

交信攪乱法

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
著者名	田端,純 安居,拓恵 辻井,直 安田,哲也
発行元	日本応用動物昆虫学会
巻/号	61巻2号
掲載ページ	p. 63-71
発行年月	2017年5月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



交信攪乱法

—チョウ目以外の害虫における進展と展望—

田端 純*・安居 拓恵・辻井 直・安田 哲也

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構

Mating Disruption: Progress and Perspective for Application to Non-lepidopteran Insects. Jun TABATA,* Hiroe YASUI, Nao TSUJII and Tetsuya YASUDA National Agriculture and Food Research Organization; 3-1-3 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8604, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 61: 63-71 (2017)

緒 言

交信攪乱法は、合成したフェロモンを処理することによって害虫の同種間の化学情報交信を阻害し、その繁殖を抑えることを意図した害虫防除技術である (Rothschild, 1981; Bartell, 1982; Cardé, 1990; Silverstein, 1990; Sanders, 1997; Evenden, 2016). ほとんどすべての交信攪乱法は繁殖に直結する配偶行動を司る性フェロモンを応用したものであるため、本稿ではそのような配偶交信攪乱法に限定して議論を進めるが、アリ類の道しるべフェロモンによる情報交信の攪乱も可能であることが示されているので付記しておく (Tatsuki et al., 2005; Tanaka et al., 2009; Sunamura et al., 2011). 性フェロモンは一般的に種特異性が高く、微量でも行動・生理変化を引き起こす天然化合物であることから、他生物に影響を及ぼすリスクが低い (田端ら, 2007; Witzgall et al., 2010; Baker et al., 2016). そのため、交信攪乱法は環境調和型の害虫防除技術として 1960 年代から研究が進められ、国内だけでも 2 万 ha を超える農地で利用されている (福本・望月, 2007).

交信攪乱の効果は圃場スケールで発揮されるため、その作用機構を実験的に明らかにした研究例は少ないが (Tabata et al., 2007a, b), 理論的には「競合作用」と「非競合作用」に大別することができる (Miller et al., 2006a, b). 「競合作用」は、交信攪乱剤が対象の害虫 (多くの場合オス個体) を誘引し、本来のフェロモン源 (メス個体) と競合することによって配偶者探索行動のコストを増大させる効果で、擬似メス効果 (false-female following あるいは false-trail following) とも言われる。「非競合作用」は対象害虫の

誘引を伴わない効果で、高濃度のフェロモン成分に曝されることでフェロモン受容神経系が疲弊して感受性が低下する効果や、本物のフェロモンが交信攪乱剤から放出されるフェロモンによって覆い隠される (カモフラージュされる) ことでメスを発見できなくなる効果、あるいは交信攪乱成分を本物の性フェロモンと同時に受容することでフェロモン成分の混合バランスを正しく認識することができなくなる効果などが考えられる (Bartell, 1982; Sanders, 1997). これらは必ずしも互いに排他的に作用するわけではなく、実際には複数の効果が作用して交信攪乱という現象に至る事例も多いと考えられている (田付, 1999).

交信攪乱法に関する研究は 50 年以上にわたって行われており、多くの害虫種において有効性が示されているが、その大半はガ類 (チョウ目) を標的としたものである。独立行政法人農林水産消費安全技術センターによれば国内で登録されている交信攪乱 (交尾阻害) を使用目的とした農薬は 2016 年 12 月 22 日時点で 24 製剤あるが、うち 23 製剤はチョウ目の害虫を対象とした製剤である。海外の事例を含めても、商業的に成功している製剤はチョウ目を対象としたものに限られる (望月・澁谷, 2012). 一方で、近年の農産物や農業形態の多様化を背景としてガ類以外にも深刻な被害をもたらす害虫が増えており、それらを殺虫剤に依存することなく管理する技術のひとつとして交信攪乱法が担う期待は大きい。そこで、本稿ではコウチュウ類とコナカイガラムシ類を対象とした交信攪乱法に関する研究事例をそれぞれ 2 つ紹介する。これらの事例をもとに、チョウ目以外の害虫に対する交信攪乱法の実用性や課題を考察するとともに、今後の展望について議論する。

*E-mail: jtabata@affrc.go.jp

2017 年 1 月 20 日受領 (Received 20 January 2017)

2017 年 3 月 14 日登載決定 (Accepted 14 March 2017)

DOI: 10.1303/jjaez.2017.63

コウチュウ類を対象とした交信攪乱

多くのコウチュウ目の昆虫は性フェロモンや集合フェロモンを利用して配偶者や食餌を探索している。これらのフェロモンはガ類のものと同様に揮発性を有する嗅覚刺激物質であることが多い。そのような場合にはガ類と同じ手法で交信攪乱できると期待されるが、成功例は乏しい。その理由として、以下のような制約が考えられる。まず、コウチュウ類は一般的にガ類よりも成虫寿命が長く、長期間にわたって交尾できる場合が多い。そのため、交信攪乱剤を処理する期間を長く設定する必要がある。また、配偶者探索に費やす時間もともと長い昆虫の場合、交信攪乱の影響による時間的な損失が相対的に小さくなるため、その効果を受けにくいと考えられる。さらに、フェロモン以外の嗅覚情報（例えば餌資源由来の匂い成分など; Yasui et al., 2007; Yasui and Fujiwara-Tsujii, 2016）や、視覚情報（Fukaya et al., 2005, 2006）を連合して配偶者に定位するコウチュウ類も多い。このような種ではフェロモンを介した情報交信が攪乱されても、繁殖成功率にそれほど大きく影響しない可能性がある。その上、コウチュウ類のフェロモンは化学構造的に多様で、しばしば複雑な炭素骨格を含むため、体系的な工業生産が困難である。全体的に互いによく似た直鎖脂肪族化合物で、比較的容易かつ体系的に工業生産できるガ類のフェロモンとは対照的と言える。これらの制約がある中で、交信攪乱に成功した事例を以下に紹介したい。

オキナワカンシャクシコメツキ

オキナワカンシャクシコメツキ *Melanotus okinawensis* Ôhira (コウチュウ目: コメツキムシ科) は、沖永良部島を除く奄美群島と南大東島を含む沖縄群島に分布するサトウキビの害虫である（長嶺, 2000）。もともとススキ原などの原野に生息していたものが、1960年前後に在圃期間の長いサトウキビ品種が導入されて以来害虫として定着し、各地で被害が多発するようになった（長嶺, 2000）。多くの場合、2~5年間を幼虫として土壌中で過ごし、サトウキビの根を食害する（新垣, 2011）。慣行防除法として殺虫剤の土壌灌注が行われるが、島嶼部の水資源として重要な地下水を汚染するリスクが高いため（Arakaki et al., 2008b）、代替となり得る害虫管理手法として交信攪乱法を含むフェロモン利用技術の開発が1970年代から進められていた（玉木, 1995）。

