

Fig. 2. Idealer Durchschnitt durch eine Mangroveschlammbank mit dem hohen Aussen- und dem niedrigeren Innenteil. Höhlen von *Thalassina anomala*, *Macrophthalmus definitus* und *Periophthalmus* oder *Boleophthalmus*.

Auch *Thalassina anomala* kommt ziemlich überall in der Mangrove vor, nicht nur vom Meer bis zur Nipa-zone, sondern ausserdem sowohl auf den höher als auf den niedriger liegenden Bänken. Die Art ist aber am zahlreichsten auf den niedrigen Bänken mit ganz feuchtem Schlamm. Da drängt dieser Krebs sich dem gelegentlichen Besucher schon von weitem auf. Er bildet da nämlich Komplexe hoher Burgen, die einen integrierenden Bestandteil des Brackwasser-morastes bilden. Man sehe Tafel IX, unten, und die Tafeln XII - XIV.

*Thalassina* ist mit den Paguriden verwandt, trägt den Hinterleib aber gestreckt. Die Art ist ganz speziell zum Graben eingerichtet und es ist denn auch reizend sie an der Arbeit zu sehen. Besonders mit Hilfe der beiden vorderen Pereiopodenpaare und der 3. Maxillipede gräbt das Tier sich in den Boden ein. Es trägt den Schlamm dabei nach aussen und legt ihn um den Höhleneingang herum. Je tiefer das Tier sich eingräbt, desto höher kommt der Schlamm um den Höhleneingang zu liegen, wodurch die Höhle fortwährend sich nach oben verlängert und der Höhleneingang nach oben geschoben wird. Es bildet sich in dieser Weise ein hoher Schlammhaufen, mit einem Schornstein auf der Spitze (Tafel IX). Besonders die Schornsteine, die auch für junge Haufen typisch sind (Tafel XII), weisen darauf hin, dass die Höhlen von *Thalassina* und zum Beispiel nicht von *Sesarma taeniolata* herrühren. Hackt man die Schlammhaufen auf, und verfolgt den Gang, so findet man, dass dieser, geradeaus oder schief nach unten verlaufend, das Grundwasser erreicht und darin eine ganze Strecke weiter läuft, meistens, mit einigen scharfen Biegungen, schief nach unten. Bisweilen gibt es auch einen Seitengang, dies scheint aber nicht Regel zu sein. Der Gang ist anfangs stets von gleichem Durchmesser, 7 - 8 cm für grössere Exemplare, wird unten von grösserer Breite, und endet schliesslich blind. Am Ende findet man dann den Krebs. Die Höhle hat also, wie auch SUNIER (1922) schon beschrieb, keine Kommunikation mit dem Wasser der Mangroveflüsse oder Fischteiche. Die Länge der Höhle unter dem Wasser beträgt bis zu 1.5 m und mehr; es gelang mir nicht, diese längeren Gänge bis zu Ende zu verfolgen, da sie sehr tief gehen, sich zwischen Baumwurzeln hindurchwinden, oft biegen, und dabei unter Wasser verlaufen. Während jüngere Höhlen (welche kleinere Tiere beherbergen) nur Schornsteine von 50 cm tragen, findet man hier und da gewaltige Burgenkomplexe (Tafel XIV, unten), deren Hügel eine Höhe von 1.— bis 1.5 m und am Boden einen Umfang von 3 - 4 m haben. Ja, ich sah sogar Komplexe, die eine Breite von 2, eine Länge von 3, und an der Basis einen Umriss von ungefähr 10 m hatten; derartige Komplexe tragen mehrere Schornsteine und sind zweifellos das Resultat langedauernder Arbeit mehrerer Tiere. Hackt man sie auf, so findet man denn auch mehrere Höhlen. Diese gewaltigen Burgen sehen alt und verwittert aus und sind mit ihrer Umgebung zu einem harmonischen ganzen verwachsen. Fast stets tragen diese alten Hügel Farnpflanzen, und zwar *Acrostichum aureum*. Diese Farnen sind auf halb trockenem Gebiet zu Hause (sie sind zum Beispiel ein Hauptbestandteil der Flora der trockenen Innenzone), finden auf den trockenen Hügeln aber eben so gute Lebensbedingungen wie dort und machen aus den kahlen, schwarzen Hügeln Lebensgemeinschaften

für sich. Die Hügel werden oft von *Sesarma taeniolata* bewohnt, die ihre Höhlen in den harten Schlamm gräbt und auf den Hügeln und um sie herum lebt. Auch fand ich bisweilen *Uca* auf den Hügeln wohnend. — Steigt das Wasser, so ragen die oberen Teile der Hügel wie mit Farnen bewachsene Inselehen über der Wasseroberfläche empor. Hackt man diese grossen Hügel auf, so entdeckt man, dass der alte, mit Ästen bedeckte Boden unter dem Hügel bis zu ziemlicher Tiefe (einige Dezimeter) weggesunken sein kann, während ein Wasserpfuhl um den Hügel herum oder neben ihm, auch wo letzterer auf etwas trockenerem Boden steht, deutlich zeigt, was Minierung einerseits und das schwere Gewicht des Hügels andererseits bewirkt haben (Tafel IX!).

Soviel ich weiss kommt *Thalassina* nur selten aus den Höhlen heraus. Ein Fisher erzählte mir, dass die Tiere bei hohem Wasserstand wohl die Höhlen verlassen, dass sie darauf nicht immer im Stande sind die Höhlen zurückzufinden und dass man ihnen deshalb nach hohem Wasserstand bisweilen begegnet. In wieweit diese Wahrnehmung richtig ist, kann ich nicht sagen. Weiter sagt PEARSE (1914), der auch mitteilt, dass *Thalassina* durch Stridulation einen Laut produziert (p. 425), dass diese Art nachts aus den Höhlen hervorkommt und dass *Thalassina* und *Cardisoma* "often stupidly sit in great numbers, dazed by the glare of a light". Man fragt sich aber, ob es sich hier wirklich um *Thalassina anomala* handelt, denn an anderer Stelle (1912, p. 129) sagt er von *Thalassina*: "sometimes exceeding the fiddlers in size." Wie dem auch sei, fest steht, dass der Magen Schlamm enthält und dass die Tiere diesen Schlamm unter der Oberfläche aufnehmen müssen (oft liegen die Schornsteine auf hohem, ganz trockenem Gebiet, wo feuchter Schlamm ganz fehlt). Wir haben hier also mit einem idealen Schlammtier zu tun, denn stellt man die behandelten Tiere noch einmal zusammen in der Reihenfolge, in der sie stets weniger vom Tageslicht sehen, so erhalten wir: *Sesarma taeniolata* und *meinerti*, *Uca annulipes*, *U. signatus* und *Ilyoplax* (je niedriger sie leben, desto länger werden sie vom Wasser überströmt, desto länger also befinden sie sich unter der Oberfläche), *Metaplax elegans* c.s., *Scylla serrata*, *Thalassina anomala*. Nur von *Scylla* weiss ich nicht, wieviel sie unter normalen Umständen über oder unter der Schlammoberfläche verbleibt.

Wenn wir nun schliesslich an der Hand eines idealen Durchschnittes durch eine Mangroveschlammbank noch einmal einige Resultate überblicken, so sehen wir, dass die genannten Arten ihre Höhlen alle bis ins „Grundwasser“ graben, also bis dahin, wo bei ganz niedrigem Wasserstand noch Wasser steht. Sobald denn auch der Wasserstand ganz besonders niedrig ist, sieht man allerorts um die Höhleneingänge herum neuen, nassen Schlamm, der aus der Tiefe heraufgebracht wurde, da das Ende der Höhlen ungenügend im Wasser lag. Aus der Gezeitenkarte kann man ersehen, wie wichtig zwei Mal pro Monat der grösste Unterschied zwischen hohem und niedrigem Wasserstand ist.

Es lässt sich hieraus schliessen dass die Zonenbildung von der Art des Futters bedingt sein muss. Jede Art hält sich ganz streng an seine Zone, da diese ihr optimale Futterbedingungen liefert. Sogar die *Sesarma*-arten, die bei der

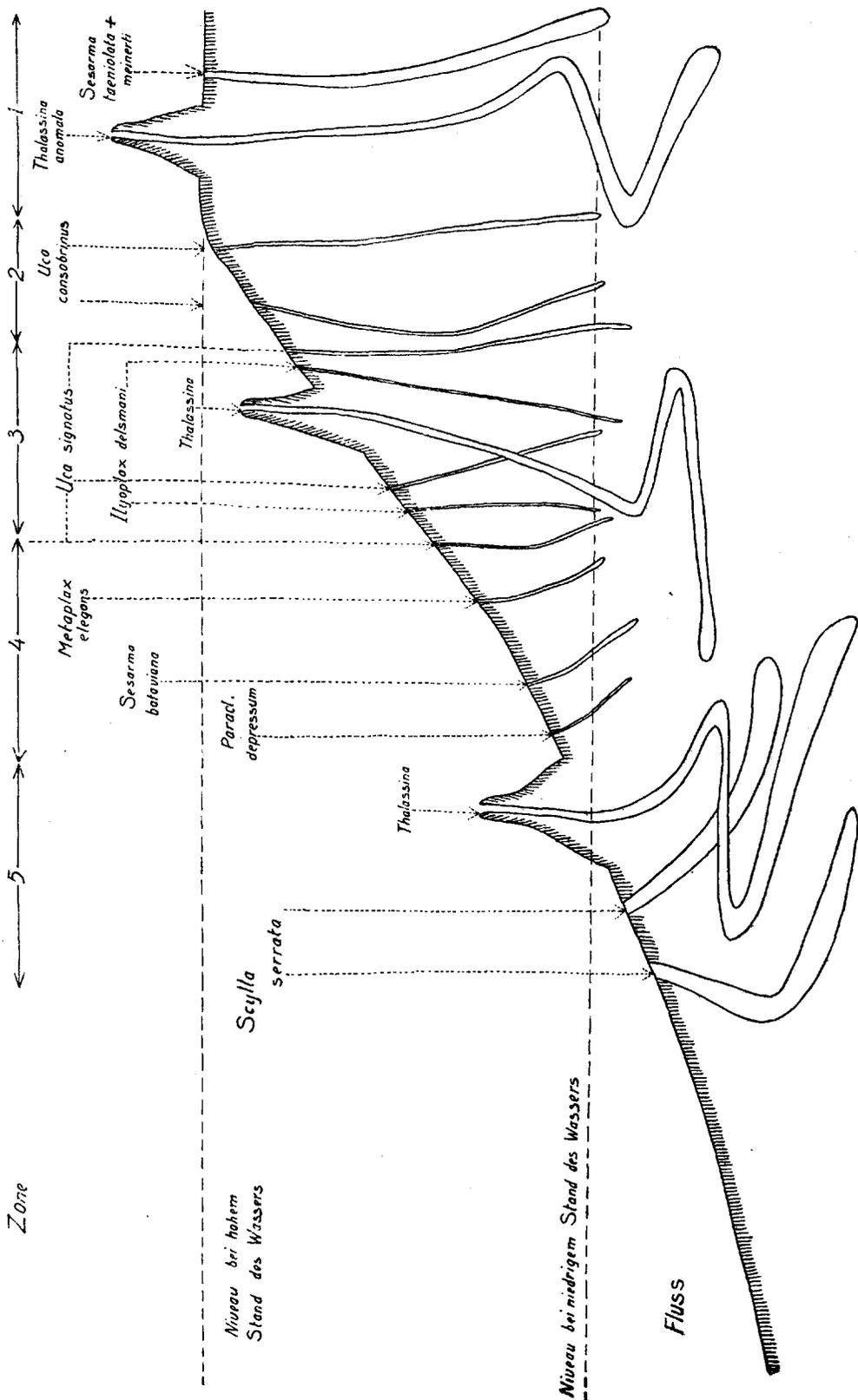


Fig. 3. Idealisierter Durchschnitt durch den Band einer Schlammbank, mit Krabbenhöhlen und Zonenangabe. Die Figur enthält einen Fehler, indem *Thalassina*-hügel nie auf dem Rand der Schlammbänke vorkommen, sondern nur auf dem horizontalen Teil. Ich habe hierdurch aber zeigen wollen, dass *Thalassina* den ganzen Schlammboden bewohnt, der in seiner Feuchtigkeit den Zonen I-V entspricht.

Futtersuche ganze Strecken laufen und dabei auch benachbarte Zonen besuchen, halten zum Höhlenbau die ihnen eigene Zone ein <sup>1)</sup>. Nur zwei Arten unter den zahlreichen grabenden Crustaceen, nämlich *Thalassina* und *Macrophthalmus*, stören sich an keine Zonenbildung. Sie bewohnen die niedrigen Bänke, aber ebenso die hohen. Wenn man sich fragt, wo diese Unabhängigkeit herrührt, so ist die Antwort für *Thalassina* leicht. Sie ist die einzige Art, die sich ihr Futter unter, statt über der Oberfläche sucht und durch ihre ausschliesslich grabende Lebensweise überall gleiche Lebensbedingungen findet. Nur kann man sich vorstellen, dass es vorteilhafter für sie ist, gleich beim Eingraben als nach schwerer Arbeit Futter zu finden und das mag der Grund sein, weshalb sie auf niedrigem Gebiet zahlreicher ist als auf höherem. Solange wir die Lebensweise von *Macrophthalmus definitus* ungenügend kennen, hat es keinen Sinn uns zu fragen, weshalb diese Art ebenso nirgends fehlt.

Ungenügend bekannt sind mir einige Krustazeeen, denen ich nur einige Male begegnete, obgleich zwei oder drei ihrer wahrscheinlich allgemein genug sind. Die erste ist *Clibanarius longitarsus* DE HAAN, eine Paguride, die ich unter Wasser umherspazierend, auch aber über Wasser auf dem Astwerk sitzend fand. BALLS (p. 974) entnehme ich folgende Angabe über *Clibanarius misanthropus* (Risso). „Der Einsiedlerkrebs *Clibanarius misanthropus* (Risso) wechselt seinen Phototropismus alle 14 Tage, indem er bei Nippfluten negativ, bei Springfluten positiv phototropisch wird, so dass er sich der mit dem verschiedenen Wasserstand wechselnden Beleuchtungsintensität anpasst“. Ob dieser Phototropismus etwas mit dem Verhalten von *longitarsus*, das sich nicht in unser Schema (wasserliebende, wasserfliehende Arten) unterbringen lässt, zu schaffen hat, weiss ich nicht. — Die zweite Art ist ein kleiner Thalassinide, nach BALLS identisch mit *Upogebia spec. ♂ DE MAN* (Siboga-monogr. XXXIXa<sup>6</sup>, p. 52). Ich fand diese Art erst, als ich meine Untersuchungen zu beenden anfang und zwar als ich in hohen Schlammhängen Höhlen von *Uca* aufhacken liess. Dabei fanden wir einige Tiere dieser Art in ungefähr 20 cm Tiefe. Ob die Art Gänge gräbt, die zur Oberfläche führen, konnte ich nicht ausmachen. — Eine dritte Art ist *Clistocoeloma merguensis* DE MAN. Ich fand sie, zusammen mit einer offenbar seltenen *Sesarma*-art, von der ich nur ein ♂ und ♀ fing, zwischen und unter Gras am Ufer eines Brackwasserfischeichs, wo fast alle in diesem Beitrag genannten Krabbenarten in grosser Zahl vertreten waren.

Als Anhang zu diesem Kapitel sei *Limulus* genannt.

*Tachypleus gigas* (MÜLL.) (= *Limulus moluccanus* LATR.) bewohnt den schlammigen Boden in der Nähe der Küste, sowohl im Meere wie in den Mangrovegewässern <sup>2)</sup>. Die Art ist bekannt genug. Sie wird manchmal in den Sero's

<sup>1)</sup> Diese bietet zwar auch zu ihrer Atmung optimale Bedingungen (*taeniolata* Luftatmer: hohe Bänke, *bataviana* Kiemenatmer: niedrige Bänke).

<sup>2)</sup> Es kommt bei Batavia auch *Tachypleus tridentatus* LEACH und *Carcinoscorpius rotundicauda* (LATR.) vor, *gigas* ist aber die gewöhnlichste Art.

(Fischreusen) gefangen, meistens paarweise, indem das kleinere Männchen vom grösseren Weibchen geschleppt wird. Die Eier, die sich ganz vorn im Thorakalschild befinden, werden an Chinesen verkauft; ihre Zahl betrug in einem von mir untersuchten Fall mehr als 7000. Diese Eier nun findet man auch in der Mangrove. Sie werden in lockeren Paketen von 50 - 60 Stück in sandigen Schlamm abgelegt, ungefähr 5 cm unter der Oberfläche, und wenig unter der Hochwasserlinie, so dass sie jedes Etmaal einige Zeit unter Wasser stehen. Sie werden durch Wasseraufnahme ganz gross, bis 6 - 7 mm im Durchschnitt und die Larven sind dann gut zu unterscheiden. Nach dem Auskriechen graben die jungen Tiere sich in den Schlamm ein. Sie können auch, mit Hilfe der Abdominalanhänge, gut schwimmen. Es ist unglaublich wie widerstandsfähig diese jungen, eben geborenen Tiere sind. Ich hielt sie einen Monat in einer Porzellanschale mit Schlamm und Wasser und sie ertrugen es, dass ich jeden oder jeden anderen Tag in der Schale rührte um sie zu finden. Sie müssen ein ausserordentlich kleines Sauerstoffbedürfnis haben. Während meiner Abwesenheit trocknete der Schlamm aus und starben die Tiere.

## ZWEITER TEIL.

### DIE BIOLOGIE VON *UCA SIGNATUS* (HESS), MIT VERGLEICHENDEN BEMERKUNGEN ÜBER DIE BIOLOGIE EINIGER ANDERER KRABBenARTEN.

Wir lernten im ersten Teil die Lebensweise der Winkerkrabben *Uca signatus* in groben Zügen kennen. Wir wollen sie jetzt ausführlicher betrachten und ich behandle gesondert einige Unterteile: 1. Das Graben der Höhlen, 2. Das Winken und seine Bedeutung, 3. Die Aufnahme des Futters, 4. Die Atmung, 5. Die Reaktion auf verschiedene Reize, 6. Die Fortpflanzung.

Ich habe im folgenden zu gleicher Zeit eine schöne Gelegenheit vergleichende Bemerkungen über die Biologie anderer Krabbenarten, die zu speziell waren, im vorigen Kapitel genannt zu werden, unterzubringen. Die Lebensweise einer Tierart ist an und für sich interessant. Einsicht in die herrliche Zweckmässigkeit der tierischen Organisation gewinnen wir aber erst recht, sobald wir verschiedene Organisationstypen vergleichend betrachten können. Nicht für nichts entwickelten sich eine vergleichende Anatomie und Physiologie.

#### 1. DAS GRABEN DER HÖHLEN.

Das Graben einer Höhle fängt damit an, dass drei vordere Thorakalfüsse sich in den Boden festsetzen und ein Schlammstück losmachen. Hierzu werden stets die Beine derjenigen Seite benutzt, die die kleine Chelicere trägt. — Das Tier läuft darauf mit dem Schlammklumpen voran; also quer, mit der Seite der betreffenden kleinen Chelicere nach vorn. Es wird dabei mit vier Pereiopoden der andern und dem vierten Thorakalbein der grabenden Seite gelaufen, während die kleine Chelicere der grabenden Seite beim Festhalten des Schlammes behilf-

lich ist. Bisweilen auch wird der Schlamm nur von der kleinen Chelicere und zwei, nicht drei, Thorakalfüssen getragen. Der Schlammklumpen wird in der Nähe der Höhlenöffnung deponiert, bisweilen aber ziemlich weit von dieser entfernt (ich mass bis zu 7 cm). Dieses Graben wurde genau von PEARSE (1914a, p. 417) beschrieben und durch einige Abbildungen illustriert (Fig. 4). — Das Graben wird fortgesetzt, bis das Grundwasser erreicht ist; der letzte Schlamm, der herausbefördert wird, ist also stets nass. Senkt sich der Wasserspiegel, so wird die Tiefe der Höhle entsprechend vergrössert. Die Höhle läuft senkrecht oder schief nach unten.

Während des Grabens und auch während des Aufenthaltes in den Höhlen werden die Augen oft mit Schlamm beschmutzt, auch klebt beim Männchen fast stets ein wenig Schlamm am grossen Chelipede. Beim Herankommen der Tiere gibt es deshalb zwei ganz stereotype Bewegungen:

1. das Reinigen der Augen,
2. das Reinigen des grossen Chelipeds.

Das Reinigen der Augen findet statt durch den Endopodit des 3. Maxillipeds. Wie bei anderen Krabben ist dieser im terminalen Teil zwei Mal rechteckig gebogen:

Basi- und Meropodit begrenzen links und rechts den Eingang zum Mund (Fig. 7), senkrecht zu ihnen steht der Carpopodit, senkrecht darauf, und also parallel dem Basipodit, liegen Pro- und Dactylopodit. Letzterer trägt ein Bündel langer Haare. Solange die Tiere unten sind, liegen die Augenstiele in die Gruben niedergeklappt. Kommen sie nach oben, so wird der Endopodit ganz gestreckt, während die Augenstiele, die zur Aufklärung der Umgebung schon im Höhleneingang aufgerichtet wurden, in ihre Gruben zurückgeklappt und wieder aufgerichtet werden. Die Haare fegen jetzt über die Augen und Augenstiele bis diese schlammlos sind. BORRADAILE (p. 139) beschrieb die Bewegung für *Carcinus moenas*<sup>1)</sup>, WARD (1928, p. 246) für *Ocypode ceratophthalma*. Sie lässt sich an allen möglichen anderen Krabben beobachten, gilt für die Krabben im allgemeinen.

Die Reinigung des grossen Chelipeds beim Männchen ist nicht weniger Lebenssache. Die auffallende Farbe der Chelicere hängt zweifellos mit ihrer Funktion zusammen: das Drohinstrument und einzige Waffen. Die Reinigung der grossen Chelicere wird hauptsächlich durch die kleine Chelicere besorgt, die fortwährend damit beschäftigt ist, die angeklebten Schlammteilchen fortzunehmen. Wir werden später sehen, dass mit der kleinen Chelicere zugleich Zeit das

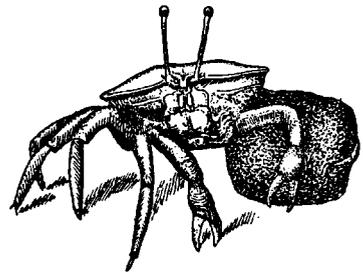


Fig. 4. *Uca* ♀, einen Schlammklumpen von der Höhle forttragend.  
Nach PEARSE, 1912, aber Schlammklumpen geändert.

<sup>1)</sup> "They (die genannten 3. Maxillipede) brush the antennules, sometimes acting singly, sometimes combing an antennule between them. Each of them brushes the eye and antenna of its side, and reaches across to clean the mouth-parts of the opposite side, attending, for instance, to the delicate and probably sensory hairs of the expanded end of the endopodite of the first maxilliped."

Futter aufgenommen und zum Munde gebracht wird; hier tut sie das gleiche, nimmt nur das Futter nicht vom Boden, sondern von der Schere. — Gibt man den Tieren in der Gefangenschaft ziemlich trockenen, festen Schlamm, so trocknet dieser so schnell ein, dass es dem kleinen Cheliped nicht gelingt, den Schmutz fortzunehmen. Es ist nun höchst merkwürdig, zu sehen, wie dergleichen Tiere das Wasser aufsuchen und im Wasser merkwürdige, drehende Bewegungen machen: sie benetzen sich. Darauf setzen sie die Reinigung fort. In meinen Experimentierterrarien suchten die Tiere, solange die Höhle noch nicht fertig war, das Wasser auf, indem sie geradeaus zum Schlammabhang herunter liefen, um darauf wieder geradeaus nach oben zurückzukehren. Eben dieses Geradeauslaufen zeigt, dass das Wasser nur deshalb, zur Reinigung, aufgesucht wird; draussen werden die Tiere unter diesen Umständen also das Wasser am Rand der Schlammbank aufsuchen. — Sobald die Höhle aber fertig ist, braucht dieser gefährliche Spaziergang nicht mehr stattzufinden; wenn die Tiere sich benetzen wollen, so suchen sie den Boden ihrer Höhle (bisweilen auch einer andern Höhle) auf. Dass sie dabei wirklich das Wasser erreichen, geht daraus hervor, dass sie ganz nass zur Oberfläche zurückkehren. Dies gibt auch SYMONS schon für *Uca* an (p. 307). Wir werden später sehen, dass die Höhle, die eine schnelle Flucht ermöglicht, der feste Wohnsitz der Tiere ist. Obgleich die Winkerkrabben erst richtig aktiv werden, wenn eine brennende Sonne den schwarzen Schlamm Boden erhitzt, brauchen sie zu ihrem Wohlsein eine oftmalige Benetzung und zwar durch Wasser in ihrer unmittelbaren Nähe um keinen Feinden zum Opfer zu fallen. Wir verstehen jetzt weshalb die Höhlen das Grundwasser erreichen müssen.

Im Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise dieser Tiere sind noch drei Gewohnheiten von Interesse: das Ebenen der Höhlenumgebung, das Bauen von Schornsteinen, und das Abschliessen der Höhlen. — Das Ebenen der Höhlenumgebung fiel mir besonders von gefangen gehaltenen Tieren auf, die eine unebene Schlammsschicht bewohnten. Sie bringen Schlamm, den sie sich in einiger Entfernung der Höhle holen, bis nahe an die Höhle heran, wodurch der Höhleneingang auf einer flachen Schlammsschicht zu liegen kommt. PEARSE (1914a, p. 419) beschreibt gleiches für andere *Uca*-arten, COWLES (1908, p. 7-8) für *Ocypode arenaria*. — Die kleinen Schornsteine, die bisweilen auf der Höhle stehen, die also den Höhleneingang nach aufwärts verlegen, können eine Höhe von einigen Zentimetern erreichen. Sie müssen dadurch entstehen, dass der ausgegrabene Schlamm nicht fortgetragen, sondern gleich um den Höhleneingang herum aufgetürmt wird. Die Wand des Schornsteins ist nur sehr dünn, man muss sich also vorstellen, dass er nicht aus einfach aufeinander gehäuften Schlammbrocken bestehen kann; ist dies richtig, so werden die Schornsteine speziell gebaut. Was ihre Bedeutung ist, weiss ich nicht; sie kommen sowohl auf feuchtem wie auf trockenem Land vor, und sowohl am Meer wie mehr landeinwärts. Auch in meinen Terrarien entstanden sie bisweilen, wodurch wir Gewissheit darüber haben, dass ein bestimmtes Tier das eine Mal gewöhnliche Höhlen, ein anderes Mal Schornsteinchen machen kann. Für weitere Angaben

über Schornsteinbau sehe man ORTMANN in BRONN, p. 1222 - 1223. — Das Abschliessen der Höhlen kann man sehr schön beobachten, wenn das Wasser während des Steigens über den Schlamm Boden herangekrochen kommt. Bevor es die Höhlen erreicht hat, setzen die betreffenden Tiere ihre drei vorderen Pereiopode (an der Seite der kleinen Chelicere) in den Schlamm und ziehen einen ziemlich grossen Schlammklumpen los, der darauf zum Höhleneingang getragen wird. Das Tier verschwindet in die Höhle und schliesst sein Gehäuse mit dem Schlammstück als Deckel ab. Es ist merkwürdig zu sehen wie die Grösse des Klumpens stets genau dem Höhleneingang entspricht. Die Oberseite des Schlammstückchens kommt dabei oben zu liegen, wodurch die Farbe des Deckels sich meistens nur wenig von der des umgebenden Schlammes abhebt. Die Tatsache, dass das Abschliessen der Höhlen besonders während des Steigens des Wassers stattfindet, mag zeigen, dass die Tiere sich vor Feinden schützen, die mit dem Wasser den Schlamm besuchen. Gleiches nimmt PEARSE (1914a, b) an, der weiter sagt (1914a, u. 416), dass "during a period of high tides burrows in low situations often remain closed for several days". Auch die folgende Tatsache weist daraufhin, dass die Abschliessung der Höhle den Schutz des Bewohners zum Zweck hat. Wenn man die Tiere beunruhigt, kann man nicht selten wahrnehmen, wie die in ihre Höhlen geflüchteten Tiere von innen aus die Höhle abschliessen. Sie kleben Schlammstückchen, welche sie der Innenwand der Höhle entnehmen, in den Eingang; bis dieser ganz oder nahezu ganz (eine kleine Öffnung kann in der Mitte sichtbar bleiben) verschlossen ist. Auch PEARSE (1914a, b) beschreibt das Abschliessen der Höhlen vor dem steigenden Wasser ausführlich. Er sagt, dass auf festem Schlamm ein einziges Schlammstück zur Abschliessung genügt, dass auf feuchtem Schlamm zwei oder drei „pellets“ herbeigetragen werden. Auch gibt er Abbildungen des Vorgangs. COWLES (1908, p. 8 - 9), der das Abschliessen der Höhlen für *Ocypode arenaria* beschreibt, sagt, dass es bei dieser Art, die die Gewohnheit hat, gefundenes Futter zur Höhle zu tragen, besonders stattfindet, nachdem die Krabbe Futter eingetragen hat. Bisweilen aber, „when individuals are disturbed by other crabs or by man, they will run into their burrows for a few inches and push a plug of sand up from below, completely closing the entrance“. PEARSE (1916, p. 554) beschreibt gleiches für *Cardisoma guanhumi* LATR. — COWLES (1915) hat für *Myctiris* (man sehe weiter unten) wahrscheinlich gemacht, dass Luft in der abgeschlossenen Höhle zurückbleibt, auch wenn das Wasser kommt. Deshalb nimmt SYMONS an, dass das Abschliessen der Höhlen bei *Dotilla* den Zweck hat, Luft in der Höhle aufzubewahren (siehe unten).

