

クロマドボタルの生活史と幼虫の斑紋変異

大 谷 雅 昭*

Life history and marking variation of larval stage in *Pyrocoelia fumosa* Gorham

*OHTANI M. : 群馬大学大学院教育学研究科教科教育専修理科教育専攻

キーワード：クロマドボタル、生態、幼虫、捕食者、液体分泌、発光、擬死、
防御システム、斑紋変異

Key words : *Pyrocoelia fumosa* , biology , larva , predators , reflex bleeding , luminescence ,
death mimicry , defensive system , marking variation

目 次

緒 言	．．．	2
材料及び飼育・観察方法	．．．	3
研究結果	．．．	6
考 察	．．．	1 8
謝 辞	．．．	2 7
要 約	．．．	2 7
引用文献	．．．	2 8

緒 言

日本人にとって初夏の風物詩として親しまれているホタルは、今や豊かな自然環境の指標として手厚い保護活動が行われ、日本各地で復活を遂げている。ここで言われるホタルとはゲンジボタル *Luciola cruciata* であり、古くから分類(中根、1968)や発光(羽根田、1986)に関する研究が行われてきた。ホタルの成虫が光る理由については、Lloyd (1975) が北米産ホタル *Photinus* 属を用いた実験で、コミュニケーション手段として使われていると発表し、発光の意義のひとつが解明された。また、日本においては、1970 年代の経済の高度成長に伴う公害問題の深刻化に対して、環境問題への意識高揚のシンボルとしてホタル(ゲンジボタル)が取り上げられてから、急速にゲンジボタルの生態や形態(大場、1988)、人工飼育法の研究(中根・大場、1983)が進み、最近では遺伝子レベルでの集団の解析(Suzuki et al., 1996)まで行われている。

しかし、世界的に見ても 2000 種ほどいと言われるホタルの多くは陸生ホタルで、日本のホタルは 10 属 47 種 4 亜種が知られている(大場、1998)が、ゲンジボタルのような水生ホタルは、ヘイケボタル *Luciola lateralis* とクメジマボタル *Luciola owadai* など 5 種 1 亜種にすぎない。これまで、ホタルの研究として行われてきたものの多くは、水生ホタルあるいは成虫の発光(大場、1986)についてである。ホタル科の多くを占める陸生ホタルの研究は、南西諸島や琉球列島に生息する大型のマドボタル属 *Pyrocoelia* (大場、1984)の一部やイリオモテボタル *Rhagophthalmus ohbai* (大場、1997)を除いてほとんど進んでいない。また、ホタル科の昆虫は卵から幼虫、蛹、一部成虫と各段階で発光するが、成虫期以外の発光についてはどんな意義があるのかは全くわかっていない。

そこで、本研究では近畿以東に分布し、人里から山地林縁に広く生息する陸生ホタル 1 種のクロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* を研究材料として取り上げた。本種は、幼虫が初夏から秋にかけて集団で発光することが知られている(矢島・荻野、1980)。その生活史については、神田(1935)が成虫と幼虫の形態観察を行い、波多野(2001)が幼虫のサイズ測定により生活史を推定している。また、波多野(2001)はシュレーゲルアオガエルはクロマドボタル幼虫を食べないことから忌避物質を持つこと推測し、Ohba, N. and Hidaka, T. (2002) は成虫が外部刺激により液体を分泌することを確認し、それは捕食者に対する忌避物質となっていることを報告している。さらに、クロマドボタル幼虫の斑紋パターンについては、大場・後藤(1993)や小俣・俣川(2001)が、地域集団について分布や特徴を報告している。しかし、生活史や幼虫の斑紋の詳細、成虫のコミュニケーションの実態など明らかになっていないことも多い。

本研究では、主に不明な点の多いクロマドボタルの幼虫の生態と、幼虫時の発光の意義について、生息地における調査と人工飼育による観察により明らかにすることを目的とした。また、その過程において、幼虫の外敵に対する防御システムに関わる忌避物質分泌と捕食実験を行い、その実態の解明を試みた。さらに、マドボタル属の特徴でもある幼虫の背板の斑紋のパターンの調査を行った。

材料及び飼育・観察方法

1. 材料

1) クロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* GORHAM, 1883

以前から幼虫（図1）の生息が確認されていた群馬県藤岡市上日野上平を、成虫や幼虫の主たる生態の調査地及び飼育用幼虫採集地とした。また、成虫の採集は、群馬県富岡市上丹生でも行った。さらに、斑紋パターンの調査では、群馬県吾妻郡長野原町勘場木の個体も加えた。



図1. クロマドボタルの幼虫

2) 調査地域の概要

主な調査地域は、群馬県南部にある藤岡市上日野上平地区である（図2）。同地域は、藤岡市街地より西に約18kmの地点にあり、標高は約360mである。藤岡市を流れる一級河川の鮎川（全長約27km、利根川支流）に沿って走る県道高崎万場秩父線の脇にある。地質的には、関東山地東部に当たり、三波川結晶片岩類中部層からなり、鮎川によって急峻な峡谷がつくられている。植生としては、鮎川の両岸の大半は、スギやヒノキの造林地で、特にスギの造林面積が広い。植林地の林床は比較的管理がよく、林の構造及び植生は単調になっている。この他に、西部の妙義山東麓に位置する富岡市上丹生の、丹生川に沿う小さな林道において調査を行った。また、北西部の吾妻郡長野原町勘場木の西斜面の小さな林道も調査した。

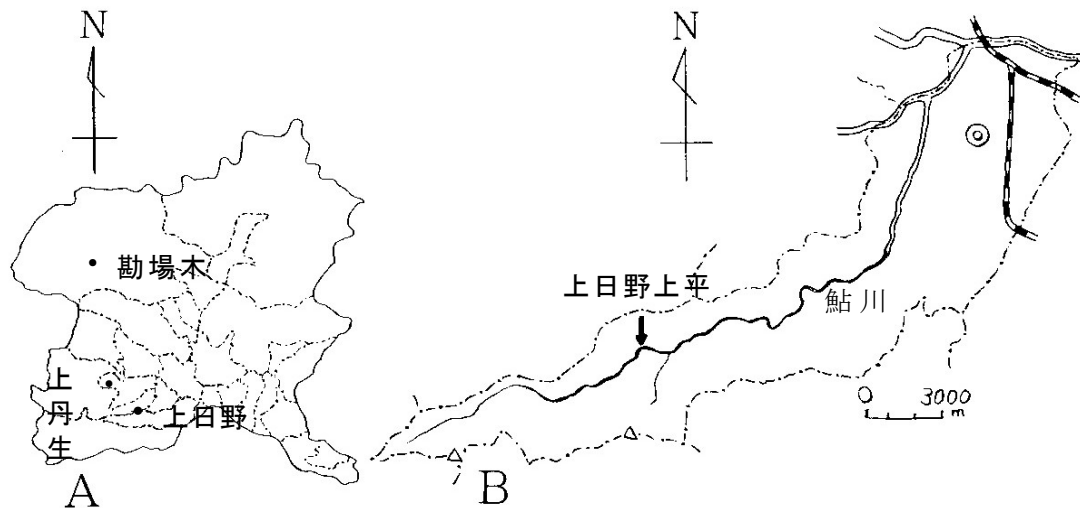


図2. 調査地域 A：群馬県、B：藤岡市

2) 調査地の環境

上平の調査地点（図3）は、鮎川と県道に面した南向きの全長約80mの区間で、中心は約70m²の平地で、奥は約30度の斜面でクスギコナラ林となっている。周辺はスギの植林地が多く、林床はジャノヒゲやアズマネザサなどでおおわれている。調査地西側も同様な構造で、東側は道路から直接斜面になっていたり、高さ2.5mほどの空石積みの石垣となっている。また、近くに小さな沢がいくつかある。

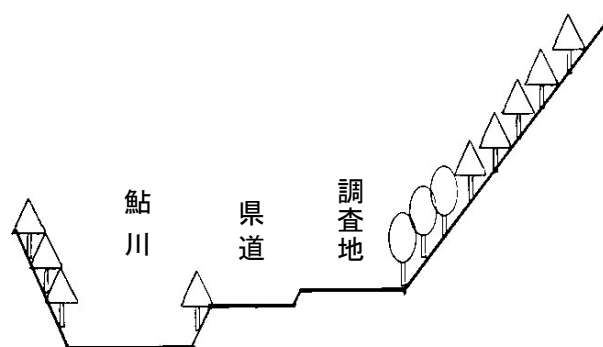


図3．上平の調査地の環境

2. 飼育方法

顕著な発光で捕獲が容易な幼虫時から人工飼育を始めた。飼育法は、市販の蓋付き透明カップ（直径 11cm・深さ 5cm 及び直径 8.5cm・深さ 4cm）にカット綿を敷き、適量の水苔を置き、霧吹きをして乾燥を防ぐようにし、個別または複数個体を入れた（図4）。餌は、田畑脇で採集できるウスカワマイマイ *Fruticicola despecta sieboldiana* を適宜与えた。以上のものを、直射日光が当たらない室内に置いて飼育した。冬期は、幼虫の休眠を確実なものとするために、明かり取りを付けた発泡スチロール容器に入れ、屋外に置いた。この条件下で、発光、採餌、脱皮、休眠、蛹化、羽化、交尾、産卵、ふ化等の様子を観察した。



図4．カップ飼育

3. 幼虫の液体分泌実験

クロマドボタル幼虫が忌避物質と思われる液体を分泌することの確認は、指やピンセットを使って幼虫の胸部や腹部を押したり刺激するなどして行った（図5）。また、分泌された液体の忌避性の有無は、殻に幼虫の分泌液を塗ったウスカワマイマイを、マイマイカブリ *Damaster blaptoides* に与えて、捕食状況を観察した。



図5．体液分泌実験法

4. 幼虫の捕食実験

これまで、シュレーゲルアオガエル *Rhacophorus schlegelii* を用いた実験を通して、クロマドボタル幼虫は忌避物質を持ち、外敵から身を守るのであろうとする研究はある（波多野、2001）が、捕食者は特定されていない。そこで、クロマドボタルの捕食者を調べるとともに、捕食者に対する防御法を調べるために次の実験を行った。

クロマドボタル幼虫と捕食者と思われる動物との関係を観察するのには、通常、幼虫を

飼育している環境で行った。飼育観察容器である直径 11cm、深さ 5cm の透明カップに、カット綿を敷き、水苔を入れる。そこに幼虫と小型の捕食者と考えられる 12 種類の動物を入れ、数日から 6 週間程度様子を観察した。場合によっては、他の被捕食者を入れて肉食であることを確認した。また、ジョロウグモ *Nephila clavata* は、野外の巣にクロマドボタル幼虫を掛けることで観察した。一方、クロヤマアリ *Formica japonica* は、巣穴の近くにクロマドボタルを置き、ヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus tigrinus* は小型水槽でクロマドボタル幼虫を糸でつるして観察した。必要に応じて、他の捕食者に対しても、糸につるした幼虫を眼前にぶら下げて様子を見た。