多くのコメツキムシ類のメス成虫は、オス成虫や場合によってはメス成虫をも誘引するフェロモンを腹部から分泌する（Tóth, 2013）。オキナワカンシャクシコメツキの場合、日没直後から夜間にかけてメス成虫が *n*-ドデシルアセタート（酢酸ラウリル）を分泌し、これにオス成虫が誘引される（玉木ら, 1986）。酢酸ラウリルは大変単純な化

合物で、様々な日用品・工業用品に使用されているため、安価に入手することができる（玉木, 1995）。オキナワカンシャクシコメツキの成虫は2~6月に発生するが（仲盛・河村, 1997）、オスの方がメスよりも早く羽化する（玉木, 1995）。そこでまず、フェロモントラップを用いた大量誘引・捕殺（大量誘殺）でオスを除去する防除法が試みられた。長嶺・金城（1990）は、沖縄本島読谷村のサトウキビ畑（約25ha）に102個の水盤トラップを設置して、大量誘殺の効果を調査した。各フェロモントラップには1gの酢酸ラウリルが誘引剤として据え付けられた。1985~1988年に行われたこの調査では、年間合計約14万~27万頭のオス成虫が捕殺され、幼虫密度を調査実施前（1984年）の32~36%に減少させることに成功した。オキナワカンシャクシコメツキの大量誘殺を使用目的とした製剤は1989年に農薬として登録された（玉木, 1995）。

その後、沖縄県では全県を網羅した大量誘殺事業が進められ、南大東島では1996年時点で事業開始前の約1/5にまで害虫の密度を下げる事ができたが、被害を完全に防ぐことはできなかった（仲盛・河村, 1997）。オキナワカンシャクシコメツキの大量誘殺の最大の問題は、フェロモン剤処理区外からの標的害虫の侵入と考えられていた（仲盛・河村, 1997）。そこで、Arakaki et al. (2008a) は伊計島（158ha）のサトウキビ圃場に970~1,000個のフェロモントラップを設置し、島内の農地全体（81ha）を処理区とした大量誘殺試験を2000~2005年にかけて行った。結果として、害虫個体群密度は処理前の約10%（標識再捕獲法による推定）にまで減少した。しかし、大量誘殺によるオス成虫の除去率は35%程度に止まった。また、処理区においても既交尾メスが強い頻度（74~86%）で存在し、隣接した宮城島（無処理: 93~97%）よりもわずかに減少しただけであった。したがって、害虫個体群密度の大幅な減少は大量誘殺によるオス除去効果だけでは説明できず、トラップに捕殺される以外の合成フェロモンの効果、すなわち交信攪乱効果によるところが大きかったと考えられる。Arakaki et al. (2008a) は多数の地点に配置した合成フェロモン源にオス成虫が誘引されること（擬似メス効果）で生じる時間的な損失により、メス成虫との交尾が遅延され、繁殖成功率が低下したのではないかと考察している。

交信攪乱はトラップ設備やその管理を必要としないので、大量誘殺よりも利便性が高い。そこで、酢酸ラウリルをポリエチレンチューブに封入した交信攪乱製剤が開発された。この製剤を使用して、南大東島（3,057ha）の非農耕地も含めた全域を対象に2001~2007年にかけて実施された大規模な試験では、害虫の交尾率を14~71%に抑え、個体群密度を試験実施前の10%程度にまで減少させることに成功している（Arakaki et al., 2008b）。2017年3月現在、この製剤はチョウ目以外の交信攪乱を使用目的

として登録された唯一の農薬であり、20cmのポリエチレンチューブ製剤を10aあたり61~100本(有効成分・酢酸ラウリルとして10~17g)処理することが推奨されている(日本植物防疫協会, 2014)。

オキナワカンシャクシコメツキの近縁種であるサキシマカンシャクシコメツキ *M. sakishimensis* Ôhira の幼虫も同様にサトウキビの根を食害する。サキシマカンシャクシコメツキは先島諸島、与論島、沖永良部島に分布するほか、沖縄群島の一部でオキナワカンシャクシコメツキと混在している。サキシマカンシャクシコメツキの性フェロモンは、(E)-9,11-ドデカジエニルプチレートと(E)-9,11-ドデカジエニルヘキサノエートの100:3の混合物である(玉木ら, 1990)。これらの成分は、誘引を目的とした製剤として農薬登録されている(日本植物防疫協会, 2014)。しかし、共役二重結合を含み、酢酸ラウリルよりも製造コストがはるかに高いため、交信攪乱を目的とした多量の製剤としては供給し難い。

ケブカアカチャコガネ

ケブカアカチャコガネ *Dasylepida ishigakiensis* Nijima et Kinoshita (コウチュウ目: コガネムシ科) は先島諸島に固有の昆虫で、八重山列島の主に山林に生息することが知られていたが、1990年代後半から宮古島や伊良部島のサトウキビ畑で大発生するようになった(新垣ら, 2014)。春に孵化した幼虫は、2回の脱皮を経て翌年の秋に蛹化するまでサトウキビの根を食害する(Oyafuso et al., 2002)。成虫は2~3月に出現するが、口器が退化しているため後食しない(Oyafuso et al., 2002)。成虫は気温が比較的高い日(18時頃の気温が18°C以上)の日没前後約30分間に限って地上に現れ、メスがフェロモンを放出(コーリング)し、オスを誘引する(Arakaki et al., 2004)。交尾を終了したメス成虫は産卵のために土中深くに潜り込み、二度と地上に出現することはない。そのため、メスの交尾機会は限られている(Arakaki et al., 2004)。

ケブカアカチャコガネのフェロモン成分として、(R)-2-ブタノールが同定されている(Wakamura et al., 2009a)。コーリングするメス成虫からは、鏡像体である(S)-2-ブタノールと2-プロパノールも放出されるが、(S)-2-ブタノールはオス成虫の誘引を阻害する(Wakamura et al., 2009a)。2-プロパノールには誘引を促進する活性も阻害する活性も見られない(Wakamura et al., 2009a)。また、(R)-2-ブタノールと(S)-2-ブタノールの1:1の混合物(ラセミ混合物)はオス成虫を誘引しないことが野外でのトラップ試験により示されている(Wakamura et al., 2009b)。

