

河床間隙水域の物理化学的特性とモンカゲロウの産卵場所選択

田中 武志**・竹門 康弘*・山田 浩之*・池淵 周一*

* 京都大学防災研究所

** 京都大学大学院工学研究科

要 旨

河床内部に河川水が浸透した場所は、河床間隙水域 (hyporheic zone) と呼ばれ、水生昆虫や河床に産卵する魚類などの生息場所、あるいは河川生態系における物質の貯留や分解の場として重要な環境要素として知られている。本研究は、モンカゲロウ (*Ephemera strigata*) を対象に、河床間隙水域の物理化学的特性と産卵雌個体数、卵の孵化率・死亡率との関係を野外実験によって明らかにし、河床間隙水域の生態学的意義を考察することを目的とした。その結果、モンカゲロウは、樹冠で覆われていない瀬頭を産卵場所に選び、河床間隙水流速が大きな場所に集中的に産卵することがわかった。また、野外孵化実験の結果、モンカゲロウ卵は産卵場所選ばれない淵や平瀬の河床間隙水域でも孵化できることが確認された。

キーワード：河床間隙水域、物理化学的特性、モンカゲロウ、産卵場所選択、河床間隙水流速

1. はじめに

主に砂礫堆などに発達する河床間隙水域 (hyporheic zone) は、河床内で河川水と地下水が交換する水域と定義され、地下水と河川水域の中間に位置づけられる (White, 1993)。河床間隙水域は、河川水の水質浄化の場 (Fiebig and Lock, 1991)、河川生態系の物質貯留の場 (中村, 1995)、また、河川底生動物、特に若齢幼虫期間の生息場所として、その重要性が認識されつつある。

特に、モンカゲロウ (*Ephemera strigata*) などのカゲロウ類では淵尻の瀬頭に位置する砂礫堆隣接部を産卵場所として利用していることが知られている (Takemon, 1997; 2000)。これは、卵や孵化した若

齢幼虫が河床間隙水域に入れるように産卵場所を選択しているためと解釈されている (竹門, 1997)。しかしながら、水生昆虫の卵や幼虫に対して、どのような環境条件が適しているか定量的に調べられた例はない。そこで、本研究は、こうした産卵場所選択を行うモンカゲロウを対象に物理化学的特性との対応関係を調べ、砂礫堆および河床間隙水域の生態学的意義について考察を行った。

2. 研究方法

モンカゲロウは、体長が20mm前後のカゲロウであり、主に河川中流域から下流域の流れが緩やかな場所に生息する (竹門, 1989)。本研究の調査は、モ

ンカゲロウの分布に関する記載の多い京都市賀茂川の上流域で行った。賀茂川は、淀川水系一級河川、鴨川の支流であり、雲ヶ畑川と鞍馬川の合流地点から出町柳で高野川と合流する。終野堰堤より 400m 上流地点に調査区間を設定した (Fig. 1)。調査区間は砂礫堆 1 ユニット (瀬尻～淵尻瀬頭～瀬尻) (Photo. 1) からなる全長 40m、幅 18m の区間とした。対象区間の特徴は、中洲の両側に河川が流れ、3つの砂礫堆が存在している。このユニット (瀬尻～淵尻瀬頭～瀬尻) において産卵雌数の分布調査、ならびにユニット内の 4 地点でモンカゲロウ卵の野外孵化実験を行い、卵の孵化率と死亡率を調べた。また、河床間隙水域の物理化学的特性の評価を行うために、河床間隙水及び表流水の溶存酸素濃度、電気伝導度、pH、硝酸態窒素濃度を測定し、さらに現地河床透水試験、河床材粒径調査ならびに砂礫堆内間隙水の水温計測を行った。

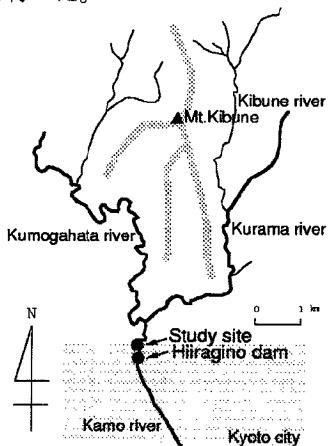


Fig. 1 Location of study site in the Kamo River



Photo 1 Picture of study site.

