La mer 56: 37-47, 2018

Société franco-japonaise d'océanographie, Tokyo

琉球諸島西表島のマングローブ林に生息する フタバカクガニ Parasesarma bidens の落葉摂食量

川井田俊^{1), 4)*}・大土直哉²⁾・河野裕美³⁾・渡邊良朗²⁾・佐野光彦¹⁾

Leaf litter consumption by the sesarmid crab *Parasesarma bidens* in a mangrove forest on Iriomote Island, southern Japan

Shun Kawaida^{1), 4)*}, Naoya Ohtsuchi²⁾, Hirovoshi Kohno³⁾, Yoshiro Watanabe²⁾ and Mitsuhiko Sano¹⁾

Abstract: The amounts of leaf litterfall and leaf litter removal by the feeding of a numerically abundant sesarmid crab *Parasesarma bidens* were examined in a subtropical mangrove forest, dominated by the red mangrove *Rhizophora stylosa*, on Iriomote Island, southern Japan, in 2016. Field observations and stable isotope analyses showed that *P. bidens* consumed and assimilated leaf litter rather than other primary food sources such as macroalgae and microphytobenthos. Measurements of the leaf litterfall amount were conducted using litter traps for four weeks in May and June. The weekly and estimated annual litterfall amounts were 3.5 g/0.25 m² and 730 g/m² (dry weight), respectively. Leaf litter consumption by *P. bidens*, determined using a field cage experiment in August, indicated that a single crab consumed 1.5 g/week (dry weight), the estimated annual consumption under natural crab density (8 individuals/m²) being 626 g/m² (86% of total litterfall amount). We conclude that leaf litter feeding by *P. bidens* significantly contributes to the organic matter cycling within the mangrove ecosystem.

Keywords: cage experiment, mangrove forest, Parasesarma bidens, stable isotope analysis

- 1) 東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム 学専攻
 - 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1 Department of Ecosystem Studies, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan
- 2)東京大学大気海洋研究所 〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5 Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan
- 3)東海大学沖縄地域研究センター 〒907-1541 沖縄県八重山郡竹富町上原 870-277 Okinawa Regional Research Center, Tokai University, Uehara, Taketomi, Okinawa 907-1541, Japan
- 4) 現住所:島根大学エスチュアリー研究センター 〒690-8504 島根県松江市西川津町 1060 Estuary Research Center, Shimane University, Nishikawatsu, Matsue, Shimane 690-8504, Japan
 - 〒690-8504 島根県松江市西川津町 1060 島根大学エスチュアリー研究センター E-mail: kawaida@soc.shimane-u.ac.ip

*連絡著者:川井田俊

1. はじめに

マングローブは熱帯・亜熱帯域の潮間帯やその周辺に生育する耐塩性の被子植物(主に木本類)の総称である(SPALDING et al., 2010)。これらは波の穏やかな河口付近などに群生し,独特な群落(以下,マングローブ林とよぶ)を形成する。東南アジアやオセアニアなどでは、大規模なマングローブ林が発達することが多く、全世界のマングローブ林の約半分は東南アジアに分布している。日本は分布の北限にあたり、その大部分は琉球諸島にみられる(中村・中須賀、1998)。

マングローブ林とそれに隣接する干潟(以下. マングローブ域とよぶ) は、沿岸域において一次 生産性の高い場所の1つとして知られている (ALONGI, 1998)。マングローブ域ではマングロー ブの落葉が大量に堆積し、主にバクテリアや菌類 などの微生物による分解の途上で、土壌中の主要 な有機物源が作られる (DUARTE and CEBRIÁN. 1996)。しかし、このような落葉の分解には、微生 物だけではなくカニ類や巻貝類などの大型ベント スも重要な働きをしていると報告されている (Lee. 2008)。特に、東南アジアやオーストラリア などのマングローブ林において高密度で生息する ベンケイガニ科のカニ類(以下、ベンケイガニ類) は、落葉を破砕・摂食し糞として排泄することで 微生物分解を促進し、マングローブ生態系の物質 循環に貢献していると考えられている(増地. 1998; 仲宗根. 2006)。また. 排泄された糞は他の ベントスの餌となっていると言われている(土屋, 2014)

