

ゾウムシ類におけるオスの性的能力に注目した 不妊化技術

琉球産経株式会社 ^{くま}熊 ^{のり}野 ^{のり}了 ^{くに}州*
琉球大学農学部

はじめに

放射線の用途は、原子力発電におけるエネルギー利用以外にも、エックス線診断や粒子線を用いたがん治療などの医療利用、半導体の生産や医療器具の滅菌といった工業利用、突然変異育種や発芽防止のための食品照射や不妊化による害虫駆除といった農業利用等、現代生活の多岐にわたる。本誌では、放射線を不妊化の手段として利用する不妊虫放飼法 (Sterile Insect Technique, 以下 SIT) と関連して、1990年3月号に「アリモドキゾウムシとイモゾウムシ」、2000年11月号に「不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶」という特集が生まれ、2種のゾウムシ類 (イモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* [以下イモゾウ], アリモドキゾウムシ *Cylas formicarius* [以下アリモドキ]) の生態と、沖縄県と鹿児島県で進められている根絶事業の概要が述べられてきた。その後、2012年12月には沖縄県久米島でアリモドキの根絶が達成 (松山, 2013) されるとともに、2007年11月からは新たに沖縄県うるま市津堅島でゾウムシ類の根絶事業が開始される等、ゾウムシ類の根絶事業は近年めざましく進展している。より効率的・効果的な根絶防除技術の確立を目的に、事業の進捗と並行してゾウムシ類の基礎生態の解明や、大量増殖技術や不妊化技術の改良も進められている。しかしながら、不妊虫放飼は日本では鹿児島県と沖縄県でしか実施されていない防除法ということもあり、防除の原理をはじめとして、根絶事業の詳細になじみのない読者の方も多いのではないかと想像される。本稿では、不妊化技術の原理を解説すると同時に、以前の特集以降に明らかになったゾウムシ類における SIT の問題点と、解決策となる新たな技術に焦点を当て紹介し、特に、今後防除のターゲットとなり焦点が当てられるであろうイモゾウを念頭に、SIT を利用した害虫防除の今後の課題について言及したい。なお、不妊虫放飼に

関連した、これらゾウムシ類の基礎生態や大量増殖に関する情報は、栗和田 (2013; 2015) や熊野 (2014) にもまとめられているので、そちらを参考にさせていただきたい。

I 特殊害虫

南西諸島には、南方由来の外来種が多数侵入・定着し、そのうち幾種かは農業害虫として甚大な被害を与えている (小濱・高原, 2002; 安田・土地, 2010)。このような侵入種のうち、特に、農業害虫として重要なウリミバエ、ミカンコミバエ、イモゾウ、アリモドキ等は、日本本土への侵入を水際で阻止すべく、日本の植物防疫法で特殊害虫に指定されている。特殊害虫に指定されると生息地域から未生息地への寄主植物の移動が規制されるため、南西諸島の農業振興上大きな障害となる。特殊害虫のうち2種のミバエ類は、不妊虫放飼法と雄除去法により、1993年までに南西諸島からの根絶が達成され、現在では、ミバエ類の寄主植物であるゴーヤー (ニガウリ) やマンゴーといった野菜・果実類の、南西諸島から本土への出荷が可能になっている (伊藤, 2008)。

サツマイモの大害虫である2種のゾウムシは、日本では南西諸島に分布している。これらのゾウムシ類に食害されたサツマイモは、防衛反応として苦味と臭気を伴う有毒物質を生成するため、被害イモは家畜飼料としても適さず、サツマイモの経済的価値は著しく低下する。したがって、問題の根本的な解決には南西諸島からのゾウムシ類の根絶が不可欠とされている。アリモドキはトカラ列島以南、イモゾウは奄美大島以南が植物防疫法の対象地域となっており、規制によりこれら地域からの寄主植物である生のサツマイモの本土への出荷は制限されている (杉本, 2000)。近年、これらゾウムシの本土への侵入がたびたび確認され、植物防疫法により緊急防除が行われており、経済的にも労力的にも大きなコストとなっている (西岡ら, 2000; 藤本ら, 2000)。

