

## 施設果菜類のコナジラミ類 (カメムシ目: コナジラミ科) に対する 音と振動を用いた防除技術開発に向けて

久保田 健嗣<sup>1,\*</sup>・水谷 孝一<sup>2</sup>・海老原 格<sup>2</sup>・林 泰正<sup>3</sup>  
宇賀 博之<sup>4</sup>・石井 雅久<sup>5</sup>

<sup>1</sup>農研機構中央農業研究センター

<sup>2</sup>筑波大学システム情報系

<sup>3</sup>ホルトプラン合同会社

<sup>4</sup>埼玉県農業技術研究センター

<sup>5</sup>農研機構農村工学研究部門

Towards the Management of Whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) in Greenhouse by Using Acoustic and Vibrational Methods. Kenji KUBOTA,<sup>1,\*</sup> Koichi MIZUTANI,<sup>2</sup> Tadashi EBIHARA,<sup>2</sup> Yasumasa HAYASHI,<sup>3</sup> Hiroyuki UGA<sup>4</sup> and Masahisa ISHII<sup>5</sup> <sup>1</sup>Central Region Agricultural Research Center, National Agriculture and Food Research Organization; 2-1-18, Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan. <sup>2</sup>Faculty of Engineering, Information and Systems, University of Tsukuba; 1-1-1, Tennodai, Tsukuba, Ibaraki 305-8573, Japan. <sup>3</sup>Hortplan LLC; 2-1-10 Nankou-kita, Suminoe Area, Osaka, Osaka 559-0034, Japan. <sup>4</sup>Saitama Prefecture Agriculture Research Center; 784, Sugahiro, Kumagaya, Saitama 360-0102, Japan. <sup>5</sup>Institute for Rural Engineering, National Agriculture and Food Research Organization; 2-1-6 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8609, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 63: 97-107 (2019)

**Key words:** Whitefly; *Bemisia tabaci*; sound; vibration; physical protection

### はじめに

コナジラミ科のオンシツコナジラミ *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (カメムシ目: コナジラミ科)、および、タバココナジラミ *Bemisia tabaci* (Gennadius) (カメムシ目: コナジラミ科) (以下、コナジラミ類) は、植物寄生性の微小昆虫であり、篩管液を吸汁して栄養を摂取し、甘露を排泄する。篩管液の吸汁による栄養分の収奪は、作物の生育を遅延させるほか、例えばトマト (*Solanum lycopersicum* L.) では着色異常などの生理障害を引き起こす。さらに、菌類が甘露で増殖することで、葉面や果実に「すす病」が発生する。加えて、コナジラミ類は、100 種類以上にわたる植物ウイルスの媒介能を有していることから、これまで作物に壊滅的な被害を与えてきた。そして、国際物流の進展とともに、その分布域は拡大しつつあり、現在では世界でも有数の農業害虫となっている (De Barro et al., 2011; Navas-Castillo et al., 2011)。日本国内では、主にナス科、ウリ科等果菜類の施設栽培において大きな被害が発生している。

オンシツコナジラミは、1974 年に我が国で初めて確認され、主に北米から侵入したと考えられている。そして、国内ではクリニウイルス属でキュウリ黄化病の病原であるビートシュードイエロースウイルス (beet pseudoyellows virus) ならびにトマト黄化病の病原であるトマトインフェクシャスクロロシスウイルス (tomato infectious chlorosis virus) およびトマト退緑ウイルス (tomato chlorosis virus) を媒介することが確認されている (Yamashita et al., 1979; Hartono et al., 2003; Hirota et al., 2010)。

タバココナジラミには、宿主植物や増殖性等が異なり、互いに生殖隔離が起きているグループが存在する。これらは、「バイオタイプ」として分類されていたが (Costa and Brown, 1991; Perring, 2001)、大部分のバイオタイプがミトコンドリアシトクロームオキシダーゼ I 遺伝子等の塩基配列による遺伝マーカー情報に基づいて定義されるようになり、遺伝的グループとして 24 種に整理し直され (De Barro et al., 2011)、現在ではさらに分類が進み、40 超種に整理されている (Lee et al., 2013; Hadjistyli et al., 2016; Mugerwa et al., 2018)。国内では、Middle East-Asia

\*E-mail: kubotak@affrc.go.jp

2019 年 2 月 13 日受領 (Received 13 February 2019)

2019 年 4 月 23 日登載決定 (Accepted 23 April 2019)

DOI: 10.1303/jjaez.2019.97

Minor 1 (MEAM1; かつてシルバーリーフコナジラミ, *Bemisia argentifolii* とされていたバイオタイプ B を含む), Mediterranean (MED; バイオタイプ Q1 および Q2), JpL, および, AsiaII 6 の発生が確認されている (Ueda and Brown, 2006; Ueda et al., 2009; Fujiwara et al., 2015) (以下, 本稿ではバイオタイプ名で記載する). これらのうち, 主に問題となるのは, 海外から侵入して分布域を広げたとされるバイオタイプ B, および, Q1 であり, 特に後者は, 海外において薬剤耐性の発達が報告されているほか (Nauen et al., 2002; Horowitz et al., 2005), 国内でも効果の高い薬剤は限られていることが明らかになっており (松浦, 2006; 徳丸・林田, 2010; 藤原・土田, 2014; 樋口, 2014), 防除の大きな障害となっている.

タバココナジラミが媒介する植物ウイルスのうち, 国内ではベゴモウイルス属のトマト黄化葉巻ウイルス (tomato yellow leaf curl virus, TYLCV), および, クリニウイルス属のウリ類退緑黄化ウイルス (cucurbit chlorotic yellows virus, CCYV) が大きな被害をもたらしている. TYLCV は 1996 年に国内で初めて発生して以来, 2019 年現在, 40 都府県での発生が確認され (Kato et al., 1998; 岩手県病害虫防除所, 2018), 海外でも 40 カ国以上で発生している (Navas-Castillo et al., 2011). メロン (*Cucumis melo* L.), キュウリ (*Cucumis sativus* L.) の退緑黄化病およびスイカ (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai) の退緑えそ病を引き起こす CCYV は, 2004 年に熊本県で初めて確認され, 2019 年現在までに 21 県での発生が確認されているほか (行徳ら, 2009; Okuda et al., 2010; 徳島県病害虫防除所, 2016), 2010 年以降, 台湾, 中国や中東地域, ギリシャからも発生が報告されている (Huang et al., 2010; Gu et al., 2011; Hamed et al., 2011; Abrahamian et al., 2012; Bananej et al., 2013; Orfanidou et al., 2014; Al-Saleh et al., 2015; Amer, 2015). 国内では, 他にもベゴモウイルス属ウイルス 14 種およびクリニウイルス属ウイルス 4 種の発生が報告されている (日本植物病理学会植物ウイルス分類委員会, 2014).

施設栽培におけるコナジラミ類の防除法としては, 目合いが 0.4mm 程度と細かい防虫網の展張や, 定期的な殺虫剤散布が推奨されている (農業・食品産業技術総合研究機構, 2009a, b). しかし, 前者は通気性の低下による施設内の気温や湿度の過度な上昇が問題となり, 後者は, 薬剤コストや散布に関する労力が問題となっている. そこで, より低コスト, 省力的で, 人体や環境への負荷も少ない新たな防除技術の開発が望まれている.

コナジラミ類の配偶行動において, 腹部を振動させることによる音や振動を用いたコミュニケーションが雌雄間で行われていることを踏まえ (Kanmiya, 2006), 我々は, 音や振動を用いたコナジラミ類の防除手法の確立に関する研究を続けてきた. そして, 音や振動によって, コナジラミ

類の交尾行動や吸汁行動が阻害される可能性を見出した. そこで, 本稿では, 特集「振動による行動制御と害虫防除」の一環として, コナジラミ類に対する音や振動を用いた防除技術の開発に関する, 我々の取り組みについて紹介したい.

