

# 作物の害虫群集はいかに形成されるか

農林水産省農業環境技術研究所 **井 村** **おさむ** **治**

## はじめに

現在、日本では豊富な種類の作物が栽培されているが、この中で日本原産の作物はほんの数種類しかなく、ほとんどの作物は農耕の歴史の中で、世界のいろいろな所から導入された外来の植物である（星川, 1978）。また農耕地に生えるさまざまな雑草の大部分も過去に日本に侵入した外来の植物である。これらの外来植物を土着の植食性昆虫が利用するようになり、植物と相互作用を及ぼし合いながら、特有の昆虫群集が形成される。本稿では、種数や寄主範囲の異なる害虫群集がどのように作物上に形成されるのかを、作物の導入の歴史から考えてみた。

## I 植食性昆虫の寄主範囲

本題に入る前に、害虫群集の寄主範囲を取り上げた背景に触れてみたい。植食性の昆虫群集は、主として単食性のスペシャリストから構成されていると考えられている（BERNAYS and GRAHAM, 1988; BERENBAUM, 1990; FUTUYMA, 1991; BERNEYS and CHAPMAN, 1994）。ニューヨークの落葉樹林の食葉性昆虫 57 種のうち 37% の種が 1 種の樹木だけを利用し、60% 以上の種が 1~3 種の寄主しか利用していない（FUTUYMA and GOULD, 1979）。イギリスのハモグリバエも 51.4% の種は 1 種だけの寄主植物を持ち、単食性の種が優占している（PRICE, 1983）。またイギリスの森林の樹冠に生息するヨコバイ類では、一つの樹種だけを寄主とする種は 16 種で、12 種は数種の樹種だけを利用する狭食性の種で、広食性の種は 3 種だけである（CLARIDGE and WILSON, 1976）。日本産チョウ類 212 種のうち、75% 以上の種は一つの科の食物だけを寄主としており、三つ以上の科の植物を寄主としているチョウは 7% しかいない（表-1）。これらの事実は、植食性の昆虫の大部分は単食性または狭食性であることを示している。しかし、ある寄主植物上での昆虫群集が必ずしも常に単食性または狭食性の種に優占されているわけではない。例えば、施設栽培での重要な害虫であるワタアブラムシやハスモンヨトウは、施設内で野菜、花き、果樹の 20 以上の作物を加害し、施設内の害虫群集

は広食性の種が優占している（井村・ANDOW, 未発表）。植食性昆虫の寄主範囲は植物と昆虫の関係を研究する上で重要なテーマとなっている（STRONG, 1988）。

## II 作物の害虫群集

ANDOW and IMURA (1994) は、日本の作物の害虫群集の種数と寄主範囲を、以下のように分析した。

分析を行うために、①草本性で同じ科に二つ以上の作物がある、②ある年代を離して導入された作物がある、③作物には 5 種以上の害虫がいる、という条件で作物を採したところ、7 科 19 種の作物が抽出された。作物ごとの害虫の種数と寄主範囲は、「農林有害動物・昆虫名鑑」（応動昆編, 1987）を含む文献および何人かの専門家の意見を入れて決めた（表-2）。また作物の導入年代は星川（1978）によった。

### 1 種数

害虫の種数では、ダイズが最も多く 239 種、次いでイネが多く 127 種、アオイ科やシソ科の作物では害虫の種数は少なかった。害虫の種数は何によって決まるのだろうか。図-1 からわかるように、害虫の種数は作物の栽培面積と有意な相関があり（ $r=0.56$ ）、よく知られた面積一種数の関係があると見られる。栽培面積が大きくなるほど害虫の種数が増加する理由としては、大きな面積は、①その中により異質なハビタットが含まれる、②害虫がその植物に遭遇する機会が大きい、③島の生物の

表-1 日本産チョウ類の寄主範囲

| 寄主の数 <sup>a)</sup> | 種数     |
|--------------------|--------|
| 1                  | 160    |
| 2                  | 37     |
| 3                  | 8      |
| 4                  | 4      |
| 7                  | 1      |
| 8                  | 1      |
| 11                 | 1      |
| 平均 1.4             | 合計 212 |

