alpha d^k)$ が最小となる α の値 α^* を求める。

ステップ 4 $x^{k+1} = x^k + \alpha^* d^k$ とする。 $k=k+1$ とし、ステップ 1 に戻る。

本研究における最適化の基準としては、

① 観測値と計算値の平方根平均二乗誤差（Root Mean Square Error: RMSE）の最小化

② 観測値と計算値の相関係数の最大化

の 2 種類について検討し、相関係数を最大化した後、RMSE が最小となるようにパラメータを設定することとした。なおここで、RMSE は以下の式で求められる。

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (e_o - e_c)^2}$$

ここで、

N : 観測データ数

e_o : 産着卵数（観測値）

e_c : 産着卵数（計算値）

また収束判定としては、

$$f(\mathbf{x}^k + \alpha^* \mathbf{d}^k) - f(\mathbf{x}^k) \leq f(\mathbf{x}^k) \cdot 10^{-4}$$

となったときに最適化を終了するものとする。

なおパラメータの最適化は地域ごとに行い、それぞれ異なるパラメータを採用した。この理由は、本研究で用いた産着卵のデータはコイとフナ類を合わせたものであり、かつ琵琶湖のフナ類にもニゴロブナ、ゲンゴロウブナ、ギンブナの3種が存在し、産卵時期が異なると言われており（三浦ら、1966）、また地域ごとに各種の生息状況が異なることが観測されていることから（鈴木ら、2005）、必ずしも環境の変化に対する反応が各地域で共通とは限らないと考えたためである。

2.3 対策シナリオ

上記で得られたモデルを用いて、複数の対策シナリオによる産着卵数の変化をシミュレートし、産着卵数を増大させるために効果的な対策についての検討を行う。具体的には、以下の3つの対策シナリオを想定する。

シナリオ①：水位を高く維持する操作を実施（以降、「水位維持シナリオ」と呼ぶ）

5月中旬から6月中旬までの水位低減期における産着卵の大規模な干出やそれ以降の低水位による産卵場の減少を軽減するため、次のような水位操作のシナリオを設定する。

- ・第1期（～5/10）までは実績と同じ
- ・第2期（5/11～6/15）にかけては、6/16水位が実績+0.1mとなるように水位低下幅を実績より小さく調整
- ・第3期（6/16～）は水位が実績+0.1m

シナリオ②：コイ・フナ類の産卵適正水温の高い系群の復活（以降、「系群復活シナリオ」と呼ぶ）

1992年に瀬田川洗堰操作規則が制定される以前、コイについては6月下旬まで、フナ類については、6月末から7月にかけて産卵が行われていたことが複数の文献に記載されている（三浦ら、1966；中村、1969；平井、1970；名越、1977；友田、1980など）。なかでも平井（1970）は1964年に南湖の山の下湾のヨシ帯においてトラップを利用した仔稚魚の捕獲調査を行い、フナ類仔稚魚観測数のピークが7月8～9日だったことを報告している。しかし1992年以降の調査では、6月末～7月の産着卵数が極めて少ないことが指摘されている（山本、2002）。

以上のことから、「1992年の瀬田川洗堰操作規則制定後、6月以降の水位が低下し、6月～7月の水温が高くなる時期にヨシ帯で産卵する系群が選択的に死亡してきた」と解釈し、産卵適正水温に関するパラメータを6月～7月中旬頃でも産卵が生じるように変更するシナリオを設定する。これは現実には、今後の水位操作の変更や放流により、選

択的に死亡してきた系群が復活することと考えられる。

具体的な産卵適正水温の設定として、針江で2004～2008年にかけて実測されているヨシ帯縁辺部の水温を参考にする（図6）。6月末までは水温として差し支えない産卵環境を提供し、その後選好係数は下降しながらも7月中旬までは概ね産卵されると考え、ヨシ帯縁辺部の水温が24℃までは選好係数が1.26℃以上で0になるように設定する。ただし水温は年により、また地域により異なるため、かつてそのような系群が存在したかどうかは不明であり、あくまで仮定的な設定であることに注意が必要である。シナリオ③：産卵適正水温の高い系群が復活し、水位を高く維持する操作を実施（以降、「水位・系群相乗シナリオ」と記す）

水位を高く維持し、産卵適正水温の高い系群が復活した場合、相乗効果により産卵数が増えると考えられる。すなわち、「産める環境」と「産む系群」、双方へのアプローチによる効果を推定するため、水位維持シナリオと系群復活シナリオの対策を合わせたシナリオを設定する。

3. 結果

3.1 モデルによる現況再現

延勝寺、針江の2004～2008年、新浜の2006～2008年の3～8月における産着卵数の観測結果とモデルによる再現結果の比較とその検証を行ったものを、図7、図8、図9に示す。各地点における全観測期間の産着卵数の観測値と計算値の相関係数は0.89～0.92と非常に高い相関が得られ、年間の産着卵数の変動や、年ごとの産着卵数の違いがよく再現された。

