

原 著

近畿地方における砂浜性スナガニ属 4 種の 18 年間にわたる分布の変容 — 2002 年・2010 年・2019 年の比較 —

いであ株式会社大阪支社	野 元 彰 人
西宮市貝類館	渡 部 哲 也
いであ株式会社四国支店	徳 丸 直 輝
いであ株式会社大阪支社	酒 井 卓
神戸大学大学教育推進機構	石 村 理 知
大阪湾海岸生物研究会	香 田 唯
いであ株式会社大阪支社	和 田 恵 次

The changes in distribution of four ghost crabs (genus *Ocypode*) on the sandy shore along the Kinki District, western Japan, in 2002, 2010 and 2019. Akihito Nomoto* (*IDEA Consultants, Inc.*), Tetsuya Watanabe (*Nishinomiya Shell Museum*), Naoki Tokumaru, Suguru Sakai (*IDEA Consultants, Inc.*), Masachika Ishimura (*Kobe University, IPHE*), Yui Koda (*Association for the Research of Littoral Organisms in Osaka Bay*), and Keiji Wada (*IDEA Consultants, Inc.*)

The distribution of the ghost crabs (genus *Ocypode*) inhabiting sand beaches was investigated in early autumn on the entire coast of the middle to southern Kinki District in 2002, 2010 and 2019. From 2002 to 2010, the tropical species of *Ocypode ceratophthalma*, *O. sinensis* and *O. cordimanus* extended their distributions northerly, with their abundances increased, whereas the temperate species *O. stimpsoni* decreased in the abundance. This trend, however, was reversed from 2010 to 2019, i.e., the temperate species *O. stimpsoni* increased in many beaches, whereas all of the tropical species decreased in many beaches and their northern extension retreated. Comparison of the body size structure among three years revealed that relative abundance of small crabs to large crabs increased in 2019, compared with that in 2002 and 2010, not only for the temperate species but also for the tropical species of *O. ceratophthalma* and *O. sinensis*. The distributional change of *Ocypode* species from 2002 - 2010 to 2019 in the Kinki District is considered to be associated with recent increase in the distance of the Kuroshio Current to the shore caused by Kuroshio meander.

Keywords: *Ocypode*, sand beach, distribution, Kinki District, northern extension of distribution, Kuroshio meander

要旨: 近畿地方中南部の砂浜海岸に生息するスナガニ属カニ類、温帯性種（スナガニ）、南方系種 3 種（ツノメガニ、ナンヨウスナガニ、ミナミスナガニ）の分布調査を、2019 年に実施し、既報の 2002 年と 2010 年との比較を行った。2002 年に比べて 2010 年の調査では南方系種の個体数増大と分布の北進、温帯性種スナガニの個体数減少が認められたが、2019 年には逆方向の変化がみられるとともに、温帯性種、南方系種の双方に体サイズの小型化が認められた。これらの変化は、2002 年、2010 年には紀伊半島に近接していた黒潮が 2019 年には蛇行・離岸したことによってもたらされたものと推察された。

キーワード: スナガニ属、砂浜海岸、分布北進、分布域、近畿地方、黒潮蛇行

はじめに

近年、地球温暖化に伴う気温・海水温の上昇により温帯域の海域に熱帯・亜熱帯性の種（以下、南方系種とする）が増えつつあるという現象が、日本沿岸（Ohgaki et al., 1999; Yamano et al., 2011; 石田ほか, 2018）のみならず、北欧（Göransson, 2017）やイギリスの沿岸（Mieszowska et al., 2006）からも知られている。砂浜海岸の高潮帯から潮上帯に造穴して生息するスナガニ属（*Ocypode*）のカニ類（以下、スナガニ類とする）についても、南方系種の北進が日本の海岸線で広く認められている（淀ほか, 2006; 高田・和田, 2011; 渡部ほか, 2012; 和田・和田, 2015; 若林, 2018; 渡部ほか, 2018）。

スナガニ類は、砂浜の人的利用の指標としても近年世界的に注目されている（Schlacher et al., 2016）。具体的には、人的利用が多い砂浜やオフロード車の乗り入れがある砂浜では、スナガニ類の生息数が少なくなること（Schlacher et al., 2007; Schlacher & Lucrezi, 2010; Noriega et al., 2012; Suciú et al., 2018）、さらには地球温暖化による気候変化に伴う異常波浪の影響が人的影響の強い砂浜海岸ほどスナガニ類の生息への負の影響が大きいこと（Machado et al., 2019）が報告されている。日本沿岸の砂浜海岸でも人的利用がスナガニの生息数に影響していることが日本海沿岸で報告されている（和田, 2009; 宇野ほか, 2012; 和田ほか, 2015）。

以上のように砂浜海岸に生息するスナガニ類は、南方系種の北進の指標と、砂浜への人的影響評価の指標として注目されているが、同一地域内で実施した追跡調査によりスナガニ類南方系種の分布北進現象を捉えたのが、近畿地方の播磨灘から大阪湾、紀伊半島に及ぶ沿岸域で2002年と2010年に実施された分布調査（渡部ほか, 2012）

である。それによると、国内では北海道から種子島に分布する（五嶋, 2017; 渡部ほか, 2018）温帯性種のスナガニ *O. stimpsoni* は、2010年には分布域、個体数とも縮小していたのに対し、琉球列島や海外の熱帯・亜熱帯地方を中心に本州以南で記録がある（Lucrezi & Schlacher, 2014; 渡部ほか, 2018）南方系種のツノメガニ *O. ceratophthalma*、ナンヨウスナガニ *O. sinensis*、ミナミスナガニ *O. cordimanus* の3種には分布域の拡大や個体数の増加がみられたのである。

このような国内における南方系種優勢化の趨勢の中にありながらも、和歌山県沿岸域では、ごく近年になって南方系種の衰退も報告されている。例えば、白浜町の番所崎の岩礁海岸で貝類群集を1985年から2010年まで毎年モニタリングした石田ほか（2018）は、1997～1998年を境に南方系種が増加の一途を辿ることを明らかにしているが、その番所崎では、南方系のオハグログキ *Saccostrea mordax* の大量死とともに南方系種の棘皮動物や腹足類の極端な密度低下が2018年に観察されている（米本, 2018）。また、干潟に生息する南方系種のヒメシオマネキ *Gelasimus vocans* を田辺湾において1994年から2018年まで追跡した田名瀬・和田（2019）は、本種が2011年にはいったんみられなくなり、2018年にも著しく少なくなったことを報告している。

スナガニ類においても、田辺湾でこの数年内にみられたような南方系種の一時的衰退がみられるのか、あるいは2002年と比較して2010年にみられた南方系種の分布拡大と温帯性種の分布縮小の傾向が2019年にはさらに強められているのか。これらの点を明らかにするため、本研究ではそれぞれの種の出現個体数や、越冬や繁殖の有無の判断材料となる体サイズ組成について経年的に比較した。

