

ヘイケボタル幼虫の生存と発育に及ぼす生息密度の影響

日向愛美¹, 藤山静雄¹, 上條慶子²

¹信州大学理学部, ²松本市

Effects of larval density of *Luciola lateralis* on the development and survival rate.

Hyuga¹, A., S. Fujiyama¹ & K. Kamijyo²

¹Faculty of Science, Shinshu University & ²Matsumoto City.

キーワード: ヘイケボタル, 集合効果, 密度効果, 発育期間, 生存率

Keywords: *Luciola lateralis*, aggregation effects, developmental period, density effect

はじめに

ヘイケボタル (*Luciola lateralis*) は, ゲンジボタル (*Luciola cruciata*) と同じく光るホタルの一種であるが, 前者は後者と違って河川中ではなく, 流れが緩やかな小川や水田, 湿地などの止水域に生息している。昔から夏の風物詩として多くの人に親しまれ, 比較的私たちの身近な場所で見られるホタルである。

ヘイケボタルは幼虫期を水中で過ごす。食性は広く, サカマキガイ・カワニナ・タニシなどの淡水性の巻貝を好んで食べる。さらに, 衰弱したり死亡したりしたオタマジャクシ・ヤゴなどの水生昆虫の幼虫を摂食 (大場, 2004) することが知られている。藤山 (2009) はシマミミズを用いて本種幼虫の飼育を行い, 代用餌として利用できる可能性を示した。

昆虫の成長には餌条件や温度などの環境要因が大きく関係しているが, 個体群密度も幼虫の成長に大きく影響することが知られており, これは密度効果の重要な一つの例である。密度効果には個体同士が集まって集団を形成することで成長速度や生存率が上がるなど, プラスの効果を及ぼす集合効果を示す例 (例えば, 森本:1967; 中村:1980; 仲居と椿:1986 など) も知られている。

ヘイケボタルの集団飼育と単独飼育を行った関口(2008)は, 集団と単独飼育では, 幼虫の発育は単独飼育の方で遅くなることを明示した。また

単独飼育では発育段階が進むにつれて成長のばらつきが大きいとしている。

一方, 遊磨(2008)はゲンジボタルの幼虫で初期密度を低密度から最大 32 頭で実験した結果, 1 齢期では高密度飼育のほうが生存率は良かったが 3 齢期からは低密度で生存率が良かったとしている。しかしこの研究では, 生息密度による幼虫の成長速度の違いは不明である。

このように, ゲンジボタルでは生息密度によって生存率が変わり, ヘイケボタルでは単独飼育と集団飼育で成長や生存率が変わることは明らかになっているが, 2, 3 の条件下での断片的な結果であり, 詳細は明らかでない。

そこで本研究では, さらにいろいろな生息密度条件を設定し, 生息密度や他個体の存在の有無などが成長速度や生存率にどのような影響を与えるのかを明らかにしようとした。この実験では単独区と 2 頭以上の区で他個体の存在の有無が生, 成長に与える影響, 異なる生息密度の効果, そして特に集合効果の有無に注目して実験を行った。

材料と方法

7 月初め, 松本市橋倉の水田で採集したヘイケボタル成虫に産卵させ, 得られた孵化直後の幼虫のうち 130 頭を実験に用いた。表 1 に示した 4 つの実験区を設定し, 各容器には汲み置き水を約 1cm の

表 1 実験区の設定*

密度区	繰り返し	合計頭数
単独区	20	20 頭
2 頭区	10	20 頭
5 頭区	5	25 頭
10 頭区	2	20 頭

*各実験区には直径 8cm(底面積 50.24cm²), の容器を用いた。

深さまで入れ孵化幼虫を入れた。

実験は、25℃, 12L12D 下で行った。餌はヒメタニシの肉体を切断して用い、隔日で新しい汲み置き水とともに交換した。餌の量は、幼虫の齢や体重・生息個体数を考慮し常に十分な量を与えた。

幼虫の体重は毎週、0.1mg 単位で測定した。1 齢幼虫は 0.1mg 程度と微小なため 2 齢直後から測定を開始した。測定は幼虫の水分を拭き取って行った。また、脱皮の有無を隔日で記録した。

