

ZOOLOGISCHE MEDEDELINGEN

UITGEGEVEN DOOR HET

RIJKSMUSEUM VAN NATUURLIJKE HISTORIE TE LEIDEN
(MINISTERIE VAN CULTUUR, RECREATIE EN MAATSCHAPPELIJK WERK)

Deel 44 no. 15

12 februari 1970

VERWANDTSCHAFTLICHE GRUPPIERUNG UND VERBREITUNG DER KARIBISCHEN WINKERKRABBen (OCYPODIDAE, GATTUNG *UCA*).

von

H. O. v. HAGEN

Zoologisches Institut der Universität (TH) Karlsruhe, Deutschland

Mit 2 Textfiguren

EINLEITUNG

Bei einem Aufenthalt auf der westindischen Insel Trinidad in den Jahren 1965/66 hatte ich Gelegenheit, die meisten karibischen Winkerkrabben der Gattung *Uca* sowie Daten über ihre Biologie, Ökologie und Verbreitung zu sammeln. Ein Teil des Materials, d.h. Vertreter aller 9 auf Trinidad gefundenen Arten, wurde dem Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, zur Verfügung gestellt, ebenso einige der bei einem kurzen Aufenthalt 1966 bei Colon, Panama, gesammelten Winkerkrabben.

Zu den morphologischen Untersuchungen am eigenen Material konnte ich 1968 ergänzend die etwas über tausend Exemplare zählende Kollektion ostamerikanischer Winkerkrabben des Zoologischen Staatsmuseums, Hamburg, hinzuziehen. Dabei zeigt es sich, daß die Fundorte dieser Sammlung, die von 1888 bis 1953 zusammengetragen wurde, dazu zwingen, die bisherigen Vorstellungen über die Verbreitungsgrenzen der karibischen Winkerkrabben teils etwas, teils erheblich zu revidieren.

Die Mitteilung dieser Fundorte wird in der vorliegenden Arbeit verbunden mit einigen Überlegungen zum Verbreitungsmuster der atlantischen *Uca*-Arten, zumal hier eigene, auf Trinidad gewonnene Daten über artspezifische Unterschiede in den Biotopansprüchen zur Erklärung herangezogen werden können. Den Angaben über die Verbreitung wird eine Aufstellung von Verwandtschaftsgruppen innerhalb der karibischen Winkerkrabben vorausgeschickt, weil nicht wenige regionale Untersuchungen über amerikanische Decapoden eine gewisse Unsicherheit hinsichtlich der sachgemäßen Gruppierung der jeweils aufgeführten *Uca*-Arten verraten, obwohl die Vorausset-

zungen für eine Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse inzwischen einigermaßen gegeben sind.

Wie bei vielen zoogeographischen Studien kommt man auch in dieser nicht ohne ein Argumentieren mit dem Fehlen bestimmter Arten in bestimmten Gebieten aus. Man muß sich jedoch dessen bewußt bleiben, daß die Decapoden-Fauna der karibischen Litorale bisher sehr ungleichmäßig erforscht ist und manche Verbreitungslücke oder -grenze nur den Mangel an intensiver Sammeltätigkeit an den betreffenden Küsten widerspiegelt. Allerdings sind Überraschungen eher vom mittel- und südamerikanischen Festland zu erwarten und weniger von den westindischen Inseln, über deren Süßwasser- und Land-Decapoden seit kurzem eine umfassende Studie vorliegt (Chace & Hobbs, 1969), die auf rezenten Sammlungen, einer Revision des Materials des U.S. National Museum, Washington, und einer kritischen Durchsicht der älteren und neueren einschlägigen Literatur basiert und auch *Uca* berücksichtigt. Speziell für die Winkerkrabben der Niederländischen Antillen ist laut Holthuis (1967) eine Untersuchung in Vorbereitung.

Im Titel der vorliegenden Arbeit ist das Wort „westindisch“ mit Absicht vermieden worden, da außer den Inseln auch Teile des Festlands in die Betrachtung mit einbezogen werden sollen, sofern sie das Karibische Meer umsäumen. Zwar gilt der Satz „The boundaries of the Caribbean region have never been clearly established“ (Macpherson, 1963: viii), doch kann man sinngemäß als „karibisch“ alle atlantischen Festlandküsten zwischen der Halbinsel Yucatan und der Insel Trinidad bezeichnen und außerdem sämtliche kleinen und großen westindischen Inseln von Aruba bis zu den Bahamas. Das so abgegrenzte Gebiet enthält insgesamt 10 *Uca*-Arten und damit zugleich alle bisher bekannten Winkerkrabben, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in den atlantisch-neotropischen Litoralen haben.

Der Trinidad-Aufenthalt wurde ermöglicht durch ein Stipendium der „Stiftung Volkswagenwerk“, außerdem durch die Unterstützung der Deutschen Ibero-Amerika-Stiftung und der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Gastliche Aufnahme fand ich im Zoology Department, University of the West Indies, St. Augustine, Trinidad. Herrn Dr. L. B. Holthuis (Leiden) danke ich für die Möglichkeit, Material von *U. speciosa* im Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden zu untersuchen, und für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Herr Dr. G. Hartmann (Hamburg) sandte mir freundlicherweise große Teile der *Uca*-Sammlung des Zoologischen Staatmuseums Hamburg zur Bearbeitung zu. Die beiden genannten Museen werden im Text abgekürzt durch die Bezeichnungen „Hamburg“ und „Leiden“ wiedergegeben.

VERWANDTSCHAFTLICHE GRUPPIERUNG

I. Vorbemerkungen

Die meisten Autoren, die amerikanische Winkerkrabben abhandeln, vertreten lediglich durch die Reihenfolge, die sie bei der Arten-Aufzählung

wählen, sowie durch Vergleiche bestimmter, als „verwandt“ bezeichneter Arten, welche Formen sie für zusammengehörig halten (z.B. Rathbun, 1918; nur Chace & Hobbs, 1969, ordnen nach dem Alphabet). Eine explizite Gruppierung nehmen jedoch Crane (1941) und Bott (1954) vor. Crane unterscheidet 6 Gruppen (mit den arabischen Ziffern 1-6 benannt), Bott nur 3, und zwar die Untergattung *Uca* s.str. und die Untergattung *Minuca*, letztere weiter untergliedert in eine *galapagensis*- und eine *leptodactyla*-Gruppe. Beide Einteilungen sind primär auf Arten der amerikanischen Pazifikküste zugeschnitten. Doch haben die Autoren zugleich (Bott, 1954) oder später (Crane, 1943b) auch karibische *Uca*-Arten mit einbezogen (die *leptodactyla*-Gruppe von Bott ist sogar nach einer karibischen Art benannt).

Die hier vorgeschlagene Aufgliederung geht umgekehrt von den atlantischen Arten aus und zieht Vergleiche zu den pazifischen. Alle aufgestellten Gruppen haben auch Vertreter an der amerikanischen Westküste. Doch muß vorläufig offen bleiben, ob es dort noch weitere Gruppen gibt und ob auch dort die zur Gruppen-Abgrenzung ausgewählten Merkmale generell geeignet sind.

