

きのことキノコバエと線虫の三者関係

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	津田,格
発行元	日本森林学会
巻/号	94巻6号
巻号補足	
掲載ページ	p. 307-315
発行年月	2012年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



きのこキノコバエと線虫の三者関係

津田 格^{*1}

Iotonchium 属線虫は担子菌類の子実体(きのこ)を利用する線虫の一群である。その生活史には子実体を利用する菌食世代とキノコバエ科昆虫に寄生する昆虫寄生世代が存在する。本属の線虫はこれまでに全世界で 11 種が報告されているが、その生活史の詳細が明らかになっているものは 5 種のみであり、そのうちの 4 種が日本国内から報告されている。*Iotonchium unguatum* はヒラタケ白こぶ病の病原体であり、ヒラタケ属菌の子実体のひだに線虫えいを生じさせることで知られているが、それ以外の線虫では宿主菌の子実体に線虫えいを生じさせることはなく、その子実体組織内に棲息する。*Iotonchium* 属線虫はキノコバエ科昆虫と密接な関係を持っていると考えられ、その近縁種と思われる化石種がキノコバエ化石とともに琥珀内から発見されている。本稿ではこれらの生物群が関与する三者間相互関係について詳述するとともに、その進化的関係や今後の研究の課題についても議論する。

キーワード: *Iotonchium* 属線虫, キノコバエ科昆虫, きのこ, ヒラタケ白こぶ病, 三者間相互関係

Kaku Tsuda^{*1} (2012) The Tripartite Relationship between Mushrooms, Mycetophilid Gnats, and Nematodes. J Jpn For Soc 94: 307–315 The genus *Iotonchium* is one of the nematode groups utilizing fruiting bodies of basidiomycetous fungi. They have two ecological phases in their life cycles, i.e., mycetophagous phase living in mushrooms and insect-parasitic phase parasitizing mycetophilid gnats. In this genus, 11 species have been reported in the world, however, only 5 species, including 4 Japanese species, have been clarified the details of their life cycles. *Iotonchium unguatum*, a pathogen of gill-knot disease of the oyster mushroom, is known to generate nematode-galls (knots) on the gills of fruiting bodies of *Pleurotus* fungi. Other *Iotonchium* species do not generate knots and inhabit the tissue of fruiting bodies of host fungi. *Iotonchium* nematodes are supposed to have close relationships with mycetophilid gnats. In the amber, their relative species has been discovered with the mycetophilid fossil. This review highlights the tripartite relationship of these organisms and discusses their evolutionary relationship and the future directions of research on this topic.

Key words: *Iotonchium*, Mycetophilidae, mushroom, gill-knot disease, tripartite relationship

I. は じ め に

線虫は地球上のあらゆる環境に様々なかたちで生息しているといわれている(白山 2003)。その食性については、細菌食性、菌食性、捕食性、植物寄生性、動物寄生性などが知られている(白山 2003)。そのうち菌食性線虫は口針という針状の摂食器官を持つ分類群の線虫である。菌食性線虫の多くは自由生活性の線虫であり、おもに土壌や腐植、腐朽木中において、菌類の栄養菌糸を摂食している。森林と関係が深い線虫では、経済的な影響が特に大きいマツノザイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus* について多くの研究がなされている(真宮 2003b)。マツノザイセンチュウは基本的には菌食性線虫であり菌類を摂食して繁殖するが、それだけでなくマツ類に寄生し、その組織細胞の摂食も行うという植物寄生の性質も持っている。その点では菌食性線虫の中でも特異的な存在である。一方、菌食性線虫の中には、一部の分類群において菌類の子実体、いわゆる「きのこ」に棲息し、その子実体組織を摂食している種も報告されている(Aihara 2001; Bütschli 1873, 1876; Meyl 1954; Poinar 1991; Tsuda and Futai 1999b, 2005)。それらの多くは、「きのこ」という菌類の形成する組織内に棲息し摂食活動を行っていることから、「きのこ」に寄生する線虫ということもできる。

線虫の生活環からみると、栄養菌糸を摂食する自由生活性線虫も含めた菌食性線虫は、菌食世代のみで繁殖を繰り返す場合と、それだけでなく昆虫と何らかの関係を持って世代を繰り返すものが存在する。線虫は一般に乾燥耐性、および長距離移動分散能力の欠如という弱点があり、昆虫など他の生物を移動手段として利用している場合が多い。その関係には、マツノザイセンチュウのように耐久型幼虫と呼ばれる発育ステージで昆虫気管内に侵入し伝播される便乗関係と、昆虫などの体内に寄生し、栄養摂取を行って増殖する世代を持つ寄生関係がある(真宮 2003a)。便乗関係の場合、多くは耐久型幼虫が昆虫体表面に付着したり、気管内に潜んでいたりするだけで、関係している伝播昆虫からの栄養摂取やその体内での増殖はみられない。一方、昆虫と寄生関係を持つ後者の場合、菌類を摂食する菌食世代と昆虫に寄生する昆虫寄生世代があり、それぞれにおいて栄養摂取を行い増殖するものとされている。

本稿では担子菌類の子実体に寄生し、それを食物源として利用する菌食世代と、同じ子実体を利用する昆虫に寄生し、これを伝播者としても利用する昆虫寄生世代の二つの世代をその生活環に持つ *Iotonchium* 属線虫の菌、昆虫との間の三者間相互関係を紹介する。この属の線虫は古くから担子菌類の子実体に随伴する線虫群として知られていたが(Bütschli 1873, 1876; Goodey T 1953; Goodey JB

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: kaku@forest.ac.jp

¹ 岐阜県立森林文化アカデミー 〒501-3714 美濃市曾代 88 (Gifu Academy of Forest Science and Culture, 88 Sodai, Mino 501-3714, Japan) (2012 年 2 月 5 日受付, 2012 年 6 月 26 日受理)

1956; Meyl 1954), その生活史については近年までほとんど明らかになっていなかった。しかしながら 1990 年代以降, 相次いで *Iotonchium* 属の新種がみつき, その生活史や昆虫との詳細な関係が明らかになりつつある (Aihara 2001; Poinar 1991; Tsuda and Futai, 1999b, 2005)。本稿ではこれらの新たに発見された種を中心に本属線虫の興味深い生態を紹介する。

II. *Iotonchium* 属線虫の分類学的位置づけ

Iotonchium 属はかつて Tylenchida 目の Iotonchiidae 科に位置づけられていた。Tylenchida 目にはネコブセンチュウ類やシストセンチュウ類などの多くの植物寄生性線虫が含まれていたが, 近年の分子系統学的研究などの成果により, 線形動物門全体の分類体系が大きく変わりつつあり (De Ley and Blaxter 2002; Meldal *et al.* 2007), この目の所在も流動的なものとなっている。ここでは大分類については, それらの現在主流となりつつある分子系統学の研究成果をとりいれた分類体系に従うこととする (図-1)。その最新の分類体系において, 線虫類 (線形動物門) は Enoplea, Chromadorea という二つの綱に分けられる。前者の Enoplea 綱は原始的なグループとされ, 多くの海産線虫と寄生性, 捕食性, 微生物食性線虫などを含んでいる。一方, Chromadorea 綱は比較的新しいグループとされており, 多くの陸生線虫, 淡水性線虫を含んでいる。本稿で扱う *Iotonchium* 属は後者の Chromadorea 綱に属しており, その中の Rhabditida 目 Tylenchomorpha 下目の Iotonchiidae 科に所属することになる。