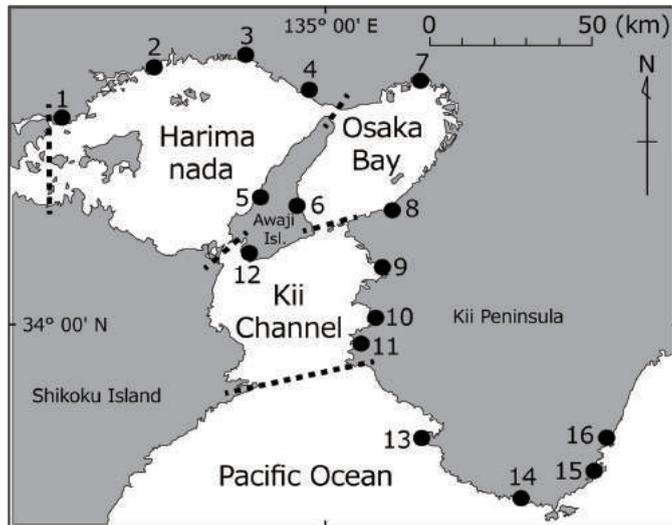


Fig. 1. Study sites. 1. Houden, 2. Karafune, 3. Himeji, 4. Hayashizaki, 5. Funase, 6. Sumoto, 7. Koushien, 8. Kaikake, 9. Nakusanohama, 10. Nishihiro, 11. Koura, 12. Ama, 13. Rinkai, 14. Satono, 15. Tamanoura, 16. Nachi.

材料と方法

2019年9月24日～10月6日の期間に、播磨灘、大阪湾、紀伊水道および紀伊半島太平洋岸の4つの海域沿岸に設定した調査地点において現地調査を実施した (Fig. 1)。前報 (渡部ほか, 2012) では、2002年9月5～30日と2010年9月3日～10月24日に実施した22地点について報告したが、本研究では、2019年に実施した16地点と同一地点の両年のデータを抽出し、比較を行った。

現地調査は、砂浜の波打ち際から潮上帯までの広い範囲において巣穴を探索し、スコップで掘り返して採集する方法で行い、4名の調査者がそれぞれ1時間作業を行うことを基準とした。調査人員に変化がある場合は、上記の述べ作業時間4時間を目安に調査努力量を調整した。

探索終了後に、採集した個体の種の同定、雌雄の判定、ノギスによる甲幅測定を行った後、元の生息地に放逐した。腹節の外部形状からの雌雄判別が困難な小型個体については、ピンセットを用いて腹節を開き、腹肢の形態を観察して判定

した。さらに、現地で同定が困難であった一部の個体については5%ホルマリンで固定後に持ち帰り、双眼実体顕微鏡により種の同定を行った。種の同定に当たっては、酒井 (1976)、Huang et al. (1998) および渡部・伊藤 (2001) による形態的特徴を根拠とした。

結果

海域別出現個体数

海域別の出現個体数を、2002年、2010年、2019年に分けてまとめた (Fig. 2)。スナガニは北側の海域ほど多い傾向がみられ、最も北の播磨灘では採集個体のほとんどを占めた。一方、ツノメガニとナンヨウスナガニは南側の海域ほど多い傾向がみられ、大阪湾以南ではツノメガニが最も多くの個体を占めることが多く、最も南側に位置する太平洋岸では、ツノメガニとナンヨウスナガニがほとんどを占めた。ミナミスナガニは、大阪湾以南においてごくわずかに採集された。

経年変化についてみると、播磨灘～紀伊水道の

海域において、スナガニは2002年に比べて2010年は減少し、2019年に増加しているのに対し、ツノメガニは2002年に比べて2010年に増加し、2019年に減少するというスナガニとは逆の変化がみられた (Fig. 2)。太平洋岸では他の海域と変化の傾向が異なり、2002年から2019年にかけて、スナガニは増加傾向、ツノメガニは減少傾向がみられた。

ナンヨウスナガニは、2002年には播磨灘では1個体が採集されたのみであったものが2010年には7個体に増加し、その後2019年には播磨灘では全く採集されず、大阪湾以南でのみみられるようになった。

ミナミスナガニは、2002年には紀伊水道以南に出現していたものが、2010年には大阪湾にま

で北進したものの、2019年には最も南の太平洋岸で採集されたのみであった。

地点別個体数比率

スナガニとツノメガニ

播磨灘西部に位置する St. 1 (宝伝) と St. 2 (唐船) では、3回の調査を通じて常にスナガニのみが採集された (Fig. 3)。播磨灘東部の St. 3 (姫路) と St. 5 (船瀬) では、2002年にはスナガニのみが確認され、2010年には新たに少数のツノメガニが混在するようになっていたが、2019年には再びスナガニのみとなった。播磨灘の中で最も大阪湾に近い St. 4 (林崎) と淡路島南部の St. 12 (阿万) では、2002年に比べて2010年にスナガニの減少がみられ、2019年にはスナガニの増加とツノメガニの減少がみられた。大阪湾東部の St. 7 (甲子園) と St. 8 (貝掛) では、3回の調査を通じてツノメガニが最も多く、スナガニは2019年には、2010年に比べて減少した。大阪湾西部の St. 6 (洲本) と紀伊水道北部の St. 9 (名草の浜) では、2002年に出現していたスナガニが2010年にはみられなくなり、2019年には一転して増加するという特徴がみられた。紀伊水道南部の St. 10 (西広)、St. 11 (小浦) の2地点は、2002年、2010年にはスナガニはごくわずかの個体が確認されたのみで、ツノメガニがほとんどを占める状況であったが、2019年にはスナガニの比率が過半数を占めるまでに増加した。太平洋岸の St. 13 (臨海) と St. 14 (里野) では、3回の調査を通じてスナガニは出現せず、St. 16 (那智) では2019年にのみスナガニが2個体出現したが、これらの地点ではツノメガニが多くを占めることが多かった。この海域で3回の調査を通じてスナガニが出現した St. 15 (玉之浦) では、経年的にスナガニの増加とツノメガニの減少がみられた。

以上のように、大阪湾東部を除く、播磨灘東

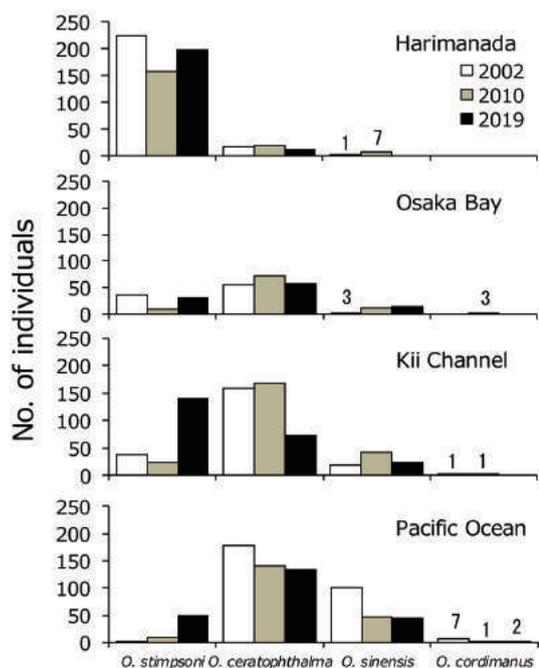


Fig. 2. The total numbers of individuals of four *Ocyropsis* species collected in 2002, 2010 and 2019 in each of four coastal regions of the Kinki District. The numeral on the low histogram denotes the number of individuals collected.

