

ヒメボタルの2生態型の発光パターンと発光コミュニケーション

大場信義*

Flash patterns and communication of the two ecotypes in *Hotaria parvula*

OHBA Nobuyoshi*

There are two ecotypes of *Hotaria parvula*. One is a large type with body length 7-9 mm, width of pronotum is larger than 2.1 mm and flash interval of the flying male is 0.4-0.9 seconds, and the other is smaller with body length 5-7 mm, width of pronotum is smaller than 2.1 mm in male flash interval is 0.2-0.5 seconds. There are two flash pattern in each ecotype of *Hotaria parvula*. One is fast flash rate, the other is slow flash rate. It is possible to distinguish their habitat, and background and the heredity of the two ecotypes by allozyme analysis. The smaller type is distributed in Hakone, Kanagawa Pref. to the area of Ishikawa Pref. in western Japan, while larger type is distributed in western Japan to Aomori Pref. At Hakone, the larger type is distributed in higher altitude at 800 m, but smaller type lives in lower than 800 m altitude. This phenomenon is based on morphology, distribution, behavior, and flash communication. The evolution and species specialization of communication of the two ecotypes are explained. I investigated the flash communication of the smaller type at Okayama Pref., and compared with the larger type flash communication by OHBA(1983). As a result, smaller type flash communication system is similar to that of larger type in basis, although the flash pattern is different when a male is flying and seeking the female. When the male of larger type is placed together with the female of smaller type in the laboratory, the male and female mated after their flash communication. Where both types inhabit the same place in the field, they usually mate with each other.

はじめに

ヒメボタル *Hotaria parvula* は、雄の体長約 8 mm、飛翔時における発光間隔が0.9秒の大型ヒメボタルおよび体長 6 mm、発光間隔約0.5秒の小型ヒメボタルの2生態型が知られ、これらは各地域集団のアロザイム解析からも裏付けられた(鈴木ほか, 1991; SUZUKI *et al.*, 1993)。これらの2つの生態型はそれぞれ棲み分けており小型ヒメボタルは九州から神奈川県箱根、大型ヒメボタル

は青森県まで分布している。小型ヒメボタルは主に低地を生息地としているが、大型ヒメボタルは低地から高地まで生息する。神奈川県箱根町では標高約800 m以上に大型ヒメボタルが、800 m以下に小型ヒメボタルが生息している。大型ヒメボタルについては、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明らかにされてきた(OHBA, 1980; 1983, 大場, 1986; 1987)。一方、小型ヒメ

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

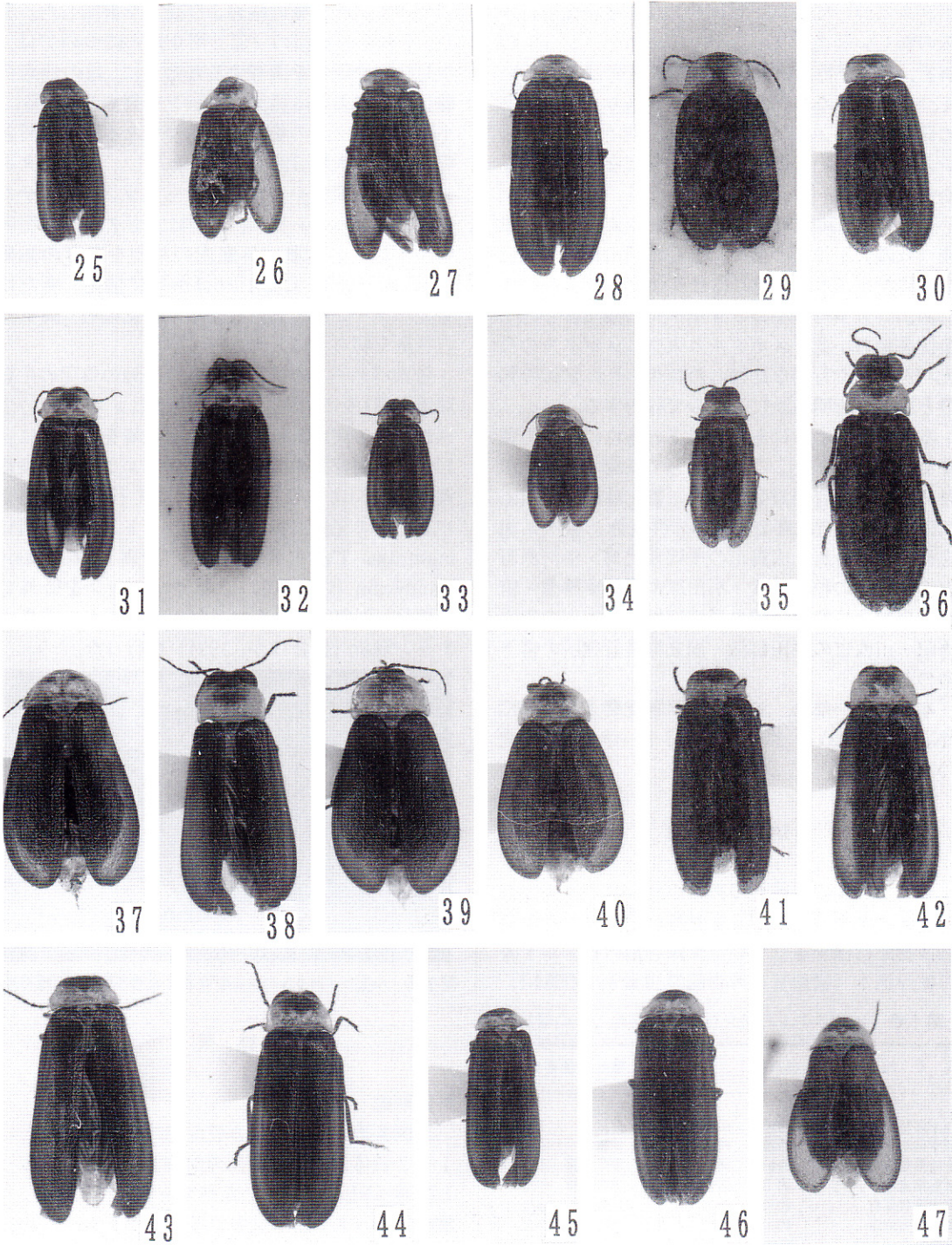
原稿受付 1999年9月30日。横須賀市博物館業績第531号

キーワード: ヒメボタル, 生態型, ホタル, 発光パターン, コミュニケーション Key words: *Hotaria parvula*, ecotype, firefly, flash pattern, communication.



第1図 各地のヒメボタルの外部形態と大きさの比較。

- 1.長崎県対馬, 2.熊本県広瀬, 3.熊本県旭志村, 4.同前, 5.大分県白杵市, 6.宮崎県北川町, 7.高知県土佐清水, 8.高知県大野見村, 9.徳島県剣山, 10.鳥取県大山, 11.広島県宮島, 12.岡山県哲多町 (雄), 13.同前 (雌), 14.岡山県吉永町, 15.兵庫県伊丹市, 16.兵庫県川西市, 17.京都市, 18.岐阜県伊吹山, 19.岐阜県荒川町金精峠, 20.岐阜県多治見市北小木 (雄), 21.同前 (雌), 22.岐阜県多治見市大原, 23.名古屋市名古屋城外堀 (雄),



24.同前(雌), 25.愛知県岡崎市(雄), 26.同前(雌), 27.長野県山形村, 28. 神奈川県箱根神山(雄), 29.同前(雌), 30.神奈川県箱根町上湯, 31.神奈川県箱根町小涌谷, 32.神奈川県箱根町塔ノ沢, 33.神奈川県箱根町大平台(雄), 34.同前(雌), 35.神奈川県小田原市入生田, 36.神奈川県丹沢蛭ヶ岳(雄), 37.同前(雌), 38.神奈川県丹沢鍋割山, 39.同前(雌), 40.神奈川県丹沢小丸, 41.東京都奥多摩町, 42.埼玉県大宮市, 43.埼玉県吉田町, 44.茨城県筑波山, 45.宮城県太白山, 46.福島県安達太良山(雄), 47.同前(雌),

ボタルについてはコンピュータによる映像解析からの新しい発光パターンやコミュニケーションの解析, および他地域集団との比較研究はなく, いくつかの簡単な報告があるのみであり, 他地域との発光パターンとの比較やコミュニケーション・システムについての研究はほとんどなされていなかった。

ここでは, 岡山県哲多町の小型ヒメボタルの集団(八幡天王神社の金螢)として岡山県の天然記念物に指定され, 金螢と称せられている。ここでは岡山県哲多町の小型ヒメボタルの集団を中心に, 全国各地の小型ヒメボタルと大型ヒメボタルの発光パターンや行動を比較した結果, それぞれの相違と固有性を明らかにしたので報告する。

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。岡山県哲多町の教育委員会の恩田 寛・林裕司・川上二郎, 多治見市教育委員会の岩井立弥, 熊本県旭志村の稲葉辰馬・広島市の平岡喜代典・湯河原町教育委員会の柏木一彦・小田原市の佐藤勝信・宮崎県自総合自然博物館の岩崎郁男・豊中市の田中秀昭・川西市の平田信活・国立環境研究所の宮下衛の各氏。

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) によっている。

対象と調査地

ヒメボタルの生態型である小型ヒメボタルと大型ヒメボタル(第1図)を対象にし, 横須賀市自然博物館に保管されている全国各地のヒメボタルの乾燥標本(横須賀市博物館昆虫資料 YCM-I)

第1表 ヒメボタルの発光行動の観察地とその環境。

生息地	標高(m)	地形	植生	個体サイズ
熊本県旭志村湯舟	約200	山林傾斜地	杉林	小型
熊本県旭志村	約200	同上	竹林	小型
宮崎県綾町	約400	同上・川沿	照葉樹林	小型
広島県宮島	約30	緩傾斜地	照葉樹林	小型
岡山県哲多町	約500	丘陵山頂	杉林	小型
愛知県大府市	約20	公園緩傾斜地	松ほか	小型
岐阜県多治見市	約200	緩傾斜地	竹林	小型
神奈川県箱根大平台	約800	山林傾斜地	杉林	小型
神奈川県湯河原町	約50	山林傾斜地	杉林	小型
兵庫県川西市	約100	緩傾斜地	杉林	大型
大阪府豊中市	約50	旧河川敷	竹林	大型
名古屋市名古屋城外堀	約1	堀内	草地	大型
茨城県筑波山	約800	山頂	ブナ林	大型

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4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, 小型ヒメボタルの集団のひとつである岡山県哲多町の集団(大場,1998)を対象とし, 発光パターンの経時的变化やコミュニケーション・システムの観察も行った。更に, 大型ヒメボタルの典型的集団として名古屋城外堀内の集団を既存の知見(OHBA, 1983; 大場,1986ほか)に加え, 新たに発光パターン解析を行った結果と比較し, 両生態の特徴を明らかにした。

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。また, 小型ヒメボタルの生息地である岡山県哲多町の生息環境を第2図に示した。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, 再生映像からコンピュータによる発光パターン解析(牧野ほか, 1994)を行った。



第2図 小型ヒメボタルの生息環境, 岡山県哲多町天王八幡神社。

結果

外部形態

全国各地のヒメボタル乾燥標本(各集団ごとに1~2個体)総数56個体の前胸背板の幅(PW)と長さ(PL)を計測した結果を第3図に示す。雄標本のうち, 測定値中で最も小型であったのは岡山県哲多町の集団で, PW=1.546, PL=0.843であり, 最も大型であったのは神奈川県蛭ヶ岳の集団で, PW=2.898, PL=1.647であった。大型のPWは小型のPWの約1.87倍, PLでは約1.95倍であったが, 図からは外部形態の大きさは連続していた。

次に小型ヒメボタルである神奈川県箱根町大平台の集団20個体（雄成虫）および大型ヒメボタルの集団20個体（雄成虫）について前胸背の大きさを比較した結果を第4図に示す。両生態型は各集

