

(13) ダム上下流の河川水生昆虫分集団間の 遺伝的分化シミュレーション

菊池 祐二^{1*}・渡辺 幸三²・風間 聡¹・大村 達夫²・沢本 正樹²

¹東北大学大学院環境科学研究科 (〒980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉6-6-20)

²東北大学大学院工学研究科土木工学専攻 (〒980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉6-6-06)

* E-mail: k-yuji@kaigan.civil.tohoku.ac.jp

本研究は、ダム湖の上下流に生息する水生昆虫分集団間の遺伝的分化を再現するモデルを開発し、シミュレーションを行った。その結果、ダム建設後に上下流間の遺伝的分化が進み、分化レベルが飽和状態に達するまでに約10-50世代程度かかることが推定された。また、ヒゲナガカワトビケラ分集団間の遺伝距離の観測値に基づいてパラメーターの同定を行った。このシミュレーションにより、ダム建設後、交流でなくなる個体の割合を6つのダムについて評価した。下久保ダムは、最大の遺伝的分化を示し、上下流間の交流可能性がほぼ0%と推定された。

Key Words : aquatic insects, genetic differentiation, individual based model, population size

1. はじめに

貯水ダムは、治水・利水面で人間社会に恩恵をもたらしてきた一方で、周辺に生息する河川水生昆虫にストレスを与えてきた^{1),2)}。ダムによって河川が物理的に分断されると、ダム上下流間の幼虫の流下及び成虫の飛行が制限される。その結果、ダム上下流間の遺伝子の移動である遺伝子流動が妨げられて遺伝的分化が進行する。このダムによる分断レベルは、個体の交流を完全に遮断するレベルから、ごく一部の交流を遮断するレベルまで様々なレベルがあると考えられる。この交流遮断レベルの高いダムほど、より大きな遺伝的分化を引き起こす可能性がある。例えば渡辺ら³⁾は、ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) の遺伝的分化を複数のダムで調査し、湛水面積が大きいダム湖ほど大きな遺伝的分化を示すことを報告している。

分集団間の遺伝的分化は、遺伝的浮動の影響で起こるが、遺伝子流動によって緩和される⁴⁾。つまり、遺伝的分化の大きさは遺伝的浮動と遺伝子流動のバランスで決まる。遺伝的浮動は、親集団の遺伝子プールから次世代の遺伝子が抽出される過程で生じる遺伝子頻度の確率的変動であり、確率的誤差が大きくなる小さい分集団ほど強く働く。したがって、遺伝子流動の強さが同じであ

れば、サイズが小さい分集団間ほど遺伝的分化が大きくなる。ダム建設後、種によっては、ダム下流の物理環境や水質の変化に伴い、下流の個体群密度が低下する⁵⁾。この場合、ダム建設によって遺伝子流動が低下するだけではなく、遺伝的浮動がより強く働くため、遺伝的分化が大きくなる可能性がある。

ダム上下流間の遺伝的分化現象を理解するには、野外調査と共に、現象をモデル化したシミュレーションも有効と考えられる。シミュレーションは、複雑な現象を簡略化して考えるために仮定や近似が行われるため、必ずしも実際の現象を忠実に再現できるとは限らない。しかし、生物の移動能力、分断後の世代数、集団サイズ、交流遮断レベルなどの諸条件を変化させた時に遺伝的分化の程度がどのように応答するのかを、ポテンシャルとして把握できる利点がある。遺伝シミュレーションの先行研究は、生息地が分断されていない理想条件下で、個体の移住率や集団サイズの違いについて遺伝構造に及ぼす影響を調べた^{6),9)}。しかし、ダムで分断された分集団間の遺伝的分化過程をシミュレートした先行研究はない。ダム上下流間の遺伝的分化は、ダム建設直後に急激に起こるとは考えにくい。世代を重ねて遺伝的浮動の影響の蓄積によって、時間経過とともに分化が進行し、最終的に分化レベルは飽和状態に達すると考えられる。シミュ

レーションにより、ダム建設後に長期間かけて起こる遺伝的分化過程を計算機上で予測できる。つまり、遺伝的分化の飽和レベルを知るための野外調査を行う時期を知ることができ、有益である。

上記背景のもと、本研究は、河川水生昆虫のダム上下流間の遺伝的分化モデルを開発し、

- 1) 交流遮断レベルの違いは分集団間の遺伝的分化の大きさにどのような影響を及ぼすのか、
- 2) 各分集団のサイズは分集団間の遺伝的分化の大きさにどのような影響を及ぼすのか、
- 3) ダム建設から何年（世代）後に遺伝的分化が起こるか、という3つの生態学的疑問に答えるため、分化過程を再現するシミュレーションを行った。また、最後にヒゲナガカワトビケラのダム上下流の遺伝的分化の観測結果とシミュレーションの結果を比較し、観測対象としたダムの交流遮断レベル等に関する考察も行った。

