

## 日本と韓国のヘイケボタルの発光パターンと形態

大場信義\*・金 三銀\*\*・金 鍾吉\*\*

### Flash patterns and morphology of the firefly, *Luciola lateralis* in Japan and Korea

OHBA Nobuyoshi \*, KIM Sam Eun \*\* and KIM Jong Gill \*\*

Key words: *Luciola lateralis*, firefly, flash pattern, morphology, life cycle

キーワード：ヘイケボタル，ホタル，発光パターン，形態，生活史

ヘイケボタルは日本・韓国・東シベリアなどに広く分布する種であり、幼虫期には水の中で生活する。著者の一人である大場はこれまでに日本各地のヘイケボタル集団の形態・発光パターンと生態などを調査した結果、北海道の集団は探雌飛翔時における雄の発光間隔は約1秒もしくはそれより長く、一方、北海道を除く集団は約0.5秒と速く明滅することを明らかにした。また、北海道の集団は羽化するまでに1年以上を要するが、それ以外の集団では1年1化以上であることを確認した。これらの日本のヘイケボタルと同様な観点から著者らは韓国のヘイケボタルを比較した結果、韓国のヘイケボタルの探雌飛翔発光パターンは北海道を除く日本各地の集団と同様、約0.5秒に1回発光した。また、飼育条件下では羽化までに1年以上を要することが確認された。以上のことから、韓国のヘイケボタルは北海道と本州・九州・四国各地のヘイケボタルの特徴を併せ有することが明らかになった。この結果は本種の分布拡散経路や発光パターン、化性といった適応の過程を推定する上で重要な知見といえる。今後、遺伝子解析により、さらに本種の分布経路や化性・発光パターンの適応進化過程を解明したい。

*Luciola lateralis* is widely distributed in Japan, Korea and eastern Siberia. Ohba found that in the population of Hokkaido the rhythmic flashing period of the searching male is longer than 1 second and that individuals often take more than one year to reach maturity. However, in the other Japanese *L. lateralis*, the male interflash interval is about 0.5 seconds, and the life cycle is usually complete in one year. In Korean individuals the male flash interval is about 0.5 seconds, as in the populations of Kyushu, Honshu and Shikoku, but it often takes more than one year to reach adulthood. These results indicate that the Korean *L. lateralis* combines characteristics of the population of Hokkaido, Honshu, Kyushu and Shikoku. From these results the dispersion routes of flash patterns and development rate have been estimated.

---

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

\*\* 韓国農村振興庁農業科学技術院 National Institute of Agricultural Science and Technology, Swon, Korea.

原稿受付 2000年9月30日 横須賀市博物館業績第550号

## はじめに

ヘイケボタル *Luciola lateralis* は、雄の飛翔時における発光間隔が約0.5秒と約1秒のヘイケボタルが知られ(大場ほか, 1993), これらは各地域集団のアロザイム解析の分析も行われた(鈴木ほか, 1993; 1994)。これらの2つの型(以後発光間隔が約0.5秒の集団を短周期型, 1秒の集団を長周期型という)のうち, 短周期型は主に本州・四国・九州を生息地としているが, 長周期型は北海道にのみ生息する。短周期型については, その後の詳細な調査研究により, 発光パターンやコミュニケーション・システムは行動状態・気温・時刻などの要因により大きく変動することが報告されてきた(OHBA, 1983; 大場, 1986)。一方, 長周期型ヘイケボタルの発光パターンについては超高感度発光ビデオカメラによる解析(大場, 1985)やコンピュータによる映像解析方法により(牧野ほか, 1994), 発光パターンやコミュニケーションの解析がなされてきたが, 他地域集団との詳細な比較研究は十分なされていない。ここでは, 北海道釧路湿原および美幌町の長周期型ヘイケボタルの集団および本州のヘイケボタル集団の発光パターンを調査するとともに全国各地の集団の外部形態を比較した。さらに, これらと韓国の集団を対比して, その相違と固有性を明らかにするとともに, 本種の分布拡散経路の推定を行ったので報告する。

本研究を進めるにあたり以下の各位に調査の便宜を図って頂いた。ここに記して深謝する。熊本県旭志村の稲葉辰馬・岩崎郁男・木野田毅・北海道美幌町博物館の鬼丸和幸・幸丸政明(現岩手県立大学)・新潟県ホタルの会の中川七三郎・千葉県大原町の故渡辺和玉・山形県米沢市の関谷寛隆・兵庫県立人と自然の博物館の八木 剛・横須賀市自然博物館研究員の森下和彦・前韓国農業科学技術院の林 秀浩の各氏。本研究の一部は文部省科学研究費基盤研究C(No.09640832)および国際学術研究(No.09041100), 韓国農業振興庁の研究費によっている。

## 対象と調査地

ヘイケボタルの長周期型は北海道釧路湿原・美幌町稲見, 短周期型は山形県米沢市・神奈川県横須賀市の集団, さらに韓国茂朱の集団について, 発光行動と生息環境を調査するとともに, 各地のヘイケボタルの形態や斑紋パターンの変異状況を把握するために横須賀市自然博物館に保管されている全国各地のヘイケボタルの乾燥標本(横須賀市博物館昆虫資料 YCM-I)について前胸背板の幅および長さを計測した。また, それらの集団の一部(第1表)については, 生息状況や環境を調査するとともに, 雄の飛翔探雌行動時における発光パターンを調査した。特に, 神奈川県横須賀市や美幌町, 韓国茂朱の集団を対象とし, 発光パターンの経時的変化や発光コミュニケーションの観察も行った。各地の発光行動と気温, 生活史などに加え, 発光パターン解析を行い比較した。発光パターンの解析を行った各地の集団の生息環境を第1表に示す。前胸背板の大きさの計測はニコン万能投影機(V-12)により50倍に拡大して行った。発光パターンの記録解析は大場(1985)の方法により, スターライトスコープ(Hamamatsu TV)を装着したVTRカメラ(Sony Handycam EVCX10)で発光パターンを野外で録画後, 大場(1985)による再生映像からコンピュータ発光パターン解析(牧野ほか, 1994)を行った。

## 結 果

## 色彩斑紋パターン

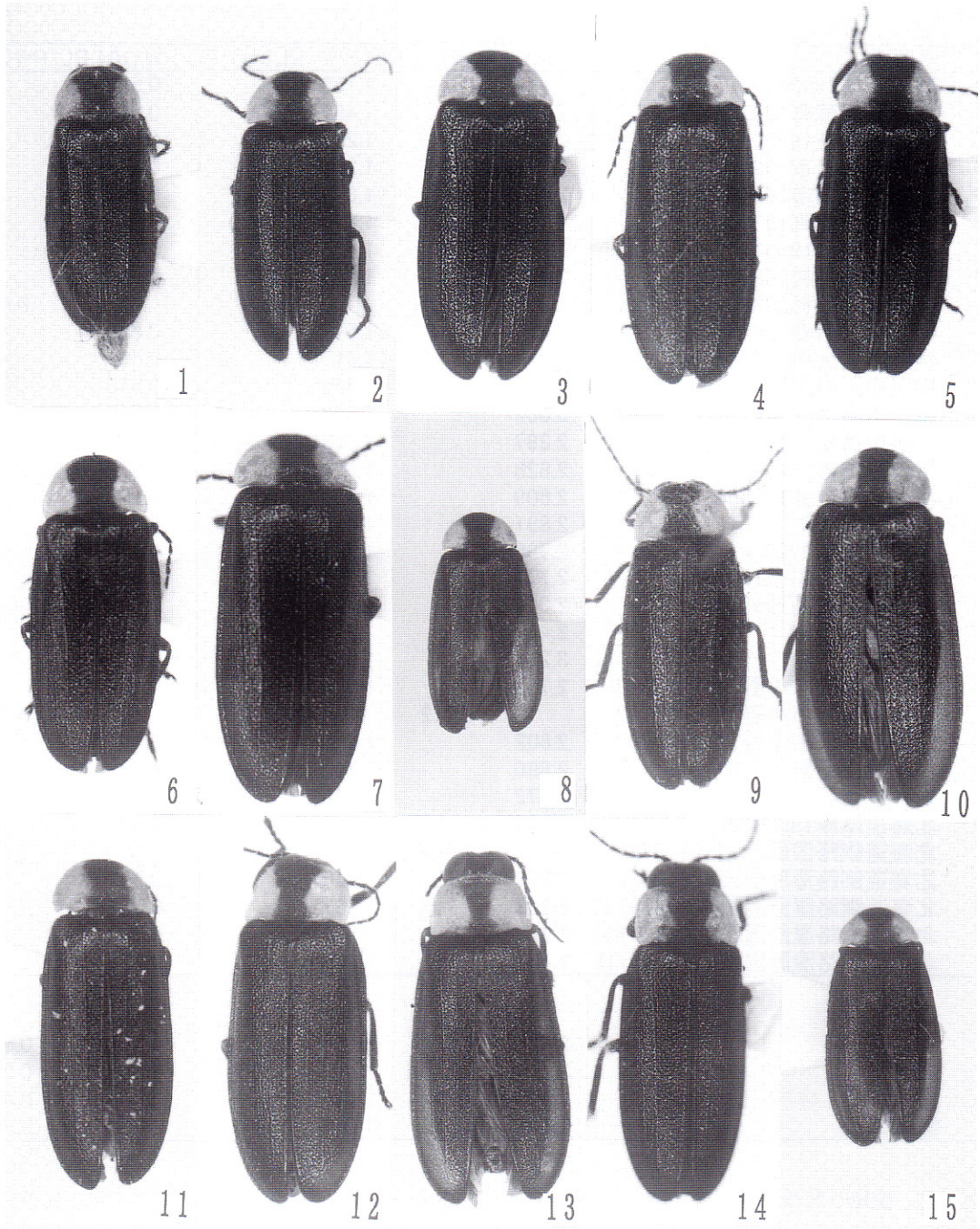
ヘイケボタルの前胸背の色彩斑紋パターンは第1図のとおり個体変異が大きい。各地域個体の斑紋パターンの特徴は次の通りである。宮崎県細江町: 太い矢印型。宮崎県延岡市差木野町: 前方が広がり後方は斑紋境界がぼやけている。長崎県壱岐: 前方が広がり斑紋境界が明瞭。熊本県阿蘇: 太い縦条。山口県山口市: 中央両縁が凹

第1表 各地のヘイケボタルの大きさ前胸背幅 (PW), 前胸背長 (PL). 採集地の後の数字は年月日を示す.

性	採集地	PW(♂)	PW(♀)	PL(♂)	PL(♀)	PL/PW(♂)	PL/PW(♀)
♂	韓国茂朱19980620	1.959		1.153		0.589	
♂	熊本県阿蘇町19870614	2.150		1.467		0.682	
♂	長崎県杵岐1990	2.525		1.297		0.514	
♂	山口県山口市19940708	2.389		1.294		0.542	
♂	愛知県豊橋市19940627	2.418		1.369		0.566	
♂	岐阜県伊吹町19890719	2.738		1.643		0.600	
♂	長野県白馬19660807	2.552		1.602		0.628	
♂	長野県長谷村19890702	2.400		1.285		0.535	
♀	長野県長谷村19890702		2.757		1.347		0.489
♂	山梨県日の春19820722	2.610		1.513		0.580	
♂	静岡県富士川市19860727	2.377		1.417		0.596	
♂	神奈川県横須賀市野比19820624	2.867		1.564		0.546	
♂	神奈川県横須賀市長沢19900701	3.062		1.596		0.521	
♂	神奈川県横須賀市長沢19900701	2.397		1.393		0.581	
♂	横須賀市吉井19920701	2.828		1.621		0.573	
♂	横須賀市吉井19850615	2.609		1.586		0.608	
♂	千葉県大原町	2.891		1.416		0.490	
♂	群馬県19880727	2.796		1.315		0.470	
♂	新潟県糸魚川市19880628	2.777		1.722		0.620	
♂	新潟県佐渡島19950709	2.314		1.284		0.555	
♂	福島県鳴子町	2.480		1.212		0.489	
♂	福島県鳴子町	3.211		1.566		0.488	
♂	山形県米沢市小野川19850713	2.761		1.544		0.559	
♀	山形県米沢市小野川19780702		2.912		1.595		0.548
♂	山形県米沢市小野川19780702	2.602		1.285		0.494	
♂	秋田県五所野19820715	2.896		1.742		0.602	
♂	岩手県釜石市19940714	2.772		1.530		0.552	
♂	北海道厚岸19920802	2.434		1.200		0.493	
♀	北海道釧路湿原赤沼19910731		2.774		1.481		0.534
♂	北海道釧路湿原赤沼19910731	2.521		1.240		0.492	
♂	北海道釧路湿原温根内1992073C	2.263		1.257		0.555	
♂	北海道釧路湿原温根内1992073C	2.769		1.550		0.560	
♂	北海道釧路湿原温根内19910719	2.450		1.358		0.554	
	測定数	30	3	30	3	30	3
	平均値	2.588	2.814	1.444	1.474	0.561	0.523
	最大値	3.211	2.912	1.722	1.595	0.682	0.548
	最小値	1.959	2.757	1.153	1.347	0.470	0.489
	標準偏差	0.301	0.085	0.160	0.124	0.054	0.031

