

# Wenkkrabben

## krabben met een schaar als een viool

Foto's Bob Entrop

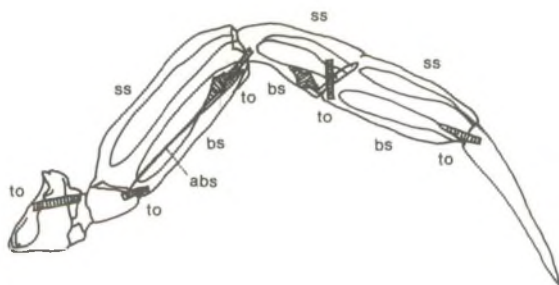
J. Goud



Afb. 1 *Uca pugilator* (Bosc) uit Florida. Links het mannetje met grote schaar; rechts het wijfje.

De wenkkrabben staan in het Engels bekend onder de naam Fiddlercrabs (fiddler = violist), vanwege de grote schaar die de mannetjes bezitten en die enige gelijkenis vertoont met een viool, zeker ook door de houding van de schaar. De Nederlandse naam wenkkrabben slaat op de bewegingen die ze onder andere tijdens de hofmakerij ermee maken. Het geslacht der *Uca*'s (Orde Decapoda; Klasse Crustacea) omvat een 62-tal verschillende soorten die verspreid over de gematigde en tropische streken voorkomen. Algemeen in Noord-Amerika komt de meest bekende soort *Uca pugilator* (Bosc) voor. Hun levenswijze wordt semiterrestrisch genoemd, hetgeen betekent dat zij zowel op het land als in het water kunnen leven.

Ze komen dikwijls in grote getalen voor op zandstranden en moddervlakten. Beschutting tegen de zon en tegen roofvijanden vinden ze in zelf gebouwde holen of soms ook in koepelvormige bouwsels. De vrouwtjes bezitten twee relatief kleine scharen en zijn veel soberder gekleurd dan de mannetjes (afbeelding 1). Deze kleur van de mannetjes varieert van bloedrood tot heldergroen en van korengel tot lichtblauw. Het sociale gedrag, de activiteiten, het voedsel zoeken, de voortplanting en het graafgedrag van deze dieren zijn voor wetenschappers vaak aanleiding geweest een uitgebreid onderzoek te starten. Hierdoor zijn er ons vrij veel interessante feiten van de *Uca*'s bekend.



Afb. 2 Gehoororgaantjes. Vooraanzicht van een looppoot van *Carcinus* waarin aangegeven de positie van de trillingsgevoelige orgaantjes. (Maten sterk overdreven). ss = strekspier, bs = buigspier, to = trillingsgevoelig orgaan, abs = accessorische buigspier. Naar Cohen.

## GELUIDEN MAKEN EN VERSTAAN

De mannetjes produceren een verscheidenheid aan geluiden, vooral tijdens de hofmakerij. Met hun scharen slaan ze op de grond en met hun looppoten maken ze door trillingen geluid. Elke soort heeft zijn eigen karakteristieke geluiden of geluidspatronen.

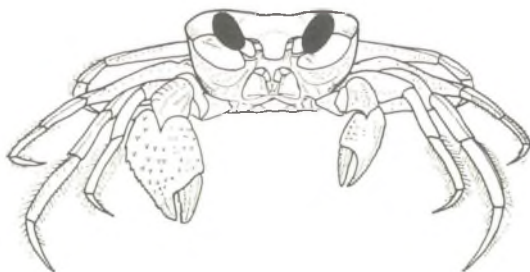
Het geluid is samengesteld uit brede frequentie-gebieden, meestal onder de 2000 trillingen per seconde. Het zijn zachte geluidjes, maar door het substraat doorgegeven blijken ze op een aardige afstand vrouwtjes aan te trekken en het gedrag van andere mannetjes te beïnvloeden.

Uit experimenteel onderzoek is gebleken, dat deze door het substraat verbreide geluiden door de krab waargenomen worden met behulp van trillingsgevoelige orgaantjes, die in de poten zijn gelegen (afbeelding 2). We moeten ons deze orgaantjes vermoedelijk voorstellen als elastiekjes die in de poten gespannen staan en die door gevoelige zenuwuiteinden via het zenuwstelsel in verbinding staan met de hersenen. De wenkkrabben maken dus niet alleen geluid met hun poten maar ze luisteren er ook nog mee.

Verder is aangetoond dat de verschillende soorten ieder gevoelig zijn voor bepaalde toonhoogten; dat zijn juist die toonhoogten die door de soort zelf geproduceerd worden. Dit is een belangrijke eigenschap voor de communicatie, vooral omdat vaak verschillende *Uca*-soorten in één gebied naast elkaar voorkomen. Zonder dit toonhoogte-verschil zou het gevaar bestaan dat vrouwtjeskrabben aangetrokken worden door mannetjes van andere soorten.

Ondanks het feit dat het vrij zachte geluidjes zijn die de krabben maken, kunnen ze tot op een afstand van 75 cm door de soortgenoten worden waargenomen.

