

## パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* の集団同時明滅

大場信義\*

Synchronous flashing of the firefly, *Pteroptyx effulgens*,  
in Papua New Guinea

OHBA Nobuyoshi\*

Synchronous flashing among fireflies of *Pteroptyx effulgens* was studied in Papua New Guinea. The following results were obtained. The fireflies began flashing synchronously after sunset, and the flashing behavior continued until dawn. The males showed two types of flash patterns. The interval between flashing during synchrony in the male was approximately 0.8 second by computer analysis. When the male approached a female, the interval of the male was approximately 0.07 second. The color of a female flash was different from the male's as determined by a spectral analyzer. Mating behavior of the firefly was observed on a tree. New individuals of the firefly approached the tree while mated individuals left the tree. The fireflies gathered in any kind and species of tree, however, selection of a site depended on the shape of the tree and land circumstances. From the above facts, I concluded that synchronous flashing is attractive signal to keep a high density population. Therefore, the synchronous flashing is considered a suitable behavior for mate choice.

### はじめに

東南アジア一帯には集団で同時明滅するホタルが多く生息し、日本のゲンジボタルの集団同時明滅機構や進化過程を知る上で、重要な比較対象といえる。これまでホタルの同時明滅の意義や機構については多くの研究がなされ、報告されているものの、その実態は充分解明されているとはいえない。集団同時明滅するホタルはLuciolinae ホタル亜科、Luciolini ホタル族の *Luciola*, *Pteroptyx*, *Pyrophanes* の3属に認められている(羽根田, 1941; HANEDA, 1966; HARVEY, 1952)。インドネシアのムナキキベリボタル *Pyrophanes appendiculata* は集団形成場所が時々変わり(松香, 1988)、パプア・ニューギニアの

*Pteroptyx effulgens* の集団は年間通して同一場所形成されている(大場, 1992)。このホタルは、雌雄で発光色が異なる点で他のホタルにはみられない特徴を有している。このホタルの集団同時明滅については羽根田(1941)の観察があるものの、その他の研究例はわずかであった(OHBA, 1984)。最近、私はマレーシアのマングローブ地域に生息するプテロプティックス・テナー *P. tener* について集団発光行動の比較観察を行った結果、集団発光の構造と機能を次第に明らかにすることができた。ここでは *effulgens* を中心に集団発光行動、特に集団同時明滅機構を報告する。この研究をまとめるに当たり、発光パターン解析システム構築にご協力頂いたオリンパス光学工業

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

原稿受付 1998年9月19日、横須賀市博物館業績第520号。

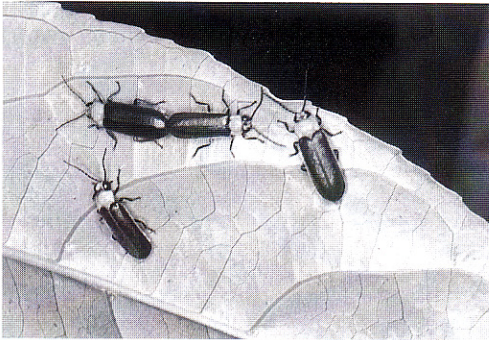
キーワード: プテロプティックス, エフルゲンズ, ホタル, 同時明滅, 発光パターン, パプア・ニューギニア

Key words: *Pteroptyx*, *effulgens*, firefly, synchronous.

(株) BRC の牧野 徹氏並びに東京都立大学理学部自然史研究室の鈴木浩文氏にお礼申し上げる。この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) によっている。

### 研究対象および方法

研究対象のホタルは、パプア・ニューギニアに年間通して発生する *Pteroptyx effulgens* (以後エフルゲンス) であり、形態的特徴は次の通りである。雄は体長が約 8 mm, 前胸背板は鮮やかな黄赤色, 上翅は黒色で、その先端は内側に折れ曲がり、フック状になっている。複眼は大きく、触角は細く短い (第1図)。発光器は5~7節の3節分で乳白色。雌は同様な色彩であるが、複眼は小さく、発光器は1節分のみである。



第1図 パプア・ニューギニアの同時明滅するエフルゲンス。

観察は、ニュー・ブリテン島のオープン・ベイにおいて1991年8月2~14日に実施した。

#### 発光パターンの記録分析

8mmVTRカメラにスターライト・スコープ (イメージ・インテンシファイア管) を装着させた超高感度カメラで野外にて無燈火撮影し、その映像を室内で牧野ほか (1994) によるコンピュータ波形解析を行った。

