サツマイモ害虫イモゾウムシの不妊虫放飼法による 根絶に向けた近年の研究の展開

熊野 了州^{1,2,3,*}

¹沖縄県病害虫防除技術センター

²琉球産経株式会社

³琉球大学農学部

Recent Advances in the Study on Sterile Technique for the West Indian Sweet Potato Weevil, *Euscepes postfasciatus*. Norikuni KUMANO^{1,2,3,*} ¹Okinawa Prefectural Plant Protection Center; Naha, Okinawa 902-0072, Japan. ²Ryukyu-Sankei Co. Ltd; Naha, Okinawa 902-0072, Japan. ³Department of Ecology and Environmental Science, Graduate School of Agriculture, University of the Ryukyus; Semburu, Nishihara, Okinawa 903-0213, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 58: 217–236 (2014)

はじめに

南西諸島に位置する沖縄県は亜熱帯性海洋気候に属し、1 年を通じて温暖な気候である。地理的に東南アジアに近いため南方性の病害虫が台風や季節風に乗って周辺諸国から飛来したり、観光や貿易により人為的に持ち込まれるため、沖縄県は南方性の病害虫の侵入や定着のリスクが大きい。2000 年までに少なくとも 105 種の外来昆虫が沖縄県では報告されており、そのうち 88 種が物資に紛れて非意図的に国外から持ち込まれたとされている (小濱, 2002; 小濱・嵩原, 2002)。農作物に対して大きな経済的被害をもたらす一部の外来昆虫は植物防疫法で特殊害虫に指定され、特殊害虫の発生地から未発生地への病害虫およびその寄主植物の移動が規制されている。南西諸島には過去に特殊害虫に指定されるウリミバエ *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) やミカンコミバエ *B. dorsalis* (Hendel) が生息していたため、寄主植物であるニガウリ (ゴーヤー) *Momordica charantia* var. *pavel* Crantz やマンゴー *Mangifera indica* L. の南西諸島 (発生地) から日本本土 (未発生地) への移動 (出荷) が制限されていた。その後これらミバエ類は不妊虫放飼法や雄除去法により根絶され、上記の寄主植物の移動が今では自由になっている (沖縄県農林水産部, 1994; 伊藤, 2008a, b)。しかし、沖縄県を含む南西諸島の大部分にはイモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) やアリモドキゾウムシ *Cylas formicarius* (Fabricius) 等のサツマイモ *Ipomoea batatas* (L.) の世界的な大害虫であるゾ

ウムシ類が今なお分布するため、寄主植物であるヒルガオ科植物、アサガオ *I. nil* Roth., グンバイヒルガオ *I. pes-caprae* (L.), ノアサガオ *I. indica* (Burm.f.), モミジヒルガオ *I. cairica* (L.), ヨウサイ (ウンチュウ) *I. quamoclit* L. (Swezey, 1925, 1946; Sherman and Tamashiro, 1954; Bonfils and Bart, 1967; Shiroma and Kunishi, 1977; Alleyne, 1982; Muruvanda et al., 1986; 宮崎ら, 2001) の移動は今も規制されている。

サツマイモは台風のダメージを受けにくく痩せた土地でも栽培できるため、熱帯～温帯にまたがる多くの途上国の重要なエネルギー源となっており (DeVries et al., 1967; Hahn and Hozzo, 1984; Ray and Ravi, 2005), イモ類では世界で 7 番目の生産量を誇る作物である (FAOSTAT, 2010)。ところが、サツマイモはサツマイモ害虫のゾウムシ類 (以下、イモゾウムシとアリモドキゾウムシを指す) の食害を受けると被害部で苦味や臭みの原因物質で強毒性のイポメアマロンやクマリン等の生理活性物質を生産する (Uritani et al., 1975)。これらの生理活性物質による牛の死亡事例 (石井ら, 2012) から想像できるように、サツマイモ害虫のゾウムシ類は単なる食害や食味や風味の低下だけではない被害をサツマイモ栽培にもたらす。サツマイモの栽培地域の大部分はイモゾウムシやアリモドキゾウムシの分布域と重なっており (FAOSTAT, 2010; EPPO, 2012), これらゾウムシ類の存在はサツマイモ栽培上の大きな問題となっている。卵～羽化までを塊根内で過ごすサツマイモ害虫ゾウムシ類の化学的防除は困難であり、これらの根本的な解決にはゾウムシ類の根絶しかない (Chalfant et al., 1990)。

*E-mail: nrkumano@gmail.com

2012 年 8 月 31 日受領 (Received 31 August 2012)

2014 年 2 月 21 日登載決定 (Accepted 21 February 2014)

DOI: 10.1303/jjaez.2014.217

日本では生食用のほか、酒原料や澱粉、工業用アルコールのため年間約 876 千トンのサツマイモが栽培され、その産出額は 878 億円 (平成 22 年度) にのぼる。主要な産地は鹿児島県、茨城県、千葉県で、日本全体の作付面積の約 64% を占めている (農林水産省, 2012a, b)。これらゾウムシ類はこれまで日本本土へ度々侵入しており、侵入確認時には寄主植物除去、栽培規制、移動規制等の方法を組み合わせた緊急防除が行われる (藤本ら, 2000; 西岡ら, 2000; 農林水産省門司植物防疫所, 2012)。アリモドキゾウムシの発生確認から根絶まで鹿児島県種子島 (西之表市・中種子町) の事例では 8 年 2 カ月の時間と延べ 32,900 人の人員を要しており、防除経費は 4 億円にのぼる (西岡ら, 2000)。沖縄県でのサツマイモの作付面積は日本全体の 0.6% 程度でしかないものの (農林水産省, 2012b)、大きな経済的負担を伴う日本本土へのゾウムシ類の侵入リスクを下げるためには、南西諸島でのサツマイモ害虫のゾウムシ類の根絶が極めて重要になる (大村, 2000)。そのため日本では南西諸島におけるサツマイモ害虫のゾウムシ類の根絶を目指し、沖縄県の久米島と津堅島 (2 種のゾウムシを対象)、鹿児島県の喜界島 (アリモドキゾウムシのみを対象) で、不妊虫放飼法を利用したゾウムシ類の根絶防除事業が進められている (大村, 2000; Kuba et al., 2003)。

1994 年に開始された久米島でのゾウムシ類根絶防除事業のうち、アリモドキゾウムシの根絶が 2012 年 12 月に達成された (農林水産省植物防疫所, 2013)。残念ながら久米島には未だイモゾウムシは分布するため、寄主植物の移動規制は解除されていない。久米島での移動規制解除を行うには、不妊虫放飼を用いたイモゾウムシの防除を早急に進め根絶を達成する必要がある。しかし、後述するように、沖縄県病害虫防除技術センターのイモゾウムシの大量増殖体系では、昆虫寄生性の原虫 (Apicomplexa 門, Neogregarinida 目, *Farinocystis* 属) の一種; 森田ら, 2007) の感染による成虫寿命の短縮や産卵数 (採卵数) の減少、設備や作業人員の不足等により、十分な数の不妊虫生産ができていない (大野ら, 2006)。また、防除事業を進める津堅島での不妊虫放飼を優先させる沖縄県の事情もあり、久米島でのイモゾウムシの不妊虫放飼は 2009 年 8 月以降中断され防除は進んでいない (沖縄県農林水産部, 2013)。沖縄県病害虫防除技術センターは久米島での不妊虫放飼の再開を目指し、現在イモゾウムシ大量増殖体系の見直しと改善を図っている段階である。

不妊虫放飼法 (Sterile Insect Technique) とは、防除対象となる害虫を増殖施設 (昆虫工場) で大量増殖した後に不妊化を行い、野外の防除対象地域に継続的に放飼して不妊雄と交配した野生雌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ある (Knippling, 1955)。そのため、昆虫の大量増殖、不妊化、配偶行動、野外での

個体群密度のモニタリング (以下、モニタリング) 等、対象とする害虫種の多面的かつ総合的な知見を必要とする。特に、不妊虫放飼法では、不妊雄が野生雌と交配し、精子が受精に至ることで初めて防除効果が得られるため、対象害虫の繁殖行動に関する理解は特に重要となる (Itô and Yamamura, 2005; 伊藤, 2008a, b)。一般にある雄の精子が受精で利用されるまでには、雌を獲得するための雄同士の競争に勝利し (同性間競争)、雌に受け入れられる必要がある (配偶者選択)。さらに、雌の生殖器内での異なる雄由来の精子同士による受精を巡る競争 (精子競争) や雌による受精の際の選り好み「雌による隠れた選択 (cryptic female choice)」等、交尾後も多様なメカニズムが繁殖に関与している (Birkhead and Møller, 1998; Simmons, 2001)。進化生態学ではこうした交尾や受精をめぐる競争で生じた進化を性淘汰と呼んでおり、不妊虫放飼法では性淘汰にも配慮して強い性的競争力を持つ不妊雄を生産・放飼することが重要になる (Itô and Yamamura, 2005; 伊藤, 2008a, b)。

近年、沖縄県や鹿児島県で進められているサツマイモ害虫ゾウムシ類の根絶事業との関連で、対象害虫の配偶行動を含む基礎生態や不妊化技術等、新たな知見が蓄積されつつある。しかし、イモゾウムシは主に発展途上国に分布していることもあり、経済的被害の大きさに対して生態の理解や防除技術の開発が十分とはいえない (Raman and Alleyne, 1991; 杉本, 2000)。本総説ではまずイモゾウムシの生態を概略し、不妊虫放飼法の根幹となる不妊化技術とその原理について解説した上で、著者が中心になって行ってきた不妊化がイモゾウムシの雄の性的能力の劣化とその解決策について紹介する。さらに、近年沖縄県で採用されているイモゾウムシの大量増殖、虫質管理、不妊虫のマーキングと放飼、放飼虫のモニタリング等、根絶防除で不可欠な技術を説明し、イモゾウムシの根絶事業で今後必要となる知見と技術について論ずる。ただし、沖縄県の久米島や津堅島で進められているイモゾウムシの根絶防除事業の進捗については本総説では主体的に扱わない。詳しくは 2000 年の植物防疫誌での特集号 (54 巻 11 号)、久場ら (2000)、Kuba et al. (2003)、大野ら (2006) を参照いただきたい。

本文に先立ち、小濱継雄、原口 大、佐渡山安常、松山隆史、大石 毅、栗和田隆、城本啓子、照屋清仁、伊佐睦実、阿曾和基 (順不同) の各氏には本稿に対する助言を頂いた。御礼を申し上げる。本稿の執筆にあたっては琉球大学若手研究者支援研究費と JSPS 科研費 26450067 の支援を受けた。

イモゾウムシの基礎生態

イモゾウムシ (Fig. 1a, b) は体長が約 3.5 mm (体幅約 1.6 mm) の小さな甲虫であり (Jansson and Raman, 1991)、

英名 (the West Indian sweet potato weevil) が示す通りカリブ海沿岸の西インド諸島が起源とされている (杉本, 2000). 現在では中南米およびポリネシア等の太平洋の島々からアジアに至る熱帯・亜熱帯の広い地域に広く分布しており (Sherman and Tamashiro, 1954; Raman and Alleyne, 1991), 日本では奄美以南の琉球列島, 大東諸島, 小笠原諸島に分布する (栄, 1968; 安田・小濱, 1990; 宮路・田中, 1998). 日本への侵入は 1905 年小笠原での記録が初めてで (長谷川・三枝, 1968), 南西諸島では 1947 年沖縄本島中部で初めて記録されている (安里, 1950). その後南西諸島では沖縄県内で分布を拡大しながら北上し, 1998 年までに沖縄県と奄美群島全域で記録されている (安田・小濱, 1990; 宮路・田中, 1998). イモゾウムシでは遺伝マーカーの開発が遅れ系統推定はほとんど進んでおらず, 日本への侵入ルートも明らかでない. ただ, 本種の成虫は発達した後翅を持つものの飛翔能力はなく移動は歩行に依存するため (Sherman and Tamashiro, 1954), その距離は寄主植物のない野外裸地だと 2 日間で 20m 程度でしかない (Kumano et al., 2009a). したがって, 本種の南西諸島に侵入した後の急速な分布拡大はイモゾウムシが寄生したサツマイモ塊根の人的な移動に伴って行われたと考えられている (小濱, 1990).

Fig. 1. Pairs of the West Indian sweet potato weevils. (a) mounting, (b) copulation.

久米島における定期的な寄主植物調査 (「イモゾウムシの根絶防除事業を支える技術 4. 野生虫の分布調査, 密度推定, モニタリング」参照) ではサツマイモ, グンバイヒルガオ, ノアサガオの順でイモゾウムシの寄生率が高く, 周年にわたって卵を除く全ステージ (幼虫・蛹・成虫) が観察されている (大野ら, 2006). グンバイヒルガオ群落では太さ 2mm 以上の茎でイモゾウムシの寄生が確認され, 3~5mm 程度の茎への寄生率が高く, 群落内でのイモゾウムシの水平分布はほぼランダムである (金田ら, 2003). 3 種の寄主植物のうちノアサガオは立木に絡みつき上方に伸展するツル植物のため, 飛翔能力を持たないイモゾウムシでも比較的高い位置に移動して産卵できる. そのため, ノアサガオ群落ではイモゾウムシが地際部の匍匐茎 (高さ 20cm 程度) だけでなく, 立木の樹冠部 (高さ 4~5m) に位置する茎にも寄生しており, 樹冠部でのイモゾウムシ寄生率は 1.5m 未満の部位と大差はない (正木ら, 2002). サツマイモ圃場の塊根調査では夏~秋にイモゾウムシ成虫の発生が多い (沖縄県農林水産部, 2013) が, 野生寄主植物の茎部寄生率やライトトラップで捕獲される成虫数は, ノアサガオでは秋~冬に高くグンバイヒルガオでは春~夏に高い (Sato et al., 2010). こうした宿主植物間での発生消長の違いの原因は明らかでない (Sato et al., 2010).

