

Morphologie und Winkbalz einer neuen *Uca*-Art (Crustacea, Brachyura) aus dem Staat Espirito Santo (Brasilien)

Heinrich-Otto von Hagen¹⁾

(Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen)

Ms eingereicht 19. Feb. 87

Abstract

Morphology and waving display of a new species of *Uca* (Crustacea, Brachyura) from the state Espirito Santo (Brazil).

Uca victoriana, the new fiddler crab described, belongs to the "jerker group" (subgenus *Mimuca* sensu Crane, 1975) and is, in respect to morphology, close to the sympatric species *U. rapax*. Compared with the latter, *U. victoriana* has relatively slender ambulatories with fewer tomentum (pubescence, woolly hair) and fewer bristles on carpus and propodus; the shape of the first male gonopod is more simple (fig. 4 c, g and 3 a-c, respectively). As everything else is much like in *U. rapax*, *U. victoriana* seems to have little in common with another sympatric species, *U. thayeri* (only a depression, filled with tomentum, at the base of the pollex on the outer surface of the large chela). However, the waving display of *U. victoriana*, filmed by a video camera and analysed step by step, closely resembles the display of *U. thayeri*. The new species thus bridges the gap between the latter and the typical "jerkers" (like *U. rapax*). It can be concluded that *U. thayeri* was inadequately placed into a special genus by Bott (1973) or subgenus by Crane (1975).

Bei der Bearbeitung des atlantisch-amerikanischen Teils der *Uca*-Sammlung des Zoologischen Museums Hamburg im Jahre 1969 (v. Hagen 1970) fanden sich 16 Exemplare einer noch unbenannten Winkerkrabbenform von Vitória aus dem brasilianischen Staat Espirito Santo.

Der Veröffentlichung einer Neubeschreibung stand jedoch zum damaligen Zeitpunkt Zweierlei entgegen: zum einen eine große morphologische Ähnlichkeit mit *U. rapax*, so daß der Artstatus der neuen Form unsicher erschien, zum anderen der Verdacht, daß es sich um die Wiederentdeckung einer jener problematischen Arten handeln könnte, die bereits 1939 von De Oliveira beschrieben wurden.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Heinrich-Otto von Hagen, FB Biologie/Zoologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn, Postfach 19 29, D-3550 Marburg/Lahn, Bundesrepublik Deutschland.

Beide Bedenken konnten mittlerweile weitgehend ausgeräumt werden. Von Vitória, dem Fundort des Hamburger Materials, liegen inzwischen aktuelle Funde (1983 und 1986) sowie Video-Aufnahmen aus dem Freiland vor. Es hat sich ergeben, daß die neue Art sympatrisch mit *U. rapax* vorkommt (vorliegendes *rapax*-Material aus demselben Biotop) und trotz der morphologischen Ähnlichkeit einen von *U. rapax* stark abweichenden Winktyp zeigt, der an *U. thayeri* erinnert.

Die auf De Oliveira (1939) zurückgehenden Problemfälle sind inzwischen durch die *Uca*-Monographie von Crane (1975) weitgehend geklärt worden. Die Autorin ordnet De Oliveiras *U. olympioi* der Art *U. uruguayensis* zu, seine beiden Formen *U. salsisitus* und *U. pugnax brasiliensis* werden bei Crane als Synonyme von *U. rapax rapax* geführt.

Da in bezug auf die beiden letztgenannten Taxa ein Rest von Unsicherheit bleibt, wurde im Herbst 1984 ein Versuch unternommen, die von De Oliveira mit Katalognummern des Instituto Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro) erwähnten Typus-Exemplare von *U. salsisitus* und *U. pugnax brasiliensis* aufzufinden. Doch gelang das diesmal genausowenig wie seinerzeit bei Crane, die trotz ihrer persönlichen Bekanntschaft mit De Oliveira die Typus-Exemplare nie zu Gesicht bekam (Crane, 1975). Nach Aussagen von Herrn Dr. Luiz Fernando (Instituto Oswaldo Cruz) hat der inzwischen verstorbene Autor bei seinem Ausscheiden aus der Museumsarbeit seine *Uca*-Sammlung einschließlich der Typus-Exemplare mitgenommen, und sie sind nicht mehr auffindbar.

So ist man gegenwärtig einzig auf die Artbeschreibungen und Abbildungen bei De Oliveira (1939) angewiesen. Sie geben an keiner Stelle einen deutlichen Hinweis auf Besonderheiten der neuen Art, *U. victoriana*, sondern sprechen dafür, das Crane (1975) recht daran tat, beide Formen De Oliveiras innerhalb der Variationsbreite von *U. rapax* unterzubringen.

Bisher fehlt zudem jedes Anzeichen dafür, daß die neue Art außerhalb der Umgebung von Vitória vorkommt (De Oliveira beschrieb seine neuen Formen aus der Umgebung von Rio de Janeiro). Entsprechend wurde der Artname von der latinisierten Form dieser Stadt abgeleitet.

Sämtliche übrigen aus Brasilien bekannten Winkerkrabbenarten (v. Hagen 1970, Crane 1975) wurden vergleichend herangezogen, wobei nach Möglichkeit brasilianisches Material Verwendung fand. Diese Arten verteilen sich auf folgende Gruppen (zur Terminologie s. v. Hagen 1970): Schmalstirnige: *U. maracoani* (Latreille, 1802–1803). Breitstirnige: a) Ruckwinker – *U. thayeri* Rathbun, 1900, *U. burgersi* Holthuis, 1967 (= *U. panema* Coelho, 1972, s. dazu v. Hagen 1983), *U. mordax* (Smith, 1870), *U. rapax* (Smith, 1870), *U. vocator* (Herbst, 1804). b) Schwingungswinker – *U. cumulanta* Crane, 1943, *U. leptodactyla* Rathbun, 1898, *U. uruguayensis* Nobili, 1901.

Das Material des Zoologischen Museums Hamburg (ZMH) wurde mir freundlicherweise von Herrn Prof. Dr. G. Hartmann zugesandt. Das neue Material, die Video-Aufnahmen des Winkens und die Auskünfte über das Typus-Material von De Oliveira verdanke ich den vielfältigen Bemühungen des Ehepaars V. und S. Götzfried (Teresópolis und Marburg) und ihrer Kinder.

Von den Körpermaßen wird im folgenden meist die Carapaxbreite (Cb) angegeben, z. T. beide Carapaxmaße in der Reihenfolge Breite × Länge. Die Länge der Winkschere wurde von der Basis der Palma bis zur Spitze des Indes (Pollex) gemessen. Alle morphologischen Skizzen sind halbschematisch.

Uca victoriana sp. n. (Abb. 1a–e, 2a, 3a–c, 4c, g, 5a, b)

Untersuchtes Material: Vitória, Brasilien, 26. 3. 1927, O. Konietzko ded., ♂ Holotypus (Carapax 10,3 × 6,2 mm, Winkschere 13,8 mm), ZMH (Nr. K 28888), 3 ♂♂ (Cb 11,3–12,4 mm) und 8 ♀♀ (Cb 6,2–10,8 mm) Paratypen, ZMH (Nr. K 28887).

Victoria, Espirito Santo, Brasilien, 14. 9. 1904, Dr. Fr. Ohaus leg., 1 ♂ (Cb 12,6 mm) und 2 ♀♀ (Cb 12,5 und 15,1 mm) Paratypen, ZMH (Nr. K 2999).

Brasilien, 4. 10. 1909, Dr. Herm. Günther ded., 1 ♂ (Cb 19,1 mm) Paratypus, ZMH (Nr. K 3038).

Vitória, Brasilien, nördlich der Ponte da Passagem, S. Götzfried leg., eigene Sammlung Marburg, 10. 7. 1983, 6 ♂♂ (Cb 9.6–12,6 mm), davon 2 ♂♂ im ZMH (Nr. K 33336), und Juli 1986, 3 ♂♂ (Cb 10.9–12.0 mm).

