

Larvalmorphologie der Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura)

mit
einem Anhang

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

vorgelegt von Holger Kraus

aus Gießen

Justus-Liebig-Universität Giessen

Fachbereich 08 Biologie, Chemie und Geowissenschaften

Januar 2006

1. Gutachter: Prof. Dr. rer. nat. Bernd Werding
2. Gutachter: Prof. Dr. rer. nat. Erhard Schulte

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	III
Tabellenverzeichnis.....	V
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	11
2.1 Eigenes Material und Datengrundlage.....	11
2.2 Sammlung und Transport der Muttertiere.....	24
2.3 Aufzucht der Larven.....	24
2.4 Fixierung, Aufbewahrung und Dokumentation der Morphologie der Larven.....	28
3 Ergebnisse	29
3.1 Morphologie der Porzellaniden-Larven.....	29
3.2 Larvalmorphologische Gruppierungen innerhalb der Porzellaniden.....	46
3.2.1 LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven	55
3.2.2 LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven.....	65
3.2.3 <i>Novorostrum</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven.....	71
3.2.4 <i>Petrolisthes unilobatus</i>	73
4 Diskussion	75
4.1 LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven.....	76
4.1.1 Die Gattung <i>Megalobrachium</i>	76
4.1.2 Die Gruppe der stacheligen <i>Petrolisthes</i> -Arten.....	77
4.1.2.1 Der <i>Petrolisthes galathinus</i> -Komplex.....	78
4.1.2.2 <i>Parapetrolisthes tortugensis</i>	81
4.1.2.3 Die übrigen stacheligen <i>Petrolisthes</i> -Arten.....	82
4.1.2.4 Die <i>Petrolisthes armatus</i> Verwandtschaft.....	84
4.1.2.5 Die Gattung <i>Neopetrolisthes</i>	85
4.1.3 Die Gruppe der amerikanischen <i>Petrolisthes</i> -Verwandtschaft.....	88
4.1.3.1 Die Besonderheiten der Larven von <i>Petrolisthes platymerus</i>	91
4.1.4 Die Gattungen <i>Pachycheles</i> und <i>Neopisosoma</i>	92
4.2 LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe der Larven.....	93
4.2.1 Die Gattung <i>Polyonyx</i> und ihre Beziehungen zu anderen Gattungen aus LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe.....	94

4.2.3 <i>Petrolisthes novaezelandiae</i> und die Beziehungen zur Gattung <i>Pisidia</i>	97
4.2.4 Die Gattung <i>Porcellana</i>	98
4.3 Die <i>Novorostrum</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven.....	99
4.5 <i>Petrolisthes unilobatus</i>	101
4.6 Die phylogenetische Stellung der Gattung <i>Petrocheles</i>	101
4.7 OSAWAs Gruppen der <i>Petrolisthes</i> -Larven.....	102
5 Literaturverzeichnis	105
6 Zusammenfassung	111

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Kultur von Porzellaniden-Larven in Petrischalen.....	25
Abbildung 2. Kultur von Porzellanidenlarven in 2000 ml-Schalen.....	26
Abbildung 3. Kultursystem für Porzellaniden-Larven.....	27
Abbildung 4. Schematische Darstellung der ersten Zoea eines Porzellaniden.....	30
Abbildung 5. Schematische Darstellung des Abdomens der ersten Zoea eines Porzellaniden.....	32
Abbildung 6. Schematische Darstellung der ersten Antenne beider Zoea-Stadien.....	34
Abbildung 7. Vergleich der Antennen-Typen verschiedener Gruppen der Galattheoidea.....	35
Abbildung 8. Schematische Darstellung der Mandibeln der Porzellaniden-Zoeas.....	37
Abbildung 9. Schematische Darstellung der ersten Maxille der ersten Zoea.....	38
Abbildung 10. Schematische Darstellung der zweiten Maxille der ersten Zoea.....	40
Abbildung 11. Schematische Darstellung des ersten Maxillipeden der ersten Zoea.....	42
Abbildung 12. Vergleich der ersten Maxillipeden der ersten Zoea verschiedener Porcellanidae.....	43
Abbildung 13. Schematische Darstellung beider Maxillipeden der ersten Zoea.....	44
Abbildung 14. Schematische Darstellung der Telsonbewehrung der Hauptgruppen.....	48
Abbildung 15. Schematische Darstellung der Mandibeln der Hauptgruppen.....	49
Abbildung 16. Schematische Darstellung der Scaphognathiten der Hauptgruppen.....	50
Abbildung 17. Schematische Darstellung des ersten Maxillipeden der ersten Zoea der Hauptgruppen.....	51
Abbildung 18. Telson der zweiten Zoea von <i>Pachycheles susanae</i>	54
Abbildung 19. Hypothetischer phylogenetischer Baum der Arten aus LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe.....	56
Abbildung 20. Schematische Darstellung des lateralen Telsonstachels der verschiedenen <i>Petrolisthes</i> -Gruppen.....	58
Abbildung 21. Habitus der ersten Zoea verschiedener Vertreter aus LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe.....	59
Abbildung 22. Schematische Darstellung des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der verschiedenen <i>Petrolisthes</i> -Gruppen.....	61
Abbildung 23. Schematische Darstellung des lateralen Telsonstachels der verschiedenen <i>Petrolisthes</i> -Gruppen.....	62
Abbildung 24. Vergleich des Telsons der zweiten Zoea verschiedener Vertreter aus LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe der Porzellaniden-Larven.....	63
Abbildung 26. Schematische Darstellung der zweiten Antenne und des Telsons einiger <i>Polyonyx</i> -Arten.....	66
Abbildung 27. Schematische Darstellung des hakenartigen Fortsatzes von <i>P. sayana</i> und <i>P. sigsbeiana</i> am Basipoditen der Maxillipeden.....	67

Abbildung 28. Hypothetischer Stammbaum der Arten aus LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe: Version	68
Abbildung 29. Hypothetischer Stammbaum der Arten aus LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe: Version 2.....	69
Abbildung 30. Hypothetischer Stammbaum der bekannten Arten aus der <i>Novorostrum</i> -Gruppe.....	72
Abbildung 31. Erste Maxille der ersten Zoea der Vertreter der <i>Novorostrum</i> -Gruppe.....	73

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven.....	47
Tabelle 2. Merkmale der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven.....	53

1 Einleitung

Porzellaniden sind kleine Anomuren, die ihr krabbenartiges Aussehen ihrem verkürzten und gedrungenen Carapax mit dem nach unten umgeschlagenen Abdomen verdanken. Erstaunlich ist die oft mächtige Ausbildung der Scherenbeine, die bei vielen Arten mehr als 50% des Gesamtgewichts ausmachen können. Diese dienen jedoch nicht wie bei vielen anderen Dekapoden mit großen Scheren dem Nahrungserwerb oder der innerartlichen Kommunikation. Bei einigen freilebenden Arten sind die Scherenbeine stark abgeflacht und verbreitert und bilden, vor dem Körper getragen, ein Schutzschild gegen das anströmende Wasser. Bei anderen Arten sind die Scheren als kräftige Greifwerkzeuge ausgebildet, auch diese dienen jedoch weniger dem Nahrungserwerb, als vielmehr der Verteidigung und der Erweiterung ihrer Wohnhöhlen. Im Unterschied zu den Brachyuren (Echte Krabben) ist das vierte Laufbeinpaar (fünfte Pereiopoden) zu einem Paar Putzbeine umgewandelt, welches meist seitlich am Carapax getragen wird. Die zweiten Antennen, welche bei den Porzellaniden eine lange vielgliedrige Geißel tragen, sind bei den Brachyuren meist kurz und stark reduziert. Die Porzellaniden besitzen einen Schwanzfächer, welcher aus dem Telson und den Uropoden gebildet wird. Dieser verleiht den Tieren ein ausgeprägtes Schwimmvermögen, welches jedoch vermutlich nur genutzt wird, wenn das Substrat unter oder in dem die Tiere leben aus seiner natürlichen Lage gebracht wird. Trotz ihres Schwimmvermögens sind die adulten Tiere kaum zu einer signifikanten Ortsveränderung fähig.

Fast alle Porzellaniden sind Hartsubstratbewohner des Litorals, viele „freilebende“ Arten leben unter Steinen, die dem Substrat aufliegen, so dass darunter ein stabiles Lückensystem entsteht, andere Arten bewohnen Höhlungen in oder zwischen Schwämmen oder in Aufwuchssystemen kalkbildender Organismen wie Vermetiden und Balaniden. Einige Arten leben als Kommensalen in oder auf anderen Tieren und nur wenige Arten haben sich an Weichsubstrate als Lebensraum angepasst. Die meisten Porzellaniden sind an recht eng begrenzte Bedingungen angepasst und kommen nur an Orten mit bestimmten Substraten und Strömungsverhältnissen vor. Die für die einzelnen Arten besiedelbaren Substrate kommen meist in einer lückenhaften Verbreitung vor. Die adulten Tieren sind kaum in der Lage die nicht besiedelbaren Gebiete zwischen diesen Vorkommen zu überwinden.

Dass die Porzellaniden an Hartsubstrate in turbulentem Wasser gebunden sind, hängt hauptsächlich mit ihrer Ernährungsweise zusammen. Die dritten Maxillipeden der

Porzellaniden sind typischerweise mit einer Vielzahl langer Fiederborsten besetzt, mit deren Hilfe sie Partikel aus dem Wasser filtrieren. Bei bewegtem Wasser werden die Maxillipeden dazu in die Strömung gehalten bis sich Partikel darin verfangen haben, diese werden dann mit Hilfe der beiden anderen Maxillipedenpaare ausgekämmt und der Mundöffnung zugeführt. Bei ruhigerem Wasser werden die dritten Maxillipeden abwechselnd aktiv durch das Wasser bewegt. Neben dem Filtrieren mit Hilfe der dritten Maxillipeden lässt sich eine ganze Reihe weiterer Ernährungsweisen beobachten. Einige Arten nutzen ihre Scheren um Detritus zusammen zu kehren, *Petrolisthes cabrilloi* GLASSELL, 1945 tut dies mit Hilfe ventraler Borstenfelder auf dem Scherendaktylus (GABALDON, 1979), während *Petrolisthes eriomerus* STIMPSON, 1871 auch ohne ein solches Borstenfeld dazu in der Lage ist (CAINE 1975). Größere Partikel können mit den Scheren ergriffen und sogar zerteilt werden, dies wurde bei *Petrolisthes cabrilloi* (siehe KROPP 1981), *Parapetrolisthes tortugensis* (GLASSELL, 1945) (siehe KRAUS ET AL. 2001) und *Pisidia longicornis* LINNAEUS, 1767 (EIGENE UNVERÖFFENTLICHTE DATEN) beobachtet. Auch die zweiten und dritten Maxillipeden können zum Zusammenkehren von Detritus verwendet werden, KROPP (1981) beobachtete dies an *Petrolisthes cabrilloi*, eigene Beobachtungen an Vertretern verschiedener Gattungen sprechen dafür, dass es sich hierbei um ein weit verbreitetes Verhalten handelt, welches sich häufig unter Aquarienbedingungen mit geringer Wasserbewegung beobachten lässt. *Petrolisthes jugosus* (STREETS, 1872) reinigt seine auffällig stark gefiederten Antennen, sobald sich Partikel daran befinden, diese Partikel werden dann gefressen, so dass dieses Verhalten als Antennenfiltrieren interpretiert werden kann (EIGENE UNVERÖFFENTLICHTE DATEN). Mit Ausnahme von *Parapetrolisthes tortugensis*, kann bei keiner Art davon ausgegangen werden, dass die beschriebenen alternativen Methoden der Nahrungsaufnahme einen signifikanten Anteil der Ernährung ausmachen.

Während der Artenbestand und die Verbreitung vieler Arten gut untersucht sind, stellen sich die systematische Zuordnung vieler Arten und die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Familie als unbefriedigend geklärt dar. So sind die beiden artenreichsten Gattungen *Petrolisthes* und *Pachycheles* in ihrer heute gültigen Form mit Sicherheit keine Monophyla. Gleichzeitig existiert eine ganze Reihe monospezifischer Gattungen oder Gattungen mit nur sehr wenigen Arten, deren Beziehungen zu anderen Gattungen unklar sind. Dies liegt nicht zuletzt daran, dass die adulten Porzellaniden besonders merkmalsarm sind und dass viele Reduktionsformen existieren, deren phylogenetische Ausgangspunkte nicht eindeutig zu rekonstruieren sind. Trotz der eingehenden Untersuchung der Adultmorphologie sind nur die

wenigsten Gattungen durch morphologische Merkmale gut charakterisiert. So sind zum Beispiel die Gattungen *Pachycheles* und *Neopsisosoma* nur durch ein graduelles Merkmal voneinander abgegrenzt und bedürfen einer Revision (WERDING ET AL., 2001), ähnliches gilt für die Gattungen *Pisidia* und *Porcellana*. Andererseits gibt es Gattungen innerhalb derer sich Artengruppen unterscheiden lassen, so beschrieb HAIG (1960), nachdem sie bereits einige Gattungen aus der Sammelgattung *Petrolisthes* abgetrennt hatte, fünf morphologisch gut abgegrenzte Gruppen amerikanischer *Petrolisthes*-Arten, die sie in der Gattung belies.

Die Larvalmorphologie stellt eine bisher wenig genutzte Informationsquelle zur Aufklärung phylogenetischer Zusammenhänge innerhalb der Crustacea dar. Die Morphologie adulter Crustaceen ist stark von Anpassungen an unterschiedliche ökologische Phänomene beeinflusst. Daher können Ähnlichkeiten sowohl auf tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen als auch auf konvergenten Entwicklungen infolge von Anpassungen an eine ähnliche Lebensweise beruhen. Gerade das Erkennen von Konvergenzen ist eines der wichtigsten Probleme der phylogenetischen Systematik und kann durch die oben genannten Verhältnisse bei den adulten Crustaceen erschwert werden. Während adulte Crustaceen eine Vielzahl unterschiedlicher Habitate bewohnen, leben die Larvenstadien der überwiegenden Mehrzahl mariner Crustaceen planktonisch, sind also, im Vergleich zu den Adulti, an mehr oder weniger einheitliche Verhältnisse angepasst. Innerhalb vieler Crustaceengruppen wurden verschiedene Larvalstrategien verwirklicht. Diese unterscheiden sich sowohl in der Anzahl der Larvalstadien, als auch in der Ernährungsweise der Larven (lecitotroph bzw. planktotroph). Die Larven der Porzellaniden sind jedoch sowohl was die Anzahl der Larvalstadien, als auch was deren Lebens- und Ernährungsweise angeht besonders einheitlich. Die Einbeziehung der Larvalmorphologie als Informationsquelle bietet die Möglichkeit von der Adultmorphologie weitgehend unabhängig entstandene Merkmalskomplexe in phylogenetische Untersuchungen einzubeziehen. Aufgrund der Einheitlichkeit der Porzellaniden-Larven erscheint eine phylogenetische Untersuchung der Larvalmorphologie in dieser Gruppe als besonders erfolgversprechend.

Bis in die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts waren nur wenige Porzellaniden-Larven bekannt und die meisten damals bereits veröffentlichten Beschreibungen waren sehr ungenau oder beruhten auf im Plankton gesammelten Exemplaren, deren Artzugehörigkeit nicht sicher geklärt werden konnte. Viele dieser frühen Veröffentlichungen hatten zum Ziel die Larvalzyklen mariner Crustaceen grundlegend aufzuklären oder die Bestimmung der Larven

in Planktonproben zu ermöglichen, vergleichend morphologische Untersuchungen mit dem Ziel Verwandtschaftsbeziehungen aufzuklären wurden erst später durchgeführt. GORE (1971) gibt einen Überblick über die bis dahin veröffentlichten Beschreibungen die sich auf Larven der Gattung *Porcellana* beziehen und sagt: “Most of the early descriptions and illustrations referring specifically to *Porcellana* larvae are either too obscure, too inconclusive, or identified without sufficient justification to be of much taxonomic value“. Diese frühen Veröffentlichungen werden aus den genannten Gründen hier nicht weiter berücksichtigt.

Es war LEBOUR (1943), die mit “THE LARVAE OF THE GENUS PORCELLANA (CRUSTACEA DECAPODA) AND RELATED FORMS” die wohl am häufigsten zitierte Publikation über Porzellaniden-Larven verfasste. Sie teilte die zu dieser Zeit bekannten Porzellaniden-Larven in zwei Gruppen ein: die *Petrolisthes*-Gruppe und die *Porcellana*-Gruppe. Diese Gruppierung beruht auf eigenen Untersuchungen an den Larven von *Pisidia longicornis* und *Porcellana platycheles* und dem ersten Zoea-Stadium von *Petrolisthes armatus*. Informationen über die zweite Zoea der *Petrolisthes*-Gruppe beruhen auf früheren Beschreibungen von MENON (1937), der die beschriebenen Larven als die einer *Porcellanella*-Art bezeichnete und von GURNEY (1938), der die Larven einer nicht näher bestimmten Porzellaniden-Art aus dem Roten Meer beschrieb, von der er nur vermutete, dass es sich um eine *Petrolisthes*-Art handelte. Heute werden die beiden Gruppen meist wie folgt charakterisiert: Das Telson der Larven der *Porcellana*-Gruppe ist meist länger als breit, das mittlere Fiederborstenpaar der ersten Zoea befindet sich außerhalb einer zentralen Aufwölbung des Hinterrandes und im zweiten Stadium kommt ein weiteres Paar von Fiederborsten hinzu, dass sich auf dieser zentralen Aufwölbung befindet. In beiden Zoea-Stadien fehlt der Mandibularpalpus. Das Telson der Larven der *Petrolisthes*-Gruppe ist meist etwa so lang wie breit, das zentrale Fiederborstenpaar der ersten Zoea sitzt auf der zentralen Aufwölbung und im zweiten Stadium kommt eine unpaare zentrale Fiederborste hinzu, die Mandibel besitzt im zweiten Stadium einen Palpus.

WEAR (1964A) beschrieb die Larven von *Petrolisthes novaezelandiae* FILHOL, 1885 und stellte fest, dass diese eine bemerkenswerte Ähnlichkeit zu den Larven aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe zeigen und keine Merkmale besitzen die von den anderen damals bekannten Larven aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe bekannt waren. Er kommt zum Ergebnis, dass *P. novaezelandiae* aufgrund der Morphologie der Larven zur Gattung *Porcellana* zählen müsste, dass die Form des basalen Antennengliedes der adulten Krebse jedoch der der

Gattung *Petrolisthes* entspricht. Er verglich Adulti von *Petrolisthes novaezelandiae* und *Pisidia longicornis* (damals noch *Porcellana longicornis*) und fand keine weiteren Merkmale, die die Verteilung der beiden Arten auf unterschiedliche Gattungen rechtfertigten. Trotz dieser Befunde zählt die Art auch heute noch zur Gattung *Petrolisthes*.

WEAR (1964B) beschrieb anschließend auch die Larven von *Petrolisthes elongatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837). In seiner kurzen und oberflächlichen Diskussion erkennt er zwar die Besonderheiten dieser Larven, diskutiert jedoch lediglich die zweifelhafte Aussagekraft der Telsonmerkmale auf Gattungsniveau. GREENWOOD (1965) beschrieb unabhängig von den Arbeiten von WEAR erneut die Larven von *Petrolisthes elongatus* und *Petrolisthes novaezelandiae*. Er schließt aus seinen Ergebnissen, dass die Morphologie der Larven beider *Petrolisthes*-Arten nicht mit der von LEBOUR vorgeschlagenen Einteilung in die beiden großen Larvengruppen vereinbar sei. Das erste Zoea-Stadium von *P. elongatus* stimmt in den Telsonmerkmalen mit denen für die *Petrolisthes*-Gruppe beschriebenen Merkmalen zwar grundlegend überein, das Telson der zweiten Zoea weicht jedoch ab. Andererseits stimmt es auch nur teilweise mit den für die *Porcellana*-Gruppe beschriebenen Merkmalen überein. Die Larven von *Petrolisthes novaezelandiae* gleichen hingegen in beiden Zoea-Stadien denen der *Porcellana*-Gruppe. GREENWOOD erwähnt die besondere Ähnlichkeit dieser Larven zu denen von *Pisidia*, welche darin besteht, dass sie als einzige der bekannten Porzellaniden-Larven im zweiten Zoea-Stadium nur drei, statt ansonsten vier Paare von Pleopoden besitzen. Trotz der Tatsache dass er alle relevanten Merkmale und die daraus resultierenden Zuordnungen erkannt und benannt hat, zieht er nicht die zu erwartenden Schlussfolgerungen daraus. Er stellt lediglich den Nutzen der von LEBOUR eingeführten Merkmale zur Unterscheidung der beiden Larvengruppen in Frage.

KNIGHT (1966) veröffentlichte mit *Polyonyx nitidus* LOCKINGTON, 1878 (unter dem Namen *P. quadriungulatus* GLASSELL, 1935) und *Pachycheles rudis* STIMPSON, 1858 jeweils die ersten vollständigen Larvenbeschreibungen von Vertretern beider Gattungen. Die Larven von *Polyonyx nitidus* fallen in LEBOURS *Porcellana*-Gruppe, während die von *Pachycheles rudis* zu LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe gehören. GORE (1968), SHEPHERD (1969) und SHENOY & SANKOLLI (1973) beschrieben die Larven weiterer *Polyonyx*-Arten. Letztere kommen zum Ergebnis, dass alle vier damals bekannten Arten in ihren Larven weitgehend übereinstimmen, dass jedoch die Larven von *Polyonyx hendersoni* SOUTHWELL, 1909 in der Form ihrer zweiten Antenne von den anderen drei Arten abweichen. Sie schlossen daraus, dass dieses Merkmal

kein brauchbares Gattungsmerkmal sei, wie es KNIGHT (1966) zuvor behauptet hatte. Wie so oft wurde auch hier eher die Aussagekraft eines Merkmales angezweifelt, als die Gattungszugehörigkeit der Art, bei der dieses abweichende Merkmal auftaucht (siehe Diskussion).

Mit den Larven von *Euceramus praelongus* STIMPSON, 1860 veröffentlichte ROBERTS (1968) die erste und bis heute einzige Beschreibung von Larven eines Vertreters dieser Gattung. SHEPARD (1969) veröffentlichte mit den Larven von *Pisidia dispar* (STIMPSON, 1858) die erste vollständige Beschreibung von Larven dieser Gattung. Auch die Larven dieser beiden Arten gehören zu LEBOURS *Porcellana*-Gruppe.

GORE (1971A) beschrieb die Larven von *Megalobrachium poeyi* GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1855 und *Megalobrachium pacificum* (GORE & ABELE, 1974) und stellte fest, dass auch die Larven dieser beiden Arten zu LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Porzellaniden-Larven gehören. Er fasste zusammen, dass zum damaligen Zeitpunkt LEBOURS *Porcellana*-Gruppe Arten der Gattungen *Euceramus*, *Pisidia*, *Polyonyx* und *Porcellana* umfasste und dass ihre *Petrolisthes*-Gruppe aus Vertretern der Gattungen *Megalobrachium*, *Pachycheles* und *Petrolisthes* bestand. Schon damals regte er an für die Larven „einiger aberranter *Petrolisthes*-Arten aus dem Ost- bzw. Indopazifik eine dritte Larven-Gruppe zu etablieren, ohne jedoch diese Arten zu nennen.

Die Beschreibung der Larven von *Porcellana sigsbeiana* durch GORE (1971B) war die erste detaillierte Beschreibung von Larven aus der Gattung *Porcellana*. Erst mehr als 25 Jahre später beschrieben GONZÁLEZ-GORDILLO ET AL. (1996) die Larven von *Porcellana platycheles* (PENNANT, 1777) und HERNÁNDEZ ET AL. (1998) die Larven von *Porcellana sayana* (LEACH, 1820). Alle diese Veröffentlichungen bestätigen LEBOURS Larvengruppen.

GORE (1972) beschrieb die Larven von *Petrolisthes platymerus* HAIG, 1960 als einzigartig, da ihre Antennen terminal nicht wie bei anderen Arten in eine Spitze ausgezogen sind, sondern stumpf enden. Auch die Bestachelung des Telsons ist einzigartig, da es sowohl im ersten, als auch im zweiten Stadium fünf Paare von Fiederborsten am Hinterrand trägt. Es kommt also im zweiten Stadium keine mediane Fiederborste hinzu, wie es typisch für Vertreter der *Petrolisthes*-Gruppe von Porzellaniden-Larven wäre. Aufgrund der besonderen Ausprägung

der Telsonbeborstung, die mit keiner der beiden von LEBOUR eingeführten Larven-Gruppen übereinstimmt, schlägt er vor für *P. platymerus* eine eigene Larven-Gruppe einzuführen.

GORE (1973) beschrieb die Larven von *Pachycheles monilifer* (DANA, 1852) und verglich diese mit den damals bekannten Larven anderer Arten der Gattung, ohne jedoch typische *Pachycheles*-Merkmale oder Gruppierungen innerhalb der Gattung finden zu können. Aufgrund der wenigen ihm zur Verfügung stehenden Larvalbeschreibungen bleibt seine Diskussion höchst spekulativ. Bis heute wurden Beschreibungen der Larven von insgesamt 10 *Pachycheles*-Arten veröffentlicht, trotz dieser relativ hohen Zahl ließen sich jedoch keine befriedigenden Hinweise auf die Beziehungen innerhalb dieser Gattung finden (SIEHE RODRÍGUEZ ET AL, 2004).

YAQOOB (1977) beschrieb die Larven von *Petrolisthes ornatus* PAULSON, 1975 und diskutierte deren Ähnlichkeit mit den Larven von *Petrolisthes elongatus*. Als wichtigste gemeinsame Merkmale zählte er die Anzahl der proximalen Fiederborsten am Scaphognathiten der Maxille der ersten Zoea, den fünfgliedrigen Endopoditen des ersten Maxillipeden in beiden Zoea-Stadien und das zusätzliche Paar kurzer zentraler Fiederborsten am Telsonhinterrand der zweiten Zoea auf. Da die Larven dieser beiden Arten in der Form der Telsonentwicklung weder mit LEBOURS *Petrolisthes*- noch mit ihrer *Porcellana*-Gruppe übereinstimmen, schlug er vor für diese eine weitere Larvengruppe zu etablieren: die *P. elongatus*-Gruppe.

SHENOY ET AL. (1986) beschrieben die Larven von *Raphidopus indicus* (HENDERSON, 1893), als ersten und bis heute einzigen Vertreter der Gattung für den Larvenbeschreibungen zur Verfügung stehen, die Larven gehören zu LEBOURS *Porcellana*-Gruppe.

MURAOKA & KONISHI (1987) teilten die 15 *Petrolisthes*-Arten, deren Larvalmorphologie zu diesem Zeitpunkt bekannt war, basierend auf zwei Merkmalen des ersten Zoea-Stadiums in drei Gruppen ein: Gruppe I besitzt 4-5 Fiederborsten auf dem proximalen Abschnitt des Scaphognathiten der Maxilla und der Endopodit des ersten Maxillipeden ist fünfgliedrig; Gruppe II besitzt eine Fiederborste auf dem proximalen Abschnitt des Scaphognathiten der Maxilla, der Endopodit des ersten Maxillipeden ist ebenfalls fünfgliedrig; Gruppe III besitzt ebenfalls nur eine Fiederborste auf dem proximalen Abschnitt des Scaphognathiten der Maxilla, der Endopodit des ersten Maxillipeden ist jedoch viergliedrig.

SCHOPPE (1994) lieferte mit *Clastotoechus vanderhorsti* (SCHMITT, 1924) die erste Beschreibung der Larven einer Art dieser Gattung. HERNÁNDEZ ET AL. (2003) beschrieben die Larven von *C. nodosus* (STREETS, 1872) und leiten aus den Unterschieden zwischen den Larven der beiden Arten eine Bestätigung für die Gattung *Madarateuchtus* ab, die für *C. vanderhorsti* aufgestellt wurde (siehe Diskussion).

OSAWA (1995) teilte die von MURAOKA & KONISHI (1987) etablierten Gruppen der *Petrolisthes*-Larven weiter ein. So teilte er deren Gruppe I aufgrund des Vorhandenseins bzw. Fehlens des Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium in OSAWAS Gruppen 1 und 2. OSAWAS Gruppe 3 entspricht MURAOKA & KONISHIS Gruppe II. MURAOKA & KONISHIS Gruppe III wurde von OSAWA in die Gruppen 4, 5 und 6 unterteilt, er grenzte *P. platymerus* (Gruppe 5) ab, da dieser Art die zusätzliche zentrale Fiederborste am Telson der zweiten Zoea fehlt (siehe oben) und er stellte *P. cinctipes* in seine Gruppe 6, da diese als einzige Art im ersten Zoea-Stadium eine lange Fiederborste am Außenrand des dritten Gliedes des Endopoditen des ersten Maxillipeden besitzt (siehe GONOR & GONOR, 1973).

Aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit der Adulten vermutete OSAWA (1995), ohne deren Larven zu kennen, dass die Typusart *P. violaceus* zusammen mit *P. cinctipes* in seine Gruppe 6 gehöre. WEHRTMANN ET AL. (1997) beschrieben die Larven von *P. violaceus*, jedoch fehlt das OSAWAS Gruppe 6 definierende Merkmal (siehe oben) bei dieser Art.

OSAWA (1995) diskutierte eine große Ähnlichkeit der Larven von *Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837) und den damals fünf indo-westpazifischen Arten seiner Gruppe 4, die sich durch einen zusätzlichen kleinen Stachel auf den lateralen Telsonstacheln der ersten Zoea auszeichnen. OSAWA (1997) stellte innerhalb seiner Gruppe 4 der *Petrolisthes*-Larven die zehn indo-westpazifischen Arten *P. rufescens* (HELLER, 1861), *P. lamarckii* (LEACH, 1820), *P. boscii* (AUDOUIN, 1826), *P. coccineus* (OWEN, 1839), *P. melini* NAKASONE & MIYAKE, *P. pubescens* STIMPSON, 1858, *P. asiaticus* (LEACH, 1820), *P. hastatus* STIMPSON, 1858, *P. moluccensis* (DE MAN, 1888) und *P. tomentosus* (DANA, 1852) den ostpazifischen bzw. westatlantischen Arten *P. armatus* GIBBES, 1850, *P. eriomerus* STIMPSON, 1871, *P. granulosus* (GUÉRIN, 1835), *P. laevigatus* (GUÉRIN, 1835), *P. magdalenensis* WERDING, 1978, *P. tonsorius* HAIG, 1960, *P. tridentatus* STIMPSON, 1859 und *P. zacae* HAIG, 1968 gegenüber. Alle aufgezählten indo-westpazifischen Arten bis auf *P. boscii* besitzen den zusätzlichen

kleinen Stachel auf den lateralen Telsonstacheln der ersten Zoea, während dieser bei allen ostpazifischen bzw. westatlantischen Arten fehlt. Er folgerte daraus, dass eine nähere phylogenetische Beziehung zwischen den zehn indo-westpazifischen Arten und *N. maculatus* bestehen könnte, als zwischen den indo-westpazifischen und den Neuwelt-Arten der Gattung *Petrolisthes*.

HERNÁNDEZ, ET AL (2000) beschrieben mit den Larven von *Petrolisthes politus* (GRAY, 1831) den ersten Fall eines zusätzlichen kleinen Stachels auf den lateralen Telsonstacheln bei einer nicht aus dem Indo-Westpazifik stammenden Art. Aufgrund dieser Tatsache schlugen sie vor für *P. politus* und die indo-westpazifischen Arten *P. rufescens*, *P. lamarckii*, *P. coccineus*, *P. melini* und *P. pubescens*, die alle diesen zusätzlichen Telsonstachel besitzen, eine eigene Larven-Gruppe zu etablieren. Sie ließen dabei jedoch mit *P. asiaticus*, *P. hastatus*, *P. moluccensis* und *P. tomentosus* die vier weiteren indo-westpazifischen Arten außer Acht, für die dieses Merkmal zu diesem Zeitpunkt bereits beschrieben war (siehe oben; OSAWA, 1997). Gleichzeitig bestritten sie die morphologische Übereinstimmung der lateralen Telsonstacheln von *Neopetrolisthes*- und *Petrolisthes*-Arten, da sie aus der damals einzigen veröffentlichten Beschreibung von *Neopetrolisthes*-Larven (vgl. SANKARANKUTTY & BWATHONDI, 1974) schlossen, es handle sich um „minute spines on the lateral margin of the telson instead of bifid lateral spines“. Später veröffentlichten FUJITA & OSAWA (2003) ausführliche Beschreibungen der Larven von *N. maculatus* und *N. spinatus* (OSAWA & FUJITA, 2001) und konnten zeigen, dass es sich in beiden Fällen um die gleiche morphologische Ausprägung der lateralen Telsonstacheln handelt.

FUJITA ET AL, 2002 beschrieben die Larven von *Petrolisthes unilobatus* HENDERSON, 1888 und stellten eine neue Larvengruppe (OSAWAs Gruppe 7) für diese Art auf. Sie ist die einzige bekannte Porzellaniden-Art, deren erste Zoea einen fünfgliedrigen Endopoditen am ersten Maxillipeden, fünf lange Fiederborsten am proximalen Rand des Scaphognathiten der Maxilla und nur eine zusätzliche mediane Fiederborste am hinteren Telsonrand der zweiten Zoea besitzt.

Nachdem OSAWA (1998) unter anderem zwei Arten der Gattung *Petrolisthes* in die neue Gattung *Novorostrum* stellte, beschrieb er die Larven von *Novorostrum indicum* (DE MAN, 1893) und *Novorostrum decorocrus* OSAWA, 1998. Er stellte die große Ähnlichkeit der Larven dieser beiden Arten zu denen von *P. elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus* fest, ohne die

Novorostrum-Larven jedoch seinen Larvengruppen 1 bzw. 2 zuzuordnen. Gleichzeitig bemerkte er mit der Beborstung des Maxillenendopoditen der *Novorostrum*-Arten ein charakteristisches Larvenmerkmal für seine neue Gattung.

Die von LEBOUR (1943) vorgeschlagene Einteilung wird auch heute noch allgemein akzeptiert und ihre Gruppen wurden von vielen Autoren um Vertreter anderer Gattungen ergänzt. Besonderheiten einiger Arten die sich nicht mit diesen Gruppierungen in Übereinstimmung bringen lassen wurden zumeist als Anlass genommen diese Einteilung in Frage zu stellen. Einige Autoren versuchten weitere Larvengruppen mit meist nur wenigen Arten zu etablieren, eine Zusammenfassung der bis heute bekannten Larvalmerkmale und -gruppierungen fehlt jedoch. Die zahlreichen Veröffentlichungen von OSAWA und Mitarbeitern (siehe oben) über die Larven der Gattung *Petrolisthes* sind die einzigen Arbeiten, die sich intensiv mit einer größeren Anzahl von Larven beschäftigen. Die in diesen Arbeiten aufgestellten „Gruppierungen“ zeigen jedoch meist nur Abweichungen einzelner Arten auf, statt Gemeinsamkeiten von Artengruppen zu suchen. In vielen Fällen wurden larvale Merkmale beschrieben, die gegen die heute anerkannte Einteilung der Porcellanidae sprechen, zumeist wurde jedoch die Aussagekraft solcher Merkmale in Frage gestellt, anstatt die auf Adultmerkmalen beruhenden Gruppierungen in Frage zu stellen.

In dieser Arbeit wird erstmals die gesamte verfügbare Literatur über die Larven der Porcellanidae kritisch betrachtet, vergleichend aufbereitet und durch eigene Beschreibungen der Larvalstadien einer größeren Zahl von Porzellaniden-Arten ergänzt. Die auf larvalmorphologischen Daten beruhenden Ergebnisse werden mit den heute anerkannten adultmorphologischen Gruppierungen verglichen. Erstmals ist es möglich auch molekularbiologische Daten mit den larvalmorphologischen Erkenntnissen zu vergleichen.

2 Material und Methoden

2.1 Eigenes Material und Datengrundlage

Im folgenden Abschnitt werden die heute gültigen Gattungen der Familie Porcellanidae kurz charakterisiert. Im Anschluss an die Beschreibung der einzelnen Gattungen sind die dieser Arbeit zugrunde liegenden Arten und die verwendeten Publikationen zu deren Larvalmorphologie, sowie die im Rahmen dieser Arbeit angefertigten Larvalbeschreibungen aufgelistet. In einigen Fällen hat sich seit der Beschreibung der Larven der Name der Art verändert. In diesen Fällen sind die Arten unter ihrem jeweils gültigen Namen aufgeführt und der in der Originalveröffentlichung aufgeführte Artnamen vermerkt.

Es wird von einem Bestand von etwa 240 Porzellaniden-Arten ausgegangen, die sich auf 26 Gattungen verteilen. Nachdem auch in den letzten Jahren noch eine ganze Reihe neuer Arten beschrieben wurden, ist davon auszugehen, dass deutlich über 250 Porzellaniden existieren. Zur Zeit werden Revisionen von mindestens zwei Gattungen (*Petrolisthes* und *Polyonyx*) vorbereitet, so dass sich in Zukunft auch Änderungen in der Anzahl der Gattungen ergeben werden (WERDING, PERSÖNLICHE MITTEILUNG).

***Alliaporcellana* NAKASONE & MIYAKE, 1969**

Die Gattung *Alliaporcellana* ist mit ihren fünf Arten eine rein indo-westpazifische Gattung, von keiner der Arten wurden Beschreibungen der Larven veröffentlicht.

***Allopetrolisthes* HAIG, 1960**

Die Gattung *Allopetrolisthes* beschränkt sich mit ihren drei Arten auf den Ostpazifik, lediglich von *A. angulosus* sind die Larven bekannt.

A. angulosus GUÉRIN, 1835

aus WEHRTMANN ET AL, 1996

***Ancylocheles* HAIG, 1978**

Die Gattung *Ancylocheles* besteht aus zwei Arten, eine aus dem Indo-Westpazifik, die andere aus dem Ostatlantik. Die Larven der indo-westpazifischen Art *A. gravelei* wurden unter dem Namen *Porcellana gravelei* beschrieben.

A. gravelei (SANKOLLI, 1963) aus SHENOY & SANKOLLI, 1976

- die Larven wurden unter dem Namen *Porcellana gravelei* SANKOLLI, 1963 beschrieben.

***Capilliporcellana* HAIG, 1978**

Aus der Gattung *Capilliporcellana* sind drei Arten bekannt, eine aus dem Ostatlantik und zwei aus dem Indo-Westpazifik. Von keiner der Arten sind Larvalstadien bekannt.

***Clastotoechus* HAIG, 1960**

Aus der rein amerikanischen Gattung *Clastotoechus* wurden sechs Arten beschrieben, zwei aus dem Westatlantik und vier aus dem Ostpazifik. Von beiden westatlantischen Arten (*C. nodosus* und *C. vanderhorsti*) sind auch die Larven beschrieben worden. Larvenbeschreibungen der ostpazifischen Vertreter fehlen.

C. nodosus (STREETS, 1872) aus HERNÁNDEZ ET AL, 2003

C. vanderhorsti (SCHMITT, 1924) aus SCHOPPE, 1994

***Enesteoides* Johnson, 1970**

Die Gattung *Enesteoides* kommt mit einer Art im Ostatlantik und vier Arten im Indo-Westpazifik vor, nur von der indo-westpazifischen Art *Enesteoides ornatus* wurde das erste Zoea-Stadium beschrieben.

E. ornatus (STIMPSON, 1858) aus KO, 2001

***Euceramus* STIMPSON, 1858**

Aus der rein amerikanischen Gattung *Euceramus* wurden drei Arten beschrieben, eine aus dem Westatlantik und zwei aus dem Ostpazifik, lediglich von der westatlantischen Art *Euceramus praelongus* wurde auch eine Beschreibung der Larven veröffentlicht. Von keiner der ostpazifischen Arten liegen Larvalbeschreibungen vor.

E. praelongus (STIMPSON, 1860) aus ROBERTS, 1968

***Heteroporcellana* HAIG, 1978**

Die monospezifische Gattung *Heteroporcellana* ist auf den Ostpazifik beschränkt. Von den Larven der einzigen Art *H. corbicola* (HAIG, 1960) liegt keine Beschreibung vor.

***Liopetrolisthes* HAIG, 1960**

Die Gattung *Liopetrolisthes* ist auf den Ostpazifik beschränkt und umfasst lediglich zwei Arten. Von keiner der Arten liegen Beschreibungen der Larven vor..

***Lissoporcellana* HAIG, 1978**

Von den acht Arten der rein indo-westpazifischen Gattung *Lissoporcellana* wurde nur für *L. streptochiroides* eine Beschreibung der Larven veröffentlicht.

***L. streptochiroides* (DE MAN, 1888)**

aus SHEPHERD, 1969

- die Larven wurden unter dem Namen *Pisidia streptochiroides* DE MAN, 1888 beschrieben.

***Megalobrachium* STIMPSON, 1858**

Die rein amerikanische Gattung *Megalobrachium* enthält zwölf Arten. Die Larven von *M. mortenseni* werden im Rahmen dieser Arbeit zum ersten mal beschrieben. Damit liegen Larvalbeschreibungen von allen vier westatlantischen Arten vor, während nur von einer der acht ostpazifischen Arten eine Beschreibung der Larven zur Verfügung steht, hierbei handelt es sich um *M. pacificum*, dessen Larven unter dem Namen *M. poeyi* beschrieben wurden.

***M. mortenseni* HAIG, 1962**

siehe Anhang Seite 1

***M. pacificum* (GORE & ABELE, 1974)**

aus GORE, 1971A

- die Larven wurden unter dem Namen

Megalobrachium poeyi GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1855 aus dem Ostpazifik beschrieben.

***M. poeyi* GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1855**

aus GORE, 1971A

***M. roseum* (RATHBUN, 1900)**

aus HERNÁNDEZ ET AL, 2002

M. soriatum (SAY, 1818)aus GORE, 1973A

***Minyocerus* STIMPSON, 1858**

Die rein amerikanische Gattung *Minyocerus* hat je einen westatlantischen und einen ostpazifischen Vertreter. Von der westatlantischen Art *Minyocerus angustus* wurde eine Beschreibung des ersten Zoea-Stadiums veröffentlicht. Eine qualitativ hochwertigere Beschreibung aller Stadien wurde angefertigt, jedoch noch nicht veröffentlicht (HERNÁNDEZ, PERSÖNLICHE MITTEILUNG).

M. angustus (DANA, 1852)aus HERNÁNDEZ ET AL, 1996

***Neopetrolisthes* MIYAKE, 1937**

Die Gattung *Neopetrolisthes* ist mit ihren drei Arten rein indo-westpazifisch. Der häufig in der Literatur zu findende Name *N. oshimai* MIYAKE wird als Synonym von *N. maculatus* angesehen, wobei sich *N. oshimai* auf eine Farbvariante mit größeren, unregelmäßigen Flecken bezieht (blotched colour morph) und *N. maculatus* meist auf eine Farbvariante mit einem gleichmäßig verteilten feinen Punktmuster (spotted colour morph). Jeweils das erste Zoea-Stadium dieser beiden Farbvarianten von *N. maculatus* werden im Rahmen dieser Arbeit beschrieben. Des weiteren liegen Beschreibungen beider Zoea-Stadien beider Farbvarianten dieser Art und eine Beschreibung beider Zoea-Stadien von *N. spinatus* vor.

N. maculatus (H. MILNE EDWARDS, 1837)

-
- spotted colour morph aus FUJITA & OSAWA, 2003
 - spotted colour morph: Herkunft unbekannt, Tiere wurden im Aquarienhandel erworben, (siehe Anhang Seite 7)
 - blotched colour morph: aus FUJITA & OSAWA, 2003
 - blotched colour morph: Herkunft unbekannt, Tiere wurden im Aquarienhandel erworben, (siehe Anhang Seite 10)

N. spinatus OSAWA & FUJITA, 2001aus FUJITA & OSAWA, 2003

***Neopisosoma* HAIG, 1960**

Die rein amerikanische Gattung *Neopisosoma* besteht aus sieben Arten, von diesen leben vier im Westatlantik und drei im Ostpazifik. Lediglich von zwei der westatlantischen Arten wurden Larvalbeschreibungen veröffentlicht.

<u><i>N. angustifrons</i> (BENEDICT, 1901)</u>	<u>aus GORE, 1977</u>
--	-----------------------

<u><i>N. neglectum</i> WERDING, 1986</u>	<u>aus WERDING & MÜLLER, 1990</u>
--	---------------------------------------

***Novorostrum* OSAWA, 1998**

Von zwei der drei Arten der rein indo-westpazifischen Gattung *Novorostrum* wurden Beschreibungen der Larven veröffentlicht.

<u><i>N. indicum</i> (DE MAN, 1893)</u>	<u>aus OSAWA, 2000</u>
---	------------------------

<u><i>N. decorocrus</i> OSAWA, 1998</u>	<u>aus FUJITA & OSAWA, 2005</u>
---	-------------------------------------

***Ortochela* GLASSELL, 1936**

Die einzige Art der Gattung *Ortochela*, *O. pumila* GLASSELL, 1936, kommt ausschließlich im Ostpazifik vor. Die Larven dieser Art wurden bis jetzt noch nicht beschrieben.

***Pachycheles* WARD, 1942**

Pachycheles ist mit weltweit 43 Arten die zweitgrößte Porzellaniden-Gattung. Im Indo-Westpazifik kommen elf Arten vor, im Ostatlantik drei, im Westatlantik zwölf und im Ostpazifik 18. *P. chacei* und *P. monilifer* kommen sowohl im Westatlantik, als auch im Ostpazifik vor. Im Rahmen dieser Arbeit werden beide Zoea-Stadien und die Megalopa von *P. chacei*, das erste Zoea-Stadium von *P. pilosus* und *P. riisei*, jeweils das erste Zoea-Stadium zweier morphologischer Varianten von *P. serratus* und beide Zoea-Stadien von *P. susanae* beschrieben. Damit stehen insgesamt Beschreibungen zumindest des ersten Zoea-Stadiums von zwölf Arten zur Verfügung, darunter fünf der zwölf westatlantischen, zwei der 18 ostpazifischen und fünf der zwölf indo-westpazifischen Arten. Von keiner der drei ostatlantischen Arten liegt eine Beschreibung der Larven vor.

<i>P. chacei</i> HAIG, 1956	siehe Anhang Seite 13
<i>P. garciaensis</i> (WARD, 1942)	aus OSAWA, 1997B
<i>P. balssi</i> MIYAKE, 1943	aus KO, 1999
- die Larven wurden unter dem Namen <i>P. hertwigi</i> BALSS, 1913 beschrieben.	
<i>P. monilifer</i> (DANA, 1852)	aus GORE, 1973B
<i>P. natalensis</i> (KRAUSS, 1843)	
- aus YAQOOB, 1979A	
- aus SHENOY & SANKOLLI, 1973	
<i>P. pilosus</i> (H. MILNE-EDWARDS, 1837)	siehe Anhang Seite 23
<i>P. pubescens</i> (HOLMES, 1900)	aus Gonor & Gonor, 1973
<i>P. riisei</i> (STIMPSON, 1859)	siehe Anhang Seite 26
<i>P. rudis</i> (STIMPSON, 1859)	aus KNIGHT, 1966
<i>P. sculptus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837)	aus OSAWA, 1997B
<i>P. serratus</i> (BENEDICT, 1901)	
- Variante mit beborsteten Scheren, aus RODRÍGUEZ ET AL, 2004	
- Variante mit beborsteten Scheren, siehe Anhang Seite 29	
- Variante mit unbeborsteten Scheren, siehe Anhang Seite 32	
<i>P. stevensii</i> STIMPSON, 1858	aus KONISHI, 1987
<i>P. susanae</i> GORE & ABELE, 1973	siehe Anhang Seite 35
<i>P. tomentosus</i> HENDERSON, 1893	aus TIRMIZI & YAQOOB, 1979

***Parapetrolisthes* HAIG, 1962**

Parapetrolisthes ist monospezifisch und gleichzeitig, die einzige endemisch-westatlantische Gattung der Porcellanidae, das erste Zoea-Stadium der einzigen Art (*Parapetrolisthes tortugensis*) wird in dieser Arbeit beschrieben. Die phylogenetisch relevanten Merkmale des zweiten Zoea-Stadiums wurden anhand eines einzelnen beschädigten Exemplars überprüft.

P. tortugensis (GLASSELL, 1945)

siehe Anhang Seite 41

***Petrocheles* MIERS, 1876**

Die indo-westpazifische Gattung *Petrocheles* enthält zwei Arten, *Petrocheles australiensis* im gemäßigten Südastralien und *Petrocheles spinosus* um Neuseeland. Von der letzteren wurden die Larven beschrieben. Von den Larven von *P. australiensis* liegt lediglich ein sehr knapper Vergleich mit den Larven von *P. spinosus* vor. Diese Gattung ist einzigartig innerhalb der Porcellanidae, da ihre Arten nicht wie, soweit bekannt, alle anderen Porcellanidae zwei, sondern fünf Zoea-Stadien besitzen.

P. australiensis (MIERS, 1876)

nach GURNEY, 1924 aus WEAR, 1965

P. spinosus (MIERS, 1876)

aus WEAR, 1965

***Petrolisthes* LEACH, 1820**

Petrolisthes ist mit ihren weltweit etwa 100 Arten, die mit Abstand größte Gattung der Porcellanidae. Im Rahmen dieser Arbeit werden beide Zoea-Stadien und die Megalopa von *P. bolivarensis*, beide Zoea-Stadien von *P. caribensis* und *P. rosariensis* und die erste Zoea von *P. columbiensis*, *P. dissimulatus*, *P. edwardsii*, *P. haigae*, *P. jugosus*, *P. lewisii*, *P. magdalenensis*, *P. marginatus*, *P. ortmanni*, *P. quadratus*, *P. tonsorius* und *P. tridentatus* beschrieben. Darüber hinaus werden einige Zoea-Stadien von drei Farbvarianten von *P. galathinus* beschrieben, darunter die der ostpazifischen Variante. Ergänzend wurden im Rahmen dieser Arbeit die ersten Zoeas von *P. armatus* und *P. politus* untersucht, um diese mit den bereits von anderen Autoren veröffentlichten Beschreibungen zu vergleichen.

Im Ostatlantik kommen drei Arten der Gattung vor, von denen zwei (*P. armatus* und *P. marginatus*) auch in anderen Faunenregionen zu finden sind. Von beiden Arten sind die Larvenstadien bekannt, jedoch wurden diese nicht anhand von Exemplaren aus dem

Ostatlantik, sondern im Falle von *P. armatus* aus dem Westatlantik und Ostpazifik und im Falle von *P. marginatus* aus dem Westatlantik beschrieben. Im Westatlantik ist diese Gattung mit 17 Arten vertreten. Insgesamt liegen von 15 dieser Arten Larvenbeschreibungen vor. Im Ostpazifik finden sich 41 Arten, für 15 von ihnen stehen auch Beschreibungen der Larven zur Verfügung. Vier der ostpazifischen Arten kommen auch im Westatlantik vor. Von 16 der insgesamt 39 indo-westpazifischen Arten der Gattung wurden Beschreibungen der Larven veröffentlicht.

P. armatus (GIBBES, 1850)

- von Tieren aus dem Westatlantik, aus GORE, 1970
- von Tieren aus dem Ostpazifik, aus GORE, 1972A

P. asiaticus (LEACH, 1820)

aus OSAWA, 1997A

P. bolivarensis (WERDING & KRAUS, 2003)

siehe Anhang Seite 44

P. boscii (AUDOUIN, 1826)

- aus YAQOOB, 1979B

P. carinipes (HELLER, 1861)

siehe *P. melini* MIYAKE & NAKASONE

P. caribensis WERDING, 1983

siehe Anhang Seite 53

P. cinctipes (RANDALL, 1839)

aus GONOR & GONOR, 1973

P. coccineus (OWEN, 1839)

aus OSAWA, 1995

P. columbiensis WERDING, 1983

siehe Anhang Seite 59

P. dissimulatus GORE, 1983

siehe Anhang Seite 62

P. edwardsii (DE SAUSSURE, 1853)

siehe Anhang Seite 65

P. elongatus (H. MILNE EDWARDS, 1837)

- aus GREENWOOD, 1965
- aus WEAR, 1964B

P. eriomerus STIMPSON, 1871

aus GONOR & GONOR, 1973

P. galathinus (BOSC, 1802)

- nicht näher bezeichnete Variante, aus HUNI, 1979
- Farbvariante "stripes", siehe Anhang Seite 68
- Farbvariante „spots“, siehe Anhang Seite 71
- Farbvariante "Eastern Pacific", siehe Anhang Seite 77

P. granulosus (GUÉRIN, 1835)

aus SAELZER ET AL, 1986

P. haigae CHACE, 1962

siehe Anhang Seite 80

P. hastatus (STIMPSON, 1858)

aus OSAWA, 1997A

P. japonicus (DE HAAN, 1849)

- aus MURAOKA & KONISHI, 1987
- aus OSAWA, 1995

P. jugosus (STREETS, 1872)

siehe Anhang Seite 83

P. lamarckii (LEACH, 1820)

aus Shenoy & Sankolli, 1975

P. lewisi (GLASSELL, 1936)

siehe Anhang Seite 86

P. magdalenensis WERDING, 1978

siehe MÜLLER & WERDING, 1990

P. marginatus Stimpson, 1859

siehe Anhang Seite 89

P. melini MIYAKE & NAKASONE

aus OSAWA, 1995

- Die Larven wurden in OSAWA, 1995 als *P. carinipes* (HELLER, 1861) bezeichnet, OSAWA, 1997 gibt an dass die Tiere falsch bestimmt worden waren und dass es sich statt dessen um Larven von *P. melini* MIYAKE & NAKASONE handelt. Dieser Artname taucht allerdings in der zugänglichen Literatur nicht wieder auf. Somit bleibt die Identität der Larven ungeklärt.

P. moluccensis (DE MAN, 1888) aus OSAWA, 1997A

P. novaezelandiae FILHOL, 1837

- aus GREENWOOD, 1965
- aus WEAR, 1964A

P. ornatus PAULSON, 1875 aus YAQOOB, 1977

P. ortmanni NOBILI, 1901 siehe Anhang Seite 92

P. platymerus HAIG, 1960 aus GORE, 1972B

P. politus (GRAY, 1831) aus HERNÁNDEZ ET AL, 2000

P. pubescens STIMPSON, 1858 aus OSAWA, 1995

P. quadratus BENEDICT, 1901 siehe Anhang Seite 95

P. rosariensis WERDING, 1978 siehe Anhang Seite 98

P. rufescens (HELLER, 1861) aus YAQOOB, 1974

P. tomentosus (DANA, 1852) aus OSAWA, 1997A

P. tonsorius HAIG, 1960

- aus PELLEGRINI & GAMBA, 1985
- siehe Anhang Seite 104

***P. tridentatus* STIMPSON, 1858**

- aus dem Ostpazifik, aus GORE, 1971C
- aus dem Westatlantik, siehe Anhang Seite 105

***P. unilobatus* HENDERSON, 1888**

aus FUJITA ET AL, 2002

***P. violaceus* (Guérin, 1831)**

aus WEHRTMANN ET AL, 1997

***P. zaca* HAIG, 1968**

aus GORE, 1975

***Pisidia* LEACH, 1820**

Die erste Zoea von *P. brasiliensis* wird im Rahmen dieser Arbeit erstmals beschrieben. Damit liegen von zwei der weltweit zwölf Arten der Gattung *Pisidia* Beschreibungen der Larven vor. Dieses sind die der einzigen westatlantischen Art *P. brasiliensis* und die von *P. dispar* einer von sieben indo-westpazifischer Arten. Weder von den drei ostatlantischen, noch von der einzigen ostpazifischen Art der Gattung wurden Larven beschrieben.

***P. brasiliensis* HAIG, 1968**

siehe Anhang Seite 106

***P. dispar* (STIMPSON, 1858)**

aus SHEPHERD, 1969

***Polyonyx* STIMPSON, 1858**

Die in allen vier Faunenregionen vorkommende Gattung *Polyonyx* besteht heute aus 20 Arten, von sechs dieser Arten wurden Larvalbeschreibungen veröffentlicht. Darunter die der einzigen westatlantischen Art *P. gibbesi*, einer der beiden ostpazifischen Arten und Beschreibungen der Larven von vier der sieben indo-westpazifischen Arten. Von keiner der drei ostatlantischen Arten der Gattung liegen Larvalbeschreibungen vor.

***P. cometes* WALKER, 1887**

aus NG & NAKASONE, 1993

***P. gibbesi* HAIG, 1956**

aus GORE, 1968

***P. hendersoni* SOUTHWELL, 1909**

aus SHENOY & SANKOLLI, 1973B

P. loimicola SANKOLLI, 1965

aus SHENOY & SANKOLLI, 1973B

P. nitidus LOCKINGTON, 1878

aus KNIGHT, 1966

- die Larven wurden unter dem Namen *P. quadriungulatus* GLASSELL, 1935 beschrieben.

P. transversus (HASWELL, 1882)

aus SHEPHERD, 1969

***Porcellana* LAMARCK, 1801**

Von drei der weltweit elf Arten der Gattung *Porcellana* liegen Beschreibungen der Larven vor. Darunter die der einzigen ostatlantischen Art *P. platycheles* und zweier der drei westatlantischen Arten. Von den jeweils drei ostpazifischen bzw. indo-westpazifischen Arten liegen keine Larvalbeschreibungen vor.

P. platycheles (PENNANT, 1777)

aus GONZÁLEZ-GORDILLO ET AL, 1996

P. sayana (LEACH, 1820)

aus HERNÁNDEZ ET AL, 1998

P. sigsbeiana A. MILNE EDWARDS, 1880

aus GORE, 1971

***Porcellanella* WHITE, 1852**

Die Gattung *Porcellanella* ist mit ihren beiden Arten auf den Indo-Westpazifik beschränkt. Von keiner der beiden Arten wurde eine Beschreibung der Larvalstadien veröffentlicht.

***Pseudoporcellanella* SANKARANKUTTY, 1961**

Pseudoporcellanella ist eine monospezifische Gattung des Indo-Westpazifiks. Die Larven ihrer einzigen Art *P. manoliensis* SANKARANKUTTY, 1961 wurden bisher nicht beschrieben.

***Raphidopus* STIMPSON, 1858**

Die rein indo-westpazifische Gattung *Raphidopus* besteht aus zwei Arten. Von einer der Arten steht eine Beschreibung der Larvalstadien zur Verfügung.

R. indicus (HENDERSON, 1893)

aus SHENOY ET AL, 1986

***Ulloaia* GLASSELL, 1938**

Ulloaia ist eine monospezifische Gattung des Ostpazifiks. Die Larven ihrer einzigen Art *U. perpusillia* GLASSELL, 1938 wurden bisher nicht beschrieben.

2.2 Sammlung und Transport der Muttertiere

Während Forschungsaufenthalten in den Jahren 2001, 2002 und 2003 an der kolumbianischen Karibikküste wurden eiertragende Weibchen der dort vorkommenden Arten gesammelt. In den meisten Fällen geschah dies schnorchelnd, lediglich Exemplare der tiefer lebenden Art *Parapetrolisthes tortugensis* wurden mit Taucherausrüstung an einem Riffhang in 7 bis 10m Tiefe gesammelt. Die Tiere wurden in Kunststofftüten mit natürlichem Meerwasser zum Labor transportiert und dort entweder bis zum Schlupf der Larven, oder bis zum Transport nach Deutschland in Kunststoffschalen mit 100-1000 ml Wasser zwischengehältet. Um Probleme mit der Wasserqualität zu vermeiden wurden die Tiere sofort nach Ankunft im Labor in künstliches Meerwasser umgesetzt, welches aus einer zuvor abgewogenen Menge künstlichen Meersalzes (Tropic Marine®) und vor Ort erhältlichem Trinkwasser angemischt wurde. Auf diese Weise lässt sich eine ständige Versorgung mit keimfreiem Ersatzwasser mit stets gleichbleibender Ausgangsqualität gewährleisten. Der Transport der Muttertiere über längere Strecken (Kolumbien-Deutschland) erfolgte mit jeweils bis zu fünf Tieren in handelsüblichen 500 ml PET-Trinkwasser-Flaschen mit etwa 150 ml künstlichem Meerwasser.

2.3 Aufzucht der Larven

Unter den oben beschriebenen Hälterungsbedingungen schlüpfen die Larven in ausreichender Zahl um morphologische Untersuchungen am ersten Zoea-Stadium durchzuführen. Um Larven des zweiten Zoea-Stadiums bzw. Megalopas zu erhalten müssen die Larven für bis zu zwei Wochen unter geeigneten Bedingungen gehalten und mit Nahrung versorgt werden. Um dies unter verschiedenen Bedingungen zu ermöglichen wurden vier verschiedene Kultursysteme erprobt.

1) Petrischalen

Petrischalen mit 9 cm Durchmesser wurden mit 50 ml Meerwasser gefüllt. Um eine konstante Wassertemperatur von 26 °C zu gewährleisten wurden die Petrischalen während der gesamten Entwicklungsdauer der Larven in Klimaschränken aufbewahrt (siehe Abbildung 1). Jede der Petrischalen wurde zu Beginn der Versuche je nach Größe der Larven mit fünf bis zehn Larven (100-200 Individuen/Liter) besetzt. Die Larven wurden täglich mit etwa zehn bis 20 frisch geschlüpften *Artemia*-Nauplien pro Porzellaniden-Larve gefüttert. Tote und ältere *Artemia*-Nauplien die nicht gefressen wurden, wurden vor jeder neuen Fütterung entfernt. Dies geschah entweder durch abpipettieren der Artemien und anschließendem Auffüllen der

Petrischalen mit frischem Meerwasser, oder durch Umsetzen der Porzellaniden-Larven in neue Petrischalen, die wiederum mit 50 ml Meerwasser gefüllt waren.



Abbildung 1. Kultur von Porzellaniden-Larven in Petrischalen: links) Petrischalen im Klimaschrank, rechts) Klimaschrank (Memmert®) mit Petrischalenkulturen (Erklärung siehe Text).

Diese Methode wurde in den Labors der JLU, Giessen, Deutschland angewendet. Mit der gleichen Methode wurden aber auch Larven in den Labors des INVEMAR, Santa Marta, Kolumbien und des CEINER, Islas del Rosario, Kolumbien kultiviert. Da diese Labors klimatisiert waren, konnte auf den Klimaschrank verzichtet werden.

2) 2000 ml-Schalen

Runde Kunststoffschalen (Abbildung 2) mit 20 cm Durchmesser und 10 cm Höhe wurden mit etwa 1500 ml Meerwasser gefüllt. Über einen Luftschlauch mit aufgesteckter Glaspipette wurde das Wasser in Bewegung gehalten und mit Sauerstoff versorgt. Um eine konstante Wassertemperatur zu gewährleisten wurde die Raumtemperatur während der gesamten Entwicklungsdauer der Larven konstant bei 25 °C gehalten. Jede der Schalen wurde zu Beginn der Versuche mit bis zu 30 Porzellaniden-Larven (20 Individuen/Liter) besetzt. Die Larven wurden täglich mit etwa zehn bis 20 frisch geschlüpften *Artemia*-Nauplien pro Porzellaniden-Larve gefüttert. Tote und ältere *Artemia*-Nauplien die nicht gefressen wurden, wurden vor jeder neuen Fütterung mit Hilfe einer Saugflasche entfernt. Das abgesaugte Wasser wurde durch frisches künstliches Meerwasser ersetzt. Jeden zweiten Tag wurden zusätzlich 500 bis 1000 ml Wasser gewechselt.



Abbildung 2. Kultur von Porzellanidenlarven in 2000 ml-Schalen: links) Seitenansicht einer Kulturschale, rechts) Kulturschale von oben (Erklärung siehe Text).

Diese Methode wurde in den Labors der JLU, Giessen, Deutschland angewendet. Mit der gleichen Methode wurden aber auch Larven in den Labors des INVEMAR, Santa Marta, Kolumbien und des CEINER, Islas del Rosario, Kolumbien kultiviert.

3) 2000 ml-Schalen mit Durchfluss

Als Kulturgefäße wurden die unter 2) beschriebenen runden Kunststoffschalen verwendet. Ein Zylinder von 4 cm Durchmesser aus 100 µm Gaze wurde in der Mitte der Schalen auf deren Boden befestigt. Zwölf dieser Schalen wurden um eine Kunststoffwanne der gleichen Höhe gestellt. Die Schalen und die Kunststoffwanne wurden durch U-Rohre verbunden, diese reichten vom Zentrum des Gaze-Zylinders in die Kunststoffwanne. Mit Hilfe einer Pumpe wurde Wasser aus der Kunststoffwanne in ein höher liegendes Aquarium gepumpt, von wo aus es durch einen Oberflächenabfluss wieder in die Kunststoffwanne zurück fließt. Kunststoffschläuche mit 3 mm Durchmesser verbinden das obere Aquarium jeweils mit einer der Kulturschalen, durch die Schwerkraft getrieben fließt Wasser vom oberen Aquarium in die Kulturschalen, der Durchfluss kann über Quetsch-Hähne geregelt werden. Über ein Winkelstück wurde der Zulauf in die Kulturgefäße so eingestellt, dass er am Außenrand der Schalen parallel zur Wasseroberfläche erfolgt, dadurch wird der gesamte Wasserkörper in eine horizontale Kreisströmung versetzt. Der Wasserstand in den Kulturgefäßen kann über den Wasserstand in der Kunststoffwanne geregelt werden. Um eine konstante Wassertemperatur zu gewährleisten wurde die Raumtemperatur während der gesamten Entwicklungsdauer der Larven konstant bei 25 °C gehalten. Jede der Schalen wurde zu Beginn der Versuche mit bis zu 30 Porzellaniden-Larven (20 Individuen/Liter) besetzt. Die Larven wurden täglich mit etwa zehn bis 20 frisch geschlüpften *Artemia*-Nauplien pro

Porzellaniden-Larve gefüttert. Tote und ältere *Artemia*-Nauplien die nicht gefressen wurden, wurden täglich mit Hilfe einer Saugflasche entfernt, das abgesaugte Wasser (ca. 500 ml/Tag) wurde anschließend durch frisches Meerwasser ersetzt. Ein zusätzlicher Wasserwechsel wurde aufgrund des relativ großen Gesamtvolumens des Systems (mehr als 80 Liter) nicht durchgeführt. Um den Salzgehalt des Wassers konstant zu halten wurde das verdunstete Wasser täglich durch Süßwasser aufgefüllt.

4) 12 Liter-Schalen mit Durchfluss

Runde 12-Liter-Kunststoffschalen (Abbildung 3) in Form einer Halbkugel wurden mit einem seitlichen Überlaufrohr versehen, der Zulauf zu diesem Rohr wurde mit Hilfe eines 1 cm starken Plexiglasringes mit einem Durchmesser von 9 cm und 100- μ m-Gaze abgedeckt um ein Ausschwemmen der Larven und der Futterorganismen zu verhindern. Der Wasserzulauf erfolgte über ein senkrecht in der Mitte des Gefäßes stehendes Rohr, welches etwa einen Millimeter über dem Boden des Kulturgefäßes endet. Der Zulauf ist über einen Hahn regelbar. Das zulaufende Wasser verteilt sich entlang des Bodens des Gefäßes und strömt an den Seitenwänden nach oben. Auf diese Weise setzen sich keine Partikel am Boden des Gefäßes ab und es entsteht eine Auftriebsströmung die die Larven in der Schwebelage hält. Durch den Einbau eines T-Stückes in das senkrechte Zulaufrohr kann zusätzlich eine horizontale Kreisströmung erzeugt werden. Hierzu wurde auf den seitlichen Ausgang des T-Stückes ein Schlauch aufgesetzt, der am Rand der Schale in einem parallel zur Oberfläche liegenden 90°-Winkelstück endete. Zehn dieser Kulturgefäße wurden in den Wasserkreislauf eines 300-Liter-Meerwasseraquariums mit 50 kg „lebendem Riffgestein“ integriert.



Abbildung 3. Kultursystem für Porzellaniden-Larven: links) Auftriebssystem, rechts) System mit kombinierter Auftriebs- und horizontaler Kreisströmung (Erklärung siehe Text).

2.4 Fixierung, Aufbewahrung und Dokumentation der Morphologie der Larven

Die Larven wurden für eine spätere morphologische Bearbeitung in 4% Formaldehydlösung fixiert und in 70% Alkohol aufbewahrt. Um bei allen bearbeiteten Arten einen vergleichbaren Entwicklungszustand der Larven zu gewährleisten wurden Exemplare des ersten Zoea-Stadiums am Tag des Schlupfes und solche des zweiten Zoea-Stadiums bzw. Megalopas jeweils am Tag der Umwandlung fixiert. Zur Dokumentation der Morphologie wurden alle Extremitäten unter einer Wild M5 Stereolupe abpräpariert und mit Hilfe eines Mikroskops mit Camera lucida gezeichnet. Soweit möglich wurden bis zu fünf Exemplare eines jeden Stadiums der einzelnen Arten untersucht. Vom ersten Zoea-Stadium wurde die Lateralansicht der ganzen Larve und Detailzeichnungen der ersten Antenne, zweiten Antenne, Mandibel, ersten Maxille, zweiten Maxille, erster Maxilliped, zweiter Maxilliped und Telson angefertigt. Gleiches gilt für das zweite Zoea-Stadium. Von den Megalopas wurde soweit möglich die Dorsalansicht des Habitus und Detailzeichnungen der ersten Antenne, zweiten Antenne, Mandibel, ersten Maxille, zweiten Maxille, aller drei Maxillipeden, aller fünf Pereiopoden, der Pleopoden und des Schwanzfächers (sechstes Abdominalsegment mit Uropoden und Telson) angefertigt.