2.1 産卵雌数分布調査

モンカゲロウは、日没頃に岸際に集まって産卵を行い (Photo. 2), 産卵を終えたとほとんどの個体は、岸際にとどまったまま死んでしまう。そこで、前日に多くの産卵行動が観測された、2002 年 4 月 30 日早朝、砂礫堆の水際に沿って 1m 間隔で産卵雌の羽数を記録し、それらを 1/2 にしたものを産卵雌個体数、すなわち産卵場所選択性の指標とした。その際、幼虫の羽化殻数の記録も行った。



Photo 2 left: Swarm of the female mayflies above the oviposition site. right: Females of *Ephemera strigata* under oviposition on the ground along the shore of bar head.

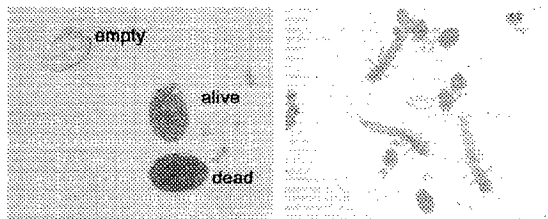


Photo 3 Left: Standard for judging the state of eggs of *Ephemera strigata*. Right: Embryos at 33 days after settling eggs in the field.

2.2 モンカゲロウ卵野外孵化実験

産卵雌数分布調査を行った 2002 年 4 月 30 日の夕方に、産卵前の雌 45 匹を確保し、そこから卵の採取を行った。モンカゲロウ雌の成虫は 1 個体につき、約 7500 個の卵を持つ (岡崎, 1984)。したがって、採取した卵は全部で 34 万卵と推定される。これを、河川水 150 ml に入れて、卵の発育が進まないよう 5℃ で 2 日間保存した。孵化実験用ケースによく攪拌して懸濁させた卵を 3ml、約 6800 個ずつ注入して 2002 年 5 月 2 日に早瀬、平瀬、淵の岸際の 3 地点にそれぞれ 9 ケースずつ、計 27 ケースを埋設した。これらを 2002 年 5 月 14 日 (12 日目)、25 日 (23 日目)、6 月 4 日 (33 日目) に各地点から 3 ケースずつ回収し、5%ホルマリン溶液で保存した。

2.3 死亡率・孵化率の算出

モンカゲロウ卵野外孵化実験より得たサンプルを、カメラ付き実体顕微鏡によりランダムに撮影を行い、Scion Image (NIH Image for Windows) を用いて死亡卵数、生存卵数、孵化殻数を数え、それらの合計値を総卵数とし、死亡卵数/全卵数を死亡率、孵化殻数/全卵数を孵化率とした。卵の状態の評価基準は、完全に黒く変色した卵を死亡卵、中身が空になっているものを孵化殻、その他を生存卵とした (Photo. 3)。また、5 個のサンプルにおいて、そ

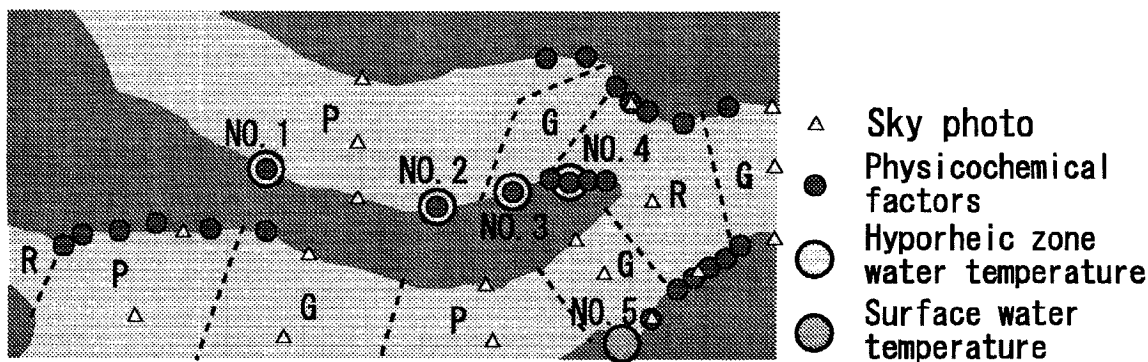


Fig. 2 Location of sampling point (P:pool, R:riffle, G:gride).

