HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	キノコ食ショウジョウバエ類とその寄生性センチュウとの関係
Author(s)	萬屋, 宏
Relation	生物進化研究のモデル生物群としてのショウジョウバエ. 北海道大学低温科学研究所編
Citation	低温科学, 69, 129-134
Issue Date	2011-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/45196
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS69_014.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 69 （2011） 129-134

キノコ食ショウジョウバエ類とその寄生性センチュウとの関係

萬屋　宏[1)]

2010 年 12 月 22 日受付，2011 年 1 月 27 日受理

キノコ食ショウジョウバエ類に対するセンチュウの寄生が北米，ヨーロッパなどで調査され，その効果はショウジョウバエ種間及び地域間で大きく異なることが報告されている．今回，北海道大学苫小牧研究林において 4 年間，キノコ上のショウジョウバエ成虫を採集し，センチュウによる寄生の有無と，寄生が蔵卵数に及ぼす影響を調べた．その結果，寄生率はショウジョウバエ種間，季節間，年次間で大きく異なること，寄生はどのショウジョウバエ種においても不妊化をもたらすことが明らかになった．また，ショウジョウバエ種の相対頻度と寄生率間には相関は認められなかった．このことは，ショウジョウバエ類の共存へのセンチュウ寄生の寄与は大きくないことを示している．

Relationship between mycophagous drosophilid flies and their parasitic nematodes

Hiroshi Yorozuya[1]

The prevalence of nematode parasitism in mycophagous drosophilids was studied throughout their active season over 4 years (2000–2003) in Tomakomai Experimental Forest of Hokkaido University, northern Japan. In addition, effects of nematode parasitism on the feritility of drosophilid females were examined. A total of 18,177 adult drosophilid flies were collected from 43 fungal species found on the census route. The rate of nematode parasitism varied yearly, seasonally and among drosophilid species. Parasitized females carried much fewer eggs than unparasitized ones, revealing a strong deleterious effect of parasitism on the fitness of flies. The relative abundance of drosophilid species and the rate of parasitism were not significantly correlated, suggesting that nematode parasitism unlikely promoted the coexistence of drosophilid flies in this community.

1．はじめに

寄生者は，食物網の高次栄養段階に属し，宿主の群集構造に直接的・間接的に強い影響を与えるなど，生態系内で非常に重要な役割を持っている（Freeland, 1983; Minchella and Scott, 1991; Dobson and Clawley, 1994; Marcogliese and Cone, 1997; Jaenike and Perlman, 2002）．センチュウは，真菌や寄生蜂と同じく昆虫類の主要な寄生者であるが，自然条件下で宿主の個体群および群集構造に与える効果を検証した事例は多くない．多くのキノコ食ショウジョウバエ種もセンチュウの寄生を受け，産卵数の減少，成虫の死亡，オスの交尾行動の阻害などを通し，適応度が低下することが知られている（Welch, 1959; Montague and Jaenike, 1985; Jaenike, 1988; Jaenike et al., 1995; Jaenike and Perlman, 2002）．また，センチュウ寄生が個体群密度や群集構造に与える影響については北アメリカ（Jaenike, 1992; Jaenike and Perlman, 2002）及びヨーロッパの各地域（Klarenberg and Kersten, 1994; Gillis and Hardy, 1997）で調査されており，寄生率がショウジョウバエ種間及び地域間で大きく異なることが明らかになっている．このことは，センチュウ寄生がショウジョウバエ群集構造に影響する効果の大きさを地域間で比較する必要があることを示唆している．

また，ヨーロッパにおいてセンチュウの寄生率は，各キノコ食ショウジョウバエ種の相対頻度に相関することが報告されている（Gillis and Hardy, 1997; Hardy and Gillis, 1998）．このことは，センチュウが，優占するショウジョウバエ種の個体群密度を抑制し，ショウジョウバエ種間の競争を緩和することで，ショウジョウバエ類の共存を促進している可能性があることを示唆しており，この共存のメカニズムは〝disproportionate parasitism hypothesis（DPH）〟と名づけられている（Gillis and Hardy, 1997; Hardy and Gillis, 1998）．本論文で

1）㈱農業・食品産業技術総合研究機構　野菜茶業研究所
[1] National Institute of Vegetable and Tea Science, Makurazaki, Kagoshima, Japan

