

原著論文

岡山市におけるツクツクボウシの発生時期と地域温暖化の関係

小野雅之¹・中村圭司²

Relation between adult emergence timing in *Meimuna opalifera* (Homoptera: Cicadidae)
and regional warming in Okayama City, Japan.

Masayuki ONO¹ and Keiji NAKAMURA²

Abstract: Effects of regional warming on the adult emergence timing of *Meimuna opalifera* (Homoptera: Cicadidae) were studied in Okayama City, Japan. Field observations revealed that *M. opalifera* has a unimodal pattern of adult emergence from mid-July to mid-September. Little seasonal change was found in the adult head size. We analyzed phenological data of *M. opalifera* (first appearance date of male adults) which has been gathered by the Japan Meteorological Agency since the 1950s. Adult emergence in the 1990s and 2000s became more than 1 month earlier than that in the 1950s. A highly significant correlation was detected between the yearly average temperature and first appearance date of *M. opalifera* in Okayama. The heat island effect likely plays a critical role on the early adult emergence of *M. opalifera*. As the day length appears not to regulate the development and growth of cicadas, the nymphal period would be affected primarily by the environmental temperature. As a result, the regional warming likely have changed the phenology of *M. opalifera* with a forward shift of more than a month within the half century.

キーワード: ツクツクボウシ, 羽化時期, 初鳴き日, 生物季節, 地域温暖化, ヒートアイランド現象

I. はじめに

近年, 昆虫の生活史や分布が地球温暖化によって変化している事例が, 数多く報告されている (Bradshaw and Holzapfel 2006, Parmesan 2006, Menéndez 2007, 積木 2011). 地球の表面温度は過去100年間で約0.6℃上昇しているが, 都市部での気温上昇の速度はそれより速く, たとえば東京都心部の年平均気温は過去100年間に約3℃上昇している (三上 2006). これは都市が郊外より島状に高温化する「ヒートアイランド現象」によるものであり, 人口排熱や都市構造の変化 (コンクリート・アスファルト化, 高層建造物の密集化, 緑地・水面の減少) などが, その

原因とされている (三上 2006). 都市部における温度上昇に関連した昆虫の生活史変化についても, 地球温暖化よりヒートアイランドの影響を強く受けていると考えられる.

日本に分布するセミ類の幼虫は, 土の中における長い幼虫期間の後に, 地上で羽化して成虫になり, その後数週間で寿命を終える (中尾 1990, 沼田・初宿 2007). ツクツクボウシ (*Meimuna opalifera*, 図1) は, 特徴的な鳴き声を持つセミとしてよく知られており, 日本では北海道からトカラ列島にかけて分布する (宮武・加納 1992). 西日本の市街地周辺で普通に見られるセミの中では成虫の出現時期が最

1. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学総合情報学部生物地球システム学科 Department of Biosphere-Geosphere System Science, Faculty of Informatics, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.

2. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学生物地球学部生物地球学科 Department of Biosphere-Geosphere Science, Faculty of Biosphere-Geosphere Science, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.



図1. ツクツクボウシ雄成虫.

も遅く、8月中旬から9月にかけて多くの成虫が出現する(宮武・加納 1992)とされてきた。しかし、近年岡山市内ではツクツクボウシの発生時期が早まっており、6月下旬から鳴き声が確認されることもある。このことから、岡山市におけるツクツクボウシでも、都市部で進行しているヒートアイランド現象が生活史に影響している可能性が指摘できる。すなわち、都市温暖化の進行に伴い、徐々に成虫の出現時期が早期化してきたことが考えられる。しかし、成虫の羽化時期が約1ヶ月早まるといった大きな変化は、他の昆虫では知られていない。環境温度の量的な変化だけで、ツクツクボウシの羽化時期の大きな変化を説明できるかは不明である。

