

ホタル類の個眼面形態

大場信義*・佐藤正孝**

The shape of facet in the fireflies

Nobuyoshi OHBA* and Masataka SATO**

Fireflies consist of nocturnal and diurnal species. In general, the former emits strong flashes of light, whereas the latter emits weak, continuous light or no light at all. Studies on the relation between compound eyes and behaviour have shown that nocturnal species have large eyes and diurnal species small eyes (OHBA 1976; 1978). YAGI and GOKAN (1964) have investigated the facet shapes of compound eyes in the lamellicorn beetles and have estimated an activity index from the relation between facet shape and behaviour. Although the structure of the compound eyes of *Photuris versicolor* has been studied by HORRIDGE (1968), no comparative study of facet shapes in fireflies has been reported. This paper reports the results of a study of the relation between facet shapes and activity in 43 species of fireflies. The results may be summarized as follows. 1) Facet shapes of nocturnal species of fireflies are large and uniformly hexagonal. 2) Facet sizes of the compound eyes are larger in the dorsal than in the ventral view. 3) Facet sizes of males are larger than those of females in nocturnal species. 4) Facet shapes of diurnal species are irregular.

はじめに

ホタル類は夜行性および昼行性種を含み、前者は発光するが後者はほとんど発光しない。さらにこれらの中間的な習性を有する両行性種は弱く連続した光を放つ。こうした夜行性から昼行性ホタルまでの多くの種について形態と習性の関係が検討され、複眼のサイズと習性には密接な相関が認められている(大場, 1976; 1978)。一方、八木・後閑(1964)は複眼を構成する個眼に着目し、コガネムシ類の個眼形態と習性との関係を指数化(Cornaeの曲率)して明かにしている。八木・小山(1963)は鱗翅目の複眼を器官進化の上から詳細に比較検討し、また複眼構造と活動習性の関係を検討をしている。さらに鱗翅類について、Koyama(1964)は複眼切片から活動習性との関連を述べ、また、個眼の形態、サイズ、数などをも比較検討した(小山, 1970)。これらの個眼形態と活動習性を検討した報告はいずれも鱗翅類やコガネムシ類で比較研究されたものであり、ホタル類ではわずかに夜行性ホタルである *Photuris versicolor* の個眼構造が報告された(HORRIDGE, 1968)に過ぎない。そこで筆者らは標本を破損させずに観察できる方法を用いて、夜行性から昼行性までの多くのホタル類について個眼面の形と活動習性の関係を比較検討した。また個眼面

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

** 名古屋女子大学 Nagoya Women's University, Nagoya, 468.

原稿受付 1988年9月20日。横須賀市博物館業績第369号。

キーワード: 活動習性, 個眼, ホタル

Key words: activity, facet, firefly

の面積が複眼や後翅長のサイズとどのような相関を有するかについても調べた。このことは個眼面の面積の大きさを相対的に比較しようとするものであり、ホタルの体形範囲を知る上で重要な知見になることが期待できよう。

材料および方法

ホタル科 (Lampyridae) では夜行性、昼行性、両行性種を含む39種、また比較のためにホタル科に近縁なベニボタル科 (Lycidae)、ジョウカイボン科 (Cantharidae) から3種を加えた (Table 1)。

Table 1. List of the lampyroid beetles used in the study and their collecting localities.

