

## 有剣膜翅目の習性型系統樹の假設

岩田久二雄

HYPOTHETIC HABIT-TYPE TREES OF THE  
ACULEATE HYMENOPTERA

BY

KUNIO IWATA

狩獵蜂習性の比較考察は、著者が1942年に発表したように、その各上科毎に考察をすすめるならば系統發生學の上に一つの暗示をあたえる結論にたつるのである。上記の比較考察において、著者は1940年までに發表された習性記録の重要なもの1500種以上を資料にしたのであるが、それら現存種の習性を比較することによつて、過去の地質時代における習性發達の過程をうかがい知ることができるのは、比較形態學におけるのと同じであつて、たとえ習性を古生物學的に裏すけることができないとしても、許されることであろう。過去の狩獵蜂が現存種と全く同じ習性をもつていたとは考えられないが、一度形成された習性が、時の推移とともに、變異と同時に不變異という傾向をとつてきたであろう、ということとは考え得ることである。現存種の習性の中に、過去の習性の様式が多分に残されていることは、形態の場合と同じく認めてよいであろう。いずれにしろ現存種の習性の比較考察から、習性自身の過去の發達過程を想像するのは、習性學においては唯一の方法なのである。

さてその目的において夥しい種の習性を比較する際に、まず習性の如何なる部分を取りあげるかということが問題である。筆者はこの點に關して、1942年の論文において、習性型 (Habit-type) なるものを中核としたのであつた。習性というのは反射運動の連鎖によつて形成された、複雑な遺傳的な綜合體であつて、古來本能とよばれてきたものである。その動物心理學的または生理學的な説明が問題の昆虫群においては明白でないので、表現の上での贅をさけて習性という特殊の用語を用いたのである。さて狩獵蜂の習性、正しくは雌の習性は、他の昆虫群とはきわだつて特異性をもつていて、産卵を中心として發達した母性習性である。産下した卵またはそれから發生した幼虫が、安全に發育するために、雌すなわち母虫が、その全食糧を獲得してやり、その食量と卵または幼虫とを保護するための巢の設営という點に發達した習性なのである。母性習性の中核をなすものは、産卵と食物の獲得すなわち狩獵と營巢の三習性である。ここに狩獵といつたのは、狩獵蜂群、すなわち分類學的には、アリとハナバチの二群を除いた有剣類 Aculeata で、植物の花粉蜜を食物にする Masaridinae を除けば、そのすべてが entomophagous なのである。

これら三習性が實際に表される方法をみても種屬によつて多様である。營巢方法にしても狩獵對象にしても産卵方法にしても極めて變化にとんでゐる。それらについての個々の比較は前記の論文で詳細に取扱つた。ところが、この三習性の實際に行われる順序をみると、狩獵—營巢—産卵、營巢—狩獵—産

卵、營巢—産卵—狩獵の三型がある。これ以外の三型の順列は理論的に不成立であり、実際にも見られないのである。このように全體の母性としての習性の構造を、分析的に考えると、それが習性のもつとも重要な特色であることがわかる。そこで分析的な見方をいまま少し詳細にするために、狩獵—全般を通過して、母虫労働の最高目標—すなわち幼虫を完全に發育させるということ—を組成する共通的な小目標を産卵・獲物の處理・獲物の運搬・巢の設營・巢口の閉塞・巢口の開放に區別し、それらを分習性と稱した。雌の習性全體が、排卵時毎に週期的に反覆される分習性の複合體の連鎖から成り立つのに基いて、これを完習性と稱した。習性を最も特色づけるものは、完習性の内部における分習性の組合せと順列である。筆者は前記の論文において、1500種の習性既知種を、上記の巢口開放というやや特殊な分習性を除いた五分習性による組成から、16型に分類したのであつた。そしてそれらの諸型を一應習性型とよんだのであつた。

一般に完習性は卵1粒の排出を中心として構成され、雌の全生涯を通じて週期的に反覆されるものであるが、特殊の群では數粒産下によつて1完習性が完結されるようになっていて、また可成多くのもので、1卵中心の習性結合體が數個一團となつて、新に別の分習性をともないつつ更に高位のリズムを形成しているのがみられる。それで全生涯を通じて雌の習性全體を明示しようとするときには、もつとも高位の週期をもつた一環を示す必要がある。

これらの組合せと順列を簡明に示すために、

産卵 = ovum parere = O.	處理 = punger = P.
運搬 = transferre = T.	營巢 = instruere = I.
狩獵 = venari = PT = V.	閉塞 = claudere = C.
開扉 = effodere = E.	