Diagnose: Eine kleine Breitstirnart aus der Gruppe der Ruckwinker (engl. jerker group, Untergattung *Minuca* sensu Crane 1975), nahe verwandt mit *U. rapax*. Das Wollhaar (Tomentum) der drei ersten Laufbeine auf die Außenkante von Carpus und Propodus beschränkt, Borstenhaare dieser Beinlieder mäßig dicht, die Meri der Laufbeine beim Männchen schlank. Alle Segmentgrenzen des Pleons (Abdomens) erhalten. Die beiden dactylus-nahen Tuberkelreihen auf der Innenseite der Winkscheren-Palma einander parallel laufend. Auf der Winkscheren-Außenseite am Übergang von der Palma zum Index eine flache Grube, die meist mit Wollhaar ausgekleidet ist. Scherenfinger im Leben auffällig ungleich gefärbt: Dactylus braun, Index weißlich.

Beschreibung und Differentialdiagnose: Im Gegensatz zu den meisten anderen Vertretern der Ruckwinker-Gruppe ist *U. victoriana* eine kleine bis höchstens mittelgroße Art. Von den insgesamt 15 bekannten Männchen erreichen 14 nur Carapaxmaße bis höchstens $12,6 \times 7,5$ mm (Winkscherenlänge maximal 18,7 mm). Von diesen Tieren haben mindestens die 4 Männchen mit Carapaxbreiten $> 12,0$ mm die plumpere Jugendform der Winkschere verloren und sind als adult anzusprechen (Abb. 1a). Ein einziger Fund (ZMH Nr. K 3038) fällt mit den Carapaxmaßen $19,1 \times 12,4$ mm (Winkscherenlänge 31,7 mm) in eine mittlere Größenklasse. Die Weibchen gewinnen schon im Bereich der Carapaxbreite 9,5–10 mm die volle Pleonbreite (also die Sexualreife), das größte bekannte Weibchen mißt $15,1 \times 9,7$ mm.

Ähnlich wie bei den meisten Ruckwinkern ist die Variationsbreite vieler morphologischer Merkmale (leider auch der Gonopodenform s. u.) beträchtlich.

So läßt sich über die Freßschere von *U. victoriana* (Abb. 1 b, c) allenfalls aussagen, daß die Schneiden der Scherenfinger niedrig bezahnt sind und die Spaltbreite bei Weibchen im allgemeinen enger ist als bei Männchen. Beide Geschlechter können jedoch Freßscheren wie in Abb. 1 b oder in Abb. 1 c aufweisen.

Auch bei den in vielen *Uca*-Beschreibungen benutzten Tuberkeln und Tuberkelreihen des großen Chelipeden muß man bei *U. victoriana* stellenweise mit größerer Variation rechnen. Die großen Tuberkel (Zähne) auf den Schneiden der Winkschere sind nicht immer so vollständig wie in Abb. 1 a. Einzelne oder mehrere dieser Zähne können fehlen, und der größte Proximalzahn der Dactylus-Schneide kann soweit distad verlagert sein, daß er dem Indexzahn gegenübersteht. Die Tuberkel der Schrägleiste (S) auf der Innenseite der Winkscheren-Palma sind manchmal streckenweise mehrreihig wie beim Holotypus (Abb. 1d), manchmal aber auch durchgehend einreihig, und sie können (abweichend von Abb. 1d) dem Rand der Carpalcavität (Cc) bis ganz hinauf folgen. Die Zahl und Verteilung der kleinen Tuberkel des konvexen Zwischenfeldes (Zf) kann ebenfalls beträchtlich schwanken.

Angesichts dieser Variabilität erscheint es sinnvoll, die Beschreibung auf differentialdiagnostisch wesentliche Merkmale zu beschränken.

Innerhalb der brasilianischen Breitstirnarten (die einzige bekannte Schmalstirnart Brasiliens, *U. maracoani*, wird keiner mit *U. victoriana* verwechseln) läßt sich die neue Art leicht von den beiden kleinsten Vertretern der sogenannten Schwingungswinker unterscheiden: Bei *U. victoriana* fehlt jede Verschmelzung von Pleonsegmenten, wie sie bei *U. leptodactyla* und *U. uruguayensis* (und auch „*U. olympioi*“ s. o.) für beide Geschlechter kennzeichnend ist (Abb. 1f), auch gehört das Pleon von *U. victoriana* (Abb. 1e) einem schmäleren Typ an.

Drei weitere brasilianische Arten, die bereits zur selben Gruppe (Ruckwinker) wie *U. victoriana* zählen, jedoch gemeinsam einem Nebenzweig angehören (Albrecht u. v. Hagen 1981), lassen sich – wenigstens im männlichen Geschlecht – ebenfalls sehr leicht von der neuen Art unterscheiden: Bei *U. burgersi*, *U. mordax* und *U. vocator* verlaufen die beiden dactylus-nahen vertikalen Tuber-

