

イシガニとタイワンガザミによるテナガツノヤドカリの捕食数：
季節，捕食者サイズ，貝殻のタイプとサイズの影響

Predation intensity of the portunid crabs *Charybdis japonica* and *Portunus pelagicus* on the hermit crab *Diogenes nitidimanus* according to season, predator size, and prey shell type and size

坂田直彦^{1),3)}・吉野健児²⁾・古賀庸憲^{1),*}

¹⁾ 和歌山大学教育学部，〒640-8510 和歌山県和歌山市栄谷 930

²⁾ 国立水俣病総合研究センター，〒867-0008 熊本県水俣市浜 4058-18

³⁾ 現所属：和歌山県立田辺中学校

Naohiko SAKATA^{1),3)}, Kenji YOSHINO²⁾ and Tsunenori KOGA^{1),*}

¹⁾ Faculty of Education, Wakayama University, 930 Sakaedani, Wakayama 640-8510, Japan

²⁾ National Institute for Minamata Disease, 4058-18 Hama, Minamata, Kumamoto 867-0008, Japan

³⁾ Present affiliation: Tanabe Junior High School, Tanabe, Wakayama 646-0024, Japan

Abstract: Portunid crabs are strong predators in shore ecosystems, and often prey on hermit crabs. In a previous study, we observed the loss of larger individuals of the hermit crab *Diogenes nitidimanus* during the mid-reproductive season. Therefore, we experimentally investigated predation intensity of the portunid crabs *Charybdis japonica* and *Portunus pelagicus* on *D. nitidimanus* collected from the tidal flat of the Waka River to elucidate the effects of predator body size, prey shell type and shell size, and season. Each predator was given six prey items with a combination of two shell types (*Umboonium* and *Batillaria*) and three shell size classes. We replaced eaten prey items daily with identical ones in terms of shell size and type, and recorded the number of prey items eaten over 10 days per predator. However, we were unable to analyze the effect of season for *P. pelagicus* because of the species' limited periods of collection. *C. japonica* preferred prey with small, *Umboonium*-type shells. The total number of prey items eaten increased in summer, but not with body size. By contrast, *P. pelagicus* preferred prey with *Batillaria*-type shells, and predator body size tended to be a more important factor in the context of medium- and small-sized shells. *Batillaria*-type shells are likely more resistant to crushing pressure than *Umboonium*-type shells. More smaller prey were eaten during the experiment, which does not explain the loss of larger individuals at the study site.

Key Words: hermit crab, portunid crab, predation intensity, predator size, shell type, shell size, season

はじめに

自然環境での種間関係のひとつとして，捕食者と餌生物の食う食われる関係がある（嶋田ほか 2005，日本生態学会 2012）。捕食者が出会う様々な餌において，それらの質は必ずしもすべて同じではない。もっとも質の高い餌のみを食べていければ効率的だが，実際にはそのような餌が常に十分に手に入るとは限らない。空腹状態なら逆に餌のえり好みはできず質の低い餌も食べざるを得ない。捕食者は，空腹状態や，餌の質と得られる数や捕食の際に生じるコストとの間のトレードオフ（trade-off）をしばしば強いられる（Stephens & Krebs 1987, Hughes 1993）。捕食者に

とって，何をどのように食べるかは，個体の成長率や繁殖投資量の違いを通じて，適応度（fitness）に大きく影響するだろう。Werner & Hall（1974）はオオミジンコ *Daphnia magna* を捕食するブルーギル *Leponis macrochirus* を，Elnor & Hughes（1978）はムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* を捕食するミドリガニ *Carcinus maenas* を用いて実験を行い，餌量が少ないとき，中くらいのとき，多いときについて，異なる大きさ（大，中，小）の餌をどのように選択したかを調べた。どちらも，全体としての餌密度が低い場合では見つけたほとんどの餌を食べているが，餌密度が高い場合では小さな餌はほとんど食べていなかった。この結果から，大きな餌の方が動物にとって価値が高いと考えられる。そして，餌条件がよいときには価値の高い餌を選択的に食べ，餌条件が悪い時には何でも食べるという戦略をとるといえる（Werner & Hall 1974, Elnor & Hughes 1978）。

こうした捕食者の存在や行動は餌生物の行動や生活史にも影響を与える。岩礁域や干潟域では大形のカニ類や魚類

Received 9 May 2020 Accepted 13 July 2020

* Corresponding author

E-mail: tkoga@wakayama-u.ac.jp

は同所的に生息する他の無脊椎動物の強力な捕食者となっており (Ambrose 1984, Posey & Hines 1991, Bertness et al. 2002, Turra et al. 2005), 中でもヤドカリ類は彼らの重要な餌生物の一つである (Powell & Gunter 1968, Williams 1982, Perez and Bellwood 1988, Sukumaran and Neelakantan 1997). ヤドカリ類は捕食者から出る化学物質を通してその存在を認知しており (Hazlett 1997, Mima et al. 2003, Rosen et al. 2009, Alcaraz and Arce 2017), 捕食者の存在が彼らの貝殻利用や選好性 (Bertness 1981) や活動性 (Mima et al. 2003) に影響を与えることはよく知られている. また, 捕食のリスクはヤドカリ類と捕食者の相対的なサイズにも依存するので, サイズ依存的な繁殖開始時期の違いにも捕食者の影響が及んでいることが示唆されている (Yoshino et al. 2002).