Da laut Crane (1957) von dieser Autorin eine Revision der gesamten Gattung *Uca* geplant ist, sind nomenklatorische Vorschläge im engeren Sinne gegenwärtig nicht vertretbar, umso weniger, als sie mißlicherweise wieder (wie bei Bott, 1954) von einem relativ geringen Ausschnitt der Gattung ausgehen müßten. Indessen erscheint eine Gruppierung ohne nomenklatorischen Konsequenzen gerechtfertigt.

Für alle im folgenden vorgeschlagenen Einteilungen gibt es morphologische Gründe, doch ist es z.T. nicht ein einzelnes Hauptmerkmal, sondern eine kompliziertere Merkmalskombination, welche die Gruppen unterscheidet. In diesen Fällen wurde das Verhalten herangezogen, das gerade bei amerikanischen Winkerkrabben recht gut bekannt ist (Crane, 1941, 1943b, 1958; Salmon, 1967; Salmon & Atsides, 1968b; v. Hagen, in Vorbereitung).

Die zur Benennung gewählten Adjektive werden jeweils in Klammern durch sinngemäße deutsche und in zwei Fällen auch durch englische Ausdrücke ergänzt. In den Erläuterungen der Gruppen sind Vergleiche mit den erwähnten Einteilungen von Crane und Bott zu finden. Die Reihenfolge der Gruppen innerhalb der Übersicht richtet sich nach der Körpergröße (beginnend mit den größten Arten) und ist nicht als Ausdruck der phylogenetischen Entwicklungshöhe der Arten gemeint. Um eine Vorstellung der jeweiligen Körpergrößen zu vermitteln, werden für die karibischen Arten die bisher bekannten Maximalmaße (Carapaxbreite \times Carapaxlänge) mit dem zugehörigen Fundort jeweils in Klammern angegeben.

2. Die Gruppen

Gruppe A. — Asphalope oder riegeläugige Arten.

Erläuterung. — In der Augengrube befindet sich nahe der Basis des Augenstiels ein aufrechter „Halterungszahn“ (v. Hagen, 1970), der ein Ausschwenken des Augenstiels in ventraler Richtung innerhalb der zu breiten Orbita verhindert. Vermutlich beruhen entsprechende „Riegel“ bei der Gattung *Ocypode* (z.B. *O. quadrata*) und den Gecarciniden (z.B. *Cardisoma guanhumi*) auf Konvergenz. — Diese Gruppe entspricht weitgehend der „group 1“ bei Crane (1941) und der Untergattung *Uca* s.str. bei Bott (1954), umfaßt jedoch (abweichend von beiden genannten Autoren) auch die ostatlantische, breitstirnige *U. tangeri* (Begründung bei v. Hagen, 1970), weshalb die sonst zur Gruppenabgrenzung herangezogene Stirnbreite hier ungeeignet wurde.

a. Leucodactyle Arten (Weißdaumen).

Erläuterung. — Der Dactylus der Winkschere ist stets viel heller als Palma und Index (Pollex), meist weiß oder weißlich (seltener hell cremefarben, hellgelb oder hellrosa).

Karibisch: *U. major* (Herbst) (35,8 × 20,7 mm, Diego Martin River, Trinidad).

Atlantisch-nichtkaribisch: *U. tangeri* (Eydoux).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. stylifera* (H. Milne Edwards), *U. princeps* (Smith).

b. Chromodactyle Arten (Dunkeldaumen).

Erläuterung. — Der Dactylus der Winkschere ist nicht weiß, sondern ähnlich gefärbt wie die übrige Schere.

Karibisch: *U. maracoani* (Latreille) (46 × 28 mm, Cayenne, Französisch-Guayana, Guinot-Dumortier, 1959).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. insignis* (H. Milne Edwards), *U. pizarri* v. Hagen.

Gruppe B. — Eleutherope oder freiäugige Arten.

Erläuterung. — Der für Gruppe A beschriebene intraorbitale Halterungszahn fehlt.

I. Hormoneume Arten (Ruckwinker, „jerkers“) (= Schornsteinbauer).

Erläuterung. — Hin- und Rückweg der winkenden Schere bestehen jeweils aus zwei bis mehreren großen oder kleinen Rucken (selten aus je einer

einzigsten Ruckbewegung). Der Name „jerker“ wurde von Crane (1943b) geprägt. Viele Arten bauen regelmäßig oder gelegentlich zylindrische Ringwälle („Schornsteine“) um den Eingang ihrer Wohnhöhle (Näheres bei v. Hagen, 1970). — Diese Gruppe ist weitgehend den Gruppen 2 und 3 bei Crane (1941) und der *galapagensis*-Gruppe von *Minuca* bei Bott (1954) vergleichbar.

a. *vocator*-Gruppe

Erläuterung. — Stirn breit. Die beiden dactylus-nahen Tuberkelreihen auf der Palma-Innenseite der Winkschere verlaufen nicht parallel, sondern die proximale Reihe beschreibt einen Bogen um die distale.

Karibisch: *U. vocator* (Herbst) (= *U. murificenta* Crane) (36,1 × 22,5 mm, El Socorro, Trinidad). *U. mordax* (Smith) (26,5 × 17,2 mm, Rio Ulua, Honduras, Senckenberg-Museum, Frankfurt, Nr. 1858) ¹⁾. *U. burgersi* Holthuis (= *Gelasimus affinis* Streets) (22,2 × 15,2 mm, Manzanilla Bay, Trinidad).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. lanigera* v. Hagen, *U. schmitti* Crane.

b. *rapax*-Gruppe

Erläuterung. — Stirn breit. Die beiden dactylus-nahen Tuberkelreihen auf der Innenseite der Winkscheren-Palma laufen einander parallel.

Karibisch: *U. rapax* (Smith) (34 × ca. 21,5 mm²), Surinam, Holthuis, 1959).

Atlantisch-nichtkaribisch: *U. pugnax* (Smith), *U. minax* (Le Conte).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. herradurensis* Bott, *U. galapagensis* Rathbun.

c. *thayeri*-Gruppe

Erläuterung. — Stirn schmal. Merus der Gehbeine wenigstens beim Weibchen extrem verbreitert.

Karibisch: *U. thayeri* Rathbun (29,3 × 18,7 mm, Cocorite Swamp, Trinidad).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. tomentosa* Crane, *U. umbratila* Crane.

1) Gelegenheit zur Überprüfung dieses auch von Bott (1954) erwähnten *mordax*-Materials fand ich während meiner Arbeit an der Sammlung des Senckenberg-Museums, über die im übrigen anderenorts (v. Hagen, 1968) berichtet wurde. De Oliveira (1939) nennt als maximale Carapaxbreite von *U. mordax* 32 mm. Leider gibt der Autor von dieser Art keinerlei Abbildungen, und die Beschreibung reicht für ein definitives Urteil über die Identität der gemeinten Form nicht aus.

2) Carapaxlänge geschätzt durch Vergleich mit den Maximaldaten von Trinidad: 29,1 × 18,6 mm, Guayaguayare Bay.

II. Rhytoneume Arten (Schwingungswinker).

Erläuterung. — Hin- und Rückweg der winkenden Schere sind nicht jeweils in Einzelrucke unterteilt. Meist besteht der gesamte Winkakt aus einer einzigen flüssigen Bewegung.

a. Sectocaude Arten (Kerbenschwänze) (= Trommler, „rappers“).

