

ヘイケボタル *Luciola lateralis* Motschulsky (Coleoptera: Lampyridae) の孵化時刻

新井哲夫、松下吏亜

Time of egg hatch in *Luciola lateralis* Motschulsky (Coleoptera: Lampyridae)

Tetsuo ARAI, Ria MATSUSHITA

Abstract

The time of egg hatch in firefly, *Luciola lateralis* Motschulsky (Coleoptera: Lampyridae) was observed under LD 12:12 (12h light: 12h dark) at 30, 25, 20 and 15°C. Most eggs hatched at every temperature during the dark period. The peak of egg hatching appeared within 2h after light-off signal at 20 and 15°C and was delayed by higher temperature. The variation in egg hatching became large at 15°C.

Egg hatching time was studied under thermoperiod (warm phase and cool phase, each 12h) in continuous light (LL) and continuous darkness (DD). Egg hatching was appeared during cool phase under LL and DD. Under thermoperiod (25: 20°C, each 12h), the peak of egg hatching in LL was delayed for DD.

はじめに

昆虫のいろいろな行動時刻は、ほとんどの現象において体内時計によって支配されている。またそれらの行動が、種にとって最も適した時間帯に、環境周期に同調して出現することは、多くの例で知られている (Saunders, 2002)。昆虫の行動の多くは、サーカディアンリズムに支配されており、光や温度の信号によってサーカディアンリズムが調節され、適応戦略上最も有利な時間帯に生じる。昆虫の羽化や飛翔、交尾行動、歩行活動などに関する研究は非常に多い。しかし、孵化時刻についての報告は比較的少なく、ナナフシ *Carausius morosus* (Kalmus, 1938) が最も早い報告である。日本では、1961年にカイコ *Bombix mori* (Tanaka) で報告されたのが最初である。その後、シャクガ *Nepytia phantasmaria* (Edwards, 1964)、キジラミ *Cardiaspina densitexta* (White, 1968)、ワタアカミムシ *Pectinophora gossypiella* (Minis and Pittendrigh, 1968)、サクサン *Antheraea pernyi* (Riddiford and Johnson, 1971)、ヌマカ *Mansonia titillans* (Nayar et al., 1973) などで報告された。日本ではカイコの孵化時刻の論文 (Tanaka, 1961) に次いで、1975年にミカンコミバエ *Dacus dorsalis* (新井) やウリキンウワバ

Anadevidae peponis (佐々木) の報告がある。日本における孵化時刻に関する詳細な研究は、1977年にヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* (Arai) で報告され、現在まで継続的に発表されている。その後、ギリギリス *Gampsocleis buergeri* (Arai, 1979) やウリハムシモドキ *Atrachya menetriesi* (新井, 1987)、フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* (Tomioka et al., 1991)、マツモムシ *Notonecta triguttata* (新井ら, 1994)、6種類のマダラスズ属 *Pteronemobius* (Shimizu and Masaki, 1997)、ヒメクサキリ *Homorocoryphus jezoensis* (Arai, 1998a)、タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* (新井, 1998b) などで報告された。これらの一連の研究から、孵化時刻の決定に測時機構が関与しており、他の行動と同様に普遍的な現象であることが示された。

今回は、ヘイケボタル *Luciola lateralis* の孵化時刻について、いくつかの光周期と温度周期条件下で実験し、孵化時刻の決定に対する測時機構の関与や成虫の活動時刻と関連性させた適応的な意味などについて考察した。

