

## 非洲大蝸牛對東沙島皺紋陸寄居蟹族群結構的影響

# Population Structure of *Coenobita rugosus* in Dongsha Island and Probable Role of the Invasive Species *Achatina fulica*

陳瑞谷

Ruei-Gu Chen\*

行政院農業委員會漁業署 高雄市前鎮區漁港北一路1號

Fisheries Agency, Council of Agriculture, Executive Yuan No.1, Yugang N. 1st Rd., Qianzhen Dist., Kaohsiung City, Taiwan

\*通訊作者：aplysia0@gmail.com

Corresponding author: aplysia0@gmail.com

## 摘 要

皺紋陸寄居蟹 (*Coenobita rugosus*) 是東沙島上數量龐大的優勢陸生物種，因島上缺乏大型海螺殼供應，許多個體背負著入侵種非洲大蝸牛 (*Achatina fulica*) 空殼。本研究旨在探討非洲大蝸牛對皺紋陸寄居蟹族群結構的影響，結果顯示皺紋陸寄居蟹體長分佈呈雙峰型，小個體利用海源螺種，大個體利用非洲大蝸牛殼，中間體型個體較少且佔據過大的蝸牛殼，善用非洲大蝸牛殼造成皺紋陸寄居蟹體型得以大幅提升。在此利用 logistic regression model 來描述與量化依賴非洲大蝸牛殼的程度，發現蝸牛殼使用率隨陸寄居蟹體長增加而驟增，兩樣區間有顯著不同的轉換殼種曲線，顯示釣魚區海岸蠔螺殼的供應比國碑一帶相對充足，可使陸寄居蟹緩慢漸次地改用非洲大蝸牛殼。本研究發現皺紋陸寄居蟹彈性適應有限殼源與海岸環境差異，或可借此監測台灣海岸的干擾與變化。

## Abstract

*Coenobita rugosus* is a dominant terrestrial species in Dongsha Island. Due to shortage of large shells, huge numbers of *C. rugosus* individuals are using the shell of *Achatina fulica*, a non-native species

in this island. This study was aimed to investigate how *A. fulica* shell affects the population structure of *C. rugosus*. I find that the size frequency of *C. rugosus* demonstrated a bimodal distribution. The small-size population carried shell from marine snails while the large-size population carried *A. fulica* shell. Medium-size individuals were generally lacking in the statistics and they occupied *A. fulica* shell too big for their body size. These indicate that *C. rugosus* increased in average body size after *A. fulica* invaded Dongsha Island. The logistic regression model was used in this study to provide a quantitative description of shell preference in which *C. rugosus* individuals are increasingly carrying *A. fulica* shell corresponding to the growing body size. The fitted curves derived from two sampling areas were significantly different indicating that more plentiful supply of turban shells on the fishing-allowed coast gave *C. rugosus* a wide-range of choices to gradually turn to using *A. fulica* as host shells. As found by this study the hermit crab is adaptive to host shells availability and environment changes, thus can be a useful resource for monitoring perturbation on Taiwan's coast.

**關鍵字：**非洲大蝸牛、皺紋陸寄居蟹、海岸監測、入侵種、邏輯回歸

**Key words:** *Achatina fulica*, *Coenobita rugosus*, coastal monitoring, invasive species, logistic regression

收件日期：2015 年 03 月 29 日      接受日期：2015 年 09 月 01 日

Received: March 29, 2015      Accepted: September 01, 2015

## 前 言

東沙島在 2006 年曾進行一次陸生軟體動物相調查，共記錄 13 科 26 種陸生蝸牛。這些蝸牛應是由臨近陸地擴散而來或人為引進，其中非洲大蝸牛 (*Achatina fulica*) 數量豐富且普遍分佈全島，可在地面與灌木叢下發現，是島上最大與最常見的陸生蝸牛，也觀察到島上的陸寄居蟹大量地利用非洲大蝸牛空殼。東沙島在 1900 年前只有少數漁民零星造訪，是一個植被茂盛的島嶼，20 世紀初才開始密集開發，非洲大蝸牛可能就是在這段時間入侵並成功建立族群 (Wu *et al.* 2007)。

非洲大蝸牛是 IUCN 認定的百大入侵物種之一，原產於東非，已成功入侵東南亞、南亞與許多太平洋島嶼，喜好溫暖濕度高的環境，頗適應人為干擾地區，會吃掉本土植物改變棲息地，競逐原生蝸牛，但也會變成當地掠食者的食物來源，如聖誕島的紅陸蟹 (*Gecarcoidea natalis*) 捕食非洲大蝸牛 (Lake and O'Dowd, 1991)。