#### 性比

エフルゲンスの集団の大きさは様々であり、数万個体以上と推定された集団について、昼間に地上1~2mの葉上にとまっているホタルを無作為に捕虫網でスウィーピング採集し、雄と雌の性比を調査した。

#### 生息環境

小さな集落内に生息地は数カ所発見され、いず

れもが道路面に開けたよく目立つ木に集合していた。木の周辺には森や林が存在して、ホタルの幼虫が生息可能な広い湿った環境である。エフルゲンスが集合する樹種は特定されてなく、また、大きさも樹形も決まっていない。しかし、葉が込み



第2図 エフルゲンスの生息環境。

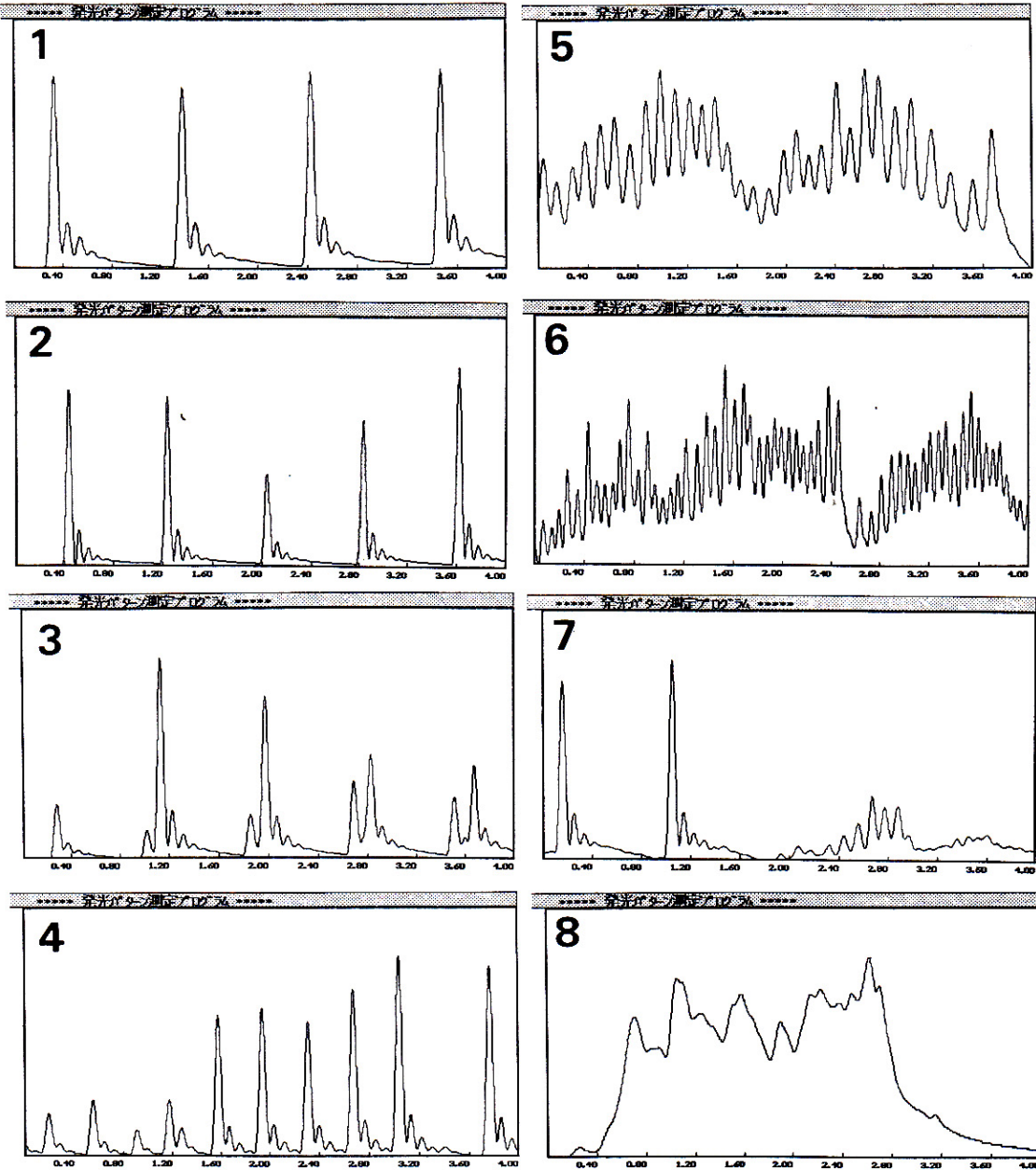
入った木には集合せず、また、木の周辺が乾燥した環境には生息しない。ホタルが集合しやすい場所としては、林道または農道沿いの木であり、特に、一方が畑などで広がった見通しの良いところであった。

