

外房産ヤドカリ類の1種イソヨコバサミ *Clibanarius virescens* の宿貝選択*

村田 憲要**・渡邊 精一**・高木 和徳**

Home shell selection in an intertidal hermit crab, *Clibanarius virescens*, on the Pacific coast of Boso Peninsula, Chiba Prefecture*

Ken'yo MURATA**, Seichi WATANABE** and Kazunori TAKAGI**

Abstract: Home shell selection of hermit crabs is investigated on the *Clibanarius virescens* population in August and October 1984 at the mouth of Uchiura Bay, Chiba Prefecture. In this case, 22 gastropods are found there to be utilized by the hermit crab for its home shell. Of these, after size differences in the hermit crab, shells of *Batillaria cumingii*, *Turbo stenogyrus*, *Omphalius pfeifferi* and *Thais* spp. are totally recognized as major home shells in the above-mentioned area. Selection experiments in the laboratory reveal that shells of *B. cumingii*, *Pisania ferrea* and *Thais* spp. are suitable together as home shell of *C. virescens* by their aperture ratio (minimum width/maximum width; 0.60-0.74) and inclination (angle between axis of maximum aperture width and shell axis; 8-30°), and these two variables should be essential in the shell selection by the animal.

1. 序論

ヤドカリ類は、一般に巻貝類の空殻を自らの「宿貝」(一時的外殻)として利用し、必要に応じてその宿貝を取り替えることが知られている。ヤドカリ類にとって、適切な空殻を占有することは、その生活上、極めて重要とみられ、この動物の成長(MARKHAM, 1968)、生殖(CHILDRESS, 1972)、防禦(VANCE, 1972)などに明らかな影響を与える。宿貝としての貝殻は、ヤドカリ個体群の大きさをも支配するようで、生息域内での空殻数の増加は、事実上、ヤドカリ類の個体数の増加(VANCE, 1972)をもたらささえる。この類の宿貝の利用に関する研究は、この外にも欧米を中心として数多く進められた。ヤドカリ類の体重と宿貝の殻重との間には有意な相関(REESE, 1962)が認められ、さらに空殻の重量と内

部形状とは宿貝選択の最優先要因(REESE, 1963)である。GRANT (1963)とMARKHAM (1968)によれば、空殻の内容積と重量との比率に宿貝選択の基準があると考えられ、一方、HAZLETT (1970)によれば、大形個体では殻重量が、小形個体では殻容積がその場合の優先要因となる。さらに、*Pagurus bernhardus* は(MITCHELL, 1976)、空殻の重量、体積および殻口径の三者相互関連の下で、適切な大きさの宿貝を選択する。

宿貝の選択に際して現れる貝の種類や形状への嗜好性についてみると、まず貝の種類の場合、*Pagurus acadianus* は(GRANT, 1963)、*Buccinum*, *Thais*, *Littorina* 3属の巻貝の中で *Buccinum* 属のものを最も好むし、*P. hirsutiussculus* は(ORIANs and KING, 1964)、*Tegula* 属や *Calliostoma* 属のものよりも *Thais* 属のものを優先的に選ぶ。形状の場合は、*Coenobita rugosus* が(木下・岡島, 1968)、縦横比 1:2 の形に強い求殻行動を示すし、また *P. bernhardus* は(ELWOOD *et al.*, 1979)、*Gibbula* 属のもの比べると、*Littorina* 属のものを優先的に選ぶが、その選択は宿貝の重量と容積との比に依存している。

*1987年7月5日受理 Received July 5, 1987

**東京水産大学資源育成学科資源培養学講座(生物資源学) 〒108 東京都港区港南4-5-7

Laboratory of Sea Farming Biology (Population Biology), Department of Aquatic Biosciences, Tokyo University of Fisheries, Konan-4, Minato-ku, Tokyo, 108 Japan

著者らは、日本沿岸の暖流域で岩礁性潮間帯にごく一般的に見られるイソヨコバサミ *Clibanarius virescens* における宿貝選択について二三の新知見をえたので、その概要を報告する。

本文に入るに先立ち、本稿につき懇篤な助言と校訂の労を執られた東京水産大学教授奥谷喬司博士に深謝する。また、この研究を進めるに当たり、京都大学理学部の今福道夫博士、東京水産大学の山川紘氏には終始数々の貴重な助言を頂き、千葉県水産試験場の山崎明人氏には貝類同定について援助を受けた。これらの方々にお礼申し上げる。