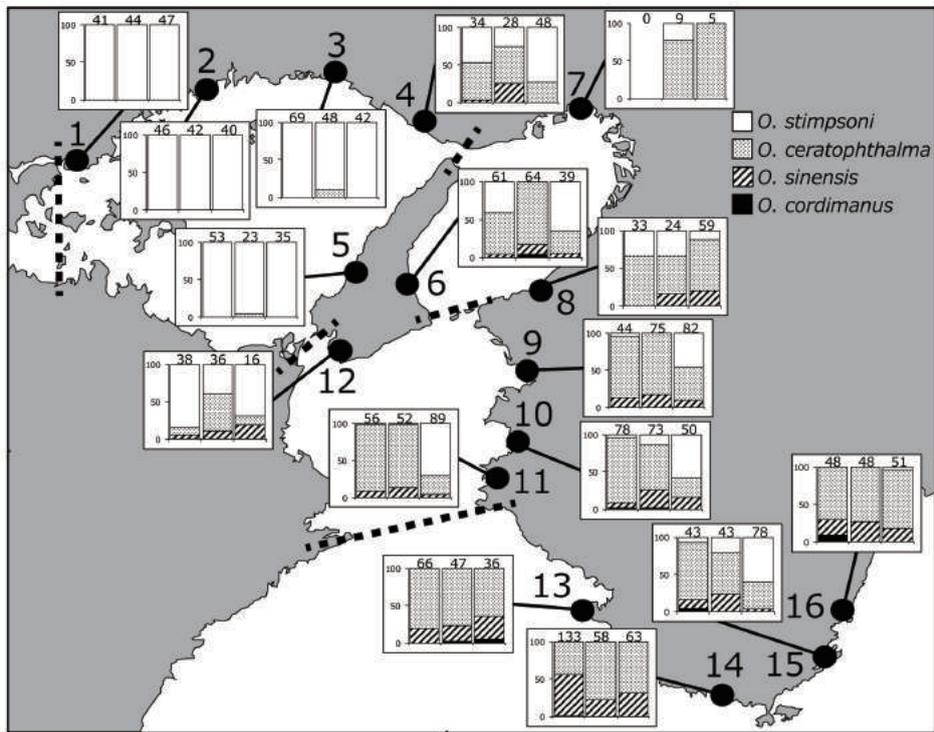


Fig. 3. Relative abundance of four *Ocypode* species in each study site in 2002 (left), 2010 (middle) and 2019 (right). The numerals on the top of each graph show the numbers of crabs collected in each site. Station numbers as in Fig.1.

部から紀伊水道にかけての多くの地点において、2002年から2010年にツノメガニの増加とスナガニの減少がみられたのちに、2019年には逆にツノメガニが減少してスナガニが増加するという共通の特徴がみられた。

ナンヨウスナガニ

播磨灘では、2002年と2010年に、最も東に位置する St. 4 (林崎) からのみ記録され、かつ増加傾向であったが、2019年にはみられなくなり、大阪湾西部の St. 6 (洲本) が分布の北限となった (Fig. 3)。淡路島南端の St. 12 (阿万) 以南の地点においては3回の調査を通じて本種が確認された。St. 4 (林崎), St. 6 (洲本) と和歌山県沿岸の St. 9 (名草の浜), St. 10 (西広), St. 14 (小浦), St. 15 (玉之浦) など、本種が出現した地点の多

くにおいて、本種の比率が2002年から2010年に増加し、2019年に減少するという共通する特徴がみられた。

ミナミスナガニ

いずれの調査年においても採集個体数は少なかったものの、2002年には紀伊水道の St. 10 (西広) にあった出現記録の北限が、2010年にはさらに北の大阪湾西部の St. 6 (洲本) に拡大した後、2019年には大阪湾や紀伊水道の地点では全くみられなくなり、太平洋岸の地点でのみ確認されるようになった (Fig. 3)。すなわち、2002年から2010年にかけて北側へ勢力を拡大したのちに2019年には南側へ後退するという、ツノメガニやナンヨウスナガニと共通した特徴を示した。

甲幅組成

スナガニのうち、雌雄の判別がほぼ可能となる甲幅 12mm 以上の個体の体サイズ組成は、播磨灘では 3 回の調査を通じて明瞭な違いは認められなかった。これに対して大阪湾と紀伊水道では、2002 年と 2010 年には 16 ~ 24mm の個体が主体であったが、2019 年には 12 ~ 16mm の個体が主体となり、小型化が認められた (Fig.4)。太平洋岸では、2002 年には 22mm 以上、2010 年には 18mm 以上の比較的大型の個体がわずかにみられるのみであったが、2019 年には 12 ~ 20mm の個体が大幅に増加した。一方、甲幅 11mm 以下の小型個体は、紀伊水道と太平洋岸では 3 回の調査を通じてほとんどみられなかったのに対し、播磨灘と大阪湾では、2002 年にはほとんどみられなかったものが 2010 年から 2019 年に増加傾向がみられた。

ツノメガニは、3 回の調査を通じて、南側の海域ほどより大型かつ多数の個体が採集される傾向がみられた。雌雄判別不可の 11mm 以下の小型個体も南側の海域ほど多く、その個体数は大阪湾以南においてはスナガニの小型個体に比べて顕著に多かった (Fig. 5)。播磨灘、大阪湾、紀伊水道においては経年的に小型化の傾向が認められ、特に、大阪湾と紀伊水道においては、2019 年に、12mm 以上の個体が顕著に減少した。太平洋岸の 4 地点をまとめたヒストグラムからは明瞭な経年変化は読み取れなかったが (Fig. 5)、太平洋岸の調査地点で唯一スナガニが毎回採集された St. 15 (玉之浦) についてみると、紀伊水道などと同様に 12mm 以上の個体についての経年的な小型化が認められた (Fig. 6)。

