

ミトコンドリア DNA の塩基配列からみた非連続的に分布する オオシマトビケラ(昆虫綱:トビケラ目)の遺伝的多様性

大平 創 (福島大学大学院・共生システム理工学研究科)・塘 忠顕 (福島大学共生システム理工学類)・兼子伸吾 (福島大学共生システム理工学類)

要 旨

オオシマトビケラ *Macrostemum radiatum* (McLachlan) は日本, 韓国, ロシアに分布するシマトビケラ科の一種である. 本種の日本国内の分布は西日本側に偏っており, 西日本では連続的に分布するが, 東日本では非連続的に分布している. 福島県の長瀬川は県内唯一のオオシマトビケラの産地として知られているが, 長瀬川の個体群は 1888 年以降に定着し現在までに生息密度が増大した可能性があり, 生物多様性の観点からその由来の特定は重要である. そこで日本国内におけるオオシマトビケラの分布形成過程の解明や長瀬川の個体群の由来を推定するために, ミトコンドリア DNA COI 領域の部分配列に基づいた遺伝的多様性と遺伝的構造に関する予備的な解析を実施した. その結果, 日本国内において種内の遺伝的多様性が低い傾向にあること, 大きく 3 つの系統が識別されること, 長瀬川のオオシマトビケラはそのうち一つの系統に属することが明らかとなった. また, 東日本と西日本ではこれら 3 つの系統の頻度が異なる傾向にあると考えられた.

I. はじめに

オオシマトビケラ *Macrostemum radiatum* (McLachlan) はシマトビケラ科に属するトビケラで, 日本, 韓国, ロシアに広く分布する (McLachlan, 1872; Beketov and Ivanov, 2004; 川合・谷田 (共編), 2005; Beketov, 2006, 2008; Jung *et al.*, 2011) (図 1). かつては日本国内のオオシマトビケラは, 西日本のみに分布すると考えられていたが (谷田, 2014), 建設省 (現在は国土交通省) により 1990 年から開始された「河川水辺の国勢調査」(国土交通省河川局河川環境課, 2012) や, 教育機関, 愛好家による調査・採集により (栗田, 1993; 滝沢村教育委員会, 1995; 勝間, 2005, 2011; 田中, 2009a, 2009b; 塘・大平, 2012), 関東地方や東北地方から本種の確実な採集記録が報告され, 秋田県以南の東日本にも分布することが明らかとなった.

日本国内におけるオオシマトビケラの分布は西日本側に偏るとされ (小林ら, 2011), 西日本では連続的に分布しているのに対し, 東日本での分布は非連続的である. 特に東北地方におけるオオシマトビ

ケラの記録 (幼虫および成虫) は散発的であり, 得られている個体数が 1~数個体と少ない場合もある (山形県総合学術調査会, 1982; 田中, 2009a, 2009b). 一方で岩手県の最上川や宮城県の名取川 (河川環境データベース, <http://mizukoku.nilim.go.jp/ksnkankyo/>, 2015 年 2 月 10 日確認), 福島県の長瀬川 (塘・大平, 2012; 大平・塘, 2013, 2014) では, オオシマトビケラの幼虫が高密度で生息することが知られている.

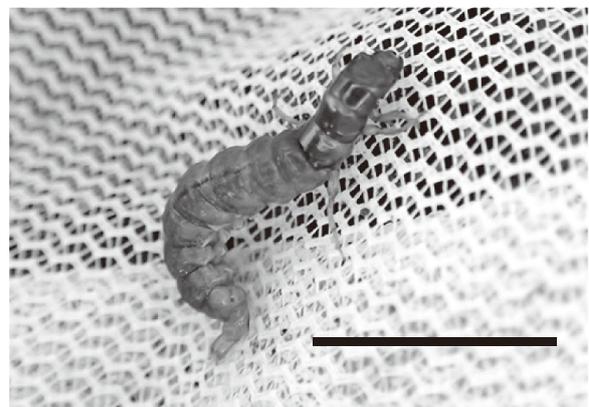


図 1. オオシマトビケラの幼虫
スケールは 10 mm.