れぞれ約 1500 個まで卵の数を数え、卵数と死亡率、孵化率との関係を確認した結果、総数にして約 800～1000 個の卵を数えれば、死亡率、孵化率の算定を行う上では、十分収束していると考えられた。よって、本研究では、全てのサンプルについて、約 1000 個まで卵を数えることにした。

2.4 地下水位分布調査

研究対象区間の砂礫堆内において、レベル測量を行い、地下水位および水際の水位を計測した。

2.5 現地河床透水試験

現地河床透水試験は、パッカー法 (Hvorslev, 1951) は用いて行い、下記の式により、透水係数を計測した。

$$k = \frac{Q}{2\pi l} \sinh^{-1} \left(\frac{l}{2r} \right) \quad (l/r < 8) \quad \dots (1)$$

$$k = \frac{Q}{2\pi hl} \ln \left(\frac{l}{r} \right) \quad (l/r \geq 8) \quad \dots (2)$$

ここで、 l は試験区間長 (ストレーナ区間長)、 r は井戸の内径である。

本研究では、2002 年 4 月 22 日、24 日、5 月 2 日の 3 日間にわたり、研究対象地域の砂礫堆岸際に 1m 間隔で、スタンドパイプ (内径 $r=4.6$ 、試験区間長 $l=5$ cm) をストレーナ区間が、河床面から深さ 15cm になるように設置した。

2.6 底質環境調査

2002 年 5 月 14 日に、野外孵化実験地点を含む 26 地点で表面底質調査及び河床間隙底質調査を行った (Fig. 2)。表面底質に関しては、30cm × 30cm のコドラートを 9 分割した格子点 (16 点) を用いて、面格子法により行った。

また、河床より 10cm の深さの河床内部材料を採取し、粒度分析を行った。これにより得られる粒径加積

曲線により、31.5mm、16mm、8mm、4mm、2mm、1mm、500 μ m、250 μ m、125 μ m の各通過重量百分率、10%粒径 D_{10} 、30%粒径 D_{30} 、50%粒径 (平均粒径) D_{50} 、60%粒径 D_{60} および均等係数 U_c ($U_c = D_{60}/D_{10}$)、曲率係数 U_c' ($U_c' = (D_{30})^2 / (D_{10} * D_{60})$) を求めた。

2.7 水質調査

底質環境調査を行った 26 地点で、60cm のシリコンチューブの先端にアクリル繊維の綿で栓をした採水管を底質表面下 10～15cm の深さに埋設し、孵化実験用ケースを回収した 2002 年 5 月 14 日、25 日、6 月 4 日に、それぞれの地点において河床間隙水ならびに表流水の溶存酸素濃度、電気伝導度、pH、硝酸態窒素濃度、水温の計測を行った。なお、溶存酸素濃度はポータブル溶存酸素計 (ワイエスアイ・ナノテック株式会社 YSI Model 95)、電気伝導度はポータブル電気伝導度計 (ワイエスアイ・ナノテック株式会社 YSI Model 30)、pH はポータブル pH 計 (堀場製作所 B-212)、硝酸態窒素濃度はコンパクトイオンメーター (堀場製作所 C-141) を用いて計測した。

2.8 開空度

2002 年 12 月 28 日に、研究対象地域において魚眼レンズを用いて Fig. 2 に示す位置で天空写真を撮影し、Scion Image (NIH Image for Windows) を用いて樹冠で覆われていない面積割合を算出し、それを開空度とした。

3. 結果および考察

3.1 河床間隙水域の水の動態

本研究対象地域においては、透水係数 k は 0.009～3.621 (cm/sec) の間であった。瀬-淵構造に対応した透水性の差の検定を行うために、透水係数 k について、瀬-淵構造を因子としたマン・ホイットニ検定

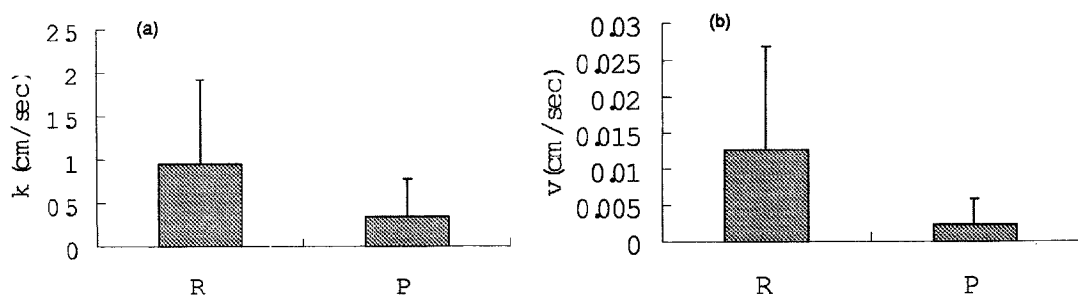


Fig. 3 Comparison of permeability(a) and flows velocity in the hyporheic zone(b) between riffle(R) and pool(P).

