

神奈川県城ヶ島におけるハマダンゴムシの生態分布

佐藤あかり・圓山由香・原田 洋

Ecological distribution of *Tylos granuliferus* (Isopoda) on the sandy-beach of Jougashima in Kanagawa Prefecture, Central Japan

Akari SATO, Yukari MARUYAMA, and Hiroshi HARADA

Abstract: Ecological distribution of *Tylos granuliferus* (Isopoda) was researched at several stations on the sandy-beach of Jougashima in Kanagawa Prefecture, Central Japan from July to November 2003. Their distribution differences were seen between summer and autumn seasons. Physical factors such as temperature, moisture and tide can be influencing the distribution of *Tylos granuliferus* in the sandy-beach environment.

佐藤あかり¹・圓山由香²・原田 洋³

¹ クィーンズランド大学大学院自然・地域システムマネジメント研究科
ブリスベン、クィーンズランド 4072、オーストラリア

² 帝京大学高等学校 〒192-0361 東京都八王子市越野 322

³ 横浜国立大学教育人間科学部 〒240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-2

Akari SATO¹, Yukari MARUYAMA², and Hiroshi HARADA³

¹ School of Natural & Rural Systems Management, The University of Queensland
Brisbane, QLD 4072, Australia

² Teikyou University High School

322 Koshino, Hachioji-shi, Tokyo, 192-0361, Japan

³ Faculty of Education and Human Sciences, Yokohama National University
79-2 Tokiwadai, Hodogaya, Yokohama, 240-8501, Japan

はじめに

ハマダンゴムシ (*Tylos granuliferus* Budde-Lund, 1885) は、甲殻綱 (Crustacea) - 等脚目 (Isopoda) - ハマダンゴムシ亜目 (Tyloidea) - ハマダンゴムシ科 (Tyliidae) の一種である。日本では、本属唯一の種で、各地の砂浜海岸に生息している半陸生動物である。体は楕円形、体長は成体で約 1.5~2.0cm で、外敵や乾燥にあうと体全体を腹側に丸めて完全に球形になる (恩藤, 1954; 青木, 1973)。体色は、主に灰色、黒、赤などで白の斑紋を持つものが多いが、個体変異が著しく千差万別である (田所, 2003)。夜間に活発的に活動し、日没後に地表に現れ、打ち上げられ

た海藻や魚肉などを摂食する。しかし、昼間は砂中に潜り活動しない。

Tylos 属は、熱帯から冷水域まで地球的な分布を示すが、南極および北極には分布しない (Brown & Mclachlan, 1999)。本属の分類は Schultz (1970) によって行なわれ、現在までに全世界から 20 種以上が知られている (Schmalfuss & Vergara, 2000)。Brown & Odendaal (1994) による *Tylos* 属の生態、Brown & Trueman (1996) の掘穴行動と労力、Marsh & Branch (1979) による酸素消費リズム、Hamner *et al.* (1969) の行動と生活史、Hayes (1974, 1977) の物質経済および分布に影響する環境要因、Giordani-Soika (1954) の生態的

進化および地理的進化、などの研究がある。また、この他に、砂の水分、食性、人為的な影響と生活様式との関係に関する研究もあり、多様な研究が世界中の砂浜海岸で行われている (Odendaal *et al.*, 1999; Brown, 2000 など)。

しかし、日本におけるハマダンゴムシの研究は少ない。昼間の分布と砂の粒度との関係 (恩藤, 1953a)、夜間における活動を誘発する外界要因 (恩藤, 1953b)、発育に伴う週期活動の変化 (恩藤, 1954)、夜間活動と光周期、物理的要因との関係 (Imafuku, 1976)、光源直下で見られる円周運動 (伊賀・喜多村, 1975) などがある。また、産卵・分布様式を中心とした研究 (圓山, 2003) や神奈川県下における地理的分布・夜間活動・体色を中心とした研究 (田所, 2003) がなされている。しかし、日本における詳細な生態学的研究は少ない。特に、季節による個体の分布と移動に関しては不明な点が多く残っている。

そこで、本研究では、神奈川県三浦市城ヶ島にて、ハマダンゴムシの昼間における生態分布を解明することを目的とした。

調査地

神奈川県三浦市の三浦半島最南端に位置する城ヶ島の赤羽根海岸を調査地とした。赤羽根海岸は、県立城ヶ島公園の南側にある海岸で、三方向が約20~25mの断崖に囲まれている (写真1)。この断崖の一部は、県指定天然記念物のウミウヤヒメウの生息地として知られている。夏季になると、海水浴や磯遊びなどを楽しむ観光客が訪れる。しかし、普段は人の出入りが少なく人為的な影響が弱い自然性の高い砂浜海岸といえる。

汀線から断崖までの距離は約20~30mである。城ヶ島では、関東大震災の際に隆起した岩畳が広く露出しているが、本海岸でも中間場所において岩畳が露出している。また、断崖際の約2~5m幅のところでは、砂と断崖から落下してくる土壌が混合しており、イソギク、ハマヒルガオ、ハマダイコン、ハマエンドウ、ハナニガナなどが生育しているところもある。