II 不妊虫放飼法 (SIT)

不妊虫放飼法 (以下 SIT) とは、対象となる害虫を施設で大量増殖した後に不妊化し、野外の対象地域に継続的に放飼し、不妊オスと交配した野生メスの卵の正常な発生を妨げることで次世代の野生個体群を減らす手法で

Sterilization Technique to Improve Male Sexual Performance in Weevils. By Norikuni KUMANO

(キーワード: 不妊虫放飼法 (Sterile Insect Technique: SIT), イモゾウムシ, アリモドキゾウムシ, 分割照射, 性的競争能力, サツマイモ)

*現所属: 帯広畜産大学 畜産生命科学研究部門 環境生態学分野

ある (KNIPLING, 1955)。SIT は薬剤抵抗性を促す殺虫剤の長期使用や害虫の減少が餌不足を招く天敵連続放飼とは異なり、害虫減少が抑圧速度を加速させる唯一の技術である。侵入害虫の根絶に適した技術として効果を発揮するため、我が国におけるミカンコミバエやウリミバエを含めたハエ目昆虫を中心として、農業害虫や衛生害虫の根絶防除でこれまで世界中で多くの成功例がある (DYCK et al., 2005; 伊藤, 2008)。鹿児島県と沖縄県では、南西諸島からのゾウムシ類の根絶を目指し、2001年から SIT を用いた本格的な根絶事業が進められている (KUBA et al., 2003) が、ゾウムシなどのコウチュウ目の根絶例は世界的にみてもこれまでにない。

1 不妊化の原理

対象昆虫の不妊化に不可欠なガンマ線照射が、精子を殺すための処理と誤解をされている方もいるかもしれないが、これは誤解である。受精後、メス体内に送り込まれた不妊オスの精子の生存率は、正常オスの精子のものと変わらない (KUMANO et al., 2009)。オスにガンマ線を照射するのは、生殖細胞の染色体に優性致死突然変異を誘引するためである。その結果、照射したオスの精子がメス体内で受精にいたっても、受精卵は正常な胚発生が進まない。放射線を利用した優性致死突然変異の原理は、害虫防除だけでなく、進化生態学においても、精子競争における精子優先度 (P2 値) の測定のために用いられている。

優性致死突然変異を誘引するために、過去の SIT では化学的な昆虫不妊剤が使われたこともあったが (KNIPLING, 1979; KLASSEN and CURTIS, 2005; LANCE and McINNIS, 2005)、現在では安全にかつ大量に不妊化するために、ほとんどの防除事業で自然崩壊する際にガンマ線を発する放射性物質であるコバルト 60 (半減期 5.271 年) かセシウム 137 (同 30.07 年) が用いられている (BAKRI et al., 2005)。優性致死突然変異を誘引する照射は、目的とする生殖細胞だけではなく、体細胞にも影響を与える。細胞周期の早い組織ほど照射の影響は大きく、昆虫では中腸上皮細胞が影響を受けやすい (BAKRI et al., 2005)。強い線量の照射は急性放射線障害を引き起こし、寿命や交尾能力といった不妊オスの「虫質」を低下させる。照射による虫質低下の原因は、中腸細胞の破壊による消化吸收機能の低下とそれに伴う栄養障害だと考えられている。一般に、不妊化の程度と虫質はトレード・オフの関係にある。線量が不足すると不妊化は不十分になり、照射したオスであっても妊性を持つ。放射線感受性は対象とする種、照射する発育ステージ、性で異なるため、不妊化線量もそれに応じて変化する (BAKRI

et al., 2005)。International Database on Insect Disinfestation and Sterilization (IDIDAS, 2006) には、農業害虫や衛生害虫のハエ目、チョウ目、コウチュウ目を中心に、300 種以上の節足動物の不妊化に関する情報がまとめられている。