誘引活性をもつ光学純度の高い(R)-2-ブタノールは、工業的な製造にコストがかかるために高価である。一方で、2-ブタノールは非常に単純な構造のアルコールで、有機溶剤などに多用されるラセミ混合物は安価かつ大量に供

給されている。そこで、Yasui et al. (2012) はラセミ混合物の2-ブタノールを用いた交信攪乱法を試みた。2-ブタノールはガルのフェロモンやオキナワカンシャクシコメツキのフェロモン(酢酸ラウリル)よりもはるかに揮発性が高いため、徐放性を確保するために、封入するチューブの素材に高密度ポリエチレン/エチレン酢酸ビニルが使用されている。2010年に宮古島のサトウキビ圃場(8a)で行われた試験では、約240mgのラセミ混合物を封入したチューブ(20cm)を1,200~2,500本(2-ブタノールとして約288~600g)設置した。無処理の圃場では地上で捕獲したメスのほぼすべてが交尾していたのに対して、2-ブタノールを処理した圃場では捕獲したメスの交尾頻度を40%以下に抑えることができた(Yasui et al., 2012)。また、この効果は誘引活性がある(R)-2-ブタノールを用いた場合と同等であった。2011年には同じ宮古島でより規模の大きい調査が行われ、32aの圃場に1万本のチューブが使用された(Arakaki et al., 2013)。結果として、交尾メスの頻度は1%程度にまで減少し、翌年の幼虫による食害をほぼ完全に抑えることに成功した(Arakaki et al., 2013)。さらに、生分解性プラスチックを担体として使用したごく短い(2cm)チューブをばら撒く手法も考案されており、より低労力・低製造コストで従来の製剤(Yasui et al., 2012; Arakaki et al., 2013)と同等以上の効果が得られることが示されている(Arakaki et al., 2017)。

ラセミ混合物の2-ブタノールには誘引活性はないので(Wakamura et al., 2009b)、ここで述べたケブカアカチャコガネにおける交信攪乱効果は、非競合作用によるものと考えられる。交信攪乱処理区では、日没前後にオス成虫がフェロモン源に定位することなく圃場内を飛翔する行動が見られる。このような飛翔行動は交信攪乱剤のカモフラージュ効果によるものかもしれない。ケブカアカチャコガネの場合、成虫の発生時期が早春の数週間に限られているので、揮発性が非常に高く、担体からの放出量を長期間制御するのが難しいフェロモン成分(2-ブタノール)でも交信攪乱に利用することができた。成虫が後食せず、交尾に費やせる時間的・生理的資源が限られていること、また交尾を終了したメス成虫が分散せずにすぐに土中に潜るので、処理区外からの既交尾メスの侵入のリスクが低いことも交信攪乱による防除効果を促したと考えられる。

コナカイガラムシ類を対象とした交信攪乱

コナカイガラムシ類(カメムシ目: コナカイガラムシ科)を含むカイガラムシは、カメムシ目の中でも特異なグループで、極端な性的二型を示す。メスは成虫になっても翅をもたず、脚も退化しているため、移動分散性に乏しく、生涯の大半を寄主植物に固着して過ごす。これに対し、オスは成虫になると触角・脚・翅が発達し、移動できるよう

になる。しかし、口器が退化するために採餌・吸水できなくなり、羽化後は長期間生存できない。そこで、自ら積極的に動くことができないメスがフェロモンを放出し、脆弱で短命なオスを的確にナビゲートすることで配偶活動を成立させている。そのため、これらの昆虫の繁殖にはフェロモンが極めて重要な役割を果たしている (Tabata et al., 2012, 2017)。交信攪乱法はこの必要不可欠なメッセージを干渉する技術であるから、これらの昆虫は恰好のターゲットと言える。

現在までに16種のコナカイガラムシ類についてフェロモンの構造が明らかにされている (Tabata and Ichiki, 2016)。ほとんどの種において単一の成分で十分な誘引活性が認められ、これらの化合物はすべてテルペン系のアルコールと低級カルボン酸のエステルである。しかし、これまでに明らかにされたフェロモン成分は種特異的な構造をしており、複数の種で共有された成分は存在しない。つまり、種分化の過程で種ごとに特有のフェロモン生合成経路を獲得してきたものと考えられる。それ故に、これらのフェロモンを応用するためには、それぞれの種に応じた固有の有機合成ルートを確立する必要がある (Zou and Millar, 2015)。この化学構造上の制約は、交信攪乱で使用するような大量のスケールで化合物を製造する場合には特に大きな問題となる。

一方で、コナカイガラムシ類のフェロモンの構造には共通した骨格、すなわち2つのイソブレン単位が特殊な結合様式で連結したモノテルペン骨格が含まれる。特に、1-2'結合で連結した非環状の骨格がよく見られるが (Tabata and Ichiki, 2015; Tabata and Ohno, 2015)、これはラベンダー精油の特徴的な構成成分であるラバンズロール (5-メチル-2-イソプロベニル-4-ヘキセノール) に含まれる構造である。ラバンズロールは香料として需要があり、工業的な合成法も知られている (濱崎・大西, 2002)。そのため、ラバンズロールあるいはラバンズロール類縁体から成るフェロモンを利用するコナカイガラムシ類であれば、交信攪乱法を実用化できる可能性がある。そのようなコナカイガラムシ類はこれまでに7種知られており (Tabata and Ichiki, 2015)、うち2種で交信攪乱法の研究が実施されているので、以下に実例として紹介する。

Planococcus ficus

Planococcus ficus (Signoret) は地中海沿岸を原産とし、ブドウやイチジクなどの果樹の害虫として知られている (Ben-Dov, 1994)。現在ではヨーロッパに限らず、南アフリカやカリフォルニア、メキシコ、ブラジルを含む世界各地に分布を広げ、これらの地域ではブドウ生産の主要な害虫のひとつとなっている (Chiotta et al., 2010; Pacheco da Silva et al., 2016)。本種はブドウ葉巻随伴ウイルス (GLRaV) の媒介者としても知られている (Tsai et al.,

