

黒化型ヘイケボタルの形態, 発光, および受光に関する研究

川野敬介¹⁾, ジョゼ・パイティオ²⁾, 池谷治義³⁾, 大場裕一²⁾

¹⁾ 豊田ホタルの里ミュージアム, 〒 750-0441 山口県下関市豊田町大字中村 50-3

²⁾ 中部大学応用生物学部環境生物科学科, 〒 487-8501 春日井市松本町 1200

³⁾ 桐蔭学園高等学校, 〒 225-8502 神奈川県横浜市青葉区鉄町 1614

Studies on the morphology, bioluminescence and vision of the melanistic mutant firefly, *Aquatica lateralis*

Keisuke KAWANO¹⁾, José PAITIO²⁾, Haruyoshi IKEYA³⁾, Yuichi OBA²⁾

¹⁾ The Firefly Museum of Toyota Town, Nakamura 50-3, Toyota, Shimonoseki, Yamaguchi Pref., 750-0441 Japan

²⁾ Department of Environmental Biology, Chubu University, Kasugai, Aichi Pref., 487-8501 Japan

³⁾ Toin Gakuen High School, Kurogane-cho 1614, Aoba-ku, Yokohama, Kanagawa Pref., 225-8502 Japan

Abstract: Melanistic mutant of the Japanese aquatic firefly, *Aquatica lateralis* is a substrain appeared in the culture strain Ikeya-Y90 in 2011. Natural specimens of *A. lateralis* possess characteristic red ‘lateral’ pronotum with black body, but the mutant is black in whole body except the lantern cuticle. In this study, we performed electron microscopic and spectroscopic analyses using the mutant specimens. The results showed that the mutant emits weaker luminescence intensity (about 18% of the natural specimen); the transparency of the lantern cuticle is lower (about 70%); the lenses of compound eye is black and the transparency is 5-16%. These findings suggest that the bioluminescent sexual communication does not work substantially in this melanistic mutant, thus this strain will be useful for studying on the functions of vision and bioluminescence in fireflies.

キーワード: 黒化, ヘイケボタル, 生物発光, 視覚

Key words: melanism, *Aquatica lateralis*, bioluminescence, vision

はじめに

ヘイケボタル *Aquatica lateralis* (Motschulsky, 1854) は日本 (九州・四国・本州・北海道), 韓国・ロシア (東シベリア) に広く分布し, 成虫は全身が黒色で前胸背のみ淡赤色で正中に太い黒色の縦条斑紋があるのが特徴である (大場, 1988). 池谷によって神奈川県横浜市で採取されたヘイケボタルが 1989 年から恒温室内で累代飼育され安定した系統として単離された (池谷, 2014). その系統は Fallon *et al.* (2018) において全ゲノム解析がなされ, 「Ikeya-Y90 系統」と名付けられた. この系統は, 形態, 色彩, 行動の点において野生個体との違いは見られず, 近交弱勢も観察されていない (Fallon *et al.*, 2018). その系統の中から, 前胸が黒化したヘイケボタル (以下, 黒化型) が単離され, 累代飼育がなされている (池谷, 2014).

これまで, 黒化型に関しては, 雌雄ともに前胸背の淡赤色の部分が完全に黒色で, 通常のヘイケボタル



図1. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型（左）と黒化型（右）のオス成虫のエタノール固定標本

1. 腹面； 2. 背面； 3. 左側面. ※スケールは1mm

に見られる特徴的な縦条斑紋は確認できないこと、オスの第6腹節の背側およびメスの第6腹節に見られる淡赤色の体節が黒色化していること、終齢（5齢）幼虫では前胸の黒色の斑紋部が背板全体に広がっており、通常の個体の中胸および後胸の背板に見られる淡褐色の斑点模様が濃い赤褐色になっていることが報告されているに過ぎない（池谷, 2014）。

そこで、本報告では、Ikeya-Y90 黒化型系統における発光と繁殖行動に関わるいくつかの形質に焦点を当て、通常の体色の個体と比較しながら調査を行った。

方法

本研究では、ヘイケボタル Ikeya-Y90 系統（Fallon *et al.*, 2018）の通常の体色をした個体（以下、野生型）と黒化型のオス成虫のみを用いて実験及び観察を行った（図1）。

1. 外部及び内部の形態の観察

ヘイケボタルの外部形態を生時及びエタノール固定標本を用いて実体顕微鏡で観察した。観察したのは野生型が11個体、黒化型が10個体であった。さらに、エタノール固定標本を用いてより詳細な外部形態を観察するために走査型電子顕微鏡（JSM-6360LA, 日本電子（Jeol）製）を用いて観察した。試料は野生型・黒化型各1個体で、実体顕微鏡下で状態がよく、体サイズが似た個体を選定し、超音波洗浄機を用いて汚れを除去した後2日デシケータ内で乾燥させた。乾燥後、プレパラートに設置した炭素テープ（幅5mm、長さ50mm）に頭部、前脚、前胸背板、腹部腹面を固定した。試料は、蒸着装置（QUICK COAT SC-704, サンヨー電子製）を用いて表面を約2分間金で蒸着した後、走査型電子顕微鏡で撮影した。撮影・観察した部位は頭部全体（前面）、複眼、触角、前脚、前脚ふ節、前胸背板、発光器であった。

内部形態は前胸背内の体色を作っている組織の状態や前胸背の皮膚（クチクラ）について観察した。

2. 組織形態の観察

ヘイケボタルの野生型と黒化型の各2個体のエタノール固定標本を用いて、脱水後パラフィン包埋処理し、正中付近を6-8 μm の厚さの連続切片標本を切り出し、エオシン・ヘマトキシリン二重染色した組織切片を実体顕微鏡および生物顕微鏡を用いて観察、撮影した。

3. 発光スペクトル

ヘイケボタルの野生型と黒化型のオス成虫それぞれ1個体（図2B）を用いて、発光スペクトルを測定した。測定には、米オーシャンインサイト社の分光器 FLAME S と透過プローブ（受光部直径600 μm ）を使用した。図2Bに見られるとおり、用いた個体両者の体サイズに大きな違いはなかった。ヘイケボタルの生体を一度20°Cで冷凍すると、解凍とともに発光器の発光が持続的に開始するので、発光が安定している数分の間に発光強度と発光スペクトルの測定を複数回連続して繰り返し行った。このときの1回の測定時間は10ms、これを野生型では7回、黒化型では4回行った。なお、プローブの先端と発光器表面との距離は1-2mmに保った。

