

## パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* の 集団同時発光シグナルを利用するホタルの 1 種

大場信義\*

A species of firefly that uses the synchronous  
flashing signal of *Pteroptyx effulgens* in Papua New Guinea

OHBA Nobuyoshi\*

キーワード：ホタル, *Pteroptyx effulgens*, 集団同時発光

Key words: firefly, *Pteroptyx effulgens*, synchronous flashing, Papua New Guinea

パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* は体長約 7 mm, 前胸背は橙色, 上翅は黒色であり, 特定の 1 本の木に数千, 数万個体が集合して, 一斉に点滅を繰り返す。この集団同時明滅は雄にのみみられる習性であり, その発光間隔は約 0.9 秒であり, 種固有な発光パターンである。雌は 3~4 秒間連続した弱い緑色光を放ち飛翔する。雄は発光する雌を追飛して交尾に至る。この集団内に *P. effulgens* に酷似する黄色のホタル *Pteroptyx* sp. が混生する。*P. sp.* の外部形態は *P. effulgens* と非常によく似ているが, 上翅が黄褐色であり, 翅端が暗色であることで区別できる。*P. effulgens* と *P. sp.* の個体数比率は圧倒的に *P. effulgens* が優占する。*P. sp.* の発光行動を観察した結果, 1) 雄は同調発光しない, 2) 雌が放つ誘惑発光シグナルが *P. effulgens* とは発光色が肉眼的に僅かに異なる, 3) 発光活動習性が異なるなどの相違が認められた。これまでの観察結果から *P. sp.* は圧倒的に優占する *P. effulgens* の集団発光シグナルを利用して集合し, その後に *P. effulgens* とは異なる発光パターンの発光シグナルによって同種間のコミュニケーションを小集団でも効率的に図るように行動進化したと考えられる。

In the Papua New Guinean firefly *Pteroptyx effulgens* more than several thousand individuals gather together in specific trees to emit their flashes in synchrony. The pronotum in this species is orange in color, the elytra are black and body length is approximately 7mm. Synchronous flashing is only seen in males and flash intervals amount to approximately 0.9 sec. It is an unusual flash pattern. The female flies and emits a weak green continuous light for 3-4 sec. to attract a male. The females of another species, *P. sp.*, do not fly and only perch on a leaf. When males locate a female, they fly and orientate towards the female with rapid flashing, preceding copulation in *P. effulgens*. There are two species of fireflies in one tree, one of them being the yellow *P. sp.* firefly and the other being *P. effulgens*. *P. sp.* resembles *P. effulgens* in much of its external morphology, but it is possible to distinguish the two species by their color of the elytra, because in *P. sp.* the pronotum is yellow and the apices of the elytra are dark in color. The ratio of *P. effulgens* to *P. sp.* in a tree is lower than 5 : 1, *P. effulgens* always being more abundant than *P. sp.* Regarding luminescence behavior, *P. sp.* males begin flashing at midnight, but do not synchronize their flashes; furthermore the luminescent calling signal of the female has a different color from that of *P. effulgens*. Based on field and laboratory observations, *P. sp.* appears to make use of the other species' communication system. It is thought that the small population of *P. sp.* achieves greater efficiency through the different luminescent signals from the large populations of *P. effulgens* males.

\* 横須賀市自然・人文博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka, 238-0016.

原稿受付 2005 年 10 月 30 日 横須賀市博物館業績第 598 号.

## はじめに

東南アジア帯には特定の木に無数に集合して一斉に周期を合わせて発光するいわゆる集団同時明滅するホタルが知られている (Bassot and Polunin, 1967; Buck and Buck, 1966; Hanson, Case, Buck and Buck, 1971; Haneda, 1966)。しかし、バプア・ニューギニアの *Pteroptyx effulgens* は集団同時明滅するのは雄に限られ、雌は連続した光を放つ。これまでにこの集団同時明滅のメカニズムについて多くの報告がなされているものの、十分な理解には至っていない。

筆者はバプア・ニューギニアに分布する *Pteroptyx effulgens* やシンガポール、マレーシアに分布する *Pteroptyx tener* を中心に発光行動を調査研究してきた結果 (Ohba and Wong, 2004)、同時明滅を制御する上で発光波形が重要な役割を演じていることや集団同時明滅の行動学的意義についても明らかにすることができた (大場, 1992, 1996, 1999, 2004; Ohba and Sim, 1994)。こうした研究の過程でマレーシアの *P. tener* の集団に同属種の *P. valida* が混生しており、それらは木に止まっている高さを違えて棲み分けていることが把握された。さらに、*P. valida* は同時明滅しないことによって *P. tener* とは完全に区別できる (大場, 2004)。

こうした現象に類似した現象がバプア・ニューギニアの *P. effulgens* の集団内においても *P. effulgens* に酷似する *Pteroptyx* 属ホタルの1種 (*P. sp.*) が混生することが見出された。ここでは、*P. effulgens* の大集団に混生する別種の *P. sp.* の形態的、生態的相違について *P. effulgens* と比較検討するとともに、その行動学的意義について野外および室内の実験観察結果から論議する。