Erläuterung. — Alle Segmentgrenzen auf der Außenseite des Abdomens sind erhalten. — Die Vibrationserzeugung geschieht (ähnlich wie bei den asphalopen Arten) durch Klopfbewegungen der Winkschere („rapping“, Crane, 1941). Die einzelnen Schläge sind für das menschliche Ohr unterscheidbar. Diesen Typ der Lautproduktion beschrieb Dembowski (1925) für *U. pugilator*, Crane (1943b) für *U. cumulanta*, Salmon (1967) für *U. speciosa* und Salmon & Atsides (1968b) für *U. spinicarpa*. — Diese Gruppe kann mit Teilen der „group 4“ bei Crane (1941) und Ausschnitten aus der *leptodactyla*-Gruppe von *Minuca* bei Bott (1954) verglichen werden.

Karibisch: *U. speciosa* (Ives) (16,9 × 10,8 mm, Piscaderabaai, Curaçao, Leiden Nr. D 21193). *U. cumulanta* Crane (18,1 × 11,4 mm¹), Diego Martin River, Trinidad).

Atlantisch-nichtkaribisch: *U. pugilator* (Bosc), *U. spinicarpa* Rathbun und vielleicht²) *U. subcylindrica* (Stimpson).

Ostpazifisch, näher verwandt: *U. mertensi* Bott, *U. festae* Nobili, *U. coloradensis* (Rathbun).

b. Fusocaude Arten (Glattschwänze) (= Windschirmbauer, „shelter-builders“).

Erläuterung. — Das 5. und 6. Abdominalsegment sind so verschmolzen, daß die Segmentgrenze auf der Außenseite des Abdomens fehlt oder deutliche Unterbrechungen aufweist. Viele Arten dieser Gruppe legen hauben- oder türmchenartige Aufbauten („Windschirme“) neben der Höhlenmündung an, von Crane (1941) „shelters“ genannt. Diese Bauwerke findet man zwar auch gelegentlich in anderen *Uca*-Gruppen, nirgends aber so häufig und in einer so elaboraten Form wie hier. — Die Gruppe ist mit Teilen der „group 5“ bei Crane (1941) und dem Mittelteil der *leptodactyla*-Gruppe von *Minuca* bei Bott (1954) vergleichbar.

Karibisch: *U. leptodactyla* Rathbun (12,3 × 7,5 mm, Nariva River, Trinidad).

¹) Die Längenangabe von 18 mm bei Chace & Hobbs (1969: 212) beruht auf einer irrtümlichen Verwendung der Carapaxbreite (Chace, brieflich). Statt 18 muß es 11 heißen.

²) Es war mir bisher nicht möglich, Material von dieser Art zu untersuchen.

Atlantisch-nichtkaribisch: *U. uruguayensis* Nobili.

Ostpazifisch, verwandt: *U. terpsichores* Crane, *U. stenodactylus* (H. Milne Edwards & Lucas).

VERBREITUNG

1. Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten

Gibt man als Endpunkte des westatlantischen Verbreitungsgebietes einer litoralen Tierart z.B. einen Ort auf Florida und eine brasilianische Küstenstadt an, so bleibt unklar, wie die betreffende Art im karibischen Raum

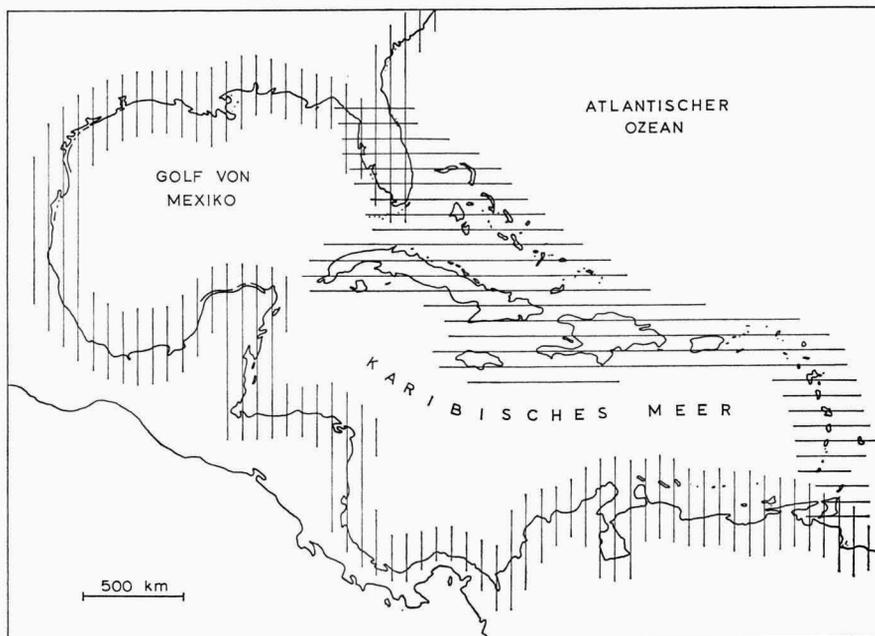


Fig. 1. — Unterscheidung von Festlandbereich (vertikal schraffiert) und Inselbereich (horizontal schraffiert), um eindeutige Angaben über die Verbreitungsgrenzen der karibischen *Uca*-Arten zu ermöglichen (s. Text). Die Halbinsel Florida und die Insel Trinidad (beide vertikal und horizontal schraffiert) stellen Übergangsbereiche dar und müssen manchmal in beiden Bereichen genannt werden.

verbreitet ist, und es bedarf erläuternder Zusätze. Es erscheint daher am einfachsten, von vornherein zwischen zwei Bereichen zu unterscheiden (Fig. 1): einem „Festlandbereich“ (von der Ostküste Nordamerikas über Florida, die Golfküste und die mittelamerikanische Ostküste bis zur Nord- und Ostküste Südamerikas) und einen „Inselbereich“ (von der Halbinsel Florida über die Bahamas und die Großen und Kleinen Antillen bis Trinidad).

Dabei ist es sinnvoll, die festlandnahen Kleinen Antillen, die sogenannten „Inseln unter dem Winde“ (Aruba bis Trinidad)¹⁾, in den Festlandbereich mit einzubeziehen. Zwar darf man nicht erwarten, daß alle Festland-Arten auch auf diesen Inseln vorkommen, doch muß man es umgekehrt für sehr wahrscheinlich halten, daß die von den „Inseln unter dem Winde“ gemeldeten Arten auch entsprechende Biotope der gegenüberliegenden Festlandküsten bewohnen. Es ist also anzunehmen, daß *U. speciosa* und *U. thayeri* eines Tages auch in Venezuela gefunden werden.

Bei der nun folgenden Einzelaufstellung wird der Inselbereich meist recht summarisch behandelt. Für eine genauere Aufgliederung nach einzelnen Inseln s. Chace & Hobbs (1969) und Holthuis (in Vorbereitung).

Alle Verlagerungen der bisher gültigen Verbreitungsgrenzen sind an den genaueren, in Klammern gegebenen Belegen zu erkennen, bei denen auch die Anzahl der gefundenen Tiere genannt ist.