さらに、いくつかの捕食実験においては、発光による防御効果を確かめるために、発光器を黒色ラッカーで塗り発光を見えなくした幼虫を、捕食者と同一容器に入れ、対照区の個体と比較した。

5. 幼虫の発光

野外における夜間発光と活動の様子は、主に藤岡市上日野上平の観察地で観察し記録するとともに、人工飼育を通じて発光等の生態を観察した。

6. 斑紋パターン

幼虫の斑紋調査は野外で行うことが困難なため、採取個体を持ち帰り、ルーペで観察することで、斑紋パターンを調査した。また、斑紋の様子はビデオ撮影をして記録した。

研究結果

1. クロマドボタルの生活史

1) 成虫の生態

a) 出現期

調査地において2カ年にわたり成虫の出現期の調査をしてきたが、2002年6月29日午前6時過ぎに、2匹の葉上に止まるオスを確認しただけであった。群馬県富岡市における調査では、2001年6月23日に2匹、6月28日に1匹を午後2時過ぎに確認した。いずれもオスで、23日は1.5mほどの高さをゆっくりと飛翔していて、28日は葉上に止まっていた。

b) 成虫のサイズ

藤岡市上日野で野外採取した2匹のオスの体長は、10.1mmと10.2mmで、体幅（前胸背幅）はいずれも3.8mmであった。

これに対して人工飼育をして得られた12個体のオスの体長（図6）は、最大が14.9mm、最小が11.3mm、平均で12.4mmであった（標準偏差0.90）。前胸背幅は、最大が4.3mm、最小が3.4mm、平均で3.7mmであった（標準偏差0.23）。

また、人工飼育をして得られた16個体のメスの体長（図6）は、最大が19.6mm、最小が11.2mm、平均で16.1mmであった（標準偏差2.58）。前胸背幅は、最大が4.8mm、最小が3.0mm、平均で4.1mmであった（標準偏差0.46）。

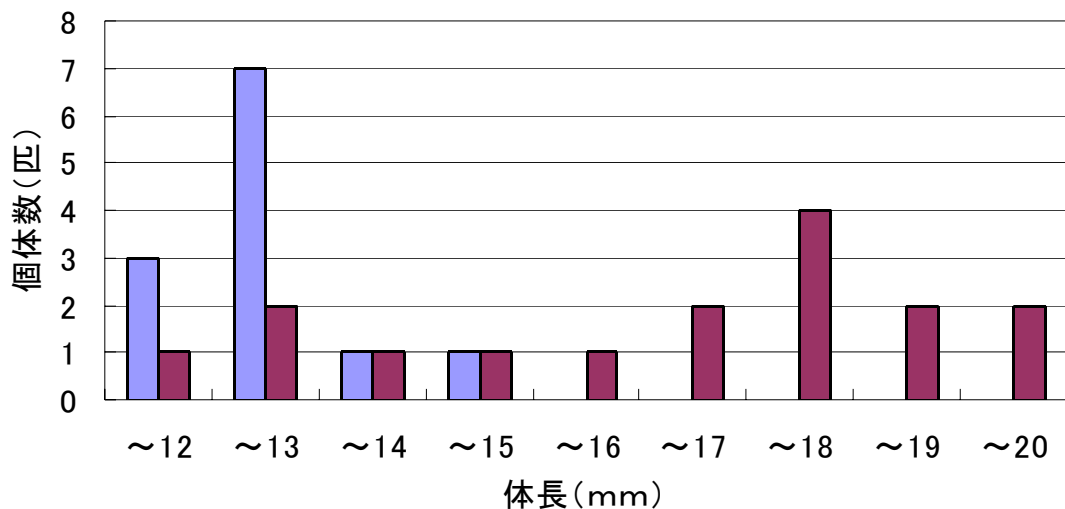


図6. クロマドボタル成虫（人工飼育）のオスとメスの体長

■ オス ■ メス

c) 発光

雌雄ともに第7腹節の上側左右に一对の発光器があり、羽化直後に刺激を与えると比較的良く発光した。徐々に発光することが少なくなり、特に、メスは数日すると外部刺激を与えても発光しなくなった。オス（図7）も自発的な発光はほとんどなくなった。また、

交尾のために雌雄を同一カップ等に入れても、コミュニケーションをとるための発光は見られなかった。

d) 交尾 (図 8)

処女雌に対するオスの交尾行動を観察する実験を、通常の飼育容器を用いて夜間 3 回、昼間 6 回行った。夜間の交尾実験では、メスの飼育容器にオスを入れた場合は、オスはメスの場所をすぐ認知できず、メスの弱発光により認知が可能になり、接近し、交尾行動とった。また、新しい容器にオスとメスを入れた場合は、すぐにオスがメスに向かっていき、交尾行動を起こすことが観察された。昼間の実験では、いずれも新しい容器

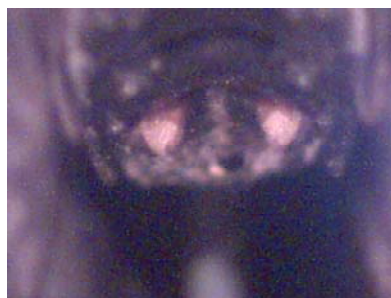


図 7. オスの発光器

にオスとメスを入れたが、少なくとも数分後までにはオスはメスの存在に気づき、活発な動きを見せた。飼育用のカップに 4cm の間隔で置いた場合は、オスは一直線にメスに向かい交尾行動をとった。また、25cm の間隔に置いた場合も、オスはメスの存在に気づくと、飛んだり盛んに歩き回って探雌活動をした。メスのおおよその場所を確認すると、触角と交尾器を伸ばしながら近づき、メスの頭部に対して開発行動を取り、交尾体制を繰り返しながら、交尾に至る様子が観察された。



図 8. 交尾 (左:オス、右:メス)

交尾は連続的に数時間から数日続いたり、同一オスと交尾を繰り返す場合、さらに違うオスとも交尾をしたり、産卵した後も交尾をしているメスを見ることができた。

e) 産卵

最初の交尾から 2 日たつと産卵を始め、数日間かけて、数回に分けて行われ、産卵の合間に再び交尾をする個体も見られた。7 個体のメスの産卵行動を観察したが、背を丸め、少しずつ移動をしながら卵を生んだ。産卵数は最多が 100 個、最少が 21 個で、平均は 54 個になった (表 1)。また、6 個体の処女雌を交尾させずに飼育していると、1 週間ほどすると未交尾のまま産卵した。産卵数は最多が 105 個、最少が 8 個で、平均は 69 個であった (表 2)。

表 1. 受精産卵数

受精産卵数	21	36	38	40	51	92	100	平均 54 個
-------	----	----	----	----	----	----	-----	---------

表 2. 未交尾産卵数

未交尾産卵数	8	38	79	90	96	105	平均 69 個
--------	---	----	----	----	----	-----	---------

f) 寿命 (図 9)

人工飼育では最初に羽化したオスは 5 月 31 日、メスは 6 月 2 日で、最終の羽化はオスが 6 月 5 日、メスが 6 月 10 日であり、オスの方がやや早かった。寿命は 9 個体のオスで最長が 13 日、最短が 8 日、17 個体のメスで最長が 20 日、最短が 8 日であり、平均寿命は雌雄とも 11 日程度であった。

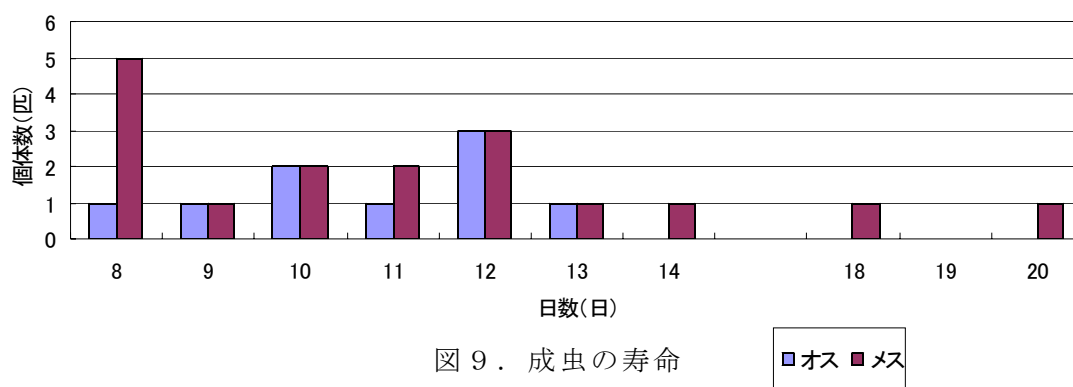


図 9 . 成虫の寿命

2) 卵

a) 外部形態

直径は 1.2~1.3mm の淡黄色の球形で、とげ状の突起が一つあった (図 10)。時間がたつにつれて、徐々に濃黄色から暗黒色になり、幼虫が見えてきた。



図 10. 卵

b) ふ化

早いものは 29 日目からふ化を始め、灰白色の幼虫が生まれた。体長は 5.5mm、体幅 0.6mm で、数時間で黒くなってきた。

3) 幼虫の生態

a) 出現期

調査地において発光する幼虫が顕著に見られる時期は、6 月上旬から 10 月下旬までで、発光個体数は月明かりとの相関関係が見られ、月明かりがない曇りの日や晴れていても月齢が若い時に発光個体数が増える傾向があった (図 11)。また、休眠明けの 4 ~ 5 月には発光があまり見られず、調査の明確な休眠明けの期日はわからなかった。10 月下旬には