不妊化線量は吸収した放射線のエネルギーの総量 (吸収線量) で表し、単位はグレイ (Gy) が用いられる。例えば、チョウ目昆虫の完全不妊化線量は 40 ~ 400 Gy で、ハエ目の 20 ~ 160 Gy や、コウチュウ目の 43 ~ 200 Gy よりも高い。同一種であっても、性的に未熟なほうが完全不妊化線量は低い。イモゾウのオスは、羽化後 0 日齢では 100 Gy で完全不妊化されるが、3 日齢ではごくわずかな妊性を持つ (垣花ら, 1996)。また、メスはオスに比べて低い線量で完全に不妊化することができる。そのほかにも、一般に生物の性成熟には個体差がある。不妊化線量はこれまで述べてきた生物的要因だけではなく、照射時の環境要因によっても変化する (BAKRI et al., 2005)。例えば、細胞内での酸素分圧や気温が低下すると放射線感受性は低下し、不妊化に必要な線量は増加する。また、同一の吸収線量であっても線量率 (放射線の単位時間当たりの量) が小さい場合、生物へのダメージは小さくなる。SIT の実施にあたっては、対象害虫が持つ生物学的特性や物理学的特性に配慮しながら、放飼虫の妊性を抑えつつも虫質を維持する適度な不妊化線量を決定する必要がある。

III 性的競争能力とゾウムシ不妊化における問題点

進化生態学では、異性を巡る競争を通じて生じる進化は性淘汰 (もしくは性選択) と呼ばれ、多くの研究者の興味を中心となってきた。性淘汰のうち同性間で行われる競争には、交尾前のメスを巡るオス間の競争や、交尾後のメス体内での受精を巡る精子間の競争が含まれる。対象とする害虫が持つ交尾行動そのものを利用する SIT では、性淘汰と同じプロセスで防除効果が働くため、交尾におけるオス間の競争や精子競争に関する知見は極めて重要になる (伊藤, 2008)。SIT を利用した防除では、交尾前後の適応度に関与する能力を総称して性的競争能力と呼び、一般に、不妊オスが交尾の前後で野生オスと同等に争い受精に至ることが期待される。SIT の効果は放飼不妊虫の性的競争能力に依存するため、放飼不妊虫の虫質管理は SIT の中心的研究課題の一つとなっている (BAKRI et al., 2005; CALKINS and PARKER, 2005)。

SIT では放射線を利用した不妊化が不可欠であるため、放飼不妊虫の虫質劣化は避けられない。放射線の影響は経時的に大きくなるため、不妊化 (放飼) からの時

間経過とともに防除圧は低下する。放飼は通常防除対象地域では定期的（ゾウムシ類では週1回）行われるため、放飼虫の極端に短い性的能力は、不妊虫による防除圧の空白期間をもたらすことになる。こうした経時的虫質劣化を考慮しながら不妊虫による防除圧の高い状態を維持して効率的に防除を進めるには、不妊オスの放飼間隔を密にするか、高い交尾競争能力を長期間維持できる不妊オスを放飼するか、いずれかの方法が必要になる。無論、両者を併用できるに越したことはないが、現実には難しい。ハエ目昆虫のSITは、人工飼料の利用により、大量の不妊虫を安価に確保できることもあり、過去の根絶事業でも多少の虫質劣化を犠牲にしつつも、大量の放飼虫数によってカバーされてきた（伊藤, 2008）。一方、ゾウムシ類では、大量増殖過程での原虫病の発生、共生細菌の喪失、飼育スペース不足等の問題を抱えるイモゾウ（大野ら, 2006; KUMANO et al., 2010 a; KURIWADA et al., 2010; 熊野, 2014）と、人工飼料を利用した採卵技術が未完成なアリモドキ（SHIMIZU et al., 2007）など、不妊虫を安価に大量生産できる体制が未だに完成されていない。こうした問題を解決するには、照射後時間が経過しても高い性的能力を保持できる不妊オスの放飼が不可欠である。しかしながら、従来のハエ目昆虫のSITのほとんどの研究は、照射直後の一時期のみしか性的競争能力に着目しておらず（OPIYO, 2001; MUTIKA et al., 2002）、ゾウムシ類では時間軸という新たな視点で不妊オスの性的競争能力を評価する必要があった。そこで、まずはじめ