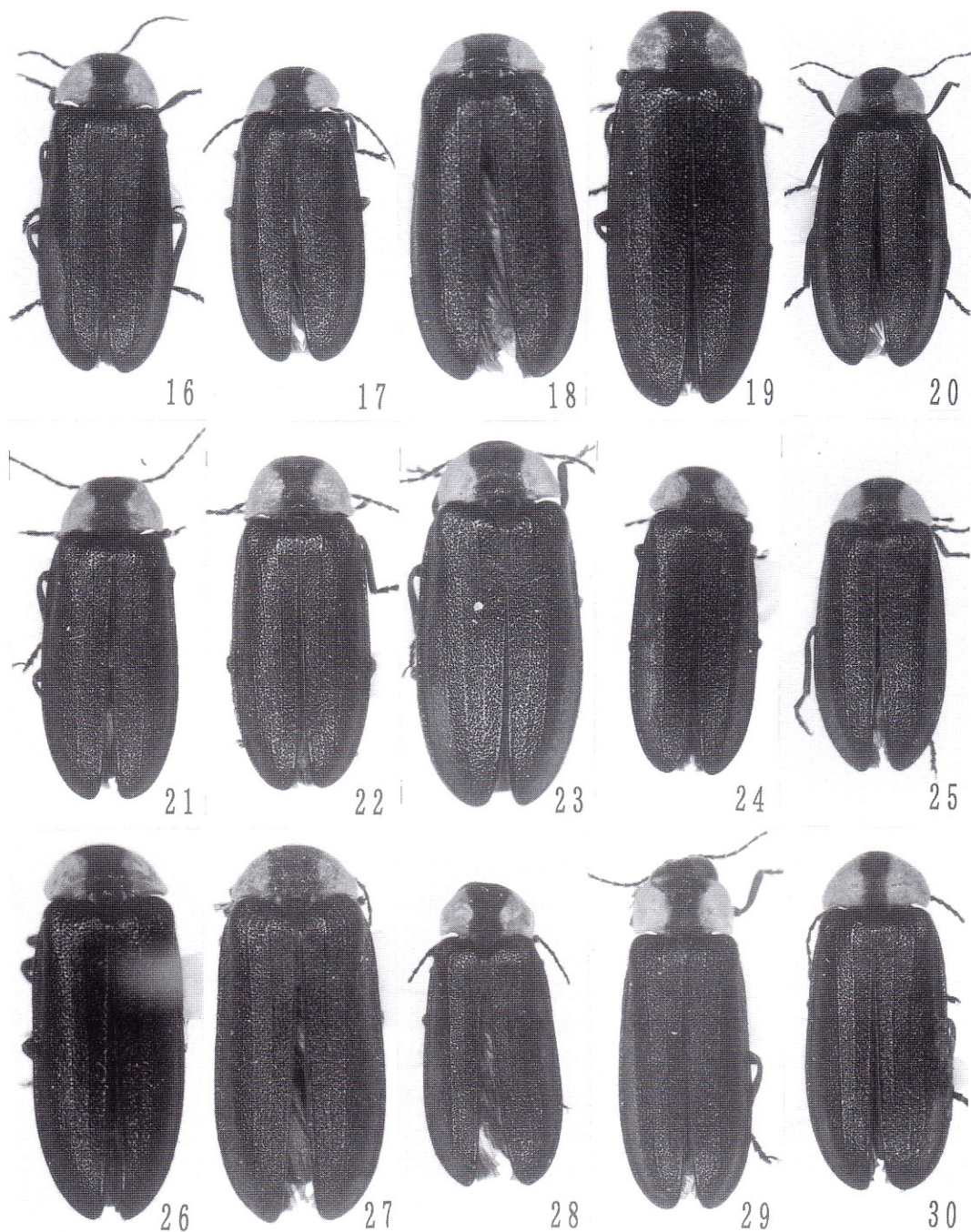
んだ鼓型。愛知県豊橋市:前方が広がるが丸みを帯びる。岐阜県伊吹町:鼓型。長野県白馬:前方は横長の楕円で、後方は両縁が直線的に後方になるに従い広がる。長野県茅野市宮川:縦条型。長野県長坂町:縦条型であるが両縁はぼやける。新潟県糸魚市:中央より前方に広がる。新潟県上越市:中央後半で狭まり全体にやや細い。新潟県佐渡

島:中央後半で窪む明瞭な太い縦条。福井県今庄市夜叉が池:鼓型, 神奈川県秦野市:鼓型であるが後方の両縁は不明瞭。神奈川県横須賀市長沢杉釜の池:鼓型。同前(♀):太い縦条型。神奈川県横須賀市吉井:両縁が中央で丸く狭まる。神奈川県横須賀市野比:個体変異がある。中央両縁に向けてわずかに狭まる型, 鼓型であるが後方の境界

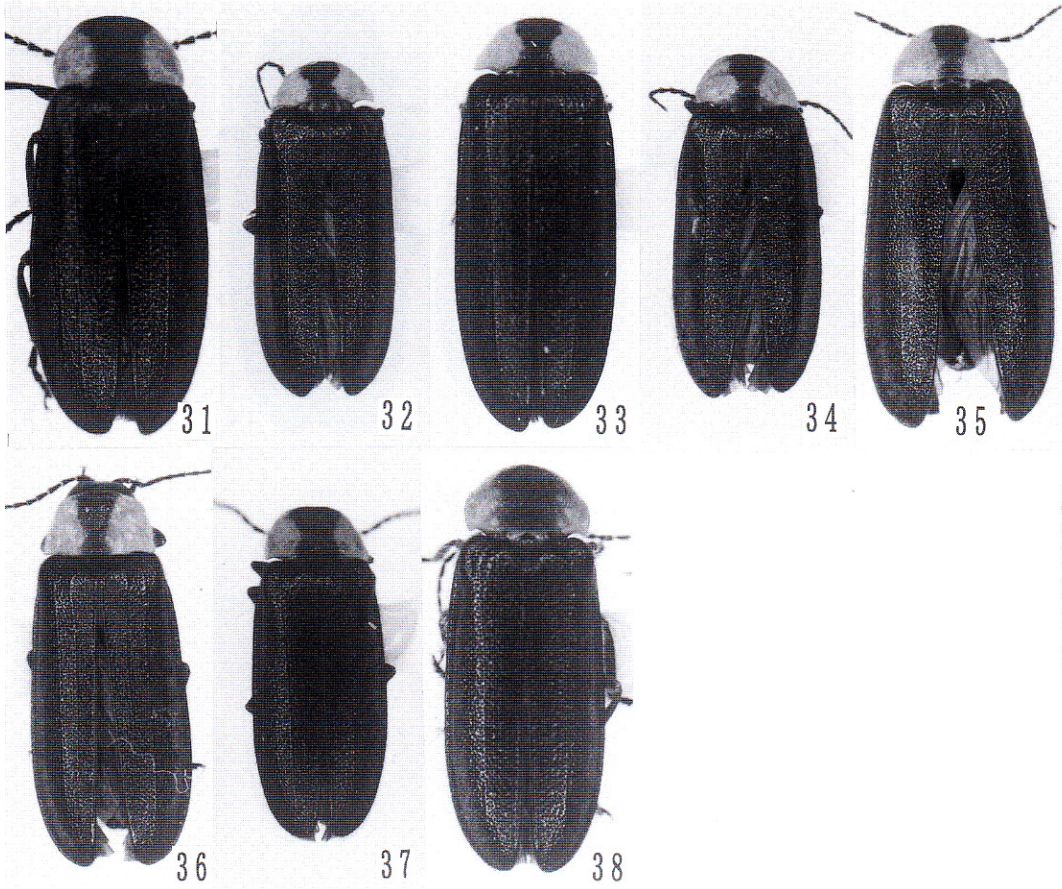


第1図 全国各地および韓国のヘイケボタルの形態と色彩斑紋パターン。

1. 宮崎県細江町, 2. 宮崎県延岡市差木野町, 3. 長崎県壱岐, 4. 熊本県阿蘇町, 5. 山口県山口市,
6. 愛知県豊橋市, 7~8. 岐阜県伊吹町, 9. 長野県白馬, 10. 長野県茅野市宮川, 11. 長野県長坂,
12. 新潟県糸魚市, 13. 新潟県上越市, 14. 新潟県佐渡市, 15. 福井県今庄市夜叉が池。



第1図 16. 神奈川県秦野市, 17. 神奈川県横須賀市長沢杉釜の池, 18. 同前(♀), 19. 神奈川県横須賀市吉井, 20.~22. 神奈川県横須賀市野比, 23. 同前(♀), 24. 神奈川県横浜市四季の森公園, 25. 東京都八丈島, 26. 千葉県大原町, 27. 同前(♀), 28. 福島県相馬市, 29. 山形県米沢市小野川温泉, 30. 秋田県秋田市.



第1図 31. 岩手県釜石市, 32. 北海道釧路湿原温根内, 33. 同前(♀), 34. 北海道釧路湿原赤沼, 35. 同前(♀), 36. 北海道美幌, 37. 北海道厚岸, 38. 韓国茂朱. 性別の記述がないものは♂.

が明瞭でない型, 中央で1/3ほどに狭まる型, 前方が丸みを帯びて広がる型(♀)。神奈川県横浜市四季の森公園: 中央両縁が丸く狭まる。東京都八丈島: 縦条型であるが中央両縁に向けて僅かに丸く狭まる。千葉県大原町: 鼓型。太い縦条(♀)。福島県相馬市: 中央後半が丸く狭まる。山形県米沢市小野川温泉: 鼓型であるが境界が不明瞭。秋田県秋田市: 細い縦条。岩手県釜石市: 太い縦条で両縁中央に向けて僅かに狭まる。北海道釧路湿原温根内: 中央部でくびれて前方斑紋が後方のものよりも大きい。北海道釧路湿原赤沼: 温根内の個体と同様, ♀は後方が細く薄色。北海道美幌: 温根内の個体と同様。北海道厚岸: 幅広の鼓

型。38. 韓国茂朱: 大紋型で境界が不明瞭。

なお, 全体が黒化した雌成虫が新潟県越路町で越路町ホタルの会の渡辺章子氏により採集されている。

#### 外部形態

韓国および日本全国各地のヘイケボタル雄の乾燥標本(各集団ごとに1~2個体) 総数30個体の前胸背板の幅(PW)と長さ(PL)を計測した結果を第1表と第2図-1に示す。雄標本のうち, 測定値中で最も小型であったのは韓国の集団で, PW=1.96 mm, PL=1.15 mmであり, 最も大型であったのはPW=3.21 mm(福島県鳴子),

PL=1.72 mm, 1.74 mm (秋田県)であった。大型のPWは小型のPWの約1.64倍, PLでは約1.49倍であったPLの平均値は2.59 mm ( $s=0.30$ ), PWの平均値は1.44 mm ( $s=0.16$ ), PL/PWの平均値は0.05であった。雌ではPWの平均値は2.76 ( $n=3$ ), PLは1.47 mm ( $n=3$ ), PL/PW=0.49であった。

外部形態の大きさの変異は連続し、北海道の集団と本州の集団との間に明瞭な相違は認められないものの、北海道の集団は外部形態において集団内での変異が大きい、大型の個体が多く含まれた。前胸背の幅と長さの関係は近似式  $y=0.4076x+0.3767$  ( $R^2=0.4499$ ) であった。

次に日本各地の6集団(福岡県北九州市・愛媛県松山市・新潟県佐渡島・神奈川県横須賀市・山形県米沢市・北海道釧路湿原)の乾燥標本(各6~20個体)について前胸背幅と長さを計測した結果を第2表と第2図3~8に示す。一方、韓国茂朱の集団15個体(雄成虫)の計測結果は第2表と第2図-2に示す。韓国の集団は個体変異幅を超えて日本の集団の個体よりも小型であり、外部形態からも区別できた。

韓国の集団の前胸背板幅(PW)および長さ(PL)を第2図-2に示す。雄標本のうち、測定値中で最も小型であった個体はPW=1.81mm, PL=0.96 mmであり、最も大型であったのはPW=2.32 mm, PL=1.17 mmであった。大型のPWは小型のPWの約1.28倍, PLでは約1.21倍であった。また、PWの平均値は2.05 mm ( $n=15$ ,  $s=0.15$ ), PLの平均値は1.18 mm ( $n=15$ ,  $s=0.03$ ) であった。雌は1個体の測定ではPW=2.83 mm, PL=1.51 mmであり、雄よりも大型であった。PL/PWの平均値は雄では0.57 ( $n=14$ ,  $s=0.03$ ), 雌では0.53 ( $n=1$ ) であった(第2表)。