幼虫は茎あるいは塊根を食い進んで成長し, 塊根内で羽化した後も 10~14 日程度蛹室に留まり, 性成熟を終えた後に茎に脱出孔 (直径約 1.5mm) を作り脱出する (安田・小濱, 1990; 岩田ら, 1994; Kohama and Shimoji, 1998). その後は茎, 塊根, 葉を栄養源とする (Sherman and Tamashiro, 1954; Raman and Alleyne, 1991). 性成熟には雄で羽化後 5 日程度 (Hiroyoshi and Moriya, 1999), 雌で羽化後 9~12 日程度を必要とする (Kohama and Shimoji, 1998). 成虫の平均寿命は長く約 240 日である (Raman and Alleyne, 1991).

不妊虫放飼法では配偶行動の理解が重要になる (Itô and Yamamura, 2005; 伊藤, 2008a, b) ことは先にも述べたが, イモゾウムシでも近年その理解が進みつつある. 雌を見つけた雄は雌の背中に乗り (交尾前マウント, Fig. 1a), 雌の鞘翅側部を中・後脚で刺激すると同時に露出させた挿入器の先端で雌の交尾口付近を刺激する (Sato and Kohama, 2007; Kumano et al., 2008a, 2009b, 2011a). 交尾成立と同時に雄雌の体軸はほぼ直交し (Fig. 1b), 終了と同時に雄は再び雌背部前方に移動する (交尾後マウント, Fig. 1a). 交尾前マウント開始時から交尾後マウント終了までの配偶行動はおおよそ 40 分である (Kumano et al., 2008a, 2009b, 2011a). 交尾行動には雌の交尾経験や雄の体サイズが影響しており, 雌が雄を選択できる条件ではより大きな雄との交尾を好む (Kumano et al., 2010a). 既交尾雌は再交尾を受け入れにくく (Sato and Kohama, 2007; Kumano et al., 2009b), 雌の交尾拒否が強い場合, 交尾姿勢 (Fig. 1b) が

見られても貯精嚢に精子が輸送されないことがあり、「雌による隠れた選択」の関与が示唆される (Kumano et al., 2011a)。

イモゾウムシの詳細な交尾行動の詳細が明らかになる一方、雌雄が出会い交尾に至るまでの過程である配偶者探索や求愛行動には不明な点が多い。例えば、本種では交尾前に雄が配偶者探索を行うもののフェロモンのような同種他個体を誘引する化学物質の特定には至っておらず、雄が何を指標として配偶者探索を行っているのかは現在のところ不明である。イモゾウムシは雌雄とも発音することが知られており (Yasuda and Tokuzato, 1999)、配偶者探索でのシグナルとして音 (振動) を利用している可能性があり、現在研究が進められている (立田, 2012)。

交尾した雌は口吻で塊根もしくは茎の表面に孔を開けて1卵を産卵し、その後、液状の排泄物 (糞栓) で卵と孔を覆う (Raman and Alleyne, 1991; 下地・小濱, 1994)。産卵場所探索から産卵終了までは約47分で (下地・小濱, 1994)、雌は一晚に最大5卵の産卵を行い、生涯で178~425個の卵を産む (Tucker, 1937; Alleyne, 1982)。卵期間や幼虫期の齢期等、イモゾウムシの発育期間の詳しい情報はRaman and Alleyne (1991) や Sherman and Tamashiro (1954)、桜谷ら (2000) にもまとめられており、そちらも参照いただきたい。

不妊虫放飼法：ゾウムシ類根絶防除事業の核となる技術

不妊虫放飼法は農業害虫や衛生害虫の根絶防除でハエ目昆虫を中心に世界中で幾度も試みられてきた。国際的に見ても数多からぬ成功事例として、日本ではこれまでに小笠原のミカンコミバエや南西諸島のウリミバエが不妊虫放飼法によって根絶されてきた (Dyck et al., 2005; 伊藤, 2008a, b)。一般に、不妊虫放飼法を利用する前には野生虫の密度を下げておくこと (密度抑圧) が重要とされ、久米島でのアリモドキゾウムシの根絶防除事業では雌の合成性フェロモンと殺虫剤を吸着させた誘殺板が使われた (小濱・久場, 2008)。しかし、イモゾウムシでは性フェロモンのような効果的な誘引源が現在のところ開発されておらず、有効な防除手段は不妊虫放飼法と寄主植物除去に限られる。ただ、南西諸島にはグンバイヒルガオやノアサガオといった野生寄主植物が広範囲に自生し、その完全除去は事実上不可能なため、イモゾウムシの根絶防除が成功するか否かは不妊虫の働きに強く依存している。不妊虫の放飼効果を高めるにはいくつかの方法が考えられるが、中でも不妊雄の性的能力を向上させることが重要であろう。ここでは不妊虫放飼法に不可欠な昆虫の不妊化の原理について解説した上で、沖縄のゾウムシ類の根絶防除事業で筆者らが取り組む、不妊化の弊害除去による不妊雄の性的能力の向上に

ついて紹介する。

1. 不妊化の原理

雄にある一定量以上の線量の放射線を照射すると染色体には優性致死突然変異が誘引される (Bakri et al., 2005; Lance and McInnis, 2005)。適度な線量で不妊化されれば精子の生存自体に害はないものの (Kumano et al., 2009c)、照射雄の精子が雌体内で受精に利用されると受精卵の正常な胚発生が阻害される (Bakri et al., 2005; Lance and McInnis, 2005)。放射線を利用した不妊化技術は防除以外に精子競争の研究で精子優先度 (P2 値) を測定するのに用いられ (Birkhead and Møller, 1998; Simmons, 2001)、基礎科学でも重要な役割を果たしている。

不妊虫放飼法では安全かつ大量に昆虫の優性致死突然変異を誘引するため、自然崩壊する際にガンマ線を発する放射性物質のコバルト 60 (半減期 5.271 年) やセシウム 137 (同 30.07 年) が用いられる (Bakri et al., 2005)。ただ、放射線の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ため、虫質 (生産された虫の品質) を劣化させる原因となる (桜井ら, 1994, 2000a, b; 桜井, 2000; Calkins and Parker, 2005; Lance and McInnis, 2005; Robinson and Hendrichs, 2005)。一般に不妊化の程度と虫質はトレード・オフの関係にあり、強い線量は妊性を完全に奪うものの、急性放射線障害を引き起こして不妊虫の寿命や交尾能力を低下させる。一方、弱い線量ではある程度の虫質を維持できるものの不妊化は不十分になる。放射線感受性は対象とする種、照射する発育ステージ、性間で異なっており (Bakri et al., 2005)、イモゾウムシの雄では羽化後0日齢では100Gyで完全不妊化されるが、3日齢ではごく僅かな妊性を持つ (垣花ら, 1996)。また、雌は雄に比べて完全不妊化線量が低く (Kumano et al., 2010b)、不妊虫放飼法の実施にあたっては対象とする種ごとの放射線に対する生物学的特性を踏まえ、放飼虫の妊性を抑えつつ虫質が維持できる適度な不妊化線量を決定しなければならない。沖縄県でのゾウムシ類の根絶防除事業では、イモゾウムシとアリモドキゾウムシをそれぞれ150Gyと200Gyで不妊化している (Kuba et al., 2003)。ゾウムシ類に限らず適度な不妊化線量は不妊虫放飼の効果を高めるため、事業全体のコストを大きく下げることができる。

2. 不妊化がイモゾウムシの虫質に与える影響

不妊雄の交尾能力は防除効果に直接的な影響を与えるため、不妊虫放飼では虫質を示す最も重要な指標になる。放射線を利用した不妊化処理は昆虫の中腸を破壊し、栄養障害を引き起こす (桜井ら, 1994, 2000a, b; 桜井, 2000)。その結果、不妊雄が正常雄と同等に機能する期間は照射直後の一時期で、照射からの時間経過とともに不妊虫の質が低下することが予測される。しかしながら、ミバエ類を含め従来の不妊虫放飼法を利用した防除事業で虫質の経時的な

劣化が考慮されたことは全くなく、調査も行われていない。不妊雄が正常雄と同等の性的能力を保持するのは照射後どの程度の期間なのか？ その期間（以後、「潜在的交尾能力保持期間」と呼ぶ）を明らかにするため、イモゾウムシの未交尾の不妊雄と正常雄（未照射）に照射直後から2日毎に処女雌を与え、交尾・受精能力を比較した。その結果、イモゾウムシ雄の求愛行動や精子輸送能力は不妊化の影響をほとんど受けないものの（2007年当時）、潜在的交尾能力は照射後の6日間しか保持されていないことが明らかにになった（Kumano et al., 2008a; Table 1）。

不妊虫放飼法を利用した防除事業で高い防除圧を維持するには、多少性的能力が低くても大量放飼することで虫質の低下をカバーするか、虫質を重視し性的能力を高めた不妊雄を放飼するのか、いずれかの防除戦略が必要になる（もちろん、両者を兼ね備えた不妊雄が最適である）。世界で多くの不妊虫放飼法が適用されているミバエ類は安価な大量生産が可能で、過去に沖縄で遂行されたウリミバエの不妊虫放飼法による根絶事業でも、多少の虫質劣化は大量の放飼虫数でカバーされてきた（伊藤, 2008b）。一方、イモゾウムシは卵から成虫として塊根から脱出するまでの時間がウリミバエ（約15日：人工飼料, 垣花, 2006）に比べ長く（65日：生イモ塊根, 安田, 1998; 56日：人工飼料, 沖縄県農林水産部, 2011）、増殖率は本来高くない。また、餌となる生イモ塊根も安価とはいえ、イモゾウムシ不妊虫の大量増殖・大量放飼をミバエ類に匹敵する規模で行うのは困難な状況にある。したがって、効果的にイモゾウムシの不妊虫放飼法を利用した根絶防除を進めるには、イモゾウムシ自身が持つ生活史特性に由来する増殖の困難さを高い性的能力を持つ不妊雄の放飼によって補う必要がある。

不妊雄の虫質向上のため筆者らがまず注目したのはイモゾウムシの不妊化の程度である。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雄は不完全不妊虫と呼ばれ、防除初期や野生虫密度の高い条件での有効性は理論上示されている（鈴木・宮井, 2000）。鹿児島県や沖縄県のアリモドキゾウムシの根絶事業では不完全不妊虫の放飼が一時期行われていた（小濱・久場, 2008; 杉本・瀬戸口, 2008）が、イモゾウムシの不完全不妊虫はこれまで防除事業で使われたことがない。虫質劣化を抑えるのであれば利用価値は高く、いくつかの不妊化線量でイモゾウムシの潜在的交尾能力保持期間を調査したところ、125 Gyを照射した不完全不妊雄には若干の妊性が認められる（正常雄と交尾した雌が生産する次世代の2.4%）ものの、150 Gyで不妊化された潜在的交尾能力保持期間が6日間の雄と比べその期間が2倍（照射後12日間）に延長していた（Kumano et al., 2010b; Table 1）。不完全不妊虫の高い交尾能力がイモゾウムシでも示され、不妊虫の大量生産が困難なゾウムシ類の密度抑圧で効果を発揮すると考えられた。しかし、対象害虫の根絶を目的とする場合最終的な防除は完全不妊虫に頼る必要があり、イモゾウムシ完全不妊虫の短い潜在的交尾能力保持期間では事業の最終局面でその進行を妨げかねない。イモゾウムシの根絶を目指すには、完全不妊虫の虫質そのものを向上させるためのさらなる技術開発を行う必要があった。

次に筆者らが注目したのは不妊化の方法である。ガンマ線はDNA損傷を誘起することで生殖細胞の優性致死突然変異（不妊化）を引き起こす。ただ、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DNA

Table 1. Comparison of mating ability between irradiated and non-irradiated males of *E. postfasciatus* (modified for Kumano et al., 2008a, 2010b, 2011b, 2012)

Sterility	Dose (Gy)	Irradiation method	Storage temperature between irradiations ^a	Irradiation dose (Gy) and schedule ^b			Day after irradiation ^c											
				First day	Second day	Third day	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
Complete	150	Single-dose	—	—	—	150	○	○	○	○	↓	↓	↓	↓	↓	—	—	—
Partial	125	Single-dose	—	—	—	125	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	↓	○	○
Partial	100	Single-dose	—	—	—	100	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	○	○	○
Partial	75	Single-dose	—	—	—	75	—	—	—	○	○	○	○	↓	○	○	○	○
Complete	150	Fractionated-dose	25	—	75	75	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	↓	—	—
Complete	150	Fractionated-dose	25	75	—	75	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	↓	—	—
Complete	150	Fractionated-dose	25	50	50	50	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	↓	—	—
Complete	150	Fractionated-dose	25	50	50	50	—	—	—	○	○	○	○	↓	↓	↓	—	—
Complete	150	Fractionated-dose	15	50	50	50	—	—	—	○	○	○	○	○	○	○	—	—

^a —: Not applicable.

^b —: Non-irradiated.

^c ○: There was no significant difference in mating ability between irradiated and non-irradiated males. ↓: Significant reduction of mating ability in irradiated males. —: Not measured.

損傷はこのプロセスにより修復される (Bakri et al., 2005). そのため、低線量照射による DNA への小さなダメージは修復され、細胞の持つ機能に影響しない特性がある (Bakri et al., 2005). 必要な線量を一度に照射せず、多分割して 1 回あたりの線量を少なくする照射法は「分割照射 (間欠照射)」と呼ばれ、DNA 修復という生物学的機能を利用して体細胞へのダメージを抑えることができる (Yanders, 1959; Hooper, 1975; Mayas, 1975; Ilao, 1977). これまで分割照射の利用が検討されたことが記録に残る防除事業は米国の綿花の害虫ワタミハナゾウムシ *Anthonomus grandis* (Boh.) のみである. 寿命の延長や交尾競争能力の増加に効果が見られたものの (Davich and Lindquist, 1962; Haynes and Smith, 1993), 防除事業ではフェロモントラップや農薬の利用が採用されたため、分割照射の実用化には至らなかった (McKibben et al., 2001; Bakri et al., 2005).

