

RAPD 解析によるダム上下流の河川水生昆虫 3種地域集団の遺伝的多様性の評価

渡辺幸三¹・大村達夫²

¹正会員 工博 東北大学研究員 大学院工学研究科土木工学専攻
(〒980-8579 仙台市青葉区荒巻字青葉06)

²正会員 工博 東北大学教授 同上

ダム湖は河川水生昆虫の幼虫と成虫の移動を阻害し、ダム上下流間の遺伝的分化やそれに伴う遺伝的多様性の低下を引き起こす恐れがある。本研究は湛水面積が異なる複数のダム湖周辺でヒゲナガカワトビケラ、ウルマーシマトビケラ、クロマダラカゲロウの3種の水生昆虫地域集団のRAPD解析を行った。解析の結果、ヒゲナガカワトビケラの遺伝的分化は6つのダム湖のうち湛水面積が3.27km²以上の2つの大きなダム湖で遺伝的に分化していたが、ウルマーシマトビケラは湛水面積が小さい場合でも分化することがあった。また、ウルマーシマトビケラの遺伝的多様性の低下要因として、集団サイズの低下とダムによる生息地分断化の2因子が働くが、残り2種は集団サイズの低下のみが主に働いていることが明らかになった。

Key Words: aquatic insects, genetic fragmentation, water surface area in reservoir, genetic diversity, population size

1. はじめに

近年、様々な野生生物の遺伝的多様性（同種集団内の遺伝的変異）が調査され、一部の生物集団において遺伝的多様性の低下が報告されている¹⁾⁻⁹⁾。遺伝的多様性が低い集団は近交弱勢の顕在化、環境変化に適応するポテンシャルの低下などにより局地的絶滅の危険性が高まる^{1), 3), 10), 11)}。したがって、野生生物の遺伝的多様性の監視およびその低下原因の解明は生物多様性保全の観点から重要な課題である。しかし、河川水生昆虫の遺伝研究では、リーチ、河川、流域などの様々な地理スケール間の遺伝構造の階層的関係や分散距離の推定などは多いが¹²⁾⁻²⁰⁾、地域集団内の遺伝的多様性に関する研究は世界的に少ないので現状である。

生物集団の遺伝的多様性を低下させる要因の1つとして、生息地分断化に伴う遺伝子流動（地域間の遺伝子の移動）の低下が考えられる¹⁾⁻⁵⁾。遺伝子流動が低下した地域集団間は遺伝的分化が起こりやすい。河川水生昆虫の遺伝子流動は幼虫の下流方向へのドリフト（漂流）と成虫の飛行によって行われる。河川がダム湖で分断された場合、幼虫のドリフトが阻害され、更に、成虫がダム湖を飛び越えられない場合に

は成虫の交流も遮断される可能性が高い。よって、ダム上下流に生息する水生昆虫地域集団間は遺伝的に分化している可能性がある。また、成虫の飛行距離には限界があるため^{21), 22)}、湛水面積が大きいダム湖ほど遺伝子流動が大きく低下している可能性が高い。以上の可能性を検証するために、前報²³⁾において筆者らは湛水面積が異なる6つのダム湖を対象に、ダム湖で分断された河川と隣接するコントロール河川に生息するヒゲナガカワトビケラ地域集団のRAPD (random amplified polymorphic DNA) 解析を行い、湛水面積が3.27km²以上の2つのダム湖で遺伝的分化が起きていることを明らかにした。ヒゲナガカワトビケラ1種では検証されたが、水生昆虫は種ごとに移動能力や生活様式が異なるため²⁴⁾⁻²⁶⁾、他種でも同様の現象が起きているのかを調べる必要がある。より多くの種で湛水面積と遺伝的分化の大きさの定量関係が明らかになれば、従来の生息地を分断する・しないという二者択一的な観点からは異なり、どの程度の分断までを許容できるかという柔軟な観点がダム建設計画に導入可能となる。

遺伝的多様性を低下させるもう1つの要因として集団サイズの低下が考えられる。これまで様々な野生生物において、遺伝的浮動あるいは近親交配によ

り、サイズが小さい集団ほど遺伝的多様性が低下する関係が明らかにされている^{4), 6)-9), 23)}。集団遺伝学の理論的研究でも、集団サイズと遺伝的多様性の関係に関する研究が多い。例えばCrow and Kimura²⁷⁾は、突然変異と遺伝的浮動の間の平衡状態におけるヘテロ接合度Hが $H=4N_e\mu/[4N_e\mu+1]$ の関係であることを理論的に導いている。ここで、ヘテロ接合度Hは遺伝的多様性を表す指標、 N_e は有効集団サイズ(ind.)、 μ は突然変異率(/世代)である。この式は N_e が小さい集団ほどHが低下する関係を示している。この式によると、 N_e と集団サイズの間に相関がある場合、集団サイズが小さい集団ほどHが低下することになる。河川水生昆虫に関して、遺伝的多様性と集団サイズの関係を調査した研究はほとんどないが、筆者らは前報²³⁾でヒゲナガカワトビケラ地域集団を対象にこの関係を調べ、平均ヘテロ接合度と相対集団サイズ(:川幅と個体群密度の積)と間に有意な正の相関があることを発見している。

以上のように、水生昆虫地域集団の遺伝的多様性は1)ダムによる生息地分断化、2)集団サイズの低下の2つの因子により低下する危険性がある。水生昆虫の遺伝的多様性が低下する生態学的メカニズムを理解する上で、これら2つの因子と遺伝的多様性の関係を因子ごとに調べることも重要だが、2因子のうち、どちらの方がより強く遺伝的多様性を低下させるのかを知ることも重要である。例えば、ダム直下では、河床安定化や粒状性有機物の大量供給などの特殊な生息環境が形成されてシマトビケラ属などの造網型トビケラの個体群密度が高まることがある²⁸⁾。このような種で後者の影響の方が強い場合、ダムによる生息地分断化が起きているにも関わらず、ダム下流では集団サイズが増加した結果として遺伝的多

様性が高まっている可能性もある。このように、どちらの因子が遺伝的多様性の低下に影響するのかが明らかにされることで、その低下メカニズムの理解がより深まることが期待される。

以上の背景より、本研究はヒゲナガカワトビケラ、ウルマーシマトビケラ、クロマダラカゲロウの3種の水生昆虫を対象に、湛水面積が大きく異なる複数のダム湖において、ダム湖で分断された河川とそれに隣接するコントロール河川に生息する地域集団のDNA多型をRAPD解析で調査した。このうち、ヒゲナガカワトビケラに関しては前報²³⁾で発表したデータを使った。これら3種の調査は、種ごとに以下の生態学的疑問に答えることを目的として行った。

- 1) 湛水面積が大きいダム湖ほどダム上下流の地域集団間は遺伝的に分化しやすいのか。
- 2) 集団サイズが小さい地域集団ほど遺伝的多様性が低下しているのか。
- 3) ダムによる生息地分断化と集団サイズの低下のうち、どちらが遺伝的多様性を低下させる因子としてより強く働くのか。

2. 方法

(1) 調査地点

湛水面積が0.10km²から6.00km²の範囲で大きく異なる関柴ダム(福島県)、遠野ダム(岩手県)、刀利ダム(富山県)、室牧ダム(富山県)、大倉ダム(宮城県)、下久保ダム(群馬県)、田瀬ダム(岩手県)の7つのダムを対象として調査を行った(図-1、表-1)。ダム湖の丸数字は湛水面積の小さい順を表す。このうち、①関柴ダムを除く6つのダムはヒゲナガカワトビケラを調査した前報²³⁾で対象としたダムと同じであ

