

# カタツムリの休眠に関する研究

## I 生体構成物質の季節的ならびに乾燥に伴う変化

梅沢俊一・種田耕二\*・江草浩之\*\*・渡部英機\*\*\*

(文理学部生物学教室)

### On Diapause in the Snail *Euhadra nipponensis*

#### 1. Seasonal Fluctuation and Changes Associated with Desiccation in the Chemical Constituents Present in the Snail

Shun-Ichi UMEZAWA, Koji TANEDA, Hiroyuki EGUSA  
and Hideki WATANABE

*Department of Biology, Faculty of Literature and Science*

**Abstract:** Snail's weight under natural conditions increases in summer but decreases during winter. A continuous fluctuation in the weight depends mainly upon its water content which changes with a seasonal change both in humidity and temperature. There is a temporal increase in protein and something else as well as lipid during summer and early autumn. The former decreases in the winter with the onset of hibernation but increases again in early spring. However, the latter shows low rates in the spring after hibernation, which only gradually rise. Glycogen content shows low rates in both midsummer and winter, whereas this increases in autumn and slightly increases in spring.

During desiccation both weight and water content decrease, and a similar change occurs in the reserve substances. The average loss of weight in dried snails was about 18% and 35% of the initial towards the end of 26 days after the start of desiccation at 20° and 4°C., respectively. Glycogen content of snails, introducing to CaCl<sub>2</sub>-desiccator at August to September (temp: 30°-32°C.), reached 30% to the initial level even 30 days after desiccation, whereas there was no marked change or a slight fall in protein and something else as well as lipid. However, both the protein and something else and the lipid showed low rates of 25% and 70% of initial level respectively, as a result of 22 days drying with P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-desiccatives at September to October (temp: 27°-30°C.). In this case there was a marked fall in glycogen at the beginning of desiccation.

These results seem to indicate that the water content of snail soft tissue decreases with decrease in humidity, so that the snail shows signs of a diapause, estivation or hibernation, and that there is a marked reserve in glycogen before hibernation and a loss of reserve substances, especially glycogen and protein, during desiccation or hibernation. The subsequent reduction in lipid content after hibernation seems to be significant.

カタツムリが乾燥状態におかれたときに静止し、休眠状態をとることは古くから観察され、冬期のカルシウムを含んだ密な冬蓋 (epiphragm) で殻口が閉じられているところの冬眠と、夏期の比較的短かい期間にみられ、殻口と付着物との間が粘液の乾燥した薄膜で被われている夏眠とに分けられている (Howes & Wells, 1934)。これらはともに環境の湿度低下と密接な関係がみられ、活動中のカタツムリの含水量が休眠中のそれよりも高く (Brand, 1931)、また休眠期のカタツムリの血液の浸透圧が活動期のそれよりも高い (Duval, 1930; Kamada, 1933) ということから、単に湿度低下が休眠をもたらすように思われる。しかし、秋期に温暖湿潤にして食物を豊富に与えても冬眠の到来をさまたげることができない (Kunkel, 1916)、あるいは夏期に冷温状態におくか、

\* 現所属 広島大学理学部動物学教室

\*\* 現所属 高知外語学園高等学校

\*\*\* 現所属 高知学園短期大学生理学研究室

あるいはカルシウム塩を体内に注射しても冬眠状態を導けない (Fischer, 1931) ということから、冬眠の到来は単に温度および湿度の低下という外的要因だけでなく、内的な生理的条件にも支配されているとみななければならない。

カタツムリの生体構成物質の消長について、ヨーロッパ産 *Helix pomatia* を用いた Brand (1931) によれば、冬眠に先だて他の冬眠動物にみられるような脂肪の貯蔵がみられず、グリコーゲンが貯えられ、これが冬期間に消費されている。また、主として脂肪に注目して年間の生体物質の消長をしらべた Thiele (1959, 1960) は冬期に脂肪もわずかではあるが減少していること、およびグリコーゲンの減少が著しいことを報告している。

一般に生体の含水量の低下は飢餓による体重の減少よりも生命を危険におとしいれると思われるが、カタツムリにおける一時的な夏眠にしろ、また長期間の冬眠にしても体内含水量の減少している状態で、どのようにして生存しているのであろうか。

本研究はこのような立場からカタツムリの休眠中の物質代謝をしらべ、これと生体水分保持との関連性を明らかにするために行なわれたものであり、そのために、まず自然生育状態にあるカタツムリの生体構成物質の季節的变化ならびに実験的に乾燥条件を与えたばあいにおける構成物質の変化をしらべてみた。

#### 材料および方法

実験にはセトウチマイマイ (*Euhadra nipponensis*) を用いた。これの採集にあたっては同一生息場所を選定するとともに、数日間晴天または降雨をみない状態が続き、カタツムリが静止して樹肌などに付着しているものを選らぶように留意した。なお、あらかじめ同時期のカタツムリの体重