Uca maracoani (Latreille, 1802-1803)

Festlandbereich: Pedernales, Venezuela (Crane, 1943b) und Trinidad (Crane, 1958) bis Cananéia, Staat São Paulo, Brasilien (Gerlach, 1958). — Für eine kontinuierliche Verbreitung innerhalb dieser Grenzen sprechen bereits die bei Rathbun (1918) angegebenen Fundorte aus Französisch-Guayana und Brasilien.

Inselbereich: Fehlend. Das Jamaika-Vorkommen (Sloane, 1725, zitiert bei Rathbun, 1918) ist bisher nicht bestätigt worden.

Uca major (Herbst, 1782)

Festlandbereich: Curaçao (Holthuis, 1959: 277) und Venezuela (Crane, 1957) bis Trinidad (Diego Martin River, 1965/66, eigene Sammlung: 23 ♂♂ und 8 ♀♀, z.T. Leiden Nr. D 23035). — Die bei Rathbun (1918) zitierten älteren Notizen über Vorkommen in Mexiko, Französisch-Guayana und Brasilien bedürfen der Bestätigung.

Inselbereich: Bahamas, Große Antillen, Kleine Antillen bis Guadeloupe (Rathbun, 1918; Chace & Hobbs, 1969). — Für die Großen Antillen ist ein bisher unbekanntes Vorkommen auf Hispaniola zu ergänzen (Haiti, 1888, Frau v. Maltzan, Hamburg Nr. K 28885: 1 ♂ und 1♀; Haiti, Hamburg Nr. K 2991: 5 ♂♂ und 10 ♀♀).

1) Ein Sammelname für diese Inseln scheint im Englischen zu fehlen. Die „Leeward Islands“ und „Windward Islands“ gehören nach unserem Sprachgebrauch beide zu den „Inseln über dem Winde“, d.h. zu den Kleinen Antillen von den Jungferninseln bis Tobago.

Uca vocator (Herbst, 1804)

Festlandbereich: Belize, Britisch-Honduras (Holthuis, 1959; Chace & Hobbs, 1969) bis Ilha de Marajó, Amazonas-Mündung, Brasilien (Rio Soure, 1922/23, W. Ehrhardt, Hamburg Nr. K 5833, 28891: 23 ♂♂ und 7 ♀♀). — Für eine kontinuierliche Verbreitung sprechen Vorkommen in Livingston und Pto. Barrios, Guatemala (Hamburg Nr. K 28893), Colon, Panama (Hamburg Nr. K 28894), Maracaibo und Pedernales, Venezuela (Crane, 1943b), Trinidad (Holthuis, 1959) und Surinam (Holthuis, 1959).

Inselbereich: Nur Tobago (Holthuis, 1959) und Dominica (Chace & Hobbs, 1969).

Uca mordax (Smith, 1870)

Festlandbereich: Livingston und Pto. Barrios, Guatemala (1912, Kptn. W. Schwinghammer, Hamburg Nr. K 28897: 13 ♂♂ und 4 ♀♀) bis Joinville, Staat Sta. Catarina, Brasilien (1911, W. Ehrhardt, Hamburg Nr. K 2995: 132 ♂♂ und 20 ♀♀). — Für eine kontinuierliche Verbreitung sprechen Vorkommen in Colon, Panama (Hamburg Nr. K 28876), Venezuela (Crane, 1943b), Trinidad (Crane, mündlich; 1965/66, eigene Sammlung, z.T. Leiden Nr. D 23039), Surinam (Holthuis, 1959), Belém, Staat Pará, Brasilien (Smith, 1870) und Santos, Staat São Paulo, Brasilien (Hamburg Nr. K 2986).

Inselbereich: Fehlend. Alle bisher von Florida, den Bahamas und Antillen gemeldeten *mordax*-Funde (s. vor allem Rathbun, 1918) sind zu *U. burgersi* zu rechnen (Holthuis, 1967).

Uca burgersi Holthuis, 1967

Festlandbereich: Livingston und Pto. Barrios, Guatemala (1912, Kptn. bis São Francisco do Sul, Staat Sta. Catarina, Brasilien (1912, W. Ehrhardt, Hamburg Nr. K 28880: 1 ♂). — Für eine kontinuierliche Verbreitung sprechen Funde aus Nautla und Casitas, Veracruz, Mexiko (Holthuis, 1967, vgl. bei Buitendijk, 1950, unter *U. mordax*), Progreso, Guatemala, und Sta. Marta, Kolumbien (1966, Sammlung R. Altevogt, Münster/Westf.), Colon, Panama (Hamburg Nr. K 28881), Aruba, Curaçao, Bonaire (Holthuis, 1967), Trinidad (1965/66, eigene Sammlung, z.T. Leiden Nr. D 23040) und folgenden brasilianischen Staaten: Ceará (Hamburg Nr. K 3020), Pernambuco (Hamburg Nr. K 3000, 3102), Espírito Santo (Hamburg Nr. K 28883), Guanabara (Hamburg Nr. K 8156, 28882), São Paulo (Hamburg Nr. K 26548, 28868, 28892), Paraná (Hamburg Nr. K 28866).

Inselbereich: Daytona, Nordost-Florida (Salmon, 1967, als *U. mordax*)

über Bahamas, Große und Kleine Antillen bis Trinidad (Holthuis, 1959, 1967; Chace & Hobbs, 1969).

Uca rapax (Smith, 1870)

Festlandbereich: Crescent Beach, Nordost-Florida (Tashian & Vernberg, 1958, vgl. Miller & Vernberg, 1968) bis zum Staat Sta. Catarina, Brasilien (Chace & Hobbs, 1969). — Bereits die bei Rathbun (1918) aufgeführten Fundorte verbürgen eine kontinuierliche Verbreitung von Florida über die Golfküste und entlang den atlantischen Küsten von Mittel- und Südamerika. Das Hamburger Museum enthält unter anderem Material aus den vier Staaten südlich der von Rathbun (1918) als Begrenzungspunkt angegebenen Stadt Rio de Janeiro, und zwar aus Guanabara (Nr. K 8141), São Paulo (Nr. K 28864), Paraná (Nr. K 3037) und Sta. Catarina (Nr. K 3022, 28863, 28870, 28872) mit der Ilha de Sta. Catarina (Nr. K 3022) als südlichem Fundort.

Inselbereich: Florida, Bahamas, Große und Kleine Antillen bis Trinidad (Rathbun, 1918; Chace & Hobbs, 1969).

Uca thayeri Rathbun, 1900

Festlandbereich: Colon, Panama (27.4.1966, eigene Sammlung: 13 ♀♀, z.T. in Leiden Nr. D 25619) bis São Francisco do Sul, Staat Sta. Catarina, Brasilien (1911, W. Ehrhardt, Hamburg Nr. K 3024: 9 ♂♂ und 4 ♀♀; 1912, W. Ehrhardt, Hamburg Nr. K 2877: 38 ♂♂ und 30 ♀♀). — Für eine kontinuierliche Verbreitung sprechen Vorkommen auf Curaçao (Holthuis, 1959: 277), Trinidad (Crane, 1957, 1958), Surinam (Holthuis, 1959) und Nord- und Mittelbrasilien (Rathbun, 1918).