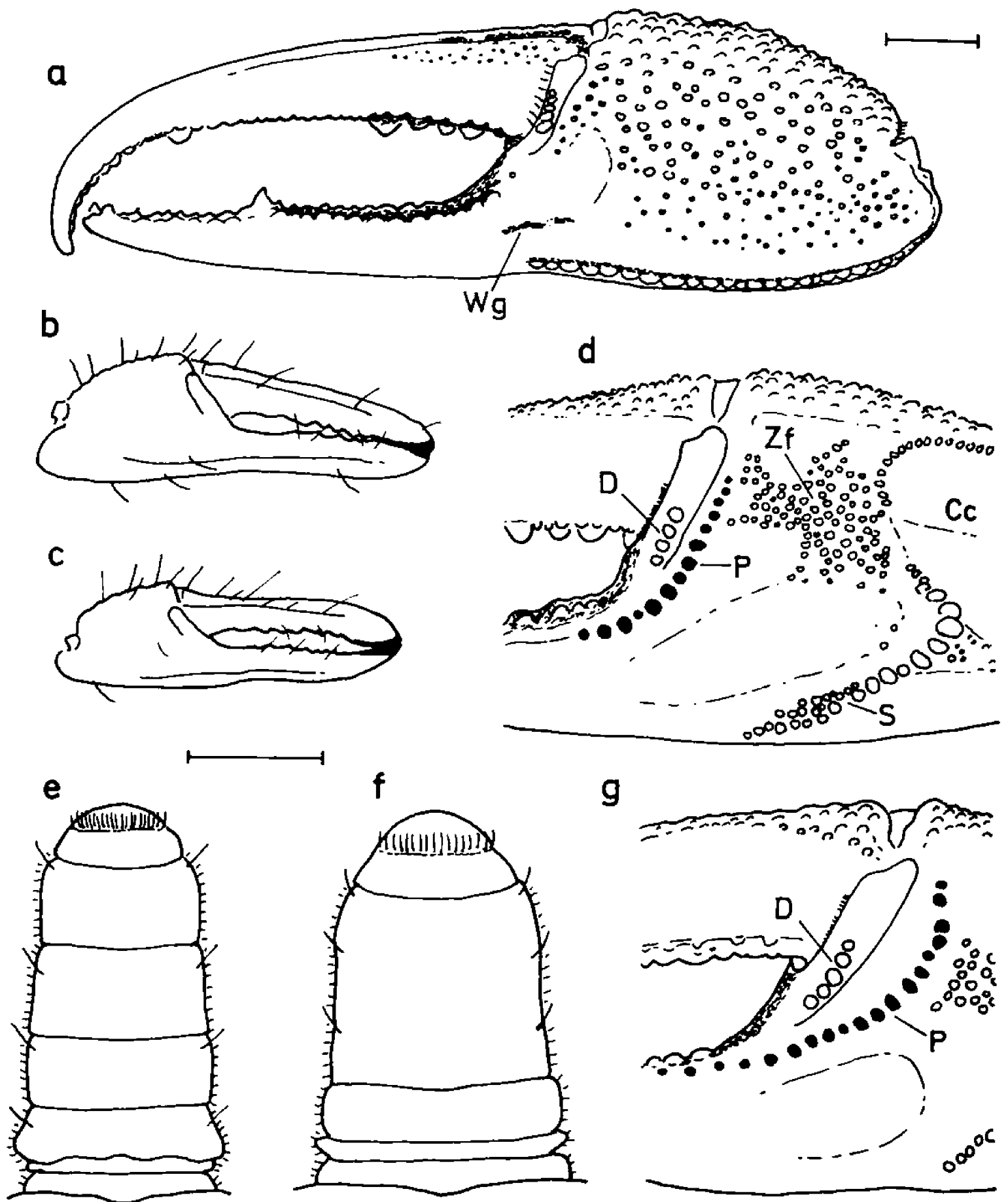


Abb. 1: Scheren und Pleon (Abdomen). Cc Carpalhöhle, D distale und P proximale vertikale Tuberkelreihe vor der Dactylusbasis (P schwarz hervorgehoben), S Schrägleiste der Palma, Wg mit Wollhaar ausgekleidete flache Grube an der Indexbasis, Zf konvexes Zwischenfeld. Maßstab jeweils 2 mm (für b–g gemeinsam). – a–e *Uca victoriana* sp. n.: a Winkschere von außen (♂ Cb 12,6 mm, ZMH K 2999), b, c Freßschere von außen (♀ Cb 15,1 bzw. 12,8 mm, ZMH K 2999), d Winkschere von innen (Ausschnitt) (♂ Holotypus Cb 10,3 mm), e Pleon (♂ Cb 9,7 mm, Vitória 1983); f *Uca leptodactyla*: Pleon (♂ Cb 9,7 mm, Nova Almeida, Espírito Santo 1983); g *Uca burgersi*: Winkschere von innen (Ausschnitt) (♂ Cb 11,0 mm, Trinidad W. I. 1977).

kelreihen (D und P) auf der Palma-Innenseite der Winkschere nicht parallel, wie es bei *U. victoriana* der Fall ist (Abb. 1d), sondern die proximale Reihe (P) entfernt sich von der distalen (D) und beschreibt einen Bogen (Abb. 1g zeigt die Schere von *U. burgersi* als Beispiel).

Die übrigen morphologischen Skizzen der Arbeit (Abb. 2–4) dienen dazu, die neue Art von den drei restlichen brasilianischen Arten abzugrenzen, deren Winkscheren-Innenseite einen *victoriana*-ähnlichen parallelen Verlauf der beiden erwähnten dactylus-nahen Tuberkelreihen aufweist (*U. rapax*, *U. thayeri*, *U. cumulanta*):

Carapax (Abb. 2) bei *U. victoriana* (a) noch häufiger als bei *U. rapax* (b) mit einer Tuberkelgruppe (Et) auf der Epibranchialregion unweit der Anterolateral-Ecke. Wollhaar (T) tritt bei *U. victoriana* selten auf, höchstens in Spuren innerhalb der H-förmigen Depression der Carapaxmitte. Die Tuberkel fehlen bei *U. thayeri* und *U. cumulanta*, auf deren Carapax größere Wollhaarmuster

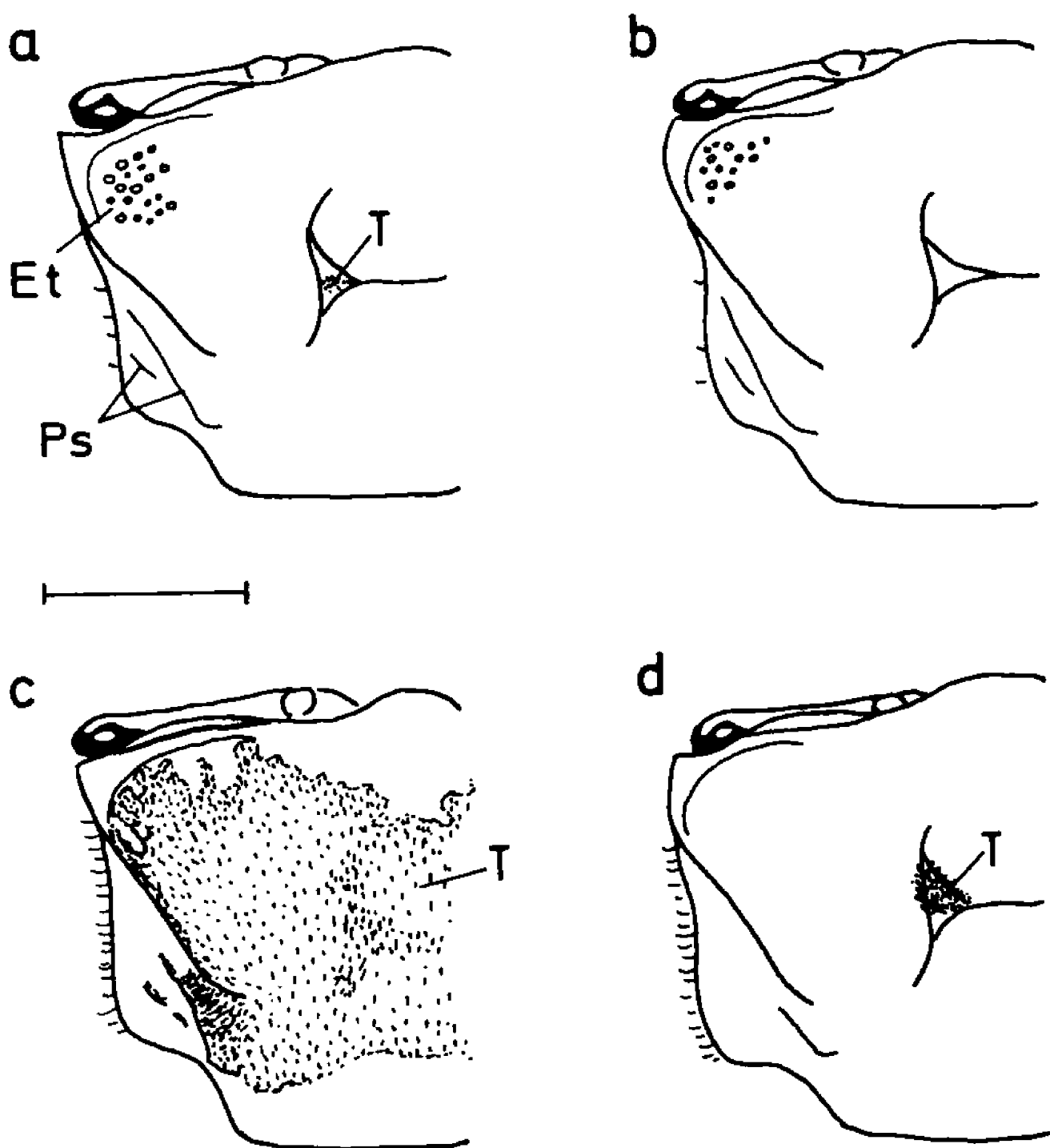


Abb. 2: Carapax des Weibchens, von dorso-lateral gesehen. Et Epibranchial-Tuberkel. Ps posterolaterale Striae, T Tomentum (Wollhaar). Maßstab 5 mm. – a *Uca victoriana* sp. n. (Cb 15.1 mm, ZMH K 2999), b *Uca rapax* (Cb 15.0 mm, Rio de Janeiro 1983), c *Uca thayeri* (Cb 14.7 mm, Trinidad W. I. 1977), d *Uca cumulanta* (Cb 15.0 mm, Trinidad W. I. 1965).

auffallen: bei *U. thayeri* (c) ein weitläufiges, schmetterlingsförmiges, oft labyrinthartig zergliedertes Wollhaarfeld, bei *U. cumulanta* (d) deutliche Wollhaarflecken in der H-förmigen Depression (die allerdings fehlen können). Lateral hinter dem Posterolateralsaum bei *U. victoriana* und *U. rapax* zwei posterolaterale Striae oder Grate (Ps) von charakteristischer Länge und Anordnung, bei beiden Arten weitgehend identisch (a, b). Bei *U. cumulanta* meist nur ein einziger kurzer Grat (d), bei *U. thayeri* oft mehr als zwei Grate, weil der untere Unterbrechungen aufweist (c).