最も大規模なホタルの木はジャングルを通る林道にあった。手前にイモ畑、背後にジャングルが広がり、林道より3mほど離れた位置に、高さ30mを越えるひときわ目立つ1本の大木があり (第2図)、数万個体以上と推定されるエフルゲンスが集合して発光していた。ホタルが集合していた木は周辺樹木に比較して、見通しが良く枝葉が余り込み入ってなく、また枝が水平に広がる樹形であった。

### 結果

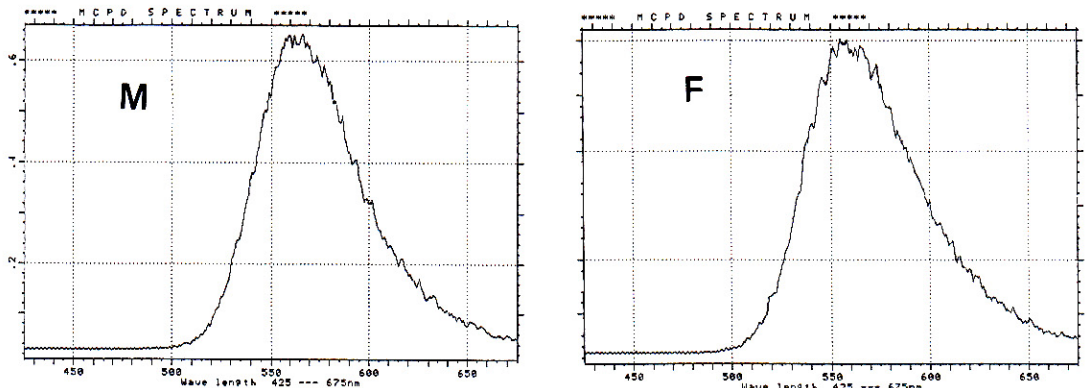
#### 発光パターンと集団同時明滅

1991年8月8日の発光行動 18:00 気温25.3℃。薄暮であるが、林床は2.4 lxで暗かった。雄は木の下葉が生い茂ったなかで止まっていた。19:30 雄は葉上で不規則に閃光を放ち始め、飛翔開始したが、発光周期は同調しなかった。雄の発光開始時の発光パターンは約1.06秒に1回であった (第3図-1)。飛翔発光個体は次第に増加し、滞空飛翔したり、ジグザグ飛翔発光しながら高度を高くし、次第に樹幹部へ飛翔上昇して20:00には木全体に止まって発光した。葉に止まった個体



第3図 エフルゲンスの発光パターン。1991年8月8日の発光行動。18:00観察開始。気温25.3℃。

1. 19:30 飛翔開始したが、発光周期は同調しない。雄の発光開始時の発光パターンは約1.06秒に1回であった。
2. 21:00 全体が約0.8秒に1回発光し同調した。
3. 雌に接近した雄が大ピークに並ぶ第2の小ピークを急激に延ばした。
4. 雄は0.38秒に1回発光させたが数秒間後には0.8秒間隔に戻った。
5. 雄は雌に接近すると発光間隔を次第に短縮させ、0.11秒に1回発光した。
6. 雄が雌を追飛する行動が頻繁になると発光間隔を更に短縮させ、0.07秒に1回発光した。
7. 雄が雌に接近し急激に発光間隔を短縮した。
8. 雌は飛翔時には連続した瞬く弱い光を放った。



第4図 雄(M)と雌(F)の発光色のスペクトル解析.

雄は565 nm, 雌では558 nm 付近を最大ピークとする可視光.