Family Lampyridae

Subfamily Lampyrinae

Tribe Lampyrini

Lampyris noctiluca LINNAEUS, 1767. 1♂, Europe

Lychnuris atripennis (LEWIS, 1896). 1♂, Iriomote Is., Okinawa Pref., Japan

L. discicollis (KIESENWETTER, 1874). 1♂, Wakayama Pref., Japan

L. fumosa (GORHAM, 1883). 1♂, Kanagawa Pref., Japan

L. abdominalis (NAKANE, 1977). 1♂, Iriomote Is., Okinawa Pref., Japan

L. matsumurai (NAKANE, 1963). 1♂, Nakagusuku, Okinawa Pref., Japan

L. matsumurai kumejimensis CHUJŌ et M. SATO, 1972. 1♂, Kumejima Is., Okinawa Pref., Japan

L. lampyroides (E. OLIVIER, 1891). 1♂, Formosa

L. rufa (E. OLIVER, 1886). 1♂, Tsushima Is., Nagasaki Pref., Japan

Microphotus dilatatus LECONTE, 1886. 1♂, North America

Tribe Pleotomini

Pleotomus pallens LECONTE, 1866. 1♂, North America

Tribe Cratomorphini

Pyractomena borealis (RANDALL, 1828). 1♂, North America

Micronaspis floridana GREEN, 1948. 1♂, Florida, North America

Tribe Photinini

Subtribe Photinina

Photinus ardens LECONTE, 1852. 1♂, North America

P. floridanus FALL, 1927. 1♂, North America

P. sabulosus GREEN, 1956. 1♂, North America

P. pyralis (LINNAEUS, 1767). 1♂, North America

Lamprohiza splendidula (LINNAEUS, 1767). 1♂, Europe

Pyropyga nigricans (SAY, 1823). 1♂, North America

Lucidina accensa GORHAM, 1883. 1♂, Kanagawa Pref., Japan

L. biplagiata (MOTCHSULSKY, 1866). 1♂, 1♀, Kanagawa Pref., Japan

Pyractonema nigripennis (SOLIER, 1849). 1♂, Temu, Chile

P. obscura (G. A. OLIVIER, 1790). 1♂, Chile

Pristolycus sagulatus GORHAM, 1883. 1♂, Nagano Pref., Japan

Subtribe Lamprigerina

Lamprigera yunnanensis FAIRMAIRE?, 1897. 1♂, Formosa

Subfamily Amydetynae

Subtribe Psilocladina

Cyphonocerus marginatus LEWIS, 1895. 1♂, Ehime Pref., Japan

C. ruficollis KIESENWETTER, 1879. 1♂, 1♀, Kanagawa Pref., Japan

Subfamily Photurinae

Photuris flavicollis (FALL, 1927), 1♂, North America

P. congener LÉCONTE, 1852, 1♂, North America

Tribe Luciolini

Luciola cruciata MOTCHSULSKY, 1854. 1♂, Kanagawa Pref., Japan

L. japonica (THUNBERG, 1784)? 1♂, Formosa

L. filiformis yayeyamana MATSUMURA, 1918. 1♂, Iriomote Is., Okinawa Pref., Japan

L. kuroiwae MATSUMURA, 1918. 1♂, Yona, Okinawa Pref., Japan

L. obsoleta (E. OLIVIER, 1911). 1♂, 1♀, Madang, New Guinea

L. formosana PIC, 1916. 1♂, Formosa

Hotaria parvula (KIESENWETTER, 1874). 1♂, 1♀, Aichi Pref., Japan

Pteroptyx amilae M. SATÔ, 1976. 1♂, Cebu Is., Philippines

Tribe Curtosini

Curtos costipennis (GORHAN, 1880). 1♂, 1♀, Ishigaki Is., Okinawa Pref., Japan

C. okinawana (MATSUMURA, 1918). 1♂, Okinawa Pref., Japan

Tribe Otoretini

Drilaster bicolor M. SATÔ, 1968. 1♂, Amami Ohshima, Kagoshima Pref., Japan

Brachylampis saguinicollis VAN DYKE, 1939. 1♂, California, North America

Family Lycidae

Lycostomus modestus (KIESENWETTER, 1874). 1♂, Kamakura, Kanagawa Pref., Japan

Libnetis granicollis (KIESENWETTER, 1879). 1♂, Kamakura, Kanagawa Pref., Japan

Family Cantharidae

Themus cyanipennis MOTSCHULSKY, 1857. 1♂, Kamakura, Kanagawa Pref., Japan

個眼面形態の観察はスンプ法 (Bioden R. F. A.) により光学顕微鏡で400倍に拡大し、同時に写真撮影をして比較した。

個眼面の面積は以下の方法により求めた。

1. 撮影した多くの個眼面を複写。
2. 複写した5~10個の個眼の個眼面を切抜き、その紙重量を計測。
3. 複写紙の面積と重量の相関から標準検量線を求めた (Fig. 1)。
4. 切り抜いた個眼面の紙重量から標準検量線により1個眼個当りの表面積を求めた。
5. 正六角形の個眼面の面積は八木・小山 (1963) が用いた近似求積式 $3\sqrt{3}d^2/8$ (d = 個眼直径) によって求めた。

