

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

渋江桂子*・大場信義**・藤井英二郎***

Fractal analysis to assess how the adult male of the firefly, *Luciola lateralis*, draw flying locus

SHIBUE K.*, OHBA N.** and FUJII E.***

The purpose of this study is to clarify how the adult male of the firefly, *Luciola lateralis* change flying locus by difference in habitats using fractal analysis. This research was conducted in abandoned paddy field located at Nobi region, Yokosuka City, Kanagawa Prefecture and in paddy field located at Ohara, Chiba prefecture. We distinguished the existence of two habitats at Nobi. In brief, TYPE 1 is characterized by having light and wide habitats while TYPE 2 has dark and narrow habitats. It was found that *L. lateralis* changes direction and locus of flying at the beginning, middle and end of flashing time.

In TYPE 1 of abandoned paddy field they flew at 1.5-20m above ground. In TYPE 2 of abandoned paddy field they flew at 30-150cm. In the paddy field they flew at 50-300cm. Fractal analysis of flying locus patterns revealed that those of paddy field and TYPE 2 of the abandoned paddy field had significantly more tortuous patterns than those of TYPE 1. In paddy field they flew up to 2 times faster than those in TYPE 2. In TYPE 1 they flew up to 10 times faster than those in TYPE 2 and 2 times faster than those in paddy field.

Significant differences in the flying locus patterns indicate that *L. lateralis* may be interacting with different habitats. And fractal analysis can be used to identify the perceptive resolution of flying locus and mate-seeking behavior in different habitats. It is important that we found flying male could find flashing female easily. The insect must be grateful to regular planting of rice and management of ridge because *L. lateralis* have close relation to local agricultural system composing paddy field.

はじめに

ヘイケボタル (*Luciola lateralis* MOTSHULSKY) は、九州、四国、本州、北海道、韓国、シベリアに生息する水生のホタルである。世界には約2000種のホタルが生息しているが、幼虫が水中で生息する種はわずか4種であり、そのうちの3種が日本に生息している。それは、ヘイケ

ボタル・ゲンジボタル (*L. cruciata* MOTSHULSKY) ・クメジマボタル (*L. owadai* M. SATO et M. KIMURA) (大場ら, 1994) である。これらの水生のホタルは、成虫は空を飛翔し、幼虫は水中で生活し、土に潜って蛹になる。その一生を通して、地中・空中・水中の3空間を全て利用するので、環境の影響を顕著に反映する種と考えられる。

* 千葉大学大学院自然科学研究科 Graduate school of Science and Technology, Chiba University, Matsudo 271.

** 横須賀市自然博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka 238.

*** 千葉大学園芸学部 Fac. Horticulture, Chiba University, Matsudo 271.

原稿受付 1995年8月30日 横須賀市博物館業績 第475号.

キーワード: 飛翔軌跡, フラクタルディメンジョン, ヘイケボタル, 生息環境, ホタル Key words: flying locus, fractal dimension, *Luciola lateralis*, habitat, firefly

これらの世界的に稀れな水生のホタルのうち、ゲンジボタルやクメジマボタルの幼虫が流水に生息するのに対し、ヘイケボタルの幼虫は水田やため池・小川などの止水を好んで生息するという特徴を持っている(大場, 1986)。

ヘイケボタルは、ゲンジボタルに比べ研究例が少なかったが、水田耕作と深い関連がある(大場, 1986; 横浜市こども自然公園環境調査プロジェクト, 1988)ことから、近年、自然と人間の関わりを考える上で注目される種のひとつ(大場ら, 1993; 渋江ら, 1995)である。

ヘイケボタルの雄成虫は、日没後、約0.5~1秒間隔で明滅飛翔し探雌行動を行う。この探雌行動が、次代を産み出してハビタットを維持するための重要な要因(渋江ら, 1995)と推測されている。本研究では、ヘイケボタル雄成虫の探雌行動における飛翔空間の利用の仕方に着目し、放棄水田と現在耕作を行っている水田における飛翔行動の比較調査を行った。