皺紋陸寄居蟹 (*Coenobita rugosus*) 是東沙島上數量豐富的優勢陸生物種，以撿拾植物性有機碎屑為食，兼利用動物殘骸，是島上重要分解者之一。除海岸地帶有大量族群外，島內各處也有零星分佈，以夜間為主要活動時

間，族群結構穩定，最小成熟體長為甲長 9.40 mm，抱卵量由 500~15,000 顆不等，五至九月大潮期間可在國碑附近沙灘觀察到釋幼行為（施 2012a）。

Abram (1978) 研究指出，當地 *Coenobita compressus* 中大型個體偏好使用蠓螺殼、玉螺與蜃螺，中型個體偏好蜃螺與鳳凰螺，小型個體則是使用玉黍螺與蜃螺。作者也發現大型個體偏好使用舊殼，約有 1-2% 的破舊殼仍持續被利用，這類舊殼內部會被磨蝕，螺軸消失殼口變大，導致殼重明顯降低，性成熟個體基本上不會使用未經修改的新殼。蜃螺殼成為當地陸寄居蟹最愛好的殼種是因為蜃螺殼輕，且內部空間/重量比值在當地螺種中最高 (Osorno *et al.* 1998)。

Page and Willason (1982) 的研究指出，缺乏可用的大型空螺殼會改變當地陸寄居蟹族群結構，以致缺乏大型個體；東沙島沿岸蠓螺數量十分稀少，海岸空殼的數量是寄居蟹族群的限制因子之一，當空殼不夠時會影響到族群大小 (邱等 2011)，理論上大型陸寄居蟹數量應十分稀少 (施 2012a)。殼種與殼大小都會影響寄居蟹生長率，來自日本的外來種海螺入侵黑海後，導致該地寄居蟹體型變大 Hazlett (1981)。因入侵種非洲大蝸牛提供大量的可用空殼，東沙島的皺紋陸寄居蟹族群可能已經適應非洲大蝸牛空殼 (施 2012a)，造成大型個體數量增加。非洲大蝸牛是否造成皺紋陸寄居蟹族群結構的改變是本研究重點之一，同時試著客觀地描述與量化皺紋陸寄居蟹使用非洲大蝸牛殼的情況與依賴程度。

## 材料與方法

在夜間於各調查區海岸林邊緣設置掉落

式陷阱，於沙地上挖掘凹坑後，埋入 25 cm 高內面光滑垂直的塑膠桶，使其開口略低於地面，抹平周圍沙粒，於桶內放入秋刀魚後置放過夜，隔天清晨取回量測，每個樣區埋設兩個陷阱，相隔 30~50 m。本研究於 2014 年 8 月間進行，各樣區 (圖 1) 依序為：8/20 釣魚區海岸 (B) 預備試驗，8/21 釣魚區 (B)，8/22 國碑海岸 (A)，8/23 跑道中部珊瑚復育區海岸 (E)，8/24 內瀉湖口南岸 (C)，8/28 內瀉湖口北岸 (D) 與跑道東側海岸 (F)。

陸寄居蟹左側螯足與第一步足會用來封擋殼口保護自己，不會縮入體內，參照施 (2012b) 圖說以游標尺量測第一步足指節長 (fingerL) 與螯足可動指長 (pereopodL) 至 0.01 mm (圖 2)，這是非侵入式間接得知個體大小的方法，同時測量殼口寬與殼長，並參照邱等 (2011) 鑒別記錄殼種科別、殼外觀完整度與殼適度，殼適度是指螺殼對寄居蟹的屏蔽程度，分為三級，L 表示該殼過大，寄居蟹的左側螯足縮入後與殼口平面距離超過 5 mm 以上；O 表示剛好，左側螯足大致切齊殼口平面；S 表示過小，左側螯足凸出殼口平面 5 mm 以上，該個體無法躲入殼內。同時為便與其他研究比較，於各樣區樣本中隨機量取各尺寸個體的前盾長 (anterior shield length, ASL)，再以直線線性回歸求得前盾長與螯足可動指長或第一步足指節長間關係式。

本研究使用 R version 3.1.2 軟體 (R Core Team, 2014)，並依照 Zuur *et al.* (2007) 與 Crawley (2007) 方法整理分析。在以 classification tree models 分析皺紋陸寄居蟹據何選擇寄主螺殼時關係式為 factor (host) ~ pereopodL + fingerL + factor (location)；分析殼適度時是以 factor (shell fit) ~ fingerL + factor (fulica 0/1) 為關係式。

