

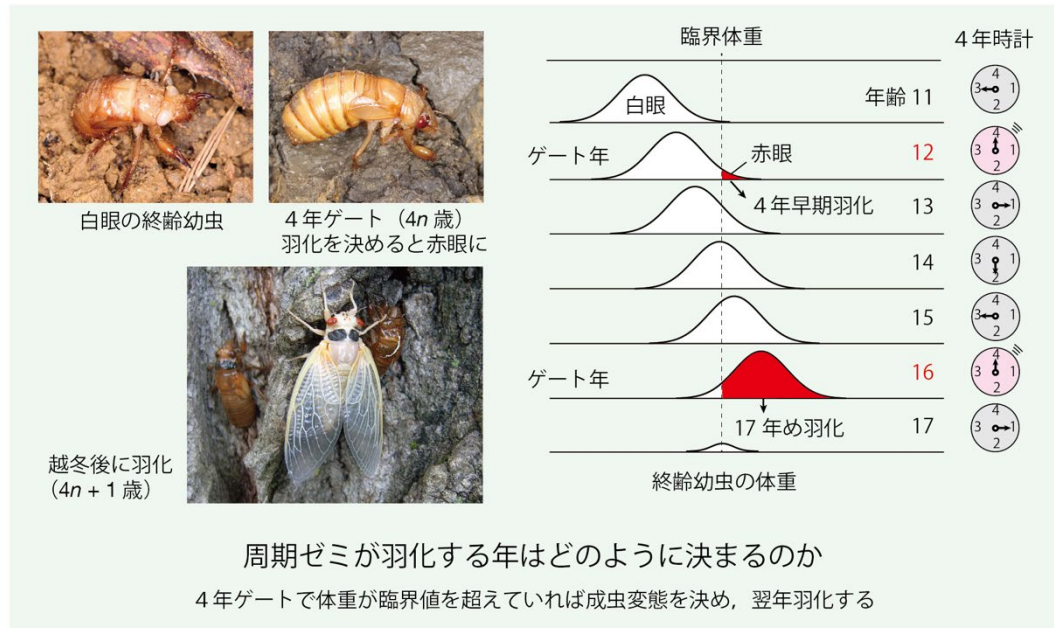
17年ゼミはどう羽化のタイミングを決めているのか？

—野外調査による4年ゲート仮説の検証—

概要

アメリカ東部に生息する周期ゼミ（素数ゼミ）は、17年または13年の厳密に制御された幼虫期を持ち、地域ごとに複数の種が同調して周期的に発生することで有名です。しかし、その生活環を制御する仕組みは未解明です。曾田貞滋京都大学理学研究科教授（現・名誉教授）をリーダーとする京都大、昭和医科大、大阪公立大、静岡大、東京科学大、コネチカット大、マウント・セント・ジョセフ大、カリフォルニア大の共同研究チームは、周期ゼミの生活史制御に関する「4年ゲート仮説」を検証するために、野外調査で得られた17年ゼミの11歳から17歳までの幼虫の発育成長と、変態過程に関わる遺伝子の発現変動を調べました。この仮説では、周期ゼミの終令幼虫が羽化を決定する年齢は4の倍数年で、その年（ゲート年）に臨界体重を超えていれば変態を決めて越冬後の翌年春（4の倍数+1年め）に羽化します。調査の結果、白眼から赤眼への変化をともしなう成虫変態の決定が、16歳のほぼ全個体に加えて12歳の体重の重い一部の個体で秋までに起こり、仮説どおりに4の倍数年において臨界体重を達成した場合に、翌年春の成虫への変態が決定していることが示唆されました。また、遺伝子の発現変動から、越冬休眠により春まで羽化が持ち越されることが示唆されました。

本成果は、2025年8月27日に国際学術誌「*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*」(英国王立協会紀要B 生物学)にオンライン掲載されました。