Spitzen der 1. Gonopoden der Männchen (Abb. 3) bei *U. victoriana* (a-c) und *U. rapax* (e) ebenfalls ähnlich: Im Gegensatz zu den stärker auswärts

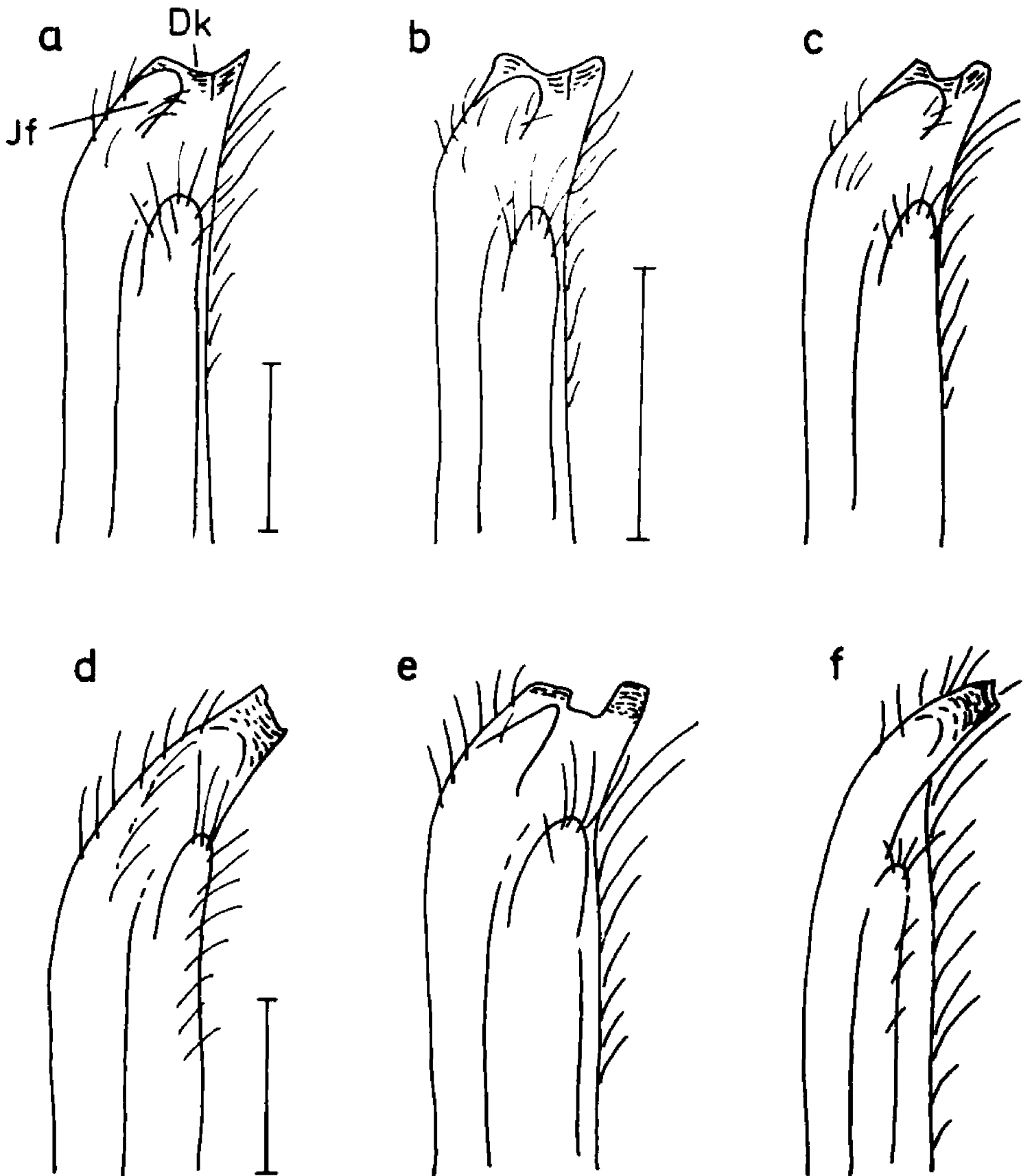


Abb. 3: Spitze des rechten 1. Gonopoden des Männchens, von sternal gesehen. Dk hornfarbene Distalkante, Jf innerer Fortsatz. Maßstab jeweils 0.5 mm (gemeinsam für b und c bzw. d-f). – a-c *Uca victoriana* sp. n.: a Cb 19,1 mm (ZMH K 3038), b Cb 10,3 mm (Holotypus), c Cb 12,6 mm (ZMH K 28887), d *Uca thayeri* (Cb 21,1 mm, Vitória 1983), e *Uca rapax* (Cb 18,7 mm, Vitória 1986), f *Uca cumulanta* (Cb 16,8 mm, Trinidad W. I. 1965).

gebogenen, mit schmaler gestutzter Schneide (Distalkante, Dk) endenden Gonopodenspitzen von *U. thayeri* (d) und *U. cumulanta* (f) zeigen *U. victoriana* und *U. rapax* breite gekerbte Kanten am schwächer geneigten Apex, außerdem einen deutlichen inneren Fortsatz (Jf). Form der Distalkante bei *U. victoriana* im Gegensatz zu *U. rapax* (v. Hagen 1980) recht variabel (Abb. 3 a–c gibt nur eine Auswahl wieder): in Einzelfällen an *U. rapax* erinnernd (c), doch mittlere Kerbe nie ganz so rechteckig wie bei *U. rapax*, äußere Zacke etwas nach hinten umgeschlagen (bei *U. rapax* stehen beide Zacken in einer Ebene).

Bei den Extremitäten sind vor allem Merus-Form und Behaarung der ersten drei Laufbeine aufschlußreich, von denen in Abb. 4 das dritte als Vergleichsbei-

