

On peut se procurer des tirés à part des articles parus dans *Treubia* Vol. VI et les volumes suivants à la Rédaction contre paiement d'avance (fl. 0.01 par page d'imprimé, fl. 0.05 par planche noire et fl. 0.20 par planche colorée).

La Rédaction de *Treubia*.
Zoologisch Museum
Buitenzorg, Java.

EINIGES ÜBER DIE BIOLOGIE OST-INDISCHER MANGROVEKRABBen.

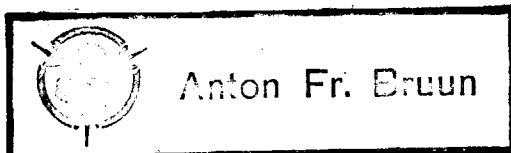
Von

J. VERWEY.

(Laboratorium voor het Onderzoek der Zee, Batavia).

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
Einleitung	169
Material und Methode	170
ERSTER TEIL. Die Zonenbildung in der Mangrove	172
A. Die Zonenbildung (Brachyura und Gastropoda)	172
B. Nähere Besprechung der Zonen	182
ZWEITER TEIL. Die Biologie von <i>Uca signatus</i> (HESS), mit vergleichenden Bemerkungen über die Biologie einiger anderen Krabbenarten.	199
1. Das Graben der Höhlen	199
2. Das Winken und seine Bedeutung	205
3. Die Aufnahme der Nahrung	210
4. Die Probleme der Krabbenatmung	224
5. Der Einfluss einiger Reize	247
a. Einfluss der Temperatur	247
b. Einfluss der Lichtreize	248
6. Die Fortpflanzung und Entwicklung	250
Zusammenfassung	255
Literatur	257



LIBRARY
DIVISION OF SCIENCE

EINIGES ÜBER DIE BIOLOGIE OSTINDISCHER MANGROVE-KRABBen.

EINLEITUNG.

Die Fauna der Mangrove, des Gebietes der sogenannten Flutwälder, bildet oekologisch ein nicht weniger charakteristisches ganzes als die Flora. Der Salzgehalt des Wassers und des Bodens, die damit zusammenhängende Einförmigkeit der Vegetation und des Schlammbodens, das stets wechselnde Spiel von Flut und Ebbe, die jeden Tag Futter bringen und zurücklassen, nicht zum mindesten die feuchtwarme Umgebung, diese zusammen bewirken das Zustandekommen einer Tierwelt, die mehr Interesse beanspruchen darf, als ihr bis jetzt zu Teil wurde.

Das Mangrovegebiet entsteht, wo Flüsse ins Meer ausströmen. Die Flüsse führen Schlamm an, der sich besonders da ablagert, wo die Schnelligkeit des Stromes geringer wird, wo das Land ins Meer taucht. Der feinste Schlamm wird ins Meer hineingeführt, der gröbere Schlamm bildet an der Küste einen Schlammboden, der während der Ebbe zum Teil trocken liegt, auf der Grenze zwischen dem Meer und dem Land legt die Mangrove dieses Land fest. Wo die Mangrove ausgedehnte Strecken einnimmt, fallen die Wälder von weitem auf. Als eine üppige dunkelgrüne Zone zeichnet sich die Küste jedem ab, der sich ihr über das Meer nähert. Man hat ein ausgedehntes Deltagebiet vor sich, in welchem die Gewässer, an Grösse abwechselnd von breiten Flüssen bis zu schmalen Gräben, sich verkriechen im Wald der Mangrovebäume, deren Stelzwurzeln dem Boden Festigkeit verleihen.

Die Tiefe des Mangrovegebietes, wenn man vom Meer aus in den Wald hineingeht, wird bestimmt durch die Stromstärke der betreffenden Flüsse und den Tidenhub. Wo die Flut bis zu zwei Meter über das Niveau der Ebbe reicht, ist die Zone breiter als da, wo der Unterschied nur einen Meter beträgt. Wo die Flüsse schnell strömen und dadurch das Meerwasser nicht eindringen lassen, setzt die Süßwasserflora sich fort bis dicht an das Meer (bei Batavia Moeara Angke).

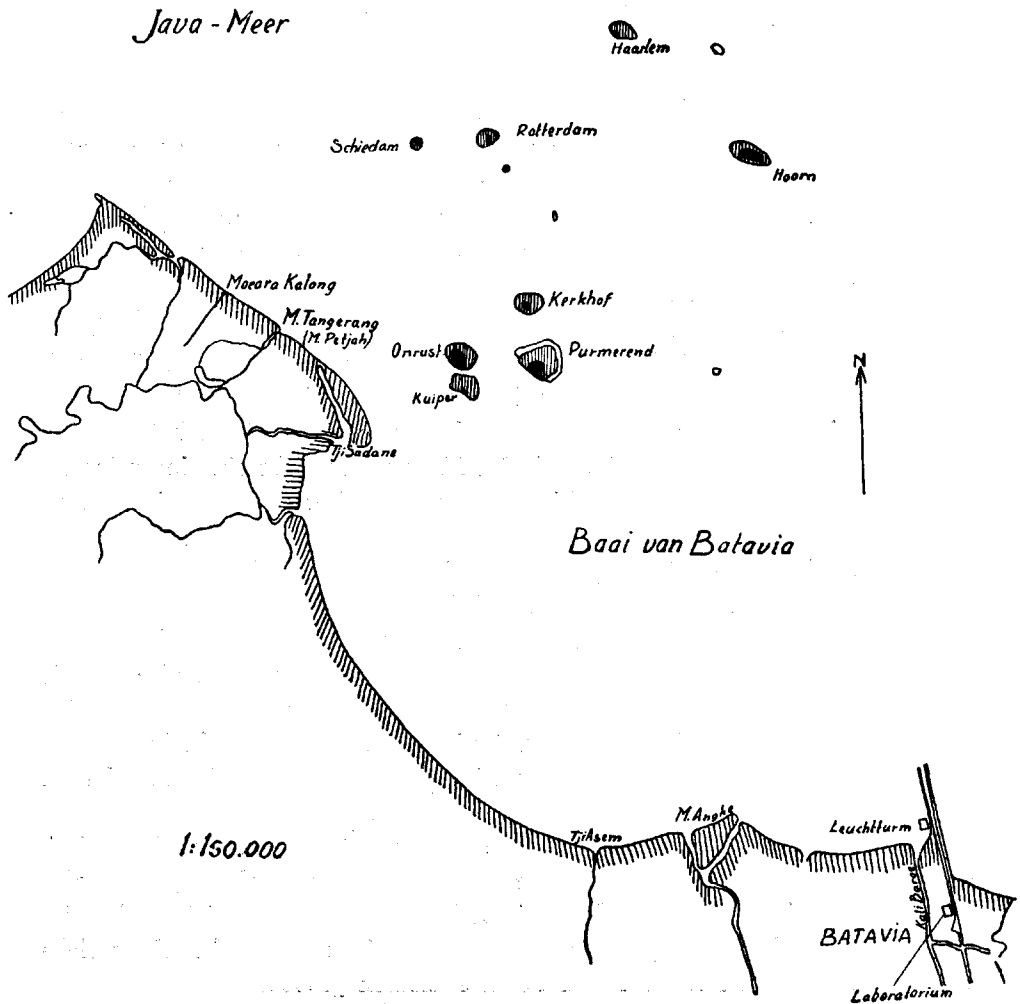
Wo das Mangrovegebiet unberührt geblieben ist (das Holz ist sehr wertvoll) und seine ideale Zusammensetzung behalten hat, kann man mehr oder weniger deutlich einige Baumzonen unterscheiden, die ihre Entstehung dem verschiedenen Grad der Bodenfeuchtigkeit verdanken und für die also, wo sie an den Flüssen grenzen (nicht einwärts, wo die Abwässerung schlecht ist), eine gewisse Höhe über dem Meeresniveau typisch ist. Eine Zonenbildung unter Einfluss des Salzgehaltes (weit vom Meere im Mittel weniger salzig als nahe am Meere) scheint bei Batavia nur wenig ausgeprägt zu sein.

Die Fauna der Flutwälder ist schon deshalb nicht weniger charakteristisch als die Flora, da sie, genau wie diese, vom Brackwasser abhängt und also grossen Unterschieden im Salzgehalt dieses Wassers ausgesetzt ist. Weiter ist diese Fauna charakteristisch, da sie zum grossen Teil aus Arten besteht, welche Schlamm fressen und sich zu ihrem Schutze Höhlen graben.

Von dieser Fauna habe ich nur einige Krabbenarten auf ihre Biologie untersucht. Besonders die Winkerkrabben sind reizend und ich habe mich bemüht im zweiten Teil einige ihrer Lebensgewohnheiten, wie das Graben, das merkwürdige Winken und das Fressen für *Uca signatus* ausführlicher zu beschreiben. Dabei bin ich auf das anziehende Problem der Atmung amphibisch lebender Krabben näher eingegangen, als in einem solchen Beitrage vielleicht gerechtfertigt wäre; es schien mir aber verkehrt diese Notizen gesondert zu publizieren.—Man findet einige oekologischen Wahrnehmungen über Schnecken erwähnt, sie sind aber oberflächlich und betreffen nur die Zonenbildung.

MATERIAL UND METHODE.

Die Untersuchungen fanden grösstenteils in der Nähe von Batavia statt, und zwar besonders im Deltagebiet der Tji Sedane gegenüber der Insel Onrust in der westlichen Hälfte der Bai von Batavia. Ganz besonders untersuchte ich hier die Moeara Petjah (oder M. Tangerang) und Moeara Kalong. Ich hatte



weiter kurz Gelegenheit auch die berühmte Mangrove bei Tjilatjap an der Südküste Javas, die viel ausgedehnter ist als die bei Batavia, kennenzulernen, und weiter sammelte und beobachtete ich einige Stunden lang in der Nähe von Soerabaja, Ost-Java. Ich erhielt weiter, durch die freundliche Mithilfe der Frau BRINK-VAN MULLEM, aus Piroe, West-Ceram, Winkerkrabben von dort lebend zugesandt, die ich einige Zeit im Laboratorium studierte.