福島県においてオオシマトビケラは長瀬川のみで記録されており(塘・大平, 2012; 大平・塘, 2013, 2014), 近隣で本種が確認されている地点は山地等に阻まれた遠隔地である(山形県総合学術調査会, 1982; 河川環境データベース). 長瀬川の裏磐梯地域における流路および桧原湖等の湖沼は, 1888年(明治21年)の磐梯山噴火に伴う土石流・泥流が河川を堰止めたことにより成立したとされる(山田, 1988). そのため長瀬川は1888年から桧原湖等の流出水が供給されるようになったと考えられる. オオシマトビケラの生息密度の増大は, ダム下流域や大型湖沼下流域でしばしば確認されており(八田・野崎, 1991; 古屋, 1998; 小林・竹門, 2013), 湖内で繁茂した微細藻類が餌資源として供給されることが原因の一つであると考えられている(古屋, 1998; 小林・竹門, 2013). このことを考慮すると, 長瀬川においてオオシマトビケラの生息密度が増大したのは1888年以降である可能性が高く, 実際に長瀬川産のオオシマトビケラ幼虫の消化管内容物には多数の珪藻類が含まれていることを確認している(大平, 未発表). これに対して1888年より前の長瀬川の環境は, オオシマトビケラの餌資源が乏しかったと予想され, 生息には不適な環境であったと考えられる. また, 長瀬川のオオシマトビケラは生息に好適な環境が成立した1888年以降に定着した可能性を否定できない. 実際に長瀬川の周辺地域には, コクチバス *Micropterus dolomieu* Lacépède, ウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* (Stimpson), フロリダマミズヨコエビ *Crangonyx floridanus* Bousfield といった国外外来種が生息しており(川井・三田村, 2003; 中谷・横山, 2003; 佐久間, 2008; 山田ら, 2011; 塘・大平, 2012), アオオサムシ *Carabus insulicola* Chaudoir は国内外来種の可能性が指摘されている(緒勝・塘, 2014).

長瀬川のオオシマトビケラが地域在来の個体群であれば, 県内における本種の希少性に鑑み, 生物多様性の観点から重要な存在であると言える. 一方で, 造網性トビケラ類であるオオシマトビケラは生

態系エンジニアとしての側面を有すると考えられ(Cardinale *et al.*, 2004; Nakano *et al.*, 2005), 長瀬川の個体群が自然分布でないのであれば, 長瀬川において他の底生動物に与えている影響を適切に評価しなければならない. 例えばアオオサムシは北海道に分布する個体群について, 形態的特徴の比較やDNA解析により本州から移入された可能性が高いとされている(国兼, 1994; Ishikawa and Ujiie, 2000; Sota and Nagata, 2008; 井村・水沢, 2013). そのため北海道ではアオオサムシがブルーリスト種に指定され, その動向や取扱いが注視されている(北海道ブルーリスト2010, <http://bluelist.ies.hro.or.jp/>, 2015年2月10日確認). オオシマトビケラは種内分類群が認められておらず, 地域間で形態差が存在するか等の形態的特徴に関する知見も乏しいため, 形態の比較によるアプローチは個体群の由来を推定する際に有効でない. そのためオオシマトビケラの場合は, DNA解析によるアプローチがこれに適していると考えられる.

また, DNA解析は個体群の由来の推定に使用できることがあるだけでなく(e.g. 高村, 2005), それから得られる遺伝学的な情報は, 生物の進化や移動分散に関する知見を提供する(cf. Avise, 2000). 河川の水生昆虫は, 源流・上流域に生息するような各個体群または集団の分布範囲が狭い種において「距離による隔離」(Wright, 1943)が生じやすく, 各個体群あるいは集団間で遺伝的な変異が大きい傾向にあるが, 中流・下流域に生息するような各個体群または集団の分布範囲が広い種は広い地理的範囲で遺伝的な変異が小さい傾向にある(東城, 2005; Kato *et al.*, 2013). オオシマトビケラの分布については前述の通りだが, 連続的に分布する西日本では後者, 非連続的に分布する東日本においては前者のパターンを示すことが予想される. また, オオシマトビケラに近縁な造網性トビケラ類では, ダムが障壁となって遺伝的な交流が妨げられている例が知られており(小川原ら, 2003; 林・谷田, 2008), 非連続的に分布する東日本ではオオシマトビケラの各個体群間の遺伝的な変異がより大きい可能性がある.

