

## ハマダンゴムシの円周運動<sup>1),2)</sup>

伊賀 哲郎・喜多村 滋<sup>3)</sup>

島根大学文理学部生物学教室  
(1975・9・6 受理)

The Circus Movement of a Sand-beach Iospod,  
*Tylos granulatus* MIERS

Tetsuro IGA and Shigeru KITAMURA

(Department of Biology, Shimane University, Matsue 690, Japan)

### Abstract

*Tylos granulatus* is strictly nocturnal, being buried in the sand during the daytime. Emerging from the sand only after dark, it moves about on the surface looking for food through the night. The present paper described on an orienting movement of this animal to a single source of the light hung from the top. All the experiments were done at night when the animals are active. The animals move about irregularly in a dark field and relatively straight in a dim light. They show a positive phototaxis to the light of relatively weak intensities. Young animals with 5-9 mm body length transferred under the single light go towards the source of the light and move round with the point right under the source of the light as a center of circular paths with a certain radius. This movement is termed as the circus movement. The diameters of the circles are varied with the height of the light source, but not with the light intensities (illumination intensities). That is, the diameter of the circus movement of *Tylos granulatus* increases rectilinearly with an increase in the height of the light source (Figs. 7 and 8). Based on these results, a possible mechanism on the orienting movement, circus movement, to the light source was discussed.

(Mem. Fac. Lit. & Sci., Shimane Univ., Nat. Sci., 9, pp. 89-101, 1975).

1970年夏の夜、我々は或る機会から、ハマダンゴムシが海浜の砂上に置かれたローソク光の周囲を一定方向に列をなして旋回し続けるのを観察した。

夜間、屋外の電燈やたき火に向って多数の昆虫が飛来し、或るものは燈火を中心にその周囲を円軌道を描いて飛んだり、ら旋状に燈火に近づくことは我々の良く見るところである。Loeb (1901), Radl (1906), Minnich (1919), von Büddenbrock (1917, 1928) 等は種々の昆虫およびその幼虫が単一光源下に於て、光源あるいはその直下の点を中心として円周運動 circus movement することを指摘し、その光感適応については Hecht (1918), Wolf と Crozier

1) 本報告の概要は第43回日本動物学会大会 (1972, 名古屋) で発表した

2) Contributions from the Mukaishima Marine Biological Station, No. 132

3) 現所属, 大阪府立大東高等学校

(1927) 等の報告がある(林, 1929, 1930より引用)。林(1929, 1930)は鱗翅目幼虫を用い、単一光源に対する円周運動の詳細な実験的研究を行い、動物の光に対する定位行動につき、von Buddenbrock 等の説に批判を加えた。しかしながら、いまだその定位機構については明らかでない点が多い。

等脚目の光に対する反応についてもこれまでに多くの研究がなされている(Abbott, 1918; Müller, 1925; Henke, 1930; Dietrich, 1931; Weyrouch, 1934; Blum, 1935; Bauers, 1953; Warburg, 1964 参照)。また、ハマダンゴムシについては恩藤(1953, 1954, 1958, 1959)による日周期活動に関する一連の研究があり、Hamner, Smyth & Mulford(1968, 1969)は *Tylos punctatus* の定位行動と生態等について報告している。しかしながら、著者等の知る限りでは、ハマダンゴムシの光に対する定位行動、特に円周運動についての報告はみない。本報はハマダンゴムシの光源に対する円周運動とそれを規定する光条件についての若干の実験を行った結果について述べたものである。

### 材料と方法

体長 5-20mm のハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers が実験に用いられた。実験動物は6月から8月にかけて、島根県八東郡美保関町北浦、同県八東郡鹿島町古浦および広島県御調郡向島町干汐の海浜で採集した。採集個体は実験室に持ち帰り、プラスチック容器(33×26×15cm)に細かい砂を約10cmの厚さに敷き、海藻および魚粉を餌として、その中で飼育し、実験に供した。実験には触覚、脚等に欠損のない個体を選んで用い、特に♂、♀の区

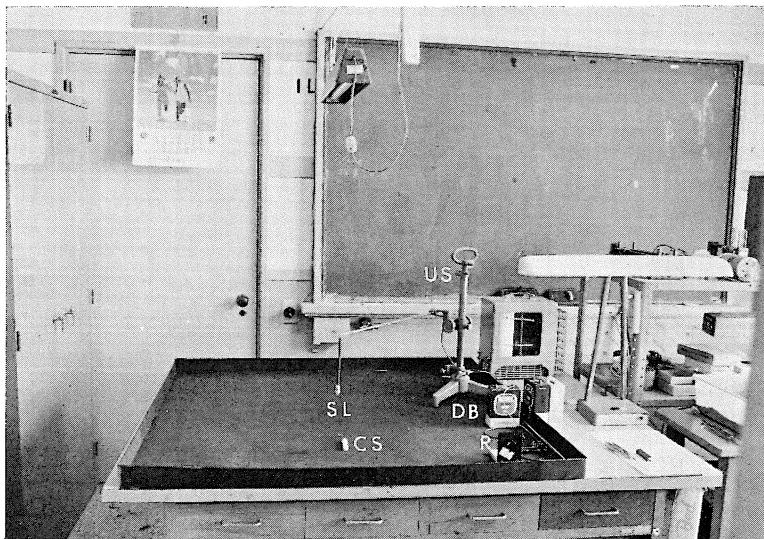


Fig. 1. Apparatus for studying the phototactic behaviour of *Tylos granulatus*. CS, cage for letting the animal start; DB, dry battery; IL, light for illumination; R, resistor; SL, light for stimulation; US, universal stand.