<sup>a)</sup>：植物の科の数  
川副・若林（1976）より作成

表-2 日本の草本性作物の害虫群集の寄主範囲

| 作         | 物 | 栽培面積<br>(千 ha) | 導入時期<br>(世紀) | 土着害虫 <sup>a)</sup> 群集の寄主範囲 |      |      |                 | 総種数 | S/G <sup>c)</sup> 比 | 侵入害虫種数 <sup>d)</sup> |
|-----------|---|----------------|--------------|----------------------------|------|------|-----------------|-----|---------------------|----------------------|
|           |   |                |              | 加害する寄主の科数                  |      |      |                 |     |                     |                      |
|           |   |                |              | 1                          | 2—3  | 4—6  | 7+              |     |                     |                      |
| イネ科       |   |                |              | %                          | %    | %    | % <sup>b)</sup> |     |                     |                      |
| イネ        |   | 2,280.0        | —3           | 61.3                       | 22.7 | 11.8 | 4.2             | 119 | 14.60               | 8                    |
| アワ・ヒエ・キビ  |   | 0.1            | 5～10         | 44.7                       | 18.4 | 21.1 | 15.8            | 38  | 2.83                | 6                    |
| トウモロコシ    |   | 0.5            | 16～19        | 34.0                       | 23.4 | 25.5 | 17.0            | 47  | 2.00                | 10                   |
| マメ科       |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| ダイズ       |   | 138.4          | —3           | 26.2                       | 32.6 | 20.6 | 20.6            | 218 | 1.27                | 21                   |
| エンドウ・ソラマメ |   | 1.7            | 8～10         | 13.4                       | 29.9 | 29.9 | 26.9            | 67  | 0.50                | 3                    |
| ラッカセイ     |   | 24.3           | 18           | 4.8                        | 33.3 | 28.6 | 33.3            | 42  | 0.14                | 7                    |
| キク科       |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| フキ        |   | 1.0            | 原産種          | 56.2                       | 12.5 | 6.3  | 25.0            | 16  | 2.25                | 2                    |
| ゴボウ       |   | 14.4           | 8            | 46.2                       | 19.2 | 7.7  | 26.9            | 26  | 1.71                | 6                    |
| レタス       |   | 21.3           | 19           | 30.8                       | 7.7  | 23.1 | 38.5            | 13  | 0.80                | 8                    |
| アオイ科      |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| ワタ        |   | 0.2            | 8            | 43.7                       | 25.0 | 12.5 | 18.8            | 16  | 2.33                | 3                    |
| オクラ       |   | 0.6            | 19           | 28.6                       | 28.6 | 0.0  | 42.9            | 7   | 0.67                | 3                    |
| セリ科       |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| ウド・ミツバ    |   | 2.0            | 原産種          | 60.0                       | 13.3 | 20.0 | 6.7             | 15  | 9.00                | 5                    |
| ニンジン      |   | 24.4           | 17           | 20.8                       | 29.2 | 16.7 | 33.3            | 24  | 0.63                | 4                    |
| ナス科       |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| ナス        |   | 18.9           | 8            | 8.1                        | 10.8 | 29.7 | 51.4            | 37  | 0.16                | 13                   |
| タバコ       |   | 47.4           | 16           | 7.7                        | 30.8 | 26.9 | 34.6            | 26  | 0.22                | 10                   |
| ジャガイモ     |   | 65.0           | 17～19        | 8.1                        | 29.7 | 29.7 | 32.4            | 37  | 0.24                | 6                    |
| トマト       |   | 15.2           | 18           | 5.9                        | 20.6 | 35.3 | 38.2            | 34  | 0.15                | 11                   |
| シソ科       |   |                |              |                            |      |      |                 |     |                     |                      |
| シソ        |   | 1.1            | 4～10         | 18.2                       | 9.1  | 45.5 | 27.3            | 11  | 0.67                | 2                    |
| ハッカ       |   | 0.3            | 19           | 29.4                       | 5.9  | 17.6 | 47.1            | 17  | 0.62                | 0                    |

a)：過去 200～300 年に日本に侵入したと考えられる害虫を除いた害虫。  
b)：その害虫群集全体に占める寄主範囲別の害虫グループの種数の割合。  
c)：S/G 比＝寄主の科数 1 の％÷寄主の科数 7+の％  
d)：MORIMOTO and KIRITANI (1995)