団の個体変異幅を超えて外部形態からも区別できた。

大平台と名古屋城外堀内集団の前胸背板幅（PW）および長さ（PL）の計測値を第2表に示す。小型と大型の境界値はPW=2.0, PL=1.1付近にあった。

第2表 箱根大平台と名古屋城外堀のヒメボタル雄の前胸背の大きさ

	PW(mm)				PL(mm)			
	平均値	最小値	最大値	標準偏差	平均値	最小値	最大値	標準偏差
大平台	1.771	1.644	1.995	0.11	0.945	0.778	1.088	0.08
名古屋城	2.281	2.079	2.534	0.11	1.337	1.170	1.502	0.08

PW：幅, PL：長さ

同様に両生態型の雌について大平台の集団5個体と名古屋城外堀の集団17個体を計測した前胸背の大きさを比較した結果を第5図に示す。PWとPLの計測値は第3表のとおりである。小型と大型の境界値はPW=1.8, PL=1.0付近にあった。

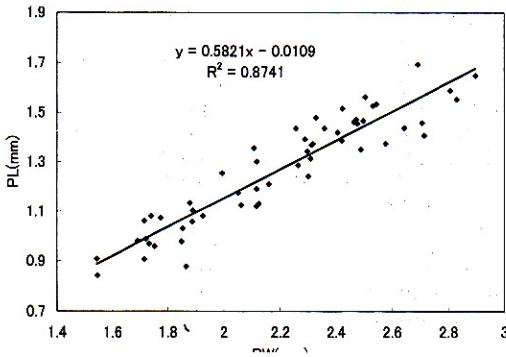
第3表 箱根大平台と名古屋城外堀のヒメボタル雌の前胸背の大きさ

	PW(mm)				PL(mm)			
	平均値	最小値	最大値	標準偏差	平均値	最小値	最大値	標準偏差
大平台	1.667	1.533	1.803	0.096	0.951	0.876	1.005	0.0635
名古屋城	2.609	2.12	2.962	0.255	1.465	1.139	1.658	0.126

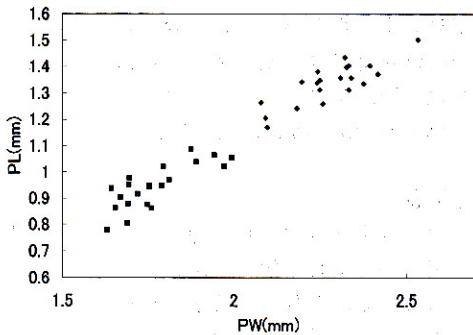
PW：幅, PL：長さ

分布

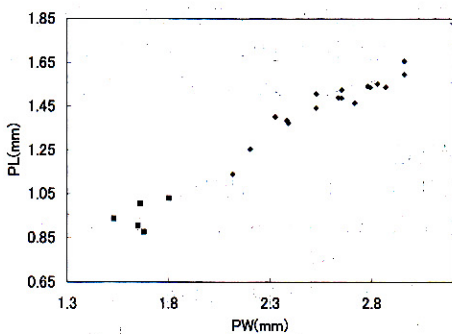
典型的な小型ヒメボタルは松林・杉林（第2図）に生息し、ほぼ標高800 m以下に分布するが、大型ヒメボタルは草地、竹林・杉林・雑木林・カラマツ林・ブナ林など低地から標高1600 m付近まで分布する。大型ヒメボタルと小型ヒメボタルは標高や出現期・生息地を異にしてすみ分けている。小型ヒメボタルの分布は神奈川県以西に分布が記録されているが、大型ヒメボタルは青森県まで分布する（第4表）。小型ヒメボタルと大型ヒメボタルの分布状況は神奈川県箱根町に認められる標高差によるすみ分けが典型例としてあげられる。神奈川県箱根町以西では山頂から低地まで大型ヒメボタルが分布するとともに、低地には小型ヒメボタルが分布し、低地地域では両型がすみ分けている。



第3図 各地のヒメボタルの大きさ. PW: 前胸背板の幅, PL: 前胸背板の長さ



第4図 小型(■)と大型(◆)ヒメボタルの雄の大きさ. PW: 前胸背板の幅, PL: 前胸背板の長さ



第5図 小型(■)と大型(◆)ヒメボタルの雌の大きさ. PW: 前胸背板の幅, PL: 前胸背板の長さ

一方、神奈川県箱根町以北では小型ヒメボタルの分布は認められず、山腹から山頂部にかけて大型ヒメボタルが分布する。熊本県菊池郡旭志村、愛知県岡崎市、岐阜県多治見市ではそれぞれ大型と

第4表 ヒメボタルの分布。

生息地	採集年月日	体長
青森県青森市根井川	19880723	大
青森県白神山	19990726	大
岩手県二戸市折爪岳	19960724	大
石川県金沢市*	199907--	小
福井県福井市*	19780702	小
宮城県金成町	19770709	大
宮城県仙台市太白山	19780710	大
福島県二本松市奥岳温泉 (1000m)	19730717	大
福島県二本松市奥岳温泉 (1000m)	19730722	大
茨城県筑波山 (876m)	19860619	大
埼玉県大宮市	19900602	大
埼玉県秩父吉田町福田	19950607	大
東京都奥多摩梅沢	19770709	大
東京都奥多摩	198907--	大
神奈川県横浜市東山田町山田神社	19800809	大
神奈川県丹沢山小丸	19810725	大
神奈川県丹沢山塊蛭カ岳 (1600m)	19800714	大
神奈川県丹沢山塊鍋割山	19800714	大
神奈川県箱根町大平台 (500m)	19820609	小
神奈川県箱根町大平台 (500m)	19820609	小
神奈川県箱根町小涌谷	198006--	小
小神奈川県箱根町金時山	198006--	小
神奈川県箱根町神山 (1200m)	19820618	大
神奈川県箱根町姫の湯 (600m)	19820609	小
神奈川県箱根町上湯 (800m)	19820710	大
神奈川県箱根町塔の沢	19720622	小
神奈川県箱根町宮の下	19720622	小
神奈川県小田原市入生田 (100m)	19800628	小
神奈川県湯河原町 (50m)	19890630	小
東京都奥多摩町	198907--	大
東京都奥多摩町梅沢	19770709	大
埼玉県大宮市	19900602	大
静岡県御殿場	19870715	小
長野県筑摩郡山形村 (1300m)	19930802	大
岐阜県多治見市北小木	19940619	大
岐阜県多治見市大原	19940614	大
岐阜県赤坂町金精山	196307--	大
愛知県名古屋城外瀬 (1m)	19850525	大
愛知県名古屋城外瀬 (1m)	19850525	大
愛知県名古屋市香流川	19900529	大
愛知県名古屋市山田町比良	19800607	大

奈良県大台ヶ原	19790728	大
岡山県哲多町天王八幡神社	19930717	小
岡山県哲多町天王八幡神社	19950716	小
岡山県哲多町天王八幡神社	19950716	小
岡山県吉永町	19830703	小
広島県宮島奥院	19940621	小
鳥根県松江市	19910624	大
鳥根県隠岐西ノ島	19910625	小
鳥取県大山	19760721	大
愛媛県面河溪	19890712	小
愛媛県久万高原	19890711	小
高知県大野見村	19870707	大
徳島県剣山	19760711	大
高知県土佐清水	19560426	大
香川県男木島	19900604	大
北九州市小倉南区頂吉(200m)	19750628	小
長崎県長崎市*		小
宮崎県綾町	19960606	小
宮崎県北川町菓の津屋	19930626	大
大分県白杵市竹山	19940614	大
熊本県菊池郡旭志村	19910529	小
熊本県菊池郡旭志村	19910625	大

各生息地の標本資料は横須賀市自然博物館昆虫資料 (YCM-1) として保管されている。

*印は目撃もしくは観察情報による。

小型ヒメボタルがパッチ状に分布している。

長崎県対馬には大型ヒメボタルに酷似するが前胸背板に黒斑をほとんど欠いたツシマヒメボタル *Hotaria tsushimana* が生息する (第1図)。

発生消長

小型ヒメボタルは6月中旬(神奈川県小田原市入生田)から7月中旬(岡山県哲多町)に関東以西に地域で記録されているが、大型ヒメボタルは4月中旬(高知県土佐清水)から8月上旬(神奈川県箱根町神山)までの記録がある(第4表)。岡山県哲多町の小型ヒメボタルの集団は通常7月10日頃を中心とした約10日が発生期となるが、気温変化によって変動する。大型ヒメボタルでは標高が高くなるに従い、発生期は遅れ、緯度が高くなるほど発生期は遅れる。名古屋城外堀の大型ヒメボタルは5月下旬から6月上旬に出現する。

活動習性

各地のヒメボタルの活動習性・発光パターンの観察結果を第6表に示した。各々の生息状況は以下のとおりである。

1. 哲多町天王八幡神社の小型ヒメボタル

1993年7月17日 天候雨-晴 18:52~19:20までの生息地における照度降下は資料1に示した。同日19:30~23:26のヒメボタルの経時的な発光行動は資料2に示した。

資料1 哲多町天王八幡神社における照度

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	湿度 (%)
18:52	21.5	8.73	75
18:53	21.1	8.31	76
18:55	20.9	1.84	75
18:57	20.8	1.45	72
18:59	20.8	1.42	
19:00		1.24	
19:03		1.04	
19:05		0.64	
19:08		0.53	
19:09		0.44	
19:12		0.34	
19:14		0.24	
19:17		0.16	
19:20		0.11	

資料2 哲多町天王八幡神社における小型ヒメボタルの経時的発光行動

19:30 20.8°C 0.02lx 葉にとまった雄が発光開始。不規則な間隔で発光。

19:35 1～2m飛翔発光し、葉上に休む。

19:45 探雌飛翔発光行動が活潑になる。雨が降り出した。1回の飛翔で十数m移動しながら探雌する。発光間隔は約0.53秒(s=0.05)であった(第6図-1)。降雨のためか、飛翔発光活動が低下した。

19:50 雄の飛翔発光間隔は平均0.53秒(n=6,最小値0.24秒,最大値1.03秒, s=0.53)であり、変動幅が大きい(第6図-2)。

20:01 雄の飛翔発光間隔は平均0.48秒(n=8, s=0.01)で安定している(第6図-3)。

20:10 降雨が止み、探雌行動が最盛となる。地上約1mの高度を飛翔発光した。雌が道路端の笹の根際でやや瞬くように発光した。発光間隔は約0.82秒, (s=0.05)であり、雄の探雌行動時における発光パターンとは明らかに異なっていた。雄は草の根本で誘引発光シグナルを放つ雌を探すために、時には滞空飛行した。雌の発光シグナルが発見されやすい場所は林床に密生しない環境であった。雄は雌の発光シグナル発見すると発光間隔を0.41秒(s=0.03)で飛翔発光しながら、雌から数cmの位置に舞い降りて発

光交信した。雄が発光した後、雌は一定の遅れ時間をもって応答発光した。このときの雌の一定の遅れ時間(FRDТ)は0.34秒(n=3, s=0.02), 0.29秒(n=3, s=0.02)であった(第5表)。

