

日本産クシヒゲボタル属の行動および雌成虫形態

大場信義*・後藤好正**・川島逸郎***

Behavior and adult female morphology of firefly, genus *Stenocladius*
(Coleoptera: Lampyridae) in Japan

OHBA Nobuyoshi*, GOTO Yoshimasa**, and KAWASHIMA Itsuro***

Mating behavior and adult female morphology of fireflies in Japan belonging to the genus *Stenocladius* are described. Based on the field and laboratory observations of this study, the mating behaviors of *S. azumai*, *S. shirakii*, *S. sp. 1* from Amami-Oshima, and *S. sp. 3* from Kume-jima Is. conform to the LB system. However, adult females of these species emit weak light at night, but more detailed observations on the activities of these species are still needed. Adult females of *S. sp. 1* and *3* emit weak continuous light from their creamy and semi-transparent bodies. The adult male of *S. sp. 3*, whose activity was observed during daytime, was not attracted to artificial light. However some of the males emitted light from a pair of small luminous organs on the 6th abdominal segment at night. Adult males secreted a creamy liquid from specific sites of their bodies when physically stimulated. This reaction is considered to represent a defensive behavior against predators. Almost all adult males of *S. shirakii* oriented themselves toward windward. This behaviour indicates an adaptation to perceive possible pheromones carried by the wind in the windward current. In this way adult males of *S. shirakii* approached to within a 10 m distance, flying mostly lower than 1m. More than 10 individuals were attracted from leeward by the female pheromone. Males of *S. shirakii* were attracted by a tissue paper which had been in a plastic case together with a female. A male always approached a female from the head and then it attempted to copulate. The female, however, at first refused the approaches of the male. After repeating the same behaviour several times, the male succeeded in mating with the female.

Adult female of this genus were almost larviform and exhibited basically the morphology of lampyrid larvae without actually being the larval stage itself. This state or level of paedomorphosis in heterochrony is considered to be higher level than in the larviform adult female of *Rhagophthalmus ohbai* belonging to Rhagophthalmidae, judged by the structure of antennae, mouthparts and others. Because of the morphological differences from the larval stage, there is the possibility that the process of paedomorphosis is also different from that of the adult female of *R. ohbai*. Between species or populations, generally the morphology is similar, but there are difference in the general shape, colouration, numbers of antennal segments, shape of cerci and others. Consequently, *azumai* from Okinawa-jima Is. and *sp. 1* from Amami-Oshima Is. were similar to each other, while *shirakii* from Yaeyama Is. (Ishigaki-jima and Iriomote-jima Is.) alone can be considered to be heterogeneous from the *sp. 1* and *azumai*.

* 横須賀市自然博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka, Kanagawa 238-0016

** 神奈川自然保全研究会 Kanagawa Natural Preservation Society, 5-27-5, Kamiyabe, Sagamihara, Kanagawa 229-0002.

*** 日本ホタルの会事務局 Japan Fireflies Society, Shibuya 2-7-13, Shibuya-ku, Tokyo 150-0002.

原稿受付 1997年8月31日 横須賀市博物館業績第506号

キーワード：ホタル科, クシヒゲボタル属, 雌成虫, 形態, 行動 Key words; Lampyridae, *Stenocladius*, adult female, morphology, behavior,

はじめに

日本産クシヒゲボタル属 *Stenocladius* は現在までに, NAKANE (1981)により雄個体のみに基づき3種が記載されているが, 雌成虫は不明なままであった。その間, 大場 (1986) は雄成虫の外部形態から, 配偶行動に際しては性フェロモンが関与するコミュニケーション・システム(LBシステム)をとる一群と推定した。その後, 1989年12月に沖縄島産タテオビクシヒゲボタル *azumai* の飼育羽化に成功し, 雌成虫の形態が明らかにされた(大場, 1992)。さらに, 久米島・奄美大島各個体群および八重山諸島石垣島・西表島産キベリクシヒゲボタル *shirakii* 雌成虫を飼育羽化させ, クシヒゲボタル属の雌成虫に共通した特異な形態が判明した。それとともに配偶行動・習性に関する実験・調査し, 行動習性の概略が明らかになってきた(大場, 1997b)。これまで本属については, 原記載をはじめとした雄成虫の形態(NAKANE, 1981; 中根・大場, 1983; 大場, 1986)や, 幼虫の外部形態・色彩斑紋パターンおよび習性(大場ほか, 1996)などが報告された。しかし, 雌成虫の形態に関しては大場(1992; 1993; 1997a)・中根(1997)で概略が述べられているにすぎず, 習性・配偶行動なども詳細な記載はなされていないため, 野外観察・実験および室内飼育・実験の結果に加えて雌成虫形態を併せて報告する。なお, 習性・配偶行動の観察・実験は大場・後藤・川島, 形態は川島・大場が主に行い, 大場が総括した。

また, キベリクシヒゲボタルの雌成虫を提供された琉球大学農学部の豊口 敬氏に深謝する。この研究の一部は平成9年度文部省科学研究費基盤研究C(課題番号 09640832) および国際学術研究(課題番号 09041100) によっている。

方 法

観察・実験に使用した沖縄島産タテオビクシヒゲボタル *azumai*, 石垣島・西表島産キベリクシヒゲボタル *shirakii* のほか, 奄美大島・久米島各個体群の雌成虫は, 各々幼虫を室内飼育・羽化させて得た。なお大場ほか(1996b)に従い, 奄美大島個体群は sp. 1, 久米島個体群は sp. 3 と以後は略記する。雄成虫の行動・習性は野外で目視観察し, 写真撮影により記録した。雌成虫の習性は主に室内で, 雄成虫と同様の方法で観察・記録した。野外における, 雌を用いた雄の誘引実験と配偶行動の観察に際しては, 雌個体を透明

なプラスチック容器に入れ, 蓋をわずかにずらせて開けた状態で地表に設置し, 雄成虫が誘引された際の性行動を観察し, 同時に写真撮影した。また, 夜間に発光ダイオード(連続光)とあらかじめ雌と共に入れておき, 売い物質が染みついたと想定したティッシュペーパーとを組み合わせた"疑似雌"およびブラックライトによるライト・トラップでの雄成虫の誘引実験を試みた。形態観察は95%エチルアルコール液浸標本を用い, 双眼実体顕微鏡・生物光学顕微鏡下で観察し, 描画装置を用いて作図した。今回の調査研究で用いた材料は一部を除き横須賀市自然博物館で保管した。

結 果

I. 各観察地における成虫の生息環境および配偶行動実験場所

1. 奄美大島個体群 *S. sp. 1*

(1)瀬戸内町須手: 高知山の麓で, 古仁屋から篠川へ続く道路からやや山寄り。高知山から続く照葉樹林林縁で, すぐ脇を小川が流れ湿润。林床には各種の灌木・シダ植物が生じていた。

(2)瀬戸内町油井岳・宇検村湯湾岳(第1図1): いずれもスタジイ等の照葉樹林内の林道。林道上を樹冠が完全に覆っていた。林床は各種の灌木やシダ植物等の下草が生え, 暗く湿润。キイロスジボタル *Curtos costipennis*・アマミマドボタル *Pyrocoelia oshimana*・ホタルモドキ属の1種 *Drilaster* sp. が同所的に生息していた。