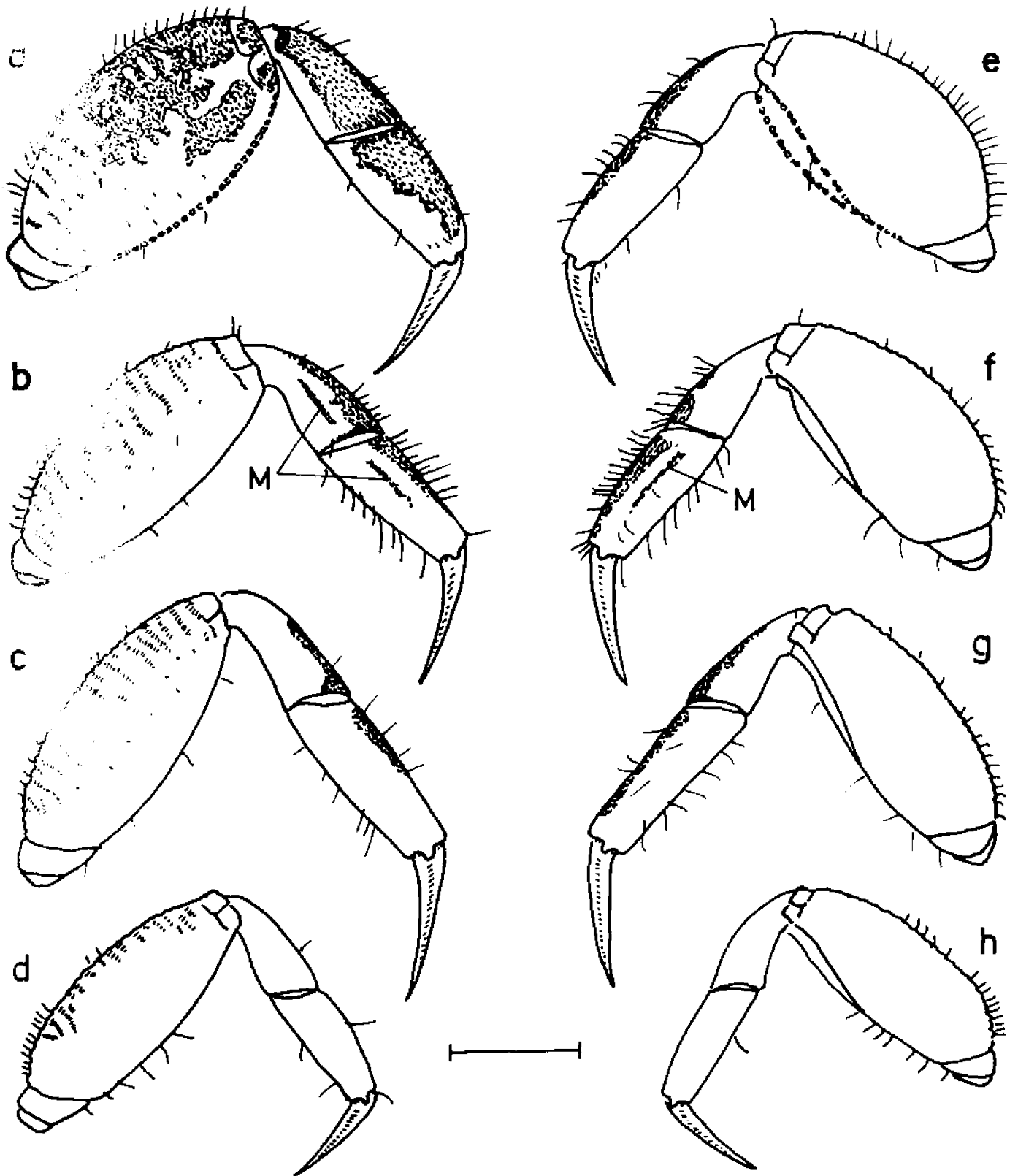


Abb. 4: Das 3. Laufbein des Männchens, von hinten (a–d) bzw. von vorn (e–h) gesehen. M mediane Wollhaarstreifen. Maßstab 5 mm. – a, e *Uca thayeri* (Cb 19,8 mm, Vitória 1983), b, f *Uca rapax* (Cb 19,1 mm, Rio de Janeiro 1983), c, g *Uca victoriana* sp. n. (Cb 19,1 mm, ZMH K 3038), d, h *Uca cumulanta* (Cb 16,8 mm, Trinidad W. I. 1965).

spiel gewählt und in der Ansicht von hinten (a–d) bzw. von vorn (e–h) abgebildet ist: Merus bei *U. thayeri* und auch bei *U. rapax* in dorsoventraler Richtung merklich breiter als bei *U. victoriana* und *U. cumulanta*. Wollhaar in der Reihenfolge a–d (und e–h) abnehmend; bei *U. cumulanta* (d, h) gänzlich fehlend und bei *U. thayeri* (a, e) mit anterior-posteriorer Asymmetrie große Flächen bedeckend, dagegen bei *U. rapax* und *U. victoriana* mehr auf die Außenkanten von Carpus und Propodus beschränkt und relativ schwach und in recht symmetrischer Weise auf die Vorder- und Rückseite dieser Beinglieder übergreifend. Jedoch bei *U. rapax* (b, f) immer noch ausgedehntere Wollhaarfelder als bei der neuen Art und vor allem auf der Rückseite gesonderte mediane Wollhaarstreifen (M), die bei *U. victoriana* (c, g) fehlen. Auch das Borstenhaar mindestens im männlichen Geschlecht wesentlich verschieden: Keine der übrigen abgebildeten Arten (einschließlich *U. victoriana*) erreicht die dichte Beborstung von Carpus und Propodus, die sich bei *U. rapax* (b, f) findet.

Aus der bisherigen differentialdiagnostisch gestalteten Beschreibung von *U. victoriana* geht hervor, daß die Gemeinsamkeiten mit *U. rapax* überwiegen und daß Abweichungen im wesentlichen die Laufbeine und ihre Behaarung betreffen.

Im Hinblick auf den *thayeri*-ähnlichen Winktyp (s. u.) müssen die zahlreichen Unterschiede gegenüber *U. thayeri* auffallen. Gibt es überhaupt wesentliche morphologische Gemeinsamkeiten zwischen *U. thayeri* und *U. victoriana*? Hier läßt sich allenfalls auf die diagnostisch wichtige flache Grube hinweisen, die sich bei *U. victoriana* auf der Winkscheren-Außenseite am Übergang von der Palma zum Index findet (Wg in Abb. 1a) und die außer beim größten Exemplar (ZMH Nr. K 3038) mit Wollhaar ausgekleidet ist. Eine entsprechende wollhaarführende Grube ist bei pazifisch-amerikanischen Breitstirnarten nicht so selten (Beispiele sind *U. argillicola*, *galapagensis*, *pygmaea*, *umbratila*, *tallanica*, *zacaе*); unter atlantisch-amerikanischen Arten scheint sie aber auf *U. subcylindrica*, *U. thayeri* und die neue Art beschränkt zu sein. Bei *U. thayeri* befindet sich die Grube etwas weiter proximal und wird von einer Tuberkelreihe begleitet.

Geschlechtsunterschiede: Alle Merkmale der bisherigen Beschreibung von *U. victoriana* bezogen sich, soweit sie nicht den großen Chelipeden des Männchens betrafen, auf beide Geschlechter. Die Weibchen unterscheiden sich von den Männchen durch einige graduelle Differenzen: Orbitae der Weibchen weniger stark abgeschrägt, Carapax meist etwas stärker gewölbt, Meri der Laufbeine weniger schlank, Laufbeinbeborstung dichter, Wollbehaarung z. T. spärlicher.

Färbung: Nach Video-Aufnahmen ist auch das balzende Männchen von *U. victoriana* recht unscheinbar gefärbt: Carapax hellgrau, am Hinterrand wenig dunkler; Augensiele, Laufbeine und Freßschere dunkelbraungrau. Großer Cheliped außenseits hellbraun, z. T. mit gelb-orangenfarbener Tönung (vor allem am Übergang Palma – Index). Scherenfinger auffällig ungleich gefärbt: nur der Index insgesamt weißlich, der Dactylus braun und nur an der äußersten Spitze etwas heller. *U. victoriana* vermittelt damit zwischen dem Färbungsmuster von *U. thayeri* (beide Finger überwiegend dunkelgelb bis orange) und dem von *U. rapax* (beide Finger überwiegend weißlich). Das Weibchen der neuen Art wirkt insgesamt grau und erscheint etwas dunkler als das Männchen.

Biotop: *U. victoriana* bewohnt am Fundort des Materials von 1983 und 1986 offene Uferbänke der Gezeitenzone mit relativ sandigem Substrat. Zum mehr sandigen Untergrund passen die erwähnten relativ schlanken Laufbeine sowie (bisher unerwähnt) die vergleichsweise große Länge und Dichte der

Haarbüschel an der Einstromöffnung der Kiemenhöhlen zwischen dem zweiten und dritten Laufbein (über die Indikatoreigenschaften dieser Merkmale s. v. Hagen 1971/1972). In angrenzenden Biotopen wurden gesammelt: *U. cumulanta*, *U. leptodactyla*, *U. rapax* und *U. thayeri*. Daten über die relative Position von *U. victoriana* innerhalb einer Artenzonierung am Gezeitenhang fehlen bisher.