2. 方法

(1) ダム遺伝的分化モデル

ダム上下流に生息する世代が重ならない水生昆虫分集団の遺伝的構造の世代変化を再現するために、河川流下方向を軸とする1次元のStepping stone model²⁾を構築した(図-1)。このモデルは、任意の数の遺伝子座における2対立遺伝子（優性遺伝子：A, 劣性遺伝子：a）の頻度の世代変化をシミュレートする個体ベースモデルである。ダム上流及び下流の分集団は、それぞれダム湖から数km～十数kmの範囲にある水生昆虫分集団を想定した。

ダム上流側と下流側の分集団の集団サイズをそれぞれN1, N2, 遺伝子の突然変異率をmとおいた。集団サイズは繁殖に関わる個体数を表す。集団サイズは世代間で一定とした。それぞれの個体には雌雄両方の役割を有する両性具有を仮定しているが、遺伝子の挙動を計算する際、雌雄の区別の有無は結果にほとんど影響しないことが知られている³⁾。突然変異率は、ある遺伝子座において1世代につき対立遺伝子Aがa, あるいはaがAに突然変異する確率である。突然変異率mは真核生物の場合 10^{-8} から 10^{-4} の範囲を取る^{3), 4)}。本研究では、この幾何平均値 1.0×10^{-6} をシミュレーションに用いた。

ダム上下流の分集団の他に、各分集団に個体（遺伝子）を供給する供給母集団を考えた(図-1)。ダム上流の分集団の場合、分断化の影響を受けない更に上流域の供給母集団から個体が移住してくると、分集団の分断化によって受けている遺伝的な影響が緩和される。ダム下流の分集団も下流域から同様の影響を受ける。本モデルではこれらの影響を移住率IR (Immigration Ratio) によ

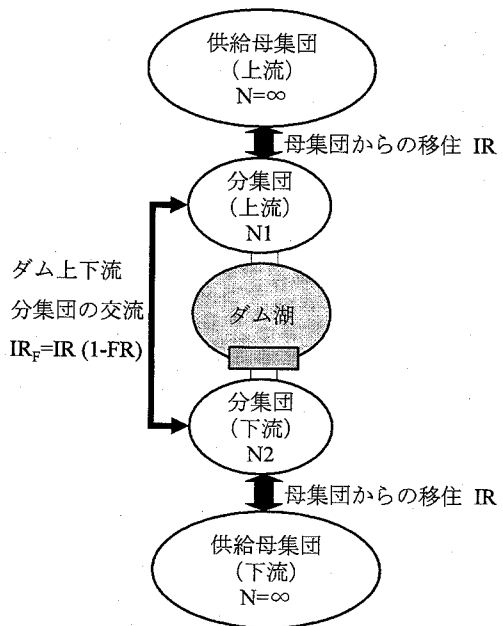


図-1 ダム上下流分集団間の遺伝的分化モデルの概念図。
N1, N2: 分集団の集団サイズ, N: 供給母集団の集団サイズ, IR: 移住率, IR_F : ダム上下流間の移住率, FR: 分断率

て表現した。移住率は世代当りに分集団の個体が供給母集団の個体と入れ替わる確率で、0から1までの範囲を取る。 $IR=0$ は供給母集団から個体が全く移住しない状態、逆に $IR=1$ は分集団内の全個体が供給母集団の個体に入れ替わる状態を表す。ダム上流と下流の移住率は互いに同じと仮定した。また供給母集団の集団サイズは、ダム上下流の分集団の集団サイズより十分に大きい($N=\infty$)と見なした。このため、供給母集団の遺伝的構造は分集団から移住してくる個体の混入による影響を受けず、初期状態から不変であると仮定した。

ダム上下流の分集団間の移住率 IR_F （添え字はFragmentedを表す）は分断率（FR: Fragmentation Ratio）および上述した移住率IRを用いて $IR_F = IR (1-FR)$ と表現した。分断率は、ダム上流から下流（あるいは下流から上流）に移住できるはずの個体が、ダムによって移住できなくなる確率で、0から1までの範囲を取る。 $FR=0$ はダムがない状態、逆に $FR=1$ はダムが分集団間の移住を完全に遮断する状態を表す。