筆者らはこれまで、沖縄県西表島のマングローブ域においてカニ類の群集構造を調べ、ベンケイガニ科のフタバカクガニ Parasesarma bidens がマングローブ林内に優占して分布することを明らかにした(KAWAIDA et al., 2017)。このフタバカクガニは、他のベンケイガニ類と同様に落葉を摂食することが知られている(Poon et al., 2010)。しかし、本種が実際に落葉を餌として同化しているのかどうか、また野外でどれほどの量の落葉を摂食しているのかといったことはまだわかっていない。

そこで本研究では、西表島のマングローブ域において、まず炭素・窒素安定同位体比分析を用いて、フタバカクガニが落葉を同化しているのかどうかを明らかにした。次に、マングローブから供給される落葉量をリタートラップにより調べるとともに、ケージング手法を用いた野外実験により、(1)フタバカクガニの摂食量と(2)その摂食によって落葉量がどの程度減少するのかを明らかにした。

2. 試料と方法

2.1 調査地の概要

調査は沖縄県西表島の北部に位置する浦内川河口のマングローブ域で行った(Fig. 1)。浦内川は沖縄県内で最長の河川であり、主流長は約19 km、流域面積は約54 km²に達する。本流の河口域の両岸には、ヤエヤマヒルギ Rhizophora stylosa、オヒルギ Bruguiera gymnorrhiza、メヒルギ Kandelia obovata、ヒルギダマシ Avicennia marina などによって構成される林が発達している。また、本流河口域の左岸側には支流があり、主にヤエヤマヒルギからなる人為的影響の少ない大規模なマングローブ原生林が広がっている。本研究では、この支流域に広がるマングローブ林を調査地とした。調査地の潮位差は約1.5 mで、満潮時には林床が冠水し、干潮時には支流の両岸に沿って干潟が出現する。

本研究では、調査地の主要なマングローブであるヤエヤマヒルギと林内に優占するフタバカクガニを対象とし、炭素・窒素安定同位体比分析と落葉量の測定および野外実験を行った。

2.2 炭素・窒素安定同位体比分析用のサンプル 採取と前処理

2016年5月の大潮干潮時に、支流の上流域、中流域、下流域の林内に設定した各調査地点において、フタバカクガニとヤエヤマヒルギの落葉を採取した(Fig. 1)。フタバカクガニは、底土表面を歩き回ったり、マングローブの呼吸根の陰に隠れたりしている数個体をハンドサンプリングした。落葉は、地面に落ちている黄褐色の葉を各地点で

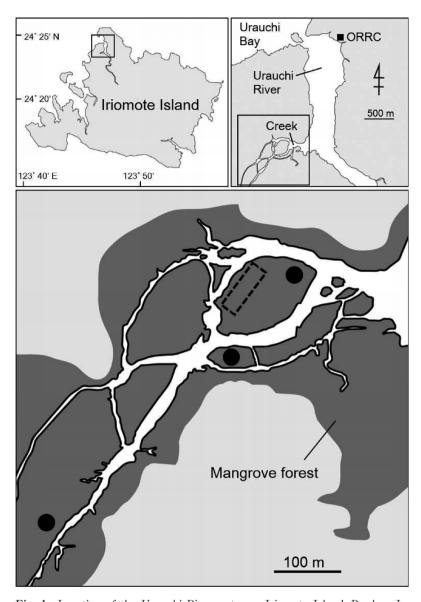


Fig. 1 Location of the Urauchi River estuary, Iriomote Island, Ryukyu Islands, southern Japan. Solid circles: sampling points of crabs, leaf litter and macroalgae for stable isotope analysis. Square with dashed line: the area where litterfall collections and cage experiments were conducted. ORRC indicate Okinawa Regional Research Center, Tokai University.

3 枚採取した。さらに、本調査地では、落葉以外の一次生産者としてヤエヤマヒルギの呼吸根に付着している大型藻類(主に紅藻類の Bostrychia spp.)が報告されているため(NANJO et al., 2014)、

これらの大型藻類も各地点で約20g採取した。 落葉と大型藻類の採取は1地点につき3回繰り返 して行った。なお、調査地の底土表面には一次生 産者の底生微細藻類が分布していたが、それらを 直接採取することはできなかった。

採取したフタバカクガニの歩脚部から筋肉組織を取り出し、24 時間凍結乾燥させた後、乳鉢で粉砕して炭素・窒素安定同位体比分析の試料とした。落葉と大型藻類は蒸留水でよく洗浄した後、60℃で48 時間乾燥させた。乾燥後の試料を24 時間凍結乾燥させ、粉砕したものを分析試料とした。