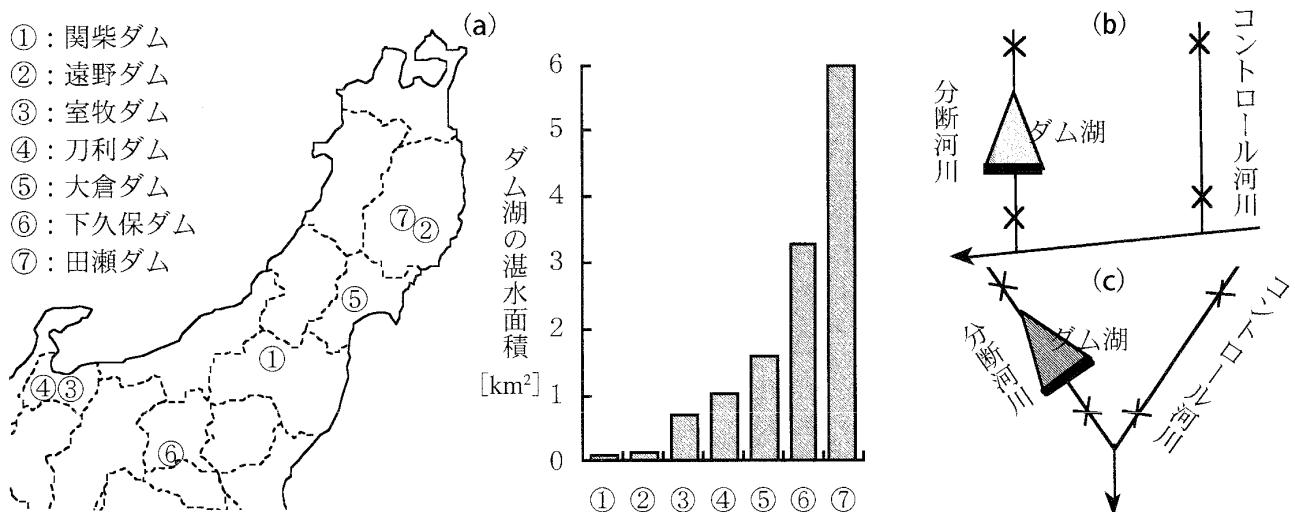


図-1 調査対象ダムと湛水面積(a)、および分断河川とコントロール河川における調査地点(b, c)。ダム湖の数字①～⑥は湛水面積の小さい順を表す。(b)は両河川が下流で同じ河川に流入するパターン(ダム①, ②, ⑦)、(c)は下流で合流するパターン(ダム③, ④, ⑤, ⑥)。図(b), (c)中の×は4つの調査地点を表す。

表-1 調査対象ダムおよび調査地点の概要。滞留時間=有効貯水容量 / 年平均放流流量（平成16年）とした。

ダム	湛水 面積 [km ²]	ダム 堤高 [m]	滞留 時間 [日]	竣工年	調査地点の 標高[m]		上下流地点間の河川 距離[km]		調査河川	
					上流	下流	分断河川	コントロール河川	分断河川	コントロール河川
① 関柴	0.10	30.0	12	1958	400	310	2.6	2.2	姥堂川	三ノ森川
② 遠野	0.12	26.5	16	1957	320	280	2.0	1.9	来内川	山谷川
③ 室牧	0.71	80.5	42	1961	400	120	10.5	8.7	井田川	野積川
④ 刀利	1.03	101.0	50	1966	375	200	6.5	2.0	小矢部川	糸谷川
⑤ 大倉	1.60	82.0	53	1961	260	180	8.2	3.1	大倉川	広瀬川
⑥ 下久保	3.27	129.0	183	1968	320	130	16.7	12.5	神流川	鮎川
⑦ 田瀬	6.00	81.5	59	1954	220	120	15.3	6.4	猿ヶ石川	人首川

る。ダムが建設されてから遺伝的分化が現れるまでに時間がかかる可能性があるため²⁹⁾⁻³¹⁾、1954年から1968年の間に竣工された比較的古いダムを選んだ(表-1)。ダム湖に流入する河川とダム湖から流出する河川がそれぞれ1本ずつである。

それぞれにダムについて、ダム湖によって分断された河川(分断河川)のダム上下流側の2地点と、分断河川の近隣を流れるダム湖で分断されていないコントロール河川の上下流地点の計4地点で調査を行った(図-1 (b), (c))。コントロール河川の2つの調査地点は、標高が分断河川の上下流地点とそれぞれ同じになるように設定した。分断河川とコントロール河川の地理的な位置関係は、両河川が下流で同じ河川に流入するパターン(図-1 (b))と両河川が下流で合流するパターン(図-1 (c))に分かれる。関柴、遠野、田瀬ダムは前者、残りの4つのダムは後者のパターンである。コントロール河川の2つの調査地点に挟まれた河川区間には支流の流入や滝による河川の分断は見られなかった。

ダムによる遺伝的分化を適切に評価するためには、分断河川にダムが無かった場合の遺伝組成を完全に再現するダム建設以前の分断河川をコントロールとするのが理想的であった。しかし、現実には、建設以前の河川は無いので、これに最も近い集団の遺伝組成を再現する河川をコントロールとする必要があった。そこで、流域形成過程、気候、地勢などの自然条件が分断河川と近いと考えられる同流域内に存在する隣接河川をコントロール河川として選択した。

(2) 対象種

ヒゲナガカワトビケラ(*Stenopsyche marmorata*)、ウルマーシマトビケラ(*Hydropsyche orientalis*)、クロマダラカゲロウ(*Ephemerella nigra*)の3種を対象種とした。7つのダムのうち、ヒゲナガカワトビケラは①関柴ダムを除く6つのダム、ウルマーシマトビケラは⑤大倉ダムを除く6つのダム、クロマダラカゲロウは①関柴ダムと⑤大倉ダムの2つのダムで、分断河川とコ

ントロール河川の全4地点で調査時期に生息が確認された。調査はこれらのダムを対象に行った。

ヒゲナガカワトビケラの幼虫は礫間に分泌網糸で作った巣網を張って営巣し、巣網にかかる河川水中の粒状性有機物を摂食する造網型トビケラに分類される^{32),33)}。終齢幼虫の体長は40 mm~70mmと大型のトビケラである。東北地方では2化性の生活環が報告されている³²⁾。飛行可能な距離は、野外調査によって得られた飛行速度と飛行継続時間から約2.5~3.1km/日と推定されている³²⁾。交尾後の多くの雌の成虫は上流方向に遡上飛行し、上流で水中の礫に産卵する。成虫の遡上飛行によって、幼虫の流下が補われ、一定の分布域が保たれるコロニゼーションサイクルがあることが知られている³⁴⁾。

ウルマーシマトビケラの生活型も造網型トビケラに分類される。終齢幼虫の体長は最大で約15mmで、ヒゲナガカワトビケラよりも小さいトビケラである。羽化は春から秋にかけて水面で行われる。1日あたりの羽化量が少なく、羽化後も舞い上がりずに水面上を滑ってそのまま岸際の茂み等に入るこむことが多い³⁵⁾。この種の飛行距離に関する知見はない。