テナガツノヤドカリ *Diogenes nitidimanus* は砂質干潟で優占するヤドカリ類の 1 種で (古賀・福田 2008), 和歌川河口干潟においては, 体サイズの大きい個体が雌雄ともに 7 月に急に消失する (Koga et al. 2010). 体サイズの大きさは雄間闘争の結果を決定する重要な要因であり (Asakura 1987, Yoshino et al. 2004, Yasuda and Koga 2016), テナガツノヤドカリの繁殖期は 10 月まで続くので, 繁殖期の途中で繁殖に有利な大形個体が個体群から急に消失するのは興味深い. この現象に関する仮説の一つとして, 捕食者の影響があげられる. 和歌川河口ではガザミ類や魚類などの大形の捕食者が同所的に生息しており, 大形個体は目立つため, 大形個体の消失は捕食者によるサイズ選択的な捕食が反映されている可能性がある.

本研究では和歌川河口干潟においてテナガツノヤドカリと同所的に生息する潜在的なガザミ類の捕食者として, 同干潟で比較的良好に見かけるイシガニ *Charybdis japonica* とタイワンガザミ *Portunus pelagicus* を用い, 室内実験によりそれら捕食者による捕食数の季節変化, テナガツノヤドカリが利用する貝殻のタイプと, 貝殻サイズに基づく餌サイズの捕食行動への影響を調べることを目的とする.

材料と方法

野外採集

テナガツノヤドカリとガザミ類 2 種の採集場所は, 和歌山市にある和歌川河口干潟の布引 (北緯 34.17 度, 東経 135.18 度) で, 2010 年 4 月から 9 月は月に 2 回大潮の昼間の干潮時に, 10 月から 2011 年 3 月は月に 1 回夜間の干潮時に採集を行った. テナガツノヤドカリの採集は素手で, ガザミ類 2 種の採集にはタモ網を使用し, 石の下や砂の中に潜む個体を採集した. 採集時間は最干潮の前後 1 時間半とした. 但し, 2010 年 6 月上下旬, 8 月下旬は採集しなかった.

室内捕食実験

本調査地ではテナガツノヤドカリと似た大きさで個体数が極めて多いユビナガホンヤドカリ *Pagurus minutus* が, 主にウミニナ・ヘナタリ類やイボキサゴ *Umbonium moniliferum* の殻を利用することが先行研究から分かっているが (Yoshino et al. 2014, Yasuda et al. 2019), 本調査地でテナガツノヤドカリが利用する貝殻もそれと同様である (古賀ら, 未発表). そこで, 餌のテナガツノヤドカリの貝殻タイプをキサゴ型 (イボキサゴ), ウミニナ型 (ウミニナ *Batillaria multiformis*, ホソウミニナ *B. attramentaria*, イボウミニナ *B. zonalis*, ヘナタリ *Pirenella nipponica*) の 2 タイプに分けて実験に使用した.

実験は和歌山大学教育学部生物学教室の飼育室において室温を 22°C に設定し, プラスティックケース (縦×横×高さ = 19×34×15 cm) を用いて行った. ケースにはテナガツノヤドカリを 6 個体と捕食者のイシガニまたはタイワンガザミ 1 個体を入れ, 10 日間で捕食された個体数を記録した. 捕食者がテナガツノヤドカリを食べた時には食い残しはなく, 水の濁りはほとんど認められなかったため, 実験中に水換えは行わなかった. また, 餌として入れたテナガツノヤドカリには給餌はしなかった. キサゴ型の貝殻については殻幅を, ウミニナ型の貝殻については殻長を, ノギスで 0.1 mm レベルまで測定し, それぞれ貝殻タイプについてサイズを大, 中, 小にわけて 1 個体ずつ, 合計 6 個体をケースに入れた. 貝殻サイズの基準については, キサゴ型は殻幅 13 mm 以下のサイズを小, 13~16 mm のサイズを中, 16 mm 以上のサイズを大とし, ウミニナ型は殻長 20 mm 以下のサイズを小, 20~27 mm のサイズを中, 27 mm 以上のサイズを大とした. テナガツノヤドカリの体サイズは測定せず, 貝殻サイズを体サイズの指標とした. テナガツノヤドカリの性は記録しなかった. 実験終了後に捕食者の甲幅を 0.1 mm レベルまで測定した. 観察は実験開始日から 1 日単位で行い, テナガツノヤドカリが捕食されていれば, その個体と同じ殻タイプと大きさの個体をケースに追加し, 捕食者にとって餌が常に 6 個体になるようにした.