は，Yorozuya（2009）が報告した北海道大学苫小牧研究林における4年間の調査結果を，北アメリカやヨーロッパ各地域での結果と比較して，1）寄生率のショウジョウバエ種間，季節・年次間変動の傾向を明らかにしその要因について考察すること，2）地域間およびショウジョウバエ種間での不妊化効果を比較すること，3）日本を含む各地域におけるDPHを評価することを目的とした．

2．キノコ食ショウジョウバエ類に寄生するセンチュウの生活史

キノコ食ショウジョウバエ類に寄生する主なセンチュウは，*Howardula aoronymphium* Welch, 1959および*Howardula* sp.である（Jaenike and Perlman, 2002; Perlman and Jaenike, 2003）．Welch（1959）が記述しているように，センチュウの成虫はアルファベットのCの形をしており，乳白色をしている．メス成虫の大きさは，幅が約0.16 mm，長さが約1.5 mm程度で肉眼でも確認できるほどの大きさであるが，オス成虫は，幅が約0.2 mmで長さが約0.5 mm程度である．幼虫は，ほぼ透明で体長が0.2 mmから0.4 mm程度である．*Howardula*属のセンチュウを形態により同定することは非常に困難であるので，Jaenike and Perlman（2002）とPerlman and Jaenike（2003）は，DNA情報によって種を同定している．日本からは，*Hirtodrosophila quadrivittata*種群や*Drosophila histrio* Meigan, 1830に寄生する*Howardula* sp.と*D. orientacea* Grimaldi et al., 1992に寄生する*H.* cf. *aoronymphium*の2種が報告されており（Jaenike and Perlman, 2002; Perlman and Jaenike, 2003），Yorozuya（2009）が報告したセンチュウもこの両種，あるいはそのどちらかであると思われる（正確な種同定は行われなかった）．

交尾したメスのセンチュウは，吻針でクチクラを突き破ってショウジョウバエ幼虫の体内に侵入し，血体腔内で成長し親虫になる．ショウジョウバエが成虫になると，親虫となったセンチュウは宿主の血体腔内におおよそ500個体の子虫を放出する．これらの子虫は，宿主のショウジョウバエ成虫が採餌や交尾のためにキノコを訪れた時に，産卵管や肛門からキノコ上に脱出し，交尾をし，新しい宿主を探す．このように，これらのセンチュウは他に中間宿主を持たず，宿主であるキノコ食ショウジョウバエと寄生場所としてのキノコに完全に依存した生活史を送る（Welch, 1959; Jaenike and Perlman, 2002）．

3．寄生率の季節間変動と年次間変動

Yorozuya（2009）は，日本の北部冷温帯林での調査結果を報告した．調査は，北海道大学苫小牧研究林内（42°40′N，141°36′E）の9ヘクタールの成熟林分において，約2 kmの調査トランセクトを設置し，2000年から2003年まで行われた．毎回のセンサスでは，トランセクトの両脇5 m以内に発生したすべてのキノコパッチについて，その種類が記録され，パッチ上のショウジョウバエ成虫が捕虫網を用いて採集された．4年間のセンサスの結果，43種類のキノコ（Yorozuya, 2006）から18177個体のショウジョウバエ成虫が採集された（表1）．そのうちの一部（表2）がセンチュウ寄生の有無を調べるために実体顕微鏡下で解剖された．その結果，センチュウによる寄生率は，2000年が6.2%，2001

表1：北海道大学苫小牧研究林内に設定された調査トランセクト上のすべてのキノコパッチから採集されたショウジョウバエ種の成虫数と相対頻度．2000〜2002年は，キノコの子実体の発生が始まる6月から子実体の発生が終わる10月末まで，2003年は9月末まで，悪天候の日を除いてほぼ毎日行われたセンサスの結果による．採集されたショウジョウバエ成虫は，カーレ液で固定後80%エタノールで保存され，BioCIS（Biological Classification and Identification System; http://biokey.museum.hokudai.ac.jp/Classification/index.jsp）上の「北海道産ショウジョウバエ類」検索データベースとBeppu et al.（1977）を使って種まで同定された．〔Yorozuya（2009）から許可を得て一部改変の上転載〕

