

## クメジマボタルの形態・生活史および習性

大場信義\*・東 清二\*\*・西山桂一\*\*・後藤好正\*\*\*・  
鈴木浩文<sup>+</sup>・佐藤安志<sup>++</sup>・川島逸郎<sup>+++</sup>

### Morphology, life history and behaviour of the firefly, *Luciola owadai* (Coleoptera:Lampyridae)

OHBA N.\*, AZUMA S.\*\*, NISHIYAMA K.\*\*, GOTO Y.\*\*\*,  
SUZUKI H.<sup>+</sup>, SATO Y.<sup>++</sup>, and KAWASHIMA I.<sup>+++</sup>

The firefly, *Luciola owadai*, of which the larva is aquatic, is a new species from Kumejima Island. We studied the morphology of the larva, behaviour and life history of *L. owadai* in order to find out its biology. *L. owadai* resembles *L. cruciata* and is very difficult to distinguish through morphology of adult. The results indicated that the activity and flash pattern of adults of *L. owadai* are different from that of *L. cruciata*. The larval form of *L. owadai* is not distinguishable from that of *L. cruciata*. However, the colour of the larva is remarkably different from that of *L. cruciata*. Habitat and life history of *L. owadai* are compared with *L. cruciata*. Egg of *L. owadai* hatched after 25 days in indoor condition. The larva eat fresh water snails, *Semisulcospira liberatus*. Last instar larvae were found under pebbles; 10–30 cm indepth at the bottom of the river. Field observation showed last instar larvae ceased activity during October and December. However, young instar larvae were observed walking and eating fresh water snail, while emitting continuous light at the bottom of the river from October to February. They need to synchronize emergence for thier seasonal mating is similar to that of *L. cruciata*. Larval growth is regulated by nature for synchrony of emergence. The habit and life history of *L. owadai* larvae suggested an adaptation to the subtropical zone. Adults of *L. owadai* appeared for one or two weeks in spring. Flash frequency in male adults of *L. owadai* was 7–10 seconds at the start of flashing activity. At the peak of flashing activity, the interval was approximately 4 seconds and their flashes were synchronous. However the flashing interval gradually shortened to an interval of approximately 2 seconds. At 5:00, the flashing activity ceased. At 5:10, females suddenly began to fly and emitted continuous light. This behaviour lasted 30 minutes. The females then gathered at rocks and if the rocks were covered by moss, females will lay eggs on the moss. The flying activity in females of *L. owadai* was observed only in the early morning and the sex ratio of flying adults clearly changed at 5:10. Such behaviour was not observed in *L. cruciata*. Therefore, *L. owadai* is an important species for further research to establish the origin, speciation and distribution of *L. cruciata*.

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

\*\* 琉球大学農学部昆虫学教室 University of the Ryukyu, Nishihara, Okinawa 903–01.

\*\*\* 神奈川自然保全研究会 Kanagawa Natural Preservation Society, 5–27–5, Kamiyabecho, Sagami-hara 229.

+ 東京都立大学理学部自然史講座 Tokyo Metropolitan University, Hachioji, Tokyo 192–03.

++ 農林水産省野菜・茶業試験場 National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea. Kanaya, Shizuoka 428.

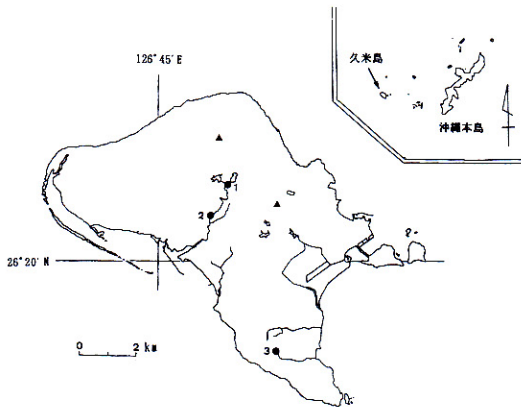
+++ 東京農業大学昆虫学研究室 Tokyo University of Agriculture, Setagaya, Tokyo 156.

原稿受付 1994年9月30日. 横須賀市博物館業績 第458号.

キーワード: ホタル科, ルキオラ, 形態, 生活史, 習性 Key words: Lampyridae, *Luciola*, morphology, life history, behaviour

## はじめに

沖縄県久米島（第1図）より1993年4月に発見されたクメジマボタル *Luciola owadai* M. SATO et M. KIMURA, 1994は、日本産ホタルとしてはゲンジボタル *L. cruciata* MOTSCHULSKY とヘイケボタル *L. lateralis* MOTSCHULSKY に次いで幼虫が水生である3番目のホタルとなった。その後、このホタルは1994年に沖縄県の天然記念物に指定された。クメジマボタルは形態的にゲンジボタルに酷似し、前胸背板と小楯板が橙色である点が相違するだけであり、これまでの調査では、沖縄県久米島にのみ分布することが確認されている。このホタルはゲンジボタルと類縁性が高いと言われているが、形態による記載が行なわれただけであり（SATO and KIMURA, 1994）、幼虫形態・生活史・成虫の発光行動・活動習性に関する報告はこれまでない。しかし、両種の進化過程を類推するためには、類縁関係を比較する事が不可欠である。我々は1993～1994年に野外観察・形態観察、室内観察による本種の特異的な形質・発光行動を明らかにしたので報告する。なお幼虫形態は川島・大場、生活史は大場・東・西山・後藤、発光行動・発光パターン解析は大場、雌雄個体数動態は後藤・佐藤・鈴木・西山・大場が主に行った。また本研究全体の総括を大場が行った。



第1図 クメジマボタルの生息地。

- 1：沖縄県久米島の白瀬川上流，2：白瀬川  
中流，3：鳥尻。

## 調査方法

1993年10月から1994年5月までの期間に野外調査を4回実施した。1993年10月，12月は主に幼虫の生態と生息環境の調査，1994年3月には上陸幼虫の生態，4月20日

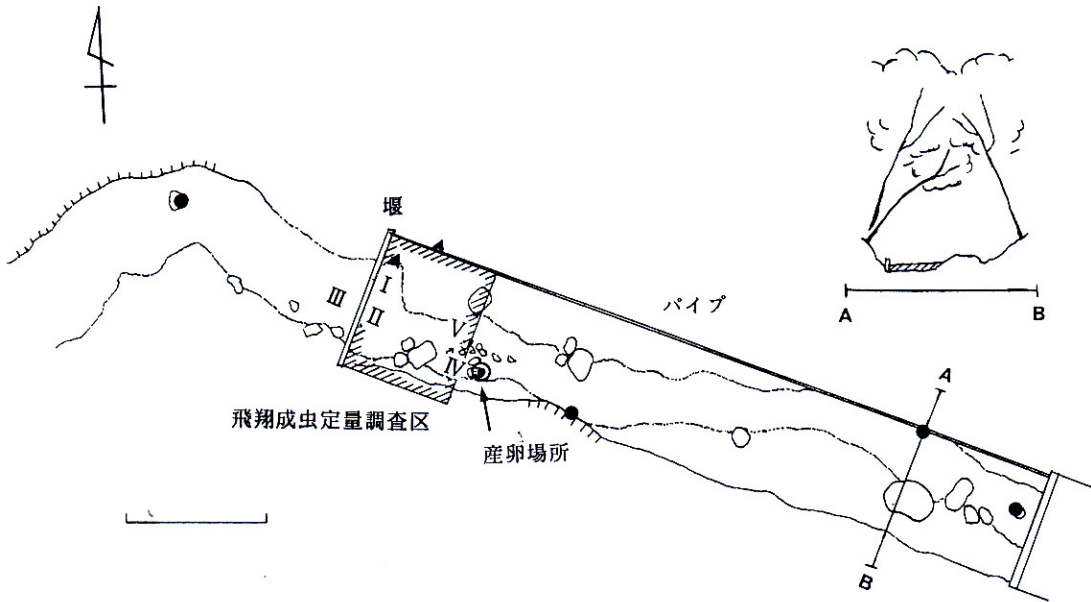


第2図 クメジマボタルの生息環境。  
久米島白瀬川上流。

から5月14日には成虫の生態・行動・個体群動態を中心に調査した。野外で採集した幼虫は大場（1991b）のゲンジボタルの飼育方法によって室内飼育して生活史を観察した。幼虫の外部形態は生体およびアルコール液浸標本を、双眼実体顕微鏡及び生物光学顕微鏡によって調査・観察した。発光パターン解析は大場（1985）を改良した、コンピュータ解析方法（牧野ら，1994）によった。微気象測定にはU-LOGGER L830（UNIPULSE）を用いて1994年4月26日の18：40から5月2日の18：47までの間、10分ごとに気温・水温・地温についての定点連続測定を行なった。発光パターンの観察中は、観察地点における気温をデジタル温度計TNA-120（TASCO JAPAN CO. LTD）を使用して測定した。照度測定にはデジタル照度計T-1H（MINOLTA CAMERA CO. LTD）を用いた。発光行動や個体群動態ははじめに発光個体の目視観察により、調査地内における本種の活動習性や個体群の活動パターンの概要を明らかにした。次にこれらの活動量の推移を定量的に把握するため、調査地に8m×4mの調査区（第3図）を設け、単位時間内に侵入してくる飛翔発光個体を捕獲し、その個体数を雌雄別に計数した。この調査は、4月30日19：00から5月1日5：50まで、原則として1時間間隔に5分ずつ2回の10分間行なったが、5月1日4：00以後は5分単位の連続調査に切り変えた。さらに、4月28日，4月30日，5月2日の早朝には、調査地内にそれぞれ別の調査区域を設け、飛翔発光個体の連続捕獲調査により、雌雄別に活動個体数の継時的変化を記録し、比較検討を行なった。