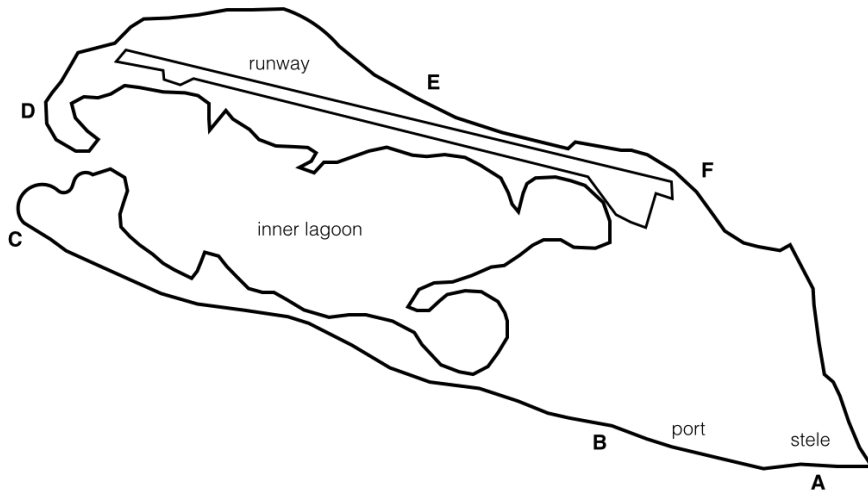


圖 1. 東沙島本研究採樣示意圖。A:國碑，B:釣魚區，C:內瀉湖口南岸，D:內瀉湖口北岸，E:跑道中部，F:跑道東側。

Fig. 1. Map of sampling sites in Dongsha Island. A: national column, B: fishing-allowed coast, C: inner lagoon south, D: inner lagoon north, E: mid-runway, F: runway east.

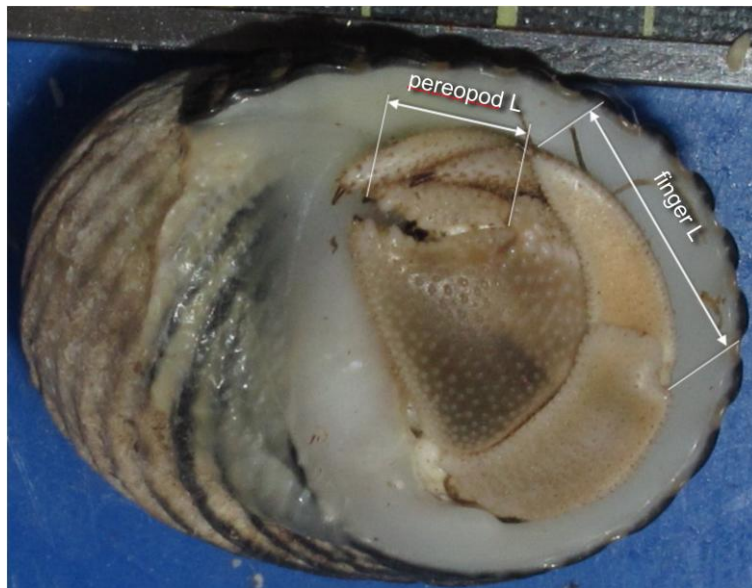


圖 2. 本研究所用皺紋陸寄居蟹體長參數量測說明。pereopod L 指蟹足可動指長，finger L 指第一步足指節長。

Fig. 2. Description of *C. rugosus* size measurement in this study. Pereopod L represents moveable finger length of cheliped; finger L represents dactylus length of the 1st ambulatory leg.

將皺紋陸寄居蟹選用非洲大蝸牛殼視作”1”，未使用視作”0”進行轉換後，選用 binomial 分佈進行 logistic regression 分析，算得最適描述曲線並據此推估半換殼第一步足指節長度 (half host displace length, HDL50)，HDL50 意思是隨機採集陸寄居蟹下，第一步足指節長度等於 HDL50 的群體中，會有一半的個體使用非洲大蝸牛殼。第一步足指節長大於 HDL50 的群體隨指長增加愈形依賴非洲大蝸牛殼，反之，第一步足指節長小於 HDL50 的群體則依賴率較低。

## 結 果

本研究共捕採集 402 隻皺紋陸寄居蟹，以東沙島東南段的釣魚區與國碑附近海岸各採集到 143 與 168 隻為多，跑道中部珊瑚復育區 63 隻，跑道東部 6 隻，內瀉湖口南端 22 隻，內瀉湖口北端 0 隻。13 個陷阱中，有三個捕獲率是 0，顯示皺紋陸寄居蟹的分佈並不均勻，熱點在東沙島東南段海岸。所採得皺紋陸寄居蟹螯足可動指長 1.37 mm~13.56 mm，平均長度 7.12 mm，第一步足指節長 3.47 mm~24.64 mm，平均長度 13.27 mm。使用 66 筆量測值來計算前盾長 ASL 與螯足可動指長 pereopodL 或第一步足指節長 fingerL 的線性回歸關係式，pereopodL 在 4.94 mm~23.62mm 區間，fingerL 涵蓋 2.25 mm~11.63mm，求得關係式  $\text{fingerL} = 0.65 \times \text{ASL} - 0.04$  ( $R^2 = 0.96$ ) 與  $\text{pereopodL} = 1.16 \times \text{ASL} + 0.65$  ( $R^2 = 0.95$ )，足供本實驗推估使用。

