

## 総 説

## 大量増殖されたウリミバエの遺伝的虫質管理

宮 竹 貴 久

(生態系保全学講座)

## Genetic Quality Control in Mass-Reared Melon Flies

Takahisa Miyatake

(Department of Ecosystem Conservation)

Quality control in mass-reared melon flies, *Bactrocera cucurbitae*, after eradication is discussed, based on the results of artificial selection experiments. First, a brief history of quality control in mass-rearing of insects is described. In practical mass-rearing of melon fly, many traits have already been differentiated between mass-reared and wild flies. These differing traits are reviewed and the factors which caused these differences are considered. It was considered that the differences between wild and mass-reared melon flies depended on the selection pressures from the mass-rearing method. Next, the results of several artificial selection experiments using the melon fly are reviewed. Finally, consideration is given to some correlated responses to artificial selection in mass-rearing. Longevity that is correlated to early fecundity was successfully controlled by artificial selection for reproduction in the mass-rearing system. On the basis of these results, an improved method for quality control in mass-reared melon fly with considerations for quantitative genetics is discussed.

Key words : *Bactrocera cucurbitae*, eradication, genetic correlation, mass-rearing, selection

## I. 緒 言

ウリミバエ *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) は、ウリ科及びナス科の野菜類とパパイヤやマンゴーなどの熱帯果樹類を加害する害虫である(図1)。ウリミバエはもともと日本には生息していなかったが、1919年に八重山群島で初めて発見されて以来、1972年までに沖縄県全域、そして1974年には鹿児島県の喜界島にまで広まった<sup>1)</sup>。そのため南西諸島から本州以北に向けての果菜類の持ち出しが、日本の植物防疫法によって厳密に禁止された。ウリミバエの北上によって、危機感を抱いた農林水産省は南西諸島全域からウリミバエを根絶するプロジェクトを開始した。1971年のことである。ウリミバエの根絶には不

妊虫放飼法が適用された。不妊虫放飼法は、照射して不妊にした雄を野外に放し、野生の雌と交尾させることで、次世代の虫数を減らし、害虫を根絶させる方法である。このため沖縄県那覇市にウリミバエの大量増殖工場が建設された(図2)。幾多の困難のち1976年に久米島においてウリミバエの最初の根絶が達成された<sup>10)</sup>。その後1987年に宮古群島、1989年に奄美群島、1990年に沖縄群島、そして最終的に1993年の八重山群島で根絶を達成し<sup>10)</sup>、事実上日本からの完全根絶が達成された。

根絶後、ウリミバエ防除対策事業における最重要課題は東南アジアや台湾から日本への再侵入防止に



Fig. 1 A mating pair of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*.



Fig. 2 The mass-rearing facility of the melon fly in Okinawa.

移った。今後、再侵入が生じることがあれば我々は再び侵入個体群を素早く再根絶する努力をしなければならない。不妊虫放飼法を除いてウリミバエ根絶のために有効な方法が開発されていないため<sup>24)</sup>、沖縄では根絶の後でもいつでも不妊虫を放飼できるようにウリミバエの大量増殖を続けている。大量増殖における問題点の一つに飼いつづけている増殖虫の虫質管理がある。根絶前には、もし大量増殖されたウリミバエの品質が劣化したとしても新しいハエを野外から導入しシステムの更新を行うことが可能であった。しかし根絶後は、ウリミバエが発生している諸外国から新しくウリミバエを導入することは日本の植物防疫法によって禁止された。このような状況下では、何世代も累代飼育されたハエの品質を維持管理することが重要となる。現在、不妊虫放飼のために適した高品質な大量増殖虫を長期間維持するための確立された方法はない。そこでミバエ根絶後は大量増殖