## 観察対象と方法

観察対象はバプア・ニューギニアに分布する *Pteroptyx effulgens* とその集団に混生する *P. sp.* である (第1図)。両種の外部形態は酷似しているが、鞘翅と前胸背の色彩が明瞭に異なっている。*P. effulgens* は前胸背が赤橙色、鞘翅は黒色であるが、*P. sp.* では前胸背、鞘翅ともに黄褐色である。*P. effulgens* の雄は特定の木に集合して大集団を形成し、雄の発光周期が一斉に揃う、いわゆる集団同時明滅する習性を有し、年間を通してこの発光行動は持続する。

### *P. sp.* と *P. effulgens* の外部形態比較

生時の全形と色彩を写真撮影するとともに、乾燥標本を走査型電子顕微鏡で観察、写真撮影して比較した。

## 発光パターンの観察・記録

発光パターンの記録解析はイメージ・インテンシファイア管を装着した小型VTRカメラで発光パターンを録画し、研究室でその映像をモニター上に再生し、発光シグナルを電気シグナルに変換するセンサーで感受し、そのシグナルを増幅装置で増幅した。その後、そのシグナルはAD変換ボードを介し発光パターン解析プログラム (牧野ほか, 1994) がインストールされているパーソナル・コンピュータに入力して波形や発光間隔、パワー・スペクトル解析を行った。

**野外観察** *P. effulgens* と *P. sp.* が混生して集合する木を観察場所とし、昼間における両種の生息状況を調査するとともに、夜間には両種の発光活動を観察記録した。両種の雌の発光パターンの観察には透明ビニール袋に各々の雌を1個体入れ、野外に置き雄の反応を実験観察した。野外の気温は約28℃であった。

**室内観察** 透明ビニール袋 (40 x 50 cm) に雌雄別に *P. effulgens* と *P. sp.* を各々20個体入れて、暗室において発光活動と発光パターンを高感度VTRカメラで記録観察した。

## 結果

### *P. sp.* の外部形態

体長約8 mm、複眼は大きく発達し、触角は細く短い。体の背面は全体に黄褐色で鞘翅の後半は暗色の下翅が透けて見えるためにやや暗色。雄の翅端は内側に曲がり、鉤状発光器の外部形態は *P. effulgens* と同様であり、外部形態 (第1, 2図) は酷似している。

### 走査型電子顕微鏡による外部形態

*P. sp.* の頭部は *P. effulgens* に酷似し、複眼が発達し (第3図)、個眼は斉一な正六角形 (第7図)。大きいは小さく、湾曲し先端は尖る (第4図)。触角は細く棍棒状であり、長い感覚毛が密生する (第5, 6図)。

*P. effulgens* の口器、触角、複眼形態ともに *P. sp.* に酷似する (第4~7図)。

### *P. effulgens* と *P. sp.* の生息個体数の比率

昼間に観察地において無作為に捕虫網でスweeping 採集して両種の個体数を調査した結果、両種のホタル451個体のうち、*P. effulgens* は376個体、*P. sp.* は75個体であり、圧倒的に *P. effulgens* が優占していた。なお、夜間においても優占種であることを確認した。

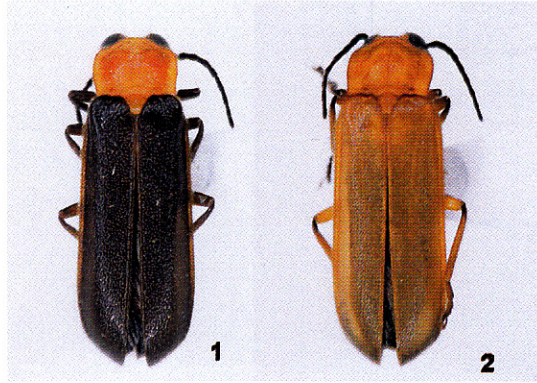
### 野外における *P. sp.* 雄の発光行動

*P. effulgens* の集団同時明滅のなかで、異質の発光シグナルは認められなかった。確認された発光する個体は全て *P. effulgens* であり、*P. sp.* の雄の発光は確認できなかつ

