食草性昆虫に於ける單食性と多食性

高橋良一

MONOPHAGY AND POLYPHAGY AMONG PHYTOPHAGOUS INSECTS:
AN EVOLUTIONARY CONSIDERATION.

By RYOICHI TAKAHASHI.

緒言

食草性昆虫には唯1種或は1属の植物を食する單食性の種類と、雑多な植物を食する多食性の種類とがあり、又此の兩食性の中間には、あらゆる階級の食型の存することは、よく知られて居る。

此等の食性の中、何れが原始的で何れが特化した食型であるか、或は此等の食型の進化に關しては、種々なる昆虫群に就いて研究があり、又 REUTER (1913), WARDLE (1923, 1929), HERING (1926), WEBER (1930) 等の概説がある。

本文に於ては、此問題に關する従來の説の紹介を試み、同時に筆者の考を記述したいと思ふ。

多食性が原始的か、單食性が原始的か

多食性 polyphagy は、一般に單食性 monophagy よりも系統的に古いものであり、單食性は特化した食型であると考へられて居る [MORDVILKO (1909, 1924), REUTER (1913), BRUES (1920, 1923), MELL (1922), KARNY (1926), HERING (1926)]。

食草性直翅類及び白蟻の如き原始に近い昆虫の殆ど全部が多食性であること、鱗翅類、甲蟲類、膜翅類、半翅類の如き特化せる昆虫に多數の單食性の種類を見ることによつても、多食性は、本來單食性よりも原始的の食型であると考へられる。

MELL (1922) は、スズメガ Sphingidae を研究して、多食性の亞科を一般に原始的とし、KINSEY (1922, 1923) によればフシバチ Cynipidae の原始的の属は *Rosa*, *Rubus*, *Quercus* 等の植物に生活するが、特化せる属は、唯 *Quercus* のみ見られる。

HERING (1926) は、原始的鱗翅類は多食性であるとし、昆虫の或群に、多食性と単食性との種類の存在する場合、多食性の種類を系統的に古いものであると考へた。

食草性 phytophagy は昆虫の種々なる群に獨立して、他の食性より起原した [高橋良一 (1938)]。他の食性より、食草性へ移行を示す昆虫の多数は雑多な植物を食し、食草性の始りは多食性であることを示して居る。例へば、食腐性より食草性への移行を示す蠅の 1 種 *Scaptomyza adusta* LOEW (Drosophilidae) は、十字花、豆、ヒユ *Amarantaceae* の如き雑多な植物を食し [Frost (1924)]、明らかに多食性である。

上記の如く、多食性は一般に単食性よりも古い原始的食型であると考へられるが、後述する如く、多食性は第 2 次的に単食性よりも起原し得る。従つて、或群の昆虫に多食性と単食性との種類の存在する場合に、多食性の種類は原始的とは限らない。例へば、蚜蟲に於て、原始的な *Mindarus*, *Longistigma liquidambarus* TAKAH 等はその食草が甚だ限定されて居るが、特化せる *Amphorophora* *Myzus* 等に多食性の種類が見られる。故に先に引用した Hering の説は常に正しいとは考へられない。

又カタビロコバチ Eurytomidae の或種は、食肉性より食草性への移行を示すものとされて居る* [GAHAN (1922), PHILLIPS (1927)] が、その食草は甚だ限定されて居る。即ち、此昆虫が食肉性より食草性へ移行しつゝあるとする説を正しいとすれば、食草性は、単食性としても起原し得ることを示すものである。

単食性より多食性への移行

或食草性昆虫が、自然界に於て、急に本來の食草と異なる他の植物を食ひ、食草の数を増加して、単食性が多食性となつた例は多数記録せられ又實驗的にも観察された。

REUTER (1910) はメクラカメムシ *Capsidae* が大發生をした時他の植物に移るのを観察し此の如き場合に単食性の種類が、新しい食草を食ふ習性を獲得して、多食性を起原すると考へた。筆者 (1937) も介殼蟲及び蚜蟲に同様の事を記録した。

* 此等の蜂は、食肉性より食草性への移行を示すものではなく、その反對であるとする説がある (高橋良一 1938 参照)。

鱗翅類の各種は、或限定された植物上に起原し、此單食性の種が、他の植物を食ふ習性を獲得して多食性となつたと云ふ者は、多數の人々に説かれた〔(HERING (1926) による)〕。