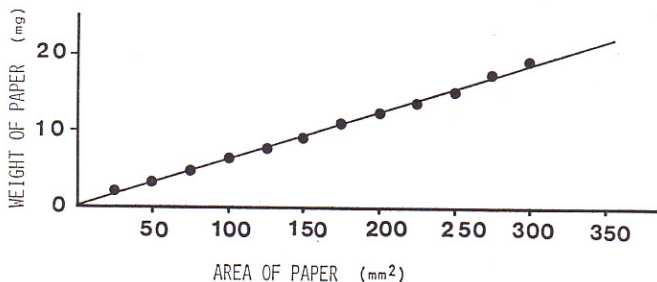


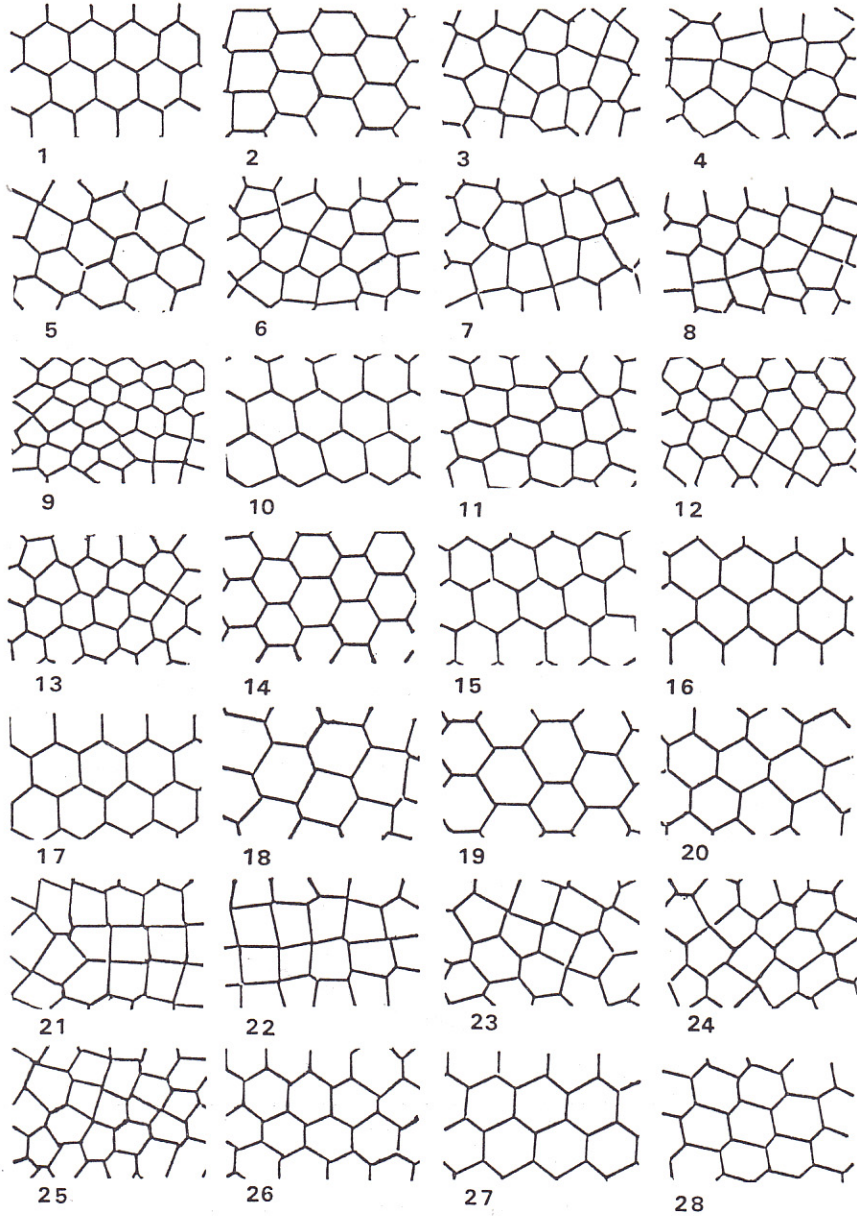
Fig. 1. Relation between weight and area of paper for the standard ganging-line.