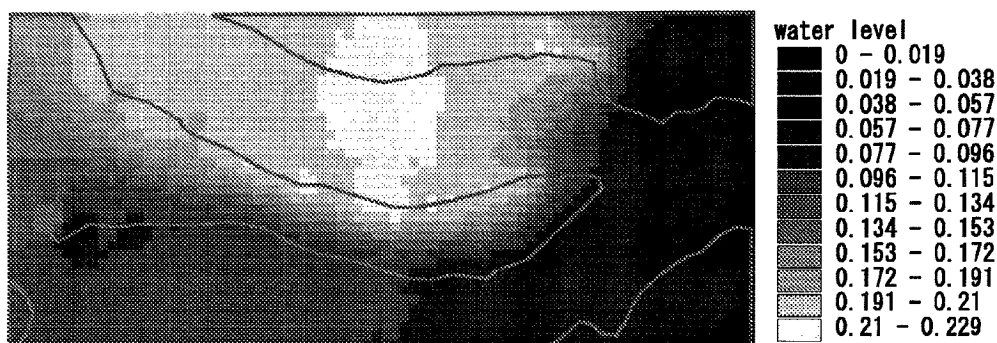


Fig. 4 Distribution of water table in the study area. The lowest ground level in the study area is defined as 0(m).

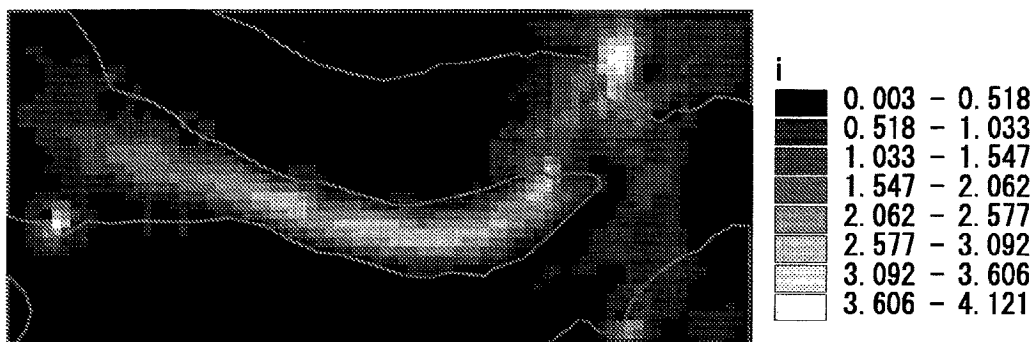


Fig. 5 Distribution of hydraulic gradient in the study area.

(U-test)を行った。その結果、透水係数 k は瀬 ($0.95 \pm 0.97 \text{ cm/sec}$) の方が、淵 ($0.33 \pm 0.44 \text{ cm/sec}$) よりも有意に高かった (**Fig. 3a**, $p < 0.01$, U-test)。

また、透水性に影響を及ぼす要因を相関分析により検討した。その結果、透水係数 k は、河床内部材料の 8-16mm、16-31.5mm の重量百分率、河床表面材平均粒径と有意な正の相関、4mm 以下の各重量百分率と均等係数 (U_c) と有意な負の相関が認められた。

そこで、地形測量から得られたデータより、

IDW(逆距離加重法)により内挿を行い、メッシュサイズ $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ で研究対象区間の地下水位分布及び水面勾配の算出を行った。ここで、岸際の水際線付近においては、流速が非常に小さいため Dupuit の仮定が成立するものとし、水面勾配は動水勾配 i と等しいとした。その結果、中洲の上側を流れる河川水が浸透し、中洲の下側に流れ出ている傾向が認められた (**Fig. 4, 5**)。