4. 透過スペクトル

ヘイケボタル Ikeya-Y90 系統の野生型と黒化型のオス成虫を用いて、発光器表面のクチクラと複眼表面組織の可視光透過率を測定した。生体は-20°Cで冷凍したあと常温で解凍し、発光器および複眼を解剖、ピンセットと面相筆を用いて内側の細胞組織を除去した（図3B,3D）。なお、あくまでも著者の一人であ

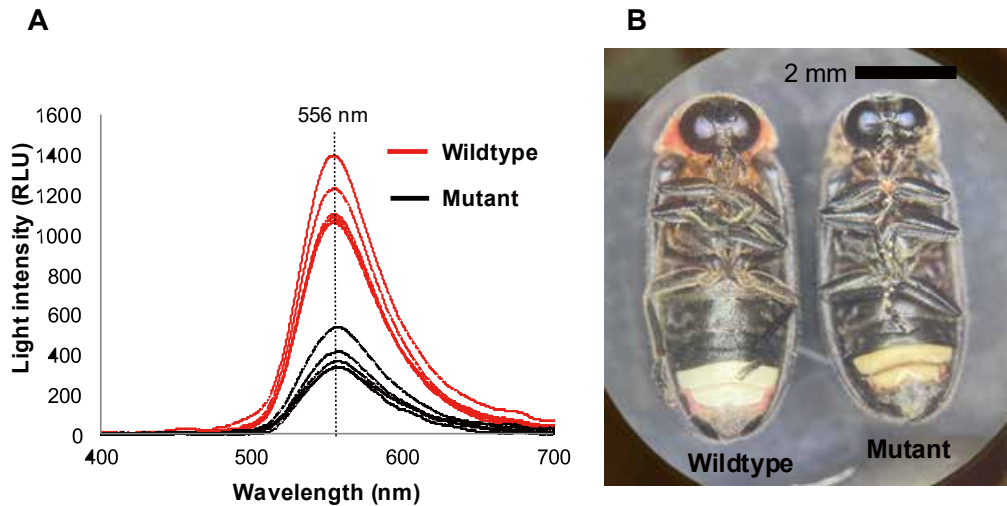


図2. ヘイケボタル生体の発光スペクトル (A). 赤線が野生型, 黒線が黒化型を示す. (B) は, 測定に使用した個体の腹面.

る大場の作業時における感覚ではあるが, 野生型と比べて黒化型のクチクラの方が明らかに硬い感じがした. 残った発光器表面のクチクラ層および複眼表面 (角膜と円錐晶体) をスライドガラス上に置き, 蒸留水で覆った. 正立顕微鏡 (Nikon Eclipse E600) の垂直鏡筒上部に分光器 FLAME S と透過プローブ (受光部直径 400 μm) を取り付け, 下方からハロゲンランプで光を照射し, 可視光領域の透過スペクトルを測定した. 測定の際は, 発光器表面の場合は発光細胞が内側に位置することに合わせて, 内側から光源を照射して外側から透過スペクトルを測定した. 一方, 複眼表面の場合は, 光を受け取るのが外側からであることに合わせて, 外側から光源を照射して内側から透過スペクトルを測定した. このとき 4 倍の接眼レンズを用いると, 測定範囲の直径は 100 μm となり, 1 回の測定時間は 1 ms で行った. 測定は腹部 (腹面) 第 5 節のクチクラが透明化している特定のポジションで 3 回ずつ測定し, これを発光器表面の異なるポジション 10 箇所測定した. スライドガラス上の発光器はほぼ平板状であったが, 両端はカーブして焦点が合わないため, 測定範囲において焦点の合わない発光器周辺部分のデータは削除した. また, 腹部 (腹面) 第 5 節の表面が第 6 節と重なっているポジションで測定した値も削除した. 一方, 複眼は半球形であるため, 複眼の透過スペクトルを測定する際はスライドガラス上で半球形の底面に位置する部分のみを測定した. 一つのポジションで 3 回測定したあと, 複眼表面の向きと角度を変えて別なポジションを測定するようにし, 計 10 ポジションを測定した.

5. 発光強度

ヘイケボタルの野生型 11 個体と黒化型 10 個体を用いて発光強度を計測した. 発光強度の計測機材や方法, 計測値についてはゲンジボタル *Luciola cruciata* Motschulsky, 1854 の発光強度を計測した川野・大谷 (2013) を参照. ただし, 川野 (2014) においてヘイケボタルを川野・大谷 (2013) の方法で計測した際に, 明滅パターンが速く, 十分な計測値が得られなかったとして 60 秒間で計測したので (ゲンジボタルでは 30 秒間), 本報においてもそれを踏襲した. さらに, 発光を測定した個体の体長をマイクロメーター装着の実体顕微鏡とノギスを併用して計測した. 体長は頭部の可動範囲が広いことから川野 (2014) に準じて, 頭部からではなく前胸背前縁から腹部末端までを測定した. さらに, 肉眼による光の強さや行動についても観察した. なお, 行動観察はプリンカップ (底の直径 7 cm $\times$ 高さ 5 cm $\times$ 蓋の直径 10 cm) に野生型 11 個体と黒化型 10 個体のオス成虫をそれぞれ入れた状態の行動と, 面相筆で各個体に刺激を与えた時の行動のみで, 飛翔行動や交尾行動は観察していない.

