

森林における子実体集団と菌食性昆虫群集の時空間動態

Spatiotemporal dynamics of mushroom assemblages and mycophagous insect communities in a forest

山下 聡

Satoshi YAMASHITA

目次

第1章 序論		第6章 キノコ食昆虫の資源利用様式	
1-1. 森林におけるキノコ集団の存在様式	19	6-1. 緒言	43
1-2. キノコ食昆虫群集の資源利用様式	20	6-2. 方法	44
1-3. 本研究の目的	23	6-3. 結果	44
第2章 調査地と方法		6-3-1. 各属のキノコにおけるキノコ食昆虫相	44
2-1. 調査地とプロットの概要	24	6-3-2. キノコ食昆虫の資源利用幅と重複度	44
2-1-1. 調査地	24	6-3-3. キノコ食昆虫の季節的出現パターン	46
2-1-2. プロットの設置と植生	24	6-3-4. キノコの発達段階にともなう生育者群集の構成の変化	48
2-2. 材料	25	6-3-5. 各属のキノコにおけるショウジョウバエ相	49
第3章 ハラタケ目子実体の形態的特徴と時間的分布様式		6-3-6. ショウジョウバエの資源利用幅と重複度	49
3-1. 緒言	25	6-3-7. キノコ食昆虫の季節的出現パターン	51
3-2. 方法	26	6-4. 考察	51
3-2-1. キノコの形態的特徴と発生消長	26	第7章 キノコ内部におけるキノコ食昆虫間の相互作用	
3-2-2. キノコの存在期間	26	7-1. 緒言	53
3-2-3. 解析	27	7-2. 方法	53
3-3. 結果	27	7-2-1. 材料	53
3-3-1. キノコ相と形態的特徴	27	7-2-2. キノコのサイズの時間的な変化	53
3-3-2. 季節消長	29	7-2-3. キノコと羽化成虫の採集	53
3-3-3. 気象要因とキノコの発生本数の関係	29	7-2-4. 解析	54
3-3-4. キノコの存在期間	29	7-3. 結果	54
3-3-5. 気象要因とキノコの存在期間の関係	31	7-3-1. キノコの発達過程	54
3-4. 考察	31	7-3-2. ケシキスイ科昆虫と他の昆虫の資源利用様式	54
第4章 キノコの大きさがキノコ内生育者の内部群集の構造に及ぼす影響		7-3-3. ケシキスイ科昆虫の体サイズに対する密度効果	56
4-1. 緒言	32	7-3-4. 昆虫の個体数密度に対するキノコの大きさの影響	57
4-2. 方法	32	7-3-5. 昆虫の体サイズに対するキノコの大きさの影響	57
4-2-1. サンプリング方法	32	7-4. 考察	57
4-2-2. 解析	33	第8章 キノコ食昆虫群集における多種の共存機構	
4-3. 結果	33	8-1. 緒言	58
4-3-1. キノコ相	33	8-2. 方法	59
4-3-2. キノコ訪問者群集の構成と季節変化	33	8-3. 結果	60
4-3-3. キノコの大きさと訪問者群集の属性との関係	34	8-3-1. 完全に腐敗したキノコのみデータセット にもとづく解析	60
4-3-4. キノコの大きさと訪問者群集の構成の関係	35	8-3-2. すべての発達段階を含むデータセットにもとづく解析	60
4-3-5. 生育者群集の構成と季節変化	35	8-4. 考察	62
4-3-6. キノコの大きさと生育者群集の属性の関係	35	第9章 まとめと課題	
4-3-7. キノコの大きさと生育者群集の構成の関係	37	まとめ	63
4-4. 考察	37	課題	63
第5章 キノコ集団の属性がキノコ食昆虫の局所群集に及ぼす影響		謝辞	64
5-1. 緒言	38	引用文献	64
5-2. 方法	38	摘要	67
5-2-1. 採集方法	38	Summary	69
5-2-2. 解析	39	写真	72
5-3. 結果	39		
5-3-1. 採集されたキノコの特徴	39		
5-3-2. キノコ食昆虫群集	39		
5-3-3. 季節変化	41		
5-3-4. 気象要因とキノコ食昆虫群集の属性との関係	41		
5-3-5. キノコ集団の属性とキノコ食昆虫群集の属性の関係	41		
5-3-6. 気象要因およびキノコ集団の属性と ショウジョウバエ群集の属性の関係	41		
5-4. 考察	42		

山下 聡：名古屋大学大学院生命農学研究所 森林保護学研究室（現：総合地球環境学研究所）

Satoshi YAMASHITA : Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan

Present address : Reseach Institute for Humanity and Nature, Kyoto 603-8047, Japan

(受理：2006年11月30日)

第1章 序論

1-1. 森林におけるキノコ集団の存在様式

森林は気象の緩和や水源涵養機能、土砂流出防止など様々な機能を有しているが、動物に様々な餌や生息場所を提供することで、生物多様性の維持にも大きく貢献している。その中でも巨大なバイオマスを誇る木本植物は、多くの動物に二次元的に多様な生息場所を提供している。しかしながら、多くの動物は、植物バイオマスの大半を占める樹幹の主成分であるセルロースを分解できないため、樹幹の大部分は直接の餌資源としては利用されていない。樹幹は菌類などにより分解されることで、他の生物が利用可能な形態に変換されている。

菌類は、菌糸の伸長と胞子の分散により生息場所を拡大し、また、次世代を生産している。胞子は、子実体 (fruiting body) において形成される。肉眼で確認できる子実体、いわゆるキノコには多様な形態がある。たとえば、ハラタケ目 (Agaricales) が形成するカサと柄を持つ、いわゆるキノコ型をしたもの (mushroom) や、枯死木などに形成される硬質のサルノコシカケ型のもの (conk, bracket fungus)、また、キクラゲ型のものなどがある。キノコを形成する菌類は、子囊菌亜門 (Ascomycota) と担子菌亜門 (Basidiomycota) があり、子囊菌にはいわゆる冬虫夏草を形成するものや、網目状のくぼみを持つ球形または鐘状の先端部を持つキノコを形成するアミガサタケ科 (Morchellaceae) などが含まれ、世界で約 264 科 3266 属 32267 種が知られている (Hawksworth *et al.* 1995)。また、担子菌にはハラタケ目や、サルノコシカケ型のを多く含むヒダナシタケ目 (Aphyllphorales) などが含まれ、140 科 473 属 13857 種が知られている (Hawksworth *et al.* 1995)。このうち、担子菌類には、樹幹内部を腐朽する木材腐朽菌や、落葉落枝を分解する腐生菌がみられる。一方、担子菌類の中には、樹木と共生関係を結び、樹木が光合成により生産した有機物を得る一方で、菌は土壌から吸収したリンなどの無機物を樹木に提供する、外生菌根菌とよばれる菌もある (畑・奈良 1998; 松田 2000)。このように担子菌類は、森林生態系の物質循環において、きわめて重要な役割を担っている。

菌類相の調査は、土壌中での分布を直接観察することが困難であるため、キノコを指標として行なわれてきた。とりわけ、ハラタケ目 (Agaricales) には、多くの腐生菌や外生菌根菌が含まれ、そのキノコ相は空間的、時間的な変異が大きいことが明らかにされてきた。

まず、空間的な変異についてみると、外生菌根菌は特定の樹種と共生関係を結び、また腐生菌は種によって特定の基質を利用する傾向が強いため、森林によってキノコ相は大きく異なるといわれている (今関・本郷 1987)。たとえば、アメリカ合衆国における外生菌根菌のキノコ相調査によれば、トウヒ林ではチチタケ属の一種 *Lactarius oculatus* (Pk.) Burl. やイグチ属の一種 *Boletus badius* Fr. などが優占したのに対して、広葉樹林ではニセヒメチチタケ (*Lactarius camphoratus* (Bull.: Fr.) Fr.) やベニタケ属の一種 (*Russula granulata* (Pk.) Pk.) などが優占していた (Bills *et al.* 1986)。さらに、キノコ相は属レベルにおい

ても森林間で異なることが知られていて、日本においては、アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 林ではテングタケ属 (*Amanita*)、フウセンタケ属 (*Cortinarius*)、チチタケ属 (*Lactarius*) などの外生菌根菌や、モリノカレバタケ属 (*Collybia*) やクヌギタケ属 (*Mycena*) といった腐生菌が発生する一方で (小川 1977; 藤田 1989)、ブナ (*Fagus crenata* Blume)、ミズナラ (*Quercus crispula* Blume)、ウラジロガシ (*Quercus salicina* Blume) などからなる天然林においては、キツネタケ属 (*Laccaria*)、ベニタケ属 (*Russula*)、チチタケ属などの外生菌根菌とホウライタケ属 (*Marasmius*) やクヌギタケ属が優占的に発生することが知られている (岡部 1979)。その一方で、スギやヒノキは大型の子実体を形成しない内生菌根菌と共生関係を結ぶため、これらの樹種が優占する林では、外生菌根菌がほとんどみられない。

つぎに、森林内での分布についてみると、同一のアカマツ林分であっても、尾根ではマツタケ (*Tricholoma matsutake* (S. Ito et Imai) Sing.) やキシメジ (*Tricholoma flavovirens* (Pers.: Fr.) Lund.) が、一方、谷部ではアカヤマタケ (*Hygrocybe conica* (Scop.: Fr.) Kummer) やキチチタケ (*Lactarius chysorrhoeus* Fr.) などが優占的に発生し (小川 1992)、斜面の尾根部よりも谷部において、腐生菌の種数が多いといわれている (小川 1977)。さらに狭い範囲では、外生菌根菌のキノコの発生する頻度は、全体としては寄主となる樹木から離れるにしたがって減少するものの (Matsuda and Hiji 1998)、種間でキノコの発生場所が異なることが知られている (Murakami 1987; Tyler 1994; Matsuda and Hiji 1998)。腐生菌においてもキノコの発生する場所が種間で異なるといわれており、ミズナラの下ではアシナガタケ (*Mycena polygramma* (Bull.: Fr.) S. F. Gray)、ダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.) の下ではヌナワタケ (*Mycena rorida* (Scop.: Fr.) Quél.) やモリノカレバタケ (*Collybia dryophila* (Bull.: Fr.) Kummer) が優占することが報告されている (宮本・五十嵐 1993)。このように、キノコは森林間だけでなく、森林内においても空間分布が異なっている (Yamashita and Hiji 2006)。

ところで、キノコ相は空間的にだけでなく、時間的にも変異することが知られている。長期的な時間スケールでみると、キノコ相は林齢が増加するにともなって変化するといわれており、アカマツ林のキノコ相は、5年生の林分ではヌメリイグチ属 (*Suillus*) とハナウロコタケ属 (*Stereopsis*: ただしヒダナシタケ目)、20年生の林分ではクヌギタケ属、モリノカレバタケ属、チチタケ属、40年生と60年生の林分ではクヌギタケ属、モリノカレバタケ属、フウセンタケ属、チチタケ属、80年生の林分ではクヌギタケ属、モリノカレバタケ属、フウセンタケ属というように、優占的なキノコが遷移することが報告されている (藤田 1989)。このようなキノコ相の遷移は、バンクスマツ林 (Visser 1995) や常緑広葉樹林 (Iwabuchi *et al.* 1994) でも知られている。また、キノコ相は、長期的な時間スケールにおいてだけでなく、季節的にも変化することがよく知られている (岡部 1983; Bills *et al.* 1986; Murakami 1987; Matsuda and Hiji 1998)。日本のウラジロガシ、ブナなどからなる天然林においては、腐生菌は6月と9月、菌根菌は9月に発生のパークがあ

るとの報告がある (岡部 1983)。キノコの発生本数は気象要因によって左右されるといわれ、気温や降水量は年次間や季節間の発生数の変異を起こす要因と考えられている (岡部 1983; 下野 1988; Straatsma *et al.* 2001; Laganà *et al.* 2002)。

このようにキノコ相は、森林間、森林内、年、季節といった時空間において、動的なものである。また、キノコは地表に出現した後も成長するため、その大きさは時間的に変化する (堀越・鈴木 1990)。さらに、キノコは、出現してから完全な乾燥・消失までの時間が属によって様々であり、ヒトヨタケ属 (*Coprinus*) は平均 3 日間、テングタケ属は 7.2 日間、チチタケ属は 13.7 日間、ヒダナシタケ目のタマチョレイタケ属 (*Polyporus*) では 68.6 日間との報告があり (Lacy 1984)、ハラタケ目のキノコの存在期間はサルノコシカケ型のキノコに比べるときわめて短い。また、同じ属でも、個々のキノコの間での存在期間の変異は大きい。

1-2. キノコ食昆虫群集の資源利用様式

これまでみてきたように、ハラタケ目のキノコは、森林内において時空間的に動的な存在である。そのため、これを利用する昆虫にとって、キノコはその存在を予測することがきわめて困難な資源であると考えられている (Jaenike 1978a, b; Hanski 1989)。その一方で、資源としての質に注目すると、これらが形成するキノコには、セルロースやリグニンといった難消化物が含まれず、キチンやグルカンといった多糖類がキノコの乾重の 40~50%、タンパク質が乾重の 20~40%、脂質が 1~11% を占めていることが知られている (Martin 1979)。昆虫がこれらの分解酵素を持つか、あるいは、昆虫が持たなくともキノコ自身も分解酵素が昆虫の体内で働くならば、キノコは昆虫にとってきわめて良質な資源である (Martin 1979; Hanski 1989; Courtney *et al.* 1990)。その一方で、いくつかのキノコは、様々な毒性を示す化学物質を生産することが知られている (畑中 1992; Mier *et al.* 1996; 菅原 1997)。たとえば、タマゴテングタケ (*Amanita phalloides* (Fr.) Link.) やベニテングタケ (*Amanita muscaria* (L.: Fr.) Hooker) は、ヒトやイヌといった哺乳類に対して毒性を示すことが知られている (Enjalbert *et al.* 1993; Vetter 1998; Michelot and Melendez-Howell 2000)。また、テングタケ属が持つ α アマニチンは、キノコを餌資源として通常利用しないショウジョウバエに対して毒性を示すことが知られている (Jaenike *et al.* 1983)。さらに、チチタケ属のキノコはラテックスを含む乳液を分泌し (畑中 1992)、その乳液の成分は、ヒラタコクヌストモドキ (*Tribolium confusum* Duv.) やヒメカツオブシムシ (*Trogoderma granarium* Ev.) といった鞘翅目 (Coleoptera) に対して毒性を示すといわれている (Daniewski *et al.* 1993)。しかし、双翅目 (Diptera) 昆虫は一般に、キノコ毒に対する感受性が低いといわれている (Michelot and Melendez-Howell 2000)。

これまでみてきたように、ハラタケ目のキノコは、栄養的には優れるものの、時空間的に大きく変動し、時には毒性までも示すような、昆虫には利用しにくい資源であると考えられてきた (Hanski 1989)。それにもかかわらず、ハラタケ目のキノコ

は、多くの昆虫によって利用されている (Buxton 1960; Hackman and Meinander 1979; Yakovlev 1993; 都野 1999 など)。たとえば、都野 (1999) は、ハラタケ目やヒダナシタケ目 (Aphylliphorales)、キクラゲ目 (Auriculales) などの様々な分類群を含むキノコを調査し、南西エチオピアにおいて 6 目 23 科、京都において 8 目 42 科、苫小牧において 6 目 30 科もの昆虫を記録した。その中で、いずれの地域においても鞘翅目と双翅目が優占しており、なかでもショウジョウバエ科 (Drosophilidae) が最も優占していることを報告した。このほかにも、フィンランドにおいて、おもにハラタケ目のキノコ 184 種約 3700 本から、キノコバエ科 (Mycetophilidae) 53 種、ハナバエ科 (Anthomyiidae) 16 種を含む 18 科 120 種の双翅目が採集された例や (Hackman and Meinander 1979)、ロシア西部において、ハラタケ目などのキノコ 690 本から 9 科の双翅目昆虫が採集された例 (Yakovlev 1993) などがある。

これらの研究によって、ハラタケ目のキノコを利用する昆虫の多くは双翅目であること、またこれらの昆虫は、複数の種類のキノコを利用しているものの、ある程度決まった種類を利用していることなどが明らかとなった。たとえば、ムスジショウジョウバエ (*Hirtodrosophila sexvittata* Okada) とカクホシショウジョウバエ (*Drosophila unispina* Okada) の成虫とともに、少なくとも 12 種のキノコを利用するが、ムスジショウジョウバエはアミヒラタケ (*Polyporellus squamosus* Fr.: ただしヒダナシタケ目)、カクホシショウジョウバエはキララタケ (*Coprinus micaceus* (Bull.: Fr.) Fr.) から 60% の個体が採集された (Kimura 1976)。ショウジョウバエ科では、成虫だけでなく幼虫も、複数種のキノコを利用するが、主たる餌としては特定の種を利用することが知られており、他の双翅目昆虫を含めた科レベルでも、これと同様の傾向がある (Shorrocks and Charlesworth 1980)。逆に、キノコの側からみると、125 種のキノコから採集された 48 種のショウジョウバエのうち、約 80% の個体がスッポンタケ (*Phallus impudicus* Pers.: ただしスッポンタケ目 (Pallales))、アミヒラタケ、ガンタケ (*Amanita rubescence* Pers.: Fr.)、ウラベニガサ (*Pluteus cervinus* (Schaeff.) Kummer)、チョウジチチタケ (*Lactarius quietus* Fr.) のキノコ 5 種からのみ採集されたとの報告がある (Shorrocks and Charlesworth 1980)。

このように、キノコとキノコ食昆虫の関係は、その利用幅はある程度決まっているものの、ある種の昆虫は複数種のキノコを利用し、ある種のキノコは複数種の昆虫によって利用される、'多対多' の関係であると考えられる。実際に、ショウジョウバエ属 (*Drosophila*) の昆虫は、個体レベル、種レベルのいずれにおいても複数種のキノコを利用することから、広食性 (polyphagy) であるとされている (Jaenike 1978a, b)。ところが、多くのキノコ食昆虫は、キノコの分類群に対してではなく、キノコの '状態' に対して選好性を示すことが知られている。Bruns (1984) は、イグチ科 (Boletaceae) とその近縁のキノコにみられる昆虫を、新鮮なキノコを利用する一次菌食者 (primary fungivore)、腐ったキノコのみを利用する二次菌食者 (secondary fungivore)、キノコを含む腐った有機物を利用する

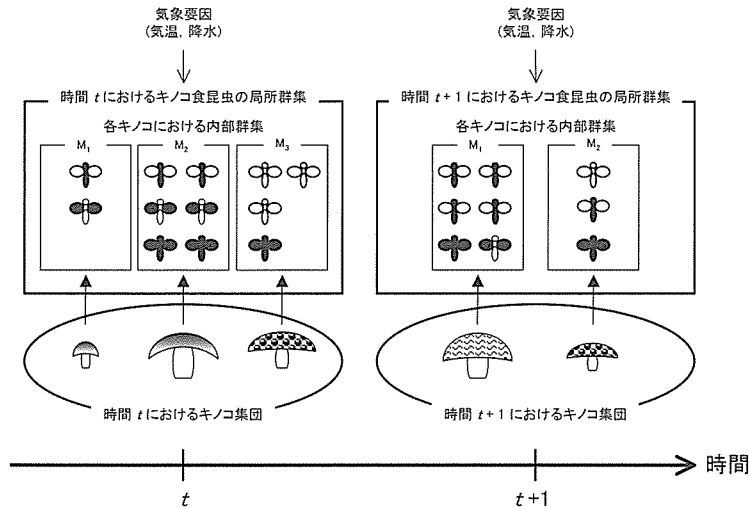


図 1-1. キノコ食昆虫群集に認められる階層構造の模式図

ある時点 t におけるキノコ集団には様々な属や発達段階のキノコが含まれる。個々のキノコは、様々な種類、個体数の昆虫により利用されており、内部群集が形成される。ある空間におけるキノコ食昆虫群集は、内部群集の集合によって形成される。時間が変化すると、キノコ集団の特性が変化し、キノコ食昆虫群集の構造も変化すると考えられる。

腐食食者 (detritivores), および他の昆虫を捕食する捕食者 (predator) の 4 つの食性に分類し、一次菌食者として、キノコバエ科 (Mycetophilidae) やノミバエ科 (Phoridae), 二次菌食者としてチョウバエ科 (Psychodidae) やショウジョウバエ科, 捕食者として一部のイエバエ科 (Muscidae) を挙げた (Bruns 1984)。ただし、ショウジョウバエ科では幼虫と成虫の間で食性が異なることが知られており、幼虫はキノコの内部を摂食するが、成虫はキノコの胞子を摂食するといった種や、成虫だけはキノコ以外の場所でイーストやバクテリアを摂食するような種もある (Courtney *et al.* 1990)。また、成虫と幼虫の両方がキノコを摂食するとされる種であっても、ムスジショウジョウバエやミスジショウジョウバエ (*Hirtodrosophila trivittata* Strobl) では、成虫は新鮮な状態のキノコ、幼虫は腐敗したキノコを好むことが知られている (Kimura 1980)。

これまでみてきたように、キノコには、鞘翅目と双翅目を中心とした多様な生物がみられる。鞘翅目と双翅目が優占する群集にはこのほか、糞や死体上に形成される昆虫群集がある (Hanski 1987, 1989)。生態学的には、これらの資源は、短命 (ephemeral) で個々の資源が独立して散在した資源 (divided and patchy resource: 以下、パッチ状資源) としてまとめて捉えられてきた。パッチ状資源では、そこに形成される昆虫群集に明瞭な階層構造が認められる (曾田 2001; 図 1-1)。たとえば、ある時点において、森林内のある地点に一本のキノコが存在しており、このキノコが様々な昆虫により利用されているとすれば、この一本のキノコ上に一つの昆虫群集を認識することができる。この群集は、内部群集 (infracommunity: Holmes and Price 1986) とよばれる。ついで、このキノコの周りに複数のキノコ

が発生しているとすると、森林内の一定の空間に、複数のキノコからなる集団が形成され (以下、キノコ集団)、各々のキノコ上に形成された内部群集が集まって、内部群集の集合体が形成される。このような内部群集の集合体として、ある時点、ある空間における局所群集 (local community) が認識される。さらに、局所群集の集合が地域群集 (regional community) として認識される。時間的にみると、短命なパッチ状資源では、個々のパッチの出現と消失が常に起こっているため、資源パッチの集団としての特性は、空間的にだけでなく、時間的にも大きく変化している (図 1-1)。このような共通点がある一方で、キノコは出現した後も成長する点や胞子分散器官であるという点で他のパッチ状資源とは大きく異なっており、キノコとキノコ食昆虫群集の関係には、糞や死体とそれらを利用する昆虫群集の関係にはない特徴がある。

まず、キノコの資源としての時間的な存在様式についてみると、ハラタケ目のキノコは出現後も、成長し、その後腐敗して消失するのに対して、死体や糞などの資源は、生物活動により生産されるものの、資源パッチとして出現した後に成長するという過程はない。森林内には、短命なパッチ状資源として、糞や死体だけでなく、樹液や果実、植物が保持する水溜り (ファイトテルマータ (phytotelmata): 茂木 1999) などが広く存在しているが (Elton 1966)、個々のパッチのサイズがパッチの出現以降に大きくなる可能性がある資源は、キノコと一部のファイトテルマータや樹液だけである。キノコ資源は、時空間的に動的なパッチ状資源のなかでも、とくに個々のパッチが動的であるという特徴を持っており、そのため、パッチ状資源を利用する昆虫群集のなかでも、とくにキノコ食昆虫群集は、資源の時

間的動態の影響を最も強く受けていると考えられる。

次に、他の短命なパッチ状資源では、資源となる生物遺体とそれを利用する昆虫との間に直接的な相互作用はないと考えられるのに対して、キノコは菌類の胞子形成器官であるため、菌の生育場所の拡大に関連して、昆虫が胞子分散や食害を通じて何らかの影響を及ぼしている可能性がある。コフキササルノコシカケ (*Elfvigia applanata* (Pers.) Karst.) ではキノコシヨウジョウバエ属 (*Mycodrosophila*) の昆虫が、また円柱状の柄の上に胞子をふくむ粘液を有するキノガサタケ属 (*Dictyophora*: スッポンタケ目 (Phallales)) のキノコではシヨウジョウバエ属 (*Drosophila*) の昆虫がそれぞれ優占し、これらの昆虫がキノコの胞子を分散している可能性が高いことが指摘されている (Tuno 1998, 1999)。これに対して、サルノコシカケ型のキノコであるカワラタケ (*Coriolus versicolor* (L.: Fr.) Quél.) では、ツヤツツキノコムシ属の一種 (*Octotemnus glabriculus*) とツツキノコムシ属の一種 (*Cis boleti*) の2種のツツキノコムシ科 (Ciidae; 鞘翅目) の昆虫により、胞子を形成する部分である子実層の64%が摂食され、菌の胞子分散が阻害されていると考えられている (Guevara *et al.* 2000)。これらのことから、ハラタケ目のキノコにおいても、昆虫が菌の胞子分散に対して何らかの影響を与えている可能性がある。

これまでにも、キノコ食昆虫群集の群集構造は、様々な視点から研究がなされてきた。その結果、キノコの存在期間と幼虫の成育期間、キノコのサイズと幼虫の乾燥耐性の関係が、キノコ食昆虫の資源利用様式を決定する要因の一つとして考えられている。まず、幼虫の成育期間についてみると、たとえばシヨウジョウバエ科昆虫では、エゾホシシヨウジョウバエ (*Drosophila curvispina* Watabe *et al.* Toda) やエゾシヨウジョウバエ (*Drosophila histrio* Meigen) などの腐敗したキノコに産卵する種と、ミスジシヨウジョウバエやムスジシヨウジョウバエなどの新鮮なキノコに産卵する種があり、腐敗したキノコに産卵する種の方が発育に要する時間が短いことが知られている (Toda and Kimura 1997)。さらに、シヨウジョウバエ科昆虫では、キノコの存在期間が長いほど、そのキノコを専食的に利用する種が多いことが知られているが (Lacy 1984; Toda and Kimura 1997)、そのような種では、幼虫期間も長いことが知られている (Toda and Kimura 1997)。これらの事実はいずれも、幼虫期間が長いとキノコを長い時間利用しなければならないことで説明されている。また、昆虫の乾燥耐性という点に注目すると、大きなキノコは全体が乾燥するまでに時間がかかり、小さなキノコは短い時間で乾燥しやすいため、大きなキノコの方がキノコ内部での環境が不均一になると考えられる。小さなキノコではノミバエ科 (Phoridae) の一種 (*Dohrniphora* sp.) しかみられなかったのが、キノコの大きさが増加するにしたがって、2種のシヨウジョウバエ (*Drosophila putrida* Sturtevant, *Leudophenga varia* Walker) もみられるようになり、さらにキノコが大きくなると別の2種のシヨウジョウバエ (*Drosophila tripunctata* Loew, *Drosophila falleni* Wheeler) までもが現れるというように、キノコが大きくなるほど小さなキノコにはみられなかった昆虫がみられるようになり、種数も増加したというこ

とが報告されている (Worthen *et al.* 1996, 1998)。大きなキノコを利用する種では乾燥耐性が弱いことから (Worthen *et al.* 1998)、このパターンは、シヨウジョウバエ科をはじめとするキノコ食昆虫の幼虫の乾燥耐性が、種間で異なることによって形成されていると考えられている (Worthen *et al.* 1996, 1998; Worthen and Haney 1999)。

また、一つのキノコ内におけるキノコ食昆虫群集の資源利用様式をみると、ムスジシヨウジョウバエとミスジシヨウジョウバエではヒダに、*Drosophila nigromaculata* Kikkawa *et al.* Peng やシロシヨウジョウバエ (*Hirtodrosophila alboralis* Momma *et al.* Takada) ではカサの上側に産卵するというように、産卵場所がシヨウジョウバエの種によって異なることが知られている (Kimura 1980)。また、柄の中央部に産卵するヒョウモンシヨウジョウバエ (*Drosophila busckii* Coquillett), スジシヨウジョウバエ (*Drosophila funebris* (Fabricius)) と、カサの脇に産卵する *Drosophila phalerata* Meigen を、ツクリタケ (*Agaricus bisporus* var *albida* (J. Lange) Sing.) に対して産卵させる実験では、どの順序で産卵させても、それぞれが産卵した場所は、変わらなかった (Rouquette and Davis 2003)。しかし、どのような種であっても、孵化した幼虫はキノコの内部を移動するため、キノコ食昆虫群集では、多種が共通の資源を分割して利用するような、いわゆる資源分割 (resource partitioning) はないと考えられている (Rouquette and Davis 2003)。実際に、4種のシヨウジョウバエ (*D. falleni*, *D. putrida*, *D. recens* Wheeler, クモマシヨウジョウバエ (*D. testacea* van Roser)) の間では、種間または種内で資源をめぐる競争が起きていることが知られている (Grimaldi and Jaenike 1984)。また、これらの競争者間の種間関係は複雑であり、*D. tripunctata*, *D. falleni*, *D. putrida* の間では、*D. tripunctata* は他の2種より、また *D. falleni* は *D. putrida* よりも競争的に優位であるが、これら3種が同時に存在するときは、*D. putrida* に対する競争の影響は弱くなることが知られている (higher order interaction: Worthen and Moore 1991)。また、Shorrocks and Bingley (1994) は、ツクリタケを実験的に *D. phalerata* と *D. subobscura* に供試したところ、先にキノコを利用した種の方が、遅れてキノコを利用したもう一方の種よりも常に生存率が高く、体サイズが大きく、発育時間も短いという、いわゆる資源の先取りの効果 (priority effect) があつたことを報告している。このように、キノコ食昆虫では、競争が群集の形成に重要な役割を果たしていると考えられている。

このように、キノコ食の双翅目昆虫については、多くの生態学的研究があり、とくに、シヨウジョウバエ群集については精緻な知見が得られている。これにより、キノコ食シヨウジョウバエの群集構造は次のようにまとめられる。まず、前提として、成虫間での産卵場所をめぐる競争はなく、幼虫は産卵されたキノコから他のキノコへ移動しないことがあげられる (Atkinson and Shorrocks 1981)。そのうえで、キノコ食シヨウジョウバエの局所群集は飽和に近く、群集構成者間で異なる資源の利用はあるものの、資源分割はない (Wertheim *et al.* 2000)。また、内部群集においても資源分割はなく、競争が強く働いている (Grimaldi and Jaenike 1984; Shorrocks and Bingley 1994;)

Rouquette and Davis 2003)。

もし、キノコ食昆虫群集において、資源分割が存在しないと仮定すると、これまで見てきたような多様な昆虫が共存する機構として、別の機構を考える必要がある。これまでも、パッチ状資源に形成される群集では、個々の資源パッチ内において、同種や異種の幼虫間で資源をめぐる競争が起きており (Beaver 1977; Grimaldi and Jaenike 1984; Shorrocks and Bingley 1994; Dukas *et al.* 2001; Finn and Gittings 2003), 同様の方法で単一の資源を利用する複数種は共存できない (競争排除則: Gause 1934) とされているにもかかわらず、パッチ状資源の昆虫群集全体では様々な種がみられることから、多種の共存機構を解明する研究が理論的な面から行なわれてきた。このうち、資源の空間構造に注目した集中分布モデル (aggregation model) は最も代表的なものである (Atkinson and Shorrocks 1981, 1984; Hanski 1981)。このモデルによると、成虫の間では産卵場所をめぐる競争はなく、種内および種間競争は幼虫間でのみ起きていることを前提としたうえで、多種の共存は次のように説明される (Atkinson and Shorrocks 1981)。まず、各昆虫種が他種の空間分布に影響されることなく産卵し、さらに特定の資源パッチに集中的に産卵するものとする。産卵されたパッチの内部では、資源分割はなく、かつ競争が起きており、昆虫の種間の競争関係には優劣があるとするとする。このとき、成虫は他種と独立に産卵しているので、パッチ集団のなかには競争的に優位な種が多いパッチ、少ないパッチ、および全くいないパッチの三通りのパッチが存在することになる。競争的に優位な種がいないパッチや少ないパッチでは、競争的に劣位の種も資源を利用することができる可能性が高くなる。その結果、パッチ集団全体としては多種が共存可能となる。この機構は、死体食性の双翅目だけでなく (Kneidel 1985; Ives 1991; Kouki and Hanski 1995; Woodcock *et al.* 2002), キノコ食ショウジョウバエ群集の多様性の維持においても、大きな役割を果たしていると考えられている (Wertheim *et al.* 2000)。その一方で、集中分布モデルによる多種の共存は、資源分割による多種の共存への寄与よりも小さいこともある (Toda *et al.* 1999)。そこで、集中分布と資源分割の相対的重要性が、どのような条件により決まるのかを明らかにしていく必要がある。

パッチ状資源における多種の共存機構は、しばしばこのように単純化された系によって説明されてきたが、キノコとキノコ食昆虫の関係は多対多の関係であるため、キノコとキノコ食ショウジョウバエ群集の関係は、あくまでもキノコとキノコ食昆虫群集の関係のごく一部を反映しているに過ぎない。一方で、キノコ食昆虫群集全体を対象とした研究は、おもに記載的な研究によって進められてきたが、その大部分において、資源量が測定されておらず (Buxton 1960; Dely-Draskovits and Papp 1973; Hackman and Meinander 1979; Yakovlev 1993 など), キノコ資源の時間的動態とキノコ食昆虫群集の動態を定量的に調査した例はほとんどない (都野 1999)。このように、長期間にわたる詳細なキノコと昆虫相の記載が行なわれていないことと、研究対象がショウジョウバエ科昆虫に限定されてきたために、キノコ資源の動態がキノコ食昆虫群集の動態に与える影響が評価

できず、キノコ食昆虫群集における多種の共存機構や、その機構を生み出す資源分割と集中分布の相対的重要性を決定する要因についても、これを明らかにする手がかりがない。

1-3. 本研究の目的

そこで本研究では、日本において広く分布し、外生菌根を形成するアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) を主体とする二次林に発生するハラタケ目 (Agaricales) のキノコと、それが形成するキノコ集団の時間的な動態を定量的に記載し、その上で、これらのキノコを利用する昆虫の資源利用様式を明らかにすることを第一の目的とした。さらにこれらの結果をもとに、キノコ資源の時間的動態がキノコ食昆虫群集に及ぼす影響について明らかにすることを第二の目的とした。そして、これらの結果にもとづき、キノコ食昆虫群集における多種の共存機構を明らかにすることを第三の目的とした。これらのことを明らかにするためには、雌成虫の寄主選択様式を反映し、かつ昆虫間の相互作用が起きている幼虫期の動態を知ることが必要である。そこで本研究では、キノコ食昆虫の幼虫期に限定して調査・解析を行なった。本研究では、これらの昆虫 (幼虫) を 'キノコ内生育者' と定義した。キノコ内生育者は、幼虫期にキノコの内部に生息し、キノコを餌資源としてだけでなく住み場所資源としても利用する。また、通常、局所群集の空間的な範囲は、内部群集を構成する種個体群の分布域をすべて含む空間とされている (曾田 2001)。しかし、本研究では、森林内の一定の空間に形成されたキノコ集団を構成する各々のキノコ上の昆虫の群集を '内部群集' とよび、それらが集まって形成される群集を便宜的に '局所群集' とよぶこととする。

本研究の具体的な内容と構成は以下のとおりである。まず、第3章において本調査地におけるキノコ相とおもなキノコの発生活長および存在期間を記載し、キノコの時間的な動態と短期的な気象要因との関係について明らかにする。第4章と第5章では、キノコ食昆虫群集の時空間的存在様式をキノコ資源の特徴と関連させて明らかにしていく。すなわち、キノコ集団がどのような状態のときに (第5章)、どのキノコに (第4章)、どのようなキノコ食昆虫群集が形成されるかを明らかにする。まず、第4章において、キノコ表面においてみられるキノコ訪問者と、キノコ内部において生育するキノコ内生育者の構成を明らかにし、個々のキノコの大きさがキノコ食昆虫の内部群集の属性 (昆虫の分類群数や個体数、多様度) に及ぼす影響を明らかにする。さらに、第5章では、気象要因とキノコ集団の属性 (キノコの本数、現存量、多様度など) がキノコ内生育者の局所群集の属性に及ぼす影響を明らかにする。第6章以降では、キノコ食昆虫群集における多種の共存機構を明らかにするために、キノコ内生育者の種間関係を、雌成虫による寄主選択の時点で起こる資源分割 (第6章) と個々のパッチにおける幼虫間での資源をめぐる競争 (第7章) の点から明らかにする。まず、第6章では、個々のキノコ内生育者の資源利用様式とキノコ内生育者間で利用する資源の類似性を明らかにする。そして、第7章では、優占的に出現したキノコの一つであるモリノカレバタケ属 (*Collybia*) の個々のキノコ上に形成されるキノコ内生育

者群集をとりあげ、群集構成者の種間関係を明らかにする。そして最後に第8章において、キノコ内生育者群集における多種の共存機構について、資源分割と集中分布モデルを考え、この二つ機構の相対的な重要性をキノコ集団の属性と関連させて明らかにする。

第2章 調査地と方法

2-1. 調査地とプロットの概要

2-1-1. 調査地

調査は、愛知県北東部に位置する名古屋大学大学院生命農学研究科附属稲武演習林（以下、稲武演習林）の高トッケ地区において行なった（図2-1）。稲武演習林は北緯35°11′東経137°33′に位置し、高トッケ地区の標高は1010mである。調査期間中の平均気温は、1999年7月1日から1999年12月31日では11.9°C、2000年では8.2°C、2001年では7.9°C、2002年1

月1日から7月31日では7.6°Cであった。調査期間中の降水量は、1999年7月1日から1999年12月31日では1320mm、2000年では2682mm、2001年では2169mm、2002年1月1日から7月31日では1190mmであった（図2-2）。