なお、飼育実験は幼虫の大部分が 5 齢（終齢）になり、ほぼ十分に幼虫発育を終えた状態になった実験開始後 145 日で終了した。

結果と考察

生存に及ぼす生息密度の影響

4 つの飼育密度下における実験終了時における最終生存率を図 1 に示した。図より最終生存率は 80%以上と全体として高かった。5 頭区が 100%で最も高く、続いて 2 頭区で 95%, 10 頭区で 85%と続き、単独区が 80%と最も低かった。幼虫の最終生存率でみると、5 頭区が最適密度と言えるだろう。

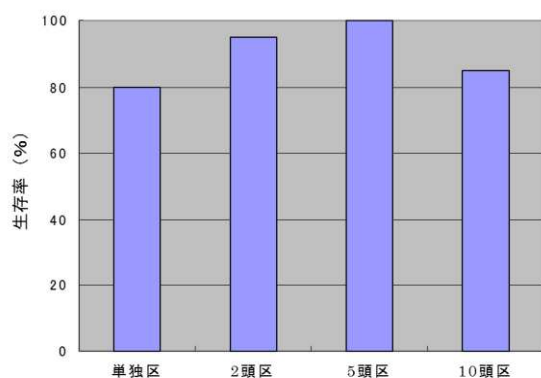


図1 異なる飼育密度下でのヘイケボタル幼虫の生存率

次に、生存率の違いが主にどの齢で生じているかを検討するため、齢別死亡率を図 2 に示した。この図より、単独区では 1 齢期間中の死亡率が高く、続いて 2 齢期が高かった。2 頭区での死亡は 4 齢期に見られたが低かった。10 頭区では 4~5 齢期の死亡率が高かった。これらの結果から、初期生存率は単独区では低く 2 頭以上の区で高い。これは集合効果があるためかもしれない。この点については後の項で詳しく論じる。

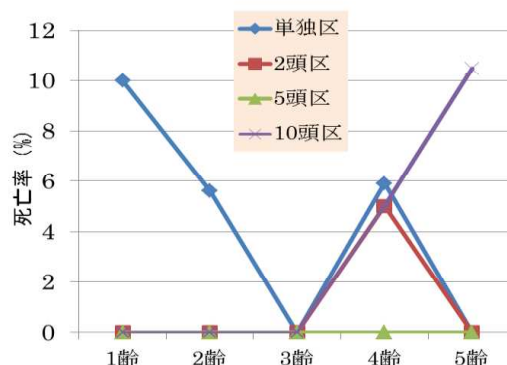


図 2 異なる密度下での齢別死亡率

また、10 頭区では 1 齢から 3 齢までまったく死亡が見られず、5 齢で死亡率が高かった。これは個体の成長、つまり個体容積の増大や個体が大きくなったことによる活動量の増加に伴う密度効果の影響と考えられる。

成長に及ぼす密度の影響

図 3 に、4 つの異なる生息密度下における幼虫の体重増加曲線を示す。図より 5・10 頭区で体重増加率が大きく、2 頭区、単独区、と生息密度が減少すると体重増加率が小さくなっていること

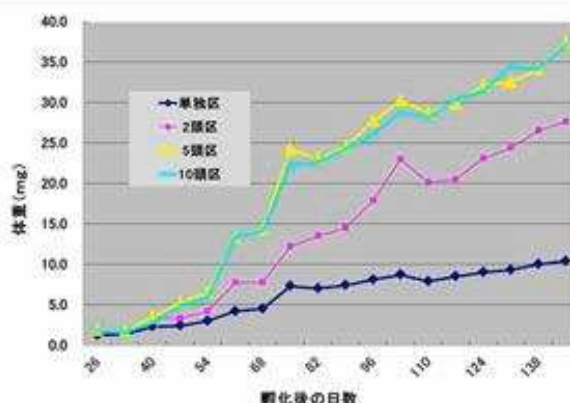


図3 異なる飼育密度下の幼虫の体重推移

が分かる。

図4は、図3の初期の部分拡大して示したものである。これより孵化後26日以降の2齢期の体重は5頭区で重く単独区、2頭区で軽いことが分かる。5頭区と10頭区は初期ではあまり変わらないが、2齢期後半では5頭区の個体の方がやや重いようである。