2. 材料および方法

標本は千葉県内浦湾口に臨む東京水産大学小湊実験実習場* (千葉県安房郡天津小湊町) 地先の岩礁域で1984年8—10月に採集された。この潮間帯に面積は約5m²の採集域を定め、干潮時にそこにいるイソヨコバサミの個体を可及的にすべて採集して標本とした。

8月14日(第1回)の採集標本は、宿貝の種の同定、雌雄性の判別、抱卵個体の選別、頭胸甲長による体形測定にあてた。10月16—17日(第2回)のものは、室内での宿貝の選択実験に供した。なお選択対象巻貝は、その貝殻を多量に実験材料とする必要から、上記採集域内に止まらず、広く上記地先から相当量を採集した。

実験水槽は、下記のすべての場合を通じて、底面40×80cm、深さ8cmの立方形不銹鋼製である。ここに、イソヨコバサミの移動を助ける目的で、底面を覆う程度に小石を敷き詰め、また常時適量の海水を注いで溢水状態とした。

選択実験の手法の要点は次の通りである。宿貝選択で予想できるこのヤドカリの発育段階上の違いを明らかにするために、まず宿貝としての貝殻について、大形、中形、小形の3型群を区別した。この場合の区別は現場での観察経験に基づく目測による。次に、採集域での巻貝の種組成に照らして、各型群ごとの選択実験でのヤドカリと貝殻との組み合わせは、次のように設定された。大形群の場合でいえば、まず3種類(未同定種群1組を含む)の選択対象巻貝を定め、それぞれを既に宿貝とするイソヨコバサミ10個体について、3組の実験を設定している。すなわち、供試ヤドカリ数はこれらの3種類の一つを宿貝とするもの各実験当たり10個体であって、これらのヤドカリ群のそれぞれに、上記3種類の巻貝について、宿貝として既に利用されているものを含めて総計

20個ずつの貝殻を選ばせた。中形群の場合は、巻貝の種類(未同定種群1組を含む)によって5組の実験、ヤドカリは20個体ずつ、貝殻は総計30個ずつであり、小形群では、巻貝の種類によって3組の実験、ヤドカリは10個体ずつ、貝殻は総計20個ずつである。総計11組の実験を通じ、実験開始後48時間放置したのち、イソヨコバサミが宿貝として利用している貝殻数によって、空殻利用状況を調べた。

宿貝選択基準に関連しては、実験に供した各種類の空殻から無作為に10個ずつ抽出した上で、それらの殻口の長径と短径との比(殻口径比)および長径軸と殻軸の作る角度(殻口傾度)を計測し、両者の相互関係を調べた。

3. 結果

3.1 天然での宿貝の利用状況

第1回の採集でえられたイソヨコバサミは、雌378個体(抱卵雌180個体を含む)、雄189個体、合計567個体(Table 1)で、性比は雌:雄=1:0.5である。標本の雌雄別頭胸甲長組成(Fig. 1)をみると、雌では2.5—3.0mm階級から11.5—12.0mm階級までの間で、4.0—5.0mmの2階級域で顕著な主峰が認められ、二次的な峰があるとすれば、それはおよそ6.5—7.0mm階級の辺りにある。雄の組成をみると、2.5—3.0mm階級から16.0—16.5mm階級の全域に亘って雌の場合のような顕著な峰は認められないが、主峰は明らかに3.5—4.0mm階級の辺りにある点で雌の場合に似ている。

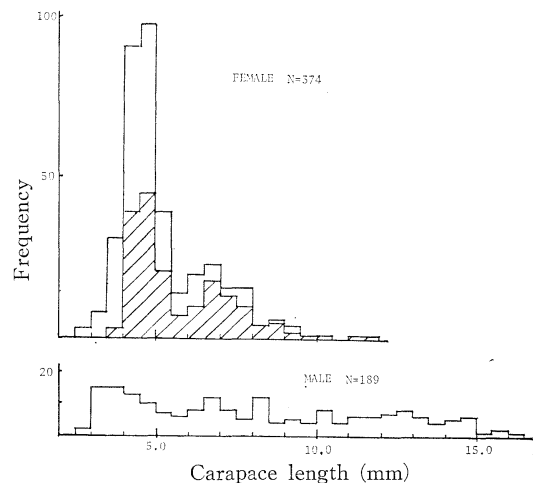


Fig. 1. Size composition in carapace length by sex of *Clibanarius virescens* at the sampling station in August 1984 (see text). Hatched bar, for oviferous females (N=180).