2.3 炭素・窒素安定同位体比の測定方法

各分析試料の炭素・窒素安定同位体比(δ^{13} C, δ^{15} N)は、燃焼型元素分析計前処理装置(Thermo Fisher Scientific, Flash 2000–ConFlo IV)に連結した安定同位体比質量スペクトル分析計(Thermo Fisher Scientific, DELTA V)を用いて測定した。測定データの補正には、グリシン(δ^{13} C = $-33.8\pm0.2\%$ 、 δ^{15} N = $1.3\pm0.2\%$)を用いた。また、炭素および窒素安定同位体比の標準物質には、それぞれ Pee Dee belemnite と大気中の窒素を用いた。補正したサンプルの測定値と標準物質の値をもとに、式(1)により炭素・窒素安定同位体比を算出した。

$$\delta^{13}$$
C, δ^{15} N (‰) = $(R_{\text{サンプル}}/R_{\text{標準物質}}) \times 1000$ (1) R: 炭素もしくは窒素の同位体比(13 C/ 12 C, 15 N/ 14

本調査で採取できなかった底生微細藻類については、これまで熱帯・亜熱帯のマングローブ域から報告された炭素・窒素安定同位体比(δ^{13} Cでは-18.7から-17.3‰、 δ^{15} Nでは1.2から3.1‰)を解析に用いた(BOUILLON *et al.*, 2002; Kon *et al.*, 2007; AL-MASLAMANI *et al.*, 2013)。

2.4 落葉の供給量の測定

N)

ヤエヤマヒルギの落葉量の測定には、50 cm × 50 cm (0.25 m²) の方形枠に目幅 1 mm のナイロンメッシュを取り付けたリタートラップを用いた (Fig. 2)。リタートラップの構造は TWILLEY *et al.* (1997) や MFILINGE *et al.* (2005) などを参考にした。Figure 1 に示した実験エリアにおいて、地上



Fig. 2 A litter trap.

から約 1.5 m の高さに固定した 3 つのリタートラップをそれぞれ 10 m 離して設置し、2016 年 5 月から 6 月にかけての 4 週間,トラップ上の落葉を 1 週間おきに回収した。落葉量の調査をこの時期に行ったのは,亜熱帯域におけるマングローブの落葉量が春季から増加する傾向があるためである(SHARMA et al, 2012)。回収した落葉は 60 で 48 時間乾燥した後,秤量して 1 週間あたりの平均落葉乾重量を求めた(この値を D とする)。また,実験エリアにおいて落葉直前の黄褐色の葉を 5 枚採取し,湿重量 a を秤量後,上記と同様の方法で乾燥させ,乾重量 b を求めた。これらの値をもとに,乾燥による葉の平均重量減少率 P を式(2)から算出した。

$$P(\%) = \frac{(a-b)}{a} \times 100 \cdots (2)$$

さらに、この減少率をもとに、1週間あたりの平均落葉湿重量 (W) を式 (3) から算出した。

$$W(g) = \frac{D}{(100-P)} \times 100 \dots (3)$$

2.5 野外ケージ実験

本実験では、(1) 野外におけるフタバカクガニ の落葉摂食量および(2) 自然条件下における落葉 の減少量を明らかにするために、ケージング手法

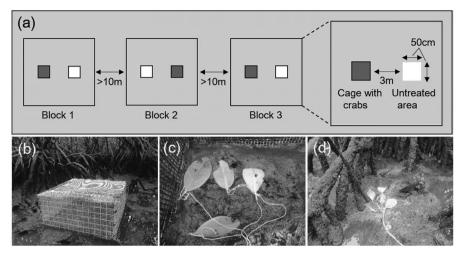


Fig. 3 Design of the cage experiment. (a) arrangement of two treatment plots and three blocks in the experimental area, (b) an experimental cage, (c) leaves tethered using twine in a cage, and (d) leaves in an untreated area.