Soorten uit het verwante geslacht *Ocypode* (afbeelding 3) zijn in staat om veel hardere geluiden te maken, die zowel via de bodem als door de lucht doorgegeven worden. De geluiden bestaan uit 1000 tot 3000 trillingen per seconde en kunnen door het menselijk oor worden waargenomen. Onderzoek-



Afb. 3 *Ocypode quadrata*, de Caribische spookkrab, die in staat is aardig wat geluid te produceren. Naar Warner.

kers menen dat deze roep van de krabben dient om het territorium af te bakenen. De trillingsgeluiden die via de grond worden doorgegeven kunnen door de krabben zelf tot op een afstand van 10 meter worden waargenomen.

#### HET ZIEN

De ogen van krabben zijn net zoals het insecte oog samengesteld uit facetten. Dit facet oog levert een beeld op dat vergelijkbaar is met een krantefoto: een groot aantal stippen van verschillende intensiteit. Krabben blijken hiermee vrij goed te kunnen zien; wenkkrabben die op een moddervlakte bij laag water aan het fourageren zijn, kunnen een bewegende figuur op 20 à 30 meter afstand waarnemen. De ogen staan op opvallend lange oogstelen, die bij de wenkkrabben, zijwaarts weggeklapt, in de oogkassen opgeborgen kunnen worden.

Lange oogstelen treffen we voornamelijk aan bij krabbesoorten die op een vlak substraat leven, zoals wenkkrabben op zand en moddervlakten.

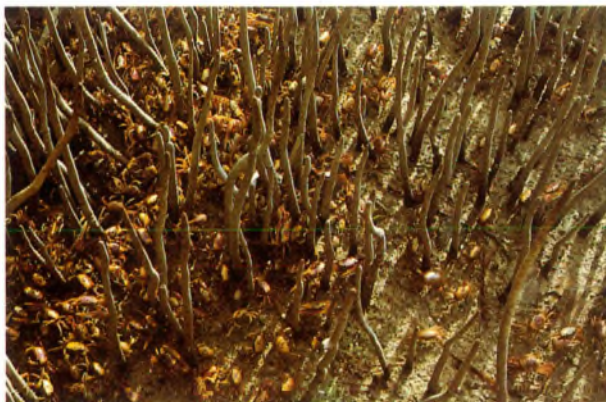
Door de ogen op de lange stelen recht overeind te zetten vergroot de wenkkrab zijn gezichtsveld aanzienlijk. In rotsige, geaccidenteerde terreinen, waar de meeste krabben leven, zal zo'n aanpassing van weinig nut zijn. Om hier het gezichtsveld te vergroten zouden belachelijk lange oogstelen nodig zijn!

Uca's blijken ook in staat te zijn de polarisatierichting van zonlicht te bepalen. Gepolariseerd zonlicht wil zeggen dat de golfjes waaruit het bestaat allemaal hetzelfde gericht zijn.

De richting van de polarisatie is afhankelijk van de invalshoek van het zonlicht ten opzichte van het aardoppervlak. Omdat gedurende de dag de zon stijgt en daalt, zodat de invalshoek verandert, verandert daarmee ook de polarisatierichting van het licht. Bij bewolkte hemel, wanneer toch nog een groot deel van het zonlicht door de wolken heendringt, weet de wenkkrab zich door het bepalen van de polarisatierichting toch op de zon te oriënteren.

Er zijn experimenten gedaan, waarbij de ogen van een aantal wenkkrabben werden afgedekt met polarisatiefiltertjes, zodat het op de ogen vallende licht van polarisatierichting werd veranderd.

Hieruit bleek dat de krabben een fout maakten in de oriëntatie indien zulke filtertjes over de ogen zaten. Wenkkrabben die in beschut water een eind zeewaarts werden gebracht, kozen feilloos de juiste richting naar de kust terug. Werd echter de polarisatierichting door middel van filtertjes over de ogen van richting veranderd, dan bleken de krabben een volkomen foutieve richting te kiezen.



Afb. 4 Wenkkrabben massaal aanwezig op een strand, vluchtend tussen de mangrove wortels, Florida.

Het is gebleken dat deze manier van oriënteren bij de Uca's een vaardigheid is, die ze dienen te leren en die pas volledig ontwikkeld is als de krab na  $\pm$  10 maanden volwassen is. Behalve dat deze krabben een vrij helder waarnemingsbeeld en een aardig groot gezichtsveld hebben en zich kunnen oriënteren op de zon, zijn ze bovendien in staat om kleuren te onderscheiden.

Het is dan ook geen wonder dat het grote moeite kost om deze krabbetjes op het strand zo dicht te naderen dat er een goede close-up foto van te maken is; ze hebben je heel snel in de gaten en het zijn bovendien nog rappe jongens ook (afbeelding 4).

## AKTIVITEITEN

Bij de bestudering van de activiteiten van krabben in het litoraal-gebied realiseren we ons, dat de belangrijkste activiteiten zoals eten, concurrentie en voortplanting een duidelijk ritmische afwisseling vertonen van meer en minder actieve perioden. De dieren zijn aangepast aan een omgeving die ritmische veranderingen vertoont. Krabben in het litoraal-gebied weten te voorspellen wanneer het eb wordt en nemen tijdig maatregelen om niet droog te vallen.

Ook over langere perioden zien we ritmische veranderingen.

Wat betreft de voortplanting is het vaak gunstig dat deze in een bepaalde periode van het jaar plaats vindt. Hierbij treedt een jaarlijks ritme op.