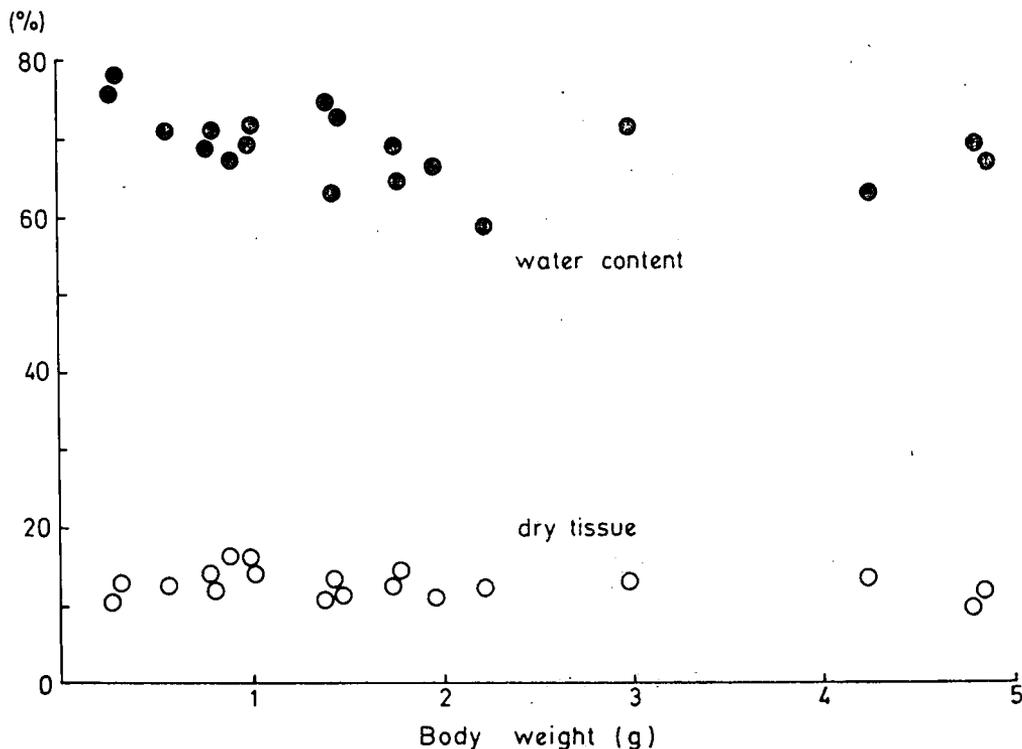


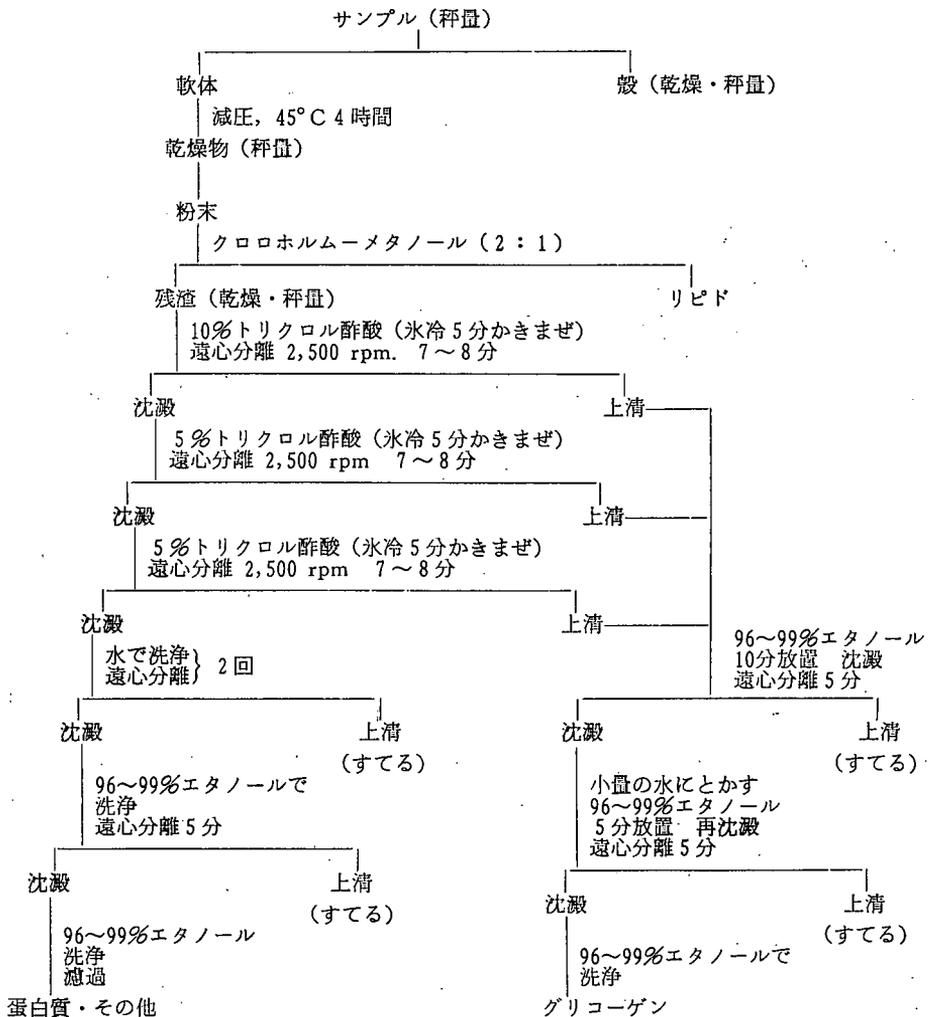
Fig. 1. Plots to show water content (●) and dry tissue weight (○) in percentage of the value in body weight in relation to the changes in the body weight.