2. タテオビクシヒゲボタル *S. azumai*

沖縄島国頭村与那, 琉球大学演習林(第1図2): 照葉樹林内に造られた古い林道で, 片側は山林, 一方は川が流れる谷地形となっている。山林側斜面には小沢があり, 林道は樹木に覆われて全体に暗く, 路面には水たまりがある湿润な環境であった。林道の路傍や斜面, 林道建設時の法面にはシダ類や苔類が生えていた。

3. 久米島個体群 *S. sp. 3*

(1)久米島島尻(第1図3): 島尻岬のリュウキュウマツ林。林床には灌木やシダ植物・クワズイモ等の下草が繁茂しているが, 密ではなく, 雄成虫の飛翔空間が十分確保されているとみられる。地表にはリュウキュウマツの落葉が厚く堆積し, その下は湿润であるが, 地表面は乾燥気味であった。海岸に近いため, 台

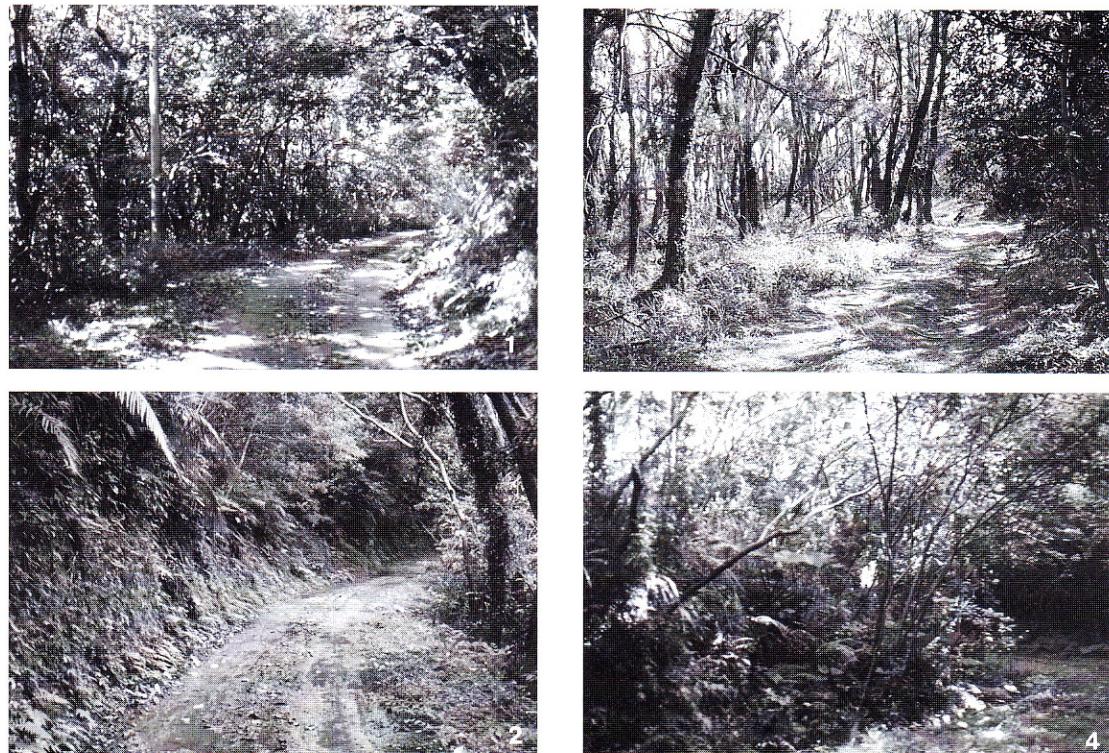
風による塩害を受けやすく、1995年にはリュウキュウマツの半数近くが枯死し、上空が大きく開き乾燥化が進んだためか、幼虫が激減していた。長期的には生息地としては不安定である可能性がある。周辺にはオキナワスジボタル・オキナワマドボタル久米島亜種 *P. matsumurai kumeimensis*・ホタルモドキ属の一種 *D. sp.* が同所的に生息していた。

4. キベリクシヒゲボタル *S. shirakii*

(1)石垣島米原：県指定天然記念物ヤエヤマヤシ群生地で、林床は各種の低木・シダ植物が生えているが、西表島の生息地に比べて林内は混み入り、雄成虫の飛翔空間はより乏しかった。林内は比較的湿潤であるが、群生するヤエヤマヤシの観察路沿いは上空が空いているために明るい場所が点在する。サキシママドボタル・オオシママドボタル *P. atripennis*・イリオモテボタル *Rhagophthalmus ohbai* が同所的に生息していた。

(2)西表島祖納～白浜中間地点(第1図4)：林道を登りつめた標高約50mの位置にある。林道周辺は原生林で、ヤエヤマボタル *Luciola yayeyamana*・サキシママドボタル・アカホタルモドキなどが生息していた。未舗装路面の端には側溝が設置され、落葉や土などが堆積し草に被われ、各所で小沢から沢水が入り湿っていた。観察地点は草丈が低くまばらであるために、地面の土や小石を透視できた。

(3)西表島高那：山裾の照葉樹林内で日照不良であり、林床は各種の灌木・シダ植物等の下草がまばらに生え風通しが良く、雄成虫の飛翔空間は十分補償されているほか、林内の谷状部を幅3～4mの川が流れ湿潤であった。オオシママドボタルが確認されたが、キベリクシヒゲボタル以外のホタル科昆虫はほとんどみられなかった。



第1図 クシヒゲボタル属の生息環境。1. 奄美大島瀬戸内町油井岳、2. 沖縄島国頭村与那、琉球大学付属演習林、3. 沖縄県久米島鳥尻、4. 西表島祖納～白浜。雄成虫はこうした林道・旧道沿いの草地や葉上で休息、周辺にはシダ類や樹木が繁茂。路面は丈の低い草がまばらに生える

II. 各種・個体群の配偶行動

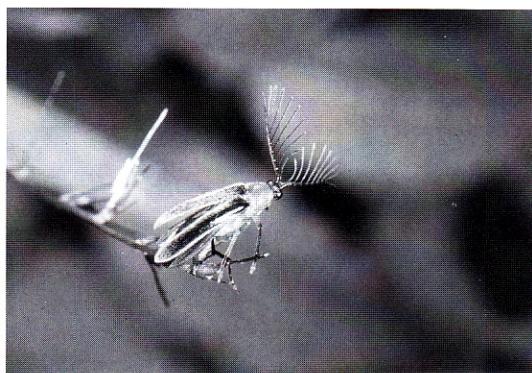
1. 奄美大島個体群 sp. 1 の雄誘引実験と配偶行動

1992年7月19日油井岳で採集した終齢幼虫を室内飼育し、11月21日羽化した雌成虫1個体を実験に使用した。

(1)瀬戸内町須手(19921130 16:30-17:30):雌を収納した容器($5 \times 6 \times 3$ cm)の設置数分後には林内より1雄が容器より1mほど離れた草上に飛来した。葉上に静止した雄は、上方へ触角をV字状に括げた状態で頭部を左右に振る定位行動をとった。その後、草の葉や地表を移動しつつ、その都度定位行動を続け、容器のすぐ近くの地表へ移動した。最初の1雄以降、すぐに次の1雄が飛来し同様の行動をとった。この時の実験では、以降の雄の飛来は観察できなかった。