されたハエの品質を維持し、さらに改良する方法を確立することが目標とされる。

## II. 大量増殖昆虫における品質管理の歴史

1960年代に大量増殖プログラムの一般的な目標がまとめられた<sup>15)</sup>。Finney and Fisher<sup>8)</sup>は、大量増殖プログラムの最終目標を、「最小量の人員・時間・空間で、出来る限り安く大量に虫を生産すること、すなわち生産効率」と述べている。しかし生産効率は、増殖昆虫の虫質の劣化という新しい問題を引き起こした。そして1960年代後半に虫質管理(Quality Control=QC)というアイデアが生まれた<sup>1)</sup>。1971年に「The Implications of Permanent Insect Production」というタイトルのシンポジウムがローマで開催された。このシンポジウムでBoller<sup>2)</sup>は大量増殖昆虫の質における行動形質の側面について解説し、Mackauer<sup>22,23)</sup>は大量増殖昆虫における形質変化の遺伝的基礎について説明した。Chambersが1977年に増殖虫の虫質管理に関する総説を書き<sup>5)</sup>、その後不妊虫放飼法の枠組みにおける大量増殖昆虫のQCの概念が確立された<sup>3,4)</sup>。また累代飼育過程での形質変化における遺伝的バックグラウンドも不妊虫放飼プログラムのための昆虫大量生産に重要であることが確認されるようになった<sup>20,28,32,34)</sup>。このレポートでは、大量増殖されたウリミバエの虫質管理における量的遺伝学的側面に焦点を合わせる。

## III. 沖縄で大量増殖されたウリミバエの特徴

野生のウリミバエと大量増殖されたウリミバエではその特徴にいくつかの違いがあり、それらは沖縄で増殖されたミバエを材料にして研究されてきた。その結果を表1にまとめた。表では、形質を3つのカテゴリに分割して示した。すなわち(1)生活史形質、(2)行動形質、および(3)生理的形質である。野生と大量増殖されたウリミバエとを用いて58の比較実験が行われ、26の形質についての結果が明らかにされている。生活史形質はさらに3つに分割して示した。すなわち「繁殖」、「生活史の諸期間とタイミング」、および「個体変異」。「繁殖」については、10の実験結果において大量増殖虫は野生虫よりも常に多産であった。1つのケースを除く24のケースで、大量増殖虫は野生虫よりも各生活史ステージの期間が短かった。「個体変異」について調べた6つの形質のうち

Table 1 Comparison of traits of wild and mass-reared melon flies in the mass-rearing facilities of Okinawa

Category	Traits	Results <sup>a</sup>			
		W>M	W=M	W<M	
1. Life history traits					
1-1. Reproduction	Fecundity <sup>38,42,47,51)</sup>	0	0	5	
	% of females that laid eggs <sup>19)</sup>	0	0	1	
	Hatchability of eggs <sup>19)</sup>	0	0	1	
	Frequency of oviposition <sup>38)</sup>	0	0	1	
	Number of matings <sup>38,19)</sup>	0	0	2	
	1-2. Duration and timing in life history	Development time <sup>29)</sup>	1	0	0
		Pre-oviposition period <sup>38,42,47,51)</sup>	7	1	0
		Age of peak fecundity <sup>47)</sup>	2	0	0
		Ovarian development time <sup>52)</sup>	1	0	0
		Post-ovipositional life span <sup>38)</sup>	1	0	0
		Longevity <sup>19,38,40,47)</sup>	5	0	0
		Pre-mating period <sup>19,38,46,47,52)</sup>	6	0	0
	1-3. Individual variations	Intervals of remating <sup>19)</sup>	1	0	0
		Pre-oviposition period <sup>38)</sup>	1	0	0
		Fecundity <sup>38)</sup>	1	0	0
Frequency of oviposition <sup>38)</sup>		1	0	0	
Number of matings <sup>38)</sup>		1	0	0	
2. Behavioral traits	Longevity <sup>38)</sup>	0	1	0	
	Pre-mating period <sup>38)</sup>	0	1	0	
	Flight ability <sup>41)</sup>	2	0	0	
2-1. Dispersal ability	Dispersal distance <sup>14,40,48)</sup>	3	1	0	
	Recapture rates in traps <sup>40,48)</sup>	3	0	0	
	2-2. Mating behavior	Time of mating <sup>17,18,52)</sup>	4	0	0
Initiation time of wing vibration <sup>17,18,52)</sup>		4	0	0	
Mating site <sup>17)</sup>		0	1	0	
3. Physiological traits	Diurnal rhythm of CO <sub>2</sub> output <sup>12)</sup>	0	1	0	

<sup>a</sup>W and M indicate wild and mass-reared populations, respectively. Wild flies were those reared on pumpkins as larval diet, and used for experiments less than 3 generations after introduction from fields. Numerals in the table are number of experiments that showed indicated relationship between the value of traits in W and M.