(2) シミュレーションの手順

シミュレーションのプログラムを説明する。図-2に手順2～13までの操作を模式的に表した。

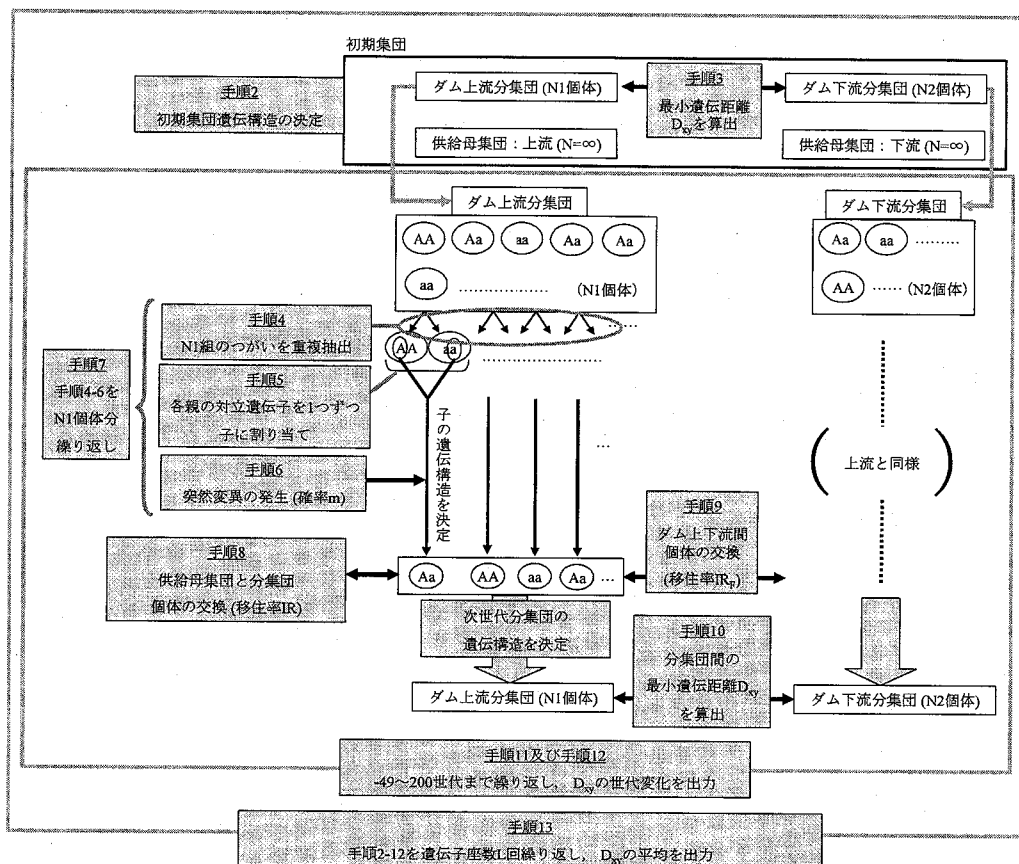


図2 ダム上下流分集団間の遺伝的分化シミュレーションの模式図

手順 1: プログラムに分集団の集団サイズ (N1, N2), 突然変異率 (m), 移住率 (IR), 分断率 (FR), 遺伝子座数 (L), 世代数 (n) を入力する。

手順2: ダム上下流の分集団と供給母集団を初期の遺伝的構造を決定する。それぞれの集団内の個体が有する二つの対立遺伝子にAあるいはaの遺伝子を0.5の確率で割り当て、各個体の遺伝子型 (AA, Aa, aa) を決定する。なお、本シミュレーションにおける確率的な事象決定は、0から1の範囲で発生させた一様乱数及び指定した確率を用いたモンテカルロ法により行った。

手順 3: 各分集団の遺伝子頻度 p_i, q_i を計算し、ダム上下流間の最小遺伝距離 D_{xy}^{10} を求めた。 p_i と q_i はそれぞれ優勢 A 及び劣性遺伝子 a の頻度 ($p_i + q_i = 1$)、添え字の i (=0, 1) は上流 (0), 下流 (1) を意味する。最小遺伝距離 D_{xy} は、

$$D_{xy} = \frac{1}{L} \sum \left\{ \frac{(p_{0j} - p_{1j})^2}{2} + \frac{(q_{0j} - q_{1j})^2}{2} \right\} \quad (1)$$

により計算される。ここで、 $p_{0j}, p_{1j}, q_{0j}, q_{1j}$ はそれぞれ

上流 (0), 下流の分集団 (1) における遺伝子座 j の遺伝子頻度、L は遺伝子座の総数を表す ($L=1000$)。 D_{xy} は 0 から 1 の範囲を取り、この値が 1 に近いほど遺伝的分化が大きい。

手順 4: つがい (両親) となる 2 個体を分集団内からランダムに重複抽出する。

手順 5: それぞれ 2 つの対立遺伝子について、手順 4 で選ばれたつがいのうち、子が遺伝子を受け継ぐ親を 0.5 の確率で選択し、その親の遺伝子 (A, a) を子に割り当てることで、子の遺伝子型 (AA, Aa, aa) を決定する。

手順 6: 子の各対立遺伝子について、A から a あるいは a から A への突然変異を突然変異率 (m) で発生させる。ここでは、親世代の変異と子世代の変異を含めた突然変異を仮定した。

手順 7: 手順 4~6 をダム上流、下流の分集団についてそれぞれ N1, N2 回繰り返し、分集団内の N1, N2 個体の子が有する遺伝子型 (AA, Aa, aa) を順次決定する。