でそれぞれの分習性を記號化した。さらに營巢方法の上で三種に區別できるので、(1) 自ら掘坑して巢坑を用意するものを *fondere* = F で、(2) 自ら他所から運搬した材料で巢を築造するものを *aedificare* = A で、(3) 自ら掘坑も築造もせず既存坑を利用するものを *laborem diminuere* = D で表示した。そして掘坑する場合と既存坑を利用する場合、その所在が、すなわち *Baugrund* が地中(粘土・砂土・壤土をえらばず)の時は *r* (*terra*) で、材中または莖と髓質中の時は *l* (*lignum*) で示し、F または D の前に prefix として附記した。營巢が築造性のときにはその築造材料、また一般に巢口閉塞の材料は甚だ多様であるが、それらの由來と性質から大凡分類できるので、それらを英文の小文字で次のように省略表現した。

水や唾液でこねた粘土や泥土の煉物を *argilla* = a. 噛みくだいた葉・木屑・髓粉を水や唾液でこねたものを *pulpa* = p. 樹脂や樹膠など自然に粘着性のあるものを *res lentus* = l. 乾燥状態の草莖葉・綿毛・藓・樹皮など纖維物を *herba* = h. 乾燥状態の土・砂・細塵などを *terra* = t. 乾燥せる木屑・髓粉などを *scobs* = s. 蜂自身が口から分泌したと推定される物質からなる膜状物を *membrana* = m で示し、A および C の suffix として追記した。開扉の際に取扱われる材料は閉塞のときと同じであるので、特に suffix の必要がないわけである。

狩獵回数すなわち單獨生活を営む一般狩獵蜂の場合なら、1卵のために巢内の1獨房に貯藏する獲物の數であるが、それはVの置數として示した。狩獵回数は各種屬でほぼ一定の限度をもっているが、明確に定つた數字で示すことはできないので、一般の考察ではXYまたはZで示し、産卵前のものをXで産卵後のものをYで示した。同様に一週期内に何回か連続産卵するような場合には、Oの上にXを置として附記した。

單獨生活者は食糧である獲物を一時に連続搬入して貯藏するのが普通だが、前家族生活者と家族生活者では、食物は日毎に少しずつ幼虫の消費に應じて搬入し、所謂隨時給食するので、この場合Vを使用しないで、gignère=Gで特に表した。このときには蒸はつけない。それは隨時給食になると、もはや一回の食物搬入が、必ずしも一頭の獲物とかぎらないからである。また前記Diptopteraの特殊群Masaridinaeは、花蜂群Anthophilaと同じく、花粉蜜を食物にするので、Vの代わりにlegère=Lを用いた。

さて以上の規定にもとずいて、分習性の記號を、それらの週期内における連鎖順に、左から右に書きつらねる。この記號列はその種屬の雌の全生涯における生活動作の、最大の週期の一環を示すように書き現わされねばならない。これを完習性式とでもいうならば、それは本能行爲の進展の形を示すとともに、狩獵回数・營巢方法・營巢と閉塞の材料と方法なども示すのである。しかし他の重要な習性の特色である狩獵の對象を示していない。この點に關しては、PompiloideaやDiptopteraの如く、クモ綱と鱗翅目及び鞘翅目のeruciform larvaeに攻撃對象を限つているものでは、不都合ないが、Fossoresのように昆虫綱の目全般にわたるようなものでは、何か表現法があつた方が都合がよいのであるが、この場合も獲物の屬する分類學的な範圍を目にまでひきあげるならば、完習性式の系列とある程度の關連をもつてくるので、あえて複雑な記號化を試みる必要が、比較考察の上で生じないのである。

以上の如くして、HANDLIRSCH, WHEELER等の採用した分類法に従つて、Aculeataの各上科毎に各屬の完習性式を列擧すると次の通りになる。この記號化を各屬の種毎に行うことは紙幅の都合上不可能であり、また全般的な比較考察上必要でもないので、單位を屬においたのである。しかし各完習性式毎にそれに屬すると判定される種の数、括弧についで附記した。(第一表)