2-1-2. プロットの設置と植生

高トッケ地区の針葉樹人工林内にパッチ状に存在するアカマツ林内に、10m×10mのプロットを3ヶ所設置した（図2-3、写真2-1、写真2-2、写真2-3）。各プロットを便宜的にプロット1、プロット2、プロット3とよぶことにする。これらのプロットは、同じ斜面上にほぼ直線状に位置し、プロット1とプロット3がその両端に、プロット2がその間に位置する。プロット1とプロット2の間の距離は2m、プロット2とプロット3の間の距離は30mである。プロット1は斜面上の平坦部、プロット2は斜面上部、プロット3は斜面中部である。いずれのプロットも1m×1mのコドラートに分割し、コドラートごとに

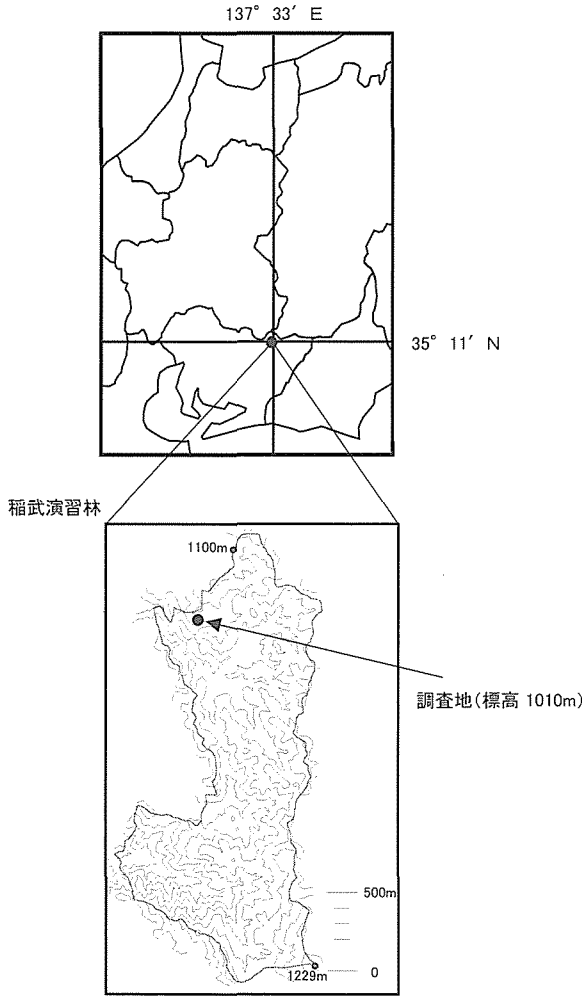


図2-1. 調査地の概要

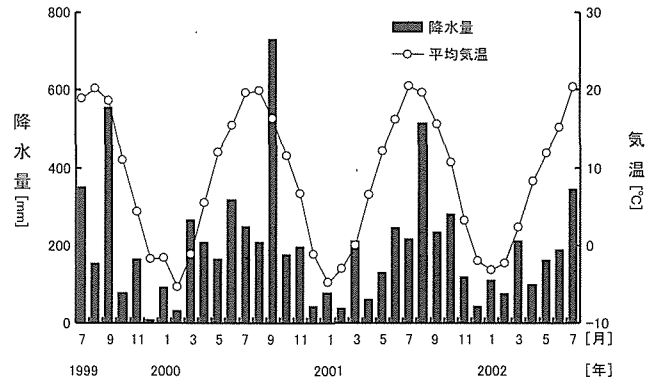


図2-2. 調査期間における月降水量と月平均気温の季節変化

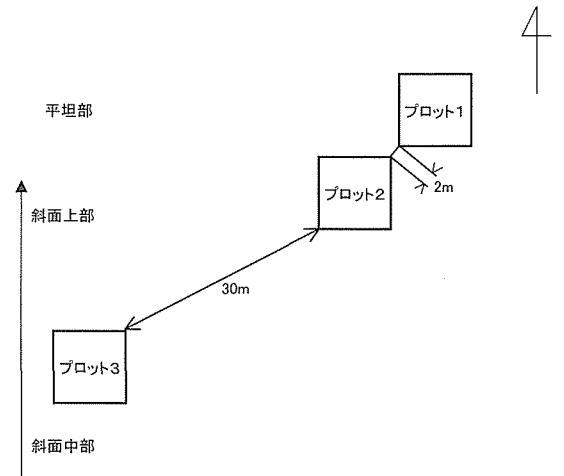


図2-3. プロットの位置関係
各プロットの大きさは10×10m

表 2-1. 調査地の構成樹種とその出現本数、樹高および胸高断面積合計

樹種	プロット1			プロット2			プロット3		
	本数	樹高 [m]	BA[cm ²]	本数	樹高 [m]	BA [cm ²]	本数	樹高 [m]	BA [cm ²]
カラマツ <i>Larix kaempferi</i>	3	14.1±0.8 (13.4-14.9)	665.1	—	—	—	—	—	—
アカマツ <i>Pinus densiflora</i>	6	16.0±1.0 (14.8-17.2)	2387.4	12	16.0±1.4 (14.4-18.2)	7430.4	10	18.8±1.7 (17.0-22.7)	7198.0
ヒノキ <i>Chamaecyparis obtusa</i>	6	7.0±4.2 (3.8-14.9)	489.6	13	7.4±2.8 (2.8-14.1)	846.3	5	9.2±2.3 (5.6-11.5)	718.5
ダケカンバ <i>Betula ermanii</i>	1	12.1	510.6	—	—	—	—	—	—
ミズナラ <i>Quercus crispula</i>	1	8.2	71.2	—	—	—	1	3.3	11.8
コナラ <i>Quercus serrata</i>	1	6.8	17.2	—	—	—	—	—	—
クリ <i>Castanea crenata</i>	1	6.4	23.0	—	—	—	1	4.0	9.6
シロモジ <i>Lindera triloba</i>	15	5.3±1.5 (3.0-8.2)	201.0	18	5.9±1.3 (3.6-8.6)	396.0	12	5.5±1.3 (2.6-7.6)	566.4
マンサク <i>Hamamelis japonica</i>	9	6.0±1.4 (3.0-7.4)	227.7	—	—	—	—	—	—
カマツカ <i>Pourthiaca villosa var. laevis</i>	—	—	—	—	—	—	1	5.0	15.6
ノリウツギ <i>Hydragea paniculata</i>	4	3.2±0.6 (2.7-4.1)	22.8	1	2.8	9.6	—	—	—
ヤマザクラ <i>Prunus jamasakura</i>	1	9.9	39.2	1	5.3	10.5	—	—	—
ヤマウルシ <i>Rhus trichocarpa</i>	3	7.0±1.5 (5.5-8.5)	73.8	4	7.0±1.9 (4.5-8.9)	58.8	2	6.6 (6.6-6.6)	44.4
コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloide</i>	—	—	—	—	—	—	1	8.8	19.9
リョウブ <i>Clothra barbinervis</i>	—	—	—	2	6.5 (6.1-6.8)	31.0	2	6.4 (5.2-7.6)	37.8
エゴノキ <i>Syrax japonica</i>	—	—	—	1	9.2	67.9	—	—	—
タンナサワフタギ <i>Symplocos coreana</i>	—	—	—	—	—	—	2	5.1 (3.5-6.6)	26.6
オオカメノキ <i>Viburnum furcatum</i>	1	5.6	7.2	—	—	—	—	—	—

—, 出現せず; 樹高, 平均値±標準偏差; 括弧内の数字は最小値と最大値; BA, 胸高断面積合計 (cm²) 株立ちは1個体とみなし, 枯死木, 胸高直径2cm以下の木本は調査から除外した。

データを記録した。ただし、本研究では、3ヶ所のプロットのデータをすべてまとめて解析を行っている。

いずれのプロットにおいてもアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) が優占的であったが、プロットによっては植生に違いがあった (表 2-1)。プロット 1 ではカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière), アカマツ, ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.), ダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.) が高木層を形成し、下層植生にはシロモジ (*Lindera triloba* (Sieb. et Zucc.) Blume), マンサク (*Hamamelis japonica* Sieb. et Zucc.) などがみられる。これに対して、プロット 2 とプロット 3 では、アカマツとヒノキのみが高木層を形成し、下層植生にはシロモジなどがみられた。

プロット内においてキノコの発生消長、キノコ内生育者群集の資源利用様式の調査を行った。また、同じ林内のプロット周辺において、キノコが発達、腐敗する過程を調査した。

2-2. 材料

本研究では、ハラタケ目の子実体 (キノコ) を対象としてそのキノコ内生育者群集を調査した。子実体とは、菌類が有性胞子を形成する器官である。ハラタケ目の子実体は、傘と柄、お

よび傘の裏にあるヒダまたは管孔により構成され、肉質または膜質で、ときには皮質もしくは膠質である (今関・本郷 1987)。形態的にはいわゆる 'キノコ型' をしている。

ハラタケ目のキノコは出現してから、カサを開き、その後消失する。本研究では、キノコが発達、腐敗する過程を 4 つの発達段階 (Developmental stage) に分類した (写真 2-4)。出現直後を S1, カサが開き新鮮な状態を S2, カサが開ききり、腐敗または乾燥が始まった状態を S3, 完全に腐敗または乾燥した状態を S4 とした。キノコが肉眼で確認できなくなったとき、キノコは消失したものとした。

第 3 章 ハラタケ目子実体の形態的特徴と時間的分布様式

3-1. 緒言

短命でパッチ状に出現するキノコを利用するキノコ内生育者群集の構造を明らかにするためには、まず、資源の質と量、すなわち、調査地のキノコ相とその発生本数、および個々のキノコの存在期間を明らかにする必要がある。本章では、調査地のキノコ相を 3 年間にわたり調査し、優占的なキノコの季節的動態と存在期間を明らかにするとともに、それらに影響を与える

要因として気象要因を考え、それらの間の関係を明らかにすることを目的とした。

ハラタケ目のキノコは、肉眼で確認できるほど大型となるため、キノコの時空間的分布は、森林における菌の群集構造の指標とされてきた。キノコの空間分布に関する研究においては、林分の植生との関係や (Bills *et al.* 1986; Dighton *et al.* 1986)、林分における菌の種間関係 (Murakami 1987; Tyler 1994; Matsuda and Hiji 1998) に焦点が当てられてきた。その一方で、キノコの時間的な分布に関しては、菌の遷移 (藤田 1989; Iwabuchi *et al.* 1994; Visser 1995; Senn-Irlet and Bieri 1999) や季節変化 (Richardson 1970; Bills *et al.* 1986) が調査されてきた。

キノコの時間的分布を決定する基本的な要素としては、キノコの発生活長と存在期間がある。キノコの発生活長は、季節的に大きく異なり (Murakami 1987; Matsuda and Hiji 1998; Laganà *et al.* 2002)、このパターンは主として気温や降水といった気象要因から影響を受けていると考えられている (Wilkins and Harris 1946; Bills *et al.* 1986; Worthen and McGuire 1990)。一方、個々のキノコの存在期間は属間で異なるものの、ハラタケ目のキノコは通常2週間程度で消失し、これもまた気象要因から影響を受けるとされている (Richardson 1970; Lacy 1984)。したがって、気象要因は、キノコの発生と個々のキノコの存在期間のそれぞれに影響を与えていることが強く示唆される。しかしながら、気象要因と発生活長の関係は十分明らかにされておらず (Arnolds 1981; Laganà *et al.* 2002)、また、個々のキノコの存在期間に気象要因が与える影響については、ほとんど明らかにされていない。

そこで本章では、森林において、気温と降水量という気象要因がハラタケ目のキノコの季節的発生活長と存在期間に及ぼす影響を明らかにする。また、キノコの形態的特徴として、キノコの現存量 (湿重)、表面積および体積を、属ごとに記載した。

3-2. 方法

3-2-1. キノコの形態的特徴と発生活長

調査は、1999年7月1日から2002年7月24日まで、1999年には12回、2000年には20回、2001年には19回、2002年には8回の合計59回行った。いずれの年も、調査は約2週間間隔で行なったが、2000年9月においては東海豪雨のため1回のみとなった。また、冬季 (1月から3月) については、2000年1月28日と3月3日のみ調査を行なったが、この期間はキノコが発生しないことが明らかになったため、その後は1月から3月の間は調査を行なわなかった。

第2章で設定した各プロット内において、発生したすべてのキノコを計数した。キノコは、種レベルでの同定が困難だったため、属レベルで同定を行なった。同定は、今関・本郷 (1987, 1989) に従った。その後、各プロット内のすべての1m×1mコドラートから、キノコの発達段階ごとに最大5本ずつキノコを採集し、実験室に持ち帰った。ただし、1999年10月22日、2000年9月27日、10月11日、10月27日、2001年9月28日には大量のキノコが発生したため、採集は可能な限りの本数に限

り、本来持ち帰るべき本数よりも少数にとどめた。また、調査地にキノコが残った場合は、次回の調査日までに発生したキノコとの混同を避けるため、残ったキノコをすべてプロット外へ除去した。

採集したキノコはすべて、湿らせた濾紙を敷いたポリエチレン性のカップまたは紙袋に入れて実験室に持ち帰り、その日のうちに各キノコの形態を記録した。デジタルノギスを用いて、0.1 mmの精度でキノコのカサの長径と短径および厚さ、柄の中央部の長径と短径および長さを計測した。その後、電子天秤によって湿重を0.01 gの精度で秤量した。

キノコの形態的特徴を表す指標として、キノコ全体の湿重、表面積および体積を記録した。キノコの表面積 (S) と体積 (V) は、カサを円錐、柄を円柱に近似して、以下の式により算出した。ただし、 r_p はカサの平均直径、 t_p はカサの厚さ、 r_s は柄の平均直径、 l_s は柄の長さを表すものとする。

$$S=3.14[(r_p/2)^2+r_p\{(r_p/2)^2+t_p^2\}^{1/2}/2+r_s l_s]$$

$$V=3.14[(r_p/2)^2 t_p/3+(r_s/2)^2 l_s]$$

3-2-2. キノコの存在期間

キノコの存在期間については、プロット内部において優占的であった5属 (モリノカレバタケ属 (*Collybia*)、ホウライタケ属 (*Marasmius*)、クヌギタケ属 (*Mycena*)、イッポンシメジ属 (*Rhodophyllus*)、チチタケ属 (*Lactarius*) とテングタケ属 (*Amanita*) を対象として計測した。テングタケ属は優占的ではなかったが、大型のキノコを形成したため (Yamashita and Hiji 2003)、測定対象とすることとした。調査は、調査林分内のプロット外の周辺で行なった。調査対象とした属のキノコの本数が各々6本以上となるまで、新たに発生したキノコにナンバリングテープと針金で作成したタグをつけてマークした。その後、キノコが消失するまで、毎日または1日おきに、キノコの状態を記録した。キノコの存在期間は、S1からS4までの期間、すなわち、出現してから完全に消失するまでの期間 (以下、TL: total longevity) と、S1からS3までの期間、すなわち、出現してから完全に腐敗または乾燥するまでの期間 (以下、DF: duration of freshness) の2つの指標で定義した。やむを得ず調査が1日おきになった場合には、キノコの存在が確認された最後の日をキノコが消失した日として扱った。

モリノカレバタケ属とクヌギタケ属の調査は、2000年には6月23日、2001年には6月24日、2002年には6月27日に開始した。その他の4属のキノコについては、2001年に調査した。調査は、テングタケ属とチチタケ属については9月3日、ホウライタケ属については10月6日、イッポンシメジ属については10月19日に、それぞれのキノコの出現時期に合わせて開始した。2001年に関しては、11月21日以降の調査は隔日で行ない、12月13日に終了した。ただし、この時点では、各属のキノコとも、少なくとも1本は存在していた。2002年7月10日には台風のため調査を行なうことができなかった。

3-2-3. 解析

本研究では、気象要因を以下の7つの指標により定義した。ある一定の期間における日平均気温の平均を期間平均気温（以下、MDT：mean daily temperature）、日平均気温の最高気温を期間最高日気温（以下、HDT：highest daily temperature）、日平均気温の最低気温を期間最低日気温（以下、LDT：lowest daily temperature）、ある期間中に降った降水量の総和を期間累積日降水量（以下、CDP：cumulative daily precipitation）、期間中に降った降水量の1日あたり平均値を期間平均日降水量（以下、MDP：mean daily precipitation）、期間中に雨が降った日数を期間降水日数（以下、NRD：number of rainy days）、NRDがその期間に占める割合を相対期間降水頻度（以下、RNRD：relative proportion of the number of rainy days）とした。

キノコの発生本数と気象要因の関係については、ある調査日におけるキノコの本数と、ある調査日とその前回の調査日の間における気象要因との関係を、ピアソンの相関係数により解析した。ただし、正規化のため、キノコの本数は対数変換し、

RNRDは逆正弦変換したのち解析に用いた。

キノコの存在期間に対するキノコの属と調査年の効果を二元配置の分散分析により明らかにした。また、キノコの存在期間と気象要因の関係については、キノコの存在期間とその間の気象要因（MDT, HDT, LDT, MDP, RNRD）の間の関係を、ピアソンの相関係数により解析した。なお、CDPとNRDの値は、キノコの存在期間が長くなるにしたがって増加するため、解析から除外した。すべての解析は、少なくとも3本のキノコの間で各指標が異なったデータセットについて行った。また、存在期間は対数変換した。気象要因の指標が2つ以下の異なる値しかとらなかったデータセットは解析から除外した。

3-3. 結果

3-3-1. キノコ相と形態的特徴

キノコは、59回の調査中50回出現し、合計13科27属3563本のキノコがプロット内に発生した（表3-1）。モリノカレバタケ属（写真3-1）、ホウライタケ属、クヌギタケ属（写真3-2）、

表3-1. プロットに発生したキノコの本数

科	属	年				全体	
		1999	2000	2001	2002		
ヌメリガサ科 Hygrophoraceae	オトメノカサ属 <i>Canterophyllus</i>	2				2	
	アカヤマタケ属 <i>Hygrocybe</i>	19	2	2		23	
キシメシ科 Tricholomataceae	キツネタケ属 <i>Laccaria</i>	4	4	15	5	28	
	カヤタケ属 <i>Chocybe</i>		2	1	3	6	
	サマツモドキ属 <i>Tricholomopsis</i>		2			2	
	モリノカレバタケ属 <i>Collybia</i>	77	57	80	1	215	
	シロホウライタケ属 <i>Marasmiellus</i>	4	5	17	28	54	
	ツエタケ属 <i>Oudemansiella</i>	1				1	
	ホウライタケ属 <i>Mamasius</i>	194	508	360	14	1076	
	クヌギタケ属 <i>Mycena</i>	294	344	329	146	1113	
	テングタケ科 Amanitaceae	テングタケ属 <i>Amanita</i>	23	19	25	1	68
	ウラボシガサ科 Phleaceae	ウラボシガサ属 <i>Phleus</i>	1				1
ハラタケ科 Agaricaceae	キツネノカラカサ属 <i>Lepiota</i>	4	4	15	5	28	
ヒトヨタケ科 Coprinaceae	ナヨタケ属 <i>Psathyrella</i>	1		1		2	
モエギタケ科 Strophariaceae	クリタケ属 <i>Neenaciotoma</i>		1			1	
	センボンイチメガサ属 <i>Kiichnenomyces</i>				6	6	
	アセタケ属 <i>Inocybe</i>	16	88	36		140	
フウセンタケ科 Cortinariaceae	フウセンタケ属 <i>Corinarius</i>	2	3	26		31	
	ササタケ属 <i>Democybe</i>			5		5	
	イッポンシメシ科 Rhodophyllaceae	イッポンシメシ属 <i>Rhodophyllus</i>	46	75	102	16	239
ヒダハタケ科 Paxillaceae	ヒダハタケ属 <i>Paxillus</i>			5		5	
オウギタケ科 Gomphidiaceae	オウギタケ属 <i>Gomphidius</i>			4		4	
イグチ科 Boletaceae	ヌメリイグチ属 <i>Saillus</i>	1	20	3		24	
	ニガイグチ属 <i>Tylophus</i>			1	1	2	
	ヤマイグチ属 <i>Leccinum</i>		2	2		4	
ベニタケ科 Russulaceae	ベニタケ属 <i>Russula</i>	8	7	13		28	
	チチタケ属 <i>Loeckaria</i>	56	185	112		353	
未同定		34	46	30	7	117	
合計		783	1376	1176	228	3563	

表 3-2. 1999 年 7 月から 2002 年 7 月の間に採集されたキノコの形態的特徴

属	湿重 [g fresh wt]		表面積 [cm ²]		体積 [cm ³]	
	供試数	平均値 ± 標準偏差	供試数	平均値 ± 標準偏差	平均値 ± 標準偏差	平均値 ± 標準偏差
オトメノカサ属	2	0.6	1	9.3		0.7
アヤマタケ属	21	0.2±0.2	17	3.1±3.1		0.2±0.4
キツネタケ属	12	1.6±1.5	4	10.6±3.2		1.0±0.4
カヤタケ属	6	0.6±0.3	3	8.3±1.4		0.7±0.3
サマツモドキ属	2	0.3	2	5.0		0.4
モリノカレバタケ属	167	0.3±0.4	89	5.0±4.7		0.3±0.4
シロホウライタケ属	50	0.0±0.0	26	0.7±0.4		0.0±0.0
ツエタケ属	1	1.8	1	29.8		3.5
ホウライタケ属	523	0.2±0.2	158	2.8±2.0		0.2±0.2
クヌギタケ属	895	0.1±0.2	463	2.8±2.0		0.2±0.2
テングタケ属	58	9.8±14.0	21	66.9±71.8		14.3±20.5
ウラベニガサ属	1	1.5	1	19.7		1.8
キツネノカラカサ属	26	0.0±0.0	13	1.0±0.5		0.0±0.0
ナヨタケ属	2	1.8	1	17.7		3.0
クリタケ属	1	3.0	1	35.0		5.2
センボンイチメガサ属	6	0.4±0.1	5	6.4±2.4		0.5±0.2
アセタケ属	73	1.6±2.7	21	15.7±14.9		2.6±3.7
フウセンタケ属	30	1.8±1.7	8	16.7±12.4		2.0±1.8
ササタケ属	5	2.4±0.8	—	—		—
イッボンシメジ属	218	2.7±2.8	81	20.7±18.1		4.0±6.2
ヒダハタケ属	5	3.6±1.6	—	—		—
オウギタケ属	4	4.6±2.8	—	—		—
ヌメリイグチ属	15	12.4±14.0	—	—		—
ニガイグチ属	2	67.2	2	161.5		81.5
ヤマイグチ属	4	25.0±20.0	—	—		—
ベニタケ属	27	6.2±4.8	12	49.2±29.2		12.1±9.6
チチタケ属	223	3.1±2.7	58	23.3±20.1		3.5±4.3
不明	78	0.4±0.8	33	3.5±3.7		0.3±0.4
全体	2457	1.2±4.2	1021	8.2±19.3		1.4±6.1

—, 供試せず

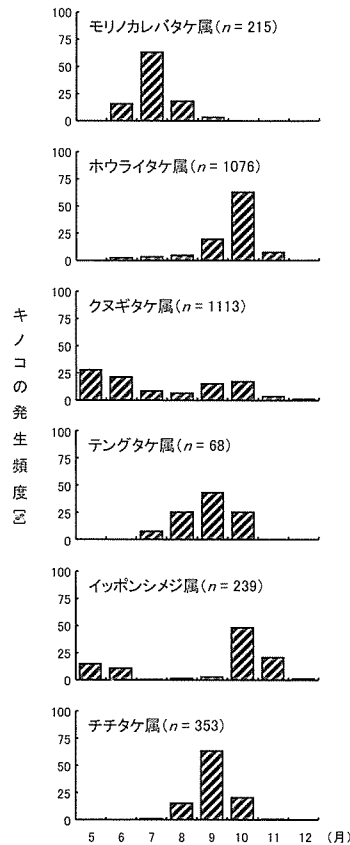


図 3-1. 1999 年 7 月から 2002 年 7 月までにおけるキノコ 6 属の発生消長

各属におけるキノコの発生頻度は、調査期間を通じて発生したキノコの総数 (n) に対するその月に発生したキノコの割合

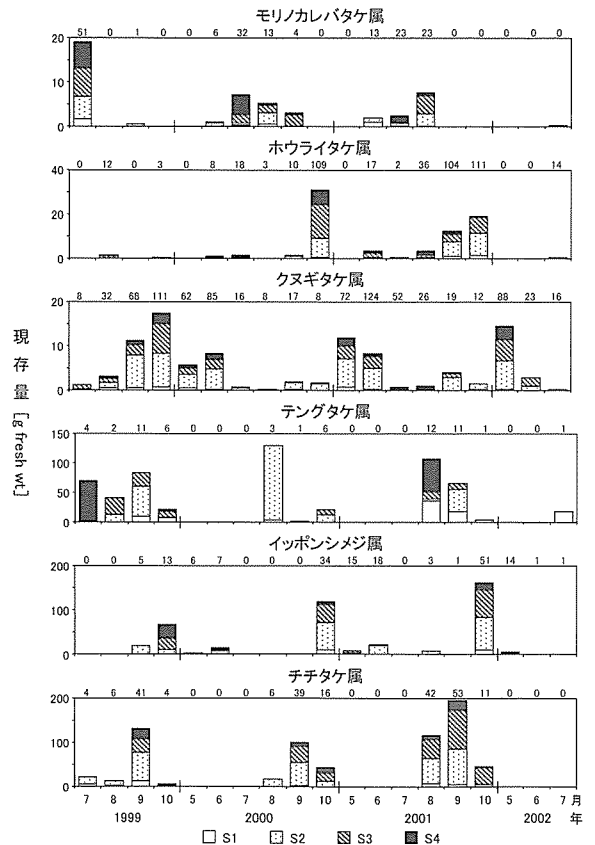


図 3-2. 各属のキノコにおける各発達段階の現存量 (湿重) 各グラフの上の数字は、供試したキノコの本数を示す。S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開き腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの。

表 3-3. 各菌属におけるキノコの本数と気象要因の間の相関関係

属	n		MDT	HDT	LDT	CDP	MDP	NRD	RNRD
モリノカレバタケ属	16	r	-0.440	-0.468	-0.293	0.330	0.473	0.242	0.436
		P	0.088	0.067	0.271	0.212	0.064	0.367	0.091
ホウライタケ属	26	r	-0.269	-0.241	-0.366	-0.087	-0.172	-0.037	-0.075
		P	0.184	0.236	0.066	0.671	0.402	0.857	0.717
クヌギタケ属	45	r	0.010	-0.008	-0.002	0.219	0.135	0.376	0.249
		P	0.949	0.960	0.989	0.147	0.377	0.011*	0.050
テングタケ属	16	r	-0.080	-0.090	-0.107	0.385	0.344	0.101	-0.195
		P	0.769	0.739	0.692	0.141	0.192	0.710	0.468
イッポンシメジ属	29	r	-0.267	-0.273	-0.263	-0.227	-0.175	-0.048	0.025
		P	0.162	0.152	0.167	0.237	0.365	0.804	0.898
チチタケ属	17	r	0.405	0.448	0.352	0.614	0.535	0.419	0.065
		P	0.107	0.071	0.166	0.009*	0.027*	0.094	0.805

n, サンプルサイズ; r, ピアソンの相関係数; P, 有意確率; *, P < 0.05 において有意; MDT, 期間平均気温 (mean daily temperature); HDT, 期間最高日平均気温 (highest daily temperature); LDT, 期間最低日平均気温 (lowest daily temperature); CDP, 期間累積日降水量 (cumulative daily precipitation); MDP, 期間平均日降水量 (mean daily precipitation); NRD, 期間降水日数 (number of rainy days); RNRD, 相対期間降水頻度 (relative proportion of the number of rainy days)

イッポンシメジ属 (写真 3-3), チチタケ属 (写真 3-4) が全部で 200 本以上発生し, 発生本数の上で優占していた。これらのうち, 2457 本のキノコを採集し, 現存量 (湿重), カサの長径, 短径等を計測したのち, 破損しなかった 1021 本について表面積と体積を算出した (表 3-2)。テングタケ属 (写真 3-5), ヌメリイグチ属 (*Suillus*), ヤマイグチ属 (*Leccinum*), ベニタケ属 (*Russula*) のキノコは, 湿重の平均値が 5 g 以上であった。

3-3-2. 季節消長

キノコは 5 月から 12 月まで発生し, 発生消長は属間で異なっていた (図 3-1)。クヌギタケ属とイッポンシメジ属は 5 月に発生し, 6 月にはモリノカレバタケ属が続いて発生した。モリノカレバタケ属の発生本数は 7 月にピークとなった。しかし, 8 月には, これらの 3 属のキノコはほとんど発生しなかった。テングタケ属とチチタケ属は 9 月に, ホウライタケ属とイッポンシメジ属の発生本数は 10 月にピークとなった。クヌギタケ属とイッポンシメジ属は 11 月と 12 月にも発生した。

モリノカレバタケ属, ホウライタケ属, クヌギタケ属, テングタケ属, イッポンシメジ属, チチタケ属について, キノコの属ごとの採集された現存量 (g fresh wt) は, 全体, および各発達段階のいずれについても, 調査月ごとに変化した (図 3-2)。

3-3-3. 気象要因とキノコの発生本数の関係

キノコの本数に対する気温の影響は, すべての属において認められなかった (表 3-3)。その一方で, キノコの本数と降水の指標との関係は, 菌の属間によって異なっていた。クヌギタケ属の本数は NRD とともに有意に増加し (P < 0.05), チチタケ属の本数は CDP および MDP とともに有意に増加した (P < 0.05)。

3-3-4. キノコの存在期間

キノコの存在期間についてみると, すべての年でモリノカレバタケ属の方がクヌギタケ属よりも, TL (S1 から S4 の期間),

表 3-4. 6 月から 7 月におけるモリノカレバタケ属とクヌギタケ属のキノコの存在期間

属	年	n	TL [日]	DF [日]
モリノカレバタケ属	2000	7	16.9 ± 6.4	8.0 ± 1.8
	2001	8	13.0 ± 5.6	4.0 ± 0.5
	2002	11	10.0 ± 2.0	5.6 ± 1.0
クヌギタケ属	2000	13	4.6 ± 3.4	3.2 ± 1.9
	2001	13	2.6 ± 1.0	2.0 ± 1.1
	2002	11	4.3 ± 1.8	3.6 ± 1.3

平均値 ± 標準偏差, n, サンプルサイズ; TL, 存在期間 (total longevity); DF, 腐敗するまでの日数 (duration of freshness)

表 3-5. モリノカレバタケ属とクヌギタケ属のキノコの存在期間に及ぼす属と年の影響に対する二元配置の分散分析

変数	df	MS	F	P	
TL	属	1	5.102	83.61	<0.001
	年	2	0.065	1.07	0.349
	属 × 年	2	0.127	2.08	0.134
	誤差	57	0.061		
DF	属	1	1.794	42.81	<0.001
	年	2	0.329	7.85	0.001
	属 × 年	2	0.080	1.92	0.157
	誤差	57	0.042		

TL, 存在期間 (total longevity); DF, 腐敗するまでの日数 (duration of freshness) キノコの存在期間は対数変換後の値を比較した。

表 3-6. 2001 年 9 月から 12 月における 4 属のキノコの存在期間

属	n	TL [日]	DF [日]
ホウライタケ属	6	34.2 ± 26.0 ^{ab}	17.5 ± 10.4 ^a
テングタケ属	8	18.1 ± 31.8 ^a	2.4 ± 0.9 ^b
イッポンシメジ属	10	39.4 ± 13.9 ^b	8.7 ± 4.1 ^c
チチタケ属	8	71.9 ± 33.1 ^b	11.0 ± 2.7 ^{ac}

平均値 ± 標準偏差, n, サンプルサイズ; TL, 存在期間 (total longevity); DF, 腐敗するまでの日数 (duration of freshness) 異なる英字は TL および DF の値が有意に異なることを示す (ANOVA, Tukey's HSD test, P < 0.05)。キノコの存在期間は対数変換後の値を比較した。

DF (S1 から S3 の期間) とともに長かった (表 3-4)。調査年の間の違いの影響は DF に対してのみ有意であったが ($P < 0.001$; 表 3-5), 調査年と属の効果の間の交互作用は認められなかった。

ホウライタケ属, テングタケ属, イッポンシメジ属, チチタケ属のキノコの存在期間は, 属間で異なっていた (表 3-6)。テングタケ属における平均の TL は 18.1 日であったのに対し, チチタケ属においては 71.9 日であった。ホウライタケ属とイッポンシメジ属は, これらの中間の値を示した。また, テングタ

ケ属における DF は 2.4 日であったのに対し, ホウライタケ属は 17.5 日であった。チチタケ属とイッポンシメジ属は, この中間の値を示した。

各発達段階の期間をみると, S1 については, モリノカレバタケ属やホウライタケ属, チチタケ属がほぼ 3 日間以上であったのに対し, クヌギタケ属とテングタケ属では, 約 1 日間であった (表 3-7)。また, イッポンシメジ属は約 2 日間であった。さらに, S2 では, イッポンシメジ属のみ 4 日間以上であったが, 残りの属はすべて 3 日間未満であった。S3 については, S1 と同

表 3-7. 6 属のキノコの各発達段階の期間

属	年	n	S1 [日]	S2 [日]	S3 [日]	S4 [日]
モリノカレバタケ属	2000	7	3.1±0.7	1.9±0.9	3.0±1.5	8.9±5.0
	2001	8	3.6±0.7	0.1±0.4	0.2±0.5	9.0±5.3
	2002	11	1.3±1.1	2.2±1.0	2.2±0.9	4.4±2.2
ホウライタケ属	2001	6	5.5±2.8	2.3±3.4	9.7±11.7	16.7±16.7
クヌギタケ属	2000	13	1.2±1.6	1.7±1.8	0.4±1.1	1.4±2.1
	2001	13	0.8±0.7	0.8±1.3	0.3±1.1	0.6±0.5
	2002	11	0.5±0.5	2.3±1.3	0.8±0.6	0.6±1.0
テングタケ属	2001	8	0.6±0.5	1.1±0.8	0.6±1.1	15.8±31.9
イッポンシメジ属	2001	10	2.3±3.2	4.1±1.9	2.3±1.6	30.7±13.9
チチタケ属	2001	8	4.6±1.2	2.5±0.5	3.9±2.0	60.9±33.0

平均値 ± 標準偏差; n, サンプルサイズ; S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開ききり, 腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの

表 3-8. モリノカレバタケ属とクヌギタケ属のキノコの存在期間と気象要因との間の相関関係 (6 月~7 月)

属	年	n	MDT	HDT	LDT	MDP	RNRD	
モリノカレバタケ属	TL	2000	r	0.928	-	-	-0.479	-0.956
			P	0.003*	-	-	0.276	0.001*
		2001	r	0.863	0.737	-	0.141	-0.407
			P	0.006*	0.037*	-	0.739	0.317
		2002	r	-0.273	-	-0.431	-0.600	-0.181
			P	0.416	-	0.186	0.051	0.594
	DF	2000	r	0.864	0.983	-	0.853	-0.722
			P	0.012*	<0.001*	-	0.015*	0.067
		2001	r	-0.986	-	-0.873	0.444	0.514
			P	<0.001*	-	0.005*	0.271	0.192
		2002	r	-0.473	-0.256	-0.433	0.091	0.280
			P	0.142	0.448	0.184	0.790	0.405
クヌギタケ属	TL	2000	r	-0.343	0.617	-0.957	0.250	-0.953
			P	0.251	0.025*	<0.001*	0.410	<0.001*
		2001	r	-0.857	-	-0.852	0.386	-0.710
			P	<0.001*	-	<0.001*	0.193	0.007*
		2002	r	0.083	0.708	-0.463	0.154	-0.662
			P	0.807	0.015*	0.152	0.651	0.027*
	DF	2000	r	-0.872	-	-0.981	0.385	-0.752
			P	<0.001*	-	<0.001*	0.194	0.003*
		2001	r	-0.772	-	-0.855	-0.481	-0.793
			P	0.002*	-	<0.001*	0.096	0.001*
		2002	r	-0.122	0.420	-0.513	0.434	-0.537
			P	0.721	0.198	0.107	0.182	0.088

n, サンプルサイズ; r, ピアソンの相関係数; P, 有意確率; *, $P < 0.05$ において有意; TL, 存在期間 (total longevity); DF, 腐敗するまでの日数 (duration of freshness); MDT, 期間平均気温 (mean daily temperature); HDT, 期間最高日平均気温 (highest daily temperature); LDT, 期間最低日平均気温 (lowest daily temperature); MDP, 期間平均日降水量 (mean daily precipitation); RNRD, 相対期間降水頻度 (relative proportion of the number of rainy days); -, 解析せず

表 3-9. 4 属のキノコの存在期間と気象要因との間の相関関係 (2001 年 9 月 ~ 12 月)

属		<i>n</i>		MDT	HDT	LDT	MDP	RNRD
ホウライタケ属	TL	6	<i>r</i>	-0.997	-0.863	-0.994	-0.854	-0.920
			<i>P</i>	<0.001*	0.027*	<0.001*	0.031*	0.011*
	DF	6	<i>r</i>	-0.987	-0.919	-0.922	-0.839	-0.921
			<i>P</i>	<0.001*	0.010*	0.009*	0.037*	0.009*
テングタケ属	TL	8	<i>r</i>	-0.823	-	-0.919	0.035	0.190
			<i>P</i>	0.012*	-	0.001*	0.935	0.652
	DF	8	<i>r</i>	0.041	0.356	-0.203	0.265	0.355
			<i>P</i>	0.923	0.386	0.630	0.525	0.388
イッポンシメジ属	TL	10	<i>r</i>	-0.897	-	-0.960	-0.978	-0.945
			<i>P</i>	<0.001*	-	<0.001*	<0.001*	<0.001*
	DF	10	<i>r</i>	-0.927	-	-0.894	0.096	-0.701
			<i>P</i>	<0.001*	-	<0.001*	0.792	0.024*
チチタケ属	TL	8	<i>r</i>	-0.977	-	-0.933	-0.919	-0.871
			<i>P</i>	<0.001*	-	0.001*	0.001*	0.005*
	DF	8	<i>r</i>	0.807	-	-	-0.933	-0.137
			<i>P</i>	0.016*	-	-	0.001*	0.747

n, サンプルサイズ; *r*, ピアソンの相関係数; *P*, 有意確率; *, $P < 0.05$ において有意; TL, 存在期間 (total longevity); DF, 腐敗するまでの日数 (duration of freshness); MDT, 期間平均気温 (mean daily temperature); HDT, 期間最高日平均気温 (highest daily temperature); LDT, 期間最低日平均気温 (lowest daily temperature); MDP, 期間平均日降水量 (mean daily precipitation); RNRD, 相対期間降水頻度 (relative proportion of the number of rainy days); -, 解析せず