## 生息環境

沖縄県久米島具志川村の白瀬川上流（貯水ダム下）と白瀬川中流のほか、生息確認のために、島東部の仲里村鳥尻の水系ほか全島を観察した（第1図）。クメジマボ



第3図 クメジマボタル調査地点。スケール：8m。

I～V：幼虫生息深度調査地点，●：雌成虫集団形成場所，▲：気温・水温・地温の定点継続測定地点。

タルの生態観察を主として行った白瀬川上流の生息環境は次のとおりである。

白瀬川上流調査地（第2図）は久米島のほぼ中央部から南西方向に流れる川にあり、さらに上流には貯水ダムがある。流幅約8m、流程約50mにわたって本種が多数発生する（第3図）。川底は礫質で、河畔は一部照葉樹（樹高15m程）に覆われる他は低木や草本が繁茂し、水際にはコケ類が生育している。また、1993年12月に実施した幼虫期の調査では、餌となるカワニナが多数生息した（大場ほか，1994；大場，1994）。但し1994年に行った調査では、川底にみられるカワニナの個体数は多くなかった。これは、上流のダム工事による土砂流入の影響と思われる。本種の環境は、産卵場所、幼虫の餌条件、休息場所、飛翔空間等の観点から、本種の近縁と考えられるゲンジボタルに好適な生育環境（大場，1980；1988）と類似していた。

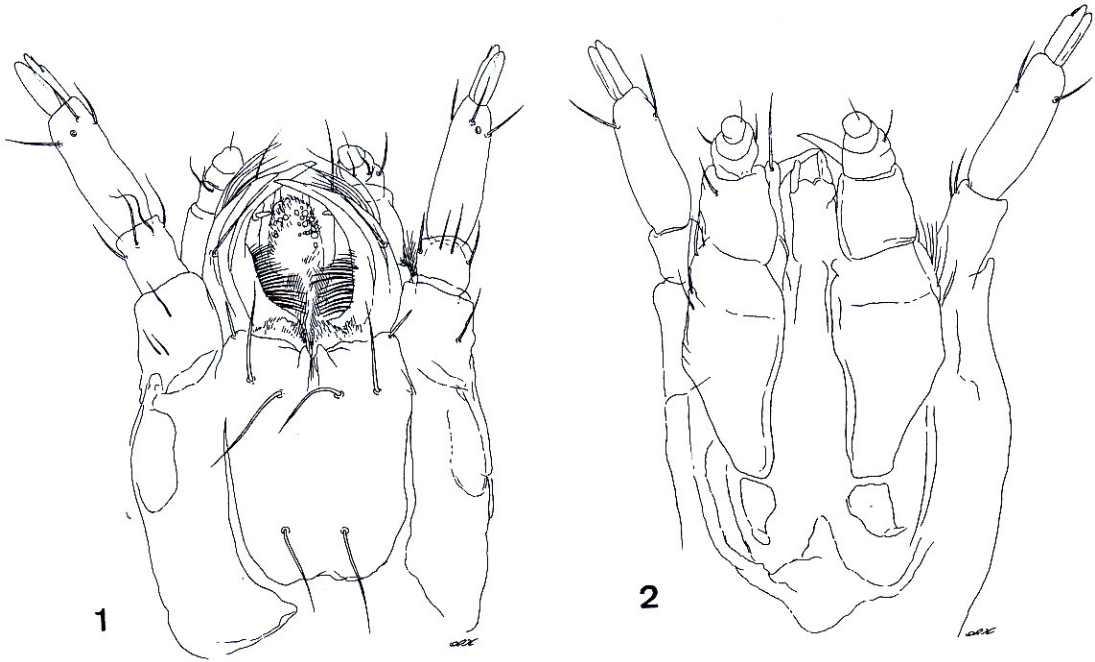
## 結果

### 1. 形態

卵：直径約0.5mm、ゲンジボタルの卵に比較して僅かに白色味を帯びるが、ゲンジボタルの卵とほぼ同様な形態・色彩である。

第1齢幼虫：頭部（第4図）頭幅（最大幅）0.18-19mm。頭部各附属肢、特に口器は終齢に比して節片化が

弱く、その境界は不明瞭で確認し難い。また、色素の沈着も少なく全体的に褐色から淡褐色を帯びる程度である。頭蓋 craniumは終齢ほど膨隆せず、上面から見た場合側面は平行に近い。背方の前縁部は中央に向い浅く陥入し、中央線近くに1対の突起がある。眼は終齢に比較すると相対的に極めて大形である。額線 frontal sutureは明瞭であるが、頭蓋幹線 coronal sutureは発達しておらず、両側の眼を包含する左右の葉片は一点で接している程度に過ぎない。左右の額線に挟まれた平板 plate上には、前方に2対と後方に1対、計6本の太い剛毛状の刺毛 setaeをそなえる。触角 antennaeは3節で、柄節 scape および梗節 pedicelは各々先端近くに数本の刺毛をそなえる。鞭節 flagellumは並列する感覚突起と同長で、終齢幼虫のそれに比し大形であり、梗節の2分の1に近い長さがある。その先端はややくびれて細まっている。触角の基部を覆っている膜質部 antennal articulating membraneと、頭蓋との境界は不明瞭。大腮 mandiblesは左右同形同大で内側へ大きく湾曲するが、終齢ほどに上方へ反り返っていない。内部には消化液の通路と考えられる溝 canalが透視され、先端近くの外側に開口する。背面中程の長さの所に太く長い1本の刺毛 setaeを生ずる他、開口部直前の外縁にも長い毛状の刺毛を数本列生している。その内縁には歯状突起 toothや臼齒域 molar areaなどの形態は認められない。小腮 maxillae



