

All rights reserved

Internal reports are not to be reprinted or cited, it is only allowed by consent of the Netherlands Institute For Sea Research.

printed by  texel

KRABBen VAN DE ZUIDELIJKE NOORDZEE I

door
J. Verwey

INHOUD

Deel 1.	I. Voorwoord	2
	II. Behandeling der soorten incl. de kaarten en soortenlijst	16
Deel 2.	III. Voortplanting, larvenstadia en groei	
	IV. Milieu-eisen en verspreiding	
	V. Literatuur	

I. Voorwoord

Omstreeks 1943 was Alida Buitendijk, destijds verbonden aan het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden, met Professor H. Boschma overeen gekomen dat zij een deeltje "Krabben (Brachyura)" van de Fauna van Nederland zou samenstellen. Toen zij met het werk bezig was kwam ondergetekende met haar in contact en bood hij aan het "oecologisch" gedeelte van het boekje voor zijn rekening te nemen. Zij accepteerde dit en het werk kwam in 1945 klaar. Toen de oorlog in dat jaar beëindigd was bleek dat de uitgever van de Fauna van Nederland aanvankelijk tegen publicatie van het deeltje opzag, met het gevolg dat het manuscript enige jaren bleef liggen. In 1953 en meer definitief in 1957 kwam het tot voorbereiden van het drukken, maar inmiddels was de hoeveelheid werk van ondergetekende sterk toegenomen, waardoor hij geen kans zag het manuscript over de jaren 1945-'57 vóór het drukken bij te werken. Het gelukte evenmin een ander bereid te vinden dit werk te doen en van toen af aan bleef het manuscript nog eens een twintig jaren liggen.

In 1977 besloot het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee het door ondergetekende samengestelde oecologische gedeelte van het manuscript in de oude vorm te publiceren als zgn. Intern Rapport van dit instituut. Het manuscript omvatte, behalve een voorwoord, een beschrijving van verspreiding, milieu-eisen, gedrag, voedsel, voortplanting en groei van alle krabbensoorten uit het zuidelijk deel van de Noordzee tussen 51 en 54⁰ noorderbreedte. Veel aandacht werd daarbij besteed aan het voorkomen van deze soorten ook in het overig gedeelte van de Noordzee en men zou kunnen zeggen dat

de krabben van het gehele Noordzeegebied werden behandeld, ware het niet dat een aantal soorten, die alleen in de noordelijke Noordzee en daarbuiten voorkomen, ontbraken. Dat blijkt het beste uit een bijdrage van Marit Christiansen van 1969. Getracht wordt het feit thans enigszins ongedaan te maken door opname van de uitkomsten van haar onderzoek als Addendum van het hoofdstuk Milieu-eisen en Verspreiding in deze bijdrage. De lezer, die in de verspreiding van krabben in het gehele Noordzee-gebied is geïnteresseerd, wordt reeds nu naar dit Addendum verwezen.

Het manuscript bevatte van meet af aan ook samenstellen- de hoofdstukken over 1. Voortplanting, Larvenstadia en Groei, 2. Milieu-eisen en Verspreiding en 3. Larven, het laatste in hoofdzaak gebaseerd op het prachtige werk van Marie Lebour (vooral 1928b) te Plymouth. De beide eerste hoofdstukken vormden in feite een vergelijkende samenvatting van de desbetreffende gegevens over de afzonderlijke soorten en zij worden thans, hoewel zij ook als inleiding tot de "Soortenlijst" zouden hebben kunnen dienst doen, áchter, niet vóór de Soortenlijst opgenomen. Het hoofdstuk Larven wordt, zoals verderop zal blijken, uiteindelijk "gepubliceerd" als aparte mededeling van het NIOZ, niet als hoofdstuk van deze bijdrage.

Het aantal verwijzingen naar de Literatuur werd klein gehouden om overbelasting van de tekst te voorkomen. Men vindt echter een volledige lijst van alle door ons geraadpleegde werken onder het hoofd Literatuur opgenomen. Verwijzingen naar materiaal, aanwezig in collecties, zijn zo goed als geheel achterwege gelaten. Dat wil niet zeggen dat aan dit materiaal geen aandacht werd geschonken. Een volledige opsomming van alle collecties, die door A. Buitendijk werden onderzocht, zal worden gegeven bij eventuele publicatie van het systema-

tisch-morfologische deel van het onderzoek. De volledige aantekeningen betreffende het in deze verzamelingen aanwezige materiaal bevinden zich in het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie.

Tekeningen van de volgroeide stadia van de soorten werden in hoofdzaak gemaakt door P. van 't Zelfde, wiens toewijding bij het werk een voorbeeld voor ons was. Een deel der figuren is origineel. De keuze van het materiaal berustte bij A. Buitendijk. Dit deel der tekeningen is niet in deze bijdrage opgenomen. Het berust bij het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie en de tekeningen zullen hopelijk worden gepubliceerd in het definitieve deeltje "Krabben" van de Fauna van Nederland. Wie op dit ogenblik behoefte heeft aan afbeeldingen van alle Westeuropese krabbensoorten kan die vinden in Marit Christiansen's bijdrage (1969). De overige figuren (speciaal betrekking hebbend op de larvenstadia) werden ontleend aan de literatuur, voornamelijk aan Marie Lebour (1928b). Hun keuze berustte bij ondergetekende. In de latere fase van het werk werden nog tekeningen gemaakt door G. van Gelder en H. Heijn.

Een belangrijk deel van het geheel vormen de kaarten. De basis van deze werd gelegd door internationale samenwerking. Zij zijn vóór alles het werk van Duitse, Britse en Nederlandse onderzoekingsvaartuigen uit het eind van de vorige en het begin van deze eeuw. De Duitse gegevens zijn die van de "Pommerania" van 1872, bewerkt door Metzger (1875) en die van de "Poseidon" in 1903-'06 en 1912, bewerkt door Blohm (1915). Vooral die van de Poseidon zijn zeer waardevol omdat zij zoveel vondsten uit de noordelijke helft van de Noordzee bevatten, die in het algemeen minder goed onderzocht is dan de zuidelijke. De Britse gegevens zijn verzameld door de "Huxley".

Zij hebben betrekking op de jaren 1902-1905 en vallen in het zuidelijk deel van de Noordzee, noordelijk tot ongeveer 56° N.B. De Nederlandse gegevens zijn verzameld door de "Wodan", die onderzoek deed voor het Rijksinstituut voor het Onderzoek der Zee. Zij omvatten de jaren 1902-1914. Die van 1902-1911 en begin 1912 zijn gepubliceerd door Redeke in de Jaarboeken van genoemd instituut. Het materiaal aan decapode crustaceeën tot en met augustus 1909 werd bovendien bewerkt door Tesch (1909). De gegevens over de jaren 1912-'14 werden nooit gepubliceerd; zij werden door ons ontleend aan de oorspronkelijke waarnemingsstaten van de Wodan, die wij dankzij de medewerking van Havinga, directeur van het Rijksinstituut voor Visserij-onderzoek, konden inzien. De gegevens van de Wodan zijn voor ons doel zeer waardevol, niet alleen omdat veel in de nabijheid van onze eigen kust gewerkt werd, maar vooral ook omdat zij tamelijk gedetailleerd zijn en het verzamelen onafgebroken gedurende al die jaren werd voortgezet. Behalve de gegevens van de vaartuigen voor visserij-onderzoek verdienen aparte vermelding de opgaven ontleend aan de Journalen van het Zoölogisch Station te Den Helder over de jaren 1932-'40. Hun waarde is beperkt doordat ze alleen betrekking hebben op het gebied begrensd door Camperduin, het Diepe Gat, Klaverbank, de Oestergronden, Terschelling en de afsluitdijk van het IJsselmeer; door hun talrijkheid echter geven zij veel inzicht in de detailverspreiding en daardoor in de verspreidings-eisen van de soorten in kwestie.

Daarnaast zijn een groot aantal andere gegevens in de kaarten verwerkt. De publicaties waaraan zij ontleend zijn worden hier opgesomd onder vermelding van het gebiedsdeel in kwestie: Färoër: Stephensen 1937; Noorwegen: Sars 1883,

Wollebaek 1900, Appellöf 1906, Dons 1912-'13, 1914, 1932, 1933a en b, 1937a en b, Grieg 1927; Skagerrak, Kattegat en Deense wateren: Möbius 1873, Metzger 1875, Meinert 1877, 1880 en 1893, Trybom 1903, Lagerberg 1908, Théel 1908, Stephensen 1910, Björck 1913a en b, 1915, 1916, Ussing 1940; Duitse kust: Metzger 1870, 1871, 1873, 1875 en 1891, v. Dalla Torre 1889, Franz 1910, Balss 1926 en 1936, Schellenberg 1928; België: Van Beneden 1861, Gilsson 1900, Leloup 1941; Engeland en Schotland: Bell 1853, MacGregor & Dawson 1867, Sim 1872, McIntosh 1875, Patterson 1898 en 1905, Scott 1906, Norman & Brady 1909, Ogilvie 1934, Ritchie 1938; Shetlands: A.M. Norman 1869.

Het kleinst was het aantal gegevens dat ons voor de Britse oostkust ter beschikking stond.

Wat onze eigen kust aangaat werden de gegevens verder ontleend aan de Jaarverslagen van het Zoölogisch Station, aan Hoek (1887), aan ongepubliceerde waarnemingen van De Man, waarvan de aantekeningen berusten in het Zoölogisch Museum te Amsterdam, aan waarnemingen verzameld door de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie, aan materiaal aanwezig in de door A. Buitendijk bestudeerde verzamelingen en aan enkele gegevens van anderen, die hier hartelijk voor hun hulp worden bedankt.

Een groot deel van het compilatiewerk voor de verspreidingsopgaven in ons land en daarbuiten werd door A. Buitendijk verricht.

Al deze gegevens werden zo volledig als maar enigszins mogelijk in de kaarten verwerkt. Was de plaats van waarneming min of meer nauwkeurig bekend dan werd deze aangegeven met een gevulde zwarte cirkel; was zij globaal bekend, dan werd

zij met een open cirkel aangegeven. Een soort bijvoorbeeld, die bij de Shetlands voorkomt zonder dat de plaats van voorkomen daar nauwkeuriger bekend was, staat in de kaarten opgenomen met enkele open cirkels om de Shetlands, welker aantal groter is bij een daar talrijk dan bij een zeldzaam voorkomen de soort. Een dichte rij van gevulde cirkels, zoals die voor de strand- en voor de zwemkrab staat aangegeven langs de Nederlandse en Deense, voor de Noordzeekrab langs de Schotse kust, wil zeggen dat door zeer veel waarnemingen vaststaat dat deze kusten werkelijk over hun gehele lengte zonder onderbreking door deze soorten zijn bezet. Er is verder een scherp onderscheid gemaakt tussen aangespoelde dieren en in zee gedane waarnemingen: aan aangespoelde dieren is ten hoogste een betrekkelijke waarde toegekend en hun vindplaats is aangegeven met een open cirkel. Het wordt hoog tijd dat men in ons land de verspreiding van zeedieren niet langer beschrijft in termen van strandvondsten, maar de verspreiding in zee als grondslag neemt. Ook in vissenmagen gevonden dieren werden aangegeven door gebruik te maken van een open ring.

De gegevens zijn in de kaarten verwerkt door J. Flipppo, met de hulp van J. Verwey, die voor eventuele fouten verantwoordelijk is. Flipppo verdient niets dan lof voor zijn bewonderenswaardige nauwkeurigheid. De volledige gegevens, zoals zij in de kaarten werden opgenomen, berusten bij het Zoölogisch Station te Den Helder (thans bij het NIOZ op Texel). Het denkbeeld de verspreiding der in de Noordzee levende krabbensoorten op deze wijze min of meer volledig in kaart te brengen werd ontleend aan H.C. Redeke, die in het begin van deze eeuw een poging deed de toen bekende waarnemingen

betreffende het voorkomen van alle ongewervelde dieren in de Noordzee op kaartjes in te tekenen. De tabellen en kaarten, die door zijn toedoen werden gemaakt, berusten bij het Zoölogisch Station. Hoewel de toen bekende gegevens door Redeke maar onvoldoende en zeer voorlopig werden verwerkt gaven de kaartjes toch een zo duidelijk beeld van de verschillen in verspreiding voor verschillende soorten dat het de moeite leek zijn proef voor de krabben te herhalen.

Er zij, wat de waarde der kaarten betreft, op gewezen dat zij steeds moeten worden gebruikt met de kaart van waarnemingsplaatsen (fig. 4) als achtergrond. Een kaartje als dat voor de Noordzeekrab, die voor het noordelijk deel van de Noordzee alleen langs de kust staat aangegeven, ontleent zijn waarde vooral aan de vele negatieve waarnemingen, die voor het noordelijk deel van de open Noordzee bekend zijn. Dat ziet men vooral mooi zodra men de verspreiding van deze soort vergelijkt met die van *Hyas coarctatus*, een soort die in het open noordelijk deel juist zeer gewoon is.

Om de lezer een beeld te geven van het Noordzeegebied zijn drie andere kaarten opgenomen, waarvan fig. 1 betrekking heeft op de namen van een aantal diepten en ondiepten, fig. 2 globaal de bodem weergeeft en fig. 3 een meer gedetailleerd beeld geeft van de bodem, speciaal in het zuidelijk deel van de Noordzee. De overige figuren (5-35) representeren de verspreidingskaarten voor elke behandelde krabbensoort, die hierboven uitvoerig besproken werden.

Het spreekt vanzelf dat vanaf 1945, toen de tweede wereldoorlog een einde nam en allerlei werk werd hervat, een aantal gegevens kon worden verkregen, die belangrijk zouden zijn geweest voor manuscript en kaarten. Zulke bijdragen van na 1945

zijn in de literatuurlijst met een sterretje aangeduid. Belangrijk zijn meer in het bijzonder die van Thorson 1946, Rees 1954 en 1959, Christiansen 1969, Wolff en Sandee 1971 en Van der Baan, Holthuis en Schrieken 1972. Er is niet gestreefd naar een volledige opgave van deze publicaties. De bijdrage van Christiansen 1969 is in verband met de verspreiding van krabbensoorten in de Noordzee als geheel van zoveel belang dat zij, zoals reeds gezegd, als Addendum tot het hoofdstuk Milieu-eisen en Verspreiding, afzonderlijk wordt besproken.- Na 1945 werden ook een aantal vondsten bekend, die op afzonderlijke soorten betrekking hadden. Er werd van afgezien al deze gegevens in manuscript en kaarten op te nemen en toen in 1977, om verder uitstel te voorkomen, alsnog besloten werd tot "publicatie" van het oude manuscript hield dat dus in dat daaraan om zo te zeggen gegevens uit meer dan 30 jaren (de jaren 1945-1977) ontbraken. Bovendien echter werd in de jaren 1943-'45 de belangrijke bijdrage van E. Leloup (1941) over de krabben van het Belgische gebied, gebaseerd op onderzoek van het Koninklijk Natuurhistorisch Museum van België in de jaren 1889-1939 (met interruptie 1914-'18), over het hoofd gezien. Deze fout werd omstreeks 1953 door Holthuis ontdekt en omdat de Belgische gegevens van zo veel belang voor ons overzicht zijn werd besloten ze op de een of andere wijze in onze bijdrage op te nemen. Dat geschiedde door hun opname in dit Voorwoord. De gegevens hebben speciaal betrekking op het oostelijk deel van het Engelse Kanaal, op het Nauw van Calais en op de zuidelijke trechter van de Noordzee, tussen 51 en 52° N.B. Voor zover voor ons van belang worden zij hieronder vermeld; slechts enkele soorten, die uit verspreidingsoogpunt niet van belang leken (*Ebalia cranchi*, *Portunus holsatus*, *Carcinus*

maenas, *Eriocheir sinensis*), werden uit de opsomming weggelaten. De andere soorten volgen hieronder.

GEGEVENS BELGISCHE GEBIED, LELOUP 1941

Dromia vulgaris Milne Edwards, Sandettie, $51^{\circ}11'30''N$ en $1^{\circ}52'O$. Van zandgrond met stenen, 19-20 vdm, 29 mei 1937. Leloup noemt ook een eerder exemplaar van de Belgische kust, uit dieper water; de herkomst hiervan staat niet vast.

Ebalia tuberosa (Pennant). Enkele exemplaren uit het gebied, uit dieper water.

Ebalia tumefacta (Montagu). In de zuidelijke Noordzee behoorlijk verbreid, maar weinig gewoon; meest dieper. Gevonden zowel aan de Franse als aan de Engelse kant van het gebied. Wat het Belgische deel betreft: bij het Lichtschip Wandelaar en op de banken Noord- en Westhinder.

Inachus dorhynchus Leach. Leloup noemt exemplaren van deze soort van 4 plaatsen in de toegang tot de Noordzee tussen Boulogne en Folkestone en van 3 plaatsen tussen de bank van Wenduine tot het Lichtschip Wandelaar en de lichtschepen West- en Noordhinder.

Inachus dorsettensis (Pennant). Een heel stel exemplaren is van de Belgische kust bekend, met name van tussen West- en Noordhinder, maar ook van het gebied begrensd door Boulogne, Kaap Gris-Nez, Dungeness en Folkestone en eveneens van dwars van Ostende, van Nieuwpoort en van het Lichtschip Wandelaar.

Inachus leptochirus Leach. Leloup noemt de soort van het Engelse Kanaal, ter hoogte van Boulogne.

Achaeus cranchi Leach. Twee exemplaren van voor de Belgische kust, dwars van de Panne en WZW van Westhinder. De vondst van het 2e exemplaar is onzeker.

Macropodia rostrata (Linnaeus). Leloup noemt een aantal vindplaatsen voor het Belgische gebied en zegt dat de soort overvloedig werd aangetroffen in de vierhoek Nieuwpoort-Blankenberghe en de lichtschepen West- en Noordhinder. Zij komen blijkbaar ook tamelijk veel voor in de noordelijke toegang tot het Engelse Kanaal tussen Boulogne, Kaap Gris-Nez, Dungeness en Folkestone.

Macropodia longirostris (Fabricius). Verschillende vindplaatsen in het Belgische gebied, maar vooral in de omgeving van het lichtschip Westhinder.

Pisa armata (Latreille). Leloup noemt, behalve de twee hierachter in de tekst vermelde exemplaren, een dier van Pas-de-Calais, 50°46'N en 1°9' O, van 7 februari 1906.

Eurynome aspera (Pennant). Wordt door Leloup voor de Belgische kust vermeld van Lichtschip Wandelaar (eenmaal) en van benoorden Lichtschip Westhinder (vijf maal). Leloup noemt ook Belgische vondsten van de oostkust van Schotland en van het Engelse Kanaal bij het Lichtschip Varne. De dieren werden vooral gevonden op steen- en schelpgrond.

Hyas araneus (Linnaeus). De soort werd in het Belgische gebied vooral gevonden in de vierhoek Nieuwpoort-lichtschip Wandelaar, Thornton Bank en Lichtschip Westhinder.

Hyas coarctatus Leach. In het Belgische gebied werden de meeste dieren van deze soort gevangen in het gebied begrensd door Nieuwpoort, het lichtschip Wandelaar en de banken West- en Noordhinder.

Maia squinado (Herbst). Leloup vermeldt een exemplaar van 15 augustus 1933 du milieu du Vaarwater (par le travers de Le Coq et par le travers de Breedene).

Corystes cassivelaunus (Pennant). Leloup kent de soort van de Belgische kust blijkbaar alleen van tussen Nieuwpoort en Blankenberghe.

Portumnus latipes (Pennant). Leloup kent de soort van talrijke plaatsen langs de Belgische kust tot aan Lichtschip Westhinder. In 1936, '37 en '38 kwamen de dieren en masse voor langs de gehele kust van de Franse tot de Nederlandse grens, vnl. tussen hoog en laag water.

Portunus arcuatus Leach. De soort werd aan de Belgische kust gevonden in een gebied begrensd door de Panne, het lichtschip Wandelaar en de bank Westhinder. Leloup noemt ook vondsten bij Kaap Gris-Nez, van zuid van Sandettie en ter hoogte van Deal aan de Engelse kust.

Portunus depurator (Linnaeus). Volgens Leloup gevonden op tamelijk veel plaatsen langs de Belgische kust tot voorbij Thornton Bank en tot aan het lichtschip Westhinder.

Portunus puber (Linnaeus). De soort werd, behalve bij Kaap Gris-Nez, bij Boulogne en langs de Engelse kust, gevonden bij Wenduine en Zeebrugge. Naar buiten (open zee) is hij gewoner, tot voorbij Westhinder Bank.

Portunus pusillus Leach. Leloup zegt dat het Belgisch Museum exemplaren verkreeg van dwars van Middelkerke en Heyst, Thornton Bank en lichtschip Westhinder. Daarbuiten werd de soort nog gevangen op verschillende plaatsen.

Thia polita Leach. Leloup zegt dat de soort in compact slib gevonden werd vanaf de Bank van Middelkerke en lichtschip Wandelaar tot aan lichtschip Noordhinder.

Atelecyclus rotundatus (Olivier). De enige vondst die voor België bekend is, is een exemplaar van 18 juni 1914, van be-
noorden lichtschip Noordhinder.

Pirimela denticulata (Montagu). Was in 1941 nog niet van de
Belgische kust bekend.

Cancer pagurus (Linnaeus). De soort was - zo zegt Leloup - vroe-
ger aan de Belgische kust tamelijk zeldzaam; men vond
er vnl. jonge exemplaren. Thans (1941!) zijn ze tame-
lijk gewoon langs de havendam van Zeebrugge en bij
Ostende, Nieuwpoort en Blankenberghe.

Pilumnus hirtellus Linnaeus. Het onderzoek van het Belgisch
Museum heeft aangetoond dat de soort tamelijk gewoon
is op enige afstand uit de kust in groeven van de nier-
vormige vuursteenknollen die verspreid op de bodem
liggen ter hoogte van Nieuwpoort, lichtschip Wandelaar
en vooral lichtschip Westhinder.

Pinnotheres pisum (Linnaeus). De soort is in België gewoon van-
af de kust tot aan de lichtschepen West- en Noordhin-
der. Het verlaten van het schelpdier door het mannetje
van de mosselkrab wordt mooi gedemonstreerd door de
vondst van 16 mannetjes in één nachtelijke vistrek in
oppervlaktewater bij Kaap Gris-Nez en een tweede vondst
van 16 mannetjes in één diepe dagtrek vóór Ostende.

Vergelijking van het Nederlandse en Belgische gebied om-
streeks 1940 geeft het volgende te zien: Het Belgische gebied
heeft, in afwijking van het Nederlandse, als bewoners *Dromia*
vulgaris, *Inachus dorhynchus*, *I. leptochirus*, *Achaeus cranchi*,
Pisa armata, *Eurynome aspera*, *Maia squinado* (na de oorlog ook
bij ons gevonden), *Portunus pusillus* en *Atelecyclus rotunda-*
tus. Het zijn er acht. Men krijgt de indruk dat de voorsprong

van het Belgische gebied vooral te danken is aan meer steen-
grond, maar de aktiviteiten van het Brusselse Museum hebben
stellig ook een belangrijke rol gespeeld. Nederland heeft ook
enkele bewoners die België niet heeft, te weten *Portunus corru-*
gatus, *P. marmoreus* en *Pilumnopus tridentatus*. Het zijn er
dus drie.

Het blijft jammer dat de mooie Belgische gegevens ontbra-
ken aan onze kaarten, die zo'n volledig beeld hadden kunnen ge-
ven van een belangrijk deel van de zuidelijke Noordzee.

Een belangrijk punt dat in dit Voorwoord niet mag ontbre-
ken handelt over het hoofdstuk Larven, dat hierboven al even
werd genoemd.

Toen eenmaal besloten was dat het Nederlands Instituut
voor Onderzoek der Zee "publicatie" van het manuscript op zich
zou nemen kwam de vraag naar voren of het hoofdstuk Larven
misschien afzonderlijk moest worden "gepubliceerd" en niet als
onderdeel van het manuscript. Het draagt nl. een ander karak-
ter dan dit laatste. De bijdrage Krabben van de zuidelijke
Noordzee is oecologisch van aard. Er wordt voortdurend in ge-
tracht uiteen te zetten, welke milieu-invloeden voor de ver-
schillende krabbensoorten van de Noordzee een rol spelen.
Zelfs in gevallen waarin in dat opzicht onvoldoende houvast
aanwezig is wordt getracht dit doel langs een omweg (door
beredeneren) te bereiken. In het hoofdstuk Larven echter wordt
er naar gestreefd determinatie van de larvenstadia van de ver-
schillende krabbensoorten mogelijk te maken en zo het onder-
zoek indirect te bevorderen. Het hoofdstuk Larven paste goed
in de opzet van een deeltje van de Fauna van Nederland; het
past minder goed in een bijdrage, die uitgesproken oecologisch
van aard is.

Om deze verkeerde opzet te voorkomen werd uiteindelijk besloten het hoofdstuk Larven afzonderlijk te "publiceren". Omdat het hoofdstuk Voortplanting-Larvenstadia-Groei echter ook een inleiding tot het hoofdstuk Larven bevatte en de beschrijving van de larvenstadia in de bijdrage als geheel niet kon worden gemist werd deze inleiding uiteindelijk in beide bijdragen opgenomen. Hetzelfde geschiedde met een klein aantal titels in de literatuurlijst, die op de larven betrekking hadden.

Tenslotte: ondergetekende is veel dank schuldig aan Luuk Tinbergen - met wie hij in de oorlogsjaren nauw samenwerkte - voor waardevolle opmerkingen gemaakt bij het doorlezen van het manuscript, voor hulp bij het maken van de kaarten en voor het tekenen van letters bij de figuren. Hij is ook veel dank verschuldigd aan Professor Hilbrand Boschma voor de zorgvuldigheid waarmee deze, naar gewoonte, het manuscript van ongerechtigdheden zuiverde en de afwerking bevorderde; hij gaf aan dit werk zeer veel tijd. Tenslotte is hij dank schuldig aan G.P. Baerends, B. Havinga, L.B. Holthuis en J.J. Tesch voor opmerkingen, gemaakt bij het doorlezen van het manuscript.

Een woord van diep medeleven zij hier uitgesproken jegens Alida Buitendijk, die met zoveel toewijding haar gedeelte van 'Het Krabbenboekje' klaarmaakte, maar door vroeg overlijden haar werk nooit afgemaakt zag.

Juli 1977, J. Verwey

II. BEHANDELING DER SOORTEN

<i>Ebalia cranchi</i> Leach	17
<i>Ebalia tuberosa</i> (Pennant).	19
<i>Ebalia tumefacta</i> (Montagu)	20
<i>Inachus dorsettensis</i> (Pennant)	22
<i>Macropodia rostrata</i> (Linnaeus)	26
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabricius) hooiwagenkrab . . .	31
<i>Pisa armata</i> (Latreille).	33
<i>Eurynome aspera</i> (Pennant).	36
<i>Hyas araneus</i> (Linnaeus) spinkrab, muiskrab	38
<i>Hyas coarctatus</i> Leach	46
<i>Maia squinado</i> (Herbst)	49
<i>Corystes cassivelaunus</i> (Pennant) helmkrab.	51
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus) strandkrab.	56
<i>Portunus latipes</i> (Pennant) breedpootkrabbetje	67
<i>Portunus arcuatus</i> Leach	70
<i>Portunus corrugatus</i> (Pennant).	71
<i>Portunus depurator</i> (Linnaeus).	72
<i>Portunus holsatus</i> Fabricius gewone zwemkrab.	76
<i>Portunus marmoreus</i> (Leach)	80
<i>Portunus puber</i> (Linnaeus) fluwelen zwemkrab	83
<i>Portunus pusillus</i> Leach.	87
<i>Thia polita</i> Leach.	89
<i>Atelecyclus rotundatus</i> (Olivier)	91
<i>Pirimela denticulata</i> Montagu	93
<i>Cancer pagurus</i> Linnaeus Noordzeekrab, hoofdkrab	95
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus).	105
<i>Pilumnopus tridentatus</i> (Maitland) Zuiderzeekrabbetje. .	107
<i>Pinothères pisum</i> (Linnaeus) erwtenkrabbetje.	112
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards wolhandkrab	118

Ebalia cranchi Leach (Fig. 5)

Biologie: Bewoner van stevige bodem, van zand met schelpen (zie ook de noot hieronder), grof of ook wel slikkig zand. Volgens AURIVILLIUS (1889) zijn de dieren op zand- of schelpbodem heel moeilijk te ontdekken, vooral omdat ze zich bij het geringste gevaar stijfhouden met ingetrokken poten. Blijkens hun verspreiding speciaal in de Noordzee zijn ze gesteld op tamelijk hoge temperatuur en waarschijnlijk op een vrij hoog zoutgehalte van het water. Bijna alleen bekend uit iets dieper tot zeer diep water, maar dat wil niet zeggen, dat diep water een vereiste is, want op Jersey is *chranchi* gevonden in de getijzone. Het is waarschijnlijk de combinatie van temperatuur en zoutgehalte, die de dieren op veel plaatsen ondiep water doet mijden: het zoutgehalte is hier meestal onvoldoende.

^xVAN BENEDEN's opgave (1861) voor de Belgische kust lijkt ons onzeker. Hij vindt de dieren "souvent sur la coquille de l'huitre pied-de-cheval". Dit is de grote zgn. wilde oester die in wat dieper water buiten de kust leeft en aanvankelijk (door LAMARCK) als aparte soort, *Ostrea hippopus*, beschreven is. Behalve *Ebalia tuberosa* vindt VAN BENEDEN ook de beide andere *Ebalia*-soorten op deze oesters. Het lijkt nu onwaarschijnlijk dat 3 in het zuidelijk deel van de Noordzee zo zeldzame soorten "souvent" op uit de Belgische wateren afkomstige oesters zouden zijn gevonden. Die oesters moeten minstens uit dieper water verder uit de kust afkomstig zijn geweest, maar misschien waren zij aangevoerd van de Franse kust of elders (zie volgende pagina).

de hoog en in het noorden is het bovendien een deel van het jaar te koud.. Het ontbreken der dieren bewesten de Nederlandse kust, waar temperatuur en zoutgehalte gunstig lijken te zijn, houdt misschien verband met de ruwheid van de zee en het niet stilliggen van de zandgronden in dit gebied. De tijd van voortplanting in de Noordzee is niet bekend, bij Plymouth zijn wijfjes met eieren gevonden in voorjaar en zomer, larven in zomer en herfst.

Voorkomen in Nederland: Op de grens van ons faunagebied vastgesteld, verder direkt eromheen, zie onder Verspreiding.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Middellandse Zee tot ZW-Noorwegen, maar in haar gehele areaal weinig gewoon. Misschien is deze relatieve zeldzaamheid maar schijnbaar, omdat de dieren door de mazen der netten gaan, waarmee gewoonlijk gevist wordt. In de Noordzee voorkomend in het Diepwaterkanaal (zie noot blz.17) en vooral in het gebied tussen de Doggersbank en de Duitse en Deense kust. Hier zijn zij in de buitenrand van de Helgolander Bocht zelfs vrij gewoon en zeker endemisch, d.w.z. er thuishorend als gevestigde, zich ter plaatse vermenigvuldigende populatie. Ze komen er voor tot vrij dicht bij de Waddeneilanden, van $\pm$ 50 tot op ongeveer 24 m diepte. De soort is verder bekend uit de noordelijke toegang tot de Noordzee en van de ZW. kust van Noorwegen. Verder uit het Skagerrak, maar vooral uit het Kattegat, waar zij in het diepere gedeelte vrij gewoon is. Zij komt ook voor in dieper water aan de kust van Yorkshire, Northumberland en Durham en aan de Schotse kust. Bij St. Andrews is zij nu en dan gevonden in schelvismagen. Benoordoosten de Shetlands is de soort gevangen tot op een diepte van 190 m; de grootste diepte, vanwaar zij bekend is, is volgens BOUVIER (1940) 550

of zelfs 1000 m.

Ebalia tuberosa (Pennant) (Fig. 6)

Biologie: Schijnt een overeenkomstige bodem te bewonen als de vorige soort, maar de verspreiding in de Noordzee (zie hieronder) zegt zonder meer hoe uiteenlopend de milieu-eisen van de beide soorten in ander opzicht moeten zijn. Waarschijnlijk heeft *tuberosa* allereerst min of meer zuiver Atlantisch water van hoog zoutgehalte nodig (hoger dan wat voor *cranchi* optimaal is), daarnaast misschien een lagere optimumtemperatuur dan de laatste, zie ook onder *E. tumefacta*. De soort komt voor tot in diep water (grootste diepte waarop gevonden 206 m, benoorden de Shetlands), anderzijds is zij op Jersey in de getijzone gevonden en komt zij b.v. bij Plymouth tot op geringe diepte voor; de diepte als zodanig is dus geen factor van belang.

Eierdragende wijfjes en larven zijn bij Plymouth, waar deze soort tamelijk gewoon en de gewoonste van de 3 *Ebalia*-soorten is, gevonden gedurende bijna het gehele jaar, maar vooral in voorjaar en zomer. De 4 zoea-stadia, die opvallen door de ei-vorm van hun rugschild en het vrijwel ontbreken van antennen, hebben de gewoonte zich op te rollen tot een bal; zij komen vnl. bij de bodem voor. De megalopa's zijn gekenmerkt door het ontbreken van een rostrum, iets wat wij, behalve bij *Ebalia*, onder de krabben alleen bij het mosselkrabbetje vinden. Het krabbetje heeft in zijn eerste stadium een rugschildlengte van 1.6, een breedte van 1.9, in zijn 2e stadium een breedte van 2.5 mm.

Voorkomen in Nederland: Niet van onze kust bekend en ook niet spoedig te verwachten, daar de dichtstbijzijnde vindplaats aan de Engelse zijde van het Diepwaterkanaal ligt. Dit is tevens de enige vondst uit het zuidelijk deel van de Noordzee. VAN BENEDEN's opgave (1861 : 137) voor de Belgische kust houden wij nl. voor onzeker, zie noot onder *Ebalia cranchi*.

Verspreiding: De verspreiding van deze soort reikt nog verder zuidwaarts dan die van de vorige: van Senegambië, de Azoren en de Middellandse Zee noordwaarts tot aan de Shetlands en ZW. Noorwegen. In de Noordzee bekend uit de noordelijke toegang tot de Noordzee en van de nabijheid der Schotse kust (inclusief de Firth of Forth) en aan de kust van Northumberland en Durham. Bij St. Andrews nogal eens in kabeljauwmagen gevonden. Ook van de westkust van Zuid-Noorwegen bekend van een 5-tal plaatsen. Niet gevonden in Skagerrak of Kattegat, noch ergens elders in de Noordzee buiten de ene vondst in het Diepwaterkanaal. Deze heeft betrekking op een dier van 52°7'N., 2°0'0., 33 m diep.

Ebalia tumefacta (Montagu) (Fig. 7)

Biologie: In het Engelse Kanaal komt deze soort vooral voor op kiezel of grove zandgronden, in mindere mate op schelpgruis; in de Noordzee gevonden op zand met schelpen en slibrijk zand, aan de Zweedse kust op zand en klei. Overigens valt van de eisen die dit krabbetje aan zijn omgeving stelt weinig te zeggen, er pleit iets voor een voorkeur voor een tamelijk hoog zoutgehalte en een vrij hoge temperatuur. De dieren zijn

in de Noordzee gevonden op diepten van 30-50 m en meer, in het Engelse Kanaal tot op 90 m; maar de diepte als zodanig is niet van veel belang, want op Jersey werd ook deze soort in de getijzone gevonden en aan de Zweedse en Engelse kust vanaf 15 m diepte. Over de voortplanting is niets bekend.

Voorkomen in Nederland: Is op de grens van ons fauna-gebied vastgesteld op dezelfde datum en dezelfde plaats als *Ebalia cranchi*, te weten op 53°14'N., 4°15'O., ± 30 m diep, aan de buitenrand van het Diepe Gat dicht benoorden het Lichtschip Haaks^x. De overige vondsten in de Noordzee liggen verder af.

Verspreiding: Evenals de beide vorige is ook deze een

^x Wij moeten met de mogelijkheid rekening houden dat deze opgave voor *tumefacta* onzeker is. TESCH, die het materiaal van de Wodan bewerkte, trof een aantal in de jaren 1903-05 gevangen dieren aan toen hij zijn werk bij het Rijks Instituut voor Biologisch Visserijonderzoek in 1906 begon. Van sommige vondsten was echter geen materiaal bewaard gebleven en slechts een aantekening aanwezig. Tot deze laatste categorie behoorden waarschijnlijk ook de gegevens over *Ebalia tumefacta*. Een verkeerde opgave zou men dáárom voor mogelijk houden, omdat op 10 augustus 1904 op 53°14'N. en 4°15'O. (het Nederlandse waarnemingsstation H1) ook *Ebalia cranchi* gevonden werd (TESCH, 1909 : 76). Beide soorten zouden dus op dezelfde dag op dezelfde plaats gevonden zijn, wat niet onmogelijk is, maar in dit verband toch te denken geeft. De identiteit van bedoelde *cranchi* is wél min of meer zeker, omdat het ex. van de Wodan van 9 augustus 1904 uit diezelfde buurt in de verzameling van het Zoölogisch Station aanwezig is.

soort met in hoofdzaak zuidelijke verbreiding: van de Middellandse Zee en Marokko tot de Shetlands en ZW. Noorwegen. In de Noordzee gevonden op de westrand van het Diepwaterkanaal ($\pm 52^{\circ}25'N.$, $2^{\circ}7'O.$, diepte 45 m)^x, benoorden het Lichtschip Haaks (zie boven), bij Helgoland, aan de Zweedse kust en tenslotte bij Frederikshavn aan het Kattegat. Bij Helgoland komen de dieren vrij veel voor in de tot meer dan 50 m diepe Tiefe Rinne bezuiden het eiland; zij werden er al door HOEK in 1877 gevonden en zitten er nog steeds, wij hebben hier dus zeker te doen met een endemische populatie. Ook aan de kust van Bohuslän in Zweden waren de dieren indertijd tamelijk algemeen en ook hier zullen wij met een gevestigde populatie te maken hebben. Zij zijn verder gevonden bij de Shetlands (1 ex.) en op een tweetal plaatsen aan de kust van ZW. Noorwegen. De verspreiding in de Noordzee maakt het waarschijnlijk, dat deze soort, evenals *Ebalia cranchi*, met de Atlantische Oceaan in hoofdzaak in verbinding staat door het Nauw van Calais, terwijl de gegevens voor *Ebalia tuberosa* juist op een verbinding in het noorden wijzen. *Ebalia tuberosa* heeft waarschijnlijk meer "Atlantische" condities nodig dan de twee andere soorten.

