

クロマドボタル幼虫の擬死行動

大場信義*

Feigning death in larvae of the firefly *Pyrocoelia fumosa*
(Coleoptera: Lampyridae)

OHBA Nobuyoshi*

キーワード：ホタル，クロマドボタル，ホタル科，幼虫，擬死
Key words: firefly, *Pyrocoelia fumosa*, Lampyridae, larva, feigning death

クロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* の幼虫の擬死はピンセットではさむ刺激によって容易に引き起こされる。擬死の姿勢は多くの場合、脚を伸ばしたまま、全体が硬直し、腹側を上に向けるか、または横向きになる。この行動は昼夜にかかわらず引き起こされる。幼虫の腹面は細かく複雑に暗色と淡色の斑紋が配色されているために、地表に落下し擬死した際に、この色彩斑紋は地表において迷彩効果が高く、外敵に対する防衛行動として機能していると考えられた。今回の観察では擬死の時間は同一個体内において、最大426秒の変動幅が認められた。個体間のみならず、同一個体においても、明らかに大きな変動幅がある。本種の幼虫は刺激が加わった際には、別属ホタルで見られる異臭と粘液を分泌するといった明瞭な外敵に対する忌避行動をとらず、このために擬死が代替え防衛行動の役割を担い適応進化を遂げたと考えられる。擬死から歩行開始までの所要時間は測定幅が大きく、一観察例では586秒を要した。また、個体差、測定時刻などの違いは擬死の時間に明瞭な影響が認められなかった。擬死の回復から歩行開始までに要した平均時間は30秒以下であった。すなわち、このことは擬死の回復から歩行までを短時間に行うことによって、擬死回復後には速やかに外敵から逃避できるように防衛行動を適応させたと考えられる。

Feigning death in larvae of the firefly *Pyrocoelia fumosa* can easily be elicited by a gentle squeeze with tweezers. In many cases, the death-feigning insect's body is rigid with legs stretched out and ventral side of the abdomen turned up or sideways. This reaction occurs irrespective of whether it is day or night. A larva possesses a complicated pattern of darker and lighter color patches on its ventral surface, and it is thought that this coloration acts as camouflage and protects the larva while it is feigning death. The duration of the death-feigning reaction varies between larvae and even from one to the next reaction. One individual, in which the duration was measured, feigned death for 426 seconds. Reflex bleeding, a kind of defensive behavior in which a nasty smelling liquid is released, is a common reaction of many firefly aimed at an attacker. However, the larva of this firefly did not exhibit this behavior, most likely because feigning death has replaced reflex-bleeding as a deterrent. The time span from the start of feigning death to a resumption of normal crawling was also considerable in the above example and was 586 seconds. No correlation existed between the size of a larva and the duration of the death-feigning and recovery periods. The average span to a resumption of locomotion was 30 seconds. It is thought that the time span it takes to recover from feigning death is related to the need to escape promptly from an enemy once feigning death has been abandoned and locomotion re-appears.

はじめに

ホタル類は物理的刺激が加わると、瞬時に不動状態に陥り、あたかも死亡したようになる。この行動は成虫のみならず、幼虫にも同様にみられる(大場, 2004)。ホタルの外敵として鳥類が想定されるが、くちばしの形状に似たピンセットでホタルをつまむことにより、顕著に偽死行動が解発される。

こうした行動はホタル科以外の昆虫類にも認められ、外敵に対する防衛行動の適応進化を理解する上で重要であると考えられる。特に、ホタル科の成虫の多くは、刺激が加わった瞬間に体液を分泌するとともに不動となることから、擬死と体液分泌(Ohba and Hidaka, 2002)が密接に関連しながら外敵に対する防衛行動を進化させてきたことが推測できる。

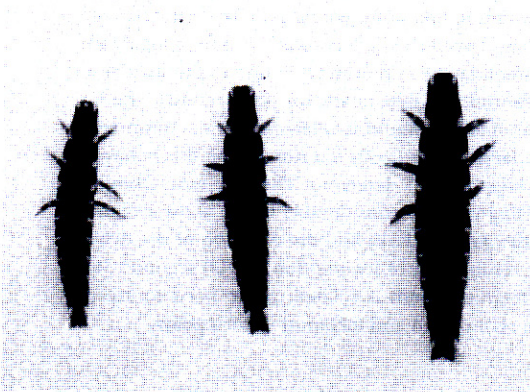
そこで、今回はこの行動が特に顕著に見られるマドボタル属ホタルのなかで、クロマドボタル幼虫を対象に擬死行動について観察実験を行ったのでその結果を報告する。