クロマダラカゲロウは中型のマダラカゲロウ属で、生活型は匍匐型に分類される。瀬の中で流れの緩いところに生息し、藻があればその中に多く生息している。年1世代で、6月を中心に幼虫の体長が10 mm前後になると羽化する。羽化方法は水面羽化であり、成虫のサイズはオスが9mm、メスが12mm位とメスのほうが大きいことが報告されている³⁶⁾。この種も飛行距離に関する知見はない。

(3) サンプリング

2003年10月にサンプリングを行った。各調査地点の瀬で、RAPD分析に用いる30個体の幼虫が種ごとに確保できるまで、キックネット法(メッシュサイズ:250μm)による定性的なサンプリングを繰り返し行った。ただし、調査地点によっては30個体を採取できない場合もあった。採集した幼虫は、実体顕微鏡

(Leica MZ125)を用いて種を同定した後、RAPD分析に用いた。

RAPD分析用のサンプル採取の他に、各地点の相対集団サイズを推定するための生態学的調査も行った。コドラード付きサーバーネット(30cm×30cm, メッシュサイズ: 250μm)を用いた定量サンプリングを瀬の中からランダムに選んだ5カ所で行い、対象種の個体群密度をそれぞれ調べた。また、各地点の生息面積の相対的な違いを表すパラメータとして川幅も測定した。右岸と左岸の水際線の間の距離を川幅として、流下方向に30mごとに巻き尺で10回測定した。そして、各地点の平均個体群密度[ind./m²]と平均川幅[m]の積により相対集団サイズ[ind./m]を評価した。

(4) RAPD法によるDNA多型の検出

前報²³⁾の方法に従って、DNAのフェノール抽出、RAPD用ランダムプライマーによるPCR、アガロースゲル電気泳動の一連の手順によりDNA多型を検出した。ランダムプライマー(Kits A, オペロン社)にはOPA-01, 03, 04, 05の4種類のプライマーを用いた(表-2)。電気泳動で得られたバンドパターンを、ソフトウェア Lane Multi Screener ver. 3.0(ATTO)を用いて、バンドが検出された場合を1、検出されなかった場合を0とする1-0データに変換した。RAPD分析は個体ごとに2回行い、2回ともバンドが検出された再現性の高いバンドのみを1とした。それぞれの種について、同じプライマーから産出された同じ分子量のバンドは同一遺伝子座を表すと仮定し、全個体のうち5%から95%の個体でバンドが出現した遺伝子座を多型遺伝子座として解析に用いた(表-2)

(5) データ解析

データ解析は前報²³⁾と同様に行った。まず、地点ごとに各遺伝子座の劣性遺伝子頻度(q_i)を $q_i=(n_i/N)^{0.5}$ の関係式から求めた³⁷⁾。ここで、iは遺伝子座、 n_i はバンドが検出されなかつたサンプル数、Nは地点のサンプル数を表す。優性遺伝子頻度(p_i)は $p_i=1-q_i$ から計算した。2地点間の遺伝的分化の程度を評価するために、最小遺伝距離(D_{xy})を $D_{xy}=(1/r)\sum((p_{xi}-p_{yi})^2/2+(q_{xi}-q_{yi})^2/2)$ より求めた³⁸⁾。ここで $p_{xi}, p_{yi}, q_{xi}, q_{yi}$ は地点x, yにおける遺伝子座iの対立遺伝子頻度、rは遺伝子座の総数を表す。 D_{xy} は0から1までの範囲を取り、この値が大きい地点間ほど遺伝的分化が大きい。それぞれのダムについて、ダム上下流地点間の最小遺伝距離($D_{xy,dam}$)とコントロール河川の上下流地点間の最小遺伝距離($D_{xy,control}$)の有意差をt検定で調べた³⁸⁾。帰無仮説 $D_{xy,dam} < D_{xy,control}$ を有意水準5%以下で棄却した場合、ダムによる遺伝的分化が有意と判断した。更に、各地点の遺伝的多様性を評価するため、平均ヘテロ接合度(H)を $H=(1/r)\sum 2p_i q_i$ より求めた³⁸⁾。また、各地点の平均ヘテロ接合度Hの値を説明する重回帰モデルをエクセル統計Ver. 1.0.2.(社会情報サービス)を使って推定した。モデルの説明変数は相対集団サイズNの常用対数値(log₁₀N)および分断河川地点を1、コントロール河川地点を0とするダミー変数Xの2変数の中から適切な変数を変数増減法で選択した。

本研究のデータは全て1回(1年)分のサンプルから得られた情報である。個体群の遺伝構造は調査時のサンプル誤差や遺伝的浮動の影響により、同じ場所でも調査毎に異なる結果になる可能性がある。個体群密度に関しても、渴水年と豊水年などの環境の違いにより経年に変化する可能性がある。したがって、より正確な結果を得るために、複数年に渡る遺伝構造と個体群密度の調査が理想的と考えられる。しかし、本研究では複数年調査に伴う労力、調査期間の増大を避け、遺伝生態学における他の多くの研究事例に倣い、1回(1年)分のサンプルから得られたデータに基づいた解析を行った。

3. 結果

(1) 遺伝距離

図-2に分断河川とコントロール河川の上下流地点間の最小遺伝距離($D_{xy,dam}, D_{xy,control}$)の結果をダム湖ごとに示した。ヒゲナガカワトビケラのダム上下流間の最小遺伝距離($D_{xy,dam}$)がコントロール河川の最小遺伝距離($D_{xy,control}$)よりも有意に高かったのは、6つ

表-2 RAPD分析に用いたランダムプライマーの塩基配列および検出された遺伝子座(バンド)数。n_i: 検出された遺伝子座(バンド)の数、n_p: 多型遺伝子座(バンド)の数

プライマー	塩基配列(5'-3')	ヒゲナガカワトビケラ		ウルマーシマトビケラ		クロマダラカゲロウ	
		n _t	n _p	n _t	n _p	n _t	n _p
OPA-01	CAGGCCCTTC	21	9	15	4	20	16
OPA-03	AGTCAGGCCAC	26	20	19	9	23	15
OPA-04	AATCGGGCTG	21	13	13	5	18	13
OPA-05	AGGGGTCTTG	20	10	14	8	21	14
計		88	52	61	26	82	58

のダムの中で湛水面積が最も大きな⑥下久保ダム ($t_{51}=3.01, p<0.01$) と⑦田瀬ダム ($t_{51}=2.18, p<0.05$) の2つのダムであった。この結果から、湛水面積3.27km² (⑥下久保ダム) よりも大きなダム湖上下流間で、ヒゲナガカワトビケラ地域集団のダム湖による有意な遺伝的分化が起きていることがわかった。ウルマーシマトビケラは、調査した6つのダムのうち、湛水面積が最も大きな⑦田瀬ダム ($t_{25}=1.69, p<0.05$) と3番目に小さい③室牧ダム ($t_{25}=1.73, p<0.05$)において $D_{xy,dam}$ が $D_{xy,control}$ よりも有意に高く、これら2つのダム上下流間に有意な遺伝的分化が起きていることが分かった(図2-b)。クロマダラカゲロウは、調査した①関柴ダムと⑤大倉ダムの2つのダム共に $D_{xy,dam}$ は $D_{xy,control}$ よりも有意に高くはなく、ダム湖上下流の地域集団間は遺伝的に分化していなかった。

ヒゲナガカワトビケラとウルマーシマトビケラの $D_{xy,control}$ はコントロールであるにも関わらず、ダムごとに大きな違いが見られた。この違いが、コントロール河川の上下流地点間の河川距離が大きかったダム