(2)宇検村湯湾岳(19921201 10:00～11:30):雄の誘引は観察できなかった。

(3)瀬戸内町油井岳(19921201 16:00～17:00):16:00頃に1雄が設置した容器付近の草上に飛来した(第2図)。草上に静止した雄は定位行動をした。この後雄の飛来が見られなかっただため、16:30頃に数m離れた地点に容器を移動した。設置後数分して1雄が飛来し、この雄も同様に定位行動をしたが、これ以降、雄は飛来しなかった。今回の観察では、雄が誘引された時間帯は16:00～16:40の間に限定されていた。雌は夜間に乳白色・半透明の体を通して全体が淡い黄緑色の連続光を放っていた。



第2図 奄美大島瀬戸内町油井岳において雌に誘引され飛来して葉にとまる奄美大島個体群 sp. 1 雄

2. 久米島個体群 sp. 3 の雄誘引実験

1991年5月16日に採集した幼虫を室内飼育することによって11月25日に羽化した雌成虫実験に使用した。

(1)(19911204 18:00～19:30 晴天；微風；気温19.5°C)：ブラックライトおよび疑似雌には雄は飛来しなかった。雌を入れた容器($5 \times 6 \times 3$ cm)には18:45に3雄が飛来し、内1個体との間で交尾行動をした。この3雄以降の飛来はなかった。雌は日没後、奄美大島産雌成虫と同様に、乳白色半透明の体を通して全体が黄緑色の連続光を放った。

(2)(19911205 14:00～15:30 曇天；微風～無風；気温24.0°C)：14:15に最初の雄が風下より飛来し、以降雄の飛来が続いた。雄は奄美大島産雄と同様に、定位行動を行いつつ草上や地表付近を飛び移っていた。その時点では雌成虫に接近していたためか、一ヶ所にとどまっている時間は短かった。雌を容器より出し地面に置いたところ複数の雄が同時に雌に集合し、その内の1雄が交尾した(第3図)。



第3図 久米島島尻において雌に誘引された久米島個体群 sp. 3 雄

(3)(19911205 18:00～19:30 曇天；微風～無風；気温21.2°C)：19:05にブラックライトに1雄が静止していたが、他には飛来せず、この1雄がブラックライトそのものに誘引されたものか判然としなかった。また、疑似雌には雄は飛来しなかった。雌を入れた容器には18:15に1雄が風下より出現し、定位行動を行いながら容器周辺の草上や地上を飛び回った。19:00以降には飛来する雄はいなかった。

(4)(19911206 11:00~11:30): 容器設置後数分で雄は次々に飛来し、定位行動を行いつつ草上や地上付近を飛び回っていた。今回の観察では活動時間は日中から日没直後18:10までの広い時間帯にわたり、19:00を過ぎると活動を休止した。

雄成虫の行動習性: 雄は探雌行動時に発光は認められなかつたが、採集後の夜間に第6腹節両側の一対のスポットから黄緑色の連続光を放つ個体がいた。なお、雄成虫に物理的に強い刺激を加えると、体の特定部位から乳白色の液体を分泌した。

3. キベリクシヒゲボタル *S.shirakii* の雄誘引実験と配偶行動

雄成虫の配偶行動

(1)西表島高那(19951225 14:00~15:00; 26日 14:00~16:30; 19961226 14:00~15:00): 樹林内の踏み分け路沿いに雄は高さ10-30 cmの低い葉上に静止していた。路沿いの個体は林内に頭部を向けていたことが多かった。こうした個体は林床のかなり広範囲にも分散していたが、個体密度の高い場所が存在し、多い場合には1m²当たり4~5個体が集合していたほか、その地点にいつのまにか飛来して加わる個体も複数いた。林内でみられた個体では、定位の方向に特に規則性はなかった。

(2)石垣島米原(19951227 14:30-15:30・19951228 10:00-11:00): 雄は観察路沿いの法面に生えたシダ植物葉上等に制走し、大部分の個体は山頂方向の林内に頭部を向け、触角をV字状に立てていた(第4図)。暗い林内の下草では、静止している雄は発見できなかつた。ここでも静止状態は長時間連續していたが、時折付近の葉上に飛び移るのがみられた。



第4図 石垣島米原において葉にとまるキベリクシヒゲボタル *shirakii* 雄(少し黄化した色彩変異個体)

雄成虫の誘引実験

室内飼育で得られた雌成虫をティッシュペーパーとともに透明プラスチック容器(直径10 cm, 高さ15 cm)内に入れて2日間蓋を閉じておいたものを、実験場所である西表島の祖内-白浜間の林道脇に置いた(19951226; 10:00; 気温20°C; 曇天; ほぼ無風)(第5図)。



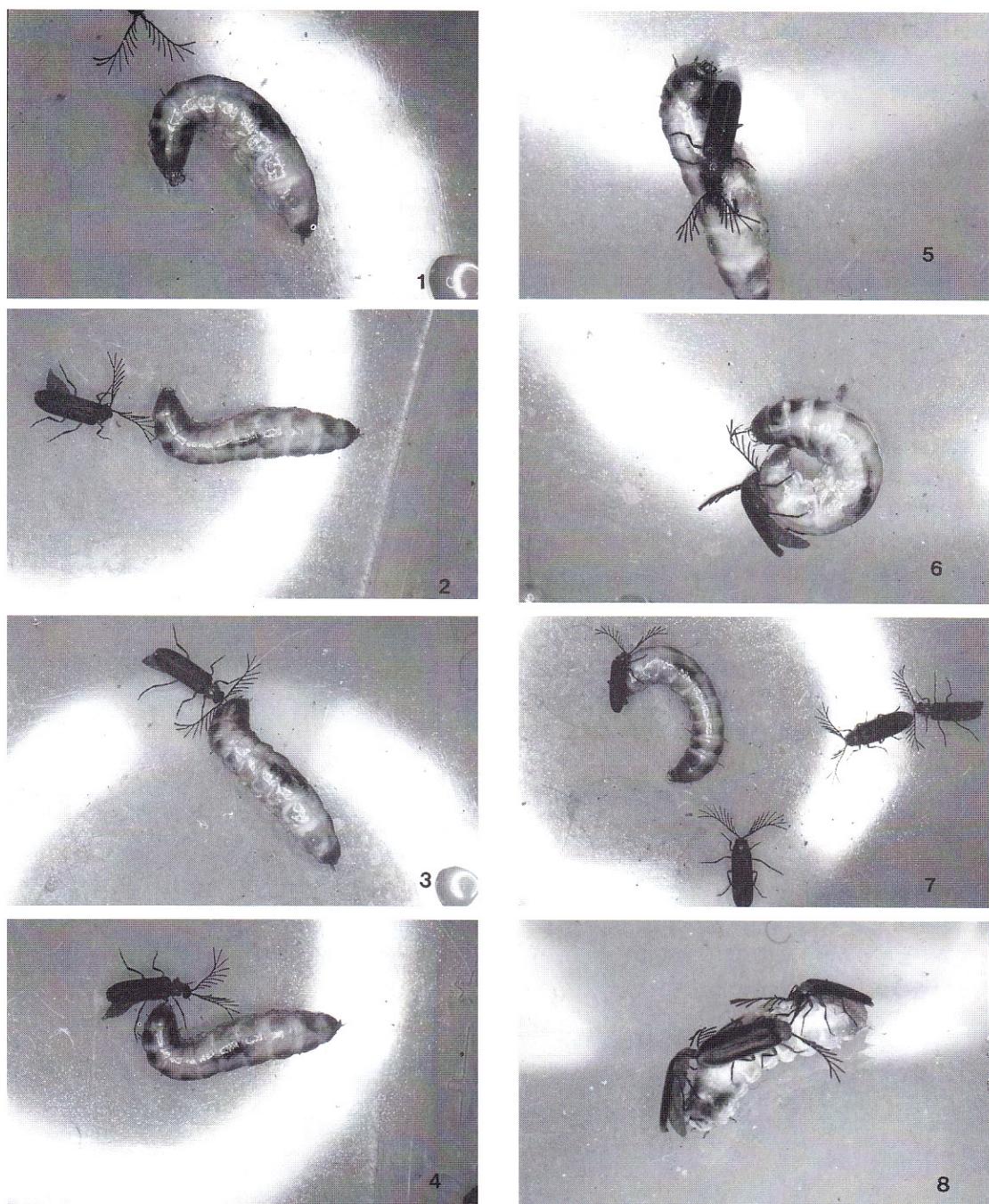
第5図 プラスティック容器内にティッシュペーパーと共に雌を入れ、雄の反応を調査した場所