Inselbereich: Jacksonville Beach, Nordost-Florida (Miller & Vernberg, 1968) und Sarasota, West-Florida (Salmon, 1967) bis Große Antillen (Rathbun, 1918; Chace & Hobbs, 1969). Im Bereich der Kleinen Antillen ist nur ein isoliertes Vorkommen auf Guadeloupe bekannt (Chace & Hobbs, 1969). — Bisher unbekanntes Ergänzung für die Großen Antillen: Hispaniola (Hamburg Nr. K 3001, 28895: 30 ♂♂ und 25 ♀♀. Angaben wie bei *U. major*).

Uca cumulanta Crane, 1943

Festlandbereich: Colon, Panama (27.4.1966, eigene Sammlung: 13 ♂♂ und 6 ♀♀, z.T. Leiden Nr. D 25618) bis Paramaribo, Surinam (Holthuis, 1959), einschließlich Curaçao (Chace & Hobbs, 1969), Venezuela (Crane, 1943b) und Trinidad (Crane, 1957, 1958).

Inselbereich: Fehlend.

Uca speciosa (Ives, 1891)

Festlandbereich: Casitas, Veracruz, Mexiko (Buitendijk, 1950) und Halbinsel Guatemala (Chace & Hobbs, 1969) bis Curaçao (Holthuis, 1959: 277).

Inselbereich: Cape Kennedy, Ost-Florida (Miller & Vernberg, 1968) und Piney Island, Nordwest-Florida (Salmon, 1967) bis Kuba und Jamaika (Chace & Hobbs, 1969).

Uca leptodactyla Rathbun, 1898

Festlandbereich: Mexiko (Rathbun, 1918) bis zum Staat Sta. Catarina, Brasilien (Chace & Hobbs, 1969). — Für eine kontinuierliche Verbreitung sprechen Vorkommen auf Curaçao (Holthuis, in Vorbereitung), in Venezuela (Crane, 1957), auf Trinidad (1965/66, eigene Sammlung, z.T. Leiden Nr. D 23042) und an zahlreichen Orten entlang der brasilianischen Küste (Rathbun, 1918). Das Hamburger Museum verzeichnet als südlichsten Fundort im Staate Sta. Catarina die Stadt São Francisco do Sul (Nr. K 28859).

Inselbereich: West-Florida (Rathbun, 1918), Bahamas, Große und Kleine Antillen (Rathbun 1918; Chace & Hobbs, 1969) bis Trinidad. — Für die Großen Antillen ist ein bisher unbekanntes Vorkommen auf der Insel Hispaniola zu ergänzen (Monte Cristi, Dominikanische Republik, 1935, P. Thumb, Hamburg Nr. K 28877: 1 ♂).

2. Das Verbreitungsmuster

a. Artenzahl-Gradienten

Um das Verbreitungsmuster, d.h. die regionalen Unterschiede in der Artenkombination, aufzuzeigen, wurde das gesamte Gebiet zwischen dem nord- und südamerikanischen Subkontinent in eine Reihe von Bezirken oder Einheiten aufgeteilt (Fig. 2). Die Festlandbezirke tragen die Kennziffer 1, die Inselbezirke die Kennziffer 2. Die Umrisslinien der Einheiten sind innerhalb des karibischen Raums durchgezogen, außerhalb gestrichelt gezeichnet. In den zugehörigen Artenlisten (Legende von Fig. 2) wurden alle nicht-karibischen *Uca*-Arten eingeklammert.

Vergleicht man die Artenlisten der einzelnen Einheiten miteinander, so kommt man zunächst zu folgenden Feststellungen:

1) Am artenreichsten (d.h. alle 10 karibischen Arten beherbergend) ist die Südküste der Karibik, also der Bezirk 1e. Seine Grenze zu der wenig artenärmeren Einheit 1d wurde relativ willkürlich bei der Insel Aruba gezogen. Dieser Bezirk 1d ist im Vergleich zu 1e viel unvollkommener unter-

sucht worden. Es ist daher anzunehmen, daß künftige Studien die Grenze noch weiter nach Nordwesten verlagern oder ganz aufheben.

2) Die Zone 1e wird nach Südosten zu offenbar nicht artenreicher, obwohl sie zunächst auf den Äquator zuläuft. Auf der Strecke zur Ostecke Süd-

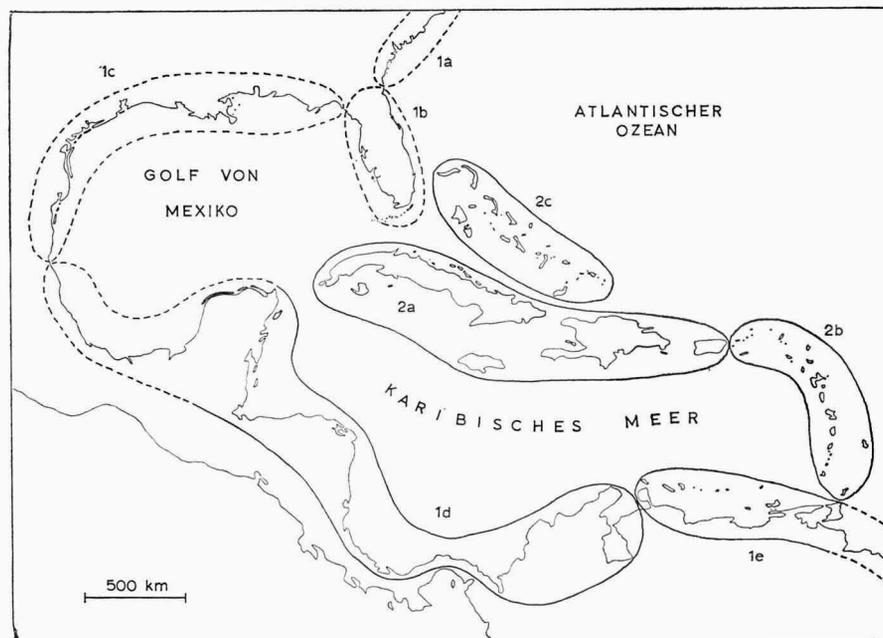


Fig. 2. — Einteilung der Festlandküsten (Kennziffer 1) und Inselküsten (Kennziffer 2) zwischen Nord- und Südamerika in Bezirke (mit kleinen Buchstaben benannt). Die Kleinen Antillen von Aruba bis Trinidad (= „Inseln unter dem Winde“) werden zum Festlandbereich 2e gerechnet. Außerkaribische Bezirksgrenzen sind gestrichelt. — Definition der Bezirke und Aufzählung ihrer *Uca*-Arten (außerkaribische Arten in Klammern):

