

セミ研究 10年次

終齢幼虫が羽化場所を決めるための習性について

— 先に羽化した他個体の羽化殻に集まるのか —



水城高等学校 1年 内山 龍人

◇研究の目的

本研究は、羽化直前のセミ終齢幼虫が、先に羽化した他個体の羽化殻に誘引されるのかを検証することを目的としたものである。

小学校入学以来、毎年セミの生態についての観察・研究を行ってきた。小学6年生の時セミの羽化殻が、一部の木の葉に集合している現象（図1）に着目し、それが、フェロモンのような誘引物質の作用による現象なのではないかと考えた。中学1年時からは、この仮説の検証をテーマとし、今シーズンで4年目となる研究である。

セミが、何らかの誘引物質を持っている、また、それを羽化時に羽化場所の決定のために利用している、等に関する先行研究は、見つけることができない。そのため、証明できれば大きな発見となる可能性がある。

今季は、まず、自然下における羽化殻集合現象の割合調査を行い、実際に羽化殻が集合していると言えるのか、数値として示すことを目的とした。

その上で、これまでに引き続き、羽化を控えたセミ終齢幼虫が、同種他個体の羽化殻に誘引されるのか、それがフェロモンのような匂い物質による現象なのか、実験的に検証することを大きな目的とした。



図1：一部の木の葉に集合しているアブラゼミの羽化殻

セミ終齢幼虫の、羽化までのプロセス

- ① 羽化前は、地中で生活している。
- ② 地面のセミ穴から、出てくる。
- ③ 樹木などへ向かい、上へとのぼっていく。
- ④ 羽化に適した場所を探し、羽化場所を決定する。

=幼虫



今季までの研究の流れ

	I 屋外 自然下羽化観察	II 室内 カーテン羽化実験	III 室内 Y字装置羽化実験
2012	観察 セミ穴しかけ実験 ※	通常個体実験	
2013	観察 (再現性確認)	通常個体実験 (再現性確認) 目・触角に細工して実験 ※	枝実験 光遮断で走行性確認
2014	観察 (再現性確認)	通常個体実験 (再現性確認)	枝実験 (再現性確認) 個数を変え濃度差確認

※ 結果に明らかな現象や差異が認められず、成果のなかったもの

I 屋外 自然下羽化観察

一野外樹木等での羽化場所選択

- ・屋外自然下で、地面のセミ穴から出た幼虫が羽化場所を決めるまでの動きを観察する。

自由に歩き回って進める／風雨や光の条件は、天候や時間によって異なる。

II 室内 カーテン羽化実験

一平面布上での羽化場所選択

- ・室内カーテンにて、捕獲した幼虫を同じ場所から放して歩かせ、羽化までの動きを観察する。
- ・カーテンは縦約 110×横約 120 平面布。
- ・幼虫は基本的には毎日 1 回ずつ。羽化殻はそのままの位置に残して連日実験を重ねる。

自由に歩き回って進める／風雨や光の条件は、ほぼ一定である。

III 室内 Y字装置羽化実験 I

一Y字型の枝での羽化場所選択

- ・Y字型の枝を用い、捕獲した幼虫を下から放して歩かせ、どちらへ進み羽化するか観察する。
- ・Y字型に整えた枝は縦約 130・分岐から上が約 60・枝先左右幅約 80 サクラ材。
- ・見える状態の古い（昨シーズン）羽化殻・見えない状態の新（前日）羽化殻を両枝先に設定。

どちらか選択して進むしかない／左右形状差や周辺環境（視覚嗅覚等）、多少影響しうる。

結果と考察

～2011 セミ終齢幼虫にはフェロモンが存在？（羽化殻の集まりから） それは道標フェロモン？

2012 フェロモン存在？ それは道標ではなく集合？（幼虫の動きや羽化殻の配置の偏りから）

⇒ 単なる集合でなく集合警戒フェロモン？（幼虫同士は集合しないことから）

※ カメムシのフェロモンは、同じ成分の物質が、濃く噴射されると警戒に、薄く漂わせると集合に、

真逆の作用を持つことが知られている。セミはカメムシと同じカメムシ目である。

2013 フェロモン存在？ 走光性も備わる？（光を遮断すると有効なことから）

2014 フェロモン存在？ それは弱いと効かない？（一定数以上で有効なことから）

以上を踏まえ、これまでの研究の結論としては、以下のように考え、今季の研究に臨んだ。

仮説：羽化直前のセミ終齢幼虫には、走光性と集合警戒フェロモンを備わっている。

走光性…羽化にあたり高さと広さのある条件の良い場所へ向かうため

集合警戒フェロモン…羽化時に近づきすぎて接触事故を起こさないため

→ 今シーズン（集合警戒フェロモン？の検証）へ

◇研究の方法及び材料

供試昆虫はアブラゼミ (*Graptopsaltria nigrofuscata*) [カメムシ目 セミ科] とし、幼虫及び羽化殻は、全て高井ら (2013) に従い同定した。

