

ヒメボタル雌の誘引シグナル

大場信義*

Calling signal of female *Hotaria parvula*
(Coleoptera: Lampyridae)

Nobuyoshi OHBA*

Mating behavior of *Hotaria parvula* was studied in the previous papers (OHBA, 1980; 1983), which reported that females of *H. parvula* attracted males by emitted calling signals. However, the flash pattern of the calling signals has not been investigated in detail. In the present study, the flash pattern of calling signals of female *H. parvula* has been clarified and the interaction between males of *H. parvula* and artificial flashes has been experimented in the field.

はじめに

ヒメボタルの雄は断続した光を放ち、地上 1~2m を群飛して探雌し、雌は特異な光シグナルを放ち、雄を誘引することが観察されている (OHBA, 1980; 1983)。この雌の特異な発光シグナルは雄を誘引するシグナル (calling signal) と見なされ、2~4 秒間に 1 回まばたきを伴う光を発する。ヒメボタルの発光パターンやコミュニケーションの研究はこれまでの一連の研究 (大場, 1975; 1976; 1986; OHBA, 1980; 1983) でかなり判明しているが、雌の誘引シグナルのパターンの記録解析やモデル光に対する雄の反応、探雌飛行中の雄が発する光シグナルのパターン解析についてはなお研究の余地があった。本報では野外における雌の誘引シグナルを中心に記録、解析するとともにモデル光に対する雄の反応を実験、解析したのでそれらの結果について論議する。

観察・実験方法

1985年5月22日から25日までの毎晩、名古屋市大津橋 (名古屋城外堀) のヒメボタル *Hotaria parvula* KIESENWETTER の群生地において、午後10時から午前3時の間観察と実験を行った。発光パターンの記録と解析は超高感度のTVカメラを駆使した方法 (OHBA, 1985) によった。この方法はTVカメラで発光パターンを収録後、室内で再生して映像解析するものである。

ヒメボタルの反応を調べるモデル光は次の装置により点滅させた。

(1) 光シグナルを音声変換記録したものから再度光シグナルに変換する装置

この装置は野外のヒメボタルの雌が放つ光シグナルを音声に変換してあらかじめ収録しておいたものを再生し、その音声出力により直接発光ダイオードを点滅させるものであり、

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

原稿受理 1986年8月31日。横須賀市博物館業績第342号。

雌の発光パターンを忠実に再生できる。

(2) 発光ダイオードを点滅させる電子発光装置

この装置はトランジスター、コンデンサー、抵抗などから構成され、任意な間隔で規則的に発光ダイオードを点滅させることができる。

光源の発光ダイオードは市販されている角型の黄色発光ダイオード (7.5×5.0×2.0 mm) を用いた。

生息地は名古屋城の外堀内の緑地で、長さ 300 m、幅 50 m 前後ある。1975年に堀内の鉄道が廃線となり整地されたがその後安定した環境を保持している (竹内, 1985)。堀の内側は晴天日の23:00以降になるとの気温降下により結露する。曇天の日には市街の照明が雲に反射するために月に照らされるほどに明るい。

結 果

(1) 雌が発する誘引シグナル

名古屋城外堀のヒメボタルは午後10時以降に雄が群飛、発光し、雄の飛翔発光活動に伴い雌が特異な光シグナルを発した (Fig. 1)。このシグナルは2-4秒間に2回連続して発せられ (平均発光間隔2.6秒, N=36, sd=0.9), 目視観察の結果 (OHBA, 1983) にはほぼ一致した。この光シグナルを放つ雌は上空を飛行する雄を誘引した (Fig. 2.2)。雌は誘引シグナルを発するときに植物 (クズ, スギナ, ヤエムグラほか) の茎などに止まり発光器面を採雌飛行する上空の雄に見え易い方向に向けて発光した。誘引シグナルを発する雌に複数個体の雄が飛来することも確認された。

誘引シグナルを放つ雌を半透明白色のプラスチック容器 (直径 3 cm, 高さ 5 cm) にい



Fig. 1. Flash pattern of calling signals in female *H. parvula*, Recorded with an image-intensifier tube system (OHBA, 1985) in the field. Recording left to right. Ordinate: relative intensity, abscissa: time, the scale indicating 1 second. Recording temperature is 14°C.