を用いた操作実験を行った。まず、実験エリアに それぞれ 10 m 以上離して 3 つのブロックを配置 した (Fig. 3a)。各ブロックには, (1) ケージ内に フタバカクガニと落葉を入れた実験区(以下.カ ニ存在区)と、(2)ケージを設置せず、落葉だけ を林床に置いた実験区(未処理区)各1つを、そ れぞれ3m離して設置した。ケージには鋼製ワ イヤーメッシュに目幅 10 mm のポリエチレン製 角目ネット (トリカルネット) を張り箱型に成形 したもの (縦 50 cm, 横 50 cm, 高さ 45 cm) を用 い. それらを林床に約20cm 埋め込んで実験を 行った (Fig. 3b)。なお、カニ存在区においては、 ケージは、内部の環境を安定させるため実験開始 の10日前に設置した。本実験は2016年8月16 日から22日までの1週間行った。実験を8月に 実施したのは、マングローブ域の多くのカニ類が 夏季に活発に行動するためである(Costa and Negreiros-Fransozo, 2002; Ferreira et al., 2007) なお、微生物分解などの腐食による落葉重量の減 少は、1週間という短い期間ではほとんど生じな いことが報告されている (ROBERTSON, 1986)。こ のため、本研究では、実験期間中の腐食分解は考 慮しなかった。

実験で用いた落葉は、実験エリアの周辺から採

取した落葉直前の黄褐色の葉とした。各実験区において、これらの葉の重量が2.4節で記した1週間あたりの平均落葉湿重量(11g、約4枚分;3.2節の結果を参照)となるように調節し、実験を開始した。各実験区の落葉は、潮汐による流出を防ぐためタコ糸(太さ約1 mm)で固定した(Figs. 3c, d)。2015年8月に行った予備調査の結果、調査地の支流域におけるフタバカクガニの個体数密度は2個体/0.25 m²であったことから、カニ存在区の実験には1ケージあたり2個体(甲幅20.9—27.6 mm)を用いた。また、本調査地のフタバカクガニが野外で落葉を摂食しているかどうかを観察によって確認した。

各実験区において、1週間後に残った落葉を回収し、60℃で48時間乾燥させ秤量した。また、実験開始時の落葉の乾重量は、乾燥による葉の平均重量減少率(2.4節参照)をもとに、それらの湿重量から推算した。このようにして得られた実験前後の落葉の乾重量から、各実験区における落葉の平均重量減少率を算出した。

2.6 統計解析

フタバカクガニによる落葉の摂食が、自然条件 下における落葉の減少にどの程度寄与しているの

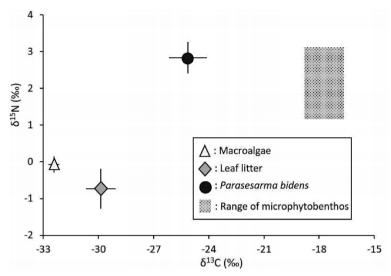


Fig. 4 Dual isotope plots of mean δ^{13} C and δ^{15} N values of *Parasesarma bidens* and primary food sources (leaf litter, macroalgae and microphytobenthos) in May 2016. The values of microphytobenthos are taken from Bouillon *et al.* (2002), Kon *et al.* (2007) and Al-Maslamani *et al.* (2013). Bars indicate standard deviation (n = 9 for *P. bidens*, leaf litter and macroalgae).

かを明らかにするために、野外ケージ実験で得られた落葉の平均重量減少率がカニ存在区と未処理区の間で有意に異なるかどうかを統計的に検証した。解析には、一般化線形モデル(GLM)に基づく尤度比検定を用いた。目的変数は落葉の重量減少率とし、説明変数は実験区とした。目的変数の確率分布は正規分布を適用し、リンク関数にはidentityを指定した。これらの統計解析には、フリーソフトの R for Windows version 3.3.3 (R Core Team 2017. https://www.R-project.org/)を用いた。

3. 結果

3.1 炭素・窒素安定同位体比

フタバカクガニの δ^{13} C (平均値で示すと -25.1‰) はヤエヤマヒルギの落葉の値 (-29.9‰) にもっとも近く,大型藻類や底生微細藻類の値(それぞれ, -32.4‰と -18.7 から -17.3‰) とは大きく離れていた (Fig.1, Table 1)。また,フタバカクガニの δ^{15} N は 2.8‰であり、落葉と大型藻類の

値よりも 3.0-3.5%高く, 底生微細藻類との差は -0.3 から+1.6%であった。

3.2 落葉の供給量と野外ケージ実験

4週間の調査において、落葉の乾重量は1週間あたり平均 $3.5 \pm 2.3 \text{ g}/0.25 \text{ m}^2$ 、乾燥による葉の平均重量減少率は $68 \pm 0.7\%$ (n=5) であった (Table 2)。これらの結果から、1週間あたりの平均落葉湿重量は $11 \text{ g}/0.25 \text{ m}^2$ と推算された。この値に基づき、野外ケージ実験には11 gの落葉を用いた。