さらに Siddiqi (1986) は, Iotonchiidae 科をその形態的特徴や生活史から *Iotonchium* 属 (狭義の *Iotonchium* 属) と *Fungiotonchium* 属, および *Paraiontonchium* 属の 3 属に分けるという見解をとっている。この 3 属のうち, *Paraiontonchium* 属については, イエバエ属を宿主昆虫とすることが報告されている。この属の線虫にはその生活史において雌雄が存在する世代と単為生殖を行う世代が存在するが, いずれも宿主昆虫に寄生する世代で菌食世代は存在しない。一方, Siddiqi (1986) の提唱する *Iotonchium* 属と *Fungiotonchium* 属についても雌雄が存在する世代と単為生殖を行う世代が存在するが, それぞれ昆虫寄生世代と菌食世代という食性の異なる世代からなっており, *Paraiontonchium* 属の生態とは大きく異なっている。また, Siddiqi (1986) は *Iotonchium* 属と *Fungiotonchium* 属を雄線虫と

感染態雌線虫の生殖器官の形態的特徴によって分けている。しかしながら, その後記載された種では両方の形態的特徴を併せ持つものが存在していることから, それら 2 属を *Iotonchium* 属 (広義の *Iotonchium* 属) にまとめる見解も提示されている (Poinar 1991; Tsuda and Futai 2005)。本論文では Siddiqi (1986) が提唱する *Iotonchium* 属と *Fungiotonchium* 属を 1 属にまとめ, 広義の *Iotonchium* 属として扱うこととする。すなわち Iotonchiida 科には生態的に異なる *Paraiontonchium* 属と *Iotonchium* 属 (広義。以下 *Iotonchium* 属) の 2 属が所属することとする。

Iotonchium 属は *I. imperfectum* を基準種として Cobb (1920) により創設された属である。*Iotonchium imperfectum* は Bütschli (1876) により, *Tylenchus imperfectus* として記載された種であり, その記載においては雌線虫と雄線虫が報告されている。その雌線虫については子宮に卵を保持した成熟したものとして報告されており, その計測値も示されている。雄線虫については典型的な L 字型の交接刺 (spicule) と大きな交接翼 (bursa), 扁平な頭部の形状が描写されているが, 計測値は示されていない。このことから当初は卵を保持したこの雌線虫を基準にして, この種の記載がなされたものと考えられる。Bütschli によりそれ以前に記載された *Tylenchus fungorum* (= *Iotonchium fungorum*) についても同様であり, 典型的な *Iotonchium* 属の特徴を持った雄線虫と子宮内に多数の卵を保持した雌線虫が描写されている (Bütschli 1873)。しかしながら, Goodey (1953) と Goodey (1956) により, 本属の種についての再検討, 新たに発見された種の記載がなされ, Bütschli (1873, 1876) が報告したこれら 2 種における卵を保持した雌線虫は同時に報告されたそれぞれの雄線虫に対応するものではない (菌食あるいは昆虫寄生という同じ世代のものではない) ことが提議された。また, 彼らは雄線虫に対応するものとして細長い体型でドーム型の頭部を持った雌線虫を報告した。受精したこれらの雌線虫の子宮は精子で満たされており, おそらくは菌類の子実体を利用する昆虫に寄生するものとして考えられた (Goodey T 1953; Goodey JB 1956)。Meyl (1954) も彼らと同様に, 雄線虫とともにそれに対応する雌線虫を, 新たに発見した *Iotonchium* 属の種において報告している (*Hexatylos* 属の種として記載されているものもある)。また, Bütschli (1873, 1876) が報告した雌線虫については, *Hexatylos* 属との類似性が指摘されており, Filipjev and Schuurmans

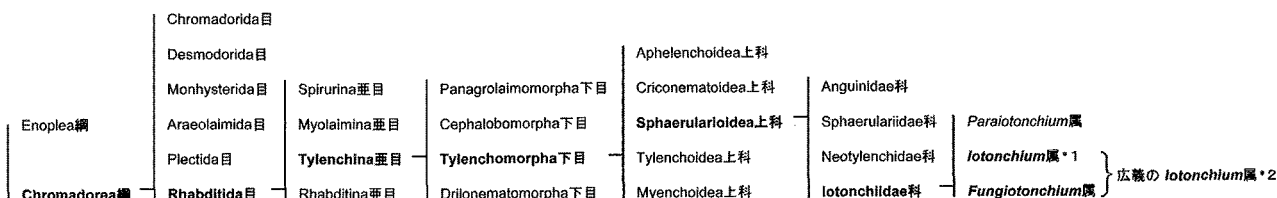


図-1. 線形動物門における *Iotonchium* 属線虫の分類学的位置づけ

De Ley and Blaxter (2002), Meldal *et al.* (2007) の分類体系をもとに作成。*1Siddiqi (1986) による見解。*2Poinar (1991), Tsuda and Futai (2005) による見解。

Stekhoven (1941) は *Neotylenchus* 属および *Hexatylus* 属を *Iotonchium* 属のシノニムとして扱っている。しかしながら彼らが *Iotonchium* 属とした種は、その後 *Iotonchium* 属とは別の数属に分けられている (Siddiqi 1986)。また, Goodey T (1953), Goodey JB (1956) は Bütschli (1873, 1876) が報告した雌線虫を *Iotonchium* 属とは別の属 (*Neotylenchus* 属 = *Hexatylus* 属) のものとみなしていたが, Siddiqi (1986) は自由生活世代のものである可能性も指摘していた。その後, *I. californicum* の発見により, *Iotonchium* 属線虫はその生活史に昆虫寄生世代と菌食世代を持つことが判明した (Poinar 1991)。 *Iotonchium californicum* の昆虫寄生世代の感染ステージの線虫は細長い体型の雌線虫 (感染態雌線虫) と L 字型の交接刺を持った雄線虫であり, Goodey T (1953), Goodey (1956) により報告された雌雄線虫と同様の形態である。またこの種の菌食世代は *Hexatylus* 型の雌線虫であることが明らかにされたことにより, Bütschli (1873, 1876) が報告した雌線虫も菌食世代のものであることが指摘されている (Poinar 1991)。 *Iotonchium* 線虫は現在では雄線虫を正基準標本として, 認識されている。これまでのところ本属の線虫は 11 種が記載されており, そのうちの 6 種 (*I. bifurcatum*, *I. cephalostrictum*, *I. fungorum*, *I. imperfectum*, *I. macrospiculatum*, *I. mycophilum*) はヨーロッパにおいて, 1 種 (*I. californicum*) は北米において, 残りの 4 種 (*I. cateniforme*, *I. laccariae*, *I. russulae*, *I. ungulatum*) が日本において報告されている。