に未交尾のゾウムシのペアを1晩同居させ、照射直後から約2週間にわたって交尾率を調査した（KUMANO et al., 2008 a; 2008 b）ところ、不妊オスが正常オスと同等の交尾能力を示す期間（潜在的交尾可能期間）は、イモゾウもアリモドキも照射後の6日間しかなく、その後の交尾率が極めて低いことが明らかになった（表-1）。不妊オスの極端に短い性的能力は、防除の空白期間を生んでおり、問題の解決のためには性的能力を向上させる何らかの手立てが必要であることが明らかになった。

IV ゾウムシ類のオスの性的競争能力に注目した新たな照射方法

SITでは不妊オスの性的能力を向上させるため、これまで様々な研究が行われてきた。例えば、チチュウカイミバエ (*Ceratitis capitata*) では、ショウガ精油に暴露することで、不妊オスの性的能力を向上することが知られている（SHELLY et al., 2004）。ここでは、ゾウムシ類の性的能力の低下に直接的な影響を及ぼす放射線の照射（不妊化）に着目した筆者らの取組みについて紹介する。

1 不完全不妊虫

不妊化線量決定において、高い交尾競争能力と妊性はトレード・オフの関係にあることは先に述べた。性的競争能力は高いが多少の妊性を持つオスは不完全不妊虫と呼ばれ、防除初期や野外での野生虫密度の高い条件での有効性は理論的に示され（鈴木・宮井, 2000）、鹿児島県や沖縄県のアリモドキの根絶事業で比較的虫質が優れ

表-1 イモゾウムシの照射オスと非照射オスの交尾率の比較

(KUMANO et al. (2008 a), KUMANO et al. (2010 b), KUMANO et al. (2011 a) を改変)

| 妊性 | 線量 (Gy) | 照射方法 | 照射スケジュールと照射線量 (Gy) ^{a)} | | | 照射からの経過日数 ^{b)} | | | | | | | | | | | |
|-------|---------|-----------------|----------------------------------|-----|-----|-------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | | 1日目 | 2日目 | 3日目 | 0 | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 | 16 | 18 | 20 | 22 |
| 完全不妊 | 150 | 一回 | — | — | 150 | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | — | — | — |
| 不完全不妊 | 125 | 一回 | — | — | 125 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | ↓ | NS | NS |
| 不完全不妊 | 100 | 一回 | — | — | 100 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | NS | NS | NS |
| 不完全不妊 | 75 | 一回 | — | — | 75 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | NS | NS | NS | NS |
| 完全不妊 | 150 | 分割 (2回, 48時間間隔) | 75 | — | 75 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | ↓ | — | — |
| 完全不妊 | 150 | 分割 (2回, 24時間間隔) | — | 75 | 75 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | ↓ | — | — |
| 完全不妊 | 150 | 分割 (3回, 24時間間隔) | 50 | 50 | 50 | — | — | — | NS | NS | NS | NS | ↓ | ↓ | ↓ | — | — |

^{a)} —: 照射なし。

^{b)} NS: 非照射オスと照射オスの交尾率に有意差なし, ↓照射オスの交尾率が有意に低下, —: 調査なし。

た不完全不妊虫の放飼が一時期行われたが(小濱・久場, 2008; 杉本・瀬戸口, 2008), 不完全不妊化がどの程度交尾競争能力を高めるのかは不明である。イモゾウでも不完全不妊化による虫質と妊性の関係は調べられたことがなかった。先と同様の実験でイモゾウの不完全不妊化線量域(75~125 Gy照射)における妊性と潜在的交尾可能期間を確認したところ, 125 Gy照射した不完全不妊オスの妊性は正常オスと比べ2.4%程度に抑えられているものの, 照射後12日間にわたり正常オスと変わらない交尾能力を保持した(KUMANO et al., 2010 b; 表-1)。アリモドキでも, 不完全不妊化領域(75~150 Gy照射)における同様の実験で, 150 Gy照射した不完全不妊オスの妊性は正常オスと比べ0.8%程度であるが, 照射後12日間にわたり正常オスと変わらない交尾能力を保持することが確認された(KUMANO et al., 2010 c)。これらの結果から, 若干の妊性を持つ不完全不妊オスは, これまでの事業で用いられてきた完全不妊化時の潜在的交尾可能期間(両ゾウムシとも6日間)に比べると2倍の期間不妊虫として機能することが示された。