MILL (1922) はスズメガの或種が、本來の食草と異なる他の植物を食した例を報告し、CRAIGHEAD (1923) はカシの1種 *Quercus alba* を食するカミキリ *Goes tigrina* が、*Nyssa* に産卵せるを観察した。クリノオホアブラムシ *Lurhus tropicalis* van der Goot は、クリ、カシ等の穀斗科に寄生するが、筆者はその1匹の有翅形が、シラカバに子を産し、その子が成長するのを観察し(本州)、又アザミ、ゴボウ等に生活するゴボウヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum gobonis* MATS. が、シンキクに寄生するのを見た(臺灣)。臺灣在來のコナカヒガラムシの1種 *Trionymus taiwanus* TAKAH. は、禾本科植物に寄生する種類であるが、最近パイナップル(輸入植物)に加害するに至つた(臺灣、高雄州)。

上記の如き例は、此他 SEITZ (1894), REUTER (1913), FUNKHOUSER (1917), BRUES (1924), FRIEDERICHS (1930), IMMS (1929, 1931) 等の著述の中に記録或は綜合されて居る。

コナジラミの1種 *Trialeurodes vaporariorum* に於ては、成蟲は、その幼蟲よりも一層多食性であつて、幼蟲の生育しない植物にも寄生し(WEBER 1930)、同様の事實は、多數のキジラミ *Psyllidae* にも知られて居る。アブラムシの1種 *Myzocallis zelkoveae* TAKAH. は、幼蟲時代は唯ケヤキに寄生するが、成蟲は豆にも見られる(本州)。此等は幼蟲時代の食草が、その本來の食草であり、成蟲は運動力が大きく、他の植物に容易に移り得るため、新しく食草を増加したものと考へられる。

蚜蟲に見られる異なる植物間の移住 *heteroecy* の大部分は、單食性より起原したと考へられる。* 本來の寄主植物は、唯1種であり、従つて本來單食性の種類が、雑多な中間寄主 *intermediate host* に移住し、多食性を示すに至つた種類が知られる。又此の如き種類が雑多な中間寄主にのみ生活し、本來の寄主 *primary host* に歸らない場合が知られる。此れは單食性より多食性へ全く變化したものと云ひ得る。

上記の事實は、單食性の多數の昆虫には、多食性とならんとする明らかな

* 或少數の蚜蟲に於ては、移住は多食性より起原したと考へられる (MORDVILKO 1924)°

る傾向の存在すること、及び多食性は第2次的に單食性より起原し得ることを示して居る。

多食性の單食性への移行及び食型の進化

或多食性昆虫に於ては、その種の各個體は、異なる食草の間を自由に移り食ふことが出来る。

然るに、或多食性昆虫に於ては、食性を異にする生態族 biological race が存し、その生態族は或限られた植物のみを食し、明らかな單食性を示すことがある。此の如く、多食性の種類の中に單食性の生態族の存する事實は、アザミウマ及び半翅類以上の特化せる昆虫に多數報告せられて居る。例へば、諸外國にて多食性なるネギアザミウマ *Thrips tabaci* LIND. は、臺灣に於ては、唯ネギを食する單食性の族 monophagous race によつて代表され [高橋良一 (1935)] 諸地方に於て甚だ多食性なクロトンアザミウマ *Heliothrips haemorrhoidalis* BOUCHÉ は、Palestine にては唯柑橘に生活する [BODENHEIMER (1935)]。北アメリカに於ては、アハノメイガ *Pyrausta nubilalis* HÜBN. には、單食性と多食性の2系があり [PAINTER (1936)]。ゾウムシの1種 *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH は、英國にては、唯 *Sinapis* を食する單食性の生態族と、*Brassica* 等を食する多食性の生態族とに分離されて居る [ISAAC (1923)]。又元より少食性 oligophagous の昆虫に於ても、單食性の生態族の存在することが知られて居る (HERING 1926, 等)。

此等の事實は、多數の多食性昆虫が、單食性の生態族に分離せんとする明らかなる傾向を有することを示すものである。

單食性の生態族の形成は、Hopkin's host selection principle に因ること、及び各生態族は、食性或はその他の生態的差異により、或は地理的に、互に隔離されて居ることは周く認められる處である。

食草の變更或は生態族は、種の進化に重要な意義を持ち、種の起原の一因であるとする説は、古くより多數の人々に支持されて居る。[SEITZ (1894), THORPE (1931)]。HEIKERTINGER (1914) は、ハムシ Halticinae の食性を研究し、近似の種は食草を異にすることを認め、此等の種類は食草の差異によつて隔離されたものとした。MORDVILKO (1934) は、蚜蟲は進化の途上地球上に新し