様, クヌギタケ属とテングタケ属で1日間未満であったのに対して, モリノカレバタケ属, ホウライタケ属, イッポンシメジ属, チチタケ属ではほぼ2日間以上であった。S4については, クヌギタケ属では1日程度であったが, これ以外の属では, 最低でもモリノカレバタケ属の4日間(2001年)で, 大部分がそれ以上の日数存在していた。S4の期間は, 9月から12月に発生した属(ホウライタケ属, テングタケ属, イッポンシメジ属, チチタケ属)のキノコの方が6月から7月に発生した属(モリノカレバタケ属, クヌギタケ属)のキノコよりも長かった(表3-7)。

3-3-5. 気象要因とキノコの存在期間の関係

モリノカレバタケ属とクヌギタケ属におけるキノコの存在期間は, 毎年, いくつかの気象要因と有意な相関関係があった(表3-8)。モリノカレバタケ属のTLは, 2000年においてRNRDと有意な負の相関関係があり, 2000年と2001年においてはMDTと有意な正の相関関係があった。モリノカレバタケ属のDFは, 2000年においてはMDTの増加にともなって増加したのに対し, 2001年には減少した。一方, クヌギタケ属におけるTLは, ほぼ毎年にわたってLDTおよびRNRDの増加にともなって減少したが, HDTに対しては増加した。クヌギタケ属のDFは, 2000年, 2001年においてMDT, LDT, RNRDの増加にともなって減少した。チチタケ属, ホウライタケ属, イッポンシメジ属のTLとDFはともに, HDT, LDT, MDP, RNRDの増加に伴い減少した(表3-9)。また, テングタケ属のTLは, MDTとLDTの増加にともなって減少した。チチタケ属のDFはMDTの増加にともなって増加したが, ホウライタケ属とイッポンシメジ属では逆に減少した。

3-4. 考 察

これまでの種レベルの研究によって明らかにされてきたように(Wilkins and Harris 1946; Bills *et al.* 1986; Matsuda and Hijiiri 1998), キノコの発生消長のパターンは属レベルでも異なっていた(図3-1)。本研究において, クヌギタケ属の発生消長は明瞭なピークを示さなかったが, チチタケ属では明瞭なピークが認められた(図3-1)。その一方で, クヌギタケ属とチチタケ属のキノコの本数は, ともに降水による影響を受けていた(表3-3)。このことは, 降水のパターンが, クヌギタケ属とチチタケ属のキノコの発生に対してある程度の影響を与えていることを示唆している。一方, 下野(1988)は, ベニタケ属の発生消長が気温と降水の両方から影響を受けると報告している。これらのことから, 気象要因がキノコの季節的な発生消長に与える影響が菌の属によって異なることが示唆される。

Laganà *et al.* (2002)は, 調査期間中に降水があった日数が, キノコの本数を決定する重要な要因となりうることを指摘した。本研究において用いた指標のうち, もし調査間隔が一定であれば, 期間累積降水量(CDP)と期間降水日数(NRD)は, それぞれ期間平均日降水量(MDP)と相対期間降水頻度(RNRD)に完全に一致する。しかし, 本研究では調査間隔が一定でなかったため, 4つの指標いずれもが気象要因を表すのに有用な指標であると考えられる。クヌギタケ属の本数は, 降水の頻度を示す指標(期間降水日数NRD)にともなって増加したのに対して, チチタケ属の本数は降水の量を示す指標(期間累積降水量CDPと期間平均日降水量MDP)にともなって増加した(表3-3)。これらの結果から, 降水はキノコの発生を促進する要因であると考えられるが, キノコの発生に影響を与える降水の要素は, キノコの属間で異なることが示唆された。

モリノカレバタケ属では, 出現から消失するまでの期間

(TL: Total longevity) と、出現から劣化するまでの期間 (DF: Duration of freshness) はいずれも、調査年にかかわらず、クヌギタケ属よりも有意に長かった (表 3-4, 3-5)。その他の属においても、Richardson (1970) と Lacy (1984) らの結果と同様、TL と DF の値は属間で大きく異なった (表 3-4, 3-5, 3-6)。これらのことから、各属のキノコは、それぞれ属に固有の存在期間を持つことが示唆された。

また、モリノカレバタケ属の DF、およびテングタケ属を除くすべての属における TL と DF は、ともに相対期間降水頻度 (RNRD) によって短縮した (表 3-8, 3-9)。このことは、降水がキノコの劣化を促進する要因であることを示唆している。一方、2002 年におけるクヌギタケ属とイッポンシメジ属の TL は、期間平均日降水量 (MDP) の影響を受けており、またチチタケ属の TL も、相対降水頻度 (RNRD) の影響を受けていた。しかし、DF はこれらのいずれからも影響を受けていなかった。これらのことから、TL は DF よりも降水の影響を受けやすいものと考えられる。

表 3-9 の結果からは、9 月から 12 月における期間平均気温 (MDT) と期間最低日気温 (LDT) が高くなるにしたがって、キノコの劣化が促進されることが推察される。DF に対する TL の増加分を示す S4 の期間は、9 月から 12 月に発生した属のキノコの方が 6 月から 7 月に発生した属のキノコよりも長かったことから (表 3-7)、腐敗劣化の速度は 9 月から 12 月の間よりも 6 月から 7 月の間でより速く、またキノコの存在期間は、気温によって大きく変化するものと思われる。ただし、6 月と 7 月においては、期間最高日気温 (HDT) はモリノカレバタケ属の TL を増加させたが、これはおそらく乾燥によるものと考えられる (表 3-8)。

これらの結果から、降水は少なくとも一部の属ではキノコの発生を促進する要因である一方、多くの属でキノコの劣化を促進する要因であることが示唆された (Yamashita and Hiji 2004)。また、キノコの存在期間は、気温によって大きく変化するものと考えられた。次章からは、キノコ食昆虫群集の時空間的存在様式をキノコ資源の特徴と関連させて明らかにしていく。

第 4 章 キノコの大きさがキノコ内生育者の内部群集の構造に及ぼす影響

4-1. 緒言

第 3 章では、調査地におけるキノコ相とキノコの形態的特徴および時間的動態を明らかにした。そこで、本章と次章において、キノコ食昆虫群集の時空間的存在様式をキノコ資源の特徴と関連させて明らかにしていく。本章ではまず、キノコ食昆虫群集の空間的存在様式、すなわち、個々のキノコにおいてどのようなキノコ食昆虫群集が形成されるかを明らかにすることを目的とした。本章では特にキノコの大きさに注目し、キノコの大きさとキノコ食昆虫群集の量的特性との関係を明らかにすることとした (図 1-1)。

これまでにも、キノコは、ダニ目 (Acari)、粘管目 (トビムシ: Collembola)、鞘翅目 (Coleoptera)、双翅目 (Diptera) など、昆虫以外の動物も含む多様な節足動物によって利用される

ことが報告されてきた (Graves 1960; Hackman and Meinander 1979; Hammond and Lawrence 1989; Okabe and Amano 1992, 1993)。ハラタケ目のキノコにみられるキノコ食性トビムシは土壤中で増殖し、多くの個体は高い分散能力を持ち (Sawahata *et al.* 2002)、パッチ間を移動することができる。その一方で、鞘翅目と双翅目昆虫では、成虫がキノコに産卵し、幼虫はキノコを摂食して土壤中で蛹化する。したがって、これらの昆虫は産卵された資源パッチのみを利用する。これらのキノコ食性節足動物は、資源利用様式からキノコ訪問者とキノコ内生育者の二つのグループに分けられる。キノコ訪問者 (以下、訪問者) はキノコの表面にみられ、キノコをおもに餌資源として利用する。一方、キノコ内生育者 (以下、生育者) は幼虫期にキノコの内部に生息し、キノコを餌資源としてだけでなく住み場所資源としても利用する。これまでにも、昆虫の群集構造は、キノコ食ショウジョウバエや (Toda and Kimura 1997)、アリ (Yanoviak and Kaspari 2000)、トビムシ (Takeda 1995) 群集の研究から、住み場所としての資源の特徴から影響を受けることが指摘されてきた (Southwood 1977, 1988)。このことから、資源パッチを餌および住み場所として利用する群集と、資源パッチを餌資源として利用する群集とでは、資源パッチのサイズに対する反応が異なる可能性ある。

キノコのサイズが群集構造に及ぼす影響については、ツクリタケ (*Agaricus bisporus* (J. Lange) Imbach) にみられるキノコ食双翅目についての報告がある (Worthen *et al.* 1996, 1998)。この研究では、キノコが大きいほど利用する双翅目の種数も増加し、さらに、種数の多いキノコには、種数の少ないキノコにみられる種が含まれるような構造 (入れ子状構造 (nested subset structure): Patterson and Atmar 1986) がみられることが明らかにされている。しかしながら、表面か内部かといった、昆虫の資源利用様式の違いがキノコのサイズに対する反応に及ぼす影響については明らかにされていない。

そこで、本章では、キノコの大きさが訪問者群集と生育者群集の構造に与える影響を明らかにすることを目的とした。

4-2. 方法

4-2-1. サンプリング方法

調査は、第 2 章において述べた調査地において、1999 年 7 月 1 日から 2000 年 7 月 20 日まで計 22 回行なった。キノコの試料は、出現直後のものから古くなったものまで様々な段階のものを含めて採集した (詳細は第 3 章)。

キノコ訪問者は、調査地および実験室において採集した。調査地において午前 9 時から 12 時までの間に、キノコの表面にみられた飛翔性の節足動物を、捕虫網と吸虫管によって採集した。その後、午後 1 時から午後 4 時までの間にキノコを採集し、ポリカップまたは紙袋に入れて実験室に持ち帰った。その日のうち、キノコを漏斗に載せた金網 (1.9 mm メッシュ、直径 80 mm) 上に置き、下に置いたポリカップ上で漏斗をたたいて、キノコ表面から昆虫を落下させた。採集された節足動物は個体数を計数し、科レベルで同定した。なお、調査地において節足動物が採集されたキノコは必ず実験室に持ち帰り、実験室においても

節足動物を採集した。ただし、本章の解析においては、キノコ訪問者は採集方法の違いによらず、まとめて扱った。

キノコ内生育者については実験室において飼育し、羽化させてから採集した。まず、調査地で採取した土壌を2.8 mmメッシュの篩にかけたのち、121°C、12分でオートクレイブにより滅菌した。こうして作成した滅菌土壌をポリエチレン製の容器に入れ、その上に濾紙を敷き、その上に、属と発達段階、現存量(湿重)を記録したキノコを一本ずつ載せて蓋をした。この際、キノコの大きさにあわせて適当なサイズの容器(80, 200, 550 mL, 4 L)を使用した。容器は実験室内に25°C自然日長下で保存し、キノコが乾燥しないように、必要に応じて蒸留水を噴霧した。これらの容器すべてについて、3ヶ月の間、3~4日間隔で羽化成虫の有無を確認した。羽化した成虫は吸管を用いて採集し、60%エタノールまたは冷凍庫内で保存し、その後、科まで同定し計数した。

本研究では、キノコの大きさの指標として、キノコ訪問者の解析に際してはキノコ表面全体の表面積を、キノコ内生育者の解析に際してはキノコの体積を使用した(推定方法については第3章)。

4-2-2. 解析

解析は、各月ごとに、キノコの属や発達段階を無視して行なった。キノコ食節足動物群集の構造にキノコの大きさが与える影響は、科数、個体数、キノコの単位サイズあたりの密度、多様度指数(Shannon - Wiener index, H')、および均衡度(E_{var} : Smith and Wilson 1996)の5つの指標を用いて解析した。個体数は個々のキノコ表面または内部にいた節足動物の個体数により、密度はキノコの単位表面積(cm^2)または単位体積(cm^3)あたりの節足動物個体数によって定義した。多様度は、科数の豊富さと個体数の均等性を同時に示す指標であり、以下の式にしたがって算出した。

$$H' = -\sum_{i=1}^S (n_i/N) \log(n_i/N)$$

ただし、 S はサンプル内の科数を、 n_i は*i*番目の科の個体数を、 N はサンプル内の全個体数を示す。 H' は群集内の科数が大きく、かつ各種の個体数が等しくなるにしたがって増加する。これに対して、均衡度では、各分類群の昆虫の個体数の偏りのみが評価される。均衡度 E_{var} については、以下の式にしたがって算出した。

$$E_{var} = 1 - (2/\pi) \cdot \arctan \left\{ (1/S) \cdot \sum_{s=1}^S (\ln x_s - (1/S) \cdot \sum_{i=1}^S \ln x_i)^2 \right\}$$

ただし、 S はサンプル内の科数を、 x_s は*s*番目の科の個体数を示す。 E_{var} は0から1の間の値をとり、各分類群の個体数が同程度に近づくにしたがって、1に近い値をとる。 E_{var} は、2科以上出現したキノコについてのみ算出した。

各月内で行なわれた1~3回分のサンプリングの結果をまとめて、それぞれ1ヶ月ごとのデータセットを得た。その後、節足動物の群集構成の季節変化は、各月のデータセット内で、個々のキノコにおける各科の節足動物の個体数密度を算出してその対数をとり、月ごとにそれらの平均値を算出して示した。

また、各月のデータセットを用いて、節足動物群集の特性を示す5つの指標のキノコサイズに対する反応を、ピアソンの相関係数を用いて解析した。 H' と E_{var} 以外の変数は、対数変換したのち解析を行なった。データセットは、少なくとも5本のキノコが節足動物によって利用されているもののみを用いた。節足動物群集の特性を示す指標は、個々のキノコ間で同じ値をとる場合があった。そこで、節足動物群集の特性を示す指標の値が、3本以上のキノコにおいて異なった場合にのみ、解析を行なった。未同定のキノコはすべての解析に用い、未同定の節足動物は、個体数および密度に関する解析にのみ用いた。

4-3. 結果

4-3-1. キノコ相

キノコは1999年7月1日から12月1日までと2000年5月10日から7月20日まで発生し、3プロットで9科17属827本が発生した。このうち、718本のキノコを採集し、589本について表面積と体積を測定した。

4-3-2. キノコ訪問者群集の構成と季節変化

訪問者は、キノコが出現した期間中つねに出現し、16属422本のキノコから9目35科28882個体が採集された(表4-1)。このうち、19科がダニ目、6科が粘管目(トビムシ)であった。最も優占的な訪問者はムラサキトビムシ科(Hypogastruridae)；

表4-1. 1999年7月から2000年7月において採集されたキノコ訪問者(供試本数=589)

目	科	個体数	目	科	個体数
ダニ目	マヨイダニ科	13	粘管目	ムラサキトビムシ科	28036
Acari	Ascidae		Collembola	Hypogastruridae	
	ウデナガダニ科	2		シロトビムシ科	1
	Podocinidae			Onychiuridae	
	ホコダニ科	1		ツチトビムシ科	22
	Parholaspidae			Isotomidae	
	ダルマガダニ科	4		トゲトビムシ科	12
	Pachylaelapidae			Tomoceridae	
	トゲダニ科	2		アヤトビムシ科	25
	Laelapidae			Entomobyidae	
	イレコダニ科	9		マルトビムシ科	17
	Phthiracaridae			Smithuridae	
	オニダニ科	36		未同定	15
	Camisiidae		双尾目	ナガコムシ科	1
	ウズタカダニ科	1	Diphura	Camptodeidae	
	Lixiidae		半翅目	ハカマカイガラムシ	2
	マンジュウダニ科	1	Hemiptera	Orthozidae	
	Cepheidae			未同定	5
	マルトダニ科	58	鞘翅目	デオキノコムシ科	3
	Ternauidae		Coleoptera	Scaphidiidae	
	ダルマタマゴダニ科	1		ハネカクシ科	16
	Astegistidae			Staphylinidae	
	イカダニ科	5		コケムシ科	4
	Orocophidae			Scydmaenidae	
	ツブダニ科	36		未同定	1
	Oppiidae		膜翅目	アリ科	1
	ケタフリソダダニ科	2	Hymenoptera	Fornicidae	
	Parakalummidae			未同定	3
	マルコバネダニ科	33	双翅目	ガガンボ科	1
	Mochlozetidae		Diptera	Tipulidae	
	コイタダニ科	3		タマノエ科	1
	Oribatidae			Cecidomyiidae	
	コソダニ科	1		キノコノエ科	1
	Haplozetidae			Mycetophilidae	
	マブダニ科	3		ノミバエ科	1
	Oripodidae			Phoridae	
	フリソダダニ科	12		未同定	2
	Galumidae		総翅目	未同定	2
	幼若虫・不明	463	Thysanoptera		
クモ目	未同定	2		未同定	22
Araneae			合計		28882

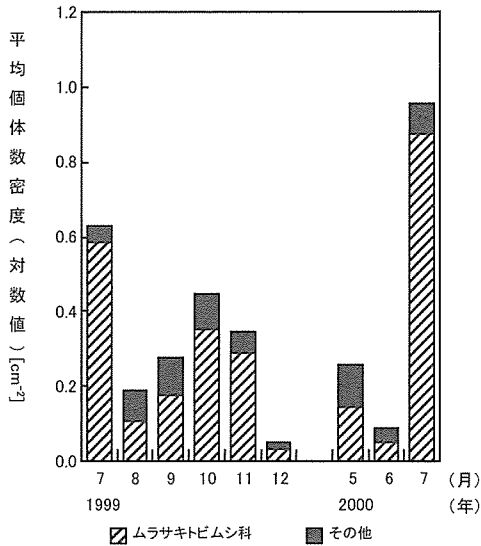


図 4-1. キノコ訪問者群集における優占的な構成者の平均個体数密度の季節変化
平均個体数密度は、キノコ 1 本あたり単位表面積あたりの節足動物個体数を示す

写真 4-1) で、全個体数の 97% を占めていた。ムラサキトビムシ科は 13 属のキノコから採集された。

訪問者の個体数密度は調査月間で大きく変化し、1999 年と 2000 年の 7 月では高く、1999 年 8 月、9 月、12 月および 2000 年の 5 月と 6 月で低かった (図 4-1)。また、小さなピークが 1999 年 10 月にみられた。ムラサキトビムシ科の個体数が訪問者群集に占める割合は、いずれの月も少なくとも 50% 以上であり、ムラサキトビムシ科の季節的な出現パターンは、訪問者全体の出現パターンとよく一致していた。

4-3-3. キノコの大きさ と 訪問者群集の属性 と の 関係

訪問者群集の科数とキノコあたりの個体数は、2000 年の 5 月を除いて各月ともキノコの大きさとともに増加した (表 4-2)。ムラサキトビムシ科の個体数密度が低い月では (1999 年 8 月、9 月、2000 年 5 月、6 月; 図 4-1)、キノコ表面における訪問者群集全体の個体数密度はキノコの大きさとともに減少したが、節足動物の多様度は、2000 年 5 月を除き、キノコの大きさとともに増加した。また、均衡度は、キノコの大きさに対して、有意な相関関係がなかった。これに対して、ムラサキトビムシ科の個体数密度が相対的に高い月 (1999 年 7 月、10 月、11 月、2000 年 7 月; 図 4-1) では、個体数密度が 2000 年 7 月においては増加し、多様度はキノコの大きさと有意な相関関係がなかった。また、キノコの大きさと均衡度の間には、つねに有意な負の相関関係があった。

ムラサキトビムシ科の個体数密度が相対的に高い月では (1999 年 7 月、10 月、11 月、2000 年 7 月; 図 4-1)、キノコ上のムラサキトビムシ科の個体数は各月ともにキノコの大きさとともに増加したが、個体数密度については、2000 年 7 月のみ増

表 4-2. キノコの表面積と訪問者群集の属性の間のピアソンの相関係数

属性	年	月	n	r	P	
科数	1999	7	47	0.603	<0.001*	
		8 [#]	42	0.464	0.001*	
		9 [#]	86	0.488	<0.001*	
		10	33	0.349	0.023*	
		11	63	0.413	<0.001*	
		2000	5 [#]	30	0.208	0.135
	6 [#]	30	0.555	0.001*		
			7	44	0.345	0.011*
	個体数 ¹⁾	1999	7	48	0.692	<0.001*
			8 [#]	52	0.372	0.003*
			9 [#]	102	0.508	<0.001*
			10	37	0.671	<0.001*
			11	66	0.717	<0.001*
			2000	5 [#]	37	0.268
6 [#]		32	0.546	0.001*		
			7	45	0.782	<0.001*
個体数密度 ²⁾		1999	7	48	0.095	0.260
			8 [#]	52	-0.635	<0.001*
			9 [#]	102	-0.338	<0.001*
			10	37	0.127	0.227
			11	66	0.102	0.207
			2000	5 [#]	37	-0.493
	6 [#]	32	-0.662	<0.001*		
			7	45	0.459	0.001*
	多様度(H')	1999	7	47	0.064	0.669
			8 [#]	42	0.409	0.007*
			9 [#]	86	0.312	0.003*
			10	33	-0.013	0.943
			11	63	0.110	0.390
			2000	5 [#]	30	0.168
6 [#]		30	0.536	0.002*		
			7	44	-0.110	0.479
均衡度 (E _{inv})		1999	7	14	-0.664	0.010*
			8 [#]	14	-0.201	0.491
			9 [#]	34	0.002	0.992
			10	14	-0.648	0.012*
			11	17	-0.606	0.010*
			2000	5 [#]	11	-0.371
	6 [#]	8	-0.325	0.432		
			7	8	-0.718	0.045*

n, サンプルサイズ; #, ムラサキトビムシ科昆虫の個体数密度が低い月 (図 6.1); *, P<0.05 で有意
(図 6.1); *, P<0.05 で有意
H' と E_{inv} 以外のすべての変数について対数変換した。
1) 個体数: 各キノコ上での個体数
2) 個体数密度: 各キノコの単位表面積あたり個体数

表 4-3. キノコの表面積とムラサキトビムシの個体数および個体数密度の間のピアソンの相関係数

年	月	n	個体数 ¹⁾		個体数密度 ²⁾	
			r	P	r	P
1999	7	46	0.721	<0.001*	0.114	0.451
	8 [#]	30	0.060	0.754	-0.710	<0.001*
	9 [#]	65	0.388	0.001*	-0.372	0.002*
	10	31	0.610	<0.001*	0.104	0.576
	11	59	0.743	<0.001*	0.183	0.166
2000	5 [#]	21	0.155	0.502	-0.416	0.061
	6 [#]	20	-0.033	0.889	-0.903	<0.001*
	7	42	0.804	<0.001*	0.497	0.001*

n, サンプルサイズ; #, ムラサキトビムシ科昆虫の個体数密度が低い月 (図 6.1); *, P<0.05 で有意
全ての変数について対数変換した。
1) 個体数: 各キノコ上での個体数
2) 個体数密度: 各キノコの単位表面積あたり個体数

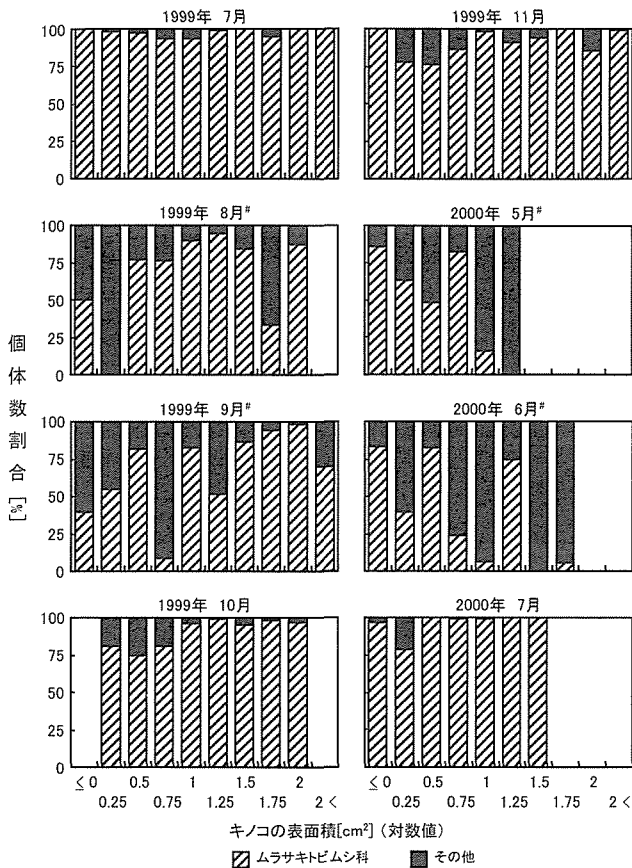


図 4-2. キノコ訪問者群集におけるキノコのサイズごとの個体数割合

“≤0”と示したサイズクラスでは、キノコのサイズの対数値が0以下のものを含み、0.25と示したサイズクラスでは0より大きく、0.25以下のものを含んだ。他のサイズクラスも同様。#は、ムラサキトビムシ科昆虫の個体数密度が低いことを示す(図6-1)。1999年12月はサンプル数が小さかったため、解析から除いた。

加した(表4-3)。一方、密度が低い月では、ムラサキトビムシ科の個体数がキノコの大きさとともに増加したのは1999年9月の1ヶ月だけであったが、個体数密度の減少は、2000年5月以外の3ヶ月で認められた。

4-3-4. キノコの大きさと訪問者群集の構成の関係

ムラサキトビムシ科は、すべての月において、ほぼすべてのキノコサイズクラスに出現した(図4-2)。ムラサキトビムシ科の個体数密度が高い月において、ムラサキトビムシ科はすべてのサイズクラスにおいて個体数の75%を占め、キノコの大きさに対して訪問者群集の構成はほぼ一定であった。しかしながら、ムラサキトビムシ科の個体数密度が低い時は、訪問者群集の構成はキノコの大きさごとに大きく変化した。

表 4-4. 1999年7月から2000年7月において採集されたキノコ内生育者(供試数=589)

目	科	個体数
鞘翅目 Coleoptera	ハネカクシ科	12
	Staphylinidae	
	デオキノコムシ科	1
	Scaphidiidae	
	ケシキスイ科	84
	Nitidulidae	
膜翅目 Hymenoptera		48
双翅目 Diptera	ガガンボ科	48
	Tipulidae	
	キノコバエ科	173
	Mycetophilidae	
	タマバエ科	231
	Cecidomyiidae	
	チョウバエ科	134
	Psychodidae	
	ノミバエ科	522
	Phoridae	
	ハナアブ科	2
	Syrphidae	
	トゲハネバエ科	9
	Heleomyzidae	
	ハヤトビンバエ科	7
	Sphaeroceridae	
	ショウジョウバエ科	337
	Drosophilidae	
	イエバエ科	4
	Muscidae	
未同定		26
合計		1636

4-3-5. 生育者群集の構成と季節変化

生育者は、1999年7月1日から10月5日までと2000年6月6日から7月20日まで出現し、12属179本のキノコから3科の鞘翅目と10科の双翅目、および膜翅目の合計1636個体が採集された(表4-4)。50個体以上採集されたのは、ケシキスイ科(Nitidulidae;写真4-2)、キノコバエ科(Mycetophilidae;写真4-3)、タマバエ科(Cecidomyiidae;写真4-4)、チョウバエ科(Psychodidae;写真4-5)、ノミバエ科(Phoridae;写真4-6)およびショウジョウバエ科(Drosophilidae;写真4-7)で、生育者群集全体の90%を占めていた。

生育者の個体数密度は月によって異なり、1999年7月と2000年7月では5.01匹/cm³以上と高く、1999年8月から10月、2000年6月では2.51匹/cm³以下と低かった。群集構成も月により大きく変化した。すべての月において少なくとも3科の昆虫が出現し、また、少なくとも2科の昆虫が優占的であった。タマバエ科とノミバエ科は、ほぼ毎月出現した。

4-3-6. キノコの大きさと生育者群集の属性の関係

生育者群集の密度と構成が月ごとに大きく変化したにもかかわらず(図4-3)、生育者の科数と各キノコにおける個体数、多様度は、1999年10月を除いて各月ともに、キノコの大きさが大きくなるにしたがって増加した(表4-5)。密度についてはいずれの月も、キノコの大きさが大きくなるにしたがって低下した。また、均衡度については、1999年9月と2000年7月につ

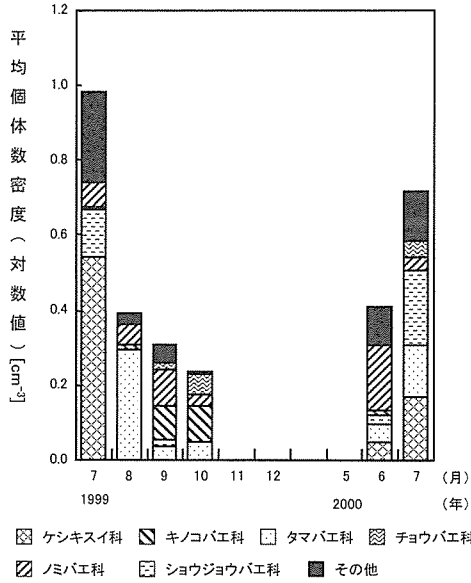


図 4-3. キノコ内生育者群集における優占的な構成者の平均個体数密度の季節変化
平均個体数密度は、キノコ 1 本あたり単位体積あたりの昆虫個体数を示す

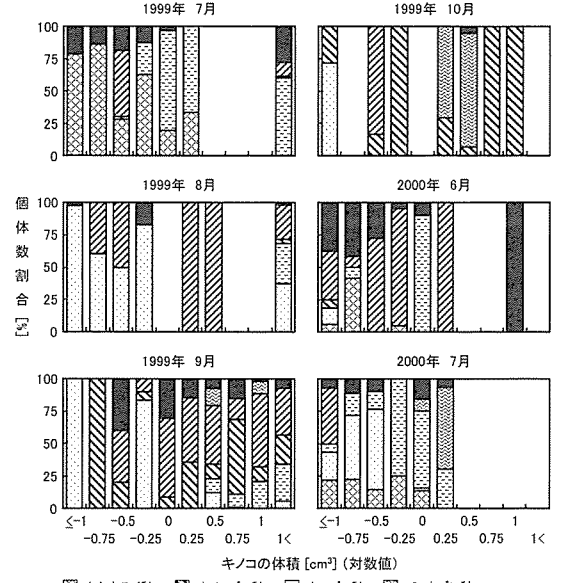


図 4-4. キノコ内生育者群集におけるキノコのサイズごとの個体数割合

“ ≤ -1 ”と示したサイズクラスでは、キノコのサイズの対数値が -1 以下のものを含み、 -0.75 と示したサイズクラスでは -1 より大きく、 -0.75 以下のものを含んだ。他のサイズクラスも同様。

表 4-5. キノコの体積と生育者群集の属性の間のピアソンの相関係数

属性	年	月	n	r	P
科数	1999	7	36	0.819	<0.001*
		8	21	0.793	<0.001*
		9	52	0.441	0.001*
		10	13	0.218	0.237
	2000	6	-	-	-
		7	23	0.744	<0.001*
個体数 ¹⁾	1999	7	40	0.842	<0.001*
		8	21	0.733	<0.001*
		9	52	0.507	<0.001*
		10	13	0.080	0.397
	2000	6	28	0.407	0.016*
		7	25	0.682	<0.001*
個体数密度 ²⁾	1999	7	40	-0.612	<0.001*
		8	21	-0.692	<0.001*
		9	52	-0.521	<0.001*
		10	13	-0.783	0.001*
	2000	6	28	-0.752	<0.001*
		7	25	-0.340	0.048*
多様度 (H')	1999	7	36	0.765	<0.001*
		8	21	0.776	<0.001*
		9	52	0.461	0.001*
		10	13	0.230	0.450
	2000	6	-	-	-
		7	23	0.731	<0.001*
均衡度 (E _{uv})	1999	7	-	-	-
		8	-	-	-
		9	18	0.410	0.091
		10	-	-	-
	2000	6	-	-	-
		7	7	-0.661	0.106

n, サンプルサイズ; *, P<0.05 において有意
H' と E_{uv} 以外の全ての変数について対数変換した。
1) 個体数: 各キノコ上での個体数
2) 個体数密度: 各キノコの単位表面積あたり個体数

表 4-6. キノコの体積とケシキスイ科, キノコバエ科, タマバエ科, ノミバエ科, ショウジョウバエ科の個体数と個体数密度の間のピアソンの相関係数

昆虫	年	月	n	個体数 ¹⁾		個体数密度 ²⁾	
				r	P	r	P
ケシキスイ科	1999	7	26	0.615	<0.001*	-0.649	<0.001*
		8	-	-	-	-	
		9	-	-	-	-	
		10	-	-	-	-	
	2000	6	-	-	-	-	
		7	9	0.543	0.130	-0.639	0.064
キノコバエ科	1999	7	-	-	-	-	
		8	-	-	-	-	
		9	30	0.663	<0.001*	-0.508	0.004*
		10	10	0.071	0.845	-0.918	<0.001*
	2000	6	-	-	-	-	
		7	-	-	-	-	
タマバエ科	1999	7	-	-	-	-	
		8	17	0.379	0.133	-0.828	<0.001*
		9	7	0.078	0.867	-0.800	0.031*
		10	-	-	-	-	
	2000	6	-	-	-	-	
		7	5	-0.359	0.553	-0.803	0.102
ノミバエ科	1999	7	-	-	-	-	
		8	6	0.871	0.024*	-0.742	0.092
		9	19	0.296	0.218	-0.726	<0.001*
		10	-	-	-	-	
	2000	6	13	0.669	0.012*	-0.233	0.443
		7	-	-	-	-	
ショウジョウバエ科	1999	7	9	0.894	0.001*	-0.560	0.117
		8	-	-	-	-	
		9	6	0.270	0.605	-0.412	0.417
		10	-	-	-	-	
	2000	6	-	-	-	-	
		7	11	0.784	0.004*	-0.582	0.060

n, サンプルサイズ; *, P<0.05 において有意
全ての変数について対数変換した。
1) 個体数: 各キノコ上での個体数
2) 個体数密度: 各キノコの単位表面積あたり個体数

いてのみ解析できたが、いずれの月においてもキノコの大きさに対して有意な相関関係は認められなかった。優占的な分類群の個体数は、キノコの大きさとともに増加する傾向にあった(表4-6)。密度では、これとは逆に、キノコの大きさとともに減少する傾向があった(表4-6)。

4-3-7. キノコの大きさと生育者群集の構成の関係

生育者群集においては、いずれの月も、群集構成はキノコのサイズクラスごとに大きく変化した(図4-4)。各月における生育者の個体数密度とキノコサイズに対する群集構成の反応の間には、明瞭な関係は認められなかった。ショウジョウバエ科とチョウバエ科は、全体的に大きなサイズクラスから出現した。

4-4. 考察

ハラタケ目のキノコを利用する昆虫の記載は、ショウジョウバエ科(Drosophilidae)を中心に、フィンランド(Hackman and Meinander 1979)やロシア西部(Yakovlev 1993)、イギリス(Buxton 1960; Shorrocks and Charlesworth 1980)、ドイツ(Benik 1952)、ハンガリー(Dely-Draskovits and Papp 1973)などのヨーロッパや北米地域(Bruns 1984)、国内では、北海道(Kimura 1976, 都野 1999)や京都(都野 1999, 2001)といった温帯から冷温帯地域において行なわれている。

これまでの研究では、網や吸虫管を用いてキノコを訪問している個体を採集する方法と、キノコを実験室に持ち帰り羽化個体を採集する方法が多く用いられてきた。まず、前者の例をみると、都野(1999, 2001)は、京都において、ハラタケ目のキノコを訪れていた昆虫を直接採集し、1年間で325個体を得た。そして、全個体数の約76%を双翅目が占め、ついで鞘翅目が13%程度であったことを記載した。その一方で、苫小牧では、1年間で1404個体を採集し、ハラタケ目のキノコを訪れていた昆虫の約50%がハネカクシ科(Staphilinidae)であったことも報告している(都野 1999)。このように、これまでの研究では、キノコ訪問者群集においては、鞘翅目や双翅目の昆虫が優占するといわれていたが、本研究では、ムラサキトビムシ科(粘管目)が圧倒的に優占し、双翅目はほとんど採集されなかった(表4-1)。

キノコを実験室に持ち帰り羽化個体を採集する方法は、おもに双翅目を対象に用いられてきた(Buxton 1960; Hackman and Meinander 1979; Shorrocks and Charlesworth 1980)。本研究では、キノコ内部で生育するすべての昆虫を対象として調査を行い、その結果、双翅目が全体の約90%を占め、最も優占的なグループであった(表4-4)。Bruns(1984)は、イグチ科とその近縁のキノコを数本ずつ容器に入れて放置し、キノコの内部で生育する昆虫を採集したところ、ノミバエ科が全体の70%、キノコバエ科が28%のキノコ入り容器から採集された一方で、鞘翅目では最も多かったコメツキムシ科(Elateridae)でも3%の容器からしか採集されなかったことを報告している。このことから、キノコ内生育者群集においては、個体数の上でも、キノコを利用する頻度の上でも双翅目が優占的であると考えられる。