調査年：	2000		2001		2002		2003		合　計	
ショウジョウバエ種	採集数	相対頻度	採集数	相対頻度	採集数	相対頻度	採集数	相対頻度	採集数	相対頻度
Hirtodrosophila sexvittata (Okada)	2195	0.459	3183	0.669	3705	0.543	896	0.495	9979	0.549
Hirtodrosophila trilineata (Chung)	953	0.199	988	0.208	2647	0.388	745	0.412	5333	0.293
Hirtodrosophila histrioides (Okada & Kurokawa)	137	0.029	155	0.033	269	0.039	82	0.045	643	0.035
Hirtodrosophila alboralis (Momma & Takada)	934	0.195	103	0.022	47	0.007	10	0.006	1094	0.060
Drosophila unispina Okada	162	0.034	87	0.018	23	0.003	15	0.008	287	0.016
Drosophila orientacea Grimaldi *et al*.	166	0.035	104	0.022	43	0.006	43	0.024	356	0.020
Mycodrosophila takachihonis Okada	45	0.009	40	0.008	45	0.007	0	0.000	130	0.007
Mycodrosophila atrithorax Okada	31	0.006	74	0.016	8	0.001	3	0.002	116	0.006
Drosophila histrio Meigan	11	0.002	6	0.001	29	0.004	14	0.008	60	0.003
その他*	146	0.031	19	0.004	13	0.002	1	0.001	179	0.010
合計	4780		4759		6829		1809		18177	

* 4年間の総採集個体数が50個体以下の非優占種．

表 2：北海道大学苫小牧研究林で採集されたキノコ食ショウジョウバエ種のセンチュウによる寄生率．表 1 の成虫の一部を解剖して調べた．〔Yorozuya（2009）から許可を得て一部改変の上転載〕

調査年：	2000		2001		2002		2003		合　計	
ショウジョウバエ種	解剖数	寄生率	解剖数	寄生率	解剖数	寄生率	解剖数	寄生率	解剖数	寄生率
H. sexvittata	867	0.054	957	0.049	1330	0.034	621	0.023	3775	0.041
H. trilineata	451	0.047	884	0.053	873	0.021	477	0.025	2685	0.036
H. histrioides	89	0.112	142	0.085	240	0.017	65	0.092	536	0.060
H. alboralis	282	0	96	0.010	35	0	10	0	423	0.002
D. unispina	136	0.162	65	0.108	16	0.125	15	0.067	232	0.138
D. orientacea	164	0.177	79	0.089	39	0.103	43	0.070	325	0.132
M. takachihonis	25	0	39	0	21	0	0	0	85	0
M. atrithorax	24	0	74	0	7	0	3	0	108	0
D. histrio	11	0.091	6	0	25	0.160	14	0.143	56	0.125
その他*	50	0	16	0	12	0	0	0	78	0
合計	2103	0.062	2358	0.051	2598	0.030	1248	0.030	8307	0.044

* 総解剖数が 50 個体以下の非優占種．

表 3：センチュウ寄生率の変動に寄与する要因．表 2 のデータを用いた一般化線形モデルによる検定：応答変数は，各ショウジョウバエ個体のセンチュウ寄生の有無（1 もしくは 0）；説明変数は，種，採集された月および調査年次；各ショウジョウバエ個体の寄生の有無の確率分布は，二項分布を仮定；R　2.4.1 software, R Development Core Team, Viena, Austria を用いて解析．〔Yorozuya（2009）から許可を得て翻訳の上転載〕

説明変数	d.f.	Sum of squares	Mean square	*F*	*P*
年次	1	2.14	2.14	53.13	<0.0001
月	4	2.22	0.55	13.80	<0.0001
ショウジョウバエ種	9	5.77	0.64	15.95	<0.0001
年次×月	4	0.44	0.11	2.77	0.026
年次×ショウジョウバエ種	9	0.75	0.08	2.08	0.028
月×ショウジョウバエ種	35	1.82	0.05	1.29	0.115
年次×月×ショウジョウバエ種	29	1.20	0.04	1.03	0.417
残差	8211				