第6図 雌に誘引されて地面に着地したキベリクシヒゲボタル *shirakii* の雄



第7図 雌とともに入れておいたティッシュペーパーに定位したキベリクシヒゲボタル *shirakii* 雄



第8図 キベリクシヒゲボタル *shirakii* の配偶行動. 1) 雌の前方から歩行接近する雄; 2) 雌の前方から定位した雄. 右触角が雌に触れている; 3) 雌頭部に定位し、口器で接触する雄; 4). 一旦離れ、雌の後方へ移動する雄; 5) 雌の背面に乗り、歩行しながらその腹端へ移動する雄; 6) 腹端で静止し口器で雌の第7腹節付近に接触する雄、雌は以上の一連の雄の行動に伴い、頭部を曲げたり体を丸めたりした; 7) 雄は雌の腹端で同方向を向き交尾. 周囲には3雄が歩行接近している; 8) さらに1雄が雌に接近し、同時に3雄が定位

2~3分後には地上数十cmの高さで雄が容器周辺に次々に誘引飛来し、地表に降り立ち定位行動を行っていた(第5図)。5分以内に雄10数個体が約10mの範囲から誘引された。容器内の雌は外部から見えないが、雄の誘引効果は著しかった。

さらに、容器から雌成虫を取り出しティッシュペーパーのみにし、同様な実験を行った結果、雌を入れておいた場合と同様な誘引効果を認めた(第7図)。

この観察地点から約50m離れた林道端で同様な実験を行った結果、数分後には約10個体の雄が容器周辺に飛来した。雄の反応はきわめて鋭敏で、低空を飛翔しながら林内から誘引された。誘引実験中には雌成虫に飛来し、石や岩に静止する雄成虫が多数いた。
室内観察における配偶行動の実験・観察

野外における誘引実験で使用した雌を対象として、雄との配偶行動を実験的に観察した。

蓋のないプラスチック容器(30×20×5cm)に雌を入れ、4雄を実験用に移した。これらの♂はすぐに分散しないよう仕切をしておき、実験対象が攪乱されていない安定したと思われる状態まで戻ったことを確認した上で仕切をはずし、雌に対する雄の反応を観察し、随時写真撮影して行動解析を行った(1995.12.26; 20:00; 気温22℃)。

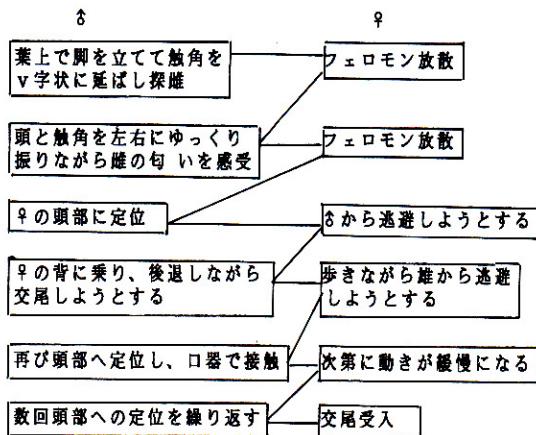
雄が雌に定位し、交尾に至るまでの観察結果は以下のとおりであった(第8図)。

雄は雌の前方から歩行接近し(第8図1)、雌頭部方から定位し、触角先端部を雌に触れた(第8図2)。雄は雌頭部に定位し、口器で接触した(第8図3)。雄はその後一旦離れ、雌後方へ移動しようとした(第8図4)。雌の背に乗り、歩行しながらその尾端へ移動した(第8図5)。尾端で静止し、口器で雌の第7腹節に接触する雄(第8図6)。雌は以上の一連の雄の行動に伴い、頭部を曲げたり、体を丸めたりした。次いで雄は雌の腹端で向きを変えて交尾した(第8図7)。周囲には3雄が雌に歩行接近していた。交尾中のペアに他の雄が定位し、背に乗った。さらに、もう1雄が雌に定位した。今回の実験では3雄が雌に定位した(第8図8、第9図)。

III. クシヒゲボタル属雌成虫の形態

久米島個体群 sp. 3に関しては標本の状態が不良なため、本研究では記載を保留し生体写真(第13図)の掲載にとどめる。なお、雌成虫の飼育羽化に際して各種・個体群の蛹も得られたが、蛹期形態の詳細

キベリクシヒゲボタルの配偶行動



第9図 キベリクシヒゲボタル *shirakii* の配偶行動模式図

も今後にゆずることとし、同様に沖縄島産タテオビクシヒゲボタル *azumai* の生体写真(第11図)掲載にとどめる。

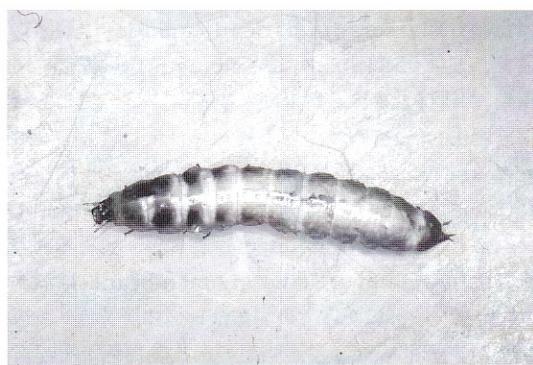
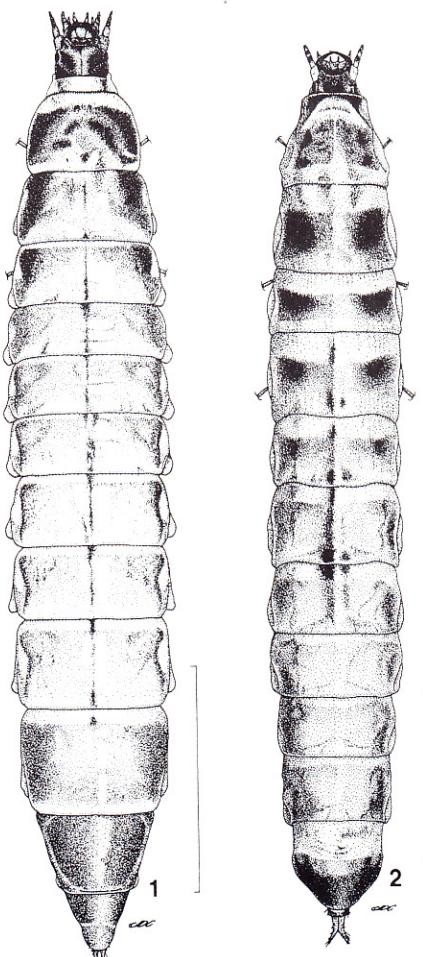
各種・個体群に共通する色彩・外部形態

