

河川生態系における垂直方向の構造と生態系間のつながり

京都大学防災研究所水資源環境研究センター 竹門康弘

1. 地下水生態系の捉え方

河川生態系には地表水 (surface water) と地下水 (ground water) の水域が含まれており、概念的にはそれらを地表水生態系と地下水生態系に区分することができる。また、一般に地下水には、地下水面よりも下の帯水層 (aquifer) とその上の不飽和帯 (vadose zone) があり、両者を併せて地中水 (subsurface water) と呼ぶこともある (日本陸水学会, 2005)。

地下水中にはバクテリアなどの細菌 (原核生物) が生息しており、その空間的広がりである地下圏は、地下 1,000m にまで達するという (加藤ほか, 2012)。また、地下圏には、酸素の無い環境に生息する絶対嫌気性細菌や高温や高塩分濃度に耐えられるアーキアなどの原核生物が生息しており、これらが地下圏に固有の生態系を形成していると考えられる (加藤・永翁, 2015)。

一方、石灰岩地域では土壤水によって岩盤が浸食される結果、カルスト地形が発達し、地下河川は地底湖などの多様な地形と水域が形成される (Lewin and Woodward, 2009)。その結果、原核生物に加えて、さまざまな分類群の水生動物が生息し、特異な生物群集を形成する (Simões et al., 2013)。

以上のように、地下水生態系を地表水生態系と独立した系として捉え、その特性を論じることも可能であるが、実際の河川では階層的な繰り返し構造を持ちながらさまざまな空間スケールで地表水と地下水が行き来している (図 1)。このため、生息場の構造や物質循環の系として捉えるには、地下水生態系全体を独立した系として捉えるのではなく、セグメント (流程)、蛇行区間、砂州などの地形単位ごとに、河川水と地下水が相互に作用しあう系として捉えることが必要である。



図 1 河川生態系における地表水と地下水の階層構造 (竹門原図)

そこで、本稿では、河川生態系において地表水と地下水が行き来する繰り返し構造を、生息場学 (Habitatology) の考え方で分類した。生息場学とは、生息場構造 (habitat structure) の生態学的な役割と生息場構造が形成・維持される仕組みを追究する科学であり、応用生態工学の研究方法の主軸の一つとなっている (竹門, 2007a)。生息場学的に捉えることによって、地表水域と地下水域の相互作用を動的な系として理解し易くなることが期待される。

2. 淡水域の地下水生動物の生活史類型

河川生態系における地下水が形成する生息場を考える際には、生息する生物の地下水への依存度を知ることが有効である。Gilbert et al. (1994) によれば、淡水域に生息する動物は、大きく地表水生動物、好地下水生動物、専地下水生動物の3つに分けることができる (表1)。

地表水生動物は、全生活史を地表水中で過ごす動物であり、地下水に入ったとしても偶発的な場合である。Gilbert et al. (1994) は触れていないが、地表水生動物の中には、イバラトミヨなどのように、湧水環境に限定的に生息する種も含まれるので、表1ではこれを地下水依存型地表水生動物として区別した。

また、好地下水生動物は、生活史の中で地下水に依存する時期がある動物であり、その程度によって、一時的地下水生動物、両水生動物、常地下水生動物に分けられる。これらの種群のうち、一時的地下水生動物と両水生動物は、生活史の中で地表水域と地下水域の双方を利用するので、必要とする生息場条件を追究することによって、地表水域と地下水域の相互作用系の具体例を示すことができると考えられる。

一方、専地下水生動物は、生活史の全時期を地下水域でのみ生活し、地表水域に出ることがない動物である。Gilbert et al. (1994) は、これをさらに地底湖や地下河道のような自由水中に生息する汎地下水動物と地下水の土壤水中に生息する地下土壤水生動物に分類した。

これらの地下水生動物の生活史類型は、広範な生物群に適用可能である。ただし、生活史が不明の種が多いため、地下水域への依存度や依存の仕方については、今後の研究で新しい発見が多々あると思われる。このような生活史情報は、地表水域と地下水域の相互作用系の実態を評価するために有用である。動物群集における地下水域への依存度の構成を比較することによって、当該生態系の地下水依存度の指標にできると考えている。

3. 河川生態系における垂直方向の生息場区分

河川生態系では、図1に示したようにさまざまな空間スケールで地表水と地下水の交換が生じている。それらを、地中への浸透 (downwelling) と地表への浸出 (upwelling) の単位として類型化するならば、大きなものから順に流域スケール、山塊スケール、セグメントスケール、蛇行区間スケール (砂州スケール)、瀬-淵スケール、石スケールなどに区分することができる。それぞれの区分は水平的な距離と垂直的な深度の違いにも対応すると考えられる。