複眼のサイズは実態顕微鏡に接眼マイクロメーターを装着して測定した。後翅長は接眼マイクロメーターとノギスを併用した。

結 果

個眼面の形

ホタル科 39 種およびベニボタル科 2 種, ジョウカイボン科 1 種の個眼面の形は Fig. 2



および Fig. 3 に示した。ホタルの個眼面の形は正六角形、一辺が短い変形六角形、一辺がなくなった五角形、変形五角形、四角形に近いものからさらに不定形まで様々であった。

次の夜行性ホタルの複眼中心部における個眼面の形はほぼ正六角形が多かった。しかし複眼周縁部では不定形の個眼面が見られた。

Luciola cruciata, *L. lateralis*, *L. obsoleta*, *L. filiformis yayeyamana*, *Curtos costipennis*, *Hotaria parvula*, *Pteroptyx amilae*, *Photinus ardens*, *Photuis*

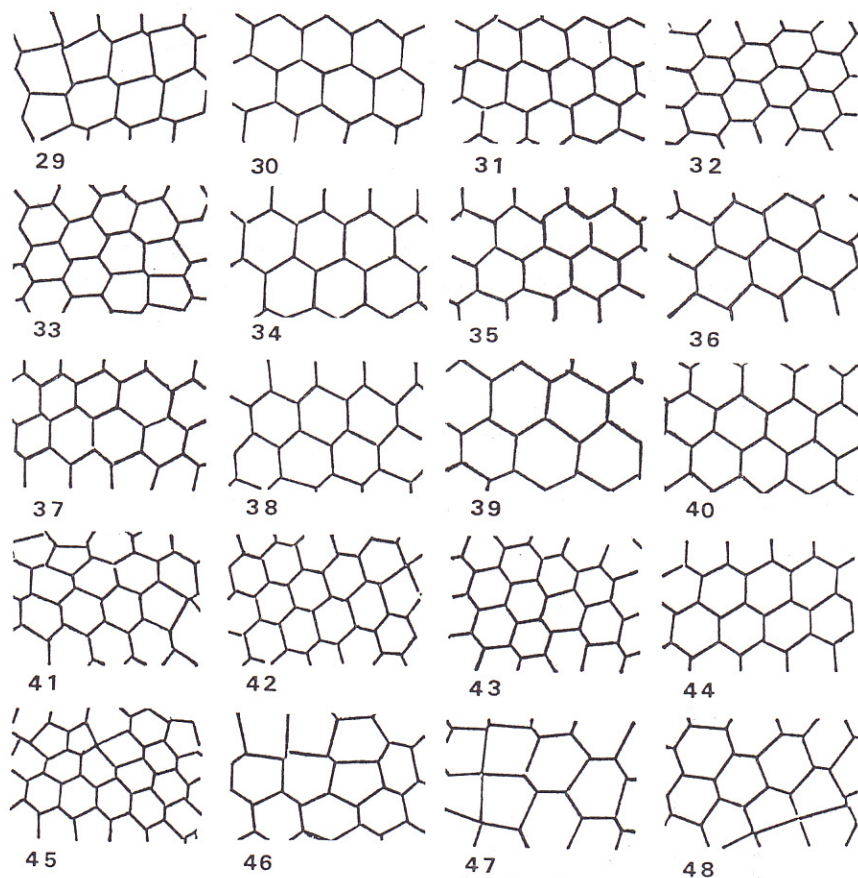


Fig. 2. Shape of facet in the fireflies based on male, otherwise indicated in parenthesis.

1. *Photuris congener*, 2. *P. flavicollis*, 3. *Pristolytus sagulatus*, 4. *Pyractonema obscura*, 5. *P. nigripennis*, 6. *Lucidina biplagiata* (female), 7. *L. biplagiata*, 8. *L. accensa*, 9. *Pyropyga nigricans*, 10. *Microphotus dilatatus*, 11. *Photinus pyralis*, 12. *P. sabulosus*, 13. *P. floridanus*, 14. *P. ardens*, 15. *Micronaspis floridana*, 16. *Pyractomena borealis*, 17. *Pleotomus pallens* (dorsal view), 18. *P. pallens* (ventral view), 19. *Lychnuris rufa*, 20. *L. lamproyoides*, 21. *L. matsumurai kumejimensis*, 22. *L. matsumurai*, 23. *L. abdominalis*, 24. *L. fumosa*, 25. *L. discicollis*, 26. *L. atripennis*, 27. *Lampyris noctiluca* (ventral view), 28. *L. noctiluca* (dorsal view), 29. *Lamprohiza splendidula*, 30. *Luciola cruciata*, 31. *L. japonica*?, 32. *L. filiformis yayeyamana*, 33. *L. kuroiwae*, 34. *L. lateralis*, 35. *L. lateralis* (female), 36. *L. obsoleta*, 37. *L. obsoleta* (female), 38. *L. formosana*, 39. *Lampyrigera yunnanensis*?, 40. *Hotaria parvula*, 41. *H. parvula* (female), 42. *Pteroptyx amilae*, 43. *Curtos costipennis*, 44. *C. costipennis* (ventral view), 45. *C. costipennis* (female), 46. *C. okinawana* (female), 47. *Drilaster bicolor*, 48. *Brachylampis sanguinicollis*.

congener, *Micronaspis floridana*, *Pyractomena borealis*, *Lampyrigera yunnanensis?*, *Lychnuris rufa*.