III. ヒラタケ白こぶ病に関与する

Iotonchium ungulatum

日本において報告された *Iotonchium* 属の 1 種 *I. ungulatum* はヒラタケ *Pleurotus ostreatus* に白こぶ病を引き起こす病原線虫として知られている (Aihara 2001; Tsuda *et al.* 1996)。この病気の正式名称は「ひだこぶ線虫病」とされているが (日本植物病理学会 2000), 一般には「ヒラタケ白こぶ病」として広く知られているため (古川・野淵 1996; 本間 1994; 茨城県林業技術センター 2009; 笠原 1992; 水谷 2010; 中村 2000; 中村ら 1996; 周藤・井ノ上 1990; 田中ら 2002; 富永ら 2001; 津田 2000), 本稿では後者の通称を用いることにする。また本病はそれ以外に「ひだこぶ病」 (有田ら 1983), 「いぼ病」 (金子 1983) などとも呼ばれている。本病の病原線虫はこの病気が発見された当初には明らかになっておらず, その後になされた多くの研究の中には関与する線虫を *Howardula* 属の 1 種としているものもある (周藤・井ノ上 1990; 富永ら 2001)。しかしながらそれらの報告における線虫の出現状況や形態, 写真などからすると, いずれも *I. ungulatum* と同一のものである可能性が高い。ヒラタケ白こぶ病の病徴としては, ヒラタケ子実体のひだの部分に多数の白色こぶ状の線虫えい (以下, こぶ) が生じることが特徴である (図-2)。被害が激しい場合だと, 一面にこぶが生じ, それらが癒合してひだ全体が奇形となることもある。本病はヒラタケ以外

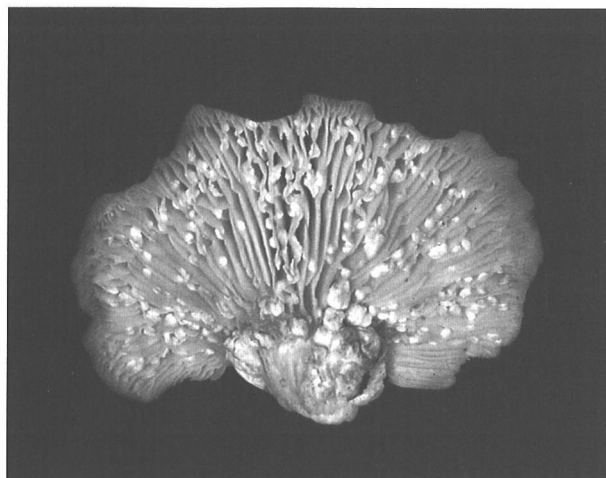


図-2. ヒラタケ白こぶ病の病徴

ヒラタケ子実体のひだ上に, 多数のこぶ (線虫えい) が生じている。この子実体では, 柄の上部にもこぶが生じている。

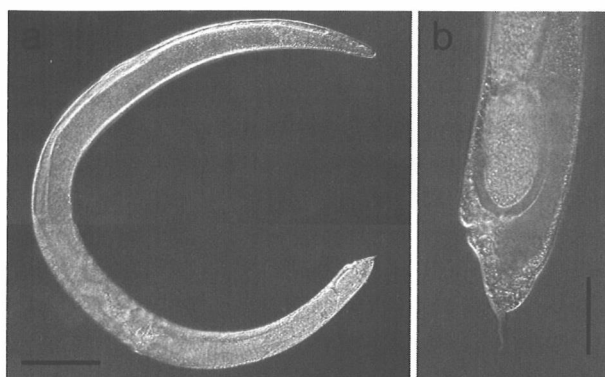


図-3. こぶ内に棲息する *Iotonchium ungulatum* の菌食性雌線虫

(a) 全体像 (bar = 200 μ m), (b) 尾部 (bar = 50 μ m)。尾端に小さな突起が確認できる。

に同属のウスヒラタケ *P. pulmonarius*, トキイロヒラタケ *P. salmoneostramineus*, エリンギ *P. eryngii* にも発生することが確認されている (藤原 2004; 茨城県林業技術センター 2009; 水谷 2010; 中村 2000; 田中ら 2002; 富永ら 2001)。罹病子実体のひだに生じたこぶ内には *I. ungulatum* の菌食性雌線虫が棲息している (図-3)。この線虫の生活環は以下のとおりである (図-4) (Tsuda *et al.* 1996; Tsuda and Futai 2000)。一つのこぶ当り 1 頭の菌食性雌線虫が存在しており, 成熟した個体ではこぶ内部で多数の卵を産下する。菌食世代には雄は存在しておらず, 単為生殖をしていると考えられている。それらの卵からふ化した幼虫はこぶ内で成長し, 子実体が崩壊する頃には雄線虫と感染態雌線虫になる。交尾後, 感染態雌線虫のみが宿主昆虫であるナミトモナガキノコバエ *Allodiopsis domestica* (*Rhymosia domestica*, および *Rymosia domestica* のシノニム) (図-5) の体内に侵入する。ナミトモナガキノコバエの幼虫も *I. ungulatum* と同じ子実体の組織内に食入しており, 子実体崩壊時に子実体を離れ腐植や土壌中で蛹化する。感染態雌