そこで筆者らは福島県の長瀬川に生息するオオシマトビケラ個体群の由来を推定し、さらに連続的に分布する西日本と非連続的に分布する東日本において本種の遺伝的構造を比較することで、本種の分布形成過程の解明を試みることにした。本稿では集団遺伝学的研究あるいは系統地理学的研究に適するとされるミトコンドリア DNA を対象に (cf. Avise, 2000), オオシマトビケラの種内あるいは各個体群における遺伝的多様性について、予備的な解析を実施した結果を報告する。

II. 方法

1. サンプリングと固定

解析には宮城県名取川、福島県長瀬川、茨城県山田川、滋賀県杣川、京都府宇治川、大戸川、三重県名張川、広島県太田川の計 9 地点から得られた幼虫または成虫 1~10 個体を供した (表 1)。このうち滋賀県杣川、京都府宇治川、大戸川、広島県太田川のサンプルは京都大学防災研究所の小林草平さんから提供して頂いた。各サンプルは 99.5%エタノールで固定、個別に保存し、DNA の抽出には各サンプルの後肢 1 本を使用した。

2. DNA 解析

DNA の抽出は各サンプルの後肢 1 本を試料として用い、抽出溶液は 0.01 M Tris-HCl (pH 8.0), 0.01 M EDTA (pH 8.0), 0.01% SDS (日本ジーン), 0.1 g/l Proteinase K (TaKaRa) に調整した。サンプルに抽出

溶液を 3 μ L ずつ添加し、56°C60 分で反応させた後、95°C10 分で Proteinase K を失活させた。抽出溶液のうち 1.0 μ L を TE バッファーで 10 倍に希釈し、PCR 反応に使用した。抽出溶液ならびに希釈した抽出溶液の残りは -30°C で保存した。

上記の方法で得られた抽出物を鋳型とし、ミトコンドリア DNA COI 領域の部分配列を増幅する Folmer *et al.* (1994) のユニバーサル・プライマー (LC01490; 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTG G-3', HC02198; 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAA AATCA-3') を用いて PCR 反応を行った。Taq ポリメラーゼは Qiagen Multiplex PCR kit (QIAGEN) を用いた。反応液 8 μ L 中に、鋳型 DNA を 0.8 μ L, 各プライマーを 0.2 μ M, Qiagen Multiplex PCR Master Mix (QIAGEN) を 4.0 μ L 含むように調整した。温度条件は、初期熱変性 95°C15 分の後、熱変性 94°C30 秒、アニーリング 51°C1 分 30 秒、伸長反応 72°C1 分を 35 サイクル行った後、最終伸長を 60°C30 分とした。反応終了後、PCR 産物のうち 1.0 μ L を 1.5%アガロースゲル (Agarose L03, TaKaRa) を用いて電気泳動し、増幅を確認した。増幅に成功した PCR 産物については、illustra ExoStar (GE Healthcare UK Ltd. Little Chalfont UK) を用いて精製を行い、ダイレクトシーケンス用の鋳型として精製産物を調整した。精製産物は ABI BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit ver. 3.1 (Applied Biosystems) でシーケンス反応を行った後、ABI PRISM 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) で塩基配列を決定した。

表 1. 解析サンプル

採集地点			解析 個体数
地方	河川	座標(北緯, 東経)	
宮城県	名取川	38.206256, 140.884583	7
福島県	長瀬川	37.667825, 140.077089	10
茨城県	山田川	36.553889, 140.476944	7
滋賀県	杣川	34.928750, 136.167639	2
京都府	宇治川 1	34.894167, 135.805556	2
	宇治川 2	34.927778, 135.777778	1
	大戸川	34.919917, 136.075139	2
三重県	名張川	39.652583, 136.073178	5
広島県	太田川	34.501167, 132.510861	3

表 2. オオシマトビケラのミトコンドリア DNA COI 領域 (391bp) で認められた 6 つのハプロタイプと多型のあった塩基座

ハプロタイプ	33	44	71	182	257	284	290	338
H1	C	A	G	T	C	T	C	A
H2	.	G
H3	.	.	.	C	.	.	.	G
H4	.	.	A	.	.	C	T	.
H5	T	.	A	.	.	C	T	.
H6	T	.	.	.