で $D_{xy,control}$ が大きかったために起きたのかを検証するために、 $D_{xy,control}$ と河川距離の相関を調べた結果、ヒゲナガカワトビケラ ($r^2=0.33; F_{1,4}=1.96; p=0.23$) とウルマーシマトビケラ ($r^2=0.06; F_{1,4}=0.26; p=0.64$) 共に有意な相関は無かった。したがって、河川距離は $D_{xy,control}$ のダムごとの違いに影響していなかったと考えられる。各ダムは異なる流域に位置していたため、流域ごとに異なる気候、地勢、流域形成過程などの影響が流域固有の $D_{xy,control}$ を生じさせ、ダム間の $D_{xy,control}$ の違いとして現れたものと考えられる。

(2) 遺伝的多様性

各地点における平均ヘテロ接合度 H は、ヒゲナガカワトビケラが0.081~0.371(平均: 0.203)、ウルマーシマトビケラが0.104~0.244(平均: 0.163)、クロマダラカゲロウが0.139~0.232(平均: 0.198)の範囲で測定された(表-3)。ウルマーシマトビケラ ($t_{11}=0.93, p>0.05$)、ヒゲナガカワトビケラ ($t_{11}=1.21, p>0.05$) とクロマダラカゲロウ

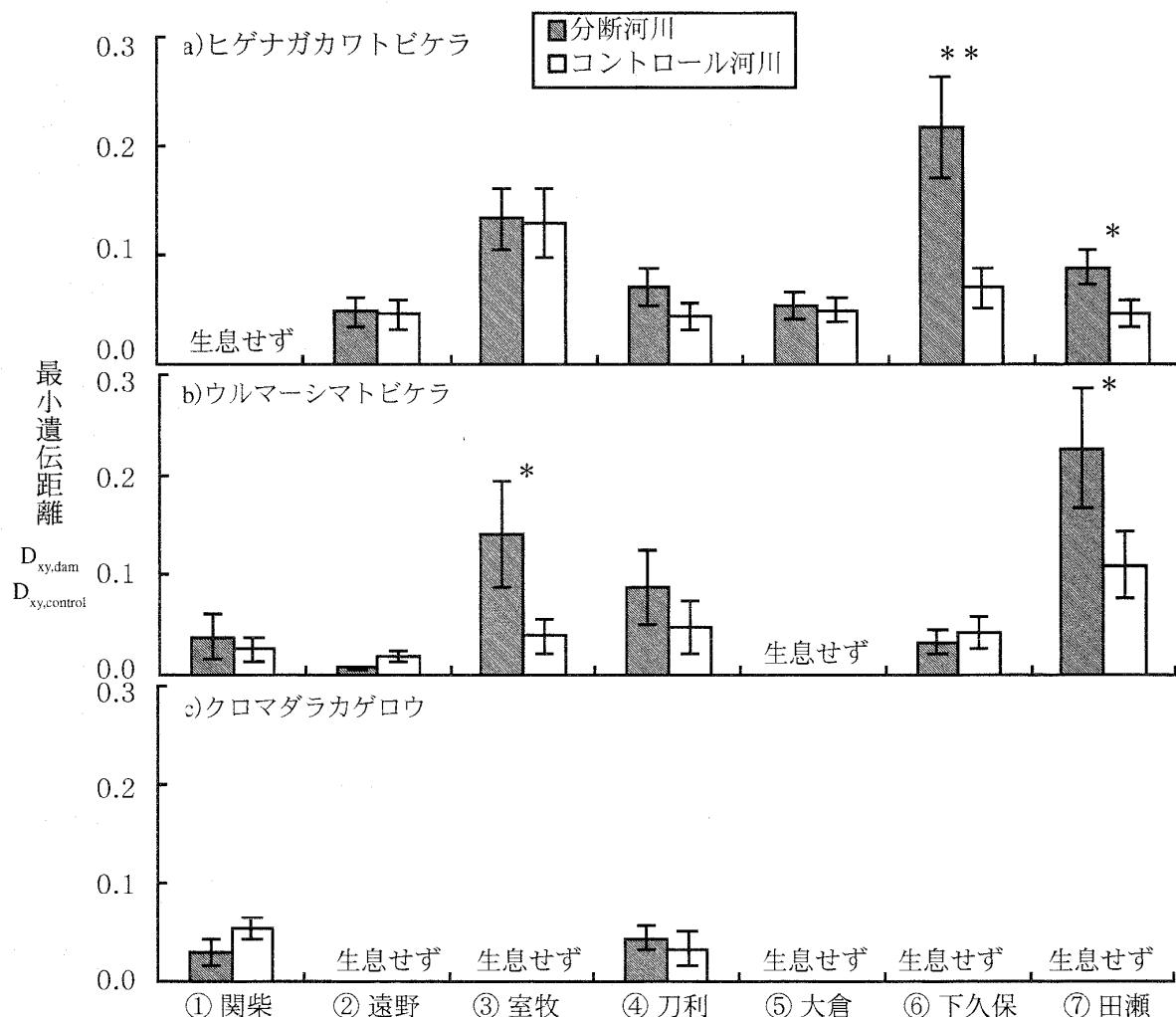


図-2 分断河川とコントロール河川の上下流地点間の最小遺伝距離 ($D_{xy,dam}, D_{xy,control}$) の比較。a)ヒゲナガカワトビケラ, b)ウルマーシマトビケラ, c)クロマダラカゲロウの結果。ダム湖の数字①～⑦は湛水面積の小さい順。バーは標準誤差。*は $p<0.05$, **は $p<0.01$ で帰無仮説 $D_{xy,dam} < D_{xy,control}$ が棄却されたダム湖。

表-3 各調査地点の川幅、個体群密度、RAPD分析に用いたサンプル数(n)、平均ヘテロ接合度。UF: Upper site at Fragmented river(分断河川上流)、DF: Down site at Fragmented river(分断河川下流)、UC: Upper site at Control river(コントロール河川上流)、DC: Down site at Control river(コントロール河川下流)

ダム湖	※	川幅 [m]	ヒゲナガカワトビケラ		ウルマーシマトビケラ		クロマダラカゲロウ			
			個体群密度 [ind./m ²]	n	平均ヘテロ接合度	個体群密度 [ind./m ²]	n	平均ヘテロ接合度		
①関柴	UF	6.9	-	-	0.215	50	30	0.128	496	
	DF	6.0				90	30	0.106	256	
	UC	3.8				131	30	0.139	284	
	DC	2.7				186	30	0.180	1336	
②遠野	UF	6.9	24	15	0.215	529	30	0.104	-	
	DF	6.0	122	30	0.211	1000	30	0.135	-	
	UC	3.8	7	11	0.155	57	30	0.144	-	
	DC	2.7	2	23	0.151	60	30	0.180	-	
③室牧	UF	12.6	16	20	0.093	214	30	0.161	-	
	DF	4.7	311	30	0.240	4038	30	0.168	-	
	UC	8.0	2	15	0.124	195	30	0.229	-	
	DC	31.5	42	30	0.161	271	30	0.218	-	
④刀利	UF	12.6	7	22	0.159	171	30	0.161	-	
	DF	10.2	42	30	0.102	624	30	0.139	-	
	UC	2.6	11	30	0.118	93	30	0.147	-	
	DC	5.0	11	30	0.111	52	30	0.117	-	
⑤大倉	UF	30.9	16	20	0.290	-	-	192	20	0.232
	DF	30.3	48	18	0.286			120	20	0.210
	UC	12.4	4	11	0.260			108	18	0.180
	DC	11.8	12	20	0.235			84	20	0.197
⑥下久保	UF	21.1	2	21	0.081	102	30	0.156	-	
	DF	36.3	196	30	0.185	629	30	0.179	-	
	UC	7.3	31	30	0.195	286	30	0.127	-	
	DC	13.3	153	30	0.168	381	30	0.174	-	
⑦田瀬	UF	63.5	36	20	0.371	293	30	0.244	-	
	DF	16.8	40	22	0.313	343	30	0.191	-	
	UC	5.6	156	17	0.318	148	30	0.142	-	
	DC	10.6	98	18	0.328	283	30	0.241	-	