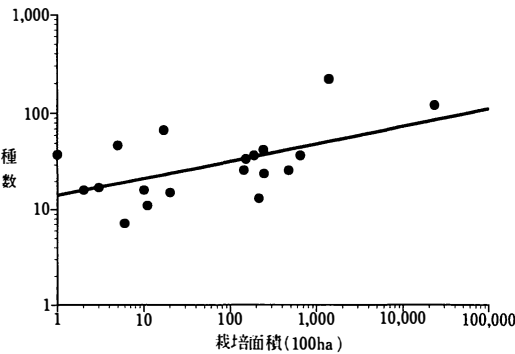


図-1 作物の栽培面積と害虫の種数の関係

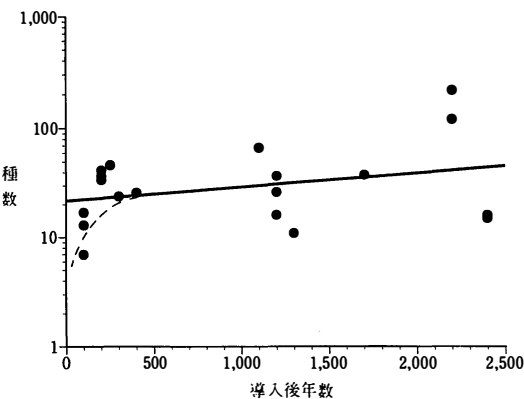


図-2 作物の導入後の年数と害虫の種数の関係

種数は定着種と絶滅種のバランスで決まるとする平衡理論 (MacARTHUR and WILSON, 1967) に従えば面積が大きいほど平衡種数は多くなる、などが考えられる (STRONG et al., 1984)。しかし種数を説明する面積の寄与率 ( $r^2$ ) は 31% であり、他の要因も考えられる。

これらの作物は、原産種を除くと異なる年代に他の地域から日本に導入された作物である (表-2)。図-2 は作物の導入後の時間と害虫の種数との関係を示しており (日本原産種の時間は 2,400 年を与えた)、導入時期が古いほど、その作物の害虫種数が多い傾向が見られる。しかし導入後の時間と栽培面積を独立変数とした種数の重回帰式の時間の係数の有意水準は 10% であり、導入後の長期的な時間が害虫の種数を決めている主な要因ではない。サトウキビはおそらくニューギニア原産の植物で、多くの低緯度の地域に導入されて栽培されている。その導入の歴史は古く、インド大陸には紀元前 1 千年ごろ、東南アジアやエジプトには紀元前 5 千年ごろ導入されたと推定されるが、ホンジュラスへは 19 世紀に導入された新しい作物である。STRONG et al. (1977) は、導入された地域のサトウキビの害虫種数の面積—種数関係で説明されない変動部分と導入後の時間との間にやはり有意な相関を見いだせなかった。しかし図-2 をよく見てみると導入後百年程度のオクラ、ハッカ、レタスはいずれも害虫種数が少なく、害虫群集がまだ十分形成されていない可能性を示している。

GOEDEN (1970, 1973) は、ヨーロッパから北アメリカのカリフォルニアに 1854 年と 1930 年代に侵入したアザミ 2 種の植食性昆虫を調べた。原産地ではそれぞれ 115 種と 75 種の昆虫が知られているが、カリフォルニアでは 48 種と 40 種の昆虫がすでに侵入後これらのアザミを寄主としていた。BANERJEE (1981) は、アジアとアフリカの 150 年ぐらいの間にチャが導入された 14 の地域では、チャの栽培年数が長いほど害虫の種数が増加することを明らかにした。これらの事実から、作物導入後害虫の種数は比較的単時間の間に蓄積され、その期間は 200 年以内と見られる (図-2 破線)。またその後の種数の増加はゆるやかなのであろう。

導入された作物を加害する昆虫は、導入された地域の土着の昆虫群集から移ってきたものである。作物の導入地でその作物と分類学的に近縁な植物が多くあれば、それらの植物を寄主とする昆虫群集が作物の害虫の給源となる可能性が高い (LAWTON and MacGARVIN, 1986)。LAWTON (1982) は、ワラビの植食性昆虫をイギリス、パプアニューギニアとアメリカで調べたところ、地域間で共通の種はおらず、それぞれ 21 種、14 種、3 種が認

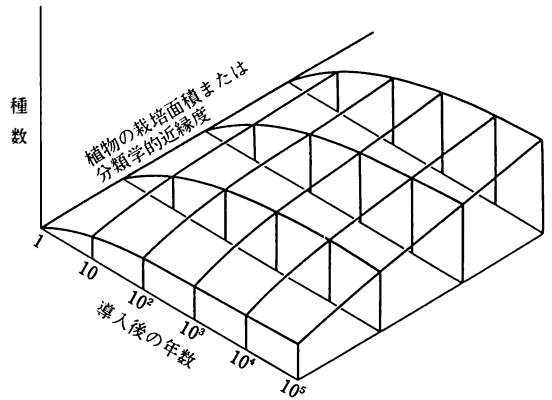


図-3 導入植物上の昆虫群集への種の加入曲線のモデル (STRONG et al., 1984)