*現在、千葉大学理学部付属海洋生物環境解析施設

これらのイソヨコバサミに宿貝として利用されていた巻貝の種類数は22 (Table 1) である。それらの雌雄別利用状況を見ると、雌の大部分 (雌総個体数の54.0%) がホソウミナナ *Batillaria cumingii* の殻を利用しているのに対して、雄は雌の場合ほど強い傾向を示さないものの、まずコシダカサザエ *Turbo stenogyrus* (雄総個体数の24.9%) とホソウミナナ (20.6%) とを選んで利用している。利用率 (性別総個体数に対する百分率) が5%を超えている宿貝の種類は、雌の場合、上記ホソウミナナのほか、コシダカサザエ (14.6%), ヒメヨウラクガイ *Ergalatax contractus* (6.6%) およびマツムシガイ *Pyrene testudinaria tylerae* (5.3%) の合計4種類であり、雄の場合

Table 1. Gastropod shells utilized as home shell by *Clibanarius virescens*, and sexual composition of the user of them at the sampling station in August 1984 (see text).

Family	Shells Species/Japanese name	User		
		Male	Female	Sum
Trochidae				
	<i>Tristichotrochus unicum</i> (Dunker), ebisugai	—	1	1
	<i>Monodonta labio</i> (Linnaeus), ishidadamigai	1	3	4
	<i>Chlorostoma lischkei</i> (Tapparone-Canefri), kubogai	22	7	29
	<i>Omphalius pfeifferi</i> (Philippi), bateira	32	6	38
Turbinidae				
	<i>Turbo</i> (<i>Batillus</i>) <i>cornutus</i> (Lightfoot), sazae	1	6	7
	<i>T.</i> (<i>Marmarostoma</i>) <i>stenogyrus</i> Fischer, koshidakasazae	47	55	102
	<i>Astrarium haematragum</i> (Menke), urauzugai	—	1	1
	<i>Lunella coronata coreensis</i> (Récluz), sugai	3	1	4
Neritidae				
	<i>Theliostyra albicilla</i> (Linnaeus), amaobunegai	5	4	9
Potamididae				
	<i>Batillaria cumingii</i> (Crosse), hosouminina	39	204	243
Muricidae				
	<i>Thais</i> spp., reishigai-ru	21	15	36
	<i>Bedevina birileffi</i> (Lischke), kagomegai	1	—	1
	<i>Ergalatax contractus</i> (Reeve), himeyōrakugai	6	25	31
Buccinidae				
	<i>Pisania</i> (<i>Japenthria</i>) <i>ferrea</i> (Reeve), isonina	4	9	13

<i>Babylonia japonica</i> (Reeve), bai	1	—	1
<i>Pollia mollis</i> (Gould), shiwahoradamashi	3	9	12
Pyrenidae			
<i>Pyrene testudinaria tylerae</i> (Griffith et Pidgeon), matsumushigai	2	20	22
<i>Euplica versicolor</i> (Sowerby), futokorogai	—	3	3
Nassaridae			
<i>Reticunassa fratercula</i> (Dunker), kurosujimushirogai	—	3	3
<i>Alectrion sufflatus</i> (Gould), yofubai	1	—	1
Mitridae			
<i>Strigatella scutulata</i> (Gmelin), yatategai	—	1	1
Epitoniidae			
<i>Gyroscaia perplexa</i> (Pease), nejigai	—	1	1
Total		189	567