材料及び方法

材料は、青森県鶴田町（北緯約40度46分、東経約140度27分）の田の畔で成虫を6月下旬から7月上旬に採集し、自然条件に近い実験室内で飼育・採卵した。成虫は水分以外摂取しないため、霧吹きで水分のみを与えて飼育した。卵は、湿ったろ紙や脱脂綿の表面に産まれた。実験には、産卵後12時間以内の卵を用い、卵をつぶさないようにガラスシャーレ内の湿ったろ紙に移し、さまざまな実験条件にセットした。温度は、恒温器（日本医化器械製作所）でコントロールした。光源は10ワットの昼光色蛍光灯を使用し、ガラスシャーレに入れた卵は、光源から40cm以上離れた。卵をセットした場所の照度は、約400ルクスであった。光周期は、タイマーでコントロールした。温度周期は、時間ごとに異なる温度の恒温器に正確に移動した。卵のおかれた場所の温度が新しい条件の設定温度に安定するまでの時間は、1～2分であった。孵化数は、2時間ごとに調査した。暗期中の調査は、赤色フィルター（Kenko Optical Filter SR64）で覆った懐中電灯を用いた。赤色フィルターの場合の照度は1ルクスを大きく下回ったが、安全を期するためにフィルターの上に赤色のセロファンを何重にも重ねてより低い照度にした。ヘイケボタルは、孵化後卵殻から脱出して移動するため、未孵化卵は黒色、既孵化卵は卵殻のみで透けて見えることから、孵化個体数の調査は容易にできる。そのため2時間ごとの調査時間は、1処理2秒程度と短時間であった。暗期中の2時間ごとの調査は、Arai (1977) で示したように、孵化時刻に影響しない。

結果

1 光周期の影響

30℃、25℃、20℃、15℃の温度で、12L:12D（12時間明期:12時間暗期）の光周期の下で孵化時刻を観察した。まず孵化に至る過程が単に温度依存であるか、それとも光周期によって孵化時刻が決められるかを調べるために、実験の開始時点において明期から開始する処理と、暗期から開始する処理で孵化を観察した。卵期間を比較すると、前者の処理では422.6±6.41時間、後者では427.9±10.27時間となり、ほとんど差は認められなかった。しかしどちらの処理においても、ほとんどが暗期中に孵化してお

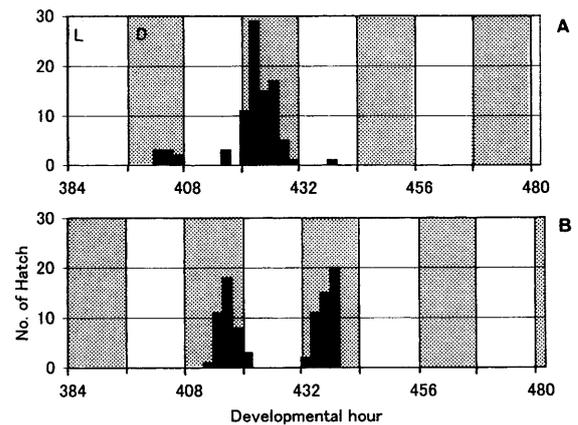


Fig.1 Hatching pattern under LD 12:12 at 25°C. A: photoperiod of the start from light period. B: photoperiod of the start from dark period.