Das Öffnen der Höhlen geschieht, wie auch PEARSE (1914a, p. 418) schon bemerkt, von innen heraus, indem der Schlamm nach unten geschafft wird (an die Höhlenwand geklebt?). Der letzte Schlamm wird ohne weiteres zur Seite gedrückt, indem das Tier sich einfach herausringt. Die Schere liegt dabei anfangs fest gegen den Körper (vor den Mundteilen) gedrückt, wird darauf mit grosser Kraft vom Körper weggedrückt, oder der Körper wird von der Schere weggedrückt.

Der Hauptsache nach geschieht das Graben bei fast allen Krabben in der gleichen Weise. Sobald die Tiere im Stande sind, sich eigene Höhlen anzufertigen, zeigen sie den Instinkt die Füße als Grabwerkzeuge zu benutzen und die gewöhnliche Methode, der wir denn auch bei allen von mir untersuchten Arten begegnen, ist die, wobei die Füße einer Seite in den Schlamm gesetzt werden, um ein Schlammstück loszuziehen. Dabei wirken bei der einen Art die Chelipede mehr mit als bei der anderen. Ich nenne als mit den Füßen grabende Formen: die *Sesarma*-arten, *Metaplex*, *Paracleistostoma*, die *Uca*- und *Ocypode*-arten, *Cardisoma* (PEARSE, 1916, p. 554), wahrscheinlich *Dotilla*. Dabei benutzen die *Uca*-arten mit den kleinen Cheliceren diese nebenbei beim Graben, während *Cardisoma* (nach PEARSE), *Ilyoplax* und *Dotilla* einen ausgiebigen Gebrauch von den Scheren machen. *Ilyoplax* benutzt sie beim Verschliessen der Höhlen sogar als zwei kleine Schaufeln die den Schlamm zusammenfegen und als Decke auf den Höhleneingang deponieren. Auch *Cardisoma* kann die beiden Scheren in dieser Weise benutzen. PEARSE sagt: "Dirt while being carried from a burrow is trugged against the body by either chela and the walking leg next to it or held in both chelae, like a washerwoman carrying an armful of clothes". *Dotilla* benutzt sie zum blitzschnellen Verschwinden. Das Graben von *Ocypode arenaria*, das dem von *Uca* ähnlich ist, wurde beschrieben und abgebildet von COWLES. Einiges über die Ausführung der Höhlen von *Ocypode ceratophthalma* gibt WARD (1928, p. 246). Auch *Ocypode* gräbt nur mit der Seite des kleinen Chelipeds, mehr speziell trägt sie, wie *Uca*, den Sand mit dem Cheliped und den vorderen Thorakalfüssen der gleichen Seite. Es ist merkwürdig wie wenig der Bau dieser Krabben ihre grabende Lebensweise verrät.

Es würde zu weit führen hier grabende Crustaceen anderer Gruppen zum Vergleich heranzuziehen <sup>1)</sup>. Nur *Thalassina* sei in diesem Zusammenhang noch genannt. Sie ist mit ihren hakenförmigen Chelipeden ganz speziell zum Graben eingerichtet. Nachdem der Schlammklumpen wahrscheinlich mittels der grossen Chelipede losgehackt worden ist, wird er von den 2. Pereiopoden (die Chelipede als 1. Pereiopode gerechnet) getragen, während diese dabei einigermassen laufen. Oben wird der Schlamm von den Chelipeden, die über ihn herübergreifen, festgehalten, während ausserdem obenhinten noch die 3. Maxillipede das Schlammstück bedecken. Das Tier schob sich bei meinen Versuchen rückwärts (Schwanz vorn) aus der Höhle heraus. Draussen schoben die Chelipede, nachdem sie sich eingezogen und den Schlamm frei gegeben hatten, diesen vorwärts, wodurch die 2. Pereiopode entlastet wurden.

Die Höhlen von *Uca* gehen fast oder ganz geradeaus nach unten bis in das Grundwasser. Wo sie an tieferen Stellen liegen, brauchen sie weniger tief als auf höher liegendem Boden zu sein. Die Höhlen von *Ilyoplax* ähneln ihnen genau, haben nur einen kleineren Durchmesser. *Metaplex*, die auf niedrigem

<sup>1)</sup> Eine ganz interessante Crustaceengruppe in bezug auf das Graben, Rudern, u.s.w. (vgl. SCHELLENBERG, 1928) bieten die Amphipode, die, ihrem Bau entsprechend, wieder in ganz anderer Weise ihre Höhlen anfertigen. Die Orchestiden arbeiten den Sand, anstatt nach vorn, wie die bis jetzt besprochenen Tiere, nach hinten, genau wie wir das von grabenden Säugetieren kennen.

Schlamm die Höhlen gräbt, geht meistens schief nach unten, ebenso *Scylla*, die Höhlen von sehr grossem Durchmesser gräbt. Die Höhlen von *Sesarma* und auch die von *Thalassina* beschrieb ich schon, sie gehen im allgemeinen senkrecht oder schief nach unten und es mag sein, dass sie ab und zu einen Seitengang besitzen.

SYMONS beschrieb die Höhlen von *Dotilla*. Er gibt an, dass auf trockenem Sand tiefe Höhlen gemacht, dass aber auf ganz feuchtem Gebiet keine Höhlen angefertigt werden, da die Tiere da bei der Annäherung eines Feindes sich blitzschnell eingraben. Er gibt weiter an, dass *Dotilla*, wenn das Wasser steigt, sich in kleine Höhlen eingräbt, die oben abgeschlossen werden und also Luft enthalten. Diese Höhlen scheinen die gleichen zu sein als die, welche von COWLES (1915) für *Myctiris longicarpus* LATR. beschrieben wurden.

"In the wet sand a small cavity about three-quarters of an inch in diameter is excavated in the shape of a cup. Then the crab, standing in the middle, starts to carry wet lumps of sand from the bottom and piles them on to the sides. Working very rapidly, he soon (that is, in 2 or 3 minutes) has a complete wet-sand chamber enclosed and roofed in, the air inside being retained by the wet-sand. I watched one do this, waited for a few minutes, and then dug down at the spot and found that the crab and the air chamber had disappeared quite deep into the sand. Presumably, although it is impossible to see this part of the process when the chamber is completely roofed in, the crab goes on working in the same way until the air bubble or chamber is carried down to the requisite depth, so that the tide overhead will not disturb it. In this air chamber the crab remains until the tide has gone down and he can come up again to feed" (SYMONS, p. 311 - 312).

Es scheint, dass die Annahme, die Krabben nehmen sozusagen Luft mit nach unten, eigentlich von COWLES herrührt. Nach ihm lebt *Myctiris* "only at a considerable distance seaward from the high-tide mark on exposed sand flats". Nähert man sich ihnen, so verschwinden sie im Nu in den feuchten Sand.

"Almost simultaneously each individual ceases feeding and begins to dig with the legs of one side at the same time rotating so that the digging follows a spiral. The result is that a circular mound covering the crab is soon thrown up which usually has a small hole in the center of it, but this hole is quickly closed by wet sand pushed up from below (Plate III, figs. 1 to 3). As all of this is done within two or three seconds, it is evident that they work very rapidly. The individuals of a group of feeding crabs are usually packed together so that they touch one another, and since they dig down where they are when they stop feeding the circular mounds interfere with one another, producing a large patch of disturbed sand in which the individual mounds are almost indistinguishable (Plate II, fig. 2). These patches of turned up sand are often very conspicuous when surrounded by the smooth surface of sand left by the receding tide".

"I was unable to determine whether or not this cavity filled with air really remains in the natural habitat after the tide has risen and covered the sand flat, but judging from the results obtained in attempting to reproduce such a condition in the laboratory it seems possible. Several specimens of *Myctiris* were placed in a receptacle half-filled with wet sand taken from the sand flats. After they had dug down and had been allowed enough time to make cavities, the receptacle was filled with water. Later in the day I dug down in the sand at a place where a crab was supposed to be and in so doing released the crab and a large bubble of air.

The latter undoubtedly filled the cavity occupied by the myctiris and was held in place by the firmly packed sand surrounded on all sides by water."

Die Höhlen von *Ocypode arenaria* wurden von COWLES (1908, p. 4 - 9) ausführlich beschrieben. Die gewöhnlichen Höhlen haben nach ihm einen Seitengang, der ganz nahe der Oberfläche blind endet und nur der Flucht zu dienen scheint. Bei den von mir untersuchten Höhlen dieser Art fand ich diesen Seitengang niemals <sup>1)</sup>. Für weitere Angaben über Höhlenbau sehe man die Schilderungen ORTMANN'S in BRONN (p. 1219 - 1223).

## 2. DAS WINKEN UND SEINE BEDEUTUNG.

Nur die Männchen winken. Und zwar gibt uns das Winken folgendes zu sehen. Das Tier sitzt vor oder in nächster Nähe seiner Höhle und hält dabei — wie stets — den grossen Cheliped vor dem Mund. Dabei steht der Cheliped ein wenig „geöffnet“, d.h. das Endstück des Propodits und der Dactylopodit berühren

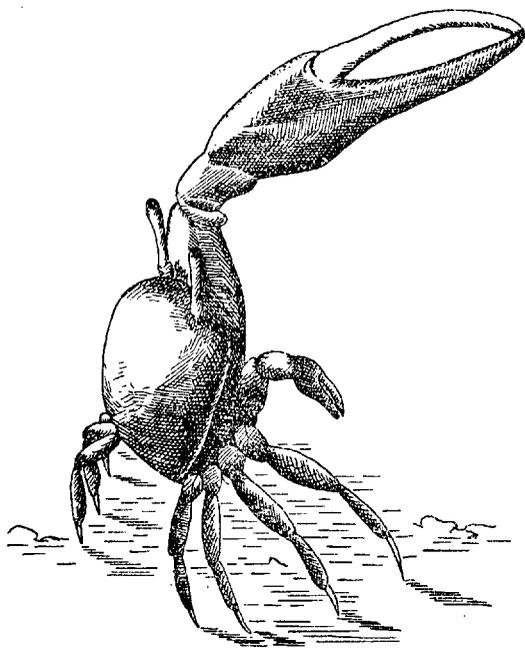


Fig. 5. *Uca pugilator* ♂, winkend.  
Nach PEARSE, 1914a.

sich nicht. Die Krabbe hebt sich jetzt — aber nur für ganz kurze Zeit — auf den Meropoditen der Pereiopode kaum merkbar in die Höhe, wodurch der ganze Körper schwach aufwippt. Dabei wirkt das Carpopodit-gelenk und der Meropodit kommt statt horizontal oder etwas schief nach unten (proximales Ende unten) schief nach oben, resp. horizontal zu stehen. Zugleich wird der Meropodit, aber besonders der Carpopodit des grossen Chelipeds etwas nach oben bewegt. Hierbei wirken zwei Gelenke, welche eine Bewegung der Schere (Pro- und Dactylopodit) nach oben und aussen zur Folge haben. Das Carpopodit-gelenk wirkt dabei als Regel

offenbar nicht. Die Schere bleibt während des Winkens „geöffnet“. — Wir sehen also beim Winken als Hauptsache ein nach oben und etwas nach aussen Bewegungen der weissen Schere, begleitet von einem Auf- und Niederwippen des ganzen Körpers; letztere Bewegung kann fehlen. Es sei noch hinzugefügt, dass die winkenden Tiere bei grosser Erregung zittern können, wie ich das für

<sup>1)</sup> Ich grub viele *Ocypode ceratophthalma* auf der kleinen Koralleninsel Dapur aus. Alle Höhlen gingen schief, vom Meer abwärts, oder fast senkrecht, nach unten, um dann nach rechts oder links (dem Meere zu) umzubiegen und blind zu enden. Einen Seitengang gab es in keiner der vielleicht 40 ausgegrabenen Höhlen.

as 12 meters from his home and returns. Once in the Philippines a *Uca marionis nitida* left its burrow and dug a new one 4.5 meters away; another individual moved his dwelling place 2.4 meters; but such cases were unusual. Most crabs showed a strong preference for a particular locality".

"A number of crabs were snared and moved various distances from their holes to see if they would return. If the space was less than 2 meters they usually came back at once. At greater distances some crabs dug new holes and reestablished themselves, even though they were in plain sight of their old homes; others tried to return home and were not able to do so." "Notwithstanding the difficulties, however, some crabs returned after several days to the hole they had previously occupied. One individual was moved 6 meters, and returned after 23 days to within 30 centimeters of his old home, which had been filled up by the tides in the meantime".

Es ist schade dass der Autor, durch die Wiedergabe von Tagebuchnotizen, keinen Einblick in seine Beobachtungen ermöglicht hat. Ein Areal mit einem Durchmesser von 4 Meter hat wohl keine der von mir gesehenen Winkerkrabben. Eher handelt es sich hier um Dezimeter. Weiter ist es natürlich sehr wohl möglich dass einige Krabben nach mehreren Tagen zur eigenen Höhle zurückkehrten, allein hier dürfen wir ruhig annehmen, dass dies in soweit Zufall war, dass die Tiere von einer Höhle zur andern zogen, bis sie sich zuletzt zufällig in dem alten bekannten Gebiet wiederfanden. Wir haben also mit einem Ortskenntnis wie bei *Sesarma*, nur auf kleinerem Gebiet, zu tun, wie denn auch PEARSE richtig von "Place association" spricht. Ob diese aber so lange beibehalten wird, dass eine Krabbe dadurch nach 23 Tagen ihre alte Umgebung wiederfand, müssen ausführlichere Beobachtungen uns sagen. Wir können vorläufig vielleicht ebensogut annehmen dass es sich hier um einen blossen Zufall handelte.

Wir sehen also: die Tiere bewohnen eine Höhle; um die Höhle herum wird Futter gesucht, meistens nur in nächster Nahe, so dass die Tiere bei herannahender Gefahr sich in die Höhle flüchten können; eine andere Höhle wird nicht leicht gegraben, eher wird eine benachbarte Höhle gestohlen. Wenn wir uns jetzt noch einmal fragen, weshalb das Winken für die betreffenden Tiere so wichtig ist, so ist die Antwort leicht. *Andere Tiere sollen wissen dass der Boden besetzt ist.*

Nur die Männchen winken. Die Weibchen winken nicht. Es ist auffallend dass sie, obgleich sie auch Höhlen bewohnen, also vor Feinden geschützt sind (sie graben selbst), die Höhlen viel leichter verlassen und viel mehr umher-spazieren als die Männchen. Dies wird auch schon von SYMONS (p. 307) und von PEARSE (1914b, p. 795) angegeben. Ihre Wehrlosigkeit würde eine Verteidigung der Höhlen auch unmöglich machen. Es mag sein dass das Umher-spazieren der Weibchen für die Art ein Vorteil ist, da geschlechtsreife Weibchen in dieser Weise leicht von den Männchen gefunden werden. — Die Männchen schienen mir gegen Weibchen bisweilen weniger aggressiv als gegen andere Männchen; dadurch mag den Weibchen die Futtersuche auf fremdem Gebiet nicht ganz und gar zur Unmöglichkeit werden.

Das Winken finden wir, ausser bei den *Uca*-arten, bei einigen anderen Krabben. Ich beschrieb es schon für *Ilyoplax delsmanni*, die aber mit zwei Scheren winkt. Auch hier finden wir das Sichaufheben auf die Beine. Dass wir mit einer für beide Krabben-arten verwandten Erscheinung zu tun haben, könnte man daraus schliessen, dass *Ilyoplax* sogar das Zittern von *Uca* zeigt. Wir

finden das Zittern aber auch bei *Sesarma (cumolpe)*. — Weiter winkt nach WARD (1928, p. 243) die Semaphore Krabbe, *Heloeccius cordiformis*, und zwar auch sie mit beiden Scheren; WARD beschreibt das Winken deutlich. Eine weitere winkende Krabbenart, vermutlich *Tetralia glaberrima* (HERBST), beobachtete ich in Tjilatjap; auch diese winkt mit beiden Chelipeden.

Man fragt sich unwillkürlich weshalb wir das Winken bei einigen Arten finden, während es anderen Arten mit ähnlicher Lebensweise fehlt. Eine teleologische Betrachtungsweise mag ihre Nachteile haben, sie bietet uns den Vorteil, uns die Möglichkeit einer besseren Einsicht zu geben als die blosser Feststellung der Tatsachen. Soweit sich ersehen lässt, finden wir das Winken nur bei Arten, die in grosser Zahl dicht beisammen wohnen, dabei an eine bestimmte Höhle gebunden sind und um den Höhleneingang herum den Boden fressen. Unter den landbewohnenden Krabben kommen, obgleich sie äusserst zahlreich sein können, die Gecarciniden und die Sesarmiden schon deshalb nicht in Betracht, da sie Konsumenten grösseren Materials sind und auf grösserem Areal ihr Futter suchen <sup>1)</sup>. Unter den richtigen Schlammfressern finden wir aber einige Arten, die das Winken haben „sollten“, denen es aber fehlt. Ich denke hier unter den von mir beobachteten Krabben an erster Stelle an *Metaplex* und *Paracleistostoma*, an zweiter Stelle an die kleinen *Dotilla*, *Scopimera* und an *Myctiris*. Was nun letztere Arten anbelangt, so geben diese ein Beispiel der oben besprochenen zweiten Möglichkeit: weil sie blitzschnelle Gräber sind, hat ihre Höhle nur einen geringen Wert für sie. Sie brauchen also vielleicht keine Nachbarn fernzuhalten, da an die Stelle des Winkens das blitzschnelle Graben treten mag. *Metaplex* und *Paracleistostoma* indessen ähneln in ihrer Futterabhängigkeit in jeder Hinsicht den winkenden Krabbenarten, dennoch winken diese Tiere nicht. Hoffentlich wirken spätere Studien hier aufklärend.

### 3. DIE AUFNAHME DER NAHRUNG.

Wie gesagt sind die Mangrovetiere besonders deswegen interessant, weil es unter ihnen eine so grosse Zahl reiner Schlammfresser gibt. Unter ihnen ist *Uca* einer der typischen. Bevor wir uns aber die Futterraufnahme selbst ansehen, müssen wir uns fragen, wo diese unendliche Nahrungsmenge denn eigentlich herrührt.

Jeden Tag bedeckt das Meerwasser während der Stunden des Hochwassers den Boden. Es sieht in der Nähe der Mangroveküste braunrot bis braungrau

<sup>1)</sup> WARD gibt für *O. ceratophthalma* an, dass sie bisweilen winkt. Es würde wichtig sein, diese Angabe, die nicht dokumentiert wird, bestätigt zu haben. Für einige dieser grabenden Krabben spielt zwar nicht die Verteidigung des ganzen Gebiets, sondern die Behauptung der Höhle, eine wichtige Rolle. Man sehe die Beschreibung der Lebensweise von *Ocypode arenaria* von COWLES (1908, p. 6). Es scheint nicht unmöglich, dass der Laut, den *O. ceratophthalma* macht und der einem Knurren ähnelt, zur Warnung des Feindes dient und also in der Höhle an die Stelle des Winkens tritt. ALCOCK (WARD, p. 246) „found that by forcing one crab to enter another's burrow, he caused the occupant to give vent to its annoyance in loud grating“.

aus, durch den Schmutz <sup>1)</sup>, der von den betreffenden Flüssen ins Meer geführt wird. Die den Schmutz bildenden ganz feinen Schlammteilchen werden vom Wasser mit über die Schlammböden geführt und da das Wasser hier einige Zeit ruhig steht, wird ein Teil des Schlammes zu Boden sinken. Zieht das Wasser sich zurück, so bleibt dieser Teil auf dem Boden zurück. — Woraus besteht dieser Schlamm? Aus feinen Sandkörnchen, Resten tierischen und pflanzlichen Ursprunges, aus Fisch- und andern Eiern, lebenden Protozoen, Larven niederer Tiere, Algen, in Verwesung begriffenen Teilen höherer Pflanzen, u.s.w. Bleiben diese organischen Reste zurück, so werden sie einen Nährboden bilden für zahlreiche Organismen, für die der Salzgehalt kein Hindernis ist. Es entsteht ein „Schlamm“, der eine Welt für sich bildet, in dem die faulenden Produkte den Hauptbestandteil bilden. Dieses in sich merkwürdige Milieu zahlreicher Bakterien, Diatomeen, u.s.w. wird nun, als ganzes, gefressen. Der Schlamm darf dabei aber eine gewisse Trocken- oder Feuchtigkeit nicht überschreiten. Wie gesagt liegt in den Anforderungen, die die Tiere an den Schlamm stellen, zweifellos die Ursache für das Zustandekommen der Zonen.

Das Fressen findet mit der kleinen Chelicere statt, beim Männchen geschieht es also mit einer, beim Weibchen mit beiden Scherenfüßen. PEARSE (1914a, p. 429) wies darauf hin, dass die Cheliceren „are flattened and hollowed in such a way that they form admirable dredges for carrying mud to the mouth“. Indem das fressende Tier langsam vorwärtsschreitet, bewegt sich der kleine Cheliped schnell hin und her vom Boden zum Mund. Fast ohne Auswahl wird die ganz oberflächliche Schicht des Bodens fortgefressen, und zwar nur diese. Es geschieht so schnell dass es nur mit grosser Mühe und einer Lupe gelingt, den Schlamm in der Chelicere zu sehen.

Ich sage, der Schlamm wird zum Munde geführt. Mehr als dieses können wir anfangs nicht feststellen und ich muss sagen dass es mir grosse Mühe machte richtig zu sehen, was dabei stattfindet. Es kommt kurz auf das folgende nieder. Sobald das Tier zu fressen anfängt, werden die Basalstücke der dritten (äusseren) Maxillipede, die besonders dazu dienen, die zarten Mundgliedmassen vor Schädigung zu schützen, „geöffnet“. Ich benutze diesen Ausdruck, weil sich die beiden Basalstücke (hauptsächlich die Ischio- und Basipodite), wie die beiden Hälften einer Doppeltür, nach aussen drehen (Fig. 7). Da aber die Terminalteile, also Carpo-, Pro- und Dactylopodit, sich nicht mitdrehen, sondern ihren ursprünglichen Stand behaupten, stehen diese oben vor den übrigen Mundgliedmassen, indem die langen Borsten der Dactylopodite, die ich Terminalborsten nenne, nach unten gerichtet sind. Bei genauem Zusehen kann man nun beobachten wie jedesmal, wenn eine Chelicere Futter herbeibringt, die Terminalstücke der 3. Maxillipede sich etwas heben und ausserdem dem Futter entweichen. Übergibt die linke Chelicere Futter, so bewegen die Terminalstücke sich etwas nach rechts, und umgekehrt. Ausserdem glaubte ich dann und wann zu sehen, wie die Terminalborsten dabei über (vor, statt hinter) die Chelicere gehoben

<sup>1)</sup> Die rote Farbe rührt vom roten Boden Javas her, der aus dem tonigen Laterit besteht.

wurden. Wenn dies zutrifft, so würde sich daraus ergeben, dass die Terminalborsten, während die Cheliceren den Schlamm den Mundteilen übergeben, sozusagen bei der Reinigung der Cheliceren behilflich sind. Dass dem wirklich so ist, geht daraus hervor, dass die Reinigung des kleinen Chelipeds (das heisst das Entfernen angeklebter Schlammteilchen) ebenso von den Palpen (Terminalteilen) der 3. Maxillipede ausgeführt wird. Wir wissen schon (vgl. Seite 200), dass die Augenstiele durch die genannten Borsten gereinigt, indem die Terminalstücke der 3. Maxillipede gestreckt werden. Weiter wissen wir dass die grosse Chelicere des Männchens von der kleinen Chelicere gereinigt wird. Jetzt sehen wir dass die kleine Chelicere wiederum von den genannten Terminalborsten gereinigt wird. Was aber tun die Terminalborsten mit dem Schlamm? Wenn wir jetzt sehen, dass diese Borsten offenbar eine Rolle bei der Futteraufnahme spielen, da verstehen wir, dass der „Schmutz“ der Augen und Scheren gegessen werden kann, alsob es die gewöhnliche Nahrung wäre. Das stimmt mit der Angabe BORRADAILES, vgl. Fussnote Seite 200, dass die Palpen der 3. Maxillipede die Mundteile der gegenüberliegenden Seite reinigen.

Die geringe Grösse der hier studierten Tiere macht die Untersuchung sehr schwierig. Besonders die grosse Menge nassen Schlammes entzieht bei *Uca* die Mundteile der Beobachtung. Gerade deshalb mag es von Interesse sein hier kurz die Funktion der Mundgliedmassen einer grösseren Krabbenart, in soweit sie besser bekannt ist, zu besprechen.

Das „Öffnen“ der Basalstücke der 3. Maxillipede kommt bei allen Krabbenarten vor, deren 3. Maxillipede die übrigen Mundgliedmassen völlig bedecken, nicht nur bei der Futteraufnahme, sondern ausserdem bei der Atmung (man sehe weiter unten). Man bekommt den Eindruck dass bei diesen Arten die genannten Basalstücke, zusammen aber mit den Palpen, an erster Stelle dazu dienen, die übrigen Mundgliedmassen vor Schädigung zu schützen. BORRADAILE (p. 138) bemerkt gleiches für *Carcinus*. Andererseits gibt es aber eine Anzahl Arten, bei denen diese Gliedmassen gar nicht als Operculum fungieren. — BORRADAILE nimmt weiter an, dass gerade das Operculum die Wirkung des Scaphognathits so effektiv macht. "The current set up by the scaphognathite is a wonderfully strong one, partly because it is working in a closed system of passages, and there are several places in the neighbourhood of the inner mouth-parts where leakage is probably liable to take place, and throws unnecessary work upon the scaphognathite in keeping up a current of the swiftness which is needed. The closing of the operculum prevents this". Ich mache aber nochmals darauf aufmerksam, es bestehen viele Krabben deren 3. Maxillipede nicht den Mund abschliessen.

Beobachtet man eine grössere Krabbenart, zum Beispiel die Schwimmkrabbe *Neptunus pelagicus* (L.), bei der Verarbeitung eines grösseren Fleischstücks, so ist leicht feststellbar, dass das Festgreifen der Nahrung, ausser von den grossen Cheliceren, an erster Stelle von den 3. Maxillipeden besorgt wird. Verliert eine Krabbe die Chelipede, so treten die 3. Maxillipede an ihre Stelle; die Krabbe senkt den Vorderkörper und die 3. Maxillipede greifen die Nahrung auf <sup>1)</sup>. Unter normalen Ver-

<sup>1)</sup> Füttert man grosse Krabben, wie *Neptunus pelagicus* oder *Scylla serrata*, wie das jeden Tag im publikan Aquarium unseres Laboratoriums geschieht, mit kleinen Tieren, z. B. *Mysis*, so ist interessant zu sehen, dass sie die grossen Scheren fast oder gar nicht zur Futteraufnahme benutzen, sondern das Futter fast ausschliesslich mittelst der 3. Maxillipede aufnehmen. Dabei wird der Vorderkörper gesenkt, um mit den Maxillipeden den Boden erreichen zu können.

hältnissen schieben die Terminalstücke der Endopodite (Palpen) das dargereichte Fleisch zwischen die beiderseitigen Ischiopodite. Dies wird von BORRADAILE ausführlich für *Carcinus* beschrieben. Die Cheliceren und 3. Maxillipede schieben darauf das Futter hinein, wobei es, zwischen den beiderseitigen 2. Maxillipeden hindurch, zwischen die Mandibeln gerät. Letztere ziehen nun Stückchen vom Fleisch los, indem die Cheliceren und Maxillipede jedesmal den Brocken kräftig nach aussen ziehen, während er von den Mandibeln festgehalten wird <sup>1)</sup>. Darauf öffnen sich die Mandibeln und Chelipede und Maxillipede schieben das Fleischstück wieder nach innen, worauf die Mandibeln sich wieder schliessen und die Maxillipede und Cheliceren das Fleisch auswärts ziehen. Die Hauptarbeit des Festgreifens und Ziehens wird einerseits von den Mandibeln, andererseits von den Ischiopoditen der 3. Maxillipede vollführt. Die 2. Maxillipede helfen zwar mit (und zwar mit den Endteilen der Palpen), sie sind aber wenig zum Festhalten geeignet. Auch die 3. Maxillipede scheinen synchron mit den 1. und 2. Maxillipeden und Cheliceren nach aussen zu bewegen, indem sie das Fleisch festhalten; und zwar geschieht das mit den grossen (vielleicht auch mit den kleinen) Laciniae, während die Endopodite selbst den Mandibeln angedrückt bleiben. Es wird also von den Cheliceren und sämtlichen Maxillipeden gezogen, von den Mandibeln Widerstand geleistet.