クシヒゲボタル属雌成虫の形態は、本報告で記載または生体写真を掲載する2種・2個体群で共通して、翅が二次的に退化した他のホタル科雌成虫とは本質的に異なり、無翅のほぼ完全な幼虫形を呈する(第10, 12, 13, 14図)。

色彩：頭蓋(cranium/head capsule)は濃赤褐色で、単眼(lateral ocellus/stemmata)域周辺は黒褐色。前縁付近を除く背面から側面にかけて生じる微細な刺毛(setae)のソケット周辺は淡色化する。大きい(mandibles)は濃褐色～黒褐色で光沢があり、基部へ向かうに従い淡色化する。その他の口器(mouth parts)および触角(antennae)は黄褐色。触角基部の膜質部(antennal articulating membrane)は淡褐色。胸部～腹部にかけての胴体は一様に淡黄色～黄褐色で、関節間膜域は半透明感のある乳白色。各節背板域の両側はわずかに濃色化する傾向がある。また、胸部の前方節および腹部の後方節となるに従い濃色化する傾向がある。胴体腹面は通常、背面に比べて色素沈着が少なく乳白色。胸脚(thoracic legs)は大きい

第10図 タテオビクシヒゲボタル *azumai* 雌成虫生体

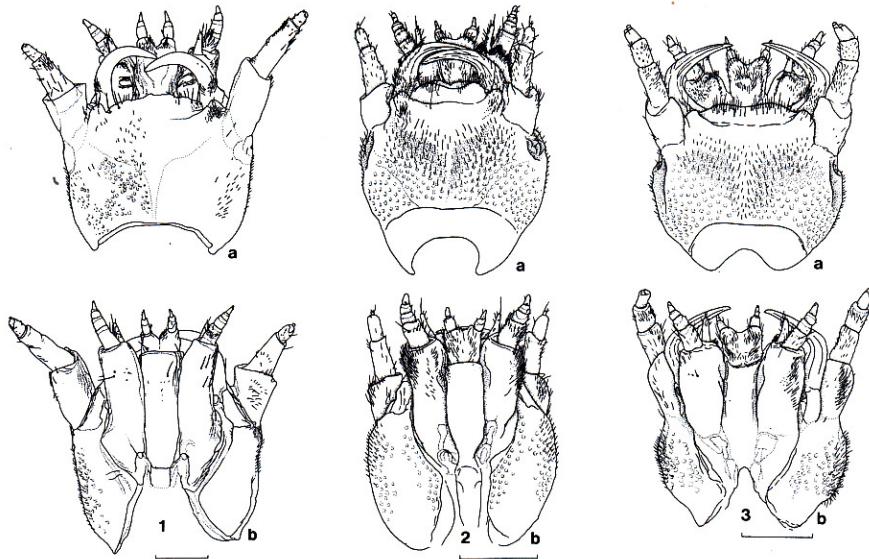
第13図 奄美大島個体群 sp. 1 雌成虫生体

第11図 タテオビクシヒゲボタル *azumai* 雌蛹生体第12図 キベリクシヒゲボタル *shirakii* 雌成虫生体第14図 雌成虫全形 (Adult female). 1. タテオビクシヒゲボタル *azumai*; 2. キベリクシヒゲボタル *shirakii*, 背面, スケール 5 mm

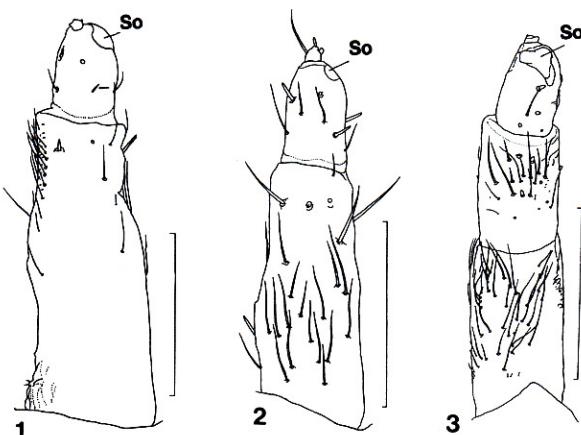
以外の口器とほぼ同様の黄褐色。

頭部(第15図)：一般のホタル科幼虫に共通する上唇がなく、腹面は大きく分断した口器後方部が収まるタイプであるが、幼虫期の形態とは異なる。幼虫期に比して頭蓋(第15図)は背腹に扁平となり、背面は平坦である。頭蓋前縁部(nasale area)は段差状に下降し、その前半には棘(spines)を列生する。単眼数

は増加し2~6個程度と考えられるが、角膜域と周辺との境界が明瞭でないため正確な数は不明である。幼虫期とは異なり、前縁付近を除く背面～側面にかけては微細な刺毛をほぼ平均的な密度で生じる。幼虫期と同様に、背面の縫合線は認識できない。大きいは内側へ大きく湾曲するが、幼虫期のように上方へはほとんど湾曲せず、内歯(retinaculum)も消滅してお



第15図 頭部形態(Head) 1. 奄美大島個体群 sp. 1; 2. タテオビクシヒゲボタル *azumai*; 3. キベリクシヒゲボタル *shirakii*, a. 背面; b. 腹面, スケール 0.5 mm



第16図 触角形態(Antennae). 1. 奄美大島個体群 sp. 1; 2. タテオビクシヒゲボタル *azumai*; 3. キベリクシヒゲボタル *shirakii*, 背面, スケール: 0.25 mm. So: 感覚器



第17図 前脚 (Foreleg). 1. 奄美大島個体群 sp.1; 2. タテオビクシヒゲボタル *azumai*; 3. キペリクシヒゲボタル *shirakii*, スケール:0.25 mm. Cx: 基節, Tr: 転節, Fe: 腿節, Ti: けい節, Ta: 附節, Cl: 爪

り、先端も丸まり鋭利ではない。触角(第16図)は3節または4節よりなり先端節へ向かうに従い短く、亜先端節末端外縁には透明な窓状の感覚器(sence organ, So), 先端節には数個の感覚器または感覚毛(sence setae)をそなえる。触角関節間膜は幼虫期のように拡大しない。小さい(maxillae)(第17図)では1節の外葉(galea)と3節からなる小さいしゅ(maxillary palpi)・担しゅ節(palpifer)・蝶番節(stipes)が明瞭。軸節(cardo)はきわめて不明瞭で、表面上は蝶番節との境界線は認識できない。下唇(labium)は2節からなる下唇しゅ(labial palpi)(第18図)があり、前基節(premenentum)とともに明瞭である。前基節は前方へ向かって拡がり、前縁中央は湾入するかV字状に陷入する。基節(mentum)の基部には幼虫期と同様に後基節(postmentum)と考えられる節片があるが、表面上は基節との境界線が不明瞭で、その両側に位置する小さい軸節とともに認識し難い(第15図)。