また各地点で最適化された産卵に関するパラメータを図10に示す。これより、水温については12～15℃から産卵が始まり、15～18℃で産卵適正水温となり、20℃を超えるとほとんど産卵が行われないことが分かった。水位差と降雨量については各地点で共通した傾向は見られなかったが、降雨量もしくはそれに伴う水位差が0付近のときに

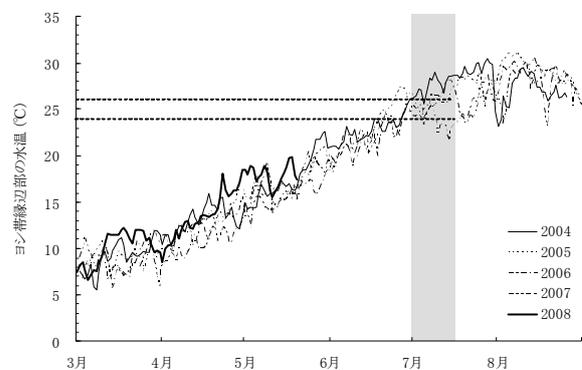


図6 針江における2004年から2008年のヨシ帯縁辺部の水温（琵琶湖河川事務所データより作成）

は選好係数が0に近くほとんど産卵が行われないため、降雨が産卵のトリガーになっていることが再確認された。水位の高さについては、地点ごとに特徴の差が見られ、例えば延勝寺や新浜はそれぞれB.S.L.+0.1m、+0.2mあたりに産卵の閾値が存在するのに対し、針江についてはB.S.L.+0.2~+0.5mにかけて産着卵数がなだらかに上昇することが分かった。

3.2 対策による産卵数の変化

各地点、各年、各シナリオによる産卵数と干出卵数の変化を示したのが図11である。

産卵数について、水位維持シナリオでは、実績計算に比べ各地点の産卵数が上昇したもののその差はわずかであった。系群復活シナリオでは、延勝寺の2006~2007年、針江の2006年、新浜の2006年で実績計算より大幅な産卵数の上昇が予測された。水位・系群相乗シナリオでは、延勝寺の2005と2007年、針江の2007年、新浜の2007年で系群復活シナリオと比べてもさらなる産卵数の上昇が予測された。