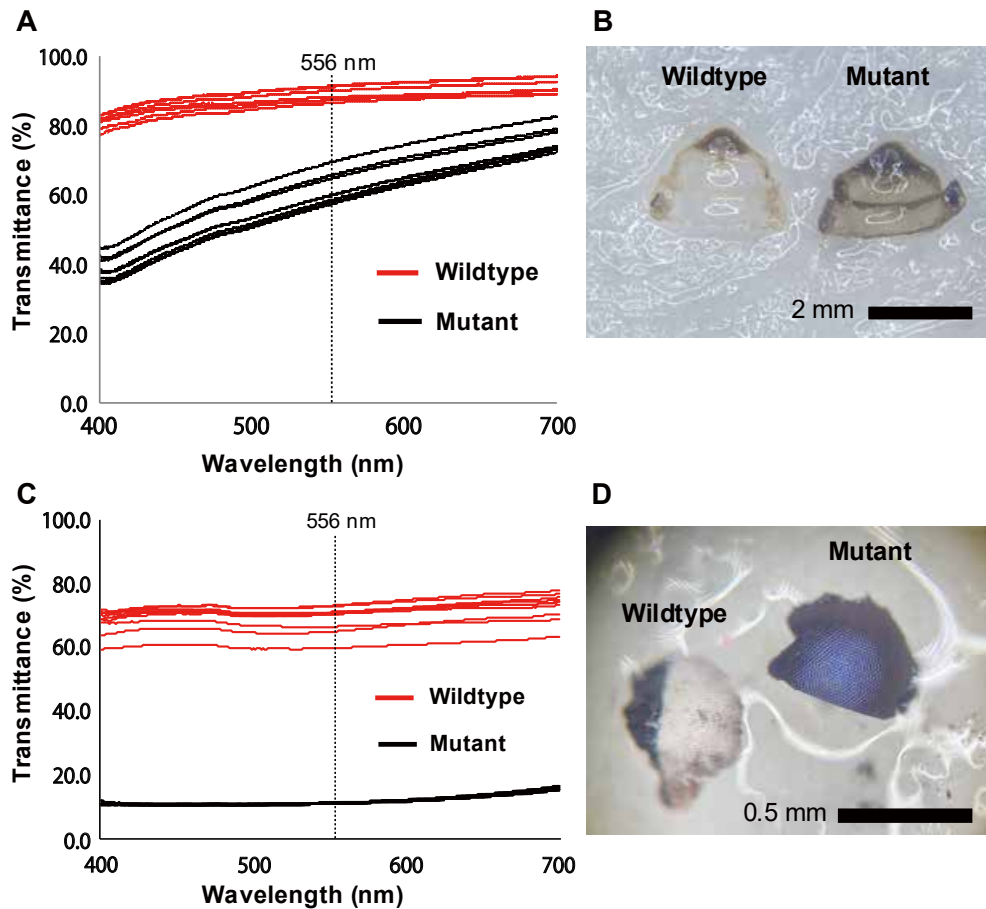


図3. ヘイケボタル組織表面の透過スペクトル. (A) オス発光器クチクラの透過スペクトル. 赤線が野生型, 黒線が黒化型を示す. (B) 測定に使用したクチクラ組織. (C) 複眼表面の透過スペクトル. 赤線が野生型, 黒線が黒化型を示す. (D) 測定に使用した複眼表面組織. 左側の野生型組織の左端に見える黒い部分は左右の複眼の間にある頭頂部で, もともと黒色をしている.

結果

1. 外部及び内部の形態の観察

エタノール固定標本で肉眼及び実体顕微鏡を用いて外部形態を観察, 比較したところ, 黒化型は前胸背が全体黒化し, 全歩脚も野生型に比べて黒化していた. さらに, 発光器の表面が黒化型では黒ずみ, 発光面積が狭くなっていた (図 1). 加えて, ヘイケボタルの複眼は光を当てると複眼の奥がやや赤身を帯びて内部を透視できるが, 黒化型ではそれができなかったことから複眼の表面のクチクラもまた黒化している可能性が認められた. なお, これらの違いは生時も同様であった. 他には, 上翅に密生する毛の色や下翅の翅脈, 腹部や胸部の形状等観察したが, 顕著な違いは見いだせなかった. さらに詳しく観察するために, 走査型電子顕微鏡により頭部, 触角, 前脚, 前胸背, 腹部 (腹面) 第 5, 6 節 (発光器) を撮影, 観察した (図 4-1, -2, -3). その結果, 頭部と複眼, さらに個眼の形状には違いは見いだせなかった (図 4-1W2, 4-1M2). 触角に生えている毛状感覚器を比較したが, それも特に違いは見いだせなかった (図 4-1W4, 4-1M4). 前