別には留意しなかった。実験には200個体以上の動物が用いられた。

ハマダンゴムシは昼間は海浜の砂中にひそみ、日没後暗くなると、地上に出て全夜間を通じて活動し、日の出と共に再び砂中に潜り、活動を停止するという明瞭な日周期活動を示す動物であり、このような日周期活動は内発的傾向の強い、自律型の活動である（恩藤, 1953, 1954）。そこで、実験はすべて動物が活発に活動している夜間（8:00 pm-2:00 am）に限られた。実験期間は6月から10月に亘った。実験中の温度及び湿度については特別な調節は行わなかった。

動物行動測定のための実験台としては、平坦な机（ $1 \times 1m$ ）を用い、その上に黒色紙を張り、光の散乱を防いだ。また周囲には高さ5cmの塀を設け、実験動物の逃走を防いだ。実験台照明用光源としては、机上1mの高さに吊るした20W 蛍光灯を用いた。なお、蛍光灯直下台上の照度は $120lx$ であった。刺激用光源としては2.5, 3.8, 7.2V用豆電球を用い、光源の強さは電球直下の実験台上の照度で表わすこととし、抵抗器により調節した。また光源の高さは万能スタンドを利用して調節し、記録紙から豆電球のフィラメントまでの距離で示した。記録紙（ $26 \times 36cm$ , および  $36 \times 39cm$ ）は塗媒し、実験動物の歩行脚跡が直接記録できるようにした。記録紙の一辺の中間部に径1cm, 長さ6cmのプラスチック六角筒を実験動物スタート用ケージとして設け、その中に放たれた動物はこの筒を通して記録紙上に至るようにした。このケージを用いることにより、実験個体を常に一定地点より確実に記録紙上に進ませることが出来た（Fig. 1）。

実験にあたっては実験台に振動を与えないように留意し、また実験者は実験台からできるだけ離れて、動かないように注意を払った。ハマダンゴムシが記録紙を出て、再び記録紙上に戻る気配がない場合には、そこで実験を打ち切った。また、1分を経過してもなお記録紙上を運動している場合には、適当な時間で刺激光源を消し、直ちに照明用蛍光灯をつけ実験を打ち切った。実験終了後、記録紙は透過光により写真撮影され、ニス固定により保存し、計測に供した。

## 実験結果

### (1) 明, 暗所における動物の行動

光刺激に対する動物の行動を調査する前に、正常個体が暗黒あるいは明所下でどのような運動をするかを予め観察しておくことが必要である。

暗黒中での動物の運動経路を調べるためには、記録紙中央に $18 \times 18mm$ の底のないケージを置き、その中に暗順応させた動物を静かに移し、一定時間後にケージを取り除いて自発運動を行わせた。一方、明条件としては照明用蛍光灯で一樣に実験野を照射することにより散光野条件に代えた。この場合には動物はスタート用ケージから放なった。

暗黒中での動物の行動軌跡の代表例を Fig. 2 の A と C に示した。図中それぞれ4本の軌跡は同一個体の4回の実験による歩行経路を表わしている。これで示されるように暗黒中では歩行軌跡が直線となることはむしろ少なく、一般に不規則な曲線運動をしたり、ごく稀にら旋形またはこれに近い円を描いて運動することもあったが、その円の中心は定まっていな

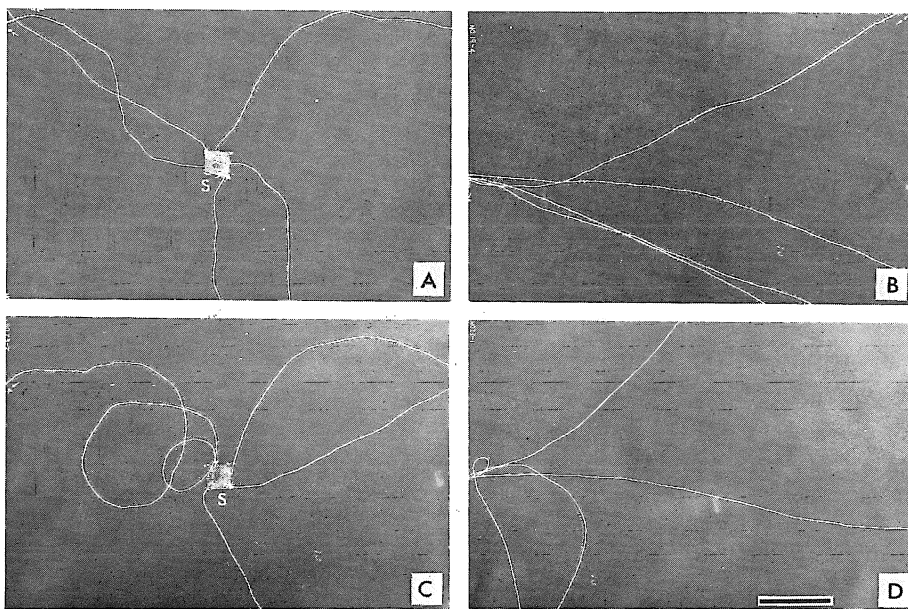


Fig. 2. Tracks of *Tylos granulatus* in a dark field (A and C) and in a dim light field (120 lx, B and D). A and B, records from the same animal with 6 mm body length. C and D, records from the same animal with 6.5 mm body length. S, position of the start cage. scale marker, 5 cm.