ナンヨウスナガニは、全海域をまとめた甲幅組成の頻度分布を示した (Fig. 7)。2002 年と 2010 年

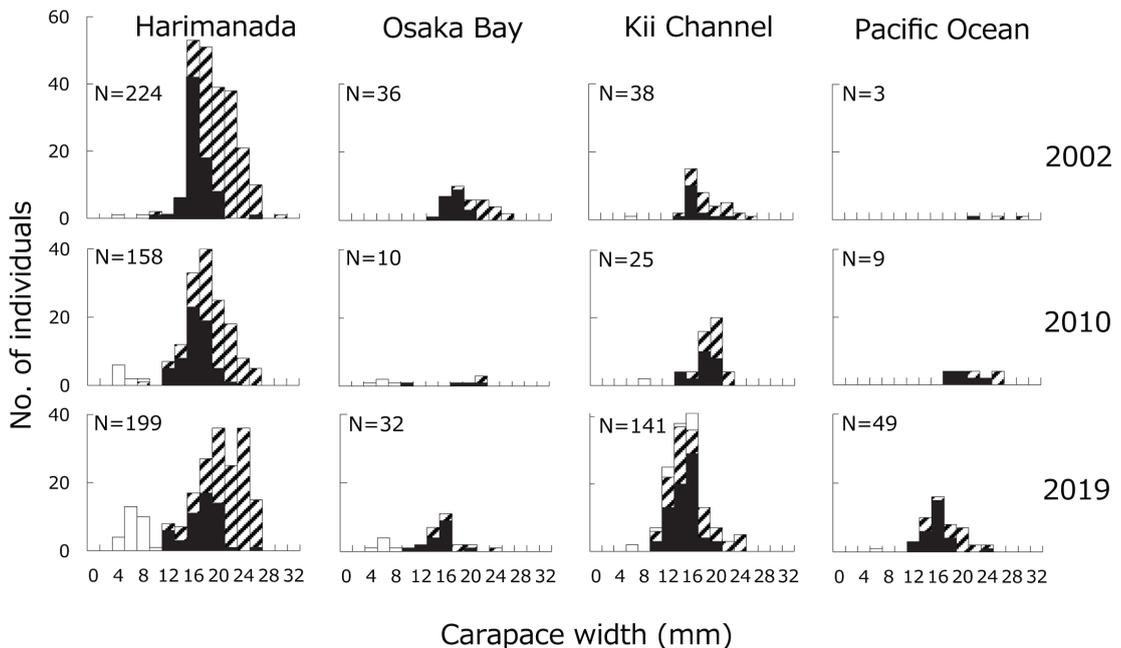


Fig. 4. Carapace width-frequency distributions of *Ocyropode stimpsoni* collected in each of four coastal regions of the Kinki District in 2002, 2010 and 2019. Open, solid, and slanted parts of the histogram represent sex-undetermined, male, and female crabs, respectively.

は比較的似た体サイズ組成を示すものの、2019年には12mm以上の個体が顕著に減少した (Fig. 7)。

ミナミスナガニは、3回の調査で8～16mmの個体のごく少数採集されたのみであり、変化の傾向は明らかではなかった。

考察

南方系種減少をもたらしたもの

地球温暖化等に伴う気温や海水温の上昇などにより、南方系の海洋生物が勢力を拡大し、スナガニ類の南方系種も日本における分布北限を拡大しているという状況の中で、近畿地方のスナガニ類についても、2002年から2010年に南方系種が勢力を拡大し、温帯性種のスナガニが衰退する現

象がみられていた (渡部ほか, 2012)。ところが、同一の調査地点において2019年にみられたのは、南方系種の減少および分布範囲の後退と、温帯性種スナガニの増加という、2010年までとは逆方向の変化であった。このような変化をもたらされたのはなぜだろうか。

ツノメガニの繁殖最小サイズは雄で27mm、雌で29mmとされるが (Haley, 1973)、本研究のこれまでの調査では、これらのサイズを超えた、明らかに越冬・繁殖していると思われる個体は確認されていない (Fig. 5)。また、和歌山県北部の名草の浜において2000～2003年に実施された調査 (淀ほか, 2006) では、ツノメガニは毎年初夏以降に小型個体が出現し始めて11月には24～27mmまで成長するものの、初冬の温度低下によ

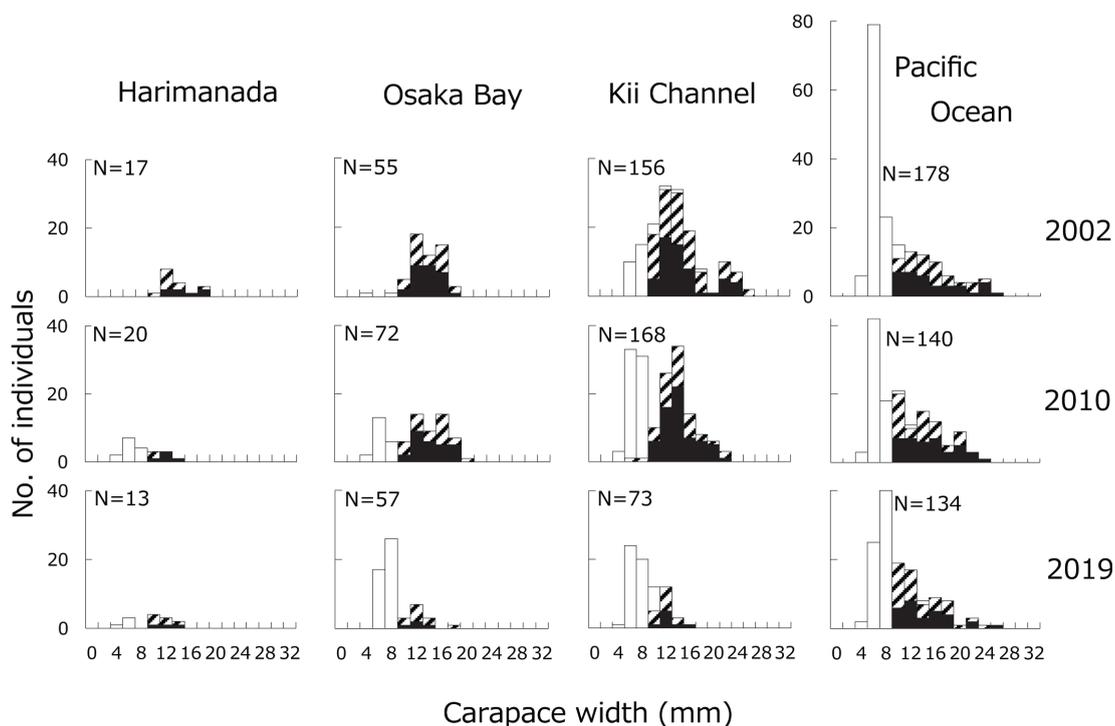


Fig. 5. Carapace width-frequency distributions of *Ocypode ceratophthalma* collected in each of four coastal regions of the Kinki District in 2002, 2010 and 2019. The histogram parts as in Fig. 4.