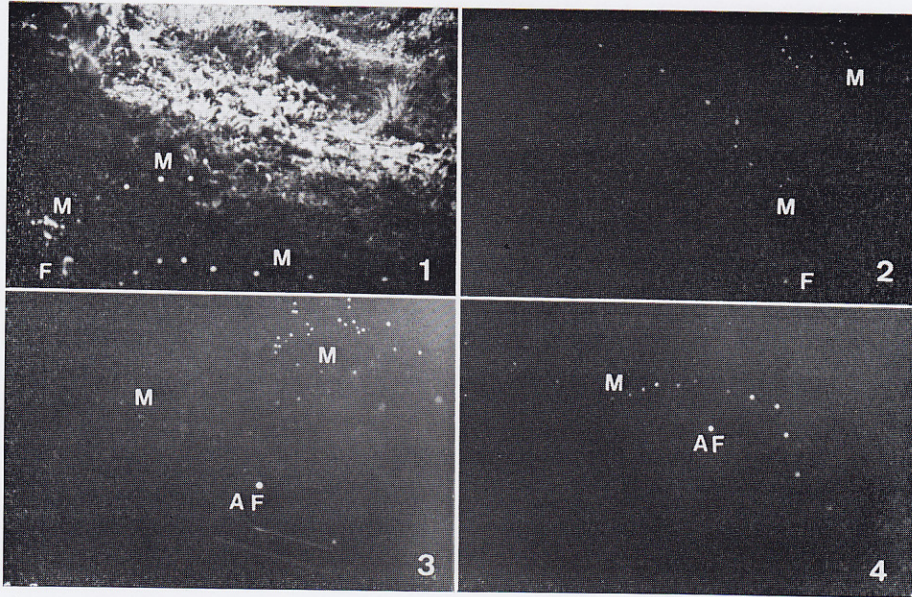


Fig. 2. Flash interaction between male of *H. parvula* and artificial flashes.

1. Males of *H. parvula* were attracted to the female emitting calling signals in a plastic case.
 2. Males of *H. parvula* were attracted to the female emitting calling signals.
 3. Males of *H. parvula* approached to artificial flashes and hovered around the artificial flashes.
 4. Males of *H. parvula* approached to artificial flashes but flew away soon.
- M=male, F=female, AF=artificial flashes, M=male.

れて探雌飛行する雄の下方に置いたところ、雌は上空を通過する雄に応答し相手をさらに引き付けて着地させた (Fig. 2.1)。雄は雌の応答のタイミングが微妙に変化するときには発光体を確認するように停滞飛行した。2回連続して発せられる雌のまばたきを伴う誘引シグナルによって、上空を通過する雄が誘引され、雌を入れたプラスチック容器のまわり (約 20 cm 範囲) に舞い降りた。雄を誘引した後の雌の発光頻度は次第に高くなった。雌は数十 cm 前後まで接近した雄に対して一定のタイミング (雄が発光してから約 0.3 秒後) で応答発光した。雄が飛来した後に雌の発光は固有な誘引シグナル (calling signal) から応答シグナルに移行した。この応答発光の頻度は雄が接近した後に時間経過とともに次第に高まった。

(2) モデル光に対する雄の反応

1) 電氣的に再生した雌の光シグナルに対する雄の反応

再生した電氣的雌のモデル光により探雌飛行中の雄は光源に誘引されるが、さらに舞降りるには光源から発せられるシグナルのタイミングが雄に回答する雌の発光のタイミングにたまたま一致したときに限られた。この雌は探雌中の雄を 30 cm 前後まで誘引するがさらに雄を誘引して交尾行動を解発させるまでには至らなかった。この電氣的雌のシグナルに飛来した雄は光源の周囲で発光シグナルの確認と考えられる停滞飛行を 5-10 秒間続けた (Fig. 2.3)。