20:20 雄の飛翔発光間隔は0.44秒(n=8, s=0.01)。以後、雄の飛翔発光パターンは40分間ほど安定していた(第6図-4)。

20:30 雄の飛翔発光間隔は0.44秒(n=8, s=0.04)(第6図-5)。

20:40 雄の飛翔発光間隔は0.42秒(n=7, s=0.01)(第6図-6)。

20:50 雄の飛翔発光間隔は0.43秒(n=9, s=0.01)。

21:00 雄の飛翔発光間隔は0.43秒(n=7, s=0.01)。

21:03 雌の発光間隔は平均0.76秒(n=4, s=0.23)誘引発光。

21:11 雄の飛翔発光間隔は0.30秒(n=8, s=0.30)突然早い明滅となる。

21:16 飛翔高度が次第に高く長距離を飛翔した。発光間隔は約0.45秒(n=7, s=0.02)であった。

21:30 飛翔活動は低下し、葉上で不規則に発光する個体が増加した。

22:20 雄の飛翔発光間隔は0.49秒(n=6, s=0.01)以後約50分間は発光パターンが一定していた。

22:58 雄の飛翔発光間隔は0.46秒(n=8, s=0.03)。

23:09 雄の飛翔発光間隔は0.48秒(n=44, s=0)。

23:26 雄の飛翔発光間隔は0.31秒(n=9, s=0.07)早く明滅。観察終了。

1994年7月18日 曇-雨

19:30 24.9°C 葉にとまった雄が発光開始。不規則な間隔で発光。

19:35 1～2m飛翔発光し、葉上に休む。

19:44 探雌飛翔発光行動が活潑になる。1回の飛翔で十数m移動して探雌する。発光間隔は0.51秒(n=7, s=0.02)であった。

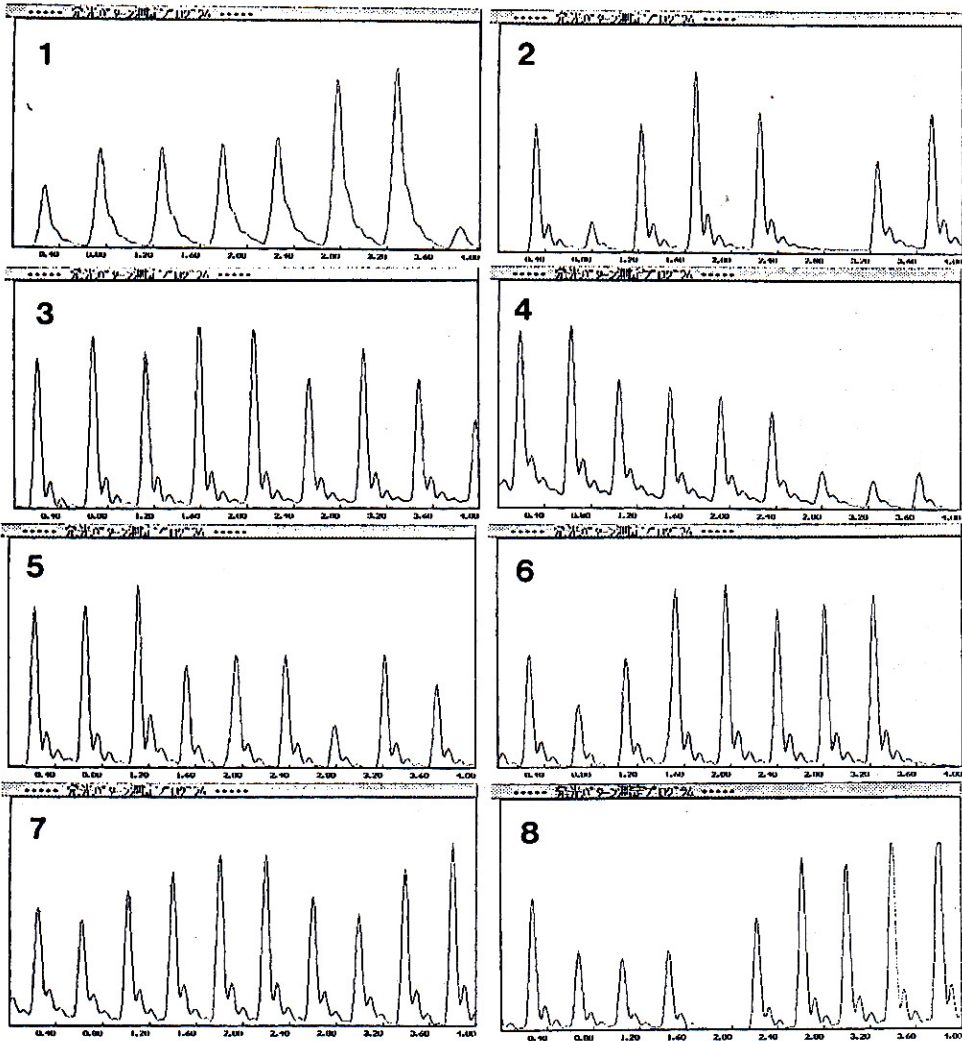
19:50 発光間隔は0.56秒(n=6, s=0.24)であった。

20:00 探雌行動が最盛となる。地上約1mの高度を飛翔発光した。雌が笹の根際でやや瞬くように発光した。

20:05 雌の発光シグナルに複数の雄個体が誘引されて雌の位置から約10cm範囲に止まったり、飛び去る行動が観察された。その後も時々別の雄個体が誘引されたり、飛び去

るといった行動が継続して観察された。

- 20:10 発光間隔は0.48秒($n=8$, $s=0.02$)であった。
- 20:20 24.8℃. 雄の飛翔発光間隔は平均0.44秒($n=8$, $s=0.02$)であった(第6図-7)。
- 20:30 発光間隔は0.43秒($n=7$, $s=0.02$)であった。以後21:06まで発光パターンは安定していた。
- 20:40 発光間隔は0.43秒($n=7$, $s=0.02$)であった。
- 21:06 発光間隔は0.44秒($n=8$, $s=0.14$)であった(第6図-8)。
- 21:06 22.7℃. 雄の飛翔発光間隔は平均0.43秒($n=6$, $s=0.03$)(第6図-8)。
- 雌の誘引発光間隔は平均1.03秒($n=4$, $s=0.29$)。雄が誘引された。
- 21:07 誘引発光していた雌を透明なプラスチック容器に移して、同じ場所に置き、雌雄間の発光行動を観察した。雌は雄に応答発光し、応答の遅れ時間は平均0.36秒($n=3$, $s=0.01$)であった。雌雄間で明らかな発光コミュニケーションが認められた。
- 21:08 雄の飛翔発光間隔は平均0.52($n=6$, $s=$



第6図 岡山県哲多町における小型ヒメボタルの雄の時間経過に伴う飛翔発光パターン。

1. 19:44, 2. 19:50, 3. 20:01, 4. 20:20, 5. 20:30, 6. 20:40, 7. 20:20, 8. 21:06.
1-6:1993年7月17日に調査,7-8:1994年7月18日に調査

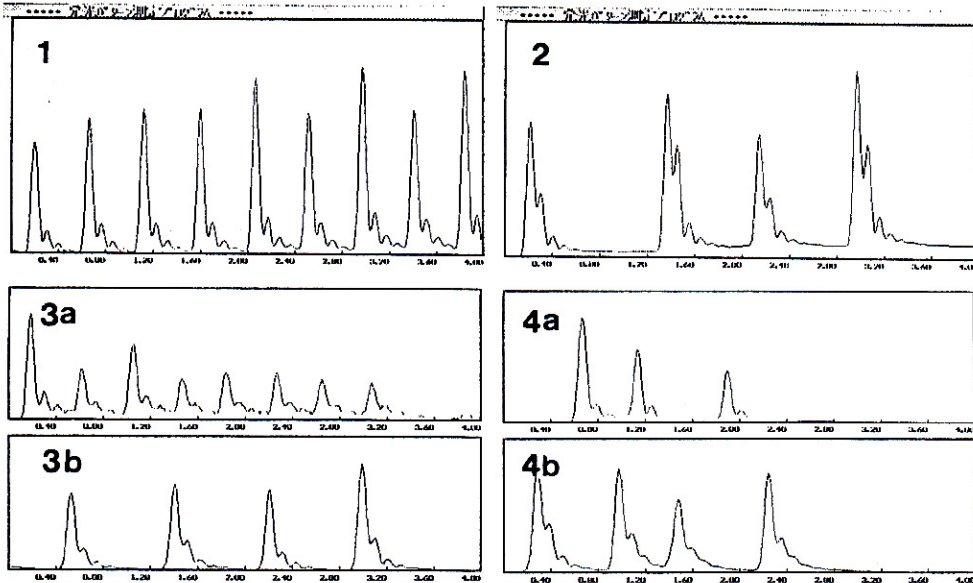
- 0.03).
- 21:09 雌の誘引発光間隔は平均0.66秒 ($n=3$, $s=0.14$).
- 21:09 雌の応答の遅れ時間は平均0.33秒 ($n=3$, $s=0.01$).
- 21:10 雌の誘引発光間隔は平均0.83秒 ($n=3$, $s=0.05$).
- 21:10 雌が雄の応答の遅れ時間は平均0.35秒 ($n=4$, $s=0.01$).
- 21:12 雌の応答の遅れ時間は平均0.36秒 ($n=3$, $s=0.01$).
- 21:12 雌の応答の遅れ時間は平均0.39秒 ($n=3$, $s=0.01$).
- 21:20 飛翔高度が次第に高く長距離を飛翔した。雨が降り出した。
- 21:30 飛翔活動は低下し、葉上で不規則に発光する個体が増加した。
- 22:00 雨。飛翔個体は少ない。1~2個体が稀に飛翔することがある。蜘蛛の巣にかかった雄個体はやや瞬きを伴う間延びした光を放ち、雌の誘引シグナルに似ていた。この発光に雄が誘引されていた。
- 23:00 雨、十数個体が葉に止まって発光していたが、稀に1~2個体が短時間飛翔発光し

た。

00:00 ほとんど変化が見られなかった。

発光コミュニケーション

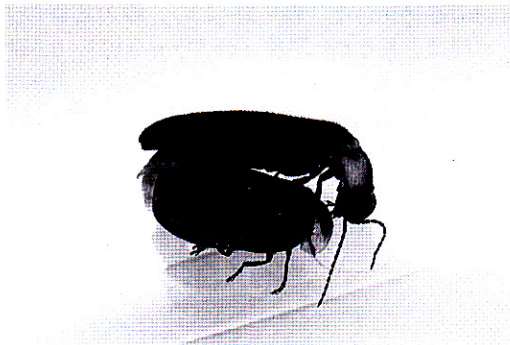
野外の雄とプラスチック容器内の雌：1994年7月18日 21:07に採集した誘引発光シグナル(第7図-2)を放っていた雌成虫を透明な円形プラスチック容器(直径3cm, 高さ2cm 内へ入れて、雄成虫が探雌飛翔する場所へおいたところ、上空を飛翔する雄がこの雌へ飛翔接近した。雄は飛翔接近中に数回発光し、雌は雄の発光シグナルに対して一定のタイミングで応答発光した。21:07~21:12までの間に3回測定した雌の発光間隔はそれぞれ1.03秒 ($n=4$, $s=0.29$), 0.65秒 ($n=3$, $s=0.14$), 0.83秒 ($n=3$, $s=0.05$)であり、バラツキの多い間隔であった。しかし、この間に雄の発光に対して飛翔時の雄に対しては1回おきに応答発光し(第7図-3b)、着地して発光間隔が遅くなると毎回応答発光した(第7図-4b)。雌の応答の遅れ時間はそれぞれ0.33秒 ($n=3$, $s=0.01$), 0.35秒 ($n=4$, $s=0.01$), 0.36秒 ($n=3$, $s=0.01$), 0.39秒 ($n=3$, $s=0.01$)で、ほぼ安定していた(第5表)。雄が雌に飛翔接近する



第7図 岡山県香多町における小型ヒメボタルのコミュニケーション時の発光パターン。

1. 雄の探雌飛翔発光, 2. 雌の誘引発光 (calling signal), 3. 上: 雄の発光, 下: 雌の応答発光. 雄の発光に対して2回に1回応答している, 4. 上: とまって発光する雌, 雄の発光に対して毎回発光する.