Ausführlichere Beobachtungen über die Wirkung der Mundgliedmassen findet man, für *Carcinus moenas*, bei BORRADAILE. Nur sagte ich oben schon dass die Laciniae der 1. Maxillipede, genau wie die Ischiopodite der 3. Maxillipede, die Nahrung beim Auswärtsziehen festhalten; ob sie auch die Funktionen haben, die BORRADAILE vermutet, bleibe dahingestellt. Hauptsache für uns ist, dass wir über die genaue Funktion der Mundgliedmassen bei den Krabben noch herzlich wenig wissen.

Interessant ist ein Vergleich der Nahrungsaufnahme bei diesen Krabben mit der bei den Einsiedlerkrebse, vgl. ORTON, 1927.

Welche Rolle den Mundgliedmassen von *Uca* bei der Futteraufnahme zukommt, konnte ich durch direkte Beobachtungen also nicht erfahren. Einiges über ihre Funktion kann man vielleicht schliessen aus ihrem Bau, den ich weiter unten bespreche. Dergleichen Schlüsse sind aber meistens ein schlechtes Surrogat für direkte Wahrnehmungen. — Das einzige was man an den Mundteilen einer fressenden *Uca* sieht, ist dass sie schnell hin und herbewegen und wenn man sie gleich nach dem Fressen betrachtet, so findet man zahlreiche feinen „Schlammteilchen“ zwischen ihnen. Sie besorgen die Scheidung zwischen „brauchbarem“ und „nicht brauchbarem“ Material, die einen so auffallenden Teil des Fressens bildet. Während nämlich die kleine Chelicere fortwährend Futter darreicht, sieht man, wie ein Teil des Schlammes von den Mundgliedmassen sozusagen wieder ausgeschieden wird, indem es sich in einigermaßen flüssiger Form vor der Basis der 3. Maxillipede sammelt. Dadurch dass während des Fressens die Epipodite der 3. Maxillipede in der Milne-Edwardschen Öffnung vor dem Coxalglied der Scherenfüsse hin und herschaufeln (siehe unter Atmung), werden Schlammteil-

<sup>1)</sup> PLATEAU (cf. BIEDERMANN, p. 664) hat angegeben, dass *Carcinus moenas* das Fleisch nicht zerkleinert, sondern in der Form eines langen Fadens aufnimmt, und dass also die Mundteile dazu dienen, diesen Faden zu bilden. Gleiches wird für *Astacus* angegeben. Ob ein Faden gebildet oder das Futter zerkleinert wird, hängt aber mit der Art des Futters zusammen. Kleine Fleischstücke, die schwierig zu zerreißen sind, werden sozusagen von den Mandibeln geknetet und als ganzes aufgenommen, weniger zähes Futter aber nicht. Grosse Fleischstücke werden zerrissen und ihre Teile als Faden aufgenommen.

chen, die auf sie geraten, ebenso medianwärts befördert. MONOD beschrieb diesen Prozess der Futterraufnahme als folgt: „Là il saisit avec ses pinces spatulées des „bouchées“ de sable humide qu'il introduit dans le cadre buccal *par en haut*, entre les segments supérieurs des maxillipèdes externes légèrement écartés. Par cette fente on aperçoit les appendices sous-jacents dans un état de vibration constant, noyés dans un bouillonnement de salive. Entraînée par son poids, émulsionnée pour ainsi dire par son passage dans les peignes des maxillipèdes, la „bouchée“ de sable liquéfiée et lavée de ses particules alimentaires coule vers le bas et vient entre la base des maxillipèdes externes former une grosse goutte qui se solidifie au contact de l'air. Cette goutte, devenue boulette, est saisie par une des spatules et déposée devant l'animal“. Letztere Bewegung ist sehr typisch, besonders da jedesmal nach einer ziemlich konstanten Zahl von „Bissen“ der Schlammklumpen genügend gross ist, fortgenommen zu werden. *Signatus* tut das meistens nach ungefähr 6 bis 16 „Bissen“. Die Klümpchen verweigerten Schlammes werden mit der Schere fortgenommen und vor das Tier deponiert; nicht hinter dasselbe, wie SYMONS für *Uca* angibt, und wie das bei der kleinen *Dotilla* geschieht. Da sie ziemlich feucht sind, sind sie klein und von verschiedener Form. Sie bedecken den Boden ganz regellos. Wo *Uca* (zum Beispiel die Art *consobrinus*) nun aber auf einem harten sandig-schlammigen Boden vorkommt, da werden die Klümpchen grösser, rund und dabei werden sie ausserdem an vielen Stellen in ganz auffallenden Längsreihen deponiert. Diese Längsreihen kleiner Schlamm-sandkugelchen können von der Höhle ausstrahlen und in dieser Weise einen viel-eckigen Stern bilden, sie können auch konzentrisch um die Höhle herum Linien bilden, oder es können einige lange willkürliche Linien von ihnen gebildet werden. Bisweilen aber liegen sie auch hier regellos. Offenbar macht *U. signatus*, wenn diese Art bisweilen an dergleichen Stellen vorkommt, die gleichen „Figuren“ aus kleinen Kugelchen. — Die Ursache dieser Erscheinung wird deutlich wenn man die Tiere bei der Futtersuche beobachtet. Auf hartem Schlamm-sand ist es für die Tiere schwierig zu fressen wo sie wollen. Es ist einigermassen schwer die Oberflächenschicht zu öffnen, und wenn sie also an einer bestimmten Stelle fort-gegessen ist, da setzt die Krabbe die Arbeit in gleicher Richtung fort, weil sie jetzt leicht die Cheliceren von der Seite her unter die Oberflächenschicht bringt. Es entstehen in dieser Weise Linien. Arbeitet sie nun von der Höhle zur Peripherie, und kehrt sie, an einem bestimmten Punkt angelangt, jedesmal zur Höhle zurück, so entstehen viele Linien, die von der Höhle ausstrahlen: die merkwürdige Strahlenfigur. Entsprechend werden auch die konzentrischen und willkürlichen Linien gebildet. Stärker ausgesprochen finden wir diese Fressweise, wobei Strahlenfiguren gebildet werden, bei einigen Krabben, die für diesen schlammigen Sandstrand typisch sind: *Dotilla* und *Scopimera*. Schon ORTMANN (BRONN, p. 1221) beschrieb für *Dotilla fenestrata* eingehend, in welcher Weise die Strahlenfiguren entstehen. Nach SYMONS (p. 309) entstehen die Sandkugelchen bei *Dotilla* in etwas anderer Weise als bei *Uca*: „the sand passes into the mouth from below and emerges above to form a sort of ball or pellet, which is held in position by the maxillary palps which extend outwards

from the mouth." Man fragt sich unwillkürlich ob diese Beobachtung richtig ist. Die Kügelchen werden auch hier mit den Cheliceren fortgenommen und wie ich bei Batavia für *Dotilla* feststellte, unter der Krabbe hindurch nach hinten geworfen. SYMONS beobachtete *D. mycteroides*, ich *D. wichmanni*. SYMONS bildet zwei Höhlen und die Sandkügelchen von *Scopimera* species ab, und gibt einige Bemerkungen über letztere Art.

"Their method of feeding is exactly the same as that of the *Dotilla* species, but the pellets of sand are often as large as the body of the crab before they are removed from the mouth and placed on the heap. Their burrow "paths" and piles of "eaten" sand are much more orderly than those of the *Dotilla*. Just after the tide has fallen and the sand become fairly dry, this neatness is most marked. They work a path, which is about three-quarters of an inch wide, and only scrape it on the surface to form a shallow groove, all the pellets being placed on one side of the path, that is, in eating they always appear to face in one direction. Occasionally an aberrant one is seen, feeding in an irregular manner so far as the pathways are concerned, but the actual method of handling the sand is always the same, and there is no possibility of mistaking the work of one of these crabs for the work of an *Ocypode* in clearing out its burrow".

Es sei aber hinzugefügt, dass die Variabilität in der „Figurenbildung“ der von ihm beschriebenen Arten vermutlich viel grösser sein wird als er sagt; auch seine übrigen Beobachtungen hätten exakter sein können. — Weiter macht auch GRAVELEY einige Bemerkungen über *Scopimera*, und zwar über *S. proxima* KEMP und *S. pilula* KEMP. *S. proxima* macht nach ihm die oben besprochenen Längsreihen, *pilula* aber nicht, *S. proxima* lebt höher, dichter bei der Hochwassergrenze als *pilula*. Das stimmt mit meinen Befunden, dass auf härterem Schlamm Längsreihen gebildet werden, auf feuchterem nicht.

In gleicher Weise wie bei *Uca*, wo diese Art auf feuchtem Schlamm vorkommt, werden die Klümpchen von *Ilyoplax*, *Metaplax* und *Paracleistostoma* ganz willkürlich deponiert. Nicht stets aber brauchen alle diese Arten überhaupt Schlammklümpchen zu bilden. Bisweilen nämlich fressen die Tiere unter der Wasseroberfläche. Von *Uca*, und zwar von *signatus*, und weiter von *annulipes* und *urvillei* aus Ceram, sah ich das nur in der Gefangenschaft, von *Metaplax* auch draussen. Tun sie das, so bildet sich kein Schlammklumpen, sondern das ausströmende Atemwasser entfernt den verweigerten Schlamm. Man beobachtet also einen feinen Doppelstrom, alsob man das Atemwasser mittels Chinesischer Tusche sichtbar gemacht hätte.

In welcher Weise die Mundgliedmassen die Scheidung des Schlammes in brauchbares und nichtbrauchbares Material vornehmen, weiss ich also nicht <sup>1)</sup>. Dass aber die Mundgliedmassen von *Uca* der Schlammarbeit angepasst sind, leuchtet einem sofort ein, wenn man sie mit denen einer Grobnahrung fressenden Krabbe vergleicht. — Gute Abbildungen von Krabbenmundteilen gab PEARSON für *Cancer pagurus* und BORRADAILE für *Carcinus moenas* <sup>2)</sup>. Vergleicht man die

<sup>1)</sup> Ich schliesse die Möglichkeit aus, dass die Scheidung des Schlammes in brauchbares und unbrauchbares Material im Magen, statt von den Mundteilen besorgt wird.

<sup>2)</sup> Ich könnte auch die Abbildungen von Krabbengliedmassen aus BRONN (Taf. 81) benutzen, fürchte aber, dass sie etwas zu schematisch sind.

Mundteile von *Uca* (Fig. 7 - 13) mit denen dieser beiden Arten, so ist besonders die ganz starke Beborstung auffallend. Es ist logisch, anzunehmen, dass dies mit der Lebensweise der von uns studierten Tiere im feuchten Schlamm zusammenhängt.

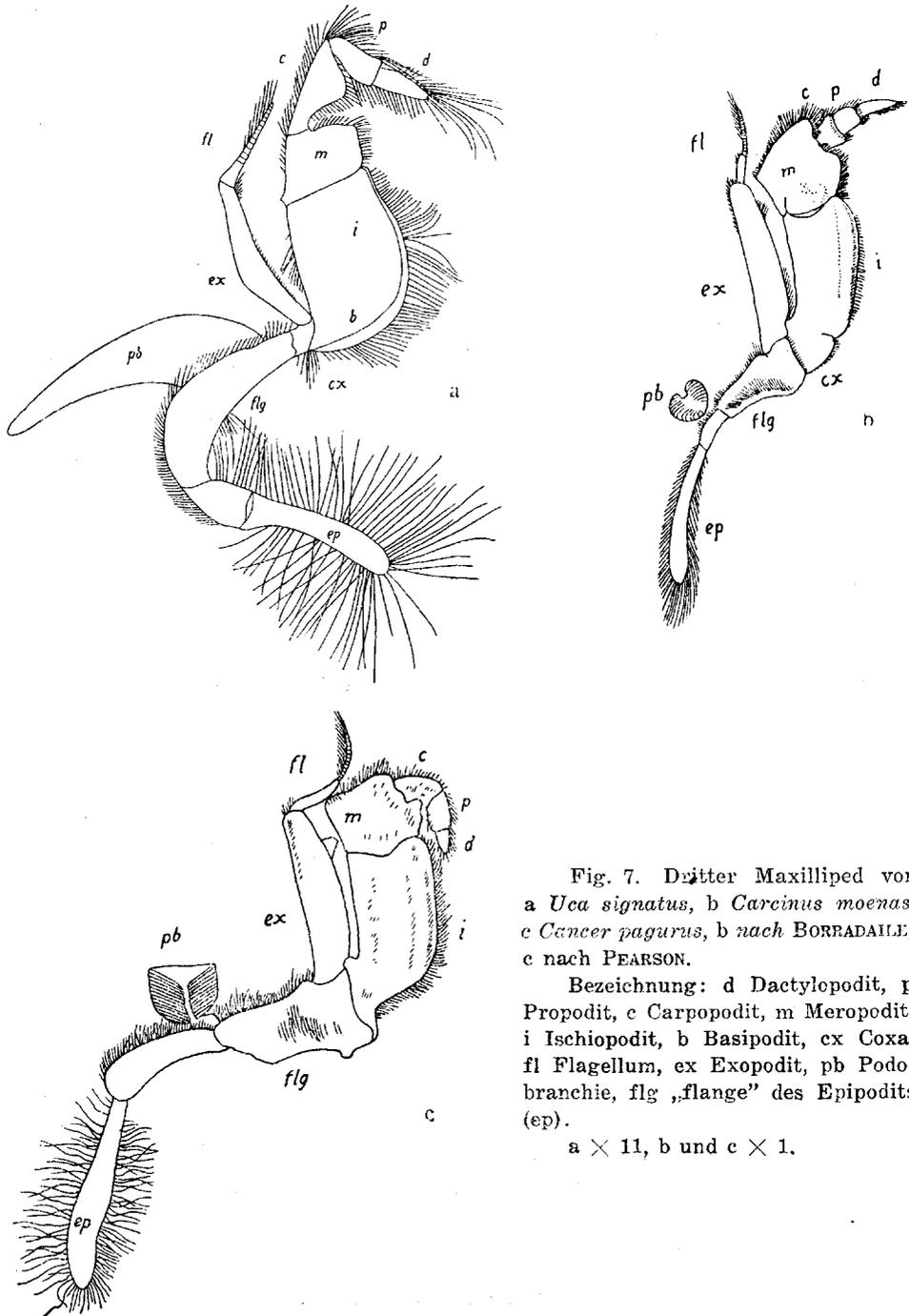


Fig. 7. Dritter Maxilliped von  
 a *Uca signatus*, b *Carcinus moenas*,  
 c *Cancer pagurus*, b nach BORRADAILL,  
 c nach PEARSON.

Bezeichnung: d Dactylopodit, p Propodit, c Carpopodit, m Meropodit, i Ischiopodit, b Basipodit, cx Coxa, fl Flagellum, ex Exopodit, pb Podo-branchie, flg „flange“ des Epipodits (ep).

a  $\times 11$ , b und c  $\times 1$ .

Ausser diesen Unterschieden in der Beborstung gibt es aber, wie zu erwarten, weitere Unterschiede, die wir kurz besprechen wollen. Vergleicht man die 3. Maxillipede der drei Arten (Fig. 7), so ist die Länge der Palpen (Carpo-, Pro- und Dactylopodit) hervorzuheben, die bei *Uca* zusammen ebensolang sind wie Mero-, Ischio- und Basipodit, während sie bei den beiden anderen Arten ungefähr halb so lang sind als diese. Diese Länge ermöglicht die Reinigung der langgestielten Augen, die noch erleichtert wird durch die ganz langen Borsten, die sich am Ende des Dactylopodits befinden. Bei näherer Vergleichung treten an den 3. Maxillipeden weitere Unterschiede hervor; diese entnehme man aber den Figuren. — Eine Vergleichung der 2. Maxillipede (Fig. 8) ergibt,

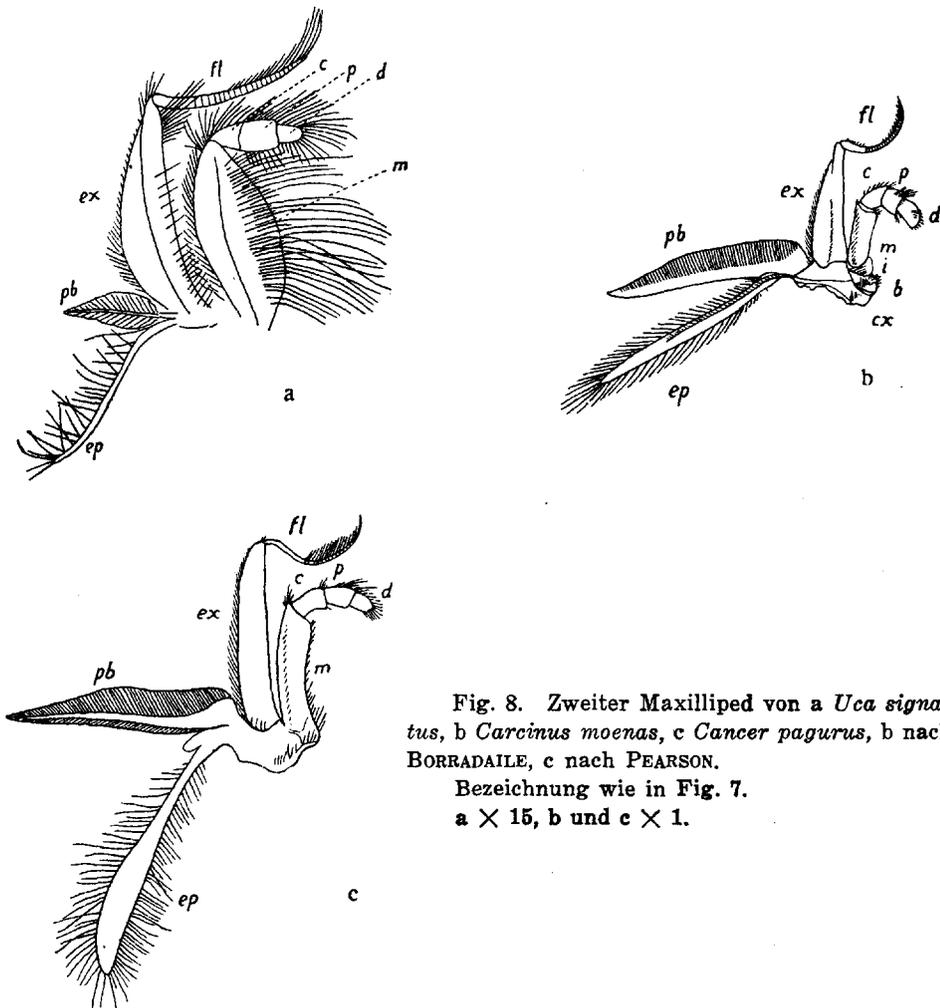


Fig. 8. Zweiter Maxilliped von a *Uca signatus*, b *Carcinus moenas*, c *Cancer pagurus*, b nach BORRADAILE, c nach PEARSON.  
 Bezeichnung wie in Fig. 7.  
 a  $\times 15$ , b und c  $\times 1$ .

ausser der ganz auffallend starken Behaarung und der geringen Grösse der Kieme am Epipoditbasis, keine auffallenden Unterschiede. Die starke Behaarung mag darauf hinweisen, dass den 2. Maxillipeden eine wichtige Rolle bei

der Seite, nicht ganz von vorn sieht). Diese geringe Grösse mag mit der geringen Grösse der aufgenommenen Nahrungspartikelchen zusammenhängen, aber erst eine Vergleichung mehrerer Krabbenarten oder direkte Beobachtung könnte eine solche Annahme wahrscheinlich machen.

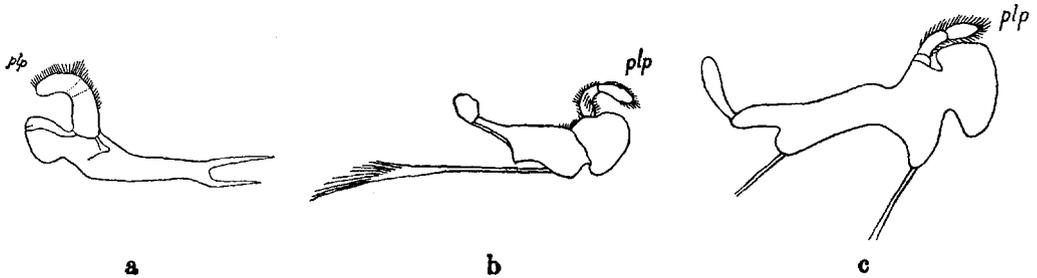


Fig. 13. Mandibel von a *Uca signatus*, b *Carcinus moenas*, c *Cancer pagurus*, b nach BORRADAILE, c nach PEARSON. plp Palpe. Vergr. a  $\times 11$ , b und c  $\times 1$ .

Zusammenfassend ergibt sich bei einer Vergleichung der Mundteile von *Uca* mit denen von *Cancer* und *Carcinus*, dass:

1. die 3. Maxillipede im Prinzip gleich gebaut sind; nur die Palpen sind bei *Uca* lang; das hängt vermutlich mehr mit der Reinigung der Augen, usw. als mit der Futteraufnahme zusammen;
2. die 2. Maxillipede gleich gebaut, aber bei *Uca* ganz stark behaart sind, was mit der Futteraufnahme zusammenhängen mag;
3. die 1. Maxillipede von *Uca* nicht abweichen von denen von *Cancer* und *Carcinus*;
4. die 2. Maxillen ganz gross und ganz stark behaart sind, was mit der Art des Futters zusammenhängen mag;
5. ebenso die 1. Maxillen von *Uca* abweichen von denen von *Cancer* und *Carcinus*;
6. die Mandibeln von *Uca*, verglichen mit denen von *Cancer* und *Carcinus*, eine ganz kleine Kauplatte haben, was mit der Art des Futters zusammenhängen mag.

Man fragt sich, was nun bei dieser Scheidung des Schlammes in zwei Komponente als brauchbar aufgenommen und was nach aussen fortgeschafft wird. MONOD hat angegeben, „que ce sont surtout les Diatomées, que l'on retrouve dans leur tube digestif et dans les petits cylindres gris constituant leurs déjections.“ Hieraus geht zu gleicher Zeit hervor, dass Diatomeen zwar aufgenommen, darauf aber wieder vom Enddarm abgegeben, also vermutlich nicht ausgenutzt werden. — Wir können, um die Nahrung der Tiere kennenzulernen, die Zusammensetzung des Magen- und Darminhalts mit der des verweigten Schlammes, oder auch den Unterschied in der Zusammensetzung des verweigten Schlammes und der Oberflächenschicht der betreffenden Schlammbank vergleichen. Den Unterschied in der Zusammensetzung des gegessenen und verweigten Schlammes untersuchte ich für *Uca signatus*. Und zwar untersuchte

ich einerseits den Magen- und Darminhalt, andererseits die Zusammensetzung der Klümpchen verweigeren Schlammes. Ich fand dabei folgendes. Das verweigerte Material bestand zu einem grossen Prozentsatz aus Sandkörnchen; organische Produkte bildeten einen gewissen Anteil, aber die Teilchen waren klein und grössere Stücke (z.B. pflanzlicher Teile) fanden sich ziemlich wenig. Der Mageninhalt enthielt relativ wenig Sandkörnchen, der grössere Teil wurde von organischen Produkten gebildet, welche hauptsächlich aus sehr kleinen Stücken bestanden; grössere Stücke fanden sich vielleicht etwas mehr als in dem verweigeren Material, aber auch hier nicht viel. Im Enddarm fand ich hauptsächlich Sandkörnchen und grosse Stücke organischen Materiales (in casu Pflanzenteile), relativ sehr wenig kleinere Teile organischer Produkte. Hieraus geht hervor: 1. dass von den Mundgliedmassen mehr eine Sichtung nach der Qualität als nach der Grösse des Materiales stattfindet, da in der Hauptsache sowohl grössere wie kleinere Stücke organischen Materiales aufgenommen, grössere und kleinere Sandkörnchen verweigert werden; 2° dass die Tiere den Schlamm nur unvollkommen auszunutzen im Stande sind, da auch das verweigerte Material einen gewissen Teil organischer Reste enthält; 3° dass von dem aufgenommenen Material die grösseren Stücke organischen Stoffes (in casu gröbere Pflanzenteile) nicht ausgenutzt werden, da sie sich unzerteilt im Enddarm vorfinden; an diesen können sie nur durch den Magen, nicht durch die Mitteldarmdrüse abgegeben worden sein.

Unter den organischen Produkten im Magen und Darm <sup>1)</sup> fanden sich vor allem Pflanzenteile, weiter Diatomeen (*Pleurosigma*, *Coscinodiscus*, *Surirella*, *Navicula*), Eier (die anfangs vielleicht im Wasser schwebten), niedere Tiere (ich fand eine Rippenqualle) und ihre Larven (ich fand eine Nauplius-larve). Da die Diatomeen sich in ziemlich grosser Zahl im Enddarm vorfanden, scheinen sie nicht ausgenutzt werden zu können (vgl. oben).

Ich untersuchte weiter den Unterschied in der Zusammensetzung des verweigeren Schlammes und der Oberflächenschicht der betreffenden Schlamm-bank, und zwar tat ich dies für *Uca consobrinus*. Der verweigerte Sandschlamm von *Uca consobrinus* (die Art bewohnt an der Stelle, wo ich sammelte, stark sandigen Schlamm) enthielt weniger organische Bestandteile als der noch nicht berührte Oberflächenschlamm und zwar schienen mir besonders die feinen organischen Bestandteile verschwunden, während die grösseren sich im Material vorfanden. Auch dieser Unterschied war aber nur ein relativer.

<sup>1)</sup> PEARSE (1912, p. 122) untersuchte den Mageninhalt von 6 *Uca rathbunae*. "The objects discovered were as follows, in the order of decreasing quantity: Plant tissue, a branched alga, vascular plant tissue, small green algae, small brown spores or cysts (?), fine silt, diatoms, protozoa, and a piece of leaf epidermis". "The stomachs of 2 individuals were completely filled with a species of alga and a little fine silt". In seinem Beitrag von 1914 (a, p. 420) sagt er: "The food consists mostly of small algae sifted from the mud. But fiddlers, like most crabs, will eat nearly anything that is cast upon the beach—dead fish, dead crabs, plants, etc." Letzteres ist für die von mir studierten Arten bestimmt unrichtig, denn sie verweigern jedes gröbere Futter, seien dies Fische oder Graswurzeln, wie sie von *Sesarma* gern aufgenommen werden.