2) 電子発光装置から発したモデル光による雄の反応

モデル光は1~5秒までの間隔で探雌飛行中の雄に向けて発した。モデル光の波形はFig. 3に示すように、1組のシグナルに3~8回連続して発光させ、1組のシグナルの発光時間を0.1~1.0秒に変化させた。またシグナルとシグナルの間隔を2~5秒に変えて設定した。その結果は次の通りである。探雌飛行中の雄は発光間隔を2.6秒、3個の連続光からなるシグナルに飛来、接近した。モデル光に接近した雄は光源の光パターンを確認するように光源を回り込んで飛び去った (Fig. 2.4)。

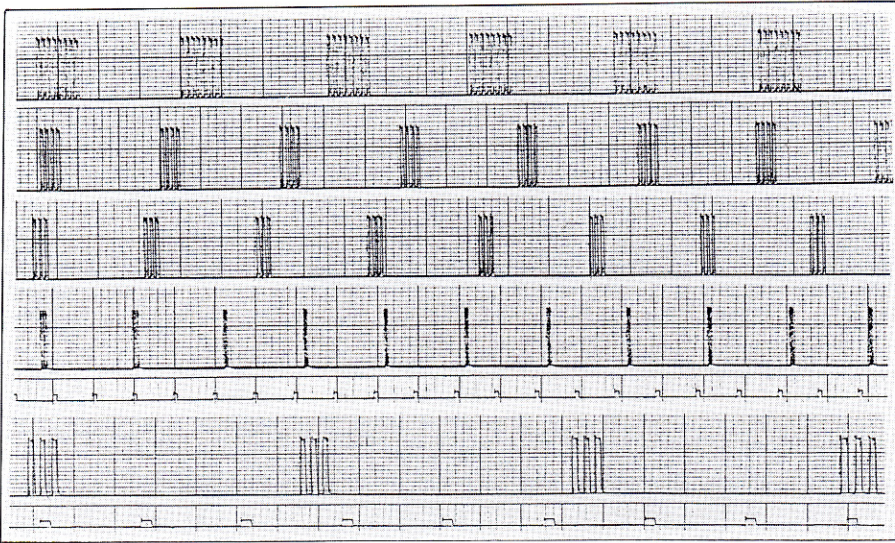


Fig. 3. Flash pattern of artificial flashes for experimental observation in the field.

(3) 雌が放つ誘引シグナル

探雌飛行中の雄に電気的なモデル光と誘引シグナルを放つ雌を向けて雄がどちらに誘引されるか比較実験した結果は次の通りである。3~5m 範囲を飛行する雄はどちらの光源にも反応を示したが、1m 前後まで接近した後は明らかに雌に誘引された。雌の誘引シグナルは複数個体の雄を誘引した (Fig. 2.2)。雌の発光間隔は応答発光する頻度が高くなるに伴い次第に短縮して0.6秒前後に達した。この状態にある雌に新たな雄が接近しても雌は応答の頻度をそれ以上に高くすることができず、その結果応答を受けられなかった雄は通過した。誘引された雄の発光頻度は雌の応答発光によって次第に短縮され0.6秒前後に達した。

(4) 探雌飛行中に発せられる雄の発光パターン

探雌飛行中に発せられる雄の発光間隔は OHBA (1983) により目視観察されているだけで、発光パターンの解析は技術的に困難であったためになされていなかったが、本研究により Fig. 4 に示す通り明らかとなった。発光間隔は OHBA (1983) が報告している通り 0.8~1秒であり (平均発光間隔 9秒, N=15, sd=0.02, 17°C, 記録紙上から直接読み取った), 気温変動による影響が小さかった。また発光シグナルの波形は単一なピークであり、発光持続時間が0.2秒以下 (平均発光持続時間 0.16秒, N=9, sd=0.03, 17°C)