多くの昆虫において、成虫の出現時期や発生回数と成長や発育の間に強い相関がみられる。特に、同一種において世代数が増加する境界地域では、成虫サイズが大きく変化する例が知られている。たとえば、コオロギの仲間であるマダラスズやシバズでは、高緯度では年間一世代しか発生しないが低緯度では複数世代発生する(Masaki 1978, 1996, Masaki

and Walker 1987)。一世代発生する地域では、高緯度から低緯度にかけて成虫の体サイズが大きくなるが、二世代発生する地域の最北端に達すると成虫サイズが大幅に小さくなる。そして、二世代地域の南方へ行くほど、再び体サイズが大きくなる。このような地理的変異は、一世代地域の南限個体群の方が、二世代地域の北限個体群より一世代あたりの発育期間をより長くとることができることを示している。また、発育期間における違いは遺伝的な変異によるものであり、たとえ室内の一定条件下で飼育した場合でも、境界域北側の個体群では南側の個体群よりも幼虫期間が延長し、その結果体サイズも大きくなる(Masaki 1978, 1996)。温暖化による年間発生世代数の増加など、大幅な生活史が変化する場合にも同様に、成虫の発生時期や体サイズなどに明確な変化が生じる可能性を否定はできない。

ツクツクボウシは日本に分布しているセミの中でも幼虫期間が短く、飼育実験では幼虫期間が1年～2年であることが報告されている(村山 1988)。産卵の翌年初夏に孵化し、地中に潜った幼虫が羽化するまでの期間が1年になるか2年になるかの違いは、1年目の冬を迎える時の幼虫齢で決まり、最初の冬を3齢で迎えた個体は1年で羽化し、2齢で冬を迎えた個体は2年かけて羽化する可能性が指摘されている(村山 1988)。このことから、岡山市内における都市部気温の上昇の結果として発生時期が変化し、2年で羽化する生活史と1年の幼虫期間を持つ個体の比率が変化した可能性も考えられる。もし、このような大幅な生活史の生活史の変化が生じれば、比較的短期間に成虫出現時期が大きく変化してもおかしくはない。また、それにより成虫の出現パターンが2山の分布となる可能性や、遅い時期に出現する幼虫期間1年の成虫が早い時期に出現する幼虫期間2年の成虫より体サイズが大幅に小さくなる可能性なども考えられる。

本研究では、野外採集によりツクツクボウシの季節的な体サイズの変化を調べることで、幼虫発育に要する期間と発生時期の関係について推測する。また、過去60年間の発生時期の記録を調べることで

り、岡山市内におけるツクツクボウシの出現時期が、ヒートアイランド現象の進行によってどのように変化してきたのかを明らかにする。

II. 方法

1. ツクツクボウシ成虫の採集

2005年の7月4日から9月17日にかけて、岡山理科大学構内(北緯34度41分 東経133度55分)において、毎日14~16時の間の約1時間、捕虫網を用いてツクツクボウシの採集を行った。個体数の減少により成虫を採集できなくなった9月18日に、採集による調査を終了した。採集した個体は雌雄を判別し、体の部位の欠損や変形等が少なく測定が容易な頭幅をノギスで測った。その後、乾燥標本にして保存した。

2. セミ類成虫の出現時期の変化と岡山市の気温上昇の関係

1953年以降のセミ類における初鳴き日の記録は、「生物季節観測累年値」(気象庁提供)により確認した。岡山市内で鳴き声を耳にすることが多いセミのうち、クマゼミについては岡山におけるデータがなかったため、ツクツクボウシ、アブラゼミ、ニイニイゼミの3種について解析を行った。岡山市内の平均気温データは、気象庁のホームページ(<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> 2016年7月19日閲覧)を利用した。

3. ツクツクボウシ幼虫の発育限界温度と有効積算温量の推定

ツクツクボウシ幼虫の発育限界温度および春の発育開始時期を推定するために、以下の計算をおこなった。まず、1953年から2010年までの58年間のうち、ツクツクボウシ初鳴きの記録がある52年間について、8月1日を基点として翌年6月30日までの平均気温を計算し、その値と直後の成虫初鳴き日との間の相関係数を計算した。同様の方法で9月~翌年5月を基点として6月までの平均気温と初鳴き日との間の相関係数を計算した。これら10通りの相関係

数のうち最も値が高かった4~6月が、越冬後のツクツクボウシ幼虫における発育期間に対応すると仮定した。そこで、岡山市における4月1日の日平均気温の平年値を発育限界温度として、1954年から2011年までの有効積算温量を計算した。