3 Ergebnisse

Alle bisher untersuchten Porzellaniden-Arten schlüpfen als Präzoea, welche sich nach einigen Stunden ohne eine Häutung zu durchlaufen in das erste Zoea-Stadium verwandelt. Alle Porzellaniden-Arten, deren Larvalentwicklung bis zum Megalopa-Stadium bekannt ist durchlaufen zwei Zoea-Stadien, die einzigen heute bekannten Ausnahmen stellen die beiden Arten der Gattung *Petrocheles* dar, die fünf Zoea-Stadien besitzen. Die Larven dieser Arten weisen einige morphologische Besonderheiten auf, die sie von allen anderen bekannten Arten unterscheiden. Die Larven der Arten der Gattung *Petrocheles* werden gesondert besprochen (siehe Diskussion). Die Zoeas der Porzellaniden-Arten, bei denen das Megalopa-Stadium unbekannt ist, bei denen also nicht zweifelsfrei geklärt werden konnte wie viele Zoea-Stadien sie durchlaufen, entsprechen in allen relevanten Merkmalen dem Entwicklungsstand der jeweils vergleichbaren Zoea-Stadien von Arten, bei denen der gesamte Entwicklungszyklus bekannt ist. Daher kann davon ausgegangen werden, dass auch diese Arten nur zwei Zoea-Stadien durchlaufen. Es kann weiterhin davon ausgegangen werden, dass es sich bei der ersten bzw. zweiten Zoea aller Porzellaniden-Arten die zwei Zoea-Stadien besitzen um homologe Stadien handelt, dass also die Reduktion auf zwei Larvenstadien innerhalb der Porcellanidae nur einmal stattgefunden hat. Die folgenden Ausführungen zur Morphologie der Zoea-Stadien beziehen sich ausschließlich auf die Larven der Arten mit zwei Zoea-Stadien.

3.1 Morphologie der Porzellaniden-Larven

Die Zoea-Larven der Porzellaniden (Abbildung 4) besitzen typischerweise einen langen Rostralstachel und zwei nach hinten gerichtete Hinterrandstacheln am Carapax. Der Carapax selbst ist ansonsten meist unbestachelt. Für *Raphidopus indicus*, *Polyonyx loimicola* (siehe SHENOY & SANKOLLI, 1986) wurde ein Supraorbitalstachel und für *Clastotoechus nodosus* (siehe HERNÁNDEZ ET AL 2003) ein Postorbitalstachel der zweiten Zoea beschrieben. Einige Vertreter der Gattung *Petrolisthes* besitzen am Unterrand des Carapax, nahe der Ansatzstelle der Hinterrandstacheln einige kleine nach unten gerichtete Stacheln (siehe Abbildung 4). Bei einigen Vertretern der Gattungen *Pachycheles* und *Petrolisthes* sind etwa die hinteren zwei Drittel des Carapaxunterrandes gesägt (vgl. Anhang), während dieser bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten glatt ist. Auf der Dorsalseite des Carapax finden sich bei vielen Arten meist zwei bis drei Paare kleiner Fiederborsten. Diese werden bei mikroskopischer Betrachtung leicht übersehen, daher ist es möglich, dass sie bei allen Porzellaniden-Zoeas vorkommen und von einigen Autoren lediglich übersehen wurden.

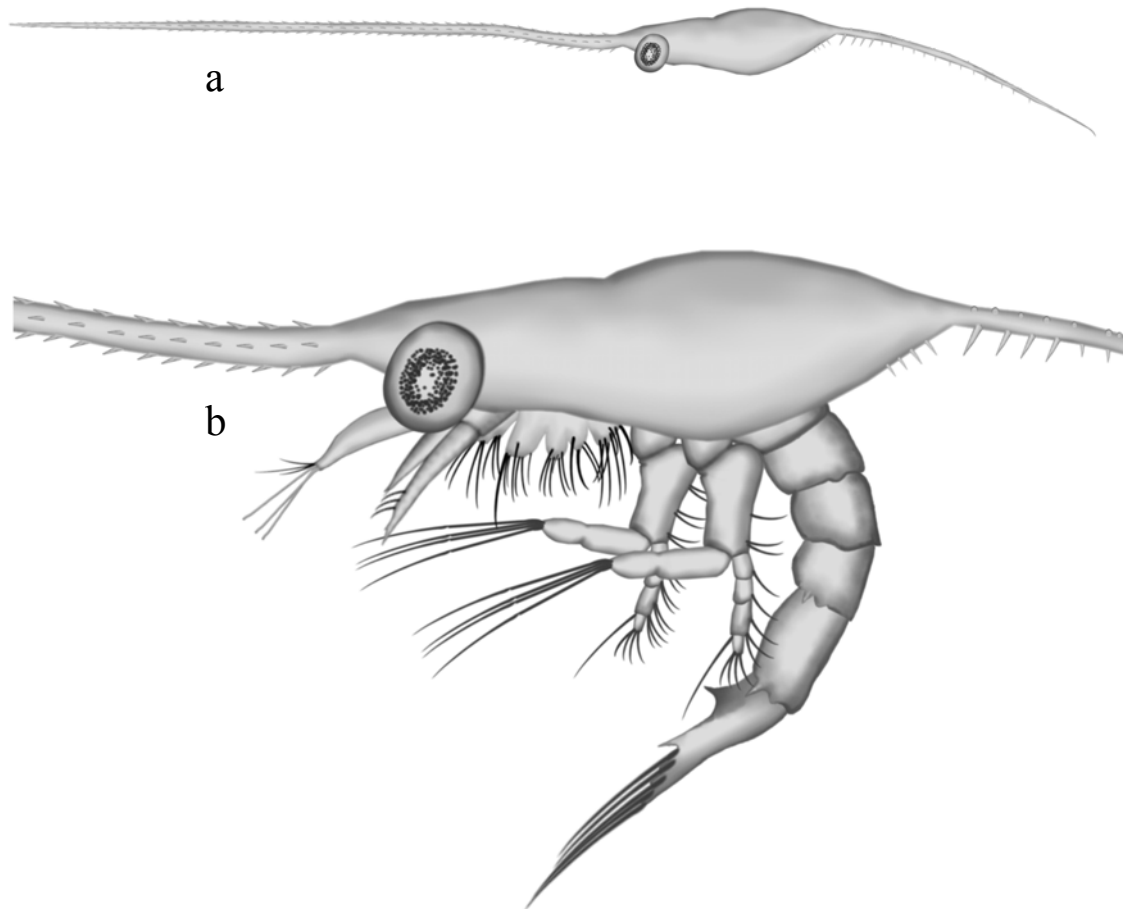


Abbildung 4. Schematische Darstellung der ersten Zoea eines Porzellaniden: a) Carapax; b) Habitus.

Die Carapaxlänge (ohne Rostral- und Hinterrandstacheln gemessen) der ersten Zoea-Larven kann zwischen 0,6 und 1,8 mm betragen. Mit unter einem Millimeter Carapaxlänge finden sich die kleinsten Larven in den Gattungen *Allopetrolisthes*, *Eucramus*, *Lissoporcellana*, *Megalobrachium*, *Minyocerus*, *Pisidia*, *Polyonyx* und *Porcellana*, während die mit mehr als 1,6 mm Carapaxlänge größten Larven zu den Gattungen *Neopisosoma*, *Novorostrum*, *Pachycheles* und *Petrolisthes* gehören. Die Carapaxlänge der zweiten Zoea kann zwischen etwa 0,8 und 3,0 mm betragen.

Die für die Porzellaniden-Larven charakteristischen langen Rostraltacheln können im ersten Zoea-Stadium die 1,8- bis 8,0-fache Carapaxlänge erreichen. Im zweiten Zoea-Stadium können sie die 2,2- bis 8,0-fache Carapaxlänge ausmachen. Besonders kurze Rostraltacheln finden sich innerhalb der Gattungen *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopisosoma*, *Pachycheles* und *Petrolisthes*, besonders lange bei Arten der Gattungen *Eucramus*,

Minyocerus, *Neopetrolisthes*, *Neopisosoma*, *Novorostrum*, *Pachycheles*, *Pisidia*, *Polyonyx* und *Porcellana*. Die Rostralstacheln sind bei der Mehrzahl der Arten bewehrt. In den meisten Fällen handelt es sich bei dieser Bewehrung um kleine nach vorne gerichtete Stacheln, die mehr oder weniger gleichmäßig über die gesamte Oberfläche der Rostralstacheln verteilt sind. Bei einigen Arten ist die Bewehrung teilweise reduziert. Meist fehlt dann die Bestachelung der Dorsalseite und/oder die des apikalen Drittels des Rostralstachels. Oft sind dann die proximalen, ventralen Stacheln vergrößert. Dies ist bei einigen Vertretern der Gattung *Pachycheles* besonders auffällig (siehe Anhang). Wenige Arten besitzen einen völlig unbewehrten Rostralstachel (z.B. *Petrolisthes quadratus*, siehe Anhang Seite 95).

Die Zoeas der Porzellaniden tragen an den äußeren ventralen Ecken des Carapaxhinterrandes je einen langen sogenannten Hinterrandstachel. Diese können im ersten Zoea-Stadium die 0,4- bis 3,8-fache und im zweiten Zoea-Stadium die 0,25- bis 4,5-fache Carapaxlänge ausmachen. Bei der Mehrzahl der Larven ist die Bewehrung der Hinterrandstacheln auf ein bis zwei ventrale Reihen nach unten gerichteter größerer Stacheln beschränkt. Die Größe dieser Stacheln nimmt meist von proximal nach distal ab und in vielen Fällen sind sie auf der distalen Hälfte vollständig reduziert. Die ersten Zoea-Stadien einiger Arten (z.B. *P. armatus*, *P. dissimulatus* und *P. politus*) besitzen eine besonders auffällige Bestachelung der Hinterrandstacheln (siehe Abbildung 4). Neben einer ventralen Reihe von Stacheln wie oben beschrieben, besitzen sie eine laterale nach innen gerichtete Reihe von Stacheln. Auch diese sind auf dem proximalen Abschnitt der Hinterrandstacheln länger als auf dem medianen. Auf dem distalen Drittel fehlen diese Stacheln. Die restliche Oberfläche der Hinterrandstacheln ist mit kleinen Noppen übersät, welche als reduzierte Stacheln interpretiert werden können. Die erste Zoea von *Pisidia brasiliensis* trägt proximal auf der Ventralseite der Hinterrandstacheln einen einzigen recht großen Stachel, welcher nach unten gerichtet und nach proximal gebogen ist. Wenige Arten besitzen Larven mit vollständig unbewehrten Hinterrandstacheln, wie z.B. die erste Zoea von *Petrolisthes quadratus* oder die zweite Zoea von *Petrolisthes unilobatus*.

Misst man die Gesamtlänge der Larven von der Spitze des Rostralstachels bis zum distalen Ende der Hinterrandstacheln so ergeben sich für einige Arten Werte von etwa 12-15 mm, dazu gehören *Novorostrum indicum*, *Neopetrolisthes maculatus* und einige Vertreter der Gattungen *Petrolisthes* und *Pachycheles*. Die größten bisher beschriebenen ersten Zoeas mit einer Gesamtlänge von deutlich über 20 mm besitzt *Pachycheles garciaensis*, die zweite Zoea von *Polyonyx nitidus* kann eine Gesamtlänge von über 27 mm erreichen.

Einige der oben aufgeführten Merkmale scheinen phylogenetisch informativ zu sein. So finden sich innerhalb einiger Gattungen oder Verwandtschaftsgruppen Übereinstimmungen z.B. in der Größe der Larven, in der Länge und/oder Bewehrung der Rostral- bzw. Hinterrandstacheln und der Bewehrung der ventralen bzw. proximalen Carapaxränder. Jedoch treten diese oder ähnliche Merkmalsausprägungen zumeist in mehreren Verwandtschaftsgruppen gleichzeitig auf. Darüber hinaus handelt es sich sowohl bei Carapaxlänge, relative Längen der Carapaxstachel und der Bewehrung der einzelnen Strukturen um graduelle Merkmale, die nur schwer gegeneinander abgrenzbar sind. Daher wurde keines der Merkmale für phylogenetische Überlegungen herangezogen. Bei den einzelnen Gruppen bei denen ein solches Merkmal durchgehend vorkommt wird dieses jedoch in der Beschreibung der Larvengruppe erwähnt.

Abdomen

Das Abdomen der Porzellaniden-Zoeas besteht in beiden Stadien aus fünf freien Somiten, der sechste ist stets mit dem Telson verschmolzen (siehe Abbildung 5) und tritt erst im Megalopa-Stadium als freier Somit auf.

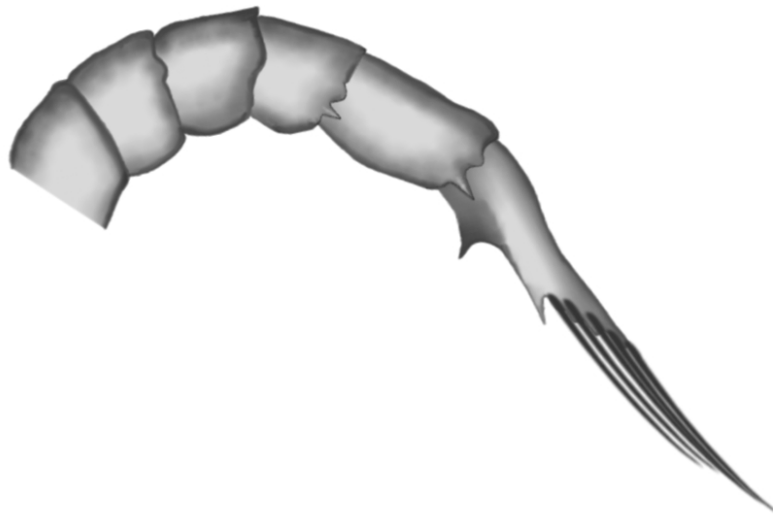


Abbildung 5. Schematische Darstellung des Abdomens der ersten Zoea eines Porzellaniden: Lateralansicht.

Alle Somiten oder wenigstens der zweite bis fünfte besitzen auf beiden Seiten je eine abgerundete Ausbuchtung des lateralen Hinterrandes, unterhalb dieser Ausbuchtungen trägt der vierte und fünfte Somit einen nach hinten gerichteten Stachel, bei vielen Arten fehlt dieser

auf dem vierten Somiten. In vielen veröffentlichten Larvalbeschreibungen wurden diese Stacheln nur unzureichend beschrieben und/oder mit den abgerundeten Ausbuchtungen verwechselt, oder zumindest nicht ausreichend von diesen abgegrenzt. Der größte dieser Stacheln sitzt auf dem fünften Abdominalsomiten und scheint bei allen Porzellaniden-Larven vorhanden zu sein. Die Verteilung dieser Stacheln könnte phylogenetisch informativ sein, da dieses Merkmal jedoch nicht bei allen Arten in verwertbarer Weise beschrieben wurde kann es vorläufig nur in den Gruppen ausgewertet werden für die eine größere Zahl eigener Beschreibungen vorliegen.

Bei einigen Arten wurde der dorsale Hinterrand einiger Somiten als „gesägt“ beschrieben oder abgebildet. Dieses Merkmal ist leicht zu übersehen und es ist zu vermuten, dass es regelmäßiger vorkommt als in der verfügbaren Literatur angegeben. Daher kann dieses Merkmal nicht für die phylogenetischen Untersuchungen herangezogen werden. Gleiches gilt für die kurzen und dünnen Fiederborsten, die jeweils paarweise auf der Dorsalseite verschiedener Somiten einiger Arten sitzen. Diese wurden in vielen Fällen für den fünften Somiten beschrieben und in weitaus weniger Fällen auch für weitere Somiten. Auch hier ist die Qualität der Beschreibungen nicht einheitlich genug, um daraus phylogenetische Rückschlüsse ziehen zu können. Aufgrund der eigenen Untersuchungen ist zu vermuten, dass diese Fiederborstenpaare bei vielen, wenn nicht bei allen Arten auf allen Somiten vorhanden sind.

Erste Antenne

Die erste Antenne der Porzellaniden ist im ersten Zoea-Stadium ein ungegliederter stabförmiger Fortsatz (siehe Abbildung 6-a), der apikal üblicherweise drei kürzere Borsten und drei Aestethasken trägt. Abweichungen von der Anzahl der Borsten und Aestethasken wurden bei verschiedenen Arten beschrieben. Es wurde kein Merkmal der ersten Antenne des ersten Zoea-Stadiums gefunden, welches sich als phylogenetisch informativ erwiesen hat.

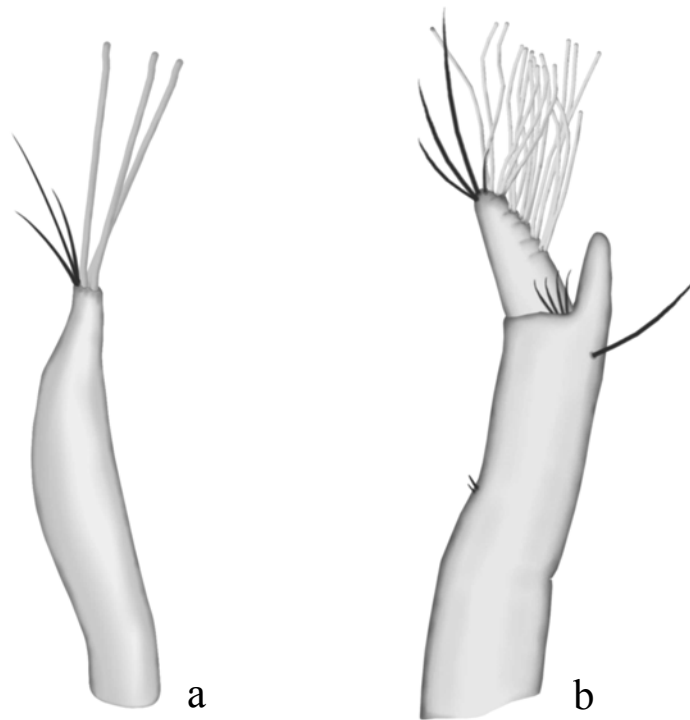


Abbildung 6. Schematische Darstellung der ersten Antenne beider Zoea-Stadien: a) erste Antenne der ersten Zoea, b) erste Antenne der zweiten Zoea (Erklärung siehe Text).

Die erste Antenne der zweiten Zoea (siehe Abbildung 6-b) ist zweigliedrig und besitzt einen ungegliederten Protopoditen, der Endopodit ist mit dem Protopoditen verschmolzen und unbewehrt. Der Exopodit ist beweglich und unsegmentiert, die Segmentgrenzen sind jedoch bereits durch Gruppen von Aestethasken angedeutet. Auf der Spitze des Exopoditen befindet sich eine Gruppe meist unterschiedlich gestalteter Borsten. Distal auf dem Protopoditen an der Artikulation des Exopoditen befindet sich oft eine Gruppe von zwei bis vier kurzen Fiederborsten. In einigen Fällen finden sich etwa auf der Hälfte der Länge des Protopoditen auf dessen Außenseite zwei kurze Borsten. In wenigen Fällen trägt der Protopodit unterhalb der Verschmelzungsstelle mit dem Endopoditen eine lange Fiederborste. Keines der Merkmale der ersten Antenne der zweiten Zoea wurde für die phylogenetischen Überlegungen verwendet.

Zweite Antenne

Die zweite Antenne der Porzellaniden-Zoeas ist in beiden Stadien zweiästig. Der Endopodit ist ungegliedert und mit dem Protopoditen verschmolzen. Er läuft apikal in eine leicht abgesetzte Spitze aus, welche von einer kleinen Fiederborste begleitet wird. Ansonsten sind Endopodit und Protopodit in beiden Stadien aller heute bekannten Arten unbewehrt. Im ersten Zoea-Stadium fast aller bekannten Arten überragt der Exopodit den Endopoditen, während er im zweiten Zoea-Stadium der meisten Arten kürzer ist als der Endopodit. Der Exopodit ist in beiden Stadien beweglich und annähernd drehrund.

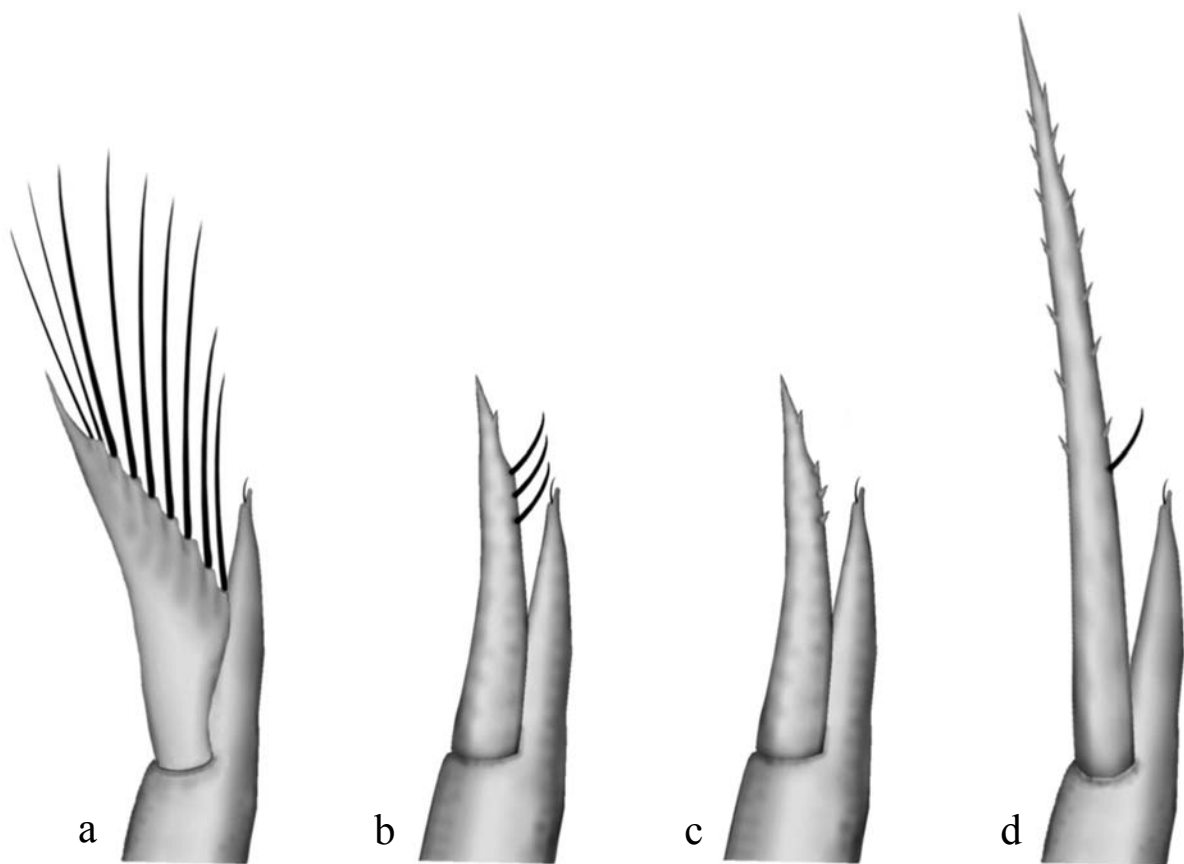


Abbildung 7. Vergleich der Antennen-Typen verschiedener Gruppen der Galatheoidea (Schematische Darstellung): a) *Galathea* sp.; b) *Petrolisthes galathinus*; c) *Pachycheles* sp.; d) *Polyonyx* sp.

Der Exopodit der zweiten Antenne kann auf seiner Innenseite eine Reihe von Fiederborsten (Abbildung 7-b) tragen, die bei einigen Arten zu kurzen ungefierten Borsten oder Stacheln (Abbildung 7-c) reduziert sind. Bei vielen Arten ist, unabhängig von der Ausprägung der Borsten bzw. Stacheln der oben beschriebenen Reihe des Innenrandes ein subterminaler Stachel auf der Innenseite vorhanden. Bei wenigen Arten ist der Exopodit abgesehen von dem subterminalen Stachel unbewehrt oder trägt auf der Innenseite einen einzelnen großen nach terminal gebogenen Stachel. Viele *Polyonyx*-Arten und Arten einiger kleinerer Gattungen

besitzen zweite Antennen mit einem abweichenden Bewehrungsmuster (Abbildung 7-d). Bei diesen Arten befindet sich etwa auf der Hälfte der Länge des Exopoditen auf dessen Innenseite eine einzelne Borste, der distal von dieser Borste liegende Anteil des Exopoditen ist in verschiedenen Ebenen mit kleinen Stacheln besetzt. Bei der Mehrzahl dieser Arten ist der Exopodit deutlich länger als bei den übrigen Arten, er macht oft mehr als das doppelte des Endopoditen aus.

Vergleicht man die zweite Antenne einer ursprünglichen Galatheiden-Zoea mit den verschiedenen innerhalb der Porcellanidae verwirklichten Antennentypen, so ergibt sich eine Entwicklungsreihe (Abbildung 7-a-c). Im Fall der Galatheiden-Zoea handelt es sich bei dem Exopoditen der zweiten Antenne noch um eine „antennal scale“ (Abbildung 7-a), wie sie bei Larven und adulten Tieren der verschiedensten Dekapoden-Gruppen zu finden ist. Der Exopodit ist hier nicht drehrund, sondern auf der Innenseite der apikalen Hälfte abgeflacht und hat dadurch die Form einer Flosse. Dieser Bereich trägt eine Reihe vergleichsweise langer Fiederborsten. Ein solcher Exopodit kommt bei den heute bekannten Porzellaniden-Zoeas nicht vor. Die Zoeas einiger stacheliger *Petrolisthes*-Arten besitzen einen drehrunden Antennenexopoditen, der noch eine Reihe etwas kürzerer Fiederborsten an vergleichbarer Stelle trägt (Abbildung 7-b). Bei den Arten der Gattung *Pachycheles* findet sich an gleicher Position anstatt einer Reihe von Fiederborsten eine Reihe von Stacheln (Abbildung 7-c). Beide Antennentypen der Porzellaniden werden als Reduktionsformen des ursprünglichen Galatheiden-Exopoditen interpretiert. Ob es sich jedoch bei dem Exopoditen der *Pachycheles*-Arten um eine Reduktionsform des Exopoditen der *Petrolisthes*-Arten handelt lässt sich nicht klären, da es sich auch um eine Reduktion handeln kann, welche auf anderem Wege, aus dem ursprünglichen Galatheiden-Exopoditen entstanden ist. Aus diesem Grund lassen sich aus den genannten Merkmalen keine sicheren phylogenetischen Schlüsse ziehen. Die Antenne einiger *Polyonyx*-Arten (Abbildung 7-d) stellt im Gegensatz zu den anderen oben beschriebenen Antennentypen der Porzellaniden-Zoeas keine Reduktionsform dar. Sowohl die Streckung des Exopoditen als auch die Bestachelung, die sich nicht wie bei den meisten anderen Arten nur auf den Innenrand des Exopoditen beschränkt, können als Apomorphien interpretiert werden. Die Einheitlichkeit des vergleichsweise komplexen Bewehrungsmusters, einhergehend mit der Streckung des Exopoditen können als Synapomorphie der betroffenen Arten interpretiert werden.

Mandibeln

Die Mandibeln der Porzellaniden-Zoeas (Abbildung 8) sind bei allen bekannten Arten recht einheitlich geformt, grundlegende Unterschiede bestehen lediglich im Vorhandensein bzw. Fehlen des Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium der einzelnen Arten. In beiden Zoea-Stadien lässt sich ein mit Stacheln bzw. Zähnen besetzter randständiger Bereich (schneiden) von einem flächigen granulierten Bereich (kauen) unterscheiden. Die Bewehrung im randständigen Bereich besteht im oberen Teil aus wenigen relativ großen zahnartigen Fortsätzen und im unteren Bereich aus mehr oder weniger kleinen Stacheln, welche sich teilweise auch auf der angrenzenden Innenfläche der Mandibeln befinden. Rechte und linke Mandibel ähneln sich grundsätzlich, sind jedoch in ihren Details unterschiedlich geformt und asymmetrisch, so dass sie, sich mit ihren Innenflächen berührend, aufeinander passen.

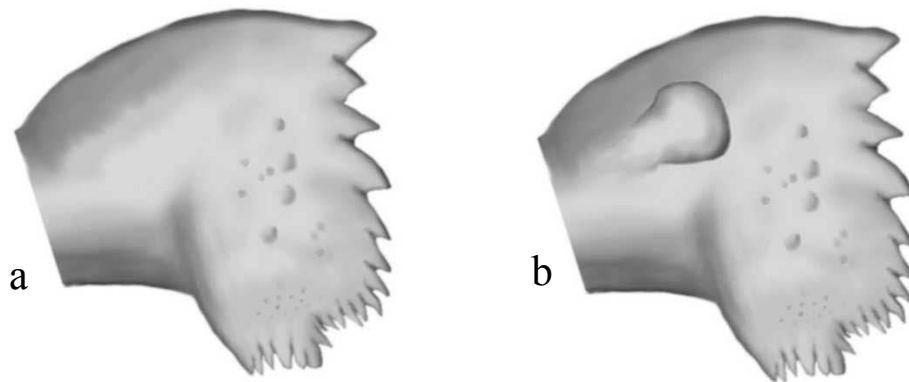


Abbildung 8. Schematische Darstellung der Mandibeln der Porzellaniden-Zoeas: a) Mandibel ohne Palpus, b) Mandibel mit Palpus.

Als einziges phylogenetisch verwertbares Merkmal steht das Fehlen (Abbildung 8-a) bzw. Vorhandensein (Abbildung 8-b) des Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium zur Verfügung. Es lässt sich jedoch nicht entscheiden welcher der beiden Zustände plesio- und welcher apomorph ist. Der höchstens als ungegliederte Knospe entwickelte Mandibularpalpus entspricht dem Endopoditen des Crustaceen-Spaltbeins. Phylogenetisch ist daher das Vorhandensein eines Endopoditen als ursprünglich zu bewerten. Wann der Palpus jedoch ontogenetisch bei den Porzellaniden-Larven angelegt wird kann unterschiedliche Ursachen haben. So ist denkbar, dass ursprünglich in keinem Zoea-Stadium ein Palpus vorhanden war und der noch nicht funktionelle Palpus der zweiten Porzellaniden-Zoeas eine Adultation, also das Vorziehen eines Adultmerkmals in die Larvalphase darstellt. Andererseits wäre es möglich, dass in einem ursprünglichen Entwicklungszyklus in allen Zoea-Stadien ein

Mandibularpalpus vorhanden war, dieser im ersten Zoea-Stadium aller bekannten Arten reduziert wurde und im zweiten Zoea-Stadium einiger Arten reduziert wurde und bei anderen Arten erhalten blieb. Es wäre ebenfalls denkbar, dass die Mandibel mit Palpus der heutigen zweiten Zoea einiger Arten den Entwicklungszustand eines späteren Zoea-Stadiums eines Vorfahren mit einem Entwicklungszyklus mit mehr als zwei Zoea-Stadien darstellt. Aufgrund der Tatsache, dass die Arten die im zweiten Zoea-Stadium einen Mandibularpalpus besitzen auch in anderen larvalen und adultmorphologischen (siehe Diskussion) Merkmalen übereinstimmen, ist zu vermuten, dass es sich bei den Arten mit Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium um ein Monophylum handelt.

Erste Maxille

Die erste Maxille beider Zoea-Stadien besteht aus einem ungegliederten Endopoditen (Abbildung 9-a) und einem Protopoditen, der einen basalen (Abbildung 9-b) und einen coxalen Enditen (Abbildung 9-c) besitzt. Ein Exopodit ist nicht ausgebildet. Der Endopodit trägt im ersten Zoea-Stadium distal meist vier Fiederborsten, zwei terminale und zwei subterminale. Die Fiederung einiger dieser Borsten kann reduziert sein. Auf seinem Außenrand findet sich bei vielen Arten ein Saum aus winzigen Borsten. Auf seinem Innenrand findet sich bei einigen Arten verschiedener Gattungen ein medianer Stachel.

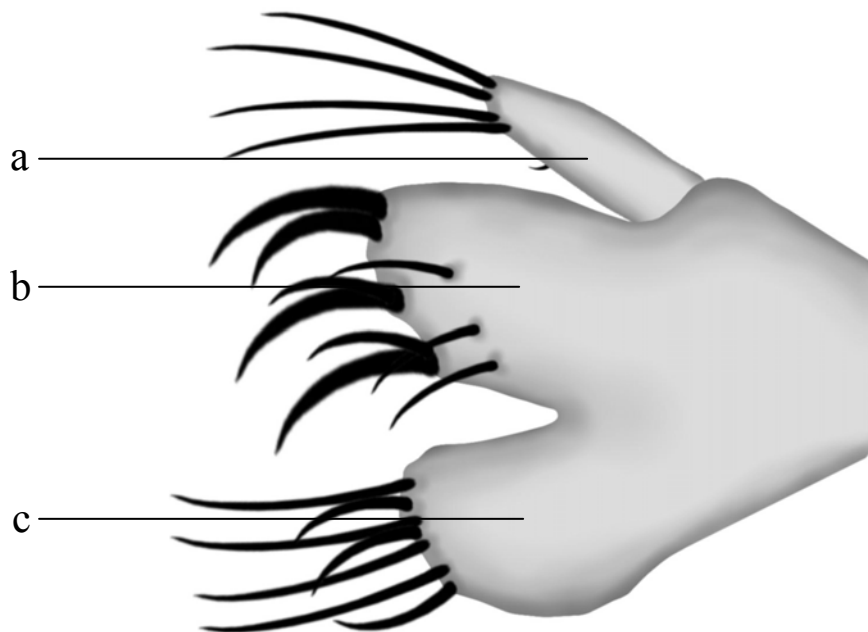


Abbildung 9. Schematische Darstellung der ersten Maxille der ersten Zoea: a) Endopodit; b) basaler Endit; c) coxaler Endit.

Dieser Stachel kann als Reduktion einer bei einigen Galatheiden-Larven an gleicher Stelle sitzender Fiederborste interpretiert werden. Bei vielen Arten wurde kein solcher Stachel beschrieben, ob er bei den einzelnen Arten tatsächlich fehlt oder lediglich übersehen wurde lässt sich nicht entscheiden. Es kann davon ausgegangen werden, dass es sich auch beim vollständigen Fehlen der Fiederborste bzw. des Stachels um eine Reduktion handelt. Es lässt sich jedoch anhand der Merkmalausprägungen nicht entscheiden ob diese Reduktion in allen Fällen über den Stachel als Zwischenform verlaufen ist, oder mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist. Da die Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die einzelnen Arten nicht mit anderen Merkmalen übereinstimmt, wird dieses Merkmal nicht als phylogenetisch informativ angesehen. Gleiches gilt für den feinen Borstensaum (siehe oben), welcher von einigen Autoren als Merkmal benutzt wurde. In der Bewehrung der Enditen lassen sich eine Reihe von Unterschieden auf verschiedenen Niveaus finden. Es handelt sich hierbei jedoch um eine sehr komplexe Ansammlung verschiedener Borsten und Stacheln der verschiedensten morphologischen Ausprägungen, die sich in verschiedene topologische Gruppen einteilen lassen. Die Beschreibungen anderer Autoren, die dieser Arbeit zugrunde liegen unterscheiden sich stark in der Qualität und Genauigkeit, so dass eine exakte Bewertung der einzelnen Merkmale nicht möglich ist. Trotzdem gibt es Übereinstimmungen der Vertreter einzelner Porcellaniden-Gruppen in der Gesamtzahl der Borsten und Stacheln der beiden Enditen. Phylogenetische Aussagen können hieraus jedoch nicht abgeleitet werden. Die erste Maxille der zweiten Zoea unterscheidet sich lediglich in der Anzahl der Borsten und Stacheln der einzelnen Strukturen. Auch diese Merkmale konnten nicht für die phylogenetischen Überlegungen genutzt werden.

Zweite Maxille

Die zweite Maxille (Abbildung 10) beider Zoea-Stadien besteht aus einem Protopoditen, einem Endopoditen und einem Scaphognathiten. Der Protopodit trägt einen basalen Enditen (Abbildung 10-b,c) und einen coxalen (Abbildung 10-d,e), beide bestehen aus je einem proximalen und einem distalen Lobus. Die Borstenformeln der vier Lobi der beiden Enditen, vom proximalen Lobus des coxalen Enditen zum distalen Lobus des basalen Enditen, entsprechen bei den meisten *Petrolisthes*- und *Pachycheles*-Arten im ersten Zoea-Stadium 7,4,7,7. Bei den beiden *Novorostrum*-Arten und Arten wie *Petrolisthes unilobatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus* lauten diese 8-14, 6-9, 7-11, 8-11 und bei einigen *Polyonyx*- und *Porcellana*-Arten 7-8, 4-8, 5-9, 4-10. Nicht unerhebliche Abweichungen der Anzahl der Borsten der einzelnen Lobi in beide Richtungen kommen innerhalb aller Gattungen

regelmäßig vor. Im zweiten Zoea-Stadium sind die Verhältnisse ähnlich, die Anzahl der Borsten ist jedoch insgesamt höher. Die Beborstung dieser Strukturen besteht aus Borsten der verschiedensten morphologischen Ausprägungen, diese sind auf jedem der Lobi in einzelnen Gruppen oder Reihen angeordnet. Weder die Form der einzelnen Borsten, noch deren Gruppierung bzw. Anordnung sind in allen Publikationen in vergleichbarer Qualität notiert. Es kann jedoch angenommen werden, dass sich innerhalb dieses Merkmalskomplexes phylogenetisch informative Merkmale verbergen. Da für diese Arbeit nur die Gesamtzahl der Borsten jedes Lobus zur Verfügung stehen, wurden keine phylogenetischen Schlussfolgerungen aus diesen Daten gezogen.

Der Endopodit (Abbildung 10-a) ist ungegliedert, es finden sich üblicherweise drei Gruppen von meist gefiederten Borsten. Zwei dieser Gruppen sind subterminal und eine terminal, von proximal noch distal betrachtet bestehen diese Gruppen typischerweise aus 3, 2 und 4 Borsten, in einigen Fällen sind die Gruppen nicht als solche erkennbar, meist finden sich aber auch dann insgesamt neun Borsten.

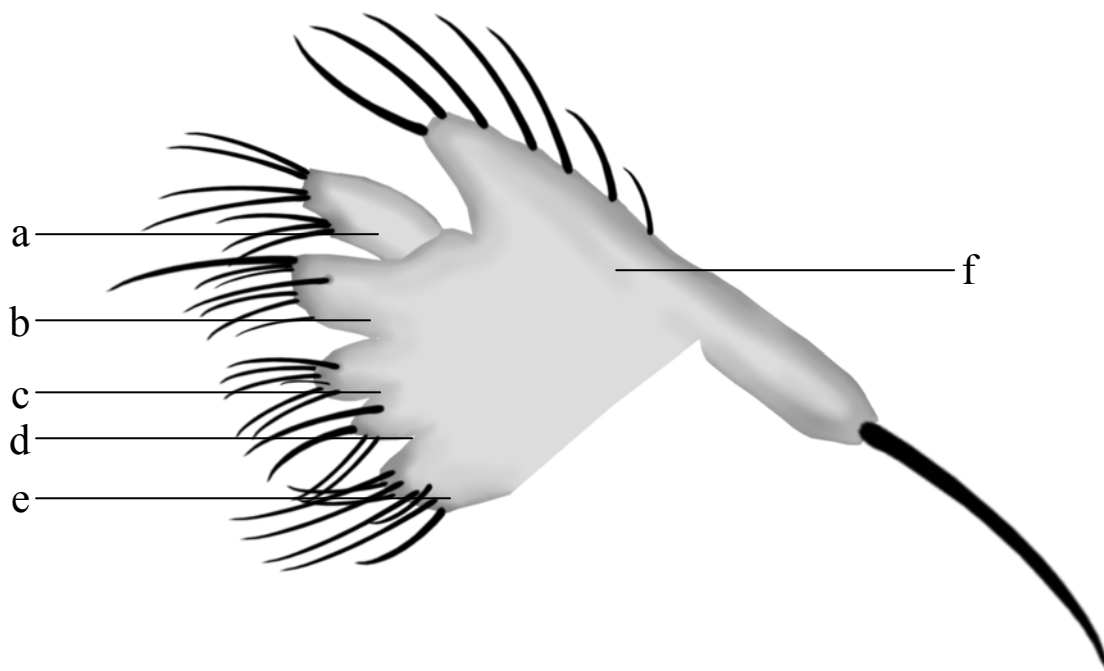


Abbildung 10. Schematische Darstellung der zweiten Maxille der ersten Zoea: a) Endopodit; b) distaler Lobus des coxalen Enditen; c) proximaler Lobus des basalen Enditen; d) distaler Lobus des coxalen Enditen; e) proximaler Lobus des coxalen Enditen; f) Scaphognathit.

Der Scaphognathit (Abbildung 10-f) stellt das Verschmelzungsprodukt aus dem Exopoditen und einem Epipoditen dar. Der Exopodit trägt an seinem Außenrand eine Reihe von Fiederborsten, der Epipodit trägt proximal eine lange gefiederte Borste. Die Reihe von

Fiederborsten zieht sich bei den einzelnen Arten unterschiedlich weit über den Außenrand des Epipoditen, *P. unilobatus* ist die einzige bekannte Art bei der sich diese Reihe bereits im ersten Zoea-Stadium bis an die proximale Spitze des Epipoditen zieht, so dass zwischen dieser Reihe und der proximalen langen Fiederborste keine unbeborstete Lücke verbleibt. Bei einigen Arten finden sich bereits im ersten Zoea-Stadium am Scaphognathiten vier bis fünf proximale Fiederborsten. Im zweiten Zoea-Stadium trägt der Epipodit dann bei allen Arten vier bis fünf proximale Fiederborsten. Bei Arten, die bereits im ersten Zoea-Stadium mehr als eine proximale Fiederborste besitzen, erhöht sich deren Zahl im zweiten Zoea-Stadium auf 6-7. Ansonsten bleibt die zweite Maxille im Vergleich zur ersten Zoea, abgesehen von der Anzahl der Borsten auf den Enditen und dem Endopoditen unverändert. Die Anzahl der proximalen Fiederborsten im ersten Zoea-Stadium scheint phylogenetisch informativ zu sein. Es lassen sich Arten mit einer solchen Borste von Arten mit 4-5 solcher Borsten unterscheiden. Ontogenetisch ist der Zustand mit nur einer Fiederborste ursprünglicher, der Zustand mit 4-5 Fiederborsten im ersten Zoea-Stadium entspricht dem der zweiten Zoea der Arten mit einer Fiederborste im ersten Stadium. Welcher der Merkmalszustände ursprünglicher ist lässt sich jedoch nicht entscheiden. Vermutlich handelt es sich um eine „Adultation“ im Sinne eines Vorziehens eines Zustands eines späteren in ein früheres Larvalstadium.

Erster Maxilliped

Der erste Maxilliped besteht in beiden Zoea-Stadien aus dem Coxopoditen (Abbildung 11-d), dem Basipoditen (Abbildung 11-c), einem ursprünglich vermutlich fünfgliedrigen Endopoditen (Abbildung 11-a) und einem unvollständig zweigeteilten Exopoditen (Abbildung 11-b). Der Coxopodit trägt distal am Innenrand 0-3 Borsten, auf seiner Außenseite findet sich bei einigen Arten ein nach distal gerichteter hakenartiger Fortsatz. Der Basipodit trägt am Innenrand vier Gruppen von jeweils maximal 3 Borsten, selten fehlt eine der Gruppen ganz. Zwei Arten der Gattung *Porcellana* tragen am proximalen Innenrand des Protopoditen einen nach distal gebogenen hakenartigen Fortsatz. Der Exopodit ist unvollständig zweigliedrig und trägt vier terminale, gefiederte Schwimmborsten. Der fünfgliedrige Endopodit (Abbildung 11, rechts) besteht aus Ischium (i), Merus (h), Carpus (g), Propodus (f) und Dactylus (e). Ischium, Merus, Carpus und Propodus tragen jeweils eine Gruppe von bis zu drei, selten fünf Borsten am distalen Innenrand, der Dactylus besitzt meist 5-10 apikale Borsten und eine dorsale lange Fiederborste proximal am Außenrand.

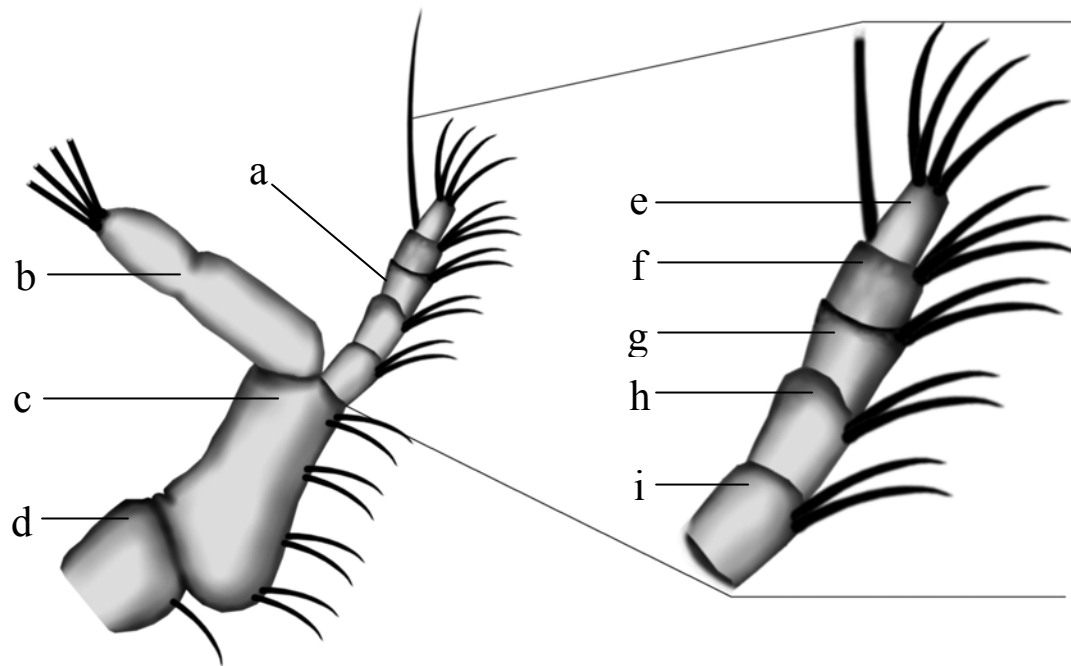


Abbildung 11. Schematische Darstellung des ersten Maxillipeden der ersten Zoea: links) erster Maxillipede: a) Endopodit; b) Exopodit; c) Basipodit; d) Coxopodit; rechts) Endopodit: e) Dactylus; f) Propodus; g) Carpus; h) Merus; i) Ischium (Erklärung siehe Text).

Der erste Maxillipede aller bisher beschriebenen ersten Zoea-Stadien ist relativ einheitlich gestaltet, grundlegende Unterschiede bestehen nur in der Anzahl der Glieder des Endopoditen. Der Endopodit der Arten der beiden untersuchten *Novorostrum*-Arten und einiger *Petrolisthes*-Arten, ist fünfgliedrig, während bei allen weiteren bekannten Arten der Endopodit viergliedrig ist. Wie Abbildung 12 verdeutlicht ist der viergliedrige Zustand durch eine Verschmelzung von Carpus und Propodus entstanden. Belegt wird dies dadurch, dass das dritte Glied des viergliedrigen Exopoditen (Abbildung 12-b) etwa doppelt so lang, wie die anderen Glieder ist und im Gegensatz zu allen anderen Gliedern ein medianes Borstenfeld trägt, welches dem apikalen Borstenfeld des Carpus im fünfgliedrigen Zustand entspricht.

Im zweiten Zoea-Stadium verändert sich die Anzahl der Borsten der einzelnen bereits in der ersten Zoea vorhandenen Borsten-Gruppen, es kommen jedoch keine weiteren Gruppen hinzu. Bei den meisten Arten tragen nun alle Endopoditen-Glieder auf der Außenseite eine Fiederborste und die Zahl der Schwimmborsten am Exopoditen erhöht sich auf meist zwölf. Im zweiten Zoea-Stadium ist der Endopodit bei allen untersuchten Arten viergliedrig.

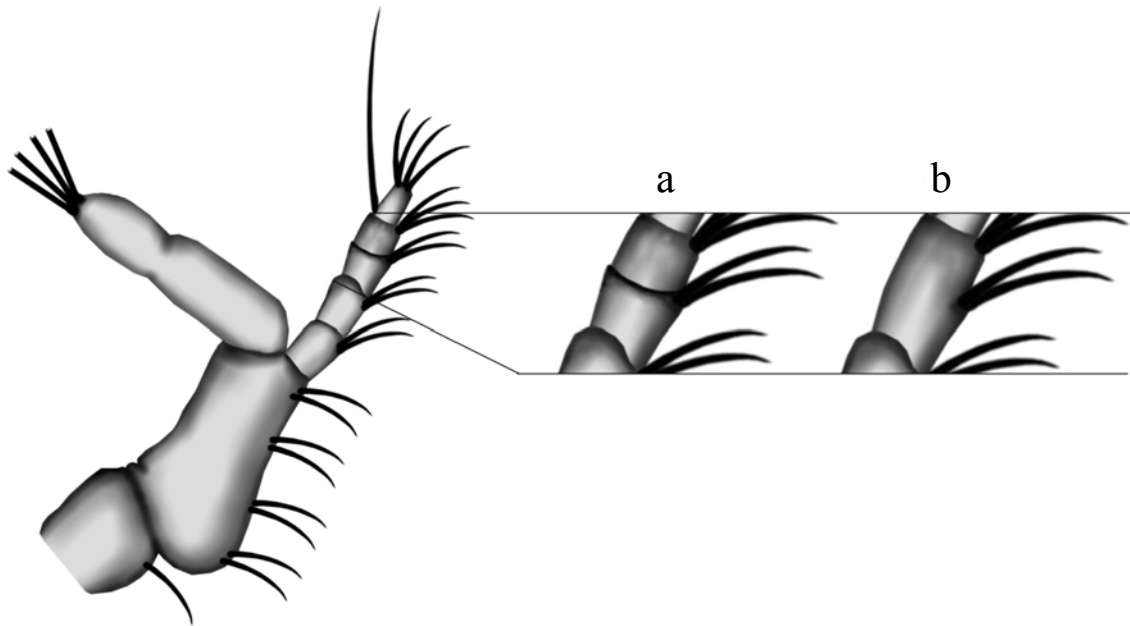


Abbildung 12. Vergleich der ersten Maxillipeden der ersten Zoea verschiedener Porcellanidae (Schematische Darstellung) a) fünfgliedriger Endopodit; b) viergliedriger Endopodit (Erklärung siehe Text).

Da der fünfgliedrige Zustand mit Ischium, Merus, Carpus, Propodus und Daktylus dem Endopoditen eines typischen Crustaceen-Spaltbeins entspricht, ist davon auszugehen, dass dies der ursprüngliche Zustand (plesiomorph) ist. Demnach wäre der viergliedrige Zustand abgeleitet (apomorph).

Zweiter Maxilliped

Auch der zweite Maxilliped (Abbildung 13-b) beider Zoea-Stadien besteht aus einem Coxopoditen, einem Basipoditen, einem Endopoditen und einem Exopoditen. Der Coxopodit besitzt bei einigen Arten ventrale Fiederborsten, der hakenartige Fortsatz, der sich bei einigen *Petrolisthes*-Arten auf dem Außenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden befindet, ist am zweiten Maxillipeden, wenn überhaupt nur schwach ausgeprägt. Der Basipodit trägt nur zwei Gruppen von Fiederborsten auf dem Innenrand, eine mediane Gruppe die meist nur aus einer Borste besteht und eine apikale Gruppe aus meist zwei Borsten. Der Endopodit ist bei allen heute bekannten Porcellaniden-Zoeas durch die Verschmelzung von Carpus und Propodus viergliedrig, die einzelnen Glieder besitzen im Vergleich zum ersten Maxillipeden weniger Borsten auf den Innenrändern. Der Daktylus trägt stets eine lange Fiederborste auf der proximalen Außenseite. Der Exopodit ist wie auch beim ersten Maxillipeden unvollständig zweigeteilt und trägt vier terminale Schwimmborsten. Im zweiten Zoea-Stadium erhöht sich die Zahl der terminalen Schwimmborsten des Exopoditen auf zwölf bis 14.

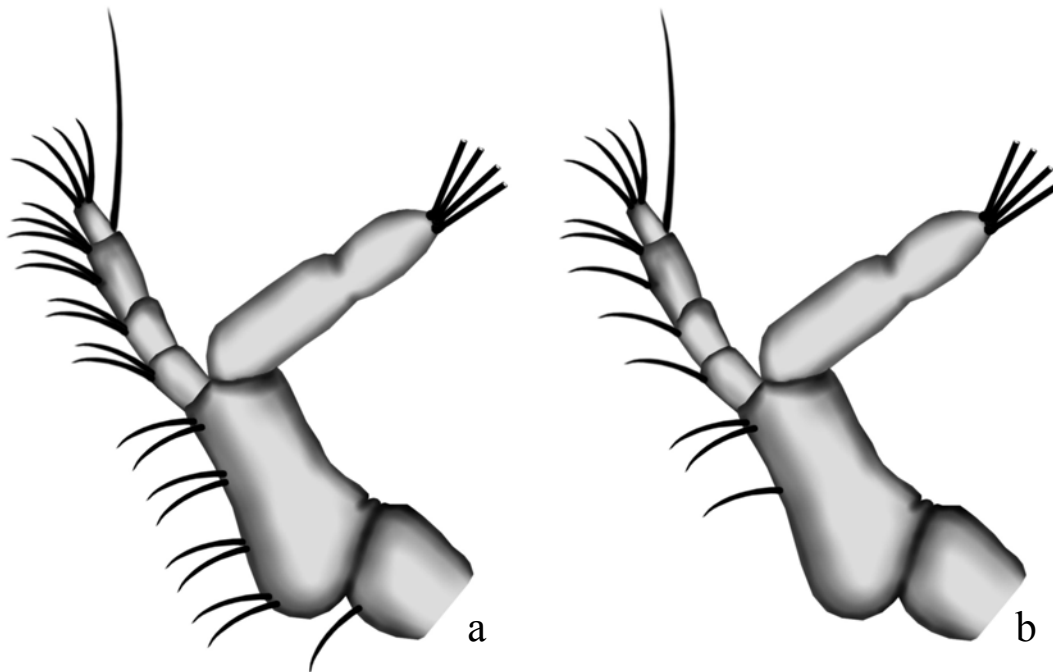


Abbildung 13. Schematische Darstellung beider Maxillipeden der ersten Zoea: a) erster Maxilliped; b) zweiter Maxilliped (Erläuterung siehe Text).

Dritter Maxilliped und Pereiopoden

Der dritte Maxilliped ist im späten ersten Zoea-Stadium als Knospe angelegt, im zweiten Stadium kann er, noch ungegliedert, wenige terminale oder subterminale Borsten tragen. Alle Pereiopoden werden spätestens während des zweiten Stadiums als Knospen angelegt. Sowohl der dritte Maxilliped, als auch die Pereiopoden entwickeln sich während der zweiten Zoea-Stadiums weiter, ohne dass dabei eine Häutung durchlaufen wird. Daher ist der Entwicklungszustand dieser Extremitäten vom Zeitpunkt der Fixierung der Larven abhängig und variiert stark zwischen den einzelnen berücksichtigten Beschreibungen. Merkmale dieser Strukturen wurden daher nicht als phylogenetisch informativ bewertet.

Telson

Das Telson der Porzellaniden ist in beiden Zoea-Stadien mit dem sechsten Abdominalsomiten verschmolzen. Es handelt sich um ein trapezförmiges Gebilde, welches in den meisten Fällen, an der breitesten Stelle gemessen, etwa so lang wie breit ist. Bei einigen Arten ist es deutlich länger als breit. Der Hinterrand des Telsons wird seitlich je durch einen mit dem Telson verwachsenen Stachel (laterale Telsonstacheln) begrenzt. Dieser markiert gleichzeitig die breiteste Stelle. Die lateralen Telsonstacheln tragen bei einigen Arten dorsal oder lateral auf der Außenseite einen weiteren, kleineren Stachel. In den meisten englischsprachigen

Publikationen wird diese Struktur dann “bifid lateral spine” genannt. Bei anderen Arten, wie *Clastotoechus nodosus* kann er mit einer Vielzahl kleiner Stacheln besetzt sein oder lateral auf der Innen- und Außenseite je eine Reihe kleiner Stacheln tragen (*Euceramus praelongus*, *Pisidia brasiliensis*, *Porcellana sayana* und *Porcellana sigsbeiana*). Innerhalb der Gattung *Polyonyx* finden sich Arten mit Stachelreihen auf beiden Seiten des lateralen Telsonstachels, oder nur auf dessen Innenseite, in einigen Publikationen werden diese Stacheln lediglich als “gesägt” beschrieben. Neben diesen lateralen Telsonstacheln finden sich am Hinterrand des Telsons von außen nach innen eine auf der Ventralseite inserierende Fiederborste und insgesamt fünf Paare gefiederter Schwimmborsten. Die äußerste Fiederborste wird traditionell etwas unglücklich als Anomurenhaar (anomuran hair) bezeichnet und ist für alle Anomuren-Zoeas und solche einiger nahestehender Gruppen typisch. Die fünf Paare von Schwimmborsten sind etwa so lang wie das Telson selbst und fast über ihre gesamte Länge gefiedert. Die Fiederung ist bei vielen Arten an der Spitze der Borsten reduziert. Hier treten kleine nach distal gerichtete Stacheln in Erscheinung, die sich auf der gesamten Länge der Borsten finden, jedoch durch die starke Befiederung leicht übersehen werden. Diese Stacheln sind an der ungefederten Spitze der Fiederborsten bei einigen Arten vergrößert und zu hakenförmigen Fortsätzen umgebildet. Zwischen diesen Fiederborsten finden sich auf dem Hinterrand des Telsons bei manchen Arten kleine Borsten und Stacheln. Besonders deutlich ist meist eine Gruppe winziger Borsten auf dem Telsonhinterrand zwischen dem mittleren Schwimmborstenpaar zu erkennen. Auf der Dorsalseite des Telsons inserieren meist mehrere Paare kurzer Fiederborsten, von denen oft nur das hinterste Paar beschrieben wurde, da dieses den Telsonhinterrand überragt und daher leichter zu erkennen ist. Bei mikroskopischer Betrachtung von ungefärbten Präparaten presst das Deckgläschen diese Fiederborsten so stark auf die Telsonoberfläche, dass diese nicht mehr zu erkennen sind. Das Telson verändert sich im zweiten Zoea-Stadium nur in wenigen Merkmalen. Seine Form bleibt bestehen und seine Bewehrung verändert sich lediglich in der Anzahl der Schwimmborsten. Bei den meisten Vertretern der Gattung *Petrolisthes* und bei allen bekannten Arten von z.B. *Pachycheles* kommt zu den fünf Schwimmborstenpaaren der ersten Zoea im zweiten Stadium eine deutlich kürzere zentrale Fiederborste hinzu. Bei anderen Arten findet sich im zweiten Stadium ein zusätzliches Paar solcher Borsten, welches entweder in Form und Größe den restlichen Schwimmborsten entspricht, oder deutlich hinter deren Größe zurück bleibt. Mit *Petrolisthes platymerus* ist bis heute nur eine einzige Porzellaniden-Art bekannt bei der das Telson der zweiten Zoea gegenüber dem der ersten Zoea unverändert bleibt.

Form und Bewehrung des Telsons werden seit LEBOUR (1943) als Merkmale zur Einteilung der Porzellaniden-Zoeas genutzt. Bei den wenigsten der oben genannten Merkmale des Telsons lässt sich jedoch entscheiden, welcher der Zustände plesiomorph und welcher apomorph ist. Das Längen-Breiten-Verhältnis, die Form des Hinterrandes und die Bewehrung des Hinterrandes im zweiten Zoea-Stadium werden im Rahmen dieser Arbeit als Merkmale genutzt. Der zusätzliche kleine Stachel auf den lateralen Hinterrandstacheln wird als Apomorphie angesehen. Gleiches gilt für die besondere Ausprägung des Telsons einiger *Polyonyx*-Arten (siehe Abbildung 25).

3.2 Larvalmorphologische Gruppierungen innerhalb der Porzellaniden

Die überwiegende Mehrzahl der heute bekannten Porzellaniden-Larven lässt sich in eine der beiden von LEBOUR (1943) aufgestellten Gruppen einordnen, eine geringere Anzahl von Arten besitzt jedoch Larven die in keine der beiden Gruppen passen. Diese Arten sind *Novorostrum decorocrus*, *N. indicum*, *Petrolisthes elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus*. Für diese Arten wird eine dritte Gruppe, die *Novorostrum*-Gruppe der Porzellaniden-Larven, etabliert und den beiden Gruppen von LEBOUR als gleichwertig gegenüber gestellt (siehe unten). *Petrolisthes unilobatus* ist die einzige Art mit zwei Zoea-Stadien, die sich keiner dieser drei Gruppen zuordnen lässt.

Die Arten, die den einzelnen Hauptgruppen zugeordnet sind in Tabelle 1 aufgeführt. LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe ist mit etwa 60 Arten die größte der drei Gruppen, sie umfasst alle Arten der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopisosoma*, *Pachycheles* und *Parapetrolisthes*, deren Larven bekannt sind. Des weiteren beinhaltet sie mit 34 Arten, die überwiegende Mehrzahl der *Petrolisthes*-Arten deren Larven bekannt sind. LEBOURS *Porcellana*-Gruppe ist mit 18 Arten die zweitgrößte Gruppe. Sie besteht aus allen Arten der Gattungen *Ancylocheles*, *Enesteoides*, *Eucramus*, *Lissoporcellana*, *Minyocerus*, *Pisidia*, *Polyonyx*, *Porcellana* und *Raphidopus*, deren Larven bekannt sind und *P. novaezelandiae*, als einzigem Vertreter der Gattung *Petrolisthes*. Die neu etablierte *Novorostrum*-Gruppe umfasst lediglich fünf Arten, dieses sind beide Arten der Gattung *Novorostrum* deren Larven beschrieben wurden und die drei indo-westpazifischen Arten *Petrolisthes elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus*. Mit Ausnahme der *Petrolisthes*-Arten gehören jeweils alle Arten einer Gattung der selben Hauptgruppe der Porzellaniden-Larven an. Von den 38 untersuchten *Petrolisthes*-Arten sind 34 Mitglieder von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe, eine gehört zu LEBOURS *Porcellana*-Gruppe und drei gehören der *Novorostrum*-Gruppe an.

Tabelle 1. Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven: Zuordnung der Arten, deren Larvalentwicklung bekannt ist zu den drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven.

LEBOURS <i>Petrolisthes</i> -Gruppe	LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe	<i>Novorostrum</i> -Gruppe
<i>Allopetrolisthes</i> <i>A. angulosus</i> <i>Clastotoechus</i> <i>C. nodosus</i> <i>C. vanderhorsti</i> <i>Megalobrachium</i> <i>M. mortenseni</i> <i>M. pacificum</i> <i>M. poeyi</i> <i>M. roseum</i> <i>M. soriatum</i> <i>Neopetrolisthes</i> <i>N. maculatus</i> <i>N. spinatus</i> <i>Neopisosoma</i> <i>N. angustifrons</i> <i>N. neglectum</i> <i>Pachycheles</i> <i>P. balsii</i> <i>P. chacei</i> <i>P. garciaensis</i> <i>P. monilifer</i> <i>P. natalensis</i> <i>P. pilosus</i> <i>P. pubescens</i> <i>P. riisei</i> <i>P. rudis</i> <i>P. sculptus</i> <i>P. serratus</i> <i>P. stevensii</i> <i>P. susanae</i> <i>P. tomentosus</i> <i>Parapetrolisthes</i> <i>P. tortugensis</i> <i>Petrolisthes</i> <i>P. armatus</i> <i>P. asiaticus</i> <i>P. bolivarensis</i> <i>P. boscii</i> <i>P. caribensis</i> <i>P. cinctipes</i> <i>P. coccineus</i> <i>P. columbiensis</i> <i>P. dissimulatus</i> <i>P. edwardsii</i> <i>P. eriomerus</i> <i>P. galathinus „stripes“</i> <i>P. galathinus „spots“</i> <i>P. galathinus „EP“</i> <i>P. granulatus</i> <i>P. haigae</i> <i>P. hastatus</i> <i>P. jugosus</i> <i>P. lamareckii</i> <i>P. lewisi</i> <i>P. magdalenensis</i> <i>P. marginatus</i> <i>P. melini</i> <i>P. moluccensis</i> <i>P. ortman ni</i> <i>P. platymerus</i> <i>P. politus</i> <i>P. pubescens</i> <i>P. quadratus</i> <i>P. rosariensis</i> <i>P. rufescens</i> <i>P. tomentosus</i> <i>P. tonsorius</i> <i>P. tridentatus</i> <i>P. violaceus</i> <i>P. zacae</i>	<i>Ancylocheles</i> <i>A. gravelei</i> <i>Enesteoides</i> <i>E. ornatus</i> <i>Euceramus</i> <i>E. praelongus</i> <i>Lissoporcellana</i> <i>L. streptochiroides</i> <i>Minyocerus</i> <i>M. angustus</i> <i>Petrolisthes</i> <i>P. novaezelandiae</i> <i>Pisidia</i> <i>P. brasiliensis</i> <i>P. dispar</i> <i>Polyonyx</i> <i>P. cometes</i> <i>P. gibbesi</i> <i>P. hendersoni</i> <i>P. loimicola</i> <i>P. nitidus</i> <i>P. transversus</i> <i>Porcellana</i> <i>P. platycheles</i> <i>P. sayana</i> <i>P. sigsbeiana</i> <i>Raphidopus</i> <i>R. indicus</i>	<i>Novorostrum</i> <i>N. decorocrus</i> <i>N. indicum</i> <i>Petrolisthes</i> <i>P. elongatus</i> <i>P. japonicus</i> <i>P. ornatus</i>

Im Folgenden werden die wichtigsten Merkmale der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven vergleichend beschrieben. In Abbildung 14 sind die charakteristischen Telsonmerkmale der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven dargestellt. In der oberen Reihe ist jeweils das Telson der ersten, in der unteren Reihe das der zweiten Zoea abgebildet. Das Telson beider Zoea-Stadien der Arten der *Petrolisthes*-Gruppe ist etwa so lang wie breit, in beiden Stadien überragt der zentrale Telsonhinterrand die Ansatzstellen des zentralen

Fiederborstenpaar nicht (Abbildung 14-a,d). Im zweiten Zoea-Stadium befindet sich eine zusätzliche zentrale Fiederborste auf dem zentralen Telsonhinterrand. Diese Fiederborste ist stets deutlich kürzer als die restlichen fünf Paare von Fiederborsten. Das Telson der überwiegenden Mehrzahl der Arten der *Porcellana*-Gruppe (Abbildung 14-b,e), ist länger als breit, in beiden Stadien überragt der zentrale Telsonhinterrand die Ansatzstellen des zentralen Fiederborstenpaar und im zweiten Stadium befindet sich ein Paar von Fiederborsten auf dem zentralen Telsonhinterrand. Das Telson der Arten der *Novorostrum*-Gruppe ist in beiden Zoea-Stadien länger als breit, der Telsonhinterrand überragt die Ansatzstellen des zentralen Fiederborstenpaar nicht, im zweiten Zoea-Stadium befindet sich hier ein zusätzliches Fiederborstenpaar, welches deutlich kürzer und dünner ist als die fünf übrigen Paare von Fiederborsten (Abbildung 14-f).

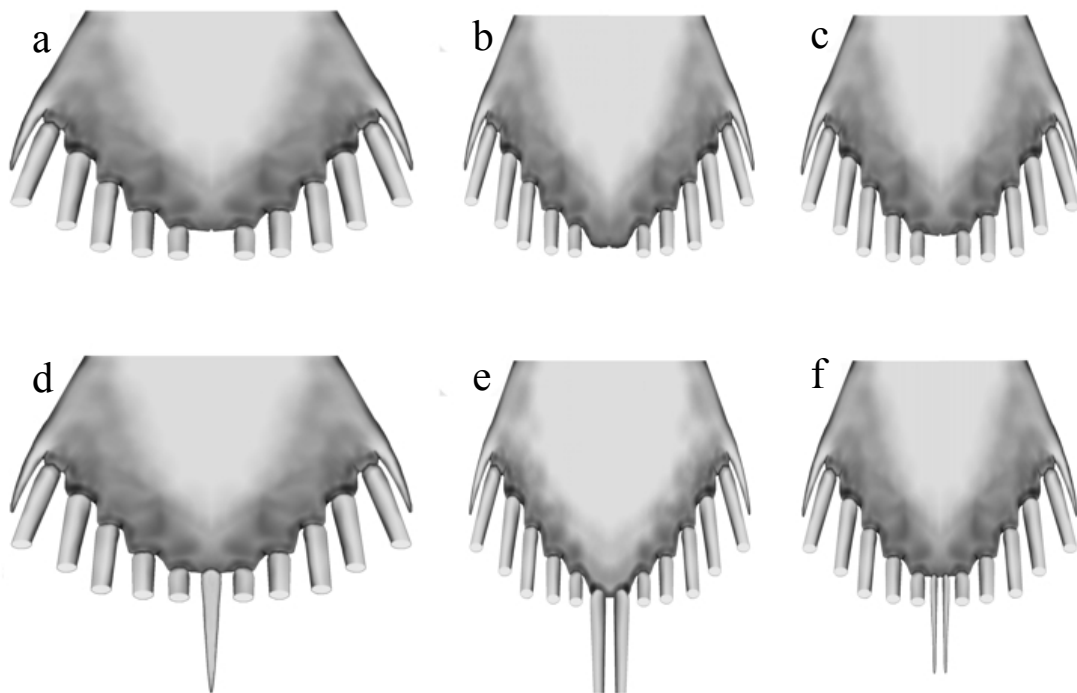


Abbildung 14. Schematische Darstellung der Telsonbewehrung der Hauptgruppen: obere Reihe: erste Zoea; untere Reihe: zweite Zoea; a,d) LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe; b,e) LEBOURS *Porcellana*-Gruppe; c,f) *Novorostrum*-Gruppe (Erklärung siehe Text).