時間は短いために、雌の応答発光は数回解発されるに過ぎなかった。雌に接近着地した雄はプラスチック容器内の雌に接近しようとするが容器内に置かれている雌にそれ以上に接近することができないために、発光し続けた。雄の発光間隔はそれぞれ0.43秒($n=6$, $s=0.03$), 21:08 平均0.52秒($n=2$, $s=0.39$), 21:09 0.41秒($n=7$, $s=0.03$)であり、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、波形は全て同じであり、第7図に示す通りであり、主発光と小さな3~4の発光ピークが認められた。小さな発光ピークは自由に立ち上げたり引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7図-2の通りであり、雄に比較して発光間隔・発光持続時間ともに長かった。また、雌発光波形において第2ピークが雄よりも明らかに高く、肉眼的観察では瞬きがより強かった。



第8図 小型ヒメボタルの交尾。上：雄，下：雌。
雄をプラスチック容器外に出すとただちに雌が飛来し、交尾した。

2. 岐阜県多治見市の小型ヒメボタル

1994年6月19日の21:30に竹林に生息することを確認。当日の夕方まで激しい降雨であったが、夜はやみ、夜半には半月となった。気温21.8℃。同地にはムネクリイロボタル幼虫の生息を確認。杉林には小型ヒメボタルの雌が発見された。ヘイケボタルも1個体飛翔発光。0:51の発光間隔は0.53秒($n=7$, $s=0$, 気温18.5℃)(第9図-13)であり、ほぼ一定であった。22:30には1回だけ飛翔発光したが0:00を過ぎると発光活動は低下した。

3. 広島県宮島の小型ヒメボタル

1994年6月21日に包ヶ浦公園で観察。気温18.1℃, 21:42における雄の飛翔発光間隔は0.63秒($n=5$, $s=0.03$)(第9図-6)。同日杉之浦 18.8℃。1993年に台風の被害を受けて松が倒れて枯死したものが多い。昼間は22℃。島内にはオバボタル・ムネクリイロボタルの生息が確認された。

4. 宮崎県綾町の小型ヒメボタル

1996年6月6日に北綾川の原生照葉樹林と杉林に生息。特に道路沿に多かった。生息地の気温17℃。20:00ごろに林床空間を飛翔し、林道に飛び出し、23:50における雄の飛翔発光間隔は0.53秒($n=7$, $s=0.02$)であった(第9図-4)。

5. 熊本県旭志村湯舟の小型ヒメボタル

1994年5月30日に便宜的な調査地点名を与えた旭志、湯舟、湯舟2、湯舟3において観察した。この4箇所が生息地は旭志村集落内に数km離れて存在し、この4カ所(第6表)を観察した。生息地ごとに肉眼観察では各集団の体長が若干異なるほか発光パターンにもやや発光間隔に差が認められた。気温は18~19℃であった。調査地点は便宜的に旭志村および湯舟、湯舟2、湯舟3とし、発光パターンの比較を行った。それらの結果を資料3に示した。それぞれの生息地における発光パターンの相違は特に認められなかった。各生息地における雄の飛翔発光間隔は資料3の通りであった。

6. 神奈川県箱根町大平台の小型ヒメボタル

1982年7月10日 20:00 21℃ 標高約500 m。道路と川に挟まれた急傾斜地の杉林に生息する。下草はシダなどが生えるが密生しない。一部には竹も生えている。雌は茎などにとまって雄を誘引する光を放っていた。雄の飛翔発光間隔は平均約0.5秒($n=7$, $s=0.01$)(第9図-9)できわめて規則的な発光パターンを示した。小型ヒメボタルは約標高100 mの小田原市入生田から箱根町塔町ノ沢・大平台・姫の湯・上湯に分布するがほぼ標高800 mを境に上部には大型ヒメボタルが分布する。なお、1998年7月3日に行った上湯での調査では数個体の小型ヒメボタルが発光していたが、大型ヒメボタルは見られなかった。上湯は両生態型の混生地域であるが、両型が同時に発生することはなかった。

資料3 熊本県旭志村の小型ヒメボタルの発光間隔

湯舟	21:12	17.9℃	0.56秒	(n=5, s=0.01).
湯舟2	21:04	18.5℃	0.51秒	(n=7, s=0.02). (第9図-1).
湯舟2	21:20	18.5℃	0.51秒	(n=7, s=0.02). (第9図-2).
湯舟2	21:24	18.5℃	0.25秒	(n=10, s=0.01). 規則的ではない発光パターンで非常に早く点滅した (第9図-3).
湯舟3	21:40	18.6℃	0.49秒	(n=7, s=0.01).

湯舟の集団の発光間隔はやや長く、気温もやや低い。個体サイズも他の地点のものよりも大型であった。

7. 神奈川県湯河原町の小型ヒメボタル

1989年6月30日 21:47 18℃。浅間神社構内に林床空間に飛翔発光する。シダなどの下草が生えるが密生しない。雄の飛翔発光間隔は0.46秒(n=8, s=0.02)(第9図-7, 8)で飛翔高度は地上1m以下であることが多く、深夜には飛翔発光活動が著しく低下した。

8. 兵庫県川西市の大型ヒメボタル

1994年5月29日 19:58 17.9℃。人里の畑周辺に残る杉林に生息する。杉林から雄は道路上まで飛翔発光した。雄の飛翔発光間隔は0.44秒(n=2, s=0.02)(第9図-12), 21:34 17.9℃。0.49秒(n=5, s=0.01)(第9図-14)。

9. 愛知県大府市の小型ヒメボタル

1992年5月28日 0:06 平均0.82秒(n=4, s=0.04)(第9図-5)測定時間が遅かったことに加え観察時気温の低下などで、本来の発光パターンではない可能性が高く、再度測定する必要がある。

10. 名古屋城外堀の大型ヒメボタル

都会に残された堀内の緑地に生息しているが、植物に被われているために湿潤な環境である。また、腐植土などが堆積している部分もあるので、陸貝の繁殖に好適な環境を備えている。昼間と夜間とで気温差が10℃以上に及ぶことがあり、しばしば夜露が生じる。また、夜間でも堀内と外では5~6℃の気温差を生じることがある。堀の深さと気温の関係を第5表に示す。外堀内ではわずかな位置の差により気温が大きく変動し、発光行動にも影響を与えていた。堀内では晴天時には気温が約12℃に低下することもあった。更に、周辺のビルなどの人工照明の影響を強く受けて、深夜で

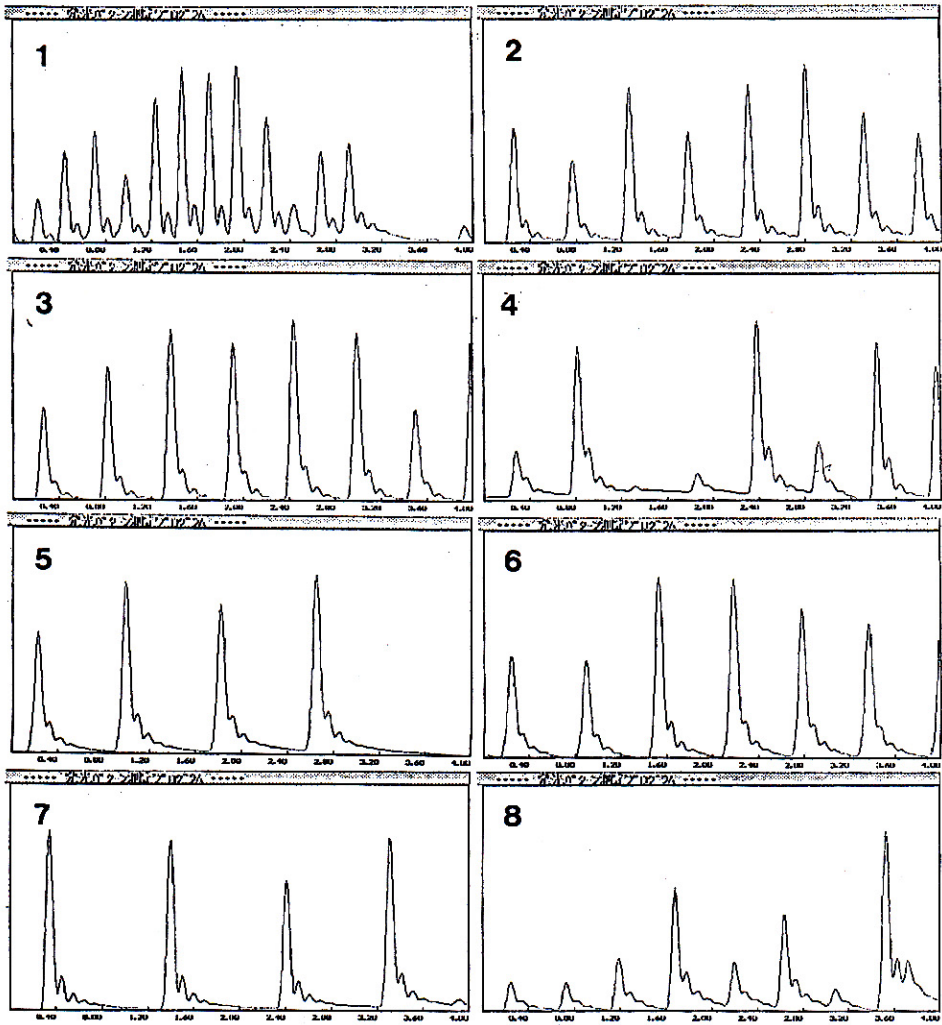
も他生息地に比較すると明るく、ホタルの飛翔活動が抑制され、飛翔発光活動が活発に開始される時刻は0:00過ぎとなった。

周辺の人工照明の直接的な影響、さらに曇天日には都会全体の照明が雲に反射され、生息地全体を明るくし、深夜になっても0.2 lxの照度を保っている地点もあった。他生息地点では飛翔発光活動を開始する時刻となっても照度は低下せずに、飛翔しなかった。

雄の飛翔発光間隔を資料4に示した。

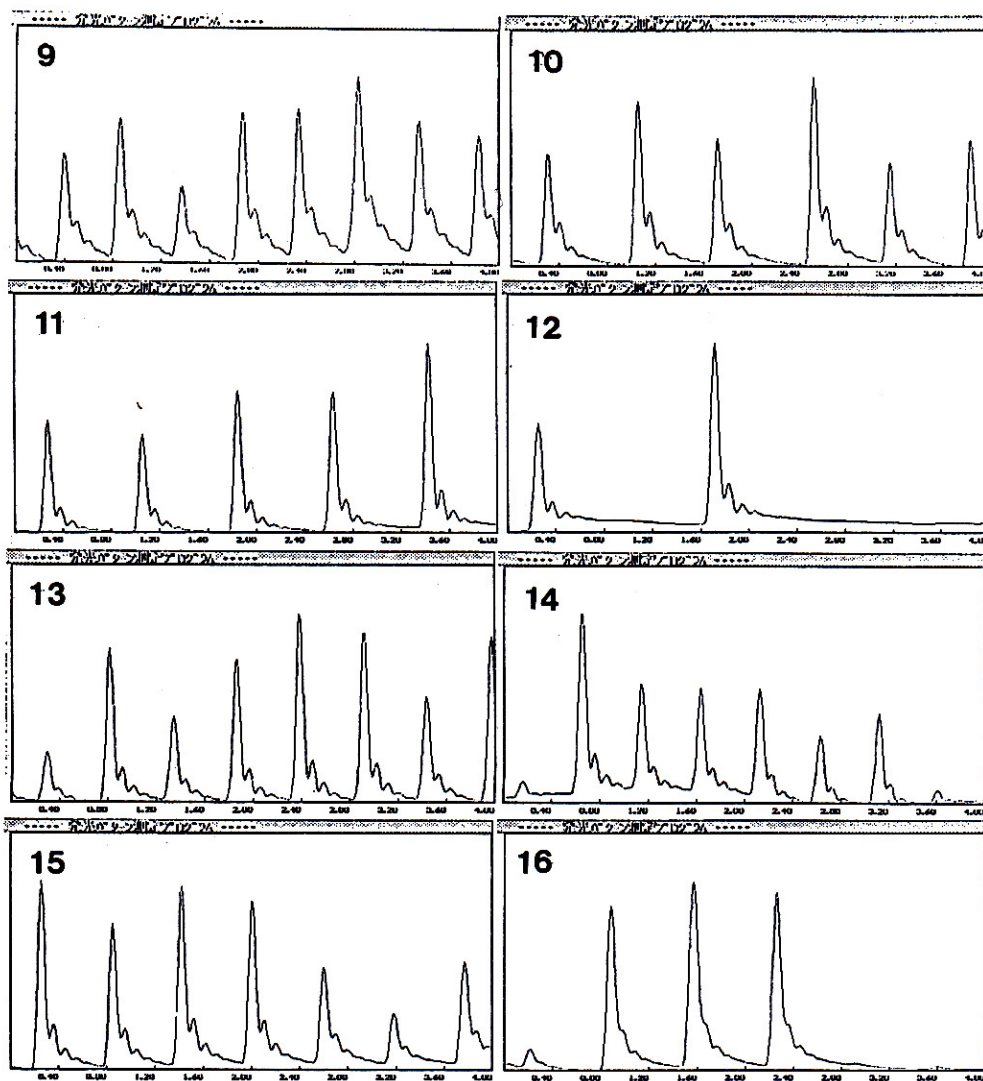
第5表 名古屋城外堀における堀の深さと気温の関係。
1995年5月28日 23:06~23:19に測定