本海岸は、海藻が堆積している場所と堆積し

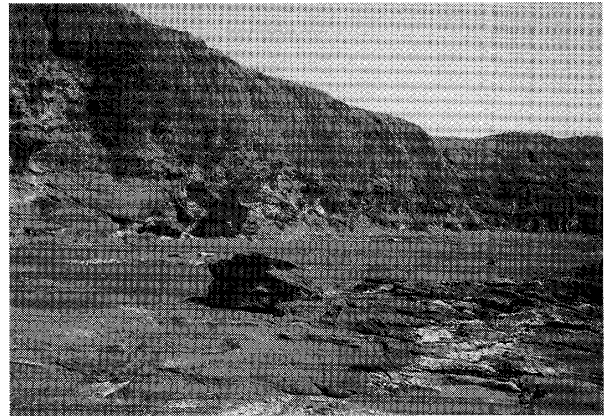


写真1 城ヶ島赤羽海岸の概観

ていない場所に区分することができる。主にアラメ *Eisenia bicyclis* やカジメ *Ecklonia cava* などが波によって打ち上げられている。潮位の変化により、海藻が堆積している地点やその堆積量が異なるが、通常、断崖から約10~17mの間に砂上2~3cmほどに堆積している。

調査方法

1. 昼間における水平分布

砂浜に海藻が堆積していない場所を調査区A、海藻が堆積している場所を調査区Bとし、両調査区において夏季は2003年7~9月に、秋季は2003年11月~12月に調査を実施した。

水平分布調査では、調査日ごとに調査区AおよびBの断崖から汀線までの距離を測定し、断崖から汀線に向かって1mごとに25cm×25cmの方形枠を設定し、表層から深さ30cmまでの砂を2mmメッシュのふるいにかけて、ハマダンゴムシを肉眼で採取した。夏季と秋季の調査とも、両調査区でそれぞれ2本のライトランゼクトを設定し、試料を採集した。

潮位によるハマダンゴムシの水平分布を調べるために、調査区Aでは2003年11月1日の小潮時と2003年11月22日の大潮時に、調査区Bでは小潮の2003年8月19日と大潮の2003年8月13日に調査を行った。調査方法は水平分布調査時と同様に方形枠を用いて実施した。

2. 昼間における鉛直分布

調査区AおよびBにおいて内陸地点 (断崖か

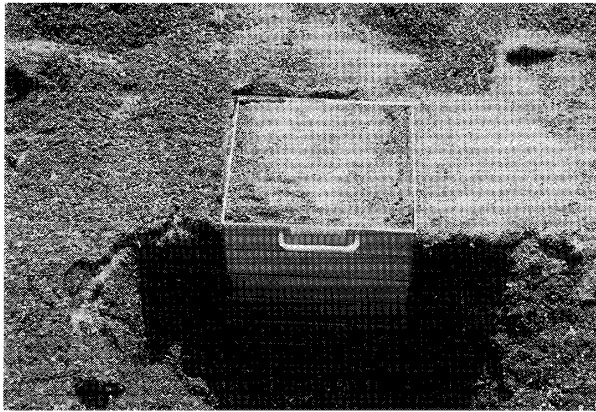


写真2 表層から5cmごとに深さ30cmまで層別に砂を採取できる

らの距離：3～10m)、中間地点(9～20m)、汀線地点(16～30m)の3地点を設けた。ただし、潮位の影響により調査日の汀線が毎回異なることや、調査区AとBでは断崖から汀線までの距離が異なるため、両調査区の各地点の断崖からの距離が重複している。これらの地点で25cm×25cm×30cmのステンレス製の層別採取装置を砂地に埋め込み、表層から5cmごとの砂を採取した。各層別の砂を2mmメッシュのふるいにかけて、ハマダンゴムシを採集した(写真2)。本調査では、夏季と秋季に調査区AとBの各地点につき2ヶ所ずつ層別採取装置を打ち込み、合計で24個のサンプルを採取した。

3. 砂の含水率

夏季の砂の含水率は、2003年8月に鉛直分布調査で採取した砂から算出した。0～5cm、10～15cm、20～25cmの各層の砂を100ccずつ採取し、電子天秤(AND, HF-400)で乾燥前の重量を測定した。その後、全自動乾熱滅菌器(HIRAYAMA, model DA)に入れ、70℃で3日間乾燥させ、砂の重量を測定した。砂の含水率は、減量値/乾燥重量×100で算出した。

秋季の砂の含水率については、2002年12月に行われた過去の調査のものを比較データとして用いた。当時の調査は5cmごとの層において含水率を算出しているが、算出方法は今回の調査と同様である。

結果

1. 昼間における水平分布

(1) 調査区Aにおける水平分布

調査区Aにおける夏季と秋季のハマダンゴムシの水平分布を図1～2に示した。

夏季では、断崖から16～20mの範囲で多くの個体が採集され、17m地点では79個体と最大であった(図1)。16～17m地点には、孵化したばかりの幼体が集中分布しており、これ以外の地点では、幼体は10個体未満であった。成体は、断崖から18～20mの範囲に多く、最も個体数が多かったのは20m地点の35個体であった。

秋季では、夏季より成体の個体数が多くなった。特に、断崖から3～6m地点と10～18m地点で40個体以上が採取され、20～25mの汀線側では個体数は少なかった(図2)。また、幼体は全地点で少なかった。