干出卵数については、地点、年、シナリオによって統一的な傾向は見られず、対策シナリオを実施した方が干出卵数が多くなるケースも見られた。

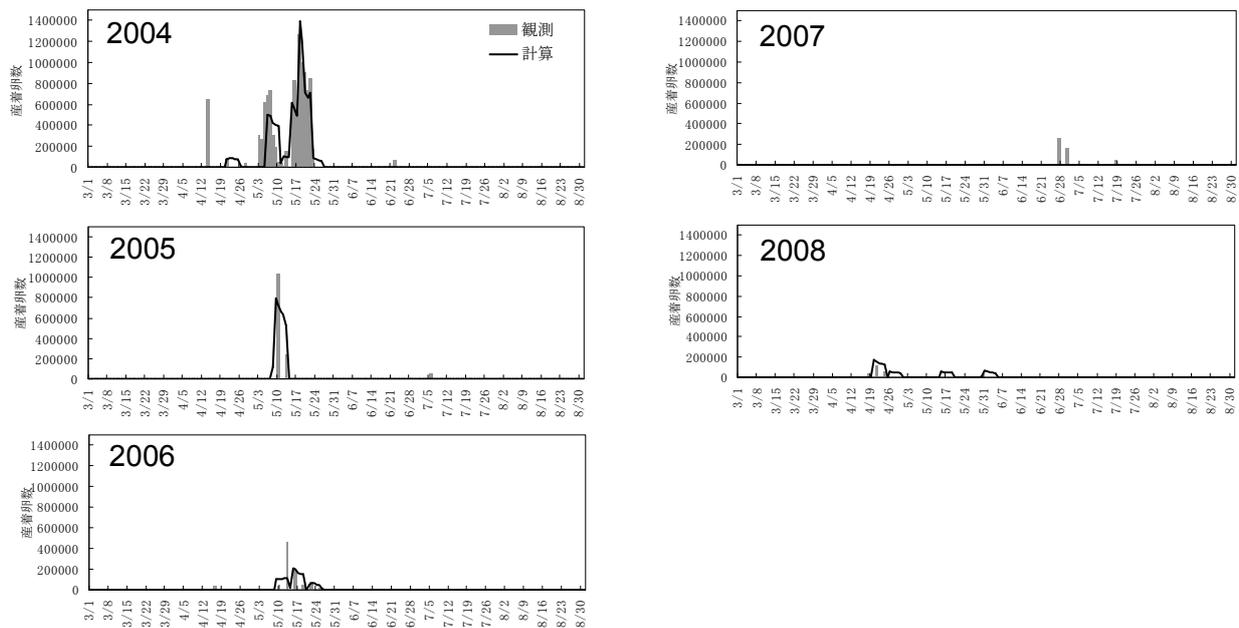


図7 延勝寺における産着卵数の観測値と計算値の比較

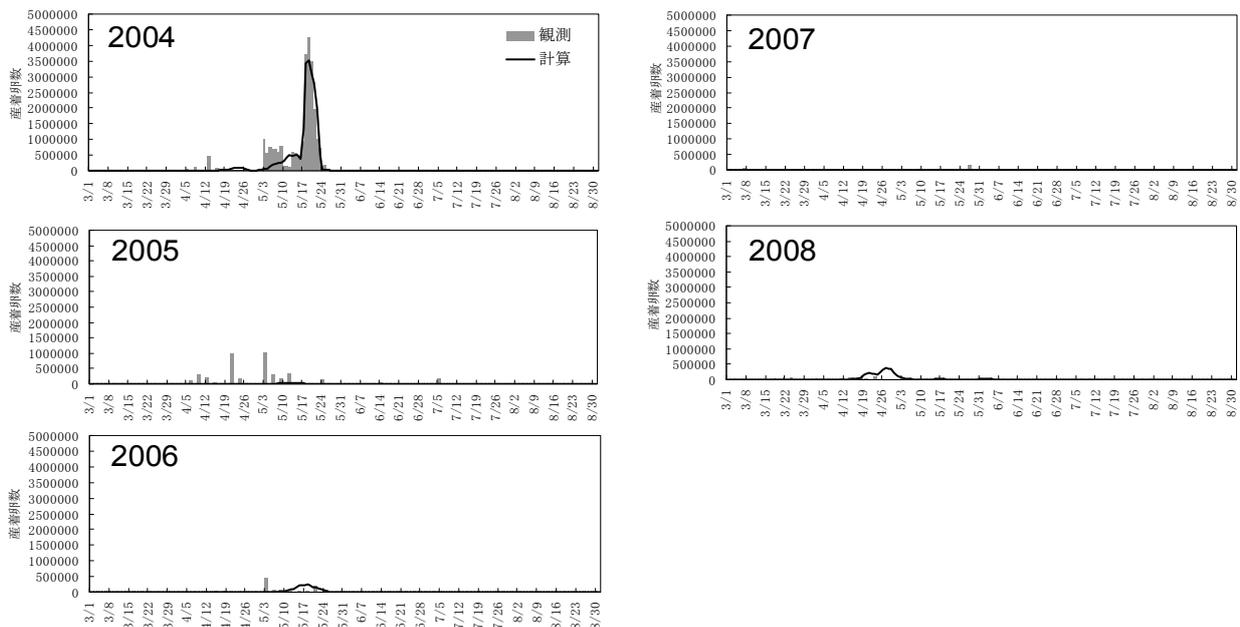


図8 針江における産着卵数の観測値と計算値の比較

4. 考察

4.1 水位の高さと産卵の関係

コイ・フナ類仔稚魚はヨシ帯の中でも奥部の水深の浅い地域で多く見られることが知られている。これは、このような水域が、

- ・ヨシ等が密生し、溶存酸素濃度が低く、大型魚類などの外敵が進入しにくい。そのため、低い溶存酸素濃度に強い仔稚魚にとって捕食の危険が少ない
- ・ヨシ帯最奥部には動物プランクトンが多く、仔稚魚の餌料が豊富である

といった特徴を有するためだと考えられている（藤原ら、1999;西野・細谷、2004）。解析対象とした3地点に関しては、水位が B.S.L.+0.1m ないし+0.2m 以上なければほとんど産卵が生じないことが明らかになった。一方、水位が高いほど各地点におけるヨシ帯やその奥部の冠水面積も上昇するため、解析結果はこうした生息適地の増大と対応しているものと考えられる。

水位の高さと産卵の関係に関する地域ごとの違いは、水位に応じたヨシ帯など産卵場の冠水面積や、コイ・フナ類にとっての利用のしやすさなど、各地の微地形によって生じるものと考えられる。実際、延勝寺では浜堤の陸側にあ