(t₃=1.77, p>0.05) のそれぞれのHに関して、分断河川に生息する地域集団とコントロール河川に生息する地域集団の平均値の間に有意差はなかった。

(3) 平均ヘテロ接合度と相対集団サイズの相関

各地点の個体群密度は、ヒゲナガカワトビケラが2.2~311[ind./m²]、ウルマーシマトビケラが50~4038[ind./m²]、クロマダラカゲロウが84~1336[ind./m²]の範囲で測定された(表-3)。ヒゲナガカワトビケラを調査した6つのダム湖のうち、⑦田瀬ダムを除く5つのダム湖において、ダム下流地点のヒゲナガカワトビケラの個体群密度が他の3地点(ダム上流、コントロール上下流地点)よりも高かった。ウルマーシマトビケラも同様に、①関柴ダムを除く5つのダム湖において、ダム下流地点の個体群密度が他の3地点よりも高かった。しかし、クロマダラカゲロウに関してはこのようなダム下流地点における個体群密度の高まりは見られなかった。クロマダラカゲロウを除く造網型トビケラ2種の個体群密度が多く

のダム下流地点で高まった原因として、先に述べたように、河床安定化や粒状性有機物の大量供給などのダム直下に特有のこれらの種に好適な生息環境がこれらの地点に出現していた可能性がある。個体群密度と川幅の積である相対集団サイズは、ヒゲナガカワトビケラが6~7095[ind./m]、ウルマーシマトビケラが158~19141[ind./m]、クロマダラカゲロウが523~5923[ind./m]の範囲で分布していた。

図-3に相対集団サイズNの対数値(log₁₀N)と平均ヘテロ接合度(H)の相関図を示した。ヒゲナガカワトビケラ(r²=0.27; F_{1,22}=8.23; p=0.009)、ウルマーシマトビケラ(r²=0.18; F_{1,22}=4.83; p=0.04)、クロマダラカゲロウ(r²=0.67; F_{1,6}=12.2; p=0.013)の3種すべてにおいて、log₁₀NとHの間に有意な正の相関が見られた。したがって、これら3種は、幼虫の生息個体数が相対的に低い地域集団ほど、遺伝的多様性がより低い遺伝構造を有していると言える。なお、3種ともHと実験サンプル数nの間には有意な相関はなかった。

表-4に平均ヘテロ接合度Hを説明する重回帰モデ

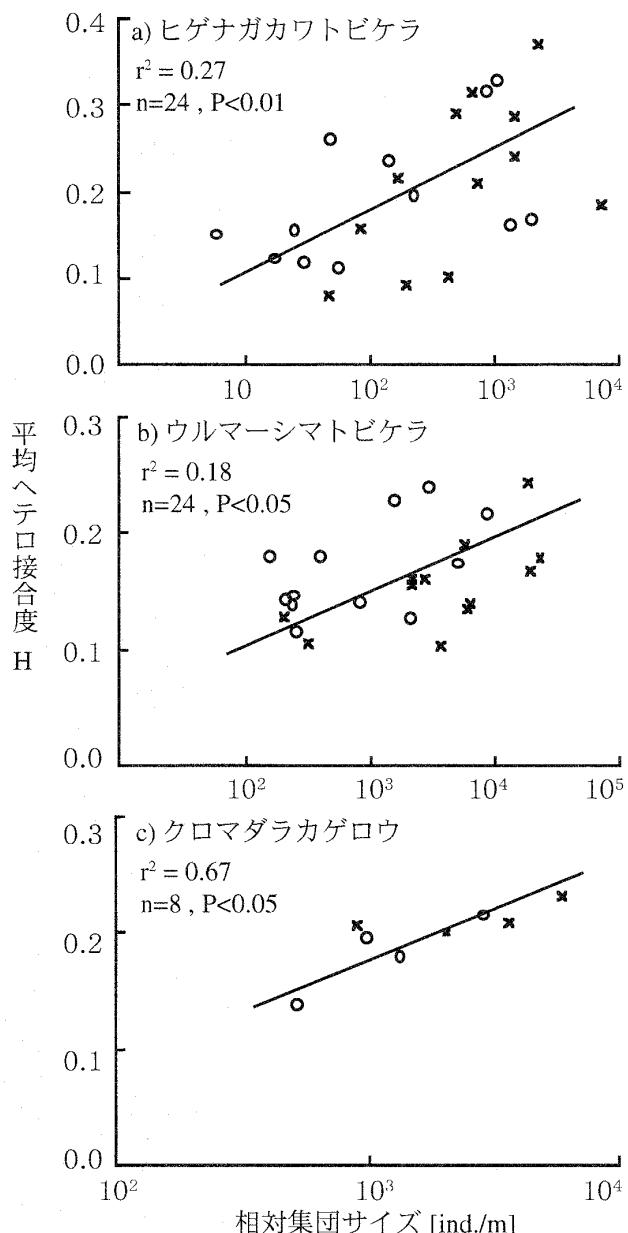


図-3 平均ヘテロ接合度と相対集団サイズの相関図。×は分断河川、○はコントロール河川の上下流地点の値。図中の統計値と近似直線は両河川の値をまとめ扱った結果。相対集団サイズ=個体群密度×川幅。

ルとして推定された式およびその推定式の信頼性に関する統計値を種ごとに示した。いずれの種も H が $\log_{10}N$ あるいは $\log_{10}N$ とダミー変数 X によって有意に説明された。ヒゲナガカワトビケラおよびクロマダラカゲロウの説明変数には $\log_{10}N$ のみが選択された

表-4 平均ヘテロ接合度 H を目的変数とする重回帰モデル。 N は相対集団サイズ（個体群密度と川幅の積）、 X は分断河川の地点を1、コントロール河川の地点を0とするダミー変数。説明変数は $\log_{10}N$ と X から変数増減法により選択した。nはサンプル数、 r^2 は決定係数、FはF値、pは有意確率をそれぞれ表す。

	重回帰モデル	n	r^2	F	p
ヒゲナガカワトビケラ	$H=0.0402\log_{10}N+0.0635$	24	0.27	8.3	0.009
ウルマーシマトビケラ	$H=0.0344\log_{10}N-0.0398X+0.0732$	24	0.30	4.6	0.022
クロマダラカゲロウ	$H=0.0402\log_{10}N+0.0635$	8	0.67	12.2	0.013