タバココナジラミ個体群を分譲いただいた下元満喜氏 (高知県農業振興部) および春山直人氏 (栃木県農業試験場), ならびに本稿のとりまとめにあたりご助言いただいた高梨琢磨氏 (国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所) に深く感謝の意を表す. 本研究の一部は, 内閣府戦略的イノベーション創造プログラム (SIP) 「次世代農林水産業創造技術」(管理法人: 農研機構生研支援センター) によって実施された.

## 昆虫の行動における音や振動の利用と防除への応用

昆虫の多くの種では, 空気振動や基質振動を介した個体間のコミュニケーションが配偶行動や集団形成等で観察されるほか, 天敵からの忌避や警戒にも振動が利用されている (Claridge, 2006; Cocroft and Rodriguez, 2005). 近年では, 人為的に引き起こした音や振動を利用して, これらのコミュニケーションを逆用したり妨害したりすることによる, 農業害虫の防除技術の開発が始められている. 例えば, ガ類がコウモリの発する超音波を忌避する性質を応用し, ハスモンヨトウやノメイガ等農業害虫の栽培施設への侵入を抑制するために超音波を利用する研究や製品開発が進められている (Nakano et al., 2015; 中野, 2017).

カメムシ亜目では, 個体間のコミュニケーションにフェロモンのほか, 振動も広く利用され, 前者は長距離の, 後者は同一植物体内でのコミュニケーションに使い分けられている. 陸生カメムシ種では 16 科で振動の利用が記載されている (Virant-Doberlet and Čokl, 2004).

ブラジルのダイズ栽培では, 振動コミュニケーションを行うカメムシ科の Neotropical brown stinkbug, *Euschistus heros* (F.) (カメムシ目: カメムシ科) による吸汁害が 1970 年代から拡大し, 近年ではアルゼンチンへの侵入も確認されている (Panizzi, 2008; Saluso et al., 2011). 本種はダイズの最重要害虫の 1 つとされ, ブラジルのダイズ栽培で殺虫剤使用量が大幅に増加したと薬剤感受性の低下が観察されたことから (Sosa-Gómez et al., 2009), 殺虫剤を代替または補助する新たな防除法の開発にむけて, 植物体に振動を付与することによるコミュニケーション阻害の実験が行われた (Laumann et al., 2018). 電動振動器を用いて, 20, 75, 100, 125, 150, 200 Hz のそれぞれ単一周波数からなる正弦波振動をダイズ株の基部に加え, 植物体上に放った *E. heros* の雌雄ペアの行動を調査した. 20 Hz の振動では行動への影響は認められなかったが, 75 Hz 以上の周波数の振動を与えた場合, 雄からの振動発生が抑制されるととも

に、通常は振動を發しない雌からの振動發生が増加するほか、交尾成功ペア数の低下、雄の雌探索行動の開始抑制などが観察された (Laumann et al., 2018). 125 Hz の振動を与えた場合では、産卵数および次世代幼虫数の減少も観察された。

American grapevine leafhopper, *Scaphoideus titanus* Ball (カメムシ目: ヨコバイ科) は、1950 年代に北アメリカからヨーロッパに移入し、ブドウにおいてファイトプラズマ病害 Flawescence dorée を媒介する重要害虫である (Papura et al., 2012). 葉上の本種の雄は、配偶行動において雄が交尾相手である雌を探索する際に葉を振動させ、その振動に対し雌が振動で応答する。雄はこの情報を手がかりに雌のいる位置まで移動し、求愛行動においても雌雄間の振動によるコミュニケーションが観察されている。雄が葉を振動させている間、別の雄が阻害的な振動を發振する現象も見出されている (Mazzoni et al., 2009; Polajnar et al., 2014). 北イタリアのブドウ圃場で行われた振動による防除試験では、ブドウ樹の枝の間に張られたワイヤに小型の電磁振動機を吊り下げ、ワイヤを通じて枝を加振した。この加振により、雌成虫に占める既交尾虫の割合が無処理と比べて大幅に低下した (Polajnar et al., 2016). この研究を機に、同じくヨーロッパにおけるブドウの害虫の Smaller green leafhopper, *Empoasca vitis* (Göthe) (カメムシ目: ヨコバイ科) に対しても、振動を用いた防除の研究が開始され、配偶行動において探索や求愛に特異的な振動を發することが確認されている (Nieri and Mazzoni, 2018).

キジラミ科においても、いくつかの種で雌雄間の振動を介したコミュニケーションが報告されている。また、翅の基部には振動發生器官と推定される波形構造物が存在し、發振時には翅の上下運動が観察される (Taylor, 1985; Tishechkin, 2006). ミカンキジラミ *Diaphorina citri* Kuwayama (カメムシ目: キジラミ科) は、カンキツ樹を枯死させるカンキツグリーニング病 (Huanlongbing, HLB) の媒介虫である。主に南アジアに生息し、各国で嚴重に侵入と拡大が警戒されているが、日本を含め世界に分布域を広げつつある。アメリカ合衆国では 1998 年にフロリダで、2008 年にカリフォルニアにおいて発見され、フロリダでは HLB により深刻な経済的被害が発生している (Bové, 2006; Alvarez et al., 2016; Bayles et al., 2017; Shimwela et al., 2018). ミカンキジラミは *S. titanus* と同様に、振動を交尾相手の探索に用いる。雄の翅の運動により生じた 170 ~ 250 Hz (およびその倍音) の振動が、植物体を伝播して雌に届き、雌もそれに振動で応答することで、雄は雌を探索する (Wenninger et al., 2009). アメリカ合衆国農務省 (United States Department of Agriculture: USDA) を中心とする研究グループは、振動付与によるミカンキジラミの配偶行動の阻害効果を室内試験で検証した (Lujo et al.,

2016). まず、カンキツの苗木の根元に接触型のマイクロホンと振動發生器 (圧電プザー) からなる装置を取り付けた。この装置は、樹上のミカンキジラミの雄が發振した呼びかけ振動を検知すると、自動的に雌の擬似的な応答信号を發する。雌雄の成虫を 1 頭ずつ同一苗木上に離して放飼して配偶行動を観察したところ、1 時間の交尾成功率は、対照区の 56.7% と比較して、12.5% へと低下した。また、放した雄の 38% は、振動發生器に接触した状態であった。研究グループは、ミカンキジラミの配偶行動シグナルを操作、阻害する手法は、生産現場での防除に用いるにはまだ多くの課題があるものの、防除のための研究ツールとして潜在的有用性があると述べている (Lujo et al., 2016).

### コナジラミ類の配偶行動において 観察される音や振動

コナジラミ類の配偶行動については、生物学的知見からその詳細が明らかになっている (Las, 1980). 例えば、タバココナジラミ (バイオタイプ B) の配偶行動は、寄生葉上で雄成虫が雌成虫の隣に移動し並行に位置することから開始され、Phase 1: 雄が触角を用いて雌の触角を激しくたたき、Phase 2: 雄が腹部を上下に振動させる (雌の腹部の振動もしばしば観察される)、Phase 3: 雄が 4 枚の翅を広げ、腹部を雌の腹部の下に移動させる、の 3 段階を経て、雌雄の腹部末端が接触し、交尾に至る (Perring and Symmes, 2006). オンシツコナジラミとタバココナジラミ (バイオタイプ A) では、Phase 3 の前に、雄が体の側面で雌を押すことによりペアが移動していく行動が観察されるなど、いくつかの違いがあるものの、上記 3 種のコナジラミには、いずれも、雄が腹部を振動させる行動が観察されている (Åhman and Ekblom, 1981; Li and Maschwitz, 1985; Li et al., 1989). また、バイオタイプ B と異なるバイオタイプとの雌雄間では、配偶行動が途中まで成立するものの、交尾が成立することはなく、バイオタイプ間の配偶行動の何らかの違いが、その原因であると推測されている (Zang and Liu, 2007).