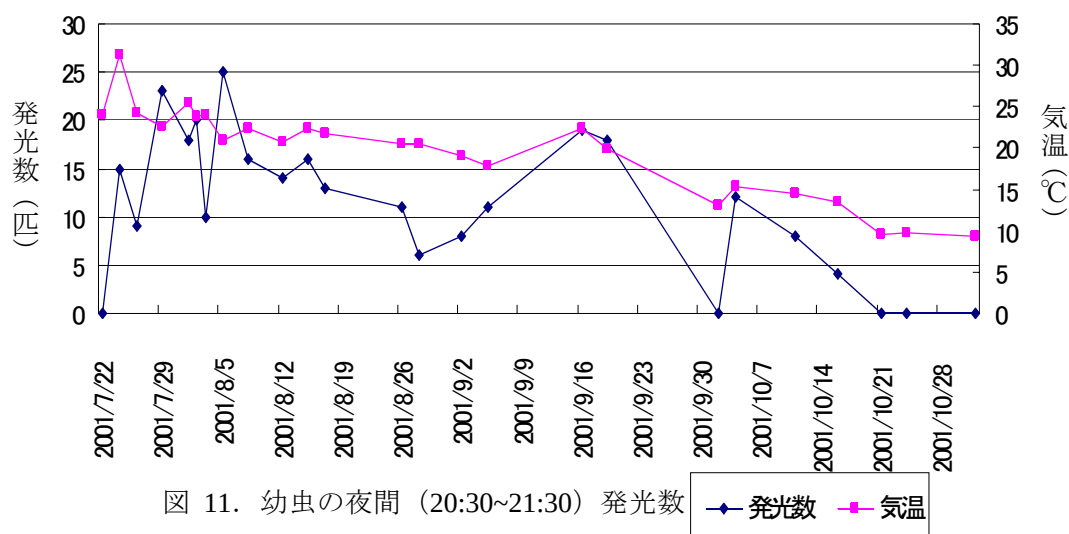


図 11. 幼虫の夜間 (20:30~21:30) 発光数

(調査期間中の満月は 8/4、9/3、10/2、11/1)

なり、夜間の気温が 10℃以下になると、発光が見られなくなった。

b) 幼虫の大きさ

2 年にわたる 7 月下旬から 8 月にかけての、ふ化直後と思われる時期に野外で採集した幼虫は、体長 9.7mm から 20.6mm までの個体が混在し、体長 15 ～ 16mm の個体数が多く見られた (図 12)。この時期に、10mm 以下の幼虫は 1 個体しか採集できなかった。

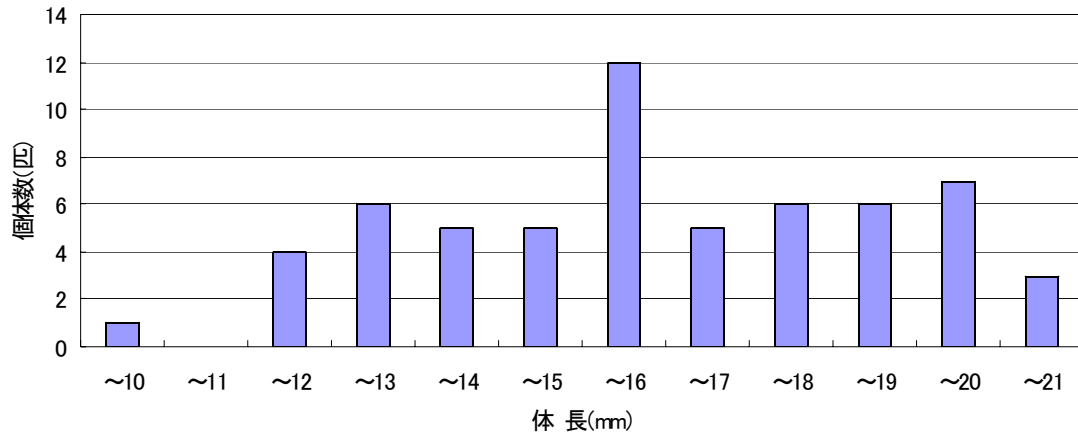


図 12. 2001 年と 2002 年の 7 月～8 月に採集された幼虫の大きさ

c) 発光

発光器は腹部第 8 節腹面の左右に一对あり、八の字型になっていた。

調査地では幼虫が草木に上りながら、あるいは静止し発光する様子がよく観察された。懐中電灯や車のヘッドライトなどの光を当てる、呼びかける程度の大きさの声 (音) をかける、息を吹きかける程度の風に対して敏感で、すぐに発光を停止した。

人工飼育でも移動しながら発光している様子が観察されたが、採餌中も弱い連続光を発することが確認された。

d) 採餌

調査地ではウスカワマイマイやナミギセル *Stereophaedusa japonica* などが確認され、それを与えると捕食したが、野外で採餌中の幼虫を見かけることはなかった。

人工飼育では、ウスウワマイマイを与えて飼育した。実験的に、陸生貝類のオナジマイマイ *Bradybaena similaris* sp に、水生貝類のカワニナ *Semisulcospira bensoni* ・ヒメタニシ *Sinotaia quadrata* ・モノアラガイ *Lymnaea japonica* のほか、ナメクジ *Meghimatium bilineatum* を与えてみた。陸生貝類のオナジマイマイには、しばらくすると食いついた。モノアラガイには多少関心を持ち、一時的に食いつくが、食べることはなかった。また、他は食いつくこともなかった。

採餌法は、巻き貝の殻に尾脚ではり付き、首や眼を口器で攻撃することを数十回繰り返し、巻き貝が弱ったところで、貝殻の中に頭部をつっこみ採餌する。幼虫の大きさに比べて、かなり大きい巻き貝にも食いついた。採餌期間は、巻き貝の大きさにもよるが、1 日から 7 日であった。ウスカワマイマイを与えた場合の食餌個体数 (表 3) は、人工飼育では 8 月からの飼育で休眠前の 11 月までに 7 ～ 15 個、休眠明けの 3 ～ 5 月に 1 ～ 4 個食餌して蛹化体制となった。オスよりメスの食餌個体数の方が多かった。

表 3. 食餌個体数 (ウスカワマイマイ)

個 体 名	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
休 眠 前	9	15	13	7	12	9	14	13	11	8	9	8	9
休眠明け	1	3	3	2	3	1	3	4	3	3	2	2	3

A, F, L : オス

e) 脱皮

脱皮が近づくと、餌を食べなくなり、動きが鈍くなる。頭部背面と前胸背板の間が割れ、脱皮幼虫が出てくる。脱皮時間は、1 時間から数時間であることが観察された。

脱皮回数 (表 4) は、人工飼育の観察から、7 月～11 月の間に 1～2 回で、捕獲時 16mm 以下の個体は 2 回の脱皮が多かった。また、休眠前の 10 月には、ほとんどの幼虫が脱皮するのを確認した (表 5)。休眠明けは、蛹化に伴う脱皮のみであった。

表 4. 脱皮回数

脱 皮 回 数	1 回	2 回
捕獲時体長 16mm 以下	2	4
捕獲時体長 16mm 以上	7	1

表 5. 脱皮時期

8 月	9 月	10 月	11 月
1	5	2 4	0

f) 休眠

野外では 10 月下旬以降発光が見られなくなり、休眠状態になった。人工飼育では屋内環境のために、12 月上旬まで採餌する個体も見られたが、11 月下旬には休眠状態を示す「つ」の字型に丸まる状態が見られるようになった。3 月中旬になると動きが活発になり、4 月にはいと、採餌もするようになり完全に休眠が明けた。

g) 蛹化・羽化

人工飼育では 5 月中旬になると順に、「つ」の字型に死んだようになる前蛹となった。この状態になり、蛹化開始までの期間 (図 13) はオスでは最長が 8 日、最短が 3 日、メスは最長が 6 日、最短が 3 日で、雌雄ともに 5 日程度で脱皮し、蛹となった。蛹化後、オスは 7-8 日すると蛹が黒化し、まもなく羽化するが、メスの蛹の色はほとんど変わらなかった。

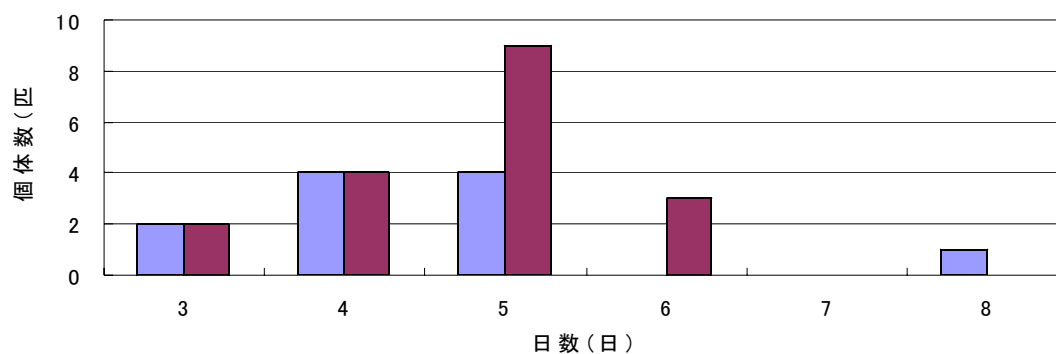
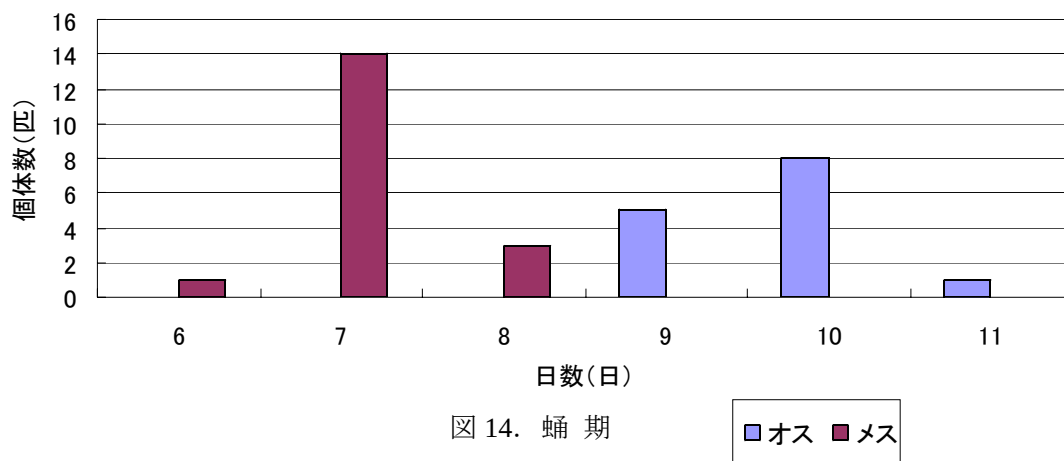