かった (Fig. 2C)。

明所下では動物はスタート用ケージを出た後、ほぼ直進する傾向を示し、全体としてはゆるやかに左または右に曲がった (Fig. 2, B and D)。図 A と B, C と D はそれぞれ同一個体から得られたものである。

このように暗黒中と明所下では動物の歩行運動は同じではないが、いずれの場合にも左右どちらかに偏するような運動経路も、また一度歩いた脚跡をたどるような行動も認められなかった。

## (2) 単一光源下における動物の行動

上方からつらした単一光源 (豆電球) 下でのハマダンゴムシの歩行運動は極めて特異的であった。スタート用ケージを出た動物は、光源に向かってほぼ直進し、光源下をやや通り過ぎた付近で滑らかに左または右に向きを変え、光源直下の点を中心としてほぼ一定の直径をもった円を描く運動 (円周運動) をする (Fig. 3)。その回転方向は特に定っていないが、左回転する傾向が強かった。

単一光源に対するハマダンゴムシのこのような円周運動は幼若個体で特に顕著に認められた。個体の成長度と円周運動の発現との関係を明らかにするため、動物を体長により3群に分け、円周運動の発現の有無を調べた。その結果は5-9mm 体長の個体群では実験個体数の92.2%が円周運動を行った。それに対して10-14mm 体長群では円周運動を示す個体は43.8%に、さらに15mm 体長以上の個体では18.2%と減少した (Table 1)。なお、実験は光源の

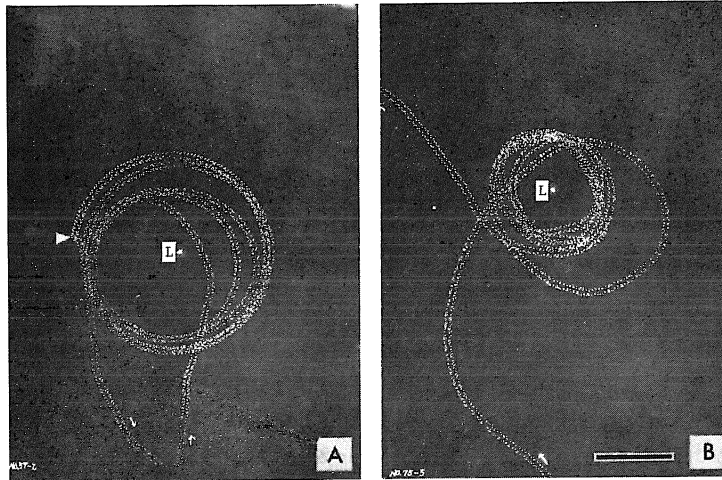


Fig. 3. Circus movements of *Tylos granulatus* to a single light source. A: illumination, 100 lx, the height of the light, 7.5 cm, body length, 6.5 mm. B: illumination, 800 lx, the height of the light, 7.5 cm, body length, 8 mm. L: the position right under the source of the light.  $\blacktriangleright$ : the position at which the stimulating light was turned off. scale marker, 5 cm.

Table 1. Circus movement and body length of *Tylos granulatus*.  
(light condition: the height of light, 7.5 cm, illumination, 100 lx)

body length (mm)	No of tested animals	circus movement		
		yes	no	%
5-9	51	47	4	92.2
10-14	64	28	36	43.8
15-	66	12	54	18.2

高さ 7.5 cm, 照度 100 lx の条件で行われた。

単一光源に対するハマダンゴムシのこのような円周運動の継続時間は実験室内ではせいぜい数分間であり、やがて円軌道からはずれ光源から遠ざかる。一度光源から遠ざかった地点で方向を転じ、再びもとの軌道にもどり円周運動をくり返した個体もあった。円周運動の最大継続時間は測定しなかったが、5分間で70周以上も旋回し、なおも軌道からはずれる気配がみられなかった個体もあった。円周運動が継続している時に、刺激光源を消すと、動物の歩行は一時停滞し、円周運動はそこで中断され、直ちに円軌道からはずれて、記録紙外に出る (Fig. 3A)。

同一個体を用い、くり返し実験を行う場合には、動物の疲労および順応による行動の変更について考慮しなくてはならない。このことを調べるため、刺激光源の高さ 7.5 cm, 照度