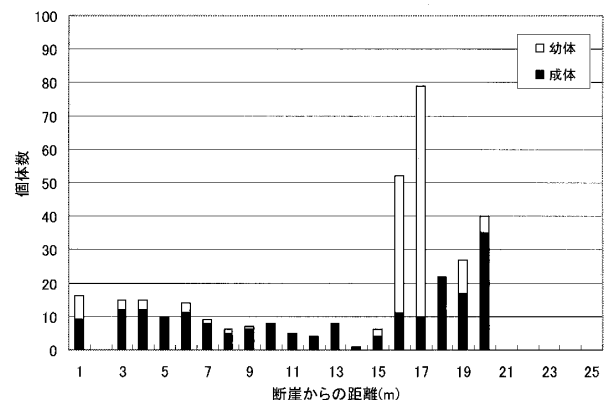


図1 調査区Aにおける夏季のハマダンゴムシの水平分布

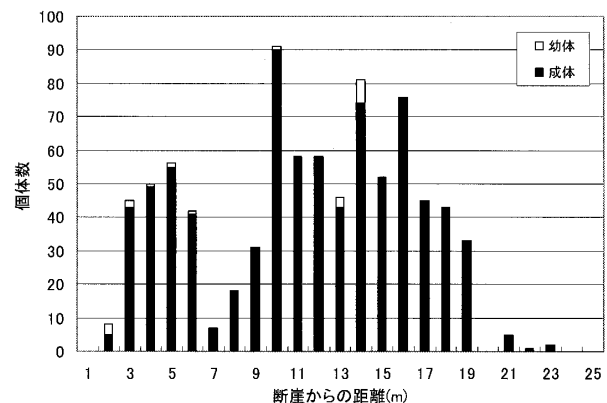


図2 調査区Aにおける秋季のハマダンゴムシの水平分布

(2) 調査区Bにおける水平分布

調査区Bにおける夏季と秋季のハマダンゴムシの水平分布を図3～4に示した。

夏季では、断崖から8～20mの中間地点付近で個体数が多く、特に19～20m地点で約150個体が採集された。幼体は8～21mの間に広く分布していた(図3)。

秋季では、内陸側寄りに個体が集中していた。断崖下から14mまでの範囲に多く分布しており、18m地点から汀線にかけては1個体も採取されなかった。個体数が最も多かったのは9m地点で、215個体であった。また2m、10m、12m、13mの各地点では140個体前後が採集された。また、幼体は断崖から11m地点まで出現し、成体よりも内陸側に分布していた。

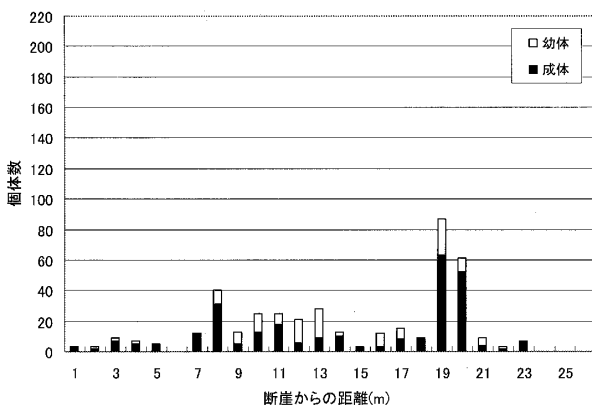


図3 調査区Bにおける夏季のハマダンゴムシの水平分布

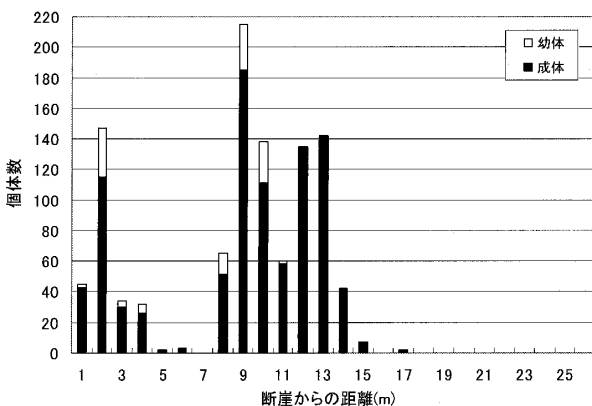


図4 調査区Bにおける秋季のハマダンゴムシの水平分布

(3) 潮位の変動による水平分布

2003年8月および11月における大潮時と小潮時の個体数分布を図5～6に示した。

2003年8月13日の大潮時の満潮は18時09分、潮高196cm、干潮は11時20分で、潮高16cmであった(海上保安庁, 2003)。調査区Bの満潮時線は断崖から21mで、干潮時線は37mの地点となった。ハマダンゴムシは断崖から20m、満潮時線から1m内陸側の地点で49個体確認できた。また、2003年8月19日の小潮時の満潮は8時50分で、潮高154cm、干潮は14時05分、潮高101cmであった(海上保安庁, 2003)。断崖から25mの地点が満潮時線、29mの地点が干潮時線である。ハマダンゴムシは断崖から24m、満潮時線から1m内陸側の地点に7個体生息していた(図5)。

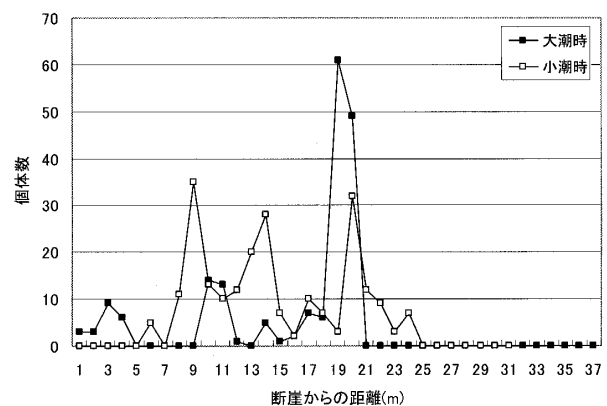


図5 2003年8月の大潮および小潮時のハマダンゴムシの水平分布 (調査区B)