得られた波形データは Finch TV ver. 1.4.0 (Geospiza, <http://www.geospiza.com/Products/finchtv.shtml>, 2015年2月10日確認) を用いてアセンブルを行った。塩基配列 (~590 bp) は MAFFT ver.7 (Katoh and Standley, 2013) によりアライメントを行った。全サンプルの塩基配列のデータ・セット (391 bp) に基づいたハプロタイプ分類を行い, Arlequin ver. 3 (Excoffier *et al.*, 2005) を用いて全サンプルおよび各地点におけるハプロタイプ多様度 (h) および塩基多様度 (π) を算出した。また, GenAlEx ver. 6.5 (Peakall and Smouse, 2012) を用いて, 各サンプル間の遺伝的距離 (塩基置換数) と採集地点間の地理的距離の行列における相関の有無を確認した (9999 回のランダムな組換えによるマンテル検定 (Mantel, 1967) を実施)。塩基配列のデータ・セットに基づき, MEGA ver. 6 (Tamura *et al.*, 2013) を用いて UPGMA 法 (ブートストラップ反復回数 1000) による系統樹の作成, TCS (Clement *et al.*, 2000) を用いてハプロタ

イプ・ネットワークの作成を行い, 各ハプロタイプ間の系統関係を確認した。

III. 結果と考察

1. 遺伝的多様性

宮城県から広島県の計9地点から得られたオオシマトビケラのミトコンドリア DNA COI 領域の塩基配列 (391bp) において, 1~6 塩基置換によって識別される全部で6つのハプロタイプを検出した (H1~H6, 表2)。ハプロタイプ間の変異率は0.26~1.53%であった。ハプロタイプ H1 は福島県長瀬川から京都府宇治川にかけて, H4 は滋賀県杣川から広島県太田川にかけての広い範囲で検出されたのに対し, ハプロタイプ H2, H3, H5, H6 はそれぞれ宮城県名取川, 茨城県山田川, 三重県名張川, 京都府宇治川のサンプルからのみ検出された (表3)。

全39サンプルにおけるハプロタイプ多様度は0.65, 塩基多様度は0.00494であり, 地点ごとではハ

表3. ハプロタイプ多様度と塩基多様度

地点	サンプル数	ハプロタイプ多様度 h	塩基多様度 π	ハプロタイプの頻度 (サンプル数)
宮城県名取川	7	0	0	H3 (7)
福島県長瀬川	10	0	0	H1 (10)
茨城県山田川	7	0.24	0.00052	H1 (8), H2 (1)
滋賀県杣川	2	0.50	0.00767	H4 (1), H5 (1)
京都府宇治川 1	2	0.50	0.00256	H1 (1), H6 (1)
京都府宇治川 2	1	0	0	H1 (1)
京都府大戸川	2	0.50	0.00767	H1 (1), H4 (1)
三重県名張川	5	0.32	0.00073	H4 (4), H5 (1)
広島県太田川	3	0	0	H4 (3)
全体	39	0.65	0.00494	

表4. オオシマトビケラと他の日本産水生昆虫のミトコンドリア DNA の遺伝的多様度の比較

対象種	対象の遺伝子座	解析対象の地理的範囲	ハプロタイプ数	ハプロタイプ多様度 (h)	塩基多様度 (π)	文献
オオシマトビケラ <i>Macrostemum radiatum</i>	COI	宮城~広島	6	0~0.65	0~0.00494	本研究
ヒゲナガカワトビケラ <i>Stenopsyche marmorata</i>	COI	神奈川の一部地域	6	0.064~0.598	-	林・谷田 (2008)
ノギカワゲラ <i>Cryptoperla japonica</i>	COI	福島~鹿児島	10	0.962	0.00556	Kato <i>et al.</i> (2013)
クロノギカワゲラ <i>Cryptoperla kawasawai</i>	COI	四国	27	0.901	0.01677	Kato <i>et al.</i> (2013)
ガガンボカゲロウ <i>Dipteromimus tipuliformis</i>	16S rRNA	山梨~鹿児島	22	0.96	1.58	東城・石綿 (2007)

