

ハクセンシオマネキとチゴガニの間には生息場所利用・個体間関係において競争的關係がみられるか？

Is there a competitive relationship between the two ocyrodoid crabs, *Uca lactea* and *Ilyoplax pusilla* in the habitat use and individual interactions?

山本靖子^{1),2)}・和田恵次^{1),3),*}

¹⁾奈良女子大学理学部生物科学教室. 〒630-8506 奈良市北魚屋西町

²⁾現所属：神戸大学大学院理学研究科. 〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1

³⁾現所属：いであ株式会社大阪支社. 〒559-8519 大阪市住之江区南港北 1-24-22

Yasuko YAMAMOTO^{1),2)} and Keiji WADA^{1),3),*}

¹⁾Department of Biological Science, Nara Women's University, Kitauoya-nishimachi, Nara 630-8506, Japan

²⁾Department of Biology, Graduate School of Science, Kobe University, 1-1 Rokkodai-cho, Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan

³⁾IDEA Consultants, Inc., Nanko-kita 1-24-22, Suminoe-ku, Osaka 559-8519, Japan

Abstract: Two tidal-flat-dwelling ocyrodoid crabs, *Uca lactea* and *Ilyoplax pusilla* show the similar habitat preferences with respect to intertidal height and substratum. Between populations of *U. lactea* co-occurring with *I. pusilla* and those without *I. pusilla*, their habitat conditions of intertidal height and substratum were compared. The habitat conditions were not significantly different between populations with *I. pusilla* and those without *I. pusilla*, suggesting the non-influence of *I. pusilla* on habitat use by *U. lactea*. Individual male *U. lactea* were found to be more aggressive against the neighboring conspecifics than against the neighboring *I. pusilla*. Less aggressiveness of *U. lactea* towards *I. pusilla* is attributable to the habitat use by *U. lactea* independent of the presence of *I. pusilla*.

Key Words: interspecific competition, ocyrodoid crabs, tidal flat, habitat use, aggressive interaction, *Uca lactea*, *Ilyoplax pusilla*

はじめに

似た資源を利用する生活型が類似した複数種 (guild) の間では、資源をめぐる競争を通じた種間分割がみられる。資源が生息場所の場合、それはすみわけ (habitat partitioning) となる。このような複数種間での生息場所をめぐる競争の存在は、当該複数種群の中で特定の種が分布していない地域と、その種が分布している地域との間で、両方の地域に分布している種のニッチ幅を比較することにより明らかにされている。例えば、ある種のニッチ幅が、競争種がいる地域では、競争種がいない地域に比べて、競争種を避けるように変化している場合、競争種との競争がニッチ幅の変化に関係しているとみなされる (Bovbjerg 1970; Grace & Wetzel 1981)。しかし競争関係にある異種間での闘争行動やその強さなどの個体間関係については、研究例は乏しい (Hazlett 1975; Kohda 1984; Reichert & Garhardt 2014)。

干潟に生息するスナガニ上科のカニ類では、干潟の底面が生息場所資源になるため、複数種間でのすみわけが、干潟の位置 (潮位高) と底質の条件に応じて認められている (Ono 1965; 和田・土屋 1975; 和田 1976)。西日本の沿岸域では、潮位高の高い砂泥質のところにハクセンシオマネキ *Uca lactea* (De Haan, 1835) が分布し、潮位高がこれよりやや下方で砂質のところにコメツキガニ *Scopimera globosa* (De Haan, 1835)、砂泥質のところにチゴガニ *Ilyoplax pusilla* (De Haan, 1835) が分布し、最も低い泥質のところにヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* (De Haan, 1835) が分布するという構造を成している (Ono 1965)。スナガニ類各種はいずれも各個体が巣穴をすみかとしており、そこを中心とした縄張りをもつため、個体間で占有空間をめぐる攻撃行動がみられ、この点についても個々の種を対象とした研究がなされてきた (Wada 1993; Takahashi et al. 2001; Pratt & McLain 2006; Booksmythe et al. 2010a)。一方で競争関係にある異種間での個体間関係に関する研究は乏しく、異種個体間の闘争を、同種個体間の闘争と対比させた研究は少ない (Booksmythe et al. 2010b)。