2003年11月22日の大潮時は、満潮が14時54分で、潮高187cm、干潮が8時57分で、潮高71cmであった(海上保安庁, 2003)。断崖から13mが満潮時線、29mが干潮時線である。満潮時線から1m内陸側の12m地点で19個体採集された。小潮時の2003年11月1日の満潮は11時24分で、潮高153cm、干潮は15時34分で、潮高139cmであった(海上保安庁, 2003)。満潮時線は断崖から22mで、干潮時線は27mとなった。断崖から20m地点に2個体が生息していた(図6)。

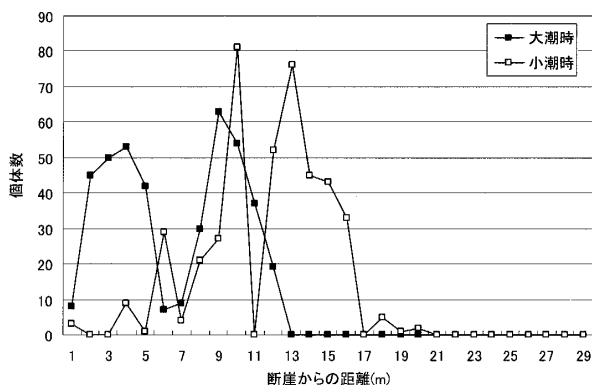


図6 2003年11月の大潮および小潮時のハマダンゴムシの水平分布（調査区A）

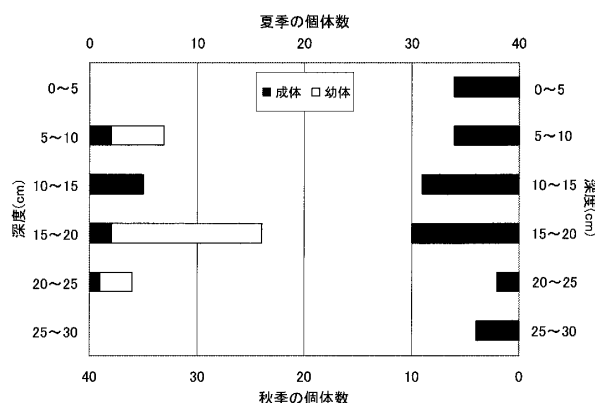


図7 夏季（左側）および秋季（右側）の内陸地点における深度別分布（調査区A）

2. 屋間における鉛直分布

(1) 調査区Aにおける鉛直分布

夏季には、汀線地点で最も個体数が多かった（図7～9）。ここで大半を占めていたのが性別判定不可能な幼体であり、表層0～5cmに80個体以上が集中していた。しかし、中間地点や内陸地点では、0～5cmの表層では個体数は極めて少ない。中間地点では、深さ10～15cm、内陸地点では15～20cmに最も多く出現した。また、内陸地点では産卵期の雌と成体が数個体しか確認されなかったが、中間地点や汀線地点では増加し、産卵期の雌は深層からも出現した。

秋季の調査では、中間地点で最も個体数が多く、汀線地点で最も少なかった（図7～9）。中間および汀線地点では、20cmよりも深い層ではまったく採集されなかったが、内陸地点ではすべての深度から出現した。また、内陸地点では各層の個体数の差は小さかったが、中間地点では深さ5～15cmに多く、汀線地点では深さ20cmまでの各層の相違は認められなかった。幼体は中間地点で1個体採集されただけで、残りすべての個体は成体であった。

鉛直分布を体重別にみると、両季ともに0.201g以上の個体は表層0～5cmよりも深い層に多く分布しており、体重が重いほど深層まで潜入する傾向が見られた。中間および汀線地点では5cm以下の層から0.201g以上の個体が出現したのに対し、内陸地点では深さ10～15cmにならないと出現しなかった。また、0.601g以上の個体は、10cm以下の層にならなければ採集できなかった。