In Abbildung 15 sind die Mandibeln beider Zoea-Stadien der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven dargestellt. Die Mandibeln beider Stadien aller drei Gruppen stimmen grundlegend überein. Die Mandibel der zweiten Zoeas aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe trägt einen ungegliederten Mandibularpalpus, während dieser bei den Arten aus LEBOURS *Porcellana*- und der *Novorostrum*-Gruppe fehlt.

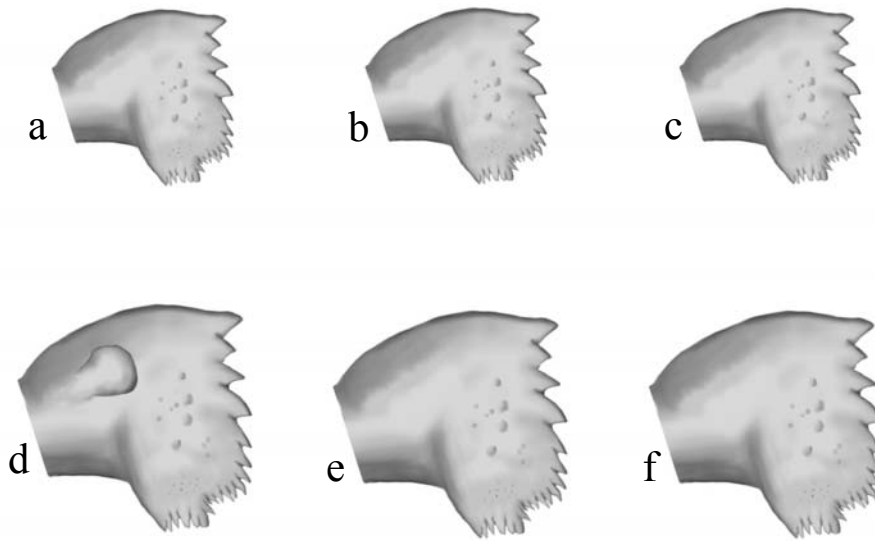


Abbildung 15. Schematische Darstellung der Mandibeln der Hauptgruppen: obere Reihe: erste Zoea; untere Reihe: zweite Zoea; a, d) LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe; b, e) LEBOURS *Porcellana*-Gruppe; c, f) *Novorostrum*-Gruppe (Erklärung siehe Text).

In Abbildung 16 sind die Scaphognathiten der Larven der drei Hauptgruppen dargestellt. Die Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe besitzen im ersten Zoea-Stadium (Abbildung 16-a) nur eine lange Fiederborste auf dem vom Epipoditen gebildeten proximalen Anteil des Scaphognathiten. Der apikale, vom Exopoditen gebildete Anteil besitzt eine Reihe randständiger Fiederborsten, welche oft nur aus fünf bis sieben Borsten im apikalen Bereich besteht, für einige Arten wurde beschrieben, dass sich diese Reihe, dann aus deutlich mehr Borsten bestehend, bis auf den vom Epipoditen gebildeten Teil ziehen kann. In allen diesen Fällen verbleibt jedoch eine unbeborstete Lücke zwischen der Borstenreihe und der proximalen langen Fiederborste. Der Scaphognathit des zweiten Zoea-Stadiums dieser Gruppe (Abbildung 16-d) besitzt stets vier oder mehr lange proximale Fiederborsten und die Reihe der randständigen Borsten zieht sich weit nach unten, so dass nur eine kleine Lücke zwischen diesen und den proximalen Borsten verbleibt. Bei den Arten aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe sind die Verhältnisse in beiden Zoea-Stadien sehr ähnlich (Abbildung 16-b,e), insgesamt scheint jedoch die Anzahl der randständigen Borsten höher zu sein. In beiden Gruppen scheint die Anzahl dieser Borsten jedoch auch vom Alter der Larve abhängig zu sein. Ohne dass die Larve eine Häutung durchläuft erhöht sich die Anzahl dieser Borsten, dadurch schließt sich nach und nach die Lücke des mittleren Außenrandes.

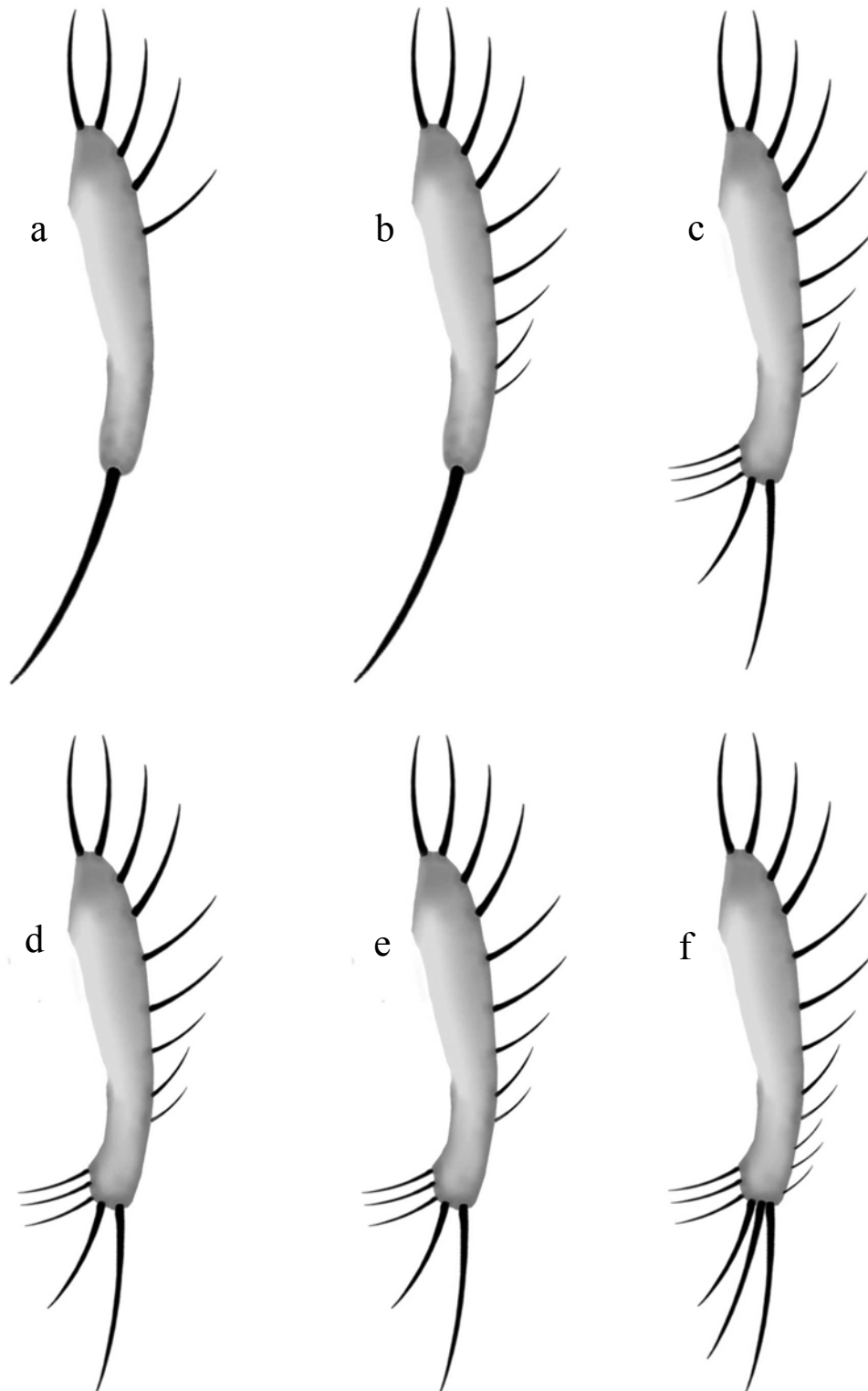


Abbildung 16. Schematische Darstellung der Scaphognathiten der Hauptgruppen: obere Reihe: erste Zoea; untere Reihe: zweite Zoea; a, d) LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe; b, e) LEBOURS *Porcellana*-Gruppe; c, f) *Novorostrum*-Gruppe (Erklärung siehe Text).

Der in Abbildung 16-a dargestellte Scaphognathit entspricht dem Zustand einer frisch geschlüpften ersten Zoea, während der in Abbildung 16-b dargestellte Zustand eher dem einer ersten Zoea kurz vor der Häutung zur zweiten Zoea entspricht. Die Arten der *Novorostrum*-

Gruppe zeigen bereits im ersten Zoea-Stadium einen Zustand, der dem der zweiten Zoea der Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe bzw. LEBOURS *Porcellana*-Gruppe vergleichbar ist. Alle Arten der *Novorostrum*-Gruppe besitzen bereits im ersten Zoea-Stadium vier bis fünf proximale lange Fiederborsten auf dem Scaphognathiten (Abbildung 16-c). Im zweiten Zoea-Stadium schließt sich dann die Lücke des Außenrandes, so dass dieser vollständig beborstet ist und die Anzahl der proximalen Fiederborsten erhöht sich auf sechs bis sieben (Abbildung 16-f). *Petrolisthes unilobatus* ist die einzige Art bei der bereits im ersten Zoea-Stadium der Außenrand des Scaphognathiten vollständig beborstet ist, so dass keine unbeborstete Lücke mehr am proximalen Außenrand verbleibt. Auch diese Art besitzt bereits im ersten Zoea-Stadium vier proximale lange Fiederborsten.

In Abbildung 17 sind die ersten Maxillipeden der ersten Zoeas der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven schematisch dargestellt. Alle heute bekannten ersten Zoeas aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe besitzen einen viergliedrigen Endopoditen am ersten Maxillipeden der ersten Zoea (Abbildung 17-a). Mit Ausnahme der Larven von *Petrolisthes novaezelandiae* besitzen auch die ersten Zoea-Stadien der *Porcellana*-Gruppe im ersten Stadium einen viergliedrigen Endopoditen (Abbildung 17-b). Alle heute bekannten Arten der *Novorostrum*-Gruppe besitzen hingegen einen fünfgliedrigen Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea (Abbildung 17-c).

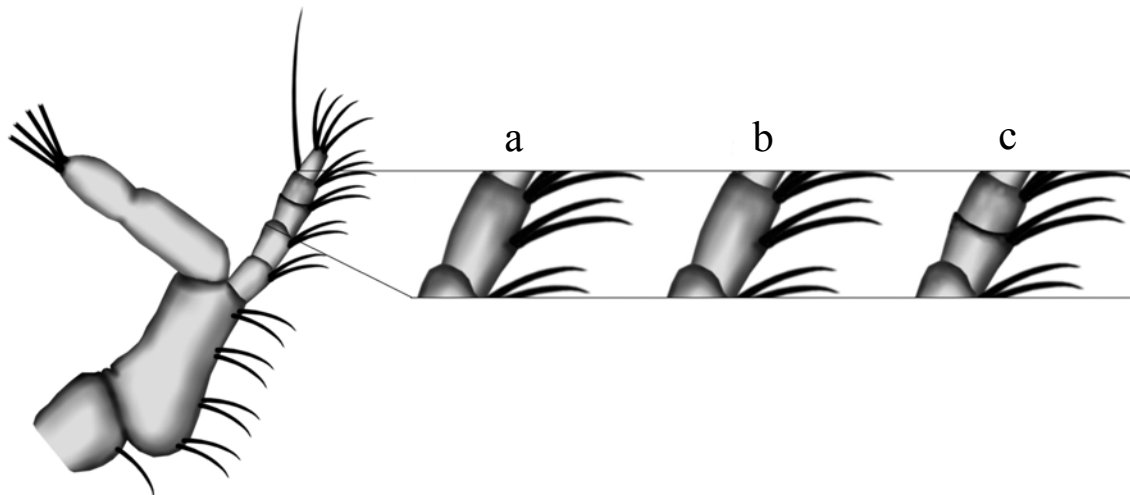


Abbildung 17. Schematische Darstellung des ersten Maxillipeden der ersten Zoea der Hauptgruppen: erste Zoea: a) LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe; b) LEBOURS *Porcellana*-Gruppe; c) *Novorostrum*-Gruppe (Erklärung siehe Text).

In Tabelle 2 sind die Merkmale aufgeführt, die die drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven definieren. Außerdem sind die gleichen Merkmale für *Petrolisthes unilobatus*, der

einzigsten Porzellaniden-Art mit zwei Zoea-Stadien, die sich nicht in eine dieser Gruppen einordnen lässt, aufgeführt.

LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe ist wie folgt definiert: Das Telson ist etwa so lang wie breit, der zentrale Hinterrand des Telsons überragt nicht die Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares und im zweiten Zoea-Stadium findet sich eine kurze, unpaare Fiederborste auf dem zentralen Hinterrand des Telsons. Die Mandibel besitzt im zweiten Zoea-Stadium stets einen Mandibularpalpus. Der Scaphognathit der Maxille trägt im ersten Zoea-Stadium lediglich eine lange proximale Fiederborste und der Endopodit des ersten Maxillipeden beider Stadien aller Arten ist durch die Verschmelzung von Carpus und Propodus viergliedrig.

LEBOURS *Porcellana*-Gruppe wird wie folgt definiert: Das Telson ist meist länger als breit, der zentrale Hinterrand überragt die Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares und im zweiten Zoea-Stadium findet sich an dieser Stelle ein zusätzliches Paar von Fiederborsten. Diese Fiederborsten entsprechen in Qualität und Länge den restlichen fünf Fiederborstenpaaren. Die Mandibel besitzt im zweiten Zoea-Stadium keinen Palpus. Der Scaphognathit der Maxille trägt im ersten Zoea-Stadium lediglich eine proximale Fiederborste und der Endopodit des ersten Maxillipeden ist viergliedrig. Innerhalb dieser Gruppe finden sich Arten mit einzelnen graduell abweichenden Merkmalen, die der Einteilung jedoch nicht widersprechen (siehe unten). *Petrolisthes novaezelandiae* besitzt als einzige Art dieser Gruppe einen fünfgliedrigen Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea.

Die ***Novorostrum*-Gruppe** wird wie folgt definiert: Das Telson ist länger als breit, der zentrale Hinterrand schließt mit der Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares ab und im zweiten Zoea-Stadium findet sich ein zusätzliches Paar von Fiederborsten auf dem zentralen Hinterrand des Telsons. Die Borsten dieses sechsten Paares sind deutlich kürzer und dünner als die übrigen fünf Paare. Die Mandibel besitzt im zweiten Zoea-Stadium keinen Palpus. Der Scaphognathit der Maxille trägt bereits im ersten Zoea-Stadium vier oder fünf proximale Fiederborsten und der Endopodit des ersten Maxillipeden ist fünfgliedrig.

Die Zoea-Larven von *Petrolisthes unilobatus* lassen sich keiner der drei Hauptgruppen zuordnen, sie zeigen ein Mosaik von Merkmalen aller drei Hauptgruppen. Diese Art wird weiter unten ausführlich besprochen.

Tabelle 2. Merkmale der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven.

	<i>Petrolisthes</i> -Gruppe	<i>Porcellana</i> -Gruppe	<i>Novorostrum</i> -Gruppe	<i>Petrolisthes unilobatus</i>
Telsonform	so lang wie breit	länger als breit	länger als breit	länger als breit
Telsonhinterrand überragt Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares	nein	ja	nein	nein
Borstenformel des Telsons der zweiten Zoea	5+1+5	6+6	5+1+1+5	5+1+5
Mandibularpalpus der zweiten Zoea	vorhanden	fehlt	fehlt	fehlt
Anzahl der Borsten auf dem Scaphognathiten der ersten Zoea	1	1	4-5	4
Endopodit des ersten Maxillipeden der ersten Zoea	4-gliedrig	4-gliedrig (5-gliedrig)	5-gliedrig	5-gliedrig

Im Rahmen dieser Arbeit wurden unter anderem die Larven von *Pachycheles susanae* untersucht. Alle Larven stammten von einem einzigen eiertragenden Weibchen (siehe Anhang Seite 35). Mit einer Ausnahme stimmten alle Larven mit den Merkmalen, die LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Larven charakterisieren überein. Unter den untersuchten Larven des zweiten Zoea-Stadiums fand sich ein einziges Exemplar, dass nicht die typische Telsonform der Larven aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe zeigte. Auf dem zentralen Hinterrand des Telsons dieses Exemplars fand sich ein Paar kurzer Fiederborsten (Abbildung 18, rechts), so dass die Beborstung des Telsons dem der *Novorostrum*-Gruppe entspricht. Alle anderen Merkmale dieser Larve stimmten mit denen von Exemplaren mit typischem Telson (Abbildung 18, links) überein.

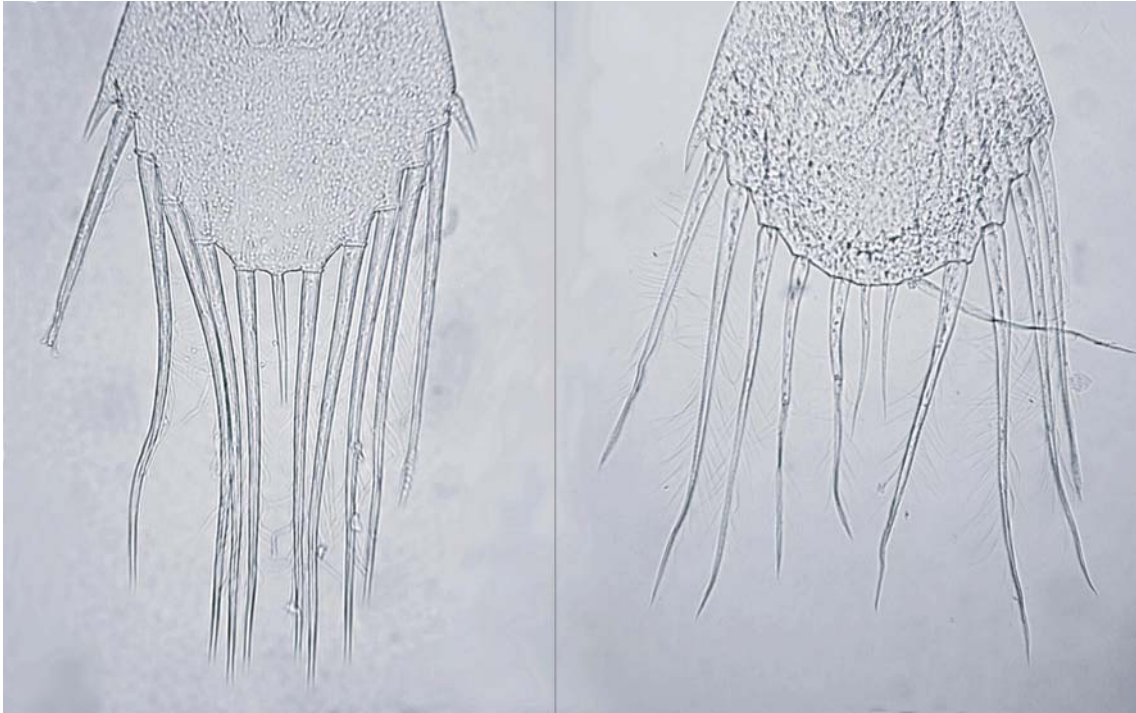


Abbildung 18. Telson der zweiten Zoea von *Pachycheles susanae*: links, typische Form mit einer zentralen Fiederborste am Hinterrand; rechts, Telson mit einem Paar kurzer zentraler Fiederborsten (Erklärung siehe Text).

3.2.1 LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Porzellaniden-Larven

Das Telson dieser Gruppe ist etwa so lang wie breit und trägt im ersten Zoea-Stadium am Hinterrand fünf Paare gefiederter Schwimmborsten, der zentrale Telsonrand ragt nicht über die Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares hinaus. Das zweite Zoea-Stadium trägt auf diesem Zwischenraum eine zusätzliche unpaare Fiederborste, die zwar in der Form den paarigen Fiederborsten ähnelt, jedoch niemals deren Länge erreicht. Die zweite Zoea besitzt stets einen als Knospe ausgebildeten Mandibularpalpus.

LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe umfasst die meisten Arten der Gattung *Petrolisthes* und alle Arten der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopetrolisthes*, *Neopisosoma*, *Pachycheles*, und *Parapetrolisthes* für die Beschreibungen der Zoea-Stadien zur Verfügung stehen. In Abbildung 19 ist ein auf den larvalmorphologischen Daten basierender hypothetischer Stammbaum der heute bekannten Vertreter dieser Gruppe dargestellt. In der Legende zu Abbildung 19 (Seite 59) sind die Merkmale und deren Merkmalsausprägungen, auf denen dieser Stammbaum beruht kurz beschrieben. Über die Larven der Gattungen *Pachycheles*, *Neopisosoma* und *Megalobrachium* lassen sich mit dem heutigen Wissensstand keine phylogenetischen Aussagen treffen, diese werden weiter unten kurz beschrieben. Die restlichen untersuchten Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe bilden zwei große Kladi, die beide hauptsächlich aus Arten der Gattung *Petrolisthes* bestehen. Ein Kladus besteht aus den „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“. Der andere Kladus besteht aus amerikanischen glatten (siehe Diskussion) Vertretern der Gattung *Petrolisthes* und aus den Vertretern der endemisch amerikanischen Gattungen *Allopetrolisthes* und *Clastotoechus*. Dieser zweite Kladus wird im folgenden Gruppe der „amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft“ genannt.

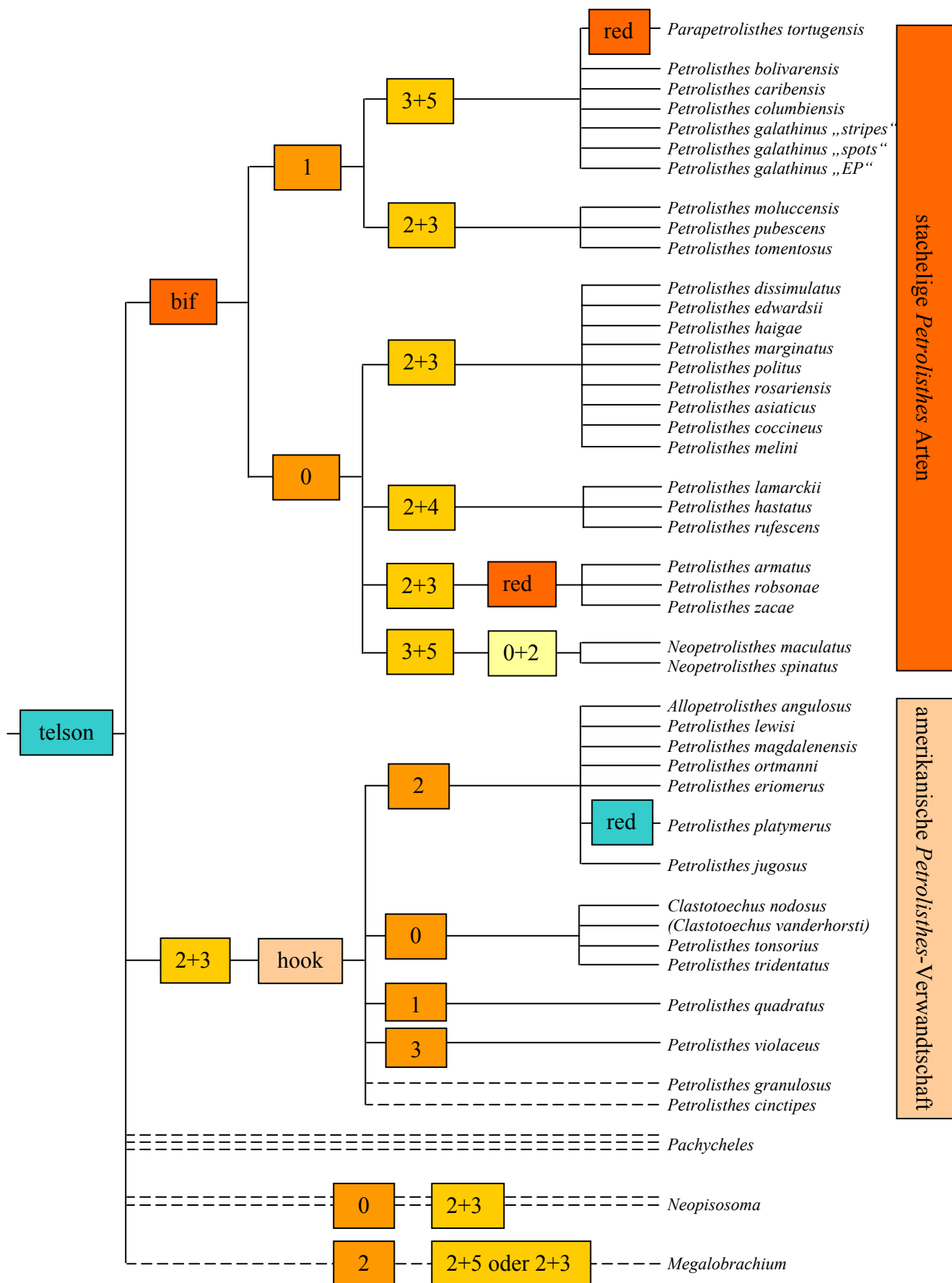


Abbildung 19. Hypothetischer phylogenetischer Baum der Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe: (Erklärung siehe Legende, S. 57 und Text)

Legende zu Abbildung 19:

■ Das Telson entspricht dem von LEBOURS *Petrolisthes* Gruppe, d.h. im zweiten Zoea-Stadium kommt eine unpaare zentrale Fiederborste hinzu.

telson Das Telson entspricht dem von LEBOURS *Petrolisthes* Gruppe, d.h. im zweiten Zoea-Stadium kommt eine unpaare zentrale Fiederborste hinzu.

red Das Telson entspricht dem von LEBOURS *Petrolisthes* Gruppe, im zweiten Zoea-Stadium kommt jedoch keine unpaare zentrale Fiederborste hinzu, da diese sekundär reduziert wurde.

■ Bewehrung der lateralen Telsonstacheln im ersten Zoea-Stadium

simple Die lateralen Telsonstacheln sind unbewehrt

bif Die lateralen Telsonstacheln tragen im ersten Zoea-Stadium einen zusätzlichen kleinen Stachel.

red Die lateralen Telsonstacheln sind unbewehrt, da der zusätzliche kleine Stachel sekundär reduziert wurde.

■ Anzahl der Borsten auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums

0 keine Borste

2 zwei Borsten

1 eine Borste

3 drei Borsten

■ Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums (medianes Borstenfeld + terminales Borstenfeld)

2+3 zwei plus drei Borsten

3+5 drei plus fünf Borsten

2+4 zwei plus vier Borsten

■ Hakenartiger Fortsatz auf der Außenseite der Coxa des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums

- nicht vorhanden

hook vorhanden

■ Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des zweiten Maxillipeden des zweiten Zoea-Stadiums (medianes Borstenfeld + terminales Borstenfeld)

? anders

0+2

Einer der beiden großen Kladi innerhalb von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe, die **Gruppe der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“** (siehe Abbildung 19) ist durch einen zusätzlichen kleinen Stachel auf den lateralen Telsonstacheln (siehe Abbildung 20-b) der ersten Zoea als Synapomorphie charakterisiert.

Alle Arten dieses Kladus sind mit einer Carapaxlänge von mehr als 1,3 mm vergleichsweise groß, und besitzen relativ lange Rostralstacheln, welche meist über die gesamte Länge mit kleinen nach vorne gerichteten Stacheln besetzt sind. Der Kladus der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“ teilt sich wiederum in zwei Kladi. Einer dieser Kladi ist durch eine Fiederborste auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums charakterisiert. Dieser Kladus besteht aus den Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes und *Parapetrolisthes tortugensis* und einer Gruppe aus den drei indo-westpazifischen Arten *P. moluccensis*, *P. pubescens* und *P. tomentosus*. Diese beiden Untergruppen unterscheiden sich in der Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums. Während der Carpus-Propodus bei den Arten der erstgenannten Gruppe stets ein medianes Feld mit drei und ein terminales Feld mit fünf Borsten trägt, besitzen die Larven der indo-westpazifischen Gruppe ein medianes Feld mit zwei und ein terminales Feld mit drei Borsten.

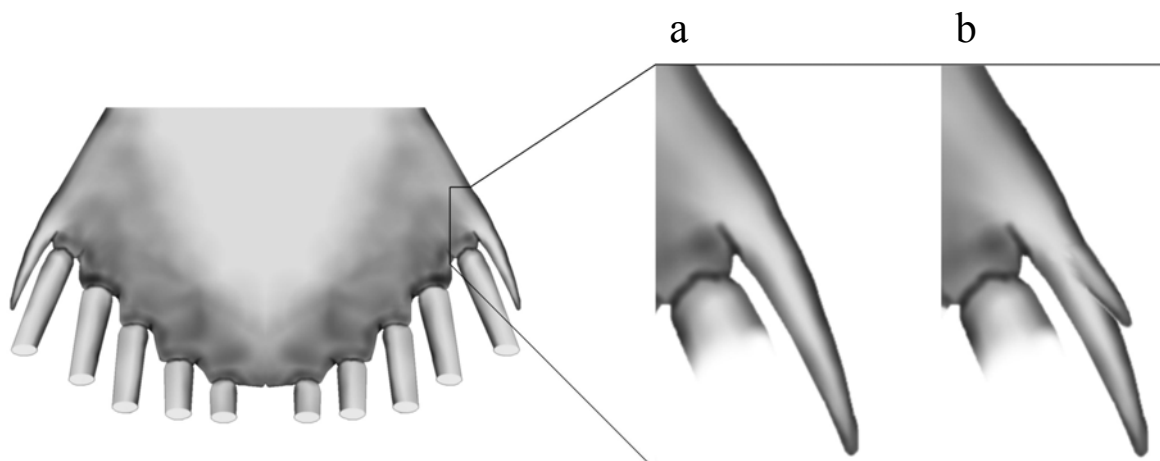


Abbildung 20. Schematische Darstellung des lateralen Telsonstachels der verschiedenen *Petrolisthes*-Gruppen: erste Zoea; a) amerikanische *Petrolisthes*-Verwandtschaft; b) stachelige *Petrolisthes*-Arten (Erklärung siehe Text).

Die zweite Merkmalsausprägung kommt bei einer großen Zahl von Larven anderer Arten vor, während die Merkmalsausprägung der Gruppe der Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes ansonsten nur noch bei den Larven der Gattung *Neopetrolisthes* vorkommt (siehe unten). Aufgrund der vorliegenden Daten lässt sich nicht entscheiden welcher der beiden Merkmalszustände ursprünglicher ist, daher lassen sich keine Synapomorphien auf diesem Niveau formulieren.

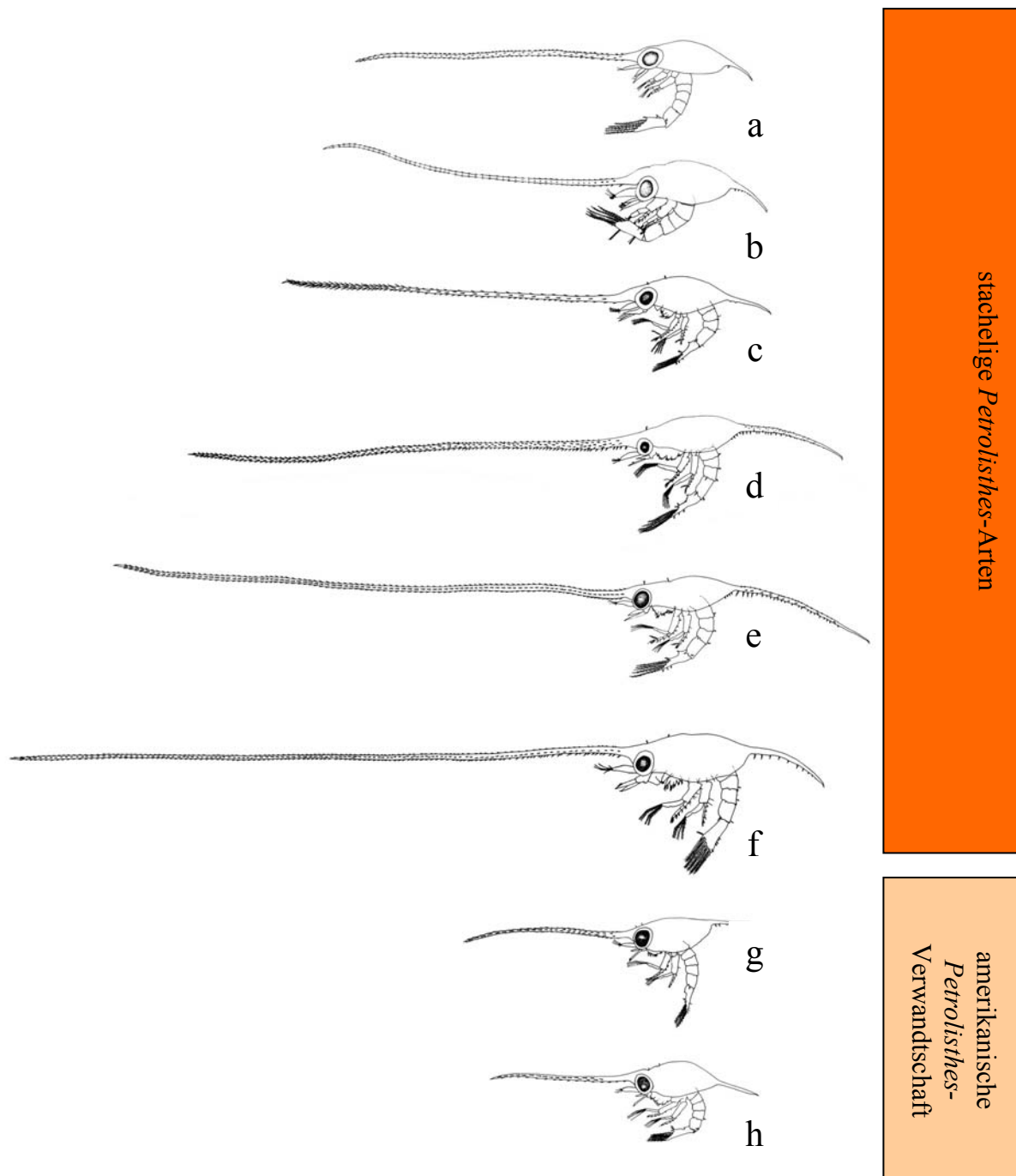


Abbildung 21. Habitus der ersten Zoea verschiedener Vertreter aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe: a) *Petrolisthes caribensis*, b) *Petrolisthes bolivarensis*, c) *Parapetrolisthes tortugensis*, d) *Petrolisthes dissimulatus*, e) *Petrolisthes armatus*, f) *Neopetrolisthes maculatus*, g) *Petrolisthes jugosus* und h) *Petrolisthes ortmanni*.

Der zweite Kladus der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“ ist definiert über das Fehlen der Fiederborste auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums. Dieser Kladus umfasst stachelige *Petrolisthes*-Arten aus allen Faunenregionen und die beiden Arten der Gattung *Neopetrolisthes*, deren Larven bekannt sind. Innerhalb dieses Kladus lassen sich vier Gruppierungen unterscheiden, welche sich unter anderem durch die Borstenformel

des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums unterscheiden. Eine dieser Gruppen besteht aus den beiden Arten der Gattung *Neopetrolisthes*, diese ist definiert über eine Borstenformel von 3+5 des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums und eine Borstenformel von 0+2 des Carpus-Propodus des Endopoditen des zweiten Maxillipeden des zweiten Zoea-Stadiums. Das Fehlen des medianen Borstenfeldes dieses Maxillipedengliedes ist eine Ausnahme innerhalb der Porzellaniden-Larven und kommt nur bei den *Neopetrolisthes*-Arten und, wenn auch in anderer Form (siehe unten) bei einigen Vertretern der Gattung *Pachycheles* vor.

Eine weitere Gruppe besteht aus den amerikanischen Arten *Petrolisthes armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*. Die Larven dieser Gruppe zeichnen sich durch eine Borstenformel von 2+3 am Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums und durch das Fehlen des zusätzlichen kleinen Stachels auf den lateralen Telsonstacheln der ersten Zoea aus. Das Fehlen dieses Stachels, der die Gruppe der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“ definiert, wird als sekundäre Reduktion und somit als Synapomorphie dieser Gruppe interpretiert. Eine weitere kleine Gruppe mit den indo-westpazifischen Arten *Petrolisthes lamarckii*, *P. hastatus* und *P. rufescens* besitzt eine Borstenformel von 2+4 auf dem Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums.

Die größte Gruppe dieses Kladus besteht aus den amerikanischen Arten *Petrolisthes dissimulatus*, *P. edwardsii*, *P. haigae*, *P. marginatus*, *P. politus* und *P. rosariensis* und den indo-westpazifischen Arten *P. asiaticus*, *P. coccineus* und *P. melini*. Diese Gruppe ist lediglich über die Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums definiert. Alle Arten besitzen ein medianes Feld von zwei und ein apikales Feld von drei Borsten, da diese Merkmalsausprägung bei vielen Porzellaniden-Arten innerhalb verschiedener Larvengruppen vorkommt, könnte es sich um einen sehr ursprünglichen Merkmalszustand handeln. In diesem Falle ließe sich keine Synapomorphie für diese Gruppe definieren.

Wie weiter oben bereits erwähnt sind die Larven der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten unter anderem durch einen kleinen Stachel der auf dem lateralen Telsonstachel sitzt charakterisiert. Einigen Arten fehlt dieser Stachel, dieses sind *P. armatus*, *P. robsonae*, *P. zaca* und *Parapetrolisthes tortugensis*. Das Fehlen dieses Stachels wird als Reduktion

interpretiert, die mehrfach unabhängig voneinander stattgefunden hat. Einerseits sprechen jeweils mehrere Übereinstimmungen für die Zuordnung der betroffenen Arten zu den jeweiligen Gruppen und andererseits lassen sich keine weiteren larvalmorphologischen Hinweise darauf finden, dass eine nähere Verwandtschaft zwischen den drei genannten *Petrolisthes*-Arten und *Parapetrolisthes tortugensis* besteht (siehe Diskussion).

Die Gruppe der „**amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft**“ ist der zweite große Kladus innerhalb von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe, sie besteht aus Vertretern der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus* und *Petrolisthes*. Diese Gruppe ist durch einen hakenartigen Fortsatz auf der Außenseite des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea (Abbildung 22-b) charakterisiert. Ein solcher Fortsatz ist bei keiner anderen bekannten Porzellaniden-Art außerhalb dieser Gruppe ausgebildet und wird daher als Synapomorphie dieser Gruppe interpretiert.

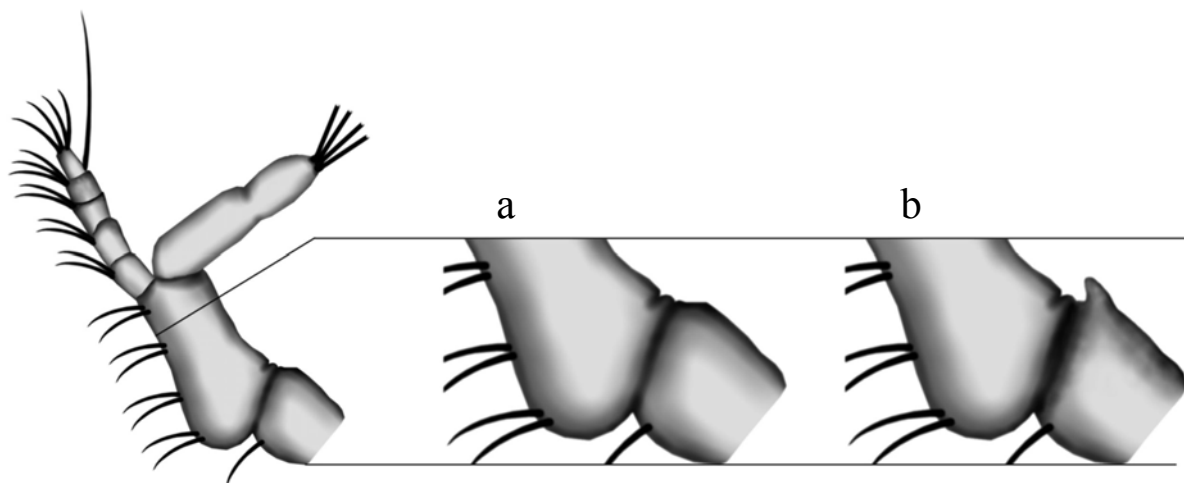


Abbildung 22. Schematische Darstellung des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der verschiedenen *Petrolisthes*-Gruppen: erste Zoea; a) stachelige *Petrolisthes*-Arten; b) amerikanische *Petrolisthes*-Verwandtschaft (Erklärung siehe Text).

Allen Arten dieser Gruppe ist gemein, dass die Carapaxlänge der ersten Zoea nicht mehr als 1,3 mm beträgt. Die Rostralstachel der ersten Zoeas dieser Arten sind relativ kurz und die Bewehrung der Rostralstachel ist im Vergleich zu der Gruppe der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“ reduziert (siehe Abbildung 21-g,h). Gleiches gilt für die Hinterrandstacheln. Eine große Zahl von Arten dieser Gruppe wurde im Rahmen dieser Arbeit untersucht. Allen diesen Arten ist gemein, dass sie nur auf dem fünften Abdominalsomiten der ersten Zoea einen posterolateralen Stachel tragen (Abbildung 23-b), während alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten der Gruppe der „stacheligen *Petrolisthes*-Arten“ auch auf dem vierten Abdominalsomiten einen solchen Stachel besitzen (Abbildung 23-a).

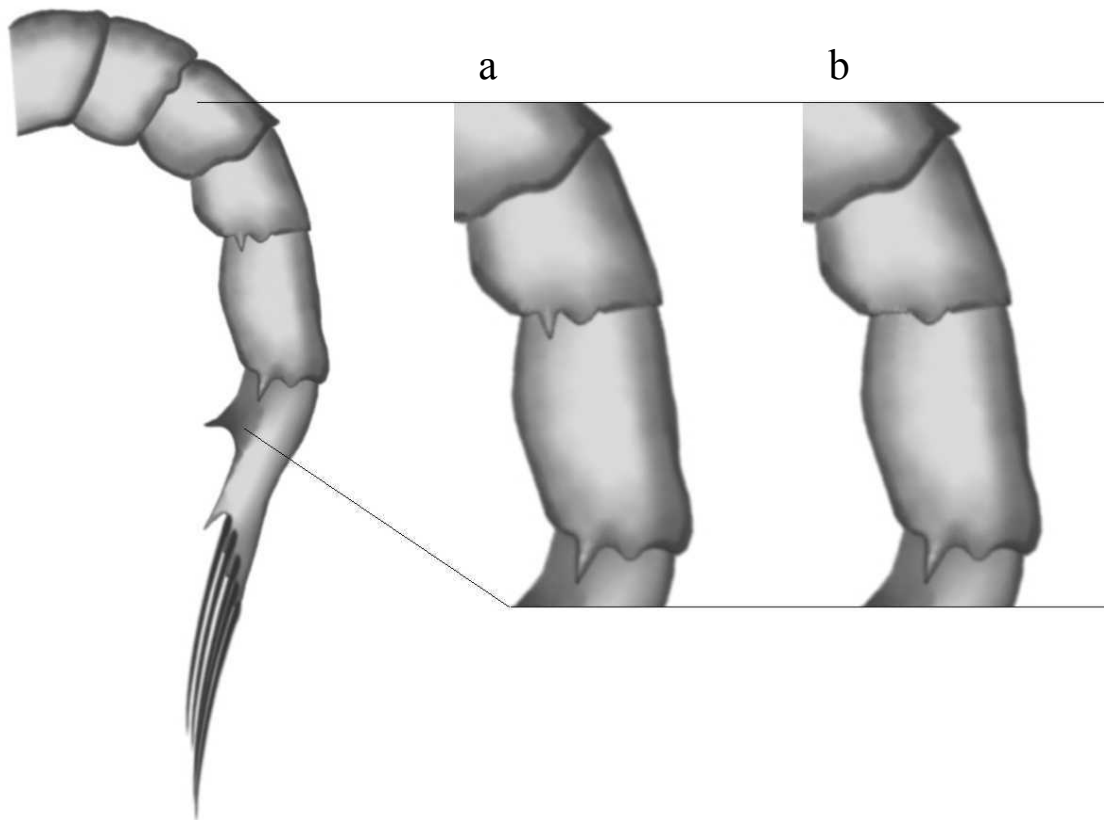


Abbildung 23. Schematische Darstellung des lateralen Telsonstachels der verschiedenen *Petrolisthes*-Gruppen: erste Zoea; a) stachelige *Petrolisthes*-Arten; b) amerikanische *Petrolisthes*-Verwandtschaft (Erklärung siehe Text).

Innerhalb der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft lassen sich wiederum mindestens zwei Larven-Gruppen unterscheiden (Abbildung 19). Eine Gruppe ist durch zwei Borsten auf dem Innenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea gekennzeichnet. Diese Gruppe enthält *Allopetrolisthes angulosus*, *Petrolisthes jugosus*, *Petrolisthes lewisi*, *Petrolisthes magdalenensis*, *Petrolisthes ortmanni* und *Petrolisthes platymerus*. Die ersten Zoea-Stadien von *P. lewisi*, *P. magdalenensis* und *P. ortmanni* (siehe Anhang) sind kleiner als 1,3 mm, der Rostralstachel ist kürzer als die dreifache Carapaxlänge, der Rostralstachel ist dorsal unbewehrt, die Hinterrandstacheln sind unbewehrt und der ventrale Rand des Carapax ist gesägt. Auch die Larven von *P. platymerus* teilen diese Merkmale, die Bewehrung des ventralen Carapaxrandes ist jedoch unbekannt (siehe GORE, 1972). Die Larven von *Petrolisthes jugosus* haben einen dorsal bewehrten Dorsalstachel und die Hinterrandstacheln sind ventral bestachelt, stimmen jedoch in den anderen Merkmalen mit der Gruppe überein. Gleiches gilt für *Allopetrolisthes angulosus* (siehe WEHRTMANN ET AL., 1996), diese Art unterscheidet sich zusätzlich durch das Fehlen der Bewehrung des ventralen Carapaxrandes und durch die Länge des Rostralstachels.

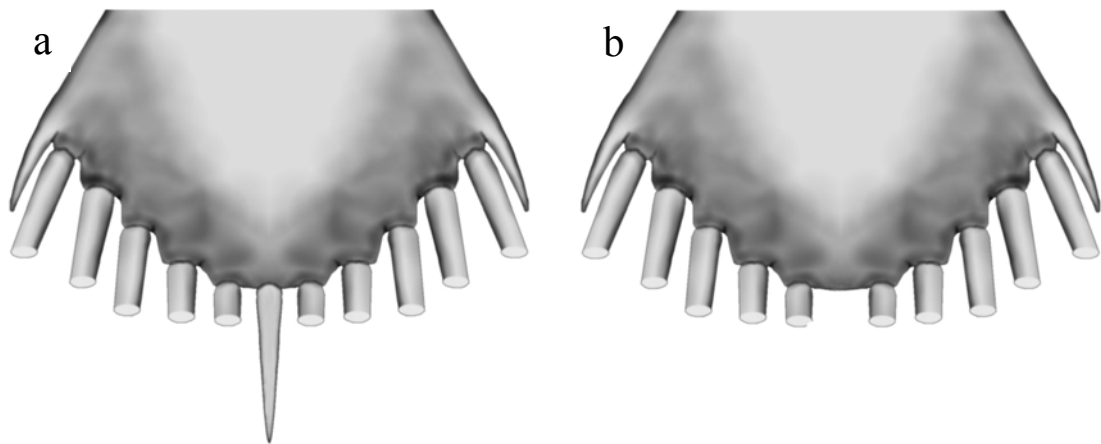


Abbildung 24. Vergleich des Telsons der zweiten Zoea verschiedener Vertreter aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Porzellaniden-Larven: a) typischer Vertreter; b) *Petrolisthes platymerus* (Erklärung siehe Text).

Petrolisthes platymerus stimmt in allen die Gruppe definierenden Merkmalen mit den anderen Arten der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft überein, weist jedoch ein Merkmal auf, das die Larven als einzigartig innerhalb der Porzellaniden kennzeichnet. Die Zoea-Stadien dieser Art, sind der einzige bekannte Fall, in dem sich das Telson des ersten und zweiten Zoea-Stadiums nicht unterscheiden. Im zweiten Zoea-Stadium kommt weder eine einzelne zentrale, noch ein Paar von Fiederborsten am Telsonhinterrand hinzu (siehe Abbildung 24). Aufgrund dieser Tatsache wäre schon eine Zuordnung zu einer der Großgruppen von Porzellaniden-Larven (LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe, LEBOURS *Porcellana*-Gruppe, *Novorostrum*-Gruppe) unmöglich. Da die Larven dieser Art jedoch den für die Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft charakteristischen hakenartigen Fortsatz auf der Außenseite des Coxopoditen der Maxillipeden besitzen, wird *P. platymerus* entgegen früherer Zuordnungen (siehe Diskussion) in diese Gruppe gestellt. Die Tatsache, dass das Telson der zweiten Zoea nicht mit dem der typischen *Petrolisthes*-Larven übereinstimmt wird als sekundäre Reduktion der zusätzlichen medianen Fiederborste am Telsonhinterrand interpretiert.

Eine weitere Untergruppe der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft enthält *Clastotoechus nodosus*, *Petrolisthes tonsorius* und *Petrolisthes tridentatus*. Im Unterschied zur zuvor beschriebenen Untergruppe besitzen diese Arten keine Borsten auf dem Innenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Zu dieser Gruppe gehört vermutlich auch *Clastotoechus vanderhorsti*, in der Beschreibung der Larven dieser Art fehlt jedoch die Beschreibung des Coxopoditen der Maxillipeden (siehe SCHOPPE & WERDING,

1990). Zwei weitere Vertreter der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft weichen in der Beborstung des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea von den beiden oben beschriebenen Untergruppen ab. Es handelt sich um *Petrolisthes quadratus* und *Petrolisthes violaceus*. Während die Larven von *Petrolisthes quadratus* eine ganze Reihe von abweichenden Merkmalen aufweisen, stimmt *P. violaceus* in vielen dieser Merkmale mit Vertretern der beschriebenen Gruppen überein. Bei den Larven von *P. violaceus* besteht die einzige Abweichung in dem Vorhandensein dreier, anstatt zweier bzw. keiner Borsten auf dem Innenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Vermutlich gehören zur Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft auch *Petrolisthes cinctipes* und *Petrolisthes granulosus*, die Beschreibungen der Larven dieser Arten sind jedoch zu ungenau um eine sichere Zuordnung der Arten zu rechtfertigen (siehe Diskussion).

Es stehen die Beschreibungen der Larven von insgesamt fünf ***Megalobrachium***, zwei ***Neopisosoma***- und 13 ***Pachycheles***-Arten zur Verfügung. Für die Larven keiner der drei Gattungen ließen sich larvale Merkmale finden, die für die jeweilige Gattung typisch sind. Die Anzahl der Borsten auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea wurde zur weiteren Einteilung der *Petrolisthes*-Arten verwendet. Auch innerhalb der Gattungen *Megalobrachium*, *Neopisosoma* und *Pachycheles* lassen sich anhand dieses Merkmales Gruppierungen aufstellen. So besitzen die ersten Zoea-Stadien aller *Megalobrachium*-Arten und die von *P. balsii*, *P. natalensis*, *P. monilifer*, *P. serratus*, *P. pubescens*, *P. susanae*, *P. rudis*, *P. stevensii* und *P. tomentosus* zwei Borsten auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden, während die Beborstung bei *N. angustifrons*, *N. neglectum*, *P. garciaensis*, *P. pilosus*, *P. riisei* und *P. sculptus* fehlt. Als einzige bisher bekannte Art dieser drei Gattungen weicht *P. chacei* von beiden Gruppen ab und besitzt nur eine Borste auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Ein weiteres Merkmal, welches die Arten der Gattungen *Pachycheles* und *Neopisosoma* in Gruppierungen aufteilt, ist die Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden. Bei *P. monilifer*, *P. pubescens*, *P. rudis*, *P. stevensii* und *P. tomentosus* lautet diese Formel 2+3, also ein medianes Feld von zwei und ein distales Feld von drei Borsten, während bei allen anderen aufgezählten Arten nur das distale Borstenfeld ausgebildet ist und stets aus mehr als drei (4-7) Borsten besteht, so ergibt sich eine Borstenformel von 0+4-7. Bei den Larven der untersuchten *Megalobrachium*-Arten besitzen an dieser Struktur Borstenformeln von 2+3 oder 2+5. Anhand der vorliegenden Daten lassen sich keine Aussagen über Gruppierungen der Arten dieser drei Gattungen machen (siehe Diskussion).

3.2.2 LEBOURS *Porcellana*-Gruppe der Porzellaniden-Larven

Das Telson der ersten Zoea dieser Gruppe ist länger als breit, trägt am Hinterrand fünf Paare gefiederter Schwimmborsten und der Telsonhinterrand überragt die Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares. Das zweite Zoea-Stadium trägt auf den distolateralen Ecken dieses Vorsprungs ein zusätzliches Borstenpaar, das in Form und Größe den restlichen Schwimmborstenpaaren des Telsons entspricht. Die zweite Zoea besitzt niemals einen Mandibularpalpus. Der Scaphognathit der Maxille der ersten Zoea besitzt bei allen Arten nur eine apikale Fiederborste. Der Endopodit des ersten Maxillipeden der ersten Zoea ist stets viergliedrig, einzige Ausnahme bildet *Petrolisthes novaezelandiae*. Diese Art besitzt einen fünfgliedrigen Maxillipedenendopoditen. Die Besonderheiten dieser Art werden weiter unten ausführlich diskutiert.

Die für diese Gruppierung relevanten Merkmale sind bei allen aufgeführten Arten der Gruppe zwar vorhanden, können jedoch in Details variieren. So ist das Telson der ersten Zoea von *P. sigsbeiana* zumindest in der Originalabbildung (siehe GORE, 1971B, Seite 347, Fig. 3) nicht länger als breit, auch ist bei einigen anderen Arten die Ausbuchtung des medianen Telsonhinterrandes kaum sichtbar. Diese Unterschiede können jedoch als graduelle Ausprägungen übereinstimmender Merkmale angesehen werden und widersprechen keineswegs der hier vorgenommenen Einteilung.

LEBOURS *Porcellana*-Gruppe umfasst alle Arten der Gattungen *Ancylocheles*, *Enesteoides*, *Eucramus*, *Lissoporcellana*, *Minyocerus*, *Pisidia*, *Polyonyx*, *Porcellana* und *Raphidopus* für die Beschreibungen der Zoea-Stadien zur Verfügung stehen. Des weiteren gehören die Larven von *Petrolisthes novaezelandiae* zu dieser Hauptgruppe. Der Anteil der Arten von denen Larvalbeschreibungen zur Verfügung stehen an der Artenzahl der einzelnen Gattungen die in diese Gruppe fallen ist sehr gering. So stehen für nur eine der beiden bekannten *Ancylocheles*-Arten, eine der vier bekannten *Enesteoides*-Arten, eine der drei *Eucramus*-Arten, eine der beiden *Minyocerus*-Arten, eine der acht *Lissoporcellana*-Arten, drei der zwölf *Pisidia*-Arten, fünf der 20 *Polyonyx*-Arten, drei der elf *Porcellana*-Arten und eine der beiden *Raphidopus*-Arten Larvalbeschreibungen zur Verfügung. Diese Gruppe enthält demnach 19 Vertreter aus neun Gattungen, für sechs dieser Gattungen sind die Larven jeweils nur eines Vertreters bekannt. Diese Umstände lassen eine umfassende Beurteilung der phylogenetischen

Verhältnisse innerhalb dieser Gruppe schwierig erscheinen, nichtsdestotrotz lassen sich aufgrund einzelner Merkmale einige Gruppierungen beschreiben.

Innerhalb von LEBOURS *Porcellana*-Gruppe finden sich zwei Merkmale die eindeutig Apomorphien darstellen. Hierbei handelt es sich um den stark verlängerten Antennenexopoditen (Abbildung 25-a) einiger Arten und um die besondere Ausprägung des zentralen Telsonhinterrandes (Abbildung 25-b) im ersten Zoea-Stadium.

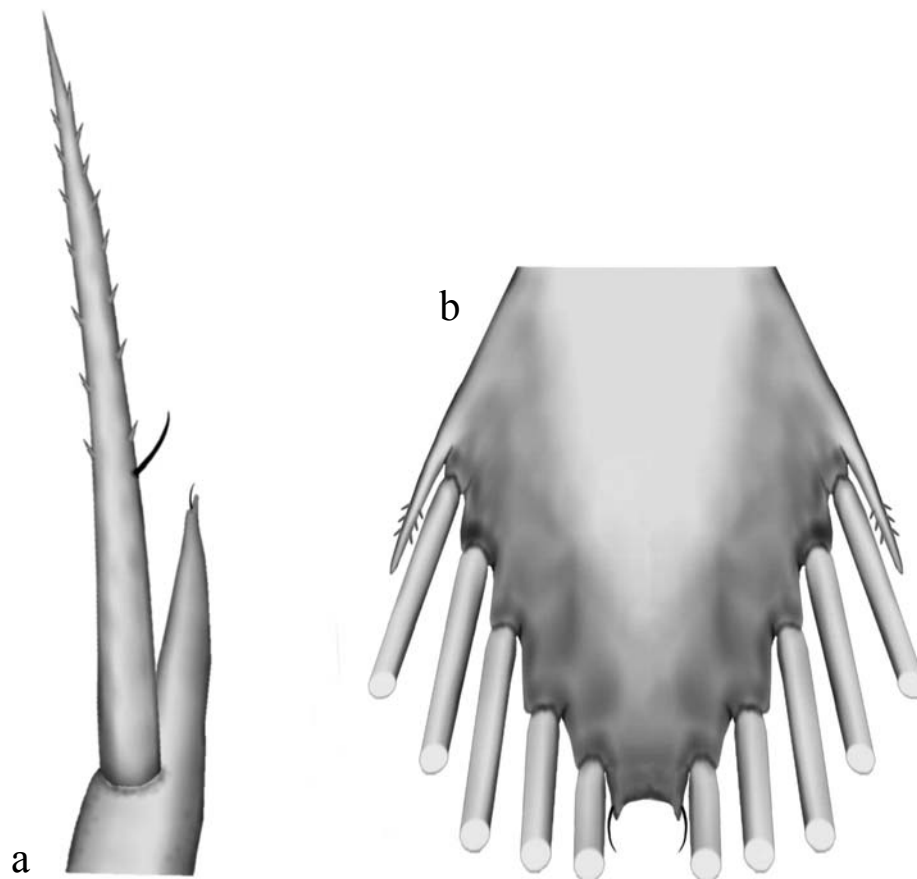


Abbildung 25. Schematische Darstellung der zweiten Antenne und des Telsons einiger *Polyonyx*-Arten: a) zweite Antenne; b) Telson (Erklärung siehe Text).

Einige Arten besitzen beide Merkmale, andere nur eines der beiden. Bei einigen Arten ist der Antennenexopodit nicht auffällig langgestreckt, besitzt jedoch das gleiche Bewehrungsmuster mit einer medianen Borste auf der Innenseite und einer Vielzahl kleiner Stacheln auf der apikalen Hälfte. Je nach dem, in welcher Reihenfolge man diese Merkmale zur Aufspaltung der Gruppe anwendet entstehen zwei unterschiedliche hypothetische Stammbäume. Diese sind in Abbildung 27 und Abbildung 28 dargestellt. In Abbildung 27 wurden die betroffenen Arten zuerst nach dem Telsonmerkmal eingeteilt, dies führt dazu, dass das Antennenmerkmal zweimal unabhängig voneinander entstanden sein muss. In Abbildung 28 wurde das

Antennenmerkmal bevorzugt, was dazu führt, dass das Telsonmerkmal zweimal unabhängig voneinander entstanden ist. Weitere Stammbaumvarianten wären erklärbar, wenn man sekundäre Reduktionen eines oder beider Merkmale in Betracht zieht. Nicht zuletzt aufgrund der relativen Komplexizität beider Merkmale ist dies jedoch unwahrscheinlich.

Eines oder beide Merkmale ist bei insgesamt zwölf der Arten vorhanden. *Enesteoides ornatus*, *Polyonyx gibbesi* und *P. nitidus* besitzen langgestreckte Antennenexopoditen und ein „ursprüngliches“ Telson, *Lissoporcellana streptochiroides*, *Pisidia brasiliensis*, *Pisidia dispar*, *Polyonyx cometes*, *Polyonyx loimicola* und *Polyonyx transversus* besitzen beide oben beschriebenen Apomorphien und *Ancylocheles gravelei*, *Minyocerus angustus* und *Raphidopus indicus* besitzen zwar die Besonderheiten am Telsonhinterrand, ihre Antennenexopoditen sind jedoch unauffällig. Diese drei Gruppen bleiben als solche in beiden abgebildeten Stammbäumen erhalten, im in Abbildung 27 dargestellten Stammbaum besitzt die Gruppe aus *Ancylocheles gravelei*, *Minyocerus angustus* und *Raphidopus indicus* jedoch keine Synapomorphie, gleiches gilt in Abbildung 28 für die Gruppe aus *Enesteoides ornatus*, *Polyonyx gibbesi* und *P. nitidus*. Gleichzeitig zeigen die jeweils genannten Gruppen in den jeweiligen Stammbäumen eine nähere Verwandtschaft mit der dritten Gruppe und bilden mit dieser einen Kladus.

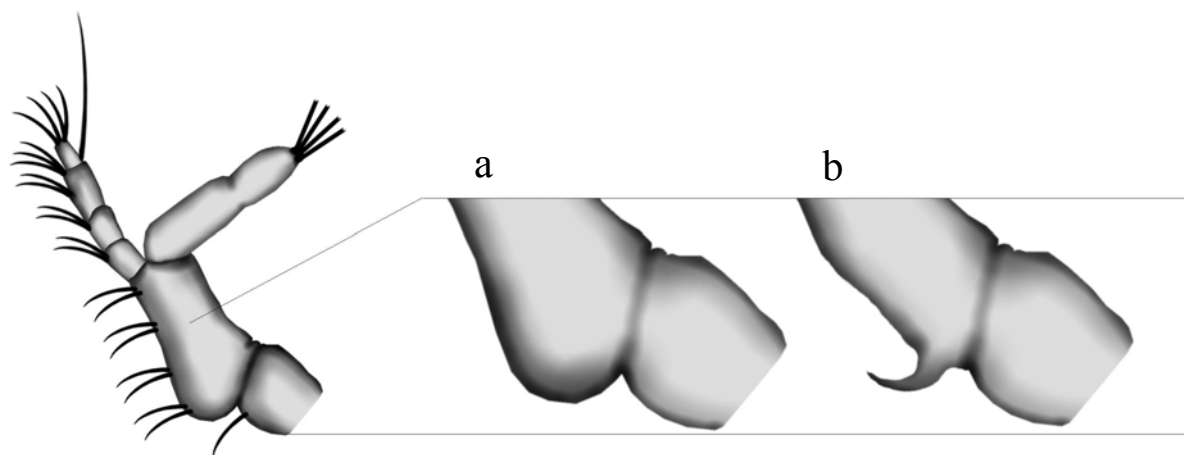


Abbildung 26. Schematische Darstellung des hakenartigen Fortsatzes von *P. sayana* und *P. sigsbeiana* am Basipoditen der Maxillipeden: erster Maxillipod: a) typischer Basipodit; b) Basipodit von *P. sayana* und *P. sigsbeiana* (Erklärung siehe Text).

In beiden Stammbäumen steht *Petrolisthes novaezelandiae* den restlichen Arten gegenüber, diese Art besitzt einen fünfgliedrigen Endopoditen des ersten Maxillipeden im ersten Zoea-Stadium, während dieser bei allen anderen Arten der Gruppe viergliedrig ist. Der zweitgenannte Zustand wird als synapomorph für diese Arten angenommen. *Polyonyx*

hendersoni gruppiert sich in keinem der beiden Stammbäume mit den anderen *Polyonyx*-Arten. Den Larven dieser Art fehlt der langgestreckte Antennenexopodit, der bei allen anderen untersuchten *Polyonyx*-Arten vorhanden ist. Auch die oben beschriebenen Besonderheiten des zentralen Telsonhinterrandes (Abbildung 25-b) der ersten Zoea fehlen bei *P. hendersoni*. *Porcellana sayana* und *Porcellana sigsbeiana* bilden in beiden Stammbäumen eine Gruppe die durch den hakenartigen Fortsatz auf dem proximalen Innenrand des Coxopoditen beider Maxillipeden (Abbildung 26-b) als Synapomorphie charakterisiert ist. Bei *Porcellana platycheles* fehlt dieses Merkmal und diese Art gruppiert sich mit keiner anderen Art. Auch *Euceramus praelongus* zeigt keine weiteren Synapomorphien mit anderen Arten der *Porcellana*-Gruppe.

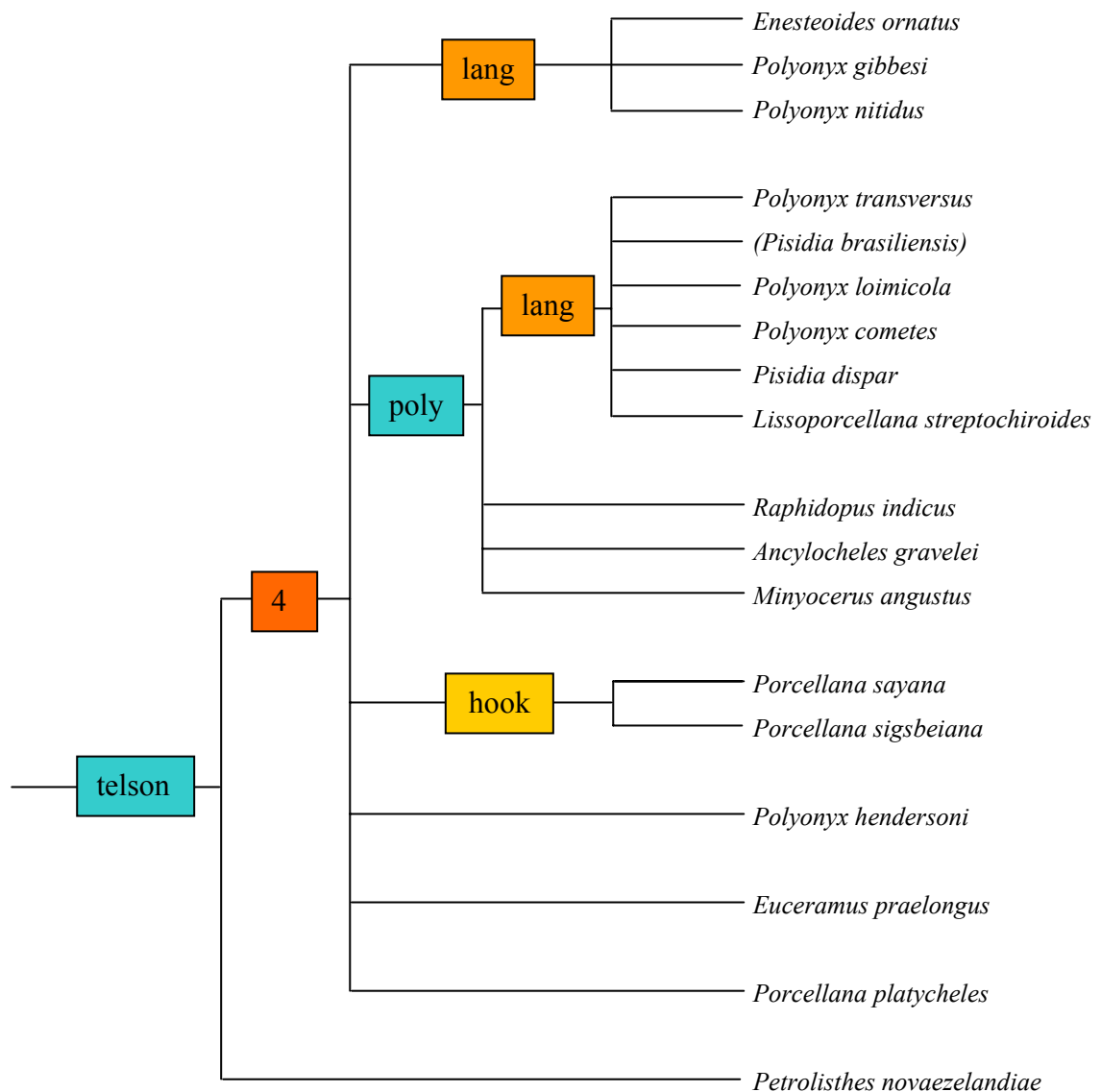


Abbildung 27. Hypothetischer Stammbaum der Arten aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe: Version 1 mit Bevorzugung der Telsonmerkmale (Erklärung siehe Text).