本研究では、ハクセンシオマネキの分布する河口域の中で、生息場所条件がハクセンシオマネキに最も類似するチ

Received 30 May 2016 Accepted 28 July 2016

* Corresponding author

E-mail: ilyoplaxkeiji@gmail.com

ゴガニが混生する河口域と、チゴガニが生息できる生息場所条件がそろっていないながらチゴガニが分布していない河口域を取り上げ、それぞれの河口域でのハクセンシオマネキの分布の仕方が、チゴガニの在不在によって違っているかを明らかにするのがひとつの目的である。もうひとつの目的は、ハクセンシオマネキの近隣個体に対する攻撃行動を同種に対する場合と異種のチゴガニに対する場合とで比較し、近隣個体への排撃性が、対同種と対チゴガニとの間で相違する点があるかを明らかにし、これと両種間のすみわけとの関連を検討することである。

材料と方法

ハクセンシオマネキの生息する大阪府・和歌山県・三重県の河口域のうちで、チゴガニの混生する地域（和歌山県和歌山市和歌川河口：34°11'N, 135°10'E・和歌山県御坊市日高川河口：33°52'N, 135°9'E・三重県津市田中川河口：34°47'N, 136°33'E）（A）とチゴガニが混生しない地域（大阪府貝塚市近木川河口：34°26'N, 135°20'E・大阪府阪南市男里川河口：34°22'N, 135°14'E）（B）を選んで野外調査を行った。

生息場所特性

各河口域のハクセンシオマネキ生息地の潮位高と底質の条件を明らかにするための調査を、2014年5～8月の大潮前後の最干潮前後2～3時間に行った。各河口域内で、ハクセンシオマネキが分布している地点（和歌川：15地点、日高川：11地点、田中川：10地点、近木川：15地点、男里川：26地点）にコドラート（50 cm×50 cm）を4個置き、コドラート内のハクセンシオマネキの個体数を記録し、各地点1 m²当たりのハクセンシオマネキ生息密度を算出した。またコドラート内の他のスナガニ類の種についても記録した。同時に各地点の底質（泥・砂泥・泥砂・砂・泥礫・泥砂礫・砂礫）と潮位高（平均水面に対する高さ）を記録した。河口域ごとに、ハクセンシオマネキ生息地の底質・潮位高を特徴づけるため、底質を上記7区分、潮位高を、各河口域の大潮最高満潮線と大潮最低干潮線の範囲を5等分した領域（LL: 0-1/5, L: 1/5-2/5, M: 2/5-3/5, H: 3/5-4/5, HH: 4/5-1）に分け、各区分に対するハクセンシオマネキ生息地点の頻度分布を求めた。また区分ごとの頻度に基づいてニッチ幅 B_i (Levins 1968) を次式により求めた。

$$B_i = 1/n \sum_j P_{ij}^2$$

この式において、 n は資源項目数、 P_{ij} は種 i が利用する資源 j の割合を表す。

5河口域間でハクセンシオマネキの生息密度を分散分析（ANOVA）により比較し、各2河口域間の違いを Tukey の多重比較により検定した。また5河口域間でのハクセンシ

オマネキ生息地の底質と潮位高の比較を、底質・潮位高それぞれで区分された条件上の地点数頻度分布のデータを、Kruskal-Wallis 検定により行い、各2河口域間の違いを Steel-Dwass の多重比較により検定した。