北九州市小倉区道春の集団ではPWの平均値は2.61 mm ( $n=6$ ,  $s=0.36$ , 最大値=3.05 mm, 最小値=2.22 mm), PLの平均値は1.43 mm ( $n=6$ ,  $s=0.23$ , 最大値=1.75 mm, 最小値=1.15 mm) であった。PL/PWの平均値は0.55 ( $n=6$ ,  $s=0.04$ )

であった(第2表, 第2図-3)。

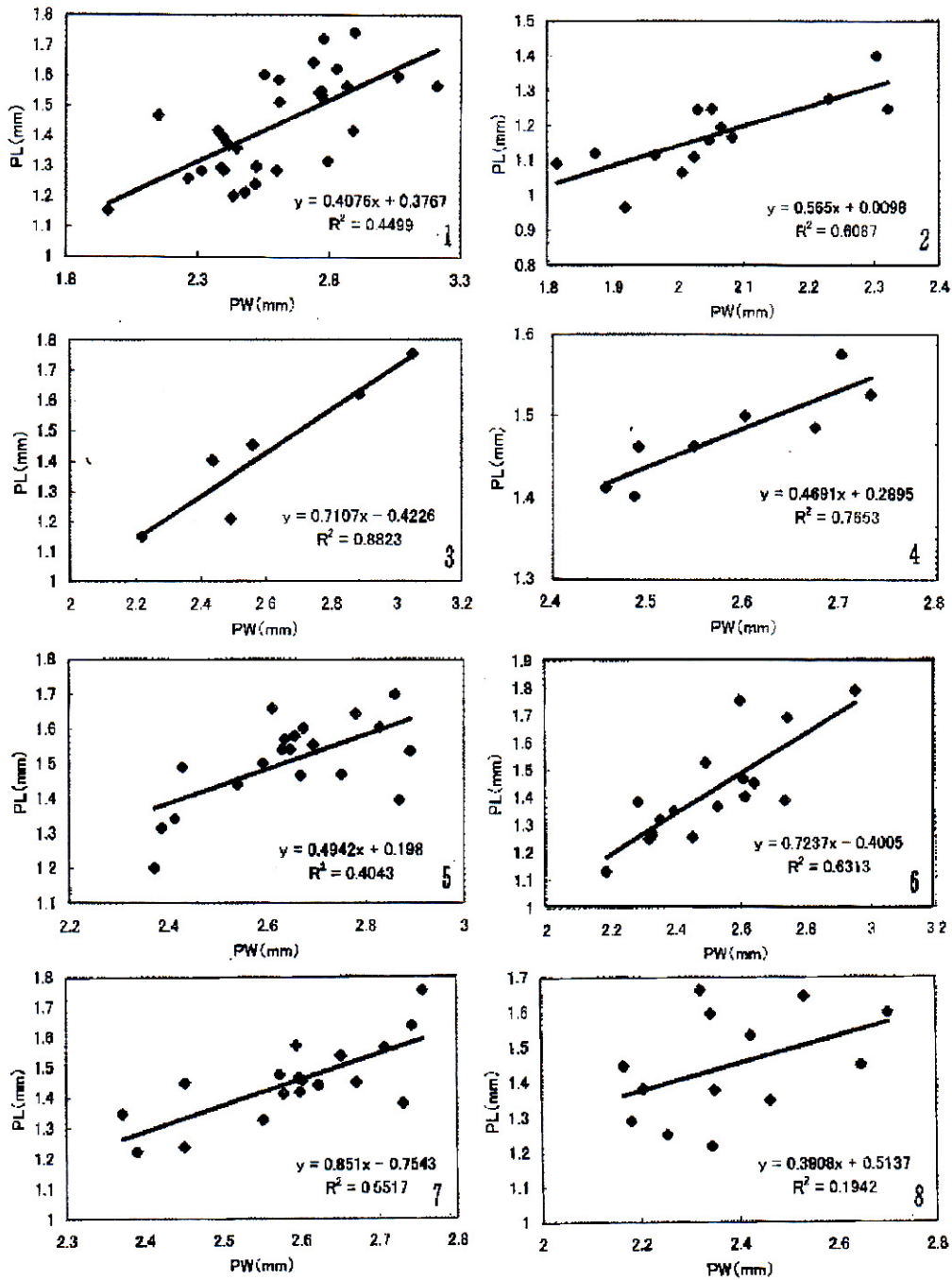
愛媛県松山市の集団ではPWの平均値は2.54 mm ( $n=8$ ,  $s=0.11$ , 最大値=2.68 mm, 最小値=2.41 mm), PLの平均値は1.48 mm ( $n=8$ ,  $s=0.06$ , 最大値=1.58 mm, 最小値=1.40 mm) であった。PL/PWの平均値は0.583 ( $n=8$ ,  $s=0.01$ ) であった(第2表, 第2図-4)。

横須賀市野比の集団ではPWの平均値は2.52 mm ( $n=16$ ,  $s=0.20$ , 最大値=2.96 mm, 最小値=2.19 mm), PLの平均値は1.42 mm ( $n=16$ ,  $s=0.19$ , 最大値=1.78 mm, 最小値=1.13 mm) であった。雌ではPWの平均値は2.78 mm ( $n=5$ ,  $s=0.20$ , 最大値=3.10 mm, 最小値=2.56 mm), PLの平均値は1.52 mm ( $n=5$ ,  $s=0.14$ , 最大値=1.69 mm, 最小値=1.31 mm) であった。PL/PWの平均値は雄では0.56 ( $n=16$ ,  $s=0.05$ ), 雌では0.55 ( $n=5$ ,  $s=0.03$ ) であった(第2表, 第2図-6)。

新潟県佐渡島の集団ではPWの平均値は2.65 mm ( $n=20$ ,  $s=0.16$ , 最大値=2.89 mm, 最小値=2.37mm), PLの平均値は1.20 mm ( $n=20$ ,  $s=0.12$ , 最大値=1.70 mm, 最小値=1.20 mm) であった。PL/PWの平均値は0.57 ( $n=20$ ,  $s=0.04$ ) であった(第2表, 第2図-5)。

山形県米沢市の集団ではPWの平均値は2.59 mm ( $n=18$ ,  $s=0.12$ , 最大値=2.76 mm, 最小値=2.37 mm), PLの平均値は1.45 mm ( $n=19$ ,  $s=0.13$ , 最大値=1.75 mm, 最小値=1.22 mm) であった。雌ではPWの平均値は2.71 mm ( $n=6$ ,  $s=0.12$ , 最大値=2.83 mm, 最小値=2.51 mm), PLの平均値は1.43 mm ( $n=6$ ,  $s=0.15$ , 最大値=1.61 mm, 最小値=1.26 mm) であった。PL/PWの平均値は雄では0.56 ( $n=6$ ,  $s=0.04$ ), 雌では0.51 ( $n=6$ ,  $s=0.05$ ) であった(第2表, 第2図-7)。

北海道釧路湿原の集団ではPWの平均値ではPWの平均値は2.38 mm ( $n=13$ ,  $s=0.18$ , 最大値=2.71 mm, 最小値=2.39 mm), PLでは1.44 mm ( $n=13$ ,  $s=0.15$ , 最大値=2.70 mm, 最小値=2.17 mm), 雌ではPWの平均値は2.58 mm ( $n=6$ ,  $s=0.16$ , 最大値=2.78 mm, 最小値=1.44 mm ( $n=6$ ,  $s=0.15$ , 最大値=1.66 mm, 最小値



第2図 ヘイケボタル雄個体の前胸背の大きさ。横軸:前胸背板の幅, 縦軸:前胸背板の長さ。

1. 各地の個体, 2. 韓国茂朱, 3. 福岡県北九州市小倉, 4. 愛媛県松山市, 5. 新潟県佐度, 6. 神奈川県横須賀市, 7. 山形県米沢市小野川, 8. 北海道釧路湿原。



第2表 日本各地のヘイケボタル6集団と韓国の集団の大きさ前胸背幅 (PW), 同長 (PL).

性	採集地	PW(♂)	PW(♀)	PL(♂)	PL(♀)	PL/PW(♂)	PL/PW(♀)
♂	韓国茂朱19980624	2.052		1.246		0.607	
♂	韓国茂朱19980624	2.305		1.398		0.607	
♂	韓国茂朱19980624	2.030		1.244		0.613	
♂	韓国茂朱19980624	2.322		1.246		0.537	
♂	韓国茂朱19980624	2.007		1.063		0.530	
♂	韓国茂朱19980624	1.965		1.114		0.567	
♂	韓国茂朱19980624	2.066		1.192		0.577	
♂	韓国茂朱19980624	2.232		1.274		0.571	
♂	韓国茂朱19980624	1.814		1.090		0.601	
♂	韓国茂朱19980624	1.874		1.119		0.597	
♂	韓国茂朱19980624	2.083		1.164		0.559	
♂	韓国茂朱19980624	1.920		0.964		0.502	
♂	韓国茂朱19980624	2.025		1.107		0.547	
♂	韓国茂朱19980624	2.048		1.156		0.564	
♂	韓国茂朱19980624	1.969		1.360			
	測定数	15		15		14	
	平均値	2.053		1.170		0.570	
	最大値	2.322		1.398		0.613	
	最小値	1.814		0.964		0.502	
	標準偏差	0.149		0.108		0.033	
♀	韓国茂朱19980624		2.833		1.510		
♂	北九州市小倉道春19840703	2.492		1.208		0.485	
♂	北九州市小倉道春19840703	2.219		1.150		0.518	
♂	北九州市小倉道春19840703	2.560		1.452		0.567	
♂	北九州市小倉道春19840703	2.886		1.618		0.561	
♂	北九州市小倉道春19840703	3.049		1.752		0.575	
♂	北九州市小倉道春19840703	2.437		1.402		0.575	
	測定数	6		6		6	
	平均値	2.607		1.430		0.547	
	最大値	3.049		1.752		0.575	
	最小値	2.219		1.150		0.485	
	標準偏差	0.306		0.232		0.037	
♂	愛媛県松山市19880608	2.439		1.462		0.599	
♂	愛媛県松山市19880608	2.405		1.413		0.588	
♂	愛媛県松山市19880608	2.435		1.402		0.576	
♂	愛媛県松山市19880608	2.497		1.463		0.586	
♂	愛媛県松山市19880608	2.623		1.486		0.567	
♂	愛媛県松山市19880608	2.680		1.526		0.569	
♂	愛媛県松山市19880608	2.550		1.500		0.588	
♂	愛媛県松山市19880608	2.650		1.576		0.595	
	測定数	8		8		8	
	平均値	2.535		1.479		0.583	
	最大値	2.680		1.576		0.599	
	最小値	2.405		1.402		0.567	
	標準偏差	0.107		0.057		0.012	
♂	横須賀市野比	2.319		1.247		0.538	
♂	横須賀市野比	2.644		1.448		0.548	
♂	横須賀市野比	2.957		1.783		0.603	
♂	横須賀市野比	2.531		1.362		0.538	
♂	横須賀市野比	2.186		1.130		0.517	
♂	横須賀市野比	2.749		1.687		0.614	

♂	横須賀市野比	2.396		1.347		0.562	
♂	横須賀市野比	2.453		1.251		0.510	
♂	横須賀市野比	2.737		1.383		0.505	
♂	横須賀市野比	2.602		1.749		0.672	
♂	横須賀市野比	2.330		1.263		0.542	
♂	横須賀市野比	2.353		1.314		0.558	
♂	横須賀市野比	2.610		1.463		0.561	
♂	横須賀市野比	2.615		1.397		0.534	
♂	横須賀市野比	2.495		1.524		0.611	
♂	横須賀市野比	2.285		1.380		0.604	
♀	横須賀市野比		3.061		1.599	0.522	
♀	横須賀市野比		2.564		1.308	0.510	
♀	横須賀市野比		3.100		1.694	0.546	
♀	横須賀市野比		2.617		1.497	0.572	
♀	横須賀市野比		2.565		1.502	0.586	
	測定数	16	5	16	5	16	5
	平均値	2.516	2.781	1.421	1.520	0.564	0.547
	最大値	2.957	3.100	1.783	1.694	0.672	0.586
	最小値	2.186	2.564	1.130	1.308	0.505	0.510
	標準偏差	0.204	0.274	0.185	0.143	0.046	0.032