DNA 損傷の修復スピードは対象とする害虫種や照射を行う発育のステージによって異なるものの、DNA 修復メカニズムの詳細は不明である (Friedberg et al., 2006). そのため不妊虫放飼法で分割照射を利用するには、連続放飼を可能にする作業工程や人為ミス (例えば、不完全不妊虫のコンタミネーション) の防止を念頭に、照射の回数や間隔の最適値 (照射スケジュール) を経験的に見出す必要がある. 従来のイモゾウムシの根絶事業では週 2 度成虫を回収し、それらをまとめて週 1 回不妊化 (150 Gy) して放飼されていた (山岸・下地, 2000). そこで、通常の作業工

程に分割照射を組み込むことを念頭に、3 つのスケジュール (1) 48 時間間隔の 2 回照射 (各 75 Gy), (2) 24 時間間隔の 2 回照射 (各 75 Gy), (3) 24 時間間隔の 3 回照射 (各 50 Gy) で雄を不妊化し、その寿命、妊性、潜在的交尾能力保持期間を 1 回照射の雄と比較した (Fig. 2). その結果、寿命は分割照射された完全不妊雄と 1 回照射の雄は変わらないものの、潜在的交尾能力保持期間はいずれの照射スケジュールでも従来の方法で不妊化した雄の 2 倍 (照射後 12 日間) に向上した (Kumano et al., 2011b; Table 1). その後の研究で、分割照射と虫の低温保管 (15°C) を併用することで、潜在的交尾能力保持期間を 1 回照射の雄の 3 倍 (照射後 18 日間) にまで延長できるようになっている (Kumano et al., 2012; Table 1). 沖縄県ではこれらの結果を踏まえ、2011 年 8 月から 2 回の分割照射 (各 75 Gy: 48 時間間隔) によってイモゾウムシを不妊化しており、津堅島での防除事業で利用されている (沖縄県農林水産部, 2013). 分割照射の効果はアリモドキゾウムシでも確認されており、従来の 1 回照射の雄の潜在的交尾能力保持期間 (照射後 6 日間) を 2 倍 (同 12 日間) に延ばすことができる (Kumano et al., 2008b, 2011c).

配偶行動以外にも野外での分散能力で不妊化が虫質に与える影響が調べられており、2 種のゾウムシとも不妊虫と正常虫の間で照射直後の分散能力に大きな差は見られないことが明らかになっている (Kumano et al., 2007, 2009a). ただ、性的能力と同様に分散能力の劣化も不妊化によって

Fig. 2. Sterilization procedures in single- and fractionated-dose-irradiation (modified from Kumano et al., 2008a, 2012).

経時的に増大している可能性が高く、その影響について早急に調査を行う必要がある。

イモゾウムシの根絶防除事業を支える技術

不妊虫放飼法は対象とする害虫の総合的な知見を要する防除法であり、雄の交尾能力を損なわずに不妊化する技術もさながら、それ以外の関連技術も重要となる。例えば、野外とは大きく異なる環境（増殖施設）において、野生雄と競争し野生雌と交尾できる健全な雄を大量生産する必要がある。また、放飼後にはその効果を確認するため、対象とする害虫の個体群密度を野生虫と不妊虫を野外で区別してモニタリングしなければならず、確実なマーキング法や捕集効率の高いトラップが必要になる。ここでは不妊虫放飼法を支えるイモゾウムシの大量増殖、虫質管理、不妊虫のマーキングと放飼、モニタリングについて解説する。

1. 大量増殖

不妊虫放飼による防除効果を高めるには野外において不妊虫の割合を野生虫よりも高い状態に維持する必要がある。そのためには大量の不妊虫を継続的に野外に放飼する必要がある（Knippling, 1955）。沖縄県病害虫防除技術センターではイモゾウムシの生産目標を週産 300 万頭に設定し、生イモ塊根を用いた大量増殖法を確立し（山岸・下地, 2000）、一時期目標を超える不妊虫を生産していた。しかし、その後生イモ塊根による大量増殖体系では原虫感染が発生し、不妊虫の生産数は大きく落ち込んでいる（大野ら, 2006; 森田ら, 2007; Kumano et al., 2010c）。しかし、生イモ塊根飼育で原虫の感染を制御する方法は開発されておらず、原虫問題の根本的な解決方法は健全な親虫を利用した増殖しか現在のところない。

生イモ塊根によるゾウムシ類の大量増殖は原虫感染を制御できない他、品質の不安定性、作業性、経済性といった問題を抱えている（小濱・久場, 2008）。イモゾウムシは原虫問題が発生する以前からワタミハナゾウムシの人工飼料（Sikorowski, 1984）を改良したサツマイモ塊根粉末を主成分とした幼虫用と成虫用の人工飼料の開発が続けられており（Shimoji and Kohama, 1996; 榊原, 2003; 浦崎ら, 2009）、今ではある程度の生産が可能な人工飼料ができてきている（沖縄県農林水産部, 2013）。しかし後で述べるが、イモゾウムシの大量増殖はイモゾウムシ自身の低い増殖率や限られた増殖スペースなど大量増殖を妨げる要因が幾つかあり、人工飼料大量増殖体系だけで目標とする不妊虫数を賄うこと（以下、超大量増殖）ができていない。そのため現在のイモゾウムシの大量増殖体系では、人工飼料による不妊虫生産を補い原虫による被害を最小限に抑えることを目的とし、生イモ塊根と人工飼料を併用した増殖体系が採用されている。この増殖体系で生産できる不妊虫数は現在週産約 85 万頭で（2012 年度実績；沖縄県農林水産

部, 2013）、目標とする生産数（週産 300 万頭）にはまだ届いていない。ここでは原稿執筆時点（2013 年 8 月）で、沖縄県病害虫防除技術センターが採用している人工飼料による大量増殖法について述べる。

(1) 成虫飼料を用いた卵回収

イモゾウムシの人工飼料は、卵接種から成虫羽化までを担う幼虫用人工飼料（以下幼虫飼料）と、簡便な採卵を目的とした成虫用人工飼料（以下成虫飼料）に分けられる（山岸・下地, 2000）。成虫飼料は産卵基質であると同時に採卵期間の成虫の餌となり、雌に産卵を促し、産卵された卵を効率的に回収する役割を担う。不妊虫放飼法において雌の産卵数は大量増殖の可否を決める重要な要素の 1 つであり、成虫飼料作製にあたっては含まれる栄養成分や産卵促進（阻害）物質に配慮しなければならない。イモゾウムシの産卵刺激物質の詳細は不明だが、人工飼料に寄主植物であるグンバイヒルガオやサツマイモの茎葉を乾燥粉碎して添加するとサツマイモ塊根粉末だけの飼料より産卵数が多いため（中村ら, 2011）、現在用いられている成虫飼料には海浜部で容易に採集できるグンバイヒルガオを乾燥粉碎した粉末を添加している。羽化後成虫試料で飼育しても雄の交尾能力は生イモ塊根で飼育した雄と変わらないが、羽化後成虫飼料で飼育した雌は生イモ塊根で飼育した雌に比べ蔵卵数が 10% 程度低下するため、人工飼料成分の改善が指摘されている（栗和田ら, 2011a）。

大量の成虫から効率的に卵を回収するにはある程度高密度で産卵させる必要がある。しかし、親虫の密度は雌にストレスを与え産卵数を低下させたり、成虫の飼料表面で歩行や採餌による卵の損傷を招く可能性がある。そのため、採卵時の親虫の最適密度を明らかにしておくことも大量増殖では重要になる。イモゾウムシはスティック状の成虫飼料（5×5×40 mm）200 g と親虫（雌雄の成虫）13,000 頭をプラスチック容器（357×287×120 mm）にセットした場合に最も効率的に採卵できるが、成虫による非意図的な卵の損傷が卵回収率の低下の一因になっている（Kuriwada et al., 2009）。現在は成虫飼料の形状が変更され、上記容器に薄板状の成虫飼料（150×80×2 mm）300 g（薄板 8 枚相当）と親虫 10,000 頭を 2～3 日間同居させ採卵している（沖縄県農林水産部, 2013）。しかし新たな成虫飼料形状での最適接種密度や卵の損傷の程度は調査されておらず、早急な調査を必要としている。

成虫試料表面に産卵された卵は、飼料をミキサーで粉碎・水洗することで、その表面から洗い落とされ回収される（山岸・下地, 2000; Kuriwada et al., 2009; 沖縄県農林水産部, 2013）。回収された卵には異物（死亡卵、人工飼料の小片、糞等）が混入しており、こうした異物が引き起こす幼虫試料への卵接種の後の細菌汚染は人工飼料による大量増殖の障壁の 1 つになってきた（下地, 2003; 大野

ら, 2005b). 大量増殖では, 14%食塩水を用いた食塩水浮遊法(大野ら, 2005a)により正常卵を死亡卵や塵と分離し(大野・小濱, 2007), 作業員が目視でピペットを用いて異物を除去している. 回収された卵はエタノールと滅菌水で洗浄し, ほぼ乾燥した状態で卵接種当日までインキュベーターで保管し, 卵接種当日に再びエタノールと食塩水浮遊法を用いて殺菌洗浄と死亡卵除去が行われる. こうした卵接種前の衛生管理と幼虫飼料への塩酸添加(大野ら, 2009)を併用するものの, 卵接種後の細菌汚染は完全に抑えられていない(沖縄県農林水産部, 2013). 細菌繁殖を抑制するには, 卵接種前の異物の除去の工程が特に重要で, 多数の熟練した作業員を必要とする. 人工飼料作製と卵接種の作業は14名で行われるが, 現在の人工飼料による大量増殖体系における律速段階の1つになっている.

(2) 幼虫飼料作製と卵接種

幼虫飼料の役割は生イモ塊根と同等の虫質の成虫を安価に生産することである. 幼虫飼料作製工程の一部(幼虫飼料の飼育トレイへの充填)では, 省力化のため, 幼虫飼料作製の簡易化と機械化が導入されている(上里・小濱, 2008; 浦崎ら, 2009). 飼料の原材料は浦崎ら(2009)に基づき計量され, 飼料混合加熱器に投入し, 攪拌, 加熱した後, 飼料移送ポンプを通じて飼育トレイ(ポリエチレン製)に分注される. トレイに分注された飼料は急速冷却され, 電動ビュレットを用いて手作業で卵接種が行われる. 卵接種では卵を飼料表面に薄く一様に広げるため増粘安定剤が接種液として用いられ(大野ら, 2005b), 幼虫飼料100gに対して600卵が接種されているが(沖縄県農林水産部, 2013), 最適な接種卵数と餌量は現在調査が行われている.

卵接種を終えるとトレイの上部には透湿性シートが圧着される(沖縄県農林水産部, 2013). 発育期間には飼育温度が影響し, 25°Cで約55日(卵接種~羽化脱出)を必要とする(Shimaji, 2011). シートには異物(塵やダニ)の侵入を防止し, 保管(発育期間)中のトレイ内部の環境をイモゾウムシの発育に好適な条件に維持する役割がある. これらが不完全だと, 飼育トレイ内でのダニの発生や細菌汚染を引き起こす(沖縄県農林水産部, 2013). 大量増殖体系では卵接種を終えた飼育トレイは通常室温25°Cで保管され, 卵接種から9週後に成虫回収が行われる(沖縄県農林水産部, 2013). 保管中の幼虫飼料は飼育容器の通気性に応じて乾燥の程度が変化するため(Ohno et al., 2009), 飼料の過度な乾燥や飼育トレイ内部の湿気の排出不足による結露を防ぐ透過性シートを選定する必要がある. 適度に乾燥が進行した人工飼料であれば, 成虫羽化後の成虫回収が容易になる(栗和田ら, 2011b)という利点も生じる.

人工飼料によって生産・回収される年間生産頭数は85万頭(週産平均17,000頭)で歩留り(回収成虫数/接種卵数)は26%である(2011年度実績). これらの値は2009年

度実績(生産頭数: 225万頭[週産平均43,300頭], 歩留り: 44%)に比べて低下しており, 飼育トレイ内でのダニの発生や細菌汚染がその要因と考えられている(沖縄県農林水産部, 2013).

イモゾウムシの幼虫飼料の作製では様々な設備を用いるため, その運用には大きなスペースを必要とする. 例えば, 飼育トレイへの幼虫飼料の充填・卵接種・トレイへの透過性シートのシーリングまでの工程を担う装置(幼虫飼料ライン)は, 飼育トレイへの異物の混入を防ぐためクリーンルーム(面積47.3m²)内に設置されている. また, 卵接種を終えた大量の飼育トレイを成虫回収までの間(9週), 気温と日長が管理された場所で保管する必要もある. 沖縄県病害虫防除技術センターではこれらの設備の設置や飼育トレイの保管はミバエ類の大量増殖施設の空いたスペースを利用するしかなく, 設備の拡充の困難さも人工飼料のみでの不妊虫生産である超大量増殖を妨げる要因の1つとなっている.

(3) 生イモ塊根と人工飼料を併用した大量増殖体系

人工飼料増殖体系では生イモ塊根増殖体系より衛生管理が容易で, 原虫感染を強力に抑制できる可能性がある(「イモゾウムシの根絶防除事業を支える技術 2. イモゾウムシの虫質管理」参照). そのため, 沖縄県病害虫防除技術センターでは人工飼料で生産した(原虫に感染していない)成虫を親虫(P)として用い, 生イモ塊根に卵接種して次世代(F1)を生産している. ただ, 生イモ塊根で生産された増殖虫(F1世代)だけでは不妊虫としての数が足りないため, さらにF1世代を生イモ塊根に卵接種して生産された世代(F2)を不妊化して放飼している. 2011年度の年間生産頭数はF1世代が1,985万頭(週産平均38.1万頭), F2世代が4,375万頭(週産84.1万頭)である(沖縄県農林水産部, 2013).