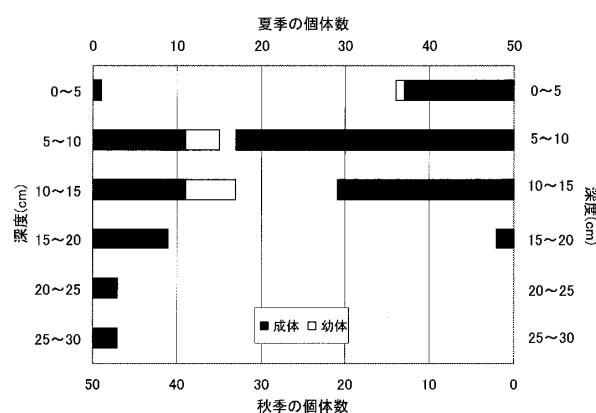


図8 夏季および秋季の中間地点における深度別分布（調査区A）

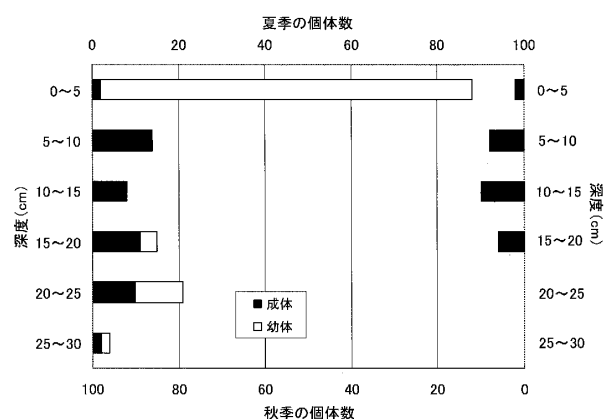


図9 夏季および秋季の汀線地点における深度別分布（調査区A）

(2) 調査区Bにおける鉛直分布

両季ともに調査区Bは調査区Aよりも個体数がきわめて多かった。

夏季の調査においては、中間地点の表層から深さ10cmまでに約300個体の雌雄判別不可能な

幼体が採集され、他の地点より圧倒的に多かった。一方、内陸地点では10個体に満たなかった(図10~12)。

秋季では、調査区Aと異なった傾向が認められた(図10~12)。内陸地点で個体数が多く、断崖から遠ざかるほど採集された個体数は減少した。特に、内陸地点の表層0~5cmで最も個体数が多く、この約半分の個体は、雌から脱離して間もない幼体であった。また、内陸地点では20cmの深さまで個体が採集されたが、20cm以下の層ではまったく出現しなかった。中間地点では表層下10cmまで分布したが、汀線地点では1個体も採集されなかった。

体重別では、調査区Aと同様に両季ともに5cm以下の層で0.201g以上の個体がよく見られ、10cm以下の層になると0.601g以上の大きい個体が出現した。また、夏季の中間地点および秋季の内陸地点では、深度が深くなるにつれ、0.001g~0.200gの個体が減少する傾向があった。

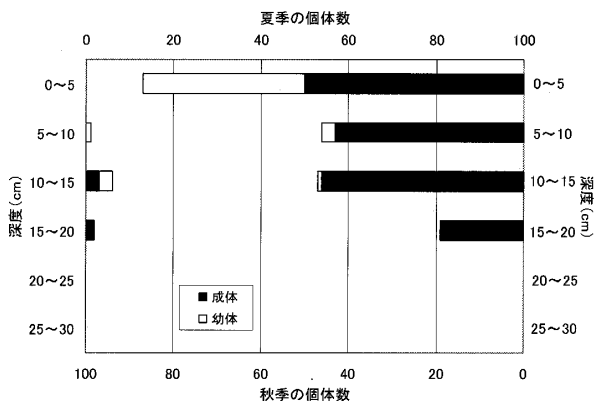


図10 夏季(左側)および秋季(右側)の内陸地点における深度別分布(調査区B)

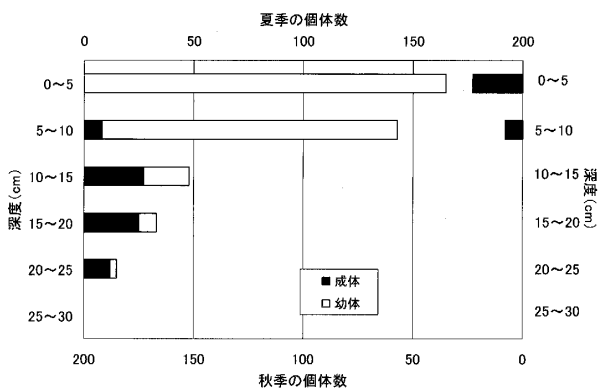


図11 夏季および秋季の中間地点における深度別分布(調査区B)

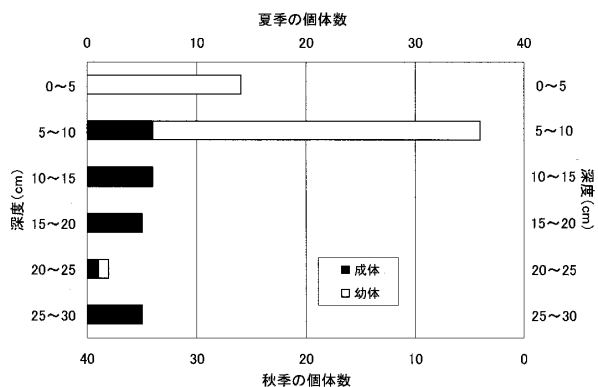


図12 夏季および秋季の汀線地点における深度別分布(調査区B)

3. 砂の含水率

夏季の含水率(図13)は、2~4%前後のことが多く、調査区AとBともにほぼ同様な含水率を示した。両調査区の表層が最も含水率が低く、深層になるにしたがって高くなる傾向がみられた。また、断崖から波打ち際に近づくにつれ、全体的に含水率が高くなった。最小含水率は、調査区Bにおける内陸地点の表層0~5cmで0.4%、最大含水率は同調査区の中間地点の表層0~5cmで7.3%であった。この含水率が最も高かった地点では、波によって打ち上げられた海藻が表層の上に5~10cmほど堆積していた。通常2~3cmよりも多くの海藻が打ち上げられていた。

2002年の秋季でも、汀線側に近づくにつれ、含水率が高くなる傾向がみられた。また、海藻が堆積している堆積①および②では含水率が3~7%で、内陸地点や中間地点より高い含水率を示した。深度別の含水率においても、全体的にどの地点でも深層になるにつれ含水率が高くなる傾向がみられた(図14)。