♂	新潟県佐渡島19950709	2.657		1.579		0.594
♂	新潟県佐渡島19950709	2.386		1.313		0.550
♂	新潟県佐渡島19950709	2.674		1.601		0.599
♂	新潟県佐渡島19950709	2.612		1.657		0.634
♂	新潟県佐渡島19950709	2.413		1.339		0.555
♂	新潟県佐渡島19950709	2.751		1.468		0.534
♂	新潟県佐渡島19950709	2.781		1.641		0.590
♂	新潟県佐渡島19950709	2.540		1.439		0.567
♂	新潟県佐渡島19950709	2.694		1.553		0.576
♂	新潟県佐渡島19950709	2.668		1.464		0.549
♂	新潟県佐渡島19950709	2.868		1.393		0.486
♂	新潟県佐渡島19950709	2.371		1.199		0.506
♂	新潟県佐渡島19950709	2.592		1.501		0.579
♂	新潟県佐渡島19950709	2.829		1.602		0.566
♂	新潟県佐渡島19950709	2.647		1.540		0.582
♂	新潟県佐渡島19950709	2.890		1.535		0.531
♂	新潟県佐渡島19950709	2.631		1.539		0.585
♂	新潟県佐渡島19950709	2.636		1.568		0.595
♂	新潟県佐渡島19950709	2.859		1.698		0.594
♂	新潟県佐渡島19950709	2.428		1.489		0.613
	測定数	20		20		20
	平均値	2.646		1.507		0.569
	最大値	2.890		1.698		0.634
	最小値	2.371		1.199		0.486
	標準偏差	0.159		0.124		0.036

♂	山形県米沢市小野川	2.598		1.462		0.563
♂	山形県米沢市小野川	2.391		1.221		0.511
♂	山形県米沢市小野川	2.623		1.439		0.549
♂	山形県米沢市小野川	2.452		1.446		0.590
♂	山形県米沢市小野川	2.651		1.537		0.580
♂	山形県米沢市小野川	2.602		1.456		0.560
♂	山形県米沢市小野川	2.552		1.326		0.520
♂	山形県米沢市小野川	2.372		1.347		0.568
♂	山形県米沢市小野川	2.451		1.236		0.504
♂	山形県米沢市小野川	2.595		1.570		0.605
♂	山形県米沢市小野川	2.730		1.379		0.505

♂	山形県米沢市小野川	2.599		1.416		0.545	
♂	山形県米沢市小野川	2.707		1.562		0.577	
♂	山形県米沢市小野川	2.573		1.473		0.572	
♂	山形県米沢市小野川	2.671		1.448		0.542	
♂	山形県米沢市小野川	2.742		1.635		0.596	
♂	山形県米沢市小野川	2.578		1.411		0.547	
♂	山形県米沢市小野川	2.756		1.752		0.636	
♀	山形県米沢市小野川		2.690		1.262		0.469
♀	山形県米沢市小野川		2.680		1.650		0.616
♀	山形県米沢市小野川		2.827		1.495		0.529
♀	山形県米沢市小野川		2.505		1.291		0.515
♀	山形県米沢市小野川		2.757		1.538		0.558
♀	山形県米沢市小野川		2.796		1.348		0.482

測定数	18	6	19	6	18	6
平均値	2.591	2.709	1.451	1.431	0.559	0.528
最大値	2.756	2.827	1.752	1.650	0.636	0.616
最小値	2.372	2.505	1.221	1.262	0.504	0.469
標準偏差	0.115	0.115	0.131	0.154	0.036	0.053

♂	北海道釧路湿原赤沼	2.254		1.249		0.554	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.205		1.379		0.625	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.165		1.443		0.667	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.321		1.660		0.715	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.350		1.376		0.586	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.647		1.447		0.547	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.344		1.216		0.519	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.342		1.591		0.679	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.531		1.643		0.649	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.181		1.287		0.590	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.702		1.597		0.591	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.423		1.531		0.632	
♂	北海道釧路湿原赤沼	2.462		1.346		0.547	
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.358		1.483		0.629
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.657		1.451		0.546
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.491		1.140		0.458
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.725		1.464		0.537
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.777		1.737		0.625
♀	北海道釧路湿原赤沼		2.472		1.380		0.558

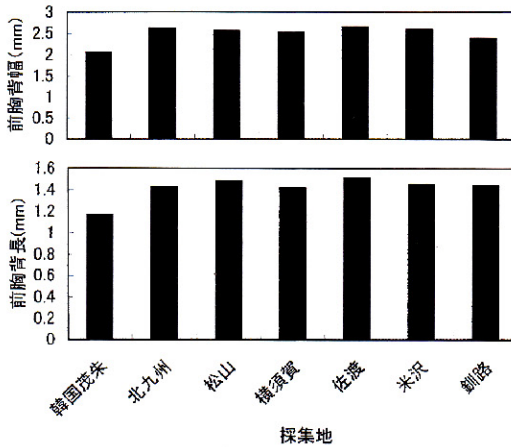
測定数	13	6	13	6	13	6
平均値	2.379	2.580	1.443	1.443	0.608	0.559
最大値	2.702	2.777	1.660	1.737	0.715	0.629
最小値	2.165	2.358	1.216	1.140	0.519	0.458
標準偏差	0.170	0.164	0.151	0.192	0.054	0.064

=1.14 mm), PLは1.44 mm (n=6, s=0.19, 最大値=1.74 mm, 最小値=1.14 mm)であった。PL/PWの平均値は雄では0.61 (n=13, s=0.05), 雌では0.56 (n=6, s=0.06)であった(第2表, 第2図-8)。以上のうちの7集団について前胸背幅と長さを第3図に示した。また4集団の雌については

第4図に示した。

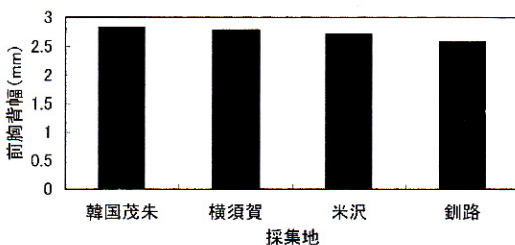
#### 分 布

ヘイケボタルの生息地は湿原・水田・池・用水路・河川に生息し, 九州・四国・本州・北海道の低地から標高1000 m前後に分布する(第1表)伊豆七島のひとつである八丈島にヘイケボタル



第3図 ヘイケボタル7地域集団の雄個体大きさ。  
上：前胸背幅，下：前胸背長

が生息するが(第1図-25), これは以前, 神奈川県小田原市から移入され定着したとされている。国外では韓国や東シベリアに記録があり, 広域に分布しているが, 沖縄には確認記録がない。なお, ヘイケボタルに形態・習性・幼虫期における形態などが酷似する *Luciola ficta* が台湾に分布する。北海道にはほぼ全域に分布するが, 湿原や湖沼・河川などに生息する(大場ほか, 1993)。島嶼では老岐・対馬・隠岐・佐渡島・五島列島な



第4図 ヘイケボタル雌の前胸背幅の比較

どで確認されている。

#### 生息環境

発光パターンや行動観察を行ったヘイケボタルの生息環境(第5図)は以下の通りである。

北海道釧路湿原(第5図-3): 湿原は東西10~13 km, 南北18 kmであり周囲を標高約100 mの丘陵が囲み, 西側の丘陵地から小河川が湿原を蛇行しながら流れて, 釧路川に合流する。観察

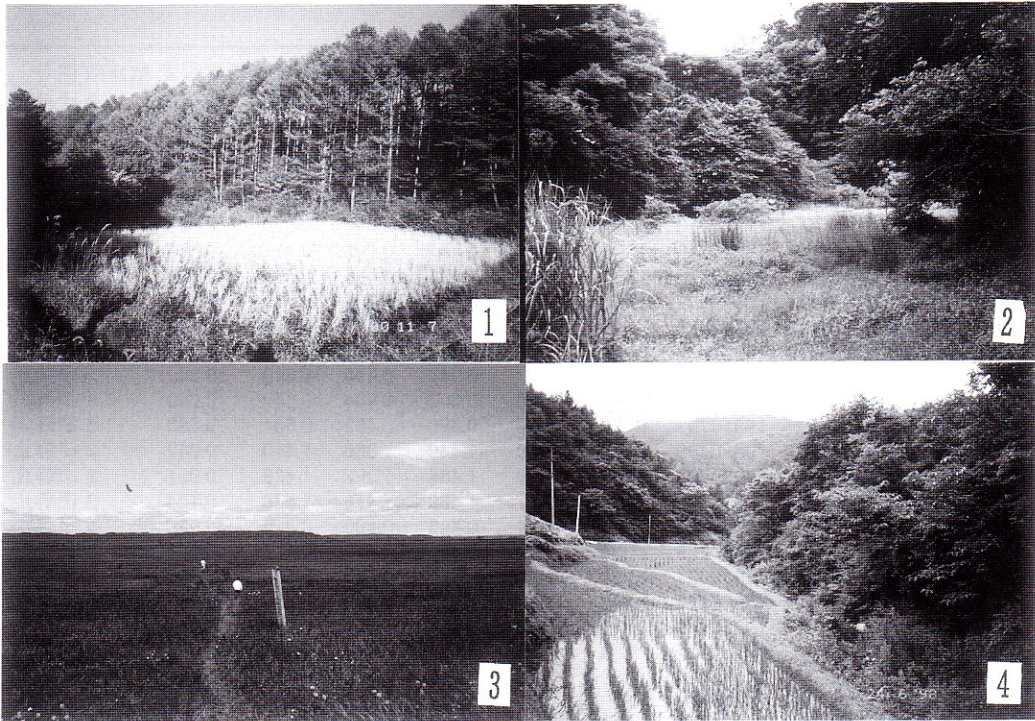
地は, 高層湿原を形成している。赤沼周囲には低木が僅かに生えるだけで, 沼にはヒシなどの水草が繁茂し, 湿原にはミズゴケが被う。湿原はミズゴケや植物の根が網目状に深く張っていて, 小動物が潜入しにくい状態である。水は赤褐色であり, 腐植質に富むが, 全体的には貧栄養の水質であり, モウセンゴケなどが生える。気温変動が大きく, 夜間は20℃から12℃以下に低下することもある。

北海道美幌町: 寒冷な地域であるが, 水田が耕作されている。道路と林に面しており, 両面の際には幅50 cmほどの用水路が流れている。ヘイケボタルの多くの個体は畔の草に止まって発光していることが多く, 飛翔活動することは稀であった。水温上昇を図る用水水源となる溜め池が造られている。道路に面し自動車のヘッドライトによる照明が生息地に影響している状態であった。

山形県米沢市: 典型的な農村環境にある水田である。水田面積は非常に広く, ヘイケボタルの生息密度・生息数ともに多い。水田管理が行き届いているために飛翔空間が十分確保されており, 飛翔活動が活発にみられる。

神奈川県横須賀市野比: 南関東固有な谷戸田(低い丘陵に囲まれた細長い谷地形に耕作された水田)であり, 100×100 m程度の狭い範囲にヘイケボタルは生息する。現在では谷戸田のほとんどが放棄され, ヨシなどが繁茂し, 樹木が空間を被い日照が不良となっている。水田と丘陵の際には幅60 cm前後の用水路が流れ, ヒガシカワトンボやゲンジボタルが生息する。水は丘陵からの絞れ水であり, 水量は少ない。気温は谷戸田の環境が複雑なために少し位置が変わるだけで大きく変動し, 水温・地温・積算温度などに影響を与える(第5図-2)。

神奈川県横須賀市馬堀: タブやマテバシイなどの照葉樹を中心に形成された山林の北斜面に位置する。全体的に日照不良であり, 幅60~200 cmの人工水路と溜まり水によってできた小さな湿地に生息する。この生息地は人工的に造られたものであるが, 25年以上にわたり, 自然繁殖をしてい



第5図 ヘイケボタルの生息環境。 1. 北海道釧路湿原, 2. 神奈川県横須賀市, 3. 長野県茅野市宮川, 4. 韓国茂朱

る。生息地は長さ約100 mにわたって水路沿いに発生し、部分的に空間が広がったところがあり、飛翔空間を備えている。周囲の樹木が繁茂しているために、日没後の照度降下が速く、市街地にありながらも非常に暗くなる。生息地にはセリ・セキショウなどが生え、降雨時の増水に対し、ヘイケボタル幼虫が潜む環境を確保している。

長野県茅野市：標高約950 mの山間地に雛段型に水田が耕作されている。水温は背後の広大な山林に支えられ、豊富であり、水温は低い。このために、用水路から水田に用水を引きこむ前にたまりを造り、水温を上昇させる工夫が施されている。こうした溜まりにはセリなどが繁茂するとともに、イモリなどの水生生物の生息場所となっている。水田は冬季には水が落とされるが、溜まりには水が張ってあるので、ヘイケボタルの生息環境として好適なものとなっている。