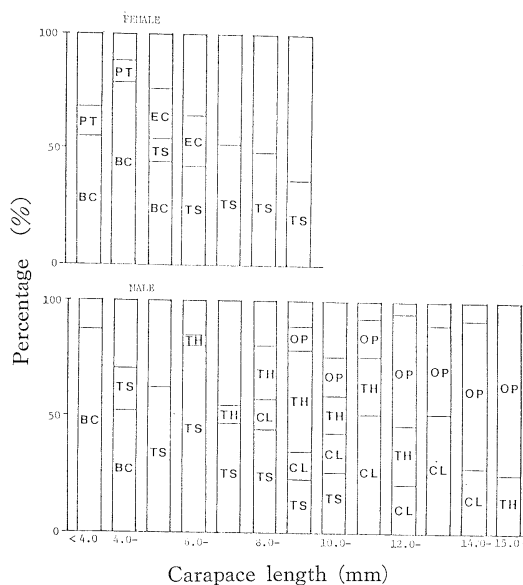


Fig. 2. Proportional composition of home shells occupied by both sexes and size classes (in carapace length) of *C. virescens* at the sampling station in August 1984 (see text). Abbreviation of home shell species: BC, *Batillaria cumingii*; CL, *Chlorostoma lischkei*; EC, *Ergalatax contractus*; OP, *Omphalius pfeifferi*; TH, *Thais* spp.; TS, *Turbo stenogyrus*. Blank bar, other gastropods than the above-mentioned species.

合は、上記2種類のほか、バテイラ *Omphalius pfeifferi* (16.9%), クボガイ *Chlorostoma lischkei* (11.6%) およびレイシガイ類 *Thais* spp. (11.1%) の合計5種類である。

これらについて頭胸甲長別の利用率 (Fig. 2) をみると、体形に応じていわば段階的に宿貝対象種の変わる傾向が認められる。すなわち、両性に共通して、小形個体ではホソウミナナの空殻の利用率が高く、その後は雌で5.0—6.0 mm 階級を、雄で4.0—5.0 mm 階級をそれぞれ超えると、替わってコンダカサザエのもの利用率が高くなっていく。とくに雄で認められる二次的傾向としては、9.0—10.0 mm 階級を超えるころになると、コンダカサザエのよりもバテイラの空殻の利用率が高くなるようである。また同じく雄の場合、それほど高い利用率は認められないものの、比較的広い階級範囲 (6.0—7.0 mm 階級から 12.0—13.0 mm 階級までの7段階) でレイシガイ類の空殻の利用が認められることも、ここで特記されよう。

3.2 宿貝選択実験

a 大形群 (Table. 2) 大形個体群で選択対象となるのは、巻貝の3種類クボガイとバテイラおよびレイシガイ類である。実験 a-1 では、イソコバサミ (10個体) が48時間後にはすべて当初の宿貝から移って、レイシガイ類の空殻に入っている。当初にバテイラを宿貝としている場合 (実験 a-2) も、1個体を除き、大部分 (9個体) は新しい宿貝レイシガイ類のものへ移っている。例外の1個体では、当初のものと同種類 (バテイラ) を宿貝とする結果となっているが、この場合実験の設定条件によって、宿貝交換の可能性については不明である。実験 a-3 の場合も、すべてのもの (10個体) がレイシガイ類を宿貝とする結果になっているが、上記と同じ理由により、宿貝交換の可能性については明らかではない。

Table 2. Occupation (frequency) by large-sized hermit crabs (10 inds) of their finally selectable home shells (Selectable shell; prepared 20 each by species for) in relation to 3 species of gastropods. Exp, code of experiments; Home shell (in column), shell occupied initially by the hermit crabs as home shell.

Exp	Home shell	Selectable shell		
		CL	OP	TH
a-1	<i>Chlorostoma lischkei</i> (CL)	0	0	10
a-2	<i>Omphalius pfeifferi</i> (OP)	0	1	9
a-3	<i>Thais</i> spp. (TH)	0	0	10

この3組の実験を通じて、バテイラやクボガイの空殻を最終的な宿貝としたイソコバサミは、上記で既に明らかなように、殆どあるいは全くいない。

b 中形群 (Table 3) 選択対象種は巻貝の5種類イシダミガイ *Monodonta labio*, クボガイ, コンダカサザエ, イソニナ *Pisania ferrea* およびレイシガイ類である。5組の実験 b-1/5 を通じて、イソコバサミが最終的にはレイシガイ類あるいはイソニナの空殻を占有しているのが注目される。とくに後者の占有が著しい傾向である。30個体のイソコバサミは、1例 (実験 b-4, レイシガイ類の場合; 総個体数の40%) を除けば、どの実験でも大部分の個体 (70—85%) がこの貝殻を最終的な宿貝としている。このなかには、宿貝交換の可能性の不明な1例 (実験 b-5, イソニナの場合; 70%) が含まれている。上記の例外は、実験系列 a の場合と同じように、レイシガイ類の空殻への著しい占有性 (60%) によって起こっている。これら5組の実験を通じて、最終的には3種類イシダミガイ, クボガイおよびコンダカサザエの貝殻への移動ないしそれらの占有は全く認められない。

Table 3. Occupation (frequency) by medium-sized hermit crabs (20 inds) of their finally selectable home shells (prepared 30 each by species for) in relation to 5 species of gastropods. For the legend of columns, cf. Table 2.