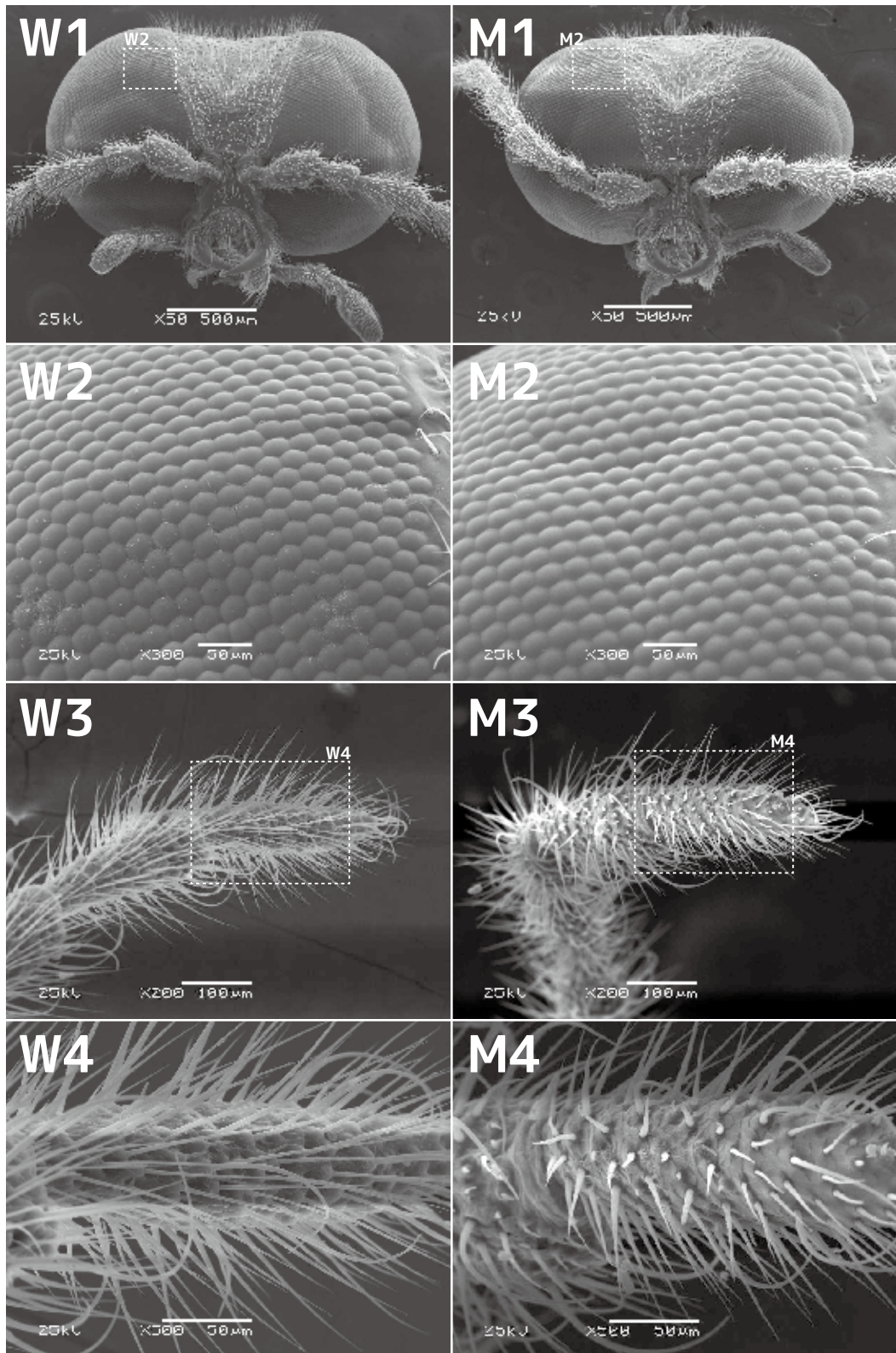


図4-1. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型 (W) と黒化型 (M) の走査型電子顕微鏡写真
1. 頭部前面; 2. 複眼 (拡大位置は1に示す); 3. 触角末端節; 4. 触角末端節 (拡大位置は3に示す)。

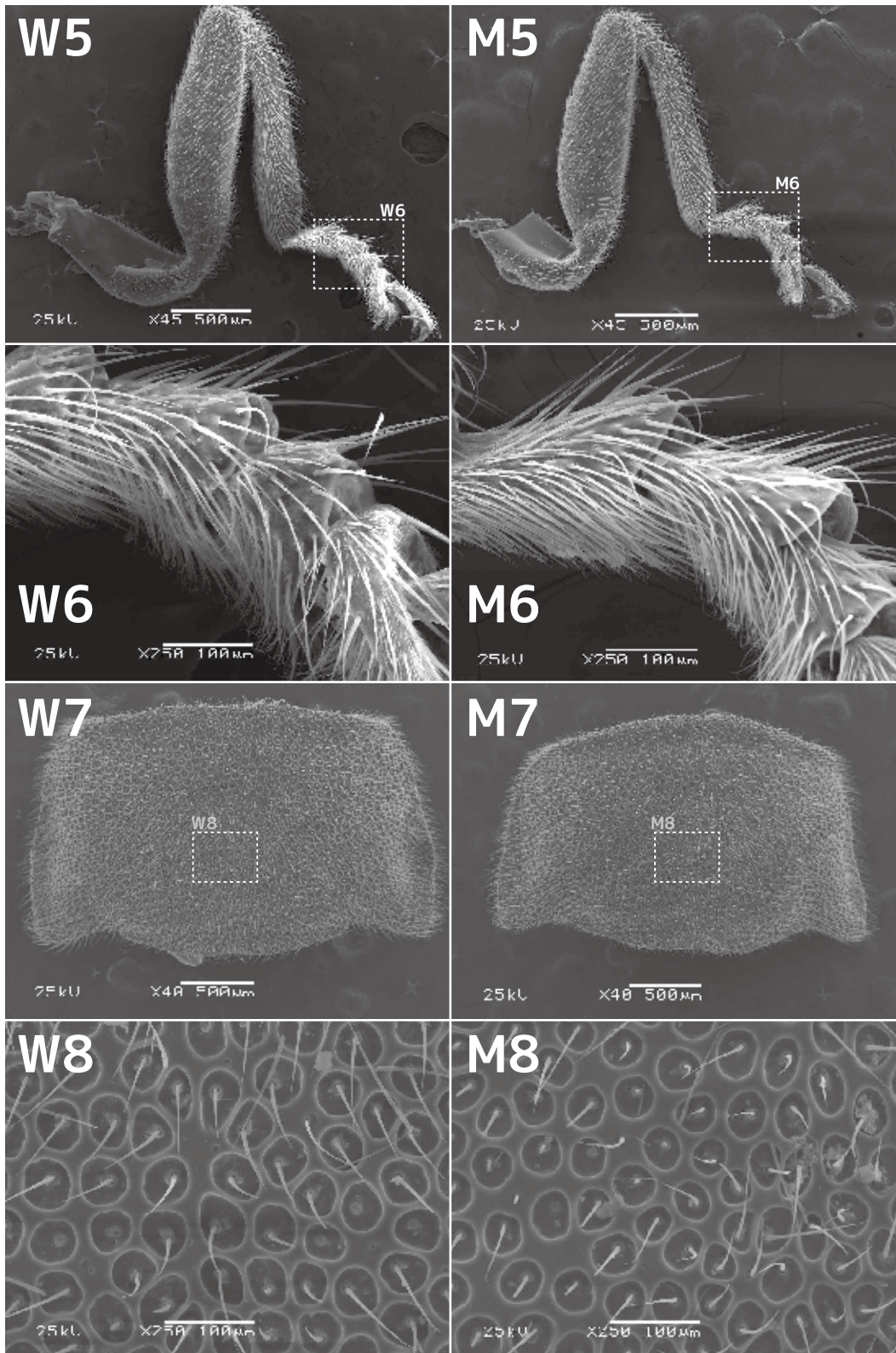


図4-2. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型 (W) と黒化型 (M) の走査型電子顕微鏡写真
5. 右前脚; 6. 右前脚のふ節下面 (拡大位置は5に示す); 7. 前胸背板; 8. 前胸背板の正中 (拡大位置は7に示す) .