2. イモゾウムシの虫質管理

虫質には, 移動・分散能力, 寿命, 交尾場所探索, 求愛, 交尾, 精子輸送等, 多様な要因が含まれる. 放射線を用いた不妊化以外にも, 増殖で都合が良い飼育条件(気温, 日長, 採卵スケジュール, 人工飼料の質, 飼育密度等)で行われる大量増殖が, 虫質を変化させ防除効果の低下を招く可能性がある(Calkins and Parker, 2005). 大量増殖が虫質にもたらす影響はさらに2つの要素(遺伝的な虫質変化と飼育環境による非遺伝的な虫質変化)に分けられ, 前者は飼育条件への適応進化がもたらす遺伝的影響, 後者は人工飼料の質や幼虫期の資源競争がもたらす成虫の表現型への影響を指す(伊藤, 2008b). また, 同種他個体だけではなく, 他種との関係も虫質に影響を与え, イモゾウムシでは原虫や共生細菌の存在が挙げられる. 大量増殖では生産される虫質をモニタリングしその変化を把握するとともに, 変化の原因を探り, 必要があれば人為的に虫質を改善する

手立てを講じなければならない。虫質の変化は必ずしも負の効果をもたらすわけではなく、飼育条件の変更や育種の手法を利用することで、人にとって都合の良い形質を手に入れることもできる。ここでは、イモゾウムシの人工飼料を用いた大量増殖体系で明らかになった遺伝的变化と表現型の変化を解説するとともに、虫質を劣化させ大幅な減産をもたらす原虫と共生細菌に関する虫質管理についても解説する。

(1) 遺伝的变化

沖縄県病害虫防除技術センターには生イモ塊根を用いて累代飼育されているイモゾウムシが2系統あり、2012年7月現在、それぞれ43世代(新系統)と94世代(旧系統)を経ている。現在人工飼料体系で用いられている系統は、生イモ塊根で累代飼育されてきた新系統に由来している(沖縄県農林水産部, 2012)。過去、当センターで飼育されていたウリミバエの増殖系統では、行動や生活史に関するさまざまな形質で野生虫と異なる進化が生じ、交尾競争能力を低下させたことが明らかになっている(Miyatake, 1998, 2011; 宮竹, 2008)。生イモ塊根を利用して累代飼育が行われる新旧2系統のイモゾウムシでは、毎世代、生産成虫数や歩留りが虫質としてモニタリングされているものの、交尾能力を含めて表現型形質の評価は行われておらず、その手法も確立されていない。そのため室内での生イモ塊根を用いた長期累代飼育が、行動や生活史形質にもたらす遺伝的变化は全く不明で、今後その手段を含めて検討する必要がある。

本来の産卵基質であり餌でもあるイモ塊根と、サツマイモ粉末を主成分とする人工飼料は、栄養成分や質感が異なる。そのため、採餌や産卵といった生活史形質に何らかの影響を与えられ、イモゾウムシの人工飼料への適応進化に関しては比較的良好に調べられている。イモゾウムシの人工飼料飼育では、累代飼育の世代を重ねることで、雌1頭あたりの産卵数が増加する(Shimoji and Miyatake, 2002)。こうした、増殖で都合の良い適応進化が存在する一方、雌の生イモ塊根利用能力を妨げ産卵数を減らす(性成熟遅延)という適応進化も存在する(栗和田ら, 2011a)。将来的に人工飼料のみで不妊虫生産を賄えるようになれば、栗和田ら(2011a)が指摘する人工飼料累代飼育系統の生イモ塊根飼育による性成熟遅延の問題は生じない。しかし、現在沖縄県病害虫防除技術センターでは人工飼料とイモ塊根を併用した大量増殖体系が採用しており(沖縄県農林水産部, 2013)、飼料の変更に伴う性成熟遅延は、F1世代の生産を介し不妊虫となるF2世代の生産数も減少させる可能性がある。今後は、大量増殖に負の影響をもたらす適応を引き起こさない幼虫飼料の開発を行う必要がある。

(2) 表現型の変化

成虫の体サイズが適応度に影響を与えることは多くの昆

虫で知られている。人工飼料飼育体系では幼虫飼料の栄養成分以外にも、幼虫飼料に対する幼虫密度(卵接種数)、発育期間における気温や湿度等、体サイズ決定因子は多岐にわたる。人工飼料で生産されたイモゾウムシ成虫はイモで生産されたものより体重が約25%軽くなる(沖縄県農林水産部, 2013)が原因は不明である。本種では体サイズが配偶者選択や産卵数を通じて適応度に影響を与えるため(Kumano et al., 2010a)、体サイズの小型化は不妊虫の放飼効果だけでなく大量増殖にも負の効果を与えている可能性がある。イモゾウムシは人工飼料を用いた大量生産の目処が付いており、羽化した成虫の性的能力にも配慮して大量生産を実現させる必要がある。

(3) 原 虫

沖縄県病害虫防除技術センター(当時の沖縄県ミバエ対策事業所)では、2003年6月から2004年8月にかけて月産平均1,380万頭のイモゾウムシが生イモ塊根飼育によって生産されていた(旧系統)。しかし、2004年12月までに生産数が623万頭/月にまで急激に減少し、同時に寿命の低下も観察された。この問題を解決するため、野外から未感染の新たな虫を捕獲し新たな系統を確立したが(新系統)、新系統も4世代目から急激に生産数が減少した。何れのケースでも、死亡したイモゾウムシを蒸留水中で磨碎した懸濁液の検鏡(検鏡検査)で、昆虫寄生性の原生動物である裂殖簇虫類の原虫の一種*Farinocystis* sp. が確認されている(大野ら, 2006; 森田ら, 2007)。*Farinocystis* 属は、これまでコクヌストモドキ *Tribolium castaneum* (Herbst) で唯一 *F. tribolii* (Weiser) が記録されているが(Ashford, 1968)、詳しい寄主範囲は今も不明で(青木ら, 2013)、イモゾウムシの大量増殖系統への原虫感染ルートも今のところわかっていない。

一般に、原虫は昆虫のエネルギーの貯蔵や代謝に関与する脂肪体を利用しており(Canavoso et al., 2001)、これはイモゾウムシでも確認されている(新見ら, 2011)。*Farinocystis* sp. はイモゾウムシ成虫の寿命を著しく短縮させると同時に雌の適応度を大幅に減少させており、イモゾウムシ(寄主)の脂肪体への寄生によるエネルギーの枯渇が雌の卵生産を妨げた可能性がある(Kumano et al., 2010c)。

生イモ塊根による大量増殖体系では塊根内部の脱出前の個体(幼虫、蛹、羽化直後の成虫)の検鏡検査で原虫感染を検出することはほとんどないが、脱出直後の成虫からは高い割合で原虫感染が確認される(Kumano et al., 2010c)。イモゾウムシ幼虫に原虫を経口接種すれば、幼虫体内で原虫は増殖するため(新見ら, 2011)、幼虫が原虫に感染しないわけではない。原虫のPCR診断は検鏡検査に比べ鋭敏で(森田ら, 2009)、この手法でも塊根から脱出する前の個体の原虫感染の有無を確認することで、塊根内部での

原虫感染の実体を明らかにすることができるであろう。

生イモ塊根増殖体系では、羽化脱出後の成虫が生イモ塊根表面に存在する *Farinocystis* sp. を経口的に体内に取り込むことで原虫の感染が拡大すると考えられている (Kumano et al., 2010c; 新見ら, 2011)。ただ、イモゾウムシ体内の原虫の体外排出機構はこれまで明らかになっておらず、原虫の蔓延を食い止める効果的な方法はこれまで見つかっていない (青木ら, 2013)。生イモ塊根による増殖体系では、新たに羽化したイモゾウムシ成虫が親世代と同じイモ塊根表面 (汚染源) を利用するため、原虫対策を講じることが困難な可能性がある。一方、人工飼料増殖体系では成虫飼料から回収された卵は何度も殺菌・洗浄が行われた後に幼虫飼料に接種されるため (例えば、沖縄県農林水産部, 2013)、十分な衛生管理を行えば次世代での原虫の蔓延を強く制御できる可能性がある。生イモ塊根増殖体系で最も大きな原虫問題を解決するためにも、衛生管理技術を確立し、超大量増殖を早急に実現させる必要がある。

(4) 体内共生細菌

昆虫の体内には多くの微生物が共生し、宿主である昆虫の性決定や生理に深く関与している (Bourtzis and Miller, 2008; Werren et al., 2008)。イモゾウムシには経卵伝播する共生細菌 *Nardonella* spp. が存在しており、何らかの原因で共生細菌を失えば外骨格の軟化、体色の変化 (赤みを帯びる)、体サイズの小型化、発育遅延等による適応度の低下が生じる (Hosokawa and Fukatsu, 2010; Kuriwada et al., 2010)。Shimoji (2011) は 28°C での幼虫飼料飼育は発育速度を早めることを報告しているが、人工飼料飼育系統の飼育温度を増殖率向上のため通常の 25°C から 2°C 引き上げたところ、生産された成虫に体サイズの小型化や体色の赤みといった共生細菌を喪失した成虫と類似した特徴が確認された (沖縄県農林水産部, 2013)。一般に共生微生物は熱に弱く (Bourtzis and Miller, 2008; Werren et al., 2008)、イモゾウムシの飼育温度の上昇に伴う共生細菌の喪失が形態的な変化をもたらす原因であった可能性が高く、現在調査を行っている。共生細菌は経卵伝播されるため、一旦失われた共生細菌を回復させることは不可能で、現在新たな系統 (生イモ塊根累代飼育を行っていた新系統) に入れ替え、元の温度 (25°C) での飼育が進められている (沖縄県農林水産部, 2013)。共生細菌との共生関係を持つ昆虫は多数おり (Bourtzis and Miller, 2008; Werren et al., 2008)、イモゾウムシを含めて昆虫の大量増殖体系では共生細菌の管理にも配慮し、生産数だけでなく虫質にも考慮した飼育体系を構築する必要がある。

3. 野生虫の分布調査、密度推定

不妊虫放飼法を用いた根絶防除事業では、防除対象地区や放飼数を決定するためにあらかじめ防除前に野生虫の分布域と個体群密度を明らかにしておく必要がある (密度推

定)。イモゾウムシは不妊虫の生産数 (放飼数) が限られているため、防除対象地区の選定や放飼虫数の決定に野生虫の分布や密度の情報は特に重要になる。ここでは、沖縄県のイモゾウムシの根絶防除事業で利用される野生虫の寄主植物やトラップを用いた分布調査と密度推定の手法を解説し、それぞれが抱える問題点を述べる。

(1) 寄主植物調査

イモゾウムシの分布調査は寄主植物の分解調査で行われ、沖縄県ではサツマイモ (4 回/年) と野生寄主植物 (毎月) の調査を行っている (例えば、沖縄県農林水産部, 2013)。圃場で採集したサツマイモは茎部を 50 センチ単位に切り分け、採集直後に切開して寄生種や寄生率を調査している。塊根部は室内で保存 (25°C で約 50 日) した後分解し、茎部と同じ調査を行っている。一方、野生寄主植物調査は木質化したノアサガオ、グンバイヒルガオ、モミジヒルガオの茎 (太さ 2mm 以上) を対象にしており、採集直後に茎部を 1m 単位に切り分けサツマイモ茎部と同じ方法で調査している。発見された 2 種のゾウムシの幼虫は、頭蓋の大顎基部にある硬化部の形状が兩種で異なるため、形態で識別できる (Sherman and Tamashiro, 1954)。

本種の生息場所は寄主植物の分布に依存するため、寄主植物上でのピーティングも調査では用いられることがある (例えば、Reddy et al., 2012)。しかし、落下した成虫は擬死を行い (Sherman and Tamashiro, 1954)、体色が土壌と似るため (Raman and Alleyne, 1991) 発見が困難で、この方法を密度推定やモニタリングに利用しても推定誤差が大きくなると考えられる。

久米島でのアリモドキゾウムシの根絶確認調査では、野生寄主植物の茎部の分解調査が利用されており、イモゾウムシでも防除が進めばその必要性が生じるであろう。イモゾウムシではこれまでノアサガオ群落での垂直分布、グンバイヒルガオ群落内での平面分布、サツマイモ圃場と野生寄主群落での季節消長が調べられている (正木ら, 2002; 金田ら, 2003; Sato et al., 2010; 沖縄県農林水産部, 2013)。他の寄主植物での発生の季節消長や寄主部位といった調査は行われておらず、密度推定や根絶確認調査の精度を向上させるにはこうした情報を整備しておく必要がある。

(2) トラップ

イモトラップはイモゾウムシ成虫がサツマイモの茎や塊根に誘引されることを利用したものだが、生イモ塊根の劣化やトラップ設置地点での寄主植物の現存量の影響を受けて誘引性が低下するという短所がある (Kinjo et al., 1995; 安田, 1996)。イモゾウムシ成虫は夜行性のため (Shimizu and Moriya, 1996a, b)、正の走光性を利用し、サツマイモ圃場でも利用できる緑色 LED を用いたライトトラップが開発されている (仲本・澤岬, 2001, 2002; Nakamoto and Kuba, 2004)。沖縄県ではライトトラップやイモトラップ