Hieraus lässt sich also schliessen dass die Tiere den Schlamm nur unvollständig auszunutzen imstande sind <sup>1)</sup>. Es wird ein Teil der organischen Produkte aufgenommen und einem Teil des Sandes der Zutritt verweigert, aber eine vollständige Scheidung gibt es nicht. Man würde also den Tieren das verweigerte Futter zum zweiten und dritten Mal füttern können, nur würden sie jedesmal weniger kriegen. Gleiches gilt vielleicht für andere Schlammfresser, z.B. einige Holothurien. Höchstwahrscheinlich spielt dieses zweimalige oder sogar ein wiederholtes Fressen eines bestimmten Schlammes auch draussen eine gewisse Rolle. In Zeiten sehr niedrigen Hochwassers gibt es Schlammبانke die, obgleich sie von zahlreichen Krabben bewohnt sind, nicht vom Wasser erreicht werden. Sie sind bald bedeckt mit vielen Hunderten Klümpchen verweigerten Futters, die jeden Tag an Anzahl zunehmen, bis sie zuletzt fast den ganzen Boden bedecken. Da sie aber der Sonne und dem Regen ausgesetzt sind, werden sie zerfallen und aufs neue zum Futter dienen, wie es auch bei gefangenen Tieren geschieht, wenn man sie nicht gut versorgt. — Übrigens trocknen diese Bänke, wenn das Wasser sie einige Zeit nicht bedeckt, so stark ein (man sehe Tafel X), dass die Krabben alsbald weniger heraus kommen, wie auch in der Gefangenschaft ein Austrocknen des Schlammes die Tiere drinnen hält. PEARSE (1914a, p. 416) bemerkt denn auch: "during low tides those (burrows) on higher ground may be left open day after day, though the flats dry out to such an extent that crabs can not feed easily and remain at the bottoms of their burrows". — Überhaupt gibt die Versorgung der Tiere uns ein lehrreiches Bild von ihren Bedürfnissen und optimalen Lebensbedingungen. Man kann die Tiere ganz lange auf ziemlich kleinem Raum halten; wenn man nur oft das Wasser bis über den Schlamm steigen, sodann kürzere oder längere Zeit (einige Stunden bis einen Tag) stehen lässt, und es darauf wieder fortnimmt. Man muss es dann ausserdem einige Zeit vor dem Absaugen gut in Bewegung bringen, damit eine neue Oberflächenschicht gebildet wird, die den Tieren neues Futter verschafft.

Wir sind dem Futter jetzt bis in den Darm gefolgt. Wir wissen dass die Tiere, obgleich sie zu der so interessanten biologischen Gruppe der Schlammfresser gehören, sich dennoch prinzipiell nicht von ihren zahlreichen grösseren und kleineren Verwandten, die fast alle typische Omnivore sind, unterscheiden lassen. Es würde also von grossem Interesse sein zu wissen ob sie auch in ihrer Physiologie mit diesen Verwandten übereinstimmen. Wir wissen dass der typische Omnivor *Astacus (fluviatilis* sowie *macrodactylus*), genau wie der omnivore Mensch, einen Magensaft besitzt, der alles leisten kann, was die Saftgemische der Wirbeltiere zu leisten imstande sind. Besonders JORDAN und seine Schüler haben gezeigt, wie, obgleich unter teilweise ganz andern Umständen (unter anderem P<sub>H</sub>) als bei den Wirbeltieren, auch bei *Astacus* die aufgenommenen Kohlehy-

<sup>1)</sup> L. HARRISON MATTHEWS gab kürzlich einige Beobachtungen über die Biologie von *Uca leptodactyla* RATHBUN. Leider ist der Beitrag oberflächlich; die Angaben über die Scheidung des Sandes durch die Mundteile sind offenbar hypothetisch, die Figuren sind grob. Der Autor ist aber der erste, der die langen Borsten der 1. und 2. Maxillipede beschreibt; weiter weist er darauf hin, dass die Endopodithaare der 2. Maxillipede teilweise löffelförmig enden.

drate, Fette und Eiweisse aufnahmefähig gemacht werden. Ihre und andere Untersuchungen haben hier Besonderheiten zu Tage gefördert, die es erst jetzt ermöglichen, die Verdauung bei den Wirbeltieren in richtiger Beleuchtung zu sehen. — Ich habe also den Magensaft von *Uca signatus* in dieser Richtung untersucht, nur mit dem Zweck festzustellen, in wie weit er mit dem von *Astacus* übereinstimmt <sup>1)</sup>. Betreffs der Methode sei nur bemerkt, dass ich zur Absaugung des Magensaftes (vgl. JORDAN, 1927) eine Glasröhre mit äusserst feiner Spitze benutzte und ungefähr 35 Tiere brauchte für jeden c.c. Saft. Im ganzen benutzte ich ein paar hundert Tiere, deren Chelipede und 3. Maxillipede ich vor dem Abpipettieren fortnahm, da sonst die feine Pipette durch sie gebrochen wurde. Ich nahm ausschliesslich Tiere, die einen bis drei Tage gehungert hatten. Ausser in den Versuchen mit dem Bindegewebe wurde der Magensaft mit NaCl 1.2 % verdünnt, was keine Trübung zur Folge hatte (bei Verdünnung mit destilliertem Wasser und NaCl 4 % schien eine leichte Trübung einzutreten). Besser wäre gewesen wenn ich erst die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes festgestellt hätte.

Der Magensaft dieser Tiere ist braun bis dunkelbraun und reagiert schwach sauer; die elektrometrische Bestimmung ergab ein  $P_H$  von 5.1 (*Thalassina anomala* nach elektrometrischer Bestimmung ebenso 5.1 im Hungerzustand, *Astacus* nach SHINODA 5.— bis 5.6). Die verdauende Wirkung des Saftes wurde untersucht an Bindegewebe, Fibrin, Milch, Amylum und Saccharose.

1. **Wirkung auf Fibrin.** Benutzt wurde durch Carmin gefärbtes Fibrin.
 

Magensaft (1 : 10) ( $\frac{1}{2}$ c.c.) .....	Fibrin langsam verzehrt.
„ (wie oben) + $Na_2CO_3$ (2%) .....	schnelle Verzehung.
„ ( „ „ ) + HCl ( $\frac{1}{2}$ c.c. 0.2%) .....	keine Verzehung.
„ (gekocht) .....	„ „

Es wurde soviel  $Na_2CO_3$  zugefügt, dass Lackmus schwach blau gefärbt wurde, während  $\frac{1}{2}$  c.c. HCl 0.2% es schwach rot färbte.  
Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass der Saft eine Protease enthält, die schneller in alkalischem als in schwach saurem Milieu verzehrt.
2. **Wirkung auf Catgut.** Benutzt wurde Catgut, wie es bei Operationen Verwendung findet.
 

a. Magensaft (unverdünnt) .....	langsame Verzehung.
b. „ ( „ ) .....	„ „
3. **Wirkung auf Fett.** Benutzt wurde Kuhmilch, mit Phenolphthaleine als Indikator. Sogar eine stark rosa Färbung verschwand bis zweimal nach Beifügung einer kleinen Menge Magensaft (1: 10). In der Kontrollprobe, die einen Augenblick gekocht wurde, blieb diese Färbung nicht ganz aus, sie war aber schwach und verlief nur sehr allmählich (zu kurz gekocht). Es enthält der Saft also eine Lipase.
4. **Wirkung auf Stärkemehl.** Benutzt wurde lösliche Stärke, 1/6, 1/30 und 1/150 %. Stets unmittelbare Zersetzung der Stärke und Schwund der von I-IK herrührende Färbung bei Zusatz des Magensaftes (1: 10).  
Es enthält der Saft also eine Amylase.

<sup>1)</sup> Ich wähle also *Astacus*, obgleich keine Krabbe, da die Ernährungsphysiologie dieser Art so genau bekannt ist. Gern hätte ich auch den Beitrag YONGES über *Nephrops* zur Vergleichung herangezogen, kann ihn aber in Batavia nicht zu Gesicht bekommen.

## 5. Wirkung auf Sacharose.

1 c.c. Magensaft + 2 c.c. Rohrzucker (2/3%)

+ Fehling.....: allmähliche Reduktion der Fehlingschen Lösung.

Magensaft + Fehling.....: keine Änderung.

Rohrzucker + „ .....: „ „

Es enthält der Saft also eine Invertase.

Vergleichen wir nun die erhaltenen Resultate mit denen von *Astacus*, so muss ich erst hinzufügen dass ich mir davon bewusst bin, dass meine groben Beobachtungen eigentlich nicht mit den schönen und ausführlichen Untersuchungen über *Astacus* verglichen werden dürfen. Durch die Untersuchungen besonders von JORDAN, KRÜGER und SHINODA kennen wir die Eiweisspaltung von *Astacus* ganz gut, u.a. durch den Beitrag von WIERSMA und VAN DER VEEN sind wir auch über die Karbohydrasen des Saftes gut unterrichtet. Sogar der grobe Vergleich der genannten Dekapoden zeigt uns aber genügend, dass sie prinzipiell in ihrer Verzehrungsphysiologie übereinstimmen, eine an und für sich in bezug auf die ganz verschiedene Nahrungsarten der beiden Tiere interessante Feststellung. Eine ausführlichere Untersuchung, u.a. auf Zytase, Maltase und andere Enzyme, würde zweifellos diese Übereinstimmung noch bestätigen.

## 4. DIE PROBLEME DER KRABBenATMUNG.

Wir haben im ersten Teil gesehen, dass das Problem der Atmung bei den Mangrovetieren ein recht interessantes sein muss, da es unter ihnen Land- und Wasserformen in der gleichen Tiergruppe gibt. Das ganze Kapitel der Brachyurenatmung, einschliesslich das der Atmungsbewegungen, ist noch sehr unvollständig bekannt, desto verwirrter sind die Angaben, wo es die schlecht untersuchten tropischen Formen gilt. Ich ziehe deshalb vor, hier *Uca* am Ende, statt am Anfang zu besprechen und behandle erst die Atmung bei den Krabben im allgemeinen.

Es macht einen gewissen Unterschied ob wir eine richtige Wasserkrabbe oder eine amphibisch lebende Krabbenart studieren. Ich fange mit ersterer an und wähle dazu eine Art, welche mir leicht zur Verfügung steht und den Vorteil hat die Untersuchung zu erleichtern durch ihre Grösse: *Scylla serrata*. — Mittels Carmin lässt sich leicht feststellen, dass *Scylla*, wenn unter der Wasseroberfläche gehalten, vor dem Coxalglied der Scherenfüsse (die Milne-Edwardsche Öffnung BORRADAILES) ein-, durch die bekannte Exhalationsöffnung ausatmet.

"The flange and the base of the epipodite stand in that gap, between the anterior face of the coxa of the cheliped and the branchiostegite, which is the anterior inhalent opening of the gill-chamber; and their twisted shape bears such a relation to the opening that when the maxillipeds are in the normal position they lie across it and almost but not quite close it, but when the maxillipeds are divaricated, the epipodites lie in the midst of the opening, with their flat sides parallel to the stream, to which they offer little opposition. The part of the opening which is covered when the maxillipeds are approximated is the anterior. The extent to which the hinder part remains open varies with the position of the cheliped" (BORRADAILE).

Diese Beschreibung gilt für *Carcinus* und einige andere Krabben, z.B. *Cancer*, nach ORTMANN (p. 1033) auch für *Portunus*, *Hyas*, *Pisa*, *Herbstia*, u.a. Bei den Schwimmkrabben *Scylla serrata*, *Neptunus pelagicus*, *Thalamita crenata* ist die Inhalationsöffnung so gross, dass sie stets, auch bei „geschlossenen“ 3. Maxillipeden, offen bleibt. Nach AUDOUIN und MILNE-EDWARDS (1828) (BABAK, p. 349) ist bei *Maia squinado* die Eintrittsöffnung bei einander genäherten Kieferfüssen ganz verschlossen. Bei *Sesarma* ist der Basalteil des Epipodits stark entwickelt und ganz stark behaart. Der Epipodit bewegt hier ohne Unterbrechung in der Milne-Edwardschen Öffnung, in die er gerade hinein passt, hin und her, ohne aber die Öffnung zu vergrössern, da der Basalteil des Epipodits sich weit nach vorn, teils ausserhalb der Milne-Edwardschen Öffnung, befindet. Diese Bewegung ist unabhängig vom Endopodit des 3. Maxillipeds, der dabei meistens „geschlossen“ ist; auch ausserhalb des Wassers wirkt der Epipodit. Gleiches oder ähnliches findet man bei *Metaplex elegans*, *Uca* (z.B. *signatus*), *Grapsus*, und wahrscheinlich bei *Ilyoplax delmani* und *Macrophthalmus definitus*; bei *Uca* (u.a.?) schaufelt der Epipodit (unabhängig vom Endopodit) nur während des Fressens, bewegt dadurch den verweigerten Schlamm medianwärts. Bei der kleinen Süswasserkrabbe *Sesarma nodulifera* DE MAN, die ich in Tjibodas (1250 m über dem Meer) untersuchte, schliesst der Epipodit die Milne-Edwardsche Öffnung zwar weniger ab, die Haare sind aber länger und der Epipodit schaufelt auch hier ununterbrochen hin und her, genau wie bei den anderen *Sesarma*-arten<sup>1)</sup>. Die Bedeutung dieser auffallenden Bewegung wird klar, sobald man Schlamm- oder Carminpartikelchen in die Nähe der Milne-Edwardschen Öffnung bringt. Sie werden durch diese Bewegung fortgeschafft und zwar medianwärts, so dass sie auf den Basalstücken der 3. Maxillipede zu liegen kommen. Wie sie von da fortgeschafft werden, weiss ich nicht. Bringt man ein wenig Schmutz auf die „Schaufel“, so fängt sie schneller und regelmässiger zu arbeiten an. Deshalb schaufelt *Uca*, wie gesagt, nur oder ganz besonders während der Futteraufnahme. Ob etwas derartiges sich bei anderen Arten mit dichten Haarborsten an der Milne-Edwardschen Öffnung findet (vgl. ORTMANN, p. 1033, p. 1037), lasse ich dahingestellt.

Nimmt man *Scylla* aus dem Wasser heraus und untersucht in wie weit das Branchiostegit eine unvollkommene Abschliessung der Atemkammer bewirkt, so findet man dass nur über der Basis des letzten Thorakalfusses eine schmale Öffnung ist. Von einer Öffnung vor oder über den übrigen Beinbasen lässt sich nichts feststellen. Carmin wurde in meinen Versuchen an den Stellen nicht eingesogen; es gelang mir sogar kein einziges Mal, zu zeigen, dass die Krabbe über dem 5. Thorakalfuss, durch die hintere Inhalationsöffnung PEARSONS, Wasser einsaugt; dennoch kann diese Öffnung nicht umsonst da sein: die Krabbe wird die Wasseraufnahme durch diese regulieren können durch die Haltung der betreffenden Beine, der Schwimmbeine.

Die gleichen Verhältnisse beschrieb PEARSON für *Cancer*. Die Milne-Edwardsche Öffnung nennt PEARSON die vordere, die Öffnung über dem Schwimmfuss die hintere Inhalationsöffnung. PEARSON konnte zeigen, dass auch durch letztere Öffnung Wasser aufgenommen wird, obgleich die Milne-Edwardsche Öffnung den Haupteingang bildet. Die Beobachtungen an diesen Arten bilden also eine Bestätigung der klassischen Wahrnehmungen MILNE-EDWARDS', nach denen im

<sup>1)</sup> Bei dieser kleinen Art verursacht der Zug der Muskeln beim Auswärtsbewegen des Epipodits, dass die Basalteile der 3. Maxillipede jedesmal etwas mit nach auswärts gezogen werden.

allgemeinen bei den Krabben nur eine einzige Öffnung, die vor dem Scherenfuss, zur Aufnahme des Wassers dient.

Anders verhält sich *Carcinus moenas*. Diese Art wurde u.a. von LIM (1918) und besonders ausführlich von BORRADAILE (1922) untersucht. Das Wasser wird hier nicht nur vor dem Coxalglied des Scherenfusses, sondern ausserdem über jedem Thorakalfuss (einschliesslich des Chelipeds) aufgenommen. Es besteht eine schmale Öffnung zwischen je zwei Beinen und das aufgenommene Wasser strömt durch die hypobranchialen Kanäle BORRADAILES zum Hypobranchialraum. Nach BORRADAILE finden sich auch bei BELL (1853), GIARD und BOHN (1897 und 1907) Angaben darüber, dass Wasser über allen Beinbasen aufgenommen wird; BOHN (1897) soll aber in diesem Zusammenhang gestrichen werden. — Gleiche Verhältnisse finden sich vielleicht bei *Corystes cassivelaunus* (vide GARSTANG, 1896, p. 229).

Abweichend verhalten sich weiter einige andere Arten, die Leucosiiden, Raniden, u.a., vgl. ORTMANN, p. 1032 und 1034, BABAK, p. 349 und STEBBING, p. 140 - 143.

Das einfache Schema der Einatmung, nur durch die Milne-Edwardsche Öffnung, finde ich in gleicher Weise bei allen von mir untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Ocypode* und *Uca*. Bei keiner Art, wenn unter Wasser gehalten, finde ich ein Einströmen des Atemwassers durch eine andere als die Milne-Edwardsche Öffnung (man sehe aber unter *Grapsus*). Weder in meinen Versuchen mit Chinesischer Tusche (mit der sich ziemlich schlecht arbeiten lässt), noch in den Versuchen mit Carmin, gelang es mir, eine Wasserbewegung an anderer Stelle sichtbar zu machen. Ebensowenig gelang es mir diese Bewegung zu demonstrieren durch die Strömungsrichtung kleinster Schmutzteilchen unter dem Mikroskop oder unter der Lupe. Ich sage nicht, dass es den Tieren unmöglich sein muss über dem letzten Thorakalfuss oder sogar mehr nach vorn Wasser aufzunehmen; denn die Hebung des Thorakalschildes, wie wir sie für *Sesarma* und *Grapsus* kennen lernen werden, kann ganz beträchtlich sein (vgl. auch unter *Grapsus*). Aber meine Beobachtungen scheinen mir darauf hinzuweisen dass die Tiere unter normalen Umständen das Thorakalschild unter Wasser „schliessen“. Schlitzförmige Öffnungen, die stets anwesend sind, und mit ihnen korrespondierende Eintrittsöffnungen an den Kiemenbasen, wie sie von LIM und BORRADAILE für *Carcinus moenas* beschrieben und abgebildet wurden, suchte ich an meinen Tieren vergebens; die Kiemen legen sich im Gegenteil, auch an ihren Basen, fest aneinander. Ich sage das deshalb so nachdrücklich, da ich anfangs selbst nicht glauben wollte, dass alle diese Arten sich in diesem Punkt von *Carcinus moenas* unterscheiden. Die Tiere, welche ich untersuchte, waren *Scylla serrata*, *Thalamita crenata*, *Sesarma taeniolata*, *meinerti* und *bataviana*, sowie zwei *Grapsus*-arten; weiter *Ilyoplax delsmanni* und *Metaplastix elegans*. *Ocypode* und *Uca* bespreche ich weiter unten; sie verhalten sich abweichend.

Das aufgenommene Wasser gelangt in den sogenannten Hypobranchialraum BORRADAILES. Es ist das Verdienst PEARSONS, darauf hingewiesen zu haben, dass die von ihm entdeckte branchial ridge die Scheidewand zwischen der In- und Exhalationsöffnung vervollkommnet. Die Wand wird dadurch gebildet, dass die Podobranchie des 2. Maxillipeds sich zwischen die branchial ridge und die Basen

der (bei *Carcinus* 2. bis 6.) Kiemen schiebt. Indem nun der Basalteil des Epipodits des 1. Maxillipeds sich fest gegen die Kieme legt, ist die direkte Kommunikation zwischen der In- und Exhalationsöffnung verbrochen. Fegt dieser Epipodit aber über die Kiemen (er dient zur Reinigung ihrer Oberseite), so kann das Wasser durch die genannte Podobranchie hindurch vom Scaphognathit angesogen werden bis die Epipodit-basis „das Gitter“ in der Wand wieder verschliesst. Hierauf wies BORRADAILE hin.

Das durch die Milne-Edwardsche Öffnung aufgenommene Wasser gelangt also in den Hypobranchialraum. LIM und BORRADAILE wiesen schon darauf hin, dass besonders die Lage der Kiemen diese Stromrichtung des Wassers beeinflusst. Das Wasser strömt durch den Hypobranchialraum nach hinten, tritt dabei zwischen den Kiemen hindurch nach oben und strömt darauf über die Kiemen nach vorn zurück, wo es in den Sammelraum (collecting space) BORRADAILES gelangt, aus dem der Scaphognathit es fortpumpt. Ich untersuchte das ausführlicher für die Süßwasserkrabbe *Potamon granulatus* DE MAN (siehe unten). Nähere Besonderheiten hierüber findet man für *Carcinus* im schönen Beitrag BORRADAILES. Bei *Potamon*, *Scylla*, *Thalamita*, *Cancer* und anderen Krabben verhält sich die Sache einfacher als bei *Carcinus*, da die Öffnungen über den Beinbasen fehlen; ich muss aber hinzufügen, dass ich mich des Eindruckes nicht erwehren kann, dass BORRADAILE sich die Sache für *Carcinus* zu kompliziert denkt.

In Tjibodas war ich in der Gelegenheit die da in den Gebirgsbächen vorkommende *Potamon granulatus* zu untersuchen. Wie bei vielen anderen Arten mit kleiner Kiemenzahl ist die Atemhöhle hier sehr geräumig. Dadurch kann man, ohne die Kiemen zu verletzen, ein Stück aus dem Dach der Atemhöhle herausschneiden. Das

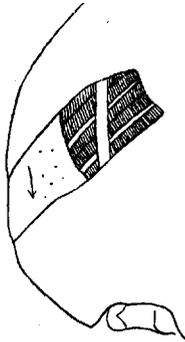


Fig. 14. Kiemenkammer von *Potamon granulatus* DE MAN, gesehen durch ein Fenster (Deckgläschen) im Thorakalschild. Kiemen, Epipodit des 1. Maxillipeds und Schmutzpartikelchen im Wasser.

Der Pfeil deutet die Strömungsrichtung des Wassers an. Das Auge der Krabbe ist unten.

in dieser Weise entstandene Loch kann man darauf durch ein Deckgläschen, mittels Paraffin, wieder abschliessen. Es ist hierdurch möglich die Stromrichtung des Atemwassers zu studieren. — Bevor das Loch verschlossen ist, wird durch die Wirkung des Scaphognathits kräftig Wasser durch die herausgeschnittene Öffnung, gar nicht durch die Milne-Edwardsche Öffnung angesogen; wie begreiflich wird dieses Wasser durch die Exhalationsöffnung ausgepumpt. Nach Verschliessen des Lochs nimmt die Milne-Edwardsche Öffnung das Wasser wieder auf, wie das auch unter normalen Umständen der Fall ist. Durch das Deckgläschen hindurch kann man dabei leicht feststellen, dass Schmutzpartikelchen von hinten nach vorn über die Kiemen eilen, und zwar besonders die Aussenseite der Kammer entlang (Fig. 14). Es lässt sich aber nicht feststellen, wie diese Partikelchen die Oberseite der Kiemen erreichen: durch die Kiemen hindurch oder hinter den Kiemen herum.

Die Versuche mit Carmin bestätigen die Annahme BORRADAILES, dass der Epipodit des 1. Maxillipeds die direkte Verbindung zwischen der In- und Exhalationsöffnung verschliessen und freimachen kann. Sie zeigen nämlich das folgende.

Carmin, in die Milne-Edwardsche Öffnung eingebracht, kann:

1. für einen kleineren oder grösseren Teil gleich nach der Aufnahme durch die Exhalationsöffnung entfernt werden;
2. erst nach 2-3 Sekunden entfernt werden.

1. Wird es zum kleineren oder grösseren Teil (bisweilen ganz) sogleich entfernt, so nimmt es seinen Weg direkt von der In- zur Exhalationsöffnung. Es kommt dabei nämlich nicht an dem Fenster (Deckglas) vorbei und ist, wenn viel Carmin diesen Weg nimmt, bisweilen sichtbar im vordersten Teil der Kiemenkammer. — In meinen Versuchen schlug der Epipodit des 1. Maxillipeds viel hin und her und man hat sich vorzustellen, dass dadurch jedesmal für kurze Zeit der Zugangsweg im Borradaileschen Sinne geöffnet wurde. Die Kommunikation zwischen In- und Exhalationsöffnung bestand denn auch wirklich jedesmal nur kurze Zeit, denn nach dem Einspritzen des Carmins kam meistens nur ein wenig Carmin sogleich heraus, während dann nach 2-2.5 Sekunden der übrige Carmin nachkam. Es ist mir aber nicht gelungen bei diesen Versuchen den Zusammenhang zwischen seitlicher Epipoditliegeung und Abschliessung des Zugangswegs zu beweisen, wodurch wir in dieser Beziehung Gewissheit haben würden.

2. Nimmt der Carmin den normalen Weg, so kann man ihn durch die Kiemen hindurch nach hinten bewegen sehen, da er den Kiemenkammerboden etwas rosa verdunkelt. Er befindet sich dabei also im Hypobranchialraum. Nach ungefähr zwei Sekunden erreicht er, durch die Kiemen hindurch, die Oberseite der letzteren. Darauf wird er mit grosser Schnelligkeit nach vorn gezogen. Ich konnte dabei nicht feststellen, dass er mehr nach vorn etwas früher die Kiemenoberfläche erreicht als mehr nach hinten, das muss aber der Fall gewesen sein, da man ihn unter den Kiemen so deutlich sich nach hinten bewegen sieht.

Einmal konnte ich feststellen, wie das Carminwasser, das über den Kiemen nach vorn strömte, eher sichtbar war als das Wasser, das durch die Kiemen hindurch die Oberfläche erreichte. Dies kann ich mir nur dadurch erklären, dass das Wasser auf dem Wege hinter den Kiemen herum schneller oben war als das Wasser, das zwischen den Kiemen hindurch seinen Weg nahm. Auf letzterem Wege begegnet es dem Widerstand der Reibung, der hinten fehlen kann, wenn der Thorakalschild sich da hebt.

Wie man sieht, stimmt alles mit der Vorstellung, die BORRADAILE vom Vorgang gab, schön überein <sup>1)</sup>.

Die Epipodite der 1., 2. und 3. Maxillipede, die oben (1.) und unten (2. und 3.) über die Kiemen fegen, dienen zur Reinhaltung der Kiemenoberfläche. Wie BORRADAILE bemerkt: "No doubt the movements of the epipodites have the effect of mingling and distributing the water in the gillchamber while they clean the gills, but it is not clear that this has any such physiological importance as has been attributed to it" (p. 134). Meiner Meinung nach kommt den Epipoditen sogar gar keine Bedeutung für die Wasserverteilung zu, sie dienen ausschliesslich der Reinigung.

BORRADAILE gibt für den Epipodit des 1. Maxillipeds an: "It is probably

<sup>1)</sup> Während dieser Arbeit machte ich eine merkwürdige Beobachtung. Nahm ich die Krabbe aus dem Wasser heraus, so konnte ich durch das Fenster sehen wie nach kurzer Zeit die hinteren 4 Kiemen nach hinten, die vorderen 3 (2½) nach vorn kontrahiert wurden (Fig. 15 und 16). Offenbar wurde dies von Muskeln an der Kiemenbasis gemacht. Dann und wann schoben sich die Kiemen wieder in ihre normale Haltung zurück, wie ein Schiebevordhang; darauf wurden sie wieder nach hinten und vorn gezogen. Durch diese Bewegung kam der Eintritt zur Kiemenkammer durch die Milne-Edwardsche Öffnung, sowie der Epipodit des 3. Maxillipeds und ein Teil des Kiemenkammerbodens frei zu liegen.

moved more by the action of its own powerful muscles than by the excursions of the maxilliped as a whole"; für die beiden folgenden Epipodite gibt er aber an, dass sie hauptsächlich passiv, durch die Bewegungen der betreffenden Coxalglieder, bewegt werden. Ich sagte aber schon, dass bei *Sesarma*, *Grapsus*, *Metaplex*, *Uca*, u.a. die Epipodite der 3. Maxillipede — wie aus der Bewegung ihrer Basalteile ersichtlich — unabhängig vom Endopodite rhythmisch hin und her bewegen. Wie gesagt dient diese Bewegung der Entfernung von Schmutz in oder über der Milne-Edwardschen Öffnung.