Das Verlandungsgebiet bei Batavia ist ziemlich ausgedehnt; es umfasst mehrere Flussmündungen, von denen jede ihr eigenes Gepräge hat, was Fauna und Flora betrifft. Die Mangrovelandschaft an sich ist aber so typisch, dass es nicht schwer war, die Zonen, die ich an einer kleinen Stelle bei Batavia unterscheiden lernte, in anderen Mangrovegebieten wiederzufinden, nicht nur bei Batavia, sondern auch an der Südküste und in Ost-Java. Und es würde lohnend sein, zu untersuchen, in wieweit die weiter unten gegebene Unterscheidung sich an weiteren Stellen durchführen lässt.

Ausser im freien studierte ich die Tiere, speziell *Uca*, in der Gefangenschaft. Es ist anziehend, diese Tiere in der Gefangenschaft kennenzulernen und man ist anfangs erstaunt, wie leicht die meisten sich halten lassen. Ich richtete Terrarien aus Mangroveschlamm für sie ein, die auf der einen Seite fast ganz mit Schlamm, auf der andern Seite mit Brackwasser oder Meerwasser gefüllt waren. Dabei wählten die Tiere sich selbst den höher liegenden Schlamm oder den ganz nassen in der Nähe des Wassers. Dann und wann füllte ich das ganze Terrarium mit Wasser, das ich einen Tag stehen liess; bisweilen rührte ich ausserdem in diesem Wasser. Die ganz oberflächliche Schicht des Schlammes wurde in dieser Weise erneuert und nachdem ich das Wasser wieder abgesogen hatte, kamen die Tiere aus den Höhlen hervor und fanden den Tisch aufs neue gedeckt. Die Terrarien hatte ich unbedingt an der Sonne zu halten, da die Tiere sonst nicht zum Vorschein kamen und schliesslich in ihren Höhlen starben. Diese Krabben, für die die Tropennacht zu kühl ist, kommen oft erst einige Stunden nach Sonnenaufgang aus ihren Verstecken hervor und werden aktiv wenn ein Mensch die brennende Hitze der Mangrove kaum länger erträgt.

Einen Teil der Untersuchungen führte ich in einem Hilfslaboratorium auf der Insel Onrust aus, die in der Nähe der Mangrove liegt. Ich bin dafür Herrn und Frau STEINFURTH, dem Administrator und Arzt dieser Quarantaine-station, zu besonderem Dank verpflichtet.

Das Material wurde in Holland bestimmt. Die Crustaceen sandte ich Dr. J. G. DE MAN, Ierseke, der sich keine Mühe sparte, mir durch ausführliche Synonymangaben und das Kopieren von Beschreibungen zu helfen. Die Mollusken wurden von Fräulein W. S. S. VAN BENTHEM JUTTING, Zoologisches Museum der Universität Amsterdam, identifiziert. Eine schnellere Bearbeitung des Materials hätte niemand liefern können. Einige Fische wurden von Prof. Dr. L. F. DE BEAUFORT, einige Nacktschnecken von Dr. ENGEL, Zoologisches Museum, Amsterdam, untersucht; auch ihnen bin ich zu grossem Dank verpflichtet. Nach dem Tode von Dr. DE MAN wurden die übrigen Krabben von Dr. H. BALSS, München, identifiziert; auch ihm sei hier herzlichst gedankt.

Weiter habe ich Ir. B. MARKUS, dem Technologen unseres Laboratoriums, für seine Hilfe bei der Ausführung der ernährungsphysiologischen Versuche zu danken, und Dr. Ir. C. P. MOM, Direktor der Station für Wasserreinigung, für Hilfe und Ratschläge. Schliesslich Dr. BOSCHMA, Dr. UMBGROVE und Herrn WIJNHAMER für die Aufnahme der Photographien.

Was die Literatur anbelangt, so ist über die Lebensweise von *Uca*, der es hier speziell gilt, ziemlich viel gearbeitet worden. Besonders die Beiträge von PEARSE, von denen der erste, von 1912, der wertvollste ist, werde ich oft nennen. Sehr exakt sind die Beobachtungen, die HYMAN über die larvale Entwicklung publiziert hat. Was die Literatur über die Atmung amphibisch lebender Krabben anbelangt, so ist man erstaunt, wie wenig seit der Zeit MILNE-EDWARDS' und MÜLLERS darüber publiziert wurde. Die alten Beobachtungen MÜLLERS, die teilweise unrichtig sind, findet man fehlerlos bis in unsere neuesten Handbücher kopiert, ohne dass sie in den indessen vergangenen 70 Jahren wiederholt wurden.

Der erste Teil dieses Beitrags behandelt die Zonenbildung in der Mangrove, und zwar die der Brachyuren und Schnecken; der zweite Teil befasst sich mit der Biologie von *Uca signatus* (HESS), mit vergleichenden Bemerkungen über die Biologie anderer Krabbenarten.

ERSTER TEIL.

DIE ZONENBILDUNG IN DER MANGROVE.

A. DIE ZONENBILDUNG (Brachyura und Gastropoda).

Die oekologischen Bedingungen, die sich die hier zu behandelnden Arten suchen, kommen am deutlichsten in der Zonenbildung zum Ausdruck, der wir überall in der Mangrove mehr oder weniger deutlich begegnen.

Beschränkt man sich auf Krabben, so lassen sich bei Batavia die folgenden Zonen unterscheiden.

1°. Die Zone von *Sesarma taeniolata* WHITE.

Sie ist die höchste und reicht vom Niveau der Springflut (bisweilen vielleicht noch etwas höher) bis wenig unter das Niveau des gewöhnlichen Hochwassers. Ausser von *taeniolata* wird diese Zone von *S. meinerti* DE MAN und von der Paguride *Coenobita cavipes* STIMPSON bewohnt.

2°. Die Zone von *Uca consobrinus* (DE MAN).

Sie wird von dem obersten Teil der Schlammبانke, der noch regelmässig von dem gewöhnlichen Hochwasser erreicht wird, gebildet.

3°. Die Zone von *Uca signatus* (HESS).

Diese Zone bildet bei Batavia für den gelegentlichen Besucher die Hauptzone. Sie reicht von wenig unter dem Niveau des Hochwassers bis dahin, wo der Schlamm ganz nass zu werden beginnt und umfasst also den Teil der Schlammبانke, der von mittlerer Härte ist. Ausser von *U. signatus* wird sie, offenbar besonders in ihrem oberen, an der 2. Zone grenzenden

Teil, von einer kleinen Krabbe bewohnt, die erst vor einigen Jahren beschrieben wurde: *Ilyoplax delsmanni* DE MAN.

4°. Die Zone von *Metaplex elegans* DE MAN.

Diese Zone lässt sich, wenn die Verhältnisse günstig sind, in zwei Subzonen teilen: a. Die Zone von *Metaplex elegans sensu stricto*,

b. „ „ „ *Paracleistostoma depressum* DE MAN.

Diese vierte Zone fängt an, wo man in den Schlamm einzusinken beginnt und sie setzt sich nach unten bis zum Niveau der niedrigen Ebbe fort. In ihrem oberen, etwas mehr konsistenten Teil bevölkert *Metaplex* den Schlamm zu Hunderten, in ihrem niederen, „schlammigeren“, ganz feuchten Teil ist *Paracleistostoma* Leittier.

Es wird diese Zone ausserdem von einigen *Sesarma*-arten bewohnt, von denen besonders die erste äusserst allgemein sein kann: *Sesarma bataviana* DE MAN und *Sesarma cumolpe* DE MAN. Weiter kommt bei Batavia als Seltenheit vor: *Uca urvillei* H. M.-EDWARDS.

5°. Die Zone von *Scylla serrata* (FORSKAL).

Scylla serrata, die in Indien überall bekannte Kepiting, bewohnt den Schlamm, der unter oder wenig über dem Niveau niedriger Ebbe liegt.

Das ganze Gebiet, das die Zonen 1-5 umfasst, wird weiter von einem Thalassiniden bewohnt, dessen Biologie wir ebenso ausführlicher behandeln werden: *Thalassina anomala* HERBST. Wir werden weiter unten sehen, weshalb diese Art so allgemein verbreitet ist. Ausserdem gibt es eine Krabbenart, die eine grosse Verbreitung in der Mangrove zu besitzen scheint, die aber offenbar eine nächtliche Lebensweise hat, weshalb man ihr fast nur beim Ausgraben begegnet: *Macrophthalmus definitus* WHITE. Und schliesslich will ich, da sie für uns Interesse hat, noch nennen *Tachypleus gigas* (MÜLLER) (= *Limulus moluccanus* LATR.).

Es ergibt sich also, wenn man einen idealen Durchschnitt durch den Rand einer Schlammbank herstellt, nebenstehendes Bild (Fig. 1).

Die Figur wird besser verständlich, wenn wir weiter unten die Biologie der Tiere ein wenig kennen lernen werden. Der Tidenhub bei Batavia (man sehe die Gezeitentafel auf Seite 181) beträgt 0.2 m - 1.10 m, in der Mangrove also etwas mehr. Der vertikale Höhenunterschied zwischen Zone 1 und 5 beträgt also maximal ungefähr 1.20 m. Es sei aber gleich hinzugefügt, dass dies nur für den Rand der Schlammbänke gilt. Die Mitte der Bänke ist immer niedriger als der Rand und durch die schlechte Abwässerung hat man da ein ganz feuchtes Gebiet, mit zusammengeschobenen Zonen, von denen besonders die unteren viel höher als die ihnen entsprechenden an der Aussenseite der Bänke liegen. Es ist meistens sehr schwer auf diesem Innenteil der Bänke überhaupt etwas von Zonen zu erkennen.

Es versteht sich, dass die fünf genannten Zonen auch von anderen Tieren und nicht nur von Krabben charakterisiert werden. Der Schlamm dient naturgemäss auch anderen Tieren zum Futter und da die Zeit des Trockenliegens den Charakter des Schlammes ändert, ändert sie ebenso die Futterverhältnisse und beeinflusst sie damit die lebende Welt.