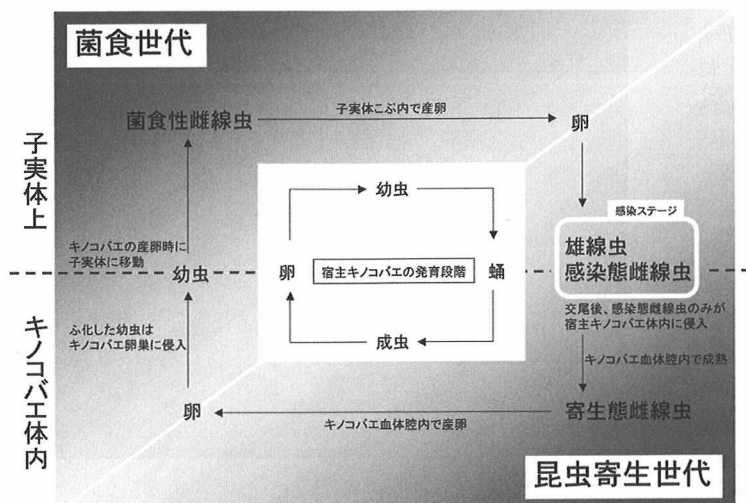


図-4. *Iotonchium unguatum* の生活環

破線以上はヒラタケ子実体上，下はナミトモナガキノコバエの体内であることを示す。

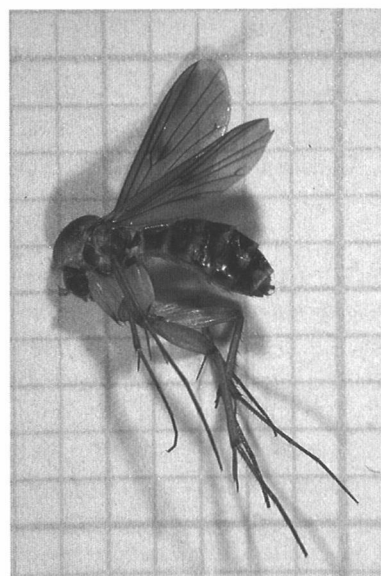


図-5. *Iotonchium unguatum* の宿主昆虫となっているナミトモナガキノコバエ

線虫はその蛹化の前後に宿主昆虫体内に経皮侵入し，血体腔内でさらに成熟し，昆虫寄生態雌線虫となる。この昆虫寄生態雌線虫は血体腔内で多数の卵を産下する。ふ化した幼虫は宿主キノコバエの卵巣に侵入し，さらに産卵管へと移動する。その後，宿主キノコバエの産卵行動により，ヒラタケ子実体のひだに産みつけられ，こぶを形成し菌食性雌線虫へと成熟する。ヒラタケなどの宿主菌の子実体寿命や宿主キノコバエの成虫期間は通常は短く，それぞれにおける菌食世代と昆虫寄生世代においては世代を重ねず，菌食世代と昆虫寄生世代を交互に移行しているものと考えられている。宿主菌の子実体やキノコバエの発生がみられない期間をどのように過ごしているのかは不明である。おそらく宿主キノコバエの体内において寄生世代で，あるいは将来感染する宿主昆虫の周辺で過ごしているものと考えられる。ナミトモナガキノコバエの詳しい生態は明らかにされていないが，キノコバエ科昆虫の越冬については，海外においていくつかの報告がある。国内産 *Iotonchium* 属線虫の宿主昆虫が属する Exechiini 族のいくつかの種については，洞窟やセリ科植物の茎内，樹皮下などで成虫越冬することが報告されている (Hedmark 2000; Kjarandsen 1993; Kurina 1996; Väisänen 1981)。これらの報告はいずれも北欧周辺の寒冷地におけるものであり，日本のような温暖な地域よりもその越冬場所はより限定されたものである可能性がある。ナミトモナガキノコバエが近縁他種と同様に成虫で越冬するのであれば *I. unguatum* は冬期を成虫の血体腔内で昆虫寄生世代として過ごしているものと思われる。ナミトモナガキノコバエと *I. unguatum* の宿主菌であるヒラタケは，実際にはその子実体の発生が冬期の厳寒期でもみられることがある。そしてヒラタケ白こぶ病の病徴が低率ではあるが12月から2月にかけても観察されている (Tsuda *et al.* 1996)。また富永ら (2001) もヒラタケ

の栽培試験において1月にも病気の発生がみられたことを報告している。しかしながらこの時期のヒラタケ子実体発生の絶対量は多くはなく，*I. unguatum* の菌食世代は冬期における線虫個体群の維持にどの程度寄与しているのか不明である。

IV. ヒラタケ白こぶ病の防除

I. unguatum によるヒラタケ白こぶ病は，1978年に島根県で発生しているのが報告された (有田ら 1983)。ほぼ同時期に中国，九州地方においても発生が確認されており (金子 1983)，この時期の発生が日本で最初の記録と考えられる。森林に発生するものや原木栽培されたものなど野外に発生するヒラタケ子実体で被害がみられている。施設栽培のヒラタケにおける本病の発生はみられないが，*I. unguatum* に寄生されたナミトモナガキノコバエが侵入すれば発生する可能性は高い。経済的影響としては主に原木栽培のヒラタケに被害が発生することであり，これまでにその防除方法が検討されてきた。発見当初からこぶの内部に線虫が棲息していることが報告されていたが (有田ら 1983; 金子 1983)，当時は病原体が線虫であることは実証されておらず，そのため線虫の所属やその伝播者も特定されていなかった。しかしながら，こぶ内の線虫は飛翔昆虫により伝播されている可能性が高いと考えられ，その飛来を妨げる方法として網目1mmの寒冷紗をかける方法が検討された (金子 1983)。その結果，裾をきちんと閉じて昆虫の侵入を防ぐことにより防除ができることが確認されている。

子実体発生時期の異なるヒラタケの菌株系統を用いた病気の発生状況も調査されている (水谷 2010)。岐阜県内において調査された結果，12月下旬以降に子実体が発生する晩生タイプの菌株の場合には，病気の発生がみられな

かった。これは宿主のナミトモナガキノコバエの活動時期との関係で発生が抑制されたものと考えられる。一方で、前述したように12月以降の冬期においても病気が発生することが報告されている(富永ら2001; Tsuda *et al.* 1996)。このように病気の発生時期は地域によって多少ずれるが、おもに10~12月に集中するため、冬期に子実体を発生する晩生タイプの菌株を用いることで省力的に被害を軽減させることも考えられる。

ヒラタケ白こぶ病の分布については以下のとおりである。病気の発見当初は九州北部、中国地方の一部に限られていたが(有田ら1983; 金子1983)、1990年代以降は近畿地方から関東甲信越、東北地方にわたる各地からその発生が報告されている(本間1994; 茨城県林業技術センター2009; 水谷2010; 中村ら1996; 田中ら2002)。このように病気自体は西日本から東日本に向けて分布が拡大しているようにみえるが、宿主であるナミトモナガキノコバエ自体の分布拡大によるものか、ナミトモナガキノコバエの分布は変わらずに線虫のみが既存のナミトモナガキノコバエの個体群内に分布を拡大したことによるものか、あるいはもともとまれに発生していた病気が顕在化したものか不明である。

V. *Iotonchium* 属に所属する線虫の形態的特徴と生態

I. unguatum の雌線虫は、他の *Iotonchium* 属線虫のように子実体組織に棲息するのではなく、子実体のひだに線虫えい(こぶ)を形成し棲息している。体型もこぶ内の生活に適応しているのか、膨大し、運動性はほとんどなく、熱殺すると丸く弧を描く(図-3(a))。膨大していることは尾部に小さな尾端突起がみられることでも推察される(図-3(b))。全体的な形状は *Hexatylus* 属線虫とは大きく異なっているが、口針や食道などの内部器官については類似性がみられることが報告されている(Tsuda and Futai 1999c)。次世代の感染態雌線虫と雄線虫は典型的な *Iotonchium* 属線虫の形態を有している。感染態雌線虫は細長く未成熟な昆虫寄生態雌線虫の特徴を有しており、その卵巣内に卵などはみられないが、交尾後の個体では生殖器官の大半が精子で満たされている。雄線虫はL字型の大きな交接刺と大きな交接翼、扁平な頭部等が特徴的である。交接刺の先端は動物の脚のような形状をしており、学名もそれにちなんで名付けられている(Aihara 2001)。昆虫寄生態雌線虫は感染態雌線虫が宿主キノコバエの血体腔内で成熟したものであるが、全体の形状は大きく異なる。体長、体幅ともに感染態雌線虫よりも大きく、熱殺すると、丸く弧を描く。子宮内に卵がみられることもあるが、子宮内部でふ化することはなく、宿主キノコバエの血体腔内に卵を産下する。また次に紹介する *I. californicum* のように子宮が反転して体外に飛び出したようになる現象は観察されていない(Tsuda and Futai 2000)。

北米で発見された *I. californicum* は *Iotonchium* 属線虫の生態が初めて詳しく調査された種であり、その生活環に

菌食世代と昆虫寄生世代を持っていることが報告されている(Poinar 1991)。その菌食世代は *Hexatylus* 属の形態的特徴を持っているが、この世代には雌のみが存在し単為生殖を行っているものと考えられている。菌食世代の宿主菌はオキナタケ科のフミヅキタケ *Agrocybe praecox* である。この線虫の場合、宿主菌の子実体には線虫えいが生じることはなく、その子実体組織内部に生息し菌糸を摂食している。フミヅキタケの培養菌糸で培養することが可能であり、菌食世代のみを繰り返して増殖することが報告されている。培養菌糸が古くなってくるかコンタミネーションを起こすと感染態雌線虫と雄線虫が出現する。自然状態においては子実体の崩壊に伴いそれらの雌雄線虫が出現する。感染態雌線虫は昆虫寄生態雌線虫の未成熟なものであり、交尾後、土壌中で昆虫宿主であるイグチナミキノコバエ *Mycetophila fungorum* の幼虫あるいは蛹の血体腔内に侵入し、寄生態雌線虫へと成長する。*I. californicum* の場合、寄生態雌線虫の子宮は陰門から体外へ反転するという特徴を持っている。またこの寄生態雌線虫は卵胎生であり、子宮内で幼虫がふ化し、宿主キノコバエの血体腔内に産下される。この寄生態雌線虫の生殖器官に関する特徴は、一部の Tylenchomorpha 下目の昆虫寄生性線虫で知られている。*Iotonchium* 属線虫では *I. californicum* 以外観察されていない。イグチナミキノコバエの血体腔内に産み落とされた *I. californicum* の寄生態雌線虫の次世代幼虫は菌食性雌線虫のものと同様の口針を持っており、宿主キノコバエの産卵行動によりフミヅキタケ子実体に産みつけられた後、菌食性雌線虫へと成熟するものと考えられている。