100lx, 光源直下からスタート用ケージまでの距離 16cm の条件下で, 15~30分毎に同一個体を暗室中より取り出し, 刺激光野に1分間おく実験をくり返した。その結果, 動物は15分間暗所に保つことにより, 刺激光源に対しほぼ同一直径の円軌道でもってくり返し反応することが確認された。このことにより同一個体を用いて一連の実験を行うことが可能となり, これはまた行動のより精密な比較を可能とした。

このような結果に基づき, 以下の実験には体長 5-9cm の個体で, 明瞭な円周運動を行うものを選んで用いた。

### (3) 光源の照度と円周運動の直径との関係

単一光源に対するハマダンゴムシの円周運動の軌道直径がどのような光条件により規定されるかを知ることは, 光に対する定位機構の解明の面から重要なことである。そこで, まず光源照度(光度)と円軌道直径との関係について調べた。

光源の高さは 7.5cm に固定し, 照度を 50, 100, 200, 400 および 800lx と変えた時の動物の歩行運動を記録した。この一連の実験では同一個体が使用され, 一回の光刺激の後15分間暗室に保った。歩行軌跡の一例を Fig. 4 に示した。この写真からもわかるように, 動物は正確に同一軌道上を回転するわけではないので, 厳密にその軌道直径を計測することは困難

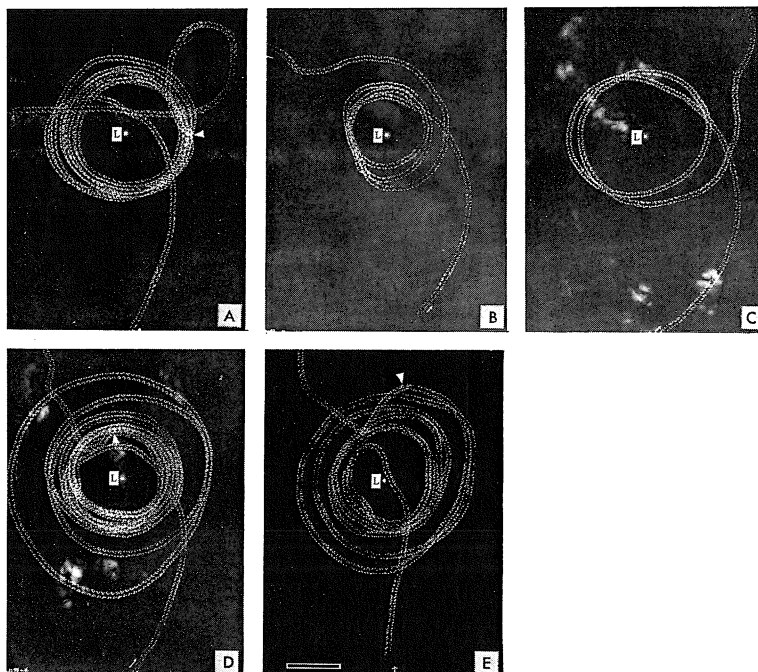


Fig. 4. Circus movements of *Tylos granulatus* to a single light source under various intensities of illumination, when the light source was kept at the height of 7.5 cm. A: 50 lx. B: 100 lx. C: 200 lx. D: 400 lx. E: 800 lx. All photographs in this figure were obtained from the same animal with body length 8 mm. ▷, the positions at which the stimulating light was turned off. scale marker, 5 cm.

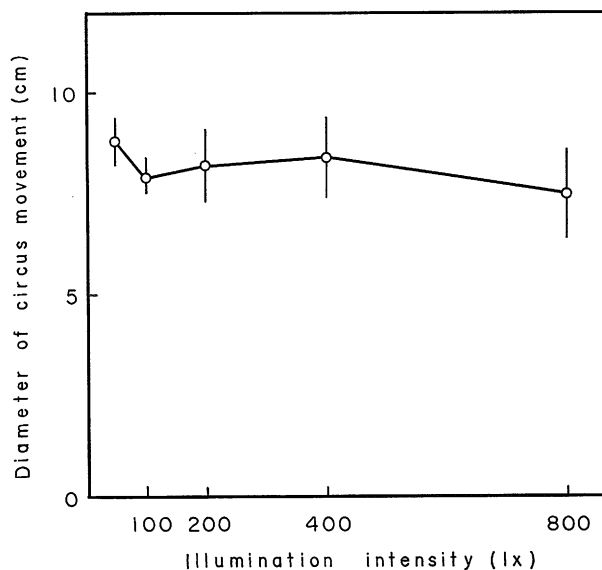


Fig. 5. The relation between illumination intensity of the light and the diameter of circus movement, when the light source was kept at the height of 7.5 cm.

