

昆虫の視覚定位行動とその人工光による変化

弘中 満太郎*・針山 孝彦

浜松医科大学医学部

Insect Orientation to the Natural and Artificial Light. Mantaro HIRONAKA* and Takahiko HARIYAMA Department of Biology, Faculty of Medicine, Hamamatsu University School of Medicine; Handayama 1–20–1, Higashi-ku, Hamamatsu, Shizuoka 431–3192, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 135–145 (2009)

はじめに

昆虫はその生活の中で、餌、交尾相手、巣、新たな生息場所など、様々な目標に向かって定位する。この行動を目標定位 (goal orientation) というが、なかでも視覚情報を用いるものを視覚定位 (visual orientation) と呼ぶ。視覚定位行動を引き起こすキュー (cue: 手がかり) は、昆虫の視覚器である複眼と単眼によって受容される。昆虫は周囲の環境にあるどのような視覚キューを受け取ることで、視覚定位を成り立たせているのだろうか。

定位におけるキューの重要な要素の 1 つは、空間内における目標とキューとの位置関係である。また、視覚における色、形、光強度、偏光といった様々な感覚の質 (quality) も、キューを特徴づける要素である。キューがどのような要素の集まりであるのかを分類することで、昆虫がどのようなメカニズムで視覚定位を成し遂げ、なぜそのキューを利用するのかを適応的な観点から理解することが可能になる。加えて、自然環境下で昆虫がなぜ人工光に誘引されたり人工光を忌避したりするのか、という応用的問題についても理解を進めることができるであろう。害虫の行動制御あるいは絶滅が危惧される昆虫の保全という観点から、人工光に対する昆虫の反応は近年注目を集めているが、その定位メカニズムや機能はよくわかっていない。現状は、光への誘引や忌避という現象の一部がクローズアップされているのみである。これは昆虫の光に対する定位行動がヒトのそれと異なり、また多様で複雑であることが原因なのかもしれない。

本総説では、昆虫の視覚定位をキューの違いによって分類することで概観する。そしてその分類に立脚した視点か

ら人工光への昆虫の定位反応をみることで、昆虫の視覚定位のメカニズムと機能の理解を深めたい。

本文に先立ち、本稿をまとめるに至るまで、多くのご助言とご鞭撻をいただいた佐賀大学名誉教授の藤條純夫博士に厚くお礼を申し上げる。

直接的なキューによる定位

動物に定位行動を引き起こさせるキューは、実空間における目標との位置関係によって、直接的なキューと間接的なキューの 2 つに大別することができる。定位目標自体から得られる情報が直接的キューで、目標に関連する情報が間接的なキューである。例えば、特定のある花に定位するハチは、花の色や匂いといった直接的キューを利用するが、一方で、太陽に対するその花の方角やその花の近くにある目立つランドマークなどの間接的なキューを利用することで、直接的なキューが届くことのない離れた位置からでも目標に定位することができるのである。

直接的なキューは多種多様であるが、視覚の質としては色、形、光強度、偏光が重要であるとされる。昆虫が色を弁別し、目標の色を直接的なキューとして視覚定位に利用していることは Frisch (1915) によってセイヨウミツバチ *Apis mellifera* (ハチ目; ミツバチ科) で発見された。ある色紙の上で砂糖水を飲ませると、ミツバチはその色を学習し次回からその色紙を訪れるようになる。色紙の明度の違いを弁別している可能性を除くために、色紙と共に明度の異なる灰色の紙を提示すると、ミツバチは明度ではなく学習した色に対して定位し、色を弁別できることが証明された。また図形を弁別して、適切な目標に定位することも、セイヨウミツバチで詳細に観察されている (Frisch, 1915)。

* E-mail: kd0334@hama-med.ac.jp

2009 年 3 月 1 日受領 (Received 1 March 2009)

2009 年 6 月 26 日登載決定 (Accepted 26 June 2009)

DOI: 10.1303/jjaez.2009.135

他の昆虫においても、ミツバチのように学習として、あるいは生得的に、特定の色 (Menzel, 1979) や形 (Jander, 1971; Wehner, 1981) に定位する例が数多く報告されている。色や形に対する弁別能は、昆虫の成虫のみならず幼虫にも備わった能力である。完全変態昆虫の幼虫は複眼の代わりに側単眼と呼ばれる視覚器をもち、例えば、チョウ目幼虫では通常 6 つの側単眼が頭部の両側にみられる (Gilbert, 1994)。樹上性のノンネマイマイ *Lymantria monacha* (チョウ目; ドクガ科) の若齢幼虫は、生得的に青色に強力に誘引され、黄色を忌避する行動を示し、正方形よりも垂直方向に伸びた長方形のシルエットに定位する (Hundertmark, 1936, 1937)。

色覚によって視覚定位できる昆虫が、別の視覚定位行動では光強度にのみ反応することも報告されている。セイヨウミツバチは、穴状になった暗い餌場で餌を得た場合、帰巢のためにその餌場から外に出るときに明るい方へ体軸を定位する一すなわち正の走光性を示す。Menzel and Greggers (1985) は、様々な波長と強度の光をミツバチに選択させる詳細な行動実験により、この走光性が単純な光強度依存的な反応であり、色覚には関係がないことを証明した。

ヒトの眼は直線偏光も円偏光も弁別することができないが、弁別できる動物は偏光をキューとして用いることができる。光は横波としての性質をもち、進行方向に直行する面で振動している。光はあらゆる方向の振動面が混じっていることも多いが、場合によっては特定の方向の振動面だけをもつ光が生じることがある。このような光を直線偏光と呼ぶ。水面などの界面によって振動面の偏りが生じ、反射光や入射光は直線偏光となる。昆虫にはこの水面の直線偏光の振動方向を弁別する能力をもつものが多い。例えば、ミズムシ科やアメンボ科を含むカメムシ目やゲンゴロウ科などのコウチュウ目の飛翔性水生昆虫が非偏光には定位せず、直線偏光に定位することが知られている (Schwind, 1991)。進行方向に対して垂直に振動する直線偏光に対して、螺旋を描いて振動する偏光が円偏光である。昆虫ではコガネムシ類の鞘翅から円偏光が反射されているが (Michelson, 1911; Robinson, 1966)、昆虫が円偏光を弁別して定位のキューとできるかどうかは明らかになっていない。円偏光を弁別できる生物はこれまでシャコ類のみで報告されている (Chiou et al., 2008)。

間接的なキューによる定位

目標からの間接的な視覚キューを使う方法には、視覚コンパス (visual compass) とランドマークが知られる。コンパスは目標への方向情報のみを受信者に与えるが、ランドマークは方向情報に加えて目標への距離の情報が含まれることもある。視覚コンパスによる方向情報は、渡りなどの長距離定位では単独で用いられるが、社会性昆虫の採餌に