1. 野外における、羽化殻集合現象の割合調査

野外において、樹木5本あたりについている、高さ2m20cmまでの羽化殻を全て数え、一枚の葉あたりに、何個ずつの羽化殻が付いているか、2か所で調査した。

調査場所として設定したのは、以下2地点である。

1カ所目：茨城県 小美玉市 横町公園 (2015.8.15)

2カ所目：茨城県 つくば市 筑波大学構内 (2015.8.18)

2. ガラス製Y字オルファクトメーターを使用した、アブラゼミ終齢幼虫の選択実験

ガラス製のY字オルファクトメーター（以下Y字管）（図2）を用い、アブラゼミ終齢幼虫の選好性を比較した。

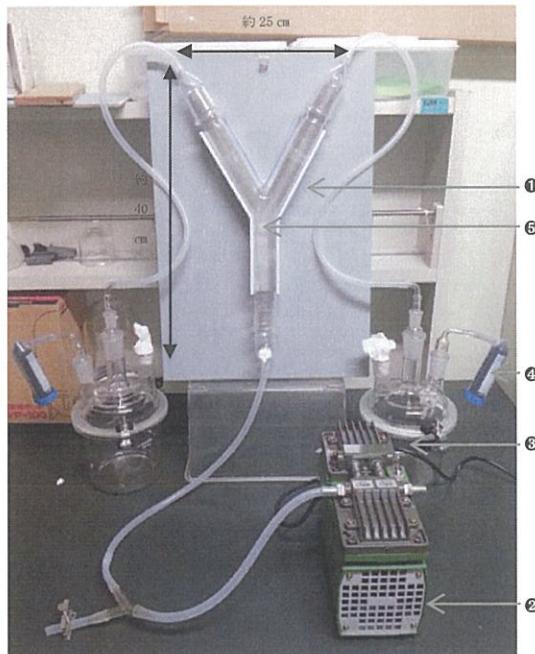


図2：実験に使用したY字管と実験装置

Y字オルファクトメーター
2種類（試料／コントロール）の空気を流し、放した幼虫に行動選択させる。幼虫の反応行動を記録することで、誘因作用の有無を調べる。

Y字上部の一方に試料、もう一方にコントロール（ブランク）を設定、下端に当たるスタート地点から羽化前の幼虫を歩かせたときに、どちらへ向かうのか、選択実験を行った。

昨年までは、左右で多少なり形状に差のある自然界の枝で自作したY字実験装置を使用し、目視選別が可能な状態で試料を設置するなど、誘引物質以外にも選好の要因となりうる要素が存在する条件下で実験を行ってきた。しかし今年は、ガラス製のY字管を使用することで、誘引物質以外の条件を均一化し、より科学的な検証を試みた。

実験に使用した器材は、以下のものである。

- ① ガラス製Y字オルファクトメーター
- ② 真空ポンプ
- ③ フラスコ（ガラスケース）
- ④ 炭素棒（フィルター）
- ⑤ 網戸用ネット（幼虫歩行用足場として）

今シーズンは誘引物として以下の二つを想定し、羽化前の幼虫に対する誘引作用を検証した。

- ① 羽化殻（羽化後 1 日） 試料＝羽化殻 5 個
- ② 幼虫（羽化前） 試料＝幼虫 5 匹

試料を Y 字管から離したガラスケースに用意し、そこからの誘引物質を含むと仮定される空気と、コントロールの空気を、それぞれポンプにより吸引してチューブで誘導、Y字管の上端左右から流し入れた（図3参照）。試料を別位置に用意することで視覚的な影響を無くし、左右平等に空気の流れを作った上で、下端スタート地点から歩かせた幼虫が、試料とコントロール、どちらを選択するのかを、観察、記録した。

なお、実験場所は、筑波大学応用動物昆虫学研究室実験棟で、実験に使用した幼虫・羽化殻は、基本的に、施設周辺の筑波大学構内で採集した。

実験は、幼虫に対する光の影響を極力無くすため、日没後に、電気を全て消して、真っ暗な状態にして行った。記録を取る際には、昆虫には見えないとされる赤いランプのみを点けた。

