

Michael Türkay

Landkrabben

Einleitung

Krabben gehören bei uns eher zu den exotischen Geschöpfen, die der Normalbürger höchstens anlässlich eines Urlaubs an der Meeresküste oder kulinarisch kennenlernt. Er nimmt den Eindruck mit, daß es sich um Meerestiere handelt, die mit großem Aufwand gefangen werden müssen, bevor man sie zu Gesicht bekommt.

Wer einmal tropische Küstenregionen besucht hat, wird sich sehr schnell darüber klar, daß dieser Eindruck die dortigen Verhältnisse nicht trifft. Allenthalben sind, auch außerhalb des Wassers, Krabben zu sehen, nachts oft in riesigen Scharen, auch auf Landstraßen küstennaher Gebiete, an Stränden, in Gärten. Diese Tiere sind so allgegenwärtig, daß man sich bald an ihren Anblick gewöhnt und sie nicht mehr exotisch findet. Biologisch sehr interessant ist die Frage, wie diese Tiere es schaffen und geschafft haben, an Land zu leben. Von den großen Landkrabben, die die am besten landangepaßten Formen hervorgebracht haben, soll in diesem Aufsatz berichtet werden.

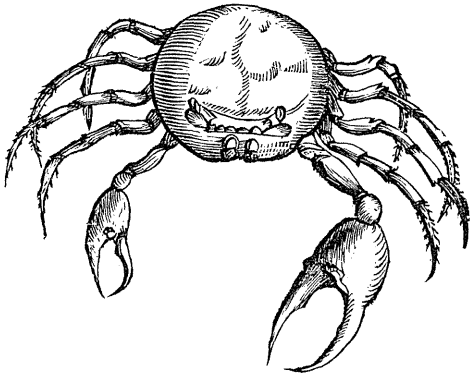
Erforschungsgeschichte

Durch die Auffälligkeit der großen Landkrabben wurden diese Tiere schon früh wahrgenommen, beschrieben und abgebildet, zumal sie auch als kommerziell wichtige Formen auf den lokalen Märkten der Tropen gehandelt wurden und werden. Die erste Beschreibung und Abbildung einer großen Landkrabbe stammt von MARCGRAV (1648: 185). Unter dem Namen „Guanhumi Brasiliensibus“ gibt er eine recht gute Beschreibung aber schlechte Abbildung (Abb. 1) der an der tropischen Atlantikküste Amerikas weit verbreiteten Landkrabbe *Cardisoma guanhumi*. Ebenfalls in diesem Werk wird die Mangrovekrabbe *Ucides cordatus* unter dem Namen „Uca Una Brasiliensibus“ beschrieben und abgebildet (Abb. 2). Die von diesem Autor vergebenen Namen lehnen sich an die in Brasilien bis heute noch gebräuchlichen Indianernamen „Guaiamu“ und „Uça“ an (CASTRO 1962: 40). Die Abbildungen von MARCGRAV (1648) sind in nachfolgende kom-

pilatorische Werke (z. B. SACHS VON LEWENHEIMB 1665) übernommen worden, während PISO (1658) nur MARCGRAV reproduziert hat (s. GUDGER 1914). KEYE (1659) und ROCHEFORT (1665) haben als nächste Autoren des 17. Jahrhunderts eine recht ausführliche Beschreibung der Biologie der großen Landkrabben gegeben. KEYE (1659: 73, identisch in 1667: 73) beschreibt unter dem Namen „Lant-Krabben“ den Biotop der Mangrovekrabbe *Ucides cordatus* in Surinam, während ROCHEFORT (1665) drei Arten von Landkrabben unterscheidet: „Tourlourou“, „Crabes blanches“ und „Crabes peintes“. Von diesen lassen sich alleine die „Crabes blanches“ zweifelsfrei als *Cardisoma guanhumi* identifizieren. Die „Tourlourou“ stellen sehr wahrscheinlich eine andere Landkrabbe des tropischen Amerika, *Gecarcinus lateralis*, dar, während die „Crabes peintes“ nicht eindeutig zuzuordnen sind. In dieser Publikation werden auch schon recht ausführliche Beschreibungen der Biologie und der Laichwanderungen gegeben.

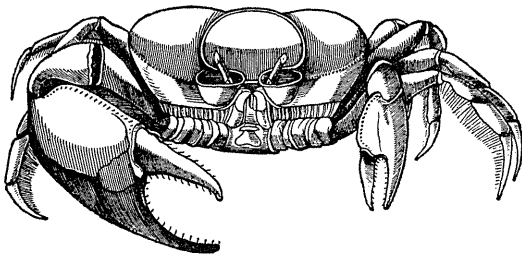
Im folgenden XVIII. Jahrhundert haben eine ganze Reihe Autoren große Landkrabben aus eigener Anschauung beschrieben. Die erste asiatische Landkrabbe beschreibt RUMPHIUS (1705: 12) unter dem Namen „Cancer Caninus, eerste soort“. Es handelt sich hierbei um eine *Cardisoma*-Art, die nicht näher identifizierbar ist, zumal auch keine Abbildung gegeben wird (HOLTHUIS 1959: 117). Nach dem von RUMPHIUS angegebenen Biotop ist es wahrscheinlich, daß es sich um die an indopazifischen Küsten weit verbreitete Art *C. carnifex* handelt. Recht ausführlich sind die biologischen Daten, die LABAT (1724) auf den französischen Antillen zusammengetragen hat. Er unterscheidet „tourlourou“, „crabes violets“ und „crabes blancs“, die *Gecarcinus lateralis*, *Gecarcinus ruricola* und *Cardisoma guanhumi* entsprechen.

In der Folgezeit wurden zunächst von verschiedenen Autoren nur karibische Landkrabben behandelt, wobei zwei neue Abbildungen publiziert wurden. SLOANE (1725: 269, Taf. 2) bildet unter „Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens“



1. „*Guanhumi Brasiliensibus*“ MARCGRAV (aus MARCGRAV 1648), die erste Abbildung der amerikanischen Landkrabbe *Cardisoma guanhumi*.