Winkbalz: Der Artcharakter von *U. victoriana* wird durch ihren besonderen Winktyp bestätigt.

Die Beschreibung der Balz basiert auf der Auswertung von Videobändern, die mit einer Blaupunkt-Kamera (Camcorder CR-1000) durch Herrn Th. Götzfried im Juli 1986 bei Vitória im Freiland aufgenommen wurden. Die Aufnahmegeschwindigkeit entspricht mit 25 Schritten/s den auch sonst bei wissenschaftlichen Filmen üblichen Bildzahlen (24 Bilder/s). Insgesamt 44 Winkgesten von zwei verschiedenen Männchen wurden einer Schritt-für-Schritt-Analyse (= Einzelbildauswertung) unterzogen. Für die Durchführung der Filmauswertung danke ich Frau S. Götzfried.

Tab. 1: Die Winkbalz von *Uca victoriana* n. sp. nach Video-Aufnahmen im Freiland (Vitória, Brasilien). Zusammenfassung der Werte von zwei Männchen, Bodenoberflächentemperatur ca. 25°C. Die Balzstufen 1-3 sind im Text näher erläutert. M Mittelwert, sd Standardabweichung, n Zahl der ausgewerteten Winkgesten bzw. Komponenten.

	Stufe 1			Stufe 2			Stufe 3		
	M	sd	n	M	sd	n	M	sd	n
a) Gesamtbewegung:									
Winkgeste - folgendes Intervall (s)	6,76 ± 0,75		16	4,65 ± 0,62		17	4,15 ± 0,99		6
Winkrate (Winkgesten/min)	8,5			12,92			14,46		
Zahl der Rucke	6,0 ± 2,59		20	4,27 ± 1,45		16	3,66 ± 2,33		6
Bereich der Ruckzahlen	2-11			2-8			1-7		
b) Hauptkomponenten:									
Heben der Winkschere (ms)	886 ± 396		20	569 ± 192		18	486 ± 280		6
Senken der Winkschere (ms)	104 ± 20		20	135 ± 20		18	66 ± 32		6
Intervall bis zur nächsten Winkgeste (s)	5,82 ± 0,72		16	3,98 ± 0,60		17	3,61 ± 1,10		6
Heranziehen der Winkschere in Intervall (ms)	133 ± 67		18	258 ± 95		18	53 ± 32		6
c) Einzelerücke:									
Dauer eines Normalrucks (ms)	68 ± 24		103	70 ± 24		59	70 ± 23		16
Dauer der folgenden Pause (ms)	96 ± 35		100	63 ± 22		59	57 ± 20		16
Dauer des verlängerten Endrucks (ms)	247 ± 29		17	269 ± 26		15	213 ± 44		6

Die Ergebnisse der Auswertung (Tab. 1) wurden untergliedert nach Gesamtbewegung (a) sowie nach größeren (b) und kleinen Komponenten (c), außerdem nach Erregungsstufen der Balz (Balzstufe 1-3), die im folgenden erläutert werden:

Balzstufe 1: Das Männchen ist noch mit der Nahrungsaufnahme beschäftigt, begleitet aber die Freßbewegungen des kleinen Chelipeden bereits mit bestimmten Bewegungen des großen (ein Balzobjekt fehlt oft noch). 1. Als „Balzvorstadien“ kann man begleitende zirkuläre Winkscherenbewegungen von sehr geringem Bewegungsumfang bezeichnen, deren Signalcharakter unsicher ist. Der große Cheliped wird meist kaum aufgeklappt, so daß die rotierende Schere in Körpfernähe bleibt. Die Bewegungsrate liegt bei etwa 20 pro Minute. Entsprechende Bewegungen wurden auch bei anderen Ruckwinkerarten beobachtet (v. Hagen 1972/1973, 1983). 2. Die Nahrungsaufnahme kann bereits von echten Winkserien des großen Chelipeden begleitet sein, deren Zeitstruktur aus der linken Spalte von Tab. 1 hervorgeht. Eine Winkgeste (Abb. 5a) besteht aus

durchschnittlich 6 Rucken, wobei die ersten oder Normalrucke (Tab. 1c) relativ klein sind (Dauer im Mittel 68 ms) und jeweils von Pausen gefolgt werden, die auf dieser Balzstufe durchschnittlich länger als die Rucke dauern (86 ms) und in denen die Winkschere z. T. deutlich absinken kann (s. Schleifen der Scherenspitzenbahn in Abb. 5a). Der letzte Ruck ist wesentlich länger (etwa um das Dreieinhalbfache) und stellt eine gesonderte, besonders auffällige Komponente dar: Er führt die Winkschere über den Gipfelpunkt ihrer Bahn hinaus nach unten, und zwar meist in einer durchlaufenden bogenförmigen Bewegung (Pfeil in Abb. 5). Nur in drei von 20 ausgewerteten Winkgesten dieser Balzstufe trat eine kurze Pause (40 ms) bei erhobener Schere auf. Obwohl die Wegstrecke nach dem Gipfel länger ist, wird sie auf dieser Balzstufe etwas rascher durchfahren als der erste Teil des Endrucks, bei dem sich die Schere noch hebt.

Mit dem Endruck ist die eigentliche Winkbewegung abgeschlossen. Innerhalb des anschließenden Winkintervalls folgt jedoch noch (meist nach kurzer Pause) ein Wieder-Heranziehen der Schere an die Mundwerkzeuge, also bis zu einem Endpunkt E in der Nähe des Startpunkts S (Abb. 5). Dieses Heranziehen, das auf dieser Stufe gewöhnlich in einem einzigen Ruck erfolgt, schließt ein partielles Wieder-Anheben der Schere ein. Ihre Spitze war nämlich beim Abschlag tiefer als der Startpunkt angekommen (allerdings ohne auf den Boden aufzutreffen).

Balzstufe 2: Winkserien angesichts eines Balzobjekts (gewöhnlich eines wandernden Weibchens). Der kleine Cheliped und bis zu vier Laufbeine (von beiden Körperseiten) beteiligen sich an der Winkgeste, wobei sich die kleine Schere jeweils gleichzeitig mit der großen senkt, aber beim Anheben im Durchschnitt um 293 ± 247 ms ($n=18$) eher startet. Tab. 1 (mittlere Spalte) verdeutlicht, daß auf dieser Balzstufe trotz der auf 12,82 angestiegenen Winkrate und der auf 4,27 verringerten Ruckzahl einige Parameter höhere Mittelwerte zeigen, und zwar die Dauer des Scherensenkens und die Dauer des verlängerten Endrucks. Diese Verlängerungen, die hauptsächlich durch verkürztes Winkintervall und verkürzte Ruckpausen ausgeglichen werden, bedeuten beide eine stärkere Betonung des Endteils jeder Winkgeste: Der Endruck wird noch auffälliger und weiter ausladend. Folgerichtig braucht auch das Heranziehen der Winkschere im Intervall durchschnittlich etwa doppelt soviel Zeit und erfordert im Mittel etwa zwei Rucke (Abb. 5b).

Balzstufe 3: Das Balzobjekt hat sich dem winkenden Männchen stark genähert. Dessen Winken wird (unter Beteiligung von Freßschere und Laufbeinen) mit erhöhter Rate fortgesetzt, wobei verschiedene Parameter verkürzte Werte zeigen: Vor allem das Senken der Winkschere geht jetzt sehr rasch vor sich (Tab. 1, rechte Spalte). Die Gesamtgeste des großen Chelipeden kann im Extremfall so vereinfacht sein, daß sie aus einem einzigen „Ruck“ besteht, d. h. aus einer durchlaufenden Auf-ab-Bewegung. Fast an jede einzelne Winkgeste schließt sich ein Hin- und Hertanzen des in Hocke befindlichen Männchens an, das sich in unmittelbarer Nähe des Höhleneingangs aufhält und jeweils seitlich auf die Höhle zu und wieder von ihr weg hüpfte. Dabei kann dem einfachen „Rechts-Links“ ein weiteres „Rechts“ folgen. Vermutlich endet die 3. Balzstufe mit Einfahren des Männchens in die Höhle als Paarungsaufforderung, doch liegen über die Endstadien der Balz keine Filmaufnahmen vor.