また、ガラス管の中での幼虫の足場として、網戸用のネットをカットして使用した。実験1回ごとにその足場を新しいものに交換して、それぞれの実験条件を揃えた。

試料とコントロールを入れたフラスコには、フィルターとして炭素棒もセットし、雑成分がなるべく混入しないよう配慮した。

以上を、試料①と試料②で、それぞれ 20 例ずつ行った。この実験は、天候や時間等の条件が整い、幼虫が充分に採集できた日にしか行うことができず、今季は結果的に以下のスケジュールとなった（図 4 参照）。

実験の様子を添付する（図 5 参照）。

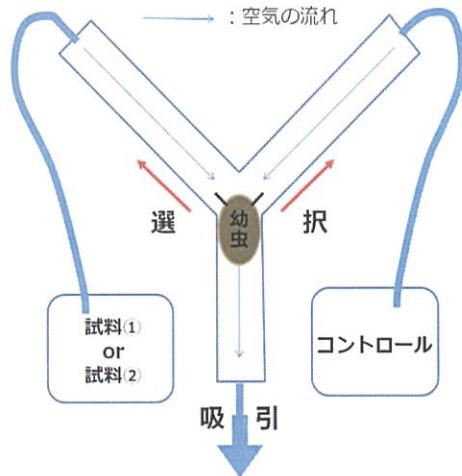


図 3 : Y 字実験装置の仕組み

実験成立日	実験成立回数	実験内容
07/26	9	① 試料＝羽化殻
07/28	5	〃
07/30	6	〃
07/31	7	② 試料＝幼虫
08/03	7	〃
08/08	6	〃

図 4 : 実験のスケジュール



←当初、この左のように採集してみたが、この方法だと、幼虫同士が傷つけ合って弱ってしまうため、下↓のように、1匹ずつ分けて採取・保管することとした。



実験中は、光を遮断しているため、写真は撮れない。

↓これは、実験終了後、最終地点まで來た幼虫をY字管内から出す際に撮影したものである。

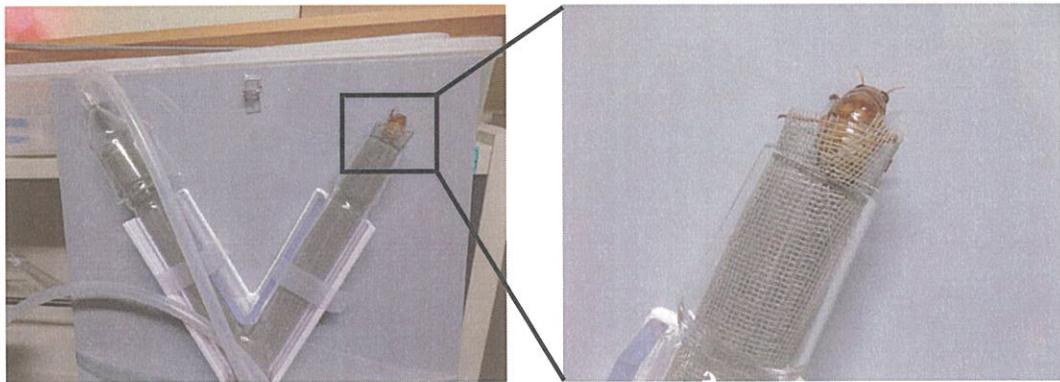


図 5：実験の様子

◇研究の結果

1. 野外における、アブラゼミ羽化殻集合現象の割合調査

グラフは、終齢幼虫が羽化場所を決めるときに、その幼虫がその場所に達した何匹目の幼虫と考えられるのか、付いていた羽化殻の総個数から算出して表したものである。（図 6 参照）