本研究対象地域を Thiessen 多角形により分割し、Thiessen 多角形内の透水係数は全て等しいものと

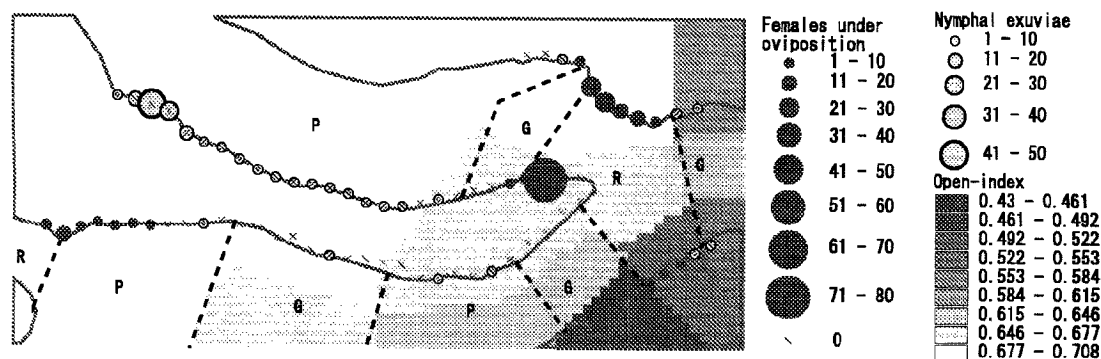


Fig. 6 Distribution of ovipositing females and nymphal exuviae of *Ephemera strigata*, and open index determined by sky photo.

Table 1 Correlation coefficients between number of ovipositing females of *Ephemera strigata* and physicochemical environment factors. * and ** indicate significant levels at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

Spearman's correlation coefficient (rs)			
Mean of gravel size	0.32	SD of gravel size	0.23
Max of gravel size	0.28	D_{10}	0.14
D_{30}	0.23	D_{50}	0.20
D_{60}	0.25	Uc	0.27
k	0.10	i	0.69**
v	0.57**	Open-index	0.17
DO of surface water	0.15	DO of hyporheic water	0.10

した。一方、透水係数 k と動水勾配 i とより、ダルシー則を用いて、砂礫堆岸際の水際線付近における河床間隙水流速 v を算定した。その結果、河床間隙水流速 v の大きさは $1.2 \times 10^{-3} \sim 4.5 (\text{cm/min})$ の間であり、瀬・淵での河床間隙水流速間で差の検定を行ったところ、ばらつきは大きいものの、瀬 ($0.8 \pm 0.9 \text{ cm/min}$) の方が、淵 ($0.1 \pm 0.2 \text{ cm/min}$) より有意に大きかった (**Fig. 3b**, $p < 0.01$, U-test)。

3.2 モンカゲロウ産卵雌の分布

Fig. 6 は、2002年5月2日に行った産卵雌数分布調査の結果である。濃丸はモンカゲロウ産卵雌個体数、薄丸は幼虫の孵化殻数を表し、魚眼レンズによる開空度調査の結果を示す。この結果から、モンカゲロウの産卵場所は、瀬頭に位置する砂礫堆岸際で、上空が樹木や草本に覆われず開けている場所であることが確認できた。また、幼虫の孵化場所は、産卵場所とは反対に淵で多い傾向があった。

3.3 微生物環境に対応した産卵雌の分布傾向

モンカゲロウの産卵場所が、どのような物理化学的特性を持つのかを定量的に解析するために、モン

カゲロウ産卵雌個体数をその場の環境条件の良さを表す一つの指標として、水質調査および粒径調査を行った26地点を対象に各物理化学的環境要因との間で順位相関分析を行った (**Table. 1**)。その結果、モンカゲロウ産卵雌個体数と動水勾配 ($rs = 0.69$, $p < 0.01$) および河床間隙水流速 ($rs = 0.57$, $p < 0.01$) との間に有意な正の相関が見られた。しかしながら、透水係数 ($rs = 0.10$, ns) や開空度 ($rs = 0.17$, ns) など、その他の環境要因とは特に有意な相関は認められなかった。また、河床間隙水流速の方向とモンカゲロウ産卵雌の分布との関係を見ると、河床間隙水流速が大きいだけでなく、砂礫堆への浸透流が卓越している場所を選択していることがわかった。なお、河床間隙水域の物理化学的特性を考慮すると、水温の上昇と共に、DO濃度は低くなる傾向があるものの、5月に調査を行っていた時期においては、河床間隙水域内においても、好気性の生物が生息するのは十分な濃度であった。

これらの結果より、モンカゲロウ産卵雌は、樹冠で覆われていない瀬頭の砂礫堆の中でも、河床間隙水流速の大きな場所、すなわち DO 供給量の大きな



Fig. 7 Seasonal change in egg mortality(mean±SD) at each channel unit type (P:pool, R:riffle, G:gride).