Bemerkungen: Aus dem morphologischen Teil der Arbeit geht hervor, daß *U. victoriana* der Nachbarart *U. rapax* besonders nahe steht und mit *U. thayeri* relativ wenige Gemeinsamkeiten hat. Um so mehr muß auffallen, daß der Winktyp von *U. victoriana* mehr an *U. thayeri* als an *U. rapax* erinnert.

Über das Winken der beiden Vergleichsarten liegen Filme der *Encyclopaedia Cinematographica* vor (Altevogt u. Altevogt 1968, v. Hagen 1972/1973), mit

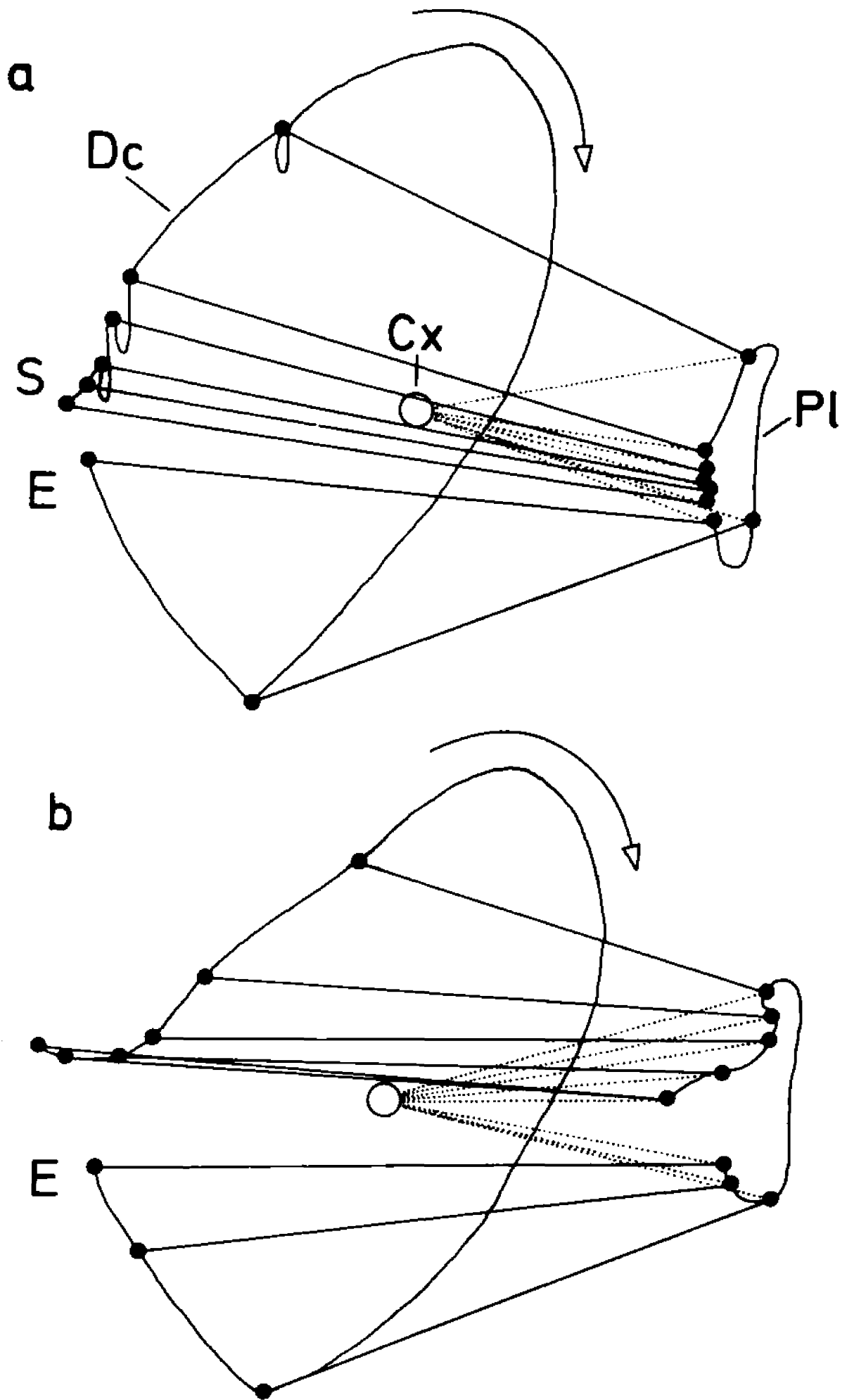


Abb. 5: Schematische Darstellung der Winkbewegung von *Uca victoriana* sp. n., bezogen auf ein linkshändiges Männchen in Ventralansicht, a bei niedriger und b bei mittlerer Balzerregung. - Die durchgezogenen Geraden stellen die Längsachse der Winkschere in ihren verschiedenen Positionen dar. Die schwarzen Punkte sind die Ruckpausen auf der Bahn der Dactylusspitze (Dc) und der Palmabasis (Pl). Die unterbrochenen Linien verbinden die Scherenbasis mit der Coxa (Cx), geben also die jeweilige Lage des Scherenarms wieder. S Startpunkt und E Endpunkt der Bahn Dc. Der lange Endruck führt die Scherenspitze bogenförmig über den Gipfelpunkt hinweg (Pfeil).

deren Hilfe sich die Ähnlichkeit der Balzbewegungen von *U. thayeri* und *U. victoriana* über den bloßen Augenschein hinaus aufzeigen läßt (Tab. 2).

Tab. 2: Vergleich der Winkbewegungen der drei verwandten Ruckwinker *Uca thayeri* Rathbun, *Uca victoriana* sp. n. und *Uca rapax* (Smith). Daten von 5 bzw. 2 bzw. 3 verschiedenen Männchen, gefilmt bei Bodenoberflächentemperaturen von 27,5–32° bzw. ca. 25° bzw. 32–34,5°C. Im Gegensatz zu Tab. 1 sind jeweils die Werte der Balzstufen 1 und 2 (bei *U. thayeri* 2 und 3, s. Text) zusammengefaßt worden. Abkürzungen wie in Tab. 1.

	U. thayeri			U. victoriana			U. rapax		
	M	sd	n	M	sd	n	M	sd	n
a) Gesamtbewegung:									
Winkgeste + folgendes Intervall (s)	5,64	± 0,79	9	5,93	± 1,31	33	8,18	± 2,27	13
Winkrate (Winkgesten/min)	10,64			10,12			7,33		
Zahl der Rucke	4,27	± 0,88	15	5,18	± 2,28	38	21,81	± 4,81	16
Bereich der Ruckzahlen	3-6			2-11			13-30		
b) Hauptkomponenten:									
Heben der Winkschere (s)	1,21	± 0,37	15	0,77	± 0,37	38	4,73	± 1,09	20
Pause bei erhobener Winkschere (s)	0,12	± 0,05	17	(sehr selten)			0,21	± 0,13	23
Senken der Winkschere (s)	0,37	± 0,09	17	0,12	± 0,03	38	1,42	± 0,80	23
Intervall bis zur nächsten Winkgeste (s)	3,89	± 0,90	10	5,08	± 1,19	33	1,35	± 1,21	19
Heranziehen der Winkschere im Intervall (s)	0,52	± 0,23	16	0,20	± 0,10	36	—		
c) Einzelrucke:									
Dauer eines Normalrucks (ms)	257	± 54	52	69	± 24	162	194	± 60	519
Dauer der folgenden Pause (ms)	150	± 54	36	77	± 35	159	96	± 49	472
Dauer des verlängerten Endrucks (ms)	367*	± 93	17	258	± 29	35	—		