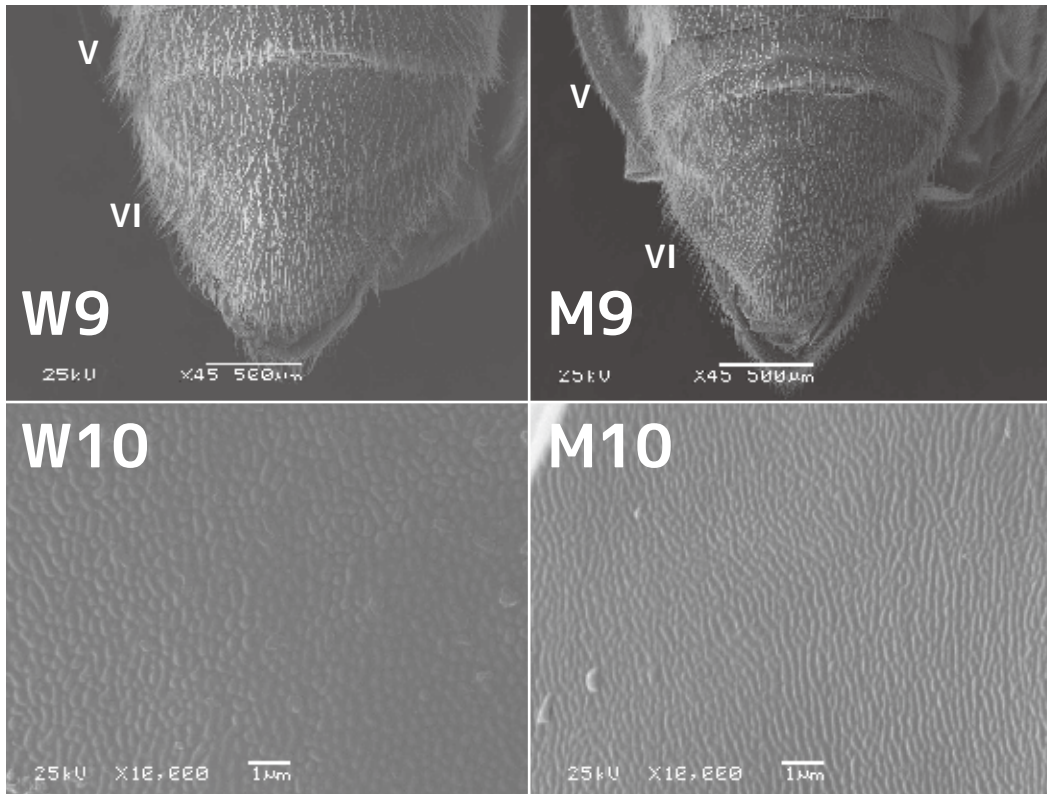


図4-3. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型 (W) と黒化型 (M) の走査型電子顕微鏡写真
9. 発光器 (腹部第5, 6節) ; 10. 発光器の表面 (正中付近) .

脚の形状にも違いは見いだせず, ふ節下面に生えていた毛状感覚器 (おそらく味覚感覚器) も比較したが長さや密度等には違いは見いだせなかった (図 4-2W6, 4-2M6). 前胸背板の形状にはわずかに違いが見られたが, 実体顕微鏡観察の結果と合わせて検討したが, 個体変異の範囲内と思われた (図 4-2W7, 4-2M7). また, 前胸背の正中付近の点刻を比較したが密度や形状等違いは見いだせなかった (図 4-2W8, 4-2M8). 最後に, 発光器の形状について比較したが, 腹部第6節の形状が黒化型の方がややとがっていたがこれも個体変異の範囲内と思われたが (図 4-3W9, 4-3M9), 発光器表面のクチクラの形状を比較すると野生型がコブ状なのに対して, 黒化型では皺状になっていた (図 4-3W10, 4-3M10). なお, この違いは実体顕微鏡では観察できず, 走査型電子顕微鏡による各1個体の観察しかできていないため, 普遍的な違いか, 個体変異なのかは判断できなかった.

野生型, 黒化型いずれの前胸内の組織 (クチクラを裏打ちするように存在する脂肪体と思われるもので, 赤色の組織とその下に白色の組織があった) には違いは認められなかった. なお, その組織を除去すると野生型ではクチクラは全体が透明で中央部分だけ黒色に着色し, 体内の赤色の組織の色で体色を作っていた. 一方, 黒化型でも赤色の組織が野生型同様に体色を裏打ちするように存在していたが, 前胸背のクチクラが全体黒色に着色しているため, その赤色が体色に関与しないことがわかった (図 5).

2. 組織形態の観察

連続組織切片を観察し, 野生型と黒化型を比較したところ, 野生型では前胸背のクチクラは透明であるのに対して (正中の黒紋部分以外), 黒化型は上翅と同様な黒色を呈し, クチクラ自体が黒化しているが

わかった (図 6-1A)。さらに、複眼表面のクチクラを比較すると、野生型は前胸背同様に透明なのに対して、黒化型では複眼も黒化していることがわかった (図 6-1B)。さらに、発光器 (腹部第 5・6 節腹面) を比較すると、黒化型の発光器は特に腹部第 6 節の発光器では後縁で反射細胞が巻き込むように肥大し、発光細胞の面積を一部狭めているように見えた (図 6-2)。通常、反射細胞が発光細胞に接する部位の断面の形状は、発光器表面のクチクラの断面を反転したような形を呈し、光が外部に向けて効率よく照射されるような形状をしているが、黒化型の反射細胞の形状は発光器表面のクチクラの形状に対応せず、歪な形をしていた。なお、それ以外の筋肉や内臓等における違いは見いだせなかった。