第4図 クメジマボタルの1齢幼虫の頭部形態。  
1：背面，2：腹面。

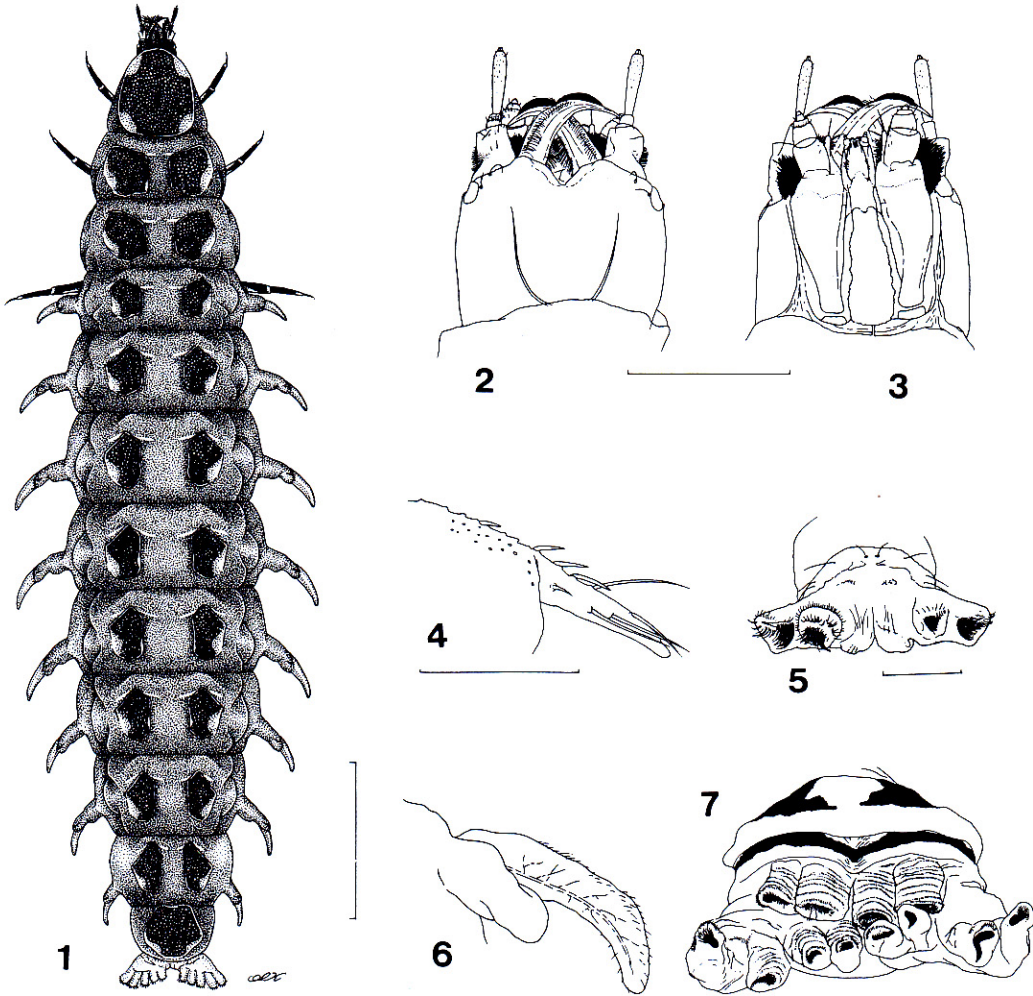
は基方部より軸節 *cardo*，蝶番節 *stipes*，外葉 *galea*，担鬚節 *palpifer*，小腮鬚 *maxillary palpus* が明瞭。蝶番節は先端に向かうに従い幅広くなり、担鬚節 *palpifer* に接続する膜質域との境界は不明瞭。外葉 *galea* は細長い棒状で、先端に1本の長い棘 *spine* 状の刺毛がある他、内側に小形でやや太い刺毛 *setae* が認められる。小腮鬚は3節より構成される。下唇 *labium* はその基方部より基節 *mentum*，前基節 *prementum*，下唇鬚 *labial palpus* が認められる。基節は前方部以外、周囲の膜質域との境界は不明瞭である。前基節は基節との境界が不明瞭であるが、上面は多数の毛を生じ、また下唇鬚は1節のみと思われたが、不明瞭であった。

**胸部** 前胸背板 *pronotum* の最大幅は 0.27-0.24 mm。前胸背板、中胸背板 *mesonotum* および後胸背板 *metanotum* 共に黒褐色の網目状斑が見られる。前胸背板は中央線から左右に分断されている。これはゲンジボタルと共通しており、1齢幼虫のみにみられる特徴である。胸脚 *thoracic legs* は全肢共ほぼ同形同大で前附節（爪）*pretarsus* は1本、全体的に淡褐色、終齢のような環状紋はない。

**腹部** 各節左右1対の腹部背板は胸部背板と連続するような相似形状をなし、黒褐色の網目状域によって形成されている。第1～8節の両側面には角状の気管鰓

*tracheal gill* を生ずるが、終齢幼虫に明瞭に出現する気門 *spiracle* を包含する乳頭状突起はみられない（第5図-1）。表面には長短の剛毛状の棘毛を数本ずつそなえ、終齢幼虫のそれとは明らかに異なる（第5図-4）。第10節の特化した尾脚 *pygopods* は、先端に左右1対ずつの計4本が並列している（第5図-5）。腹部腹面は無斑。

**終齢幼虫**（第5図）：**頭部**（第5図-2, 3）頭蓋は黒色で樽状、背方前縁部は深くV字状に陥入して割目 *cleft* となり、その縁部は淡褐色。腹面は広く分断する。眼は小形で頭蓋側方の前縁近くにあり、すぐ内側には繊細な2本の刺毛を生ずる。額線及び頭蓋幹線は白色で明瞭である。触角は3節より成り、第3節目の鞭節は著しく小形で、感覚突起とほぼ同形同大。膜質部は筒状で白色。アルコール液浸標本では固定収縮によって触角が強くこの膜内へ引き込まれている事が多い。大腮は赤褐色で左右ほぼ対称、内側かつ上方へ強く湾曲し、先端は鋭利に尖る。側面より見た場合は、先端へ向かうに従い背方へ大きく反り返る。内部には溝が透視される。その背面外縁には刺毛が列生し、特に先端付近に顕著なカールした毛塊を生じ溝の開口部を隠している。内縁に歯状突起や白歯域はない。小腮は基本的にほぼ1齢期と同様で、蝶番節は末端に向かうに従い幅広くなり、膜質域との境界はやや不明瞭。外葉は棒状で、先端及び内縁前方に各々



第5図 クメジマボタルの幼虫の形態.

1. 終齢幼虫の全形, 2. 終齢幼虫の頭部背面, 3. 終齢幼虫の頭部腹面, 4. 1齢幼虫の鰓器官, 5. 1齢幼虫の尾端腹面, 6. 終齢幼虫の鰓器官, 7. 終齢幼虫の尾端腹面. スケールは1:5 mm, 2-3:1 mm, 4-5:0.1 mm.

1本の棘がある。内縁前方のものは、1齢時にみられた小形の1刺毛が伸長変化したものと考えられる。小腮鬚は太く3節，1齢期より増節していない。下唇では，基節は基方が最も幅広く，先端方向に細まり，周囲の膜質域との境界はやや不明瞭であるが，1齢期よりは節片化が進行している。前基節は腹面が中央部で下方に突出し，その先端に割目がある。下唇鬚は3節より成り，第1節が太く大形，2・3節は小形で同形同大。1齢期に1環節のみであるとすると，終齢期までに2節増加していることになる。

**胸部** 前胸背板は1枚で前方がやや狭まった楕円状。黒

色地に黄色の顆粒状の小斑が散在する。周縁は黄褐色で，前方及び後方に左右一対ずつ黄色斑がある。中胸背板と後胸背板は中央線で左右に分離し，対を成す。黒色地に顆粒状の黄色斑が散在し，外縁後方は丘状に隆起して黄色斑が見られる。胸脚は3肢とも黒色地に白色の環状紋がある。前跗節 pretarsus は1本。

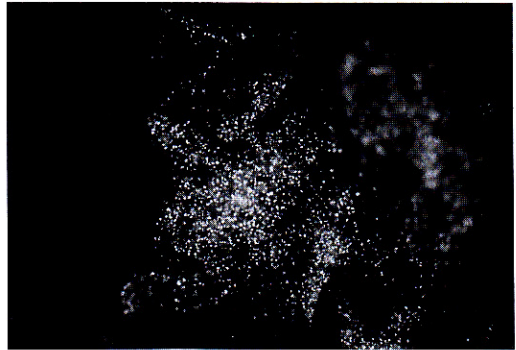
**腹部** 腹部背板は胸部背板と連続するように相似の形状・色斑をなしており，第1～8腹節の背板は左右に分離して対となる。外縁後方は丘状に隆起して，この部分は黄色斑をなす。第9腹節背板は再び融合して1枚の板となり，周縁部が黄色で後方に1対の黄色斑がある。背

板の一部を除き、黒色地に顆粒状の黄色斑が散在する。第1~8腹節の両側方には各々、良く発達した気管鰓及び、そのすぐ上部に気門 spiracle を包含する乳頭状の1突起がある。気管鰓は角状で、表面はごく微細な棘毛が多数生じ、内部には気管枝が明瞭に透視される(第5図-6)。第8腹節の前側方に発光器があるが、その域は周辺部に比べてやや淡色で透明感を帯びる。胸部にある防御器官は各腹節にも連続してみられる。尾脚はよく発達し、先端部の10本に加え、腹側基部に4本の計14本を数える。尾脚は1齢幼虫では4本、中齢もしくは亜終齢では12本である。この器官は筒状の構造物が集まって構成され、各々が反転により伸縮自在で、かぎ状に湾曲したごく微細な棘が幾重にも取り巻くように列生しており、伸長時に表側に現れる(第5図-7)。腹部腹面は淡褐色または乳白色ではぼ無斑、第8節に1対の黒色斑、第9節に1黒色横帯がみられるのみである。本種幼虫の外部形態は、ゲンジボタルの幼虫に非常によく似ているが、やや淡色である。