402 隻皺紋陸寄居蟹所使用殼種與第一步足指節長分佈範圍如圖 3 所示，非洲大蝸牛(*A. fulica*)數量為 212 隻，其次是蟹螺科(Neritidae)有 75 隻，金口鐘螺 (*Chrysostoma paradoxum*

Born, 1778) 有 58 隻，蠔螺科 (Turbinidae) 有 26 隻，蟹守螺科 (Cerithiidae) 8 隻，骨螺科 (Muricidae) 8 隻，織紋螺科 (Nassariidae) 5 隻，法螺科 (Ranellidae) 5 隻，玉螺科 (Naticidae) 2 隻，鳳螺科 (Babyloniidae) 2 隻，鳳凰螺科 (Strombidae) 1 隻。從皺紋陸寄居蟹第一步足指節長度分佈 (圖 3) 來看，利用非洲大蝸牛殼的個體最大，中大個體漸次利用蠔螺殼，中型個體進駐蟹螺殼，而金口鐘螺是屬於小型個體偏好的殼種。其餘殼種數量偏少不是皺紋陸寄居蟹在東沙島上主要利用的殼種。

為了進一步探討皺紋陸寄居蟹對殼種的利用是否有體長上的差異，本人選用 classification tree 模式分析，並檢視殼種上的偏好是否有地域上的區別。選用螯足可動指長與第一步足指節長與樣區三個參數來分析殼種選擇偏好，結果如圖 4 所示，當第一步足指節長  $\text{fingerL} \geq 6.51$  mm 所使用殼種有 91% 是非洲大蝸牛，少數為蠔螺；在  $\text{fingerL} < 6.51$  mm 族群中，可再以螯足可動指長 pereopodL 做大小分群，在  $\text{pereopodL} \geq 7.68$  mm 的群體中較大個體 ( $\text{fingerL} > 6.17$  mm) 是選用蠔螺殼，小個體主要利用蟹螺殼，因此  $6.17 \text{ mm} < \text{fingerL} < 6.51$  mm 的個體主要都利用蠔螺殼；在  $\text{pereopodL} < 7.68$  mm 的群體中，小個體 ( $\text{pereopodL} < 6.38$  mm) 主要使用金口鐘螺，顯示使用金口鐘螺的陸寄居蟹個體最小，而  $6.38 \text{ mm} \leq \text{pereopodL} < 7.68$  mm 群體偏好殼種則出現了地域區別，在釣魚區是偏好金口鐘螺，在國碑海岸則是偏好蟹螺殼。

皺紋陸寄居蟹體型呈現雙峰型分佈 (圖 5)，大個體在右側峰群，小個體在左側峰群，中間體型個體極少。進一步分析發現，屬於右側峰群的大個體高比例使用非洲大蝸牛殼，左峰群則背負海源螺殼。

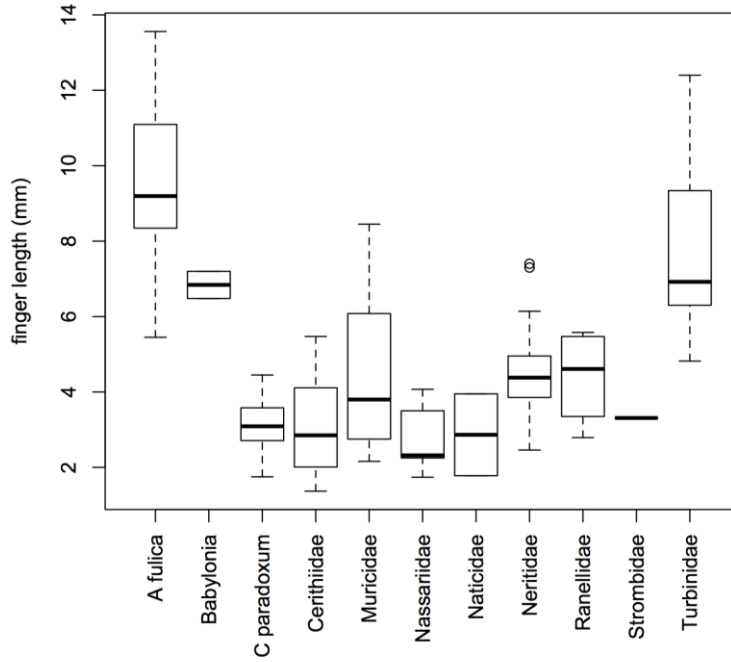


圖 3. 皺紋陸寄居蟹在不同寄主螺殼中的體長分佈。finger length 指第一步足指節長。

Fig. 3. Distribution of *C. rugosus* size in different host shells. Finger length represents dactylus length of the 1st ambulatory leg.