本研究の一部は平成17年度科学研究費補助金(基盤研究B・2)によっている。

観察対象と方法

観察に供したホタルはクロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* の幼虫である。

本種は本州近畿以東に分布し、青森県が分布の北限である。幼虫は夜行性であり、夜間に餌を探し、発光する。供試幼虫は個体1(体長16.1 mm)、個体2(体長17.6 mm)、個体3(体長20 mm)の3個体である(第1図)。これらは神奈川県逗子市(池子米軍住宅地内)で2006



第1図 クロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* の幼虫の背面。左：個体1(体長16.1 mm)、中：個体2(17.6 mm)、右：個体3(20 mm)

年10月25日に採集したものを室内において飼育(水分補給のみ)したものである。

擬死行動は、ピンセットで幼虫を軽く挟み、約3 cm上から机上の観察面に落下させて引き起こさせた。擬死時間の測定は各幼虫について各々10回行った。更に、擬死回復までの時間および擬死回復から歩行開始までの時間についても併せて測定した。

また、日中において、本来夜間活動性の幼虫が、どのような行動の相違を示すのか確認するために、2006年10月26日～11月1日において、夜(20:46観察開始)、昼(14:50観察開始)、朝(10:59観察開始)の異なる時間帯の擬死行動の観察を行った。なお、時間測定はデジタルストップウォッチを用いた。

幼虫の擬死から歩行に至る一連の行動はデジタルカメラ(Canon Eos Kiss)およびデジタルビデオカメラ(Casio EX-P505)で2006年11月2日17:00-18:00に幼虫を撮影し、併せて連続画像から行動解析を行った。

なお、ここでは擬死から幼虫が頭部、脚を同時に動かす行動をとった時点を擬死回復とした。

結果

擬死行動

幼虫(個体1～3)はともに刺激が加わると瞬時に体全体が伸びた状態で硬直し、不動状態に陥った(第2図)。脚は突っ張り、けい節を内側に向けて硬直した。頭は前胸背内に引っ込めた。

擬死は指で触っても解発されるが、ピンセットで挟むほうがその程度が大きかった。デジタルカメラおよびデジタルビデオカメラで撮影した擬死およびその回復行動の解析結果は第1表に示したとおりである。

個体2の典型的な擬死回復から歩行開始までの一連の行動は第3図に示したとおりである。第3図の一連の行動は第1表の4のクロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動に記した。

擬死時間(n=10)

擬死開始から回復までの所要時間は第2表に示した。

夜間：個体1は36～362秒(平均115秒)であった。個体2では13～220秒(平均62秒)であった。個体3は62～293秒(平均132.9秒)であった。

昼間：個体1は26～153秒(平均76秒)、個体2は36～174秒(平均72秒)、個体3は29～215秒(平均91.2秒)であった。

朝：個体1は14～194秒(平均58.7秒)、個体2では8～139秒(平均54.6秒)、個体3では48秒～455秒(平均153.6秒)であった。



第2図 擬死したクロマドボタル幼虫の腹面(上段)と側面(下段)
左: 個体1, 中: 個体2, 右: 個体3.

擬死回復から歩行開始までの所要時間(夜間は n=5 昼間と朝は n=10)

夜間: 個体1は18~103秒(平均54.8秒), 個体2は5~23秒(平均14.4秒), 個体3は62~144秒(平均103秒)であった。

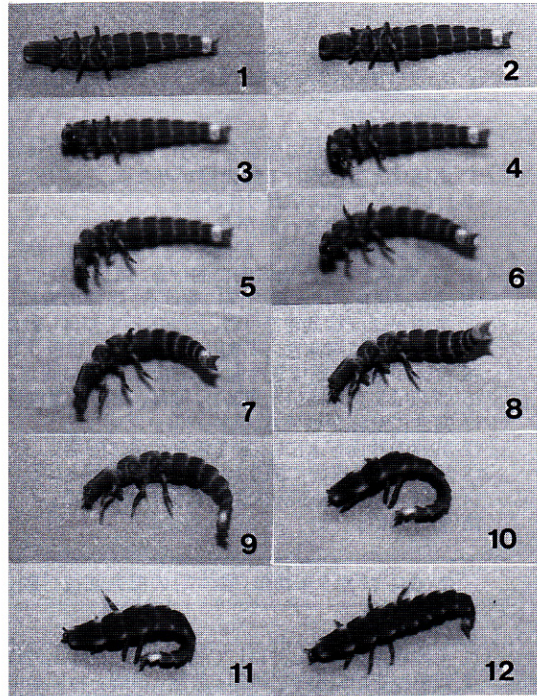
昼間: 個体1は7~66秒(平均27.8秒), 個体2は3~46秒(平均16.9秒), 個体3は4~173秒(平均42.6秒)であった。