III. 結果

1. 採集結果と体サイズの時期的な変化

2005年の調査では、7月4日に岡山理科大学構内においてツクツクボウシの初鳴きを観測した。その後、7月12日から9月17日までの期間に、191頭のオス成虫と179頭のメス成虫を採集した。定量的な個体数調査は実施しなかったが、野外における目視での観察およびオス成虫の鳴き声から判断したところ、7月中旬から9月上旬にかけて継続的に多数の成虫が出現しており、羽化のパターンは1山型であると推測された。採集した成虫の頭幅を測定したところ、メスでは8.4~10.0mm、オスでは頭幅が8.0~10.0mmであった(図2)。平均値(±標準偏差)はオスでは9.35±0.30mm、メスでは9.33±0.27mmであった。日付と頭幅の間の相関係数を計算したところ、メスでは $r=-0.240$ 、オスでは $r=-0.042$ となりメスでのみ有意な相関が検出された($p<0.05$)。

2. ツクツクボウシの初鳴き日と平均気温の年次の推移

生物季節観測のデータから、岡山市におけるツクツクボウシの初鳴き日と平均気温を比べたところ、1950年代には8月上旬であった初鳴き日が1990~2000年代には6月下旬~7月上旬にまで早まっていた(図3)。観測年との関係を調べたところ、高い負の相関が検出された($r=-0.706$, $p<0.001$)。一次回帰を行ったところ、1954年の初観測から2011年までにかけて、毎年約0.40日ずつ初鳴き日が早期化しているという結果が得られた。一方、1950年代前半に14℃台であった年平均気温が、2000年代には16~17℃になっており、観測年との間には高い正の相関が検出された($r=0.847$, $p<0.001$)。一次回帰を行ったところ、気温が年平均0.046℃上昇していると

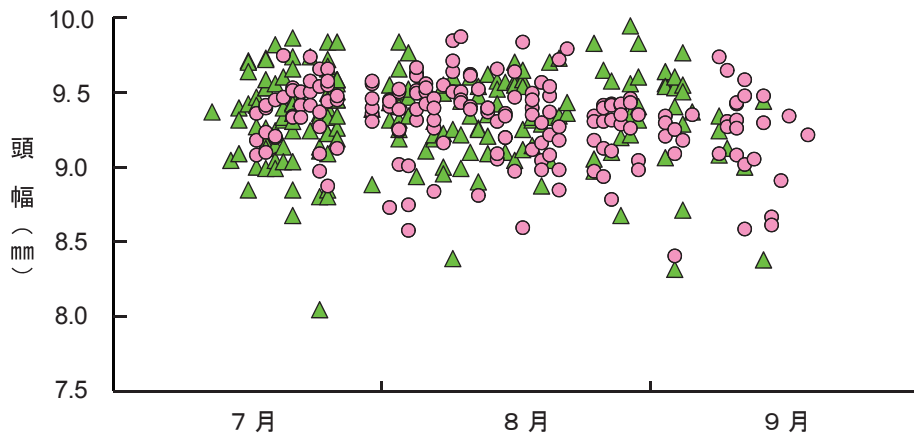


図2. 岡山理科大学構内におけるツクツクボウシ成虫の頭幅の季節変化(○:雌, △:雄).