3. 発光スペクトル

発光強度は、測定時間中はほぼ同等の強さが持続されたと思われたが、プローブを当てる角度と位置のわずかな違いによって測定値にばらつきが生じた。このような測定上のばらつきがあったもののその発光強

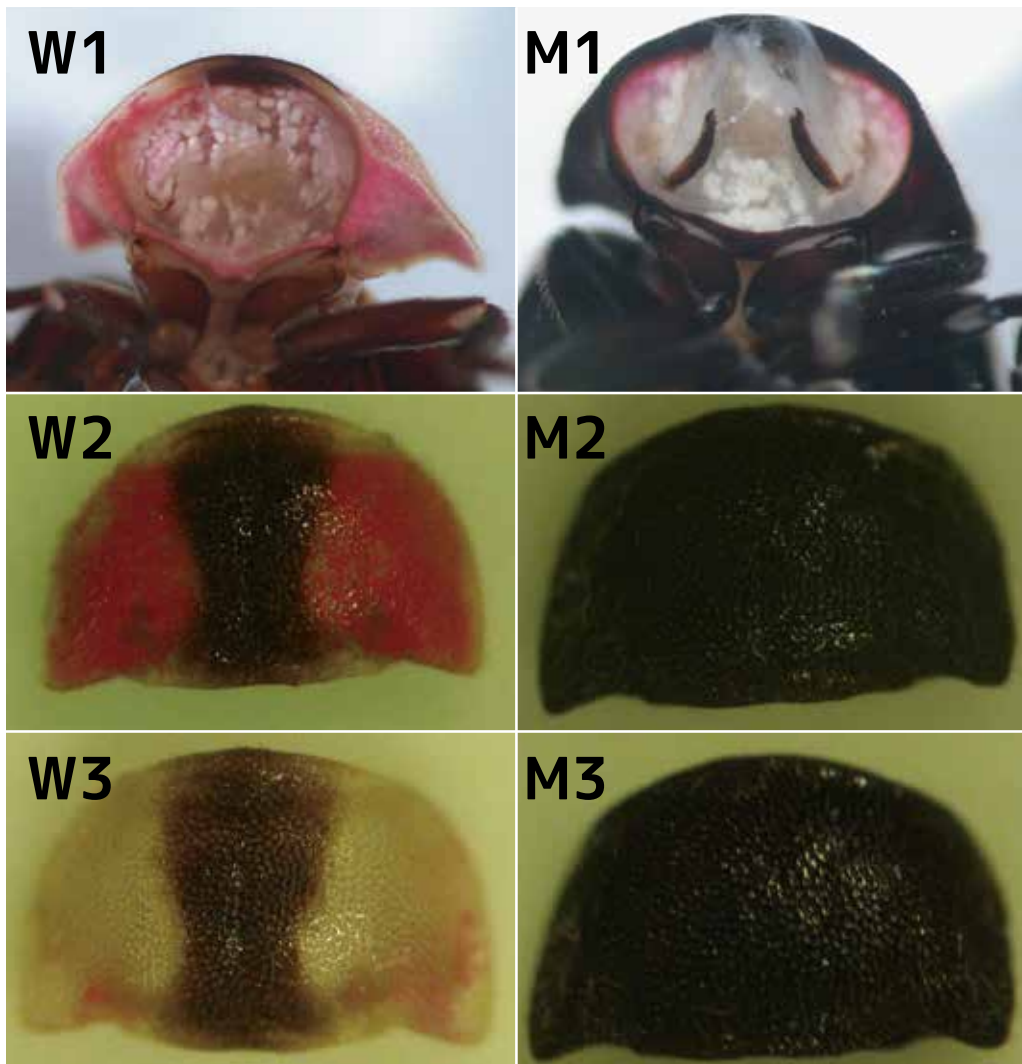


図5. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型 (W) と黒化型 (M) の前胸の内部組織と皮膚
1. 前胸内の組織 (頭部除去)；2. 前胸背 (組織あり)；3. 前胸背 (組織除去)。



図6-1. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型と黒化型の頭部・前胸の組織切片
W. 野生型; M. 黒化型. 黒化型は野生型に比べて前胸背のクチクラが黒化しているがわかる(矢印A). さらに, 複眼表面のクチクラも黒化型は野生型に比べて黒化している(矢印B).