朝: 個体1は10~58秒(平均29.4秒), 個体2では13~90秒(平均48.7秒), 個体3では23~245秒(平均87.9秒)であった。

考 察

擬死行動

第1, 2表で示したとおり, ピンセットで挟む刺激によって引き起こされる擬死体勢は同じである。脚を伸ばして硬直するために, 背面を向けることができず, 多く



第3図 クロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動 1~12の説明は表1に記した。

の場合は腹面を上に向けるか, 横向きとなる。

刺激の程度, 時刻, 気温などの相違に加え, 個体差などにより, 擬死行動は様々であるが, 共通する典型的な行動様式を第1表, 第2,3図から抽出すると以下のようになる。

刺激直後に全体を伸ばして硬直し, 脚のたい節は伸ばし, けい節は内側に向けて不動となる。頭は完全に前胸背内に引っ込めており, 全体の形状は死亡した幼虫のように見える。

刺激落下させた幼虫は擬死に陥るが, その時の体勢は腹面を上に向けるか, 横向きとなる。幼虫の背面の斑紋パターンと腹面のそれは大きく異なり(第1図, 第2図), 腹面の黒と紅色を帯びた淡褐色の斑紋はより細かく複雑であり, 特に昼間においては, 幼虫が地表に腹面を上にした場合に, 迷彩色としての効果を有し, 肉眼では周辺環境に幼虫がとけ込む上に不動となることによって発見されにくい状態となる。幼虫は夜行性であるが, 昼間は落葉下に潜む。昼間においても地表の小動物を捕食する外敵が想定されるが, こうした外敵の発見を最小とするために, 幼虫の扁平な体型と黒色の体色が, 迷彩効果を高めると考えられる。以上のことから, 擬死行動は外敵(捕食者)に対する防衛行動と考えられ, 不動状態となる