この配偶行動で見られる雄の腹部振動について、Kanmiya (1996) は、オンシツコナジラミの振動を音響的に記録して、その性質を明らかにし、さらにコナジラミ科の他の種においても、個々の種が特徴的な振動を發していることを報告している (上宮, 1998; Kanmiya and Sonobe, 2002; Kanmiya, 2006; Kanmiya et al., 2011). これらの振動は、後述するように微小な音としても記録可能であり、そのピーク周波数は 150 ~ 450 Hz の可聴域内に分布している。さらに、オンシツコナジラミ、および、タバココナジラミを含む 5 種のコナジラミ類において、振動による雄の呼びかけに対して雌の振動による応答が観察されていることから、交尾の成立には、振動を介した雌雄間のコ



コミュニケーションが重要な役割を果たすと予想されている (Kanmiya, 2006; 上宮, 2011)。

農業現場で発生するコナジラミ類に対して、音響や振動を用いてその配偶行動を攪乱することができれば、これまででない、省力的な防除法が確立できる。コナジラミ類は産雄単為生殖であることから、音響や振動を用いて、交尾の成功率を低下させることができるのであれば (未交尾雌からは次世代虫は産まれるものの、それらは雄のみであるので) 次世代の個体数を低減させる効果が期待される。そこで、我々は、コナジラミ類の個体群を日本各地から収集し、新たに開発した手法を用いてコナジラミ類の発生音と行動を収録した。さらに、その発生音を解析して得られた知見に基づき、トマト等の栽培施設において、コナジラミ類の行動を阻害する音を効果的に照射できる音響防除機器の開発を行った。

### コナジラミ類の収集と発生音の収録

全国各地に分布するコナジラミ類の個体群を、研究者からの分譲、および、採取により収集した。収集したコナジラミ類を飼育、維持するため、当初は昆虫飼育ケージ内に設置した鉢植えのキュウリ株に個体を放飼して維持していたが、キュウリ灌水の手間、ケージの開閉時に発生する個体の逃亡、アザミウマ、ハダニ等のコンタミネーション、天敵カブリダニの侵入による個体群増殖の阻害、および、飼育ケージの大きな設置スペース等の問題が、実験を進めるうえで明らかになってきた。そこで、市販の小型植物栽培容器を用いた、水耕栽培による飼育系を開発した (宇賀, 2015)。本飼育系では、透明プラスチック容器内でキュウリ苗を水耕栽培することで、1 か月は灌水することなくキュウリ株を維持することが可能であり、かつ容器に設置された細かいメッシュつきの3面の窓により、通気性の確保と天敵からの隔離を両立する。この飼育系と、大型でLED照明装置と換気装置を備えた家庭用の水耕栽培キット (ユーイング, グリーンファームキューブ) を、キュウリの維持とコナジラミの飼育に役割分担することで、数千頭のコナジラミ類でも容易に飼育、維持することができるようになった。

次に、収集したコナジラミ個体群について、微小発生音を収録するための技術を開発した。先行研究として、Kanmiya (1996) は、35mm フィルムケース内に水平に張ったセロファン紙の上に、コナジラミ雌雄成虫と宿主植物の葉片を置き、セロファン紙の下から高性能コンデンサーマイクによって録音する手法を開発している。この手法は、セロファン紙によって微小な振動を増幅できる利点があり、オンシツコナジラミをはじめ、様々な種類のコナジラミ類が配偶行動時に発する音の収録に成功している (Kanmiya, 1996; Kanmiya and Sonobe, 2002; Kanmiya, 2006;

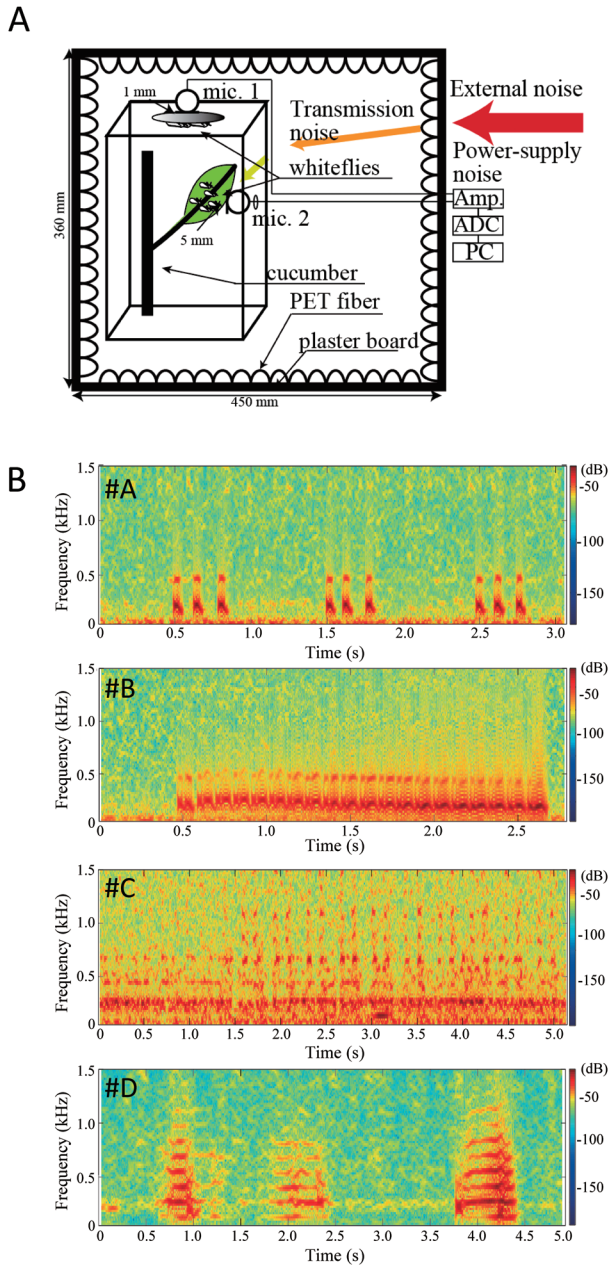
Kanmiya et al., 2011)。

一方、コナジラミ類が、宿主植物の葉に集団として寄生した状態において、長時間、その発生音を収録した例はこれまであまり見られない。この理由は、セロファン紙など、コナジラミ類の発生音を増幅させる仕組みを用いることができないこと、および、長時間、コナジラミ類を飼育しつつ、発生音を収録するための仕組みが存在していなかったことによる。

そこで我々は、キュウリ葉にコナジラミが集団として寄生している状態で、コナジラミ音をより長時間にわたって録音できる実験系を構築し、より自然な寄生状態での録音を試みた (Nakabayashi et al., 2015, 2016) (第1図A)。コナジラミを上述のインセクトブリーディングスクエアディッシュに設置したキュウリ株に寄生させ、石膏ボードとPET繊維で作製した厚さ5cmの防音壁を有する防音箱内に設置した。ディッシュの壁面にあけた穴から、高感度マイクロホン (Bruël and Kjær, type 4955) を挿入し、キュウリ葉からおよそ5mmの位置にマイクロホンの先端が来るように設置した。マイクロホンに入力された信号は、マイクロホンアンプ (Bruël and Kjær, type 2690)、および、アナログ-デジタル変換器を経て、パソコンに記録した。

本装置を用いて、まず、タバココナジラミよりサイズの大きいオンシツコナジラミの成虫をキュウリ葉に寄生させ、発生音を収録した。12時間にわたる収録の結果、4種類の音 (#A~#D) が記録された (第1図B)。これらのうち、#Dは、2つのマイクロホンで録音された音の強弱の時間的な変化によって、飛翔しながら移動するコナジラミが発する羽音であると推察された。一方、#A、#B、#Cは、いずれも中心周波数が250Hz付近で、持続時間はそれぞれ、0.1秒、0.7~2秒、0.1秒であった。音の振幅や波形の特徴から、#A、#B、#Cは、Kanmiya (1996) が報告している“preliminary vibrations”, “chirp”, “chirp interval” に各々対応していると思われるが、異なる2つの方法で収録されたこれらの音の整合性については、より詳細な解析が必要である。また、収録した信号の時間的な傾向を解析したところ、比較的発音が多い時間帯 (10分間弱) と、発音が少ない時間帯 (数十分間) が交互に現れる傾向が見られた (Nakabayashi et al., 2015)。