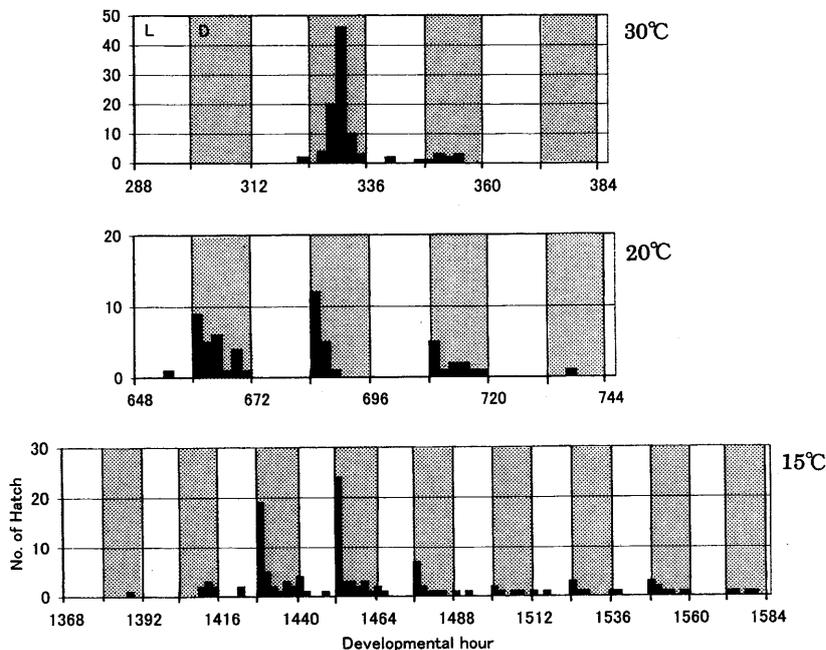


Fig.2 Hatching pattern under LD 12:12 at 30, 20 and 15°C.

り、孵化時刻は明暗周期に同調することがわかった (Fig.1)。30℃、20℃、15度の各温度レベルの12L:12Dにおける孵化に至る過程は、高温ほど卵期間が短くなり、卵の発育は温度依存的であった。しかしどの温度レベルでもほとんどが暗期中に孵化しており、温度レベルが異なっても明暗周期に同調して孵化することがわかった (Fig.2)。20℃及び15℃では、明→暗後2時間以内に孵化の大きいピークが見られるが、温度が高くなると孵化のピークが遅れる傾向が見られた。15℃における孵化のばらつきは、他の温度レベルより大きかった。

12L:12Dにおける平均孵化時刻は、30℃において暗→明の信号から18.0±2.90時間、25℃で16.5±3.14時間、20℃で15.3±3.13時間、15℃で17.0±5.04時間であった (Fig.3)。20℃で最も早く、20℃より温度が高いほど遅れる傾向がみられた。15℃における平均孵化時刻は、20℃より遅くなったが、孵化のばらつきの大きいことがこのような結果になったと考えられ、最も大きな孵化のピークは、20℃、15℃ともに明→暗後2時間以内にみられた。

ヘイケボタルの孵化時刻の決定に、体内リズムが関与しているかどうかについては、今回の実験から明確にすることはできない。しかし、25℃で12L:12Dから全照明 (LL) 条件に移行した場合、暗期に相当する時間帯に孵化のピークが見られたことから、サーカディアンリズムの関与が示唆される (Fig.4)。

2 温度周期の影響

自然環境における周期性は、一日の昼夜の繰り返しにおいて最も明確に見ることができる。その他温度や湿度の日周期的変動が、明暗周期に次いで正確な周期性を示す。光周期とともに温度周期も行動時刻の決定に重要なかわりのあることが知られており、ここでは、温度レベルを25℃、20℃、15℃とし、高温相と低温相をそれぞれ12時間の温度周期を与え、

光条件を全暗黒 (DD) 又は LL として孵化時刻を調べた。温度周期においても孵化に至る過程が単に温度依存的であるか、それとも温度周期に同調して孵化するかどうかを調べるために、実験の開始時点において低温相から開始する処理と、高温相から開始する処理を設定した。どの処理においても温度周期に同調して孵化し、ほとんどが低温相中に孵化した (Fig.5)。温度周期条件における孵化時刻に対する光の影響を見ると、低温相に孵化することは DD

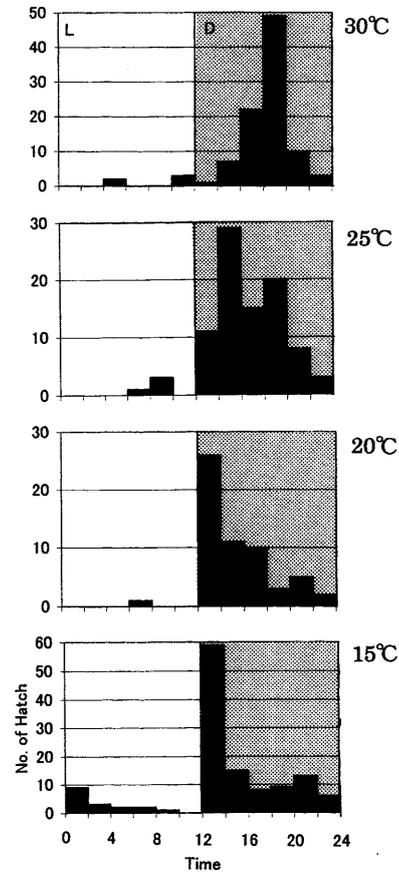


Fig.3 Hatching time under LD 12:12 at 30, 25, 20 and 15°C.