2008)。

本種の処女メス成虫から放出される揮発性フェロモン成分には、(S)-ラバンズロールとそのセネシオ酸エステルが含まれる (Hinkens et al., 2001)。前者は全く誘引活性を持たないばかりか、高濃度では誘引阻害活性を示す (Millar et al., 2002)。だが後者 (S)-セネシオ酸ラバンズリルは単一でオス成虫を強く誘引する (Hinkens et al., 2001)。一方、鏡像体である (R)-セネシオ酸ラバンズリルは誘引を阻害せず、ラセミ混合物でも光学純度の高い (S)-セネシオ酸ラバンズリルと同等の誘引活性が認められる (Millar et al., 2002; Zada et al., 2008)。興味深いことに、イスラエル産の累代飼育系統の処女メス成虫は、これら2成分に加え、さらに別の有機酸とラバンズロールのエステルである (S)-イソ吉草酸ラバンズリルを放出する (Zada et al., 2003)。この成分に対するオス成虫の反応行動には遺伝的変異があり、これを好む個体もいれば、嫌う個体も存在することが示されている (Maimon et al., 2010)。

Walton et al. (2006) は、ラセミ混合物のセネシオ酸ラバンズリルによる交信攪乱効果をカリフォルニアのブドウ園場で調査した。彼らは合成フェロモンを約100 μ m粒径のマイクロカプセルに封入し、これを水に混ぜて殺虫剤のように空中からスプレー散布することで交信攪乱処理を行った。1.5~2.2haのブドウ園場に対し、10.7g/haの合成フェロモンを2003年には3回、2004年には4回散布した。交信攪乱処理区では、モニタリング用のフェロモントラップに捕獲されるオス成虫が無処理区よりも明らかに少なく、交信攪乱効果が認められた。しかし、害虫個体群密度は無処理区の12~31%程度しか抑制することができなかった。特に、交信攪乱処理前の害虫個体群密度が高かった調査区では、ほとんど効果が見られなかった。この研究では被害率が約1/3程度に減少したが、交信攪乱効果で完全に説明できるものではなく、その要因はマイクロカプセルを担体として散布した合成フェロモンの有効期間が短かったためではないかと考察されている (Walton et al., 2006)。

その後、Cocco et al. (2014) は2008~2009年にかけてイタリアのブドウ園場で *P. ficus* を対象とした交信攪乱を試みている。ここでは、ラセミ混合物の合成フェロモン (100~150mg) を膜状の担体中含浸させたものを交信攪乱剤として使用しており、2008年には62.5g/ha、2009年には93.8g/haの合成フェロモンが処理された。交信攪乱剤は本種の越冬世代が羽化する直前の4月下旬~5月上旬からブドウの収穫期まで交換することなく設置された。モニタリング用のフェロモントラップによるオス成虫の捕獲は5~14%に制限され、明瞭な交信攪乱効果が示された。また、処理区では害虫個体群密度が38%減少し、産卵頻度 (29%) も無処理区 (85%) より有意に抑えることができた。しかし、この試験では無処理区でもほとんど被害

が目立たなかったためか、被害果率に有意差は認められなかった。同様の交信攪乱剤を用いた試験が2010~2013年にイスラエルのブドウ圃場で行われている(Sharon et al., 2016)。この試験ではCocco et al. (2014)と同じ製剤が使用され、年間93.8g/haの合成フェロモンが2年続けて処理されている。試験開始前と比較して、害虫個体群密度を1年目の処理で約80%に、2年目の処理で約55%に減少させることに成功しており、連続処理の有効性が主張されている(Sharon et al., 2016)。

本種でも、どのような作用で交信攪乱現象が生じているのか、詳細には明らかにされていない。交信攪乱剤から放出される合成フェロモンは、化合物としては高い誘引活性を持つが、その濃度がメス成虫から放出されるフェロモンよりもはるかに高いため、オス成虫が交信攪乱剤に誘引されていたかどうかは定かではない。コナカイガラムシ類の場合、オス成虫は大変小さいので、その行動を野外で観察するのは難しい。しかし、仮に誘引効果(競合作用)があるとすれば、オス成虫が十分な生殖パフォーマンスを発揮できる時間は羽化後わずか35時間以下と推定されているので(Zada et al., 2008; Mendel et al., 2012)、その損失につながる交信攪乱剤の影響は甚大であろう。また、交尾遅延はメス成虫の繁殖能力にも影響すると考えられる(Ross et al., 2011)。

フジコナカイガラムシ

フジコナカイガラムシ *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) は東アジア原産の昆虫と考えられており、日本、韓国、台湾、中国に分布し、カリフォルニアにも侵入・定着している(河合, 1980)。カキ、ブドウ、ナシ、イチジク、柑橘など、様々な果樹を加害する広食性の害虫であるが、日本では特に西日本のカキ産地で被害が多い(手柴ら, 2009a, b)。合成ピレスロイド剤を連続的に散布すると、しばしばリサージェンスを起こして被害が拡大することが知られており(森下, 2005)、殺虫剤に依存しない防除技術のひとつとしてフェロモン利用に関する研究が進められている(手柴, 2013; 澤村ら, 2015)。

フジコナカイガラムシのフェロモンとして、処女メス成虫の放出する揮発性成分の中から2-イソプロピリデン-5-メチル-4-ヘキセニルブチレート(酪酸イソラバンズリル)が単離・構造決定されている(Sugie et al., 2008)。この化合物のアルコール部位(イソラバンズロール)はラバンズロールの異性体で、その違いは二重結合の位置がわずかに異なるだけである。すなわち、ラバンズロールのイソプロペニル基がイソプロピリデン基となったものがイソラバンズロールであり、この異性化は比較的容易に行うことができる(Tabata, 2013; 金生ら, 2015)。また、ラベンダー精油に含まれる天然ラバンズロールを原料としても酪酸イソラバンズリルを合成できることが示されている(Tabata et al.,

2015)。酪酸イソラバンズリルは不斉炭素を含まず、鏡像体が存在しない。また幾何異性体も存在しない。これらの化学構造的特徴も工業的に生産する上で都合がよい。

合成した酪酸イソラバンズリルのフジコナカイガラムシに対する交信攪乱効果を検証するために、手柴ら(2009b)は実験室レベルから圃場レベルまで段階的に生物検定を行っている。まず、95cm³のメッシュ容器の中に0.1~1mgの合成フェロモンをゴムセプタムに含浸させて導入して交尾率を調査したところ、7~29%に抑えることができた。次に、鉢植えのカキ樹(1m間隔で9本)に1mgの合成フェロモンを含浸させたゴムセプタムを設置し、その樹上に放飼した処女メス成虫の交尾率を野外下で調査した。交信攪乱処理下での交尾率は0~54%で、無処理の場合(76~98%)よりも有意に減少した。最後にカキ生産園で野外虫を対象に交信攪乱試験を行った。フジコナカイガラムシの越冬世代の成虫が発生する直前(4月)に、30mgの合成フェロモンを含むゴムセプタム167個を均一に5aのカキ園内に設置した。1aあたり合計で1gの合成フェロモンが投入されたことになる。この交信攪乱処理区では、モニタリング用に設置したフェロモントラップに全くオス成虫が誘殺されなかった。隣接した無処理区ではモニタリング用フェロモントラップに例年通りオス成虫が誘殺されたことから、交信攪乱処理区ではオス成虫の配偶者探索行動が強く妨げられていると考えられた。しかも、処理区で採集したメス成虫のうち交尾していた個体はわずか1.4%で、無処理区(51%)よりもはるかに少なかった。また、個体群密度の上昇も完全に抑えられていた。収穫時の被害果率は0.2%で、無処理区の1/20以下であった。