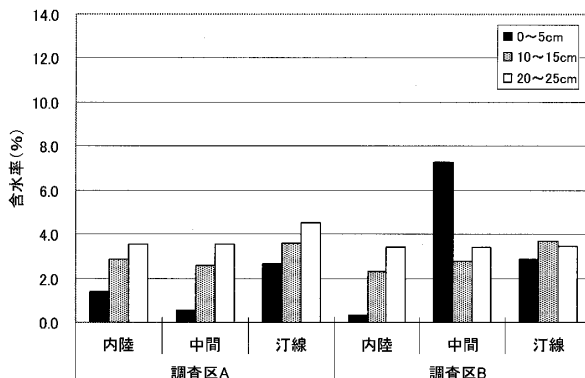


図13 2003年8月における各調査区の砂の含水率

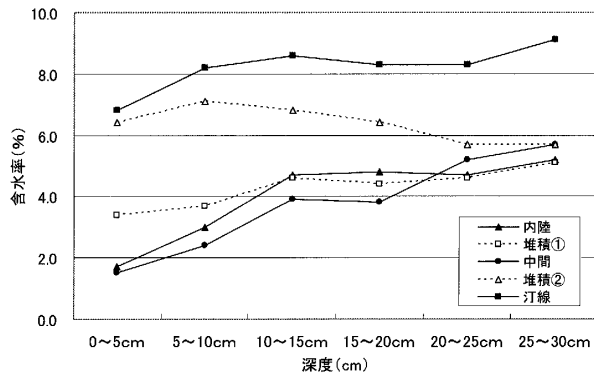


図14 2002年12月における砂の深度別含水率

考察

1. 小潮時と大潮時における水平分布

ハマダンゴムシは大潮時の満潮時線および小潮時の満潮時線から1~2m内側の地点から内陸側に生息していた。11月の小潮の日には断崖から22m、大潮の日には断崖から13mの地点から内陸側に分布しており、ハマダンゴムシは潮位の変化に応じて移動していることになる。

満潮時線よりも内陸側に分布していることは、恩藤 (1958) の鳥取県の砂質海岸、鳥海 (1975) の青森県、Imafuku (1976) の和歌山県や、今井ほか (1988) の神奈川県の海水浴場での調査でも指摘されている。ハマダンゴムシが夜間に、打ち寄せる波から一時的に遠ざかるが、波が退くにつれて再びもとの汀線の位置まで引き返し、波に打ち上げられた海藻に集まることが観察されている。

このような分布移動には、潮汐の上下に関連した要因が引き金になって起こる内因性リズムの存在が予想されている (恩藤, 1958, 1959; Brown & Mclachlan, 1999)。恩藤 (1958, 1959) によると、室内実験を行なった結果、機械的な振動の刺激に対してハマダンゴムシは負の走性を示し、第二触角柄部第二節に機械的な振動の刺激に対する固有な受容体が内在されていると述べている。したがって、ハマダンゴムシが行なう波の週期的運動に対応する移動は機械的な振動の刺激に対する固有の感覚によって発現される内発的な行動であると指摘している。また、潮汐の影響がないにもかかわらず、潮汐活動リズムが発生したという室内実験による報告も知

られている (Brown & Mclachlan, 1999)。

したがって、ハマダンゴムシは、常に潮位の変化に応じて砂浜を移動し、分布域を変化させていると考えられる。

2. 昼間の鉛直分布

(1) 夏季における分布と砂の含水率

調査区AおよびBでの夏季における砂の含水率は、各地点とも0~5cmの層では、水分の蒸発が著しく、含水率が低くなっている。しかし、10cmより深くなると、どの地点でも2%以上に保持されている。また、両調査区とも汀線地点では、含水率が高くなっている。

ハマダンゴムシの調査区Aでの分布をみると、内陸側よりも汀線側に集中的に分布しており (図7~9)、特に幼体の個体数が著しい。このような分布傾向は、Kensley (1974)、Imafuku (1976)、圓山 (2003) にも報告されている。これは、汀線側では水分が確保され、表層でも含水率が高いため、汀線側に集中的に分布したものと考えられる。ハマダンゴムシは水分条件により行動に違いが生じることや水分変化を認知できることが報告されている (Hamner *et al.*, 1968; Hayes, 1977)。

調査区Bの中間地点の0~10cmの層に幼体が集中的に分布していたのは、この含水率が高いためである。中間地点の表層にもかかわらず、最も高い約7.0%の含水率となっているのは、多量の海藻が堆積しているためで、海藻により水分の蒸発が妨げられていたことによるものである。また、海藻はハマダンゴムシの餌にもなっている (Hayes, 1974, 1977; Brown & Mclachlan, 1999)。移動にエネルギーを消費せずに容易に餌を摂食できることから夏季に孵化した幼体都在这里に集中していたものと考えられる。

したがって、特に夏季における砂浜海岸では水分条件の変化が激しいため、砂の含水率が主要因となり、ハマダンゴムシの鉛直分布を規定していると考えられる。

(2) 秋季における分布と物理的な環境要因

秋季では、より内陸側にハマダンゴムシが分

布し、調査区Bの汀線地点にはまったく分布していなかった。田所(2003)は、12~2月の冬季には汀線付近には生息していないことを報告している。

陸上動物のいくつかは、表皮や呼吸器から水分が蒸散するのを防ぐために暗くて湿った場所に生息している(久居, 1980)。ハマダンゴムシも体内から水分が蒸散しないように、昼間は砂中に潜り、直射日光による蒸散が低減する夜間に表層に現れ、摂食活動をしている。