1. 背景

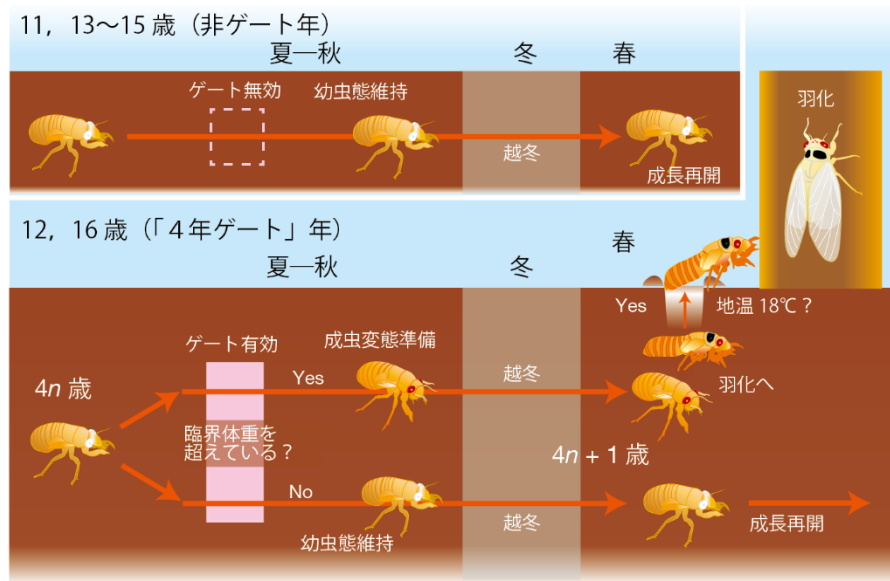
アメリカ東部に生息する周期ゼミ (*Magicicada* 属) は、17 年または 13 年の厳密に制御された幼虫期を持ち、地域ごとに複数の種が同調して周期的に発生することでおなじみです。幼虫期間が素数であることから、日本では「素数ゼミ」として知られています。しかしその生活史制御の仕組みは未解明です。樹木の根から栄養の乏しい導管液を摂取して成長するゼミは一般に幼虫期が長く、ほとんどのゼミの幼虫は数年かけて一定のサイズ（臨界体重[1]）に到達してから成虫に変態します。ふつう成長速度は個体の間でばらつき、羽化までの年数にも変異が生じます。一方、周期ゼミでは何らかの方法で年数をカウントし、サイズの閾値と特定の年齢を合わせた羽化年齢の決定を行っているようです。しかし、生物が十数年にもおよぶ年数を正確に測る仕組みは全く知られていません。周期ゼミの幼虫は1年の経過を地温などの季節変化で正確に知ることができますが、13 や 17 のような大きな素数をそのまま数えているとは考えにくいです。一方、2つの素数は $13 = 4 \times 3 + 1$ 、 $17 = 4 \times 4 + 1$ のように4の倍数 + 1に分解できることから、実際には4年

ごとに年数をカウントしている可能性が指摘されていました。また、終令幼虫は、羽化の前年(12、16年め)に白眼から成虫と同じ赤眼になることが知られており、成虫への変態が決定するのは4の倍数年と考えられます。そこで周期ゼミは何らかの方法で4年を単位に年数をカウントしており、4の倍数年に限って成虫への変態の可否を判断していると考えれば4年間隔のつの周期の制御が比較的簡単に説明できます。発生周期が13年、17年となるのは、羽化決定後の最後の越冬で1年が加わるからです。

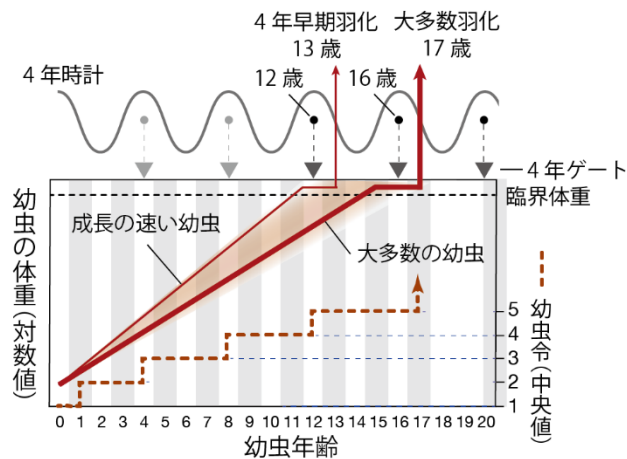
私たちは、4年のカウントと臨界体重に基づいて周期ゼミが幼虫期を制御する仕組みを考え(文献[2])、それを検証することにしました(図1)。この仮説では、周期ゼミは生まれてから4の倍数年ごとに成虫変態への臨界体重を超えたかどうかをチェックする関門(4年ゲート[3])をもち、超えていた場合、越冬後に成虫に変態(羽化)します。13年ゼミと17年ゼミの違いは幼虫の発育速度の違い(遺伝的性質)によります。13年ゼミは速く成長し、12年目のゲートで臨界体重に到達するため、13歳で羽化します。こうした規則的な羽化の他に、この仮説では、環境による成長速度の個体間変異による生活史の可塑性も考慮しています。例えば17年ゼミの一部の個体が速く成長し13歳で羽化する「4年早期羽化[4]」という現象が知られていますが、私たちの仮説では、通常より速く成長した個体が12年目のゲートで臨界体重を超え、13年目に羽化したと説明できます(図1B、C)。