く現はれた植物に寄生して食草の数を増加し、先づ多食性となり、次いで異なる植物上に異なる種を形成するに至つたと考へた。

生態族は、既に記述した如く互に隔離されて居る。隔離に伴ふ突然變異は、食草性昆蟲の種の形成に甚だ重要な意義を有することは、KINSEY (1929) のフシバチ *Cynips* を材料とする詳細なる研究によつても知り得る處である。

従つて、單食性の生態族が、隔離と突然變異とに因り、終に單食性の種を形成すると考へ得る。^{*} 即ち、多食性の種より單食性の種を分離形成すると考へなければならぬ。

介殼蟲の1種 *Aonidiella aurantii* MASK. は甚だ多食性であるが、此種に極めて近似して、此種より分離したと思はれる *Aonidiella citrina* CKLL. 及び *A. taxus* LEON は、食草が甚だ限られて居ることはその1例であらう。

先に記述した通り、單食性の種類は食草を増加して多食性とならんとする明かなる傾向を有する。従つて、食草性昆蟲—アザミウマ及び半翅類以上—の少くとも1部は、その進化の途上、多食性→單食性→多食性と循環したものと考へなければならぬ。

食草を異にする生態族を種の起原の1因とする説に反対し、或は此説を疑ふ人々もある [MELL (1922), MEYRICK (1927)]。

その反対説の論據は、同一地方の同一植物に、極めて近似せる2種の昆蟲が生活することがあり、此事實は此説にては説明し得ないと云ふに在る。

然し、果して同一地方の同一植物に極めて近似の2種の昆蟲が實際に産するや否やは疑はしく、筆者は蚜蟲、介殼蟲、粉虱、アザミウマ等に於て、此の如き例を知らない。甚だ近似の2種は必ず食草を異にし、或は地理的に隔離されて居る。

若し、同一地方の同一植物に、習性を同じくする甚だ近似の2種の昆蟲がありとすれば、その中の1種は他の植物上、或は他の土地にて起原し、その後その植物或はその土地に生活するに至つたものと考へられる。

單食性の種は食草を増加して多食性となり、多食性の種より單食性の異なる種を分離するとすれば、單食性は食性として多食性よりも若齡であり、又原則として、單食性の種は種として若く、多食性の種は種として老齡に達したものと

^{*} 單食性の生態族が、食草を増加して再び多食性となる場合も考へ得る。然し、此の如き事實は、自然界に於て、未だ明らかにされて居ないと思ふ。

云はなければならない。

然るに、「生きて化石」と考へられる古い昆虫にして、食草の限定せられる種類の見られることがある。例へば、蚜蟲 *Mindarus shp* (針葉樹 *Picea*, *Abies* に寄生す), *Longistigma liquidambarus* TAKAH. (フウノキ *Liquidambar* に寄生す) は共に過去の遺物と考へられる古い種類であるが、その食草は限定せられ、多食性ではない。

此等の昆虫は、永く食草を變更、或は増加することなく、昔より此等の古い植物* に生活し、進化を停止或は遅延したものと考へられる。従つて、此等の昆虫は、形態的には古いが、その食性は尙若い時代に停つて居るものと思はれる。即ち、食性の不變或は単食性の保持は、その種の進化を遅延或は停止せしめ、原始的形態の保存に役立つ例と考へられる。

食草性昆虫の分布地域の大きさと食草の數

或昆虫の食草の種類増加は、その種の分散を一層容易ならしめることは疑ない。MELL (1922) は食草の變更は分布區域を擴大するものとなし、スズメガの廣く分布する或種が、各地にて異なる植物を食する例を記した。BODENHEIMER (1935) は介殼蟲の分布面積の増加と共に、その食草の種類の数増加することを示し、FRIEDERICH (1930) はコロラドハムシ *Leptinotarsa* は、その本來の食草である野生のナス科より馬鈴薯への移行によつて、その分布區域を大ならしめたと考へた。

臺灣特有の介殼蟲、蚜蟲、粉虱、アザミウマ等は一般に分布狭くして、本島の或地域にのみ発見せられその食草は一般に限定されて居るが、分布の廣く、多食性の種の大部分は、本島固有ではない。例へば、臺灣特有の介殼蟲 *Aulacaspis greeni* TAKAH. は単食性であり、唯コマルバクスノキ *Cinnamomum reticulatum* に生活し、臺灣の南端地方にのみ産する。然るに *Aulacaspis yabunikkei* KUW はクス科の雑多の樹木に寄生し、臺灣全島、支那及び日本の本土にも分布する。*Paralecanium machili* TAKAH. はクス科の少數の植物にのみ生活し、臺灣の南部にのみ分布するが、*Paralecanium expansum* GREEN は多食性で、全島の低地、琉