また次の昼行性ホタルとベニボタル科, ジョウカイボン科の個眼面の形は五角形, 四角形のほか不定形が多かった (Fig. 3)。

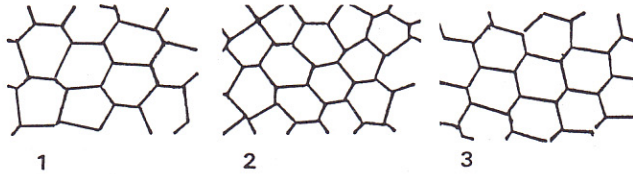


Fig. 3. Shape of facet in the Lycid beetles and the Cantharid beetle.

1. *Lycostomus modestus*, 2. *Themus cyanipennis*, 3. *Libnetis granicollis*.

Lucidina biplagiata, *L. accensa*, *Lychnuris discicollis*, *L. fumosa*, *L. matsu-murai*, *Cyphonocerus ruficollis*, *Pristolytus sagulatus*, *Brachylampis sanguinicornis*, *Lycostomus modestus*, *Themus cyanipennis*, *Libnetis granicollis*.

個眼面の面積

紙に複写された個眼面の切抜き重量を計測して面積を求めるために, 複写紙の面積と重量の関係を調べた結果, 直線的良好な標準検量線が得られた (Fig. 1)。次いでこの検量線から各種の個眼面の面積を求めた。

複眼の最大幅と個眼面との関係は Fig. 4 に示した通りである。多くの種には正の相関が認められたが例外もあった。

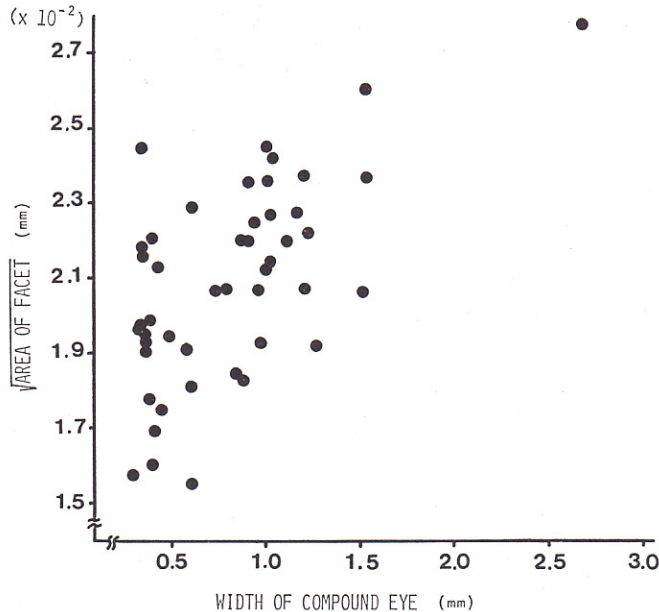


Fig. 4. Relation between size of compound eye and area of facet in the Lampyrid beetles.

複眼サイズが大きくなるに従い、個眼面の面積の下限値は大きくなる傾向にある。雄の個眼面の面積は雌に比べて大きかった。複眼の大きさでも全く同様な傾向が認められた。

昼行性、両行性種の個眼面の面積は一定でないが、夜行性種のそれはほぼ一定であった。さらに夜行性種の雄と雌の個眼面の面積を比較すると、雄の方が大きかった。昼行性種では雄と雌の個眼面の面積に相違がほとんど認められなかった (Table 2)。

また、*Photuris congener* の雄の個眼面の面積は背面で $4.26 \times 10^{-4} \text{ mm}^2$ 、腹面で $6.27 \times 10^{-4} \text{ mm}^2$ 、*Luciola filiformis yayeyamana* のそれは各々 $3.32 \times 10^{-4} \text{ mm}^2$ 、 $4.18 \times 10^{-4} \text{ mm}^2$ であり、夜行性種の個眼面の面積は背面よりも腹面が大きかった。また夜行性種と昼行性種の個眼面の面積には大きな相違が認められなかった (Table 2)。

Table 2. Measurements of compound eye, facet, and hind wing.