年が 5.1%，2002 年と 2003 年が 3.0%であり（表 2），年次間の差は統計的に有意であった（表 3）．また，寄生率は，各年とも 6 月から 7 月に高く，9 月から 10 月に低くなる傾向を示し（図 1），月間における差も統計的に有意であった（表 3）．このように，北海道におけるセンチュウの寄生率は，年次変動とともに，春に高く季節がすすむにつれて減少する季節変動を示す．こうしたキノコ食ショウジョウバエ類におけるセンチュウ寄生率の季節変動は，北アメリカでは春は平均の寄生率が 16%程度と高いが，夏になると 10%程度にまで低くなり，夏の終わりから秋にかけて 20%程度にまで高くなる傾向があることが報告されている（Jaenike, 1992; Jaenike and Perlman, 2002）．しかしオランダでは，顕著な寄生率の季節変動はないものの，春から季節がすすむにつれてやや低くなる傾向があると報告されている（Gillis and Hardy, 1997）．寄生率の年次変動も大きく，年によって 8.4%から 19.3%にまで変動することが，北アメリカの個体群で明らかにされている（Jaenike, 2002）．Jaenike（2002）は，降雨量や平均気温などの気象要因の変動がキノコ子実体の発生量やショウジョウバエの個体群サイズの変動をもたらしていると指摘している．また，Yorozuya（2006）も，苫小牧研究林において季節および年によりキノコの発生量やショウジョウバエの個体群密度が変動することを報告している．こうしたキノコの発生量やショウジョウバエの個体群密度の変動が寄生率にどのように影響するかまだはっきりしないが，キノコパッチを訪れるショウジョウバエ数が増えると，センチュウによって寄生されているショウジョウバエの訪問数が増加し，そのキノコパッチ内で発育する

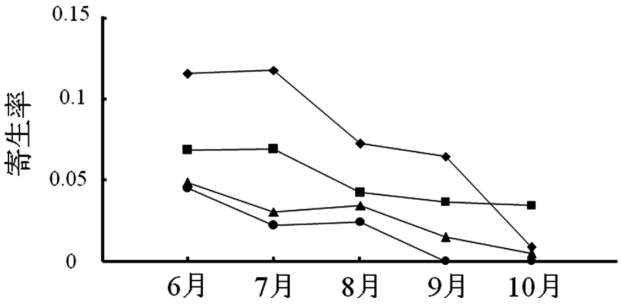

図 1：北海道大学苫小牧研究林におけるキノコ食ショウジョウバエ（全種）に対するセンチュウによる寄生率の季節変動．各年のシンボルはそれぞれ◆，2000；■，2001；▲，2002；●，2003 を示す．〔Yorozuya（2009）から許可を得て翻訳の上転載〕

ショウジョウバエ幼虫が寄生される確率が高まる可能性がある（Jaenike, 1992; Jaenike and Perlman, 2002）．また，キノコパッチの数や大きさ，パッチ内の幼虫密度などの要因も寄生率の変動に関与していると思われる．今後，各季節の各種のキノコパッチから発生したショウジョウバエの個体数とその寄生率，キノコを訪ずれた成虫数とその寄生率，キノコパッチや資源量の季節・年次変動に関するデータも加え，どういった要因が寄生率の変動に関わっているかを解析することが望まれる．