であるが、回転中もっとも頻繁に通った径路をもってその光条件下での軌道直径とみなすことにした。このような実験を7個体以上につき行い、照度と円周運動の直径との関係をグラフにすると Fig. 5 の如くなる。

Fig. 4 および Fig. 5 からわかるように円周運動の直径は軌道面の照度（光源光度）を変えてもほとんど変わらない。光源の高さ 7.5cm の時の円周運動の平均直径は 8.2cm となった。また、円周運動は一般に 100lx の時が最も円滑で規則的であった。800lx ではスタート用ケージから出ない個体が増し、出た場合もその直後左または右に曲ってそのまま記録紙外に出てしまう個体が多かった。

#### (4) 光源の高さと円周運動の直径との関係

実験3により照度は動物の円周運動の直径に有意の差を与えないことが明らかとなった。そこで、円周運動の最も円滑にみられた 100lx および 200lx に照度を保って（光度は光源の高さに応じて変化することになる）、光源の高さを変えた場合、円周運動の直径がどのように影響を受けるかを調べた。光源の高さは 0.8, 5, 10, 20cm とした。

運動軌跡の一例を Fig. 6 に示した。円周運動の軌道直径は光源の高さが増すにつれ大きくなるのがわかる。一般的には光源の高さ 5cm の時、最も規則正しい円周運動が観察された。0.8cm では1ないし2周しかしない場合が多く、円周軌道も滑らかでなかった。20cm では円軌道が不規則になり、運動の速さも一様ではなかった。また、スタート用ケージから出ても円周運動に入らないで、光源から遠ざかる個体もかなりあった。7個体以上につき同様な実験を行い、光源の高さと円周運動の直径との関係をグラフにすると、照度 100lx では Fig. 7, 照度 200lx では Fig. 8 の如くなる。これらの図が示すように円周運動の直径は光源

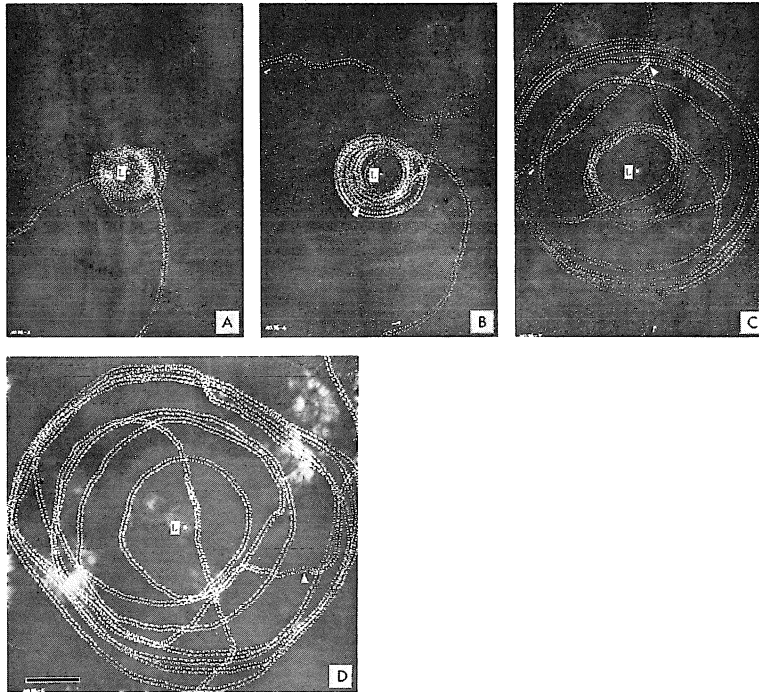
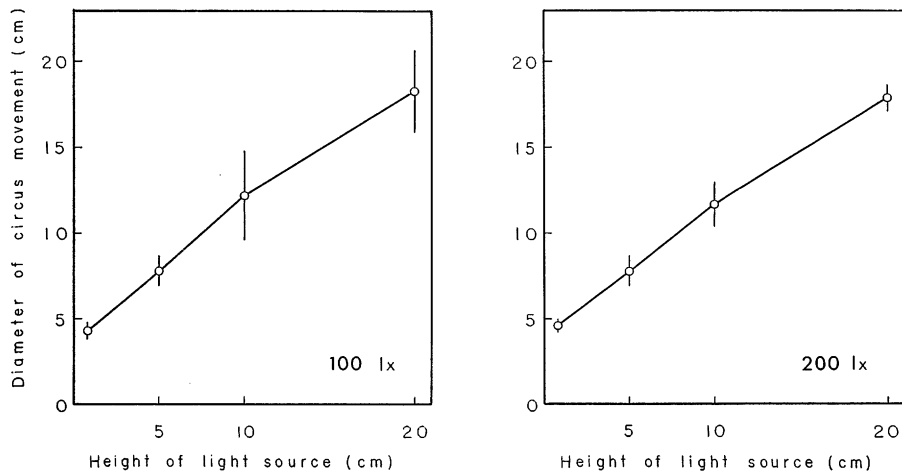


Fig. 6. Circus movements of *Tylos granulatus* to the single light source under the various heights of the light source, when the illumination intensity was kept at  $100\text{ lx}$ . The heights of the light source: A,  $0.8\text{ cm}$ ; B,  $5\text{ cm}$ ; C,  $10\text{ cm}$ ; D,  $20\text{ cm}$ . All records in this figures were obtained from the same animal with  $7.5\text{ mm}$  body length.  $\triangleright$ , the position at which the stimulating light was turned off. scale marker,  $5\text{ cm}$ .



Figs. 7 and 8. The relation between the height of the light source and the diameter of circus movement. The illumination intensity in figs. 7 and 8 was kept constant at  $100\text{ lx}$  and  $200\text{ lx}$ , respectively.