4つで、大量増殖虫は野生虫より個体変異の幅が小さかった。行動形質は「分散能力」と「交尾行動」に分けられた。大量増殖虫の分散能力は野生虫のものほど優れていなかった。雌に対する雄の求愛ディスプレイである翅振動行動と、交尾は、大量増殖虫の方が野生虫よりも早い時刻に生じた。さらに交尾行動における空間の広さに対する感受性<sup>35,49)</sup>や、野生虫の交尾行動に対する反応<sup>9)</sup>も、野生虫と大量増殖虫では異なっていた。野外ケージ内での野生虫の分布場所(すなわち、葉、果実または木枝)は、大量増殖虫と異なっていなかった<sup>17)</sup>。これらの他、実際の大量増殖世代とともに幼虫発育期間が人為的に短縮されるように選抜され、それに伴い幼虫期間の遺伝分

散が減少していく過程が明らかにされている<sup>37)</sup>。

上述してきた野生虫と大量増殖虫の間の違いを引き起こした要因はなんだろうか？ 実験室で育てられた昆虫系統では、集団の有効サイズが小さい場合に遺伝的浮動に起因する近親交配の悪影響が重要な問題となり、集団サイズが大きい場合にはむしろ人為選択圧が重要となる<sup>6)</sup>。したがって大量の虫を飼う必要のある大量増殖過程では大量増殖方法に伴う人為選択圧による形質の変化が重要となる。

#### IV. ウリミバエにおける人為選択実験

人為選択実験は、昆虫の形質に関与する遺伝子の基礎を評価することができる役に立つツールである<sup>7)</sup>。

これまでにウリミバエを用いて5つの人為選択実験が行われた。行われた実験のすべてで分断選択方法が採用された。初期あるいは後期繁殖齢を選択した実験は3回行われている。初期繁殖系統は羽化後若い齢に採られた卵だけを使用して毎世代育てられ、後期繁殖系統は年をとった成虫から集められた卵を使って毎世代繁殖させた。選択に対する明確な応答は3回のうち2つの実験ケースで得られたが<sup>30,50</sup>、反応の得られなかった実験結果もあった<sup>39</sup>。しかし後者の実験における選択への非応答は、遺伝子の応答を探知するためには不十分な世代数だったことによるのかもしれない。これらの結果は、ウリミバエには繁殖形質に遺伝変異があることを示している。この他、成虫前発育期間に対する人為選択が2回行われており、結果は選択への明確な応答を示した<sup>25,27,50</sup>。これらの実験は、ウリミバエの成虫前生存期間に遺伝変異があることを示している。

人為的に分断選択を行ったウリミバエの集団間で、直接選択の対象としなかった形質間に見られた変化、すなわち相関反応が5つの実験結果で報告されている(表2)。初期繁殖と後期繁殖に対して2方向に選択した3つの実験では、性成熟<sup>39</sup>、初期繁殖力と後期繁殖力、寿命<sup>30,50</sup>、そして幼虫期間<sup>29</sup>に相関反応が見られた。さらにそのうち一つの実験では、交尾時刻と概日リズムにも相関反応が見られている<sup>33</sup>。成虫前

発育期間に対して選択した2つの実験で交尾時刻<sup>31,50</sup>、成虫サイズ<sup>27</sup>、及び概日リズム<sup>45</sup>に相関反応が見られた。これらの結果は、選択のターゲットとはならなかった形質における予測し得ない変化が大量増殖コロニーの人為選択下でも相関反応の結果として生じている可能性を示唆している。とくに上述した生活史形質に選択をかけたときに交尾時刻も変化することは、不妊虫放飼法にとって重大な問題である。不妊虫放飼法は交尾を介して対象害虫を根絶させる方法であり、放飼虫と野生虫の交尾時刻のズレは、両者のランダム交配からの逸脱を導くだろう。ウリミバエでは集団間の平均交尾時刻が1時間以上異なる場合、ランダム交配から有意にずれ、交配前隔離の観察されることが明らかとなっている<sup>36</sup>。以上に述べたようなウリミバエにおける形質間の遺伝相関に関しては、本論のほかに詳細な解説がなされている<sup>32</sup>。

