

## ホタルの発光とハエトリグモの捕食 Firefly flashing and jumping spider predation.

Long M., S. Lewis, L. Jean-Louis, G. Richmond and E. M. Jakob  
*Animal Behaviour* (動物の行動) 83 : 81-86 (2012)

翻訳・解説：遊磨 正秀 (滋賀県草津市)

### 要 旨 (訳)

ホタル類の発光は、基本的に繁殖行動で用いられる信号とされるが、捕食を回避したりもする。一方で、誘引することでも知られている。そこで、昼行性で視覚により捕食を行うハエトリグモ2種 (*Phidippus princeps*と*P. audax*) に対して、ホタルの発光が捕食回避に役立っているかどうかを調べた。繁殖行動とは関係ない昼間の発光について既存資料によると、ホタル (*Photuris* sp.) 成虫は、雌雄とも昼間の明るいときに脅すと発光していた。また、ハエトリグモとホタルの活動時間は重複しており、ハエトリグモはホタルを襲うこと、その際に発光が誘発されることがわかった。そこで、発光がハエトリグモの行動にどう影響するかを調べるために、3つの実験を行った。すなわち、(1) コオロギを捕食しようとしているハエトリグモに急にLEDを発光させたらどうなるかを調べたが、影響は認められなかった。(2) 餌を捕食しようとしているハエトリグモに点滅光がどう影響するかを調べた実験では、ハエトリグモは、点滅LEDのそばにいるコオロギの方を、消灯あるいは連続光LEDのそばのものよりも多く襲った。(3) 多くのホタルは不味いので、不味い餌を経験させた場合、点滅光がそれを避けることを促進するかどうかを確かめるために、ハエトリグモに、点滅光と無灯条件で不味い餌 (発光しないホタル *Ellychnia corrusca*) を7回与えた。ど

ちらの条件でもハエトリグモは、初めは餌を襲ったが、点滅光を示した場合は7回の実験とも不味い餌を襲わなくなった。食べられる餌を与えた場合は、点滅光を示しても、捕食が減ることはなかった。以上のことから、発光はハエトリグモの捕食の可能性を高めるが、一方で不味い餌を覚えることに役立っていると結論づけた。なお、ホタルの発光の損得は、ホタルの不味さの程度に依存すると考えられる。

### 解 説

本報告の緒言において、捕食者に対するホタルの発光の影響について紹介している。

ホタルの発光が、捕食者の発見確率を高めているらしい例として、*Photinus*属のホタルの発光が捕食性の*Photuris*属のホタルに見つけられること (Woods et al, 2007) を挙げている。また、ホタルを見たことがない飼育下のハツカネズミは、無灯の餌よりも点滅光の近くの餌をより多く捕り (Underwood, 1997)、また、トビイロホオヒゲコウモリは、点滅発光する疑似餌の方を光らない疑似餌よりも好んで採ること (Mooseman et al, 2009) を紹介している。

一方、捕食者に対する生物発光の防御効果は、多くの海洋生物で知られている。さらに最近の系統遺伝学的研究によると、ホタルの生物発光はもともと捕食者に対する幼虫の防御から始まり、後

に成虫の繁殖行動に使われるようになったとの説が支持されているという (Branham & Wenzel, 2001; Bocakova et al, 2007; Sagegami-Oba et al, 2007)。

ホタルの発光が、捕食を軽減するメカニズムとして少なくとも3つが考えられる。一つは、食わず嫌い、あるいは光るものを食べないという捕食者の性質で、そういう捕食者は、発光する餌を食べるのを嫌がるだろうというものである。二つ目は、突然光ることによって捕食者を驚かせ、その間に逃げてしまうというものである。実際、ホタルの幼虫や成虫が昼夜にかかわらず物理的な害を受けたときによく光る、ということはよく聞く話である。三つ目として、化学防御物質をもつ不味いホタル類では、ホタルの発光は警告の意味をもつだろうというものである。多くのホタルは、哺乳類や無脊椎動物の捕食者にとっては不味い餌である。ホタルの仲間では、防御物質としてステロイドのルシブファジンを持つものがおり、ある種のハエトリグモに対して捕食回避に役立つという。このように、生物発光信号は、捕食者への認知度を高め、不味い餌をより避けさせることで、捕食者からの攻撃を減じていると思われる。たとえば、野生のオオクビワコウモリは点滅光の空中の疑似餌の方を、光のない空中の疑似餌よりも捕食しないらしい (Mooseman et al, 2009)。同様に、ツチボタル (*Lampyris noctiluca*) 幼虫に似せたボーッと光る疑似餌を見せると、野生のガマガエルは捕食行動頻度を低下させ、また捕食までの時間が長くなるという (De Cock & Matthysen, 2003)。