胸部: 各節は前胸が前方に狭まる以外、長さ・幅ともほぼ同様である(第14図)。各部の節片化は弱く柔軟、わずかに背板のみが色素沈着が進む傾向がある

程度にすぎない。腹面の節片は前側板および後側板が認められる。胸脚(第17図)は基方から基節(coxae, Cx)・転節(trochanter, Tr)・腿節(femora, Fe)・けい節(tibiae, Ti)・附節(tarsi, Ta)・爪(前附節)(claws/pretarsi, Cl)が明瞭で、幼虫期とは異なり附節と爪が分化する。ほぼ全節にわたって大小の棘や刺毛が生じる。基節は各節の中で最も大形で太い。転節と腿節の間接は斜めに傾き、下縁に向かって先端方向へ伸びる。けい節は腿節の1/2程度の長さ。附節は2節からなり、第1節はきわめて短く小形で第2節の1/3~1/4程度の長さで、第2節はけい節よりもわずかに長い。爪は2本で完全、基部内縁は急激に太くなる。

腹部: 概して胸部と同様に各部の節片化が弱く柔軟で、わずかに背板のみが色素沈着が進行する傾向がある。第1~7節までは各節ほぼ同形同大に近く亜平行状(第14図)、側背板(lateroterga)と側板(pleura)がひだ状となる。第8節からは急激に後方へ向かって細まり、第10節はきわめて小形化し第9節に大きく引き込まれるが、第10節の附属肢である一对の尾肢は大形で、上面からでも認められる(第14・19図)。第9腹板後縁は左右一对の浅い張り出しを形

成することが多く、その付近は刺毛の集合域となる。

各種・個体群別の特徴

以下に、種・個体群間における相違・区別点について記載する。

1. タテオビクシヒゲボタル *Stenocladius azumai* NAKANE, 1981

色彩：個体変異があるが、胸部～腹部はほぼ全体的に淡黄色～黄白色で、目立った斑紋はない。各節背板の両側がやや濃色化する傾向ある他、濃色域は胸部および腹部後方節となるに従い拡大するとともに色彩も濃くなり、特に腹部第8節以降はほぼ全体が黄褐色～褐色となる場合が多い。体下面は乳白色～淡黄色で背方より常に淡色。

測定値(単位 mm)：頭部最大幅(単眼域横断部) 1.30; 基節長(最大長) 0.66; 腿節長(上縁において) 0.35.

全形概観：胴体は腹部前方～中央節付近にかけて特に膨留するため、幾分紡錘状を呈する(第14図1)。

頭部：触角第3節はきわめて小形で、各節の相対比は基方より 35 : 15 : 2 程度(第16図1)。

胸部：(第17図1) 各節ともに多くの棘および刺

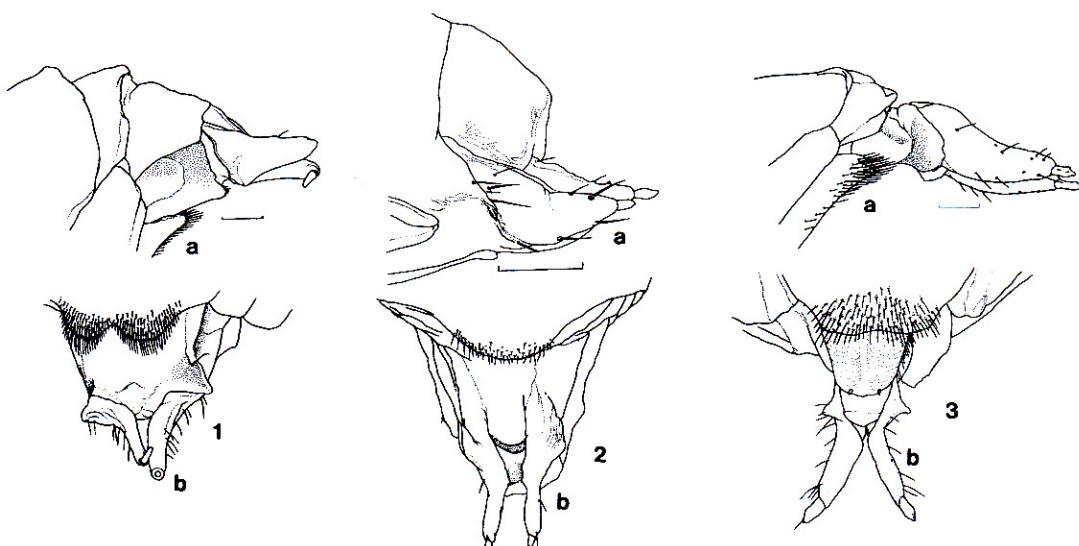
毛を生じ、特に下縁部で密度が高い。また、ごく短い突起状の棘や毛状の刺毛も散在する。爪の内方基部に1刺毛を生じる。

腹部：第8腹節後縁の張り出しあは全体的に浅い台形状で、中央部は弱く湾入するが、形状の変異幅は不明。因みに第18図1では角度によりその状況が表わされていない。尾肢は後方へ向かってほぼ平行して伸び、左右にV字状に開かない(第18図1)。

備考：本種の雌蛹は外部形態では成虫に類似するが、全体的に柔軟で節片化が弱く全体に淡黄色。第7腹節背面に一对の発光器をそなえる(第13図)。

2. キベリクシヒゲボタル *Stenocladius shirakii* NAKANE, 1981

色彩：個体変異があるが一般的にはタテオビクシヒゲボタル *azumai* より黄色味に乏しい。体はほぼ全体が乳白色で、胸部～腹部の各節背板は黄褐色～淡褐色で両側が濃色化する。この濃色域は胸部及び腹部後方節となるに従い拡大し、特に胸部～腹部前方節および腹部第8節では褐色～濃褐色の、左右一対の斑紋が現れる。この斑紋は中胸で最も拡大し、以



第18図 腹部先端(Abdominal end). 1. 奄美大島個体群 sp. 1; 2. タテオビクシヒゲボタル *azumai*; 3. キベリクシヒゲボタル *shirakii*, a.右側面; b.腹面, スケール: 0.25 mm

降次第に小形化し薄れる傾向がある。腹部第8節の斑紋は縦に長く、左右平行状となることが多いが、完全に欠く個体もある。

測定値(単位 mm): 頭部最大幅(単眼域横断部) 1.33; 基節長(最大長) 0.70; 腿節長(上縁において) 0.38.

全形概観: 胸体は各節がほぼ同大なため円筒形に近く、相対的にタテオビクシヒゲボタル *azumai* よりも細形にみえる(第14図2)。

頭部: 触角はタテオビクシヒゲボタルおよび奄美大島個体群 sp. 1 とは異なり、1節分多い4節からなり、各節の相対比は基方より 65: 40: 30: 3.5 程度(第16図2)。

胸部: (第17図2) 胸脚はタテオビクシヒゲボタルに類似するが、各節の棘および刺毛の密度は低く、短い突起状の棘などもほとんど見られない。今回の披検標本では爪の基部内方の刺毛は認められない。

腹部: 第8腹節後縁の張り出しがごく弱く、かすかに認められるに過ぎず、中央の湾入もきわめて微弱。左右一対の張り出しが角張る傾向があるが、形状の変異幅は不明。尾肢は後方へ向かうに従い、大きくV字状に開く(第18図2)。

3. 奄美大島個体群 *Stenocladius* sp. 1

色彩: タテオビクシヒゲボタルと同様。

測定値(単位 mm): 頭部最大幅(単眼域横断部) 1.80; 基節長(最大長) 0.98; 腿節長(上縁において) 0.53.