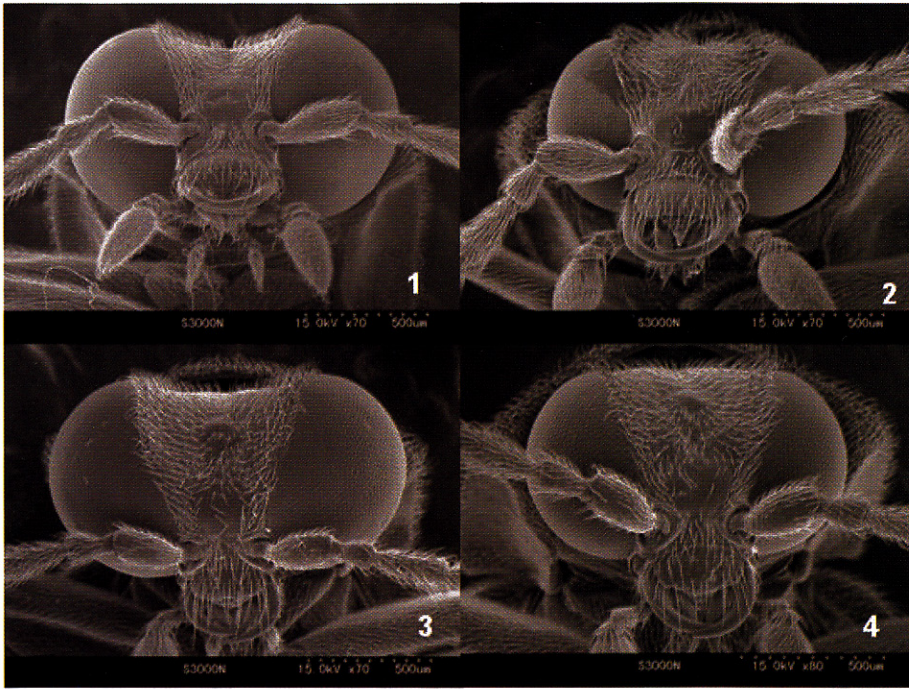




第1図 同所的に集合する *P. effulgens* (左) と *P. sp.* (右).



第2図 *P. effulgens* と *P. sp.* の雄の標本写真。  
1. *P. effulgens* 2. *P. sp.*



第3図 *P. effulgens* と *P. sp.* の頭部の走査型電子顕微鏡写真。  
1. *P. effulgens* 雄正面, 2. 同 雌正面, 3. *P. sp.* 雄正面, 4. 同 雌正面。

た。

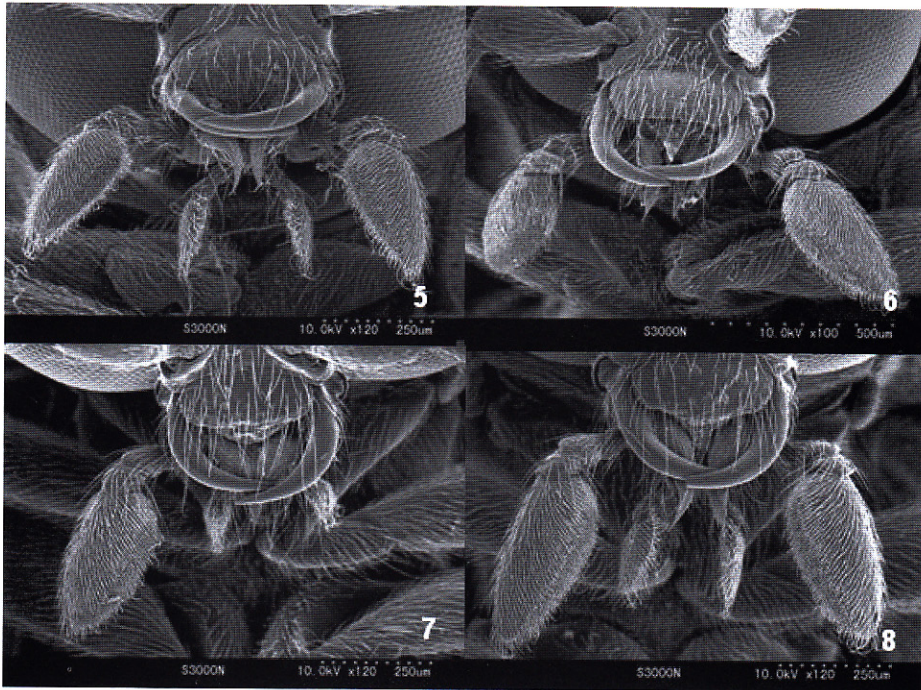
#### *P. effulgens* と *P. sp.* の雌が放つ誘惑発光シグナル

*P. effulgens* と *P. sp.* の雌を各々透明ビニール袋 (5×7 cm) に1個体入れ、両種が集合する木から2 m離れた位置に置いて観察した結果は次の通りである。