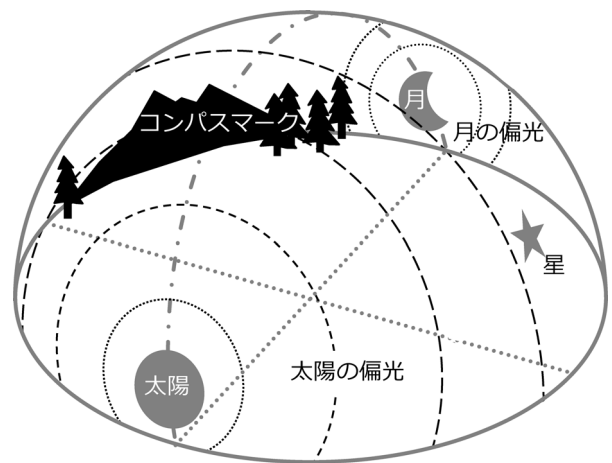
代表される中距離定位では、距離情報とともに用いられ、経路積算 (path integration) (Mittelstaedt and Mittelstaedt, 1980; Wehner, 1992) と呼ばれるナビゲーションシステムとして使われることが多い。

1. 視覚コンパス

光が作り出す網膜上の像を、空間における方向と関連づけたものが視覚コンパスといえる。自然環境が昆虫に提供する視覚コンパスには、第 1 図に示したように、太陽、月、星、そして太陽光や月光による天空の偏光パターン、およびコンパスマークという 6 つのタイプが報告されている (Wehner, 1984; Collett et al., 1986; Dacke et al., 2003a)。以下に、それぞれについて詳述する。

1) 太陽コンパス

昆虫 (六脚上綱) では、雪上を移動するムラサキトビムシ科の一種 *Hypogastrura socialis* (トビムシ目; ムラサキトビムシ科) (Hågvar, 2000) から渡りを行うチョウ類 (Oliveira et al., 1998) まで、様々なグループの多様な定位の状況において太陽コンパスの報告がある。Santschi (1911) は、鏡を使って個体に対する太陽の位置を変えるとアリ類が定位方向を変化させることを示し、昆虫が太陽コンパスを利用していることを初めて証明した。実験条件下においては、昆虫が人工光源を太陽に見立てて視覚定位することが報告されている。ベニツチカメムシ *Parastrachia japonensis* (カメムシ目; ベニツチカメムシ科) は、照葉樹林の林床の落葉の下に巣を造り、そこで雌親が卵を保護する亜社会



第 1 図 昆虫の利用する 6 つの視覚コンパス

太陽、月、星の 3 つの天体は、視覚定位する昆虫にとって重要なコンパスの参照点として利用される。また、太陽光および月光是大気中の粒子によって散乱されて空の偏光となり、それぞれを中心とした同心円上の偏光パターンを天空に描く。頭上の空の直線偏光方向に対して、自らの定位方向を決定する方法が偏光コンパスである。山の稜線や木々のシルエットなど、地上にある遠方の目印から方向情報を昆虫は得ることがあり、これはコンパスマークとも呼ばれる。図中の一点破線は、太陽子午線を示す。

性のカメムシである。雌親は、幼虫が孵化すると巣から歩いて出かけ、餌となる寄主植物の種子を見つけて巣へ引きずるようにして持ち帰るという給餌行動を示す (Tsukamoto and Tojo, 1992; Filippi-Tsukamoto et al., 1995a)。カメムシは林床で直線距離にして 10 メートル以上も離れた場所へ複雑な軌跡を描きながら出巢し、種子を見つくと直線的に帰巢する。この直線的な帰巢行動は、視覚情報を用いた経路積算システムによって成し遂げられていることが明らかになっている (Hironaka et al., 2003, 2007a)。周囲を黒い布で覆い球状蛍光灯を 1 つ設置した実験室内においても、野外同様にカメムシは巣から出巢したのち、餌を発見すると巣へ真っ直ぐに定位することができる。このとき電球の位置を移動させると、帰巢中のカメムシの定位方向は電球の移動角度に合わせて変化し、電球の位置を方向決定のための参照点としていることがわかる (Hironaka et al., 2007b)。では、昆虫は太陽のどのような特徴を検出しているのだろうか。Brines and Gould (1979) は、直線偏光の強度、紫外域の光の含有率、光源の径を様々に変化させた光源をセイヨウミツバチに提示し、光源のどの要素が太陽を特徴づけているのかを検討した。その結果、偏光強度に関係なく、紫外光の含有率が 2 割以下であり、ミツバチからみた光源の直径が 20 度以下であったときに、光源を太陽とみなしてコンパスに利用することが明らかになった。

2) 月コンパス

夜行性の昆虫にとっては、月が有用なコンパスの参照点となると予想される。それにも関わらず現在、月コンパスを利用していると考えられている昆虫は、アリ類 (Santschi, 1923; Jander, 1957)、シュウカクシロアリ科の一種 *Hodotermes mossambicus* (シロアリ目; シュウカクシロアリ科) (Leuthold et al., 1976)、ヤガ類 (Sotthibandhu and Baker, 1979; Baker, 1987)、オオハサミムシ *Labidura riparia* (ハサミムシ目; オオサハミムシ科) (Ugolini and Chiussi, 1996)、タマオシコガネ属の一種 *Scarabaeus zambesianus* (コウチュウ目; コガネムシ科) (Dacke et al., 2004) など、太陽コンパスに関する報告に比べて多いとはいえない。これは夜間の視覚定位の研究が進んでいないことが第一に考えられるが、夜間に必ず月が観測できるわけではないなど、月がコンパスの参照点として利用しにくいことも挙げられるかもしれない (Wehner, 1984)。

3) 偏光コンパス

青空からの光は、太陽光が大気中の微小な粒子によって散乱される (レイリー散乱) ことで作り出された光であり、振動面が特定の方向に偏った直線偏光である。この天球上の偏光は、太陽を中心として同心円上のパターンを描いて分布する。偏光の割合は、太陽から 90 度離れた大円上で最大となる。この偏光の方向を利用して定位方向を決定するものが偏光コンパスである。昆虫における偏光コンパス

の利用は、セイヨウミツバチで初めて証明された (Frisch, 1967)。空の偏光情報は、ミツバチやサバクアリ (ウマアリ属) の一種 *Cataglyphis bicolor* (ハチ目; アリ科) (Ducelli and Wehner, 1973) など、開放空間で活動するナビゲーターにとって重要な方向決定のキューとなっている。これらの昆虫は、偏光視に特化した個眼を左右の複眼の背側に配置しており、これは複眼背縁部 (dorsal rim area, POL area) と呼ばれる。この個眼の偏光感受性をもつ細胞は、体軸に対して左右対称になるように配置されており、太陽と天頂を結ぶ大円である太陽子午線 (solar meridian) に対して対称に分布する空の偏光パターン (第 1 図参照) と類似した分布を示している。その結果、ミツバチやサバクアリは体を回転させることで、複眼背縁部の偏光感受性をもつ細胞からの入力が最大になる方向が太陽子午線の方であることがわかる (Wehner, 1989)。この偏光情報を受容するためには、視角度にして 10 度以下というわずかな空の部分を複眼背縁部の個眼でみることであれば良い (Rossel et al., 1978)。また空の偏光は、ミツバチやサバクアリに紫外域の波長の光として受容されることが明らかになっているが (Wehner, 1989)、これは天空の散乱光が、太陽直達光や地面からの反射光よりも短波長の光をより多く含んでいるためと考えられている (Wehner, 1984)。