Exp	Home shell	Selectable shell				
		ML	CL	TS	TH	PF
b-1	<i>Monodonta labio</i> (ML)	0	0	0	3	17
b-2	<i>Chlorostoma lischkei</i> (CL)	0	0	0	4	16
b-3	<i>Turbo stenogyrus</i> (TS)	0	0	0	6	14
b-4	<i>Thais</i> spp. (TH)	0	0	0	12	8
b-5	<i>Pisania ferrea</i> (PF)	0	0	0	6	14

Table 4. Occupation (frequency) by small-sized hermit crabs (10 inds) of their finally selectable home shells (prepared 20 each by species for) in relation to 3 species of gastropods. For the legend of columns, cf. Table 2.

Exp	Home shell	Selectable shell		
		TC	BC	PT
c-1	<i>Turbo cornutus</i> (TC)	0	10	0
c-2	<i>Batillaria cumingii</i> (BC)	0	10	0
c-3	<i>Pyrene testudinaria tylerae</i> (PT)	0	10	0

c 小形群 (Table 4) 選択対象種は巻貝の3種類サザエ (幼貝) *Turbo cornutus*, ホソウミナナおよびマツムシガイである。3組の実験 c-1/3 のすべてで、最終的

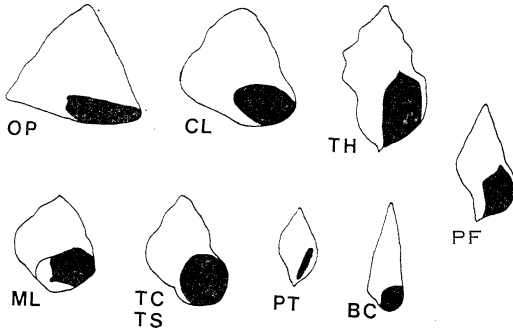


Fig. 3. Outline of the 9 species of gastropods applied to the selection experiments (Tables 2-4). Black area, aperture. Abbreviation of home shells: ML, *Monodonta labio*; PF, *Pisania ferrea*; TC, *Turbo cornutus*; for other abbreviations, cf. Fig. 2.

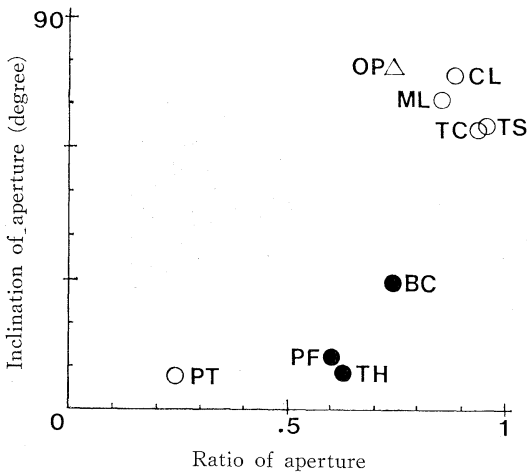


Fig. 4. Relationships between the ratio (minimum width/maximum width) and the inclination (angle between axis of maximum aperture width and shell axis) of the aperture in shells applied to the selection experiments (Tables 2-4). Closed circle, shells occupied finally by the hermit crab in a higher rate in the experiments; triangle, exceptional shells in the final occupation (in a lower rate); open circle, shells without final occupation after selection. For abbreviation of shell species, cf. Fig. 3.