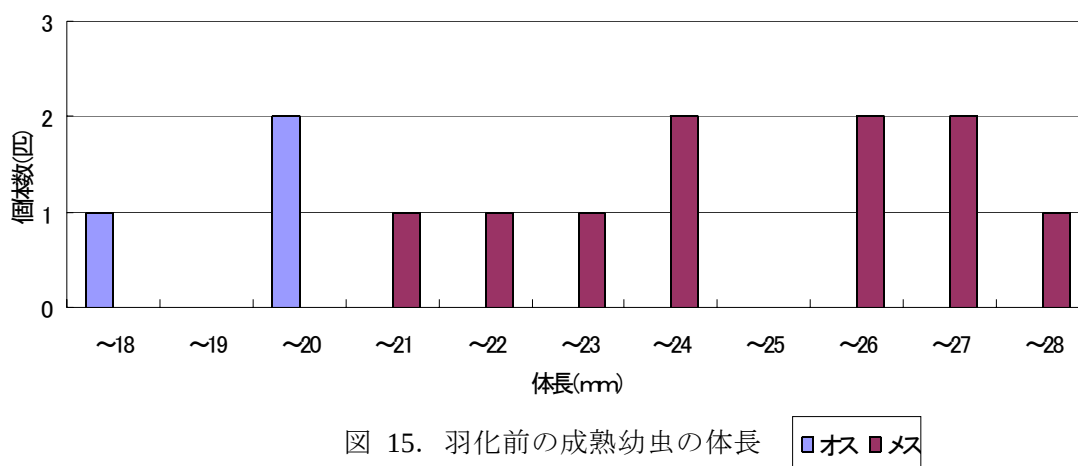
図 13. 前 蛹 期 間

 オス
 メス

羽化までの蛹期（図 14）はオスでは最長が 11 日、最短が 9 日、平均では 10 日不足であった。一方、メスでは最長が 8 日、最短が 6 日、平均では 7 日余りで、メスの方が 3 日ほど短かった。



蛹化し羽化した個体の雌雄の体長をグラフに表したのが、表 15 である。成熟幼虫の体長が 20mm 以上の個体は、メスであった。



2. クロマドボタル幼虫の忌避物質分泌と捕食実験

1) 液体分泌の確認

クロマドボタルの幼虫を指で押さえたり、ピンセットで挟むなどすると、尾部腹面の尾脚口より透明な液体を水玉になるほど出した。さらに、第 4－5 腹節の腹面、第 5－6 腹節の腹面と側面及び第 7－8 腹節の側面で透明～淡黄色の液体分泌が見られた（図 16）。全ての個体で必ずしも液体分泌は見られたわけではなかったが、液体を分泌した個体は刺激を与えた瞬間に分泌行動を行った。



図 16. クロマドボタル幼虫の液体分泌

しかし、今回の実験では、予想捕食者と対峙させたいずれの場合でも、この液体の分泌は確認できなかった。

一方、幼虫の腹部や胸部を指で押さえたり、ピンセットで挟んだ時、全ての個体に見られた変化が、体節の側面にあたる腹板と背板の境より 0.2~0.5mm 程度の肉角を突出させることであった。刺激を与えた瞬間に肉角が突出し、刺激がなくなると徐々に体に納められていく様子が観察された。この肉角の突出は、中胸から腹部の 7 節目の全ての側面で見られた（図 17）。

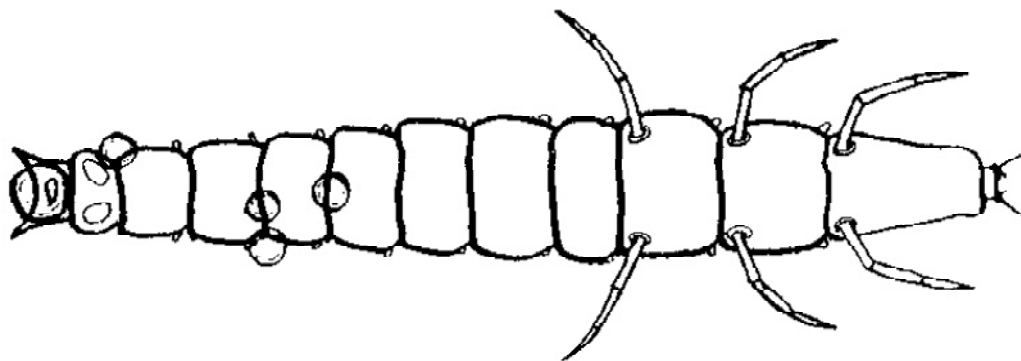


図 17. 幼虫腹面の液体分泌と肉角突出の模式図

2) 分泌された液体の忌避性実験

分泌された液体が、捕食者にとって忌避性があるかどうか、次のような実験を行った。ウスカワマイマイの殻に①クロマドボタル幼虫の分泌した液体を塗った、②クロマドボタル幼虫の口器からの排出物を塗った、③何もしない、の 3 種類を用意して、マイマイカブリ（約 30mm）に与えた。すぐに、マイマイカブリは③の個体に食いつき、食べ終わった 2 日後に②に食いつき、さらに食べ終わった 2 日後に①に食いついた。

3) 捕食実験

a) クロマドボタル幼虫 (約 16mm) 2 個体と予想捕食者を同一容器内に入れて観察した。

予想捕食者名 (体長)	観 察 結 果
ヤケヤスデ <i>Oxidus gracilis</i> (25mm) 2 匹	6 日間捕食行動なし。
ゴミムシ <i>Anisodactylus sigunatus</i> (13mm) 4 匹	14 日間捕食行動なし。その間 12 日目にゴミムシ 1 匹死亡、13 日目 1 匹死亡。
オオゴミムシ <i>Lesticus magnus</i> (17mm) 2 匹	6 日間捕食行動なし。糸でつるした幼虫には反応せず。
セアカゴミムシ <i>Polichus halensis</i> (16mm) 1 匹	6 日間捕食行動なし。糸でつるした幼虫には忌避行動をとるようになった。
ミイデラゴミムシ <i>Pheropsophus jessensis</i> (15mm) 1 匹	16 日間捕食行動なし。ただし、8 日目にアリを入れると捕食した。
ハサミムシ <i>Anisolabis maritima</i> (30mm) 1 匹	25 日間捕食行動なし。また、17 日目にアリを入れるが捕食しない。糸でつるした幼虫に対して逃げ回る。
クロナガオサムシ <i>Leptocarabus procerulus</i> (35mm) 1 匹	6 日間捕食行動なし。
マイマイカブリ (48mm) 2 匹	40 日間捕食行動なし。
カマキリ <i>Tenodera angustipennis</i> (80mm) 1 匹	11 日間捕食行動なし。その間、アリとテントウムシを入れると捕食した。
カナヘビ <i>Takydromus tachydromoides</i> (150mm) 2 匹	8 日間捕食行動なし。
アマガエル <i>Hyla arborea japonica</i> (23mm) 1 匹	6 日間捕食行動なし。
コモリグモ <i>Lycosidae</i> sp (10mm) 1 匹	20 日間捕食行動なし。

b) クロマドボタル幼虫 (約 16mm) 2 個体と複数の予想捕食者を同一容器内に入れて観察した。

複数の予想捕食者名	観 察 結 果
カマキリ 1 匹とハサミムシ 2 匹	3 日間捕食行動なし。1 日目にハサミムシ 2 匹がカマキリに食べられた。
カマキリ 1 匹とゴミムシ 2 匹	7 日間捕食行動なし。3 時間後にゴミムシ 1 匹がカマキリに食べられ、さらに翌日にもう 1 匹が食べられた。ゴミムシ 2 匹を追加するが、翌日には 2 匹とも食べられ、クロマドボタルのみになった。

c) 小さな容器に入れた予想捕食者の目の前で、糸でしばったクロマドボタル幼虫（約 15mm）を振り回した。

予想天捕食者名（体長）	観 察 結 果
カマキリ（80mm）	顔の前の幼虫を体をのけ反らせてさける行動をした。頭部に繰り返し乗せると一瞬かみつき行動をとるが食べない。幼虫も無傷。以後、近づこうとしなかった。
カナヘビ（150mm）	顔につけると、振り払うような動作をした。以後、無関心を装っていた。
ヤマカガシ（約 22cm）	顔に近づけると、一度、舌を出してなめたが、以後、無関心を装っていた。繰り返し、顔や体に接触されるが、無視したり、顔を背けるような忌避行動をとった。日をおいて、3 度実験するが、捕食行動は示さなかった。

d) 予想捕食者の目の前で、糸でしばったクロマドボタルの乾燥死亡幼虫（体長約 15mm）を振り回した。

予想捕食者名（体長）	観 察 結 果
カマキリ（80mm）	振り回した幼虫を注視するが、襲うことはなく、接触もしなかった。
カナヘビ（150mm）	全く興味を示さなかった。

e) ジョロウグモの巣にクロマドボタル幼虫（約 16mm）をかけて観察を行った。

個体 A	1 回目	興味を示さなかった
	2 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
個体 B	1 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから別の場所にぶら下げた
	2 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。他に、小さな甲虫を網に掛けるとすぐに寄ってきて食べた。
個体 C	1 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
	2 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
個体 D	1 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
	2 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
個体 E	1 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおいなどを調べてから落とした。
	2 回目	すぐに寄ってきて、幼虫を巣から取り上げ、形状やにおい

などを調べてから投げ捨てた。

f) クロヤマアリの巣穴の近くにクロマドボタル幼虫(約 15mm)を置いて観察を行った。

生きている幼虫 A	しばらくすると次々にアリの攻撃が始まり、幼虫は動くが、やがて巣穴に引きずり込まれた。ただし、アリが幼虫を食べたかは不明。
生きている幼虫 B	アリが時々、幼虫の形状やにおいなどを調べに来るが、幼虫は擬死をしてのがれた。巣穴に幼虫が入ると、アリは引きずり出し、巣穴より遠方まで運び、放置した。この幼虫は、繰り返し、巣穴付近に置いたが、いずれも同様な方法で、アリから逃れることができた。
死んだ幼虫	アリは近づくが、興味を示さなかった。

4) 発光観察

考えうる捕食者と同一容器に入れた時の幼虫の夜間発光については、顕著な傾向が見られなかった。夜間、幼虫をさわるなど直接刺激したり、容器毎振ると、発光することが多かった。また、薄暗い時間帯に同様な刺激をしたり、霧吹きをしても発光することが多かった。餌を食べながら発光しているのがよく観察されたが、その発光は弱く、より連続的であった。一方、発光している幼虫に対して、息を吹きかける、幼虫のついている枝葉を揺する、音を立てるなどの間接的刺激を与えると発光を停止した。

野外における発光は、日没後、30 分ぐらいから始まり、明け方近くまで、不定期的に各個体が断続的発光をする。時間による発光個体数の規則性はほとんどないが、月明かりがあると、明らかに発光活動が抑制された。幼虫の発光数(図 11)は、月による野外の明るさに反比例し、天気や湿度の影響はあまり受けなかった。しかし、気温が 10℃以下になると発光しなくなり、夜間の気温が 10℃以下の日が続くと、その活動を休止し、休眠状態になる。発光している個体の多くは、草や木の葉や茎・枝に登っていた。また、移動しながらの発光が多く見られた。また、餌を食べながらも発光しているのがよく観察されたが、その発光は弱く、より連続的であった。一方、人が風を送る・幼虫のついている枝葉を揺する・音を立てるなどの間接的刺激を与えると発光を停止した。