Inachus dorsettensis (Pennant) (Fig. 8)

Biologie: Vooral voorkomend op steengrond, maar daarnaast ook op zand, zand met schelpen of slikkig zand, echter stellig

^x De opgave voor de Belgische kust (VAN BENEDEN, 1861 : 137) beschouwen wij als onzeker, zie onder *Ebalia cranchi*.

dáár ontbrekend waar deze zandbodem niet volkomen stilligt. Op begroeide gronden camoufleren de dieren zichzelf evenals spinkrabben met wier- of sponsstukjes; ten dele zijn ze daar ook mee begroeid. Het camoufleren is beschreven door AURIVILLIUS (1889 : 36); tot goed begrip van wat hieronder volgt moet men echter eerst lezen wat hij (op blz. 39 hierachter) over *Hyas* zegt. Evenals bij *Hyas* worden wierstukjes, vóóordat ze bevestigd worden, tussen de kaakpoten gebracht en "gekauwd". Vooral het eerste pootpaar achter de scharen kan bij *Inachus* dicht met wiertjes bedekt zijn. Daarbij worden de poten niet alleen, zoals bij *Hyas*, door de schaarppoot van de tegenoverliggende zijde, maar ook door die van dezelfde zijde "bediend". Dit is mogelijk doordat het voorlaatste lid volledig langs het voorvoorlaatste kan worden teruggeslagen. Verder kunnen de schaarppoten onder het lichaam door de voor-bovenrand van het achterlijf bereiken. Deze ligt bij de eierdragende wijfjes in het verlengde van het rugschild, is dus van bovenaf zichtbaar, draagt in verband daarmee haakjes en kan nu met behulp van de scharen worden gecamoufleerd. Bij de mannetjes is dit deel van het achterlijf niet van bovenaf zichtbaar, draagt het geen haakjes en wordt het niet gecamoufleerd; intussen draagt bij de jonge mannetjes (niet bij de wijfjes) de achterrاند van het rugschild wel zeer fijne haakjes, de scharen kunnen bij hen deze achterrاند ook bereiken en camoufleren. Alles wijst erop hoe tot in detail de bouw aan de functie is aangepast. Voorkomend op zeer verschillende diepten, van de getijzone of direct beneden laag water tot op 100 m diepte en meer, maar in de Noordzee en langs de Noorse en Zweedse kust meest op diepten van 20 tot 60 m. Dat is

stellig een temperatuur- en zoutgehalte-kwestie, want op Jersey en aan de kust van Cornwall is *Inachus* gevonden tot in de getijzone. Op veel andere plaatsen zijn ondiepe gronden waarschijnlijk óf te koud (wat niet wegneemt dat de dieren zelfs nog in de Zweedse en Noorse fjorden bekend zijn van diepten van 6-10 m) óf bedekt door water van te laag zoutgehalte. Zeer opmerkelijk is dit verschijnsel in het Kattegat, waar *Inachus* en verschillende andere krabben pas beginnen op te treden beneden omstreeks 10 m diepte. Waar de temperatuur van het diepere water voldoende hoog is kunnen de dieren tot op zeer grote diepte voorkomen: in de Golf van Biskaye zijn zij bekend van 750 m.

Wijfjes met eieren zowel als larven komen bij Plymouth het gehele jaar door voor, de larven misschien met een maximum in de herfst (LEBOUR, 1928 : 502). In de Noordzee en ook aan de Zweedse kust werden eierdragende wijfjes gevonden in de periode maart-november, aan de Noorse kust in januari. Er is blijkbaar, net als bij de gewone spinkrab, een langgerekte voortplantingsperiode. Er zijn bij deze en andere spitssnuitkrabben maar 2 zoea-stadia. Marie LEBOUR, die er bij Plymouth in slaagde de dieren op te kweken tot het 7e krabstadium, vond een ontwikkelingsduur van 11-16 dagen om de uitkomende larven tot megalopa te brengen en van ongeveer 3 weken om hen te brengen tot het 1e krabstadium. In andere gevallen duurde de ontwikkeling van megalopa tot 1e krabstadium 2-4 weken en de gehele ontwikkeling van protozoea tot krabbetje kan dus 3-6 weken duren. Het 1e krabstadium heeft een schildbreedte van ongeveer 1 mm en begint direkt met zich te camoufleren. Het 2e en 3e krabstadium hebben een schildbreedte van 1.3 en 2 mm. De ontwikkelingsduur van de larven binnen het ei is

nog niet bekend.- Volgens SCHELLENBERG bestaat het voedsel van deze soort uit schelpdieren (mosselen), crustaceeën, echiniden, polychaeten en hydroiden.

Voorkomen in Nederland: De vondsten die het dichtst bij onze kust liggen zijn uit de omgeving van het Lichtschip Westhinder in ongeveer 30 m diep water, van $52^{\circ}0'N.$, $2^{\circ}56'O.$ (ooststrand Diepwaterkanaal), 35 m diep, en van $53^{\circ}35'N.$, $5^{\circ}32'O.$ (vlakke van Ameland), 26 m diep. De laatste vondst valt binnen de grens van ons faunagebied. Verder zijn vangsten der dieren te verwachten van de steengronden bewesten Texel, die slecht onderzocht zijn.

Verspreiding: Van Angola (ODHNER, 1923 : 19), de Kaapverdische Eilanden, de Azoren en de Middellandse Zee tot aan de Trondheim Fjord in Noorwegen. Bij Plymouth wel de gewoonste van alle spinkrabachtigen. In de Noordzee voorkomend in de omgeving van het Diepwaterkanaal, van het zuidwestelijk deel van de Doggersbank en beoosten de staart van de Doggersbank. Verder aan de Noorse en Zweedse Skagerrak-kust en in het Kattegat, tot in de Sont en Grote Belt; in het Kattegat is de soort beneden 20 m diepte vrij veel te vinden. De dieren komen tamelijk veel voor langs de kust van ZW. Noorwegen en aan de kust van Schotland, Northumberland en Durham, vnl. in dieper water (40-100 m). Bij St. Andrews zijn zij niet zeldzaam in de maag van kabeljauw. De eigenaardige pleksgewijze verspreiding in de Noordzee hangt wel samen met de voorkeur der dieren voor steenachtige bodem. BOUVIER (1940 : 355) vermeldt als grootste diepte 550 m; SCHELLENBERG (1928 : 105) geeft voor de Golf van Biskaye een diepte van 750 m op.

Macropodia rostrata (Linnaeus) (Fig. 9)

Biologie: Het dier herinnert door zijn tenger uiterlijk, slanke poten en smalle kopborststuk aan een spin, door zijn slome levenswijze aan dieren als hooiwagens en wandelende takken. Vlucht niet bij gevaar, maar houdt zich onbeweeglijk en is daardoor heel moeilijk van zijn omgeving te onderscheiden, wat door de begroeiing van rugschild en poten extra in de hand kan worden gewerkt. De dieren zijn verder, evenals wandelende takken, in het bezit van een beweging, die hun onzichtbaarheid vergroot: zij vertonen, blijkbaar als inleiding tot een bewegingsverandering, een zacht schommelen. Een dergelijke beweging schijnt ook voor te komen bij *Hyas* en HEINROTH beschreef ze voor de zittende nachtzwaluw (*Caprimulgus europaeus*), eveneens een voorbeeld van een somatolyse vertonende soort. Waar de dieren voorkomen tussen wier, zijn zij hiermee gecamoufleerd. Daarbij komt deze soort, wat de beweeglijkheid der schaarpoten betreft, met *Inachus* overeen; ook hier is het wijfje erop ingericht de basis van het achterlijf te kunnen bekleden. MILLIGAN (1915c) nam in het aquarium waar, dat ook stukjes vlees op het rugschild werden bevestigd, die blijkbaar in de loop van de volgende dagen werden opgegeten; een feit van belang, omdat *Pisa* soms de planten van zijn eigen schild af eet. Ondanks al het camoufleren worden de dieren door vijanden, die meer op de reuk dan op het gezicht afgaan, uiteraard toch gevonden: BELL vermeldt een rog (*Raja clavata*) van ongeveer 50 cm lengte, die zijn maag met hen gevuld had, en bij St. Andrews werden zij veel gevonden in kabeljauw- en schelvismagen. De dieren komen veel voor tussen

wieren (vooral in iets dieper water tussen roodwieren), in zeegras, tussen hydroiden, doomansduimen, enz., waaraan zij zich met hun klauwtjes vastklampen. Maar bovendien zijn zij te vinden op rotsgrond, oesterbanken, kiezel of andere steen- grond, kiezel- of schelpzand, slikbodem met schelpen en zandig slik, dus eigenlijk op alle mogelijke terreinen. Zij ontbreken echter stellig nagenoeg geheel daar waar de bodem niet volko- men vastligt en blijkbaar komen zij bij voorkeur voor in een enigszins beschutte omgeving of in min of meer rustig (zij het dan stromend) water. Aan de Engelse zuidkust zitten zij vol- gens CLARK (1909) in ondiep water, vooral tussen wier of in rotsholten. Dat is dan ook wel de reden, dat zij ter hoogte van de Nederlandse westkust, ook verder van land, zo weinig gevonden worden en dat zij over het algemeen in heel ondiep water zo weinig te vinden zijn..Zij komen voor in kustwater van betrekkelijk laag zoutgehalte (naar schatting 30-25^o/oo) maar ook tot in water van omstreeks 35 ^o/oo. Denkbaar is echter - vooral omdat wij dat ook bij enkele andere kustbe- wonende soorten zien - dat hogere zoutgehalten, van misschien 34 ^o/oo en daarboven, ongunstig zijn..Zij moeten verder, ge- zien hun verspreiding, zeer ruime temperatuurgrenzen hebben. -Op veel plaatsen komen zij in ondiep water voor (vanaf enkele tot 10 m diepte), maar vrijwel overal langs de Europese kust leven zij daarnaast ook in dieper water, tot op 50, 100 en zelfs 125 m diepte. Dit is echter tegelijk de grootste diepte, waarvan zij bekend zijn en het gros leeft niet dieper dan enkele tientallen meters. Waar temperatuur en zoutgehalte een zo geringe rol spelen en de diepte als zodanig stellig van geen invloed is, moet er een andere factor zijn, die de dieren

aan ondiep water bindt en als zodanig zal het licht misschien een rol spelen; eventueel treedt daarnaast een bovenste zoutgehaltegrens van het water als dieptebeperkende factor op.

Het voedsel van deze krab bestaat stellig voor het grootste deel uit detritus; bij maagonderzoek werden resten van wormen, stekelhuidigen, schaal- en schelpdieren, mosdiertjes, enz. gevonden. Voor de dieren van de Franse kust werd waargenomen, dat zij zich graag associëren met de zeeanemoon *Anemonia sulcata* (Pennant), en dat zij zich bij gevaar geheel onder of op deze kunnen terugtrekken. De anemoon hindert daarbij de krab niet, deze moet dus òf ongevoelig zijn voor het gif en slijm van de anemoon òf de anemoon niet prikkelen zoals prooidieren dat doen. Waarschijnlijk is het laatste het geval, want de anemoon trekt haar tentakels zelfs niet in, wanneer de krab haar stoort. Zodra de krab dood is, wordt zij wel door de anemoon gegeten en verder eet de anemoon van het voedsel, dat de krab in haar schuilplaats aanvoert. Een dergelijke associatie bestaat misschien tussen *Macropodia longirostris* en een hydroïed bij Plymouth en het is mogelijk dat op andere plaatsen andere Coelenteraten de rol van *A. sulcata* overnemen. Het geval is stellig vergelijkbaar met dat van de heremietkrabben en tropische anemoonvissen met hun anemonen. Misschien speelt een dergelijke associatie ook bij verwante spinkrabben een rol. Zeer zeker geldt dit voor de verwante *Dromia vulgaris* met haar anemoon of spons.

De voortplantingstijd is voor dieren uit de Noordzee zo goed als niet bekend. Wijfjes met eieren werden gevonden in juli en november. Bij Plymouth komen eierdragende wijfjes en larven het gehele jaar voor, maar vooral in voorjaar en zomer.

Er zijn 2 zoea-stadia. Marie LEBOUR (1927) vond voor *M. longirostris* dat de larven ongeveer 4 weken nodig hebben om op te groeien tot megalopa, maar die duur is waarschijnlijk aan de lange kant. De megalopa heeft, als bij verwanten, de gewoonte bij het zwemmen de looppoten stijf tegen het lichaam te vouwen en het achterlijf met de zwempoten te strekken. Het jonge krabbetje begint direct met zich te bedekken met wier of débris.

Voorkomen in Nederland: Behalve plaatselijk in de Zeeuwse wateren aan onze kust tamelijk ongewoon. Komt in klein aantal voor langs de noordelijke grens van ons faunagebied in de buurt van de 25-30 m-dieptelijn, die tegelijk de zuidgrens vormt van het gebied der Oestergronden, waar de soort in dieper water te vinden is te midden van een heerlijke rijkdom aan oesters (*Ostrea edulis*), noordkrompen (*Cyprina islandica*), doomansduimen (*Alcyonium digitatum*), hydroiden, enz. Dichter bij de kust gevonden aan de buitenrand der Haaksgronden en bij en in het Nieuwediep bij Den Helder (op beide plaatsen slechts een paar maal), terwijl voor de Waddenzee geen enkele waarneming bekend is. Ter hoogte van de Nederlandse westkust stellig zeldzaam, maar 3 maal aangespoeld gevonden bij Scheveningen. Plaatselijk echter veel voorkomend in de Zeeuwse wateren, waar zij vooral gevonden is in de mond van de Westerschelde (Deurlo, Oostgat en bij Vlissingen) en in kleiner aantal in de Oosterschelde (bij Ierseke en Zierikzee), bij Veere, in de Eendracht bij Tholen en in de Hals, de zijtak van de Grevelingen. De diepte waarop zij in de Zeeuwse wateren gevonden werden, bedraagt 2-13 m. Waarom de dieren zo weinig in het Waddengebied voorkomen is niet duidelijk, misschien is het water er niet rustig genoeg.

Verspreiding: Van de Kongomond, Senegambië, de Azoren en de Canarische en Kaapverdische Eilanden tot Aalesund, de Lofodden, NO. Finmarken en het westelijk deel van de Moermankust. Ook in het gehele Noordzeegebied zeer verspreid, wat echter niet wil zeggen, dat de soort overal te vinden is. Veel voorkomend om de Shetlands, aan de Schotse kust en in klein aantal in wat dieper water langs de kust van Northumberland; bij Yarmouth (Norfolk) en aan de kust van Kent. In het Diepwaterkanaal (weinig), NW. van Ostende en in de Zeeuwse wateren. VAN BENEDEN's opgave, dat de soort in dieper water aan de Belgische kust zeer algemeen zou zijn, is met enige reserve te aanvaarden. Het hoofdgebied van voorkomen in de open Noordzee ligt tussen de Doggersbank en de Nederlandse, Duitse en Deense kust; aan de laatste tot in het westelijk deel van de Limfjord, maar overigens blijkbaar weinig of niet in de direkte nabijheid van land. Komt verder voor langs de Noorse en Zweedse Skagerrak-kust, in het Kattegat, de Grote en de Kleine Belt, de Sont, en is zelfs gevonden bij Kiel. Vrij veel voorkomend langs de ZW. kust van Noorwegen. Geen enkele vondst is bekend uit het gehele centrale noordelijke deel van de Noordzee vanaf de Doggersbank noordwestwaarts; waarschijnlijk is de diepte er te groot, zie boven. De relatieve zeldzaamheid van de soort in het zuidelijk deel van de Noordzee is misschien allereerst het gevolg van het nietstilliggen van de bodem, vooral bij ruw weer. De grootste diepte, waarop de dieren gevonden werden, bedraagt ongeveer 50 m in de Noordzee en aan de Noorse kust, 84 m bij Plymouth, 126 m bij de Shetlands; van groter diepte zijn zij niet bekend.

Macropodia longirostris (Fabricius) (Fig. 10)

Biologie: Blijkbaar evenmin als de vorige soort sterk gebonden aan een bepaald substraat, hoewel in het Engelse Kanaal veel voorkomend op fijn zand en "scuddy gravel". ALLEN (1899) geeft op dat de dieren in dieper water bezuiden Plymouth speciaal voorkomen waar *Sertularella gravi* de gewoonste hydroid is. In hoeverre er tussen krab en hydroidpolyp een binding bestaat als in het geval van de gewone hooiwagenkrab met de zeeanemoon *Anemonia sulcata* is niet bekend. Evenals deze laatste krab komt *longirostris* plaatselijk, b.v. langs de kusten van het Engelse Kanaal, voor in zeer ondiep water (tot in de getijzone), maar de maximumdiepte, die bereikt wordt, is veel groter dan bij *rostrata*, aan de Engelse Zuidkust 80 m (tegen *rostrata* 45), maar elders tot enkele honderden meters diepte. Wanneer het juist is, dat de diepte van voorkomen van *rostrata* bepaald wordt door licht of zoutgehalte, moet *longirostris* andere lichteisen of een hoger zoutgehalte nodig hebben. De verspreiding binnen de Noordzee lijkt inderdaad op voorkeur voor een hoog zoutgehalte te wijzen. Op hogere breedte wordt het voorkomen in dieper water dan nog in de hand gewerkt door de lage temperatuur aan de oppervlakte, want de verspreiding wijst bovendien op een voorkeur voor hoge temperaturen. Bij Plymouth, waar deze krab de gewoonste van de 3 daar voorkomende *Macropodia*-soorten is, komen eierdragende wijfjes en larven het gehele jaar door voor. De larvale ontwikkeling is uitvoerig beschreven door Marie LEBOUR (1927). Zoals bij alle Oxyrhynchen zijn er 2 zoëa-stadia. De jonge krabbetjes van het eerste stadium

hebben een schildbreedte van ongeveer 1.3 mm en poten van meer dan een cm lang. Ze zijn veel groter en hebben veel langere poten dan jonge *M. rostrata* van hetzelfde stadium. Voor de dieren uit de Noordzee is over de voortplanting niets bekend.

Voorkomen in Nederland: 16 oktober 1913 door de Wodan, het toenmalige vaartuig voor Visserijonderzoek, gevangen voor het Molengat, aan de buitenzij der Haaksgronden bij Den Helder, 22 m diep.

Verspreiding: Van Senegal, de Canarische en Kaapverdische Eilanden en de Middellandse Zee noordwaarts tot aan de Färöer. Bij Plymouth en in het Clydegebied gewoner dan *Macropodia rostrata*. Ontbreekt aan de Noorse kust en is evenmin gevonden aan de Zweedse kust of in het Skagerrak. In de Noordzee gevonden bij de Shetlands en in dieper water aan de kust van Northumberland; verder in het Zilverdiep en omgeving bezuidwesten en op 2 plaatsen beoosten de Doggersbank; vrij veel gevonden bij Yarmouth; op een paar plaatsen in het Diepwaterkanaal, om zo te zeggen de voortzetting van het belangrijke gebied van voorkomen langs de Engelse zuidkust. De opmerking van VAN BENEDEN (1861), dat deze soort in overvloed diep water bewoont, kan voor een deel van het gebied juist zijn geweest, zie het uittreksel uit de gegevens van LELOUP (1941) in het Voorwoord tot deze bijdrage. De soort komt in de Noordzee voor op ongeveer 50 m, aan de Engelse zuidkust tot op bijna 100, in de Golf van Biscaye en bij Kaap Verden tot meer dan 400 m diepte. Bij Marokko zou de soort zelfs meer dan 1600 m diep gevonden zijn. Vondsten bij de Färöer zijn uit water van 103-168 m diep.

Pisa armata (Latreille)

Biologie: Wat uiterlijk en sloomheid betreft een echte spinkrab. Aan de Engelse zuidkust komen de dieren voor van enkele tot omstreeks 90 m diepte. Aan open gedeelten van de Franse kust zijn zij vooral te vinden in bossen *Cystoseira* en *Halydris*, die in de gordels van het gewone blaaswier en het zaagwier (*Fucus vasiculosus* en *serratus*) groeien. Uit het feit dat zij zo weinig ver noordelijk gaan (zij ontbreken zowel aan de Engelse oost- als westkust), mag men wel concluderen, dat zij gesteld zijn op een voor onze omgeving hoge temperatuur. Wat hun verdere milieu-eisen zijn valt uit de literatuur niet op te maken.

De levenswijze van een nauwe verwant van deze soort, nl. van *Pisa tetraodon* Pennant, is goed bekend door aquarium-waarnemingen van MILLIGAN (1915a). Zijn beschrijving geeft een uitstekend beeld van het gedrag der spinkrabben in het algemeen en wordt hier daarom weergegeven.

De bewegingen van de krab zijn niet alleen langzaam, maar de dieren zijn bovendien uiterst voorzichtig. Zelfs na een gevangenschap van maanden houden zij zich direkt roerloos, wanneer men hen nadert, zelfs al zijn zij bezig een stukje vlees tussen kaken en scharen in tweeën te trekken. Er is geen sprake van "mak worden", zoals wij dat bij de strandkrab zien. Hun gezicht is vrij goed, zij zien veel meer dan alleen schaduwen. Zij zitten graag in een holte of tegen de onderkant van een uitstekend stuk rots. Bij gevaar drukken zij zich dan vast tegen de rots en veranderen niet van plaats. Dreigt gevaar, terwijl zij zich op een open plek bevinden, dan drukken zij zich vast tegen de grond en schuiven zijwaarts

weg zodra dit geoorloofd lijkt. Daarbij maakt het geen verschil of zij al dan niet door wieren, enz. gecamoufleerd zijn. Het zich vasthechten zelfs aan ogenschijnlijk gladde stukken rots vindt plaats met behulp van de scherpe punt en de kamachtige rij doorntjes van de laatste leden der looppoten. Deze kunnen bovendien tegen het voorlaatste lid worden geklapt. Zij maken ook het ondersteboven hangen aan de onderkant van een rots mogelijk. De dieren drukken zich verder graag met de buikzij in min of meer verticale houding tegen een verticale rots aan, waarbij het achtereind en de 3 laatste pootparen op de bodem rusten, terwijl de 2 voorste paren looppoten zo ver mogelijk zijwaarts uitgespreid kunnen staan. Zij zijn dan heel moeilijk te zien. Maar zij zetten zich daarbij 's nachts ook wel tegen de aquariumruit en drukken zich daar dan overdag vast tegenaan bij gevaar, ook wanneer dit laatste door de ruit zelf zichtbaar is. Hieruit blijkt wel hoe instinctief deze gedragingen zijn.—De dieren zijn moeilijk zichtbaar door hun kleur en dit wordt door het instinct tot camoufleren nog in de hand gewerkt. Het camoufleren vindt, hoofdzakelijk 's nachts, plaats met groene en bruine zeewieren, sponsen, hydroiden, doomansduim, wormbuizen, mos- en manteldieren van velerlei soort. De haakjes op het rug-schild, die dienen tot vasthouden van materiaal, staan in enkele dubbele rijen en het materiaal wordt in het "laantje" tussen zo'n dubbele rij geschoven en zit daar min of meer los tussen. Breed *Ulva*-blad wordt daarbij eerst aan één kant opgerold. Hydroiden worden in de laantjes geschoven met het afgebroken eind naar achter, terwijl de spitsen van de takken vrij naar voren steken. De dieren kunnen met hele veerbossen

van hydroiden bedekt zijn. MILLIGAN neemt aan, dat de losse bevestiging van voordeel is, wanneer een ander dier het materiaal pakt, de krab kan zich dan uit zijn bedekking terugtrekken, maar dit lijkt toch niet erg waarschijnlijk.—De dieren zijn vooral 's nachts in de weer, eten veel wier en verder wormen, manteldieren en misschien sponsen en hydroiden. Hebben zij weinig wier tot hun beschikking, dan kunnen zij van de op hun schild bevestigde planten eten, ofwel eten zij van elkaar's bedekking. Men vindt deze bijzonderheid ook door anderen voor *Pisa* medegedeeld. AURIVILLIUS (zie onder *Hyas araneus*) houdt het er voor dat in die gevallen bedekkingsmateriaal naar de mond werd gebracht om het kleverig te maken, niet om het op te eten. In dat verband zijn de waarnemingen van MILLIGAN aan *Macropodia rostrata* (zie daar) intussen wel heel opmerkelijk. MILLIGAN wijst er tenslotte op (MILLIGAN 1915a en b) dat dieren als strandkrab en fluweelkrab er graag een bepaalde schuilplaats op na houden, die zij min of meer permanent gebruiken. *Pisa* intussen mist zo'n plaats, zit elke dag ergens anders en zoekt slechts bescherming onder zijn eigen "begroeiing".

Wijfjes met eieren zijn aan de Engelse Kanaalkust gevonden in december, mei, juli en augustus; de larven kwamen in één geval in augustus uit; in MILLIGAN's aquaria werden eieren gelegd in februari en mei.

Voorkomen in Nederland: Niet spoedig te verwachten, daar slechts twee stuks uit de Noordzee bekend zijn, beide uit het zuidelijk deel.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Kaapverdische en Canarische Eilanden en de Azoren, de Atlantische kust van

Marokko en de Middellandse Zee tot aan de Engelse zuidkust. Tweemaal in de Noordzee gevonden. VAN BENEDEN (1861 : 136) kreeg in 1850 een exemplaar van de Belgische kust. De Wodan, het onderzoekingsvaartuig van het Rijksinstituut voor Visserij-onderzoek, ving 19 maart 1904 een wijfje op $51^{\circ}17'N.$, $1^{\circ}56'O.$, dat is even benoorden het Nauw van Calais.

Eurynome aspera (Pennant] (Fig. 11)

Biologie: Dit mooie krabbetje met zijn wrattige schild houdt zich graag op op harde grond tussen stenen, op grind, zand, zand met schelpen, tussen bryozoen, suikerwier enz. Het is zelfs voor een spitssnuitkrab extra traag en blijft bij de geringste aanleiding stijf liggen. Uit waarnemingen van AURIVILLIUS (1889) blijkt dat de dieren zich onder bepaalde omstandigheden camoufleren. Dit vindt echter blijkbaar heel ongeregeld plaats en de bekleding zelf is dunnetjes. Wel zijn de 2-3 buitenste leden van de schaar- en looppoten bedekt met dicht op elkaar staande zeer fijne borsteltjes; tussen deze harige bekleding blijft allerlei rommel hangen, maar dat is niet aan actief camoufleren te danken. Tot dit laatste dienen de rugschildhaakjes, die om de wratten staan, waarmee het rugschild bedekt is. Zij houden gemakkelijk allerlei vast, dat dan de groefjes tussen de wratten vult. Komt aan de Engelse zuidkust, waar de soort plaatselijk vrij gewoon is, voor van beneden laagwater (zelden getijzone) tot op een diepte van ongeveer 125 m en is gevonden tot op 400 en zelfs 550 m. Maar ook voor deze soort doet de diepte als zodanig weinig ter zake en wordt de verticale verspreiding stellig

in hoofdzaak beheerst door zoutgehalte en temperatuur. Uit de verspreiding valt te concluderen, dat de dieren gesteld zijn op water van hoog zoutgehalte. Aan de kust worden zij dus meestal gedwongen grotere diepte op te zoeken, zowel op Jersey als bij Plymouth (hier bij uitzondering!) werd *Eurynome* echter tot in de getijzone gevonden. De dieren hebben waarschijnlijk niet een hoge, maar wel een constante temperatuur nodig, hun verspreiding is typisch Atlantisch.

Bij Plymouth komen wijfjes met eieren en larven in het voorjaar en in de zomer voor, larven bij uitzondering tot in de herfst. Er zijn 2 zoea-stadia. Reeds het jonge krabbetje in zijn eerste stadium heeft een knobbelig uiterlijk, de lengte van het rugschild is 2, de breedte 1.2 mm. De larven, inclusief de megalopa, hebben zeer veel overeenkomst met die van *Maia*.

Voorkomen in Nederland: Niet binnen de grenzen van ons gebied waargenomen en ook niet spoedig te verwachten, zie hieronder.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Komt voor van de Afrikaanse Sahara-kust, Kaap Verden, Madeira, de Azoren en de Middellandse Zee tot de Shetlands en Zuid-Noorwegen. In het Noordzeegebied vnl. in het noorden gevonden. Zeldzaam bij de Shetlands en Hebriden, de Firth of Forth, St. Andrews en in diep water langs de kust van Northumberland en Durham. Een half dozijn stuks zijn bekend voor ZW. Noorwegen. Is minder zeldzaam langs de Zweedse Skagerrak-kust en werd een paar maal in het Kattegat gevonden. Diepte van voorkomen: Kattegat vnl. 17-77 m, Zweedse kust 20-90 m, ZW. Noorwegen vooral beneden 20 m, Clyde 18-110 m, Plymouth 0-90 m.

In het zuidelijk deel van de Noordzee is *Eurynome* slechts eenmaal gevonden en wel in oktober 1889 in de maag van een kabeljauw, gevangen bij Yarmouth. Het dier deelde zijn verblijf met een breedpootkrabbetje. Het is zeer goed mogelijk dat Yarmouth bereikt werd vanuit het noorden en niet door het Nauw van Calais en dat het geval dus moet worden gezien als zuidgrens van het voorkomen van deze soort in de Noordzee.

Hyas araneus (Linnaeus) (Fig. 12)

Bij Den Helder worden de dieren wel Muiskrabben genoemd.

Biologie: Bewoner van zeer verschillende gronden. Bij ons vooral te vinden op slibrijke zand- of min of meer zuivere slib- en kleibodem, veel minder op schoon zand; elders ook op steenachtige of met algen begroeide gronden. De structuur van de bodem doet, evenals bij een aantal verwanten, waarschijnlijk daarom niet veel terzake, omdat de dieren geheel boven de grond leven en zich niet ingraven of dekking zoeken bij gevaar. Het trage gedrag houdt met deze levenswijze verband: *Hyas* vlucht niet, maar maakt zich onzichtbaar door stilzitten. De begroeiing van het rugschild met allerlei epibionten, die waarschijnlijk door de rustige levenswijze in de hand wordt gewerkt, verhoogt de somatolyse, het opgelost worden (van de krab) in de omgeving. Vooral oude dieren kunnen dicht met zeepokken (*Balanus crenatus*), mosdieren (*Alcyonidium*), hydroiden of ook wel met kokerwormen of ascidiën bedekt zijn. Behalve dat de dieren begroeid zijn hebben zij althans plaatselijk de gewoonte zich te bedekken met allerlei plantaardig of dierlijk materiaal. Deze gewoonte is karakteristiek voor alle spitssnuitkrabben (groep Oxyrhyncha),

die in verband daarmee in afwijking van alle andere krabben hun rugschild en de poten bezet hebben met chitineuze, veerkrachtige, van minieme weerhaken voorziene haakjes, die tot vasthechting van het materiaal dienen. Speciaal het gedrag van *Hyas araneus* en *H. coarctatus* is in dit opzicht uitvoerig onderzocht door de Zweed AURIVILLIUS. Het camoufleren vindt vooral 's nachts plaats, wanneer trouwens de activiteit der krabben in het algemeen veel groter is dan overdag. De dieren scheuren wier-, spons-, hydroid- of mosdierstukjes van kolonies uit hun omgeving af, brengen die naar de mond, waar zij even tussen de kaakpoten "gekauwd" worden, en bevestigen deze daarna door heen en weer wrijven tussen of aan de haakjes van rugschild of looppoten. Waar de haakjes voorkomen in rijen, worden de stukjes in de laantjes tussen de hakenrijen gestoken, zodat zij min of meer los liggen en toch door de haakjes op hun plaats worden gehouden. Het "kauwen" der stukjes tussen de kaakpoten zou volgens AURIVILLIUS dienen om het materiaal kleverig te maken. Daartoe zouden klieren dienst doen, die zich in de basis van het eerste (bovenste of binnenste) paar kaakpoten bevinden. Het bevestigen vindt plaats met behulp van de schaarpoten, die bij elke spitssnuitkrab precies dat deel van het lichaam bestrijken, dat met haakjes bezet is. Ten dele gebeurt dit werk door de schaarpoot van dezelfde, ten dele door die van de andere lichaamszij. De schaarpoten hebben een grotere draaimogelijkheid dan bij andere krabben, wat door AURIVILLIUS' tekeningen heel mooi gedemonstreerd wordt. Heeft de krab een stukje vastgehecht, dan wordt met de schaar geprobeerd of het zitten blijft. Is dit niet het geval, dan wordt

het opnieuw naar de mond gebracht en "gekauwd", om daarna voor de tweede of derde maal vastgezet te worden. De delen die bij *Hyas* haakjes dragen en bekleed worden zijn allereerst de bovenzij van het rugschild van de snuit tot de oogkas, het middendeel (de maagstreek) en het bovendeeel van de zijkant van het schild; deze delen worden bereikt door de schaarpoet van hun eigen helft. Verder wordt, en wel met kleinere stukjes, de zijkant van het rugschild bekleed; dit gebeurt onder het lichaam door, door de schaar van de tegenovergestelde kant. Tenslotte worden de bovenkanten van alle looppoten (op het laatste lid na) bekleed en wel evenzo, onder het lichaam door, door de tegenoverliggende schaar. Die delen van het krabbenlichaam, die van onder of van opzij niet zichtbaar zijn, dragen geen haakjes en worden niet bekleed en de bovenzij wordt slechts bedekt voor zover de scharen er bij kunnen. Daarmee houdt het feit verband dat de delen van het lichaam, die met haakjes bedekt zijn, bij verschillende spinkrabachtigen andere zijn.—Grote takjes van roodwieren of van *Flustra foliacea* (mosdieren) worden bij voorkeur op snuit of oogstreek geplant, waarbij zij vaak ver buiten deze uitsteken, kleinere stukjes steeds op de zijdelen van het rugschild en de poten.—AURIVILIUS wijst erop dat de krabben, die men van hun camouflage ontdoet, onrustig heen en weer lopen en pas weer tot rust komen zodra zij een schuilplaats of bekleedsel rijk zijn; ook zijn zij vreesachtig. Verder toont hij aan dat het zich bekleden met allerlei materiaal de natuurlijke begroeiing van de krab met dit en ander materiaal in de hand werkt. En tenslotte beschrijft hij hoe de dieren, in een andere omgeving gebracht, zich niet alleen met materiaal uit die omgeving bekleden, maar ook het reeds op hun rug aanwezige materiaal

er af halen. Zij maken hun begroeiing dus gelijk aan die van hun omgeving. Ook zoeken de dieren volgens hem bij voorkeur die bodem op, waarmee hun begroeiing correspondeert. Daarbij zouden allereerst de ogen bemiddelen, daarnaast de tastzin. Daar het camoufleren bij voorkeur 's nachts plaatsvindt en de dieren - zoals Aurivillius zelf opmerkt - hun eigen lichaamsbekleding maar ten dele kunnen zien, is de rol van de ogen stellig heel gering. Ook overigens zou men deze observaties betreffende het zich gelijk maken van de dieren met hun omgeving graag herhaald zien, vooral naar aanleiding van MILLIGAN's negatief uitgevallen waarnemingen aan *Pisa tetraodon*. Observaties aan onze eigen spinrabben zouden verder nog daarom waardevol zijn, omdat het zich camoufleren van *Hyas* wel beschreven is voor dieren van de Zweedse kust, Noorwegen en Groenland, maar elders blijkbaar niet is waargenomen. Het kan zijn dat dit komt omdat men er elders niet op lette, het is echter ook mogelijk, dat het alleen voorkomt in een bepaalde omgeving die rijk is aan begroeiing en b.v. op de kale gronden langs onze kust ontbreekt. In dit verband zijn de waarnemingen van AURIVILLIUS aan *Eurynome aspera* van interesse, volgens welke het zich camoufleren blijkbaar soms geschiedt, soms niet. AURIVILLIUS geeft trouwens voor *Hyas araneus* en *Hyas coarctatus* op dat oudere dieren het zich camoufleren achterwege gaan laten. Hij neemt aan dat dit samenhangt met hun grootte of met de bekleding van hun schild met vastgegroeide epibionten, die camouflage overbodig zouden maken. Bij zeer oude dieren ontbreken volgens hem de haakjes zelfs min of meer geheel. Maar aan onze kust zijn ook middelgrote en kleinere spinrabben meestal schoon en het lijkt wel alsof alleen de zeer jonge dieren zich zelf bekleden.

Hyas araneus is carnivoor en volgens maagonderzoek van BLOHM bestaat het voedsel vooral uit hydroiden, wormen, schelpen en stekelhuidigen. Zelf worden zij, althans plaatselijk, veel door de kabeljauw (*Gadus morhua*) gegeten.

De spinkrabben zijn hoofdzakelijk beperkt tot het kustwater, waarin zij bij ons voorkomen van beneden laagwater tot op een diepte van 30 m en meer. Aan de laagwaterlijn zelf zijn zij langs onze kust intussen weinig te vinden en de diepte, waarop zij het meest gevangen worden, bedraagt hier ongeveer 18-30 m. Daarbij speelt de diepte als zodanig echter stellig een heel geringe rol: waar dieper water is zitten zij ook dieper, plaatselijk komen zij in het zuidelijk deel van de Noordzee in water van 40-50 m diepte voor. Hoewel zij ook in het noordelijk deel van hun areaal meestal niet dieper gaan dan enkele tientallen meters (in Noorwegen komen zij veel direkt langs de laagwaterlijn voor) leven zij in de fjorden van IJsland, Spitsbergen, Noorwegen en Zweden tot op meer dan 100 m diepte, zie onder verspreiding. Het zijn dan ook hoofdzakelijk twee andere factoren, die deze dieptever spreiding regelen: het zoutgehalte en de temperatuur. De bovengenoemde term kustwater heeft men bij de spinkrab zeer ruim te zien. Indien het zoutgehalte werkelijk de factor is, waardoor het dier om zo te zeggen aan de kust vastzet, zijn de boven- en benedengrens waarschijnlijk gegeven door ongeveer 34 en 20-25^o/oo zout. Daarbij komen de kleine dieren in het meest brakke, de grote in het zoutste deel van hun areaal voor. De zoutgehalte-invloed wordt echter gestoord door die van de temperatuur. Deze is 's zomers voor de spinkrab bij ons te hoog. De dieren worden daardoor in het zomerhalfjaar van de kust weggedrukt en dit verklaart hun voorkomen langs de

Deense, Duitse, maar vooral de Nederlandse kust tot ver in zee. Uit gegevens, door BROEKHUYSEN (1936) bij Den Helder verzameld in de jaren 1932-1935, blijkt dat zij zeewaarts trekken vanaf maart en (bij een watertemperatuur van 9-10°C) terug naar binnen vanaf november. Bij het Lichtschip Haaks bereiken zij hun maximum aantal in de zomer, binnengaats juist in de winter. Precies eender vindt PATTERSON de dieren bij Yarmouth veel in de winter, weinig in de zomer. Er bestaat aanwijzing, dat hun aantallen binnengaats vooral toenemen in perioden van hoog zoutgehalte buiten; zij worden dan als het ware binnen opgehoopt omdat het zoutgehalte buiten te hoog is. De spinkrab is dus een trekker, maar zijn trek is tegengesteld gericht aan die van onze andere trekkende krabbensoorten. Daarbij bestaat er verschil in trek tussen de beide sexen, want de mannen dringen 's winters verder naar binnen door dan de wijfjes; de rol van temperatuur en zoutgehalte bij dit gedragsverschil is intussen onbekend.