4) 月の偏光コンパス

月の光が夜空で散乱されることで、太陽と同様の環状の直線偏光パターンが夜空にも作り出されている (Gál et al., 2001)。そのため直線偏光を検出できる視覚器をもつ動物は、夜間にも偏光コンパスを利用できる可能性がある。ただし、月光による夜空の散乱光は極めて微弱であり、満月でも太陽によって作り出された散乱光の数百万分の一以下の光量しかないので、太陽による偏光コンパスを利用する場合よりも極めて高感度の眼が必要になる。月の偏光コンパスを利用する動物はこれまで、タマオシコガネ属の一種 *S. zambesianus* しか報告されていない (Dacke et al., 2003a)。このタマオシコガネは、複眼の背側にミツバチやサバクアリにみられるような偏光視に特殊化した高感度の個眼を配置することで、月の偏光コンパスを利用できると考えられている (Dacke et al., 2003b)。

5) 星コンパス

昆虫の複眼には、最も明るい星を検出する程度の光感度はあるが、星座などの星の配置を判別するほどの空間分解能はないと考えられている (Warrant, 2004)。ヤガ科の一種 *Noctua pronuba* (チョウ目; ヤガ科) は、月のない晴れた夜にも特定の方向に定位し渡りを行う。その定位方向が時間毎に一定角度で変化することから、このガは時間補正のない星コンパスを使う可能性が示唆されている (Sotthibandhu and Baker, 1979)。昆虫の星コンパスについては、生理学的あるいは行動的な面からのさらなる検証が必要だ

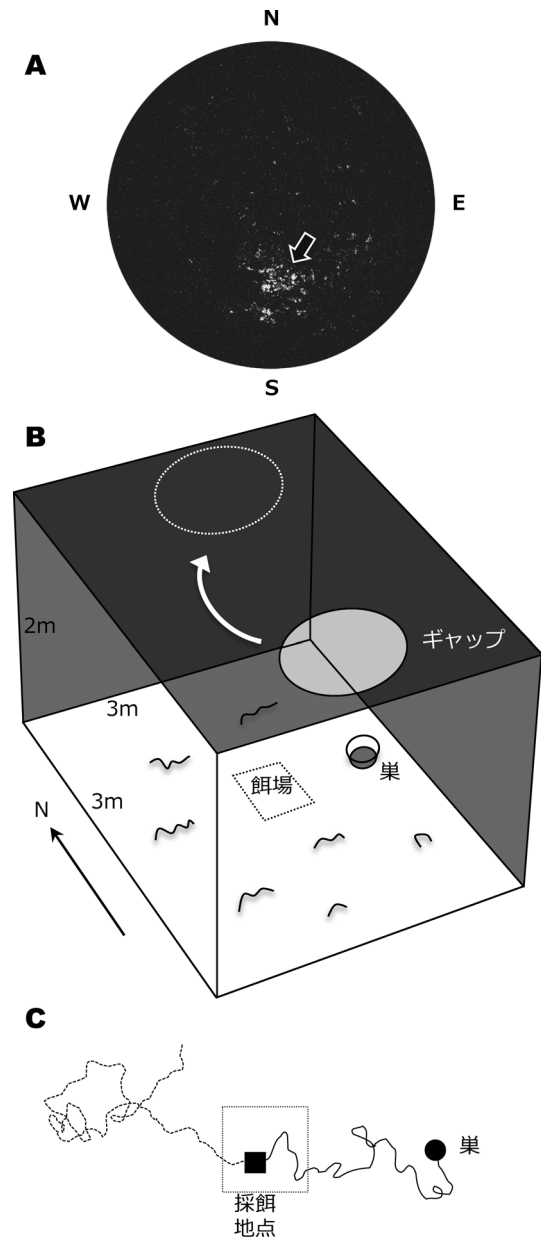
ろう。

6) コンパスマーク

地上に存在する物体は、天体とは異なり昆虫の近くに存在しているものが多い。そのため、定位する昆虫が移動すると物体の方向や物体相互の位置関係が大きく変化してしまうため、渡りなどの長距離を移動するナビゲーターには、安定した方向情報の指標とはなり得ない。しかし採餌などの短い距離の移動の場合には、比較的遠くに位置する山や森などのランドマークは、天体と同様に方向情報を得るための指標として使うことができる。コンパスとして利用されるランドマークは、コンパスマークとも呼ばれている (Collett et al., 1986)。本稿では、方向情報を与える天体以外の目印をコンパスマークとして扱う。

熱帯雨林に生息するアリ類では、頭上のキャノピー (林冠) の像を記憶して方向を決定していることが知られていたが (Hölldobler, 1980; Oliveira and Hölldobler, 1989), キャノピーをどのように利用しているのかは明らかになっていなかった。最近、ベニツチカメムシが夜間の森の中でキャノピーをコンパスとして利用して視覚定位していることが実験的に明らかにされた (Hironaka et al., 2008)。ベニツチカメムシは、夜間にも視覚を利用した経路積算システムを用いて定位することができる (Hironaka et al., 2003, 2007c)。夜の森のカメムシの頭上には、キャノピーとキャノピーの隙間であるギャップが存在し、わずかに明るい夜空がギャップ越しに見える (第2図A)。この光環境を模した箱形の野外実験アリーナを作製し、アリーナ上面には1つの円形のギャップを設けた (第2図B)。曇天の夜間において、出巣したカメムシが餌場に到達したところでギャップを180度回転させると、その帰巣方向は180度転向した (第2図C)。ベニツチカメムシは、夜間にキャノピーが作り出す視覚像を経路積算に必要な方向決定のコンパスとして利用しているのである。

これらの視覚コンパスを利用することで、昆虫は渡りや採餌周遊などの行動において離れた目標へ定位することを可能とした。太陽コンパスを利用するオオカバマダラ *Danaus plexippus* (チョウ目; タテハチョウ科) は、時間補正を伴った太陽コンパスで数千キロメートルを移動する (Perez et al., 1997; Stalleicken et al., 2005)。また採餌をするミツバチやサバクアリでも、太陽コンパスや偏光コンパスを利用することで数百メートルから数千メートル先の目標に定位する。しかし、視覚コンパスを利用する定位はそのような中長距離の移動だけに限られるものではない。亜社会性のツチカメムシであるミツボシツチカメムシ *Adomerus triguttulus* (カメムシ目; ツチカメムシ科) は、体長5ミリメートルほどの小型のカメムシである。このカメムシは草地の地表に簡単な巣を造り、幼虫のためにホトケノザやヒメオドリコソウの種子を運搬する (立川, 1991)。



第2図 ベニツチカメムシによるキャノピーのコンパス利用
ベニツチカメムシが給餌行動を行う林床で夜間に撮影した全天空写真 (A)。この場所では、南側にいくつかの比較的大きなギャップが開いていた (矢印)。キャノピーギャップをカメムシが定位のキューとして利用しているかどうか検証するため、側面と上面を暗青色のプラスチックボードで覆った実験アリーナを屋外に設置した。アリーナ上面南側にギャップとして直径90センチメートルの開口部を設け、アリーナの中心に1つの餌場と小さなカップに営巣させた雌親を配置した (B)。アリーナ内で赤外線ビデオカメラを用いてカメムシの歩行軌跡を記録した。夜間、カメムシは正確に巣へ定位することができた。一方、餌場に到達して種子を発見した時点でアリーナ上面を180度回転させてギャップの位置を反転させた場合、破線で示したように巣とは反対の方向に種子を運搬し、巣のあるべき位置付近で探索するような行動を示した (C)。Hironaka et al. (2008) を改変。