が、ウルマーシマトビケラのモデルの説明変数には $\log_{10}N$ とダミー変数 X の2つの変数が選択された。

4. 考察

(1) ダム湖上下流間の遺伝的分化と湛水面積の大きさの関係

ヒゲナガカワトビケラは湛水面積 3.27 km^2 (⑥下久保ダム)よりも大きな2つのダム湖上下流間で有意な遺伝的分化が検出され、逆に、湛水面積 1.60 km^2 (④大倉ダム)よりも小さいダム上下流間では有意な遺伝的分化は検出されなかった。したがって、ヒゲナガカワトビケラ地域集団がダム上下流間で遺伝的に分化するかどうかには湛水面積の大きさが影響していると考えられる。ヒゲナガカワトビケラの成虫の飛行可能距離は、生態学的調査によって約 $2.5\sim3.1 \text{ km}/\text{日}$ と推定されている²¹⁾。湛水面積 1.60 km^2 以下の4つのダム湖は堤体から流入河川までの直線距離が $0.6\sim3.0 \text{ km}$ であったのに対して、 1.60 km^2 以上の2つのダム湖では 4.4 km と 10.8 km であった。これらは、湛水面積 1.60 km^2 以下の4つのダム湖を成虫が飛び越えていることを示唆する本研究の結果を支持する値と言える。

ウルマーシマトビケラは③室牧ダムと⑦田瀬ダムの上下流間で有意な遺伝的分化が検出された。③室牧ダムよりも湛水面積が小さい④刀利ダムや⑥下久保ダムで検出されないにも関わらず、③室牧ダムで遺伝的分化が検出されたことから、ダム上下流のウルマーシマトビケラ地域集団間で遺伝的分化が起きるかどうかには湛水面積以外の要素が影響していることが推測される。ただし、湛水面積が最も大きな⑦田瀬ダムでも遺伝的分化が検出されているため、湛水面積が完全に無関係とは言いきれない。いずれにしろ、ウルマーシマトビケラは、ヒゲナガカワトビケラに比べて湛水面積の大きさが遺伝的分化の発生に小さく影響する種と考えられる。ウルマーシマトビケラの飛翔距離に関する生態学的知見は乏しいが、同じシマトビケラ属の *H. siltalai* の飛翔距離と羽化後に他の場所に飛翔する個体の割合を他属9種と共に

調査した結果、飛翔距離と飛翔する個体の割合共に10種中4番目に低いことが分かっている²⁶⁾。同属のウルマーシマトビケラの飛翔能力も高くないとすると、湛水面積が3番目に小さい③室牧ダムでも遺伝的分化が起きていても不思議はない。

野生生物の遺伝的分化は湛水面積のような生息地分断の規模以外の因子の影響も受ける。例えば、分断された集団の有効集団サイズが小さい場合、遺伝的浮動が強まり、大きい集団に比べて遺伝的分化が起こりやすいことが理論的に調べられている³⁹⁾。このことから、湛水面積が3番目に小さい③室牧ダムでウルマーシマトビケラの遺伝的分化が検出された理由として、③室牧ダムの上下流に生息する個体数が他のダムに比べて小さかったためであることが予想された。しかし、相対集団サイズを地点間で比較した結果、室牧ダム上下流地点の相対集団サイズは他地点に比べて低くなく、むしろ下流地点では全24地点で2番目に高かった。有効集団サイズと相対集団サイズは必ずしも比例しているとは限らないが、③室牧ダムでウルマーシマトビケラの遺伝的分化が検出された原因が有効集団サイズの小ささのためである可能性は低い。なお、ヒゲナガカワトビケラに関しても、遺伝的分化が検出された⑥下久保ダムと⑦田瀬ダムの上下流地点の相対集団サイズは他のダム上下流と比較した結果、遺伝的分化が検出されたダムにおける相対集団サイズの低下は特に見られなかった。

クロマダラカゲロウは、調査した2つのダム湖において上下流の地域集団間は遺伝的に分化していなかった。クロマダラカゲロウの飛翔に関する生態学的知見は乏しいが、カゲロウの他種(コカゲロウの1種)では、上流方向への飛翔距離が1.6 kmから1.9 km程度に止まることが同位体マーカーを使った研究により明らかにされている⁴⁰⁾。したがって、本研究でクロマダラカゲロウを調査したダムよりも湛水面積が大きいダムで調査を行った場合、遺伝的分化が検出される可能性もある。今後、クロマダラカゲロウがダムにより遺伝的分化が起きない種なのか、あるいは湛水面積によっては分化する種であるのかを結論づけるためには、周辺にクロマダラカゲロウが生息する湛水面積が大きいダム湖を新たに探し、調査を行う必要がある。

生息地分断化の規模を表す湛水面積の以外のパラメータとして、ダム堤体の高さも考えられた。これは、高い堤体ほど成虫の遡上飛行を遮断する効果が高いことが予想されたためである。ヒゲナガカワトビケラで遺伝的分化が見られた2つのダムのうち、⑥下久保ダムの堤高(129m)は6つのダムの堤高の中で最も高かったが、⑦田瀬ダムの堤高(81.5m)は④

刀利ダムの堤高よりも約20m低く、③室牧ダムと⑤大倉ダムの堤高とほぼ同じであった。したがって、ヒゲナガカワトビケラ地域集団の遺伝的分化を引き起こす要因として、ダム堤高よりも湛水面積の方がより重要であることが考えられた。ウルマーシマトビケラで遺伝的分化が見られた③室牧ダムと⑦田瀬ダムのダム堤高は、6つのダムの堤高の中で2番目と3番目に低く、ウルマーシマトビケラも遺伝的分化の発生とダム堤高の間には関係は無いと考えられる。

(2) 集団サイズと遺伝的多様性の関係

相対集団サイズNの対数値($\log_{10}N$)と平均ヘテロ接合度(H)の間に有意な正の相関関係から、ヒゲナガカワトビケラ、ウルマーシマトビケラ、クロマダラカゲロウの3種とも幼虫の生息個体数が相対的に低い地域集団ほど、遺伝的多様性がより低いことがわかった。これは、相対集団サイズが小さい地域集団ほど遺伝的浮動が強く作用していたためと推測される。上述したように、造網型トビケラ2種の個体群密度は多くのダム下流地点で高まっていた。これがダムによる流量安定化や粒状性有機物の大量供給の結果と仮定すると、ダムが集団サイズの増大を通じて遺伝的多様性を人為的に高めていたものと考えることができる。

これまで、河川水生昆虫以外の生物において、集団サイズとヘテロ接合度の間の密接な関係が数多く報告してきた^{6),7)}。これらの調査結果の多くは、集団サイズそのものの値よりもその対数値の方がHよりも高い相関関係にあることを経験的に示している。本研究で調査した3種も、HはNとは有意な相関はなく、 $\log_{10}N$ とのみ相関があったので、従来の報告と同じ傾向を示していたことがわかる。また、本研究では、川幅を各地点の相対的な生息面積の違いを表す量と考え、川幅に個体群密度に乗じて相対集団サイズを求めた。ヒゲナガカワトビケラの場合、川幅を乗じない個体群密度の対数値もHと有意な相関があったが、その相関は相対集団サイズの場合よりも弱かった($r^2=0.19$; $F_{1,22}=5.31$; $p=0.03$)。更に、ウルマーシマトビケラとクロマダラカゲロウにおいては、個体群密度の対数値はHと有意な相関はなかった。したがって、対象とした3種の相対的な生息面積を表す量として川幅は適切な変数の一つと考えられる。

上述した理論式 $H=4N_e\mu/(4N_e\mu+1)$ は、 $\log_{10}N_e$ が大きくなるにつれてHがシグモイド型の増加曲線を描いて増加する関係を表わしている²⁷⁾。中立突然変異の仮定の下では、通常のゲノムDNA上で見られるμの範囲 $10^5 \sim 10^8$ の下では、 N_e が 10^6 程度までは $\log_{10}N_e$ とHの関係は線形近似できるが、 N_e がそれ以上に増加

