

トノサマバツタの生態と防除

田中 寛

I. はじめに

トノサマバツタはユーラシア、アフリカ、オーストラリア大陸とその周辺の島々に生息し、しばしば大発生して農作物に甚大な被害を与える飛蝗（ひこう）の一種である（第1図）^{1,2)}。飛蝗はバツタ類のうちの一部であるが、低密度時と高密度時で生理、行動、体色、形態等が大きく異なる相変異^{3,4,5,6)}という現象を示す点で他のバツタ類と異なり、この相変異は大発生とも密接に関係している。

トノサマバツタは世界では農作物の害虫で薬剤による防除が行われているが、日本での発生はまれである。一方、本種は1994~97年と2007年に関西国際空港（以下関西空港）において大発生し、飛行機の安全な離着陸に支障をきたす可能性があると考えられ、農業害虫以外の危機管理的な対応を要する側面も持つことが明らかになった⁷⁾。

このような現状から、トノサマバツタの生態と防除法をとりまとめて考察することは、今後とくに日本での本種の大発生に対応する上で有益である。この総説においては本種の日本における相変異、大発生、生活史、防除について海外と比較しつつ述べることにする。



第1図 トノサマバツタの分布と大発生地
●は主な大発生地。（田中²⁾を改変）

II. 生態

1. 相変異

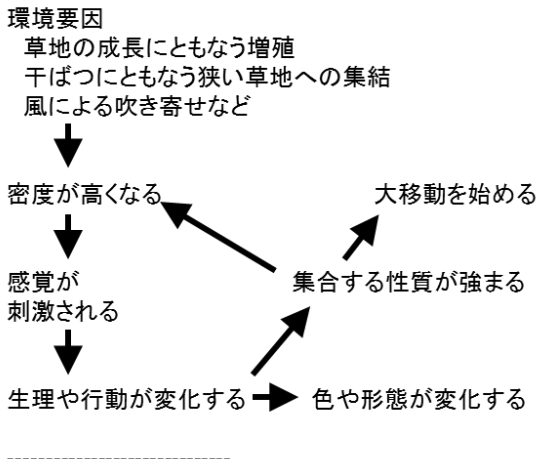
トノサマバツタの相変異は大発生がしばしばくり返される西アフリカ^{8,9,10)}と中国¹¹⁾の個体群について研究され、幼虫の体色、成虫の形態、繁殖に関する形質等に及ぼす密度効果が室内実験を通じて明瞭に示された。すなわち高密度時は低密度時に比べて幼虫が黒化し（最終的には黒色と橙色のツートンカラーになる）、成虫の翅が長く後腿節が短くなる（飛翔、移動に適した形態になる）。また、産卵数が少なくなり、卵の重量が増加する（次世代の孵化幼虫の体重が増加する）。さらに、高密度時には幼虫による行進¹²⁾、成虫による群飛、移動¹³⁾といった低密度時とは異なる行動を起こすことが報告されている。

一方、大発生がまれにしか起こらない日本の個体群ではどうであろうか。室内において16 cm×16 cm×高さ15 cmのケージを使用して低密度区（1頭/ケージ）、中密度区（2頭/ケージ）、高密度区（5頭/ケージ）^{2,14)}、野外において5 m×5 m×高さ1 mの囲いを使用して低密度区（2頭/m²）区、中密度区（20頭/m²）、高密度区（200頭/m²）¹⁵⁾をそれぞれ設定して比較したところ、日本の個体群でも高密度になるにもなつて幼虫の体色、成虫の形態、繁殖に関する形質が西アフリカや中国の個体群と同様に変化するという明瞭な相変異を持つことが示された²⁾。また、高密度時の幼虫の行進行動も確認された²⁾。日本の個体群も相変異の能力を失ったわけではなく、高密度になる条件が整えば西アフリカや中国の個体群と同じように大発生を引き起こす可能性を有している。

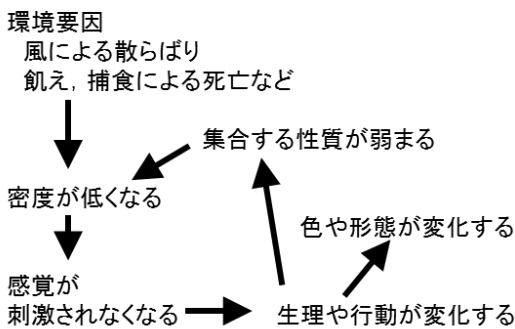
相変異では密度によって生理、行動、体色、形態などが大きく異なることから、低密度時の定住型の個体を孤独相、高密度時の移住型の個体を群生相、中間段階のものを転移相と呼んで区別している³⁾。孤独相から群生相へ、そして群生相から孤独相への転移にはしばしば数世代を要する。また、生理や行動は比較的速やかに変化し、体色や形態は遅れて変化することがわかっている（第2図）²⁾。