プロタイプ多様度が0~0.50, 塩基多様度は0~0.00767であった(表3). オオシマトビケラのハプロタイプ多様度および塩基多様度の値を, 他の日本産水生昆虫のミトコンドリアDNAにおける多様度と比較したところ(表4), ハプロタイプ多様度も塩基多様度も他の日本産水生昆虫に比べて低い傾向にあった. 特にオオシマトビケラと近縁な造網性トビケラであるヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* Navas では(林・谷田, 2008), 地点間の最大直線距離が30 km以下の範囲でオオシマトビケラと同等のハプロタイプ多様度であった(表3, 4). また, 塩基多様度はノギカワゲラ, クロノギカワゲ

ラ, ガガンボカゲロウ(ただし, ガガンボカゲロウは異なる遺伝子座)のそれ(東城・石綿, 2007; Kato *et al.*, 2013)に比べて低い値となった(表3, 4).

福島県長瀬川のサンプル(10個体)からは単一のハプロタイプH1が検出された(表3). ハプロタイプ多様度, 塩基多様度ともに0は多様性が全くないということの意味するが, 長瀬川のオオシマトビケラ個体群が1888年以降に増大したとすれば, この個体群は少数の個体に由来した創始者効果(cf. Templeton, 1980)を反映しているかもしれない. しかしながら, 採集地点が一地点のみであるため, 長瀬川のオオシマトビケラ個体群全体の多様性としては

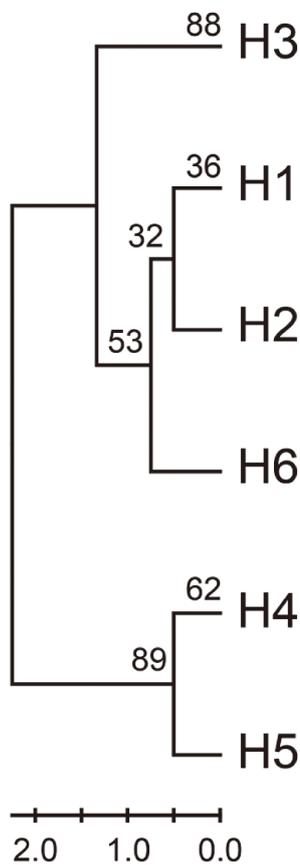


図2. ミトコンドリアDNA COI領域の部分配列(391 bp)に基づくUPGMA樹
各枝に付した数値はその枝の信頼度(ブートストラップ確率, 反復回数1000)である.

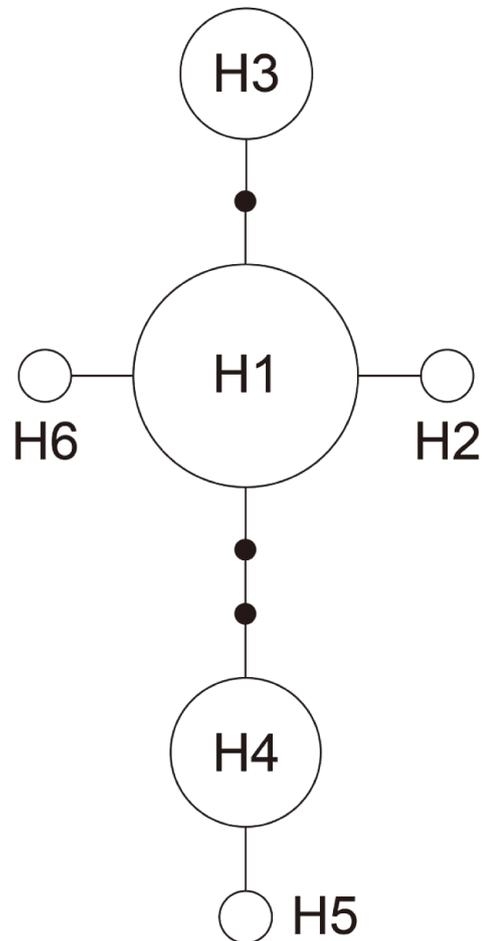


図3. ミトコンドリアDNA COI領域の部分配列(391 bp)に基づくハプロタイプ・ネットワーク
白抜きの大円の大きさはサンプル数に比例する. 黒色の円はミッシング・ハプロタイプである.