められ、種数の違いはその地域での種の給源の違いと考えた。

これらを総合して、STRONG et al. (1984) は導入された植物上の昆虫群集への昆虫種の加入は図-3 のようなモデルになると考えている。導入植物の昆虫群集の種数は、栽培面積と植物の導入地での他の植物との近縁度および導入後の時間の関数となっている。

それでは導入作物の分析結果からもわかるように、なぜ昆虫群集への種の加入は初期は急速だが、やがて頭打ちになるのだろうか。植物上の昆虫が利用できるニッチが決まっているとすれば、群集に加入する種数が増加するに従ってニッチが飽和し加入曲線は頭打ちとなるだろう (ニッチ飽和説, MacARTHUR, 1972)。一方 LAWTON (1982) は、ワラビの植食性昆虫の研究結果からも、ニッチが飽和しているとは考えられず、種数の飽和は種間競争の結果ではないと主張した。しかし STRONG et al. (1984) は植食性昆虫が天敵から逃れるためにニッチの分化やシフトが起こり (天敵解放説, LAWTON and STRONG, 1981) こうしたニッチは飽和しようと考えている。LAWTON and STRONG (1981) は、むしろ導入植物の昆虫群集に加入しようとする給源が限られているため、加入種が増加するにつれて、給源の種数が枯渇するために加入曲線が頭打ちになる (給源枯渇説) と考えた。表-2 から、土着種数に対する侵入害虫種数の比をとってみると、導入時期の古い作物ほど侵入害虫の割合が少ない。このことは加入曲線が飽和型であり、古い作物では作物上のニッチが競争力の強い種で飽和しているため新たな侵入害虫が加入できないか、海外からの侵入しようとする害虫の給源が枯渇していることを示しているのかもしれない。いずれにしても、導入作物の害虫種数については、栽培面積

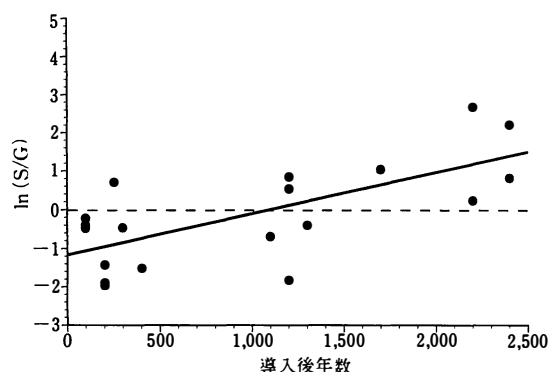


図-4 作物の導入後の年数とS/G比の関係

と導入後の特に二百年くらいの時間が関与していることを示唆している。

## 2 寄主範囲

表-2は、各作物ごとの害虫について、土着害虫（過去200～300年以内に侵入した害虫を除く種）の加害する寄主の科の数によってその害虫の寄主範囲を示している。例えば、イネの害虫で寄主の科数が1の種はイネ科だけを加害し、その種数はイネの害虫119種のうち61%を占めている。また寄主の科数2～3の害虫は、イネ科以外の科の作物を1～2科にわたって寄主としている。ここでは寄主の科数が1のものをスペシャリスト (plant family specialist)、また7以上の植物の科を寄主とするものをジェネラリスト (plant family generalist) と定義した。スペシャリストは狭食性、ジェネラリストは広食性の害虫である。ここで上げた462種の害虫のうち、50%の種がスペシャリストであり、BERNAYS and GRAHAM (1988) らの植食性昆虫群集はスペシャリストが多いという主張と一致している。しかしスペシャリストの比率は作物によって異なり、イネの61.3%からラッカセイの4.8%まで大きな幅がある。ジェネラリストについてみても、ナスの51.4%からイネの4.2%までの違いがある。そこでそれぞれの作物の害虫群集の寄主範囲の特徴を表す指標としてS/G比 (スペシャリストの%÷ジェネラリストの%) を計算した (表-2)。S/G比はその害虫群集がどの程度スペシャリスト (狭食) 化しているかを表している。S/G比もまたイネの14.6からトマトの0.15まで大きなばらつきがある。この違いは何によるのであろうか。S/G比は栽培面積とは有意な相関はなく ( $r=-0.08$ )、また害虫群集の種数とも有意な相関は見られなかった ( $r=0.12$ )。導入された作物と同属の植物の日本の固有種が多ければ、これらの植物に適応したスペシャリストが作