Eierdragende wijfjes vindt men het gehele jaar door en geslachtsrijpe wijfjes zonder eieren komen betrekkelijk weinig voor. De nieuwe eieren schijnen kort na het vrijkomen der larven te worden afgezet. Hun aantal beloopt volgens BLOHM voor middelgrote dieren 10 tot 25 duizend; zij zijn groot, bijna 0.5 mm. Te Den Helder betreffende *Hyas araneus* verzamelde gegevens komen, wat de voortplanting betreft, op het volgende neer. De verse eieren, die aan hun heldergele kleur gemakkelijk van de ver ontwikkelde bruine eieren te onderscheiden zijn, worden afgezet vanaf november, wat meer in december, vooral in januari en februari, vermoedelijk in klein aantal nog daarna. In januari draagt ongeveer 50%, in maart meer dan 90% van de eierdragende wijfjes verse ova. Wijfjes met juist

uitgekomen larven werden (in zeer klein aantal) gevonden van november tot maart, wat met het vorige in overeenstemming is. De voortplantingsperiode valt dus in de winter en de larven doen blijkbaar ongeveer een jaar over hun ontwikkeling, wel een zeer lange tijd! De meerderheid der wijfjes met eieren vindt men 's zomers zowel als 's winters in de zeewaartse helft van het door *Hyas* bewoonde kustgebied. De eieren komen dus weinig met water van lager zoutgehalte (beneden 28-30 ‰) in aanraking...De mannen vervellen van november tot maart (vooral in december-januari), de wijfjes gemiddeld iets later, van december tot maart (vooral in januari). De eieren verschijnen direct na het vervellen, terwijl het wijfje nog zacht is. De dieren copuleren dus stellig tijdens het vervellen dadelijk na het uitkomen der larven en de nieuwe eieren verschijnen, net als bij de wolhandkrab en in tegenstelling tot wat wij bij de strand- en Noordzeekrab zien, meteen na de copulatie. Vrijwel alle wijfjes met eieren dragen spermatophoren mee (zie bij de Noordzeekrab), het is dus mogelijk dat één copulatie voldoende is om een paar "legsels" te bevruchten, in welk geval dan nieuwe eieren zouden verschijnen na het uitkomen van de oude zonder door een vervelling en copulatie te zijn voorafgegaan...Er zijn nogal wat kleine dieren, nog zonder eieren, die reeds spermatophoren dragen; zij komen van november tot in de zomer voor. Daaruit zou men concluderen, dat de dieren, die voor het eerst geslachtsrijp worden, wel copuleren en spermatophoren krijgen, maar dan lange tijd op hun eieren wachten. Wij vinden hetzelfde bij *Cancer*. De kleinste wijfjes met eieren hebben een rugschild van iets minder dan 30 mm lengte. In Noorwegen zijn dieren van deze lengte volgens onderzoek van DONS waarschijnlijk

2 jaar oud. ORTON meent echter dat te West Mersea (Essex) in één jaar tijd een schildlengte van 40 mm kan worden bereikt en zijn gegevens sluiten deze mogelijkheid niet uit. In dat geval zijn ook de bij ons voorkomende kleine wijfjes met eieren misschien niet ouder dan een jaar. Hoe oud de spinkrab wordt is niet bekend. De larven van deze soort (2 zoea's en megalopa) zijn beschreven en afgebeeld door WILLIAMSON, die ook het eerste krabstadium afbeeldt.

Voorkomen in Nederland: Tamelijk gewone soort, vooral op enige afstand uit de kust in water van 18-30 m diepte. Verder naar binnen en naar buiten afnemend in aantal, maar ter hoogte van onze westkust voorkomend door de gehele Noordzee. Kwam niet voor in de Zuiderzee. Bewoont de Waddenzee tot aan of dicht bij de Afsluitdijk, maar vooral het buitendeel ervan; 's winters zijn de dieren er gewoner dan 's zomers. Een paar jongen met een rugschildlengte van 6-7 mm, zeker dus datzelfde voorjaar geboren, werden 24 juni 1922 verzameld in het Noordhollands Kanaal een eindweegs bezuiden Den Helder. Ook in de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Stromen ver naar binnen gaand: in de Grevelingen voorkomend tot bij Bruinisse, in de Oosterschelde vooral bewesten het Engelse Vaarwater, maar ook nog bij Ierseke en jonge dieren tot bij Bergen op Zoom, in de Westerschelde tot bij Vlissingen of verder.--In klein aantal aanspoelend langs de gehele Nederlandse kust, meestal als fragmenten, een enkele maal levend.

Verspreiding: Noordelijke soort, die bij ons de zuidgrens van zijn verspreidingsgebied nadert. Dit omvat het gehele Noord-Atlantische gebied van Labrador, Davis Straat en W. Groenland (69°) tot Cape Cod, en van IJsland, Spitsbergen

(80°), de Karische, Barents- en Witte Zee tot het Engelse Kanaal. Om de Noordzee heen voorkomend bij de Shetlands, langs de Schotse en Engelse Oostkust tot bezuiden het Nauw van Calais, van de kust van Noord-Frankrijk langs die van België, Nederland, Duitsland en Denemarken door het Kattegat tot in de Sont en westelijke Oostzee, ook langs de Zweedse en Noorse kust. In het zuidelijkste deel van de Noordzee voorkomend tot ver van land, langs de Duitse en Deense kust volgt de buitengrens ongeveer de lijn van 7° O.L. Elders in de Noordzee zeldzaam of geheel ontbrekend. De grootste diepten, door de spinkrab bereikt, bedragen ongeveer 500 m. Op deze grote diepten vindt men de soort vooral aan de oostkust van Noord-Amerika, in West-Groenland en op Spitsbergen. De koude dringt daar de dieren naar warmer dieptewater.

Hyas coarctatus Leach (Fig. 13)

Biologie: In levenswijze blijkbaar veel overeenkomst met de vorige soort vertonend. Traag; vaak begroeid met sponzen, hydroiden, mos- of manteldieren, zeepokken en kokerwormen; zich camouflerend. Maagonderzoek leverde vooral resten van crustaceën en ophiuren op. Ook in zijn geringe voorkeur voor een bepaalde bodem komt deze soort met de gewone spinkrab overeen: de dieren komen voor op zand, slik, klei, schelp- en steengrond ofwel tussen wierden. Verder is *coarctatus*, evenals *araneus*, gebonden aan lage temperaturen. Tenslotte lijkt deze krab ook in zijn voortplanting op de gewone spinkrab, zie hieronder. De dieren spelen, zoals *araneus* voor de kabeljauw, een belangrijke rol als voedsel voor kabeljauw, schelvis en sommige platvissen.

Tegelijkertijd zijn de eisen, die *coarctatus* aan zijn omgeving stelt, blijkens zijn verspreiding totaal verschillend van die van *araneus*. Langs de Noorse kust, waar de soort zeer algemeen is, komt het dier voor van direkt onder laag water, maar vooral vanaf ongeveer 10 m diepte, tot op 100-120 m; de grootste diepte, die de dieren er bereiken, is 200-300 m. De diepteverspreiding vertoont er veel overeenkomst met die van *araneus*, behalve dat *coarctatus* maar op weinig plaatsen in de bovenste 10 m leeft. Het min of meer ontbreken in deze laatste zone vinden wij evenzo aan de kust van Zuid-Engeland, van IJsland en aan de Amerikaanse kust. Voor Skagerrak en Kattegat strekt het zich zelfs uit over de bovenste 20 m. Het verschil tussen beide soorten komt echter het duidelijkst uit in de Noordzee: daar bewoont *araneus* de kust met zijn ondiepe gebieden terwijl *coarctatus* de kust mijdt (zie Fig. 13). Het plaatselijk voorkomen tot in zeer ondiep water bewijst echter, dat het niet de ondiepte als zodanig kan zijn, die ongeschikt is; er moet een andere factor zijn, die de dieren aan de kust meest tot dieper water beperkt en die hen elders geheel van de kust verwijderd houdt. Het ligt voor de hand het lage zoutgehalte van het kustwater als deze factor aan te zien. De verspreiding van *coarctatus* zou dus worden beheerst door voorkeur voor lage temperaturen en een hoog zoutgehalte, terwijl onze gewone spinkrab lage temperaturen en juist een niet hoog zoutgehalte nodig heeft. Daarnaast is misschien het in het algemeen hoge slibgehalte van het kustwater voor *coarctatus* schadelijk. Voor Noorwegen wordt nl. het voorkomen op plaatsen met sterke stroom opgegeven en de bewoners van een zodanige omgeving verdragen meestal weinig slibval.-Wijfjes met eieren komen vrijwel het gehele jaar

door voor. De eieren komen in de Noordzee waarschijnlijk in het voorjaar uit; hun aantal bedraagt bij kleine tot middelgrote dieren 700-7600. De kleinste wijfjes met eieren hebben een schildlengte van 15-16 mm. Afgaande op Noors onderzoek zijn zulke dieren niet ouder dan 1 jaar.--De larven, die beschreven zijn door Marie LEBOUR (1928b), lijken heel sterk op die van *Hyas araneus*. Er zijn 2 zoëa-stadia. Het krabbetje heeft in zijn 1e stadium een rugschildlengte van 2 mm.

De grootte van deze soort is zeer verschillend in verschillende delen van het verspreidingsgebied: in de Noordzee worden de dieren niet veel groter dan 45 mm (grootste schildlengte), LAGERBERG geeft voor de Zweedse kust 54 mm op, aan de Amerikaanse oostkust worden ze 80 mm, aan de Oost-Aziatische tot 105 mm. De soort vertoont geografisch ook in ander opzicht enig verschil.

Voorkomen in Nederland: Binnen ons faunagebied bekend door het aanspoelen benoorden Scheveningen op 21 oktober 1941 van 3 jonge dieren, stellig levend, op een dicht met Bryozoa en *Tubularia* begroeide balk. VAN DER SLEEN's opgave Nieuwediep is - ongedocumenteerd zijnde - als onzeker te beschouwen.

Verspreiding: De noord- en zuidgrens van deze kosmopoliet liggen een ietsje, maar heel weinig zuidelijker dan die van de vorige. Van Labrador en West-Groenland (70°) tot Cape Hatteras, van Oost-Groenland (66°), IJsland, W. Spitsbergen, Moermankust bewesten 49° tot in het Engelse Kanaal en Noord-Frankrijk. Aan de Stille Oceaan van de Beaufort Zee en de Beringkust tot Korea, Shanghai en Puget Sound. Voor de verspreiding binnen de Noordzee zie Fig. 13. De dieren zijn vooral te vinden in het noorden; bij de Färöer en Shetlands

is dit de talrijkste krab. Zij zijn zeer gewoon in dieper water van Skagerrak en Kattegat en gaan tot in de Sont. In de Noordzee worden zij zeldzaam bezuiden 54° , waar zij vnl. voorkomen aan de Engelse zij. De dicht bij ons faunagebied gedane vondsten hebben betrekking op de volgende ex.: $51^{\circ}17'N.$, $1^{\circ}56'O.$, bij Sandettie (40 m); $51^{\circ}42'N.$, $1^{\circ}50'O.$ (28 m), ongeveer NW. van Ostende; $52^{\circ}44'N.$, $2^{\circ}35'O.$, Diepwaterkanaal (50 m); $53^{\circ}40'N.$, $2^{\circ}28'O.$ (50 m) en $53^{\circ}24'N.$, $2^{\circ}24'O.$; $54^{\circ}12'N.$, $6^{\circ}13'O.$ (35 m) en bij Borkummer Rif ($\pm$ 28 m).—Deze soort komt, in tegenstelling tot de gewone spinkrab, nog tamelijk veel voor in het Engelse Kanaal. De vindplaatsen in de zuidelijkste hoek van de Noordzee vormen van dit areaal de voortzetting.—De grootste diepte waarop *coarctatus*, en wel aan de oostkust van Noord-Amerika, gevonden is, bedraagt 1650 m.

Maia squinado (Herbst)

Biologie: Deze grote spinkrab komt veel voor aan de zuidkust van Engeland, waar de dieren rotsgrond, zand, zee-grasvelden en slikbodem bewonen. Zij leven daar en elders als regel in ondiep water (van enkele tot 20 m), maar zij gaan er tot omstreeks 50 m diepte. Daarbij huizen zij 's zomers, vanaf april-mei, op ondiep water en zoeken zij tussen september en november dieper water op (BELL, 1853 : 42). Evenals bij de Noordzeekrab komen de grote dieren dieper voor dan de kleine.—Invloed van kustwater wordt blijkbaar tamelijk goed verdragen. De dieren moeten aan voor ons gebied hoge temperaturen gebonden zijn, want alleen zo is hun ontbreken verder noordelijk te begrijpen.—Als echte spinkrabben camou-

fleren zij zich met wieren, hydroiden, enz., maar ook met schelpen, steentjes of andere voorwerpen. Tegelijk kunnen zij tot aan de pootklauwtjes dicht met wieren bezet raken of zijn hydroiden, mosdieren, enz. op hun rügschild vastgegroeid.

Eierdragende wijfjes komen bij Plymouth voor vanaf maart, maar vooral van juli tot september, larven van juli tot oktober. Deze opgaven zijn waarschijnlijk onvolledig, want de eieren schijnen minstens 6 maanden over hun ontwikkeling te doen. Het aantal eieren bedroeg in één geval 76000. De larvale ontwikkeling is beschreven door LEBOUR (1927). In augustus kunnen de dieren zich in 9 dagen van protozoëa tot megalopa ontwikkelen. Evenals de andere spinkrabachtigen heeft *Maia* 2 zoëa-stadia. Deze zijn behoorlijk groot (+ 3 mm lang), het jonge krabbetje daarentegen is opvallend klein voor een soort die als volwassen dier zo'n reus is; het heeft een schildbreedte van ongeveer 1.3 mm. De groei van deze soort in een aquarium volgt uit waarnemingen van WADDINGTON, gepubliceerd door MEEK (1928): 18 augustus 1902 schild(lengte?) 3.3 mm, 21 oktober 4 mm, 14 maart 1903 5, 17 mei 6.5, 2 november 9 mm, 5 januari 1904 11, 11 maart 16, 7 november 19, 28 februari 1905 24 mm. Het is echter niet aan te nemen dat de groei buiten zo langzaam zou zijn.—Het krabbetje in zijn 1e stadium begint direkt met zich te camoufleren.

Voorkomen in Nederland: In de verzameling van het Natuurhistorisch Museum te Rotterdam bevindt zich een exemplaar van deze soort met etiket: "Tussen Vlieland en Terschelling, half maart 1930". Daar exemplaren van de overigens niet uit de Noordzee bekende kreeft *Palinurus elephas* en van de krab *Atelecyclus rotundatus*, wier zuidelijkste vondst in de Noord-

zee bij Flamborough Head ligt (zie blz. 92), in dit Museum aanwezig zijn met eenzelfde etiket en het tegelijkertijd voorkomen van drie in deze omgeving niet te verwachten soorten op zijn minst genomen wel heel onwaarschijnlijk lijkt, houden wij de opgave voor foutief.

Verspreiding: Zuidelijke soort met klein verspreidingsgebied: van de Middellandse Zee en de Atlantische kust van Marokko tot het Engelse Kanaal, Ierland en de westkust van Engeland. Volgens VAN BENEDEN (1861 : 136) kwam deze soort in zijn tijd, omstreeks het midden van de vorige eeuw, bij uitzondering aan de Belgische kust voor. Hoewel dit zeer goed mogelijk is, omdat de dieren in het Engelse Kanaal betrekkelijk veel te vinden zijn, is deze mededeling, gezien een aantal andere opgaven van VAN BENEDEN, toch met enige reserve te aanvaarden. (Zie in dit verband ook LELOUP's opmerkingen in het Voorwoord tot deze bijdrage).

Corystes cassivelaunus (Pennant) (Fig. 14)

Biologie: Bewoner van schone, fijnkorrelige zandgronden, waarin de dieren overdag ingegraven zitten dicht onder de oppervlakte. Een der meest uitgesproken gravers onder de krabben. Dit graven vindt, evenals bij gravende verwanten (*Portumnus*, *Portunus*, *Carcinus*, *Thia*) plaats doordat het brede vlak van de looppoten, samen met de ingeslagen scharen, als bulldozer gebruikt worden, die het zand van onder de krab naar voren en omhoog werkt. De lange sprieten, elk met hun twee rijen van stijve haren, vormen voor het ingegraven dier een ademhalingsbuis, die tot juist boven het zand reikt en de ver-

binding met het water boven het zand onderhoudt. Deze buis geeft toegang tot de ademhalingsopening, die boven de kaken gelegen is. Deze opening is bij alle krabben, ook bij de helmkrab wanneer hij niet ingegraven ligt, de uitstroomopening van het ademhalingswater, maar zodra hij zich ingraaft wordt de ademstroom omgekeerd en de normale uitstroom- wordt dan instroomopening. Het water wordt dan ingepompt, zonder eerst door het zand te moeten; het uitgepompte water vindt zijn weg door het zand. Wij vinden hetzelfde bij andere gravende soorten. Een andere bijzonderheid, die de helmkrab met andere zich ingravende krabben gemeen heeft, is het zeer langdurige roerloos stilliggen, door geen enkele beweging onderbroken.

—De helmkrab is uitgesproken nachtdier, evenals dat andere gravertje van onze kust: het breedpootkrabbetje, *Portumnus latipes*. 's Nachts verlaat het dier het zand op zoek naar voedsel, dat wel in hoofdzaak uit wormen zal bestaan, waaraan het woongebied meestal rijk is. Volgens HUNT bestaat het voedsel vooral uit kleine schelpdieren en wormen. Zelf worden zij door grote vissen (kabeljauw, toonhaai) vrij veel gegeten.

Wanneer wij de verspreiding van de helmkrab in de Noordzee bezien, dan is deze typisch voor een zuidelijke soort, die op warmte is gesteld: de dieren komen vooral voor in het zuidelijk en zuidoostelijk deel. Opvallend is echter, dat zij, hoewel talrijk op enige afstand uit de kust, dicht bij land betrekkelijk zo zeldzaam voorkomen en er moet dus een factor zijn, die de dieren van land verwijderd houdt. In dit opzicht vertoont de verspreiding van de helmkrab overeenstemming met die van de doornhaai (*Squalus acanthias* = *Acanthias vulgaris*) en de pijlinktvis *Loligo forbesi*, die eveneens de nabijheid van land mijden. Ondiepte is als zodanig uit te sluiten,

want elders (Cornwall, Jersey) komen de dieren voor tot op de laagwaterlijn. In aanmerking komen eventueel de volgende factoren: niet stilliggen van de bodem, lage wintertemperatuur, laag zoutgehalte, hoog slibgehalte. Waarschijnlijk is van deze factoren vooral het zoutgehalte van belang, waarbij de zoutgehalte-invloed (zie onder *Carcinus maenas*) echter niet los te zien is van die van de temperatuur, doordat een laag zoutgehalte vooral nadelig werkt in de winter. Ook voor de doornhaai en *Loligo forbesi* vormt het zoutgehalte waarschijnlijk de hoofdfactor, die de verspreiding naar de kust toe limiteert.

Er zijn aanwijzingen dat de helmkrabben in het voorjaar iets meer naar de kust trekken; dat zou dan waarschijnlijk berusten op de gunstige invloed van hoge temperaturen dicht bij land. Dát zij trekken zou men ook opmaken uit de plaatselijk soms zeer ongelijke geslachtsverhouding, waarbij langs onze kust de mannen sterk kunnen overheersen. Iets dergelijks geldt voor de omgeving van Plymouth.

Wijfjes met eieren zijn voor onze kust bekend uit de 2e helft van maart, uit april en uit juli of augustus. Er is echter tot dusver weinig aandacht aan de voortplantingstijd van deze soort in de Noordzee geschonken. Bij Plymouth komen de larven (zoëa's en megalopa's) vooral in het voorjaar en de voorzomer in het plankton voor. Ze zijn beschreven door GURNEY en Marie LEBOUR. De zoëa's, waarvan 5 stadia voorkomen, zijn ver ontwikkeld en dankzij de enorme lengte van hun rug- en snuitstekel opvallend groot. Ook de megalopa's zijn groot en ver ontwikkeld, met een schildlengte van ongeveer 3.5 mm. In GURNEY's kweekproeven was de duur van het megalopastadium 18-20 dagen. GURNEY vertelt, hoe ze zich ingraven zodra ze

zand krijgen, terwijl ze daarnaast tot zwemmen in staat zijn. Ook buiten vond hij ze ingegraven. Het schild van de jonge krabbetjes van het 1e stadium is 4.0-4.5 mm lang en met de zijstekel mee bijna even breed. Naarmate het diertje groeit, wordt het schild langer. LEBOUR kweekte een mannetje op van het laatste zoëa- tot het 5e krabstadium! Het werd krabbetje op 20 mei en bereikte het 2e-5e krabstadium op 31 mei, 14 juni, 22 juli en 11 augustus. Helaas vermeldt zij niet de grootte van deze stadia.

Voorkomen in Nederland: Algemene soort op enige afstand uit de kust, vooral gewoon ongeveer vanaf de lijn, die de Lichtschepen Maas, Haaks en Terschellingerbank verbindt. Binnen deze lijn in aantal snel afnemend en tussen de 10-15 m lijn en het strand nagenoeg ontbrekend. Ook METZGER geeft voor de Oostfrieze eilanden op dat de dieren voorkomen vanaf een diepte van ongeveer 15 m. Bij Den Helder is de soort aan de buitenrand van de Haaksgronden, in water van tot 25 m diepte, zeldzaam, maar zeer gewoon bij het Lichtschip Haaks, een 15 km daar bewesten, waar de diepte nauwelijks groter is. Aan de Zeeuwse kust werd in 1877 een wijfje met eieren bij Vlissingen gevangen en DE MAN verzamelde mei 1901 2 jonge mannen in het Oostgat (mond Westerschelde), 12 m diep.—Werd in 1878 ook in het noordelijk deel van de Waddenzee vastgesteld (Vlietstroom, Meep, Blauwe Slenk, Abt) en 1933-1935 een paar maal in de haven van Den Helder gevangen. In de Waddenzee werd daarbij zelfs een wijfje met eieren gevonden. Het lijkt waarschijnlijk dat tijdelijke aanwezigheid van hoge zoutgehalten nu en dan uitbreiding in landwaartse richting mogelijk maakt. —Langs onze gehele kust af en toe aanspoelend, maar over het

geheel toch zeldzaam. 1 april 1940 echter 18 stuks bij Kijk-duin-Terheyde.

Verspreiding: Zuidelijke soort, van de Middellandse tot in de Noordzee. De noordgrens in deze laatste wordt gevormd door een lijn, die van Flamborough Head aan de Engelse oostkust over de Doggersbank naar Kaap Skagen loopt. Daar benoorden zijn de dieren alleen bekend uit de Firth of Forth (waar zij niet al te zeldzaam tot vrij gewoon zijn) en van St. Andrews. Bezuiden deze lijn zijn zij veel talrijker in het oostelijk dan in het westelijk deel van de Noordzee; benoorden 55° N.B. komen zij vooral voor beoosten 6° O.L. Het hoofdgebied van deze krab ligt in dieper water langs de Nederlandse, Duitse en Deense kust van IJmuiden tot Blaavands Huk en wel op een diepte van 25-50 m. Bezuiden IJmuiden zijn zij weinig algemeen, denkkelijk omdat de zandbodem er te veel in beweging is. De noordelijkste vindplaatsen liggen in de Jammer Bocht aan de noordkust van Jutland, in het Kattegat aan de oostkust van N. Jutland en in de Kosterfjord aan de Zweedse kust ($58^{\circ}54'$ N.). De laatste opgave heeft betrekking op een in het eind van juli gevonden larve. Zelfs aan de noordgrens van haar verspreidingsgebied in de Noordzee komt de soort dus, althans in bepaalde jaren, nog tot voortplanting. Dat mogen we daaruit concluderen, dat de dieren niet zwemmen, weinig lopen, als larven geen tijd hebben over grotere afstand dan maximaal 200-300 km te worden verplaatst en dus ook niet verder dan deze afstand van de Kosterfjord verwijderd geboren kunnen zijn. Dat wil zeggen dat de larve in kwestie hoogstens afkomstig kan zijn geweest van eieren uit de buurt van kaap Hanstholm, NW. Jutland.—De grootste diepte, van welke de helmkrab bekend is, is 80-90 m (kust van Cornwall, resp. Jammer Bocht).

Carcinus maenas (Linnaeus) (Fig. 15)

Biologie: Uitgesproken brakwaterdier, wiens verspreiding, voortplanting en groei vooral door onderzoek van BROEKHUYSEN voor onze kust beter bekend zijn geworden. Gebonden aan het kustwater, van de getijzone tot op diepten van 40 m en meer. Komt ook binnengaats voor, tot zelfs binnen de dijken van brakke polders; de onderste zoutgehaltegrens voor het voorkomen bedraagt ongeveer $7^{\circ}/_{\text{oo}}$, maar in zo weinig zout water kunnen de dieren alleen 's zomers leven. Buiten de kust reeds op geringe afstand van land zo goed als ontbrekend; alles wijst erop, dat zuiver zeewater met een zoutgehalte van ongeveer $35^{\circ}/_{\text{oo}}$ vooral in de zomer gemeden wordt. De gehele strandkrabbenbevolking van ons kustwater schuift daarbij in de herfst iets zeewaarts en in het voorjaar weer terug. Deze trek is noodzakelijk, omdat de lage zoutgehalten van de wateren, die 's zomers bewoond worden, bij koude niet verdragen worden. In Noorwegen benoorden de Lofodden komt de strandkrab dan ook slechts in het buitendeel van de scherengordel voor, waar het zoutgehalte hoger is dan binnen. Vooral de eieren hebben voor hun ontwikkeling, die 's winters plaatsvindt, een hoog zoutgehalte nodig. Omgekeerd zijn waarschijnlijk de hogere zoutgehalten van het buitenwater bij hogere temperaturen, zoals die 's zomers voorkomen, schadelijk. Dat neemt niet weg, dat de strandkrab in het zuidelijk deel van de Noordzee bij uitzondering tot ver van land gevonden wordt, zie het kaartje op pag. 62 van Broekhuysen's bijdrage.—De talrijkheid van de dieren in ons kustwater wordt, behalve door temperatuur en zoutgehalte, vooral bepaald door de beschikbare voedselhoeveelheid en de aard van de bodem. Bijzonder talrijk

zijn zij in en direkt beneden de getijzone op onze zeeweringen met hun wiergordel, maar ook op de Wadden (in de geulen zowel als op de platen) en in de zeegaten zijn strandkrabben bij duizenden te vinden, vooral waar mosselbanken of stenen liggen. Het minst gewoon zijn zij nog op de kale, weinig dekking biedende zandgronden langs het Noordzeestrand, maar ook daar ontbreken zij dicht onder het strand nergens.

De strandkrab is zeer "veelzijdig". Niet alleen heeft het dier het voordeel van zijn grote beweeglijkheid en agressiviteit en verdraagt het goed warmte en koude, maar het verbergt zich al even vlug in de nissen van een mosselbank of steenglooing als in een slik- of slikzandbodem, waarin het zich ingraaft zoals de zwemkrabben; zo nodig scharrelt het in de getijzone ook buiten het water; het is omni-, hoewel in hoofdzaak carnivoor, waarbij zowel levende dieren als aas geconsumeerd worden. Het is merkwaardig (MILLIGAN, 1916) dat de dieren soms zeeanemonen eten en geen hinder schijnen te hebben van de netelcellen. Zelf zijn de dieren een belangrijke bron van voedsel voor allerlei soorten dieren uit hun woongebied; zij worden veel gegeten door verschillende vissoorten en door vogels. Onder de vissen neemt de kabeljauw (*Gadus morhua*) wel een eerste plaats in, maar jonge strandkrabben zijn o.a. zeer in trek bij puitaal (*Zoarces viviparus*), zeedonderpad of knorhaan (*Cottus scorpius*) en platvissen; onder de vogels zijn vooral de eidereend (*Somateria mollissima*) en de zilvermeeuwen (*Larus argentatus*) als predatoren te noemen. Buiten ons land worden strandkrabben ook door de mens veel gegeten.

De strandkrab kan sterk geïnfecteerd zijn door het krabbenzakje (*Sacculina carcini*). Wanneer deze parasitische

Cirripede in het voorjaar geslachtsrijp wordt en de zak met eieren tussen thorax en achterlijfschild van de krab naar buiten treedt, blijkt dat een vijfde deel tot meer dan de helft van de wijfjeskrabben geïnfecteerd kan zijn. De mannen zijn meestal voor een veel geringer deel met *Sacculina* besmet, maar plaatselijk kan ook hun infectiegraad hoog zijn. Het is denkbaar, dat dit niet zozeer te wijten is aan plaatselijke talrijkheid van *Sacculina*-larven dan wel daaraan dat de met *Sacculina* geïnfecteerde dieren anders op uitwendige omstandigheden reageren dan de gezonde en zich daardoor plaatselijk ophopen. Op bepaalde plaatsen komt *Sacculina* weinig voor; zo in de Waddenzee in de Wierbalg, de kom van de Mok, de vlakte van Kerken en het Vogelzand langs Texelstroom, in het Scheur-rak, en tenslotte in de Slenk en Noordmeep bezuiden Terschelling. Vermoedelijk zijn deze plaatsen deels te zoet of te slibrijk, deels loopt er misschien te veel stroom voor de *Sacculina*-larven; ook hier hebben wij geen volkomen zekerheid, dat niet de *Sacculina*-larven, maar de krabben de oorzaak van de geringere talrijkheid van de geslachtsrijpe *Sacculina*'s zijn. *Sacculina* werd geen enkele maal gevonden in de kom van de Zuiderzee en maar eenmaal in het Friese Bekken; de soort ging dus kennelijk niet de Zuiderzee in. De infectiegraad van *Sacculina* tenslotte is verschillend van jaar tot jaar. Veel strandkrabben, vooral de grote dieren, die maar eens per jaar vervellen, hebben hun schild bezet met zeepokken, *Balanus crenatus*. De laatsten gebruiken dit schild slechts als substraat, zij doen de krabben overigens geen kwaad.

De geslachtsrijpe krabben vervellen in de zomer, de mannen in mei-juni, de wijfjes een paar maanden later: juli-september. BROEKHUYSEN neemt aan dat dit eenmaal per jaar ver-

vellen voorkomt vanaf de leeftijd waarop de dieren ongeveer 30 mm groot zijn. Uit de hieronder vermelde gegevens blijkt dat ze in Zuid-Engeland zelfs twee jaar na het jaar van geboorte bij een grootte van 40-50 mm nog meer dan eenmaal per jaar kunnen vervellen. Meer waarnemingen in deze richting zouden dus van waarde zijn. De paring vindt plaats in juli-september direkt na de vervelling der wijfjes, wanneer deze nog zacht zijn; de mannen zijn dan weer hard. Ongeveer 60% van de wijfjes krijgt enkele maanden daarna, nl. tussen half oktober en half december, eieren, die dan bevrucht worden door sperma, dat een paar maanden door de wijfjes bewaard werd. Het eier-aantal van een wijfje met een schildbreedte van 46 mm bedroeg in één geval 185.000. In koude winters sterven veel embryonen, vooral in water van iets lager zoutgehalte. Het is voor de soort dus van voordeel wanneer de wijfjes met eieren ver naar buiten trekken. De eieren komen uit in mei en juni; de dieren zijn dan dus weer in het "binnendeel" van hun gebied terug.

Ook in juni en juli krijgt een aantal wijfjes eieren. Misschien zijn dit ten dele wijfjes, wier larven in mei en juni uitkwamen, waarschijnlijk echter zijn het vnl. die wijfjes, die in de herfst geen eieren kregen. Deze voorzomer-eieren worden hoogstwaarschijnlijk bevrucht door sperma, dat bewaard is vanaf de vorige zomer, er behoeft geen aparte copulatie plaats te vinden om de wijfjes aan nieuw sperma voor deze eieren te helpen; iets dergelijks vinden we bij de Noordzeekrab en enkele andere soorten (zie onder hoofdstuk Voortplanting, Larvenstadia en Groei). De voorzomer-eieren komen waarschijnlijk binnen enkele maanden uit, zij ontwikkelen zich dankzij de hoge watertemperatuur veel sneller dan de herfst-eieren.

Tabel I Groei van *Carcinus maenas* volgens BROOK, LEBOUR te Plymouth, WADDINGTON te Bournemouth, WILLIAMSON (1903) in Schotland en SHEN te Plymouth (aquariumexperimenten, gemiddelden voor 12 mannen en 10 wijfjes). Rug-schildbreedte van de krabstadia (mm) en (tussen haakjes) data of tijd in dagen na bereiken megalopastadium.

Stadium	Brook		Lebour	Waddington	Williamson	Shen
1e	1.5 (26-8)	1.6 (28-8)	1.6	1.15 (21-8)	1.6-1.75	1.84
2e	2.3 (5-9)	2.3 (15-9)	1.9	1.6 (3-9)	2.4	2.58 (20)
3e	3 (20-9)	3.1 (11-10)	2.8	1.85 (16-9)	3.4	3.43 (34)
4e	3.7 (16-10)	4.2 (1-11)	4.2	2.5 (30-9)	3.1	4.41 (53)
5e	4.5 (14-12)	5.2 (29- 1)	6	3.25 (12-10)		5.83 (70.5)
6e	5.1 (8- 3)	6.7 (23- 4)	8	4.25 (27-10)		7.92 (88.5)
7e	-	8.9 (6- 6)	-	5.75 (10-11)		10.3 (103)
8e	-	11.6 (9- 7)	-	7.5 (29-11)		13.5 (117)
9e	-	15.5 (2- 8)	-	10 (28-12)		18.23 (131.5)
10e	-	-	22	13.5 (1- 2)		

De larven leveren via 4 zoëa-stadia en de megalopa in 4-6 weken het jonge krabbetje. De zoëa's hebben rug- en rostrale stekel, maar geen zijstekels. Nauwkeurige afbeeldingen van de larvale stadia (vooral van onderdelen van deze) geeft WILLIAMSON (1903); het is een genot deze te bekijken. Het krabbetje in zijn eerste stadium heeft een schildbreedte van ongeveer 1.6 mm en de verdere groei volgt voor enkele exemplaren uit tabel I, die (tussen haken) de datum van elk vervellen geeft en verder de op die datum door het dier bereikte grootste schildbreedte in mm. Een diertje met een schildbreedte van 4 mm heeft dus sinds zijn megalopa-stadium een 4-tal vervellingen achter de rug en is een 7-9 weken oud. Uit SHEN's gegevens (hier slechts ten dele opgenomen) volgt, dat stadium 9 met een gemiddelde schildbreedte van 18 mm door de mannen wordt bereikt in ongeveer 125, door de wijfjes in ongeveer 120 dagen, d.w.z. in ongeveer 4 maanden. Dat geldt voor aquariumdieren te Plymouth. Er is echter zeer veel individueel verschil in groei als gevolg van allerlei oorzaken, waarvan vooral de temperatuur en de soort en hoeveelheid van het voedsel belangrijk zullen zijn. Verder is steeds rekening te houden met de mogelijkheid, dat de groei in een aquarium niet dezelfde als buiten is. ORTON komt voor dieren aan de Engelse kust tot de conclusie, dat zij buiten in 4 maanden een grootte van 23-26 mm kunnen bereiken en dat een grootte van 30-40 mm in alle geval bereikt wordt binnen een jaar. BROEKHUYSEN concludeert, dat de meeste dieren aan onze kust, voor zover zij niet te laat in de zomer geboren worden, vóór hun eerste winter een schildbreedte van 30 mm halen, maar later in de zomer geboren dieren bereiken deze grootte pas in de loop van de volgende zomer; kustbewoners met geduld zouden goed werk

Tabel II Vier groeiserië van *Carcinus maenas*, gemeten door WADDINGTON in kweekproeven (rugschildbreedten in mm)

Wijfje 1		Wijfje 2		Man 1		Man 2	
19-VI -1900	2.5	19-VI -1900	6.5	19-VI -1900	2.5	29-V -1901	2
28-VI	3	4-VII	8.25	21-VI	3	13-VI	3
12-VII	3.8	13-VIII	9.5	6-VII	3.5	26-VI	4
22-VIII	5	21-IX	12	1-VIII	4	10-VII	4.5
15-IX	6	29-X	15	1-IX	4.8	3-VIII	5
28-X	7.5	9-I -1901	19	4-XI	6.3	1-IX	6
24-XII	9.5	27-V	23.8	27-XII	7.5	19-IX	6.5
7-III -1901	12.8	3-VII	29	1-IV -1901	8	14-X	9.5
1-VI	15.5	3-IX	36	29-V	10	12-XI	12.5
3-VII	19.8	12-XI	48.5	27-VI	12.5	13-XII	16.5
2-VIII	25.5	8-IX -1902	55	20-VII	15.5	28-II -1902	22
17-IX	32	1-V -1903	55	24-VIII	19	16-IV	28.5
4-XI	39			23-IX	24.5	29-VI	35.5
1-V -1902	48			24-X	33	17-X	43.5
5-X	55			11-XII	41	21-III -1903	52
1-V -1903	55			25-III -1902	53	IV	52
				28-VIII	59.5		
				1-V -1903	59.5		

kunnen doen met na te gaan of aan deze conclusie niet te tor-
nen valt. De kleinste wijfjes die 's winters voorkomen met
sperma in hun spermatophorenzak, met rijpe eieren in hun eier-
stok of met eieren onder het achterlijf hebben een schildje
van ongeveer 20-30 mm breedte. Deze dieren zijn stellig in de
voorafgaande zomer geboren en de strandkrab kan dus reeds ge-
slachtsrijp zijn op een leeftijd van niet veel meer dan een
half jaar. Waarschijnlijk zijn aan onze kust een jaar na de
geboorte alle dieren geslachtsrijp. Het gros heeft dan waar-
schijnlijk een schildbreedte van ongeveer 36 mm bereikt en
groeit bij de volgende vervelling waarschijnlijk zo ongeveer
7-12 mm, zodat het na 2 jaar een schildbreedte van minstens
40-50 mm moet hebben. Waardevolle gegevens betreffende de
groei van zulke iets oudere dieren zijn vooral verzameld door
WADDINGTON (Bournemouth, Zuid-Engeland), die krabben opkweek-
te van megalopa-larve tot dieren van volle 2 jaar oud. De ge-
gevens zijn, evenals de hierboven genoemde, gepubliceerd door
WILLIAMSON. Een paar van zijn mooiste series zijn weergegeven
in tabel II.

De groei van deze krabben was maar langzaam. Desondanks
blijkt uit de gegevens dat de dieren aan het eind van hun
tweede jaar een schildbreedte van ongeveer 50 mm hebben; wij
kunnen er dus zeker van zijn, dat deze grootte door de dieren
buiten binnen die tijd bereikt wordt. Na hun tweede jaar groei-
en de strandkrabben blijkens deze waarnemingen nauwelijks
meer. De wijfjes worden bij ons maximaal 58, de mannen 68 mm,
een grootte die dus stellig uiterlijk in het derde jaar be-
reikt wordt. STEPHENSEN geeft als maximum schildbreedte voor
de Deense dieren 79, DONS voor dieren van de kust van Noord-

Tabel III Groei bij vervelling van *Carcinus maenas* in %, berekend door BROEKHUYSEN als gemiddelden voor bepaalde grootteklassen

Mannetjes		Wijffjes	
Grootte (mm)	Groei (%)	Grootte (mm)	Groei (%)
2 - 5	26	2 - 5	25
6 - 8	27	6 - 8	27
9 - 12	30	9 - 12	32
13 - 16	32	13 - 16	31
19 - 22	32	24 - 39	23 - 27
29 - 39	26 - 27		

Noorwegen 89 mm op. Het lijkt er dus veel op, dat de dieren in het noorden groter zijn, zoals veel vissen en vogels. Uit aquariumwaarnemingen is bekend, dat de strandkrab meer dan 10 jaar oud kan worden. De maat van grote dieren geeft dus geen uitsluitsel over hun leeftijd. Zij zouden tot op die leeftijd van 10 jaar met vervellen doorgaan en daarna nog enige tijd leven zonder vervellen. Of een relatief zo hoge ouderdom ook buiten voorkomt blijft een vraag.