と含水量および乾燥重量との関係をしらべてみたところ、体重 1.5 g 以下の個体では体重の減少につれて含水量はやや増加し、また乾燥重量はわずかに減少する傾向がみられた (第 1 図)。そこで、できる限り同じ重さの個体を用いるように留意し、体重 1.5 g 以下の個体は実験には用いなかった。

生体構成物質の化学分析にあたっては、第 1 表に示してあるような順序に従い、まず化学天秤で個体の湿重量を測定したのち、はさみを用いて殻と軟体部に分け、これらを実験 I では温度 110°C、2 時間加熱乾燥、実験 II では 45°C、4 時間の減圧乾燥を行ない、殻重量および乾燥重量を求めた。ついで殻以外の乾燥物を粉末にし、成分の抽出を行ない、リポド、グリコーゲンおよび蛋白質その他の三者に分画した。1 回の分析実験に用いた個体数は実験 I では 5 個体、実験 II では 10 個体であり、抽出にはこれらの乾燥物をまとめて行なった。

また、実験 II における乾燥に伴うカタツムリ体重の経日変化をしらべるためには、カタツムリが乾燥状態では物に付着することを利用して、あらかじめ秤量してある秤量瓶に 1 個体を入れて壁面に付着させ、かるく蓋をして秤量し、ついでその容器ごと乾燥剤の入れてある大型容器内におい

第 1 表 カタツムリの生体成分の分離



て密封し、体重の測定にあたり、その中からとり出して秤量瓶ごと秤量して体重を求めた。なお湿潤状態におけるばあいの体重の変化についても同様の方法を用い（ただし、秤量瓶の中でカタツムリは付着静止はしていない）乾燥剤の代わりに水を入れた大型容器内に密封して実験を行なった。

## 結 果

### 実験 I 季節的にみた生体構成物質の変化

実験は1969年8月から1970年7月までの1年間を通じて行ない、この間8月から11月までの各月は異なった時期を選らんで二回実験を行ない、それぞれ生体構成物質の化学分析をこころみ、その他の各月では一回の分析を行なった。

第2図は年間の各月における平均温度および平均湿度\* ならびに体重（全湿重量）、含水量および乾燥重量（殻以外の軟体組織の乾燥物の重量）について示したものであり、後三者\*\* の値はいずれも殻重量を基準にして、それに対する比率で表わしてある\*\*\*。この図から、夏においては体重および含水量は多いが、秋から冬にかけて次第に減少し、その後春になると再び増加することが