さらに、タバココナジラミについて、収集した個体群のうち異なる3種 (バイオタイプB/高知県採取個体群, Q1/埼玉県採取個体群, Q2/栃木県採取個体群) で、同様に発生音の収録を試みた。6時間にわたり収録を行い、確認された発生音のうち時間長が0.2~0.4秒間のパースト的な発音に着目して解析したところ、それらは、周波数に変調しない音 (Pattern #1) と、時間的に上昇する音 (Pattern #2) の2種類に分けられた (第2図)。Pattern #1に着目すると、バイオタイプB、および、Q1の発生音は、



第1図 (A) コナジラミ類の音響測定システム, (B) 音響測定システムを用いて録音したオンシツコナジラミの発する4種の音(#A~#D)のスペクトログラム

継続時間が約0.2秒、周波数は約250Hzで、約500Hz(Bではさらに約750Hz)の倍音も確認された。バイオタイプQ2の発生音の継続時間は0.4秒であり、バイオタイプB、および、Q1に比べて長く、周波数は約200Hzで、倍音が認められなかった。一方、周波数が変化するPattern#2に着目すると、バイオタイプBの発生音は、継続時間が約0.4秒、その間に周波数が250Hzから500Hzに上昇し、倍音は最大で1,500Hzに達した。バイオタイプQ1、および、Q2の発生音では、倍音成分は認められず、周波

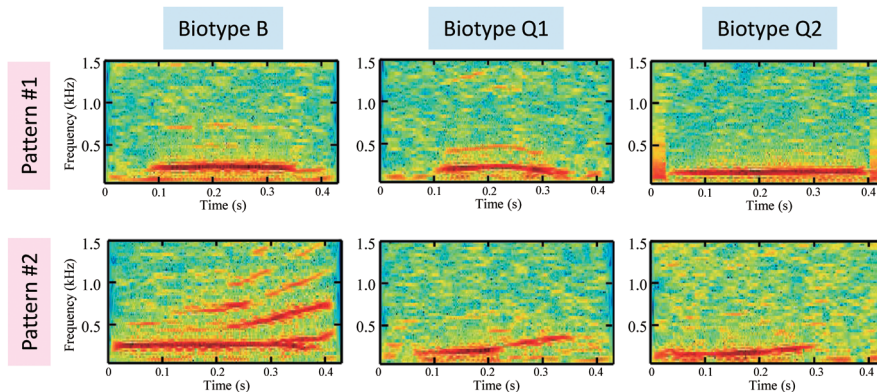
数の変化の大きさも、バイオタイプBの発生音に比べ小さく、特にQ2における変化の大きさは僅かであった。また、Pattern #1とPattern #2の発音の頻度を比較すると、いずれのバイオタイプでも、Pattern #1の方が、Pattern #2と比べて、2倍以上の高頻度で記録され、それぞれの音が、何らかの行動学的意味を反映している可能性が考えられた(Nakabayashi et al., 2015)。

Kanmiya (1996)による測定においても、コナジラミ類が配偶行動において発する音が種ごとに異なること、また、タバココナジラミのバイオタイプ間(JpLおよびB)でも、発生音の特性(持続時間および周波数)が異なることがすでに報告されている(上宮, 1998, 2011)。我々が開発した仕組みにおいても、それらの違いを確認できただけでなく、長時間にわたる収録から、発生音の頻度における時間的な傾向などを明らかにすることができた。さらに、農業現場では、発生しているコナジラミ種やバイオタイプを判定することは防除手段の選択にとって重要であるが、特にバイオタイプは形態では識別できないことから、発生音の違いを用いた識別法は有用であると考えられる。そこで、収録した信号からタバココナジラミの発生音を自動的に抽出し、さらにバイオタイプBとQ1をその音響特性から自動で識別するシステムの開発を行った。このシステムは、現状、92%の正答率でバイオタイプの識別が可能となっており、コナジラミ類の防除に最適な農薬を迅速に選定するためのツールとして活用することが期待される(Nakabayashi et al., 2017)。

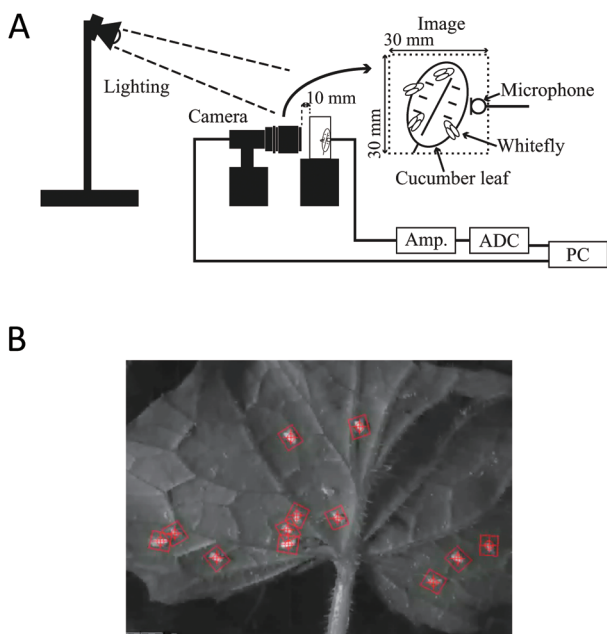
#### コナジラミ類の発生音と画像情報の同時収録と応用

コナジラミ類の発生音を長期間にわたり収録することが可能になったため、発生音の種類(音)とコナジラミ類の行動(画像)を同時に収録することで、両者の関係を解明するための「同時収録システム」の開発を行った。同時収録システムの音響収録部は、基本的に、前章の仕組みを用いた。また、画像を収録するために施した変更点として、コナジラミ類の行動をよく観察できるよう、上記のインセクトブリーディングスクエアディッシュの内側の側面に、キュウリ葉を固定し、タバココナジラミ(バイオタイプB)成虫を10頭前後放飼し寄生させた。撮影には、コナジラミ類の発生音収録に支障を来さない判断された、ローノイズのモノクロのイメージセンサ(SONY, XCG-V60E/画素数640×480pixel・最大フレームレート90fps)を用いた。イメージセンサはディッシュの外側10mmの位置に設置し、透明のディッシュ壁面越しにコナジラミの行動を撮影した(Miyamoto et al., 2017; Udo et al., 2017)(第3図A)。本システムを用いて、コナジラミ類の発生音と、その行動を同時に収録した結果、第一に画面にいたコナジラミ類の1頭が飛翔した瞬間に発生する飛翔音が確認された。ま



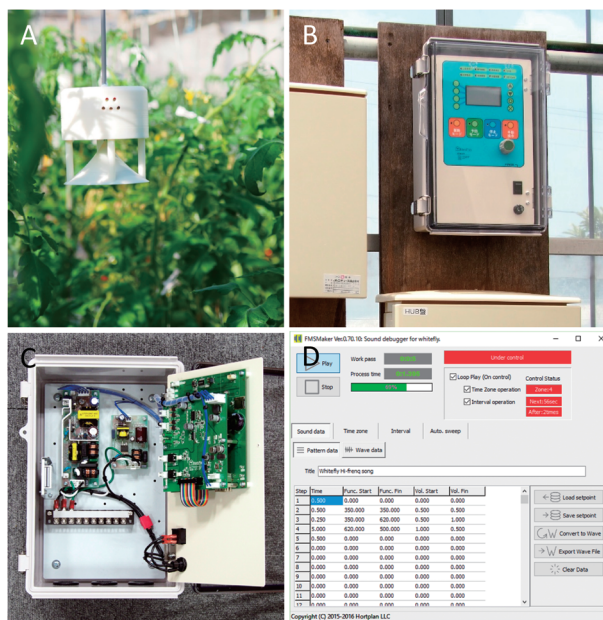


第2図 音響測定システムを用いて録音したタバココナジラミの各バイオタイプが発する音響の特性の違い。上段は Pattern #1, 下段は Pattern #2 (本文参照) の代表例のスペクトログラム。左からバイオタイプ B, バイオタイプ Q1, バイオタイプ Q2。