草地の成長にともなう増殖、干ばつにともなう狭い草

● 孤独相から群生相になるプロセス



● 群生相から孤独相になるプロセス



第2図 相変異のプロセス (田中²⁾を改変)

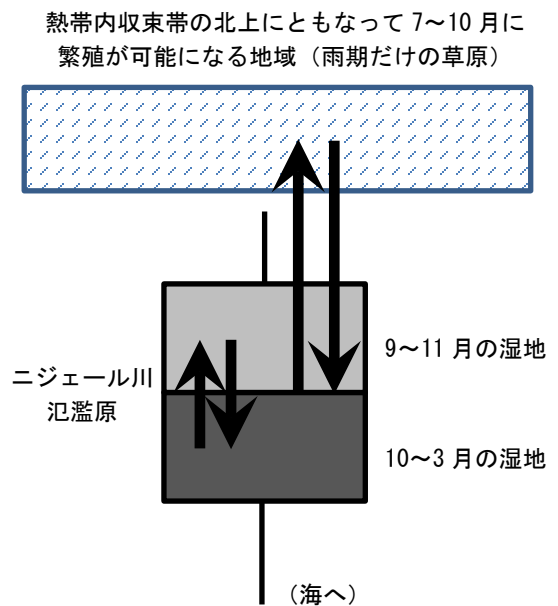
地への集結、風による吹き寄せなどによって密度が高くなると感覚（主として接触による）が相互に刺激され、生理や行動が変化して集合する性質が強まる。これは密度をさらに上げ、集合する性質をより強めるサイクルを形成することになり、結果として体色や形態が群生相のタイプに変化し、幼虫、成虫による大移動が始まる。一方、風による分散、飢えや捕食、病気などによって密度が低くなると感覚の相互刺激が減少し、生理や行動が変化して集合する性質が弱まる。これはさらに密度を下げ、集合する性質を弱めるサイクルを形成することになり、その結果として色や形態が孤独相のタイプに変化し、幼虫、成虫による移動は終わる。このように相変異は大発生や大移動と密接に関係する現象であり、群生相は大発生や大移動の際に有利な性質を持っているが、相変異が大発生や大移動の原因または結果であるとはいえない。

2. 大発生

トノサマバッタが恒常的に大発生する地域としては西アフリカ^{13,16,17}、マダガスカル¹⁸、中央アジア³、中国¹⁹、

フィリピン¹⁸などがある。西アフリカのニジェール川氾濫原においては上流側では9月に洪水が始まって11月に水が退き、下流側では10月に洪水が始まって3月に水が退く¹⁷。水が退いたあとは本種の生育、繁殖に好適な草地環境になる。また、氾濫原の周辺は熱帯内収束帯（南北両半球の気団の接点で雨をもたらず）が夏に北上して雨を降らせ、一時的に孤独相成虫の好適な生育、繁殖場所になる。孤独相の成虫は季節風に乗ってこれらの好適な環境をいわば閉じた回路の上を移動するように生育、繁殖しているが（第3図）、雨季の降水量が多いと氾濫原の外側での生存個体数が多くなり、乾季に成虫が移入し氾濫原の内側で密度が高くなって群生相が生じる。一旦群生相が生じると回路を離れて長距離を移動し、4年間でアフリカ中南部全体に成虫の大発生が広がったこともあった¹³。マダガスカルとフィリピンでも孤独相の成虫はニジェール川氾濫原と同じような閉じた回路の上を移動しながら生活しており、通常と異なる降水量をきっかけに群生相が生じて成虫の大発生が広がり、終息までに時間を要する¹⁸。

中国では上記のような閉じた回路は存在しない。957～1956年の1,000年間に海河、黄河、淮河、長江（揚子江）流域においてそれぞれ156、206、236、111回の大発生が記録されているが、うち75%は年内に終息し、最も長く続いたものでも2年半で終息している¹⁹。また、黄河と淮河の流域ではエルニーニョが発生した1～2年後にトノサマバッタが大発生することが多い²⁰。通常と異なる降水量によって大河の流域の荒地で草が旺盛に生育したり、



第3図 ニジェール川氾濫原付近におけるトノサマバッタの季節移動 (矢印)

氾濫原の退水時に同じく草が旺盛に生育したりして群生相のきっかけになっているようである。

恒常的な大発生地以外では、オーストラリアクインズランド州の中央高地の草地では1973～76年に²¹⁾、インドネシアのスマトラ島では1997～98年に²²⁾それぞれ本種の大発生が認められたが、これらはいずれも農地開発により広大な好適生息地が形成されたのが主な原因と考えられている。また、中国の新疆ウイグル自治区では他国から飛来したと考えられる成虫により大発生した事例がある²³⁾。