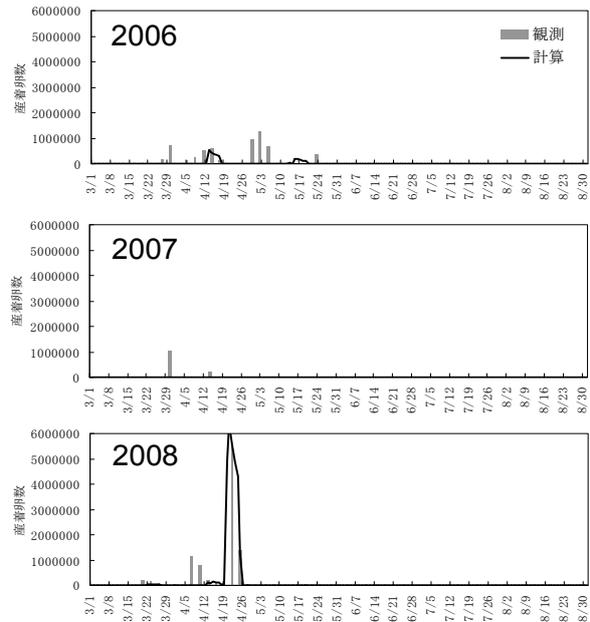


図9 新浜における産着卵数の観測値と計算値の比較

たるヨシ帯奥部の面積が卓越し、水位が浜堤の高さを一定超えるかどうか産卵場の面積に大きく寄与していた。それに対し、針江では浜堤より沖側のヨシ帯内部から縁辺部の面積が非常に広いため、水位に応じて産卵場がゆるやか