第3図 (A) コナジラミ類の発生音響と行動の同時収録システム, (B) 画像認識システムによるタバココナジラミ成虫の自動検出例。検出されたタバココナジラミを赤色のシンボルで示す。

た、第二に、キュウリ葉上に3頭のコナジラミ類がそれぞれ離れた位置に確認されていたケースで、Nakabayashi et al. (2016) で記録された Pattern #2 に相当する音が、約 1.5 秒間に 2 回記録された (ただしカメラで撮影できない位置にいたコナジラミからの発音であると考えられ、明確な行動は観察できなかった)。第三に、雌雄 1 頭ずつのコナジラミが並んでペアを形成し、配偶行動を行っていると考えられる状況において、約 1.5 秒の間に 150 ~ 300Hz からなる 2 つの連続したバースト音が、約 25 秒間隔で周期的に繰り返されたのち、330Hz の音が 170 秒間にわたって途切



第4図 栽培施設に発生するコナジラミ類を対象とした音響防除機器。(A) トマト栽培施設に設置した防除機器のスピーカ部。上部にスピーカ素子が下向きに内蔵されている。(B) 栽培施設に設置された制御部のイメージ。(C) 制御部の内部構造。(D) 音響再生ソフトウェア FM5Maker の制御画面。

れることなく記録された。2つのバースト音は、Kanmiya (2006) が報告した、雌雄のコミュニケーション音 (前者が雄の求愛音、後者が雌の応答音) に相当するものと考えられる。一方で 330Hz の持続音はこれまでに報告例がなく、タバココナジラミの配偶行動において発せられる、未解明の音である可能性がある (Miyamoto et al., 2017)。

上宮 (2011) は、コナジラミ類の配偶行動の解析においてビデオによる行動観察と同時に音響的な情報を加味することの重要性を強調している。本システムは、コナジラミ

科だけでなく、音・振動を発生する微小昆虫の行動学的解析にも応用できると考えられる。さらに本システムは、収録された画像からコナジラミ類の各個体を自動的に認識、検出し、追跡することができるようになっている(第3図B)。将来的には、このシステムを発展させ、栽培施設において発生したコナジラミ類の自動モニタリングシステムとして応用することを計画している(Udo et al., 2017)。

我々は、上記の研究で記録されたコナジラミ類の音響を人為的に照射することにより、コナジラミ類の交尾行動やTYLCVの媒介に阻害的な影響を与えうる可能性を見出し、今後、さらに阻害効果の高い音響条件の探索を進めたいと考えている。

### 音響的手法によるタバココナジラミおよびウイルス媒介の防除技術開発

これまで、コナジラミ類の交尾行動時に発生する微小音について述べてきたが、我々はスピーカからコナジラミ類のコミュニケーションを阻害する音を放射し、広範囲にわたる植物葉を一旦に振動させることで、コナジラミ類の交尾行動を音響的に阻害することを検討している。我々の試算では、1～数台のスピーカで、1,000m<sup>2</sup>(10アール、慣行栽培のトマト約2,000株に相当)にわたる面積をカバーすることができる。なお、音響的手法による害虫防除の試みとしては、ワタ上のIndian cotton leafhopper, *Amsasca devastans* (Distant) (カメムシ目: ヨコバイ科)、および、イネ上のトビロウカ *Nilaparvata lugens* (Stål) (カメムシ目: ウンカ科) に対して、鍵盤楽器の一種ハーモニウムや、発振回路とスピーカから発生させた種々の音を照射して植物体を振動させることで、害虫の交尾を阻害できることが報告されている(Saxena and Kumar, 1980)。現在、我々は、タバココナジラミ(バイオタイプB)を対象に、種々の音を照射し、各種の行動に対する阻害効果について、調査を進めている。ここでは、その過程で開発した、タバココナジラミを対象とした栽培施設用の音響防除機器について紹介する。

先に述べたように、タバココナジラミの発音は、周波数が概ね200～1,500Hzの範囲にある。そこで、市販の広帯域スピーカ素子(東京コーン紙製作所, F77G98-6/8 Ω・10W・7.7cm, 周波数特性90～20,000Hz, 出力音圧レベル81.5dB SPL/W/m)を、3Dプリンタで作製したハウジングに収めたスピーカを構築した。このスピーカは、栽培施設内の農薬散布や結露による濡れを考慮しつつ、音波が全方向に広がるよう、下向きに照射した音を三角錐状の容器を用いて反射させる形状となっている(第4図A)。スピーカは、電源、音の再生を担うマイクロコンピュータ、および、アンプが収められた防水ボックスに接続されている(第4図B, C)。コナジラミ類を防除するためには、発

生しているコナジラミ類の種やバイオタイプに応じ、最適な音を、交尾行動が盛んな時間帯を中心に再生することが効果的と考えられる。そこで、状況に応じて異なる音を照射することが可能な制御用ソフトウェアFMSMaker(ホルトプラン合同会社)を新たに開発した(第4図D)。また、栽培施設内のトマト葉上の騒音レベルを測定すると、施設のタイプや周囲の環境にもよるが概ね40～60dB SPL(re. 20μPa)であり、暖房機や換気扇の稼働で15～20dB SPL上昇し、降雨時や夏季のセミの鳴声が盛んな場合には80dB SPLを超えた。そのため、これらの騒音がない時間帯に稼働させることが望ましいと考えられ、周囲の環境音や環境制御機器の運用状況の情報も加味した制御を行える機能を付加していく予定である。

### 終わりに

音や振動を利用した病害虫の防除技術を確立するためには、対象種の配偶行動で利用される音・振動の役割を正しく、深く理解することが不可欠である(Nieri and Mazzoni, 2018; Takanashi et al., 2019)。その観点から、農業害虫に対する音響・音響を用いた防除技術の開発は、概ね以下のような段階を経て進められている。

Step 1: 害虫種が発生する音や振動の特性、配偶・警戒等行動学的意味、および、発振・信号認識機構の解明

Step 2: 防除(配偶行動阻害・飛来忌避等)に効果的な音・振動条件の選定(室内試験)

Step 3: 音響・振動防除機器の開発、および、その運用性や防除効果の評価と改良(圃場試験)

Step 4: 既存の栽培・防除体系との適合化(作物や天敵等有益生物種への悪影響回避, 作業性, 効率性)

Step 5: 音や振動を利用した防除の実施と、それによる害虫側の馴化や進化への対策の確立

我々の知る限り、最も実用化に近い技術開発は、中野(2017)による超音波を用いたガ類の防除技術であり、Step 4に到達していると考えられる。一方、振動を利用した技術では、最も進んでいると思われる *S. titanus* に対する防除においても Step 3にとどまっている(Polajner et al., 2015)。我々が対象とするコナジラミ類においては、Step 1～Step 3の初期段階にとどまっております、さらなる知見の蓄積が必須であると考えている。カメムシ類では振動の行動学的研究、および、発振機構や感覚器官に関する解剖学的な研究蓄積があるが(Čokl et al., 2006; Nishino et al., 2016)、体サイズの小さいコナジラミ類では未知の部分が多く、より防除に効果的な振動パターンの探索のためにも、音や振動の発振・認識機構の解明が待たれる。

最後に、コナジラミ類の音響を用いた防除技術が実用化段階に達した場合における、現在開発が進められている環境保全型防除技術との適合化について考察したい。トマ

ト、ミニトマトに寄生するコナジラミ類に対して新たに開発された防除資材であるグリセリン酢酸脂肪酸エステル乳剤〔農薬の名称：ベミデタッチ（石原産業株式会社）〕は、殺虫ではなく、葉への定着や吸汁、配偶行動や産卵数の抑制を通じてコナジラミ類への防除効果を発揮する。これは、同剤を処理した葉面上のタバココナジラミが配偶行動における振動の発生頻度を大きく低下させることから裏付けられる（Kashima et al., 2014, 2015a, b, 2016）。同剤の処理により、トマト黄化葉巻病の発生も大幅に抑制されることが明らかになっているが、効果の改善のためには、別の防除手段と組み合わせた技術も必要とされている（Matsuura et al., 2017）。そこで、我々が検討している音響的手法による防除と組み合わせることで、防除効果の増強や薬剤散布回数の低減につながると考えられる。また、コナジラミ類や、同じくトマト等果菜類に発生するアザミウマ類に対して、天敵であるタバコカスミカメ *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (カメムシ目：カスミカメムシ科) を用いた防除の研究が進められている（日本ら, 2015; 土田ら, 2017）。トマトにおいてタバコカスミカメ単独での防除ではタバココナジラミが媒介するトマト黄化葉巻病を十分に抑制することは困難であったことから（土田ら, 2017）、殺虫剤を用いずに防除効果を増強する手段の1つとして、音響的手法による防除との組み合わせが考えられる。カメムシ類も配偶行動において振動を利用することから、コナジラミ類の防除に用いる音・振動がタバコカスミカメの配偶行動や増殖に及ぼす影響について、慎重に検討する必要がある。