流域スケールの事例として、富士山の斜面の浸透水が田子ノ浦の海底に湧出する例を挙げることができる (加藤ほか, 2012)。もし火山が小さければ、浸透-浸出の単位は流域の一部の山塊スケールになるだろう。多くのカルスト地形はこれにあたる。富士山や阿蘇山などの火山に点在する湧水では、地下圏に固有の生物群が検出されている。

表1 地下水生動物の生活史類型 (Gilbert et al. (1994) を改変)

<p>地表水生動物 (Epigeal: Stygoxen): 全生活史を地表水で過ごす。地下水への侵入は機会的な場合に限る。</p> <p>地下水非依存地表水生動物: 湧水に依存せず生活史を地表水で過ごす。ヒラタカゲロウ科、シマトビケラ科、ブユ科など</p> <p>地下水依存地表水生動物: 全生活史を地表水で過ごす。生息場条件を湧水に依存する。トゲウオ科、カキダヒメトビケラなど</p>
<p>地下水生動物 (Hypogean): 地下水に棲む動物を広く定義する場合。</p> <p>好地下水生動物 (Stygophile) 地下水生活が得意であり、生活史の中で地下水域に侵入する時期がある。</p> <p>一時的地下水生動物 (Occasional stygophile): 卵や若齢期など生活史の一時期に限り地下水域に侵入する。トゲエラカゲロウ属、アジメドジョウなど</p> <p>両水生動物 (Amphibite stygophile): 地下水域で生活するが繁殖期など一時的に表水域や陸上も利用する。ホソカワゲラ科の一部など</p> <p>常地下水生動物 (Permanent stygophile): 全生活史を地下水域で生活するが地表水域でも生活できる。プロテオバクテリア綱などの原核生物など</p>
<p>専地下水生動物 (Stygobite): 生活史の全時期を地下水域でのみ生活し、地表水域に出ることがない。</p> <p>汎地下水生動物 (Ubiquitous stygobite): 生活史の全時期を洞窟、地底湖、井戸などの自由水中地下水域でのみ生活する。メクラヨコエビ科など</p> <p>地下土壤水生動物 (Phreatobite stygobite): 生活史の全時期を地下水域の土壤中で生活する。絶対嫌気性細菌、アーキアなどの原核生物など</p>

その代表の一つである柿田川は、地下水生態系が地表水生態系に移行する場として、特異な現象が生じている。たとえば、豊富な栄養塩類によって水生植物の生産性が高いために、動物群集の栄養起原には生食連鎖に偏った特性が見られる（竹門, 2010）。

セグメントスケールについては、図1に示した源流河道、山地溪流河道、中間地河道、扇状地河道、自然堤防河道、デルタ河道に分類した（竹門, 2007b）。セグメントごとにそれぞれに特徴的な浸透-浸出の単位が認められる。

源流河道では、そもそも表流水の始まりは斜面の地下水ないし垂表流水の湧出場所であり、一次谷ごとに湧水が存在するといえる。一次谷の源頭部に生息するトワダカワゲラ属やガガンボカゲロウ属などは、地下水依存地表水生動物と言えるかもしれない。

一方、山地溪流河道や中間地河道では側方斜面から地下水ないし垂表流水の湧出がある。側方からの湧出については、河岸の水中・水際・陸上のいずれに湧出するかによって、水生動物の生息場としての意味が変わってくる。河道の増水時にも浸からない陸上に湧出する場所は、安定的な湿地環境になるため苔で覆われており、ムカシヤンマなどの生息場となる。また、その湧出水の流れに砂地があるとカタツムリトビケラなどが生息する。

扇状地河道については、扇頂部から扇央部のセグメントでは河川水が地下に浸透し、扇状地の裾野にあたる扇端部では地下水が湧出する（榎根 勇・山本, 1971）。この場合、扇端部の湧水は扇状地で浸透した河川水（伏流水）を起原とするものと山

地斜面で浸透する地下水とが考えられ、その由来によって水質や動物相等の特性が異なることが考えられる。

沖積平野部や三角州の地形においては、地下の不透水層の位置や深度に応じて湧水や湿地が分布することになる（図1）。これらの水源についても、近傍の平野部で伏流した河川水を起原とするものや流域規模の地下水が考えられる。平野部の湧水について水質や動物相等から水循環の構造を探ることは、地域の水循環の健全性を保全する上で役に立つだろう。