Gecarcinus ruricola ab (Abb. 3), während die von CATESBY (1734: 32, Taf. 32) unter dem SLOANESCHEN Namen gegebene Farbabbildung (Abb. 4) mehrdeutig ist und sowohl *Gecarcinus ruricola* als auch *G. lateralis* darstellen kann. Zwei weitere Autoren dieses Zeitraumes sind FEUILLÉE (1725) und BROWNE (1756), deren Beschreibungen mehrdeutig sind. LINNAEUS (1758: 626) kannte nur eine Landkrabbe, die er *Cancer ruricola* nannte, indem er sich ausdrücklich auf die vier letztgenannten Autoren bezieht. Besonders hervorzuheben ist für diese Periode auch das Werk von SEBA, das in den Jahren 1734–1765 erschien und dessen dritter Band, der die Crustaceen enthält, erst posthum im Jahre 1759 publiziert wurde (SEBA starb 1736. – s. HOLTHUIS 1969). Entspre-

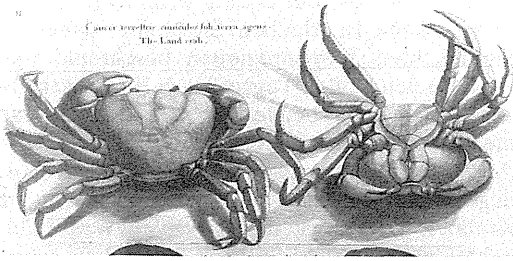


2. „*Uca Una Brasiliensibus*“ MARCGRAV (aus MARCGRAV 1648), die erste Abbildung der heute zu den Ocypodidae gerechneten Landkrabbe *Ucides cordatus* von der Atlantikküste Amerikas.

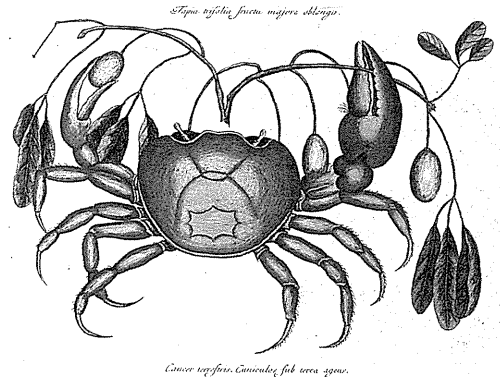
chend dieser Tatsache ist SEBAS Werk eigentlich praelinnaeisch und benutzt die ältere, komplizierte Nomenklatur. Er bildet im erwähnten dritten Band seines Werkes zwei große Landkrabben auf Taf. 20 ab und beschreibt sie unter den Namen: „*Cancer sulcatus, terrestris, sive montanus, Americanus*“ (Taf. 20 Fig. 5. – s. Abb. 5) aus Curaçao entspricht der Antillen-Landkrabbe *Gecarcinus ruricola* und „*Cancer Pagurus, hirsutus, Americanus, pronus*“ (Taf. 20 Fig. 4. – s. Abb. 6) der Mangrovekrabbe *Ucides cordatus*. LINNAEUS beschrieb 1763 *Cancer cordatus* aus Surinam, damit war der heute gültige Name für die Mangrovekrabbe eingeführt. Im Jahre 1796 wurde die erste asiatische Landkrabbe von J. F. W. HERBST als *Cancer carnifex* benannt, beschrieben und abgebildet, so daß am Ende des Jahrhunderts drei Arten großer Landkrabben bekannt waren: die amerikanischen *Cancer ruricola* und *C. cordatus* sowie die asiatische *C. carnifex*.

Im XIX. Jahrhundert begann man mit der Aufspaltung der alten LINNESCHEN Gattung *Cancer*. Es wurden in unterschiedlichen Publikationen die Gattungen *Gecarcinus*, *Cardisoma*, *Ucides*, *Gecarcoidea*, *Discoplax* und *Epigrapsus* eingeführt. Viel wichtiger ist aber die in dieser Periode einsetzende Diskussion über die Verwandtschaftsbeziehungen der Krabben. Hierbei wurde bald erkannt, daß die Landkrabben hochentwickelte Formen sind. Sie wurden in eine eigene Tribus gestellt und mit dem Namen „Gecarciniens“ belegt. Bei dieser Klassifikation blieb es im Prinzip bis heute. Erst in jüngster Zeit haben CHACE & HOBBS (1969) und TÜRKAY (1970) eine Veränderung im Umfang der Familie Gecarcinidae vorgenommen, indem sie die Mangrovekrabbe *Ucides* zu den Reiterkrabbenartigen (Ocypodidae) überführten, innerhalb derer sie nach TÜRKAY (1983) mit der australischen Mangrovekrabbe *Heloecius* zusammen eine eigene Unterfamilie bildet.

Einen sehr wichtigen Aspekt der Landkrabbenforschung unseres Jahrhunderts bilden die sich, insbesondere ab Beginn der sechziger Jahre, intensivierenden Untersuchungen zur Biologie, Ökologie, Physiologie und Ethologie. Durch diese sind wir heute über einige Arten sehr gut orientiert, so daß diese zu den bestbekanntesten Krabben zählen. Allerdings betrifft dies nur die häufigeren Formen mit einem weiten Verbreitungsgebiet, insbesondere die in Amerika vorkommenden. Von einer monographischen Zusammenschau sind wir noch weit entfernt.



3. „*Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens*“ SLOANE (aus SLOANE 1725), erste Abbildung *Gecarcinus ruricola*, einer Landkrabbe von den Antillen.



4. „*Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens*“ CATESBY (aus CATESBY 1734), eine atlantisch-amerikanische Landkrabbe, entspricht nach heutiger Auffassung *Gecarcinus ruricola* oder *G. lateralis*.