De ritmiek van dieren is noodzakelijkerwijs aangepast aan de ritmiek van hun omgeving. Wat krabben betreft kunnen we een vijftal omgevingsritmen bedenken waarvan hun eigen ritmen afhankelijk zijn:

- de getijdencyclus, grofweg 12.4 uur durende perioden tussen opeenvolgende vloedperioden;
- de 24-uurs cyclus van dag en nacht (licht en donker);
- de 14.8 daagse halvemaancyclus met perioden van het ene springtij tot het volgende springtij;
- de 29.5 daagse maancyclus tussen opeenvolgende volle maanstanden;
- de jaarlijkse cyclus waarbij voor de hogere breedtegraden, temperatuur en daglengte en voor de tropen de afwisseling van regen en droge perioden de belangrijkste omgevingsveranderingen zijn.

De gewenning aan ritmen waar we bijvoorbeeld mee te maken krijgen als we van het ene werelddeel naar het andere vliegen- we raken dan duidelijk ontregeld in ons slaap-en eetritme- is een argument voor het bestaan van een biologische klok. Dit is een verschijnsel dat we bij vele diersoorten aantreffen, zo ook bij de krabben.

Bij litoraalkrabben, zoals onze gewone strandkrab, zien we de grootste activiteit bij hoog water, als hun voedselzoekgebied onder water staat. Ze hebben bovendien een voorkeur voor de nacht, zodat de grootste activiteit wordt waargenomen gedurende het nachtelijk hoogwater. Zodoende ontstaat een activiteitscyclus van 24.8 uur. Een dergelijke hoogwatercyclus met een voorkeur voor het nachtelijk hoogwater zien we bij vrijwel alle krabben die in het litoraal leven.

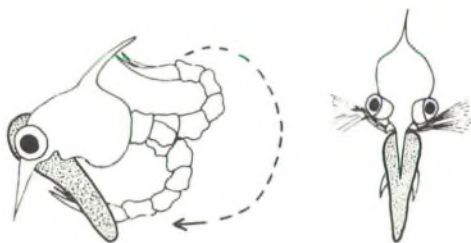
Bij enkele soorten, met name bij de Ocypodidae, waartoe de wenkkwabben behoren, is de cyclus juist omgekeerd omdat deze krabben hun voedsel met laagwater zoeken, waarbij zij zich hoofdzakelijk op de drogere zand-en moddervlakten begeven.

In de tropen zijn wenkkwabben vooral op de dag actief; de soorten uit de meer gematigde streken kunnen ook gedurende de nacht activiteiten vertonen. Het voedsel zoeken gebeurt bij alle wenkkwabsoorten overdag. Zij doorploegen en doorzoeken de bodem, waarbij een goed gezichtsvermogen hen overdag uitstekend kan helpen, ook om eventueel dreigend gevaar te signaleren.

Gedurende hoogwater verschuilen zij zich in hun gegraven holletjes en gangen en komen pas weer bij eb naar buiten om voedsel te zoeken. Ook vertonen zij dan een zeer actief sociaal gedrag.

Wanneer een wenkkwab in het laboratorium onder konstante omstandigheden wordt gehouden en dus onttrokken wordt aan het eb- en vloedritme, blijft hij toch nog een week of vijf het ritme vertonen.

Afb. 5 Zoëalarve van een wenkkrab.  
Links een prooi vangend, rechts consume-  
rend. Naar Warner.



## LEVENS CYCLUS

De levenscyclus van de wenkkrabben is een typische krabbencyclus.

De geboorte vindt altijd plaats tijdens schemer, dat is tussen 7 en 8 uur 's avonds. De moederkrab begeeft zich vanaf het strand naar de rand van het water en beweegt haar achterlijf, abdomen genaamd, met sterke slagen in het water heen en weer om als gewoonlijk de eieren te beluchten. Indien nu de embryo's op het punt staan om het ei te verlaten, barsten ze bij dit gebeuren uit het ei zodat ze als het ware met wolkjes tegelijk het water in worden geschoten.

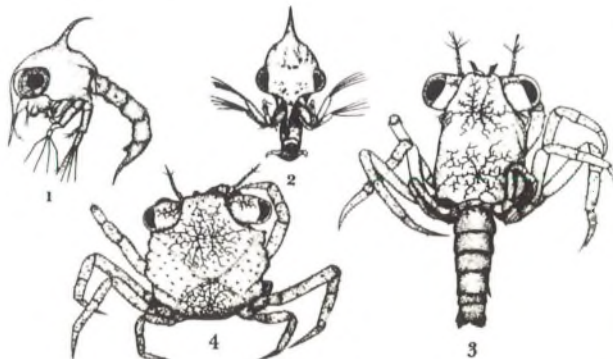
De jonge krab, in dit stadium zoëalarve genoemd, die uit de beschutting van zijn moeders abdomen wordt weggeschoten, is nog geen millimeter lang (afbeelding 5). Direct na de geboorte zwemmen ze naar de bovenste waterlagen, waar ze zuurstofrijk water vinden, met de meeste kans op overleven. De zoëa voedt zich met de kleinste diertjes en plantjes die hij tegen komt en groeit voorspoedig. Zijn chitineuse huid, waar hij als in een jasje inzigt, wordt te klein. Een nieuwe huid wordt onder de oude aangelegd. De larve zinkt voor korte tijd naar de bodem, daar barst zijn oude pantser open, hij werkt zich eruit en is in staat om in zijn nieuwe eerst nog zachte huid aanzienlijk te groeien.