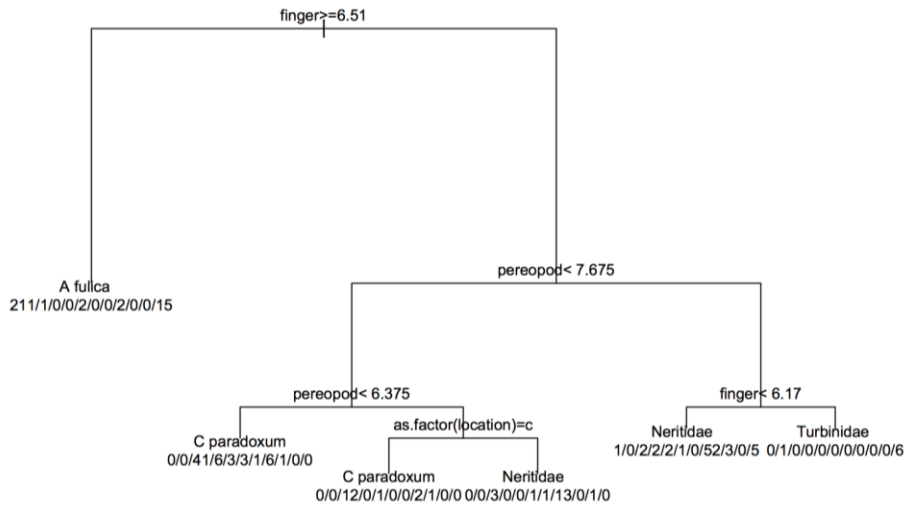


圖 4. 皺紋陸寄居蟹殼種選擇偏好分析。finger: 第一步足指節長，pereopod: 螯足可動指長。

Fig. 4. Host shell selection of *C. rugosus* accessed through classification tree modal. Finger, the dactylus length of the 1st ambulatory leg; pereopod, movable finger length of cheliped.

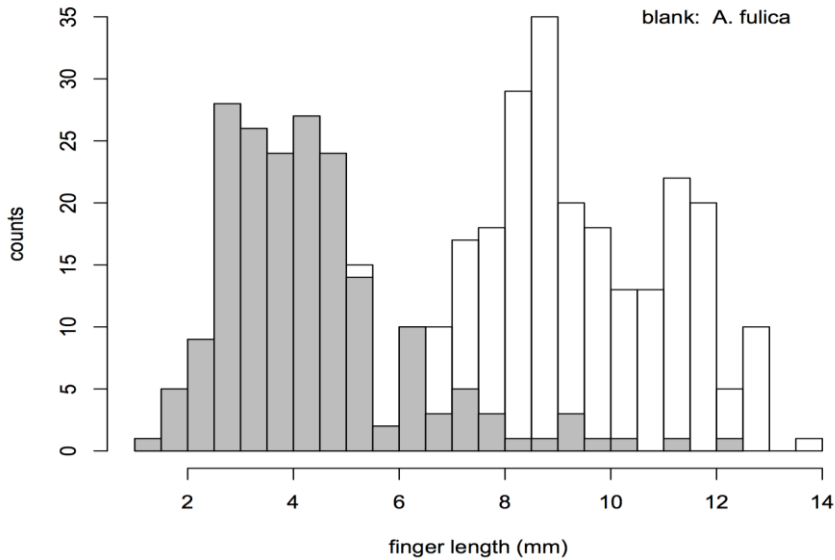


圖 5. 皺紋陸寄居蟹體長呈現雙峰型分佈。

Fig. 5. Bimodal size frequency distribution of *C. rugosus*.