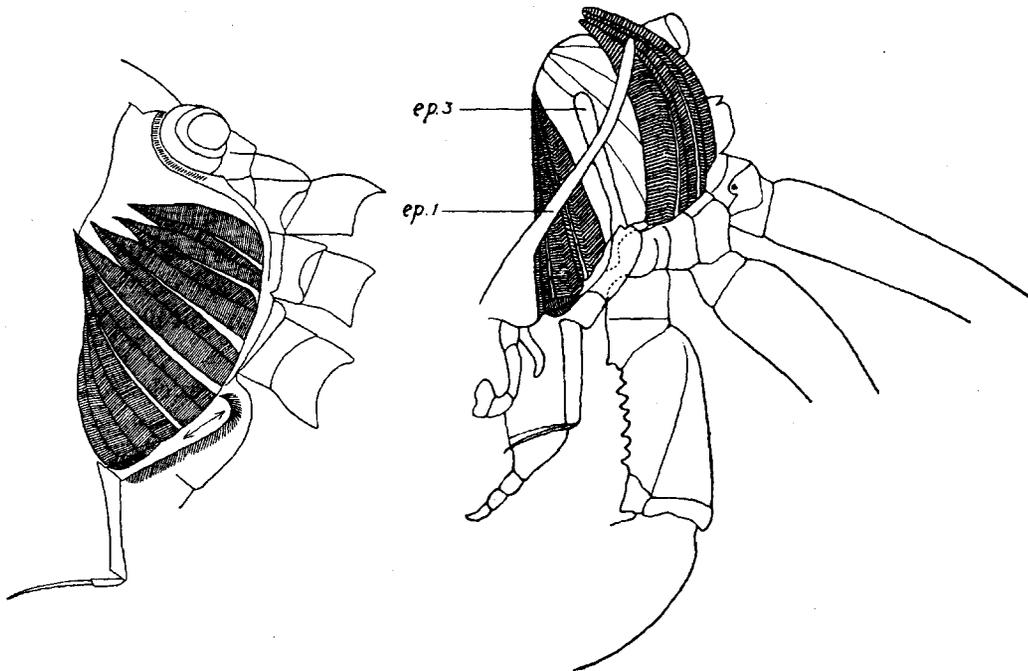


Fig. 15 und 16. Vgl. Fussnote S.228. Der doppelte Pfeil der Figur 15 deutet die Breite der Milne Edwardschen Öffnung an; in Figur 16 sind der Epipodit des 1. und 2. Maxillipeds, sowie der 2. und 3. Maxilliped selbst, mit eingezeichnet. — Vergr.  $\times 1\frac{1}{4}$ .

Die Exopodite der Maxillipede, welche in vielen (allen?) Arten blitzschnell schlagen können (meistens abwechselnd links und rechts, und alle drei zusammen) sollen nach BOHN (1899), PEARSON und BORRADAILE die Wirkung des Scaphognathits unterstützen. Diese Unterstützung spielt aber (wie BOHN auch bemerkt) nur in soweit eine Rolle als die Flagellen das Wasser, welches sich vor dem Tier befindet, nach links (linke Flagellen) oder nach rechts (rechte Flagellen) schlagen, wodurch eine Strömung vor dem Tier entsteht, die nur sekundär Wasser aus dem Exhalationskanal ansaugt. Diese Strömung hat besonders für die Riechfunktion der Antennen Bedeutung, wie von BROCK für Paguriden gezeigt wurde; weiter entfernt sie das gebrauchte Wasser aus der Umgebung der Krabbe. Man sehe besonders BROCK, p. 488 - 489.

Über die Umkehrung der normalen Atembewegungen sehe man bei GARSTANG,

BOHN (1897b), BABAK und BORRADAILE. Ich konnte mich an einigen Arten (*Scylla*, *Potamon*, u.a.) davon überzeugen, dass die Umkehrung — wie auch bekannt — der Entfernung von Schmutzpartikelchen aus der Kiemenhöhle dient.

Bis so weit über die Atmung der unter Wasser gehaltenen Tiere. Ganz anders verhält sich die Sache, sobald man die Tiere aus dem Wasser herausnimmt und die Luftatmung studiert. Ich fange wiederum mit *Scylla*, als Wasserkrabbe, an. — Nimmt man *Scylla* aus dem Wasser heraus, so läuft ein Teil des Wassers der Kiemenkammer einfach zur Inhalationsöffnung heraus. Letztere ist nämlich von solcher Grösse, dass man geradezu durch sie in die Kiemenkammer hinein sehen kann. Das Tier atmet darauf Luft ein und Luft mit sehr wenig Wasser aus, und zwar sind die In- und Exhalationsöffnungen die gleichen wie unter Wasser. Aufgetropfeltes Wasser wird an der Luft über dem Coxalglied der Cheliceren eingezogen, durch die Exhalationsöffnung ausgepumpt. Von einer Einsaugung des Wassers über den letzten Thorakalfüssen konnte ich nichts feststellen, sie mag auch jetzt von der Haltung der Beine abhängen. — Wichtig ist für uns die Feststellung, dass *Scylla* keine Mittel besitzt, das Wasser in der Kiemenkammer festzuhalten. Die Art braucht sich nicht darum zu kümmern, sparsam mit dem Wasser umzugehen, denn sie kommt fast nicht aus dem Wasser heraus.

Wir wollen jetzt die richtigen Mangrovekrabben, in dieser Beziehung alle Wechsellatmer, untersuchen. Wir können die Tiere in zwei Gruppen unterbringen. Die erste Gruppe besteht aus Arten, die, wenn aus dem Wasser genommen, das Wasser aus der Kiemenkammer herauspumpen; die zweite Gruppe dagegen aus Arten, die das Wasser „aufbewahren“.

Zur ersten Gruppe gehören unter den von mir untersuchten Tieren: *Sesarma taeniolata*, *meinerti*, *bataviana*, *Metaplax elegans*, *Ilyoplax delsmanni*, *Macrophthalmus definitus*. Auch *Sesarma nodulifera* gehört hierher. Diese Tiere pumpen das Wasser heraus und es ist sehr merkwürdig, zu sehen, was mit diesem Wasser geschieht. Es fliesst, da es durch die Retikulation und Gruben des Körpers gelenkt wird, nach unten, und wird, teils durch die Inhalationsöffnung, teils mehr nach hinten, wieder aufgenommen. Diese Atmungsmechanik wurde für *Sesarma* von MÜLLER beschrieben (s. unten); dadurch, dass sie eine grössere Verbreitung hat als bis jetzt bekannt war, können wir sie der Atmungsmethode der Tiere der zweiten Gruppe gegenüberstellen.

Zur zweiten Gruppe gehören unter den von mir untersuchten Arten: zwei *Grapsus*-arten, *Uca consobrinus* und *signatus* und eine *Ocypode*-art. Auch *Potamon granulatus* gehört hierher. Diese Tiere pumpen kein Wasser heraus; während der Ausatmung der aufgenommenen Luft wird nur ganz wenig Atemwasser fortwährend mit nach aussen befördert. Es bestehen keine bestimmten Wege für dieses Wasser, das würde auch nicht der Mühe lohnen; was heraustritt ist verloren.

Die beiden hier behandelten Gruppen stellen sich *Scylla* gegenüber, indem sie sparsam mit dem Wasser umgehen, von einer geräumigen Inhalationsöffnung über dem Chelipedbasis, wie bei *Scylla*, ist keine Rede. Die Angehörigen der

ersten der beiden Gruppen pumpen das Wasser zwar fortwährend heraus, pumpen es aber darauf wieder ein; die Tiere der zweiten Gruppe pumpen sozusagen Luft durch das Wasser hindurch.

ERSTE GRUPPE (Fig. 17). — *Sesarma* c.s. pumpt das Wasser der Kiemenkammer heraus. Es strömt über den Körper des Tieres und muss dabei Luft auf-

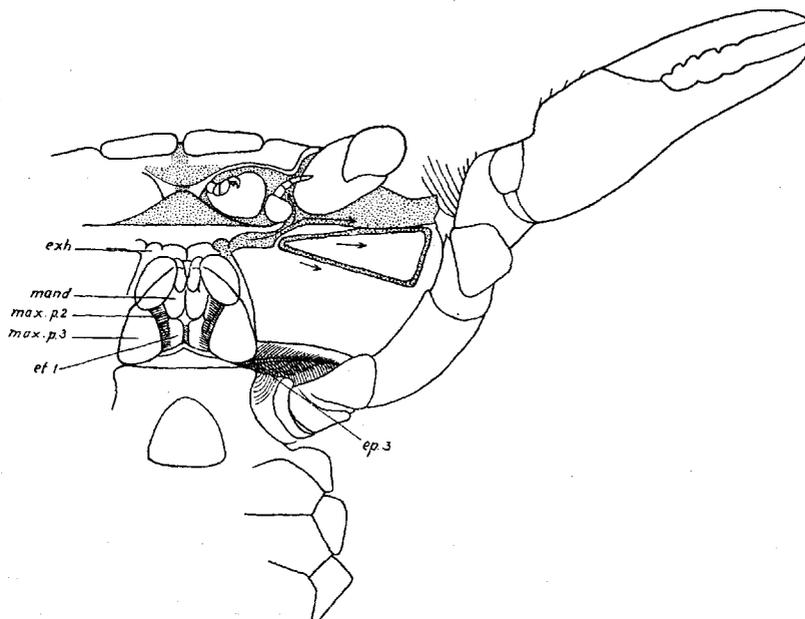


Fig. 17. *Sesarma nodulifera* DE MAN, als Beispiel einer „pumpenden“ Krabbenart. Das Wasser wird aus der Exhalationsöffnung exh herausgepumpt und strömt in die Richtung der Pfeile (punktiert: Wasser); man sehe übrigens die Text. Vergr.  $\times 7$ . ep. 3 Epipodit des 3. Maxillipeds, welcher in der Milne-Edwardschen Öffnung hin und her schaufelt, et. 1 Endit des 1. Maxillipeds.

nehmen. Das aerierte Wasser wird wieder eingeatmet. Wie effektiv der Kreislauf des Wassers ist, geht daraus hervor, dass *Sesarma taeniolata* an der Luft mehr als 9 Stunden (siehe weiter unten) Wasser pumpen kann. Während dieser Zeit wird also fast keine blosse Luft eingeatmet.

Beobachtungen über die merkwürdige Atmungsbewegungen von *Sesarma* scheinen nur von MÜLLER (1863) gemacht worden zu sein. Sie wurden in BRONN (ORTMANN, p. 1036), Cambridge Natural History (p. 195) und WINTERSTEIN (BABAK, p. 350, 353) aufgenommen, aber die ausführlichste Wiedergabe der MÜLLERSCHEN Wahrnehmungen (die ich in Batavia nicht in originali einsehen kann) finde ich in STEBBING (p. 97 - 98):

”In the family Grapsidae he describes, under the name *Aratus Pisonii*, the species which Milne-Edwards calls *Sesarma Pisonii*, a sweet little vivacious crab, which climbs the mangrove-bushes and feeds upon their leaves. Its short sharp claws are well fitted for climbing, but they prick like pins when the creature runs over a bare hand. Once, when he had one of these seated on his hand, FRITZ MÜLLER noticed that it raised up the hinder part of its carapace, and that by this means a wide slit was opened on each side over the last pair of feet, affording a view into the branchial

cavity. When studying this phenomenon in another species, which he took to be a true *Grapsus* (*messor*?, vide WINTERSTEIN, p. 353), he observed that with the formation of the slit behind the anterior part of the carapace seems to sink so as partly or entirely to close the anterior afferent opening. As the lifting of the carapace never takes place under water, he infers that the animal opens its branchial cavity in front or behind according as it requires to breathe water or air. He had noticed the elevation of the carapace also in species of *Sesarma* and *Cyclograpsus*, which burrow deep in swampy ground, and often scamper about on the wet mud, or sit watchfully before their burrows. But to observe the action in these is a work of patience since they can continue to breath water long after they have quitted the source of supply.

That reticulation of the shell between the afferent and efferent branchial orifices, which has been mentioned in the character of the genus *Sesarma*, has a special purpose. The squared meshes of the network are due partly to fine tuberculation and partly to curious geniculate hair forming over the surface a sort of fine hair-sieve. When the water issues from the branchial cavity it spreads through this network, and can take up fresh oxygen, whereupon the appendages of the third maxillipeds working in the afferent opening on either side, by their powerful movements bring it back to the branchial cavity. The two ridges on the maxillipeds, which are often densely fringed with hairs, meet in front and form a triangular breakwater which prevents the streams intended for the branchiae from entering the mouth-opening".

Meine eigenen Beobachtungen an *Sesarma taeniolata*, *meinerti* und *bata-viana* ergaben das folgende Resultat. Wie gesagt atmen die Tiere, wenn unter Wasser gehalten, durch die Milne-Edwardsche Öffnung ein, durch die Exhalationsöffnung aus. Gibt man den Tieren nun aber sehr wenig Wasser, so öffnen sie den Schlitz zwischen dem Thorakalschild und Abdomen und saugen da Wasser ein. Karmin wird mit grosser Kraft hierher gesogen. Das Wasser strömt zur Exhalationsöffnung heraus. Ein Teil dieses Wassers nimmt seinen Weg nach oben und fliesst über den Rücken nach hinten herab; ein Teil fliesst durch Gruben seitwärts und dieses Wasser scheint über das retikulierte Seitenfeld nach unten und hinten zu fliessen; ein Teil fliesst nach unten, strömt zur Aussen-seite der 3. Maxillipede und über den vorderen Teil des retikulierten Feldes nach unten, wird darauf wohl grossenteils durch die Milne-Edwardsche Öffnung aufgesogen werden.

Den Lauf des Wassers habe ich für die kleine *Sesarma nodulifera*, soweit mir das allerdings möglich war, in Bild gebracht (Fig. 17). Das aus der Exhalationsöffnung herausgepumpte Wasser wird durch Gruben zu der Umgebung der Augens-tiele und der Antennen, nach unten zum retikulierten Felde geleitet. Die Gruben und Kanäle verlaufen so, dass das Wasser auch auf den Rücken gepumpt wird, wobei es über den Carapax nach hinten strömt. Man kann diese schwache Strömung mit Carmin sichtbar machen. Das Wasser, das über das retikulierte Feld fliesst, wird wahrscheinlich durch die Milne-Edwardsche Öffnung und hinten, das Wasser des Rückenschildes wahrscheinlich grossenteils hinten (siehe unten) aufgenommen.

Die Angabe MÜLLERS, dass der Epipodit des 3. Maxillipeds (ich nenne ihn „die Schaufel“) zur Einsaugung des Wassers dienen würde, ist unrichtig. Wir wissen schon, dass diese kontinuierliche Epipoditbewegung der Entfernung von Schmutz-partikelchen dient. Auch die Angabe, dass der Carapax, wenn er sich hinten hebt, sich vorn senkt und da die Milne-Edwardsche Öffnung verschliesst, ist unrichtig.

Um im Stande zu sein, in dem ganz flachen Wasser hinten Wasser aufzusaugen, drückt die Krabbe sich mit dem Hinterteil des Körpers fest gegen den Boden. Nimmt man dem Tier nun völlig alles Wasser, so wird in genau der gleichen Weise wie vorher das Wasser der Kiemenkammer zur Exhalationsöffnung herausgepumpt. Es fließt in der oben beschriebenen Weise über den Körper des Tieres, der dabei ausgiebig benetzt wird, und wird in genau der gleichen Weise wie oben durch die Milne-Edwardsche Öffnung und hinten wieder aufgenommen. Während die Milne-Edwardsche Öffnung das Wasser fortwährend aufnimmt, findet die Aufnahme des ausgepumpten Wassers am hinteren Ende wahrscheinlich nur jede soviel Sekunden bis soviel Minuten statt. Die Krabbe hält nämlich den Thorakalschild fest angedrückt; hat sich aber hinten ein wenig Wasser angesammelt, so lüftet sie den Thorakalschild hinten (meistens hauptsächlich entweder links oder rechts), wodurch der Schlitz zwischen dem Schild und Abdomen freikommt, und saugt durch diesen Schlitz das Wasser ein. — Wie gesagt können die aus dem Wasser genommenen *taeniolata* an der Luft mehrere Stunden, die kleinen *batavia* mehr als eine Stunde Wasser atmen. Allmählich aber ist das Wasser „aufgebraucht“ und nun kommt das Aufheben des Thorakalschildes nicht mehr vor, es wird nur Luft durch die Milne-Edwardsche Öffnung aufgenommen. Aus diesen Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass das Aufheben des Thorakalschildes die Aufnahme des vorn ausgepumpten Wassers zum Zweck hat. Es mag aber auch sein, dass diese Annahme falsch, dass das Aufnehmen von Wasser hinten nur Nebensache, dagegen eine Aufnahme von Luft Hauptsache ist. Wenn das Tier später aufhört den Carapax hinten zu öffnen, so könnte das den Zweck haben einer Austrocknung der Kiemenhöhle vorzubeugen. Die Angabe MÜLLERS aber, die Krabbe schliesse, beim Heben des Schildes hinten, die Milne-Edwardsche Öffnung ab, und sie atme vorn nur Wasser ein, ist falsch. Die Atmung von *Sesarma* beantwortet in dieser Hinsicht dem gewöhnlichen Schema, das wir weiter unten besser kennen lernen werden. Ich habe noch zuzufügen, dass nicht nur ganz hinten Aufnahme des Wassers stattfindet, dass auch über den Basen der 5. und 4. Beine der Branchiostegitrand gehoben wird. — Während die Hebung des Thorakalschildes, welche zur Wasser- oder Luftaufnahme dient, ziemlich ansehnlich und ganz auffallend ist, genügt der gewöhnliche Stand des Thorakalschildes für die luftatmende Krabbe, nachdem diese das Atemwasser aufgebraucht hat, um Luft einzunehmen. Man erkennt das erstens an der rhythmischen Bewegung der feuchten Haarbekleidung. Zweitens aber werden Wassertropfen, die man den Basen der 5. Beine oder dem hinteren Schlitz nähert, gierig aufgenommen, die Exhalationsöffnung produziert, indem das Wasser sich der Luft beimischt, wieder Luftblasen, schliesslich wirft sie wieder Wasser aus.

Als Resultat ergibt sich also: *Sesarma* atmet unter Wasser durch die Milne-Edwardsche Öffnung, in seichtem Wasser oder ausserhalb des Wassers durch diese und hinten am Körper ein.

Genau die gleichen Verhältnisse fand ich, wie gesagt, bei *Sesarma nodulifera*, *Ilyoplax delsmanni*, *Metaplax elegans* und *Macrophthalmus definitus*. Auch diese

Arten pumpen, aus dem Wasser genommen, lange Zeit Wasser heraus und dieses Wasser strömt auch hier über den Rücken, u.s.w. Alle diese Arten zeigen retikulierte Seitenfelder wie *Sesarma*, oder jedenfalls eine Struktur, die die gleiche Funktion als die Felder von *Sesarma* zu erfüllen scheint. Die geringere Grösse von einigen dieser Arten macht die Beobachtung schwieriger als bei der grossen *Sesarma taeniolata*; ausserdem untersuchte ich *Macrophthalmus* nur kurz; es scheint aber (ich bin nicht ganz sicher), dass mindestens *Ilyoplax* und *Metaplax*, wenn sie aus dem Wasser genommen werden, den Thorakalschild hinten heben, wie *Sesarma* das macht.

ZWEITE GRUPPE (Fig. 18): *Grapsus* und *Uca* pumpen, wenn aus dem Wasser genommen, kein Wasser aus. Es geht nur sehr wenig Wasser verloren; drückt man auf den Branchiostegit einer *Uca*, die lange an der Luft geatmet hat, so wird immer noch Wasser ausgepresst und es entstehen Luftblasen. Es muss also Luft durch das Wasser hindurch geführt werden.

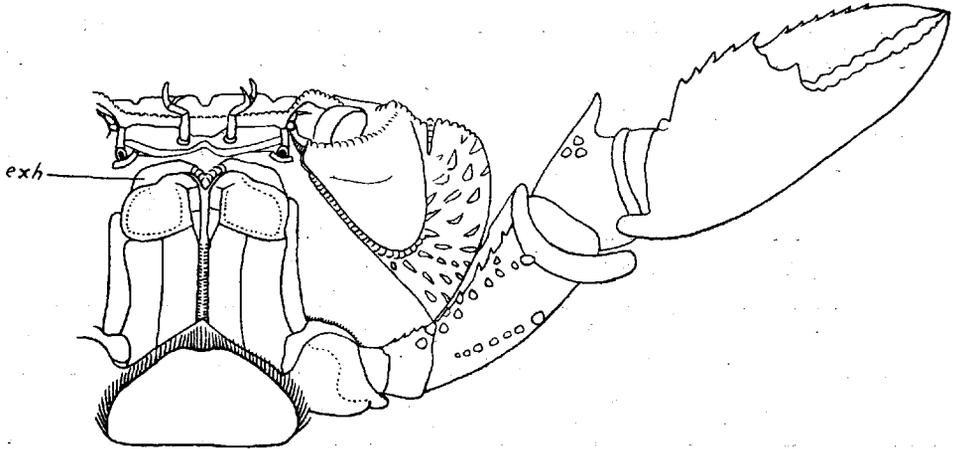


Fig. 18. *Potamon granulatus*, als Beispiel einer nicht-pumpenden Krabbenart. Gruben für das Wasser fehlen. — An den Basen der 2. Antennen sind die Öffnungen der Antennendrüsen sichtbar. Die 3. Maxillipede verschliessen die Mundteile ganz, während sie das bei *Sesarma* u.a. (Fig. 17) nicht tun. — Vergr.  $\times 1\frac{1}{2}$ .

*Grapsus* und *Uca*, obgleich beide zur Gruppe der Nichtpumper gehören, unterscheiden sich in anderer Hinsicht auffallend. *Grapsus* hat mit der Grapside *Sesarma* das Lüften des Thorakalschildes gemein; dies zeigt diese Art sogar noch mehr als *Sesarma* <sup>1)</sup>. *Uca* dagegen, als richtige *Ocypode*, hat mit den *Ocypode*-arten eine Einatemöffnung zwischen dem 3. und 4. Thorakalfuss gemein. Wir haben *Grapsus* und *Uca* also gesondert zu besprechen.

A. An *Grapsus*-arten untersuchte ich *Grapsus strigosus* HERBST und *Metopograpsus latifrons* WHITE (vielleicht diese Art oder *M. pictus* A. MILNE-EDW.). Unter Wasser findet bei beiden Arten die Wasseraufnahme durch die Milne-Edwardsche Öffnung statt, während das Wasser durch die Exhalationsöffnung aus-

<sup>1)</sup> Das Heben des Thorakalschildes kommt ebenso bei *Potamon granulatus* vor, der, was das Nichtpumpen anbetrifft, ebenso zur zweiten Gruppe gehört.

strömt und hinten der Thorakalschild den Zugang verschliesst. Die Atmung von *Grapsus* unter Wasser entspricht also dem gewöhnlichen Schema.

Ein Exemplar von *latifrons* oder *pictus*, das einige Zeit an der Luft gehalten war und darauf in ein Gefäss mit Wasser gesetzt wurde, schloss den Rückenschild anfangs hinten nicht ab, und atmete deshalb hinten Karmin ein, der zur Exhalationsöffnung herausgeworfen wurde. Darauf wurden die hinteren Öffnungen [zwei weite langgestreckte Öffnungen über den Basen der 5. (auch der 4.?) Beine] durch Andrücken des Rückenschildes verschlossen und das Tier atmete nur durch die Milne-Edwardsche Öffnung ein. Das war das einzige Mal — wenn ich von *Ocypode* und *Uca* absehe — dass ich eine unter Wasser gehaltene Krabbe hinten Wasser aufnehmen sah.

Aus dem Wasser genommen zeigt *Grapsus* eine Einatmung durch die Milne-Edwardsche Öffnung, eine Ausatmung durch die Exhalationsöffnung und hinten, über den Basen der 4. und 5. Beine. Ich bekam den Eindruck, dass die Ausatmungen hinten und vorn mit einander an Stärke mehr oder weniger deutlich abwechselten und dass eine sehr deutliche Ausatmung hinten mit einer Einatmung durch die Exhalationsöffnung und umgekehrt zusammenging. Bisweilen wurde aber sowohl vorn wie hinten ausgeatmet. Exemplare von *Metopograpsus latifrons* öffneten, aus dem Wasser genommen, hinten den Rückenschild, genau wie *Grapsus strigosus*, und dabei wurde durch die Milne-Edwardsche Öffnung ein-, durch die Exhalationsöffnung ausgeatmet, während hinten meist ein-, bisweilen ausgeatmet wurde. Aus diesen Beobachtungen an *Grapsus* geht also hervor, dass die studierten Arten unter Wasser vorn ein-, und vorn ausatmen, über dem Wasser hinten und durch die Exhalationsöffnung sowohl aus- wie einatmen können.

B. *Uca* besitzt eine Öffnung zwischen dem 3. und 4. Beinpaar. Diese Öffnung findet sich in gleicher Weise bei *Ocypode*, die, der Grösse wegen, viel bequemer untersucht werden kann. Wir verdanken MÜLLER eine ausführliche Beschreibung dieser Öffnung, und zwar die von *Ocypode rhombea* FABRICIUS. Ich finde sie in STEBBLING, p. 86-87 (vide ORTMANN, p. 1036-1037, BABAK, p. 251-252).

"In the swift-footed Sand-crabs (*Ocypoda*)" he says, "which are exclusively land animals, that can scarcely live in water for a single day, and which in far less time than that are reduced to a state of complete collapse in which all voluntary movements cease—there has long been known a peculiar arrangement connected with the third and forth pairs of legs, but that these had anything to do with the branchial cavity was not suspected. These two pairs pressed more closely together than the rest. The opposed surfaces of their basal joints, that is, the hinder surface in the third, and the front surface in the forth pair, are flat and smooth, and their margins are closely fringed with long, sheeny, peculiarly formed hairs. MILNE-EDWARDS, who compares them to articular surfaces as their appearance warrants, thinks that they serve to diminish the friction between the two legs. On this supposition the question arises why precisely in these crabs and only between these two pairs of legs such a provision for diminishing friction is necessary, not to mention that it leaves unexplained the singular hairs, which must augment instead of diminishing friction. While, then, I was bending to and fro in ever so many directions the legs of a large Sand-crab, in order to see in what movements of the animal friction occurred at the place in question, and whether perhaps these were movements often recurring and of special

importance to it, I observed, when I had stretched the legs far apart, a round opening of considerable size between their bases, through which air could easily be blown into the branchial cavity or even a slender probe be introduced. The aperture opens into the branchial cavity behind a conical tubercle, which stands above the third foot at the place of a branchia which is wanting in *Ocypoda*. It is laterally bounded by ridges which rise above the articulation of the legs and to which the lower edge of the carapace is applied. Also outwardly it is overarched by these ridges with the exception of a narrow slit. Over this slit extends the carapace, which just at this point projects further downwards than elsewhere, and so a complete tube is formed. While *Grapsus* always admits water to its branchiae only from in front, in *Ocypode* I saw it also streaming in through the just described aperture."

Ich brauche der ausführlichen Beschreibung nichts beizufügen, höchstens dass sich da, wo der Carapax "projects further downwards than elsewhere", ein Büschel Haare am Carapax befindet, welches den „slit" bedeckt, wie

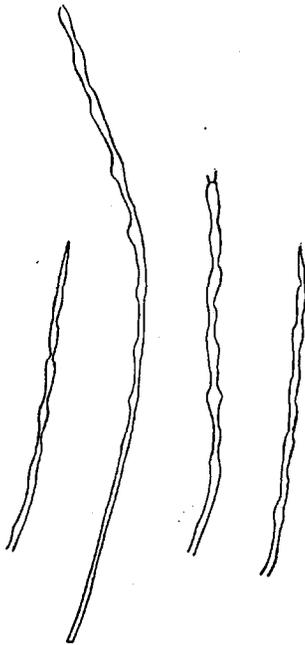


Fig. 19. Haare, welche die Müllersche Öffnung von *Ocypode ceratophthalma* begrenzen. Vergr.  $\times 50$ .

BORRADAILE das für die Öffnungen über den Beinbasen von *Carcinus moenas* beschreibt. Die von MÜLLER genannten "long, sheeny, peculiarly formed hairs" ähneln keinem der von McINTOSH für *Carcinus moenas* abgebildeten Haartypen (vgl. Fig. 19). Die Angaben über diese Atmungsöffnung, welche sich in der Literatur finden, scheinen alle auf diesen Angaben MÜLLERS zu fussen. Ich nenne die genannte Öffnung die MÜLLERSche. Was nun die Funktion dieser Öffnungen bei *Ocypode rhombea* anbelangt, gibt MÜLLER also an, dass er durch sie Wasser einströmen sah. Ich untersuchte alte und junge Exemplare von *ceratophthalma*. Unter Wasser atmeten die alten Exemplare stets stark durch die Müllersche Öffnung ein <sup>1)</sup>, während durch die Exhalationsöffnung ausgeatmet wurde. Dabei wurde durch die Milne-Edwardsche Öffnung bisweilen ein-, bisweilen ausgeatmet, bisweilen war diese Öffnung ganz verschlossen. Junge Exemplare dagegen zeigten unter Wasser Einatmung durch die Milne-Edwardsche, Ausatmung durch die Exhalationsöffnung; eine Einatmung durch die Müllerschen

Öffnungen kommt vielleicht weniger vor. — Gleiches Verhalten wie bei *Ocypode* finden wir nun bei *Uca*. Ich untersuchte *signatus* und *consobrinus*. Es wurde unter Wasser durch die Milne-Edwardsche Öffnung oder durch diese und die Müllersche Öffnung ein-, durch die Exhalationsöffnung ausgeatmet. Man bekommt bei diesen Beobachtungen den Eindruck dass alte *Ocypode ceratophthalma* bei fast jedem Beinstand durch die Müllersche Öffnung einatmen, während

<sup>1)</sup> Sie kann bei bestimmter Beinlage verschlossen sein, normal geschieht das aber offenbar nie.