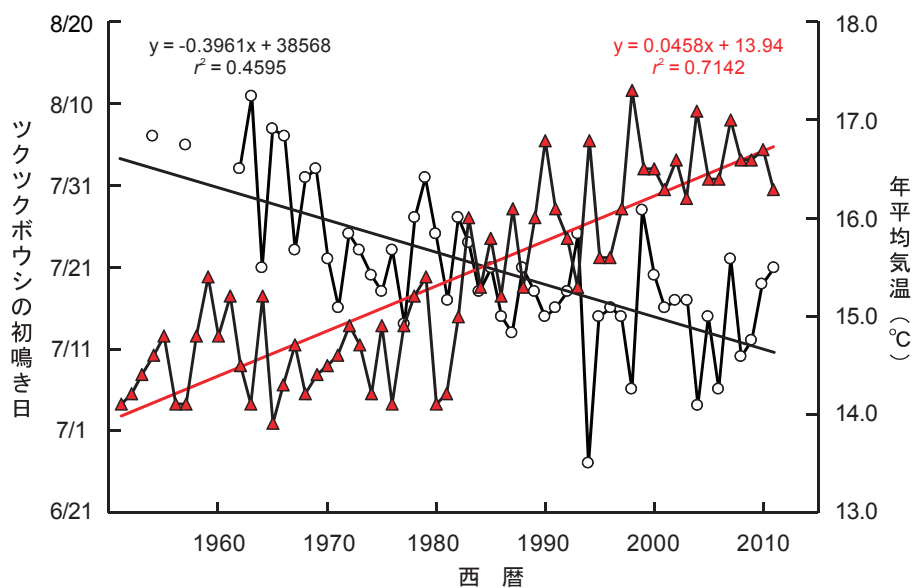


図3. 1951年以降の岡山市における年平均気温(△)とツクツクボウシ初鳴き日(○)の変化.

いう結果が得られた.

3. ツクツクボウシ幼虫の発育限界温度と春の発育開始時期の推定

岡山市における1953年以降の日平均気温データを用い, 8月1日~翌年5月1日を基点として, 6月30日までの平均気温を計算した. 算出された10通りの平均気温とツクツクボウシ成虫の初鳴き日との間の相関係数を計算したところ, いずれの月を基点とした計算においても, 強い負の相関($p < 0.001$)を示した. 相関係数の絶対値を比較したところ, 8月1日を起点とした場合に0.543と最も低かったが, 起点とする月を遅くするにつれて徐々に値が高くな

り, 特に1月以降は0.60以上の値となった(図4).

4月1日から6月30日までの91日間の平均気温で計算した場合の相関係数が $r = -0.690$ となり, 10通りの組み合わせの中で最も強い相関となった. そこで, 4月頃に越冬後のツクツクボウシ幼虫が発育を再開すると仮定し, 岡山市における4月1日の平均気温の平年値である11.4℃を発育限界温度として, 以下の分析に用いた.

4. ツクツクボウシ幼虫の有効積算温量の推定

1954年以降, ツクツクボウシの初鳴き記録がある52年間について, 11.4℃を発育限界温度として仮定し, 初鳴き日までの有効積算温量を計算した(図5).

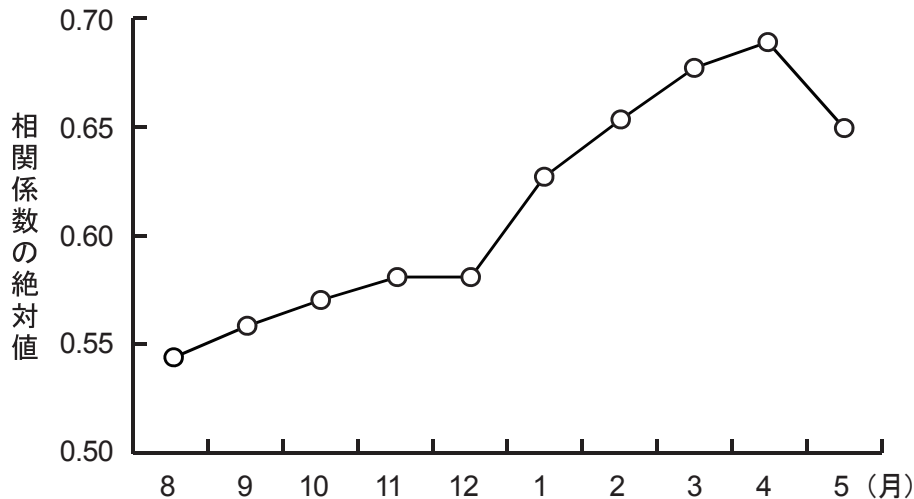


図4. 8月～翌年5月を基点とした場合における6月末までの岡山市の平均気温とツクツクボウシ初鳴き日との間の相関係数の絶対値の関係.