このようにフジコナカイガラムシに対しては交信攪乱剤が非常に有効であることが示されているが、*P. ficus*の事例と同様に、その詳細な作用機構は分かっていない。フジコナカイガラムシの場合、手柴ら(2009b)の用いたゴムセプタム担体の合成フェロモン源にはオス成虫が誘引されるので、この事例においては擬似メス効果が少なくとも部分的には作用したと考えられる。しかし、フジコナカイガラムシの処女メス成虫が放出する天然フェロモンの量は非常に少ない(1日あたり約3ng; Sugie et al., 2008)ので、交信攪乱剤として設置した合成フェロモンはオス成虫が受容する分量としては明らかに過剰である。したがって、フェロモン受容神経系の疲弊による感受性の低下などの効果も複合的に作用した可能性がある。フジコナカイガラムシに限らず、コナカイガラムシ類のメス成虫は分散性に極めて乏しいので、処理区外から既交尾メスが侵入してくる恐れがない。この特性は、ここで述べたような優れた交信攪乱効果が認められた要因のひとつであろう。

結 論

以上の事例から分かるように、交信攪乱法が圃場スケールで実施できるかどうか、あるいはその効果が望めるかどうかは、昆虫の生物的特性とそのフェロモンの化学的特性の両方に左右される。生物的特性として重要な要素のひとつは、成虫（特に既交尾メス）の分散能力である。前述した通り、処理区外からの既交尾メスの侵入は交信攪乱による防除効果を大きく損ねる。オキナワカンシャクシコメツキの事例のように、広域処理すればより確実に高い効果を望めるが、実際にはコストや土地管理上の問題から不可能な場合も多い。一方で、ケブカアカチャコガネやコナカイガラムシ類のように分散能力が限られている種に対しては、交信攪乱法は非常に効果的である。特にコナカイガラムシ類は固着性が強いので、ガ類の製剤で従来想定されていたスケールよりも、はるかに小規模で交信攪乱効果が得られる可能性が高い。また、成虫の発生時期・期間や、繁殖寿命、潜在的な交尾可能回数も重要な要素である。オス成虫の寿命がごく短いコナカイガラムシ類は、やはり交信攪乱法の影響を受けやすいと考えられる。ケブカアカチャコガネのように、1年のうち限られたタイミングでしか交尾を行わないような種も好適な標的と言える。

フェロモンの化学的特性として最も重要な要素は、合成・製造に要するコストである (Rodriguez-Saona et al., 2009)。対象のフェロモンが、工業的に低コストで合成できる単純な化合物や、多用途で使われ大量に流通している安価な化合物であれば、交信攪乱剤として利用しやすい。また、化合物の揮発性や安定性も無視できない要素である。オキナワカンシャクシコメツキのフェロモン（酢酸ラウリル）は安価に入手できる上、非常に安定で揮発性も制御しやすいので、交信攪乱法に利用する上で最も適した化合物のひとつであった。鏡像体や幾何異性体の有無、あるいはそれらの生物活性も、場合によっては大きな制約となる。ケブカアカチャコガネの場合、誘引活性のない安価なラセミ混合物の2-ブタノールで十分な交信攪乱効果が得られたが、光学純度の高い(R)-体が必要であったら、交信攪乱の実施はより困難であったと予想される。なお、フェロモンの合成・製造を検討する上で、対象作物の栽培管理にかけることのできる経済コストの多寡が重要な要素として考慮されることは言うまでもない。

本稿で取り上げたコウチュウ類やコナカイガラムシ類のフェロモンは、炭素骨格を含む構造が多様なので、ガ類のフェロモンのように体系的に合成することができない。また、近縁種の情報から構造を推定することも難しい。そのため、交信攪乱に利用しやすい化学的特性を備えた物質であるかどうか、フェロモンの構造を決定するまで判断することができない。しかし、ここで述べたような生物的特性

の条件に見合う害虫に対しては、交信攪乱法が実施できれば高い防除効果が期待できる。ガ類以外の害虫の交信攪乱剤で商業的に成功した製剤はまだないが（望月・澁谷, 2012）、人畜魚毒性・残留性の問題がなく、天敵・送粉昆虫などに影響を及ぼす恐れもほとんどないので、環境調和型農業の実現を目指す上で有望な技術であることは間違いない。より多くの分類群の害虫を対象とした交信攪乱法の研究の推進が望まれる。

引用文献

- 新垣則雄 (2011) さとうきびを加害する土壌害虫の生態とその防除法. 特産種苗 12: 113-117. [Arakaki, N. (2011) Biology and management of sugarcane pests. *Tokusanshubyo* 12: 113-117.]
- Arakaki, N. et al. (2004) Mating behavior of the scarab beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 39: 669-674.
- Arakaki, N., A. Nagayama, A. Kobayashi, M. Kishita, Y. Sadoyama, N. Mougi, F. Kawamura, S. Wakamura and K. Yamamura (2008a) Control of the sugarcane click beetle *Melanotus okinawensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae) by mass trapping using synthetic sex pheromone on Ikei Island, Okinawa, Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 43: 37-47.
- Arakaki, N. et al. (2008b) Mating disruption for control of *Melanotus okinawensis* (Coleoptera: Elateridae) with synthetic sex pheromone. *J. Econ. Entomol.* 101: 1568-1574.
- Arakaki, N. et al. (2013) Mating disruption for control of the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae) with synthetic sex pheromone in sugarcane fields. *Appl. Entomol. Zool.* 48: 441-446.
- 新垣則雄ら (2014) 性フェロモンを利用した交信かく乱法によるケブカアカチャコガネの防除. 植物防疫 68: 259-262. [Arakaki, N. et al. (2014) Mating disruption for control of the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae) with synthetic sex pheromone in sugarcane fields. *Plant Prot.* 68: 259-262.]
- Arakaki, N. et al. (2017) Ground surface application of mini-dispenser for mating disruption by pheromone to the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 52: 159-164.
- Baker, T. C., J. J. Zhu and J. G. Millar (2016) Delivering on the promise of pheromones. *J. Chem. Ecol.* 42: 553-556.
- Bartell, R. J. (1982) Mechanisms of communication disruption by pheromone in the control of Lepidoptera: a review. *Physiol. Entomol.* 7: 353-364.
- Ben-Dov, Y. (1994) *A Systematic Catalogue of the Mealybugs of the World*. Intercept, Hampshire. 686 pp.
- Cardé, R. T. (1990) Principles of mating disruption. In *Behavior-Modifying Chemicals for Insect Management* (R. Ridgeway, R. M. Silverstein and M. Inscoc, eds.). Marcel Dekker, New York, pp. 47-71.
- Chiotta, M. L., M. L. Ponsone, A. M. Torres, M. Combina and S. N. Chulze (2010) Influence of *Planococcus ficus* on *Aspergillus*