5) 発光と捕食者との関係

クロマドボタル幼虫の発光器を黒ラッカーで塗りつぶした個体(約 16mm)と普通の個体(約 16mm)を、7日間、予想捕食者とともに同一容器内に入れ観察した。

予想捕食者名	観 察 結 果
カナヘビ	捕食行動を示さなかった。
オオゴミムシ	捕食行動を示さなかった。
カマキリ	捕食行動を示さなかった。
ハサミムシ	捕食行動を示さなかった。

3. クロマドボタル幼虫の斑紋パターン

藤岡市のクロマドボタル幼虫の斑紋を調査した結果、以下に示す基準の5型が見られた。これらのうち全紋型については、斑紋変異の過程や方向性を考える手段になりうると思い、2型（全紋型A、B）に細分した。さらに、全後角紋型は胸部と腹部のすべての背板に一对の斑紋が、六胸紋型は前・中・後胸背板後角に一对の斑紋が認められる個体を表し、全紋型・無紋型に対応する名称として用いた。

斑紋型とその基準

全紋型A 前胸背板前角と後角に各一对、さらに中胸背板・後胸背板および腹背板の後角に、各一对の明瞭な斑紋が認められる個体

全紋型B 前胸背板前角と後角に各一对、さらに中胸背板・後胸背板および腹背板の後角に、各一对の斑紋が見られるが、色が薄くなっていたり、小型化が認められる個体

全後角紋型 前胸背板前角の斑紋は消失するが、胸背板後角及び腹背板後角には斑紋が認められる個体

六胸紋型 各胸背板後角に合計6つの斑紋が認められる個体

無紋型 各胸背板及び各腹背板に全く斑紋が認められない個体

この藤岡市で確認された全紋型A・全後角紋型・六胸紋型・無紋型を図18に示すが、全紋型Bの図示は省略する。また、以上の斑紋型とその基準に基づき、採集・飼育している幼虫の斑紋を調査し、表6の結果を得た。また、吾妻郡長野原町勘場木の調査により、表7の結果を得た。なお、同地では八胸紋型と名付けた「前胸背板前角と胸背板後角に合計8つの斑紋が認められる個体」が見られた。

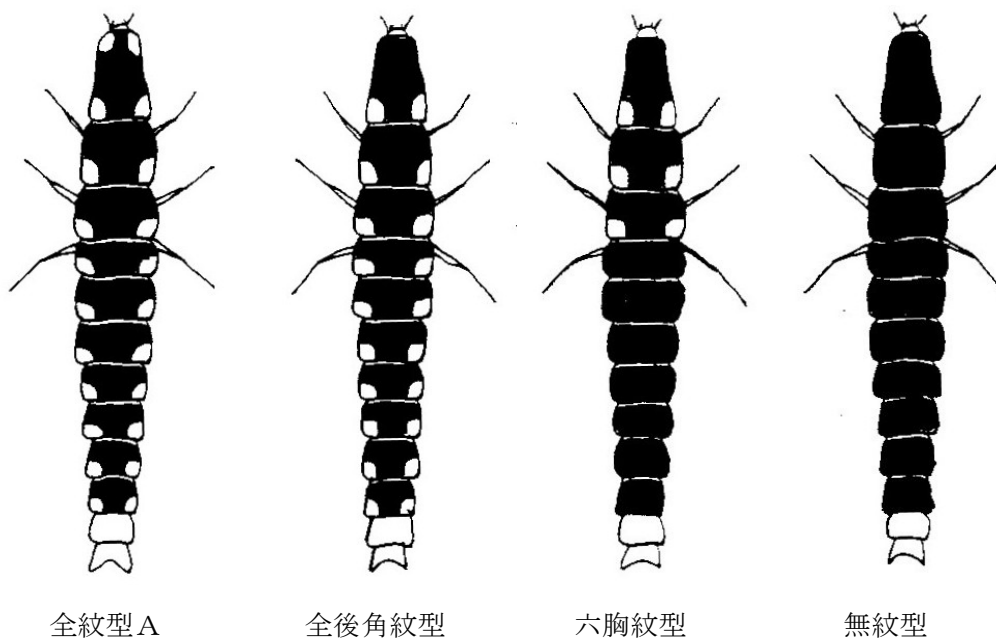


図18. 藤岡市で見られた幼虫の斑紋パターン

表 6. 藤岡市上日野上平の斑紋別個体数と割合

斑 紋 型	個体数	構成比 (%)
全 紋 型 A	8	7
全 紋 型 B	83	78
全後角紋型	2	2
六 胸 紋 型	9	8
無 紋 型	5	5
合 計	107	100

表 7. 吾妻郡長野原町勘場木の斑紋別個体数と割合

斑 紋 型	個体数	構成比 (%)
全 紋 型 A	6	18
全 紋 型 B	17	52
八 胸 紋 型	10	30
合 計	33	100

考 察

1. クロマドボタルの生活史

生態及び種の形態については、神田（1935）や大場（1986）が幼虫と成虫の形態や成虫のコミュニケーションなどについて記しているが、生態については幼虫の発光理由や幼虫期間、成熟幼虫の大きさや成虫の寿命など十分明確になっていない点が多い。本研究では、クロマドボタルの簡易な人工飼育法を開発するとともに、人工飼育と野外観察を組み合わせることで、その生活史の不明な点を明らかにするように努めた。

1) 成虫

成虫の出現期は、低地では6月中旬、1000m前後の高地では7月にはいつてから（大場、1986）とされ、東京都八王子市板当沢（標高 200~300m）では6月下旬から7月下旬である（小俣・俣川、2002）。標高が 400m ほどの群馬県藤岡市及び富岡市の調査地点では、6月下旬に成虫が確認されたことから、前記文献の記述と一致している。したがって、500m以下の比較的低位におけるクロマドボタルの成虫の出現期は、6月下旬から7月上旬までと考えられる。一方、人工飼育による羽化は、野外より1カ月近くも早く、6月上旬（オスの初見日は5月31日、メスは6月2日）となってしまう。これは室内飼育のために気温が高く、休眠明けも早かったためと考えられた。人工飼育では、オスの発生がメスより早かったが、ゲンジボタルでも発生の始めごろは圧倒的にオスが多い（三石、1996）ことから、野外のクロマドボタルもオスの発生はメスよりも早いと考えられた。

オスの体長と体幅については、大場（1986）は9.7mm、4.0mm、神田（1935）は11.3mm、4.5mm と記している。藤岡市上日野で捕獲した成虫の平均体長は 10.1mm、平均体幅は 3.8mm であり、人工飼育で羽化させた個体の平均体長は 12.4mm、平均体幅は 3.7mm で、人工飼育の個体はやや細長くなるようである。以上のことから、オスの体長は 10mm 前後であり、体幅は 4mm 前後であると考えられた。

メスの体長と体幅は、大場（1986）は 13mm、4.3mm、神田（1935）は 12.7mm、4.3mm と記し、オスよりも大きいとしている。人工飼育により得られた個体の平均体長は 16.1mm、平均体幅は 4.1mm で、人工飼育をすると体長が著しく大きくなることがわかった。また、メスの個体差はオスよりも大きいことが推定された。

コミュニケーションについては、大場（1998）は性フェロモンを中心として弱い持続光も補助的に使うCRシステムであるとしている。本研究では、メスを飼育していた容器にオスを入れた場合と、雌雄を新しい容器に入れた場合で、交尾に至るプロセスがやや異なっていた。前者の場合、オスはメスの場所を特定できずにいたが、これはメスの飼育容器に入れたため、メスの出すフェロモンがいたる所に付着し、メスの場所がわからなかった可能性が高いと考えられた。これは、後者の実験で、オスはメスの場所をすぐに特定できたことから、探雌行動にはメスのフェロモンが重要であることが考えられた。一方、夜間に行った前者の実験では、メスの場所を特定できないオスに対して、メスが弱発光をすることで交尾に至ることが観察された。このことから、発光も少なくとも 10cm 程度に近接するオスに対しては有効であると考えられた。

成虫の寿命について記した文献はないので、比較はできないが、今回の観察では雌雄と

も 11 日前後という結果が得られた (図 9)。ゲンジボタルの寿命について、三石 (1996) は 12 日、神田 (1935) は 10 日前後、ヘイケボタルでは三石 (1996) は 7.4 日と言っている。したがって、クロマドボタルの成虫の生理的寿命 (天敵のいない条件下での寿命) は、10 日程度と言って良いと思われた。

2) 卵

クロマドボタルの産卵数については、大場 (1986) は 20~30 個、神田 (1935) は 30~40 個と言っているが、本研究では最多が 105 個、最少が 8 個で、平均で 60 個前後という結果が得られた (表 1、表 2)。人工飼育によりやや大型化したメスの結果ではあるが、大きさがほぼ同じであるヘイケボタル *Hataria parvula* の産卵数は 70~100 程度 (神田、1935) である。さらに、同じ陸生ホタルのヒメボタルも 100 個以上という報告がある (今城、2001) ことから、今回の 60 個前後という結果が、クロマドボタルの自然条件下での産卵数に近いと考えられた。また、産卵は 1 度に行われるものではなく、交尾後 2 日後から数日間かけて、数回に分けて行われ、これはヒメボタルの産卵 (今城、2001) と同じであった。

卵は直径 1.3mm 前後で、淡黄色球状である (大場、1986) とされるが、観察でも直径は 1.3mm 程度であった。しかし、形状は全くの球体ではなく、とげ状の突起が一つ見られることがわかった。この突起は、陸上に産卵されるために、産卵場所で安定したままふ化するのに都合がよいと考えられた。

ふ化日数について、神田 (1935) はゲンジボタルは 26~28 日、ヒメボタルは 20 日、クロマドボタルは 32 日ぐらいとし、クロマドボタルのふ化日数は一番長いと言っている。また、三石 (1996) は、ヘイケボタルのふ化日数は 2 週間余りだが、乾燥しやすい場所や湿気の多すぎる場所に生みつけられた卵のふ化日数は、延長されると言っている。また、クロマドボタルは 30~40 日でふ化すると記している。本研究でのクロマドボタルのふ化日数は、29 日以上であり、前述の文献ともほぼ一致することから、クロマドボタルのふ化日数は 30 日程度であり、ホタル科の中では最も長い方であると言えるようである。

3) ふ化幼虫

ふ化直後の幼虫は灰白色で、体長 5~6mm、体幅 0.7~0.8mm である (大場、1986) と言われているが、今回の観察でも灰白色の体長 5.5mm、体幅 0.6mm であった。ふ化幼虫の体長は、ゲンジボタルの 1.5mm、ヘイケボタルの 1.8mm (神田、1935) に比べて、著しく大きく、同じ陸生のヒメボタルの 2.5mm (神田、1935) に比べても 2 倍以上にもなる。卵の直径もゲンジボタルやヘイケボタルの 0.5 ~ 0.6mm の 2 倍以上の 1.3mm 前後であるので、ふ化幼虫も 2 倍以上であるのは当然であるが、この大型である理由については、わからない。