調査地

放棄水田として、神奈川県横須賀市野比地区の鏡田谷戸(カガミダヤト)を設定した(Fig. 1)。ここでは谷が丘陵の尾根から掌状に入り込み、谷戸(ヤト)と呼ばれる地形を形成している。人々は、この谷戸という傾斜のある地形を雛壇型に改変して、谷戸田(ヤトダ)と呼んで稲作を行ってきた。野比地区鏡田谷戸では、水系に沿って約50枚の谷戸田が広がり、水田耕作が行われていたが、約20年前に放棄されている。放棄されたものの緑地として残されているため、地形条件により放棄後の景観が異なる50枚の休耕田が広がり、放棄された現在もヘイケボタルの生息地となっている。

野比におけるヘイケボタルの個体数に影響を及ぼす生

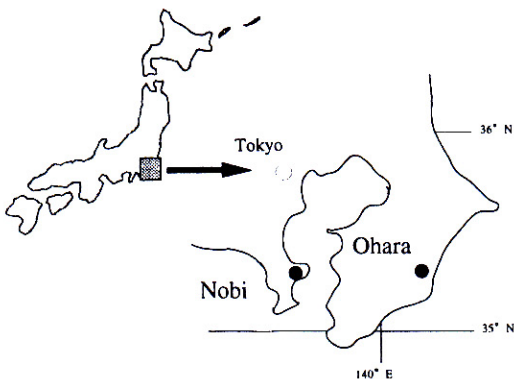


Fig. 1 Locations of areas used in this study where *Luciola lateralis* habitat.

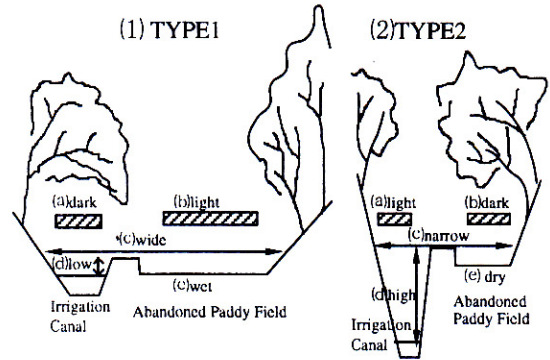


Fig. 2 Sections on two habitat TYPES of *Luciola lateralis* at abandoned paddy field in Nobi district, Yokosuka City.

Two different geographical features are revealed. (SHIBUE et al., 1995; SHIBUE and FUJII, 1995)

- (a) Light intensity on the irrigation canal of TYPE 1 is lighter than TYPE 2.
- (b) Light intensity on the abandoned paddy field of TYPE 1 is darker than TYPE 2.
- (c) The width of TYPE 1 is narrower than TYPE 2.
- (d) The height from the surface of the stream to the river bank line of TYPE 1 is higher than TYPE 2.
- (e) Soil moisture on the abandoned paddy field of TYPE 1 is drier than TYPE 2.

息環境の解析によって、明るく広い環境(タイプ1)と暗く狭い環境(タイプ2)(Fig. 2)が各々独自の生息環境要因で個体数を支えていたことが明らかにされている(渋江ら, 1995; SHIBUE and FUJII, 1995)。本研究では、放棄水田においてタイプ1とタイプ2の生息環境を設定した。さらに、野比と同様の谷戸及び谷戸田の地形を持つ千葉県夷隅郡大原町の水田を、現在耕作が行われている水田として設定した(Fig. 1)。大原は、ヘイケボタルの生息地として、環境庁の「ふるさと生き物の里」に指定されている。

タイプ1：横須賀市野比、鏡田谷戸の中流に位置する明るく開けた環境(Fig. 3-1)

この生息環境は谷戸田の相対照度は100%で明るく、谷戸田の両側に斜面林があり、その下部の相対照度は5%、谷戸田の土壌水分率は260%、谷戸の幅は20mである(渋江ら, 1995)。また、下草植生は草丈が1.5m程のアシ・ススキである。