I. cateniforme (図-6, 7(a), 8(a)) は国内においてフウセンタケ科フウセンタケ属の子実体から検出された(Tsuda and Futai 1999b)。*I. californicum* と同様に子実体組織内に生息する。菌食性雌線虫の生殖器官の形態は特徴的であり、成熟した個体では子宮が体の大半の部分を占めるようになる(図-6)。子宮内では多数の卵が保持され、その卵殻内で胚発生がすすみ、幼虫の形になっているものも観察されている。それらの幼虫は *I. unguatum* などと同様に感染態雌線虫と雄線虫へと成熟する。雌線虫の形態は他の *Iotonchium* 属線虫と同様に特徴的な細長い体型をしている。雄線虫も *Iotonchium* 属に特有のL字型の交接刺を保持しているが(図-7(a))、頭部の形態は放射相称であり(図-8(a))、左右相称の扁平な形態の頭部を持つ他種とは異なっていることから、この種は *Iotonchium* 属線虫の中でも祖先的な形質を残しているものと考えられている。宿主昆虫は同じフウセンタケ属の子実体を利用するキノコバエ科の1種 *Exechia dorsalis* である。寄生態雌線虫は細長い形態をしており卵生である。

I. russulae (図-7(b), 8(b), 9(a), 10(a)) はベニタケ科ベニタケ属およびチチタケ属の子実体から検出された種である(Tsuda and Futai 2005)。菌食性雌線虫は *Iotonchium* 属の中で最も細長い体型をしている。感染態雌線虫(図-9(a))、雄線虫(図-7(b), 8(b)) はともに

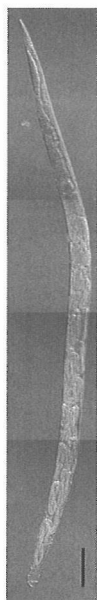


図-6. *Iotonchium cateniforme* の菌食性雌線虫

bar = 200 μ m. 体の大半を子宮が占め、内部で胚発生が進んでいるのが確認できる。

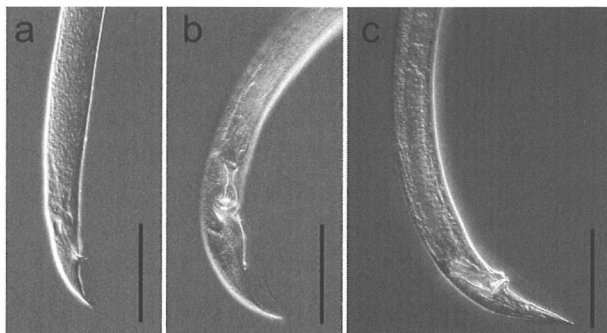


図-7. *Iotonchium* 属雄線虫の尾部形態

bar = 50 μ m. (a) *I. cateniforme*, (b) *I. russulae*, (c) *I. laccariae*.

Iotonchium 属に特有の形態を有している。雄線虫の交接刺は典型的な L 字型をしており、その後半部が細長く先にとげ状突起を持つことで特徴づけられる (図-7 (b))。この線虫が検出されたものと同じベニタケ科の子実体から羽化してきたキノコバエ科の 1 種 *Allodia bipexa* の血体腔内から寄生態雌線虫 (図-10 (a)) が得られている。

I. laccariae (図-7 (c), 9 (b), 10 (b)) はキシメジ科キツネタケ属の子実体から検出された種である (Tsuda and Futai 2005)。感染態雌線虫 (図-9 (b)) と雄線虫 (図-7 (c)) は前種と同様、*Iotonchium* 属に特有の形態を備えている。雄線虫の交接刺は典型的な L 字型をしているが、その後半部が短く、鳥のくちばし状の形状をしている (図-7 (c))。同じキツネタケ属の子実体から羽化してきたキノコバエ科の 1 種 *A. laccariae* の血体腔内から、他種よりも太短い体型の寄生態雌線虫 (図-10 (b)) が得られている。

これまでに記載されている *Iotonchium* 属線虫の形態を概観すると、いずれの種においても感染態雌線虫と雄線虫

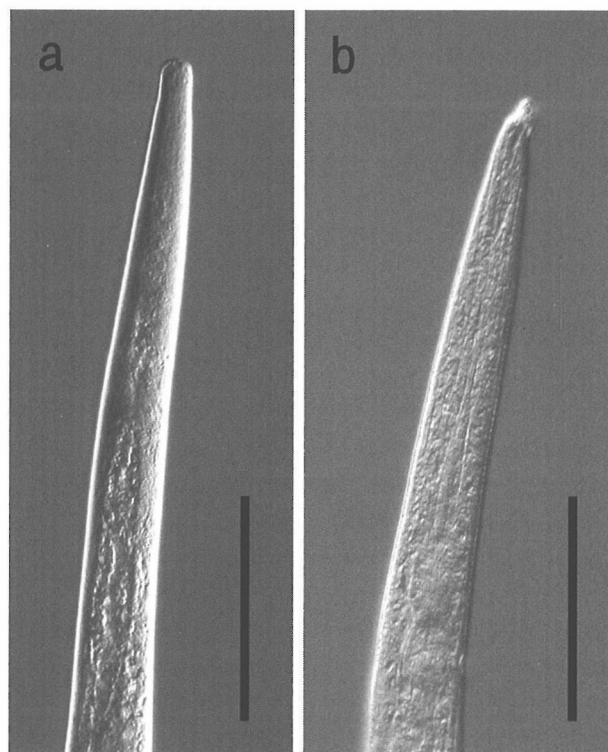


図-8. *Iotonchium* 属雄線虫の頭部形態

bar = 50 μ m. (a) *I. cateniforme*, (b) *I. russulae*.

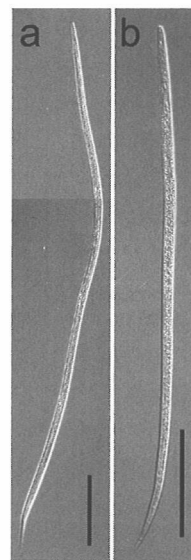
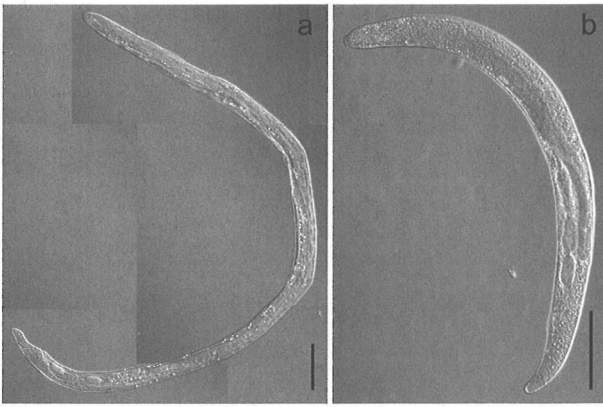


図-9. *Iotonchium* 属感染態雌線虫の形態

bar = 200 μ m. (a) *I. russulae*, (b) *I. laccariae*.