は近接した個体間で発光周期を同調させ、小さなコロニーを形成した。その後、このコロニー間で同調が進み、21:00には全体が約0.8秒に1回発光し同調した(第3図-2)。雄の波形は第3図-1に示すとおり、主ピークの裾に4個の小ピークから構成されていた。第3図-3では雌に接近した雄がメインピークの次に位置する第2の小ピークを急激に延ばしていた。第3図-4では発光間隔を全体に短縮し、0.38秒に1回発光させたが数秒間後には0.8秒間隔に戻った。雄は雌に接近すると発光間隔を次第に短縮させるとともに、ときどき雌を追飛し、劇的に明滅間隔を短縮させ、0.11秒に1回発光した(第3図-5)。雄が雌を追飛する行動が頻繁になると発光間隔を更に短縮させ、0.07秒に1回発光した(第3図-6)。第3図-7は雄が雌に接近し急激に発光間隔を短縮した発光行動を示している。雌は飛翔時には連続した瞬く弱い光を放った(第3図-8)。雄の成虫は木に飛来するときには不規則で、数秒に1回ほどの間隔で発光した。飛翔時の雌は連続した弱い光を放った。雄は肉眼的には黄色、雌は緑黄色の光として観察された。雌雄の発光色について425~675 nmのスペクトル解析を行った結果、雄は約565 nm, 雌では558 nm付近を最大ピークとする可視光であり、雌雄で発光色が異なっていた(第4図)。雄が雌を追飛する行動が繰り返された後に、次第に交尾個体が多く観察された。雄は鞘翅先端のフックを雌の腹節に引っかけて交尾した。交尾

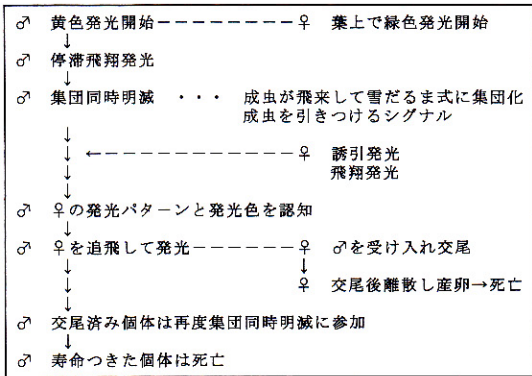
個体は葉にとまっていたが、一部は交尾したまま地表へ落下した。昼間にも交尾個体が葉にとまっていた。

雄の集団同時明滅パターンが22:00ごろから微妙に変化し、木の上から下、下から上、右から左、左から右、斜めなど光の波が伝わるように同調した。18分間連続観察した結果を第1表に示した。

第1表 エフルゲンス雄の集団同時明滅パターンの変化(18分間連続観察)。

同時明滅パターン	出現度数(%)	継続時間(%)
上から下	16.9	26.3
下から上	9.8	3.9
右から左	6.5	4.7
左から右	0	0
右上から左下	19.7	19.5
左下から右上	6.6	1.4
左上から右下	3.2	1.0
外側から中心部	3.2	0.1
全体に揃って同調	38.0	43.1

最も基本的な発光は全体が一斉に揃って同調するパターンで出現度数は38%であった。次いで上から下、右上から右下の型で、各々16.9%、19.7%であった。また、全体が一斉に揃って同調する型は継続時間比が43.1%と最も長く、次いで上から下が26.3%、右上から左下が19.5%であった。VT Rテープからの解析から、個体間の発光伝播速度は0.1秒以下であった。時間経過とともに雄が雌を追飛する行動がしばしば見られ、上空を時々発



第5図 エフルゲンスの配偶行動。

光して木に飛来する成虫が確認された。交尾したホタルは木から離散し、雌は産卵のために地上20~30 cmの低空をゆっくり飛翔しながら弱い黄緑色の持続した光を放ちながら産卵場所を探している行動が見られた。なお雌は飼育下では地中に産卵後死亡した。この行動は4:30ごろの夜明けまで続いて(第5図)、周囲が明るくなると停止した。エフルゲンスは日没から夜明けまで同時明滅行動が続き、夜明け前には全体がよく同調した。5:20ごろには周囲がやや白みはじめ、5:45に発光行動は終わった。ホタルの集団は調査期間中移動することなく同時明滅していた。ホタルが集まる木の高さは5~30m、樹種を問わないが、枝葉が茂りすぎない木に多かった。集団の大きさは数百~数万個体認められ、様々な規模が確認された。昼間は木の葉の裏に雄雌ともにとまり、多い場合には1枚の葉に7個体観察された。またこの集団内の休止中のホタルに混ざって十数種におよぶ色彩パターンがエフルゲンスによく似たジョウカイボン科・ハムシ科・ベニボタル科など多様な昆虫類が多数隣り合わせにとまっていた。