BROEKHUYSEN heeft de groottetoename per vervelling voor dieren van WADDINGTON, BROOK en hemzelf uitgedrukt in procenten van de uitgangsgrootte, deze gegevens zijn in tabel III weergegeven. De sterkste groei vindt hij dus niet bij de kleinste en niet bij de grote dieren, maar bij mannen met een schildbreedte van 13-26 en wijffjes met een breedte van 9-12 mm. De gemiddelde groottetoename bedraagt misschien ongeveer 29%, minimaal mogen we ze op 25% stellen. SHEN vindt een breedtetoe name van 31-40.5% voor 12 mannen en 10 wijffjes in hun 1e-9e sta-

dium; vanaf het 3e stadium (3.4 mm) bedraagt de gemiddelde groottetoename per vervelling maximaal 33.5%. Wanneer we nu aan de hand van een toename van 25% per vervelling voor de strandkrab berekenen, hoeveel vervellingen nodig zijn om uit een krabbetje van 1.5 mm een groot dier van 54 mm te laten groeien, dan zijn er dat 16. Vallen er daarvan maar enkele in de eerste zomer, dan zijn er veel over voor later en daar een krabbetje, dat b.v. slechts 4 vervellingen achter de rug heeft, met veel kortere tussenpozen vervelt dan een groot dier, vervelt het diertje in de 2e zomer vele malen, waardoor het zijn achterstand ten opzichte van een dier, dat in de eerste zomer vroeg geboren werd en b.v. 8 maal vervelde, spoedig inhaalt. Let men op het aantal vervellingen en de procentuele groottetoename dan groeit een kleine krab veel harder dan een grote, maar de groei van een groot dier is, ondanks zijn weinige vervellen, allerminst te verwaarlozen, omdat 25% van zijn uitgangsgrootte zo'n hoge waarde is. Acht vervellingen van 25% brengen het krabbetje van 1.5 op 9 mm, maar één enkele dergelijke vervelling brengt de grote krab van 43.2 op 54 mm. Hierboven werd BROEKHUYSEN's conclusie genoemd, volgens welke de meeste strandkrabben van onze kust, voor zover ze niet te laat in de zomer geboren worden, vóór hun eerste winter een schildbreedte van 30 mm halen. Daartoe zijn, bij een groottetoename van 25% per vervelling, 13-14, bij een toename van 30% per vervelling 11-12 vervellingen nodig. Indien BROEKHUYSEN gelijk heeft, moet dus òf het gemiddeld aantal vervellingen vóór de eerste winter zeer groot zijn (wat een snelle opeenvolging van deze inhoudt), òf de gemiddelde groottetoename per vervelling moet meer dan 30% van de uitgangsgrootte zijn. Dat lijkt niet erg waarschijnlijk en het blijft dus de

moeite de opgave te controleren. Plaatselijk en tijdelijk kan een populatie een nogal ongelijke geslachtsverhouding te zien geven, waarschijnlijk voortvloeiend uit sexe-verschillen in de trektijd of in gedrag in ander opzicht. Zo heeft Texelstroom midden in de winter blijkbaar meestal veel meer wijfjes dan mannen, 's zomers gelijke aantallen van beide of meer mannen dan wijfjes. Verder is het duidelijk dat de getalsverhouding der sexen op tal van zeer dicht bij elkaar gelegen plaatsen grote verschillen kan vertonen. De oorzaak van deze verschillen is niet bekend.

Voorkomen in Nederland: Met *Portunus holsatus* de gewoonste krab langs onze gehele kust. Voorkomend in een smalle kustzone van niet veel meer dan enkele km breedte langs de Noordzee en overal binnengaats: gehele Waddengebied (vroeger ook in de Zuiderzee, maar deze was voor de larven te zoet), Noordzeekanaal, Zuidhollandse en Zeeuwse stromen (Hollands Diep, b.v. bij Willemstad, Oosterschelde tot Bergen op Zoom). Vanuit het Noordzeekanaal drong de strandkrab door tot in de Zaan (sinds 1940 daar te zoet, of ook invloed koude winter?) en het IJ bij Amsterdam; zij werd ook in de Ringvaart bij Watergraafsmeer vastgesteld. Bij Den Helder komt de soort voor in binnenwater in en bezuiden de stad, op Schouwen en wellicht ook elders leeft zij in binnendijkse poldersloten. _Geregeld aanspoelend langs onze stranden._ De grootste diepte, waarop de strandkrab aan onze kust gevonden is, is 44 m (Helsdeur bij Den Helder).

Treedt vaak in grote hoeveelheden op en kan dan schadelijk worden voor de visserij, b.v. door terecht te komen in de botnetten (KORRINGA, 1927 : 89). Kan ook voor de oestercultuur schadelijk zijn door het eten van zowel jonge oestertjes als oude zwakke oesters (HOEK, 1884 : 542).

Vanaf 1933 is de soort uit de Zuiderzee grotendeels verdwenen (HAVINGA, 1936 : 10). Tot 1940 in de Zaan, in dat jaar verdween de strandkrab ten gevolge van de verzoeting uit dit gebied (VEEN, 1943 : 12).

Verspreiding: De strandkrab bewoont een enorm areaal. Aan de Amerikaanse kust van de Atlantische Oceaan komt de soort voor van Massachusetts (THOMASTON) tot New Jersey, bij Pernambuco en in de Baai van Panama. Aan de Europese zijde van IJsland, de Färöer en ongeveer Tromsö tot Noord-Afrika en de Middellandse en Zwarte Zee. De soort is verder bekend uit het Suez-kanaal, de Rode Zee, van Ceylon, Achter-Indië, Australië en Hawaïi. Deze gebieden zullen wel bereikt zijn tengevolge van het scheepsverkeer, iets wat APPELLÖF zelfs veronderstelt ten aanzien van de Amerikaanse kust.—In West-Europa, behalve in de Noordzee, voorkomend tot in de Oostzee, waar hun grens ligt bij Bornholm. In de Deense wateren vooral zeer talrijk in de Kleine Belt en aan de westkust van Jutland bij Fanö. De dieren zijn beperkt tot de onmiddellijke omgeving van de kust en ontbreken daardoor zo goed als geheel in de open Noordzee zelf. Alleen in het zuidelijk deel van deze zijn een klein aantal vondsten van verder uit de kust bekend, zie boven.—De grootste diepte, waarop de strandkrab gevonden is, bedraagt 72 m (CLARK, 1909: kust van Cornwall).

Portunus latipes (Pennant) (Fig. 16)

Biologie: Van alle zwemkrabben is deze misschien wel de soort, die het meest onder het zand zit en die in dat opzicht het meest aan de gravende helmkrab, *Corystes cassivelaunus*, doet denken. Evenals deze soort uitgesproken nachtdier.

Bewoner van schone zandgrond, bij ons voornamelijk te vinden in ondiep water, 's zomers aan de Hollandse kust b.v. veel in en onmiddellijk beneden de waterlijn en in de zwinen op het strand. De dieren kunnen daar zeer talrijk zijn. Waarschijnlijk is het vooral de hoge watertemperatuur, die hen zo sterk aan deze zone bindt, al moeten er andere factoren (het licht?) zijn, die bewerkstelligen dat de dieren in water van beneden enkele tientallen meters diepte totaal ontbreken. Moet tegen de winter wel naar een ietsje dieper water verhuizen, alleen al omdat de ondiepe gronden bij koude onbewoonbaar worden. Weliswaar worden zij maar weinig in zulk iets dieper water gevangen, maar dat kan een gevolg zijn van het feit, dat de dichtheid van een onder de getijlijn opgehoopte bevolking zeer sterk afneemt, wanneer zij zichzelf over een groot areaal verbreidt; want in het kustwater als geheel beschouwd is dit krabbetje maar weinig algemeen. Toch wordt deze krab, ook 's zomers, nogal eens gevangen in water van tot 15 m diepte en plaatselijk dieper: METZGER verkreeg de dieren uit magen van schelvisen, gevangen benoorden Norderney op een diepte van 18-36 m, in het Westgat bij Den Helder werden begin mei 1938 een 50 stuks gevangen op $\pm$ 23 m diepte op een plaats waar dit diepere water onmiddellijk aan ondiep grenst. Dit zijn tegelijk ongeveer de grootste diepten vanwaar de dieren bekend zijn. Gaat de Waddenzee en de Zuidhollandse en Zeeuwse stromen blijkbaar nauwelijks binnen; daar de hoge watertemperaturen van deze gebieden gunstig zijn en ook de bodem op veel plaatsen ideaal lijkt, vormt het te lage zoutgehalte blijkbaar een obstakel. Het kan zijn dat daarnaast het slib uit het kustwater schadelijk werkt; een dier uit de brandingszone als dit krabbetje wordt door de waterbeweging automatisch gereinigd

en mist dit binnengaats, waar bovendien veel meer slib is.-Op de tijd van voorkomen van wijfjes met eieren is langs onze kust nooit gelet, bij Plymouth zijn zij gevonden in augustus.

Voorkomen in Nederland: 's Zomers vrij gewone soort in ondiep water langs de gehele kust, vanaf de buitenzij der Waddeneilanden tot in Zeeland; niet verder naar binnen: in de Waddenzee naar binnen tot op midden-Texelstroom (daar echter zeldzaam), in de Westerschelde veel in de mond (Oostgat, $\pm$ 10 m diepte, mei 1901: 12 stuks). De verspreiding 's winters is eigenlijk niet bekend. De dieren zijn langs het Noordzeestrand veel aangespoeld te vinden, niet alleen in de zomer, maar ook in de winter. Gave dode dieren geven daarbij een aanwijzing over het voorkomen ter plaatse in zee, schildjes echter kunnen van ver af aangevoerd zijn. Huidjes van vervelde dieren houde men niet voor de dieren zelf!

Verspreiding: Zuidelijke soort: van de Azoren en Middellandse Zee langs de Europese westkust tot in de Noordzee. In deze vormt in het oosten de Oostfrieze kust en Helgolander Bocht de noordgrens, in het westen komt de soort voor aan de Engelse en Schotse kust: Yarmouth, Wash, Firth of Forth, St. Andrews (hier niet zeldzaam). Aan de Atlantische kust gaat dit krabbetje noordwaarts tot Liverpool. De dieren zijn nergens bekend van buiten het kustwater. Zij ontbreken verder in het noordelijk deel van de Noordzee en langs de Noorse kust (Voor het talrijk voorkomen van de soort langs de Belgische kust zie het uittreksel uit Leloup's gegevens in het Voorwoord tot deze bijdrage).

Portunus arcuatus Leach (Fig. 17)

Biologie: Bewoner van steenachtige bodem, fijne en grovere zandgrond, van kiezel of van slibgronden in ondiep water. De grootste diepte, waarop de dieren gevonden zijn, bedraagt 72 m aan de kust van Cornwall; zij zijn dus beperkt tot de min of meer onmiddellijke omgeving van land. Door dit voorkomen sterk herinnerend aan de Fluwelen Zwemkrab *Portunus puber*. Afgaande op de voorkeur voor ondiep terrein mag men verwachten dat de soort gesteld is op een relatief laag zoutgehalte; daarop wijst ook het plaatselijk voorkomen in weinig zout water aan de Engelse zuidkust en elders. De zuidelijke verspreiding lijkt verder te wijzen op voorkeur voor een betrekkelijk hoge temperatuur. Niet daarmee in overeenstemming is echter de verspreiding in de Noordzee, waar de dieren veel meer voorkomen in het noorden dan in het zuiden. Misschien is dit aldus te verklaren dat de soort een smalle temperatuurmarge nodig heeft, iets wat men voor een kustbewonende soort niet verwacht. Denkbaar is echter ook, dat het dier sterk hangt aan een rustige bodem en dat dit er toe meewerkt dat het dier in het zuidelijk deel van de Noordzee zo weinig voorkomt.

Bij Plymouth, waar deze soort niet zeldzaam is, werden wijfjes met eieren gevonden van april tot september, maar vooral in het voorjaar; van de Zweedse kust zijn zij bekend uit juni. De zoëa's, waarvan er, evenals bij de andere *Portunus*-soorten, 5 stadia zijn, zijn evenals die van *P. pusillus* aanvankelijk klein; de latere stadia lijken precies op die van de andere *Portunus*-soorten. De krabbetjes hadden in kweekproeven van Marie LEBOUR in hun 1e stadium een schildbreedte van 1.6 mm, zij bereikten in 52 dagen het 6e krabstadium met

een breedte van 6.2 mm.

Voorkomen in Nederland: VAN BEMMELEN (1815 : 135) zou een exemplaar van deze soort aan het strand bij Noordwijk gevonden hebben. Wij beschouwen deze opgave als onzeker, evenals VAN DER SLEEN's opgave "Texel, Terschelling", zonder enige nadere omschrijving. 3 Januari 1900 werd een wijfje van deze soort (door DE MAN gedetermineerd) gevangen in de Zandkreek tussen Noord- en Zuid-Beveland. Een wijfje met eieren werd 24 juni 1912 in de Noordzee dwars van de Koog (Texel), op $53^{\circ}7'N.$, $4^{\circ}42'O.$ en 15 m diepte, gevangen door de Wodan.

Verspreiding: Van de Middellandse en Zwarte Zee tot de Clyde (West-Schotland) en Noorwegen ongeveer ter hoogte van Bergen (eenmaal Ona, $63^{\circ}10'N.$). Behoort tot de soorten, die de Noordzee hoofdzakelijk binnenkomen in het noorden. Binnen de Noordzee zijn zij daarbij in hoofdzaak oostwaarts verspreid en aan de Schotse kust zeldzaam. De dieren komen nl., behalve aan de kust van Noorwegen, voor in het Skagerrak, de Oslofjord, en het Kattegat, tot in de Sont. Van de Schotse kust is slechts één vondst bekend, die van een dier uit een kabeljauwmaag bij Aberdeen. In het zuidelijk en zuidoostelijk deel van de Noordzee zeldzaam, alleen bekend van Margate benoorden het Nauw van Calais (1 ex.), van onze kust (2 ex., zie boven), van Helgoland (eenmaal?), van ongeveer $55^{\circ}30'N.$, $6^{\circ}30'O.$ (bewesten Jutland) en uit het buitendeel van de Limfjord. Zelfs in het uiterste noorden gevonden in betrekkelijk ondiep water: Ona, 10-12 m.

Portunus corrugatus (Pennant)

Biologie: Komt vooral voor op zandgrond of grind, daar-

naast ook op slikbodern. Komt bij Plymouth nogal eens voor in ondiep water (tot in de getijzone) en komt weinig voor beneden 50 m, maar is gevonden tot op een diepte van 200 m. Zijn verspreiding wijst blijkbaar op voorkeur voor hoge temperatuur en een niet te hoog zoutgehalte, maar de beschikbare gegevens zijn fragmentarisch. Eierdragende wijfjes zijn bij Plymouth gevonden van april tot augustus, de larven zijn alleen bekend tot het 1e zoëa-stadium.

Voorkomen in Nederland: HOEK (1878 : 39) deelt mede, dat in 1877 een exemplaar van deze soort gevangen werd op 8 vdm diepte benoorden Ameland, op 53°37'30''N., 5°41'O. Deze opgave is nooit herroepen, maar HOEK nam de soort niet op in zijn *Carcinologia Neerlandica* van 1887. Dit lijkt ons voldoende reden HOEK's opgave op zijn minst genomen als onzeker te beschouwen. De soort vervalt daarmee niet alleen voor ons gebied, maar voor de Noordzee als geheel.

Verspreiding: Kosmopoliet met uitgesproken zuidelijke verspreiding: van de Azoren, Senegal, Middellandse en Zwarte Zee tot aan Zuid-Engeland, verder bekend uit de Rode Zee, van de kust van Japan, Australië en Nieuw-Zeeland en van de kust van oostelijk Noord-Amerika. De noordelijkste plaats van voorkomen aan de kust van West-Europa is aan de Engelse Kanaalkust. De dieren zijn daar over het geheel genomen vrij zeldzaam, maar hun aantallen schijnen nogal te variëren, zoals wij dat bij veel soorten vinden, waar deze leven op de grens van hun verspreidingsgebied.

Portunus depurator (Linnaeus) (Fig. 18)

Biologie: Bewoner van schone zandgronden of schelpzand

tussen de getijzone en maximaal 220 m diepte. Aan de Engelse zuidkust komen de jongen voor tot in plasjes op de rotskust, de oudere dieren tussen laag water en 75 m diep. Zij nemen daar min of meer de plaats in van *P. holsatus* bij ons.—Ter hoogte van onze kust zijn zij in hoofdzaak beperkt tot water op enige afstand van de kust en 10-40 m diepte. De verspreiding hier dekt zich niet met die van de gewone zwemkrab, die tot onmiddellijk aan de kust en ook binnengaats voorkomt. Zij vertoont overeenkomst met die van de helmkrab, die ook van de kust verwijderd blijft en daardoor tot wat dieper water beperkt is. De dieren moeten dus in bepaalde eisen sterk van de gewone zwemkrab, *P. holsatus*, verschillen en men zou in dit opzicht overeenkomst met de helmkrab verwachten. De verspreiding van *P. depurator* als geheel gezien verschilt echter sterk van die van de helmkrab, daar *depurator* vooral voorkomt in het noordelijk deel van de Noordzee, de helmkrab juist in het zuidelijk. In dat opzicht vertoont de verspreiding grote overeenkomst met die van *Portunus arcuatus*. Voor deze laatste soort kwamen wij tot de conclusie dat misschien de gebondenheid aan een smalle temperatuurmarge essentieel was en dat geldt misschien evenzo voor *P. depurator*. In ander opzicht verschilt *depurator* dan echter weer sterk van *arcuatus*, want terwijl *arcuatus* in het bijzonder aan de kust voorkomt, is *depurator* vooral te vinden in wat dieper water, in het noordelijk deel van de Noordzee b.v. vrij veel tot op 200 m diepte en meer. Het kan zijn dat dit veroorzaakt wordt door een voorkeur voor water van wat hoger zoutgehalte, maar het voorkomen van *depurator* tot in de Sont wijst niet in die richting. Meer detail-gegevens over de verspreiding van deze soort en haar afhankelijkheid van verschillende milieufactoren zouden van

veel waarde zijn.

Eierdragende wijffjes werden bij ons gevonden in april en juni; in april kwamen daarbij zowel wijffjes met verse als met ver ontwikkelde ova voor, misschien dragen sommige dieren dus ook in de winter hun eieren mee, zie onder *P. holsatus*. Bij Plymouth, waar deze soort de gewoonste van de verschillende zwemkrabsoorten is, komen eierdragende wijffjes eigenlijk het gehele jaar voor, maar vooral van maart tot oktober. Aan de Zweedse kust zijn zij gevonden in de periode juni-augustus. BLOHM vond als eieraantallen van deze soort 25-125 duizend per dier, afhankelijk van de grootte van het laatste. De larven behoren tot de best bekende van alle zwemkrablarven. Er zijn, zoals bij alle *Portunus*-soorten, 5 zoëa-stadia, die aan hun kleur te kennen zijn voor wie dit verschil eenmaal kent. De megalopa is van die van de andere soorten te onderscheiden aan het rechte, niet gebogen rostrum. De eerste krabstadia zijn moeilijk te onderscheiden van die van *holsatus* en *marmoreus*; maar vanaf het 3e-4e stadium komen de oneffenheden op het rugschild. Marie LEBOUR kweekte de dieren op tot het 5e krabstadium. Zij vond voor de 1e-4e stadia schildbreedten van 3.8, 5.2, 7 en 9.2 mm en de tijd die verstreek tussen de vervelling naar 1e en naar 5e stadium bedroeg 41 dagen.

Voorkomen in Nederland: De verspreiding langs onze kust vertoont grote overeenkomst met die van *P. marmoreus*, maar dekt zich niet geheel met deze. 25 september-8 november 1901 werden talrijke exemplaren gevangen in de mond van de Westerschelde (Deurloo en Oostgat), 1-3 mijl van Vlissingen, 7-14 m diep. Gedurende de periode april 1934 tot april 1935, toen duizenden krabben uit de omgeving van Den Helder door het Zoologisch Station van vissers werden opgekocht, werd een be-

trekkelijk groot aantal dieren van deze soort ontvangen uit de omgeving van de Lichtschepen Haaks en Terschellingerbank, van 30-40 m diepte. Eén exemplaar werd daarbij (16 april 1935) gevangen direkt aan de buitenrand van de Haaksgronden, van 20 m diepte, overigens bleef de soort ver uit de kust. Tenslotte is een mannetje van 1 augustus 1937 van bij het Terschellinger Lichtschip bekend. De soort werd tot dusver niet aan onze kust aangespoeld gevonden.

Verspreiding: Komt voor van de Middellandse Zee tot Bodö bezuiden de Lofodden en (eenmaal) Trollfjordsund (70°N.). De verspreiding in de Noordzee vertoont in zover overeenkomst met die van *Portunus arcuatus*, dat de dieren veel gewoner zijn in het noordelijk dan in het zuidelijk deel, maar zij leven er vooral in dieper water. Zij zijn talrijk in het Clyde-gebied (West-Schotland), komen voor bij de Hebriden en Shetlands, aan de kust van Noorwegen, in de Noorse Geul, in Skagerrak en Kattegat, tot in de Sont. Zelfs in de Sont komen hun larven nog voor. Verder zijn de dieren vrij verbreid in het noordelijk deel van de Noordzee, benoorden ongeveer 57° , waar zij gevonden zijn op diepten van 15 tot 220 m. Zij zijn gewoon in de Firth of Forth, waar zij samen voorkomen met de gewone zwemkrab. In het zuidelijk deel van de Noordzee daarentegen komen zij betrekkelijk weinig voor. Behalve langs onze kust (zie boven) zijn zij alleen gevonden (telkens een enkeling) op 18 m diepte bij Margate benoorden het Nauw van Calais, voor de Theemsmond ($51^{\circ}25'\text{N.}$, $1^{\circ}28'\text{O.}$) en in het Diepwaterkanaal op $52^{\circ}27'\text{N.}$, $2^{\circ}46'\text{O.}$ en 47 m diepte. Verder werd 23 januari 1909 een wijfje met eieren op de Oestergronden gevangen. De noordelijkste vindplaats voor het zuidelijk deel van de Noordzee ligt in het oosten en wel op $55^{\circ}7'\text{N.}$ en $6^{\circ}15'\text{O.}$ (48 m

diep). Het kleine aantal der vondsten wijst op een relatieve instabiliteit van deze populatie en ongeregelde aanvoer van buitenaf, die stellig door het Nauw van Calais plaatsvindt, daar er weinig verbinding met het noordelijk areaal is. De soort zou in het zuidelijk deel van de Noordzee de rol spelen van enkele andere zuidelijke, niet indigene soorten als *Thia polita* en *Pilumnus hirtellus*, waarmee echter het opmerkelijke verschil in talrijkheid tussen noord en zuid geenszins verklaard is!

Portunus holsatus Fabricius (Fig. 19)

Biologie: Als bodembewoner speciaal gebonden aan fijne zandgronden, waarin de dieren zich ingraven zoals hun verwanten. Maar meer dan de andere zwemkrabsoorten is *holsatus* een zwemmer en men zou hem zelfs half pelagisch kunnen noemen: bij het minste of geringste gevaar vluchten de dieren door snel weg te zwemmen en zij komen zeer veel in het oppervlaktewater voor, waarin zij door de stromen her en derwaarts worden getransporteerd. In dat opzicht doen zij sterk denken aan hun verwant, de zwemkrab bij uitnemendheid, *Polybius henslowi* (Leach). De dieren zijn snel, agressief en uitgesproken carnivoor; maagonderzoek leverde vooral resten van wormen, schaaldieren en stekelhuidigen op. Zelf werden zij aangetroffen in de maag van kabeljauw, schelvis, schol en andere vissen. De seizoensverplaatsingen, die bij de strand-, Noordzee- en wolhandkrab alleen mogelijk worden gemaakt door het wandelen, zijn bij deze en enkele andere zwemkrabsoorten stellig hoofdzakelijk het gevolg van passief transport, dat als middel tot verhuizen wordt benut. Toch is één ding daarbij niet duidelijk:

de stromen lopen in hoofdzaak evenwijdig aan de kust, de verplaatsing der krabben geschiedt stellig voor een groot deel loodrecht op deze. Zij verplaatsen zich nl. naar het warmere kustwater toe in het voorjaar, van de kust weg in de herfst. Op Texelstroom schijnen de aantallen het grootst te zijn omstreeks april tot augustus-oktober. Blijkbaar is dit doortrek naar de Waddenzee en terug. Aan deze trek naar de kust wordt, evenals bij andere soorten uit het kustgebied, een grens gesteld door het zoutgehalte van het water, dat nl. niet te laag mag zijn. Want ondanks het plaatselijk en tijdelijk voorkomen in brak water is *holsatus* allerm minst een brakwaterdier zoals de strandkrab. Zelfs wanneer de dieren in groter aantal het brakke water binnengaan dringen zij toch nooit diep daarin door. De zoutgehaltengrens voor de het verst naar binnen dringende dieren is misschien 20-25^o/00, hoewel zij bij uitzondering tot in water van veel lager zoutgehalte zijn waargenomen (eenmaal 11^o/00, Limfjord). Periodiek en plaatselijk laten de beide sexen grote onderlinge verschillen in hun verspreiding zien. Blijkens in 1934 te Den Helder verrichte waarnemingen is er van maart tot mei langs onze kust (van Texelstroom en Lichtschip Haaks tot dwars van Camperduin) een groot "teveel" aan wijffjes, dat zijn maximum bereikt in april; alleen zeer plaatselijk kunnen de mannen de overhand blijven houden. In mei slaat deze verhouding om en vanaf juni is er, waarschijnlijk het gehele verdere jaar door, een groot overschot aan mannen. Het zou de moeite lonen na te gaan, waarmee deze verschuivingen samenhangen. De diepte van voorkomen van *holsatus* kan sterk variëren: van 0 tot enkele honderden meters. Maar de soort is in de Noordzee stellig het talrijkst op diepten van minder dan 50 m. Aan de Engelse zuidkust is de soort

in hoofdzaak beperkt tot diepten van 0 tot 25 m.

Eierdragende wijfjes vindt men aan onze kust (bij Den Helder) van begin maart of nog eerder, maar vooral vanaf april tot minstens in oktober. Hoewel het gros van de dieren dus eieren krijgt in het voorjaar zijn verse eieren te vinden tot in oktober en zulke late eieren worden misschien de gehele winter meegedragen. Hoe het met het vervellen, de paring en de bevruchting staat (vergelijk strand- en Noordzeekrab) is niet bekend en het wordt tijd dat de levenswijze van deze bij ons zo talrijke krab eens grondig bestudeerd wordt. Veel dieren (mannen zowel als wijfjes) vervellen juni-juli, tot in september. Verder hebben de eierendragende wijfjes de geslachtsopeningen waarschijnlijk afgesloten door een slijmprop, ten teken dat zij spermatophoren bij zich hebben, en bestaat er voor *P. depurator* een waarneming van WADDINGTON (zie WILLIAMSON, 1911), volgens welke na het uitkomen van de eieren een nieuw stel eieren kan worden afgezet zonder er aan voorafgaande copulatie. Wij mogen dus stellig ook voor *P. holsatus* aannemen dat één copulatie toereikt voor een 2-malige bevruchting. Maar verder reikt onze kennis in deze richting niet. De larven doorlopen 5 zoëa-stadia. De megalopa is een der grootsten van de *Portunus*-megalopae en meestal lichter gekleurd dan die van *Portunus marmoreus*. Marie LEBOUR kweekte het 1e tot 5e krabstadium. De grootste schildbreedte van het 1e was 3.2, die van het 5e 20 mm. De duur die tussen de vervelling naar 1e en 5e stadium verliep bedroeg 30 dagen en LEBOUR wijst erop dat de jongen van deze krab opvallend snel groeien en dat een schildbreedte van 25 mm bereikt kan worden in 50 dagen, veel vlugger dan bij enige andere krabbensoort. Bij Den Helder verschijnt een generatie van kleine krabbetjes, die

voordien blijkbaar door de mazen van de netten gaan, in de vissersvangsten in augustus-september. Deze dieren zijn dus misschien in datzelfde jaar geboren.

De gewone zwemkrab kan sterk door *Sacculina carcini* geïnfecteerd zijn. In april-mei treden de zakken met geslachtsprodukten van deze parasiet (de zgn. *Sacculina externa*) naar buiten en ontstaat er dus een sterke schijnbare toename aan *Sacculina*'s. De helft tot een derde deel van de *holsatus*-wijfjes uit het kustwater kan dan geïnfecteerd zijn, de mannen echter voor een veel geringer deel. Het percentage geïnfecteerde dieren is intussen zeer verschillend van plaats tot plaats en plaatselijk is er dan bovendien nog weer verschil in de infectie over de beide sexen. In de Waddenzee schijnt de infectie gering te zijn.

Voorkomen in Nederland: Met *Carcinus maenas* de gewoonste krab langs onze gehele kust. Maar terwijl de strandkrab uitsluitend een min of meer smalle kustzone en het water binnengaats bewoont beheerst *Portunus holsatus* de gehele zee van beneden laag water tot op vrij grote diepte. Zij is dan ook verreweg de talrijkste krab die de Noordzee verlevendigt, speciaal in haar zuidelijke helft. De talrijkheid langs onze Noordzeestranden kan zeer groot zijn, met maxima van naar schatting 1 *Portunus holsatus* per 10 m². De soort komt in de Waddenzee voor tot aan de afsluitdijk, maar vooral in het buitendeel en zij ontbrak in de vroegere Zuiderzee; in het Noordzeekanaal werden de dieren gevonden tot bij de Hembrug (KORRINGA, 1937 : 154); in de Oosterschelde zijn ze gevonden tot Bergen op Zoom, in de Westerschelde tot boven Ossensisse. Vanzelfsprekend spoelen fragmenten en volledige dieren veel aan

langs onze gehele kust.

Verspreiding: Komt voor van IJsland, de Färoër en Trondheim (eenmaal Lofodden) tot de Canarische Eilanden en de Middellandse Zee. In het zuidelijk deel van de Noordzee verreweg de talrijkste krabbensoort, die in water van minder dan 40 m diepte, voor zover de bodem zandig of slikkig is, wel nergens ontbreekt. POULSEN, die de talrijkheid van de dieren langs de Deense kust heeft vergeleken met die van *Carcinus*, vindt aan de westkust van Jutland maxima van 30-100 *Portunus holsatus* per uur vissen met een fijnmazig trawlnetje van 7 m grondpeeslengte in de opening. Deze talrijkheid komt volgens hem ongeveer overeen met die van de strandkrab op plaatsen waar deze in de Deense wateren haar grootste talrijkheid bereikt (bij Fanö bezuiden Blaavands Huk en in de Kleine Belt). Meer noordelijk in de Noordzee wordt de soort minder gewoon, daar neemt om zo te zeggen de spinkrab *Hyas coarctatus* haar plaats in. Toch zijn de dieren ook in het noordelijk deel nog tamelijk verbreid, tot in water van 200 en zelfs 300 m diepte; de diepste vondst is van 306 m diepte, in de Noorse Geul. Aan de Noorse kust is de soort volgens GRIEG nog tamelijk gewoon in de fjorden bij Bergen, maar APPELLÖF beschouwde haar daar als uitgesproken zeldzaam en waarschijnlijk zijn de dieren er slechts in bepaalde zomers wat gewoner. Als vindplaats van een mannetje in de verzameling van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie wordt opgegeven "West-Java, 1894". Volgens BOSCHMA berust dit waarschijnlijk op een vergissing.

Portunus marmoreus (Leach) (Fig. 20)

Biologie: Bewoont dezelfde fijnkorrelige zandgronden als

de gewone zwemkrab en wordt in de buurt van het Lichtschip Haaks aangetroffen samen met deze soort en *P. depurator*. Toch dekt de verspreiding van *marmoreus* zich niet met die van de beide andere. Aan de Engelse Zuidkust komt het dier voor van direkt beneden laagwater tot op een diepte van 80 m, maar het voorkomen in ondiep water, waar *holsatus* juist gewoon is, is er uitzondering. Voor onze eigen kust geldt ongeveer hetzelfde. Terwijl *holsatus* naar boven voorkomt tot aan de laagwaterlijn is *marmoreus* beperkt tot dieper water op enige afstand uit de kust, zodat de verspreiding overeenkomst vertoont met die van de helmkrab. De factor, die de dieren bij ons van land verwijderd houdt, is waarschijnlijk het lagere zoutgehalte van het kustwater, want de soort is blijkens zijn verdere verspreiding gesteld op een voor ons gebied hoge temperatuur en deze kan dus geen beletsel tot opzoeken van de kust zijn. Waarschijnlijk is er tamelijk veel overeenkomst in milieu-eisen tussen deze soort en de helmkrab, behalve dat de helmkrab misschien wat minder gevoelig voor lage temperaturen is. De dieren herinneren in het aquarium door hun grote gebondenheid aan zand aan het breedpootkrabbetje; misschien komt de soort minder in het open water voor dan de gewone zwemkrabben.

Ter hoogte van onze kust (Den Helder) werden eierdragende wijfjes gevonden in maart en juni; van Plymouth zijn ze bekend uit de maanden mei-juli. Marie LEBOUR kweekte de larven op. De zoea's verschillen in kleur van die van *holsatus* en de megalopa's zijn evenzo te onderscheiden, kleiner en donkerder dan die van de andere soort; zij lijken veel op die van de Fluwelen Zwemkrab, *P. puber*, maar ook hier zijn kleine verschillen. Het 1e krabstadium had in één geval een schildbreedte van 2.4 mm, het is, zij het met moeite, van het 1e stadium

van *holsatus* te onderscheiden.

Ook deze soort heeft *Sacculina carcini* als parasiet.

Voorkomen in Nederland: Vrij zeldzame soort, die vooral te vinden is op enige afstand uit de kust. Bij Lichtschip Terschellingerbank 6 oktober 1908 enkele en 28 juni 1912 een mannetje. Tussen april 1934 en april 1935, toen het Zoölogisch Station in Den Helder duizenden krabben uit de omgeving onderzocht, werden uit de wijdere omgeving van het Lichtschip Haaks een 100-tal *P. marmoreus* aangebracht. Eén exemplaar werd daarbij in oktober 1934 ook verkregen van iets dichterbij de kust, dwars van Callantsoog. De diepte op deze plaatsen bedroeg ongeveer 20-35 m. Twee mannen werden 12 januari 1936 bij Katwijk aangespoeld gevonden (BOSCHMA). Deze dieren waren vrijwel gaaf. Aan de oudere opgaven voor onze kust (van MAITLAND) hechten wij niet te veel waarde.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Azoren en de Middellandse Zee (niet in de Adriatische en Zwarte Zee) langs het vasteland van Europa tot in het zuidelijk deel van de Noordzee, vanwaar ons, behalve de bovengenoemde, slechts enkele andere vondsten bekend zijn, alle uit dezelfde omgeving: 11 maart 1903 een ex. van 52°25'N., 2°40'O., 2 ex. van 52°27'N., 2°46'O. (datum?), 21 januari 1909 een ex. van 52°48'N., 2°20'O. De soort zou ook bij Helgoland (aangespoeld?) gevonden zijn. Voor het noordelijk deel van de Noordzee zijn er alleen opgaven voor de Firth of Forth en St. Andrews, waar de dieren zeldzaam zijn. Het is zeer wel mogelijk dat deze localiteit "verbinding" met het zuidelijke verbreidingsgebied in de Noordzee heeft en niet met de Atlantische Oceaan via het noorden. Ook andere soorten, karakteristiek voor het zuidelijke deel van de Noordzee, als helmkrab en breedpootkrabbetje, zijn

in of bij de Firth of Forth gevonden.

Portunus puber (Linnaeus) (Fig. 21)

Biologie: Deze mooie, sterk gekleurde, tropisch aandoende krab, de grootste van de bij ons gevonden *Portunus*-soorten, vertoont een grote voorliefde voor een steenachtige bodem. Brengt men de dieren op zandgrond, dan graven zij zich in, maar bij voorkeur leven zij op rots- of steengrond of althans daar waar stenen liggen. Met deze levenswijze op, tussen of onder stenen, in plaats van ingegraven, houdt het snelle reageren op gevaar, het bliksemsnelle zwemmende vluchten en de agressiviteit verband, eigenschappen die wij precies eender bij enige tropische verwanten van het geslacht *Thalamita* met een dergelijke levenswijze vinden. De dieren komen voor van onmiddellijk beneden laagwater tot op diepten van enige tientallen meters; bij Plymouth zijn zij vrijwel tot zeer ondiep water, vooral van de rustige kustgedeelten, beperkt. Het veelvuldig voorkomen in dieper water op onze breedte hangt, behalve misschien met de ruwheid van het water, ook met hun voorkeur voor hoge temperaturen samen; het ondiepe water is 's winters te koud. Dat de dieren op voor ons gebied hoge temperaturen staan ingesteld, blijkt ook uit hun verspreiding als geheel. Deze krab bewoont het kustwater en ontbreekt geheel op enige afstand uit de kust, waarschijnlijk omdat de dieren niet gesteld zijn op water van hoog zoutgehalte. Maar zij verdragen blijkbaar ook geen echt brak water, want zij gaan de zeegaten weinig ver binnen en dit alleen in zoute perioden. Men krijgt uit hun verspreiding de indruk, dat de zoutgehalte-eisen van deze soort ongeveer corresponderen met die van de

gewone pijlinktvis (*Loligo vulgaris*) en de inktvis *Sepia officinalis*. Dat wil zeggen dat hun voorkeurgrenzen liggen tussen zo zo ongeveer 30 en 34 ‰.

De talrijkheid van deze soort in een bepaald gebied kan sterk schommelen. In de jaren 1932-1939 was ze langs onze kust vrij gewoon; daar staan perioden van grotere zeldzaamheid tegenover. Hetzelfde is voor elders bekend. Waarschijnlijk houdt deze tijdelijke talrijkheid allereerst verband met tijdelijk hogere temperaturen. In zo'n periode kan de soort dan ook zijn noordgrens uitbreiden (zie beneden). Tijdelijke uitbreiding wordt waarschijnlijk in de hand gewerkt door het gemak, waarmee de dieren zich door de stroom laten vervoeren.

De dieren zijn, als alle *Portunus*-soorten, carnivoor. In het aquarium vangen zij snel en handig garnalen.

Wijfjes met eieren werden bij Den Helder gevonden tussen begin maart en eind augustus, vooral in de periode mei-juli. Bij Plymouth, waar deze soort veel voorkomt, komen wijfjes met eieren vooral voor in het voorjaar, bij uitzondering in de zomer en tot in november. Er zijn 5 zoea-stadia. Jonge krabben vanaf het 4e of 5e stadium zijn bij Plymouth onder stenen in de getijzone te vinden. Marie LEBOUR kweekte uit de eieren jonge krabben, waarvan zij er één groot bracht tot een dier van 6 maanden oud, toen het stierf bij het vervellen. De zoeae gedijden het best op oesterlarven maar zij aten ook larven van zeeëgels, van de paalworm en van de kalkkokerworm *Pomatoceros*. De zoeae zijn de grootste van al onze *Portunus*-larven en zij hebben de langste en rechtste stekels van allemaal. In het 2e-4e stadium verliezen de dieren een van de zijstekels van de staartwaaier en daarin verschilt *puber* van alle andere soorten. De latere zoea's tonen in kleur en vorm zo-

veel overeenkomst met de zoea's van de Noordzeekrab, dat alleen een expert hen uit elkaar kent; zij zijn moeilijker van Noordzeekrablarven te onderscheiden dan van de larven van de andere *Portunus*-soorten. Tegen verwachting is de megalopa een der kleinste van alle megalopa-larven en b.v. veel kleiner dan die van de gewone zwemkrab (*P. holsatus*), die als volwassen dier zoveel kleiner dan *puber* is. De megalopa is, evenals de eerste zoea-stadia, gemakkelijk als *Portunus* te herkennen.

Het 1e krabstadium heeft een schildbreedte van 2.0-2.8 mm, het 1e-5e stadium maten in één geval 2.1, 2.8, 4.5, 7.4 en 9.6 mm. Vanaf het 5e stadium is het diertje duidelijk een *P. puber*. Marie LEBOUR geeft de tijden van vervellen van het dier, dat zij 6 maanden hield. Het werd 23 juni geboren als prae-zoea en vervelde diezelfde dag. Er volgden vervellingen naar het 2e-5e zoeastadium op 28 juni en 1, 4 en 8 juli. Reeds op 12 juli, dus na 19 dagen, werd het dier megalopa en op 25 juli, dus 13 dagen later en een maand na de geboorte, werd het tot krabbetje. Daarna volgden vervellingen naar het 2e tot 10e krabstadium op 1, 8, 17 en 29 augustus, 7 en 26 september, 21 oktober, 21 november en 29 december. Helaas geeft Marie LEBOUR niet de grootte dezer latere stadia.