近隣個体に対する攻撃性

ハクセンシオマネキの雄個体が近隣個体に対して示す排撃性を、対同種個体と対異種個体とで比較するための行動観察を、2014年6～7月の大潮前後の7日間、晴天時の昼間の干潮時に行った。対同種個体への排撃性は、チゴガニの混生がみられない近木川河口域において、また対異種個体への排撃性は、チゴガニが混生する田中川河口域において、ハクセンシオマネキが近隣個体に対して示す攻撃行動を観察することで行った。調査は、いずれの調査地においても、中大型の雄のハクセンシオマネキを選び（focal male）（田中川：N=57, 近木川：N=36）、その雄の周囲15 cm以内（ハクセンシオマネキの行動圏最大値）に巣穴をもっている他個体に対する攻撃行動の内容・頻度を15分間記録した。観察前には focal male の周囲15 cm以内に巣穴をもっている他個体の種と個体数を記録した。15分間の観察で、focal male が他個体に攻撃行動を示した例と示さなかった例を、対同種の場合と対チゴガニの場合それぞれについて求めた。ただし攻撃行動とみなしたのは、相手個体が逃避等の反応を示した場合に限定した。近隣個体への攻撃行動があったものについては、近隣1個体当たりへの攻撃頻度を求め、対同種の場合と対チゴガニの場合それぞれについて求め、これを Mann-Whitney 検定により対同種と対チゴガニの間で比較した。なお攻撃相手の性の組み合わせは、対同種（雌3例、雄または雄と雌16例）と対チゴガニ（雌4例、雄または雄と雌13例）の間で有意な違いはなかった（Fisher's exact probability test, $P=0.43$ ）。さらに focal male で見られた攻撃行動を、鉗脚を使う場合と使わない場合に区分し、その例数比を対同種の場合と対チゴガニの場合との間で、 χ^2 独立性の検定により比較した。なお focal male に攻撃行動が見られた場合については、focal male の周囲にいた他個体の数を、対同種（mean±SD=3.47±1.19, Range=1-5）と対チゴガニ（2.76±1.52, 1-6）の間で比較したところ、両者間で有意な違いはなかった（Mann-Whitney test, $z=-1.584, P=0.11$ ）。

結 果

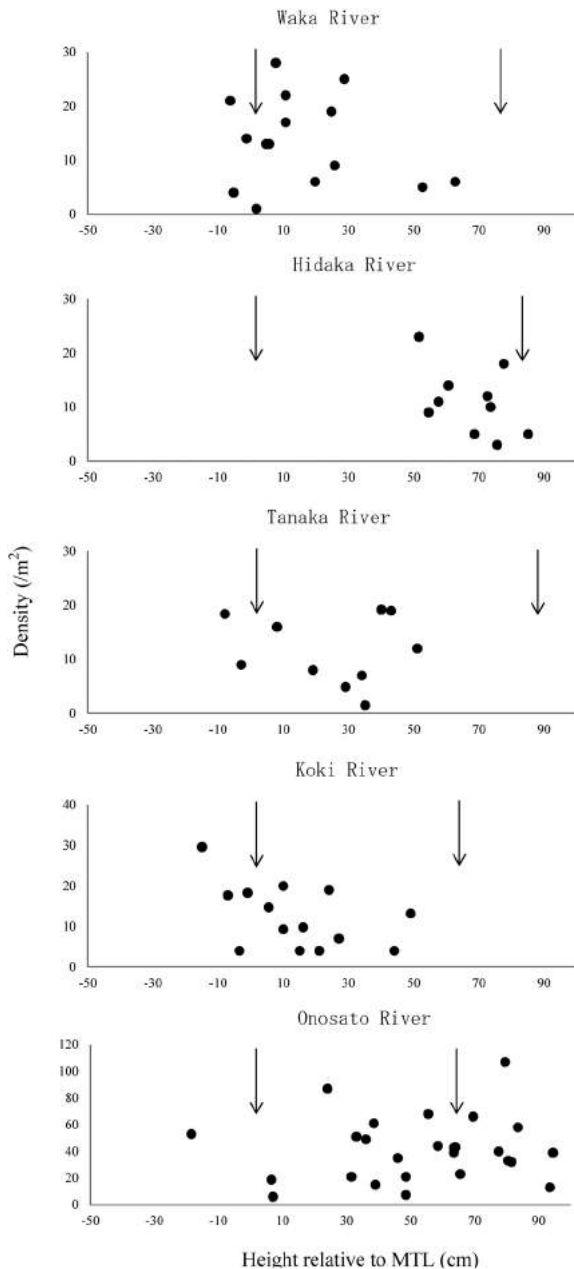
生息密度と生息場所特性

5河口域間でハクセンシオマネキの生息密度を比較したところ、男里川の生息密度が、他の河口域に比べて有意に高く、男里川以外の4河口域は互いに似た密度を示した（Table 1）。

ハクセンシオマネキ生息地の潮位高（Fig. 1）は、チゴガニが混生するAの3つの河口域では、和歌川と田中川は

Table 1. Density of *Uca lactea* in each of 5 localities and its comparison by ANOVA with Tukey's test (+: $P < 0.05$, -: $P > 0.05$).