Species	Sex	Area of facet ($\times 10^{-4} \text{ mm}^2$)		Width of compound eye (mm)	Length of hind wing (mm)
		A	B		
<i>Lampyris noctiluca</i>	M	4.78	—	0.92	9.40
<i>L. noctiluca</i>	M	5.54*	6.20		
<i>Lychnuris atripennis</i>	M	4.54	4.23	1.03	11.60
<i>L. discicollis</i>	M	2.60	—	0.41	8.35
<i>L. fumosa</i>	M	3.76	—	0.50	8.80
<i>L. abdominalis</i>	M	3.65	—	0.38	6.40
<i>L. matsumurai</i>	M	3.72	—	0.38	6.40
<i>L. matsumurai kunejimensis</i>	M	3.85	—	0.35	7.60
<i>L. lampyroides</i>	M	5.19	—	0.61	11.00
<i>L. rufa</i>	M	6.70	5.80	1.53	13.45
<i>Pleotomus pallens</i>	M	4.89	4.45	1.25	9.35
<i>Pyractomena borealis</i>	M	5.03	5.73	1.05	11.80
<i>Micronaspis floridana</i>	M	4.44	4.50	1.02	7.50
<i>Photinus ardens</i>	M	4.20	—	1.53	9.80
<i>P. floridanus</i>	M	2.84	2.48	0.41	4.70
<i>P. sablosus</i>	M	2.41	2.48	0.61	6.30
<i>P. pyralis</i>	M	3.60	3.74	1.28	9.45
<i>Microphotus dilatatus</i>	M	4.74	—	1.12	6.25
<i>Lamprohiza splendidula</i>	M	4.25	—	0.97	
<i>Pyropyga nigricans</i>	M	2.49	2.72	0.31	5.50
<i>Lucidina accensa</i>	M	3.08	—	0.45	10.20
<i>L. accensa</i>	F	3.91	—	0.40	9.50
<i>L. biplagiata</i>	M	3.89	—	0.35	7.20
<i>L. biplagiata</i>	F	3.24	—		
<i>Pyractonema nigripennis</i>	M	3.60	—	0.60	14.40
<i>P. nigripennis</i>	M	4.67*	—		
<i>P. obscura</i>	M	3.70	—	0.36	9.90
<i>Pristolycus sagulatus</i>	M	4.81	—	0.41	7.40
<i>Photuris flavicollis</i>	M	4.63	4.74	1.13	9.85
<i>P. congener</i>	M	4.26	5.01	1.22	7.80
<i>P. congener</i>	M	6.27*	5.84		
<i>Luciola cruciata</i>	M	5.56	5.30	1.50	12.10
<i>L. cruciata</i>	F		5.50	1.30	15.50
<i>L. japonica ?</i>	M	4.25	5.00		8.00
<i>L. filiformis yayeyamana</i>	M	3.32	3.14	0.88	5.25
<i>L. kuroiwae</i>	M		3.27	0.60	4.60
<i>L. lateralis</i>	F	5.94	5.27	1.10	7.90

<i>L. lateralis</i>	M	4.81	4.86	0.90	8.00
<i>L. obsoleta</i>	M	5.83	5.64	1.05	7.00
<i>L. obsoleta</i>	M	4.23	3.35	0.75	8.10
<i>L. formosana</i>	M	5.11	—	1.17	9.10
<i>Hotaria parvula</i>	M	5.03	5.00	1.05	8.90
<i>H. parvula</i>	F	3.15	—	0.40	—
<i>Pteroptyx amilae</i>	M	3.35	3.66	0.85	5.40
<i>Curtos costipennis</i>	M	3.21	—	1.02	6.25
<i>C. costipennis</i>	M	4.40*	4.95	—	—
<i>C. costipennis</i>	F	2.49	—	—	—
<i>C. okinawana</i>	F	4.97	—	0.95	5.90
<i>Drilaster bicolor</i>	M	5.96	—	0.35	6.15
<i>Brachylampis sanguinicollis</i>	M	4.63	—	0.36	4.10
<i>Lamprigera yunnanensis</i>	M	7.60	7.90	2.70	11.80
<i>Cyphonocerus marginatus</i>	M	3.78	—	0.38	6.35
<i>C. ruficollis</i>	M	4.50	—	0.45	6.40
<i>C. ruficollis</i>	F	4.70	—	0.35	—

A: based on paper weight, B: calculated by $3\sqrt{3}d^2/8$ (d =diameter of facet),

*: dorsal view, M: male, F: female.