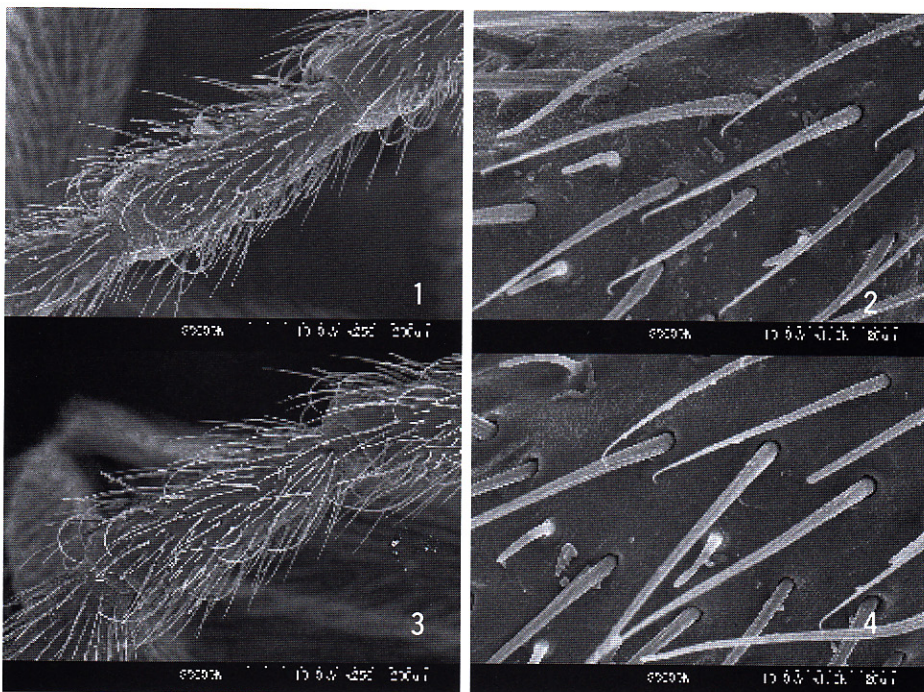
*P. effulgens* の雌が放つ誘惑発光シグナルは非常に速い明滅を続ける複雑な波形であり、肉眼での観察では緑色を呈した連続光に見えた。*P. sp.* の雌の発光も同様であり、発光パターンから両種を区別することは肉眼的な観

察からは困難であった (第9図5-8, 12図1-8)。しかし、*P. sp.* の発光色は肉眼観察では *P. effulgens* とは僅かに異なっていたが、発光スペクトル分析を行っていないため、今後確認を要する。また、透明ビニール袋に入れて野外に置いた *P. sp.* の雌は *P. effulgens* と同様に19:30ごろから発光した。両種の雌を各々透明ビニール袋に入れて野外に置いて発光させたところ、両種の雌は同種の雌を見分けて各々が定位した。



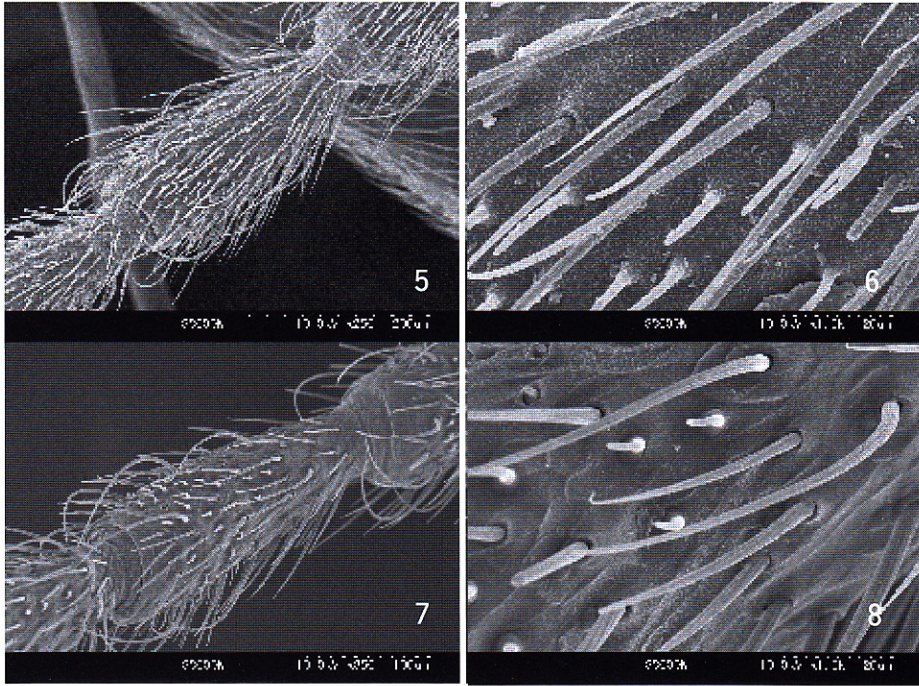


第4図 *P. effulgens* と *P. sp.* の頭部口器の走査型電子顕微鏡写真。  
1. *P. effulgens* 雄正面, 2. 同 雌正面, 3. *P. sp.* 雄正面, 4. 同 雄正面.