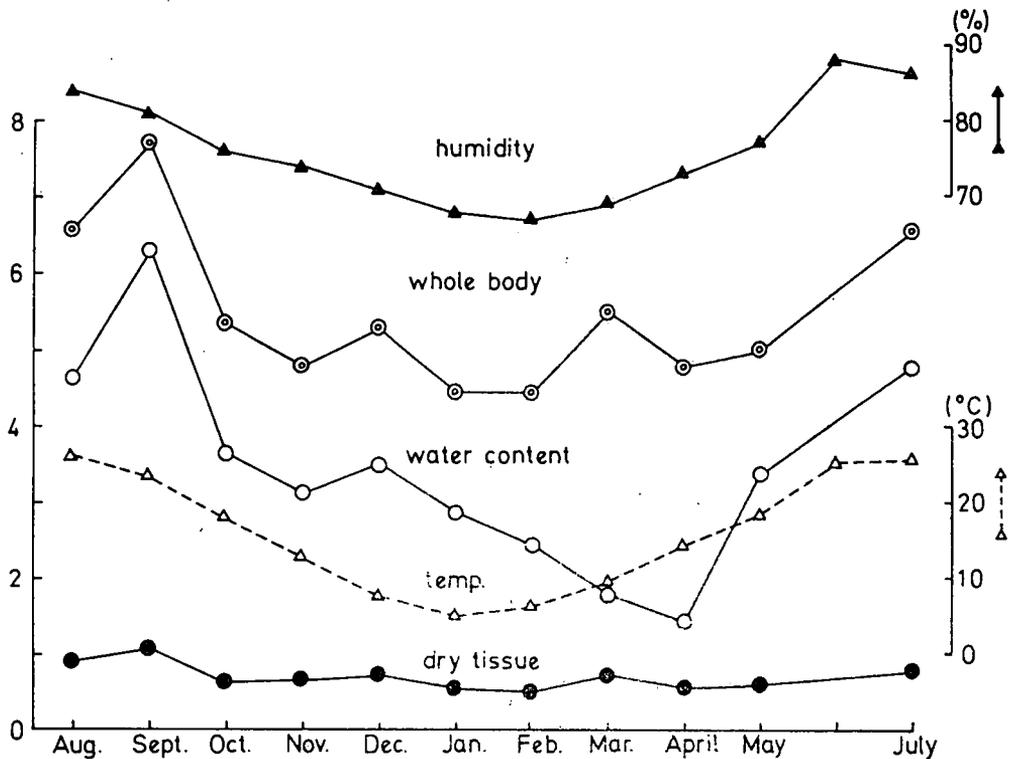


Fig. 2. Graphs showing the changes in humidity, temperature, whole body weight, water content and dry tissue weight which accompany the changes in the season (1969-1970). Each point in the former two represents the mean of each month and that in the latter three represents the mean of five or ten determinations. Figures in the ordinate of the left side show a relative value in the case of shell weight in each snail is accounted as one.

\* 高知気象台から提供された資料により求めた。

\*\* 8月～11月については2回の結果の平均である。

\*\*\* カタツムリの体重は季節による増減が著しいので、季節的変動の比較的小さい殻重量を基準にとった。

わかる。そしてこれらの季節的变化は湿度および温度における季節的な変化とよく一致している。他方、殻以外の軟体部の乾燥重量は冬においてわずかに減少する傾向を示しているが、年間を通じて大きな変動はみられない。従って、これらは体重の増減が主として含水量に依存することを示すとともに、それが空气中湿度と密接な関係のあることを示すものではなからうか。なお、含水量の4月における減少については、殻重量の増加にともなう見かけ上の減少であるかも知れない。この実験では殻重量が年間を通じて一定であると仮定してあるが、正しい値を知るためには殻重量の増加分を考慮しなければならない。

次に殻以外の軟体部の乾燥物について化学分析した結果を、季節的に表わしたものが第3図である。この図にみられるように、蛋白質その他の分画の変化は著しく、つまり秋から冬にかけて著しく減少し、春になると増加を示し、そのうち夏から初秋にかけて最大に達する。また、リポド分画も同様に夏に最大を示し、秋から冬にかけては月別にみると多少の増減がみられるが、一般的に減少の傾向を示して春に至り、4月に最も低下している。ついでやや増加しながら夏に至り、急上昇して最大に達する。このリポド分画における春(4月)の最小値は蛋白質その他およびグリコーゲンの各分画にみられる増加の状態と対比して興味深いものである。次にグリコーゲン分画については季節的な変化が明らかに示されていて、冬眠に入る前の秋に最大であり、ついで急激に減少して冬の減小期を経過し、春になって多少増加を示すが、そのうち再び減少して夏の減小期に至っている。グリコーゲン分画の変化はリポド分画の変化と対称的に異っていて、たとえば前者が増加

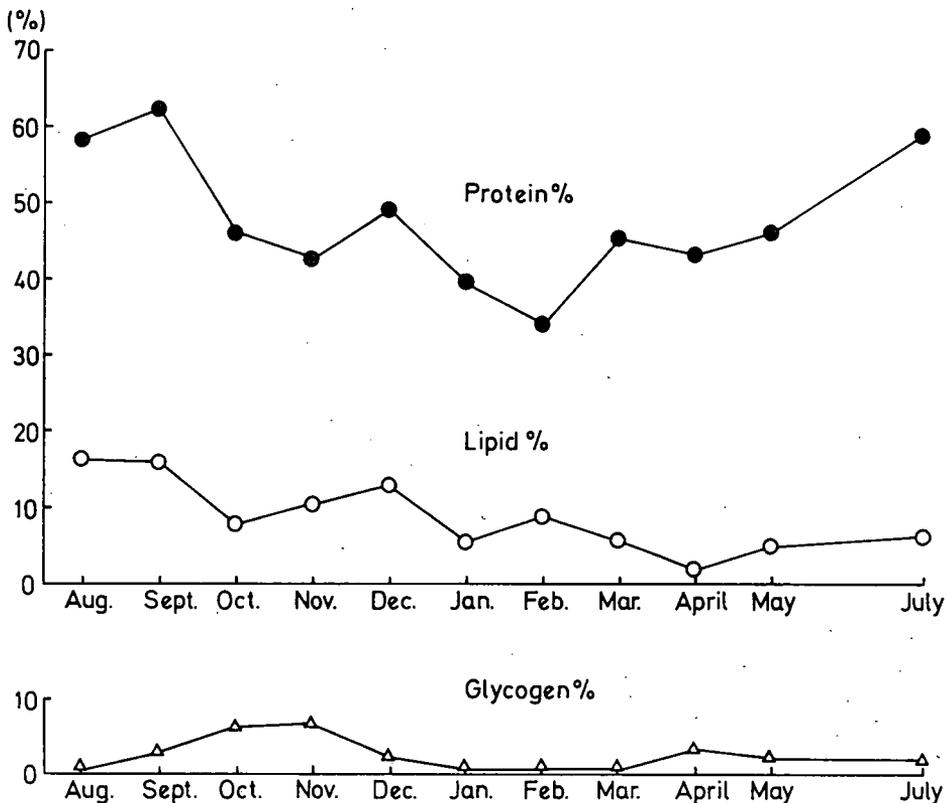


Fig. 3. Same experiment as Fig. 2 showing the effect of changing season on the reserve substances. Each point to show weight in percentage of the value in the case of shell, is the mean of five or ten determinations.