4. 河川水と河床間隙水の交換

一般に源流河道や山地溪流河道では、岩盤の上に粗い土砂が薄く載っているため不透水層が形成され難く、堆積物中の透水性が高いのに対して、下流のセグメントでは、河床間隙水域（hyporheic zone）が不透水層によって制限され易い（図2）。河床間隙水域は、底質内に埋没生活する水生昆虫や甲殻類などの河床間隙動物（hyporheo）の生息場所として、また河川の水質浄化の場として、あるいは河川生態系における物質の滞留や分解の場として重要な河川環境要素である（竹門, 2007b 参照）。Dole-Olivier (1998) は、河床表面から20cmまでを底生層、50cmまでを河床間隙層、それ以下を深河床間隙層と区別した。河川水が浸透する河床間隙水域とそれ以下の地下水層の境界については図2のように不透水層の存在によっても大きく変わると考えられる。木津川では、河床から140cmの深さから原生動物、ワムシ類、ムカシエビ類などの間隙動物が採取されている（竹門ほか, 2003）。

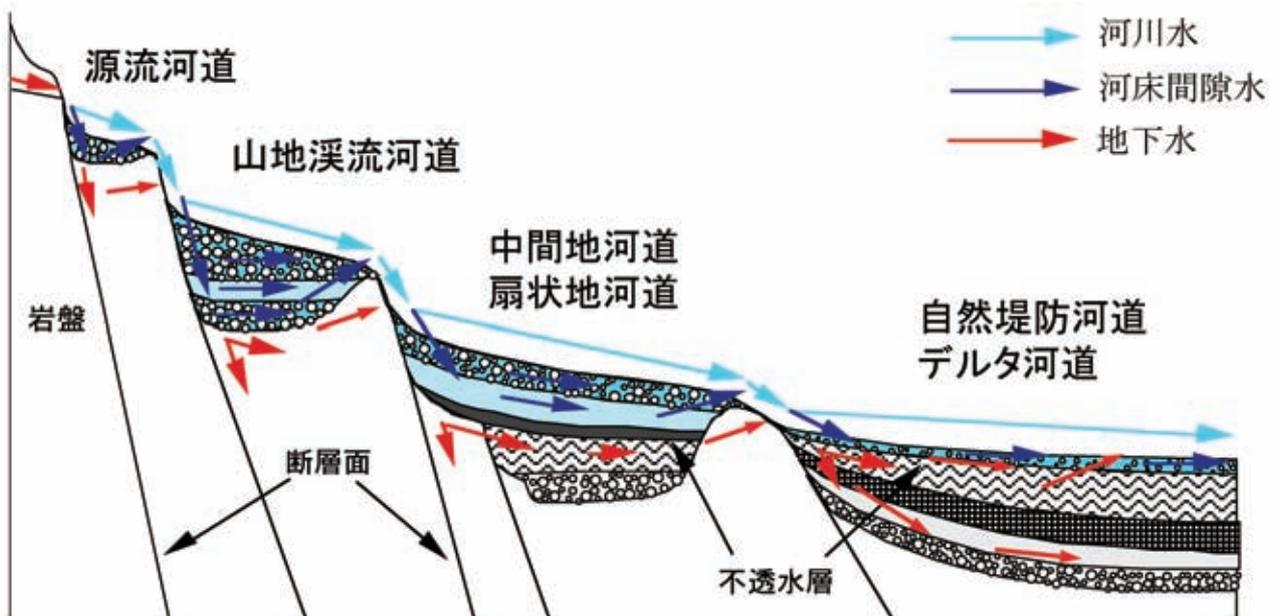


図2 各セグメントにおける河床間隙水域の垂直構造の概念図（竹門原図）

河川水と河床間隙水ならびに地下水の交換が果たす生態機能を評価する研究は盛んに行なわれているものの、中間地河道や自然堤防河道など特定のセグメントの研究が多い。しかし、いずれのセグメントにもそれぞれの中規模河床形態に対応した蛇行、砂州、瀬一淵などの地形がある。それらの地形は出水時の浸食と堆積過程で形成される点で共通している（竹門, 2007b）。セグメントによって形状は異なるものの、堆積場の上流側に河川水が浸透し、下流側に河川間隙水が浸出するという浸透—浸出単位が認められる（図3）。セグメント間で、河川水と河床間隙水ならびに地下水の交換が果たす生態機能を比較することによって、垂直方向の水循環の役割について理解が深まると期待される。

文献

Dole-Olivier 1998, Surface water-groundwater exchanges in three dimensions on a backwater of the Rhone River. *Freshwater Biology* 40: 93-109.
 Gilbert J., Stanford J. A., Dole-Oliver M. J. and Ward J. V., 1994, Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: *Groundwater Ecology*. Gilbert J., Dole-Oliver M. J. & Stanford J. A. (eds). Academic Press. pp.7-40.
 Lewin J. and Woodward J. 2009, Karst geomorphology and environmental change. In: *The*

Physical Geography of the Mediterranean. Woodward, J. (ed). Oxford Univ. Press, Oxford, pp.287-317.