以上と、図1の生存率で見られた結果を合わせて考えると、単独区では生存率・体重増加率ともに低いが、2頭区では体重増加率は低いものの生存率は下がっておらず、単独区と2頭区の間には明確に違いがあることが分かる。すなわち、ヘイ

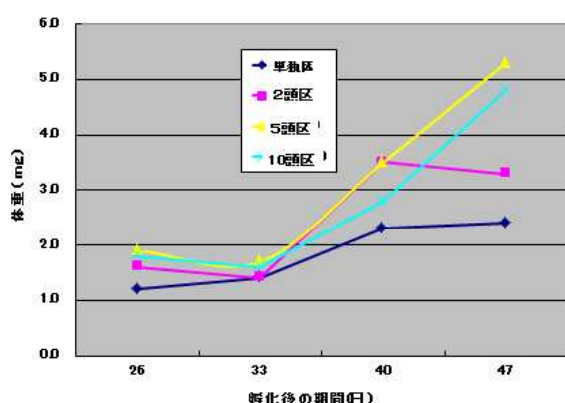


図4 異なる密度下の初期の体重増加曲線

ケボタルの幼虫の生存と体重増加には集合効果が見られることが分かる。

齢期間に及ぼす生息密度の影響

表2に実験終了時における各密度区の齢別生存個体数を示す。この段階で5齢に達していた個体の割合は、10頭区で100%、5頭区で96%、2頭区で78%、単独区で50%であった。生息密度が低い区ほど成長が遅れていることが分かる。単独区では半数が4齢となっているが、1、2齢で2

表2 異なる飼育密度下での、飼育開始後144日
(実験終了時)の発育状態

実験区	個体数			5 齢の割合%
	4 齢	5 齢	計	
単独区	8	8	16	50
2 頭区	4	15	19	78
5 頭区	1	23	24	96
10 頭区	0	19	19	100

割の個体が死亡していることから、実際に生まれた個体のうち、5齢に達しているのは40%で、単独であることは幼虫期の生存、発育に悪影響があることが分かる。

発育の状況をもう少し詳しく見るため、図5に異なる生息密度下での各齢期間の長さを示す。1齢から3齢の期間は各密度とも15日以上20日前後の日数を要する。詳しくみると1齢から3齢では単独区が最も日数が長く、1、3、4齢では2頭区が続いて長い。2齢はこれとは異なり10頭区が長く、5頭区・2頭区で短い。3齢では齢期間の長さの違いはやや大きく、最も短い10頭区と最も長い単独区では約6日間の差が見られる。このように齢期間で見ると単独区はすべての齢において2頭区以上より長い傾向があるが、その傾

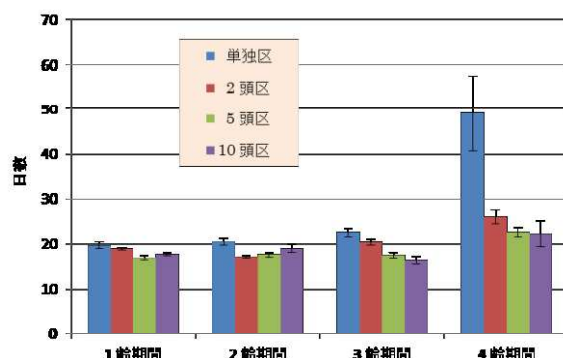


図5 異なる密度下での幼虫の齢期間
(バーは標準偏差)

向は4齢で著しい。2頭区は1齢、3齢で5頭以上の区よりも有意に長くなる傾向があり、やや発育が遅れる。以上から、本種の幼虫の齢期間の長さには、集団サイズが影響しており、中でも単独か複数かでその差が大きいと言える。

密度効果と集合効果

生息密度の影響は、一般には密度効果として知られる。比較的低密度下では、環境抵抗は小さく生存率は高く、成長速度も大きい。逆に、高密度下では生存率が低く、発育の遅れた個体が見られ、生き残った個体も小形になったりするのが一般的と考えられている（例えば Begon ら、1996）。このことは固着性の植物で、より明白であるため植物で取り上げていることが多い（例えば、石川充ら、2010）。Liu ら（2006）はハマグリの幼生の生存率が高密度下で低下することを示し、その原因として水質の悪化や病気の伝染などが考えられるとしている。この実験のヘイケボタルの場合