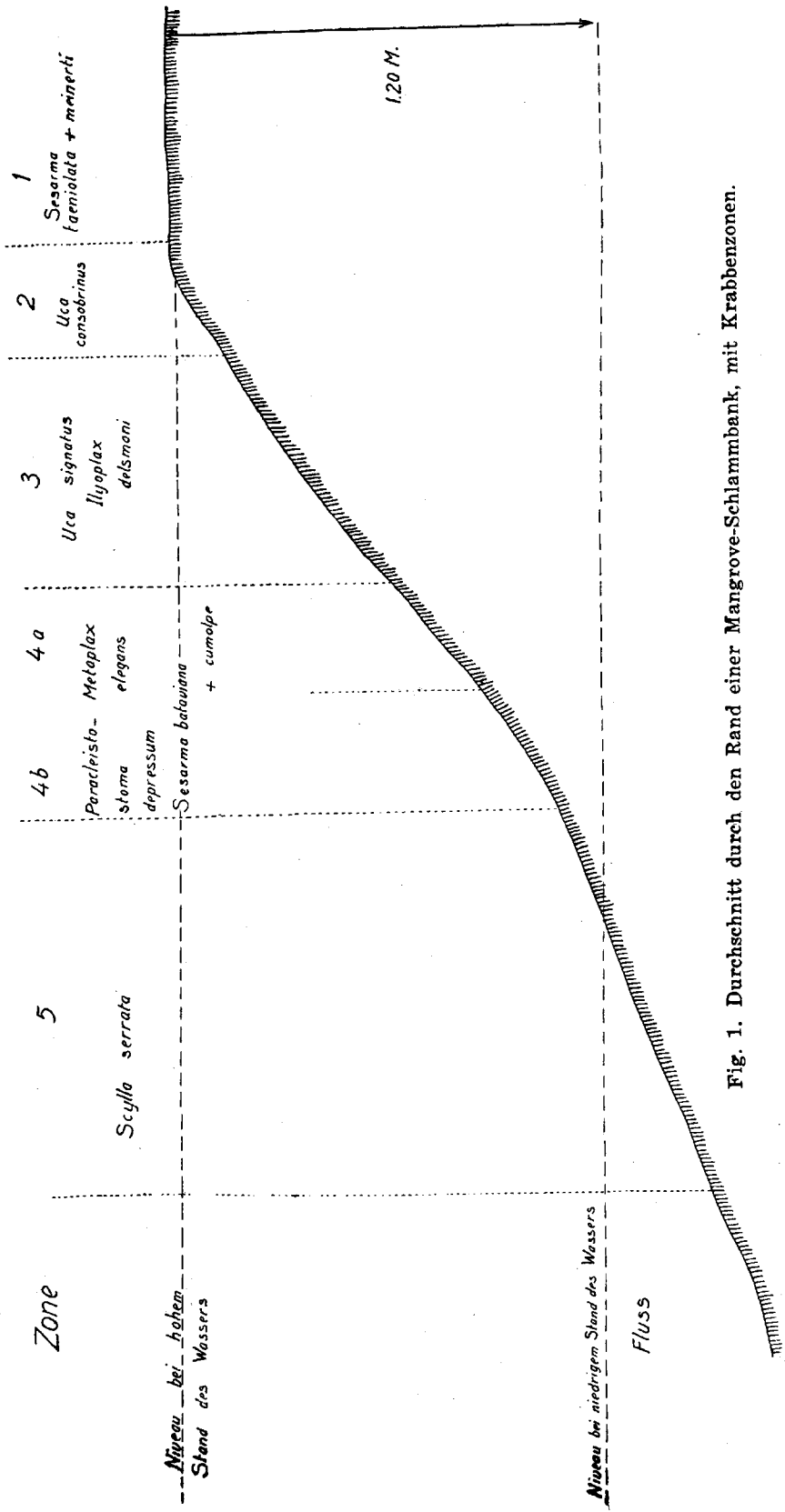


Fig. 1. Durchschnitt durch den Rand einer Mangrove-Schlammbank, mit Krabbenzonen.

Von den anderen Tieren habe ich nur versucht die Schnecken in die Zonenunterscheidung unterzubringen und zwar mit dem folgenden Ergebnis. Von den Schnecken sind für das hier behandelte Gebiet die folgenden Arten mehr oder weniger charakteristisch: *Cassidula auris-felis* BRUG., *C. mustelina* DESH., *C. cunningiana* RECLUZ, *Cerithidea obtusa* LAM., *C. quadrata* SOW., *C. alata* PHIL., *Telescopium telescopium* (L.), *Littorina intermedia* PHIL., *L. melanostoma* GRAY, *L. carinifera* MENKE, *L. scabra* L., *Pythia plicata* FER., *Terebralia sulcata* BORN, *Salinator burmana* BLANFORD, *Auricula auris judae* L., *Assimineea brevicula* PFR., *Haminea* sp.

Von diesen Arten fand ich einige bloss dicht am Meere und diese kommen also weiter für uns nicht in Betracht: *Pythia plicata* FER., *Littorina intermedia* PHIL. und *Littorina melanostoma* GRAY.

Von den übrigen Arten sind einige ausschliesslich Bewohner der trockenen Bänke, andere bewohnen nur die niedrigen Stellen. Die trockenen Bänke werden bewohnt von *Cassidula auris-felis*, *C. mustelina*, *Cerithidea quadrata* und *obtusa*, *Littorina carinifera* und *scabra*. Vielleicht gehören hierher auch *Cassidula cunningiana* und *Auricula auris judae*, von denen ich nur 2, resp. 1 Tier fand.

Die niedrig liegenden Bänke werden bewohnt von: *Assimineea brevicula*, *Terebralia sulcata*, *Cerithidea alata*, *Telescopium telescopium*, *Salinator burmana* und *Haminea*.

Wenn man jetzt auch für diese Tiere die Zonenbildung studieren will, so muss man bedenken dass viele von ihnen keinen Schlamm fressen. Das ist der Grund, weshalb man unter den Arten der trockenen Bänke gar keiner Zonenbildung begegnet. Sie kommen überall vor, wo der Boden bewachsen und nicht zu nass ist und bevölkern also die Zonen 1, 2 und 3 der Krabben, wenn es da Holz gibt. Unter den Arten der nassen Bänke begegnet man aber einer deutlichen Zonenbildung, da diese Arten wiederum Schlamm fressen. Sie halten, von oben nach unten gerechnet, die Reihenfolge ein:

Assimineea, *Terebralia*.

Salinator, *Haminea*.

Telescopium, *Cerithidea*.

Wenn wir jetzt noch einmal die Zonen mit den ihnen zugehörenden Krabben und Schnecken zusammenstellen, so erhalten wir:

Zone I. *Sesarma taeniolata* und *S. meinerti*. Wo die Zone bewachsen ist: *Coenobita cavipes*, *Cassidula auris-felis* und *mustelina*, *Cerithidea quadrata* und *obtusa*, *Littorina carinifera* und *scabra*.

Zone II. *Uca consobrinus*.

Wo bewachsen *Coenobita cavipes* und die gleichen Schnecken wie in der ersten Zone.

Zone IIIa. *Uca signatus*, *Ilyoplax delsmanni*. Wo die Zone bewachsen ist und der Schlamm konsistenter, also besonders im oberen Teil dieser Zone, die gleichen *Coenobita* und Schnecken wie in der ersten Zone.

b. In der unteren Hälfte der *signatus*-zone zahlreich *Assimineea brevicula*. Hier und in der vierten Zone *Uca urvillei*.

Zone IVa. *Metaplex elegans*. Oben noch *Assimineae*.

- b. *Paracleistostoma depressum*. Es finden sich in dieser Zone weiter *Sesarma bataviana* und *Sesarma cumolpe* und an Schnecken finden sich *Salinator burmana* und *Haminea spec.*, weiter *Cerithidea alata* und *Telescopium*.

Zone V. *Scylla serrata*, *Cerithidea alata*, *Telescopium*.

Wir wollen jetzt noch kurz die Verhältnisse bei Batavia mit denen an anderen Stellen vergleichen ¹⁾.

Die Bedingungen, die wir auf den höher und niedriger liegenden Teilen einer bestimmten Schlammbank antreffen, sind, was das Klima und die Beschaffenheit des Bodens anbelangt, ganz dieselben. Wenn wir also auf einer einzigen Bank ganz verschiedene Tiere antreffen, je nachdem wir niedriger oder höher arbeiten, da dürfen wir ruhig annehmen, dass hier wirklich nur ein Faktor ausschlaggebend ist: die Höhe über dem Meeresniveau. Dieser Faktor könnte die Zonenbildung aus zweierlei Gründen beeinflussen: erstens könnte es sein, dass die verschiedene Dauer der Überschwemmung, zweitens dass der damit zusammenhängende Feuchtigkeitsgrad des Bodens eine Rolle spielt. Soweit ich feststellen konnte, spielt die Dauer der Überströmung an sich bei der Zonenbildung keine Rolle, obgleich wir gewiss erwarten dürfen, dass sie die Lebensweise der Tiere weitgehend beeinflusst. Der Feuchtigkeitsgrad des Bodens aber spielt deswegen eine grosse Rolle, da er für die Nahrungsverhältnisse ausschlaggebend ist.

¹⁾ HARMS, in seinem Beitrag über die Landtierwerdung, unterscheidet bei Batavia auch Zonen, und zwar deren fünf, wenn er von der Mangrove aus ins Meer hineinläuft. Er betrieb seine Studien aus anderem Gesichtswinkel, dennoch sind viele seiner Angaben für uns von grossem Interesse. Nur ist es schade, dass dieser Beitrag, der schöne und unwichtige Befunde in buntem Wechsel durch einander bietet, mehrere kleine Ungenauigkeiten enthält, die der Autor hätte vermeiden können. Einige Beispiele mögen genügen.