第1表 クロマドボタル幼虫の擬死行動観察記録。

1 クロマドボタル幼虫(個体1)の擬死回復行動(デジタルカメラ記録)	20061102	17:29~17:33	観察
幼虫の行動			
<ol style="list-style-type: none"> 1 全体が平に伸びて腹面を上方向け不動。たい脚は上方に伸ばし、けい節を内側不規則に向けている。尾端は上方に向けて発光器がみえる。 2 けい節が外側に広がり伸びる。 3 前胸はやや上方へ曲がる。 4 頭は前胸から出して、前胸とともに垂直に伸ばす。触角を伸ばす。 5 頭、前胸ともに左横方向に曲げる。尾端はやや上方に持ち上げる 6 頭と前胸を更に左横方向に曲げる。腹部の背面は斜め上方を向く。 7 全体がほぼ横向きで弓形。脚を広げて伸ばし動かす。 8 体は完全に横向き。脚は広がり動かす。腹部末端はやや反り上がる。 9 全体が湾曲。頭は下を向き、右脚は床面に固定。 10 腹部は上方を向いたままで、頭部、胸部は横向き。右脚で床面に固定。 11 完全に全体が横向き。 12 胸部の背面を上にし、脚で体を床面に固定。 13 尾脚で体を床面に固定し、歩行可能状態となる。 14 頭部、胸部と腹部の大半が背面を上にする。 15 歩行開始。 			
2 クロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動(デジタルカメラ記録)	20061102	17:45~17:46	観察
幼虫の行動			
<ol style="list-style-type: none"> 1 全体腹面を上にし伸ばして硬直。たい節は上方に伸ばし、けい節は内側に向ける。頭は前胸に引っ込める。 2 頭をわずかに出す。頭部と前胸、尾端をわずかに持ち上げる。 3 頭部と前胸を左に向ける。触角を伸ばす。脚を広げて伸ばす。 4 頭部を上方に向けて伸ばし、脚を動かす。尾脚を少し持ち上げる。 5 頭部、胸部を左に大きく曲げる。脚を大きく開く。腹部後半は腹面が上方を向く。尾端をやや持ち上げる。 6 脚と尾脚は床面を捕捉。腹部後半は横向き。 7 体は完全に横向きで半円形。 8 起きあがり歩行。 			
3 クロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動(デジタルカメラ記録)	20061102	17:39~17:40	観察
幼虫の行動			
<ol style="list-style-type: none"> 1 全体腹面を上にし伸ばして硬直。たい節は上方に伸ばし、けい節は内側に向ける。頭は前胸に引っ込める。 2 頭を出す。全体が横向きで弓形。腹部後半の背面は斜め上方を向く。 3 左脚を伸ばして床面を捕捉。体は弓形。 4 全体が湾曲。腹部は横向き。脚は広がり伸びる。尾脚が床面を捕捉。 5 体は完全に横向きで腹部は大きく湾曲。脚は広がり伸びる。 6 体を起こし、背面が斜め上方を向く。脚は床面を捕捉。 7 完全に起きあがり歩行体勢。 8 歩行 			
4 クロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動(デジタルカメラ記録)	20061102	17:52~17:55	観察
幼虫の行動			
<ol style="list-style-type: none"> 1 全体が平に伸びて腹面を上方向け不動。たい脚は上方に伸ばし、けい節を内側不規則に向けている。頭は前胸に引っ込めている。 2 頭部(頭、前胸)を上方にゆっくりと反り上げる。頭は前胸から露出する。尾端をやや反り上げる。 3 頭と前胸をやや左に向ける。尾端を上げる。 4 頭と前胸をを右に向ける。 5 頭と前胸を更に大きく右に向ける。けい節が伸びて脚は全体に広がり伸びる。腹部は腹面を上方に向けている。 6 頭、前胸は上に向ける。脚は開きゆっくりと動かす。腹部も斜め上に向ける。 7 全体は左横向きとなり、弓形に湾曲。脚を広げてゆっくりと動かす。頭を前胸から伸ばす。触角は伸びる。 8 腹部を上向きのまま、右にゆっくり振る。両脚は広げて伸ばし、片側の脚は床面を捕捉。触角は伸びる。 9 体を湾曲させたまま、完全に横向となる。 10 頭部から第2腹節までは背面を上に向け、それ以降は横向き。脚は床面に立ち歩行体勢。 11 頭部から第3腹節まで背面を上方に向けるが、尾端は腹面を上方に向ける。脚は歩行体勢。 12 全体の背面が上向けとなり、歩行開始。 			

5 クロマドボタル幼虫(個体3)の擬死回復行動(デジタルカメラ記録) 20061102 17:36~17:51観察

幼虫の行動

- 1 擬死
- 2 体を斜め上に向ける。頭部を伸ばす。
- 3 尾端はやや内側に曲がる。脚は広がり伸ばす。
- 4 体を横向にする。
- 5 背面を上にし起きあがる。
- 6 歩行開始。

6 クロマドボタル幼虫(個体1)の擬死回復行動(デジタルビデオカメラ記録) 20061102 17:00~18:00観察

幼虫の行動

- 1 頭部と胸部をゆっくりと左右に動かす。脚動く。
- 2 腹部後半を左に振る。中脚、後脚動く。尾端が左に曲がる。
- 3 腹部4節まで左に大きく曲げる。
- 4 腹部4節まで右に大きく曲げる。脚を広げて伸ばす。
- 5 腹部末端を横向きにして左に曲げる。
- 6 頭部、胸部は左に向け、腹部は湾曲して斜め上方を向く。
- 7 全体は弓形となり、腹部を大きく湾曲させる。
- 8 体を左横向きにし、脚は床面を捕捉。
- 9 頭部、胸部は背面を上方に向ける。脚を大きく広げて伸ばす。腹部4節以降は横向。
- 10 腹部を左に大きく振り、腹部4節以降も半起き状態となる。
- 11 脚はよく動き、尾脚は床面を捕捉し、体を固定。再び横向となった後に半起き(背面が斜め上方を向く)となる。
- 12 脚を左右に広げて伸ばし、体を固定して左向きの体勢で起きあがる。
- 13 歩行可能体勢となる
- 14 歩行開始