でイモゾウムシのモニタリングが行われている。

効率的な捕集技術は防除効果確認のモニタリングだけでなく、分布調査、密度推定、大量誘殺を利用した密度抑圧、根絶確認の手法など適用範囲は広い。近年の研究で昆虫の色覚細胞に関する理解は進み、紫外域波長を利用した紫外線LEDライトトラップの開発も行われている (Briscoe and Chittka, 2001; Duehl et al., 2011)。本種でも紫外線LEDトラップの開発は進められており、室内に限れば紫外光は緑色光に比べイモゾウムシ成虫の捕集力が高いものの (Katsuki et al., 2012)、野外での利用にはトラップの形状やバッテリーの持続時間など改良の余地が残されている。ライトトラップの改良や誘引物質の利用等、新たなトラップの開発でイモゾウムシの野外での捕集技術を一日も早く確立する必要がある。

(3) 密度推定

イモゾウムシの根絶防除事業に先行して、沖縄県の久米島 (1994 年) と津堅島 (2007 年) ではそれぞれイモゾウムシの密度推定が行われた (Kuba et al., 2003; 沖縄県農林水産部, 2008)。いずれの調査でもライトトラップ (仲本・澤崎, 2002) を用い、サツマイモ圃場と野生寄主群落で標識再捕獲法による密度推定が行われている。久米島でのイモゾウムシの1ヘクタールあたりの個体群密度は、サツマイモ圃場、ノアサガオ群落、グンバイヒルガオ群落の順に、216,700 頭, 9,100 頭, 10,500 頭で、寄主植物の分布調査のデータと合わせ久米島全体にはピークシーズンに 750 万頭 (Lincoln-Petersen 法; Seber, 1982) のイモゾウムシが生息していると推定された (Kuba et al., 2003)。一方、津堅島の1ヘクタールあたりのイモゾウムシの個体群密度は先の寄主植物の順に 542,012 頭, 13,245 頭, 57,905 頭で、津堅島全体には 490 万頭 (Lincoln-Petersen 法) もしくは 790 万頭 (Yamamura 法; Yamamura et al., 1992) のイモゾウムシが生息すると推定された (沖縄県農林水産部, 2008)。

久米島では島全域 (面積約 5,900 ha) の 11 カ所で行われた標識再捕獲法のデータを元に密度推定が行われたが、生産できる不妊虫の数が十分でなかったため防除は一部地区 (最大 200 ha) に限って行われた (Kuba et al., 2003)。広範囲で密度推定を実施することは防除事業全体で必要となる不妊虫数を算出するには都合が良いが、局所的な防除を実施する上では推定ポイントが疎になるために不妊虫数の算出や防除効果の判断を誤る恐れがある。久米島での不妊虫放飼は現在中断しており、再開にあたっては密度推定が再度行われる予定である。これまでの寄主植物調査やトラップ調査によって明らかになっている野生虫の分布域を参考に密度推定地点を選定することで、現実的な密度推定値を利用した防除が可能になるだろう。

4. 不妊虫のマーキング

不妊虫放飼では防除効果を確認するために防除地区から

対象害虫を定期的に捕集し、それらが野生虫なのか不妊虫なのかを判定する必要がある。区別には野生虫と不妊虫の確実な識別点が必要で、大量に捕集された虫を判定するため簡便な方法でなければならない。一般に、不妊虫放飼法では捕集後不妊虫を野生虫と区別できるよう、不妊化して放飼する虫にマーキングが施される。イモゾウムシの不妊虫は防除効果確認で野生虫と区別できるよう、虫体の表面と体内の2種類の方法 (それぞれ、体表マーキングと体内マーキング) が開発されている。ここではそれぞれが抱えるメリット・デメリットについて述べる。

(1) 体表マーキング

沖縄県の根絶防除事業では蛍光色素を利用した体表マーキングが用いられる。体表マーキングでは不妊虫 10 万頭と 1g の脂溶性蛍光色素をビニール袋に入れ静かに攪拌してイモゾウムシ成虫の体表にマーキングを施す (山岸・下地, 2000)。放飼後トラップで捕獲したイモゾウムシ成虫は濾紙上で有機溶媒 (アセトン: エタノール=8:2) 0.5ml が滴下され、濾紙上に溶出した蛍光色素の痕跡の有無を暗室の紫外線ランプ下でチェックすることでマーク虫 (不妊化された放飼虫) か無マーク虫 (野生虫) かの判別が行われる (蛍光検査)。蛍光色素を用いた体表面マーキングは生存率にも大きな影響を及ぼさず、野外で 30 日以上経た後でも検出率は 100% である (沖縄県農林水産部, 1995; 山岸・下地, 2000)。しかし、捕獲後トラップ内でマーク虫の色素が無マーク虫へ付着 (コンタミネーション) するため (沖縄県農林水産部, 1995)、野生虫の発生を過小評価もしくは不妊虫再捕獲を過大評価する可能性がある。蛍光色素マーキングが虫質 (配偶行動や移動分散等) に及ぼす影響は調べられていない。

(2) 体内マーキング

イモゾウムシの人工飼料を利用した大量増殖を見据え、色素をトウモロコシ油に溶解させた脂溶性色素カルコオイル (Calco Red N1700, American Cyanamid Co., USA) を幼虫飼料中に混ぜ込む体内染色法 (体内マーキング) も既に開発されている (Sugiyama et al., 1998; Shimoji et al., 1999)。体内マーキングはコンタミネーションの危険性はなく、捕獲個体を押しつぶすだけで簡単に判別できる利点がある。色素が糞便とともに体外へ排出されるため経時的に検出力は低下するという問題があるものの、不妊虫は不妊化により寿命が短縮するため (例えば, Kumano et al., 2012)、4 週程度なら検出を行う上で問題ない (Shimoji et al., 1999)。体内マーキングでは幼虫飼料中に色素とその溶媒を混ぜ込むため、色素の保持期間以外にも染色した幼虫飼料が増殖 (マーク) 虫の生活史形質に与える影響が調べられている。色素やその溶媒は卵から成虫への発育期間、羽化率、染色雌が産んだ卵の孵化率、染色した成虫の寿命、産卵数、羽化後の成虫体サイズに影響しないものの、溶媒は雌の性成

熟に、色素と溶媒両方が雄の性成熟に影響し性成熟を遅らせる (Sugiyama et al., 1998; Shimoji et al., 1999). イモゾウムシの体内マーキングは簡便ではあるものの、性成熟の遅延は、大量増殖や不妊雄の性的能力に影響を与える可能性がある。また、幼虫試料の成分や作製法もこれら実験が行われた当時とは異なっているため (浦崎ら, 2009), 体内マーキングを今後導入する際には現在の人工飼料を用いた試験を改めて行う必要があるだろう。

マーキング法にはそれぞれ長所と短所があるが、複数の方法を併用して利用することで欠点を補うことができる。体内マーキングでの性成熟の遅れという問題が解決できれば、体外と体内の二重マーキングにより、マーク脱落やコンタミネーションによる誤判定の危険率を低減させ、かつ迅速な判定を達成できるだろう。

5. 不妊虫の放飼とモニタリング

不妊虫放飼で高い防除効果を得るには、不妊虫自身の虫質の向上を図るだけでなく、多数の不妊雄を野生雌の近くに放飼することや、放飼効果のモニタリングによって防除の進行程度を把握し、明らかになった問題を防除戦略に反映させることも重要になる。イモゾウムシでは分散能力が低いため、不妊雄を野生雌の生息する寄主植物群落に放飼することや、局所的なスケール (例えば、寄主植物群落) でのモニタリングや防除戦略が根絶事業では特に重要になる。ここではイモゾウムシの不妊虫放飼、寄主植物とトラップを利用したモニタリング手法を解説し、それぞれが抱える課題について述べる。

(1) 不妊虫の放飼

放飼虫数が少ない根絶事業初期には、不妊虫をバームキュライトと共に人手により寄主植物群落に投げ入れる方法 (地上放飼) が採用されていた (山岸・下地, 2000)。しかし放飼虫数が増えたため、久米島では 2002 年から航空放飼が採用されている (沖縄県農林水産部, 2003)。航空放飼ではヘリコプターに装着した専用の放飼装置に不妊化したイモゾウムシを充填し、防除対象地区上空でヘリコプターを旋回させながら装置から不妊虫を送出 (放飼) する。放飼装置はウリミバエの装置 (沖縄県農林水産部, 1994) を改良したもので、ヘリコプター機体には 2 台の放飼装置が搭載でき最大で 300 万頭のイモゾウムシ不妊虫が充填できる。放飼は操縦士が地図を頼りに防除地区上空で放飼装置のスイッチを操作し、装置からは 1 分間に 10 万頭の不妊虫を送出できる。安全上職員はヘリコプターに搭乗できないものの、ヘリコプターに搭載された GPS で航路と放飼軌跡は記録されており、放飼後にパソコン上で確認できる。放飼はイモゾウムシの生産スケジュールに合わせ、週に一度 (不妊化当日) 行われる。放飼作業がイモゾウムシ不妊虫の虫質に与える影響はこれまで調べられたことがなく、久米島での不妊虫放飼の再開前には明らかにしておく

必要がある。

飛翔能力を持たず野外での移動分散能力の乏しいイモゾウムシ (Kinjo et al., 1995; Kumano et al., 2009a) では、野生虫が存在するポイントに濃密に不妊虫放飼を行うことが防除上特に重要になる。しかし不妊虫はヘリコプターのメインローターによる強い下降気流に乗せて放飼されるため、上空から放飼した不妊虫はある程度広範囲に飛散していることが予測できる。また、航空放飼は航路の選択と放飼装置の操作でしか放飼数を調整することができず、ポイントを絞って放飼することには限界がある。そのため、イモゾウムシの防除事業では、航空放飼だけでは防除が行き届かないポイントが生じている可能性がある。津堅島の防除事業では航空放飼を野生虫密度の高い地区に絞り、野生虫の密度が高いサツマイモ圃場には地上放飼を併用する策もとられているが、地上放飼は多くの人手と時間を必要とするため広域的な防除で野生虫の分布に応じて放飼虫数を調整することは困難である。今後は、ヘリコプターから放飼した不妊虫の飛散状況を明らかにした上で、GPS から得た位置情報をもとに不妊虫の送出 (放飼) スピードを自動で調整できる航空放飼装置が開発できれば、事前の調査で明らかになっている野生虫の個体群密度に沿った不妊虫放飼を行うことも可能になるだろう。

(2) モニタリングデータの評価

不妊虫放飼法を利用した防除事業では防除効果の推移を示すのに、トラップで捕獲された虫 (誘殺虫) の放飼虫 (マーク虫) と野生虫 (無マーク虫) の割合 (M/U [Marked/Unmarked] 比、もしくは S/N [Sterile/Non-sterile] 比) や、誘殺虫数をトラップの数と設置日数で除した値 (誘殺虫数/トラップ/日) が用いられる。前者は野生虫の減少とともに値は大きくなり、防除効果を直接的に示すことができる。一方、後者は放飼虫と野生虫それぞれで値が算出されるため、防除効果を直接的に示す値にはならない。ただ、この値はトラップの数と設置日数で誘殺虫数を標準化するため、寄主植物の現存量の空間的・時間的変動 (サツマイモ圃場の作付け、成長、収穫、密度抑圧防除のための寄主植物除去等) により設置トラップ数が増減されても、野外での不妊虫数と野生虫数の推移を追うことができる利点がある。ただ、これらの値はいずれもモニタリング期間中一定の数の不妊虫を放飼した場合に限って正確な虫数の推移を示すことができるが、放飼する不妊虫数 (防除圧) が変動する場合その数に応じて不妊虫の捕獲数も変動するため防除効果の判定を誤らせる可能性がある (土生・沼沢, 1985)。不妊虫の生産を生イモ塊根に頼るイモゾウムシでは、原虫病の発生や生イモ塊根の品質の問題もあり、安定した不妊虫生産と放飼が難しく、これらの値を利用した総合的な防除効果の判断では誤判定を生む可能性がある。

イモゾウムシは飛翔能力がなく分散能力が低い。そのた

め、防除（不妊虫放飼）エリアを限定し部分的な防除ができる（例えば、Kuba et al., 2003）。ライトトラップやイモトラップを用いる現状のイモゾウムシのモニタリング精度は低い、防除エリアを限定すれば、茎の分解調査のサンプリング密度や頻度を高く保つことができ、精度の高いモニタリングとして利用できるだろう。こうした取り組みにより、イモゾウムシでは防除努力（不妊虫数）を考慮した防除効果判定法の整備を行える可能性がある。

今後の課題

イモゾウムシやアリモドキゾウムシの根絶事業が開始された当初、その事業がミバエ類と比べいかに困難な事業になるのかという議論があった（Moriya, 1995）。年月はかかったものの、アリモドキゾウムシは久米島から根絶され、我々は防除技術や基礎生態に関する多くの知見と経験を手に入れた。次に必要とするのは、イモゾウムシの根絶技術の確立である。我々はどう防除に臨むべきなのか？イモゾウムシに有効な密度抑圧防除法がない現状では防除は不妊虫放飼法の本質である不妊雄の働きに依存せざるを得ない。著者らが取り組んできた分割照射を利用した不妊化法は不妊化による弊害を除去し、従来の不妊化法に比べ不妊雄の働き（潜在的交尾能力保持期間）を飛躍的に向上させることに成功したが、防除を効率的に進めるには未だ課題は山積している。ここではイモゾウムシの根絶防除事業で特に解決を急ぐ必要があると筆者が考える2つの課題、「不妊虫の放飼戦略の構築」と「超大量増殖の実現と衛生管理技術の確立」について述べる。