Tijdens de verschaling is hij tamelijk kwetsbaar; tegen de achtergrond van een zandige of schelprijke bodem waarop dit doorgaans gebeurt is hij echter goed gecamoufleerd.

Deze zoëa-verschalingen vinden nu wekelijks plaats. Na de vierde verschaling is het lichaam zo zwaar geworden dat de zwempootjes nauwelijks nog voldoende kracht hebben om de larve aan de oppervlakte te houden.

De volgende verschaling levert een sterk afwijkende larve op, megalops genaamd. Vanwege de grote opvallende ogen werden deze beestjes oorspronkelijk door vroegere auteurs als een apart genus beschreven, het genus *Megalops* (afbeelding 6).

In dit stadium worden de zintuigen ontwikkeld. De ogen zijn groot en volgroeid; het beestje zwemt op



Afb. 6 Stadia in de ontwikkeling van de wenkkrab (*Uca pugi-  
lator*). 1. Zijaanzicht van de  
eerste zoëalarve; 2. vooraan-  
zicht van de zelfde; 3. mega-  
lopslarve; 4. eerste krabstadi-  
um. Naar Hyman.

eigen kracht en zoekt zijn prooi in alle waterlagen. We vinden hem toch hoofdzakelijk in de bovenste waterlagen, omdat daar nu eenmaal het meeste voedsel voorhanden is.

De megalops gaat nu meer op een krab lijken; het lichaam is al wat afgeplat. Met het abdomen naar achteren geslagen lijkt het grofweg wat op een garnaal met de poten van een krab.

Hij zwemt ongeveer een maand rond zonder te verschalen, echter inwendig maakt hij een sterke ontwikkeling door. Dit stadium is dus min of meer te vergelijken met de pop van een vlinder, behalve dat deze dan volledig inactief is in die periode. Tegen het eind van de maand verliezen de zwempoten hun kracht en begint het kruipende stadium.

Na een week van rust kruipt een volledig jong krabbetje uit de megalopshuid. Het duurt nog minstens vier verschalingen voordat de krab secundaire geslachtskenmerken, zoals bijvoorbeeld de grote schaar van het mannetje, gaat vertonen.

Het jonge krabbetje leeft al zoals de volwassenen. Hij haalt zijn voedsel uit het zand, graaft zich in tussen de eb- en vloedlijn, komt naar buiten en fourageert bij laagwater en verstopt zich weer in zijn holletje bij hoogwater. Hij verschaalt regelmatig en groeit gestaag. De groter wordende krab graaft een steeds grotere en diepere schuilplaats.

Als het weer slechter en de temperatuur lager wordt in de late herfst, kruipen ze diep in hun holen voor de winterslaap. De gehele winter liggen ze begraven en pas als in het voorjaar het water weer warmer wordt, komen ze te voorschijn. De wenkkrabben van de voorgaande zomer zijn nu geslachtsrijp en in het begin van april vindt de paring plaats. Spoedig worden er nieuwe zoëlarven geboren die nu op hun beurt er voor zullen vechten om weer een levenscyclus te voltooien.

## HOLEN GRAVEN

Kenmerkend voor de wenkkrabben is dat zij holen graven, waarin zij zich bij dreigend gevaar kunnen verschuilen.

De holen worden gegraven in het zand net onder de hoogwaterlijn. Bij vloed kruipt de krab in zijn hol en door de golfslag wordt de ingang van het hol vanzelf afgesloten met modder en zand. Wanneer het water weer zakt en het strand droog valt, graven de wenkkrabben zich onmiddellijk uit. Het uitgegraven zand wordt in natte kluitjes, vanuit het hol, over het strand verspreid.

Een aantal *Uca*-soorten verlengt zijn gegraven holletje met een enkele centimeters boven het strand uitstekende smalle zand- of moddertunnel. Weer andere bouwen een soort koepeltje van modder over de ingang van hun hol.

Het hol zelf wordt meestal in modder of in modderig zand uitgegraven; het bestaat uit een enkele min of meer verticale gang. De diepte is afhankelijk van de grootte van de krab en van het soort substraat, gemiddeld een 15 cm diep en 1,5 cm in doorsnede. In zand lukt het veelal wat diepere gangen te graven.

Zoals de meeste krabben bewegen de *Uca*'s zich in zijwaartse richting en ook het graven gebeurt in zijwaartse richting. We noemen dit een zij-graver. De in Nederland voorkomende helmkrab *Corystes cassivelaunus* (Pennant), die er ook een gravende leefwijze op na houdt, is een typische achteruitgraver. We zien bij de wenkkrabben een zijdelings afgeplat lichaam als aanpassing op het zijwaartsgraven en bij de helmkrab een langgerekt lichaam als aanpassing op het achterwaarts ingraven.