日本も恒常的な大発生地ではなく、好適発生場所を渡り歩く閉じた回路は存在しない。しかし、科学的な調査が行われた近年の大発生としては、沖縄県大東諸島のサトウキビ圃場^{24, 25)}、栃木県の新たに造成された草地²⁶⁾、鹿児島県馬毛島の山火事跡地^{27, 28, 29)}、沖縄県伊平屋島のサトウキビ圃場と水田³⁰⁾、沖縄県下地島のサトウキビ圃場と空港周辺の草地^{31, 32)}、大阪府の関西空港の埋立地草地⁷⁾などがあり、大発生時の個体数は馬毛島では1,250万～5,400万個体(推定方法によって異なる)、下地島では203万個体、関西空港では1,340万個体(一期島)と3,880万個体(二期島)と推定されている。また、科学的な調査はないものの、江戸時代から昭和初期にかけても北海道³³⁾、千葉県、神奈川県、福岡県など³⁴⁾において本種の大発生と推定できる記録が残されている。

日本では沖縄のサトウキビ圃場での大発生事例が多い。また、九州以北では山火事跡地や土地造成後の草地での大発生が主であり、上記の北海道での大発生(1880年代)も北海道の開拓(土地造成)が急激に進んだためと考えられている³³⁾。日本では西アフリカや中国のような大河流域の荒れ地や氾濫原がなく、降水量の多い年や翌年に大発生するパターンは存在しない。広大な好適生息地がなく、大発生が頻発しにくい、という点で日本は西アフリカや中国と異なると考えられる。

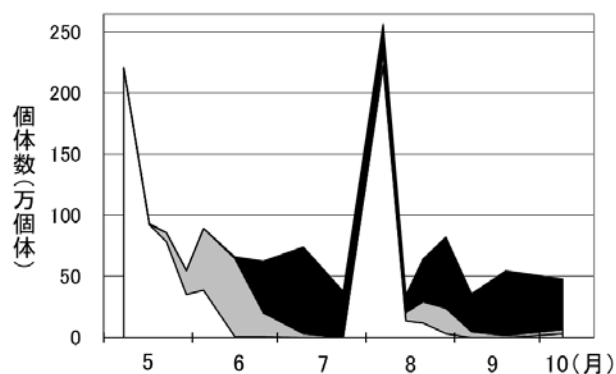
なお、興味深い点として、日本での大発生は中国と同様に長くは続かず、北海道では3年、馬毛島、伊平屋島、下地島では1年、関西空港では1年(やや多発傾向にあった期間は4年)で終息している。これは生活史との関連性があるように思われるので詳しくは後述する。

3. 生活史

トノサマバツタはニジュール川氾濫原とその周辺では1年に3～4回発生を繰り返している¹⁷⁾。ヨーロッパやアフリカのトノサマバツタは日長に反応して産卵を抑制したり休眠卵と非休眠卵を産み分けたりして³⁵⁾休眠性の地理的変異を持ち、高緯度地方では1年に1回、中緯度地方では1年に2回発生を繰り返し、低緯度地方では休眠がなく1年に3～4回の発生を繰り返している。

日本のトノサマバツタにおいては京都で採集した系統は短日で飼育した場合に休眠卵を、長日で飼育した場合には非休眠卵を産卵し、休眠卵は低温を経験した後に孵化してくる³⁶⁾。鹿児島で採集した系統も京都と同じく短日で休眠卵を、長日で非休眠卵を産生するが、札幌、仙台で採集した系統は短日、長日とも休眠卵を産生し、長日では産卵抑制が認められる³⁷⁾。また、沖縄で採集した系統は短日、長日とも非休眠卵を産生する(短日では休眠卵を産生することもある)。日本のトノサマバツタについては同様の結果が他の研究によっても得られており^{38, 39)}、これらの結果を合わせると概ね、高緯度の北海道および東北地方では1年に1回、中緯度の関東地方から九州地方にかけては1年に2回、低緯度の南西諸島では1年に3回発生を繰り返す(それぞれ、年1化、2化、3化という)地理的変異を持つ生活史が示唆される。実際、野外調査においてこの推定は裏付けられており、関西空港では年2化(主として卵で越冬)⁷⁾、沖縄県の下地島では年3化(成虫、幼虫、卵で越冬)³²⁾の生活史が確認されている。年1化と2化、2化と3化の境界は連続的であり、種分化は起こっていない。なお、中国のトノサマバツタにおいても休眠⁴⁰⁾や卵の耐寒性⁴¹⁾が研究され、日本と同様の地理的変異を持つことが明らかになっている。