ところで本章では、訪問者群集、生育者群集ともに、キノコの大きさ、すなわち資源パッチの大きさが増加するにしたがって節足動物の科数が増加することが明らかとなったが、キノコの大きさに対する多様度の反応は、これらの群集間で明らかに異なっていた。訪問者群集では、多様度は、ムラサキトビムシ科の個体数密度が低い場合には、キノコの大きさとともに増加したが(表4-2)、個体数密度が高い時には、増加しなかった。また、ムラサキトビムシ科の個体数密度が高いときのみ、キノコの大きさと均衡度の間には有意な負の相関関係がみられた(表4-2)。この結果は、ムラサキトビムシ科の個体数密度がキノコの大きさとともに増加したか、少なくとも減少はしなかったためではないかと考えられる(表4-3)。すなわち、訪問者群集の多様度は、ムラサキトビムシ科の資源利用様式に強く依存しており、キノコの大きさとは無関係である可能性が示唆される。その一方で、生育者群集では、キノコの大きさが増加するに従って多様度は増加し、その反応は調査期間を通じて一定であった(表4-5)。各群集構成者の個体数密度は、キノコの大きさが増加するにしたがって減少するか、または少なくとも増加していなかった(表4-6)。また、均衡度の解析結果から大型のキノコにおいて特定の構成者が優占することはないことも示された(表4-5)。したがって、多様度がキノコの大きさとともなって増加したのは、これらの理由によるものと考えられる。

キノコの大きさが増加するにしたがって個体数密度が減少する現象は、果実食性ショウジョウバエ(Sevenster and van Alphen 1996)やキノコ食性ショウジョウバエ(Toda *et al.* 1999)群集で観察されており、本研究においても、この現象は生育者群集において一貫して認められた。このような現象を説明する機構の一つとして、キノコの体積の増加に対して表面積が増加する割合が小さいため、キノコ表面に産卵される卵の密度が一定であれば、キノコ内の幼虫密度はキノコの体積の増加とともに減少していくことが考えられる。

本研究では、訪問者群集の構成は、キノコの大きさからほとんど影響を受けていない一方で(図4-2)、生育者群集の構成は、キノコの大きさから強い影響を受けていることが示唆された(図4-4)。このように、キノコの大きさに対する反応が異なった原因としては、訪問者群集と生育者群集の間でキノコの大きさから受ける制約の程度が異なっていることが考えられる。たとえば、生育者群集で優占的なショウジョウバエ科では、資源をめぐる種間競争または種内競争があることが報告されている(Grimaldi and Jaenike 1984; Worthen and Moore 1991; Shorrocks and Bingley 1994)。その一方で、訪問者群集では、種間競争ないしは種内競争が起こっているかどうかは確認されていない。もし、訪問者群集において資源をめぐる競争が強いと仮定すると、このような状況下で、パッチ間の移動が可能な訪問者では密度依存的な分散が起こるため、訪問者の個体数密度はキノコの大きさとともなって増加することはないはずである。本研究では、訪問者群集の個体数密度が高い月において、個体数密度はキノコの大きさとともに増加していたことから(表4-2)、訪問者群集では資源をめぐる競争は生じていないものと考えられる。

住み場所の性質は、群集の構造に大きな影響を及ぼしていると考えられている (Southwood 1977, 1988)。実際、これまでの研究で、異なる住み場所に形成されるキノコ食性ショウジョウバエ (Toda and Kimura 1997), アリ (Yanoviak and Kaspari 2000), トビムシ (Takeda 1995) の群集を住み場所間で比較することにより、その影響の性質や強さが示されてきた。本研究では、個々のキノコの大きさは、訪問者群集よりも生育者群集の構造に対してより大きな影響を及ぼしていることが示唆された。したがって、パッチ状資源の特徴は、同一の資源であっても、利用方法が異なる節足動物群集に対して、異なる影響を与えているものと考えられるが、パッチの大きさはそのようなパッチ状資源の特徴の一つであると考えられる。

本章では、個々のキノコ上に形成されたキノコ内生育者群集、すなわち、内部群集の構造を決定する要因の一つに、キノコの大きさがあることが明らかにした。そして、キノコの大きさが及ぼす影響は、キノコ訪問者群集よりもキノコ内生育者群集に対しての方がより強いことが明らかとなった。第5章では、これら個々のキノコの特徴を踏まえて、ある時点におけるある地域のキノコ集団の特徴と、キノコ内生育者の内部群集の集合体である局所群集の構造との関係を明らかにする。

第5章 キノコ集団の属性がキノコ食昆虫の局所群集に及ぼす影響

5-1. 緒言

第3章において明らかにされたように、キノコ集団では、発生数や属構成などの構成要素が季節的に変化する。第4章と本章では、キノコ食昆虫群集の時空間的存在様式をキノコ資源の特徴と関連させて明らかにすることを目的としているが、まず第4章では、キノコの大きさが、キノコ内生育者群集の個々のキノコにおける内部群集の構造を決定する重要な要因の一つであることが明らかとなった。そこで本章では、キノコ食昆虫群集 (生育者群集に相当) の時間的存在様式、すなわち、キノコ資源の時間的動態とキノコ食昆虫群集の時間的動態の関係を明らかにしていく。そのために、本章では、ある局所空間内で、キノコ集団の特性がキノコ食昆虫群集の構造にどのような影響を及ぼしているのかを明らかにする。また、キノコ食昆虫群集の属性は、気象要因からも影響を受けると考えられるため、気象要因との関係についても解析を試みる。なお、第4章において、キノコ資源の特徴は、キノコ内生育者群集に対してより強い影響を与えていることが示されたことから、本章以降では、キノコ内生育者に対象を絞って解析を試みる。本章以降、単にキノコ食昆虫といったときは、すべてこれまでのキノコ内生育者を示すことにする。

個体群や群集の時間的動態は、気温や降水といった非生物的要因と、捕食や資源の質、量といった生物的要因による影響を受けている。死体やキノコ、糞といったパッチ状資源では、ある一定の空間において、個々のパッチが集まった集団を形成している (曾田 2001; 第1章)。この集団の内部では、パッチそのものが短命であることに加えて、個々のパッチの出現後の時間や大きさが異なることにより、きわめて短い時間で集団の状

態が変化すると考えられる。そのため、このような短命なパッチ状資源のその地域での利用可能な資源の総量は、時空間的な変動が大きいことが予想される。

きわめて狭い空間内においては、資源パッチ集団上に形成される昆虫群集の構造は、その時点で個々のパッチ状に形成されている内部群集の集合体として認識できる (第1章)。内部群集の構造は、資源パッチの大きさ (Worthen *et al.* 1996, 1998; Finn and Giller 2000; Yamashita and Hiji 2003; 第4章) や資源パッチ出現後の期間 (Kimura and Toda 1989; Finn and Giller 2000) から強い影響を受けている。したがって、ある地域における昆虫群集の構造は、資源パッチ集団の現存量や構成といった構造の変化にともなう、時間的に変化するものと考えられる。

キノコの種構成や発生本数 (Wilkins and Harris 1946; Bills *et al.* 1986; Murakami 1987; Matsuda and Hiji 1998; Laganà *et al.* 2002; Yamashita and Hiji 2004; 第3章)、現存量 (Ohenoja and Koistinen 1984) は季節的に変化し、個々のキノコは短命である (Richardson 1970; Lacy 1984) ため、キノコはこのような系の動態を明らかにするのに好適な材料といえる。キノコは、多くの昆虫によって利用されており (Kimura 1976; Hackman and Meinander 1979; Hammond and Lawrence 1989; Yakovlev 1993)、個々のキノコ上に形成される内部群集の構造は、キノコの大きさの影響を強く受けている (Worthen *et al.* 1996, 1998; Yamashita and Hiji 2003; 第4章)。一般に、キノコ食昆虫の多くは広食性であるとされているが (Jaenike 1978b; Shorrocks and Charlesworth 1980; Lacy 1984; Hanski 1989)、そのうちのいくつかは、キノコの特定の属や発達段階に対して明確な選好性を示すことが知られている (Kimura 1980; Bruns 1984; Kimura and Toda 1989; Toda and Kimura 1997)。したがって、キノコ集団の属性、たとえば、発生本数や現存量、多様性などは、キノコ集団に形成される昆虫群集の構造に明らかに影響を及ぼすと考えられる。また、ある種のキノコ食ショウジョウバエでは、気温とともに個体数が増加することが知られており (Bingley and Shorrocks 1995)、気象要因もまた、キノコ食昆虫群集の構造に影響を与えている可能性がある。

そこで本章では、ある局所空間内で、気象要因およびキノコ集団の特性が、キノコ食昆虫群集の構造にどのような影響を及ぼしているのかを、3年間のデータにもとづき明らかにする。また、科レベルでのキノコ集団と昆虫群集の間の関係が、種レベルにおいても同様にみられるのかを検討するために、ショウジョウバエ群集については種レベルの同定を行ない、キノコ集団の属性とショウジョウバエ群集の関係をより詳細に明らかにする。

5-2. 方法

5-2-1. 採集方法

調査は、1999年7月1日から2002年7月24日まで、合計59回行った (第3章)。第2章で設置したプロット内においてキノコを採集し、実験室に持ち帰った2457本のキノコ (第3章) を用いて、それらを利用するキノコ食昆虫を羽化個体として採集した (第4章)。採集した成虫は吸虫管を用いて採集し、科

まで同定し計数した。ただし、鞘翅目の中で優占していたケシキスイ科と双翅目の中で優占していたショウジョウバエ科については、種レベルまで同定を行なった。

5-2-2. 解析

解析には、気象要因については第2章、キノコ集団については第3章のデータを用いた。気象要因は、以下の5つの指標、すなわち、ある調査日と前回調査日の間の気象要因との間における期間平均気温（以下、MDT：mean daily temperature）、期間最高日気温（以下、HDT：highest daily temperature）、期間最低日気温（以下、LDT：lowest daily temperature）、期間平均日降水量（以下、MDP：mean daily precipitation）、相対期間降水頻度（以下、RNRD：relative proportion of the number of rainy days）を用いた（第3章）。キノコ集団の属性は、各調査日において採集されたキノコの本数と現存量（湿重）、属数および多様度指数（Shannon-Wienerの*H'*とSimpsonの*D*）を用いた。キノコの本数は空きパッチ（未利用パッチ）の利用可能性の、また、全体の現存量はその時点での利用可能な総資源量の指標である。なお、Simpsonの多様度指数は、以下の式によって算出した。

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

ただし、 p_i は群集全体における種*i*の個体数割合である。また、RNRDは逆正弦変換、キノコの発生本数と現存量は対数変換によって正規化したのち、解析に供した。キノコ食昆虫群集の部分群集（subset community）であるショウジョウバエ群集の解析では、もう一つのキノコ集団の特性である発達段階も独立変量とした。

気象要因とキノコ集団の属性がキノコ食昆虫群集の構造に及ぼす影響は、ピアソンの相関係数によって解析した。キノコ食昆虫群集の構造を示す指標としては、分類群（科、種）数、個体数、多様度（*H'*と*D*）、均衡度（*E_{var}*）を用いた。これらの指標は、各採集日ごとに、キノコ食昆虫群集全体については科レベル、ショウジョウバエ科昆虫群集については種レベルで算出した。分類群数と個体数は対数変換後に解析した。なお、未同定のキノコは多様度に関する解析からは除外し、未同定の昆虫については個体数の解析についてのみ用いた。

5-3. 結果

5-3-1. 採集されたキノコの特徴

調査期間中、13科27属3563本のキノコが発生し、2457本のキノコを採集した（第3章）。モリノカレバタケ属、ホウライタケ属、クヌギタケ属、テングタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属について、2週間間隔の各採集日から得たデータを月ごとにまとめたところ、採集されたキノコの属ごとの現存量（g fresh wt）は、全体、および各発達段階のいずれについても、調査月ごとに変化した。

5-3-2. キノコ食昆虫群集

調査期間を通じて、2457本のキノコのうち440本のキノコか

表 5-1. 調査地において採集されたキノコ内生育者

目	科	個体数 (供試数 = 2457)
鞘翅目 Coleoptera	ハネカクシ科 Staphylinidae	12
	デオキノコムシ科 Scaphidiidae	1
	ケシキスイ科 Nitidulidae	145
		107
膜翅目 Hymenoptera		107
双翅目 Diptera	ガガンボ科 Tipulidae	123
	キノコバエ科 Mycetophilidae	356
	クロキノコバエ科 Sciariidae	6
	タマバエ科 Cecidomyiidae	362
	チョウバエ科 Psychodidae	1230
	ユスリカ科 Chironomidae	17
	ノミバエ科 Phoridae	1266
	ハナアブ科 Syrphidae	2
	キモグリバエ科 Chloropidae	38
	トゲハネバエ科 Heleomyzidae	19
	ハヤトビバエ科 Sphaeroceridae	32
	ショウジョウバエ科 Drosophilidae	844
	イエバエ科 Muscidae	7
未同定		49
全体		4616

表 5-2. 調査地において採集されたショウジョウバエ科

種	個体数 (供試数 = 2457)
シロショウジョウバエ <i>Hirtodrosophila alboculis</i>	166
オオモンフサシショウジョウバエ <i>H. macromaculata</i>	12
ムスジショウジョウバエ <i>H. seewitziana</i>	156
ヒメホンショウジョウバエ <i>Drosophila angularis</i>	12
フタオビショウジョウバエ <i>D. biconata</i>	215
<i>Drosophila</i> 属の一種 (和名なし) <i>D. orientacea</i>	41
カクホンショウジョウバエ <i>D. unispina</i>	219
<i>Drosophila</i> 属の一種 <i>D. sp. 1</i>	10
<i>Drosophila</i> 属の一種 <i>D. sp. 2</i>	2
合計	844

ら、3目16科4616個体の昆虫が羽化成虫として採集された（表5-1）。残った2017本のキノコからは、昆虫が採集されなかった。このうち、双翅目の個体数は全体の93%を占めていた。個体数のうえで優占した昆虫（個体数割合 > 5%）は、多い順にノミバエ科（27.4%）、チョウバエ科（26.6%）、ショウジョウバエ科（18.3%）、タマバエ科（7.8%）、キノコバエ科（7.7%）で、これらはすべて双翅目であった。また、鞘翅目のケシキスイ科の個体数割合は、3.1%とキノコバエ科の次に多かった。

キノコ食昆虫群集構成者のうち、ショウジョウバエ科につい

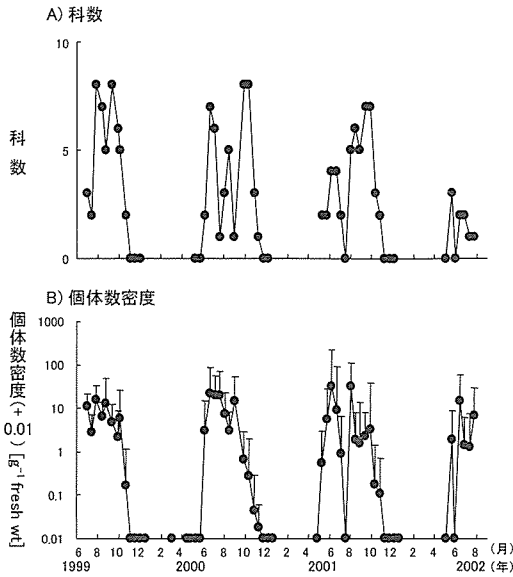


図 5-1. キノコ内生者群集の科数 (A) と個体数密度 (B) の季節変化
 個体数密度は、キノコ 1 本あたり単位湿重あたりの平均個体数を示す。エラーバーは標準偏差。

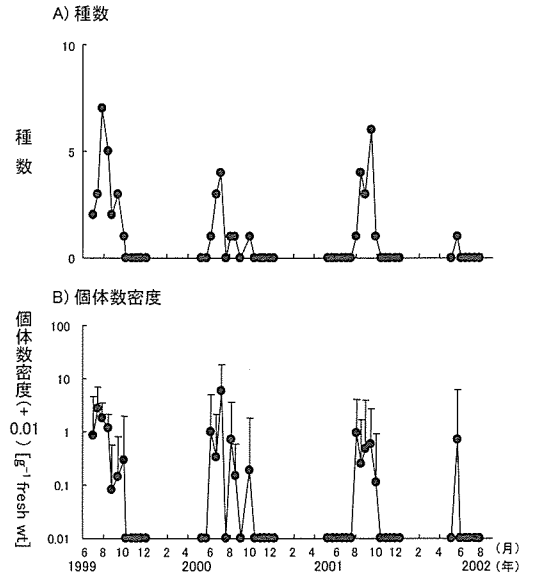


図 5-2. 羽化成虫として採集されたショウジョウバエ科の種数 (A) と個体数密度 (B) の季節変化
 個体数密度は、キノコ 1 本あたり単位湿重あたりの平均個体数を示す。エラーバーは標準偏差。

表 5-3. 気象要因の指標 (A) とキノコ集団の属性 (B) とキノコ食昆虫群集の属性の間の相関関係 (n = 37, 均衡度のみ 32)

変数	変量	r	個体数	科数	多様度		均衡度 (Evar)
					H'	D	
A) 気象要因	MDT	r	0.376	0.256	0.227	0.200	-0.379
		P	0.022*	0.126	0.177	0.235	0.032*
	HDT	r	0.221	0.178	0.188	0.150	-0.289
		P	0.189	0.292	0.266	0.375	0.108
	LDT	r	0.417	0.256	0.181	0.162	-0.440
		P	0.010*	0.126	0.284	0.338	0.012*
	MDP	r	0.187	0.175	0.198	0.183	-0.241
		P	0.268	0.302	0.240	0.278	0.184
RNRD	r	0.012	0.027	0.040	0.063	-0.127	
	P	0.946	0.874	0.815	0.709	0.490	
B) キノコ集団の属性	本数	r	0.143	0.263	0.370	0.381	0.065
		P	0.397	0.115	0.024*	0.020*	0.724
	現存量	r	0.533	0.432	0.340	0.331	-0.383
		P	0.001*	0.008*	0.039*	0.046*	0.030*

n, サンプルサイズ; r, ピアソンの相関係数; P, 有意確率; *, P < 0.05 において有意; MDT, 期間平均気温 (mean daily temperature); HDT, 期間最高日平均気温 (highest daily temperature); LDT, 期間最低日平均気温 (lowest daily temperature); MDP, 期間平均日降水量 (mean daily precipitation); RNRD, 相対期間降水頻度 (relative proportion of the number of rainy days); キノコ集団の属性のうち, 本数は各調査日に採集され実験に供試したキノコの本数, 現存量は実験に供試したキノコの湿重の合計

てみると、3年間で9種844個体が採集された(表5-2)。個体数の上で優占的であったのは(個体数割合 > 5%)、個体数割合の多い順に、カクホシショウジョウバエ (*Drosophila unispina* Okada, 25.9%)、フタオビショウジョウバエ (*D. bizonata* Kikkawa et Peng, 25.5%)、シロショウジョウバエ (*Hirtodrosophila alboralis* Momma et Takada, 19.7%)、ムスジショウジョウバエ (*H. sexvittata* Okada, 18.5%) の4種であった。

5-3-3. 季節変化

キノコ食昆虫は、1999年は7月から10月まで、2000年は6月から11月、2001年は5月から10月まで出現し、2002年は5月には出現していた。科数の季節変化についてみると、1999年は7月と9月に、2000年は6月、8月、9月に、2001年は6月と9月に高い傾向がみられた(図5-1A)。また、個体数については、1999年は7月と8月に、2000年は6月から8月、2001年は6月と8月に高い傾向がみられた(図5-1B)。

ショウジョウバエ科昆虫の種数は、1999年は7月、2000年は6月、2001年は8月から9月にピークが認められた(図5-2A)。個体数については、1999年は7月、2000年は7月、2001年は8月に高い傾向が認められた(図5-2B)。

5-3-4. 気象要因とキノコ食昆虫群集の属性との関係

期間平均日気温(MDT)および期間平均日最低気温(LDT)と昆虫の総個体数の間には、有意な正の相関関係が認められた(表5-3A)。また、MDTおよびLDTと均衡度との間には、有意な負の相関関係が認められた。これに対して、降水の指標

(MDP, RNRD)はいずれも、各調査日におけるキノコ食昆虫群集全体の属性との間に有意な関係は認められなかった。

5-3-5. キノコ集団の属性とキノコ食昆虫群集の属性の関係

キノコ集団に含まれるすべてのキノコの本数と、キノコ食昆虫群集の多様度の指数との間には、有意な正の相関関係が認められた(表5-3B)。また、すべてのキノコの現存量(湿重)が増加するにしたがって、キノコ食昆虫群集の個体数、科数、多様度が増加した(図5-3、表5-3B)。その一方で、キノコの現存量と均衡度の間には有意な負の相関関係があった。さらに、キノコの属数が増加するにともない、昆虫の科数も増加した($r = 0.332$, $P = 0.045$, $n = 37$)。一方、キノコ集団の多様度と昆虫群集の多様度との間には、キノコの本数にもとづいて多様度を計算した場合でも(H' , $r = 0.265$, $P = 0.113$; D , $r = 0.172$, $P = 0.307$)、キノコの現存量にもとづいて多様度を計算した場合でも(H' , $r = 0.210$, $P = 0.212$; D , $r = 0.115$, $P = 0.497$)有意な関係は認められなかった。

5-3-6. 気象要因およびキノコ集団の属性とショウジョウバエ群集の属性の関係

すべての気象要因とショウジョウバエ群集の属性との間には、有意な関係は成立しなかった(表5-4)。また、様々な属や発達段階を含む、各調査日に採集されたすべてのキノコの本数とすべてのショウジョウバエ群集の属性との間にも、有意な関係は認められなかった(表5-5A)。一方、キノコ全体の現存量については、ショウジョウバエ個体数との間にのみ、有意な正の

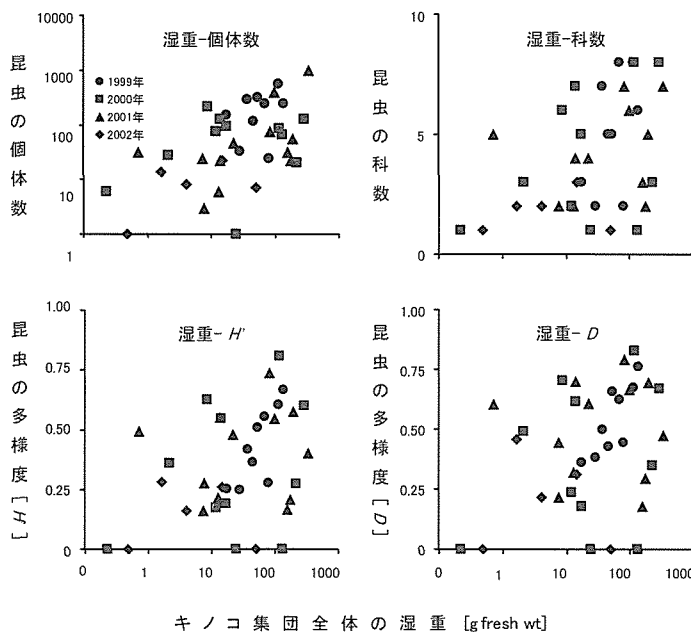


図5-3. 各調査日におけるキノコ集団全体の現存量(湿重)と局所群集の属性の関係
 全てサンプルサイズは37, $p < 0.05$ で有意(表5-3)

表 5-4. 気象要因の指標とショウジョウバエ科昆虫群集の属性の間の相関関係
($n = 19$, 均衡度のみ $n = 11$)

変数		個体数	種数	多様度		均衡度 (E_{inv})
				H'	D	
MDT	r	0.214	0.320	0.337	0.306	-0.144
	P	0.379	0.182	0.158	0.202	0.673
HDT	r	0.147	0.246	0.209	0.167	-0.338
	P	0.549	0.310	0.390	0.494	0.309
LDT	r	0.246	0.430	0.446	0.418	-0.151
	P	0.311	0.066	0.056	0.075	0.658
MDP	r	0.008	-0.111	0.001	0.096	0.574
	P	0.975	0.650	0.996	0.697	0.065
RNRD	r	0.185	0.118	0.171	0.278	0.447
	P	0.448	0.630	0.483	0.248	0.168

n , サンプルサイズ; r , ピアソンの相関係数; P , 有意確率; *, $P < 0.05$ において有意; MDT, 期間平均気温 (mean daily temperature); HDT, 期間最高日平均気温 (highest daily temperature); LDT, 期間最低日平均気温 (lowest daily temperature); MDP, 期間平均日降水量 (mean daily precipitation); RNRD, 相対期間降水頻度 (relative proportion of the number of rainy)

表 5-5. キノコ集団の属性とショウジョウバエ科昆虫群集の属性の間の相関関係

変数		個体数	種数	多様度		均衡度 (E_{inv})	
				H'	D		
A) 全体	本数	r	0.159	-0.187	-0.213	-0.159	0.397
		P	0.514	0.442	0.382	0.516	0.227
	現存量	r	0.645	0.403	0.402	0.374	-0.041
P		0.003*	0.087	0.088	0.115	0.905	
B) S1+S2	本数	r	0.179	-0.193	-0.169	-0.101	0.512
		P	0.464	0.428	0.489	0.681	0.107
	現存量	r	0.309	-0.018	0.014	0.062	0.341
P		0.199	0.942	0.954	0.801	0.305	
C) S3+S4	本数	r	0.225	-0.067	-0.124	-0.096	0.273
		P	0.354	0.784	0.614	0.696	0.417
	現存量	r	0.691	0.529	0.505	0.458	-0.195
P		0.001*	0.020*	0.027*	0.049*	0.565	

キノコ集団の属性は、キノコの発達段階をブールしたグループ (A) と、出現直後から劣化する前のキノコ (S1+S2) についてまとめたグループ (B), 腐敗または乾燥が始まっていたキノコ (S3+S4) についてまとめたグループ (C) について算出した ($n=19$). ただし、均衡度についてのみ $n=11$). n , サンプルサイズ; r , ピアソンの相関係数; P , 有意確率; *, $P < 0.05$ において有意

相関関係がみられた。キノコの属数とショウジョウバエの種数の間には、有意な関係は認められなかった ($n=19$, $r = -0.149$, $P = 0.543$)。キノコ集団の多様度とショウジョウバエ群集の多様度との間には、キノコの本数にもとづいて計算した場合でも (H' , $r = 0.005$, $P = 0.985$; D , $r = 0.045$, $P = 0.855$), キノコの現存量 (湿重) にもとづく場合でも (H' , $r = -0.141$, $P = 0.564$; D , $r = -0.035$, $P = 0.888$), 有意な関係は認められなかった。

キノコ集団の指標の一つとして、腐敗する前のキノコと腐敗したキノコの資源量, すなわち S1 と S2 段階および S3 と S4 段階にあるキノコの本数と現存量を算出し, これらの指標とショウジョウバエ群集の属性の関係を解析した (表 5-5)。その結果, S1 と S2 段階をまとめたキノコ集団の指標とショウジョウバエ群集の属性との間には, 有意な相関関係はみられなかった (表 5-5B)。これに対して, S3 と S4 段階をまとめたキノコ集団の指標とショウジョウバエ群集の属性の間についてみると, キノコの本数とショウジョウバエ群集のすべての属性との間には有意

な相関関係はみられなかったものの, キノコの現存量 (湿重) と個体数, 種数および多様度との間には, 有意な正の相関関係が成立した (表 5-5C)。

5-4. 考察

解析の結果, ある時点におけるキノコ食昆虫の局所群集 (内部群集の集合体: 図 1-1) の属性は, キノコ現存量が増加するにしたがって増加することが明らかとなった (表 5-3B)。キノコ食昆虫の局所群集の属性は, 個々のキノコの現存量にしたがって増加していたことから (Yamashita and Hijii 2003; 第 4 章), 個々のキノコのサイズの変異がキノコ個体のサイズに対する内部群集の反応を通じて, 局所群集の構造に影響を与えているものと考えられる。

また, キノコ食昆虫の科数は, キノコの属数が増加するにしたがって増加することも示された (表 5-3B)。ゴール形成昆虫や一部の鱗翅目昆虫のような専食的な植食性昆虫では, ある地

域における昆虫の種数は、その地域内の寄主植物の種数にともなうて増加することが知られている (Gilbert and Smiley 1978; Wright and Samways 1998)。一般に、キノコ食昆虫は広食性であるといわれているもの (Jaenike 1978b; Russel-Smith 1979; Hanski 1989)、いくつかの属のキノコでは、特定の昆虫が優占する場合もみられる (Shorrocks and Charlesworth 1980)。したがって、多くのキノコ食昆虫は、特定の属のキノコに特殊化しているわけではないにせよ、産卵場所として特定の属を好んでいる可能性がある。

このように、様々な属や発達段階を含むキノコ集団の現存量が増加すると、キノコ食昆虫群集の属性がそれにもなうて増加することが示された。このことは、キノコ集団の現存量が、キノコ食昆虫群集の構造を決定する重要な要因の一つであることを示唆するものである。しかしながら、次に示すように、キノコの発達段階と関連して、質もまた重要な要因となっている可能性がある。

表 5-5 で示されているように、ショウジョウバエ群集では、群集のすべての属性が、腐敗した後の時期のキノコの現存量と有意な正の相関関係があった。これに対して、キノコ全体の現存量は、ショウジョウバエ個体数との間にのみが有意な相関関係があり、また、腐敗する前のキノコの現存量と群集属性の間には有意な相関関係が全く認められなかった。この結果から、ショウジョウバエ群集の構造に対して、腐敗過程にあるキノコの量が影響を与えていることが考えられる。

これまでにも、様々な動物群集において、個体数や多様性の時間的な変動は必ずしも気象要因によらないことが指摘されている (Wolda 1988, 1992; Rosenzweig 1995)。本章の結果も、キノコ集団の属性の変化にともなうて、キノコ食昆虫群集の属性が変化することを示していた (表 5-3B)。その一方で、気象要因は、二つの経路で昆虫群集に影響を及ぼすことが考えられる。一つは、昆虫の生理的な状態に対する直接的な影響であり、もう一つは、キノコの発生活消長や構成を変化させる間接的な影響である。

たとえば、ある種のキノコ食ショウジョウバエの個体数は気温によって変化するといわれている (Bingley and Shorrocks 1995)。また、本研究においても、キノコ食昆虫群集全体では、同様な関係が認められる (表 5-3A)。これらの関係は、必ずしも生理的な反応によるものでなく、キノコの発生活消長や構成が変化したことによる影響を含んでいると考えられる (Bingley and Shorrocks 1995)。キノコの本数の年次的、季節的な変化 (Bills *et al.* 1986; Murakami 1987; Straatsma *et al.* 2001; Laganà *et al.* 2002; Yamashita and Hiji 2004; 第 3 章) や、個々のキノコが発達、腐敗する過程に対して、気象要因は影響を及ぼしている (Yamashita and Hiji 2004; 第 3 章)。したがって、気象要因は、キノコ集団の属性、すなわち、属構成やキノコの現存量、発達段階を変化させることにより、キノコ食昆虫群集の属性にも間接的な影響を与えていると考えられる。

本章では、ある時間断面におけるキノコ集団全体の現存量が増加すると群集構成者の個体数、科数、多様度が増加することが明らかとなったが (表 5-3B)、キノコ集団の現存量は個々のキノ

コの現存量の総和であるため、局所群集レベルにおいても個々のキノコの現存量がキノコ食昆虫群集の構造を決める上で重要な要因の一つになっていることが強く示唆される。これらのことから、個々のキノコのサイズの変異が、キノコ個体のサイズに対する内部群集の反応を通じて、局所群集の構造に影響を及ぼしているものと考えられる。その一方で、キノコの属構成や発達段階もまた、局所群集の構造に影響を及ぼしているものと考えられる。次章では、キノコ食昆虫群集構成者の資源利用様式を明らかにする。

第 6 章 キノコ食昆虫の資源利用様式

6-1. 緒言

第 3 章では、キノコ集団では、発生数や属構成などの構成要素が季節的に変化することを明らかとした。また、第 4 章と第 5 章を通じてみてきたように、キノコ食昆虫群集は多様な昆虫によって構成されており、また、キノコ食昆虫群集の構造を決定する上で資源量が重要な要因であることが明らかとなった。その一方で、第 5 章では、キノコの属や発達段階といった質的な要素もまた、キノコ食昆虫群集の構造を決定する要因として無視できないことがわかってきた。これらをもふまえて、本章以降では、キノコ食昆虫群集における多様性がどのような機構によって維持されているのかを明らかにするために、キノコ食昆虫の種間関係を、雌成虫の寄主選択様式の時点で起こる資源分割 (本章) と個々のパッチにおける幼虫間での資源をめぐる競争 (次章) の点から明らかにする。まず、本章では、キノコ食昆虫ごとの資源利用様式とキノコ食昆虫間で利用する資源の類似性を明らかにすることを目的として、キノコの属と発達段階ごとにキノコ食昆虫相を調査した。

キノコ食昆虫の資源利用様式について、キノコの種類に対する食性幅を考えると、特定の種のキノコをおもに利用するものもいるが、一般にキノコ食昆虫は広食性 (polyphagy) であるといわれている (Jaenike 1978a, b; Hanski 1989)。ところが、多くのキノコ食昆虫は、キノコの分類群に対してではなく、キノコの '状態' に対して選好性を示すことが知られている。Bruns (1984) は、イグチ科 (Boletaceae) とその近縁のキノコにみられる昆虫を、新鮮なキノコを摂食する一次菌食者 (primary fungivore)、腐ったキノコのみを摂食する二次菌食者 (secondary fungivore)、キノコを含む腐った有機物を利用する腐食食者 (detritivores)、および他の昆虫を捕食する捕食者 (predator) の 4 つの食性に分類し、一次菌食者として、キノコバエ科 (Mycetophilidae) やノミバエ科 (Phoridae)、二次菌食者としてチョウバエ科 (Psychodidae) やショウジョウバエ科、捕食者として一部のイエバエ科 (Muscidae) を挙げた。

このように、昆虫の分類群によってキノコの属や発達段階に対する選好性に違いがあることが知られているが、キノコの属に対する選好性とキノコの状態に対する選好性が相互に関連していることも指摘されている。たとえば、ショウジョウバエ科には、二次菌食者だけでなく、一次菌食者も含まれるが (Kimura 1980; Kimura and Toda 1989; Toda and Kimura 1997)、

一次菌食者のショウジョウバエでは、種ごとにキノコの種に対して異なる選好性を持つものの、二次菌食者では、種間でキノコの種に対する選好性の差が小さいことが知られている。このことから、他の昆虫においても、一次菌食者間では利用するキノコの重複度が低く、二次菌食者間では重複度が低いことが考えられる。

そこで、本章では、キノコ食昆虫間で利用する資源の類似性を明らかにするために、キノコ食昆虫の出現時期と資源として利用するキノコの属と発達段階を明らかにする。

6-2. 方法

調査は、1999年7月1日から2002年7月24日まで、合計59回行った(第3章)。キノコ集団は第3章、キノコ食昆虫群集は第5章のデータを用いて解析した。

キノコの属ごとにみられる昆虫相の違いを明らかにするために、各属のキノコを、そこにみられた昆虫相にもとづくクラスター解析により類型化した。対象とした属は、各発達段階の供試本数が5本以上で、同定できた昆虫の個体数が5個体以上のものとした。まず、すべての調査日をまとめ、各属のキノコにおける昆虫の個体数割合を算出した。個体数割合を逆正弦変換により標準化したのち、キノコの属間でユークリッド距離を求め、UPGMA法によりクラスター解析を行なった。

次に、キノコ食昆虫の食性幅を明らかにするために、昆虫の分類群ごとにキノコの属を資源の幅の単位として、Levinsの B 指数(Levins 1968)を標準化した B_i (Hurlbert 1978)を以下の式により算出した。

$$B_i = (B_i - 1) / (n - 1), \text{ただし } B_i = 1 / \sum_k p_{ik}^2$$

ここで、 p_{ik} ($i = 1, 2; k = 1, 2, \dots$) は昆虫分類群(科, 種) i の総個体数のうちキノコ属 k から採集された個体数の割合であり、 n は資源の品目数である。本章では、昆虫はどの属のキノコも利用できるかと仮定し、供試したキノコの属数(27属)を用いた。 B_i は、一つの資源しか利用しないとき0をとり、全ての資源を均等に利用するとき1をとる。

さらに、優占的なキノコ食昆虫間で、利用したキノコの類似性を評価した。その際に、キノコ食昆虫群集の構成者間では、資源の重複の程度が、昆虫の分類群間で異なると考えた。例として、一つの資源のみを利用する種1とその資源以外にも複数の資源を利用する種2がいる場合について考えてみる。このとき、種1は完全に種2と利用する資源が重複してしまうが、種2にとっては、種1との資源の重複は部分的なものに過ぎない。そこで、資源の重複度をLevinsの重複度指数(Levins 1968)により評価した。この指数では、昆虫分類群1の昆虫分類群2に対する重複度は α_{12} によって示され、昆虫分類群1と昆虫分類群2の資源利用幅が同じとき以外は、 α_{12} と α_{21} の値は互いに異なる。 α_{12} は以下によって算出した。

$$\alpha_{12} = \sum_k p_{1k} p_{2k} / \sum_k p_{1k}^2$$

ただし、 p_{ik} ($i = 1, 2; k = 1, 2, \dots$) は、昆虫分類群 i の全個体数のうち、キノコ属 k から採集された個体数の割合を用いた。この

値は完全に重複しないときに0をとり、重複の程度が大きいほど1に近づき、まれに1を超える値をとる。

これらの解析は、キノコ食昆虫群集全体とショウジョウバエ科群集の両方について行なった。また、キノコ食昆虫群集全体を対象として、キノコの属ごとに各発達段階における昆虫相を明らかにし、キノコの属、発達段階ごとに、昆虫の群集構成比をもとにクラスター解析により類型化した。対象とした属、発達段階は、供試本数が5本以上で、同定できた昆虫の個体数が5個体以上のものとした。各属、各発達段階における昆虫の個体数割合を逆正弦変換により標準化した後、UPGMA法(ユークリッド距離)によりクラスター解析を行なった。