給餌のための種子の探索範囲は、通常、巣の周囲のわずかな直径数十センチメートルほどの範囲である。出巢した雌親は、周囲を複雑な軌跡を描いて探索するが、餌である種子を発見すると直線的に帰巢できる。この直線的な帰巢は、周囲を黒いカーテンで覆った室内で、光源を1つだけ設置した環境下でも観察される（第3図A）。雌親の帰巢中に光源の位置を180度反対方向に移動させると、その定位方向は180度変化した（第3図B）。ミツボシツチカメムシはわずかな数十センチメートルの定位においても、視覚コンパスを利用するのである。

2. ランドマーク

地上にある視覚的目印を目標と関連づけて記憶し、その記憶をもとに目標に定位することが、ランドマークと呼ばれる間接的キューの利用方法である。定位におけるランドマークの利用といえば、複数のランドマークの配置を地図のようなものとして記憶している認知地図（cognitive map）を思い起こすが、昆虫の主なランドマークの利用方法は、それとは異なったものである。昆虫は複数のランドマークを記憶することができるが、それらを統合せずに1つずつ独立して使う方法を採用している。Collett (1996) は、昆虫によるランドマークの利用の様式を、ビーコン（beacon, 標識）、イメージマッチング（image matching）、偏向迂回（biased detours）、風景の認識（recognizing scenes）の4つに分類している。

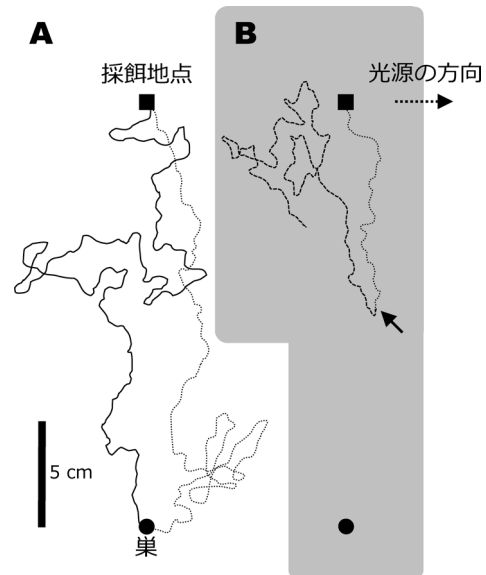
1) ビーコン

目標のごく近傍に存在するある1つの物体を学習して、その物体を目指すことで目標定位する方法は、ビーコンと呼ばれるランドマークの代表的な利用様式である。例えば、ミツバチやアリなどの昆虫は、出巢するときに巣付近の顕著な物体を選んでその形状を記憶し、帰巢時はその物体に照準を定めて定位する。複雑な環境における長距離の採餌では、彼らはルートの途中にもいくつかのビーコンを記憶することで視覚定位を成し遂げている。

これらのビーコンによる定位は、社会性をもつ昆虫の採餌ナビゲーションでのみ利用されるものではない。最近、孤独性の寄生蜂であるヒメバチ科の一種 *Hyposoter horticola*（ハチ目；ヒメバチ科）が、発見しておいたチョウの卵塊を寄生に適した時期になってから再訪する際に、一度目に訪れたときに記憶した周囲の構造物を頼りにして視覚定位することが明らかにされた（van Nouhuys and Kaartinen, 2008）。他の孤独性昆虫においても、花を巡回するチョウ類（Gilbert, 1980）や通勤飛行を行うトンボ類（Corbet, 1999）など、一度訪れた餌場や産卵基質などに再び定位する種類は多い。そのような習性をもつ種では、ビーコンによる視覚定位が行われている可能性が高い。

2) イメージマッチング

目標の近傍に目立つ物体がない場合でも、ランドマーク



第3図 ミツボシツチカメムシの実験室内での採餌の歩行軌跡（A）と電球を移動させたときの帰巢軌跡の変化（B）
上面があいた浅いプラスチックトレイに土を入れ、そこにカメムシに営巣させた。巣から20センチメートル離れた地点に餌となるホトケノザの種子を置いた餌場をつくり、光源として100 Wの電球型蛍光灯が餌場からみて仰角45度となるように設置した。蛍光灯の距離は餌場から1メートル離れた位置とした。幼虫の孵化後、カメムシは複雑な軌跡を描いて餌場へ到達し（実線）、種子を見つけると口吻につけて巣へ運搬した。帰巢においてカメムシは直線的に巣へ向かい、往路との交点でも特別な行動をみせることはなかった（点線）。巣の近くまで到達したカメムシは巣を探索するような行動を示し、最終的に巣へ到達した（A）。同じ個体の別の採餌周遊において、途中まで直線的に帰巢している最中に、光源の位置を180度反対に移動させた（矢印の地点）。カメムシは光源の移動の直後に定位方向を反転させ、巣とは反対の方向に定位して（破線）、およそ巣があるべき距離を歩いたところで、巣を探索するような行動に切り替えた（B）。

を利用して昆虫は目標にたどり着くことができる。目標からやや離れた複数の物体の網膜上での位置と形状を、スナップショット（snap shot）として記憶する方法は、イメージマッチングと呼ばれる。イメージマッチングでは、ナビゲーターは、網膜上に映っている像と記憶したスナップショットの像を一致させるように移動することで、目標に近づくことができる（Wehner and Räber, 1979; Cartwright and Collett, 1983）。複数の物体によって座標が固定されることで、イメージマッチングではビーコンに比べてより厳密な目標への定位が可能になる。ビーコンと同様に長距離の移動の場合には、移動によってランドマークの形状やサイズと共にその配置が大きく変化してしまうため、1つのスナップショットを記憶しておくだけでは不十分となる。ヨーロッパアカヤマアリ *Formica rufa*（ハチ目；アリ科）を用いた実験では、目的地までのルートを複数の線分に分割

して、それぞれでスナップショットを記憶することが示唆されている (Judd and Collett, 1998)。

3) 偏向迂回

網膜に映る物体を記憶した像と照合しながら定位するビーコンやイメージマッチングでは、昆虫はランドマークに対してぴたりと一致する適切な距離と方向を保って定位することになる。それゆえ記憶したランドマークとは異なった物体が出現した場合は、その定位は乱れると予想されるが、定位が乱れない例が知られている。様々な形の木片のランドマークが置かれたアリーナにおいて、メダマハネアリ属の一種 *Gigantiops destructor* (ハチ目; アリ科) は進路を妨害するようなランドマークを迂回して帰巢する。しかし、そのようなランドマークを人為的に異なった形のものに変えても、同一のアリはいつも同じ側に乱れることなく迂回する (Macquart et al., 2006)。これは、利用する物体の大まかな形を記憶してはいるが、その像を厳密に照合して定位していないことを示唆している。経路積算システムによって定位している、あるいは別のランドマークをビーコンとして利用して定位している最中において、その道筋にあるランドマークが単純に左右を決定するように利用されることを偏向迂回と呼ぶ (Collett et al., 1992)。