休眠性と生活史の地理的変異はそれぞれの地域で最も適応的なタイプが残った自然選択の結果である。たとえば札幌や山形では1年に2世代を繰り返すだけの温量がない。もし夏に非休眠卵を産生すると、孵化した幼虫は冬が来るまでに成虫になって産卵することができず、そのようなタイプは不適応となって死滅することになる。札幌、山形の長日で産卵抑制し、短日で休眠卵を産生するタイプはその結果として生まれてきたものである。関西空港においては4月下旬～5月上旬に卵が孵化し、老齢



第4図 関西空港一期島南東側エリアにおけるトノサマバツタ

推定生息個体数の推移。白色、灰色、黒色はそれぞれ若齢幼虫、老齢幼虫、成虫の個体数(田中⁷⁾を改変)

幼虫は5月下旬、成虫は6月中旬に見られる(第1世代)(第4図)⁷⁾。この成虫が産生した卵は7月下旬~8月上旬に孵化し、老齢幼虫は8月中旬、成虫は8月下旬に見られる(第2世代)。ここで自然選択され、最も適応的となったのは長日で非休眠卵を、短日で休眠卵を産生する年2化のタイプである。なお、第1世代の成虫の一部には札幌、山形のような長日での産卵抑制と長日短日両方における休眠卵産生を行う年1化のタイプも混じっており³⁶⁾、冷涼な年には年1化のタイプがやや適応的なのであろう。

この休眠と生活史の地理的変異は長距離移動の際に移動先で不適応を起こす。最もわかりやすい例は近畿のトノサマバッタが群生相となって東北や北海道へ移動した場合であり、非休眠卵から産生した幼虫が生活史を完結できないため翌夏には個体数が激減することになる。このように日本、中国、ヨーロッパの中高緯度地域で大発生した場合、100 km程度の南北方向への移動によって生活史が移動先の気候に不適応を起こす可能性が十分にある。一方、低緯度の熱帯においては卵休眠を持たないので、数百kmの南北方向への移動では移動先の気候に不適応を起こす可能性が小さい。

以上の生態(相変異、大発生、生活史)をとりまとめると、西アフリカ、中国、日本の個体群における大発生のパターン(可能性、頻発性、長期継続性)はそれぞれの相変異の能力、広大な好適生息地、生活史の地理的変異の有無によって比較し、説明することが可能であろう(第1表)。大発生の可能性はいずれの個体群も持っている。大発生の頻発性は広大な好適生息地を持つ西アフリカと中国で高く、持たない日本では低い。大発生の長期継続性は生活史の地理的変異がない西アフリカで高く、地理的変異のある中国と日本で低い。このように考えると各個体群の大発生のパターンがわかりやすく思われる。

第1表 地域による大発生、生態、環境の違い(田中¹⁵⁾を改変)

	西アフリカ	中国	日本
大発生の可能性	+	+	+
大発生の頻発性	+	+	-
大発生の長期継続性	+	-	-
相変異の能力	+	+	+
広大な好適生息地	+	+	-
生活史の分化	-	+	+

III. 防除

1. 海外の飛蝗防除の状況

飛蝗の防除は網で捕獲して食用にしたり、溝を掘って

幼虫の集団を落とし込んで埋めたりする原始的な物理的防除が古くには行われていた⁴²⁾。化学合成殺虫剤が利用できるようになってからは残効性の長い有機塩素系殺虫剤のディルドリンが多用されたが、生物蓄積の問題により使用されなくなり、現在では有機リン系殺虫剤のMEP(フェニトロチオン)が主に使用されている。また、時に数百km²に及ぶ広い面積を処理するため、飛行機によるULV(超少量)散布が行われている。一方、トノサマバッタの有機リン系剤マラソン抵抗性も確認され⁴³⁾、新技術の開発が求められている。

生物的防除法としては昆虫病原菌メタリジウム(*Metarhizium acridum*)のオイルエマルジョン製剤の開発が進められ、オーストラリアトビバッタ(*Chortoicetes terminifera*)で4,000 ha規模の防除試験に成功したことから⁴⁴⁾、オーストラリアではグリーンガード[®]、アフリカではグリーンマッスル[®]という商品名で販売されるようになった。本剤は被曝から死亡までに1~2週間を要するため防除対象は成虫でなく幼虫集団であるが、90%以上の死亡率が得られ、とくに有機栽培農家や国立公園内などでの処理において実用的である。効果が得られる飛蝗の種も多く、グリーンガード[®]は中国でトノサマバッタに対して実用的効果が得られている⁴⁵⁾。