7 クロマドボタル幼虫(個体2)の擬死回復行動(デジタルビデオカメラ記録) 20061102 17:00~18:00観察

幼虫の行動

- 1 擬死
- 2 脚がわずかに動く。
- 3 体勢は変わらずに頭を伸ばす。
- 4 頭部、前胸をわずかに左へ曲げる。
- 5 頭部、前胸をわずかに右へ曲げる。
- 6 脚を伸ばして動かす。
- 7 頭部、前胸をわずかに左に曲げる。
- 8 頭部、前胸を上方に立てるが、それ以外は不動。
- 9 脚を広げ、尾脚は少し上方へ持ち上げる。
- 10 脚を動かし、体を伸ばす。
- 11 頭部、胸部は左に、腹部も左に向け動く。
- 12 体を左右に振る。動作はぎこちない。腹部も上下に動かす。
- 13 体を大きく湾曲させ、脚は広げて伸ばす。
- 14 同様な行動を繰り返す。
- 15 腹部を上下に動かす。
- 16 脚で床面を捕捉。
- 17 完全に全体が横向。
- 18 横向から起きあがる。
- 19 歩行開始

8 クロマドボタル幼虫(個体3)の擬死回復行動(デジタルビデオカメラ記録) 20061102 17:00~18:00観察

幼虫の行動

- 1 擬死
- 2 脚をゆっくりと動かしながら伸ばす。
- 3 脚を伸ばして横向となる。
- 4 中脚を動かし起きあがる。頭を伸ばす。
- 5 歩行可能体勢となる。
- 6 歩行開始。

第2表 クロマトポタル幼虫の擬死時間。

Av: 平均値 Max: 最大値 Min: 最小値 Sd: 標準偏差

クロマトポタル幼虫の擬死行動の時間(秒)

幼虫	個体1			個体2			個体3			気温(°C)	観察日	観察時刻
	観察	擬死時間A	歩行開始時間B	B-A	擬死時間A	歩行開始時間B	B-A	擬死時間A	歩行開始時間B			
1	65			220			293			23	20061026	20:46
2	73			162			119			23	20061026	
3	36			15			138			23	20061026	
4	131			13			217			23	20061026	
5	362			43			153			23	20061026	
6	117	135	18	37	56	19	109	253	144	23	20061026	
7	101	204	103	29	34	5	68	169	101	23	20061026	
8	71	95	24	15	20	5	80	204	124	23	20061026	
9	128	209	81	60	80	20	62	145	83	23	20061026	
10	66	114	48	26	49	23	90	152	62	23	20061026	
Av	115	151.4	54.8	62	47.8	14.4	132.9	184.6	103			
Max	362	209	103	220	80	23	293	253	144			
Min	36	95	18	13	20	5	62	145	62			
Sd	92.2	52.3	36.6	67.2	22.7	8.7	72.9	44.5	32.4			
1	115	126	11	174	220	46	32	36	4	24	20061030	14:50
2	83	94	11	36	39	3	129	137	8	24	20061030	
3	40	60	20	43	67	24	109	134	25	24	20061030	
4	110	176	66	45	57	12	29	40	11	24	20061030	
5	26	48	22	49	64	15	128	159	31	24	20061030	
6	28	35	7	106	122	22	56	73	17	24	20061030	
7	153	176	23	38	43	5	69	113	44	24	20061030	
8	53	99	46	119	147	28	90	150	60	24	20061030	
9	98	129	31	60	69	9	215	268	53	24	20061030	
10	54	95	41	50	55	5	55	228	173	24	20061030	
Av	76	103.8	27.8	72	88.3	16.9	91.2	133.8	42.6			
Max	153	176	66	174	220	46	215	268	173			
Min	26	35	7	36	39	3	29	36	4			
Sd	42.5	48.9	18.5	45.9	57.7	13.4	56.6	74.7	49.7			
1	194	226	32	39	106	70	56	79	23	22	20061101	10:59
2	62	95	33	91	181	90	178	224	46	22	20061101	
3	41	78	37	139	165	26	259	330	71	22	20061101	
4	58	80	22	51	116	65	127	245	118	22	20061101	
5	37	56	19	100	152	52	455	586	131	22	20061101	
6	17	29	12	48	89	41	120	197	77	22	20061101	
7	22	74	52	32	94	62	48	127	79	22	20061101	
8	85	143	58	24	69	45	149	394	245	22	20061101	
9	14	24	10	14	27	13	57	93	36	22	20061101	
10	57	76	19	8	31	23	87	140	53	22	20061101	
Av	58.7	88.1	29.4	54.6	103	48.7	153.6	241.5	87.9			
Max	194	226	58	139	181	90	455	586	245			
Min	14	24	10	8	27	13	48	79	23			
Sd	52.6	58.9	16.2	42.3	52.6	23.9	124.2	157.7	64.8			