	Density (/m ²)	Hidaka R	Tanaka R	Koki R	Onosato R
Waka R	13.5 ± 8.02 (N=15)	—	—	—	+
Hidaka R	11.3 ± 5.66 (N=11)		—	—	+
Tanaka R	11.5 ± 6.05 (N=10)			—	+
Koki R	11.9 ± 7.57 (N=15)				+
Onosato R	41.3 ± 23.6 (N=26)				

**Fig. 1.** Density of *Uca lactea* (per m²) in relation to intertidal height in 5 localities. The arrows indicate mean tide level and mean high water of spring tide in each locality.

平均潮位から 50 cm 上位までの範囲にあってよく似ているが、日高川では大潮平均満潮線付近に限定されていた。チゴガニの混生しない B の 2 つの河口域は、平均潮位付近から大潮平均満潮線付近まで広がっているが、男里川は近木川よりも大潮平均満潮線を越える高潮位まで分布が広がっていた。各河口域の生息地潮位高 (Fig. 2) は、男里川と他の 4 つの河口域の間に有意な違いがあり (Table 2), 男里川では、より高いレベルにハクセンシオマネキが分布していた。

各河口域におけるハクセンシオマネキ生息地の底質 (Fig. 3) は、5 河口域間で有意な違いはみられなかった (Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 5.91$, $P = 0.21$).

近隣個体に対する攻撃性

対チゴガニで観察された 57 focal male のうち、攻撃行動がみられたのは 17 個体であった。一方対同種で観察された 35 focal male のうち、攻撃行動がみられたのは 19 個体であった。攻撃行動を示したこれら focal male について、近隣個体 1 個体当たりの攻撃回数を、対チゴガニ (mean ± SD = 1.41 ± 0.62, Range = 1–3) と対同種 (2.82 ± 2.02, 1–7) との間で比較したところ対同種のほうが有意に高かった (Mann-Whitney test, $z = -2.40$, $P = 0.02$)。Focal male の近隣個体に対する攻撃行動を、鉗脚を使った場合と鉗脚は使わずに攻撃した場合に区別してその例数比を対同種 (鉗脚使用/鉗脚不使用 = 51/33) と対チゴガニ (11/18) で比較したところ対同種のほうが対チゴガニよりも鉗脚使用率が有意に高かった (χ^2 -test, $\chi^2 = 4.52$, $P < 0.05$)。

考 察

各河口域でのハクセンシオマネキの分布様式は、底質条件では河口域間で違いはなく、潮位高の条件で河口域間に違いが存在すると言える。ただし潮位高による分布の違いには、チゴガニの混生があるかないかという特徴とは結びついていなかった。すなわちハクセンシオマネキの生息場所利用の様式の河口域間の違いは、チゴガニの混生の有無とは関連していない。Wada (1983) は、コメツキガニとチゴガニが混生する場所において、コメツキガニがいなくなるとチゴガニの生息地潮位が、より高い潮位高のところにシフトすることを観察している。本研究でも、チゴガニの在不在によってハクセンシオマネキの分布様式が変化することが予想されたが、そのような傾向は認められなかった。

生息できる環境条件が揃っていないながら、競争種の存在によって生息場所が制限される場合、影響を与える種と受ける種が認められている (Bovbjerg 1970; Grace & Wetzel 1981; Wada 1983)。すなわち影響を与える種は、影響を受ける種に比べて競争的に優位であるとみなされる。本研究においては、影響を与える種としてチゴガニを、影響を受ける種としてハクセンシオマネキを想定したが、チゴガニがハク