4．各ショウジョウバエ種における寄生率

Yorozuya（2009）の解析結果は，ショウジョウバエ種間の寄生率の差も統計的に有意であった（表3）．寄生率は *D. unispina* Okada, 1956 と *D. orientacea* および *D. histrio* で高く，優占種である *H. sexvittata*（Okada, 1956）と *H. trilineata*（Chung, 1960），非優占種の *H. histrioides*（Okada & Kurokawa, 1957）では中程度で，一方 *Mycodrosophila atrithorax* Okada, 1986 と *M. takachihonis* Okada, 1956 は，全く寄生されていなかった（表2）．このように，他地域における研究と同じく，日本においてもショウジョウバエ種間でセンチュウによる寄生率に大きな差があることが明らかになった．Montague and Jaenike（1985）は，*D. testacea* 種群の *D. neotestacea* Grimaldi et al., 1992 と *D. putrida* Sturtevant, 1916 は，*D. quinaria* 種群の *D. falleni* Wheeler, 1960 や *D. recens* Wheeler, 1960 よりもセンチュウによる寄生率が高いことを報告している．彼らは，*testacea* 種群のショウジョウバエ種は，*quinaria* 種群のものよりも，センチュウの密度がより高いと考えられる古くて腐ったキノコに産卵する傾向があり，そのために被寄生率が高くなるのではないかと考えている．しかし，Klarenberg and Kersten（1994）と Gillis and Hardy（1997）は，*D. testacea* van Roser, 1840 の被寄生率は，*quinaria* 種群のショウジョウバエ種よりも低いと報告している．また，Kimura and Toda（1989）は，センチュウの寄生率は，新鮮なキノコを利用するショウジョウバエ種と腐ったキノコを利用するショウジョウバエ種の間で明確な差がないことを報告している．これらのことから，ショウジョウバエのキノコの腐敗ステージに対する選好性がセンチュウによる寄生率に影響するかどうかは，まだ結論できず，さらなる研究が必要である．また，キノコパッチの大きさは，寄生率に影響する要因になりうるのではないかと思われる．ウスヒラタケ *Pleurotus pulmonarius* Quel. やヌメリツバタケ *Oudemansiella mucida* Hounel は，多数の子実体が集まった大きなパッチで発生し，そこから多数の *H. sexvittata* や *H. trilineata* が発生する（Yorozuya, 2006）．大きなキノコパッチ内の子実体間にショウジョウバエ幼虫とセンチュウが独立に集中分布すれば，センチュウがほとんどいない子実体が寄生からの空間的な逃避場所となり，こうした逃避場所を含む大きなキノコパッチから主に発生する *H. sexvittata* や *H. trilineata* の寄生率が低くなる可能性がある．また，それぞれの地域で，*M. atrithorax* や *M. takachihonis* のようにセンチュウに全く寄生されないショウジョウバエ種がいることがわかっている．*Hirtodrosophila alboralis*（Momma & Takada, 1954）は，*H. sexvittata* や *H. trilineata* と同様にヒラタケ属をはじめとする多種類のキノコ種から発生するが（Kimura and Toda, 1989），Yorozuya（2009）の調査では，寄生率がわずか0.2%にすぎなかった．これらのショウジョウバエ種は，センチュウの寄生に対して抵抗性があるかもしれない．Welch（1959）と Jaenike（1992）は *Howardula aoronymphium* の接種実験を行い，*D. buskii* Coquillett, 1901 や *D. quinaria* Loew, 1866 は寄生されるが，*D. immigrans* Sturtevant, 1921 や *D. obscura* Fallén, 1823 は寄生されないことを報告している．

5．DPHの検証

Yorozuya（2009）は，Gillis and Hardy（1997）の方法に従ってDPH（disproportionate parasitism hypothesis）について検証し，すべての調査年で各ショウジョウバエ種の相対頻度と寄生率には正の相関がないことを示した（2000年：$\tau=0.156$，$P=0.53$；2001年：$\tau=0.378$，$P=0.13$；2002年：$\tau=0.111$，$P=0.66$；2003年：$\tau=0.333$，$P=0.18$）．また，Fisher's combined probability method を用い，4年間合計したデータについても，相対頻度と寄生率には正の相関がないことを示した（$\chi_8^2=9.65$，$P=0.31$）．つまり，北日本のキノコ食群集では，DPHは支持されなかった．同様にドイツ，スコットランドおよびアメリカのショウジョウバエ群集においてもDPHは支持されなかった（Gillis & Hardy 1997; Hardy & Gillis 1998）が，オランダ，デンマークおよびイングランドでは，DPHを支持する結果が得られている（Gillis & Hardy 1997; Hardy & Gillis 1998）．このように，センチュウによるトップダウン効果，すなわちショウジョウバエ種間の競争を緩和することで共存を促進する効果は，地域により異なるようである．日本の群集でDPHが支持されなかった理由として，前述したように優占する *H. sexvittata* と *Hi. trilineata* がどちらも大きなパッチを形成するヌメリツバタケやウスヒラタケを主要な繁殖資源として利用するために寄生率が高くならないことが考えられる．各地域のショウジョウバエが利用するキノコ種の特性によって，センチュウ寄生によるトップダウン効果がショウジョウバエ群集構成種の共存を促進するかどう