在一個空殼來源充足的環境，陸寄居蟹應可找到尺寸最剛好的空殼，達到保護又方便移動的目的，定義此殼適度為”O”，因此可利用殼適度輔助判斷東沙島上空殼供給的瓶頸為何。選用第一步足指節長（fingerL）與是否背負非洲大蝸牛殼（fulica）作為分析殼適度的影響因子，結果如圖 6 所示。fingerL < 5.94 mm 的小型個體有 70% 能找到尺寸剛好的殼，大型個體（fingerL ≥ 8.16 mm）有 78% 無法使用適中的螺殼，中間體型（5.94 mm ≤ fingerL < 8.16 mm）若使用非洲大蝸牛殼者有 56% 螺殼過大，26% 螺殼過小，若使用海源螺殼則有 14% 螺殼過大，48% 螺殼過小。可知小型個體所用的海源螺殼如蜚螺或金口鐘螺等供應是充足的，但背負非洲大蝸牛殼的中大型個體多呈現住所過大或過小的現象。

綜合上述結果可知，若移除非洲大蝸牛空殼，東沙島上應是屬於缺乏大型螺殼供給的環境，非洲大蝸牛正巧彌補了島上皺紋陸寄居蟹

對大型螺殼的需求。可知非洲大蝸牛對東沙島上灰白陸寄居蟹族群結構的影響已不容忽視，此干擾程度應予以客觀描述與量化，以提供後續監測與不同樣點間比較。在此引入 logistic regression 來描述各體長個體對非洲大蝸牛殼的利用情況，結果如圖 7 所示。皺紋陸寄居蟹在 fingerL=4 mm 開始利用非洲大蝸牛殼，fingerL 在 6 mm~8 mm 區間是轉換殼種高峰，而成長至 fingerL=10 mm 後改使用非洲大蝸牛殼。此分佈最適描述曲線為  $F(x) = e^{(1.33x-9.28)}$ ， $p < 0.01$ ， $R^2=70\%$ ，經計算得知全島陸寄居蟹 HDL50 為 fingerL = 6.97 mm。再個別分析國碑海岸與釣魚區海岸蝸牛殼利用狀況，發現兩地的最適曲線顯著地不同（ANOVA,  $p < 0.05$ ），國碑海岸陡峭許多，算得 HDL50（國碑海岸）為 6.78 mm 與 HDL50（釣魚區）為 7.19 mm，表示生活在國碑海岸的皺紋陸寄居蟹會比釣魚區的族群在更小體長就得轉換改用非洲大蝸牛殼。

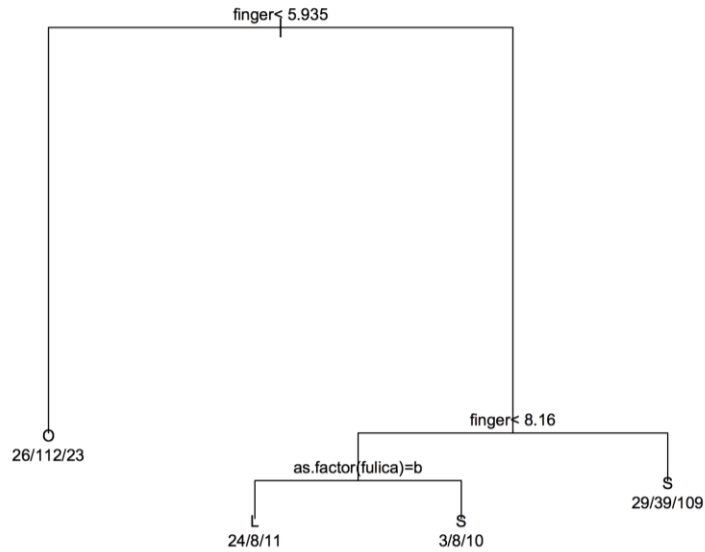


圖 6. 中等體型的皺紋陸寄居蟹背負過大的非洲大蝸牛殼。

Fig. 6. Medium-size *C. rugosus* individual occupied over-size *A. fulica* shell. L/O/S: large/suitable/small.