4) 幼虫の発光

夏から秋にかけて成長した幼虫は、日没後、草木の葉や茎、幹などを体を伸縮させながら尾脚と肢で歩行したり、静止した状態で連続的な発光をしていた。発光している幼虫に懐中電灯や車のヘッドライトなどの人工の光を当てると、発光を停止した。また、月の明かりが強いときには、野外の発光個体数が少なかった (図 11)。さらに、発光している幼虫に呼びかける程度の声をかけたり、息を吹きかける、幼虫のいる枝などをゆする、幼虫にさわるといった物理的な刺激を与えると発光を停止することもわかった。発光するヘイケボタルの幼虫も、刺激を与えると光を消すこと (三石、1996) とも共通している。幼虫

の発光の意味については、成虫発光の準備期間とも、天敵の防御システムの一助（大場、1986）とも言われているが、クロマドボタル幼虫でもその理由は明らかにならなかった。

また、野外で発光している幼虫は、歩行中の個体が多いことから、採餌中は発光しないと言われていた（小俣、私信）。しかし、人工飼育の観察で、採餌中の個体が弱い連続光を放っているのをたびたび観察した。したがって、採餌中も発光するが、野外では発光が弱く確認しにくかったため、発見できなかったのではないかと考えられた。ただ、この発光の意味も不明である。

夜間の気温が 10℃以下になると、発光しなくなる（図11）ことがわかり、藤岡市上日野では10月下旬から11月上旬には休眠状態になることが推定された。

5) 幼虫の餌

餌については、三石（1996）がウスカワマイマイ、キセルガイなどを食べると言っている。観察からも、ウスカワマイマイとナミギセルなどの陸生貝類はよく食べることはわかった。しかし、陸生のナメクジや水生貝類は食べないことがわかった。

6) 幼虫の脱皮回数と幼虫期間

脱皮については、成熟幼虫になるまで、1回の脱皮しか観察できなかった（小俣、2001）という報告があるだけである。本研究では、7月以降 11月の休眠まで2回脱皮する個体が多く見られた（表4、表5）。また、野外ではふ化直後と思われる7月から8月にかけて幼虫の捕獲をしたが、幼虫の体長は 12mm 以上であった。このことから、飼育のために捕獲し、羽化した幼虫は2年目の幼虫である可能性が高いと考えられる。

幼虫期間が2年である可能性を示唆する飼育例があるので紹介する。この幼虫は、9月3日に捕獲した体長 9.3mm の個体で、捕獲時の体長としてはこれまでに最小の個体であった。この幼虫は年内に2回脱皮し、休眠が明けて蛹化時期には体長 18mm 程度に成長した。しかし、他の羽化した幼虫と異なり、5月末に通常の脱皮（3回目）をして、蛹化せず、9月10日に死んでしまった。大きさから考えると、過齢で死んだとは考えにくいので、このまま、生きていたとすると、少なくとももう一度脱皮して終齢となった可能性が高いと考えられた。この個体は、捕獲時の大きさからおそらく同年にふ化したと考えられるため、合計4回脱皮し、5齢で成熟幼虫になったと考えられた。これは、成虫の大きさがほぼ同じのヘイケボタルが、4回脱皮して成熟幼虫となる（三石、1996）のと同じ齢数となった。ふ化時の体長は、クロマドボタルの方がヘイケボタルより大きい、成熟幼虫の大きさもクロマドボタルの方が大きいので、5齢で成熟幼虫になると考えて良いと思われる。したがって、幼虫期間も2年以上と考えられ、波多野（2001）の報告とも一致することになった。一方、幼虫の齢数を調べる方法はなく、観察ではその齢数はわからない。

7) 幼虫の蛹期

蛹期については、オスは14日前後、メスは11日前後である（神田、1935）という報告があるが、それ以外の報告はない。本研究（図14）ではオスは10日前後、メスは7日前後で、神田の報告より4日短くなっているが、オスがメスより3日短いことは一致している。これは、気温や湿度など飼育条件の違いによるものと考えられ、いずれにしても、オスはメスより蛹期が長いことは間違いないと考えられた。また、前蛹期間（図13）も、オスはおよそ6日、メスはおよそ5日で、オスの方が1日程度長いこともわかった。

また、幼虫時に雌雄の区別はできないが、蛹化後、黒化した個体はオスと判別できる。

羽化した結果から考えると、成熟幼虫の体長が 20mm 以上の個体はメスになることがわかり（図 15）、比較的大きい個体がメスと言えるようである。

2. クロマドボタル幼虫と捕食者の相互関係

1) 忌避物質分泌と捕食者との相互関係

Ohba, N. and Hidaka, T. (2002) は、日本のホタルの成虫においては、体の前胸背板の先端や鞘翅の周縁部から液体分泌をして、捕食者に捕まったときに光を発することと密接に関連させながら、捕食されないような防御システムを持っていると報告している。また、この防御システムは、タヌキやコウモリのような学習能力を持っているものには有効であるが、クモ・ムカデ・カニのような学習能力に乏しい捕食者に対しては効果的でないとも述べている。一方、オバボタルやクロマドボタルといった成虫が昼行性のホタルは、夜行性のものより液体分泌が目立つとし、体色パターンと組み合わせた防御システムを持つものが多いとしている。

また、クロマドボタル幼虫の液体分泌については、はっきりと観察されていなかった（Ohba, N. and Hidaka, T. 2002）との報告がある。一方、クシヒゲボタル属幼虫では刺激を与えると体節側面から特有の臭気のある粘液を分泌するという報告もある（大場・後藤・川島、1996）が、ホタル科の幼虫の液体分泌については、不明な点が多いと言える。

陸生ホタルの幼虫の捕食者としては、大場（1988）は、ほ乳類、鳥や両生は虫類、肉食性昆虫類（カマキリなど）、クモ類、ムカデ類などが想定できるとしている。特に、クモ類は成虫を捕食することから、臭いも発光も防御手段となっていない可能性が高いと考えている。そして、ホタルは最大の捕食者であるクモ類に対する防御手段を、なぜ持たないのか大きな疑問であるとしている。

今回、クロマドボタル幼虫を用いて、液体分泌の実態、捕食者との対峙実験、さらに野外観察の結果から、次のような幼虫と捕食者との相互関係が考えられた。

幼虫も成虫と同じ、液体分泌による防御能力を持っていると考えられるが、今回の観察で確認された液体分泌点は 5 点であった。これは、成虫の 15 点（Ohba, N. and Hidaka, T. 2002）に比べて少ない（図 19）。しかし、実験観察の様子から全ての体節から液体分泌をする可能性が考えられ、成虫の 15 点も体節間膜よりの液体分泌だと思われるので、幼虫と成虫ではほぼ同様な液体分泌をすると推定された。また、分泌された液体の忌避性は、幼虫の分泌した液体を付けたウスカワマイマイを、マイマイカブリに与えたところ、すぐには食べなかったことから確認された。したがって、クロマドボタルの幼虫は、体のどこを刺激または攻撃されても、忌避性の高い液体を分泌するといった防御行動をとることがわかった。

しかし、観察実験を行った全ての個体が、この忌避液体を分泌したわけではなかった。それにもかかわらず、カマキリやヤマカガシなど幼虫を口にした捕食者は、明らかに幼虫を避ける

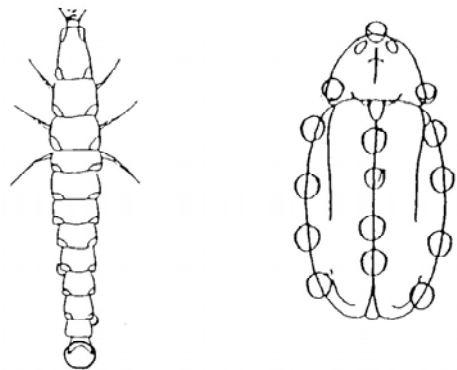


図 19. 幼虫と成虫の液体分泌(背面)
(右図は Ohba, N. and Hidaka, T. 2002)

反応を示した。また、学習能力が乏しいと思われるジョロウグモでも、はっきりと餌としてのクロマドボタル幼虫を忌避する行動をとった。さらに、他の捕食実験においても同様な忌避傾向が見られ、結局、今回の捕食実験では1匹の幼虫も捕食されなかった。したがって、クロマドボタル幼虫は、忌避性の高い明らかな液体の分泌による防御だけでなく、液体以外の忌避物質を分泌していることが考えられた。

そこで、幼虫に刺激を与えた時の体の変化を細かく観察したところ、全ての個体で、体節の側面の背板と腹板の境界より肉角を突出させることが見られた。同様な現象は、水生ホタルの幼虫で見られる（三石、1996）。三石は、ヘイケボタルの幼虫では、刺激を与えると二又に分かれた白い角状の突起を出し、その先端には透明な液がにじみ、鼻を近づけると特有のにおいがすることから、幼虫はこれによって外敵から身を守っていると報告している。さらに、ゲンジボタルでも同様な分泌腺が見られ、その放出液は気化性で臭気があるという報告もある（神田、1935）。ところが、これまでのところ、陸生ホタルの幼虫における肉角の突出についての報告はなかった。

今回、観察されたクロマドボタル幼虫の肉角の突出は、中胸から腹部第7節（発光器のある節の前）までの側面で見られた。これはゲンジボタルとヘイケボタルの幼虫が、中胸から腹部第8節（発光器のある節の前）までの側面で分泌腺を伸ばす（神田、1935）ことと、位置的に一致している。したがって、このゲンジボタルの幼虫の例から推測すると、クロマドボタル幼虫も突出させた肉角より揮発性の高い忌避物質を出していると考えられた。

以上のことから、クロマドボタル幼虫は忌避性の高い物質を、体節から液体として分泌するか、肉角から揮発性物質として放出するという2つの方法で捕食者から防御する能力を獲得していると考えられた。実験結果から、この忌避物質による防御法は、は虫類だけでなく、学習能力の低いとされる肉食昆虫類に対しても有効であると考えられた。

一方、クロマドボタル幼虫には捕食者がほとんどいないことになり、自然界における個体数の制御が問題になるが、具体的な研究は進めていないので、この問題についてはわからない。

2) 発光と捕食者との相互関係

日本産の既知のホタル科の幼虫は全種発光することが知られている（大場、1986）。クロマドボタルでは、成虫は弱い持続光しか発しないが、観察の結果、その成虫に比べ幼虫はかなり強い持続光を発することがわかった。