堀の深さ (m)	気温 (℃)	地温 (℃)
0.4	20.0	17.8
0.8	20.3	17.1
1.2	20.0	17.3
1.6	19.7	17.1
2.0	19.7	17.1
2.4	19.3	17.0
2.8	19.0	17.0
3.2	19.1	17.0
3.6	19.1	17.0
4.0	18.5	17.0
4.4	18.4	17.3
4.8	18.3	17.8
5.2	18.1	18.2
5.6	17.7	17.8



第9図 各地のヒメボタルの雄の飛翔発光パターン。

1. 熊本県旭志村湯舟2	19940530	21:04	18.5℃	2. 熊本県旭志村湯舟2	19940530	21:20	17.9℃
3. 熊本県旭志村湯舟2	19940530	21:24	18.5℃	4. 宮崎県綾町	19900606	23:50	17.0℃
5. 愛知県大府市	19920528	0:06	2.0℃	6. 広島県宮島	19940622	21:42	18.5℃
7. 神奈川県湯河原町	19890630	21:47	18.0℃	8. 神奈川県湯河原町	19890630	21:47	18.0℃



9. 神奈川県箱根大平台	19820710	20:00	21.0℃	10. 名古屋城外堀	19890523	0:15	15.0℃
11. 名古屋城外堀	19920526	22:37	15.8℃	12. 兵庫県川西市	19940529	19:58	17.9℃
13. 岐阜県多治見市	19940620	0:51	18.5℃	14. 兵庫県川西市	19940529	21:34	17.9℃
15. 大阪府豊中市	19910527	20:51	17.0℃	16. 茨城県筑波山	19890719	23:44	17.9℃

第6表 ヒメボタルの発光パターン.

場所	月日時刻	気温	N	最大値	最小値	平均値	標準偏差(s)	備考	
哲多町	19930717 1945	20.8	8	0.552	0.48	0.532	0.05		
哲多町	19930717 1950	20.8	8	0.24	1.03	0.532	0.53		
哲多町	19930717 2001	20.8	8	0.48	0.46	0.48	0.01		
哲多町	19930717 2004	20.8	3	0.864	0.792	0.816	0.04		
哲多町	19930717 2010	20.8	7	0.432	0.36	0.401	0.03		
哲多町	19930717 2010	20.8	7	0.456	0.36	0.408	0.03	オス	
哲多町	19930717 2010	20.8	3	0.868	0.792	0.824	0.06	メス	
哲多町	19930717 2010	20.8	4	0.36	0.312	0.336	0.02	応答	
哲多町	19930717 2010	20.8	2	0.768	0.24	0.504	0.39	オス	
哲多町	19930717 2010	20.8	3	0.768	0.504	0.648	0.13	メス	
哲多町	19930717 2010	20.8	3	0.312	0.264	0.288	0.02	応答	
哲多町	19930717 2010	20.8	5	0.816	0.672	0.715	0.06		
哲多町	19930717 2020	20.8	9	0.408	0.384	0.397	0.01		
哲多町	19930717 2020	20.8	8	0.432	0.408	0.432	0.01		
哲多町	19930717 2029	20.8	8	0.456	0.408	0.442	0.02		
哲多町	19930717 2030	20.8	8	0.456	0.408	0.438	0.02		
哲多町	19930717 2031	20.8	8	0.456	0.408	0.438	0.03		
哲多町	19930717 2032	20.8	7	0.408	0.384	0.394	0.01		
哲多町	19930717 2035	20.8	8	0.288	0.432	0.368	0.05		
哲多町	19930717 2038	20.8	7	0.456	0.408	0.435	0.02		
哲多町	19930717 2040	20.8	7	0.432	0.408	0.422	0.01		
哲多町	19930717 2047	20.8	6	0.48	0.456	0.468	0.01		
哲多町	19930717 2047	20.8	8	0.48	0.432	0.453	0.02		
哲多町	19930717 2050	20.8	9	0.432	0.408	0.427	0.01		
哲多町	19930717 2100	20.8	7	0.432	0.408	0.425	0.01		
哲多町	19930717 2100	20.8	7	0.456	0.432	0.442	0.02		
哲多町	19930717 2103	20.8	4	0.912	0.419	0.756	0.23		
哲多町	19930717 2103	20.8	4	1.2	0.792	0.944	0.22		
哲多町	19930717 2103	20.8	4	0.816	0.412	0.631	0.19		
哲多町	19930717 2108	20.8	7	0.768	0.384	0.454	0.13		
哲多町	19930717 2111	20.8	8	0.432	0.216	0.297	0.08		
哲多町	19930717 2118	20.8	7	0.48	0.432	0.447	0.02		
哲多町	19930717 2220	20.8	6	0.504	0.48	0.488	0.01		
哲多町	19930717 2253	20.8	5	0.504	0.456	0.48	0.02		
哲多町	19930717 2258	20.8	8	0.48	0.408	0.456	0.03		
哲多町	19930717 2309	20.8	4	0.48	0.48	0			
哲多町	19930717 2322	20.8	9	0.48	0.456	0.485	0.01		
哲多町	19930717 2328	20.8	9	0.456	0.24	0.307	0.07		
哲多町	19930718 248	20	7	0.48	0.456	0.473	0.01		
哲多町	19930718 302	20	4	1.032	0.432	0.672	0.29		
哲多町	19930718 302	20	9	0.432	0.384	0.408	0.01		
哲多町	19940718 1944	24.5	7	0.528	0.48	0.514	0.02		
哲多町	19940718 1950	24.4	6	1.032	0.408	0.56	0.24		
哲多町	19940718 2010	24.3	8	0.504	0.456	0.477	0.02		
哲多町	19940718 2011	24.3	8	0.456	0.408	0.388	0.02		
哲多町	19940718 2020	24.8	8	0.408	0.36	0.396	0.02		
哲多町	19940718 2020	24.8	8	0.456	0.408	0.441	0.02		
哲多町	19940718 2030	24	7	0.456	0.408	0.429	0.02		
哲多町	19940718 2040	23.4	7	0.456	0.408	0.425	0.02		
哲多町	19940718 2048	23.2	6	0.864	0.432	0.564	0.23		
哲多町	19940718 2056	23	4	0.432	0.408	0.426	0.01		
哲多町	19940718 2106	22.8	8	0.792	0.384	0.441	0.14		
哲多町	19940718 2107	22.8	6	0.48	0.408	0.427	0.03	オス	
哲多町	19940718 2107	22.8	4	1.368	0.84	1.032	0.29		
哲多町	19940718 2108	22.7	3	0.36	0.36	0.36	0	応答	
哲多町	19940718 2108	22.7	2	0.792	0.24	0.516	0.39	オス	
哲多町	19940718 2108	22.7	3	0.792	0.504	0.656	0.144	メス	
哲多町	19940718 2109	22.7	3	0.336	0.312	0.328	0.01	応答	
哲多町	19940718 2109	22.7	7	0.456	0.36	0.411	0.03	オス	
哲多町	19940718 2110	22.8	3	0.868	0.792	0.832	0.05	メス	
哲多町	19940718 2110	22.8	4	0.36	0.336	0.348	0.01	応答	
哲多町	19940718 2112	22.8	3	0.36	0.35	0.357	0.01	応答	
哲多町	19940718 2112	22.8	3	0.4	0.38	0.387	0.01	応答	
哲多町	19940718 2112	22.8	4	0.4	0.375	0.381	0.01	応答	
横町	19960606 2350	17	2	0.552	0.552	0.552	0		
横町	19960606 2350	17	7	0.552	0.504	0.531	0.02		
大平台	19820710 2000	20	7	0.48	0.5	0.5	0.01		
大府市	19920528	6	13	3	0.84	0.768	0.816	0.04	

場所	月日時刻	気温	N	最大値	最小値	平均値	標準偏差(s)	備考
大府市	19920528	9	13	4	0.888	0.864	0.87	0.01
川西市	19940529	1958	17.9	2	0.456	0.432	0.444	0.02
川西市	19940529	2134	17.9	5	0.504	0.48	0.494	0.01
多治見	19940620	19	18.5	3	0.523	0.48	0.496	0.03
多治見	19940620	25	18.5	4	0.528	0.408	0.492	0.06
多治見	19940620	30	18.5	7	0.628	0.48	0.508	0.02
多治見	19940620	33	18.5	6	0.576	0.48	0.532	0.04
多治見	19940620	37	18.5	2	1.56	1.32	1.44	0.17
多治見	19940620	51	18.5	7	0.528	0.528	0.528	0
多治見	19940620	52	18.5	2	1.56	1.32	1.44	0.17
多治見	19940620	53	18.5	2	0.528	0.528	0.528	0
筑波山	19890719	2344	17.9	6	0.6	0.57	0.588	0.01
筑波山	19890719	2347	17.9	4	0.576	0.576	0	
筑波山	19890719	2350	17.9	4	0.6	0.576	0.594	0.01
豊中市	19910527	2051	17	3	0.694	0.648	0.679	0.03
名古屋	19890523	2115	15	5	0.744	0.648	0.706	0.06
名古屋	19890523	2153	15	5	0.744	0.696	0.72	0.02
名古屋	19890523	2313	15	7	0.744	0.528	0.631	0.1
名古屋	19890523	2313	15	7	0.744	0.528	0.631	0.1
名古屋	19890524	12	15.9	5	0.888	0.872	0.725	0.09
名古屋	19890524	13	15.9	4	0.72	0.72	0.72	0
名古屋	19890524	18	15.9	4	0.816	0.768	0.792	0.02
名古屋	19890524	146	15.9	4	0.792	0.768	0.78	0.01
名古屋	19890524	214	15.9	4	0.792	0.768	0.774	0.01
名古屋	19900528	0	14.9	5	0.72	0.64	0.677	0.04
名古屋	19900528	7	14.9	7	0.504	0.48	0.49	0.01
名古屋	19900528	112	14.9	4	0.792	0.696	0.732	0.05
名古屋	19900528	2308	14.9	4	0.84	0.70	0.822	0.04
名古屋	19910525	7	21.7	6	0.576	0.528	0.54	0.02
名古屋	19910525	48	21.7	6	0.576	0.504	0.54	0.03
名古屋	19910525	108	21.7	8	0.504	0.48	0.48	0.01
名古屋	19910525	133	21.4	7	0.888	0.48	0.548	0.17
名古屋	19910525	200	21.2	7	0.528	0.48	0.473	0.03
名古屋	19920528	12	15.9	7	0.72	0.312	0.401	0.04
名古屋	19920528	16	15.9	8	0.48	0.24	0.426	0.09
名古屋	19920528	27	15.9	4	0.768	3.744	0.756	0.01
名古屋	19920528	30	15.9	4	0.888	0.768	0.822	0.06
名古屋	19920528	2337	15.9	4	0.84	0.744	0.78	0.04
名古屋	19920528	2337	15.9	4	0.792	0.792	0.792	0
名古屋	19940527	2228	14.9	5	0.72	0.64	0.682	0.04
名古屋	19940527	2228	14.9	5	0.824	0.576	0.59	0.03
名古屋	19920528	3	15.9	3	0.864	0.84	0.856	0.01
名古屋	19940528	2124	14.9	2	1.512	1.032	1.272	0.34
名古屋	19940528	2228	14.9	2	1.056	0.912	0.984	0.1
宮島	19940622	2139	18.5	3	0.896	0.896	0.896	0
宮島	19940622	2140	18.5	2	0.896	0.6	0.648	0.07
宮島	19940622	2142	18.5	5	0.648	0.6	0.629	0.03
宮島	19940622	2151	18.5	4	0.6	0.552	0.576	0.02
宮島	19940622	2206	18.5	5	0.72	0.648	0.682	0.03
湯河原	19940622	2214	18.5	5	0.672	0.624	0.648	0.02
湯河原	19890630	2147	18	8	0.504	0.432	0.462	0.02
湯河原	19890630	2147	18	3	1.08	0.888	0.989	0.1
旭志	19920601	2208	17	5	0.504	0.48	0.494	0.01
旭志	19920601	2208	17	4	0.504	0.48	0.486	0.01
旭志	19920601	2208	17	4	0.48	0.48	0.48	0
旭志	19920601	2223	17	7	0.48	0.48	0.48	0
旭志	19920601	2224	17	4	0.504	0.48	0.486	0.02
旭志	19940529	2135	17.9	5	0.97	0.24	0.64	0.32
旭志	19940530	2223	18.3	6	0.552	0.504	0.54	0.02
旭志	19940530	2225	18.3	6	0.552	0.528	0.544	0.01
旭志	19940530	2227	18.3	7	0.552	0.48	0.507	0.02
湯船	19940530	2209	17.9	6	0.6	0.552	0.56	0.02
湯船	19940530	2212	17.9	5	0.576	0.552	0.556	0.01
湯船	19940530	2214	17.9	6	0.6	0.552	0.564	0.02
湯船2	19940530	2059	17.9	5	0.504	0.48	0.484	0.01
湯船2	19940530	2102	17.9	7	0.501	0.501	0.501	0
湯船2	19940530	2104	18.5	11	0.264	0.216	0.244	0.01
湯船2	19940530	2119	17.9	7	0.552	0.48	0.501	0.03
湯船2	19940530	2120	18.5	7	0.528	0.48	0.513	0.02
湯船2	19940530	2124	18.5	10	0.264	0.24	0.245	0.01
湯船2	19940530	2144						