* *Abies* は、第三紀に現はれ、*Picea* は白堊紀より知られると云ふ。フウノキは現在、日本の本土には生存しないが、その化石は上部白堊紀（日本の本土）より知られ、臺灣の現存のフウノキと同一種である（遠藤誠道 1935）。

球、印度等に廣く分布する。此の如き例は、他の昆蟲に於ても多數に擧げることが出来る。

又甚だ多食性の種類を含む屬は、分布廣く、一般に多數の種類を含んで居る。例へば、介殼蟲 *Aspidiotus*, *Lepidosaphes*, *Palmaria*, *Pseudococcus*, 蚜蟲 *Aphis*, *Myzus*, 粉虱 *Dialeurodes*, *Aleyrodes*, アザミウマ *Thrips*, *Tenuiothrips*, *Haplothrips* 等は、共に甚だ多食性の種を含み、世界に廣く分布し甚だ多數の種を含んで居る。

分布の廣い種は、分布の狭い種よりも、種として一般に老齡のものであり又分布の廣い多數の種を含む屬は、分布の狭い少數の種を含む屬よりも、屬として一般に老齡であるとする説は、WILLIS (1922), MEYRICK (1927) 等に支持されて居る。^{*} 即ち、食草の種類が多く、従つて分布の廣い種、或は屬は、食草の限定せられ、従つて分布の狭い種、或は屬よりも、一般に、古いと考へなければならぬ。此事は、筆者の「多食性は、一般に單食性より老齡である」とする考に一致する。

昆蟲が、植物の花を訪問して、花蜜及び花粉を食する食花性 anthophily にも、monotropy と polytrophy とが見られる。その起原及び進化は食草性とは別に考察すべきことであり、従つて、本文に於ては、此れに論及しなかつた [此問題に就ては、ROBERTSON (1914), LOVELL (1914) を参照]。

Rèsumé

In insects polyphagy is generally more primitive phylogenetically than monophagy; and many phytophagous insects were presumably polyphagous at the beginning of their phytophagy, which originated from other food habits independently in various groups.

Many of monophagous or oligophagous insects show a distinct tendency to increase their food plants, changing to polyphaga; and polyphagy must have originated secondarily from monophagy.

Many polyphagous or oligophagous species of Thysanoptera, Hemiptera and more specialized orders are separated into monophagous races, and from such races monophagous species must have been derived through isolation and mutation. If this assumption is correct, polyphagy and monophagy

^{*} BODENHEIMER (1927) は、分布の廣さが、その種の年齡を示すと云ふ説に反對し、生態的要素が、分布の廣さを決定するに、より重要とした。CALVERT (1923) は、廣く分布する屬は、必ずしも古いとは限らないことを論じた。

seem to have alternated in the course of evolution in these insects.

Monophagy is generally in a younger stage of food habit than polyphagy; and monophagous species are generally younger in age, being distributed in more restricted areas, than polyphagous species in these insects. Examples are given for every speculation.

引 用 文 獻

- BODENHEIMER, F. S. (1927): Ueber die für Verbreitungsgebiet einer Art bestimmenden Factoren. Biol. Centralbl., 47, pp. 25~44. (Original not available)
- (1935): Studies on the zoogeography and ecology of Palaearctic Coccidae, I-III. Eos, Revista Espan. Ent., 10, pp. 237~271.
- (1935): Animal life in Palestine.
- BRUES, C. T. (1920): The selection of food plants in insects, with special reference to Lepidopterous larvae. Amer. Nat., 54, pp. 313~332.
- (1923): Choice of food and numerical abundance among insects. Jour. Econ. Ent., 16, pp. 46~51.
- (1924): The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat., 58, pp. 127~144.
- CALVERT, P. P. (1923): The geographical distribution of insects and the age and area hypothesis of Dr. J. C. Willis. Amer. Nat., 57, pp. 218~229.
- CRAIGHEAD, F. C. (1923): North American Cerambycid larvae, a classification and the biology of N. American Cerambycid larvae. Dom. Canada, Dept. Agr. Bull. (new ser., technical), no. 27.
- FRIEDERICH, K. (1930): Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, I.
- FROST, S. W. (1924): A study of the leaf mining Diptera of North America. Agr. Expt. St., Cornell Univ., Mem. no. 78.
- FUNKHOUSER, W. D. (1917): Biology of the Membracidae of the Cayuga Lake Basin. Agr. Expt. St., Cornell Univ., Mem. no. 11.
- GAHAN, A. B. (1922): A list of phytophagous Chalcidoidea with description of two new species. Proc. Ent. Soc. Washington, 24, pp. 33~58.
- HEIKERTINGER, F. (1914): Die Phytoekologie der Tiere als selbstaendiger Wissenszweig. Wien. Ent. Zeitg., 33, pp. 15~35, 99~112.
- HERING, M. (1926): Biologie der Schmetterlinge.
- (1926): Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven.