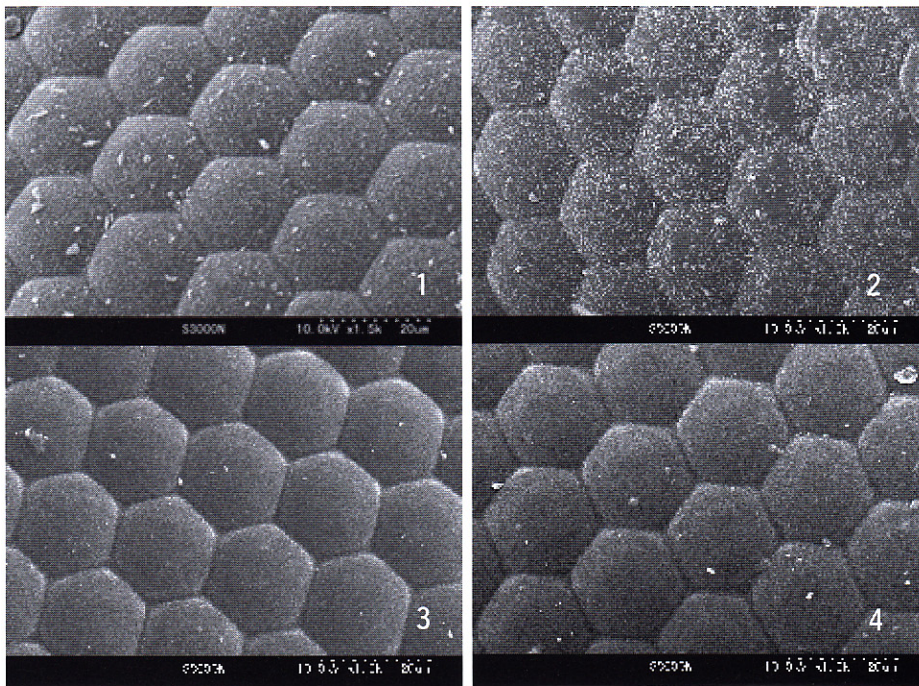


第5図 *P. effulgens* と *P. sp.* の雄触角の走査型電子顕微鏡写真。  
1. *P. effulgens*, 2. 同 拡大, 3. *P. sp.*, 4. 同拡大.





第6図 *P. effulgens* と *P. sp.* の雌触角の走査型電子顕微鏡写真。  
1. *P. effulgens*, 2. 同拡大, 3. *P. sp.*, 4. 同拡大。



第7図 *P. effulgens* と *P. sp.* の雄複眼の走査型電子顕微鏡写真。  
1. *P. effulgens* ♂, 2. 同♀, 3. *P. sp.* ♂, 4. 同♀。





第8図 *P. effulgens* と *P. sp.* が集合する木および周辺環境.

### 室内における *P. sp.* の発光行動

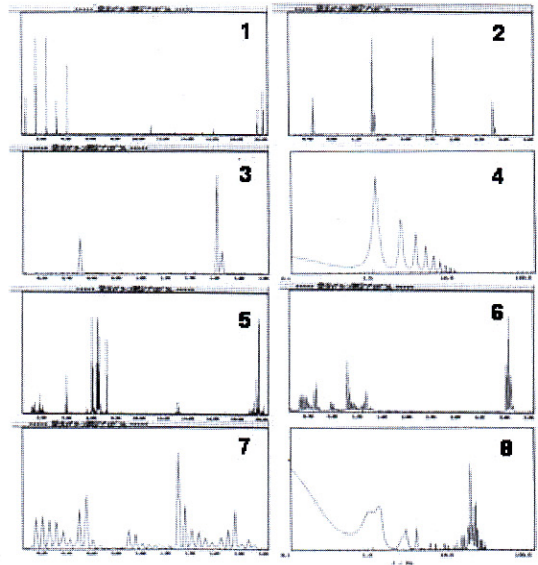
活動習性： *P. effulgens* が 19 : 30 ごろから発光開始したのに対し、*P. sp.*の雄は午前 0 : 00 過ぎに次第に発光した。

雄の発光パターン： 同気温、同一実験条件のなかで、*P. effulgens*の雄は同時明滅したが *P. sp.*の雄は同時明滅しなかった。両種の雄の発光パターンは第9-11図に示すように明らかに異なっていた。*P. effulgens*は発光間隔が規則的であり、発光間隔がほぼ0.9秒(第9図1-3)であり、パワー・スペクトルは第9図4に示したとおり主ピークはほぼ1 Hzの周期であり、それに続く8個の2~10 Hzの小ピークが並んでいる。しかし *P. sp.*の発光パターンは第10~11図に示したとおり、発光開始時から時間経過とともに変化が大きかった。

観察開始時の *P. sp.*の雄は(第10図1-3)に示したとおり発光波形は規則的であり、0.3 - 20 Hz以上の周期で発光し(第10図4)、発光間隔は不規則であった。この不規則性は異なる観察時間においても同様であったが、第11図5に見られるように、著しく発光間隔が短い発光が記録された。この発光を含むパワー・スペクトルは第11図8に示したとおり17 Hz前後の周期の発光が含まれている。発光活動が活発になるほどに発光周期の早い発光が増大し(第11図)パワー・スペクトルには18 Hz付近をピークとする様々な周期の特異なピークが分析された。

小ピークが最も顕著に現れたのは第11図5-7であり、ひとつの発光に3~4個の小ピークが含まれた。パワー・スペクトルは第11図8に示したとおり11 Hz-20 Hzでは様々な周期が記録された。