#### V. 大量増殖における人為選択実験結果の適用

小さなケージ内での人為選択実験によって得られた結果(小規模選択)が大量増殖(実用的な大規模選択)において適用可能かどうかについて調べなければならない。これらの小規模選択実験の結果を実際の大量増殖システムに適用する際に考えなければならない3つの問題点がある。まず実際の大量増殖

Table 2 Correlated responses to the selected traits in the melon fly

Selected traits	Direction of two way selection			Correlated traits
	Direction of correlated responses			
1. Reproduction <sup>39</sup>	Early	VS	Late	Time required for sexual maturation
	Short		Long	
2. Reproduction <sup>50</sup>	Early	VS	Late	Longevity
	Short		Long	
	High		Low	
	High		Low	
3. Reproduction <sup>30</sup>	Early	VS	Late	Longevity
	Short		Long	
	High		Low	
	Short		Long	
4. Larval period <sup>50</sup>	Short	VS	Long	Mating time
	Early		Late	
5. Development time <sup>27</sup>	Short	VS	Long	Mating time
	Early		Late	
	Small		Large	

システムにおける大規模選択の結果が、実験より得られた小規模実験の結果と同じと考えられるかという点。2番目に選択への相関反応が、実際の不妊虫放飼法の応用を考えた時に大量増殖虫の品質にネガティブな影響を持っていないかという点。3番目に、適用の費用効果面である。

最初の問題点は2つの要素に依存している。すなわち1) 小規模実験集団と大量増殖に用いた基礎集団との間での遺伝子頻度の違い、2) 小規模選択で生じるかも知れない近交弱勢とランダム遺伝浮動の影響、である。第2の問題点は、選択した形質と相関して反応する形質との間の「トレードオフ」と関わる。不妊虫放飼法にとって良い形質が人為的に選抜される場合でも、選択された形質に関連する他の形質が害虫根絶プロジェクトにとって有害であるかもしれない。例えば初期繁殖力と寿命との負の相関は、ウリミバエ<sup>30)</sup>とキイロショウジョウバエ<sup>21,44)</sup>で観察されているトレードオフの例である。形質間の遺伝相関に関する情報の蓄積が必要である。3番目の問題点、つまり大量増殖に対する人為的選択実験の適用の対費用効果はもちろん重要であるが、その前に我々は大量増殖昆虫の遺伝分散と遺伝共分散に関する情報をさらに蓄積する必要がある。

沖縄における実際のウリミバエ大量増殖において、実際の大量増殖選択システムを用いて小規模選択実

験の結果の適用が行われた<sup>37)</sup>。ウリミバエ大量増殖虫の寿命は、飼育世代とともに徐々に減少している<sup>13)</sup>。キイロショウジョウバエでは、後期繁殖に対する選択で寿命短縮の回復が観察されており、これは初期繁殖力と寿命のトレードオフと考えられている<sup>21)</sup>；しかし Partridge and Fowler (1992) は違う考えを持っている<sup>43)</sup>。Kakinohana and Yamagishi は、沖縄の大量増殖ウリミバエを飼育33世代以降2つの集団に分割した<sup>13)</sup>。すなわち、1つは羽化後2週目から6週目までの集団から毎世代採卵を行った集団であり、もう1つは5~6週目の高齢の親からのみ採卵を行った集団である。もしキイロショウジョウバエで観察された繁殖と寿命のトレードオフがウリミバエでも観察されるなら、後者集団の寿命短縮は止まるはずである。結果は予想通りであり、後者集団の10週目生存率は34世代以降常に前者の集団に比べて高い値を示した<sup>37)</sup>。これは採卵のタイミングを変えることで、ウリミバエの寿命を人為的に操作できた事例として興味深い。