加藤憲二・瀬川琢也・永翁一代, 2012, 水循環における微生物 DNA インディケータ, *Riverfront*, 81,6-10.

加藤憲二・永翁一代, 2015, 水循環と地下生命圏—富士山地下圏を例に, *Riverfront*, 74, 12-16.

日本陸水学会(編), 2005, 陸水の事典, 講談社サイエンティフィック, pp.324.

梶根 勇・山本荘毅, 1971, 扇状地の水循環—環境システム論序説—, 古今書院, 151pp.

Simões L, Ferreira T, Bichuette M, 2013, Aquatic biota of different karst habitats in epigeal and subterranean systems of Central Brazil – visibility versus relevance of taxa. *Subterranean Biology*, 11, 55-74.

竹門康弘・竹門緑・谷田一三・中島拓男・三田村緒佐武, 2003, 凍結コア法による河床間隙動物の定量調査結果. 河川生態学術研究会木津川研究グループ編. 木津川の総合研究. pp.235-241.

竹門康弘, 2007a, 生息場の科学としての応用生態工学. *応用生態工学*, 10, 41-46.

竹門康弘, 2007b, 土と基礎の生態学 6. 砂州の生息場機能, *土と基礎*, 55-2 (589), 37-45.

竹門康弘, 2010, 柿田川における底生動物群集の構造と特徴, In: 柿田川の自然—湧水河川を科学する—, 柿田川生態系研究会編, pp.48-81.

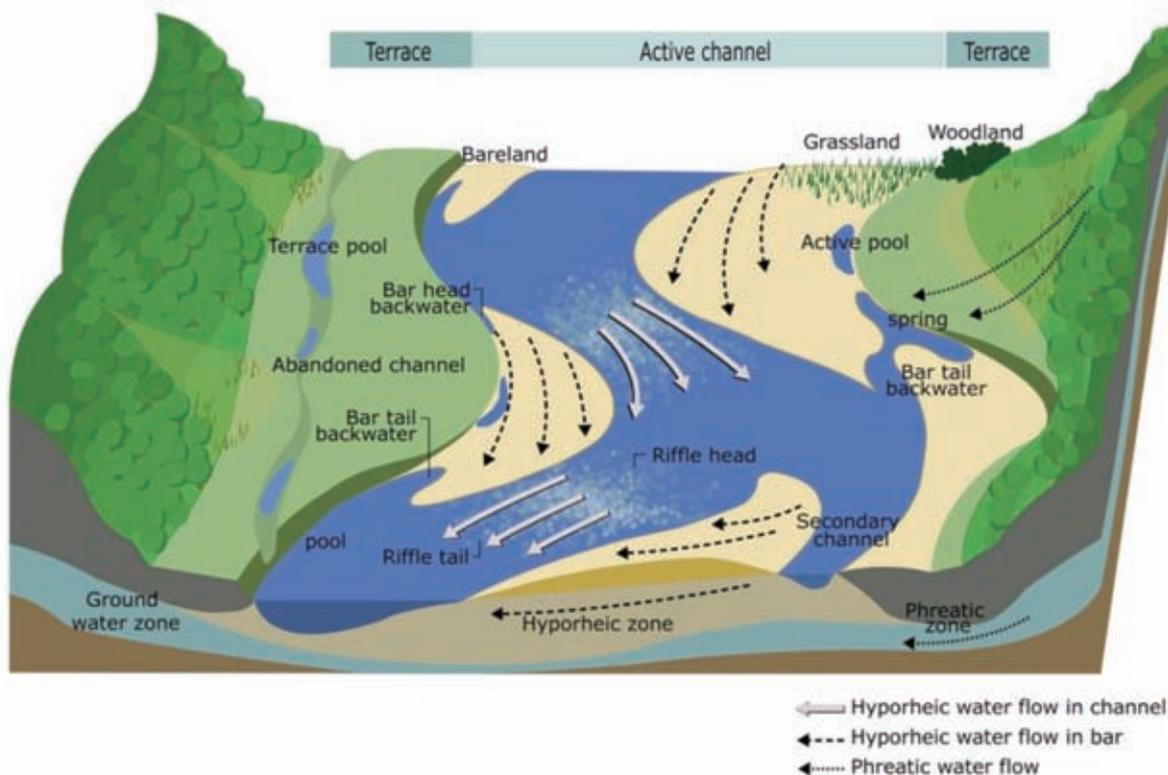


図3 蛇行区間スケールの河川水と地下水の浸透—浸出単位模式図（雀・竹門原図）