しているときには後者が減少の傾向を示し、呼吸代謝の基質との関連性から関心のもたれる点である。

#### 実験Ⅱ 乾燥に伴う体内貯蔵物質の消長

前実験からカタツムリの体重は空気中湿度と関係があり、乾燥状態では体重が減少し、これが生体含水量の低下に主として由来し、また乾燥期には体内にリポドが多く、蛋白質その他およびグリコーゲンは少なく、湿潤期ではこの反対であるという結果がえられている。

乾燥によってカタツムリの軟体からどのようにして水分が失われるかについては、Machin (1964) によればカタツムリの分泌する粘液がその役割を果たし、体表が乾燥状態にさらされると粘液が多く分泌されて表面を湿潤に保つ一方では、これにより水分が蒸発することになる。また湿潤状態においては体表の粘液層が水分を吸収することにより、生体の含水量の増加をもたらすのである。

ここでは、まず乾燥に伴う水分消失の状態を確かめるために、食物を与えない条件のもとでカタツムリを乾燥および湿潤の各状態におき、それぞれについて体重の変化をしらべてみた。乾燥剤には五酸化磷 ( $P_2O_5$ ) を用いた。実験温度は  $4^\circ C$ 、および  $20^\circ C$  である。これらの結果 (第4図) から、湿潤状態ではほとんど変化を示さないが、極めて徐々に減少することがわかる。これは勿論食物をとっていないことに原因するものであろう。また温度  $20^\circ C$  において特に著しいが、 $4^\circ C$  のばあいにもみられた初期の体重増加はカタツムリが実験に供せられた前後の湿度条件が異っていたために、実験開始後に体内への水分のとり込みが行なわれたことによるものと思われる。このことは Wagge (1952) の結果からも明らかである。

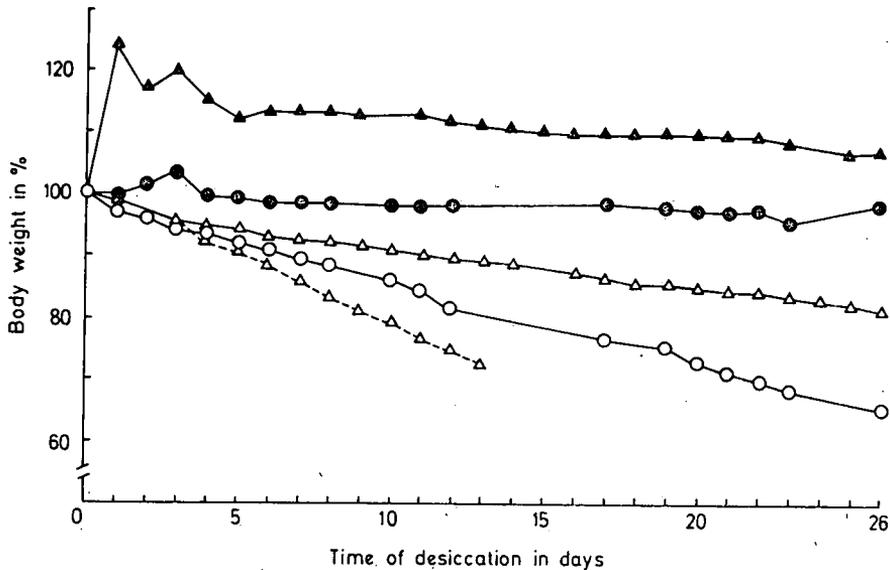


Fig. 4. Relationship between body weight and duration of desiccation under a moderate condition (● and ▲) and a severe condition (○ and △) at temperature of  $4^\circ C$ . (● and ○) and  $20^\circ C$ . (▲ and △). Each point is the mean of five determinations.

次に、乾燥状態におかれたばあいは体重が次第に減少し、26日間の乾燥によって、温度  $20^\circ C$  のもとではおよそ18%、また  $4^\circ C$  ではおよそ35%減少した。またカタツムリを秤量瓶の壁に付着しないようにして乾燥状態においたばあいでは、体重の減少が著しくおよそ2週間で死んだ。これらのことは殻口を被う粘液の薄い膜がある程度水の損失を防ぐ役割をもっていることを示すものではな

かろうか。またカタツムリは乾燥による体重の減少(含水量の低下)した状態でかなり長時日を乾燥に耐えていることがわかる。ことに温度の低い条件のもとでは高いばあいよりもそれが著しい。