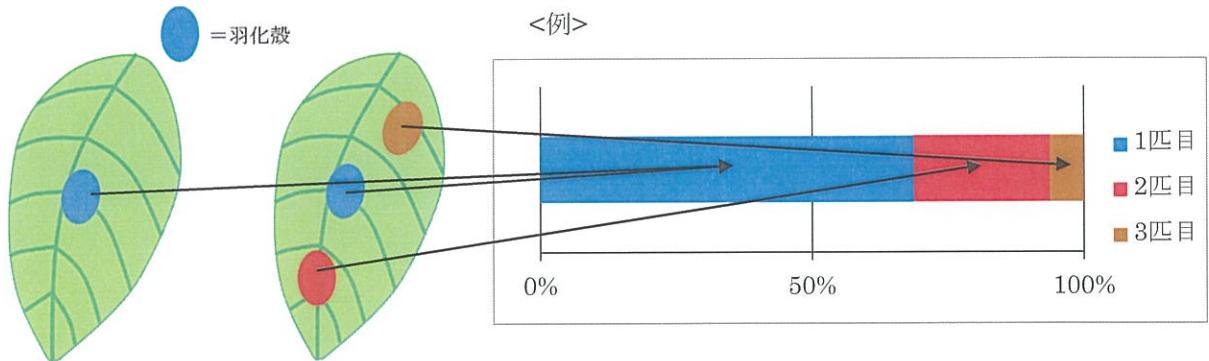
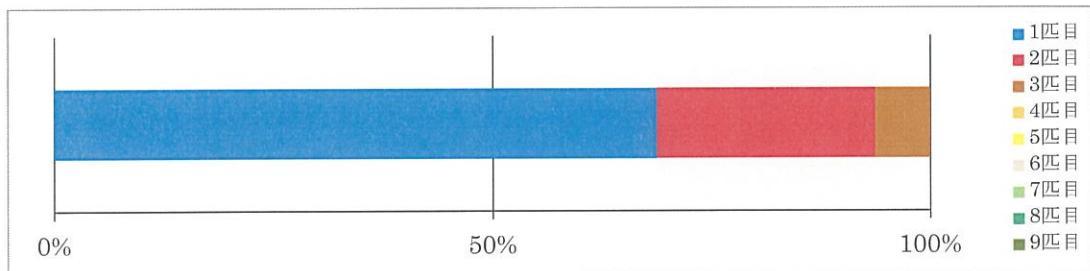


図 6：グラフの見方

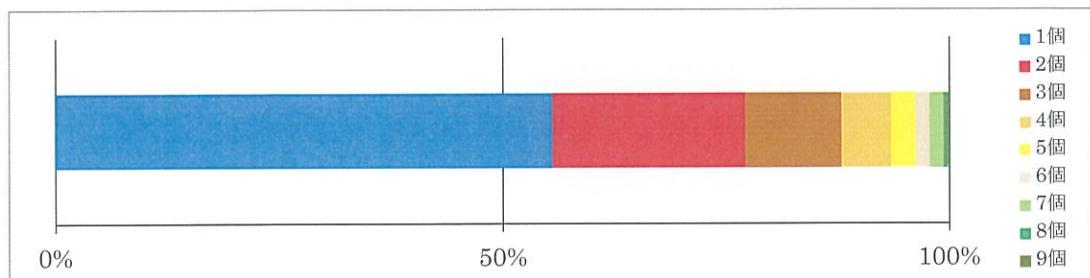
以下が、その結果である。

1 カ所目：横町公園（総羽化殻数 32 個）



誘引されたと考えられる羽化殻の割合 約 30.1%

2 カ所目：筑波大学構内（総羽化殻数 324 個）



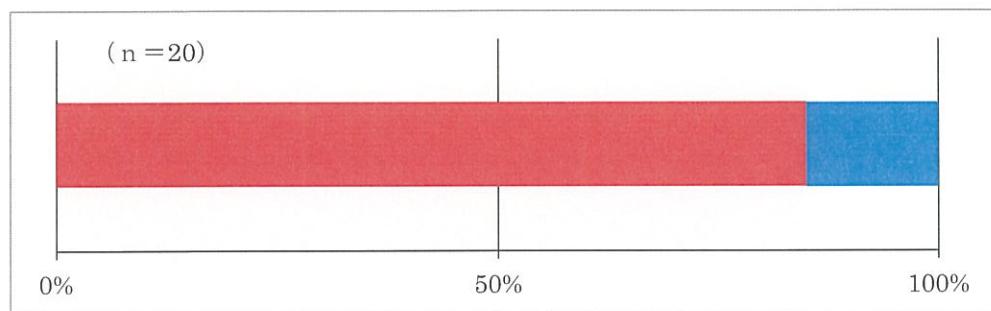
誘引されたと考えられる羽化殻の割合 約 44.4%

グラフから、羽化殻 0 の葉も大量にあるにも関わらず、個体密度よっては（1 カ所目と 2 カ所目の間には、約 10 倍の個体密度の変化がある）半数近くまでもが、同種他個体の羽化殻と同じ場所で羽化していたということが分かった。