不完全不妊虫は妊性を持つ放飼虫を利用するため, その適用は防除初期の野生個体群密度が高い時期に限定される。不妊虫の大量生産が困難なゾウムシ類では, 不完全不妊虫により戦略的な防除計画の策定が可能になる。ただ, 完全不妊虫の交尾能力はいずれのゾウムシでも極めて低く, 完全不妊虫にスイッチした後の根絶の最終ステージでの事業の進行を妨げる可能性がある。より効率的に根絶防除を進めるには, 完全不妊虫の虫質そのものを向上させる必要がある。

2 分割照射

ガンマ線を利用した不妊化はDNA損傷を誘起するが, 細胞には損傷したDNAを自己修復する機構が備わっており, 軽微な損傷(DNA複製ミス)はこのプロセスにより修復されるため, 低線量の照射は機能に大きな影響を与えない(BAKRI et al., 2005)。例えば, 同じ線量でも一度に大きな線量で照射するのにならば, 多分割して一回当たりの線量を少なくしたほうが線量率は小さくなるため生物的影響は抑えられる。このプロセスは「分割照射」と呼ばれ, この方法で不妊虫の虫質が向上するということがコクヌストモドキ, ワタミゾウムシ等, 多くの昆虫で明らかになっている(DUCOFF et al., 1971; HAYNES and SMITH, 1993)。ワタの大害虫で1892年に米国に侵入したワタミゾウムシは, 過去の一時期SITによる防除が試みられた。本種では一回照射による不妊化(約130 Gy)で著しい虫質の低下を招くが, 分割照射(9回/3日)により, ある程度虫質を維持した不妊化が可能になること

が報告されている(DAVICH and LINDQUIST, 1962; HAYNES and SMITH, 1993)が, 実用化には至っていない。

分割照射はDNA修復という生物的機能を利用しており, 対象とする害虫種によって損傷の修復スピードや最適な分割回数は異なる。根絶事業で分割照射を採用するには, 連続放飼を可能にする作業工程と照射に関連する人為的ミスの防止を念頭に, 適切な不妊化線量と照射スケジュールを決定する必要がある。

イモゾウの根絶事業では週2回成虫を回収し, それらをまとめて週1回150 Gyで不妊化し放飼されていた。そこで, 通常の作業工程の中に分割照射を組み込むことを念頭に, 以下の三つのスケジュール①2回照射:各75 Gy, 48時間間隔, ②2回照射:各75 Gy, 24時間間隔, ③3回照射:各50 Gy, 24時間間隔, でオスを不妊化し, その寿命, 妊性, 潜在的交尾能力を一回照射と比較した(KUMANO et al., 2011 a)。

その結果, 寿命に目立った改善は見られないものの, いずれの方法でも完全不妊化されたオスの潜在的交尾能力は照射後少なくとも12日間にわたり正常オスと変わらないことが明らかになった(表-1)。つまり照射方法を若干変更することにより, 従来の2倍の期間にわたって機能する不妊虫を放飼することが可能になる。沖縄県ではこの結果を踏まえ, 現在イモゾウを2回の分割照射(各75 Gy, 48時間間隔)によって不妊化し放飼している。アリモドキでも3回の分割照射(各67 Gy, 24時間間隔)は, 照射オスを従来の一回照射に比べ2倍の期間(12日間)不妊虫として機能させることが示されているものの(KUMANO et al., 2011 b), 実用化には至っていない。