VI. ウリミバエの理想的な虫質管理システム

不妊虫放飼法の成功のために必要となる大量増殖虫の形質は何であろうか？ それは大量増殖された雄のミバエが、野外で野生雌と交尾する能力である。したがって、野生雌のいるところに飛んで行き、多

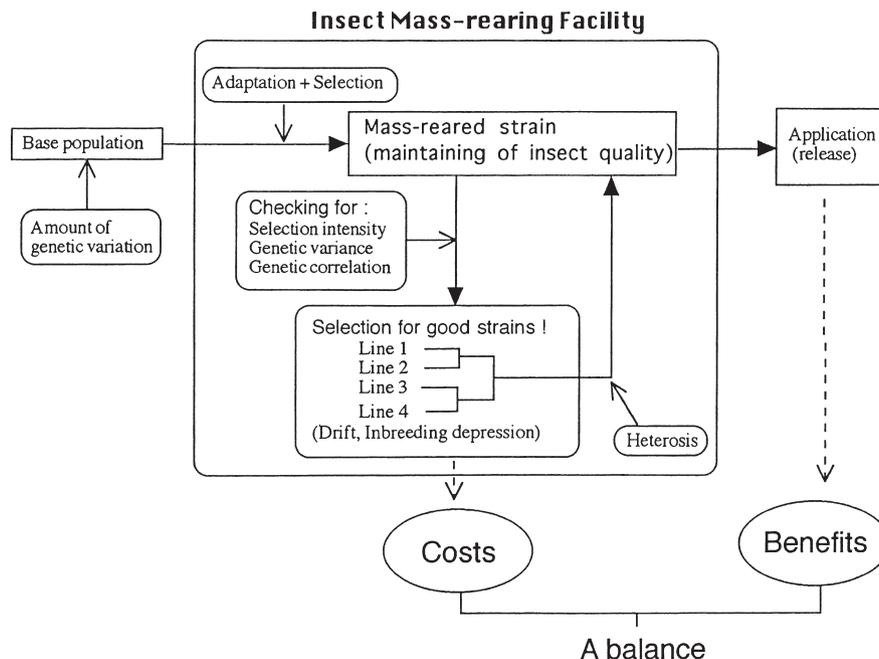


Fig. 3 An ideal aspect of quality control in the mass-reared melon fly with quantitative genetic considerations.

くの野生雌を惹きつける魅力的な大量増殖雄を人為的に選んで生産できれば理想的であろう。もし野生雌が、野生雄よりも大量増殖された雄と好んで交尾するならば、そういう雄を生産することで、よりアクティブな虫質管理を実践することが出来る。しかし、実際にそのような雄を人為的に選抜するにはいくつかの困難があろう。

図3は量的遺伝学的側面から考えられる理想的なウリミバエ大量増殖システムである。野外より野生虫を採集して人工増殖施設で飼い始める際に、まずその基礎集団の遺伝変異がどれほどあるのかが重要な問題となる(これは創始者効果と呼ばれる)。累代大量増殖の第一段階では、人工飼育を行うことによる様々な選択圧、例えば人工餌に対する適応や、野外とは異なる一定に調節された飼育温度や飼育湿度に対する適応、そして狭い空間内に高密度で飼育されることへの適応が増殖虫の形質を遺伝的に変えることになる。もし飼育開始時に、大量増殖方法に適応せず個体数が著しく減る場合には、小集団内である特定の遺伝変異を持つ個体だけが選抜されてしまい、遺伝変異の減少による悪影響が生じるだろう(これは瓶首効果と呼ばれる)。このような影響を経たあとで、我々は大量増殖方法に適した大量増殖系統を得ることができる。この過程は確立と呼ばれている<sup>20)</sup>。一旦大量増殖系統が確立した後でも、我々はその品質に十分注意を払わなければならない。遺伝変異を減らさないという観点からもっとも理想的な累代飼育法は、大量増殖系統以外にも、シブ交配により遺伝変異の固定した小規模の分集団を数多く飼うことであろう。この際、各ストック間の遺伝変異は大きい方が良い。そしてもし大量増殖系統の品質に劣化が生じたならば、これらの分集団間で交配を重ね遺伝変異を回復させて大量増殖系統に戻す、または入れ替えるといった作業が必要になろう。現在、ウリミバエでデータは得られていないが、このような交雑によるヘテロシスの効果は今後考えなければならない重要な問題の1つである。その前に、不妊虫放飼の際の大量増殖にとって必要な形質が何であるかについてはさらにデータを蓄積する必要がある。もちろん、今述べてきたような選抜による品質管理にかかるコストと不妊虫放飼プロジェクトによってもたらされる利益の試算を行っておくことも必要である。