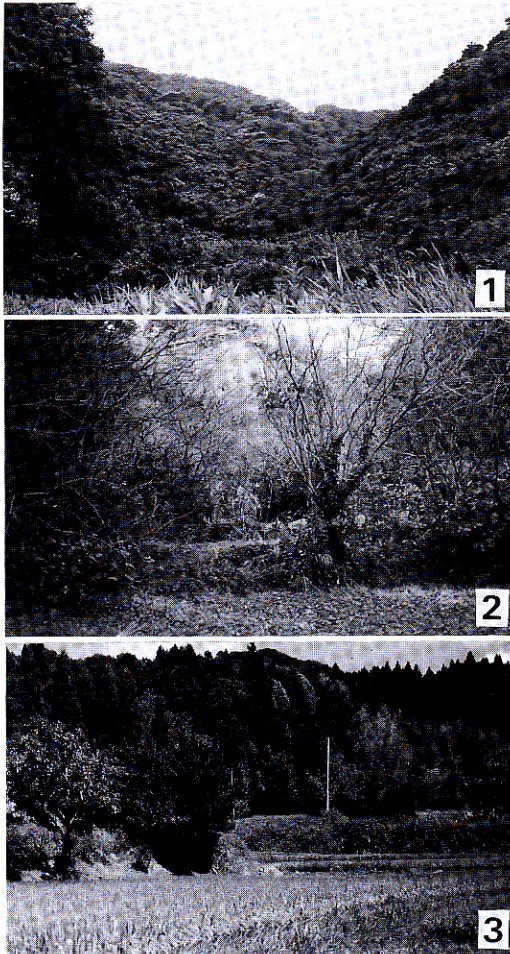


Fig. 3 Habitats of *Luciola lateralis*.

1. TYPE 1 at Nobi showing abandoned paddy field with light and wide characteristics,
2. TYPE 2 at Nobi showing abandoned paddy field with light and narrow characteristics,
3. Paddy field of Ohara.

タイプ2：横須賀市野比，鏡田谷戸の上流に位置する暗く急峻な環境(Fig. 3-2)

この生息環境は谷戸田の上部を斜面林が覆っており、相対照度は20%で薄暗く、ホタルが飛翔するための枝下空間の高さは7m、谷戸田の両側に斜面林があり、その下部の相対照度は5%、谷戸田の土壌水分率は260%、谷戸の幅は10mである(洪江ら、1995)。また、下草植生はほとんどなく、畔や谷戸田の両側にシダ類が生育している。

水田：千葉県夷隅郡大原町の水田(Fig. 3-3)

この生息環境は、谷戸田の幅が広く約50mで、水系に沿って縦方向だけでなく横にも数枚の田が並んでいるため、谷戸の両側に斜面林はあるが、谷戸田の相対照度は100%で明るい。下草植生には、草丈が約30cmの高さのイネが栽培されている。

調査方法

1. 調査日時

1. 野比タイプ1：1994年6月24日
2. 野比タイプ2：1994年7月5日
3. 大原：1989年6月15日

調査は日没後から始め、発光を始めて飛翔を開始し、飛翔を止めるまで行った。

2. 飛翔軌跡の測定方法

ヘイケボタルの雄の飛翔行動を日没後から観察を行った。水路に平行する畦道から斜面林の方向に機械を固定し、イメージインテンシファイア(HAMAMATSU C3100)を装着させたCCDカメラ(SONY EVC-X10)にズームレンズ(FUJINON-TV ZOOM LENS H6X12.5R, 1:1.2/12.5-75)を使用し、飛翔軌跡撮影時には最小ズーム比12.5mmで録画し、1秒毎の発光座標を平面図にプロットした。カメラからホタルまでの距離は、測距計(レンジング123X)を用いて測定し、軌跡の尺度は測量棒を用いて確認した。

3. 飛翔軌跡の解析方法

MANDELBLLOT(1983)は、自己相似性をもつ複雑な図形をフラクタルと定義した。これらの自己相似形は質量や密度は変化するが、指数は一定である。これらの整数でない指数(例：Sierpinski carpetの指数=1.8928)がフラクタルディメンジョンである。ディメンジョンは、ユークリッド幾何学そしてフラクタル幾何学の本質であり、これまで面積や周長などを述べるのに用いられてきたが、あまり重視されていなかった。しかし、MANDELBLLOT(1983)が、地形や雲、山や湖などの景観をフラクタルフラクタルディメンジョンによりあらわせることを示したことにより、現在この整数でない指数(フラクタルディメンジョン)が様々な分野で非常に注目されている(MILNE, 1990)。特にランドスケープエコロジーの分野では、生物の変遷や景観構造の表現手段として、フラクタルディメンジョンを用いる研究が数多く行われている(KIMBERLY and WITH, 1994)。