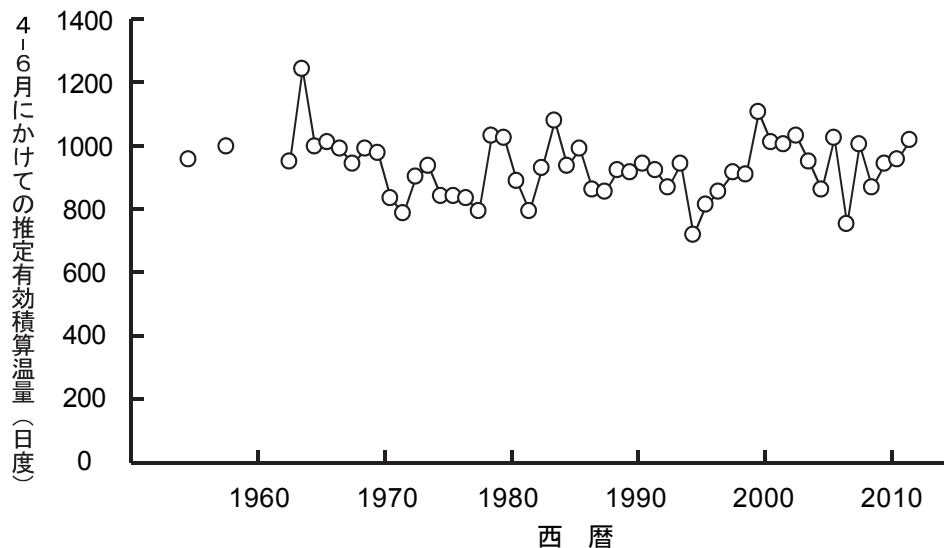


図5. 岡山市におけるツクツクボウシの4月1日から初鳴き日までの有効積算温量の変化.

算出された値の平均値(±標準偏差)は 932.3 ± 95.9 日度であった. 年次進行による有効積算温量の有意な増加または減少は認められなかった($r=-0.097$, $p>0.05$).

5. ツクツクボウシ以外のセミにおける初鳴き日の年次変化

現在岡山市内で普通に見られるセミ4種(ニイニイゼミ, クマゼミ, アブラゼミ, ツクツクボウシ)のうち, 気象庁による生物季節観測累年値で岡山におけ

る記録が存在するニイニイゼミとアブラゼミについても, ツクツクボウシ同様に初鳴き日の年次推移を調べた. どちらの種についても1950年代以降, 徐々に出現時期が早まっていた(図6). 観測年との間の相関を調べたところ, ニイニイゼミでは $r=-0.513$, アブラゼミでは $r=-0.642$ と, 有意な負の相関が検出された($p<0.001$).

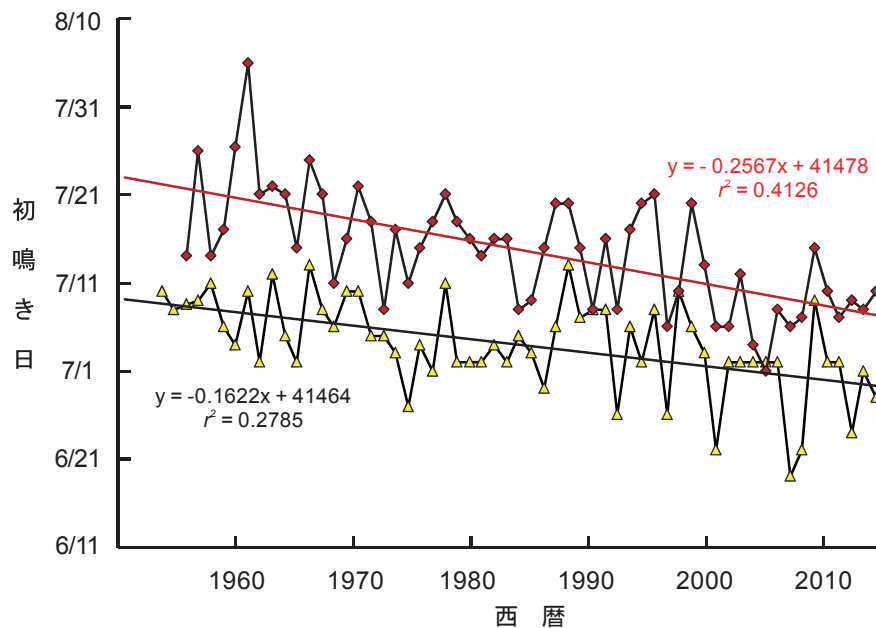


図6. アブラゼミ(◇)とニイニイゼミ(△)における初鳴き日の変化。

IV. 考察

1. 野外における成虫の発生パターン

2005年の調査では7月4日に初めてツクツクボウシの初鳴きを観測し、7月12日には採集を開始することができた。気象庁の生物季節観測においても、2005年には初鳴きが7月15日に観測されている。このことから、岡山では従来報告されていたものより1ヶ月ほど早い時期からツクツクボウシが活動していることが確認できた。