*Uca* dazu erst die Beine heben muss: ich konstatierte hier nur Einatmung durch die Müllerschen Öffnungen während der Hebung der 4. oder der 4. und 5. Beine. Vielleicht spielt die Grösse der Müllerschen Öffnungen bei alten *Ocypode ceratophthalma* die ausschlaggebende Rolle.

Ausserhalb des Wassers fand ich bei alten *ceratophthalma* Einatmung durch die Müllersche Öffnung, Ausatmung durch die Exhalationsöffnung und Milne-Edwardsche Öffnung beide, meistens entweder durch eine oder die andere, bisweilen durch beide zugleich. Aber ich nahm auch Einatmung durch die Milne-Edwardsche Öffnung, Ausatmung durch die Exhalations- oder Müllersche Öffnung oder durch beide zugleich wahr. Bei jungen *ceratophthalma* nahm ich nur wahr dass Milne-Edwardsche und Müllersche Öffnungen beide inhalierend wirkten, dass durch die bekannte Exhalationsöffnung ausgeatmet wurde. Es gelang mir nicht die Atmungsrichtung von ausserhalb des Wassers gehaltenen *Uca* festzustellen, die Tiere sind zu klein; wir dürfen aber annehmen dass die Atmung mit der von *Ocypode* übereinstimmt <sup>2)</sup>).

Wenn bei *Ocypode* und *Uca* durch die Müllersche Öffnung inhaliert und durch die Exhalationsöffnung ausgeatmet wird, ist der Unterschied zwischen dem Inhalieren und Exhalieren durch die Milne-Edwardsche Öffnung offenbar unwesentlich. Gleiches gilt in bezug auf In- oder Exhalieren durch die Müllersche Öffnung. Das gleiche sehen wir bei *Grapsus*. Wenn da vorn ein- und vorn ausgeatmet wird, ist es ziemlich einerlei, ob hinten ein- oder ausgeatmet wird. Man wird hierdurch versucht, anzunehmen, dass im ersten Fall die Milne-Edwardsche, im zweiten Fall die Müllersche Öffnung einen „Überschuss“ produziert im Vergleich zur Abfuhr. Da aber der Scaphognathit als Saugorgan an der Abfuhrstelle wirkt, ist das unmöglich.

Zusammenfassend können wir die untersuchten Krabben nach ihrer Atmung also wie folgt einteilen:

- |   |  |
|---|--|
| 1. Wasserkrabben. Grosse Inhalationsöffnung.<br>Schwimmkrabben <i>Scylla</i> , <i>Nep-<br/>tunus</i> , <i>Thalamita</i> . | 2. Wechsellatmer. Kleine Inhalationsöffnung.<br>I. Pumper: <i>Sesarma</i> , <i>Ilyoplax</i> ,<br><i>Metaplax</i> , <i>Macrophthalmus</i> .<br>II. Nichtpumper.<br>a. normal: <i>Grapsus</i> , <i>Potamon</i> .<br>b. Öffnung zwischen den Ba-<br>sen der 3. und 4. Beine:<br><i>Uca</i> , <i>Ocypode</i> . |
|---|--|

Alle von mir untersuchten Arten, ausser *Ocypode* und *Uca*, stimmen darin überein, dass sie unter Wasser vorn ein- und vorn ausatmen, während im all-

<sup>2)</sup> Eine beachtenswerte Angabe über die Atmung junger *Uca pugilator* von 4 mm Carapaxbreite mach HYMAN (1922, p. 458). „The carapace shows the square box shape of the adult, and on the area around the mouth-parts there are developed brushy hairs on which the water that is driven out of the gill chamber may be aerated before it is sucked in again. This makes the little crab more independent of the moisture of the immediate water's edge and he may wander about more freely on the beach“. Diese Beschreibung passt auf die Atmung des *Sesarmatypus*.

gemeinen ausserhalb des Wassers auch hinten eingeatmet wird. Und *Ocypode* und *Uca* die auch unter Wasser hinten eine Einströmungsöffnung können funktionieren lassen, stimmen wahrscheinlich mit den anderen darin überein, dass sie diese Öffnung mehr ausserhalb als unterhalb des Wassers benutzen.

Es bleiben nun noch einige Besonderheiten zur näheren Besprechung.

#### 1. DIE ATMUNG DER OCYPODEN (*UCA*, *OCYPODE*).

*Uca* ist Landtagtier und liebt die brennende Sonnenhitze. Dennoch zeigt die Art Kiemenatmung. JOBERT (1875) hat indirekt angegeben, dass sie ohne Wasser leben kann. Nimmt es da Wunder, wenn uns ihre Atmung rätselhaft erscheint?

JOBERT hat mitgeteilt dass mehr als 200 Stück des Gecarciniden *Ucides cordatus* (L.), die nach ihm zwei, vier und sechs Tage „dans un lieu privé de toute humidité“ gehalten wurden, am Leben blieben. Weiter gab er an, dass die Tiere, nachdem sie drei Tage unter Wasser gehalten waren, noch Luft in der Kiemenkammer hatten. Er beschrieb weiter die Verteilung der Gefässe in der Kiemenkammerwand und sagte dann, dass gleiche Verhältnisse wie bei *Ucides* sich bei *Cardisoma*, *Uca*, *Grapsus?* und *Dilocarcinus* finden. Leider kann ich in Batavia den ausführlicheren zweiten Beitrag JOBERTS nicht einsehen. Jedenfalls aber werden hier bestimmte Beobachtungen in nicht zu billiger Weise verallgemeinert.

Lässt man *Uca* (ich arbeitete mit *signatus* und *consobrinus*) kurze Zeit (einige Minuten genügen) im Wasser und öffnet dann unter Wasser den Thorakalschild, so findet man keine Spur von Luft; alle Luft entweicht sobald die Tiere unter Wasser zu atmen anfangen. Nimmt man die Tiere mit der mit Wasser gefüllten Kiemenkammer aus dem Wasser heraus und setzt sie an einer trockenen Stelle in ein trockenes offenes Gefäss (natürlich aus der Sonne), so leben sie höchstens ungefähr 10 Stunden; nach dieser Zeit sind sie völlig ausgetrocknet. Es kommt also an erster Stelle darauf an, dass die Tiere feucht bleiben. Ich habe denn auch schon gesagt, dass sie regelmässig, nur zu ihrer Befeuchtung, das Wasser aufsuchen.

Das gleiche gilt für *Ocypode*. Die Tiere dieses Genus zeigen 6-7 Kiemen an jeder Seite. Dennoch geben SMITH (Cambridge Nat. History, p. 194) und BABAK (WINTERSTEIN, p. 352) an, dass die Kiemen völlig fehlen („verschwunden sind“ ist der beliebte Ausdruck). In mehreren Büchern und Beiträgen kann man lesen, dass *Ocypode* nie das Wasser aufsucht und darin bald ertrinkt, Angaben die alle auf der Beschreibung MÜLLERS fussen (man sehe S.235). COWLES hat aber schon 1908 (p. 32-33) für *Ocypode arenaria* mitgeteilt, dass die Art regelmässig das Wasser aufsucht, dass sie nur kurze Zeit ohne Wasseraufnahme an der Luft leben kann und dass sie im Wasser nicht stirbt. <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> HARMS (p. 306) sagt: „Die Ocypoden vertragen ein Untertauchen in Seewasser nur wenige, 6-12, Stunden, wie auch schon BORRADAILE feststellte“. Aus dieser Angabe scheint hervorzugehen dass er selbst Versuche anstellte. Da er diese Versuche aber nicht beschreibt, lässt sich nicht feststellen, ob auf den Sauerstoffgehalt des Versuchswassers geachtet wurde. Die Angaben BORRADAILES kann ich in Batavia nicht zu Gesicht bekommen.

"Of 10 specimens placed in the sun in a wooden tub all but 3 had died after 4 hours' exposure. Other specimens kept in a dry aquarium in the laboratory and not exposed to the direct sunlight lived almost 24 hours. Although *Ocypoda* can probably not live over 24 hours in a dry place, it remains alive much longer in damp sand".

"When undisturbed, *Ocypoda* goes down to the ocean now and then in order to moisten its gills with fresh seawater; but at these times the individuals do not enter the water; they settle down about 6 or 8 inches from the water-line formed by medium-sized waves, with the ambulatory appendages of one side presented to the ocean and those of the other side firmly embedded in the sand. In this position they wait until an extra high wave washes over them and then return to the higher parts of the beach. Sometimes, after remaining in a place for considerable period without being wetted by a wave, the crab will change its position to one closer to the water".

"A large adult was put in an aquarium filled with sea-water and kept there for 6 hours. It was apparently in good condition when liberated at the end of this time. Another specimen left in the aquarium for 24 hours was also active when released. Other specimens placed in fresh (sic!) water lived only 5 hours and made frantic attempts to escape."

Ich selbst wiederholte diesen Versuch mit *Ocypode ceratophthalma*, mit der wahrscheinlich auch HARMS (siehe Fussnote S.238) arbeitete. Ich brachte 5 Exemplare, von denen eins jung, die übrigen alt waren, in gut durchlüftetes Wasser. Nach der zweiten Nacht war eins der grossen Tiere tot, halb aufgeessen; es ist sehr wahrscheinlich dass es den fortwährenden Angriffen seiner Genossen unterlag. Die übrigen 4 Tiere waren nach 70 Stunden, als ich den Versuch abbrach, noch ganz gesund. — Bei einem zweiten Versuch lebte ein Exemplar von *ceratophthalma* in gut durchlüftetem Wasser von 7 III, 2 Uhr n.m., bis wenigstens 10 III, 1 Uhr n.m., kletterte dann aber — wahrscheinlich während der Nacht — aus dem Aquarium heraus, nachdem es mehr als 70 Stunden unter Wasser gelebt hatte.

Was nun das Feuchthalten der Kiemenkammer anbetrifft, so brauchen wir nicht daran zu zweifeln dass die Lage der Müllerschen Öffnungen ihren Besitzern, *Uca* und *Ocypode*, von grossem Vorteil sein kann. Die Bemerkung ORTMANN'S in BRONN (p. 1183), dass man in den die Öffnungen umschliessenden Haarbüscheln nicht eine zum Einlassen der Luft in die Kiemenhöhle dienende Vorrichtung erblicken darf, dass aber vermittelst derselben die Bodenfeuchtigkeit des Aufenthaltsortes wie mit einem Schwamme aufgesogen und den Kiemen zugeführt wird, gibt zwar eine unrichtige Vorstellung des Geschehens (die Haare sitzen nur ganz aussen und führen kein Wasser in die Kiemenhöhle ein; die Öffnungen nehmen gerade sehr viel Luft auf), sie weist aber eventuell auf die günstige Lage der Öffnungen hin. Sobald die Tiere die 4. Beine ein wenig heben (eine geringe Hebung genügt), ruhen die Haarbüschel ganz oder fast ganz auf dem Boden und stehen die Öffnungen offen; es wird also Luft angesogen und diese Luft wird vielleicht feucht sein, da sie so dicht über dem immer feuchten Boden hängt <sup>2)</sup>.

Es würde bei den am meisten dem Landleben angepassten *Ocypoden* also in zweierlei Weise dafür gesorgt werden dass die Kiemenhöhle nicht austrocknet:

<sup>2)</sup> Es mag auch sein, dass die Tiere, mittels der von COWLES (siehe oben) beschriebenen Benetzungsweise, durch die Müllerschen Öffnungen Wasser aufnehmen.

1. die Einatemungsöffnungen liegen neben dem Boden, 2. die Tiere suchen oft das Wasser auf.

Wissen wir nun, dass für das Feuchthalten der Kiemenkammer gesorgt wird, so bleibt nur die Atmung selbst zu besprechen übrig. Offenbar wird nun bei den Krustazeeen in zwei Weisen eine Luftatmung erleichtert. Die eine Methode ist: die Kiemenkammerwand ist vaskularisiert, enthält Gefässe; die zweite ist: die Kiemenblättchen sind so fest dass eine Erstickung der Tiere durch Verkleben der Blättchen unter sich nicht stattfindet. Letztere Methode ist nicht kürzer bekannt als erstere, nur weniger; gelegentliche Bemerkungen über die Bedeutung fester Kiemenblättchen finden sich an mehreren Stellen; die Festigkeit der Kiemen geht dabei wohl meistens mit geringer Kiemenzahl parallel.

Was nun die Vaskularisierung der Kiemenhöhle von *Uca* anbelangt, so hat JOBERT, wie schon gesagt, die diesbezüglichen Verhältnisse für *Ucides* beschrieben. Hauptsache für uns ist vorläufig nur seine Schlussbemerkung: „l'appareil branchial des Crustacés ordinaires peut donc jouer ici le rôle d'un véritable poumon, et le sang peut retourner au coeur sans passer par les branchies: aussi je proposerai de donner aux Crustacés qui présentent cette disposition le nom de *Branchio-pulmonés*“<sup>1)</sup>. Obgleich er nun angibt, dass sich gleiche Verhältnisse wie bei *Ucides* bei *Uca* und anderen Krabben finden, möchte ich dieser Mitteilung mit einiger Vorsicht begegnen, da die Gecarciniden und Ocypoden, wie auch schon aus den obigen Angaben hervorgeht, prinzipielle Unterschiede zeigen. Besieht man die Kiemenkammer von *Uca*, so gibt es in genau derselben Weise wie bei *Ocypode* (siehe unten) eine Scheidung in eine untere Kiemen- und eine obere Lungenkammer. Die Wand der letzteren ist mit einer (nach JOBERT gefässreichen) schwarz pigmentierten Hypodermis bekleidet. Ich hoffe noch Gelegenheit zu finden die JOBERTSchen Angaben über Gefässreichtum zu bestätigen. Die Zahl der Kiemen beträgt für *Uca consobrinus* auf jeder Seite 4; diese sind gut entwickelt.

Betreffs der Festigkeit der Kiemenblättchen von *Uca* kenne ich nur eine einzige Mitteilung, und zwar die folgende, von HARMS (p. 296). „Von den amphibisch lebenden *Uca*-Arten an bis zu den Ocypoden und *Gecarcinus* geht eine allmähliche Reduktion der Kiemen vor sich. Dabei wird die Cuticula der Kiemenäste immer dicker“. HARMS scheint hierüber selbst Beobachtungen angestellt zu haben; *Uca consobrinus* hat aber 4, *Ocypode* 6 - 7 Kiemen.

<sup>1)</sup> ORTMANN (p. 1038) bemerkt über die fremden Angaben JOBERTS folgendes: „Auf der das gewölbte Dach wie die Seitenwand der Atemhöhle auskleidenden weichen, schwärzlich grauen Membran, mit welcher offenbar die Hypodermis gemeint ist, breiten sich von vorn und von hinten her, mit ihren Verzweigungen einander zugewandt, grosse durch farbige Injektionen nachweisbare Gefässe aus, welche einerseits mit einem grossen Blutsinus, andererseits mit dem Pericardium communiciren sollen, deren näheres Verhalten aus den unklaren Angaben JOBERTS aber nicht zu ersehen ist. Denkbar wäre es, dass gewisse, die weiche Integumentlage mit Blut versehende Gefässe in diesem Falle behufs Herstellung eines Lungen-Gefässnetzes nach Art desjenigen der Landschnecken (*Pulmonata*) eine exceptionelle Entwicklung eingegangen seien, während andererseits die von JOBERT aufgestellte Behauptung, dass ein Blutlauf innerhalb der Kiemen von *Uca* überhaupt nicht stattfindet, schwerlich dem Sachverhalte entsprechen dürfte.“

Was *Ocypode*, die nächste Verwandte von *Uca*, anbelangt, so war schon MILNE-EDWARDS bekannt, dass die Wand der Kiemenkammer, die einen grossen leeren Raum über den Kiemen bildet, schwammig ist. Spätere Angaben liegen, so scheint es, nur vor von HARMS und PEARSE. HARMS (p. 296) bemerkt über *Ocypode ceratophthalma* nur, dass die Kiemenkammerwand Zotten zeigt, so dass die Wand schwammig erscheint und dass die dorsale Luftkammer von der ventralen kleinen Kiemenkammer durch ein Septum abgetrennt ist. Er gibt zwei Abbildungen, die die dorsale Wand und das Septum zwischen Kiemen- und Lungenhöhle zeigen. PEARSE (1929) sagt über *Ocypode albicans*: „The gills are reduced in number (12) and on each side two of them are fused into a great gill which is provided with two pairs of longitudinal vessels“. Ich kann hinzufügen dass auch *Ocypode ceratophthalma* eine solche doppelte Kieme besitzt, während *Ocypode arcuata*, nach der Abbildung in BRONN, Taf. 105, sie nicht zeigt. Weiter sagt PEARSE: „There are also five irregular rows of respiratory tufts along the blood-vessels on the membranous lining of the branchial cavity. These remind one of those described in *Birgus* by SEMPER“ (1878). Mit diesen rows of tufts sind die Hautfalten der Wand gemeint, wie aus einer Vergleichung seiner Abbildung mit der Dorsalwand der Kiemenkammer von meinen Exemplaren hervorgeht. Besieht man sich letztere an einem grossen Exemplar von *ceratophthalma*, so fällt einem die Übereinstimmung mit der Lungenhöhlenwand von *Helix pomatia* auf. — Die Festigkeit der Kiemenblättchen kam auch für *Ocypode* schon in der Bemerkung von HARMS zur Sprache. Er sagt, sie sind besser chitinisiert als bei *Uca*, weniger als bei den Gecarciniden.

Was die geringe Zahl der Kiemen anbelangt, die wir auch bei mehreren Paguriden finden, GARDINER und PEARSE (PEARSE, 1929, p. 212) haben gezeigt, dass sie bei *Coenobita* sogar fortgenommen werden können, ohne dass die Tiere sterben. Wahrscheinlich sind denn auch einige Gecarciniden und die Coenobitiden unter den Pagurineen die am besten dem Landleben angepassten Krabben. HARMS (p. 297) hielt *Coenobita rugosa* und *cavipes* einen Monat und länger in einer Kiste mit Sand und Kies bei nur mässiger Feuchtigkeit; die Tiere waren dabei sehr munter <sup>1)</sup>. „Ich halte sie jetzt 1½ Jahr in Gefangenschaft. Auch hier beobachte ich so gut wie nie, dass die Tiere ins Wasser gehen, obwohl sie stets dazu Gelegenheit haben“. Bei diesen Formen bildet die Hautatmung am Abdomen eine wichtige Rolle.

Fragen wir jetzt, am Ende dieses Kapitels, also: wie ist es möglich, dass die Ocypoden (einschliesslich der Winkerkrabben), Tiere die Kiemen zu ihrer Atmung besitzen, die heisse Tropensonne in der furchtbaren Mangrove oder auf

<sup>1)</sup> Unter Wasser würden die Tiere nur ½ - 1 Tagen am Leben bleiben [HARMS, p. 298 und 307 - 308, nach HARMS gibt BORRADAILE (1903) gleiches an]. Ob bei diesen Versuchen auf den Sauerstoffgehalt des Wassers geachtet wurde, wird nicht angegeben: vgl. das über *Ocypode* gesagte. Ein Sterben unter Wasser ist, wenn man die Beobachtungen von HARMS in bezug nimmt, für *Coenobita rugosa* oder *C. cavipes* gewiss eher möglich als für *Ocypode*. Nur scheint mir: wenn ein Tier einen Tag unter Wasser aushält, so kann es das auch länger und ist von Erstickung vielleicht nicht die Rede, eher von ungenügender Sauerstoffzufuhr. Aber ich kann das nicht beurteilen, da die Experimente nicht beschrieben werden.

dem glühenden Korallensande ertragen, die doch von allen echten Lungenatmern gemieden wird? Denn das ist der Punkt, der jedesmal die Forscher der Tropen mit Erstaunen erfüllt hat. Da können wir erstens antworten, dass die Tiere sich stets feucht erhalten, zweitens dass die Wand der Kiemenkammer, besonders vorn-oben, als Lunge fungiert und drittens dass die Kiemen nicht leicht verkleben können durch ihre Festigkeit <sup>1)</sup>.

## 2. VERGLEICHUNG DER ATMUNG VON SESARMA TAENIOLATA UND MEINERTI MIT DER VON BATAVIANA UND CUMOLPE.

Die zweite Frage, die am Ende dieses Kapitels Beantwortung fordert, lautet ungefähr so: Lässt sich aus der Organisation <sup>2)</sup> der betreffenden Tiere begreifen, weshalb sehr nahe verwandte Arten, wie *Sesarma taeniolata* und *meinerti* einerseits gegenüber *S. bataviana* und *cumolpe* andererseits, in der Atmung so grosse Unterschiede zeigen, dass erstere Arten Lungen-, letztere Kiemenatmer scheinen?

Um diese Frage zu lösen, nahm ich die folgenden Experimente. In gut durchlüftetes Meerwasser brachte ich 17 *Sesarma taeniolata*, 8 *Sesarma cumolpe* und 10 *Sesarma bataviana*. Ich hatte also 17 Exemplare der „wasserfliehenden“ Art, 18 Exemplare „wasserliebender“ Arten. Meine Erwartung, dass *taeniolata* ertrinken würde, wurde ganz und gar nicht bestätigt, im Gegenteil! Es war ganz interessant, zu sehen, wie die Exemplare von *taeniolata* fortwährend versuchten aus dem Wasser herauszukommen, was während der Nacht denn auch 5 Exemplaren, offenbar durch Schwimmen, gelang. Aber nichtsdestoweniger ertrugen diese 5 Stück einen Unterwasseraufenthalt von mindestens 9, die übrigen 12 einen Verbleib unter Wasser von 24 Stunden. Nach dieser Zeit waren alle Tiere noch stets ganz aktiv und vollkommen normal. Hinzugefügt sei, dass sie teils jung, teils erwachsen waren. Die 7 *S. cumolpe* und 11 *S. bataviana* waren nach 24 Stunden — wie zu erwarten — ebenso ganz normal. Um zu sehen wie lange überhaupt *taeniolata* einen Unterwasseraufenthalt ertragen kann, brachte ich 3 Stück in gut durchlüftetes Meerwasser; eins der Tiere verblieb darin 120, die zwei anderen belies ich darin 190 Stunden. Da sie auch nach dieser Zeit ganz normal waren darf man wohl behaupten dass *taeniolata* funktionell eine richtige Kiemenatmerin ist.

Ich setzte 12 *Sesarma taeniolata*, 8 *S. cumolpe* und 10 *S. bataviana*, nachdem sie zu den oben genannten Versuchen gedient und also alle die Kiemenkammer mit Wasser gefüllt hatten, in trockene offene Gefässe, um zu sehen, wie lange die Tiere die Austrocknung aushielten. Das Resultat findet man in folgender Tabelle und ausserdem wurde eins der während der Nacht 31/1 November geflüchteten Tiere am 4. November um 11 Uhr vormittags lebend in einem unserer Laboratoriumräume zurückgefunden, wo das Tier von nachts 31/1 bis zum 4. Nov. ohne Wasser gelebt haben muss.

<sup>1)</sup> Ich weise nochmals auf die beachtenswerte Mitteilung von HYMAN für *U. pugilator* hin. Vgl. Fussnote 2, Seite 237.

<sup>2)</sup> Organisation als morphophysiologischer Begriff gemeint.

8.30 - 8.50 ein- gebracht	<i>taeniolata</i> 12 Stück	<i>cumolpe</i> 8 Stück	<i>bataviana</i> 10 Stück
1 Nov. 9 v.m.	—	—	—
10	—	—	♂ (12 mm)
11	—	—	—
12	—	—	—
1 n.m.	—	—	♂ (13)
2	—	♀ (7.5)	♂ (14.5), ♂ (13)
3	—	♂ (9.-)	♂ (15)
4	—	—	♀ ova (12), ♀ ova (11)
5	—	♂ (11.-)	♂ (12.5)
6	—	—	♂ (12)
7	—	♀ (14)	—
8	♂ (13) <sup>1)</sup>	♂ (13), ♀ (15.5)	—
9	—	—	♂ (13)
10	—	—	—
11	♂ (15)	♀ ova (16), ♀ (15)	—
12	—	—	—
2 Nov. 1-4 v.m. nicht nachgesehen	—	—	—
5	♂ (19), ♂ meinerti (43)	—	—
7.30	—	—	—
10	♂ (27)	—	—
11-1 n.m.	—	—	—
3-4	—	—	—
8	♀ ova (35), ♀ ova (37)	—	—
2/3 Nov. 12 nachts	♂ (29.5), ♀ ova (34), ♂ (40.5)	—	—
3 Nov. 6 v.m.	♂ (38.5), ♂ (37)	—	—

PEARSE (1929, p. 209) hat angegeben, dass kleine Exemplare von *Ocypode albicans* kürzer an der Luft leben als alte Tiere. "Apparently the size of a crab has a more or less direct relation to the length of the time it can conserve moisture and live in air" ..... Die Möglichkeit besteht also dass alte *taeniolata* nur ihrer Grösse wegen soviel länger an der Luft aushalten als alte *cumolpe* oder *bataviana*. Deshalb arbeitete ich nicht nur mit alten, sondern auch mit jungen *taeniolata*, von der gleichen Grösse als alte *bataviana-cumolpe*. Diese jungen *taeniolata* leben ebenso hoch wie die alten, soweit ich feststellen konnte nur dichter am Wasser, oberhalb der Zone von *bataviana-cumolpe*.

Aus den Beobachtungen geht hervor, dass die jungen *cumolpe* und *taeniolata* (die *bataviana*-exemplare zeigten zu geringe Grössenunterschiede) eher sterben als die erwachsenen Tiere der gleichen Art, wie von PEARSE auch für *Ocypode*

<sup>1)</sup> Die Zahlen geben die grösste Carapaxbreite in Millimetern an.

*albicans* angegeben wurde. Weiter zeigen die Wahrnehmungen, dass junge *taeniolata* offenbar nicht später sterben als Exemplare von *bataviana* und *cumolpe* von der gleichen Grösse. Im Gegenteil, die Tabelle zeigt deutlich, dass die Widerstandsfähigkeit der Tiere, der Austrocknung gegenüber, ziemlich gut ihrer Grösse entspricht und dass alte *taeniolata* hauptsächlich ihrer Grösse wegen so lange an der Luft aushalten. Erwachsene Exemplare von *Sesarma taeniolata* atmeten noch Wasser aus um 5.30 n.m. am 1. Versuchstag, 9 Stunden nachdem sie aus dem Wasser herausgenommen waren! Wie viel länger sie das maximal tun können weiss ich nicht.

Ich habe die Versuche darauf mit einer grösseren Zahl junger *taeniolata* wiederholt.

16 Nov., 11.30 v.m.	<i>taeniolata</i> 26 Stück	<i>bataviana</i> 27 Stück
12 Uhr	—	—
1	—	—
2	—	—
3	—	—
4	♂ (8.5)	—
5	♂ (7), ♂ (8.5), ♂ (10.5)	—
6	—	—
7	♂ (8.5), ♂ (9)	♂ (7.5), ♂ (8.5), ♂ (8.5), ♂ (9), ♀ (8.5), ♀ (11)
8	—	—
9	♂ (6.5), ♂ (7), ♂ (9.5), ♂ (9.5)	♂ (9), ♂ (11), ♀ <sup>1)</sup> (10), ♀ <sup>1)</sup> (11), ♀ <sup>1)</sup> (11.5)
10	—	♂ (10.5), ♀ (10), ♀ <sup>1)</sup> (10)
11	♂ (10.5), ♂ (11.5)	♀ <sup>1)</sup> (11), ♀ <sup>1)</sup> (11), ♀ <sup>1)</sup> (11), ♀ <sup>1)</sup> (12), ♀ <sup>1)</sup> (12.5)
12	♂ (12), ♂ (13.5)	♂ (13), ♂ (15), ♀ <sup>1)</sup> (14.5), ♀ <sup>1)</sup> (15)
1	♂ (14), ♂ (17.5)	♀ <sup>1)</sup> (11.5)
2	♂ (16), ♂ (16.5), ♂ (17)	♀ <sup>1)</sup> (12.5), ♀ <sup>1)</sup> (13.5)
3	♂ (14), ♂ (14.5), ♂ (15)	—
4	—	—
5	—	—
6	♂ (17.5)	—
7	—	♀ <sup>1)</sup> (11.5)
12	♂ (27), ♀ (27) und ♀ (30) noch lebend.	—

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass junge *taeniolata* nichts länger dem Austrocknen widerstehen als Exemplare von *bataviana* von der gleichen Grösse.