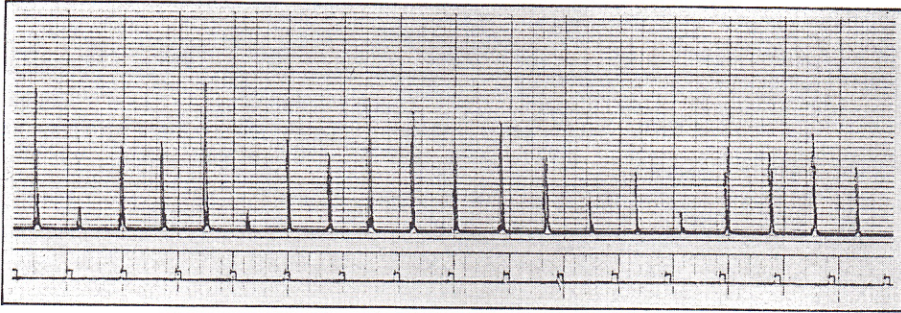


Fig. 4. Flash pattern of flying male of *H. parvula*.
Recording to analysing methods as shown in Fig. 1.

の短いフラッシュ光であった。誘引されて雌の周辺に舞い降りた雄は植物の細い茎などに止まり発光シグナルを雌に発した。雌の発光器は腹部腹側にあるが雄は発光するときに細い茎と体が直角になる姿勢で止まった。雄のこうした体勢は腹側の発光器を雌の方向へ向けて効率よく光シグナルを送る上で適応的行動といえる。

考 察

ヒメボタルにみられるような誘引シグナルはホタル類全般に広く認められ、種特異的なパターンである (LLOYD, 1966 ほか)。筆者はヒメボタルの雄が誘引シグナルをどのように識別しているのかその機構を明らかにするために実験を試み、すでに記したいくつかの結果を得ているのでそれらについて以下に検討を加えてみる。

(1) 半透明な容器に雌を入れたときの誘引効果

今回実験に用いた半透明容器の外側から中に入れてある雌を見る限り色彩や形態を識別し難い。こうした状態にある雌に雄が次々に誘引されるという事実から雄は最初に雌の外形態や色彩ではなく発光パターンによってヒメボタルの雌であるか否かを識別していると考えられる。雌の発光器の形態は特異であり、至近距離に達した雄は雌の発光器形態を識別していると考えられるが雄を誘引する第一義的要因となっていない。

(2) 誘引シグナルをモデル光に置き換えたときの雄の反応

雌が放つ誘引シグナルを人工光源により忠実に再生し雄の反応を観察してみると光源に誘引された雄は停滞飛行を続ける。こうした雄の行動は再生したモデル光の発光のタイミングが微妙に変化する結果、光源を確認する行動として解発されることが考えられる。モデル光が接近した雄に対して応答シグナルとしての許容範囲内のタイミングで発光するときには雄は誘引され、許容範囲外では誘引されない。雄が停滞飛行をするということはこの許容範囲を越えているか否かの識別に迷いがあることを示唆する。電氣的雌のモデル光のパターンが雌の誘引シグナルのパターンに忠実であっても、雄の発光に対し無関係に、機械的に発せられるため、応答シグナルとしてのタイミングの許容範囲に入ったり入らなかったりする。このために雄は光源の発光パターンの確認に時間をかけていると考えられる。

モデル化した雌の誘引シグナルを人工光源から機械的に、等間隔に発した場合に更に誘引効果が低下する。雌が発する誘引シグナルを忠実にモデル光に置き換えた結果と比べて誘引効果が低くなる原因はモデル光と雌の発光パターンに相違点があるためと考えられる。