も、餌であるミミズの残渣や自身の糞による水質の悪化が高密度下での生存率低下の原因となっていることが考えられる。また、Kazimirova(1996)はヨトウガ幼虫では飼育密度の増加により蛹体重の減少が見られることを示している。今回の実験では図3に示したように、単独区から5頭区までは密度増加にしたがい体重増加率も大きくなっている。10頭区では5頭区よりも体重増加率が大きくはなく、ほぼ同じとなっている。同区では図2から若齢の1-3齢では死亡は全く見られていないが、4・5齢では見られている。これらのことは高密度であるだけでなく、同じ個体数密度でも大形になると1個体が周囲に及ぼす影響は大きくなるのでそのことも関係して生じたのかもしれない。

ヘイケホタル幼虫では幼虫集団が固まりになって捕食していることも、1個体だけで捕食していることも普通にみられる。動物では餌をとるのに際して個体で行動するものと集団で行動するものがある。昆虫では、前者の例としてカマキリ成虫やテントウムシ成虫など、後者の例としてアブラムシ、クスサンなど集合している昆虫が知られる。森本(1967)はクスサン幼虫の飼育実験おこない、孵化直後から集合飼育した場合には、1個体ずつ隔離飼育した時よりも1,2齢とも脱皮が一斉に生じるだけでなく、齢期間も短かったと述べている。中村(1980)はマツノキハバチの幼虫について集団の大きさを1頭から20頭まで変えて飼育実験を行った。その結果、単独区、2頭区、と集団サイズが大きくなるとともに1齢の期間が短縮し、幼虫期の生存率が高くなり、10頭区、20頭区では全く死亡は見られなかったと指摘している。

図6(a)-(d)は各密度区で飼育した場合の齢構成の時間的変化を示す。(a)と(b)-【d】を比較すると、1頭区は发育の遅れが最も激しいが、2頭区も、5,10頭区に比べかなり遅れていることが分かる。5,10頭区では成長が遅れている個体はほとんどみられない。1,2頭区での发育の遅れは齢の進行とともに積算されている。これは一般の密度効果とは大きく異なり、集団サイズが減少すると发育抑制が生じたことは明白であり、本種の幼虫期には集合効果があると言える。