飛蝗は移動距離が大きいためモニタリング、予察(発生予報)、防除には広域の協力が欠かせない。オーストラリアでは連邦と4州による専門委員会APLC(Australian Plague Locust Commission)がこの業務を担当しており、専門員による地上巡回調査(大発生が予想される場合は飛行機やヘリコプターも使用)、ライトトラップ、レーダー等によりトノサマバッタも含めた3種の飛蝗の発生をモニタリングして現状を把握し、予察を行っている⁴⁶⁾。防除は基本的には土地の所有者がトラックに搭載した防除器具で行うが、大規模発生の場合はAPLCが飛行機によるULV散布を行っている。防除薬剤はMEP、フィプロニル、メタリジウムが主に使用される。

アフリカから中東にかけて大発生するサバクトビバッタ(*Schistocerca gregaria*)では飛蝗の移動が20か国以上にまたがり、貧困な国や紛争中の国もあるため、広域な国際協力が難しい。ここではFAO(国連食糧農業機構)が各国から得られた飛蝗の情報収集や提供を行っており、インターネット上でもその情報を得ることができる⁴⁷⁾。防除は基本的にそれぞれの国で行われるが、大規模発生時には成虫集団の広がりが1,000 km²に達することもあり(成虫集団1 km²は4,000~8,000万個体の成虫を含むため総個体数は400~800億個体になる)、その場合は国際支援による防除が行われる。

2. 関西空港におけるトノサマバツタの防除

関西空港におけるトノサマバツタの防除はアフリカやオーストラリアの飛蝗に比べると格段に小規模であるが、一期島と二期島の面積はそれぞれ510 haと545 ha（防除対象面積は127 haと139 ha）で通常の日本の農作物にはない規模である。一方で飛行機を使用した薬剤防除はできないため、幼虫の集団を対象にした効率的な防除を行い、成虫を羽化させない戦術を取った⁷⁾。

関西空港開港（一期島共用開始）2日前の1994年9月2日、ライントランゼクト法（30 m歩いて両側1 m幅の面積に生息する個体を計数；以下同様）によるトノサマバツタの密度は $0.71/\text{m}^2$ で、南東側エリア（滑走路等のエリア；第5図）の総個体数は90万個体であった。成幼虫の行動を観察したところ集合や群飛などの行動は全く認められず、飛行機の航行に障害はないと判断し、防除は行わなかった。別途室内において薬剤殺虫効果試験を行ったところ、シバのシバツトガ、スジキリヨトウ、シバオサゾウムシ、コガネムシ類幼虫に対して登録のあるMEP乳剤の効果が高いことが明らかになったので、翌年以降はこれらの害虫を対象とする本剤の散布により、バツタの同時防除効果を期すことにした。

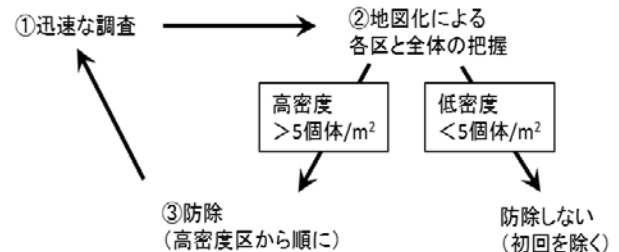
1995年5月下旬に当初予想した南東側エリアでなく、北西側エリアの建築物の間の草原でトノサマバツタ幼虫が大発生した。総個体数は北西側エリア1,246万個体、南東側エリア92万個体、計1,338万個体であり（第5図）、幼虫の集合や行進などの行動が見られ、羽化後に成虫が群飛する可能性が高いと判断されたため、ただちに防除を行った。

その後も局所的にやや高密度になった地点を対象に防除を行い、1995～97年の延防除面積はそれぞれ133.1 ha, 52.5 ha, 7.2 haであったが、総個体数は300万個体を超えることはなかった。1996年9月にはセアカゴケグモ *Latrodectus hasseltii*によるトノサマバツタ成虫の捕食、1997年6月には昆虫寄生菌 *Entomophthora gryllii*によ