カニ存在区におけるフタバカクガニの落葉摂食量は乾重量で $3.0\pm0.1~g$, 未処理区における落葉減少量 は乾重量で $3.1\pm0.04~g$ であった。 (Fig. 5)。また,目視観察により,本調査地のフタバカクガニが実際に落葉を摂食していたことが確認された(Fig. 6)。各実験区における落葉の供給量(乾重量で 3.5~g)に対する減少率は,未処理区とカニ存在区それぞれで 89%, 86% であった。 GLM に基づく尤度比検定の結果,未処理区とカ

Table 1. δ ¹³C and δ ¹⁵N values of *Parasesarma bidens* and primary food sources in May 2016.

Samples	п	δ^{13} C ± SD (‰)	δ^{15} N ± SD (‰)
Parasesarma bidens	9	-25.1 ± 1.0	$2.8~\pm~0.4$
Primary food sources			
Leaf litter	9	-29.9 ± 0.8	-0.7 ± 0.5
Macroalgae	9	-32.4 ± 0.3	-0.1 ± 0.2
Microphytobenthos ^a	_	-18.7 to -17.3	1.2 to 3.1

SD, standard deviation

Table 2. Weekly mean leaf litter production of *Rhizophora stylosa* in May and June 2016.

Week	n	Dry weight (mean \pm SD, g/0.25 m ²)	Estimated wet weight ^a (g/0.25 m ²)
1	3	0.8 ± 0.7	2.5
2	3	3.0 ± 0.5	9.3
3	3	7.2 ± 3.5	22.4
4	3	3.2 ± 1.3	9.9
Mean	12	3.5 ± 2.3	11

SD, standard deviation

^a The mean reduction rate of dry weight/wet weight = 68% (n = 5)

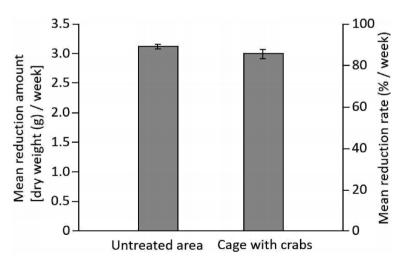


Fig. 5 Mean reduction amount and rate of leaf litter in two treatment plots of the field cage experiment during a week in August 2016. The initial dry weight of deployed leaf litter was 3.5 g (see Table 2). Bars indicate standard deviation (n = 3).

^a Taken from Bouillon *et al.* (2002), Kon *et al.* (2007) and Al-Maslamani *et al.* (2013)



Fig. 6 Parasesarma bidens feeding on leaf litter.

ニ存在区の減少率に有意な差はみられなかった ($\chi^2 = 4.2, p < 0.01$)。

4. 考察

4.1 フタバカクガニの食性

本調査地のマングローブ林では、 フタバカクガ ニが落葉を摂食している様子が観察された。ま た. 安定同位体比分析の結果. フタバカクガニの δ¹³C は大型藻類や底生微細藻類よりも落葉の値 に近く、本種が落葉を主な餌として同化している 可能性の高いことがわかった。このように、フタ バカクガニが落葉を摂食することは他の亜熱帯性 マングローブ林でも明らかにされており、本種の 胃内容物の約60-80%が落葉などに由来する植 物片であったという報告がある (ISLAM and UEHARA, 2008; POON et al., 2010)。また、MCHENGA and TSUCHIYA (2010) は、沖縄本島のマングロー ブ林に生息するフタバカクガニについて脂肪酸分 析と C/N 比分析による食性解析を行い、それら が落葉から栄養を摂取していると報告している。 これらのことから、フタバカクガニが落葉を摂 食・同化することは、多くの亜熱帯性マングロー ブ林で共通した特徴であると考えられる。

一方, 本種が落葉だけでなく, 大型藻類や堆積物中の有機物も摂食している可能性を指摘する報告もある (MCHENGA and TSUCHIYA, 2010; Poon et al., 2010)。一般的に, 落葉は窒素や必須脂肪酸の