第一表によると、完習性式の數はFossores(アナバチ群をふくむ)で47で最大を示し、Pompiloidea(ベッコウバチの一群)で22、Diptoptera(ドロバチ、スズメバチなどをふくむ一群)で39、Bethyloidea(アリガタバチなどの一群)とHeterogyna(ツチバチなどの一群)とで5、Tubulifera(セイボウの一群)で3である。一方習性の他の部分をもみても、たとえば各分習性の實際に示される方法にみても、Fossoresで最も多型にわたっている。種の數においても多い。現在この上科の昆虫がもつとも著しい發展をしていることは明かである。

さてこれらの完習性式を比較し、分習性の特色をも参考にして考えると、狩獵蜂全般の習性發達の過程が簡明に想像しうるのである。

それらは第二、第三、第四表に示したとおりである。この三表で習性發達の著しい三上科の完習性式による系列を示した。これは必ずしも形態學にもとづく系統樹と一致しないかもしれないが、前記の論

第 一 表

HABIT-TYPES OF WASP GENERA

FOSSORES

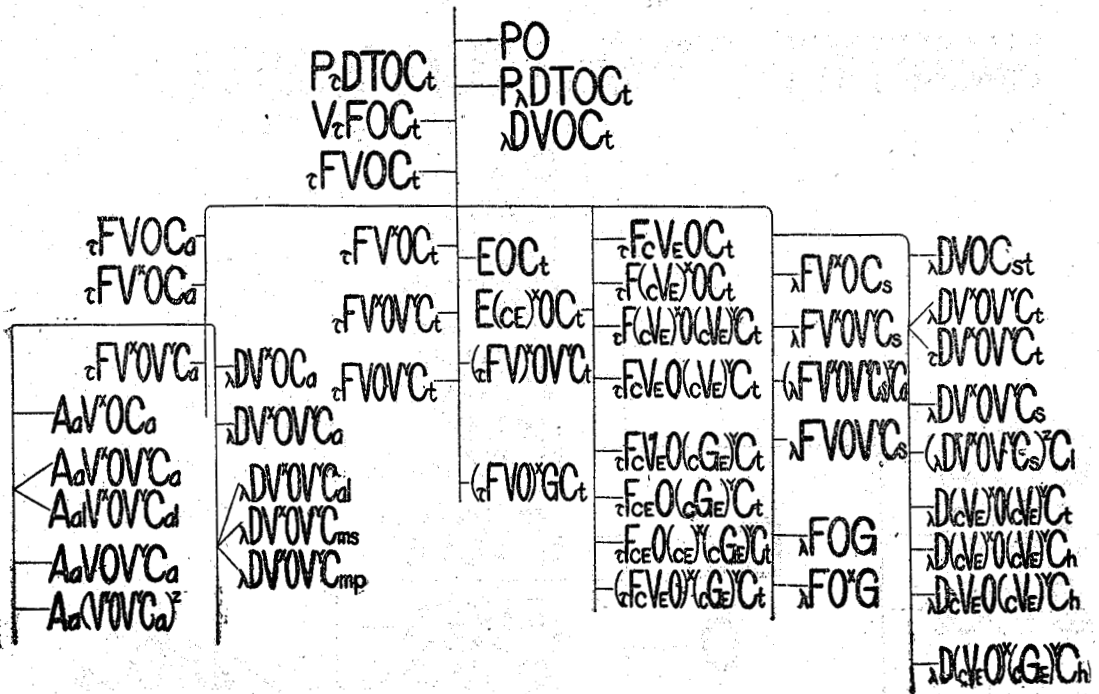
- PO Larva Dolichurus SpheX (15)
- P<sub>2</sub>DTOC<sub>t</sub> Dolichurus Ampulex (6)
- P<sub>1</sub>ADTOC<sub>t</sub> Dolichurus Ampulex (3)
- V<sub>t</sub>FOC<sub>t</sub> Ammophila Podalonia SpheX Priononyx (9)
- λDVOCT Ampulex (1)
- λDVOCT<sub>t</sub> Ammophila (1)
- τFVOC<sub>t</sub> SpheX Priononyx Exeirus Sphecius Stizus Notogonidea Tachyspex Liris (12)
- τF<sub>c</sub>VEOC<sub>t</sub> Ammophila SpheX Tachyspex (14)
- λDV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Chalybion Trypoxylon Passaloecus (13)
- τFV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Notogonidea Tachytes Tachyspex Liris (14)
- λFV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Crabro (4)
- λFV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Podium (1)
- τA<sub>a</sub>V<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Sceliphron Pison Trypoxylon (3)
- τF(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Oxybelus Tachyspex Hoplisoides (5)
- τFV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> SpheX Stizus Notogonidea Tachytes Lyrada Tachyspex Liris Hyloliris Larropsis Miscophus Sphecius Gorytes Didineis Homogambus Alyson Plenoculus Astata Dinetus Psen Nesomimesa Xylocelia Deinomimesa Crabro Mellinus Cerceris Philanthus Aphilanthops Trachypus Palorus (133)
- τFV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Podium Pison Crabro (4)
- (λFV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub>)<sup>z</sup>Ca Crabro (1)
- λFV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Spilomena Stigimus Pemphredon Psen Crabro (62)
- τF(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> SpheX Lyrada Tachyspex Gorytes Hoplisoides Paranysson Bicyrtes Palorus Oxybelus Miscophus Pseudanthophilus (38)
- τF<sub>c</sub>VE<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Ammophila SpheX (14)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Podium Pison Trypoxylon (37)
- τDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Stizus (2)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Tachyspex Silaen Nitela Niteliopsis Plenoculus (9)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Psen Crabro (7)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Passaloecus (6)
- (λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub>)<sup>z</sup>C<sub>1</sub> Crabro (1)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Psen Psenulus (4)
- λDV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>mp</sub> Nipponopsen (1)
- λD(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Silaen Rhinonitela (2)
- λD(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> SpheX (6)
- λD(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> SpheX (1)
- A<sub>a</sub>V<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Trigonopsis Sceliphron Pison Trypoxylon Lyrada Tachytes Motes (35)
- A<sub>a</sub>VOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Sceliphron (12)
- A<sub>a</sub>(V<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Trypoxylon (5)
- A<sub>a</sub>LV<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Pison (1)
- τF<sub>c</sub>VE<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cGE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Bembix Rubrica (12)
- (τF<sub>c</sub>VE<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>)<sup>z</sup>(cGE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Bembix (1)
- (τFV<sup>o</sup>)<sup>o</sup>OV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Cerceris Philanthus (5)
- (τFVO)<sup>o</sup>GC<sub>t</sub> Aphilanthops (1)
- λFVOV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Crabro (2)
- λD(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cVE)<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> SpheX (1)
- τFCE<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cGE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Bembix Monedula Microbembix Bembicinus Stizus (5)
- τFCE<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>(cGE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Stizus (3)
- λFOG Stigmus (1)
- λFO<sup>o</sup>GC<sub>t</sub> Crabro (1)
- E(CE)<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Nysson (2)
- E<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Stizus (1)