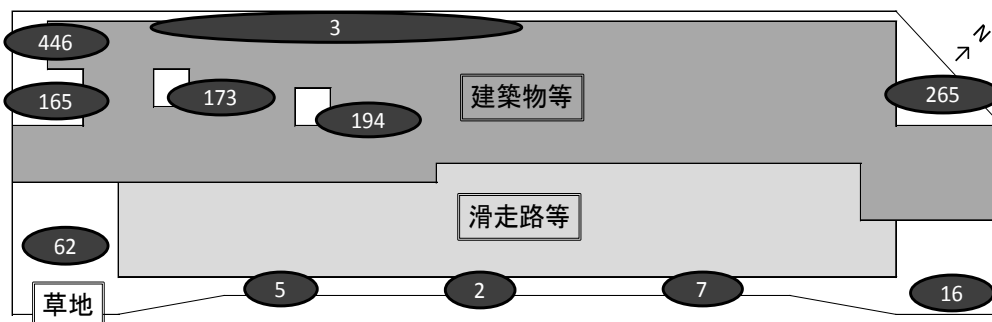
る成幼虫の死亡が多数確認され、天敵相の成熟とともに一期島での大発生は終了した。

二期島では供用開始が2か月後に迫った2007年6月に群生相の色彩（黒色と橙色のツートンカラー）を持つ幼虫集団が多数確認され、成虫羽化後の群飛が必至と予想されたため、ただちに調査と防除を並行して行った。調査および防除の基本戦略は一期島での経験に基づき、①迅速な調査（2時間以内で終了）、②結果の地図化による各区と全体の把握、③高密度区から順に防除（初回を除いて低密度区（5個体/ m^2 未満）では防除しない）、④次回調査と②地図化による防除効果の的確な評価、①～③の繰り返し、とした（第6図）。

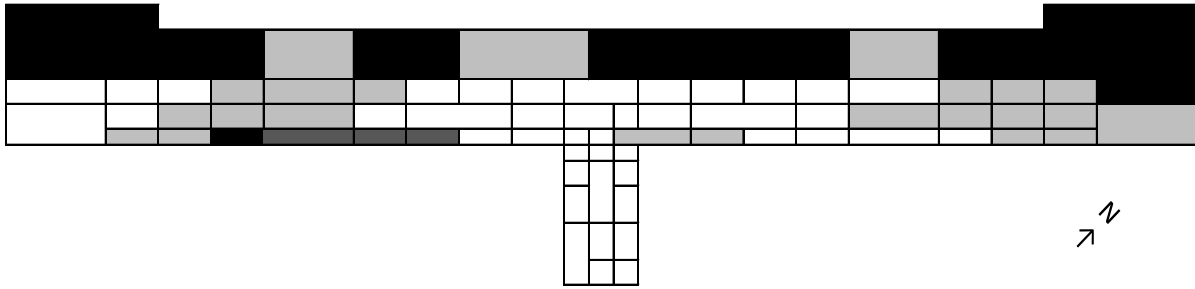
滑走路、作業路などの舗装路を境界として78区を設定し、ライントランゼクト法による結果を地図化したところ、一期島と同様に島の北西側で密度が高く、南東側で密度が低いことが明らかになり（第7図）、6月9日の総個体数は3,884万個体と推定された。ただちに高密度区から低密度区へと順に防除を行ったところ総個体数は急激に減少し、6月12日、14日、19日、29日の総個体数は1,077万、186万、95万、14万個体と推定された。6月19日には防除を終了したが、下旬には *E. gryllii*による成幼虫の死亡も確認され、以後密度が再び高くなることはなく、二期島での大発生は終了した。防除の所要時間は58分/haであり、防除対象面積139 haの処理に135時間を要すると推定された。



第6図. 2007年6月の二期島における基本戦略



第5図 関西空港一期島の1995年6月上旬におけるトノサマバツタ個体数数字は生息個体数（万個体）。（田中ら⁷⁾を改変）



第7図 関西空港二期島の2007年6月9日におけるトノサマバツタの区画別生息密度
密度(個体数/m²): 白色—5未満, 淡灰色—5以上10未満, 濃灰色—10以上20未満,
黒色—20以上(田中ら⁷⁾を改変)

3. トノサマバツタの防除における天敵の重要性

日本においては現在大河流域の氾濫原や荒れ地に相当する生息地がないため、西アフリカや中国のように降水量の変動にともなって荒れ地の降雨後や洪水の退水後にトノサマバツタが大発生するというパターンはない。サトウキビ圃場で時おりやや多発する事例を除くと山火事跡や土地造成後などの草地での大発生が主である。このような場所では産卵場所となる裸地や餌となるイネ科雑草が多く、天敵も少ない。トノサマバツタの大発生と天敵の関係を明らかにした詳しい研究はないが、関西空港の一期島、二期島および馬毛島のトノサマバツタの大発生において昆虫寄生菌*E. gryllyi*の確認後にはトノサマバツタの大発生が終息し、以後大発生は起こっていない^{7,28)}ことからみて、トノサマバツタの大発生は天敵不在の生物的環境が大きな要因になっていると推察される。天敵が不在の場合、トノサマバツタは近畿では4世代(2年間)で数百万倍に増加する可能性が指摘されており⁷⁾、防除に際しては節足動物等も含めて天敵の保護を考慮に入れる必要がある。