含有量が少なくそれだけでは成長や活動を維持できないため、カニ類は落葉以外の餌資源を利用することで栄養を補っていると考えられている (OLSEN, 1999; MCHENGA and TSUCHIYA, 2010)。本研究で得られたフタバカクガニの δ^{13} C は大型藻類および既往研究で報告されている底生微細藻類の値とかなり異なっていたため、本調査地のフタバカクガニがこれらの藻類を主な餌としている可能性は低いと考えられる。その一方で、本調査地では、本種が落葉以外に底土表面の堆積物を摂食している様子が観察されたため、堆積有機物を餌の一部としている可能性は十分にあると考えられる。

4.2 フタバカクガニによる落葉の摂食量

本調査地に分布するヤエヤマヒルギの1週間あ たりの落葉供給量は、乾重量で平均 $3.5 \text{ g}/0.25 \text{ m}^2$ であった。このことから、年間の落葉量は730 g/ m²であると推算される。沖縄本島の中部と南部. また中国南西部の亜熱帯性マングローブ林におけ る年間の平均落葉量は、それぞれ 909 g/m²、 560 g/m^2 , 540 g/m^2 であると報告されている (Mfilinge et al., 2005; Sharma et al., 2012; Ye et al., 2013)。また、熱帯域のエクアドルとインドネシ アのマングローブ林における落葉量は、年間でそ れぞれ 712 g/m^2 と 880 g/m^2 であるという (TWILLEY et al., 1997: SUKARDIO et al., 2013)。 した がって. 本調査地の推定年間落葉量は他の熱帯・ 亜熱帯域のマングローブ林と比べて大きくは異な らない。その一方で、本調査地の1週間あたりの 落葉量は、乾重量で 0.8-7.2 g/0.25m²と比較的に 変動が大きかった (Table 2)。また、本研究では、 落葉の供給が増加し始める春季に落葉量の測定を 行なったため、年間落葉量の推定値は過大評価で ある可能性が高い。マングローブ林における落葉 量は、水循環、土壌中の塩分といった物理環境 や. 風速. 降水量などの気象条件. 季節. マング ローブの樹種, 樹高, 林齢などによって変動す ることが知られている (WIUM-ANDERSEN and Christensen. 1978: Wafar et al., 1997: Tam et al., 1998: MFILINGE et al., 2005: YE et al., 2013)。その

ため、上記の要因が本調査地における落葉量の変動に及ぼす影響については、今後の検討課題の1つであると考えられる。

野外ケージ実験の結果、カニ存在区における1 個体のフタバカクガニが1週間で摂食する落葉量 は、乾重量で 1.5 g であることが明らかとなった。 このことから、自然条件下の個体数密度(2個体/ 0.25 m²) におけるフタバカクガニの年間落葉摂食 量は平均 626 g/m²であると推定され、これは落 葉供給量(730 g/m²)の86%を占めることがわ かった。熱帯域のオーストラリアにおいては. Sesarma messa や S. fourmonoiri, アシハラガニ モドキ Neosarmatium smithi などのベンケイガ ニ類が、自然条件下の個体数密度で年間 173-803 g/m² (落葉供給量の 33-79%) の落葉を摂食 している (ROBERTSON and DANIEL, 1989)。また、 タンザニアのマングローブ林に生息する N. meinerti は年間 876 g/m²の落葉 (落葉供給量の 1.2 倍) を摂食している (ÓLAFSSON et al., 2002)。これ らのことは、本調査地のフタバカクガニによる落 葉の摂食量あるいは減少率が熱帯性マングローブ 林の自然条件下におけるベンケイガニ類の値と比 較しても遜色がなく、本種がマングローブ域の落 葉分解において重要な役割を果たしていることを 示唆している。ただし、ベンケイガニ類の落葉摂 食量は季節や雌雄によって異なることが知られ ている (ÓLAFSSON et al., 2002; MFILINGE and TSUCHIYA. 2008)。本研究では、フタバカクガニの 活動が活発になる夏季に野外ケージ実験を行なっ たため、その値から推定された年間落葉摂食量 (626 g/m^2) は過剰評価の可能性が高い。さらに、 マングローブ林に生息するオカガニ類では、体サ イズによって落葉摂食量が異なることも明らかと なっている (NORDHAUS et al., 2006)。 したがって、 今後は、季節や雌雄、体サイズの違いによって、 フタバカクガニの落葉摂食量がどの程度変化する のかについて検討する必要がある。

本調査地では、フタバカクガニの他に、キノボリベンケイガニ Parasesarma leptosoma など、落葉を摂食する他のベンケイガニ類やキバウミニナ Terebralia palustris も生息することが知られて