過小評価の可能性がある。より広範囲から採集したサンプルに基づく評価が必要である。

2. 遺伝的構造

各サンプル間の遺伝的距離（塩基置換数）と採集地点間の地理的距離の行列における相関の有無を確認したところ、有意な相関は得られず（マンテル検定, $P=0.350$ ）、オオシマトビケラにおいては距離による隔離が検出されなかった。また、ハプロタイプ間の系統関係については、分子系統樹（図2）とハプロタイプ・ネットワーク（図3）から、ハプロタイプ H1, H2, H6 を含む H1 系統, H3 のみを含む H3 系統, H4, H5 を含む H4 系統の3つに大別され、H1 系統と H3 系統が近縁な関係となった。H1 系統は福島県から近畿地方で検出され、H3 系統はこれより北方の宮城県のみで検出された。H4 系統は H1 系統と同じ地点で検出されたが、検出された範囲は近畿地方以南に偏っている。前述したオオシマトビケラの東日本と西日本における分布パターンにこれを当てはめると、非連続的に分布する東日本は H1 系統と H3 系統が、連続的に分布する西日本は H1 系統と H4 系統がそれぞれ検出される傾向にあると考えられる。

福島県長瀬川のオオシマトビケラは、今回解析したサンプルについては単一のハプロタイプ H1 を有していたことから、H1 系統に由来すると考えられる。しかしながら、H1 系統が検出された範囲は広範であること、前述の通りオオシマトビケラは全体として遺伝的多様性が低い傾向があること、解析に使用したサンプルは一地点のみから採集されたものであることを踏まえると、今回の結果だけでは長瀬川の個体群全体が H1 系統に由来するかどうかを明らかに出来ていない。

今回の結果は予備的なものであるが、オオシマトビケラのミトコンドリア DNA COI 領域の部分配列に基づいて考えると、日本国内における種内の遺伝的多様性が低い傾向にあること、H1 系統, H3 系統, H4 系統の大きく3つの系統に識別されること、長瀬

川のオオシマトビケラは H1 系統に属することが明らかとなった。また、東日本と西日本ではこれら3系統の頻度が異なる傾向にあると考えられる。オオシマトビケラの日本国内における分布形成に関して、各系統の頻度がどのように反映されているかを明らかにすることは今後の課題であるが、より広範で密度の高いサンプリングとより種内多型の検出感度の高い領域に基づいた解析を行い、これを詳細に検証していく必要があるだろう。

謝辞

京都大学防災研究所の小林草平さんには DNA 解析用のオオシマトビケラ標本を提供して頂きました。この場をお借りして心より御礼申し上げます。

引用文献

- Avice, J. C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. 447p, Harvard University Press.
- Beketov M.A. (2006) *Caddisflies (Trichoptera) of south-western Siberia: new zoogeographical records, aquatic habitat preferences and flight periods*, *Braueria*, 33, 13-16.
- Beketov, M. A. (2008) *First data on caddisflies (Trichoptera) in streams of northern middle Siberia, Russia*. *Entomol. news*, 119(3), 299-302.
- Beketov, M. A. and Ivanov, V. D. (2004) *New data on the caddisflies (Trichoptera) of South Western Siberia*, *Braueria*, 31, 26-28.
- Cardinale, B. J., Gelmann, E. R. and Palmer, M. A. (2004) *Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of *Hydropsyche* on benthic substrate stability*, *Funct. Ecol.*, 18(3), 381-387.
- Clement, M., Posada, D. C. K. A. and Crandall, K. A. (2000) *TCS: a computer program to estimate gene genealogies*, *Mol. Ecol.*, 9(10), 1657-1659.
- Excoffier, L., Laval, G. and Schneider, S. (2005) *Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis*, *Evol. Bioinformatics*