この幼虫時の発光について、日高（1999）は陸生ホタルの幼虫がなぜ光るかわからないと述べている。一方、深石（1997）は、オオシママドボタル *Pyrocoelia atripennis* の幼虫が餌を捜して歩行中や、餌を食べている時によく発光することと、キベリクシヒゲボタル *Stenocladius shirakii* の蛹が刺激を受けると強く発光することから、幼虫や蛹の発光は他者に対する警衛信号なのかもしれないと考えている。また、ホタルの幼虫や蛹の発光を、イリオモテボタル *Rhagophthalmus ohbai* 雌が、雄を誘引する時と抱卵時の発光を切り替えるということと対比させ、防衛シグナルと考える意見もある（大場、1996）。さらに、イリオモテボタルでは、幼虫・雌成虫ともに特異な臭いを放ち、各体節発光の様式と関連して外敵に対して忌避効果を持つ可能性があるとの研究もある（大場・後藤・川島、1996）。しかし、いずれの場合も具体的な証拠は述べられていない。

そこで、クロマドボタル幼虫を用いた実験と観察結果より、発光と捕食者との関連を考えてみたい。発光による防御について、野外観察と飼育観察から、捕食者である敵に対応し、少なくとも発光することで追い払うという積極的なものではないことがわかった。特に、幼虫の発光は、野外観察から気象条件や時間と相関関係がなく、全く不規則なものであった。さらに、自発的に発光している幼虫は周辺の振動・軽い刺激・音に対して敏感で、すぐに発光を停止して、しばらく再発光しない状況が観察された。これでは、接近する捕食者に対して警戒信号とはなりえないと考えられた。

また、野外で発光している幼虫は、地上 10cm 程度から 5~6m の高さの草木の葉や茎、幹や枝に登っていて、地上で発光していることは稀であり、人工飼育している幼虫の発光はあまり活発ではなかった。さらに、発光している幼虫は高さ 10cm から 8m の高さであるという報告（小俣、2001）もあり、地上や落ち葉の中にいる幼虫はほとんど発光しないと言われている（小俣、私信）。多くの捕食者がいるのは、地上や落ち葉の中であり、この実態は、幼虫の発光は捕食者に対する警戒信号ではないことを示唆している。

クロマドボタル幼虫と捕食者との対峙では、幼虫の発光器を黒色ラッカーで塗りつぶし、発光が見えないようにして、発光の有効性を調べる実験をした。しかし、対照区の普通の幼虫と何ら変わることなく、捕食されず、発光が捕食者に対して有効であるという結果は得られなかった。このことは、むしろ発光以外の要因で捕食されないことを強く示唆していると考えられた。

一方、飼育観察では、通常、夜間の発光はあまり見られないが、ウスカワマイマイの捕食中に比較的弱い光を発するのをよく見かけた。この発光は、オオシママドボタル幼虫が貝を食べている時によく発光すること（大場、1993）と類似し、大場は幼虫の警告信号と考えている。しかし、効果的な警告となっているか疑問であり、採餌活動に伴う体内の代謝の変化のためとも考えられた。クロマドボタル幼虫の観察から言えることは、採餌中の発光は歩行中の発光より弱く、より連続的であるということから、むしろ2つのタイプの発光をすることの可能性がわかっただけである。

最後に、クロマドボタル幼虫の夜間発光については、月明かりのある夜には幼虫の発光が少ないことがわかり、晴天時の月齢に反比例するかたちで、発光幼虫の数が確認された。これは、オオシママドボタルの幼虫も夜間、強く発光するが、月明かりがあると活動が抑制される（大場、1993）こととも一致している。この理由については、今回の観察からはわからなかった。

3) 擬死

マドボタル属ホタルの幼虫は、手で触れたりすると突然動かなくなり、擬死を装うことが知られ、大場（1993）はこれを外敵から身を守るための行動と考えている。今回、クロマドボタル幼虫も、実験観察中によく擬死をすることを確認した。クロヤマアリの巣穴近くに幼虫を置くと、まもなく偵察のアリが寄ってくるが、その時、退避行動をとり動き回った幼虫に対して、アリは必要な攻撃を加え、複数のアリにより巣穴に引きずり込んだ。このことから、アリに対して、体液分泌は有効でなかったことがわかった。一方、アリが近接するたびに擬死を装った幼虫は、それに捕獲されなかった。また、アリは幼虫の死体に対して何の反応も示さなかった。

以上のことから、アリに対して、擬死は有効な防御法であると考えられた。

3. クロマドボタル幼虫の斑紋変異

1) 幼虫の斑紋パターンとその基準

これまで、クロマドボタル幼虫の斑紋パターンについては、大場・後藤・川島（1995）が全紋型、四紋型、無紋型の3型を報告しているだけであった。

しかし、2年間に及ぶ藤岡市のクロマドボタル幼虫の斑紋調査の結果（表6、図18）から、本地域では全紋型A及びB、全後角紋型、六胸紋型及び無紋型とを合わせた5型の存在が明らかになった。

したがって、クロマドボタル幼虫の斑紋パターンは、大場・後藤・川島（1995）が報告している3型（全紋型、四紋型、無紋型）だけではなく、今回の調査により全後角紋型と六胸紋型の存在が確認されたことになり、全紋型をAとBに分けると6型となった。さらに、補足調査をした群馬県吾妻郡長野原町勘場木では八胸紋型が確認され、合計7つの斑紋パターンが存在することがわかった。また、小俣（2002）の報告では、中胸以下後角紋型が山梨県北都留郡上野原町などで、後胸以下後角紋型が東京都八王子市などで、腹紋型は山梨県大月市などで確認されたとある。

そこで、以下の基準に基づき、クロマドボタル幼虫の斑紋パターンを整理した。

クロマドボタル幼虫の斑紋パターンとその基準

- | | |
|----------|--|
| 全 紋 型 A | 前胸背板前角と後角に各一对、さらに中胸背板・後胸背板および腹背板の後角に、各一对の明瞭な斑紋が認められる個体 |
| 全 紋 型 B | 前胸背板前角と後角に各一对、さらに中胸背板・後胸背板および腹背板の後角に、各一对の斑紋が見られるが、色が薄くなっていたり、小型化が認められる個体 |
| 全後角紋型 | 前胸背板前角の斑紋は消失するが、胸背板及び腹背板後角には斑紋が認められる個体 |
| 中胸以下後角紋型 | 前胸背板の斑紋が消失し、中胸背板以下の各背板後角に斑紋が認められる個体 |
| 後胸以下後角紋型 | 前胸背板及び中胸背板の斑紋が消失し、後胸背板以下の各背板後角に斑紋が認められる個体 |
| 腹 紋 型 | 腹背板後角のみに斑紋が認められる個体 |
| 八 胸 紋 型 | 前胸背板前角と胸背板後角に合計8つの斑紋が認められる個体 |
| 六 胸 紋 型 | 胸背板後角に合計6つの斑紋が認められる個体 |
| 四 紋 型 | 前胸背板前角と後角のみに合計4つの斑紋が認められる個体 |
| 無 紋 型 | 各胸背板及び各腹背板に全く斑紋が認められない個体 |

以上のように、今回の調査とこれまで確認されているクロマドボタル幼虫の斑紋パターンは、10型に分けられると考えられた（図20）。

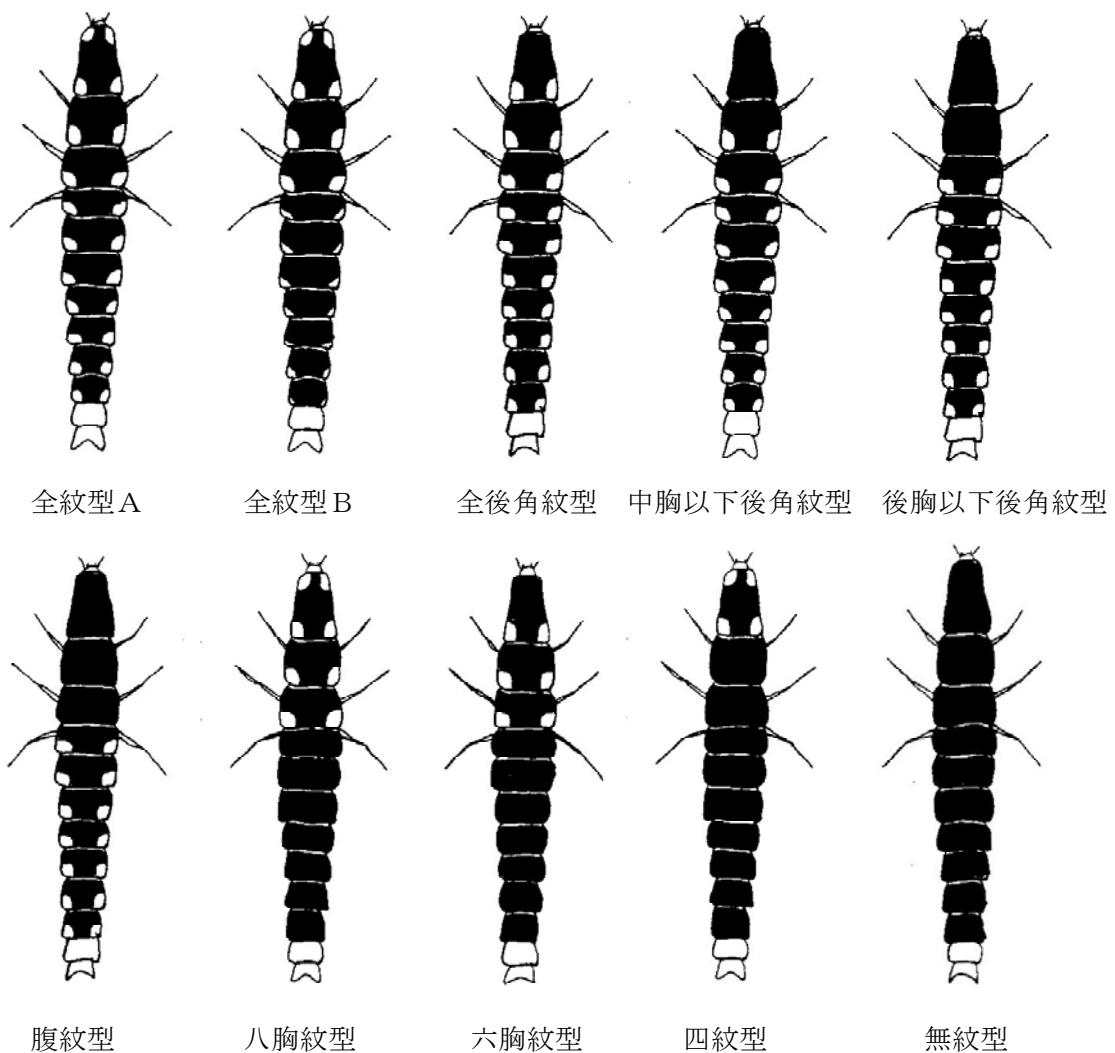


図 20. クロマドボタル幼虫の斑紋パターン 10 型

2) 幼虫の斑紋パターン分布

クロマドボタル幼虫の斑紋パターンの分布については、後藤・大場（1994）が全紋型・四紋型・無紋型の 3 型が混在せず、それぞれ地域ごとに分かれて分布するという報告がある。