個眼面の面積と後翅長

個眼面の面積(平均値)の最小と最大値は各々 $2.41 \times 10^{-4} \text{mm}^2$, $7.6 \times 10^{-4} \text{mm}^2$ で後翅長の最小, 最大値は各々 4.10 mm, 15.4 mm であった。後翅長が長いほど個眼面の面積は大きくなった (Fig. 5)。複眼サイズと後翅長との関係は Fig. 6 に示した。複眼サイズと後翅長の間には明瞭な相関が認められなかったが, 複眼サイズが大きくなるとともに後翅長も大きくなる傾向がみられた。

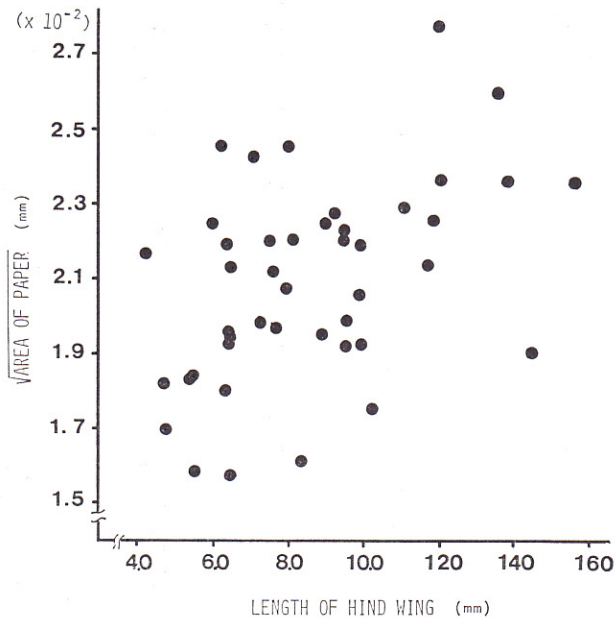


Fig. 5. Relation between length of hind wing and area of facet in the Lampyrid beetles.

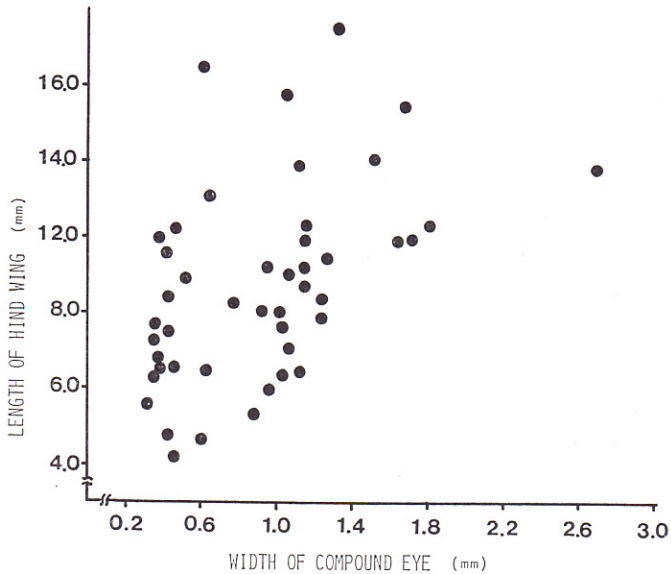


Fig. 6. Relation between width of compound eye and length of hind wing in the Lampyrid beetles.