にはホソウミナナの空殻を占有する傾向が明らかである。当初ホソウミナナの貝殻の場合 (実験 c-2) に宿貝交換の可能性が不明であることはいうまでもない。従って、これら3組の実験では、最終的にサザエ (幼貝) とマツムシガイとの空殻を選んだ例は皆無である。

3.3 殻口径比と殻口傾度との関係

宿貝選択実験の対象種となったのは、前節 3.3 で言及したように、殻口径比と殻口傾度の点で異なる総計9種類 (Fig. 3) である。ここで取り扱った殻口径比と殻口傾度とは何れも、少なくとも測定された体形範囲内では、巻貝の成長段階での異同は無視できるので、すべての測定値を同等に扱える。このような見地に立って、両変数の種ごとの (10個体) 平均値の分布 (Fig. 4) についてみると、殻口径比は 0.24-0.95 の範囲に、また殻口傾度は 8-79° の範囲にある。このような両変数間関係で全体として注目されるのは、選択実験 (Tables 2-4) で常に高い占有性を示した3種類 (Fig. 4, 黒丸)、ホソウミナナ、イソウミナナおよびレイシガイ類が座標軸間の特定域に強い集中傾向を示し、しかも同じ実験で占有性の低い種類 (とくに白丸) とは明らかに独立した分布を示していることである。この集中傾向は、殻口径比でいえば 0.60-0.74、殻口傾度でいえば 8-30° の範囲内に現われている。

4. 論議

体形に見られる雌雄差 入手した標本でみるかぎり、上述 (Fig. 1) のように、イソヨコバサミの雄は雌よりも大形になる傾向があるようにみえる。この場合、雄個体の体長組成の範囲の雌個体の場合よりも明らかに広いのが、雄の寿命の雌より永いことを意味するものかどうかという点は、今後に残された年齢査定による詳しい調査にまたなくてはならない。

天然での宿貝の利用状況 採集域からえられたイソヨコバサミでは、全体として、ホソウミナナと、それに次ぐコンダカサザエとの利用度の最も高い結果がえられている。詳しく見ると、このヤドカリの成長段階による違い (Fig. 2) が認められ、その場合両性を通じて、初期には前者を、まもなく成長とともに、次第に後者を重点的に利用している。しかし、このことに関連して、天然水域で事実上高い利用の認められる利用対象貝が必ずしもイソヨコバサミの本来の求殻欲求を満たしているとは限らない。このことは本研究での選択実験によっても示唆されている。天然水域でのイソヨコバサミはその生息場所で入手しやすい巻貝空殻を利用しているにすぎない

と、みなすべきであろう。このヤドカリと宿貝の種的殻形との関係は、現場での貝の分布状態とは別の問題であると考えられる。

宿貝選択実験 この実験の材料は、すでに述べたように、採集定域を含めた実験場地先から入手している。従って、この地先での普遍種のなかからイソヨコバサミの空殻選択対象種を設定している。そのため、上述のように、このヤドカリの求殻欲求を満たすべき利用対象貝は実際に現場の生息場所に分布するものとは異なる可能性が十分にあるし、設定した選択対象空殻には現場での利用度の低いものも含まれている。

実験方法についてここで特記すべきことは、すでに言及しているように、この実験条件のもとでは、選択結果のほかは、同種の巻貝空殻の間での宿貝交換が、選択過程でたとえ何回あったとしても、それは無視されていることである。

このような条件で実施された宿貝選択実験で、上述のような顕著な選択傾向が認められた。すなわち、大形個体の場合（実験系列 a）についてみると一連の実験を通じて、専らレイシガイ類の空殻が宿貝として選ばれる傾向が著しい。実験 a-2 (Table 2) でのパテイラの 1 例は例外として無視できるとみられる。中形個体の場合（実験系列 b）は、大形のものの場合と同じく、レイシガイ類の空殻がかなりの頻度で選ばれているものの、それにも増してイソニナの空殻への強い選択欲求が認められている。また小形個体の場合（実験系列 c）は、専らホソウミナナの空殻への依存が認められる。

要するに、これら 11 の実験を通じて、一つの例外を除き、イソヨコバサミの場合、常にホソウミナナ、イソニナあるいはレイシガイ類の何れかの空殻が選択されている。これらの結果は、既往の知見で *Pagurus acadianus* がイソニナと外形的にも近縁の *Buccinum* 属のものの空殻を (GRANT, 1963)、また *Pagurus hirstiusculus* が *Thais* 属のものを (ORIANS and KING, 1964) それぞれ選択しているのと、選択対象貝の種類から見てかなりよく合致している。これらの知見によれば、イソヨコバサミに代表されるヤドカリ類が宿貝を選択する場合は、上述のような例外種の場合を別とすれば、まず殻口径比の小さい ($8-30^\circ$) ものを選びやすいようにみえる。