4) 風景の認識

ミツバチやサバクアリに代表される昆虫は、採餌における定位においてランドマークのみに頼るだけでなく、前述のコンパスと距離計を組み合わせた経路積算システムを併用する。経路積算システムでは、昆虫は出発地点からの自らの移動方向と距離をモニターして積算することで、餌を得た地点からの帰巢ベクトル (home-vector) を得る。そのような経路積算システムとランドマークを定位において併用するセイヨウミツバチは、風景と帰巢ベクトルを一致させて記憶できることが知られている。そのため、ある風景—あるランドマークの配置—をみることで、太陽に向かって何度か方向に何メートル移動しなければならない、などという特定の帰巢ベクトルを再生することができるのである (Wehner et al., 1990; Menzel et al., 1996)。風景の認識と呼ばれるこのようなランドマーク利用の方法は、特定のランドマークをランドマークとは無関係の方向と距離情報と関連づけるという点で、他の3つの方法と大きく異なる。

ランドマークを昆虫が利用する場合、どのような視覚の質に基づく情報が利用されるのかはまだ明らかになっていないものが少ない。キューとして価値の高いランドマークの条件として、Vlasak (2006) は「独自性」があることを挙げている。これまでの研究では、昆虫がランドマークを選択する際には、独自性として形を重要な要素としている例が明らかになっているが、色や偏光など他の視覚の質はどのように扱われているのだろうか。ランドマークの利用様

式や行動が行われている光環境に応じて、最適な視覚の質によるランドマークの選択が行われている可能性が高い。

人工光への昆虫の定位

自然環境下にある昆虫の人工光に対する視覚定位反応はこれまで、光を利用した害虫のモニタリングおよび防除 (Gilbert, 1984; Antignus, 2000) と生態的光害 (Longcore and Rich, 2004) という大きく2つの視点からそれぞれ独立して研究されてきた。両者ともに、ほとんどが夜間における人工光への反応に関する研究報告で占められている。そこで、夜間、昆虫の視覚定位が人工光によってどのような影響を受けているのかを中心に、その特徴をまとめる。そもそも昆虫は夜間に視覚定位を行っているのかという点から考えていこう。

1. 夜間の視覚定位

月のない夜間では、太陽の出ている日中に比べて一億分の一に光量が低下する (Warrant, 2004)。夜行性のアリ類の頭上の風景を板などで遮断すると、その定位が乱れるように (Hölldobler and Taylor, 1983; Klotz and Reid, 1993)、ある種の昆虫がそのような暗闇の中でも視覚を用いて行動していることは知られてきた。最近では、夜行性昆虫にさらなる視覚定位能力があることが明らかにされつつある。中南米に生息するコハナバチ科の一種 *Megalopta genalis* (ハチ目; コハナバチ科) は、空洞のある小枝に巣を作り、夜間に採餌を行う。星明かりのレベルにある光環境下においても、ハチは帰巢の際に巣の周囲の小枝の空間配置や巣穴の入り口の構造といったランドマークを使うことで巣穴に定位している (Warrant et al., 2004)。夜行性のスズメガであるベニスズメ *Deilephila elpenor* (チョウ目; スズメガ科) は、夜間に訪花して吸蜜する。 10^{-4} cdm⁻² という星明かり程度しかない光環境では、ヒトは色を全く弁別できないが、ガは青色や黄色を灰色と完全に弁別できることが実験的に明らかにされた (Kelber et al., 2002)。それらの夜行性昆虫は、巨大な複眼をもち、重複像眼と呼ばれるレンズ系による集光構造や個眼内の光受容部位を拡大するなどの工夫によって感度を上げ、さらには神経加重 (neural summation) といった神経情報処理によって微弱光の検出を可能にしている (Warrant, 2004)。すなわち、昆虫は視覚システムを薄明環境に適応させることで、豊かな夜の視覚世界を手に入れているのである。

2. 人工光が及ぼす定位への影響

Longcore and Rich (2004) は、人工光に対する動物の定位反応は、「定位 (orientation) と定位障害 (disorientation)」と「誘引 (attraction) と忌避 (repulsion)」の2つに大別できるとしている。定位と定位障害は、環境全体の照明変化に対して引き起こされる動物の定位反応と定義される。人工光によって環境に存在する物体の視認性が上がる

ことで新たに視覚定位が可能となることは、定位と位置づけられる。また反対に、薄明に浮かび上がる暗い物体という明暗の差が人工照明によって消失するなどして、みえていたものが見えなくなることで定位が不可能になる現象は、定位障害である。一方、誘引と忌避は、光源自体の特徴である照度や輝度に対して引き起こされる定位反応として定義されている。

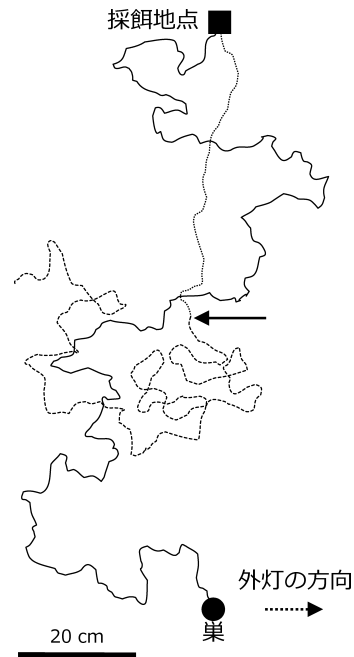
1) 光環境の変化による定位への影響

人工光によって生息域の光環境の変化が強いられた場合、昆虫がどのような「定位と定位障害」の反応を引き起こすのかについては、ほとんど明らかになっていないが、いくつかの影響が予想されている。

まず、人工光が自然光とは波長分布が異なることから生まれる問題が考えられる。外灯などに照らされた環境では、光強度の点で昆虫の視覚受容は改善される可能性はあるが、同時に人工光と自然光の波長スペクトルの違いによって色覚が阻害される可能性がある。紫外域の光を自然光よりも多く含む水銀灯、紫外光を含まない低圧ナトリウム灯などの人工光は、紫外光をキューとして受容して定位する昆虫の情報受容に影響を与えると予想される (Frank, 2006)。

また、光環境の時間的変化にも波長分布の違いは影響を及ぼすことになる。Johnsen et al. (2006) は、放射光をスペクトル分光して光量子数を測定することで、都会の曇った夜の光量が海上の黄昏時や満月の夜と同じほどの光量をもつこと、自然環境に比べて都会の夜の光環境が相対的に長波長光の比率が高いことを報告した。この事実、黄昏時から夜に移りゆくなかでのスペクトル分布の変化の様相が、都会と自然環境では大きく異なることを意味する。都会の不自然な光環境の時間的変化は、黄昏時に活動する昆虫の視覚情報受容に大きな影響があると考えられている (Johnsen et al., 2006)。