データ解析

捕食者やテナガツノヤドカリは各水槽にネストしているため, プラスティックケースをランダム要因として, 捕食された個体数を応答変数, 捕食者サイズ, 貝殻タイプ, 貝殻サイズ, 季節を説明変数として統計モデルの当てはめを行った. 季節は, 3~5 月を春, 6~8 月を夏, 9~11 月を秋, 12~2 月を冬とした. 応答変数である捕食された個体数はカウントデータであり, 通常はポアソン分布や負の二項分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) への当てはめが妥当であるが (Zuur et al. 2009), 実際に当てはめるところパラメータが収束しなかったため, 捕食された個体数の対数変換を行い, 誤差やランダム要因に正規分布

を仮定した正規線形混合モデルにより行った。対数変換においては0データへの対処として全データに0.5を加えた(Yamamura 1999)。固定要因とランダム要因を両方含む混合モデルでは、ランダム要因の自由度があいまいで、通常の正規線形モデルで統計量が従うF分布への信頼性が乏しい。その部分を考慮した一つの方法としてKenward-RogerのF検定があるが(Faraway 2016)、モデルの単純化を行うために次数の高い交互作用要因の除去時の有意性検定において本研究でも採用した。しかしながら残差による診断やKolmogorov-Smirnov検定、Levene testの結果、正規性や、要因水準間の等分散性も満たされない場合もあったため、各要因の有意性についてはKenward-RogerのF検定に加え、特定の分布を考慮しない並べ替え検定でも評価した。並べ替え検定では元のデータと要因配置、サンプルサイズなどは同じであるが、中身はランダムにシャッフルされたデータセットを作成し、同様に統計モデルのフィッティングを行う。この作業を大量に繰り返して行うことで、検定統計量が帰無仮説に従っているときの頻度分布が作成される。繰り返しが999回の場合には実際のデータを足した1000個の頻度分布の両側において、実データの統計量よりも極端なデータ数が1000個中何個あるかでP値を計算する。今回の解析においては4999回で評価した。並べ替え検定は、ANOSIM (Clarke 1993) や PERMANOVA (Anderson 2001) 等、群集構造解析などの仮説検定では積極的に利用されている。なおタイワンガザミは例数がほぼ秋に限られたため、秋データに限定して捕食された個体数への貝殻タイプとサイズ、捕食者サイズの影響について正規線形混合モデルで解析を行った。また、必要に応じて多重比較をTukeyの方法に基づいて行った。解析はすべてフリーウェアであるR ver 3.6.3 (R Development Core Team 2020) を用いて行い、正規線形混合モデルの当てはめにはlme4パッケージのlmer () 関数を、固定要因のF検定はcarパッケージのAnova () 関数、並べ替え検定はpredicmeansパッケージのpermmodels () 関数により行い、多重比較はlsmeansパッケージを利用した。

結 果

タイワンガザミは8~12月の間、定着・成長した稚ガニが11個体採集され、その11個体を実験と解析に用いた。イシガニは年間通じて32個体(春10個体、夏5個体、秋14個体、冬4個体)が採集され、全個体を実験に用いたが途中死亡した春の2個体を除いた30個体を解析に用いた。

イシガニが捕食したテナガツノヤドカリ個体数を目的変数とした解析結果をTable 1にまとめた。Kenward-Roger F検定と並べ替え検定の結果はほぼ同等であった。捕食者サイズはいずれの要因とも有意な交互作用は検出されなかったほか(すべて $P>0.14$)、それらを残差にまとめた後も有意な影響は認められなかったため($F_{1,25}=0.57$, $P=0.45$)、捕食者サイズも残差に含めた。貝殻サイズについては他要因との交互作用はなく、主効果のみ有意であり、季節や貝殻タイプによらず小さいサイズの貝殻ほど捕食数が多かった(Tukey HSD, $t_{130}=3.248$, $P=0.004$, Fig. 1A, B)。貝殻タイプと季節については主効果以外に互いの交互作用がみられた。季節要因で条件付けた貝殻タイプ間の多重比較を行うと、捕食数0の冬期を除き、どの季節でもキサゴ型がウミナナ型よりも有意に捕食されていた(Table 2)。貝殻タイプで条件づけた季節間の多重比較を行うと、ウミナナでは捕食数に有意な季節変動はないものの、キサゴ型では夏期のみ有意に捕食数が高かった(Table 3)。季節によって貝殻自体に質的な変化が生じるとは考えられないので、基本的に貝殻タイプとしてはキサゴ型が好まれており、夏期に捕食が活発化することで好まれるキサゴ型の捕食数が高まることの現れといえる(Fig. 1A)。

タイワンガザミは採集された時期がほぼ秋に限られたため、季節要因の解析はできなかったが、イシガニと異なり、捕食者のサイズ(甲幅)、および捕食者サイズと貝殻サイズとの有意な交互作用が認められ、この結果についてもKenward-Roger F検定と並べ替え検定の結果はほぼ同等であった(Table 4)。貝殻タイプの影響については貝殻サイズと交互作用がなかったため、貝殻サイズをプールすると、どちらの貝殻タイプも捕食者サイズとともに右上がり

Table 1. Fixed effects in the linear mixed model of *Charybdis japonica* predation.