手順 8: 移住率 (IR) の確率で、供給母集団と分集団からランダムに選択した 1 個体ずつを交換する。

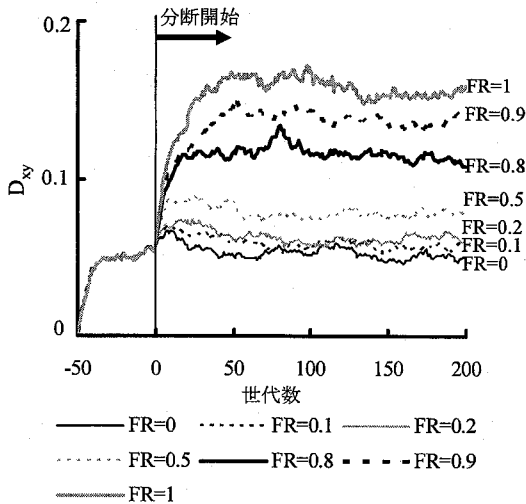


図-3 分断率FRが異なるダム上下流分集団間の最小遺伝距離 D_{wy} の世代変化 (集団サイズ $N1=N2=160$, 移住率 $IR=0.01$, 遺伝子座数 $L=1000$) .

手順 9 : 分集団間の移住率 ($IR_F=IR(1-FR)$) により, ダム上下流の分集団からランダムに選ばれた 1 個体ずつを交換する.

手順 10 : 手順 3 と同様の操作を行い, ダム上下流の分集団間の最小遺伝距離 D_{wy} を算出する.

手順 11 : ダムが建設される以前の分集団間に見られる最小遺伝距離 D_{wy} を再現する. この再現は分断率 $FR=0$ (ダムがない状態) において, 手順 4 - 10 の操作を十分な世代数 n_u (u : unfragmented) 繰り返す. ダム建設以前の D_{wy} は, 初期から 50 世代経過すれば, いかなるパラメータ条件下においても, 定常状態に達することが経験的に確認されたため, シミュレーションでは $n_u=50$ を用いた.

手順 12 : ダム建設後の最小遺伝距離 D_{wy} の世代変化を再現するために, 手順 4~10 の操作を手順 1 で与えた分断率 FR を用いて世代数 n_f (F : Fragmented) を繰り返す. 本シミュレーションでは $n_f=200$ とした.

手順 13 : 手順 2~12 の操作を遺伝子座数 L 回繰り返し, 世代 0 から世代 n_u+n_f までの最小遺伝距離 D_{wy} の世代変化を出力する.

3. 結果及び考察

(1) 分断率と移住率が遺伝的分化に及ぼす影響

図-3 に分断率 FR を 0 から 1 まで段階的に変化させた時のダム上下流間の最小遺伝距離 D_{wy} の世代変化を示した. この計算条件は, 集団サイズ $N1=N2=160$, 移住率

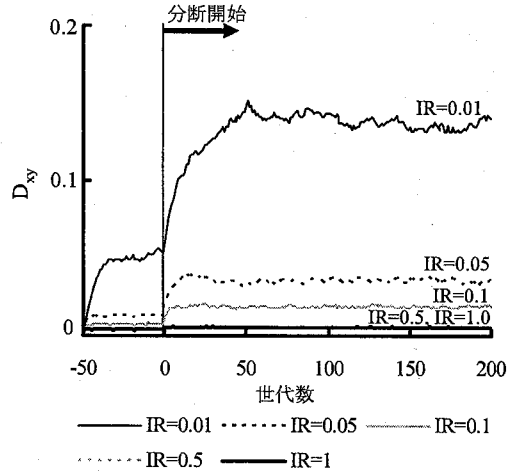


図-4 移住率IRが異なるダム上下流分集団間の最小遺伝距離 D_{wy} の世代変化 (集団サイズ $N1=N2=160$, 分断率 $FR=0.9$, 遺伝子座数 $L=1000$) .

$IR=0.01$, 遺伝子座数 $L=1000$ である. 図中の負の世代はダム建設以前, 0 はダムによる分断開始時点, 正の世代は分断後をそれぞれ表す. 100 世代から 200 世代までの世代数と D_{wy} について, ケンドールの順位相関係数の有意性検定を行い, いかなる計算条件下 (FR , $N1$, $N2$, IR) においても, 有意な正の相関 ($P<0.05$) が無いことを確認した. このことから, 100 世代以降の D_{wy} が飽和レベルに達していると判断した. よって, 分断後 100 世代から 200 世代までの D_{wy} の平均値を D_{wy} の飽和レベルと定義し, 以降の議論に用いる.