さて、このような乾燥状態におけるカタツムリの体内貯蔵物質の消長をしらべるために、乾燥剤( $\text{CaCl}_2$  および  $\text{P}_2\text{O}_5$ )を用いて、カタツムリを一定期間乾燥したのち生体成分の化学分析をこころみた。実験は  $\text{CaCl}_2$  のばあい1970年8月から9月、 $\text{P}_2\text{O}_5$  のばあいは9月から10月にかけて行ない、実験期間中の温度は $32^\circ\sim 27^\circ\text{C}$ であった。これらの結果について、体重、含水量および軟体乾燥物の重量の変化をあらわしたものが第5図である。この図から体重の減少はそのほとんどが含水量の減少によることが明らかであるが、軟体乾燥物もわずかではあるが減少していることがわかる。

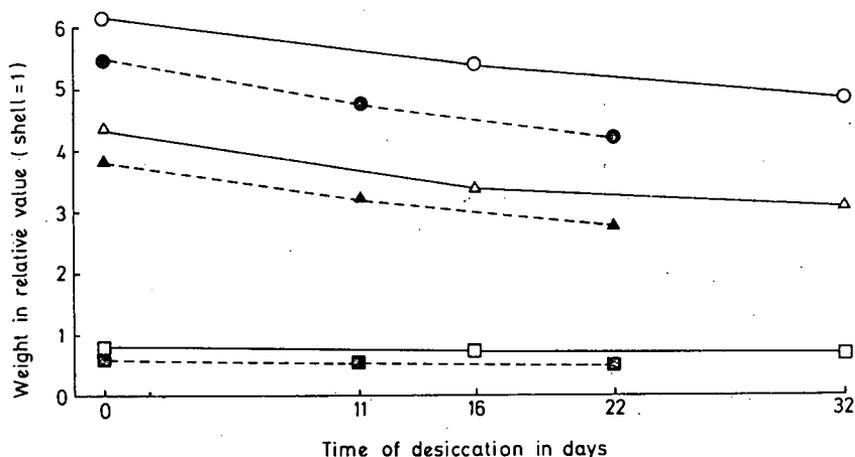


Fig. 5. Changes associated with desiccation in the body weight (○ and ●), water content (△ and ▲) and dry tissue weight (□ and ■) in the snail, drying with  $\text{CaCl}_2$  (○, △ and □) or with  $\text{P}_2\text{O}_5$  (●, ▲ and ■). Each point is obtained from ten individuals.

また生体構成物の変化については第6図に示してあるように、 $\text{CaCl}_2$  乾燥のばあいグリコーゲン分画は1ヶ月の乾燥経過によって、著しく減少(70%)するが、蛋白質その他およびリピド分画はあまり減少しない。しかし、 $\text{P}_2\text{O}_5$  乾燥のばあいには、蛋白質その他の分画は著しく減少(75%)し、またリピド分画も多少減少(30%)している。従って乾燥経過中にかなり異化作用が行なわれていることが考えられるが、何がその基質に用いられたかはこの結果だけではわからない。

$\text{CaCl}_2$  および  $\text{P}_2\text{O}_5$  乾燥における実験開始時の蛋白質その他、リピドおよびグリコーゲンの各分画について、両者においてみられた量の差異は実験開始時期(カタツムリを野外から採集した時期)が前者は8月であり、後者は9月であることに由来するものと思われる。このことは季節的にみた生体構成物質の変化(第3図)から裏付けられる。しかし、 $\text{P}_2\text{O}_5$  乾燥に用いられたカタツムリにおいてグリコーゲン分画が著しく低い値を示していたことについては明らかにすることはできない。とにかく、ゆるやかな乾燥条件( $\text{CaCl}_2$  のばあい)およびきびしい乾燥条件( $\text{P}_2\text{O}_5$  のばあい)のもとにおいて、長期間乾燥された結果、カタツムリの生体構成成分はそれぞれ冬眠前期および冬眠後期の状態を示しているように思われる。

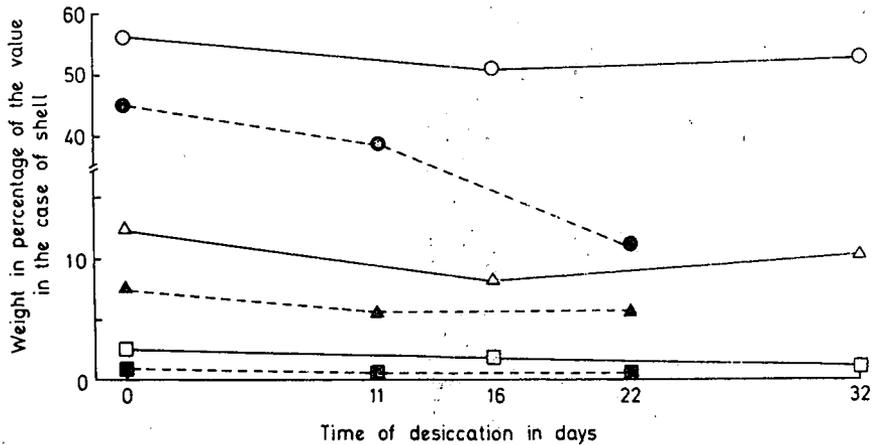


Fig. 6. Same experiment as Fig. 5 showing the effect of desiccation on the reserve substances in the snails, protein and something else (○ and ●), lipid (△ and ▲) and glycogen (□ and ■), which were dried by CaCl<sub>2</sub> (○, △ and □) or by P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (●, ▲ and ■). Each point is obtained from ten individuals.