不妊虫放飼法を用いた根絶防除事業では、局所的に防除効果が低いポイント（ホット・スポット）が生じることがある（例えば、仲盛ら, 1993; 小濱・久場, 2008）。防除開始前にホット・スポットを予測し、防除開始後はそこに強い防除圧をかけることで、根絶を早期に達成できることがウリミバエで示されている（Shiga, 1986, 1991; 仲盛ら, 1993）。こうした防除戦略は、ミバエ類のような規模で不妊虫を生産できないイモゾウムシの防除では特に有効な手段になるだろう。イモゾウムシが野外で主に分布するのは、サツマイモ圃場、海岸部に多いゲンバイヒルガオ群落、原野や林縁部のノアサガオ群落だが、そこでの発生消長は寄主植物によって異なる（Sato et al., 2010）。そのためイモゾウムシでは、寄主植物（植生）に応じて不妊虫数や放飼タイミング（季節）を調節するといった方法が、最適放飼効果を得るための手段になる可能性が大きい。ただ、イモゾウムシはモニタリング技術が未完成で、放飼効果の解析法が整備されておらず、現状では「いつ、どこに、どれだけの不妊虫を放飼すればよいのか？」という問いに答えられない。一刻も早く不妊虫放飼戦略を構築するためにも、寄主植物の茎部分解調査等を利用したイモゾウムシの

モニタリング技術を向上させ、不妊虫の放飼効果の解析を急ぐ必要がある。

不妊虫放飼を利用した根絶防除事業におけるイモゾウムシの最大の強みは、人工飼料大量増殖体系がすでに完成されていることである。これは、久米島での根絶に成功したアリモドキゾウムシにはなかったことである。人工飼料飼育は、放飼虫の経済的な大量生産を可能にするだけでなく、生イモ塊根飼育で生じている原虫問題の有効な対抗策にもなる可能性がある。また、飼育温度管理等によって生産ペースをある程度管理できるため、不妊虫放飼の効果の高い季節に虫の生産を合わせ、大量の不妊虫を供給することもできる。現状のイモゾウムシ大量増殖施設の設備でも、生産数（2012年度年間実績 84.1 万頭）はある程度向上できるだろうが、久米島での本格的な防除を行うには不十分である。今後は設備の拡充や作業人員の増員を視野に入れ、超大量増殖体系を構築していく必要がある。

新たな人工飼料増殖体系の構築と並行して行わなければならないのは、原虫感染や共生細菌の喪失を阻止する虫質管理技術の向上である。沖縄県病害虫防除技術センターでは、人工飼料飼育や飼育系統の入替えという荒治療により、これらの問題を乗り越えたものの、根本的解決はできてない。イモゾウムシの超大量増殖が軌道に乗っても、原虫や共生細菌の問題が再発する可能性や、新たな病原虫への感染という事態も考えられる。不測の事態に備え、大量増殖体系への原虫の侵入ルートの解明や、共生細菌の喪失条件の解明等、大量増殖虫の衛生管理技術の開発には今後も全力で取り組まなければならない。

さいごに

過去に沖縄県にて成功したウリミバエを対象とした不妊虫放飼法による根絶事業では、関係者の多大な尽力もさることながら、ミバエ自身の防除に対する特性（モニタリングを可能にする誘引剤の存在、安価な大量増殖の実現、野外での高い分散能力等）の存在と、配偶行動を中心とする基礎研究の蓄積が防除の現場を支えたとされている（例えば、Itô and Yamamura, 2005; 伊藤, 2008b）。多面的かつ総合的な知見を必要とする不妊虫放飼法では個々の新たな取り組みが防除効果に直接的に繋がらなくとも、防除害虫に関する知見の深化が後の防除技術に結びつく可能性は大きい。難局を余儀なくされているイモゾウムシの根絶事業だが、例えば分割照射のような、不妊虫放飼法が集中的に適用されてきたミバエ類の防除で試みのなかった技術の開発に挑戦することに難局を打開する鍵があるだろう。本総説をきっかけに、イモゾウムシの生態の解明と防除の行方に関心を持っていただければ幸いである。

引用文献

- Alleyne, E. H. (1982) Studies on the biology and behavior of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Proc. Caribbean Food Crops Soc.* 18: 236–243.
- 青木智佐・新見はるか・松山隆志・金城邦夫・熊野了州 (2013) サツマイモの大害虫イモゾウムシの根絶をめざして—根絶防除事業と原虫病—. *化学と生物* 51: 500–506. [Yasunaga-Aoki, C., H. Niimi, T. Matsuyama, K. Kinjo and N. Kumano (2013) Aiming for a successful eradication of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*—the eradication project and protozoan parasite—. *Kagaku to Seibutsu* 51: 500–506.]
- 安里清景 (1950) 甘藷の新害虫イモゾウに就いて. 国頭農報 8: 5–11. [Asato, S. (1950) The West Indian sweet potato weevil: a new insect pest of sweet potato (Coleoptera: Curculionidae). *Kunigami-Noho* 8: 5–11.]
- Ashford, R. (1968) Sporozoan parasites of *Tribolium castaneum* (Herbst): *Triboliocystis garnhami* dissanaikae a synonym of *Farinocystis tribolii* Weiser. *J. Eukaryot. Microbiol.* 15: 466–470.
- Bakri, A., K. Mehta and D. Lance (2005) Sterilizing insects with ionizing radiation. In *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (V. A. Dyck, J. Hendrichs and A. S. Robinson, eds.). Springer, Dordrecht, pp. 233–268.
- Birkhead, T. R. and A. P. Møller (1998) *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, San Diego. 826 pp.
- Bonfils, J. and A. J. Bart (1967) Distribution of sweet potato weevils in the French West Indies. In *Proceedings of the International Symposium on Tropical Root Crops*. Vol. 2 (E. A. Tai, W. R. Charles, E. F. Iton, P. H. Haynes and K. A. Leslie, eds.). Univ. West Indies, St Augustine, pp. 27–29.
- Bourtzis, K. and T. A. Miller (2008) *Insect Symbiosis*. 3rd ed. CRC Press, Fla. USA. 384 pp.
- Briscoe, A. D. and L. Chittka (2001) The evolution of color vision in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 471–510.
- Calkins, C. O. and A. G. Parker (2005) Sterile insect quality. In *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (V. A. Dyck, J. Hendrichs and A. S. Robinson, eds.). Springer, Dordrecht, pp. 269–296.
- Canavoso, L. E., Z. E. Jouni, K. J. Karnas, J. E. Pennington and M. A. Wells (2001) Fat metabolism in insects. *Annu. Rev. Nutr.* 21: 23–46.
- Chalfant, K. L., R. K. Jansson, D. R. Seal and J. M. Schalk (1990) Ecology and management of sweet potato insects. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 157–180.
- Davich, T. and D. Lindquist (1962) Exploratory studies on gamma radiation for the sterilization of the boll weevil. *J. Econ. Entomol.* 55: 164–167.
- DeVries, C., J. Ferwerda and M. Flach (1967) Choice of food crop in relation to actual and potential production in the tropics. *Neth. J. Agric. Sci.* 19: 241–248.
- Duehl, A., L. Cohnstaedt, R. Arbogast and P. Teal (2011) Evaluating light attraction to increase trap efficiency for *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Econ. Entomol.* 104: 1430–1435.
- Dyck, V. A., J. Hendrichs and A. S. Robinson (2005) *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*. Springer, Dordrecht. 787 pp.
- EPPO (2012) Distribution map of *Euscepes postfasciatus*. <http://gd3.eppo.int/organism.php/EUSPPO/map>
- FAOSTAT (2010) FAOSTAT database results. <http://faostat3.fao.org/home/index.html>
- Friedberg, E. C., G. C. Walker, W. Siede, R. D. Wood, R. A. Schultz and T. Ellenberger (2006) *DNA Repair and Mutagenesis*. ASM Press, Washington. 1164 pp.
- 藤本健二・平田建彦・松岡拓穂 (2000) 近年におけるゾウムシ類の緊急防除(2) 高知県室戸市. 植物防疫 54: 453–454. [Fujimoto, K., T. Hirata and T. Matsuoka (2000) Recent emergent controls of sweetpotato weevils (2): a case in Muroto, Kochi prefecture. *Plant Prot.* 54: 453–454.]
- 土生稔毅・沼沢健一 (1985) ミバエ類の根絶法: 不妊虫放飼法. ミバエの根絶—理論と実際—(石井象二郎・桐谷圭治・古茶武男 編). 農林水産航空協会, 東京, pp. 111–124. [Habu, N. and K. Numazawa (1985) Sterile insect technique. In *Eradication of Fruit Flies—Theory and Practice—* (S. Ishii, K. Kiritani and T. Kocha, eds.). Japan Agricultural Aviation Association, Tokyo, pp. 111–124.]
- Hahn, S. and Y. Hozyo (1984) Sweet potato. In *The Physiology of Tropical Field Crops* (P. R. Goldsworthy and N. M. Fisher, eds.). John Wiley and Sons, London, pp. 551–558.
- 長谷川仁・三枝敏郎 (1968) 小笠原諸島の病虫害発生調査. 植物防疫 22: 447–450. [Hasegawa, J. and T. Saegusa (1968) The pest occurrence in Ogasawara Islands. *Plant Prot.* 22: 447–450.]
- Haynes, J. and J. Smith (1993) Sterilizing boll weevils with nine fractionated irradiation doses: selecting an optimum total treatment. *J. Agric. Entomol.* 10: 83–88.
- Hiroyoshi, S. and S. Moriya (1999) Effects of aging and temperature on the male's reproductive development of the West Indian sweet-potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Entomol. Sci.* 2: 165–171.
- Hooper, G. (1975) Sterilization of *Dacus cucumis* French (Diptera: Tephritidae) by gamma radiation II. Effect of dose rate on sterility and competitiveness of adult males. *Aus. J. Entomol.* 14: 175–177.
- Hosokawa, T. and T. Fukatsu (2010) Nardonella endosymbiont in the West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 45: 115–120.
- Ilao, L. L. (1977) Effect of different radiation doses and dose rates on 2-day-old pupae of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel. *Araneta Res. J.* 24: 34–38.
- 石井沢径・別府 成・中西あゆみ・森木 啓・安田 研・田原 則雄・山中典子 (2012) 腐敗甘藷中毒事例におけるサツマイモからのイボメアマロンの検出. 日獣会誌 65: 355–359. [Ishii, T., A. Beppu, A. Nakanishi, H. Moriki, K. Yasuda, N. Tabara and N. Yamanaka (2012) Detection of ipomeamarone in feed sweet potatoes on the poisoning by moldy sweet potatoes. *J. Jpn.*

- Vet. Med. Assoc.* 65: 355–359.]
- 伊藤嘉昭 (2008a) 不妊虫放飼法の歴史と世界における成功例. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 1–17. [Itô, Y. (2008a) History and successful example of sterile insect technique in the world. In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 1–17.]
- 伊藤嘉昭 (2008b) 精子競争と雌による隠れた選択. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 149–176. [Itô, Y. (2008b) Sperm competition and cryptic female choice. In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 149–176.]
- Itô, Y. and K. Yamamura (2005) Role of population and behavioural ecology in the sterile insect technique. In *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (V. A. Dycck, J. Hendrichs and A. S. Robinson, eds.). Springer, Dordrecht, pp. 177–208.
- 岩田雅顕・島袋智志・牧口 覚・石川昭彦・安田慶次 (1994) イモゾウムシ成虫の羽化および生理的状态. 植防研報 30: 83–86. [Iwata, M., S. Shimabukuro, S. Makiguchi, A. Ishikawa and K. Yasuda (1994) Notes on adult emergence of West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) and emerged adult's physiological state. *Res. Bull. Plant Prot. Jpn.* 30: 83–86.]
- Jansson, R. K. and K. V. Raman (1991) Sweet potato pest management: A global overview. In *Sweet Potato Pest Management: A Global Perspective* (R. K. Jansson and K. V. Raman, eds.). Westview Press, Boulder, pp. 1–12.
- 垣花廣幸 (2006) ウリミバエの大量増殖法—歴史と問題点—. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 41–148. [Kakinohana, H. (2008) The mass production of the melon fly—history and technique—. In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 41–148.]
- 垣花廣幸・小濱継雄・久場洋之・仲本 寛・祖慶良尚・山岸正明 (1996) 不妊虫放飼法のための放射線によるイモゾウムシの不妊化技術開発. 放射線と産業 71: 42. [Kakinohana, H., T. Kohama, H. Kuba, Y. Nakamoto, Y. Sokei and M. Yamagishi (1996) Technological development of sterilization of *Euscepes postfasciatus* by radiation for sterile insect release method. *Rad. Indust.* 71: 42.]
- 金田昌士・米田雅典・小林貴芳・水野孝彦・正木征樹 (2003) グンバイヒルガオ群落におけるイモゾウムシの空間分布様式. 植防研報 39: 49–52. [Kaneda, M., M. Yoneda, K. Kobayashi, T. Mizuno and S. Masaki (2003) Spatial distribution pattern of West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) on a wild host, *Ipomoea pes-caprae* in Okinawa. *Res. Bull. Plant Prot. Jpn.* 39: 49–52.]
- Katsuki, M., Y. Omae, K. Okada, T. Kamura, T. Matsuyama, D. Haraguchi, T. Kohama and T. Miyatake (2012) Ultraviolet light-emitting diode (UV LED) trap the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 47: 285–290.
- Kinjo, K., Y. Itô and Y. Higa (1995) Estimation of population density, survival and dispersal rates of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* Fairmaire (Coleoptera: Curculionidae), with mark and recapture methods. *Appl. Entomol. Zool.* 30: 313–318.
- Knipling, E. F. (1955) Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. *J. Econ. Entomol.* 48: 459–462.
- 小濱継雄 (1990) 沖縄におけるアリモドキゾウムシ及びイモゾウムシの侵入の経過と現状. 植物防疫 44: 115–117. [Kohama, T. (2002) Invasion and colonization of the Sweetpotato weevils in Okinawa and current problems for their control. *Plant Prot.* 44: 115–117.]
- 小濱継雄 (2002) 沖縄県の外来昆虫. 外来種ハンドブック (日本生態学会 編). 地人書館, 東京, pp. 250–251. [Kohama, T. (2002) Exotic insects in Okinawa. In *Handbook of Alien Species in Japan* (Ecological Society of Japan, ed.). Chijinsyokan, Tokyo, pp. 250–251.]
- 小濱継雄・久場洋之 (2008) 性フェロモンと不妊虫放飼法の組み合わせによるアリモドキゾウムシの根絶—沖縄県久米島における防除の現状と課題. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 277–316. [Kohama, T. and H. Kuba (2008) The eradication program of the sweetpotato weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Brentidae), using both of sex-pheromone and sterile insect technique in Kume Island. In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 277–316.]
- Kohama, T. and Y. Shimoji (1998) Reproductive maturity of the female West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 33: 1–4.
- 小濱継雄・嵩原健二 (2002) 沖縄県の外来昆虫. 沖縄県立博物館紀要 28: 55–92. [Kohama, T. and K. Takahara (2002) Exotic insects in Okinawa. *Bull. Okinawa Pref. Mus.* 28: 55–92.]
- 久場洋之・照屋 匡・榊原充隆 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(9) 久米島における根絶実証事業. 植物防疫 54: 483–486. [Kuba, H., T. Teruya and M. Sakakibara (2000) Eradication of weevils by sterile-insect-release method (9): experimental eradication project of sweet potato weevils in Kume Island. *Plant Prot.* 54: 483–486.]
- Kuba, H., T. Kohama and D. Haraguchi (2003) Eradication projects of exotic sweet potato weevils using SIT in Okinawa. In *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, pp. 273–287.
- Kumano, N., T. Kohama and S. Ohno (2007) Effect of irradiation on dispersal ability of male sweetpotato weevils (Coleoptera: Brentidae) in the field. *J. Econ. Entomol.* 100: 730–736.
- Kumano, N., D. Haraguchi and T. Kohama (2008a) Effect of irradiation on mating performance and mating ability in the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 127: 229–236.