分断率 FR が大きくなるほど D_{wy} の飽和レベルは高くなった (図-3). 低い FR の範囲 ($FR=0-0.2$) では, FR が増加しても D_{wy} の飽和レベルは大きくは変化しないが, 高い FR の範囲 ($FR=0.8-1.0$) では, FR の 0.1 の増加により D_{wy} の飽和レベルは大きく上昇した. 同様の傾向は, 集団サイズ ($N1$, $N2$) や移住率 IR を他の条件で計算した時にも見られた. この傾向は, ダムがなければ交流できたはずの個体の 0~20% 程度の個体の交流を阻害する軽微な分断であれば, ダム上下流間の遺伝的分化は大きくは進行しないが, 80, 90, 100% という高い阻害レベルで交流阻害レベルが進行すると, 急激に遺伝的分化が拡大することを示している.

D_{wy} の飽和レベルは, $FR=1.0$ の時に 0.16, $FR=0.9$ の時に 0.14 と (図-3). 分断率が高い場合 ($FR=0.9, 1.0$), 分断後約 50 世代後に D_{wy} が飽和レベルに達していた. また, $FR=0.8$ の時は分断後約 20 世代で飽和レベル ($=0.11$), $FR=0.5$ の時は分断後約 10 世代で飽和レベル ($=0.08$) に達していた. つまり, 交流阻害を強く起こし, 遺伝的分化

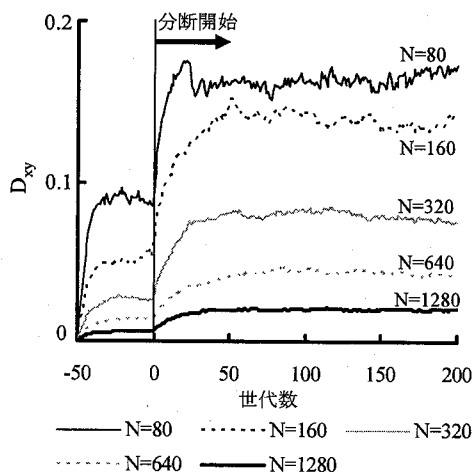


図-5 集団サイズNが異なるダム上下流分集団間の最小遺伝距離 D_{xy} の世代変化 (集団サイズ $N_1=N_2$, 分断率 $FR=0.9$, 移住率 $IR=0.01$, 遺伝子座数 $L=1000$) .

をより大きく起こすと推測されるダムの遺伝的分化を調査する場合、ダム建設から十分な時間経過後に調査しないと、途中過程の D_{xy} の値を評価することになるため注意が必要である。計算条件が $10 < N_1(N_2) < 1280$, $0 < FR < 1.0$, $0.001 < IR < 1$ の範囲では、ダム分断開始から概ね50世代以内に D_{xy} が飽和レベルに達していた。したがって、年一化性の水生昆虫 (例、モンカゲロウ) であれば建設から約50年後以降、年二化性の水生昆虫 (例、ヒゲナガワトビケラ) であれば建設から約25年後以降に遺伝的調査を実施すれば、 D_{xy} の飽和レベルが検出されることが期待される。

図-4に移住率 IR を0.01から1.0まで段階的に変化させた場合の D_{xy} の世代変化を示した。この時の計算条件は、集団サイズ $N_1=N_2=160$, 分断率 $FR=0.9$, 遺伝子座数 $L=1000$ である。 IR が低下するほど D_{xy} の飽和レベルが低い (図-4)。移動能力や移住先への定着能力が低い種は IR が低いので、同じダムにおいても、これらの能力が高い種と低い種の間では、遺伝的分化のレベルが大きく異なる可能性がある。Svensson¹¹⁾は110種のトビケラの飛翔運動を野外で調査し、それぞれの種を1) 遡上飛行する割合が高い (全個体中65-70%の個体), 2) 遡上飛行する割合が低い (全個体中55-60%の個体), 3) 周囲森林に分散する割合が高い, 4) 上流より下流方向に移動する割合が高い, 5) 情報なしに分類している。ダムによる遺伝的分化を調査する際、このような水生昆虫の移動行動に関する情報をまず整理し、遺伝的分化が起きやすい種を、ダムの影響に敏感な指標種として調査する必要があると考えられる。

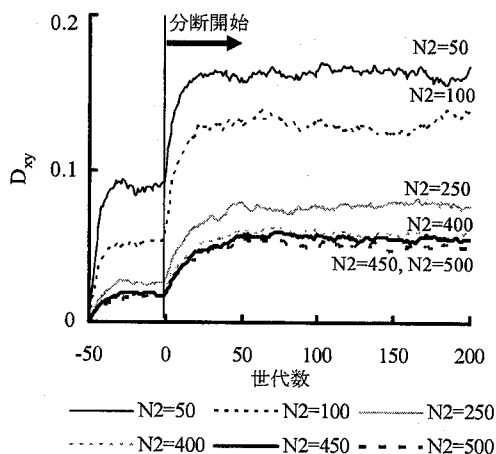


図-6 集団サイズNが異なるダム上下流分集団間の最小遺伝距離 D_{xy} の世代変化; 下流の集団サイズ (N_2) のみ変化させた場合 (集団サイズ $N_1=500$, 移住率 $IR=0.01$, 遺伝子座数 $L=1000$) .