Es wird jetzt also von Interesse, zu wissen, ob junge *taeniolata*, wie die alten, bei Flut auf die Bäume klettern, oder ob sie, wie *Sesarma bataviana* und

<sup>1)</sup> Weibchen mit Eiern.

*cumulpe*, unter die Oberfläche tauchen. Deshalb seien Beobachtungen, die ich bei sehr hohem Wasserstand am 16. und 17. November 1929 anstellte, hier kurz wiedergegeben. Beim Beginn des Hochwassers erschienen allererst alte *taeniolata* in ziemlich grosser Zahl an der Oberfläche. Ihre Zahl nahm je länger je mehr zu <sup>1)</sup> und nachdem das Wasser noch einige Stunden gestiegen und fast das ganze Gebiet der *taeniolata*-höhlen überströmt worden war, wurden sie auch von kleineren *taeniolata*, bis zu einer Grösse von vielleicht 25 mm (grösste Carapaxbreite) herab, vermehrt. Es war deutlich, dass diese jüngeren Tiere im Mittel später als die alten erschienen und auch fiel mir auf, dass die grossen Exemplare von etwas trocknerem Boden stammten als die kleineren. Das Erscheinen junger Exemplare von *taeniolata*, von der Grösse erwachsener *bataviana*, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, auch nicht auf einem Teil, der von vielen bewohnt wurde. Es mag sein, dass ein längeres Überströmen auch diese Tiere zum Vorschein gebracht hätte, aus den Wahrnehmungen geht aber jedenfalls hervor, dass junge *taeniolata*, obgleich sie höher als *bataviana* wohnen, sich benehmen wie alte *bataviana*, nicht wie alte *taeniolata*.

Durch die Beobachtungen dieses Tags bedürfen aber auch die Angaben über das Benehmen von *Sesarma cumulpe* einer Berichtigung. Nach einigen Stunden der Überströmung nämlich, sass auch von dieser Art eine nicht geringe Zahl auf den Bäumen, Pneumatophoren, u.s.w. Obgleich an einer bestimmten Stelle, wo ich die Art am vorigen Tag zahlreich fand, keine Tiere heraufkamen, und sich also viele Tiere unter dem Wasser befanden, waren an anderen Stellen mehrere Tiere dem Wasser entflohen. Diese Tiere verschwanden bei Beunruhigung eher unter Wasser und blieben länger fort als *taeniolata*. Aus der Tabelle auf Seite 243 geht vielleicht hervor, dass *cumulpe* im Mittel eine etwas längere Austrocknung verträgt als *bataviana*. Die Beobachtungen draussen und im Laboratorium stimmen also in dieser Hinsicht überein.

Schliesslich habe ich die Kiemenkammer von *taeniolata* und die von *bataviana* untersucht. Dabei ergab sich, dass die beiden Arten, soweit feststellbar, keinen einzigen Unterschied im Bau der Kiemenkammer oder der Kiemen zeigen. Beide Arten haben die gleiche

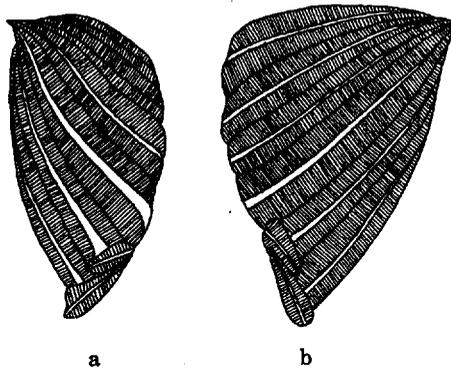


Fig. 20. Kiemen von a *Sesarma taeniolata*, b *S. bataviana*. Vergr. a  $\times 2$ , b  $\times 8$ .

<sup>1)</sup> Ich kann nicht unterlassen, nochmals darauf hinzuweisen, dass die alten *taeniolata* draussen bei einer solchen Überflutung durchaus den Eindruck erwecken: sie können nicht unter Wasser leben; obgleich wir jetzt wissen dass das unrichtig ist. Sie sitzen in ganz grosser Zahl über der Wasseroberfläche und lassen einen bis auf einige Meter herankommen. Man könnte annehmen, dass der  $O_2$ -bedarf unter dem Wasser ungenügend gedeckt wird; das schnellströmende Wasser macht eine solche Annahme aber gewiss unmöglich; ausserdem versuchen sie auch in gut durchlüftetem Wasser die Oberfläche zu erreichen. Einem rezenten Beitrag von ISHIHAMA entnehme ich aber, dass hoher osmotischer Druck auf das „Kaltblüterherz“ (offenbar wurde nur mit *Rana* gearbeitet) hemmend wirken kann. Es ist vielleicht möglich dass die Höhe des osmotischen Druckes bei diesen Brackwasserkrabben eine Rolle spielen und das Wasserflüchten verursachen kann.

Kiemenzahl und genau die gleiche Lage der Kiemen (Fig. 20), beide haben einen sehr kleinen Sammelraum (BORRADAILES), und normale Kiemenkammerwände ohne eine Scheidung in eine Lungen- und Kiemenhöhle.

Zusammenfassend ergibt sich die merkwürdige Tatsache, dass sowohl die wasserliebende *Sesarma bataviana* als die wasserfliehende *Sesarma taeniolata* eine echte Kiemenatmung zeigen und unter Wasser ausgezeichnet leben können (diese Arten fressen auch unter Wasser). Dass dennoch erwachsene Exemplare von *Sesarma taeniolata* (junge nicht) einen starken Instinkt, dem Wasser zu entfliehen, besitzen, ist um so interessanter als dieser Instinkt offenbar nur beruht auf einem längeren Aushaltungsvermögen von grossen *taeniolata* einer Austrocknung gegenüber, soweit feststellbar nicht auf einem Organisationsunterschied. <sup>1)</sup>

### 3. VERGLEICHUNG EINER PUMPENDEN UND EINER NICHT-PUMPENDEN KRABBenART.

Bei einem ersten Versuch hielt ich 3 *Uca consobrinus* und 3 *Sesarma taeniolata* an der Luft und fand dass die *Uca* in weniger als 6 Stunden starben, die *taeniolata* 7 Stunden gut vertrugen (ich brach den Versuch dann ab). Der Versuch ermöglicht keine Vergleichung, da *Sesarma taeniolata* soviel grösser als *Uca* ist. Bei einem zweiten Versuch starben von 3 *Uca consobrinus* 2 Stück in 5 Stunden. Bei einem dritten Versuch verglich ich *Uca* und zwar *signatus*, als nicht-pumpende Art, mit der pumpenden *Metaplex elegans*. *Uca* lebt hoch und besitzt auch „Lungenatmung“, *Metaplex* lebt niedrig und besitzt Kiemenatmung; man würde aus diesen Gründen also erwarten dass *Uca* viel länger an der Luft aushält als *Metaplex*. Wie bei den ersten Versuchen hielt ich die Versuchstiere erst einige Zeit unter Wasser, damit sie die Kiemenkammer mit Wasser gefüllt hatten und brachte sie darauf in trockene, offene Glasgefässe, höchstens 2 Stück in jedes Glas. Als Resultat ergab sich, dass 7 *Uca signatus* in 10.5, 12 *Metaplex* ebenso in genau 10.5 Stunden gestorben waren. — Aus der Tabelle auf Seite 243 geht weiter hervor, dass 10 *Sesarma bataviana* und 8 *S. cumolpe*, die ebenso von der Grösse von *Uca signatus* sind und unter genau den gleichen Verhältnissen gehalten wurden, in resp. 11 und 13 Stunden starben.

Daraus geht hervor dass *Uca* an der Luft ebenso lange oder kürzer lebt als *Metaplex elegans* und die kleinen *Sesarma*-arten, obgleich *Uca* Lungenatmung besitzt und die anderen Arten eine niedrigere, also feuchtere Zone bewohnen als *Uca signatus*. Wir müssen hieraus schliessen, dass das Pumpen für amphibische Arten einen wesentlichen Vorteil bedeutet, so weit wir hier von Vorteil reden dürfen. Denn wir dürfen doch annehmen, dass ein Tier, das ausser Kiemen- auch Lungenatmung besitzt, in casu *Uca*, eine weniger feuchte Kiemenkammer zu seiner Atmung braucht als ein Tier mit blosser Kiemenatmung, in casu *Metaplex* oder *Sesarma*. Dass nichtsdestoweniger die beiden letzten Arten ebensolange oder sogar länger leben als *Uca*, zeigt dass die Nichtpumper eher als die Pumper ausgetrocknet sind. Es scheint also beim blossen Hindurchführen von Luft

<sup>1)</sup> In dieser Beziehung ist weiter bemerkenswert, dass *cumolpe*, die grösser als *bataviana* wird, sich normal unter Wasser flüchtet, teils aber dem Wasser entflieht.

durch die Kiemenhöhle mehr Wasser verloren zu gehen als beim Auspumpen und Wiedereinsaugen. Einige erwachsene Exemplare von *Sesarma taeniolata* atmeten, wie schon gesagt, denn auch 9 Stunden, nachdem sie dem Wasser entnommen waren, noch Wasser aus.

Soweit ich sehe, gehe ich in diesen Schlussfolgerungen nicht fehl. Man glaube aber nicht, ich möchte behaupten, dass *Uca* seiner Umgebung schlechter angepasst sei als *Metaplex* der seinigen. Natürlich passt die Organisation auch hier in harmonischer Weise zu der ihr zugehörigen Umgebung, wie wir das stets aufs neue wieder feststellen, wenn wir eine Art besser kennen lernen.

## 5. DER EINFLUSS EINIGER REIZE.

Der Einfluss verschiedener Reize auf *Uca* habe ich nicht systematisch untersucht. Ihr Studium, wie wichtig es auch zum besseren Begriff der Lebensweise dieser Krabben wäre, würde ausführliche reizphysiologische Untersuchungen notwendig gemacht haben, die ich nicht beginnen wollte. Ich gebe hier also einige unwesentliche Befunde wieder, die den Einfluss der Temperatur und des Lichtes betreffen. Über den Einfluss taktiler, chemischer und Lautreize wird hier ganz geschwiegen.

### A. EINFLUSS DER TEMPERATUR.

MAYOR (1918) hat darauf hingewiesen, dass viele Meertiere der Tropen ganz dicht bei ihrer Maximaltemperatur leben, wodurch eine Temperatursteigung viel gefährlicher als eine -sinkung für sie ist. Es ist interessant aus diesem Gesichtswinkel *Uca* zu betrachten. Die Winkerkrabben lieben ganz hohe Temperaturen, denn sie sind erst aktiv wenn die Sonne die meisten anderen Tiere in den Schatten verschwinden lässt; sie müssen also noch höhere Temperaturen *vertragen* können. — Der schwarze Schlamm Boden ihres Wohngebietes absorbiert die Wärme natürlich in starkem Masse. Am 2. Februar 1928, um 12.30 nachmittags, mass ich in den Wasserpfüten auf dem Schlamm 36° C., im Boden, nahe der Oberfläche, 36°, etwas tiefer 33° - 34°. Die Krabben (*U. signatus*) waren dabei sehr aktiv. Am 7. August 1929, 2 - 3 Uhr nachmittags, mass ich in den Wasserpfüten auf dem Schlamm 35° 5, 36° 5, 39° 3; der Schlamm Boden, oberflächlich, mass 38°., 39° 3, 39° 3, einige cm tief 38°. Eine Anzahl *Uca* lief umher; hier und da eine *Metaplex*, *Sesarma bataviana* und *Periophthalmus*, diese, wie *Hami-nea*, meistens im Schatten.

Aus anderen Beobachtungen, die ich hier nicht nennen will, geht hervor, dass eine Temperatur von 28° C. als zu niedrig, eine Temperatur von ungefähr 30° C. als genügend empfunden wird. Aus den oben gegebenen Wahrnehmungen sieht man weiter dass die Tiere aktiv sind bei ganz hoher Temperatur: 36° und mehr. Um die heisseste Tageszeit bekommt man aber bisweilen den Eindruck, dass die Tiere den Schatten aufsuchen, und wenn diese Beobachtung richtig ist, so mag eine Temperatur von 39° schon nicht ideal sein. Das stimmt auch mit den weiteren Beobachtungen überein.

Ich hielt in zwei offenen Glasgefäßen nebeneinander *Sesarma bataviana* und *Uca signatus* + *consobrinus*. Beiden gab ich auf dem Boden des Gefäßes eine gleiche Menge Wasser, damit sie nicht austrockneten.

Zeit	Temperatur		Resultat
	<i>Uca signatus</i> und <i>consobrinus</i> , 5 Stück	<i>Sesarma bataviana</i> , 5 Stück	
8.15	26°.3 C.	26°.3 C.	Alle lebend.
9.—	31°.2 „	31°.4 „	„ „
9.40	33°.7 „	33°.7 „	„ „
10.25	35°.5 „	35°.6 „	„ „
11.—	39°.7 „	39°.3 „	„ „
11.20	40°.6 „	40°.— „	Bei 40° C. 4 <i>Sesarma</i> tot, 1 fast tot. Bei 40°.6 5 <i>Uca</i> lebendig.
11.50	41°.2 „		4 <i>Uca</i> lebend, 1 abweichend.
12.15	42°.— „		1 tot, 3 steif, 1 fast normal. Die 4 letzteren lebten im Schatten alle auf.

Die kleine Tabelle zeigt, dass *Uca* eine Stunde lang lebte in einer Temperatur, höher als die, die für *Sesarma bataviana* tödlich war. Der Tod trat nicht durch Erstickung ein; soviel ich ersehen konnte, fand er statt durch Koagulation des Eiweisses. Auch in den Fällen, in welchen *Uca* sich bei hoher Temperatur in meinen Terrarien ins Wasser flüchtete, sah man ein solches Tier plötzlich erstarren, und das steife Tier war im gleichen Moment tot. Wie dem auch sei, die Wahrnehmungen zeigen, dass die optimalen Temperaturen dieser Krabben nur einige Grade von ihrer Todestemperatur entfernt liegen.

Stets wieder wundert man sich darüber, wie genau die Anpassung verschiedener Tiere an ihre so verschiedene Umgebung auch in ihrer Optimum- und Endtemperatur zum Ausdruck kommt. Einerseits zeigt eine Dämmerungsart, wie *Sesarma bataviana*, eine niedrigere Optimum- und Maximumtemperatur als *Uca signatus* oder *consobrinus*, die genau das gleiche Gebiet bewohnen, aber Tagtier sind. Andererseits ist auffallend wie eine bestimmte Art ihre Temperaturgrenzen ändert, wenn man sie aus dem gemäßigten Klima ins tropische hinein verfolgt oder umgekehrt. Hiermit behaupte ich nichts neues, man kann aber beim Studium lebender Tiere solche Zusammenhänge kaum genügend im Auge behalten.

#### B. EINFLUSS DER LICHTREIZE.

Der Lichtsinn von *Uca* wurde von HOLMES untersucht. Seine Arbeit kann ich in Batavia nicht einsehen, ich entnehme dem Beitrag von PEARSE (1914a, p. 416) aber, dass er positive Phototropie feststellte. Die Verhältnisse unter denen

er arbeitete kenne ich aber nicht. KOEHLER hat in einem seiner wertvollen Sammelreferate darauf hingewiesen (1924, p. 583), dass die Angabe: ein Tier sei positiv phototaktisch, ohne weiteres, keinen Wert hat, da wir schon längst wissen, in wie starkem Masse das Auftreten und Verschwinden und der Sinn bestimmter Taxieen von ganz verschiedenartigen Faktoren beeinflusst werden. Die Zoaea-larven des 1. Stadiums sind, wie HYMAN für *U. pugilator* und ich für *signatus* feststellte, in diffusum Licht ausgesprochen positiv phototrop. Übrigens ist es nicht immer leicht dergleichen Phototaxisbefunde im Zusammenhang mit der Biologie einer Art richtig zu verwerten; sie sind meistens zu schematisch. — Wie schon besprochen kommt *Uca* unter normalen Umständen erst bei ziemlich hohem Stand der Sonne hervor. Aber ich untersuchte nicht welche Rolle hier der Temperatur, welche dem Lichte zukommt. Mit dem Verschwinden der Sonne verschwindet dann auch *Uca*. — Wie schon gesagt, kommt die Art in Perioden, wenn der niedrige Wasserstand während der Nacht eintritt, auch frühmorgens hervor. Vielleicht bezieht sich die Mitteilung von PEARSE (1912, p. 115), dass die Tiere oft aktiv sind in mondlichten Nächten, auf derartige Perioden. Die Angabe ist von Interesse, da diese Mondlichtmenge wahrscheinlich einen Minimumwert für die Art darstellt und deshalb näher bestimmt werden sollte. PEARSE gibt an, dass er die Tiere in dunklen Nächten nicht hervorkommen sah. — Neben dieser orientierenden hat das Licht eine photokinetische Wirkung, über die ich aber ebensowenig Untersuchungen angestellt habe.

Das Sehen von *Uca* ist hauptsächlich ein Bewegungs-, in geringem Masse ein Formsehen. Auch PEARSE (1914, p. 425) gibt für die von ihm studierten *Uca*-arten an, dass "most crabs retreat into their holes when a man approaches within 15 meters", während ein stillsitzender Mensch ruhig zwischen den Tieren sitzen mag. Genau das gleiche gilt für andere fernsehende Krabben, für einige geradezu in noch stärkerem Masse. Die grossen *Sesarma*-arten reagieren auf einen herannahenden Menschen schon in einer Entfernung von 30 Meter und wahrscheinlich mehr, *Ocypode* nach COWLES (1908, p. 17) in einer Entfernung von 45 meter (50 yards) oder mehr <sup>1)</sup>. — Daneben sehen die Tiere auch nichtbewegende Objekte, und wenn sie sich einem unbeweglichen Menschen gegenüber nicht scheu benehmen, so besagt das nur, dass das Objekt, gerade weil es nicht bewegt, nicht als gefährlich empfunden wird. COWLES beschreibt für *Ocypode arena-ria* wie diese Art auch nichtbewegende Sachen sieht <sup>2)</sup>. Weiter vermögen die *Uca*-männchen, bloss mittels des Gesichts, Weibchen von Männchen und von ihnen einigermaßen ähnlichen *Sesarma*-exemplaren zu unterscheiden. Bisweilen sieht man nämlich Männchen — und hier beschreibe ich zu gleicher Zeit die Weise in der die Paare gebildet werden — die blitzschnell auf ein Weibchen zu und hinter ihm her rennen. Es kann so blitzschnell geschehen, dass das Weibchen kaum das sich nähernde Männchen bemerkt hat. Das Weibchen wird gegriffen und unter das Männchen gebracht. Gleiches beobachtete ich für *Sesarma bata-*

<sup>1)</sup> Juni 1930 stellte ich mehrmals 40 - 50 m fest als Maximumentfernung in der *Ocypode ceratophthalma* vor einem Menschen flüchtet.

<sup>2)</sup> Für das Sehen von *Ocypode* sehe man auch HARMS, p. 358 - 359.

viana. Hieraus braucht noch nicht hervorzugehen dass das Weibchen mittels des Gesichts erkannt und nicht gerochen wird. Letzteres würde an sich unwahrscheinlich, k ö n n t e aber möglich sein. Kommen nun aber Männchen vor, deren grosse Schere fehlt, so kann man bisweilen beobachten (ich sah es im ganzen vielleicht 3 - 4 Mal), wie ein derartiges Männchen in genau derselben Weise verfolgt und gegriffen wird. Auch jetzt bringt das normale Männchen es unter sich, um es aber gleich darauf wieder loszulassen. Aus dieser Beobachtung geht also hervor, dass das Formsehen der Tiere nicht so ganz schlecht sein kann, dass das Erkennen der Geschlechter an erster Stelle mittels des Gesichts stattfindet und dass dabei die Anwesenheit oder das Fehlen der grossen Schere den Durchschlag gibt. Es würde interessant sein, weiter festzustellen, wodurch kleine *Sesarma*-exemplare von *Uca*-weibchen unterschieden werden; vermutlich geschieht das an Unterschieden in der Fortbewegungsweise.

Ein weiterer Punkt, der grosses Interesse beansprucht, ist die Frage, ob die Tiere farbentüchtig sind. Farben spielen im Aussehen der Winkerkrabben eine wichtige Rolle. Besonders der Rücken und die grosse Schere sind stets hell, bisweilen ganz hell — dunkelrot, lichtblau, gelb bis orange — gefärbt, und fast jede Art zeigt dabei ganz typische konstante Färbungsunterschiede, deren Beschreibung leider meistens vernachlässigt wurde, so dass man sie nirgends angegeben findet. Und da gerade die grosse Schere eine so wichtige Rolle im Leben der Winkerkrabben spielt, so ist die Annahme, dass die Tiere vielleicht Farben unterscheiden können, gewiss berechtigt. Soviel ich weiss ist Farbentüchtigkeit unter den Krustazeeen bis jetzt festgestellt für *Daphnia* und einige Verwandte; wir dürfen also gewiss erwarten, dass sie unter anderen Formen, und bestimmt unter den Dekapoden, zu den Möglichkeiten gehört. Es liegt hier ein ausgedehntes Feld für weitere Untersuchungen.

## 6. DIE FORTPFLANZUNG UND ENTWICKLUNG.

Wie bekannt ist für einige tropische Meerestiere eine auffallende Fortpflanzungsperiodizität bekannt, die mit den Mondphasen zusammenhängt. Am bekanntesten ist der Fall des Palolo und einiger anderer Würmer. MUNRO FOX hat neuerdings aber gezeigt, dass auch für *Diadema saxatile* L. in der Nähe von Suez eine ähnliche Periodizität gilt und seinem Beitrag entnehme ich dass auch für die Chitonide *Chaetopleura apiculata* bei Woods Hole von CROZIER und GRAVE, und für den Fisch *Leuresthes tenuis* in Californien von W. F. und J. B. THOMPSON, eine gleiche Periodizität festgestellt wurde. Was nicht-tropische Meerestiere anbelangt, so glaubt ORTON (1926) eine mit den Mondphasen zusammenfallende Periodizität für *Ostrea* bei Falmouth festgestellt zu haben (siehe aber SPÄRCK 1926), während AMIRTHALINGHAM (1928) sie feststellte für *Pecten opercularis* bei Plymouth.

Ausser einer mit den Mondphasen zusammenfallenden kennen wir eine mit den Gezeiten zusammenfallende Periodizität (man sehe bei Fox, p. 535) und weiter findet Fox für einige Arten ein simultanes, obgleich nicht-perio-

disches spawning (*Strongylocentrotus lividus* bei Alexandrien, Neapel, Marseilles und Roseoff, *Mytilus variabilis* bei Suez), das offenbar nicht von Gezeiten oder Mondphasen abhängig ist. Bedenkt man weiter dass eine Periodizität (wie die von *Diadema* in Suez) auf einige Monate des Jahres beschränkt sein kann, da im übrigen Teil des Jahres nicht fortgepflanzt wird, dann begreift man dass eine viel grössere Zahl von Beobachtungen nötig ist, bevor wir Einsicht in diese Sache besitzen. Aus den vorläufigen Mitteilungen der Englischen Great Barrier Reef Expedition wissen wir dass wir von ihrer Seite weitere wertvolle Funde erwarten dürfen. Für einige tropische Meeresfische scheint sich eine deutliche Fortpflanzungsperiodizität feststellen zu lassen, die hier meistens eine jährliche oder halbjährliche zu sein scheint. Auch für viele tropische Vögel ist eine solche fast ebenso deutlich ausgesprochen wie in gemässigten Zonen.

Unter den kleineren Krabben kann man eiertragende Weibchen (z.B. von *Sesarma bataviana* und *Uca signatus*) bei Batavia offenbar zu jeder Zeit des Jahres antreffen. Zwar hat SLUITER das für die Evertebraten aus der Bai von Batavia im allgemeinen angegeben, diese Angabe ist aber unrichtig, denn mehrere Echinodermen und vermutlich auch Arten anderer Gruppen halten eine deutliche Periodizität inne. Für die kleinen Krabben ist das Fehlen einer solchen Periodizität um so merkwürdiger als sie unter einigen grossen Krabbenarten zu den besonders von den Gecarciniden bekannten Fortpflanzungswanderungen Anlass gibt. Besieht man aber die Tabelle auf Seite 244, so geht aus ihr hervor, dass unter 18 am 16. Nov. 1929 (Springflut) gefangenen Weibchen von *Sesarma bataviana* 15 Stück Eier trugen. Und auch aus anderen Notizen geht hervor, dass — obgleich man zu jeder Zeit eiertragende Weibchen finden kann — zu bestimmten Zeiten sehr viele Weibchen Eier tragen. Wir würden also hier mit Hauptfortpflanzungsperioden zu schaffen haben, von denen wir nicht wissen ob sie lunärem oder anderem Einfluss ihre Entstehung verdanken. Unter den von uns behandelten Krabben scheint die grosse *Sesarma taeniolata* am deutlichsten periodisch fortzupflanzen. Am 1. August 1929 und folgenden Tagen fing ich mehr als 25 ♀♀ dieser Art, von denen keines Eier trug; ich untersuchte die Ovarien von 10 Stück, die ganz unentwickelt waren. Am 31. Oktober 1929 fing ich 6 ♀♀, von denen 4 Eier trugen, am 17. November (Springflut) beobachtete ich viele Weibchen draussen; nicht weniger als 12 Stück unmittelbar um mich herum trugen Eier, und auch die weiteren Weibchen, die ich sah, hatten Eier unter dem Abdomen.

*Uca signatus* pflanzt sich bei Batavia also wahrscheinlich das ganze Jahr hindurch fort. Die kleinsten eiertragenden Weibchen, welche ich fand, hatten eine grösste Carapaxbreite von resp. 8.6 und 9 mm (wie ich unten besprechen werde, findet die äussere geschlechtliche Differenzierung viel früher statt). Die Eier werden, wie zu erwarten, unter dem Abdomen getragen, und zwar sind sie da, wie für die Krabben bekannt, mittelst Fäden zähen Schleimes befestigt. Ihre Zahl betrug in dem einen untersuchten Fall mehr als 18000; der Diameter ist ungefähr 250  $\mu$  (0.2 - 0.3 mm).

Die Entwicklung der Eier kann eine merkwürdig lange Zeit in Anspruch

nehmen. In Fällen, in denen Weibchen in meinen Terrarien zur Fortpflanzung schritten oder in denen ich eiertragende Weibchen isolierte, fand ich für die Entwicklungsdauer ungefähr: 8, 9, 16, 16, 23 Tage. Im letzten Fall starben die Jungen im Ei ohne auszubrechen. — Zweifellos geben diese Zahlen, jedenfalls die höheren Werte, eine unrichtige Vorstellung von der Entwicklungsdauer; sie zeigen nur dass die Verhältnisse in meinen Terrarien, obgleich die Tiere fort-pflanzten, nicht ideal waren. Die Dauer mag normal ungefähr eine Woche be-tragen. — Für *Sesarma cumolpe* fand ich einmal eine Entwicklungsdauer von ungefähr 17, für *Paracleistostoma depressum* von ungefähr 13 Tagen. Auch diese Zeiten scheinen mir zu lang. — Die Jungen kriechen in dem Zoaeastadium aus. Sie haben die gewöhnliche Gestalt der Krabbenzoaea und zeigen ein gut ent-wickelttes, aber nicht langes Dorsal- und Rostralthorn. Das gleiche gilt für die Larven von *Sesarma bataviana* und *Sesarma cumolpe*. Die Larve von *Paracleisto-stoma depressum*, obgleich auch in dem Zoaeastadium auskriechend, weicht stark von diesen Larven ab. Das Dorsalhorn fehlt, weiter haben die Tiere eine merkwürdige Ausstülpung ventral am Telsonsegment, offenbar eine Art Anus-hügel, und weiter haben sie ein schwaches Rostralthorn und gerundeten Thorakal-schild. Bei alten *Paracleistostoma* deckt das Abdomen ausserdem einen so tiefen Raum unter dem Thorax ab, dass die Eier ganz abgeschlossen liegen und un-sichtbar sind; man muss da also erst diesen Deckel heben. Ähnliches gibt BALSS für die Ordnung der Oxystomata und die Oxyrhynchen-gattung *Collodes* an. — HYMAN, der uns eine ausführliche Beschreibung der Larvenstadien der Win-kerkrabben gegeben hat, sagt dass die eiertragenden Weibchen nur nachts hervor-kommen. Er untersuchte *U. pugilator*. PEARSE (1914 b, p. 795) sagt aber von *Uca pugnax*-weibchen: "They wandered boldly over the sand and could be picked out at once by the dark mass of eggs which caused the abdomen to hang down below the body." Und weiter: "No females of *Uca pugilator* were observed to be carrying eggs until the first part of August." Auch für die von mir beobach-teten *Uca*-arten würde die Angabe von HYMAN unrichtig sein.