さらに、昆虫が定位のためにもともと利用していた視覚キューが、周囲の光環境が変化した結果として受容しにくくなり、定位障害が引き起こされる現象が明らかになった。ベニツチカメムシの生息場所は、寄主木であるボロボロノキの生える里山である (Filippi-Tsakamoto et al., 1995b)。そのような環境では、公園化や宅地化によって外灯が設置されることが多い。夜間に外灯が点灯する林縁部において、外灯の周囲に営巣して給餌を行っていたベニツチカメムシの夜間の視覚定位行動を観察した。その結果、外灯下においても比較的正確な定位が成し遂げられていることが明らかになった (第4図)。カメムシは人工光によって明るくなった光環境下で、巣から出巣し、餌を得た後はおよそ真っ直ぐに巣へ定位することができた。しかし、その帰巣途中に外灯を遮光カーテンで覆うことで人工光を消失させたところ、カメムシの帰巣方向が大きく乱れ、巣へ帰るこ



第4図 外灯下でのベニツチカメムシの出巣と帰巣の軌跡
出巣したカメムシは複雑な軌跡を描いて出巣し (実線)、巣から1メートル離れた地点で種子を与えられた。種子を得た後、カメムシは巣の方向に正確に定位して直線的に帰巣できた (点線)。しかし帰巣途中、暗幕により外灯の光のみを遮光すると (矢印の地点)、カメムシは巣へ定位できなくなった (破線)。実験場所では、外灯 (高さ5メートル) は、巣の右側5メートルの地点に1灯のみ存在している。

とができなくなることが明らかになった。すなわち外灯が点灯している場合、ベニツチカメムシは視覚定位の方向情報を外灯に完全に依存している。外灯をあらかじめ黄昏時から遮光していた場合、同じ地点でベニツチカメムシはキャノピーギャップをコンパスマークとして利用して定位できた。ギャップからみえる夜空とキャノピーとのわずかな明暗の差が生み出すキャノピーギャップは、外灯の照明によって打ち消されてしまう。また、外灯で明るくなった光環境にカメムシの複眼が順応してしまうため、微弱な明暗の差であるキャノピーギャップを検出することができなくなることが考えられる。そのような状況において、外灯という別のコンパスキューが存在した場合、カメムシは外灯に強く依存してしまうのである。このカメムシの例のように、人工光の環境下でも上手くキューを乗り換えることで、見かけ上、人工光の影響を受けずに視覚定位する昆虫が他にも存在しているかもしれない。

これまでの人工光に対する昆虫の定位反応の研究は、そのほとんどが飛翔性の昆虫を対象になされてきた。しかし地表徘徊性の昆虫にもベニツチカメムシのように人工光に大きく影響される種類が存在する。また、夜間に正の走光性現象を示す地表徘徊性の昆虫も知られている (仲本・澤

紙, 2001). 飛翔性昆虫に加えて, 徘徊性昆虫における人工光の影響についても今後注目されるべきであろう。

2) 夜間の誘引と忌避

ライトトラップや外灯に様々な昆虫が集まるという事実から, 昆虫が人工光源に誘引性を示すことは明確である。例えば, 大型チョウ目昆虫に限っても, 種々の調査において数百から千を超える種数がライトトラップに誘引されている (Frank, 2006)。このように飛翔性昆虫が人工光源へ誘引される理由は, 月や太陽などを視覚コンパスとして利用している個体が, 人工光源をコンパス参照点と誤認した結果であろうという仮説が支持されている。月や太陽などのほぼ無限遠に存在する光源をコンパスの参照点とする昆虫は, 光源に対して一定角度を保って体軸を固定することで直線的な移動を可能にしている。しかし, 外灯などの近くに存在する人工光源は昆虫が移動することで位置が変化するため, 結果的に光源を中心に回転するか螺旋状を描く運動をしてしまう (Buddenbrock, 1917; Lloyd, 2006)。ガ類が炎や人工光源の周りを, 螺旋を描いて飛翔するという経験的な事実は, 光源をコンパスの参照点にしていることを示唆する。月の見かけ上の大きさである視直径は 0.518 度であるが, 実験に用いた光源がちょうど月と同じ大きさになる位置付近でガが誘引されたという観察事実からも, 人工光源を月として誤認した可能性を示している (Baker and Sadovy, 1978)。

しかし, 長距離移動を行う種類はともかく, 誘引される多種多様な昆虫すべてが視覚コンパスを利用しているとは考えにくい。間接的キューではなく直接的キューによって人工光へ定位している場合には光源へ螺旋状に定位するのではなく, 直線的に定位すると予想される。しかし, 光源への直線的な誘引行動が観察されたという報告は, タバコスズメガ *Manduca sexta* (チョウ目; スズメガ科) など, ごく僅かである (Spencer et al., 1997)。明暗の差を弁別できる昆虫が, より暗い方へ定位するという負の走光性を示すために, 実効的に形成される光源の周辺の暗所へ直線的に定位しているという仮説が提案されている (Hsaio, 1973)。明暗対比現象の一種であるマッハの帯 (mach band) はヒトの視覚でも観察され, 異なる明度の間でコントラストが一層明瞭化し, 輪郭として捉えることができる現象である。その結果, 明度が高い部分と接している暗い部分は, 実際よりも暗く感じられることになる。この明暗対比を引き起こす神経機構は, 節足動物のカブトガニの複眼で発見され, 側抑制と呼ばれている (Hartline et al., 1956)。明るい外灯の近くの暗闇は, 負の走光性を示す昆虫にとって周囲の闇よりも一層暗く知覚され, 外灯に近い部分に直線的に定位してしまうのかもしれない。

野外において昆虫が人工光源から離れるという忌避の行動反応については, ほとんど研究が進んでいない。忌避と

とれる現象が観察された場合には, 前述の定位阻害の結果としての見かけ上の忌避現象であるのか, 負の走光性による光源からの直接的な忌避であるのかを明確にする必要がある。

3) 昼間の誘引と忌避

昼間の光環境の人工的な改変が, 昆虫の視覚定位にどう影響するのかについては僅かな研究例しかない。水生昆虫が人工構造物などから反射される直線偏光へ誘引される現象が報告されている。カメムシ目, カゲロウ目, コウチュウ目, トンボ目, カワゲラ目, トビケラ目などにまたがる多様な水生昆虫の多くは, 産卵や移動のために水辺へ定位するがその際, 水面から反射される直線偏光を定位の直接的なキューとしている (Horváth and Varjú, 2003)。そのため, 直線偏光を強く反射する, 廃棄された原油 (Horváth et al., 1998) や道路のアスファルト (Kriska et al., 1998), 車のボディ (Kriska et al., 2006), 墓石 (Horváth et al., 2007), ビルの窓ガラス (Kriska et al., 2008) に強く誘引されることが明らかになっている。昼間には太陽という強力な光源が存在するため, 外灯などの発光する人工光源に対して昆虫の行動は解発されにくいと予想される。昼間においては, 人工物からの反射光に対する昆虫の定位反応について, 今後注目する必要があるだろう。