(2) 集団サイズが遺伝的分化に及ぼす影響

図-5に集団サイズ N_1 及び N_2 を80から1280まで段階的に変化させた場合の D_{xy} の世代変化を示した。この計算条件は、集団サイズ $N_1=N_2$, 分断率 $FR=0.9$, 移住率 $IR=0.01$, 遺伝子座数 $L=1000$ である。集団サイズが小さくなるほど D_{xy} の飽和レベルは高くなる。これは、集団サイズが小さくなるほど、遺伝的浮動が強まり、分化が進んだ結果である。これは、生息個体数が少ない河川にダムを建設した場合、生息数が多い河川に比べて、ダム上下流間の遺伝的分化が大きくなる可能性が高いことを示している。集団サイズが小さい場合 ($N_1, N_2=80, 160$) に、飽和レベルに達した D_{xy} が飽和レベルの周辺を世代間で変動しているが、この変動は、遺伝的浮動によって小さい集団の遺伝子頻度が世代間で大きく確率変動する影響が表れた結果である。

図-6に上流側の集団サイズを500に固定し ($N_1=500$)、下流側の集団サイズ (N_2) のみを段階的に変化させた場合のシミュレーション結果を示した。一方の分集団が大きい場合でも、もう一つの分集団のサイズのみが小さくなるほど、遺伝的分化が大きくなる傾向が見られた。したがって、ダム上流あるいは下流のいずれかの生息個体数が多い場合でも、もう一つの分集団のサイズが小さい場合は、遺伝的分化が大きくなりやすいことがわかる。

(3) シミュレーションによるヒゲナガワトビケラの遺伝的分化の調査結果の検証

水生昆虫のダム上下流間の遺伝的分化に関する実測データはほとんどないが、ヒゲナガワトビケラに関して

ダムによる遺伝的分化の調査結果が報告されている³⁾。この調査では、湛水面積が0.12～6km²で異なる6つのダム湖において、ダム湖で分断された河川（分断河川）のダム上下流間の最小遺伝距離 D_{xy} と分断河川の近隣を流れる分断されていないコントロール河川の D_{xy} がそれぞれ調べられている（表-1）。本研究では、遺伝的分化シミュレーションを行うことで、ヒゲナガカワトビケラの調査結果を再検証した。調査の D_{xy} の算出過程は同様であるため、ヒゲナガカワトビケラの D_{xy} の調査結果と、本シミュレーションの D_{xy} は、同等の値をとると見なした。

まず、ヒゲナガカワトビケラの移住率IRを推定した。コントロール河川で観測された D_{xy} （=0.05～0.13）の平均値は0.06であった（表-1）。コントロール河川に分断率FRは0と考えることができるので、FR=0の条件下で、移住率IRを0.001, 0.01, 0.05, 0.1, 0.5の5段階、集団サイズを40, 80, 160, 320, 640の5段階で変化させてシミュレーションを行い、 D_{xy} の飽和レベルと集団サイズの関係調べた（図-8）。集団サイズは、Lacyら⁹⁾がシミュレーションに用いた値（20-500）と同程度の範囲を設定した。この図を用いて、観測された D_{xy} の平均値（=0.06）と計算された D_{xy} の飽和レベルが最も近いIRをヒゲナガカワトビケラの移住率として決定した。IR=0.001の場合、集団サイズ80以上の場合、計算された D_{xy} の飽和レベルは観測された D_{xy} の平均値よりも高くなった（図-8）。逆に、IR=0.05, 0.1, 0.5の場合は、集団サイズに依らず、計算された D_{xy} の飽和レベルは観測された D_{xy} の平均値よりも低くなった。以上の4つのIRの条件に比べて、IR=0.01の時に計算された D_{xy} の飽和レベルは、観測された D_{xy} の平均値に比較的近い状態を再現した（図-8）。したがって、IR=0.01をヒゲナガカワトビケラの移住率の値とした。

IR=0.01の条件下で、分断率IRと集団サイズをそれぞれ0～1、40～640の範囲で段階的に変化させた時の D_{xy} の飽和レベルの計算結果を表-2にまとめた。表の中には、FR=0の時の D_{xy} の飽和レベルに対する比も括弧の中に併記した。ダムで遺伝的調査が実施されたのは、ダム竣工から40～50年経過した時点であり、年2世代のヒゲナガカワトビケラの場合、ダム分断開始から80～100世代経

過した時に D_{xy} が測定されたことになる。したがって、測定された D_{xy} は飽和レベルに近いと考えられる。各ダムの分断河川とコントロール河川で観測された D_{xy} の比（表-1）が、表-2に示した計算された D_{xy} の飽和レベルの比に対応していると考え、観測値の比に近い比を計算した分断率FRを表-2から検索し、各ダムのFRの値として