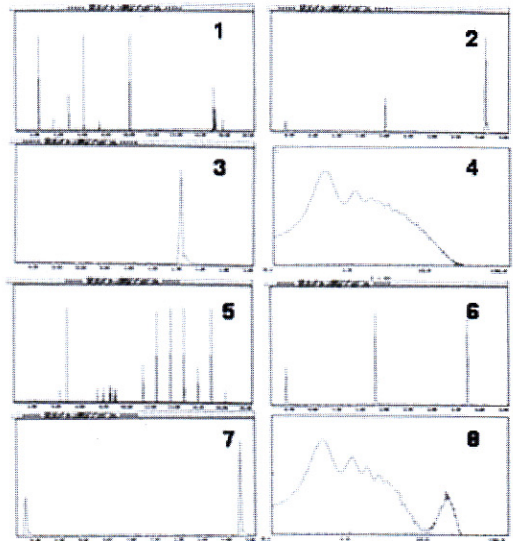
雌の発光パターン： 両種の雌の発光パターンは第9, 12図に示したとおり酷似していた。*P. effulgens*の発光間隔は全体に不規則であるが、小ピークが多数並んで構



第9図 *Pteroptyx effulgens*の発光パターン.

21 : 00 記録開始, 気温 22℃.

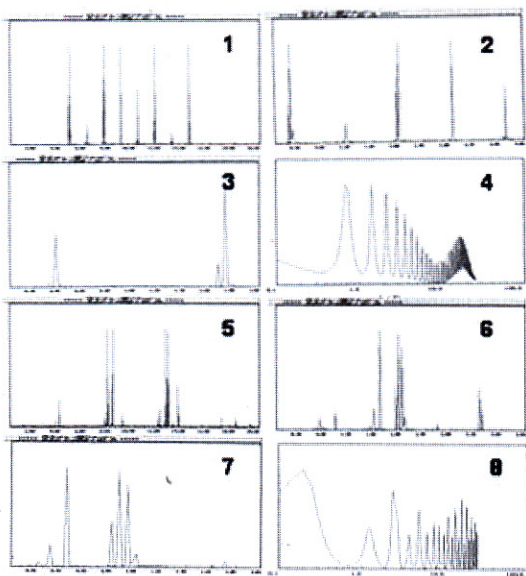
1. 雄の発光パターン (20秒記録), 2. 同 (4秒記録), 3. 同 (2秒記録) 4. 同 パワー・スペクトル, 5. 雌の発光パターン (20秒記録), 6. 同 (4秒記録), 7. 同 (2秒記録), 8. 同パワー・スペクトル.



第10図 *P. sp.*雄の発光パターン (発光開始時 0 : 00).

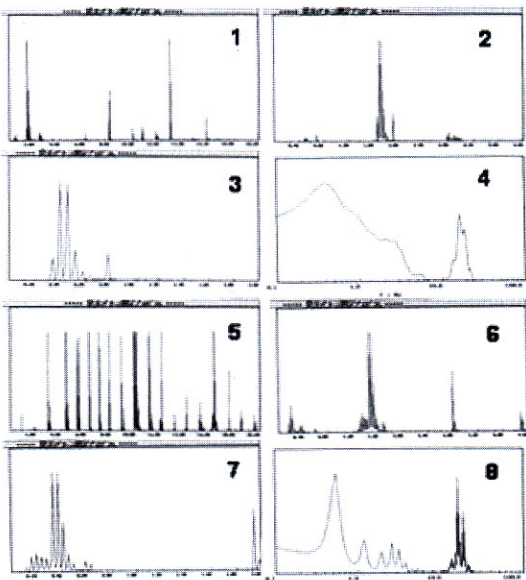
1. 発光開始時の発光パターン (20秒記録), 2. 同 (4秒記録), 3. 同 (2秒記録), 4. 同 パワー・スペクトル, 5. 短周期発光が含まれる発光パターン (20秒記録), 6. 同 (4秒記録), 7. 同 (2秒記録), 8. 同パワー・スペクトル.





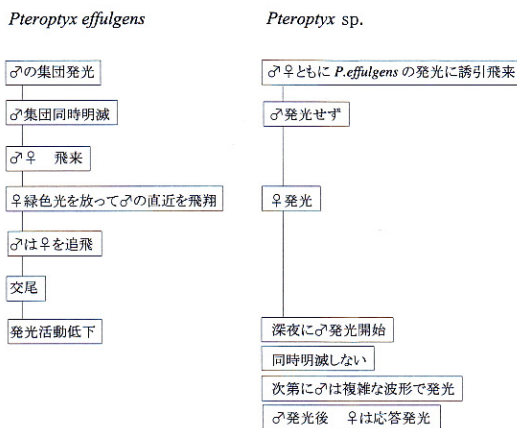
第 11 図 *P. sp.* の発光パターン (活動最盛時刻 2 : 00).