Der Salzgehalt der Zonen III-V wird als 34% angegeben (p. 234), es wird aber nicht darauf geachtet, dass er Schwankungen unterworfen ist. — Die Sauerstoffbestimmungen — wie sie (p. 239) gegeben werden — sind wertlos. HARMS bemerkt zu ihnen: „Die grosse Differenz zwischen den beiden (Doppel-) Bestimmungen kann ich mir nicht erklären“. Er fügt aber hinzu: „Wasser Nr. 3 war stark trübe“. Es ist ja bekannt, dass WINKLERSche Sauerstoffbestimmungen trüben Wassers unbrauchbares Resultat ergeben. Auf S. 241 werden diese Sauerstoffbestimmungen aber benutzt zur Charakterisierung der verschiedenen Zonen. „Bemerkenswert sind die starken Verschiedenheiten im O₂-Gehalt“ (hier Verschiedenheiten der Zonen, während aber die Kontrollbestimmungen einer Zone für sich die Befunde wertlos machen). — Der Unterschied zwischen Höchst- und Tiefststand des Wassers wird (p. 235) als etwas über 1 m angegeben, eine Angabe die der Tabelle der Arbeit SUNIERS entnommen wird. Diese Tabelle gibt aber als Maximumunterschied 1.10, als Minimumunterschied 0.20, als Mittel 0.6-0.7 m an. — Die Angaben „rote Krabbe“, „grüner Seestern“, u.s.w. hätten in einem wissenschaftlichen Beitrag besser vermieden werden können. Die roten Krabben werden auf S.225, 238, 242, 247 und 304 genannt. Sie werden auch grosse Ocypoden, Mangrovekrabben, rote Landkrabbe, rote Strandkrabbe und unscheinbar gefärbte Krabben genannt, zu den Ocypoden gerechnet und einige Male *Ocypoda macrocera* genannt. Nach HARMS leben sie, ausser in Höhlen mit runden Öffnungen, auch in solchen mit hohem kegelförmigen Aufbau. Aus den Angaben geht aber deutlich hervor, dass mit dieser Krabbe *Sesarma taeniolata* (WHITE) gemeint wird, die zu den Grapsiden gehört. Die Höhlen mit kegelförmigem Aufbau werden nicht von dieser Art, sondern von *Thalassinia anomala* gemacht; bisweilen gräbt *Sesarma taeniolata* in diese Hügel ihre Gänge, wodurch HARMS' Angabe sich erklären lässt.

Aus vielen weiteren Angaben geht hervor, dass dieser Beitrag mit der nötigen Vorsicht benutzt werden muss.

Unabhängig von dem Feuchtigkeitsgehalt des Schlammbodens wirkt natürlich auch die oben schon genannte Beschaffenheit des Schlammes. Sie ist fast ganz oder ganz ohne Einfluss, wenn man eine einzige Bank untersucht, übt aber grossen Einfluss auf die Zusammensetzung der Fauna (wie der Flora), sobald wir Bänke aus grösserer oder kleinerer Entfernung mit einander vergleichen. Natürlich müssen wir dabei innerhalb des Verbreitungsgebietes der betreffenden Arten bleiben, denn sobald eine Art durch eine andere ersetzt wird, hat eine Vergleichung der Fauna in diesem Zusammenhang keinen Sinn mehr. — Vergleich der Bänke, welche nur wenig von einander entfernt liegen, machen wir täglich, wenn wir ein bestimmtes Gebiet untersuchen. Hier findet man *Ilyoplax delsmanni*, die fast nirgends zahlreich auftritt, zu Hunderten, da findet man *Uca urvillei*, die sonst fast überall fehlt. Während *Cassidula auris-felis* stets viel zahlreicher als *C. mustelina* ist, findet man eine einzige Bank, auf der man auf kleinem Raum 38 *mustelina* gegen 13 *auris-felis* sammelt. Man versucht meistens vergebens den Grund für das Auftreten dieser Unterschiede zu begreifen. Nur wo die Verhältnisse ganz einfach liegen, ist dieser augensichtlich: so zum Beispiel die Reihenfolge *Ocypode ceratophthalma*, *Dotilla wichmanni*, *Uca consobrinus*, wenn die Bodenbeschaffenheit von sandig stets schlammiger wird. Weitere Beispiele für *Uca*-arten gab ORTMANN in BRONN (p. 1202). — Die Vergleichung weit von einander entfernter Gebiete ist nicht weniger interessant. Bei Soetji, in der Nähe von Soerabaja, Ost-Java, fand ich von oben nach unten: *Ilyoplax delsmanni*, ganz oben, wo sie nur eine ganz schmale Strecke bewohnte; *Uca marionis* DESM. in sehr grosser Zahl, dazwischen einige Exemplare von *Uca urvillei*; auf dem ganz feuchten Schlamm, unten, *Macrophthalmus erato* DE MAN.

Bei Tjilatjap, Südküste Mittel-Javas, fand ich, von oben nach unten:

Uca consobrinus,

Uca species }

Uca signatus } *Assimineea brevicula*,

Metaplax elegans, und 3 andere *Uca*-arten, unter denen *U. urvillei* und *U. marionis*.

Zur Übersichtlichkeit stelle ich die Tiere noch einmal neben einander (siehe Tabelle Seite 178).

Diese Tabelle ist sehr lehrreich. Erstens zeigt sie deutlich, wie wir in Tjilatjap und Soetji genau die gleiche Stufenfolge der Arten wie in Batavia haben, dass also die Zonenunterscheidung von Batavia auch für Tjilatjap und Soetji gilt. Zweitens aber sehen wir, dass *Uca marionis*, die zahlreichste Art in Soetji, bei Tjilatjap selten ist (jedenfalls auf den wenigen von mir untersuchten Bänken) und in Batavia fehlt, dass umgekehrt *Metaplax elegans*, die in Batavia und Tjilatjap äusserst zahlreich vorkommt, in Soetji fehlt. Die soeben genannten Arten haben eine grosse Verbreitung und für das Fehlen oder Vorhandensein an einer bestimmten Stelle können zweifellos nur zwei Faktoren verantwortlich gemacht werden: erstens das Fehlen oder Vorhandensein der von den betreffenden Arten gesuchten Verhältnisse (grössere oder geringere Sandigkeit des Bodens, Quantität und Qualität des organischen Abfalls, u.s.w.), zweitens die isolierte Lage oder

die geringe Grösse des untersuchten Gebietes, wenn das Verbreitungsgebiet als ganzes betrachtet wird. Es scheint mir, dass für die von mir untersuchten Gebiete der letzte Faktor übersehen werden kann. Zweifellos ist der Hauptgrund für das

Batavia (Nordküste West-Javas)	Tjilatjap (Südküste Mittel-Javas)	Soetji (Ost-Java)
I. <i>Sesarma taeniolata</i>		
II. <i>Uca consobrinus</i>	<i>Uca consobrinus</i>	
III. <i>Uca signatus</i> <i>Ilyoplax delsmanni</i> <i>Assiminea brevicula</i>	<i>Uca signatus</i> <i>Uca species</i> <i>Assiminea brevicula</i>	<i>Ilyoplax delsmanni</i>
IV. <i>Metaplex elegans</i> <i>Uca urvillei</i> <i>Paracleistostoma depressum</i>	<i>Metaplex elegans</i> <i>Uca urvillei</i> <i>Uca marionis</i> <i>Uca species</i>	<i>Uca urvillei</i> <i>Uca marionis</i> <i>Uca annulipes</i> <i>Macrophthalmus erato</i>

Fehlen von einer der genannten Arten im Fehlen der gesuchten Verhältnisse zu finden.

Hinzugefügt sei noch, dass die Zonenbildung der *Uca*-arten auch von PEARSE (1912, p. 115, und 1914, p. 416) beschrieben wurde. Er schreibt folgendes: "In the Philippines this specificity of habitat gives rise to fiddler zones along the populous margins of the esteros (estuaries): (1) High along the edge of the shore *Uca forcipata* is found; (2) this zone grades into one of *U. rathbunae* just below, and is followed by (3) another in the softer mud of the deeper parts of the estero, peopled by *U. marionis* and *U. marionis nitida*". "The less abundant *U. annulipes* and *U. gimardi* were usually found in the second and third zones respectively". Aus diesen Angaben liesse sich vielleicht schliessen, dass diese Zonen von PEARSE mit den Zonen II-IV dieses Beitrags übereinstimmen.

Was die Zonenbildung mit einander verwandter Schnecken anbelangt, die ist ebensowenig neu; so ist sie zum Beispiel bekannt für das Genus *Littorina* in Europa. "High on the beach live the viviparous *L. neritoides* LAMARCK and *L. rudis* (Donovan); intermediate is *L. obtusata* LINNAEUS which produces eggs that soon hatch out second-stage veligers; and near low-tide mark lives *L. litorea* LINNAEUS which lays encapsuled eggs that hatch out early veligers" (nach PEARSE, 1929).

Bevor wir jetzt zu einer näheren Besprechung der Zonen übergehen, wollen wir einige allgemeine Bemerkungen über die Lebensweise der Mangrovetiere voranschicken.