全形概観: 胸体は腹部前方～中央節にかけて特に膨留するため、幾分紡錘上を呈し、タテオビクシヒゲボタルに類似する。披検標本では体は相対的に前2種より大形。

頭部: 触角第3節はきわめて小形でタテオビクシヒゲボタルと類似する(第16図3)。各節の相対比は基方より 30 : 10 : 1 程度。

胸部: (第17図3) 胸脚は前2種に類似するが、キベリクシヒゲボタルより棘および刺毛の密度が相対的に高く、タテオビクシヒゲボタルに類似する。爪の内方基部にも1刺毛を生じる。

腹部: 第8腹節後縁の張り出しがやや角張った感のある浅い台形状で前2種に比べて張り出しおよび中央の湾入は明瞭であるが、形状の変異幅は不明。尾肢は後方へ向かってほぼ平行して伸び、左右にV字状に開かず、タテオビクシヒゲボタルに類似する(第18図3)。

考 察

I. 各種・個体群の習性および配偶行動

奄美大島個体群 sp. 1 雌成虫と久米島個体群 sp. 3 で、乳白色半透明の体を通して全体が黄緑色の連続光を放つのが確認されたが、配偶行動は日中に観察されているので、この発光行動は配偶行動に直接関与する可能性は少ない。各種・個体群の配偶行動などの観察結果から、本属は性フェロモン(匂い物質)をコミュニケーションの主要な媒体とするLBシステムとみなされる。しかし、本属雌成虫と雄成虫の一部で夜間に弱い連続光を放つことが観察されていることから、この弱い発光が補助的な役割を果たすCRシステムである可能性もあり、今後雄成虫の夜間における習性や趨光性などを含めて確認したい。

奄美大島個体群 sp. 1 の雄誘引実験と配偶行動

今回の観察では雄が誘引された時間帯が16:00-16:40の間に限定されたが、2日間でわずかに4個体誘引されたのみであったことから、実験を行った時期が発生最盛期でなかったと考えられる。実際の採雌行動時間帯はさらに長く、かつ夜間におよぶ可能性もあるため、さらに研究の余地がある。

久米島個体群 sp. 3 の雄誘引実験と配偶行動

雄の定位行動は日中から日没直後の18:10までの広い時間帯にわたる。しかし、19:00を過ぎると活動が休止した、雄は採雌行動時に発光が認められなかつても関わらず、夜間には第6腹節両側の1対のスポットから黄緑色の連続光を放つ1個体が観察された。この発光行動は夜間に配偶行動に関与している可能性もあり、最盛期における活動習性を再度観察実験する必要がある。ブラックライトや発光ダイオードなどの人工光には飛来しなかったものの、沖縄島のタテオビクシヒゲボタルの雄成虫はブラックライトに多数飛来し採集されたこともあり(中根, 1997), なぜこのような相違があるのか研究の余地がある。

久米島個体群 sp. 3 雄成虫の防衛行動

雄成虫に物理的に強い刺激を加えた場合、体の特定部位から乳白色の液体を分泌した。この現象はホタル科で広く確認されている防衛行動とみなされた(OHBA and HIDAKA, 1991)。

キベリクシヒゲボタル *S. shirakii* の配偶行動と雄誘引実験

雄成虫の行動習性

石垣島米原では、雄は観察路沿いの法面に生えた

シダ植物葉上等に制止し、大部分の個体が山頂方向の林に頭部を向け、触角をV字状に立てていたが、この一斉行動は雌に定位する際には風下から風上の雌に定位する適応的行動とみなされた。すなわち、当時山頂方向が風上となり、風上にいる雌に定位するために全て山頂方向に向いていたことから、この行動は風向に大きく依存していると考えられる。

雄成虫の誘引実験

数分内に地上数10 cmの高さで雄が雌成虫周辺に次々に誘引飛来したことから、雄の探雌能力は鋭敏と推定される。5分以内に雄十数個体が約10 mの範囲から誘引され、いずれも風下からの飛来であり、性誘引物質の放散方向に依存していると考えられる。容器内の雌は外部から見えないが、想定上、容器内から放散されたと考えられる雌成虫の匂い物質による雄の誘引効果が著しく高かったことなどから、性フェロモンが関与していることが想定された。さらに、雌成虫とともに入れておいたティッシュペーパーに対しても同様な誘引効果が認められたのは、本種の雌が分泌した誘引物質(性フェロモン)がティッシュペーパーに付着し、それにより誘引されたためと考えられる。

室内観察による配偶行動の実験・観察

雄は雌の前方から歩行接近し、雌頭部方向から定位することが多いことから、頭部にフェロモンを分泌している器官が存在する可能性を示している。初期段階には雌は雄の交尾行動に対し拒否していると思われる行動が観察されたが、雄の雌頭部への定位行動により次第に交尾受け入れが促されたことから、雄の雌頭部への定位は雌の交尾行動を解発させる効果があると推定できる。

一連の野外・室内観察から、キベリクシヒゲボタルの配偶行動様式は第9図に示すLBシステムと推定された。

II. 雌成虫の形態

クシヒゲボタル属雌成虫の形態は、イリオモテボタル *Rhagophthalmus ohbai* 雄成虫(大場ほか、1996a)と同様に異時性(heterochrony)による幼形形成(paedomorphosis)の影響を受けて、ほぼ完全な幼虫形を保持するに到ったと考えられるが、その程度・段階はイリオモテボタルよりもさらに幼虫に近い状態とみなされた。すなわち、頭部においては複眼の形

成が見られないこと・触角は3節または4節で、幼虫期の基本数と同じかそれに近いこと・下唇しゅは幼虫期から増節せず3節のままであること・胸脚においてはイリオモテボタルと同様に節が分化し2本の爪も形成されるものの、附節はわずか2節に分節するにすぎないことによる。しかし、幼虫期そのものの形態とは異なる点が多くみられる。すなわち、頭部においては、幼虫期(大場ほか、1996b)に樽状に大きく膨脹していた大形の頭蓋(大場ほか、1996b)が、胴部に対し相対的に小形化するとともに上下に偏平化するほか、同じく幼虫期に大きく上方へ湾曲していた先端鋭利な大きいは、湾曲がほぼ消滅する事に加えて先端が鈍頭となる点や、幼虫期には小形ながら明瞭であった小さい基部の軸節の分化が弱く、蝶番節および下唇基部とも融合状態となることである。例えば一般的には軸節は小さいを可動させる役割を担うと想定されていることから、これら口器の機能性・可動性が弱まっていることが考えられる。この現象は、現時点では雌成虫に摂食習性が観察されていないことからも妥当性があるが、今後さらに生体による観察で検証する必要性が大きい。なお、口器基部において、軸節が認められないか、小さいおよび下唇が融合するなど節片分化が弱まるることは、同じホタル上科 *Cantharoidea* に含まれるとみなされているジョウカイボン科 *Cantharidae* 幼虫などでも見られる現象であるが、同科幼虫では摂食習性は顕著である。胸脚ではイリオモテボタル雌成虫(大場ほか、1996a)よりも附節において分節数が少ない上、左右の脚基部が相対的により分離して位置することを考え合わせると、イリオモテボタルがかなり歩行能力があることに比べ、本属雌成虫は歩行能力がより弱いことに符号し、土壤中などではほとんど移動を行わないような生活様式を反映している可能性がある。胸部および腹部の各節片は、幼虫期には硬化した明瞭な背板および痕跡的な腹板が残存している(大場ほか、1996b)。一方、成虫期では一様に節片化が弱く柔軟になり、頭部形態が幼虫期よりもホタル科幼虫基本形態に近いことから、より祖先種に近い状態が現れていると仮定された。この現象からは同時に、幼虫期に比べてさらに土壤中・地中での、あまり移動を伴わないような生活様式をとっていることが想定される。全体的に、本属雌成虫は幼虫期そのものとは形態上大きく異なる点が多いことから、イリオモテボタルがほとんど体制を変えずに幼形形成していることとは異なった幼形進化の過程を経ている可能性がある。成虫期よりもむ