資料4 名古屋城外堀の大型ヒメボタルの発光間隔と活動習性

19920525	20:00	21.2℃	0.47秒 (n=7, s=0.03)
19920526	0:12	15.9℃	0.40秒 (n=7, s=0.04)
	0:15		(第7図-10).
	0:30	15.9℃	0.82秒 (n=4, s=0.06)
19920526	22:37	15.8℃	0.79秒 (n=4, s=0)
			(第9図-11)

堀内は草刈が行われ裸地を生じると雄の飛翔発光活動は活発になったが、草が繁茂していると、草間に点々ととまって発光し、飛翔発光行動は抑制された。

飛翔発光開始時刻は他の生息地に比較して著しく遅れ、活動最盛期は深夜となる。

雌は20:00~3:00までの間、茎などにとまって雄を誘引する発光シグナル (calling signal) を放っていた。

1995年5月28日の23:06-23:19に堀外から堀内までの落差約5.6 mで生じた気温差を0.4 mごとに測定した結果、堀内と外では時間経過とともに2.3℃の気温差を生じ、夜露が降りた(第5表)。これまでの観察では5℃の気温差を生じたこともあり、堀内の気温分布は非常に複雑であった。

11. 茨城県筑波山の大型ヒメボタル

標高876 mの山頂付近に生息する。生息地にはブナが生え、ササが林床を被っている。

飛翔行動は不活発であり、ほとんど葉上にとまって不規則に発光していた。雄の飛翔発光間隔は以下の通りであった。

1989年7月19日 23:44 17.9℃。0.59秒(n=6, s=0.01) (第9図-16), 23:50 17.9℃。0.59秒(n=4, s=0.01)。飛翔時における雄の発光パターンは安定していた。

12. 大阪府豊中市の大型ヒメボタル

市街地の残る竹林に生息する。旧千里川が蛇行していた部分そのまま残った形の生息地である。現在の千里川は直線的に改修されているが、河川敷にはわずかながらヒメボタルが生息する。また生息地付近の人家の庭にも生息する。雄の飛翔発

光間隔は次の通りであった。

1991年5月27日 20:51 17℃。0.68秒(n=3, s=0.03) (第9図-15)。

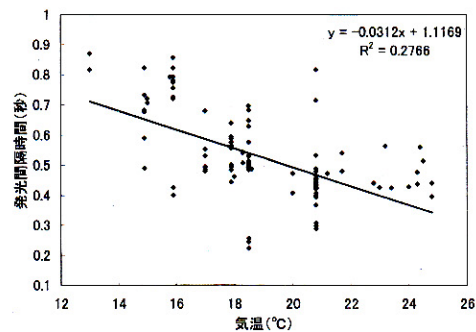
発光開始照度・時刻

多くの生息地におけるヒメボタルは19:30ごろに、ほぼ0.02 lxの照度で発光開始し、飛翔発光活動の最盛期は約1時間でほぼ終えた。しかし、名古屋城外堀の大型ヒメボタルの集団は発光開始時刻、飛翔発光開始時刻ともに、著しく遅れ、例外的であった。

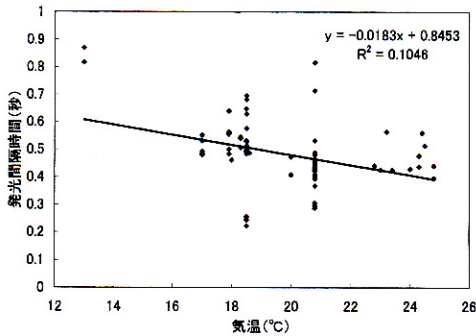
気温と雄の探雌飛翔発光間隔

第10~12図に示した通り、大型・小型ヒメボタルともに気温の低下とともに雄の飛翔発光間隔は長くなった。大型および小型の散布図は重ならず、小型ヒメボタルは高温域で早い明滅パターンにまとまっているが、大型ヒメボタルでは低温域で遅い明滅パターンとしてまとまっている。両生態型の雄の飛翔発光間隔と気温の関係はほぼ反比例している。

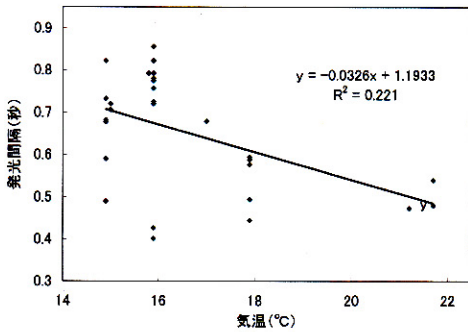
発光間隔 (I) と気温 (T) との間には近似式 $I = -0.0313T + 1.1169$ が成立し、このことは大型、小型ヒメボタルともに該当するが、相違が認められた。すなわち小型ヒメボタルでは $I = -0.0483T + 0.8453$ 、大型では $I = -0.0326T + 1.1933$ が成立している。



第10図 ヒメボタルの発光間隔と気温との関係。大型と小型ヒメボタルを含む。



第11図 小型ヒメボタルの発光間隔と気温との関係。



第12図 大型ヒメボタルの発光間隔と気温との関係。

雌の誘引シグナル

小型ヒメボタルの雌は茎などにとまり、雄を誘う発光シグナルを放っていた。哲多町での1993年7月17日 21:03 20.8℃における観察では、発光間隔は平均0.94秒 (0.79~1.20秒, n= 4, s= 0.22) であり 変動幅が大きかった。大型ヒメボタルである名古屋での1994年5月28日 22:28 20℃における観察では、発光間隔は平均0.98秒, 0.91~1.06秒, 多治見市での1994年6月20日 0:37 18.5℃における発光間隔は平均1.44秒 1.32~1.56秒であった。

雌の誘引シグナルの発光パターンは基本的に雄の発光パターンに似るが、主ピークに続く裾野ピークを高くしていた (第7図-2)。この結果、肉眼的な観察によると、雌の誘引シグナルは瞬いて見えたが雄では閃光として観察された。

雌の応答発光

岡山県哲多町における小型ヒメボタルの雌が雄に対して一定の遅れ時間をもって応答発光した (第7表)。雌の遅れ時間は0.33~0.39秒であり、平均値は0.36秒であった。

第7表 岡山県哲多町にける小型ヒメボタルの雌の応答発光。

観察日	時刻	気温	FRDT	n	s
19930717	20:10	20.8℃	0.35	3	0.01
			0.36	3	0.01
19940718	21:07	22.8℃	0.33	3	0.01
			0.35	4	0.01
			0.36	3	0.01
			0.39	3	0.01
			0.38	3	0.01

FRDT:雌の応答の遅れ時間 (秒), s=標準偏差。

考察

外部形態

ヒメボタルは第4図に示したように前胸背板の幅 (PW) が1.544~2.898 mmと大きさの幅が大きい。前胸背板の長さ (PL) では0.843~1.647 mmであり、PW同様に約2倍近く大きさが異なっている。PWとPLとの間には近似式 $y=0.5851x-0.0109$ が成り立ち ($y=PL, X=PW$ とする), 相関係数 $R^2=0.8741$ であり高い相関が認められる。一方、神奈川県箱根町大平台の典型的な小型ヒメボタルおよび名古屋城外堀の大型ヒメボタルをそれぞれ20個体計測した結果、両生態型の境界値は $PW=2.10, PL=1.1$ を境に両生態型が分けられる。両生態型別に近似式を求めてみると、小型ヒメボタルでは $y=0.6178X-0.1493, R^2=0.6321$, 大型では $y=0.5745X+0.028, R^2=0.6916$ であり、両型に相違が認められる。(第4図)。全国各地の集団の標本 (1~2個体) の測定結果からこの境界値の集団をみると、分布様式や発生期、さらに発光パターンに加えて、遺伝的な背景などが整合性を持って支持されることから、両生態型の大きさは $PW=2.1, PL=1.1$ を境にほぼ分かれることが明らかになった。これらの境界値を以後、生態型指数とする。宮城県太白山の1標本は生態型指数から

みると、PW=1.854, PL=1.03で、外部形態からは小型ヒメボタルに該当するが、分布状況などからは大型ヒメボタルに該当する。この点に関しては外部形態の計測値が1個体のみである上に、発光パターンの測定を実施していないので、再調査で実態を明かにしたい。

一方、両生態型の雌は第5図に示したように大型14個体では前胸背板の幅(PW)が平均2.61 mm(最小値1.533 mm, 最大値2.962 mm, $n=17$, $s=0.26$)と大きさの変異幅が大きい。前胸背板の長さ(PL)では平均1.465 mm(最小値1.139 mm, 最大値1.465 mm, $s=0.13$)、一方、小型5個体ではPWが平均で1.667 mm(最小値1.533 mm, 最大値1.681 mm, $s=0.10$)、PLは平均0.951 mm(最小値0.876 mm, 最大値1.03 mm, $s=0.07$)あり、大きさが異なっている。PWとPLとの間には小型では近似式 $y=0.328X+0.2538$, $R^2=0.2321$ 、大型では $y=0.4643X+0.2538$, $R^2=0.8798$ が成立し、両型に相違がある。小型ヒメボタルの相関係数が低いのは、測定数が少ないためで、更に追加測定する必要がある。