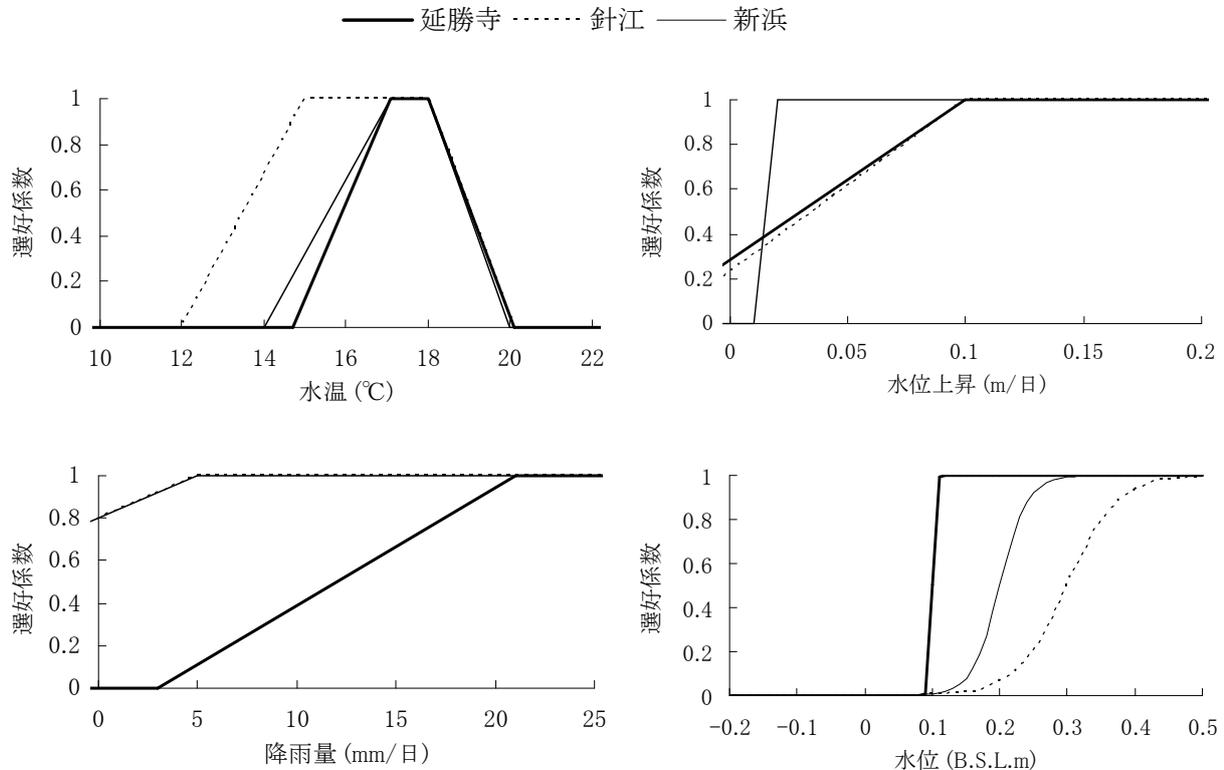


図10 延勝寺・針江・新浜の産卵モデルのパラメータ

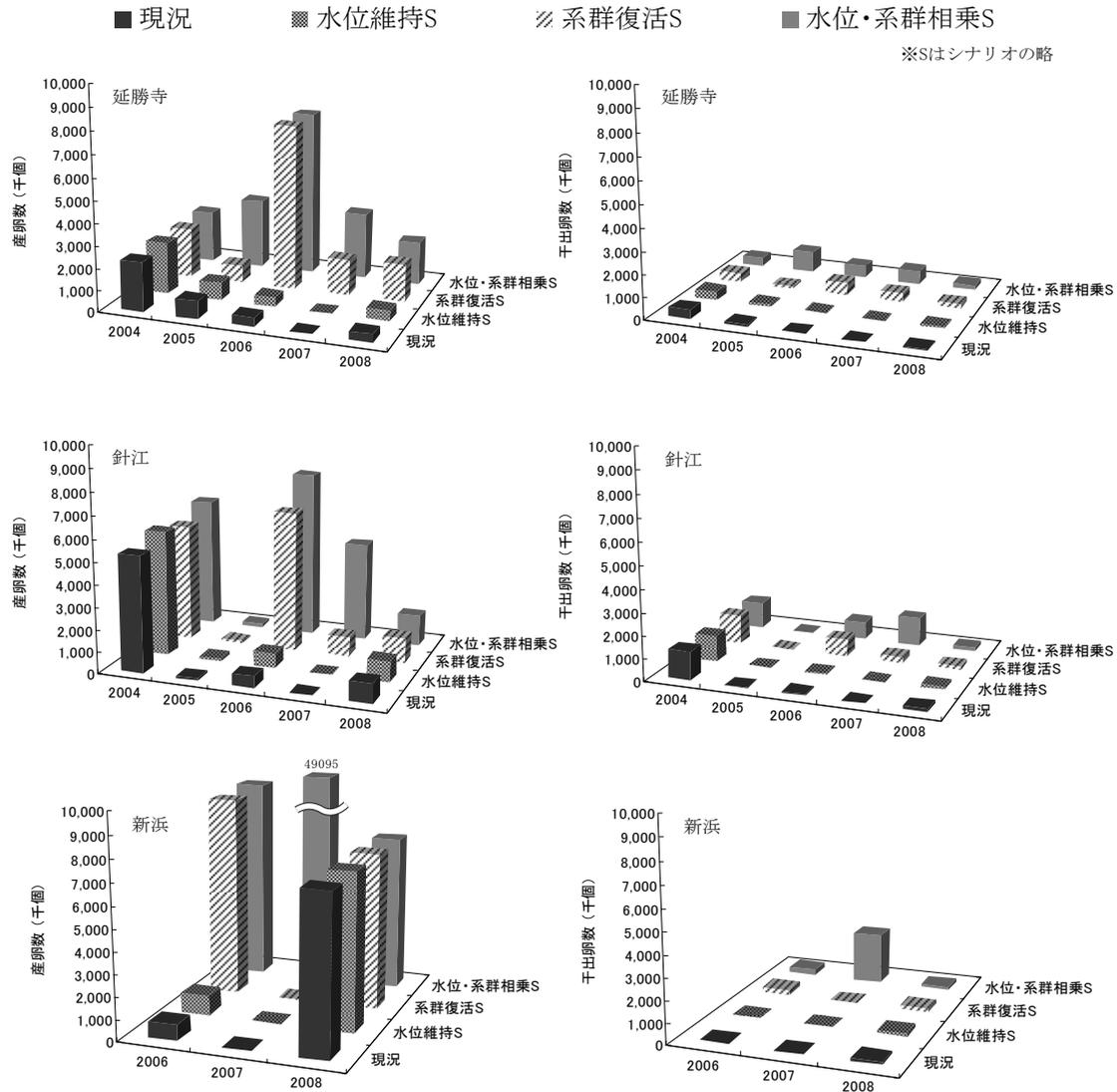


図 11 地点・年・シナリオ別産卵数・干出卵数の比較

に変化する。このように水位の高さの選好係数のパラメータの違いは、水辺の微地形と対応していると考えられる。

4.2 産卵数と干出率

これまで産卵環境に配慮した水位操作としては、主に産卵の干出率が着目され、水位を急激に低下させることができないよう時間をかけて徐々に水位を低下させるなど、できるだけ干出率を少なくするような水位操作方法が検討されてきた。一方で図 5 や各地点で最適化されたモデルパラメータから分かるように、産卵数の観点から見て重要な要素は水位の高さであり、水位を高く維持することが産卵数向上のためには有効であると考えられる。しかしながら、水位を高く維持すれば、降雨時には急激に水位を減少させる必要が生じ、そのために干出卵数が増大する可能性がある。水位を高く維持することによる産卵数の上昇と干出卵

数の上昇のどちらが卓越するかは気象条件や水位操作によって異なるが、今回のシナリオ計算からは、魚卵干出のリスクを多少負ってでも水位を高めに維持して産卵を促す方が、最終的に孵化に結びつく魚卵数を増大させる可能性が高いと考えられる。