ことにより、捕食者の発見を避けていると考えられる。

擬死時間

同一個体と別個体の擬死時間の変異：第2表から擬死時間を比較すると、個体1では348秒の幅があり、個体2は212秒、個体3では426秒間の開きがある。更に、同一個体であっても、擬死時間は一定ではなく大きな変動があることが認められる。この擬死時間が同一個体においても一定でないのは、擬死を解発する刺激の大きさや幼虫の状態、更に幼虫の刺激に対する慣れなどにも影響されている可能性がある。

夜、昼、朝の擬死時間：第2表から擬死時間を比較すると個体1では夜の平均擬死時間は115秒、昼では76秒、朝は58.7秒、個体2では各々62秒、72秒、54.6秒、個

体3では各々132秒、91.2秒、153.6秒であり、これらの数値を比較する限りでは規則性が認められない。即ち擬死時間は時刻との相関が認められない。

本種の幼虫は夜行性であり、夜間には色彩斑紋パターンは迷彩色としての機能が発揮できないが、発光することで、外敵に警告シグナルを発することが可能である。一方、昼間や朝は発光警告シグナルに代わり(大場, 2004)、色彩斑紋が迷彩色となって、擬死することで外敵から身を防衛するように進化したと考えることができる。

擬死回復行動

擬死から歩行開始までの行動パターンは第1、2表と第3図に示されたように、多様であるが、共通する行動

要素の一例を抽出すると次の通りである。

①擬死→②頭部と前胸を動かす→③頭を前胸から出す→④頭部と胸部を一方へ向ける→⑤頭部と胸部を一方へ大きく曲げて、脚を伸ばして広げる→⑥頭部と胸部を一方へ大きく曲げ、腹部も斜め上を向く→⑦全体が横向となり弓形に湾曲、頭部と触角を伸ばす→⑧腹部は横向から腹部半分が上向きとなり、ゆっくりと一方向に動かす→⑨体を湾曲させたまま、完全に横向きとなる→⑩頭部前半は背面を上に向け、後半部分は横向→⑪ほぼ起きあがり、歩行体勢→⑫歩行開始。以上の擬死開始から歩行開始までに要した時間を比較したが、個体や時刻の相違などによる規則性は特に認められない。

擬死回復から歩行開始までの所要時間

第2表に示したとおりであり、最大170秒（平均88.6秒）の差が認められ、規則性はないと考えられる。平均所要時間を比較すると個体3が87秒と長い、個体1と2では30秒以下で歩行開始しており、擬死時間に比較して短時間であるということは以下の利益があると考えられる。即ち、擬死によって外敵から身を防衛した後、擬死回復から歩行までの所要時間を短くすることで、再度出現する可能性がある外敵から出来るだけ遠方に素早く歩行して逃れることが可能である。

常に顕著な擬死行動が起こる背景

これまでの野外観察からクロマドボタルをはじめとす

るマドボタル属ホタルの幼虫はゲンジボタル (*Luciola cruciata*) やクシヒゲボタル属 (*Stenocladus*) ホタルの幼虫に比較して擬死が起こりやすい (大場, 2004) ということは以下のように解釈できる。

即ち、ゲンジボタルの幼虫は刺激が加わると分泌腺から異臭を放ち、外敵から身を防衛可能であり、クシヒゲボタル属の幼虫は刺激を加えられると透明な粘液を分泌し、外敵から身を防衛することができると考えられる (大場, 2004)。一方、マドボタル属幼虫は刺激が加わっても、異臭や粘液を放ち、また分泌することもないために、それに代わる防衛行動として擬死をより高度に適応進化したと考えられる。

今後、各種ホタルの幼虫期および成虫期の擬死と防衛行動との関係を比較し、防衛行動の進化を明らかにしたい。

引用文献

- Ohba N. and Hidaka T. 2002. Reflex bleeding of fireflies and prey-predator relationship. *Sci. Rept. of the Yokosuka City Mus.*, (49): 1-12.
大場信義 2004. ホタル点滅の不思議—地球の軌跡. 横須賀市博物館特別展示解説書 (7). 199 ページ.