**成虫**：外部形態は前胸背板および小楯板がオレンジ色であり、前胸背板は無紋である。発光器は淡黄色であり、雄では腹部5、6節に、雌では第6節目にあり、雌の第7節目が黒色である。

2. 生活史

これまでの野外および室内飼育観察から明らかになった本種の生活史を第1表に示す。成虫は4月中旬~5月中旬に出現、交尾した雌は産卵した。卵は5月下旬に孵化し、7月中旬には2齢、8月上旬に3齢、8月中旬に4齢、8月下旬に5齢となった、9月上旬には終齢幼虫に達する個体が多いが、生育不良な個体では10月になっても2~3齢であった。十分生育した幼虫は川底に潜り2月上旬まで休止するが、この間に生育が遅れていた幼虫



第6図 発光するクメジマボタルの卵。

は摂食行動を続け成長し、2月上旬に上陸した。4月上旬には蛹化し下旬から5月上旬に羽化個体が出現した。

**成虫期**：これまでの調査から、野外調査における1994年の成虫の発生期は4月14日から5月14日であった。雄の群飛発光の最盛期は4月26日で、約3000個体が観察された(第12図)。5月14日晴。(19:50~20:20における気温21.4℃、水温20.2℃)には確認された本種の成虫は僅かに12個体であった。この日以降はオキナワスジボタル *Curtos okinawana* MATSUMURA の雌の個体数が次第に増加した。発生期は1993年(木村正明氏私信による)に比較して大きな相違が認められなかった。

**卵期**：室内飼育条件下では卵はわずかに発光した(第6図)。

**幼虫期**：孵化幼虫はカワニナ *Semisulcospira libertina* を摂食し、5回脱皮して終齢となった。10月には体長約20~30mmに達し、野外では十分成長した幼虫(第7図)は川底に潜り、活動休止と考えられる行動が確認された。1993年の調査では十分な大きさに成長したと考えられる幼虫は、10月には川底深く(川底から最深30cm)潜り、活動は不活発であった。一方、十分成長していないと思われる体長約10~20mmの幼虫は川底に生息し、あまり深い水域にはみられなかった。浅い川底には幼虫の餌となる巻貝のカワニナが多数生息していたが、10月以後に実施された土木事業による生息地への土砂流入によって激減した。

室内飼育による幼虫の成長期間は初期生育期がゲンジボタルよりも著しく長かった。孵化幼虫は体長約2mm、2齢では約3mm、3齢で約5mm、4齢で約9mmに達し、約4ヶ月で5齢に達した。室内飼育結果では幼虫の脱皮回数は5回であり、成長状態は第1表に示したとおりであった。幼虫の習性はゲンジボタルのそれによく似ていた(太場, 1988)。1993年12月の幼虫調査では、川底面で摂食活動を行っている幼虫は小型であり、夜間には

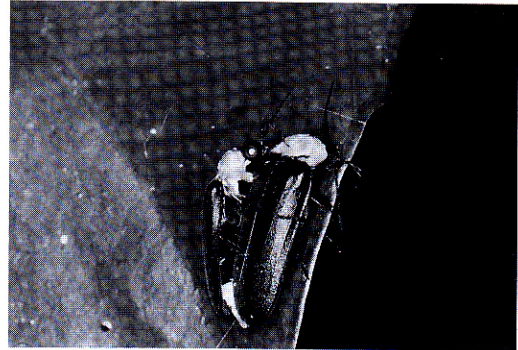
第1表 クメジマボタルの生活史

	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月
	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下	上中下
…成虫…												
↑		卵……										
室内飼育 ↓			孵化幼虫…2齢…		…3齢…	…4齢…	…5齢…	…6齢(2, 3齢合)……………				
							終齢幼虫川底砂礫中(10~30cm)				…上陸行動…	…発光…
												蛹

\*室内飼育(5月~3月)と野外観察(4~5月、10月、12月、2月)より作成。  
\*野外では若齢幼虫を発見できなかった。



第7図 クメジマボタルの幼虫。



第8図 葉上で交尾するクメジマボタルの雄(左)と雌(右)。

第2表 幼虫の生息状況調査結果。

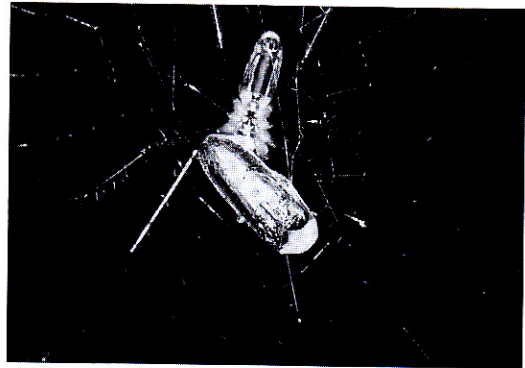
調査地点	水深 (cm)	幼虫が発見された深さ (cm)	個体数	備考
I	7	17 (10)	4	堰の前の岸辺寄
	7	24 (17)	2	
	7	27 (20)	1	
	7	30 (23)	1	
	7	37 (30)	1	
II	10	15 (5)	1	堰の前の中心
	10	18 (8)	1	
III	5	10 (5)	1	堰の下
IV	5	3 (8)	1	産卵場所? 付近
V	10	20 (10)	1	

\*久米島白瀬川上流で1993年12月27日15:00~17:00に調査。  
気温 14.3°C、水温 23.5°C。  
1 調査地点は50×50cm。( )内は川底からの深さ。

水中で時々ゆっくりと発光した。深く潜っている幼虫は体長が大型であることから終齢幼虫と推定された。堀出した終齢幼虫は水を張ったバットに移すと歩行活動し、よく発光した。この幼虫の発光行動はゲンジボタルよりも明らかに活発であった。幼虫は10月までに終齢に達する個体が多いが、若齢幼虫もいて成長速度に変異が大きい。

1993年12月に幼虫の河川における生息深度を調べた結果を第2表に示す。

上陸行動：白瀬川中流域において、1994年3月18日には多数の幼虫が一斉に岸辺に上陸し発光し続けた。23:50には気温17.0℃、水温17.0℃で、気温と水温の温度差がほとんど認められない時刻に、上陸しながら発光する幼虫が11個体確認されたが、水中で発光する幼虫は2個体であった。上陸幼虫のうち、水際から約50cmまで上陸し石の上で発光していた幼虫が1個体、1m以内の石と岩の斜面に2個体、2.5mの距離まで上陸したのは2個体であった。19日は雨天で、21:20には21個体が岸辺に上陸しながら発光した。水中での発光幼虫は2個体であった。水深は40~50cmに達し、降雨で増水して濁っ



第9図 オオシロカネグモに捕食されたクメジマボタル。

ていた。22:00には気温が14.5℃、水温16.5℃であった。

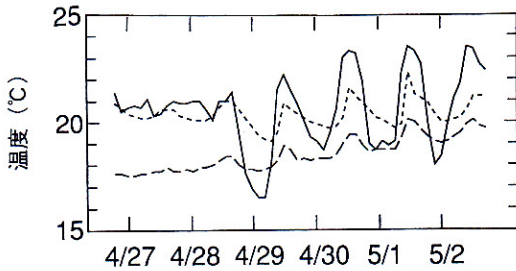
**蛹化：**室内飼育では2月23日に水面に体を出していた。3月13日には上陸して蛹化するために土に潜った。

**羽化：**野外では4月14日に成虫が確認され、4月26日には最盛期となった。室内では4月26日に羽化が確認され、5月3日までの間に次々に羽化した。

**交尾：**1994年4月26日の19:43以降には観察され、交尾場所は枯枝上や草の茎、葉上であった(第8図)。

**成虫の寿命：**飼育条件下では約10日間であった。

**外敵：**本種の外敵として確認された生物は、造巢性のクモ類(コガネグモ科のオニグモの1種 *Araneus* sp., ヤマシロオニグモ *Neoscona scylla* (KARSCH), アシナガグモ科のオオシロカネグモ *Leucauge manifca* YAGINUMA が最も多かった(第9図)。また、徘徊性のクモとしてはハシリグモ属の1種 *Dolomedes* sp., その他にカマドウマの1種 *Diastrammena* sp., アシジロヒラフシアリの1種 *Technomyrmex* sp. が観察された。アリの1種に対して本種の成虫は攻撃された部位から体液を分泌す

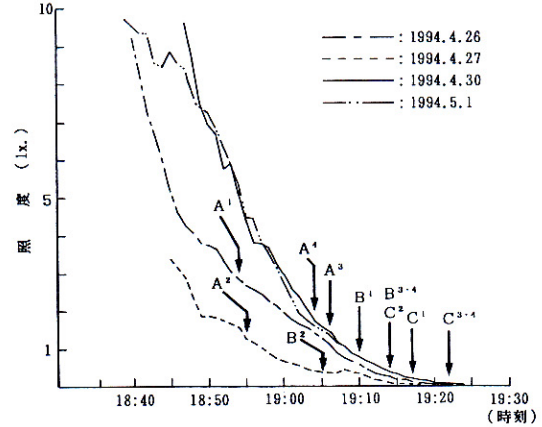


第10図 沖縄県久米島白瀬川上流におけるクメジマボタル生息地における気温 (—)・地温 (---)・水温 (---) の連続定点観測。(UNIPULUS L830 を用いて10分ごとに自動記録)。