## 要 約

ウリミバエ根絶後の大量増殖における虫質管理について、人為選択実験の結果に基づいて考察した。まずミバエ類の大量増殖における虫質管理の簡単な歴史について触れた。沖縄県で現在飼育されている大量増殖虫は、野生虫と比べて多くの形質が異なっている。そこで現在飼育されている大量増殖虫の特質を明らかにし、なぜそのような違いが生じたのかについて考えた。その結果、形質の変化には大量増殖方法による選択圧が大きく関与していると考えられた。そこで、大量増殖虫のいくつかの形質に対する人為選択実験の結果をレビューした。さらに、大量増殖虫の繁殖と寿命に関わる形質を人為的に操作することに成功した沖縄県の事例を紹介した。以上の結果をふまえて、ウリミバエ根絶後の大量増殖における虫質管理の方向性について考察した。

## 文 献

- 1) Baumhover, A.H., C.H. Husman and A.D. Graham : Screw-worm. pp. 533-554. In D.L.Smith (Ed.), *Insect Colonization and Mass- production* (1968)
- 2) Boller, E.F. : Behavioural aspects of mass-rearing of insects. *Entomophaga* **17**, 9-25 (1972)
- 3) Calkins, C.O. : Quality Control. pp. 153-162 In A.S. Robinson and G. Hooper (Eds.), *Fruit Flies ; Their Biology, Natural Enemies and Control Vol. 3B*, Elsevier, Oxford (1989)
- 4) Calkins, C.O., K. Bloem, S. Bloem and D.L. Chambers : Advances in measuring quality and assuring good field performance in mass reared fruit flies. pp. 85-96 In C.O. Calkins, W. Klassen and P. Liedo (Eds.), *Fruit Flies and the Sterile Insect Technique*, CRC Press, Boca Raton, CO (1994)
- 5) Chambers, D.L. : Quality control in mass rearing. *Ann. Rev. Entomol.* **22**, 289-308 (1977)
- 6) Crow, J.F. and M. Kimura : *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row, New York, 591 pp (1970)
- 7) Falconer, D.S. : *An Introduction to Population Genetics*, 3rd edn, Wiley, New York, 438 pp (1989)
- 8) Finney, G.L. and T.W. Fisher : Culture of entomophagous insects and their hosts. pp. 328-355, In P. DeBach and E.T. Schlinger (Eds.), *Biological Control of Insect Pests and Weeds*, Chapman and Hall, Lon-