おわりに

我々が想像する以上に, 昆虫は行動のキューとして視覚情報を用いている。本稿で扱った「目標定位」以外でも, 光によって昆虫の行動は制御されている。例えば, 定位には目標定位に加えて, 特定の姿勢を指向する「姿勢定位 (positional orientation)」や, その姿勢を保つ「安定化 (stabilization)」といった重要な要素がある。昆虫は姿勢定位や安定化においても主に視覚情報を用いている。多くの昆虫は環境中の最も明るい部分に対して頭部や体の背側を向けることで姿勢定位し, これは背光反応 (dorsal light reflex) と呼ばれている。昆虫は周囲の像が移動すると体軸を変えて像を追従する視運動反応を示すことがあるが, これは姿勢の安定化に寄与している。また, 光環境は活動性に直接影響を与えることがある。例えば, 光によって行動リズムを形成することで活動性を制御する昆虫は多い。さらには, ホタル類などの発光昆虫に限らず, 視覚シグナルを種内や種間のコミュニケーションに利用する昆虫も知られる。このような光に依存した昆虫の行動的反応は, ともすれば視覚定位と類似の側面をもつために, 光への反応が混同して捉えられているようにも感じられる。我々は昆虫の光に対する行動をより厳密な定義に基づいて理解していかなければならないだろう。

昆虫と光との関わりを概観すると, 昆虫は昼夜を問わず様々なものをみて, 光を受容することで行動を決定し, 豊

かな光世界に生きているといえるだろう。これは同時に、光環境や目標の光学的特性を変えることで、昆虫の行動を大きく制御できる可能性を秘めている。視覚定位行動を制御することによる様々な防除法 (Antignus, 2000) や光照射による明順応を利用した夜行性昆虫の行動抑制 (野村ら, 1965) などが実用化されている。我々は必要な対象昆虫のみを、適切に制御しなくてはならない。昆虫の視覚生理の解明と共に視覚定位行動についてもさらに解析し、制御や保護に関わる適切な枠組みを、今後構築しなくてはならない。

引用文献

- Antignus, Y. (2000) Manipulation of wavelength-dependent behaviour of insects: an IPM tool to impede insects and restrict epidemics of insect-borne viruses. *Virus Res.* 71: 213–220.
- Baker, R. R. (1987) Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth, *Agrotis exclamationis*. *Anim. Behav.* 35: 94–101.
- Baker, R. R. and Y. Sadovy (1978) The distance and nature of light-trap response of moths. *Nature* 276: 818–821.
- Brines, M. L. and J. L. Gould (1979) Bees have rules. *Nature* 206: 571–573.
- Buddenbrock, W. von (1917) Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. *Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl.* 8B: 1–26.
- Cartwright, B. A. and T. S. Collett (1983) Landmark learning in bees. *J. Comp. Physiol. A* 151: 521–543.
- Chiou, T. H., S. Kleinlogel, T. Cronin, R. Caldwell, B. Loeffler, A. Siddiqi, A. Goldizen and J. Marshall (2008) Circular polarization vision in a stomatopod crustacean. *Curr. Biol.* 18: 429–434.
- Collett, T. S. (1996) Insect navigation en route to the goal: multiple strategies for the use of landmarks. *J. Exp. Biol.* 199: 227–235.
- Collett, T. S., B. A. Cartwright and B. A. Smith (1986) Landmark learning and visuo-spatial memories in gerbils. *J. Comp. Physiol. A* 158: 835–851.
- Collett, T. S., E. Dillmann, A. Giger and R. Wehner (1992) Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol. A* 170: 435–442.
- Corbet, P. S. (1999) *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press, New York. 829 pp.
- Dacke, M., D. E. Nilsson, C. H. Scholtz, M. Byrne and E. J. Warrant (2003a) Insect orientation to polarized moonlight. *Nature* 424: 33.
- Dacke, M., P. Nordström and C. H. Scholtz (2003b) Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. *J. Exp. Biol.* 206: 1535–1543.
- Dacke, M., M. J. Byrne, C. H. Scholtz and E. J. Warrant (2004) Lunar orientation in a beetle. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 361–365.
- Duelli, P. and R. Wehner (1973) The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol. A* 86: 37–53.
- Filippi-Tsukamoto, L., S. Nomakuchi, K. Kuki and S. Tojo (1995a) Adaptiveness of parental care in *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 374–383.
- Filippi-Tsukamoto, L., S. Nomakuchi and S. Tojo (1995b) Habitat selection, distribution, and abundance of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae) and its host tree. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 456–464.
- Frank, K. D. (2006) Effect of artificial night lighting on moths. In *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting* (C. Rich and T. Longcore, eds.). Island Press, Washington DC, pp. 305–344.
- Frisch, K. von (1915) Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zool. Jahrb. Abt. Zool. Physiol.* 35: 1–182.
- Frisch, K. von (1967) *The Dance Language and Orientation of Bees*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 566 pp.
- Gál, J., H. Gábor, A. Barta and R. Wehner (2001) Polarization of the moonlit clear night sky measured by full-sky imaging polarimetry at full moon: comparison of the polarization of moonlit and sunlit skies. *J. Geophys. Res.* 106: 22647–22654.
- Gilbert, C. (1994) Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 323–349.
- Gilbert, D. (1984) Insect electrocutor light traps. In *Insect Management for Food Storage and Processing* (F. J. Baur, ed.). American Association of Cereal Chemists, St. Paul, Minnesota, pp. 87–108.
- Gilbert, L. (1980) Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In *Coevolution of Animals and Plants* (L. Gilbert and P. Raven, eds.). University of Texas Press, Austin, Texas, pp. 210–231.
- Hägvar, S. (2000) Navigation and behaviour of four Collembola species migrating on the snow surface. *Pedobiologia* 44: 221–233.
- Hartline, H. K., H. G. Wagner and F. Ratliff (1956) Inhibition in the eye of *Limulus*. *J. Gen. Physiol.* 39: 651–673.
- Hironaka, M., S. Nomakuchi, L. Filippi, S. Tojo, H. Horiguchi and T. Hariyama (2003) The directional homing behaviour of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Cydnidae) under different photic conditions. *Zool. Sci.* 20: 423–428.
- Hironaka, M., L. Filippi, S. Nomakuchi, H. Horiguchi and T. Hariyama (2007a) Hierarchical use of chemical marking and path integration in the homing trip of a subsocial shield bug. *Anim. Behav.* 73: 739–745.
- Hironaka, M., S. Tojo and T. Hariyama (2007b) Light compass in the provisioning navigation of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *Appl. Entomol. Zool.* 42: 473–478.
- Hironaka, M., S. Tojo, S. Nomakuchi, L. Filippi and T. Hariyama (2007c) Round-the-clock homing behaviour of a subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae), using path integration. *Zool. Sci.* 24: 535–541.
- Hironaka, M., K. Inadomi, S. Nomakuchi, L. Filippi and T. Hariyama (2008) Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *Naturwissenschaften* 95: 343–346.
- Hölldobler, B. (1980) Canopy orientation: a new kind of orientation in ants. *Science* 210: 86–88.
- Hölldobler, B. and R. W. Taylor (1983) A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insect. Soc.* 30: 384–