してもHは飽和して増加せず、線形近似できなくなることが調べられている⁴¹⁾。N_eがNと比例していると仮定すると、本研究で得られたHとlog₁₀Nの相関図の中に、log₁₀Nが十分に大きいためにHが飽和レベルに達した地点のデータが含まれていた場合、直線よりも飽和曲線の方が良く近似できた可能性がある。しかし、本研究で得られたデータでは、3種とも相対集団サイズが十分に高い地点でも線形増加する関係は続いている。したがって、観測された3種のHは、調査地点における相対集団サイズの下では、飽和レベルではなかったものと考えられる。このことは、今後、相対集団サイズが更に高い他の河川でこれら3種のHを調査した場合、本結果で測定されたHよりも高いHが測定される可能性を示唆している。

推定された重回帰モデルから、ヒゲナガカワトビケラおよびクロマダラカゲロウのHはlog₁₀Nによって説明されるが、ウルマーシマトビケラはlog₁₀Nの他にダミー変数Xを加えた方がより正確にHを説明できることがわかった。この結果は、ウルマーシマトビケラ地域集団の遺伝的多様性を低下には、集団サイズの小ささに加えて、ダムによる遺伝子流動の阻害が関係していることを示している。つまり、水生昆虫の遺伝的多様性を低下させる要因として、研究当初に予想していた1) ダムによる生息地分断化、2) 集団サイズの低下の2因子のうち、ウルマーシマトビケラは両者とも作用する種であることが考えられる。このことから、ウルマーシマトビケラは、集団サイズが元々小さかった場合に周辺にダムを建設した時、遺伝的多様性が更に低下する危険性があることがわかる。また、ダム上下流において生息環境悪化による個体群密度の低下や流量低下による生息面積の減少を引き起こした場合、ダムによる遺伝子流動の低下に加えて集団サイズの低下による影響も作用し、ウルマーシマトビケラの遺伝的多様性が大きく低下する危険性もある。

このようなウルマーシマトビケラの結果に対して、ヒゲナガカワトビケラとクロマダラカゲロウのHの説明変数にはlog₁₀Nだけが選択されたので、上述した2因子のうち2) 集団サイズの低下のみが主に遺伝的多様性を低下させる因子として作用する種であることがわかる。ただし、クロマダラカゲロウは、2つのダムに関するデータしか得られていないので、これらより大きなダムのデータが得られた場合は異なる結論になる可能性が残されている。仮に、この種が大きなダム湖でも同じ傾向を示すと仮定した場合、ヒゲナガカワトビケラとクロマダラカゲロウの地域集団内の遺伝的多様性を保全するためには、生息地分断化よりも個体数低下を回避するための河川管理

がより重要であることがわかる。このためには、十分な流量供給による生息面積の確保と共に、生息に好ましい環境作りによる高い個体群密度の確保も重要になる。この集団サイズ保全の重要さは、ダムによる生息地分断化も遺伝的多様性の低下に作用するウルマーシマトビケラに関しても同様に言えることである。河川生態系の保全において、従来から水生昆虫の個体数保全の取り組みは多く行われているが、今後その保全が地域集団の遺伝的多様性の保全にも寄与していることを念頭におきつつ、この取り組みが更に積極的に行われる事が望まれる。

5. おわりに

本研究は湛水面積が大きく異なる複数のダム湖を対象に、分断河川とコントロール河川に生息する水生昆虫3種地域集団のRAPD解析を行った。そして、湛水面積とダム上下流間の遺伝的分化の大きさの関係を調べると共に、地域集団の遺伝的多様性を低下させる要因も調べた。以下に、本研究で得られた成果をまとめるとする。

- 1) ヒゲナガカワトビケラの遺伝的分化の発生はダム湖の湛水面積に依存し、調査した6つのダム湖のうち湛水面積が3.27km²よりも大きな2つのダム湖上下流間で有意な遺伝的分化が起きていた。
- 2) ウルマーシマトビケラは、調査した6つのダムのうち、湛水面積が最も大きい⑦田瀬ダムと共に3番目に小さい③室牧ダムにおいてもダム湖上下流間で有意な遺伝的分化が検出された。このことからウルマーシマトビケラはヒゲナガカワトビケラよりもダム湖の湛水面積に遺伝的分化の発生に依存しない種であることがわかった。
- 3) クロマダラカゲロウは調査した湛水面積1.60km²以下の2つのダム湖において、ダム上下流の地域集団間に有意な遺伝的分化は検出されなかった。
- 4) 3種とも相対集団サイズ(個体群密度と川幅の積)の対数値と平均ヘテロ接合度の間に有意な正の相関があり、幼虫の生息個体数が相対的に低い地域集団ほど遺伝的多様性が低下していることがわかった。
- 5) 重回帰分析の結果、ウルマーシマトビケラ地域集団の平均ヘテロ接合度は、相対集団サイズの対数値および分断河川地点を1、コントロール河川地点を0とするダミー変数Xの2変数によって有意に説明された。このことより、ウルマーシマトビケラは「ダムによる生息地分断化」、「集団サイズの低下」の2因子によって遺伝的多様性が低下する種であることがわ

かった。

6) ヒゲナガカワトビケラとクロマダラカゲロウに関して推定された重回帰モデルには、ダムの有無を表すダミー変数Xが説明変数として選択されず、相対集団サイズの対数値のみ選択されたため、「集団サイズの低下」のみが主に遺伝的多様性を低下させる種であることがわかった。

謝辞： 本研究の遂行に当たり、東北大学大学院生命科学研究科の横山潤博士からDNA多型実験の指導を受けた。本研究の一部は平成14年度～平成16年度科学研究費補助金（特別研究員奨励費）を使用して行った。また、富山県農村環境課、遠野地方振興局、宮城県大倉ダム管理事務所、富山県室牧ダム管理事務所よりダム管理に関する貴重なデータを提供して頂いた。ここに記して謝意を表します。