しかし、藤岡市の調査（表 6）では、全紋型 A 及び B が優先で、全後角紋型と六胸紋型及び無紋型とを合わせた 5 型が混在していた。補足調査した吾妻郡長野原町でも、全紋型 A 及び B と八胸紋型の 3 型が混在していた。また、小俣・俣川（2001）の八王子市板当沢の調査では、同地は 6 つの幼虫の斑紋パターンが確認され、今回の調査結果と同様に混在の実態を報告している。

したがって、クロマドボタル幼虫は、地域によりいくつかの斑紋パターンが混在して生息していることがわかった。

なお、斑紋パターンは、脱皮により変わらないことを確認したが、小俣（私信）も報告している。

3) 幼虫の斑紋変異と発現パターン

これまで、斑紋パターンの変異については、全紋型が本種の典型（後藤・大場、1994）として考えられてきた。大場（私信）は「全紋型の一部において、腹部末端の方から紋が消えていき、やがて四紋型になり、ついで無紋型となった」と考えている。しかし、今回の斑紋パターンとその割合及び混在の事実（表6、表7）から、ある基本形（全紋型または無紋型）からの一定方向への斑紋の変異により、多くの型が生じたとする考え方ではうまく説明できないと考えられた。

また、小俣・俣川（2001）は、八王子市板当沢の調査から前胸背板から斑紋が消えていく傾向が見られるとして、突然変異で発生した無紋型が、全紋型と交配して様々な斑紋型が出現していると考えている。しかし、全紋型と無紋型が交配しての斑紋の出現であれば、さらに多くの斑紋型が生じる可能性が考えられることになるが、現在までのところ、10型に大別されることからこの可能性も低いと考えられた。

そこで、今回の調査で10型に斑紋パターンが類型化できることから、斑紋の発現は胸部背板と腹部背板では異なる傾向があると考えられた。胸部背板では、前胸背板・中胸背板・後胸背板に分かれて斑紋の発現有無が見られ、さらに、前胸背板では前角と後角に分かれて発現の有無が見られた。一方、腹部背板では、斑紋がすべての節背板後角に発現するか否かという現れ方をしていた。この胸部背板と腹部背板の斑紋発現の違いは、大きな特徴と言うことができた。したがって、斑紋の発現パターンは、ブロック毎（前胸背板前角、前胸背板後角、中胸背板後角、後胸背板後角、全腹背板後角）に分かれて発現していると考えられた。

この考えに基づき、藤岡市で見られた5つの斑紋パターン（図18）の発現の仕方を考えてみた。全紋型は全てのブロックで斑紋が発現し、全後角紋型は前胸背板前角以外で斑紋が発現し、六胸紋型は前胸・中胸・後胸の背板後角で斑紋が発現したものであり、さらに、無紋型は全てのブロックで非発現の結果であると考えられた。長野原町で見られた八胸紋型は、胸部背板の斑紋発現可能箇所のすべてで、斑紋が発現した結果と考えられた。ただ、全紋型に分類されるものの多くは、斑紋が薄小化している全紋型Bに細分類できるが、そのことが、どのような変異の傾向を示唆しているのかはわからない。今後の課題として、ブロック毎の発現または非発現パターンの規則性や全紋型Bの意味について、明らかにしていきたい。

最後に、大場（1997）はマドボタル属全体を調べて、クロマドボタルは地域集団ごとに固有性が高く、本州へ分布拡散後に遺伝的な距離が開き始めていると推定しているが、その結果として、具体的にどのような変異が表れているか全く明らかにしていない。藤岡市のクロマドボタル幼虫の斑紋パターン調査は、その変異変異をとらえるきっかけとなり、関東地方を中心に幼虫の斑紋パターンの実態と地理的分布調査が行われるようになってきた。しかし、変異の方向性や斑紋の発現パターン、混在比率のちがいなどについて結論を導き出すためには、データを蓄積するとともに、慎重に分析する必要があると考えられた。

謝 辞

本研究を行うにあたり、原稿の校閲など研究全般のご指導を賜った群馬大学教育学部生物学教室の小池啓一教授に深く感謝いたします。

板当沢ホタル調査団の小俣軍平氏には、数多くの資料や具体的なお助言をいただき、この場を借りて厚くお礼を申し上げます。

また、横須賀市自然人文博物館の大場信義博士と東京都立大学理学部自然史講座の鈴木浩文博士には、本研究に関する資料を多数ご送付いただき、感謝いたします。

要 約

クロマドボタル *Pyrocoelia fumosa* Gorham の野外観察と人工飼育により、生活史や生態の不明であった点のいくつかを明らかにすることができた。

生活史においては、成熟幼虫の体長はオスが 18~20mm で、メスでは 21~28mm であることがわかった。さらに、幼虫の脱皮回数は 4 回で、5 齢で終齢の成熟幼虫となり、幼虫期間は 2 年である可能性が高いことが考えられた。

生態については、クロマドボタルの幼虫は良く発光するが、その発光は観察や実験結果から捕食者から身を守るためには有効とは言えなかった。一方、幼虫を刺激すると、腹部末端や体節間膜より液体を分泌したり、体節の側面から肉角を突出させることがわかった。幼虫を捕食者と対峙させた実験では、捕食者が忌避反応を示すとともに、1 匹の幼虫も捕食されなかった。このことから、この液体分泌や肉角突出は、捕食者に対する忌避物質の分泌であると考えられた。さらに、この忌避物質は、は虫類のほかに学習能力の低いとされる肉食昆虫類に対しても有効な防御手段となりうる実験結果も得られた。また、外部刺激による幼虫の擬死行動も、特定の捕食者に対して有効な防御手段となりうる実験結果も得られた。

一方、幼虫の背板の斑紋を調査した結果、藤岡市西部と長野原町北部において、合わせて 6 つの斑紋パターンが確認できた。さらに、これまでの各地の調査結果と合わせると、その斑紋パターンは 10 型に分けられると考えられた。また、その斑紋の発現様式は、ブロック毎（前胸背板前角、前胸背板後角、中胸背板後角、後胸背板後角）に分かれ、その組み合わせにより発現する傾向があると考えられた。

引用文献

- 後藤好正・大場信義 1994 オオマドボタルおよびクロマドボタル幼虫の斑紋パターン.
全国ホタル研究会会誌, 27 : 31-32
- 羽根田弥太 1968 ホタルの発光. 昆虫と自然, 3 : 7-12
- 波多野善崇 2001 クロマドボタルの生活史と幼虫の行動. 23pp. 2000 年度 東京都立大学卒業研究論文.
- 日高敏隆 1999 陸生ホタルをめぐって. ホタルと人里, 7 : 3-14
- 今城香代子 2001 池田のヒメボタル (その2) 飼育下での産卵とふ化について. *Nature Study*, 47 : 11-12
- 神田左京 1935 ホタル. 496pp. 丸善.
- Lloyd, J.E. 1975 Aggressive mimicry in *Photuris* fireflies : signal repertoires by femmes fatales. *Science*. N. Y. 187 : 452-453
- 三石暉弥 1996 ヘイケボタル. 198pp. 文一総合出版.
- 中根猛彦 1968 ホタルの分類. 昆虫と自然, 3 : 3-6
- 中根猛彦・大場信義 1983 ホタルの観察と飼育. 121pp. ニューサイエンス社.
- 大場信義 1984 お正月に飛ぶホタル. *インセクトリウム*, 121 : 4-10
- 大場信義 1986 ホタルのコミュニケーション. 241pp. 東海大学出版会.
- 大場信義 1988 ゲンジボタル. 198pp. 文一総合出版.
- 大場信義 1993 ホタルの飼い方と観察. 167pp. ハート出版.
- 大場信義 1996 発光生物研究の歴史と現状. 遺伝, 50 : 19-23
- 大場信義 1997 ホタル研究 20 年の歩み. *インセクトリウム*, 34:4-18
- 大場信義 1997 イリオモテボタルの飼育. 横須賀市博物館研究報告 (自然), 45:51-55
- 大場信義 1998 ホタルの生物学. 昆虫と自然, 33 : 2-6
- 大場信義・後藤好正 1993 神奈川県におけるクロマドボタル幼虫の斑紋パターン. かまくらちょう, 30 : 30-33.
- 大場信義・後藤好正・川島逸郎 1995 日本産マドボタル属幼虫の色彩斑紋パターン. 横須賀市博物館研究報告, 43 : 1-9
- 大場信義・後藤好正・川島逸郎 1996 イリオモテボタルの外部形態・習性および生息環境. 横須賀市博物館報告, 44 : 1-19
- 大場信義・後藤好正・川島逸郎 1996 クシヒゲボタル属幼虫の外部形態・色彩斑紋パターン及び習性. 横須賀市博物館報告, 44 : 21-31
- Ohba, N. 1983 Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Ibid*, 30 : 1-62
- Ohba, N. and Hidaka, T. 2002 Reflex bleeding of fireflies and prey-predator relationship. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, 49 : 1-12
- 小俣軍平・俣川恭輔 2001 板当沢クロマドボタル幼虫の型紋調査. 板当沢通信, 33 : 6-8
- 小俣軍平 2001 クロマドボタル. 板当沢ホタル調査団調査報告第Ⅱ集, 18-20
- 小俣軍平 2001 幼虫木登り状況の解析. 板当沢ホタル調査団調査報告第Ⅱ集, 72-76
- 小俣軍平 2002 クロマドボタル幼虫の背板斑紋広域調査中間報告. 板当沢通信, 42 : 3-12

- 小俣軍平・俣川恭輔 2002 板当沢陸生ボタル成虫 3 年間の出現地点記録. 板当沢ホタル調査団調査報告第Ⅲ集, 60-75
- Suzuki,H., Sato,Y., Fujiyama,S., & Ohba,N. 1996 Allozymic differentiation between two ecological types of flashing behavior in the Japanese firefly , *Luciola cruciata* . Jpn.J . Ent , 64 : 682-691.
- Tomas, E., Michael, A. G., David, E. H., Scott, R. S., and Jerrold, M. 1977 Firefly “femmes fatales”acquire defensive steroids(lucibufagins)from their firefly prey.Proc. Natl.Acad. Sci. USA. , 94 : 9723-9728
- 矢島稔・荻野昭 1980 ホタル. 80pp. 偕成社.