なお、雌成虫の計測値に基づいた生態型指数はより明瞭に両生態型を区別する上で有効である。鳥取県の集団の雌はPW=1.741, PL=1.08と小型ではあるが、雌としては大型ヒメボタルに位置付けられる。生態型指数として上記した数値以上であれば大型ヒメボタルとみなされる。しかし、各集団の個体変異幅を考慮する必要があるが、ここでは典型的な岡山県哲多町の集団と愛知県名古屋城外堀の集団を各20個体づつ大きさを比較した結果は、明瞭に両型は分かれる。特に雌では顕著にその相違があり、両生態型の区別には有効な形質のひとつといえる。

分布

分布状態から明らかなように山腹から山頂部に分布する集団および神奈川県以北の集団のほとんどが大型ヒメボタルであり、大型ヒメボタルの分布からみた特徴を示している。大型ヒメボタルの生息環境は小型ヒメボタルのそれに比較すると寒冷であり、福島県安達太良山の例にみられるように羽化するまでに1年以上を要している(OHBA, 1985; 大場, 1975; 1976)。名古屋城外堀における大型ヒメボタルの生息環境は、夜間に急激な気温降下が生じることが多く、寒冷地の気温状況に近くなるという特殊性が認められている。

小型ヒメボタルは南から分布拡散し、神奈川県と福井県を結ぶ地帯まで、大型ヒメボタルは青森県まで分布拡散しているが、小型ヒメボタルと大型ヒメボタルは生息地や標高、発生期などを違えることにより棲み分けしている。これらの集団はアロザイム解析結果からも生態型として支持されている(SUZUKI *et al.*, 1993)。大型ヒメボタルは寒冷地または高い標高域に分布し、低温に置かれやすい生息地に多く確認されていることから、小型ヒメボタルに比較してより低温域に適応した集団であると考えられる。低地においても大型ヒメボタルは生息するが、名古屋城外堀にみられるように、堀内は夜間急激な気温低下がみられるなど特殊な環境となっている。

生息環境

第1, 8表に示されるように、ヒメボタルは様々な環境に適応して生息している。しかし、両生態型の分布を比較するといくつかの相違点が認められる。大型ヒメボタルは低地から高地まで分布し、スギ林(第2図)、カラマツ林やブナ林にも生息するが、小型ヒメボタルは標高800 m以上には現在までに生息記録はない。また小型ヒメボタルがカラマツ林やブナ林、河川敷に生息している記録もない。このような状況から大型ヒメボタルは小型ヒメボタルに比較してより寒冷地への適応を高めたと考えられる。

発消消長

発消消長からみた大型ヒメボタルは低地では高知県土佐清水町にみられるように気温が比較的低いと考えられる4月中旬の早期に出現するが、高地では寒冷気候のために7月下旬から8月上旬に出現可能となる。しかし、緯度や標高が高い寒冷地において、7月下旬から8月上旬に小型ヒメボタルが出現した例はほとんどなく、発消消長からみた両型の特徴の一つにあげられる(第4表)。岡山県哲多町における小型ヒメボタルは通常7月中旬が最盛期となるが、1998年は10日ほど早く出現した。桜の開花期やゲンジボタルの発生期などが例年よりも10~20日早く、地表に生息する小型ヒメボタルの幼虫も、気温の影響を受けたためと考えられた。これまでの調査から、小型ヒメボタルは標高800 m以下に分布することが確認されているが、その発生期は6月中旬から7月中旬に限られる。一方、大型ヒメボタルは4月中旬から8

月上旬と長い。大型ヒメボタルは低地から高地まで生息することから、発生期の幅が広がったこととして考えることができる。しかし、小型ヒメボタルは低地に生息するにもかかわらず、大型ヒメボタルよりも発生期は遅い傾向が認められ、小型ヒメボタルの高温域に適応した生活様式を反映していると考えられる。熱帯や亜熱帯を分布の本拠としていたこれらのボタルが分布拡散するなかで、日本列島においてヒメボタルに種分化を遂げ、小型ヒメボタルは大型ヒメボタルに比較してより祖先型に近い生活様式を保有し続け、一方、大型ヒメボタルは日本列島の多様な気候や環境により適応しはじめた集団であると考えられる。

生態

福島県安達良山の大型ヒメ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ているが(大場, 1975; 1976), 生育期間の短い寒冷地において大型ヒメボタルは時間をかけて成長する生活適応を図った結果, 体の大型化の傾向が増したと考えられる。小型ヒメボタルの幼虫は大型ヒメボタルのそれに比較してやや淡色で小型であり, 大きさや色彩にも相違が認められる。また雄成虫に比較して雌成虫の体の大きさは顕著に小型となり, 雄の大きさでは判然としない両生態型の区別が, 雌ではより明瞭となる。雌の体の大きさが両生態型で著しく異なるために, 産卵数にも相違が認められ, 繁殖様式にも相違があると予想される。

活動習性

小型ヒメボタルの時間経過に伴う発光パターンの変化は顕著に認められないが(第6表), 発光頻度は21:00以降に低下する。活動習性と照度との関係を見ると, 発光開始時では約0.02 lxであり, 林床空間は黄昏時よりやや暗い程度であり, 肉眼でも周辺環境が認識できる明るさである。以後, 林床空間は次第に暗くなり, 21:00以後は肉眼では環境の空間認識ができなくなり, 雄成虫にとっても空間認識ができなくなるために, 飛翔活動が抑制されると考えられる。本種の生息環境が開かれているほど飛翔活動が活発であることは, 地表で発光する雌の発光シグナルを探索しやすいことに加え, 閉ざされた環境よりも明るいために飛翔空間の認知が容易となるためと考えられる。

小型ヒメボタル, 大型ヒメボタルともに探雌行

動時に空間認知する上で暗すぎると, 飛翔活動が抑制されると考えられる。哲多町の小型ヒメボタル集団での照度測定結果からでは20:00ごろに0.01 lx以下となり, 午後9時には探雌行動は大きく抑制される。一方, 名古屋城外堀の大型ヒメボタル集団は飛翔発光開始時刻が異常に遅く, 23:00以降になる。同生息地の照度測定の結果によると, 日没後に照度が下がるものの, 周囲の人工照明による影響を受けて, 0.02 lx以下に下がらず, 部分的には0.1 lxの明るさが維持される。このような夜間の明るさの相違が活動習性を攪乱した結果と考えられる。しかし, 他の生息地における大型ヒメボタルでは小型ヒメボタルと同様な活動習性を示している。ヒメボタルの発光スペクトルの最大ピークは580 nm付近にあり, 西表島や石垣島に生息するヤエヤマヒメボタルと同様な発光スペクトルのパターンを示す。ヤエヤマヒメボタルは薄暮に発光活動を開始しわずか30分間で飛翔発光活動を終える(大場・後藤, 1989)。BIGGLEY *et al.* (1967) および EGUCHI *et al.* (1984)らはヒメボタルのような黄色の発光色のボタルは本来薄暮型の活動習性を有すると報告している。このようなことから, ヒメボタルは薄暮型に相当すると考えられるが, 名古屋城外堀でみられるように深夜型に変化したことは, 深夜に至っても薄暮状態が都会の人工照明の影響によって作り出された結果, 活動時刻が遅れたと考えられる。

発光パターン

雄および雌の発光パターンは静止時, 飛翔時ともに肉眼による観察では単一の閃光である。しかし, コンピュータによる波形解析を行うと, 基本的に主ピークと3~4の小さなピークから構成されている(第6, 7, 9図)。主ピークおよびその裾野に続く小さなピークとの間ともに約0.1秒の間隔であり, 自由にこの小ピークを延ばして発光間隔を変えることができる。したがってこの小ピーク間隔が基本的に内在された固有な発光周期であると考えられる。雌の誘引シグナルは第2の小ピークが高く立ち上がった形態であり, 肉眼的には瞬いて見える。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。飛翔時における雄の発光パターンがしばしば瞬いて観察されることがあるが(第6図), 飛翔発光する雄個体が何らかの要因で刺激されたり, 興奮

状態に陥ったことなどにより、第二の小ピークが通常よりも立ち上がっている結果と考えられる。基本的には雄と雌の発光パターンは同一であるが、小ピークの立ち上げかたで固有なパターンとしている(第7図)。この固有周期は小型ヒメボタル、大型ヒメボタルともに同様であり、発光パターンの制御機構は基本的に同じと推定される。

大型ヒメボタルの発光間隔の幅は0.4~0.9秒であるが、小型ヒメボタルは0.2~0.5秒であり、大型がより長い発光間隔幅に位置づけられている。大型ヒメボタルは0.4秒以下の発光間隔にはほとんどならないので、両生態型の区別点のひとつとなる。雄は気温低下とともに発光間隔が長くなり、発光間隔は気温に依存していると考えられる(第10図)。発光間隔と気温との間には近似式 $y = -0.0313X + 1.1169$ が成立するが、相関係数は高くない。このことは大型、小型ヒメボタルともに該当するが、近似式に相違が認められる。なお y は発光間隔、 X は気温の数値を当てはめた。すなわち小型ヒメボタルでは $Y = -0.0483X + 0.8453$ 、大型では $Y = -0.0326X + 1.1933$ が成立している。第11、12図に示すように、大型ヒメボタルの生息環境はより低温域におかれていることが多く、その結果として発光間隔はより長い傾向を示している。しかし、生息地の気温が上昇すると発光間隔は小型ヒメボタルの遅い明滅パターンに近い発光パターンを示すことになる。大型ヒメボタルは低温域に適応し、小型ヒメボタルは高温域に適応した結果、発光パターンに反映されたと考えられる。大型ヒメボタルと小型ヒメボタルは気温と雄の飛翔発光間隔が相関関係にあるものの、相関係数は低い。大型では $Y = -0.0326X + 1.1933$ $R^2 = 0.221$ 、小型では $Y = -0.0183X + 0.8453$ $R^2 = 0.1046$ の近似式が成立するが、両生態型において近似式に相違が認められる。(第11、12図)。

両生態型の雄の飛翔発光パターンは基本的にラバウルの集団同時明滅する *Pteroptyx effulgens* に非常によく似ている(大場, 1999)。また発光パターンの制御機構も類似し、同じ発光パターンを有しながら、一方は集団同時明滅を行い、もう一方は同調しないという現象は同時明滅機構を解明する上で重要な比較対照となると考えられる。

同一集団内の2発光パターン

小型ヒメボタルは岡山県哲多町で1993年7月17日 20:30 20.8℃に観察したように、雄の飛翔発

光間隔には0.44秒($n=8$, $s=0.02$)と、21:11に観察したように0.3秒と非常に早い明滅パターンの2型が認められた。こうした早い明滅パターンは熊本県湯舟2において1994年5月30日 21:45 18.5℃に0.22秒($n=10$, $s=0.06$)や、21:04 0.24秒($n=11$, $s=0.01$)が観察記録されている。一方、大型ヒメボタルは名古屋城外堀で1992年5月26日 0:12 15℃に観察したとおり、0.40秒($n=7$, $s=0.04$)の早い明滅パターンと0.78秒($n=4$, $s=0.01$)や1992年5月28日 0:03 0.86秒($n=3$, $s=0.01$)にみられるように遅い2明滅パターンが認められる。この2型の出現頻度は気温上昇とともに両生態型ともに明滅の早い型が多くなる。しかし、大型ヒメボタルの明滅の早い型と小型ヒメボタルのそれと比較すると、前者は0.4秒以下の発光間隔になる頻度は非常に少なくなり、両型を区別する上で大きな特徴を示している。

以上の両生態型にみられるこれらの明滅パターンの2型をまとめてみると以下のようなになる。

生態型	遅い明滅間隔	早い明滅間隔
小型ヒメボタル	0.5秒前後	0.2秒前後
大型ヒメボタル	0.8秒前後	0.4秒前後

この2つの明滅パターンの行動学的意義は十分な理解に至っていないが、通常の探雌行動時や気温が低い時には明らかに遅い明滅パターンであることが多い。しかし、このように発光パターンを急変させる現象はパプア・ニューギニアに分布する集団同時明滅するホタル *P. effulgens* においても認められ、特に探雌行動時に雌を発見して追飛するとき起こることが報告されている(大場, 1999)。こうしたことから、ヒメボタルについても、探雌飛翔発光時に何らかの刺激が加わり興奮状態となり、急激に発光パターンを変化させたと考えられる。