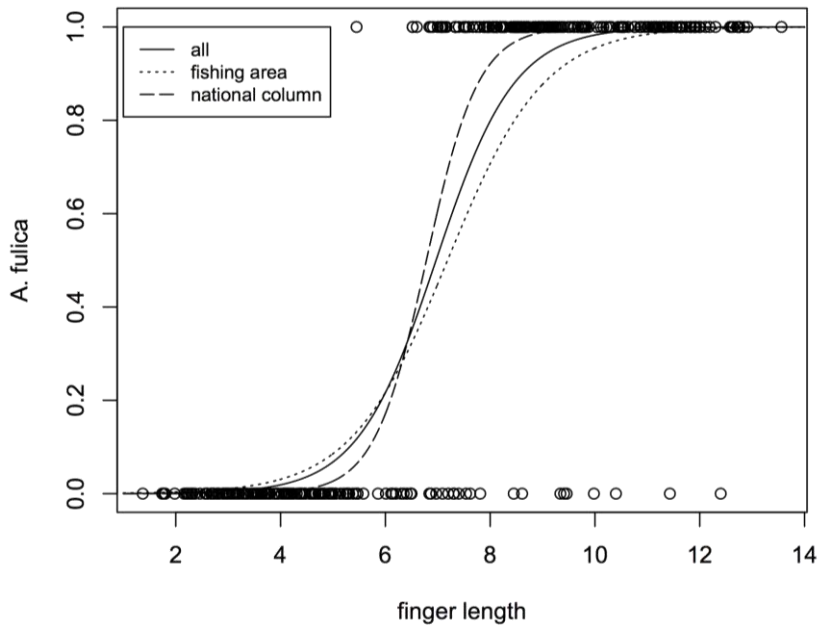


圖 7. 經由 logistic regression 分析發現，生活在釣魚區與國碑海岸的皺紋陸寄居蟹是以不同的模式利用非洲大蝸牛殼 (ANOVA,  $p < 0.05$ )。

Fig. 7. Base on logistic regression analysis, *A. fulica* shell usage by *C. rugosus* showed distinct patterns on fishing-allowed coast and national column coast (ANOVA,  $p < 0.05$ ).

## 討 論

東沙島的皺紋陸寄居蟹會在不同的體長階段背負不同的螺殼，隨體長增加會利用的螺種越少，大型個體主依賴非洲大蝸牛殼，而同體長區間個體在不同地點選用不同螺種，符合前人研究提出彈性適應可用資源的現象 (Abrams, 1978; Hazlett, 1981; Page and Willason, 1982, Terossi, 2006; 施, 2012a)。施 (2012a) 於 2011 年 11 月至 2012 年 12 月曾在東沙島針對皺紋陸寄居蟹做了一次調查，結果顯示皺紋陸寄居蟹使用非洲大蝸牛殼的比例為 94.1%，2.7% 使用蜆螺科，2.3% 使用蝶螺科，其餘則為鳳螺與玉螺。但在本研究中，非洲大蝸牛殼使用率 52.7%，蜆螺使用率增加至 18.7%，對小型個體相當重要的金口鐘螺 (14.4%) 則未曾在其研究中提及。施 (2012a) 所描述個體較大，而本研究涵蓋體長區間較廣，推測是造成螺種使用比例不同的原因，但也不排除陸域或海域生態已經改變，這需要進一步研究才能釐清。

十足目甲殼類的體長頻度分佈以單峰型為主，作者認為其研究的海生寄居蟹出現不常見的雙峰型體長，可能是曾發生了高量的幼生補充 (Mantelatto and Sousa, 2000)。在馬紹爾 Enewetak Atoll 曾觀察到陸寄居蟹 *Coenobita perlatus* 出現雙峰型體長分佈，在缺乏生長資料下作者無法排除年級群效應，但同時作者提出另一解釋，認為雙峰型體長現象是因為該調查點只有大型與小型螺殼被沖積上岸，缺乏中間體型個體所需要的中等尺寸螺殼，而另一調查點只有小型螺殼供應故呈單峰，同時作者發現眾多中間體型個體是使用過大的螺殼 (Page and Willason, 1982)。在缺乏證據下本研究同樣無法排除年級群是雙峰型體長頻度分佈的原

因，但 Angel (2000) 證明殼的大小會限制寄居蟹的生長，在 Page and Willason (1982) 與 Mantelatto and Sousa (2000) 研究中都只在特定採樣點才觀察到雙峰型體長現象，表示不同年級群的陸寄居蟹體長還是受限於當地要有夠大的空殼供應。東沙島本缺乏大型海源螺殼供給，直到人為引入非洲大蝸牛後，陸寄居蟹慢慢適應、利用非洲大蝸牛殼，體型才擺脫海源螺殼的大小限制。同時本研究也觀察到中間型個體提早佔入過大空殼現象，因海源螺殼稀少，有 56% 個體背負過大的非洲大蝸牛殼。因此本人認為，非洲大蝸牛所供應的大型空殼，造成東沙島皺紋陸寄居蟹體長增大，以致族群結構呈現雙峰型。

為何死亡的非非洲大蝸牛尺寸無法銜接供應皺紋陸寄居蟹利用，本人推測非洲大蝸牛殼必須夠大，該蝸牛殼厚度才堅實堪用，能在皺紋陸寄居蟹以滾動翻落方式躲避天敵時不至於過度損害，達到躲避天敵、抗磨損與避免水分流失的功能，同時個體變大後天敵相對變少，這是皺紋陸寄居蟹必須夠大才開始利用非洲大蝸牛殼的原因。