の形態的特徴については、大きくは異なっていない。唯一 *I. cateniforme* の雄個体の頭部形態が他種と異なっている (図-8)。一方、菌食性雌線虫と昆虫寄生態雌線虫については、それぞれの形態が判明しているものを比較すると、大きく異なるものが存在する。菌食性雌線虫については、いずれの種においても *Hexatylus* 型の特徴を備えているが、*I. ungulatum* のように運動能力がほとんどなく、こぶ内の生活に適応しきっていると考えられるものや、*I. cateniforme*

図-10. *Iotonchium* 属昆虫寄生態雌線虫の形態bar = 200 μ m. (a) *I. russulae*, (b) *I. laccariae*.

のように生殖器官(子宮)が極端に発達しているものもみられる。昆虫寄生態雌線虫については、*I. californicum* において子宮が反転して体外に飛び出すなど生殖器官の形態的特徴、および卵胎生であるといった特徴が他種と顕著に異なっている。*Iotonchium* 属線虫の場合、これらの世代の線虫は子実体の中、あるいは宿主昆虫の血体腔内といった特殊な環境に棲息しているため、それぞれの宿主との関係で多様な形態をとるようになったとも考えられる。実際、*I. californicum* の昆虫寄生世代における子宮が反転するという特徴は、Poinar (1991) も状況に応じて現れる二次的な特徴であると考えられている。

VI. *Iotonchium* 属線虫とキノコバエの関係

Iotonchium 属線虫はその菌食世代において担子菌類の子実体を利用し、昆虫寄生世代の雌線虫が宿主として寄生するキノコバエ科昆虫により伝播されていることがわかってきた。

菌類の子実体ではなく栄養菌糸を利用する線虫までを含めて考えると、食性の異なる複数の世代を生活環に持っている線虫は少なくない。その中でも菌類と昆虫の双方に関係する世代をそれぞれ持っているものとして、*Deladenus* 属線虫がいる (Bedding 1972)。*Deladenus* 属線虫の昆虫寄生世代の主な宿主は樹木の害虫として知られるキバチ亜科のキバチ類であり、その菌食世代においてはキバチの共生菌 *Amylostereum* 属菌を摂食する。この *Amylostereum* 属菌はキバチが宿主樹木に産卵する際に幼虫の餌として接種され、キバチの幼虫は樹体内で増殖した菌を摂食して成長する。キバチの寄生線虫である *Deladenus* 属線虫もキバチの産卵時に樹体内に産みつけられ、*Amylostereum* 属菌を摂食して増殖する。この線虫の生活環において菌食世代と昆虫寄生世代という二つの世代を持っている点や、菌食世代の線虫が餌資源として依存している菌が同時に宿主昆虫の餌資源であるという点は *Iotonchium* 属と同様であるが、菌食世代に雌雄が存在する点が異なっている。*I. californicum* については実験的にフミヅキタケの培養菌糸上で菌食世代が繰り返されることが確かめられているが

表-1. *Iotonchium* 属線虫の宿主菌、および宿主昆虫

	宿主菌	宿主昆虫
<i>I. californicum</i>	<i>Agrocybe praecox</i> (オキナタケ科)	<i>Mycetophila fungorum</i> (キノコバエ科 Mycetophilini 族)
<i>I. unglatum</i>	<i>Pleurotus</i> spp. (ヒラタケ科)	<i>Allodiopsis domestica</i> ^{*4} (キノコバエ科 Exechiini 族)
<i>I. cateniforme</i>	<i>Cortinarius</i> spp. (フウセンタケ科)	<i>Exechia dorsalis</i> (キノコバエ科 Exechiini 族)
<i>I. laccariae</i>	<i>Laccaria</i> spp. (キシメジ科)	<i>Allodia laccariae</i> (キノコバエ科 Exechiini 族)
<i>I. russulae</i>	<i>Russula</i> spp., <i>Lactarius</i> spp. (ベニタケ科)	<i>Allodia bipexa</i> (キノコバエ科 Exechiini 族)
<i>I. bifurcatum</i>	<i>Entoloma rhodopolium</i> ^{*1} (イッボンシメジ科)	— ^{*5}
<i>I. fungorum</i>	<i>Entoloma rhodopolium</i> ^{*1} , (イッボンシメジ科) <i>Pleurotus</i> spp. (ヒラタケ科)	—
<i>I. cephalostrictum</i>	<i>Russula nigricans</i> (ベニタケ科)	—
<i>I. macrospiculatum</i>	<i>Clitocybe gibba</i> ^{*2} , <i>Gerronema fibula</i> ^{*3} (キシメジ科)	—
<i>I. mycophilum</i>	<i>Clitocybe gibba</i> ^{*2} , <i>Gerronema fibula</i> ^{*3} (キシメジ科)	—
<i>I. imperfectum</i>	— ^{*5}	—

^{*1} Goodey T (1953) においては *Entoloma rhodopolium* (*rhodopolium* の誤記と思われる) と記述されている。^{*2} Meyl (1954) においては *Clitocybe infundibuliformis* (*infundibuliformis* の誤記と思われる) と記述されている。^{*3} Meyl (1954) においては *Omphalia fibula* と記述されている。^{*4} Tsuda et al. (1996), Tsuda and Futai (2000) においては *Rhymosia domestica* と記述されている。^{*5} 宿主昆虫あるいは宿主きのこの報告がないことを示す。

(Poinar 1991)、軟質性きのこ類であるフミヅキタケの子実体の寿命からすると野外においては *I. unglatum* と同様に菌食世代の繰り返しはなく、昆虫寄生世代の宿主昆虫への感染ステージへと移行するものと思われる。*Deladenus* 属線虫における菌食世代の繰り返しについては、餌資源としての寿命が短い軟質性きのこ類と違って *Deladenus* 属線虫が摂食するのは材内の *Amylostereum* 属菌の栄養菌糸であるため時間的な余裕があることや、幼虫期間の長い宿主キバチの生活環と同調する必要があることなどが理由として考えられる。このような違いがあるにせよ、宿主昆虫が利用する菌類を菌食世代における餌資源として利用していることは、これらの線虫と宿主昆虫の密接な関係が保たれる鍵となっていると考えられる。菌食世代の宿主範囲についてみると、*Deladenus* 属線虫の場合では *Amylostereum* 属菌にきわめて特異的に依存しているとされている (Bedding 1972)。このことにより *Deladenus* 属線虫の宿主昆虫の範囲は *Amylostereum* 属菌を共生菌として持つキバチ類および同所的に生息する昆虫に限定されている (Bedding and Akhurst 1978)。一方、*Iotonchium* 属線虫は属全体としては食餌源に対する特異性は高くなく、*Deladenus* 属線虫よりも幅広い分類群の菌を利用している (表-1)。潜在的には検出されている種以外の菌も摂食できる可能性も考えられるが、昆虫寄生世代と菌食世代を交互に繰り返すという生活史のため、確実に餌資源となりうる菌の子実体に伝播