Die Landkrabbenarten der Welt und ihre Verbreitung

Die Landkrabben der Familie Gecarcinidae sind tropische Tiere. Sie sind streng an diese Klimate gebunden und können daher fast als Indikatororganismen betrachtet werden. Gründe für diese Tatsache lassen sich bisher nicht angeben, es ist aber auffällig, daß die 20 °C-Isotherme des Meerwassers nirgends nach Norden bzw. Süden überschritten wird.

Innerhalb der Familie lassen sich drei scharf unterscheidbare Gruppen ausmachen, deren Beziehungen zueinander noch nicht klar sind.

1. Die Gattung *Epigrapsus* mit zwei Arten (*politus* und *notatus*) ist auf den Indopazifik beschränkt, besonders häufig erst vom Indomalayischen Archipel an nach Osten. Es handelt sich um kleine Formen, über deren Biologie so gut wie nichts bekannt ist. Sie nehmen innerhalb der Familie eine recht isolierte Stellung ein.

2. Die *Cardisoma*-Gruppe, die nach neueren anatomischen Untersuchungen aus zwei Gattungen zusammengesetzt ist: *Cardisoma* hat mit vier Arten (*ganhumi*, *crassum*, *armatum* und *carnifex*) eine weltweite Verbreitung. Diese großen Formen kommen stets in einer gewissen Küstennähe und am Außenrand von Mangroven vor. Sehr bekannt sind die Laichwanderungen der Weibchen, die bei Voll- und Neumond einsetzen.

Die zweite Gattung, *Discoplax*, ist rein indopazifisch. In ihr werden drei Arten unterschieden (*hirtipes*, *rotundum* und *longipes*). Über die Biologie dieser Arten ist sehr wenig bekannt. Nach bisherigen Er-

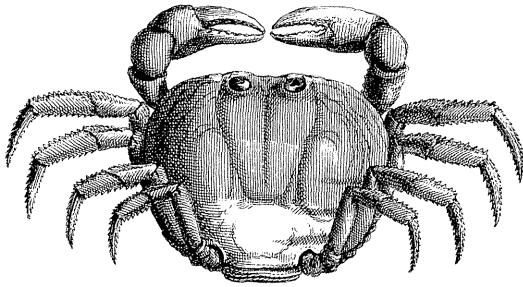
kenntnissen scheinen sie keine organisierten Laichwanderungen durchzuführen.

3. Die *Gecarcinus*-Gruppe beinhaltet drei Gattungen, deren Arten z. T. eine sehr lokale Verbreitung haben. Sie stellen die am besten an das Leben am Land angepaßten Krabben dar. *Gecarcinus* ist auf Amerika beschränkt und weist neben der weiter verbreiteten *G. lateralis* (Atlantikküste von Bermuda bis Guayana und Pazifikküste von Mittelamerika bis Peru) eine auf die Antillen beschränkte große Art (*G. ruricola*) auf.

Johngarthia ist interessanterweise auf Inseln beschränkt: *planatus* auf Revilla Gigedo (vor der Küste Mexikos) und Clipperton; *malpilenis* auf Malpelo (vor der Pazifikküste Kolumbiens); *lagostoma* auf Fernando Noronha, Atol das Rocas (querab Pernambuco, Brasilien), Trinidad (Südatlantik) und Ascension (mittlerer Südatlantik); *weileri* auf die Inseln des Golfs von Guinea (Sao Thomé, Annobon, Rolas, Fernando Poo). Es ist bislang völlig unklar, wie die Rekrutierung der z. T. sehr dichten Inselpopulationen verläuft, da die Tiere an Punkte im Ozean gebunden sind und diese wiederfinden müssen. FIMPEL (1975) hat die Hypothese aufgestellt, daß sich die Larven nach dem Absetzen sogleich an Lithothamien und anderen Litoralalgen festkrallen. Diese Annahme konnte er jedoch nicht positiv belegen.

Gecarcoidea ist eine rein indopazifische Gattung mit einer weiter verbreiteten (*lalandii*) und einer sehr lokalen, auf Cocos Keeling Island und die Weihnachtsinsel im Indischen Ozean beschränkte Art (*natalis*).

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß die Landkrabben der Familie Gecarcinidae weltweit

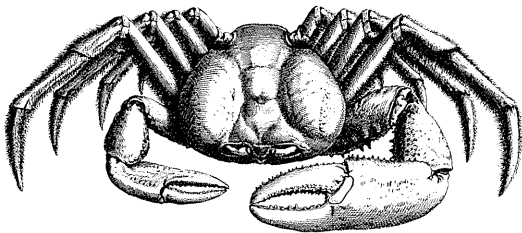


5. „*Cancer sulcatus, terrestris, sive montanus, Americanus*“ SEBA (aus SEBA 1759) entspricht nach heutiger Auffassung *Gecarcinus ruricola*.

17 Arten umfassen, mithin eine recht kleine Gruppe hochspezialisierter Tiere darstellen.

Landanpassungen

Ein wesentliches Problem, dem sich Landtiere gegenübersehen, ist das des Wasserhaushaltes. Auch Landkrabben müssen Einrichtungen entwickelt haben, die eine Austrocknung verhindern, zumal ihre Kutikula nicht wie bei den Insekten mit einer Wachsschicht versehen und damit für Wasserdampf durchlässig ist. Eine vergleichende Untersuchung von HERREID (1969 a, b) hat jedoch gezeigt, daß bei Landkrabben der Gattungen *Gecarcinus* und *Cardisoma* der Wasserverlust durch Verdunstung in der Zeiteinheit deutlich geringer ist als bei semiterrestrischen und marinen Krabben. Darüber hinaus erzeugt die erhebliche Körpergröße ein günstigeres Verhältnis von Volumen zu Oberfläche. Dies alles ist aber noch nicht ausreichend, um den großen



6. „*Cancer Pagurus, hirsutus, Americanus, pronus*“ SEBA (aus SEBA 1759) entspricht nach heutiger Auffassung *Ucides cordatus*.