いる(福岡ほか、2011; KAWAIDA et al., 2017)。しかし、そのような植食性ベンケイガニ類の個体数密度はフタバカクガニに比べて低く(KAWAIDA et al., 2017),またキバウミニナは実験エリア付近にはほとんど生息していなかった。さらに、野外ケージ実験において未処理区とカニ存在区の減少率に有意な差がなかったことは、本調査地で供給される落葉の多くはフタバカクガニの摂食によって除去されていることを示唆している。したがって、本調査地のフタバカクガニは、落葉を摂食・同化することでマングローブ生態系の物質循環に大きく貢献しているものと考えられる。

謝辞

東海大学沖縄地域研究センターの崎原 健氏と水谷 晃氏には、野外調査の実施に際して様々な便宜を図っていただいた。また、水産研究・教育機構水産大学校の南條楠土助教と同機構中央水産研究所の金井貴弘博士には、試料分析や野外実験などにおいて多大なご協力と貴重なアドバイスをいただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科の岡本 研准教授と青木 茂助教、匿名の査読者には、原稿内容について建設的なコメントをいただいた。各氏に厚くお礼申しあげる。本研究は公益財団法人水産無脊椎動物研究所の2016年個別研究助成(2016KO-8)、日本学術振興会科学研究費補助金基盤研究 A(JP26252027)、東京大学大気海洋研究所共同利用研究(111,2016)によって実施した。ここに併せて謝意を表す。

引用文献

AL-MASLAMANI, I., M. E. M. WALTON, H. A. KENNEDY, M. AL-MOHANNADI and L. LE VAY (2013): Are mangroves in arid environments isolated systems? Life-history and evidence of dietary contribution from inwelling in a mangrove-resident shrimp species. Estuar. Coast. Shelf Sci., 124, 56–63.

Alongi, D. M. (1998): Mangroves and salt marshes. *In*:
Coastal Ecosystem Processes. Kennish, M. J. and
P. L. Lutz (eds.), CRC Press, Boca Raton, p. 43–87

BOUILLON, S., N. KOEDAM, A. V. RAMAN and F. DEHAIRS

- (2002): Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. Oecologia, 130, 441–448.
- Costa, T. M. and M. L. Negreiros-Fransozo (2002): Population biology of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South American mangrove area: results from transect and catch-per-unit-effort techniques. Crustaceana, 75, 1201–1218.
- DUARTE, C. M. and J. CEBRIÁN (1996). The fate of marine autotrophic production. Limnol. Oceanogr., 41, 1758–1766.
- Ferreira, T. O., X. L. Otero, P. Vidal-Torrado and F. Macías (2007): Effects of bioturbation by root and crab activity on iron and sulfur biogeochemistry in mangrove substrate. Geoderma, 142, 36–46.
- 福岡雅史・両角健太・南條楠土・河野裕美 (2011): 西 表島浦内川のマングローブ域におけるキバウミ ニナ Terebralia palustris の分布様式と環境要因. 東海大学海洋研究所研究報告, 32, 1-10.
- ISLAM, M. S. and T. UEHARA (2008): Feeding habits of the sesarmid crab *Perisesarma bidens* (De Haan) in the mangroves of the Ryukyu Islands, Japan. Bangladesh J. Fish. Res., 12, 213–224.
- KAWAIDA, S., K. NANJO, T. KANAI, H. KOHNO and M. SANO (2017): Microhabitat differences in crab assemblage structures in a subtropical mangrove estuary on Iriomote Island, southern Japan. Fish. Sci., 83, 1007-1017.
- Kon, K., H. Kurokura and K. Hayashizaki (2007): Role of microhabitats in food webs of benthic communities in a mangrove forest. Mar. Ecol. Prog. Ser., 340, 55–62.
- Lee, S. Y. (2008): Mangrove macrobenthos: assemblages, services, and linkages. J. Sea Res., **59**, 16–29
- 増地矢恵子 (1998): マングローブの微生物生態系と その役割. Microbes Environ., 13, 203-215.
- Mchenga, I. S. S. and M. Tsuchiya (2010): Feeding choice and the fate of organic materials consumed by sesarma crabs *Perisesarma bidens* (De Haan) when offered different diets. J. Mar. Biol., 1–10.
- MFILINGE, P. L., T. MEZIANE, Z. BACHOK and M.