参考文献

- 1) Frankham, R. : Inbreeding and extinction: a threshold effect, *Conservation Biology*, 9, pp.792-799, 1995.
- 2) Frankham, R. : Do island populations have less genetic variation than mainland populations?, *Heredity*, 78, pp.311-327, 1997.
- 3) Frankham, R. : Inbreeding and extinction: Island populations, *Conservation Biology*, 12, pp.665-675, 1998.
- 4) Hartl, D. and Clark, A. G.: *Principles of population genetics*, third ed., Sinauer Associates, Sunderland, USA, pp. 316-319, 1997.
- 5) Wayne, R. K., Lehman, N., Girman, D., Gogan, P. J. P., Gilbert, D. A., Hansen, K., Peterson, R. O., Seal, U. S., Eisenhower, A. Mech, L. D. and Krumenaker, R. J.: Conservation genetics of the endangered Isle Royale Gray Wolf, *Conservation Biology*, 5, pp.41-51, 1991.
- 6) Frankham, R.: Relationship of genetic variation to population size in wildlife, *Conservation Biology*, 10, pp.1500-1508, 1996.
- 7) Knaepkens, G., Bervoets, L., Verheyen, E. and Eens, M.: Relationship between population size and genetic diversity in endangered populations of the European bullhead (*Cottus gobio*): implications for conservation, *Biological Conservation*, 115, pp.403-410, 2004.
- 8) Lacy, R. C.: Loss of genetic diversity from managed population: Interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision, *Conservation Biology*, 1, pp.143-157, 1987.
- 9) Lammi, A., Siikamäki, P. and Mustajärvi, K. : Genetic diversity, population size and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria* (Caryophyllaceae), *Conservation Biology*, 13, pp.1069-1078, 1999.
- 10) Morden, C. W. and Loeffler, W. : Fragmentation and genetic differentiation among subpopulations of the endangered Hawaiian mint *Haplostachys haplostachya* (Lamiaceae), *Molecular Ecology*, 8, pp.617-625, 1999.
- 11) Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. and Hanski, I. : Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation, *Nature*, 392, pp.491-494, 1998.
- 12) Bunn, S. E. and Hughes, J. M.: Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies, *Journal of the North American Benthological Society*, 16, pp.338-346, 1997.
- 13) Hughes, J. M., Bunn, S. E., Hurwood, D. A. and Kingston, M. : Genetic differentiation of populations of *Paratya australiensis* (Decapoda: Atyidae) in rainforest streams in South-East Queensland, *Journal of the North American Benthological Society*, 14, pp.158-173, 1995.
- 14) Hughes, J. M., Bunn, S. E., Hurwood, D. A. and Cleary, C.: Dispersal and recruitment of *Tasiagma ciliata* (Trichoptera: Tasmidae) in rainforest streams, South-Eastern Australia, *Freshwater Biology*, 39, pp.117-127, 1998.
- 15) Hughes, J. M., Hillyer, M. and Bunn, S. E.: Small-scale patterns of genetic variation in the mayfly *Bungona narilla* (Ephemeroptera: Baetidae) in rainforest streams, south-east Queensland, *Freshwater Biology*, 48, pp.709-717, 2003.
- 16) Jackson, J. K. and Resh, V. H. : Variation in genetic structure among populations of the caddisfly *Helicopsyche borealis* from three streams in Northern California, USA, *Freshwater Biology*, 27, pp.29-43, 1992.
- 17) Plague, G. R. and McArthur, J. V.: Genetic diversity vs geographic distribution of five congeneric caddisflies, *Hydrobiologia*, 362, pp.1-8, 1998.
- 18) Schltheis, A. S., Weight, L. A. and Hendricks, A. C. : Gene flow, dispersal, and nested clade analysis among populations of stonefly *Peltoperla tatteri* in the southern Appalachians, *Molecular Ecology*, 11, pp.317-327, 2002.
- 19) Schmidt, S. K., Hughes, J. M. and Bunn, S. E.: Gene flow among conspecific populations of *Baetis* sp. (Ephemeroptera): adult flight and larval drift, *Journal of the North American Benthological Society*, 14, pp.147-157, 1995.
- 20) Wilcock, H. R., Nichols, R. A. and Hildrew, A. G.: Genetic population structure and neighbourhood population size estimates of the caddisfly *Plectrocnemia conspersa*, *Freshwater Biology*, 48, pp.1813-1824, 2003.
- 21) 西村登: ニッポンヒゲナガカワトビケラの生態学的研究
5. 成虫の遡上飛行, 昆虫, 49, pp.192-204, 1981.
- 22) Hershey, A. E., Pastor, J., Peterson, B. J. and Kling, G. W.: Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis* mayflies in an Arctic River, *Ecology*, 74, pp.2315-2325, 1993.
- 23) 渡辺幸三, 大村達夫: ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) 地域集団のRAPD解析によるダム上下流間の遺伝的分化の評価, 土木学会論文集, No.790 / VII -35, pp.49-58, 2005.
- 24) Hauer, F. R. and Resh, V. H.: Benthic Macroinvertebrates In: *Methods In Stream Ecology* (Eds. Heuer, F.R. and Lamberti, G.A.), Academic Press, London, UK, pp. 339-

- 369, 1996.
- 25) Elliott, J.M.: Time spent in the drift by downstream-dispersing invertebrates in a Lake District stream, *Freshwater Biology*, **47**, pp. 97-106, 2002.
- 26) Elliott, J.M.: A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates, *Freshwater Biology*, **48**, pp. 1652-1668, 2003.
- 27) Crow, J. F. and Kimura, M.: *An introduction to population genetics theory*, Harper and Row, New York, USA, 1970.
- 28) 谷田一三, 竹門康弘: ダムが河川の底生動物に与える影響, 応用生態工学, 2, pp.153-164, 1999.
- 29) Monaghan, M.T., Spaak, P., Robinson, C.T. and Ward, J.V.: Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams, *Hereditas*, **86**, pp.395-403, 2002a.
- 30) Monaghan, M.T., Spaak, P., Robinson, C.T. and Ward, J.V.: Population genetic structure of 3 Alpine stream insects: influences of gene flow, demographics, and habitat fragmentation, *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, pp.114-131, 2002b.
- 31) Bossart, J. L. and Powell, D. P.: Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons, and new directions, *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, pp.202-206, 1998.
- 32) 青谷晃吉, 横山宣雄: 東北地方におけるヒゲナガカワトビケラ属2種の生活環について, 日本陸水学会誌, **48**, pp.41-53, 1987.
- 33) Nishimura, N.: Ecological studies on the net-spinning caddisfly, *Stenopsyche Griseipennis McLachlan* II. Upstream-migration and determination of flight distance, *Mushi*, **40**, pp.39-46, 1967.
- 34) 青谷晃吉, 横山宣雄: 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって (柴谷篤弘, 谷田一三編), 東海大学出版会, pp.141-151, 1995.
- 35) 刈田敏: フライフィッシャーのための水生昆虫小宇宙 Part I, 株式会社つり人社, 2000a.
- 36) 刈田敏: フライフィッシャーのための水生昆虫小宇宙 Part II, 株式会社つり人社, 2000b.
- 37) Lynch, M. and Milligan, B. G.: Analysis of population genetic structure with RAPD markers, *Molecular Ecology*, **3**, pp.91-99, 1994.
- 38) 根井正利: 分子進化遺伝学, 培風館, pp.154-198, 2000.
- 39) Frankham, R., Ballou, J. D. and Briscoe, D. A.: *Introduction to conservation genetic*, Cambridge University Press, Cambridge, USA, pp. 326-327, 2002.
- 40) Hershey, A.E., Pastor J., Peterson B.J., and Kling G.W. : Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis* mayflies in an Arctic River, *Ecology*, **74**, pp. 2315-2325, 1993.
- 41) Kimura, M.: *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1983.

(2005.5.31 受付)

GENETIC DIVERSITY ASSESSMENT BASED ON RAPD ANALYSIS FOR 3 SPECIES AQUATIC INSECTS IN STREAMS FRAGMENTED BY RESERVOIRS

Kozo WATANABE and Tatsuo OMURA

Based on RAPD, the genetic structures of *Stenopsyche marmorata*, *Hydropsyche orientalis*, and *Ephemerella nigra* populations found above and below reservoirs with various water surface areas were investigated. The results of the genetic distance showed that amongst the six reservoirs, the genetic differentiations of *H. orientalis* were found in the third smallest and in the largest reservoirs while those of *S. marmorata* were shown in the two largest reservoirs. The size of reservoir influenced the genetic differentiations for *S. marmorata*, but did not for *H. orientalis*. The expected heterozygosity indicated that genetic diversities of *H. orientalis* were constrained by both effects of habitat fragmentation and population size while the rest of the species were constrained only by the latter's effect.