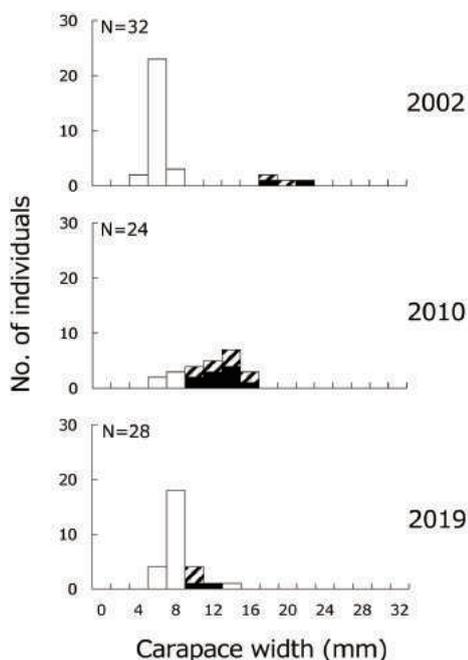


Fig. 6. Carapace width-frequency distributions of *Ocypode ceratophthalma* collected in Tamanoura beach (St. 15) in 2002, 2010 and 2019. The histogram parts as in Fig. 4.

り全て死滅し、越冬できていないことが明らかにされている。さらに、太平洋岸の広い地域で実施された調査結果（渡部ほか，2018）からも、ツノメガニは四国南岸以南の地域では繁殖している可能性が高いが、本州では繁殖していないとされている。すなわち、紀伊半島のツノメガニは、南方海域から黒潮に乗って毎年大量の幼生が来遊してくるものの、初冬の気温低下とともにそのほとんどあるいは全てが死滅しており、越冬していないものと考えられる。とすると、紀伊半島周辺のそれぞれの場所におけるツノメガニの生息個体数は、その年の幼生来遊量に依存し、その主な供給ルートになっていると予想される黒潮の状況に影響を受けているものと思われる。

そこで、海上保安庁が公開しているデータ

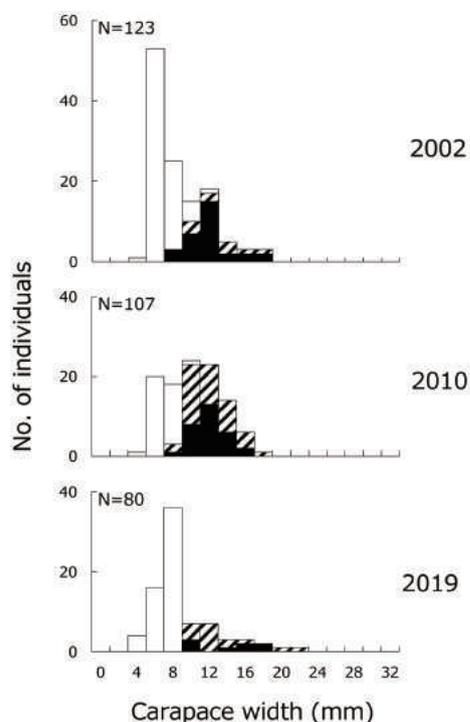


Fig. 7. Carapace width-frequency distributions of *Ocypode sinensis* collected in all four coastal regions of the Kinki District in 2002, 2010 and 2019. The histogram parts as in Fig. 4.

(URL : <https://www1.kaihom.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO?qboc/> 2019.11 参照) から、2000 年以降の紀伊半島南端の潮岬から黒潮流軸までの距離について経年的に Fig. 8 に示した（この観測に際しては黒潮幅の外縁から流軸までの距離を 40km と想定しており、図中で 40km を示す時は再接近している状況を示す）。その結果、2002 年と 2010 年は概ね 50km 前後の距離にあることが多く比較的近接しているといえるが、2017 年秋ごろから黒潮は大きく蛇行・離岸し、2018 年以降はほとんどの期間で 100 km を越えた状態になっていた。さらに、2002 年と 2010 年の違いに注目すると、2002 年以前の 2 年間ほどは 50km を越えていることが多いのに対し、2010 年では 3 年以上に渡って 50km 以下の状態にあることが多かった。

ツノメガニとともに、同じ南方系種のナンヨウスナガニ、ミナミスナガニも、2002年から2010年にかけて、個体数の増大や分布範囲の北方への拡大傾向がみられた後、2019年に個体数の減少や分布北限の後退という共通した現象がみられた。このような変化は、上記の黒潮の挙動から推察される、それぞれの調査年およびそれ以前の期間における黒潮の影響の度合いと概ね対応している。

ミナミスナガニは、南西諸島では繁殖しているが、それ以北のものはツノメガニと同様に、南方からの幼生供給に頼っているとみられている（渡部ほか、2018）。しかし、ナンヨウスナガニは伊豆半島以南では繁殖していると考えられており（渡部ほか、2018）、和歌山県北部においても越冬個体が確認されている（淀ほか、2006）。従って、ナンヨウスナガニについては、南方からの幼生供給量のみならず、越冬の成否に関わる海水温の変化等も生息個体数に影響を及ぼしていると考えられる。しかしながら、和歌山県北部で越冬したナンヨウスナガニの甲幅は19mm以上であることが分かっており（淀ほか、2006）、本研究において2019年に顕著な個体数減少がみられた12～

18mmの個体は当年生まれの個体が主体であると推察されることから（Fig. 6）、ナンヨウスナガニも黒潮蛇行による幼生供給量の変化により生息個体数等の分布勢力が大きな影響を受けているとみられる。

黒潮蛇行がみられた2019年には、ツノメガニとナンヨウスナガニにおいて、当年生まれと考えられる個体のうち、比較的大型の個体が減少していた（Fig. 5, 6）。同じスナガニ属の*O. quadrata*では、低緯度地域に生息する個体群はほぼ周年繁殖する一方で、高緯度になるほど繁殖期間が短くなり、最も高緯度地域の個体群の繁殖は夏季のみに限られることが知られている（Lucrezi & Schlacher, 2014）。日本列島周辺のツノメガニとナンヨウスナガニについても、繁殖初期には南方に位置する海域から幼生の放出が始まり、その後の海水温の上昇に伴って幼生を放出するエリアも北上することが予想される。主に黒潮による遠距離輸送に頼るしかない、繁殖初期に南方海域で放出された幼生の来遊量が黒潮離岸によって低下したことにより、早い時期に着底してより大型に成長することが出来た個体が顕著に減少する結果になった可能性が考えられる。