- 1a. Ostküste Nordamerikas nördlich Jacksonville: (*minax*, *pugilator*, *pugnax*).
- 1b. Halbinsel Florida: *burgersi*, *leptodactyla*, *rapax*, *speciosa*, *thayeri*, (*minax*, *pugilator*, *pugnax*).
- 1c. Golfküste von Florida bis Tampico (Mexiko): *rapax* (*minax*, *pugilator*, *pugnax*, *spinicarpa*, *subcylindrica*).
- 1d. Küsten zwischen Tampico und der Insel Aruba: *burgersi*, *cumulanta*, *leptodactyla*, *mordax*, *rapax*, *speciosa*, *thayeri*, *vocator*.
- 1e. Nord- und Ostküste Südamerikas und „Inseln unter dem Winde“: *burgersi*, *cumulanta* (bis Surinam), *leptodactyla*, *major* (bis Trinidad, ? Cayenne), *maracoani*, *mordax*, *rapax*, *speciosa* (bis Curaçao), *thayeri*, *vocator* (bis Amazonas-Mündung).
- 2a. Grosse Antillen: *burgersi*, *leptodactyla*, *major*, *rapax*, *speciosa*, *thayeri*.
- 2b. Kleine Antillen (nur „Inseln über dem Winde“): *burgersi*, *leptodactyla*, *major*, *rapax*, *thayeri* (nur Guadeloupe), *vocator* (Dominica und Tobago).
- 2c. Bahamas: *burgersi*, *leptodactyla*, *major*, *rapax*.

amerikas bleiben nach unserer bisherigen Kenntnis insgesamt 4 Arten zurück (s. Legende von Fig. 2). Andererseits kommen, wie eine vorläufige Revision der Winkerkrabben Brasiliens (v. Hagen, in Vorbereitung) ergab, wahrscheinlich nicht mehr als 3 endemisch südamerikanische Arten hinzu. Von diesen scheint nur *U. uruguayensis* bis in die gemäßigte Zone vorzudringen, die etwa bei der Ilha de Sta. Catarina beginnt.

3) Bis zum nordamerikanischen Kontinent sind nur 5 karibische Arten (s. unter 1b) vorgedrungen, und zwar haben sie offensichtlich meist den Weg über den Inselbereich eingeschlagen, da nach bisheriger Kenntnis nur eine dieser Arten (*U. rapax*) kontinuierlich über den gesamten Festlandbereich einschließlich der Golfküste (1c) verbreitet ist. Allerdings steht eine neue Bearbeitung der Winkerkrabben der Golfküste (Barnwell, in Vorbereitung) noch aus. Von den 5 endemisch nordamerikanischen Arten¹⁾ sind 3 bis in die gemäßigte Zone (Einheit 1a) hinein verbreitet, die etwa an der Nordost-Grenze von Florida beginnt. Aus diesem Grenzbereich liegen einige Studien über die Temperatur als limitierenden Faktor vor (Übersicht bei Miller & Vernberg, 1968).

Das Gefälle der Artenzahlen, das sich in den drei genannten Punkten ausdrückt, macht wahrscheinlich, daß die atlantisch-amerikanischen Winkerkrabben den Ausgangspunkt ihrer Entwicklung im süd- bis südwestkaribischen Bereich hatten. Diese artenreichsten Gebiete liegen nun aber ihrerseits in größter räumlicher Nähe zu den pazifisch-amerikanischen Winkerkrabben, deren Artenzahl insgesamt mindestens doppelt so groß ist wie die aller atlantischen Arten (v. Hagen, 1968). Die ostpazifischen Vertreter der Gattung *Uca* hatten offensichtlich bereits alle oben erwähnten Gruppen ausgebildet, als sie während der Zeit der tertiären zentralamerikanischen Meeresdurchbrüche (zusammenfassende Darstellung und Literatur bei Koepcke, 1961) in den karibischen Raum eindringen und damit ihre in Südostasien beginnende, ostwärts gerichtete Ausbreitungstendenz fortsetzten, die Briggs (1967b: 570, vgl. Briggs, 1967a) bei anderen Litoraltieren als „eastward colonization movement“ bezeichnet hat. Der letzte Ausläufer dieser westöstlichen Ausbreitungsbewegung ist bei den Winkerkrabben die ostatlantische Art *U. tangeri* (s. v. Hagen, 1970).

Seit dem oberen Pliozän ist die Kommunikation zwischen den *Uca*-Arten des Ostpazifik und denen des Atlantik durch die definitive Bildung der mittelamerikanischen Landenge aufgehoben worden. Manche Grapsiden-Gattungen, die wahrscheinlich ebenso im Tertiär von Westen her in die

1) Der Artcharakter der Formen *U. virens* und *U. longisignalis* Salmon & Atsoides, 1968a (vgl. Salmon & Atsoides, 1968b) ist noch umstritten.

Karibik einwanderten, haben sich seit dieser Zeit so wenig verändert, daß man sie bisher noch als artgleich mit den entsprechenden pazifischen Formen ansieht (z.B. *Aratus pisonii*, *Geograpsus lividus* und *Grapsus grapsus*). Andere (z.B. *Goniopsis cruentata* und *Sesarma roberti*) blieben nach Überquerung des Atlantik ihren karibischen Vorfahren gleich.

Bei *Uca* trat in allen Fällen eine Auseinanderentwicklung ein. Die von Rathbun (1918: 13) vorgenommene Zuordnung von *U. mordax* zu den „species on both sides of the continent“ ist inzwischen dadurch widerlegt, daß Crane (1943a) die pazifischen Vertreter von „*U. mordax*“ mit guten Gründen als gesonderte Art (*U. schmitti*) beschrieb. Einige Arten (vor allem die pazifische *U. insignis* und die atlantische *U. maracoani*) blieben sich zwar bis heute sehr ähnlich, doch sind sie sowohl morphologisch als auch ethologisch geschieden. Die Tatsache, daß zwei geographisch isolierte Arten wie *U. insignis* und *U. maracoani* einen verschiedenen Winktyp zeigen (Beschreibungen bei Crane, 1957, bzw. 1958) und daß andererseits zwei karibische, partiell sympatrische Arten wie *U. mordax* und *U. burgersi* fast identisch winken (v. Hagen, in Vorbereitung), ist ein starkes Argument gegen die allgemeine Gültigkeit der von Crane (1941) geäußerten und inzwischen generell akzeptierten Annahme, daß die Ausbildung spezifischer Winktypen mit ethologischer Artisolierung zusammenhänge.

Die Suche nach pazifisch-atlantischen Parallelarten (Rathbun, 1918; Bott, 1954; v. Hagen, 1968) ist wichtig für die Einschätzung der Zahl der nachtertiären Abspaltungen im karibischen Raum. Am besten lassen sich bisher die Verhältnisse bei der Gruppe der hormoneunen Arten überschauen. Die Arten *U. thayeri*, *U. rapax*, *U. vocator*, *U. mordax* haben jeweils eine direkte pazifische Entsprechung (*U. tomentosa*, *U. herradurensis*, *U. lanigera*, *U. schmitti*), nicht aber die Arten *U. burgersi*, *U. pugnax* und *U. minax*. Diese lassen sich zwanglos als sekundäre Abspaltungen von *U. mordax* (*U. burgersi*) bzw. von *U. rapax* (*U. pugnax*, *U. minax*) verstehen. Ähnlich wird sich *U. cumulanta* sekundär von *U. speciosa* getrennt haben, deren pazifische Parallelart *U. mertensi* ist. Eine Hilfe bei der Unterscheidung zwischen karibisch primär und sekundär bildet eine Erscheinung, die man „Detomentation“ nennen kann, nämlich die Abnahme von Wollhaar (besonders auf Carapax und Beinen) im Zuge der Entwicklung. Bereits die karibischen Primärarten zeigen in der Regel (Ausnahme *U. thayeri*) weniger Wollhaar als ihre ostpazifischen Parallelen (nähere Beschreibung einzelner Beispiele bei v. Hagen, 1968), und diese Tendenz hat sich offenbar im atlantischen Bereich fortgesetzt (s. den Vergleich von *U. speciosa* und *U. cumulanta* bei v. Hagen, 1968, und den von *U. mordax* und *U. burgersi* bei Holthuis, 1959).