生物形質の極端な値は個体群サイズの影響を強く受ける。たとえ平均値や中央値が同じであっても、母集団が大きくなるにつれて最小値から最大値までの範囲が広くなる。もし、岡山市内のツクツクボウシの個体数が以前より大きく増加しているのであれば、初鳴き日もそれに応じて早期化することが考えられる。例えば、大阪では都市化によりセミ相が変化しており、都市部の公園ではクマゼミが増加している(沼田・初宿 2007)。岡山市でも市街地においてクマゼミの増加は認められるが、ツクツクボウシに関しては特に個体数の変動は報告されていない。また、今回の採集調査中にもクマゼミ、アブラゼミ、ニイニイゼミの3種が、ツクツクボウシと同程度またはそれ以上確認された。このことから、出現時期の早期化はツクツクボウシの個体数の増加に

よって見かけ上生じているという説明を支持することはできない。すなわち、ツクツクボウシの出現時期は、何らかの理由によって個体群全体で早期化しているといえる。

今回の調査では、成虫の羽化が7月上旬から9月中旬までと大きくばらついた(図2)。夏の終わりに産卵されたツクツクボウシの卵は翌年の梅雨時に孵化する。地中に潜った幼虫は、早いものでは10月には3齢にまで成長して越冬する(村山 1988)。越冬後も成長を続けて秋までに終齢になり、さらにもう一度冬を越した後に羽化するが、成長の早い幼虫では2回目の冬を経験することなく羽化する(村山 1988)。このことから、岡山のツクツクボウシにおいても、環境温度の変化により幼虫期間の異なる成虫が1シーズンの間に出現する可能性も考えられた。しかし、幼虫期間が1年と2年の個体が分かれて存在する場合に予想される、年に2回の発生ピークは確認されなかった。また、成虫の頭幅について調べたところ、メスにおいて有意差が検出されたものの、7月～9月にかけて明確な季節的変異は確認できなかった(図2)。このことから、7月に鳴き始める成虫と8・9月に鳴く成虫の間で幼虫期間が大きく異なるといった、質的な生活史の違いがあるとは考えにくい。

2. 成虫発生時期の変化

ツクツクボウシにおける初鳴き日の年次変化を調べたところ、1950年代では8月上～中旬であったのが、2000年代にかけて約1ヶ月の早期化が確認された(図3)。また、その期間での岡山市内の平均気温は上昇している。このことから、ヒートアイランド現象の進行が、ツクツクボウシ成虫出現の早期化に強い影響を与えていることが確認された。一方、幼虫発育を完了するために必要な有効積算温量については、1950年代から変化が起きていない(図5)。このことから、岡山市におけるツクツクボウシには、生理的性質における変化は生じていないと考えられる。すなわち、都市の温暖化によって1950年代以降少しずつ幼虫期間を短縮し、その結果として7月に成虫になるような生活史を持つようになったと結論付けることができる。

アブラゼミとニイニゼミについても、生物季節観測累年値によって1950年代以降の初鳴き日を確認したところ、どちらの種についても有意に出現時期が早期化していることが確認された(図6)。回帰直線の傾きの絶対値を比較したところ、ニイニゼミの値が最も低く、アブラゼミ、ツクツクボウシの順となった。これは、従来セミの成虫が出現するとされている順序と一致している。すなわち、春からの有効積算温量が多いセミほど温暖化による早期化の程度が大きくなることを示している。以上より、出現時期の早期化はツクツクボウシに限定される現象ではなく、岡山市内のセミ類に共通していることが明らかになった。また、この結果は岡山市内のセミ類がいずれもヒートアイランド現象の影響を強く受けていることを示している。

宮武・加納(1992)では、ツクツクボウシ成虫は8月中旬から9月にかけて出現するとしている。一方、今回の調査において成虫は9月中旬まで採集された(図2)。このことから、以前と変わらず比較的遅い時期に羽化する成虫の存在も考えられる。しかし、今回採集された成虫の羽化後の日数は不明であり、9月中旬に採集された個体が成虫になった日を特定することはできない。また、岡山におけるツク