2. ガラス製Y字オルファクトメーターを使用した、アブラゼミ終齢幼虫の選択実験

①羽化殻：コントロール=17 : 3

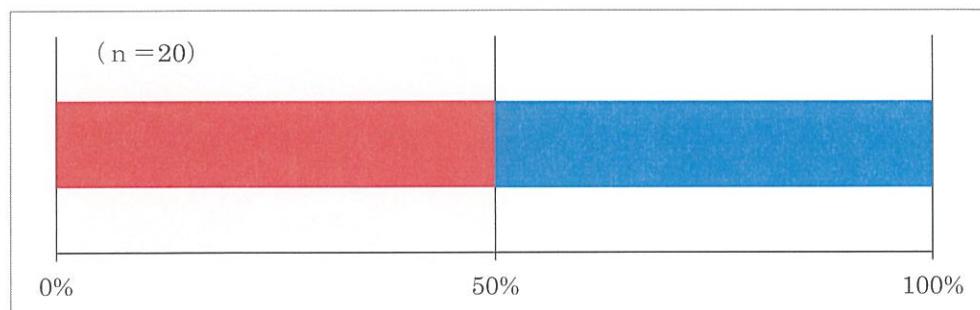
計20例の成立した実験結果のうち、「羽化殻由来の空気」の側を選んだ回数（赤）は17回、そうでない回数（青）は3回となった。



①の結果を二項検定にかけたところ、有意差が認められた ($p < 0.01$)。

②幼虫：コントロール=10 : 10

計20例の成立した実験結果のうち、「幼虫由来の空気」の側を選んだ回数（赤）、またそうでない回数（青）は、それぞれ10回ずつとなった。



②の結果を二項検定にかけたところ、有意差は認められなかった ($p > 0.05$)。

◇考察

1. 自然界における羽化殻集合現象の割合調査について

羽化殻が付いていない葉も大量にあるにも関わらず、個体密度によっては約半数が他個体の羽化殻の近くで羽化している、という結果が示されたことから、野外において、終齢幼虫は、同種

他個体の羽化殻に誘引される、と考えられる。

また結果から、樹木5本あたりの羽化殻が約10倍になると、誘引されたと考えられる羽化殻の割合が約15%上がったことが分かる。このことから、誘引作用の大きさは、個体密度によって左右される可能性が高いと考えられる。もしも調査した2カ所以上の個体密度の場所なら、さらにこれ以上の誘引作用が確認される可能性もある。

これは、この現象が、先に羽化した個体に由来する、匂い物質によるものと仮定すると、理解しやすい。なぜなら、匂いは、基本的に量が多いほどより強い影響力を持つからである。

実際に数値化してみて、やはり数多くの羽化殻の塊を確認できたことから、幼虫が羽化場所を決定する際、羽化殻を手掛かりにしている可能性は、非常に高いと考えられる。

2. ガラス製Y字オルファクトメーターを使用した、アブラゼミ終齢幼虫の選択実験について

試料①の実験から、羽化直前のアブラゼミ終齢幼虫は、先に羽化した同種他個体の羽化殻に誘引される、ということが示された。

また、試料②の実験から、羽化直前のアブラゼミ終齢幼虫は、羽化直前の同種他個体の終齢幼虫に誘引されない、また、忌避もしない、ということが示された。

さらにこれら二つの結果から、誘引物質は、幼虫の器官から放出される物質、あるいは、幼虫の表面を覆う物質（ワックス等）ではなく、羽化で脱ぐ殻の内側に存在する物質、あるいは殻から出てくる成虫が放出する物質なのではないか、ということが予想される。つまり、幼虫が羽化の際に殻を破るより後に物質が発せられている、と推測される。

これまで、羽化直前の終齢幼虫から、集合警戒作用を持ついわゆるフェロモン等の物質（濃いと警戒／薄まると集合）が発せられており、それが羽化殻に残存しているため、終齢幼虫が羽化殻に誘引される、と考えてきた。しかし、②の結果で、誘引作用も忌避作用も見られなかつたため、これは否定されたことになる。

ただし、羽化直後の成虫もしくは羽化殻内部から、これまで考えてきた集合警戒フェロモン（藤崎 2001）同様の集合警戒作用を持つ物質（濃いと警戒／薄まると集合）が発せられている可能性は、否定されない。その物質が時間を経て弱まりつつ羽化殻に残存するため、終齢幼虫が羽化殻に誘引される、と考えることに、矛盾はない。やはり、羽化中の個体には、接触事故による羽化失敗を防ぐため、他個体に忌避を促す必要があるので、この物質がその役割を持っていることは、大いに考えられる。