の高さが増すにつれて直線的に大きくなり、照度  $100lx$  での光源の高さ  $10cm$  と  $20cm$  との関係を除いてすべて有意差が認められた。なお、照度  $100lx$  と  $200lx$  での実験では円軌道直径には差が認められなかった。

#### (5) 光源に被いをつけた場合

光源に筒状の被いをつけ照明部と陰影部を作れば、その境界で照度が極端に変化することになる。この境界がハマダンゴムジの円周運動にどのような影響をもつかを調べた。

被いは黒色紙で作った円柱、三角柱および四角柱の筒を用いた。光源の高さを  $7.5cm$  に固定し、それぞれの筒で光源を被い、筒を上下させることにより照射部の面積を調節した。照度はすべて  $100lx$  とした。

あらかじめ被いのない光源下で円周運動を観察した。Fig. 9 の A と B は円筒状の被いをつけた時の歩行軌跡で、同一個体から得られたものである。照射部の直径は  $13cm$  と  $6.5cm$  であり、照射部境界は点線で示してある。また軌道面から円筒下端までの高さはそれぞれ  $5cm$  と  $2cm$  であった。被いをつけた場合には、動物は照射域に入らないで記録紙外に出ることが多いが、照射域に入ると明瞭な円周運動をする。円軌道直径は被いのない状態と変わらない。照射部の直径がその動物の被いのない光源下での円軌道直径とほぼ同じか或はやや小さい時、その動物の歩行行動は興味があった。動物は照射域の境界にあたかも壁が存在し、それに体側の前半部をすりつけて歩いているような状態であった。時折、頭部が照射域からはみだすと、その時には内部に軽くはじかれたようになり、再びもとの円軌道上にもどり運動

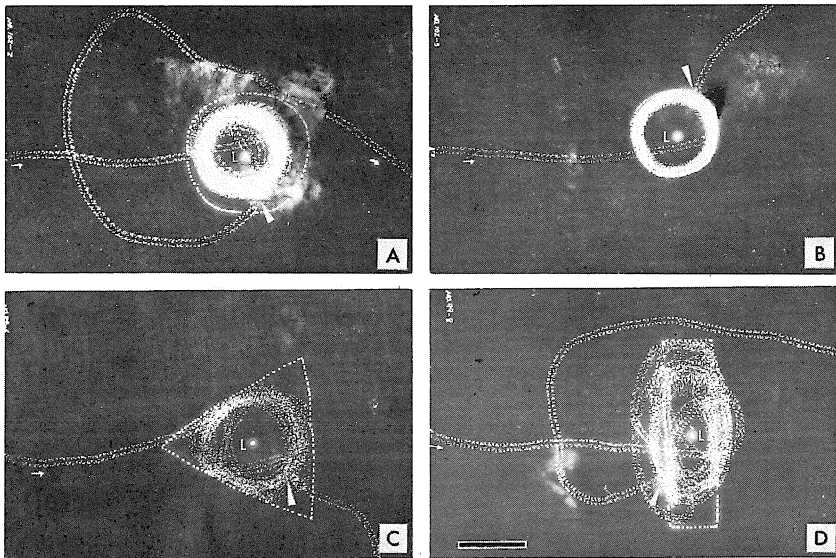


Fig. 9. Circular paths of *Tylos granulatus* to the single light source covered with various shapes of a tube. Dotted lines in photographs show the area illuminated with the single light which was hung at  $7.5\text{ cm}$  in height. Illumination intensity,  $100\text{ lx}$ . Records of A and B, and C and D were obtained from the same animal with  $8\text{ mm}$  and  $9\text{ mm}$  body length, respectively. L, the position right under the light source. Scale marker,  $5\text{ cm}$ .

を続けた (Fig. 9B)。三角形の切口をもつ筒の被いでの実験の一例を Fig. 9C に示した。この場合も照射域に入った動物は円周運動に入る。その軌道直径が照射域をはみだす部分ではその軌道は内側に押しつぶされた形となった。この場合も境界域ではあたかも壁により歩行が規制されるような行動であった。長方形の切口をもった筒の場合には規制歩行の傾向は一層顕著であった。すなわち、照射部に入った動物の歩行軌跡は長方形の短軸方向に押しつぶされた形となった。この時の歩行軌跡は短軸方向側でわづか照射域の外にはみ出している。動物が照射域から暗部に出る時、動物は歩行を一時停止し、体前半部を宙に持ち上げた。一方、暗部から照射部へ侵入する時には歩行状態に変化はみられなかった。

#### (6) 運動中に照度を変えた場合

ハマダンゴムシの単一光源下での円周運動の継続時間は実験室ではせいぜい数分間であった。円周運動を行っていた個体が円軌道からはずれ、光源から遠ざかり始めた時、照度を急激に増加させると、その瞬間、動物は光源方向に強制的に引き寄せられるようなぎこちない歩行を示し、再び円軌道に入るが、継続的な円周運動に移行することはほとんどなかった。一方、照度を急激に減少させると、運動は一瞬停滞するが、そのまま光源から遠ざかった。