POMPILOIDEA

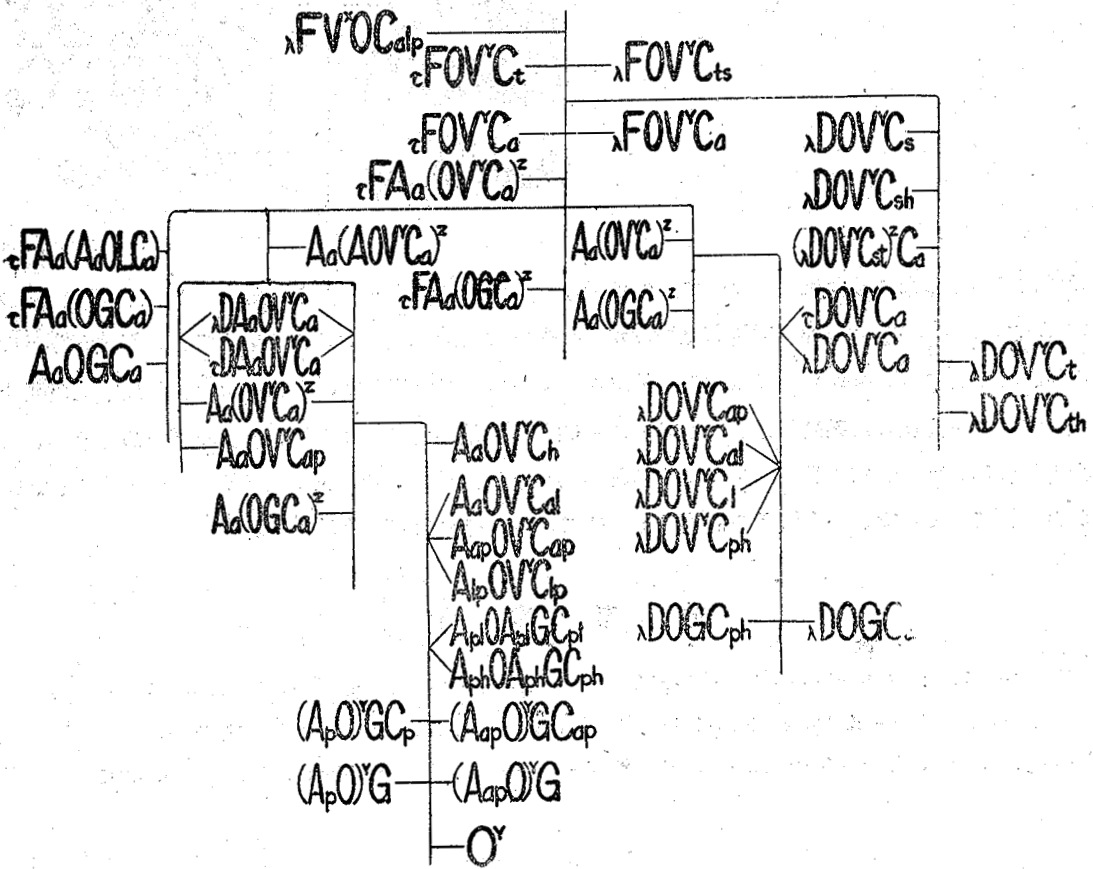
- PO Homonotus Notocyphus Planiceps Ferreola Anoplius Parafferola Pedinaspis Pompilus (12)
- P<sub>2</sub>DTO Pompilus (1)
- P<sub>1</sub>DTOC<sub>t</sub> Planiceps Pedinaspis Evagetes Pompilus (8)
- V<sub>t</sub>FOC<sub>t</sub> Pompiloides Pompilus Pompilogaster Pepsis Priocnemis Anoplius Aporus Episyron Solius Batozonus Parabatozonus Calicargus Agenia Hoploneurion Archnophocionus (56)
- τDVOCT Cryptochelilus Priocnemis Deuteragenia Evagetes (4)