る行動, reflex bleeding (OHBA and HIDAKA, 1991) が観察された。

### 3. 習性

**成虫の発光パターン**：1994年4月26日～5月2日に行った白瀬川上流と中流で得られた観察結果を文末参考資料(第3表)に示す。調査期間中の気温(最高24℃, 最低16.2℃, 平均20.6℃), 水温(最高22.8℃, 最低19.1℃, 平均20.4℃)地温(最高20.4℃, 最低19.1℃, 平均20.4℃)は第10図に, 生息地における照度の測定結果を第11図に示した。発光開始時刻は日によって異なったが, 林内の暗い場所では早い時には18:13から始まり, 通常では気温が17-21℃で19:10前後, 発光開始時の照度は1 lx前後であった。発光開始時の雄の発光間隔はきわめて長く, 19:11では1分間に1回ほどゆっくり発光し, 19:20には6秒間に1回ほど明滅した。飛翔発光開始時刻は日によって異なるが, 19:00~19:15頃であった。4月30日の観察例をあげると, 周囲が暗くなった(1.40 lxの照度)19:06頃より開始し, 19:14に(照度0.37 lx)に最初の飛翔発光個体が確認された。その後, 休息場所である草陰や木陰から活動場所である開かれた空間へ移動する個体が増加し, 雄の飛翔発光活動は19:40頃に多くなり, 明瞭でなく時間も短いものの集団同時明滅が観察された。19:51には発光周期は約4秒と長かった(第13図)。雄の集団同時明滅の開始時刻は日によって異なるが, 照度が0.02 lxとなる19:10~19:30であった(第11図)。しかし時間経過とともに次第に発光間隔が短縮され, 3秒を経過して, 20:04で2.15秒となり, その後の発光間隔は約2~2.5秒となった, 発光持続時間も約2秒であり(第13図), 光を完全に消している時間が短かった。20:30頃には, 雄の飛翔個体による集団同時



第11図 沖縄県久米島白瀬川上流のクメジマボタルの生息地における照度変化。  
A：静止発光開始, B：飛翔発光開始, C：団同時明滅開始, 肩番号：1. 1994年4月26日, 2. 4月27日, 3. 4月30日, 4. 5月1日。



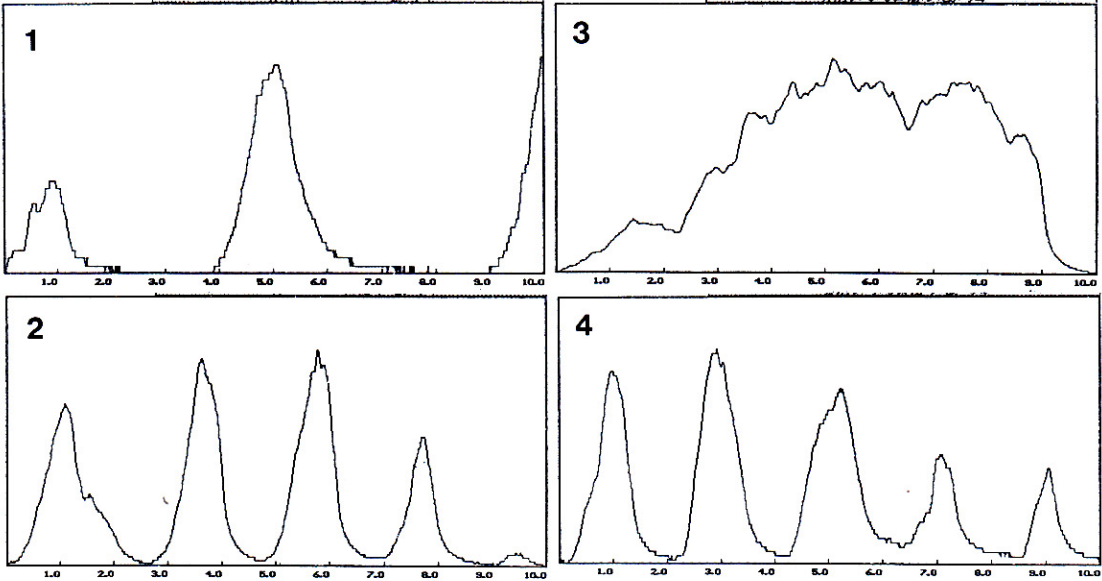
第12図 群飛発光するクメジマボタルの雄成虫。

明滅が観察されたが長くは続かず, また不明瞭であった。21:00には多くの個体が2~2.5秒間隔の発光に変化し, 葉にとまって発光する個体が増加した。発光持続時間は2~2.5秒であった。本種の集団同時明滅は, 深夜にわたって断続的に観察された。

本種の飛翔発光活動は月明かりで抑制された。

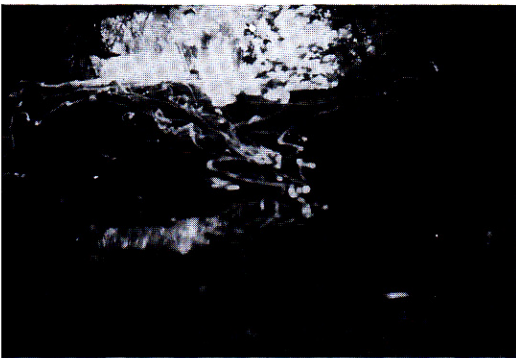
**発光活動の継時的変化**：雄の発光は4:30頃には止まって光らなくなった。雄の発光活動の衰退に対して, 5:10頃より雌は急激に発光個体数を増加させて, 持続光を放ちながら川面を低く飛翔した(第14図)。4月30日から5月1日にかけての調査において, 調査区域(第3図)内に侵入した飛翔発光個体数の推移を雌雄別に第15図に示した。なお4mを超える高さで調査区へ飛来する個体は捕獲できなかったが, それらはずかであ





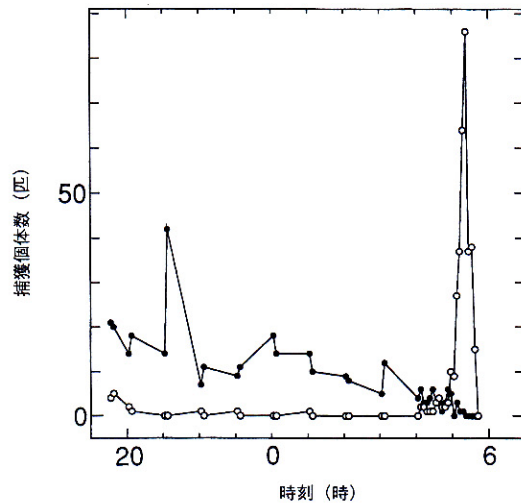
第13図 クメジマボタルの発光パターン。

1. 雄成虫の飛翔発光, 1994年5月28日19:51, 気温19.8℃, 2. 雄成虫の飛翔発光, 1994年4月28日20:04, 気温19.3℃, 3. 雌の群飛発光, 1994年4月29日5:12, 気温19.0℃, 4. 雌の集団産卵時の1個体の発光, 1994年4月29日5:30, 気温19.1℃. 1目盛: 1秒.