6-3. 結果

6-3-1. 各属のキノコにおけるキノコ食昆虫相

調査期間を通じて、3目16科4616個体の昆虫が羽化成長として採集された(第5章)。このうち、双翅目の個体数は全体の93%を占めていた。個体数のうえで優占した昆虫(個体数割合 > 5%)は、多い順にノミバエ科、チョウバエ科、ショウジョウバエ科、タマバエ科、キノコバエ科で、これらはすべて双翅目であった。また、鞘翅目の一種であるケシキスイ科の個体数割合は、キノコバエ科の次に多かった(第5章)。

昆虫相はキノコの属ごとに異なり、モリノカレバタケ属ではケシキスイ科とショウジョウバエ科、ホウライタケ属ではタマバエ科、クヌギタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属ではノミバエ科、テングタケ属ではチョウバエ科が優占した(表6-1)。優占的な双翅目は複数の属のキノコから羽化したのに対し、ケシキスイ科は、1個体を除く全個体がモリノカレバタケ属のみから羽化し、しかもそのすべてがネアカマルケシキスイ(*Neopallodes inermis* Reitter)ただ一種であった。キノコ食昆虫の構成比によるクラスター解析は、モリノカレバタケ属、シロホウライタケ属、ホウライタケ属、クヌギタケ属、テングタケ属、アセタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属の8属について行なった。その結果、キノコの属は、ホウライタケ属とシロホウライタケ属を含むグループとモリノカレバタケ属、クヌギタケ属、テングタケ属などを含む6属から形成されたグループの二つのグループに分類された(図6-1)。

6-3-2. キノコ食昆虫の資源利用幅と重複度

優占的なキノコ食昆虫について、キノコの属を単位として算出した資源利用幅 B_i は、ケシキスイ科が0.0005、キノコバエ科が0.081、タマバエ科が0.146、チョウバエ科が0.152、ノミバエ科が0.151、ショウジョウバエ科が0.127であった。また、これら6科の昆虫について、利用したキノコの類似性をLevinsの重複度指数により評価したところ、ノミバエ科では、キノコバエ科に対する重複度が1.065、ショウジョウバエ科に対する重複度は0.749であった(表6-2)。また、チョウバエ科のショウジョウバエ科に対する重複度は0.937、ショウジョウバエ科のチョウバエ科に対する重複度は0.813であった。ショウジョウバエ科のケシキスイ科に対する重複度は0.741であった。このほかに重複度が0.7を超える組み合わせは認められなかった。

表 6-1. 各属のキノコから羽化したキノコ食昆虫の個体数 (1999 年 7 月～2002 年 7 月採集された)

属	供試数	ハネカクシ科	デオキノコムシ科	ケシキスイ科	ガガンボ科	キノコバエ科	クロキノコバエ科	タマバエ科	チョウバエ科	ユスリカ科	ノミバエ科	ハナアブ科	キモグリバエ科	トゲハネバエ科	ハヤトビバエ科	シヨウジョウバエ科	イエバエ科	膜翅目	未同定	合計
アカヤマタケ属	21										2									2
キツネタケ属	12				3	6												1		10
カヤタケ属	6										4									4
サマツモドキ属	2																	1		1
モリノカレバタケ属	167			144		1		1	37		34		23	4	13	144	44	10	455	
シロホウライタケ属	50								23											23
ホウライタケ属	523	3				1		92	3		1		1	1	6	2		2		112
クヌギタケ属	895	7				18	1	56	1		201		5			25		17	4	335
テングタケ属	58			1	41	50	2	86	408		284			1	2	341	7	18	12	1253
ウラベニガサ属	1							1	13											14
アセタケ属	73					18		2	144		217		7	1		108		5	2	504
フウセンタケ属	30					4		1	2				2			4				13
ササタケ属	5					2			1		20									23
イッポンシメジ属	218		1			26	1		20		64					19				143
ヒダハタケ属	5					1			105		1					12			2	121
オウギタケ属	4					1														1
ヌメリイグチ属	15				56	17			5			2								80
ヤマイグチ属	4				8	1			165		16			1		16				207
ベニタケ属	27				1	20		83	274	17	33				4	103		2	5	542
チチタケ属	223	2			14	189	2	12	52		387			11	7	70		5	14	765
未同定	78					1		5			2								20	8

オトメノカサ属 (2)、ツエタケ属 (1) キツネノカラサカ属 (26)、ナヨタケ属 (2)、クリタケ属 (1)、センボンイチメガサ属 (6)、ニガイグチ属 (2) から採集されなかった (カッコ内の数字は供試数)

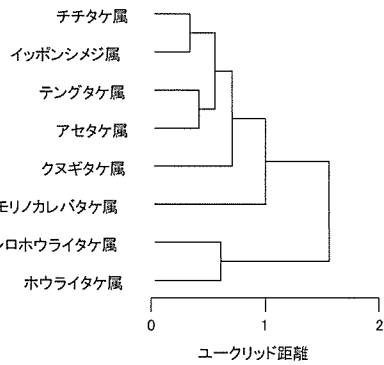


図 6-1. 属ごとにみたキノコ内生育者群集の構成比にもとづくクラスタ解析

調査期間中に採集された各属のキノコ (個体数 5 個体以上, 各発達段階につき供試本数 5 本以上) におけるキノコ内生育者群集の科構成比を逆正弦変換後, UPGMA 法によってクラスタ解析した。ユークリッド距離が近いものほど類似度が高いことを示す。

表 6-2. 優占的なキノコ内生育者 6 科間での利用したキノコ属の重複度

科 1 \ 科 2	ケシキスイ科	キノコバエ科	タマバエ科	チョウバエ科	ノミバエ科	シヨウジョウバエ科
ケシキスイ科	—	0.004	0.004	0.033	0.029	0.175
キノコバエ科	0.012	—	0.229	0.282	0.679	0.371
タマバエ科	0.022	0.358	—	0.654	0.469	0.656
チョウバエ科	0.159	0.444	0.658	—	0.579	0.937
ノミバエ科	0.139	1.065	0.470	0.576	—	0.749
シヨウジョウバエ科	0.741	0.507	0.573	0.813	0.653	—

科 1 の科 2 に対する Levens の重複度指数(1968)を示す。

これに対して、ケシクスイ科とキノコバエ科、ケシクスイ科とタマバエ科、ケシクスイ科とチョウバエ科、ケシクスイ科とノミバエ科のいずれの組み合わせとケシクスイ科のショウジョウバエ科に対する重複度はすべて、0.200 以下であった。また、キノコバエ科のタマバエ科に対する重複度は0.229、チョウバエ科に対する重複度は0.282であった。このほかに重複度が0.300を下回る組み合わせは、認められなかった(表6-2)。キノコバエ科のノミバエ科に対する重複度はノミバエ科に対する重複度のなかで最も高く、ノミバエ科のキノコバエ科に対する重複度もキノコバエ科に対する重複度のなかで最も高かった。すなわち、ノミバエ科とキノコバエ科は、類似したキノコ属を利用していた。この関係は、チョウバエ科とショウジョウバエ科の間でも認められた。

6-3-3. キノコ食昆虫の季節的出現パターン

優占的な生育者群集構成者はすべて、11月にはきわめて低い個体数密度(頭/g fresh wt)を示していた(図6-2)。構成者のうち、ケシクスイ科とキノコバエ科では、個体数密度の変動が、他に比べて明瞭な季節性を示していた。ケシクスイ科は

2002年を除く各年とも6月から7月に採集され、キノコバエ科は2000年と2001年に、5月、10月の2つの発生ピークを示した。タマバエ科は、1999年から2001年の間、7月と8月に1個体も採集されなかった。2001年には、チョウバエ科とショウジョウバエ科は7月までは出現しなかったが、ノミバエ科は5月以降に出現した。

これらの昆虫が各調査日に利用していたキノコの属を、そのキノコの属の発生の有無とあわせて図6-3に示した。ケシクスイ科は、2000年、2001年ともに、モリノカレバタケ属が6月に発生するとただちにそれを利用した。また、本調査を開始した1999年においても、7月にはすでに利用していた。キノコバエ科は、調査期間を通じて15属のキノコから採集されたが、最も多い日で5属であった。タマバエ科は調査期間を通じて10属のキノコから採集されたが、最も多い日で4属であった。タマバエ科の出現期間中にシロホウライタケ属が発生したときには、2002年の7月を除き、タマバエ科はシロホウライタケ属から採集された。チョウバエ科は、調査期間を通じて14属のキノコから採集されたが、最大7属のキノコから採集された調査日があった。チョウバエ科では、3属以上のキノコから採集さ

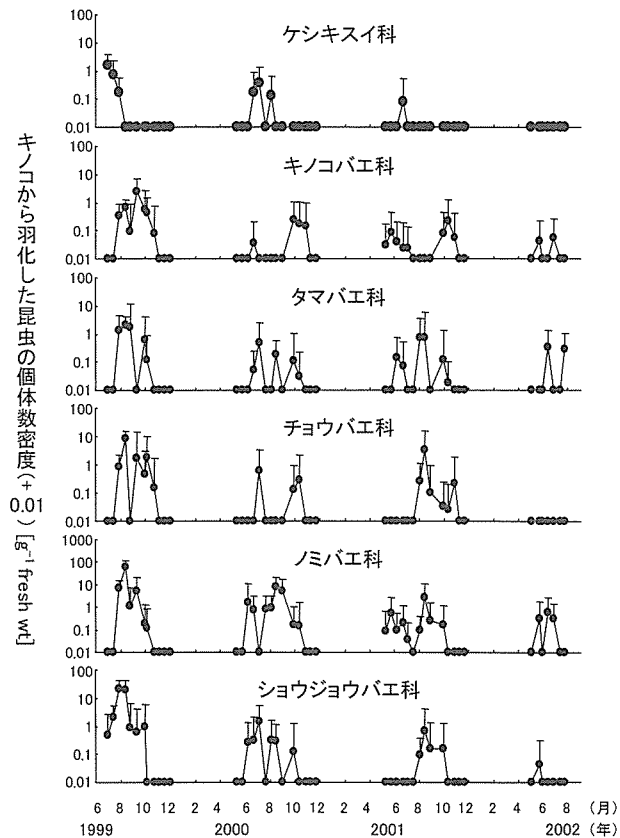


図6-2. キノコ内生育者群集の優占6科の平均個体数密度の季節変化
平均個体数密度は、キノコ1本あたり単位湿重あたりの昆虫個体数を示す。エラーバーは標準偏差。

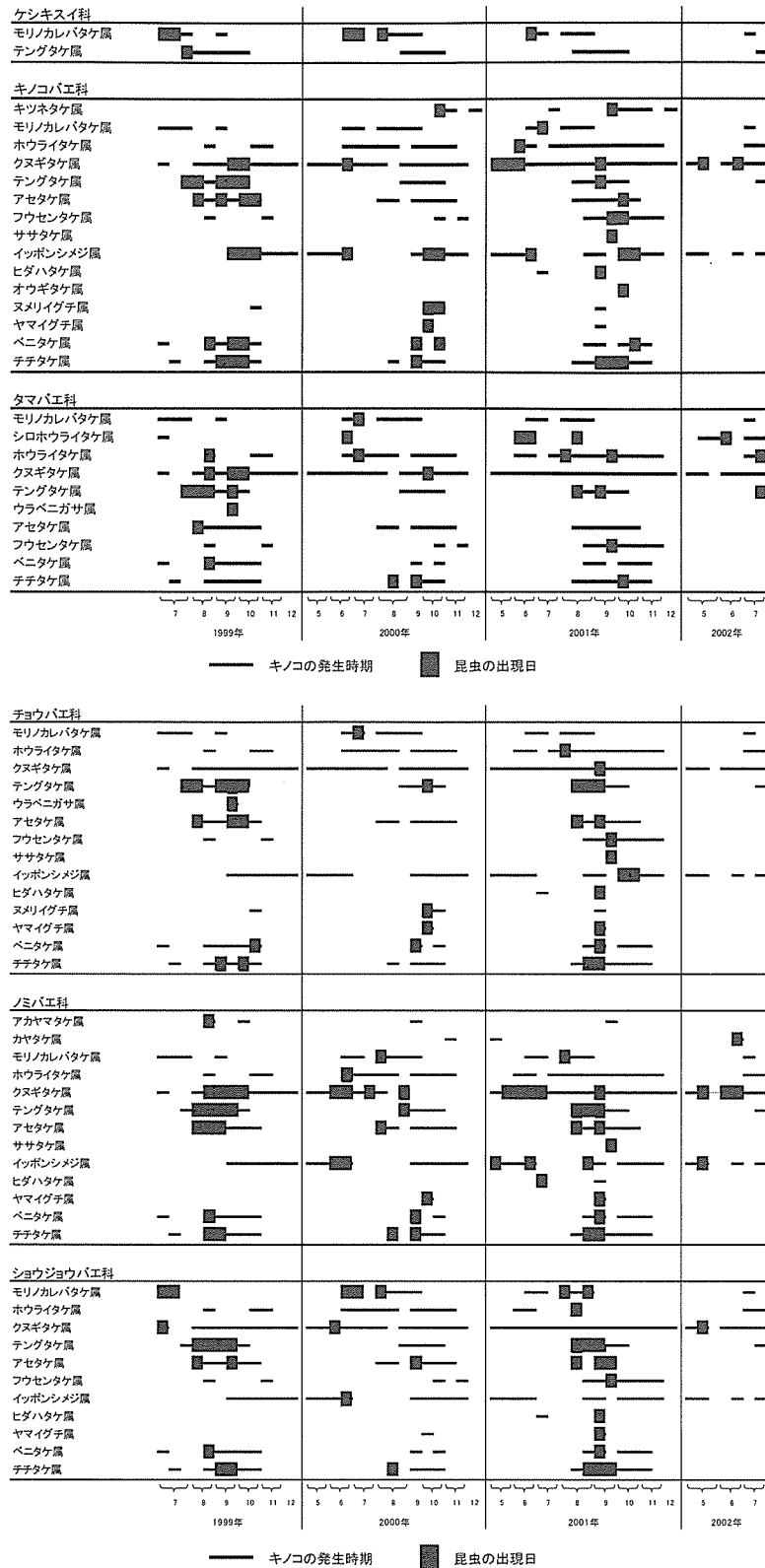


図 6-3. 各属のキノコの発生期間と各キノコ食昆虫が利用した期間
 調査期間中に各キノコ食昆虫が採集された各属のキノコについてその発生時期と、昆虫が採集された調査日を示した。

れた日には、必ずその中にテングタケ属が含まれていた。ノミバエ科は調査期間を通じて13属のキノコから採集されたが、最も多いときに6属のキノコから採集された。ショウジョウバエ科は11属のキノコから採集され、最も多いときには、6属のキノコから採集された。

6-3-4. キノコの発達段階にともなう生育者群集の構成の変化
各属のキノコにおける優占的な生育者の個体数割合は、キノコの発達段階とともに変化した(図6-4; モリノカレバタケ属: $\chi^2 = 253.13$, d.f. = 18, $P < 0.001$; ホウライタケ属: $\chi^2 = 18.32$, d.f. = 10, $P < 0.05$; クヌギタケ属: $\chi^2 = 69.65$, d.f. = 15, $P < 0.001$; テングタケ属: $\chi^2 = 582.38$, d.f. = 18, $P < 0.001$; アセタケ属: $\chi^2 = 416.35$, d.f. = 18, $P < 0.001$; イッポンシメジ属: $\chi^2 = 80.86$, d.f. = 12, $P < 0.001$; チチタケ属: $\chi^2 = 525.00$, d.f. = 15, $P < 0.001$)。モリノカレバタケ属では、S1からS3にかけてケシクスイ科が優占し、S4においてショウバエ科とショウ

ジョウバエ科が優占していた。ホウライタケ属のキノコでは、S1のキノコからは昆虫が全く羽化しなかったが、S2以降S4までを通じて、タマバエ科が優占した。クヌギタケ属のキノコは、S2以降、おもにタマバエ科とノミバエ科によって利用されていた。テングタケ属では、S1においてキノコバエ科が優占し、S2以降は、ショウバエ科、ノミバエ科、およびショウジョウバエ科が優占していた。イッポンシメジ属とチチタケ属では、ノミバエ科がS1から少なくともS3段階まで優占していたのに対して、ショウバエ科とショウジョウバエ科の個体数割合は、キノコの発達段階が進むにしたがって増加する傾向があった。

各キノコの属および発達段階ごとのキノコ食昆虫相をもとに、クラスター解析を行なったところ、5つのグループに類型化できた(図6-5)。まず、タマバエ科が優占していたシロホウライタケ属およびホウライタケ属で1つのクラスターが形成された。ついで、ケシクスイ科が優占していたS1からS3にあつ

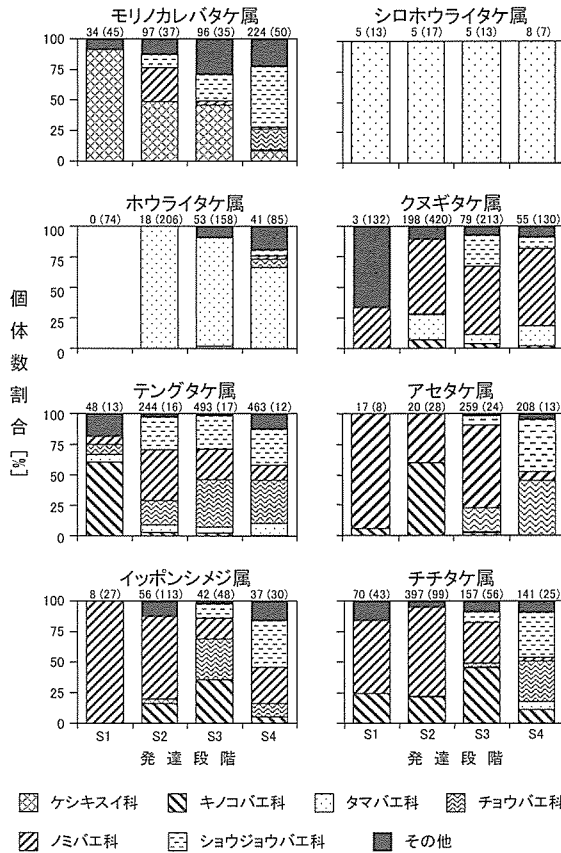


図6-4. 各属のキノコにおける各発達段階ごとのキノコ内生育者の個体数割合
各グラフの上の数字は、昆虫の個体数を示す。カッコ内の数字は供試したキノコの本数を示す。調査年をまとめて示した。S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開ききり腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの。

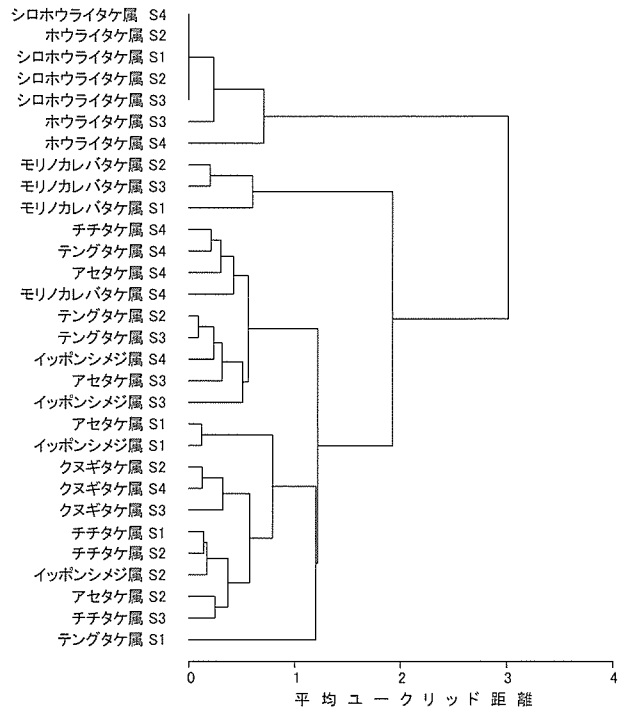


図6-5. 各属、各発達段階のキノコ食昆虫群集の構成比にもとづくクラスター解析
調査期間中に採集された各属、各発達段階のキノコ(個体数5個体以上、供試本数5本以上)について、キノコ食昆虫群集の科構成比を逆制限変換後、UPGMA法によってクラスター解析した。平均ユークリッド距離が近いものほど類似度が高いことを示す。S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開ききり腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの。

表 6-3. 各属のキノコから羽化したショウジョウバエ科昆虫の個体数 (1999年7月～2002年7月採集)

属	シロシ ョウジ ョウバ エ	オオ モン フサ シヨ ウジ ョウバ エ	ムス ジシ ョウ ジヨ ウバ エ	ヒメ ホシ シヨ ウジ ョウバ エ	フタ オビ シヨ ウジ ョウバ エ	<i>Drosophila ornata</i>	カク ホシ シヨ ウジ ョウバ エ	<i>Drosophila sp.1</i>	<i>Drosophila sp.2</i>	未 同 定	合 計
モリノカレバタケ属	100	12	18		1		11			2	144
ホウライタケ属							2				2
クヌギタケ属	10				2		13				25
テングタケ属	34		99	5	50	20	119	10	2	2	341
アセタケ属	7		3		36		61			1	108
フウセンタケ属					4						4
イッポンシメジ属					14		5				19
ヒダハタケ属	3				9						12
ヤマイグチ属			8		7					1	16
ベニタケ属	6		26	7	54	7				3	103
チチタケ属	6		2		38	14	8			2	70

これ以外のキノコの属からは採集されず (供試数は合計 2457 本)。

たモリノカレバタケ属で1つのクラスターが形成された。さらに、ショウジョウバエ科とシロシヨウバエ科が優占したS4にあったモリノカレバタケ属、テングタケ属、アセタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属とS2とS3にあったテングタケ属、S3にあったアセタケ属とイッポンシメジ属からなるクラスターが形成された。そして、キノコバエ科が優占したS1にあるテングタケ属とキノコバエ科とノミバエ科の両方またはいずれかが優占したクヌギタケ属とS1とS2にあるアセタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属とS3のチチタケ属からなるクラスターが形成された。

6-3-5. 各属のキノコにおけるショウジョウバエ科

キノコ食昆虫群集構成者のうち、ショウジョウバエ科では、3年間で9種844個体が採集された(表6-3)。個体数において優占的であったのは(個体数割合 > 5%)、個体数割合の多かった順に、カクホシシヨウジヨウバエ(*Drosophila unispina* Okada, 25.9%)、フタオビシヨウジヨウバエ(*D. bizonata* Kikkawa et Peng, 25.5%)、シロシヨウジヨウバエ(*Hirtodrosophila alboralis* Momma et Takada, 19.7%)、ムスジシヨウジヨウバエ(*H. sexvittata* Okada, 18.5%)の4種であった。モリノカレバタケ属ではシロシヨウジヨウバエが、テングタケ属ではカクホシシヨウジヨウバエが優占していた(表6-3)。各種のショウジョウバエの構成比にもとづくクラスター解析は、モリノカレバタケ属、クヌギタケ属、テングタケ属、アセタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属の6属について行なった。その結果、キノコの属は、モリノカレバタケ属とその他の5属からなるグループに分類された(図6-6)。

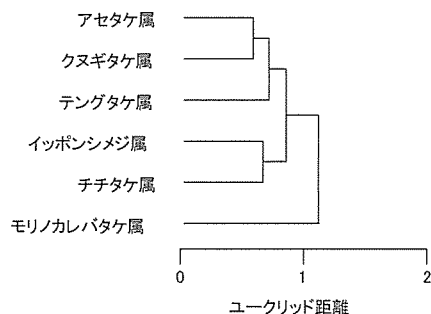


図 6-6. 属ごとにみたショウジョウバエ群集の構成比にもとづくクラスター解析

調査期間中に採集された各属のキノコ(個体数5個体以上、各発達段階につき供試本数5本以上)におけるショウジョウバエ群集の種構成比を逆正弦変換後、UPGMA法によってクラスター解析した。ユークリッド距離が近いものほど類似度が高いことを示す。

6-3-6. ショウジョウバエの資源利用幅と重複度

優占的であった4種のショウジョウバエについて、Levinsの資源利用幅Bは、フタオビシヨウジヨウバエが0.171、カクホシシヨウジヨウバエが0.063、シロシヨウジヨウバエが0.055、ムスジシヨウジヨウバエが0.048であった。利用したキノコの属の類似性をLevinsの重複度指数により評価したところ、カクホシシヨウジヨウバエのムスジシヨウジヨウバエに対する重複度が0.936、ムスジシヨウジヨウバエのカクホシシヨウジヨウバエに対する重複度が0.798であった(表6-4)。また、フタオビシヨウジヨウバエのカクホシシヨウジヨウバエに対する重複度は0.988、ムスジシヨウジヨウバエに対する重複度は1.072で

表 6-4. 優占的なショウジョウバエ 4 種間での利用したキノコの重複度

種1 \ 種2	シロ	ムスジ	フタオビ	カクホシ
シロ	—	0.501	0.180	0.383
ムスジ	0.463	—	0.441	0.798
フタオビ	0.404	1.072	—	0.988
カクホシ	0.415	0.936	0.477	—

種1の種2に対する Levins の重複度指数 (1968) を示す。
 シロ, シロショウジョウバエ; ムスジ, ムスジショウジョウバエ; フタオビ, フタオビ
 ショウジョウバエ; カクホシ, カクホシショウジョウバエ

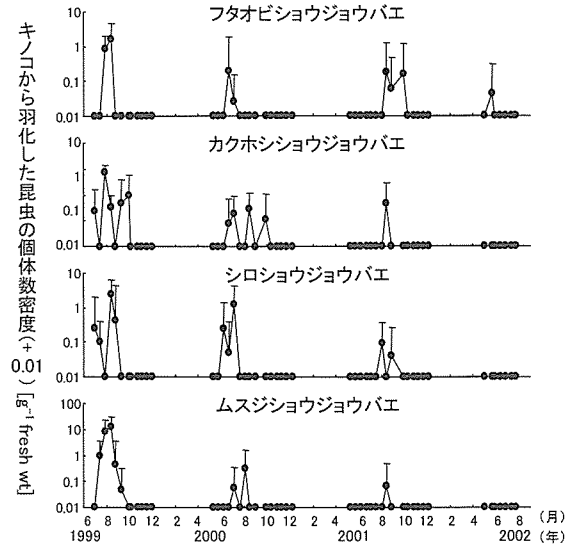


図 6-7. 羽化成虫として採集されたショウジョウバエ科の優占 4 種の平均個体数密度の季節変化
 平均個体数密度は、キノコ 1 本あたり単位湿重あたりの昆虫個体数を示す。エラーバーは標準偏差。

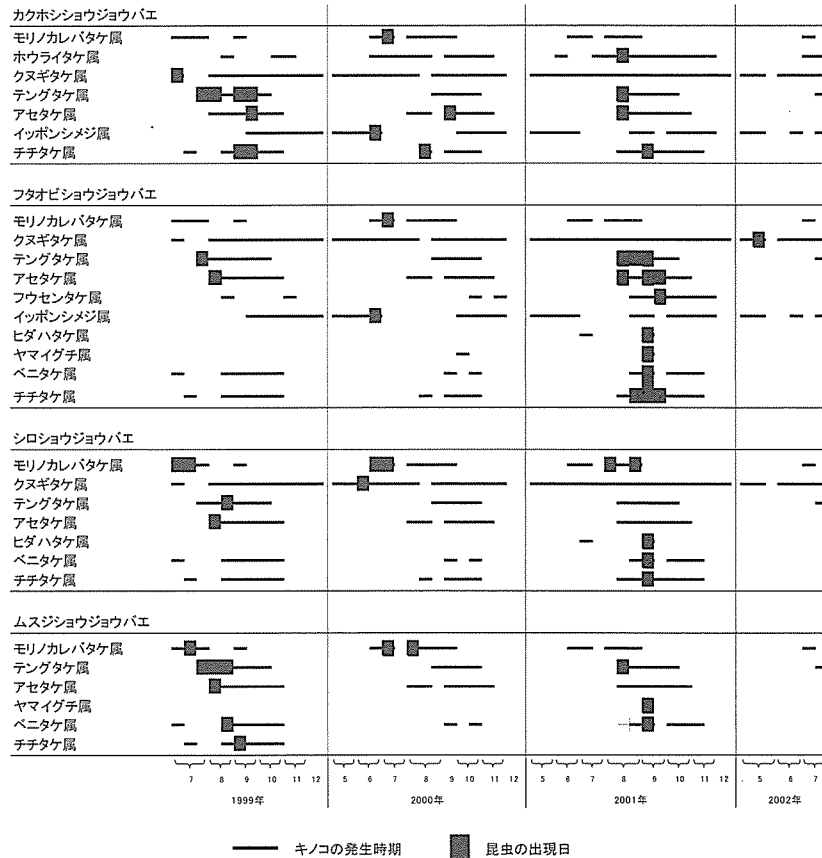


図 6-8. 各属のキノコの発生期間と各ショウジョウバエが利用した期間
 調査期間中に各ショウジョウバエが採集された各属のキノコについてその発生時期と、昆虫が採集された調査日を示した。

あった。そのほかの組み合わせでは、重複度が0.700を超えるものはなかった。また、シロシウジョウウバエのフタオビシウジョウウバエに対する重複度が0.180であったほかは、重複度が0.30を下回ることにはなかった。すなわち、シロシウジョウウバエは、他のシウジョウウバエとは異なる属のキノコを利用する傾向にあり、他のシウジョウウバエ3種の中では、カクホシシウジョウウバエとムスジシウジョウウバエは互いに類似したキノコ属を利用した。

6-3-7. キノコ食昆虫の季節的出現パターン

シウジョウウバエ科の種ごとに個体数密度の季節変化をみると、フタオビシウジョウウバエでは各年いずれもただ一つのピークがみられたのに対して、カクホシシウジョウウバエでは1999年には二つ、2000年には三つと、年によって異なっていた(図6-7)。優占した4種の間では、出現時期が異なることはなかった。カクホシシウジョウウバエは、調査期間を通じて7属のキノコから採集され、最も多いときに3属のキノコから採集された(図6-8)。フタオビシウジョウウバエは10属のキノコから採集され、同じ日に最大6属のキノコから採集された。ムスジシウジョウウバエは調査期間を通じて6属のキノコから採集され、最大で2属のキノコを利用していた。シロシウジョウウバエはおもにモリノカレバタケ属から採集されたが、シロシウジョウウバエの出現期間中にモリノカレバタケ属が発生しているときはつねに、モリノカレバタケ属を利用していた。

6-4. 考察

まず、本章の結果と過去の知見をあわせて、優占的なキノコ食昆虫の生態についてまとめる。

本調査地では双翅目が圧倒的に優占していたが、鞘翅目の中ではケシキスイ科の一種、ネアカマルケシキスイ (*Neopallodes inermis*) が優占種であり、これはモリノカレバタケ属とテングタケ属から採集されたが、ほぼすべての個体がモリノカレバタケ属から採集された(表6-1)。ネアカマルケシキスイが出現した時期には、これらのキノコ以外にも、クヌギタケ属やホウライタケ属、イッポンシメジ属などが出現していたにもかかわらず、これらのキノコは全く利用されなかった(図6-3)。このことは、本種の食性幅(利用するキノコの属)が狭いことを示している。同属の*Neopallodes hilleri* (Reitter) は、ニガクリタケ (*Naematoloma fasciculare* (Hudson: Fr.) Karst.) を成虫および幼虫の餌、住み場所として利用していることが知られている(説田1993)。また、*Pallodes* 属のケシキスイは、ハラタケ目のキノコからの採集記録がある(Hammond and Lawrence 1989)。このほかにもケシキスイ科は、京都において*Ipidea* 属と*Physoronia* 属が、ヒラタケ科とモエギタケ科のキノコから記載されている(説田1993)。また、ケシキスイ科は、イグチ科とその近縁のキノコからも採集されている(Bruns 1984)。これらのことから、ケシキスイ科全体でみると、その食性幅は必ずしも狭くないように思われる。また本種は、利用したキノコの発達段階からみて、一次菌食者の可能性がある(図6-4)。

圧倒的な優占グループである双翅目についてみると、キノコ

バエ科は15属のキノコから採集された(表6-1)。これまでの報告によれば、キノコバエ科の食性幅は種によって異なり、広食性のものから狭食性のものまで様々である(Hackman and Meinander 1979)。イギリスの例では、*Hypholma* (Coprinaceae; ヒトヨタケ科)のキノコ176本からキノコバエ科はまったく採集されず、一方、テングタケ属とベニタケ属では1本あたりの羽化個体数が多かったことが報告されている(Russel-Smith 1979)。キノコバエ科の一種では、若齢幼虫はキノコの下に集まった菌糸を摂食し、キノコが腐敗してからキノコに移動するといわれている(Väisänen 1981)。しかしながら、S4のキノコではほとんど採集されなかったことから、この可能性は小さいと考えられる。また、利用したキノコの発達段階から、キノコバエ科は一次菌食者の可能性がある(図6-4)。

タマバエ科は10属のキノコから採集されたが(表6-1)、多くの個体が採集されたベニタケ属は一度だけしか利用されなかった(図6-3)。また、シロホウライタケ属とホウライタケ属では、同科はすべての発達段階を通じて優占的であった(図6-4)。

チョウバエ科は14属のキノコから採集され(表6-1)、腐敗したキノコにおいて優占的であったことから(図6-4)、二次菌食者と考えられる。他の報告では、*Psychoda* 属の複数種が、腐敗したキノコから採集されている(Hammond and Lawrence 1989)。その一方で、チョウバエ科の一種(*Psychoda lobata*) は、ベニタケ属(*Russula*)の新鮮な組織において確認されており(Hackman and Meinander 1979)、このことは、チョウバエ科が一次菌食者の種も含む可能性があることを示唆している。

ノミバエ科は13属のキノコから採集され(表6-1)、出現直後のキノコにおいて優占的となることがあったことから(図6-4)、一次菌食者の可能性がある。キノコ食性のノミバエは、その多くが*Megaselia* 属に属するとされている(Buxton 1960)。ヨーロッパでは、30種以上が菌類の子実体に産卵することが知られており(Disney 1998)、ハラタケ目の16科のキノコから採集例が報告されている(Disney 1994)。北米のイグチ科のキノコでは、ノミバエ科は他の昆虫よりも採集される頻度が高いことが報告されている(Bruns 1984)。本調査では、イグチ科のキノコ上で優占することはなかったものの(表6-1)、ヤマイグチ属が出現した日には、これを利用していた(図6-3)。また、ノミバエ科は、京都や苫小牧における捕虫網による採集ではほとんど得られていない(都野1999)。

シウジョウウバエ科の昆虫は、11属のキノコから採集された(表6-3)。シウジョウウバエは、全体で9種844個体が採集された(表6-3)。優占的なシロシウジョウウバエ (*Hirtodrosophila alboralis*) は7属、ムスジシウジョウウバエ (*H. sexvittata*) は6属、フタオビシウジョウウバエ (*Drosophila bizonata*) は10属、カクホシシウジョウウバエ (*D. unispina*) は7属のキノコから採集された。シロシウジョウウバエは、モリノカレバタケ属のシウジョウウバエ相を特徴づけていて(図6-6)、その出現日にモリノカレバタケ属が発生していた場合は、つねにモリノカレバタケ属のみから採集された(図6-8)。札幌における例では、シロシウジョウウバエは8科のキノコと腐った落葉か

ら、ムスジショウジョウバエは7科のキノコと樹液から、カクホシショウジョウバエは7科のハラタケ目のキノコだけでなく腐った落葉から採集記録がある (Kimura *et al.* 1977)。また、これらのショウジョウバエは、いずれもヒダナシタケ目 (Aphylliphorales) のキノコからも採集されている (Kimura 1976; Kimura *et al.* 1977)。東京近郊において、フタオビショウジョウバエは、キノコだけでなく、果実、花、葉を餌としたベイトトラップによっても採集されている (Mitsui and Kimura 2000)。また同種は、西表島においても、キノコだけでなく果実からも幼虫が得られている (Hirai *et al.* 2000)。本調査地では、ショウジョウバエ科昆虫は腐敗したキノコにおいて優占的であったことから (図 6-4)、二次菌食者と考えられる。ただしこれまでの知見から、ショウジョウバエの種間で、資源の状態に対する選好性は異なると考えられている。たとえば、タモギタケ (*Pleurotus cornucopiae* (Pers.)) を発達段階ごとに分けて幼虫に供試したところ、シロショウジョウバエは腐敗したキノコに、ムスジショウジョウバエは腐敗したキノコとその直前のキノコに誘引され、いずれの種も新鮮なキノコには誘引されなかった (Kimura 1980)。

このように本章の結果とこれまでの研究から、キノコの属や発達段階ごとに昆虫相が異なることが明らかにされた。このような違いをもたらした要因として、まずキノコの属に注目してみると、ホウライタケ属とシロホウライタケ属はタマバエ科により、またモリノカレバタケ属はケシキスイ科によって特徴づけることができた (図 6-1, 表 6-1)。シロホウライタケ属とホウライタケ属に共通する性質としては、きわめて小型のキノコを形成していたことがあげられる (第3章)。その一方で、同じく小型のキノコを形成していたクヌギタケ属は、タマバエ科によっても利用されていたが、ノミバエ科も優占的にみられた (表 6-1)。シロホウライタケ属とホウライタケ属がタマバエ科にのみ利用され、クヌギタケ属のキノコが他の昆虫にも利用されていたのは、キノコの大きさ以外の要因、たとえばキノコの物理的強度などが作用している可能性がある。シロホウライタケ属のカサは皮質であり、また、ホウライタケ属のキノコは全体に強靱であり、柄は軟骨質または角質である (今関・本郷 1987)。各属の発生消長をみると、シロホウライタケ属やホウライタケ属が発生した調査日には、クヌギタケ属のキノコも発生していたため、季節性は、昆虫相の違いを生む要因とはならないと考えられる。