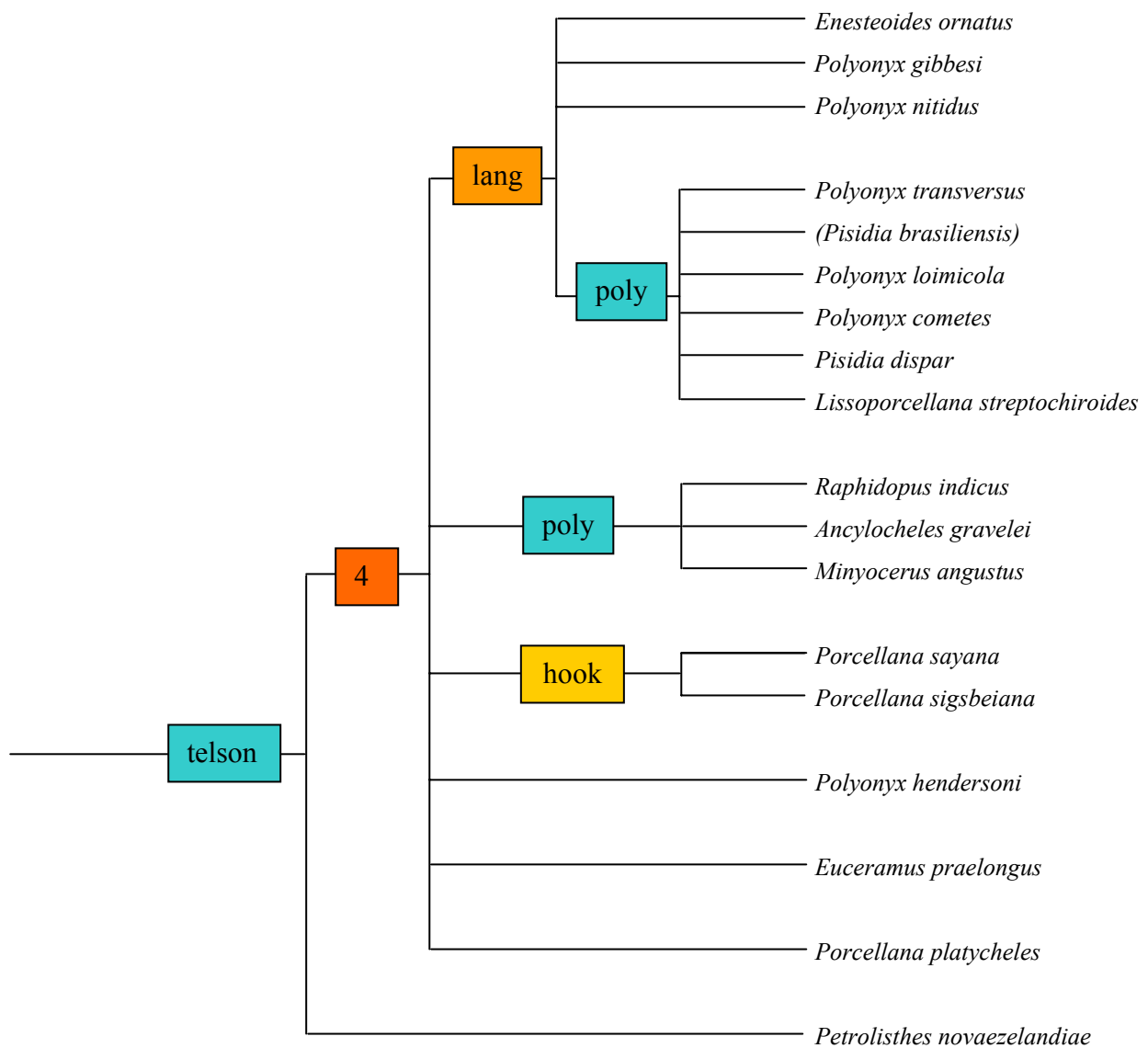


Abbildung 28. Hypothetischer Stammbaum der Arten aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe: Version 2 mit Bevorzugung der Antennenmerkmale (Erklärung siehe Text).

Legende zu den Abbildung 27 und Abbildung 28:

Telsontyp	
telson	Das Telson entspricht LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe, d.h. im zweiten Zoea-Stadium kommt ein zentrales Fiederborstenpaar hinzu.
poly	Das Telson entspricht LEBOURS <i>Porcellana</i> -Gruppe; der zentrale Hinterrand ist zu einem trapezförmigen Fortsatz ausgewachsen und mit einem Paar Borsten und/oder Stacheln bewehrt.

Anzahl der Glieder des Endopoditen des ersten Maxillipeden im ersten Zoea-Stadium	
5	fünfgliedrig; Carpus und Propodus nicht verschmolzen
4	viergliedrig; Carpus und Propodus verschmolzen

Längenverhältnis zwischen Exopodit und Endopodit der Antenne im ersten Zoea-Stadium	
kurz	Exopodit nur wenig länger als Endopodit, wenige Borsten und/oder Stacheln
lang	Exopodit deutlich länger als Endopodit, meist mit einer medianen Borste und einer Vielzahl kleiner Stacheln im apikalen Bereich

Bewehrung des Coxopoditen des ersten Maxillipeden des ersten Zoea-Stadiums	
-	kein hakenartiger Fortsatz auf der Innenseite des Coxopoditen
hook	hakenartiger Fortsatz auf der Innenseite des Coxopoditen

3.2.3 *Novorostrum*-Gruppe der Porzellaniden-Larven

Das Telson der ersten Zoea dieser Gruppe ist länger als breit, trägt am Hinterrand fünf Paare gefiederter Schwimmborsten, der Telsonhinterrand überragt die Ansatzstelle des zentralen Fiederborstenpaares nicht. Das zweite Zoea-Stadium trägt auf dem Zwischenraum zwischen dem mittleren Schwimmborstenpaar ein zusätzliches Paar von Fiederborsten, diese Borsten bleiben jedoch im Gegensatz zu denen der Arten aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe deutlich kürzer und dünner als die übrigen Schwimmborsten des Telsons. Die zweite Zoea besitzt niemals einen Mandibularpalpus. Der Scaphognathit besitzt bereits im ersten Zoea-Stadium mehrere (meist vier) proximale Fiederborsten, während die anderen beiden Hauptgruppen typischerweise nur eine solche Fiederborste besitzen. Der Endopodit des ersten Maxillipeden ist in beiden Zoea-Stadien fünfgliedrig.

Die ersten Zoeas aller Arten dieser Gruppe sind mit einer Carapaxlänge von 1,45 bis 1,8 mm vergleichsweise groß. Der Rostralstachel ist mit der 3,75- bis 5,3-fachen Carapaxlänge relativ lang. Gleiches gilt für die Hinterrandstacheln, welche die 2,1- bis 2,9-fache Carapaxlänge erreichen. Ähnliches gilt für die zweiten Zoea-Stadien, auch diese gehören mit einer Carapaxlänge von 2,2-2,3 mm zu den größten Porzellaniden-Larven. Der Rostralstachel hat etwa die 3,8- bis 5,7-fache Carapaxlänge und die Hinterrandstacheln haben mehr als die doppelte Carapaxlänge. Die einzige Ausnahme bildet hier *Novorostrum indicum*, deren zweites Zoea-Stadium Hinterrandstacheln mit etwa der Carapaxlänge besitzt, diese sind damit auffällig kürzer als die aller anderen Arten dieser Gruppe. Die Carapaxstacheln (Rostralstachel und Hinterrandstacheln) sind in beiden Zoea-Stadien stark bewehrt, in vielen Fällen ist der Rostralstachel rundum mit kleinen nach vorne gerichteten Stacheln besetzt. Die Hinterrandstacheln tragen ventral eine Reihe größerer nach unten gerichteter Stacheln, dorsal besitzen die Hinterrandstacheln meist kleinere nach hinten gerichtete Stacheln. Eine Bestachelung des hinteren Abschnittes des ventralen Carapaxrandes mit meist wenigen kleinen Stacheln kommt vor. Die zweiten Zoea-Stadien zeigen eine Tendenz zur Reduktion der dorsalen Anteile der Bestachelung der Carapaxstacheln.

Die *Novorostrum*-Gruppe enthält alle Vertreter der Gattung *Novorostrum*, nämlich *Novorostrum indicum* und *N. decorocrus*, für die Beschreibungen der Zoea-Stadien zur Verfügung stehen und mit *P. elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus*, drei indo-westpazifische Vertreter der Gattung *Petrolisthes*.

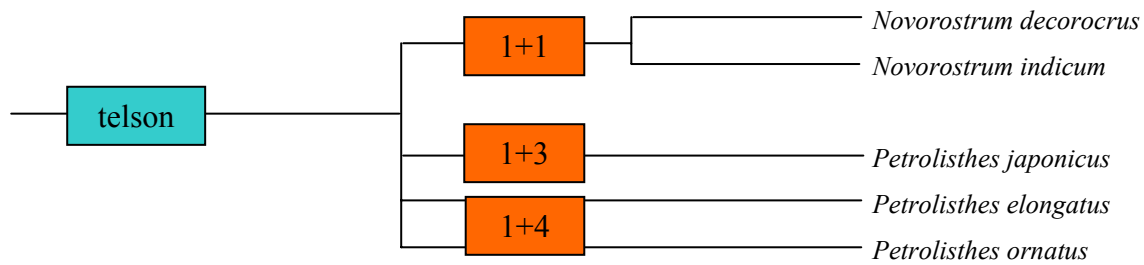


Abbildung 29. Hypothetischer Stammbaum der bekannten Arten aus der *Novorostrum*-Gruppe: (Erklärung siehe Text).

Legende zu Abbildung 29:

Telsontyp

telson Das Telson entspricht der *Novorostrum*-Gruppe, d.h. im zweiten Zoea-Stadium kommt ein kurzes zentrales Fiederborstenpaar hinzu.

Bewehrung des Endopoditen der Maxillula im ersten Zoea-Stadium

- 1+4** ein medianer Stachel oder eine Borste und vier terminale bzw. subterminale Borsten
- 1+3** ein medianer Stachel und 2-3 terminale bzw. subterminale Borsten
- 1+1** ein medianer Stachel und eine kräftige terminale Borste

Wie Abbildung 29 zeigt besitzen die beiden *Novorostrum*-Arten eine Synapomorphie. Diese besteht in der Reduktion der Beborstung des Endopoditen der ersten Maxille (Abbildung 30-b) in beiden Zoea-Stadien. Während der Endopodit der ersten Maxille von *P. elongatus* und *P. ornatus* vier terminale (bzw. zwei terminale und zwei subterminale) Borsten und einen medianen Stachel bzw. eine mediane Borste auf dem Innenrand trägt, findet sich bei den Larven der beiden *Novorostrum*-Arten neben dem medianen Stachel des Innenrandes lediglich eine einzige terminale Borste, die im Vergleich zu den Borsten anderer Arten auffällig dick ist. Der Endopodit der ersten Maxille der ersten Zoea von *P. japonicus* trägt nur drei terminale Borsten. Dies kann als Übergangsstadium zwischen dem ursprünglichen Bewehrungsmuster von 1+4 und dem abgeleiteten Muster von 1+1, wie es bei den *Novorostrum*-Arten verwirklicht ist interpretiert werden. Dies würde für eine nähere Verwandtschaft zwischen *P. japonicus* und den *Novorostrum*-Arten sprechen, als zwischen *P. elongatus*, *P. ornatus* und den *Novorostrum*-Arten. Auch wenn davon ausgegangen werden kann, dass es sich bei den Merkmalen von *P. japonicus* und der *Novorostrum*-Arten jeweils

um Reduktionen in die selbe Richtung handelt, kann anhand der heute vorliegenden Merkmalszustände nicht entschieden werden, ob es sich tatsächlich um eine Reduktionsreihe handelt, oder ob es sich um zwei unabhängige Reduktionsereignisse handelt. Im zweiten Fall läßt sich keine weiterführende Aussage über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Novorostrum*-Gruppe treffen.

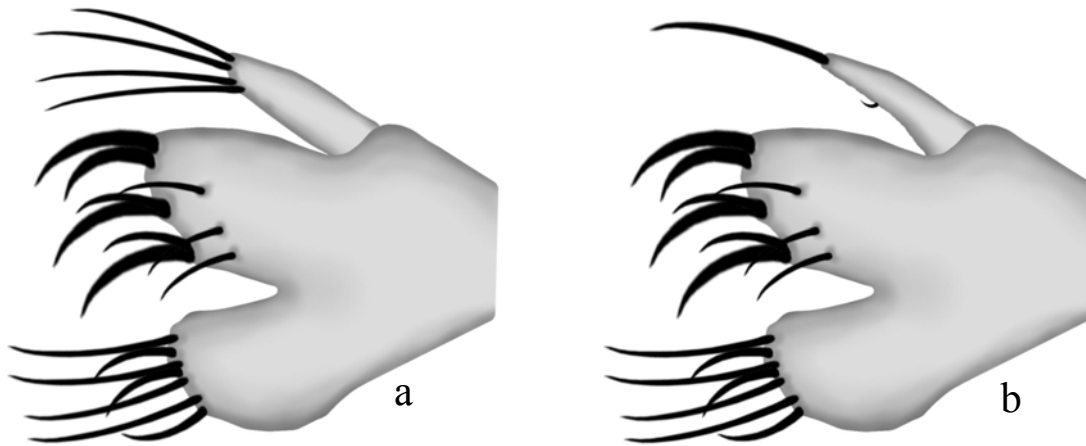


Abbildung 30. Erste Maxille der ersten Zoea der Vertreter der *Novorostrum*-Gruppe: a) *Petrolisthes elongatus* und *P. ornatus*; b) *Novorostrum decorocrus* und *N. indicum*.

3.2.4 *Petrolisthes unilobatus*

Petrolisthes unilobatus ist neben den Arten der Gattung *Petrocheles*, die einzige bisher bekannte Porzellaniden-Art, die sich nicht in eine der oben beschriebenen drei Großgruppen der Porzellaniden-Larven einordnen lässt. Die Larven von *P. unilobatus* weichen jedoch weniger stark von den typischen Porzellaniden-Larven ab als die Larven der beiden *Petrocheles*-Arten.

Das Fehlen eines Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium dieser Art teilt sie mit den Arten der *Porcellana*- und der *Novorostrum*-Gruppe. Die Ausbildung des Scaphognathiten der Maxilla ähnelt der der *Novorostrum*-Gruppe. Die Maxille trägt im ersten Zoea-Stadium bereits fünf Fiederborsten am proximalen Ende. Der gesamte Außenrand des Scaphognathiten ist mit von apikal nach proximal kleiner werdenden Fiederborsten besetzt und weist keine Lücke zwischen diesen und der proximalen Fiederborstengruppe auf. Dieser Zustand wird bei den Arten der *Novorostrum*-Gruppe erst im zweiten Zoea-Stadium erreicht.

Der Endopodit des ersten Maxillipeden ist in beiden Zoea-Stadien fünfgliedrig, dieses Merkmal ist typisch für die Vertreter der *Novorostrum*-Gruppe, kommt aber auch bei

Petrolisthes novaezelandiae vor, welches der einzige bisher bekannte Vertreter der *Porcellana*-Gruppe mit diesem Merkmal ist. Das Telson der ersten Zoea entspricht dem der *Novorostrum*-Gruppe, es ist deutlich länger als breit und der zentrale Hinterrand überragt die Ansatzstelle des zentralen Schwimmborstenpaares nicht. Im Unterschied zu den Vertretern der *Novorostrum*-Gruppe kommt jedoch im zweiten Zoea-Stadium nicht ein Paar kurzer medianer Fiederborsten am Telsonhinterrand hinzu, sondern nur eine unpaare solche Borste. Die Tatsache, dass nur eine zentrale Fiederborste im zweiten Zoea-Stadium hinzukommt, spricht für eine Ähnlichkeit mit den Vertretern der *Petrolisthes*-Gruppe. In Größe und Form unterscheidet sich diese Borste jedoch von der der *Petrolisthes*-Gruppe, sie ist kürzer und dünner als diese und entspricht damit in ihrer Ausprägung eher einer der paarigen Borsten der *Novorostrum*-Gruppe. Diese Ähnlichkeit zeigt sich auch in der Form des Telsons der zweiten Zoea von *Petrolisthes unilobatus*, auch dieses ist länger als breit. Die meisten der genannten Merkmale sprechen daher für eine Ähnlichkeit mit der *Novorostrum*-Gruppe. Der Habitus beider Zoea-Stadien von *Petrolisthes unilobatus* weicht jedoch stark vom typischen Habitus der Vertreter der *Novorostrum*-Gruppe ab. Das erste Zoea-Stadium ist mit einer durchschnittlichen Carapaxlänge von 1,4 mm relativ klein (1,45 bis 1,8 mm in der *Novorostrum*-Gruppe). Der Rostralstachel ist mit der etwa 2,1-fachen Carapaxlänge auffallend kurz, bei den Vertretern der *Novorostrum*-Gruppe beträgt diese die 3,75- bis 5,3-fache Carapaxlänge. Auch die Hinterrandstacheln der ersten Zoea von *Petrolisthes unilobatus* sind mit der 1,1-fachen Carapaxlänge vergleichsweise kurz (2,1- bis 2,9-fache Carapaxlänge in der *Novorostrum*-Gruppe). Ähnliches gilt für die zweite Zoea von *Petrolisthes unilobatus*, sie ist mit durchschnittlich 1,8 mm Carapaxlänge kleiner als die zweiten Zoeas der *Novorostrum*-Gruppe (2,0-2,2 mm), ihr Rostralstachel hat nur etwa doppelte Carapaxlänge (3,8- bis 5,7-fache Carapaxlänge in der *Novorostrum*-Gruppe) und die Hinterrandstacheln sind etwas kürzer als der Carapax, während diese in der *Novorostrum*-Gruppe mit der Ausnahme von *N. indicum* (1-fache Carapaxlänge) meist etwa doppelt so lang wie der Carapax sind. Beide Zoea-Stadien von *P. unilobatus* sind kaum bestachelt. Lediglich auf der Ventralseite des Rostralstachels beider Stadien und auf der Ventralseite des proximalen Endes der Hinterrandstacheln der ersten Zoea finden sich wenige kleine Stacheln. Der Habitus beider Zoea-Stadien ähnelt damit eher dem der Vertreter der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft, diese sind jedoch insgesamt deutlich kleiner.

4 Diskussion

Von den insgesamt 85 untersuchten Arten lassen sich 82 in drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven einteilen. Die beiden Arten der Gattung *Petrocheles* weichen mit ihren fünf Zoea-Stadien in ihrer Larvalentwicklung stark von allen anderen Porzellaniden-Arten ab. *Petrolisthes unilobatus* ist die einzige bisher bekannte Art mit zwei Zoea-Stadien, die sich keiner dieser Gruppen zuordnen läßt. Bei den drei Hauptgruppen handelt es sich um LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe (siehe 4.1) mit etwa 60 Arten, LEBOURS *Porcellana*-Gruppe (siehe 4.2) mit 18 Arten und um die in dieser Arbeit etablierte *Novorostrum*-Gruppe (siehe 4.3) mit fünf Arten. Die von LEBOUR (1943) vorgenommene Einteilung in ihre beiden Großgruppen wurde weitgehend übernommen. Einige Arten bei denen die Zuordnung bisher strittig war, oder für die monospezifische Gruppen anderer Autoren aufgestellt wurden, wurden kritisch überprüft und neu zugeordnet. Alle in dieser Arbeit zum ersten mal beschriebenen Larven wurden LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe (19 Arten) oder LEBOURS *Porcellana*-Gruppe (eine Art) zugeordnet. Die drei Hauptgruppen und die Beziehungen der Arten innerhalb dieser Gruppen werden im Folgenden einzeln besprochen. Die Larven von *Petrolisthes unilobatus* und die der beiden Arten der Gattung *Petrocheles*, die sich keiner dieser Gruppen zuordnen lassen werden weiter unten diskutiert.

Auf adultmorphologischen oder molekularbiologischen Daten beruhende Einteilungen der Porzellaniden auf einem vergleichbaren Niveau wurden bisher nicht veröffentlicht. HAIG (1960) benutzt in ihrem Bestimmungsschlüssel für die Porzellaniden-Gattungen des Ostpazifiks jedoch ein Merkmal des basalen Segments der zweiten Antenne der Adulti und grenzt damit die Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Neopisosoma*, *Liopetrolisthes*, *Pachycheles* und *Petrolisthes* von den Gattungen *Minyocerus*, *Megalobrachium*, *Pisidia*, *Porcellana*, *Polyonyx* und *Ulloaia* ab. Die daraus resultierenden Gruppen entsprechen in der Zusammensetzung der Gattungen LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe und LEBOURS *Porcellana*-Gruppe. Haig (1960) benutzt dieses Merkmal lediglich innerhalb eines Bestimmungsschlüssels und leitet daraus keinerlei phylogenetische Aussagen ab. Die Tatsache, dass die beiden Einteilungssysteme (LEBOURS Larven vs. HAIGS Adulti) weitgehend übereinstimmen, spricht jedoch für die phylogenetische Aussagekraft der jeweils benutzten Merkmale. Beide Systeme unterscheiden sich lediglich in der Zuordnung der Gattung *Megalobrachium*, während HAIG diese ihrer „*Porcellana*-Gruppe“ zuordnet, gehören die *Megalobrachium*-Arten aus larvalmorphologischer Sicht zu LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe. Da sich HAIG (1960) fast ausschließlich mit der amerikanischen Porzellaniden-Fauna befasst,

macht sie keine dieses Merkmal betreffende Aussage über die Arten der rein indowestpazifischen *Novorostrum*-Gruppe der Porzellaniden-Larven.

4.1 LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Porzellaniden-Larven

Die Larven der Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe teilen die folgenden Merkmale: Das Telson ist etwa so lang wie breit, im zweiten Zoea-Stadium trägt das Telson eine kurze mediane Fiederborste am Hinterrand und im zweiten Zoea-Stadium ist ein Mandibularpalpus ausgebildet. Keines dieser Merkmale läßt sich eindeutig als apomorph identifizieren, so dass diese Hauptgruppe nicht durch eine Synapomorphie definiert werden kann.

LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe umfasst neben der überwiegenden Mehrzahl der Arten der Gattung *Petrolisthes* auch alle Arten der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopetrolisthes*, *Neopisosoma* und *Pachycheles*, deren Larven heute bekannt sind. In dieser Arbeit wurden die Larven von *Parapetrolisthes tortugensis* zum ersten Mal beschrieben, auch diese wurden LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe zugeordnet (siehe unten). Alle Arten dieser Gruppe deren Larven in dieser Arbeit zum ersten mal beschrieben wurden bestätigen die oben gemachte Zuordnung der Gattungen.

4.1.1 Die Gattung *Megalobrachium*

Von fünf der zwölf heute gültigen *Megalobrachium*-Arten wurden Larvalstadien beschrieben. Die Larven der Arten *M. mortenseni*, *M. pacificum*, *M. poeyi*, *M. roseum* und *M. soriatum* stimmen in der Entwicklung des Telsons und im Vorhandensein eines Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadiums mit allen anderen Arten aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe überein. Für eine Zugehörigkeit zu LEBOURS *Porcellana*-Gruppe lassen sich keine larvalmorphologischen Hinweise finden. Dieser Befund steht im Gegensatz zu der adultmorphologischen Einteilung, die auf HAIGS (1960) Bestimmungsschlüssel beruht (siehe oben) und heute von vielen Autoren zur Einteilung der Porzellaniden-Arten akzeptiert wird.

Die adultmorphologische Übereinstimmung der *Megalobrachium*-Arten mit den Arten der larval definierten *Porcellana*-Gruppe weist auf eine konvergente Entwicklung des Antennenmerkmals hin. Dies könnte mit der besonderen Lebensweise der *Megalobrachium*-Arten zusammenhängen. Die Tiere leben, für Porzellaniden untypisch, in feinsedimentreichen Mikrohabitaten. Der Habitus der Adulti ist stark abgeleitet, die Kiemenregionen aller Arten

sind stark aufgetrieben. Dies führt zu einer Veränderung der gesamten Körperform, vor allem aber zu einer Verschiebung der Größenverhältnisse einzelner Körperregionen. Des weiteren besitzen alle Arten der Gattung auffallend kleine Augen, auch dies kann als eine Anpassung an das besondere Mikrohabitat dieser Gattung interpretiert werden. All diese morphologischen Besonderheiten der Arten dieser Gattung könnten die Ausprägung des von HAIG verwendeten Antennula-Merkmals beeinflussen.

Molekularbiologische Daten zur Stellung der Gattung *Megalobrachium* wurden bis heute nicht veröffentlicht. Vorläufige Ergebnisse von HILLER (PERSÖNLICHE MITTEILUNG) weisen jedoch darauf hin, dass *Megalobrachium* näher mit Gattungen wie *Petrolisthes* und *Pachycheles*, als mit *Porcellana* oder *Pisidia* verwandt ist und unterstützen somit die auf larvalmorphologischen Ergebnissen beruhende Einteilung.

4.1.2 Die Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten

Innerhalb von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe der Larven findet sich eine Gruppe relativ großer Larven. Der Carapax der Zoeas dieser Arten und all seine Fortsätze sind, für Porzellaniden-Larven und besonders für Vertreter aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe, meist auffällig stark bestachelt und zumindest der Rostralstachel ist relativ lang. Für viele Larven dieser Gruppe gilt das gleiche für die Hinterrandstacheln. Das erste Zoea-Stadium dieser Gruppe ist durch einen zusätzlichen kleinen Stachel auf den lateralen Telsonstacheln charakterisiert, der nur bei wenigen Arten fehlt (siehe unten). Dieser Stachel kommt in keiner anderen Gruppe der Porzellaniden-Larven vor und wird als Synapomorphie dieser Gruppe interpretiert. STILLMAN & REEB (2001) untersuchten die Verwandtschaftsbeziehungen einiger amerikanischer Porzellaniden-Arten anhand von Sequenzanalysen des 16S rRNA Genes. In dem aus den molekularbiologischen Daten resultierenden Stammbaum entspricht diese Gruppe dem Kladus A (siehe STILLMAN & REEB, 2001, Seite 240).

Die Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten beinhaltet die Larven der Arten *Neopetrolisthes maculatus*, *N. spinatus*, *Parapetrolisthes tortugensis*, *Petrolisthes armatus*, *P. asiaticus*, *P. bolivarensis*, *P. boscii*, *P. caribensis*, *P. coccineus*, *P. columbiensis*, *P. dissimulatus*, *P. edwardsii*, *P. galathinus*, *P. haigae*, *P. hastatus*, *P. lamarckii*, *P. marginatus*, *P. melini*, *P. moluccensis*, *P. politus*, *P. pubescens*, *P. robsonae*, *P. rosariensis*, *P. rufescens*, *P. tomentosus* und *P. zaca*. Mit Ausnahme der beiden *Neopetrolisthes*-Arten handelt es sich hierbei um freilebende und sehr mobile Arten. Sie wurden als die „Gruppe der stacheligen

Petrolisthes-Arten“ zusammengefasst, da ihre Adulti im Vergleich zu anderen Arten der Gattung *Petrolisthes* stärker bestachelt sind. Alle zu dieser Gruppe gehörenden Arten der Gattung *Petrolisthes* entsprechen den Arten aus ORTMANNNS „Gruppe des *Petrolisthes galathinus*“ und ORTMANNNS „Gruppe des *Petrolisthes lamarcki*“ (ORTMANN, 1897). HAIG (1960) fasste ORTMANNNS Gruppen zusammen und definierte sie adultmorphologisch wie folgt: „Die Tiere besitzen Zähne oder Stacheln auf dem Vorderrand des Carpus und ein oder zwei posterodistale Stacheln auf dem Merus des ersten Laufbeines, des weiteren können Epibranchial- und Supraorbitalstacheln, eine Reihe von Stacheln auf dem Außenrand des Scherenmanus und auf den Außenrändern der Laufbeine und Stacheln auf den frontalen, orbitalen und lateralen Rändern des Carapax auftreten. Der anteriore Rand des basalen Antennengliedes trägt normalerweise zwei oder mehr Stacheln. Viele der Arten haben von Fiederborsten begleitete Querriefen auf dem Carapax“. Alle Arten der Gattung *Petrolisthes* die dieser Larvengruppe zugeordnet wurden entsprechen mehr oder weniger dieser adultmorphologischen Beschreibung. Die Arten der Gattungen *Neopetrolisthes* bzw. *Parapetrolisthes* die dieser Gruppe zugeordnet wurden, gehörten früher der Gattung *Petrolisthes* an und wurden wegen adultmorphologischer Besonderheiten jeweils in eigene Gattungen gestellt.

Innerhalb der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten lassen sich Gruppierungen auf verschiedenen Niveaus definieren, dieses sind der *Petrolisthes galathinus*-Komplex und dessen nähere Verwandtschaft, eine Gruppe stacheliger *Petrolisthes*-Arten mit weltweiter Verbreitung und die beiden Arten der Gattung *Neopetrolisthes*, deren Larvalmorphologie heute bekannt ist. Alle diese Gruppen, deren Untergruppen und ihre Beziehungen untereinander werden im folgenden einzeln besprochen. Die Larven der Arten *Neopetrolisthes maculatus*, *N. spinatus* und *Parapetrolisthes tortugensis* und ihre Beziehungen zur Gattung *Petrolisthes* werden weiter unten diskutiert.

4.1.2.1 Der *Petrolisthes galathinus*-Komplex

Die Arten *P. bolivarensis*, *P. caribensis* und *P. columbiensis* und alle untersuchten Farbvarianten von *P. galathinus* bilden zusammen mit *Parapetrolisthes tortugensis* einen Kladus im in Abbildung 19 gezeigten hypothetischen Stammbaum. Innerhalb des Kladus der stacheligen *Petrolisthes*-Arten resultiert diese Gruppierung aus der Gemeinsamkeit zweier Merkmale. Alle oben aufgezählten Arten besitzen eine Fiederborste am Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea und eine Borstenformel von 3+5 am Carpus-

Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Bei keinem der beiden Merkmale läßt sich eine Aussage darüber treffen, welcher der Merkmalszustände apomorph ist. Somit kann diese Gruppe nicht über eine Synapomorphie definiert werden. Die morphologische Einheitlichkeit der Larven der aufgezählten Arten spricht jedoch dafür, das es sich bei dieser Gruppe um ein Monophylum handelt. Übereinstimmungen zeigen sich in der Größe der Larven, in der relativen Länge der Rostral- bzw. Hinterrandstacheln und in der Bewehrung der Hinterrandstacheln (vgl. Abbildung 21).

Adultmorphologisch wird dieser Befund durch die Tatsache unterstützt, dass es sich mit der Ausnahme von *Parapetrolisthes tortugensis* um Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes handelt. Dieser wurde von WERDING (1983) erstmals beschrieben und besteht heute aus 6 Arten und einer Reihe unterscheidbarer Farbmorphen von *P. galathinus*. Die Larven von vier der Arten und von drei Farbvarianten von *P. galathinus* wurden untersucht. Mit Ausnahme von *P. rosariensis* gehören sie alle zu der diskutierten Larvengruppe. Die Larven von *P. rosariensis* gruppieren sich mit Larven von *Petrolisthes*-Arten, die nicht dem *Petrolisthes galathinus*-Komplex angehören. Gleichzeitig ist *P. rosariensis* auch die einzige Art des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes, deren Adulti kein Borstenfeld auf der Ventralseite des Scherenmanus besitzen. Somit gibt es sowohl larval- als auch adultmorphologische Hinweise darauf, dass *P. rosariensis* nicht zu diesem Artenkomplex gehört.

HILLER (2005) benutzte für ihre phylogenetische Analyse des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes Sequenzen des mitochondriellen 16S rDNA Genes. In dem von ihr aufgestellten Stammbaum gruppieren sich alle Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes außer *Petrolisthes rosariensis* zu einem Kladus. Auch diese Daten sprechen gegen *P. rosariensis* als Mitglied des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes und unterstützen die larvalmorphologischen Ergebnisse. Auch STILLMAN & REEBS (2001) molekularbiologischen Ergebnisse unterstützen diese Gruppierung, die larvalmorphologische Gruppe entspricht ihrem Kladus E (siehe STILLMAN & REEB, 2001, Seite 240).

Die Tatsache, dass sich die Larven von *Parapetrolisthes tortugensis* aufgrund larvalmorphologischer Ähnlichkeiten mit den Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes gruppieren, erscheint aus adultmorphologischer Sicht überraschend. Während es sich bei den Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes mit Ausnahme von *P. rosariensis* um eine Gruppe adultmorphologisch sehr einheitlicher Arten handelt, weicht *Parapetrolisthes*

tortugensis stark von deren Morphologie ab. Die Art zeigt im Habitus größere Ähnlichkeiten mit einigen Galatheiden, als mit den Vertretern der gesamten Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten. In HILLERS (2005) Stammbaum findet sich *Parapetrolisthes tortugensis* als Schwestertaxon von *Petrolisthes bolivarensis* und somit innerhalb des Kladus der Arten des *P. galathinus*-Komplexes. Hierdurch wird die larvalmorphologische Ähnlichkeit von *Parapetrolisthes tortugensis* zu den Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplex molekularbiologisch bestätigt. Die adultmorphologischen Besonderheiten und die larvalmorphologischen Beziehungen von *Parapetrolisthes tortugensis* werden weiter unten ausführlich besprochen.

Die Schwestergruppe des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes wird im larvalmorphologischen Stammbaum (siehe Abbildung 19) von den drei Arten *Petrolisthes moluccensis*, *P. pubescens* und *P. tomentosus* gebildet. Als gemeinsames Merkmal besitzen die Larven der Arten beider Gruppen eine ventrale Fiederborste auf dem Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Beide Gruppen unterscheiden sich in der Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea.

Nach HILLER (2005) stellt eine Gruppe aus *P. sanfilipensis* GLASSELL, 1836, *P. monodi* CHACE, 1959 und *P. amoenus* (GUÉRIN, 1855) die Schwestergruppe des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes dar. Von keiner dieser drei Arten sind Larven bekannt. HILLER (2005) zählt jedoch *Petrolisthes decacanthus* ORTMANN, 1897; *Petrolisthes eldredgei* HAIG, 1981 und *P. moluccensis* als indo-westpazifische Vertreter der Gattung auf, die eine nähere Verwandtschaft zum *Petrolisthes galathinus*-Komplex zeigen könnten. Die adulten Tiere dieser Arten besitzen die für den Komplex charakteristischen mit Fiederborsten besetzten Querriefen. *P. moluccensis* ist die einzige der genannten Arten deren Larven bekannt sind, wie oben erwähnt stellt sie aus larvalmorphologischer Sicht zusammen mit *Petrolisthes pubescens* und *Petrolisthes tomentosus* die Schwestergruppe des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes dar. Im Fall von *P. moluccensis* zeigt sich eine Übereinstimmung adult- und larvalmorphologischer Daten. Aus molekularbiologischer, adultmorphologischer und larvalmorphologischer Sicht gibt es Hinweise darauf, dass eine ganze Reihe von Arten existieren, die eine nähere Verwandtschaft zum *Petrolisthes galathinus*-Komplexes zeigen. Zur Vervollständigung des Bildes fehlen die Beschreibungen der Larven von *Petrolisthes amoenus*, *P. decacanthus*, *P. eldredgei*, *P. monodi* und *P. sanfilipensis*. Beschreibungen der Larven dieser Arten könnten besonders interessant sein, um die phylogenetische Aussagekraft

larvaler Merkmale zu überprüfen, aber erst eine kritische Untersuchung adulter Krebse der Arten *P. pubescens* und *P. tomentosus* und eine molekularbiologische Untersuchung aller genannter Arten kann zu einem endgültigen Ergebnis führen und Hinweise auf die indowestpazifische Verwandtschaft des rein amerikanischen *Petrolisthes galathinus*-Komplexes bringen.

4.1.2.2 *Parapetrolisthes tortugensis*

Larvalmorphologische und molekularbiologische Daten sprechen für eine nahe Verwandtschaft von *Parapetrolisthes tortugensis* und den Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes. In der Morphologie der Adulten weicht *Parapetrolisthes tortugensis* jedoch stark von den Arten des *P. galathinus*-Komplexes ab. Diese Abweichung scheint in der Anpassung an eine andere Lebensweise, also rein ökologisch begründet zu sein. Während sich die Arten des *P. galathinus*-Komplexes in ihren ökologischen Ansprüchen nur wenig unterscheiden, besiedelt *Parapetrolisthes tortugensis* ein völlig anderes und für Porzellaniden untypisches Habitat. Erkennbare Unterschiede zwischen den ökologischen Ansprüchen der Arten des *P. galathinus*-Komplexes betreffen die Größe der Lücken des besiedelten Substrats und die Strömungsexposition. So finden sich ausgewachsene Exemplare von *P. bolivarensis* und *P. galathinus* „stripes“ an der kolumbianischen Festlandküste der Karibik in monospezifischen Gruppen unter großen, unbeweglichen Steinen, die ein System großvolumiger Lücken bilden. Vor Isla Cubagua, Venezuela, besiedeln diese beiden Arten in hohen Individuendichten die vergleichsweise großvolumigen Lückensysteme der unteren, abgestorbenen Teile von *Millepora squarosa* LAMARCK, 1816. Die anderen Arten des Komplexes treten in beiden Habitaten nur selten und nie in hohen Individuendichten auf. Im Gegensatz dazu finden sich in den ausgedehnten *Porites porites*-Riffen der Islas del Rosario in Kolumbien alle Arten des Komplexes und alle bisher definierten westatlantischen Farbvarianten von *P. galathinus*. Alle Arten und Farbvarianten besiedeln hier unter anderem die unteren, abgestorbenen Teile von *Porites porites* (PALLAS, 1766), die ein System von vergleichsweise kleinen Lücken bilden. Die in diesen Systemen lebenden Exemplare von *P. bolivarensis* und *P. galathinus* „stripes“ erreichen bei weitem nicht die Größe der Exemplare der oben beschriebenen Habitate. Trotzdem sind die Tiere geschlechtsreif und über 50% der morphologisch erkennbaren Weibchen tragen Eier (EIGENE UNVERÖFFENTLICHTE DATEN). Exemplare von *P. columbiensis* und *P. sanmartini* sind auch hier vergleichsweise selten, nichtsdestotrotz scheint es sich um das typische Habitat beider Arten zu handeln. Beide Arten bewohnen stärker exponierte Stellen dieser Riffe und finden sich oft in Proben von den aus dem Plateau herausragenden

Riffabschnitten oder den stärker exponierten Rändern dieser Plateaus. In allen beschriebenen Fällen handelt es sich um typische turbulente Porzellaniden-Habitate, welche auch von einer ganzen Reihe weiterer Porzellaniden-Arten bewohnt werden.

Parapetrolisthes tortugensis hingegen wurde in größeren Individuenzahlen lediglich an einer einzigen Stelle der Islas del Rosario gefunden. Hierbei handelt es sich um einen Abhang, der in etwa zehn Metern Tiefe mit toten und abgebrochenen Skelettstücken von *Agaricia tenuifolia* DANA, 1848 übersät ist. Die Wasserbewegung ist hier im Vergleich zu den oben beschriebenen Habitaten deutlich niedriger und die Lückensysteme sind zumindest im unteren Bereich sehr detritusreich. Die das Hauptsubstrat bildenden Korallenfragmente liegen im Gegensatz zu den typischerweise von Porzellaniden bewohnten Substraten lose dem Boden auf. Mit Ausnahme vereinzelter juveniler Tiere kommt hier keine der Arten des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes vor.

Das galatheiden-ähnliche Aussehen von *Parapetrolisthes tortugensis* scheint sekundär entstanden zu sein. Ein Vergleich der Längen von Merus und Carpus der Scheren läßt vermuten, dass die langgestreckten Scheren von *Parapetrolisthes tortugensis* sekundär aus einer „normalen“ Porzellanidenschere entstanden sind. Während bei den Galatheiden der Scherencarpus stets deutlich länger ist als der Scherenmerus, sind die Verhältnisse bei allen Porzellaniden-Arten und auch bei *Parapetrolisthes tortugensis* genau umgekehrt. Vermutlich ist *Parapetrolisthes tortugensis* im Zuge einer Radiation aus einem Vorfahren des heutigen *P. galathinus*-Komplexes entstanden. Durch sein Vorkommen in einem strömungsarmen Habitat, das aber reich an sedimentiertem Detritus ist ernährt er sich nicht mehr als Filtrierer. Die Filterborsten der dritten Maxillipeden sind weitgehend reduziert und seine Scheren sind zu Greifscheren umgebildet und dienen sekundär wieder der Nahrungsaufnahme.

4.1.2.3 Die übrigen stacheligen *Petrolisthes*-Arten

Die Arten *Neopetrolisthes maculatus*, *N. spinatus*, *Petrolisthes armatus*, *P. asiaticus*, *P. coccineus*, *P. dissimulatus*, *P. edwardsii*, *P. haigae*, *P. hastatus*, *P. lamarckii*, *P. marginatus*, *P. melini*, *P. moluccensis*, *P. politus*, *P. pubescens*, *P. robsonae*, *P. rosariensis*, *P. rufescens*, *P. tomentosus* und *P. zaca* bilden aus larvalmorphologischer Sicht den zweiten großen Kladus innerhalb der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten und damit die Schwestergruppe des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes und seiner näheren Verwandtschaft. Die Larven der Arten dieser Gruppe unterscheiden sich von denen des zuvor besprochenen

Kladus durch das Fehlen der Fiederborste auf der Innenseite der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Diese Gruppe entspricht Kladus C des von STILLMAN & REEB (2001) aufgestellten und auf molekularbiologischen Daten beruhenden Stammbaumes.

Die auf larvalmorphologischen Ähnlichkeiten beruhende Gruppe besteht aus vier kleineren Gruppen. Eine dieser Gruppen besteht aus den beiden Arten der Gattung *Neopetrolisthes*, die weiter unten ausführlich besprochen wird. Eine weitere Gruppe besteht aus den amerikanischen Arten *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zacaе*, auch diese wird weiter unten ausführlich besprochen. Eine dritte Gruppe beinhaltet die Arten *Petrolisthes lamarckii*, *P. hastatus* und *P. rufescens*. Diese Arten besitzen als einzige innerhalb der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten eine Borstenformel von 2+4 am Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Die vierte und größte Gruppe besteht aus den Arten *P. asiaticus*, *P. coccineus*, *P. dissimulatus*, *P. edwardsii*, *P. haigae*, *P. marginatus*, *P. melini*, *P. politus* und *P. rosariensis*. Diese Gruppe besitzt als gemeinsames Merkmal eine Borstenformel von 2+3 am Carpus-Propodus des Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Sie teilt dieses Merkmal mit den Arten *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zacaе*, welche sich jedoch durch das Fehlen des kleinen Stachels auf den lateralen Telsonstacheln unterscheiden (siehe unten). Die gleiche Borstenformel kommt auch bei *P. moluccensis*, *P. pubescens* und *P. tomentosus* vor, diese Arten stellen die Schwestergruppe der *Petrolisthes galathinus*-Komplexes dar. Sie unterscheiden sich von der zur Diskussion stehenden Gruppe, durch das Vorhandensein einer Fiederborste am Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea (siehe oben). Die Larven der vierten Gruppe zeigen auch Ähnlichkeiten im Habitus, die in der Länge und Bewehrung der Hinterrandstacheln besonders deutlich werden (siehe Abbildung 21). Auch in diesen Merkmalen zeigen sich Ähnlichkeiten zu den Larven von *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zacaе*.

Nach den molekularbiologischen Untersuchungen von HILLER (2005) besteht eine nahe Verwandtschaft zwischen *Petrolisthes haigae*, *Petrolisthes hirtispinosus* und *Petrolisthes marginatus*. Diese Arten bilden zusammen mit *P. edwardsii*, *P. agassizii* und *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zacaе* einen Kladus, wobei die drei letztgenannten Arten ein Monophylum bilden. Dieser Kladus stellt die Schwestergruppe von *P. rosariensis* und *P. glasselli* dar. Diese molekularbiologischen Daten bestätigen einige der oben angesprochenen larvalmorphologischen Gruppierungen. Alle Arten, die in beiden Untersuchungen vorkommen bilden jeweils die Schwestergruppe des *P. galathinus*-Komplexes und seiner

näheren Verwandtschaft. In beiden Untersuchungen gehört *P. rosariensis*, der ursprünglich als Mitglied des *P. galathinus*-Komplexes beschrieben wurde, zu dieser Gruppe und befindet sich somit außerhalb des Komplexes. In beiden Stammbäumen bilden die Arten *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca* ein Monophylum.

P. glasselli stellt im molekularbiologischen Stammbaum (vgl. HILLER, 2005) die Schwesterart von *P. rosariensis* dar. Es ist zu vermuten, dass die Larven von *P. glasselli* ähnliche Besonderheiten aufweisen, wie die von *P. rosariensis*. Diese Besonderheiten bestehen in der Ähnlichkeit des Habitus der ersten Zoea (siehe Anhang, Seite 98) zu den Larven des *P. galathinus*-Komplexes und der gleichzeitigen Übereinstimmung einiger Borstenmerkmale mit der Gruppe der restlichen stacheligen *Petrolisthes*-Arten.

4.1.2.4 Die *Petrolisthes armatus* Verwandtschaft

Die Arten *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca* gruppieren sich aufgrund larvalmorphologischer Ähnlichkeiten und zeigen gleichzeitig eine große Ähnlichkeiten zu anderen stacheligen *Petrolisthes*-Arten. Die Gruppe aus *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca* ist definiert über das Fehlen des kleinen Stachels auf den lateralen Telsonstacheln der ersten Zoea. Bei diesem Stachel handelt es sich um die Synapomorphie, durch die die Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten definiert wurde. Innerhalb der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten finden sich insgesamt vier Arten, denen dieses gruppentypische Merkmal fehlt. Aufgrund von Übereinstimmungen im Habitus, der Carapaxform und -bestachelung und einiger Borstenmerkmale wurden diese Arten trotzdem dieser Gruppe zugeordnet. Das Fehlen des gruppentypischen Merkmals wird als sekundäre Reduktion interpretiert. Diese Reduktion hat vermutlich zweimal unabhängig von einander stattgefunden, nämlich einmal bei *Parapetrolisthes tortugensis* und einmal bei den drei amerikanischen Arten *Petrolisthes armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*. Für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen untereinander lassen sich in der Morphologie der Larven keine Hinweise finden.

Bei *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca* handelt es sich um Bewohner von Lagunensystemen bzw. Mangrovenbewohner mit einer auffälligen Toleranz gegenüber niedrigen und wechselnden Salinitäten. Alle drei Arten kommen im Ostpazifik vor, *P. armatus* ist zusätzlich aus dem Ost- und Westatlantik bekannt. Die Ähnlichkeiten in den ökologischen Ansprüchen und dem Verbreitungsgebiet der drei Arten sind Indizien dafür, dass die larvalmorphologische Einteilung die tatsächlichen phylogenetischen Verhältnisse

widerspiegelt. Zusätzlich wird dieser Befund durch molekularbiologische Daten unterstützt (siehe oben). HAIG (1960) spricht aufgrund von adultmorphologischen Übereinstimmungen von einer nahen Verwandtschaft zwischen *P. armatus* und *P. robsonae*. GORE (1975) gibt an, dass die Arten *P. armatus*, *P. nobili* HAIG, 1960, *P. robsonae*, *P. zaca*e und vielleicht *P. lindae* GORE & ABELE, 1973 und *P. politus* zu einer kleinen Gruppe nahe verwandter Arten gehören. Auch diese auf adultmorphologischen Ähnlichkeiten beruhenden Zuordnungen bestätigen, die nahe Verwandtschaft von *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*e. Die Larven von *P. nobili* und *P. lindae* wurden bis heute nicht beschrieben. Von den übrigen vier der sechs genannten Arten sind die Larven bekannt. *P. politus* ist die einzige dieser vier Arten, deren Adulti zwar, wie die restlichen aufgezählten Arten vergleichbare Reduktionen zeigen, deren erste Zoea jedoch einen zusätzlichen kleinen Stachel auf den lateralen Telsonstacheln besitzt. Daher gruppiert sich *P. politus* aus larvalmorphologischer Sicht nicht mit *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*e. Sowohl *P. politus*, als auch die drei zuletzt genannten Arten stellen adultmorphologische Reduktionsformen dar. Diese Reduktion macht sich in der Bestachelung der Extremitäten und des Carapax und in der glatten Körperoberfläche bemerkbar. Die larvalmorphologischen Ergebnisse weisen darauf hin, dass diese Reduktion innerhalb der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist.

In HILLERS (2005) molekularbiologischem Stammbaum findet sich ein Kladus, welcher u.a. *P. haigae*, *P. marginatus*, *P. edwardsii* und *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*e enthält. Die Larven aller dieser Arten sind bekannt und wurden der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten zugeordnet. Die drei letztgenannten Arten bilden auch in der molekularbiologischen Untersuchung eine nahe verwandte Gruppe. Die molekularbiologischen Daten unterstützen sowohl die oben definierte Untergruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten, als auch die Hypothese, dass es sich beim Fehlen der zusätzlichen kleinen Stacheln auf den lateralen Telsonstacheln der ersten Zoeas von *P. armatus*, *P. robsonae* und *P. zaca*e um eine sekundäre Reduktion handelt. Auch in STILLMAN & REEBS (2001) Stammbaum gruppieren sich die Arten *P. armatus* und *P. zaca*e als Schwestergruppe von unter anderem *P. edwardsii* und *P. haigae*. Auch diese Ergebnisse stimmen mit den larvalmorphologischen Zuordnungen überein.

4.1.2.5 Die Gattung *Neopetrolisthes*

Die Larven beider Farbvarianten von *Neopetrolisthes maculatus* die in dieser Arbeit untersucht wurden, teilen alle charakteristischen Merkmale mit den *Petrolisthes*-Larven der

Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten. In Morphologie und Ökologie der Adulti weichen die Arten der Gattung *Neopetrolisthes* jedoch von den nominellen *Petrolisthes*-Arten dieser Gruppe ab. Alle drei heute anerkannten Arten der Gattung *Neopetrolisthes* leben paarweise in so genannten Symbioseanemonen verschiedener Gattungen, meist *Stichodactyla*, aber auch *Entacmea*, *Gyrostoma*, *Cryptodendrum* und *Heteractis* (DEBELIUS, 2000). Sie sind damit die einzigen Vertreter der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten, die in einer Karpöse mit einem anderen Tier leben. Vermutlich einhergehend damit sind sie auch die einzigen Vertreter der Gruppe die Paarweise leben. Alle anderen Arten leben in Gruppen, viele sind Ubiquisten, die wenn überhaupt, höchstens von einem bestimmten Substrattyp, nie aber vom Vorkommen anderer, lebender Tiere abhängig sind. Diese Besonderheiten der Lebensweise der *Neopetrolisthes*-Arten werden als Grund für den von allen anderen Arten abweichenden Habitus der Adulti interpretiert, welcher sich in der ungewöhnlichen Färbung, der Reduktion der Bestachelung und der einzigartigen Form der Scherenbeine bemerkbar macht. Die Bestachelung der Laufbeine und der Scheren ist stark reduziert und die Oberflächen der Extremitäten und des Carapax sind auffällig glatt. Die Scherenhände sind wenig muskulös und ihr Querschnitt ist vergleichsweise dünn. Gleiches gilt für die Finger der Scherenhand. Solche Scheren kommen bei keiner anderen Porzellaniden-Art vor. Auffällig, im wahrsten Sinne des Wortes, ist auch die Färbung der Tiere. Sie sind schneeweiß und tragen ein Muster mehr oder weniger großer roter, brauner, violetter oder blauer Punkte. Eine Färbung, die in dieser Form bei keinem anderen Porzellaniden vorkommt. Die Entstehung dieser Besonderheiten steht vermutlich in direktem Zusammenhang mit Anpassungen an die Karpöse. Eine Bestachelung des Körpers oder der Extremitäten könnte die Wirtsanemone verletzen und die dünnen Scheren dienen zum Abstreifen von Schleim der Anemone, welcher von den Krebsen gefressen wird. Die Körperfarbe kann dank des Schutzes, den die Anemone vor Predatoren bietet, auffällig sein, in einigen hell gefärbten Anemonen mit violetten Tentakelspitzen (z.B. *Heteractis crispa* (EHRENBERG, 1834) kann die Farbe der Krebse jedoch auch der Tarnung dienen.

Es kann davon ausgegangen werden, dass die Morphologie der *Neopetrolisthes*-Larven von diesen ökologischen Anpassungen der Adulti unbeeinflusst geblieben ist und daher die tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen widerspiegelt, während die adultmorphologischen Abweichungen, die zur Abtrennung der Arten von der Gattung *Petrolisthes* und der Aufstellung der Gattung *Neopetrolisthes* geführt haben, auf rein ökologischen Anpassungen beruhen. Um den Status der Gattung *Neopetrolisthes* und ihre

Beziehungen zur Gattung *Petrolisthes* endgültig zu klären sind molekularbiologische Untersuchungen notwendig.

FUJITA & OSAWA (2003) untersuchten die Larven von *Neopetrolisthes spinatus* und der beiden Farbvarianten von *Neopetrolisthes maculatus*. Sie kommen zum Ergebnis, dass sich die beiden Farbvarianten von *N. maculatus*, welche den nicht mehr gültigen Arten *N. maculatus* und *N. oshimai* MIYAKE, 1837 entsprechen, anhand ihrer Larven nicht unterscheiden lassen. Auch bei der Untersuchung der Larven der beiden Farbvarianten von *N. maculatus* innerhalb dieser Arbeit ließen sich keine signifikanten Unterschiede finden. Die Larven dieser beiden Arten unterscheiden sich jedoch in einigen Merkmalen von den Larven von *N. spinatus* (siehe FUJITA & OSAWA, 2003). Die adulten Tiere der von *N. maculatus* lassen sich in den meisten Fällen eindeutig einer der beiden Farbvarianten zuordnen. Diese Beobachtung ist besonders deswegen interessant, weil beide Tiere eines gemeinsam in einer Anemone lebenden Paares scheinbar stets das gleiche Farbmuster besitzen. Verpaarungsversuche in Aquarien, Feldstudien und molekulare Untersuchungen könnten Aufschluss über den Status der beiden Farbvarianten geben.

Die Larven von *N. spinatus* und der beiden Farbvarianten von *N. maculatus* besitzen eine morphologische Besonderheit, die sie von den Larven der anderen Vertreter der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten unterscheiden. Diese Besonderheit besteht in der Borstenformel des Carpus-Propodus des Endopoditen des zweiten Maxillipeden des zweiten Zoea-Stadiums. Während alle anderen Vertreter der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten an dieser Struktur ein medianes Borstenfeld und ein terminales Borstenfeld besitzen, fehlt bei den *Neopetrolisthes*-Arten das mediane Feld, so dass sich eine Borstenformel von 0+2 ergibt. Diese Gemeinsamkeit spricht, wie zu erwarten für eine nahe Verwandtschaft der Arten der heutigen Gattung *Neopetrolisthes*, jedoch keinesfalls gegen ihre Zugehörigkeit zur Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten. Während es sich bei der Gattung *Neopetrolisthes* sowohl aus adultmorphologischer, als auch aus larvalmorphologischer Sicht um ein Monophylum handelt, widerspricht die Stellung der untersuchten Arten dieser Gattung im larvalmorphologischen Stammbaum (siehe Abbildung 19) der Monophylie der Gattung *Petrolisthes* und macht sie zu einer paraphyletischen Gruppierung. Vor einer Revision und Aufspaltung der Gattung *Petrolisthes*, bei der die Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten in den Gattungsstatus erhoben werden könnte (WERDING, PERSÖNLICHE MITTEILUNG), sollte

die genaue Stellung der *Neopetrolisthes*-Arten innerhalb dieser Gruppe mit molekularbiologischen Methoden überprüft werden.

4.1.3 Die Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft

Innerhalb von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe stellen die Larven der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft eine der möglichen Schwestergruppen der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten dar. Die Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft ist durch einen hakenartigen Fortsatz auf dem Außenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden zumindest der ersten Zoea charakterisiert. Dieses Merkmal kommt bei keiner anderen Larven-Gruppe innerhalb der Porzellaniden vor. Die Gruppe enthält einige amerikanische Vertreter der Gattung *Petrolisthes* sowie Vertreter der endemisch an den amerikanischen Küsten vorkommenden Gattungen *Allopetrolisthes* und *Clastotoechus*. Die Larven dieser Arten sind mit einer Carapaxlänge von weniger als 1,3 mm im ersten Zoea-Stadium im Vergleich zu denen der Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten kleiner. Sie zeichnen sich darüber hinaus durch vergleichsweise kürzere Rostralstacheln und durch eine weniger stark ausgeprägte Bewehrung der Rostral- und Hinterrandstacheln aus.

STILLMAN & REEB (2001) untersuchten die Verwandtschaftsbeziehungen einiger amerikanischer Porzellaniden-Arten anhand von Sequenzanalysen des 16S rRNA Genes. In dem aus den molekularbiologischen Daten resultierenden Stammbaum befinden sich alle als „smooth“ bezeichneten Arten im Kladus B (siehe STILLMAN & REEB, 2001, Seite 240). In diesem Kladus befinden sich unter anderem *Allopetrolisthes angulosus*, *P. cinctipes*, *P. eriomerus*, *P. granulosus*, *P. laevigatus*, *P. lewisi*, *P. platymerus*, *P. tridentatus* und *P. violaceus*. Die Larven aller dieser Arten sind bekannt und wurden in die Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft eingeordnet.

Innerhalb der Larven der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft lassen sich wiederum zwei untergeordnete Gruppen unterscheiden. Eine Gruppe besteht aus *Allopetrolisthes angulosus*, *Petrolisthes cinctipes*, *P. jugosus*, *P. lewisi*, *P. magdalenensis*, *P. ortmanni* und *P. platymerus*. Die Larven dieser Arten zeichnen sich durch zwei Borsten auf dem Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea aus. Die zweite Gruppe besteht aus *Clastotoechus nodosus*, *C. vanderhorsti*, *Petrolisthes tonsorius* und *P. tridentatus*. Die Larven dieser Arten tragen keine Borsten auf dem Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Einige Arten für die Larvenbeschreibungen vorliegen lassen sich keiner dieser

beiden Gruppen zuordnen. So gehören auch die Larven von *Petrolisthes eriomerus*, *P. granulosus*, *P. quadratus* und *P. violaceus* zur Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft, da sie den für die Gruppe charakteristischen hakenartigen Fortsatz auf dem Außenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden besitzen. *P. quadratus* weicht in der Anzahl der Fiederborsten auf dem Innenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea von den beiden oben beschriebenen Gruppen ab und besitzt hier nur eine Borste. Auch die Bestachelung des Carapax und seiner Fortsätze ist stärker reduziert als bei irgendeiner der Arten dieser Gruppen. Die Larven von *P. violaceus* besitzen drei Borsten auf dem Innenrand des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea und lassen sich daher keiner der beiden Gruppen zuordnen. Die Beschreibungen der Larven von *P. eriomerus* (siehe GONOR & GONOR, 1973) und *P. granulosus* (siehe SÄELZER ET AL., 1986) sind nicht detailliert genug, um eine Zuordnung zu einer der oben beschriebenen Untergruppen zuzulassen. Bei *P. violaceus* handelt es sich um die Typus-Art der Gattung *Petrolisthes*. Aus taxonomischen Gründen wäre es für eine Revision der Gattung *Petrolisthes* besonders wichtig, die phylogenetische Stellung dieser Art innerhalb der Gattung und ihre Beziehungen zu den auf unterschiedlichen Merkmalskomplexen basierenden Gruppierungen aufzuklären. Aus larvalmorphologischer Sicht weicht diese Art von allen anderen Vertretern der Gattung ab, außer ihrer Zugehörigkeit zur Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft lassen sich aus diesen Daten keine weiteren Aussagen treffen. In STILLMAN & REEBS (2001) molekularbiologischem Stammbaum gruppiert sich *P. violaceus* mit *Liopetrolisthes mitra* (DANA, 1852) als nächstem untersuchten Verwandten und mit *P. gracilis* STIMPSON, 1858, *P. hirtipes* LOCKINGTON, 1878 und *P. schmitti* GLASSELL, 1936 als Schwestergruppe. Von keiner dieser Arten sind die Larven bekannt.

HAIG (1960) stellte fünf adultmorphologisch unterscheidbare Gruppen innerhalb der amerikanischen Vertreter der Gattung *Petrolisthes* auf. Eine dieser Gruppen besteht aus den Arten *Petrolisthes jugosus*, *P. crenulatus* LOCKINGTON, 1878, *P. ortmanni*, *P. lewisii* und *P. hians* NOBILI, 1901. Diese Gruppe entspricht der oben beschriebenen Gruppe der Larven mit zwei Borsten auf dem Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Während HAIG (1960) für die Aufstellung ihrer Gruppen nur Arten der Gattung *Petrolisthes* berücksichtigte, gruppiert sich aus larvalmorphologischen Gründen *Allopetrolisthes angulosus* als einziger bekannter Vertreter einer anderen Gattung in diese Gruppe. Eine zweite von HAIG beschriebene Gruppe ist fast ausschließlich auf den Ostpazifik beschränkt, bestand zum damaligen Zeitpunkt aus 17 Arten und enthält unter anderem *Petrolisthes*

quadratus und *P. violaceus*. Diese Gruppe entspricht der oben beschriebenen Gruppe der Larven ohne Borsten auf dem Innenrand der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. HAIGs Gruppe beinhaltet unter anderem *P. quadratus* und *P. violaceus*, welche sich aus larvalmorphologischer Sicht keiner der beiden Gruppen zuordnen ließen, da diese beiden Arten in der Anzahl der Borsten auf der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea von beiden larvalen Gruppen abweichen. Aus larvalmorphologischen Gründen wurden dieser Gruppe auch *Clastotoechus nodosus* und *C. vanderhorsti* als einzige Vertreter, die nicht der Gattung *Petrolisthes* angehören, zugeordnet.

In HILLERS (2005) auf molekularbiologischen Daten beruhendem Stammbaum findet sich ein Kladus aus *P. quadratus*, *P. tonsorius* und *P. tridentatus*. Dieser Kladus stellt die Schwestergruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten dar. Weitere zur Diskussion stehende Arten wurden in dieser Analyse nicht untersucht. In diesem Kladus erscheint *P. quadratus* als nächster Verwandter von *P. tridentatus* und beide als Schwestergruppe von *P. tonsorius*. Aufgrund der geringen Artenzahl kann dies nicht als endgültiges Ergebnis angenommen werden, nichtsdestotrotz gibt es adultmorphologische und molekularbiologische Hinweise auf eine nahe Verwandtschaft zwischen *P. quadratus*, *P. tonsorius* und *P. tridentatus*. Während die Anzahl der Borsten auf der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea zu Gruppierungen führt, die sich mit HAIGs (1960) Ergebnissen decken, scheint die Abweichung von *P. quadratus* in diesem Merkmal dieser Einteilung zu widersprechen. Um die tatsächlichen phylogenetischen Verhältnisse aufzuklären und die Aussagekraft der genutzten larvalen Merkmale zu überprüfen, ist eine detailliertere molekularbiologische Analyse der betroffenen Arten notwendig.

HAIG (1960) vermutet eine Verwandtschaft zwischen der zuletzt besprochenen Gruppe amerikanischer *Petrolisthes*-Arten und einer rein indo-westpazifischen Gruppe mit den Arten *P. elongatus*, *P. unilobatus*, *P. japonicus* und *P. inermis* HASWELL, 1882. Sie bezieht sich dabei auf Ähnlichkeiten in der Reduktion in der Bestachelung des Carpusvorderrandes der Scherenbeine. Dieser ist bei der erstgenannten Gruppe glatt, während die Adulti der indo-westpazifischen Gruppe einen einzigen proximalen Zahn besitzen. Die Larven zumindest einiger der von HAIG aufgelisteten indo-westpazifischen Arten gehören der *Novorostrum*-Gruppe an (siehe unten), dies sind *P. elongatus* und *P. japonicus*. *P. unilobatus* hingegen konnte keiner der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven zugeordnet werden. Aus larvalmorphologischer Sicht erscheint HAIGs Zuordnung daher unwahrscheinlich. Für *P.*

inermis, der letzten von HAIG in diesem Zusammenhang genannten Art liegt keine Larvenbeschreibungen vor. Die larvalmorphologischen Daten weisen darauf hin, dass die Ähnlichkeit der Adulten beider Gruppen auf Konvergenz beruht und dass die Bewehrung des Vorderrandes des Scherencarpus mehrfach unabhängig voneinander reduziert wurde. Da larval- und adultmorphologische Daten sich in der Zuordnung der Arten widersprechen, sind molekularbiologische Untersuchungen notwendig um die tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen zwischen den beiden diskutierten Gruppen aufzuklären. Gleiches gilt für die Aufklärung der phylogenetischen Stellung von *P. unilobatus* (siehe unten).

4.1.3.1 Die Besonderheiten der Larven von *Petrolisthes platymerus*

Petrolisthes platymerus wurde im Rahmen dieser Arbeit der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft zugeordnet, welche eine Untergruppe von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe darstellt, obwohl seinen Larven eines der für LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe charakteristischen Merkmale fehlt. Im Gegensatz zu allen anderen Vertretern aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe kommt bei dieser Art im zweiten Zoea-Stadium keine zentrale Fiederborste am Telsonhinterrand hinzu, bei *P. platymerus* gibt es außer der Größe demnach keine Unterschiede zwischen dem Telson der ersten und zweiten Zoea (siehe GORE, 1973). Die erste Zoea besitzt jedoch das typische Merkmal der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft. Bei diesem Merkmal handelt es sich um den hakenartigen Fortsatz auf der Außenseite des Coxopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea. Das zweite für LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe charakteristische Merkmal, der Mandibularpalpus im zweiten Zoea-Stadium, ist bei den Larven von *P. platymerus* vorhanden. Es handelt sich hierbei um eine für die bis heute bekannten Porzellaniden-Larven einmalige Kombination von Merkmalen, die jedoch die Aufstellung einer eigenen Larven-Gruppe für diese Art nicht rechtfertigt. Nimmt man an, dass die für die *Petrolisthes*-Gruppe typische zentrale Fiederborste am Telsonhinterrand der zweiten Zoea von *P. platymerus* sekundär reduziert wurde, dann fügt sich die Art mit allen anderen genannten Merkmalen in LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe ein und lässt sich sogar einer der Untergruppen zuordnen. Diese Möglichkeit kann als wahrscheinlich angenommen werden, weil allen anderen Zuordnungen die mehrfach unabhängige Entstehung einer Reihe von Merkmalen zugrunde liegen müsste. Hierzu gehören der hakenartige Fortsatz auf der Dorsalseite des Coxopoditen, die relativ geringe Größe, die Reduktion der Carapaxbestachelung und die Anzahl der Fiederborsten auf Coxopodit und Carpus-Propodus des ersten Maxillipeden der ersten Zoea.

GORE (1973), der die Larven von *P. platymerus* beschrieb, forderte aufgrund der Besonderheiten dieser Art die Aufstellung einer eigenen Larvengruppe. Diese *P. platymerus*-Gruppe wurde von späteren Autoren akzeptiert und vielfach zitiert. Zuletzt geschah dies in den Arbeiten von OSAWA und Mitarbeitern (OSAWA, 1995; 1997 und FUJITA ET AL., 2002), welche insgesamt sieben Larvengruppen innerhalb der Gattung *Petrolisthes* aufstellten (siehe unten). OSAWAs Gruppe 5 enthält als einzige Art *P. platymerus*, während alle anderen Arten der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft in OSAWAs Gruppe 4 fallen. Einziger Unterschied zwischen den beiden Gruppen von OSAWA ist das oben ausführlich diskutierte Telsonmerkmal. Geht man davon aus, dass das für LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe und für OSAWAs Gruppe 4 typische Merkmal bei den Larven von *P. platymerus* sekundär reduziert ist, so gehört die Art zu OSAWAs Gruppe 4 (siehe unten).

In dem aus STILLMAN & REEB (2001) molekularbiologischen Daten resultierenden Stammbaum befindet sich *P. platymerus* innerhalb des Kladus B (siehe STILLMAN & REEB, 2001, Seite 240), welcher aus den als „smooth“ bezeichneten Arten besteht. Von nur wenigen Arten dieses Kladus sind auch die Larven bekannt (siehe oben), dabei handelt es sich jedoch ausnahmslos um Arten der Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft. Auch diese Ergebnisse sprechen gegen eine Sonderstellung von *P. platymerus* innerhalb der Porzellaniden-Larven. Diese Daten unterstützen die Annahme, dass die Besonderheiten der Larven dieser Art auf einer sekundären Reduktion der medianen Fiederborste am Hinterrand des Telsons der zweiten Zoea beruhen.

4.1.4 Die Gattungen *Pachycheles* und *Neopisosoma*

Die Morphologie der Larven von insgesamt 13 *Pachycheles*- und zwei *Neopisosoma*-Arten wurde verglichen. Es konnte kein larvalmorphologisches Merkmal gefunden werden, das als Synapomorphie einer der Gattungen gewertet werden könnte. Zwei Merkmale, die für die Einteilung der Gattung *Petrolisthes* benutzt wurden, lassen sich auch auf die Arten der Gattungen *Pachycheles* und *Neopisosoma* anwenden. Die daraus resultierenden Gruppen lassen sich jedoch weder anhand adultmorphologischer noch anhand molekularbiologischer Daten überprüfen. Die Zugehörigkeit von *Neopisosoma angustifrons* zur Gattung *Neopisosoma* und die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden diskutierten Gattungen zueinander wurden von vielen Autoren diskutiert (GORE, 1977, RODRÍGUEZ ET AL., 2004, WERDING, 1986, WERDING & MÜLLER, 1990, WERDING ET AL., 2001). Aus larvalmorphologischer Sicht fehlen zur Beantwortung dieser Fragen die Beschreibungen der

Larven weiterer *Neopisosoma*-Arten und zur Aufklärung der tatsächlichen phylogenetischen Verhältnisse ist eine umfassende molekularbiologische Bearbeitung beider Gattungen notwendig.

4.2 LEBOURS *Porcellana*-Gruppe der Larven

Die Larven der Arten aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe teilen die folgenden Merkmale: Das Telson ist meist länger als breit, im zweiten Zoea-Stadium trägt das Telson zwei mediane Fiederborste am Hinterrand die in Form und Größe in etwa den restlichen Fiederborsten des Telsonhinterrandes entsprechen und im zweiten Zoea-Stadium ist kein Mandibularpalpus ausgebildet. Keines dieser Merkmale läßt sich eindeutig als apomorph identifizieren, so dass auch diese Hauptgruppe nicht durch eine Synapomorphie definiert werden kann.