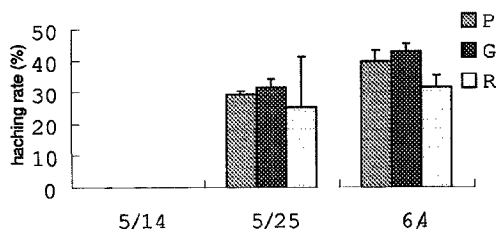


Fig. 8 Seasonal change in egg hatching rate (mean±SD) in each channel unit type (P:pool, R:riffle, G:gride).

場所かつ、砂礫堆内への浸透流が卓越している場所を好んで選択していることが確認された。モンカゲロウ産卵雌が砂礫堆隣接部に位置する淵尻の瀬頭を産卵場所として利用するのは、卵や孵化した若齢幼虫が河床間隙水域に入れるように産卵場所を選択していると解釈されてきた(竹門, 1997)。本結果は、この仮説を支持するものであり、モンカゲロウが単に淵尻の瀬頭という生息場所スケールの場所選択をしているだけではなく、さらに微視的なスケールの場所選択として、砂礫堆岸際における河床間隙水域流速の大きな場所を選んでいと考えられる。

3.4 モンカゲロウ卵の孵化率・死亡率について

早瀬、平瀬、淵という河床形態の違いによる死亡率・孵化率の違いを検討した。

5月14日(12日目)および5月25日(23日目)に回収を行った時には、全ての地点において死亡卵が確認されず、死亡率は0%であった。しかしながら、6月4日に回収を行った時には、早瀬の地点では $0.4 \pm 0.2\%$ 、平瀬の地点では $0.7 \pm 0.1\%$ 、淵の地点では $1.3 \pm 0.3\%$ であった。河床形態を因子として、独立多群の差の検定を行ったところ、有意な差が見られ($p < 0.05$, Kruskal Wallis test)、5月14日(12日目)、25日(23日目)、6月4日(33日目)において、河床形態間で有意差が認められ(**Fig. 7**, $p < 0.05$,

U-test)、淵に近づくに従って、モンカゲロウ卵の死亡率は高まることが確認された。

孵化率に関しては、5/14(12日目)に回収を行った時には、全ての地点において孵化は確認できなかった。5/25(23日目)においては、早瀬、平瀬、淵において、それぞれ $25.4 \pm 15.6\%$ 、 $31.7 \pm 2.4\%$ 、 $29.2 \pm 1.2\%$ であり、6/4(33日目)においては、早瀬、平瀬、淵において、それぞれ $31.6 \pm 3.5\%$ 、 $42.8 \pm 2.3\%$ 、 $39.6 \pm 3.5\%$ であった。そこで、日付と河床形態を因子とした繰り返しのある二元配置分散分析を行ったところ、日付間では6月4日($38.0 \pm 5.7\%$)の方が、5月25日($28.7 \pm 8.9\%$)よりも有意に高かった(**Fig. 8**, $p < 0.05$, two way Anova)。しかしながら、河床形態間には有意差は認められなかった(ns, two way Anova)。この結果、12~23日目の間に孵化し始めることがわかった。また、早瀬、淵、平瀬の順で孵化率が高くなる傾向があった。一般的に孵化現象には、水温の影響が大きいと考えられているが(Benard, 1984)、本研究においては河床類型間での孵化率の違いの原因はわからなかった。しかしながら、本研究より、産卵場所から離れた比較的、河床間隙水域内の流速が小さな場所($5 \times 10^{-2} \sim 1.9(\text{cm/min})$)においても孵化が可能であることが確認された。

なお、これまで現地におけるモンカゲロウの卵期間は明らかにされていなかったが、33日たっても孵化率が50%であった。したがって、野外におけるモンカゲロウの平均卵期間はおよそ1ヶ月程度であると予測される。

4. 結論

本研究では、河床間隙水域の物理化学的特性を考慮したモンカゲロウの産卵場所選択性の解明を目的として解析を行った。本研究で得られた成果は以下の通りである。

- モンカゲロウの産卵場所特性として、樹冠で覆われていない瀬頭の中でも河床間隙水域流速の大きなところに産卵することが定量的に確認された。
- モンカゲロウ卵は産卵場所から離れた淵や平瀬でも孵化が可能であることが確認された。