- section Nigri and ochratoxin A incidence in vineyards from Argentina. *Let. Appl. Microbiol.* 51: 212–218.
- Cocco, A., A. Lentini and G. Serra (2014) Mating disruption of *Planococcus ficus* (Hemiptera: Pseudococcidae) in vineyards using reservoir pheromone dispensers. *J. Insect Sci.* 14: 144.
- Evenden, M. L. (2016) Mating disruption of moth pests in integrated pest management: A mechanistic approach. In *Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application* (J. D. Allison and R. T. Cardé, eds.) University of California Press, Oakland, pp. 365–393.
- Fukaya, M., T. Akino, H. Yasui, T. Yasuda, S. Wakamura and K. Yamamura (2005) Effects of size and color of female models for male mate orientation in the white-spotted longicorn beetle *Anoplophora malasiaca* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 40: 513–519.
- Fukaya, M., S. Wakamura, N. Arakaki, H. Yasui, T. Yasuda and T. Akino (2006) Visual 'pinpoint' location associated with pheromonal cue in males of the black chafer *Holotrichia loochooana loochooana* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 41: 99–104.
- 福本毅彦・望月文昭 (2007) 世界における交信かく乱剤の利用状況—2006年の実績から—。植物防疫 61: 276–279. [Fukumoto, T. and F. Mochizuki (2007) Utilization of mating disruption products in the world in 2006. *Plant Prot.* 61: 276–279.]
- 濱崎高史・大西孝志 (2002) ラバンジュラルルの製造方法。公開特許公報特開 2002-308815. [Hamasaki, T. and T. Onishi (2002) Method to produce lanadulal. Japan Patent P2002-308815A.]
- Hinkens, D. M., J. S. McElfresh and J. G. Millar (2001) Identification and synthesis of the sex pheromone of the vine mealybug, *Planococcus ficus*. *Tetrahedron Lett.* 42: 1619–1621.
- 河合省三 (1980) 日本原色カイガラムシ図鑑。全国農村教育協会, 東京. 455 pp. [Kawai, S. (1980) *Scale Insects of Japan in Colors*. Zenkoku Noson Kyouiku Kyokai Publishing, Tokyo. 455 pp.]
- 金生 剛・石橋尚樹・山下美与志・三宅裕樹・馬場啓弘・長江祐輔 (2015) 酪酸 2-イソプロピリデン-5-メチル-4-ヘキセニルの製造方法。公開特許公報特開 2015-110553. [Kinsho, T., N. Ishibashi, M. Yamashita, Y. Miyake, A. Baba and Y. Nagae (2015) Method to produce 2-isopropyliden-5-methyl-4-hexenyl butyrate. Japan Patent P2015-110553A.]
- Maimon, H. K., A. L. Zada, J. C. Franco, E. Dunkelblum, A. Protasov, M. Eliyaho and Z. Mendel (2010) Male behaviors reveal multiple phenotypes within vine mealybug *Planococcus ficus* (Signoret) (Hemiptera: Pseudococcidae) populations. *Naturwissenschaften* 97: 1047–1057.
- Mendel, Z., A. Protasov, P. Jasrotia, E. B. Silva, A. Zada and J. C. Franco (2012) Sexual maturation and aging of adult male mealybugs. *Bull. Entomol. Res.* 102: 385–394.
- Millar, J. G., K. M. Daane, J. S. McElfresh, J. A. Moreira, R. Malakar-Kuene, M. Guillén and M. Bentley (2002) Development and optimization of methods for using sex pheromone for monitoring the mealybug *Planococcus ficus* (Homoptera: Pseudococcidae) in California vineyards. *J. Econ. Entomol.* 95: 706–714.
- Miller, J. R., L. J. Gut, F. M. de Lame and L. L. Stelinski (2006a) Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (part 1): Theory. *J. Chem. Ecol.* 32: 2089–2114.
- Miller, J. R., L. J. Gut, F. M. de Lame and L. L. Stelinski (2006b) Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (part 2): Case studies. *J. Chem. Ecol.* 32: 2115–2143.
- 望月文昭・澁谷達明 (2012) 匂いで害虫をコントロールする。フレグランスジャーナル社, 東京. 156 pp. [Mochizuki, M. and T. Shibuya (2012) *Pest Control by Odor*. Fragrance Journal, Tokyo. 156 pp.]
- 森下正彦 (2005) シベルメトリン水和剤の連用散布によるフジコナカイガラムシの密度増加。関西病虫研報 47: 125–126. [Morishita, M. (2005) Resurgence of Japanese mealybug, *Planococcus kraunhiae* (Kuwana), in persimmon induced by a synthetic pyrethroid cypermethrin. *Annu. Rep. Kansai Pl. Prot.* 47: 125–126.]
- 長嶺將昭 (2000) オキナワカンシャクシコメツキ。フェロモン剤利用ガイド (フェロモン剤利用ガイド編集委員会 編)。日本植物防疫協会, 東京, pp. 106–108. [Nagamine, M. (2000) *Melanotus okinawensis* Ôhira. In *Guidebook for Pheromone Application* (K. Shimizu, H. Sugie, K. Takagi, S. Tatsuki, K. Nagata and S. Wakamura, eds.). Japan Plant Protection Association, Tokyo, pp. 106–108.]
- 長嶺將昭・金城美恵子 (1990) オキナワカンシャクシコメツキ (ハリガネムシ) の防除技術確立試験報告書。公益社団法人沖縄県糖業振興協会, 南風原. 31 pp. [Nagamine, M. and M. Kinjo (1990) *Development of Techniques for Controlling Melanotus okinawensis*. Okinawa Prefectural Sugar Industry Development Association, Haeburu. 31 pp.]
- 仲盛広明・河村 太 (1997) サトウキビの株出し不萌芽はなぜ起こる—必要な総合対策—。沖縄農業 32: 36–47. [Nakamori, H. and F. Kawamura (1997) What are the key factors to obstruct ratooning of sugarcane in Okinawa? Present situation of researches and counterplans. *J. Okinawa Agric.* 32: 36–47.]
- 日本植物防疫協会 (2014) 生物農薬・フェロモンガイドブック。日本植物防疫協会, 東京. 281 pp. [Japan Plant Protection Association (2014) *Guidebook for Biotic Pesticides and Pheromones*. Japan Plant Protection Association, Tokyo. 281 pp.]
- Oyafuso, A., N. Arakaki, Y. Sadoyama, M. Kishita, F. Kawamura, M. Ishimine, M. Kinjo and Y. Hirai (2002) Life history of the white grub *Dasylepida* sp. (Coleoptera: Scarabaeidae), a new and severe pest on sugarcane on the Miyako Islands, Okinawa. *Appl. Entomol. Zool.* 37: 595–601.
- Pacheco da Silva, V. C., E. C. Galzer, T. Malausa, J. F. Germain, M. B. Kaydan and M. Botton (2016) The vine mealybug *Planococcus ficus* (Signoret) (Hemiptera: Pseudococcidae) damaging vineyards in Brazil. *Neotrop. Entomol.* 45: 449–451.
- Rodriguez-Saona, C. R., D. F. Polk, J. D. Barry (2009) Optimization