Zu allererst brauche ich wohl nicht darauf hinzuweisen, wie herrlich auch wieder bei dieser oekologischen Tiergruppe die Beziehungen zwischen der Or-

ganisation der Bewohner und den Eigenartigkeiten des Milieus sind. Erstens haben wir Brackwassertiere vor uns, die, wie fast stets, fortwährend grossen Änderungen im Salzgehalt des Wassers ausgesetzt sind. Mehr nach hinten in der Mangrove kann das Wasser bei Ebbe fast süß sein, während es bei Hochwasser salzig ist. Tiere, die sich dem plötzlichen Übergang entziehen können, wie die Fische, gehen, obgleich sie nicht einmal ihren osmotischen Druck nennenswert ändern, mit dem steigenden und fallenden Wasser auf und nieder. Wir wissen durch die Untersuchungen von BULL, dass *Blennius* schon reagiert auf eine Zunahme des Salzgehaltes von 0.3 %. Tiere aber, wie Krabben und Schnecken, sind diesen Übergängen fortwährend ausgesetzt und sie müssen also die Möglichkeit besitzen, ihren osmotischen Druck in kürzester Zeit entsprechend zu ändern; sie müssen im Stande sein, osmotische Druckunterschiede von 20 Atmosphären und mehr in kurzer Zeitdauer auszugleichen. Es würde lohnend sein, zu untersuchen, weshalb dies den Brackwassertieren leichter als den reinen Meerestieren gelingt. Einem Beitrag von YAZAKI (1929) entnehme ich, dass ein solcher Druck wohl zum allergrössten Teil auf Rechnung von NaCl zu setzen ist (*Ostrea circumpecta*: 93 - 94 %) ¹⁾. — Zweitens sind viele Mangrovetiere Schlammfresser und wenn sie keinen Schlamm fressen, wie einige Schnecken und Krabben, so verbringen sie ihr Leben doch auf oder in dem Schlamm und müssen darauf eingerichtet sein, vom Schlamm nicht gehindert zu werden. — Drittens leben viele der Tiere amphibisch. Ich sagte schon, dass die Bänke bei Hochwasser mehr oder weniger völlig überschwemmt werden können. Das hat zur Folge, dass die Tiere, die physiologisch mehr Land- als Wassertiere sind, dem Wasser entfliehen, dass aber die Tiere, die mehr Wasser- als Landtiere sind, sich in ihre Höhlen verkriechen. Es ist nun ganz interessant, zu sehen, wie die Verteilung der Mangrovetiere über diese zwei Gruppen, die der Luft- und die der Wasseratmer, zu Stande kommt. Sie ist nämlich nicht, wie man erwarten würde, eine Verteilung nach Gattungen, sondern es gibt unter den Arten einer einzigen Gattung Luft- und Wasseratmer. Und zwar ist die Verteilung so, dass alle Arten der niedrigen Bänke sich, wenn das Wasser kommt, überströmen lassen, dass alle Arten der hohen Bänke dem Wasser entfliehen. Wir werden das für Krabben weiter unten noch ausführlicher behandeln, aber schon jetzt möchte ich in diesem Zusammenhang die Hauptsache nennen.

¹⁾ SCHLIEFER hat in einem rezenten Beitrage, den ich erst zu Gesicht bekam, nachdem mein Beitrag fertig war, diese Frage für eine Brackwasserkrabbe, die Chinesische Wollhandkrabbe, *Eriocheir sinensis*, teilweise gelöst. Er findet, dass die Gefrierpunkts-erniedrigung des Blutes, bestimmt an Tieren, die einige Zeit im Meerwasser gehalten wurden, 1.66 - 1.82°C. beträgt, während die des benutzten Wassers von gleicher Grösse ist (1.72° - 1.82° C.). Im Süßwasser dagegen beträgt die Erniedrigung 1.22° - 1.25°C (für *Astacus* 0.80°C.). Während nun aber eine Meerkrabbe (*Hyas*), wenn sie in Süßwasser gebracht wird, osmotisch Wasser aufnimmt und dadurch an Gewicht zunimmt und meistens stirbt, tritt bei *Eriocheir* keine oder nur eine geringe oder vorübergehende Gewichtszunahme auf. SCHLIEFER zeigt, dass die Gewichtszunahme nicht ausbleibt, wenn er die Öffnungen der Antennendrüsen abschliesst; die Antennendrüsen scheiden also das Wasser aus. Die Brackwasserkrabbe *Eriocheir* löst das Problem also dadurch, dass sie, ausser dass sie ihre molare Konzentration ändert, mittels der Antennendüse den Wasserhaushalt reguliert, wie dies beim Frosch von den Nieren besorgt wird.

Dem Wasser entfliehen nach unten ¹⁾: die *Uca*-arten, *Ilyoplax delsmanni*, *Metaplax* und *Paracleistostoma*, *Sesarma bataviana* und *S. cumolpe*, *Scylla* (die ja immer im Wasser lebt), *Thalassina*; von den Schnecken: *Assimineae*, *Terebralia*, *Cerithidea alata*, *Telescopium*, *Salinator burmana* und *Haminea spec.*

Dem Wasser entfliehen nach oben: *Sesarma taeniolata* und *S. meinerti*, sowie *Coenobita cavipes*, von den Schnecken: *Cassidula auris-felis*, *C. mustelina*, *C. cumingiana*, *Cerithidea quadrata* und *obtusa*, *Littorina carinifera* und *scabra*.

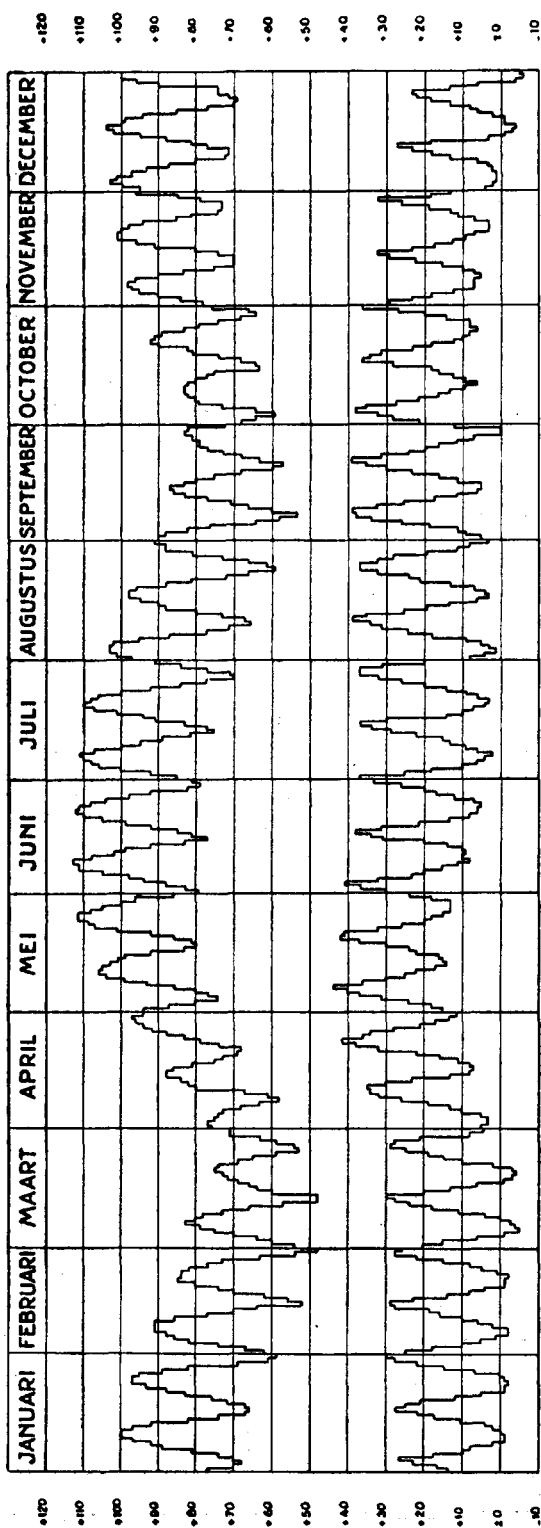
Wir sehen also, dass *Sesarma taeniolata* und *meinerti* dem Wasser entfliehen, *S. bataviana* und *cumolpe* darin untertauchen, *Cerithidea quadrata* und *obtusa* ihm entfliehen, während *C. alata* unten bleibt. Ein ähnliches Beispiel gaben HARMS und EGGERT für das Genus *Periophthalmus*: während die anderen Arten sich bei der Verfolgung ins Wasser hinein flüchten, flüchtet *argenteolineatus* sich aufs Land. Weitere Beispiele bieten unter den Fischen die Gobiiden und Blenniiden, unter den Paguriden die Coenobitiden; in wie weit hier die Luft- und Wasseratmer zusammen auf demselben Gebiet vorkommen, weiss ich nicht. HARMS gibt sogar für *Uca*-arten an, dass sie beim Steigen des Wassers diesem entfliehen. „Bei Tjilatjap beobachtete ich, dass bei eintretender Flut die *Uca*-Arten sich zu Tausenden in Herden vor dem Wasser flüchteten“.

Es ist deutlich dass die verschiedenen Arten so ihrer Umgebung angepasst sind, dass sie physiologisch ganz verschiedene Typen repräsentieren in Bezug auf ihre Atmung. Es muss also ganz interessant sein, zu untersuchen, ob und, wenn ja, in was sich die Atmung der „Lungenatmer“ von der der mit ihnen verwandten „Kiemenatmer“ unterscheidet. Ich teile einige Beobachtungen, die ich darüber anstellte, im zweiten Teil mit.

Es fragt sich zuletzt, was die Tiere, die physiologisch Wasseratmer sind, dazu bringt, sich in ihre Höhlen zurückzuziehen, wenn das Wasser kommt. Am wahrscheinlichsten scheint mir, dass sie dadurch den Feinden entweichen, die mit dem Wasser heraufkommen. Besonders das Schliessen der Höhlen durch die *Uca*-arten, das wir später kennen lernen werden, scheint mir darauf hinzuweisen, dass die Tiere Schutz suchen. Näheres hierüber findet man im zweiten Teil.

Ausser ihrem Charakter als Mangrovetiere zeigen die hier behandelten Organismen noch eine weitere Merkwürdigkeit, die in der täglichen Lebensweise zum Ausdruck kommt. An der Nordküste Javas gibt es nur einmal pro Etmal Ebbe und Flut. Diese fallen bei Batavia im allgemeinen im Laufe des Jahres jeden folgenden Tag etwas früher als den vorigen, mit dem Verstande, dass es in diesen meinen Beobachtungsjahren von ungefähr März bis September am Tage, von Oktober bis Februar während der Nacht Ebbe ist. Viele Nacht- oder Dämmerungstiere, wie die *Sesarma*- und *Metaplax*-arten, haben nun in der Zeit der Nachtflut keine Gelegenheit auf Futtersuche zu gehen und werden am Tage aktiv, die Tagtiere werden in der Zeit der Tagflut gezwungen, ihre normale Lebensweise zu ändern. Beispiele gebe ich weiter unten.

¹⁾ Wenn ich sage: die Tiere entfliehen dem Wasser nach unten, so bedeutet das für Krabben, dass sie ihre Höhlen aufsuchen, für Schnecken, dass sie sich in ihre Häuser zusammenziehen und liegen bleiben bis das Wasser fällt. Die Tiere, die dem Wasser nach oben entfliehen, klettern auf die Bäume.