羽化殻に誘引されるメリットとしては、先に羽化に成功した個体と同じ場所で羽化することで、羽化成功率を高めている、ということ等を想定している。また、セミの終齢幼虫は、地面から出て時間がたちすぎてしまうと、正常に羽化できなくなる。そのため、より素早く、安全な羽化場所を見つけ出す術として、そのような性質を備えているとも考えられる。

◇結論

- ・野外において、アブラゼミの羽化殻には、確かに集合現象が認められる。
- ・羽化直前の終齢幼虫は、同種他個体の終齢幼虫には誘引、あるいは忌避もされないが、同種他個体の羽化殻には、誘引される。
- ・また、その羽化殻の作用は、誘引作用を持つ匂い物質によるものだと考えられる。

◇今後の展望と課題

今回の実験により、アブラゼミの幼虫が羽化場所を探す際に、先に羽化した同種他個体の羽化殻に確かに誘引されることが示された。

これまで、セミにこのような誘引物質が存在するという研究は発表されておらず、新しい発見と言える。この発見が、セミ科 (Cicadidae) さらには半翅目 (Hemiptera) の分類や進化の分野でも、大きな意味を持つ可能性もある。

今後は、できればこの誘引物質の特定を行い、さらにその成分の解析まで進めればと考えている。また、成虫及び幼虫の解剖や羽化殻の詳細な観察を行い、カメムシと比較するなど、形態的な側面からも、物質の放出器官や存在状況を追求できればと思う。

この研究から、アブラゼミ終齢幼虫の羽化場所決定のメカニズムを、解明していきたい。

課題として、本研究は、飼育個体を用いるのではなく、野外の個体を対象として行っており、研究を行うことができる期間内さらに時間内に、必要個体数を確保することが大変難しい。そのため、毎年、多くの実験・調査をこなすことは不可能で、行うべきことを厳選する必要がある。それに加え、今シーズンは、研究フィールドを自宅周辺から大学研究施設周辺へと変更した。また、後半に雨や低温が多いという、天候の影響もあった。そのため、幼虫の羽化のピーク・数等を読むことが、これまで以上に難しく、企画した実験が全てやりきれなかったり、調査の時期が遅くなってしまったりと、心残りもあった。来シーズン以降、今回の結果を踏まえた上で、より効率のよい研究計画ができたらと考えている。

◇参考文献

- 高井ら (2013) 日本の昆虫1400 (1), 文一総合出版
藤崎 憲治 (2001) カメムシはなぜ群れる? — 離合集散の生態学, 京都大学学術出版会

◇謝辞

本研究を行うにあたり、ご指導くださった、筑波大学の戒能洋一教授、大学院生の藏満司夢さん、その他、協力・応援下さった多くの皆様に、御礼申し上げます。

資 料

『

セミ研究 10年次

終齢幼虫が羽化場所を決めるための習性について

— 先に羽化した他個体の羽化殻に集まるのか —

』

水城高等学校 1年 内山 龍人

写真集（抜粋）

2010 シーズン頃からだと、毎年、200~400枚程度は、記録写真を撮ってきている。

そのうち、自然下で、『抜け殻の塊』や『一定間隔での羽化』といった現象を撮影した写真の中から、象徴的なもの・興味深いもの・わかりやすいものを抜粋した。

ほとんどの写真が観察木すずなりでのもので、他もすべて横町公園の自宅前の4本の桜で撮影した写真である。

ほとんどが、羽化ピークの時期、7月25日頃~8月5日の撮影である。

特定の葉ばかり大人気で、抜け殻が付いている葉には複数の抜け殻が付き、付いていない葉にはまったく付いていない様子や、高密度で同時に羽化する個体には一定の間隔が保たれている様子が、よくわかると思う。