しかし、秋季には、幼体が内陸側の表層に集中しているが、これは夏季には砂の温度が高くなり、水分の蒸発が著しいのに対し、秋季になると蒸散が減少し、一定の水分が保持されるようになるからであろう。

水分のほかにも、気温がハマダンゴムシの分布を決定する要因と考えられる。オカダンゴムシは10℃以下の気温になると動かなくなり(寺田, 1981)、ハマダンゴムシは8℃以下になると地表での活動が弱くなるという(田所, 2003)。気温が低下してくる秋季には、ハマダンゴムシはできるだけ気温が高い場所に移動しているようである。海藻が堆積している場所は太陽光が遮られ、海藻下の砂の温度は低い。また、汀線近くでは冷たい海水により地温が低下することが予測される。そのため、ハマダンゴムシは海藻が堆積していない場所や海水の影響を受けにくい内陸側に移動し、生息していると考えられる。

さらに秋季の分布に影響を与えているものに、波がある。11~12月はハマダンゴムシの冬眠の準備時期である。冬眠の間はまったく活動しないため、波から身を守ることや潮位の変化を事前に認識し、移動することは不可能である。そこで、冬眠中はより安全な場所に移動し、さらに深層まで潜らなければならない。Hayes(1974)は、冬季に地表下70cmの深さからもハマダンゴムシを採集している。また、波の高さや方向が変化することで、砂浜は大きな影響を受ける(Shepard, 1963)。調査区Bは断崖から7~8mの地点までに多量の海藻が堆積していることから、波はここまで押し寄せることが推測される。冬眠場所には波の影響を受けない内陸

側を選定する必要がある。

3. 個体数と集中分布

夏季と秋季の個体数を比較すると、秋季には全体の個体数は多くなったが、雌の割合が減少している。これは、産卵を終了した雌が死亡したと考えられる。性別不明の幼体が秋期に減少したのは、幼体が成長し、生殖器が発達したことにより、性別判定が可能になった個体が増加したことによるものである。

秋季に採取された個体数が夏季よりも多いのは気温によるものであろう。オカダンゴムシは、気温が低下すると活動が低下し、10℃ではほぼ動かず、1ヶ所に集中する。しかし、気温が上昇すると、分散し、行動が再び活発化するという(寺田, 1981)。また、陸産等脚目の集合は糞とともに排出される集合フェロモンにより誘起される(武田, 1980)。密度が小さいほど呼吸などによって失われるエネルギーが大きくなることはオカダンゴムシでも知られていることから(北沢, 1977)、ハマダンゴムシも同様に冬眠の間に無駄なエネルギーを失うことは、不利となる。したがって、気温が下がる秋以降、ハマダンゴムシはより集中的に分布するようになると考えられる。

おわりに

田所(2003)は、神奈川県下におけるいくつかの海岸でハマダンゴムシの調査を行い、個体数が極めて少ないことを報告している。それに対し、城ヶ島赤羽根海岸はハマダンゴムシの個体数が多いといえる。

ハマダンゴムシは、人為的な影響に敏感で、人の出入りが多い場所、道路に近い場所、人工的な海岸などでは生息しないことが知られている(Hayes, 1974; Kensley, 2000; 田所, 2003など)。赤羽根海岸は、夏季には人の出入りが多くなるものの、比較的人目につきにくい場所に位置しているため、普段は人の姿を見かけることは少ない。また、干潮になると大きな岩礁がいくつも海面から露出していることから、波がこの岩礁によって遮られるという特徴をもって

いる。さらに、ハマダンゴムシは、人間の踏圧により表面がかく乱された場所に新しい穴を掘ったり、他の個体が放棄した穴を利用し、砂中に潜入する傾向があるという。(Odendaal *et al.*, 1999)。したがって、赤羽根海岸はある程度の人間によるかく乱があるものの、人為的な影響は少なく、波の影響が小さいことなどがハマダンゴムシにとって生息しやすい場所となっている。Hayes (1974) は、カリフォルニア沿岸の海岸で人為的影響が少なく、道路から隔離されている上、大きな岩礁が見られる砂浜海岸で最も個体数が多いことを報告している。

しかし、日本の砂浜海岸での人為的干渉がハマダンゴムシに与える影響、それが生態分布にどのように影響しているのかなどの具体的な研究はない。ハマダンゴムシは海岸環境を評価する指標動物としての可能性が大きいことが示唆されるので、この面からの研究が必要である。

謝 辞

本研究を行なうにあたり、ハマダンゴムシの同定と文献紹介をいただいた富山市科学文化センターの布村昇博士に厚くお礼申し上げたい。また、多大なアドバイスをいただいた横浜国立大学大学院環境情報学府の石原修一氏にお礼を申し上げたい。また、野外調査にご協力いただいた横浜国立大学教育人間科学部地球環境課程の北村和洋、飯野順子、大久保慎二、若林園子、佐々木潤一の各氏に謹んで感謝の意を表したい。

引用文献

青木淳一. 1973. 土壤動物学. 北隆館. p. 214.