	F	df	df denom	P	perm P
Shell size	10.75	2	130	<0.0001	0.0002
Season	3.53	3	26	0.0286	0.0156
Shell type	47.39	1	130	<0.001	0.0002
Shell size × Season	1.19	6	130	0.3159	0.3162
Shell size × Shell type	1.2	2	130	0.3053	0.2996
Season × Shell type	21.11	3	130	<0.0001	0.0002
Shell size × Season × Shell type	0.33	6	130	0.9199	0.9174

denom, denominator; P, P value by Kenward-Roger F-test; perm P, P value by permutational analysis.

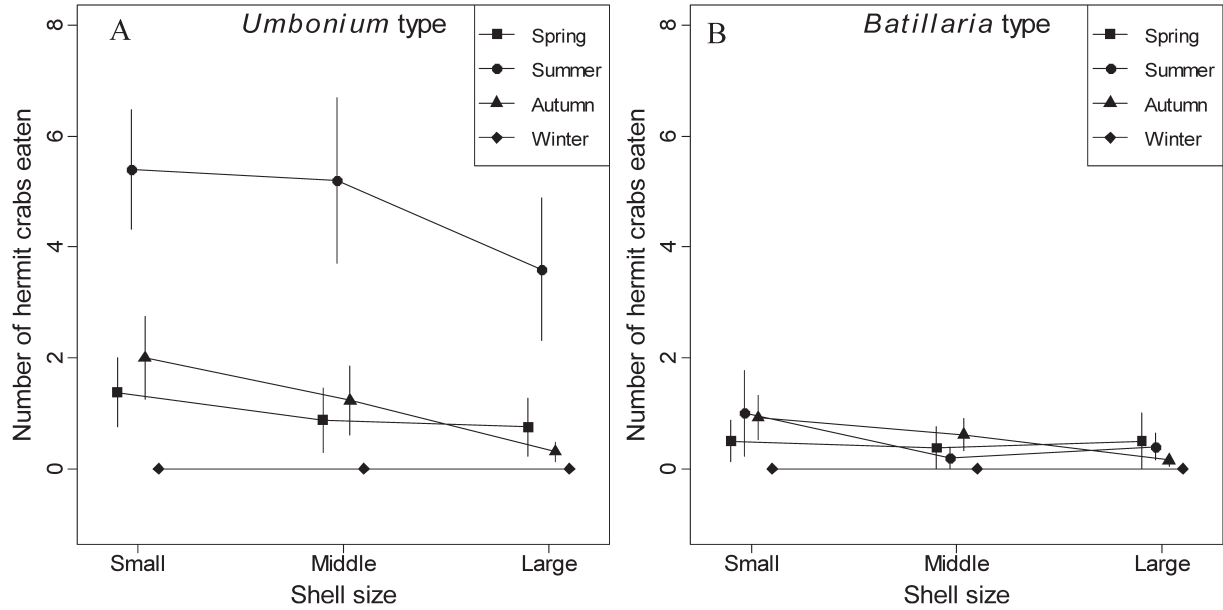


Fig. 1. Predation intensity of the portunid crab *Charybdis japonica* on the hermit crab *Diogenes nitidimanus* in (A) *Umboonium*-type and (B) *Batillaria*-type shells, according to shell size and season.

Table 2. Tukey test for shell type in a given season for the season-by-shell-type interaction from Table 1.

Season	Contrast	Estimate	SE	df	<i>t</i>	<i>P</i>
Spring	<i>Batillaria</i> – <i>Umboonium</i>	– 0.350	0.138	130	– 2.5331	0.0125
Summer	<i>Batillaria</i> – <i>Umboonium</i>	– 1.739	0.175	130	– 9.9498	<0.0001
Autumn	<i>Batillaria</i> – <i>Umboonium</i>	– 0.249	0.108	130	– 2.2996	0.0231

Table 3. Tukey test for the season of a given shell type for the season-by-shell-type interaction from Table 1.

Shell type	Contrast	Estimate	SE	df	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>Batillaria</i>	autumn–spring	0.130	0.293	31.328	0.444	0.970
	autumn–summer	– 0.010	0.343	31.328	– 0.029	1.000
	autumn–winter	0.429	0.373	31.328	1.152	0.661
	spring–summer	– 0.140	0.372	31.328	– 0.377	0.981
	spring–winter	0.299	0.399	31.328	0.750	0.876
	summer–winter	0.439	0.437	31.328	1.005	0.748
<i>Umboonium</i>	autumn–spring	0.029	0.293	31.328	0.100	1.000
	autumn–summer	– 1.500	0.343	31.328	– 4.373	0.001
	autumn–winter	0.679	0.373	31.328	1.821	0.283
	spring–summer	– 1.529	0.372	31.328	– 4.115	0.001
	spring–winter	0.650	0.399	31.328	1.627	0.379
	summer–winter	2.179	0.437	31.328	4.982	<0.001

Table 4. Fixed effects in the linear mixed model of *Portunus pelagicus* predation.

	<i>F</i>	df	df denom	<i>P</i>	perm <i>P</i>
Carapace width	11.93	1	8	0.0086	0.0532
Shell size	35.06	2	43	<0.0001	0.0002
Shell type	12.96	1	43	0.0008	0.001
Carapace width×Shell size	5.91	2	43	0.0054	0.0038
Shell size×Shell type	1.16	2	43	0.3232	0.3264

denom, denominator; *P*, *P* value by Kenward–Roger *F*-test; perm *P*, *P* value by permutational analysis.