#### 考 察

カタツムリは乾燥状態におかれると物に付着して休眠状態をとるが、すでに記してあるように、そのばあいの動物の生理的状态は活動期のそれと異っている。たとえば、生体含水量は活動期の動物に多く (Brand, 1931), また休眠期の動物では血液の浸透圧が高い (Duval, 1930; Kamada, 1933). これらから空气中湿度の低下が含水量の減少あるいは血液浸透圧の上昇をもたらすように思われる。しかし、このばあいカタツムリが乾燥に伴って静止状態に入り、体を殻にひき入れて物に付着した状態で、生体から水分の蒸発のおこることが明らかでなければならない。

この点に関しては、カタツムリの皮膚からの水分蒸発についてしらべた Machin (1964) は、カタツムリから分泌される粘液によって可逆的に水分の蒸散および吸収が行なわれ、また乾燥に伴って粘液の分泌が著しくなることを明らかにしている。また、本実験の結果 (第4図) では乾燥経過中にカタツムリの体重が減少し、これが Howes & Wells (1934) によって報告されているように、主として含水量の減少に由来することが確かめられている。従って、乾燥はカタツムリの含水量を低下させ、血液の濃度を高め、その結果休眠をもたらすという因果関係が成立するように思われる。

しかしながら、本研究において自然生育状態にあるカタツムリを用い、その生体構成物質について含水量ならびに蛋白質その他、リピドおよびグリコーゲンの構成の割合をしらべたところによれば、含水量は上述の結果からもわかるように夏期において増加し、冬の乾燥期においては減少する。他方、夏期には蛋白質その他、およびリピドが多く、グリコーゲンが少なく、また秋期は前二者が減少の傾向を示すのに反して、後者は増加する。ついで冬期においては、グリコーゲンおよび蛋白質その他が著しく減少するが、リピドはほとんど減少を示さないうち春になって激減する。このときにはグリコーゲンおよび蛋白質その他が増加している。これらは冬眠に先だってグリコーゲンが蓄積されるという Brand (1931) および Thiele (1959, 1960) の結果に一致を示している。

このように生体成分の構成比に季節的変動のみられることは、休眠が発現の時期および状態から夏眠と冬眠に区別され (Howes & Wells, 1934), また冬眠のような休眠状態は夏期に低温低湿と

いう条件を与えてもおこらない (Fischer, 1931), あるいは秋期に高温多湿においても冬眠に移行する (Künkel, 1916) ことから考えても, 単に温度および湿度だけが休眠発現に関係しているものでないことを示すものであって, 少なくとも冬眠にはグリコーゲンの体内貯蔵が関係するものと考えられる。また夏期においてグリコーゲンの減少している状態では (このばあい蛋白質その他, およびリピドが増加しているが), たとえ温度および湿度が低下したとしても直ちに冬眠のような休眠状態をあらわすことができないのではなからうか。

さて, カタツムリは一時的な夏眠にしる, 長期的な冬眠にしても, 乾燥といういわば生体にとって不利と思われる環境条件に抵抗して生存することになる。従って, この期間中に何らかの物質代謝が行なわれていなければならないが, このばあい生体の含水量が低下しているので, 生体内水分の保持はカタツムリの生存にとって重要な問題になるものと思われる。Baldwin (1949, 1952) によれば, 酸化過程に生産される代謝水は脂肪のばあいが炭水化物および蛋白質にくらべて著しく多く, また水分不足の状態にある昆虫あるいはモルモットなどでは脂肪の酸化が著しく, 他の物質は消費されない。従って, 乾燥状態にある動物体においては脂肪の酸化による代謝水が水分の体内補給をつかさどっているのである。また Umezawa (1958) および梅沢 (1969) も耐乾性のあるヒルガタワムシ *Philodina roseola* について同様に乾燥経過中に脂肪が消費されていることをたしかめ, その結果生ずる代謝水によって生存に必要な乾燥致死限界水量が保たれているものと考えている。これらに対し Schmidt-Nielsen (1961) はラクダにおいては生体水分の不足が脂肪酸化によって補われているという可能性がほとんどないものと主張している。

とにかく, カタツムリのばあい, 比較的弱い乾燥状態では乾燥経過中にグリコーゲンが著しく減少するが, 蛋白質その他, およびリピドの減少はほとんどみられない。しかし動物体から, たえず水分を奪うような強い乾燥条件を与えると蛋白質その他が著しく減少し, リピドもまた減少する (第6図)。後者のばあいは, あるいは実験開始時にすでにグリコーゲンが著しく減少していたことに原因しているように思われる。また自然生育状態のカタツムリにおいては, 冬眠期にグリコーゲンおよび蛋白質その他が著しく減少しているが, リピドの減少はそれ程ではない (第3図)。いずれにしても, これらから一応乾燥経過中にカタツムリの体内においてグリコーゲンが最も多く, 蛋白質がそれについて消費されているように思われる。しかしながら, 乾燥状態の動物体における体内の脂肪酸化の効果をとくに考える見地に立つと, これらのグリコーゲンおよび蛋白質だけが酸化の基質として用いられ, リピドは用いられていないと直ちに考えることができないように思われる。すなわち, 上述の体内貯蔵グリコーゲンの減少していたカタツムリにおいて, 乾燥中にリピドが減少した事実, あるいは, 自然生育状態のカタツムリにおいて冬眠期をすぎた春にリピドが年間を通じて最も減少している事実はこの考えを裏付けているように思われ, リピドが乾燥経過中に酸化の基質として消費されることは明らかではなからうか。