筑波山の集団

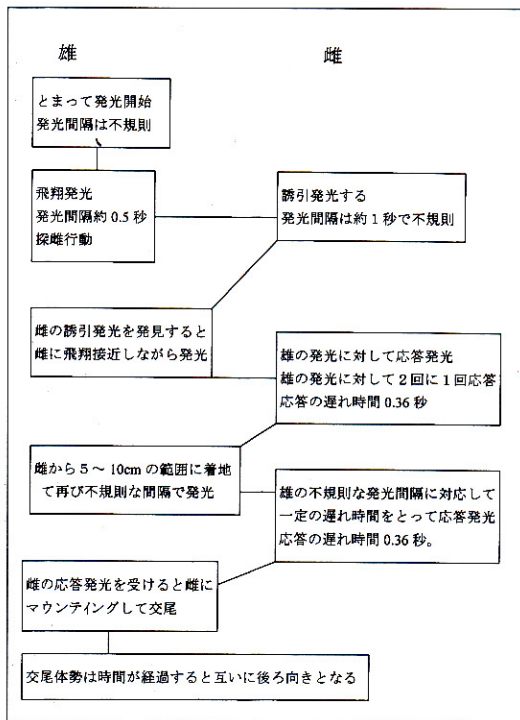
アロザイム解析(SUZUKI *et al.*, 1993)から遺伝的には本集団は小型ヒメボタルに相当するとされているが、形態・発光パターン・分布状況からみると、大型ヒメボタルに含めることが妥当と考えられる。遺伝子レベルと個体レベルでの現象の不整合の要因は今後の課題であり、更にこの点について研究を進める予定である。

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。

発光コミュニケーション

岡山県哲多町の小型ヒメ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13図のようにまとめられる。



第13図 小型ヒメボタルの発光コミュニケーション

小型ヒメボタルの発光コミュニケーションと、既に明らかにされている大型ヒメボタルのそれ(OHBA, 1983)を比較すると基本的に同一であることから、両生態型が同一生息地で同一時刻に出現すると両生態型間で交雑する可能性が高い。室内における交雑実験からも人為的に両生態型の雄と雌を接近させると交尾したという結果も得ている(大場・後藤, 1990)。両生態型の混棲地として神奈川県箱根町上湯(標高800 m)があげられるが、同地では両型が季節的に棲み分けて交雑を回避している。

両生態型の発光コミュニケーションにおいて唯

一の相違点は、小型ヒメボタルの雄の発光間隔が約0.5秒と早いために、雌がそれに追従して応答しきれずに、2回に1回の頻度で応答発光することである。大型ヒメボタルは発光間隔が長いために雌は容易に追従可能となり、雄の発光間隔に追従可能であり、毎回応答発光する。小型ヒメボタルに見られる発光コミュニケーションの観察結果から、雄は2回に1回の応答発光を受けるだけでも交尾行動が確実に解発される。

小型ヒメボタルの雄の発光に対する雌の応答発光の遅れ時間は気温20.8℃で約0.36秒であり、ほぼ一定している。大型ヒメボタルのそれは気温13℃で平均0.34秒(0.29~0.35秒)(OHBA, 1980;1983)であり、小型ヒメボタルとほぼ同様である。また気温の相違による変動は特に認められない。両生態型は体の大きさ、雄の飛翔発光パターンにおいて相違が認められるが、雌の応答の遅れ時間はほぼ同一である。なお、OHBA(1985)によればツシマヒメボタルでは0.32秒($n=12, s=0.02$)であり、大型ヒメボタルとほぼ一致する。両者は交信可能であり、雑交する可能性が高い。

大型ヒメボタルは、すでにOHBA(1983)が明らかにしている通り、HP型のコミュニケーション・システムであるが、小型ヒメボタルも同型のシステムであることが確認された。別種のツシマヒメボタルも同様な配偶行動様式であり、こうした配偶行動様式をLLOYD(1966)はSystem IIと称している。

小型ヒメボタルと大型ヒメボタルの相違点

小型ヒメボタルと大型ヒメボタルの相違点は第8表に示すように特徴づけられる。両生態型を区別するためには発光パターン、特に早い明滅パターンや雄と雌の体の大きさや、発生期・生息地の標高・生息環境・幼虫期の生態・遺伝的側面などを含めて総合的に把握する必要がある。今回得られた出現期や分布などから判断すると、およそPWが2.1 mm, PLが1.1 mmを境に大型と小型に分かれ、雌においては、PWが1.7以上が大型となり、両型の差異は明瞭である。小型と大型の中間的な個体も計測されるが、1集団の測定個体数がわずかである。

両生態型への分化

熊本県旭志村の小型ヒメボタル集団における個々の体長には個体変異が同一集団内に見られる。こ

第8表 小型ヒメボタルと大型ヒメボタルの比較.

	小型ヒメボタル	大型ヒメボタル
雄成虫	体長 5-7 mm	体長 7-9 mm
PWとPLの関係	前胸背板幅 (PW) 2.1 mm以下 $PL=0.6178PW-0.1493$	前胸背板幅 (PW) 2.1 mm以上 $PL=0.5745PW+0.028$
雌成虫	体長 約5 mm 前胸背板幅1.7 mm以下	体長 約7 mm 前胸背板幅1.7 mm以上
幼虫	小型淡色	大型暗色
分布	神奈川県以西 標高800 m 以下	青森県以西 低地~標高1600 m
生息環境	杉林・松林・竹林	杉林・松林・竹林 カラマツ林・ブナ林 草地
出現期	5~7月中旬	4~8月上旬
飛翔発光間隔	0.2~0.5秒	0.4~0.9秒
遅い明滅間隔	0.5秒前後	0.8秒前後
早い明滅間隔	0.2秒前後	0.4秒前後
発光間隔(I)と 気温(T)の関係	$I=-0.0183T+0.8453$	$I=-0.0326T+1.1933$
コミュニケーション・システム	HPシステム	HPシステム
FRDT	0.36秒	0.34秒
気候適応	高温	低温

FRDT: 雌の応答発光の遅れ時間(秒) HPシステム: ヒメボタルに代表されるコミュニケーション・システムであり, 雌は雄の発光に対して一定の遅れ時間をもって応答発光する.

の集団内には大型ヒメボタルの体長に近い個体も含まれて, 体長の変異幅が大きい。一方, 数km離れて存在する生息地において, 大型ヒメボタルに近いと思われる体長の集団が生息している。こうしたごく近い距離にある生息地において, 大きさに顕著な差が生じているのは, 変異の偏りの相違として理解される。こうした現象は第6表に示されているように, 愛知県岡崎市や岐阜県多治見市(大場, 1994) などでも再確認された。旭志村でのそれらの発光パターンは第9図-1~3に示したとおり, わずかに異なるが, これまでに得られている発光パターンのデータからは全体として小型ヒメボタルとして位置づけられた。しかし, 同一集団内にも発光間隔の短いパターンと長いパターンが存在することが明らかになっているので, さらにこの点について調査を要する。この現象はヒメボタルには発光パターンや体長に個体変異があり, 雌の移動性が低いことが, 生息地ごとの集団の変異に偏りを生じさせた結果と考えることができる。こうした変異の偏りは本州へ分布拡散する過程のなかで, 一層増幅されて次第に地域固有な遺伝子集団として分化していったと考えられる。分布拡散が進行した集団は地域固有性を一層高め, その集団内においては体の大きさが一定化するようになり, 集団内の個体変異の幅が小さくなって

いる傾向が認められる。神奈川県箱根町に見られるように, 大型と小型ヒメボタルが標高差などですみ分けし, 両型の体長や発光パターンが, 集団内では安定しているために, 両生態型の相違が明瞭となっていると考えられる。大型ヒメボタルは小型ヒメボタルに比較して, 分布拡散が進み, 変異の偏りがより進んだ結果, 気温, 餌の種類や生産量, 生息環境などの要因によって大きく影響されて, 多様で地域固有性の高い集団となっていると考えられる。このことはアロザイム解析による両生態型の遺伝的背景にも反映されている(SUZUKI *et al.*, 1993)。

まとめ

1. ヒメボタルは前胸背板の幅 (PW) と長さ (PL) がそれぞれ2.1 mm, 1.1 mm を境に小型ヒメボタルと大型ヒメボタルにほぼ分けられる。
2. 両生態型ともに遅い明滅と早い明滅パターンの2型が認められ, 小型ヒメボタルは各々約0.5秒, 0.2秒, 大型ヒメボタルは各々約0.8秒, 0.4秒である。
3. 大型ヒメボタルはカラマツ林やブナ林に生息するが, 小型ヒメボタルは生息しない。

- 大型ヒメボタルは標高0~1600 m, 小型ヒメボタルは標高800 m以下に生息する。大型ヒメボタルは青森県以西, 小型ヒメボタルは神奈川県以西に分布する。
4. 両生態型ともに雌の応答発光の遅れ時間は0.35秒前後である。
 5. 発光パターンは雄雌ともに主ピークに4つの小ピークからなる波形であるが, 雌では主ピークに並ぶ2番目の小ピークを高く立ち上げている。雌雄ともに小ピークを自由に立ち上げることで, 発光間隔を自在に変化させている。
 6. 両生態型が生じた背景は集団内の個体変異の偏りが分布拡散する過程のなかで増幅され, 地域固有な集団に分化した結果と考えられる。
 7. 飛翔発光間隔は, 気温が高くなるに従い, 発光間隔は短くなる。
 8. 小型ヒメボタルの発光コミュニケーションは, 大型ヒメボタルと同様なHPシステム(signal system II)である。
- #### 引用文献
- BIGGLEY W.H., LLOYD J.E. and SELIGER H.H., 1967. The spectral distribution of firefly light. II. *J. Gen. Physiol.*, 50: 1681-1692.
- EGUCHI E., NEMOTO A., MEYER-ROCHOW V.B., and OHBA N., 1984. A comparative study of spectral sensitivity curves in the three diurnal and eight nocturnal species of Japanese fireflies. *J. Insect Physiol.*, 30(8): 607-612.
- LLOYD J.E. 1966. Studies on the flash communication system in *Photinus fireflies*. *Ann Arbor Museum of Zoology*, 95 pp. University of Michigan.
- 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.
- 大場信義 1975. ヒメボタル *Hotaria parvula* の生活史. 横須賀市博雑報, (21): 5-8.
- 大場信義 1976. ヒメボタル *Hotaria parvula* の生活史 (II). 横須賀市博雑報, (22): 12-17.
- OHBA N. 1980. Mating behavior of a Japanese *Hotaria firefly* (Coleoptera: Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (27): 13-18.
- OHBA N. 1983. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (30): 1-62, pls.1-6.
- OHBA N. 1985. Flash communication in *Hotaria tsushimana* (Coleoptera: Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (33): 13-17.
- 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 1987. ヒメボタル *Hotaria parvula* の誘引シグナル. 横須賀市博研報(自然), (34): 17-23.
- 大場信義・後藤好正 1989. ヤエヤマボタルの形態と習性. 横須賀市博研報(自然), (37): 1-8.
- 大場信義・後藤好正 1990. ホタルの実験的異種間交尾. 横須賀市博研報(自然), (38):1-5.
- 大場信義 1994. 多治見市北小木川のホタル生息環境の保全・再生. 21ページ. 多治見市教育委員会.
- 大場信義 1998. 金ボタルの光コミュニケーションについて. 金螢-煌めきの里 :13. 哲多町.
- 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.
- 鈴木浩文・佐藤安志・藤山静雄・大場信義 1991. ヒメボタル二型の遺伝的分化. 全国ホタル研究会誌, (24): 11-12.
- SUZUKI H., SATO Y., FUJIYAMA S. and OHBA N. 1993. Genetic differentiation between ecological two types of the Japanese firefly, *Hotaria parvula*: An electrophoretic analysis of allozymes. *Zool. Sci.*, 10: 697-703.