水田耕作がなされているために、畔の管理も良好であり、日照良好である。ゲンジボタルも用水路を中心に生息する(第5図-1)。

兵庫県温泉町青下扇ノ山：標高約300 mの山間地に耕作された狭い水田であり、背後は杉林となっている。日照良好であり、水田管理が行き届いている。気温は観察時に27°Cに達し、他の生息地に比較して気温が高かった。

韓国茂朱：韓国中央部に位置し、山間に雛段状に耕作された水田である。水路は水田にはカワニナが多く生息する。生息地の景観は日本の山間にある水田環境に似ている(第5図-4)。

#### 発生消長

ヘイケボタルは6月中旬(神奈川県横須賀市)から8月上旬(北海道美幌)に出現するが、緯度や標高の違いにより出現期が異なる(第1表)。西日

第3表 ヘイケボタルの発光パターン

観察地	観察日	時刻	気温(°C)	最大値	最小値	平均値	標準偏差	数値数	備考
北海道釧路湿原	19920730	23:28	20.0	1.190	1.176	1.183	0.010	2	♂飛翔
北海道釧路湿原	19920730	19:39	20.5	1.188	1.128	1.160	0.030	3	♂飛翔
北海道釧路湿原	19920730	23:28	20.0	1.140	1.044	1.092	0.068	2	♂飛翔
北海道美幌稲見	19980809	19:40	12.8	1.896	1.488	1.668	0.171	4	♂静止
山形県米沢市	19850713	20:00	23.5	0.600	0.480	0.557	0.046	5	♂飛翔
山形県米沢市	19850713	20:00	23.5	0.672	0.576	0.608	0.055	3	♂飛翔
山形県米沢市	19850713	20:00	23.5	0.867	0.768	0.774	0.069	4	♂飛翔
神奈川県横須賀市野比	19840629	20:00	23.0	0.720	0.480	0.580	0.116	6	♂飛翔
神奈川県横須賀市野比	19840629	20:00	23.0	0.840	0.696	0.766	0.069	4	♂飛翔
神奈川県横須賀市野比	19890629	19:50	23.0	0.984	0.684	0.816	0.140	4	♂飛翔
神奈川県横須賀市馬堀	19930709	19:37	18.6	0.948	0.756	0.832	0.102	3	♂飛翔
神奈川県横須賀市馬堀	19930709	19:31	20.7	0.744	0.696	0.698	0.040	5	♂飛翔
神奈川県横須賀市馬堀	19910708	19:45	25.0	0.600	0.504	0.542	0.040	6	♂飛翔
神奈川県横須賀市馬堀	19910708	19:57	25.0	0.696	0.432	0.584	0.096	6	♂飛翔
神奈川県横須賀市馬堀	19930709	19:55	25.0	1.440	1.380	1.410	0.042	2	♂静止
神奈川県横須賀市馬堀	19930709	19:55	25.0	1.464	1.392	1.428	0.051	2	♂静止
神奈川県横須賀市馬堀	19930709	19:19	20.7	1.680	1.476	1.578	0.144	2	♂静止
長野県茅野市宮川	20000723	20:00	22.4	0.696	0.480	0.619	0.090	5	♂飛翔
兵庫県扇ノ山	20000729	21:24	27.0	0.480	0.288	0.411	0.064	8	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:48	20.0	0.648	0.480	0.568	0.059	6	♂飛翔
韓国茂朱	19980524	20:48	20.0	0.672	0.384	0.477	0.085	14	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.444	0.336	0.410	0.043	5	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.516	0.408	0.474	0.052	4	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.768	0.696	0.728	0.037	3	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.936	0.888	0.908	0.025	6	♂静止
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.684	0.456	0.570	0.080	6	♂飛翔
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.960	0.816	0.896	0.073	3	♂静止
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.744	0.698	0.774	0.110	4	♂静止
韓国茂朱	19980624	20:50	20.0	0.799	0.704	0.761	0.043	4	♂静止

本では秋に出現する記録もあり、岡山県では10月に確認された例や、室内飼育では冬季に羽化した例もある。北海道の集団は室内飼育によると、約半数は1年以上をかけて羽化することが確認されている(大場ほか, 1993)。

#### 各地の地域集団の発光パターンと活動習性

各地のヘイケボタル集団の発光パターン・活動習性の観察結果を第3, 4表に示した。各々の生息状況は以下のとおりである。

##### 北海道釧路湿原

1991年7月31日における釧路湿原赤沼での雄の飛翔発光パターンは第6図-1に示した。

また、1992年7月30日における雄の飛翔発光間隔は以下のとおりであった。

19:30 1雌発光

19:39 気温20.5°C, 発光間隔は平均して1.16

秒(n=3, s=0.03, 最大値=1.19秒, 最小値=1.13秒)。

19:55 気温19.4°C 0.11 lx

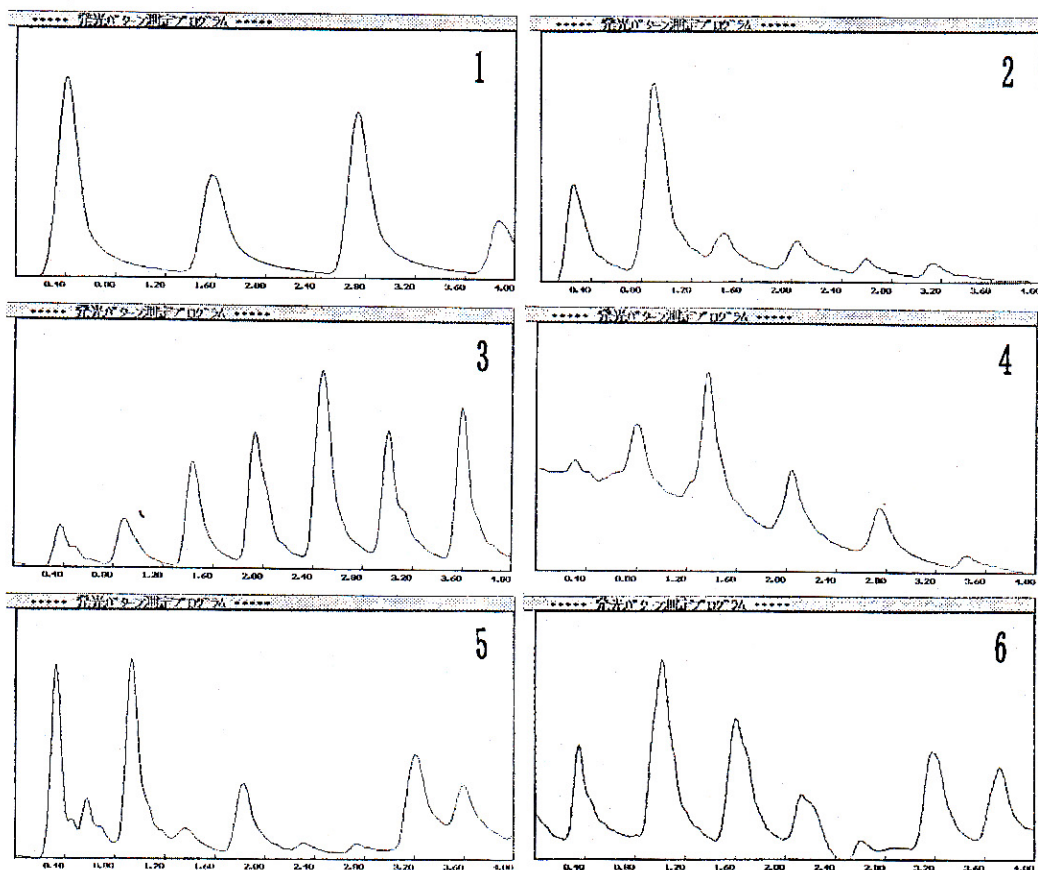
20:55 気温19.2°C 雌が多い

23:28 気温20.0°C, 発光間隔は平均して1.09秒(n=2)

気温20.0°C, 発光間隔は平均して1.18秒(n=2)

雄の飛翔行動は気温が上昇したときに観察され、気温が12°C以下になるとほとんど休止して、葉上で時々発光するのみであった。静止個体は葉にとまって不規則に発光したが、雌は約2秒に1回比較的規則的に発光した。雌の発光はひとつのピークをもつ単純な波形であり、やや瞬いてみえる雄の波形とは異なっていた。生息密度は低く、雄の探雌飛翔発光は地上3m前後を直線的に速く移動した。

北海道美幌稲美



第6図 各地のヘイケボタル雄の飛行発光パターン。

1. 北海道釧路湿原, 2. 山形県米沢市小野川, 3. 神奈川県横須賀市, 4. 長野県茅野市宮川 (標高 950 m), 5. 兵庫県美方郡温泉町青下 (標高 310 m) . 6. 韓国茂朱

1998年8月9日 曇 気温13.5℃。夜間の気温低下も著しく、13℃以下になると飛翔個体はほとんど観察できなかった。観察期間中に雄の飛翔個体が数回見られたが、発光頻度がきわめて低いことに加え、飛翔移動が速く、VTRカメラで記録することができなかった。雄、雌ともに静止発光パターンは1秒以上であった。畔道で発光する雌の誘惑発光パターンは第8図-1に示した。雌の誘惑発光に雄は誘引されて、数cmの距離を隔てて相互に発光した(第8図-4)。雄と雌の発光間隔は相互に接近し、雄が発光した後に雌が発光したが、雌の応答のタイミングは一定していなかった。

1998年8月10日の観察時刻・照度・発光開始時刻の関係を第4表に示した。観察当日は気温が低く、12~13℃であり、雄の飛翔活動がなく、雌の発光のみ観察された。発光開始時刻は19:22, 気温12.7℃, 照度は0.06 lx以下であった。雌は畔の草に止まって発光していた。地温は気温・水温に比較して高いために、地表面は比較的温度が高かった。

#### 山形県米沢市

1985年7月13日における雄の飛翔発光の間隔は以下のとおりであった。

20:00 気温23.5℃ 発光間隔は平均して0.56秒 (n=5, s=0.05, 最大値=0.60, 最小値=0.48)。

第4表 北海道美幌におけるヘイケボタルの発光活動  
1998年8月10日. 曇-雨,

時刻	照度 (lx)	気温 (°C)
18:36	10.5	13.3
18:35	10.6	12.7
18:36	9.56	12.7
18:37	7.75	12.6
18:42	6.76	12.8
18:43	5.65	12.8
18:44	5.08	12.9
18:45	4.90	12.9
18:46	4.40	12.8
18:47	4.12	12.8
18:48	3.95	12.9
18:49	3.53	12.0
18:50	3.22	12.9
18:51	2.53	12.9
18:52	1.72	12.8
18:55	1.0	12.9
18:56	0.72	12.9
18:58	0.40	12.9
19:00	0.25	12.9
19:01	0.16	12.8
19:02	0.12	13.0
19:04	0.10	13.0
19:07	0.06	12.9
19:09		12.8
19:10		12.9
19:22		12.7 ♀発光

水温 15.3°C, 地温 16.4°C 畔 13.1°C.