4. 危機管理としてのトノサマバツタの防除

トノサマバツタは日本ではふだん害虫として認識されていないが、相変異の能力は有しており、天敵が少なくなるなど好適な条件が揃えば大発生して成虫による群飛、移動を引き起こす可能性がある。また、日本では農作物に与える害よりむしろ空港や道路の飛行機、自動車等に与える害、すなわち事故による人的被害や交通マヒの発生のほうが重大であるように思われる。関西空港一期島の大発生時には前年秋から警戒していたので時間的な余裕があったが、二期島では成虫の羽化までに1週間程度の余裕しかなく、成虫の群飛が起こるかどうかわいどいところであった。その意味で二期島において採用した調査と防除の基本戦略①～③設定は的確であり、冒頭で述べた危機管理は無事に行われたと言えよう。日本では、関

西空港のトノサマバツタで行ったような害虫に関する危機管理事例、ならびに数百ha規模の害虫防除事例の検証報告はこれまでなかったように思われる。本報告が今後もし起りうる大規模な害虫の危機管理に有益な情報となれば幸いである。

IV. 摘要

トノサマバツタは相変異を持つ飛蝗の一種であり、西アフリカ、中国などでしばしば大発生する。日本のトノサマバツタを調査したところ、西アフリカ、中国と同等の相変異を有すること、生活史がヨーロッパ、アフリカと同様であることが明らかになり、一方、西アフリカや中国のような大発生に適した生息地がほとんど存在しないこともわかった。これらの結果の比較検討により日本ではトノサマバツタがなぜ大発生しにくいのか、なぜ大発生が継続しにくいのかについて考察した。関西国際空港では1994～97年に一期島、2007年に二期島でトノサマバツタが大発生し、危機管理として空港での飛行機事故を防止するために、調査と防除の基本戦略を設定した上で防除を行った。

V. 引用文献

- 1) Centre for Overseas Pest Research (1982). The Locust and Grasshopper Agricultural Manual. Centre for Overseas Pest Research.
- 2) 田中 寛 (1983). 日本のトノサマバツタ密度の効果を調べる. インセクタリウム. 20:88-92, 126-135.
- 3) Uvarov, B. (1921). A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. Bull. Entomol. Res. 27:91-104.
- 4) Uvarov, B. (1966). Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology vol.1. Cambridge.

- 5) Uvarov, B. (1977). Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology vol. 2. Centre for Overseas Pest Research.
- 6) Pener, MP., Simpson, SJ. (2009). Locust Phase Polyphenism: An Update. *Advances in Insect Physiology*. 36:1-272.
- 7) 田中 寛・保田淑郎・柴尾 学 (2015). 関西国際空港の一期島と二期島におけるトノサマバツタの大発生と管理. 関西病虫害研究会報. 57:1-9.
- 8) Norris MJ., (1950). Reproduction in the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in relation to density and phase. *Anti-Locust Bull.* 6:1-48.
- 9) Gunn DL., Hunter-Jones P. (1952). Laboratory experiments on phase differences in locusts. *Anti-Locust Bull.* 12:1-29.
- 10) Albrecht FO., Verdier M., Blackith RE. (1959). Determination de la fertilité par l'effet de groupe chez le criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.). *Bull. biol.* 92:349-427.
- 11) Kao WT. (1965). A Preliminary comparative study on morphology of the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) in different phases. *Acta Entomologica Sinica.* 14:603-609.
- 12) Ellis PE. (1951). The marching behavior in hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the laboratory. *Anti-Locust Bull.* 7:1-46.
- 13) Batten A. (1967). Seasonal movements of swarms of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in western Africa in 1928 to 1931. *Bull. Entomol. Res.* 57:357-380.
- 14) Tanaka H. (1982). The migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae), in Japan. I. Experiment on crowding effects. *Appl. Entomol. Zool.* 17:467-479.
- 15) 田中 寛 (1996). トノサマバツタの相変異と休眠性. (久野英二編著) 昆虫個体群生態学の展開. pp. 375-389.
- 16) Davey JT. (1959). The African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* Rch. & Frm., Orth.) in the Central Niger Delta. Part two: The ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. *Locusta* 7:1-180.
- 17) Farrow RA. (1975). The African migratory locust in its main outbreak area of the middle Niger: quantitative studies of solitary populations in relation to environmental factors. *Locusta* 11:1-198.
- 18) Farrow RA. (1974). Comparative plague dynamics of tropical *Locusta* (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Entomol. Res.* 64:401-411.
- 19) Ma S. (1958). The population dynamics of the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) in China. *Acta Entomol. Sinica.* 8:1-40.
- 20) Zhang Z., Li D. (1999). A possible relationship between outbreaks of the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) in China and the El Nino episodes. *Ecol. Res.* 14:267-270.
- 21) Farrow RA. (1979). Causes of recent changes in the distribution and abundance of the migratory locust (*Locusta migratoria* L.) in Australia in relation to plagues. Report CSIRO. 32 pp.
- 22) Lecoq M., Sukirno (1999). Drought and an exceptional outbreak of the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen 1835) in Indonesia (Orthoptera: Acrididae). *J. Orthoptera Res.* 8:153-161.
- 23) Tanaka S., Zhu DH (2005). Outbreaks of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) and control in China. *Appl. Entomol. Zool.* 40:257-263.
- 24) 仲盛広明・伊藤嘉昭 (1974). 南大東島におけるトノサマバツタの転移相について. 応動昆. 18:5-8.
- 25) Ito Y., Yamagishi M. (1976). Outbreaks and partial phase transformation of *Locusta migratoria* L. in sugarcane fields of Minami- and Kita-daito zima, Okinawa. *Acrida* 5:17-26.
- 26) 高橋 滋 (1986). 栃木県におけるトノサマバツタの大発生について. 応動昆. 30:17-20.
- 27) 桐谷圭治・田中 章 (1987). 馬毛島で大発生したトノサマバツタ. *インセクトリウム*. 24:44-54.
- 28) 田中 章・桐谷圭治 (1987). 馬毛島で大発生したトノサマバツタⅡ. *インセクトリウム*. 24:330-337.
- 29) 田中 章・原 次夫・永島田義則・池田和俊・池浦孫次郎 (1987). 馬毛島におけるトノサマバツタの大発生. *植物防疫*. 41:2-3.
- 30) Yamagishi M., Tanaka S. (2009). Overwintering biology and morphological characteristics of the migratory locust, *Locusta migratoria* after outbreaks on Iheya Island, Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 44:165-174.
- 31) Shimizu Y., Nishide Y., Tanaka S., Murata M., Sikenbaru N., Yoza M., Miyaguni H., Matayosi Y. (2012). Gregarization of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) and prompt control on a subtropical island in Okinawa, Japan. *Intern. J. Tropical Insect Sci.* 32:148-157.