Voorkomen in Nederland: Globaal beschouwd is de Fluwelen Zwemkrab langs onze kust een tamelijk zeldzame soort. Plaatselijk is het dier echter vrij gewoon. Sinds de tachtiger jaren van de vorige eeuw (KERBERT, 1885; HOEK, 1887) staat als zodanig de zeewering bij Westkapelle bekend, waar zij 's zomers bij laag water veel te vinden waren (zijn?).—Ook bij Den Helder worden zij min of meer geregeld, maar hier in zeer klein aantal, in palingfuiken langs de zeedijk gevangen. Verder komen zij in dieper water voor, waar hun verspreiding vooral

bekend is voor de jaren 1932-1939. Zij waren in het bijzonder te vinden op Texelstroom en omgeving, langs de buitenrand der Haaksgronden en dwars van Texel, Callantsoog en Kamperduin, op diepten van 9-30 m. De soort gaat de zeegaten niet ver binnen, op Texelstroom komen de dieren alleen voor in bepaalde perioden (speciaal oktober-december 1935). Langs de Hollandse kust werden op het traject IJmuiden-Hoek van Holland vooral in de jaren na 1930 nogal wat dieren aangespoeld gevonden. Opgekord werd de soort bij Scheveningen. In Zeeland is de soort het best bekend van de zeewering van Westkapelle tot Zoutelande. Waarschijnlijk komen de dieren eveneens vrij veel voor aan de ZW-hoek van Schouwen, waar DE MAN 2 stuks ving in het Krabbengat en VIERGEVER nogal wat resten van aangespoelde exemplaren vond. Werd verder levend aangespoeld gevonden bij Serooskerke en in verscheidene exemplaren gevangen bij Yerseke. Wat de Westerschelde betreft vind DE MAN enkele exemplaren in de mond (in het Oostgat). Zeewaarts gaan de dieren aan onze kust betrekkelijk weinig ver, bij Den Helder vormt de verbindinglijn der Lichtschepen Haaks-Terschellingerbank ongeveer de buitengrens.

Verspreiding: Zuidelijke soort, van de Middellandse Zee tot Ierland, de Clyde (W. Schotland), de Hebriden en sinds herfst 1934 Zuid-Noorwegen, verder door het Engelse Kanaal tot in de Noordzee. In de laatste hoofdzakelijk in het zuidelijk gedeelte tot ongeveer ter hoogte van Terschellingerbank, maar aan de westzij tot Durban en de Schotse kust (éénmaal Firth of Forth en Aberdeen). In de laatste tijd is de soort in het oosten bij Helgoland en Büsum vastgesteld. Deze uitbreiding zal, evenals die langs de Noorse kust, wel verband gehouden hebben met de periode van warme jaren (1930-1936), die wij

achter de rug hebben. Waarnemingen op grotere afstand van de kust verwijderd zijn zeldzaam: voor het zuidelijk deel van de Noordzee is maar één zo'n dier bekend: een mannetje van $53^{\circ} 40'N.$, $4^{\circ} 30'O.$, zonder datum. De soort werd gevonden tot op 70 m diepte.

Portunus pusillus Leach (Fig. 22)

Biologie: Komt voor op grind, schelpgrond, slikkig zand en zand, al of niet met stenen en schelpen gemengd. Herinnert door zijn voorkeur voor steengrond aan *P. arcuatus*, *corrugatus* en *puber* en verschilt daardoor van de zwemkrabben, die het schone zand bewonen: *P. depurator*, *holsatus* en *marmoreus*. Onder de steengrond bewonende soorten is er dan intussen waarschijnlijk weer enig verschil tussen *puber* enerzijds, die rotsgrond zoekt, en *arcuatus*, *corrugatus* en *pusillus*, die veel voorkeur schijnen te hebben voor grind of kiezel. Aan de Engelse Zuidkust hier en daar voorkomend tot in de getijzone en vrij veel in ondiep water, maar leeft toch meestal dieper, maximaal zelfs tot op 250 m. Welke factoren het op vele plaatsen ontbreken van de dieren in ondiep water veroorzaken is onzeker door gebrek aan goede detailgegevens. Zoutgehaltevoorkeur kan moeilijk een rol spelen, daar de dieren voorkomen in Kattegat en Sont. De soort vertoont in dit opzicht overeenkomst met *Portunus arcuatus* en *depurator* en evenals voor deze soorten zou men geneigd zijn te veronderstellen, dat deze voor een zuidelijke soort enigszins eigenaardige verspreiding binnen de Noordzee misschien een gevolg is van een gebondenheid aan nauwe temperatuurgrenzen.

Eierdragende wijfjes komen bij Plymouth voor van febru-

ari tot augustus; aan de Zweedse kust werden zij gevonden in juli en augustus. De zoea-stadia zijn gemakkelijk met die van de andere soorten, speciaal die van *P. arcuatus*, te verwarren; de megalopa lijkt sterk op die van *arcuatus* en *puber*. Het 1e en 2e krabstadium hadden in een geval van opkweken schildbreedten van 2, 2.5 en 3.5 mm. Tussen het bereiken van 1e en 5e krabstadium verliepen 25 juli-dagen.

Voorkomen in Nederland: Binnen ons gebied niet gevonden, maar de vondsten van dit krabbetje in het zuidelijk deel van de Noordzee maken zijn vroeger of later voorkomen ook bij ons zeker.

Verspreiding: Van de Azoren en Senegambië tot Trondheimfjord en (eenmaal) de Lofodden. Veel bij de Shetlands. Behalve aan de kust van Noorwegen ook aan de Zweedse kust van het Skagerrak, in het Kattegat en de ingang van de Sont. Uit de eigenlijke Noordzee bekend uit diep water beoosten de Shetlands, van beoosten de Schotse kust of van deze kust zelf (Aberdeen, St. Andrews, Firth of Forth), van de kust van Northumberland en Durham, van de Doggersbank en daar bezuiden ($53^{\circ}44'N.$, $3^{\circ}28'O.$), van Helgoland en de Helgoländer Rinne en van bewesten Jutland. Verder van de Belgische kust en $51^{\circ}27'N.$, $3^{\circ}1'O.$ (benoorden het Lichtschip Wandelaar voor de mond van de Westerschelde), uit het noordelijk deel van het Diepwaterkanaal ($52^{\circ}40'N.$, $2^{\circ}28'O.$ en $52^{\circ}48'N.$, $2^{\circ}20'O.$), van de kust van Norfolk (dwars van Cromer en Hasborough) en van Smith Knoll ($52^{\circ}48'N.$, $2^{\circ}20'O.$). Dit wil zeggen, dat deze soort van overal om ons heen bekend is, maar net niet van onze kust zelf. De soort komt relatief veel voor in de omgeving van de Engelse oostkust en de Doggersbank, wat er misschien op wijst dat zij de Noordzee in hoofdzaak van het noorden uit bevolkt.

Komt ook in de Noordzee op de meest verschillende diepten voor: 12-190 m.

Thia polita Leach (Fig. 23)

Biologie: De verspreiding van de krabben zelf en van de larven is door na-oorlogse gegevens beter bekend geworden, zie hiervoor Wolff & Sandee 1971 en Van der Baan, Holthuis en Schrieken 1972. Bewoont zandige tot slikkige bodem, waarin de dieren zich ingraven als de helmkrabben. Blijkbaar vooral voorkomend in relatief ondiep water, tussen ongeveer 15 en 45 m diepte. De dieren zijn blijkens het onderzoek van Wolff en Sandee in Zeeland te vinden buiten omstreeks 30 km van land. Het is mogelijk dat die grens wordt bepaald door het zoutgehalte. Wij vinden een dergelijke onderste zoutgrens (van ongeveer 30⁰/oo) ook bij de helmkrab (zie daar), de doornhaai en de pijl-inktvis *Loligo vulgaris*.- De bodem bestaat in het gebied van voorkomen uit relatief grof zand met een gemiddelde korrelgrootte van boven 250 micron.- De larven worden bij het Lichtschip Haaks in het plankton gevonden van juli tot begin november. Het gaat daarbij vooral om de latere Zoëa-stadia, wat er op wijst dat de larven vanaf een zekere afstand worden aangevoerd en dat zij dus ergens zuidelijker langs de Hollandse kust moeten zijn geboren. De zoea's (Lebour) hebben een zeer lange, bijna rechte rugstekel (Lebour); er zijn 4 stadia van. Het jonge krabbetje in zijn 1e stadium is wit porcelijnachtig, het heeft een schildbreedte van 2.8 mm. De eerste krabstadia bedekken zichzelf met allerlei spul, net als de heel jonge Noordzeekrabben.

Voorkomen in Nederland: Afgezien van het bovengenoemde voorkomen buiten de Zeeuwse kust zijn de dieren vooral aan het strand aangespoeld gevonden in de vorm van fragmenten, schildjes en hele dieren. De eerste vondst dateert van 1928, talrijke andere uit de jaren 1936, 1938-'42 en na-oorlogse jaren, vnl. van het kustdeel Wijk-aan-Zee - Hoek van Holland. Alle vondsten vallen in de maanden februari, maart en april. Resten van niet minder dan 80 exemplaren werden in de buurt van Scheveningen aangespoeld gevonden 31 maart-7 april 1940. In het voorjaar moeten de dieren zich dus in vrij groot aantal in ons kustwater ophouden. Het lijkt waarschijnlijk dat de in zomer en herfst met de reststroom aangevoerde larven wel tot vestiging aan onze kust komen, maar door koude in winter en voorjaar in groot aantal te gronde kunnen gaan. Daarvoor zou kunnen pleiten dat na de strenge winter van 1963 zeer weinig larven waren en dat de dieren in 1964 geheel ontbraken. Zij zouden dus, evenals *Pilumnus hirtellus*, telkens opnieuw uit het zuiden worden aangevoerd. Behalve aangespoelde dieren en de bovengenoemde dieren van de Zeeuwse kust zijn er ook enkele andere vondsten voor onze kust bekend, als oudste de vondst van een dier van dwars van Hoek van Holland ($51^{\circ}58'N.$, $3^{\circ}38'O.$), juli 1877 gevangen op ± 25 m diepte (Hoek 1878). Een volledige opsomming van alle dieren, na de oorlog verkregen uit de zuidelijke Noordzee op kortere en langere afstand van de Nederlandse kust, werd gegeven in tabel I van Van der Baan, Holthuis en Schrieken 1972. Zeer gewoon waren de dieren in augustus 1970 dwars van Texel, op diepten van 20 en 24 m. Er werden daarbij tot 5 stuks per m^2 gevonden.

Verspreiding: Dit kleine krabbetje is verbreid van de Middellandse Zee tot Ierland (westkust Schotland?) en tot in het zuidelijk deel van de Noordzee. Behalve de voor onze kust

genoemde dieren zijn voor de Noordzee enkele vondsten uit het Diepwaterkanaal (45 m diepte), een ex. van benoordwesten Ostende, een dier uit de maag van wijting (*Gadus merlangus*) van 37 m diepte van de Winterton Twenties (52°54'N., 2°36'O.) en een dier van $\pm$ 30 m diepte van de Bruine Bank (53°12'N., 3°41'O.) bekend. Verder vond METZGER herhaaldelijk grote zowel als kleine exemplaren in de maag van schelvis (*Gadus aeglefinus*), gevangen op een diepte van 18-36 m benoorden Norderney. Een opsomming van na 1945 uit de zuidelijke Noordzee bekend geworden dieren is te vinden in de hierboven reeds genoemde tabel I van Van der Baan, Holthuis en Schrieken 1972. Ook daarin worden enkele opgaven van in vissenmagen gevonden exemplaren van dit krabbetje vermeld.- De soort werd ook aan de Zweedse kust gevonden, een opmerkelijke parallel met het voorkomen van *Pilumnus hirtellus*, vgl. het onder deze soort gezegde. Het voorkomen in schelvis- en wijtingmagen wijst erop, dat de dieren veel gewoner moeten zijn dan uit deze vondsten lijkt te volgen.

Atelecyclus rotundatus (Olivi) (Fig. 24)

Biologie: Aan de zuidkust van Engeland komt deze soort voor op slibrijke en soms op zandige grindbodem. De dieren graven zich in als *Corystes* en sommige zwemkrabben en kunnen daarbij geheel onder het zand verdwijnen. De diepte van voor-

komen in de Noordzee wisselt van 25 tot 80 m, elders komt de soort voor tot op meer dan 700 m diepte. De verspreiding in de Noordzee wijst er op, dat wij te doen hebben met een Atlantische soort, die water van hoog zoutgehalte nodig heeft en eventueel daarbij behorende temperatuurcondities. Waarschijnlijk is de voorkeur voor water van hoog zoutgehalte ook de reden van het niet voorkomen in ondiep water. Waar de dieren veel voorkomen worden zij vaak door vissen (kabeljauw, rog) gegeten en maagonderzoek van deze dieren droeg het zijne bij tot onze kennis van de verspreiding van de krab.

Eierdragende wijfjes komen bij Plymouth voor van februari tot april, bij uitzondering in de zomer of herfst, larven werden gevonden van maart tot juni. Er zijn 5 zoea-stadia, die zeer sterk gelijken op die van de Noordzeekrab. Hetzelfde geldt voor de megalopa en het 1e krabstadium. De 2e en 3e krabstadia verschillen van die van de Noordzeekrab, doordat zij rond blijven, terwijl *Cancer* breder dan lang wordt. Net als jonge *Cancer*, *Thia* en *Pilumnus* bedekken de zeer kleine krabbetjes zich met rommel.

Voorkomen in Nederland: Een exemplaar in de verzameling van het Natuurhistorisch Museum te Rotterdam draagt als vindplaatsopgave: "Tussen Vlieland en Terschelling, maart 1930". Daar exemplaren van *Palinurus elephas* Fabr. en *Maja squinado* (Herbst), in dit museum aanwezig, eenzelfde etiket dragen en het tegelijkertijd voorkomen van 3 in deze omgeving niet te verwachten zuidelijke soorten op zijn minst genomen wel heel onwaarschijnlijk lijkt, houden wij de localiteitsopgave voor foutief. De soort is bij ons niet spoedig te verwachten, is

in de Noordzee beperkt tot het noorden.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Kaap Verden en de Middellandse Zee tot de Färoër en Shetlands en tot Aalesund, en eenmaal Kristianssund, in Zuid Noorwegen. Is bij de Shetlands blijkbaar gewoon en is vrij veel gevonden aan de Schotse kust (Peterhead, Aberdeen, St. Andrews, Firth of Forth), aan de kust van Northumberland en Durham, nog bij Scarborough (York), verder in de noordelijke toegang tot de Noordzee benoorden de Shetlands en op een paar plaatsen aan de Noorse kust van Bergen tot Vigra benoorden Aalesund; tenslotte zijn 3 vangsten bekend uit open zee van ver beoosten de Schotse kust, de meest oostelijke van $57^{\circ}12'N.$, $1^{\circ}08'O.$ Het daar gevangen dier was een wijfje met eieren, de soort is er dus stellig indigeen. De dieren van de Noorse kust waren deels jong. DONS neemt aan dat deze soort er in de laatste jaren is toegenomen. De diepte van voorkomen in de Noordzee en aan de Noorse kust bedraagt ongeveer 30-200 m. De grootste diepte, waarvan de soort bekend is, ligt tussen 748 en 1262 m. De dieren zijn in de gehele Noordzee buiten het noordoostelijk deel nergens waargenomen, ook niet in Skagerrak en Kattegat.

Pirimela denticulata Montagu (Fig. 25)

Biologie: Bewoont bij voorkeur steenachtige grond, maar is daarnaast gevonden op schelpbodem, schelprijk zand en zand. Wordt vooral gevonden in ondiep water, in de getijzone en weinig daaronder, maar is in de Noordzee daarnaast gevonden tot op 40 m diepte. Werd volgens BOUVIER buiten de Noordzee gevonden tot op een diepte van 200 m. Afgaande op de verspreiding zijn de dieren gesteld op een vrij hoog zoutgehalte

en op een tamelijk hoge temperatuur. De gegevens zijn te fragmentarisch om verder veel over de eisen van deze soort te kunnen zeggen. Voor de Engelse zuidkust zijn wijfjes met eieren gevonden van februari tot mei. De larven zijn niet met zekerheid bekend, waarschijnlijk zijn er 4 zoea-stadia. Het jonge krabbetje heeft in zijn 2 eerste stadia aan de laatste leden van het laatste paar borstpoten zwempaddles als de *Portunus*-soorten. Het zwemt daarmee uitstekend, hoewel de oude dieren niet kunnen zwemmen.

Voorkomen in Nederland: Niet binnen de grenzen van ons gebied waargenomen, wel betrekkelijk dicht erbij^{*}.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Kaapverden en de Middellandse Zee tot ZW. Noorwegen, maar niet gevonden in het Clyde-gebied, de Hebriden en Shetlands. In de Noordzee gevonden in het Diepwaterkanaal ($\pm 52^{\circ}20'N.$, $2^{\circ}20'O.$) op 41 m diepte, en aan de kust van Norfolk (verschillende exemplaren tussen zeewier en aan schoeiingen bij Yarmouth; eenmaal op 22 m diepte beoosten Cromer), benoorden Juist, Borkum of Norderney (eenmaal), bij Helgoland (tussen 0 en 11 m diepte), aan de ingang van de Limfjord, W. Jutland (in aangespoeld wier), bij Frederikshavn (Oost-Jutland), op enkele plaatsen langs de Zweedse kust. Verder een ex. bij Whitburn (Durham) en zeldzaam bij St. Andrews (O. kust Schotland), benevens een 8-tal exemplaren aan de westkust van zuidelijk Noorwegen, waarvan de 2 noordelijkste (mannetje en wijfje) onder Vigra bij Alesund, op 8 m diepte. De verspreiding wijst erop dat de dieren de Noordzee vooral binnenkomen in het zuiden, maar stellig ook in het noorden.

^{*} In februari 1950 werd door Swennen 1 exemplaar verzameld

Cancer pagurus Linnaeus (Fig. 26)

Biologie: Trage soort met in hoofdzaak nachtelijke levenswijze. Ongeschikt om zich echt in te graven liggen de dieren overdag toch graag half verborgen, wat gemakkelijk gelukt op de steenachtige gronden, die zij bij voorkeur bewonen. Behalve op deze komen zij echter eveneens voor op slib- of schelprijke zandgronden, op klei en op veen, eigenlijk op elke bodem, die niet te kaal is. Ook wrakken zijn een geliefkoosde verblijfplaats. Alleen schone zandgronden hebben weinig *Cancer*: maar zelfs dit gaat niet overal op, vgl. N. Tinbergen 1970. Dankzij hun traagheid en vanwege de geschiktheid van hun schild als plaats van aanhechting voor vastzittende dieren zijn zij vaak begroeid: met kleine kokerwormen (*Spirobis*, *Pomatoceros*) of de zware wormkolonies van *Helvella*, met zeeanemonen (*Sagartia*, *Metridium*), Hydrozoa (*Sertularia* e.a.), zeepokken (*Balanus crenatus* en *B. balanus*), tamelijk vaak met de schelp *Anomia*, soms met oesters. Dit geldt vooral voor de grote dieren, die lang achtereen niet vervellen. Camouflage komt behalve bij de pas geboren krabbetjes (zie hieronder) niet voor.

Jonge dieren vindt men op steenglooiingen of rotskust tot vlak onder de laagwaterlijn, oudere voornamelijk in dieper water. De benedengrens voor *Cancer* ligt in de Noordzee tussen 60 en maximaal 90 m, hoewel een exemplaar uit het Skagerrak van 190 m diepte bekend is. Het waarschijnlijkst lijkt het, dat deze dieptegrens, die wij, zij het telkens anders, ook bij andere krabbensoorten vinden, door het licht bepaald wordt. Maar misschien speelt ook de binding aan de kust, die 's zomers wordt opgezocht, een rol. Wat de zoutgehalte-eisen

betreft, zijn de jongere dieren gebonden aan een benedengrens die naar schatting in de buurt van $25^{\circ}/\text{oo}$ ligt. De grote krabben komen veel voor in water van omstreeks 35, hun benedengrens ligt misschien in de buurt van $30^{\circ}/\text{oo}$. Waarschijnlijk hebben de jonge dieren een lager zoutgehalte-optimum dan de oudere, zoals dat experimenteel voor de garnaal (*Crangon crangon*) is vastgesteld en waarschijnlijk voor verschillende crustaceeën in het kustwater geldt. Daarbij speelt echter ook de temperatuur een grote rol. De jonge dieren zijn in het ondiepe kustwater aan hogere zomer- en lagere wintertemperaturen blootgesteld dan de oude, die in het diepere kustwater of op enige afstand van de kust verwijderd leven. Lage temperaturen worden door *Cancer* slecht verdragen, getuige het sterven van veel Noordzeekrabben in strenge winters in de koude Helgolander Bocht. Wij weten intussen niet of deze lage temperaturen misschien wel verdragen zouden zijn in water van hoger zoutgehalte dan de Helgolander Bocht in zulke strenge winters heeft. Grondig onderzoek van de temperatuur- en zoutgehalte-eisen van deze krab zou een mooi object zijn voor een volhardend bioloog. Aan de Schotse kust zijn vooral de oudere dieren uitgesproken trekkers: zij zoeken diep water op in augustus en september en trekken terug naar de kust vanaf februari. De dieren volbrengen de reis, evenals de strandkrab, uit de aard der zaak lopend. Het gros der trekkers maakt daarbij reisjes van enkele mijlen naar het dichtstbijzijnde diepe water en weer terug, maar in een aantal gevallen werden gemerkte Noordzeekrabben teruggevangen tot 50 en meer dan 100 km van de plaats van vrijlaten verwijderd en men krijgt uit deze gegevens de indruk dat de oudere dieren langs de Schotse kust noordwaarts verhuizen, misschien meer "ocea-

nische" condities tegemoet; vooral de oude wijfjes met eieren schijnen zich daarbij over grote afstanden te verplaatsen. Voor onze eigen kust en het gehele zuidelijke deel van de Noordzee is over een dergelijke herfsttrek naar dieper water niets bekend, wat niet wil zeggen, dat hij daar ontbreekt, zie hieronder.

Cancer pagurus is in hoofdzaak carnivoor en wel allereerst molluskeneter. Door zijn traagheid krijgt hij snellere dieren haast niet te pakken. Schelpen worden met de sterke scharen gekraakt en daarna leeggegeten. Jonge Noordzeekrabben worden stellig gegeten door allerlei vissen, maar de grote oude dieren, die te groot worden voor kabeljauwen en haaien, hebben waarschijnlijk heel weinig vijanden. De plaats dezer vijanden wordt echter ingenomen door de mens: *Cancer* wordt, vooral in België, Frankrijk en Engeland, veel geconsumeerd. Aan de Schotse kust bij Dunbar worden een 600.000 krabben per jaar gevangen in een kuststrook van $\pm$ 14 mijl lengte en $\pm$ 4 mijl breedte. De jaarlijkse vangst voor de gehele Engelse kust (zonder de Schotse) bedraagt een 5 miljoen stuks, alleen voor de Schotse oostkust komen daar nog eens een 3 miljoen bij. In Frankrijk werden in 1937 2.5 miljoen kg aangevoerd.

De voortplanting en vervelling van de dieren en de larvenstadia zijn vooral door Schots en Engels onderzoek wat beter bekend. Volgens Marie LEBOUR zijn de larven zeer moeilijk op te kweken. Zij doorlopen 5 zoeastadia. Een eigenaardigheid van de 3 eerste krabstadia van deze soort is dat zij de gewoonte hebben hun lichaam te bedekken met allerlei voorwerpen, zoals wij dat levenslang bij vele spinkrabben zien; reeds vanaf ongeveer het 4e krabstadium, met een schildbreedte van 6-7 mm, houdt dit instinct, dat wij ook bij zeer jonge *Atelecyclus*,

Thia, *Xantho* en *Pilumnus* vinden, op. De groei van de jonge krabbetjes varieert sterk, afhankelijk van alle mogelijke omstandigheden. Marie LEBOUR geeft een schildbreedte van 2.4 mm op voor een diertje van het eerste krabstadium in begin juli en dit mat 10 mm bij het bereiken van het 5e krabstadium eind september. Uit waarnemingen van ORTON bij Plymouth volgt dat in de zomer geboren *Cancer*-tjes buiten (op boeien) reeds in oktober een schildbreedte van 20-24 mm kunnen hebben en als exceptie half november een breedte van 39 mm. De dieren kunnen daar dus een jaar na de geboorte stellig reeds 50-60 mm zijn, maar gemiddeld blijven zij daar stellig vrij veel onder. ORTON concludeert uit WILLIAMSON's gegevens voor Dunbar (Northumberland), dat de jonge *Cancers* daar in augustus al gemiddeld 25, in oktober 35, in maart 45 mm schildbreedte hebben. Een jong aquariumdier van WADDINGTON (Bournemouth, Z. Engeland) met een schildbreedte van 3.3 mm op 4 augustus mat 4 juni-30 december van het volgend jaar 30.8 mm en vanaf 5 november van het jaar daarop 56.5 mm. Dit dier had dus 2 jaar nodig om een schildbreedte van ongeveer 5 cm te bereiken en ORTON's eigen waarnemingen te West Mersea lijken ons eerder voor hetzelfde te pleiten dan voor het bereiken van een gemiddelde breedte van 5 cm in één jaar.

Volgens onderzoek van WILLIAMSON bedraagt de grootte-toename per vervelling $1/3-1/9$ van de uitgangsgrootte en nogal vaak omstreeks $1/5$. PEARSON vindt voor krabben van Helgoland waarden schommelend tussen $1/2.5$ en $1/5$. Nemen we een toename van 20% van de uitgangsgrootte als uitgangspunt dan zijn 24 vervellingen nodig om uit een krabbetje van 2.4 mm een groot dier met een schildbreedte van ongeveer 20 cm te laten groeien en bij een toename van 25% zijn er dit 19-20.

PEARSON geeft een schema voor de groei van *Cancer*, in hoofdzaak gebaseerd op de publicaties van WILLIAMSON. Volgens dit schema zouden 16-17 vervellingen nodig zijn om de Noordzee-krab een grootte van ongeveer 20 cm te doen bereiken, maar dat aantal is zeker te laag aangeslagen en ik heb daarom PEARSON's schema, dat als tabel wordt gegeven, dienovereenkomstig veranderd. Gaan we uit van een begingrootte van 2.4 mm en houden we vast aan een grootte van ongeveer 30 mm na één en van ongeveer 56 mm na twee jaar, dan komen we bij een grootte-toename van precies 20 of precies 25% per vervelling tot de in de tabel gegeven grootte en het daarbij behorende aantal vervellingen in opeenvolgende jaren. Het jaar loopt hierbij ongeveer van juli tot juli. In deze tabel is rekening gehouden met de afname in het aantal vervellingen bij het intreden van de geslachtsrijpheid en opnieuw wanneer de dieren eenmaal een grootte van omstreeks 15 cm hebben overschreden, bijzonderheden die verderop nog ter sprake komen.

Bij een breedtetoeename per vervelling van 20% zijn dus in het eerste jaar (ongeveer juli-juli) 14, bij een toename per vervelling van 25% 11 vervellingen nodig om uit een dier met een schildbreedte van 2.4 mm een krab met een breedte van ongeveer 30 mm te laten groeien. Daar het nu waarschijnlijker is dat de krab in haar eerste jaar slechts 11 in plaats van 14 maal vervelt is het het waarschijnlijkst dat, ingeval de dieren na 2 jaar een breedte van 5 cm overschrijden, de rechte van de beide rijen cijfers de meest juiste voorstelling van de stand van zaken geeft. Het totale aantal vervellingen vóór het bereiken van een schildbreedte van ongeveer 20 cm bedraagt dan een 20-tal. In geval de groottetoeename per vervelling 20 in plaats van 25% bedraagt, en het aantal vervel-

Tabel IV. Schema van de groei van *Cancer pagurus* uitgedrukt in het aantal vervellingen in opeenvolgende jaren en de daarmee bereikte schildbreedte berekend voor een groei van 20% per vervelling en van 25% per vervelling

Leeftijd (jaren)	Groei 20%		Groei 25%	
	Aantal vervellingen	Breedte (mm)	Aantal vervellingen	Breedte (mm)
0	-	2.4	-	2.4
1	14	30.8	11	31.0
2	3	53.2	3	60.5
3	2	76.6	2	94.5
4	1	91.9	1	117.9
5	1	110.3	geen	117.9
6	geen	110.3	1	147.3
7	1	132.4	geen	147.3
8	geen	132.4	geen	147.3
9	1	158.8	1	184.2
10	geen	158.8	geen	184.2
11	geen	158.8	geen	184.2
12	1	190.6	1	230.2

lingen in het eerste jaar toch maar 11 in plaats van 14 zou bedragen, is de grootte na 2 jaar een geringere en duurt het langer eer de dieren geslachtsrijp worden of een grootte van 20 cm overschrijden. Men moet er bij dit alles terdege rekening mee houden dat de groei in warme jaren waarschijnlijk belangrijk sneller is dan in koude, verder is er plaatselijk tamelijk veel verschil en tenslotte zijn de individuele

verschillen zeker niet te verwaarlozen. Het aantal vervellingen hangt sterk af van de voedingstoestand van de krab, die samenhangt met de voedselhoeveelheid, de watertemperatuur en het aantal parasieten. De groei ondervindt daarvan de gevolgen. Daar komt dan het grootte-verschil tussen vroeg en laat in het seizoen geboren jongen bij. Men moet bovenstaande getallen dan ook als zeer globaal en ten dele hypothetisch zien. Nauwkeurige gegevens over de groei zouden van veel waarde zijn.

Nadat de dieren een schildbreedte van ongeveer 15 cm bereikt hebben vervellen de wijffjes waarschijnlijk elk 3e jaar of nog minder, terwijl de mannen waarschijnlijk iets vaker blijven vervellen. Er zijn verschillende wijffjes bekend, die minstens 3 jaar lang niet verveld hadden en zelfs is een dier bekend, dat volle 4 jaar zijn oude pantser hield. Ook is een mannetje bekend, dat 3 jaar lang niet verveld had. Vooral WILLIAMSON heeft veel tot onze kennis in deze richting bijgedragen. Rijpheid wordt door de wijffjes op zijn vroegst bereikt bij een schildbreedte van 10-12 cm, dus waarschijnlijk na ongeveer 5 jaar, de mannen zijn eerder rijp, bij een schildbreedte van ongeveer 8 cm, dus stellig al na 4 jaar.

Mooi onderzoek ook op het gebied der voortplanting is vooral gedaan door WILLIAMSON. De copulatie vindt plaats direct na het vervellen van het wijffje, wanneer het nog zacht is; het mannetje is tijdens de copulatie in de regel hard, maar niet altijd. Men zou verwachten dat, net als bij de spin-krab en strandkrab, de tijd van vervellen van de mannen vroeger in het jaar valt dan die van de wijffjes, zodat ze bij de copulatie weer hard zijn, maar vreemd genoeg vallen de tijden van vervellen van mannen en wijffjes volledig samen. Volgens WILLIAMSON valt de voornaamste tijd van vervellen in de maan-

den juli tot en met september^x en slechts bij uitzondering wordt verveld van mei tot en met november, maar omdat ze zo lang over het hard worden doen worden "zachte" krabben gevangen van juli tot februari en vooral in de maanden september, oktober en november. Men zou zo zeggen dat een aanzienlijk deel van de mannen dus moet copuleren in min of meer "zachte" toestand. De paartijd valt dus vooral in de maanden juli-september^x. Het sperma wordt echter in vele gevallen, althans bij de wijfjes die voor het eerst rijp worden, bewaard tot omstreeks 14 maanden later, wanneer het eindelijk tot bevruchting der eieren dient, die in diep water in november, december en januari aan de pleopoden worden bevestigd. Sommige wijfjes krijgen waarschijnlijk al 6 maanden na hun copulatie eieren, waarschijnlijk zijn zulke wijfjes vroeg, al in juli, verveld. Het aantal eieren bedraagt 0.5-3 miljoen. Zij doen ongeveer 7-8 maanden over hun ontwikkeling, de larven komen in het kustwater uit in de daaropvolgende zomer of herfst. De krab kan, nadat de larven zijn uitgekomen, opnieuw vervellen en copuleren, maar het schijnt, dat bij aanwezigheid van oud sperma in de spermatophorenszak geen vervelling behoeft te volgen. Daardoor kan er dan ook geen sprake zijn van een paring en zulke wijfjes krijgen dan opnieuw eieren, die met het 2 jaar oude sperma bevrucht worden. Het juiste verband

^x) Men krijgt bij het lezen van WILLIAMSON's bijdrage van 1900 de indruk dat de hoofdtijd van vervellen en daarmee ook de paartijd wel wat later kan vallen dan hij aanvankelijk meende en in deze overtuiging wordt men gesterkt, wanneer men in zijn bijdrage van 1904 wijfjes vermeld vindt, die alle tussen half augustus en half oktober vervelden.

tussen aanwezigheid van sperma, vervellen en groei (zonder vervelling geen groei) is fysiologisch waarschijnlijk interessant genoeg, maar nooit onderzocht. — Daar de rijpe krabben met eieren zich 's zomers in het kustwater ophouden en daar hun larven krijgen, vervellen en paren zij daar ook en alleen het "afzetten" van de eieren vindt in dieper water in de winter plaats. — Het is de vraag of dit alles, in hoofdzaak ontleend aan Schotse gegevens, ook van toepassing is op het zuidelijk deel van de Noordzee, waar men (zie beneden) veel grote Noordzeekrabben met eieren vindt in de buurt van de 40 m dieptelijn, 30 en meer mijlen van het dichtstbijzijnde land verwijderd. Deze dieren komen daar, althans ten dele, nog voor in het laatst van april. Het is mogelijk dat zij de grote afstanden, hier nodig om het kustwater te bereiken, 2 maal per jaar afleggen, maar goede gegevens over hun voorkomen in de zomermaanden ontbreken. Het zou kunnen zijn dat het water in deze gebieden 's zomers voldoende warm is, zodat zij het diepere water, wanneer zij dit eenmaal hebben opgezocht, niet meer behoeven te verlaten. Dit geval zou vergelijkbaar zijn met het trekken van wijfjes van Beadnell (Northumberland) voorbij de Firth of Forth naar de Moray Firth.

Voorkomen in Nederland: Vrij algemeen langs onze gehele kust van beneden laagwater tot op de grootste diepten, die het kustwater heeft. Weinig op de kale zandgronden langs ons strand, in groter aantal daar waar stenen liggen of waar de zandgronden sliktig worden, vooral als er dan door schelpen of stenen wat relief is. De algemeenheid heeft men met reserve te meten. Gronden rijk aan *Cancer* leveren per dag vissen enkele tientallen Noordzeekrabben op, terwijl een soort als b.v. *Carcinus* in zijn terrein bij honderden per dag gevangen wordt.

Zou *Cancer* in zijn gebied de talrijkheid van *Carcinus* in het kustwater hebben, dan bleef in het zuidelijk deel van de Noordzee geen boven de grond levend schelpdier gespaard. De Noordzeekrab gaat de zeegaten binnen, maar bewoont de Waddenzee vooral in zijn buitendeel; de binnenste vondst naar de vroegere Zuiderzee toe lag in het Amsteldiep buiten Wieringen; in de Zuiderzee ontbrak de soort geheel. Is in de Oosterschelde gevonden tot Yerseke (en verder?).

Geregeld aanspoelend langs de gehele kust. Vooral de rug schilden en scharen zijn zeer resistent en zij worden dan ook het meest gevonden.

Verspreiding: Van de Middellandse en Zwarte Zee tot de Noorse kust. Zeldzaam in het Clyde gebied; Shetlands; veel aan de Schotse oostkust; ZW. Noorwegen, noordelijk tot Vesteralen en (sinds 1932-1933) Vagsfjord (69°) en (1936) Trondheimfjord. Komt voor in Skagerrak en Kattegat, niet in de Oostzee. Kwam vroeger tamelijk veel in de Sont voor, maar schijnt daar te zijn uitgeroeid. In de Noordzee zelf komen de dieren in het ondiepe zuidelijke gedeelte eigenlijk overal voor, benoorden ongeveer 55° intussen zijn zij, stellig vanwege de te grote diepte, beperkt tot de randen. Rijk aan *Cancer* (grote exemplaren!) zijn vooral de Oestergronden en andere terreinen in de buurt van de 40 m lijn. De dieren leven daar temidden van oesters en een weelderige vegetatie van doomansduimen (*Alcyonium digitatum*), zeeanjelieren (*Metridium senile*), zakpijpen (*Ascidia virginea*), enz. De meesten zijn bedekt met hydroiden, *Sagartia* of *Metridium*, *Pomatoceros*, enz.

Pilumnus hirtellus (Linnaeus) (Fig. 27)

Biologie: Dit kleine krabbetje komt voor tussen, op en onder stenen; op schelpbodem, tussen wier, sponzen of mosdieren, in de holle stengels van *Laminaria*, kortom overal waar maar hoekjes en gaatjes zijn. Aan de Franse Kanaalkust bij Wimereux komt het talrijk voor in de kunstmatige rotsgrond met holten, gevormd door de buizen van de kokerworm *Helvella alveolata* Sav., die daar hele banken vormen. De dieren komen ook voor op allerlei drijvende voorwerpen; kurken, wier, enz., waardoor zij gemakkelijk vervoerd worden. Zulke voorwerpen bevredigen door hun gaten waarschijnlijk de eisen, die de nog zeer kleine krabbetjes aan hun milieu stellen bij overgang van plankton- tot bodemleven. Dat de dieren zich nl. al heel jong op dit drijvende materiaal vestigen lijkt te volgen uit de zeer geringe grootte, die de op zulk aanspoelsel levende dieren meestal hebben. De dieren bewonen in het algemeen ondiep water in de onmiddellijke nabijheid van de kust, vanaf de getijzone. Aan de Engelse zuidkust zijn zij beperkt tot water van minder dan 25 m, ook aan de Franse kust komen zij voornamelijk ondiep voor. Zij zijn echter gevonden tot op meer dan 100 en zelfs op 400 m diepte. De dieren zijn blijkens hun verspreiding gesteld op een voor ons gebied betrekkelijk hoge temperatuur. Over hun zoutgehalte-eisen valt aan de hand van de beschikbare gegevens niet al te veel te concluderen, waarschijnlijk vragen zij een vrij hoog zoutgehalte, maar de temperatuur zal op die waarde van invloed zijn.

Bij Plymouth komen eierdragende wijfjes voor van maart of april tot augustus, maar vooral in het voorjaar. Er zijn 4 zoea-stadia en de ontwikkeling van prae-zoea tot megalopa nam

in kweekproeven van Marie LEBOUR van 12 augustus tot 3 november, dus een periode van 3 weken, in beslag. Het 1e krabstadium had een schildbreedte van 1.3 mm.

Voorkomen in Nederland: Sinds in de laatste jaren allerlei aanspoelsel aan het strand onderzocht werd op de aanwezigheid van dieren is dit krabbetje en wel hoofdzakelijk in jonge toestand herhaaldelijk aan onze kust vastgesteld: op kurken, manden, wier, e.d. De desbetreffende waarnemingen vallen in de maanden oktober, november en december en gaan van Schouwen tot Camperduin. Een volwassen ex. werd verder 15 december 1900 in Zeeland gevonden in het Oostgat niet ver van Vlissingen (12 m diepte), een zeer jong dier werd gevangen in het Engels Vaarwater aldaar.