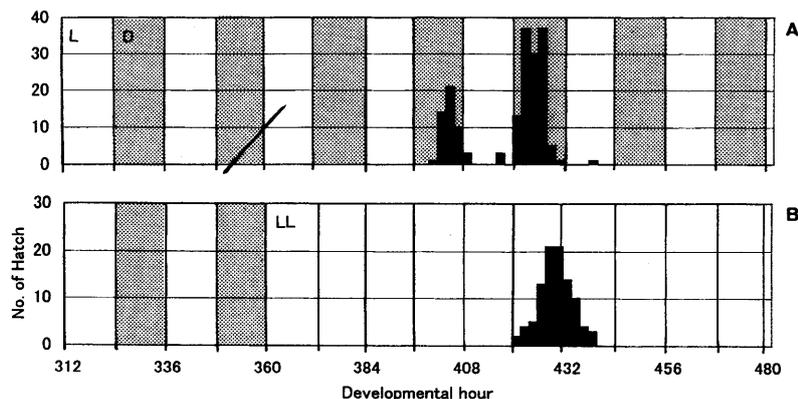


Fig.4 Hatching pattern under LD 12:12 (A) and under the shift to continuous light (B) at 25°C.

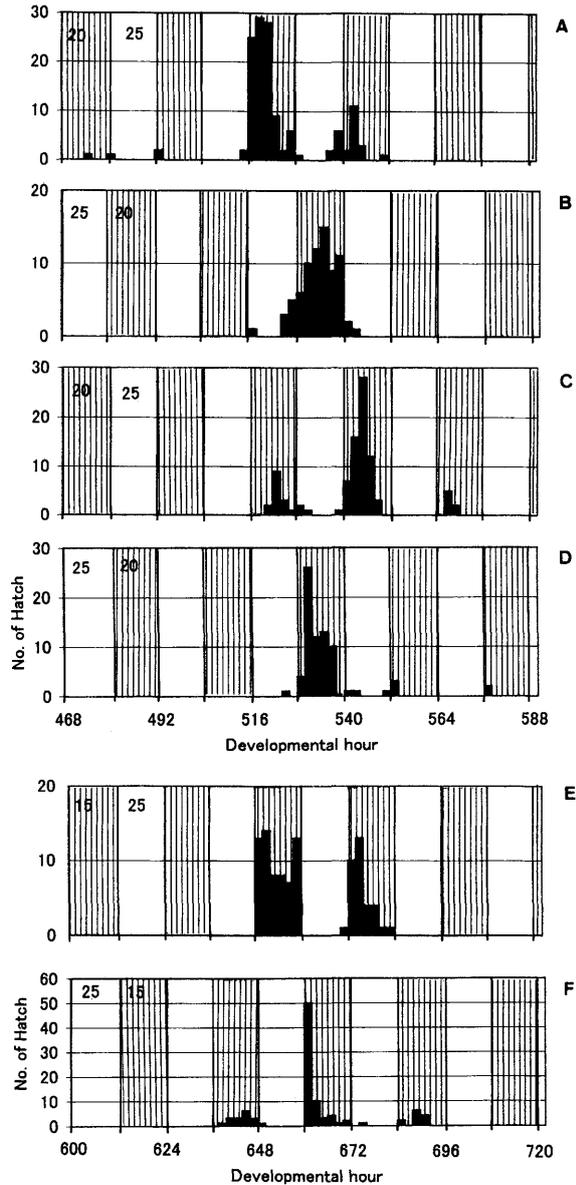


Fig.5 Hatching pattern under thermoperiod (warm phase: cool phase, each 12h). ABCD: 25 and 20°C. EF: 25 and 15°C. AB: continuous darkness. CDEF: continuous light.