LEBOURS *Porcellana*-Gruppe umfasst *Ancylocheles gravelei*, *Enesteoides ornatus*, *Euceramus praelongus*, *Lissoporcellana streptochiroides*, *Minyocerus angustus*, *Petrolisthes novaezelandiae*, *Pisidia brasiliensis*, *P. dispar*, *Polyonyx cometes*, *P. gibbesi*, *P. hendersoni*, *P. loimicola*, *P. nitidus*, *P. transversus*, *Porcellana platycheles*, *P. sayana*, *P. sigsbeiana* und *Raphidopus indicus*. Von *Pisidia brasiliensis* wurde in dieser Arbeit lediglich das erste Zoea-Stadium erstmals beschrieben, trotz der fehlenden Daten zu den Merkmalen des zweiten Stadiums kann aufgrund der Übereinstimmung der Telsonmerkmale des ersten Zoea-Stadiums von der Zugehörigkeit der Art zu dieser Gruppe ausgegangen werden. Auch von *Minyocerus angustus* wurde nur eine Beschreibung des ersten Zoea-Stadiums veröffentlicht, eine unveröffentlichte Beschreibung der zweiten Zoea spricht jedoch für die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe (HERNÁNDEZ, PERSÖNLICHE MITTEILUNG). Auch von *Enesteoides ornatus* und *Raphidopus indicus* ist nur das erste Zoea-Stadium bekannt, aufgrund der Merkmale der ersten Zoea wird hier trotzdem davon ausgegangen, dass beide Arten zu LEBOURS *Porcellana*-Gruppe gehören.

LEBOURS *Porcellana*-Gruppe umfasst derzeit nur 18 Arten, sieben dieser Arten sind jeweils die einzigen Vertreter ihrer Gattung deren Larven bekannt sind und bei vier der Arten ist nur das erste Zoea-Stadium vollständig beschrieben bzw. veröffentlicht worden. Diese Umstände lassen eine umfassende Beurteilung der Gruppierungen innerhalb dieser Gruppe als unmöglich erscheinen, nichtsdestotrotz lassen sich aufgrund einzelner Merkmale einige Gruppierungen beschreiben.

4.2.1 Die Gattung *Polyonyx* und ihre Beziehungen zu anderen Gattungen aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe

Beschreibungen der Larven von sechs Arten der Gattung *Polyonyx* wurden kritisch verglichen. Während sich die Larven von *Polyonyx cometes*, *P. gibbesi*, *P. loimicola*, *P. nitidus* und *P. transversus* ähneln, weichen die Larven von *P. hendersoni* in einigen morphologischen Merkmalen ab. Die Larven der fünf erstgenannten Arten stimmen in der Morphologie des Exopoditen der zweiten Antenne der ersten Zoea und des zentralen Telsonhinterrandes der ersten Zoea (siehe Abbildung 25) überein. Die Merkmalszustände beider Merkmale werden als apomorph und als Synapomorphie der aufgezählten *Polyonyx*- und einiger Arten anderer Gattungen (siehe unten) interpretiert. Die Ergebnisse sprechen gegen die Monophylie der Gattung *Polyonyx* und dafür, dass es sich bei *P. hendersoni* um einen Vertreter einer anderen phylogenetischen Linie handelt.

JOHNSON (1958) teilte die indo-westpazifischen Arten der Gattung *Polyonyx* anhand adultmorphologischer Merkmale in drei natürliche Gruppen ein. Eine dieser Gruppen, die *P. sinensis*-Gruppe, umfasst nach WERDING (2001) unter anderem die Arten *P. transversus* und *P. loimicola*, aber auch *P. cometes* (siehe unten). HAIG (1960) weist auf die Ähnlichkeiten zwischen der *P. sinensis*-Gruppe und den amerikanischen Arten *P. gibbesi*, *P. confinis* und *P. nitidus* hin. Damit gehören alle oben aufgezählten *Polyonyx*-Arten, bis auf *P. hendersoni* zu JOHNSONS *P. sinensis*-Gruppe oder ihrer näheren Verwandtschaft. WERDING (2001) merkt an, dass *P. hendersoni* zu keiner der drei von JOHNSON (1958) beschriebenen Gruppen der Gattung *Polyonyx* gehöre und dass für diese Art und *Polyonyx splendidus* SANKOLLI 1963, welcher ursprünglich als Mitglied der *P. biunguiculatus* Gruppe beschrieben wurde (SANKOLLI, 1965), eine neue Gattung aufgestellt werden müsse. Diese adultmorphologischen Befunde bestätigen die auf larvalmorphologischen Ähnlichkeiten beruhenden Ergebnisse.

SHENOY & SANKOLLI, 1973 geben an, dass die Zoeas und Megalopas von *P. nitidus* (damals noch *P. quadriungulatus*), *P. gibbesi* und *P. loimicola* sich untereinander ähnlicher sind, als eine der drei Arten mit denen von *P. hendersoni*. Sie kommentieren dies wie folgt: „This kind of similarity is probably due to the fact that the adults of the former three species have commensal habits in common whereas the later species is rather a free living form.“ und führen damit die morphologischen Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede auf Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede in der Lebensweise zurück. Wahrscheinlicher ist jedoch, dass die beschriebene Gruppierung die phylogenetischen Verhältnisse widerspiegelt und dass die *P. sinensis*-Gruppe

nach einer Anpassung an das Leben in *Chaetopterus*-Röhren eine Radiation erfahren hat, während *P. hendersoni* aus einer anderen phylogenetischen Richtung kommend diese Anpassung nie erfahren hat.

NG & NAKASONE (1993) beschrieben die erste Zoea von *Polyonyx cometes*. Sie beschreiben einige Besonderheiten des Telsons und ziehen diese heran, um die Aufstellung der neuen Gattung *Euleniaios* NG & NAKASONE, 1993 für diese Art zu unterstützen. Das Telson dieser Larve sei verhältnismäßig länger, als bei allen anderen bekannten Porzellaniden Larven. Sie geben als auffälligstes („most striking“) Merkmal ein Längen-Breiten-Verhältnis des Telsons von 1,8 an. Alle bekannten *Polyonyx*-Larven und die einiger weiterer Gattungen besitzen ein langgestrecktes Telson mit einem Längen-Breiten-Verhältnis um 1,5, für *Polyonyx transversus* werden 1,75 (siehe SHEPHERD, 1969) angegeben. Ein weiterer Unterschied soll die Form und Bewehrung des zentralen Telsonhinterrandes der Larven sein. In diesen Merkmalen entspricht die Larve von *P. cometes* jedoch *P. loimicola*, *P. transversus* und einigen Arten anderer Gattungen. Als noch auffälligeres („even more striking“) Merkmal wird die Tatsache beschrieben, dass sich der Schaft der Fiederborsten des Telsonhinterrandes etwa zur Hälfte im Telson befindet und nicht wie bei allen anderen Porzellaniden-Zoeas aus dem Hinterrand selbst entspringt. Hierbei handelt es sich um ein typisches Merkmal der Präzoea (siehe z.B. SHEPHERD, 1969, S. 100, fig 2j). Während der kurzen Phase der Präzoea ist diese noch von der Embryonalhülle bedeckt und einige der größeren Borsten sind noch nicht „ausgefahren“, dies geschieht erst wenn die Embryonalhülle abgestreift wird und die Präzoea sich zur ersten Zoea entwickelt. Oft verbleiben einige dieser Borsten auch während des ersten Zoea-Stadiums im Zustand der Präzoea (EIGENE UNVERÖFFENTLICHTE BEOBACHTUNG). Bei der von NG & NAKASONE (1993) beschriebenen Larven scheint dies der Fall zu sein. Berücksichtigt man diese Befunde und die von NG & NAKASONE (1993, S. 1110, Table 1) erstellte Tabelle zum Vergleich der Merkmale der ersten Zoeas von *P. cometes*, *P. nitidus* (damals noch *P. quadriungulatus*) und *P. gibbesi*, so ergeben sich keine signifikanten Unterschiede, die die Gattung *Euleniaios* aus larvalmorphologischer Sicht stützen würden. Es kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei *P. cometes* um einen Vertreter von JOHNSONS *P. sinensis*-Gruppe handelt. Zum gleichen Ergebnis kommt auch WERDING (2001).

Die oben besprochenen Besonderheiten der Larven der Vertreter der *Polyonyx sinensis*-Gruppe finden sich in gleicher Weise auch bei Larven anderer Gattungen. Der auffällig langgestreckte Exopodit der Antenne findet sich auch bei *Lissoporcellana streptochiroides*

und *Pisidia dispar*, ein vergleichbares Bewehrungsmuster des Exopoditen findet sich bei *Enesteoides ornatus* und *Pisidia brasiliensis*, die Streckung des Exopoditen ist jedoch bei diesen beiden Arten weit weniger ausgeprägt. *Ancylocheles gravelei*, *Lissoporcellana streptochiroides*, *Pisidia dispar*, *Polyonyx loimicola*, *P. transversus* und *Raphidopus indicus* stimmen in den folgenden Merkmalen des Telsons überein: das Telson ist deutlich länger als breit, der beborstete Hinterrand hat die Form eines Dreieckes, dessen Höhe annähernd die Hälfte der Telsonlänge einnimmt, der mediane Hinterrand zwischen dem zentralen Schwimmborstenpaar überragt deutlich die Ansatzstelle dieser Borsten und trägt distolateral je einen Stachel, eine kleine Borste, oder beides.

Bereits SHENOY & SANKOLLI, 1973 diskutieren die Form der ersten Antennen der Larven von Vertretern der Gattung *Polyonyx*. Sie geben an, dass die Antenne von *Polyonyx hendersoni* der von *Ancylocheles gravelei* ähnelt, während die Antennen der anderen damals bekannten *Polyonyx*-Larven denen von *Enesteoides ornatus*, *Pisidia spinulifrons* und *P. dehaani* gleichen (die Beschreibungen der Larven der beiden letztgenannten Arten sind nicht zugänglich). Sie schließen daraus: „Thus, the significance of the antennal proportion, as suggested by KNIGHT (1966), does not seem to be of much importance.“ und wollen damit zum Ausdruck bringen, dass das Längenverhältnis der Antennenäste nicht als Gattungsmerkmal für *Polyonyx* zu werten ist. Die besondere Ausprägung des Antennenexopoditen und des zentralen Telsonhinterrandes sind jedoch zwei der wenigen Merkmale der Porzellaniden-Larven, die mit einiger Sicherheit als Apomorphien bezeichnet werden können. Beide Merkmale sind relativ komplex, und nicht in allen Fällen in gleicher Weise verwirklicht. Wenn diese Merkmale auch nicht als charakteristisch für alle nominellen Vertreter der Gattung *Polyonyx* gewertet werden können, so ist doch davon auszugehen, dass sie phylogenetisch informativ sind. Aufgrund der Tatsache, dass es Arten gibt, die beide Merkmale besitzen und andere, die nur jeweils eines dieser Merkmale besitzen lassen sich anhand der larvalen Daten keine näheren Aussagen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Arten dieser Gruppe treffen. Die larvalmorphologischen Hinweise sollten jedoch aufgegriffen und die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Arten mit molekularbiologischen Methoden untersucht werden, um deren Zugehörigkeit zu den einzelnen Gattungen kritisch zu überprüfen.

4.2.3 *Petrolisthes novaezelandiae* und die Beziehungen zur Gattung *Pisidia*

Petrolisthes novaezelandiae wurde als einzige nominelle *Petrolisthes*-Art LEBOURS *Porcellana*-Gruppe zugeordnet. Die Larven besitzen alle typischen Merkmale dieser Gruppe. Sie besitzen jedoch als einzige Art aus LEBOURS *Porcellana*-Gruppe im ersten Zoea-Stadium einen fünfgliedrigen Endopoditen des ersten Maxillipeden. Dieses Merkmal kommt innerhalb der Porcellaniden-Larven ansonsten nur bei den fünf Arten der *Novorostrum*-Gruppe (siehe unten) vor. Eine weitere Besonderheit der Larven besteht in der Anzahl der Pleopodenknospen des zweiten Zoea-Stadiums. Während fast alle anderen Arten, soweit deren Larven bekannt sind, Knospen von Pleopoden am 2. bis 5. Abdominalsomiten der zweiten Zoea besitzen, fehlen diese bei *Petrolisthes novaezelandiae* und einigen Vertretern der Gattung *Pisidia* (siehe unten) am zweiten Abdominalsomiten. Das gleiche Pleopodenpaar fehlt nach GORE (1971) auch bei *Megalobrachium soriatum*.

Schon WEAR (1964A) bemerkte, dass diese nominelle *Petrolisthes*-Art große Ähnlichkeiten mit Arten der Gattung *Pisidia* (damals „*Porcellana*“) besitzt. Er argumentiert, dass die Larven von *Pisidia longicornis* und *Porcellana platycheles* (siehe LEBOUR, 1943), von *Pisidia inaequalis* (siehe GUERNEY, 1938) und von *Pisidia bluteli* (siehe BOURDILLION-CASANOVA, 1956) untereinander mehr Unterschiede zeigen, als die Larven von *Pisidia longicornis* und *Petrolisthes novaezelandiae* und stellt fest, dass *Petrolisthes novaezelandiae* aus larvalmorphologischen Gründen zur Gattung „*Porcellana*“ (heute *Pisidia*) gestellt werden sollte. GONOR & GONOR (1973) greifen die von WEAR (1964A) begonnene Diskussion, *P. novaezelandiae* in die Gattung *Pisidia* zu stellen, erneut auf. Sie begründen dies mit Übereinstimmungen zwischen den Larven von *Pisidia blutelli*, *P. longicornis* und denen von *P. novaezelandiae*. Bei diesen Übereinstimmungen handelt es sich um die Bewehrung der Spitzen der Schwimmborsten des Telsons und die Anzahl der Pleopodenknospen im zweiten Zoea-Stadium. Während das erste Merkmal angezweifelt werden muss, da es nur in den wenigsten Veröffentlichungen genau genug beschrieben wurde, erscheint das zweite Merkmal, die Anzahl der Pleopodenknospen im zweiten Stadium als vielversprechend. Andererseits beschrieb GUERNEY, 1938 (siehe GONOR & GONOR 1973), dass die zweite Zoea von *Pisidia inaequalis* vier Pleopodenpaare besitzt, was gegen dieses Merkmal als Gattungsmerkmal spricht. Hinzu kommt, dass *Megalobrachium soriatum* (siehe GORE, 1973) auch nur drei Pleopodenpaare im zweiten Zoea-Stadium besitzt und damit der einzige heute bekannte Vertreter aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe mit diesem Merkmal ist. Zur

Aufklärung der Gattungszugehörigkeit von *P. novaezealandiae* sollte eine vergleichende molekularbiologische Untersuchung dieser Art durchgeführt werden.

4.2.4 Die Gattung *Porcellana*

Die Larven von *Porcellana platycheles*, *P. sayana* und *P. sigsbeiana* wurden verglichen. Das erste Zoea-Stadium von *Porcellana sayana* und *P. sigsbeiana* besitzt jeweils einen proximalen hakenartigen Fortsatz auf der Innenseite des Basipoditen beider Maxillipeden (siehe Abbildung 26). Dieses Merkmal wird als apomorph und als Synapomorphie dieser beiden Arten interpretiert, die sie von *Porcellana platycheles*, der einzigen weiteren Art der Gattung deren Larven bekannt sind, abgrenzt. Es sind keine weiteren Porzellaniden-Larven aus anderen Gattungen bekannt, die dieses Merkmal aufweisen.

HERNÁNDEZ ET AL (1998) ziehen diese hakenartige Bildung am Basipoditen der Maxillipeden, den lateralen Stachel auf dem dritten Abdominalsomiten und die gesägten lateralen Telsonstacheln von *P. sayana* und *P. sigsbeiana* als Hinweise auf deren nahe Verwandtschaft heran und merken an, dass alle diese Merkmale bei *P. platycheles* fehlen. Sie schließen daraus, dass die ersten beiden Arten näher miteinander verwandt sind, als diese beiden mit *P. platycheles*. Während der laterale Stachel auf dem dritten Abdominalsomiten und die gesägten lateralen Telsonstacheln auch bei anderen Porzellaniden-Zoeas vorkommen, sind die ventralen hakenartigen Bildungen an den Basipoditen der Maxillipeden von *P. sayana* und *P. sigsbeiana* einzigartig innerhalb der heute bekannten Porzellaniden-Larven. Aufgrund der larvalmorphologischen Unterschiede regen sie eine Prüfung des taxonomischen Status von *P. platycheles* an.

Bei *P. platycheles* handelt es sich um die einzige Art der Gattung, die im temperierten Ostatlantik vorkommt, sie lebt dort unter Steinen in der Gezeitenzone. *P. sayana* und *P. sigsbeiana* hingegen sind die einzigen beiden Arten der Gattung im Westatlantik. *P. sayana* lebt zumindest im tropischen Teil ihres Verbreitungsgebietes assoziiert mit z.B. großen Einsiedlerkrebsen. Für *P. sigsbeiana*, die in tieferem Wasser vorkommt, wird eine ähnliche kommensalische Lebensweise angenommen, der Wirt ist jedoch noch unbekannt. Die Verbreitungsdaten und die Unterschiede in der Ökologie der drei diskutierten Arten sprechen für eine sehr nahe Verwandtschaft von *P. sayana* und *P. sigsbeiana*. Die Ähnlichkeiten der Larven dieser beiden Arten und die Unterschiede dieser zu den Larven von *P. platycheles* können allein in dieser nahen Verwandtschaft von *P. sayana* und *P. sigsbeiana* begründet

liegen und müssen nicht zwangsläufig für die Zugehörigkeit von *P. PLATYCHELES* zu einer anderen Gattung sprechen, wie sie von HERNÁNDEZ ET AL (1998) vermutet wurde. Die Anzahl der *Porcellana*-Arten, deren Larven bekannt sind, ist zu niedrig um phylogenetische Aussagen abzuleiten. Hierzu wäre eine umfassende molekularbiologische Überprüfung der Gattung notwendig.

4.3 Die *Novorostrum*-Gruppe der Porzellaniden-Larven

Für die Larven der Arten *Novorostrum decorocrus*, *N. indicum*, *Petrolisthes elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus* wurde in dieser Arbeit eine neue Larvengruppe etabliert, die den beiden von LEBOUR (1943) beschriebenen Gruppen auf gleichem Niveau gegenüber gestellt wird. Die *Novorostrum*-Gruppe ist definiert über das Hinzukommen zweier zentraler, aber kurzer Fiederborsten am Hinterrand des Telsons der zweiten Zoea, das Fehlen eines Mandibularpalpus in der zweiten Zoea und das Vorhandensein von mehr als einer proximalen Fiederborste am Scaphognathiten der ersten Zoea. Darüber hinaus ist allen Arten ein fünfgliedriger Maxillipedenendopodit im ersten Zoea-Stadium gemeinsam, dieses wird als plesiomorphes Merkmal interpretiert, kommt jedoch innerhalb der heute bekannten Porzellaniden-Larven ansonsten nur bei *Petrolisthes novaezelandiae* (siehe oben) und *Petrolisthes unilobatus* (siehe unten) vor.

Bereits YAQOUB (1977) regte aufgrund der Besonderheiten der Larven von *Petrolisthes elongatus* und *Petrolisthes ornatus* die Aufstellung einer vergleichbaren Gruppe an. Die Larven weiterer Arten dieser Gruppe waren zum damaligen Zeitpunkt noch nicht bekannt. Da *P. elongatus* die erste Art dieser Gruppe war deren Larven beschrieben wurden, schlug er den Namen „*P. elongatus*-Gruppe“ vor. Da nach einer Revision der Gattung *Petrolisthes* vermutlich keine der Arten dieser Gruppe weiterhin zur Gattung *Petrolisthes* gehören würde, wurde hier der Name „*Novorostrum*-Gruppe“ gewählt. Auch FUJITA & OSAWA (2005) beschreiben die relative Ähnlichkeit der Larven von *Novorostrum decorocrus* zu denen der Arten aus OSAWAS Gruppe 1 der *Petrolisthes*-Larven; *Petrolisthes japonicus* und *Petrolisthes ornatus*.

Die *Novorostrum*-Gruppe enthält beide Arten der Gattung *Novorostrum*, deren Larven bekannt sind und alle Arten aus OSAWAS Gruppen 1 und 2 der *Petrolisthes*-Larven (OSAWA, 1995). Wendet man die von OSAWA für die Einteilung der *Petrolisthes*-Larven herangezogenen Merkmale auf die Larven der beiden *Novorostrum*-Arten an, stellt sich

heraus, dass auch diese in seine Gruppe 1 fallen würden. OSAWA (2000) stellte fest, dass die Larven von *Novorostrum indicum* auch eine große Ähnlichkeit zu *Petrolisthes elongatus*, dem einzigen Vertreter seiner Larven-Gruppe 2, zeigen. Dieser unterscheidet sich von den Arten der Gruppe 1 lediglich im Vorhandensein einer Knospe des Mandibularpalpus. Wie weiter unten diskutiert, handelt es sich hierbei um einen Irrtum. Folgt man OSAWAS Merkmalen gibt es keinen Unterschied zwischen seinen Larvengruppen 1 und 2 und den Larven der beiden *Novorostrum*-Arten. All dies deutet darauf hin, dass es sich bei der *Novorostrum*-Gruppe der Larven um eine natürliche Gruppierung handelt, welche die tatsächlichen phylogenetischen Gegebenheiten widerspiegelt. Die Zugehörigkeit der Arten *Petrolisthes elongatus*, *P. japonicus* und *P. ornatus* zur Gattung *Petrolisthes* sollte kritisch geprüft werden.

HAIG (1960) zählte *P. elongatus*, *P. inermis* HASWELL, 1882, *P. japonicus* und *P. unilobatus* als Vertreter einer indo-westpazifischen Gruppe von Arten auf, welche eine nahe Verwandtschaft zu amerikanischen Arten wie *Petrolisthes quadratus* und *P. violaceus* zeigen. Diese nahe Beziehung der amerikanischen und der indo-westpazifischen Gruppe wird von den larvalmorphologischen Daten nicht unterstützt. Die amerikanische Gruppe ist adultmorphologisch durch den unbewehrte Scherencarpus definiert, während die indo-westpazifische Gruppe einen einzelnen zahnartigen Fortsatz am proximalen Ende des Carpusvorderrandes trägt. Eine weitere Gemeinsamkeit beider Gruppen ist das Fehlen der Bestachelung von Carapax und Laufbeinen. All diese Merkmale können als Ergebnisse von Reduktionen von ursprünglich Zacken und Stachel tragenden Formen interpretiert werden. Die adultmorphologisch so offensichtlichen Ähnlichkeiten der beiden Gruppen können sich jedoch unabhängig von einander entwickelt haben und werden daher als konvergente Entwicklungen interpretiert. Zu einer endgültigen Aufklärung der Beziehungen dieser beiden Gruppen, wären molekularbiologische Untersuchungen notwendig.

Die Larven der beiden *Novorostrum*-Arten unterscheiden sich in der Beborstung des Endopoditen der Maxillula beider Zoea-Stadien von denen der *Petrolisthes*-Arten der *Novorostrum*-Gruppe. Die Larven beider *Novorostrum*-Arten besitzen am Endopoditen der Maxillula lediglich eine einzige relativ dicke Borste, während diese Struktur bei den anderen Arten der Gruppe, wie bei den meisten Porzellaniden-Larven, zwei bis drei Gruppen von Borsten trägt. FUJITA & OSAWA (2005) nimmt dies als Argument für den Gattungsrang von *Novorostrum* und gegen die Eingliederung der weiteren Arten. OSAWA (1998) gibt jedoch an, dass adulte Tiere von *Petrolisthes japonicus* und *Petrolisthes elongatus* einige Merkmale mit

der Gattung *Novorostrum* gemeinsam haben und dass es sich bei *Petrolisthes ornatus* sogar um eine Art der Gattung *Novorostrum* handeln könne.

4.5 *Petrolisthes unilobatus*

Petrolisthes unilobatus ist die einzige heute bekannte Porzellaniden-Art mit zwei Zoea-Stadien, welche sich nicht in eine der drei Hauptgruppen der Porzellaniden-Larven einordnen läßt. Sie zeigt ein Mosaik von Merkmalen von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe und der *Novorostrum*-Gruppe der Porzellaniden-Larven.

HAIG (1960) vermutet dass diese Art zusammen mit den Arten *Petrolisthes elongatus*, *P. japonicus* und *P. inermis* eine rein indo-westpazifischen Gruppe mit reduzierter Bewehrung der Adulti darstellt, und dass diese Gruppe nahe mit einer rein amerikanischen Gruppe von Porzellaniden verwandt ist, welche eine ähnliche Reduktion zeigen. Während die Larven der erstgenannten Gruppe zur *Novorostrum*-Gruppe gehören, handelt es sich bei den Arten der zweiten Gruppe um Vertreter aus LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe. Die larvalmorphologischen Ergebnisse weisen darauf hin, dass es sich bei *P. unilobatus* um eine „Übergangsform“ zwischen diesen beiden Gruppen handeln könnte. Molekularbiologische Untersuchungen der genannten Arten, könnten Hinweise auf die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen und *P. unilobatus* geben.

4.6 Die phylogenetische Stellung der Gattung *Petrocheles*

Petrocheles australiensis und *Petrocheles spinosus* sind die einzigen nominellen Porzellaniden-Arten, für die eine Larvalentwicklung über mehr als zwei Zoea-Stadien beschrieben wurde. Vermutlich besitzen beide Arten fünf Zoea-Stadien, ähnlich wie viele Galatheiden-Arten, welche vier oder fünf Zoea-Stadien besitzen. Diese unterscheiden sich jedoch deutlich von den Larven der Gattung *Petrocheles*. Letztere besitzen die für Porzellaniden-Larven so typischen langen Rostral- bzw. Hinterrandstacheln, während diese bei keiner heute bekannten Galatheiden-Zoea vorkommen. Die Adulti der Gattung *Petrocheles* machen vom Habitus her den Eindruck eines galatheiden-ähnlichen Porzellaniden (siehe WEAR, 1965; BAKER, 1905; HALE 1927). Die Ähnlichkeit basiert hauptsächlich auf der langgestreckten Carapaxform, der starken Bestachelung und der im Vergleich zu anderen Porzellaniden weniger stark ausgeprägten Carzinisierung. Andererseits besitzen beide Arten der Gattung porzellaniden-typische, mit langen Filterborsten ausgestattete, dritte

Maxillipeden. Der für die Galatheiden typische Epipodit an diesen Extremitäten fehlt jedoch bei *Petrocheles*, wie auch bei allen anderen heute bekannten Porzellaniden-Arten. Molekulare Ergebnisse (HILLER, 2005) zeigen, dass es sich bei *Petrocheles australiensis* vermutlich nicht um einen Porzellaniden handelt. Um dies endgültig zu klären, stehen jedoch noch molekulare Untersuchungen aus, die eine größere Anzahl von Galatheiden und beide Arten der Gattung *Petrocheles* umfassen sollten.

4.7 OSAWA Gruppen der *Petrolisthes*-Larven

OSAWA und Mitarbeiter (OSAWA, 1995, 1997, FUJITA ET AL, 2002) übernahmen die von MURAOKA & KONISHI (1987) aufgestellten Gruppen der *Petrolisthes*-Larven, spalteten jedoch einige Arten ab und stellten eigene Gruppen für diese auf. Insgesamt wurden sieben Larvengruppen innerhalb der Gattung *Petrolisthes* beschrieben. Die von MURAOKA & KONISHI (1987) vorgenommene Einteilung in drei Gruppen (Gruppe I: *P. elongatus*, *P. japonicus*, *P. ornatus*; Gruppe II: *P. novaezelandiae*; Gruppe III: restliche damals bekannte *Petrolisthes*-Larven) stimmt mit den Ergebnissen dieser Arbeit überein und unterteilt die Larven dieser Gattung auf dem Niveau von LEBOURS Larvengruppen. Gruppe I entspricht den *Petrolisthes*-Arten der *Novorostrum*-Gruppe, Gruppe II enthält lediglich *P. novaezelandiae*, welcher in dieser Arbeit LEBOURS *Porcellana*-Gruppe zugeordnet wurde und Gruppe III umfasst alle anderen *Petrolisthes*-Arten deren Larven bekannt sind und entspricht somit LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe.

OSAWA (1995, 1997) spaltete *P. elongatus* aus MURAOKA & KONISHIS (1987) Gruppe I ab, und begründete dies damit, dass die zweite Zoea dieser Art zumindest manchmal einen Mandibularpalpus besitzt. Die Larven von *P. elongatus* wurden von WEAR (1964B) und von GREENWOOD (1965) beschrieben. GREENWOOD gibt innerhalb seiner allgemeinen Beschreibung des zweiten Zoea-Stadiums (S. 293) an: "A rudimentary palp may be present". Später (S. 295) beschreibt er die Unterschiede der Zwischenstadien IIa und IIb und vermerkt ausschließlich für Stadium IIb, also das spätere Stadium: „Mandibular palp,...visible through the cuticle“, auch die Zeichnung der Mandibel (S. 294, Fig. 5d) weist darauf hin, dass es sich lediglich um eine Anlage des Mandibularpalpus der Megalopa handelt, die noch unter der Cuticula der zweiten Zoea liegt (der Palpus ist mit einer gestrichelten Linie dargestellt). WEAR (1964B) unterscheidet sogar drei aufeinanderfolgende Zwischenstadien der zweiten Zoea, in den Beschreibungen der ersten beiden Stadien 2a und 2b erwähnt er die Mandibel nicht, in den jeweiligen Abbildungen ist kein Palpus sichtbar, der Palpus wird nur für Stadium

2c erwähnt und abgebildet. Festzuhalten bleibt, dass keiner der beiden Autoren einen Mandibularpalpus für eine frühe Entwicklungsphase des zweiten Zoea-Stadiums beschreibt und dass GREENWOOD explizit erwähnt, dass es sich lediglich um eine Anlage unter der Cuticula der zweiten Zoea handelt und demnach nicht um ein Merkmal der zweiten Zoea, sondern um die „innere Anlage“ des Mandibularpalpus der Megalopa. Die zweite Zoea von *P. elongatus* besitzt also keinen Mandibularpalpus, somit unterscheidet sich diese Art nicht von *P. japonicus* und *P. ornatus* und es besteht kein Unterschied zwischen OSAWAs Gruppe 1 und seiner Gruppe 2.

OSAWA (1995) spaltete zwei Arten aus MURAOKA & KONISHIS (1987) Gruppe III ab und stellte für diese jeweils eigene Gruppen auf. OSAWAs Gruppe 5 besteht aus *P. platymerus* und seine Gruppe 6 aus *P. cinctipes*. Die Besonderheiten von *P. platymerus* wurden weiter oben ausführlich dargestellt und diskutiert. Trotz dieser Besonderheiten scheint diese Art zur Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft zu gehören und somit zu einer Untergruppe von OSAWAs Gruppe 4, welche alle zum damaligen Zeitpunkt bekannten *Petrolisthes*-Arten enthält, welche nicht einer anderen von OSAWAs Gruppen angehören. Ähnliches gilt vermutlich für *P. cinctipes*, welcher sich von den Arten aus OSAWAs Gruppe 4 lediglich durch eine Fiederborste auf der Außenseite des Merus des Endopoditen des ersten Maxillipeden der ersten Zoea unterscheidet. OSAWA spaltete in diesen Fällen einzelne Arten ab, die sich durch einzelne Merkmale unterscheiden und beachtete einige Merkmale nicht, die seine artenreiche Gruppe 4 in mehrere Gruppen aufspalten würden, die jeweils eine Reihe von Arten umfassen. Zu diesen Merkmalen gehören die zusätzlichen kleinen Stacheln auf den lateralen Telsonstacheln (bifid lateral telson spines), welche die Gruppe der stacheligen *Petrolisthes*-Arten definieren und die hakenartigen Fortsätze auf der Außenseite der Coxa des ersten Maxillipeden der ersten Zoea, welche die Gruppe der amerikanischen *Petrolisthes*-Verwandtschaft definieren.

OSAWA (1995, 1997) beschränkt seine Gruppierungen auf die Larven der *Petrolisthes*-Arten. Diese Gattung ist jedoch mit Sicherheit nicht monophyletisch. Die Merkmale, die OSAWAs Gruppe 1 (bzw. die Gruppen 1 und 2) definieren, treffen ausnahmslos auch auf beide *Novorostrum*-Arten zu, deren Larven bekannt sind. Gleichzeitig würden alle Larven der Arten der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopetrolisthes*, *Neopisosoma*, *Pachycheles* und *Parapetrolisthes* in OSAWAs Gruppe 4 der *Petrolisthes*-

Larven fallen, wenn man das oben als unsicher diskutierte Merkmal (OSAWAs Merkmal 4) der terminalen Bewehrung der Fiederborsten des Telsonhinterrandes nicht beachtet.

Keine der von OSAWA (1995) vorgenommenen Einteilungen der *Petrolisthes*-Larven, die über die von MURAOKA & KONISHI (1987) etablierten Gruppen hinausgehen stellt einen wissenschaftlichen Fortschritt dar, während die Einteilung von MURAOKA & KONISHI (1987), mit der Zuordnung der *Petrolisthes*-Arten zu den drei Hauptgruppen, wie sie in dieser Arbeit vorgenommen wurde, übereinstimmt.

5 Literaturverzeichnis

- ALBORNOZ, L. & I.S. WEHRTMANN 1996.** Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). Part II: Description of the larval development, including the first crab stage, cultivated under laboratory conditions. *Archive of Fishery and Marine Research* 43: 137-157.
- BAKER, W.H. 1905.** Notes on south Australian decapod Crustacea. Part III. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 29: 252-269.
- BOURDILLION-CASANOVA, L. 1956.** Note sur la Présence de *Porcellana bluteli* (Risso) alvarez dans le Golfe de Marseille et sur le Développement Larvaire de cette espèce. *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.* 13: 225-232.
- CAINE, E.A. 1975.** Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 18: 277-301.
- DEBELIUS, H. 2000.** Krebsführer: Garnelen. Krabben. Langusten. Hummer. Fangschreckenkrebs. Jahr Verlag, Hamburg, 231 Seiten.
- FUJITA, Y. & M. OSAWA 2003.** Zoeal development of two spot-pattern morphs of *Neopetrolisthes maculatus*, and of *N. spinatus* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae), reared under laboratory conditions. *Species Diversity* 8: 175-198.
- FUJITA, Y. & M. OSAWA 2005.** Complete larval development of the rare porcellanid crab, *Novorostrum decorocrus* Osawa, 1998 (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae), reared under laboratory conditions. *Journal of Natural History* 39(10): 763-778.
- FUJITA, Y., S. SHOKITA, & M. OSAWA 2002.** Complete larval development of *Petrolisthes unilobatus* reared under laboratory conditions (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Journal of Crustacean Biology*, 22(3): 567-580.
- GABALDON, D.J. 1979.** Observation of a possible alternate mode of feeding in a porcellanid crab (*Petrolisthes cabrilloi* Glassell, 1945) (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* 36(1): 110-112.
- GONOR, S.L. & GONOR, J.J. 1973.** Description of the larvae of four north pacific Porcellanidae (Crustacea: Anomura). *Fishery Bulletin* 71: 189-223.
- GONZÁLEZ-GORDILLO, J.I., J.A. CUESTA & A. RODRÍGUEZ 1996.** Studies on the larval development of northeastern Atlantic and Mediterranean Porcellanidae (Decapoda, Anomura). I – Rediscription of the larval stages of *Porcellana platycheles* (Pennant, 1777) reared under laboratory conditions. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 50: 517-531.
- GORE, R.H. 1968.** The larval development of the commensal crab *Polyonyx gibbesi* Haig, 1956 (Crustacea: Decapoda). *The Biological Bulletin* 135 (1): 111-129.
- GORE, R.H. 1970.** *Petrolisthes armatus*: A redescription of larval development under laboratory conditions (Decapoda, Porcellanidae). *Crustaceana* 18 (1): 75-89.

- GORE, R.H. 1971A.** *Megalobrachium poeyi*: Comparision between larval development in Atlantic and Pacific specimens, reared in the laboratory (Crustacea: Decapoda; Porcellanidae). Pacific Science 25 (3): 404-425.
- GORE, R.H. 1971B.** The complete larval development of *Porcellana sigsbeiana* (Crustacea: Decapoda) under laboratory conditions. Marine Biology 11 (4): 344-355.
- GORE, R.H. 1971C.** *Petrolisthes tridentatus*: the development of the larvae from a Pacific specimen in laboratory culture with a discussion of larval characters in the genus (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae). Biol. Bull. 141: 485-501.
- GORE, R.H. 1972.** *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850): the development under laboratory conditions of larvae from a Pacific specimen (Decapoda, Porcellanidae). Crustaceana 22 (1): 67-83.
- GORE, R.H. 1972.** *Petrolisthes platymerus*: the development of larvae in laboratory culture (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae). Bulletin of Marine Science 22 (2): 336-354.
- GORE, R.H. 1973A.** Studies on decapod crustacea from the Indian River region of Florida. II. *Megalobrachium soriatum* (Say, 1818): The larval development under laboratory culture (Crustacea: Decapoda; Porcellanidae). Bulletin of Marine Science 23 (4): 837-856.
- GORE, R.H. 1973B.** *Pachycheles monilifer* (Dana, 1852): The development in the laboratory of the larvae from an Atlantic specimen with a discussion of some larval characters in the genus (Crustacea: Decapoda: Anomura). Biol. Bull. 144 (1): 132-150.
- GORE, R.H. 1975.** *Petrolisthes zacae* Haig, 1968 (Crustacea, Decapoda, Porcellanidae): The development of larvae in the laboratory. Pacific Science 29 (2): 181-196.
- GORE, R.H. 1977.** *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901): the complete larval development under laboratory conditions, with notes on the larvae of the related genus *Pachycheles* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). Crustaceana 33 (3): 284-300.
- GREENWOOD, J.G. 1965.** The larval development of *Petrolisthes elongatus* (H. Milne-Edwards) and *Petrolisthes novaezelandiae* Filhol (Anomura, Porcellanidae) with notes on breeding. Crustaceana 8 (3): 285-307.
- GURNEY, R. 1924.** Nat. Hist. Rept. „Terra Nova“ Exped. Zoology 8, Crustacea: 37-202, London.
- GURNEY, R. 1938.** Notes on some Decapod Crustacea from the Red Sea, VII-VIII. Proceedings of the zoological Society of London., ser. B, 108: 73-84.
- HAIG, J. 1960.** The Porcellanidae (Crustacea Anomura) of the eastern Pacific. Allan Hancock Pacific Expeditions 24: 1-440.
- HALE, H.M. 1927.** The crustaceans of South Australia. Part I. Government Printer, Adelaide.

- HERNÁNDEZ, G., K. GRATEROL, J. BOLAÑOS & J.I. GAVIRIA 2002.** Larval development of *Megalobrachium roseum* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 113-125.
- HERNÁNDEZ, G., J. BOLAÑOS & K. GRATEROL 1996.** Morfología de la primera zoea de *Minyocerus angustus* (Dana, 1852) (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). *Saber* 8(2): 87-92.
- HERNÁNDEZ, G., K. GRATEROL, A. ÁLVAREZ & J. BOLAÑOS 1998.** Larval development of *Porcellana sayana* (Leach, 1820) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Nauplius, Rio Grande* 6: 101-118.
- HERNÁNDEZ, G. J. BOLAÑOS, K. GRATEROL & C. LIRA 2000.** The larval development of *Petrolisthes politus* (Gray, 1831) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Stud. Neotrop Fauna & Environment* 35: 143-156
- HERNÁNDEZ, G., I. MAGÁN K. GRATEROL, J.I. GAVIRIA, J.A. BOLAÑOS & C. LIRA 2003.** Larval development of *Clastocheilus nodosus* (Streets, 1872) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae), under laboratory conditions. *Scientia Marina*, 67 (4): 419-428.
- HILLER, A., H. KRAUS & B. WERDING 2002.** Morphological characterization of the *Petrolisthes galathinus* species complex (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). Vortrag: 8th CCDM, Korfu, Griechenland.
- HILLER, A. & H. KRAUS 2003.** Übereinstimmung von Farbmerkmalen mit molekularen und larvalen Merkmalen im amerikanischen *Petrolisthes galathinus*-Artenkomplex. Poster: 11. Crustaceologen-Tagung, Ulm, Deutschland.
- HILLER, A. 2005.** Morphological and molecular resolution of complexes of species within the genus *Petrolisthes*: Species boundaries based on colour, morphology and DNA-sequences, and evolutionary interrelationships with other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). Dissertation, Justus-Liebig-Universität Gießen, 129 Seiten.
- HILLER, A., KRAUS, H., ALMON, M. & B. WERDING, ANGENOMMEN.** The *Petrolisthes galathinus* complex: Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and evolutionary interrelationships between the complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- HUNI, A.A.D. 1979.** Larval development of the porcellanid crab, *Petrolisthes galathinus* (Bosc, 1802), reared in the laboratory. *The Lybian Journal of Science* 9: 21-40.
- KNIGHT, M. 1966.** The larval development of *Polyonyx quadriungulatus* Glassell and *Pachycheles rudis* Stimpson (Decapoda, Porcellanidae) cultured in the laboratory. *Crustaceana* 10 (1): 75-97.
- KO, H.S. 1999.** First zoea of *Pachycheles hertwigi* Balss, 1913 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) reared under laboratory conditions. *Korean J Biol Sci* 3: 127-131.

- KO, H. S. 2001.** First zoea of *Enesteoides ornata* (Stimpson, 1858) (Crustacea, Decapoda, Anomura, Porcellanidae) reared under laboratory conditions. Korean J Biol Sci 5: 11-15.
- KONISHI, K. 1987.** The larval development of *Pachycheles stevensii* Stimpson, 1858 (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. Journal of Crustacean Biology 7: 481-492.
- KRAUS, H., A. HILLER & N. CRUZ 2004.** The zoeal stages of *Petrolisthes caribensis* Werding, 1983 reared under laboratory conditions (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). Studies of Neotropical Fauna and Environment 39:85-90.
- KRAUS, H. & B. WERDING 2001.** Feeding behavior in *Parapetrolisthes tortugensis* (Glassell, 1945) (Anomura, Porcellanidae), an evidence for its special role in the relationship between the families Galatheididae and Porcellanidae? Memorias IX COLACMAR. San Andrés: COLACMAR 394: 1-4.
- KROPP, R.K. 1981.** Additional Porcelain Crab Feeding Methods (Decapoda, Porcellanidae). Crustaceana 40(3): 307-310.
- LEBOUR, M.V. 1943.** The larvae of the genus *Porcellana* (Crustacea, Decapoda) and related forms. Mar. Biol. Assoc. U.K., 25: 721-737.
- MENON, M.K. 1937.** Decapod larvae from the Madras plankton. Bulletin of the Madras Government Museum (Natural History) 3 (5): 1-55.
- MÜLLER, H.-G. & B. WERDING 1990.** Larval development of *Petrolisthes magdalenensis* Werding, 1978 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. Cah. Biol. Mar. 31: 257-270.
- MURAOKA, K. & K. KONISHI 1987** The first zoeal stages of the porcellanid crab *Petrolisthes japonicus* (DE HAAN, 1849) with special reference to zoeal features of *Petrolisthes* (Crustacea: Anomura). Researches on Crustacea, 16: 57-65.
- NG, P.K.L. & Y. NAKASONE 1993.** Taxonomy and ecology of the porcellanid crab *Polyonyx cometes* Walker, 1887 (Crustacea: Decapoda), with description of a new genus. Journal of Natural History 27: 1103-1117.
- ORTMANN, A.E., 1897.** Carcinologische Studien. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere. Zoologische Jahrbücher 10: 258-372.
- OSAWA, M. 1995.** Larval development of four *Petrolisthes* species (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions, with comments on the larvae of the genus. Crustacean Research 24: 157-187.
- OSAWA, M. 1997A.** Zoeal development of four Indo-West Pacific species of *Petrolisthes* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). Species Diversity 2: 121-143.
- OSAWA, M. 1997B.** First zoea of *Pachycheles garciaensis* (Ward) and *Pachycheles sculptus* (H. Milne Edwards) (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae) reared under laboratory conditions. Plankton Biology and Ecology 44: 31-40.

- OSAWA, M. 2000.** Zoeal development of *Novorostrum indicum* (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) reared under laboratory conditions. *Species Diversity* 5: 13-22.
- PELLEGRINI, N.C. & A.L. GAMBA 1985.** Larval development of *Petrolisthes tonsorius* Haig, 1960, under laboratory conditions (Decapoda, Porcellanidae). *Crustaceana* 49: 251-267.
- ROBERTS, M.H., JR. 1968.** Larval development of the decapod *Euceramus praelongus* in laboratory culture. *Chesapeake Science* 9 (2):121-130.
- RODRÍGUEZ, I.T., G. HERNÁNDEZ, I. MAGÁN, J.A. BOLAÑOS & D.L. FELDER 2004.** Larval development of *Pachycheles serratus* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions, with notes on the larvae of the genus. *Journal of Crustacean Biology*, 24(2): 291-308.
- SAELZER, H. E., R. QUINTANA & R. QUINOÑES. 1986.** Larval development of *Petrolisthes granulatus* (Guérin, 1835) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Journal of Crustacean Biology* 6: 804-819.
- SCHOPPE, S. 1994.** Larval development of *Clastotoechus vanderhorsti* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Porcellanidae). *Ophelia* 39: 107-119.
- SHENOY, S. & K.N. SANKOLLI, 1976.** Laboratory reared larvae of the porcellanid crab *Porcellana gravelei* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Proc. Symp. Warm Water Zoopl., Nat Inst. Oceanogr. Goa (India)*, 651-659.
- SHENOY, S. & K.N. SANKOLLI 1973A.** Larval development of a porcellanid crab *Pachycheles natalensis* (Krauss) (Decapoda, Anomura). *J. Mar. Biol. Ass. India*. 15: 545-555.
- SHENOY, S. & K.N. SANKOLLI 1973B.** Metamorphosis of two species of genus *Polyonyx* Stimpson – *P. hendersoni* Southwell and *P. loimicola* Sankolli (Anomura, Porcellanidae). *J. mar. biol. Ass. India* 15(2): 710-727.
- SHENOY, S. & K.N. SANKOLLI 1975.** On the live history of a porcellanid crab, *Petrolisthes lamarckii* (Leach), as observed in the laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 17 (2): 147-159.
- SHENOY, S., K.N. SANKOLLI & R. PAUL 1986.** Laboratory Culture of a Commensal Porcellanid Crab, *Raphidopus indicus* Henderson (Crustacea: Decapoda: Anomura). In: THOMPSON, M-F., R. SAROJINI & R. NAGABHUSHANAM. *Biology of Benthic Marine Organisms*, Rotterdam
- SHEPERD, M.C. 1969.** The larval morphology of *Polyonyx transversus* (Haswell), *Pisidia dispar* (Stimpson) and *Pisidia streptochiroides* (De Man) (Decapoda: Porcellanidae). *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 80 (8): 97-124.
- TIRMIZI, N.M. & M. YAQOUB 1979.** Larval development of *Pachycheles tomentosus* Henderson (Anomura, Porcellanidae) with descriptive remarks on the adults of Karachi waters (northern Arabian Sea). *Pakistan Journal of Zoology* 11 (1): 29-42.

- WEAR, R.G. 1964A.** Larvae of *Petrolisthes novaezelandiae* Filhol, 1885. (Crustacea, Decapoda, Anomura.) Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 4 (18): 229-244.
- WEAR, R.G. 1964B.** Larvae of *Petrolisthes elongatus* (Milne Edwards, 1837). (Crustacea, Decapoda, Anomura.) Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 5 (2): 39-53.
- WEAR, R.G. 1965.** Larvae of *Petrocheles spinosus* Miers, 1976 (Crustacea, Decapoda, Anomura) with keys to New Zealand porcellanid larvae. Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 5: 147-186.
- STILLMAN, J.H. & C.A. REEB, 2001.** Molecular phylogeny of eastern Pacific porcelain crabs, genera *Petrolisthes* and *Pachycheles*, based on the mtDNA 16S rDNA sequence: Phylogeographic and systematic implications. Molecular Phylogenetics and Evolution 19: 236-245.
- WERDING, B., 1982.** Porcellanid crabs of the Islas del Rosario, Caribbean coast of Colombia, with a description of *Petrolisthes rosariensis* new species (Crustacea: Anomura). Bulletin of Marine Science 32: 439-447.
- WERDING, B., 1983A.** Kommensalische Porzellaniden aus der Karibik (Decapoda, Anomura). Crustaceana 45: 1-14.
- WERDING, B., 1983B.** Der *Petrolisthes galathinus*-Artenkomplex im karibischen Raum mit Beschreibung von *P. caribensis* und *P. columbiensis* n. sp. (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). Senckenbergiana Biologica 63: 407-418.
- WERDING, B., A. HILLER & B. MISOF, 2001.** Evidence of paraphyly in the neotropical Porcellanid genus *Neopisosoma* (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) based on molecular characters. In: Paula, J.P.M., A.A.V. Flores and C.H.J.M Fransen (eds). Advances in Decapod Crustacean Research.1 ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- WERDING, B. & A. HILLER, 2002.** A new species of the *Petrolisthes galathinus* complex from the southern Caribbean Sea, with a discussion on the identity of *P. galathinus* (Bosc, 1802) (Decapoda, Porcellanidae). Crustaceana 75: 849-857.
- WERDING, B. & H.G. MÜLLER, 1990.** Larval development of *Neopisosoma neglectum* Werdning, 1986 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. Helgoländer Meeresuntersuchungen 44: 363-374.

6 Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde erstmals die gesamte verfügbare Literatur über die Larven der Porcellanidae kritisch betrachtet und vergleichend aufbereitet und durch eigene Beschreibungen der Larvalstadien einer größeren Zahl von Porcellaniden-Arten ergänzt. Dadurch stehen Beschreibungen von Larvalstadien von insgesamt 85 Porcellaniden-Arten zur Verfügung. Die auf larvalmorphologischen Daten beruhenden Ergebnisse werden mit den heute anerkannten adultmorphologischen Gruppierungen verglichen. Erstmals ist es auch möglich larvalmorphologische Daten mit molekularbiologischen Ergebnissen zu vergleichen.

Die von LEBOUR (1943) etablierte *Petrolisthes*-Gruppe und ihre *Porcellana*-Gruppe, haben auch heute noch Gültigkeit, als Großgruppen der Porcellaniden-Larven. LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe enthält alle bekannten Larven der Gattungen *Allopetrolisthes*, *Clastotoechus*, *Megalobrachium*, *Neopetrolisthes*, *Neopisosoma*, *Pachycheles* und *Parapetrolisthes* und die überwiegende Mehrzahl der Arten der Gattung *Petrolisthes*. LEBOURS *Porcellana*-Gruppe enthält alle bekannten Larven der Gattungen *Ancylocheles*, *Enesteoides*, *Eucramus*, *Lissoporcellana*, *Minyocerus*, *Pisidia*, *Polyonyx*, *Porcellana* und *Raphidopus* und die Larven von *Petrolisthes novaezelandiae*. Die *Novorostrum*-Gruppe wird in dieser Arbeit zum ersten mal als gleichwertige Gruppe den vorgenannten gegenübergestellt. Sie beinhaltet die Larven von *Novorostrum decorocrus*, *Novorostrum indicum*, *Petrolisthes elongatus*, *Petrolisthes japonicus* und *Petrolisthes ornatus*. *Petrolisthes unilobatus* ist die einzige heute bekannte Porcellaniden-Art mit zwei Zoea-Stadien, die sich keiner dieser drei Hauptgruppen zuordnen läßt.

Die Morphologie der basalen Glieder der Antennen adulter Tiere der Gattung *Megalobrachium* sprechen dafür, dass diese mit Gattungen wie z.B. *Pisidia* und *Porcellana* verwandt sind. Larvale Merkmale sprechen für eine nähere Verwandtschaft mit Gattungen wie z.B. *Pachycheles* und *Petrolisthes*. Molekularbiologische Untersuchungen unterstützen die larvalmorphologischen Beziehungen.

Aus larvalmorphologischer Sicht handelt es sich bei der Gattung *Petrolisthes* nicht um eine monophyletische Gruppe. Einige Arten zeigen große Übereinstimmungen mit Vertretern der Gattungen *Novorostrum* und *Pisidia*. Eine Gruppe amerikanischer *Petrolisthes*-Arten zeigt eine größere Ähnlichkeit zu Larven der Gattungen *Allopetrolisthes* und *Clastotoechus*, als zu den restlichen bekannten Larven nomineller Vertreter der Gattung *Petrolisthes*. Für diese

Befunde lassen sich sowohl adultmorphologische, als auch molekularbiologische Hinweise finden. *Parapetrolisthes tortugensis* ist eine Porzellaniden-Art, die eine große Ähnlichkeit mit einigen Galatheiden zeigt. Die Larven von *P. tortugensis* zeigen jedoch eine unerwartet große Ähnlichkeit mit den Larven der Vertreter des *Petrolisthes galathinus*-Komplexes. Wiederum unterstützen molekularbiologische Untersuchungen die larvalmorphologischen Ergebnisse. Die Gültigkeit der Gattung *Parapetrolisthes* ist daher anzuzweifeln.

Die von HAIG (1960) vermutete nahe Verwandtschaft zwischen einer rein amerikanischen und einer rein indo-westpazifischen Gruppe von *Petrolisthes*-Arten mit reduzierter Bewehrung des Scherencarpus muss aufgrund der larvalmorphologischen Daten angezweifelt werden. Während die amerikanische Gruppe aus larvalmorphologischer Sicht eine Untergruppe von LEBOURS *Petrolisthes*-Gruppe darstellt, handelt es sich bei den indo-westpazifischen Arten um Vertreter der *Novorostrum*-Gruppe.

Die Larven von *Polyonyx hendersoni* weichen in einigen Merkmalen von den Larven der anderen Vertreter der Gattung ab. Diese Befunde stimmen mit adultmorphologischen Befunden überein. Die Arten der *Polyonyx sinensis*-Gruppe hingegen zeigen larvalmorphologische Übereinstimmungen mit Vertretern einer Reihe anderer Gattungen. Ein einziges Merkmal deutet auf eine größere Ähnlichkeit zwischen den beiden amerikanischen Arten *Porcellana sayana* und *P. sigsbeiana* hin, als zwischen diesen und der ost-atlantischen *P. platycheles*.

Einige von OSAWA (1995) aufgestellte Larven-Gruppen innerhalb der Gattung *Petrolisthes* müssen angezweifelt werden. Die Unterschiede zwischen seinen Gruppen 1 und 2 beruhen vermutlich auf Fehlinterpretationen. Alle Vertreter dieser Gruppen wurden in der vorliegenden Arbeit der *Novorostrum*-Gruppe zugeordnet. Seine Gruppe 3 besteht aus *Petrolisthes novaezelandiae*, der in dieser Arbeit LEBOURS *Porcellana*-Gruppe zugeordnet wurde. Seine Gruppe 4 ist so heterogen, dass die Unterschiede zu seinen Gruppen 5 und 6 als überbewertet scheinen. Die von OSAWA aufgestellten Gruppierungen stellen auf der Suche nach monophyletischen Gruppen innerhalb der Porzellaniden keinen Fortschritt dar, während die Einteilung von MURAOKA & KONISHI (1987), auf die sich OSAWA bezieht, mit der Zuordnung der *Petrolisthes*-Arten zu den drei Hauptgruppen, wie sie in dieser Arbeit vorgenommen wurde, übereinstimmt.

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und nur die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe.

Gießen, Januar 2006

(Holger Kraus)

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. **Bernd Werding** für die Überlassung des Themas und für die zahlreichen fruchtbaren Diskussionen. Ohne sein Wissen über die Porzellaniden, das er in 30 Jahren Forschung angesammelt hat, wäre es mir unmöglich gewesen, die Ergebnisse dieser Arbeit einzuordnen. Er ist einer der wenigen Wissenschaftler, die ich kennengelernt habe, mit denen ich meine Auffassung von Biologie teile und die über ihr Spezialgebiet hinaus ihre Neugier auch auf anderen Gebieten nicht verloren haben. Besonders möchte ich mich dafür bedanken, dass er es mir ermöglicht hat Kolumbien kennen zu lernen und dort zu arbeiten.

Herrn Dr. **Gonzalo Hernández** danke ich für seine Einladung nach Isla Margarita und für die Gespräche, in denen er mir Einblick in seine Daten gewährt hat.

Ich danke **Rafael Vieira**, der mich mehrfach auf Isla San Martín de Pajarales arbeiten und wohnen ließ. Seine großzügige Hilfe und logistische Unterstützung hat einen großen Teil der Feld- und Laborarbeit ermöglicht, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Ich bedanke mich bei **Gabriel Navas** und **Adriana Bermudez**, die mir bei der Lösung logistischer und bürokratischer Probleme stets zur Seite standen und viel Zeit opferten, um meine Aufenthalte in Kolumbien zu ermöglichen.

Bei **Mateo López** und **Adriana Bermudez** möchte ich mich für ihre Unterstützung bei der Feldarbeit bedanken. Ich danke **Bernd Werding** und **Alexandra Hiller** für die Beschaffung von Material von der amerikanischen Pazifikküste.

José „Jóse“ González und **Miguel Martelo** danke ich für ihre Hilfe während meiner Aufenthalte in Kolumbien. Ohne Jóses Wissen über das Meer wäre vieles nicht möglich gewesen.

Sandra Kalscheid danke ich für die Anfertigung der Zeichnungen der Larven von *Pisidia brasiliensis*.

Teile der Arbeit wurden vom **INVEMAR**, von **COLCIENCIAS** und vom **DAAD** finanziert und ich erhielt ein Stipendium des Landes Hessen, wofür ich mich bedanken möchte. Ich danke dem **kolumbianischen Umweltministerium** für die Unterstützung.

Mein besonderer Dank gilt meinem Vater, **Kurt Kraus**, der mir seit frühester Kindheit die Wunder der Natur nahe gebracht und mein Interesse an der Biologie geweckt hat. Nicht zuletzt seine Unterstützung hat mir das Studium ermöglicht.

Larvalmorphologie der Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura)

Anhang

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

vorgelegt von Holger Kraus

aus Gießen

Justus-Liebig-Universität Giessen

Fachbereich 08 Biologie, Chemie und Geowissenschaften

Januar 2006

Table of Contents

List of Figures.....	II
<i>Megalobrachium mortenseni</i> HAIG, 1962.....	1
<i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), “spotted colour morph”.....	7
<i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), “blotched colour morph”.....	10
<i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956.....	13
<i>Pachycheles pilosus</i> (H. MILNE-EDWARDS, 1837).....	23
<i>Pachycheles riisei</i> (STIMPSON, 1859).....	26
<i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”.....	29
<i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”.....	32
<i>Pachycheles susanae</i> GORE & ABELE, 1973.....	35
<i>Parapetrolisthes tortugensis</i> (GLASSELL, 1945).....	41
<i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003.....	44
<i>Petrolisthes caribensis</i> WERDING, 1983.....	53
<i>Petrolisthes columbiensis</i> WERDING, 1983.....	59
<i>Petrolisthes dissimulatus</i> GORE, 1983.....	62
<i>Petrolisthes edwardsii</i> (DE SAUSSURE, 1853).....	65
<i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”).....	68
<i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph „spots“).....	71
<i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (Eastern Pacific).....	77
<i>Petrolisthes haigae</i> CHACE, 1962.....	80
<i>Petrolisthes jugosus</i> (STREETS, 1872).....	83
<i>Petrolisthes lewisi</i> (GLASSELL, 1936).....	86
<i>Petrolisthes marginatus</i> STIMPSON, 1859.....	89
<i>Petrolisthes ortmanni</i> NOBILI, 1901.....	92
<i>Petrolisthes quadratus</i> BENEDICT, 1901.....	95
<i>Petrolisthes rosariensis</i> WERDING, 1978.....	98
<i>Petrolisthes tonsorius</i> HAIG, 1960.....	104
<i>Petrolisthes tridentatus</i> STIMPSON, 1858.....	105
<i>Pisidia brasiliensis</i> HAIG, 1968.....	106

List of Figures

Figure 1 <i>Megalobrachium mortenseni</i> HAIG, 1962. First Zoea; Habitus und telson.....	1
Figure 2 <i>Megalobrachium mortenseni</i> HAIG, 1962. First Zoea; Appendages.....	3
Figure 3 <i>Megalobrachium mortenseni</i> HAIG, 1962. Second Zoea; Habitus und telson.....	4
Figure 4 <i>Megalobrachium mortenseni</i> HAIG, 1962. Second zoea; Appendages.....	6
Figure 5 <i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), „spotted colour morph“. First Zoea; Habitus and telson.....	7
Figure 6 <i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), „spotted colour morph“. First Zoea; Appendages.....	9
Figure 7 <i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), „blotched colour morph“. First Zoea; Habitus and telson.....	10
Figure 8 <i>Neopetrolisthes maculatus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837), „blotched colour morph“. First Zoea; Appendages.....	12
Figure 9 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. First Zoea; Habitus and telson.....	13
Figure 10 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. First zoea; Appendages.....	15
Figure 11 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. Second zoea; Habitus and telson.....	16
Figure 12 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. Second zoea; Appendages.....	18
Figure 13 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. Megalopa; Habitus and tailfan.....	19
Figure 14 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. Megalopa; Appendages.....	21
Figure 15 <i>Pachycheles chacei</i> HAIG, 1956. Megalopa; Appendages.....	22
Figure 16 <i>Pachycheles pilosus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837). First zoea; Habitus and telson.....	23
Figure 17 <i>Pachycheles pilosus</i> (H. MILNE EDWARDS, 1837). First zoea; Appendages.....	25
Figure 18 <i>Pachycheles riisei</i> (STIMPSON, 1859). First zoea; Habitus and telson.....	26
Figure 19 <i>Pachycheles riisei</i> (STIMPSON, 1859). First zoea; Appendages.....	28
Figure 20 <i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”. First zoea; Habitus and telson.....	29
Figure 21 <i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”. First zoea; Appendages.....	31
Figure 22 <i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”. First zoea; Habitus and Telson.....	32
Figure 23 <i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”. First zoea; Appendages.....	34
Figure 24 <i>Pachycheles susanae</i> GORE & ABELE, 1973. First zoea; Habitus and telson.....	35
Figure 25 <i>Pachycheles susanae</i> GORE & ABELE, 1973. First zoea; Appendages.....	37

Figure 26 <i>Pachycheles susanae</i> GORE & ABELE, 1973. Second zoea; Habitus and telson.....	38
Figure 27 <i>Pachycheles susanae</i> GORE & ABELE, 1973. Second zoea; Appendages.....	40
Figure 28 <i>Parapetrolisthes tortugensis</i> (GLASSELL, 1945). First zoea; Habitus and telson.....	41
Figure 29 <i>Parapetrolisthes tortugensis</i> (GLASSELL, 1945). First zoea; Appendages.....	43
Figure 30 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. First zoea; Habitus and telson.....	44
Figure 31 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. First zoea; Appendages.....	46
Figure 32 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. Second zoea; Habitus and telson.....	47
Figure 33 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. Second zoea; Appendages.....	49
Figure 34 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Habitus and telson.....	50
Figure 35 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Appendages.....	51
Figure 36 <i>Petrolisthes bolivarensis</i> WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Appendages.....	52
Figure 37 <i>Petrolisthes caribensis</i> WERDING, 1983. First zoea; Habitus and telson.....	53
Figure 38 <i>Petrolisthes caribensis</i> WERDING, 1983. First zoea; Appendages.....	55
Figure 39 <i>Petrolisthes caribensis</i> WERDING, 1983. Second zoea; Habitus and telson.....	56
Figure 40 <i>Petrolisthes caribensis</i> WERDING, 1983. Second zoea; Appendages.....	58
Figure 41 <i>Petrolisthes columbiensis</i> WERDING, 1983. First zoea; Habitus and telson.....	59
Figure 42 <i>Petrolisthes columbiensis</i> WERDING, 1983. First zoea; Appendages.....	61
Figure 43 <i>Petrolisthes dissimulatus</i> GORE, 1983. First zoea; Habitus and telson.....	62
Figure 44 <i>Petrolisthes dissimulatus</i> GORE, 1983. First Zoea; Appendages.....	64
Figure 45 <i>Petrolisthes edwardsii</i> (DE SAUSSURE, 1853). First Zoea; Habitus and telson.....	65
Figure 46 <i>Petrolisthes edwardsii</i> (DE SAUSSURE, 1853). First Zoea; Appendages.....	67
Figure 47 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”). First Zoea; Habitus and telson.....	68
Figure 48 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”). First Zoea; Habitus and telson.....	70
Figure 49 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). First Zoea; Habitus and telson.....	71
Figure 50 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). First Zoea; Appendages.....	73
Figure 51 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). Second Zoea; Habitus and telson.....	74
Figure 52 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). Second Zoea; Appendages.....	76
Figure 53 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (Eastern Pacific). First Zoea; Habitus and telson.....	77
Figure 54 <i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1802) (Eastern Pacific). First Zoea; Appendages.....	79
Figure 55 <i>Petrolisthes haigae</i> CHACE, 1962. First Zoea; Habitus and telson.....	80
Figure 56 <i>Petrolisthes haigae</i> CHACE, 1962. First Zoea; Appendages.....	82

Figure 57 <i>Petrolisthes jugosus</i> (STREETS, 1872). First Zoea; Habitus and telson.....	83
Figure 58 <i>Petrolisthes jugosus</i> (STREETS, 1872). First Zoea; Appendages.....	85
Figure 59 <i>Petrolisthes lewisi</i> (GLASSELL, 1936). First Zoea; Habitus and telson.....	86
Figure 60 <i>Petrolisthes lewisi</i> (GLASSELL, 1936). First Zoea; Appendages.....	88
Figure 61 <i>Petrolisthes marginatus</i> STIMPSON, 1859. First Zoea; Habitus and telson.....	89
Figure 62 <i>Petrolisthes marginatus</i> STIMPSON, 1859. First Zoea; Appendages.....	91
Figure 63 <i>Petrolisthes ortmanni</i> NOBILI, 1901. First Zoea; Habitus and telson.....	92
Figure 64 <i>Petrolisthes ortmanni</i> NOBILI, 1901. First Zoea; Appendages.....	94
Figure 65 <i>Petrolisthes quadratus</i> BENEDICT, 1901. First Zoea; Habitus and telson.....	95
Figure 66 <i>Petrolisthes quadratus</i> BENEDICT, 1901. First Zoea; Appendages.....	97
Figure 67 <i>Petrolisthes rosariensis</i> WERDING, 1978. First Zoea; Habitus and telson.....	98
Figure 68 <i>Petrolisthes rosariensis</i> WERDING, 1978. First Zoea; Appendages.....	100
Figure 69 <i>Petrolisthes rosariensis</i> WERDING, 1978. Second Zoea; Habitus and telson.....	101
Figure 70 <i>Petrolisthes rosariensis</i> WERDING, 1978. Second Zoea; Appendages.....	103
Figure 71 <i>Petrolisthes tonsorius</i> HAIG, 1960. First Zoea; Habitus and telson.....	104
Figure 72 <i>Petrolisthes tridentatus</i> STIMPSON, 1858. First Zoea; Habitus.....	105
Figure 73 <i>Pisidia brasiliensis</i> HAIG, 1968. First Zoea; Habitus and telson.....	106
Figure 74 <i>Pisidia brasiliensis</i> HAIG, 1968. First Zoea; Appendages.....	108

***Megalobrachium mortenseni* HAIG, 1962**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Dept. Magdalena, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First Zoea (Figure 1-A) – CL = 0.82 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margins serrate, with 1 spinule on posterior margins. Rostral spine about 4 times carapace length, armed ventrally and laterally with scattered small forewardly directed spinules, dorsally and distal third unarmed. Posterior spines about 2.5 times carapace length, proximal two thirds of ventral margin with downwardly directed spinules, laterally and dorsally with small nobs. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 1-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 4 and 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 1-B) – slightly longer than wide. 2 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Small spinules on posterior margin between long setuloserrate setae. Anal spine present.

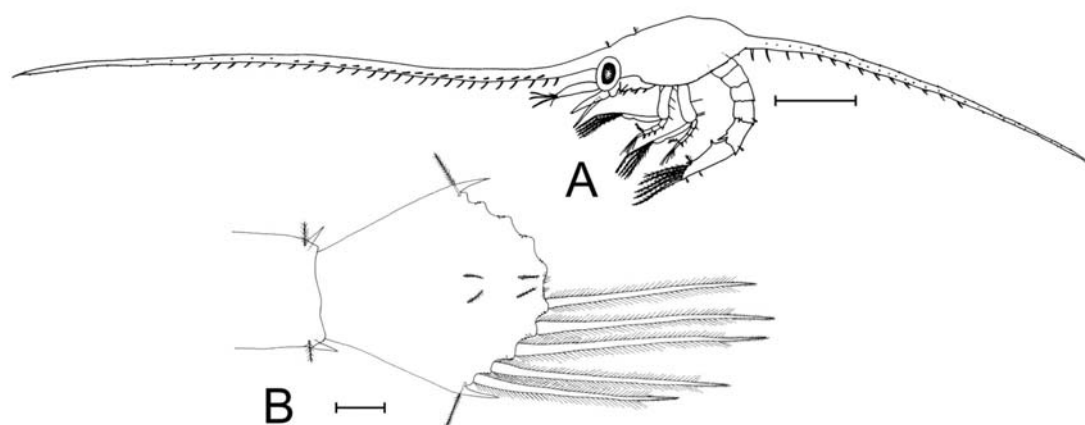


Figure 1. *Megalobrachium mortenseni* HAIG, 1962. First Zoea; Habitus und telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 2-A) – uniramous and unsegmented, with 3 unequal aesthetascs, and 3 setae (1 simple and 2 setulose).

Antenna (Figure 2-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.25 times as long as endopodite, with 1 subterminal spinule and 2 setulose setae on inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 subterminal seta.