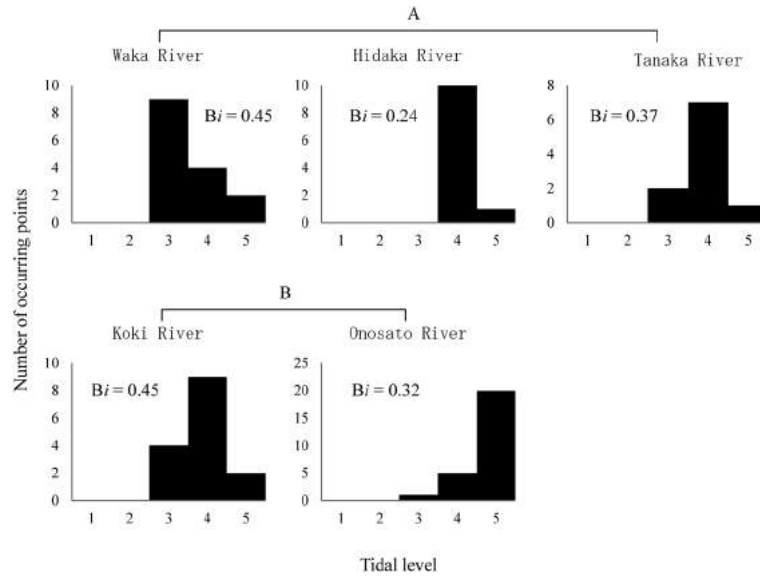


Fig. 2. Frequency distribution of tidal levels (1: LL, 2: L, 3: M, 4: H, 5: HH) of *Uca lactea*-occurring sites in each of 5 localities, B_i : niche breadth, A: localities with *Ilyoplax pusilla*, B: localities without *I. pusilla*.

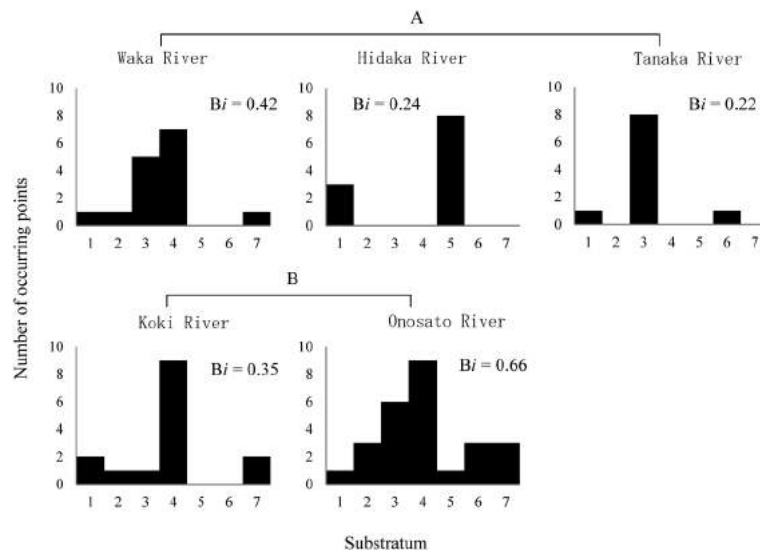


Fig. 3. Frequency distribution of substratum conditions (1: mud, 2: sandy mud, 3: muddy sand, 4: sand, 5: pebble with mud, 6: pebble with mud and sand, 7: pebble with sand) of *Uca lactea*-occurring sites in each of 5 localities, B_i , A and B are the same as in Fig. 2.

Table 2. Comparison of the intertidal heights of *Uca lactea* habitat among 5 localities by Kruskal–Wallis test with Steel–Dwass test (+: $P < 0.05$, -: $P > 0.05$).

	Hidaka R	Tanaka R	Koki R	Onosato R
Waka R	—	—	—	+
Hidaka R		—	—	+
Tanaka R			—	+
Koki R				+

センシオマネキより優位であるという証拠は得られなかった。むしろ競争的優位種はハクセンシオマネキである可能性があり、今後ハクセンシオマネキの方がチゴガニの分布

に与える影響を調べることで、両者の関係性をより深く理解することができると考えられる。

個体レベルからみたハクセンシオマネキの同種個体に対する関係とチゴガニ個体に対する関係には若干の違いが認められた。すなわち、近隣個体に対する攻撃頻度がチゴガニに対するよりも同種に対するほうが高く、またその攻撃行動の内容についても、鉗脚を使った激しいものが、対同種のほうが対チゴガニよりもよく執られていた。この結果は、ハクセンシオマネキが、チゴガニよりも同種への攻撃性が高いことを示している。同様の例として、藻食魚 *Eupomacentrus altus* のなわばり防衛行動が、雑食性の他種に対するよりも、自分と同じ藻類だけを食す同種に対する

方が強くなるとされている (Kohda 1984)。これは必要とする資源が、同種間と異種間では異なることに由来するとみられるが、ハクセンシオマネキとチゴガニの間では、なわばり防衛の対象となる餌資源は、同じ巣穴周辺の表層砂泥であり、この点からは同種間と異種間で競争の度合いに違いはないとみられる。しかし必要とする資源が配偶相手なら、それをめぐっての競争は同種間のほうが強くなる。本研究で近隣個体への攻撃性を調べたのはハクセンシオマネキの成体雄についてであり、かつ調べられた時期は本種の繁殖期に当たる時期でもあり (Aoki & Wada 2011)、このことが対同種に対する攻撃性が高くなったことに反映されているとみられる。シオマネキ属の1種 *Uca elegans* においても、異種 *U. mjoebergi* の雄に対するよりも、同種の雄に対する方が攻撃的になることが知られている (Booksmythe et al. 2010b)。