考 察

夜行性ホタルの個眼面の形

夜行性種にみられる均一で大きな正六角形の個眼面はわずかな光を感受し、発光体の位置・方向を正確に知る上で物理的に適応的の形状と考えられる。多くの夜行性種の雄は雌の発光信号を見だし、飛翔接近することが知られている (LLOYD, 1966; BUCK and BUCK, 1972; OHBA, 1983)。雄は効率よく探雌するために複眼のサイズと飛翔するための後翅の長さが雌よりも大きいと考えられる。夜行性ホタルの複眼中心部の個眼面の形状は均一な正六角形であるが、周縁部には不定形の個眼面が存在する。このことは小山(1970)が鱗翅目で指摘したと同様に、ホタル類においても複眼分化の際に、中心部には流圧が強くなるが、周縁部ではその圧が均一でなくなる結果であると解釈できる。

昼行性・両行性ホタルの個眼面の形

夜行性種に比較して昼行性や両行性種の複眼サイズは非常に小さく、さらに流圧が均一に加わりにくくなるために、個眼面の形が不定型になる傾向が強くなる結果と考えられる。

昼行性、両行性種は弱く発光するだけであり、コミュニケーションには光シグナルの他に匂いのシグナルを使っているために、触角がよく発達している (大場, 1978)。このために複眼サイズが小さくなくても配偶行動に支障をきたさない。

ホタル科に近縁なベニボタル科、ジョウカイボン科の個眼面の形が不定型であり、昼行性ホタル類のそれに類似することは、個眼面の形状からみたときに近縁であるといえる。即ち、ホタル科の一群は夜行性から昼行性へ適応を遂げ、その延長線上にベニボタル科やジョウカイボン科が位置付けられると考えることもできる。特にベニボタル科に属してい

たことがあるスジグロボタル (*Pristolycus*) 属の分類学的な位置付けを以上の観点からも再検討する必要がある。

個眼面の面積と後翅長

夜行性ホタルにおいては個眼面の面積はホタルの体のサイズが大きいほど大きい傾向にあるが、体の大きさに対する個眼の相対的大きさは体のサイズにあまり関係なくほぼ一定であるといえる。例えば後翅長が長い夜行性ホタルほど個眼面の面積は大きい。後翅長に対する個眼面の面積を相対的に多くの個体について比較することによって、ホタル類の体形範囲を知る手がかりが得られると考えられる。

ま と め

- 1) 夜行性ホタル類の個眼面形態は複眼の周縁部を除いて均一な正六角形である傾向が強く、両行性や昼行性ホタル類では変形し、不定型化する傾向がある。
- 2) 夜行性と昼行性ホタル類の個眼面の面積には大きな相違が認められない。
- 3) 複眼サイズが大きくなるに従い個眼面の面積の下限値は大きくなる傾向にある。
- 4) 夜行性ホタル複眼背面の個眼面の面積は腹面のそれよりも小さい。
- 5) 個眼面の面積と後翅長は正の相関にある傾向があるが明瞭とはいえない。
- 6) 夜行性ホタル類の雄は雌に比較すると複眼とそれを構成する個眼の表面積が大きい。

謝 辞

この研究を進めるにあたり、前館長横須賀市博物館の羽根田弥太博士並びにカリフォルニア大学の F. I. 辻教授からご教示を頂いた。またフロリダ大学の J. E. LLOYD 教授から多くの貴重なホタル資料を寄贈して頂いた。ここに記して厚くお礼申し上げる。

引用文献

- BUCK, J. and E. BUCK 1972. Photic signaling in the firefly *Photinus greeni*. *Biol. Bull.*, 142(2): 195-205.
- HORRIDGE, G. A. 1969. The eye of the firefly *Photuris*. *Proc. Roy. Soc., London. (B)*, 171: 445-463.
- KOYAMA, N. 1964. Estimation of activities of bombycid and saturniid moths by the structure of compound eye. *J. Sericult. Sci. Japan*, 33(1): 24-27.
- 小山長雄 1970. 鱗翅類の複眼とところどころ, 1. 個眼面の形・大きさ・数など. *New Entomologist*, 19 (2-3): 21-26.
- LLOYD, J. E. 1966. Study on the flash communication system in *Photinus* fireflies. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (130): 1-95.
- 大場信義 1976. ムネクリイロボタルの形態と活動習性について. 横須賀市博研報〔自然〕, (25): 35-43, 図版 3-5.
- 1978. ホタル類の形態と活動習性. 同上, (25): 15-28, 図版 2-3.
- OHBA, N. 1983. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (30): 1-62, pls. 1-6.
- 八木誠政・後閑暢夫 1964. コガネムシ複眼の表面形態と活動習性との関連性について. 農学集報, 9(4): 173-177.
- ・小山長雄 1963. 複眼の構造によるガ類の活動性の評価—応用上の見地から—. 日本応用動物昆虫学会誌, 7(4): 316-320.