がこの相違点のなかの何が誘引効果を左右するのか今後に残された課題である。雌の誘引シグナルは2回連続してまばたきを伴う特異な光を発することが多く、このことが雄を誘引する効果を高めている可能性もある。

ヒメボタルの雌は飛来接近した雄に対して適切なタイミングで応答発光するので、誘引効果は最も高い。一方、電気的モデル光は雄に適切なタイミングで応答発光できる頻度が低いために誘引効果が低いと考えられる。

雌の応答可能な発光頻度の限界はほぼ0.6秒に1回、雌に接近した雄の発光頻度も同様であることから最終的に雌が交信する雄は1個体に特定されると考えられる。この特定の機構、即ち複数の雄個体がいるなかで雌はどのように雄を選択して交尾に至るについては詳細に解析を進めているので別に報告する。

(3) ツシマヒメボタルの誘引シグナルとの比較

ツシマヒメボタル *Hotaria tushimana* は長崎県対馬に分布し、ヒメボタルにきわめて近縁な種であり、両種の発光シグナルの比較研究は本属ホタルの種分化や適応進化を探る上で重要である。

ツシマヒメボタルの雌が放つ誘引シグナルはすでに OHBA (1985) により明らかにされている。ツシマヒメボタルの誘引シグナルとヒメボタルのそれを比較すると両種間でほとんど相違が認められず、両種の配偶行動や誘引シグナルはほぼ同一といえ、ヒメボタルの分布拡散の経路の示唆 (OHBA, 1983) を支持する。

ま と め

- 1) ヒメボタルの雌が放つ誘引シグナル (calling signal) を高感度 TV カメラで収録し、発光パターンの解析を行なった。
- 2) 探雌中の雄に誘引シグナルを放つヒメボタルの雌や電気的モデル光を向けて雄の反応を明らかにした。
- 3) 探雌中の雄は2-4秒 (平均2.6秒) 毎に2回連続して放たれる雌のまばたきを伴う光シグナルに誘引された。
- 4) 電気的光シグナルに誘引された雄は自身が発光してから約0.3秒後にモデル光が発せられると光源の近くに舞い降りた。
- 5) 電気的光シグナルに誘引された雄は光源の発光のタイミングが微妙に変化するときに光源から30cm前後の範囲を停滞飛行して発光パターンを確認した。
- 6) 一定のタイミングで応答の光シグナルが得られない雄は光源を通過した。
- 7) 雄が接近した雌は次第に発光頻度を高め、0.6秒に一回前後発光した。
- 8) 誘引シグナルを放つ雌は複数個体の雄を誘引した。
- 9) 雄の飛行中に発せられる光シグナルのパターンを記録、解析したところ発光間隔は平均0.9秒であった。

謝 辞

この研究を進めるに当たり、横須賀市博物館前館長の羽根田弥太博士から絶えず激励を頂いた。フロリダ大学の J. E. ロイド教授から有益なコメントを頂いた。京都大学の日高敏隆教授からは研究の機会を与えられ、御教示頂いた。野外観察、実験に際し竹内重信氏

より多大な協力を頂いた。本研究の一部は文部省科学研究費特定研究生物の適応戦略と社会構造によった。

引用文献

- LLOYD, J. E. 1966. Studies on the flash communication system in *Photinus* fireflies. *Misc. Pub. Mus. Zool., Univ. Mich.*, (130): 1-95.
- 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.
- 1976. 同前 (11). 同上, (22): 12-17.
- 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, 東京.
- OHBA, N. 1980. Mating behavior of a Japanese *Hotaria* firefly (Coleoptera: Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (27): 13-18.
- 1983. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Ibid.*, (30): 1-62, pls. 1-6.
- 1985. Flash communication in *Hotaria tushimana* (Coleoptera: Lampyridae). *Ibid.*, (33): 13-17.
- 竹内重信 1985. ヒメボタル. 83 pp. エフエイ出版, 名古屋.