- λDVOCT Pompilus Anoplius Evagetes Agenia (5)
- λDVOCT Anoplius Pseudagenia (5)
- τFVOCT Cryptochelilus Pseudagenia Pompilus Anoplius (18)
- λFVOCT Cryptochelilus (1)
- τFVOCT Pseudagenia (3)
- τFA<sub>a</sub>(VOCA)<sup>z</sup> Pseudagenia (1)
- A<sub>a</sub>VOCA Pseudagenia Agenia Ageniella Paragenia (38)
- (A<sub>a</sub>VOCA)<sup>z</sup>C<sub>1</sub> Pseudagenia (1)
- A<sub>alp</sub>VOCA<sub>lp</sub> Macromeris (2)
- τDVOCA Pseudagenia Deuteragenia (5)
- λDVOCA Pseudagenia Deuteragenia (5)
- (λDVOCA)<sub>C<sub>1</sub></sub> Pseudagenia (1)
- (λDVOCA)<sub>C<sub>2</sub></sub> Pseudagenia (1)
- λDVOCA<sub>2</sub> Deuteragenia (2)
- λDA<sub>h</sub>VOCA<sub>h</sub> Cryptochelilus (2)
- O Ceropales (1)
- E<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Pompilus (3)
- DIPTOPTERA
- λFV<sup>o</sup>OC<sub>lp</sub> Paremnes (1)
- τFOV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Pterochilus Odynerus (5)
- τFOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Pterochilus Odynerus Rhygchium Montezumia (7)
- τFA<sub>a</sub>(OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Montezumia Odynerus (24)
- τFA<sub>a</sub>(OG<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Odynerus (2)
- A<sub>a</sub>(OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Odynerus Rhygchium Abispa (3)
- A<sub>a</sub>(OG<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Odynerus (2)
- A<sub>a</sub>(A<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub>)<sup>z</sup> Odynerus (1)
- λDA<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Odynerus (4)
- τDA<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Odynerus
- A<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Pchymenes Odynerus Eumenes Synagris (30)
- A<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>lp</sub> Eumenes (1)
- A<sub>alp</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>lp</sub> Odynerus (1)
- A<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> Odynerus (1)
- A<sub>a</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>l</sub> Rhygchium (1)
- A<sub>lp</sub>OV<sup>o</sup>OC<sub>lp</sub> Zethus (2)
- A<sub>a</sub>OG<sub>a</sub> Odynerus Synagris (3)
- τDOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Odynerus Monobia (5)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Allostor Nortonia Monobia Rhygchium Odynerus (7)
- λDOG<sub>a</sub> Odynerus (2)
- λFOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Odynerus Rhygchium (5)
- λFOV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Odynerus Riloglossa (2)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>s</sub> Odynerus (2)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> Odynerus (1)
- (λDOV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub>)<sup>z</sup>Ca Odynerus (1)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>t</sub> Raphiglossa (2)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>h</sub> Raphiglossa (1)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>ph</sub> Zethus Discoelius (7)
- λDOG<sub>a</sub>ph Zethus (1)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>lp</sub> Odynerus (1)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>l</sub> Odynerus (1)
- λDOV<sup>o</sup>OC<sub>a</sub> Odynerus (3)
- A<sub>pl</sub>O A<sub>pl</sub>G C<sub>pl</sub> Zethusculus (1)
- A<sub>ph</sub>O A<sub>ph</sub>G C<sub>ph</sub> Zethus (1)
- (A<sub>ap</sub>O)<sup>z</sup>G C<sub>ap</sub> Stenogaster (1)
- (A<sub>ap</sub>O)<sup>z</sup>G C<sub>lp</sub> Stenogaster (2)
- (A<sub>ap</sub>O)<sup>z</sup>G Stenogaster (1)
- (A<sub>ap</sub>O)<sup>z</sup>G Stenogaster (2)
- O Social Vespidae
- BETHYLOIDEA & HETEROGYNA
- PO Laelius Sierola Perisierola Plistocera Goniozus Scleroderma Cephalonomia (32)
- PO Perisierola Plistocera Tiphia Scolia Elis Campsomeris (44)
- P<sub>1</sub>DTO Holeypris Parascleroderma Allepyris (3)
- P<sub>2</sub>DTO Bethylus Cephalonomia (4)
- P<sub>2</sub>DTOC Methoca Pterombus (8)
- TUBULIFERA
- POC<sub>p</sub> Chrysis (1)
- PO Cleptes (1)
- O many Chrysididae