Landkrabben die Besiedlung wirklich trockener Lebensräume zu erlauben. Sie bleiben daher auf die feuchten Tropenregionen beschränkt und weichen den heißen Tagen durch Nachtaktivität aus. Dabei muß aber festgehalten werden, daß die Aktivitätsperiode zumindest eines Teils der Arten flexibel ist und sich nach dem vor Ort vorliegenden Kleinklima richtet. Auch haben die Krabben die Fähigkeit zur aktiven Wasseraufnahme aus feuchtem Substrat, so daß sie schon bei geringer Feuchtigkeit ihre Wasserbilanz verbessern können.

Die Atmung der Krabben erfolgt durch Kiemen. Auch bei Landkrabben sind diese Organe erhalten. Da die Kiemenhöhlen dieser Tiere mit Luft gefüllt sind, besteht allerdings die Gefahr des Kollabierens und Zusammenklebens. Dem wird durch Reduktion der Anzahl an Kiemenblättern und Versteifung derselben sowie durch Ausbildung von Kutikulazapfen vorgebeugt, die die Kiemenblätter auseinanderhalten. Trotzdem müssen die Kiemen stets feucht gehalten werden. Außer dieser Modifikation der Kiemen ist die Wand der Kiemenhöhle mit einem schwammigen Gewebe mit großer Oberfläche versehen, das stark durchblutet ist und dem direkten Gasaustausch dient. Die Kiemenhöhle der Landkrabben hat sich somit zur Lunge entwickelt (s. POWERS & BLISS 1983, dort weitere Literatur).

Die Kommunikation der Meereskrabben läuft hauptsächlich über Schall- und chemische Signale. Optische Signale spielen dagegen eine untergeordnete Rolle und sind nur für den Nahbereich wirksam. Bei Landkrabben hingegen scheiden chemische Reize für die Kommunikation im Fernbereich aus. Die Individuen verständigen sich über Substratschall (Erzeugung und Wahrnehmung von Vibrationen des Bodens) und optische Signale. KLAASSEN (1973) konnte zeigen, daß eine bestimmte Frequenzfolge von Bodenvibrationen bei *Gecarcinus lateralis* Balz, Besänftigen oder Drohen bedeutet. Der angebalzte Partner wird zuvor optisch wahrgenommen (KLAASSEN 1975). HENNING (1975 b) konnte durch Atrapen- und Spiegelversuche belegen, daß der Gesichtssinn bei der Einleitung des Kampfverhaltens von *Cardisoma guanhumii* eine große Rolle spielt. Substratschall kann aber auch von dieser Art wahrgenommen werden und ist z. B. zur Ortung der Beute sehr wichtig (HENNING 1975a). Diese Umstellung des Kommunikationssystems und der Hierarchie der Sinne erscheint unter dem Aspekt der Landanpassung logisch. Der Ver-

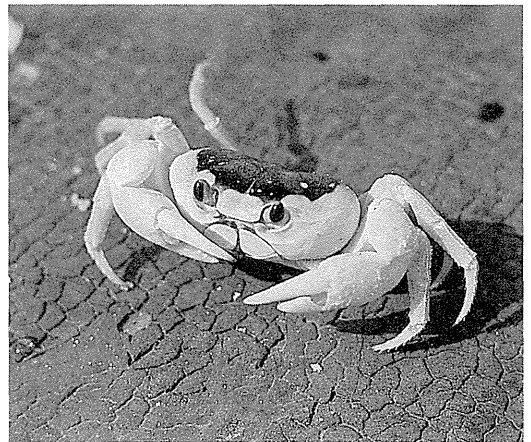
gleich macht gleichzeitig auch deutlich, daß auf der ethologischen Ebene von einer echten Landtierwerdung gesprochen werden kann.

Dieses wirft auch ein anderes Licht auf die sogenannten semiterrestrischen Krabben. Man darf diese nicht einfach als Übergangsstadien vom Meer zum Land deuten, nur weil sie amphibische Lebensräume besiedeln und sich damit in ihrer Physiologie (Wasser- und Salzhaushalt etc.) nicht auf terrestrische Situationen einzustellen brauchen. Im Gezeitenbereich leben Krabben sehr unterschiedlicher Verwandtschaftsgruppen nebeneinander. Wesentlich für ihre Einstufung ist das von ihnen an den Tag gelegte Verhalten. Marine Krabben, die die Trockenperiode des Niedrigwassers gut überstehen können, um bei Hochwasser die großen Nahrungsressourcen zu nutzen, verweilen während der Ebbe inaktiv, sie überdauern diese Zeit einfach nur. Im selben Biotop lebende Winkerkrabben entfalten alle ihre Lebensaktivitäten bei Ebbe und überdauern die Flutperiode inaktiv in ihren Höhlen, die sie durch einen Schlickpfropf verschließen. Obwohl sie im selben Lebensraum vorkommen, muß man sie daher als Landtiere bezeichnen. Hieraus wird deutlich, daß der Landgang zu einem qualitativen Umschwung führt, wenn gewisse Voraussetzungen vorliegen. Die Bezeichnung „semiterrestrisch“ täuscht darüber hinweg.