- TSUCHIYA (2005): Litter dynamics and particulate organic matter outwelling from a subtropical mangrove in Okinawa Island, South Japan. Estuar. Coast. Shelf Sci., **63**, 301–313.
- MFILINGE, P. L. and M. TSUCHIYA (2008): Effect of temperature on leaf litter consumption by grapsid crabs in a subtropical mangrove (Okinawa, Japan). J. Sea Res., 59, 94–102.
- 中村武久・中須賀常雄 (1998): マングローブ入門: 海に生える緑の森. めこん, 東京, 234 pp.
- 仲宗根幸男(2006):マングローブ林とカニ類. 沖縄のマングローブ研究(沖縄国際マングローブ協会編),新星出版株式会社,那覇,p. 42-45.
- Nanjo, K., H. Kohno, H. Nakamura, M. Horinouchi and M. Sano (2014): Differences in fish assemblage structure between vegetated and unvegetated microhabitats in relation to food abundance patterns in a mangrove creek. Fish. Sci., 80, 21–41.
- Nordhaus, I., M. Wolff and K. Diele (2006): Litter processing and population food intake of the mangrove crab *Ucides cordatus* in a high intertidal forest in northern Brazil. Estuar. Coast. Shelf Sci., 67, 239–250.
- ÓLAFSSON, E., S. BUCHMAYER and M. W. SKOV (2002): The East African decapod crab *Neosarmatium meinerti* (de Man) sweeps mangrove floors clean of leaf litter. Ambio, 31, 569–573.
- Olsen, Y. (1999): Lipids and essential fatty acids in aquaculture food webs: what can freshwater ecologist learn from mariculture? *In* Lipid in Freshwater Ecosystem. Arts, M. T. and B. C. Wannan (eds.), Springer, New York, p. 161–202.
- Poon, D. Y. N., B. K. K. Chan and G. A. Williams (2010): Spatial and temporal variation in diets of the crabs *Metopograpsus frontalis* (Grapsidae) and *Perisesarma bidens* (Sesarmidae): implications for mangrove food webs. Hydrobiologia, 638, 29–40.
- ROBERTSON, A. I. (1986): Leaf-burying crabs: their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests (*Rhizophora* spp.) in northeastern Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 102, 237–248.
- ROBERTSON, A. I. and P. A. DANIEL (1989): The influence of crabs on litter processing in high interti-

- dal mangrove forests in tropical Australia. Oecologia, 78, 191–198.
- Sharma, S., A. T. M. Rafiqul Hoque, K. Analuddin and A. Hagihara (2012): Litterfall dynamics in an overcrowded mangrove *Kandelia obovata* (S., L.) Yong stand over five years. Estuar. Coast. Shelf Sci., 98, 31–41.
- Spalding, M., M. Kainuma and L. Collins (2010): World Atlas of Mangroves. Earthscan, London, 319 pp.
- SUKARDJO, S., D. M. ALONGI and C. KUSMANA (2013): Rapid litter production and accumulation in Bornean mangrove forests. Ecosphere, 4, 1–7.
- Tam, N. F. Y., Y. S. Wong, C. Y. Lan and L. N. Wang (1998): Litter production and decomposition in a subtropical mangrove swamp receiving wastewater. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 226, 1–18.
- 土屋 誠(2014):きずなの生態学:自然界の多様なネットワークを探る. 東海大学出版部, 平塚, 320 pp.
- TWILLEY, R. R., M. POZO, V. H. GARCIA, V. H. RIVERA-MONROY, R. ZAMBRANO and A. BODERO (1997): Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary, Ecuador. Oecologia, 111, 109–122.
- WAFAR, S., A. G. UNTAWALE and M. WAFAR (1997): Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. Estuar. Coast. Shelf Sci., 44, 111-124.
- WIUM-ANDERSEN, S. and B. CHRISTENSEN (1978): Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. II. Phenology of Bruguiera cylindrica, Ceriops tagal, Lumnitzera littorea and Avicennia marina. Aquat. Bot., 5, 383–390.
- YE, Y., Y. P. CHEN and G. C. CHEN (2013): Litter production and litter elemental composition in two rehabilitated *Kandelia obovata* mangrove forests in Jiulongjiang Estuary, China. Mar. Environ. Res., 83, 63–72.

受付: 2018 年 1 月 29 日 受理: 2018 年 5 月 22 日