でも LL でも同様であった。しかし同じ温度レベルの温度周期 (25°C : 20°C) において、DD では温度上昇後 15.7 ± 3.11 時間、LL では 17.2 ± 2.71 時間となり、LL のほうが DD よりやや遅れる傾向があった (Fig.6)。LL において、高温相と低温相の温度差が 5°C と 10°C を比較すると、温度差の大きいほうが孵化時刻が早くなった。

青森県のヘイケボタルの卵の発育零点は、約 10.7°C である。有効積算温量を計算すると、恒温条件化では約 263 日度であった。温度周期条件下における有効積算温量は、25°C : 20°C、25°C : 15°C のどちらの場合も約 258 日度で、恒常条件の場合とほぼ同程

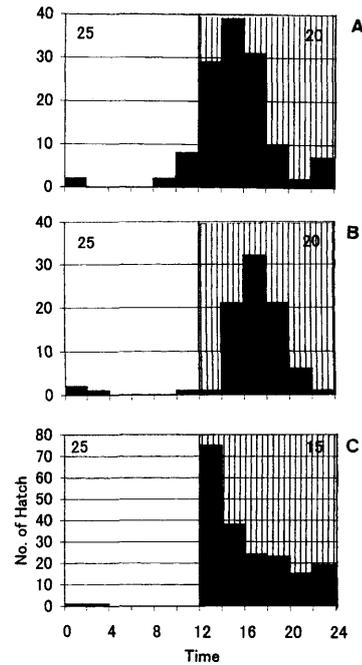


Fig.6 Hatching time under thermoperiod (warm phase: cool phase, each 12h). A: 25 and 20°C under continuous darkness. B: 25 and 20°C under continuous light. C: 25 and 15°C under continuous light.

度の値を示した。このことは、孵化時刻は温度周期に支配されるが、卵の発育は温度に依存しており、温度周期は影響しないことを示している。

考察

ヘイケボタルの卵は、光周期や温度周期に同調して孵化し、そのほとんどが暗期中または低温相中に観察された。しかし孵化のパターンを注意深く解析すると、光や温度の信号に直接反応して孵化行動が解発されるのではなく、暗期または低温相を予測したかのように、暗期または低温相の始まる前に孵化個体が既に出現している。このことは、ヘイケボタルの孵化時刻は、光や温度の信号によって始動する測時機構に支配されていることを示唆している。

12L : 12D の光周期においてほとんどが暗期中に孵化するが、最も大きい孵化のピークは、30°C で明 → 暗の信号後 8 - 10 時間、25°C で 2 - 4 時間、20°C と 15°C では 2 時間以内にみられており、高温ほど遅くなっている。ヘイケボタルの成虫は、日中まったく活動せず、夜間に産卵し、卵は水辺の草の表面に産みつける。高温による卵の発育阻害や孵化行動への影響は認められないが、幼虫の活動時刻との関係で夜間の孵化が適応的であり、高温は昼の信号として感受した結果、明 → 暗の信号への反応が遅れ、孵化時刻が高温で遅くなるのではないかと考えられる。