また、キノコの存在期間は、昆虫相の違いを生む要因となるものと考えられる。たとえば、キノコ食ショウジョウバエでは、キノコの存在期間が長いと、幼虫期間の長い種も利用可能となるため、キノコの存在期間と幼虫の成育期間が対応していることが知られている (Toda and Kimura 1997)。本研究において、ネアカマルケシキスイが6月から7月に優占するキノコの中では比較的長命なモリノカレバタケ属 (第3章) においてのみみられたのも (図 6-3, 表 6-1)、生育期間が関係している可能性がある。

その一方で、キノコ食昆虫相によるキノコの属および発達段階のクラスター解析の結果、発生直後のキノコを多く含むクラ

スターと、腐敗が進行したキノコを多く含むクラスターが認められ、前者はキノコバエ科とノミバエ科によって、後者はショウジョウバエ科とショウジョウバエ科によって特徴づけられた (図 6-4, 6-5)。属でまとめた場合には、他の属とは異なる昆虫相を持つことが明らかとなったモリノカレバタケ属においても、腐敗した段階では、ショウジョウバエ科とショウジョウバエ科によって特徴づけられることがわかった。

Bruns (1984) は、キノコ食昆虫を、新鮮なキノコを摂食する一次菌食者 (primary fungivore) と腐ったキノコのみを摂食する二次菌食者 (secondary fungivore) に分類し、一次菌食者の代表として、キノコバエ科 (Mycetophilidae) やノミバエ科 (Phoridae)、二次菌食者としてショウジョウバエ科 (Psychodidae) やショウジョウバエ科を挙げた。成虫の産卵時期の違いが幼虫の食性を反映していると仮定すると、本研究の結果は、Bruns (1984) の主張を支持するものとなっている。ところで、テングタケ属で2番目に優占したムスジショウジョウバエ (*Hirtodrosophila sexvittata*) (表 6-3) では、成虫は出現直後の新鮮なキノコを好む一方で、幼虫は腐敗したキノコを好み (Kimura 1980)、卵から蛹化までに要する時間は6.0日であることが知られている (Toda and Kimura 1997)。テングタケ属のキノコは、出現してから腐敗するまでの時間が2日間ほどであることから (第3章)、成虫の産卵時点と幼虫がキノコを摂食する時点でのキノコの状態は異なると考えられる (Kimura 1980)。このように、成虫の産卵時期と幼虫の実際の摂食時期が異なる可能性があるため、今後は、幼虫として実際にキノコを摂食した期間を特定する必要がある。

このような利用段階の違いは、キノコ食昆虫の成虫間でキノコの探索能力が異なり、探索能力の高いものから順にキノコを利用した結果を反映している可能性がある。しかし、ショウジョウバエ科やショウジョウバエ科は、短命なテングタケ属のキノコ (第3章) に対して、出現直後からすでに産卵を開始しており (図 6-4)、ケシキスイ科やキノコバエ科、ノミバエ科よりも資源の探索能力が劣っているわけではないと考えられる。

キノコ食昆虫のキノコの属による資源利用の重複度をみると、ほとんどの場合で、非対称の関係であった。それにもかかわらず、キノコバエ科とノミバエ科、ショウジョウバエ科とショウジョウバエ科では、利用した属の重複度が互いに高かった (表 6-2)。また、これらの昆虫が利用した発達段階は、互いに類似していた。これに加えて、キノコバエ科とノミバエ科の間と、ショウジョウバエ科とショウジョウバエ科の間では出現時期に違いがなかったことから、時間的にも同一の資源を利用しているものと考えられる。

以上のことから、科レベルにおいて、一次菌食者であるキノコバエ科とノミバエ科の間でも、二次菌食者間であるショウジョウバエ科とショウジョウバエ科の間でも資源の重複度は高く、季節的にも同時期に出現していることが明らかとなった。また、タマバエ科はシロホウライタケ属とホウライタケ属という、他の昆虫がほとんど利用しないキノコも利用し、ケシキスイ科はモリノカレバタケ属のみを利用していた。しかしながら、ケシキスイ科に対するショウジョウバエ科の重複度は高かった。そこ

で次章では、ケシクスイ科とショウジョウバエ科によって利用されていたモリノカレバタケ属を取り上げ、これらの昆虫の種間関係を明らかにする。

第7章 キノコ内部におけるキノコ食昆虫間の相互作用

7-1. 緒言

第4章と第5章を通じて、キノコ食昆虫群集は多様な昆虫によって構成され、その構造を決定する上で資源量が重要な要因であることが明らかとされた。そこで、キノコ食昆虫群集における多様性がどのような機構によって維持されているのかを明らかにするために、第6章ではキノコ食昆虫の種間関係を、雌成虫の寄主選択様式の時点で起こる資源分割の点から解析を試みたところ、昆虫の分類群間によって利用する資源の重複度は大きく異なることが明らかとなった。そこで、同一の資源を利用する場合、どのような相互作用が起こるかを明らかにすることが、これらの昆虫の共存機構を明らかにする上で重要となる。そこで本章では、モリノカレバタケ属を利用するネアカマルケシクスイを対象として、キノコ内での種内競争と種間競争が次世代の体サイズに及ぼす影響を明らかにした。

キノコや糞、死体といった短命な資源では、昆虫はそれらを利用できる期間が制限され、一〜二世代しか利用することができない。さらに、産卵された幼虫はこれらのパッチ間を移動しないと考えられるため、成虫による寄主選択は、次世代の体の大きさや生存率といったパフォーマンスを決定する重要な要因の一つである。これに加えて、パッチ内の環境は資源分割が起こるほど不均一ではないため(Rouquette and Davis 2003)、パッチ内では、資源をめぐる競争が起こっていると考えられている(Atkinson 1979; Grimaldi and Jaenike 1984; Prinkkilä and Hanski 1995; Hirschberger 1999; Dukas *et al.* 2001; Finn and Gittings 2003)。

キノコ食昆虫群集でも、他のパッチ状資源を利用する昆虫群集と同様、内部群集(infracommunity)において資源をめぐる競争が起きていると考えられている(Grimaldi and Jaenike 1984; Worthen and Moore 1991)。ところで、キノコを利用する昆虫が、キノコを利用開始する時期によって、一次菌食者と二次菌食者に大別できることはすでに述べたとおりである(Bruns 1984; 第6章)。一次菌食者はキノコが出現した直後に利用を開始し、二次菌食者は腐敗したキノコを利用する。第6章で明らかにしたように、ケシクスイ科は一次菌食者であると考えられ、おもにモリノカレバタケ属のキノコを利用する。一方で、モリノカレバタケ属のキノコは、チョウバエ科やショウジョウバエ科といった二次菌食者によっても利用されている(第6章)。キノコ食ショウジョウバエにおいては、先にキノコを利用した種の方が、遅れてキノコを利用したもう一方の種よりも常に生存率が高く、体サイズが大きく、発育時間が短いという、次世代のパフォーマンスに対する資源の先取り効果(priority effect)が働くことが知られている(Shorrocks and Bingley 1994)。そこで、本研究のケシクスイ科昆虫と他のキノコ食昆虫の間でも、この資源の先取り効果が働くために、ケシクスイ

科昆虫が他の昆虫からうける競争による負の影響が軽減されている可能性がある。

また、すでに示したように、果実やキノコでは、パッチ内における昆虫の個体数密度が、パッチの大きさが増加するに連れて、減少することが報告されている(Sevenster and van Alphen 1996; Toda *et al.* 1999; Yamashita and Hiji 2003)。したがって、次世代が競争から受ける影響は、小さなパッチよりも大きなパッチにおいて、より小さいものと考えられる(Sevenster and van Alphen 1996)。ところが、他の短命なパッチ状資源とは異なり、キノコは出現後も成長するため、キノコの出現直後に成虫が産卵する場合は、幼虫が実際に利用するキノコの状態が確定していない状態で産卵が行われることになる。ケシクスイ科昆虫はキノコが出現した直後から利用していたため(第4章)、産卵後の資源の動態によっても次世代が受ける影響が変化している可能性がある。

そこで本章では、ケシクスイ科昆虫の次世代成虫のパフォーマンスに対する密度効果を明らかにし、モリノカレバタケ属のキノコの発達過程と関連させてケシクスイ科昆虫の資源利用様式と次世代のパフォーマンスの関係を明らかにすることを目的とした。

7-2. 方法

7-2-1. 材料

本調査で対象としたモリノカレバタケ属のキノコは、本調査地のキノコのなかでは発生本数が5番目に多い属で、全体の6%を占めていた。また、モリノカレバタケ属の発生のピークは6月と7月にあった(第3章)。本調査地に出現したモリノカレバタケ属には形態的にみて2種が含まれていたと思われるが、解析にあたっては両種を区別しなかった。調査期間を通じて、モリノカレバタケ属のキノコから羽化した昆虫は455個体で、調査期間中に採集された昆虫全体の10%を占めていた(第6章)。

7-2-2. キノコのサイズの時間的な変化

第2章と同様に、モリノカレバタケ属の発達と腐敗の過程を出現から消失の順にS1, S2, S3, S4の4つの段階に分類した。第2章で示した調査林分内で、新たに発生したキノコの本数が調査期間を通じて合計7本以上となるまで、3つのプロット外周辺部に発生したモリノカレバタケ属のキノコをタグによりマークし、発達段階とカサの長径と短径を記録した(第3章)。調査は、キノコが消失するまで毎日行なった。2000年には6月23日、2001年は6月24日、2002年は7月10日に調査を開始した。2002年7月10日の調査は、台風のために行なわなかった(第3章)。

7-2-3. キノコと羽化成虫の採集

プロット内において、発生したモリノカレバタケ属のキノコの発達段階と発生本数を記録した。その後、それぞれのキノコからキノコ食昆虫を採集するために、第3章と同様の方法でキノコを採集した。キノコの採集は、1999年7月1日と14日、

2000年6月21日と7月6日, 2001年6月22日と7月4日, 2002年6月26日と7月12日に行なった。

キノコは実験室に持ち帰ったのち, 資源量を表す指標として現存量(湿重)を, 0.01 gの精度で電子天秤により計量した。その後, キノコ内部の幼虫または成虫を, 第4章の方法により成虫まで飼育して採集した。採集されたケシキスイ科昆虫とショウジョウバエ科昆虫については種レベルで同定し, 他の昆虫については科レベルで同定した。密度効果を定量的に示す指標として, ケシキスイ科昆虫の成虫の上翅長を, 実体顕微鏡下において0.04 mm 括約で計測した。

7-2-4. 解析

個々のキノコのサイズの変化は, 短径と長径から算出したカサの平均直径の変化によって示した。あるキノコ集団において, 個々のキノコのサイズの大小関係が, キノコの発達にともなって変化するかどうかを明らかにするために, ある時点におけるキノコの平均直径とそれ以降の発達段階における平均直径との関係を, ピアソンの相関係数を用いて解析した。調査を開始した時点ですでに発生していたキノコについては, 調査開始時点における発達段階の次の発達段階から解析に含めた。

本研究ではケシキスイ科昆虫の次世代のパフォーマンスの指標として, 上翅長を用いたが, 多くの昆虫では体サイズは次世代生産能力と関連しているため (Honěk 1993), この指標は妥当であると考えられる。ケシキスイ科昆虫の上翅長と, 1本のキノコ内の同種または他種の個体数密度の間の関係は, 単回帰分析および重回帰分析により解析した。また, 解析には, 年ごとに全調査日のデータをプールしたものをを用いた。ケシキスイ科昆虫の体サイズに対して, 同じケシキスイ科, ケシキスイ科以外のすべての昆虫 (以下, 他種), およびショウジョウバエ科優占種それぞれの個体数密度 (1本のキノコの単位湿重あたり個体数) が及ぼす影響を調べた。

7-3. 結果

7-3-1. キノコの発達過程

モリノカレバタケ属の平均存在期間は, 2000年では16.9日, 2001年では13.0日, 2002年では10.0日間であった (Yamashita and Hiji 2004; 第3章)。また, 各発達段階の平均期間は, ほとんどの場合で2.0日以上であった (第3章)。キノコ発生後の平均直径の日ごとの変化パターンは, 各年とも二山型を示していた (図7-1)。さらに, 平均直径の最大値は, 2000年が34 mm, 2001年が8 mm, 2002年が22 mmであった。

ある発達段階における平均直径とその後の発達段階における平均直径の間には, 2000年では6例中4例, 2001年では4例中1例, 2002年では5例中1例において, 有意な正の相関関係が認められた (表7-1)。

7-3-2. ケシキスイ科昆虫と他の昆虫の資源利用様式

1999年から2001年の間に, 125本のキノコを供試し, そのうち80本のキノコから合計8科407個体の昆虫が羽化した (表7-2)。2002年には, モリノカレバタケ属のキノコは1本しか発

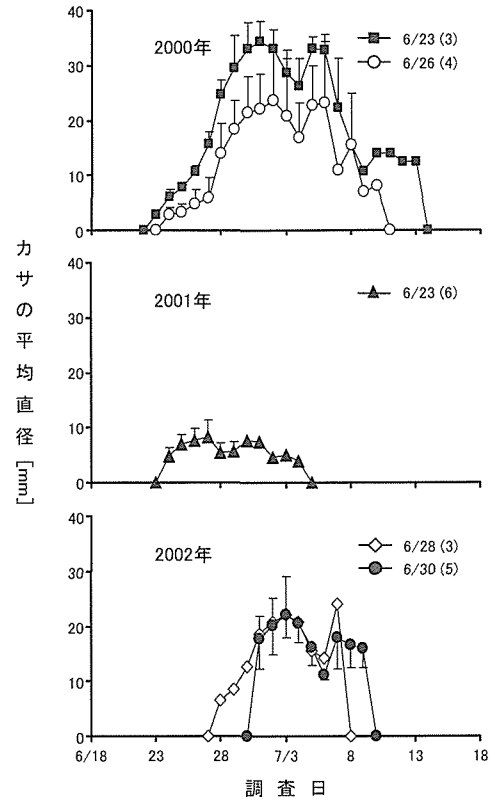


図7-1. モリノカレバタケ属のカサの平均直径の日変化
同一の日に発生したキノコをまとめた。カッコ内の数字はサンプルサイズを, エラーバーは標準偏差を示す。

表7-1. 各発達段階におけるカサの直径間で算出されたピアソンの相関係数

年	発達段階	n	r	P
2000	S1-S2	6	-0.060	0.910
	S1-S3	6	0.872	0.024*
	S1-S4	6	0.706	0.117
	S2-S3	19	0.825	<0.001*
	S2-S4	18	0.757	<0.001*
2001	S3-S4	18	0.868	<0.001*
	S1-S4	8	0.319	0.441
	S2-S3	6	0.794	0.059
	S2-S4	6	0.715	0.110
2002	S3-S4	8	0.967	<0.001*
	S1-S2	8	0.677	0.065
	S1-S3	6	0.123	0.817
	S2-S3	13	0.751	0.003*
	S2-S4	8	0.553	0.174
	S3-S4	6	0.661	0.074

n, サンプルサイズ; *, P<0.05で有意; S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開き腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの

表7-2. モリノカレバタケ属のキノコから羽化した昆虫の個体数

目	科	種	1999年	2000年	2001年	全体	
			n=51	n=38	n=36	n=125	
鞘翅目	ケシキスイ科	ネアカマルケシキスイ	97 (34)	35 (18)	10 (4)	142 (56)	
		未同定	1 (1)	5 (3)		6 (4)	
膜翅目	未同定		32 (15)	6 (6)		38 (21)	
双翅目	キノコバエ科	タマバエ科		1 (1)		1 (1)	
		チョウバエ科		37 (5)		37 (5)	
		ノミバエ科	27 (2)			27 (2)	
		トゲハネバエ科	1 (1)	3 (2)		4 (3)	
		ハヤトビバエ科		13 (5)		13 (5)	
		シロショウジョウバエ科	シロショウジョウバエ	14 (2)	82 (19)		96 (21)
			オオモンフサシロショウジョウバエ	12 (3)			12 (3)
			ムスジシロショウジョウバエ	10 (2)	3 (2)		13 (4)
			フタオビシロショウジョウバエ		1 (1)		1 (1)
			カクホシシロショウジョウバエ		11 (5)		11 (5)
			未同定		2 (2)		2 (2)
未同定			2 (2)		2 (2)		
未同定	未同定	1 (1)			1 (1)		
合計		195 (43)	201 (32)	11 (5)	407 (80)		

カッコ内の数字は、昆虫が羽化したキノコの本数を示す。2002年のサンプルからは、昆虫は羽化しなかった。ケシキスイ科とシロショウジョウバエ科については種構成を示した。n, サンプルサイズ

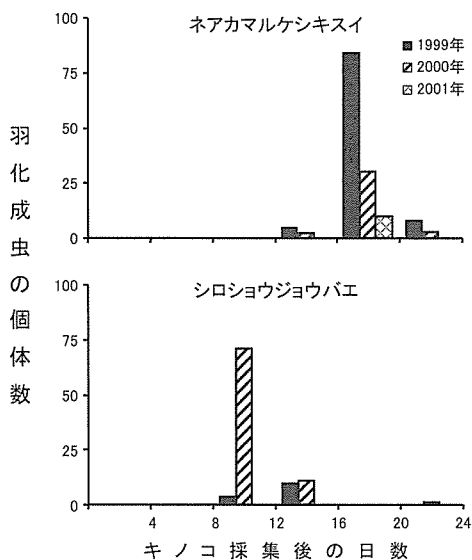


図7-2. モリノカレバタケ属のキノコを採集した日を基準としたネアカマルケシキスイ (上) とシロショウジョウバエ (下) が羽化するまでの日数

日数は4日間隔でまとめた。シロショウジョウバエは2001年においては採集されなかった。

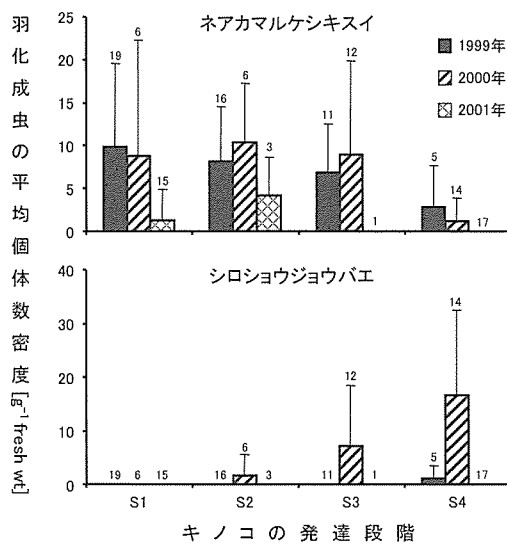


図7-3. 各発達段階のモリノカレバタケ属のキノコにおけるネアカマルケシキスイ (上) とシロショウジョウバエ (下) の個体数密度

個体数密度はキノコ一本あたり単位湿重 (g fresh wt) あたりの昆虫の個体数と定義した。エラーバーは標準偏差を、その上の数字はサンプルサイズを示す。S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開き腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの。

生せず、昆虫もまったく羽化しなかった。羽化した昆虫の中ではケシキスイ科とショウジョウバエ科が優占的であり、ケシキスイ科はそのすべてがネアカマルケシキスイであった(表7-2)。一方、ショウジョウバエ科からは5種が記録され、このうち、シロショウジョウバエが最も優占的であった。ネアカマルケシキスイは1999年と2001年において、またシロショウジョウバエは2000年において、全羽化昆虫の中で最も優占的であった(表7-2)。2000年において、ネアカマルケシキスイとシロショウジョウバエがともに採集されたキノコは7本、ネアカマルケシキスイのみが11本、シロショウジョウバエのみが12本であった。

キノコ採集後から羽化するまでの日数をみると、ネアカマルケシキスイにおいてはキノコの採集から16日目～20日目に羽化個体数のピークがあり、また、シロショウジョウバエでは8日目～12日目に羽化個体数のピークがみられた(図7-2)。1999年と2000年には、ネアカマルケシキスイはS1からS4までのすべてのキノコから羽化した(図7-3)。これに対し、シロショウジョウバエは、1999年にはS4、2000年にはS2からS4の間の発達段階のキノコから羽化した。

1999年には、ネアカマルケシキスイが羽化したS1のキノコの湿重は 0.115 ± 0.051 g ($n=11$, 平均±標準偏差)であったのに対し、成虫が羽化しなかったキノコは 0.053 ± 0.023 g ($n=7$)と、ネアカマルケシキスイが羽化したキノコのほうが有意に重かった($t=3.703$, $d.f.=17$, $P=0.002$, ただし、対数変換後に*t*検定)。これ以外のすべての調査年および発達段階では、成虫が羽化したキノコと成虫が羽化しなかったキノコのいずれかのサンプル数が少なかったため、羽化成虫の有無によりキノコの湿重を比較することができなかった。

7-3-3. ケシキスイ科昆虫の体サイズに対する密度効果

1999年における解析結果は、1本のキノコから羽化したネアカマルケシキスイの個体数密度(頭/g fresh wt)が高くなるにしたがって、それらの上翅長が有意に減少することを示した(図7-4)。しかし、2000年においては、そうした関係は認められなかった。その一方で、1999年、2000年ともに、他種の個

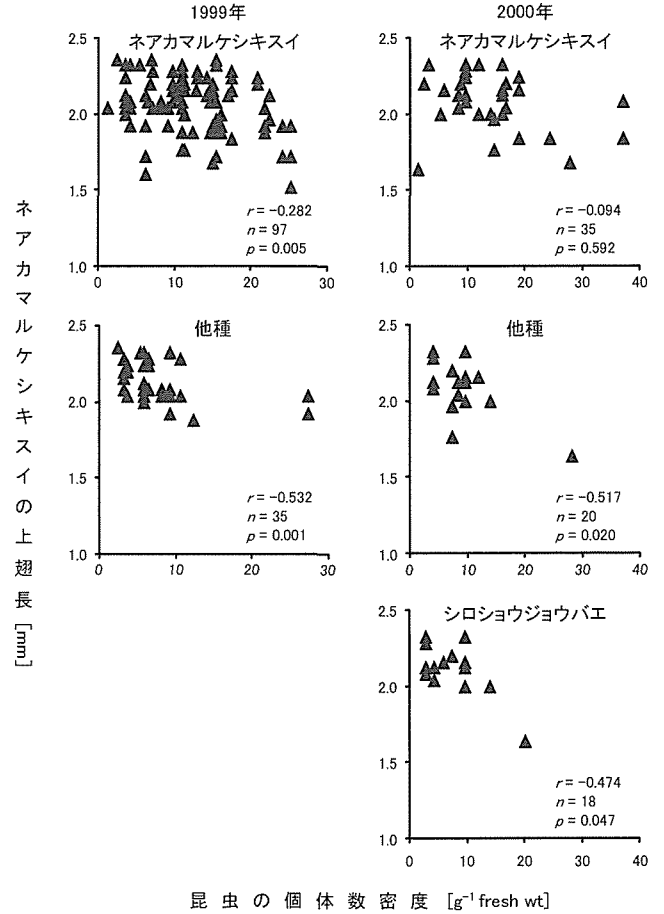


図7-4. ネアカマルケシキスイ(上)、ネアカマルケシキスイ以外(中)、シロショウジョウバエ(下)の個体数密度とネアカマルケシキスイの上翅長の関係
個体数密度はキノコ1本あたり単位湿重(g fresh wt)あたりの昆虫の個体数と定義した。2001年については解析せず。

表7-3. ネアカマルケシキスイの上翅長に対する昆虫の個体数密度に関する重回帰分析

年	n	R ²	密度	偏回帰係数	標準偏回帰係数	t	P
1999	35	0.238	ネアカマル	0.001	-0.008	-0.052	0.959
			他種	-0.057	-0.532	-3.550	0.001*
2000	20	0.221	ネアカマル	0.026	0.201	0.943	0.359
			他種	-0.073	-0.453	-2.122	0.049*
2000	18	0.373	ネアカマル	0.055	0.478	2.457	0.027*
			シロ	-0.045	-0.400	-2.057	0.058

n, サンプル数;ネアカマル, ネアカマルケシキスイ;シロ, シロショウジョウバエ;他種, ネアカマルケシキスイ以外の昆虫すべて(シロショウジョウバエを含む);*, P<0.05において有意

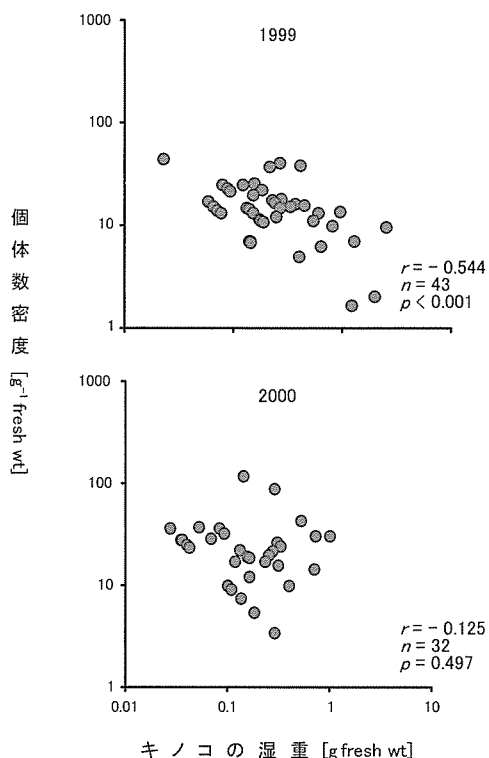


図 7-5. モリノカレバタケ属のキノコの現存量（湿重）と採集された昆虫の個体数密度の関係
 個体数密度はキノコ 1 本あたり単位湿重 (g fresh wt) あたりの昆虫の個体数と定義した。2001 年については解析せず。

体数密度が増加するにしたがって、ネアカマルケシキスイの上翅長は減少した。

他種の昆虫の密度に対する偏回帰係数は、1999 年と 2000 年ともに有意であったが、ネアカマルケシキスイの密度に対しては両年とも有意ではなかった (表 7-3)。シロショウジョウバエが優占的であった 2000 年においては、1 本のキノコ内のシロショウジョウバエの個体数密度が増加するにしたがって、ネアカマルケシキスイの上翅長は減少したが、ネアカマルケシキスイの密度に対しては、有意な関係は認められなかった (図 7-4)。その一方で、重回帰分析の結果では、シロショウジョウバエの個体数密度は、ネアカマルケシキスイの体サイズに対して有意な影響を与えていなかったものの、ネアカマルケシキスイの個体数密度に対する偏回帰係数は有意な正の値を示した (表 7-3)。

7-3-4. 昆虫の個体数密度に対するキノコの大きさの影響

1999 年にはキノコの現存量 (湿重) とキノコから羽化した昆虫の個体数密度の間に有意な負の相関関係が認められた (図 7-5)。一方、2000 年においては、キノコの現存量と昆虫の個体数密度の間には、有意な相関関係はみられなかった。

7-3-5. 昆虫の体サイズに対するキノコの大きさの影響

1999 年にはキノコの現存量とキノコから羽化した昆虫の体

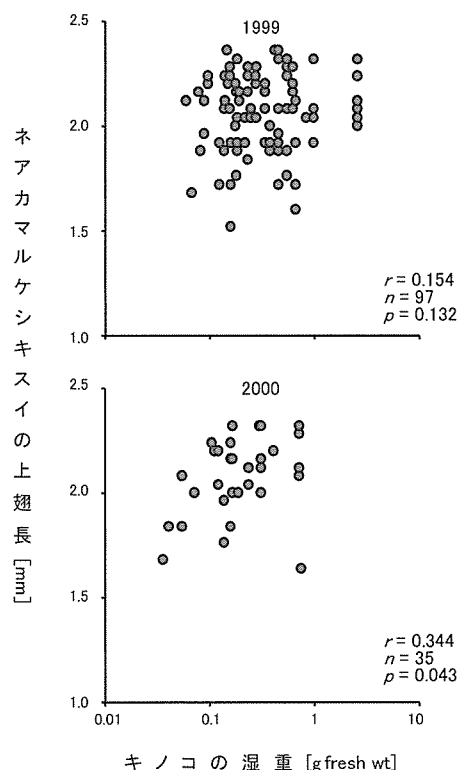


図 7-6. モリノカレバタケ属のキノコの現存量（湿重）とネアカマルケシキスイの上翅長の関係
 2001 年については解析せず。対数変換後、ピアソンの相関係数。

サイズの間には有意な相関関係は認められなかった (図 7-6)。一方、2000 年においては、キノコの現存量と昆虫の体サイズの間には有意な正の相関関係が認められた。

7-4. 考察

短命なパッチ状資源、たとえば、果実 (Atkinson 1979; Dukas et al. 2001) や、糞 (Ridsdill-Smith 1991; Finn and Gittings 2003)、死体 (Prinkkilä and Hanski 1995) においては、その内部で昆虫 (幼虫) 間の競争が強いと考えられてきた。また、キノコ食昆虫群集においても、種間競争または種内競争が働いていることが実験的に示されている (Grimaldi and Jaenike 1984; Worthen and Moore 1991)。本研究における単回帰分析では、ネアカマルケシキスイの体サイズ (上翅長) に対して、他種および同種の個体数密度のいずれもが負の影響を与えることが明らかとなったが、重回帰分析の結果では、とくに他種の個体数密度の効果が強く影響を及ぼしていることが示された (図 7-4, 表 7-3)。したがって、種内競争と種間競争はいずれも、ネアカマルケシキスイに対して影響を及ぼしているものの、その影響は種間競争の方がより強いものと考えられる。

ショウジョウバエ科昆虫 *D. phaerata* と *D. subobscura* では、キノコに他種よりも早く産卵した種の方が、後から産卵したショウジョウバエよりも次世代の適応度要素が高い値を示すことが

実験的に確かめられている (Shorrocks and Bingley 1994)。本研究では、ネアカマルケシキスイは、モリノカレバタケ属のキノコにシロシウジョウバエよりも早い段階で侵入していたにもかかわらず (図 7-3)、ネアカマルケシキスイの体サイズは、シロシウジョウバエの個体数密度が増加するにしたがって減少した (図 7-4)。ネアカマルケシキスイでは、キノコの採集後、羽化までに要する時間がシロシウジョウバエよりも長かったため (図 7-2)、ネアカマルケシキスイの幼虫期間は、シロシウジョウバエの幼虫期間と重複していることが考えられる。これらのことから、ネアカマルケシキスイとシロシウジョウバエの間には資源をめぐる競争が存在していたと考えられる。

キノコ食シロシウジョウバエでは、幼虫期間の長い種は、存在期間の長いキノコに産卵する傾向があることが知られている (Toda and Kimura 1997)。キノコ食シロシウジョウバエの例と同様、ネアカマルケシキスイの成虫は、幼虫の育成期間および食性上の制約により、キノコの出現直後から産卵を開始していたものと考えられる (図 7-3)。また、一般に、鞘翅目の幼虫では口器はかじるのに適した形状をしている。そのため、ネアカマルケシキスイの方が、キノコが液状化する前から利用できることも考えられる。

ところで、幼虫の移動能力が低く、産卵された場所から移動しないような昆虫にとって、成虫による産卵場所選択は、幼虫のパフォーマンスに影響を与える重要な要因の一つである (Thompson and Pellmyr 1991; Mayhew 1997)。本研究の結果では、脱出した成虫の体サイズとキノコの現存量の間には、2000年においては有意な正の相関関係があった (図 7-6)。大型のキノコにおいては、現存量が増加するにしたがって昆虫の個体数密度が低下するか、あるいは、少なくとも上昇しなかったため (図 7-5; Sevenster and van Alphen 1996; Toda *et al.* 1999; Yamashita and Hijii 2003)、大きなパッチにおいては競争の影響が弱いと考えられる (Sevenster and van Alphen 1996)。ある時点で大型のキノコは、そののち大きく成長する可能性があるため (表 7-1)、ネアカマルケシキスイの雌成虫は、未成熟な時点 (S1) でより大型のキノコに産卵することで、次世代における競争の影響を軽減させているものと思われる。

以上のことから、キノコ内ではキノコ食昆虫間で、餌や空間資源をめぐる競争が起こっているが、競争の強さは大型のキノコにおいては緩和されるものと考えられる。また、本研究では、いずれかの種しか存在しないパッチもみられたが、このようなパッチでは種間競争は起きないため、こうしたパッチは競争的に劣位の種にとっての避難場所 (refuge) となっていることが考えられる。そこで、第 8 章では、キノコにおける多種の共存機構を説明する、集中分布と資源分割の効果の相対的重要性を検討する。

第 8 章 キノコ食昆虫群集における多種の共存機構

8-1. 緒言

第 4 章と第 5 章を通じて、キノコ食昆虫群集は多様な昆虫によって構成されていることが明らかとなった。そこで、第 6 章

ではキノコ食昆虫群集における多様性がどのような機構によって維持されているのかを明らかにするために、キノコ食昆虫の種間関係を、雌成虫の寄主選択様式の時点で起こる資源分割の点から解析し、一部の昆虫の間では資源分割がないことを明らかにした。キノコ内では、キノコ食昆虫間で餌や空間資源をめぐる競争が起こっているが、大型のキノコでは、競争の強さが緩和されるものと考えられる。また、本研究では、いずれかの種しか存在しないパッチもみられたが、このようなパッチでは種間競争は起きないため、こうしたパッチは競争的に劣位の種にとっての避難場所 (refuge) となっていることが考えられる。そこで、第 8 章では、キノコというパッチ状資源における多種の共存機構を説明する、集中分布と資源分割の効果を考える。資源分割と集中分布の多種共存における相対的重要性は、キノコ資源の状態によって変化すると考えられるため、まず、資源分割の効果と集中分布の効果、およびこれら両方の効果を解析し、その上で、キノコ集団の動態と資源分割の相対的重要性との関係を評価した。

糞 (Giller and Doube 1989; Yasuda 1990; Ridsdill-Smith 1991; Hanski and Cambefort 1991; Hirschberger 1998, 1999; Finn and Gittings 2003) や死体 (Beaver 1977; Kneidel 1985; Ives 1991; Kouki and Hanski 1995; Prinkkilä and Hanski 1995; Smith and Wall 1997)、果実 (Atkinson 1985; Inouye 1999; Dukas *et al.* 2001) といった短命なパッチ状資源では、個々のパッチ内部において種間競争、種内競争が起きていることが知られている。また、これらの資源と同様に、キノコ食昆虫群集の構成者間でも、同じ資源を利用するシロシウジョウバエ間だけでなく (Grimaldi and Jaenike 1984; Worthen and Moore 1991; Shorrocks and Bingley 1994)、それぞれ異なる時期にキノコに産卵するケシキスイとシロシウジョウバエの間でも、幼虫間での資源をめぐる競争が認められた (第 7 章)。その一方で、キノコではパッチ内部の質的な同一性が高いために、パッチ内部での資源分割による多種の共存はないと考えられる (Rouquette and Davis 2003)。

このように、短命なパッチ状資源に形成される昆虫の内部群集においては競争関係が認められるにもかかわらず、その集合である局所群集はきわめて多くの種から形成されている (Beaver 1977; Hackman and Meinander 1979; 第 5 章など)。多種の共存機構として、種間で出現時期を変える時間的な資源分割のほかに、利用する資源の型 (resource type) を違える資源分割、および競争種の集中分布を考えることができる。競争種の集中分布がみられる場合には、資源分割がなくても、パッチ状資源の空間構造のみから多種の共存が説明される (Aggregation model: Atkinson and Shorrocks 1981, 1984; Hanski 1981)。この機構は、産卵する成虫間に資源をめぐる競争はなく、孵化した幼虫はパッチ間を移動せず、パッチ内では資源をめぐる競争が起こっており、種間で競争関係に優劣があることを前提とする。このとき、各種の雌成虫が他種の空間分布に影響されることなく産卵し、さらに特定の資源パッチに集中的に産卵するとき、資源パッチの集団中には競争的に優位な種が少ないパッチや全くいないパッチが存在することになる。これらのパッチでは、競争的に劣位の種も資源を利用することができる可能性が

高くなる。その結果、パッチ集団全体としては多種が共存可能となる。この効果は、様々なシミュレーションや実験、野外調査によって確認されてきた (Atkinson 1985; Kneidal 1985; Rosewell *et al.* 1990; Shorrocks *et al.* 1990; Ives 1991; Shorrocks 1991; Kouki and Hanski 1995; Sevenster and van Alphen 1996; Heard 1998; Toda *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2000; Woodcock *et al.* 2002 など)。

この一方で、キノコ食昆虫群集では、少なくとも一部の昆虫間では、キノコの‘属’を資源の型 (resource partitioning) とする資源分割があると考えられる (Toda *et al.* 1999; 第6章)。その一方で、キノコ食昆虫群集の構成者の中には、菌糸を摂食するものや (ノミバエ科: Disney 1998), キノコに発生したバクテリアなどを摂食しているもの (ショウジョウバエ科: Kimura 1980) が含まれ (Bruns 1984), これらの昆虫にとっては、キノコの種類よりもむしろこれらの微生物が生育できるキノコの状態が重要である。したがって、キノコ食昆虫群集における資源の型としては、キノコの属だけでなく、‘発達段階’の違いもあると考えられる (Kimura and Toda 1989; 第6章)。本調査地において、キノコ食ショウジョウバエの多くは、さまざまな属の腐敗した (S3 および S4) キノコを利用して (第6章)。そこで、キノコ食ショウジョウバエは、ノミバエ科やキノコバエ科などの出現直後の新鮮な (S1 および S2) キノコを利用する昆虫とは資源分割を行っていると考えられるが、その一方で、腐敗したキノコを利用するチョウバエ科との間には資源分割はないと考えられる (第6章)。そのため、ショウジョウバエと他のキノコ食昆虫との共存機構においては、新鮮なキノコが相対的に多い場合には資源分割が、腐敗したキノコが多い場合には競争者の集中分布がそれぞれ重要な役割を果たしていることが予想される。