集団同時明滅する集団中の発光休止個体数

1991年8月10日1:00より、オープン・ベイにおいて40×50×40 cmの透明容器を2個用意して、それぞれに雄を18個体、46個体を入れて暗室におき、同時明滅させたのちに高感度VTRカメラで記録し、発光行動が安定した時における発光個体数を調べた。発光しない個体はシルエットがわずかに撮影されているので位置や個体数を認識可能であった。丸く白いスポットは発光する雄、○で囲んだ部分に発光を休止している雄のシルエット

トが見える(第6図)。



第6図 同時明滅する個体の発光(白色部分)と休止個体(○印)。

第2表 エフルゲンスの集団同時明滅における発光個体と休止個体の比率。  
(1) 雄46個体を透明容器に入れたときの比率。

同時明滅度数	発光個体	休止個体	休止個体比率(%)
1	16	30	65.2
2	15	31	67.4
3	18	28	60.9
4	25	21	45.5
発光一回当たりの平均			59.8

(2) 雄18個体を透明容器に入れたときの比率。

同時明滅度数	発光個体	休止個体	休止個体比率(%)
1	13	5	27.7
2	7	11	61.1
3	9	9	50.0
4	10	8	44.4
5	6	12	66.7
6	13	5	27.8
7	5	13	72.2
8	11	7	38.9
9	6	12	66.7
10	11	7	38.9
11	9	8	44.4
12	10	8	44.4
13	8	10	55.6
14	8	10	55.6
15	8	10	55.6
16	6	12	66.7
17	10	8	44.4
18	11	7	38.9
19	9	9	50.0
20	6	12	66.7
21	10	8	44.4
22	7	11	61.1
発光一回当たりの平均			51.1

同時明滅を観察した結果を第2表に示した。同時明滅度は46個体の場合は4回目まで1回ごとの発光個体数を示した。同時明滅している雄は短時間では余り移動しないので個体識別ができた。同時明滅が記録された映像をコマ送りして最も多くの個体が発光した時点において発光する個体と発光しない個体を写真撮影して確認した。1コマは1/30秒で、発光はこの時間内で終えていた。第2表に発光を休息した個体の比率を示した。雄46個体の同時明滅の際には、休止している雄は平均59.8%に達し、一方、18個体間の集団同時明滅では51.1%であった。これらの観察から集団の個体密度に大きく影響されず、約半数以上の個体が発光を休止していた。

#### 性比

1991年8月9日22:00にオープンベイのエフルゲンスの大集団の木において、地表から2mの高さにとまって発光していた60個体を無作為に採集して調査した結果、雄雌比は43:17であった。

#### 透明アクリル容器内の同時明滅実験

透明アクリル容器(30×30×40 cm)内に雄1個体を入れ、人工のフラッシュ光を当てたところ、その人工光に同調しなかった。また、2個体間で各々が発する発光が相互に見えないように仕切板を設置して、人工光をあてたときも明瞭な反応はなかった。さらに雄2個体間だけの相互関係を観察したところ、2個体でも時々同調するが、その頻度は低かった。雄5個体入れた容器を2個用意し、各々の容器内から発せられる光が相互に見えないように仕切板をして同調発光させ、仕切板をはずしたところ、2個の容器内の個体の全てが同調発光した。

#### 野外の集団に人工光を当てたときの反応

木にとまって同時明滅する集団にビデオライトを当てたところ、発光パターンは乱れたが、消灯してから20~60秒後に再び同調発光した。次に赤色フィルターをペンライトにつけて同時明滅する集団に向けてゆっくりと輪を描くように回したところ、発光パターンが乱れ、一部の雄個体がペンライトに飛来接近した。しかし、この行動は30~100 cm接近、数秒間停滞飛翔を数回繰り返した後には反応しなくなった。誘引された個体は全て雄であった。