本研究では、バッカー法を用いて現地河床透水試験を実施し、砂礫堆岸際における河床間隙水域の透水性および河床間隙水の動態を明らかにした上で、モンカゲロウの産卵場所選択性ならびに卵の死亡率・孵化率との関係を定量的に明らかにした。その結果、モンカゲロウ幼虫が孵化するためには、少なくとも河床間隙水域内の流速が $5 \times 10^{-2} \sim 1.9(\text{cm/min})$

ぐらいに維持されなくてはならないと考えられる。ただし、羽化殻の分布様式からもわかるように、幼虫の羽化は主に淵のように流れの緩やかなところで起こるため、モンカゲロウの生活史が完結するためには、河床間隙水流速の大きな瀬と砂泥の堆積する淵の双方が必要である。このように、水生昆虫の生活要求を満たす土砂の堆積環境を、瀬-淵構造といった地形の特性に対応させて、定量的に把握することは、今後、河川の生態系をも考慮に入れた総合土砂管理を行う上で有効であると考えられる。

参考文献

- Benard W. Sweeney (1984) : Factors influencing life history patterns of aquatic insects. Vincent H. Resh and David M. Rosenberg (eds), The Ecology of Aquatic Insects, pp.56-100, Praeger.
- Fiebig, D. M. and Lock, M. A. (1991): Immobilization of dissolved organic matter from ground water discharging through the stream bed. *Freshwater Biology*, 26, pp.45-55.
- Hvorslev, M. J. (1951) : Time lag and soil permeability in ground-water observations. *Bull.* 36, 50pp., U.S. Corps of Engs., Waterways Exp. Sta., Vicksburg, Miss.
- Takemon, Y. (1997) : Management of biodiversity management in aquatic ecosystems-dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems. Abe, T., Levin, S. A. and Higashi, M. (eds.), *Biodiversity. An Ecological Perspective*, pp.259-275, Springer.
- Takemon, Y. (2000) : Reproductive behavior and morphology of *Paraleptophlebiaspinosus*: implications of variation in copula duration, *Limnology*, 1, pp.47-56.
- White, D. S. (1993) : Perspectives on defining and delineating hyporheic zones. *Journal of the North American Benthological Society*, 12, pp.61-69.
- 岡崎博文 (1984) : 日本産カゲロウ目幼虫の気管鰓の成長に伴う形態変化. *陸水学報*, 6, pp.18-31.
- 竹門康弘 (1989) : モンカゲロウ属の羽化・繁殖様式と流程分布. 谷田一三・柴谷篤弘編 *日本の水生昆虫*, pp.29-41, 東海大学出版会.
- 竹門康弘 (1995) : 第1章 水域の棲み場所を考える ; 第2章 淡水域の動物による棲み場所改変と種関係. 竹門康弘ほか編 *棲み場所の生態学*, pp.11-94, 平凡社.
- 竹門康弘 (1997) : 溪流における水生昆虫の住み場所保全. *砂防学会誌*, 50(1), pp.52-6
- 中村太士 (1995) : 河畔域における森林と河川の相互作用. *日本生態学会誌*, 45, pp.295-300.

Habitat selection for oviposition site in *Ephemera strigata* in relation to physicochemical environment of hyporheic zone.

Takeshi TANAKA**, Yasuhiro TAKEMON*, Hiroyuki YAMADA* and Shuichi IKEBUCHI*

* Disaster Prevention Research Institute, Kyoto University

** Graduate School of Engineering, Kyoto University

Synopsis

Hyporheic zone, where the stream water penetrates into the river bed, has been recognized as a critical component of stream ecosystems, but it is still poorly understood. The purpose of this study is to show the ecological roles of hyporheic zone by clarifying relations of habitat selection for oviposition site in *Ephemera strigata* to physicochemical environment of hyporheic zone. As a result of experiment in the field, it was revealed that the oviposition sites of the mayflies were restricted to the shore of the pool tail and riffle head where the canopy was open. The sites of oviposition showed higher correlation with current velocity of hyporheic zone and hydraulic gradient than permeability. However, the egg rearing experiment in the field hyporheic zone resulted in no difference in hatching rate among sites with different current velocity and hydraulic gradient.

Keywords : hyporheic zone, physicochemical environment, *Ephemera strigata*, habitat selection for oviposition site, current velocity of hyporheic zone