これまでにも、キノコ食ショウジョウバエ群集における多種の共存に関しては、競争者の集中分布と資源分割の効果は同時に作用するが、それぞれの効果は年によって異なることが報告されている (Toda *et al.* 1999)。ところが、これまでの研究では、出現から十分に時間が経過したキノコを用いて集中分布と資源分割の相対的評価が行なわれてきたため (Toda *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2000), 資源分割の効果を過小に評価している可能性が否定できない。そこで本章では、同一の発達段階にある同属のキノコを一つの資源の型とみなし、キノコ食ショウジョウバエと他種との共存にかかわる資源分割と集中分布の相対的重要性を明らかにし、これを決定する要因を明らかにすることを試みた。

8-2. 方法

解析には、キノコ集団については第3章、キノコ食昆虫群集については第5章のデータを用いた。ショウジョウバエ科の中で優占的であった4種 (シロショウジョウバエ, ムスジショウジョウバエ, フタオビショウジョウバエ, カクホシショウジョウバエ) において、各種の個体群の存続のしやすさを、以下の指数を用いて評価した (Sevenster 1996)。まず、同種内におけるパッチ間での個体の集中度として、以下のように J 指数を算

出した。 J は、ある種において、ランダム分布を仮定したときに期待できる、同種他個体の個体数密度に対する実際に観察された同種他個体の個体数密度の増加割合を示す。

$$J = \sum (e_i/N^2) \cdot \sum \{n_i(n_i-1)/e_i\} - 1$$

ここで、 n_i はパッチ i における個体数、 N は総個体数、 e_i はパッチ i の大きさを示す。 J が0のときはランダム分布を、0以上のときは集中分布を、0以下のときは一様分布を示す。

つぎに、種間におけるパッチ間での個体の集中度として C 指数を算出した。 C は、2種間において、ランダム分布を仮定したときに期待できる、他種の個体数密度に対する実際に観察された他種の個体数密度の増加割合を示す。

$$C_{x,y} = \sum e_i/N_x N_y \cdot \sum n_x n_y / e_i - 1$$

ここで、 x と y は、異なる2種を示す。 C_{xy} が0のときは、2種がそれぞれランダムに分布していることを示し、 C_{xy} が0以上のときは、2種が同所的に分布していることを示す。また、 C_{xy} が0以下のときは、2種が排他的に分布していることを示す。

そして最後に、競争者の相対的な影響の強さを表す指標として、 T 指数を算出した。 T は、種 x に対する種 y の分布様式の相対的影響の強さを示す。種 y が存在する環境下において、種 x が存続していくための必要十分条件は、以下のとおりである。

$$T_{x,y} = (1 + C_{x,y}) / (1 + J_y) < 1$$

しかしながら、競争は2種の間で起こっているわけではなく、ある種にとっては他のキノコ食昆虫すべてが潜在的な競争者であると考えられる。そこで、ここでは種 y を、種 x 以外のすべてのキノコ食昆虫と定義する (Sevenster 1996; Sevenster and van Alphen 1996; Toda *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2000)。

多種の共存における資源分割と集中分布の相対的重要性を評価するために、Toda *et al.* (1999) にしたがって、以下の方法で解析を行なった。この解析では、異なる型の資源の間では資源分割の効果によって、同じ型の資源では集中分布の効果によって、多種の共存が維持されると仮定した。その上で、資源分割および集中分布の多種共存に対する個別の効果を、それぞれ以下の方法によって評価した。まず、資源分割の効果については、資源の型の違いのみが昆虫の分布に影響を与えると仮定し、個々のキノコのデータを同じ属、同じ発達段階ごとにまとめることで、集中分布による効果の影響を除いた。本章ではこの解析を、R-analysis (Resource partitioning analysis) とよぶことにする。一方、集中分布の効果については、同じ属および発達段階の個々のキノコは等質であるため、これを利用する昆虫間に資源分割はないと仮定し、各調査日に発生していた同一の属および発達段階ごとに、 C , J , T それぞれの指標を算出し、集中分布の効果を評価した。本章ではこの解析を A-analysis (Aggregation analysis) とよぶことにする。

ところで、資源分割の効果と集中分布の効果は互いに背反せず、同時に作用していると考えられる。そして、この二つの効果が同時に作用している場合の方が、いずれか一方の効果しか作用していない場合よりも、他種との共存が維持されやすい

と考えられる。そこで、昆虫が羽化した、さまざまな属と発達段階からなるキノコ集団を対象として、各調査日のデータセット（キノコ集団）ごとに C , J , T を算出した。本章では、これらの指標を用いた解析を AR-analysis (Aggregation-Resource partitioning analysis) とよぶことにする。

このようにして算出された指標のうち、AR-analysis により算出された T の値（以下、 T_{AR} ）は、資源分割と集中分布の効果が同時に働くために、種の存続条件 $T < 1$ を最も満たしやすくなると考えられる。すなわち、 T_{AR} の値は、A-analysis により算出された T の値（以下、 T_A ）と R-analysis により算出された T の値（以下、 T_R ）よりも大きいことが予想される。そこで、本章では、各調査日における昆虫の種ごとの T_{AR} と T_R それぞれの平均値を、各調査日におけるキノコ食ショウジョウバエ群集の多種の共存の指標とし、さらに多種の共存における資源分割の相対的な重要性を評価するための新たな指標 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ を算出した。この値が大きいほど、多種の共存において資源分割の効果が重要であり、逆にこの値が小さいほど、集中分布の効果が重要であることを示す。その上で、キノコ集団中に占める腐敗したキノコ（S3+S4）の本数割合（以下、腐敗したキノコの割合）と、全発達段階のデータセットから算出した $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の関係をピアソンの相関係数により調べた（腐敗したキノコの割合は逆正弦変換した）。ただし、発生本数は多かったが、発生から腐敗までの間にショウジョウバエによってほとんど利用されなかったホウライタケ属とシロホウライタケ属は解析から除外した。また、 T_{AR} が 1 以上となった調査日も、解析から除外した。

ところで、本章では、同一の発達段階にある属を一つの資源の型として扱った。この前提として、昆虫が採集されたキノコの発達段階の違いは、昆虫が利用した期間の違いを反映していなければならない。しかしながら、昆虫の種によっては、出現直後のキノコから採集されたとしても、実際にはキノコが腐敗、消失するまでキノコの内部にとどまっている可能性もある。このとき、腐敗する前にキノコを採集すると、資源分割の効果を過大に評価してしまう恐れがある。そこで一連の解析の前に、昆虫の種間にはキノコの発達段階ごとの使い分けのような時間的な資源分割がないと仮定して、すべての昆虫の侵入が完全に終わっていると考えられる、完全に腐敗した（S4）キノコのみをデータセットに対しても、 C , J , T および $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ を算出した。完全に腐敗したキノコのみから算出された $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値と全発達段階のデータセットから算出した $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値を x-y 平面上にプロットして、その関係を調べた。

解析は、各調査日ごとに行なった。その際、昆虫が羽化したキノコが少なくとも 7 本あり、各種のショウジョウバエおよびその他の昆虫のいずれについても羽化個体数が 10 個体以上であったデータセットを用いた。

8-3. 結果

8-3-1. 完全に腐敗したキノコのみをデータセットにもとづく解析

完全に腐敗したキノコ（S4）のみのデータセットを用いた解析では、シロショウジョウバエ、フタオビショウジョウバエ、カクホシショウジョウバエの 3 種について、各 1 日ずつのデータセットについてのみ行なうことができた（表 8-1）。その結果、AR-analysis, R-analysis, A-analysis のいずれもが、3 種のショウジョウバエの存続条件を満たしていた。

8-3-2. すべての発達段階を含むデータセットにもとづく解析

すべての発達段階を含むデータセットを用いた解析では、AR-analysis, R-analysis ではショウジョウバエ 4 種すべて、A-analysis では 2 種のみについて行なうことができた（表 8-2）。各調査日の平均値でみると、AR-analysis では、いずれの種においても T の値は 1 以下であったが、R-analysis では、カクホシショウジョウバエで 1 以上となった（表 8-2）。カクホシショウジョウバエでは、 T_A の値の方が T_R の値よりも小さく、個体群の存続において集中分布の効果が強いことが示された。AR-analysis の結果をみると、シロショウジョウバエでは C の値が負となっており、他の昆虫と排他的に分布していたことが示された。これに対し、残り 3 種のショウジョウバエはすべて C の値が正であり、他の昆虫と同所的に分布していることが示された。

S4 のみを用いて算出した $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値に対するすべての発達段階を用いて算出した $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値を、x-y 平面上にプロットしたところ、3 つの点はすべて原点を通る傾き 1 の直線近傍にプロットされた（図 8-1）。このことは、S4 のみによる $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値とすべての発達段階による $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の値が、ほぼ 1 対 1 であることを示している。このこ

表 8-1. 発達段階 S4 のキノコのみを用いて算出した各種のショウジョウバエとそれ以外のキノコ食昆虫の間の分布集中度 (C)、他のキノコ食昆虫の分布集中度 (J)、および共存の指標 (T) の各調査日における値

種	調査日	AR-analysis			R-analysis			A-analysis		
		C	J	T	C	J	T	C	J	T
シロショウジョウバエ	2000/7/6	0.010	1.496	0.440	-0.119	0.131	0.779	0.247	0.539	0.810
フタオビショウジョウバエ	2001/9/13	0.409	1.128	0.662	0.293	0.822	0.709			
カクホシショウジョウバエ	2000/7/6	-0.022	0.738	0.563	-0.044	0.006	0.951	0.023	0.400	0.730

AR-analysis では集中分布と資源分割の影響が、R-analysis では資源分割の影響が、A-analysis では集中分布の影響がそれぞれ J , C , R に現れていると仮定した。

$J=0$ のときランダム分布、 $J>0$ のとき集中分布、 $J<0$ のとき一様分布。また、ある昆虫とそれ以外の昆虫がパッチ（キノコ）間でランダムに分布していたときは、 $C=0$ 、排他的に分布していたときは $C<0$ 、集中して分布したときは $C>0$ となる。他の昆虫が存在するときある種の昆虫が存続するためには、 T の値が 1 以下であることが必要十分条件である。

n , サンプルサイズ

表 8-2. 各種のショウジョウバエとそれ以外のキノコ内生育者の間の分布集中度 (C), 他のキノコ内生育者の分布集中度 (J), および共存の指標 (T) の各調査日における値の平均値

種	AR-analysis				R-analysis				A-analysis			
	n	C	J	T	n	C	J	T	n	C	J	T
シロショウジョウバエ	5	-0.486	1.613	0.239	5	-0.305	1.192	0.398	2	-0.032	0.157	0.849
ムスジショウジョウバエ	2	0.516	1.841	0.510	2	0.821	1.389	0.709	0			
フタオビショウジョウバエ	3	0.795	30.667	0.455	3	0.691	30.495	0.453	0			
カクホシショウジョウバエ	5	0.778	1.704	0.691	5	0.554	0.456	1.046	1	0.023	0.400	0.730

AR-analysis では集中分布と資源分割の影響が, R-analysis では資源分割の影響が, A-analysis では集中分布の影響がそれぞれ J, C, R に現れていると仮定した。J=0 のときランダム分布, J>0 のとき集中分布, J<0 のとき一様分布。また, ある昆虫とそれ以外の昆虫がパッチ (キノコ) 間でランダムに分布していたときは, C=0, 排他的に分布していたときは C<0, 集中して分布したときは C>0 となる。他の昆虫が存在するときある種の昆虫が存続するためには, T の値が 1 以下であることが必要十分条件である。

n, サンプルサイズ

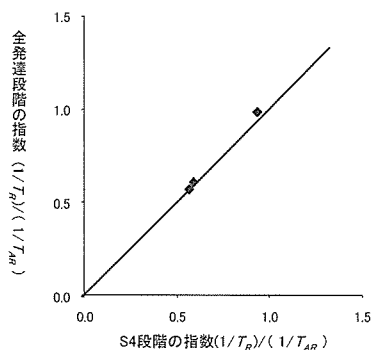
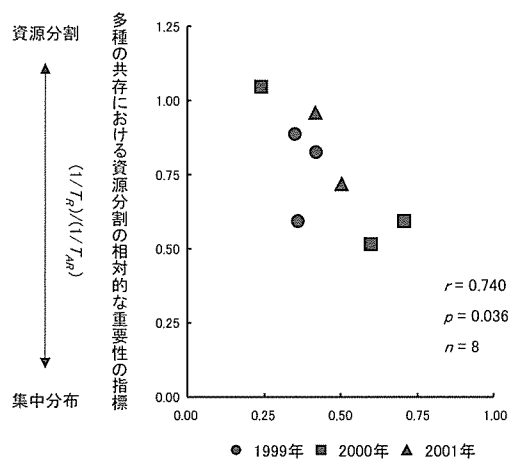


図 8-1. S4 段階の資源分割の相対的重要性の指数 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ と全発達段階の指数 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ の関係

それぞれのデータセットについて, ショウジョウバエの種ごとに, 算出した (表 8-1)。図中の直線は傾き 1 の直線を示す。



各調査日のキノコ集団に占める腐敗したキノコ(S3+S4)の本数割合

新鮮なキノコ ← 腐敗・乾燥したキノコ

図 8-3. キノコ集団に占める腐敗したキノコの本数割合とショウジョウバエ群集における多種の共存における資源分割の相対的重要性の指標の関係

$(1/T_R) / (1/T_{AR})$ が大きいほど多種の共存における資源分割の相対的重要性が増加することを占めず, T_R が共存条件 1 を上回った 1999 年 9 月 10 日と 2001 年 8 月 15 日のデータを除いた。腐敗したキノコの本数割合は採集されたキノコ集団のうち, ホウライタケ属とシロホウライタケ属のキノコを除いて算出した。

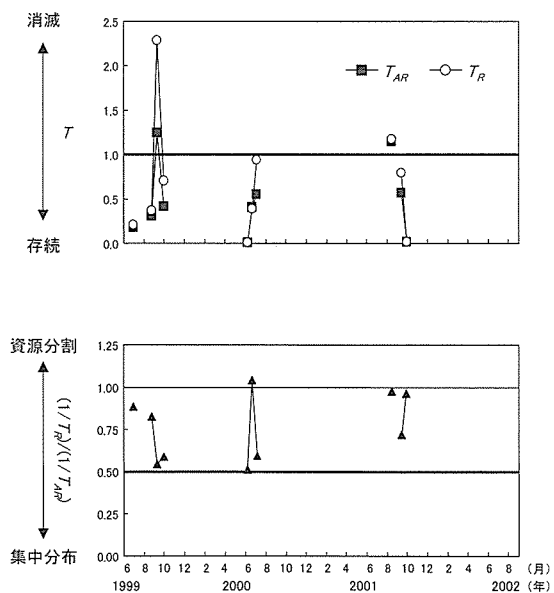


図 8-2. ショウジョウバエにおける存続条件の指数 T の平均値の季節変化

T < 1 は, ある昆虫が存続する必要十分条件。 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ は存続に対する資源分割の相対的重要性を示す。

とから、解析にあたってすべての発達段階を含めたとしても、多種の共存機構における資源分割の効果の相対的重要性を過大には評価はしていないと考えられる。

各調査日に出現したショウジョウバエの T_{AR} および T_R の平均値は、1999年9月と2001年8月において1以上となったが、これ以外の調査日では、1以下であった(図8-2)。 T_{AR} および T_R の平均値は、2001年では8月から9月にかけて減少傾向を示した。各調査日において、 T_{AR} の値は、 T_R の値と同じか、またはそれよりも小さい傾向を示した。資源分割の相対的重要性を示す値 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ も季節的に変化したが、常に0.5より大きく、資源分割が大きな効果を及ぼしていることが示された。多種の共存における資源分割の相対的重要性を示す値 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ は、腐敗したキノコの割合が増加するにしたがって減少した(図8-3; $r = 0.740$, $P = 0.036$, $n = 8$)。

8-4. 考察

今回の結果は、キノコ食昆虫群集においては、資源分割と集中分布の両方の効果によって多種の共存が維持されている点で、Toda *et al.* (1999) の結果を支持するものであった。これに加え、本研究では、キノコ資源に占める腐敗したキノコの割合が増加するにしたがって、多種の共存機構に対する資源分割の相対的重要性は減少することが示された(図8-3)。ショウジョウバエ科はおもに腐敗したキノコを利用するため、キノコ集団中に占める新鮮なキノコ ($S_1 + S_2$) の本数が多い場合には、新鮮なキノコを主として利用するノミバエ科やキノコバエ科とは、資源分割によって共存が可能となっていると考えられる。逆に、キノコ集団中に占める腐敗したキノコ ($S_3 + S_4$) の本数が多い場合には、同一の資源を利用するショウジョウバエ科と互いに独立して集中分布することで、共存が可能となっていると考えられる(第6章)。キノコ集団には常に新しいキノコが加わり、すでに発生していたキノコは腐敗し消失していくが、キノコの加入と腐敗、消失の速度は季節的に変化すると考えられるため(Yamashita and Hiji 2004; 第3章)、キノコ食ショウジョウバエ群集の多種の共存における資源分割と集中分布の重要性も、季節的に変動する可能性がある。

キノコ食ショウジョウバエでは、局所群集における多種の共存機構としては、個々のパッチにおける、種ごとに独立した種内の集中分布が重要であり、資源分割によって共存が促進されているわけではないと考えられている(Wertheim *et al.* 2000)。しかしながら、本研究の結果では、最も資源分割の効果が小さいときでも、多種の共存における資源分割の相対的重要性を示す値 $(1/T_R) / (1/T_{AR})$ は0.5程度であったことから(図8-2, 8-3)、キノコ食ショウジョウバエ群集の多種の共存機構において、資源分割は重要な要因となっているものと推察される。

キノコ食昆虫群集における資源分割において、キノコの質は重要な意味を持つものと考えられる。キノコは様々な化学物質を生産しており(Daniewski *et al.* 1993; Enjalbert *et al.* 1993; 角田ら1993; Mier *et al.* 1996; Michelot and Melendez-Howell 2003)、少なくともキノコ食昆虫以外に対しては毒性を持つことが明らかになっている(Mier *et al.* 1996)。逆に、キノコ食昆虫では、テ

ングタケ属 (*Amanita*) がもつ α アマニチンに対して耐性を持つことが知られている(Jaenike *et al.* 1983; Spicer and Jaenike 1996)。キノコの毒性に対する耐性が昆虫間で異なると、キノコ毒に対して耐性が高い昆虫が、毒性を持ったキノコ上では優占することが考えられる。

また、キノコの腐敗の程度も重要であると考えられる(Bruns 1984; Kimura and Toda 1989; Courtney *et al.* 1991)。本章で対象としたショウジョウバエ科の昆虫は腐敗したキノコで優占していたが(第6章)、これらの一部は、他の腐敗した果実からも採集報告がある。また、ショウジョウバエ科の一部は、腐敗した基質に発生しているイーストやバクテリアを摂食していると考えられている(Courtney *et al.* 1991)。キノコの属間で発生する微生物相が類似しているならば、ショウジョウバエ科にとって腐敗したキノコは質的に類似した資源と考えられる。これに対して、腐敗する前のキノコは、キノコの属間での性質の違いがそのまま現れているものと思われる。

キノコ資源が腐敗するにしたがって、キノコの属間での質的な差が小さくなるならば、キノコ集団内での新鮮なキノコが多いほど資源の不均一性が高く、腐敗したキノコが多いほど資源の均一性が高いと考えられる。このように考えると、本研究で示された結果は、多種の共存において資源の不均一性が高いほど資源分割がより重要となり、資源の均一性が高まるほど集中分布の効果が強くなることを示しているといえる。これまでのショウジョウバエ科を対象とした研究では、キノコ資源の性質が均一になった後のキノコ食昆虫群集をみているため、資源分割の影響が過小評価されていると考えられる。

一方、本研究のキノコ食ショウジョウバエ群集では、多種の共存は、競争者の集中分布によっても、維持されていた(図8-2, 8-3)。競争種の集中分布による共存機構を明らかにするためには、各パッチ間での昆虫の分布がどのように決まるのかを明らかにすることが重要である(Atkinson and Shorrocks 1984)。種間の分布は、昆虫種の組み合わせによって変化するが(Beaver 1977; Worthen and McGuire 1988; Shorrocks *et al.* 1990; Jaenike and James 1991)、時間的には安定しているといわれている(Sevenster and van Alphen 1996; Toda *et al.* 1999)。この要因としては、雌成虫の産卵行動に対する昆虫の種間関係の影響が考えられる。たとえば、ヒツジの糞では、フンバエの一種 (*Scatophaga stercoraria* L.) は、食糞性コガネムシの一種 *Aphodius ater* (DeGeer) よりも早く糞に侵入し、糞を枯渇させ、食糞性コガネムシの成長を抑制する一方で、このコガネムシはフンバエがいない糞に選択的に産卵することで競争を回避する(Hirschberger and Degro 1996)。このような産卵行動は、種間の背反分布をもたらし、結果として、両種の存続を促すと考えられる。

これに加えて、資源の空間分布様式も昆虫の空間分布を決める重要な要因であると考えられている。たとえば、キノコ食昆虫では、キノコ間の距離が大きくなるほど、1つのパッチに産卵する卵数が増加して、種内の集中分布の程度が強まり、その結果、多種の共存が容易になると考えられている(Heard and Remer 1997; Heard 1998)。キノコ食昆虫間で資源の探索能力

に差がないならば（第6章）、昆虫の分布はキノコの本数に依存して決まるとも考えられる。

さらに、同種内での集中分布を形成する要因として、一見均質の資源であっても、資源の状態がパッチ間で異なる可能性もある。Ives (1991) は、死体食双翅目の雌成虫が、外見上は同じ死体であっても特定の死体にだけ誘引されることを見出した。また、Shorrocks and Bingley (1990) は、ショウジョウバエの果実に対する産卵実験を行ない、果実集団中に、外見上は同一であっても利用に適さない資源が最大6割近くあることを示した。このような、昆虫にしか認識できない違いが、同一の属、発達段階にあるキノコにおいてもあることが考えられる。たとえば、ショウジョウバエの種間では、イーストや他の微生物に対する選好性が異なるため (Oakeshott *et al.* 1989)、腐敗したキノコであっても、ショウジョウバエにとっては性質が異なる資源である可能性は否定できない。また、大型の資源パッチでは多くの種がみられることが、キノコ食昆虫 (Yamashita and Hijii 2003; 第4章) や死肉食昆虫 (Woodcock *et al.* 2002) では知られているが、資源パッチの大きさが昆虫を誘引する効果と関係している可能性も考えられる。

最後に、キノコ食昆虫群集全体を視野に入れた多種の共存機構について考えてみたい。本章では、キノコ食ショウジョウバエと他のキノコ食昆虫との共存において資源分割の相対的重要性が、腐敗したキノコの本数割合の増加とともに減少することを示した (図8-3)。ショウジョウバエと同じ資源を利用するチョウバエ科においても、同様のパターンがみられるものと思われる。一方で、出現直後の新鮮なキノコを利用するキノコバエ科やノミバエ科では、腐敗したキノコの本数割合が増加するほど資源分割の重要性が増加する可能性がある。そのため、キノコ食昆虫群集全体としては、競争種の集中分布と資源分割の相対的重要性が、キノコ資源の状態の変化とともに規則的に変化することはないと考えられる。

第9章 まとめと課題

まとめ

本研究では、ある地域においてどのようなキノコをどのような昆虫が利用しているのか、キノコ資源の動態がそこに形成されるキノコ食昆虫群集の動態にどのような影響を及ぼし、またその群集がどのように維持されているのかについて明らかにしてきた。

まず、第3章から第5章では、森林におけるキノコ資源とキノコ食昆虫群集の時空間的動態、およびそれらに対する気象要因の影響を明らかにした。まず、キノコの発消長や存在期間と気象要因との関連について相関分析を行ない、一部の属での降水によるキノコの発生本数の増加と、多くの属での降水による存在期間の減少を明らかにした (第3章)。続いて第4章では、キノコ食昆虫をキノコ訪問者とキノコ食昆虫に分類し、キノコ訪問者群集では粘管目 (トビムシ) が、キノコ食昆虫群集では鞘翅目と双翅目が優占していることを明らかにした。また、キノコの大きさがキノコ食昆虫群集の構造に及ぼす影響を

調べたところ、キノコを餌および住み場所として利用するキノコ食昆虫群集 (生育者群集) では、キノコ表面を餌のみとして利用する訪問者群集よりも、キノコのサイズの影響が明瞭に現われることも明らかとなった。そこで、キノコを集団として捉えたとき、ある地域に発生したキノコ集団の属性がそこに形成されるキノコ食昆虫群集の構造にどのような影響を及ぼしているのかを明らかにするために、キノコ集団と生育者群集の属性間の関係を解析した。その結果、局所的な空間におけるキノコ食昆虫群集の属性は、キノコ集団の現存量、すなわちその時点で存在している資源量から影響を受けていることが明らかとなった (第5章)。キノコ集団の現存量は個々のキノコの現存量の総和であるため、ある地域での局所群集レベルにおいても、個々のキノコの現存量がキノコ食昆虫群集の構造を決める上で重要な要因の一つになっているものと考えられる。

このように、第5章までの解析からキノコ食昆虫群集は多様な昆虫によって形成されており、資源量が昆虫の多様性を決定する要因の一つであることが明らかとなった。これにもとづき、第6章以降では、キノコ食昆虫群集における多種の共存機構を明らかにするために、まず、キノコ資源の利用様式を優占的な昆虫群ごとに明らかにすることを試みた。利用されていたキノコの属の重複度は、キノコバエ科とノミバエ科、チョウバエ科とショウジョウバエ科の間において高く、また、利用したキノコの発達段階についても同様であった。また、ケシキスイ科はモリノカレバタケ属を、タマバエ科はホウライタケ属をも利用していた (第6章)。第7章では、これらの昆虫間の相互作用を明らかにするために、優占的なキノコの一つであるモリノカレバタケ属において、ケシキスイ科昆虫に対する密度効果を調査した。その結果、キノコ内部では、ケシキスイ科昆虫に対して種内競争、種間競争のいずれもが作用していることが示唆された。最後に、キノコ食昆虫群集における多種の共存機構を明らかにするために、とくにショウジョウバエ科に注目し、ショウジョウバエの他のキノコ食昆虫との共存において資源分割と競争者の集中分布の効果の相対的重要性を検討した。その結果、キノコ食ショウジョウバエ群集では資源分割の効果が大きいものの、キノコ資源に占める腐敗したキノコの割合が増加するにしたがって、資源分割の相対的重要性は減少することが示された。これらのことから、短命でパッチ状に存在する資源を利用するキノコ食昆虫群集においては、群集の量的属性が資源の量により決定し、多種の共存が資源の質の違いによって維持されていることが明らかとなった。

課題

以上のように、本研究では、主としてキノコ資源の時間的動態に注目して、キノコ食昆虫群集の構造と多種の共存機構を明らかにしてきた。今後の課題として、本研究では検討していないが、キノコの空間分布や寄生蜂などによる捕食が、どのように昆虫の寄生選択に影響を及ぼし群集構造を変化させているかが挙げられるが、キノコを介した菌との相互作用は今後の発展が特に期待される。

本研究によって、どのようなキノコが昆虫によって利用され

やすいのか、また昆虫はいつからキノコを利用し始めるのかが明らかとなった。優占的に発生していたモリノカレバタケ属では、キノコのヒダ（胞子はヒダ上に形成される）が出現した直後に、おそらくケシクスイ科昆虫によって、完全に摂食されてしまう場合がしばしば観察されている（山下、未発表データ）。キノコにとって、このような胞子分散前の摂食は、生息場所の拡大や次世代生産に負の影響を与えると考えられる。ケシクスイ科昆虫は、胞子形成しているキノコを摂食する場合もある（山下、未発表データ）。モリノカレバタケ属が基質として利用する資源に対して、ケシクスイ科昆虫が定向的に動き、摂食した胞子を腸管を通じて散布するならば、ケシクスイ科昆虫による摂食は、モリノカレバタケ属の定着を促進する正の影響を与えると考えられる。すでに、ハラタケ目以外の菌類では、菌類の次世代生産や生息場所の拡大に対して、昆虫が胞子分散や食害を通じて何らかの影響を及ぼしている可能性があると考えられている（Tuno 1998, 1999; Guevara *et al.* 2000）。今後は、昆虫が菌の胞子分散に対して及ぼす影響についても明らかにしていきたい。

謝 辞

本研究は、名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室の肘井直樹助教授のご指導のもとで行なわれた。研究の遂行から論文の作成にあたるまで、丁寧かつ的確なご指導をいただき、また、常に温かく見守っていただいた。ここに心から感謝の意を表したい。

同研究室の柴田敬之教授、梶村 恒教官には、本研究に関して貴重なご意見をいただいただけでなく、日頃より激励とご助言をいただいた。深く感謝の意を表したい。名古屋大学大学院生命農学研究科土壌生物化学研究室の木村真人教授、奈良女子大学理学部生物科学科の佐藤宏明助教授、名古屋大学大学院生命農学研究科環境昆虫学研究室の市岡孝朗博士（現京都大学）には本論文の作成にあたり、それぞれ専門の立場から、貴重なご意見、ご批評をいただいた。厚くお礼申し上げます。また、名古屋大学大学院生命農学研究科附属演習林の今泉保次、山口法雄両技官には、演習林の利用に際し様々な便宜を図っていただいた。この場を借りて厚くお礼申し上げます。

長崎大学熱帯医学研究所生物環境分野の都野展子博士には、本研究を遂行するにあたり、貴重なご助言をいただいた。この場を借りて厚くお礼申し上げます。関西菌類談話会の山田弘氏には子実体を、北海道大学低温科学研究所の戸田正憲教授にはショウジョウバエ科を、大阪市立環境科学研究所の山崎一夫氏にはケシクスイ科を同定していただいた。特に山田氏には、キノコの面白さを教えていただいた。また、戸田教授には同研究所に滞在をお許しいただき、ショウジョウバエの分類や生態についてご教示いただいた。この場を借りて深く感謝したい。北海道大学低温科学研究所の萬屋 宏氏には同研究所滞在中に様々な便宜を図っていただいた。

森林保護学研究室の諸氏には、本研究を遂行するにあたり、数々のご助言、ご協力をいただいた。とくに、松田陽介博士（現三重大学）からは、子実体の調査方法や菌類の生態について、様々なご意見をいただいた。研究活動を通じて行なわれたこれらの方々との議論なくしては、本研究はなしえなかった。深く感謝の意を表したい。

引用文献

Arnolds E. (1981) Temporal changes in mycocoenoses in relation to weather conditions. *Bibliotheca Mycologica* 83: 182-202.

- Atkinson W.D. (1979) A field investigation of larval competition in domestic *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 48: 91-102.
- Atkinson W.D. (1985) Coexistence of Australian rainforest diptera breeding in fallen fruit. *Journal of Animal Ecology* 54: 507-518.
- Atkinson W.D. and Shorrocks B. (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50: 461-471.
- Atkinson W.D. and Shorrocks B. (1984) Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *American Naturalist* 124: 336-351.
- Beaver R.A. (1977) Non-equilibrium 'island' communities: Diptera breeding in dead snails. *Journal of Animal Ecology* 46: 783-798.
- Benik L. (1952) Pizkäfer und Käferpilze; Okologische und statistische untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* 70: 1-250
- Bills G.F., Holtzman G.I. and Miller O.K. Jr. (1986) Comparison of ectomycorrhizal - basidiomycete communities in red spruce versus northern hardwood forest of West Virginia. *Canadian Journal of Botany* 64: 760-768.
- Bingley M. and Shorrocks B. (1995) Fungal-breeding *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae): an experimental survey using *Agaricus bisporus*. *The Entomologist* 114: 40-49.
- Bruns T.D. (1984) Insect mycophagy in the Boletales: fungivore diversity and the mushroom habitat. In: *Fungus-insect relationships, perspective in ecology and evolution* (Wheeler Q. and Blackwell M. eds.) pp. 91-129. Columbia University Press, New York.
- Buxton C.M.G. (1960) British Diptera associated with fungi. III. Flies of all families reared from about 150 species of fungi. *Entomologist's Monthly Magazine* 96: 61-94.
- Courtney S.P., Kibota T.T. and Singleton T.A. (1990) Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecological Research* 20: 225-274.
- Daniewski W.M., Gumulka M., Ptaszyńska K., Skibicki P., Błoszyk E., Drożdż B., Stromberg S., Norin T. and Holub M. (1993) Antifeedant activity of some sesquiterpenoids of the genus *Lactarius* (Agaricales: Russulaceae). *European Journal of Entomology* 90: 65-70.
- Dely-Draskovits A. and Papp L. (1973) Systematical and ecological investigations of fly pests of mushroom in Hungary V. Drosophilidae (Diptera). *Folia Entomologica Hungarica* 26: 21-29.
- Dighton J., Poskitt J.M. and Howard D.M. (1986) Changes in occurrence of basidiomycete fruit bodies during forest stand development: with specific reference to mycorrhizal species. *Transactions of British Mycological Society* 87: 163-171.
- Disney R.H. (1994) Fungus-feeding/fungus-breeding larvae. *Scuttle Flies: The Phoridae*, pp. 45-57. Chapman & Hall, Suffolk.
- Disney R.H. (1998) Family PHORIDAE. In: *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera* (Papp L. and Darvas B. eds.) pp. 51-79. Science Herald, Budapest.
- Dukas R., Prokopy R.J. and Duan J.J. (2001) Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecological Entomology* 26: 587-593.
- Elton C.S. (1966) *The pattern of animal communities*. Methuen, London. (「動物群集の様式」(川那部浩哉監訳) 思索社)
- Enjalbert F., Gallion C., Jehl F. and Monteil H. (1993) Toxin content, phallotoxin and amatoxin composition of *Amanita phalloides* tissues. *Toxicon* 31: 803-807.
- 遠藤正喜 (1972) 常緑広葉樹林の地上性高等菌類の植物社会学的研究. 日本生態学会誌 22: 51-61.
- Finn J.A. and Giller P.S. (2000) Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography* 23: 315-327.
- Finn J.A. and Gittings T. (2003) A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology* 28: 1-13.