Gezeitentafel für Tandjong Priok (Hafen von Batavia) 1929. Oben: Hochwasserstände; unten: der Stand niedrigen Wassers.

Zu gleicher Zeit sei darauf hingewiesen, dass der Tidenhub zwei Mal pro Monat ein Maximum und zwei Mal ein Minimum erreicht, was zur Folge hat, dass die Bänke zwei Mal monatlich sehr weit, zwei Mal sehr wenig weit trockenfallen (man sehe dazu die Gezeitentafel). Auch dies übt auf die Tiere seinen Einfluss; bei niedrigem Wasserstand werden die Höhlen ausgetieft, damit die Tiere dennoch das Wasser erreichen können.

B. NÄHERE BESPRECHUNG DER ZONEN.

I. Die Zone von *Sesarma taeniolata* WHITE (Tafel VI).

Sesarma taeniolata ist überall da gemein, wo das Gelände hoch genug liegt, um nicht von jedem Hochwasser erreicht oder jedenfalls nicht für längere Zeit erreicht zu werden. Aber die Springflut soll es erreichen. Dabei tut es nichts zur Sache, ob der Untergrund mit Gras oder mit Wald bedeckt ist. Im allgemeinen wird aber unbedeckter Schlamm, der gar keinen Schutz gewährt, gemieden; dagegen kann die Art äusserst zahlreich sein, wo übrigens die gleichen Verhältnisse bestehen und die Bänke bewachsen sind. Nicht nur der Schutz spielt hier eine Rolle, sondern besonders auch der Futterreichtum bewachsener Plätze. Die *Sesarma*-arten sind nämlich, obgleich omnivor, hauptsächlich Pflanzenfresser: halb vermoderte Äste, Pflanzenwurzeln, abgefallene Blätter, u.s.w. bilden an erster Stelle ihre Nahrung; erst an zweite Stelle kommt tierisches Futter. Sie scheinen hierin mit *Cardisoma* übereinzustimmen (PEARSE, 1916, p. 553).

Sesarma taeniolata bewohnt also die höher liegenden Bänke. Das heisst: die Höhlen findet man immer an Stellen, die nur kurze Zeit vom Wasser erreicht werden, entweder jede 24 Stunden einmal oder nur bei Springfluten. Sie liegen an günstigen Stellen zu Hunderten auf einem kleinen Gebiet beisammen und die Zahl der Höhlen kann dann so gross sein, dass der Boden durchhlöchert erscheint. Dies ist also besonders der Fall in dem Hinterland der Mangrove und da wo es einigermassen festes Land gibt, ausserhalb der Flussdeltas.

Der Höhleneingang hat einen Durchmesser von höchstens 3-8 cm, für jüngere Tiere aber weniger. Der Schlamm, der von den Tieren nach aussen befördert wird, bildet meistens einen Haufen um den Höhleneingang herum, was zur Folge hat, dass der Eingang sehr oft auf einem kleinen Hügel liegt. Diese Hügel erreichen eine Höhe von höchstens ungefähr 20 cm. HARMS, der diese Krabben ebenso in der Mangrove bei Batavia kennen lernte und der sie irrtümlicherweise *Ocypoda macrocera* nennt, sagt, dass sie Schlammhügel von ziemlicher Höhe bauen. Diese hohen Hügel rühren aber nicht von *Sesarma taeniolata*, sondern von *Thalassina anomala* HERBST her. Die *Thalassina*-hügel bilden auf den niedrig liegenden Bänken den einzigen trockenen Boden, weshalb sie von *Sesarma* gern bewohnt werden. Sie gräbt ihre Höhlen in sie hinein und man findet, ausser dem Hauptgang (von *Thalassina*) seitliche Öffnungen, welche gegen die Hauptgänge geschlossen oder offen sein können und von *taeniolata* bewohnt werden. Auch andere *Sesarma*- und bisweilen *Uca*-arten bevölkern diese *Thalassina*-hügel.

Hackt man die Höhlen von *Sesarma taeniolata* auf, so sieht man, dass

sie sich mehr oder weniger schief oder ziemlich senkrecht nach unten bis in das Grundwasser fortsetzen, also bis dorthin, wo noch bei niedrigem Wasserstand Wasser steht. Sie sind bei Batavia, wo der Höhenunterschied zwischen Ebbe und Flut maximal ungefähr 1.— bis 1.2 m beträgt, bis zu 1.5 m tief, müssen aber da, wo der Tidenhub grösser ist, tiefer sein.

Die *Sesarma*-arten sind hauptsächlich Nacht- oder jedenfalls Dämmerungstiere. Man findet draussen also besonders in den frühen Morgenstunden Gelegenheit, ihre Lebensweise zu studieren. Obgleich ihre Höhlen nur auf trockenem Schlamm liegen, suchen sie auf ihren Spaziergängen regelmässig den niedrigliegenden Schlamm auf, um auch da Futter zu suchen. Sie können sich dabei sehr weit von ihren Höhlen entfernen, vielleicht bis zu 30 m und mehr. Dabei sind sie begreiflicherweise stark der Gefahr ausgesetzt, von Feinden ereilt zu werden, und im Zusammenhang damit ist die für einen Kruster ungewöhnliche Sehschärfe von grossem Vorteil. Einen nahenden Menschen sehen sie auf ungefähr 30 m und vielleicht mehr; das Herannahen eines gehenden Menschen bis auf 10 - 14 m oder mehr hat schon eine Flucht in die Höhlen zur Folge.— Den grossen Spaziergängen zufolge gelingt es den Tieren oft nicht, bei nahender Gefahr gleich die Höhlen zu erreichen. Und da ist es interessant zu sehen wie sie eine Höhle in nächster Nähe aufsuchen, nach einiger Zeit aus dieser hervorkommen und ganz behutsam zur eigenen Höhle zurückkehren, wenn die Gefahr vorüber ist. Die auffallende Ortskenntnis, zusammen mit der grossen Gesichtsschärfe, sind für jeden, der diese grossen tropischen Krabben zum ersten Mal beobachtet, eine Überraschung. Die Sehschärfe betrifft hauptsächlich das Bewegungssehen: einem unbeweglichen Menschen nähert die Krabbe sich bis in sehr geringe Entfernung; aber es mag sein, dass hier nicht nur die geringe Sehschärfe, sondern die geringe Furcht vor nicht bewegenden Objekten mit eine Rolle spielt.

Die Höhlen der Tiere reichen, wie gesagt, bis in das Grundwasser. Es ist nicht wahrscheinlich, dass die Tiere sich jemals für längere Zeit im Grundwasser aufhalten. Wir werden bei der Behandlung von *Uca* sehen, dass das Grundwasser vor allem dazu dient, es den Tieren möglich zu machen, sich zu benetzen. *Sesarma taeniolata* ist funktionell eine ausgesprochene Lungenatmerin und entflieht bei Flut dem Wasser. Wenn es einige Tage pro Monat Springflut gibt, da werden auch die Schlammböden von *taeniolata* überströmt. Und dann kann man beobachten, wie Hunderte dieser merkwürdigen Krabben auf die Bäume, Pneumatophoren und Farnpflanzen klettern, sich dort an den Stämmchen, im Geäst oder an den Blättern festklammern, um bei nahender Gefahr sich herabfallen zu lassen. In ihren Höhlen sitzen sie denn auch meistens mehr oder weniger dicht unter der Oberfläche; erst bei drohender Gefahr gehen sie bis ins Wasser hinab ¹⁾. Man sehe auch Seite 242 ff.

¹⁾ Jeder Besucher der Mangrove wundert sich über einen merkwürdigen klatschenden Laut, der fast überall zu hören ist. Ich habe nie entdecken können, von welchem Tier dieser Laut produziert wird, muss aber annehmen, dass er von *Sesarma taeniolata* herrührt, da man ihn an Stellen hört, wo keine andere Art — so scheint mir — in Frage kommt.

Wir sahen oben, dass die Mangrove, ausser von *S. taeniolata* und der ebenso-grossen *S. meinerti*, in ihren niedrigen Teilen von zwei anderen *Sesarma*-arten: *bataviana* und *cumolpe*, bewohnt wird. Da diese beim Steigen des Wassers sich überströmen lassen, ist es interessant zu wissen, ob *taeniolata* unter Wasser eher stirbt als *bataviana* und sie längere Austrocknung erträgt als letztere. Weiter würde es interessant sein, die Atmung von *S. taeniolata*, einer Grapside, zu vergleichen mit der anderer auf dem trockenen wohnenden Arten, zum Beispiel der von *Uca*, einer Oeypode. Diese Vergleichung findet man im zweiten Teil.

Ausser von *Sesarma taeniolata* wird die erste Zone, wie schon gesagt, noch von einer zweiten *Sesarma*-art, nämlich *S. meinerti*, bewohnt. Morphologisch ist diese Art, besonders an den grossen Scheren, leicht zu unterscheiden; den biologisch-oekologischen Unterschied der beiden Arten kenne ich aber nicht. *Sesarma meinerti* ist an bestimmten Stellen nicht selten; sie scheint besonders noch etwas trocknere, höher liegende Stellen als *taeniolata* zu lieben; ich habe hierüber aber keine Gewissheit. Wo ich die Art sammelte, war sie stets viel weniger zahlreich als *taeniolata*.

Ausserdem lebt in der Mangrove, und zwar besonders (aber vielleicht nicht ausschliesslich) in der ersten Zone, eine Paguride, nämlich *Coenobita cavipes* STIMPSON. Obgleich sie bei Batavia die ganze Mangrove bis zur Nipa-zone bewohnt, scheint sie in der Nähe des Meeres zahlreicher als mehr landeinwärts zu sein. Auch diese Krabbe hat, wie schon gesagt, die Gewohnheit, beim Steigen des Wassers auf die Bäume zu klettern. Sie umklammert dabei mit ihren scharf-gespitzten Beinen die Stämmchen und Äste und man kann bisweilen mehrere Exemplare von einer einzigen *Avicennia* pflücken. — Die verwandte *Coenobita rugosa* H. M.-Edw., obgleich auch wohl am Tage tätig, ist mehr Nacht- als Tagtier und omnivor. Sie geht offenbar nie ins Wasser und kann lange Zeit in ganz trockener Umgebung am Leben erhalten werden (siehe im zweiten Teil unter Atmung). Dabei schliesst das Tier das Gehäuse mit den Chelae ab, die ganz genau zur Gehäuse-öffnung passen und als Operculum wirken. Genau die gleiche Lebensweise scheint *C. cavipes* in der Mangrove zu haben. Man sehe auch HARMS, p. 287 - 288.