本研究では、統計的フラクタルディメンジョンを用いてホタルの飛翔軌跡の解析を試みた。飛翔軌跡の解析に必要なパラメーターをFig. 4に示した。

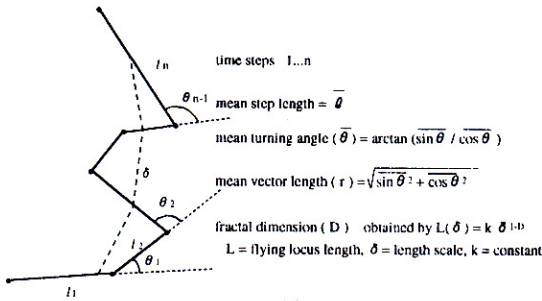


Fig. 4 Illustration of flying locus parameters used in this study. Each time step is 1 second. Mean step length is the mean of distances flown between 1 second time steps. Mean turning angle is the trigonometric mean of angles formed by the changes in direction between time steps. Mean vector length is a unit vector measure of the dispersion of turning angles. The fractal dimension of the flying locus is determined by measuring the length of the path using a range of length scales.

フラクタルディメンジョンの計算式は次のように表される。

$$L(\delta) = k\delta^{1-D} \quad (\text{CRIST et al., 1992}) \quad (1.1)$$

l は軌跡の長さ、 δ は軌跡を測定するのに用いた尺度、 k は回帰直線の傾き、 D はフラクタルディメンジョンである。さらに(1.1)式の両辺の自然対数をとる。

$$\ln L(\delta) = (1-D)\ln(\delta) + \ln k \quad (1.2)$$

$\ln L(\delta)$ を y 軸、 $\ln(\delta)$ を x 軸に取り、実測値より得られた回帰式の傾きから $1-D$ 、即ちフラクタルディメンジョン D を求めた(KIMBERLY and WITH, 1994)。

結 果

1. 発光飛翔の経時変化

観察の結果、飛翔明滅の活動時間において初期・中期・終期により飛び方が大きく異なった。観察を通して最も典型的な飛翔行動について、カメラに対して水平方向に飛翔する各1個体をFig. 5にプロットを行った。

初期(日没後～日没後40分) 調査日の日没は19時01分であった。19時18分、日没約20分後に雄成虫が斜面林の木の枝に止まったまま明滅を始めた。19時28分、日没約30分後に最初の雄成虫の飛翔が確認された。その後、徐々に各個体が、明滅を始め、飛翔を始めた。飛翔を始

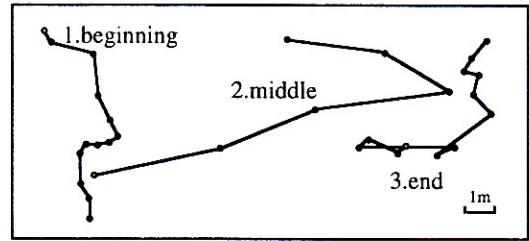


Fig. 5 Representative flying locus of individual *Luciola lateralis* to indicate the range of flying locus patterns observed in TYPE 1 at Nobi when *L. lateralis* flies above ground flashing the blink in the night.: 1. Flying locus patterns observed at the beginning of flashing, 2. Flying locus patterns observed at the middle of flashing, 3. Flying locus patterns observed at the end of flashing. Flying locus shown are 30 time steps (●) of 1s. ○ shows observation starts. They often stopped flashing or was out of sight (20×20 m plot).

Table 1 Flying locus parameters for observed *Luciola lateralis* in TYPE 1 of Nobi according to time.

	MSL	MTA	D	FD
beginning	67.8	100.5	1.184	vertical
middle	117.9	24.4	1.009	horizon
end	27.4	47.1	1.184	vertical

MSL=mean step length (cm), MTA=mean turning angle (degree), D=fractal demension, FD=flying direction

めた個体は地面に向かって垂直方向にゆっくりとした軌跡を描いていた(Fig. 5, Table 1)。各個体は約10秒程で地面に近い木の葉に止まり、明滅を止めた。

中期(日没後40～90分) 19時40分頃から水平方向に飛翔するのが観察された(Fig. 5, Table 1)。これらの雄成虫は雌の発光を認識すると雌に近づき、アプローチを行った。20時頃が水平方向、即ち探雌行動の飛翔活動の最盛期であった。