- 藤田博美 (1989) アカマツ林に発生する高等菌類の遷移. 日本菌学会報 30: 125-147.
- Gause G.F. (1934) The struggle for existence. William and Wilkins, Baltimore. (間接引用)
- Gilbert L.E. and Smiley J.T. (1978) Determinants of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical environments. In: *Diversity of Insect Faunas* (Mound L.A. and Waloff N. eds.). pp. 89-104. Blackwell, Oxford.
- Giller P. and Doube B.M. (1989) Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology* 58: 129-142.
- Guevara R., Rayner A.M. and Reynolds S. (2000) Effects of fungivory by two specialist ciid beetles (*Octotemnus glabriculus* and *Cis boleti*) on the reproductive fitness of their host fungus, *Coriolus versicolor*. *New phytologist* 145: 137-144.
- Graves R.C. (1960) Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf fungi (Basidiomycetes: Polyporaceae) in the Chicago area. *Annals of the Entomological Society of America* 53: 61-78.
- Grimaldi D. and Jaenike J. (1984) Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology* 65: 1113-1120.
- Hackman W. and Meinander M. (1979) Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 16:50-83.
- Hammond P.M. and Lawrence J.F. (1989) Appendix: Mycophagy in insects: a summary. In: *Insect-fungus interactions* (Wilding N., Collins N.M., Hammond P.M. and Webber J.F. eds.). pp. 275-324. Academic Press, London.
- Hanski I. (1981) Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37: 306-312.
- Hanski I. (1987) Nutritional ecology of dung- and carrion-feeding insects. In: *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates* (Slansky F. Jr. and Rodriguez J.G. eds.). pp. 837-884. John Wiley & Sons, New York.
- Hanski I. (1989) Fungivory: fungi, insects and ecology. In: *Insect-Fungus Interactions* (Wilding N., Collins N.M., Hammond P.M. and Webber J.F. eds.). pp. 25-68. Academic Press, London.
- Hanski I. and Cambefort Y. (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- 畑 邦彦・奈良一秀 (1998) ブナの共生菌とその役割. ブナ林をめぐくむ菌類 (金子繁・佐橋憲生編). pp. 77-149. 文一総合出版, 東京.
- 畑中信一 (1992) キノコの非タンパク性アミノ酸. キノコ学 (古川久彦編). pp. 294-324. 共立出版, 東京.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. and Pegler D.N. (1995) *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi* 8th edition. CAB International Wallingford UK.
- Heard S.B. (1998) Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. *Oikos* 81: 187-195.
- Heard S.B. and Remer L.C. (1997) Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral-patch competition models. *American Naturalist* 150: 744-770.
- Hirai Y., Goto S.G., Yoshida T. and Kimura, M.T. (2000) Faunal and ecological surveys on Drosophilid flies in Iriomote-jima, a subtropical island of Japan. *Entomological Science* 3: 273-284.
- Hirschberger P. (1998) Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia* 116: 136-142.
- Hirschberger P. (1999) Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater*. *Ecological Entomology* 24: 316-322.
- Hirschberger P. and Degro H.N. (1996) Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology* 21: 352-357.
- Holmes J.C. and Price P.W. (1986) Communities of parasites. In: *Community Ecology, Pattern and Process* (Kikkawa J. and Anderson, D.J. eds.). pp. 187-214. Blackwell, Carlton.
- Honěk A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- 堀越孝雄・鈴木 彰 (1990) キノコの一生. 163pp. 築地書館, 東京.
- Hurlbert S.H. (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- 今関六也・本郷次雄 (1987) 原色日本新菌類図鑑 (I). 325pp. 保育社, 大阪.
- 今関六也・本郷次雄 (1989) 原色日本新菌類図鑑 (II). 315pp. 保育社, 大阪.
- Inouye B.D. (1999) Estimating competition coefficients: strong competition among three species of frugivorous flies. *Oecologia* 120: 588-594.
- Ives A.R. (1991) Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* 61: 75-94.
- Iwabuchi S., Sakai S. and Yamaguchi O. (1994) Analysis of mushroom diversity in successional young forests and equilibrium evergreen broad-leaved forests. *Mycoscience* 35: 1-14.
- Jaenike J. (1978a) Host selection by mycophagous *Drosophila*. *Ecology* 59: 1286-1288.
- Jaenike J. (1978b) Resource predictability and niche breadth in the *Drosophila quinaria* species group. *Evolution* 32: 676-678.
- Jaenike J. and James A.C. (1991) Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 60: 913-928.
- Jaenike J., Grimaldi D.A., Sluder A.E. and Greenleaf A.L. (1983) α -amanitin tolerance in mycophagous *Drosophila*. *Science* 221: 165-167.
- Janzen D.H. (1968) Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* 102: 592-595.
- Kimura M.T. (1976) *Drosophila* survey of Hokkaido, XXXII. A field survey of fungus preferences of drosophilid flies in Sapporo. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University. Ser. VI, Zoology* 20: 288-298.
- Kimura M.T. (1980) Evolution of food preferences in fungus-feeding *Drosophila*: an ecological study. *Evolution* 34: 1009-1018.
- Kimura M.T. and Toda M.J. (1989) Food preferences and nematode parasitism in mycophagous *Drosophila*. *Ecological Research* 4: 209-218.
- Kimura M.T., Toda M.J., Beppu K. and Watanabe H. (1977) Breeding sites of Drosophilid flies in and near Sapporo, Northern Japan, with supplementary notes on adult habits. *Kontyu, Tokyo* 45: 571-582.
- Kneidel K.A. (1985) Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecological Entomology* 10: 441-448.
- Kouki J. and Hanski I. (1995) Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos* 72: 223-227.
- Lacy R.C. (1984) Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecological Entomology* 9: 43-54.
- Laganà A., Angiolini C., Loppi S., Salerni E., Perini C., Barluzzi C. and Dominici V. (2002) Periodicity, fluctuations and successions of macrofungi in fir forest (*Abies alba* Miller) in Tuscany, Italy. *Forest Ecology and Management* 169:187-202.
- Levins R. (1968) *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Martin M.M. (1979) Biochemical implications of insect mycophagy. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical society* 54:1-21.
- 松田陽介 (2000) 森林における外生菌根菌の群集構造—樹木をつなぐ菌根菌ネットワーク—. 森林微生物生態学 (二井一禎・肘井直樹編). pp. 231-243. 朝倉書店, 東京.
- Matsuda Y. and Hijii N. (1998) Spatiotemporal distribution of fruitbodies

- of ectomycorrhizal fungi in an *Abies firma* forest. *Mycorrhiza* 8: 131-138.
- Mayhew P.J. (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79: 417-428.
- Michelot D. and Melendez-Howell L.M. (2000) *Amanita muscaria*: chemistry, biology, toxicology, and ethnomycology. *Mycological Research* 107: 131-146.
- Mier N., Canete S., Kläbe A., Chavant L. and Fournier D. (1996) Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. *Phytochemistry* 41: 1293-1299.
- Mitsui H. and Kimura M.T. (2000) Food preferences of Drosophilid flies in domestic and forest areas of central Japan. *Entomological Science* 3: 285-289.
- 茂木幹雄 (1999) ファイトテルマータ. 213pp. 海游舎, 東京.
- 宮本敏澄・五十嵐恒夫 (1993) リター分解に関与する菌類に関する研究 (I) —林相別のキノコの季節変化と分布パターン—. 日林論 104: 635-638.
- Murakami Y. (1987) Spatial distribution of *Russula* species in *Castanopsis cuspidata* forest. *Transactions of British Mycological Society* 89: 187-193.
- Oakeshott J.G., Vacek D.C. and Anderson P.R. (1989) Effects of microbial floras on the distributions of five domestic *Drosophila* species across fruit resources. *Oecologia* 78: 533-541.
- 小川 眞 (1977) アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究 IV 菌類社会におけるマツタケのシロ. 林業試験場研究報告 297: 59-104.
- 小川 眞 (1992) 生態. キノコ学 (古川久彦編). pp. 117-140. 共立出版, 東京.
- Ohenoja E. and Koistinen R. (1984) Fruit body production of larger fungi in Finland. 2. Edible fungi in northern Finland 1976-1978. *Annual Botany of Fennici* 21: 357-366.
- 岡部宏秋 (1979) 天然林における Agaricales の菌類社会学的研究 (I) —5 斜面の植生と Agaricales の主要な属について—. 京都大学農学部演習林報告 51: 37-45.
- 岡部宏秋 (1983) 天然林における Agaricales の菌類社会学的研究 (II) —季節変化について—. 京都大学農学部演習林報告 55: 20-32.
- Okabe K. and Amano H. (1992) Mite species collected from field mushrooms (1): Cryptostigmata. *Journal of the Acarological Society of Japan* 1: 127-135.
- Okabe K. and Amano H. (1993) Mite species collected from field mushrooms(2): Mesostigmata, Prostigmata and Astigmata. *Journal of the Acarological Society of Japan* 2: 19-28.
- Patterson B.D. and Atmar W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- Price R.W. (1997) *Insect Ecology*, Third Edition. John Wiley & Sons, New York.
- Prinkkilä M.L. and Hanski I. (1995) Complex competitive interactions in four species of *Lucilia* blowflies. *Ecological Entomology* 20: 261-272.
- Richardson M.J. (1970) Studies on *Russula emetica* and other agarics in a Scots pine plantation. *Transactions of British Mycological Society* 55: 217-229.
- Ridsdill-Smith J. (1991) Competition in dung-breeding insects. In: *Reproductive Behaviour of Insects. Individuals and populations* (Bailey W.J. and Ridsdill-Smith J. eds.). pp. 264-292. Chapman & Hall, Suffolk.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosewell J., Shorrocks B. and Edwards K. (1990) Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *Journal of Animal Ecology* 59: 977-1001.
- Rouquette J. and Davis A.J. (2003) *Drosophila* species (Diptera: Drosophilidae) oviposition patterns on fungi: the effect of allospicifics, substrate toughness, ovipositor structure and degree of specialisation. *European Journal of Entomology* 100: 351-355.
- Russel-Smith A. (1979) A study of fungus flies (Diptera: Mycetophilidae) in beech woodland. *Ecological Entomology* 4: 355-364.
- Sawahata T., Soma K. and Ohmasa M. (2002) The seasonal change in abundance of *Hypogastrura denisana* Yosii on agaric mushrooms in relation to its life cycle. *Edaphologia* 69: 35-45.
- Seifert R.P. (1975) Clumps of *Heliconia* inflorescences as ecological islands. *Ecology* 56: 1416-1422.
- Senn-Irlet B. and Bieri G. (1999) Sporocarp succession of soil-inhabiting macrofungi in an autochthonous subalpine Norway spruce forest of Switzerland. *Forest Ecology and Management* 124: 169-175.
- 説田健一 (1993) 木材腐朽菌キノコの鞘翅目昆虫群集の組成と構造. *Akita*, Supplement 1: 1-21.
- Sevenster J.G. (1996) Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology* 65: 297-307.
- Sevenster J.G. and van Alphen J.J.M. (1996) Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65: 308-324.
- 下野義人 (1988) 京都のコジエ林におけるベニタケ属の発生と気象との関係. 日本菌学会報 29: 73-84.
- Shorrocks B. (1991) Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 211-220.
- Shorrocks B. and Bingley M. (1990) The problem with zeros: why don't drosophilids lay eggs? *Oecologia* 85: 150-152.
- Shorrocks B. and Bingley M. (1994) Priority effects and species coexistence: experiments with fungal-breeding *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 63: 799-806.
- Shorrocks B. and Charlesworth P. (1980) The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. *Ecological Entomology* 5: 61-78.
- Shorrocks B., Rosewell J. and Edwards K. (1990) Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. II. Association. *Journal of Animal Ecology* 59: 1003-1017.
- Smith K.E. and Wall R. (1997) Asymmetric competition between larvae of the blowflies *Calliphora vicina* and *Lucilia sericata* in carrion. *Ecological Entomology* 22: 468-474.
- Smith B. and Wilson J.B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76: 70-82.
- Southwood T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Southwood T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.
- 曾田貞滋 (2001) パッチ状生息場所の種多様性—ファイトテルマータの生物群集 (佐藤宏明・山本智子・安田弘法編) 群集生態学の現在, pp. 209-233, 京都大学出版会, 京都.
- Spicer G.S. and Jaenike J. (1996) Phylogenetic analysis of breeding site use and α -amanitin tolerance within the *Drosophila quinaria* species group. *Evolution* 50: 2328-2337.
- Straatsma G., Ayer F. and Egli S. (2001) Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research* 105: 515-523.
- 菅原龍幸 編 (1997) キノコの科学. 朝倉書店, 東京.
- Takeda H. (1995) Templates for the organization of collembolan communities. In *Structure and function of soil communities* (Edwards C.A., Abe T. and Striganova B.R. eds.). pp. 5-20. Kyoto University Press, Kyoto.
- Thompson J.N. and Pellmyr O. (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 36: 65-89.
- Toda M.J. (1984) Guild structure and its comparison between two local

- drosophilid communities. *Physiology and Ecology, Japan* 21: 131-172.
- Toda M.J. and Kimura M.T. (1997) Life-history traits related to host selection in mycophagous drosophilids. *Journal of Animal Ecology* 66: 154-166.
- Toda M.J., Kimura M.T. and Tuno N. (1999) Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology* 68: 794-803.
- Tuno N. (1998) Spore dispersal of *Dictyophora* fungi (Phallaceae) by flies. *Ecological Research* 13: 7-15.
- Tuno N. (1999) Insect feeding on spores of a bracket fungus, *Elfvigia applanata* (Pers.) Karst. (Ganodermataceae, Aphyllophorales). *Ecological Research* 14: 97-103.
- 都野展子 (1999) キノコ食昆虫群集の構造と動態—ショウジョウバエ類を中心として—. 博士論文, 京都大学.
- 都野展子 (2001) 京都におけるキノコ食昆虫群集の構造. 日本生態学会誌 51: 73-86.
- 角田光淳・井上典子・青柳康夫・菅原龍幸 (1993) 生殖世代におけるベニテングタケ中のイボテン酸およびムシモールの濃度変化. 食品衛生学会誌 34: 18-24.
- Tyler G. (1994) Spatial sporophore pattern of ectomycorrhizal fungi in a hornbeam (*Carpinus betulus* L.) forest. *Forest Ecology and Management* 65: 165-170.
- Väisänen R. (1981) Is there more than one successional phase in the mycetophilid (Diptera) community feeding on a mushroom? *Annales Zoologici Fennici* 18: 199-202.
- Vetter J. (1998) Toxins of *Amanita phalloides*. *Toxicon* 36: 13-24.
- Visser S. (1995) Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist* 129: 389-401.
- Wertheim B., Sevenster J.G., Eijs I.E.M. and van Alphen J.J.M. (2000) Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *Journal of Animal Ecology* 69: 335-351.
- Wilkins W.H. and Harris G.C.M. (1946) The ecology of the larger fungi V. An investigation into the influence of rainfall and temperature on the seasonal production of fungi in a beechwood and a pinewood. *Annals of Applied Biology* 33: 179-188.
- Wolda H. (1988) Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.
- Wolda H. (1992) Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* 89: 47-52.
- Woodcock B.A., Watt A.D. and Leather S.R. (2002) Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* 71: 131-140.
- Worthen W.B. and Haney D.C. (1999) Temperature tolerance in three mycophagous *Drosophila* species: relationships with community structure. *Oikos* 86: 113-118.
- Worthen W.B. and McGuire T.R. (1988) A criticism of the aggregation model of coexistence: non-independent distribution of dipteran species on ephemeral resources. *American Naturalist* 131: 453-458.
- Worthen W.B. and McGuire T.R. (1990) Predictability of ephemeral mushrooms and implications for mycophagous fly communities. *American Midland Naturalist* 124: 12-21.
- Worthen W.B. and Moore J.L. (1991) Higher-order interactions and indirect effects: a resolution using laboratory *Drosophila* communities. *American Naturalist* 138: 1092-1104.
- Worthen W.B., Carswell M.L. and Kelly K.A. (1996) Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. *Oecologia* 107: 257-264.
- Worthen W.B., Jones M.T. and Jetton R.M. (1998) Community structure and environmental stress: desiccation promotes nestedness in mycophagous fly communities. *Oikos* 81: 45-54.
- Wright M.G. and Samways M.J. (1998) Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: gall-insect in the Cape Floristic Region, South Africa. *Oecologia* 115: 427-433.
- Yakovlev E.B. (1993) Production of macrofungi and the structure of dipteran communities of young pine and aspen forests in southern Karelia. *Acta Botanica Fennica* 149: 1-6.
- Yamashita S. and Hiji N. (2003) Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: Comparison between infracommunities with different types of resource utilization. *Ecological Research* 18: 131-143.
- Yamashita S. and Hiji N. (2004) Relationships between seasonal appearance and longevity of fruitbodies of Agaricales and meteorological factors in a Japanese red pine forest. *Journal of Forest Research* 9: 165-171.
- Yamashita S. and Hiji N. (2006) Spatial distribution of the fruiting bodies of Agaricales in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) forest. *Journal of Forest Research* 11: 181-189.
- Yanoviak S.P. and Kaspari M. (2000) Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89: 259-266.
- Yasuda H. (1990) Effects of population density on reproduction of two sympatric dung beetle species, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Researches on Population Ecology* 32: 99-111.

摘 要

ハラタケ目 (Agaricales) の子実体 (fruiting body: 以下, キノコ) は, 森林内における菌類の生息域拡大の役割を担う胞子分散器官であるが, その寿命がきわめて短いことや出現場所・時期がさまざまであることから, 時空間的に動的な存在である。そのため, これを利用する昆虫にとって, キノコはきわめて予測性の低い資源であると考えられている。しかしながら, これまで, 同一地域内で長期にわたるキノコと昆虫相の同時調査が行われていないことと, 研究対象が一部の菌食制昆虫にのみ限定されてきたために, ある地域においてどのようなキノコをどのような昆虫が利用しているのか, キノコ資源の動態がそこに形成されるキノコ食昆虫群集の動態にどのような影響を及ぼし, またその群集がどのように維持されているのかについてはほとんど明らかにされていない。

そこで本研究では, アカマツを主体とする二次林において, まず, ハラタケ目のキノコと, それらが形成するキノコ集団の時間的な動態を定量的に記載し, これらのキノコを利用する昆虫の資源利用様式を明らかにした。さらに, これらの結果をもとに, キノコ資源の時間的動態がキノコ食昆虫群集に及ぼす影響を明らかにし, 最後に, 短命でパッチ状に存在する資源を利用するキノコ食昆虫群集の維持において, どのような多種共存機構がどのような役割を果たしているのかを明らかにした。

(1) ハラタケ目子実体の形態的特徴と時間的分布様式

① 調査地のキノコ相を3年間にわたって調査し, 優占的なキノコの季節的動態と存在期間を明らかにするとともに, それらに影響を与える要因として気温と降水量を考え, それらの間の相関性の有無を検討した。

② キノコは, 59回の調査中50回出現し, 合計13科27属3563本のキノコがプロット内に発生した。発生本数では, モリノ

カレバタケ属、ホウライタケ属、クヌギタケ属、イッポンシメジ属、チチタケ属が優占していた。

③キノコは5月から12月まで発生したが、発生消長のパターンは属によって異なっていた。キノコの発生本数に対する気温の影響は、いずれの属でも認められなかったが、クヌギタケ属とチチタケ属の発生本数は降水の指標の上昇とともに増加した。

④キノコが存在期間は、属間で異なっていた。乾燥または腐敗しつくすまでの期間は、クヌギタケ属の2日からホウライタケ属の17日、また、その後消失するまでの期間は、クヌギタケ属では1日程度であったが、これ以外の属では、最低でもモリノカレバタケ属の4日間で、大部分がそれ以上の存在していた。

⑤キノコが存在期間は、多くの属において、降水の指標と有意な負の相関関係があった。6月から7月に発生したキノコは、気温の上昇にともなって存在期間が増加したのに対し、9月以降に発生したキノコが存在期間は、気温の低下に伴って増加した。

⑥これらの結果から、降水はキノコの発生を促進する要因である一方でキノコの劣化を促進する要因でもあることが示唆された。また、キノコが存在期間は、気温によって大きく変化するものと考えられた。

(2) キノコの大きさがキノコ食昆虫の内部群集の構造に与える影響

①キノコを摂食する節足動物には、キノコの表面にみられ、キノコをおもに餌資源として利用するキノコ訪問者（以下、訪問者）とキノコ内部でキノコを餌および住み場所として利用するキノコ内生育者（以下、生育者）とがある。キノコの大きさが、訪問者群集と生育者群集の構造に与える影響を解析し、その影響の強さを比較した。

②1999年7月1日から2000年7月20日まで調査し、718本のキノコを採集した。

③訪問者は、16属422本のキノコから9目35科28882個体が採集され、このうち、19科がダニ目、6科が粘管目であった。最も優占的な訪問者はムラサキトビムシ科で、全個体数の97%を占めていた。訪問者群集構成者の科数と個体数は、キノコの大きさとともに増加した。キノコの大きさと訪問者群集の多様度および構成の関係は、主要な群集構成者であるムラサキトビムシ科の個体数密度によって変化した。

④生育者は、12属179本のキノコから3科の鞘翅目と9科の双翅目、および膜翅目の合計1636個体が採集された。ケシキスイ科、タマバエ科、ショウジョウバエ科、キノコバエ科、ノミバエ科およびチョウバエ科はそれぞれ50個体以上採集され、生育者群集全体の90%を占めていた。生育者群集の密度と群集構成は月ごとに大きく変化したにもかかわらず、生育者の科数と個体数、多様度はつねに、キノコの大きさが大きくなるにしたがって増加した。密度については、キノコの大きさが大きくなるにしたがって低下した。群集構成はキノコの大きさ（サイズクラス）ごとに変化した。

⑤個々のキノコ上に形成された生育者群集、すなわち、内部群集（infracommunity）の構造を決定する要因の一つに、キノコの大きさがあることが明らかとなった。また、キノコの大きさが及ぼす影響は、訪問者群集よりも生育者群集に対しての方がより強いことが明らかとなった。

(3) キノコ集団の属性がキノコ食昆虫の局所群集に及ぼす影響

①局所的な空間内に発生しているキノコを集団として捉えたとき、気象要因およびキノコ集団の特性（発生本数、キノコの現存量、多様度など）が、キノコ食昆虫群集（(2)までの生育者群集に相当）の属性（個体数、科数または種数、多様度）に及ぼす影響を明らかにした。

②調査期間を通じて、2457本のキノコのうち440本のキノコから、3目16科4616個体の昆虫が羽化成虫として採集された。このうち、双翅目の個体数は全体の93%を占めていた。個体数は、ノミバエ科、チョウバエ科、ショウジョウバエ科、タマバエ科、キノコバエ科、ケシキスイ科の順に多く、また、これらの昆虫は、1999年は7月から10月まで、2000年は6月から11月、2001年は5月から10月まで出現し、2002年は5月には出現していた。

③気象要因のうち、気温の指標においてのみ、昆虫の個体数との間に有意な正の相関関係が認められた。また、キノコ集団に含まれるすべてのキノコの本数については、昆虫群集の多様度との間にのみ有意な正の相関関係が認められた。また、キノコ集団の現存量（湿重）が増加するにしたがって、キノコ食昆虫群集のすべての属性が増加した。キノコ集団の多様度と昆虫群集の多様度との間には有意な関係は認められなかったが、キノコの属数と昆虫の科数の間には有意な正の相関関係が認められた。

④ある時間断面におけるキノコ集団全体の現存量が増加すると群集構成者の個体数、科数、多様度は増加したが、キノコ集団の現存量は個々のキノコの現存量の総和であるため、局所群集レベルにおいても個々のキノコの現存量がキノコ食昆虫群集の構造を決める上で重要な要因の一つになっていることが強く示唆された。これらのことから、個々のキノコの現存量の変異がキノコ個体の現存量に対する内部群集の反応を通じて、局所群集の構造に影響を与えているものと考えられた。

(4) キノコ食昆虫の資源利用様式

①キノコ食昆虫群集の資源利用様式をキノコの属と発達段階ごとに明らかにし、群集構成者間で利用方法の違いを比較した。

②優占的なキノコ食昆虫のうち、ケシキスイ科はおもにモリノカレバタケ属のキノコを利用した。また、タマバエ科はシロホウライタケ属とホウライタケ属に特徴的にみられた。キノコバエ科とノミバエ科、チョウバエ科とショウジョウバエ科の間では利用した属の重複度が高かった。

③キノコバエ科とノミバエ科は複数の属の新鮮なキノコを

利用し、チョウバエ科とショウジョウバエ科は複数の属の腐敗したキノコを利用した。また、それぞれ2科は季節的にも互いに同じ時期に出現していた。そのため、少なくともキノコバエ科とノミバエ科、チョウバエ科とショウジョウバエ科の間では、それぞれ資源分割は働いていないと考えられた。

(5) キノコ内部におけるキノコ食昆虫間の相互作用

① 優占度の高かったモリノカレバタケ属に特徴的にみられたケシキスイ科昆虫を取り上げ、次世代成虫の体サイズに対する同種および他種の密度効果を明らかにした。

② ネアカマルケシキスイは出現直後のキノコから羽化した。ネアカマルケシキスイが羽化した出現直後のキノコの湿重は、成虫が羽化しなかったキノコよりも大きかった。

③ 1999年においては、ネアカマルケシキスイの体サイズは、1本のキノコから羽化した自種の個体数密度（個体/gキノコ湿重）が高くなるにしたがって減少したが、2000年においては同様の関係は認められなかった。これに対して、2000年においてはネアカマルケシキスイの体サイズはシロショウジョウバエの個体数密度が増加するにしたがって減少した。キノコの現存量（湿重）とキノコから羽化した昆虫の個体数密度の間には、1999年には有意な負の相関関係が認められたが、2000年には有意な相関関係は認められなかった。また、2000年には、個々のキノコの現存量が増加するにしたがって、羽化した昆虫の体サイズも増加した。

④ 以上のことより、種内競争と種間競争はいずれもネアカマルケシキスイの体サイズに対して影響を及ぼしているものの、その影響は種間競争の方がより強く、また、大きなキノコ（パッチ）においては、競争の影響が緩和されることが示唆された。

(6) キノコ食昆虫群集の構造を決定する要因と多種の共存機構

① キノコ食昆虫の内部群集を決定する上で、資源量は重要な役割を果たしており、そのために競争は、キノコ食昆虫群集の構造を決定する重要な要因の一つであると考えられる。

② また、キノコを集団として捉えた場合にも、キノコの現存量、すなわちある地域内の資源量は、キノコ食昆虫群集の個体数や科数といった量的な属性を決定する上で重要な要因と考えられる。一方で、キノコの属構成や発達段階といった質的な要素はキノコ食昆虫群集の構成者を決定する要因の一つと考えられる。

これらを踏まえたうえで、キノコ食昆虫のうち、ショウジョウバエを材料として多種の共存機構を考察した。

③ キノコのようなパッチ状資源上での多種の共存機構として、キノコの属や発達段階による資源分割と集中分布モデルの二つを考え、これらの相対的な重要性を評価した。

④ キノコ食ショウジョウバエ群集では多種の共存において資源分割の効果が大きいものの、キノコ集団に占める腐敗したキノコの本数割合が増加するにしたがって、資源分割の相対的重要性が低下した。

⑤ ショウジョウバエ科はおもに腐敗したキノコを利用するため、新鮮なキノコが多いときには、主として新鮮なキノコを利用するノミバエ科、キノコバエ科と野間で資源分割が、腐敗したキノコが多い時には、同一の腐敗したキノコ資源を利用するチョウバエ科に対する共存機構として、集中分布モデルによって示される機構の重要性が相対的に高くなると考えられる。

⑥ キノコ集団には常に新しいキノコが加わり、すでに発生していたキノコは腐敗し消失していくが、キノコの加入と腐敗、消失のスピードは季節的に変化すると考えられるため、キノコ食昆虫群集の多種の共存における資源分割と集中分布の重要性も季節的に変動する可能性がある。

これらのことから、短命でパッチ状に存在する資源を利用するキノコ食昆虫群集においては、群集の量的属性が資源の量により決定し、多種の共存が資源の質の違いによって維持されていることが明らかとなった。

キーワード：ハラタケ目、群集構造、キノコ食昆虫、資源利用様式

Spatiotemporal dynamics of mushroom assemblages and mycophagous insect communities in a forest

Satoshi YAMASHITA

Based on investigations in the field, I tried to reveal resource utilization pattern of mycophagous insect community in relation to temporal dynamics of mushroom assemblage and to evaluate relative importance of mechanisms for coexistence of diverse insects which utilize the ephemeral and patchy resources. Seasonal appearance and developmental process of fruiting bodies of Agaricales and resource utilization pattern of mycophagous insect communities was surveyed in a mixed forest dominated by *Pinus densiflora* (Sieb et. Zucc.) from July in 1999 to July in 2002.

(1) Morphological characters and temporal distributions of fruiting bodies of Agaricales

i) I surveyed mushroom flora in the study site for 3 years and revealed seasonal appearance and longevity of fruiting bodies of Agaricales, and analyzed effects of temperature and precipitation on these two temporal traits of mushrooms.

ii) A total of 3563 fruiting bodies in 27 genera from 13 families appeared; *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena*, *Rhodophyllus* and *Lactarius* were dominant.

iii) The seasonal trend of appearance of fruiting bodies differed among genera. There were no significant relationships between any factors of temperature and the number of fruitbodies in any of

the dominant genera. The number of fruitbodies of *Mycena* and *Lactarius* increased with the indices of precipitation.

iv) The longevity of fruiting bodies differed among fungal genera. Duration from the appearance to totally dried out or decayed ranged from 2 days in *Mycena* to 17 days in *Marasmius*. It took one day for *Mycena* to disappear from totally dried out or decayed state but it did more than 4 days for the rest of the dominant genera to disappear.

v) The longevity of fruiting bodies in every genus surveyed except *Amanita* decreased as the frequency of precipitation increased. The longevity in *Collybia* and *Mycena*, which appeared in early summer, increased as the highest daily temperature became higher. On the other hand, that of *Marasmius*, *Amanita*, *Rhodophyllus* and *Lactarius*, which appeared in autumn, increased as the lowest daily temperature became lower.

vi) These suggest that precipitation facilitate the appearance of fruiting bodies and shorten their longevity. On the other hand, it is possible that the rate of deterioration is higher in June to July than in September to December, and the longevity of fruitbodies might vary with the temperature.

(2) Effects of mushroom size on the community structure of mycophagous arthropods

i) Mycophagous arthropods could be roughly divided into two groups: visitors which feed on the surface of the mushrooms and dwellers which live in mushrooms and exploit them. The effects of the size of a patchy resource on the structure of a mycophagous arthropod community were examined by comparing numerical responses to the size of individual mushrooms between visitor and dweller communities.

ii) I made field collection of mushrooms and mycophagous insects from 1 July, 1999 and 20 July, 2000. A total of 17 fungal genera in nine families were identified during the 13 month survey period.

iii) A total of 35 arthropod families from nine orders were recorded, with the Hypogastruridae (Collembola) forming 97% of the number of individuals in the visitor community. The response of the visitor community (i.e. number of families, number of individuals, density per mushroom size, diversity and evenness) to mushroom size varied in each survey month according to hypogastrurid density. The response of the community composition to mushroom size also varied monthly with hypogastrurid density.

iv) In the dweller community, 12 families in three orders were recorded, and one coleopteran (Nitidulidae) and five dipteran families (Cecidomyiidae, Drosophilidae, Mycetophilidae, Phoridae and Psychodidae) accounted for 90% of the number of individuals. Although the density of dwellers in a mushroom varied between months, the response of the community properties to mushroom size was consistent throughout the survey period. The community composition varied with mushroom size.

v) These results suggest that size of mushrooms is one of important factors determining the community structure of infracomunity and the size of individual mushrooms is likely to have a greater effect on the structure of dweller communities than visitor communities.

(3) Relationships between properties of mushroom assemblages and those of mycophagous insect communities in a forest

i) I revealed that what kind of environmental factors defined by meteorological factors and properties of mushroom assemblages, such as number of individuals, biomass and diversity, is related to properties of mycophagous insects communities based on the survey from July in 1999 to July in 2002.

ii) A total of 4616 individuals in 16 families from 3 order emerged as adult insect from 440 mushrooms out of 2457. Dipteran and coleopteran insects, such as Phoridae, Psychodidae, Drosophilidae, Cecidomyiidae, Mycetophilidae and Nitidulidae, dominated the community in terms of the number of individuals. These insect was observed from July to October in 1999, from June to November in 2000 and from May to October in 2001. In 2002, they started to appear in May.

iii) Among meteorological factors, only index of temperature had a significant positive relationship to the insect abundance. The number of mushrooms was positively related only to the insect diversity. On the other hand, total biomass of mushrooms (fresh weight) had significantly positive relationships to the all properties of insect community.

iv) Because total biomass of the mushrooms which appeared in the same occasion is sum of the biomass of individual mushrooms, the size of individual mushroom is one of the most important factors in determining community structures of mycophagous insects at local community level.

(4) Resource utilization pattern of mycophagous insects

i) I revealed resource utilization pattern of mycophagous insects in relation to fungal genera and developmental stages and compared these patterns among insect families.

ii) Nitidulidae mainly appeared from fruiting bodies of *Collybia*. Cecidomyiidae was observed even from *Marasmiellus* and *Marasmius*, from which other insect hardly reared. Mycetophilidae and Phoridae tended to use same fungal genera and Psychodidae and Drosophilidae did as well.

iii) Mycetophilidae and Phoridae utilized fresh mushrooms from several genera (Primary fungivore) and Psychodidae and Drosophilidae decayed mushroom (Secondary fungivore). In addition, each two families with the same food habit appeared at the same season. It is suspected that each two families might not divide their resources.

(5) Intra- and interspecific interaction among mycophagous insects in a *Collybia* mushroom

- i) I examined the effect of intra- and interspecific density on offspring performance of *Neopallodes inermis* Reitter (Coleoptera: Nitidulidae) in relation to the utilization patterns of mushrooms of *Collybia* spp, which is one of dominant agaric mushroom in this site.
- ii) *Neopallodes inermis* reared from mushrooms soon after appearance to totally decayed mushrooms. The mean fresh mass of the mushrooms soon after their appearance from which *N. inermis* emerged was larger than that of mushrooms with no emergents.
- iii) An increase in the density of *N. inermis* was associated with a shorter elytral length of *N. inermis* in 1999. In 2000, when *H. alboralis* was most abundant in the insect community, an increase in their density was significantly associated with a shorter elytral length of *N. inermis*. There was a significantly negative relationship between fresh weight of mushrooms and density of insects reared from fungi in 1999. In 2000, the body size of the emerged beetles increased with increasing in the size of mushrooms.
- iv) These suggest that both intra- and interspecific competition affects body size of *N. inermis*. It seems that females of *N. inermis* possibly reduce the effects of competition by ovipositing on large immature mushrooms.

(6) Factors determining community structure of mycophagous insects and mechanism for coexistence of diverse insects on patchy and ephemeral resources

- i) Size of each individual resource patch plays an important role in determining infracommunity structure of mycophagous insects. This suggests that competition is one of the most important factors in determining community structure of insects.

ii) Amount of mushroom biomass in a local area might determine quantitative properties of mycophagous insect communities, such as number of individuals and families. On the other hand, qualitative traits of mushroom assemblages, such as composition of fungal genera and developmental stage, would affect insect composition.

iii) Mechanism for species coexistence on ephemeral and patchy resources is explained by both resource partitioning (fungal genera and developmental stages) and aggregation of competitively superior species on limited patches to create refuges for competitively inferior species. I evaluated relative importance of the two mechanisms by using the three-year field data.

iv) In mycophagous drosophilid community, resource partitioning plays an important role relatively, but its relative importance decreased as number of decayed fungi in an assemblage increased.

v) Because drosophilids mainly utilized decayed mushrooms, resource partitioning between drosophilids and primary fungivores, such as Phoridae and Mycetophilidae, works strongly when fresh mushrooms dominate the mushroom assemblages. On the other hand, when decayed mushrooms dominate the assemblages, aggregation of competitively superior species plays an important role because drosophilids must compete for same resources among other secondary fungivores.

vi) Balance of recruitment and disappearance of mushrooms to the mushroom assemblage fluctuates seasonally in relation to meteorological factors. Thus, relative importance of resource partitioning and aggregation of competitively superior species might changes with season.

Keywords: Agaricales, community structure, mushroom, mycophagous insect, resource utilization, spatiotemporal dynamics



写真 2-1. プロット 1 の林況



写真 2-2. プロット 2 の林況



写真 2-3. プロット 3 の林況



a) S1



b) S2

写真 3-1. モリノカレバタケ属 (*Collybia*) のキノコ

c) S3



d) S4

写真 2-4. キノコの発達段階の分類の例

S1, キノコの出現直後で未熟なもの; S2, カサが開き新鮮なもの; S3, カサが開き腐敗または乾燥しつつあるもの; S4, 完全に腐敗または乾燥したもの。写真のキノコはモリノカレバタケ属。バーは 1 cm。

写真 3-2. クヌギタケ属 (*Mycena*) のキノコ



写真3-3. イッポンシメジ属 (*Rhodophyllus*) のキノコ



写真3-4. チチタケ属 (*Lactarius*) のキノコ



写真3-5. テングタケ属 (*Amanita*) のキノコ

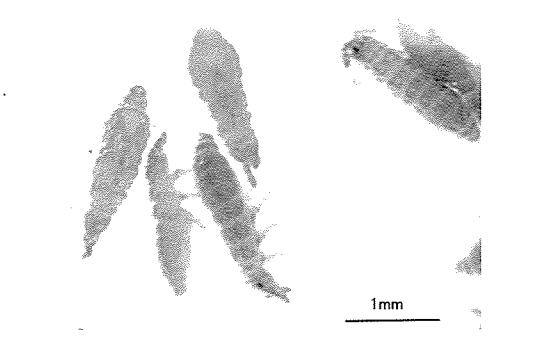


写真4-1. ムラサキトビムシ科 (*Hypogastruridae*) の一種

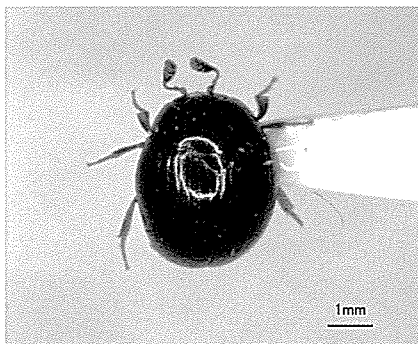


写真4-2. ケシクスイ科 (*Nitidulidae*) の一種

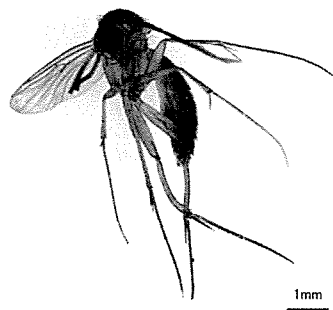


写真4-3. キノコバエ科 (*Mycetophilidae*) の一種

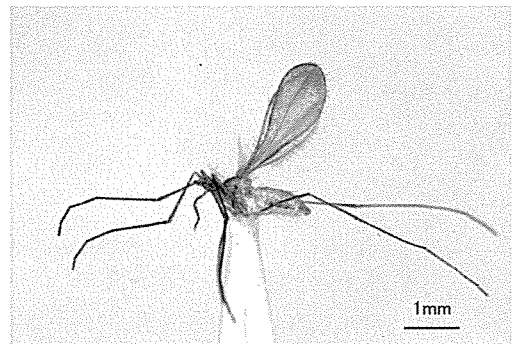


写真4-4. タマバエ科 (*Cecidomyiidae*) の一種

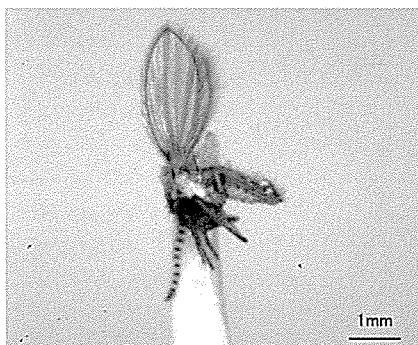


写真4-5. チョウバエ科 (*Psychodidae*) の一種

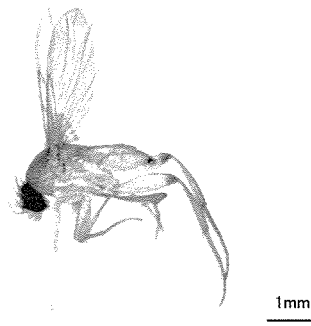


写真4-6. ノミバエ科 (*Phoridae*) の一種

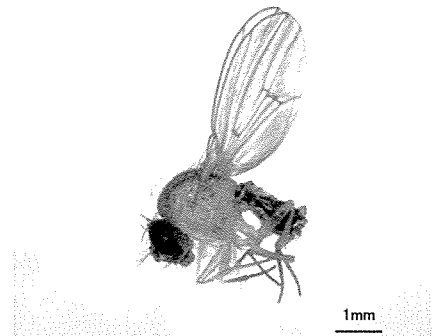


写真4-7. ショウジョウバエ科 (*Drosophilidae*) の一種