## 考 察

ハマダンゴムシは暗黒中ではまったく方向を定めず不規則に運動し、時として円形運動を示すこともみられたが、この円形運動は単一光源下での運動とは本質的に異なるものであり、円軌道の中心は定まっていない。また、明所ではほぼ直線的に歩行し、左ないし右にゆるやかに曲がるが、特定の方向性もたなかった。また、一度通った経路をたどるといった歩行運動も行わない。ハマダンゴムシは比較的低照度の光源に対しては明瞭な正の走光性を示した。このようなことから単一光源下におかれたハマダンゴムシの示す円周運動は明らかに単一光源を刺激源とする陽性走光性にもとづく行動とみることができる。単一光源に対する円周運動は幼若個体で顕著であったが、老個体ではむしろ稀であった。本種は個体の発育の段階に応じ、日周期活動に差異が認められることが報告されており (恩藤, 1954), 明瞭な円周運動を示す個体が恩藤の第 I 群に対応することは生態学的にも興味がある。

今回の報告は単一光源に対して円周運動に入った動物の円軌道直径がどのような光条件により規定されるかについて主に述べたものである。光源の高さを一定に保った場合、軌道面の照度を変えても (光源光度もそれに依りて変化する), 円軌道直径には有意の差は認められなかった。この場合、光源の高さが  $7.5\text{cm}$  では円軌道の平均直径は  $8.2\text{cm}$  であった。本種のように複眼部が可動的でなく、頭部の運動も制限された形態の動物のとり運動経路が定まった円軌道となることは、動物は運動中常に複眼の一定部位に光源の像を固定していることになる。つまり光源と複眼の像固定部位を結ぶ直線が軌道面となす角度  $\tan \theta$  は円周運動中一定である。軌道半径と光源の高さから光源に対する仰角  $\theta$  を求めると  $62^\circ$  が得られた。この仰角が生理上意味あるものとする、ハマダンゴムシの複眼には像を固定しやすい構造部位が存在していると考えることが出来よう。また、これが妥当性を持つとすると光源の高さが変われば、それに依りて円軌道半径が変わることは必然である。事実、光源の高さと円

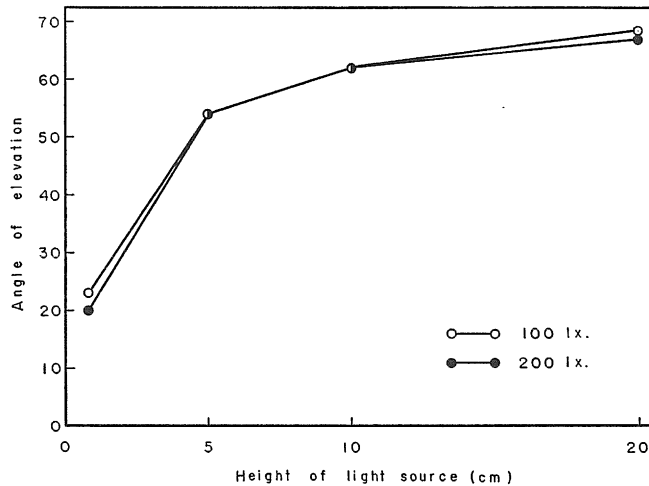


Fig. 10. The relation between the height of the light source and the angle of the elevation of the animals to the light source, when the animals move round the position right under the light source.

軌道直径とは直線関係を示した (Figs. 7 & 8)。光源の高さとその時の円軌道半径から同様に仰角を算出し、それらの関係をグラフにすると、Fig. 10 のようになる。光源の高さが 5cm から 20cm の範囲では光源に対する仰角の値はほぼ一定であった。すなわち光源の高さ 5-20cm での平均の仰角は照度 100lx および 200lx でそれぞれ 61° と 60° となった。この値は光源の高さを 7.5cm に固定した実験値 62° とほぼ同じである。しかし、光源の高さ 0.8cm (豆電球の下を動物が接触しないで通り抜けることが出来る高さ) ではその仰角は 23° と著しく小となった。仮りに、ハマダンゴムシが光源の高さ 7.5cm の時の仰角 62° を保って円軌道上を回転すると考えると、光源の高さ 0.8cm の時の軌道直径は 0.9cm となる。実験値は約 4.5cm であった。7 対の脚をもつ体長 5-9cm の動物が 0.9cm の直径で円軌道を回ることはその体制からして困難であろう。こうした動物が円滑に円周運動を行うには最低何程の直径を必要とするかは算出しなかったが、この条件下での円周運動は滑らかではなかった。かくして、ハマダンゴムシの単一光源に対する円周運動は光源の像を受容器の一定部位に固定することによる定位行動と解することが出来よう。この場合固定部位はその時々によって偶然に定められるものではなく、複眼の一定箇所限定されているようにみえる。