表-1 対象ダム、ダム上下流分集団間及びコントロール河川分集団間の最小遺伝距離 D_{xy} ³⁾。

ダム湖	湛水面積 [km ²]	竣工年	最小遺伝距離 D_{xy}		
			ダム 上下流	コント ロール 河川	ダム/コント ロール
遠野	0.12	1957	0.05	0.05	1.0
室牧	0.71	1961	0.13	0.13	1.0
刀利	1.03	1966	0.07	0.04	1.6
大倉	1.6	1961	0.05	0.05	1.1
下久保	3.27	1968	0.22	0.07	3.1
田瀬	6	1954	0.09	0.05	1.9

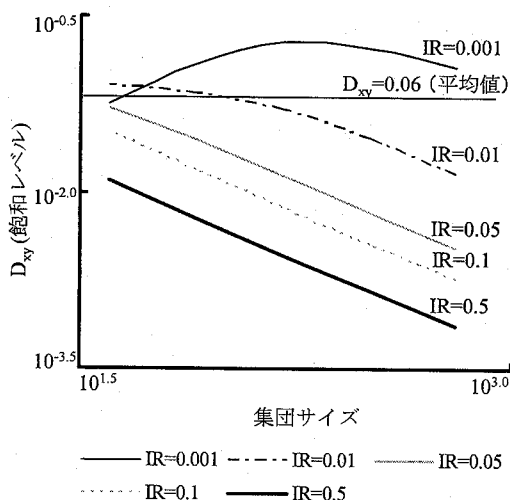


図-8 移住率IRが異なるダム上下流分集団間の最小遺伝距離 D_{xy} の飽和レベルと集団サイズの関係（分断率FR=0, 遺伝子座数L=1000）。縦軸及び横軸の数値は常用対数値。

表-2 分断率毎、集団サイズ毎の飽和レベル最小遺伝距離 D_{xy} の（IR=0.01）。()内の数値は、分断率の各段階における D_{xy} 飽和レベルとFR=0（コントロール河川を想定）の場合の D_{xy} 飽和レベルとの比を表す。

集団サイズ (N1, N2)	分断率FR								
	0	0.1	0.2	0.4	0.5	0.6	0.8	0.9	1
40	0.08 (1.0)	0.09 (1.0)	0.09 (1.1)	0.10 (1.2)	0.11 (1.3)	0.12 (1.5)	0.14 (1.6)	0.14 (1.7)	0.14 (1.7)
80	0.07 (1.0)	0.08 (1.1)	0.08 (1.1)	0.09 (1.3)	0.11 (1.5)	0.12 (1.6)	0.15 (2.1)	0.17 (2.3)	0.18 (2.5)
160	0.05 (1.0)	0.06 (1.1)	0.06 (1.2)	0.07 (1.4)	0.08 (1.5)	0.09 (1.7)	0.11 (2.2)	0.14 (2.7)	0.16 (3.0)
320	0.03 (1.0)	0.03 (1.0)	0.03 (1.1)	0.04 (1.4)	0.05 (1.5)	0.05 (1.7)	0.07 (2.3)	0.08 (2.7)	0.10 (3.3)
640	0.01 (1.0)	0.02 (1.1)	0.02 (1.1)	0.02 (1.4)	0.02 (1.5)	0.03 (1.7)	0.04 (2.4)	0.04 (2.9)	0.05 (3.4)

推定した。

最も湛水面積が小さい遠野ダムで観測された D_{xy} は、分断河川とコントロール河川の差は小さく、両者の比は1.0であった(表-1)。この観測値の比を表-2中の計算値の比に照らし合わせると、集団サイズの大きさに依らず、分断率FRは0.1-0.4の範囲で、計算値の比と観測値の比が良く適合していた。したがって、遠野ダムにおけるヒゲナガカワトビケラ分集団間の分断率は0.1-0.4程度であると推測される。この数値は、遠野ダムが建設される以前であれば上下流地点間で交流できていた個体のうち、10~40%程度の個体がダム建設によって交流阻害を受けたことを示す。同様の手順で他のダムの分断率FRを推定した結果、室牧ダムと大倉ダムはFR=0.1~0.4、刀利ダムはFR=0.4~0.8、田瀬ダムはFR=0.6~0.8、そして、最も遺伝的分化が大きい下久保ダムのFRはほぼ1と推定された。FR=1はダム上下流間でまったく個体の移住が起きない状況を示しており、下久保ダムの交流遮断の強さが改めて示される結果となった。

本研究で開発した遺伝的分化シミュレーションにより、各ダムで起きている地域間交流の阻害の程度を分断率という新たな尺度で理解することが可能となった。従来の野外調査では、ダム上下流間の遺伝的分化の程度を遺伝距離等の指標で測定されてきたが、その指標値から、ダム建設による交流阻害を受ける個体の定量的な理解には至らなかった。このように、ダム上下流間の遺伝的分化現象の簡単な説明がモデルによって可能となる。但し、本研究で用いた集団サイズや移住率は実測により得られた値ではないため、実測との整合性を得るには更なる開発が必要である。今後、ダム周辺の野外調査と共に、モデルシミュレーション技法の開発が活発に行われることで、ダム上下流間の遺伝的分化現象の理解がより深まることを期待する。