オンシツコナジラミ、タバココナジラミとそれらに媒介されるウイルス病害は、施設栽培だけでなく、アフリカや南アジア等、発展途上国の重要品目であるキャッサバ、ワタ等の露地栽培においても甚大な被害をもたらしている（Navas-Castillo et al., 2011; Satter et al., 2013; Jacobson et al., 2018）。したがって、音響的手法に基づく防除が実現すれば世界の農業生産にも大きく貢献できる可能性がある。

## 引用文献

- Abrahamian, P. E., H. Sobh and Y. Abou-Jawdah (2012) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus on cucumber in Lebanon. *Plant Dis.* 96: 1704.
- Åhman, I. and B. S. Ekblom (1981) Sexual behaviour of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*): Orientation and courtship. *Entomol. Exp. Appl.* 29: 330–338.
- Al-Saleh, M. A., I. M. Al-Shahwan, M. A. Amer, M. T. Shakeel, O. A. Abdalla, C. G. Orfanidou and N. I. Katis (2015) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus in cucumber in Saudi Arabia. *Plant Dis.* 99: 734.
- Alvarez, S., E. Rohrig, D. Solis and M. H. Thomas (2016) Citrus greening disease (Huanglongbing) in Florida: Economic impact, management and potential for biological control. *Agric. Res.* 5: 109–118.
- Amer, M. A. (2015) Serological and molecular characterization of Cucurbit chlorotic yellows virus affecting cucumber plants in Egypt. *Int. J. Virol.* 11: 1–11.
- Bananej, K., W. Menzel, N. Kianfar, A. Vahdat and S. Winter (2013) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus infecting cucumber, melon and squash in Iran. *Plant Dis.* 97: 1005.
- Bayles, B. R., S. M. Thomas, G. S. Simmons, E. E. Grafton-Cardwell and M. P. Daugherty (2017) Spatiotemporal dynamics of the Southern California Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri*) invasion. *PLoS ONE* 12: e0173226.
- Bové, J. M. (2006) Huanglongbing: a destructive, newly-emerging, century-old disease of citrus. *J. Plant Pathol.* 88: 7–37.
- Claridge, M. (2006) Insect sounds and communication—an introduction. In *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* (S. Drosopoulos and M. F. Claridge, eds.). CRC Press, Boca Raton, pp. 3–10.
- Cocroft, R. B. and R. L. Rodriguez (2005) The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience* 55: 323–334.
- Čokl, A., M. Virant-Doberlet and M. Zorović (2006) Sense organs involved in the vibratory communication of bugs. In *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* (S. Drosopoulos and M. F. Claridge, eds.). CRC Press, Boca Raton, pp. 71–80.
- Costa, H. S. and J. K. Brown (1991) Variation in biological characteristics and esterase patterns among populations of *Bemisia tabaci*, and association of one population with silverleaf symptom induction. *Entomol. Exp. Appl.* 61: 211–219.
- De Barro, P. J., S.-S. Liu, L. M. Boykin and B. Dinsdale (2011) *Bemisia tabaci*: A statement of species status. *Annu. Rev. Entomol.* 56: 1–19.
- Fujiwara, A., K. Maekawa and T. Tsuchida (2015) Genetic groups and endosymbiotic microbiota of the *Bemisia tabaci* species complex in Japanese agricultural sites. *J. Appl. Entomol.* 139: 55–66.
- 藤原亜希子・土田 努 (2014) 農業害虫タバココナジラミにおける共生細菌の重要性. 蚕糸・昆虫バイオテック 83: 209–217. [Fujiwara, A. and T. Tsuchida (2014) “Importance of endosymbionts in the agricultural pest, *Bemisia tabaci*.” *Sanshi-Konchu Biotech* 83: 209–217.]
- Gu, Q., Y. Liu, Y. Wang, W. Huang, H. Gu, L. Xu, F. Song and J. K. Brown (2011) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus in cucumber, melon and watermelon in China. *Plant Dis.* 95: 73.
- 行徳 裕・岡崎真一郎・古田明子・衛藤友紀・溝辺 真・久野公子・林田慎一・奥田 充 (2009) 新規クリニウイルスによるメロン退緑黄化病(新称)の発生. 日植病報 75: 109–111. [Gyoutoku, Y., S. Okazaki, A. Furuta, T. Etoh, M. Mizobe, K. Kuno, S. Hayashida and M. Okuda (2009) Chlorotic yellows disease of melon caused by Cucurbit chlorotic yellows virus, a new crinivirus. *Jpn. J. Phytopathol.* 75: 109–111.]
- Hadjistylli, M., G. K. Roderick and J. K. Brown (2016) Global population structure of a worldwide pest and virus vector: Genetic diversity and population history of the *Bemisia tabaci* sibling species group. *PLoS ONE* 11: e0165105.