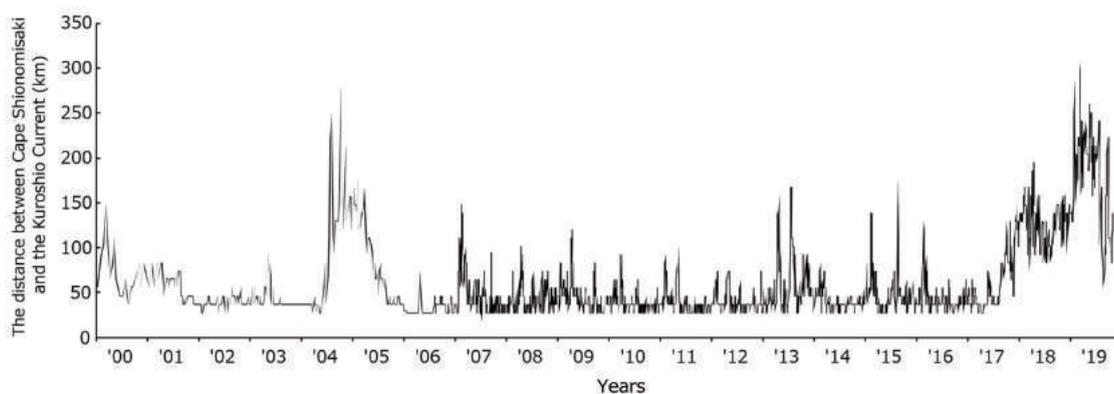


Fig. 8. Temporal change in the proximity of the Kuroshio Current to Cape Shionomisaki (Wakayama Pref.) from 2000 through 2019. (Data from Maritime Safety Agency of Japan : URL : <https://www1.kaihom.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO?qboc/> 2019.11 referred).

温帯性種スナガニ増加の原因

本研究において経年的な個体数変化を比較したところ、スナガニの減少とツノメガニの増加、あるいはその逆の組み合わせの変化が同時にみられる地点が多くみられた。両種は共に砂浜の満潮線付近に主に生息し、ナンヨウスナガニとミナミスナガニはいずれも地盤高のより高い潮上帯に主に生息する（淀ほか、2006）。従って、スナガニとツノメガニには棲み場所や餌生物などの資源を巡って強い競合関係が生じることが予想されるが、これらについての情報はほとんどない。一方、捕食—被食に関しては以下のような知見が得られている。

スナガニ類は砂浜の底生生物における上位捕食者であり（Yong & Lim, 2019）、ツノメガニによる他のスナガニ属個体の捕食行動が記録されている（Hughes, 1966）。また、高知県で5月から12月まで実施した胃内容物調査では、大型のツノメガニからカニ類の体組織の一部が毎月確認されている（真野ほか、2008）。ツノメガニの主生息域である砂浜高潮線付近に生息するカニ類は、高知県では主にツノメガニとスナガニであることから、胃内容物から確認されたこれらのカニ類はそのいずれかである可能性が高い。さらに、山形県で行われたスナガニの胃内容物調査の結果からは、スナガニ小型個体が高い頻度で捕食されていることが明らかになっている（酒田市立酒田中央高等学校第一理科部、1968）。両種相互の捕食に関する直接的な証拠は得られていないが、以上の知見から、両種が共存し、小型個体も生息する環境下においては、同種か他種かにかかわらずスナガニ類小型個体が捕食されていると考えるのが自然であろう。

次に、ツノメガニとスナガニの捕食が双方向に起こりうるとして、それがお互いに及ぼす影響の度合いは相称的なものなのかについて考えてみた

い。

真野ほか（2008）によれば、高知県西部のスナガニにおいて、性成熟の目安である生殖腺指数が最大になるのは7月であり、8月から10mm程度の小型個体が出現し始める。一方で、ツノメガニの生殖腺指数はスナガニより1ヶ月遅い8月に最大になるにも拘わらず、10mm程度の小型個体はスナガニより1ヶ月早い7月には出現し始めて、10月まで新規加入が継続的に確認されるという。前述したように、他のスナガニ類と同様に、ツノメガニにおいても、低緯度に生息するものほど繁殖期が早く始まり、かつ長期に及ぶことが予想されることから、生殖腺指数が最大になる以前に出現した小型個体は、繁殖期がより早く始まる南方の生息地から黒潮によって運ばれてきたものであると考えられる。これらから推察されることは、黒潮沿岸域において、ツノメガニの新規着底は、スナガニより約1ヶ月前には始まって、かつ、その後も南方海域から長期間にわたって間断なく幼生が供給されるということである。その結果、スナガニが着底する時期には、1ヶ月かけて相対的により大きく成長した個体も含むツノメガニが、スナガニ新規着底個体の捕食者になりうる状態ですでに生息しており、かつ、その後も長い繁殖期を通じて生息数を増やし続けると推察される。ツノメガニとスナガニの、小型個体に対する捕食はおそらく双方向に行われうるものの、着底時期の違い、および繁殖期間の長さや繁殖地域の広さから予想される幼生供給量の違いにより、本州から九州の黒潮流域沿岸に生息するスナガニは、ツノメガニによる捕食の影響をより強く受ける立場であり、その捕食圧を決定するツノメガニ幼生来遊量がそれぞれの地域におけるスナガニ生息数に影響しているものと考えられる。

以上のような関係性がツノメガニとスナガニの間に成立していたとすれば、黒潮が近接していた

2002年と2010年に比べて、2017年以降には黒潮離岸によってツノメガニ幼生の来遊量および生息密度が低下し、その結果、スナガニ新規着底個体への捕食圧が相対的に低い状況が複数年にわたって継続したことによって、2019年調査時にはスナガニ個体数が回復していたとみることができる。

ツノメガニとスナガニが混生する砂浜においては捕食圧をより強く受けるスナガニの小型個体が少ないことが指摘されているが（渡部ほか，2012），2019年にツノメガニの減少が特に顕著であった紀伊水道や玉之浦においてスナガニの小型個体が比較的多くみられたことも、ツノメガニの捕食圧低下に伴ってスナガニ小型個体の生残率が上昇したことにより生じた可能性がある。

総括と展望

多くの南方系海洋生物とともにスナガニ類南方系種についても、その分布北進など温帯域での勢力拡大については多くの報告があり（例えば高田・和田，2011；和田・和田，2015；若林，2018など），おそらく広域的・長期的にはこの傾向は明らかであると思われる。そのような傾向の中にあっても、黒潮の影響を強く受ける紀伊半島沿岸域においては、黒潮の離岸・接岸等による、より局所的・短期的な衰退・増加の変動を繰り返しており、紀伊半島では再生産を行っていない、いわゆる無効分散の状態にあるツノメガニなどの南方系種が、温帯性種であるスナガニの生息状況に影響を与え、そのような変化は播磨灘のような黒潮から遠く離れた内湾域の一部にまで及んでいることが本研究では明らかとなった。

紀伊半島南部に位置する田辺湾においても、この数十年間に気温・水温が上昇傾向にあったことが示されている（例えば Ohgaki et. al., 2018 など）。そのような状況の中で、長期的には勢力を増して

いた南方系種が一時的に衰退・消失した事例がいくつか報告されているが（大垣，2013；米本，2018；田名瀬・和田，2019），それらの主な原因は低温（特に寒波に伴う気温の低下）による大量死など、すなわち越冬の失敗であると推察されている。