終期(日没後90分～) 20時30分頃になると初期と同様の垂直方向の軌跡が現れてきた。飛翔を行っていた個体は垂直方向に軌跡を描いて(Fig. 5, Table 1)斜面林の木の枝に止まり、明滅を止めた。

2. 発光飛翔の経時変化によるフラクタルディメンジ

ンと速度

各々の個体が発光初期・中期・終期の相違により、空間の利用の仕方をどのように変えるかを明らかにするため、フラクタルディメンジョンの解析結果を Fig. 6 に示した。その結果、発光中期が次元が1に近い直線的な動き ($D=1.009$) をしていたのに対し、発光初期と終期では共に次元が1.184であり、やや曲がりくねった動き(平面を埋め尽くすような動き：ディメンジョンが1ならば、直線の動き。ディメンジョンが2ならば、その動きは平面を全て覆い尽くす(MANDELBLOT, 1983))をしていた。

飛翔速度は発光中期 (MSL=117.9cm) に比べ、発光初期 (MSL=67.8cm) と終期 (MSL=27.4cm) は相対的に遅かった。また発光初期と終期を比べると、発光終期の飛翔速度の方がゆっくりであった (Table 1)。

3. 生息環境の相違による雄の探雌飛翔行動

発光中期の雄の探雌行動のための飛翔軌跡について、野比地区のタイプ1、野比地区のタイプ2、大原の水田で比較を行った。各々の飛翔軌跡を Fig. 7 に示した。

飛翔高度 Table 2 に示したように飛翔高度 (FH) が大きく異なった。明るく開けた休耕田 (タイプ1) では地上

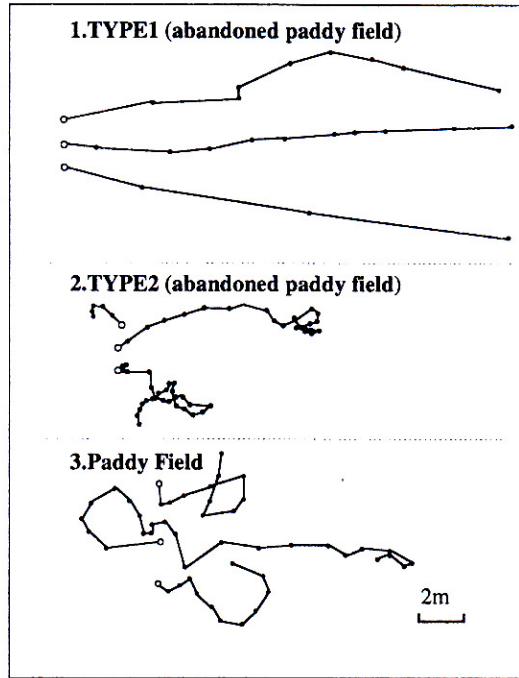


Fig. 7 Representative flying locus of the mate-seeking males to indicate the range of flying locus patterns. : 1. Flying locus patterns observed in TYPE 1 of Nobi, 2. Flying locus patterns observed in TYPE 2 of Nobi, 3. Flying locus patterns observed in Ohara. Flying locus shown are 30 time steps (●) of 1s. ○ shows observation start. They often stopped flashing or was out of sight (20×20 m plot).

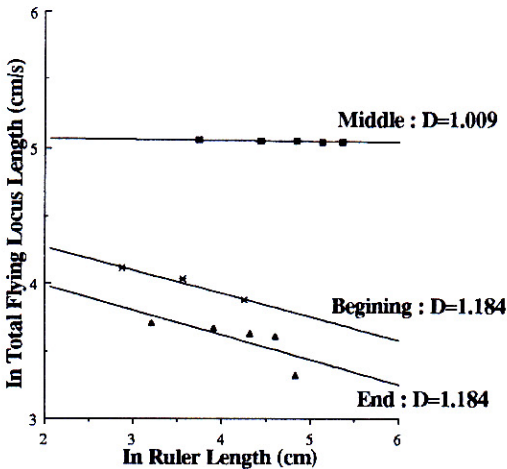


Fig. 6 Calculation of the fractal dimension (D) for flying locus patterns from representative individuals of *Luciola lateralis* observed in TYPE 2 at Nobi when *L. lateralis* flies above ground flashing the blink in the night.: 1. Flying locus patterns observed at the beginning of flashing (×), 2. Flying locus patterns observed at the middle of flashing (■), 3. Flying locus patterns observed at the end of flashing (▲).