V 不妊化技術の今後の展望

一般に, SITでは不妊化線源として放射性元素が使われるが(BAKRI et al., 2005), 照射線源には半減期が存在するため, 定期的に線源を入れ替える必要がある。しかし, その輸送時には反社会的組織による核テロの目標とされる恐れがあり, 世界的に線源の輸送には遅延が生じており, SITでの放射線源の利用はこれまでに比べて困難になりつつある(IAEA, 2008)。近年, 高エネルギービームやエックス線といった, 従来とは異なる方法を利用した不妊化法も開発が進められている。エックス線を用いる照射装置は医療用のものとは異なるがすでに市販されており(RS 2400, Rad Source Technologies, USA), 用途としてSITへの適用も謳われている。この装置で不妊化されたミバエは, 根絶事業での実績はないものの, コバルト60で不妊化されたものと虫質に違いがないことが報告されている(MASTRANGELO et al., 2010)。従来の

放射線源を用いた照射装置は、将来的に放射線源を利用しない、取り扱いが安全な装置に取って代わるとも考えられる。照射技術の革新は、これまで不妊化のための設備がネックとなっていた小規模な害虫防除にも SIT の利用範囲を広げるものと期待される。

おわりに

昆虫自身が持つ交尾能力を利用する SIT では、不妊虫の虫質管理は極めて重要である。本稿では、ゾウムシ類を例に経時的な虫質劣化を抑えることの重要性と、それを可能にする技術を説明してきた。特に分割照射を利用したゾウムシ類の不妊化は、従来の照射方法に比べ放飼虫数を2倍にするのと同じ効果が得られ、ゾウムシ類の防除は今後より効率的に進められると期待される。ただ、イモゾウでは SIT と併用すると効果的な密度抑圧法やモニタリング手法の開発が遅れている。こういった問題は根絶防除を進めるうえで大きな障壁となっており、基礎生態の知見のさらなる蓄積と、研究成果をフィードバックさせた防除戦略が、特にイモゾウでは必要とされている。

ゾウムシ類では照射の方法とオスの性的能力に注目することで、経時的な虫質劣化を抑えることが可能であることが一連の研究で示された。日本ではこれまでに、SIT により南西諸島のウリミバエを根絶した。SIT による害虫の根絶がもたらす経済的効果は極めて大きいものの、根絶後も侵入警戒のためには不妊虫放飼を続けなければならない、そのために大きな予算が割かれている。世界的に SIT による根絶の実績が多くあるハエ目昆虫では、虫質管理の重要性が指摘されているものの(宮竹, 2008; MIYATAKE et al., 2011), 不妊化がもたらす経時的な虫質劣化を抑える試みはほとんどない。ゾウムシ類で得られた知見がハエ目昆虫でも明らかになれば、経済的で効率的な根絶防除と侵入警戒が可能になり、SIT の適用範囲をさらに広げるに違いない。

最後に、本稿で紹介した筆者のイモゾウムシ研究に対し、さまざま議論していただいた沖縄県病害虫防除技術センターの皆さんと、初稿を読んでコメントをいただいた若村定男教授(京都学園大学)にお礼申し上げる。