Verspreiding: Zuidelijke soort. Van de Azoren, Kaapverdische Eilanden, Middellandse en Zwarte Zee door het zuidoostelijk deel van de Noordzee tot Zweden. Ook aan de kust van Ierland en die van West-Engeland, niet in de Clyde (W. Schotland). In de Noordzee gevonden bij Margate en Deal (Thamesmond, ± 18 m diep), aan de kust van Norfolk (een paar maal; bij Yarmouth en niet ver van daar, dwars van Lowestoft op 27 m), in het Diepwaterkanaal (50 m), langs de Belgische kust en (zie boven) de Nederlandse, benoorden Borkum ($53^{\circ}46'N.$, $6^{\circ}28'O.$, ± 25 m diep) en Juist (± 36 m), bij Helgoland (zeer ondiep). De soort is eenmaal, in 1826, in groot aantal gevonden aan de Zweedse Skagerrak-kust bij Uddevalla. De vindplaatsen wijzen erop, dat de dieren de Noordzee binnenkomen door het Nauw van Calais. Daar de reststroom in de Noordzee bij stil weer drijvende voorwerpen in 3-5 maanden van Dover naar Kaap Skagen brengt, is het zeer wel mogelijk, dat deze krabbetjes in de loop van een warme zomer levend de Zweedse kust berei-

ken. Dit is van belang, daar men verondersteld heeft dat de soort de Zweedse kust op "onnatuurlijke" wijze zou hebben bereikt. De grootste diepte waarvan de dieren bekend zijn is 400 m.

Heteropanope tridentata of *Pilumnopus tridentatus* (Maitland)

Het Zuiderzeekrabbetje werd lange tijd genoemd *Heteropanope tridentata* (Maitland). Het kreeg daarna de naam *Pilumnopus tridentata* (Maitland). Vanaf 1949 (BUITENDIJK & HOLT-HUIS, 1949) kreeg het de naam *Rithropanopeus harrisi* (Gould), subspecies *tridentatus* (Maitland).

Biologie: Typische brakwatervorm, die thuishoort in heel weinig zout water. De dieren zijn bij ons gevonden in water met 0.1-14.8^o/oo chloor-ion, maar deze waarden zullen maar ten dele op het water onmiddellijk boven de bodem betrekking hebben gehad. Volgens REDEKE ligt hun voorkeur tussen 1 en 10^o/oo. In Zuid-Rusland, waar zij sinds kort ook terrein bezet hebben in de Dnjeper-mond, werden zij gevonden in water van 0.09-4.26^o/oo Cl; zij zouden er voorkeur vertonen voor water van ongeveer 2^o/oo. De dieren hebben stellig een betrekkelijk hoge temperatuur nodig om te gedijen. In de ondiepe, warme Zuiderzee en in de aangrenzende binnenwateren is die 's zomers aanwezig, maar 's winters waren zij er blootgesteld aan zeer lage temperaturen, in de buurt van 0^oC. Blijkbaar werden ook deze goed verdragen, want de soort heeft zich er stellig al heel lang gehandhaafd, ondanks het feit dat zij volgens MAKAROV bij een temperatuur van 7-9^oC in de Dnjeper-mond al zeer sloom is. Het kan echter zijn dat het, evenals bij de strandkrab, meer gaat om de temperatuur-zoutgehalte-combinatie dan om de

temperatuur alleen en dat de dieren in ons land bij koude zich verplaatsten naar dieper (zouter) water, zoals MAKAROV voor de soort in Rusland aangeeft. De diepte van voorkomen bedraagt maar enkele meters, maar 's winters aan de Dnjeper-mond zitten ze tot minstens 7-8 m diep.—De soort zal wel in hoofdzaak detritusetter zijn, maar wij zijn van de levensgeschiedenis zeer tot onze schande nog slecht op de hoogte.

Opmerkelijk is de telkens opnieuw geconstateerde ongelijke geslachtsverhouding, waarbij het aantal mannen dat der wijfjes sterk overtreft. Dit is een bij krabben vaker voorkomend verschijnsel, zie onder *Hyas araneus*, *Carcinus maenas* en *Portunus holsatus*. Omdat de wijfjes kleiner blijven dan de mannen (schildbreedte 17, max. 20 tegen 20, max. 23 mm) en de ongelijke geslachtsverhouding vooral in het oog valt in populaties van grote dieren is verondersteld dat de wijfjes vroeger zouden sterven en daardoor minder talrijk zouden zijn. Maar de ongelijke geslachtsverhouding geldt ook voor de kleinere dieren uit dergelijke populaties en zij zal dus waarschijnlijk in gedragsverschillen der sexen gezocht moeten worden. De geringere maximumgrootte der wijfjes is, als bij zo vele andere soorten, stellig een gevolg van langzamer groei vanaf het ogenblik van geslachtsrijp worden, waarop ook de relatief grote talrijkheid van de grotere wijfjes wijst.

De larven werden tot nog toe gevonden van half juni tot half september en wel in wateren met 3.5-14.8^o/oo Cl, bij een temperatuur van 13.8-20^oC. In Zuid-Rusland werden zij gevonden in water van 0.98-6.96^o/oo, maar misschien was de temperatuur daar iets hoger. Evenals de andere krabben worden zij geboren als protozoëa. Zij doorlopen 4 zoëa-stadia, die, evenals de megalopa, uitvoerig beschreven zijn door TESCH (1922). De

zoëa's zijn van die van alle andere krabbensoorten te onderscheiden door de zeer lange rostrumstekel, gecombineerd met de ongeveer even lange antennen. In het 4e zoëa-stadium kan de lengte van het rostrum tot 3, die van de antennen tot minstens 2-3 mm bedragen bij een rugschildlengte van 1 en een lengte van de rugstekel van 1.7 mm. TESCH veronderstelt dat de enorme lengte samenhangt met het lage s.g. van het water, waarin deze soort leeft, de dieren zouden minder gemakkelijk zinken. De zoëa's zijn in het bezit van 2 korte zijstekels aan het rugschild en zij zijn verder gekarakteriseerd door het bezit van een zeer diep gevorkte staartwaaier, met halverwege de lengte van de vorkheften aan de binnenkant aan weerszijden een stekeltje. De megalopa is gemakkelijk te kennen aan de vorm van het rugschild, waarvan het gedeelte achter de ogen meer breed dan lang is. Dit heeft de megalopa van *Pilimnus hirtellus*, maar het rugschild is bij deze van achteren rond ingesneden en bij het Zuiderzeekrabbetje juist rond uitspringend. Het 1e krabstadium heeft een ongeveer vierkant rugschildje van 1.5 mm breedte. Door de lange duur van de periode, waarin de dieren geboren worden, zijn de krabbetjes in de herfst van zeer verschillende grootte. De kleinste hebben in november een schildbreedte van nog maar 3 en het volgend jaar mei van 4-5 mm. In juni daarop zijn de kleinste (dan dus 9 maanden oud) ongeveer 6 mm. Waarschijnlijk zijn deze dieren van vorig jaar dan gemiddeld 12 mm. Reeds bij een grootte van 9 mm kunnen de wijfjes eieren dragen. Zij zijn dan dus zeker niet ouder dan een jaar. Zulke eierdragende wijfjes zijn bij ons gevonden tussen 11 juni en 30 juli (in één geval 30 augustus), eigenlijk dus ongeveer in dezelfde tijd, waarin de larven gevonden worden, waaruit men tot een zeer korte ontwikkelingsduur der

eieren zou concluderen. Volgens waarnemingen in de Dnjeper-delta bedraagt het aantal eieren van 13-15 mm metende wijfjes 4300-4800. Vele van de eenjarige krabben vervellen omstreeks de eerste juli-helft, maar het verband tussen deze en andere vervellingen enerzijds en groei en voortplanting anderzijds (vgl. onder *Cancer*) is niet onderzocht. Een deel der wijfjes wordt blijkbaar in de herfst al bevrucht, want hun geslachtsopening is 's winters afgesloten door een slijmprop ten teken dat er spermatophoren binnen zijn gebracht. Zij dragen het sperma dan dus mee totdat in de zomer de eieren naar buiten komen, iets dergelijks als bij *Cancer* en enkele andere soorten. De grootste dieren zijn waarschijnlijk ruim 2 jaar oud. Zij zijn voornamelijk in de herfst te vinden, sterven dus blijkbaar in hun derde winter.

Voorkomen in Nederland: Vroeger speciaal in de Zuiderzee en een aantal binnenwateren daaromheen. In de Zuiderzee kwamen zij vooral voor in het z.g. mesohaliene brakke gebied, speciaal de westelijke helft van de kom, maar overigens ook daarbuiten: Enkhuizer Zand, Hoornse Hop, Gouwzee, Pampus, Muiden, Muiderzand, Knar, Harderwijk, Elburg, Kraggenburg, Schokland, Val van Urk. Buiten de Zuiderzee zelf werden de dieren gevonden in het Noordhollands Kanaal, Het Noordzeekanaal en zijn zijkanalen, het IJ, de Amstel, verschillende wateren van Amsterdam, het Spaarne, de Alkmaarder en Braassemermeer. Larven werden gevonden in de Zuiderzee, in het Noordhollands Kanaal (Schoorl), in de Zaan (Koog aan de Zaan, Krommenie), in zijkanaal C van het Noordzeekanaal, in het Marker Kanaal en in de Amstel en Keizersgracht te Amsterdam. Na de afsluiting van de Zuiderzee volgde in het IJsselmeer een sterke toename van de Zuiderzeekrabbetjes. Vooral talrijk werden zij in de

jaren 1934-1936 (of langer?). Deze toename werd echter, stellig als gevolg van de verdere verzoeting, gevolgd door een geleidelijke afname. Nog steeds echter komt dit krabbetje in het IJsselmeer voor, zowel in het noordelijk deel als in de kom. In de Zaan werden de dieren gevonden tot 1940; zij zijn er toen verdwenen, maar hieraan kan zowel de verregaande verzoeting als de strenge winter 1939-1940 schuld hebben. Ook voor andere van de bovengenoemde binnenwateren staan misschien veranderingen tengevolge van de toenemende verzoeting te wachten. Alles hangt er vanaf, in hoever men zal slagen in de strijd tegen het zoute water, dat vanuit zee in ons binnenwater binnendringt.

Het Zuiderzeekrabbetje is (eenmaal) gevonden op het Noordstrand van het eiland Rottum (is determinatie wel zeker?), bij Niezijl (Gr.), in de Dokkumer Ee tussen Leeuwarden en Birdaard, in het Hollands Diep en bij Zierikzee. In hoever de dieren op deze plaatsen ingeburgerde populaties vertegenwoordigen, dan wel het er maar korte tijd uithielden, is niet bekend. Bij Zierikzee b.v. werd het gevonden omstreeks 1760 (Baster's tijd), later nooit weer.

Verspreiding: Het Zuiderzeekrabbetje is lange tijd beperkt gebleven tot de Zuiderzee en omliggende wateren en al die tijd was het van nergens elders ter wereld bekend. Maar in 1936 werd het in de Flemherder See bij het Nordostseekanal ontdekt en in hetzelfde jaar werd het voor het eerst in Zuid-Rusland geconstateerd. Wat de eerste vindplaats aangaat, wijst REDEKE op de mogelijkheid van transport daarheen door baggermolens. Wat Rusland betreft moet het krabbetje zich na 1932 vanuit de haven van Nicolaïev hebben uitgebreid en ook hier heeft het zich dus stellig kunnen vestigen dankzij de scheep-

vaart. De uitbreiding is er zeer snel gegaan, zodat in 1936 een groot deel van de mond van Dnjeper en Boeg was bezet. Zo lang het dier alleen bij ons voorkwam was het, tenzij het toch nog elders zou worden ontdekt, een merkwaardig voorbeeld van een soort met klein verspreidingsgebied en men vraagt zich onwillekeurig af hoe en wanneer het in de Zuiderzee terecht kwam. Het krabbetje is nauw verwant vooral aan *Pilumnopus indicus* De Man uit Indië en verder aan *P. laevi* (Dana), die van de Indische Oceaan en de Rode Zee uit door het Kanaal van Suez Port Said bereikte. Het is denkbaar, en dit wordt dan ook verondersteld, dat *P. indicus* door de scheepvaart vanuit de Indische Oceaan naar de Zuiderzee versleept werden zich in deze nieuwe omgeving tot een vorm ontwikkelde, zo verschillend van de oorspronkelijke, dat wij er nu een andere soort van maken. Het zou interessant zijn de proef te herhalen, maar de factor tijd is waarschijnlijk wel de allerbelangrijkste in het beoordelen van het resultaat.

Pinnotheres pisum (Linnaeus) (Fig. 28)

Biologie: Het erwten- of mosselkrabbetje is vooral bekend vanwege zijn voorkomen in de mantelholte van verschillende schelpdieren: vooral van de paardenmossel (*Modiolus modiolus*) en mossel (*Mytilus mytilus*), verder van de oester (*Ostrea edulis*), de strandschelpen (*Macra solida* en *M. corallina*), de kokkel en Noorse hartschelp (*Cardium edule* en *C. crassum*), *Glycimeris glycimeris* en *Venus* (de laatste opgave is van SCHELLENBERG). Een nauw verwante soort leeft in *Pinna*; aan het voorkomen in deze schelp dankt het geslacht zijn Latijnse naam. Bij Plymouth komt *P. pisum* ook voor in sommige ascidiën.

Verwante soorten leven in koralen, kokerwormen en stekelhuidigen. Vooral uit dit voorkomen in het binnenste van dieren van zo verschillende groepen moet men wel concluderen, dat de reacties, die maken dat de krabbetjes in hun gastheer terecht komen, heel bijzondere zijn. Buiten hun woning gebracht bedekken exemplaren van *Pinnotheres veterum* zich volgens waarnemingen van D. ATKINS overdag met een schelpje of stukjes papier, dat zij met hun achterste pootparen boven de rug vasthielden. 's Nachts daarentegen kwamen zij van onder hun paartjes tevoorschijn en zij waren dan zeer actief. Het wijfje kwam reeds in de schemering tevoorschijn, het mannetje alleen in het donker; bij het aanbreken van de dag hadden zij zich dan weer bedekt. Werd het aquarium overdag donker gemaakt, dan kwamen de dieren na ongeveer 40-60 minuten meestal voor de dag¹⁾. Werd 's nachts het licht aangedraaid, dan probeerden zij bijna dadelijk zich te bedekken. Uit deze waarnemingen zou men concluderen, dat ook de dieren buiten misschien 's nachts hun woning (*Pinna*, *Modiolus*, ascidiën) verlaten op zoek naar voedsel. Volgens waarnemingen van ORTON voedt het mosselkrab-

¹⁾ De bleke kleur der dieren maakt bij de mannen, wanneer die in het licht gebracht worden, plaats voor een goudbruine, met donkerbruine marmering, het warmst op het voordeel van het rug-schild. In het donker gebracht worden de dieren na een 40-60 minuten bleek en doorzichtig, zodat het voedsel in maag en darm donker doorschemert. De wijfjes veranderen bij afwisseling van licht en donker zo goed als niet van kleur. D. ATKINS brengt het verschil tussen mannen en wijfjes, wat de kleurverandering betreft, in verband met het later verschijnen der mannen 's nachts.

betje zich met door de gastheer verzameld voedsel. Dit schuift, in mosselslijm ingebed, langs de rand der kieuwen en wordt daar met behulp van de zacht behaarde klauwtjes van de schaarpoten van *Pinnotheres* weggenomen. ORTON's beschrijving laat in dat opzicht aan duidelijkheid niets te wensen over, maar men vraagt zich toch af, of de dieren deze opgeslotenheid binnen hun schelp overdag vanwege hun voedsel niet combineren met een zekere beweeglijkheid buiten hun woning 's nachts. De levenswijze van de krabbetjes brengt met zich mee, dat zij aan het schelpdier waarschijnlijk geen voor-, wel nadeel aanbrenge-
 gen. Het aantal met *Pinnotheres* bezette schelpen is in de regel zeer klein. Meestal zit in een schelp maar één dier, een wijfje, soms echter twee, een mannetje en een wijfje. Er zijn oude opgaven, dat één schelp ook twee wijfjes zou kunnen bevatten, maar latere waarnemingen hebben dit niet bevestigd. Over het geheel genomen zijn de wijfjes in schelpen schaars. Wel worden zij nog al eens in het plankton gevonden, wat met de eigenaardige voortplantingswijze der dieren verband houdt.

De volwassen mannen, die zeer actief zijn, zijn veel kleiner dan de volwassen wijfjes (max. 7.7 in plaats van 18 mm schildbreedte), hun poten zijn sterk behaard en wat afgeplat (geschikt als zwempoot) en hun schild is hard in plaats van week. Het harde schild zou van waarde zijn om te voorkomen, dat het schelpdier het krabbetje kapot drukt, wanneer het weekdier zijn schalen sluit bij het binnendringen van de krab. Deze kleine mannetjes zoeken de wijfjes op. De wijfjes, die door hen bevrucht worden, zijn eveneens zeer klein: 2.1-4.9 mm. Zij lijken in dit stadium precies op de mannen, zijn er slechts van te onderscheiden aan de ligging der geslachtsopeningen en de aanwezigheid van achterlijfspoten. Vermoede-

lijk zwemmen deze wijffjes aanvankelijk vrij rond, maar men vindt dit stadium ook in schelpen. Deze wijffjes in schelpen zijn gedeeltelijk onbevruucht, gedeeltelijk bevrucht. Hieruit valt misschien te concluderen, dat de bevruchting plaatsvindt in de schelp en dat het mannetje het wijfje in deze laatste opzoekt. Het jeugdige mannelijke stadium der wijffjes bestaat op zichzelf weer uit enkele vervellingen, waarbij wel de grootte, maar niet de vorm van het dier verandert. De copulatie echter lijkt wel de stoot te geven tot verdere vervellingen, die de dieren een viertal andere stadia doen doorlopen, die alle vrouwelijk zijn (breed achterlijf, enz.). Waarschijnlijk worden deze stadia snel doorlopen, zij zijn buiten tenminste relatief zeldzaam. Tijdens al die vervellingen vervelt de spermazak niet mee. De dieren dragen het sperma dan ook met zich mee door de opeenvolgende vervellingen heen, totdat het gebruikt kan worden voor bevruchting der eieren. In afwijking van wat wij bij andere krabben zien, is hier dus een aantal vervellingen ingeschakeld tussen bevruchting en ei-afzetten.

De kleinste wijffjes met eieren hebben een schildbreedte van 7.5 mm, zij zijn waarschijnlijk nog geen jaar oud. Vermoedelijk gebruiken zij het sperma, dat zij als kleine dieren meekregen, voor hun eerste stel eieren maar ten dele op en dient de rest om latere eieren te bevruchten (vgl. *Cancer* en *Carcinus*). Soms echter heeft een volwassen wijfje geen sperma; het is niet bekend of de mannen een dergelijk wijfje opnieuw kunnen bevruchten. Wel kunnen zij met wijffjes van zeer verschillende grootte samen in één schelp worden gevonden, ook met wijffjes met eieren. Er bestaat enig verband tussen de grootte van de krab en die van het schelpdier, de grootste krabbetjes vindt men vaker in grote dan in kleine schelpen. Tenzij ook de

grote wijffjes nog kunnen verhuizen, wat wel beweerd, maar nooit waargenomen is, moet de krab dus met de schelpdieren meegroeien.

De voortplantingstijd valt bij ons zeker in de zomer, maar daar is nooit op gelet. Bij Plymouth werden eierdragende wijffjes gevonden van juni tot augustus (vnl. juni), larven (weinig) in de late zomer. Het eerste zoea-stadium is beschreven. Latere stadia, de megalopa en de eerste krabstadia zijn niet met zekerheid bekend, waarschijnlijk zijn er 2 of 3 zoea-stadia. De (1e) zoea's leven direkt na geboorte aan de oppervlakte, maar zij gaan heel spoedig tot het bodemleven over, d.w.z. zij verzamelen zich in het aquarium bij de bodem net als die van *Ebalia*. Daarbij rollen zij zich evenals deze op tot een bal.

Pinnotheres pisum komt voor in zout en brak water, maar de zoutgrenzen zijn niet aan te geven door gebrek aan goede gegevens. De soort is gevonden van de getijzone tot op een diepte van ongeveer 50 m. Gezien hun verspreiding hebben de dieren een vrij hoge temperatuur nodig en het zou interessant zijn te weten, of de dieren, die bij ons in de getijzone leven, de lage temperaturen doorstaan, waaraan de mossel daar vaak is blootgesteld. De totale verspreiding reikt veel minder ver noordelijk dan die van de schelpdieren, waarin de krabben vooral thuishoren: mossel en paardenmossel.

Alle verhalen, volgens welke schelpdieren, bewoond door dit krabbetje, onbruikbaar of zelfs gevaarlijk zouden zijn voor menselijke consumptie, zijn onjuist. Vergiftigingsverschijnselen of braken als gevolg van het eten van mosselen komen voort uit de gevoeligheid van bepaalde personen voor bepaalde stoffen, die de mossel bevat, of wel uit het eten van

enigszins bedorven mosselen. De eiwitten van schelpdieren worden na de dood der dieren zeer snel afgebroken en leveren dan giftige tussenprodukten.

Voorkomen in Nederland: Komt voor in de Waddenzee (altnans bij Den Helder) en in de Zuidhollandse en Zeeuwse stromen (Grevelingen, Oosterschelde tot Yerseke, Zandkreek, Veere). Verder, blijkens vondsten van levend aangespoelde dieren (al dan niet in hun schelp) langs onze westkust van IJmuiden (en noordelijker?) tot Hoek van Holland en Walcheren. De precieze verspreiding is heel onvoldoende bekend. Komt aan onze kust vooral voor in de mossel (*Mytilus edulis*), maar werd daarnaast gevonden in de kokkel (*Cardium edule*) en de grote strandschelp (*Macra corallina*).

Verspreiding: Van de Atlantische kust van Marokko en de Middellandse Zee tot ZW. Noorwegen. In de Noordzee vnl. in het zuiden en oosten: Yarmouth (Norfolk), Belgische en Nederlandse kust, Helgoland, Oostfrieze kust, Kleine Vissersbank (bewesten Noord Jutland); Oestergronden en Doggersbank (hier vooral in *Modiolus*). Daarnaast gevonden aan de oostkust van Schotland (in de Firth of Forth en bij St. Andrews) en in Skagerrak en Kattegat tot in de Sont. De vondsten in de buurt van de Doggersbank zijn van tot 40-50 m diepte, blijkbaar ongeveer de grootste diepte, die voor deze soort bekend is. De verspreiding van het krabbetje dekt zich niet met die van *Mytilus edulis* en *Modiolus modiolus*, de soorten die het dier in onze omgeving het meest bewoont. Terwijl het krabbetje noordelijk gaat uiterlijk tot ZW. Noorwegen, gaan *Mytilus* en *Modiolus* noordwaarts tot Groenland, IJsland, Oost Finmarken en Nova Zembla, *Modiolus* bovendien tot Spitsbergen. De mossel gaat, evenals het krabbetje, zuidwaarts tot de Middellandse Zee, de

paardenmossel tot het Engelse Kanaal en de Loire, maar verder zuidwaarts nemen verwanten zijn plaats in en het kan zijn, dat het krabbetje ook hen bewoont.

Eriocheir sinensis H. Milne Edwards

Biologie: De wolhandkrab brengt het grootste deel van zijn leven in zoet water door, maar is voor de voortplanting aangewezen op zout water en trekt daarom periodiek naar zee. De levenswijze is betrekkelijk goed bekend geworden, vooral door onderzoek van PETERS in Duitsland en KAMPS bij ons.

In het zoete water is het dier in zijn terreinkeus zeer weinig beperkt. Het komt voor in stilstaand en in zwak en sterk stromend water, in ondiep en diep, op de meest verschillende bodem, even goed in poldersloten of kleine kanalen als in kleine en grotere rivieren en meren. De soort is zeer veelzijdig. Zij verdraagt uitstekend lage temperaturen, een tamelijke vervuiling van het water, een dichte begroeiing ervan en kan tijdelijk buiten water leven. Verder is het dier omnivoor, wat zijn bestaanskansen zeer aanzienlijk verhoogt; het eet allerlei planten: waterpest (*Elodea*), hoornblad (*Ceratophyllum*), het wier *Cladophora*, kroos (*Lemna*), maar ook wormen, slakken, schelpdieren, amphipoden, insecten en dode dieren. Alles werkt er dus toe mee, dat de dieren zich gemakkelijk handhaven. Waar zij talrijk voorkomen hebben zij dan ook grote invloed op de flora en fauna. In de tijd van hun talrijk optreden in Duitsland en bij ons waren zij een bron van enorme last voor de binnenvissers, die veel meer krabben dan paling vingen, waardoor zij veel schade leden aan want en vangst en veel tijd verloren. De bestrijding door middel van valkuilen enz. bij de

stuwdammen der rivieren sorteerte in Duitsland wel effect (zelfs veel), maar de dieren waren zo talrijk, dat de schade toch belangrijk bleef. Die nam pas af toen de krabben hun hoogtepunt achter de rug hadden en in aantal afnamen door natuurlijke oorzaken, waarvan het mislukken der voortplanting misschien de belangrijkste was. Aanvankelijk werd ook gevreesd voor schade als gevolg van het graven der dieren, maar die heeft nooit een rol van belang gespeeld.—De jonge krabben worden waarschijnlijk veel door vissen gegeten, maar door hun snelle groei en de in hoofdzaak nachtelijke levenswijze ontgaan toch blijkbaar vele dit lot. In de tijd van het vervellen, waarin ook de grote dieren kwetsbaar zijn, houden zij zich schuil in steile oevers onder stenen of aan het eind van zelfgegraven gangen.

De bovenbedoelde gangen der dieren worden in het gebied der benedenrivieren in steile stevige oevers gemaakt, liefst dicht beneden of wel iets boven de waterspiegel. Zij lopen schuin omlaag, zijn dikwijls bochtig in het horizontale vlak en hoogstens ongeveer 80 cm lang. Hun doorsnede is ovaal en afhankelijk van de grootte van de krab, die ze graaft. Het uiteinde is meestal iets verwijd. PETERS meent dat de dieren deze maken voor gewoon onderdak, maar KAMPS maakt het waarschijnlijk, dat zij alleen of in hoofdzaak gegraven worden als schuilplaats ten tijde van het vervellen. Zij worden volgens hem maar enkele dagen bewoond. Wel worden de oude gangen vaak gebruikt door kleine wolhandkrabben, die een verblijfplaats opzoeken, maar deze graven niet opzettelijk gangen om die reden. Het voorkomen der gangen is blijkbaar erg plaatselijk. Zij doen 's winters, wanneer de dieren dieper water opzoeken, geen dienst.—Een bijzonderheid van de wolhandkrabben, die zij

met vele van hun tropische verwanten uit de familie der Grapsiden gemeen hebben, is hun gewoonte zich tijdelijk op het droge te begeven. Dit gebeurt niet alleen door de trekkende dieren, waar zij obstakels ontmoeten, maar b.v. ook op zandbanken van het door hen bewoonde water. PETERS geeft op dat zij in het Elbe-gebied volgens de vissers ook in struiken klimmen, van waaruit zij zich bij nadering van mensen in het water laten vallen, iets wat in de tropen (VERWEY, 1930) een opmerkelijke eigenaardigheid van de verwante soorten van het geslacht *Sesarma* is. Jonge dieren hebben een voorkeur voor ondieper terrein dan de oude, een eigenschap, die wij bij veel andere krabbensoorten (strandkrab, Noordzeekrab, e.a.) terugvinden. Deze jonge dieren (tot ongeveer 25 mm schildbreedte) kunnen enigszins zwemmen, zich althans tot op enige hoogte in het vrije water omhoogwerken.

De wolhandkrab is een enorme trekker. De larven worden in het kustwater geboren van maart tot juni. In de Elbe verschijnen de megalopa's en jonge krabbetjes in juli. Blijkbaar hebben zij reeds een behoorlijke reis achter de rug, want zij werden talrijk aangetroffen in een gebied, dat een 80-100 km stroomopwaarts ligt van dat, waarin de zoëa's zouden thuishoren. PETERS, PANNING & SCHNAKENBECK (1933) en BANNING (1936) nemen aan dat de megalopa's, die als alle megalopa's zowel kunnen lopen als zwemmen, van de stroom gebruik maken voor hun transport; hij veronderstelt dat zij zich bij vloed laten meenemen, zich bij eb op de bodem houden en aldus stroomopwaarts reizen. Dit lijkt inderdaad de enige verklaring voor de verplaatsing der zeer kleine dieren over zulke grote afstanden. Waarschijnlijk blijft het gros der kleine krabbetjes in de eerste paar maanden in de benedenrivier, waar vooral in de

warme tijd de jonge dieren ondieper water bewonen dan de oude. Van oktober of november af trekken zij naar wat dieper water, in maart wordt het ondiepere terrein weer opgezocht. Misschien echter begint een deel der jonge krabben al direkt in de herfst de reis naar boven, althans in de benedenloop der rivieren kan de trek in januari, vóórdat de eigenlijke winter zijn intree doet, beginnen. Aan de Weserwehr bij Bremen werd trek van veel belang al begin januari vastgesteld. Het maximum valt er omstreeks maart, het einde tegen juni. In de Elbe even boven Hamburg werd sterke trek vastgesteld van maart tot juni. Hogerop de rivier begint de trek later en eindigt hij later (mid-den-Elbe: april-eind juni). Gedurende de vroege voorjaarsmaanden houden de dieren het diepere water, maar vanaf mei-juni zijn zij hoofdzakelijk aan de kanten te vinden en dan lopen zij dus ook veel beken, sloten en andere ondiepe wateren binnen. De trek vindt vooral 's nachts plaats. Stroom schijnt de dieren sterk tot trekken te stimuleren. Zij hebben deze tegen, bovendien zijn zij nog tamelijk klein, zij leggen daardoor niet veel meer dan een km per dag af en de reis naar boven duurt dus enorm lang. Dat valt o.a. enigszins te concluderen uit de groottetoename der krabben stroomopwaarts. Die is voor de Elbe voor augustus-september 1932 onderzocht en een toename van de schildlengte (bij de wolhandkrab ongeveer gelijk aan de breedte!) van 8.9 naar 23.5 mm correspondeerde met een afstand langs de rivier van ruim 100 km. Zij gaan de rivieren zeer hoog op, de Elbe b.v. tot Praag, 700 km van de mond, de Rijn tot boven Mannheim. Waar obstakels zijn of waar zij op zoek zijn naar ander water, gaan zij plaatselijk over land, zelfs in gehele troepen, wat niet wegneemt, dat rivierdelen boven een dam zeer veel krabbenarmer kunnen blijven dan die er

beneden. Van belang is dat de mannen gemiddeld verder de rivier opgaan dan de wijfjes, zodat in de midden- en bovenloop van de Elbe de mannen sterk overheersen.

Bij ons na 2-3 jaren, in Duitsland misschien ook na iets langere tijd, trekken de krabben tegen het geslachtsrijp worden terug naar zee. In de Duitse rivieren begint deze trek in augustus. Vermoedelijk begint hij dicht bij zee wat later, in de lage landen spelen waarschijnlijk de bij spuien ontstane stromingen een rol; de dieren trekken nu met de stroom mee. In de Elbe leggen zij een 8-12 km per dag af, in ons land meest minder dan een km, de snelheid hangt waarschijnlijk samen met de stroomsnelheid van het water. In de beneden-Elbe duurt de trek voort tot in oktober, november en zelfs december. De dieren worden in het getijgebied door de vissers voornamelijk gevangen tijdens de eb, bij vloed graven zij zich blijkbaar in.

De paartijd begint direkt na aankomst der krabben in het kustwater, in de Lauwerszee omstreeks 20 oktober; hij duurt daar tot midden december en het copuleren vindt er zeer dicht onder de kust plaats. In de Elbe vindt het plaats tussen Brunsbüttel en Cuxhaven. Hier en daar in ons land, waar het water binnen de ze sluizen voldoende zout is, vindt de copulatie blijkbaar binnen plaats; zij zou reeds bij een zoutgehalte van boven 8^o/oo mogelijk zijn. De copulerende wijfjes zijn niet zacht, maar hard, *Eriocheir* verschilt daarin sterk van onze andere krabbensoorten. De eieren verschijnen reeds binnen 24 uur na de copulatie; het aantal bedraagt, afhankelijk van de grootte der dieren, in de onderzochte gevallen 2-9 honderdduizend. De wijfjes met eieren trekken, althans ten dele, van de kust weg, zij overwinteren in de diepere delen van de Waddenzee of daarbuiten. In het Elbe-gebied zitten zij

van buiten Cuxhaven tot geheel buiten in zee, maar de bevolking schuift daarbij verder naar buiten, wanneer het zoutgehalte of de temperatuur omlaag gaan. Langs de westkust van ons land komen zij in zee voor tot op 15 m diepte. Voor de ontwikkeling van de eieren is blijkbaar een zoutgehalte van boven 15^o/oo nodig, maar waarschijnlijk spreekt ook de temperatuur daarbij wel een woordje mee. Ook een deel der mannen komt later in de winter vrij ver naar buiten terecht, het gros blijft echter dicht bij land.

De terugtrek der dieren vanuit zee begint in maart. Zij hopen zich geleidelijk steeds meer op in de nabijheid van land, waarbij zij door zoet water worden aangetrokken. Deze ophoping bereikt zijn maximum in juni. In de Lauwerszee zitten zij dan vlak aan de kust, bij Den Helder in de buurt van de sluizen, ook langs de Hollandse westkust kwam de laatste jaren een klein aantal dieren naar het strand, ook op plaatsen ver van riviermonden of ander zoet water verwijderd. In de Elbemonde komt deze ophoping vooral voor in de Wadkreken bij Neuwerk en in de haven van Cuxhaven. Deze oude dieren, die uit zee zijn teruggekeerd, schijnen voor een groot deel in het kustwater te sterven. Zij zijn gedeeltelijk met zeepokken bedekt en de wijffjes zijn verder kenbaar aan de resten van de ei-draden. Zulke wijffjes werden in de Lauwerszee in klein aantal in het binnenwater en in de Elbe tot bij Hamburg teruggevangen en het is denkbaar, dat zij in de herfst opnieuw tot voortplanting komen. Het gros schijnt echter om te komen, in juli zijn er in het Waddengebied al weinig meer, in augustus verdwijnen zij er geheel. Het is de vraag of in China, waar de toestanden anders zijn dan in West-Europa, de sterfte reeds na één voortplantingsperiode wel zo'n grote rol zal spelen.

De eieren verschijnen in het Lauwerszeegebied van half oktober tot half december. De larven worden geboren van maart tot juni. De ontwikkelingsduur der eieren is dus gemiddeld een klein half jaar, maar de wintertemperaturen zijn stellig van veel invloed. Afgaande op het aantal zgn. borstelharen aan de maxillipeden van de laatste zoëa zijn er 5 zoëa-stadia. Zij verschillen van die van de strandkrab, die eveneens in het kustwater te verwachten zijn, door het bezit van zijstekels aan het rugschild. Verder is de zoëa gekarakteriseerd doordat de staartvork geen verdere stekels draagt dan de 2 maal 3 aan de basis, die we ook bij onze andere krabbensoorten vinden, terwijl de korte extra-stekels aan het distale deel van de vorkheften geheel ontbreken. De megalopa heeft de voorrand van het rugschild recht afgesneden of enigszins concaaf, zonder iets van een rostrale tand. De gebogen borstels aan het eindlid van de laatste looppoten zijn extra lang, de langste is minstens even lang als eindlid en voorlaatste lid samen. De megalopa's verschijnen ver stroomopwaarts van de plaats, waar de krabben hun zoëa's loslaten, zie boven. De jonge krabbetjes hebben in hun 1e stadium een schildbreedte van ongeveer 3 mm. Krabbetjes die te Hamburg 5-6 juli uit megalopa's ontstonden, vervelden 15-17 juli in krabbetjes van het 2e stadium, 24-28 juli in dieren van het 3e, 31 juli-4 augustus in dieren van het 4e. Uit gegevens van PETERS blijkt, dat de schildlengte (die ongeveer gelijk is aan de breedte) der eerste opvolgende krabstadia bedraagt 3.1-3.5, 4.1-4.5, 4.9-5.2 (eenmaal 7.0) en 6.7 mm. Krabbetjes, die begin juli uit megalopa's ontstaan, zijn dus reeds begin augustus 6.7 mm. Na nog 2 vervellingen zijn zij bijna 10 mm. KAMPS vond, dat krabbetjes met een

schildbreedte van ongeveer 10-12 mm op 27 september een gemiddelde schildbreedte van 19 mm hadden op 23 november en 24 maart, van $\pm$ 24 mm op 23 mei, $\pm$ 33 op 21 juli, $\pm$ 54 mm op 25 september. Daaruit blijkt dat dieren, die in maart-juni als larven geboren worden, in september van datzelfde jaar al een schildbreedte van ongeveer 10 mm hebben (wat ook af te leiden is uit de gegevens van PETERS) en in september van het jaar daarop een gemiddelde schildbreedte van 54 mm. Het behoeft geen betoog dat de groei sterk afhankelijk is van verschillende factoren. Volgens KAMPS gingen de eerstejaars in 1933 de winter in met een schildbreedte van 19, in 1934 met een breedte van 31 mm. Dieren met een schildbreedte van omstreeks 50 mm worden na 1 vervelling ongeveer 60, dieren van 60 worden bijna 70 mm. Er zijn dus 2 vervellingen nodig om uit krabben van 50 dieren van 70 mm te doen groeien en deze grootte wordt dus, als zij vóór die tijd niet naar zee trekken, waarschijnlijk reeds in het 3e jaar bereikt en stellig niet na misschien 10 jaar zoals PETERS meent. Hoe oud de wolhandkrab kan worden is niet bekend. PETERS neemt aan, dat de dieren (inclusief de larvenstadia) het eerste jaar een 10-tal keren vervellen, het 2e jaar een 5 keer, het 3e jaar hoogstens 2-3 maal en daarna eenmaal of nog minder. KAMPS bevestigt de conclusie van het 10, resp. 5 maal vervellen van het gros der dieren in hun 1e, resp. 2e jaar, maar uit zijn en PETERS' gegevens kan men afleiden, dat het aantal vervellingen, wanneer die der larven worden meegerekend, in het eerste jaar 15 kan bedragen en in het tweede jaar waarschijnlijk 6-7. Verveld wordt van mei tot oktober of (althans in het Elbe-gebied) uiterlijk november-december. Volgens onderzoek van KAMPS bedraagt de toename in schildbreedte per vervelling gemiddeld 22.5% voor de dieren van

20-30, 20.5% voor die van 30-40, 18% voor die van 40-50, 16.7% voor die van 50-60 mm. Nemen we een gemiddelde breedtetoeename van het rugschild van 20% als uitgangspunt, dan wordt een krabbetje van 3 mm door 18 vervellingen tot een grote krab met een schildbreedte van 80 mm. Maken de dieren 4 vervellingen door in hun eerste zomer en herfst, een 6-tal in het volgend jaar, dan zijn er daarna dus nog maar 3 nodig om die grootte te leveren. Dit houdt in dat de dieren deze grootte kunnen bereiken in hun 4e jaar, wat klopt met het boven meegedeelde.

De dieren worden op zijn vroegst geslachtsrijp bij een schildbreedte van 38-40 mm, maar het gros pas bij een breedte van boven 50 mm. Zulke dieren zijn dus 2-3 jaar oud. Maar veel exemplaren van die grootte blijven in het binnenwater achter en trekken pas later naar zee. KAMPS gelooft dat in de regel alleen die dieren, die vóór september een breedte van 50 mm of meer hebben bereikt, nog datzelfde jaar aan de voortplanting deelnemen en dat hierdoor het achterblijven van grote dieren verklaard wordt; zij zouden pas in september de grootte van $\pm$ 50 mm overschreden hebben. Vervellen zij daarna nog eens, dan gaan zij hun winter in als dieren van ongeveer 60 mm.