- 32) 清水優子・西出雄大 (2013). 沖縄県下地島におけるトノサマバッタの異常発生と生活史. 植物防疫. 67:21-26.
- 33) 田中 誠 (1980). 天為に闇く地為に赤しー北海道開拓と飛蝗. インセクタリウム. 17:242-251.
- 34) 長谷川 仁 (1976). 蝗と飛蝗. 自然1976年4月号. 18-19.
- 35) Verdier M. (1972). The different life cycles in *Locusta* in relation to climatic and genetic diversity. Proc. Int. study Conf. Current and Future Problems of Acridology, London 1970. pp. 335-338.
- 36) Tanaka H. (1994). Embryonic diapause and life cycle in the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae), in Kyoto. Appl. Entomol. Zool. 29:179-191.
- 37) Tanaka H. (1994). Geographic variation of embryonic diapause in the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera Acrididae), in Japan. Jpn. J. Entomol. 62:629-639.
- 38) Hakomori T., Tanaka S. (1993). Genetic control of diapause and other developmental traits in Japanese strains of the migratory locust, *Locusta migratoria* L.: univoltine vs. bivoltine. Jpn. J. Entomol. 60:319-328.
- 39) Diapause as a pivotal factor for latitudinal and seasonal adaptation in *Locusta migratoria* in Japan. In Danks HV. (ed) Insect Life-cycle polymorphism. Kluwer Academic Publishers. pp. 173-190.
- 40) Tanaka S., Zhu DH. (2008). Geographic variation in embryonic diapause, cold-hardiness and life cycles in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in China. Entomol. Sci. 11:327-339.
- 41) Jing XH., Kang L. (2003). Geographical variation in egg cold hardiness: a study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. Ecol. Entomol. 28: 151-158.
- 42) Krall S., Peveling R., Ba Diallo D. (ed.) (1997). New Strategies in Locust Control. Birkhauser.
- 43) Yang ML., Zhang JZ., Zhu KY., Xuan T., Liu XJ., Guo YP., Ma EB. (2009). Mechanisms of organophosphate resistance in a field population of oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). Arch. Insect Biochem. Physiol. 71:3-15.
- 44) Hunter DM., Milner RJ., Spurgin PA (2001). Aerial treatment of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Orthoptera: Acrididae) with *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes). 91:93-99.
- 45) Long Z., Hunter DM. (2005). Laboratory and field trials of Green Guard® (*Metarhizium anisopliae* var. *acridum*) (Deuteromycotina: Hyphomycetes) against the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis*) (Orthoptera: Acrididae) in China. J. Orthopterists' Soc. 14: 27-30.
- 46) Australian Plague Locust Commission (2015). <http://www.agriculture.gov.au/pests-diseases-weeds/locusts/>
- 47) Locust watch, Food and Agriculture Organization of the United Nations (2015). <http://www.fao.org/ag/locusts/en/info/info/index.html>