温度周期のもとでは、夜を意味する低温相中にはほとんどが孵化した。高温相と低温相の差が5℃の場合、LLでの孵化のピークがDDより遅れるのは、温度差が小さいことによる温度低下信号の伝達がやや鈍いのではないかと考えられる。光条件がLLであっても温度差が10℃になると、温度低下後2時間以内に孵化のピークが見られることから、温度信号によって始動する信号伝達機構の機能性が、温度信号の温度差によって異なることが考えられる。卵の採集地の青森における7月(6月)の日最高気温の平均は25.4℃(21.3℃)、日最低気温の平均は17.2℃(12.9℃)であり、最高と最低の温度差は8.2℃(8.4℃)である。青森県(N40°46′)におけるヘイケボタル成虫の発生は6月下旬から7月上旬で、野外での孵化は、日没から2-4時間にピークが見られると推測される。山口県(N34°10′)における成虫の発生は7月上中旬であるが、7月の日最高気温の平均は28.6℃、日最低気温の平均は23.0℃で、最高と最低の温度差は5.6℃であることから、山口系統のヘイケボタルが青森系統と同様の性質を持っているとすると、日没後4-8時間に孵化のピークが出現するのではないかと考えられる。

行動時刻決定に関する測時機構にサーカディアンリズムが関与することは、多くの昆虫において報告されている(Saunders, 2002)。ヘイケボタルの孵化時刻の決定にサーカディアンリズムが関与しているならば、周期的条件から恒常条件への移行において孵化リズムの持続が観察されるはずであるが、今回の結果からその点を明確に示すことはできなかった。しかしFig.4に示すように、明暗周期からLLへ移行した場合、孵化のピークは1つであったが、サーカディアンリズムの関与を示唆している。この結果から類推すると、LLにおける自立振動リズムの進行過程は24時間より長く、周期長は約25.5時間程度と考えられる。恒常条件におけるサーカディアンリズムの周期長において、夜行性の生物であるか昼行性の生物であるかによってLLとDDとで反応性が異なり、夜行性の生物では、LLでサーカディアンリズムの周期が長く、DDでは短くなり、昼行性の生物では、その反対にLLで短くDDで長くなる(Aschoff, 1960)。ヘイケボタルは夜行性であることから、Aschoffの法則に照らし合わせると、LLでのサーカディアンリズムの周期は長くなるはずで、今回の結果と合致している。このことからヘイケボタルの孵化時刻の決定にサーカディアンリズムが関与しており、LLにおいて孵化リズムが持続することを示唆している。

ヘイケボタルの卵は、ほとんどが夜間に孵化する。夜間は日中と比較すると、湿度が高い。それゆえ乾燥から幼虫の体を守るために、夜間の孵化になった

のであろう。最も湿度の高い夜明け近辺に孵化することは、ヒメギス(Arai, 1977)やキリギリス(Arai, 1979)の孵化で知られている。ウスグロショウジョウバエ *Drosophila pseudoobscura* (Bruce, 1960)の羽化も夜明け近辺に集中するが、ヒメギスなどと同様、乾燥から羽化したのやわらかい成虫を守るために、最も湿度の高い時間帯に羽化したと考えられる。ヘイケボタルにおいて、孵化後すぐに幼虫は水の中に入るため乾燥の危険性はほとんどないと考えられるが、危険から守るための万全の対応であろう。また地表徘徊性のクモなどの天敵から身を守ることも、夜間に孵化する適応的な意味があると考えられる。

昆虫は、土中、草の茎・葉や樹木の枝・幹の中、果実や子実、昆虫の卵や幼虫、死んだ動物や糞など、さまざまな場所に産卵する。ヘイケボタルの成虫は、田の畦などの水辺に生えるコケや草の表面に卵を産みつける。これは、幼虫の生息場所が水中のため、孵化後速やかに水中の生息場所に移動するためには理にかなっている。また産卵間もない卵は乾燥に弱いいため、湿度の高い水際は産卵場所として適した環境といえる。

日本に生息するホタルは、現在46種類とされており、幼虫が水中で生活する種は、ヘイケボタル、ゲンジボタル *L. cruciata* とクメジマボタル *L. owadai* M.Sato et Kimur の3種類のみが知られており、その他は陸生のホタルである(東京ゲンジボタル研究所, 2004)。陸生のほとんどのホタルは、卵、幼虫、蛹、成虫のすべてのステージで湿った環境で生息しており、産卵場所は草の根もとや土中である。孵化時刻はまったく調べられていないため不明であるが、生息場所が常に湿った状態であることから、孵化時刻への選択圧は、湿度より天敵からの逃避のほうが強くなると考えられる。