Het zichzelf begraven is een goede methode om onttrokken te worden aan de aandacht van roofzuchtige vijanden, het levert echter wel problemen op bij de ademhaling. In het achtergebleven water bevindt zich te weinig zuurstof voor een krab om enkele uren te overleven. Ook hierin zien we bij de wenkkrabben een prachtige aanpassing. De tunnels of koepeltjes die zich boven het hol bevinden zijn zo geconstrueerd, dat hierin bij hoogwater een hoeveelheid lucht achterblijft die voldoende extra zuurstof bevat.

Afb. 7 De helmkrab - *Corystes cassivelaunus* (Pennant), een typische achteruitgraver. Naar Warner



De helmkrab heeft dit probleem op een andere wijze opgelost. Hij bezit een paar sterk verlengde antennes (afbeelding 7), die samen met behulp van de erop staande beharing een kokertje vormen dat boven het zand uitsteekt. Een konstante waterstroom via dit kokertje voorziet de krab onder het zand van voldoende zuurstof.

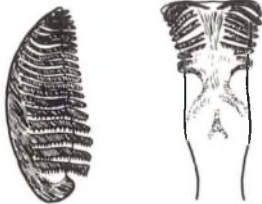
#### VOEDING

Onder de krabben treffen we een groot aantal omnivoren -alleseters- aan. Van een aantal zeggen we dat ze carnivoor -vleeseter- zijn. Met name de noordzeekrab - *Cancer pagurus* L. - is met zijn zware scharen uitstekend uitgerust om bijvoorbeeld tweekleppigen te kraken. Ook kennen we van een aantal zwemkrabben het openbreken van gastropoden-schelpjes (zie blz. 47 tot en met 52).

Een derde groep wordt met herbivoor -planteneter- aangeduid, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen krabben die algen en krabben die planten met vezels en vaatbundels eten.

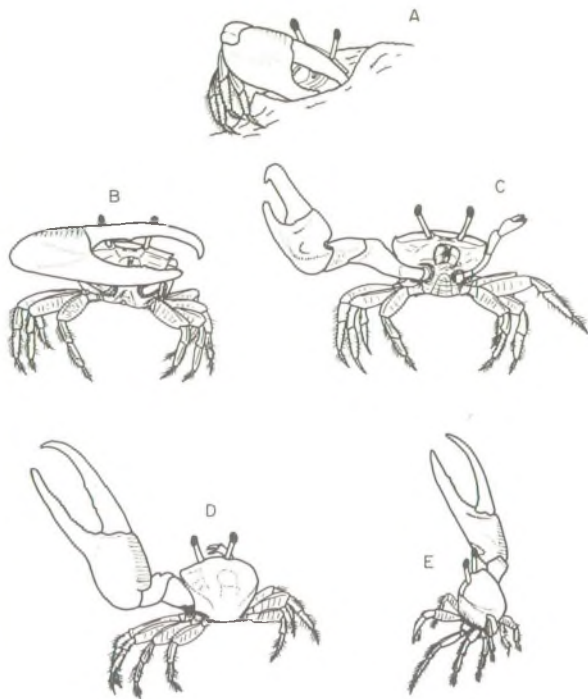
De laatste groep is die der afvaleters. Dit betreft zowel dierlijk als plantaardig afval. *Uca* is een duidelijk voorbeeld van een plantaardige afvaleter. Het is begrijpelijk dat vooral de scharen en de monddenen van de verschillende soorten een aanpassing vertonen aan het door hen genuttigde voedsel. Ook de zogenaamde maagtanden -chitineuse kauwplaten-, die in de krabbemaag zitten zijn duidelijk aan

Links Afb. 8 Maagtanden van een *Uca*-soort, die plantaardig afval eet. Links een laterale, rechts een mediane tand. 2 x ware grootte. Naar Warner.



Rechts Afb. 9 Lepelvormige haren aan de binnenzijde van een kaakpoot van een wenkkrab, *Uca spec.* 15 x ware grootte. Naar Warner.





Afb. 10 Gedragshoudingen van *Uca rapax* (Smith). A. uit zijn hol kruipend; B,C,D en E. werken dreighoudingen; D. een linkshandige krab. Populaties bestaan doorgaans uit 50% links- en 50% rechtshandig.  $\frac{1}{2}$  x ware grootte. Naar Warner.

het te verwerken voedsel aangepast (afbeelding 8). De structuur van de maagtanden is raspvormig en daardoor geschikt voor het vermalen van vezelige plantedelen.

Een extra aanpassing zien we bij de wenkkrab in de vorm van de haren die op de binnenzijde van de kaakpootjes staan. Deze zijn lepelvormig verbreed en dienen om de zandkorrels te verwijderen van de eetbare plantedeeltjes (afbeelding 9).

De wenkkrabben houden er een heel speciale manier van voedsel vergaren op na. Bij laagwater schuimen ze de strandvlakte af, waarbij ze met behulp van hun scharen en monddelen de bovenste millimeters zand of modder bewerken. Het materiaal wordt gesplitst in een fijne, eetbare fractie en een grove fractie, waarbij de grove fractie als pseudo faeces (afval via de mond) in de vorm van pilletjes de mond verlaat.

Het voedselzoeken is een konstante bezigheid waarbij de scharen doorlopend schepbewegingen maken en de geproduceerde pilletjes één voor één te voorschijn komen. De krabben lopen tijdens het voedsel zoeken in voorwaartse richting, waarbij de pilletjes aan één der zijanten worden gedeponeerd, zodat ze niet voor de tweede maal worden verwerkt.