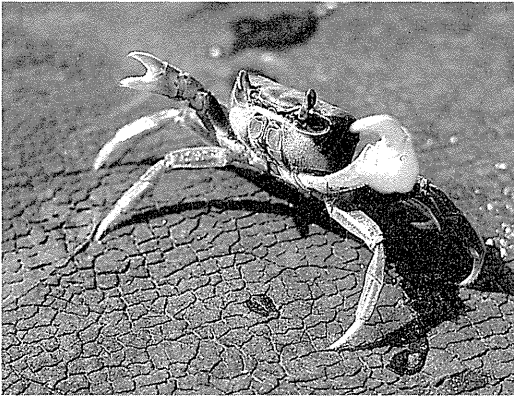
Zum Abschütteln der Larven müssen die Landkrabbenweibchen das Meer aufsuchen. Die aus den Eiern schlüpfenden Zoëa-Stadien machen eine auch sonst für Krabben übliche Entwicklung im Meeresplankton durch und gelangen als Jungkrabben wieder an Land. Die von den Weibchen durchgeführten Laichwanderungen sind für eine Anzahl Arten gut bekannt und bieten für die ansässige Bevölkerung die beste Gelegenheit zum Fangen der Tiere. Diese werden daher bereits in der alten Literatur beschrieben. Der Grund für Massenwanderungen einiger Arten ist wohl darin zu suchen, daß das Abschütteln der Larven am besten bei einer besonders günstigen Flutsituation (hohe Springtide) erfolgt, damit die Weibchen nur eine möglichst kurze Strecke ungeschützt über Land zu laufen brauchen. Es liegt also nahe, den Fortpflanzungszyklus wie das Ablaichverhalten durch die Mondphase steuern zu lassen. Bei *Cardisoma guanhumi* finden die Laichwanderungen im lunaren und semilunaren Rhythmus statt, d. h. die eiertragenden Weibchen wandern in großen Scharen bei Voll- und Neumond zum Meer, um ihre Larven abzuschütteln (HENNING 1975b). Bei *Gecarcinus lateralis* treten hingegen die jeweiligen Ablaichmaxima einige Tage danach auf. Bei dieser Art wird auch

die Ovarienreifung und damit der gesamte Fortpflanzungszyklus von den Mondphasen gesteuert (KLAASSEN 1975). Bei Auftreten ausgesprochener Trockenzeiten findet bei *Gecarcinus* das Fortpflanzungsverhalten außerhalb dieser statt. In ariden Klimaten geht diese Eingrenzung der Fortpflanzungsperiode noch weiter, so daß etwa bei *Johngarthia lagostoma* eine zeitlich sehr enge Ablaichphase vorliegt (FIMPEL, nach KLAASSEN 1975). Die lunarperiodische und klimatische Steuerung des Fortpflanzungsverhaltens ist verständlich, da beide Zeitgeber an Land wahrgenommen werden können und der erste eine gute Beziehung zur Tidephase herstellt. Es handelt sich hierbei insofern um eine Landanpassung, als „semiterrestrische“ Krabben die Tidephase auch direkt wahrnehmen können. Das Problem stellt sich somit nur für die Landkrabben.

Der Lokomotionsapparat der Krabben ist bereits im Meer der von im Vergleich zu den „langschwänzigen“ Formen guten Läufern. Beim Übergang an Land stellt sich jedoch das Problem der Statik in größerer Schärfe. Das Stehen der Krabben sowie das statische Ausbalancieren verbraucht Muskelkraft, die der Lokomotion verlorengelassen, da beide Aufgaben von derselben Muskulatur wahrgenommen werden müssen. An Land entfällt der Auftrieb des Wassers, so daß bei unveränderter Körpergestalt mehr statische Leistung erbracht werden müßte. Eine schlechte Statik, die im Wasser noch tolerabel ist, kann an Land nicht genutzt werden. Das bedeutet, daß nur solche Krabben an Land gehen konnten, die

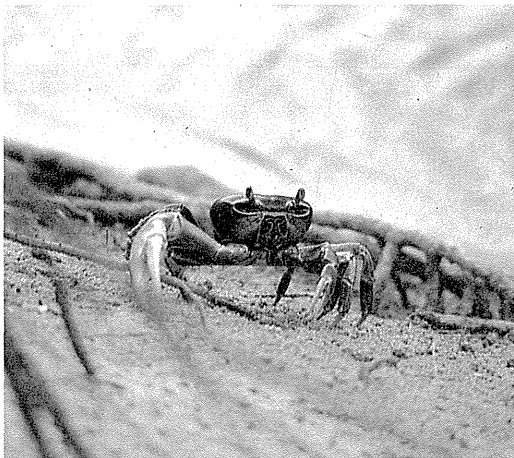


7. *Gecarcinus lateralis* von der Pazifikküste Kolumbiens, weiße Form.



8. *Cardisoma guanhumii*, eine atlantisch-amerikanische Landkrabbenart, die von Florida bis Brasilien vorkommt.

zuvor ihre Statik optimiert hatten. Dies geschieht in einem grundsätzlichen Evolutionstrend der Verbreiterung des Thorakalsternums. Dadurch gerät der Schwerpunkt der Krabbe weiter nach hinten, zwischen die dritten Beinpaare, so daß der Körper gut ausbalanciert ist (TÜRKAY 1983). Die eingesparte statische Kraft kann der Lokomotion zugute kommen. Nur Krabben dieses hohen Evolutionsniveaus haben es geschafft, das Land zu besiedeln. Dies zeigt einmal mehr, daß die „semiterrestrischen“ Krabben eher Landtiere sind, da auch sie einen solchen Lokomotionsap-



9. *Cardisoma guanhumii*, eine amerikanisch-atlantische Landkrabbenart, lebt auch in den Randbereichen der Mangrove.

parat aufweisen. Um so mehr läßt sich dieser Zustand bei den echten Landkrabben feststellen und belegen.