Schwierig ist die Frage zu beantworten, warum die kleinen Mangrove-

Arten des Ostpazifik (*U. inaequalis* und Verwandte, maximale Carapaxbreiten unter 12 mm, s. v. Hagen, 1968) keinen Vertreter in die Karibik entsandt haben. Vielleicht handelt es sich bei diesen Winkerkrabben um posttertiär entwickelte Arten, die als „Nischenzwerge“ die noch ungenutzten Bereiche zwischen den Höhlen der größeren Arten eroberten. Doch ist es eigenartig, daß sich im atlantischen Gebiet im gleichen Zeitraum nichts Entsprechendes herausbildete. Außerdem sprechen manche primitiven Züge gegen den „späten“ Charakter dieser Gruppe.

b. Festland-Insel-Verteilung

Aus dem Vergleich des Arten-Repertoires der einzelnen Bezirke der Abbildung 2 sind noch weitere Schlüsse zu ziehen:

1) Endemisch für den karibischen Raum ist keinesfalls *U. burgersi*, wie Chace & Hobbs (1969) aus den bisher verfügbaren Verbreitungsdaten schließen mußten, sondern am ehesten noch *U. major* (deren Südgrenze allerdings noch unsicher ist) und in etwas erweitertem Sinn die bis Florida und Mexiko vorkommende *U. speciosa*. Die übrigen 8 karibischen Arten besiedeln mindestens auch die außerkaribische Nordostküste Südamerikas.

2) Es gibt keine typischen Inselarten. Alle 7 Inselbewohner haben auch Festlandbiotope. Umgekehrt gibt es jedoch typische Arten des Festlandbereichs (*U. maracoani*, *U. mordax*, *U. cumulanta*).

3) Allen westindischen Inseln (also den Bezirken mit der Kennziffer 2) sind nur 4 Arten gemeinsam: *U. burgersi*, *U. leptodactyla*, *U. major*, *U. rapax*. Die beiden Arten *U. speciosa* und *U. thayeri* bewohnen (mit Ausnahme von Guadeloupe) nicht die „Inseln über dem Winde“ (2b) und die Bahamas (2c), sondern nur die Großen Antillen (2a).

Die beiden letztgenannten Feststellungen werden verständlich, wenn man auf die Biotopansprüche der karibischen Winkerkrabben rekurriert. Unter den ökologischen Gesichtspunkten, die hier zur Anwendung kommen müssen (Näheres bei v. Hagen, in Vorbereitung, vgl. auch Crane, 1943b), sind vor allem zwei wichtig: das bevorzugte Substrat sowie Grad und Art der Pflanzenbedeckung des Biotops.

Die 4 allen Inseln gemeinsamen Arten (s.o.) besitzen typischerweise eine Vorliebe für sandigen Schlick, außerdem sind sie so weitgehend von der Mangrove emanzipiert, daß sie offene, sonnige und allenfalls von bestimmten Gräsern beschattete Biotope bevorzugen. Diese Arten sind darum auch für kleinere Inseln geeignet, die nur kleine, meernahe, stark sandhaltige Ästuare und keine Mangrove besitzen.

Die übrigen Arten (*U. cumulanta*, *U. maracoani*, *U. mordax*, *U. thayeri*, *U. vocator* und nach Salmon, 1967, wohl auch *U. speciosa*) zeigen eine

größere Affinität zu tonigeren Substraten und sind darum in der Regel auf größere Schwemmlandebenen angewiesen. Bei manchen dieser Arten (besonders *U. mordax*, *U. thayeri*, *U. vocator*) kommt noch eine starke Bindung an schattenspendende Vegetation hinzu. Außer dem Festland können praktisch nur die Großen Antillen derartigen Biotopansprüchen genügen. Es ist darum nicht verwunderlich, daß *U. speciosa* und *U. thayeri* in Westindien fast nur von den Großen Antillen bekannt sind. Das *U. thayeri*-Vorkommen auf Guadeloupe ist eigentlich keine Ausnahme, da diese Insel hinsichtlich Ästuarbildung und Mangrove den Großen Antillen vergleichbar ist (Chace & Hobbs, 1969: 16). Was die Arten *U. cumulanta*, *U. maracoani*, *U. mordax*, *U. vocator* von den Großen Antillen und Guadeloupe fernhält, ist unbekannt.

Sehr eigentümlich ist der Fall *U. vocator*. Als sandfeindliche und schattenliebende Art paßt sie scheinbar ganz und gar nicht auf die mangrovelosen und schwemmlandarmen Kleinen Antillen-Inseln Tobago und Dominica (Fig. 2). Untersuchungen über die Verbreitung dieser Art auf Trinidad ergaben jedoch ein ähnlich widerspruchsvolles Bild: Außer den klassischen Massenbiotopen in den Randbezirken der großen Mangrovegebiete Trinidads (Caroni und Nariva Swamp) gibt es kleinere *U. vocator*-Vorkommen an der gebirgigen Nord- und Nordostküste, die ein stärker westindisches Gepräge trägt und sehr an Tobago erinnert. Die von Dominica bekannte Kombination *U. burgersi* — *U. vocator* (Chace & Hobbs, 1969) ist auch für Nordost-Trinidad typisch (als dritte Art kann besonders *U. rapax* hinzutreten). *U. vocator* bewohnt hier die Innenwinkel kleinster Schwemmlandflächen im Mündungsgebiet von Gebirgsflüßchen und begnügt sich mit dem Schatten von Kokosplantagen oder dichterem Grasvegetation. Populationsgrößen und Körpermaße liegen allerdings entsprechend niedrig.

Bemerkenswert gering sind die Anzeichen dafür, daß es innerhalb des karibischen Raumes ein Konkurrieren und Vikariieren von Arten gibt. Die meisten Konkurrenzprobleme scheinen bei *Uca* durch Größenunterschiede oder Zonierung gelöst zu werden (in Nord-Peru findet man 17 verschiedene Arten auf einer Fläche von nur 250 × 100 m zoniert untergebracht, v. Hagen, 1968). Vielleicht zeigen jedoch die etwa gleichgroßen Arten *U. cumulanta* und *U. speciosa* allzu ähnliche Biotopansprüche und darum Tendenzen, sich gegenseitig zu vertreten. Es wäre wichtig, hier genauere Daten zu gewinnen.