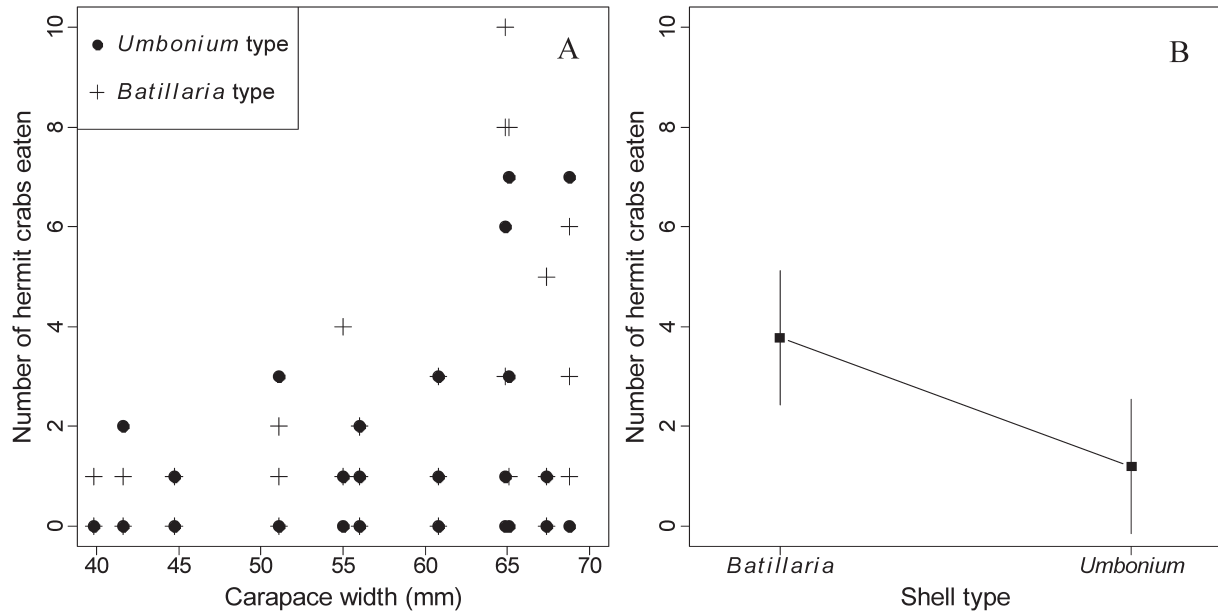


Fig. 2. Predation intensity of the portunid crab *Portunus pelagicus* on the hermit crab *Diogenes nitidimanus* according to (A) shell type and predator body size of (shell size classes were pooled), and (B) predator-size-adjusted means and standard errors for each shell type.

Table 5. Fixed effects by shell size based on the data in Table 4.

	<i>F</i>	df	df denom	<i>P</i>	perm <i>P</i>
Large size					
Carapace width	0.1	1	8	0.758	0.0911
Shell type	15.12	1	9	0.0037	0.0026
Middle size					
Carapace width	7.54	1	8	0.0252	0.4042
Shell type	1.94	1	9	0.1972	0.231
Small size					
Carapace width	22.76	1	8	0.0014	0.3947
Shell type	2.31	1	9	0.1631	0.1848

denom, denominator; *P*, *P* value by Kenward-Roger *F*-test; perm *P*, *P* value by permutational analysis.

であり (Fig. 2A), 捕食者サイズとも交互作用がなかったため, その調整平均で比較すると, イシガニと反対にウミナナ型がキサゴ型よりもたくさん捕食されていた ($t_{43}=3.60$, $P<0.001$, Fig. 2B). しかしながら捕食者の甲幅と交互作用のあった貝殻サイズ別に行った解析では, Kenward-Roger *F* 検定と並べ替え検定の結果において甲幅の有意性には大幅な乖離が認められた (Table 5). *F* 検定では甲幅の影響は貝殻が中サイズ, 小サイズで有意であり, プロットでも甲幅とともに捕食数が増えるように見える (Fig. 3A). 一方, 並べ替え検定では甲幅の効果はどのサイズクラスでも検出できなかったが (Table 5), 特に貝殻サイズが大きいとき, 貝殻タイプによって捕食数は有意に異なり, ウミナナ型の貝殻を利用する個体を多く捕食しているという結果となった (Table 5, Fig. 3B).

考 察

年間通して見られたイシガニについては, イシガニ自身のサイズはテナガツノヤドカリの捕食数に影響していなかった. 一方, 夏にキサゴ型の貝殻に入った小形の個体を多く捕食することにより, 夏の総捕食数が他の季節より多くなっていた. 秋に主にみられたタイワンガザミについては, イシガニに比べてサンプル数が少なく, 一部の要因について並べ替え検定と *F* 検定での結果に大きな乖離がみられた. そのため, 現在得られているデータに過剰に適合した結果を示している可能性が高いが, 貝殻タイプについてはキサゴ型よりもウミナナ型の貝殻に入った個体を好むと考えられる. 捕食者サイズと貝殻サイズの影響については並べ替え検定と *F* 検定で逆傾向の結果になっており, サンプルサイズの少なさを考慮すれば現時点では残念ながらどちらの結果を信頼すべきか判断することは難しい.