こうした生活史制御の仮説を確かめるには飼育実験を行う必要がありますが、周期ゼミの生活史はあまりにも長く、飼育もきわめて困難です。そこで着目したのは、17年ゼミには地域によって羽化する暦年が異なる12もの年級群(ブルード[5])があり、異なる年齢の幼虫が同時に存在することです。私たちは野外で年齢の異なる幼虫を地中から掘り出し、発育成長と遺伝子発現を調べて4年ゲート仮説を検証することにしました。

(A) 17ゼミの生活史制御：年齢11～16歳におけるイベント



(B) 17年ゼミの生活史制御：成長と羽化のタイミング



(C) 生活史の可塑性：4年早期羽化が起こる仕組み

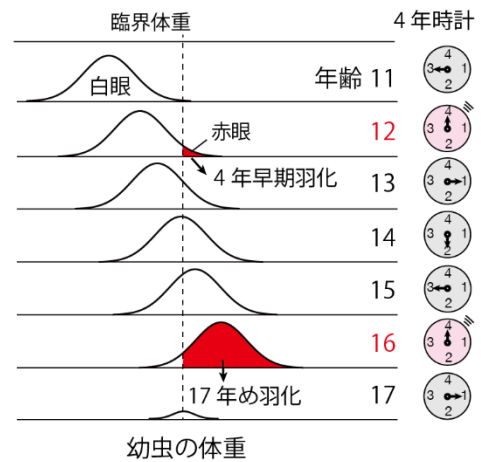


図1 周期ゼミ（17年ゼミ）の生活史制御に関する4年ゲート仮説の概要

2. 研究手法・成果

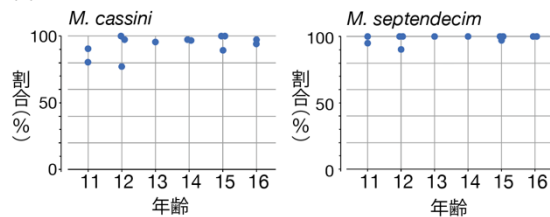
本研究では2019年から2022年の4年間に、17年ゼミのブルードIX、X、XIII、XIVの幼虫を採集して、年齢11歳から16歳の幼虫の発育成長を調べました。調査地は、オハイオ州、イリノイ州、ウエストバージニア州、バージニア州、ニューヨーク州の7箇所です。周期ゼミの幼虫は羽化の前年の秋までに眼が白から赤に変わることが知られています。10月末から11月初めに、幼虫を地中から掘り出して、眼の色、体重、幼虫令[6]、性別、種を判定し、頭部からRNAを抽出して

遺伝子発現を調べました。また 2013 年に採集した 17 歳の羽化直前の幼虫も遺伝子発現調査に用いました。

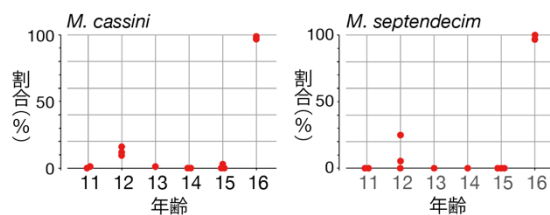
秋に採集された 1395 個体の 17 年ゼミ 2 種 (*Magiccada cassini*、*M. septendecim*) の幼虫は 5 令（終令）がほとんどで、また 15 歳までは白眼で赤眼は稀でしたが、16 歳の幼虫のほぼすべて（97%）が赤眼で、平均体重も他の年齢より大きく、臨界体重を超えていると推察されました（図 2）。11 歳～15 歳の終令幼虫のうち、12 歳の幼虫では、311 個体中 37 個体（12%）が赤眼で、平均体重も白眼より大きくなっていました。しかし、11 歳、13～15 歳の幼虫では、合計 666 個体のうち、赤眼の幼虫は 11 歳と 13 歳で 1 個体ずつ、15 歳で 2 個体のみで（合わせて全体の 0.6%）、他は体重が大きくても赤眼ではありませんでした。12 歳で羽化決定をした個体は翌年 13 歳で羽化することになりますが、これは 17 年ゼミで知られている 4 年早期羽化に該当します。12 は 16 とともに 4 の倍数であり、以上の結果は羽化決定が 4 年ゲートで臨界体重に基づいて行われるという仮説を支持する結果です。ちなみに 12 歳、16 歳以外で赤眼になった個体では、4 年ゲートを制御する「時計」に何らかの誤差が生じたものと考えられます。