第14図 群飛するクメジマボタルの雌成虫。  
群飛開始時刻は夜明け直前の5:10前後。

た。雄の飛翔発光活動は、19:30頃休息場所から活動場所への移動の形で開始され、20:30から21:30の集団同時明滅時に最盛期を向かえた。集団同時明滅の最盛期に調査区域内で捕獲された雄の飛翔発光個体数は、5分間当たり42個体に達した。22:00を過ぎると小規模な集団同時明滅は散発的に行なわれるものの、飛翔発光個体数は減少し、5分間当たり10個体程度となった。4:00を過ぎると飛翔発光する雄の個体数は更に減少し、5:20以降は捕獲されなかった。これに対し、雌は、19:30頃調査区域内に侵入する飛翔発光個体が僅かに捕獲されたが、

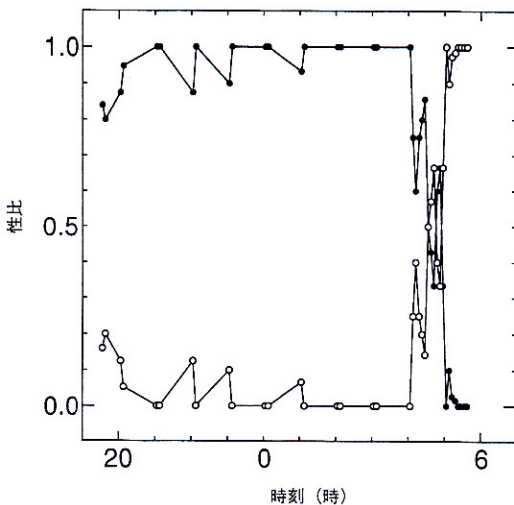


第15図 クメジマボタルの飛翔発光個体数の経時的変化。

1994年4月30日の発光開始から5月1日の終了時まで飛翔発光個体を経時的に捕獲した結果。●:雄, ○:雌

それ以降はほとんど捕獲されなかった。この間発見された雌は、いずれも葉上で不規則に発光していた。しかし、4:00頃より雌の飛翔発光個体数が増加しはじめ、5:00を過ぎると捕獲数が急激に増大した。これらの個体は、いずれも強い連続光を発しながら低空飛行を行なった。5:16には雌の飛翔発光活動が最盛期となり、5:31には飛翔個体が減少した。この時刻の照度は0.02 lx であり、本種の雄成虫が飛翔発光する時刻の照度に近かった。周囲が明るくなると共に発光活動の抑制が観察され、6:00には照度が6.6 lx となり雌の発光活動は完全に停止した。第15図は雌雄の個体数の変化量を経時的に示したものであり、5:00頃より雌の飛翔発光個体数が急増しており、この群飛行行動が急激に解発されている点で目視観察結果と一致していた。雌の群飛時における5分間の最大捕獲個体数は86であり、集団同時明滅時の雄の最大捕獲数が42であった。その他の日の早朝における目視観察によっても、5:00頃を境とする雌の急激な飛翔活動量の増大と性比の劇的な変化が観察された。

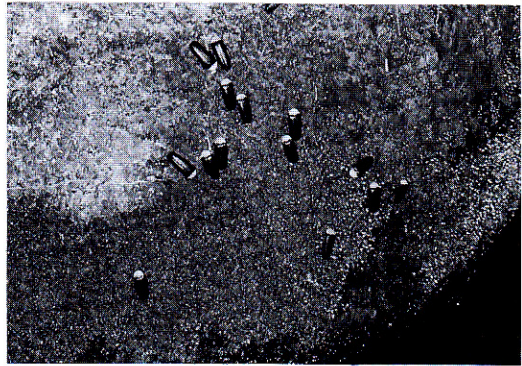
**産卵行動:** 群飛した雌は、調査地内に点在する特定の産卵場所(第3図)に集合した。第16図は、性比の経時的变化量を第15図を基にして作成した。5:00前後を境にして劇的に性比が逆転した。それぞれの産卵場所に集まる個体数は、調査日より異なり、また集まった全ての個体が産卵するのではなく、集合後再び移動する個体も見られた。この再移動の際には、集合時に見られた連



第16図 クメジマボタルの飛翔発光個体の性比の経時的变化。

1994年4月30日に発光開始から5月1日の終了時まで経時的に捕獲した飛翔発光個体の性比。●:雄, ○:雌。

続した特異な飛翔発光は見られなかった。1994年では4月27日の朝に岩の表面に生えた苔上で15個体程度の小規模な集団産卵が認められたが、時間経過とともに次第に飛散して、夕方まで苔上に居残る雌成虫は少なかった。4月29日の5:30には明け方の雌の集団発光行動の後、雌の集団が偶発的に各所に形成された(第3,17,18図)。集団の大きさは数個体から400個体を越えるものまで様々であった。集団を形成している雌の発光パターンは約2秒に1回明滅を繰り返した(第13図-4)。集団形成場所は苔が生えた岸辺の岩(第17図)、苔が生えていない岸辺の岩、水面に15cmほど突き出た小さな岩、パイプを支えるコンクリート製の土台(およそ40×40×70cmの大きさ)(第18図)、枯れ枝が集まった岸辺などであった。苔の生えている岩には最も長く雌成虫が居残って産卵したが、その他の場所に集合した雌は離散した。飛び去った雌は岸辺に生える樹木の葉にとまり、翌日の夜まで静止したまま休息した。29日以降では苔の生える特定の岩には集団の個体数が日ごとに増していった。雌は樹木などの休息場所から集団産卵の場所まで飛翔移動を繰



第17図 苔が生える岩に集合して集団産卵するクメジマボタルの雌。



第18図 コンクリート土台上に集合したクメジマボタルの雌成虫。

り返したが、白瀬川上流域においては40 m以上の距離を飛翔発光する個体が観察された。

## 考察

### 1. 形態

**成虫**：外部形態はSATO and KIMURA (1994)により記載され、雌雄ともに外部形態は神田 (1935) や松田・大場 (1991) などの示したゲンジボタルに酷似するが、前胸背板および小楯板がオレンジ色である点がゲンジボタルと僅かに相違する。また、ゲンジボタルは前胸背板に黒色十字紋を有することが多いが、本種は無紋である。しかし、山形県湯瀬町では無紋のゲンジボタルが大場によって採集されているほか、各地で無紋型が確認されている。中根 (1987) は青森県十和田町で採集された無紋型ゲンジボタルを新亜種として記載しているが、これらは今後詳細に比較検討する必要がある。発光器は淡黄色であり、雄では腹部5, 6節に、雌では第6節目にあり、ゲンジボタルと同様であるが、雌の第7節目が黒色である点で赤色のゲンジボタルと相違する。本種とゲンジボタル (西日本型および東日本型) の雄生殖器官の形態はSATO and KIMURA (1994) やOHBA (1983) に示されるように酷似する。両種は色彩や斑紋の相違があるものの、外部形態上だけでは本種とゲンジボタルを明瞭に区別することは容易でない。

**幼虫の各齢期に共通した特徴**：体幹はほぼ膜質で伸縮性及び柔軟性に富み、この特質はゲンジボタル・ヘイケボタルと共通しており、水圧・水流といった抵抗の多い水中生活を営む上で、行動をより自由かつ柔軟にすると共に、転石の下などの間隙へ潜り込むのに適応的であると解釈できる。中齢から終齢においても膜質部はゲンジボタルよりも淡い淡褐色で、時として著しい乳白色を呈し、体内の構造物が明瞭に透視される場合がある。体形は、頭部より体幹中央部にかけて少しづつ太まり、尾端に向かうに従い再び少しづつ細まる紡錘形であり、腹部第1~8節の側面に、気管鰓を保有し、形態的にゲンジボタルの幼虫に酷似し、顕著な差異は見いだせない。

**終齢幼虫の口器**：終齢幼虫の大腮の内部には溝が透視され、その背面外縁には刺毛が列生し、特に先端付近に顕著なカールした毛塊を生じ溝の開口部を隠している。これは水中において分泌した消化液が拡散するのを防止する役割を担っている可能性がある。OKADA (1928) は、ヘイケボタルの頭部を図示し、同様の状況を報告している。内縁に歯状突起や白歯域はない。小腮は基本的にほぼ1齢期と同様で、蟻番節は末端に向かうに従い幅広くなり、膜質域との境界はやや不明瞭。外葉は棒状で、

先端及び内縁前方に各々1本の棘がある。内縁前方のもの、1齢時にみられた小形の1棘毛が伸長変化したものと考えられる。

**幼虫の防御器官**：本種で見られる白色で二又状の防御器官 (第5図-6) はゲンジボタルにおいても存在し、中胸および後胸・腹部の気管鰓の上方に埋入し、接触刺激をうけると外側に現れるが、その際は反転して出てくるものと考えられる。この器官は真皮性 epidermis (OKADA, 1928) とされる。この防御器官は位置・形態はゲンジボタルの幼虫のものとはほぼ同様であり、防御機能面でも同じとみてよいと考えられる。この防御器官を含め背板や気管鰓など、複数にわたる形質や気管が胸部と相同的に連続していることは、形態学的に非常に興味深い。

**幼虫の尾脚**：1齢幼虫では4本、中齢もしくは亜終齢では12本であることから、後胚子発生の過程で増加する事が想定され、齢期判定の目安になる事が予想される。原 (1962) はゲンジボタル及びヘイケボタルの幼虫成長に伴う形態変化を報告し、その中で尾脚の形態変化を齢期識別の重要点の一つにあげている。しかし本種とは変化の過程に僅かな相違が認められるようで、今後詳細な調査を行う予定である。この器官は筒状の構造物が集まって構成され、各々が反転により伸縮自在で、かぎ状に湾曲したごく微細な棘が幾重にも取り巻くように列生しており、伸長時に表側に現れる。これらの棘を物体に引っかけて体を固定する他に、自在な反転による吸着力も合わせ持っている可能性がある。この尾脚の自在な反転は体液の移動による内圧によって引き起こされるものと考えられる。