引用文献

- 1) BAKRI, A. et al. (2005): Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-wide Integrated Pest Management, Springer, Dordrecht, p. 233 ~ 268.
- 2) CALKINS, C. O. and A. G. PARKER (2005): *ibid.*, p. 269 ~ 296.
- 3) DAVICH, T. and D. LINDQUIST (1962): *J. Econ. Entomol.* **55**: 164 ~ 167.
- 4) DUCOFF, H. S. et al. (1971): *ibid.* **64**: 541 ~ 543.
- 5) DYCK, V. A. et al. (2005): Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management, Springer, Dordrecht, p. 787.
- 6) 藤本建二ら (2000): 植物防疫 **54**: 453 ~ 454.
- 7) HAYNES, J. and J. SMITH (1993): *J. Agri. Entomol.* **10**: 83 ~ 88.
- 8) IAEA (2008): <http://www.iaea.org/NewsCenter/News/2008/shipmentissues.html>
- 9) IDIDAS (2006): <http://nucleus.iaea.org/CIR/CIR/InsectDisinfestationSterilization.html>
- 10) 伊藤嘉昭 (2008): 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術, 海游社, 東京, p. 149 ~ 176.
- 11) 垣花廣幸ら (1996): 放射線と産業 **71**: 42 ~ 44.
- 12) KLASSEN, W. and C. F. CURTIS (2005): Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-wide Integrated Pest Management, Springer, Dordrecht, p. 3 ~ 36.
- 13) KNIPLING, E. F. (1955): *J. Econ. Entomol.* **48**: 459 ~ 462.
- 14) ——— (1979): The Basic Principles of Insect Population Suppression and Management, United States Department of Agriculture, Washington DC, 659pp.
- 15) 小濱継雄・久場洋之 (2008): 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術, 海游社, 東京, p. 277 ~ 316.
- 16) ———・高原健二 (2002): 沖縄県立博物館紀要 **28**: 55 ~ 92.
- 17) KUBA, H. et al. (2003): Proceedings of the NIAES-FFTC Joint International Seminar on Biological Invasions: Environmental Impacts and the Development of a Database for the Asian-Pacific Region. National Institute for Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, and Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region, Taipei, Taiwan, p. 273 ~ 287.
- 18) KUMANO, N. et al. (2008 a): *Entomol. Exp. Appl.* **127**: 229 ~ 236.
- 19) ——— (2008 b): *J. Econ. Entomol.* **101**: 1198 ~ 1203.
- 20) ——— (2009): *J. Insect Physiol.* **55**: 813 ~ 817.
- 21) ——— (2010 a): *J. Invert. Pathol.* **105**: 298 ~ 304.
- 22) ——— (2010 b): *Entomol. Exp. Appl.* **136**: 45 ~ 52.
- 23) ——— (2010 c): *J. Econ. Entomol.* **103**: 2034 ~ 2041.
- 24) ——— (2011 a): *Agric. Forest Entomol.* **13**: 349 ~ 356.
- 25) ——— et al. (2011 b): *Entomol. Exp. et Appl.* **141**: 129 ~ 137.
- 26) 熊野了州 (2014): 応動昆 **58**: 217 ~ 236.
- 27) 栗和田 隆 (2013): 同上 **57**: 1 ~ 10.
- 28) ——— (2015): 植物防疫 **69**: 377 ~ 380.
- 29) LANCE, D. R. and D. O. McINNIS (2005): Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-wide Integrated Pest Management, Springer, Dordrecht, p. 69 ~ 94.
- 30) MASTRANGELO, T. et al. (2010): *J. Econ. Entomol.* **103**: 85 ~ 94.
- 31) 松山隆志 (2013): 植物防疫所病害虫情報 **100**: 7 ~ 8.
- 32) MIYATAKE, T. et al. (2011): *Appl. Entomol. Zool.* **46**: 3 ~ 14.
- 33) 宮竹貴久 (2008): 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術, 海游社, 東京, p. 177 ~ 214.
- 34) MUTIKA, G. N. et al. (2002): *Entomol. Sci.* **5**: 209 ~ 214.
- 35) 西岡稔彦ら (2000): 植物防疫 **54**: 448 ~ 452.
- 36) 大野 蒙ら (2006): 昆虫と自然 **41**: 25 ~ 30.
- 37) OPIYO, E. (2001): *Entomol. Exp. Appl.* **99**: 397 ~ 400.
- 38) SHELLY, T. E. et al., (2004): *J. Econ. Entomol.* **97**: 846 ~ 853.
- 39) SHIMIZU, Y. et al. (2007): *Appl. Entomol. Zool.* **42**: 525 ~ 531.
- 40) 杉本 毅 (2000): 植物防疫 **54**: 444 ~ 447.
- 41) ———・瀬戸口 脩 (2008): 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術, 海游社, 東京, p. 241 ~ 276.
- 42) 鈴木芳人・宮井俊一 (2000): 植物防疫 **54**: 469 ~ 471.
- 43) 安田慶次・上地奈美 (2010): 地球温暖化と昆虫, 全国農村教育協会, 東京, p. 151 ~ 177.