Brown, A.C. 2000. Is the sandy-beach isopod *Tylos granulatus* an endangered species?. *S. Afr. J. Sci.* 96: 466.

Brown, A.C. & Mclachlan, A. 1999. Ecology of sandy shores. 須田有輔, 早川康博(訳). 2002. 砂浜海岸の生態学. 東海大出版会, 427 pp.

Brown, A. C. & Odendaal, F. J. 1994. The biology of oniscid isopoda of the genus *Tylos*. *Adv. Mar. Biol.* 30: 89-153.

Brown, A. C. & Trueman, E. R. 1996. Burrowing behaviour and cost in the sandy-beach oniscid *Tylos granulatus* Krauss. *Crustaceana* 69: 425-437.

Giordani-Soika, A. 1954. Ecologia sistemica, biogeografia ed evoluzione del *Tylos latreillei* Auct. (Isop. Tylidae). *Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia*. 7: 63-83.

Hamner, W. M., Smyth, M. & Mulford, E. D. 1968. Orientation of the sand beach isopod *Tylos punctatus*. *Anim. Behav.* 16: 405-409.

Hamner, W. M., Smyth, M. & Mulford, E. D. 1969. The behavior and life history of a sand-beach isopod, *Tylos punctatus*. *Ecology* 50(3): 442-453.

Hayes, W. B. 1974. Sand-beach energetics: importance of the isopod *Tylos punctatus*. *Ecology* 55: 838-847.

Hayes, W. B. 1977. Factors affecting the distribution of *Tylos punctatus* (Isopoda, Oniscoidea) on beaches in South California and Northern Mexico. *Pacific Science* 31(2): 165-186.

久居宣夫. 1980. オカダンゴムシ. 採集と飼育 42(6): 332.

伊賀哲郎, 喜多村滋. 1975. ハマダンゴムシの円周運動. 鳥取大学文理学部紀要理学科編 9: 89-101.

Imafuku, M. 1976. On the nocturnal behavior of *Tylos granulatus* Miers (Crustacea: Isopoda). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab* XXIII: 299-340.

今井芳彰, 清水洋一, 北江千代, 伊藤栄子. 1988. ハマダンゴムシの生態. 真鶴海岸における海岸生物の観察研究 - 現地研修報告 -. 都立教育研究所, p. 2-9.

海上保安庁. 2003. ポイント潮時表横浜. 16 pp.

Kensley, B. 1974. Aspects of the biology and ecology of the genus *Tylos latreille*. *Ann. S. Afr. Mus.* 65: 401-471.

北沢石三(編). 1977. 土壤動物生態研究法. 共立出版, 253 pp.

Marsh, B. A. & Branch, G. M. 1979. Circadian and circatidal rhythms of oxygen consumption in the sandy-beach isopod *Tylos granulatus* Krauss. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 77-89.

圓山由香. 2003. 城ヶ島海岸におけるハマダンゴムシの生態 - 特に産卵様式と分布を中心として -. 横浜

- 国立大学大学院 教育学研究科 修士論文.
- Odendaal, F. J., Eekhout, S., Brown, A. C. & Branch, G. M. 1999. Aggregations of the sandy-beach isopod, *Tylos granulatus*: adaptation or incidental-effect?. *S. Afr. J. Zool.* 34(4): 180-189.
- 恩藤芳典. 1953a. ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers の日週期活動 - I. 昼間における自然状態下の観察と調査 - . 実験生物学報 3: 19-22.
- 恩藤芳典. 1953b. ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers の日週期活動 - II. 夜間における活動を誘発する学界要因 - . 実験生物学報 3(1): 20-22.
- 恩藤芳典. 1954. ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers の日週期活動 - III. 発育にともなう週期活動の変化 - . 日本生態学会誌 4(1): 1-3.
- 恩藤芳典. 1958. ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers の日週期活動 - IV. 波の週期的な運動に伴なう週期活動 (ヒゲナガハマトビムシとの比較) - . 日本生態学会誌 8 (2): 84-90.
- 恩藤芳典. 1959. ハマダンゴムシ *Tylos granulatus* Miers の日週期活動 - V. 波の運動に伴う週期活動に関係する生理条件の解析 - . 日本生態学会誌 9(4): 159-167.
- Schmalfuss, H. S. & Vergara, K. 2000. The isopod genus *Tylos* (Oniscoidea: Tyliidae) in the Chile, with bibliographies of all described species of the genus. *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde Serie A (Biologie)* 612: 1-42.
- Schultz, G. A. 1970. A review of the species of the genus *Tylos* Latreille from the new world (Isopoda, Oniscoidea). *Crustaceana* 19: 297-305.
- Shepard, F. P. 1963. *Submarine geology* (2nd ed.). Harper & Row, New York, 577pp.
- 田所勇樹. 2003. 三浦半島におけるハマダンゴムシ *Tylos granuliferus* (甲殻綱: 等脚目) の生態学的研究. 東京農業大学 農学部 農学科 卒業論文.
- 武田直邦. 1980. 陸生等脚類の集合フェロモン. *遺伝* 34(10): 67-74.
- 寺田美奈子. 1981. ダンゴムシの行動 - 土壤動物としての生態学的側面 - . *遺伝* 35(12): 13-19.
- 鳥海 衷. 1975. 海岸動物の生態と観察 - 生態と観察シリーズ - . 築地書館, p. 107-108.