Voraussetzung dafür scheint eine bessere Unterscheidbarkeit der beiden sehr ähnlichen Arten, als sie nach bisherigen Beschreibungen möglich ist. Chace & Hobbs (1969: 203) benutzen in ihrem Bestimmungsschlüssel leider Körperproportionen. Wie sehr sich solche Verhältniszahlen in der Ontogenese verändern können, hat unlängst Barnes (1968) für die Macroph-

thalaminae aufgezeigt. Auch der Vergleich der männlichen Gonopoden trägt bei diesen beiden *Uca*-Arten wenig ein, da die Enden sehr ähnlich geformt sind. Fünf andere Merkmale, die im folgenden genannt werden, können hilfreicher sein. Die ersten drei Unterschiede beziehen sich auf Männchen:

a) *U. cumulanta* besitzt auf der Carpus-Vorderseite des 1. Gehbeins der großscherigen Körperseite eine klare, einfache (seltener doppelte) Längsreihe aus Tuberkeln (Teil eines Stridulations-Apparats), die bei *U. speciosa* fehlt.

b) Die Dactylus-Schneide der Winkschere trägt bei *U. speciosa* meist zwei vergrößerte Zähne (einen distal und einen proximal vom Index-Zahn), bei *U. cumulanta* meist nur einen (distal vom Index-Zahn).

c) Die Zähne des Suborbitalsaums sind bei *U. speciosa* stärker dorsoventral abgeflacht als bei *U. cumulanta*.

Die beiden folgenden Unterschiede gelten für Weibchen:

d) Der Carapax von *U. speciosa* kann ein Wollhaarmuster (Tomentum) besitzen, das aus zwei symmetrischen, V-förmigen Flecken besteht. Der innere Schenkel des V begrenzt die Cardiacal-Region, der äußere läuft ein Stück den Posterolateralsaum hinauf. *U. cumulanta* trägt höchstens kleine Wollhaarflecken innerhalb der H-förmigen Carapax-Depression.

e) Der Merus des vorletzten Gehbeins ist bei *U. speciosa* fast symmetrisch (suboval), bei *U. cumulanta* jedoch proximal deutlich stärker verengt als distal.

Vergleichenes Material: *U. speciosa*, Piscaderabaai, Curaçao, 1956 bzw. 1963/64, Leiden Nr. D 12485, 21193. — *U. cumulanta*, Trinidad, 1965/66, eigene Sammlung, z.T. Leiden Nr. D 23041.

SUMMARY

The fiddler crabs of the Caribbean area (i.e. the continental coasts from Yucatan Peninsula to Trinidad, and the West Indies from Aruba to the Bahamas) are divided into groups or subgroups according to certain morphological or/and behavioural characters.

The distribution of each of the 10 Caribbean *Uca* species is presented separately. Some new data are supplied extending mainly the continental range of the species, especially of *U. burgersi* Holthuis.

To show distribution patterns the whole area between the two subcontinents has been divided into districts or units. The number of species is highest in the Venezuelan district (including the Lesser Antilles from Aruba to Trinidad). This is close to the Pacific area from which the Atlantic fiddlers emigrated by means of the tertiary portals, *U. tangeri* of the Eastern Atlantic being the species that has travelled farthest.

The West Indies are inhabited by 7 species; the smaller islands have only 4 species in common. The latter (*U. burgersi*, *U. leptodactyla*, *U. major*, and *U. rapax*) are rather independent of mangroves and normally live in seaward habitats in sandy mud. Thus they are well fitted for islands with little estuarine development and with mangroves lacking.

LITERATUR

- BARNES, R. S. K., 1968. Relative carapace and chela proportions in some ocypodid crabs (Brachyura, Ocypodidae). — *Crustaceana*, 14: 131-136.
- BOTT, R., 1954. Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. I. Winkerkrabben (*Uca*). — *Senck. biol.*, Frankfurt, 35: 155-180.

- BRIGGS, J. C., 1967a. Dispersal of tropical marine shore animals: coriolis parameters or competition? — *Nature*, London, 216: 350.
- , 1967b. Relationship of the tropical shelf regions. — *Stud. Trop. Oceanogr.* Miami, 5: 569-578.
- BUITENDIJK, A. M., 1950. Note on a collection of Decapoda Brachyura from the coasts of Mexico, including the description of a new genus and species. — *Zool. Meded. Leiden*, 30: 269-282.
- CHACE, F. A. & H. H. HOBBS, 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. — *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 292: 1-258.
- CRANE, J., 1941. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. — *Zoologica*, New York, 26: 297-310.
- , 1943a. *Uca schmitti*, a new species of brachyuran crab from the West coast of Central America. — *Zoologica*, New York, 28: 31-32.
- , 1943b. Crabs of the genus *Uca* from Venezuela. — *Zoologica*, New York, 28: 33-44.
- , 1957. Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). — *Zoologica*, New York, 42: 69-82.
- , 1958. Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). — *Zoologica*, New York, 43: 113-130.
- DEMBOWSKI, J., 1925. On the "speech" of the fiddler crab, *Uca pugilator*. — *Travaux Inst. Néncki*, 3: 1-7.
- GERLACH, S. A., 1958. Die Mangroveregion tropischer Küsten als Lebensraum. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 46: 636-730.
- GUINOT-DUMORTIER, D., 1959. Sur une collection de Crustacés (Decapoda Reptantia) de Guyane Française I. Brachyura (Oxyrhyncha exclus). — *Bull. Mus. Nat. Hist. nat. (Paris)*, 31: 423-434, 510-515.
- HAGEN, H. O. v., 1968. Studien an peruanischen Winkerkrabben (*Uca*). — *Zool. Jb. Syst.*, 95: 395-468.
- , 1970. Zur Deutung langstieliger und gehörnter Augen bei Ocypodiden (Decapoda, Brachyura). — *Forma et functio*, 2 (im Druck).
- HOLTHUIS, L. B., 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). — *Zool. Verhand. Leiden*, 44: 1-296.
- , 1967. On a new species of *Uca* from the West Indian region (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). — *Zool. Meded. Leiden*, 42: 51-54.
- KOEPCKE, H. W., 1961. Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. — *Bonner Geogr. Abhandl.*, 29: 1-320.
- MACPHERSON, J., 1963. Caribbean lands. A geography of the West Indies: i-xii, 1-180. (London).
- MILLER, D. C. & F. J. VERNBERG, 1968. Some thermal requirements of fiddler crabs of the temperate and tropical zones and their influence on geographic distribution. — *Am. Zoologist*, 8: 459-469.
- OLIVEIRA, L. P. H. DE, 1939. Contribuição ao conhecimento dos crustaceos do Rio de Janeiro. Genero *Uca* (Decapoda: Ocypodidae). — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro)*, 34: 115-148.
- RATHBUN, M. J., 1918. The graspid crabs of America. — *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 97: i-xxii, 1-416.
- SALMON, M., 1967. Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (genus *Uca*). — *Anim. Behaviour*, 15: 449-459.
- SALMON, M. & S. P. ATSAIDES, 1968a. Behavioral, morphological and ecological evidence for two new species of fiddler crabs (genus *Uca*) from the Gulf coast of the United States. — *Proc. Biol. Soc. Washington*, 81: 275-290.

- & —, 1968b. Visual and acoustical signalling during courtship by fiddler crabs (genus *Uca*). — *Am. Zoologist*, 8: 623-639.
- TASHIAN, R. E. & F. J. VERNBERG, 1958. The specific distinctness of the fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith) and *Uca rapax* (Smith) at their zone of overlap in north-eastern Florida. — *Zoologica*, New York, 43: 89-92.