1. 短周期発光が増大した雄の発光パターン (20 秒記録), 2. 同 (4 秒記録), 3. 同 (2 秒記録), 4. 同 パワースペクトル, 5. 短周期発光が最も増大した雄の発光パターン (20 秒記録), 6. 同 (4 秒記録), 7. 同 (2 秒記録), 8. 同パワースペクトル.



第 12 図 *P. sp.* の雌の発光パターン.

1. 発光開始時の発光パターン (20 秒記録), 2. 同 (4 秒記録), 3. 同 (2 秒記録), 4. 同 パワースペクトル, 5. 短周期発光が増大した発光パターン (20 秒記録), 6. 同 (4 秒記録), 7. 同 (2 秒記録), 8. 同パワースペクトル.



第 13 図 *Pteroptyx effulgens* と発光コミュニケーションシステム.

成された発光記録部分の小ピーク間はほぼ一定であった。この小ピーク間は約 0.05 秒であり、肉眼では識別できず強弱を繰り返す連続光として見えた。パワースペクトルは第 9 図 8 に示したとおり長周期から短周期まで連続して見られた。しかし、10 Hz 前後の周期の発光は見られず、17 Hz 前後の周期が多く含まれた。一方、*P. sp.* では 17 Hz 前後の短周期が顕著であり、長周期側では様々なものが含まれた。他の分析結果では 0.4 Hz と 17 Hz の周期を主成分とした(第 12 図 4, 8)。

### 考 察

#### *Pteroptyx effulgens* と *P. sp.* の外部形態比較

全形の両種の外部形態は酷似しているが、鞘翅の色彩は *P. effulgens* は黒色、*P. sp.* では黄色、後半はやや暗色である点で相違する。走査型電子顕微鏡による外部形態の観察によっても区別は困難である。従って、両種が外部形態から相互に識別しているとは考えられない。なお、両種の上翅の色彩は明らかに異なり、複眼機能が高度に発達しているこれらのホタルは夜間において至近距離に接近した際には、鞘翅色彩の相違を識別している可能性が高いと考えられる。

#### 野外における *Pteroptyx effulgens* と *P. sp.* の比率

2 種のホタルが集合する木には常に *P. effulgens* が圧倒的に多く 83.4 % を占める一方、*P. sp.* は 16.6 % に過ぎず、少数集団である。大集団のなかで、小集団が集合し、コミュニケーションを図ることは困難な状況と想定されるが、*P. sp.* は確実に同種を選択している。同種を選択可能としているのは以下の発光行動の相違があるためと考えられる。



### 野外における *P. sp.* の発光行動

*P. sp.*の雌雄ともに *P. effulgens*の大集団内で発光行動の相違を見出すことはほとんどできないが、発光色が各々異なることによって識別している可能性も残り、今後詳細な発光スペクトル分析を行ないたい。*P. effulgens*の雌雄の発光色のピークの波長は大場(1999)によると、雄は565 nm、雌では558 nmでその差は僅か7 nmであり、それは人間の目でも識別可能ではあるものの、本種の複眼の分光感度はきわめて高く、確実に発光色の相違を識別していると考えられる。野外においた透明ビニール袋に入れた両種の雌が発光し始めると *P. sp.*の雌には *P. sp.*の雄、*P. effulgens*の雌には *P. effulgens*の雄が誘引されることから各々の雄は識別していることを示唆する。

以上のことから *P. sp.*は至近距離で鞘翅の色彩の違いや微妙な発光パターンの相違を識別していると考えられる。こうした野外の木に集合した2種のホタルの集団において、雄が異なる発光シグナルを放ち、コミュニケーションを図っていることはこれまでわずかな観察例が報告されているのみである (Ohba and Sim, 1994)。

今回の観察によると *P. effulgens*の個体数が著しく多いために、仮に *P. sp.*が固有な発光シグナルを放っているとしても、それは優占する *P. effulgens*の発光に紛れてしまい、観察確認されにくいと考えられる。しかし、両種の雄の発光活動時間が著しく相違すること、さらに *P. effulgens*の雌は活動最盛期には連続光を放ち、集団同時明滅する雄の至近距離をしばしば飛翔し、雄を誘引する行動が見られる一方、*P. sp.*の雌にはこうした行動を野外で確認することができなかった。

### 室内における *P. sp.* の発光行動

*P. sp.*の雄は深夜までほとんど発光せず、*P. effulgens*の雄のように、集団同時明滅して同種の新成虫を集合させるという行動が認められない。しかし、*P. sp.*の雄は深夜(0:00)以降、第10図1-8に示したように、本種を特徴付ける特異な発光周期の短い発光シグナルを放つ。この発光シグナルは雌が誘引発光シグナルを放つと、より多く発せられる傾向が見られる。本種の雌と雄を別々の透明プラスチック容器に入れて発光行動を観察すると、雄の発光に対応するように雌が発光する。即ち本種は *P. effulgens*とは発光活動時間を違えることによって両種の発光シグナルの攪乱を最小限にして、効果的な発光コミュニケーションを図っていると考えられる。