- of pheromone deployment for effective mating disruption of oriental beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) in commercial blueberries. *J. Econ. Entomol.* 102: 659–669.
- Ross, L., E. J. Dealey, L. W. Beukeboom and D. M. Shuker (2011) Temperature, age of mating and starvation determine the role of maternal effects on sex allocation in the mealybug *Planococcus citri*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 909–919.
- Rothschild, G. H. L. (1981) Mating disruption of lepidopterous pests: current status and future prospects. In *Management of Insect Pests with Semiochemicals* (E. R. Mitchell, ed.). Plenum Press, New York, pp. 207–228.
- Sanders, C. J. (1997) Mechanisms of mating disruption in moths. In *Insect Pheromone Research New Directions* (R. T. Cardé and A. K. Minks, eds.). Chapman & Hall, New York, pp. 333–346.
- 澤村信生ら (2015) 性フェロモンと有効積算温度を利用したカキのフジコナカイガラムシ (カメムシ目: コナカイガラ科) 幼虫の発生時期予測. *応動昆* 59: 183–189. [Sawamura, N. et al. (2015) Forecasting the occurrence of young Japanese mealybug larva *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) (Hemiptera: Pseudococcidae) using sex pheromone traps and total effective temperature for persimmon. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 59: 183–189.]
- Sharon, R., T. Zahavi, T. Sokolsky, C. Sofer-Arad, M. Tomer, R. Kedoshim and A. R. Harari (2016) Mating disruption method against the vine mealybug, *Planococcus ficus*: effect of sequential treatment on infested vines. *Entomol. Exp. Appl.* 161: 65–69.
- Silverstein, R. M. (1990) Practical use of pheromones and other behavior-modifying compounds: overview. In *Behavior-Modifying Chemicals for Insect Management* (R. Ridgeway, R. M. Silverstein and M. Insoe, eds.). Marcel Dekker, New York, pp. 1–8.
- Sugie, H., M. Teshiba, N. Narai, T. Tsutsumi, N. Sawamura, J. Tabata and S. Hiradate (2008) Identification of a sex pheromone component of the Japanese mealybug, *Planococcus kraunhiae* (Kuwana). *Appl. Entomol. Zool.* 43: 369–375.
- Sunamura, E. et al. (2011) Combined use of synthetic trail pheromone and insecticidal bait provides effective control of an invasive ant. *Pest Manag. Sci.* 67: 1230–1236.
- Tabata, J. (2013) A convenient route for synthesis of 2-isopropylidene-5-methyl-4-hexen-1-yl butyrate, the sex pheromone of *Planococcus kraunhiae* (Hemiptera: Pseudococcidae), using a β, γ - to α, β -double-bond migration in an unsaturated aldehyde. *Appl. Entomol. Zool.* 48: 229–232.
- Tabata, J. and R. T. Ichiki (2015) A new lavandulol-related monoterpene in the sex pheromone of the grey pineapple mealybug, *Dysmicoccus neobrevipes*. *J. Chem. Ecol.* 41: 194–201.
- Tabata, J. and R. T. Ichiki (2016) Sex pheromone of the cotton mealybug, *Phenacoccus solenopsis*, with an unusual cyclobutane structure. *J. Chem. Ecol.* 42: 1193–1200.
- Tabata, J. and S. Ohno (2015) Enantioselective synthesis of the sex pheromone of the grey pineapple mealybug, *Dysmicoccus neobrevipes* (Hemiptera: Pseudococcidae), for determination of the absolute configuration. *Appl. Entomol. Zool.* 50: 341–346.
- Tabata, J., H. Noguchi, Y. Kainoh, F. Mochizuki and H. Sugie (2007a) Sex pheromone production and perception in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea leafroller moth, *Adoxophyes honmai*. *Entomol. Exp. Appl.* 122: 145–153.
- Tabata, J., H. Noguchi, Y. Kainoh, F. Mochizuki and H. Sugie (2007b) Behavioral response to sex pheromone-component blends in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae), and its mode of inheritance. *Appl. Entomol. Zool.* 42: 675–683.
- 田端 純・望月文昭・杉江 元 (2007) 性フェロモン製剤 (交信かく乱剤) に対する抵抗性. *植物防疫* 61: 46–49. [Tabata, J., F. Mochizuki and H. Sugie (2007) Resistance to a mating disruptant. *Plant Prot.* 61: 46–49.]
- Tabata, J., Y. Narai, N. Sawamura, S. Hiradate and H. Sugie (2012) A new class of mealybug pheromones: a hemiterpene ester in the sex pheromone of *Crisicoccus matsumotoi*. *Naturwissenschaften* 99: 567–574.
- Tabata, J., M. Teshiba, N. Shimizu and H. Sugie (2015) Mealybug mating disruption by a sex pheromone derived from lavender essential oil. *J. Essent. Oil Res.* 27: 232–237.
- Tabata, J., R. T. Ichiki, C. Moromizato and K. Mori (2017) Sex pheromone of a coccoid insect with sexual and asexual lineages: fate of an ancestrally essential sexual signal in parthenogenetic females. *J. Roy. Soc. Interface* 14: 20170027.
- 玉木佳男 (1995) 虫たちと不思議な匂いの世界. 日本植物防疫協会, 東京. 187 pp. [Tamaki Y. (1995) *World of Insects and Wonderful Odors*. Japan Plant Protection Association, Tokyo. 187 pp.]
- 玉木佳男・杉江 元・長嶺將昭・金城美恵子 (1986) オキナワカンシャクシコメツキ用性誘引剤. 公開特許公報特開 61-12601. [Tamaki, Y., H. Sugie, M. Nagamine and M. Kinjo (1986) Female sex pheromone of the sugarcane wireworm *Melanotus okinawensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae). Japan Patent JP61-12601A.]
- 玉木佳男・杉江 元・長嶺將昭・金城美恵子 (1990) 9,11-ドデカジエニルブチレートと9,11-ドデカジエニルヘキサノエートを成分とする昆虫誘引剤. 公開特許公報 H2-53753. [Tamaki, Y., H. Sugie, M. Nagamine and M. Kinjo (1990) 9,11-Dodecadienyl butyrate and 9,11-dodecadienyl hexanoate for insect attractants. Japan Patent No. JP 2-53753.]
- Tanaka, Y., K. Nishisue, E. Sunamura, S. Suzuki, H. Sakamoto, T. Fukumoto, M. Terayama and S. Tatsuki (2009) Trail-following disruption in the invasive Argentine ant with a synthetic trail pheromone component (Z)-9-hexadecenal. *Sociobiology* 54: 139–152.
- 田付貞洋 (1999) 性フェロモン利用の現状と展望. 環境昆虫学 (本田計一・本田 洋・田付貞洋 編). 東京大学出版会, 東京, pp. 452–463. [Tatsuki, S. (1999) Current status and perspective of sex pheromone application. In *Environmental Entomology* (K. Honda, H. Honda and S. Tatsuki, eds.). University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 452–463.]
- Tatsuki, S., M. Terayama, Y. Tanaka and T. Fukumoto (2005) Behavior-disrupting agent and behavior disrupting method of Argentine ant. USA Patent US2005/0209344A1.
- 手柴真弓 (2013) カキにおけるフジコナカイガラムシの総合的防除法の開発. *応動昆* 57: 129–135. [Teshiba, M. (2013)