かが決まる可能性がある．

6．センチュウによるメスの不妊化の効果

Yorozuya（2009）は，Jaenike（1992）と同様に，卵巣内の成熟した卵（ステージ11かそれ以降の成熟度；Mahowald and Kambysellis, 1980）を数え，ショウジョウバエ種ごとにセンチュウに寄生されたメスとされていないメスで蔵卵数に差があるかどうか調べた．その結果，センチュウに寄生されたメスの蔵卵数は0から4個程度であり，寄生されていないメスと比べて統計的に有意に低かった（図2）．この結果は，センチュウによる寄生がほぼ完全な不妊化を引き起こすことを示している．他の地域における研究では，センチュウによる寄生は必ずしもショウジョウバエに不妊化をもたらすものではないことが報告されている．例えば，*testacea* 種群の *D. neotestacea* と *D. putrida* はセンチュウ寄生によりほぼ完全に不妊化するものの，*quinaria* 種群の *D. falleni* と *D. recens* では，寄生されたメスはされていないメスの半数程度の卵を持ち，不妊化の効果がより小さい（Jaenike, 1992; Jaenike and Perlman, 2002）．さらに，オランダやドイツの *D. testacea* の個体群は，寄生により不妊化することはほとんどない（Gillis & Hardy 1997）．しかし，日本では，センチュウ寄生はどのショウジョウバエ種に対してもほぼ完全な不妊化をひき起こして，適応度に大きな影響を与えていた．

7．まとめ

本論文では，北海道における調査結果を紹介したうえで，北アメリカやヨーロッパ各地域での結果と比較して，ショウジョウバエ種間および季節・年次間の寄生率の違い，地域間でのショウジョウバエ類の共存促進効果の違いおよび地域・ショウジョウバエ種間における不妊化効果に違いがあることを示した．不妊化効果の違いを生む要因については，十分に論じられなかったが，その他の違いについては，キノコパッチの大きさやキノコ発生量の変動など各種キノコパッチごとの特性が寄与する可能性を指摘した．今後，キノコ資源量の季節・年次変動に関するデータや各季節の各種のキノコパッチから得られた情報，例えば，キノコパッチの大きさ，発生したショウジョウバエの個体数とその寄生率などの情報を加えて，どういった要因が寄生率の変動に関わっているかを解析する必要がある．

謝辞

本研究を進めるにあたり筆者が学生の頃から北海道大学低温科学研究所戸田正憲教授には，一方ならぬ懇切かつ熱心なご指導を賜っている．心よりお礼を申し上げる次第である．また本研究の調査地となった北海道大学北方圏フィールド科学センター苫小牧研究林の日浦勉林長はじめ研究林のスタッフの皆様にも厚くお礼を申し上げる．

参考文献

Beppu, K., A. Kaneko, M. J. Toda, and M. T. Kimura (1977) [Methods in the studies of wild drosophilid flies in Hokkaido. 2. Key to species of Drosophilodae in Hokkaido with a supplementary note on phylogeny]. *Seibutsu kyouzai*, **12**, 6–30. (In Japanese.)

Dobson, A., and M. Crawley (1994) Pathogens and the structure of plant communities. *Trends Ecol. Evol.*, **9**, 393–398.

Freeland, W. (1983) Parasites and the coexistence of animal host species. *Am. Nat.*, **121**, 223–236.