撮影シーズンも付記した。

毎年のことで、けして珍しい現象ではないと言えると思う。



2011 地上約5mの高所 周辺の葉にはまったくない



2011 同時羽化がほぼ等間隔になっている様子



2011 同じく高所 抜け殻取り調査実施のシーズン



2012 極端な偏りが見て取れる



2012 1枚の葉に人気が集中している



2012 こちらも周りの葉には1匹もない



2012 羽が反っているのは風が吹いていたため



2012 一定方向の葉が人気 同時羽化の距離は保つ



2012 隣の葉と人気に差があるのがわかる



2012 羽化成功 色づいてきている



2012 抜け殻が足場になり返って危険に見える



2012 集合しすぎて危なそう 奥の羽化は別の葉



2012 この程度の距離を保って羽化する傾向



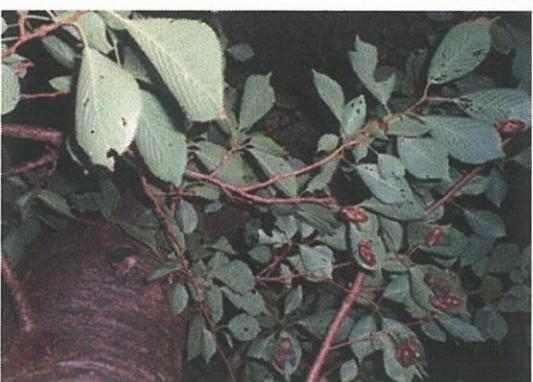
2012 高密度の同時羽化でも接触はしていない



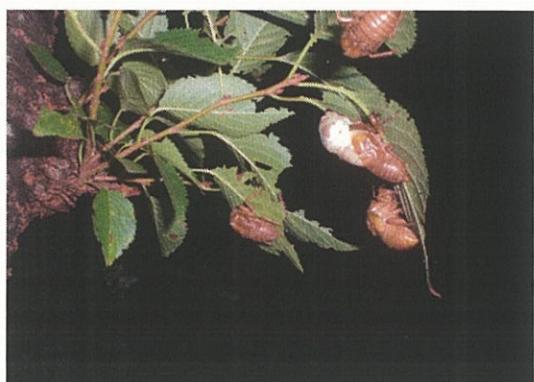
2013 羽化シーズン到来 距離を保って同時羽化



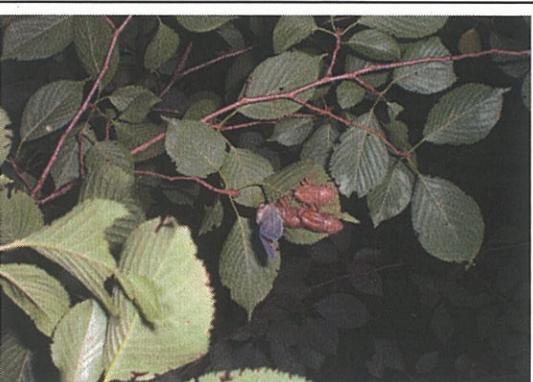
2013 こちらも高密度だが安全な距離がとれている



2013 方角の好みの傾向が見て取れる



2014 低めのひこばえは大人気



2014 この周辺ではこの1枚だけに集中



2014 先輩の抜け殻と羽化個体



2015 葉の裏表で、1匹ずつ羽化している。



2015 羽化殻が固まっている様子が見て取れる。



2015 高密度の塊が、狭い範囲に2つできている。



2015 3匹の同時羽化だが、一定間隔が保たれている。

質疑応答集

これまでに寄せられた質問と、それに対する回答（自分の考え方）をまとめた。

Q. 羽化殻の塊なんて見たことがない。よくある現象というが、たまたまなのでは？

A. 個体密度の高い所でないと、塊の数も、塊に集まっている羽化殻の数も、それほどではないため、あまり目立たないのではないかと思う。2~3匹程度の塊なら、注意して探せば、どこでも意外と簡単に見つかると思う。

Q. セミの羽化時に作用する誘引物質があるなどというような話は聞いたことがない。先行研究は？

A. 大学の論文検索ツールなどで調べた中では、『セミ・フェロモン』『セミ・誘引物質』等にて検索した中で、関連する内容の文献は、見つけることができなかった。
新しい発見となる研究なのかもしれないと考えている。

Q. 集合する意味があるとしたら、どのようなことが考えられるか？

A. 思い当たるメリットとしては、超過密状態の場合、競争率の激しい中で羽化場所を探す幼虫たちにとって、先輩が無事羽化に成功した場所へ誘引してもらうことには、やはり意味があるのかもしれない。

他に、同じカムシ目カムシの場合、単体生活より、集合している方が、生育が早く、脱皮や羽化も順調に進むとの研究結果が出ているので、同じように、スムーズな羽化を補助する脱皮ホルモン分泌促進などの効果がある可能性も考えられる。