Übergang mariner Krabben an Land

Alle im vorangegangenen Abschnitt vorgestellten Adaptationen müssen sich allmählich entwickelt haben. Völlig unvorstellbar wäre eine Vorausentwicklung in Hinblick auf den späteren Landgang. Entwicklungsgeschichtlich ist der Erwerb solcher Fähigkeiten nur vorstellbar, wenn eine allgemeine Effizienzsteigerung der jeweiligen Apparate, etwa des Lokomotionssystems, ergänzt wird durch Adaptationen im öko-physiologischen Bereich, die ohne einen gewissen Umweltstreß nicht vorstellbar sind. TÜRKAY (1973) hat für die Besiedlung extremer Lebensräume, darunter auch das Land, ein Modell entwickelt, das von der Auswirkung von Meerestransgressionen und -regressionen ausgeht. In den Phasen weiträumiger Transgressionen weiten sich demnach die litoralen Lebensräume aus, es handelt sich um eine Phase, in der das Leben am Boden des Flachmeeres luxurieren kann. Eine Phase der Artaufspaltung und vielfältiger Einnischungen setzt ein. Bei der nach einiger Zeit folgenden Regressionsphase tritt das Gegenteil ein. Der litorale Bereich engt sich ein, die Konkurrenz wird stärker, viele Arten sterben aus. Wesentlich für einen möglichen Landgang ist nun, daß die Arten, die alle Voraussetzungen etwa im Lokomotionssystem im Litoral erworben hatten, in diesem Gebiet „adaptiv verweilen“ können. Sie bleiben am Ort und die Umweltbedingungen werden allmählich extremer. Von den prinzipiell zur Verfügung stehenden Formen können nur solche überleben, deren Physiologie sich umstellt, so daß eine Auswahl aus bereits vorhandenem getroffen wird. Nach der notwendigen Umstellung sind aus Meeresorganismen Landtiere geworden. Wichtig ist aber auch, festzuhalten, daß nicht einfach der Druck der Umwelt Landtiere erzeugt hat. Vieles muß bereits im marinen Lebensraum vorgebildet gewesen sein, damit eine Umstellung auf das Landleben zum Erfolg wird. Liegen diese konstruktiven Voraussetzungen nicht vor, gibt es kein „adaptives Verweilen“ sondern nur das Aussterben.

Dieses Modell hat den Vorteil, die langsame und graduelle Umwandlung erklären zu können. Es ist daher unnötig, einen direkten Weg an Land zu postulieren, der über „semiterrestrische“ zu terrestrischen Krabben ginge. Wie aus der hier

entfalteten Argumentation folgt, sind die „semiterrestrischen“ Krabben Landtiere, die nur in gewissen physiologischen Dingen nicht der Notwendigkeit gegenüberstehen, extreme Adaptationen aufzuweisen. Sie sind daher auch nicht oder nur in sehr beschränktem Maße als Modelle für die Übergangsformen brauchbar.

Sehr interessant ist die Frage, wie es mit den Landkrabben weitergehen wird. Noch sind sie an die Küste und an feuchte Biotope gebunden. Im Bereich des Wasserhaushaltes, der Atmung und der Fortpflanzung ist sicher noch eine Weiterentwicklung denkbar, zumal die Besiedlung des Landes mit Krabben noch sehr jung ist und nur in das Tertiär zurückreicht. Wird es einmal Krabben als vom Wasser unabhängige Tiere im Binnenland geben, wie Käfer oder Tausendfüßler? So faszinierend auch der Versuch einer Antwort wäre, kann man lediglich sagen, daß vieles möglich, aber wegen der großen Komplexität der Systeme nicht voraussagbar ist.

Verfasser: Dr. M. TÜRKAY, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1.

Schriften: BROWNE, P. (1756): The civil and natural History of Jamaica. In three Parts. Containing I. An accurate Description of that Island, its Situation and Soil; with a brief Account of its former and present State, Government, Revenues, Produce and Trade. II. A History of the natural Productions including the various Sorts of native Fossils; perfect and imperfect Vegetables; Quadrupeds, Birds, Fishes, Reptiles and Insects; with their Properties and Uses in Mechanics, Diet and Physic. III. An Account of the Nature of Climates in general, and their different Effects upon the human body; with a Detail of the Diseases arising from this Source, particularly within the Tropics. In three Dissertations. 2 + VIII + 503 S., 49 Taf., 2 Karten; London. * CASTRO, A. LEMOS DE (1962): Sobre os Crustáceos referidos por MARCGRAVE em sua „Historia naturalis Brasiliae“ (1648). – Arq. Mus. nacion., **52**: 37–51, Taf. 1–4; Rio de Janeiro. * CATESBY, M. (1730–1747): The natural History of Carolina, Florida, and the Bahama Islands: containing the Figures of Birds, Beasts, Fishes, Serpents, Insects, and Plants: particularly the Forest-Trees, Shrubs, and other Plants, not hitherto described, or very incorrectly figured by the Authors. Together with their Description in English and French. To which are added, Observations on the Air, Soil, and Waters: with Remarks upon Agriculture, Grain, Pulse, Roots & c., **2**: 1–2, 1–100, 1–20, 1–8, Taf. 1–100, 1–20; London. [Publikationsdaten von Vol. 2 nach STEARN 1958: Part 6: Taf. 1–20, 1734; Part 7: Taf. 21–40, 1734; Part 8: Taf. 41–60, 1736; Part 9: Taf. 61–80, 1738; Part 10: Taf. 81–100, 1743; Appendix: Taf. 1–20, 1747. – Parts 1–5 befinden sich in Vol. 1.] * CHACE, F. A. & HOBBS, H. H. (1969): Bredin-Archbold-Smithsonian biological Survey of Dominica. The freshwater and terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with special Reference to Dominica. – Bull. U. S. nation. Mus., **292**: 1–258, Abb. 1–76, Taf. 1–5; Washington. * FEUILLÉE, L. (1725): Journal des Observations physiques, mathématiques et botaniques faites par l'Ordre du Roy sur les Côtes orientales de l'Amérique meridionale, & dans les Indes occidentales, depuis l'Année 1707 jusques en 1712, **2**: I–VI, 503–768, Taf. 1–49, Paris. * FIMPEL, E.