されないと種としての存続が不可能となるであろう。したがってその生活環において菌および昆虫宿主の乗り換えが生じにくく、*Iotonchium* 属線虫とキノコバエ科昆虫およびキノコバエの餌となる菌の三者関係が堅持されて進化してきたものと考えられている (津田 2000)。ただし、*I. californicum* についてはその宿主昆虫の属するグループがキノコバエ科の *Mycetophilini* 族であり、他 4 種の宿主昆虫は *Exechiini* 族に属している。*I. cateniforme* が祖先的な形質を有していることを考えると、同様の生活史をとるキノコバエ科の *Exechiini* 族から *Mycetophilini* 族への宿主昆虫の乗り換えが生じた可能性が考えられる。ただし、*I. californicum* については別種線虫を誤認していることも考えられ、今後の検証が必要である。

Iotonchium 属線虫の菌食性線虫は *Hexatylos* 属線虫との形態的特徴の類似性が指摘されている (Poinar 1991; Tsuda and Futai 1999c)。この事実からこれまで *Hexatylos* 属とされてきた線虫種においても *Iotonchium* 属の線虫と同様の生活環を持っている可能性も考えられる。*Iotonchium* 属線虫の進化の過程については、以下のように考えられている (津田 2000)。*Iotonchium* 属線虫の祖先種は、おそらく腐植中で菌食者として生活しており、同所的に存在するキノコバエと出会って寄生関係を持つようになった。その後、宿主昆虫の食性変化に従って軟質性きのこ類という短命な資源を利用するようになり、そのことが両者の関係をより厳密にし、密接な関係を保ちながら進化してきたと考えられている。すなわち祖先種は *Hexatylos* 型のものであると推定される。

現在みられる「きのこ」の多くは担子菌類に属しているが、その担子菌類の子実体の化石が白亜紀の琥珀内に閉じ込められた形で発見されている (Hibbett *et al.* 1997)。少なくともその時代にはいわゆる「きのこ」が存在していたことになるが、当時から *Iotonchium* 属線虫とキノコバエと「きのこ」との三者関係が存在したかどうかはわからない。一方、Poinar は、2,500~4,000 万年前の琥珀の中からキノコバエに寄生している線虫の化石を報告しており (Poinar 1991)、後にこの線虫を *Paleoiotonchium dominicanum* として記載している (Poinar 2011)。この琥珀の内部から発見された *P. dominicanum* については、キノコバエの体内に存在する寄生態雌線虫と思われる個体と、その次世代幼虫が観察されている。しかしながら感染ステージの個体が得られていないため、形態的に *Iotonchium* 属線虫の特徴を備えているかどうかは不明である。菌類の子実体を摂食していると考えられる菌食世代についても、*I. californicum* の生活環からの推測によりその存在について言及されているが (Poinar 2011)、これまでのところ発見されてはいない。この線虫が *Iotonchium* 属の直接の祖先であるという証拠はないが、発見された化石の状況からするときわめて類縁関係の近い種であることが想像できる。古くから線虫とキノコバエの関係が存在してきたことは興味深い。

Meyl (1954) は菌類の子実体上における線虫ファウナを調査する過程において、*Iotonchium* 属線虫を発見している。国内において発見された *Iotonchium* 属線虫についても、ヒラタケ子実体の病気の病原体である *I. unguiculatum* を除けば、様々な菌の子実体の線虫ファウナを調べる過程においてみつかったものである (Tsuda and Futai 1999b, 2005)。しかしながらこれまでに発見されたものはごく一部に過ぎず、より多くの野生きのこ類を網羅的に調べることにより、さらに新たな *Iotonchium* 属の種がみつかるに違いない。前述したように *Iotonchium* 属線虫はキノコバエ科昆虫と密接な関係を持っている系統群であることが示唆される。またこれまでに発見された *Iotonchium* 属線虫について、その系統関係が調査されている (Tsuda 2001)。形態形質をもとに分析された結果において、雄の頭部形状が他種と異なっている *I. cateniforme* は属内で最も原始的な種であることが示唆されている。これは分子生物学的手法を用いた分析においても同様の結果が得られている。また同手法による分析では、線虫の系統樹とその宿主キノコバエの系統樹に対応関係が得られている。しかしながらこの分子生物学的手法を用いた分析は日本産の 4 種についてのみ行われたものであり、宿主キノコバエとの進化的関係を議論するには不十分である。一方キノコバエ科に所属する種の系統関係については近年解析が進みつつある (Rindal and Søli 2006; Rindal *et al.* 2007, 2009a, b)。その結果、形態形質による分析、および分子系統学的分析のいずれにおいても、*Mycetophilinae* 亜科とそれを構成する *Exechiini* 族と *Mycetophilini* 族の 2 族について、亜科およびそれぞれの族の単系統性が支持されている。*Iotonchium* 属線虫がその進化の過程において、キノコバエ科の中の単系統群である *Mycetophilinae* 亜科のキノコバエ類と関係を維持してきたことは想像に難くない。今後発見されるであろう *Iotonchium* 属線虫とその宿主昆虫について、さらにそれぞれの系統関係を調べることで、両者の進化的関係が明らかになると思われる。

国内において菌類の子実体から検出された線虫には細菌食性の *Caenorhabditis* 属線虫も知られている (Tsuda and Futai 1999a)。Meyl (1954) の研究においては、子実体の発生から腐敗へと至る遷移の過程において様々な分類群の線虫がみだされている。子実体から検出される菌食性線虫は *Iotonchium* 属線虫のように、きのこ専食昆虫と関係している可能性が高いが、細菌食性線虫の場合は子実体を機会的に利用している昆虫と関係している場合も考えられる。そういった線虫の生態を、伝播昆虫の生活史も含め、より詳細に調べることで「きのこ」という資源をとりまく様々な生物群の関係がみえてくるであろう。伝播昆虫となりうるきのこ食性昆虫の研究は植食性昆虫の研究に比べると蓄積は少ないが、「きのこ」を利用する線虫の研究よりははるかに進んでいる。それらのきのこ食性昆虫の生態的研究をベースにして調査を進めることも、これらの線虫群の研究には有用であると思われる。

最後に、本稿をまとめるにあたって有益な助言をいただき、また、執筆の機会を与えてくださった京都大学農学研究科教授二井一禎博士に感謝申し上げる。さらに、本稿を担当していただいた編集委員、2名の査読者の方々に御礼申し上げます。