ヤドカリ類の体は宿貝内部で殻軸を中心として前後に螺旋状の運動をするが、その宿貝を背負って移動するに当たっては、殻口部の形状に対応して、体がとくにその頭胸甲部と腹部との接合部分でねじ曲げられる。殻口傾度が大きいと、それはこのねじれを大きくするように作

用し、おそらく動物にとって好適ではない。

ここで注目されるのは、この実験（とくに c-3; Table 4）では、マツムシガイが、その殻口傾度が小さい (8° ; Fig. 4) にも拘わらず、全く宿貝として選択の対象になっていないことである。これはその低い殻口径比 (0.24; Fig. 4) に問題があると推察される。殻口径比が小さくなると、殻口から殻内への頭胸甲部の出入りに抵抗が増し、反対にそれが大きくなると、頭胸甲部と殻内壁との間の空隙が広がって、どちらの場合もある限度を超えると、宿貝としての適格性に欠けるのであろう。

殻口径比も殻口傾度も、どちらも宿貝の内部形状に係わるものであって、今回の実験では、貝殻の内部形状を重量とともに宿貝選択の最優先要因とする指摘 (REESE, 1963) を支持する結果がえられたといえる。要するに、イソヨコバサミの宿貝選択には、殻口径比も殻口傾度も何れも不可欠の要因とみなされる。

5. 要約および結論

i) 千葉県内浦産イソヨコバサミの宿貝選択に関連して、天然水域での性比、性別頭胸甲長組成等を調べた。この場合、標本の性比は 1:0.5 で雌個体の、また両性を通じて、小形個体群の卓越が認められる。

ii) 調査現場で宿貝として利用されていた巻貝の種類数は総計 22 に及び、それらの空殻の選択には、おそらくこのヤドカリの成長段階の推移に伴う変化がある。すなわち、両性を通じ、小形個体でのホソウミナナ空殻の利用は、ヤドカリの大形化につれて次第にコシダカサザエ空殻の利用に移行する。なお、雄個体では、さらに引き続きパテイラ空殻の利用への移行も傾向として認めてよい。この場合、上記の移行傾向とは別に、レイシガイ類の空殻の利用も無視できない。

iii) イソヨコバサミの宿貝選択性を明らかにするために、実験室内で大形、中形、小形 3 型による体形別の選択実験を試みた。3 型を通じて、ホソウミナナ、イソニナおよびレイシガイ類の空殻の選択が顕著な傾向として認められる。

iv) この実験結果を殻口径比と殻口傾度とに係わる違いに照らしてみると、少なくともイソヨコバサミでは、宿貝選択にこれら 2 つの要因が不可欠で、その場合、前者で $0.60-0.74$ 、後者で $8-30^\circ$ の範囲がこの選択に適格といえるようである。

v) 既往の知見をも参照して、これらの結果について若干の論議を加えた。

文 献

- CHILDRESS, J.R. (1972): Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab community. *Ecology*, **53**, 960-964.
- ELWOOD, R.W., A. MCLEAN and L. WOOD (1979): The development of shell preferences by hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Anim. Behav.*, **27**, 940-946.
- GRANT, W.C. Jr. (1963): Notes on the ecology and behaviour of the hermit crab, *Pagurus acadianus*. *Ecology*, **44**, 767-771.
- HAZLETT, B.A. (1970): Tactile stimuli in the social behavior of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridae). *Behaviour*, **36**, 20-48.
- 木下治雄・岡島 昭(1968): ヤドカリの求殻行動と計測能力. *動物学雑誌*, **77**, 233-272.
- MARKHAM, J.C. (1968): Notes on growth pattern and shell utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ophelia*, Helsingör, **5**, 189-205.
- MITCHELL, K.A. (1976): Shell selection in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Mar. Biol.*, **35**, 335-343.
- ORIAN, G.H. and C.F. KING (1964): Shell selection and invasion rate of some Pacific hermit crabs. *Pac. Sci.*, **18**, 297-306.
- REESE, E.S. (1962): Shell selection behavior of hermit crabs. *Anim. Behav.*, **10**, 347-360.
- REESE, E.S. (1963): The behavioural mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. *Behaviour*, **21**, 78-126.
- VANCE, R.R. (1972): Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crab. *Ecology*, **53**, 1062-1074.