林 (1929, 1930) は鱗翅目幼虫の一種ウメケムシを用い、光源の高さを変えることにより光度をかえて得た実験結果より、単一光源下における円周運動の軌道半径 ( $R$ ) と光源の光度 ( $I$ ) との間には、 $R = c \log_e I + k$  ( $c$  と  $k$  はそれぞれ負および正の定数) の関係があることを示した。すなわち円周軌道半径は光度の対数に比例して減少するとした。これにより、動物が或る光度に適応して一定の光度の zone を動く結果円が一定の所に規則正しく描かれるとした。しかし彼の実験は光度を変えるために、その高さを変えることにより行っており、高さの変化による影響を十分に考慮したとはいえない。田内・安田 (1973) は数種の鱗翅目

幼虫を用い、林の導いた関係が光源の高さを一定にし、光度だけを変えた場合にもあてはまるかを検討し、円軌道半径は光源の光度には関係なく、主として光源の高さにより規定されることをみている。このような結論は我々のハマダンゴムシで得た結果とよく一致するものである。

## 要 約

ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* MIERS は昼間は海浜の砂中にひそみ、日没後暗くなると地上に出て全夜間を通して活動し、日の出と共に再び砂中に潜り活動を停止するという明瞭な日周期活動を示す動物である。本報告は上方からつり下げられた単一光源に対するハマダンゴムシの定位運動について述べたものである。実験はすべて動物の活発な夜間に行われた。

- 1) ハマダンゴムシは暗黒中ではやや不規則な曲線運動をするが、明所ではほぼ直線的に歩行し、左または右に偏した運動経路はとらない。また、同一経路を反覆運動することもない。
- 2) 光源に対してそれがあまり強くない範囲において正の走光性を示す。
- 3) 幼若個体 (体長 5-9cm) を単一光源下におくと、その動物は光源直下の点を中心にして円を描く運動 (円周運動, circus movement) をする。成熟個体 (体長 15mm 以上) では円周運動を示さないものが多い。
- 4) 円軌道直径は光源直下の照度を変えても (50-800lx) 影響を受けない。
- 5) 光源の高さを増すと、円軌道の直径は直線的に大きくなる。光源の高さと円軌道半径の関係から、軌道面との仰角を求めると、光源の高さ 5-20cm ではその値はほぼ一定 (60°-62°) となった。
- 6) このことよりハマダンゴムシの円周運動は光源の像をあらかじめ限定された複眼の一定部位に固定しようとする定位運動によりもたらされると考えられる。

## 謝 辞

本実験の一部は広島大学理学部付属向島臨海実験所で行われた。実験の便宜を与えられた稲葉明彦教授および所員の方々に謝意を表す。

## 文 献

- ABBOTT, C. H. (1918). Reaction of land isopods to light. *J. Exp. Zool.*, **27**, 193-246.
- BAUERS, C. (1953). Über die Orientierung Wirbelloser Tiere zum Licht. *Zool. Jahrb. (Phys.)*, **64**, 348-390.
- BLUM, H. F. (1935). An analysis of oriented movements of animals in light fields. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **3**, 210-223.
- DIETRICH, W. (1931). Die Locomotorische Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit. *Z. wiss. Zool.*, **138**, 187-232.

- HAMNER, W. M., M. SMYTH, and E. D. MULFORD. (1968). Orientation of the sand-beach isopod *Tylos punctatus*. *Anim. Behavior*, **16**, 405-409.
- HAMNER, W. M., M. SMYTH, and E. D. MULFORD. (1969). The behavior and life history of a sand-beach isopod, *Tylos punctatus*. *Ecology*, **50**, 442-453.
- 林 泉 (1929). 鱗翅目幼虫の Menotaxis に関する von Buddenbrock 説の実験的批判. 動物学雑誌 **41**, 1-20.
- (1930). 梅毛虫の光感適応 (light adaptation) の機構に関する一考察. 動物学雑誌 **42**, 127-149.
- HENKE, K. (1930). Die Lichtorientierung und die Bedingung der Lichtstimmung bei der Rollassel *Armadillidium cinereum* (Zenker). *Z. vergl. Physiol.*, **13**, 534-625.
- MÜLLER, A. (1925). Über Lichtreaktionen von Landassel. *Z. vergl. Physiol.*, **4**, 113-144.
- 恩藤芳典 (1953). ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* MIERS の日周期活動 I. 昼間に於ける自然状態下の観察と調査. 実験生物学報 **3**, 19-22.
- (1954). ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* MIERS の日周期活動 III. 発育にともなう周期活動の変化. 日本生態学会誌 **4**, 1-3.
- (1958). ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* MIERS の日周期活動 IV. 波の周期的な運動に伴なう周期活動 (ヒゲナガハマトビムシとの比較). 日本生態学会誌 **8**, 84-90.
- (1959). ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* MIERS の日周期活動 V. 波の運動に伴う周期活動に関する生理条件の解析. 日本生態学会誌 **9**, 159-167.
- 田内森三郎・安田秀明 (1973). 鱗翅目幼虫の対光行動についての林説に対する実験的批判. うろこ **8**, 9-34.
- WARBURG, M. R. (1964). The response of isopods towards temperature, humidity and light. *Anim. Behavior*, **12**, 175-186.
- WEYROUGH, W. K. (1934). Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden. II. Zur Frage nach der Aktivität der Ortsbewegungsreaktionen bei Arthropoden. *Zool. Jahrb. (Ph. siol.)*, **54**, 41-88.