それに対して、本研究で取り上げた南方系種のうちツノメガニとミナミスナガニについては、紀伊半島では越冬していないとみられるため（淀ほか，2006；渡部ほか，2018），冬季の気温・海水温低下とは関係なく、黒潮離岸に伴う幼生供給量の減少が主な原因であると推察される点が既往研究とは異なっている。ただし、南方海域から幼生が来遊し始める繁殖初期である春～初夏においては、到達場所周辺の気温や海水温が、そこに到達してからの幼生の生残率に影響を及ぼすことも考えられることから、紀伊半島沿岸域に到達する幼生の量に加えて、それぞれの生息地の気温・海水温の一時的な変動もこれらの種の生息個体数に影響を及ぼしている可能性もある。

本研究において、太平洋岸の多くの地点でスナガニが確認できていない中で、St. 15（玉之浦）においてのみ継続的なスナガニの生息が認められた。この理由は明らかでないものの、玉之浦地点の特徴として、その南西側に位置する浦神半島によって黒潮の流れに対してやや遮蔽された地形的特性を持っているということがあげられる。同じように、関東から沖縄の太平洋岸域の広い範囲でスナガニ類の分布を調べた渡部ほか（2018）の調査結果においても、スナガニが確認されたのは、伊豆半島で6地点中の1地点、四国で7地点中の1地点、種子島で4地点中の1地点のみであったが、これらはいずれも半島や湾入地形の存在によって黒潮の流れから遮蔽された地形的特性を有する場所であった。さらに、鹿児島本土の9地点のうち、外海に面した場所では南方系種が優勢であるのに対

し、桜島の存在によって極度に閉鎖的な地形特性となっている鹿児島湾奥部の3地点からは南方系種は確認されず、スナガニのみが採集されている。

これらの既往知見と本研究結果を併せて考えると、関東から種子島に至る黒潮流路に沿った沿岸域においては、スナガニ個体群はツノメガニによる強い捕食圧に晒されているため、ツノメガニの幼生供給源である黒潮の影響を強く受ける場所では生残が困難な状況であり、その影響がやや弱まるような遮蔽的地形特性を持った場所に主に残存しているという実態が浮かび上がってくる。

今回の調査でみられたように、黒潮の離岸などにより一時的にスナガニが勢力を回復することはあるものの、長期的には、高知県西部付近にあると思われるツノメガニ繁殖個体群の北限地が温暖化に伴って北上するなどして、さらに勢力を増し、スナガニにとってより厳しい状況になることが予想される。

一方、黒潮の影響を直接受けにくい瀬戸内海や日本海においては、近年になってツノメガニの生息が記録されるようになってきたものの（高田・和田，2011；渡部ほか，2012），現時点ではツノメガニによる影響は太平洋岸に比べればそれほど大きくない状況であると予想される。しかし、それにもかかわらず、山形県、広島県、岡山県、兵庫県、愛媛県では県が発行するレッドデータブックによって、スナガニは絶滅危惧種あるいは準絶滅危惧種に指定されており、スナガニ減少の理由として、埋め立てなどの「開発による生息域の減少」や「砂浜そのものの消失」、過度な利用による「人為的攪乱」などがあげられている（山形県希少野生生物調査検討委員会動物部会，2003；大塚，2011；渡部，2014；大森，2014；渡部，2020）。

スナガニの越冬は活動期の主な生息場所である高潮線付近よりもより陸側の砂浜で行われるため

（酒田市立酒田中央高等学校第一理科部，1968），長期間に渡って安定した生息を維持するためには，ある程度の規模（高潮線付近から潮上帯までの幅）を持った砂浜が必要となる。しかし，護岸や道路建設，埋め立てなどにより，日本の砂浜部の多くはその高地盤側の一部がすでに失われた状態にあるとともに，全国で進められている防潮堤建設などによって現在もそのような場所の多くが失われつつある。また，川砂利採取やダム堆砂等によって河川からの土砂供給が減少したことにより，全国の海岸において砂浜の縮小や海岸浸食が生じていることが試算により明らかにされているほか（有働ほか，2016），地球温暖化による海面上昇により今世紀末には日本の砂浜の9割以上が失われるとの試算もある（国土交通省 HP：URL：<https://www.mlit.go.jp/common/001095553.pdf> 2020.2 参照）。

以上のように，砂浜海岸は日本の沿岸域において，環境劣化や縮小・消失が危惧される海岸地形の1つであると考えられ，今後はより積極的な保全措置が必要とされ，効果的な保全手法や評価手法が検討されることが予想される。そのような状況の中で，スナガニ類は，砂浜環境の健全性や人為的影響の度合いを評価する際の指標として，また，失われつつある砂浜海岸の象徴として，より注目されることになるであろう。

謝辞

現地調査に協力いただいた香田光男氏，NPO 法人海浜の自然環境を守る会の岸川由紀子氏，前野ちひろ氏，前野裕美子氏，松村京子氏，向山裕子氏，品川依津子氏，並びに神戸大学農学部の中嶋千晴氏，高木葵氏の諸氏に感謝いたします。本研究は関西自然保護機構の2019年研究助成金を得て行われた。記してお礼申し上げます。