幼虫の頭部での遺伝子発現を白眼と赤眼の幼虫で比較すると、赤眼の幼虫は外的刺激への反応に関わる遺伝子が多数発現し、特にオプシン遺伝子など光への応答に関与する遺伝子の発現が顕著に上昇していることから、羽化に先立って視覚が獲得されていることが分かりました。また、成虫の形態発達を促進する遺伝子の発現も上昇していましたが、成虫への変態と脱皮に直接関わる遺伝子は越冬後の春（17 年め）の羽化前になって発現量が上昇しました。夏の間に赤眼になってすぐに羽化するセミとは異なり、周期ゼミでは越冬期があるため、赤眼になった後に休眠状態になり、成虫への変態（脱皮）が抑制されるものと考えられます。羽化の前年に、成虫への変態が決定されていることにより、春に、地表温度が一定の閾値に達した時に同調して一斉に羽化することが可能になっていると推察されます。

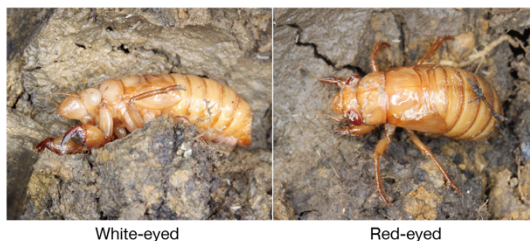
(A) 全幼虫のうち5令（終令）の割合



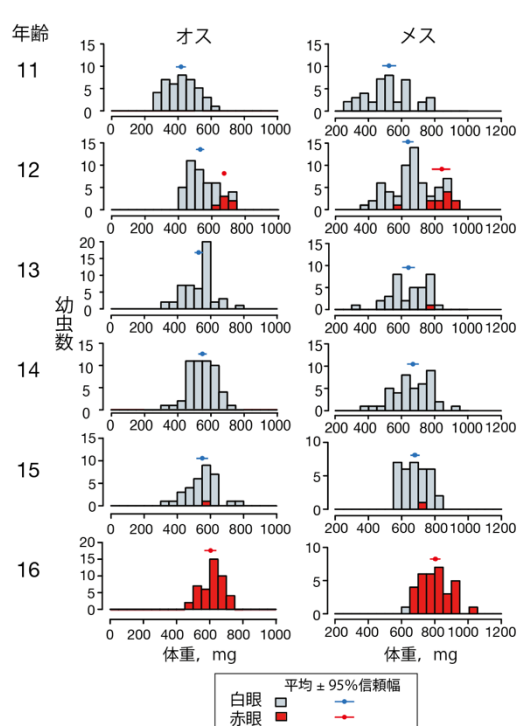
(B) 5令幼虫のうちの赤眼の割合



(C) 同じ12歳の白眼と赤眼5令幼虫（シカゴ，2019年）



(D) 年齢11～16歳の5令幼虫の体重頻度分布



11～14歳はオハイオ州ベテビア（ブルードXIV），15～16歳はオハイオ州シンシナティ（ブルードX）における*Magicicada cassini*の終令幼虫。一部の調査地の結果のみ示した。

図2 野外調査で得られた11～16歳幼虫の令構成、終令幼虫の赤眼の割合・体重分布

3. 波及効果・今後の予定

本研究では羽化に至る幼虫の発育成長過程と遺伝子発現に関する数多くの新発見が得られ、周期ゼミの生活史制御機構の解明に向けた突破口を開くことができました。4年ゲートを制御する仕組みとしては、成虫変態の決定に関わる遺伝子のDNAメチル化による発現制御が4年周期で起こるなどの、エピジェネティックな仕組みが想定されます。今後は、幼虫の遺伝子発現やDNAメチル化の状態をより幅広い年齢・季節を通して調査し、幼虫の脱皮・変態の制御を解明する必要があります。また、同じ年齢の17年ゼミと13年ゼミの幼虫の発育成長と遺伝子発現を比較し、どのように発育速度の差が生じているかを明らかにすることも必要です。周期の違いについては、13年ゼミと17年ゼミのゲノムを比較して、周期の違いに関連するゲノム変異を明らかにする試みも行われています。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は科研費・挑戦開拓研究 JP19H05550/JP20K20461 により行われました。また、一部の野外調査は科研費 JP22255004、ゲノム解析は「先進ゲノム支援」JP16H06279 (PAGS)による支援を受けました。

<用語・文献>

[1] 臨界体重：昆虫の終令幼虫が変態を決定する閾値の体重。カメムシ類など半翅目昆虫（セミも半翅目）では終令幼虫が摂食して腹部が膨らみ、腹部の節間の伸長を神経が感知することで臨界体重への到達を感知しているという。

[2] Sota, T. (2022) Life-cycle control of 13- and 17-year periodical cicadas: A hypothesis and its implication in the evolutionary process. *Ecological Research* 37:686–700.