De krabben zoeken steeds langs de straal van een cirkel, waarbij de opening van hun hol het middelpunt van die cirkel is. Na het voedsel zoeken blijven er rijen gevormde afvalpilletjes rond het hol achter, waarbij ze een patroon vormen als de spaken van een wiel. Gedurende het voedsel zoeken doet het hol dienst als toevluchtsoord bij gevaar van de kant van roofvijanden; bovendien heeft de krab regelmatig water nodig, dat hij op kan zuigen uit de diepere delen van zijn hol, om dit tijdens het voedsel zoeken te gebruiken bij het scheiden van de voedseldeeltjes uit het zand.



## SOCIAAL GEDRAG

Wanneer we het over sociaal gedrag van krabben hebben, moeten we niet in de eerste plaats denken aan aardig, behulpzaam en voorkomend met elkaar omgaan. Onder sociaal gedrag verstaan we alle acties en reacties in de gedragingen tussen de krabben onderling. Met name wordt hier ook onder verstaan het gedrag dat ze vertonen bij hiërarchische confrontaties en bij de verdediging van hun territorium, zoals dreigen en vechten maar ook onderwerpen en vluchten.

Het sociale gedrag draagt bij aan de opbouw en instandhouding van de populaties en van de soort op zich.

De belangrijkste factoren voor de bepaling van de plaats van een individuele krab in de hiërarchie zijn de grootte van zijn lichaam en vooral ook de grootte van zijn schaar. Een mannetje wenkkrab met een zeer grote schaar zal in de populatie een zeer dominante rol vervullen.

Ten gevolge van het geslachtsverschil dat door de grote schaar van de mannetjes zo duidelijk naar voren komt -we noemen dit seksuele dimorfie- bestaan er in een *Uca*-populatie twee sociale klassen: mannetjes handhaven de orde met behulp van dreigen en vechten, terwijl de vrouwtjes alle rust hebben voor voeding en voortplanting.

De seksuele dimorfie heeft bovendien tot gevolg dat mannetjes en vrouwtjes elkaar gemakkelijker herkennen, waardoor ook de hele hofmakerij veel vlotter verloopt. Naarmate de mannetjes een grotere schaar bezitten hebben zij een grotere paringskans.

Wij zouden nu verwachten dat gedurende de ontwikkeling van een soort, de schaar steeds groter wordt. Dit wordt echter beperkt door de andere functies van de scharen namelijk die van het voedsel vergaren en de behandeling van de prooi. De wenkkrabben kunnen een vrij grote schaar hebben, in de eerste plaats doordat hun voedselvergaring vrij éénvoudig is en in de tweede plaats doordat de ene schaar groot is voor gebruik bij signaleringen zoals dreigen, vechten en hofmakerij (afbeelding 10), terwijl de andere schaar klein is voor gebruik bij het voedsel vergaren.

## REGENERATIE

Het verschijnsel van regeneratie zien we over het algemeen bij alle krabben. In de strijd of een andere benarde situatie verloren ledematen, zowel schaar als looppoot, groeien na verloop van tijd weer aan. Geleidelijk aan met iedere verschaling mee, wordt de nieuwe schaar of poot steeds wat groter totdat de normale grootte weer is bereikt.

Bij de wenkkrabmannetjes treffen we zowel exemplaren aan met de grote schaar links als exemplaren met de grote schaar rechts (afbeelding 11). Indien bij hen de grote schaar verloren gaat, wordt in korte tijd de kleine schaar zoveel groter dat deze al snel de functie van de grote schaar kan overnemen. Op de plaats van de verloren gegane schaar groeit geleidelijk weer een klein schaartje aan.

## HET TERRITORIUM

Een territoriumkrab verdedigt een stukje grond rond zijn gegraven hol tegen soortgenoten. Dit stukje grond kan variëren van enkele centimeters tot meer dan een meter in doorsnede, afhankelijk van de grootte en van de gewoonte van de krab.

Zulke territoria kunnen enkele weken, enkele dagen of soms slechts één getijdenperiode door een krab bezet worden.

De meeste krabben zijn semiterrestrisch, dat wil zeggen, ze leven in de getijdenzone boven de waterspiegel. De wenkkrab is een duidelijk voorbeeld van zo'n semiterrestrische soort.

Territoriumgedrag is ontstaan omdat het een aantal voordelen heeft. Ten eerste is het hol een schuil-

plaats tegen roofvijanden en tegen de uitdrogende zonnestralen. Elke individuele krab heeft er één nodig; het hol is zodoende het verdedigen waard. Ten tweede wordt het territorium gebruikt als fourageerplaats. Ten derde biedt het territorium plaats voor hofmakerij en de paring heeft dan ook meestal hier plaats. Ten vierde geeft het territorium de status van de krab aan. Een in de hiërarchie hoger geplaatste krab zal in de regel een gunstiger gelegen, een beter en een groter territorium bezitten dan een lager geplaatste krab.

Als tijdens laagwater de meeste krabben bezig zijn met voedsel zoeken of met reparaties aan hun hol, vinden ook de schermutselingen plaats ter verdediging van het territorium. Buren die elkaar te dicht naderen nemen dreighoudingen aan, niet alleen de mannetjes maar ook de vrouwtjes met hun kleine scharen vertonen dit gedrag.