## 考 察

### 発光パターンと集団同時明滅

集団同時明滅は開始から最盛期・終了に至るまでに刻々変化することから、発光パターンや発光間隔を変動することができる昆虫と考えられる。

発光開始時には雄の発光は同調していないが、時間経過とともに木の部分部分でそれぞれコロニーとなって発光し、周期が同調しはじめる。さらに、それぞれの小集団が交互に発光して、小集団が上下にある場合には上下に光の波が伝達するかのよう発光し、次第に上下の小集団の発光は同調し一体化される。さらに別のところに小集団が出来ると同じように大きく一体化して成長した集団と交互に発光を繰り返しながら、次第にこれらの集団の発光は同調し、集団が連鎖的に大きく成長し、最終的に木全体が同調して大集団の同時明滅となると考えられる。この間に、発光は第1表に示す9型が認められ、経時的にこの9型が次々に移りかわる。発光の波は、個体間で相互に発光を感受してから発光するまでの僅かな時間差が連鎖した結果と考えられる。また、発光個体と休息個体の入れ替わり時に生じる発光タイミングの差などが連鎖的に生じたと考えられる。エフルゲンスの雄は基本的に大ピークと小ピーク3~4個の波形で、小ピーク間は約0.12~0.14秒である。この小ピークは自由に大きく延ばすことが可能であり、以下の発光パターンの制御機能により、瞬時に発光間隔を短縮することを可能としたと考えられる。第3図-5, 6は小ピークを全て延ばした波形であり、発光間隔は小ピーク間のそれにほぼ一致する。このことから、エフルゲンスの発光はこの小ピーク間の発光間隔(0.12~0.14秒)からなる基本的発光周期を内在させ、自由に発現させたり、止めることを可能としていると考えられる。従って、大ピーク間をも自由に調節可能であり、発光のタイミングを同調させることを可能にするための発光機能を進化させたと考えられる。

### 集団同時明滅する集団中の発光休止個体数

VTRの映像は1コマ約0.03秒で、みかけ上は発光がこの時間内で終えているが、これは小ピークの光量が非常に少ないために、肉眼的にコマ送りして映像解析しても小ピークが認識しきれなかったためである。実際には高精度のコンピュータ波形解析すると第3図のように、小ピークが含まれていて、約0.45秒間発光している。発光を休止し

た個体の比率（第2表）を比較すると、雄46個体の同時明滅の際には、休止している雄は個体密度を変えた実験では、同様に半数以上に達している。この発光休止中の雄の存在によって、発光個体の交替を持続可能とし、木に集合した大集団が長時間にわたり連続発光することができるようになったと推定できる。本種は連続発光することにより、絶え間なく成虫を集合させ、雄と雌の生息密度を高めることによって雄と雌の交尾機会を増大させ、配偶行動を適応させたと考えられる。

#### 性比

雌の比率が約30%と低いのは、雄は多回交尾であるが、雌は1回交尾のために雌が見かけ上少ないことも反映していると考えられる。今回の性比の結果は羽根田（1941）と一致しているが、いずれも活動最盛期に調査した結果であり、性比は季節・活動時間によって異なることも予想される。

#### 配偶行動

一連の発光行動や発光パターンの観察結果から、配偶行動は次のように考えられる。日没後に雄は黄色発光を開始する。雄は飛翔発光するが、発光間隔は1秒以上であり、間延びしている。しばしば停滞飛翔しながら次第に木の上部へ移動して集団同時明滅する。同調発光は成虫を誘引する効果が働き、集団が持続維持される。こうした構造によって本種の集団が年間通して維持されていると考えられる。雄の発光活動の最盛期を過ぎたころに雌が緑色の光を弱く持続して発光する行動が顕著になる。この雌の発光シグナルを発見した雄は停滞飛翔し発光する。雄は雌の発光パターンと発光色を認知し、確実に雌に接近することができる。雄は雌に接近、雌は受け入れ交尾する。但し、雌は雄を拒否した場合は逃避飛行し、雄は追飛発光する。こうした行動を繰り返しながら雌は雄を受け入れ、雄は鞘翅先端のフックを雌の腹節に引っかけて交尾する。プテロプティックス属の雄は全てエフルゲンスと同様な交尾体勢をとることから、雄の翅端の特有な形状は交尾行動に適応している。エフルゲンスの交尾済みの雌は集団から弱い黄緑色の持続した光を放ちながら飛翔離散し、地中に産卵後、死亡すると考えられる。なお交尾済の雄は再度集団同時明滅に参加するが、再交尾の機会は雄成虫の寿命が短いこと新成虫との競合などから推定すると低いと考えられる。こうした雄は集団のために参加しているのではなく、雄自身の遺