4. 結論

本研究では、ダム湖の上下流側に生息する水生昆虫集団の遺伝的分化を再現するモデルを開発した。分断の程度、個体の移住率、集団サイズが変化した場合を想定してシミュレーションを行い、それぞれが遺伝的分化に及ぼす影響について検討した。また、ヒゲナガカワトビケラの遺伝距離実測値に基づき、6つのダムの分断率を推定した。本研究で得られた結論を以下に示す。

- 1) 分断率が高いときほど遺伝的分化が大きくなる傾向があり、遺伝的分化が飽和レベルに達するまでの期間は、年一化性の水生昆虫の場合、最大で50年程度の期間を要することが示唆された。

- 2) 移住率が大きくなると遺伝的分化が小さくなる傾向があり、移住率が異なる種間で遺伝的分化レベルの大きく異なる可能性がある。
- 3) 分集団の集団サイズが小さいほど、分集団間の遺伝的分化が大きくなる。一方の集団サイズが大きくても、もう一つの分集団のサイズが小さい場合は、遺伝的分化が大きくなる可能性がある。
- 4) ヒゲナガカワトビケラの最小遺伝距離の実測値から、遠野ダム、室牧ダム、大倉ダムはFR=0.1-0.4、刀利ダムはFR=0.4-0.8、田瀬ダムはFR=0.6-0.8、下久保ダムのFRはほぼ1と推定された。

謝辞：本研究は、国土交通省建設技術研究開発補助金(研究代表者：大村達夫)、科学研究費萌芽研究(研究代表者：風間聡)、科学研究費補助金特別研究員奨励費(研究代表者：渡辺幸三)から援助を受けた。また、(財)リバーフロント整備センターから資金的援助を受けた。ここに併せて謝意を表します。

参考文献

- 1) 谷田一三、竹門康弘：ダムが河川の底生動物へ与える影響。応用生態工学, 2, pp.153-164, 1999.
- 2) 渡辺幸三、大村達夫：ダム放流水が河川底生動物群集に及ぼす季節的影響。土木学会論文集, Vol. 63, No. 2, pp. 93-101, 2007.
- 3) 渡辺幸三、大村達夫：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。土木学会論文集, No. 811, VII-38, pp. 49-58, 2006.
- 4) Hartl D. and Clark A.G.: Principles of population genetics, Sinauer Associates, Sunderland, USA, 1997.
- 5) Lacy R.C.: Loss of Genetic Diversity from Managed Populations: Interacting Effects of Drift, Mutation, Immigration, Selection, and Population Subdivision, *Conservation Biology*, Vol. 1, No. 2, pp. 143-158, 1987.
- 6) Kuo C.-H., Janzen F.J.: bottlesim: a bottleneck simulation program for long-lived species with overlapping generations, *Molecular Ecology Notes*, Vol. 3, pp. 669-673, 2003.
- 7) Kimura M.: "Stepping-stone" model of population, *Annual report of National Institute of Genetics*, Vol. 3, pp. 62-63, 1953.
- 8) Hedrick P.W.: Genetic of populations, Boston: Science Books International, 1983.
- 9) Stricberger, M.W.: Genetics, 3rd ed. New York: MacMillan, 1985.
- 10) Nei M., Roychoudhury A.K.: Sampling Variances of Heterozygosity and Genetic Distance, *Genetics*, Vol. 76, pp. 379-390, 1974.
- 11) Svensson B.W.: Population movements of adult Trichoptera at a South Swedish stream, *Oikos*, vol. 25, pp. 157-175, 1974.

(2007.5.25 受付)

Genetic Differentiation Simulation based on a Individual-Based Model for Aquatic Insect Populations Fragmented by Reservoir

Yuji KIKUCHI¹, Kozo WATANABE², So KAZAMA¹, Tatsuo OMURA²
and Masaki SAWAMOTO²

¹Graduate school of Environmental studies, Tohoku University

²Dept. Civil Engineering, Tohoku University

We developed a model for stream aquatic insect populations to simulate genetic differentiation between fragments above and below a reservoir. The model includes parameters of population size, dispersal rate, mutation rate, and magnitude of habitat fragmentation caused by reservoir. According to the model, genetic distance (Nei's D_{xy}) between the fragments increased following dam construction, and finally reached maximum differentiation within 10-50 generations. We simulated genetic differentiation of *Stenopsyche marmorata* (Trichoptera, Stenopsychidae) populations based on an observed data set of D_{xy} at 6 dam sites, and evaluated the proportion of individuals unable to migrate across the reservoirs due to the dam constriction. The result indicated migration was largely reduced (i.e., 20-60 % individual migrating) in 2 dams and was completely halted where D_{xy} was highest.