In het begin van hun leven blijven de wenkkrabmannetjes zich tussen de territoria verplaatsen; veelvuldig nemen zij dreigende houdingen aan en hebben gevechten plaats tussen deze wandelaars en de territoriumverdedigers. Zelfs als zo'n wandelaar het gevecht wint, wat niet vaak gebeurt, dan blijft hij toch nooit zo lang op het overwonnen territorium, vrij direct verlaat hij het weer. Pas in een latere levensfase gaat de krab zich vestigen, bouwt hij eigen hollen en verdedigt zijn territorium.

Als een wandelend mannetje een hol nadert, zal de eigenaar onmiddellijk toesnellen en de indringer intimideren en bedreigen, de scharen van beide worden volledig gestrekt (afbeelding 10). Deze conflicten zijn puur een krachtmeting door intimidatie, nooit zullen er gewonden vallen. Al snel geeft één van beide, meestal de indringer zich gewonnen en verdwijnt.

De overwinnaar voert nu een nogal belachelijk uitzienend triomfdansje op, zakt door zijn poten en trommelt met zijn schaar op de grond.

## HET WENKEN

Alleen de mannetjes die het territoriumgedrag vertonen, zien we met hun schaar de bewegingen maken waaraan zij hun naam te danken hebben, het wenken. Deze mannetjes zoeken in principe een overheersend territorium, dat doorgaans in het hogere getijdengebied is gelegen.

Hun kleur is meestal feller dan die van de andere mannetjes. Afhankelijk van de soort zijn ze vaak hel wit, maar ook wel fel rood, geel, oranje, paars, blauw of zelfs groen.

Staan voor de opening van hun hol maken ze wenkende bewegingen met hun grote schaar. Het wenken kan verschillende vormen aannemen, van soort tot soort verschillend, ieder met een eigen karakteristiek patroon. Bij sommigen wordt de schaar eerst zijwaarts gestrekt, dan opgetild en vervolgens gebogen, zodat de punt van de schaar een cirkelbeweging uitvoert. Bij anderen kan de schaar vertikaal omhoog worden bewogen en gelijktijdig gestrekt worden, waarna enkele cirkelvormige bewegingen volgen, alvorens de schaar weer teruggebogen wordt.

De eenvoudigste wijze van wenken bestaat louter uit het op en neer bewegen van de schaar zonder dat deze gebogen wordt. Iedere wenk kan minder dan een seconde duren, maar bij sommige soorten ook wel meer dan tien seconden.

*Uca rapax* (Smith) (afbeelding 10), onder meer voorkomend op Jamaica maakt een vijf- tot zestal korte bewegingen met steeds ongeveer een seconde tussenpoos voordat de schaar volledig gestrekt is. Ook de looppoten strekken zich gelijktijdig op dezelfde wijze. Deze volledig gestrekte situatie wordt ongeveer een seconde vastgehouden, vervolgens ontspant de krab zich weer volledig.

Het wenken hoeft niet altijd het gevolg te zijn van een stimulatie doordat andere mannetjes of vrouwtjeskrabben in de buurt zijn, ook spontaan kan de krab tot wenken overgaan. Wel wordt het wenken bij een grote concentratie van mannetjeskrabben veel vaker gedaan. Ze kunnen soms zelfs zo opééngepakt zitten, dat het territorium zich alleen beperkt tot de opening van het hol. In deze situatie zal het

Afb. 11 *Uca pugillator* (Bosc).  
Links twee wijfjes. Rechts twee  
mannetjes met respectievelijk  
een linker en rechter schaar.



wenken slechts bedoeld zijn als dreigement bij de territoriumafbakening. Ten opzichte van wijfjes wordt het wenken gebruikt bij de hofmakerij. Alleen in bepaalde situaties is een wijfje hiervoor ook gevoelig. Ten opzichte van beide sexen is het wenken een kwestie van status.

#### PARING

De wenkkrabben kennen twee manieren van paring, de één boven en de ander ondergronds. Dit is het resultaat van een verschillend soort gedrag.

Bij de bovengrondse paring loopt een mannetje naar het hol van een naburig wijfje en maakt haar het hof door haar met zijn trillende gestrekte looppoten aan te raken. Wanneer zij zich nu in haar hol terugtrekt, probeert het mannetje haar met zijn looppoten weer naar buiten te krijgen. Als dat lukt, dan vindt de paring plaats voor de opening van het hol.

Bij de ondergrondse paring wordt het wijfje naar het hol van een naburig mannetje gelokt door de wenkbewegingen die hij staat te maken. Ze nadert hem op inééngedoken wijze waardoor het mannetje op zijn beurt het tempo waarmee hij wenkt verhoogt en ook zijn schaar hoger optilt en verder uitstrekt. Vaak gaat hij ook nog andere bewegingen erbij maken, zoals het drummen met zijn schaar op de grond en het maken van trapbewegingen met zijn looppoten. Als het wijfje dicht genaderd is, gaat het mannetje naar de ingang van zijn hol, waar hij nog even met zijn schaar op de grond blijft staan drummen. Het wijfje volgt het mannetje in zijn hol en blijft vaak bij hem gedurende het volgende hoogwater. Zeer waarschijnlijk vindt de copulatie in het hol plaats.