4.3 産卵適正水温の高い系群の存在可能性

水温が 20℃を超えるとほとんど産卵が行われないことは、6月～7月にヨシ帯で産卵する系群が選択的に除去されてきた可能性を示唆するものと考えられる。一方、6月～7月の産卵数の減少は、系群の問題ではなく、この時期の水位が低く産卵可能な場が少ないために、ほとんど産卵しなかったという解釈も考えられる。しかしながら、2006年から2008年の6月から7月にかけて、降雨量や水位の高さといった産卵に必要な条件がそろっているにもかか

わらず、産卵がほとんど観測されないケースが見られた。平井（1970）が1964年に実施した観測でフナ類仔稚魚のピークが7月上旬だったことを鑑みると、それらの時期に産卵が生じていても不思議ではなく、6~7月に産卵可能なコイ・フナ類がいたが水位が低いために産卵できなかった、という解釈はあてはまらない。

また中室ら（2008）によれば、琵琶湖の定期観測地点において最大で0.067℃/年水温が上昇しており、この傾向が過去から続いていたとすれば、平井（1970）が調査を行ってから約40年の間に2~3℃程度水温が上昇した可能性がある。ヨシ帯縁辺部の水温においても同様の傾向が見られると仮定すると、図6より、近年では5月下旬~6月上旬頃に現状のコイ・フナ類の産卵適正水温の最大値20℃に達するが、これは40年前の6月上旬~中旬頃にあたる。つまり水温の上昇により6月中旬頃まで産卵できたものが月上旬頃までしか産卵できなくなったと考えることは可能であるが、平井（1970）の調査で見られたような7月の大規模な産卵がなくなったことについては水温の上昇だけでは説明できない。

以上より、1964年には生息していた6月~7月にヨシ帯で産卵する系群が、何らかの理由でほとんどいなくなったと考えるのが妥当である。

4.4 産卵モデルの変数選択

産卵モデルで採用した「水温」「水位差」「降雨量」「水位の高さ」という4変数について、各変数を採用したことの妥当性については以下のように考えられる。

水温については産卵適正水温を変えたときの結果の違い（現状と系群復活シナリオ）より、また水位の高さについては図4より、それぞれ産卵に大きな影響を与えることが明らかである。

一方で水位差と降雨量については、相関が高く、どちらか一方を削除しても予測精度が大きく変わらない可能性がある。そのため、水温と水位の高さの他、水位差と降雨量の双方を考慮したケース（第3章に示した結果）、水位差のみを考慮したケース、降雨量のみを考慮したケースの3つについてそれぞれパラメータの最適化を行い、その結果についてRMSE、相関係数、赤池情報量規準（AIC）による比較を行った（表1）。その結果、延勝寺と新浜では水

位差のみを考慮したケースで最もAICが低く、針江では水位差と降雨量の双方を考慮したケースが最もAICが低くなった。このことから、コイ・フナ類はどちらかといえば降雨量ではなく、水位上昇を産卵のトリガーとしている可能性が高いと考えられるが、針江の例もあり、結論付けることができない。

このことより、現時点では4変数によるモデルを採用し、今後関連する調査（無降雨時に水位だけ上昇させたときに産卵が生じるか等）を実施していくことで、モデルの変数選択を再検討していくことが望まれる。

4.5 今後の対策シナリオ

洪水期の琵琶湖水位を現状の+0.1mにすることは治水上のリスクを伴うものと考えられるが、水位維持シナリオの結果からは、それによっても直ちに産卵状況が改善されはしないことが明らかになった。

また系群復活シナリオは産卵適正水温の最大値を約20℃から26℃にしたものであり、これは時期で言えば、6月上旬頃までしか産卵しなかったものが、7月中旬頃まで産卵するようになることを意味している。つまり、現状と系群復活シナリオの差は梅雨の出水に対応していた系群が復活した場合の効果を示したものであると考えられる。このことから、コイ・フナ類の産卵数を増大させるためには、水位を0.1m程度上昇させることよりも、失われた系群を復活させることが本質的な解決策であると考えられる。

しかし水位の低下によってそれらの系群が選択的に除去されてきたとするならば、系群の復活には水位の上昇が不可欠となる。水位・系群相乗シナリオの結果より、水位の上昇と産卵適正水温の高い系群の復活の相乗効果が認められることから、水位の上昇をきっかけとする系群の復活が望まれる。

以上より、今後コイ・フナ類を復活させる対策シナリオとしては、以下のことが考えられる。

ステップ1：6~7月に水位を高く維持する操作を実施し、降雨時にはできるだけB.S.L.+0.2m程度を上回るようにする。

ステップ2：必要に応じて産卵適正水温の高い系群の放流なども検討しつつ、長期的なスパンでかつての系群の復活

表1 産卵モデルの変数選択による結果の違い

地域	データ数	RMSE(×10 ⁵)			相関係数			AIC		
		水位上昇+降雨量	水位上昇のみ	降雨量のみ	水位上昇+降雨量	水位上昇のみ	降雨量のみ	水位上昇+降雨量	水位上昇のみ	降雨量のみ
延勝寺	278	0.83	0.84	0.99	0.89	0.89	0.84	7,100	7,099	7,193
針江	312	1.68	1.75	1.80	0.92	0.91	0.91	8,403	8,427	8,867
新浜	169	2.05	2.05	2.10	0.91	0.91	0.90	4,624	4,621	4,630