イシガニにおいてはウミナナ型よりもキサゴ型の方を捕食するという有意な差があり, 貝殻サイズによる違いについても大きい個体よりも小さい個体の方が有意に捕食されていた. 一般に殻が小さいと破壊されやすくなる. しかしながら, 夏期の捕食数を見る限り, キサゴ型の貝殻を利用する個体は大形でもよく捕食されており, 小さい貝殻の捕食数が多かったのは貝殻サイズの違いによるイシガニの破壊能力の限界ではなく, 小さい貝殻の個体を選択的に捕食したものと考えられる. また, キサゴ型の貝殻は大きさの割に重量が軽い印象があり, また, 著者らが万力を使って殻を割る際にはウミナナ類より容易に割れる. そのため, ウミナナ型の貝殻よりも破壊されやすいだろう. ヒライソ

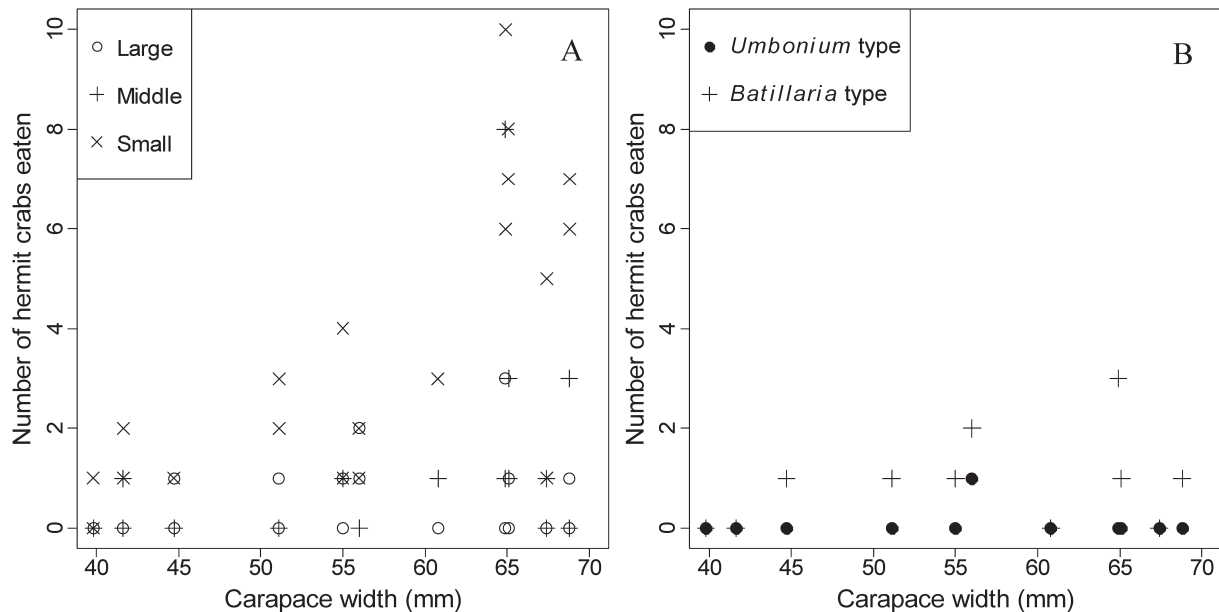


Fig. 3. Predation intensity of *Portunus pelagicus* on *Diogenes nitidimanus* according to (A) shell size and predator body size for both shell types, and (B) shell type and predator body size of for large shells only.

ガニ *Gaetice dipressus* にクロスジムシロガイ *Nassarius fratercula*, ヤマサンショウガイ *Homalopoma sangarense*, ホソウミナを所有するホンヤドカリ *P. filholi* を与えた2つの実験結果からも、ホソウミナは最も破壊されにくいと考えられる (Yoshino et al. 2002, Mima et al. 2003). つまり、イシガニは殻を割る労力が少なくすむ、キサゴ型の小さい殻を利用する個体を好んで捕食すると言える。これに対し、タイワンガザミはキサゴ型よりもウミナ型の貝殻を利用する個体を有意によく捕食していた。この原因は不明だが、キサゴ型の貝殻は物理的に破壊しやすくて食べるときにハンドリングがしづらくてウミナ型を好むのかもしれない。しかしウミナは頑丈な貝殻をしており、また大サイズであるほど、より強力な破碎能力が必要になるだろう。仮に並び替え検定の結果を信頼するならば、貝殻サイズが大きいとき、甲幅が影響する傾向がみられている。貝殻が小サイズであればウミナ型の貝殻の破碎能力に捕食者サイズは重要ではないが、大サイズのウミナ型では捕食者サイズの違いによる破碎能力が重要になってくることを示しているのかもしれない。イシガニ、タイワンガザミのより詳細な捕食行動を観察する必要がある。