本種幼虫の外部形態は、ゲンジボタルの幼虫に非常によく似ている。やや淡色であり、いくつかの微小な差異が認められる以外、これらの区別は困難である。

### 2. 生活史

**幼虫**：10月までに終齢に達する個体が多いが、亜熱帯域では気温・水温が暖かいために生育した個体から順次羽化することが考えられる。ゲンジボタルの配偶行動様式から推定すると、本種は探雌行動時に一斉に群飛点減する必要があり、発生期を同調させなければならない。このために、十分成長を遂げた幼虫は川底深く潜って、活動を休止状態におく一方、まだ生育が遅れている幼虫は翌年に上陸して蛹になる3月頃までに成長段階を合わせる。この調整は亜熱帯における生活史適応の一形態と考えられる。

**成虫**：野外では成虫の発生期が20日前後であることや、

ゲンジボタルとの対比(大場, 1988)から生理的寿命は長くても約2週間, 平均寿命はそれより短く, 生息地の環境条件や外敵などの有無で異なると考えられる。

### 3. 習性

**成虫の発光パターン:**雄成虫の飛翔発光時における発光パターンは, 東日本型ゲンジボタルの特徴(OHBA, 1984; 大場, 1991a)とはほぼ一致するが, 時間経過とともに次第に発光間隔が短縮され, 3秒を経過して, 2~2.5秒となり, 発光持続時間も約2秒であり, 光を完全に消している時間も短く, 西日本型ゲンジボタルと異なる点が認められる。雄の飛翔個体による集団同時明滅が観察されるが西日本型ゲンジボタルのように長く続かず, また不明瞭である。但し, 西日本型ゲンジボタルは発光間隔が約2秒で発光持続時間は本種の雄よりも短かいという相違が認められる(佐藤ら, 1991)。これらの発光行動は, 東日本型ゲンジボタルに似ているが, 西日本型と東日本型ゲンジボタルの発光パターン(大場, 1986; 1988)の要素を併せ持つ型であると考えられる。発光間隔の変動は気温の変動が小さいことから, 活動習性が時間経過とともに高まっていると考えられた。以上は本種の発光行動の特異性を示し, ゲンジボタルの発光行動とは大きく異なる特徴といえる。

**発光活動の経時的变化:**本種の雌の発光行動は西日本型ゲンジボタルの雌の行動と明瞭に異なり, 行動開始時刻が大幅に遅く, また短い点において大きな特徴を有している。第15図は雌雄の個体数の変化量を経時的に示したものであり, 5:00頃より雌の飛翔発光個体数が急増しており, この群飛行動が急激に解発されている点で目視観察結果と一致している。第16図は, 性比の経時的変化量を示したもので, 5:00前後を境にして劇的に性比が逆転している。この行動の解発要因が何であるかは不明であるが, 圧倒的に多くの雌が同様の群飛行動をとっている。この夜明け前の雌の群飛行動は, 近縁種であるゲンジボタルを含めてこれまで報告されておらず, 本種に特異的な行動であると考えられる。

ゲンジボタルでは, これまでアクトグラムを使った個体の日周活動(矢島, 1978)に関する報告が行われただけで, 個体群の日周行動や活動量を定量的に扱った報告は殆ど行なわれていない。しかし, 各地で行なわれた観察報告(野比ボタル調査会, 1990, ほか)によると, 今回明らかになった本種の活動パターンは, 雌の群飛行動を除けば, 基本的にはゲンジボタルのものと同一である。ゲンジボタルでは, 雌雄の発光パターンが似ているため, 雄の群飛集団同時明滅と雌の定位不規則発光により雌雄

の識別と交尾の効率化が図られている(大場, 1986, 1988; OHBA, 1983, 1984)。本種の発光パターンは, 雌雄ともゲンジボタルのものに酷似しており, 類似した発光パターンを有する本種がゲンジボタルと同様の行動パターンをとることは, 配偶行動とコミュニケーション・システムの進化を論ずる上で興味深い。19:30頃の雌の飛翔個体の捕獲は, 休息場所から雄により見つかり易い場所への移動, 5:00からの雌の群飛行動は産卵場所や休息場所への移動のためと考えられる。

**産卵行動:**苔が生える水際の岩に集団で産卵する行動は, 西日本型のゲンジボタル(OHBA, 1984; 大場, 1988)との類似点である。集団産卵は西日本型のゲンジボタルでも報告されているが, 産卵場所への集合は長時間かけて断続的に行なわれ(栗林, 1979; YUMA and HORI, 1981; 大場, 1988), 本種で見られるような一斉群飛は未報告である。本種では, 産卵をしない雌の集合も見られることから, こういった雌の一斉群飛集合行動が, ゲンジボタルの集団産卵行動の起源である可能性が考えられる。

### 4. 生息地の保護と問題点

クメジマボタルは現在までの調査では久米島だけに分布しているボタルであり, 形態がきわめてよく似ているゲンジボタルの比較対象種として, またこれらのボタルが分布拡散・種分化を遂げていった歴史的背景を知る鍵を有していると考えられる。しかし今回の調査結果から, 最も生息数が多い生息河川で, 水源地の開発・建設事業などによる濁水, カワニナの繁殖に大きな影響を与えていた。また別の水系では水資源利用のために上流域でせきとめて, 取水された結果, 下流域では枯渇していた例もあった。クメジマボタルは久米島全島に生息するものの, 生息地が人里に存在することが多く, 良好な生息環境の減少が危惧される。今後, 水資源の利用や開発が自然保全と共存する具体策を策定することが望まれる。このためには, クメジマボタルを通した自然環境の実態調査をさらに継続していくことが重要である。

#### まとめ

- クメジマボタルの形態はゲンジボタルのそれに酷似し, 特に両種の幼虫はほとんど区別できない。成虫は前胸背板が橙色であることや雌成虫の腹部第7節が黒色である点でゲンジボタルとは区別できるが, 形態的相違はほとんど認められない。しかし発光行動や活動習性には明瞭な相違が認められた。
- 孵化幼虫は室内飼育下では約4ヶ月で5齢に達し,

第3表 白瀬川上流におけるクメジマボタルの発光行動・気温・照度・生息状況.

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
19:03	21.4	1.56	17.6	95 地温20.9°C
19:04	21.4	1.40	17.6	1個体静止発光
19:06	21.4	1.11	17.6	95
19:08	21.4	0.77	17.6	1個体静止発光
19:10	21.3	0.53	17.5	95 2個体飛翔発光
19:11	21.3	0.43	17.5	1個体飛翔発光, 4個体静止発光
19:12	21.3	0.37	17.5	右岸一斉静止発光
19:14	21.3	0.23	17.5	ユスリカ群飛
19:17	21.3	0.10	17.5	探雌行動開始. 飛行距離は短い. 同時明滅は明瞭でないが, 短時間 同調
19:25	21.3	0.02	17.6	飛翔数多く同時明滅
19:43	21.4		17.6	交尾
19:53	21.5		17.5	ライトに刺激されてランダム発光
21:04	20.8		17.5	木に止まって発光

2. 観察日 1994年4月27~28日 白瀬川上流 (曇り-雨-曇り-雨-曇り, 朝は曇)

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
18:54	20.7	2.84	17.5	1個体静止発光, 地温20.4°C
18:55	20.9	1.27	17.7	87 1009HPS, 4月26日よりも暗い1個 体林内で発光開始
18:56	20.9	1.16	17.7	2個体静止発光
18:57	20.9	1.02	17.7	2個体静止発光
18:59	20.9	0.73	17.7	1個体静止発光
19:03	20.9	0.45	17.7	2個体静止発光
19:05	20.9	0.39	17.7	1個体飛翔発光
19:06	20.9	0.37	17.7	小雨ふる
19:08	20.9	0.42	17.7	1個体飛翔発光
19:10	20.9	0.32	17.7	1個体飛翔発光・林内では6個体 静止発光 地温20.5°C
19:13	20.9	0.11	17.7	林の中では10個体以上発光
19:14	20.9	0.09	17.7	5~6個体飛翔発光・林の中で は一斉発光
19:17	20.9	0.04	17.7	あまり飛翔せず, 降雨
19:20	20.9	0.02	17.7	集団同時明滅開始
19:28	20.9		17.6	産卵行動
19:38	20.8		17.6	とまってバラバラに発光
19:41	20.8		17.6	とまって発光
20:18	20.8		17.6	雄飛行
20:29	20.8		17.6	雨降る
22:30	20.8		17.6	小雨, 集団産卵15個体確認, 岩に はわずかにコケが生える
00:00	21.0		17.7	月明かりでときどき明るい, とき どき短く同調, 地温20.2°C
04:00	20.9		17.8	止まって短時間同調発光
05:00	20.6		17.9	85 雌持続光放つ, 個体数急増
05:30	20.6	0.02	17.9	暗い木の下に集合. 枯れ枝や石, コンクリートに集合. 産卵しない 明るくなりアカシヨウビンなく
06:00	20.6		6.6 17.9	雌の飛翔発光停止