引用文献

- Aihara T (2001) *Iotonchium unguatum* n. sp. (Nematoda: Iotonchiidae) from the oyster mushroom in Japan. Jpn J Nematol 31: 1-11
- 有田郁夫・前川二郎・有田立身 (1983) 線虫によるヒラタケの「ひだこぶ(病)」について。日本菌学会第27回大会講演要旨集: 114
- Bedding RA (1972) Biology of *Deladenus siricidicola* (Neotylenchidae), an entomophagous-mycetophagous nematode parasitic in siricid wood-wasps. Nematologica 18: 482-493
- Bedding RA, Akhurst RJ (1978) Geographical distribution and host preferences of *Deladenus* species (Nematoda: Neotylenchidae) parasitic in siricid woodwasps and associated hymenopterous parasitoids. Nematologica 24: 286-294
- Bütschli O (1873) Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nova Acta der Ksl Leop Carol Deutschen Akademie der Naturforscher 36: 41-126
- Bütschli O (1876) Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Z Wiss Zool 26: 363-413
- Cobb NA (1920) One hundred new nemas. Contr Sci Nemat 9: 217-343
- De Ley P, Blaxter ML (2002) Systematic position and phylogeny. In: The biology of nematodes. Lee DL (eds) Taylor and Francis, 1-30
- Filipjev IN, Schuurmans Stekhoven JH Jr (1941) A manual of agricultural helminthology. Brill
- 藤原直哉 (2004) ウスヒラタケの菌床栽培技術の開発—菌床ブロックの製造と発生方法について—。岡山県林業試験場研究報告 20: 1-12
- 古川久彦・野淵 輝 (1996) 栽培きのこ害菌・害虫ハンドブック増補改訂版。全国林業改良普及協会
- Goodey JB (1956) Observations on species of the genus *Iotonchium* Cobb, 1920. Nematologica 1: 239-248
- Goodey T (1953) On certain eelworms, including Bütschli's *Tylenchus fungorum*, obtained from toadstools. J Helminthol 27: 81-97
- Hedmark K (2000) Svampmyggor i taigan—nya arter för Sverige i ett fennoskandiskt perspektiv (Diptera: Sciarioidea exkl. Sciariidae). Ent Tidskr 121: 73-89
- Hibbett D S, Grimaldi D, Donoghue MJ (1997) Fossil mushrooms from Miocene and cretaceous ambers and the evolution of homobasidiomycetes. Am J Bot 84: 981-991
- 本間広之 (1994) ヒラタケの白こぶ病について。林業新説 504: 8
- 茨城県林業技術センター (2009) ヒラタケ原木露地栽培の重要病害「ヒラタケ白こぶ病」。林業普及情報 29: 10-12
- 金子周平 (1983) ヒラタケのいば病(仮称)とその防除。森林防疫 32: 12-14
- 笠原英夫 (1992) 県下に多発した「ヒラタケ子実体の白こぶ病」。しもこし福井きのこ会会報 4: 3-7
- Kjarandsen J (1993) Diptera in mines and other cave systems in southern Norway. Entomol Fenn 4: 151-160
- Kurina O (1996) Hibernation of fungus gnats (Diptera, Mycetophilidae) in Estonian caves. Studia Dipt 3: 221-229
- 真宮靖治 (2003a) 昆虫寄生性線虫と昆虫嗜好性線虫。(線虫の生物学。石橋信義編, 東京大学出版会)。165-180
- 真宮靖治 (2003b) マツ枯れの原因—マツ材線虫病。(線虫の生物学。石橋信義編, 東京大学出版会)。181-196
- Meldal BHM, Debenham NJ, De Ley P, De Ley IT, Vanfleteren JR, Vierstraete AR, Bert W, Borgonie G, Moens T, Tyler PA, Austen MC, Blaxter ML, Rogers AD, Lambshhead PJD (2007) An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. Mol Phylogeny Evol 42: 622-636
- Meyl AH (1954) Die Nematodenfauna höherer Pilze in Laubund Nadelwäldern zwischen Braunschweig und dem Harz. Mycopath Mycol Applic 7: 1-80
- 水谷和人 (2010) ヒラタケ属キノコ4種の短木栽培における白こぶ病の発生とネット被覆による防除。岐阜県森林研報 39: 29-33
- 中村公義 (2000) 長野県専門技術員情報(菌茸) 2000年11月
- 中村公義・清原友也・小坂 肇 (1996) 長野県のきのこ栽培で初めて記録された線虫類。長野県野菜花き試験場報告 9: 49-54
- 日本植物病理学会 (2000) 日本植物病名目録(初版)。日本植物防疫協会
- Poinar GO Jr (1991) The mycetophagous and entomophagous stages of *Iotonchium californicum* n. sp. (Iotonchiidae: Tylenchida). Rev Nematol 14: 565-580
- Poinar GO Jr (2011) The evolutionary history of nematodes as revealed in stone, amber and mummies. Brill
- Rindal E, Söli GEE (2006) Phylogeny of the subfamily Mycetophilinae (Diptera: Mycetophilidae). Zootaxa 1302: 43-59
- Rindal E, Söli GEE, Kjarandsen J, Bachmann L (2007) Molecular phylogeny of the fungus gnat tribe Exechiini (Mycetophilidae, Diptera). Zool Scr 36: 327-335
- Rindal E, Söli GEE, Bachmann L (2009a) Molecular phylogeny of the fungus gnat family Mycetophilidae (Diptera, Mycetophiliformia). Syst Entomol 34: 524-532
- Rindal E, Söli GEE, Bachmann L (2009b) On the systematics of the fungus gnat subfamily Mycetophilinae (Diptera); a combined morphological and molecular approach. J Zool Syst Evol Res 47: 227-233
- 白山義久 (2003) 線虫の世界。(線虫の生物学。石橋信義編, 東京大学出版会)。3-11
- Siddiqi MR (1986) Tylenchida parasites of plants and insects. CABI
- 周藤靖雄・井ノ上二郎 (1990) 島根県下におけるヒラタケ白こぶ病の被害と発病子実体に生息する線虫・昆虫・ダニ。日本林学会関西支部第41回大会講演集: 12-14
- 田中 寛・津田 格・山本耕三・磯和 巖・柴尾 学 (2002) 大阪府におけるヒラタケ白こぶ病の発生と防除。関西病虫研報 44: 47-48
- 富永康之・河井美紀子・扇 大輔 (2001) ヒラタケ白こぶ病の発病時期とネット被覆による防除試験。島根林技研報 52: 21-29
- 津田 格 (2000) キノコに棲息する線虫。(森林微生物生態学。二井一禎・肘井直樹編, 朝倉書店)。91-101
- Tsuda K (2001) Studies on *Iotonchium* nematodes associating with mycetophilid gnats and basidiomycetous fungi. Ph.D. Dissertation, Kyoto University
- Tsuda K, Futai K (1999a) Description of *Caenorhabditis auriculariae* n. sp. (Nematoda: Rhabditida) from fruiting bodies of *Auricularia polytricha*. Jpn J Nematol 29: 18-23
- Tsuda K, Futai K (1999b) *Iotonchium cateniforme* n. sp. (Tylenchida: Iotonchiidae) from fruiting bodies of *Cortinarius* spp. and its life cycle. Jpn J Nematol 29: 24-31
- Tsuda K, Futai K (1999c) Observation on the structure of anterior alimentary tract of mycetophagous females of *Iotonchium unguatum* (Tylenchida: Iotonchiidae). Jpn J Nematol 29: 35-37
- Tsuda K, Futai K (2000) The insect-parasitic stage and life cycle of *Iotonchium unguatum* (Tylenchida: Iotonchiidae), the causal agent of gill-knot disease of the oyster mushroom. Jpn J Nematol 30: 1-7
- Tsuda K, Futai K (2005) Description of two new species of *Iotonchium* Cobb, 1920 (Tylenchida: Iotonchiidae) from Japan. Nematology 7: 789-801
- Tsuda K, Kosaka H, Futai K (1996) The tripartite relationship in gill-knot disease of the oyster mushroom, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kummer. Can J Zool 74: 1402-1408
- Väisänen R (1981) Umbelliferous stems as overwintering sites for Mycetophilidae (Diptera) and other invertebrates. Notulae Entomologicae 61: 165-170