Table 2 Field vegetation, flying height and flying parameters for observed locus of the mate-seeking male according to habitat TYPE.

	MSL	MTA	D	FH	FV
TYPE 1	306.2	30	1.018	1.5m-20m	reed, miscanthus
	156.2	62	1.002		
	179.9	4.9	1.005		
TYPE 2	23.4	30.8	1.141	30cm-150cm	—
	29	34.2	1.086		
	31.4	37.5	1.133		
Paddy field	82	47.3	1.158	0.5m-3m	rice
	77.1	39.9	1.055		
	80.4	40.2	1.11		

MSL=mean step length (cm), MTA=mean turning angle (degree), D= fractal demension, FH= flying height, FV=field vegetation.

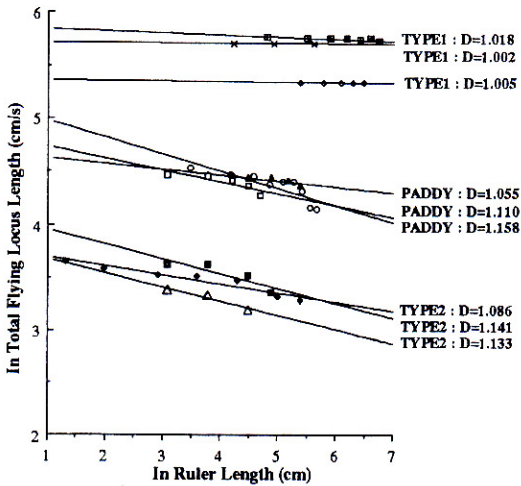


Fig. 8 Representative flying locus of the mate-seeking male to indicate the range of flying locus patterns.: 1. Flying locus patterns observed in TYPE 1 of Nobi, 2. Flying locus patterns observed in TYPE 2 of Nobi, 3. Flying locus patterns observed in Ohara.: 1. Flying locus patterns observed in TYPE1 of Nobi(田×◇), 2. Flying locus patterns observed in TYPE 2 of Nobi(○▲□), 3. Flying locus patterns observed in Ohara (△◆○).

1.5~20mの高さを飛翔し、暗く急峻な休耕地(タイプ2)では地上0.3~1.5mの範囲で飛翔し、大原の水田では、地上0.5~3mの高さで飛翔していた。

飛翔軌跡 フラクタルディメンジョン解析の結果をFig. 8に示した。明るく開けた休耕地(タイプ1)のディメンジョンは $D=1.002\sim 1.018$ と、1に極めて近く直線的な動きを示し、暗く急峻な休耕地(タイプ2)と大原の水田では各々 $D=1.086\sim 1.141$, $D=1.055\sim 1.158$ と、相対的にやや曲がりくねった動きを示した。

飛翔速度 飛翔速度を比較すると、暗く急峻な休耕地(タイプ2)は $MSL=23.4\sim 31.4$ cmと最も遅く、大原の水田では $MSL=77.1\sim 82$ cmと、タイプ2と比較して2倍以上の速度で移動していた。さらに、タイプ1では $MSL=156.2\sim 306.2$ cmと、タイプ2に比べ約10倍速く、大原と比べても2倍以上の速度で移動していたことが確認された。

考 察

1. 発光飛翔の経時変化

観察の結果、活動時間の初期・中期・終期により飛び方が大きく3つに分けられ、初期では発光行動の初期段階とみなされるゆっくりとした縦方向の飛翔発光であり、中期には水平方向の飛翔発光が最盛となった。水平飛翔行動は葉に止まった雌が放つ誘因光シグナルを発見する上で適応的な飛翔形態といえる。OHBA(1984)はヘイケボタルが夜間、明滅を行いながら飛翔する理由の1つとして、雌が雄を探して交尾行動を行うためのものであると考えている。従って、本研究で観察された発光中期の水平方向の飛翔活動は交尾を行うための探雌行動であると考えられる。終期には、初期と同様の垂直方向の軌跡が現れたが、これは飛翔発光を終えて休息場所へ戻る行動のひとつと考えられる。