- Integrated management of *Planococcus kraunhiae* Kuwana (Homoptera: Pseudococcidae) injuring Japanese persimmons. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 57: 129–135.]
- 手柴真弓・堤 隆文・杉江 元・田端 純・平舘俊太郎・奈良井祐隆・澤村信生 (2009a) フジコナカイガラムシの性フェロモン. 植物防疫 61: 341–344. [Teshiba, M., T. Tsutsumi, H. Sugie, J. Tabata, S. Hiradate, Y. Narai and S. Sawamura (2009) Sex pheromone of *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) (Hemiptera: Pseudococcidae). *Plant Prot.* 61: 341–344.]
- 手柴真弓・清水信孝・澤村信生・奈良井祐隆・杉江 元・佐々木力也・田端 純・堤 隆文 (2009b) フジコナカイガラムシ *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) (カメムシ目: コナカイガラムシ科) に対する性フェロモン成分による交信攪乱. 応動昆 53: 173–180. [Teshiba, M., N. Shimizu, N. Sawamura, Y. Narai, H. Sugie, R. Sasaki, J. Tabata and T. Tsutsumi (2009b) Use of a sex pheromone to disrupt the mating of *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) (Hemiptera: Pseudococcidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 173–180.]
- Tóth, M. (2013) Pheromones and attractants of click beetles: an overview. *J. Pest Sci.* 86: 3–17.
- Tsai, C.-W., J. Chau, L. Fernandez, D. Bosco, K. M. Daane and R. P. Almeida (2008) Transmission of *Grapevine leafroll-associated virus 3* by the vine mealybug (*Planococcus ficus*). *Phytopathology* 98: 1093–1098.
- Wakamura, S. et al. (2009a) Identification of (*R*)-2-butanol as a sex attractant pheromone of the white grub beetle, *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae), a serious sugarcane pest in the Miyako Islands of Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 231–239.
- Wakamura, S. et al. (2009b) Formulation of highly volatile pheromone of the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae) to develop monitoring traps. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 579–586.
- Walton, V. M., K. M. Daane, W. J. Bentley, J. G. Millar, T. E. Larsen and R. Malakar-Kuennen (2006) Pheromone-based mating disruption of *Planococcus ficus* (Hemiptera: Pseudococcidae) in California vineyards. *J. Econ. Entomol.* 99: 1280–1290.
- Witzgall, P., P. Kirsch and A. Cork (2010) Sex pheromones and their impact on pest management. *J. Chem. Ecol.* 36: 80–100.
- Yasui, H. and N. Fujiwara-Tsujii (2016) Host plant affects the sexual attractiveness of the female white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca*. *Sci. Rep.* 6: 29526.
- Yasui, H. et al. (2007) Host plant chemicals serve intraspecific communication in the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Thomson) (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 42: 255–268.
- Yasui, H. et al. (2012) Mating disruption by a synthetic sex pheromone in the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the laboratory and sugarcane fields. *Bull. Entomol. Res.* 102: 157–164.
- Zada, A., E. Dunkelblum, F. Assael, M. Harel, M. Cojocar and Z. Mendel (2003) Sex pheromone of the vine mealybug, *Planococcus ficus* in Israel: occurrence of a second component in a mass-reared population. *J. Chem. Ecol.* 29: 977–988.
- Zada, A., E. Dunkelblum, F. C. Assael, J. Franco, E. B. da Silva, A. Protasov and Z. Mendel (2008) Attraction of *Planococcus ficus* males to racemic and chiral pheromone baits: flight activity and bait longevity. *J. Appl. Entomol.* 132: 480–489.
- Zou, Y. and J. G. Millar (2015) Chemistry of the pheromones of scale and mealybug insects. *Nat. Prod. Rep.* 32: 1067–1113.