- Kumano, N., D. Haraguchi and T. Kohama (2008b) Effect of irradiation on mating ability in the male sweetpotato weevil (Coleoptera: Curculionidae). *J. Econ. Entomol.* 101: 1198–1203.
- Kumano, N., F. Kawamura, D. Haraguchi and T. Kohama (2009a) Irradiation does not affect field dispersal ability in the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 130: 63–72.
- Kumano, N., D. Haraguchi and T. Kohama (2009b) Female mating status does not affect male mating behavior in West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Entomol. Exp. Appl.* 131: 39–45.
- Kumano, N., D. Haraguchi and T. Kohama (2009c) Sperm storage and viability within females of *Euscepes postfasciatus*: Effect of irradiation on sperm behavior within female. *J. Insect Physiol.* 55: 813–817.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Kohama (2010a) Effect of body size and sex ratio on male alternative mating tactics in *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Entomol. Exp. Appl.* 135: 154–161.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Kohama (2010b) Evaluation of partial sterility in mating performance and reproduction of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 136: 45–52.
- Kumano, N., N. Iwata, T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi, C. Yasunaga-Aoki and T. Kohama (2010c) The neogregarine protozoan *Farinocystis* sp. reduces longevity and fecundity in the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire). *J. Invertebr. Pathol.* 105: 298–304.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Kohama (2011a) Intensive resistance by females before copulation induces insemination failure in the West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus*. *Popul. Ecol.* 53: 111–117.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Kohama (2011b) Fractionated irradiation improves the mating performance of the West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus*. *Agric. Forest Entomol.* 13: 349–356.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Kohama (2011c) Prolongation of the effective copulation period by fractionated-dose irradiation in the sweet potato weevil, *Cylas formicarius*. *Entomol. Exp. Appl.* 141: 129–137.
- Kumano, N., T. Kuriwada, K. Shiromoto and D. Haraguchi (2012) Effect of low temperature between fractionated-dose irradiation doses on mating of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 47: 45–53.
- Kuriwada, T., N. Kumano, K. Shiromoto and D. Haraguchi (2009) High population density and egg cannibalism reduces the efficiency of mass-rearing in *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Fla. Entomol.* 92: 221–228.
- Kuriwada, T., T. Hosokawa, N. Kumano, K. Shiromoto, D. Haraguchi and T. Fukatsu (2010) Biological role of *Nardonella* endosymbiont in its weevil host. *PLoS One* 5: e13101.
- 栗和田隆・熊野了州・城本啓子・原口 大 (2011a) 成虫用人工飼料がイモゾウムシの産卵数と交尾能力に与える影響. 応動昆 55: 27–29. [Kuriwada, T., N. Kumano, K. Shiromoto and D. Haraguchi (2011a) The effect of an artificial adult diet on the reproductive performance of the West Indian sweetpotato weevil *Euscepes postfasciatus*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 55: 27–29.]
- 栗和田隆・熊野了州・城本啓子・原口 大 (2011b) イモゾウムシを人工飼料から簡便に回収する方法. 応動昆 55: 22–24. [Kuriwada, T., N. Kumano, K. Shiromoto and D. Haraguchi (2011b) Simplification of the collecting method of adult sweetpotato weevils from artificial diets. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 55: 22–24.]
- Lance, D. R. and D. O. McInnis (2005) Biological basis of the sterile insect technique. In *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (V. A. Dyck, J. Hendrichs and A. S. Robinson, eds.). Springer, Dordrecht, pp. 69–94.
- 正木征樹・桃原 健・小林貴芳 (2002) 沖縄本島におけるアリモドキゾウムシとイモゾウムシの野生寄主植物上での発生消長. 植防研報 38: 33–38. [Masaki, S., K. Toubaru and K. Kobayashi (2002) Seasonal abundance of *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus* on different types of wild hosts were investigated at two sites in Okinawa. *Res. Bull. Plant Prot. Jpn.* 38: 33–38.]
- Mayas, I. (1975) The effect of fractionation of the sterilising dose of gamma-rays on the emergence, fertility and competitiveness of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis Capitata* Wied. In *The Use of Isotopes in Pesticides and Pest Control*. National Council for Scientific Research, Lebanon, pp. 145–152.
- McKibben, G. H., E. J. Villavaso, W. L. McGovern and B. Grefenstette (2001) United States Department of Agriculture—research support, methods development and program implementation. In *Boll Weevil Eradication in the United States through 1999* (W. A. Dickerson, A. L. Brashear, J. T. Brumley, F. L. Carter, W. J. Grefenstette and F. A. Harris, eds.). Cotton Foundation Publ., Memphis, TN, USA, pp. 101–136.
- 農林水産省 (2012a) 平成 22 年生産農業所得統計. <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?lid=000001086043> [Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2012a) Statistics of agricultural income produced in 2010. <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?lid=000001086043>]
- 農林水産省 (2012b) 平成 22 年産かんしょの作付面積及び収穫量. http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/sakumotu/sakkyou_kome/index.html [Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2012b) Crop acreage and yields of sweet potato in 2010. http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/sakumotu/sakkyou_kome/index.html]
- 宮路克彦・田中丈雄 (1998) 奄美群島におけるアリモドキゾウムシおよびイモゾウムシの発生拡大. 九病虫研究会報 44: 88–92. [Miyaji, K. and F. Tanaka (1998) Geographic distribution of the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* Fabricius (Coleoptera: Brentidae) and the small sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* Fairmaire (Coleoptera: Curculionidae) in the Amami Islands. *Kyusyu Plant Prot. Res.* 44: 88–92.]
- Miyatake, T. (1998) Genetic changes of life history and behavioral traits during mass-rearing in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*

- (Diptera: Tephritidae). *Res. Popul. Ecol.* 40: 301–310.
- 宮竹貴久 (2008) ウリミバエの体内時計を管理せよ. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 177–214. [Miyatake, T. (2008) Control of biological clock in the melon fly, In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusya, Tokyo, pp. 177–214.]
- Miyatake, T. (2011) Insect quality control: synchronized sex, mating system, and biological rhythm. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 3–14.
- 宮崎 勲・岩田雅顕・正木征樹・金田昌士 (2001) アリモドキゾウムシ及びイモゾウムシの寄主植物調査. 植防研報 37: 75–79. [Miyazaki, I., M. Iwata, S. Masaki and M. Kaneda (2001) Studies on host plants of the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Brentidae) and the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Res. Bull. Plant Prot. Jpn.* 37: 75–79.]
- 農林水産省門司植物防疫所 (2012) 鹿児島県指宿市におけるイモゾウムシおよびアリモドキゾウムシの緊急防除と根絶. 植物防疫 66: 350–351. [Moji Plant Protection Station (2012) Emergency action and eradication on West Indian sweetpotato weevil and sweet potato weevil in Ibusuki city, Kagoshima prefecture. *Plant Prot.* 66: 350–351.]
- 森田千尋・青木智佐・原口 大・小濱継雄・飯山和弘・清水 進 (2007) イモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* から分離された *Farinocystis* 様原虫について. *Entomotech* 31: 17–19. [Morita, C., C. Yasunaga-Aoki, D. Haraguchi, T. Kohama, K. Iiyama and S. Shimizu (2007) Studies of a protozoan parasite isolated from the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomotech* 31: 17–19.]
- 森田千尋・原口 大・飯山和弘・青木智佐・清水 進 (2009) PCRを用いたイモゾウムシ病原性 *Farinocystis* 様原虫の検出. *Entomotech* 33: 27–30. [Morita, C., A. Haraguchi, K. Iiyama, C. Yasunaga-Aiki and S. Shimizu (2009) Detection of *Farinocystis*-like protozoa in the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* by PCR. *Entomotech* 33: 27–30.]
- Moriya, S. (1995) The possibility of eradicating two sweet potato pests, *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus*, in Japan. *FFTC Ext. Bull.* 403: 1–7.
- Muruvanda, D. A., J. W. Beardsley and W. C. Mitchell (1986) Additional alternate hosts of the sweetpotato weevils *Cylas formicarius elegantulus* and *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 26: 93–96.
- 仲盛広明・志賀正和・金城邦夫 (1993) 沖縄本島南部のウリミバエ不妊虫放飼下におけるホット・スポット出現地域の特徴. 応動昆 37: 123–128. [Nakamori, H., M. Shiga and K. Kinjo (1993) Characteristics of hot spots of melon fly, *Bactrocera (Dacus) cucurbitae* Coquillett (Diptera: Tephritidae) in sterile fly release areas on Okinawa Island. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 37: 123–128.]
- Nakamoto, Y. and H. Kuba (2004) The effectiveness of a green light emitting diode (LED) trap at capturing the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) in a sweet potato field. *Appl. Entomol. Zool.* 39: 491–495.
- 仲本 寛・澤岬 淳 (2001) イモゾウムシの走光性と野外条件下におけるケミカルライトの誘引効果. 応動昆 45: 212–214. [Nakamoto, Y. and J. Takushi (2001) Positive phototactic response of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) to chemiluminescent light and effectiveness of the light source for attaching weevils in the field. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 45: 212–214.]
- 仲本 寛・澤岬 淳 (2002) イモゾウムシ用 LED トラップの開発. 応動昆 46: 145–151. [Nakamoto, Y. and J. Takushi (2002) A newly developed LED (Light Emitting Diode) trap for the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 46: 145–151.]
- 中村隆文・大野 豪・浦崎貴美子・原口 大・小濱継雄 (2011) 採卵用人工飼料に混合する植物粉末の種類と飼料調製法がイモゾウムシの産卵に及ぼす影響. 応動昆 55: 1–8. [Nakamura, T., S. Ohno, K. Urasaki, D. Haraguchi and T. Kohama (2011) Effects of powdered plant material as an ingredient of the diet for egg collection and the diet preparation method on oviposition of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 55: 1–8.]
- 新見はるか・鶴田幸成・青木智佐・原口 大・飯山和弘・清水 進 (2011) イモゾウムシ病原性原虫の宿主幼虫個体への接種と増殖. *Entomotech* 35: 9–12. [Niimi, H., Y. Tsuruda, C. Yasunaga-Aoki, D. Haraguchi, K. Iiyama and S. Shimizu (2011) Infection and development of a neogregarine parasite in its host, *Euscepes postfasciatus*, larvae. *Entomotech* 35: 9–12.]
- 西岡稔彦・川崎修二・平岡俊三・上福元彰・桑原浩和・井手敏和・末吉澄隆・伊藤俊介 (2000) 近年におけるゾウムシ類の緊急防除(1) 鹿児島県内各地. 植物防疫 54: 448–452. [Nishioka, T., S. Kawasaki, S. Hiraoka, A. Kamifukumoto, H. Kuwahara, T. Ide, S. Sueyoshi and S. Ito (2000) Recent emergent controls of sweetpotato weevils (1): a case in Kagoshima Prefecture. *Plant Prot.* 54: 448–452.]
- 大村克己 (2000) ゾウムシ類の根絶の意義, 事業の展開. 植物防疫 54: 443. [Ohmura, K. (2000) The significance of eradication of sweetpotato weevil and small sweetpotato weevil, and the development of eradication project for these weevils. *Plant Prot.* 54: 443.]
- 大野 豪・小濱継雄 (2007) 食塩水に沈む卵の除去によるイモゾウムシ人工飼料の細菌汚染の低減. 九病虫研究会報 53: 56–58. [Ohno, S. and T. Kohama (2007) Decreased bacterial contamination of artificial diet of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae), by eliminating eggs sinking into the saltwater before egg inoculation. *Kyusyu Plant Prot. Res.* 53: 56–58.]
- 大野 豪・佐々木智基・小濱継雄 (2005a) 食塩水浮遊法によるイモゾウムシの死亡卵の除去. 応動昆 49: 255–258. [Ohno, S., T. Sasaki and T. Kohama (2005a) Screening dead eggs of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae), by the brine-flotation