2. 生息環境の相違による雄の探雌飛翔行動

タイプ2における雄成虫は、上部を木で覆われ飛翔空間が狭く下草も生育していないため、低い位置(地上0.3~1.5m)を曲がりくねった動き(フラクタルディメンジョン $D=1.086\sim 1.141$)で、非常にゆっくり(1秒あたりの平均移動距離 $MSL=23.4\sim 31.9$ cm)飛翔していると考えられる。大原における雄成虫は、飛翔空間が開けているために、タイプ2と比べ速く(1秒あたりの平均移動距離 $MSL=77.1\sim 82$ cm)飛翔していたと考えられる。

タイプ1における雄成虫は、大原と同様に飛翔空間が開けているため、タイプ2に比べ速く移動すると考えられるが、実際にはタイプ2に比べ約10倍も速く、大原と比べても2倍以上速い。

これは、大原では下草となっているイネが水田耕作のため適度な間隔を空けて植えられており、畔道も管理されて草が刈り込まれている。従って、飛翔している雄から雌の誘因光シグナルが確認しやすいのに対して、タイプ1の下草であるアシヤススキは高さ1m以上もあり、しかも非常に密度が高く繁っているため、1.5~20mというかなり高い高度を飛翔し、さらに $MSL=156.2\sim 306.2$ cmという速さで移動することにより、下草によって遮られがちな雌の誘因光シグナルが確認しやすくなるように適応行動したものと考えられる。

まとめ

1. ヘイケボタルの雄成虫の発光飛翔は初期・中期・終期にわけられ、中期に探雌行動を行っている。
2. ヘイケボタルの雄成虫の探雌飛翔行動は、飛翔空間の広さと下草植生などの環境の相違に応じた行動適応が認められた。
3. 飛翔軌跡のフラクタルディメンジョンは、ヘイケボ

タルの雄成虫の探雌行動の比較・分類を行うための指標となる。

4. 水田耕作における規則的なイネの植え方と畔道の管理は、ヘイケボタルの雄成虫が雌の誘因光シグナルが確認する探雌行動を行う上で影響を及ぼす要因の1つであると考えられる。

謝 辞

本研究に対して様々な角度からご指導をいただいた千葉大学園芸学部沖中健元教授・同小林達明助教授、千葉大学法経学部木原啓吉教授に深く感謝申し上げます。また、千葉大学園芸学部緑地植物学研究室と環境植栽学研究室の各氏、東京農業大学昆虫学研究室川島逸郎氏のご協力に感謝を表する。

引用文献

- CRIST T.O., GUERTIN D.S., WIENS J.A., and MILNE B.T. 1992. Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with an experiment with *Eleodes* beetles in short grass prairie. *Functional Ecology*, **6**: 536–544.
- KIMBERLY A. and WITH 1994. Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology*, **9**: 25–36.
- MILNE B.T. 1990. Lessons from applying fractal models to landscape patterns. In *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Turner M.G. and Gardner R.H. (eds), 199–235. Springer-Verlag, New York.
- MANDELBLOT B. 1983. *The Fractal Geometry of Nature*, pp. 245, Freeman W.H. and Co. Ltd, New York.
- OHBA N. 1984. Synchronous flashing in the Japanese firefly, *Luciola cruciata*. *Sci. Rep. Yokosuka City Mus.*, (32): 22–32.
- 大場信義 1986. ヘイケボタルの生活. *インセクトリウム*, **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・東清二・西山桂一・後藤好正・鈴木浩文・佐藤安志・川島逸郎 1994. クメジマボタルの形態・生活史及び習性. *横須賀市博研報*, **42**: 13–26.
- 渋谷桂子・大場信義・藤井英二郎 1995. ゲンジボタルの成虫個体密度に影響を及ぼす生息環境要因の解析. *ランドスケープ研究*, **58**(5): 121–124.
- SHIBUE K., and FUJII E. 1995. The Landscape ecology of *Luciola cruciata* and *Luciola lateralis* as index of the Miura Peninsula (Japan) rural ecosystem dynamics. *Congress of the International Association for Landscape Ecology*, Toulouse, France.
- 横浜市こども自然公園環境調査プロジェクト 1983. こども自然公園環境調査報告書—ゲンジボタルの保全について—. 155 pp., 横浜市公害研究所.