引用文献

- Göransson, P. 2017. Change of benthic fauna in the Kattegat – An indication of climate change at mid-latitude? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 194 : 276-285.
- 五嶋聖治. 2017. 北限のスナガニの季節的な砂浜利用パターン：啄木はスナガニに出会えたか？ *日本ベントス学会誌*, 71 : 83 – 89.
- Haley, S. R. 1973. On the use of morphometric data as guide to reproductive maturity in the ghost crab, *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Brachyura, Ocypodidae). *Pacific Science*, 27 : 350-362.
- Huang, J.-F., S.-L. Yang & P. K. L. Ng. 1998. Notes on the taxonomy and distribution of the closely related species of ghost crabs, *Ocypode sinensis* and *O. cordimanus* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 71 : 942-957.
- Hughes, D. A. 1966. Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophthalmus* (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Zoology*, 150 : 129-143.
- 石田 惣・米本憲市・船山展孝. 2018. 「番所崎貝類相調査」の概要と長期継続に伴う課題. *地域自然史と保全*, 40 : 143 – 152.
- 米本憲市. 2018. 和歌山県番所崎及び天神崎におけるオハグロガキの大量死. *南紀生物*, 60 : 233 – 238.
- Lucrezi, S. & T. A. Schlacher. 2014. The ecology of ghost crabs. *Oceanography and Marine Biology*, 52 : 201-256.
- Machado, P. M., D. C. Tavares & I. R. Zalmon. 2019. Synergistic effect of extreme climate events and urbanization on population density of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). *Marine Ecology*, 40 : e12525.
- 真野 泉・堂浦 旭・大森浩二・柳沢康信. 2008. 四国太平洋岸に共存するスナガニ属3種の季節的な分布パターンおよび食性. *日本ベントス学会誌*, 63 : 2 – 10.
- Mieszkowska, N., M. A. Kendal, S. J. Hawkins, R. Leaper, F. Williamson, N. J. Hardman-Mountford & A. J. Southward. 2006. Changes in the range of some common rocky shore species in Britain - a response to climate change? *Hydrobiologia*, 555 : 244-251.
- Noriega, R., T. A. Schlacher & B. Smeuninx. 2012. Reduction of ghost crab population reflect urbanization of beaches and dunes. *Journal of Coastal Research*, 28 : 123-131.
- 大垣俊一. 2013. 和歌山県みなべ町目津崎におけるオハグロガキとケガキの個体群生態 1991年～2011年. *Venus*, 71 : 81 – 95.
- Ohgaki, S., T. Kato, N. Kobayashi, H. Tanase, N. H. Kumagai, S. Ishida, T. Nakano, Y. Wada & Y. Yusa. 2018. Effects of temperature and red tides on sea urchin abundance and species richness over 45 years in southern Japan. *Ecological Indicators*, 96 : 684-693.
- , K. Takenouchi, T. Hashimoto & K. Nakai. 1999. Year-to-year changes in the rocky-shore malacofauna of Bansho Cape, central Japan: rising temperature and increasing abundance of southern species. *Benthos Research*, 54 : 47-58.
- 大森浩二. 2014. スナガニ. 「愛媛県レッドデータブック 2014 愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物」(愛媛県県民環境部環境局自然保護課編), p. 286. 愛媛県県民環境部環境局自然保護課, 松山.
- 大塚 攻. 2011. スナガニ. 「広島県の絶滅のおそれのある野生生物 (第3版) レッドデータブックひろしま 2011」(広島県環境県民局自然環境課編), p. 268. 広島県, 広島.
- 酒井 恒. 1976. 日本産蟹類. 461pp. (日本語版),

- 773pp. (英語版), 251pp. (図版). 講談社, 東京.
- 酒田市立酒田中央高等学校第一理科部. 1968. 山形庄内海岸におけるスナガニ (*Ocypode stimpsoni* Ortmann) の生態. 山形県酒田市立酒田中央高等学校研究収録, 1 : 43 - 64.
- Schlacher, T. A. & S. Lucrezi. 2010. Comparison of home ranges in ghost crabs on sandy beaches impacted by vehicle traffic. *Marine Biology*, 157 : 2467-2474.
- , ——, R. M. Connolly, C. H. Peterson, B. L. Giby, B. Maslo, A. D. Olds, S. J. Walker, J. X. Leon, C. M. Huijbers, M. A. Weston, A. Turra, G. A. Hyndes, R. A. Holt & D. S. Schoeman. 2016. Human threats to sandy beaches: A meta-analysis of ghost crabs illustrates global anthropogenic impacts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169 : 56-73.
- , L. Thompson & S. Price. 2007. Vehicle versus conservation of invertebrates on sandy beaches: mortalities inflicted by off-road vehicle on ghost crabs. *Marine Ecology*, 28 : 354-367.
- Suciu, M. C., D. C. Tavares & I. R. Zalmon. 2018. Comparative evaluation of crustaceans as bioindicators of human impact on Brazilian sandy beaches. *Journal of Crustacean Biology*, 38 : 420-428.
- 高田宣武・和田恵次. 2011. ツノメガニ (スナガニ科) の日本海沿岸からの初記録. *Cancer*, 20 : 5 - 8.
- 田名瀬英朋・和田恵次. 2019. 田辺市・白浜町 (和歌山県) の沿岸で確認された南方系シオマネキ類の25年間の記録. *南紀生物*, 61 : 1 - 6.
- 有働恵子・武田百合子・横尾義之. 2016. 日本全国の河川から海岸への土砂供給ポテンシャルと砂浜浸食との関係. *土木学会論文集 B2*, 72 : I_799 - I_804.
- 宇野拓実・宇野政美・和田年史. 2012. 兵庫県新温泉町の砂浜海岸におけるスナガニ類の出現および生息密度に影響する要因. *人と自然*, 23 : 31 - 38.
- 和田年史. 2009. 鳥取県の砂浜海岸におけるスナガニの分布. 鳥取県立博物館研究報告, 46 : 1 - 7.
- ・宇野拓実・宇野政美. 2015. 兵庫県日本海側の砂浜海岸におけるスナガニ類 (スナガニ属) の分布と生息密度. *人と自然*, 26 : 21 - 26.
- ・和田恵次. 2015. ナンヨウスナガニ (スナガニ科) の日本海沿岸からの初記録. *Cancer*, 24 : 15 - 19.
- 若林郁夫. 2018. 茨城県および宮城県におけるスナガニ属カニ類の生息記録. *南紀生物*, 60 : 59 - 62.
- 渡部哲也. 2014. スナガニ. 「兵庫県の貴重な自然 兵庫県版レッドデータブック (貝類・その他無脊椎動物)」(ひょうご環境創造協会編), p. 121. ひょうご環境創造協会, 神戸.
- . 2020. スナガニ. 「岡山県版レッドデータブック 2020 動物編」(岡山県野生動植物調査検討会編), p. 812. 岡山県環境文化部自然環境課, 岡山.
- ・伊藤 誠. 2001. ツノメガニの大阪湾および、瀬戸内海東部における出現記録. *南紀生物*, 43 : 43 - 44.
- ・淀 真理・木邑聡美・野元彰人・和田恵次. 2012. 近畿地方中南部沿岸域におけるスナガニ属4種の分布 - 2002年と2010年の比較 -. *地域自然史と保全*, 34 : 27 - 36.
- ・——・——・——・——. 2018. 砂浜性スナガニ類の関東以南太平洋岸における分布. *Cancer*, 27 : 7 - 16.
- 山形県希少野生生物調査検討委員会動物部会. 2003. スナガニ. 「レッドデータブックやまがた 山形県の絶滅のおそれのある野生動物」(山形県希少野生生物調査検討委員会動物部会),

- p. 187. 山形県文化環境部環境政策推進室環境保護課, 山形.
- Yamano, H., K. Sugihara & K. Nomura. 2011. Rapid poleward range expansion of tropical corals in response to rising sea surface temperatures. *Geophysical Research Letters*, 38 : L04601.
- 淀 真理・渡部哲也・中西夕香・酒野光世・木邑聡美・野元彰人・和田恵次. 2006. 南方系種を含むスナガニ属 3 種の和歌山市における生息状況 : 2000 - 2003 年. *日本ベントス学会誌*, 61 : 2 - 7.
- Yong, A. Y. P. & S. S. L. Lim. 2019. Quantitative methods for the determination of abundance of mobile prey of ghost crabs, *Ocypode* Weber, 1795, a top predator on sandy shores. *Journal of Crustacean Biology*, 39 : 516-521.