* Senken der Schere

Durch Bild-für-Bild-Analyse gewonnene Vergleichsdaten (v. Hagen, unveröffentlicht) sind in Tab. 2 den Daten von *U. victoriana* gegenübergestellt, wobei jeweils das Ruckwinken der ersten beiden Erregungsstufen zusammengefaßt ist (bei *U. thayeri* heißen die ersten beiden Ruckwinkstufen deshalb „2 und 3“, weil diese Art auf der ersten Erregungsstufe noch kein Ruckwinken zeigt, v. Hagen 1972/1973). Obwohl die unterschiedliche Bodentemperatur beim Filmen (Tab. 2) die Vergleichbarkeit der Daten beeinträchtigt, lassen sich einige Aussagen rechtfertigen:

Gegenüber dem extrem langsamen und ruckreichen Winken von *U. rapax* (Tab. 2, rechte Spalte) sind die Balzbewegungen von *U. victoriana* und *U. thayeri* (mittlere bzw. linke Spalte) gemeinsam charakterisiert durch eine ähnlich hohe Winkrate und geringe Ruckzahl, durch ein langes Winkintervall und ein darin erfolgendes Heranziehen der Winkschere an die Mundwerkzeuge sowie durch das Vorkommen eines verlängerten Endrucks. Nur hinsichtlich des fast durchgängigen Fehlens einer Pause bei erhobener Winkschere sowie der Dauer der normalen Einzelrucke geht *U. victoriana* eigene Wege.

Allen drei Arten gemeinsam ist nur die starke Asymmetrie zwischen dem (langsamen) Anheben und dem (raschen) Senken der winkenden Schere (Tab. 2b). Diese Gemeinsamkeit grenzt die Arten der Tabelle von den übrigen brasilianischen Ruckwinkern ab (der schon oben erwähnten, auch morphologisch definierten „Seitengruppe“ *U. burgersi*, *U. mordax*, *U. vocator*), die durch eine weitgehende Winkgesten-Symmetrie geeint werden.

Das im ganzen *thayeri*-ähnliche Winken der sonst überwiegend *rapax*-ähnlichen neuen Art *U. victoriana* überbrückt die von Bott (1973) und Crane

(1975) durch Gattungs- bzw. Untergattungsnamen konstruierte Kluft zwischen *U. thayeri* (*Planuca* bzw. *Boboruca*) und den übrigen Ruckwinkern (*Minuca*). Hinweise auf eine besondere Nähe von *U. thayeri* zu *U. rapax* ergaben sich bereits aus dem elektrophoretischen Vergleich von Muskelproteinen (Albrecht u. v. Hagen 1981). Zusammen mit den Befunden über die neue Art, *U. victoriana*, ergibt sich damit folgende Rekonstruktion der Evolution:

Der ursprüngliche Ruckwinker wird (mit Ausnahme von Laufbein- und Gonopodenbau sowie Indexform der Winkschere) weitgehend *thayeri*-ähnlich ausgesehen haben. Nach einem frühen Abzweigen des erwähnten Nebenastes (*U. burgersi*, *U. mordax*, *U. vocator*, von denen die letztgenannte Art ein *thayeri*-ähnliches Wollhaarmuster des Carapax behielt) spezialisierte sich die Hauptlinie durch eine starke Verbreiterung der Laufbein-Meri, die bei *U. thayeri* und schwächer bei *U. rapax* erhalten blieb. *U. thayeri* entwickelte im weiteren seine stark abgeleitete Gonopodenform und die abwärts gebogene Indexspitze der Winkschere (Abbildung z. B. bei Crane 1975), die zu *U. rapax* und *U. victoriana* führende Abzweigung behielt den ursprünglichen Gonopodenbau und verringerte die Wollbehaarung. Der *thayeri*-Winktyp konnte sich bei *U. victoriana* wenig abgewandelt erhalten, doch wurden die Laufbeine vor allem beim Männchen schlanker. Demgegenüber verhielt sich *U. rapax* hinsichtlich der Bein- form mehr konservativ, wandelte aber den Winktyp stark ab. Die von *U. thayeri* übernommene Wollhaarfurche auf der Winkscheren-Außenseite blieb nur bei *U. victoriana* zurück. In bezug auf das Farbmuster der Winkschere bilden die drei Arten eine evolutive Reihe: *U. thayeri* (mit dunkler Farbtönung beider Scherenfinger) und *U. rapax* (mit weißlicher Aufhellung beider Scherenfinger) sind verbunden durch *U. victoriana*, bei der die dunkle Tönung des Dactylus erhalten blieb.

Zusammenfassung

Die Beschreibung der neuen Winkerkrabbenart, *Uca victoriana*, basiert auf älterem Material des Zoologischen Museums Hamburg sowie Neufunden aus Vitória und Videoaufnahmen des Winkens im Freiland. *U. victoriana* gehört zur Gruppe der „Ruckwinker“ (Untergattung *Minuca* im Sinne von Crane 1975) und ist nahe verwandt mit der größeren Art *U. rapax*, die im selben Biotop gefunden wurde. Im Vergleich zu *U. rapax* tragen die relativ schlanken Laufbeine der neuen Art weniger Wollhaar und sind schwächer beborstet, auch ist der 1. Gonopod des Männchens etwas einfacher geformt (Abb. 4 c, g. bzw. 3 a–c); alles übrige ist ähnlich. Mit einer weiteren sympatrischen Art, *U. thayeri*, scheint *U. victoriana* auf den ersten Blick nur wenig gemeinsam zu haben (morphologisch vor allem eine flache wollhaargefüllte Grube nahe der Indexbasis auf der Winkscheren-Außenseite). Um so eigenartiger ist die Tatsache, daß *U. victoriana* *thayeri*-ähnlich winkt (Tab. 2). Damit überbrückt die neue Art die von der Literatur konstruierte Kluft zwischen *U. thayeri* und den übrigen „Ruckwinkern“ (wie z. B. *U. rapax*). Ein gesonderter Gattungs- (Bott 1973) bzw. Untergattungsname (Crane 1975) für *U. thayeri* wird überflüssig.

Literatur

- Albrecht, H. & von Hagen, H. O., 1981: Differential weighting of electrophoretic data in crayfish and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). – Comp. Biochem. Physiol., **70B**: 393–399. Oxford.
- Altevogt, R. & Altevogt R., 1968: *Uca rapax* (Ocypodidae) – Balz. – Film E 1291 der Encyclopaedia Cinematographica. Göttingen.
- Bott, R., 1973: Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uca*-Arten (Decapoda: Ocypodidae). – Senckenbergiana biol., **54**: 315–325. Frankfurt.

- Crane, J., 1975: Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. – Princeton, XXIII + 736 pp.
- Hagen, H. O. von, 1970: Verwandtschaftliche Gruppierung und Verbreitung der Karibischen Winkerkrabben (Ocypodidae, Gattung *Uca*). – Zool. Meded., **44**: 217–235. Leiden.
- , 1971/1972: *Uca leptodactyla* (Ocypodidae) – Balz. – Film E 1421 der Encyclopaedia Cinematographica und Filmbeschreibung. Göttingen.
 - , 1972/1973: *Uca thayeri* (Ocypodidae) – Balz. – Film E 1424 der Encyclopaedia Cinematographica und Filmbeschreibung. Göttingen.
 - , 1980: A key to the "x-species" of North American fiddler crabs. – Zool. Meded., **55**: 87–96. Leiden.
 - , 1983: Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of Neotropical fiddler crabs. I. Waving display. – Behaviour, **83**: 229–250. Leiden.
- Oliveira, L. P. H. De, 1939: Contribuição ao conhecimento dos crustaceos do Rio de Janeiro. Genero *Uca* (Decapoda: Ocypodidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, **34**: 115–148. Rio de Janeiro.