物の害虫群集に参入してくる可能性がある。しかしやはりS/G比と作物と同属の固有種の種数との間には有意な相関は見られず ( $r=0.07$ )、導入作物の導入先での植物学的近縁度が害虫群集の寄主範囲に影響を与えることはないと思われる。

表-2のS/G比の欄を見ると、七つの作物の科のうちナス科を除いたすべての科の作物グループで、導入年代が古い作物ほどその害虫群集のS/G比が大きく、害虫群集が狭食化していることがわかる。さらに作物の導入後の年数とS/G比の相関を見ると有意な相関 ( $r=0.69$ ) が見られ (図-4)、作物の導入後の時間が長くなるに従って害虫群集の狭食化が進んでいることを示している。また図から、害虫群集のスペシャリスト比率がジェネラリストのそれを超えるのに約千数百年を要することがわかる。マメ科とナス科の作物の害虫群集は、いずれも回帰直線より下に位置し、イネ科やキク科の作物よりジェネラリストの比率が高い。これらのジェネラリストの中にはマメ科では広食性のカメムシ科、ミノガ科、ヤガ科、コガネムシ科の種が含まれ、ナス科ではやはり広食性のハダニ科、アブラムシ科、コナジラミ科、ヤガ科、コガネムシ科の種が含まれている。KOGAN (1977) によると、ナス科の植物は植食性昆虫がそれを摂食するのに特定の誘引物質を必要としないので、それを摂食する群集はより広食性の種が多いと述べている。

ナス科とシソ科の作物では、作物間の害虫群集のS/G比の差は小さくなく、導入後の年数との関係は小さいか明瞭ではない。これらの科では、群集の狭食化が起こり難いか、他の科の作物に比べて狭食化するのにより長い時間を必要とするのかもしれない。

ここで見られた導入時期の古い作物ほどその害虫群集はスペシャリストが優先しているという事実は、植物とその植食性昆虫群集の関係を考える上で普遍的なものであろうか。前述のGOEDEN (1973, 1975) とGOEDEN and RICKER (1986) は、原産地のヨーロッパから北アメリカのカリフォルニアに百年ぐらいの間に持ち込まれた数種のアザミの植食性昆虫を原産地と比較したところ、原産地であるヨーロッパでの昆虫群集のうち、他の族や科の植物も食べる広食性の種は51～27%であったが、カリフォルニアの群集は94～76%の種が広食性の種で占められていた。KOGAN (1981) は、中国原産で19～20世紀にアメリカに導入されたダイズの害虫群集を調べたところ、害虫453種のうち9.8%の種がマメ科だけを食害する狭食性の害虫であった。これに対して、紀元前3世紀ごろ導入された日本のダイズの害虫群集のうち同じマメ科だけを寄主とするスペシャリストは26.2%にも上

る(表-2)。これらの事実はやはり植食性の昆虫群集の狭食化が時間とともに進行することを支持している。

それではどのようにしてこの害虫群集の狭食化が起こるのであろうか。第一の可能性は、導入初期に群集に加入してきた広食性の種が時間とともに狭食性の種に進化することであろう(共進化説, BERENBAUM, 1983)。第二に、食性の異なる害虫の作物への定着に要する時間が異なる可能性がある(特異的定着説, TURNIPSEED and KOGAN, 1976)。TURNIPSEED と KOGAN (1976)によると、ダイズが新たに導入された地域では、土着の昆虫群集の中から、直翅目、鱗翅目、半翅目などの広食性の昆虫のグループがまず定着してくる。次に野生のマメ科の植物に適応した狭食性の種のグループが定着する。最後に他の科の植物から寄主転換したと考えられる狭食性の種が定着する。導入初期の群集への急速な種の集積は第一と第二のグループにより行われる。第三のグループの定着はゆっくりとした進化を伴って起こり、狭食性のグループが広食性のグループに徐々に置き換わって優占する。彼らはこの最後のプロセスは数千年を要すると考えている。第三の可能性は、狭食性の侵入害虫が広食性の土着害虫群集に加入してきて狭食化が進むことであろう。しかし表-2に示した侵入害虫の食性範囲は土着害虫に比べて有意に広食性に偏っており、侵入害虫が害虫群集の狭食化に貢献することは考えられない。害虫群集の狭食化のメカニズムは、生態学的・進化学的研究によって明らかにされる必要がある。