Mandibles (Figure 2-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 2-D) – coxal endite with 8, basal endite with 9 setae. Endopodite with 4 terminal setae; and 1 subterminal spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 2-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+3 setae. Scaphognathite with 5 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on outer margins of endopodite, endites and scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 2-F) - coxopodite with 2 setulose setae on inner margin. Basipodite ventrally with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+5,6 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 2-G) - coxopodite unarmed. Basipodite ventrally with 1+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

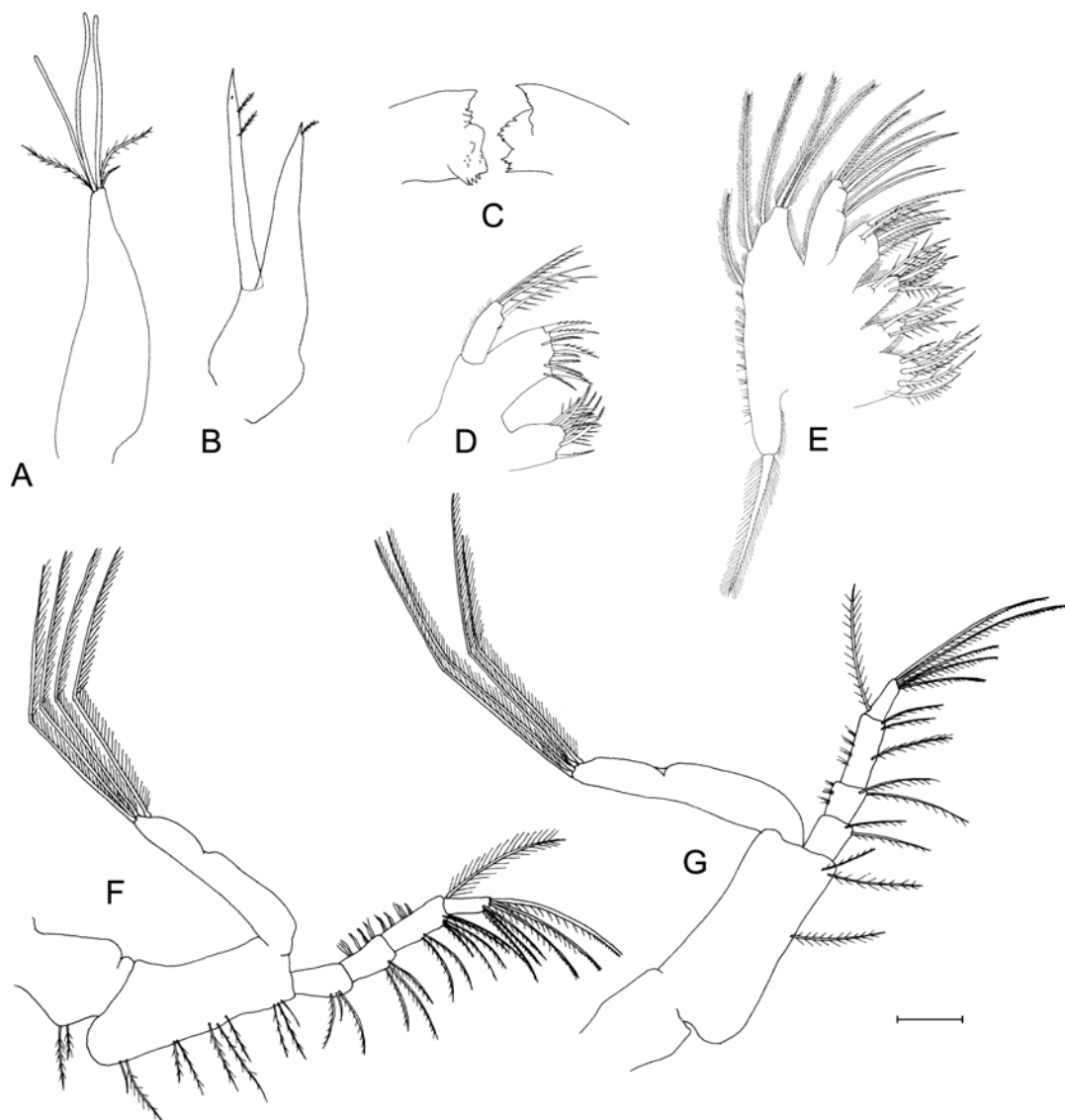


Figure 2. *Megalobrachium mortenseni* HAIG, 1962. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second Zoea (Figure 3-A) – CL = 1.45 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margins smooth, with 1 or 2 spinules on posterior margins. Rostral spine about 5 times carapace length, armed ventrally and laterally with scattered small forwardly directed spinules, dorsally and distal third unarmed. Posterior spines about 2.8 times carapace length, proximal two thirds of ventral margin with downwardly directed spinules, laterally and dorsally with small nobs. Eyes stalked.

Abdomen (Figure 3-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 4 and 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 3-B) – slightly longer than wide. 3 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; one single short setulose seta on central prominence. Small spinules on posterior margin between long setulodenticulate setae. Anal spine present.

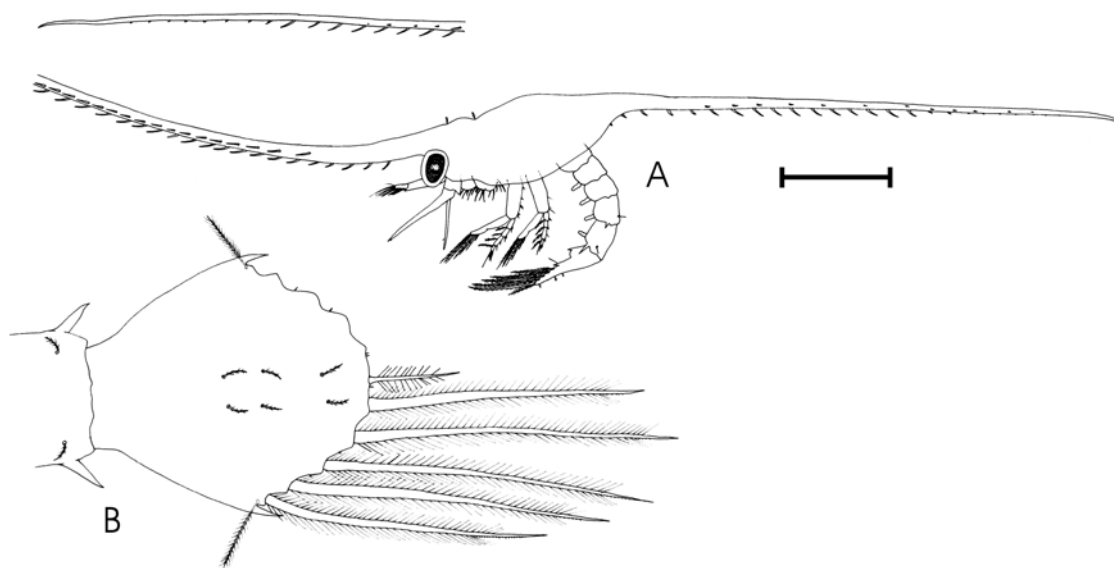


Figure 3. *Megalobrachium mortenseni* HAIG, 1962. Second Zoea; Habitus und telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bar: A) 1 mm; B) 0.2 mm.

Antennule (Figure 4-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 0.4 times length of exopodite. Protopodite with 3 short setulose setae next to articulation of exopodite and 2 short setae medially, placed as illustrated. Exopodite with 6 groups of aesthetascs (2+3+3+3+2+3) and 4 terminal setae.

Antenna (Figure 4-B) - biramous, endopodite about 1.5 times as long as exopodite, with 1 subterminal setulose seta. Exopodite with 1 subterminal setae or spinule on inner margin.

Mandibles (Figure 4-C) – asymmetrical dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (not drawn) – not noted.

Maxilla (not drawn) – not noted.

Maxilliped I (Figure 4-D) - coxopodite with 2 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented, with 3,3,3+5,7 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite two-segmented, terminal segment with 12 natatory setae.

Maxilliped II (Figure 4-E) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments broader than in first maxilliped, with 2,2,1+2,5 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite 2-segmented, terminal segment with 12 natatory setae.

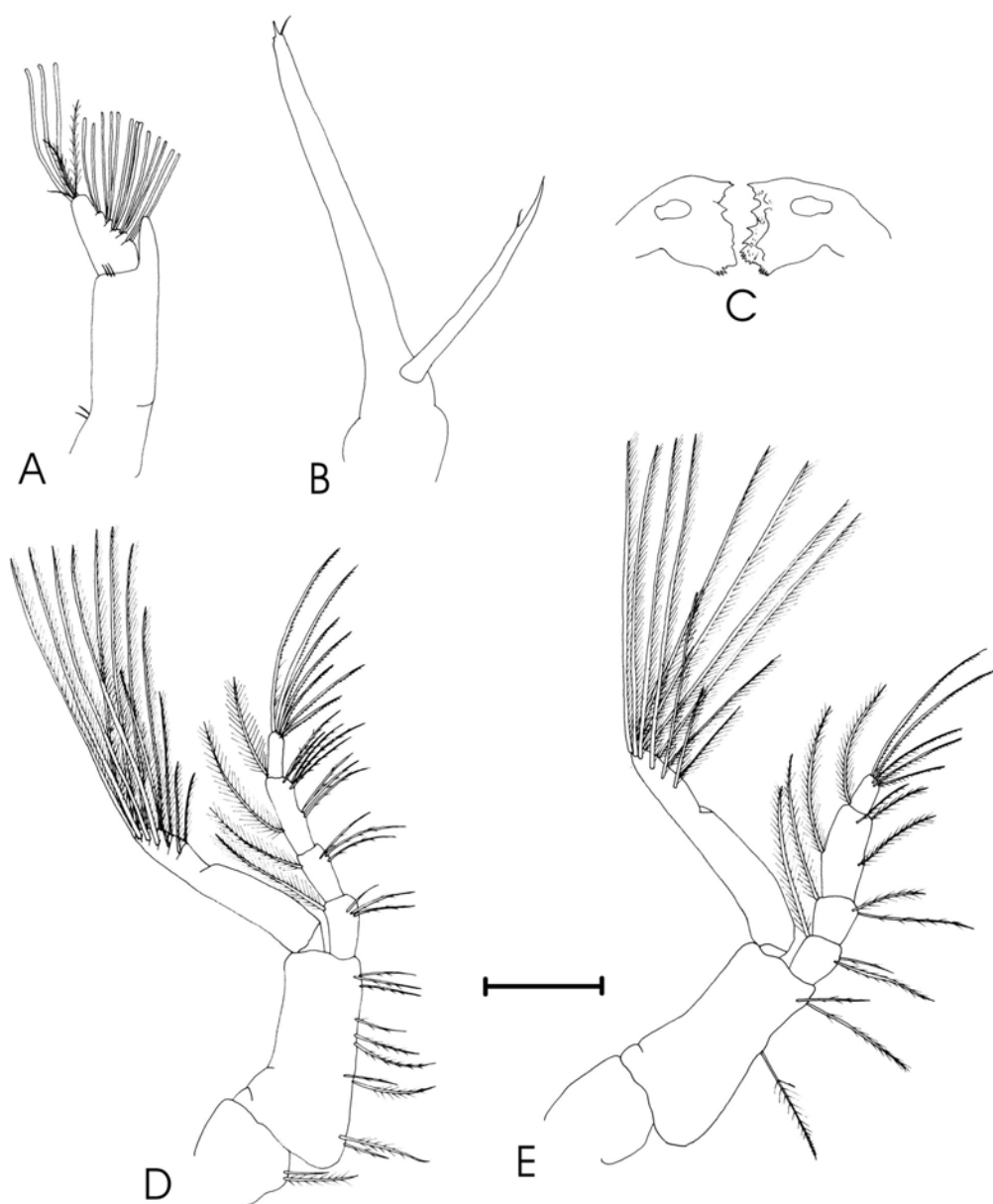


Figure 4. *Megalobrachium mortenseni* HAIG, 1962. Second zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) first maxilliped and E) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

***Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), “spotted colour morph”**

Origin of specimens – unknown (Aquarium Tonndorf, Hamburg, Germany).

First Zoea (Figure 5-A) – CL = 1.9 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of small setulose setae dorsally; ventrolateral margin smooth, without spinules on posterior margin. Rostral spine about 6 times carapace length, allover with numerous acute spinules. Posterior spines about 0.75 times carapace length, with a row of acute spinules ventrally. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 5-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes laterally on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of dorsolateral setae on somites 2-5, posterodorsal margin of somites 2-5 serrate.

Telson (Figure 5-B) – slightly wider than long. 5 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines bifid with shorter tip on lateral surface, accompanied ventrally by a setulose seta. 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Small spinules on posterior margins between long setuloserrate setae. Anal spine present.

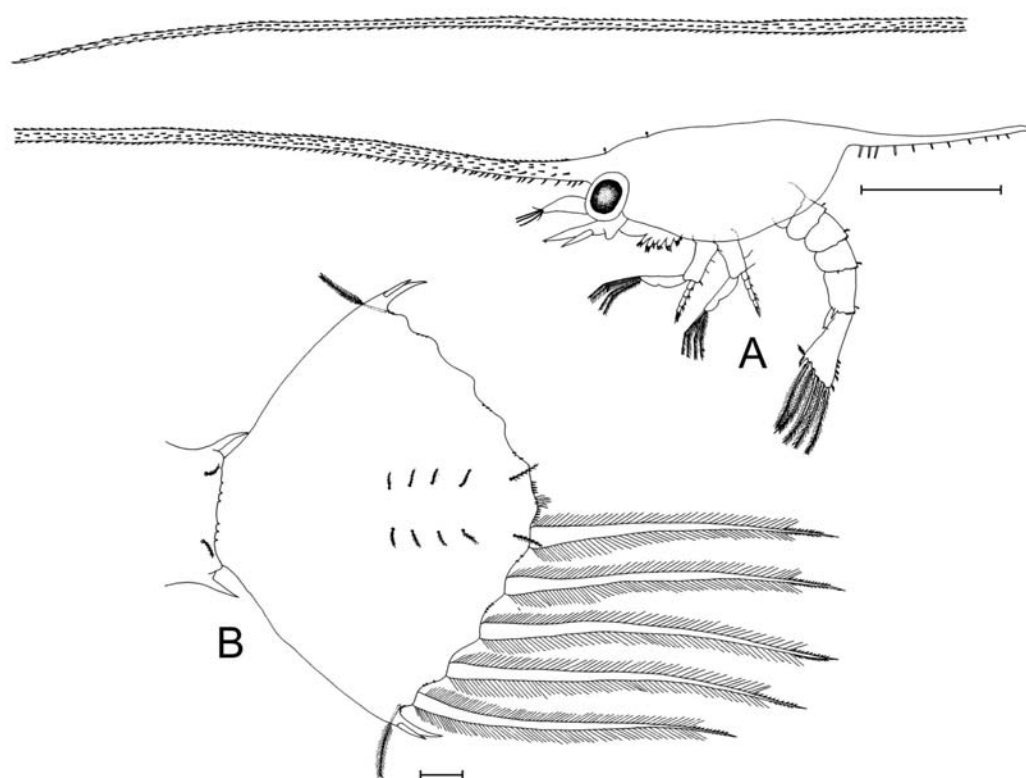


Figure 5. *Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), „spotted colour morph“. First Zoea; **Habitus and telson:** A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 1 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 6-A) – uniramous and unsegmented, with 3 aesthetascs and 3 setae (1 simple and 2 setulose).

Antenna (Figure 6-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.4 times as long as endopodite, with 1 spinule, subterminally and 3 setulose setae on distal third of inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (Figure 6-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 6-D) - coxal endite with 9 setae, basal endite with 6 strong and 3 small denticulate spinules. Endopodite with 1 small spinule subterminally and 3 setae terminally, no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 6-E) - coxal endite with 7 and 4 setulodenticulate setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 9 and 8 setulodenticulate setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+4 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose setae proximally. Microtrichiae on endopodite, endites and scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 6-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+1+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,3+5,9 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 6-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,0+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

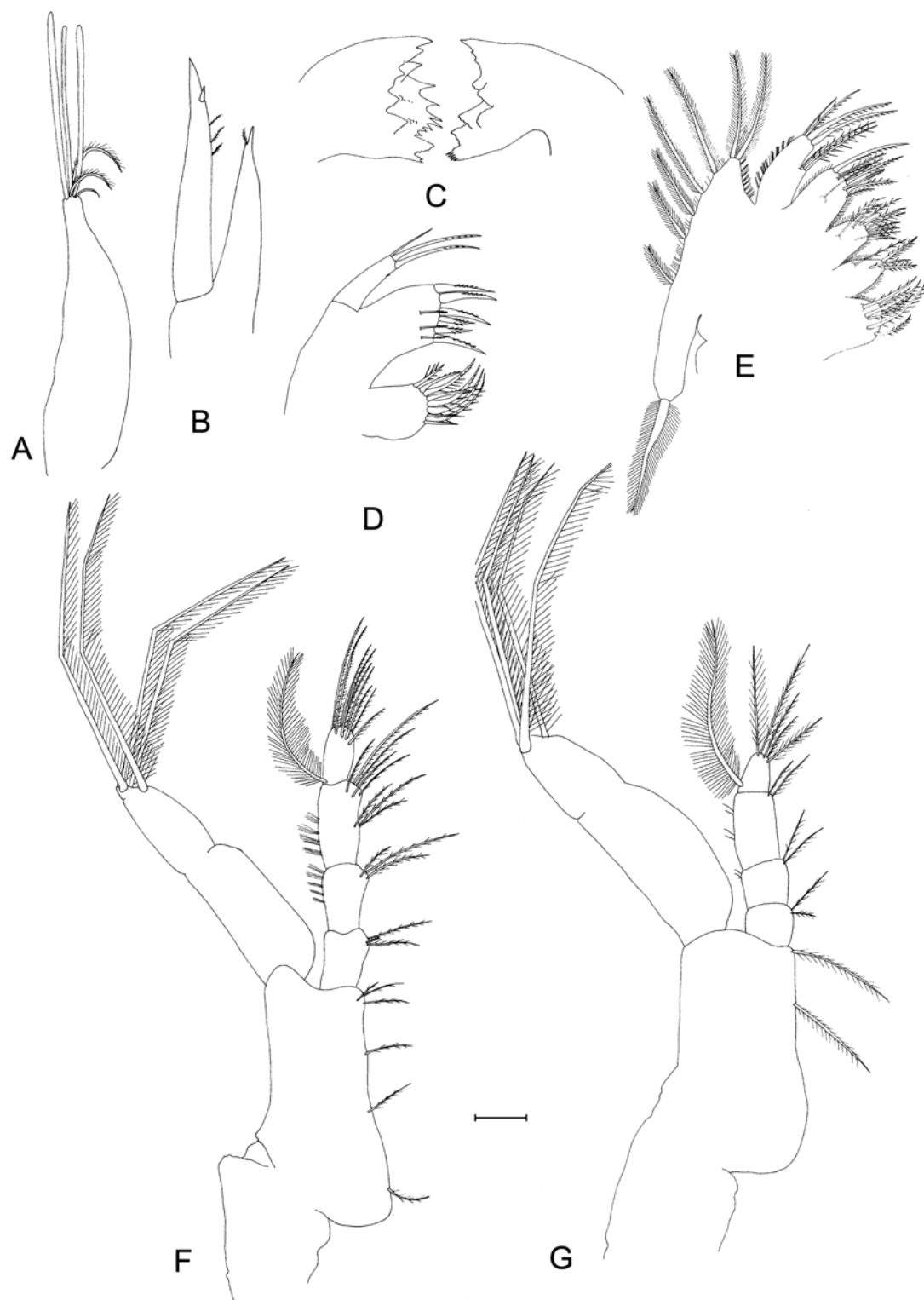


Figure 6. *Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), „spotted colour morph“. First Zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), “blotched colour morph”**

Origin of specimens – unknown (Aquarium Tonndorf, Hamburg, Germany).

First Zoea (Figure 7-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of small setulose setae dorsally; ventrolateral margin smooth, without spinules on posterior margin. Rostral spine about 5.3 times carapace length, allover with numerous acute spinules. Posterior spines about 0.75 times carapace length, with a row of acute spinules ventrally. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 7-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes laterally on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of dorsolateral setae on somites 3-5, posterodorsal margins of somites 2-5 serrate.

Telson (Figure 7-B) – slightly wider than long. 5 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines bifid with shorter tip on lateral surface, accompanied ventrally by a setulose seta. 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Small spinules on posterior margins between long setulodenticulate setae on posterior margin. Anal spine present.

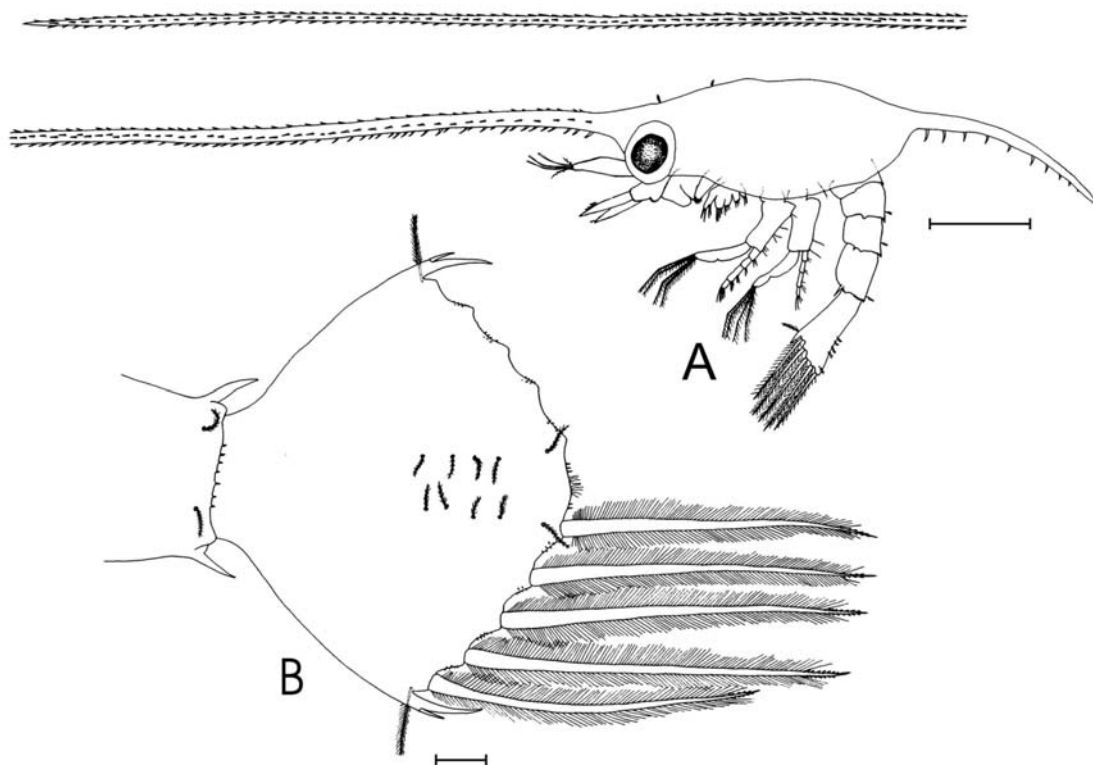


Figure 7. *Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), „blotched colour morph“. First Zoea; **Habitus and telson:** A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 8-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs and 3 setae (1 simple and 2 setulose).

Antenna (Figure 8-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.7 times as long as endopodite, with 3 spinules, subterminally and 3 setulose setae on distal third of inner margin. Endopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (Figure 8-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 8-D) - coxal endite with 4 setulodenticulate and 5 denticulate setae, basal endite with 6 strong and 3 small denticulate spinules. Endopodite with 1 small spinule subterminally and 4 setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 8-E) - coxal endite with 8 and 5 setulodenticulate setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 9 setulodenticulate setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+4 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose setae proximally. Microtrichiae on endopodite, endites and scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 8-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,3+5,9 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 8-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

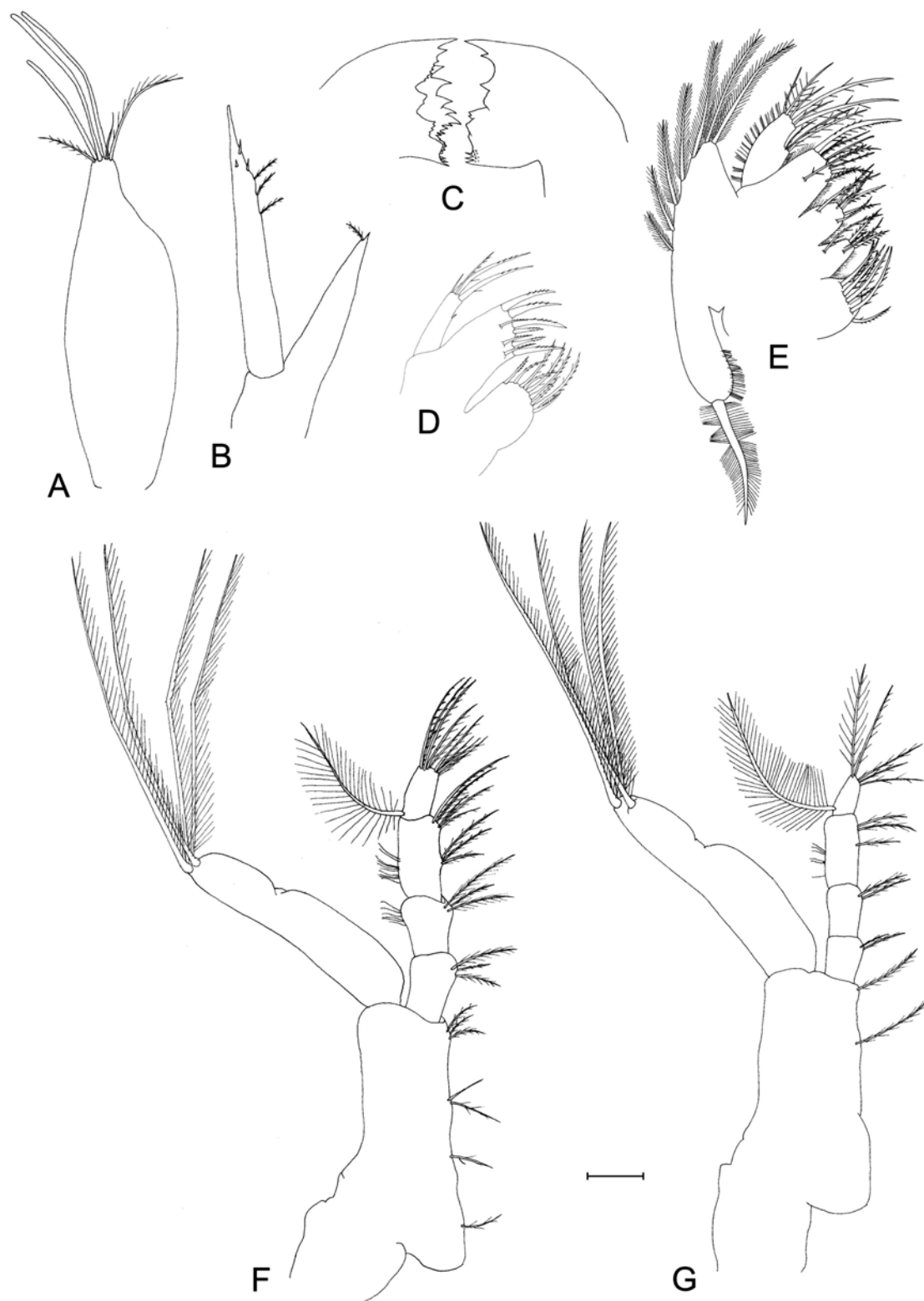


Figure 8. *Neopetrolisthes maculatus* (H. MILNE EDWARDS, 1837), „blotched colour morph“. First Zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Pachycheles chacei* HAIG, 1956**

Origin of specimens –Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 9-A) - CL = 1.3 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally, ventral margin of carapace serrate, posterior third smooth. Rostral spine about 2.5 times as long as carapace, proximal half armed ventrally with about 12 forwardly directed spinules; posterior carapace spines about as long as carapace, dorsally with small nobs and ventrally with up to 5 spinules on proximal half.

Abdomen (Figure 9-A) - constituted by 5 somites, lateral rounded processes laterally on somites 1-5, lateral spinules on somite 5, pairs of dorsolateral setae on somites 4 and 5, hardly visible even under high magnification, might be also present on somites 1-3, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 9-B) - as long as wide, distal margin with pair of simple lateral spines accompanied ventrally by 1 setulose seta and 5 pairs of long setulose setae, terminally serrate, inner pair on central prominence, central prominence with central group of microtrichiae, dorsal surface of telson with 3 pairs of setulose setae, anal spine present.

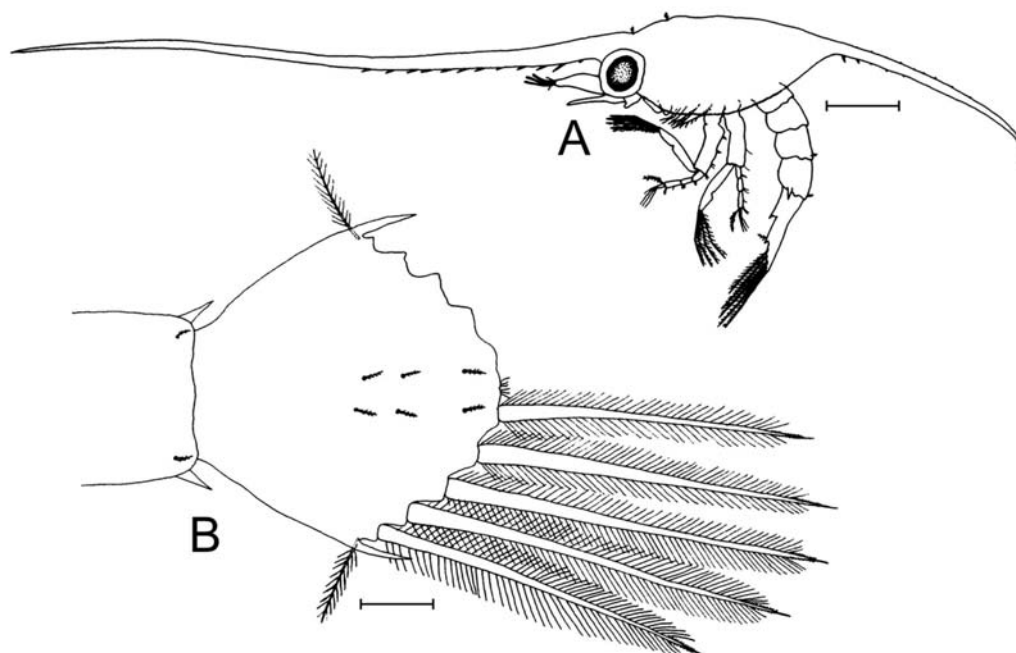


Figure 9. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 10-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, 2 setulose and one simple seta terminally.

Antenna (Figure 10-B) - biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.8 times as long as endopodite, with 1 subterminal spinule subterminally and 2 simple setae on distal third of inner margin. Endopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (Figure 10-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 10-D) - coxal endite with 9 denticulate setae, 3 of them on margin distinctly thinner than 6 distal setae; basal endite with 9 setae (1 setulose, 2 thin and 2 thick setulodenticulate, and 4 denticulate). Endopodite with 4 terminal setae (2 setulose, 2 setulodenticulate), microtrichiae on margins, placed as illustrated. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 10-E) - coxal endite with 9 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 8 and 8 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 9 non-uniformly plumose setae, some of them terminally denticulate, type of armation of setae even under high magnification not always clearly distinguishable, 3 of them subterminally. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on margins of endopodite, scaphognathite and endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 10-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin; basipodite with 2+2+3+3 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, with 3,3,0+4,8 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus. Microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 10-G) - coxopodite unarmed; basipodite with 1+2 setulose setae on inner margin; endopodite 4-segmented with 2,2,1+2,5 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus. Microtrichiae on outer margins merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 terminal natatory setae.

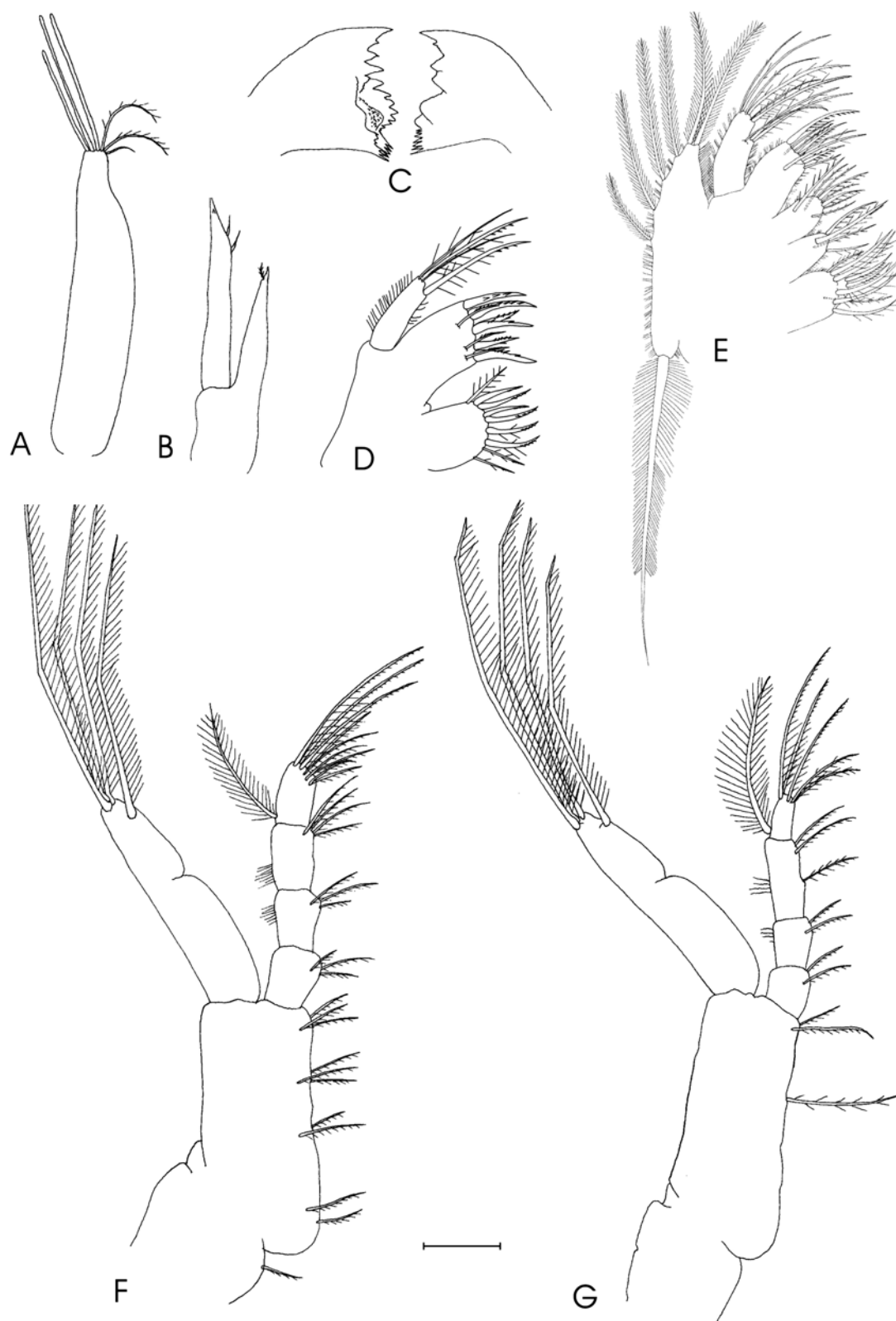


Figure 10. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. First zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 11-A) – CL = 1.6 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally, ventral margin of carapace smooth, no spinules on posterior margin. Rostral spine about 2.4 times as long as carapace, armed proximally with 2-4 ventral forwardly directed spinules; posterior carapace spines about 0.8 times as long as carapace, with 2 ventral small nobs proximally.

Abdomen (Figure 11-A) – constituted by 5 somites, lateral rounded processes on somites 1-5, lateral spinules on somite 5, pairs of dorsolateral setae on somites 4 and 5, hardly visible even under high magnification, might be also present on somites 1-3, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 11-B) - as long as wide, lateral telson spines simple, accompanied ventrally by 1 setulose seta, 5 pairs of long setulose setae, terminally serrate, inner pair on central prominence, central prominence with 1 short setulose seta accompanied by microtrichiae, dorsal surface of telson with 3 pairs of setulose setae, anal spine present.

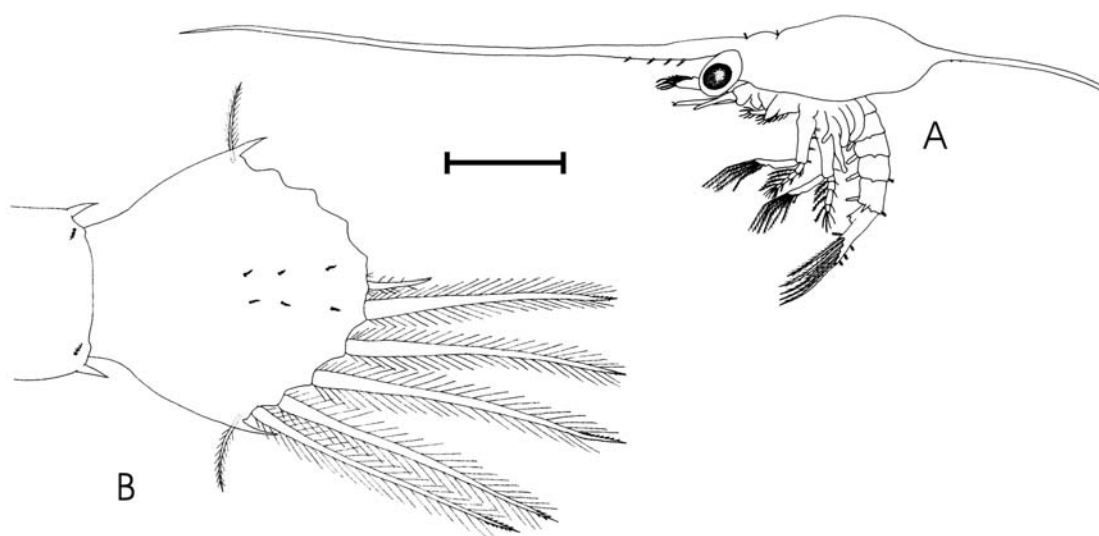


Figure 11. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. Second zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 1 mm; B) 0.2 mm

Antennule (Figure 12-A) - biramous, endopodite fused to protopodite, unarmed, protopodite armed medially with 2 setulose setae on outer margin, 1 long setulose seta on junction of endopodite and a row of 4 short setulose setae on junction with exopodite; exopodite almost twice as long as endopodite, armed with 4+5+4+3+2+4 aesthetascs and 4 terminal setulose setae, 2 of them significantly longer than the other 2.

Antenna (Figure 12-B) - biramous, endopodite fused to protopodite, with acute tip, accompanied by 1 setulose seta; exopodite about 0.7 times as long as endopodite, with 3 minute spinules on distal third of inner margin.

Mandibles (Figure 12-C) - asymmetrically dentate processes, with unsegmented palps

Maxillule (Figure 12-D) - endopodite with 4 terminal setae (2 setulose, 2 setulodenticulate), microtrichiae on margins, placed as illustrated; exopodite absent; coxal endite with 10 setae (3 setulodenticulate on margin distinctly thinner than 7 distal denticulate setae); basal endite with 11 setae (2 thin and 4 thick setulodenticulate, and 5 denticulate).

Maxilla (Figure 12-E) - endopodite with 9 setae in groups of 3+2+4 (4 of them setulose and 5 setulodenticulate); scaphognathite with about 17 setulose setae on distal lobe and outer margin, 4 setulose seta on proximal lobe, inner 2 of them significantly shorter than outer 3; basal endite with 11 setae on distal and 10 setae on proximal lobe; coxal endite with 6 setae on distal and 12 setae on proximal lobe; microtrichiae on endopodite, scaphognathite and endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 12-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin; basipodite with 2+2+3+3 setulose setae on inner margin; endopodite 4-segmented, with 3,3,4,8 setulose setae on inner margins, all segments with long setulose seta on outer margin; exopodite incompletely 2-segmented, with 12 terminal natatory setae.

Maxilliped 2 (Figure 12-G) - coxopodite unarmed; basipodite with 1+2 setulose setae on inner margin; endopodite 4-segmented, segments significantly broader than in first maxilliped, with 2,2,1+2,5 setulose setae on inner margins, all segments with 1 additional long setulose seta on outer margin; exopodite incompletely 2-segmented, with 12 terminal natatory setae.

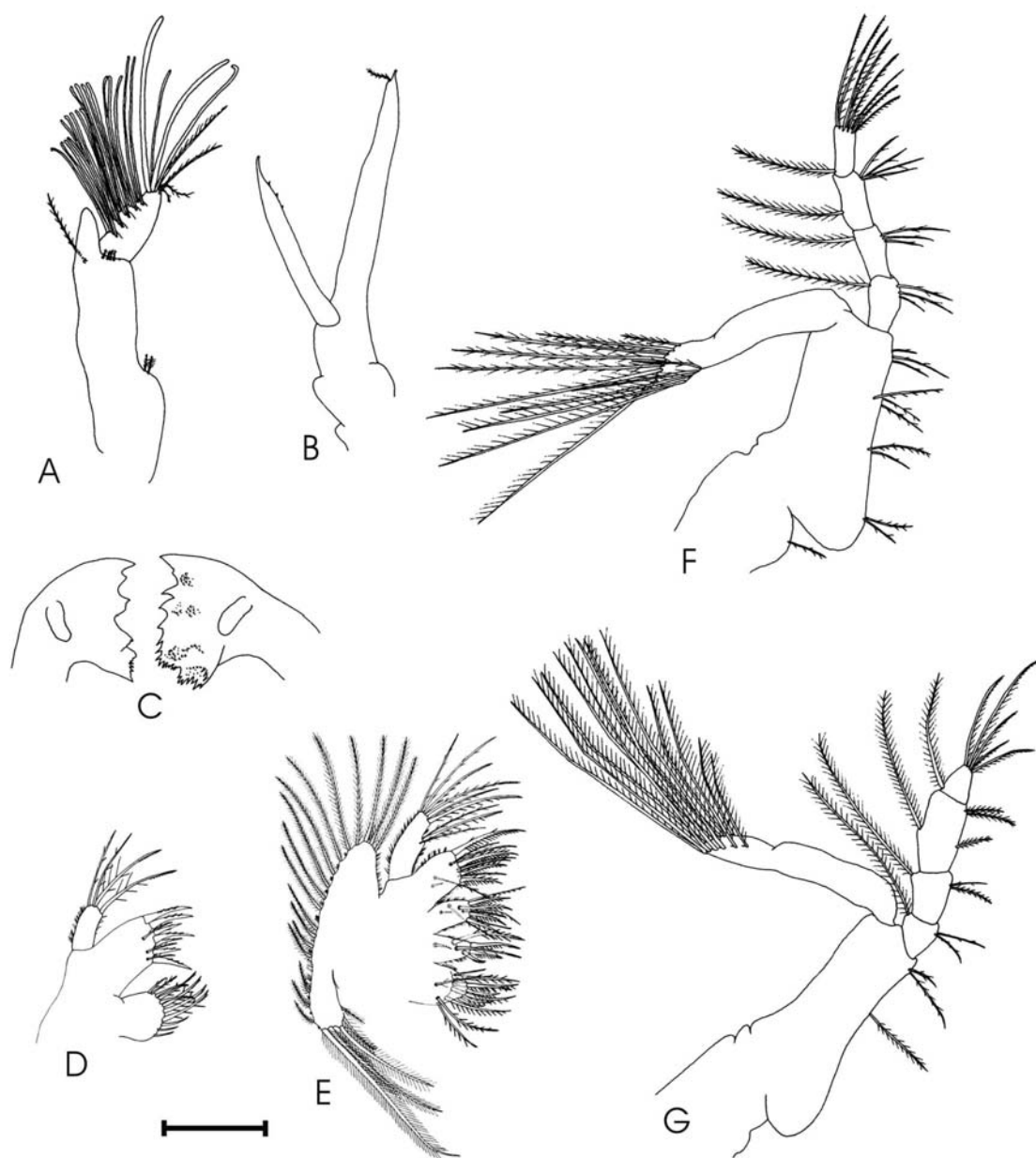


Figure 12. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. Second zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

Megalopa (Figure 13-A): Crablike, carapace length about 1.3 mm, with scattered short setae on dorsal surface.

Tailfan (Figure 13-B) – telson with 7 pairs of setulose and 2 pairs of simple setae on posterior margin, dorsal surface with 7 pairs of simple setae, placed as illustrated, ventral surface with 6 setae (not drawn). Uropods, biramous with a row of long setulose setae on posterior margin of endopodite and outer margin of exopodite.

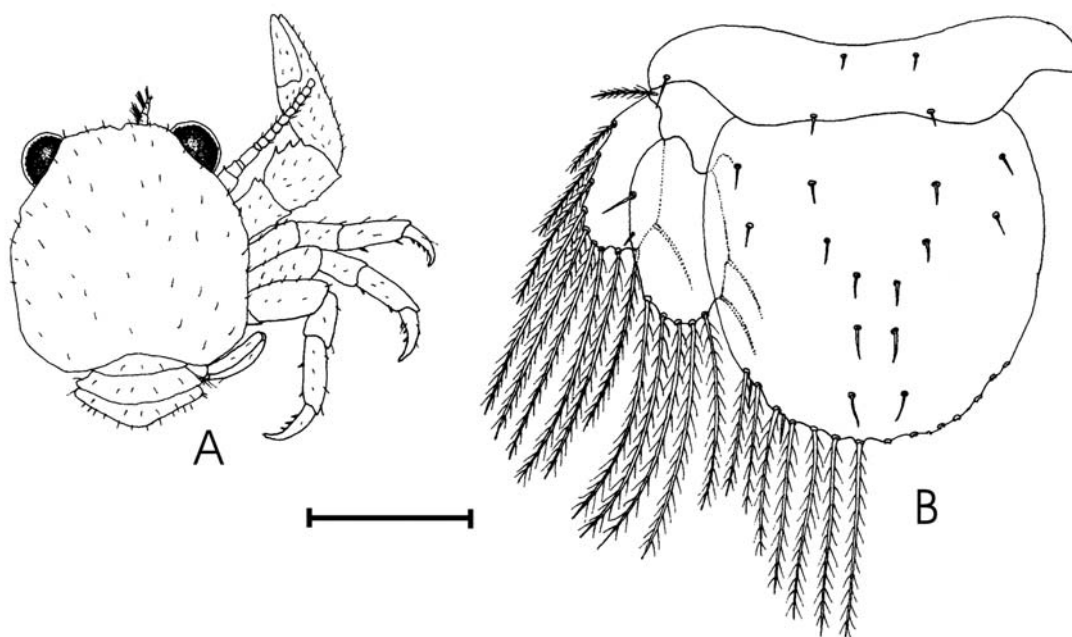


Figure 13. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. Megalopa; Habitus and tailfan: A) habitus, dorsal view; B) tailfan, dorsal view. Scale bar: A) 1 mm; B) 0.1 mm

Antennule (Figure 14-A) - basal segment slightly wider than long, anterior margin with up to 6 spinules, numerous simple and setulose setae, placed as illustrated. Peduncle incompletely 3-segmented; first article with 1 simple setae, second article unarmed, third article with 5 setae (4 simple and 1 setulose); lower ramus 4-segmented with 4,4,3,3 simple setae; upper ramus 6-segmented; first article with 3 aesthetascs, second with 2 simple setae and 5 aesthetascs, third with 2 simple setae and 5 aesthetascs, fourth with 1 simple seta and 4 aesthetascs, fifth with 4 simple setae and 4 aesthetascs, sixth with 2 simple setae.

Antenna (Figure 14-B) - basal segment with 1 spinule and 6 simple setae; peduncle 3-segmented, first segment with 1 spinule and 4 simple setae, second with 3 simple setae and third with 4 simple setae; flagellum with 15-18 articles; first article unarmed, second to fifth

without visible articulations, second unarmed, third with 3 simple setae, fourth unarmed, fifth to penultimate article with 2-7 simple setae, terminal article with 8 terminal setae.

Mandibles (Figure 14-C) - with several inconspicuous grooves and spinules and with unarmed blade-like cutting edge; palp 3-segmented, first article with 2 simple setae, second article unarmed, third with about 15 setulodenticulate setae.

Maxillule (Figure 14-D) - coxal endite with 26 setae (9 simple, 4 setulose, 4 setulodenticulate, 9 denticulate), 2 additional setulose setae (1 proximally and 1 on junction with basal lobe, basal lobe fringed with microtrichiae; basal endite with 24 setae (3 small and simple, 3 setulose distal and 2 setulose proximal setae, 16 non-uniformly denticulate setae); endopodite unsegmented with 1 subterminal setulose seta; exopodite absent.

Maxilla (Figure 14-E) - coxal endite with 16 setae (8 setulose 8 simple) on proximal lobe and 33 setae (17 setulose, 16 setulodenticulate) on distal lobe; basal endite with 14 setae (1 short setulose, 2 setulose and 11 simple) on proximal lobe and 25 setae (1 short setulose, 5 setulose and 20 simple) on distal lobe; endopodite unsegmented with 3-4 setulose setae subterminally; scaphognatite with 43-44 setulose setae on outer margin and 4 short setulose setae, on lateral surface, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 14-F) – biramous; coxopodite with 8 setae (3 simple and 5 setulose); basipodite with about 27 setae (12 simple, 8 setulose and 7 setulodenticulate); endopodite with 1 setulose seta proximally; exopodite with 2 setulose setae medially on outer margin.

Maxilliped 2 (Figure 14-G) - biramous, coxopodite with 8 setulose setae; basipodite with 2 setulose seta; endopodite 5-segmented, ischium with 5 setulose setae and 1 denticulate seta, merus with 6-10 setulose setae, carpus with 6-8 setulose setae subterminally, propodus with a field of short denticulate setae accompanied by numerous setulose setae, dactylus with numerous setulose setae. Exopodite 2-segmented, first article with 3-4 setulose setae, second article with 9-10 setulose setae.

Maxilliped 3 (Figure 14-H) - biramous, coxopodite with 11 setulose setae (not illustrated), basipodite with 9 setae (2 simple, 6 setulose and 1 spike-like denticulate); endopodite 5-segmented, ischium with 18 setae (4 short simple, 13 setulose and 1 spike-like denticulate),

merus with 2 rows of numerous long setulose filter setae on inner margin and scattered short simple setae, carpus with 1 row of 6 long setulose filter setae on inner margin and a subterminal field of short setae (1 spike like denticulate) and scattered short simple setae, propodus with 1 row of numerous long setulose filter setae on inner margin and several simple and denticulate short setae in a subterminal field, dactylus with 1 row of short simple setae arranged around a terminal field of numerous long setulose filter setae; endopodite 2-segmented with 1 simple setae medially on second segment.

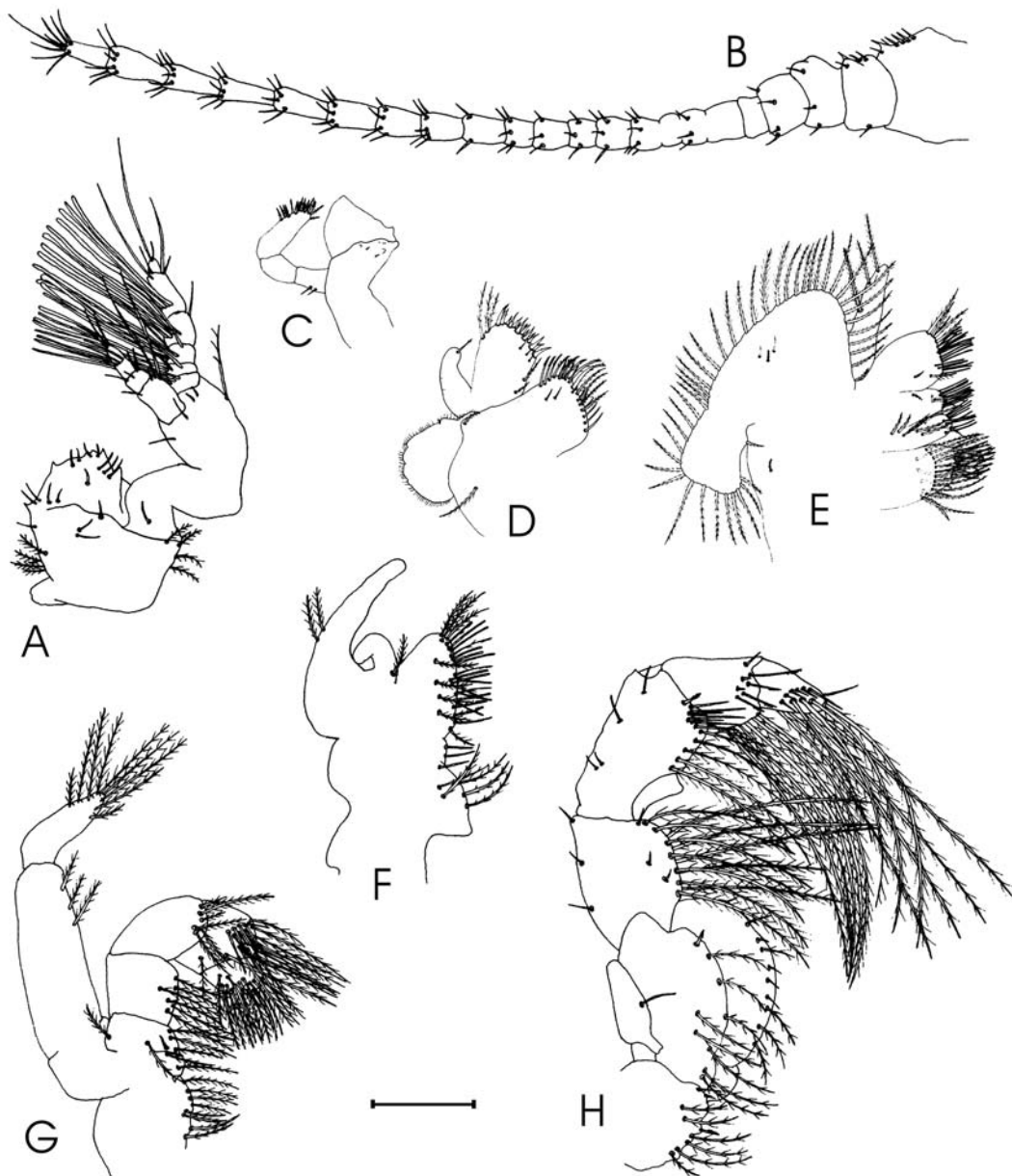


Figure 14. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. **Megalopa; Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped; G) second maxilliped and H) third maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

Pereiopods (Figure 15-A;-B;-C;-D;-E) - chelipeds subequal, with numerous scattered setae as illustrated; carpus with 5 spines on inner margin and 2 on outer distal corner; propodus with a row of blunt spinules accompanied by small setae on outer and inner margin. Walking legs (pereiopods 2-4) with numerous scattered setae on all articles, propodus of all walking legs with 4 movable spines on inner margin, 3 of them building terminal triplett; dactyli of all walking legs with 3 movable spines on inner margin. Pereiopod 5, chelate, with numerous scattered setae, propodus with with 5 scyth-like setae, gape of fingers dentate.

Abdomen (not drawn) – constituted by 6 somites, with numerous scattered setae dorsally and marginally, four pairs of biramous pleopods present on segments 2-5; exopodites with 11,12,12,11 setulose setae on exopodite (from pleopod of second to fifth segment), endopodites of all pleopods with a distal row of 3-4 small curved setae, endopodites of pleopods of segment 4 and 5 with one setulose seta on inner margin, respectively.

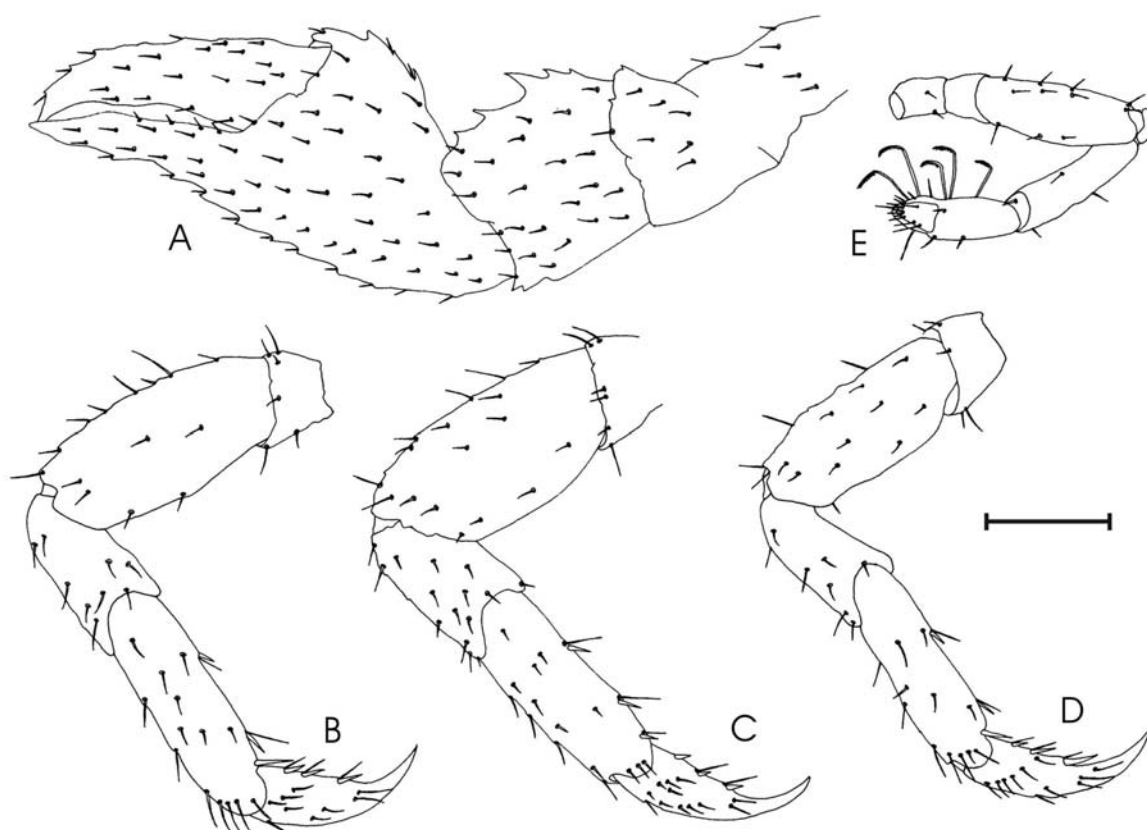


Figure 15. *Pachycheles chacei* HAIG, 1956. Megalopa; Appendages: A) cheliped; B) first walking leg; C) second walking leg; D) third walking leg; E) fifth pereopod. Scale bar: 0.2 mm.

***Pachycheles pilosus* (H. MILNE-EDWARDS, 1837)**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 16-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 1 pair of dorsal setae; ventrolateral margin serrate, without spinules on posterior margin. Rostral spine about 4.2 times carapace length, armed allover with small forwardly directed spinules. Posterior spines about 1.9 times carapace length, ventrally with spinules, dorsally with small nobs. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 16-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of dorsolateral setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites serrate.

Telson (Figure 16-B) – as long as wide. 3 pairs of setae on dorsal surface, lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta. 5 pairs of long setuloserrate setae on posterior margin, central pair on central prominence; no microtrichiae on central prominence nor on posterior margin. Anal spine present.

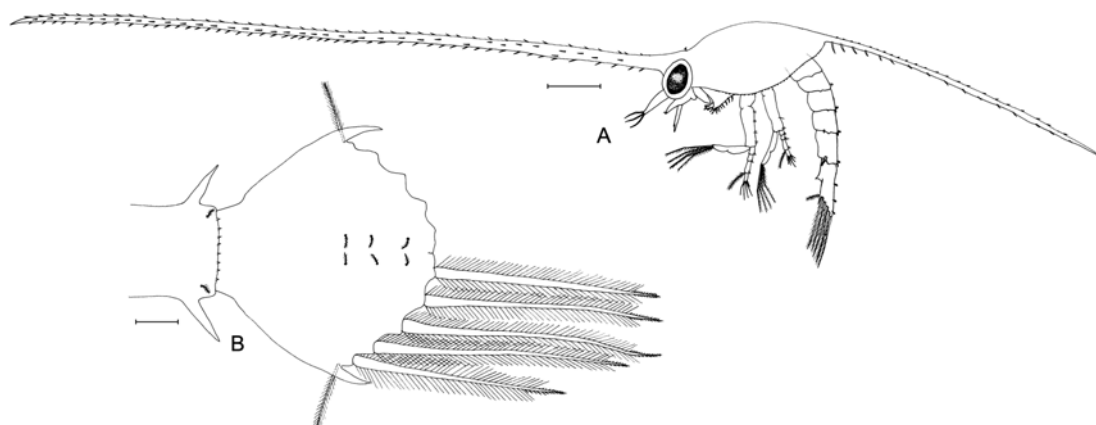


Figure 16. *Pachycheles pilosus* (H. MILNE-EDWARDS, 1837). First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm and B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 17-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs and 3 unequal setae (1 short, simple and 2 longer, setulose).

Antenna (Figure 17-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.5 times as long as endopodite, with 4 spinules on inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (Figure 17-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 17-D) - coxal endite with 8 setae (4 setulose and 4 setulodenticulate), basal endite with 9 setae (6 strong denticulate and 3 short denticulate setae). Endopodite with 1 setulose seta subterminally and 1 simple and 1 setulose seta terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 17-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+2 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on margins, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 17-F) – coxopodite unarmed. Basipodite with 2+2+2+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,0+3,8 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 17-G) – coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 ventral setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,0+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outerl margin of carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

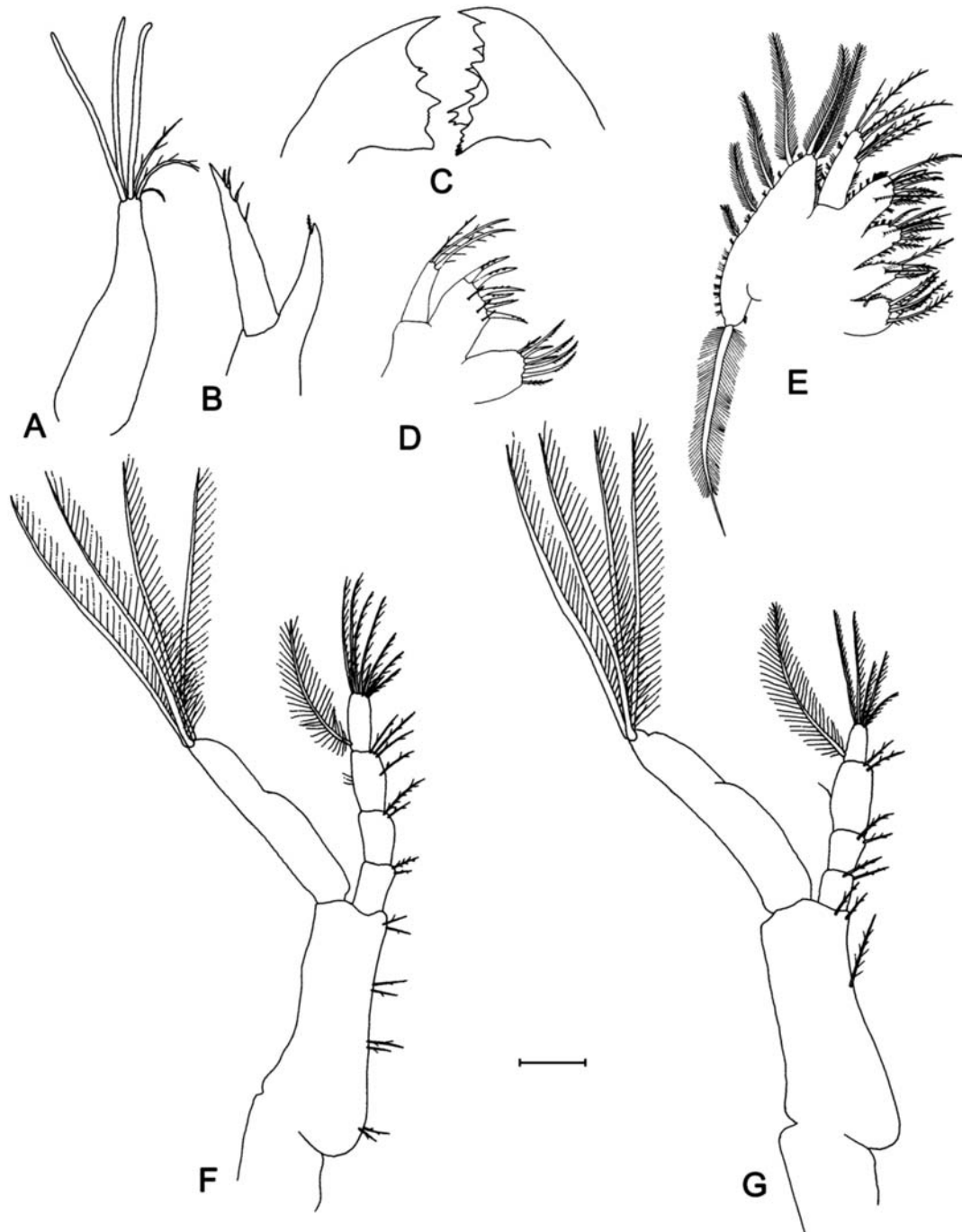


Figure 17. *Pachycheles pilosus* (H. MILNE-EDWARDS, 1837). First zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Pachycheles riisei* (STIMPSON, 1859)**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 18-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margin serrate; with 1 spinule on posterior margin. Rostral spine about 3.9 times carapace length, armed allover with small forewardly directed spinules. Posterior spines about 1.5 times carapace length, with spinules on ventral and dorsal surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 18-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, pairs of dorsolateral setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 18-B) – as long as wide. 3 pairs of setae on dorsal surface, lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta. 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

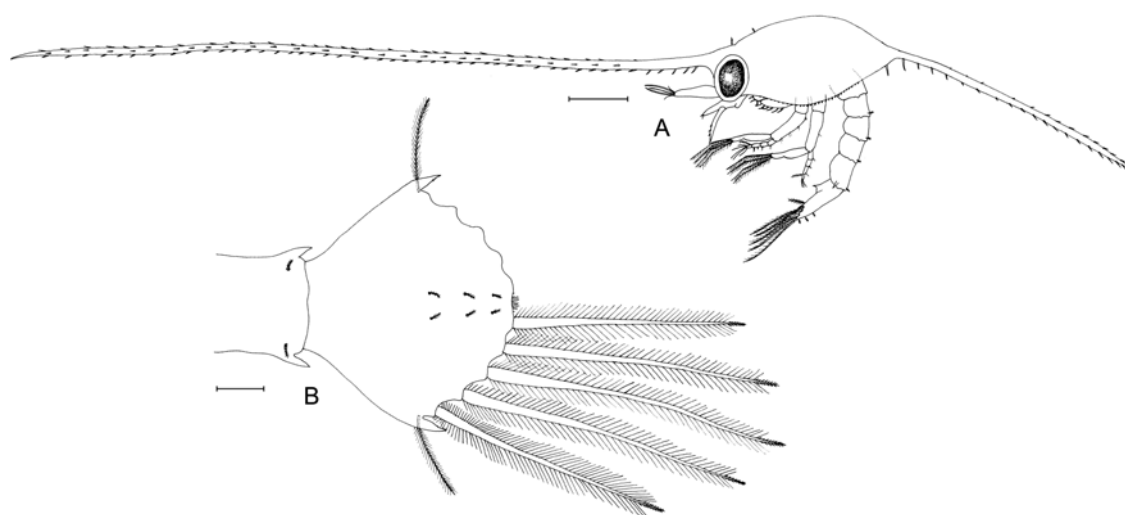


Figure 18. *Pachycheles riisei* (STIMPSON, 1859). First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view and B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 19-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs and 3 unequal setae (1 short and simple; 1 long and simple; and 1 long and setulose).

Antenna (Figure 19-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.8 times as long as endopodite, with 4 spinules, 3 on inner margin and 1 laterally. Endopodite fused to protopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (not drawn) – not noted.

Maxillule (not drawn) – not noted.

Maxilla (not drawn) – not noted.