(1975): Phänomene der Landadaptation bei terrestrischen und semiterrestrischen Brachyura der brasilianischen Küste (Malacostraca, Decapoda). – Zool. Jb. Syst., **102**: 173–214, Abb. 1–3; Jena. * GUDGER, E. W. (1914): GEORG MARCGRAVE. – Zool. Ann., **6**: 1–31; Würzburg. * HENNING, H. G. (1975a): Ökologische, ethologische und sinnesphysiologische Untersuchungen an der Landkrabbe *Cardisoma guanhumii* LATREILLE (Decapoda, Brachyura). – Forma et Functio, **8**: 253–304, Abb. 1–32; Braunschweig. * HENNING, H. G. (1975b): Kampf-, Fortpflanzungs- und Häutungsverhalten – Wachstum und Geschlechtsreife von *Cardisoma guanhumii* LATREILLE (Crustacea, Brachyura). – Forma et Functio, **8**: 463–510, Abb. 1–33; Braunschweig. * HERBST, J. F. W. (1782–1804): Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten. 1–3; Berlin & Stralsund. * HERREID, C. F. (1969a): Water loss of crabs from different habitats. – Comp. Biochem. Physiol., **28**: 829–839; London. * HERREID, C. F. (1969b): Integument permeability of crabs and adaptation to land. – Comp. Biochem. Physiol., **29**: 423–429; London. * HOLTHUIS, L. B. (1959): Notes on pre-linnean carcinology (including the study of Xiphosura) of the Malay Archipelago. In: WIT, H. C. D. DE [Hrsg.]: RUMPHUIS memorial Volume: 63–125; Baarn. * HOLTHUIS, L. B. (1969): ALBERTUS SEBA'S „Locupletissimi rerum naturalium thesauri...“ (1734–1756) and the „Planches de SEBA“ (1827–1831). – Zool. Meded., **43** (19): 239–252, Taf. 1–3; Leiden. * KEYE, O. (1659): Het waere Ondscheyt tusschen Koude en Warme Landen, Aengewesen In de Nootsakelijckheden die daer vereyscht worden, Ten I. Om beyde die Landen to konnen bewoonen. Ten II. Tot de Culture van die selve Landen. Ende Ten III. In de ongemeene groote voordeelen, dewelcke de Warme Landen, door middel van hare Vruchten, boven de Koude Landen, op-brennen. Voorgesteld en vergeleken met Nieuw-Nederlant, als sijnde een koudt Landt en Guajana sijnde een Warm Landt, en beyde gelegen in America, doch onder een besonder Climaet, en dat by gelegenheyt van de bevolckinge dewelcke tegenwoordig in beyde die gewesten wort gedaen. Op dat, daer door alle Patroonen mogen onderregt worden in wat Landen sy hare Colonijen met de minste onkosten, ende de spoedichste en grootste profijtjen konnen leggen: als mede. Op dat alle Luyden dewelcke haer, ofte uyt noot, ofte op hope van groote winsten te doen, met 'er woon na alsulke Nieuwe Landen willen begeben daer uyt mogen bekennen, in welcke van beyde Landen, het voor haer het ghemackelijckste sal sijn te leven, en waer inne zy de spoedigste, grootste en veeckerste profijtjen sullen konnen doen. – 16 + 178 + 4 S.; s'Gravenhage. * KEYE, O. (1667): Beschryvinge Van het Heerlijcke ende Gezegende Landt Guajana, Waer inne gelegen is de seer voorname Lant-streke genaemt Serrenamme, Die tegenwoordigh beseten wort by den Staet van de Vereenighde Nederlantse Provincien. Mitsgaders Aenwysing Van de groote Vermaeckelijckheden, Vordeelen, ende Rijckdommen die aldaer, ten reguarde van andere Landen, te verkrijgen en te genieten sijn. 10 + 178 + 4 S.; s'Gravenhage. * KLAASSEN, F. (1973): Stridulation und Kommunikation durch Substratschall bei *Gecarcinus lateralis* (Crustacea, Decapoda). – J. comp. Physiol., **83**: 73–79; Berlin. * KLAASSEN, F. (1975): Ökologische und ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Gecarcinus lateralis* (Decapoda, Brachyura). – Forma et Functio, **8**: 101–174, Abb. 1–36; Braunschweig. * LABAT, P. (1724): Nouveau Voyage aux Iles de l'Amérique contenant l'Histoire naturel de ces Pays, l'Origine, les Moeurs, la Religion & le Gouvernement des Habitants anciens & modernes: les Guerres & les Evenemens singuliers qui y sont arrivez pendant le long séjour que l'Auteur y a fait: le Commerce et les Manufactures qui y sont établies, & les moyens de les augmenter, **I**, XI + 175 + 360 S. [part 1 und 2 getrennt paginiert], **2**. 120 S.; La Haye. * LINNAEUS C. (1758): Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, (10) **I**: 824 + III S; Holmiae. * LINNAEUS, C. (1763): Centuria Insectorum, Quam, Praeside D. D. CAR. VON LINNÉ, Proposuit BOAS JOHANNSSON, Calmariensis. In: LINNAEUS, C.: Amoenitates Academicæ; seu Dissertationes variae