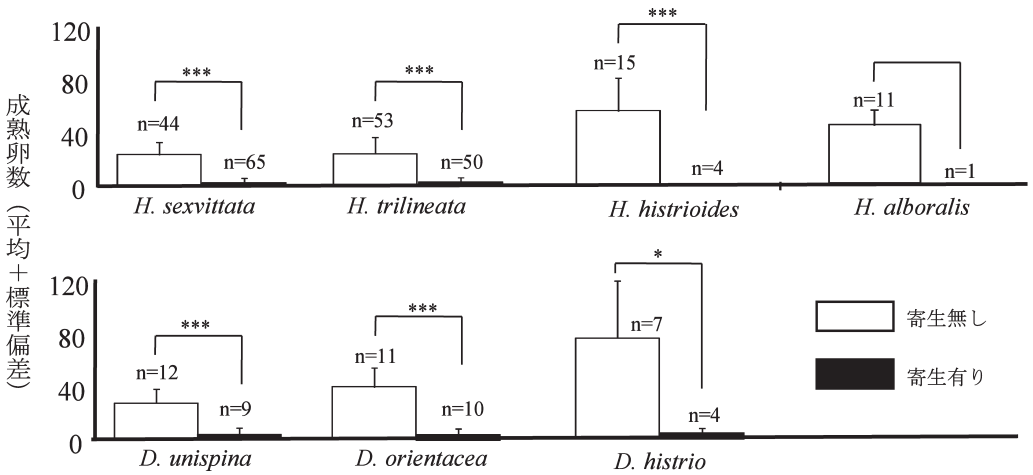

図2：ショウジョウバエ種ごとのセンチュウに寄生されたメスと寄生されていないメスの成熟卵数（平均＋標準偏差）の違い．成熟卵数の計測は，各ショウジョウバエ種のランダムに選んだ個体について行った．成熟卵数の差の検定は，マン・ホイットニーのU検定を用いて行った．有意水準のシンボルはそれぞれ，$*P<0.05$．$**P<0.01$，$***P<0.001$ を示す．〔Yorozuya（2009）から許可を得て改変の上転載〕

Gillis, J. E. M., and I. C. W. Hardy (1997) Nematode parasitism in a northern European drosophilid community. *Entomol. Exp. Appl.*, **84**, 275–291.

Hardy, I. C. W., and J. E. M. Gillis (1998) Nematode parasitism in a Danish drosophilid community: further evaluation of the disproportionate parasitism hypothesis. *Entomol. Exp. Appl.*, **88**, 67–71.

Jaenike, J. (1988) Parasitism and male mating success in *Drosophila testacea*. *Am. Nat.*, **131**, 774–780.

Janeike, J. (1992) Mycophagous *Drosophila* and their nematode parasites. *Am. Nat.*, **139**, 893–906.

Jaenike, J. (2002) Time-delayed effects of climatic variation on host-parasitic dynamics. *Ecology*, **84**, 917–924.

Jaenike, J., H. Benway, and G. Stevens (1995) Parasite-induced mortality in mycophagous *Drosophila*. *Ecology*, **76**, 383–391.

Jaenike, J., and S. J. Perlman (2002) Ecology and evolution of host-parasite associations: mycophagous *Drosophila* and their parasitic nematodes. *Am. Nat.*, **160**, S23–S39.

Kimura, M. T., and M. J. Toda (1989) Food preferences and nematode parasitism in mycophagous *Drosophila*. *Ecol. Res.*, **4**, 209–218.

Klarenberg, A. J., and L. Kersten (1994) Nematode parasitism in *Drosophila quinaria* and *D. testacea* species groups. *Drosoph. Inf. Serv.*, **75**, 125–126.

Mahowald, A. P., and M. P. Kambysellis (1980) Oogenesis. In: Ashburner, M., and T. R. F. Wright (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*, **2d**: 141–224. Academic Press, London.

Marcogliese, D. J., and D. K. Cone (1997) Food webs: a plea for parasites. *Trends Ecol. Evol.*, **12**, 320–325.

Minchella, D., and M. E. Scott (1991) Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends Ecol. Evol.*, **6**, 250–254.

Montague, J. R., and J. Jaenike (1985) Nematode parasitism in natural populations of mycophagous drosophilids. *Ecology*, **66**, 624–626.

Perlman, S. J., G. S. Spicer, D. Shoemaker, and J. Jaenike (2003) Associations between mycophagous *Drosophila* and their *Howardula* nematode parasites: a worldwide phylogenetic shuffle. *Mol. Ecol.*, **12**, 237–249.

Welch, H. E. (1959) Taxonomy, life cycle, development, and habits of two new species of Allantonematidae (Nematoda) parasitic in drosophilid flies. *Parasitology*, **49**, 83–103.

Yorozuya, H. (2006) Effects of parasitoids on a mycophagous drosophilid community in northern Japan and an evaluation of the disproportionate parasitism hypothesis. *Entomol. Sci.*, **9**, 13–22.

Yorozuya, H. (2009) Effects of nematode parasitism on mycophagous drosophilid species in northern Japan. *Entomol. Sci.*, **12**, 363–369.