Schliesslich haben wir noch die Schnecken zu besprechen, die den trockenen Boden bewohnen. Wie schon gesagt sind sie alle Lungenatmer, da sie beim Steigen des Wassers auf die Bäume klettern und so das Fallen des Wassers abwarten. Es sind *Cassidula auris-felis*, *C. mustelina*, *C. cumingiana*, *Cerithidea quadrata* und *obtusa*, *Littorina carinifera* und *scabra*. — Von den drei genannten *Cassidula*-arten fand ich *cumingiana* nur einmal in ganz dichtem *Rhizophora*-wald, es mag sein dass die Art in derartigem Wald zahlreicher vorkommt; die Tiere, nur zwei Exemplare, sassen auf den Bäumen über dem Wasserniveau. Von den beiden anderen Arten kann man erstere die überall gewöhnlichste nennen, obgleich ich, wie ich schon sagte, einmal auf einer einzigen Bank *mustelina* viel zahlreicher fand als *auris-felis*. — Von den beiden genannten *Cerithidea*-arten ist *quadrata* bei weitem die allgemeinste, von der grossen *obtusa* fand

ich immer nur einige Stück. *C. quadrata* ist vielleicht die zahlreichste Schneckenart des trockenen Mangrovebodens, genau wie *C. alata* die zahlreichste Art der niedrigen Bänke sein mag. Von den beiden *Littorina*-arten schliesslich ist *carinifera* viel zahlreicher als *scabra*, obgleich auch diese gar nicht selten ist.

II. Die Zone von *Uca consobrinus* (DE MAN) (Tafel VI und XI).

Wie schon gesagt, bewohnt *Uca consobrinus* ¹⁾ den obersten Teil der Schlammbänke, der regelmässig vom Hochwasser erreicht wird. Wir sahen dass in der eigentlichen jüngeren Mangrove nur wenig Bänke hoch genug liegen um *Sesarma taeniolata* den Aufenthalt zu ermöglichen. Etwas ausgedehnter ist die Zahl der Bänke, die — jedenfalls teilweise — genügend hoch liegen um *Uca consobrinus* günstige Lebensverhältnisse zu bieten. Die Art scheint vor allem einen konsistenten, ziemlich harten Schlamm zu lieben, auf bewachsenem Boden zu fehlen. Man sehe Tafel VI.

Diese Art ähnelt in ihrer Lebensweise *Uca signatus*, die unten besprochen wird. Wie letztere kommt sie da, wo die Art überhaupt auftritt, in grosser Zahl vor, indem die Höhlen ganz dicht beisammen liegen. Die Höhlen sehen genau wie die von *Uca signatus* aus und reichen, wie die von *Sesarma*, bis ins Grundwasser hinab. Bei Flut wird der Schlamm überströmt und die Tiere ziehen sich dann in ihre Höhlen zurück. Sie sind, wie alle *Uca*-arten, Tagtiere.

Es besteht, wenn man *signatus* und *consobrinus* draussen beobachtet, ein kleiner Unterschied zwischen beiden Arten, der aber von geringer Wichtigkeit für uns ist; beim Winken schlägt *consobrinus* viel weiter aus als *signatus*. Dies ist die Folge eines morphologischen Unterschieds: der grosse Cheliped von *consobrinus* ist, auch in seinem basalen Teil, länger als der von *signatus*. — Übrigens sehe man für Besonderheiten über die Lebensweise von *consobrinus* (Futtermaufnahme, Atmung) im zweiten Teil.

III. Die Zone von *Uca signatus* ²⁾ (HESS) (Tafel VII und VIII).

Diese dritte Zone reicht von wenig unter dem Niveau des gewöhnlichen Hochwassers bis dahin, wo der Schlamm ganz feucht zu werden beginnt. Sie umfasst also den Teil der Schlammbänke von mittlerer Härte. *Uca signatus* ist in der Mangrove bei Batavia mit *Metaplex* wahrscheinlich die zahlreichste Krabbenart und ich habe also am meisten mit dieser Art gearbeitet; auch schon deshalb, weil mir die Biologie dieser Art von ganz besonderem Interesse schien.

¹⁾ Nach DE MAN ähneln die Tiere aus der Umgebung von Batavia *Uca annulipes* (Latr.) H. M.-EDW., ohne aber mit dieser Art identisch zu sein. DE MAN benennt daher die hier studierten Tiere neu, und zwar gibt er ihnen den Namen *consobrinus*. Da er hierüber in kürzern eine Notiz veröffentlicht, gehe ich auf die Sache nicht näher ein. Bemerkte sei nur, dass die Scherenbasis der Männchen bei *consobrinus* rot, bei der echten *annulipes* gelb ist, und dass beide Arten in der Lebensweise Unterschiede zeigen. So lebt *consobrinus* hoch, auf trockenem Gebiet, *annulipes* niedriger. In Tjilatjap scheinen beide Arten vorzukommen.

²⁾ Die Tiere aus der Nähe von Batavia wurden von DE MAN (1891, p. 38) als var. *angustifrons* beschrieben.

der Chromatophoren bewirkt, ob sie nervöser oder anderer Natur ist und welcher Reiz hier eventuell eine Rolle spielt; besonders die in den letzten Jahren an Garneelen angestellten Versuche über das Vorkommen eines Hormons im Augentstiel, das die Kontraktion der Melanophoren bewirkt, sind interessant; siehe auch die übersichtliche Zusammenfassung verschiedener Einflüsse auf den Farbwechsel bei BALLS, p. 928 - 929.

Über den zwischen *Uca signatus* und *Metaplex elegans* vorkommenden *Uca urvillei* machte ich keine Beobachtungen. Ich sammelte sie bei Batavia nur an einigen Stellen. Man sehe auch bei der Behandlung der vierten Zone.

Wie gesagt lebt in der *signatus*-zone, und zwar in der unteren Hälfte, eine kleine Schnecke: *Assiminea brevicula* PFR. Auffallend genug zeigt das Tier im Prinzip die gleiche Lebensweise wie die beiden Krabben dieser Zone. Wird der Schlamm überflutet, so haben die Schnecken sich in Höhlen und Risse zurückgezogen. Fällt das Wasser, so kommen die Tiere wieder zum Vorschein; aber nicht bevor die Sonne den Schlamm zu erwärmen anfängt. Besucht man die Mangrove kurz und sogar noch eine Stunde nach Sonnenaufgang, so sieht man nicht nur keine Krabben, sondern man findet alle *Assiminea* unter der Oberfläche; und zwar sitzen sie in grosser Zahl in den Eingängen und oberen Teilen der Krabbenhöhlen. Je höher die Sonne steigt, desto mehr kommen sie zum Vorschein und desto aktiver werden sie. Sie huschen dabei schnell vorwärts, indem mit jedem Ruck eine einzige Kontraktionswelle über die Fusssohle von hinten nach vorn gleitet. Es bestehen Tiere mit roten und solche mit grauen Häuschen. Die Tiere fressen Schlamm. Fräulein VAN BENTHEM JUTTING (1922) hat beschrieben wie *Assiminea grayana* in grosser Zahl paarweise über den Schlamm kriechend von ihr beobachtet wurde. Die Paare bestanden aus einem Weibchen, das ein Männchen trug. Genau das gleiche lässt sich unter Umständen, besonders während der Morgenstunden, bei *A. brevicula* beobachten.

IV. Die Zone von *Metaplex elegans* DE MAN.

Global gesagt fängt die Zone von *Metaplex elegans* da an, wo man in den Schlamm einzusinken beginnt. Die Tiere sind also noch kürzer ausserhalb des Wassers als *Uca signatus* und *Ilyoplax delsmanni* und damit hängt die Tatsache zusammen, dass man sie oft unter Wasser Schlamm fressen sieht.

Wie gesagt kann man die vierte Zone dadurch in zwei Subzonen teilen, dass die verwandte Art *Paracleistostoma depressum* einen noch feuchteren Schlamm als *Metaplex elegans* liebt. Wo *Paracleistostoma* lebt, sinkt man an manchen Stellen bis zur halben Beinhöhe in den Schlamm hinein.

Beide Arten, die in ihrer Zone sehr häufig sein können, zeigen den Charakter, der für alle Mangrovekrabben typisch ist, zeigen aber andererseits auffallende Unterschiede gegenüber den *Uca*- und *Sesarma*-arten. Wie alle Mangrovekrabben hängen sie in so weit nicht vom Salzgehalt des Wassers ab, dass sie die Mangrove vom Meer bis zur Nipa-zone bewohnen; wenn es wenigstens Schlammflächen oder mehr oder weniger offene Stellen im Wald gibt. Sie graben Höhlen, die nicht sehr tief zu sein brauchen, da sie nur wenig über dem Niveau des nie-

drigsten Wasserstandes liegen. Fällt der Schlamm trocken, so kommen sie aus diesen Höhlen hervor, aber manchmal laufen sie fressend umher, wenn der Schlamm noch (oder schon?) unter Wasser steht und dabei lieben die Tiere den hellen Tag weniger als schwache Beleuchtung, so dass sie in der Morgenfrühe zahlreich sein können, wenn *Uca* noch fehlt und am Tage ganz fehlen können, wenn *Uca* zahlreich ist. Es mag aber sein, dass die Temperatur hier von Einfluss ist. Wahrscheinlich ertragen *Metaplex* und *Paracleistostoma*, genau wie *Sesarma* (jedenfalls *Sesarma bataviana*) nicht die grosse Hitze, welche von den *Uca*-arten ertragen wird. — Wir werden weiter unten, bei der Behandlung von *Uca signatus*, sehen, dass letztere Art, wenn das Hochwasser während des Tages fällt, auch frühmorgens hervorkommt; in gleicher Weise kommt *Metaplex* zahlreich am Tage zum Vorschein wenn das Hochwasser während der Nacht fällt.