physicae, medicae, botanicae, Antehac seorsim editae nunc collectae & auctae, 6: 384–415; Holmiae. * MARCGRAV, G. (1648): *Historiae Rerum Naturalium Brasiliae. Libri octo: Quorum tres priores agunt de Plantis. Quartus de Piscibus. Quintus de Avibus. Sextus de Quadrupedibus, et Serpentibus. Septimus de Insectis. Octavus de ipsa Regione, et illus Incolis. Cum Appendice de Tapuyis, et Chilensibus.* In: PISO, G. & MARCGRAV, G.: *Historia Naturalis Brasiliae, Auspicio et Beneficio Illustris. I. Mauritii Com. Nassau illius Provinciae et Maris summi Praefecti adornata, in qua non tantum Plantae et Animalia, sed et Indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et Iconibus supra quingentas illustrantur*, 2: 1–293; Lugduni Batavorum & Amstelodami. * MILNE-EDWARDS, H. (1834–1840): *Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'Anatomie, la Physiologie et la Classification de ces Animaux*, 1–3, Atlas; Paris. * PISO, G. (1658): *De Indiae Utrisque re Naturali et Medica.* – XII + 332 + 160 S.; Amsteladami. * POWERS, L. W. & BLISS, D. E. (1983): *Terrestrial adaptations.* In: BLISS, D. E. [Hrsg.]: *The Biology of Crustacea*, 8: 271–333, Tabelle 1–7; New York, London, Paris, San Diego, San Francisco, Sao Paulo, Sydney, Tokyo, Toronto. * ROCHEFORT, N. DE (1665): *Histoire naturelle et morale des Iles Antilles de l'Amerique. Enrichie d'un grand nombre de belles figures en taille douce, des places & des raretez les plus considérables, qui y sont decrites*, (ed. 2): 32 + 583 + 15 S.; Rotterdam. * RUMPHIUS, G. E. (1705): *D'Amboinsche Rariteitkamer, Behezzende eene Beschryvinge van allerhande zoo weeke als harde Schaalvisschen, te weeten raare Krabben. Kreeften en diergelyke Zeedieren, als mede allerhande Mineralen, Gesteeenten, en Soorten van Aarde die in d'Amboinsche, en zommige omliggende Eilanden gevonden worden. Verdeelt in drie Boeken. En met nodige Printverbeeldingen alle naar't leven getekent, voor-*

zien. 28 + 340 S., 60 Taf., Amsterdam. * SACHS VAN LEWENHEIM, P. J. (1665): *Gammarologia sive Gammarorum vulgo Cancrorum Consideratio Physico-Philologico-Historico-Medico-Chymico, in qua Praeter Gammarorum singularem Naturam, Indolem & multivarium usum non minus riliquorum Crustaceorum instituitur Tractatio ad normam Collegii Naturae curiosorum, Plurimis Inventis Secretionibus Naturae Artisque Locupletata.* 42 + 1040 S., 10 Taf.; Frankofurti & Lipsiae. * SEBA, A. (1734–1765): *Locupletissimi Rerum Naturalium Thesauri accurata Descriptio et Iconibus artificiosissimis expressio per universam Physices Historiam.* 1–4; Amsterdam & Leiden. [Publikationsdaten nach HOLTHUIS 1969: Vol. I: 1734, Vol II: 1735; Vol. III: 1759 (reprint: 1761); Vol. IV: 1765.] * SLOANE, H. (1725): *A Voyage to the Islands Madera, Barbadoes, Nieves, St. Christophers, and Jamaica, with the Natural History of the Herbs, Trees, Four-footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles, & c. of the last of those Islands. To which is prefix'd, and Introduction, wherein is an Account of the Inhabitants, Air, Waters, Diseases, Trade, & c. of that Place; with some Relations concerning the Neighbouring Continent, and Islands of America.* 2. XVIII + 499 S., Taf. 5–11; London. * TÜRKAY, M. (1970): *Die Gecarcinidae Amerikas. Mit einem Anhang über *Ucides RATHBUN* (Crustacea: Decapoda).* – *Senckenbergiana biol.*, 51 (5/6): 333–354, Abb. 1–11, Karte 1–2; Frankfurt a. M. * TÜRKAY, M. (1973): *Die Besiedlung extremer Lebensräume durch dekapode Krebse mit besonderer Berücksichtigung der Tiefsee.* – *Natur und Museum*, 103: 65–68, 82–87, Abb. 1–9; Frankfurt a. M. * TÜRKAY, M. (1983): *On the systematic Position of an Australian Mangrove Crab *Heloccius cordiformis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura).* *Mem. austral. Mus.*, 18: 107–111, Abb. 1–3; Sydney.

Gotthard Richter

Celluloseverdauung bei Gastropodenlarven aus dem tropischen Atlantik

„Teleplan“ (weitwandernd) nennt SCHELTEMA (1971) Larvenformen, die 1) aus dem küstennahen Flachwasser-Benthos stammen, 2) regelmäßig im Hochsee-Plankton gefunden werden, 3) eine lange pelagische Entwicklungszeit haben und 4) die Art über weite Meeresgebiete verbreiten können. In mehreren Arbeiten habe ich über die mehr oder weniger weitgehenden Anpassungen solcher Larven (und anderer pelagischer Gastropoden) an die besonderen Bedingungen des freien Wasserraums berichtet (RICHTER 1973, 1977). Im folgenden Beitrag wird nachgewiesen, daß einige Langzeitlarven von Meeresschnecken fähig sind, Cellulose zu spalten und sich damit eine zusätzliche Energiequelle, die Cellulosepanzer von Dinoflagellaten, erschlossen haben. Cellulasen, ob durch symbiontische Bakterien oder

körpereigen erzeugt, sind nur von herbivoren Schnecken bekannt (STONE & MORTON 1958), da sie auch nur für das Aufschließen pflanzlicher Nahrung benötigt werden, und die untersuchten Larven ernähren sich auch bevorzugt von pflanzlicher Nahrung, einzelligen planktonischen Algen. Dagegen sind die metamorphisierten Tiere der meisten der hier untersuchten Arten rein carnivor (Mollusken-, Polychaeten- oder Aasfresser), so daß ein Cellulose-spaltendes Ferment für sie sinnlos wäre. Die Fähigkeit zur Cellulose-Verdauung scheint hier also auf die – allerdings sehr lange – Larvenzeit beschränkt zu sein.

Auf der Basis umfangreicher Lebendbeobachtungen über Nahrungsaufnahme und -verdauung bei planktotrophen Gastropodenveligern schreiben FRETTER & MONTGOMERY (1968, S. 503): „All