Die Jungen werden im Wasser abgesetzt, wozu die Krabben letzteres also aufsuchen. Im Prinzip haben sie daher die gleiche Brutsorge wie die echten Land-krabben. HYMAN sagt dass seine Tiere (Nord-Amerika) stets abends von 7-8 ihre Eier absetzten. Die Larven sind am Tage stark positiv phototrop, jedenfalls wenn man sie in diffusem Licht hält oder wenn die Sonne ihr Gefäss nur teilweise beleuchtet. Sie haben dies mit den Larven der anderen oben genannten Arten gemein, HYMAN gibt gleiches für das 1. Zoaea-stadium von *Uca pugilator* an. Wir wissen durch die schönen Arbeiten RUSSELLS endlich dass die meisten nie-deren Meerestiere höchstwahrscheinlich auf eine bestimmte Lichtstärke eingestellt sind und dass wahrscheinlich diese Einstellung die Tiefe- und Oberflächenwan-derungen vieler Planktontiere grösstenteils verursacht. — Ich habe kaum den Mut mitzuteilen, dass meine Larven von *Uca*, *Sesarma* und *Paracleistostoma* alle nach höchstens drei Tagen eingingen. Sie befanden sich, wie zu erwarten, noch in dem Zoaeastadium, und ich kann also über Metazoea, Megalopa und die ersten Stadien der definitiven Krabbe nichts aussagen.

HYMAN (1922) hat ausführliche Beobachtungen über die larvalen Stadien von *Uca pugilator* und deren Dauer mitgeteilt. Er unterscheidet die folgenden Stadien.

Stadium	Grösse	Ungefähre Dauer (in Tagen)
1. Zoeaea	Länge 1 mm	4-5
2. "		7
3. "		7
4. " (1. Metazoeaea)	" 2 "	7
5. " (2. " )		7 Lebt schon am Boden.
Megalopa	" 3 "	3-4 Wochen, verbirgt sich dann noch einige Tage bis eine Woche.
1. junge Krabbe		3-4
2. " "	1.5 mm lang, 2 mm breit	4-5
3. " "	3 mm breit, äussere geschlechtliche Differenzierung.	7

Die ganze Dauer nimmt also, bis zum 4. Krabbenstadium, ungefähr 12 Wochen in Anspruch. Aus dem Beitrag geht hervor, dass der Platz ziemlich nördlich liegt, die Dauer würde in den Tropen viel kürzer sein.

HYMAN gibt an, dass die Krabben des 3. Stadiums sich schon Höhlen graben können von einigen cm tief. Weiter teilt er mit dass Tiere mit einer Carapaxbreite von 4 mm schon einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus zeigen.

Tiere dieser Grösse fand ich, zusammen mit jungen *Sesarma*, Anfang November 1928 in ganz grosser Zahl an der Mündung eines kleinen Gewässers westlich von Batavia, ganz nah am Meer. Die kleinsten Weibchen, die ich fing, hatten eine grösste Schildbreite von 5.1 (1 ×) und 5.9 mm (1 ×), die kleinsten Männchen von 4.5 (1 ×), 5.— (2 ×), 5.1 (1 ×), 5.3 (2 ×), 5.4 (2 ×), 5.8 mm. Die Weibchen massen 5.1 - 9.—, die Männchen 4.5 - 6.7 mm. Man fragt sich unwillkürlich, ob es Zufall ist, dass die jungen Männchen kleiner als die Weibchen sind. Sie zeigten schon gut entwickelte sekundäre Geschlechtsmerkmale: das Abdomen ist beim Weibchen etwas breiter als beim Männchen, während das Männchen die beiden Scheren ungleich gross hat. — Auch diese Tierchen gruben sich schon Höhlen, deren Diameter natürlich ihrer Körpergrösse entsprach (Höhlen der *Uca*-jungen 3 - 4, der noch kleineren *Sesarma*-jungen ab 2 mm). Ich habe keine ausführlicheren Beobachtungen über sie angestellt, es würde interessant sein zu wissen ob die Männchen dieser geringen Grösse schon winken.

Die jungen Tiere sind oben mattschwarz. Ein Männchen von 6.7 und zwei Weibchen von 8.1 und 8.6 mm grösste Schildbreite zeigen eine beginnende weisse Punktierung. Die Männchen bleiben punktiert bis sie eine gewisse Grösse erreichen; frühestens wenn sie ungefähr 11.5 mm grösste Schildbreite haben (oft viel später, erst wenn diese Breite 14 mm beträgt) tritt eine blaue Fleckung auf, die allmählich die weisse Punktierung ersetzt, bis letztere verschwunden ist (frühestens bei 13.5 mm grösste Schildbreite, meist später). — Die Weibchen werden braunschwarz bis braun, mit deutlicher oder undeutlicher Punktierung; auch sie können eine blaue Zeichnung kriegen (auch hier mit zunehmender Grösse?).

Die grössten Männchen, welche ich mass, hatten 17.— (2 ×) und 18 mm grösste Schildbreite (52 Stück gemessen), die grössten Weibchen massen 15.2 und 15.7 mm (25 Stück gemessen). Man könnte also den Eindruck bekommen dass die Weibchen kleiner bleiben, obgleich sie anfangs vielleicht schneller als die Männchen wachsen.

Wir würden zuletzt noch auf die merkwürdige Tatsache der einseitigen Scherenentwicklung hinweisen können. Sowohl die linke wie die rechte Schere kann sich beim Männchen zur „grossen“ Schere entwickeln und zwar findet man stets ungefähr 50 % beider Fälle vertreten. MORGAN hat angenommen dass diese Verteilung daherrührt, dass kleine Scheren beim Verlust der grossen Schere zur grossen Schere werden (Scherenumkehrung), was nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung in der Hälfte der Fälle die linke oder die rechte sein würde. „So wäre denn die Proterochirie der erwachsenen Tiere auf den Zufall zurückgeführt“ (BALSS). Diese Annahme scheint mir gewagt.

Wie schon gesagt zeigten die kleinsten eiertragenden Weibchen eine grösste Carapaxbreite von 8.6 und 9.— mm. Eine Kopulation der Tiere wurde nie von mir beobachtet. Wie bekannt findet die Befruchtung bei den Krabben innerlich statt, wobei eine einzige Kopulation für mehrere Eiablagen genügt. Die Eier werden dann nach einiger Zeit befruchtet abgesetzt. Auch andere scheinen in der Natur nie eine Kopulation der doch so zahlreichen Winkerkrabben beobachtet zu haben; es mag sein dass sie in den Höhlen stattfindet. Überhaupt beobachtet man kopulierende Krabben ganz selten, ich selbst kenne nur die Kopulation von *Neptunus pelagicus*, und zwar aus dem Aquarium. PEARSE (1914b, p. 799 - 800) hat in seinen Terrarien fünf Kopulationen von *Uca pugilator* beobachtet und bildet auch kopulierende Tiere ab. Er gibt an dass alle kopulierende Weibchen einen harten Carapax zeigten, woraus hervorgehen würde dass die Kopulation hier nicht der Mauser zu folgen braucht. Genaueres über den ganzen Verlauf der Befruchtung und Eiablage und ihren Zusammenhang mit der Mauser bleibt noch zu untersuchen.

Für die Mitteilung über das gegenseitige Erkennen der Geschlechter sehe man im vorigen Kapitel, Seite 249 - 250.

---

## ZUSAMMENFASSUNG.

Der Beitrag beschäftigt sich mit der Oekologie und Biologie einiger Mangrovekrabben der Genera *Sesarma*, *Metaplex*, *Ilyoplax*, *Uca*, *Scylla*, u.a. Weiter teilt sie einige oberflächliche oekologische Beobachtungen über Mangroveschnecken mit.

## ERSTER TEIL.

A. Es werden fünf oekologische Zonen unterschieden, die durch bestimmte Krabben und Schnecken charakterisiert werden und für die der Feuchtigkeitsgrad des Bodens, da er die Nahrungsverhältnisse der Tiere bedingt, ausschlaggebend ist. Diese Zonen lassen sich nicht nur bei Batavia, sondern auch anderswo in der Mangrove unterscheiden.

Die biologischen Eigentümlichkeiten der Mangrovetiere sind:

1. Widerstandsfähigkeit gegen Änderungen des Salzgehaltes;
2. viele Mangrovetiere sind Schlammfresser;
3. viele Mangrovetiere leben amphibisch, diese Wechselatmer lassen sich in zwei Gruppen einteilen, deren erste Tiere umfasst, die funktionell hauptsächlich Lungenatmer sind, während die Tiere der zweiten Gruppe funktionell hauptsächlich Kiemenatmer sind.

B. Die Zonen und die Biologie ihrer Bewohner werden besprochen. Zusammenfassend ergibt sich, dass alle Tiere, ausser *Thalassina anomala* und *Macrophthalmus definitus*, sich streng an ihre bestimmte Zone halten und dass alle Krabbenarten der Mangrove Höhlen graben, die das Grundwasser erreichen, das den Tieren zu ihrer Befeuchtung dient. *Thalassina* stört sich deshalb an keine Zonenbildung, da diese Art unter der Oberfläche ihre Nahrung sucht.

## ZWEITER TEIL.

Oekologische, biologische und physiologische Beobachtungen über *Uca signatus*, mit vergleichenden Betrachtungen über andere Krabbenarten.

1. Das Graben und Abschliessen der Höhlen und das Reinigen der Augen, Scheren, u.s.w. werden beschrieben.
2. Das merkwürdige Winken von *Uca* und einigen anderen Krabbenarten dient zur Andeutung der Gebietsgrenzen und ist nicht „Demonstration“ den Weibchen gegenüber. Das Winken scheint nur bei den Arten vorzukommen, die in grosser Zahl dicht beisammen wohnen, dabei an eine bestimmte Höhle gebunden sind und um den Höhleneingang herum den Boden fressen. Die Grösse des Wohngebiets und der Kampf werden besprochen.
3. Die Nahrung von *Uca* besteht aus der Oberflächenschicht des Schlammes, welche, ausser Sandkörnchen, auch Pflanzenteile, Diatomeen, niedere Tiere, deren Eier und Larven, u.s.w. enthält. Es wird ausschliesslich Schlamm, nie gröbere Nahrung von *Uca* gegessen. Die Nahrungsaufnahme wird behandelt. Die Mundteile besorgen die Sichtung des Schlammes in brauchbares und

unbrauchbares Material, und zwar findet die Sichtung vorwiegend nach der Qualität, nicht nach der Grösse der Partikelchen statt. Das nicht brauchbare Material wird auf den Boden zurückgelegt. Die Mundteile werden abgebildet und verglichen mit denen von *Cancer* und *Carcinus*, die Bedeutung der Abweichungen der *Uca*-Mundteile von denen dieser beiden Arten bleibt dunkel.

Der Schlamm wird nur unvollständig ausgenutzt, da auch das verweigerete Material einen gewissen Teil organischer Reste enthält. Von dem aufgenommenen Material werden, ausser den Sandkörnchen, auch die grösseren Stücke organischen Abfalls (besonders Pflanzenteile) nicht ausgenutzt. — Der Magensaft von *Uca* verzehrt Fibrin in alkalischem Milieu, verzehrt langsam Bindegewebe (Catgut) und enthält eine Lipase, Amylase und Invertase.

4. Besprechung der Mechanik der Krabbenatmung, nach Beobachtungen an *Scylla*, *Potamon*, u. a.; der Weg des Atemwassers in der Kiemenkammer, Ein- und Ausströmungsöffnungen, die Funktion der Epipodite und Exopodite. Man kann die Mangrovekrabben nach ihrer Atmung in zwei Gruppen einteilen. Die Tiere der ersten Gruppe pumpen, wenn sie aus dem Wasser genommen werden, das Wasser aus der Kiemenkammer heraus; das Wasser wird dann, nachdem es über die Körperoberfläche geströmt ist, wieder eingesogen. Die Tiere der zweiten Gruppe pumpen Luft durch das Wasser hindurch. Zur ersten Gruppe gehören unter den hier untersuchten Tieren *Sesarma*, *Ilyoplax*, *Metaplax*, *Macrophthalmus*, zur zweiten Gruppe *Grapsus*, *Uca*, *Ocypode* und *Potamon*.

*Uca* und *Ocypode* besitzen — wie bekannt — grosse Öffnungen am Carapaxrand zwischen den Basen der 3. und 4. Beine; durch diese Öffnungen wird unter Wasser Wasser, an der Luft Luft eingesogen.

Dass *Ocypode* nur kurze Zeit unter Wasser leben kann ist unrichtig. — Wenn kein Wasser zur Benetzung da ist, ist *Uca* bald ausgetrocknet. Benetzung, eine teilweise (vorn-oben) als Lunge fungierende Kiemenkammer, und feste Kiemenblättchen, die nicht leicht verkleben, ermöglichen es den Ocypoden, die heisse Tropensonne zu ertragen.

*Sesarma taeniolata* klettert bei Flut auf die Bäume, *Sesarma bataviana* sucht bei Flut ihre Höhle auf. Die alten *Sesarma taeniolata* leben an der Luft viel länger als alte *bataviana*; junge *taeniolata*, von der Grösse von alten *bataviana*, sind indessen an der Luft ebenso schnell ausgetrocknet wie letztere. Nur ihrer Grösse wegen halten alte *taeniolata* so lange an der Luft aus. Beide Arten, *taeniolata* und *bataviana*, zeigen keinen Unterschied im Bau der Kiemenkammer oder der Kiemen. Unter Wasser kann *taeniolata* dem Wasser zu entfliehen, beruht nur auf einem längeren Aushaltungsvermögen dieser grossen Tiere einer Austrocknung gegenüber.

Die Vergleichung einer pumpenden und einer nichtpumpenden Krabbenart von gleicher Grösse zeigt dass eine nichtpumpende Art eher als eine pumpende ausgetrocknet ist. Es scheint also beim blossen Hindurchführen von Luft

durch die mit Wasser gefüllte Kiemenhöhle mehr Wasser verloren zu gehen als beim Auspumpen und Wiedereinsaugen.

5. MAYOR hat darauf hingewiesen, dass viele Tropicentiere sehr dicht bei der Temperatur leben, die sie maximal ertragen. Dies gilt auch für *Uca* (man sehe im Text).

*Uca* ist — wie bekannt — ausgesprochenes Tagtier. Es wurde nicht untersucht in wieweit Licht, in wieweit Temperatur hier von Einfluss sind. Das Sehen von *Uca* ist hauptsächlich ein Bewegungs-, in geringem Masse ein Formsehen; die Männchen von *Uca* erkennen die Weibchen offenbar am Fehlen des grossen Chelipeds.

6. *Uca* scheint das ganze Jahr hindurch fortzupflanzen. *Sesarma taeniolata* (weniger ausgesprochen vielleicht auch *S. bataviana*) scheint periodisch fortzupflanzen. Die Entwicklungsdauer der Eier kann sehr verschieden lang sein. Die Larven von *Paracleistostoma depressum* weichen morphologisch von denen von *Sesarma* und *Uca* ab: u.a. fehlt das Dorsalhorn. Einige Beobachtungen über Wachstum und Färbung von *Uca* werden mitgeteilt.

#### LITERATUR <sup>1)</sup>.

- ALCOCK, A. (1892)\* — On the Habits of *Gelasimus annulipes* EDW. Ann. & Mag. Nat. Hist., Ser. 6, Vol. 10, p. 415, 416.
- AMIRTHALINGHAM, C. (1928)\* — On lunar Periodicity in Reproduction of *Pecten opercularis* near Plymouth in 1927-'28. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 15.
- AUDOUIN & MILNE-EDWARDS (1828)\* — Sur la Respiration des Crustacés terrestres. Ann. Sci. nat., Vol. 15, p. 85.
- BABAK, E. (1921) — Physiologie der Atmung. WINTERSTEINS Handb. vergleich. Physiol., Vol. 1, 2. Hälfte.
- BALSS, H. (1927) — Crustacea Decapoda: in KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handb. d. Zool., Vol. 3, 1. Hälfte, Physiologie, Biologie, u.s.w., p. 925 - 977.
- BENTHEM JUTTING, W. S. S. VAN (1922)\* — Biologische Betrachtungen an Mollusken. Arch. Molluskenk., Vol. 54, p. 110 - 111.
- BETHE, A. (1925) — Atmung, Aufnahme und Abgabe gasförmiger Stoffe. Handb. norm. u. path. Physiol., Vol. 2, p. 1 - 36.
- BIEDERMANN, W. (1911) — Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. WINTERSTEINS Handb. vergl. Physiol., Vol. 2, 1. Hälfte.
- BORRADAILE, L. A. (1903)\* — Land Crustaceans. The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, Vol. 1.
- (1922) — On the Mouth-parts of the Shore Crab. Journ. Linnean Soc., London, Vol. 35, p. 115 - 142.
- BOHN, G. (1897a) — Sur la Respiration du *Carcinus moenas* LEACH. C. R. Ac. Sci., Vol. 125, p. 441 - 444.

<sup>1)</sup> Die von einem Sternchen versehenen Beiträge sah ich nicht in originali, nur referiert.

- BOHN (1897b) — Sur le Renversement du Courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes. C. R. Ac. Sci., Vol. 125, p. 539 - 542.
- (1899)\* — Du Role des Exopodites dans la Production du Courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes. C. R. Soc. Biol., Sér. 11, Vol. 1, p. 281 - 283.
- (1903)\* — Les Mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes. Bull. Sci. France et Belgique, Vol. 36.
- BROCK, F. (1926) — Das Verhalten des Einsiedlerkrebse *Pagurus arrosor* HERBST während der Suche und Aufnahme der Nahrung. Zeitschr. Morph. u. Oekol. d. Tiere, Vol. 6, p. 415 - 552.
- BULL, H. O. (1928)\* — Studies in conditioned Responses in Fishes. Part 1. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 15, p. 485 - 533.
- CHIDESTER, F. E. (1912)\* — The mating Habits of Four species of Brachyura. Biol. Bull., Vol. 21, p. 235 - 248.
- COWLES, R. P. (1908) — Habits, Reactions and Associations in *Ocypoda arenaria*. Pap. Tortugas Lab. Carn. Instit. Washington, Vol. 2, p. 1 - 41.
- (1915) — Habits of some tropical Crustacea, II. Philippine Journ. of Science, Vol. 10, Sect. D., p. 11 - 18.
- DELSMAN, H. C. & MAN, J. G. DE (1925) — On the „Radjungans” of the Bay of Batavia. Treubia, Vol. 6, p. 308 - 323.
- DEMBOWSKI, JAN (1925)\* — On the Speech of the Fiddler Crab, *Uca pugilator*. Travaux de l'institut Nencki, Laboratoire de biologie générale, Vol. 3, No. 48. Warschau. 7 pag.
- EGGERT, B. (1929) — Bestimmungstabelle und Beschreibung der Arten der Familie Periophthalmus. Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 133, p. 398 - 410.
- FOX, MUNRO (1924) — Lunar Periodicity in Reproduction. Proc. Roy. Soc. London (B), Vol. 95, No. 671, p. 523 - 550.
- GARSTANG, W. (1896) — The Habits and Respiratory Mechanism of *Corystes cassivelaunus*. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 4, p. 223 - 232.
- (1897) — The systematic Features, Habits and Respiratory Phenomena of *Portumnus nasutus* LATR. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 4, p. 402 - 407.
- GRAVELY, F. H. (1927) — The Littoral Fauna of Krusadai Island in the Gulf of Manaar. Bull. Madras Government Mus., new series, Nat. Hist. Section, Vol. 1, p. 149.
- HARMS, J. W. (1929) — Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. 1. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 133, p. 211 - 397.
- HARRISON MATTHEWS, L. (1930) — Notes on the Fiddler-crab, *Uca leptodactyla*, Rathbun. Ann. & Mag. Nat. Hist., Ser. 10, Vol. 5, p. 659 - 663.
- HOLMES, S. J. (1908)\* — Phototaxis in Fiddler Crabs and its Relation to Theories of Orientation. Journ. Comp. Neur., Vol. 18, p. 493 - 497.

- HYMAN, O. W. (1922) — Adventures in the Life of a Fiddler Crab. Smithsonian Instit. Washington 1920, p. 443 - 459.
- HUNTSMAN, A. G. (1918)\* — The vertical Distribution of certain intertidal Animals. Transact. Roy. Soc. Canada, Vol. 11, p. 53 - 60.
- ISHIHAMA, F. (1929) — Über den Einfluss hoher osmotischer Drücke auf das Herz. Zeitschr. vergl. Physiol., Vol. 10, p. 485 - 496.
- JOBERT (1875) — Recherches sur l'Appareil respiratoire et le Mode de Respiration de certains Crustacés branchyures (Crabes terrestres). C. R. Ac. Sci., Vol. 81, p. 1198 - 1200.
- (1876)\* — Ann. Sci. nat., Zool., Sér. 6, Vol. 4.
- JORDAN, H. J. (1913) — Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Vol. 1 (Ernährung). Jena. Gustav Fischer.
- JORDAN, H. J. & HIRSCH, G. C. (1927) — Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen. Handb. norm. u. path. Physiol., Vol. 3, p. 24 - 101.
- KOEHLER, O. (1924) — Sinnesphysiologie der Tiere. Jahresber. über d. gesamte Physiologie 1924, p. 531 - 609.
- KRÜGER, P. & GRAETZ, E. (1928) — Die Fermente des Flusskrebs-magensaftes. Ein Beitrag zur Chemie der Verdauungsvorgänge bei Wirbellosen. Zool. Jahrb., Vol. 45, Abt. allg. Zool. u. Physiol. (Festschrift RICH. HESSE), p. 463 - 514.
- LIM, R. K. S. (1918) — Experiments on the respiratory Mechanism of the Shore Crab (*Carcinus moenas*). Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 38, p. 48 - 56.
- McINTOSH, W. C. (1863) — On the Hairs of *Carcinus moenas*. Transact. Linn. Soc. London, Vol. 24, p. 79 - 100.
- MAN, J. G. DE (1891) — Carcinological Studies in the Leyden Museum. Notes from the Leyden Museum, Vol. 13, p. 1 - 61.
- MANGOLD, O. (1914) — Hypnose und Katalepsie bei Tieren. Jena. Gustav Fischer.
- MAYOR, ALFRED G. (1918) — Toxic Effects due to high Temperatures. Pap. Departm. Mar. Biol. Carn. Instit. Washington, Vol. 12, p. 175 - 178.
- MILNE-EDWARDS, H. (1839)\* — Recherches sur le Mécanisme de la Respiration chez les Crustacés. Ann. Sci. nat., Zool., Sér. 2, Vol. 2, p. 129.
- MONOD, TH. (1923) — Sur la Biologie de l'*Uca tangeri* Eydoux. Revue générale des Sci., Vol. 34, p. 133.
- MORGAN, T. H. (1923)\* — The Development of Asymmetry in the Fiddler Crabs. Amer. Natural., Vol. 57.
- (1924)\* — The artificial Induction of symmetrical Claws in the male Fiddler Crabs. Amer. Natural., Vol. 58.
- MÜLLER, F. (1863)\* — Observations sur la Respiration des Ocypodiens. Ann. Sci. nat., Zool., Sér. 4, Vol. 20, p. 272.
- ORTMANN, A. E. (1901) — BRONN's Tierreich, Vol. 5, 2. Abt., Crustacea, 2. Hälfte, p. 1026 - 1042 und p. 1183 - 1184.

- ORTON, J. H. (1926)\* — On lunar Periodicity in Spawning of normally grown Falmouth Oysters (*O. edulis*) in 1925, with a Comparison of the Spawning Capacity of normally grown and Dumpy Oysters. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 14.
- (1927)\* — On the Mode of feeding of the Hermit-crab, *Eupagurus bernhardus*, and some other Decapoda. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 14, p. 909 - 921.
- PEARSE, A. S. (1912) — The Habits of Fiddler Crabs. Philippine Journ. Sci. (2, D), Vol. 7, p. 113 - 133.
- (1914a) — Habits of Fiddler-crabs. Ann. Rep. Smithsonian Instit. Washington for 1913, p. 415 - 428.
- (1914b) — On the Habits of *Uca pugnax* (SMITH) and *U. pugilator* (BOSC). Wisconsin Acad. Sci., Arts & Let., Vol. 17, p. 791 - 802.
- (1916) — An Account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. Proc. United States Nation. Museum, Vol. 49, p. 531 - 556 (vide p. 553 - 554).
- (1929) — Observations on certain littoral and terrestrial Animals at Tortugas, Florida, with special Reference to Migrations from marine to terrestrial Habitats. Pap. Tortugas Lab. Carn. Instit. Washington, Vol. 26, p. 205 - 223.
- PEARSON, J. (1908) — Cancer. Liverpool Series, Vol. 16. London.
- PETIT, G. (1922) — Les Périophthalmes, Poissons fousseurs. Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris, Vol. 28, p. 404 - 408.
- (1928) — Nouvelles Observations sur la Biologie des Périophthalmes. Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris, Vol. 34, p. 197 - 199.
- POLIMANTI, O. (1912)\* — Lo stato di immobilita (morte apparente, Totenstellung) nei Grossacei Brachiuri. Zeitschr. allg. Physiol., Vol. 13, p. 201.
- RUSSELL, F. S. (1925 - 1928)\* — The vertical Distribution of marine Macroplankton. 1 - VII. Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 13 - 15.
- (1927)\* — The vertical Distribution of Plankton in the Sea. Biol. Reviews, Vol. 2.
- SHELLENBERG, A. (1928) — *Stephensia haematopus* n. g. n. sp., eine grabende Lysianasside. Zool. Anz., Vol. 79, p. 285 - 289.
- SCHLIEFER, C. (1929) — Die Osmoregulation der Süßwasserkrebse. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., Zool. Anz., 4. Suppl. band, p. 214 - 218.
- SHINODA, O. (1928) — Über die eiweisslösenden Enzyme im Magensaft von *Astacus*. Zeitschr. vergl. Physiol., Vol. 7, p. 323 - 364.
- SLUITER, C. PH. (1889) — Die Evertebraten aus der Sammlung des Königlichen Naturwissenschaftlichen Vereins in Niederländisch Indien in Batavia. Natuurk. Tijdschr. Ned.-Indië, Vol. 47, p. 181 ff.
- SMITH, G. (1909) — Crustacea: in the Cambridge Nat. Hist., Vol. 4.
- SPÄRCK, R. (1926) — Diskussion der Schlussfolgerungen von ORTON (1926). Conseil perm. intern. pour l'explor. de la mer. Journ. du Conseil, Vol. 1, p. 368 - 370.

- STEBBING, THOMAS R. R. (1893) — A History of Crustacea. Recent Malacostraca. London.
- SUNIER, A. L. J. (1922) — Contribution to the Knowledge of the Natural History of the Marine Fish-ponds of Batavia. *Treubia*, Vol. 2, p. 159 - 400.
- SYMONS, C. T. (1920) — Notes on certain Shore Crabs. *Spolia Zeylanica* (Colombo Museum), Vol. 11, p. 306 - 313.
- VONK, H. J. (1928) — Untersuchungen über die Verdauungsenzyme von *Astacus fluviatilis* und *Testudo graeca*. *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, Ser. 3, Vol. 1, p. 65 - 68.
- WARD, MELBOURNE (1928) — The Habits of our common Shore Crabs. *Austral. Mus. Magazine*, Vol. 3, p. 242 - 247.
- WHITLEY, G. P. & BOARDMAN, W. (1929) — Quaint Creatures of a Coral Isle. *Austral. Mus. Magazine*, Vol. 3, p. 366 - 374.
- WIERSMA, C. A. G. & VAN DER VEEN, R. (1928) — Die Kohlehydratverdauung bei *Astacus fluviatilis*. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, Vol. 7, p. 269 - 278.
- YAZAKI, MASAYASU (1929) — On some physico-chemical Properties of the Pericardial Fluid and of the Blood of the Japanese Oyster, *Ostrea circumpecta* PILS., with reference to the Change of Milieu extérieur. *Science Rep. Tohoku Imp. Univ.*, Ser. 4, Vol. 4, p. 285 - 314.
- YONGE, C. M. (1914)\* — The Mechanism of Feeding, Digestion and Assimilation in *Nephrops norvegicus*. *Brit. Journ. Exper. Biol.*, Vol. 1, p. 343.
-