しろ幼虫期(大場ほか, 1996b)において、摂食習性や生活様式等をより高度に反映する方向へ大きく二次的変化が生じていると考えられる。雌成虫の幼形形成の背景および、その要因としての生活史・生息環境に関してはほとんど未解明・未分析で、今後の重要な研究課題として残されている。また、イリオモテボタルとともに、さらに幼形進化と配偶行動様式との関わりも調査する必要がある。

各種・個体群においては、外部形態では基本的に類似するものの、各部の微細構造では系統関係を暗示すると考えられた。すなわち、全体的形状の概観や色彩の他、触角節数や第10腹節先端の尾肢の形状などの点であり、沖縄島産タテオビクシヒゲボタルと奄美大島個体群 sp. 1との間で類似性が高く、八重山諸島石垣島・西表島産キベリクシヒゲボタルのみが異質で、系統的には前2種がより近縁な種と推定される。

まとめ

[習性・行動]

- 奄美大島 sp. 1・久米島各個体群 sp. 3 の雌成虫は、乳白色半透明の体を通して体全体が黄緑色の連続光を放つのを確認した。
- 奄美大島個体群 sp. 1 では、雄が誘引された時間帯が 16:00 ~ 16:40 の間に限定されていた。
- 久米島個体群雄成虫では探雌定位時間が短く、ブラックライトや発光ダイオードなどの人工光には誘引されなかつたが、雄の定位行動は日中から日没直後 18:10までの長い時間帯におよぶ。しかし、夜間には雄は第6腹節両側の一対のスポットから黄緑色の連続光を放つ個体がいた。
- 久米島個体群雄成虫では物理的に強い刺激を加えると、体の特定部位から乳白色の液体を分泌したが、この現象はホタル科で広く確認されている防衛行動とみなされる。
- キベリクシヒゲボタル *shirakii* は風によるフェロモンの拡散などの要因により、ほとんどの雄個体が一定方向へ体を向けて触角を V 字状に立てていた。この一斉行動は雌に定位する際の、風下から風上への雌に定位する適応的行動と考えられる。
- キベリクシヒゲボタル雄の定位は数分内に地上数十cmの高さで飛来し、探雌能力はかなり鋭敏で高いと推定できる。5分以内に雄 10 数個体が約 10 m の範囲から誘引され、いずれも風下からの飛来であった。

7. キベリクシヒゲボタルでは雌成虫とともに入れておいたティッシュペーパーに対しても同様な誘引効果が認められ、匂い物質(性フェロモン)が分泌されていると判断される。

8. キベリクシヒゲボタル雄は雌の前方から歩行接近し、雌頭部方向から定位することから、頭部にフェロモン分泌腺が存在する可能性を示す。初期段階には雌は雄の交尾行動に対し拒否するような行動が観察されたが、雄の雌頭部への定位行動により次第に交尾受容が促された。

9. タテオビクシヒゲボタル・キベリクシヒゲボタル・奄美大島個体群 sp. 1・久米島個体群 sp. 3 の各種・個体群は♀成虫形態および野外および室内における配偶行動の観察・実験結果から、LB システムの配偶行動をとるとみなされる。しかし、奄美大島および久米島各個体群における夜間での雌成虫の発光現象の観察から、これらの種は CR システムである可能性もある。

[形態]

- クシヒゲボタル属雌成虫の形態は異時性による幼形形成の影響を受けて、ほぼ完全な幼虫形を保持するに到ったと考えられるが、その程度・段階は、本属と同様に雌成虫が幼形となるイリオモテボタル *Rhagophthalmus ohbai* よりもさらに幼虫形態に近い状態とみなされた。
- 頭部では幼虫期の形態とは、頭蓋が胴体に対し相対的に小形化し、各部がホタル科幼虫に共通する基本形態に近くなるほか、触角節および大きい形状・小さい基部の軸節の退行や節片の融合状態などにおいて異なる。
- 胸脚では本種と形態が類似するイリオモテボタル雌成虫よりも分節数が少なく、左右の脚基部がより分離して位置することから、本属雌成虫は歩行能力がより弱いと推定される。また、体表節片の退行の状況等から、幼虫期よりもさらに土壌中・地中で、あまり移動能力を伴わない生活様式をとると想定される。
- 全体的に本属雌成虫形態は幼虫形態そのものとは異なる点が多いことから、イリオモテボタルがほとんど幼虫期からほとんど体制を変えずに幼形形成していることとは異なった幼形進化の過程を経ている可能性がある。
- 各種・個体群間では外部形態は類似するが、全体

的形態の概観や色彩の他、触角節数・第10腹節先端の尾肢の形状等の点の比較において、沖縄島産タテオビクシヒゲボタルと奄美大島個体群との間で類似性が高く、石垣・西表島産キベリクシヒゲボタルのみが異質で、系統的には前2種がより近縁な種と推定される。

引用文献

- NAKANE T. 1981. New or little-known Coleoptera from Japan and its adjacent regions. XXXIII. *Fragm. Coleopt.*, (29-32): 125-130.
- 中根猛彦 1997. 日本のクシヒゲボタル属 *Stenocladius* について. 昆虫と自然, 32(8): 33-36.
- 中根猛彦・大場信義 1983. ホタルの観察と飼育. 121 ページ. ニュー・サイエンス社.
- 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 1992. ♂♀のはなし 虫. 15. ホタルの光信号. 梅谷献二編著. 214 ページ. 技報堂出版.
- 大場信義 1993. 図解 親子で楽しむホタルの飼い方と觀察. 167 ページ. ハート出版.
- 大場信義 1997a. ホタル研究20年の歩み. インセクタリウム, 34(5): 4-18.
- 大場信義 1997b. キベリクシヒゲボタルの配偶行動. 日本昆虫学会第 57 回大会講演要旨: 38.
- 大場信義・後藤好正・川島逸郎 1996a. イリオモテボタルの外部形態・習性および生息環境. 横須賀市博研報 (自然) (44): 1-19.
- 大場信義・後藤好正・川島逸郎 1996b. クシヒゲボタル属幼虫の外部形態・色彩斑紋パターンおよび習性. 横須賀市博研報 (自然) (44): 21-31.
- OHBA N. and HIDAKA T. 1991. Reflex breeding of fireflies and prey-predator relationship. Abstracts. 22nd International Ethological Conference: 31.