ツクボウシの発生終了時期に関する過去の正確な記録もない。そのため、地域の温暖化によりツクツクボウシの発生期間が延長しているかを明らかにするためには、抜け殻調査などを今後継続的に実施する必要があるだろう。

3. セミ類の生活史と環境の温暖化

近年、多くの昆虫について地球温暖化による生活史の変化が指摘されているが、岡山のツクツクボウシのように成虫の出現時期が1ヶ月近くも早期化する例は、極めてまれである。Elwood et al.(2012)は、気象庁の生物季節観測データより日本の14種の昆虫の発生時期が、地球温暖化の影響をどれくらい受けているのかを調べたが、発生が早期化するだけではなく、発生時期が遅くなる種もあることを報告している。昆虫は変温動物であり、その成長・発育は環境の温度に依存する。一方、多くの昆虫において幼虫期間は、温度以外の様々な要因、特に日長の影響を受ける(Danks 1987)。たとえば、エンマコオロギを実験室の一定温度で飼育した場合、長日条件では幼虫期間が延長して大きな成虫が羽化するのに対し、短日条件では幼虫期間が短く小さな成虫が羽化する(Masaki 1978)。また、日長による昆虫の休眠誘導では、より温度が高くなるほど、臨界日長(休眠に入るかどうかの反応が切り替わる閾値)が短くなり、遅い季節に休眠が誘導されることが知られている(ダニレフスキー 1961, Danks 1987)。このような調節を行う昆虫の場合、温暖化によって発生時期が早期化するのではなく、変化が起きない、または遅延することも予想される。

このように、多くの昆虫は日長を初めとする様々な環境の変化に反応し、適切な羽化時期を決定することができる。一方、セミの幼虫は地中で生活するため、日長による羽化時期の修正はできない。そのため、幼虫期の発育・成長に影響を与える物理的な環境要因として、温度条件が極めて大きいと考えることができる。その結果、ヒートアイランド現象による地域的な温暖化が生じたことで、岡山におけるツクツクボウシ成虫の出現時期の大幅な早期化が

起きたといえる。

V. 引用文献

- Bradshaw, W. E. and Holzapfel, C. M. (2006). Evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312: 1477-1478.
- ダニレフスキー, ア・エス (1961). [日高敏隆・正木進三 訳]「昆虫の光周性」. 293pp. 東京大学出版会, 東京.
- Danks, H. V. (1987). "Insect dormancy: an ecological perspective" 439pp. Biological Survey of Canada, Ottawa.
- Elwood, E. R., Diez, J. M., Ibáñez, I., Primack, R. B., Kobori, H., Higuchi, H. and Silander, J. A. (2012). Disentangling the paradox of insect phenology: are temporal trends reflecting the response to warming? *Oecologia* 168: 1161-1171.
- Masaki, S. (1978). Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycle of crickets. In Dingle, H. (ed.) "Evolution of Insect Migration and Diapause": 72-100, Springer Verlag.
- Masaki, S. (1996). Geographical variation of life cycle in crickets (Ensifera: Grylloidea). *European Journal of Entomology* 93: 281-302.
- Masaki, S. and Walker, T. J. (1987). Cricket life cycles. *Evolutionary Biology* 21: 349-423.
- Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie* 150: 355-365.
- 三上岳彦 (2006). 都市ヒートアイランド研究の最新動向—東京の事例を中心に—. *E-journal GEO* 2: 79-88.
- 宮武頼夫・加納康嗣 (1992). 「検索入門セミ・バッタ」. 216pp. 保育社, 大阪.
- 村山壮五 (1988) セミの飼育. *昆虫と自然* 23: 17-20.
- 中尾舜一 (1990). 「セミの自然史」. 179pp, 中公新書, 東京.
- 沼田英治・初宿成彦 (2007). 「都会にすむセミたち—温暖化の影響?」. 162pp. 海游舎, 東京.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-639.
- 積木久明 (2011). 序: 温暖化と南方性害虫の生活史と耐寒性. 積木久明編. 「地球温暖化と南方製害虫」: 7-14. 北隆館, 東京.

(2016年12月20日受理)