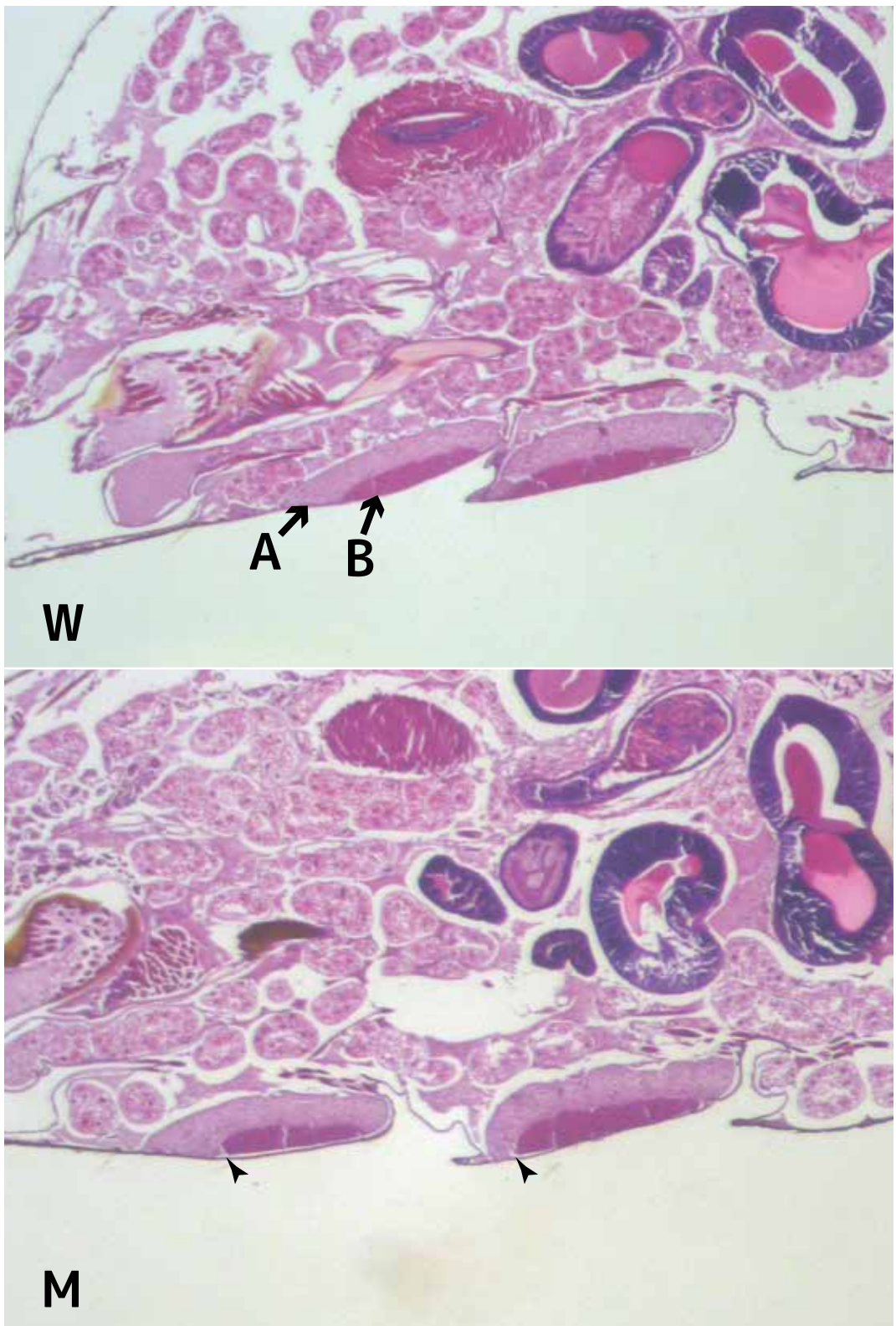


図6-2. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型と黒化型の発光器の組織切片

W. 野生型; M. 黒化型. 黒化型は野生型に比べて反射細胞(矢印A)が発光器後縁で肥大している(矢印頭), 発光細胞(矢印B)は同程度.

度は野生型の方が常に高く、これらのばらつきを平均すると、黒化型の発光強度は野生型のおよそ 1/3 であった（最大発光波長である 556 nm を基準に測ると 38%）（図 2A）．一方、発光スペクトルの波形はプローブを当てる角度によらずほぼ一定であり、また野生型と黒化型の間でもおおよそ同一であった．その最大波長は野生型で 554-556 nm、黒化型で 556-560 nm であった（図 2A）．このわずかな最大波長の違いは、光クチクラの透過率が（特に黒化型において）長波長に向かうごとに高くなっていること（図 3A）によるものであり、したがって発光反応（ルシフェリン-ルシフェラーゼ反応）の変化による発光スペクトルの違いではないと考えられる．

4. 透過スペクトル

結果、発光器表面のクチクラ層における光の透過率は、ヘイケボタルの最大発光波長付近の 556 nm（図 2）で比べると、黒化型の透過率は野生型の約 70%であった（図 3A）．一方、複眼表面における光の透過率は、これも最大発光波長付近の 556 nm（図 1）で比べると約 16%であった（図 3C）．

なお、ヘイケボタルのオス成虫の複眼における個眼の直径は約 20 μm であるので、個眼 1 個の透過スペクトルを測定できるように測定範囲の直径を 20 μm にしたところ、黒化型の透過率は野生型の約 5%となった（data not shown）．この値が、測定範囲の直径を 100 μm にしたときと異なる理由は、黒化型の複眼表面においては、個眼の中心部が最も光を通さず個眼と個眼のあいだが最も光を通す（より明るく見える）ためだと考えられる．一方、野生型の場合、これが逆になり、個眼の中心が最も光を通し個眼と個眼のあいだが最も光を通さない（より暗く見える）．

5. 発光強度

計測の結果、60 秒間の平均発光強度（平均 $\pm$ S.E.）は、野生型では 10.30 ± 2.09 （N=11）で、黒化型では 1.85 ± 0.58 （N=10）で有意な差が認められた（マンホイットニーの U 検定, $P=0.002$ ）．なお、最大発光強度は野生型が 47.64 ± 6.36 （最大値：67）、黒化型が 10.8 ± 2.44 （最大値：23）で、有意な差が認められた（マンホイットニーの U 検定, $P=0.001$ ）．発光計測回数の平均は野生型 29.9/60、黒化型が 14.6/60 で、黒化型は光が弱い上に、発光明滅回数も少なかった．ただし、本種のオスでは体長と発光強度にやや相関があることが知られているが（川野, 2014）、計測した個体の体長（平均 $\pm$ S.D.）は、野生型が 8.67 ± 0.48 mm、黒化型が 9.10 ± 0.56 mm と黒化型の方がわずかに大きかった．なお、川野（2014）は山口県下関市小月町のヘイケボタル野生個体を採取し、同様な方法で発光強度を計測したところオスでは 10.13 ± 0.61 （N=49）で

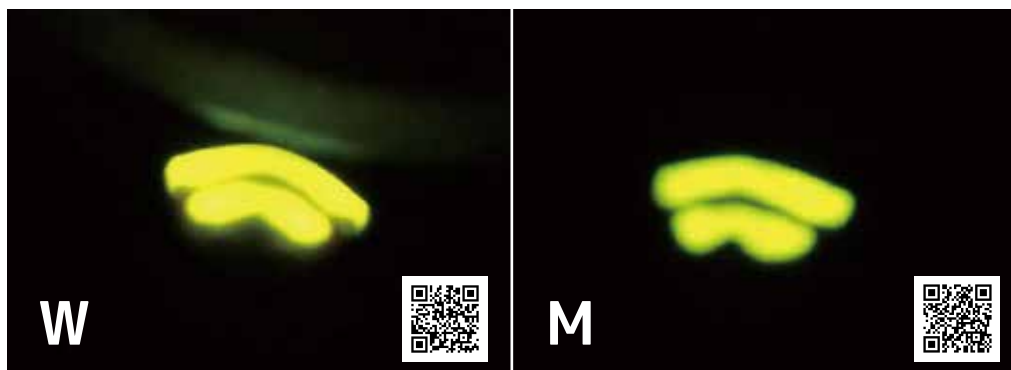


図7. ヘイケボタルIkeya-Y90系統の野生型と黒化型の発光強度の違い

W. 野生型（動画URL: <https://youtu.be/LFBQLvLDL8g>）； M. 黒化型（動画URL: <https://youtu.be/el1rL5v7wLg>）．動画中でもっとも強く明滅した時の映像をキャプチャーした画像．※QRコードは関連動画（YouTube）