伝子を残す確率を高くしようとする行動が、結果的に集団維持に適していたとみなされる。最後に寿命つきた雄は死亡する。この配偶行動を第5図に示す。

#### 透明アクリル容器内の同時明滅実験

1 個体に人工のフラッシュ光を当てた時は人工光に同調しないが、ホタルを2個体以上に密度を上げると相互の光に反応し、次第に同調する頻度が高まり、雄10個体入れた透明容器（30×30×40 cm）で、よく同調して発光した。雄の同時明滅は個体の発光を相互にビデオライトや赤色の持続した人工照明はホタルに大きな影響を与え、雄個体は飛来接近を繰り返す。人工光には敏感で、発光を停止するが、消灯すると再度同調発光する。人工フラッシュ光は単純な矩形波発光であり、雄が発する小ピークを有する波形でないために、雄は人工光であることを識別し、同調しなかったと考えられる。持続した人工光は雌の発光スペクトルと多少異なっているものの、発光パターンが似ているために生息地で照射した赤色光やビデオライトの光に雄が誘引されたり興奮状態になったものと考えられる。野外では雄と雌は発光パターンや発光スペクトルを相互に変えることで、より確実に相互識別して配偶行動を適応させたと考えられる。

#### まとめ

- 1) パプア・ニューギニアの *Pteroptyx effulgens* (エフルゲンス) の集団同時明滅は約0.8秒に1回発光し、年間とおしてみられ、一晩中続く。
- 2) エフルゲンスの雄の発光パターンには大ピークの裾に小ピークが3個以上認められ、これらを自由に立ち上げて大ピークにして、発光パターンを自由に変化させる。この特性が発光の同調性に関与していると考えられた。
- 3) 雄は雌を追飛するときには発光間隔を0.07秒に急激に変化させる。
- 4) 発光する個体は全体数の約半分であり、入れ替わり発光する。これは発光活動を持続させる適応的行動とみなされる。
- 5) 集団同時明滅は点滅光に誘引されるホタルの本来の習性に起因し、結果的に生息密度を上げて交尾効率を高める適応的行動とみなされる。

- 6) 雄と雌の性比は約3 : 1で、発光色はそれぞれ黄色、黄緑色である。
- 7) 集団同時明滅は微妙に変化し、光の波が様々な方向に走るように同調することもある。集団同時明滅は常に成虫を誘引し交尾の機会を高める行動とみなされる。
- 8) 雄は雌の発光パターンと発光色を認識して接近交尾する。
- 9) 雄は鞘翅先端のフックを雌の腹節に引っかけて交尾する。雄の翅端の特有な形状は交尾行動に適応している。
- 10) 同時明滅・集団への成虫飛来発光・雄の追飛・雌の逃避発光・雌の産卵床の探索飛翔発光の各パターンは固有である。
- 11) 交尾後は葉に止まっているが、なかには交尾したまま地表に落下する個体もある。
- 12) 交尾後の雌は集団から離散し、産卵床を探して産卵する。
- 13) 昼間は雄雌ともに葉にとまっている。1枚の葉に7個体いる場合もある。この集団内にはホタルに擬態した昆虫類が多数混ざっていた。

## 引用文献

- HARVEY N. 1952. *Bioluminescence*: 405-407. Academic Press, Inc. New York.
- 羽根田弥太 1941. ラバウル紀行 (一). 科学南洋, 3(3): 57-69.
- HANEDA Y. 1966. Synchronous flashing of fireflies in New Guinea. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (12): 4-8.
- 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 (自然科学), (42): 27-56.
- 松香宏隆 1988. 南の島のホタルの木. *インセクタリウム*, 25(2): 12-17.
- OHBA N. 1984. Synchronous flashing in the Japanese firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (32): 23-32.
- 大場信義 1992. ラバウルでみたホタルの木. *インセクタリウム*, 29(5): 18-24.