20:00 気温 23.5°C 発光間隔は平均して0.61秒 (n=3, s=0.06, 最大値=0.67秒, 最小値=0.58秒)。

20:00 気温 23.5°C 発光間隔は平均して0.77秒 (n=4, s=0.07, 最大値0.87秒 (n=4, s=0.07, 最大値=0.87秒, 最小値=0.77秒)

水田上を非常に密度高く飛翔発光し, 特に畔周辺には密度が高かった。

雄の探雌飛翔発光行動時における発光パターンは第6図-2に示した。

#### 神奈川県横須賀市馬堀の集団

1992年6月29日 20.0°C 多数発光。ゲンジボタル5個体発光。

1993年6月10日 19°C 幼虫発光。

1993年6月13日 曇 16°C 幼虫発光。

1991年7月8日における雄の飛翔発光間隔は以下のとおりであった。

19:45 気温 25°C, 雄の発光間隔は平均して0.54秒 (n=6, s=0.04, 最大値=0.60秒, 最小値=0.50秒)(第6図-3)。

1993年7月9日における飛翔発光間隔は次のとおりであった。

19:31 気温20.7°C, 雄の発光間隔は平均して0.70秒 (n=5, s=0.04, 最大値=0.74秒, 最小値=0.70秒)。

19:37 気温 18.6°C 雄の飛翔発光間隔は平均して0.83秒 (n=3, s=0.10)

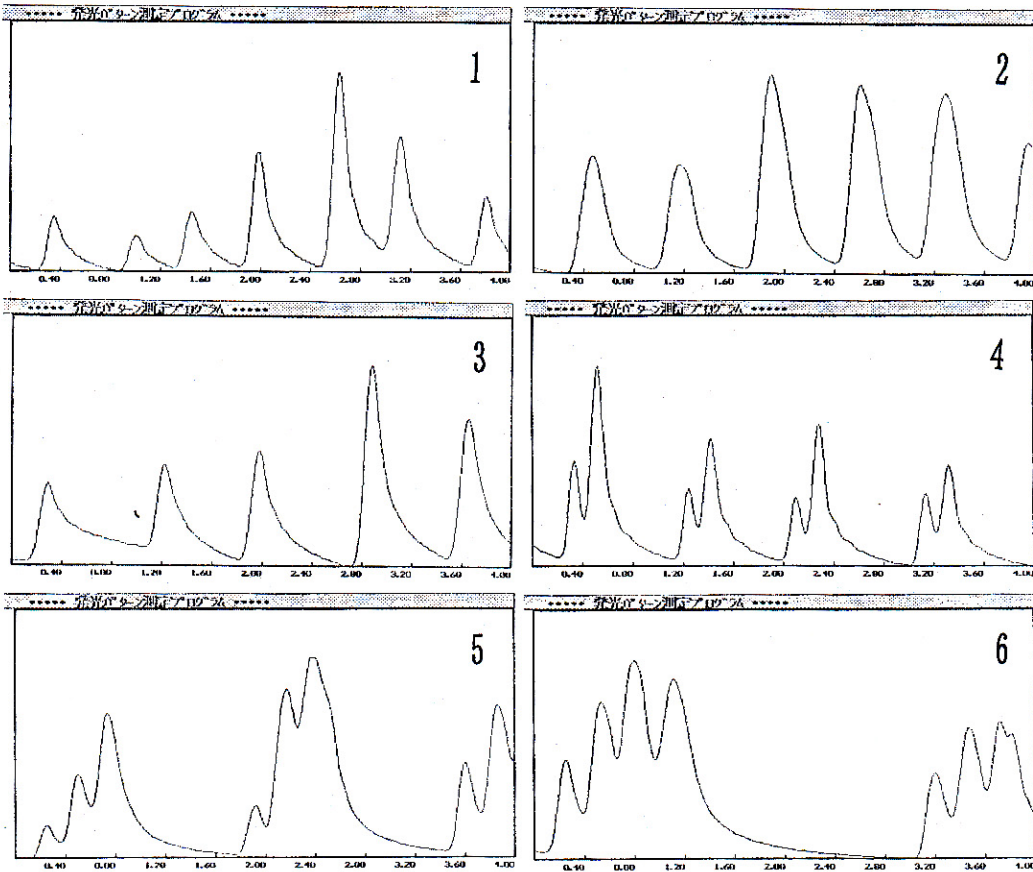
湿地上の空間をゆっくりと飛翔発光し(第10図), 飛翔移動範囲は狭かった。上空が開けた環境では上下にゆっくりと飛翔移動を繰り返す行動が見られた。水路内の草木が繁茂した環境では飛翔活動が抑制されて, 飛翔移動範囲がさらに狭かった。雄の飛翔発光間隔は変動し(第7図-1~3), 雄は畔や葉上で発光する個体に誘引された。雌は約1秒の間隔で雄を誘惑する発光シグナルを放ち(第8図-3), 雄を誘引した。雌に接近した雄は雌に数cm隔てて止まり, 発光パターンを急変させた。発光間隔は間延びし, 2~3個のショルダーピークを含む瞬きを伴う波形であった(第7図-4~6, 第8図-5, 6)。赤色・黄色・緑色の発光ダイオードを1秒前後の間隔で点滅させたところ, 多くの雄個体が誘引されて(第11図), 発光ダイオードに止まった(第12図)。しかし, 一部の個体は停滞飛行した後に, Uターンして発光を休止して飛び去った。

#### 神奈川県横須賀市野比の集団

1989年6月29日における雄の飛翔発光間隔は以下のとおりであった。

19:50 気温 23°C, 発光間隔は平均して0.82秒





第7図 ヘイケボタル雄の飛行発光パターンと静止時における発光パターン1～3. 雄の飛行発光, 発光間隔には大きな変異幅が認められる. 4. 雄は葉に止まって発光, 一つの発光に小ピークが2つ見られる, 5. 雄が静止して発光, 一つの発光に小ピークが3つ見られる, 6. 同前. 一つの発光に小ピークが4つ見られる.

( $n=4$ ,  $s=0.14$ , 最大値=0.98秒, 最小値=0.68).  
 20:00 気温23℃ 発光間隔は平均して0.79秒  
 ( $n=4$ ,  $s=0.07$ , 最大値=0.84, 最小値=0.70). 気温23℃ 発光間隔は平均して0.58秒 ( $n=6$ ,  
 $s=0.12$ , 最大値=0.72, 最小値=0.48) 稲の上空約  
 60 cmをジグザグに飛行し, 飛行移動範囲は広  
 くなかった. 雄は畔や葉上で発光する個体に誘  
 引された. 雌は雄を誘惑する発光シグナルを放  
 ち(発光間隔は約1秒), 雄を誘引した. 雌に接近  
 した雄は雌から数cm隔てて止まり, 発光パタ  
 ーンを急変させた. 発光間隔は間延びし, 2～3  
 個のショルダピークを含む瞬きを伴う波形で  
 あった.

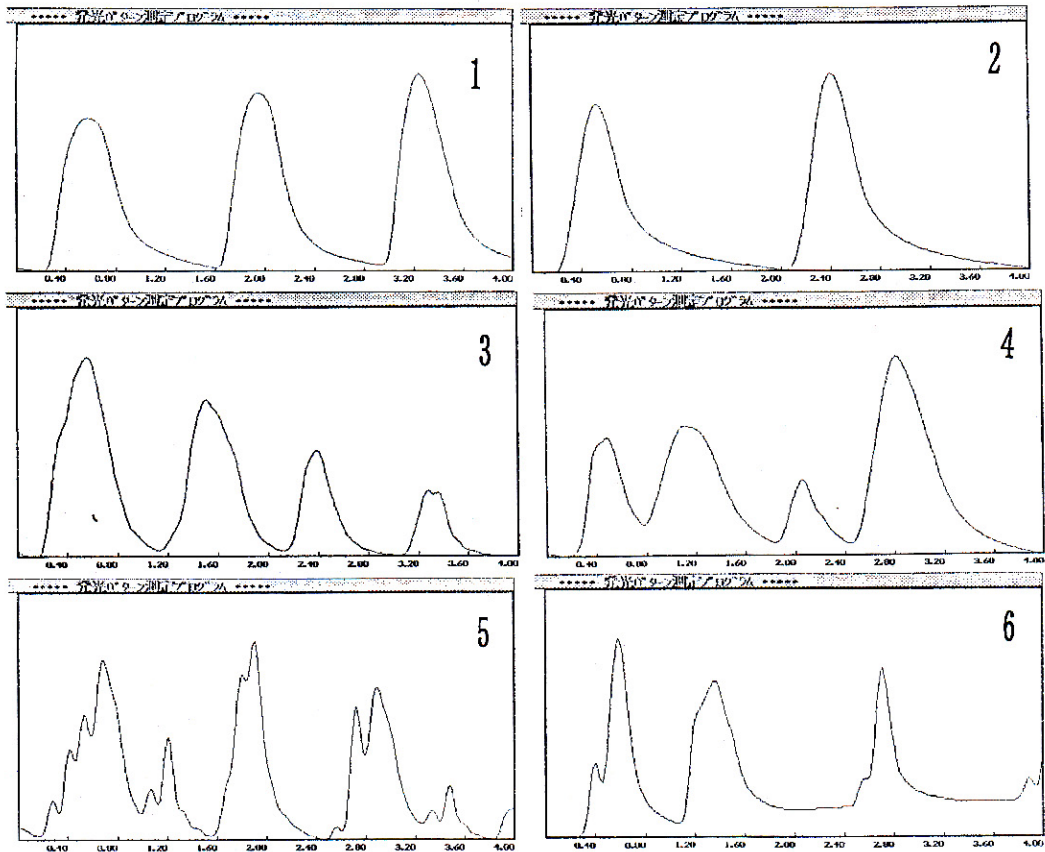
1998年6月17日

20:00 ヘイケボタル20個体とともにゲンジ  
 ボタルの発光

長野県茅野市

2000年7月23日における雄の飛行発光間隔  
 は以下のとおりであった.

20:00 気温22.4℃, 発光間隔は平均して0.62  
 秒( $n=5$ ,  $s=0.09$ , 最大値=0.70秒, 最小値=0.48  
 秒)活発に飛行活動する時間は19:45～20:10  
 と限定されていた. 雄は水田の畔を中心に地上  
 約1mの高さを飛行発光した. 畔や稲の茎など  
 に雌は止まって発光していると誘引されて複数



第8図 ヘイケボタルのコミュニケーション時の発光パターン。

1. 北海道美幌町の雌の発光, 2. 北海道美幌町雌の誘引發 (calling signal) 3. 神奈川県横須賀市の雌の発光, 4. 北海道美幌町の雌雄間のコミュニケーション, 雄の発光に対して雌は応答しているが, タイミングは一定でない, 5. 神奈川県横須賀市における雌雄間のコミュニケーション, 6. 韓国茂朱における雌雄間コミュニケーション。

個体の雄が集合した。雄は長距離移動する場合には地上3 m以上を直線的に速く移動し、発光も弱かった。

雄の探雌飛翔行動時における発光パターンは第6図-4に示す。観察時間が異なると、発光間隔も変動したが、典型的なパターンを示した。

#### 兵庫県温泉町青下扇ノ山

2000年7月29日における雄の飛翔発光間隔は以下の通りであった。

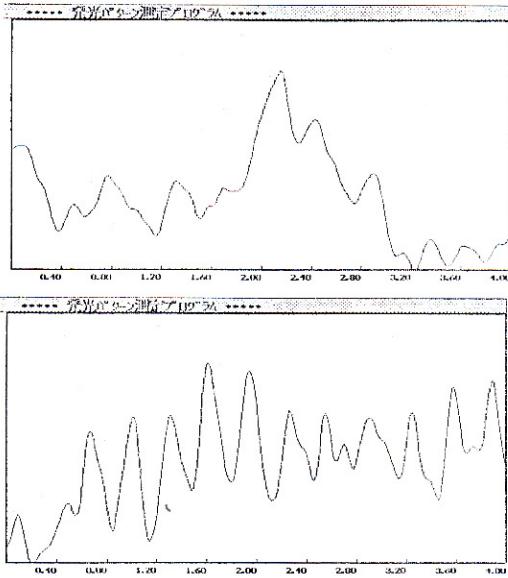
21:24 気温27.0℃, 発光間隔は平均して0.41秒 ( $n=8$ ,  $s=0.06$ , 最大値=0.48秒, 小値=0.34秒)。

雄は水田の稲上空1 mほどの高さを直線的に

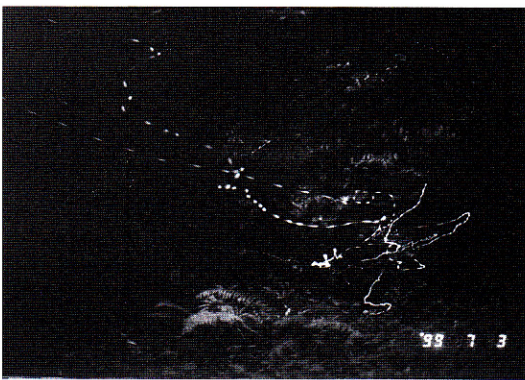
非常に速く飛翔し、点滅頻度が最も高かった。また発光持続時間はきわめて短く(第6図-5)、ヒメボタルにみられるフラッシュ光(大場, 2000)に良く似ており、生息密度は低かった。

#### 韓国茂朱 (N 35°58'43.3" E 127°33'55.3")

ヘイケボタルが飛翔発光した時刻は20:59であり、その時の気温は18.9℃, 照度は0.05 lx以下であった。多くの個体は葉上や畔にとまって発光し、飛翔発光時においても発光が弱く、速度も速かった。1998年6月23日における生息地の気温・照度は第5表に示した。