- IMMS, A. D. (1929): Remarks on the problem of the biological control of noxious weeds. 4th Intern. Congr. Ent. Ithaca, 1928, 2, pp. 10~17.
- (1931): Recent advances in entomology.
- ISAAC, P. W. (1923): The turnip gall weevil, *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh. (Curculionidae). Ann. Appl. Biol., 10, pp. 151~170.
- KARSTY, H. H. (1926): Phylogenetic considerations. In Docters van Leeuwen-Reijnvaan and Docters van Leeuwen's "The Zooecidia of the Netherlands Indies," pp. 37~47.
- KINSEY, A. C. (1922): Studies of some new and described Cynipidae (Hym.). Indiana Univ. Stud., 9, Study no. 53, pp. 1~141.
- (1923): The gall wasp genus *Neuroterus* (Hym.). Indiana Univ. Stud., 10, Study no. 58, pp. 1~150.
- (1929): The gall wasp genus *Cynips*. A study in the origin of species. Indiana Univ. Stud., 16, Study no. 84~86.
- LOVELL, J. H. (1914): Origin of oligotropy of bees. Ent. News, 25, pp. 314~321.
- MELL, R. (1922): Biologie und Systematik der suedchinesischen Sphingiden.
- MEXRICK, E. (1927): Hereditary choice of food plants in the Lepidoptera and its evolutionary significance. Nature., 119, p. 388.
- (1927): A revised handbook of British Lepidoptera.
- MORDVILKO, A. (1909): Beitrage zur Biologie der Pflanzenlaeuse, Aphididae Passerini. Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenlaeuse. Biol. Centbl., 29, pp. 82~118, 147~160, 164~182.
- (1924): Cases of heteroecy in plant lice resulted of the primary polyphagy. Compt. Rend. Acad. Sc. Russie., 1924, pp. 161~162.
- (1924): On the theory of plant lice migrations. Compt. Rend. Acad. Sc. Russie, 1924, pp. 141~144.
- (1933): Artbildung bei Blattlaesen. Rev. Ent. URSS., 25, pp. 7~39.
- (1934): On the evolution of aphids. Archiv f. Naturgesch., N. F., 3, pp. 1~60.
- (1935): Die Blattlaeuse mit unvollstaendiger Generationszyklus und ihre Entstehung. Ergebnisse und Fortschr. Zool., 8, pp. 36~328.
- PAINTER, R. H. (1936): Food plants of insects and resistance of plants to insect attack. Amer. Nat., 70, pp. 547~566.
- PHILLIPS, W. J. (1927): *Eurytoma parva* Phillips and its biology as a parasite of the wheat jointworm, *Harmolita*

- REUTER, O. M. (1910): *tricolor* Fitch. Jour. Agr. Res., 34, pp. 743~758.
 (1910): Charakteristik und Entwicklungsgeschichte der Hemipterentauna der palaearktischen Cimiferen. (Original not available).
 (1913): Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwasen der soziale Instinkte.
- ROBERTSON, C. (1914): Origin of oligotropy of bees. Ent. News, 25, pp. 67~73.
- SEITZ, A. (1894): Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jahrb., Syst., 7, pp. 131~186.
- 高橋良一 (1935): 應用上より見たる臺灣産總翅目昆虫。熱帯農學會誌 (臺北), 7, pp. 67~78.
 (1937): 臺灣産介殼蟲類の食性に關する研究。中央研究所, 農業部 (臺北) 彙報, no. 136.
 (1938): 昆虫の食草性の起原。あきつ (京都)。(印刷中)
- THORPE, W. H. (1931): Biological races in insects and their significance in evolution. Ann. Appl. Biol., 18, pp. 406~414.
- WARDLE, R. A. and BUCKLE, P. (1923): The principles of insect control.
- WARDLE, R. A. (1929): The problems of applied entomology.
- WEBER, H. (1930): Biologie der Hemipteren.
- WILLIS, C. J. (1922): Age and Area.
- 遠藤誠道 (1935): 日本近生代上部層から新たに發見された化石「ハントンボク」植物及動物, 3, pp. 399~402.