ハクセンシオマネキの近隣個体への攻撃性が、同種に対するよりもチゴガニに対する方が低いという傾向は、結果として両種の共存に寄与していると考えられる。De Marchi (1990) は、カワトンボの1種 *Calopteryx splendens* において、なわばりを巡る異種 *C. virgo* との種間競争が種内競争よりも弱く、結果として *C. splendens* のなわばり内に *C. virgo* はみられるが、同種はみられないとしている。ハクセンシオマネキとチゴガニの間でも、ハクセンシオマネキがチゴガニへの攻撃性を弱めていることで、種間競争が種内競争よりも抑えられ、それが、ハクセンシオマネキの生息場所利用がチゴガニに影響されないという結果につながっているものと考えられる。

謝辞: 本研究を進めるにあたり、有益な助言と協力をいただいた遊佐陽一教授をはじめとする奈良女子大学理学部生物科学教室動物生態学研究室の皆様にお礼申し上げます。また本稿の査読を通して有益なご意見をいただいた編集委員とおふたりの査読者に謝意を表す。

引用文献

Aoki, M. and K. Wada 2011. Comparison of mating behavior of the fiddler crab *Uca lactea* in relation to density. *Crustacean Research*, 40:

- 51–55.
- Booksmythe, I., M. D. Jennions and P. R. Y. Backwell 2010a. Investigating the 'dear enemy' phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal Behaviour*, 79: 419–423.
- Booksmythe, I., M. D. Jennions and P. R. Y. Backwell 2010b. Interspecific assistance: fiddler crabs help heterospecific neighbours in territory defence. *Biology Letters*, 6: 748–750.
- Bovbjerg, R. V. 1970. Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). *Ecology*, 51: 225–236.
- De Marchi, G. 1990. Precopulatory reproductive isolation and wing colour dimorphism in *Calopteryx splendens* females in southern Italy (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 19: 243–250.
- Grace, J. B. and R. G. Wetzel 1981. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): Experimental field studies. *The American Naturalist*, 118: 463–474.
- Hazlett, B. A. 1975. Agonistic behavior of two sympatric species of xanthid crabs, *Leptodius floridanus* and *Hexapanopus angustifrons*. *Marine Behavior and Physiology*, 4: 107–119.
- Kohda, M. 1984. Intra- and interspecific territoriality of a temperate damselfish *Eupomacentrus altus* (Teleostei: Pomacentridae). *Physiology and Ecology, Japan*, 21: 35–52.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environment: Some Theoretical Exploration*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 120 pp.
- Ono, Y. 1965. On the ecological distribution of ocyroid crabs in the estuary. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology)*, 4: 1–60.
- Pratt, A. E. and D. K. McLain 2002. How dear is my enemy: Intruder-resident and resident-resident encounters in male sand fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Behaviour*, 143: 597–617.
- Reichert, M. S. and H. C. Gerhardt 2014. Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs. *Behavioral Ecology*, 25: 520–530.
- Takahashi, M., N. Suzuki and T. Koga 2001. Burrow defense behaviors in a sand-bubbler crab, *Scopimera globosa*, in relation to body size and prior residence. *Journal of Ethology*, 19: 93–96.
- 和田恵次 1976. 和歌川河口におけるスナガニ科3種の分布—底質の粒度との関係を中心にして—。生理生態, 17: 321–326.
- Wada, K. 1983. Temporal changes of spatial distributions of *Scopimera globosa* and *Ilyoplax pusillus* (Decapoda: Ocypodidae) at co-occurring areas. *Japanese Journal of Ecology*, 33: 1–9.
- Wada, K. 1993. Territorial behavior, and sizes of home range and territory, in relation to sex and body size in *Ilyoplax pusilla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Marine Biology*, 115: 47–52.
- 和田恵次・土屋 誠 1975. 蒲生干潟における潮位高と底質からみたスナガニ類の分布。日本生態学会誌, 25: 235–238.