[3] 4年ゲート：昆虫の発育過程で、成長度合いなどに応じた生理的反応の感受性が高まる発育ゲート（関門）の1種として想定されるもの。変態決定に関わる遺伝子の DNA メチル化状態などが4年毎に変化することで、ゲートがオン・オフになることが想定されている。

[4] 4年早期羽化：予定された羽化年の前後に散発的に成虫の羽化が見られることがあり、はぐれもの（straggler）と称されている。17年ゼミが4年早く13年めに羽化するケースは比較的多いとされているが、13年ゼミでも17年ゼミでも予定年の4年前または4年後に一部の個体が羽化する事例が確認されており、これをもとに「周期ゼミは4年を単位として幼虫期間を変える可塑性を持つ」という仮説が立てられている。

[5] ブルード（brood）：異なる暦年に成虫が発生する周期ゼミの集団をブルードといい、1839年を起点に、ローマ数字で17年ゼミはI～XVII（1～17）、13年ゼミはXVIII～XXX（18～30）の30ブルードが区別されているが、現存するブルードは17年ゼミで12、13年ゼミでは3つ。ブルードは同じ周期の複数の種で構成されている。周期ゼミは3種群7種に分類されるが（17年ゼミ3種、13年ゼミ4種）、各ブルードは17年ゼミでは最大3種、13年ゼミでは最大4種を含む。

[6] 令（instar）：周期ゼミの幼虫期は1令から5令まであり、5令が脱皮して成虫

になる（不完全変態）。幼虫の令には「齡」という字も使われるが、年齢と区別するためここでは「令」を使う。

＜研究者のコメント＞

このプロジェクトの野外調査は 2019 年から 2022 年にかけて、新型コロナ流行下の困難の中で行われました。周期ゼミは余りにも世代時間が長く、生活史の研究に関しては、短期での成果が見込めないため敬遠されがちな研究対象です。しかし本研究によって、同じ周期で複数の年級群（ブルード）がある周期ゼミの特性を活かした野外調査とゲノミクス解析などを組み合わせて、短期間でも生活史の謎に切り込むことができることが示されました。今後、周期ゼミの謎解きが一気に進展することを期待しています。（曾田貞滋）

＜論文タイトルと著者＞

タイトル：When and how do 17-year periodical cicada nymphs decide to emerge? A field test of the 4-year-gate hypothesis

著者：Namiho Saito, Satoshi Yamamoto, Satoshi Kakishima, Yutaka Okuzaki, Andrew Rasmussen, Diler Haji, Shota Nomura, Hiroyuki Tanaka, Takehiko Itoh, Jin Yoshimura, Chris Simon, John Cooley, Gene Kritsky, and Teiji Sota

掲載誌：Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 292:20251306
<https://doi.org/10.1098/rspb.2025.1306>

著者の所属

齊藤奈美歩（研究当時・京都大学大学院理学研究科修士課程学生）

山本哲史（研究当時・京都大学大学院理学研究科助教 現・農業・食品産業技術総合研究機構主任研究員）

柿嶋聡（昭和医科大学富士山麓自然・生物研究所講師）

奥崎穰（大阪公立大学国際基幹教育機構准教授）

Andrew Rasmussen（研究当時・Mount St. Joseph University 准教授）

Diler Haji (University of California、 Berkeley 博士課程学生)

野村翔太 (京都大学大学院農学研究科研究員)

田中裕之 (東京科学大学生命理工学院助教)

伊藤武彦 (東京科学大学生命理工学院教授)

吉村仁 (静岡大学大学院創造科学技術研究部教授 現・名誉教授)

Chris Simon (University of Connecticut 教授 現・上席研究員)

John Cooley (University of Connecticut 准教授)

Gene Kritsky (Mount St. Joseph University 教授 現・名誉教授)

曾田貞滋 (京都大学大学院理学研究科教授 現・名誉教授)