Maxilliped 1 (Figure 19-F) – coxopodite unarmed. Basipodite with 2+2+2+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,0+3,8 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 19-G) – coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 ventral setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

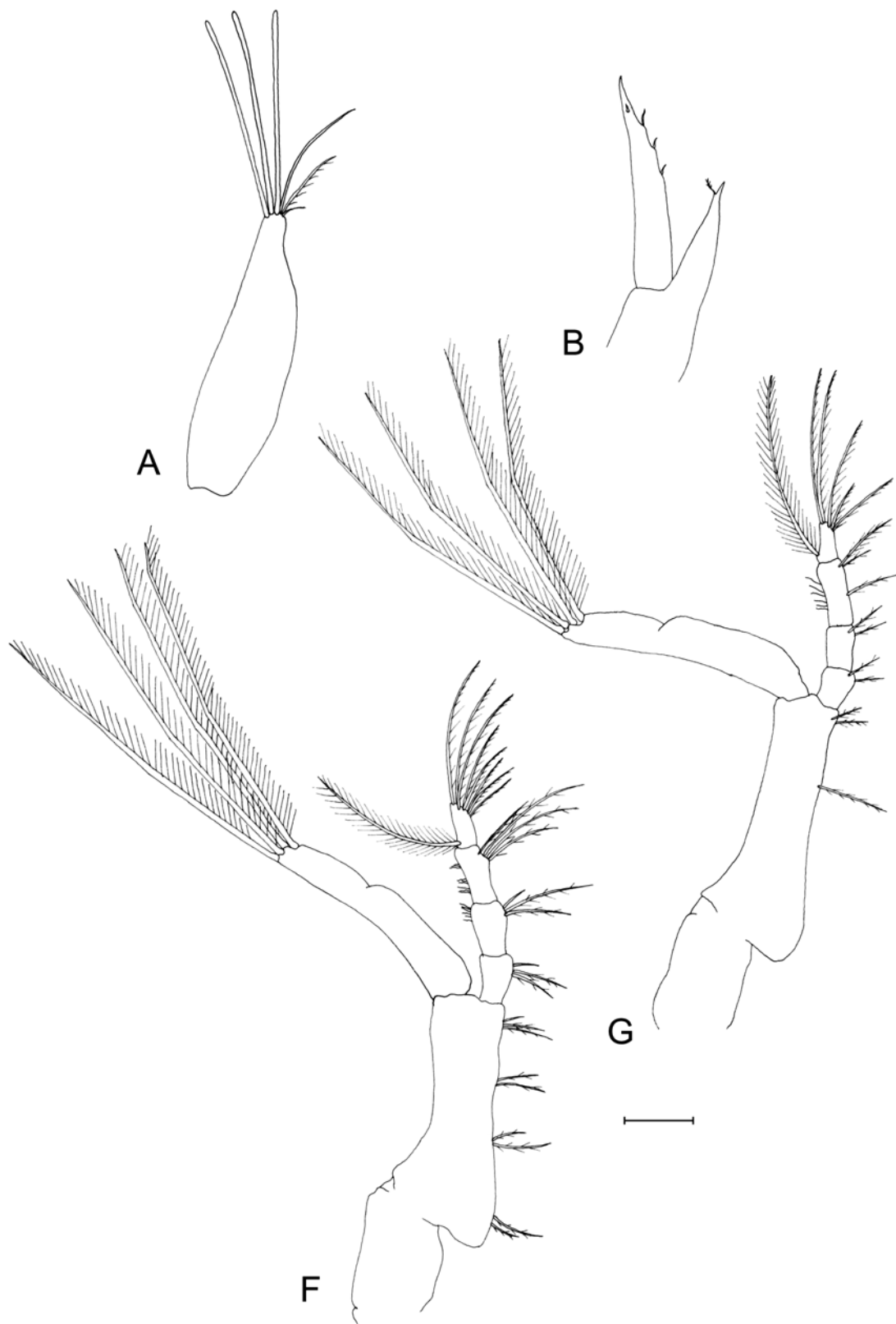


Figure 19. *Pachycheles riisei* (STIMPSON, 1859). First zoea; Appendages: A) antennule; B) antenna; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”**

Origin of specimens – Bay of Rodadero, Santa Marta, Dept. Magdalena, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 20-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, presence of pairs of dorsal setae on carapace not noted; ventrolateral margins serrate, without spinules on posterior margins of carapace. Rostral spine about 2.7 times carapace length, armed on proximal two thirds with small ventral spinules, proximal third unarmed. Posterior spines about 1.6 times carapace length, with 2 rows of downwardly directed small spinules on ventral margin. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 20-A) – constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 3-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 20-B) – slightly longer than wide. 3 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

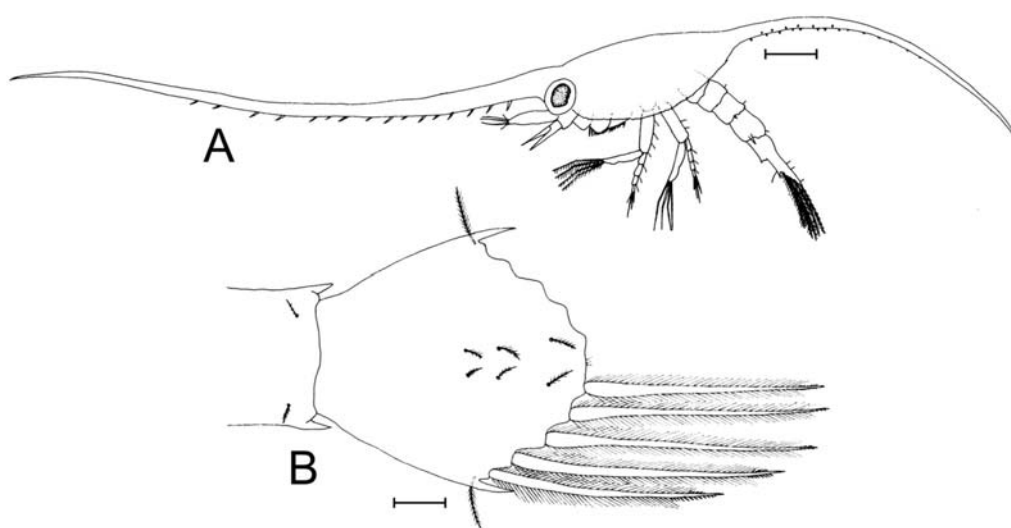


Figure 20. *Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view, B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 21-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (1 simple and 2 setulose).

Antenna (Figure 21-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.4 times as long as endopodite, with 3 spinules on proximal half of inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 subterminal setae.

Mandibles (Figure 21-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 21-D) - coxal endite with 8 setae, basal endite with 9 setae (6 strong and 3 short denticulate). Endopodite with 1 spinule on inner margin and 4 terminal setae; microtrichiae on outer margin of endopodite. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 21-E) - coxal endite with 9 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 8 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+4 setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on endites, endopodite and scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 21-F) - coxopodite with 2 setae on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,0+6,10 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 21-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,6 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

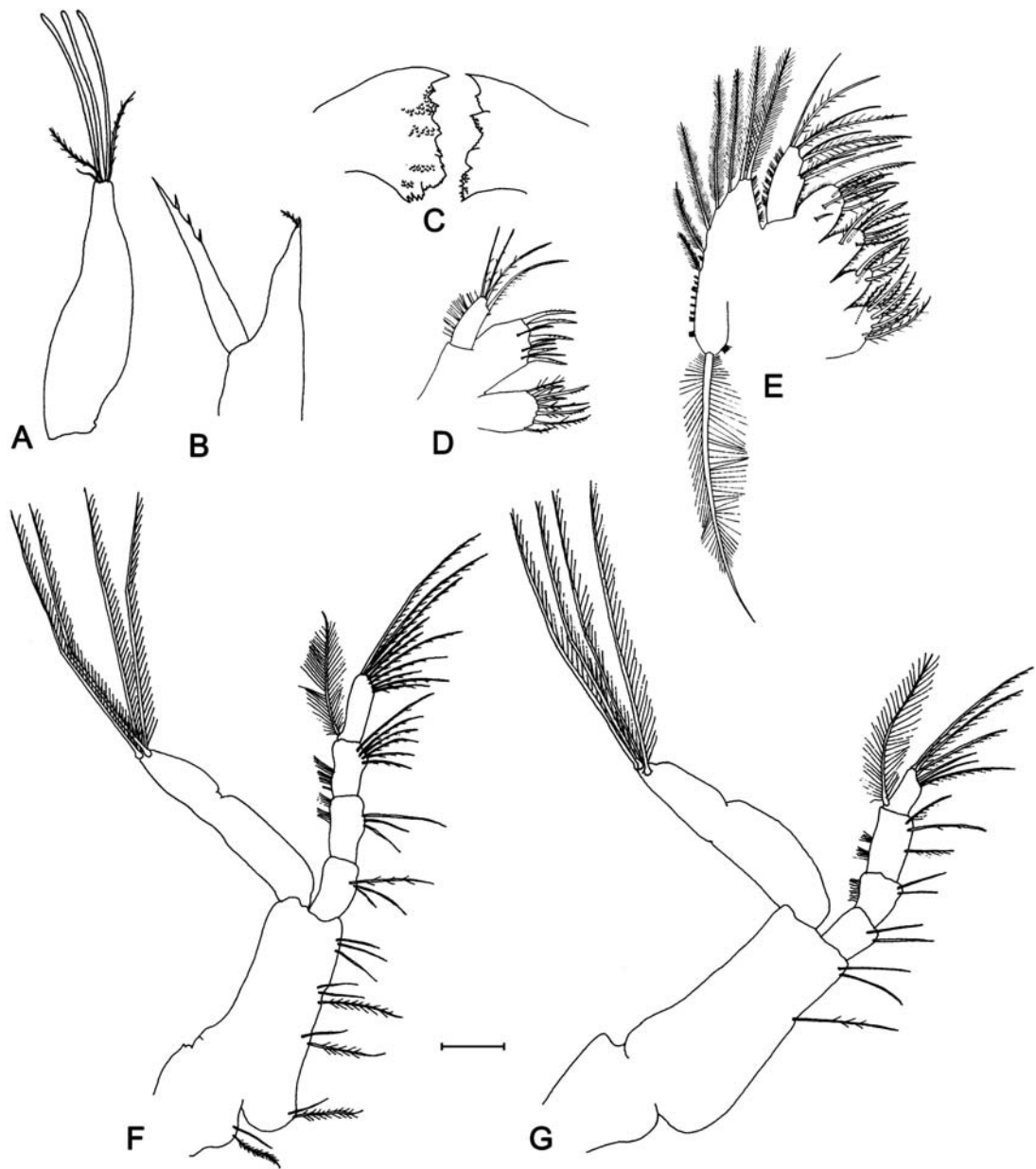


Figure 21. *Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph with pubescens on chelae”. First zoea;
Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G)
 second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”**

Origin of specimens – Bay of Rodadero, Santa Marta, Dept. Magdalena, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 22-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of dorsal setae; ventrolateral margins serrate, without spinules on posterior margins. Rostral spine about 3 times carapace length, armed on proximal half with ventral small forwardly directed spinules and on distal half with small ventral nobs. Posterior spines about twice carapace length, with downwardly directed small spinules on ventral margin. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 22-A) – constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 3-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 22-B) – slightly longer than wide. 3 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

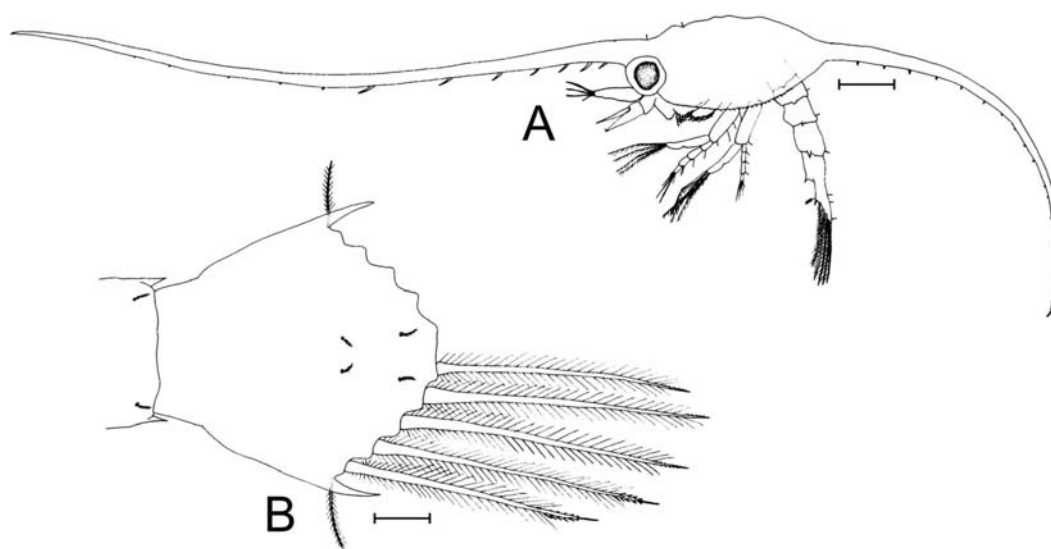


Figure 22. *Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”. First zoea; **Habitus and telson:** A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 23-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae.

Antenna (Figure 23-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 4 spinules on proximal half of inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 subterminal setae.

Mandibles (Figure 23-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 23-D) - coxal endite with 8 setae, basal endite with 9 setae (6 strong and 3 short denticulate). Endopodite with 1 spinule on inner margin and 4 terminal setae; microtrichiae on outer margin of endopodite. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 23-E) - coxal endite with 9 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 8 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+4 setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on endites, endopodite and scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 23-F) - coxopodite with 2 setae on inner margin. Basipodite with 2+2+2+3 ventral setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,0+6,10 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 23-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,6 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

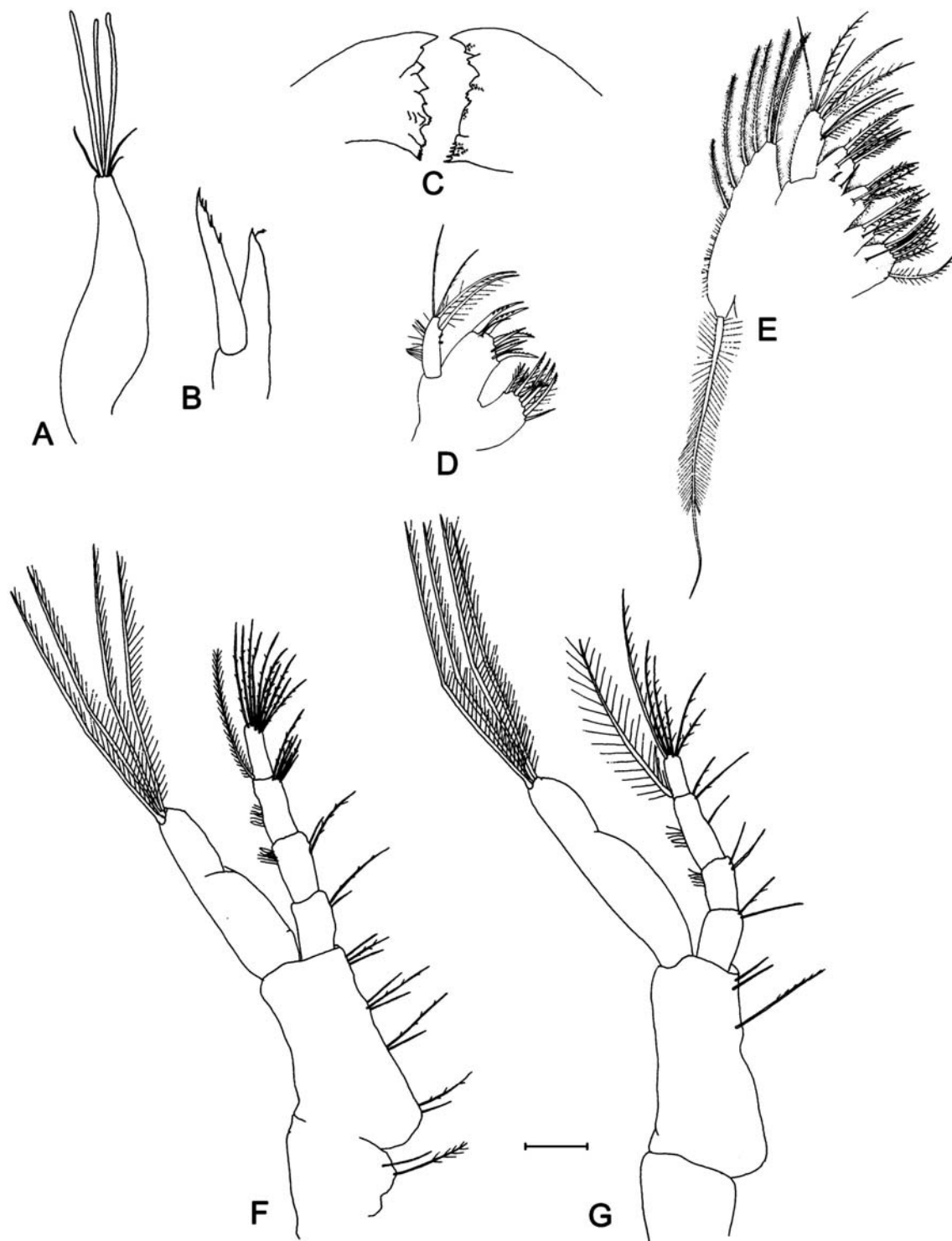


Figure 23. *Pachycheles serratus* (BENEDICT, 1901), “morph without pubescens on chelae”. First zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped, Scale bar: 0.1 mm.

***Pachycheles susanae* GORE & ABELE, 1973**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Dept. Bolivar, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 24-A) – CL = 1.9 mm. Typically porcellanid, presence of pairs of dorsal setae on carapace not noted, central third of ventral margin serrate. Rostral spine about 3.7 times as long as carapace, armed laterally and ventrally with forward directed spinules, ventral spinules decreasing in size from proximal to distal, tip naked, lateral spinules on proximal half only, dorsal surface of rostral spine unarmed. Posterior spines about twice as long as carapace, curved downward, ventrally armed with up to 20 directed spinules, the proximal four larger than the following ones, dorsal surface of posterior spines smooth.

Abdomen (Figure 24-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 1-5, lateral spinules on somite 5, pair of setulose setae on somites 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 24-B) – slightly longer than wide. Number of setae on dorsal surface not noted. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

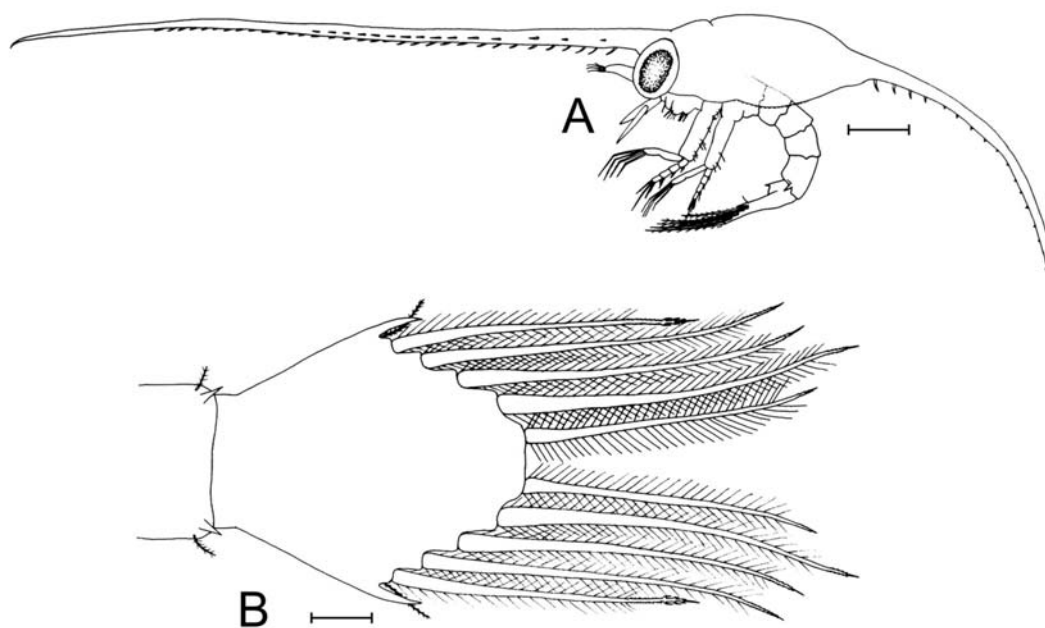


Figure 24. *Pachycheles susanae* GORE & ABELE, 1973. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 25-A) – uniramous and unsegmented with 3 terminal aesthetascs and 3 simple setae, one of them longer than the others.

Antenna (Figure 25-B) - biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.6 times as long as endopodite, with 3 spinules on proximal half of inner margin. Endopodite fused to protopodite with 1 subterminal setae.

Mandibles (Figure 25-C) - asymmetrically dentate processes, palps absent.

Maxillule (Figure 25-D) - coxal endite with 8 setae, basal endite with 9 setae (6 massive serrated processes and 3 setulose setae). Endopodite with 4 terminal setae, 2 of them simple, microtrichiae on outer margin. Exopodite absent

Maxilla (Figure 25-E) - coxal endite with 9 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 11 processes, placed as illustrated. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 long setulose seta proximally. Microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated

Maxilliped 1 (Figure 25-F) - coxopodite with 2 setulose setae on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused) with 3,3,7,8 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 25-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with one 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented with 2,2,1+2,6 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

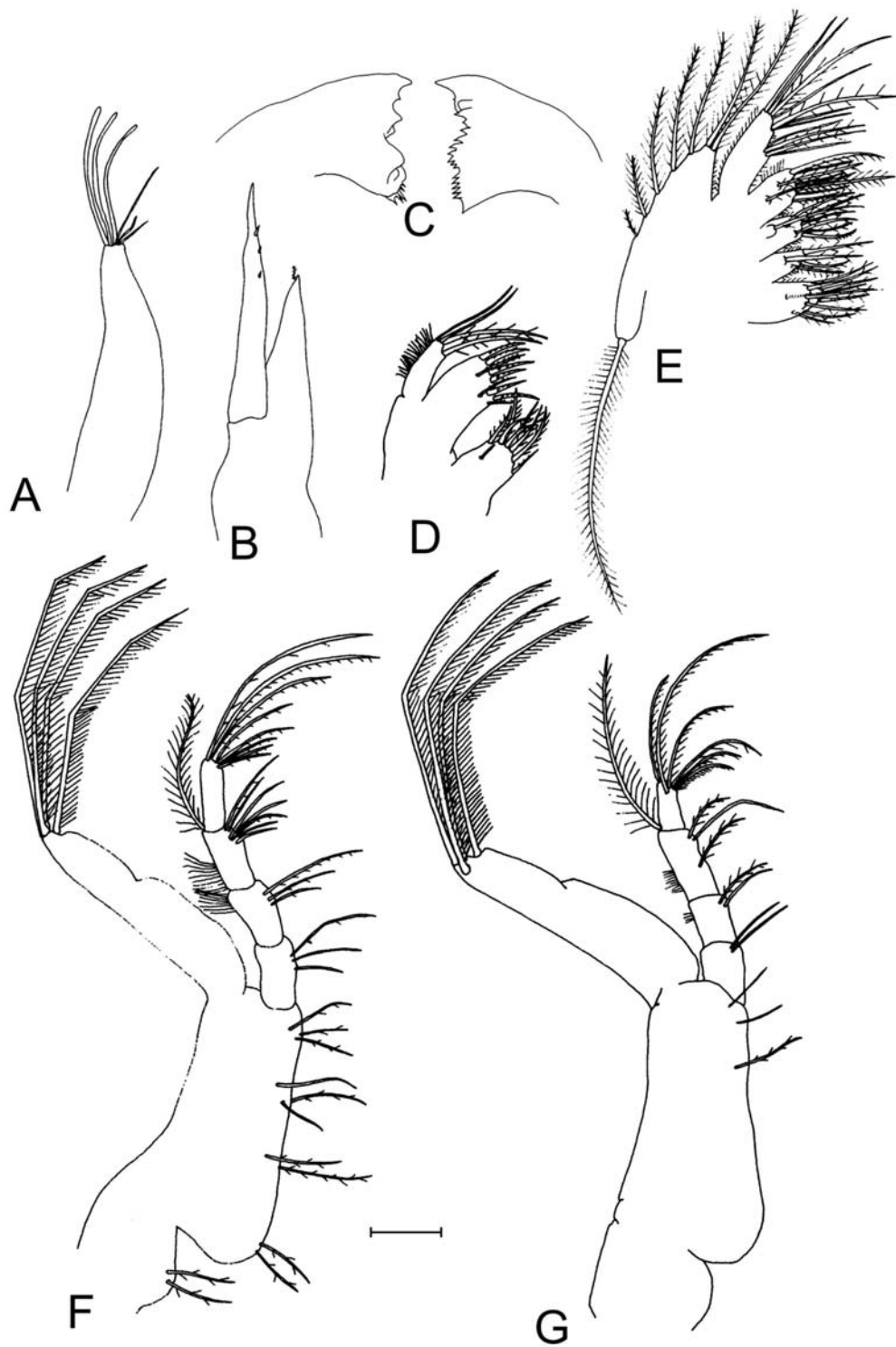


Figure 25. *Pachycheles susanae* GORE & ABELE, 1973. First zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 26-A) – CL = 2.0 mm. Typically porcellanid, presence of pairs of dorsal setae on carapace not noted, ventral margins smooth, no spinules on posterior margins of carapace. Rostral spine about 3.0 times as long as carapace, ventrally armed on proximal 2/3 with small, forwardly directed spinules, tip naked, lateral and dorsal surface of rostral spine unarmed. Posterior spines about 1.3 times carapace length, curved downward, ventrally armed scattered nobs.

Abdomen (Figure 26-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somite 5, pairs of setulose setae on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth. Buds of pleopods on somites 2-5.

Telson (Figure 26-B) - about 1.1 times as wide as long, lateral spines simple, accompanied by a setulose setae on ventral surface. 5 pairs of long plumose setae and 1 short setulose seta on central prominence, at least 1 pair of setulose setae on dorsal surface of telson.

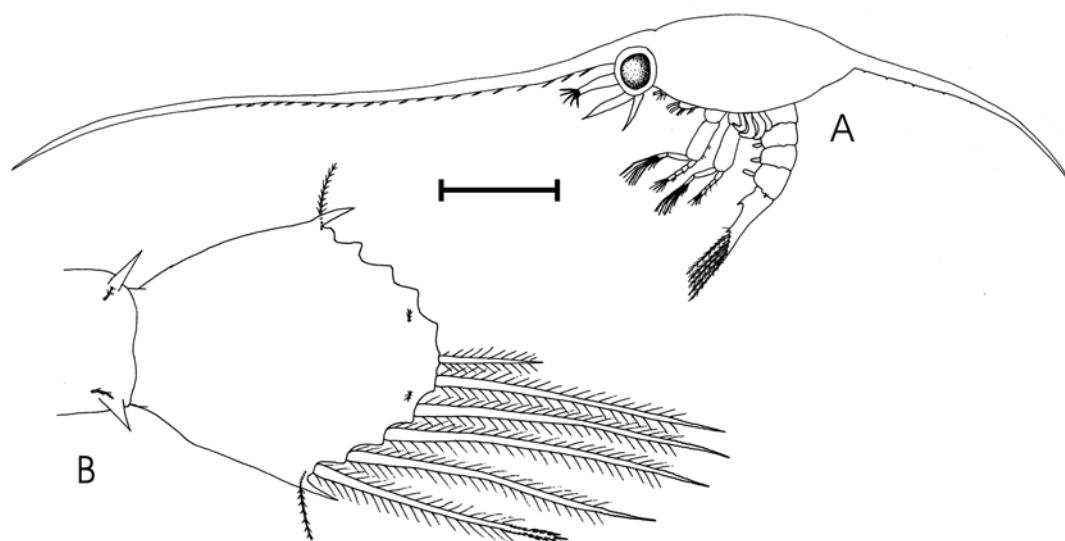


Figure 26. *Pachycheles susanae* GORE & ABELE, 1973. Second zoea; Habitus and telson: A) Habitus, lateral view; B) Telson, dorsal view. Scale bar: A) 1 mm; B) 0.2 mm.

Antennule (Figure 27-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 0.5 times length of exopodite. Protopodite with 2 small setae next to articulation of exopodite. Exopodite with 6 groups of aesthetascs (3,4,3,3,2,4) and 3 terminal setae.

Antenna (Figure 27-B) - biramous, endopodite about 1.4 times as long as exopodite, unarmed. Exopodite with 2 minute subterminal spinules on inner margin.

Mandibles (Figure 27-C) – asymmetrically dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (not drawn) - similar to first zoea. Endopodite with 2 setulodenticulate and 2 simple setae and 1 short subterminal spine. Basal endite with 4 serrate massiv processes and six setulose setae. Coxal endite with 7 simple and 3 setulodenticulate setae.

Maxilla (Figure 27-D) - endopodite unsegmented with 4+2+4 seate. Coxal endite with 9 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 11 and 12 setae on proximal and distal lobe, respectively. Scaphognathite with 18 plumose setae on outer margin and 4 plumose setae proximally, innermost shorter than outer 3. Groups of microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated.

Maxilliped I (Figure 27-E) - coxopodite with 2 setulose seta on inner margin. Basipodite with 1+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented, with 2,3,6,10 setae. All segments with 1 large plumose seta on outer margin. Exopodite incompletely 2-segmented, terminally with 14 natatory setae.

Maxilliped II (Figure 27-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments broader than in first maxilliped, with 2,2,1+2,4 setae. All segments with 1 large plumose seta on outer margin. Exopodite incompletely 2-segmented, terminally with 15 natatory setae.

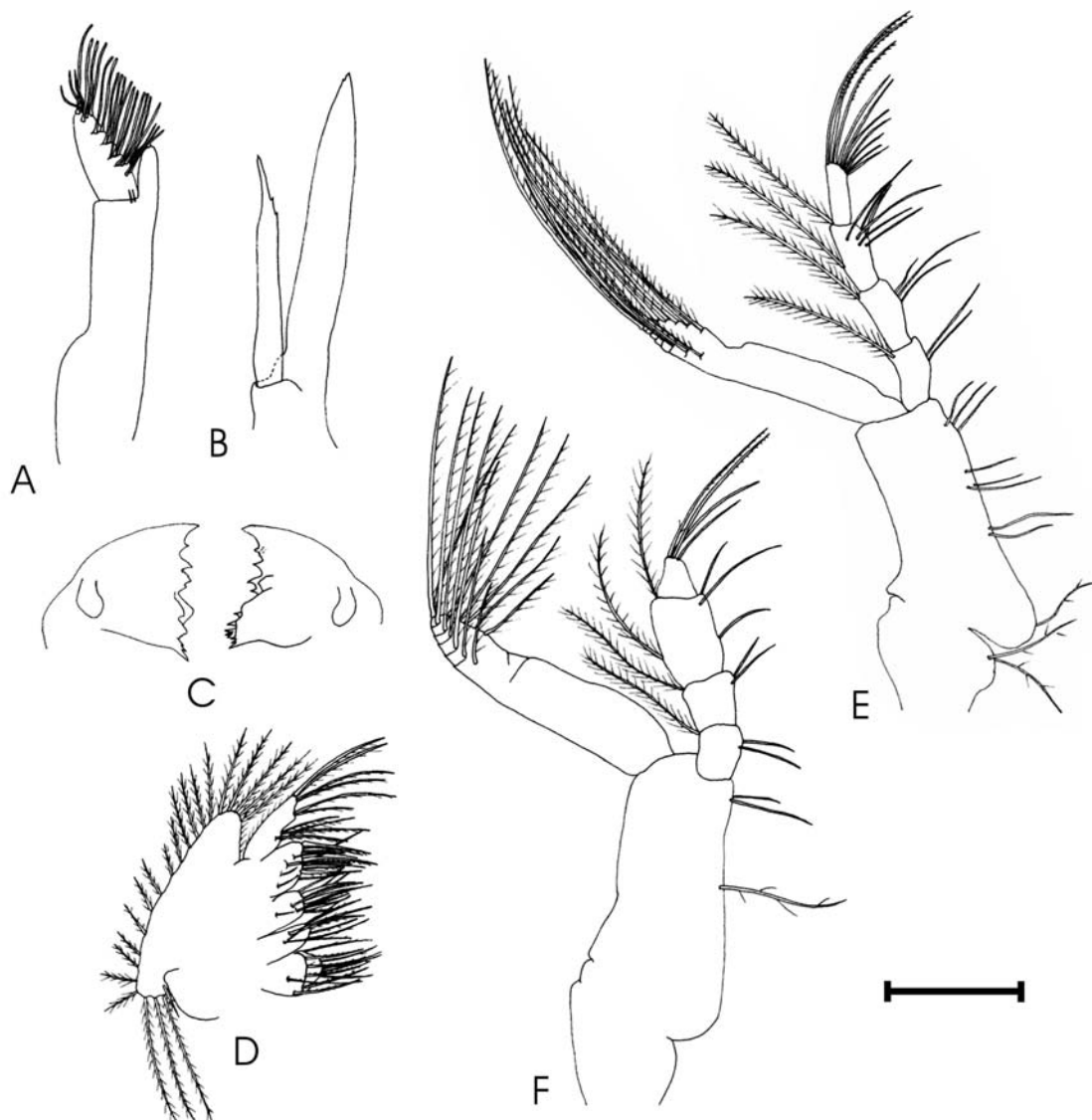


Figure 27. *Pachycheles susanae* GORE & ABELE, 1973. Second zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxilla; E) first maxilliped and F) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

***Parapetrolisthes tortugensis* (GLASSELL, 1945)**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 28-A) - CL = 1.6 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margins smooth, without spinules on posterior margins. Rostral spine about 3.6 times carapace length, armed allover with small forwardly directed spinules, more densely set on distal third. Posterior spines about 0.65 times carapace length, with 2 small spinules proximally on ventral margin. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 28-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 3-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 28-B) – as long as wide. 3 pairs of setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; no microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

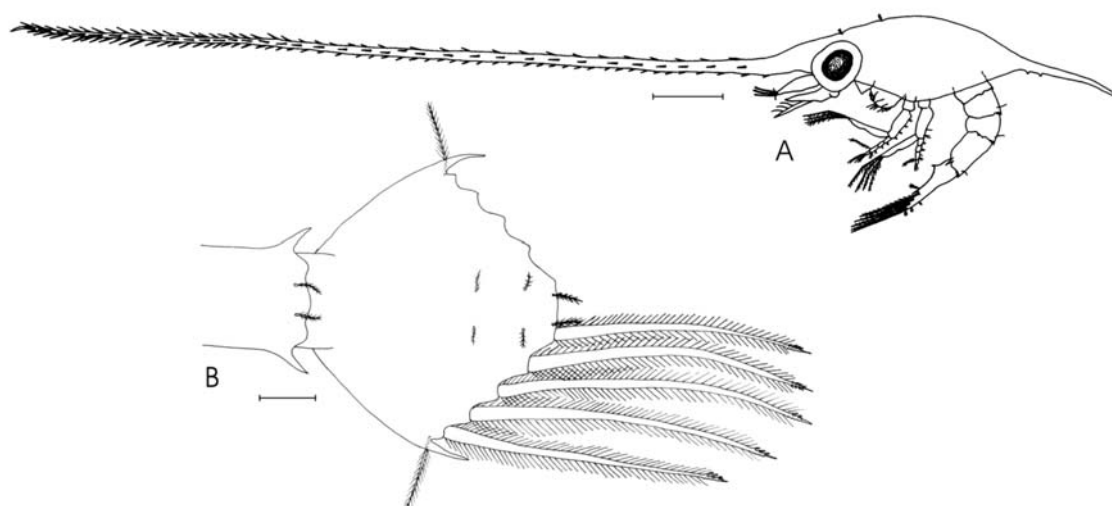


Figure 28. *Parapetrolisthes tortugensis* (GLASSELL, 1945). First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 29-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (1 short and simple; and 2 longer and setulose).

Antenna (Figure 29-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 3 setulose setae on inner margin and 1 subterminal spinule. Endopodite fused to protopodite with 1 subterminal seta.

Mandibles (Figure 29-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 29-D) – coxal endite with 7 setae (5 setulose and 2 denticulate), basal endite with 9 setae (6 strong denticulate and 3 short denticulate). Endopodite with 2 subterminal and 3 terminal setae; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 29-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+4 setae. Scaphognathite with 8 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 29-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite ventrally with 2+2+3+4 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,4,3+5,7 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 29-G) - coxopodite unarmed. Basipodite ventrally with 1+1 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

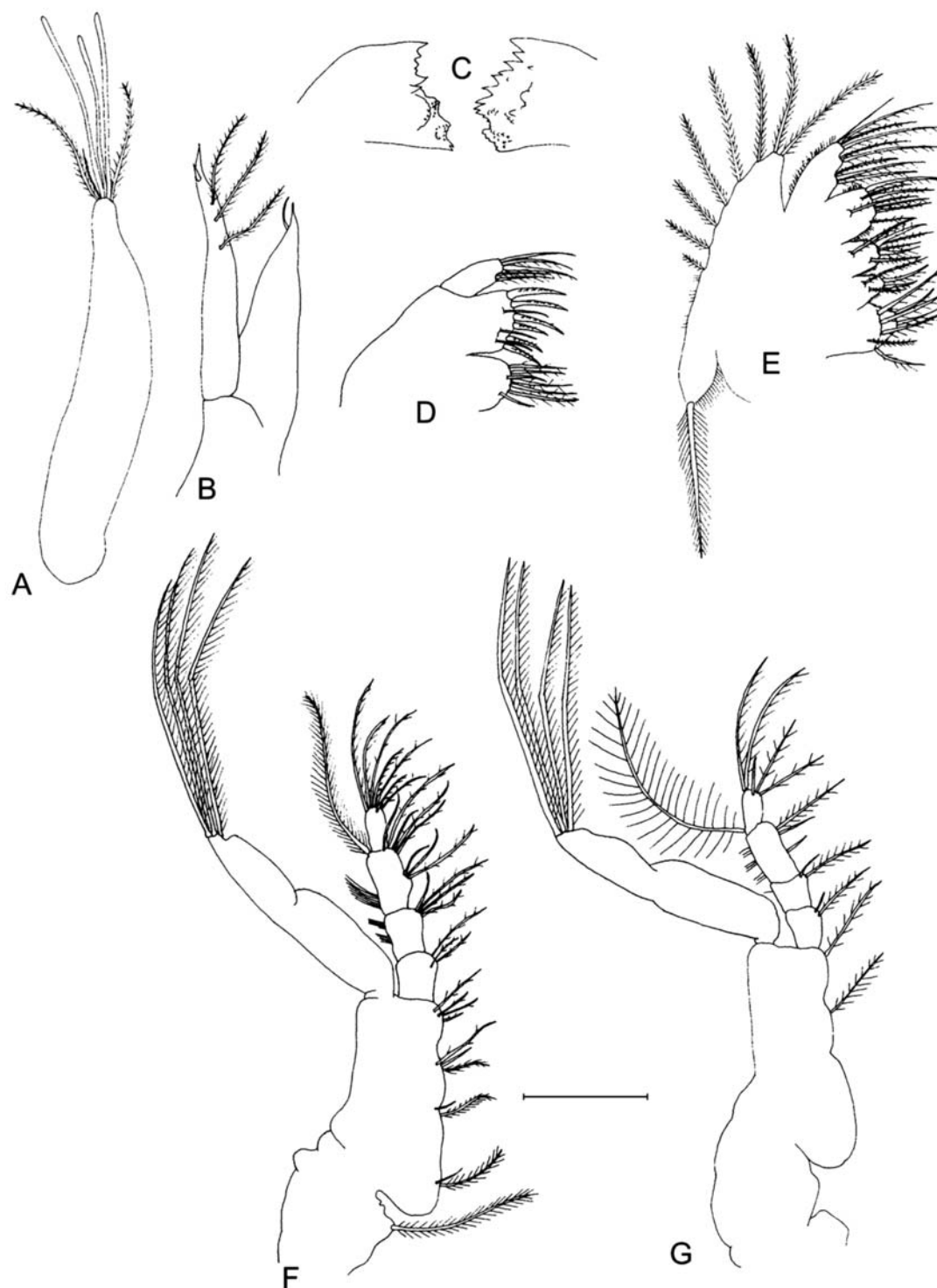


Figure 29. *Parapetrolisthes tortugensis* (GLASSELL, 1945). First zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 30-A) - CL = 1.7 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margin without spinules. Rostral spine about 3 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.5 times carapace length, with about 6 spinules on ventral surface, lateral and dorsal surface unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 30-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 30-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on outer lateral margin, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

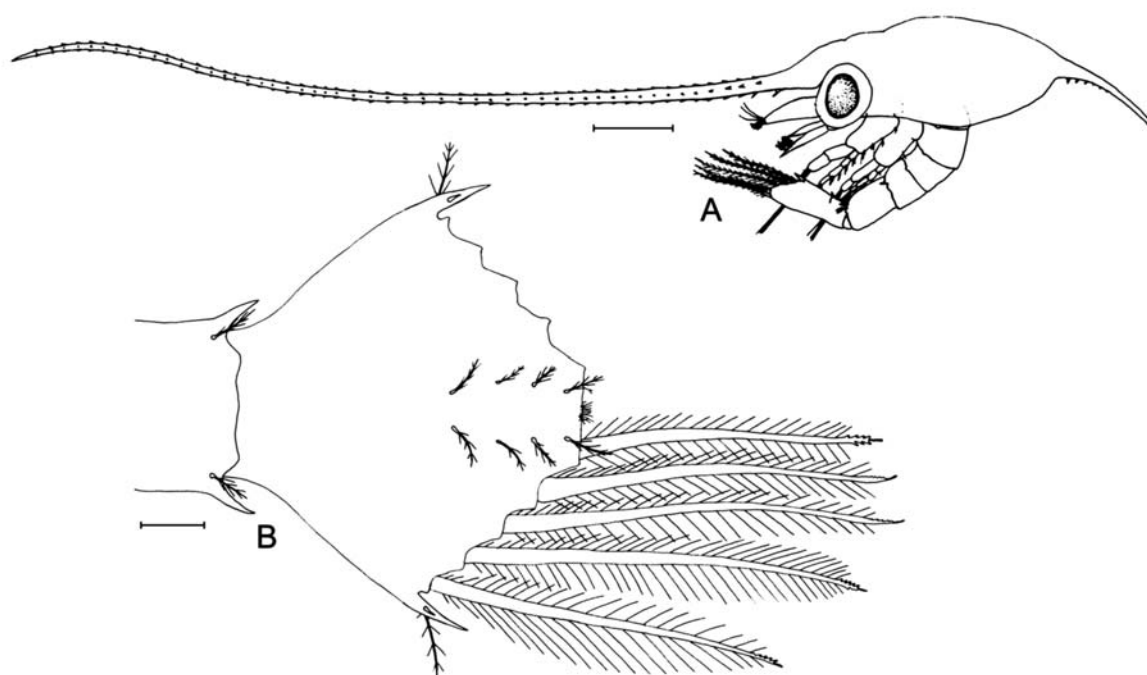


Figure 30. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson; dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 31-A) – uniramous and unsegmented with 2 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 31-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 3 setulose setae on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 31-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 31-D) - coxal endite with 8 setae (4 setulose, 4 setulodenticulate), basal endite with 9 setae (3 setulose and 6 setulodenticulate). Endopodite with 3 setulose setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 31-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 2+6 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 31-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,3+5,8 setulose setae on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of ischium, merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 31-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus short and serrate) on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

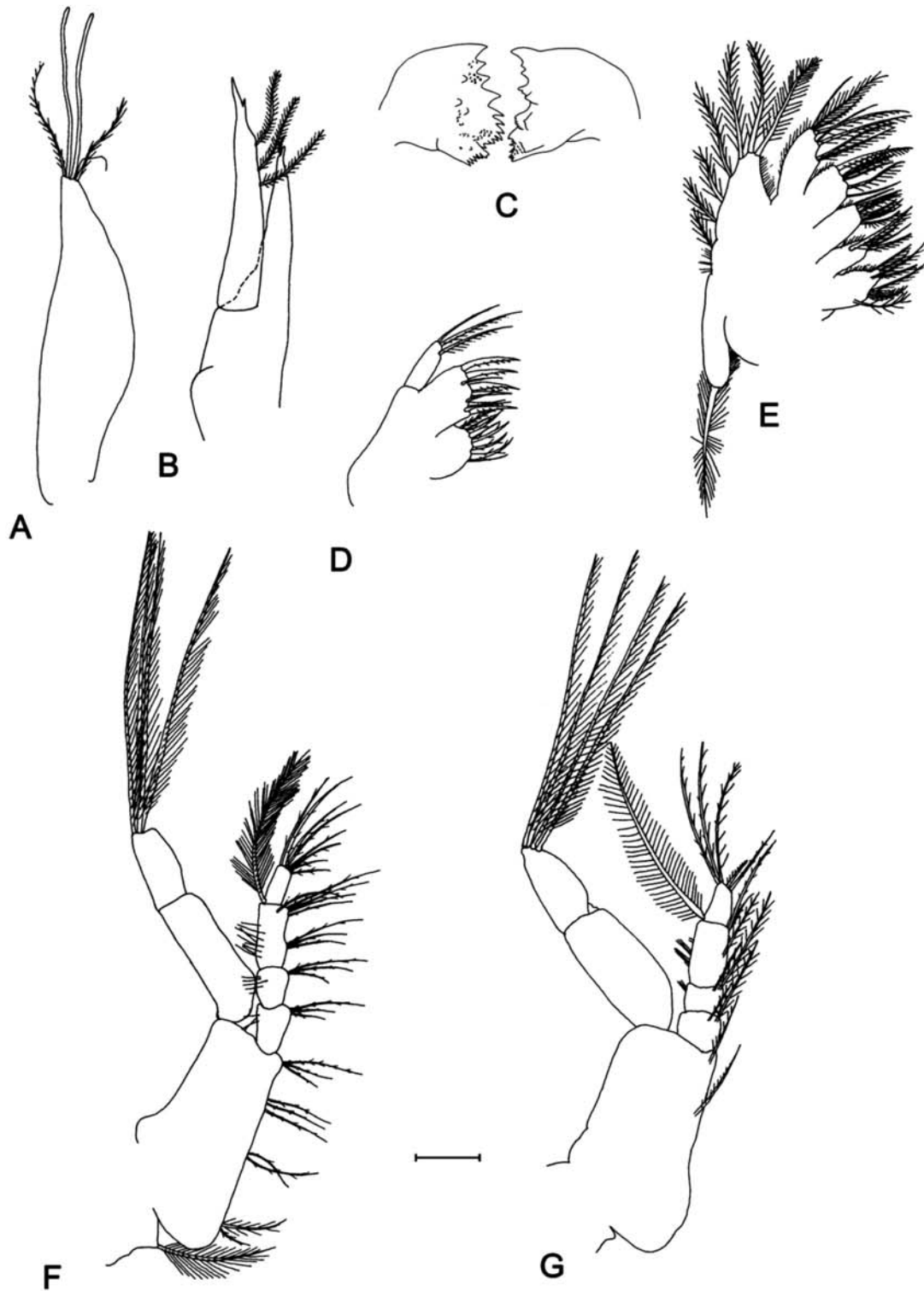


Figure 31. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. First zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 32-A) – CL – 2.6 mm. Typically porcellanid, number of pairs of setulose setae dorsally on carapace not noted; ventrolateral margins unarmed, posterior margin without spinules. Rostral spine about 3.2 times as long as carapace, armed densely with small, forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.3 times carapace length, with 4 minute downwardly directed spinules. Eyes stalked.

Abdomen (Figure 32-A) - constituted by 5 somites, lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5; pairs of setulose setae at least on somite 5; posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 32-B) - slightly wider than long. 5 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose setae. 5 pairs of setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence, 1 short setulose seta on central prominence. Anal spine present.

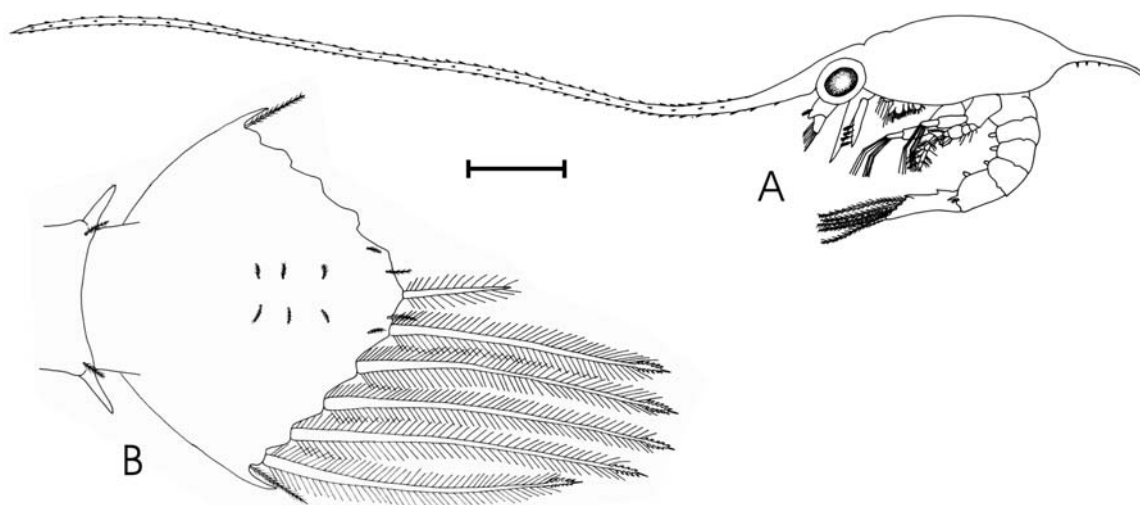


Figure 32. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. Second zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson; dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 33-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 2/3 of length of exopodite. Protopodite with 1 large and 4 small setulose setae and two small spines, placed as illustrated. Exopodite with 14 lateral aesthetascs, placed in groups of 3+3+2+3+3+3 and 4 terminal setae, 2 of them simple.

Antenna (Figure 33-B) - biramous, endopodite about 1.4 times as long as exopodite, with 1 subterminal setulose seta. Exopodite with 4 setulose setae on inner margin and 1 subterminal spinule on lateral surface.

Mandibles (Figure 33-C) – asymmetrically dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (Figure 33-D) - coxal endite with 9 setae, basal endite with 10 setae Endopodite with 3 terminal setae, microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 33-E) - coxal endite with 9 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 8 and 8 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite unsegmented with 3+6 setae. Scaphognatite with 21 setulose setae on outer margin and 5 setulose setae proximally, outermost longer than inner 4. Microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated.

Maxilliped I (Figure 33-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented, with 3,3,3+5,7 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite 2-segmented, terminal segment with 14 natatory setae

Maxilliped II (Figure 33-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments broader than in first long setulose seta on outer margin. Exopodite 2-segmented, terminal segment with 14 natatory setae.

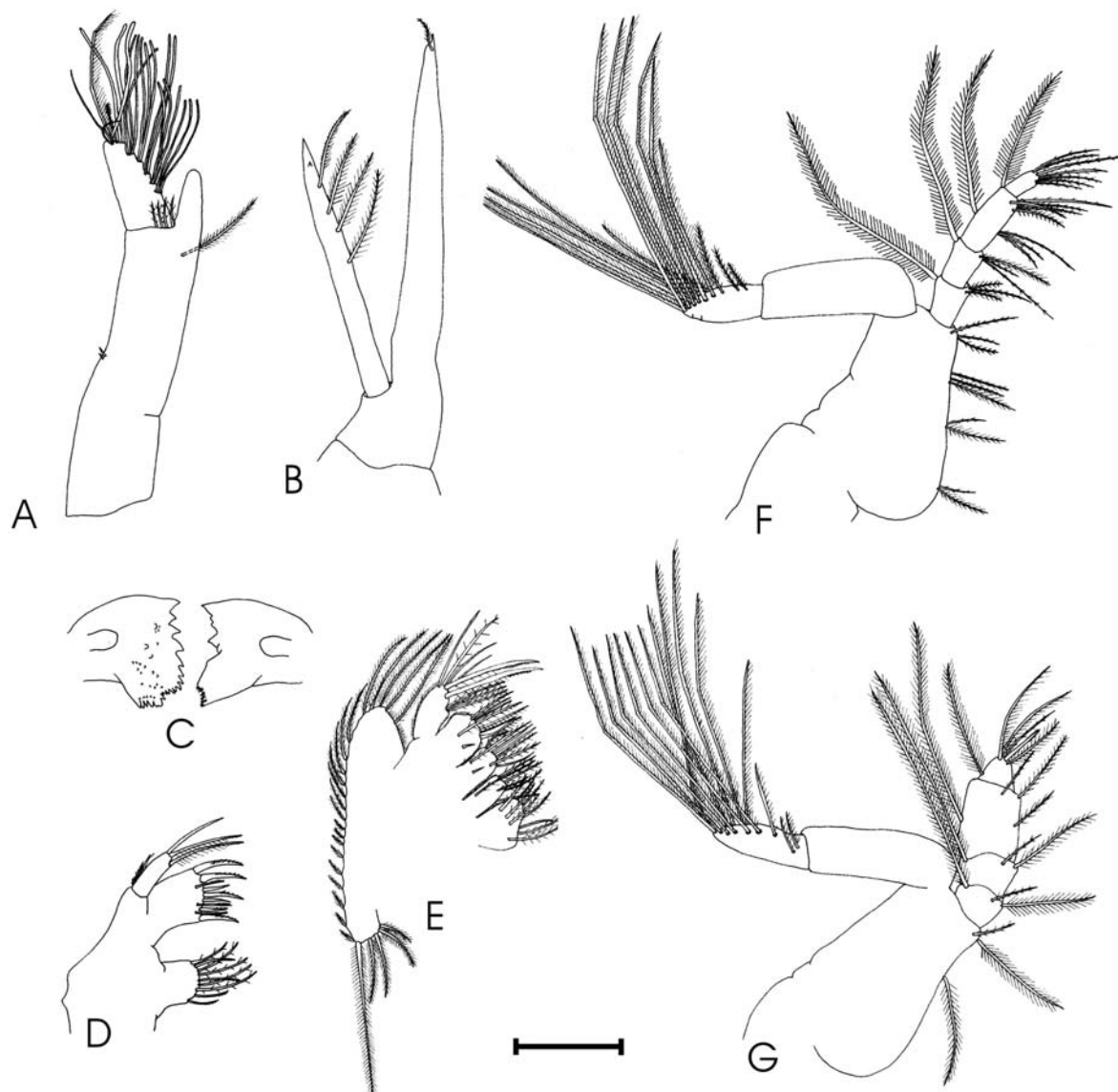


Figure 33. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. Second zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

Megalopa (Figure 34-A) – Crablike, carapace 1.4 x 1.2 mm; with scattered short setae on dorsal surface.

Tail fan (Figure 34-B) - telson with 10 pairs of long setulose setae and 1 short median seta. Additional spinules and setae, placed as illustrated. Uropods biramous, exopodites with about 20 long setulose setae, endopodites with about 13 long setulose setae, with additional spinules and setae, placed as illustrated.

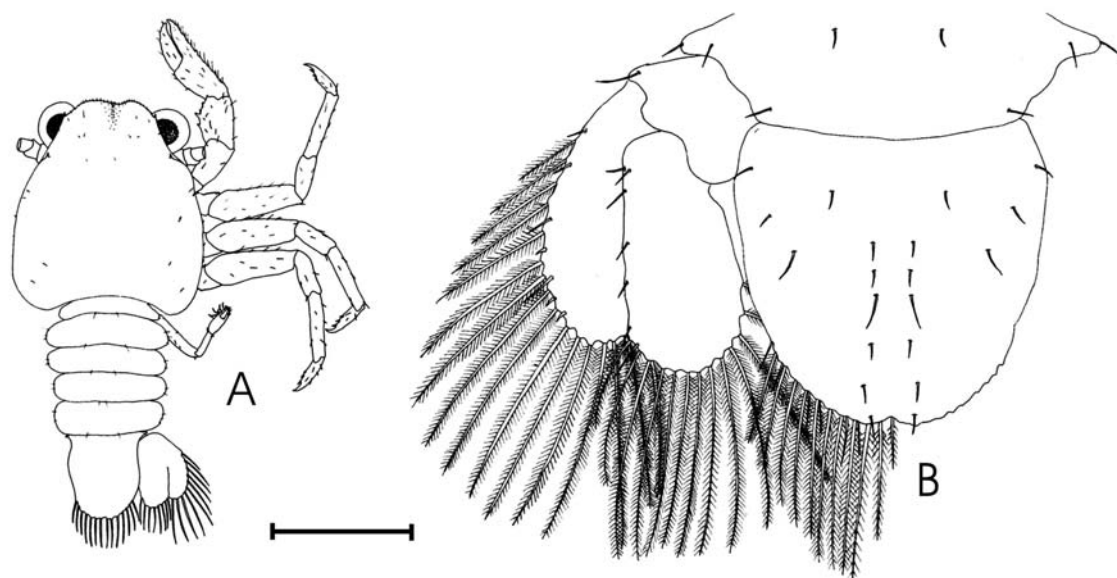


Figure 34. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Habitus and telson: A) habitus, dorsal view; B) tailfan; dorsal view. Scale bar: A) 1 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 35-A) - peduncle 3-segmented, terminal segment with 3 short setae, placed as illustrated. Lower ramus 4-segmented, proximal segment with two rows of long setae. Upper ramus five segmented, aesthetascs on segments 2 to 5.

Antenna (Figure 35-B) - peduncle 3-segmented. Flagellum with 35 segments each with several short setae.

Mandibles (Figure 35-C) - with several spinules, palp 3-segmented, segment 1 and 2 simple, terminal segment with 9 simple spinules, placed as illustrated.

Maxillule (Figure 35-D) - exopodite unsegmented with 1 subterminal simple seta. Basal endite with 5 setae, 2 of them simple and 19 short spinules. Coxal endite with 26 setae, 9 of them denticulate and 7 simple.

Maxilla (Figure 35-E) - endopodite unsegmented with 4 setae. Lobes of endites with densely set spinules and setae, most of them simple. Scaphognatite with 50 plumose setae around outer margin.

Maxilliped I (Figure 35-F) - exopodite with 7 setulose setae, endopodite with 1 proximal setulose setae. Protopodite with numerous densely set spinules and setae.

Maxilliped II (Figure 35-G) - basipodite and coxopodite with several setae, placed as illustrated. Endopodite 4-segmented with setae, most of them setulose, placed as illustrated. Exopodite 2-segmented, proximal segment with 3+4 setulose setae, placed as illustrated, distal segment with 4 terminal setae.

Maxilliped III (Figure 35-H) - similar to adult, most setae of merus, carpus, propodus and dactylus setose.

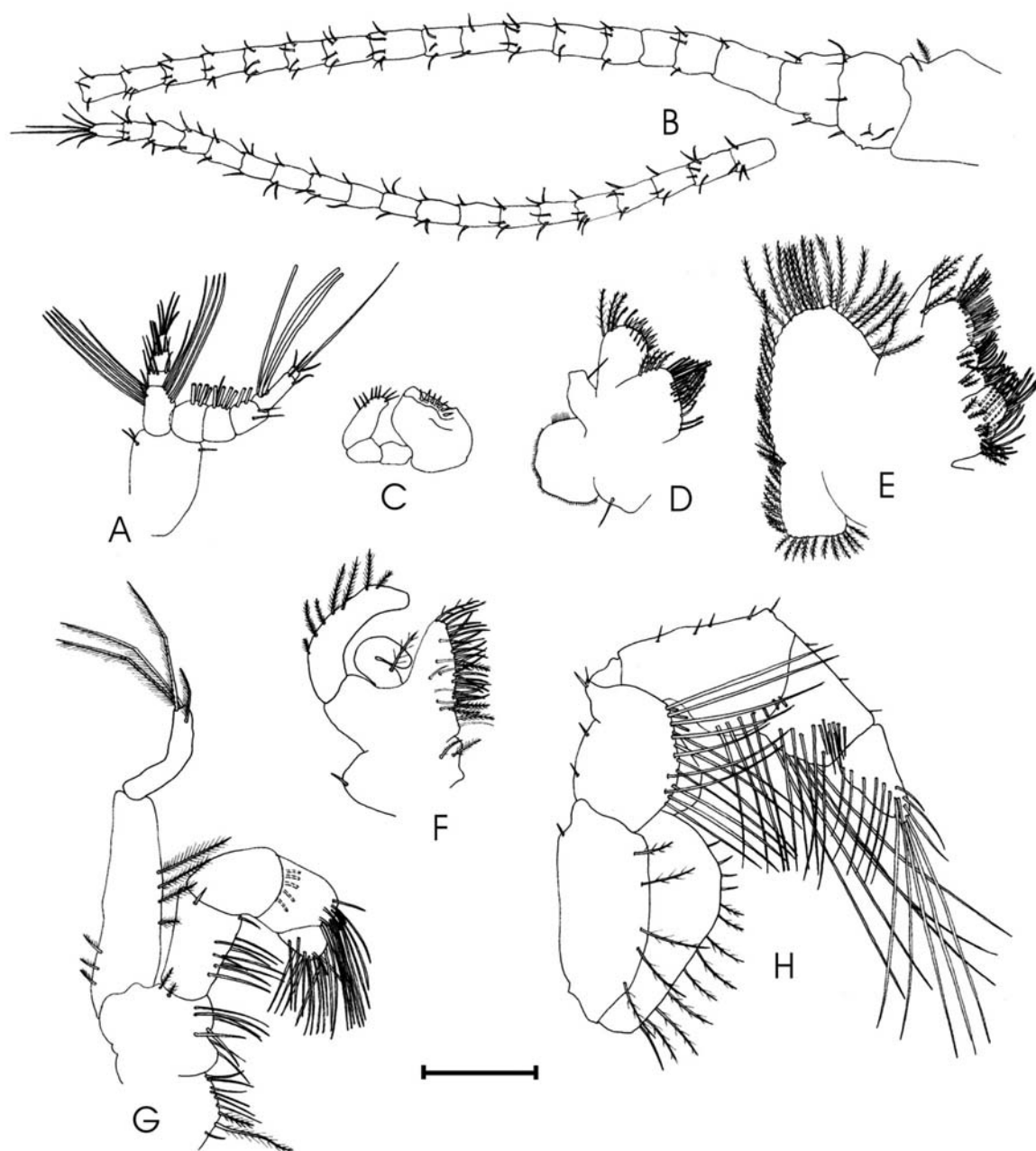


Figure 35. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandible; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped; G) second maxilliped and H) third maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

Pereiopods (Figure 36-A;-B;-C) - chelipeds of equal size, small and setose. Carpus with 2 flattened processes on inner margin. Walking legs setose, dactylus with 3 spinules. Pereiopods 5 chelate, manus with 6 scythe-shaped setae.

Pleopods (Figure 36-D;-E;-F;-G) - on abdominal somites 2 to 5, biramous, of equal size, exopodites with 13, 14, 14 and 12 long plumose setae, endopodites with 1, 2, 1 and 1 small plumose setae, from proximal to distal somite.

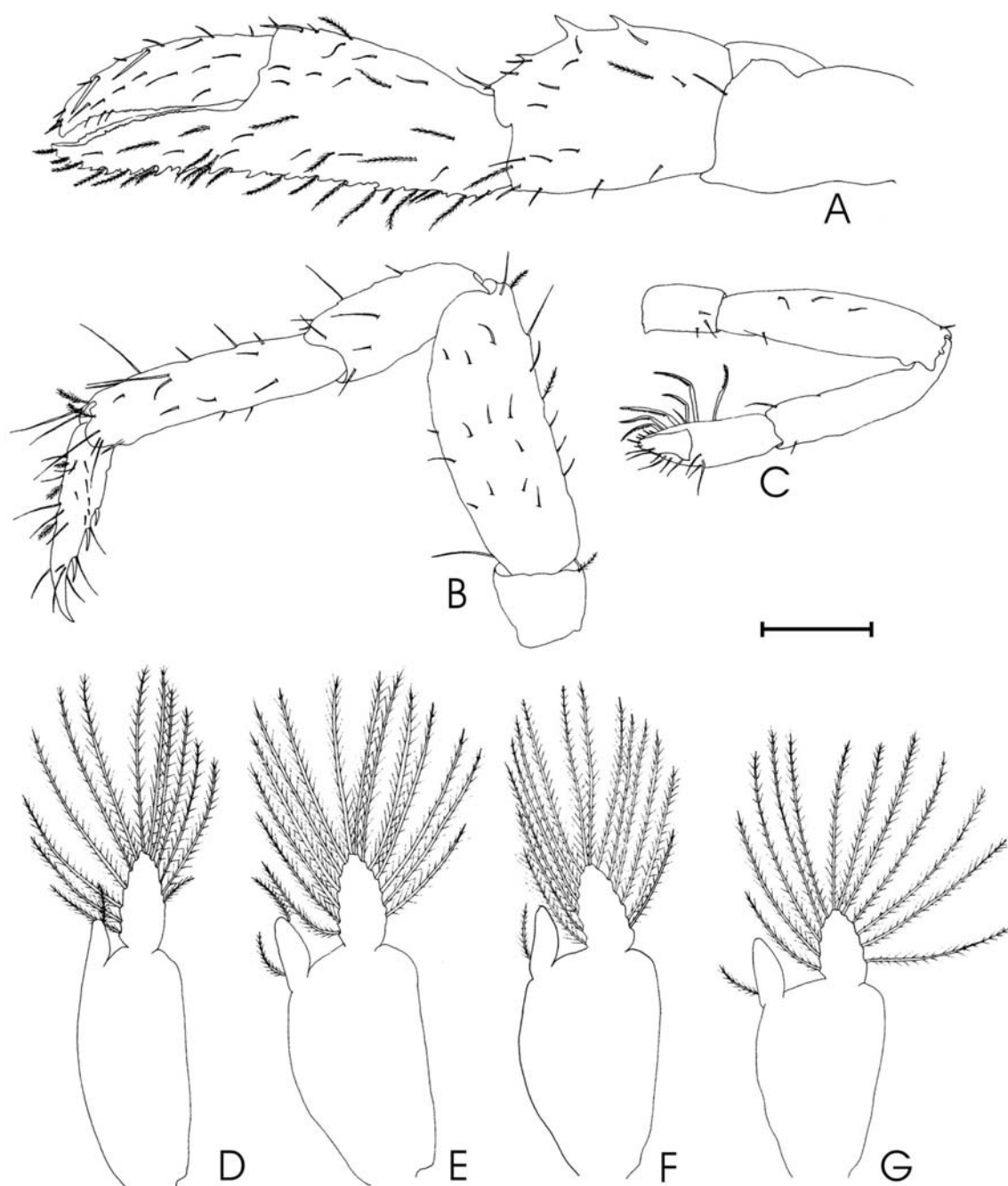


Figure 36. *Petrolisthes bolivarensis* WERDING & KRAUS, 2003. Megalopa; Appendages: A) cheliped; B) first walking leg; C) fifth pereopod; D-G) pleopods of second to fifth somite. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes caribensis* WERDING, 1983**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First Zoea (Figure 37-A) - CL = 1.25 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine 3.9 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.6 times carapace length, with 1 spinule on ventral surface, lateral and dorsal surface unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 37-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded process on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 37-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal margin, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setuloserrate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

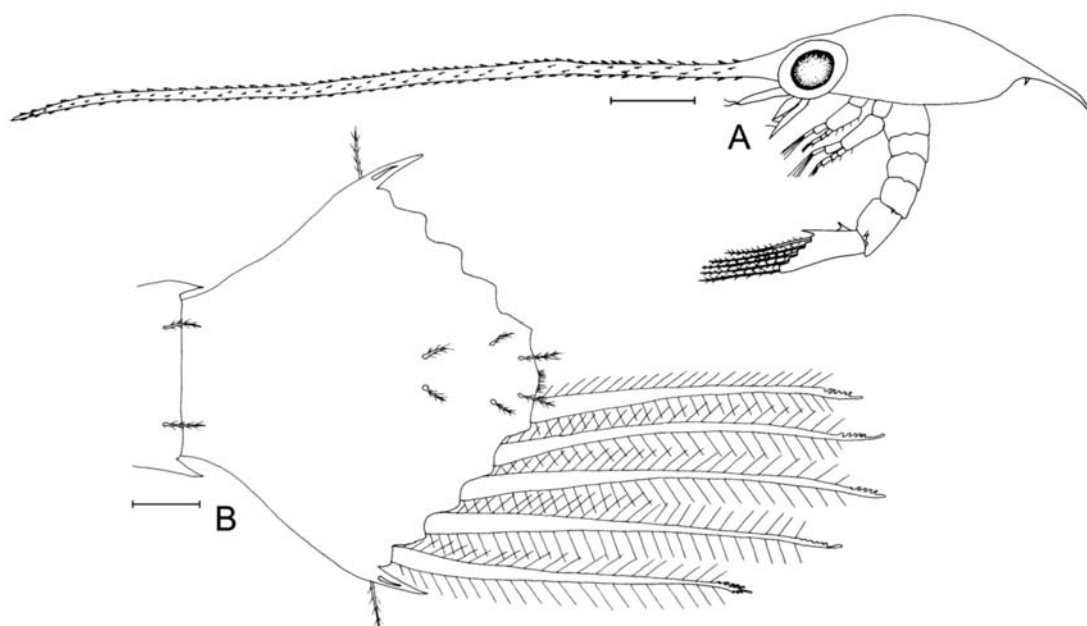


Figure 37. *Petrolisthes caribensis* WERDING, 1983. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 38-A) – uniramous and unsegmented with 3 unequal aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 38-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 3 setulose setae on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 38-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 38-D) - coxal endite with 8 setae (4 setulose, 4 setulodenticulate), basal endite with 8 setae (3 setulose and 6 setulodenticulate). Endopodite with 4 setulose setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 38-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 4 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 38-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,4,3+4,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 38-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus short and serrate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

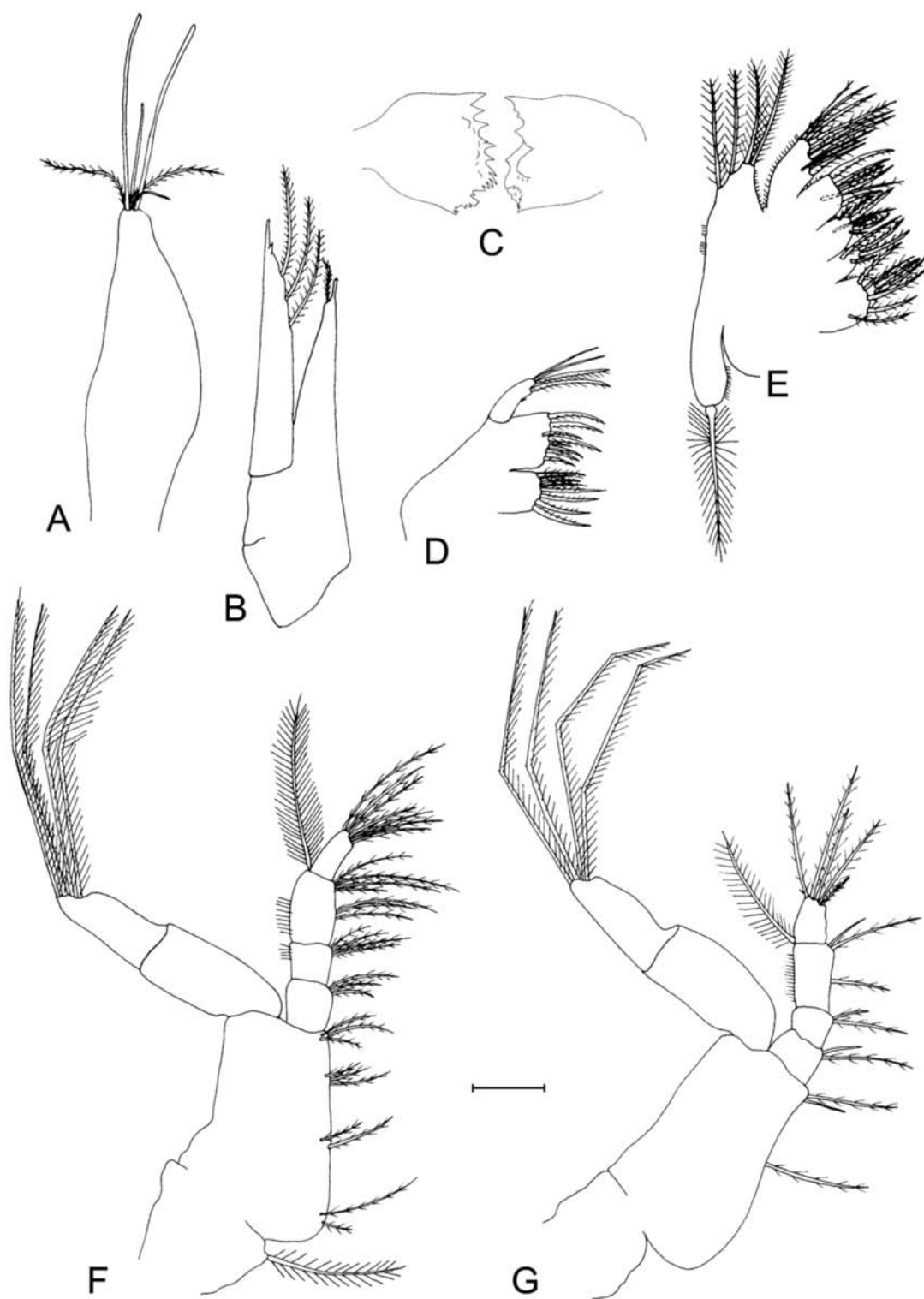


Figure 38. *Petrolisthes caribensis* WERDING, 1983. First zoea; Appendages: A) antennula, B) antenna, C) mandibles, D) maxillula, E) maxilla, F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 39-A) – CL = 2.0 mm. Typically porcellanid, number of pairs of dorsal setae on carapace not noted, ventrolateral margins smooth, no spinules on posterior margins of carapace. Rostral spine 4.5 times as long as carapace, armed densely with small, forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.25 times carapace length, with up to two downwardly directed spinules.