### 室内における両種の発光パターンの相違

*P. sp.*の雌が雄を識別するために、雄の放つ発光シグナルを第10-11図に示した発光パターンの相違から識別していると考えられる。即ち *P. effulgens*の雄の発光は同

調し、1 Hz前後で安定し、この主ピークに続いて8個の小ピークが並び約10 Hzの周期の発光で収束する。一方 *P. sp.*では同調発光せずに0.2~20 Hzの様々な周期で発光し、長周期発光において発光間隔に規則性が認められない。さらに、発光活動の状態によって発光パターンが様々に変化し、特に18 Hz前後の短周期の発光が頻繁となり、長周期の発光が減少する。以上のとおり、両種の雄の発光パターンは明らかに相違するので、両種の雌は各々の雄を発光パターンから識別可能であると考えられる。しかし、両種の雌の発光パターンは酷似し、識別できない。従って、両種の雄は各々の雌の発光色の相違によって識別していると考えられる。

### *P. sp.*が *P. effulgens* の集団を形成する特定した木に集合する機構

*P. sp.*が集合するためには、なんらかの発光シグナルが発せられているか、匂いが放たれて誘引されなければならない。圧倒的多数個体を占める *P. effulgens*は雄が同調して放つ固有な発光シグナルによって雌雄ともに集合するが(大場, 1999)、*P. sp.*は室内観察では深夜になってから同調せずに発光するために、同種を誘引する効率は低いと考えられる。*P. effulgens*の雄は終夜、同調して発光し、そのなかで少数個体の *P. sp.*が発光したにしても、多数個体の *P. effulgens*の発光シグナルに埋没して、遠方の *P. sp.*を誘引することは困難であると想定される。以上のことから、*P. sp.*は *P. effulgens*の雄が同調して放つ発光シグナルに誘引され、その後、十分に雌が集合した深夜になって *P. sp.*固有な発光シグナルによって同種間のコミュニケーションを行っているのが妥当である。即ち *P. sp.*は第一段階としてまず *P. effulgens*の集団同時明滅の発光シグナルを本種の誘引発光シグナルとして利用し *P. effulgens*の集団の木に集合している。従って、*P. sp.*は集合時に別種のホタルの集団同時明滅の発光シグナルを利用する独特の発光行動を進化させたホタルであるといえ、こうした現象が明らかにされた報告例はこれまで皆無であり、新発見の現象である。

以上のように、形態学的に酷似する同属近縁種が同一場所、同時に生息して棲み分けている事実は異例のことであり、種分化や行動習性の進化などを新たな観点から考える上できわめて重要な発見となった。

なお、今後、筆者は両種の雄交尾器の相違などについて詳細に比較検討し、両種の形態学的相違を更に明らかにする予定である。また、シンガポールやマレーシアに分布する *P. valida*と *P. tener*の2種間においても類似すると思われる現象を観察しており、今後詳しい解析を行い、これらとも併せて比較研究を行いたい。



謝 辞

本研究を行うにあたり、野外調査で以下の各位に協力いただいた。ここに記し、深謝する。NHKの広瀆道明氏、マレーシア自然保護協会のSonny Wong氏、元シンガポール・ナイトサファリ学芸員のSim Sian氏、元シンガポール大学のI.V. Polunin博士。またドイツブレメン国際大学のB. Meyer-Rochow博士からは貴重なコメントを頂いた。

本研究の一部は科学研究費補助金基盤研究B2によった。

引用文献

- Bassot J.M. and Polunin I.V. 1967. Synchronous flashing fireflies in the Malay Peninsula. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (13): 18-23.
- Buck, J. and Buck, E. 1966. Biology of Synchronous Flasing of Fireflies. *Nature*, **211**(5049): 562-564.
- Hanson, F. E., Case, J. F., Buck, J. and Buck, E. 1971. Synchrony and Flash Entrainment in a New Guinea Firefly. *Science*, **174**: 161-164.
- Haneda Y. 1966. Synchronous flashing of fireflies in New Gunea. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (12): 1-8, pls. 2-3.
- 牧野 徹・鈴木浩文・大場信義 1994. パーソナルコンピュータによるホタル発光パターン解析. 横須賀市自然博物館研究報告, (42) : 27-57.
- 大場信義 1992. ラバウルでみたホタルの木. *インセクトリウム*, **29**(5): 18-24.
- Ohba N. and Sim S.H. 1994. The morphology and life cycle of *Pteroptyx valida* (Coleoptera: Lampyridae) in Singapore. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (42): 1-11.
- Ohba N. and Wong CH. 2004. External morphology and ecological Study of the firefly, *Pteroptyx tener* at Kampong Kuantan, Selangor, Malaysia. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (51): 1-33.
- 大場信義 1996. ホタルの木. *ニュートン* **16**(7): 90-95. 教育社.
- 大場信義 1999. パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* の集団同時明滅. 横須賀市博物館研究報告 (自然), (46): 33-40.
- 大場信義 2004. ホタル点滅の不思議—地球の奇跡. 横須賀市博物館特別展示解説書, (7): 119 ページ.