- Online, 1, 47.
- Folmer, O. M., Black, W., Hoeh, R., Lutz, R. and Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates, *Mol. Mar. Biol. Biotech.*, 3, 294-299.
- 古屋八重子 (1998) 吉野川における造網性トビケラの流程分布と密度の年次変化, とくにオオシマトビケラ (昆虫, 毛翅目) の生息拡大と密度増加について, *陸水学雑誌*, 59, 429-441.
- 八田耕吉・野崎隆夫 (1991) 東海地方の水生昆虫相 (第4報): 東海地方のトビケラ類, *名古屋女子大学紀要 家政・自然編*, 37, 197-209.
- 林 義雄・谷田一三 (2008) ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) の遺伝的集団構造に対するダム湖の影響, *応用生態工学*, 11(2), 153-159.
- 井村有希・水沢清行 (2013) 日本産オサムシ図説. 368p, 昆虫文献六本脚.
- Ishikawa, R. and Ujiie, M (2000) A revision of *Carabus (Ohmopterus) insulicola* Chaudoir, 1869 (Coleoptera, Carabidae) in Honshu, Japan, *Jpn. J. Syst. Entomol.*, 6(2), 253-297.
- Jung, S. W., Lee, D. H., Ham S. A., Hur H. M., Hwang J. M. and Bae, Y. J. (2011) Revised checklist of the Korean aquatic insects, *Entomol. Res. B.*, 27, 37-52.
- Kato, Y., Morii, Y. and Tojo, K. (2013) Molecular phylogeographic analysis of East Asian cryptoperlan stoneflies (Insecta: Plecoptera, Peltoperlidae), *Limnology*, 14(2), 179-194.
- Katoh, K. and Standley, D. M. (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability, *Mol. Biol. Evol.*, 30(4), 772-780.
- 勝間信之 (2005) 茨城県内で確認されたトビケラ類の記録 (第1報), *るりぼし*, (32), 2-10.
- 勝間信之 (2011) トビケラ目. 「茨城県自然博物館総合調査報告書 2010年 茨城県の昆虫類およびその他の無脊椎動物の動向 (茨城県自然博物館 (編))」, pp. 37-38, ミュージアムパーク茨城県自然博物館.
- 川井唯史・三田村敏正 (2003) 福島県で採集された移入ザリガニ類の学名と和名, *Cancer*, (12), 29-30.
- 川合慎次・谷田一三 (共編) (2005) 日本産水生昆虫一科・属・種への検索. 1342p, 東海大学出版会.
- 小林草平・赤松史一・中西 哲・矢島良紀・三輪準二・天野邦彦 (2011) 河川水辺の国勢調査から見た日本の河川底生動物群集: 全現存量と主要分類群の空間分布, *陸水学雑誌*, 74(3), 129-152.
- 小林草平・竹門康弘 (2013) 宇治川における過去半世紀の水文水質特性とトビケラ現存量の変遷: トビケラ大発生に関わる環境要因の探究, *京都大学防災研究所年報*, (57), 561-569.
- 国土交通省河川局河川環境課 (2012) 河川水辺の国勢調査 1~4 巡目調査結果総括検討 [河川版] (生物調査 [魚類・底生動物] 編). 81p, 国土交通省水管理・国土保全局河川環境課.
- 国兼正明 (1994) 北海道南部渡島支庁におけるアオオサムシの記録, *月刊むし*, (286), 30.
- 栗田初美 (1993) トビケラ目 Trichoptera. 「茨城県の昆虫 (水戸昆虫研究会 (編))」, pp. 233-237, 水戸市立博物館.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach, *Cancer Res.*, 27, 209-220.
- McLachlan, R. (1872) Matériaux pour une faune Névroptérologique de l'Asia septentrionale II, *Ann. Entomol. Belg.*, 15, 47-77.
- Nakano, D., Yamamoto, M. and Okino, T. (2005) Ecosystem engineering by larvae of net-spinning stream caddisflies creates a habitat on the upper surface of stones for mayfly nymphs with a low resistance to flows, *Freshwater Biol.*, 50(9), 1492-1498.
- 中谷 勇・横山宣雄 (2003) 磐梯朝日国立公園小野川湖でウチダザリガニが増殖, *Cancer*, (12), 27-28.
- 小川原享志・渡辺幸三・吉村千洋・大村達夫 (2003)