ホタル類は繁殖のための夕暮れから発光し始めるが、ハエトリグモ類は、通常は昼行性である。しかし、ホタルの発光は、ハエトリグモにとって明るい昼間であろうが、夕暮れ時であろうが重要に違いない。ここでは、ホタルとハエトリグモの間の餌-捕食者関係における生物発光の役割につ

いて3つの仮説をたてている。すなわち、(1) ハエトリグモは突然の発光に驚き、襲うのをやめる、(2) 発光はハエトリグモの餌選択に影響する、そして (3) 何回も出会ううちにハエトリグモは発光する不味い餌を襲わなくなる、である。この論文では、マサチューセッツ西部で採集した *Phidippus* 属のハエトリグモ (*P. princeps*: 以下クモP種、*P. audax*: 以下クモA種) のメスの行動に対する生物発光の影響を調べている。

以下、主な実験ごとに、その方法と結果をまとめた。

#### ○ホタルの昼間の発光行動の確認

ホタルが、接触等の刺激により光ることはすでに知られているが、室内の昼光下で改めて確かめた。実験には、2010年と2011年の初夏にマサチューセッツの3か所から採集した *Photuris* 属ホタルの雌雄成虫を用いた。昼間の実験室で、ホタル成虫を1匹ずつ透明プラスチック容器 (直径3cm、高さ5.7cm) に収納し、容器には、湿ったろ紙とリンゴ片を入れて湿度を保持し、プラスチック製の草を入れた。ホタルの発光を3分間観察し、次に刷毛で軽くホタルに触れ、ホタルが光るかどうかを観察した。

その結果、室内の昼光下では、ホタルの成虫は刺激を与えると光り、軽くたたいたときはより多く光った。

#### ○夕暮れ時におけるクモA種とホタルの関係

ホタルの活動時間帯におけるクモA種とホタルの関係の検証実験を、マサチューセッツの野外の芝生で2011年6月に行った。クモA種は、2011年春に採取し、プラスチック容器に1匹ずつ入れ、毎週、餌としてイエコオロギ (不味くない餌) を与え、実験前にはハエトリグモを5-9日間絶食させ、空腹状態にした。

実験前にまず、クモA種を1匹ずつ径9cmのシャー

レに入れ、少なくとも1時間は慣らしておいた。次いで、ホタル (*Photuris* sp.) が20:30~21:00 (21ルクス) に自発的に発光し始めると、ホタル2匹とクモを一緒に容器に入れ、クモとホタルの行動を1時間記録した。

その結果、13匹のすべてのクモが、ホタルに触れた。うち9匹は少なくとも1回ホタルを襲った。合計で、ホタルへの接触40回、襲撃25回が観察され、うち8回の接触 (20%) と12回の襲撃 (48%) では、その直後にホタルが光った。ハエトリグモは、ホタルを襲った後にすぐ放したことから、ホタルが不味いと考えられた。

#### ○ホタルの忌避仮説の検証

クモP種が餌を襲おうとしている時に、ホタルの光を嫌うかどうかを確かめた。実験容器として、径9cmシャーレの底面中央に穴をあけ、ホタルの疑似光として *Photuris* sp.の光に似た緑色発光ダイオード (LED、波長570nm) を差し込んだものを用意した。各容器内に不味くないコオロギ (体長0.7-1 cm) 1匹を、頭や胴が多少動くようにして、カード片にのりづけし、LEDのそばに置いた。ここでは、日中の状態に似せるために、電球 (120V 65W 散光型、1292ルクス) の照明下で行った。

この容器に、クモを1匹ずつ入れ、LEDを点灯させた場合と点灯しない場合のクモの行動を、15分間あるいはコオロギを食べ始めるまでビデオ撮影を併用して記録した。LED灯は、クモがコオロギの方に定位し近づこうとしたときに無線操作で光らせ、クモがコオロギの方を向いている限り発光を続けた。なお、クモの忌避行動は、コオロギの方に近づくの突然やめたときを休止 [pause]、急にあとずさりしたときを退避 [retreat]、後ろ脚を体の下に入れて2本の前脚をかかげたときを防御姿勢 [defensive posture] として分類した。

その結果、クモP種はどの場合においても忌避行動を示さず、LEDが無点灯 (N=9) でも、発光させても (N=12)、餌として提供したコオロギに誘引され、それを襲った。