- Hamed, K., W. Menzel, G. Dafalla and A. M. A. Gadelseed (2011) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus infecting muskmelon and cucumber in Sudan. *Plant Dis.* 95: 1321.
- Hartono, S., T. Natsuaki, H. Sayama, H. Atarashi and S. Okuda (2003) Yellowing disease of tomatoes caused by *Tomato infectious chlorosis virus* newly recognized in Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 69: 61–64.
- 樋口聡志 (2014) 九州地域におけるタバココナジラミの発生と防除. 応動昆 58: 333–341. [Higuchi, S. (2014) Occurrence and control of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in Kyushu area of Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol Zool.* 58: 333–341.]
- 日本典秀・長坂幸吉・後藤千枝・小原慎司・手塚俊行 (2015) タバコカスミカメによる施設キュウリのネギアザミウマ防除効果. 関東病虫研報 62: 125–129. [Hinamoto, N., K. Nagasaka, C. Goto, S. Kohara and T. Tezuka (2015) Biological control of *Thrips tabaci* by omnivorous predator *Nesidiocoris tenuis* on cucumbers in greenhouses. *Ann. Rept. Kanto Pl. Prot. Soc.* 62: 125–129.]
- Hirota, T., T. Natsuaki, T. Murai, H. Nishigawa, K. Niibori, K. Goto, S. Hartono, G. Suastika and S. Okuda (2010) Yellowing disease of tomato caused by *Tomato chlorosis virus* newly recognized in Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 76: 168–171.
- Horowitz, A. R., S. Kontsedalov, V. Khasdan and I. Ishaaya (2005) Biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 58: 216–225.
- Huang, L. H., H. H. Tseng, J. T. Li and T. C. Chen (2010) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus infecting cucurbits in Taiwan. *Plant Dis.* 94: 1168.
- 岩手県病害虫防除所 (2018) 平成 30 年度病害虫発生予察情報特殊報 第 1 号. [Iwate Plant Protection Office (2018) Special Report on Forecast of Pest Occurrence. No. 1. Iwate Pref.]
- Jacobson, A. L., S. Duffy and P. Sseruwagi (2018) Whitefly-transmitted viruses threatening cassava production in Africa. *Curr. Opin. Virol.* 33: 167–176.
- Kanmiya, K. (1996) Discovery of male acoustic signals in the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 31: 255–262.
- 上宮健吉 (1998) コナジラミ類の配偶行動と交尾信号. 植物防疫 52: 17–22. [Kanmiya, K. (1998) Mating behavior and vibratory signals on whiteflies. *Plant Prot.* 52: 17–22.]
- Kanmiya, K. (2006) Mating behaviour and vibratory signals in whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). In *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* (S. Drosopoulos and M. F. Claridge, eds.). CRC Press, Boca Raton, pp. 365–379.
- 上宮健吉 (2011) コナジラミ科の配偶行動と振動信号. 昆虫の発音によるコミュニケーション (宮武頼夫 編). 北隆館, 東京, pp. 217–240. [Kanmiya, K. (2011) Mating behaviour and vibration signals in Aleyrodidae (Hemiptera). In *Insect Communication by Sounds and Vibrations* (Y. Miyatake, ed.). Hokuryukan Co., Ltd., Tokyo, pp. 217–240.]
- Kanmiya, K. and R. Sonobe (2002) Records of two citrus pest whiteflies in Japan with special reference to their mating sounds (Homoptera: Aleyrodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 37: 487–495.
- Kanmiya, K., S. Ueda, A. Kasai, K. Yamashita, Y. Sato and Y. Yoshiyasu (2011) Proposal of new specific status for tea-infesting populations of the nominal citrus spiny whitefly *Aleurocanthus spiniferus* (Homoptera: Aleyrodidae). *Zootaxa* 2797: 25–44.
- Kashima, T., C. Takeda, N. Akiyoshi, K. Yoshida and Y. Arimoto (2014) Effect of a novel repellent, acetylated glyceride, against sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *J. Pestic. Sci.* 39: 91–97.
- Kashima, T., Y. Fukumori, T. Kitamura, M. Takeda, K. Yoshida and Y. Arimoto (2015a) Acetylated glyceride: A novel repellent which interferes with tomato yellow leaf curl virus acquisition and its transmission by *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Crop Protection* 75: 144–150.
- Kashima, T., T. Kimura, K. Yoshida and Y. Arimoto (2015b) Observation on the effectiveness of a novel repellent, acetylated glyceride, against the adult and the progeny of sweet potato whiteflies, *Bemisia tabaci*. *J. Pestic. Sci.* 40: 44–48.
- Kashima, T., K. Kanmiya, K. Yoshida and Y. Arimoto (2016) Effect of a novel repellent, acetylated glyceride, on courtship behaviours and acoustic signals of *Bemisia tabaci*. *J. Appl. Entomol.* 140: 11–18.
- Kato, K., M. Onuki, S. Fuji and K. Hanada (1998) The first occurrence of Tomato yellow leaf curl virus in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in Japan. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 64: 552–559.
- Las, A. (1980) Male courtship persistence in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Homoptera: Aleyrodidae). *Behaviour* 72: 107–126.
- Laumann, R. A., D. H. B. Maccagnan, A. Čokl, M. C. Blassioli-Moraes and M. Borges (2018) Substrate-borne vibrations disrupt the mating behaviors of the neotropical brown stink bug, *Eushistus heros*: implications for pest management. *J. Pest Sci.* 91: 995–1004.
- Lee, W., J. Park, G.-S. Lee, S. Lee and S. Akimoto (2013) Taxonomic status of the *Bemisia tabaci* complex (Hemiptera: Aleyrodidae) and reassessment of the number of its constituent species. *PLoS ONE* 8: e63817.
- Li, T.-Y. and U. Maschwitz (1985) Sexual behavior in the whitefly *Trialeurodes vaporariorum* Westw. *Acta Entomol. Sin.* 28: 233–236.
- Li, T.-Y., S. B. Vinson and D. Gerling (1989) Courtship and mating behavior of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* 18: 800–806.
- Lujo, S., E. Hartman, K. Norton, E. A. Pregmon, B. B. Rohde and R. W. Mankin (2016) Disrupting mating behaviour of *Diaphorina citri* (Liviidae). *J. Econom. Entomol.* 109: 2373–2379.
- 松浦 明 (2006) 宮崎県におけるタバココナジラミバイオタイプ Q の発生と防除対策. 今月の農業 50: 57–61. [Matsura, A. (2006) “Occurrence and control policies of the Q biotype of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in Miyazaki Prefecture.” *Japan Agricultural Technology* 50: 57–61.]
- Matsura, S., T. Kashima, T. Kitamura, S. Kahijara and H. Abe (2017)

- Suppressive effect of acetylated glyceride (Bemidetach™ EC) on *Tomato yellow leaf curl virus* transmitted by the whitefly *Bemisia tabaci* on greenhouse tomato plants. *Phytoparasitica* 45: 239–242.
- Mazzoni, V., J. Prešern, A. Lucchi and M. Virant-Doberlet (2009) Reproductive strategy of the Nearctic leafhopper *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae). *Bull. Entomol. Res.* 99: 401–413.
- Miyamoto, R., Y. Nishijima, H. Nakabayashi, K. Mizutani, T. Ebihara, N. Wakatsuki, H. Uga and K. Kubota (2017) Simultaneous video and sound acquisition system for detecting and monitoring greenhouse whiteflies. *EFITA WCCA 2017 Conference*, Paper number 93.
- Mugerwa, H., S. Seal, H.-L. Wang, M. V. Patel, R. Kabaalu, C. A. Omongo, T. Alicai, F. Tairo, J. Ndunguru, P. Sseruwagi and J. Colvin (2018) African ancestry of New World, *Bemisia tabaci*-whitefly species. *Sci. Rep.* 8: 2734.
- Nakabayashi, H., T. Kawagishi, K. Mizutani, T. Ebihara, N. Wakatsuki, H. Uga and K. Kubota (2015) Observation of acoustical behavior of whitefly colony. *Proceedings of the 7th International Conference on Sustainable Agriculture for Food, Energy and Industry in Regional and Global Context (ICSAFEI2015)*, ICSAFEI-132.
- Nakabayashi, H., T. Kawagishi, K. Mizutani, T. Ebihara, N. Wakatsuki, H. Uga and K. Kubota (2016) Observation of acoustical behavior of some biotypes of *Bemisia tabaci*. *International Conference on Agricultural Engineering (CIGR)*, ID. 486, Available from: CIGR-2016 Full Papers.
- Nakabayashi, H., K. Mizutani, T. Ebihara, N. Wakatsuki, H. Uga, K. Kubota and M. Ishii (2017) Biotype identification of *Bemisia tabaci* by acoustical method. *J. Agric. Informatics* 8: 11–22.
- 中野 亮 (2017) 蛾はコウモリの超音波を嫌がる 超音波を利用した防蛾技術の開発. *化学と生物* 55: 452–453. [Nakano, R. (2017) “The moths hate the ultrasound of bats. Development of control techniques for moths by using ultrasound.” *Kagakuseibutsu* 55: 452–453.]
- Nakano, R., F. Ihara, K. Mishiro, M. Toyama and S. Toda (2015) High duty cycle pulses suppress orientation flights of crambid moths. *J. Insect Physiol.* 83: 15–21.
- Nauen, R., N. Stumph and A. Elbert (2002) Toxicological and mechanistic studies on neonicotinoid cross resistance in Q-type *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Manag. Sci.* 58: 868–875.
- Navas-Castillo, J., E. Fiallo-Olivé and S. Sánchez-Campos (2011) Emerging virus diseases transmitted by whiteflies. *Annu. Rev. Phytopathol.* 49: 219–248.
- Nieri, R. and V. Mazzoni (2018) The reproductive strategy and the vibrational duet of the leafhopper *Empoasca vitis*. *Insect Sci.* 25: 869–882.
- 日本植物病理学会植物ウイルス分類委員会 (2014) 日本に発生する植物ウイルス・ウイロイド. [Committee on Taxonomy of Plant Viruses, Phytopathological Society of Japan (2014) “Plant viruses and viroids occurring in Japan.”] [https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-viroid\\_2014.pdf](https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-viroid_2014.pdf)
- Nishino, H., H. Mukai and T. Takanashi (2016) Chordotonal organs in hemipteran insects: unique peripheral structures but conserved central organization revealed by comparative neuroanatomy. *Cell Tissue Res.* 366: 549–572.
- 農業・食品産業技術総合研究機構(編) (2009a) 退緑黄化病の診断および防除マニュアル. 農業・食品産業技術総合研究機構, つくば. 14 pp. [National Agriculture and Food Research Organization (ed.) (2009a) “*Manual for Diagnosis and Control of Chlorotic Diseases of Cucurbits*.” 14 pp.] [http://www.naro.affrc.go.jp/publicity\\_report/publication/files/naro-se/tairyokuouka.pdf](http://www.naro.affrc.go.jp/publicity_report/publication/files/naro-se/tairyokuouka.pdf)
- 農業・食品産業技術総合研究機構(編) (2009b) トマト黄化葉巻病の総合防除マニュアル. 農業・食品産業技術総合研究機構, つくば. 12 pp. [National Agriculture and Food Research Organization (ed.) (2009b) “*Manual for Integrated Management of Yellow Leaf Curl Disease of Tomato*.” 12 pp.] [https://www.naro.affrc.go.jp/publicity\\_report/publication/files/naro-se/tomato\\_yellow\\_leaf\\_manual\\_h215.pdf](https://www.naro.affrc.go.jp/publicity_report/publication/files/naro-se/tomato_yellow_leaf_manual_h215.pdf)
- Okuda, M., S. Okazaki, S. Yamasaki, S. Okuda and M. Sugiyama (2010) Host range and complete genome sequence of *Cucurbit chlorotic yellows virus*, a new member of the genus *Crinivirus*. *Phytopathology* 100: 560–566.
- Orfanidou, C., V. I. Maliogka and N. I. Katis (2014) First report of Cucurbit chlorotic yellows virus in cucumber, melon and watermelon in Greece. *Plant Dis.* 98: 1446–1447.
- Panizzi, A. R. (2008) Neotropical brown stink bug, *Euschistus heros* (F.) (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). In *Encyclopedia of Entomology* (J. L. Capinera, ed.). Springer, Dordrecht, p. 160.
- Papura, D., C. Burbán, M. van Helden, X. Giresse, B. Nusillard, T. Guillemaud and C. Kerdelhué (2012) Microsatellite and mitochondrial data provide evidence for a single major introduction for the Nearctic leafhopper *Scaphoideus titanus* in Europe. *PLoS ONE* 7: e36882.
- Perring, T. M. (2001) The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protection* 20: 725–737.
- Perring, T. M. and E. J. Symmes (2006) Courtship behavior of *Bemisia argentifolii* (Hemiptera: Aleyrodidae) and whitefly mate recognition. *Behavior* 99: 598–606.
- Polajnar, J., A. Eriksson, M. V. Rossi Staconi, A. Lucchi, G. Anfora, M. Virant-Doberlet and V. Mazzoni (2014) The process of pair formation mediated by substrate-borne vibrations in a small insect. *Behav. Proc.* 107: 68–78.
- Polajnar, J., A. Eriksson, A. Lucchi, G. Anfora, M. Virant-Doberlet and V. Mazzoni (2015) Manipulating behaviour with substrate-borne vibrations: potential for insect pest control. *Pest Manag. Sci.* 71: 15–23.
- Polajnar, J., A. Eriksson, M. Virant-Doberlet and V. Mazzoni (2016) Mating disruption of a grapevine pest using mechanical vibrations: from laboratory to the field. *J. Pest Sci.* 89: 909–921.
- Saluso, A., L. Xavier, F. A. C. Silva and A. R. Panizzi (2011) An invasive pentatomid pest in Argentina: Neotropical brown stink bug, *Euschistus heros* (F.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotrop. Entomol.* 40: 704–705.
- Satter, M. N., A. Kvarnheden, M. Saeed and R. W. Briddon (2013)