- RAPD 法による *Hydropsyche orientalis* (Hydropsychidae: Trichoptera) の遺伝的多様性に基づく河川環境評価—宮城県名取川水系を例として—, 水環境学会誌, 26(4), 223-229.
- 緒勝祐太郎・塘 忠顕 (2014) 裏磐梯地域の地表徘徊性甲虫相, 共生のシステム, 14, 117-127.
- 大平 創・塘 忠顕 (2013) 福島県裏磐梯地域のオオシマトビケラ (昆虫綱: トビケラ目), 共生のシステム, 13, 108-115.
- 大平 創・塘 忠顕 (2014) 福島県裏磐梯地域におけるオオシマトビケラの生活史 (昆虫綱: トビケラ目), 共生のシステム, 14, 106-109.
- Peakall, R. and Smouse, P. E. (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update, *Bioinformatics*, 28(19), 2537-2539.
- 佐久間 徹 (2008) 福島県の外来魚問題と対策, 日本生態学会東北地区会会報, (68), 21-24.
- Sota, T. and Nagata, N. (2008) Diversification in a fluctuating island setting: rapid radiation of *Ohomopterus* ground beetles in the Japanese Islands. *Philos. T. Roy. Soc. B*, 363(1508), 3377-3390.
- 高村健二 (2005) 日本産ブラックバスにおけるミトコンドリア DNA ハプロタイプの分布, 魚類学雑誌, 52, 107-114.
- 滝沢村教育委員会 (1995) 春子谷地湿原 昆虫および小動物. 48p, 滝沢村教育委員会.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipowski, A. and Kumar, S. (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0, *Mol. Biol. Evol.*, 30(12), 2725-2729.
- 田中政行 (2009a) にかほ市冬師のトビケラ類(1), 秋田自然史研究, 55, 45-48.
- 田中政行 (2009b) 玉川ダム周辺のトビケラ 3 種, 秋田自然史研究, 55, 49-50.
- 谷田一三 (2014) オオシマトビケラ. 「水辺と人の環境学 (中) 一人々の生活と水辺— (小倉紀雄・竹村公太郎・谷田一三・松田芳夫(編))」, pp. 30-33. 朝倉書店.
- Templeton, A. R. (1980) The theory of speciation via the founder principle, *Genetics*, 94(4), 1011-1038.
- 東城幸治 (2005) 河川源流域に棲息する水生昆虫類の遺伝的特性—ガガンボカゲロウ (昆虫綱・カゲロウ目) におけるミトコンドリア 16S rRNA 遺伝子配列の変異を例に—, 応用生態工学, 7(2), 119-127.
- 東城幸治・石綿進一 (2007) ミトコンドリア DNA 塩基配列からみた丹沢地域におけるガガンボカゲロウの遺伝的多様性. 「丹沢大山総合調査学術報告書 (丹沢大山総合調査団 (編))」, pp. 337-339, 財団法人 平岡環境科学研究所.
- 塘 忠顕・大平 創 (2012) オオシマトビケラ *Macrostemum radiatum* (McLachlan) (トビケラ目: シマトビケラ科) の福島県からの記録, 福島生物, (50), 39-41.
- Wright, S. (1943) Isolation by distance, *Genetics*, 28(2), 114.
- 山田浩行・大塚英治・川井唯史 (2011) 北海道鹿の子ダム, 福島県裏磐梯, 千葉県利根川水系におけるウチダザリガニの生息状況, *Cancer*, (20), 21-28.
- 山田信夫 (1988) 磐梯山の噴火と長瀬川の泥流. 249p, 文化書房博文堂.
- 山形県総合学術調査会 (1982) 最上川. 917p, 山形県総合学術調査会.