引用文献

- 1) 新井哲夫 1975 ミカンコミバエの生活史にみられる日周リズム 日本応用動物昆虫学会誌 19:253-259
- 2) Arai T. 1977. Effects of the daily cycles of light and temperature on hatchability and hatching time in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). KONTYU 45:107-120.
- 3) Arai, T. 1979. Effects of daily cycles of light and temperature on hatching in *Gampsocleis buergeri* de Hann (Orthoptera: Tettigoniidae). Jap. J. Ecol. 29:49-55.
- 4) 新井哲夫 1987 ウリハムシモドキのふ化時刻 東北昆虫 25:9-11

- 5) Arai, T. 1998a. Effects of photoperiod and thermoperiod on hatching rhythm in *Homocoryphus jezoensis* Matsumura et Shiraki (Orthoptera: Tettigoniidae). Entomological Science. 1:491-494.
- 6) 新井哲夫 1998b. タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* とカマドコオロギ *Gryllodes supplicus* (Orthoptera: Gryllidae) の孵化時刻に対する光周期と温度周期の影響 29:1-25
- 7) 新井哲夫、渡康彦、田中一裕 1994 マツモムシ *Notonecta triguttata* (Hemiptera: Noctonectidae) の孵化リズム 日本応用動物昆虫学会中国 36:25-27
- 8) Aschoff, J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25:11-28.
- 9) Bruce, V.G. 1960. Environmental entrainment of circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25:29-48.
- 10) Edwards, D.K. 1964. Activity rhythms of lepidopterous defoliators. II. *Halisidota argentata* Pack. (Arctidae), and *Nepytia phantasmaria* Sthr. (Geometridae). Can. J. Zool. 42:939-958.
- 11) Kalmus, H. 1938. Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge an der Stbhueschrecke (*Dixippus morosus*) und ihre experimentelle beeinflussung. Z. vergl. Physiol. 25:494-508.
- 12) Minis, D.H. and Pittendrigh, C.S. 1968. Circadian oscillation controlling hatching: its ontogeny during embryogenesis of a moth. Science, Wash. 159:534-536.
- 13) Nayar, J.K., Samarawickrema, W.A. and Sauerman, D.M.Jr. 1973. Photoperiodic control of egg hatching in the mosquito *Mansonia titilans*. Ann. Entomol. Soc. Am. 66:831-835.
- 14) Ridiford, L.M. and Johnson, L.K. 1971. Synchronization of hatching of *Antheraes pernyi* eggs. Proc. III VIII th int. Congr. Ent. Moscow 1:431-432.
- 15) 佐々木正巳 1975 ウリキンウワバの各發育ステージにおける諸行動の日周性 日本応用動物昆虫学会誌 19:35-40
- 16) Saunders, D.S. 2002. Insect clocks. Elsevier Amsterdam. 560pp.
- 17) Shimizu, T. and Masaki, S. 1997. Daily time of hatching in Nemobiinae crickets. Jpn. J. Ent. 65:335-342.
- 18) Tanaka, S. 1961. Studies on the rhythmicity of hatching in silkworm eggs, *Bombyx mori* L. J. Fac. Text. Sce. Technol. Shinshu Univ. Ser. E., Agric. Seic. 5:69-123.
- 19) 東京ゲンジボタル研究所 2004 ホタル百科 丸善株式会社 112pp
- 20) Tomioka, K., Wakatsuki, T., Shimono, K. and Chiba, Y. 1991. Circadian control of hatching in the cricket, *Gryllus bimaculatus*, J. Insect Physiol. 5:365-371.
- 21) White, T.C.R. 1968. Hatching of eggs of *Cardiaspina densitexta* (Homoptera, Psyllidae) in relation to light and temperature. J. Insect. Physiol. 14:1847-1859.