本研究では、捕食によってテナガツノヤドカリが消費される度に同じカテゴリーの個体を補充しているので、捕食者にとって餌の同時的な利用可能性は等しくなっている。タイワンガザミについては十分評価できないが、イシガニの場合、発見効率、あるいは遭遇率が同じであれば通常は殻を割るやすい小さい個体を好むことを示唆している。しかしながら、この結果は、Koga et al. (2010) で観察されている繁殖期のピークに生じる大形個体の消失とは逆の現象である。一つの説明として、野外での発見効率、遭遇率

は大形個体のほうが小形個体よりも高いのかもしれない。例えば、繁殖期になるとテナガツノヤドカリもホンヤドカリ科の種と同様に雄は雌を持ち歩く交尾前ガード行動を行うが (Asakura 1987, Koga et al. 2010)、小形オスはガード行動には参加しない (Asakura 1987)。また、ガード雌は基本的にガード雄よりも小さいが、大形個体が繁殖期初期から後期まで繰り返し繁殖に参加している (古賀ほか、未発表)。大形個体同士のガードペアは特に捕食者に発見されやすく、大形個体の消失にも寄与している可能性はある。

野外ではヤドカリ類の体サイズが大きくなると、理想的なサイズよりも窮屈なサイズの貝殻を利用している個体の割合が多くなる (Bertness 1980, Imazu and Asakura 1994, Shih and Mok 2000, Yoshino et al. 2001)。別の説明として、貝殻が窮屈な場合、貝殻を破碎されなくても捕食される割合が高くなるため (Angel 2000, Yoshino et al. 2002)、大形個体はサイズが大きいだけで貝殻のタイプ、サイズに関係なく捕食の割合が高くなりうる。和歌川河口干潟でのテナガツノヤドカリサイズと貝殻サイズ適合度の関係については現在のところデータがなく今後の検討が必要であるが、今回の実験では大形個体が消失する夏期はイシガニの捕食活動が活発化しており、このことと相まって大形個体消失に寄与している可能性はある。

本研究では、テナガツノヤドカリ雌雄の大形個体消失の原因として大形カニ類による捕食に焦点を当て実験を行ったが、甲殻類以外の捕食者が主要な影響を及ぼしている可能性もある。大形カニ類以外の捕食者としては、魚類が考えられ、和歌川河口干潟にはクロダイ *Acanthopagrus schlegelii*, キチヌ *A. latus* などのタイ類やクサフグ *Takifugu*

alboplumbeus, アカエイ *Dasyatis akajei* といったテナガツノヤドカリが利用する貝殻をかみ砕くことができる魚が生息している（関西総合環境センター・わかやま海域環境研究機構 2000, 平嶋・丸山 2012）。朝倉（2001）は、九州の干潟に生息するテナガツノヤドカリの性比がメスにかたよっている原因として、魚類の胃内容を調べており、実際胃内容物からテナガツノヤドカリは見つかっている。しかしながら、捕食がオスにかたよっているという結果は得られていない。和歌川河口干潟では雌雄ともに大形個体が消失しているので（Koga et al. 2010）、テナガツノヤドカリがガード行動を行っている時に上記の魚類に捕食されている可能性もあり、今後はカニ類以外の捕食者についても検討が必要であろう。

まとめとして、今回の調査、実験では砂質干潟の代表的甲殻類であるテナガツノヤドカリとその捕食者であるイシガニ、タイワンガザミの食う食われる関係に焦点を当て、大形個体消失というテナガツノヤドカリの個体群構造に与える影響を検討した。貝殻タイプやサイズに着目したが、予想に反し、主要な捕食者と考えられるイシガニは大形個体ではなく小形個体を選択的に多く捕食した。実験設定上、今回の研究では捕食者の餌選択に影響しうる餌との遭遇率に関する評価をしなかったため、野外の結果と乖離が生じた可能性があるほか、テナガツノヤドカリの体サイズと貝殻サイズ適合度の関係、カニ以外の捕食者が影響している可能性もあり、野外での観察に加え、今後それらを考慮したさらなる実験が必要と考えられる。