を図る。ただし実施にあたっては、産卵適正水温が高い系群が存在するか、また遺伝的な悪影響がないか等の確認が必要となる。

ステップ3：水位の維持と産卵適正水温の高い系群の復活の相乗効果により、産卵数を増大させる。

5. まとめ

本研究で提示したモデルにより、琵琶湖のヨシ帯におけるコイ・フナ類の産卵は、以下の条件で生じることが明らかになった。すなわち、水温が概ね12℃から20℃の時期に、降雨（あるいはそれによる水位上昇）をトリガーとして、水位がB.S.L.+0.1mから+0.2mを超えたときにその産卵場のポテンシャルに応じて産卵する。またこのモデルを用いて対策シナリオの評価を行い、コイ・フナ類の産卵から見た望ましい水位操作として、6～7月に水位を高く維持する操作を実施し、産卵適正水温の高い系群の復活を図ることが根本的な解決につながることを述べた。

しかしながら、以下に示すいくつかの仮定や前提が置かれているため、水位操作の見直しのためには今後さらなる調査、研究が必要である。

(1) 最適化の方法論

よく知られているように、勾配法により得られる解は局所最適解であり、最大値、最小値以外の極値が存在すれば、初期値の与え方によっては最大値、最小値でない極値に到達してしまう可能性がある（金谷、2007）。しかし本研究においては、1つの局所最適解を得るのに最大1日～数日を要するため、十分な数の初期値の組み合わせによる結果の変化を見ることができなかった。最適化されたパラメータが考察に重要な役割を果たすため、遺伝的アルゴリズム（GA）の採用など、最適化の方法の再検討と結果の変化を見ていくことが必要である。

(2) 系群の調査

本研究では、「水温が高くなる時期にヨシ帯で産卵するコイ・フナ類の系群が選択的に死亡してきた」という仮説を立ててシナリオの検討を行っている。この仮説は、平井（1970）の調査により1964年には7月（水温25℃前後）に産卵を行っていたコイ・フナ類が多く存在したこと、また図10の水温に関するモデルパラメータにおいて、現状では20℃以上ではほとんど産卵が生じないということから裏付けられ、また琵琶湖内でもフナの種類により仔稚魚の初期生態が異なることが確認されているが（鈴木ら、2005）、産卵適正水温の違いに関する報告はない。今後、それらの系群の存在について、飼育や調査により明らかにしていく必要がある。

(3) 地点の代表性

これまでコイ・フナ類の産着卵数調査が詳細かつ経年的

に行われているのが延勝寺、針江、新浜のみであるため、これらの結果を元にモデルの構築を行ったが、琵琶湖全体で見たときのこれら3地点の代表性に関する調査、検討は行っていない。水位変化に対する産卵環境の変化が他の地点と比較して特異でないか等、さらなる比較調査が必要である。

(4) ヨシ帯以外の産卵場

コイ・フナ類は、水田や内湖など琵琶湖沿岸帯のヨシ帯以外の場所にも産卵する。本研究では琵琶湖沿岸帯のヨシ帯の奥部から縁辺部にかけての調査結果から産卵数等のモデル化と対策シナリオの検討を行ったが、水田や内湖などを含めた琵琶湖流域全体に対する沿岸帯のヨシ帯の寄与の程度はよく分かっておらず、コイ・フナ類の資源量に与える影響は未知数である。6月～7月はヨシ帯で産卵せず他の場所で産卵するように変化したとも考えられ、(2)の仮説検証のためにも産卵場全体を考慮したモデル化の検討や調査が必要である。

(5) 系群復活までの期間

放流などの措置をとらない場合、水位の維持だけでかつての系群を復活させるまでにどの程度期間がかかるのか、現時点では不明である。過去の水位やそれに伴う産卵環境の変化と、コイ・フナ類の漁獲量との比較などにより、水位の維持がもたらす効用を長期的な視座から明らかにしていく必要がある。

(6) ホンモロコ等其他の魚介類への影響

本研究では琵琶湖のコイ・フナ類に着目して対策シナリオの検討を行ったが、同時期はホンモロコ等其他のコイ科魚類の産卵期にも重なる。琵琶湖のコイ・フナ類は水面に浮遊する水草などに産卵することが多いため、水位低下の影響は比較的少ないが、ホンモロコは水際の柳の根などに産卵することが多いため、水位のわずかな低下が産着卵の干出につながるこれがこれまでの観測で分かっている。事実、1992年の瀬田川洗堰操作規則制定後の漁獲量は、コイ・フナ類よりもホンモロコの方が顕著に減少しており、今後の水位操作のあり方を検討するには、他の魚介類を含む湖の生態系全体に着目した検討が必要である。