## おわりに

農業は新たな作物の導入の歴史である。新たに導入した作物に在来の昆虫や海外から侵入してきた昆虫が定着してこれを加害し、害虫群集が形成される。作物の害虫

群集は植物と昆虫の相互作用の研究に良い材料を与えてくれる。また害虫群集の種数やその食性は、害虫防除の上からも無視できない。多くの害虫に加害される作物は、害虫の種数が少ない作物とは異なる防除戦略を必要とするであろう。食性が異なればその害虫の発生も異なる。例えば、単食性の害虫種が優占する作物は大面積に単作すると害虫が大発生しやすい(ROOT, 1973)。一方で、単食性の害虫は有効な防除手段が開発されれば、その個体数を減少させることも可能であろう(例えば、サンカメイガ)。作物の害虫群集の研究は、新たな作物を導入しようとする場合起こりうる害虫問題を予測し、これに対処する上でも有効であると考えられる。

## 引用文献

- 1) ANDOW, D. A. and O. IMURA (1994): Ecology 75(2): 296~300.
- 2) BERENBAUM, M. (1983): Evolution 37: 163~179.
- 3) BERNEYS, E. A. and M. GRAHAM (1988): Ecology 69: 886~892.
- 4) BERNEYS, E. A. and R. F. CHAPMAN (1994): Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York, 312 pp.
- 5) FUTUYMA, D. J. and F. GOULD (1979): Ecol. Monogr. 49: 33~50.
- 6) GOODEN, R. D. and D. W. RICKER (1986): Ann. Entomol. Soc. Am. 79: 945~952.
- 7) 星川清親 (1978): 栽培植物の起源と伝播, 二宮書店, 東京, 295 pp.
- 8) KOGAN, M. (1981): Environ. Entomol. 10: 363~371.
- 9) LAWTON, J. H. and D. R. STRONG (1981): Am. Nat. 118: 317~338.
- 10) ——— (1982): J. Anim. Ecol. 51: 573~595.
- 11) 応動昆編 (1987): 農林有害動物・昆虫名鑑, 日植防, 東京, 379 pp.
- 12) ROOT, R. B. (1973): Ecol. Monogr. 43: 95~124.
- 13) STRONG, D. R. et al. (1977): Ecology 58: 167~175.
- 14) ——— et al. (1984): Insects on plants, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 313 pp.
- 15) ——— (editor) (1988): Ecology 69(4): 885~915.
- 16) TURNIPSEED, S. G. and M. KOGAN (1976): Ann. Rev. Ent. 21: 247~282.

(24 ページより続く)

同上(同上), 足立嘉彦一同部病原機能研(同上部病害第1研), 三代浩二一同部天敵機能研(同上部天敵微生物研), 塩谷 浩一カンキツ部病害研(口之津支場病害研), 伊藤隆男一同上(興津支場病害研), 新井朋徳一同部虫害研(同上支場虫害研), 須崎浩一一同上(支場病害研(盛岡支場病害研)), 土田 聡一カキ・ブドウ支場虫害研(安芸津支場虫害研)

### 【野菜・茶業試験場】

浜村徹三一同環境部上席研究官(環境部虫害第1研究室長), 我孫子和雄一同環境部病害研究室長(同部病害第2研究室長), 松井正春一同上部虫害研究室長(同部虫害第2研究室長), 末永 博一同上研主研(同上部虫害第1研主研), 小山健二一同上(同上部虫害第2研主研), 篠田徹郎一同上(同上), 堀内誠三一同野菜育種部耐病性機構研(盛岡)室長(盛岡支場病害研究室長), 白川 隆一同上研

主研(同上研主研), 福本文良一同花き部病害研究室長(環境部病害第1研究室長), 柏尾貝俊一同留米支場上席研究官(久留米支場虫害研究室長), 西村範夫一同上支場病害研究室長(同上支場病害研究室長), 河野勝行一同上研主研(同上支場虫害研主研), 窪田昌春一同環境部病害研(環境部病害第2研), 山田憲吾一同上(同上), 佐藤衛一同野菜育種部耐病性機構研(同上部病害第1研), 井智史一同花き部病害研(北農試地域基盤研究部低温病理研), 小枝橋基夫一同留米支場病害虫研(久留米支場病害虫研)

### 【北海道農業試験場】

寺見文宏一同地域基盤研究部越冬ストレス研究室長(地域基盤研究部低温病理研究室長), 高橋良二一同上研主研(同上部耐寒遺伝研主研), 栗木みどり一同上(同上), 森山真久一同上研(同上部適応生態研), 川上 顕一同上(同上部低温病理研) (40 ページに続く)