謝 辞：当時の和歌山大学教育学部生物学教室の先生方および院生・学生の皆さまに感謝の意を表します。二人の査読者には貴重、有意義なコメントを多数いただいた。

引用文献

- Alcaraz G, Arce E 2017. Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos* 126: 1299–1307.
- Ambrose GW 1984. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series* 17: 109–115.
- Anderson MJ 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46.
- Angel JE 2000. Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243: 169–184.
- Asakura A 1987. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus* Terao: 3. Mating system. *Bulletin of Marine Science* 41: 282–288.
- 朝倉 彰 2001. ヤドカリ類における性差と種内競争 3. 性差の行動的側面. *海洋と生物* 23: 589–592.
- Bertness MD 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 48: 1–16.
- Bertness MD 1981. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *American Naturalist* 118: 432–437.
- Bertness MD, Trussell GC, Ewanchuk PJ, Silliman BR 2002. Do alternate stable community states exist in the gulf of Maine rocky intertidal zone? *Ecology* 83: 3434–3448.
- Clarke KR 1993. Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117–143.
- Elner RW, Hughes RN 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* 47: 103–116.
- Faraway JJ 2016. *Extending the Linear Model with R Second Edition*. CRC Press, New York, 399 pp.
- Hazlett BA 1997. The organization of behavior in hermit crabs: responses to variation in stimulus strength. *Behaviour* 134: 59–70.
- 平嶋健太郎・丸山秀人 2012. 和歌川河口干潟の魚類相. *南紀生物* 54: 24–30.
- Hughes RN 1993. *Diet selection. An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. Blackwell, Oxford, 221 pp.
- Imazu M, Asakura A 1994. Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184: 41–65.
- 関西総合環境センター・わかやま海域環境研究機構 2000. 紀の川河口をフィールドとした生態系等の調査・研究（干潟調査）報告書. 55 pp. +資料編 109 pp.
- 古賀庸憲・福田有里 2008. 和歌川河口干潟におけるヤドカリ類 3 種雌雄の夏期の分布と性比、体サイズ. *日本ベントス学会誌* 63: 23–29.
- Koga T, Yoshino K, Fukuda Y 2010. Temporal changes in the reproductive population structures and males' secondary sexual character of the hermit crab *Diogenes nitidimanus*. *Ecological Research* 25: 1007–1017.
- Mima A, Wada S, Goshima S 2003. Antipredator defence of the hermit crab *Pagurus filholi* induced by predatory crabs. *Oikos* 102: 104–110.
- Perez OS, Bellwood DR 1988. Ontogenetic changes in the natural diet of the sandy shore crab, *Matuta lunaris* (Forskål) (Brachyura: Calappidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 193–199.
- Posey HM, Hines AH 1991. Complex predator-prey interactions within an estuarine benthic community. *Ecology* 72: 2155–2169.
- Powell Jr. EH, Gunter G 1968. Observations on the stone crab, *Menippe mercenaria* Say, in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Gulf Research Reports* 2: 285–299.
- R Development Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org> (accessed on 12 March 2020)
- Rosen E, Schwarz B, Palmer AR 2009. Smelling the difference: hermit crab responses to predatory and nonpredatory crabs. *Animal Behaviour* 78: 691–695.
- 日本生態学会（編）2012. 生態学入門 第2版. 東京化学同人, 東京, 287 pp.
- Shih H-T, Mok H-K 2000. Utilization of shell resources by the hermit crab *Calcinus latens* and *Calcinus gaimardi* at Kernting, southern Taiwan. *Journal of Crustacean Biology* 20: 786–795.
- 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭 2005. 動物生態学 新版. 海游舎, 東京, 614 pp.
- Stephens DW, Krebs JR 1987. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 247 pp.
- Sukumaran KK, Neelakantan B 1997. Food and feeding of *Portunus* (*Portunus*) *sanguinolentus* (Herbst) and *Portunus* (*Portunus*) *pelagicus* (Linnaeus) (Brachyura: Portunidae) along Karnataka coast. *Indian Journal of Marine Science* 26: 35–38.
- Turra A, Denadai MR, Leite FPP 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. *Marine Ecology Progress Series* 286: 279–291.
- Werner EE, Hall DH 1974. Optimal foraging and the size selection of

- prey by the bluegill sunfish (*Leponis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042–1052.
- Williams MJ 1982. Natural food and feeding in the commercial sand crab *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in moreton bay, queensland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 59: 165–176.
- Yamamura K 1999. Transformation using $(x+0.5)$ to stabilize the variance of populations. *Research on Population Ecology* 41: 229–234.
- Yasuda C, Suzuki Y, Wada S 2011. Function of the major cheliped in male-male competition in the hermit crab *Pagurus nigrofascia*. *Marine Biology* 158: 2327–2334.
- Yasuda CI, Koga T 2016. Do weaponless males of the hermit crab *Pagurus minutus* give up contests without escalation? Behavior of intruders that lack their major cheliped in male-male contests. *Journal of Ethology* 34: 249–254.
- Yasuda CI, Takiya Y, Otoda M, Nakano R, Koga T 2019. Is the seasonal change of sexual differences in shell use by the hermit crab *Pagurus minutus* considered to be driven by growth or reproduction? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99: 901–910.
- Yoshino K, Goshima S, Nakao S 2001. Sexual difference in shell use in the hermit crab *Pagurus filholi* (De Man) from northern Japan. *Crustacean Research* 30: 55–64.
- Yoshino K, Goshima S, Nakao S 2002. Temporal reproductive patterns within a breeding season of the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of crab size and shell species. *Marine Biology* 141: 1069–1075.
- Yoshino K, Ozawa M, Goshima S 2004. Effects of shell fit on the efficacy of mate guarding behaviour in male hermit crabs. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 1203–1208.
- Yoshino K, Koga T, Oki S 2011. Chelipeds are the real weapon: cheliped size is a more effective determinant than body size in male-male competition for mates in a hermit crab. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1825–1832.
- Yoshino K, Koga T, Taniguchi K, Tasaka R 2014. Adaptation in a peripheral habitat: intraspecific variation in osmoregulatory traits in an estuarine hermit crab (*Pagurus minutus*). *Journal of Shellfish Research* 33: 53–59.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer New York. 574 pp.