ではどのような形で集合効果が見られるのだろうか？クスサンやマツノキハバチでは幼虫は

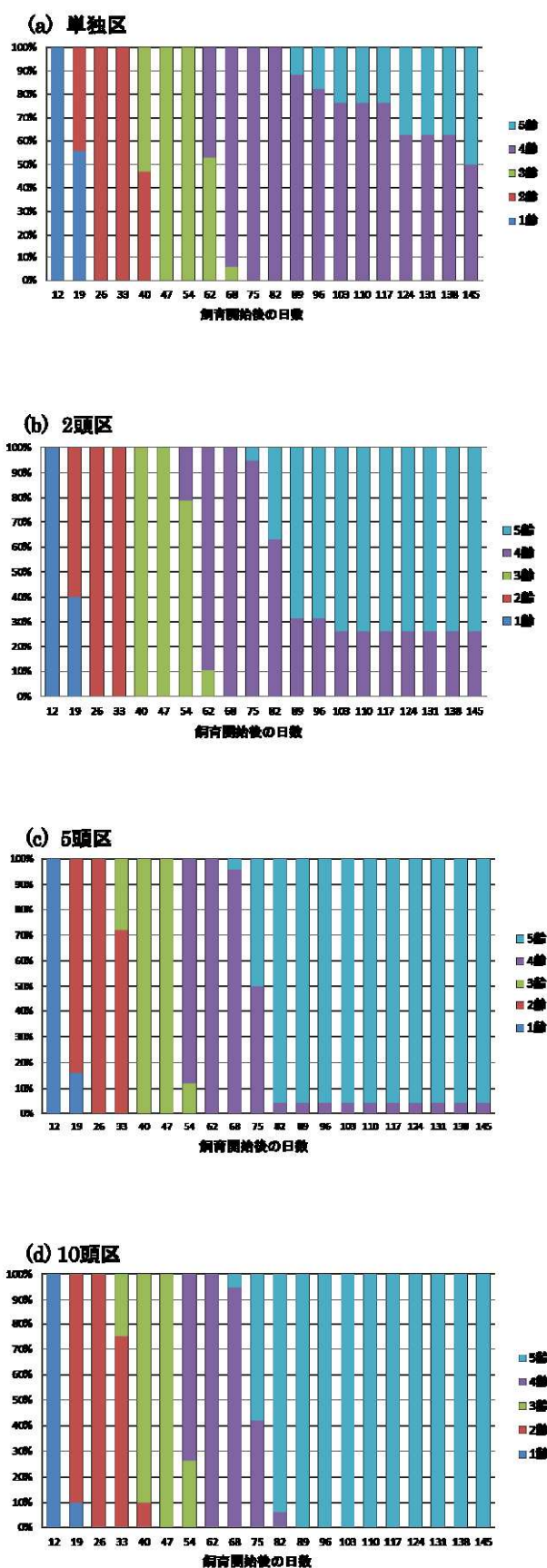


図6(a)-(d) 異なる密度下での幼虫期の发育経過 (齢構成の推移)の比較。

密に集合して活動しており、食いつきに影響するとされている（森本，1967；中村，1980）。本種の場合、それらとは異なって常に密な集合状態でみられるのではなく、餌を捕食する場合などに集団になっていることが確認されているが、個体がバラバラに生活していることもしばしばである。幼虫は、餌の巻貝、水生昆虫などの生餌に口器を突き刺して捕食していることが多い。すなわち生きた動物を摂食していることが多いので、集団で攻撃することにより効率よく相手を倒すことができると考えられる。攻撃の際、消化液や麻酔液を餌に注入していることが予想されるが、こうした分泌液は、複数個体が関与すれば量が増えるので、より短時間に相手を弱らせたり、死亡させたりすることができるのかも知れない。

本種では採餌と関係しない場合でも、幼虫が団子状に固まっていることがしばしば観察される。こうした現象は個体同士をひきつけあう何かがありそうで、そうしたことも集合効果に関係しているのかもしれない。本種では集合効果をもたらす要素がどのようなことに含まれ、それらがどのようなメカニズムを通して発揮されるのかは、まだほとんど明らかになっていない。

密度による発育への影響と生活環

図6の(C)，(d)で注目したいのは飼育開始後75日前後で終齢に達した幼虫が145日の実験終了時点まで70日間も脱皮変態をしない点である。この状態は、実験を続ければさらに持続すると思われる。こうした発育が抑制された状態は、休眠と言えるだろう。この実験は25℃の条件下で実施されたことから比較的高温で発育は速い。野外では本実験終了以前の状態で秋の発育を終え、越冬に入っていると考えられる。野外でみられる終齢幼虫の少なくとも一部は休眠に入っていると考えられる。

金・金（2000）はヘイケボタル幼虫が5齢にて越冬休眠を持ち、低温、短日下で休眠が終了すると報告している。また、関口（2006）はヘイケボタルを飼育した結果、4齢で高温ほど齢期間が長くなって普通の温度反応とは逆であり、休眠が見られるとしている。

一方、古河（2011）は、「ヘイケボタルの生態と生息環境」の中で「イケボタルの休眠と休止」の項目を設けて休眠の定義を述べ、ヘイケボタル

幼虫の越冬は休止であるとし、休眠の存在を明確に否定している。

藤山（1991）は土壤中で生活するコガネムシ幼虫の越冬戦略について述べ、その中で土中のように冬期の温度が比較的厳しくない環境条件下では、普通の休眠越冬をする昆虫のようにすべての個体が一定の発育段階で越冬するわけではない。しかし、休眠は存在することを示している。ヘイケボタルが越冬する水中、または泥の中にもまさにこうした寒さの比較的厳しくない環境で、これと似ており3-5齢程度のいろいろな齢で越冬していると考えられている。そのため、休眠に入っていないと解釈されやすいが、前述した金・金（2000）や、関口（2006）の結果は、明らかに越冬休眠の存在を示している。