Nakasone (2001) 在日本沖繩研究發現大型雌性 *Coenobita purpureus* 與 *Coenobita cavipes* 都使用非洲大蝸牛空殼，這些較輕的蝸牛殼讓陸寄居蟹從島嶼內部跋涉至海岸釋放幼生不致消耗太多能量。東沙島皺紋陸寄居蟹廣佈全島 (施 2012b)，是否受益非洲大蝸牛殼值得探討。在 Page and Willason (1982) 研究中成熟個體是在體長雙峰的右峰中出現，但施 (2012a) 研究發現皺紋陸寄居蟹最小性成熟體長為背甲長 9.40 mm 是坐落在本研究左半峰上 (fingerL=3.93 mm)，此成熟體長偏小的原因還不清楚。由此可知背負非洲大蝸牛殼的陸寄居蟹個體都已經性成熟，個體越大孕卵數越

多也更能抵抗天敵攻擊，增加族群數量的潛能更高，是否會排擠島上食性相近的沙蟹或圓軸蟹等共域生物是國家公園管理處應該注意的。

施（2012a）選擇優勢且分佈範圍廣的皺紋陸寄居蟹做為東沙島生態系監測指標生物。陸寄居蟹的螺殼選擇彈性適應，反映了各地海域海岸生態特色，以及當地海岸空殼長期供應與體長分佈狀況是否發生改變，輔以 logistic regression 進行更客觀的螺殼轉換分析，比較各個螺種依賴程度，可以作為進一步研究設計參考，提供進一步調查海域環境或優勢螺種消長的線索。

楊（2012）提出公民科學家的概念，藉由各地志工們協助搜集數據，研究人員進行分析，結合兩者達成長期、大範圍的監測調查。台灣現有的海域長期調查工作雖不少，例如水產試驗所的 TaiCOFI 計劃，但所見變化常常囿於自然環境本身的不規則擾動而難以界定，且民眾不易理解。陸寄居蟹調查相當適合志工參與，只需要一隻游標尺就能進行，卻能幫助找出似同實異的微棲地，除提供選擇人工投放空殼回歸海岸的地點資訊，也能持續監測活動成效，或檢視大型螺類撿拾漁撈壓力是否增加。綜合以上，借助公民科學家進行陸寄居蟹的調查，也許是變化大又承受過度開發壓力的台灣海岸一個可行的長期監測方式。

## 謝 誌

感謝海洋國家公園管理處陳曉怡技士與東沙管理站洪登富技士，以及東沙管理站其他同仁給予的協助。並感謝清華大學生命科學系蘇士哲教授撥空展讀與指正，這份亦師亦友的情誼銘感五內。

## 參考文獻

- 邱郁文、黃彥銘、蘇俊育。2011。寶貝東沙-潮間帶軟體動物篇。海洋國家公園管理處。
- 施習德。2012a。東沙島潮間帶至陸域蟹類與寄居蟹調查。海洋國家公園管理處成果報告。
- 施習德。2012b。鐵甲武士：東沙島海濱蟹類。海洋國家公園管理處。
- 楊懿如、張志恣。2012。運用公民科學協助台灣蛙類保育。國家公園學報 22(4): 55-62。
- Abrams, Peter. 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). *Oecologia* 34: 239-253.
- Angel, J.E.. 2000. Effects of shell fit on the biology of hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243: 169-184.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd. West Sussex.
- Hazlett, B.A.. 1981. The behavior ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 1-22.
- Lake, P.S. and D.J. O'Dowd. 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: biotic resistance to invasion by an exotic snails. *Oikos* 62(1): 25-29.
- Mantelatto, F.L.M. and L.M. Sousa. 2000. Population biology of the hermit crab *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Anomura, Diogenidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. *Nauplius* 8(2): 185-193.

- Osorno, J.L., F.C. Lourdes, and R.J. Cristina. 1998. Are hermit crabs looking for light and large shells?: evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 222: 163-173.
- Page, H.M. and S.W. Willason. 1982. Distribution patterns of terrestrial hermit crabs at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Pacific Science* 36(1): 107-117.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Terossi, M., D.L.A. Esposito, A.L. Meireles, R. Biagi, and F.L. Mantelatto. 2006. Pattern of shell occupation by the hermit crab *Pagurus exiles* (Anomura, Paguridae) on the northern coast of Sao Paulo State, Brazil. *Journal of Natural History* 40(1-2): 77-87.
- Wu, S.P., C.C. Hwang, H.M. Huang, H.W. Chang, Y.S. Lin, and P.F. Lee. 2007. Land molluscan fauna of the Dongsha Island with twenty new recorded species. *Taiwania* 52(2): 145-151.
- Nakasone, Yukio. 2001. Reproductive biology of three land hermit crabs (Decapoda: Anomura: Coenobitidae) in Okinawa, Japan. *Pacific Science* 55(2): 157-169.
- Zuur, A.F., E.N. Ieno, and G.M. Smith. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer. New York.