- don (1964)
- 9) Hibino, Y. and O. Iwahashi : Mating receptivity of wild type females for wild type males and mass-reared males in the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). Appl. Entomol. Zool. **24**, 152-154 (1989)
  - 10) Iwahashi, O. : Eradication of the melon fly, *Dacus cucurbitae*, from Kume Is., Okinawa with the sterile insect release method. Res. Popul. Ecol. **19**, 87-98 (1977)
  - 11) Kakinohana, H. : Qualitative changes in the mass reared melon fly, *Dacus cucurbitae* Coq, pp. 27-36 In Fruit Fly Problems (Proc. Symp. Kyoto and Naha, Japan, 1980) National Institute of Agricultural Science, Yatabe, Ibaraki, Japan (1980)
  - 12) Kakinohana, H. : The melon fly eradication program in Japan. pp. 223-236. In C.O. Calkins, W. Klassen and P. Liedo (Eds.), Fruit Flies and the Sterile Insect Technique, CRC Press, Boca Raton, CO (1994)
  - 13) Kakinohana, H. and M. Yamagishi. : The mass production of the melon fly techniques and problems, pp. 1-10 In K. Kawasaki, O. Iwahashi and K. Kaneshiro (Eds.), Biology and Control of Fruit Flies (Proc. Int. Symp. Okinawa, Japan 1991), Ginowan, Okinawa, Japan (1991)
  - 14) Kakinohana, H., H. Soemori and H. Nakamori : Dispersal ability of mass-reared melon fly adults under field conditions. pp. 23-24, In Report of the Eradication program of the Melon Fly in Okinawa Prefecture (in Japanese) (1977)
  - 15) Knipling, E.F. : Introduction. pp. 2-12 In C.N. Smith (Ed.), Insect Colonization and Mass Production, Academic Press, New York and London (1966)
  - 16) Koyama, J. : Overview of the studies on the eradication of the melon flies in Japan. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **38**, 219-229. (in Japanese) (1994)
  - 17) Koyama, J., H. Nakamori and H. Kuba : Mating behavior of wild and mass-reared strains of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae), in a field cage. Appl. Entomol. Zool. **21**, 203-209 (1986)
  - 18) Kuba, H. and J. Koyama : Mating behaviour of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae): Comparative studies of one wild and two laboratory strains. Appl. Entomol. Zool. **17**, 559-568 (1982)
  - 19) Kuba, H. and H. Soemori : Characteristics of copulation duration, hatchability of eggs and remating intervals in the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae), Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **32**, 321-324. (in Japanese with an English summary) (1988)
  - 20) Leppla, N.C. : Laboratory colonization of fruit flies, pp. 91-103 In A.S. Robinson and G. Hooper (Eds.), Fruit Flies ; Their Biology, Natural Enemies and Control Vol. 3B, Elsevier, Oxford (1989)
  - 21) Luckinbill, L.S., R. Arking, M.J. Clare, W.C. Cirocco and S.A. Buck : Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster*. Evolution **38**, 996-1003 (1984)
  - 22) Mackauer, M. : Genetic aspects of insect production. Entomophaga **17**, 27-48 (1972)
  - 23) Mackauer, M. : Genetic problems in the production of biological control agents. Ann. Rev. Entomol. **21**, 369-385 (1976)
  - 24) Matsui, M., H. Nakamori, T. Kohama and Y. Nagamine : The effect of male annihilation on a population of wild melon flies, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae) in northern Okinawa, Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **34**, 315-317. (in Japanese with an English summary) (1990)
  - 25) Miyatake, T. : Response to artificial selection for development time in the melon fly, pp. 317-321 In K. Kawasaki, O. Iwahashi and K. Kaneshiro (eds.), Biology and Control of Fruit Flies (Proc. Int. Symp. Okinawa, Japan 1991), Ginowan, Okinawa, Japan (1991)
  - 26) Miyatake, T. : Difference in the larval and pupal periods between mass-reared and wild strains of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera : Tephritidae). Appl. Entomol. Zool. **28**, 577-581 (1993)
  - 27) Miyatake, T. : Two-way artificial selection for developmental period in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae). Ann. Entomol. Soc. Am. **88**, 848-855 (1995)
  - 28) Miyatake, T. : Artificial selection experiments in the melon fly : the status quo and problems, pp. 437-443. In B. A. McPherson and G. J. Steck (Eds.), Fruit Fly Pests : A World Assessment of Their Biology and Management, St. Lucie Press, Delray Beach, FL, USA (1996)
  - 29) Miyatake, T. : Comparison of adult life history traits in lines artificially selected for long and short larval and pupal developmental periods in the melon fly,

- Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae). Appl. Entomol. Zool. **31**, 335-343 (1996)
- 30) Miyatake, T. : Genetic trade-off between early fecundity and longevity in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae). Heredity **78**, 324-335 (1997)
- 31) Miyatake, T. : Correlated responses to selection for developmental period in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae): time of mating and daily activity rhythms. Behavior Genetics **27**, 489-498 (1997)
- 32) Miyatake, T. : Genetic changes of life history and behavioral traits during the mass-rearing in the melon fly. Researches on Population Ecology **40**, 301-310 (1998)
- 33) Miyatake, T. : Circadian rhythm and time of mating in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae) selected for age at reproduction. Heredity, in press.
- 34) Miyatake, T. and M. Yamagishi : Active quality control in mass reared melon flies : Quantitative genetic aspects, pp. 201-213. In Management of Insect Pest : Nuclear and Related Molecular and Genetic Techniques, IAEA, Vienna, Austria (1993)
- 35) Miyatake, T. and D. Haraguchi : Mating success in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae) under different rearing densities. Ann. Entomol. Soc. Am. **89**, 284-289 (1996)
- 36) Miyatake, T., and T. Shimizu : Genetic correlations between life-history and behavioral traits can cause reproductive isolation. Evolution **53**, 201-208 (1999)
- 37) Miyatake, T., and M. Yamagishi : Rapid evolution of larval development time during mass-rearing in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*. Researches on Population Ecology **41**, 291-297 (1999)
- 38) Nakamori, H. : Variation of reproductive characters in wild and mass-reared melon flies, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae), Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **31**, 309-314 (in Japanese with an English summary) (1987)
- 39) Nakamori, H. : Behavioural and ecological studies on sexual competitiveness in the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett, mass production. Bull. Okinawa Agric. Exp. Stn. Suppl. **2**, 1-64 (in Japanese with an English summary) (1988)
- 40) Nakamori, H. and H. Soemori : Comparison of dispersal ability and longevity for wild and mass-reared melon flies, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae) : A comparison between laboratory and wild strains. Appl. Entomol. Zool. **16**, 321-327 (1981)
- 41) Nakamori, H. and K. Simizu : Comparison of flight ability between wild and mass-reared melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae), using a flight mill. Appl. Entomol. Zool. **18**, 371-381 (1983)
- 42) Nakamori, H., H. Kakinohana and H. Soemori : Method of mass rearing melon flies, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). 3. Mass collection of eggs. J. Okinawa Agric. **14**, 1-5. (in Japanese with an English summary) (1976)
- 43) Partridge, L. and K. Fowler : Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. Evolution **46**, 76-91 (1992)
- 44) Rose, M.R. and B. Charlesworth : Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. II. exploratory selection experiments. Genetics **97**, 187-196 (1981)
- 45) Shimizu, T., T. Miyatake, Y. Watari, and T. Arai : A gene pleiotropically controlling developmental and circadian periods in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae). Heredity **79**, 600-605 (1997)
- 46) Soemori, H. : Difference in mating occurrence between mass-reared and wild strains of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett. Bull. Okinawa Agric. Exp. Stn. **5**, 69-71 (in Japanese with an English summary) (1980)
- 47) Soemori, H. and H. Nakamori : Production of successive generations of a new strain of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae) and reproductive characteristics in mass rearing. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **25**, 229-235 (in Japanese with an English summary) (1981)
- 48) Soemori, H. and H. Kuba : Comparison of dispersal ability among one wild and two mass-reared strains of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae), under field conditions. Bull. Okinawa Agric. Exp. Stn. **8**, 37-41 (in Japanese with an English summary) (1983)
- 49) Soemori, H., S. Tsukaguchi and H. Nakamori : Comparison of mating ability and mating competitiveness between mass-reared and wild strains of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. **24**, 246-250 (in Japanese with an English summary) (1980)
- 50) Suenaga, H. : Correlated responses of mating behaviour of *Dacus cucurbitae* to control of fruit flies, pp. 327-330 In K. Kawasaki, O. Iwahashi and

- K. Kaneshiro (eds.), *Biology and Control of Fruit Flies* (Proc. Int. Symp. Okinawa, Japan 1991), Gino-wan, Okinawa, Japan (1991)
- 51) Sugimoto, A. : Egg collection method in mass rearing of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **22**, 60-67 (in Japanese with an English summary)
- (1978)
- 52) Suzuki, Y. and J. Koyama : Temporal aspects of mating behavior of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae) : A comparison between laboratory and wild strains. *Appl. Entomol. Zool.* **15**, 215-224 (1980)