#### ○ハエトリグモの餌選択に対する発光の影響

クモP種の餌選択に、ホタルの発光が影響するかを調べるため、LEDのそばに置いた不味くないコオロギ (体長0.7-1 cm) 2匹を選べるように設定した。実験容器は径14cmシャーレを用い、両端に穴をあけてそれぞれ穴からLEDを各端から1 cm離して取り付けした。LEDの発光に関して2組の実験、すなわち (1) 点滅発光 (2MHz、0.15秒発光) と無点灯、(2) 点滅発光と常時点灯、を行った。クモを1匹ずつ実験容器に入れて15分間観察し、クモがどちらの餌を襲ったかを記録し、24時間後に再び実験し、これを3回繰り返した。まったく餌を食べなかった場合は評価から除外した。なお、実験は、日中の状態に似せるために、電球 (120V 65W 散光型、1292ルクス) 照明下で行った。

その結果、クモP種は、点滅発光LEDのそばのコオロギを無点灯LEDのそばのものよりもよく襲い、点滅LEDのそばのコオロギを、常時点灯LEDのそばのものよりも、より多く襲った。

#### ○不味い餌を繰り返し与えた場合のハエトリグモの忌避行動に対する発光の影響

不味い餌として2010年1月にカシ樹上において越冬中の、昼行性で発光しないホタル (*Ellychnia corrusca*) 成虫を採集した。このホタルはクモP種には不味いことがわかっている。不味い餌に対するクモP種の忌避行動を発光が増大させるかを調べるために、LEDの点滅発光あるいは無点灯条件と組み合わせて、不味いホタル (*E. corrusca*) を経験させる前と後で7回比較した。容器 (9cm径、LEDを底面中央から挿入) を10個

用意し、クモを個別に入れて、30分間容器に慣らした。その後、5個の容器のLEDを点灯（2MHz、0.15秒発光）し、残りは無点灯とした。各容器に1匹の不味いホタル（*E. crrusca*）に入れ、クモに対し10分間の摂食試行と30分の実験中断の繰り返しを7回続けて行った。そして、最初と最後の試行時のクモの行動を記録し、発光時と無点灯時のクモの捕食頻度を比較した。

その結果、発光しない不味いホタル（*E. crrusca*）を与えた場合、LEDを発光させても、無点灯でも、クモP種は、ほぼ同程度に餌を襲った。しかし、給餌を7回繰り返しているうちに、無点灯LEDのそばに餌を置いた場合は、クモは最初と最後の試行で同頻度の捕食行動を示した（53%と47%）が、餌を発光LEDのそばに置いた場合は、7回の給餌試行の後、クモの捕食行動の頻度は60%から0%に減少した。なお、クモP種が、不味いホタル（*E. crrusca*）に触れた後、すべての場合でそれを放し、餌として拒否した。

## まとめ

これらのエトリグモの捕食実験から、次のようなことが考えられる。すなわち、生物発光の点滅光は、無毒のホタルに対しては、その捕食を増やすことになるだろう。そこでは、ハエトリグモは点滅光に誘引され、点滅光によって捕食を阻害されることはない。しかし、点滅光は、ハエトリグモがそれを学習できるようにすれば、有毒のホタルに対する捕食を減らすことになる。このように警告色ともいえる生物発光の有効性は、無毒・有毒のホタルが、その場所にどれくらいの割合であり、そして、そこにどのような捕食者がいるかに依存していると考えられる。

## 引用文献

Bocakova, M., Bocak, L., Hunt, T., Teravainen, M. & Vogler, A. P. (2007) Molecular

phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera) : evolution of bioluminescence and neoteny. *Cladistics*, 23:477-496.

Branham, M. A. & Wenzel, J. W. (2001) The evolution of bioluminescence in cantharoids (Coleoptera: Elateroidea). *Florida Entomologist*, 84 : 565-586.

De Cock, R. & Matthysen, E. (2003) Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera: Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behavioral Ecology*, 14 : 103-108.

Moosman, J. P. R., Cratsley, C. K., Lehto, S. D. & Thomas, H. H. (2009) Do courtship flashes of fireflies (Coleoptera: Lampyridae) serve as aposematic signals to insectivorous bats? *Animal Behaviour*, 78 : 1019-1025.

Sagegami-Oba, R., Takahashi, N. & Oba, Y. (2007) The evolutionary process of bioluminescence and aposematism in cantharoid beetles (Coleoptera: Elateroidea) inferred by the analysis of 18S ribosomal DNA. *Gene*, 400 : 104-113.

Underwood, T. J., Tallamy, D. W. & Pesek, J. D. (1997) Bioluminescence in firefly larvae: a test of the aposematic display hypothesis (Coleoptera: Lampyridae). *Journal of Insect Behavior*, 10: 365-370.

Woods, W. A., Hendrickson, H., Mason, J. & Lewis, S. M. (2007) Energy and predation costs of firefly courtship signals. *American Naturalist*, 170 : 702-708.