第9図 ハイケボタル雌の飛翔発光パターン。  
上：連続光を放っているが、強弱が認められる。下：連続光であるが、速い明滅が見られる。

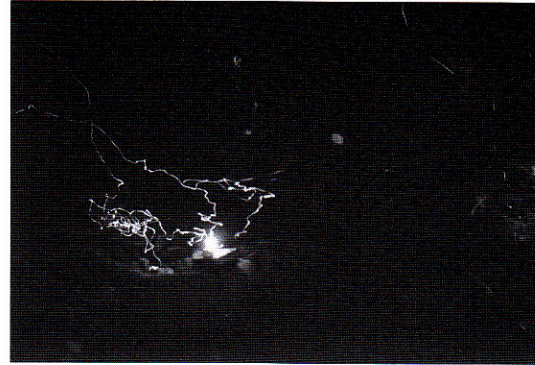


第10図 ハイケボタル雄の飛翔発光軌跡  
横須賀市馬堀自然教育園にて撮影。

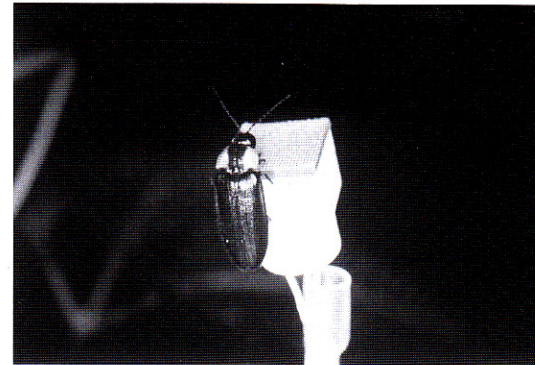
第5表 韓国茂朱におけるハイケボタルの発光時刻と照度・気温。

1998年6月23日

時刻	照度 (lx)	気温 (°C)
20:17	0.23	20.0
20:21	0.16	20.0
20:22	0.13	19.5
20:26	0.05	20.1



第11図 発光ダイオードに誘引されるハイケボタルの雄。



第12図 発光ダイオードに止まるハイケボタルの雄。

1998年6月24日の観察結果は以下の通りであった。

20:48 20.0 カエル鳴く  
20:59 18.9 数個体飛翔

1994年6月24日 20°C, 雄の飛翔発光間隔は以下のとおりであった。

20:48発光間隔は平均して0.57秒 (n=6, s=0.06, 最大値=0.65秒, 最小値=0.48秒)

20:48 発光間隔は平均して0.48秒 (n=14, s=0.09, 最大値=0.68秒, 最小値=0.39秒)。

20:50発光間隔は平均して0.41秒 (n=5, s=0.04, 最大値=0.44, 最=0.3秒)発光間隔は平均して0.47秒 (最大値=0.52, 最小値=0.41秒) 発光間隔は平均して0.73秒 (n=3, s=0.04, 最大値=0.77, 最小値=0.70秒)発光間隔は平均し

て0.57秒 (n=6, 最大値=0.69, 最小値=0.46秒)探雌飛翔行動時における雄の発光パターンを第6図-6に示した。観察時刻によってこの発光間隔は変動したが、典型的なパターンを示した。

### 発光コミュニケーション

野外の雄とプラスチック容器内の雌：神奈川県横須賀市の誘引発光シグナルを放っていた雌成虫を透明な円形プラスチック容器(直径3cm, 高さ2cm)内へ入れて、雄成虫が探雌飛翔する場所へおいたところ、上空を飛翔する雄がこの雌へ飛翔接近した。雄は至近距離に飛翔接近すると明滅を一層早めて停滞飛行した。雌は雄の発光シグナルに対して応答発光したが、そのタイミングは一定していなかった。雌の発光間隔は約1秒であり、バラツキの多い間隔であった。雄は着地すると発光間隔と波形を変えて(第8図-5図)雌に定位しようとした。

雄の発光間隔は約1秒であるが、一定でなかった。雄の発光パターンは発光間隔が変化するものの、基本的には全て同じで、第7図4-6に示す通りであり、小さな3~4の発光ピークから構成される波形であった。小さな発光ピークは自由に立ち上げたり引っ込めたりすることができ、立ち上がると肉眼での観察時には瞬きを伴う発光シグナルにみえた。雌の発光パターンは第8図1-3の通りであり、単純なひとつのピークの波形であり、雄に比較して発光間隔・発光持続時間ともに長かった。雄と雌は接近すると発光間隔を相互に接近させ、雄が発光した後に雌が応答発光した。しかし、雌の応答のタイミングは一定でなかった。この発光コミュニケーションは基本的に北海道・本州以西・韓国の各集団ともに同じであった(第8図4-6)。ただし、北海道の集団は雄の小ピークがほとんど認められなかった。次に野外で観察した各地集団におけるヘイケボタル雌の応答のタイミングを第6表に示す。雄に対する雌の応答のタイミングはいずれも一定でなかった。

第6表 ヘイケボタルの雌の雄に対する応答発光の遅れ時間。

観察地	気温(°C)	雌の応答の遅れ時間(秒)
北海道美幌	14	0.696
北海道美幌	14	0.768
横須賀市馬堀	22	1.200
横須賀市馬堀	22	1.16
韓国茂朱	20	0.756

### 雌の飛翔発光パターン

雄の飛翔発光行動後に雌は雄と異なる連続光を放って飛翔した。発光パターンは第9図に示すように高感度波形解析によりなだらかな波形と密な小ピークから構成される波形が認められた。

### 気温と雄の探雌飛翔発光間隔

第4表と第13図に気温と発光間隔の関係を示した。全体的には変異幅があるものの、気温の低下とともに雄の飛翔発光間隔は長くなった。北海道の集団は常に低温域に置かれており、発光間隔は1~1.2秒であった。一方、本州の集団は気温の変動幅が大きく、発光間隔が気温に影響されて0.41~0.83秒と変動するが、全体としては短い発光間隔であった。発光間隔(I)と気温(T)の間には近似式 $y = 0.0344x + 1.4402$ が得られた。

## 考 察

### 色彩斑紋パターン

第1図のとおり個体変異が大きい。前胸背の黒色の斑紋は 1) 明瞭な黒く太い縦条, 2) 前方が広がった型, 3) 矢印型, 4) 鼓型, 5) 細い縦条, 6) 大紋型などが認められた。この斑紋パターンは更に多くの変異が認められ、また横須賀市の同一集団内において変異幅が大きかった。

北海道釧路湿原温根内と同赤沼とでは相違が

ほとんど認められないが、厚岸の個体は太い縦条で相違している。釧路湿原の集団の斑紋パターンは比較的安定しているが、本州以西の日本では多くの斑紋パターンが認められる。韓国の個体は大紋型で、日本では全く認められず、明らかに異なったパターンである。雄と雌の斑紋パターンには特に大きな差異が認められず、むしろ個体変異の幅が大きい。今回の結果からは斑紋パターンは韓国の集団を除いて、発光パターンとの対応は認められなかった。

### 外部形態

全国各地の個体 ヘイケボタルは第2図に示したように前胸背板の幅(PW)が1.96~3.11 mmと大きさの変異幅が大きく、1.6倍近く異なっている。前胸背板の長さ(PL)では1.15~1.72 mmであり、PW同様に約1.5倍近く大きさが異なっている。PWの平均値が2.59 mm、PLでは1.45 mmであり、PL/PW=0.56、雌では0.49であり、PWとPLの間には近似式 $y=0.4076x+0.3767$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)、相関係数 $R^2=0.4499$ であり相関は低い。

釧路湿原の集団はPWが2.17~2.70 mmであり、1.25倍近く異なっている。PLでは1.22~1.66 mmであり、PW同様に約1.36倍近く大きさが異なり、今回比較した各地の集団のなかで変異幅が最も大きい。

PWの平均値が2.38 mm、PLでは1.45 mmであり、PL/PW=0.61である。PWとPLの間には近似式 $y=0.3908x+0.5137$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)、相関係数 $R^2=0.1942$ であり相関は低い。PL/PWは全国集団の平均値よりも高い。

大きさの変異幅が大きいなかで、日本列島のなかでは今回比較した集団のなかでも、最も小型である。

山形県米沢の集団はPWの平均値が2.59 mm、PLでは1.45 mmであり、PL/PW=0.56、PWとPLの間には近似式 $y=0.851x-0.7543$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)、相関係数 $R^2$

=0.5517であり相関は低い。PL/PWは全国集団の平均値にほぼ一致する。

新潟県佐渡島の集団はPWの平均値が2.65 mm、PLでは1.52 mmであり、PL/PW=0.60、PWとPLの間には近似式 $y=0.4942x+0.198$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)、相関係数 $R^2=0.4043$ であり相関は低い。しかし、PL/PWは全国集団の平均値とほぼ一致し、米沢市の集団に近い。

神奈川県横須賀市野比の集団はPWの平均値が2.52 mm、PLでは1.42 mmであり、PL/PW=0.56、PWとPLの間には近似式 $y=0.7237x-0.4005$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)。相関係数 $R^2=0.6313$ であり相関は低い。しかし、PL/PWは全国集団の平均値とほぼ一致し、米沢市や佐渡島の集団に近い。

愛媛県松山市の集団はPWの平均値が2.54 mm、PLでは1.48 mmであり、PL/PW=0.59、PWとPLの間には近似式 $y=0.4691x+0.2895$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)。相関係数 $R^2=0.7653$ であり相関が認められる。PL/PWは全国集団の平均値とほぼ一致し、近似式も類似している。

福岡県北九州市の集団はPWの平均値が2.61 mm、PLでは1.43 mmであり、PL/PW=0.55、PWとPLの間には近似式 $y=0.7107x-0.4226$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)。相関係数 $R^2=0.8823$ であり相関が認められる。PL/PWは全国集団の平均値とほぼ一致し、近似式は横須賀市の集団にほぼ一致する。

韓国茂朱の集団はPWの平均値が2.05 mm、PLでは1.17 mmであり、PL/PW=0.57、PWとPLの間には近似式 $y=0.565x+0.0098$ が成り立つが( $y=PL$ ,  $X=PW$ とする)、相関係数 $R^2=0.6087$ である。PL/PWは佐渡島の集団とほぼ一致し、近似式は本州の集団と北海道の集団との中間的集団に位置付けられる。PWの大きさは今回比較した集団のなかで最も小型であり、日本列島の集団とは異なっている。

## 分布と特徴

第1表に示したとおり、沖縄・奄美大島などを除いた全国各地に分布し、標高も低地から標高1000 m前後まで分布する。韓国では全域にわたり分布し、東シベリアにも記録がある(中根, 1981)。しかし、形態的な側面からみると、韓国の集団は雄が小型であり、また、北海道の集団も雄が今回比較した集団のなかでは2番目に小型である。さらに、発光パターンが北海道の集団が特に発光間隔が長い特徴を有し、化性も室内飼育下においても1年以上であり、本州の集団とはかなり異質であると推定できる。また、韓国の集団は発光間隔は本州の型であるが、形態的には小型であり、化性は北海道の集団と同様羽化までに1年以上を要する。このようなことから、北海道の集団、本州・四国・九州の集団・韓国の集団の3集団が分布域を分けていると考えられる。今後は東シベリアの集団がどの型に属するかについてさらに検討を要する。

また、本州の集団においても寒冷地に生息する集団と温暖な低地に生息する集団との間でのような相違があるのかについても今後の課題である。

## 生息環境

第5図に示したように、ヘイケボタルは低地から高地、湖沼や池、湿地、河川や湿原などのほかに、人里の水田や用水路に多く生息する。また、青森県の白神山地のブナ林に生じた湿地のような特殊環境にも生息する。釧路湿原では冬季には表面から60 cm近くも凍結する厳しい環境にある。一方、横須賀市の水田では稲の刈り取り後時には水落としされるために、乾田となり、幼虫の生息に大きな影響を与えていると推定できる。このような水田の維持管理形態も、生活史を適応させて生息を可能にしているものと考えられる。生息環境からみたヘイケボタルの生活様式は河川型・湖沼型・湿地型・湿原型・水田型の5型に分けられる。各型の特徴は以下のとおりである。河川型:主に流れのある河川に生息し、生息密度

は低い、比較的移動範囲は広い。北海道に多く見られる。人為的な影響が比較的小さい環境である。

湖沼型:湖沼の岸辺の草地などに生息する。

湿地型:雨水や沢水がたまって形成された湿地に生息。生息環境は比較的暗く狭い。探雌飛行行動は河川型に比較して不活発である。

湿原型:生息密度は低い。行動範囲は広く、飛翔速度は高い。北海道に多く見られる。人為的な影響が最も小さい環境である。

水田型:生息密度は高く、飛翔高度は低い。水田を中心にみられ、本州に多い。

## 発生活長

発生活長からみたヘイケボタルは低地では横須賀市野比では6月上旬と早期に出現するが(野比ボタル調査会, 1990)、秋田県秋田市や岩手県釜石市では7月中旬、長野県茅野市や白馬村の高地では寒冷気候のために7月下旬~8月上旬に出現する。また、北海道の釧路湿原や美幌では7月下旬~8月上旬とさらに遅れ、寒冷な気候を反映している。一方、韓国の茂朱では6月下旬に出現する。しかし、同一地域であっても、地形が複雑で、日照条件が相違し、水温などが異なると出現期に大きな相違が生じる。横須賀市全体では6月上旬~7月下旬の長い期間出現するが、鎌倉市では7月下旬~8月中旬まで出現している。さらに西日本では10月ごろまで発生したという記録もある。室内飼育では生育温度が維持されている場合には、年間通して羽化することを確認している。ヘイケボタルはゲンジボタルに比較して、出現期が長いという特徴を有している。この特徴は神奈川県内に限っても同様なことがいえる。