- 401.
- Horváth, G. and D. Varjú (2003) *Polarized Light in Animal Vision—Polarization Patterns in Nature*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 447 pp.
- Horváth, G., B. Bernáth and G. Molnár (1998) Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften* 85: 292–297.
- Horváth, G., P. Malik, G. Kriska and H. Wildermuth (2007) Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biol.* 52: 1700–1709.
- Hsiao, H. S. (1973) Flight paths of night-flying moths to light. *J. Insect Physiol.* 19: 1971–1976.
- Hundertmark, A. (1936) Helligkeits- und Farbenunterscheidungsvermögen der Eiraupe der Nonne (*Lymantria monacha* L.). *Z. Vergl. Physiol.* 24: 42–57.
- Hundertmark, A. (1937) Das Formenunterscheidungsvermögen der Eiraupe der Nonne (*Lymantria monacha* L.). *Z. Vergl. Physiol.* 24: 563–582.
- Jander, R. (1957) Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Vergl. Physiol.* 40: 162–238.
- Jander, R. (1971) Visual pattern recognition and directional orientation in insects. *Ann. NY Acad. Sci.* 188: 5–11.
- Johnsen, S., A. Kelber, E. Warrant, A. M. Sweeney, E. A. Widder, R. L. Lee, Jr and J. Hernández-Andrés (2006) Crepuscular and nocturnal illumination and its effects on color perception by the nocturnal hawkmoth *Deilephila elpenor*. *J. Exp. Biol.* 209: 789–800.
- Judd, S. P. D. and T. S. Collett (1998) Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature* 392: 710–714.
- Kelber, A., A. Balkenius and E. J. Warrant (2002) Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature* 419: 922–925.
- Klotz, J. H. and B. L. Reid (1993) Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* 40: 95–106.
- Kriska, G., G. Horváth and S. Andrikovics (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J. Exp. Biol.* 201: 2273–2286.
- Kriska, G., Z. Csabai, P. Boda, P. Malik and G. Horváth (2006) Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proc. R. Soc. B* 273: 1667–1671.
- Kriska, G., P. Malik, I. Szivák and G. Horváth (2008) Glass buildings on river banks as “polarized light traps” for mass-swarming polarotactic caddis flies. *Naturwissenschaften* 95: 461–467.
- Leuthold, R. H., O. Bruinsma and A. van Huis (1976) Optical and pheromonal orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 127–139.
- Lloyd, J. E. (2006) Stray light, fireflies, and fireflyers. In *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting* (C. Rich and T. Longcore, eds.). Island Press, Washington DC, pp. 281–304.
- Longcore, T. and C. Rich (2004) Ecological light pollution. *Front. Ecol. Environ.* 2: 191–198.
- Macquart, D., L. Garnier, M. Combe and G. Beugnon (2006) Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *J. Comp. Physiol. A* 192: 221–234.
- Menzel, R. (1979) Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In *Handbook of Sensory Physiology*. vol. VII/6A (H. Autrum, ed.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 503–580.
- Menzel, R. and U. Greggers (1985) Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 157: 311–321.
- Menzel, R., K. Geiger, L. Chittka, J. Borges, J. Kunze and U. Müller (1996) The knowledge base of bee navigation. *J. Exp. Biol.* 199: 141–146.
- Michelson, A. A. (1911) On metallic colouring in birds and insects. *Phil. Mag.* 21: 554–567.
- Mittelstaedt, M. L. and H. Mittelstaedt (1980) Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften* 67: 566–567.
- 仲本 寛・澤舩 淳 (2001) イモゾウムシの走光性と野外条件下におけるケミカルライトの誘引効果. 応動昆 45: 212–214.
- [Nakamoto, Y. and J. Takushi (2001) Positive phototactic response of the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) to chemiluminescent light and effectiveness of the light source for attracting weevils in the field. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 45: 212–214.]
- 野村健一・大矢慎吾・渡部一郎・河村広巳 (1965) 電燈照明による吸蛾類の防除. 第1報. 照明の効果解析とそれに及ぼす各種光条件の影響について. 応動昆 9: 179–186. [Nomura, K., S. Ooya, I. Watanabe and H. Kawamura (1965) Studies on orchard illumination against fruit-piercing moths I. Analysis of illumination effects, and influence of light elements on moths' activities. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 9: 179–186.]
- Oliveira, E. G., R. B. Srygley and R. Dudley (1998) Do neotropical migrant butterflies navigate using a solar compass? *J. Exp. Biol.* 201: 3317–3331.
- Oliveira, P. S. and B. Hölldobler (1989) Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology* 83: 154–166.
- Perez, S. M., O. R. Taylor and R. Jander (1997) A sun compass in monarch butterflies. *Nature* 387: 29.
- Robinson, C. (1966) The cholesteric phase in polypeptide solutions and biological structures. *Mol. Cryst. Liq. Cryst.* 1: 467–494.
- Rossel, S., R. Wehner and M. Lindauer (1978) E-Vector orientation in bees. *J. Comp. Physiol. A* 125: 1–12.
- Santschi, F. (1911) Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rév. Suisse Zool.* 19: 303–338.
- Santschi, F. (1923) L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* 4: 137–175.
- Schwind, R. (1991) Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *J. Comp. Physiol. A* 169: 531–540.
- Sotthibandhu, S. and R. R. Baker (1979) Celestial orientation by the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba* L. *Anim. Behav.* 27: 786–800.
- Spencer, J. L., L. J. Gewax, J. E. Keller and J. R. Miller (1997) Chemiluminescent tags for tracking insect movement in darkness: application to moth photo-orientation. *Great Lakes Entomol.* 30: 33–43.

- Stalleicken, J., M. Mukhida, T. Labhart, R. Wehner, B. Frost and H. Mouritsen (2005) Do monarch butterflies use polarized skylight for migratory orientation? *J. Exp. Biol.* 208: 2399–2408.
- 立川周二 (1991) 日本産異翅半翅類の亜社会性—カメムシ類の親子関係—. 東京農業大学出版会. 東京. 167 pp. [Tachikawa, S. (1991) *Studies of Subsocialities of Heteroptera in Japan*. Agricultural University Press, Tokyo. 167 pp.]
- Tsukamoto, L. and S. Tojo (1992) A report of progressive provisioning in a stink bug, *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). *J. Ethol.* 10: 21–29.
- Ugolini, A. and R. Chiussi (1996) Astronomical orientation and learning in the earwig *Labidura riparia*. *Behav. Process.* 36: 151–161.
- van Nouhuys, S. and R. Kaartinen (2008) A parasitoid wasp uses landmarks while monitoring potential resources. *Proc. R. Soc. B* 275: 377–385.
- Vlasak, A. N. (2006) The relative importance of global and local landmarks in navigation by columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *J. Comp. Psychol.* 120: 131–138.
- Warrant, E. (2004) Vision in the dimmest habitats on Earth. *J. Comp. Physiol. A* 190: 765–789.
- Warrant, E. J., A. Kelber, A. Gislén, B. Greiner, W. Ribi and W. T. Wcislo (2004) Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Curr. Biol.* 14: 1309–1318.
- Wehner, R. (1981) Spatial vision in arthropods. In *Handbook of Sensory Physiology*, vol. VII/6C (H. Autrum, ed.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 287–616.
- Wehner, R. (1984) Astronavigation in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 277–298.
- Wehner, R. (1989) The hymenopteran skylight compass: matched filtering and parallel coding. *J. Exp. Biol.* 146: 63–85.
- Wehner, R. (1992) Homing in arthropods. In *Animal Homing* (F. Papi, ed.). Chapman and Hall, London, pp. 45–144.
- Wehner, R. and F. Rüber (1979) Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Experientia* 35: 1569–1571.
- Wehner, R., S. Bleuler, C. Nievergelt and D. Shah (1990) Bees navigate by using vectors and routes rather than maps. *Naturwissenschaften* 77: 479–482.
-