Voorkomen in Nederland: De eerste wolhandkrabben werden in ons land vastgesteld in 1931 en wel op vrij ver uiteenliggende plaatsen: in een gebied om de Lauwerszee in Groningen en Friesland, bij Zaandam, in de Reeuwijkse plassen, de Brielse Maas, de haven van Rotterdam en de Zuidhollandse stromen. In het gebied om de Lauwerszee vond een ware invasie plaats, op verscheidene plaatsen werden dat jaar meer dan 200 krabben gevangen. Zij waren alle van dezelfde grootte en later onderzoek wees uit, dat zij in het voorjaar van 1930 geboren waren. Zij waren dus waarschijnlijk in de nazomer van 1930 als zeer

jonge dieren uit zee binnengekomen. Reeds in 1929 en 1930 waren in het Eemsgebied wolhandkrabben gevangen, ten dele binnen onze grenzen. Alles wijst erop dat oude krabben over zee de Lauwers bereikten en het broed voor dit gebied leverden. De dieren breidden zich in het gebied van de Lauwers snel uit, reeds in 1932 hadden zij het grootste deel van Friesland tot in het uiterste zuidwesten bezet, in 1934 en 1935 vormden zij in Groningen en Friesland een ware plaag, daar zij de fuikvisserij plaatselijk veel last en schade toebrachten. Schier alle binnenwater in deze provincies was toen rijk aan krabben, zelfs in afgesloten poldersloten kwamen zij voor, de vangsten in vissersfuiken beliepen tot 500 à 700 stuks per visser per nacht. In 1936 echter was er een sterke teruggang, die vooral toegeschreven wordt aan de enorme eisterfte bij de eierdragen-de wijffjes. Waarvan deze het gevolg was is nog steeds onzeker. Ongetwijfeld hebben echter ook vele dezer wijffjes dit gebied over zee verlaten, zie beneden. Sindsdien is de wolhandkrab hier nooit meer talrijk opgetreden en is van een plaag geen sprake meer.

Inmiddels breidde de krab zich verder uit. In 1935 was een groot deel van het IJsselmeer bezet, vooral in het noorden en westen, de zuidkust van Friesland, de omgeving van de sluisen in de afsluitdijk, de omgeving van Medemblik, het Hoornse Hop en de omgeving van Amsterdam. Deels waren het plaatsen, waar de talrijkheid der krabben voortkwam uit een aanvoer uit het binnenwater. Ook in het IJsselmeer trad met ingang van 1936 een daling in de aantallen op; d.w.z. de talrijkheid op deze plaatsen nam af, maar waarschijnlijk breidde de soort zich tegelijkertijd uit.

Bij Den Helder werden de eerste wolhandkrabben gevangen

in het voorjaar van 1932, in zee. Alle waarnemingen hier hadden betrekking op buitendijks voorkomende geslachtsrijpe dieren, in hoofdzaak wijfjes met eieren. In iets groter aantal verschenen zij winter 1934-1935 en wel van november tot mei. Hun aantal werd enigszins van belang winter 1935-1936, opnieuw vanaf november. Grote aantallen verschenen vooral in maart en wel verspreid over het hele Zeegat van Texel. In totaal werden er waarschijnlijk enkele honderden gevangen. Hoewel de hoofdmassa op Texelstroom was te vinden kwamen andere ver buiten voor, tot onder Callantsoog en Petten in zee; ten dele waren dit ook mannen. Daar de dieren in de herfst van 1935 bij Den Helder niet naar buiten waren getrokken, moeten al deze krabben van elders gekomen zijn en het verband tussen deze invasie en de afname der krabben in het Lauwerszeegebied ligt voor de hand. In juni zaten de krabben opgehoopt in de buurt van de sluizen. Daarmede eindigde tegelijk een relatief talrijk optreden van de wolhandkrab bij Den Helder, want in de jaren 1937-1940 werden daar telkens slechts kleine aantallen waargenomen. Afgaande op de aanwezigheid bij Den Helder van zoveel krabben met eieren kan in 1936 een grote invasie jonge dieren in het binnenwater van Noord-Holland hebben plaats gevonden. Ook hier echter is waarschijnlijk veel eisterfte geweest, die te Den Helder reeds in februari de aandacht trok.

In Noord- en Zuid-Holland werden de eerste krabben al gevonden in 1931. Een bezetting, al of niet langs de kust, door vooruitgeschoven posten van de populatie, die in 1930 de Lauwers bereikte, lijkt nog het waarschijnlijkst. Zij namen hier en in westelijk Utrecht in de daarop volgende jaren geleidelijk in aantal toe, een toename, die eerst in 1937 zijn maximum schijnt te hebben bereikt. Plaatselijk liep de getals-

sterkte al in 1936 achteruit, maar het aantal plaatsen, dat bezet werd, nam sterk toe. De dieren waren tenslotte in Noord- en Zuid-Holland zeer verbreid; hier en daar werd overlast veroorzaakt aan vissers. Het aantal geslachtsrijpe krabben, gevangen of levend of dood aangespoeld langs het strand, was in 1941 vrij groot en wel kwamen zij er voor van januari tot juli.

In dezelfde jaren, maar iets later, raakte ook het gebied van de Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden meer en meer bevolkt. Het Zuidhollandse deel kreeg zijn bezetting voor een groot deel in de jaren 1932-1934, het Zeeuwse in 1935 en 1936. De vangsten hadden vnl. betrekking op grote geslachtsrijpe en jonge dieren, middelgrote kwamen eigenlijk pas vanaf 1934 en wel hoofdzakelijk in de Biesbos en omgeving voor. De eerste uitbreiding vond dus, evenals in de Lauwers en bij Den Helder, hoofdzakelijk plaats door geslachtsrijpe dieren. Het duurde tot 1939, eer de krabben een rol gingen spelen in het binnenwater van het eigenlijke Zeeland en het maximum moet daar in de jaren na 1940 gevallen zijn.

Inmiddels waren ook grote delen van overig Nederland bezet. De Rijn heeft waarschijnlijk al in 1931 zijn eerste krabben gekregen, de eerste vangsten uit de Maas dateren uit 1933. In Brabant werden de eerste gevangen in 1933, de uitbreiding ging de daaropvolgende jaren geleidelijk verder en bereikte zijn maximum misschien in 1937. Arm aan krabben bleven vooral Drente, de kop van Overijssel en het stroomgebied van de IJssel; zij worden moeilijk door de optrekkende krabben bereikt.

De invasie van de wolhandkrab in ons land in 1930 vond vanuit Duitsland althans in hoofdzaak plaats over zee. Ook de omgeving van Den Helder en Zeeland werden door geslachtsrijpe

krabben over zee bereikt. En het optreden der dieren vanaf 1933 in België is eveneens stellig toe te schrijven aan de trek van deze dieren buitenom. De verlating in de tijd van maximaal optreden van Groningen over Friesland, naar Holland en tenslotte Zeeland, die zo mooi de uitbreiding dezer krabben in zuidwestelijke richting over ons land demonstreert, is zeker allereerst aan de reis door zee van de rijpe dieren (vnl. de wijfjes met eieren) te danken. Daartegenover is de inbezitname van het gehele achterland te danken geweest aan de jongere dieren, wier trekdrang hen bracht tot in de verste uithoeken: poldersloten, Brabantse riviértjes, enz. Alleen dankzij het gezamenlijk optreden van beide groepen kon ons land zo snel en effectief worden bezet.

De wolhandkrab is thans ingeburgerd over het grootste deel van ons land, maar haar talrijkheid is veel minder groot dan in de eerste jaren. Dit is, wat vele soorten die als nieuweling in een fauna optreden, ons te zien geven: een aanvankelijk succes en een daaropvolgende teruggang tot normaler proporties.

Verspreiding: Kwam oorspronkelijk alleen voor in China. In 1912 werd een exemplaar gevangen in de Aller, een zijrivier van de Weser. De veronderstelling ligt voor de hand dat de soort door scheepsverkeer naar Duitsland werd overgebracht. In de daaropvolgende jaren werden geregeld wolhandkrabben waargenomen in de beneden-Elbe. Tot 1923 bleef hun aantal gering, maar van 1924 en vooral 1926 af werden zij steeds talrijker. In 1925 werden voor het eerst dieren met eieren gezien, vanaf 1926 werden ook in de beneden-Weser geregeld wolhandkrabben gevonden. In 1928 begonnen klachten van Elbe-vissers over hinderlijke bijvangsten aan wolhandkrabben: september-

november werden te Hamburg 462 pond krabben op de vismarkt aangeboden, een gering deel van de totale vangst. In 1929 vond opnieuw een duidelijke toename plaats. In 1931 schatte men de vangst in de beneden-Elbe op minstens een miljoen stuks. Tot ongeveer 1934 hield de aanwas aan, in 1935 trad een geringe afname in, die plaatselijk verschilde. De totale vangst aan wolhandkrabben in het gehele Elbegebied werd voor 1935 op 5 miljoen kg getaxeerd, misschien een 500 miljoen stuks. Aan de Bremer Weserwehr werden dat jaar 3.5 miljoen stuks opstijgende en ongeveer 30 duizend stuks grote naar zee trekkende krabben gevangen. De wolhandkrab was in die jaren verreweg de talrijkste, iets grotere diersoort uit dit gebied. Inmiddels had de soort zich sinds 1925 sterk uitgebreid. In 1929 was in het westen de Eems bereikt, in het zuiden Naumburg (Saale), in het oosten de Oder en een deel van het stroomgebied van de Weichsel, in het noorden NW. Jutland. In 1932 omvatte het areaal Nederland en het stroomgebied van de Rijn tot Mannheim, het gebied van de Eems en de Weser, dat van de Elbe tot Praag, dat van de Oder tot Moravië, van de Weichsel tot Thorn en de zuidelijke Oostzeekust tot Letland. In 1935 eindelijk hadden de dieren in de Oostzee de Zweedse kust bezet tot Gefle benoorden Stockholm, de kust van de Finse Golf tot Abo en Viborg, terwijl in het westen hun grens lag bij Londen en Nieuwpoort. De reis naar Finland is vooral merkwaardig, omdat de krabben zich waarschijnlijk in de gehele Oostzee niet kunnen voortplanten; zij moeten dus na elke voortplantingsperiode opnieuw dit gebied bevolken, waarbij zij een weg van omstreeks 1000 km moeten kunnen afleggen. De uitbreiding in België sinds 1935 ging maar langzaam zoals blijkt uit Belgische gegevens voor 1939. De dieren naderden er waar-

schijnlijk de zuidgrens van hun verspreidingsgebied in West-Europa.

De wolhandkrab breidde zich vanuit het Elbegebied met veel grotere snelheid oostwaarts uit dan westwaarts. De gemiddelde snelheid oostwaarts was 300, die westwaarts 75 km per jaar. Daarmee hing samen een geringe toename van het aantal krabben in de oostelijke gebieden, een sterke toename in het westen. Er bestaat blijkbaar verband tussen de snelheid waarmee de alles veroverende dieren bepaalde terreinen doortrekken en de ongeschiktheid van deze gebieden als woonplaats en andersom: een gebied, dat gunstig voor de dieren is en hen bindt, maakt dat de verovering van nieuw gebied vertraagd wordt.

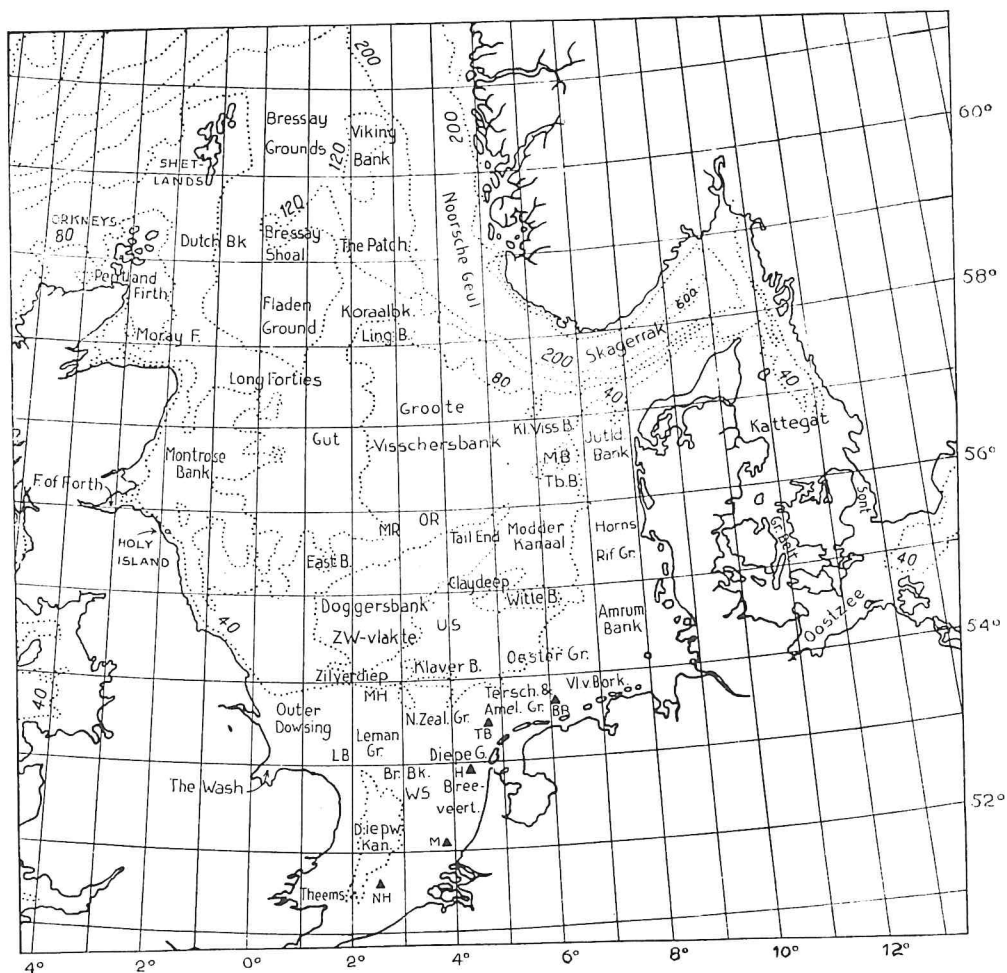


Fig. 1. Kaart van de Noordzee met de namen van diepten en ondiepten. De kaart geeft dieptelijnen aan van 200, 120, 80 en 40 m diepte. De zwarte driehoeken langs de Nederlandse kust geven de plaats aan van de lichtschepen Noord-Huider, Maas, Haaks en Terschellinger Bank.

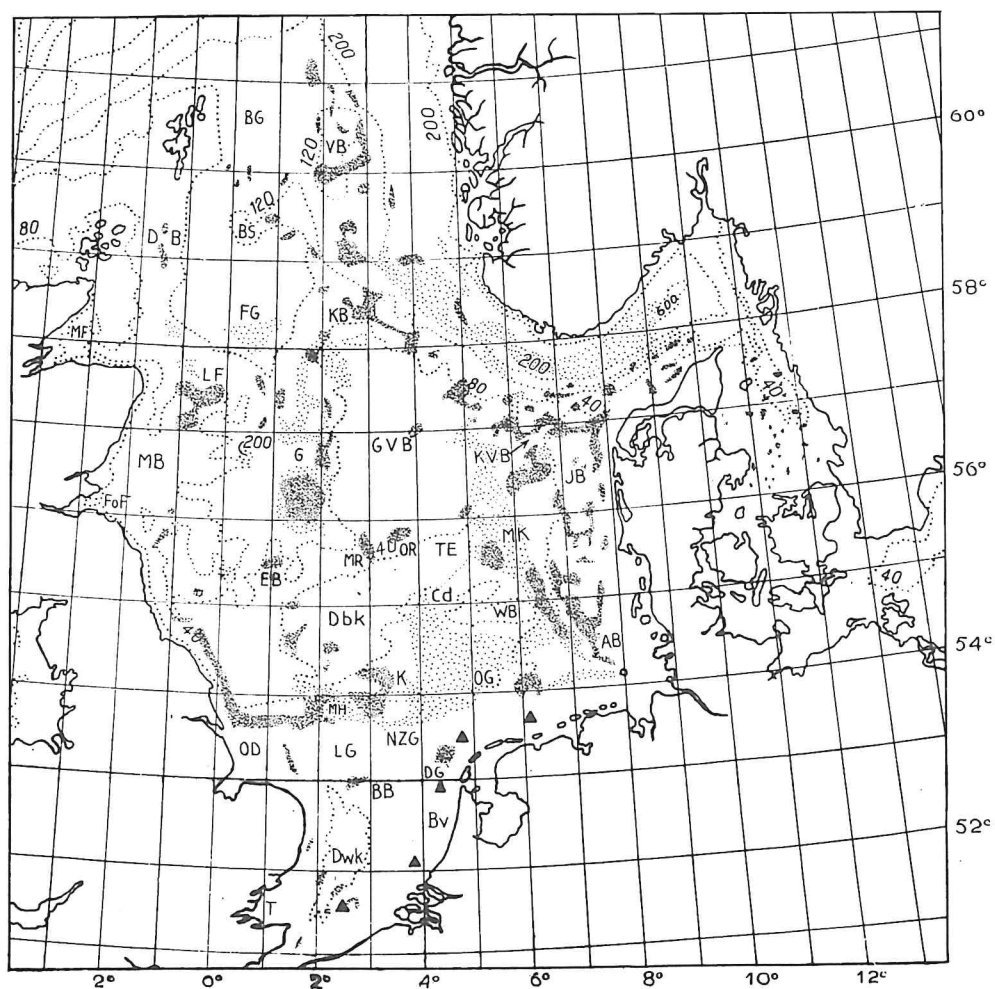
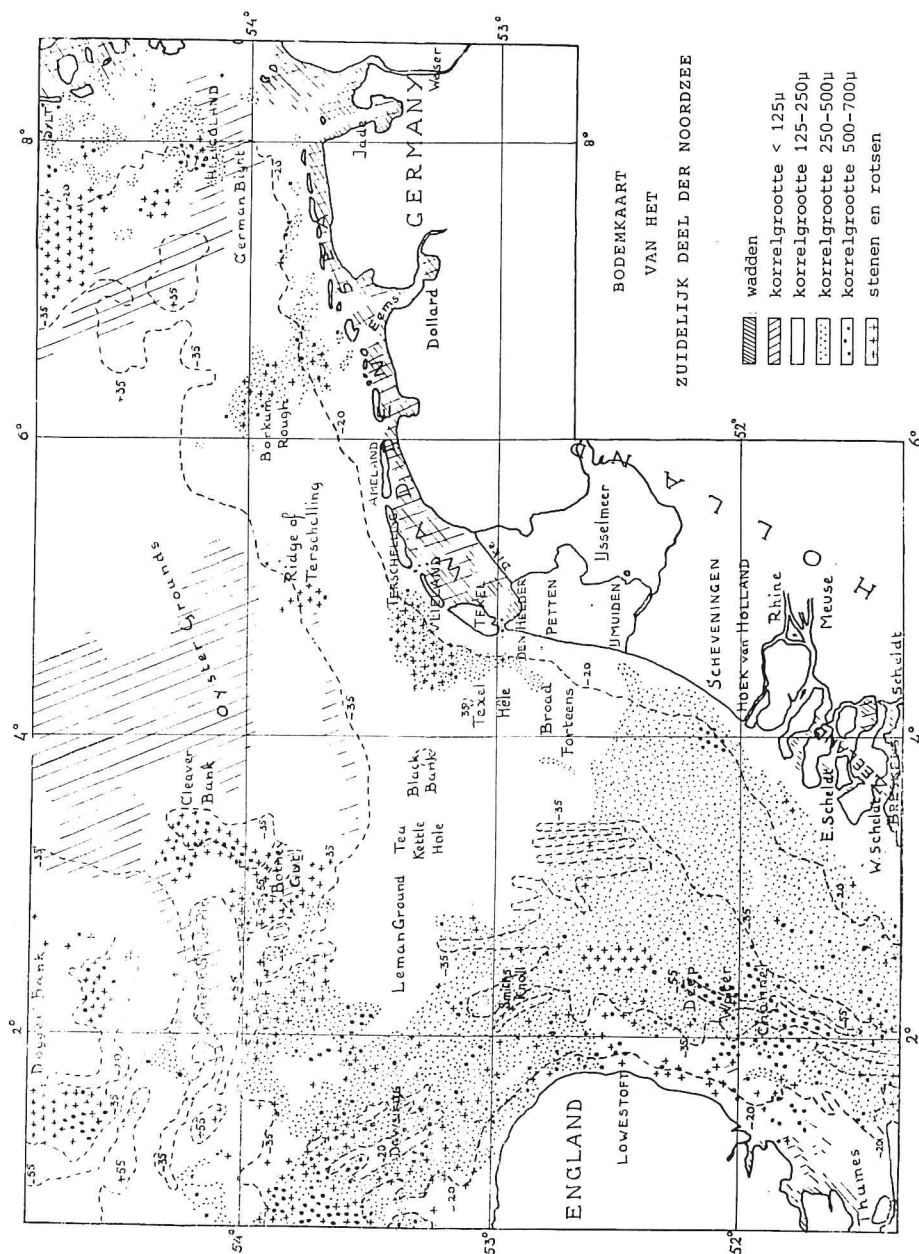


Fig. 2. Globale bodemkaart van de Noordzee. Fijne donkere stippeling wil zeggen stenige grond, grove lichte stippeling betekent slik op klei (slik is een mengsel van klei, fijn zand en detritus: dood organisch materiaal), wit wil zeggen in hoofdzaak zand.



For the size of the sand grains the median grain size has been given.
+35: deeper than 35 m — deeper than 35 m.

Voor de grootte der zandkorrel is de mediane korrelgrootte opgegeven.
—35: less deep than 35 m — minder diep dan 35 m.

Fig. 3. Deze kaart geeft meer gedetailleerd een kleiner stuk van de Noordzee, ontleend aan Kristensen, 1959. De korrelgrootte der wadden staan hierin aangeduid.

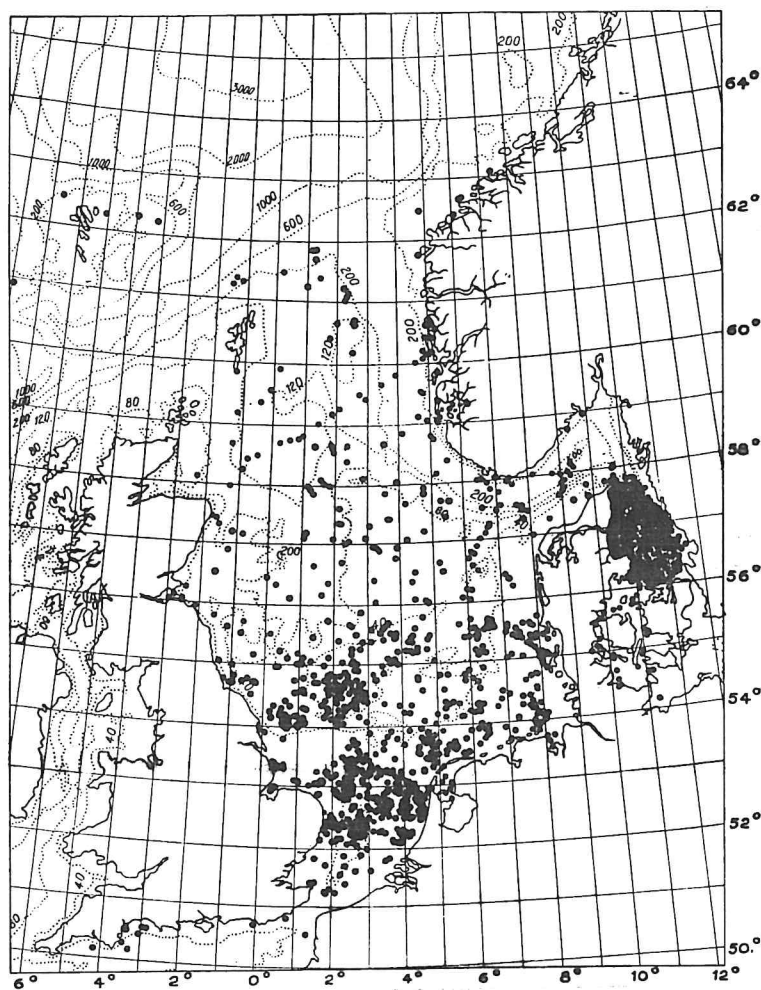


Fig. 4. Kaart van de Noordzee met waarnemingsstations van de Hauch, de Huxley, de Pommerania en Poseidon, de Michael Sars en de Wodan. Die van de Hauch (Meinert, 1893, kaart 2) zijn volledig opgenomen, die van de Huxley volledig voor zover de "bijvangst" aan ongewervelde dieren onderzocht werden (Garstang, 1905 en Association, 1909), die van de Wodan voor zover gepubliceerd door Redeke 1906a, 1907, 1908, 1909, 1910, 1911 en 1912, maar niet bij ontbreken van ongewervelde dieren in de vangst, die van de Pommerania volledig (kaart met stations in Metzger, 1875a, die van de Poseidon voor zover vermeld door Blohm (1915, p. 87-93), die van de Michael Sars voor zover zij krabbensoorten opleverden in dit boekje vermeld (Grieg, 1927: 31-33, 40-44). Alle andere vindplaatsen zijn weggelaten. Hiertoe behoren dus die van Björck, Metzger en Meinert gedeeltelijk, Patterson, Poulsen, Stephensen, Tryboon, het Zoölogisch Station te Den Helder en andere. De kaart geeft daarom slechts een globaal en onvolledig beeld van de relatieve talrijkheid van de plaatsen van onderzoek in de Noordzee. Het zoveel geringere aantal vangplaatsen in de noordelijke helft van de Noordzee ten opzichte van dat in de zuidelijke helft komt echter duidelijk naar voren.

VERSPREIDINGSKAARTJES

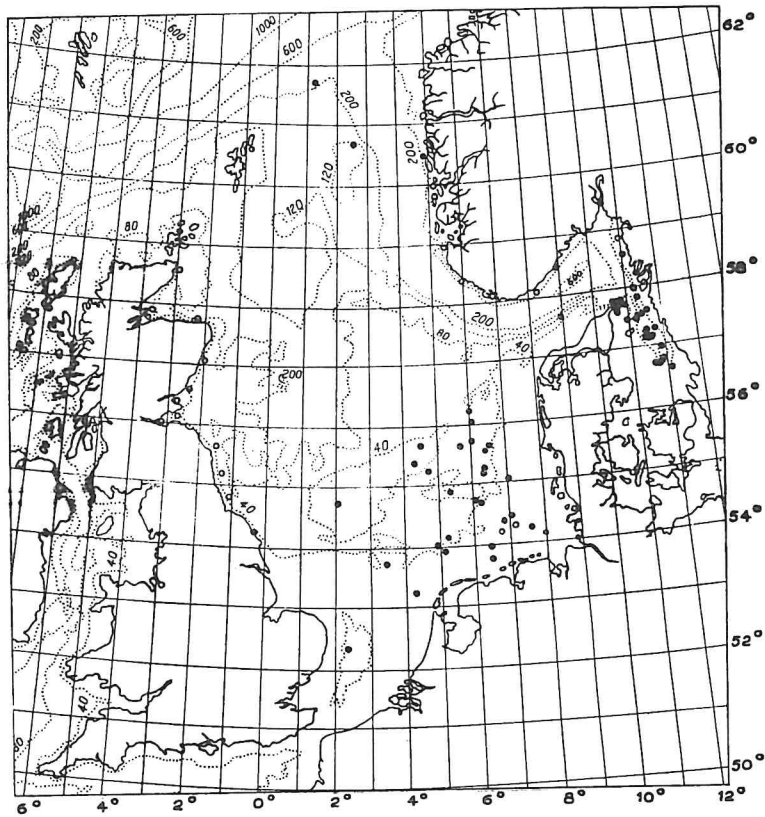


Fig. 5. *Ebalia cranchii* (Leach).

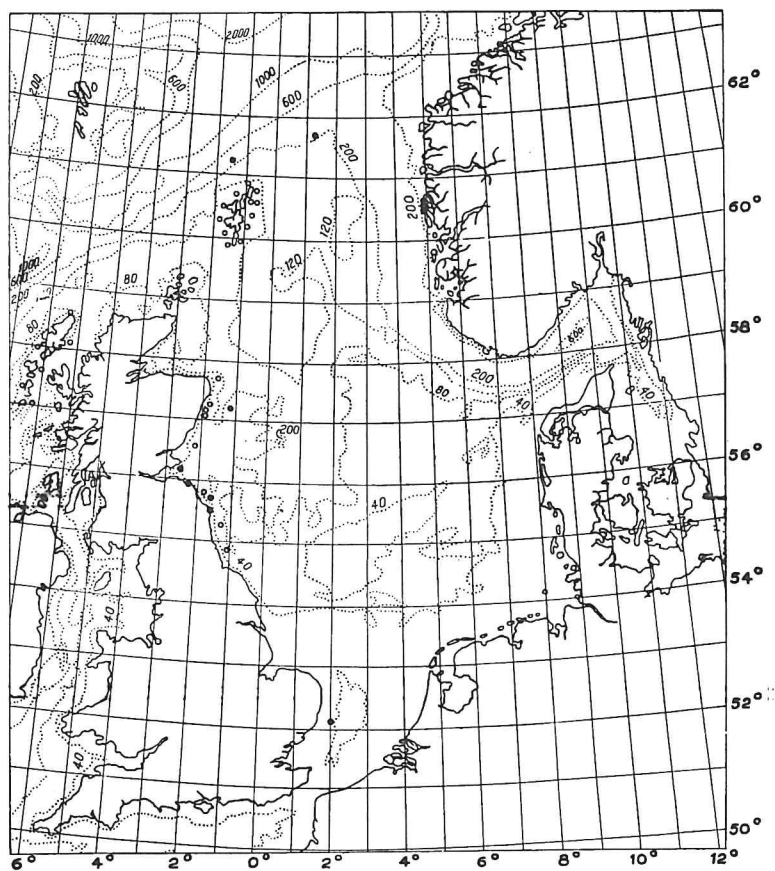


Fig. 6. *Ebalia tuberosa* (Pennant).

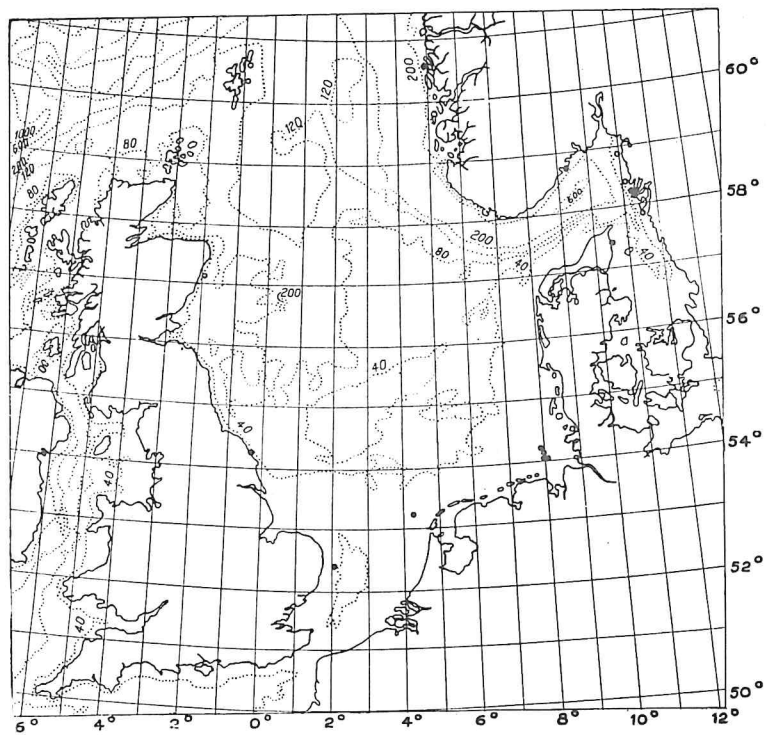


Fig. 7. *Ebalia tumefacta* (Montagu).

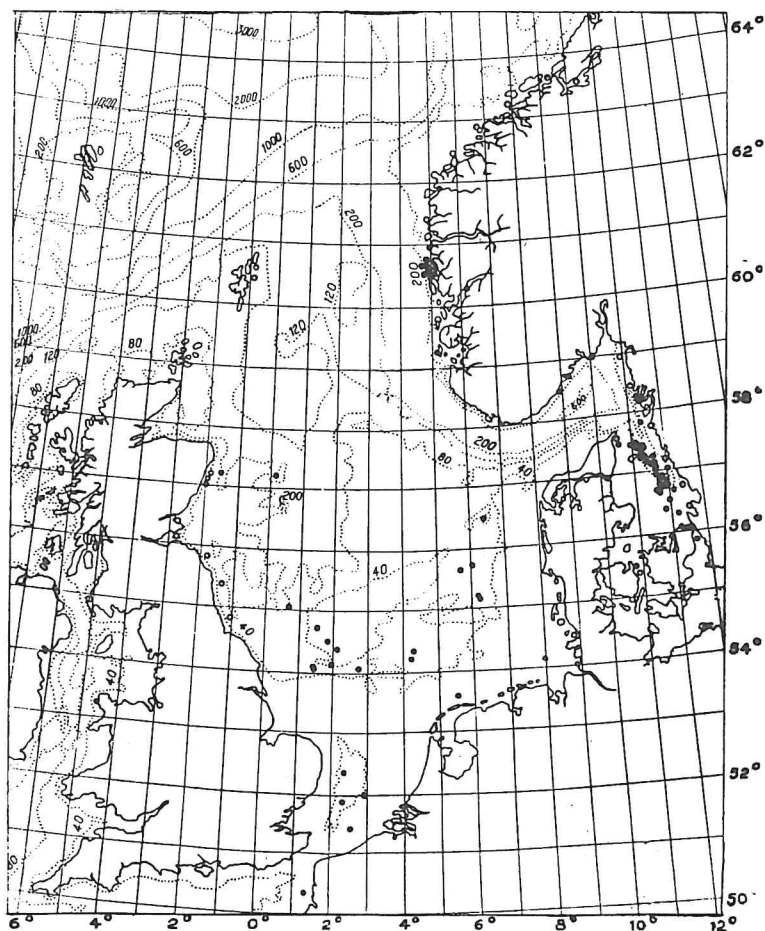


Fig. 8. *Inachus dorsettensis* (Pennant).

Open ringen aan de Noorse kust tussen 61 en 64° N.B. zijn gebaseerd op DONS' opgave (1937): normale noordgrens Trondheimfjord. In de Grote Belt is voor Bøgeberg en Stubberup samen één open ring gezet.

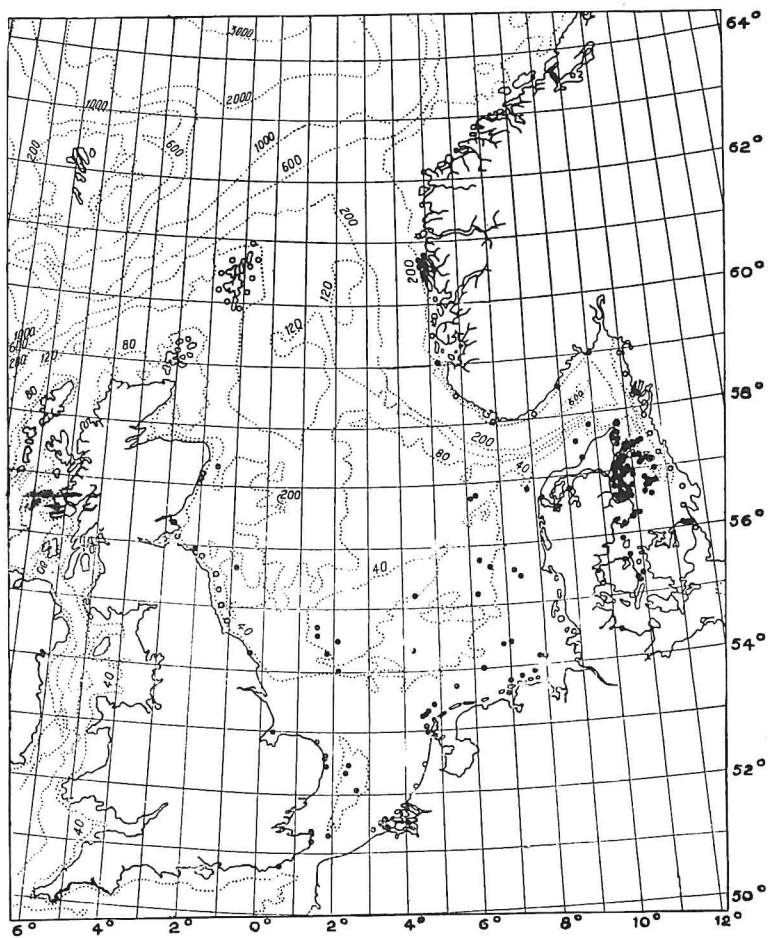


Fig. 9. *Macropodia rostrata* (Linnaeus).
 Open ringen aan de Noorse kust tussen 61 en 62° N.B. zijn gebaseerd
 op DONS' opgave (1937): normale noordgrens Allesund.

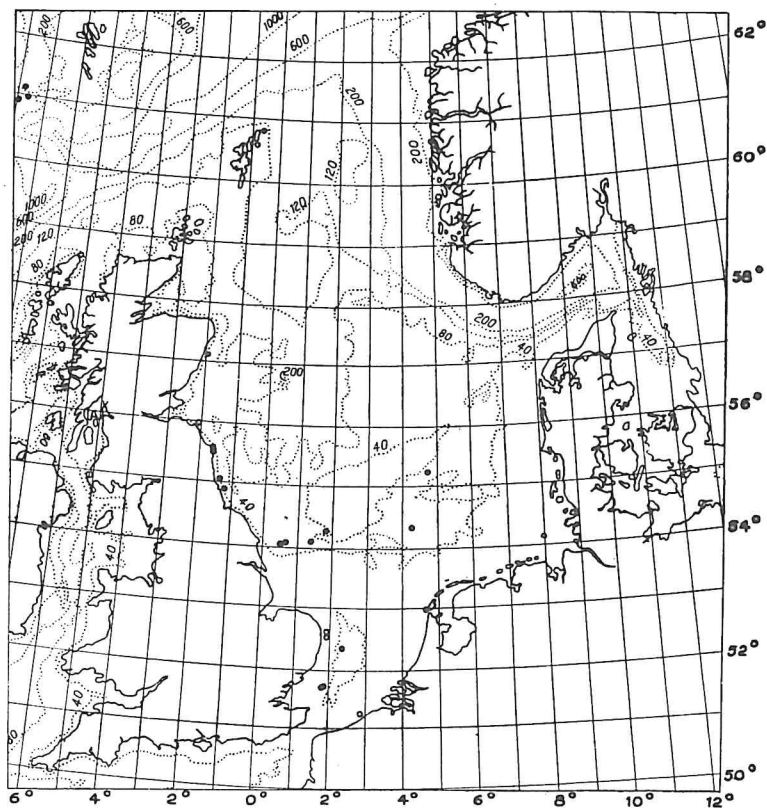


Fig. 10. *Macropodia longirostris* (Fabricius). Eén opgave "Färoër-bank" niet in kaart gebracht.