## 生態

北海道釧路湿原のヘイケボタルは羽化するまでに1年以上であることが飼育実験から明らかにされ(大場ほか, 1986, 1993)、横須賀市のヘイケボタルは1年1化以上であることを確認して

いる(大場, 1974)ほか, 鳥取市のヘイケボタルは年2化であることが報告されている(村上, 1977)。以上のことから生育期間の短い寒冷地ではヘイケボタルは化性の適応を図ったと考えられる。一方, 韓国の集団は金ほか(2000)によって羽化するまでに飼育実験により, 1年以上を要し冬期に休眠することが報告されており, この点において北海道の集団の生活史適応と類似している。

### 活動習性

各地集団の雄の時間経過に伴う発光パターンの変化は飛翔発光活動時間が限定されるために, 19:30~20:00の間では顕著に認められない。釧路湿原での例では19:40前後と23:30前後とで比較しても, 発光間隔に大きな相違が認められない。発光開始時刻は各生息地の環境の相違により一定しないが, 概ね19:15~19:30であり, 照度は0.09 lx以下であり(大場, 1993), 気象条件により変動する。横須賀市野比の集団は19:40ごろに発光を開始して, 飛翔発光個体数が次第に増加し, 20:00ごろから次第に減少するが, 20:30以降は飛翔発光個体数が稀となり, 発光を停止したまま探雌飛翔する特異な行動を示す。こうした探雌飛翔する個体に向けて, 点滅光を放つと, 直ぐに反応して発光することから, エネルギーコストを抑えて探雌行動を適応させたものと考えられる。

活動習性と照度との関係を見ると, 発光開始時では約0.09 lxであり, ヒメボタルで観察された発光開始照度が0.02 lxであるのに対して明るい。ヘイケボタルはヒメボタルよりも開けた環境に生息することを反映した結果と考えられる。

雄の飛翔発光行動は生息環境が異なる場合には著しく変化する。横須賀市馬堀では, 高木が繁茂した林床環境であり, 垂直に長い飛翔空間を形成し, 飛翔行動は垂直方向, 即ち上下にゆっくりと飛翔発光が繰り返される。一方横須賀市野比では, 飛翔速度は小さく, 天空からの反射光が高木の葉に遮蔽されて, 暗く, 風も抑制されるの

で, ほとんど飛翔移動しないといった行動を示す(渋江ほか, 1995)。

### 発光パターン

各地域の集団の発光パターン解析結果から, 本州以西と韓国のヘイケボタルは北海道のヘイケボタルに比較して発光間隔は明らかに短く, また発光持続時間も短い。本州以西の各地域集団内においても発光パターンに変異が認められるが基本的なパターンは同様である。

雄および雌の発光パターンは静止時, 飛翔時では明瞭に異なり, 肉眼による観察でも容易に区別できる(第6~8図)。コンピュータによる雄の発光波形解析を行うと, 3~4の小さなピークから構成されている(第7図)。これらの小ピーク間は約0.3秒であり, 自由にこの小ピークを立ち上げ, また抑えることもできる。ヘイケボタルはこの小ピーク間の間隔が基本的に内在された固有な発光周期を有すると考えられ, この考えはヒメボタルやパプアニューギニアの*Pteroptyx effulgens*に対しても確認されている(大場, 1999)。雌の誘引シグナルはひとつのピークで形成された形態であり, 肉眼で観察しても, 雄が静止時に放つ瞬きを伴う発光とは明かに異なる。一方, 雌が飛翔するときには連続した光を放つが, この発光を分析すると, 滑らかに持続して発光するときと, 発光し続けながらも非常に速い周期で瞬いているパターンが観察される(第11図)。この発光様式は雄で認められたと同様な, 小ピークの発現を可能としているものと考えられる。雌は通常の場合には小ピークを抑制しているが, 何らかの刺激などが加わると発現されると考えられる。また, 雄は探雌飛翔発光時において, 非常に短い発光間隔に変わることがあるが, 長くは続かず, 再び通常の発光パターンに戻る。こうした現象は*P. effulgens*の雄が雌に追飛・交尾する直前の行動時にもみられる。従って雌との遭遇などの刺激によって発光パターンが急激に変化したことも想定できる。雄が発光パターンを自在に変化させることができるのは小ピークを任意に立ち上

げることが可能であるためと考えられる。この発光パターンの制御機構は雄が雌に接近し、静止発光したときに顕著に認められる。

### 発光パターンの経時変化

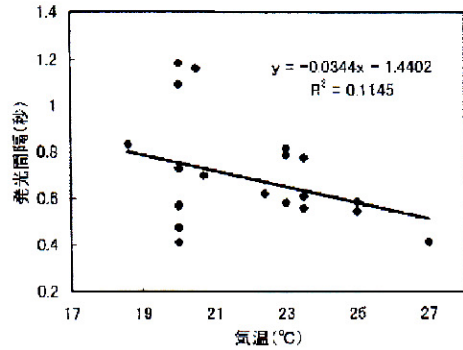
活動習性に反映されて、飛翔発光時間は活動最盛時刻が最も長時間探雌飛翔発光するが、雄の飛翔発光間隔は大きな経時変化が認められない(第3表)。

### 発光間隔に及ぼす気温の影響

第13図に示すとおり気温低下とともに発光間隔は長くなる傾向が認められる。この傾向は雄の探雌飛翔、静止発光さらに雌の誘惑発光時のいずれにも認められる。ヘイケボタルは日本列島に分布を広げて北上し、またより標高の高い地域に生活適応したとみなされる。寒冷地では成虫発生期を高温期に合わせた結果、温暖な低地よりも出現期を遅らせて、7月下旬から8月上旬としている。北海道のヘイケボタルはこうした背景から発光間隔が本州型や韓国型に比較すると倍近く長い。しかし、稀に気温が20℃以上になっても、本州型のように発光間隔が短くならず、1秒以上であり、大きな変動がみられない。このことは、北海道のヘイケボタルが恒常的に低温におかれているために、発光パターンが遺伝的に固定されはじめていると考えられる。韓国茂朱、本州北部ともに、冬期は低温にさらされるが、成虫出現期の気温は高温が維持されるために、発光間隔が短いとみなされる。本州では気温の変動幅が北海道ほど大きくないために、雄の翔発光間隔が1秒以上に長くなることは非常に稀であると考えられる。また、発光持続時間は北海道型が長く、本州・韓国型は短いという特徴がみられる。

### 発光コミュニケーション

ヘイケボタルの発光コミュニケーションはこれまでの野外観察結果から第14図のようにまとめられる。



第13図 ヘイケボタル雄の飛翔発光間隔と気温との関係。

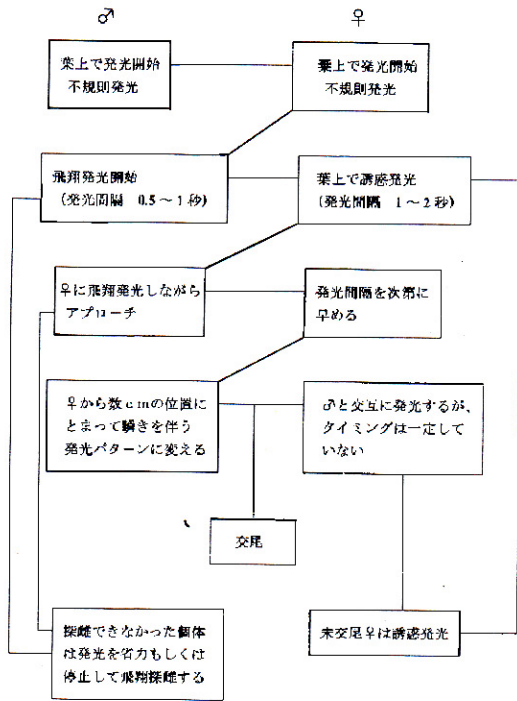
本州のヘイケボタルのコミュニケーション・システム(OHBA, 1983)は、LLシステムである。北海道と韓国のヘイケボタルは本研究によって両型ともに基本的にLLシステムであると考えられた。北海道のヘイケボタルは、雄の探雌飛翔発光間隔が1秒以上、雌の誘惑発光間隔も2秒前後と長い点が異なるだけである。

発光開始時は緯度や出現期により大きく左右される。探雌飛翔発光行動は19:30ごろから20:30ごろまで続くが、それ以後も稀に雌が誘惑発光を続けることもある。雄は飛翔発光行動の最盛期を過ぎると、発光を休止して葉に止まるが、21:00以降になっても一部の個体は発光を休止したまま、探雌飛翔することがある。こうした行動はエネルギーコストを最小にする適応と考えられる。

雄の発光に対する雌の応答発光は第8図-4~6の通りであり、遅れ時間は第6表の通りである。

雌が雄の発光に応答するタイミングには遅れ時間を伴うが、本種ではこの遅れ時間が一定でない。この点においてヒメボタルにみられるように種固有な遅れ時間(大場, 2000)で応答するHPシステム(OHBA, 1983)とは明らかに異なり、3型ともにLLシステム、すなわち雄、雌各々の固有な発光パターンを識別して交尾に至るシステムであることを確認した。





第14図 ヘイケボタルの発光コミュニケーション。

本州以西・北海道・韓国の各地ヘイケボタルの相違点

上記3地域のヘイケボタルの相違点は第7表に示すように特徴づけられる。分布・発光パターン・雄と雌の体の各部サイズ・色彩斑紋パターン・生息環境・幼虫期の生態・遺伝的背景などを含めて総合的に把握することで、各々の特性が把握できる。韓国のヘイケボタルはPWなどのサイズが最も小型であり、斑紋パターンが固有であるので他の型と区別できる。北海道では発光間隔が他の型よりも最も長く、発光持続時間も長いので区別できる(村上, 1977ほか)。本州では多くは一年1化以上であるのに対し、北海道と韓国では羽化までに1年以上(大場ほか, 1993)を要するなどが相違点として上げられる。

第7表 日本と韓国のヘイケボタルの発光パターン・形態・化性。

地域集団	北海道	本州	韓国
探雌飛翔発光パターン	約1秒	約0.5～0.8秒	約0.5秒～0.8秒
雌の誘惑発光パターン	約2秒	約1秒	約1秒
前胸背の幅と長さ	大型が含まれるが バラツキが大きい	地域により 個体異変が大きい	小型
斑紋パターン	黒色縦条紋が基本であるが 変異がある		前胸背の黒紋が 幅広く前縁で丸 くなる
幼虫斑紋	背板色彩濃淡不明瞭		背板の色彩濃淡 が明瞭
化性	羽化は1年以上	1化以上	羽化は1年以上

引用文献

金 三銀・金 鍾吉 2000. 低温処理によるヘイケボタル *Luciola lateralis* の休眠打破. 全国ホタル研究会誌, (33): 35-38.  
 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の解析システ

ム. 横須賀市博研報, (42): 27-56.  
 村上美佐男 1977. 年2回成虫になったヘイケボタルについて. 全国ホタル研究大会誌, (10): 5.  
 野比ホタル調査会 1990. 横須賀市野比のホタルの生態と生息環境. 横須賀市博研報(自然), (38): 47-60.  
 OHBA N. 1983. Studies on the communication

- system of Japanese fireflies. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (30): 1-62, pls. 1-6.
- 大場信義 1974. ゲンジボタル *Luciola cruciata* およびヘイケボタル *Luciola lateralis* の小型水槽での飼育経過報告(2). 横須賀市博雑報, (19): 1-7.
- 大場信義 1985. 発光シグナルの記録とその解析法. 植物防疫, 39(9): 46-51.
- 大場信義 1986. ホタルのコミュニケーション-16 動物その適応戦略と社会-. 241 ページ. 東海大学出版会.
- 大場信義 1986. ヘイケボタルの生活. インセクタリウム, 23(6): 4-10.
- 大場信義・圓谷哲男・本多和彦・村田省平・大森雄治 1993. 北海道釧路湿原と厚岸のヘイケボタルの生態. 横須賀市博研報, (41): 15-26.
- 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. 横須賀市博研報 (自然), (46): 33-40.
- 渋江桂子・大場信義・藤井英三郎 1995. ヘイケボタルの雄成虫の飛翔軌跡におけるフラクタル解析. 横須賀市博研報 (自然), (43): 25-31.
- 鈴木浩文・佐藤安志・大場信義 1993. 釧路湿原のヘイケボタル. 全国ホタル研究大会誌, (26): 19-20.
- 鈴木浩文・佐藤安志・大場信義 1994. ヘイケボタルの地理的分化. 全国ホタル研究大会誌, (27): 23-25.