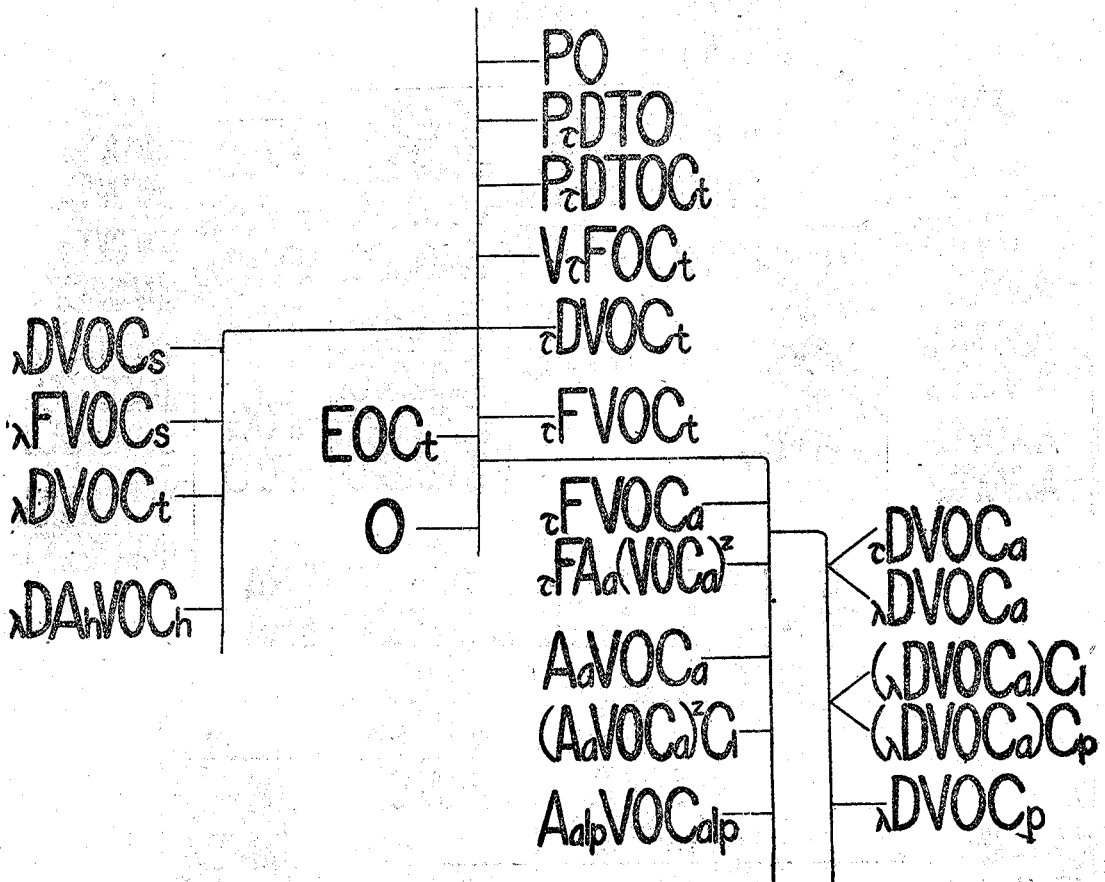
第 二 表  
HABIT-TYPE TREE OF FOSSORES



第 三 表  
HABIT-TYPE TREE OF DIPLOPTERA



# HABIT-TYPE TREE OF POMPILOIDEA



文で詳細に考察したような理由によつて、習性發達の過程を暗示するものとする。第三、第四表の Diploptera と Pompiloidea では狩獵對象が、比較的せまい範圍に限られているので、解讀が容易であるが、第二表の Fossores では狩獵對象が多岐にわたつているので、その對象の各分類學上の区分にもとずいて一應別々に系列化し、あとでそれを綜合して第二表にしたため、多少難解であろうが、第一表と比較し、前記論文の第二章を參照すると明かになる。この三表の説明は多くを必要とするが、紙面が限られているので、一應讀者の解讀にまかせて、他日機を得て詳述したい。

## 参 考 文 献

- Bequaert, J. : A Revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the Collection of the American Museum Congo Expedition. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. 39, 1918.
- Iwata, K. : Comparative Studies on the Habits of Solitary Wasps. Tenthredo, Vol. 4, 1942.

## Résumé

The present paper is supplemental to my treatise published in 1942 (*Tenthredo*, Vol. 4, Nos. 1 and 2, pp. 1—146), in which I discussed about the habit-types of the Aculeates and found 16 types among them. These are composed of 5 component-habits, indicated by O, P, T, I and C.

Here are given the addition of a component-habit, E (closing of the nest entrance), and the more detailed abbreviations of the component I, viz., F (to dig), A (to build) and D (to utilize preexisting holes). To show the complete habits of the Aculeate genera in their various appearances as well as in their structures, the following prefix or suffix is established:—  $\tau$  = to dig or use the burrows in ground,  $\lambda$  = to dig or use the burrows in wood or pith of plants, the other letters, t, s, a, p, l, h, and m are shown in the previous paper, pp. 65—67.

These expressions, here called habit-formulae, are found 47 in Fossores, 22 in Pompiloidea, 39 in Diploptera, 5 in Bethyloidea and Heterogyna and 3 in Tubulifera as shown in the table I. The habit-formulae of each superfamily may be arranged as indicated in the tables II, III and IV, due to the discussion stated in my previous paper.