- technique. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 255–258.]
- 大野 豪・佐々木智基・小濱継雄 (2005b) イモゾウムシ卵のエタノール浸漬による人工飼料のバクテリア汚染抑制: 卵をファーセラン水溶液とともに飼料に接種した場合. 九病虫研究会報 51: 41–44. [Ohno, S., T. Sasaki and T. Kohama (2005b) Suppression of bacterial contamination of artificial diet by ethanol submersion of eggs of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae), before planting eggs suspended in furcellaran solution on the diet. *Kyusyu Plant Prot. Res.* 51: 41–44.]
- 大野 豪・原口 大・浦崎貴美子・小濱継雄 (2006) サツマイモの大害虫イモゾウムシ久米島における発生生態と防除の現状. 昆虫と自然 41: 25–30. [Ohno, S., D. Haraguchi, K. Urasaki and T. Kohama (2006) The West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*: its occurrence and current problems of its control in Kume Island, Okinawa. *Kontyu to Shizen* 41: 25–30.]
- Ohno, S., T. Sasaki, K. Urasaki and T. Kohama (2009) Improvement of survival of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae), by placing absorbent paper on the artificial diet after egg seeding and ensuring air permeability of the rearing tray. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 13–22.
- 大野 豪・浦崎貴美子・小濱継雄 (2009) イモゾウムシ人工飼料への塩酸添加による飼料のバクテリア汚染抑制. 応動昆 53: 77–83. [Ohno, S., K. Urasaki and T. Kohama (2009) Suppression of bacterial contamination of artificial diet for the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae), by adding hydrochloric acid to the diet. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 77–83.]
- 沖縄県農林水産部 (1994) 沖縄県ミバエ根絶記念誌. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 349 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (1994) *Memorial Book of Fruit Flies Eradication*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 349 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (1995) 平成 6 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 244 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (1995) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 1994*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 244 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (2003) 平成 14 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 237 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (2003) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 2002*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 237 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (2008) 平成 19 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 266 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (2008) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 2007*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 266 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (2011) 平成 21 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 339 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (2011) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 2009*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 339 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (2012) 平成 22 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 338 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (2012) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 2010*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 338 pp.]
- 沖縄県農林水産部 (2013) 平成 23 年度沖縄県特殊病害虫防除事業報告書. 沖縄県農林水産部, 沖縄. 350 pp. [Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries (2013) *Annual Report of Eradication Program for the Destructive Pest in Okinawa in 2011*. Okinawa Prefectural Government, Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Okinawa. 350 pp.]
- 農林水産省植物防疫所 (2013) 植物等の移動規制について. <http://www.maff.go.jp/pps/j/introduction/domestic/didoukisei/> [Plant Protection Station (2013) Regulation of movement of plant pests. <http://www.maff.go.jp/pps/j/introduction/domestic/didoukisei/>]
- Raman, K. V. and E. H. Alleyne (1991) Biology and management of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus*, In *Sweet Potato Pest Management: A Global Perspective* (R. K. Jansson and K. V. Raman, eds.). Westview Press, Boulder, pp. 263–281.
- Ray, R. C. and V. Ravi (2005) Post harvest spoilage of sweet potato in tropics and control measures. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 45: 623–644.
- Reddy, G. V., J. McConnel and A. E. Badilles (2012) Estimation of the population density of the sweetpotato weevils on the Mariana Islands. *J. Entomol. Acarol. Res.* 44: e4.
- Robinson, A. S. and J. Hendrichs (2005) Prospects for the future development and application of the sterile insect technique. In *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (V. A. Dyck, J. Hendrichs and A. S. Robinson, eds.). Springer, Dordrecht, pp. 727–760.
- 栄 政文 (1968) 奄美群島に発生する特殊病害虫: アリモドキゾウムシ. 鹿児島県農業試験場大島支場 65 周年記念誌 (鹿児島県農業試験場大島支場 編). 鹿児島県農業試験場大島支場, 鹿児島, pp. 27–48. [Sakae, M. (1968) Pest in Amami Islands: West Indian sweet potato weevil. In *Mem. 65th Anniv. Kagoshima Pref. Agric. Exp. Sta.* (Kagoshima Pref. Agric. Exp. Sta. Kagoshima Pref., ed.). Kagoshima, pp. 27–48.]
- 榎原充隆 (2003) イモゾウムシ成虫用人工飼料の開発. 応動昆 47: 67–72. [Sakakibara, M. (2003) Development of a meridic diet for adults of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes*

- postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 47: 67–72.]
- 桜井宏紀 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(4) 不妊虫の生殖生理. 植物防疫 54: 466–468. [Sakurai, H. (2000) Eradication of weevil by sterile-insect-release method (4): physiology of reproduction in sterilized insects. *Plant Prot.* 54: 466–468.]
- 桜井宏紀・渡辺博幸・杉本 毅・櫻谷保之・瀬戸口脩・川添幸治 (1994) アリモドキゾウムシの配偶子形成に及ぼすガンマ線照射の影響. 岐阜大学農学部研究報告 59: 11–20. [Sakurai, H., H. Watanabe, T. Sugimoto, Y. Sakuratani, O. Setoguchi and K. Kawazoe (1994) Effect of gamma-radiation on the gametogenesis in the Sweetpotato weevil, *Cylas formicarius*. *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ.* 59: 11–20.]
- 桜井宏紀・村上善紀・小濱継雄・照屋 匡 (2000a) ガンマ線照射によるイモゾウムシ雌の不妊化機構に関する研究. 岐阜大学農学部研究報告 65: 13–20. [Sakurai, H., Y. Murakami, T. Kohama and T. Teruya (2000a) Sterilizing mechanism of gamma-radiation in the female of West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ.* 65: 13–20.]
- 桜井宏紀・村上善紀・内村晴子・小濱継雄・照屋 匡 (2000b) イモゾウムシの精子形成過程とガンマ線照射による不妊化機構に関する研究. 岐阜大学農学部研究報告 65: 5–12. [Sakurai, H., Y. Murakami, H. Uchimura, T. Kohama and T. Teruya (2000b) Sterilizing mechanism of gamma-radiation in the male of West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ.* 65: 5–12.]
- 桜谷保之・杉本 毅・小濱継雄 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(1) 生活システム. 植物防疫 54: 455–458. [Sakuratani, Y., T. Sugimoto and T. Kohama (2000) Eradication of weevil by sterile-insect-release method (1): life cycle system. *Plant Prot.* 54: 455–458.]
- Sato, Y. and T. Kohama (2007) Post-copulatory mounting behavior of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Ethology* 113: 183–189.
- Sato, Y., S. Miyai, D. Haraguchi, S. Ohno, T. Kohama, K. Kawamura and M. Yamagishi (2010) Population dynamics of the West Indian sweetpotato weevil *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire): a simulation analysis. *J. Appl. Entomol.* 134: 303–312.
- Seber, G. A. F. (1982) *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. 2nd ed. Charles Griffin, London. 654 pp.
- Sherman, M. and M. Tamashiro (1954) The sweetpotato weevils in Hawaii: their biology and control. *Hawaii Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* 23: 1–36.
- Shiga, M. (1986) Analysis of spatial distribution in fruit fly eradication. In *Pest Control: Operation and Systems Analysis in Fruit Fly Management* (M. Mangel, J. R. Carey and R. E. Plant, eds.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 387–398.
- Shiga, M. (1991) Future prospect of eradication of fruit flies. In *Proceeding of the International Symposium on the Biology and Control of Fruit Flies* (K. Kawasaki, O. Iwahashi and K. Kaneshiro, eds.). Okinawa Prefectural Government, Okinawa, pp. 126–136.
- Shimizu, T. and S. Moriya (1996a) Tracking the adult locomotion in the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 31: 181–184.
- Shimizu, T. and S. Moriya (1996b) Daily locomotor activity in the Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) and sweet potato weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Brentidae) monitored by an actograph system. *Appl. Entomol. Zool.* 31: 626–628.
- 下地幸夫 (2003) イモゾウムシの卵接種が起因となる人工幼虫飼料汚染の防止. 沖縄農業 37: 57–60. [Shimoji, Y. (2003) Prevention of the bacterial contamination on the artificial larval diet of West Indian sweetpotato weevil *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire). *J. Okinawa Agric.* 37: 57–60.]
- Shimoji, Y. (2011) Effect of temperature on the development of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) on an artificial diet. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 51–54.
- 下地幸夫・小濱継雄 (1994) イモゾウムシの産卵行動. 応動昆 38: 43–46. [Shimoji, Y. and T. Kohama (1994) Oviposition behavior of the West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus* Fairmaire (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 38: 43–46.]
- Shimoji, Y. and T. Kohama (1996) An artificial larval diet for the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 31: 152–154.
- Shimoji, Y. and T. Miyatake (2002) Adaptation to artificial rearing during successive generations in the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95: 735–739.
- Shimoji, Y., M. Sugiyama and T. Kohama (1999) Marking of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) with calco oil red dye I. Effect of dye added to the artificial larval diet on development of the weevils, yield of adults and long lasting internal coloration in the adult. *Appl. Entomol. Zool.* 34: 231–234.
- Shiroma, E. and J. Kunishi (1977) Occurrence of *Euscepes postfasciatus* on swampcabbage *Ipomoea reptans*. *Proc. Hawaii Entomol. Soc.* 23: 170.
- Sikorowski, P. P. (1984) *Boll Weevil Mass Rearing Technology*. University Press of Mississippi, Jackson. 172 pp.
- Simmons, L. W. (2001) *Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton University Press, Princeton. 434 pp.
- 杉本 毅 (2000) 2種のゾウムシ類の起源, 分散, 我が国への侵入. 植物防疫 54: 444–447. [Sugimoto, T. (2000) Origine, dispersion and invasion of two sweet potato weevils. *Plant Prot.* 54: 444–447.]
- 杉本 毅・瀬戸口脩 (2008) 奄美大島におけるアリモドキゾウムシ根絶実証事業と残された課題. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 241–276. [Sugimoto, T. and O. Setoguchi (2008) The eradication program of the sweet potato weevil in Amami Island and remaining issues.

- In *Sterile Insect Technique: Eradication Technique for Invasive Species* (Y. Itô, ed.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 241–276.]
- Sugiyama, M., Y. Shimoji and T. Kohama (1998) Marking of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) with calco oil red dye II. Effects of the dye on fecundity, longevity and sexual maturity. *Appl. Entomol. Zool.* 33: 375–378.
- 鈴木芳人・宮井俊一 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(5) 不完全不妊虫の利用—理論的アプローチ—. 植物防疫 54: 169–471. [Suzuki, Y. and S. Miyai (2000) Eradication of weevils by sterile-insect release method (5): making use of partially sterilized insects. *Plant Prot.* 54: 469–470.]
- Swezey, O. (1925) Notes and exhibitions: *Euscepes batatae* (Waterhouse). *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* 6: 19.
- Swezey, O. (1946) Notes and exhibitions: *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire). *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* 13: 4.
- 立田晴記 (2012) イモゾウムシの発音変異と防除に向けた展望. 植物防疫 66: 301–315. [Tatsuta, H. (2012) Variation in disturbance songs in the West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus* and a future perspective of its control. *Plant Prot.* 66: 301–315.]
- Tucker, R. (1937) The control of scarabee (*Euscepes batatae*) (Waterhouse) in Barbados. *Agric. J. Dep. Sci. Agric. Barbados* 6: 133–156.
- 上里卓己・小濱継雄 (2008) イモゾウムシ幼虫用人工飼料の簡易な作製法. 九病虫研会報 54: 60–63. [Uezato, T. and T. Kohama (2008) A simple method for preparing artificial larval diet of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Kyusyu Plant Prot. Res.* 54: 60–63.]
- 浦崎貴美子・大野 豪・原口 大・小濱継雄 (2009) 幼虫用人工飼料作製法の簡易化がイモゾウムシの生存と発育に及ぼす影響. 応動昆 53: 1–6. [Urasaki, K., S. Ohno, H. Haraguchi and T. Kohama (2009) Effect of simplifying the preparation of larval artificial diet on survival and development of the West Indian sweetpotato weevil *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 1–6.]
- Uritani, I., T. Saito, H. Honda and W. K. Kim (1975) Induction of furano-terpenoids in sweet potato roots by the larval components of the sweet potato weevils. *Agric. Biol. Chem.* 37: 1857–1862.
- Werren, J. H., L. Baldo and M. E. Clark (2008) Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology. *Nat. Rev. Microbiol.* 6: 741–751.
- 山岸正明・下地幸夫 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(7) イモゾウムシの大量増殖・不妊化・マーキング・輸送・放飼. 植物防疫 54: 476–478. [Yamagishi, M. and Y. Shimoji (2000) Eradication of weevils by sterile-insect-release methods (7): mass-production, irradiation, marking, transportation and release of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire). *Plant Prot.* 54: 476–478.]
- Yamamura, K., S. Wakamura and S. Kozai (1992) A method for population estimation from a single release experiment. *Appl. Entomol. Zool.* 27: 9–17.
- Yanders, A. (1959) The effect of x-rays on sperm activity in *Drosophila*. *Genetics* 44: 545–546.
- 安田慶次 (1996) イモゾウムシ成虫捕獲用のピットホールトラップの作製とその誘引特性. 応動昆 40: 97–102. [Yasuda, K. (1996) Attractiveness of pitfall trap to West-Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 40: 97–102.]
- 安田慶次 (1998) イモゾウムシ・アリモドキゾウムシの総合的管理に関する研究. 沖縄農試研報 21: 1–80. [Yasuda, K. (1998) Studies on integrated pest management of West Indian sweetpotato weevil *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) and sweet potato weevil *Cylas formicarius* (Fabricius). *Bull. Okinawa Pref. Agric. Exp. Sta.* 21: 1–80.]
- 安田慶次・小濱継雄 (1990) 沖縄県におけるイモゾウムシとアリモドキゾウムシの分布. 九病虫研会報 36: 123–125. [Yasuda, K. and T. Kohama (1990) Distribution of the sweetpotato weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) and the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) in Okinawa prefecture. *Kyusyu Plant Prot. Res.* 36: 123–125.]
- Yasuda, K. and M. Tokuzato (1999) Sound production during mating and disturbance in the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 34: 443–447.