- Cotton leaf curl disease—an emerging threat to cotton production worldwide. *J. Gen. Virol.* 94: 695–710.
- Saxena, K. N. and H. Kumar (1980) Interruption of acoustic communication and mating in a leafhopper and a planthopper by aerial sound vibrations picked up by plants. *Experientia* 36: 933–936.
- Shimwela, M. M., T. S. Schubert, M. Albritton, S. E. Halbert, D. J. Jones, X. Sun, P. D. Roberts, B. H. Singer, W. S. Lee, J. B. Jones, R. C. Plötz and A. H. C. van Bruggen (2018) Regional spatial-temporal spread of citrus Huanglongbing is affected by rain in Florida. *Phytopathology* 108: 1420–1428.
- Sosa-Gómez, D. R., J. J. Da Silva, I. D. E. O. Lopes, I. C. Corso, A. M. Almeida, G. C. De Moraes and M. E. Baur (2009) Insecticide susceptibility of *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae) in Brazil. *J. Econ. Entomol.* 102: 1209–1216.
- Takanashi, T., N. Uechi and H. Tatsuta (2019) Vibrations in hemipteran and coleopteran insects: behaviors and application in pest management. *Appl. Entomol. Zool.* 54: 21–29. doi: <https://doi.org/10.1007/s13355-018-00603-z>
- Taylor, K. L. (1985) A possible stridulatory organ in some Psylloidea (Homoptera). *J. Aust. Ent. Soc.* 24: 77–80.
- Tishechkin, D. Y. (2006) Vibratory communication in Psylloidea (Hemiptera). In *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* (S. Drosopoulos and M. F. Claridge, eds.). CRC Press, Boca Raton, pp. 357–363.
- 徳丸 晋・林田吉王 (2010) タバココナジラミ・パイオタイプ Q (カメムシ目: コナジラミ科) の薬剤感受性. 応動昆 54: 13–21. [Tokumaru, S. and Y. Hayashida (2010) Pesticide susceptibility of Q-biotype *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 54: 13–21.]
- 徳島県病害虫防除所 (2016) 平成 28 年度農作物病害虫発生予察情報特殊報 第 1 号. [Tokushima Plant Protection Office (2016) Special Report on Forecast of Pest Occurrence. No. 1. Tokushima Pref.]
- 土田祐大・土井 誠・石川隆輔・影山智津子 (2017) 施設トマトにおけるタバコカスミカメ (カメムシ目: カスミカメムシ科) によるトマト黄化葉巻病抑制効果. 応動昆 61: 215–222. [Tsuchida, Y., M. Doi, R. Ishikawa and C. Kageyama (2017) [Inhibitory effect of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) transmission by *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in greenhouse tomato. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 61: 215–222.]
- Udo, H., H. Nakabayashi, K. Mizutani, T. Ebihara, N. Wakatsuki, H. Uga and K. Kubota (2017) Detection of whitefly bodies using image processing in greenhouse environment. *J. SASJ* 48: 138–145.
- Ueda, S. and J. K. Brown (2006) First report of the Q biotype of *Bemisia tabaci* in Japan by mitochondrial cytochrome oxidase I sequence analysis. *Phytoparasitica* 34: 405–411.
- Ueda, S., T. Kitamura, K. Kijima, K.-I. Honda and K. Kanmiya (2009) Distribution and molecular characterization of distinct Asian populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in Japan. *J. Appl. Entomol.* 133: 355–366.
- 宇賀博之 (2015) 市販小型容器を用いた水耕栽培による微小害虫の簡易飼育法. 植物防疫 69: 593–596. [Uga, H. (2015) Simple rearing system for minute insect pests by using hydroponics at marketed small square dish. *Plant Prot.* 69: 593–596.]
- Virant-Doberlet, M. and A. Čokl (2004) Vibrational communication in insects. *Neotrop. Entomol.* 33: 121–134.
- Wenninger, E., D. G. Hall and R. W. Mankin (2009) Vibrational communication between the sexes in *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102: 547–555.
- Yamashita, S., Y. Doi, K. Yora and M. Yoshino (1979) Cucumber yellows virus: its transmission by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), and the yellowing disease of cucumber and muskmelon caused by the virus. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 45: 484–496.
- Zang, L. S. and S. S. Liu (2007) A comparative study on mating behaviour between the B biotype and a non-B biotype of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Zhejiang, China. *J. Insect Behav.* 20: 157–171.