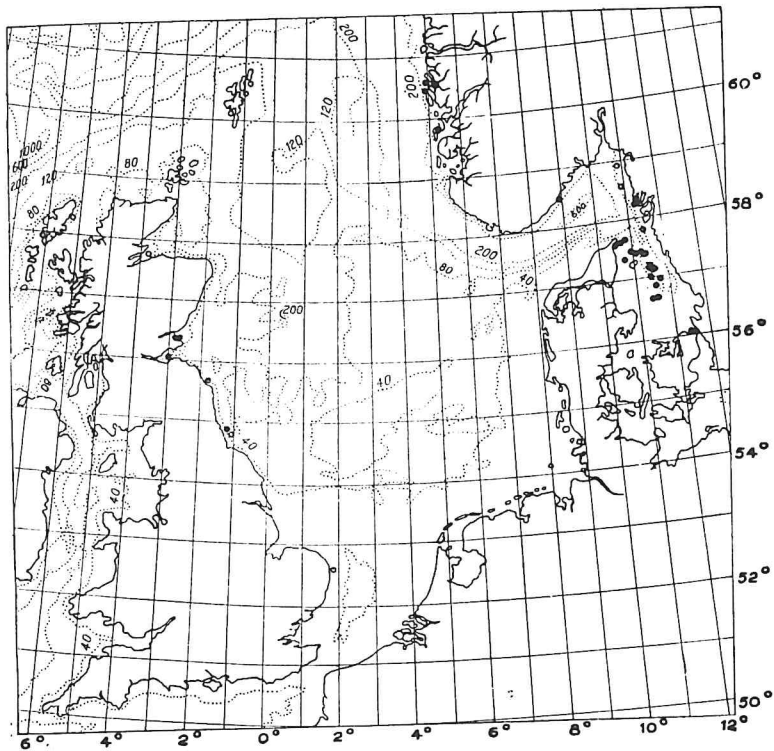


Fig. 11. *Eurynome aspera* (Pennant).
 Rubjerg Knude, N. Jutland, 25 m diep (Stephensen, 1910) niet gevonden
 en dus niet in kaart gebracht.

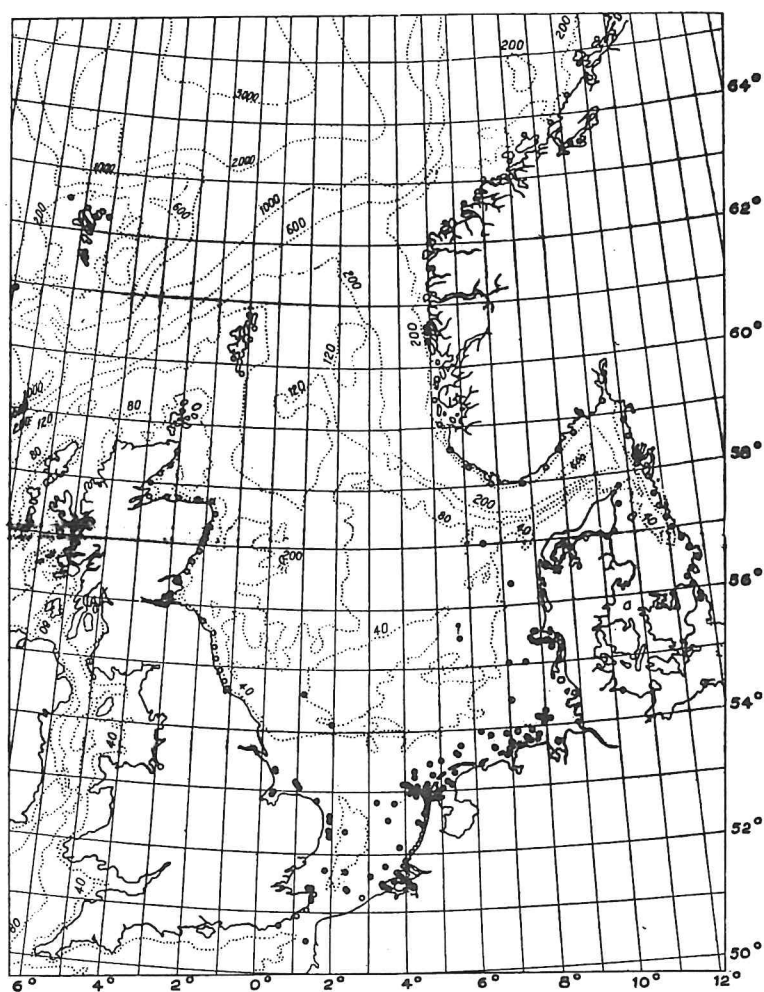


Fig. 12. *Hyas araneus* (Linnaeus).

Volgens Björck talrijk over het gehele Kattegat; dit blijkt echter niet uit de waarnemingen van de Hauch. Niet opgenomen, want niet gevonden, Björck's opgaven Sackefjord en Borgilafjord. Evenmin de opgaven van Grieg (1927): St. 52 52 b en 53, Østerbotten en Kistrand (Porsangerfjord) en Giske (Sunnmør), 12 m; evenmin de opgave van Stephensen, 1910: ½ NNO van Thorupstrand (Jutland). Opgenomen met ? een opgave van Franz, 1910, omdat het niet onmogelijk lijkt dat deze op *coarctatus* betrekking heeft.

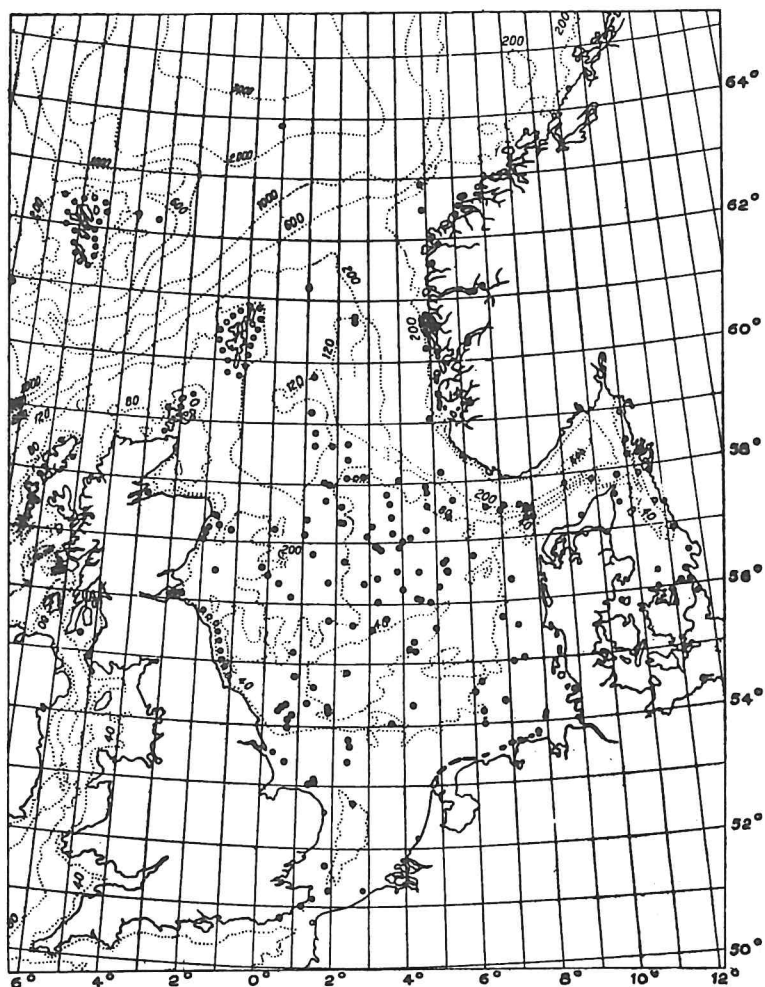


Fig. 13. *Hyas coarctatus* (Leach).

De gevonden opgaven zijn stellig zeer onvolledig voor de Schotse en Noorse kust. Niet in kaart gebracht GRIEG's opgaven (1927): Giske (Sunnmør), 12-40 m Fjørtoft, Flemsø, Sunnmør, 110 m; off Førde, de Jøsenfjord, Ryfylke. Evenmin WOLLEBAEK's opgave Risevigen, Jaederen, 0-4 fath. en BJORCK's opgave: vrij veel in Oretvisten (Sont), 28-30 m.

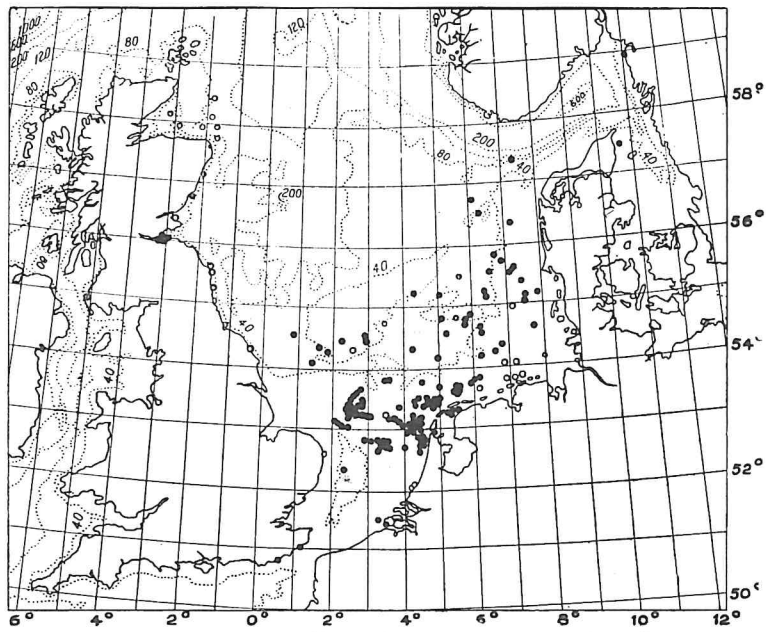


Fig. 14. *Corystes cassivelaunus* (Pennant).

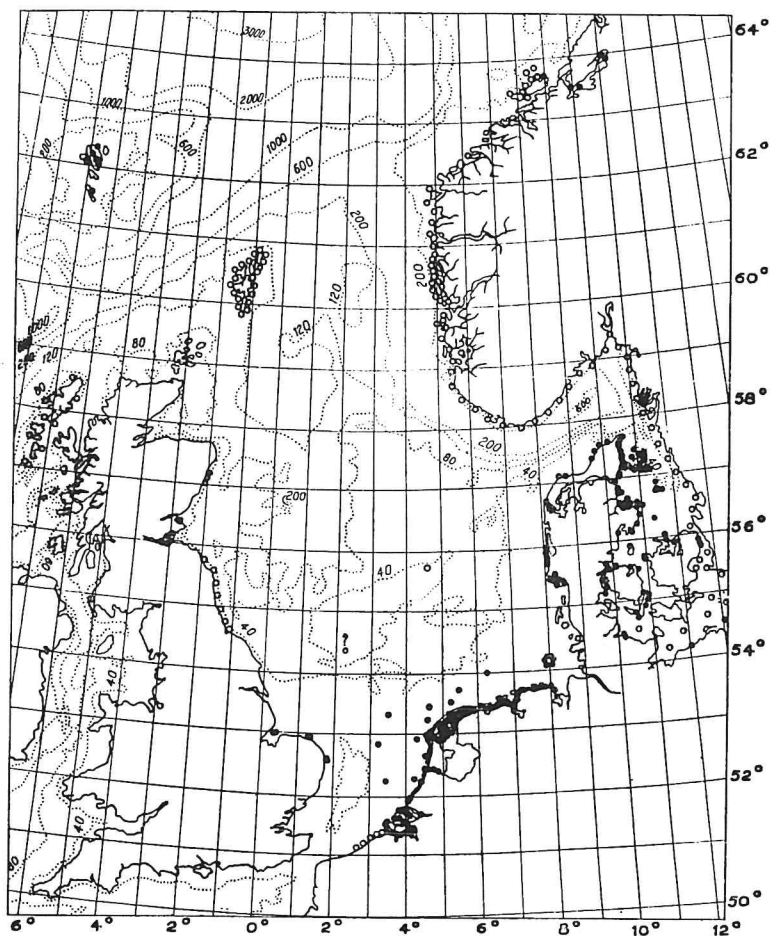


Fig. 15. *Carcinus maenas* (Linnaeus).

De opgaven voor de Deense kust zijn grotendeels ontleend aan POULSEN, maar van de localiteiten niet gevonden en dus niet opgenomen: Tabel 2, Stat. 1669-'70, 1674, 1699-1701, 1715, 1728-'29, 1763, 1778-'79, 1781-'82, 1787, 1808, 1812, 1823, 1886-'87, 1890, 1892, 1906, 1908-'12, 2338-'39, 2341-'43, 2349-'50, 2353, 2451, 2462, 2465, 2504-'05, 2510, 2512, 2518, 2521, 2524, 2527, 2537, 2548-'50, 2552, 2561. De Oostfrieze wadden zijn volgezet met zwarte cirkels vanwege de opgave van METZGER (1870).

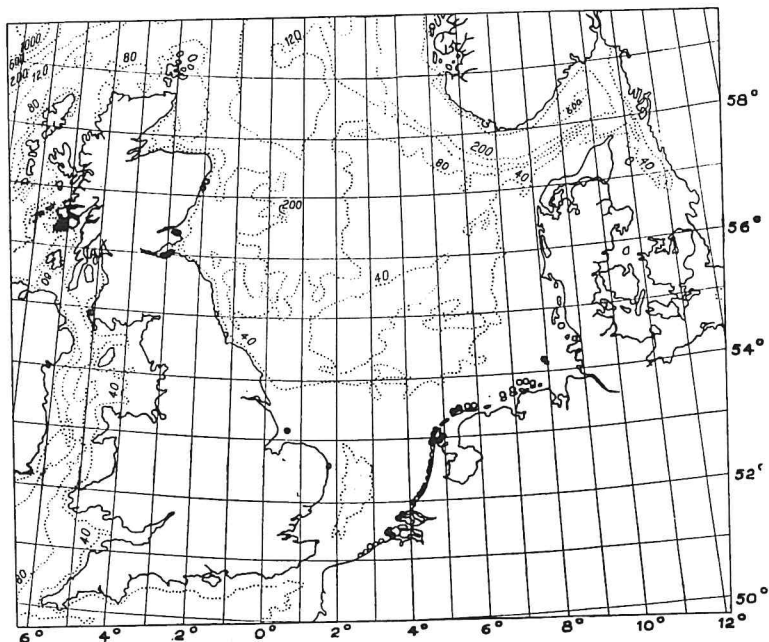


Fig. 16. *Portumnus latipes* (Pennant).
 Niet in kaart gebracht de opgave van HOEK 1884: een enkel exemplaar
 buiten de Wielingen op de hoogte van het Spanjaardsduin.

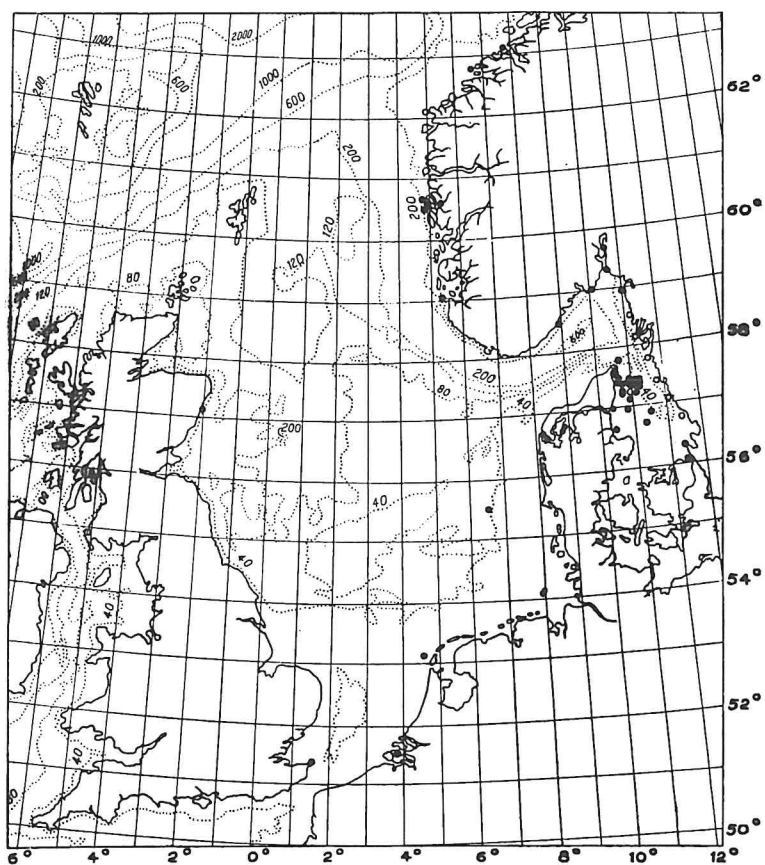


Fig. 17. *Portunus arcuatus* (Leach).

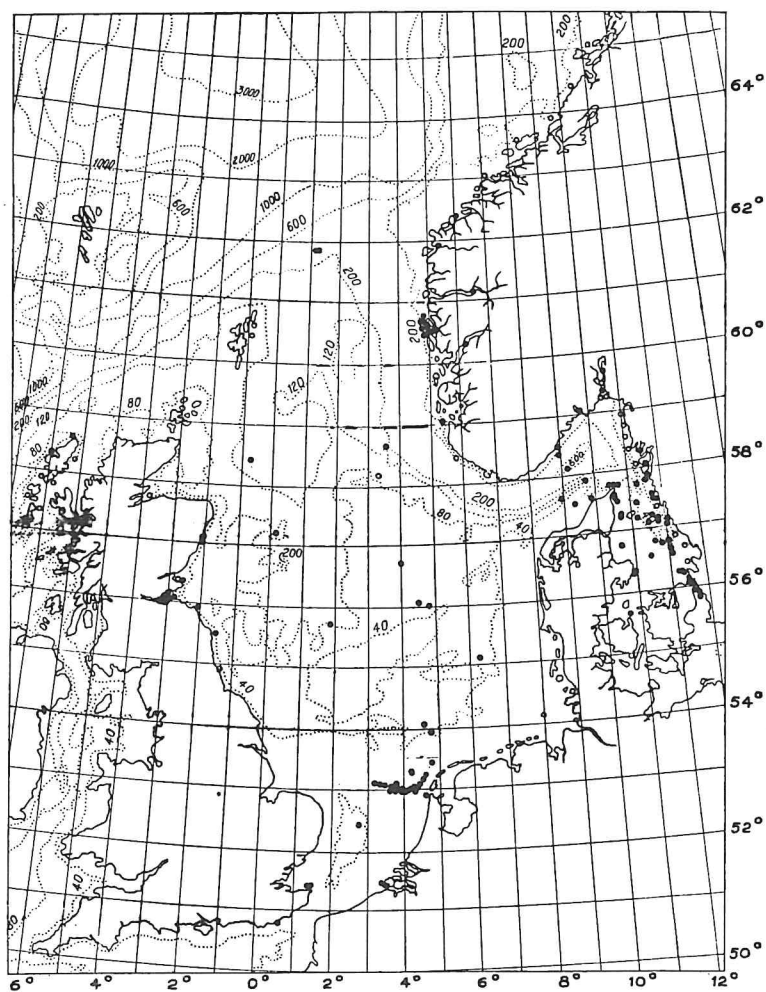


Fig. 18. *Portunus depurator* (Linnaeus).

Open ringen benoorden 63° N.B. zijn gebaseerd op opgaven DONS (1937): normale noordgrens Bodø (Saltemfjord), 67°10'N. Niet in kaart gebracht GRIEG's opgave: Giske (Sunnmør), 12-40 m.

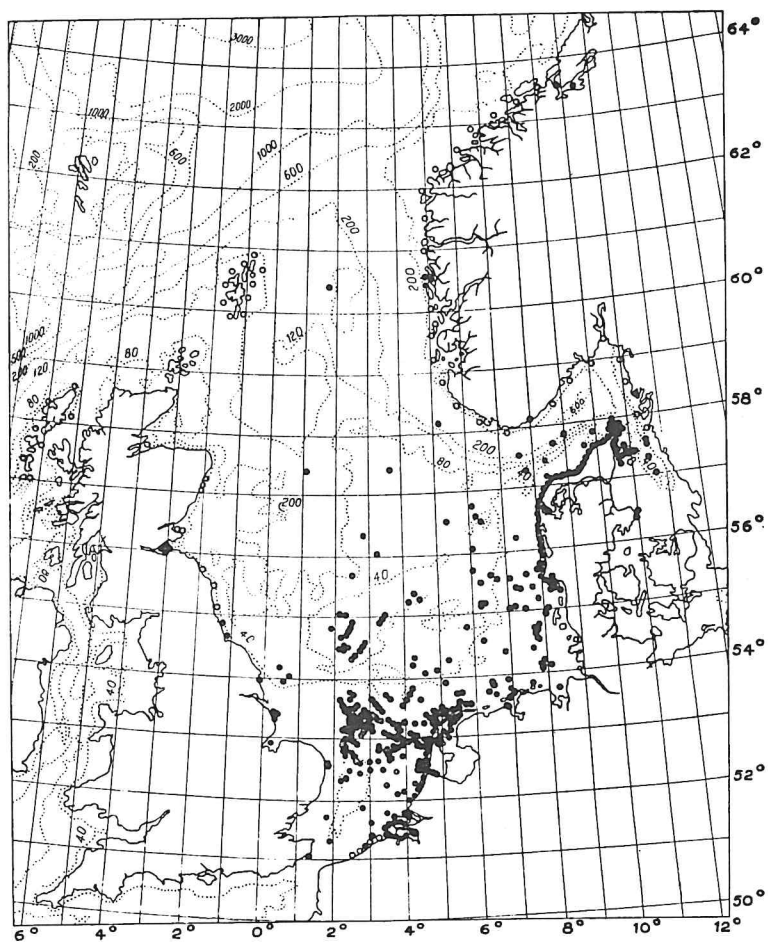


Fig. 19. *Portunus holsatus* (Fabricius).
SARS' opgave Lodshavn niet opgenomen.

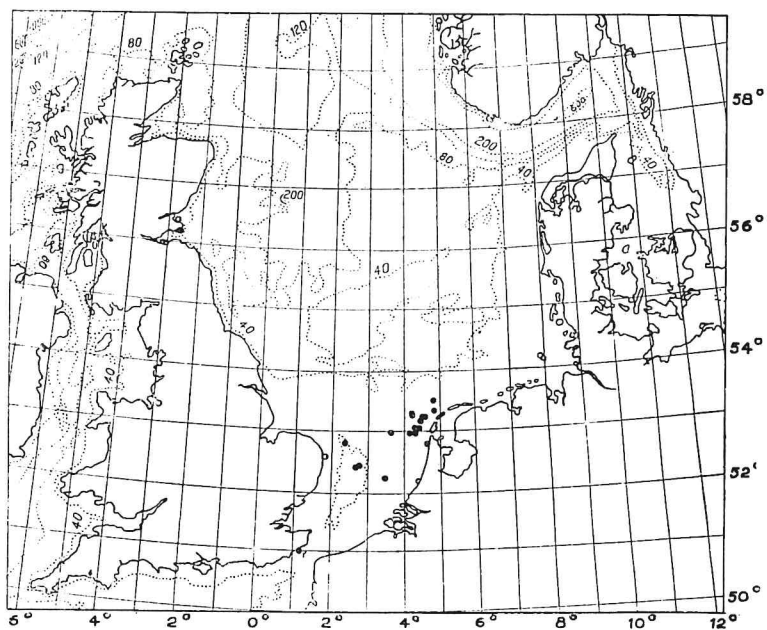


Fig. 20. *Portunus marmoreus* (Leach).

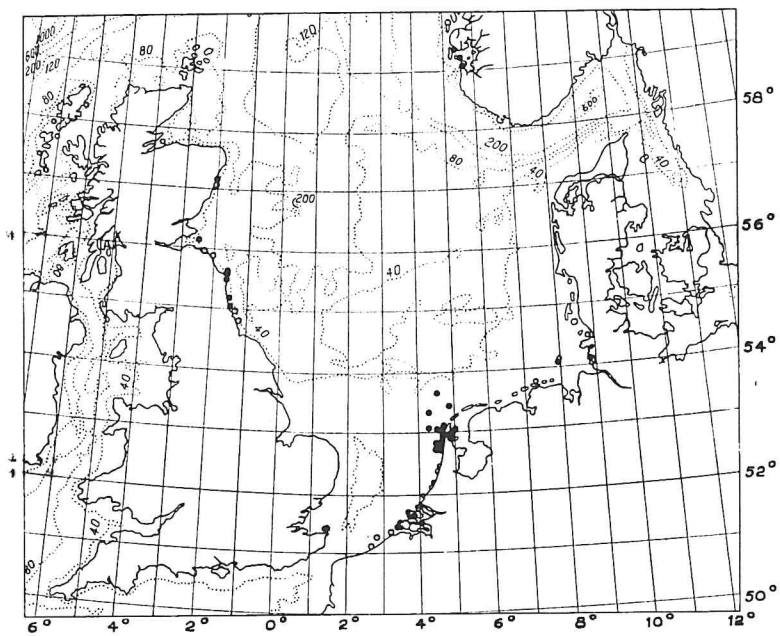


Fig. 21. *Portunus puber* (Linnaeus).

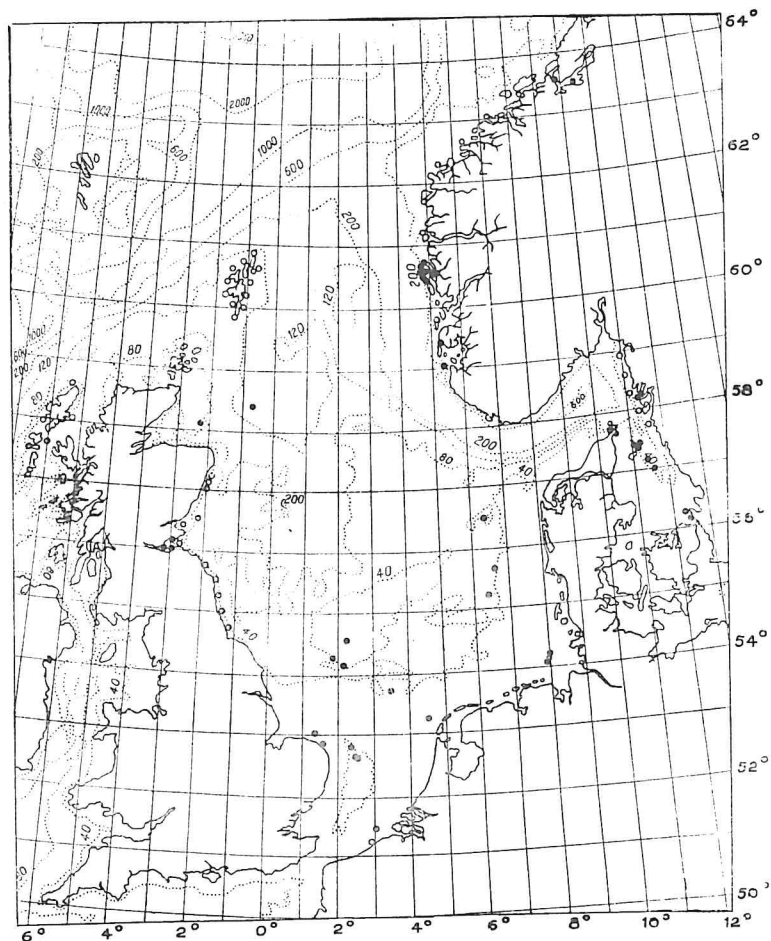


Fig. 22. *Portunus pusillus* (Leach).

Open ringen langs de Noorse kust tussen 61 en 63° N.B. zijn gebaseerd op DONS' opgave (1937): normale noordgrens Trondheim Fjord. WOLLEBAEK geeft de soort niet op voor Zuid-Noorwegen, maar of het dier daar werkelijk ontbreekt?

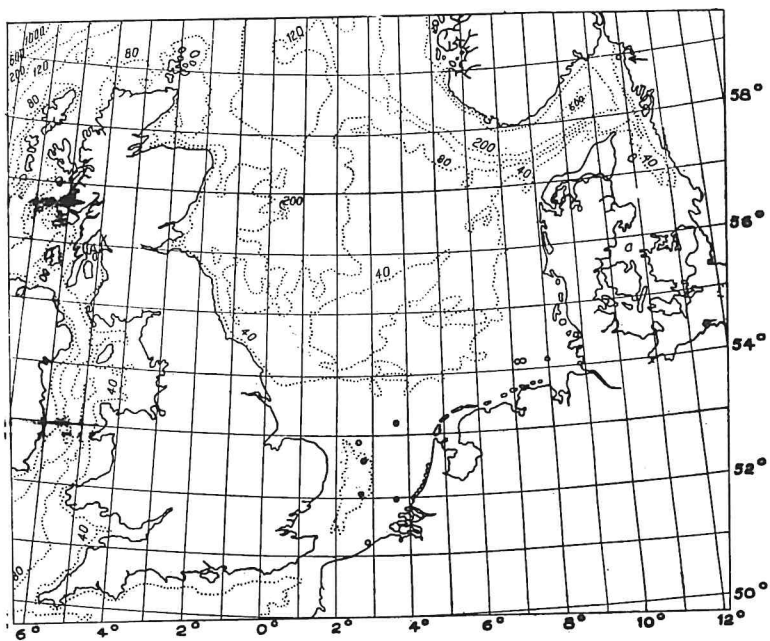


Fig. 23. *Thia polita* (Leach).
Localiteitsopgave voor Zweedse kust (WAHRBERG, 1930) niet bekend,
daarom aangegeven met open ring.

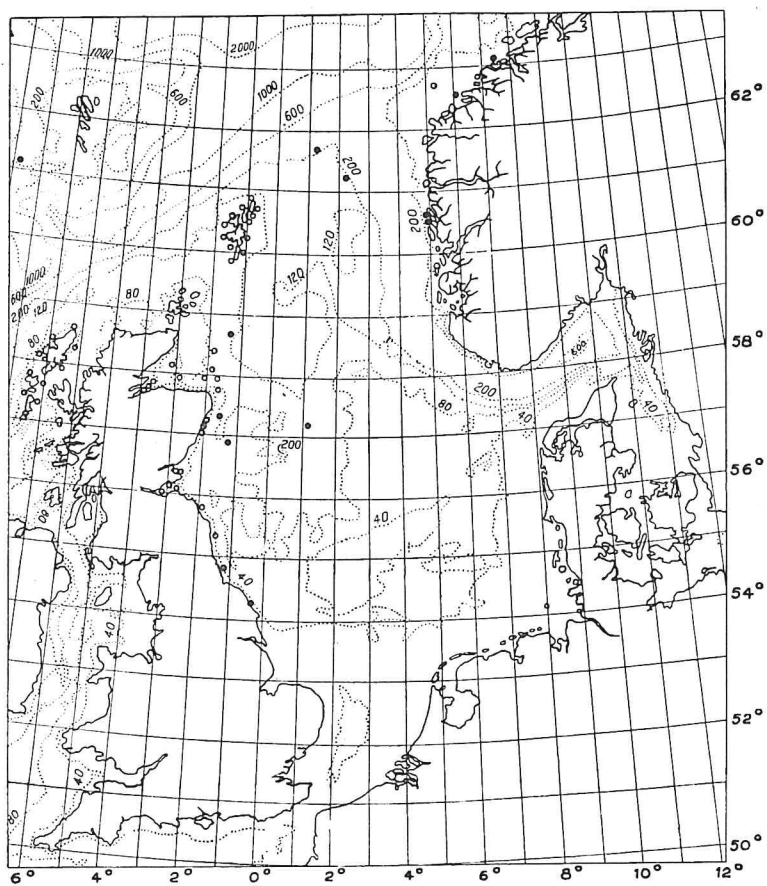


Fig. 24. *Atelecyclus rotundatus* (Olivi).

GRIEG's Stat. 107, noordelijk deel Noordzee, 135 m, niet bekend en dus weggelaten.

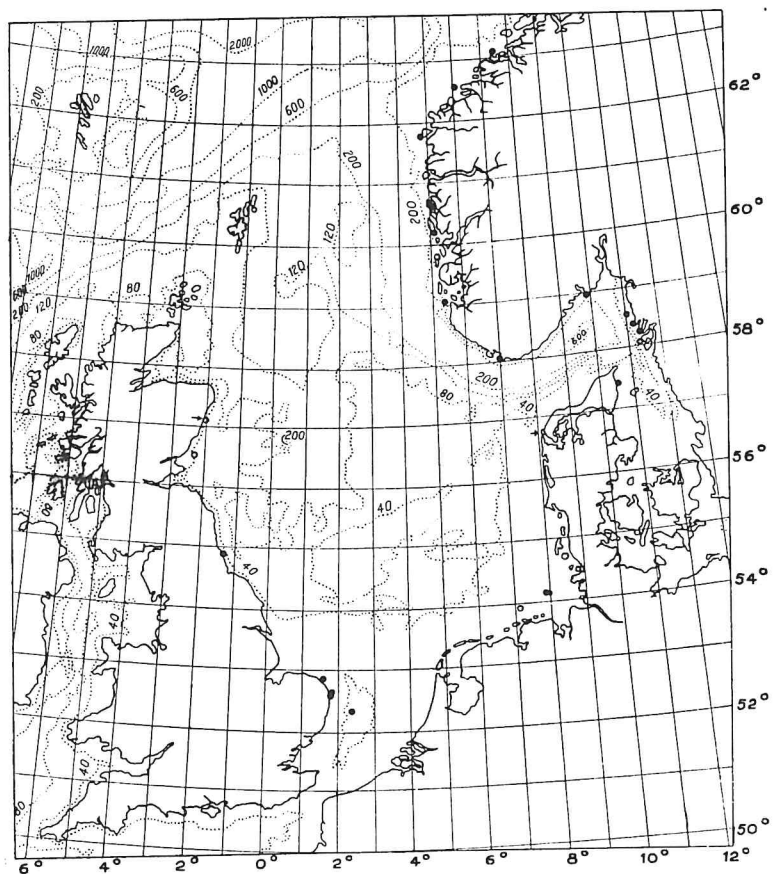


Fig. 25. *Pirimela denticulata* (Montagu).

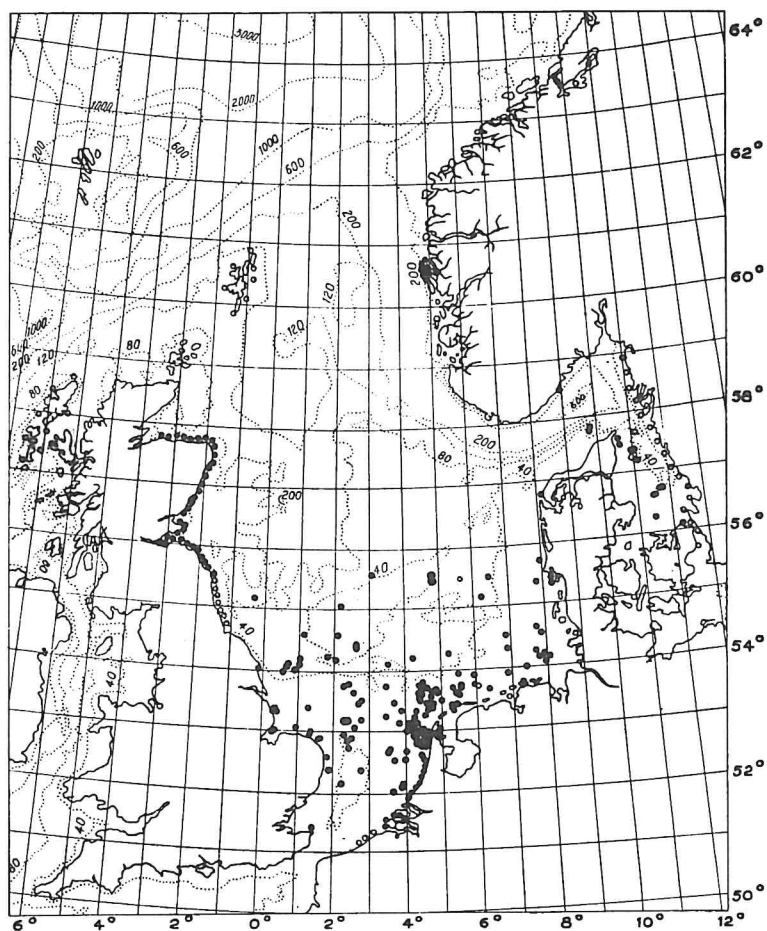


Fig. 26. *Cancer pagurus* (Linnaeus).

WOLLEBAEK's opgave: "Vest Fjord, near Tønsberg, 25 fath.", niet opgenomen. De gegevens voor de Schotse kust zijn ontleend aan Fisheries Scotland, Sci. Invest., 1928, IV, 1929. In het zuidelijk deel van de Noordzee zijn 2-3 zwarte ringen gedeeltelijk over elkaar heen gezet, indien de soort blijkens de vangsten van de Huxley "common" tot "very common" was.

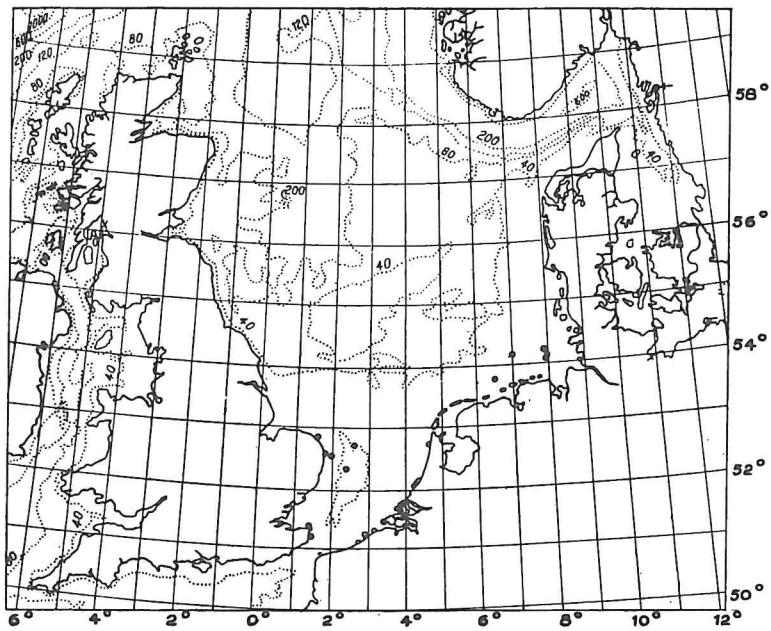


Fig. 27. *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus).

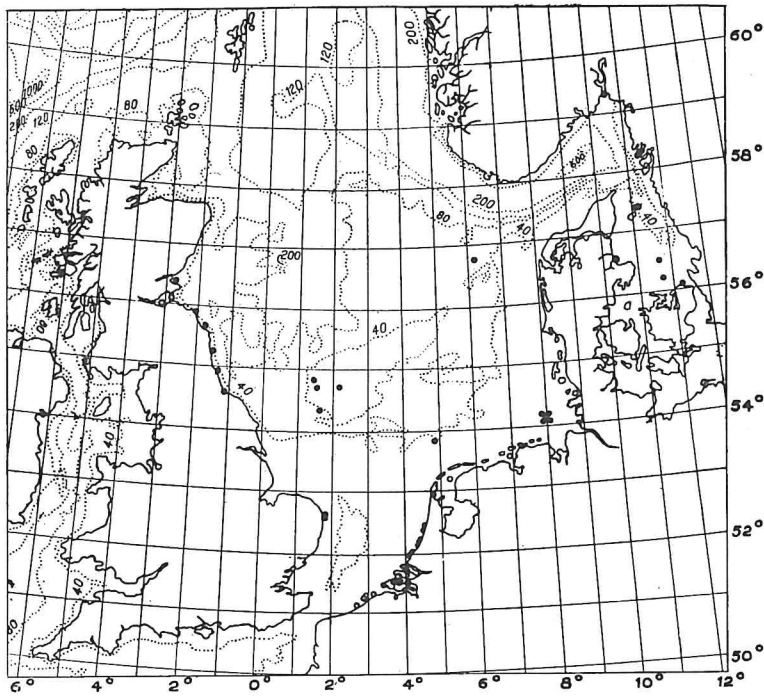


Fig. 28. *Pinnotheres pisum* (Linnaeus).

Bij deze soort (bij geen enkele andere!) zijn aangespoelde gave exemplaren niet met open, maar met zwarte ring aangeduid. De reden daarvan is dat zij voor het merendeel in de onmiddellijke omgeving van de plaats van aanspoelen geleefd zullen hebben.