あったと報告しており、今回計測した野生型はこれと同等であったことから、野生型は正常な発光強度を有しているが、黒化型は通常の個体に比べて顕著に発光が弱いことが明確になった。

さらに、肉眼による光の強さを比較するために、生時の発光行動や光の強さを観察したところ、黒化型は野生型に比べて明らかに光が弱いことが認められた（図 7）。ただし、それ以外の行動的な顕著な違いは特に見いだせなかったが、黒化型は歩行などの行動も発光行動も全個体やや不活発であるように見えた。

考察

以上の結果より、野生型よりも黒化型の方が生体において有意に発光強度が低い（約 18%）ことが明らかになった。原因の一部は、黒化型の発光器クチクラ透明度が低いためだと考えられる。この透明度の低下は、黒色素の沈着が第一の理由だと考えられるが、それだけではなく、今回見つかった発光器クチクラの微細構造の違いがその一因となっている可能性もある。ホタルの発光器クチクラの表面にある凹凸構造には、光の透過率を上昇させる効果があることが知られている (Bay *et al.*, 2013; Kim *et al.*, 2016)。とはいえ、黒化型における発光器クチクラの光透過率は野生型の約 70% であったことから、黒化型個体の発光強度の低さは、これらの要因だけでは説明がつかない。一度凍結してから解凍した時の黒化型の発光量は、平均すると野生型のおよそ 1/3 であったことから考えて、ルシフェリンもしくはルシフェラーゼの量にも原因の一部があるかもしれない。

ヘイケボタル成虫の場合、発光は雌雄コミュニケーションとして使われているため、複眼表面（角膜と円錐晶体）の光透過率を測定したところ、黒化型では複眼の表面が著しく黒化しており、個眼あたりでは、黒化型は野生型の 5% しか光を受光できていないことが今回新たにわかった。このことは、黒化型個体の発光の弱さと合わせて考えると、黒化型の複眼はほとんど仲間の光を受光できていない可能性がある。ただし、今のところ、野生型と黒化型の間で、飼育ケース内での行動上の大きな違いは見つかっていない（池谷, 2016）。また、黒化型の雌雄をひとつのケースに入れておくと、メスは受精卵を生む。このことは、近距離での雌雄コミュニケーションには発光は必要がないことを示唆する。なお、ゲンジボタルでは、雌雄を小さなケースに入れる際にメス成虫の発光器をフィルムで覆って発光を遮断しても、受精卵を生むことが報告されている（川野, 2013）。

まとめ

本報告により明らかになった Ikeya-Y90 系統の黒化型系統の特徴は、以下の通りである。①前胸、歩脚が黒化し、発光器の表面が黒ずんでいるが、外部形態の違いは顕著ではなく、唯一発光器表面のクチクラの形状に違いがあるかもしれない。②複眼のクチクラが黒く着色されており、視覚能力を欠いている可能性が考えられる。③発光は黒化型の方が有意に弱い。このことは、③の要因の全てもしくは一部分が①の発光器表面の黒ずみとクチクラ形状によるものである可能性があること、また②と③の両方の要因により、黒化型系統が光によるコミュニケーションができない可能性が高いことを示唆する。しかし、黒化個体の元となった Ikeya-Y90 系統はヘイケボタル野外個体との明確な行動学的な差が認められず、それでも小さなケース内においては雌雄の交尾が成立していることから、近距離における最終的なヘイケボタル同士の雌雄の認識において発光形質は必須要因ではないことが示唆されたといえる。

以上より明らかになったとおり、Ikeya-Y90 の黒化型系統は実質的に光コミュニケーションができないホタルの系統だと考えられることから、今後のホタル研究の材料として有用な系統であると言えるだろう。

謝 辞

走査型電子顕微鏡の撮影に際しては山口大学理学部の機器分析センターと森福洋二氏にご協力頂き、組織切片は田中知美氏（マリノリサーチ株式会社）に作成して頂いた。学芸員研修の仁ノ内唯氏に体長や発光強度の計測をご協力頂いた。

引用文献

- Bay A., André N., Sarrazin M., Belarouci A., Aimez V., Francis L.A., Vigneron J.P. (2013) Optical overlayer inspired by *Photuris* firefly improves light-extraction efficiency of existing light-emitting diodes. *Optics Express*, **21**: A179-A189.
- Fallon T.R., Lower, S.E., Chang, C.-H., Bessho-Uehara, M. *et al.* (2018) Firefly genomes illuminate parallel origins of bioluminescence in beetles. *eLife*, **7**: e36495.
- 池谷治義 (2016) ヘイケボタル *Luciola lateralis* の黒化個体. 豊田ホタルの里ミュージアム研究報告, **8**: 175-177.
- 川野敬介 (2013) ゲンジボタルの配偶行動に関する研究. 鳥取大学博士学位論文.
- 川野敬介・大呑文人 (2013) ゲンジボタルの発光強度と雌雄および体サイズの関係. 豊田ホタルの里ミュージアム研究報告書, (5): 1-6.
- 川野敬介 (2014) ヘイケボタルの発光強度の雌雄・体サイズの関係およびゲンジボタルとの比較. 豊田ホタルの里ミュージアム研究報告書, (6): 129-130.
- Kim J.-J., Lee J., Yang S.-P., Kim H.-G., Kweon H.-S., Yoo S., Jeong K.-H. (2016) Biologically inspired organic light-emitting diodes. *Nano Lett.*, **16**: 2994-3000.
- 大場信義 (1988) 「日本の昆虫⑫ ゲンジボタル」: 10p., 文一総合出版, 東京.