Wie die *Uca*-arten fressen *Metaplex* und *Paracleistostoma* Schlamm ohne weiteres, weichen also von den *Sesarma*-arten darin ab, dass sie, jedenfalls als Regel, nicht den Schlamm nach größerem Abfall absuchen. Auch das Männchen arbeitet dabei, wie das *Ilyoplax*-männchen, mit beiden Cheliceren. Wenn unter der Wasseroberfläche Schlamm gefressen wird, nimmt der Strom des Atemwassers das unbrauchbare Material automatisch mit; sonst, auf dem trockenen, wird der verweigerete Schlamm niedergelegt wie das bei *Uca* normal ist.

Die Futtersuche findet, wie bei *Uca*, nur in der unmittelbaren Umgebung der Höhlen statt; dennoch winken *Metaplex elegans* und *Paracleistostoma* nicht. Man fragt sich, weshalb diese Tiere, die viel friedlicher sind als *Uca* und sich nicht streiten, nicht unter Futterarmut leiden.

Die Fortpflanzung dieser Arten ist von der von *Uca* nicht verschieden. Die Eier werden auch hier unter dem Abdomen mitgetragen und die Larven kriechen als Zoaea aus. Die Larven von *Paracleistostoma* (die von *Metaplex* kenne ich nicht) unterscheiden sich aber von denen von *Uca* und anderen durch das Fehlen des Rückenstachels.

Wir wissen schon, dass ausser den beiden oben besprochenen Arten zwei *Sesarma*-arten diese gleiche Zone bewohnen, und zwar sind das: *Sesarma bataviana* und *Sesarma cumolpe*. Wie *Sesarma taeniolata* und *S. meinerti* sind diese Arten mehr Dämmerungs- als Tagtiere. Sie sind sehr zahlreich in der Morgendämmerung und verschwinden allmählich, wenn *Uca* zum Vorschein kommt. Sie ertragen weniger hohe Temperaturen als *Uca* (man sehe im zweiten Teil). Sie suchen ihre Nahrung genau wie die anderen *Sesarma*-arten, indem sie den Schlamm nach organischen Stücken absuchen. Dabei spazieren sie weit umher und besuchen manchmal auch den höher gelegenen Schlamm: so zum Beispiel findet man *Sesarma bataviana* regelmässig in der dritten Zone auf der Nahrungssuche; gelegentlich mögen sie, besonders während der Nacht, sogar die zweite Zone besuchen. Auch diese Arten graben sich Höhlen, die bis ins Grundwasser reichen. Überströmt das Wasser den Schlamm, so bleiben sie unten; sobald der Schlamm freikommt, gehen sie auf die Nahrungssuche. Bisweilen (besonders in den Terrarien, wenn sie da Hunger kriegen) fressen sie unter Wasser. Sie sind omnivor.

Als Aas wird beim Fang Fischfleisch benutzt, wahrscheinlich sind die Tiere, wie die *Sesarma*-arten, omnivor; wobei aber die *Sesarma*-arten mehr Herbi- als Carnivore sind, *Scylla* umgekehrt wahrscheinlich mehr Carnivor ist. Was die Fortpflanzung anbetrifft, die Eier werden mitgetragen unter dem Abdomen, die Larven werden, wie die der verwandten *radjungans* (*Neptunus*) (vgl. DELSMAN & DE MAN, 1925) im Zoaeastadium auskommen.

Wie schon gesagt ist für den unteren Abhang der Schlammränke *Cerithidea alata* Charaktertier. Es ist anziehend zu sehen wie bestimmte Ränke von Hunderten dieser Tiere bevölkert werden; ihre Kriechspuren und Häuser verleihen dem Untergrund ein typisches Gepräge und man versteht das Interesse der Palaeontologie für diese herrlichen Gebiete, in deren Boden sich das Tiertreiben eingraviert, wie in die Kupferplatte die Radiernadel (Tafel VIII, unten). *Cerithidea* hat, so viel ich feststellen konnte, die gleiche Lebensweise wie *Assiminea*. Unter Wasser frisst sie wenig oder nicht; fällt das Wasser, so ist sie, besonders in der Sonne, aktiv und frisst Schlamm oder jedenfalls Bestandteile der Oberfläche. Sie scheint sich, wenn das Wasser steigt, mehr oder weniger in den Schlamm eingraben zu können, die Tiere sind dann fast unsichtbar; bisweilen findet man sie bei niedrigem Wasserstand denn auch mit einer grossen Menge Schlamm überdeckt.

Es lebt in dieser fünften Zone ausserdem die grosse Cerithiide *Telescopium telescopium*. Den Tieren dieser Art wird ziemlich eifrig nachgestellt, da sie von den Malaiern gern gegessen werden.

Die Zahl der Tierarten dieser fünften Zone mag grösser sein, ich kenne diese Zone aber ungenügend. Nur will ich nicht versäumen merkwürdige Bildungen zu nennen, die man bei niedrigem Wasserstand sehr viel an geeigneten Stellen antreffen kann: die Höhleneingänge der Brutnester von *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* (Tafel IX, oben). Im ganz schlammigen, bei niedrigem Wasserstand noch gerade trockenfallenden Schlamm begegnet man hier und da von einem deutlichen Ringwall umgebenen Trichtern, die, bei einem Durchmesser von 25 - 100 cm, in der Mitte eine Tiefe von höchstens etwa 20 cm erreichen. In der Mitte befindet sich ein Höhleneingang, und dieser führt in einen Gang, der schief oder gerade nach unten geht, bis zu 1 m (oder auch mehr?) unter der Schlammoberfläche. Nähert man sich dem zum Trichter gehörenden *Periophthalmus*, und zwar werden die grossen Löcher in meinem Beobachtungsgebiet besonders von *Boleophthalmus boddaerti* (PALL.) und *Periophthalmus schlosseri* (PALL.) gemacht, so wird das Tier sich in das Wasser der Kummern flüchten und darauf in die Höhle verschwinden. Man kann dann das Tier am Ende des Ganges, in einer Tiefe von 1 Meter unter der Oberfläche, zurückfinden.

Die Höhlen wurden zuerst von PETIT beschrieben. HARMS (p. 277 - 278) beschreibt sie für *P. schlosseri* und *P. argentilineatus*. Nach diesen Angaben dienen die betreffenden Höhlen ausschliesslich zum Ablegen der Eier. HARMS hielt *Boleophthalmen* sowie *Periophthalmen* in einem Gewächshaus des Botanischen Gartens zu Buitenzorg, in dem er „Sumpfmangrovelandschaften“ einrichtete. Er beobachtete das Bauen eines Nestes bei *P. argentilineatus* und *chrysoipilos* und fand einmal Eier an Grunde der

Brutkammer an einem flachen Stein angeklebt. Das Brutnest wird nach HARMS vom Weibchen nur auf kurze Zeit zur Futteraufnahme verlassen, bleibt aber dabei stets bewacht. Fremde Tiere werden weggebissen. Wird das Tier beunruhigt, so zieht es sich in seine Bruthöhle zurück. Wie ich sagte kann man es dann unten in der Höhle zurückfinden. — Nach HARMS können die Gänge bei *P. schlosseri* mehrere Meter Länge haben.

Besprechung weiterer Arten und Zusammenfassung der Angaben über Zonenbildung.

Wir haben schliesslich noch *Macrophthalmus definitus* und *Thalassina anomala* zu besprechen.

Macrophthalmus scheint sich nicht auf eine bestimmte Höhe zu beschränken, sondern sowohl hoch als niedrig vorzukommen. Ich kenne die Art sehr ungenügend. Es kommen in den höhern wie in den niedrigen Gebieten (ich fand sie in der I. bis IV. Zone) kleine Hügelchen vor, die oben geschlossen und aus groben Schlammklumpen zusammengesetzt sind. Nimmt man sie fort, so findet man eine ziemlich kleine Öffnung und verfolgt man den Gang, so weitet er sich, biegt scharf nach links und rechts und führt bis in den ganz nassen Schlamm. Es ist mir einmal gelungen den Einwohner dieser Höhle auszugraben und zwar fand ich *Macrophthalmus*. Weiter fand ich diese Art einige Male zufälligerweise, während ich andere Tiere ausgrub. Sie scheint eine nächtliche Lebensweise zu haben; jedenfalls kam sie im Terrarium während der Nacht hervor und lieferte da auch die groben Schlammklumpen. Einmal wurden zwei Stück von meinem Bedienten am Tage bei niedrigem Wasserstand auf dem feuchten Schlamm fressend angetroffen. Wahrscheinlich war der hohe Wasserstand während der Nacht die Ursache dieses Taglebens. PEARSE (1912, p. 129) gibt an, dass „the fiddler's chief competitors for the food on the mud flats are two species of *Macrophthalmus* whose feeding habits and food are very similar to those of the fiddler, but that usually live farther from the shore in the deeper parts of the estuaries and hence overlap the fiddler zone on the lower side only“. WARD (1928, p. 245) sagt von dieser Art: „As the name implies, these crabs have long eyestalks which enable them to lie halfburied in the surface silt and yet be cognizant of the doings of enemies“. Und weiter: „Two species inhabit the estuaries of Port Jackson. These do not move about the surface as much as *Heloecius cordiformis*, but form shallow runways or trenches leading to the burrows, and spend much of their time seated in these slowly feeding, with eyes erected on the lookout for possible enemies.“ — Ich kann noch hinzufügen, dass diese Art bei Berührung sogenannten Scheintod zeigt, wobei die Scheren und Füsse fest gegen den Körper gepresst liegen. Das gleiche wurde von WHITLEY & BOARDMAN (1929) für *Actaea tomentosa* beschrieben und abgebildet. BALLS in KÜKENTHAL (p. 960) entnehme ich, dass das Sichttotstellen auch vorkommt bei *Dromea*, *Lupa*, *Parthenope*, u.a. Man sehe übrigens MANGOLD (1914), der seine Angaben POLIMANTI (1912) entnimmt.