例えば集団越冬するオツネントンボ類なども、単体で生活させると弱りやすく、強いストレス現象が言われるので、単に集団が安心感となる可能性もあるかと思う。

ただ、天敵には見つかりやすくなるのでは？ 羽化殻の上の羽化にもなりがちで足場が悪く危険なのでは？ など、返ってデメリットになりそうなことが多い。

Q. セミの羽化行動に作用しているのは、光と幼虫誘引物質だけと考えているのか？

A. 広くいろいろな可能性を考える必要は、あると思っている。

歩行ルートや羽化場所の決定については、今年の研究でも、光と幼虫誘引物質でほぼ予測ができる説明も付くことから、やはりこれら2つが主な要因と考えられる。

羽化に関する他の要因としては、温度や湿度の感受性が気になっている。少なくとも、羽化決行の判断には、関係している可能性が大きいにありそうだと思っている。

Q. 物質の作用によって保たれる、羽化時の幼虫同士の一定の間隔とは、どのくらいか？

A. 同じタイミングでの羽化が、超過密状態の場合、約 10~20 cm ずつくらい、等間隔で離れて羽化する様子が見られる。風などでも触れにくい程度の距離かと思う。

Q. 羽化殻の塊ができる場所について、高さの特徴はあるのか？

A. すべてに共通する特徴というのではないが、個体密度が高いほど、先輩が多いため低い位置で足が止まりやすく、そのため低めの方ができやすいようだった。毎日の羽化殻取りをした年には、塊に限らず、羽化場所が全体に高くなる傾向だった。
具体的には、何もしない場合ほとんどがせいぜい 2~3m 以内だが、羽化殻を取っていた年には、中には大人が網を伸ばしても届かない 5m くらいの位置にもあった。

Q. 羽化に失敗したとしても、その羽化殻に後輩が集まってしまうのでは？

A. 先輩の失敗が後輩にわかるのかということも、僕が以前から注目しているテーマの一つである。自然の中で、羽化に失敗した死骸に後輩の幼虫が寄っていく様子は、まず見られないことから、認識している可能性は高いと考えている。

以下のような認識方法を、可能性として考えている。

- ・羽化に時に利用する集合警戒の作用を持つ物質とは別の、強力な危険警報フェロモンのようなものを持っている。
 - ・死骸の肉体も残っているため誘引物質が生々しく強烈なままなので警戒する。
 - ・例えば流れ出た体液の臭いや死臭が誘引物質を上回り、危険と判断する。
- このテーマでの研究も、できれば並行してやっていけたらと考えている。

Q. 主な研究対象はアブラとのことだが、セミの種類によって、違いはあるのか？

A. クマゼミについては、アブラ同様、羽化殻の塊になっている様子を、以前テレビで紹介されていた。僕自身、母の田舎である伊豆で、実際に見たこともある。また、ネットで『クマゼミ 抜け殻』等と検索すると、塊状に集合している状態の画像を、すぐにいくつも見つけることができる。

ミンミンは、横町公園で、アブラの羽化殻が 2 匹くっついている上で羽化しているところを見発見、写真撮影したことがある。

いずれも、僕が自分で確認した事例だけでは、検証するには数が少ないが、やはり同様の誘引物質を持っている可能性を示している事例と思う。

ニイニイやツクツクでは、ゆるやかな群程度で、塊というのは今のところ見たことがない。ただし、ニイニイについては、誘引物質の存在を示すかのような、狭い一定間隔で

密集している様子は、よく見られる。

Q. 行う実験は、すべて予想どおりの結果が得られてきているのか？

A. 今年の研究に関しては、ほぼすべての調査において、おおむね良好な結果が得られたが、これまでずっとそうだったわけではない。いわば無駄になった実験も少なくない。でも、無駄になったものも含めて、すべての経験が、自説の根拠として役に立っている。今年の検証が、基本的に成功したのは、これまでの多くの上手くいかなかった経験・直接は関係ないように思える経験により、この研究テーマにおける自分なりの仮説が、より確かなものとなり、正しい予測が立てられるようになってきているからだと思う。

Q. 誘引物質だとすると、分泌器官があるか等、形態学的なことは調べているか？

A. 肉眼の範囲だが、成虫の解剖や形態観察は行った。すると、カメムシの臭腺と全く同じ位置に、穴の形跡のような箇所を発見した。
カメムシには臭腺がありそこからフェロモンを発していることが知られているが、セミの仲間にそのようなものがあるということは、一般的に言われていない。今後、この箇所について、造りや働き等、存在する意味を調べてみたい。
また、実験の過程で、幼虫のサンプルも確保してあるので、幼虫の形態観察・解剖も、早いうちに行いたいと考えている。

Q. 誘引物質検出のための化学的プロセスは試みないのか？

A. できれば、来シーズン、誘引物質の成分を検出してみたいと考えている。
今シーズンお世話になっている大学の研究室で相談してみたところ、大学の設備にある『ガスクロマトグラフィー』という機材を使えば、それが可能かもしれないというお話をいただいた。来年は高2で、大学受験を前に一つの節目と考えているので、この研究をまとめるにあたり、来シーズン中にできたらと考えている。