ところで本種の場合、1頭区などの低密度区でも生存率の低下は20%程度で大きいものではなかったが、発育は遅れた。その結果4齢として生き残っていた個体が多かった。この実験は25℃の高温で行われたため、発育遅延個体も4齢まで発育した。しかし、図6の(a)では62日まで半数程度が3齢であることから、野外では、3齢で越冬に入ることも十分考えられる。関口（2006）も松本市の一部地域では3齢で越冬することを推定している。4齢またはそれ以前の発育段階にとどまった場合、翌年の春以降に5齢になり、その一部は2年の生活環をとることが予想される。低密度下等でみられる発育遅延個体の生存は、2年1化の生活環を可能にする適応の一種であるかもしれない。今後の研究がまたれる。

摘要

ヘイケボタル幼虫では、単独飼育は集団飼育に比べ発育が遅れ、ばらつくことが知られている。この現象が飼育密度とどのように関係しているのかを明らかにするために、容器あたりの密度を1, 2, 5, 10頭に変えて飼育を行い、その生存率、成長への影響を調べた。

生存率は全区で80%以上と比較的高かったが、密度1, 2頭の低密度区では生存率、体重増加率ともに比較的低かった。生存率は生息密度が高いほど高くなるわけではなく、10頭区は5頭区よりもやや低く、最適密度は5頭区と考えられた。一方発育期間で見た場合には、低密度区では発育

遅延が生じたが、それは齢が進むにつれ増大し、1頭区では5齢に達しない個体が半数だった。発育の速さは、10頭区は5頭区とほぼ同等であり、半数の個体が75日で5齢に達した。5齢幼虫に達した個体は70日以上もそのままの齢で経過し発育遅延が生じていると考えられたため、休眠に入っていると判断された。

以上より、本種の幼虫発育には集合効果が見られるが、その違いは1, 2頭区で大きかった。集合の単位は大きいほど良いわけではなく5頭区程度が最適密度であると考えられた。集合効果の作用機構については集団捕食によるプラス効果などが考えられるが、実態は明らかでない。

引用文献

- Begon, M., J.L.Harper and C.R.Townsend (1996) *Ecology* (Third Edition) Blackwell Science.
- 藤山静雄 (1991) コガネムシ幼虫の越冬戦略. 昆虫と自然, 26(13) : 20-26.
- 藤山静雄 (2009) シマミミズを餌にしたヘイケボタルの飼育の試み. 環境科学年報(信州大学) 31:129-132.
- 古河義仁(2011) ホタル百科事典 : 「ホタルの生息環境 6. ヘイケボタルの生態と生息環境.」
http://www.tokyo-hotaru.com/jiten/heike_hotaru.html
- 石川充, 黒岩常祥, 塩見正衛, 松本忠夫, 守隆夫, 八杉貞雄, 山本正幸編 (2010) 生物学辞典. 東京化学同人.
- Kazimirova, M. (1996) Influence of larval crowding and mating on lifespan and fecundity of *Mamestra Brassicae*. *European Journal of Entomology*, 93:45-52.
- 金三銀, 金鐘吉(2000) 低温処理によるヘイケボタル *Luciola lateralis* の休眠打破. 全国ホタル研究会誌, 33:35 - 38.
- Liu, B., B. Dong, B. Tang, T. Zhang and J. Xiang (2006) Effect of stocking density on growth, settlement and survival of clam larvae, *Meretrix meretrix*. *Aquaculture*, 258:344-349.
- 森本尚武(1967) クスサン幼虫の集合性. 信州大学農学部紀要, 4(2) : 141-154.
- 中村寛志(1980) マツノキハバチに関する生態学的研究 I. 幼虫の集合効果と集合形態について. 日本応用動物昆虫学会誌, 24(3):137-144.
- 大場信義(2004) ホタル点滅の不思議ー地球の奇跡ー. 横須賀市自然・人文博物館.
- 関口伸一(2008) 長野県松本市の水田におけるヘイケボタル(*Luciola lateralis*) の生活史. 信州大学理学部物質循環学科卒業論文.
- 関口伸一(2008) 長野県松本市におけるヘイケボタル(*Luciola lateralis*) の生活史. 信州大学大学院地球生物圏科学専攻 修士論文.
- 遊鷹正秀(1983) 飼育密度と幼虫の生存・成長についてーゲンジボタルの例ー. 全国ホタル研究会誌, 16:8-9.

(原稿受付 2011. 4. 8)