それにもかかわらず, 弱い乾燥状態のばあいの乾燥経過中におけるグリコーゲンの減少に対して, リピドはほとんど減少しないこと, あるいは冬眠期のカタツムリにおいてグリコーゲンが著しく減少している状態で, リピドの減少がみられないことは, グリコーゲンが直接酸化の基質として消費されたのではなくて, むしろリピドの消費を補うように用いられたことを示しているのではなからうか。しかし, 本研究の結果からは直接の証拠は与えられていない。

## 摘 要

1. 自然生育状態のカタツムリ *Euhadra nipponensis* における生体構成物質の成分を分析し, その季節的変動をたしかめ, さらに乾燥にさらした個体にみられる生体物質の変化をしらべ, これらからカタツムリの休眠に関して, 休眠中の物質代謝およびこれと生体水分保持との連関を考察

した。

2. カタツムリの体重は自然生育状態において、夏に増加し、冬に減少するが、この変化は主として含水量に依存している。またこの変化は空气中湿度および温度にみられる季節的変化との一致を示している。
3. カタツムリの生体構成物質は自然生育状態において、その構成の割合に季節的変動がみられる。すなわち、夏に蛋白質その他およびリピドが増加し、グリコーゲンは減少する。秋は前二者がやや減少するのに反し、後者は増加する。冬は蛋白質その他およびグリコーゲンが減少し、リピドはあまり減少しないが、春には前二者が増加を示し、後者が減少する。
4. 乾燥状態におかれたカタツムリでは生体から水分が消失し、体重および含水量が減少する。26日間の乾燥により、温度 20°C および 4°C のもとでそれぞれ初めの体重の18% および 35% の減少を示した。
5. 乾燥状態におかれたカタツムリでは生体構成物質の消費がみられ、比較的弱い乾燥条件のもとで1ヶ月間の経過中にグリコーゲンが著しく減少(70%)したが、蛋白質その他およびリピドの減少はわずかであった。しかし、強い乾燥条件では22日間の経過中に蛋白質その他が著しく減少(75%)し、リピドもまた減少(30%)を示した。このばあい実験開始時にすでにグリコーゲンが著しい減少を示していた。
6. カタツムリは空气中湿度の低下により、生体含水量が減少し休眠状態に入るが、このばあい生体構成物質の構成の割合が休眠発現に関係していると思われる。また休眠時の乾燥経過中に物質代謝が行なわれ、グリコーゲンが最も多く消費され、また蛋白質その他も消費される。しかし、これが直ちに酸化の基質として用いられたことを示すものとは思われない。

## 謝 辞

本研究を行なうにあたり、生体物質の化学分析に関し御指示を下された鈴木洗次郎教授に深謝するとともに、気象のデータを提供して下された高知气象台にたいして感謝の意を捧げるものである。

## 文 献

- Baldwin, E. (1949) 比較生化学入門(物質代謝研究会訳) pp. 44~45, みすず書房, 東京(1954)から引用。
- Baldwin, E. "Dynamic Aspects of Biochemistry" (2nd Ed.), p. 458. Cambridge University Press, Cambridge. (1952).
- Brand, Th. v. *Z. vergl. Physiol.*, 14, pp. 200~264 (1931).
- Duval, M. *Ann. Physiol. Physiochim. Biol.*, 6, pp. 346~364 (1930).
- Fischer, M. P. -H. (1931) Howes and Wells (1934) p. 328 から引用。
- Howes, N. H. and Wells, G. P. *J. Exp. Biol.*, 11, pp. 327~351 (1934).
- Kamada, T. *J. Exp. Biol.*, 10, pp. 75~78 (1933).
- Künkel, K. (1916) Howes and Wells (1934) p. 328 から引用。
- Machin J. *J. Exp. Biol.*, 41, pp. 759~769 (1964).
- Schmidt-Nielsen, K. (1961) 動物の生理学(柳田為正訳) pp. 86~87, 岩波書店, 東京(1962)から引用。
- Thiele, O. W. *Z. vergl. Physiol.*, 42, pp. 484~491 (1959).
- Thiele, O. W. *Z. Physiol. Chem.*, 321, pp. 29~37 (1960).
- Umezawa, S. -I. *Res. Rept. Kochi Univ.*, 7 (No. 1), pp. 1~15 (1958).
- 梅沢俊一 生理生態, 15, pp. 113~121 (1969),
- Wagge, L. E. *J. Exp. Biol.*, 120, pp. 311~342 (1952).

(昭和47年9月16日受理)