6. 謝辞

本研究の遂行にあたり、貴重なデータを提供するとともに有益なご意見をいただいた国土交通省琵琶湖河川事務所、(財)琵琶湖淀川水質保全機構、いであ(株)の皆様と、コイ・フナ類、ホンモロコの産卵や生息環境等について様々なご助言をいただいた滋賀県水産試験場の皆様に深く感謝します。

7. 引用文献

- 琵琶湖ハンドブック編集委員会(2007):琵琶湖ハンドブック.
- 平井賢一(1970):びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態 I 仔稚魚の生活場所について. 金沢大学教育学部紀要 自然科学編, 19: 93-105.
- 藤原公一・白杵崇広・根元守仁(1999):ニゴロブナ資源を育む場としてのヨシ群落の重要性とその管理のあり方. 滋賀県琵琶湖研究所所報, 16: 86-93.
- 飯田恭敬編著(1995):土木計画システム分析 最適化編. 森北出版株式会社.
- 金谷健一(2007):これなら分かる最適化数学 基礎原理から計算手法まで. 共立出版.
- 川那部浩哉・水野信彦編著(2001):日本の淡水魚. 山と溪谷社.
- 木村忠亮(1976):ニゴロブナ *Carassius Auratus Grandoculis* T.Ets. の人工種苗生産に関する研究 1 ニゴロブナの採卵およびふ化について. 滋賀県水産試験場研究報告, 26: 30-41.
- 国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所(2004):琵琶湖水位変動によるコイ科魚類の産卵・成育への影響評価, 第4回水陸移行帯WG資料.
(<http://www.biwakokasen.go.jp/others/specialistconference/index-6.html> 以下同様).
- 国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所(2005):琵琶湖水位変動によるコイ科魚類の産卵・生育への影響調査, 第6回水陸移行帯WG資料.
- 国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所(2006a):琵琶湖の水位変動による水陸移行帯のコイ科魚類への影響について, 第8回水陸移行帯WG資料.
- 国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所(2006b):琵琶湖水位変動によるコイ科魚類の産卵・成育への影響調査, 第8回水陸移行帯WG資料.
- 国土交通省近畿地方整備局 琵琶湖河川事務所(2008):水位変動と産着卵数の関係の解析について, 第11回水陸移行帯WG資料.
- 三浦泰蔵・須永哲雄・川那部浩哉・牧岩男・東幹夫・田中晋・平井賢一・成田哲也・友田淑郎・水野信彦・名越誠・高松史郎・白石芳一・小野寺好之(1966):びわ湖生物資源調査団中間報告(一般調査の部), 近畿地方建設局: 711-906.
- 宮地傳三郎・川那部浩哉・水野信彦共著(1996):原色日本淡水魚類図鑑. 保育社.
- 名越誠(1977):びわ湖産ゲンゴロウブナの個体群 生態学的研究-III 年令組成と成長の年変動, 三重大学水産学部研究報告. 4, 31-44
- 中村守純(1969):日本のコイ科魚類. 資源科学シリーズ, 4, 276-277.
- 中室克彦・奥野智史・前澤希・坂崎文俊・田口寛・福永勲・西海暢展・加賀城直哉・服部幸和(2008):琵琶湖における水温上昇の実態把握とその要因解析, 水環境学会誌, 31: 713-718.
- 西野麻知子・浜端悦治(2004):生物多様性からみた内湖復元の重要性について. 滋賀県琵琶湖研究所所報, 21: 111-122.
- 西野麻知子・浜端悦治編(2005):内湖からのメッセージ. サンライズ出版.
- 西野麻知子・細谷和海(2004):琵琶湖周辺内湖における外来魚仔稚魚と在来魚仔稚魚の関係. 滋賀県琵琶湖研究所所報, 21, 17-27.
- 佐藤祐一・西野麻知子(2010):水位操作がコイ科魚類の産卵に与える影響のモデル解析と対策効果予測. 湿地研究, 1, 17-31.
- 滋賀県生きもの総合調査委員会編(2006):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 2005年版. サンライズ出版.
- 鈴木誉士・永野元・小林徹・上野紘一(2005):RAPD分析による琵琶湖産フナ属魚類の種・亜種判別およびヨシ帯に出現するフナ仔稚魚の季節変化, 日本水産学会誌, 71(1): 10-15.
- 友田淑郎(1978):琵琶湖とナマズ, 汐文社.
- 山本敏哉(2002):水位調整がコイ科魚類に及ぼす影響, 遺産, 56(6): 42-46.
- 淀川水系流域委員会(2007):琵琶湖の水位管理をめぐる論点と課題.