3. 観察日 1994年4月29日

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
04:26	16.9		17.9	地温19.2°C

04:30	16.6		17.8	飛翔発光は少ない, 暗い
05:32	16.6		17.7	集団群飛発光
05:35	16.4		17.7	アカシヨウビンなく
05:50	16.6		17.7	集団産卵
06:00	17.3		17.7	地温19.1°C
19:51	19.8		18.3	発光間隔5秒, 発光持続時間2.5秒
20:07	19.3		18.3	発光間隔2秒 発光持続時間2秒

4. 観察日 1994年4月30日, 雌の発光行動の観察

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
04:28	19.2		18.3	観察開始, 地温19.7°C
05:12	19.0		18.3	持続光
05:16	19.1		18.3	雌大群飛発光, 連続持続光
05:23	19.0		18.3	雌低空飛行
05:26	19.1		18.3	飛行数少なくなり明るくなる
05:28	19.1		18.3	暗いところでまだ飛行
05:32	19.2		18.3	雌集団形成
05:35	19.0		18.3	アカシヨウビンなく, ホタルわず かに飛んでいる
05:50	19.7		18.3	集団産卵. 発光間隔2秒 発光持続時間2秒
06:11	19.5	1.56	18.4	120個体集団産卵. 4月26日に観 察された集団産卵の岩にも400個 体集合

5. 観察日 1994年4月30日 (曇)

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
19:06	20.2	1.42	18.8	2個体静止発光
19:07	20.2	1.18	18.8	1個体静止発光
19:10	20.0	0.76	18.8	3個体静止発光, 地温20.7°C
19:14	20.0	0.37	18.8	林内で3個体飛翔発光
19:15	20.0	0.31	18.8	1個体飛翔発光, 6個体静止発光
19:16	20.0	0.24	18.8	3個体飛翔発光, 2個体静止発光
19:18	20.0	0.14	18.8	3個体飛翔発光, 6個体静止発光
19:21	20.5	0.07	19.2	静止一斉発光・探雌行動開始
19:22	20.0	0.06	18.8	86 曇り, 月はでていない 同時明滅開始
19:30	20.5		18.8	4個体発光, 少し飛翔
19:32	20.4		18.8	95 やや風あり, 2個体飛翔発光
19:36	20.9		18.8	5個体発光
19:41	20.5		18.8	3個体飛翔
19:43	21.1		18.8	10個体飛翔明滅
20:30	21.2		18.6	暗夜のためか多数の雄が飛翔発光, 4月28日に比較して長時間活動
21:28	19.5		18.6	5個体雌集団産卵(昼から居残り)
21:56	19.3		18.6	発光個体多い

6. 観察日 1994年5月1日 (晴)

時刻	気温 (°C)	照度 (lx)	水温・湿度 (°C) (%)	ボタル生息状況
19:04	19.9	1.60	19.3	1個体静止発光 地温20.9°C
19:05	19.9	1.49	19.3	2個体静止発光
19:06	19.9	1.33	19.3	95 1個体飛翔発光
19:12	19.5	0.53	19.3	4個体静止発光
19:13	19.5	0.45	19.3	2個体静止発光
19:14	19.5	0.37	19.3	2個体飛翔発光, 3個体静止発光
19:18	19.5	0.16	19.3	1個体飛翔発光
19:19	19.5	0.13	19.3	1個体飛翔発光
19:22	19.3	0.06	19.2	同時明滅開始

カワニナを主な餌とした。

- 3) 幼虫は野外観察によると10月には、終齢に達する個体が多くなり、順次川底深く潜って休止状態になった。未成熟な幼虫は10月以降も摂食活動を川底面で継続して、成長を調節させていた。終齢幼虫の休止行動は亜熱帯における本種の生活史適応のひとつと考えられた。
- 4) 雄成虫の探雌時における飛翔発光パターンは3~4秒に1回発光し、東日本型と西日本型ゲンジボタルの両要素を併せ有している。雄成虫の発光活動は4:30頃に停止し、雌の飛翔発光活動へ劇的に移行する。
- 5) 雌は5:10頃に急激に飛翔発光個体数を増加させ、持続光を放ちながら低空飛行し、5:30にはほぼ終了した。この雌の短時間の飛翔発光行動はクメジマボタル固有なものと考えられた。雌の飛翔発光行動後に各所で雌の集団が形成されるが、苔が生える水辺の岩でのみ集団産卵が行われた。このような行動様式から西日本型ゲンジボタルの集団産卵行動が派生したと考えられる。

**謝辞** 野外調査の便宜を図っていただいた沖縄県教育庁文化課文化財係の千木良芳範・西銘盛光・具志川村教育委員会の比嘉 学・中根 聡の各氏に厚く御礼申し上げます。国立科学博物館の大和田 守博士・那覇市の木村正明氏からはクメジマボタル発見時の情報をいただいた。ホタルの捕食者であるクモ類は日本蜘蛛学会の谷川明男氏に、アリの同定は県立糸満高校の福元勇司氏に、またカマドウマの仲間は東京都立大学理学部の山崎柄根教授に同定頂いた。ここに記し感謝の意を表する。この研究の一部は沖縄県文化財調査および藤原ナチュラルヒストリー振興財団による。

#### 引用文献

- 原 志免太郎 1962. ゲンジボタルとヘイケボタルの幼虫. 昆虫, (30): 230-235.
- 堀 道雄・遊磨正秀・上田哲行・速藤 彰・伴 浩治・村上興正 1978. ゲンジボタルの野外個体. インセクトリウム, **15**(6): 4-11.
- 神田左京 1935. ホタル. 496ページ. 日本発光生物研究会, 丸善.
- 栗林 慧 1979. 源氏螢. 177ページ, ネイチャー・ブック.
- 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解析. 横須賀市博物館研究報告 (自然), (42): 1-30.
- 松田正勝・大場信義 1991. 日本産ホタル類の頭部形態. 横須賀市博研報 (自然), (39): 7-29.
- 中根猛彦 1987. 日本の雑甲虫覚え書 I. 北九州の昆虫, **34**(3): 173.
- 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.
- OKADA Y. K. 1982. Two Japanese aquatic glow-worms. *Trans. Ent. Soc. London.* (76):101-108.
- 大場信義 1980. ゲンジボタルの生活. 昆虫と自然, **15**(8): 8-13
- 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. 241ページ. 東海大学出版会.
- 大場信義 1988. ゲンジボタル. 198ページ. 文一総合出版.
- 大場信義 1991a. ゲンジボタルの遺伝子東西で異なる. 遺伝, **45**(10): 8-9.
- 大場信義 1991b. 生態系を保ったホタルの水槽飼育. インセクトリウム, **28**(6): 12-15.
- 大場信義 1994. 沖縄県久米島から発見された新種の水生ホタル. 全国ホタル研究会誌, (27): 29-30.
- 大場信義・東 清二・西山桂一 1994. クメジマボタルの生活史. 日本昆虫学会第54回大会・第38回日本応用動物昆虫学会大会合同大会講演要旨: 149.
- OHBA N. 1983. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (30): 1-62 pls. 1-6.
- OHBA N. 1984. Synchronous flashing in the Japanese firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera:Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (32): 23-33, pl. 8.
- OHBA N. and HIDAKA T. 1991. Reflex bleeding of fireflies and prey-predator relationship. *22th Int. Ethol. Cofer. Abstract*: 31.
- SATO M. and KIMURA M. 1994. Discovery of a new firefly of the Genus *Luciola* (Coleoptera, Lampyridae) from Kume jima of the Ryukyu Island. *Elytra* **22**(1): 159-162.
- 佐藤安志・藤山静雄・鈴木浩文・大場信義 1991. ゲンジボタル地域集団における遺伝的変異. 全国ホタル研究会誌, (24):13-14.
- 矢島 稔 1978. ホタルの日周活動と発光信号ーゲンジボタルの場合. インセクトリウム, **15**(6): 12-19.
- YUMA M. and HORI M. 1981. Gregarious oviposition of *Luciola cruciata* MOTSCHULSKY (Coleoptera: Lampyridae). *Physiol. Ecol. Japan.*, **18**: 93-112.