Verschillende soorten wenkkrabben, vooral die in de gematigde zones voorkomen, waar het broedseizoen beperkt is, zijn veel ook 's nachts actief. Dan zijn visuele signalen niet erg zinvol. Geluiden daarentegen spelen dan een belangrijke rol in het territoriaal gedrag en bij de hofmakerij. In de paartijd staan de mannetjes 's nachts voor hun hollen met de schaar op de grond te trommelen.

#### DANSENDE KRABBEN

In 1942 hebben William Beebe en zijn medewerkster Jocelyn Crane het liefdesspel van wenkkrabben op het strand van Bahia Honda, Panama, op de volgende schilderachtige wijze beschreven.

"We zaten aan de rand van een slikgebied en konden op die manier een dozijn verschillende soorten wenkkrabben tegelijkertijd volgen. Met behulp van een verrekijker was het ons mogelijk elke bijzon-

derheid van hun ononderbroken activiteiten te observeren zonder deze vlijtige dieren ook maar in het minst te storen.

Het wenken met de scharen van langbeenwenkkrab, *Uca stenodactylus*, was het meest amusant. De wijfjes en de jonge dieren, die slechts kleine scharen bezitten, vielen zoals gewoonlijk met hun spikkelkleed nauwelijks op. De grotere mannetjes daarentegen pronkten in de bontste kleuren: het rugschild wit met glinsterend blauw, de acht poten vlamvend rood en de wenschaar in een prachtige rose kleur... Toen wij verder rondkeken viel onze blik op enige glanzend witte, zeer kleine jitterbugwerkkrabben - *Uca saltimanta* -, waarvan een groep wat verder weg in het slik lag. Het viel ons direct op, dat het ritme van hun wenken heel anders was dat van langbeenkrabben. Bovendien volgden zij nooit de wijfjes, maar maakten voortdurend hun sprongen op dezelfde plaats en zwaaiden met groot enthousiasme de grote wensscharen op en neer, zodra het hun op de een of andere manier was gelukt ook maar het geringste spoor van vrouwelijke belangstelling te trekken. Zij zijn vast en zeker de uitvinders van de jitterbug. Een derde groep, die zich als dansende wenkkrabben gedroeg, zou getooid in hun robijnrood en grijs op een Russisch ballet geen slecht figuur slaan. Zij strekten met langzame elegante bewegingen beide scharen naar buiten, terwijl zij op de punten van hun tenen stonden en met vederlichte pasjes hun figuren dansten...

Tenslotte drong de waarheid tot ons door: iedere soort heeft een eigen dans om naar de gunst van de andere sexe te dingen en deze dansen van al die krabbesoorten verschillen evenveel als een rumba van een wals. Elk van die dansen is als onderdeel van het liefdesspel even karakteristiek als het gezang van een roodborstje, het pronken van een pauw of de voorjaarsserenade van een kikker.

Een schitterende smaragkleurige wenkkrab - *Uca beebei*- trok onze aandacht. Hij pronkte in zijn fraaiste kleuren en had desondanks zeker al een uur lang tevergeefs geprobeerd de aandacht te trekken van een klein grijs vrouwtje, dat zich slechts op tien centimeter afstand van hem bevond. Zijn voorstelling werd alleen onderbroken door zeer korte pauzes om iets te eten. Het vrouwtje bekeek hem zo te zien echter helemaal niet, maar ging rustig door met het verbeteren van de ingang van haar hol, at ijverig en keurde hem geen blik waardig. Tenslotte hield zij op met eten en deed alsof zij toen het mannetje voor het eerst opmerkte. Daardoor aangemoedigd voerde hij het tempo van zijn uitbundige dans nog verder op, zwaaide zijn grote purperen wenschaar als een bezetene op en neer en wisselde het normale trotse heffen van zijn acht groene poten af met een bijzondere glijpas. Het vrouwtje schoof daarop zijwaarts enkele pasjes in zijn richting, maar niet zonder onderweg nog iets te nuttigen. In een steeds hoger tempo danste het mannetje om tenslotte geheel in vervoering te raken. Bijna gehyponotiseerd keek het wijfje van een afstand van ongeveer tweeënhalve centimeter roerloos toe. Nu veranderde het mannetje de aard van zijn dans en draaide langzaam als een mannequin voor haar ogen, zodat zij afwisselend zijn glanzendgroene rugschild en zijn purperen wenschaar kon bewonderen. Eindelijk kwam zij binnen zijn bereik, waarop hij met zijn poten teder de hare streelde en datzelfde deed zij bij hem. Vervolgens gingen zij weer even uit elkaar, hij voerde nog een vrolijke trippeldans op en schoot toen plotseling weg in zijn hol. Als laatste verdween zijn wenschaar met een onweerstaanbare slotzwaai. Zonder enige aarzeling ging het vrouwtje achter hem aan."

#### LITERATUUR

- SCHMITT, Waldo L. Crustaceans. Ann Arbor, The University of Michigan Press, Toronto 1965. 75 f., 204 pp.  
VOSS, Gilbert L. Seahorse Life of Florida and the Caribbean. Banyan Books, Inc., Miami, 1976. 400 f., 199 pp.  
WARNER, G.F. The Biology of Crabs. Elek Science, London, 1977. 43 f., 202 pp.