Abdomen (Figure 39-A) – constituted by five somites, lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somite 5, a pair of setulose setae dorsally at least on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 39-B) - about 1.1 times as wide as long, lateral spines simple accompanied by a pair of plumose setae on ventral surface. 5 pairs of setulose setae and a single on posterior margin, 1 short setulose seta on central prominence. 4 pairs of setulose setae on dorsal surface of telson, placed as illustrated.

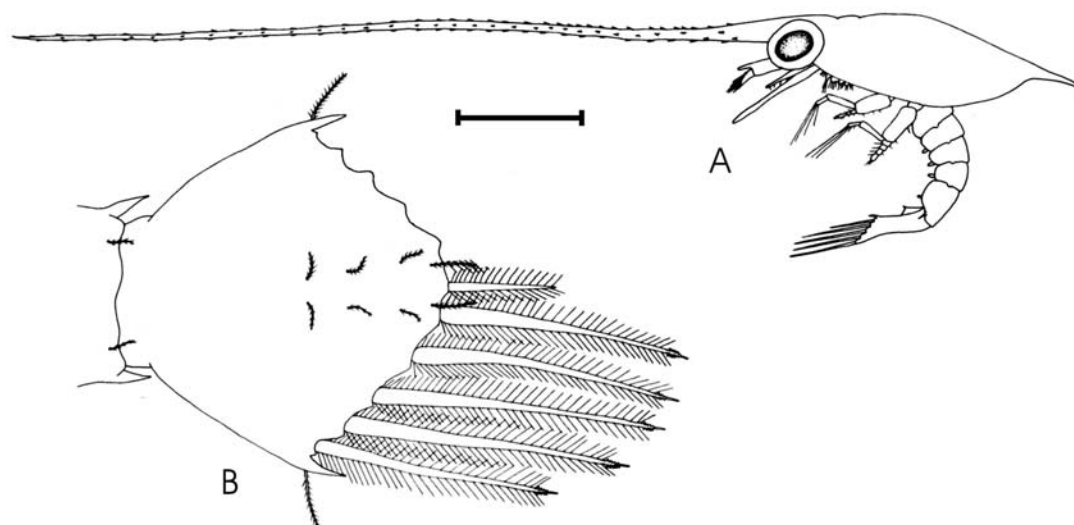


Figure 39. *Petrolisthes caribensis* WERDING, 1983. Second zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 1 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 40-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 0.5 times length of exopodite. Protopodite with 1 long and 4 short setulose setae next to articulation of exopodite and 2 short setae medially, placed as illustrated. Exopodite with 6 groups of aesthetascs (4+4+3+3+2+3) and 4 terminal setae, 1 of them long and setulose, 1 long and simple, 1 short and setulose and 1 short and simple.

Antenna (Figure 40-B) - biramous, endopodite about 1.6 times as long as exopodite, with 1 subterminal setulose seta. Exopodite with 4 setulose setae on inner margin and 1 minute subterminal spinule.

Mandibles (Figure 40-C) – asymmetrical dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (Figure 40-D) - similar to in first zoea. Endopodite with 1+3 setae and 1 subterminal spinule on inner margin, microtrichiae on outer margin. Coxal endite with 10 setae, basal endite with 10 setae.

Maxilla (Figure 40-E) - endopodite unsegmented with 3+2+4 setae. Coxal lobe with 9 and 5 setae on proximal and distal lobe respectively. Basal lobe with 7 and 10 setae on proximal and distal lobe respectively. Scaphognatite with 20 setulose setae on outer margin and 3 long setulose setae proximally. Microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated.

Maxilliped I (Figure 40-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented, with 3,5,4+6,7 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite two-segmented, terminal segment with 14 natatory setae.

Maxilliped II (Figure 40-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments broader than in first maxilliped, with 2,2,1+2,5 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite 2-segmented, terminal segment with 15 natatory setae.

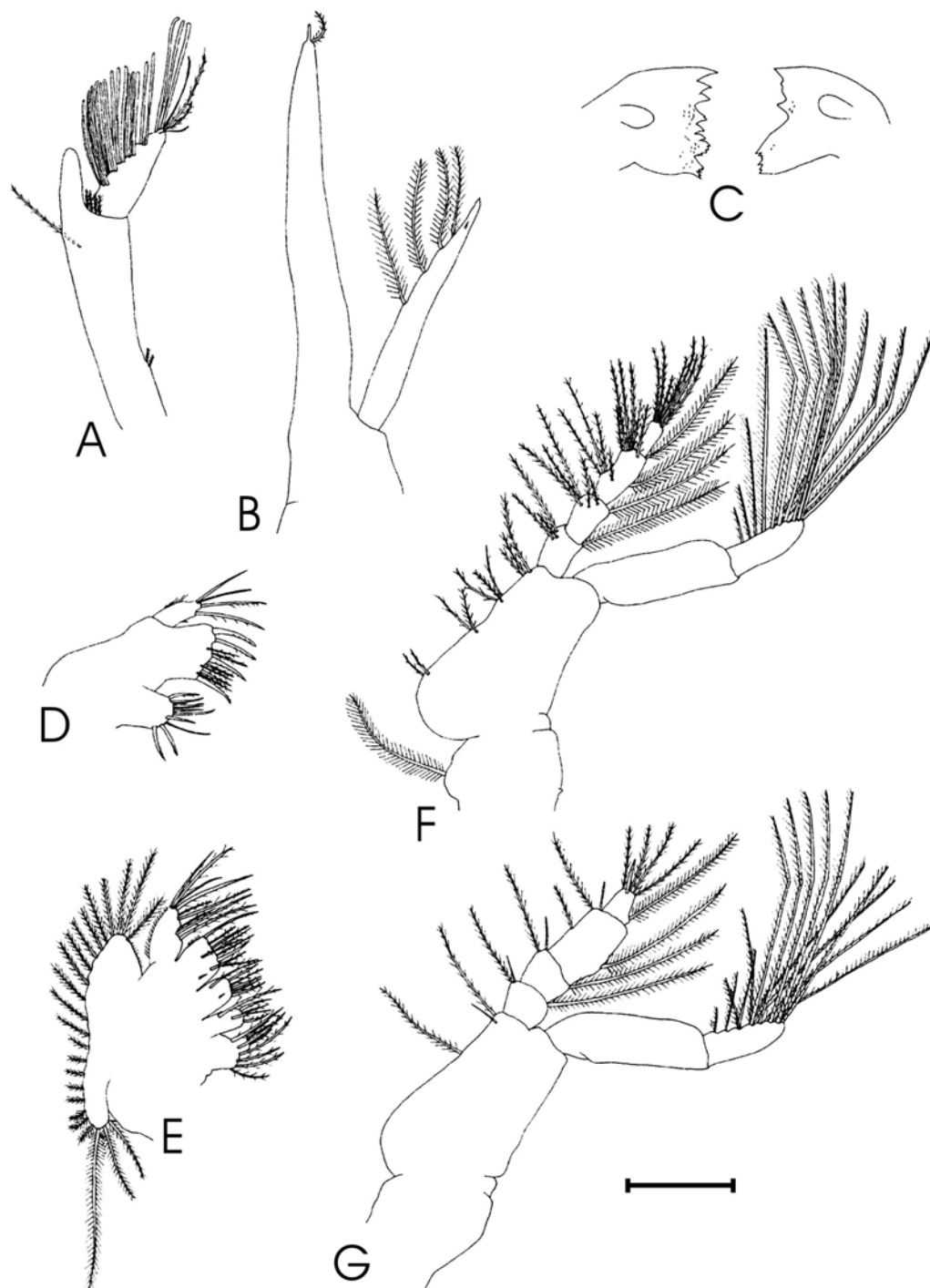


Figure 40. *Petrolisthes caribensis* WERDING, 1983. Second zoea; Appendages: A) antennula, B) antenna, C) mandibles, D) maxillula, E) maxilla, F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

***Petrolisthes columbiensis* Werding, 1983**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First Zoea (Figure 41-A) – CL = 1.6 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins smooth, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine about 2.7 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.4 times carapace length, with about 5 spinules on ventral surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 41-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded process on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, number of pairs of setulose setae not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 41-B) – slightly wider than long, with 4 pairs of setulose setae on dorsal surface, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid with smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

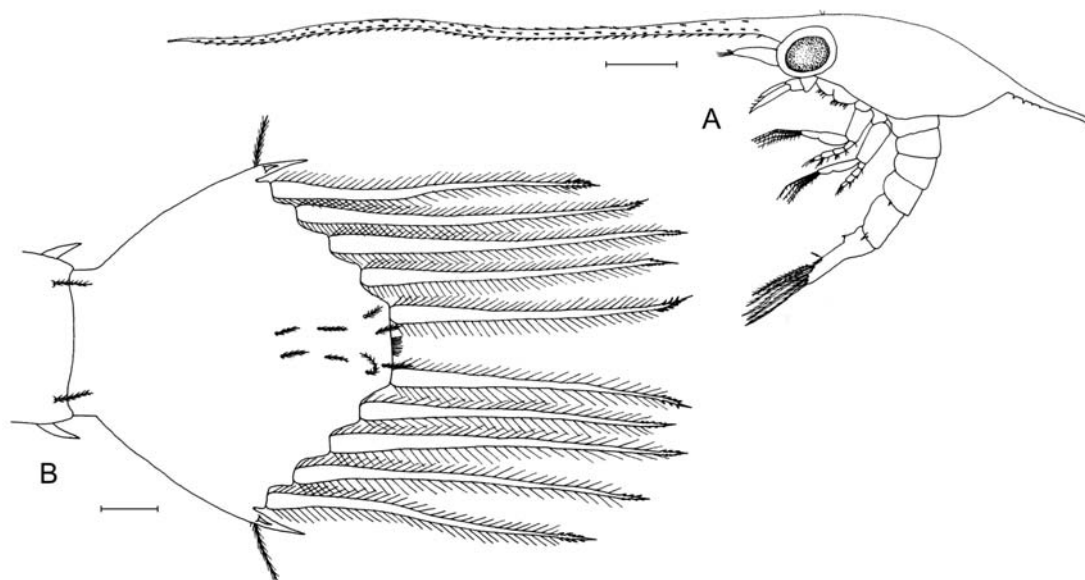


Figure 41. *Petrolisthes columbiensis* WERDING, 1983. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 42-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 42-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 3 setulose seta on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 42-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 42-D) - coxal endite with 8 setulodenticulate setae, basal endite with 9 denticulate setae. Endopodite with 4 setae (2 setulose and 2 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 42-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 42-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,4,4+5,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 42-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and setulodenticulate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

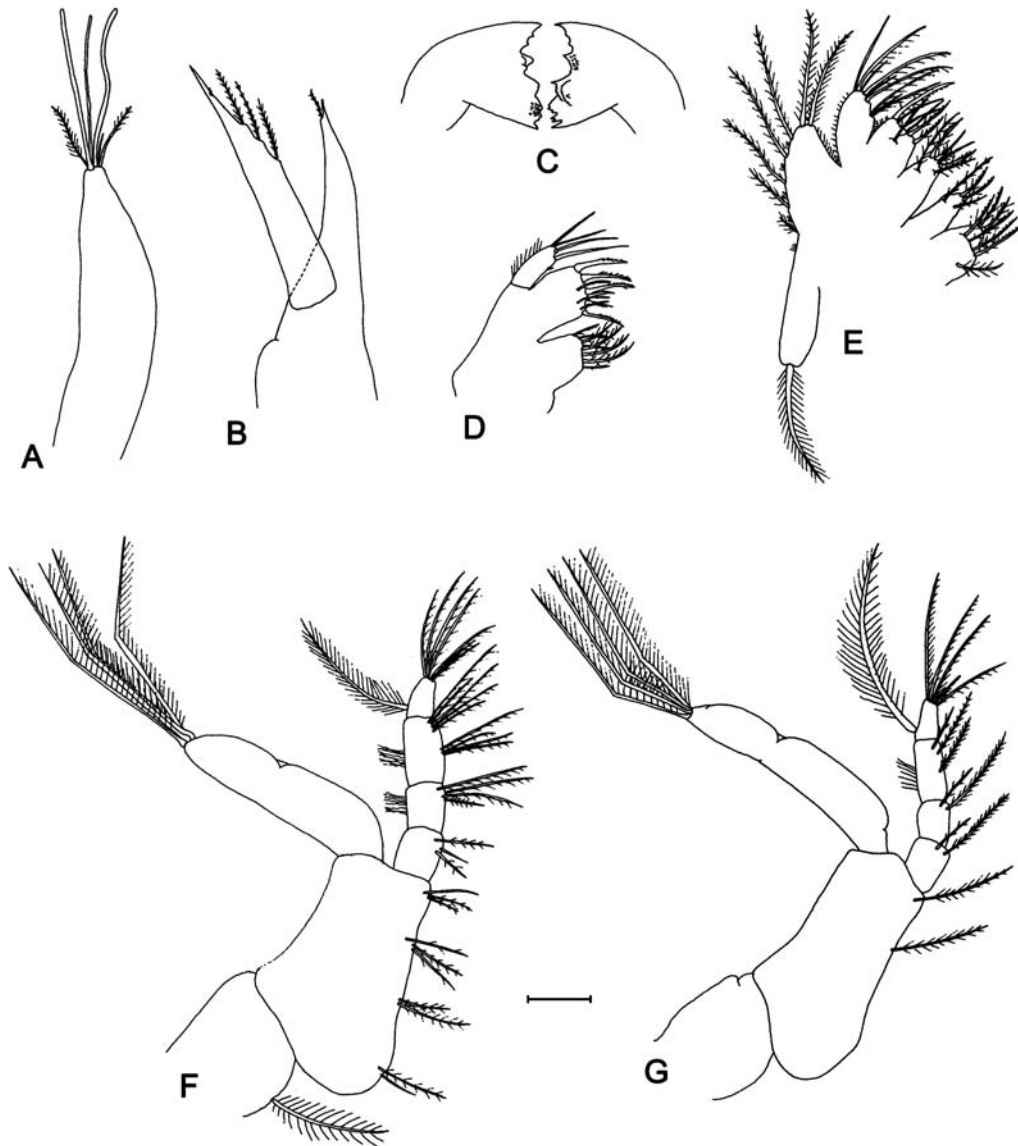


Figure 42. *Petrolisthes columbiensis* WERDING, 1983. First zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes dissimulatus* GORE, 1983**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 43-A) – CL = 1.7 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins smooth, with 4 spinules on posterior margin of carapace. Rostral spine about 5 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 1.4 times carapace length, with about 24 spinules on ventral surface, about 11 on outer lateral surface and about 20 nobs on dorsal surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 43-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 43-B) – slightly wider than long. Number of pairs of setulose setae dorsally not noted, small spinules on posterior margin, placed as illustrated. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

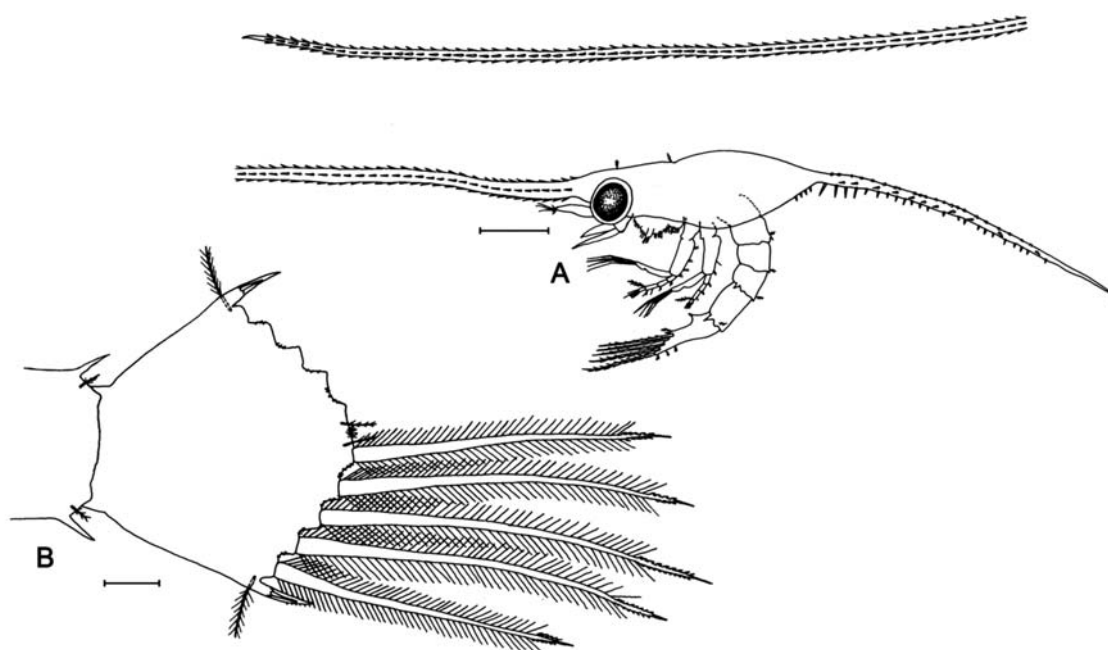


Figure 43. *Petrolisthes dissimulatus* GORE, 1983. First zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm and B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 44-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (1 setulose, 2 simple).

Antenna (Figure 44-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.9 times as long as endopodite, with 2 setulose setae on distal third and 1 spinule subterminally. Endopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 44-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 44-D) - coxal endite with 8 setae (5 setulodenticulate and 3 denticulate), basal endite with 9 denticulate setae. Endopodite with 3 setae (2 setulose, 1 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 44-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+5 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 44-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3, 3, 2+3, 7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 44-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 1,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and apparently simple) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

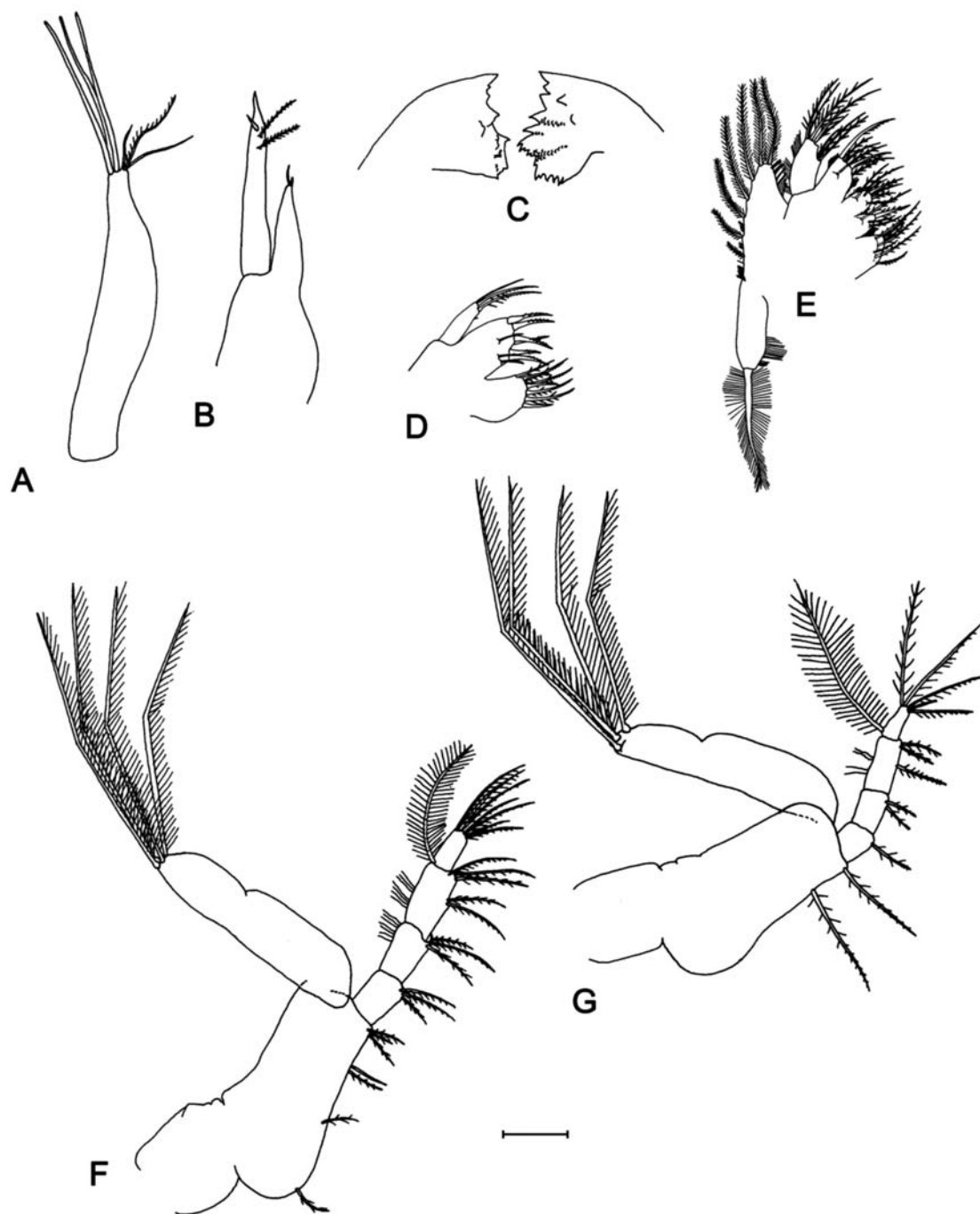


Figure 44. *Petrolisthes dissimulatus* GORE, 1983. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes edwardsii* (DE SAUSSURE, 1853)**

Origin of specimens – Ecuador, Eastern Pacific.

First zoea (Figure 45-A) – CL – 1.8 mm. Typically porcellanid, presence of pairs of dorsal setae on carapace not noted; ventrolateral margin smooth, with 2 spinules on posterior margin of carapace. Rostral spine about 5 times carapace length, with about 6 rows of acute forwardly directed spinules. Posterior spines about carapace length, with 1 row of acute spinules ventrally and small nobs laterally and dorsally. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 45-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 45-B) – slightly wider than long, with 3 pairs of setulose setae on dorsal surface; no spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

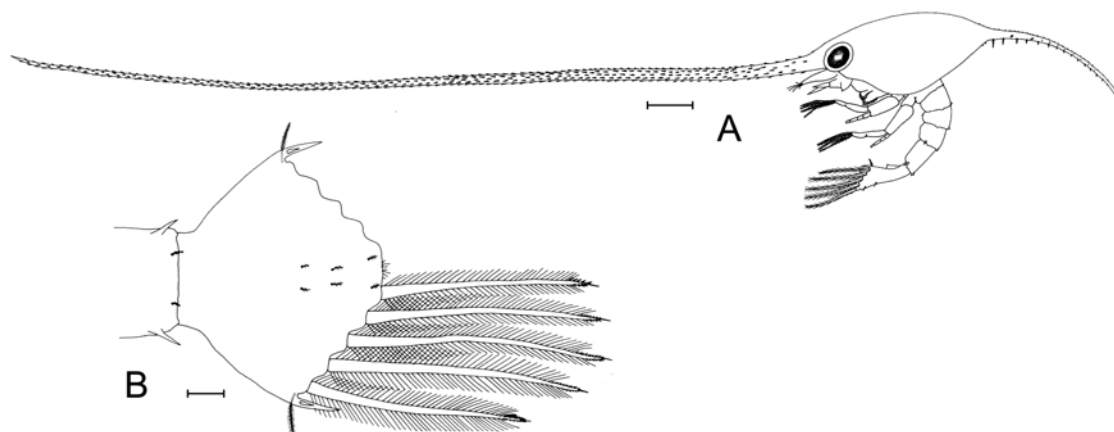


Figure 45. *Petrolisthes edwardsii* (DE SAUSSURE, 1853). First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm and B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 46-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae.

Antenna (Figure 46-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.5 times as long as endopodite, with 2 setulose setae on inner margin and 1 spinule subterminally on lateral margin. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 46-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 46-D) - coxal endite with 6 setae, basal endite with 9 setae. Endopodite with 2 setae (1 simple and 1 denticulate) terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 46-E) - coxal endite with 6 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+3 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on endopodite, scaphognathite and endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 46-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+2+2 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,5 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 46-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 1,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and apparently serrate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

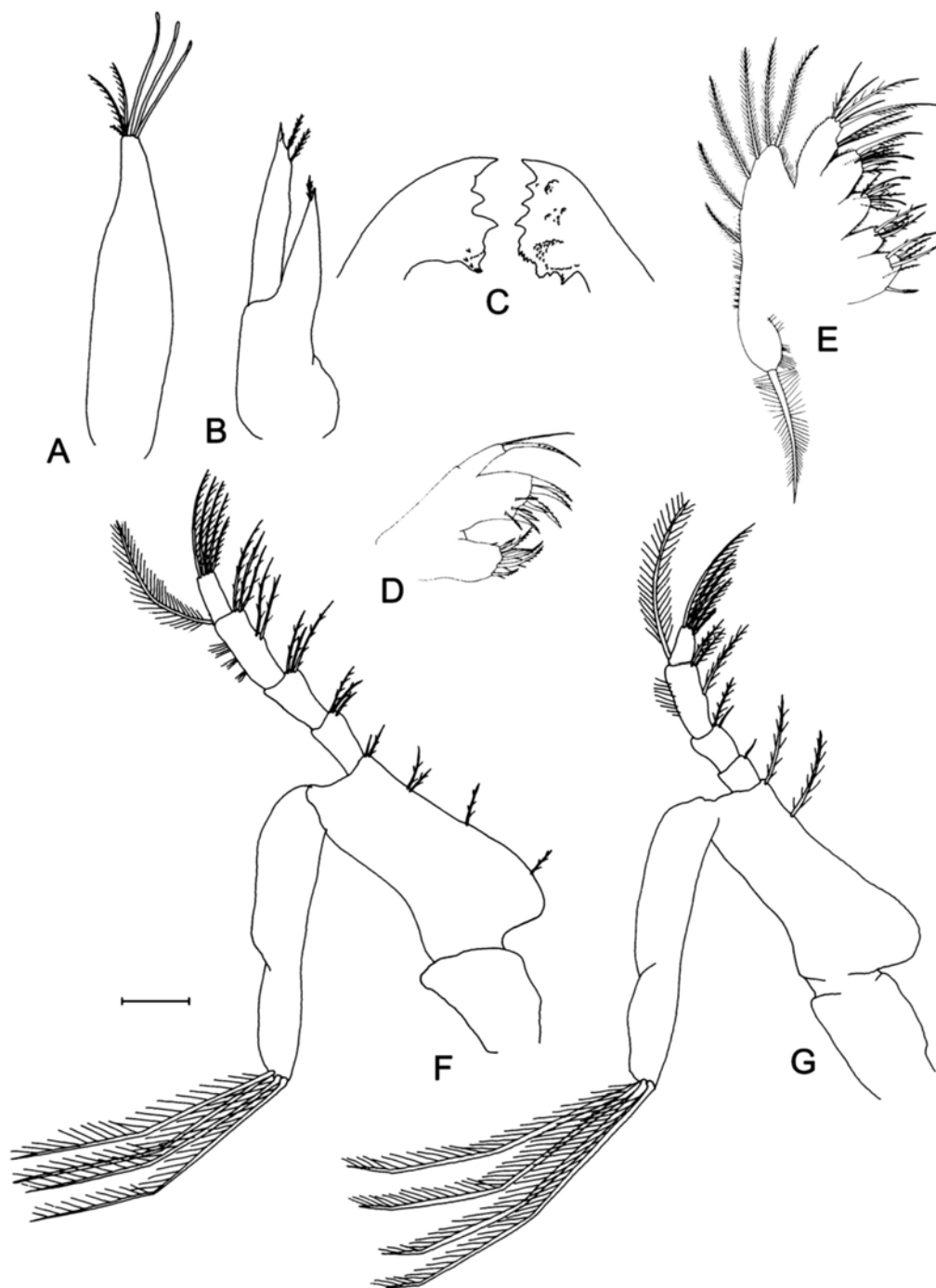


Figure 46. *Petrolisthes edwardsii* (DE SAUSSURE, 1853). First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bars: 0.1 mm.

***Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”)**

Origin of specimens – Golfo de Morrosquillo, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 47-A) – CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine 3.7 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 1.1 times carapace length, with numerous spinules on ventral surface, lateral and dorsal surface unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 47-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded process on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae dorsally on somites 4 and 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 47-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

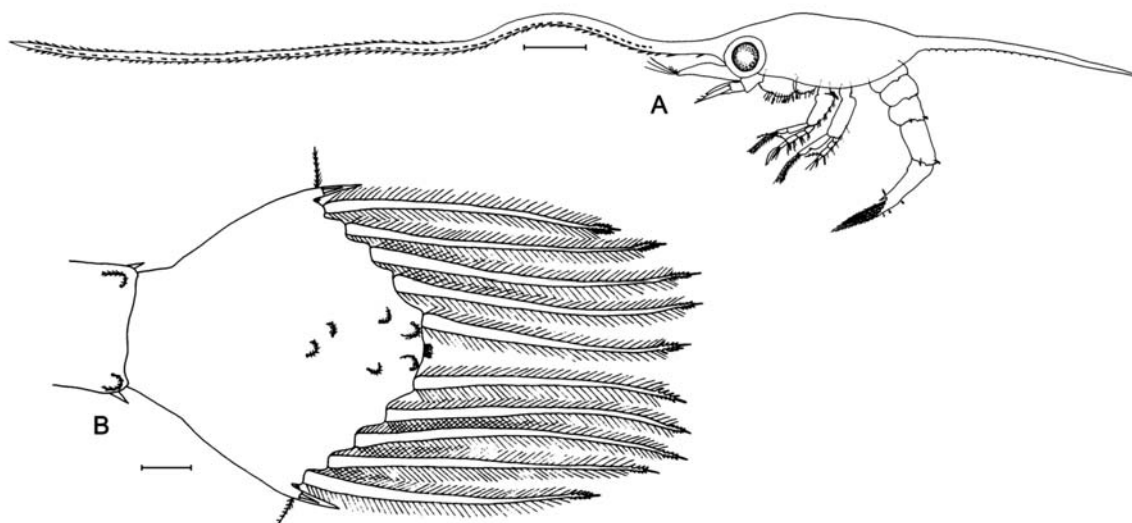


Figure 47. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”). First Zoea; Habitus and telson: habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm, B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 48-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 48-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.3 times as long as endopodite, with 3 setulose setae on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 48-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 48-D) - coxal endite with 8 setae (3 setulose, 5 setulodenticulate), basal endite with 9 setae (3 setulose and 6 setulodenticulate). Endopodite with 4 setulose setae terminally and 1 spinule subterminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 48-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+7 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Presence of microtrichiae not noted.

Maxilliped 1 (Figure 48-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3, 4, 3+5, 7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 48-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus short and serrate) on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

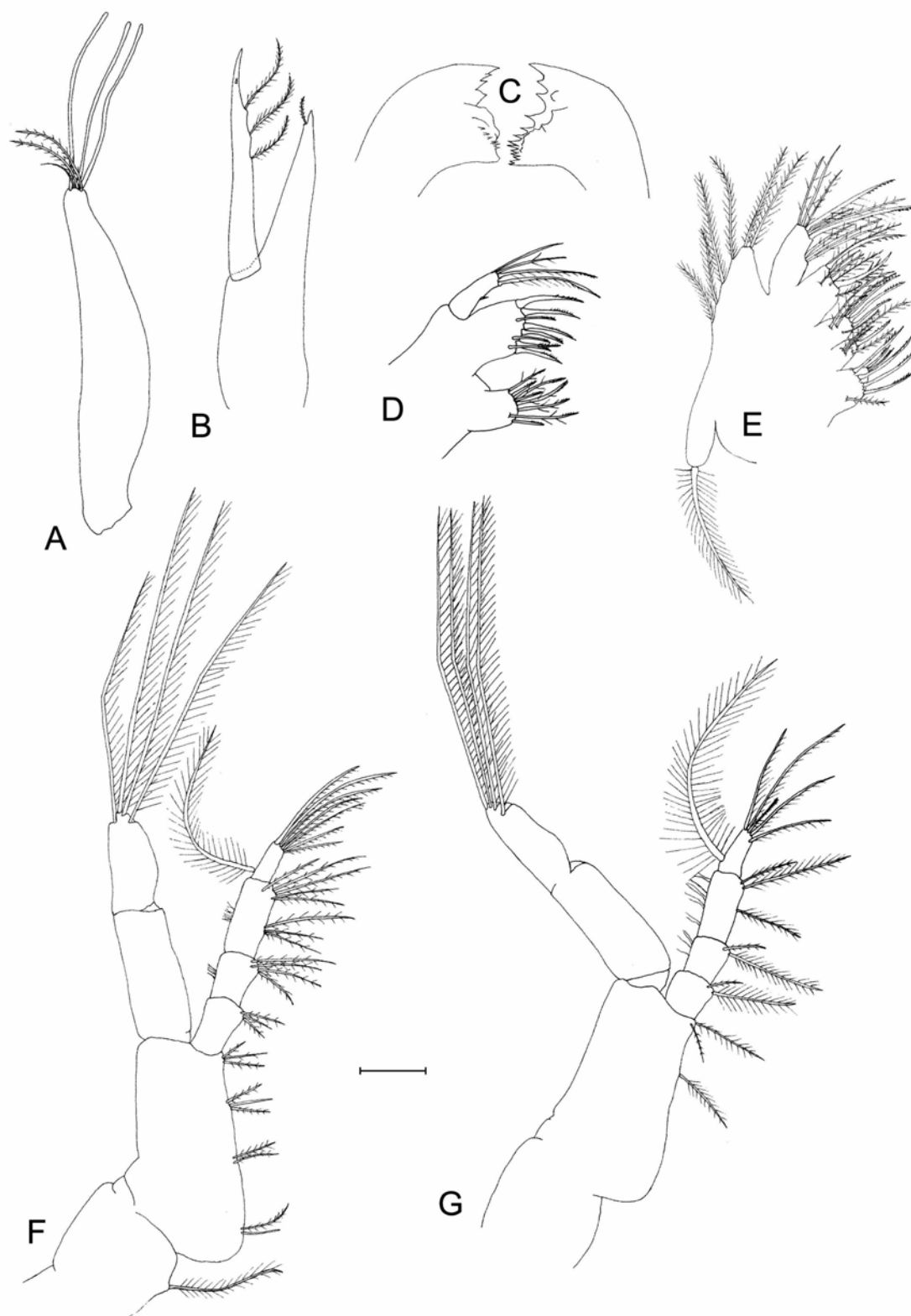


Figure 48. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “stripes”): First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph „spots“)**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 49-A) - CL = 1.5 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine 4 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.9 times carapace length, with about 7 spinules on ventral surface, lateral and dorsal surface unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 49-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 49-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

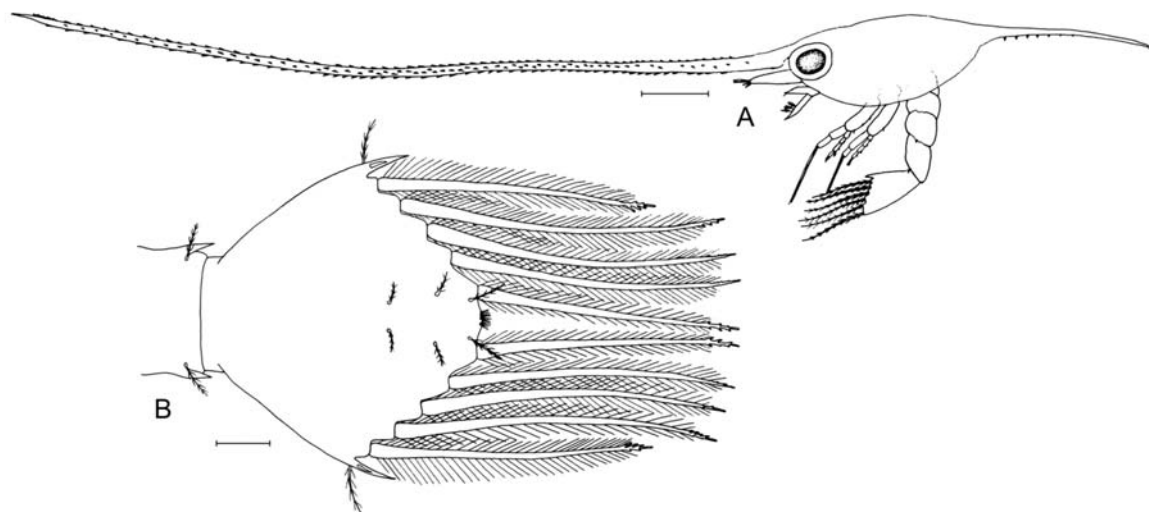


Figure 49. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 50-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 50-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.5 times as long as endopodite with 3 setulose setae on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 50-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 50-D) - coxal endite with 8 setae, basal endite with 9 setae (3 setulose and 6 setulodenticulate). Endopodite with 4 setulose setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 50-E) - coxal endite with 6 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 5 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 2+6 setulose setae. Scaphognathite with 7 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 50-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,4,3+5,6 setulose setae on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 50-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus short and serrate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

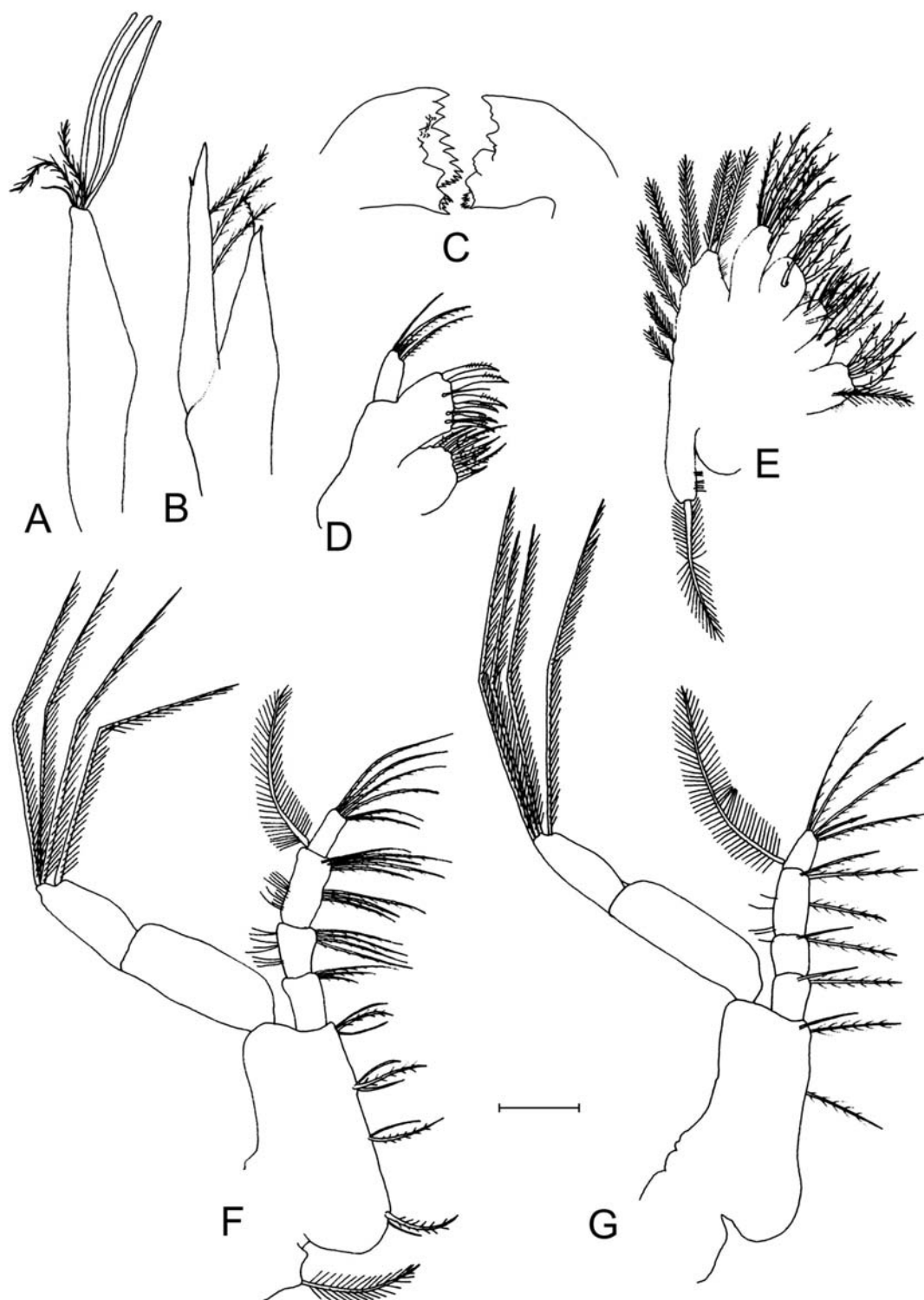


Figure 50. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). First Zoea; Appendages: A) antennule; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 51-A) – CL = 2.3 mm. Typically porcellanid, number of pairs of setae on dorsal surface of carapace not noted, ventrolateral margin smooth, posterior margins without spinules. Rostral spine 4.9 times as long as carapace, armed densely with small, forwardly directed spinules. Posterior spines about half of carapace length, with 4 downwardly directed spinules..

Abdomen (Figure 51-A) – constituted by 5 somites, lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules at least on somite 5, dorsal setae at least on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 51-B) - about 1.1 times as wide as long, lateral spines simple accompanied by a pair of setulose setae on ventral surface. 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, 1 short setulose seta on central prominence. 4 pairs of short setulose setae on dorsal surface of telson, placed as illustrated.

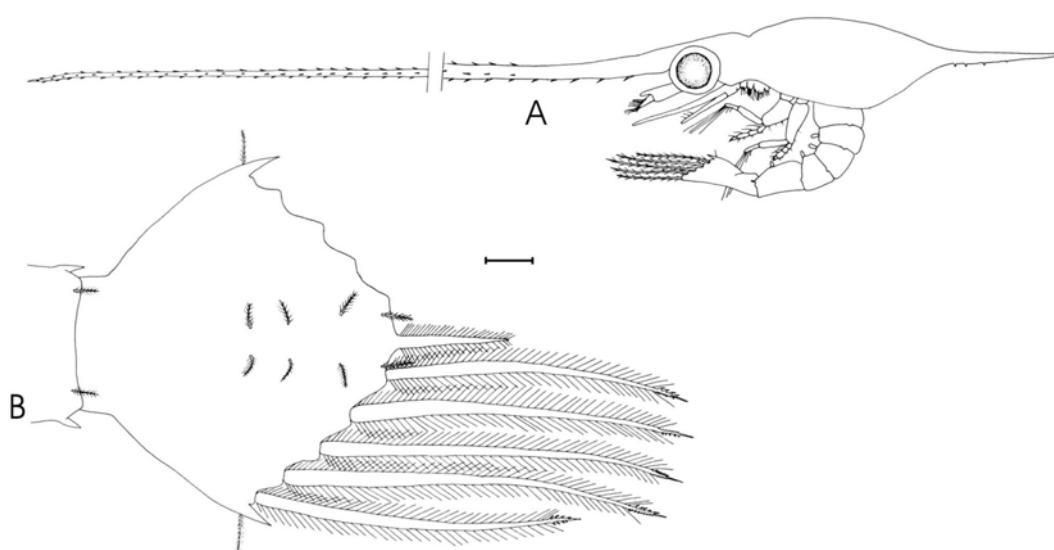


Figure 51. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). Second Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 52-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 0.3 times as long as exopodite. Protopodite with 1 long and 4 short setulose setae next to articulation of exopodite and 2 short setulose setae medially, placed as illustrated. Exopodite with 6 groups of aesthetascs (4+4+3+3+2+3) and 4 terminal setae, 1 of them long and setulose, the other 3 short and simple.

Antenna (Figure 52-B) - biramous, endopodite about 1.5 times as long as exopodite, with 1 subterminal setulose seta. Exopodite with 3 setulose setae and 1 minute subterminal spinule, on inner margin respectively.

Mandibles (Figure 52-C) – asymmetrically dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (Figure 52-D) - similar to in first zoea. Endopodite with 1+3 setae on inner margin and microtrichiae on outer margin. Coxal endite with 7 setae, basal endite with 9 setae. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 52-E) - endopodite unsegmented with 2+2+2 setae on inner margin. Coxal endite with 10 and 5 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 11 and 10 setae on proximal and distal lobe, respectively. Scaphognatite with 19 plumose setae on outer margin and 5 setulose setae proximally. Microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated.

Maxilliped I (Figure 52-F) - coxopodite with 1 setulose seta. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented, with 3,4,3+5,7 setae. All segments with 1 setulose seta on outer margin. Exopodite incompletely 2-segmented, with 14 natatory setae.

Maxilliped II (Figure 52-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments wider than in first maxilliped, with 2,2,1+2,5 setae. All segments with 1 long setulose seta on outer margin. Exopodite 2-segmented, terminal segment with 14 natatory setae.

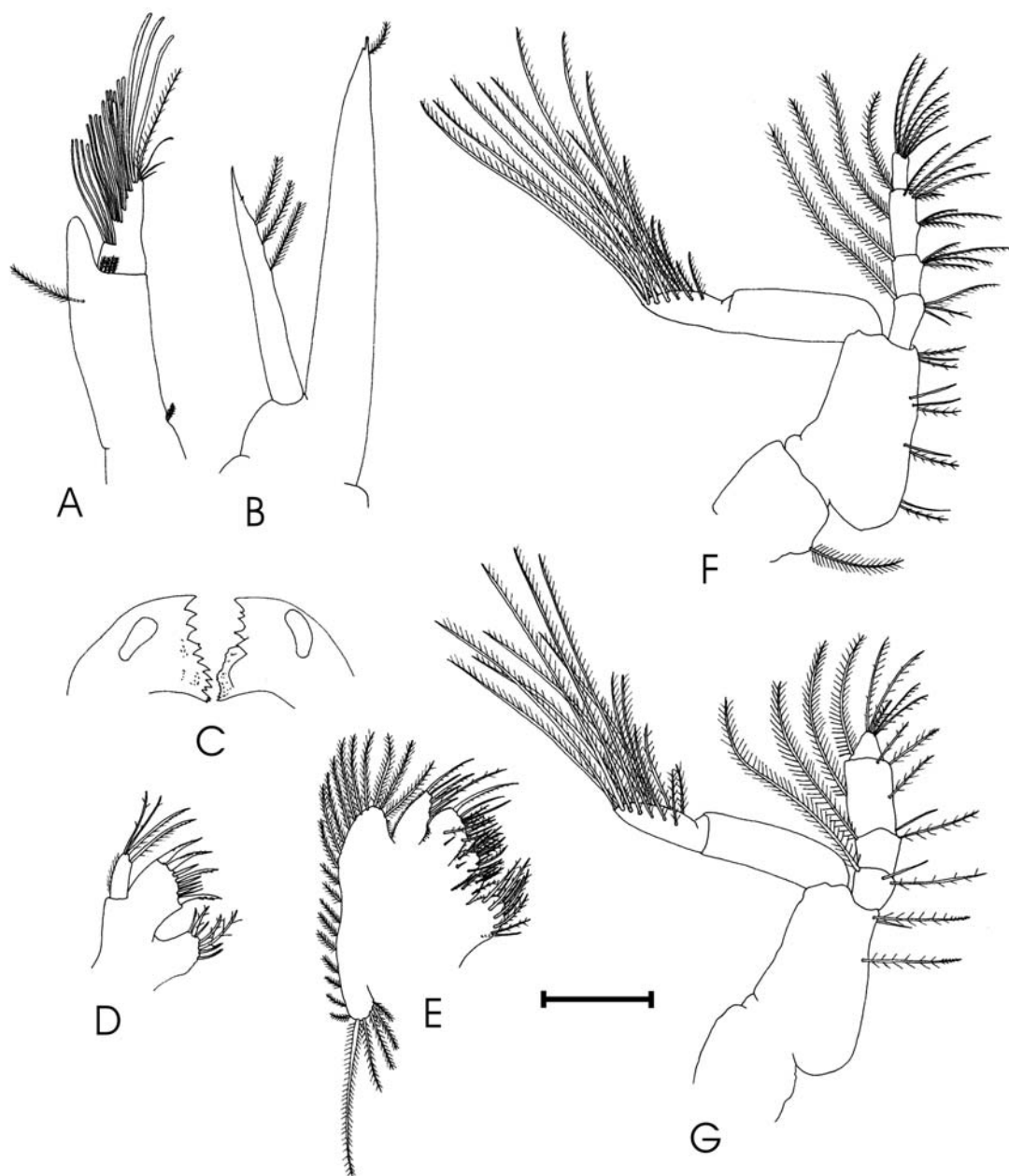


Figure 52. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (colour morph “spots”). Second Zoea; Appendages: A) antennule; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

***Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (Eastern Pacific)**

Origin of specimens – Ecuador, Eastern Pacific

First zoea (Figure 53-A) – CL – 1.7 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins smooth, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine about 4.3 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.8 times carapace length, with about 20 spinules on ventral surface, laterally unarmed and with some nobs on dorsal surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 53-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 53-B) – slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae on dorsal surface, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid with smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

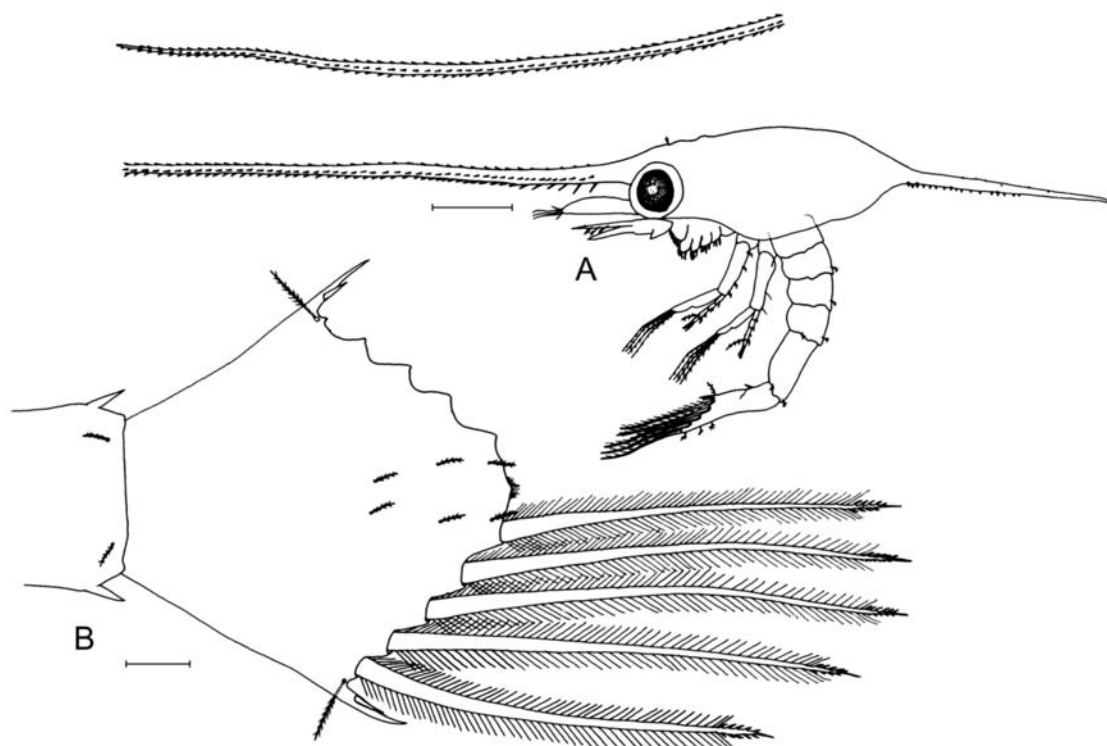


Figure 53. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (Eastern Pacific). First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 54-A) – uniramous and unsegmented with 3 unequal aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 54-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.8 times as long as endopodite, with 3 setulose seta on distal half and 1 spinule subterminally. Endopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 54-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 54-D) - coxal endite with 8 setulodenticulate setae, basal endite with 9 setae (3 setulodenticulate and 6 denticulate). Endopodite with 4 setae (1 setulose, 2 setulodenticulate and 1 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 54-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 8 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 54-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,3+5,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 54-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and setulodenticulate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

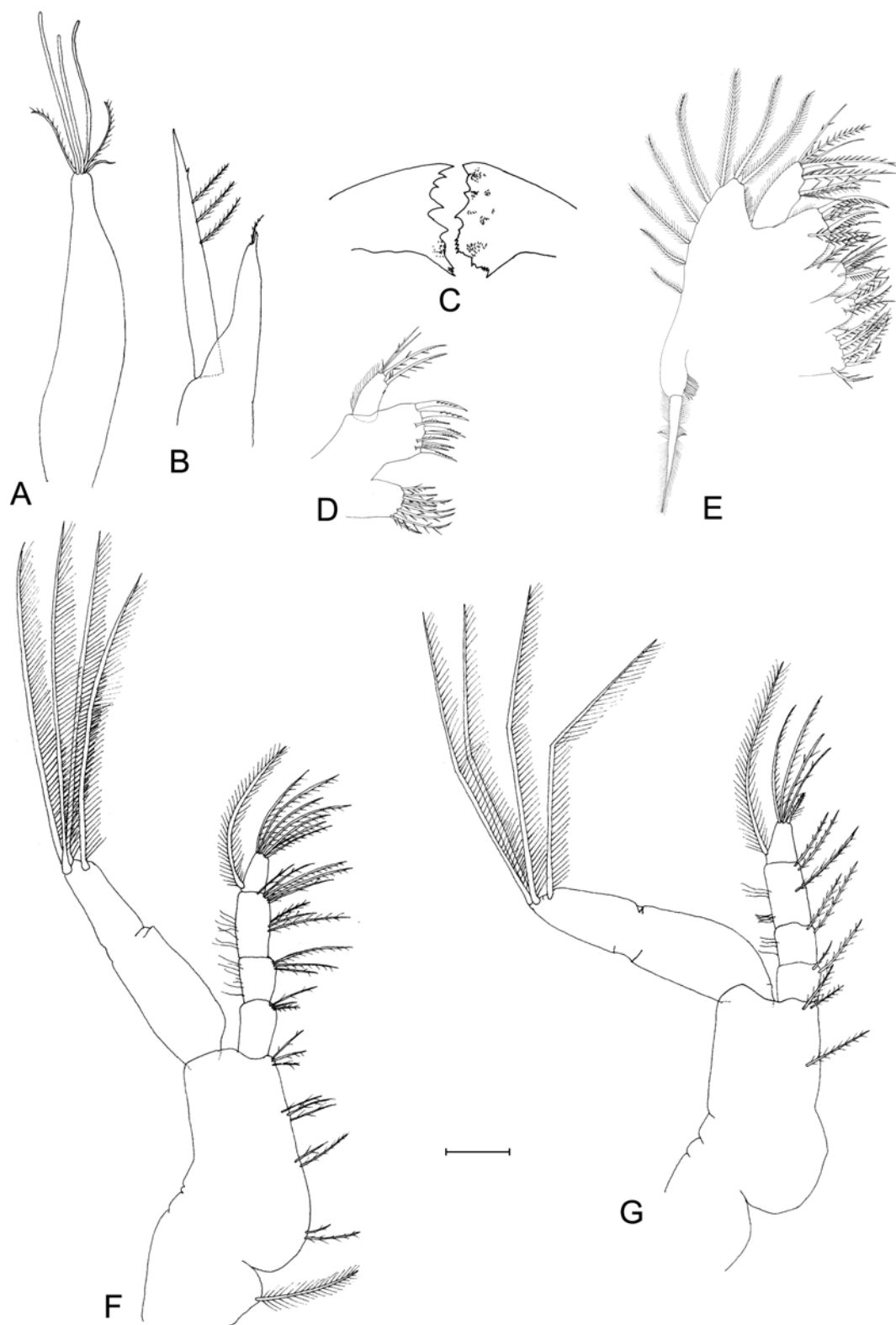


Figure 54. *Petrolisthes galathinus* (BOSC, 1802) (Eastern Pacific). First Zoea; Appendages: A) antennule; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes haigae* CHACE, 1962**

Origin of specimens – Ecuador, Eastern Pacific.

First zoea (Figure 55-A) – CL = 1.8 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins smooth, with 2 spinules on posterior margin of carapace. Rostral spine about 3.8 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about carapace length, with spinules on ventral and lateral surface, and about 10 nobs proximally on dorsal surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 55-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 55-B) – slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae on dorsal surface, small spinules on posterior margin, placed as illustrated. Lateral telson spines bifid, smaller tip on dorsal surface, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

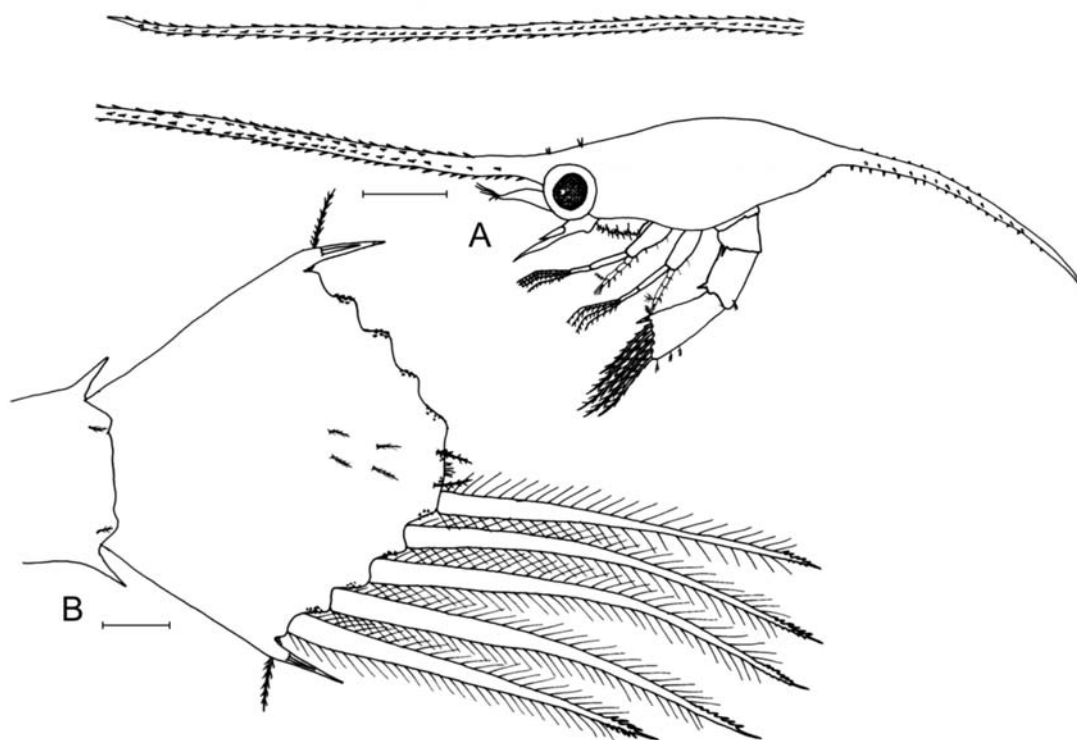


Figure 55. *Petrolisthes haigae* CHACE, 1962. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm and B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 56-A) – uniramous und unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (1 short and simple; and 2 longer and setulose).

Antenna (Figure 56-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.5 times as long as endopodite, with 1 setulose seta subterminally on inner margin and 1 spinule subterminally on outer margin. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 56-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 56-D) - coxal endite with 8 setae (1 setulose, 4 setulodenticulate and 3 denticulate). Basal endite with 9 denticulate setae (6 strong marginally and 3 small on lateral surface). Endopodite with 3 setae (1 simple, 2 setulose) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 56-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+2+4 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 56-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,6 setulose setae and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 56-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 1,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and denticulate) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; no microtrichiae on outer margins of articles. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.



Figure 56. *Petrolisthes haigae* CHACE, 1962. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes jugosus* (STREETS, 1872)**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 57-A) – CL – 1.33 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margin serrate, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine about twice carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.5 times carapace length, with about 6 spinules on ventral margin. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 57-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 57-B) – as long as wide. 3 pairs of setulose setae dorsally. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; presence of microtrichiae on central prominence not noted. Anal spine present.

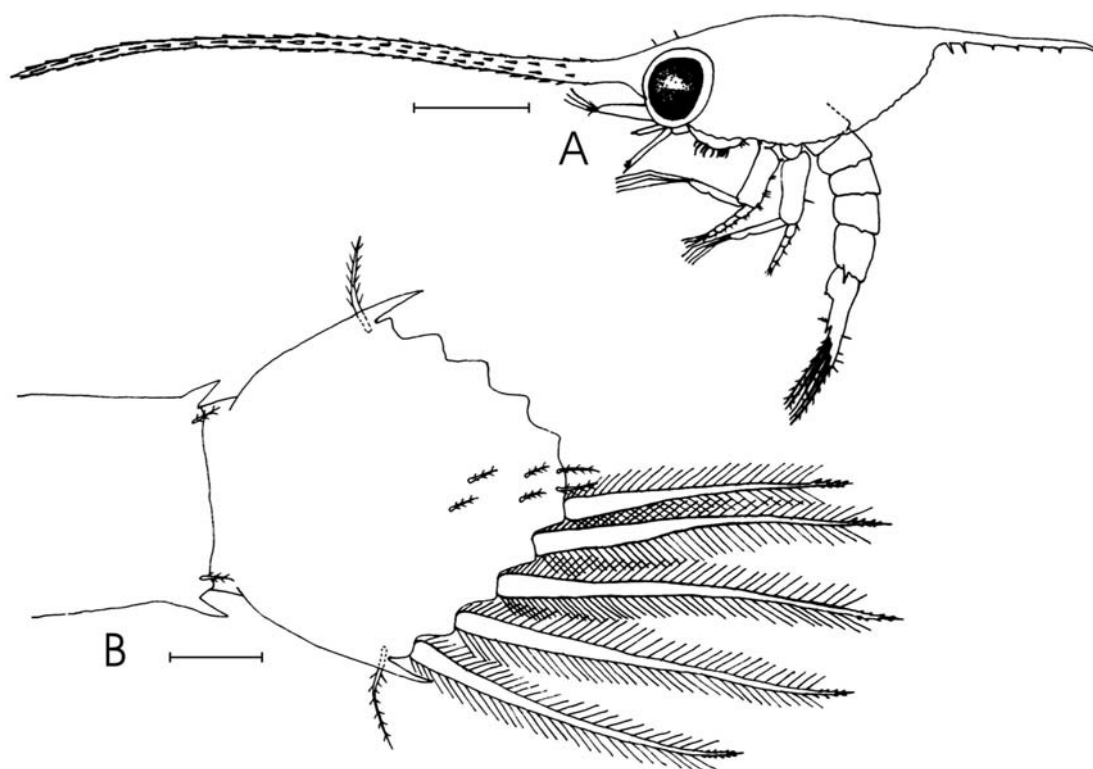


Figure 57. *Petrolisthes jugosus* (STREETS, 1872). First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 58-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 58-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.7 times as long as endopodite, with 2 setulose seta on distal third and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 58-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 58-D) - coxal endite with 8 denticulate setae, basal endite with 9 denticulate setae. Endopodite with 4 setae (2 setulose, 2 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 58-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 5 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 58-F) - coxopodite with 2 setulose setae on inner margin and with hooklike process dorsally. Basipodite ventrally with 2+2+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,7 setulose setae on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 58-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and simple) on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

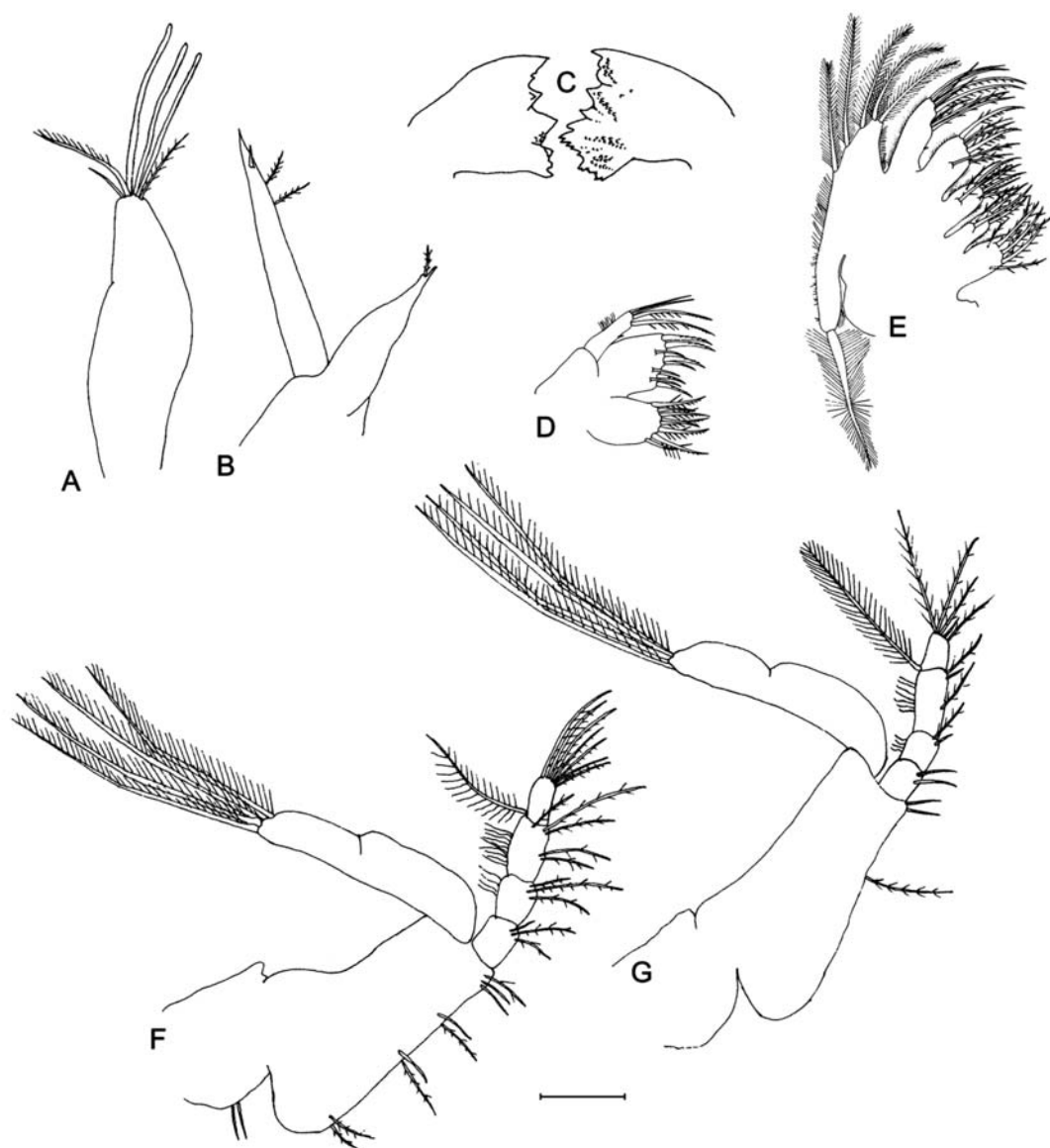


Figure 58. *Petrolisthes jugosus* (STREETS, 1872). First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes lewisi* (GLASSELL, 1936)**

Origin of specimens – Ecuador, Eastern Pacific.

First zoea (Figure 59-A) – CL = 1.3 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins serrate, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine about twice carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules on ventral and lateral surface, dorsally unarmed. Posterior spines about 0.5 times carapace length, unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 59-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 59-B) – slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae on dorsal surface, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.



Figure 59. *Petrolisthes lewisi* (GLASSELL, 1936). First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view (setae of right side not drawn). Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 60-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 60-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.4 times as long as endopodite, with 1 setulose seta on distal third and 1 spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 60-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 60-D) - coxal endite with 8 setae (5 setulodenticulate and 3 denticulate), basal endite with 9 setae (3 setulodenticulate and 6 denticulate). Endopodite with 4 setulose setae terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 60-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 60-F) - coxopodite with 2 setulose setae on inner margin and with hooklike process dorsally. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 60-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and apparently simple) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; no microtrichiae on outer margins of articles. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

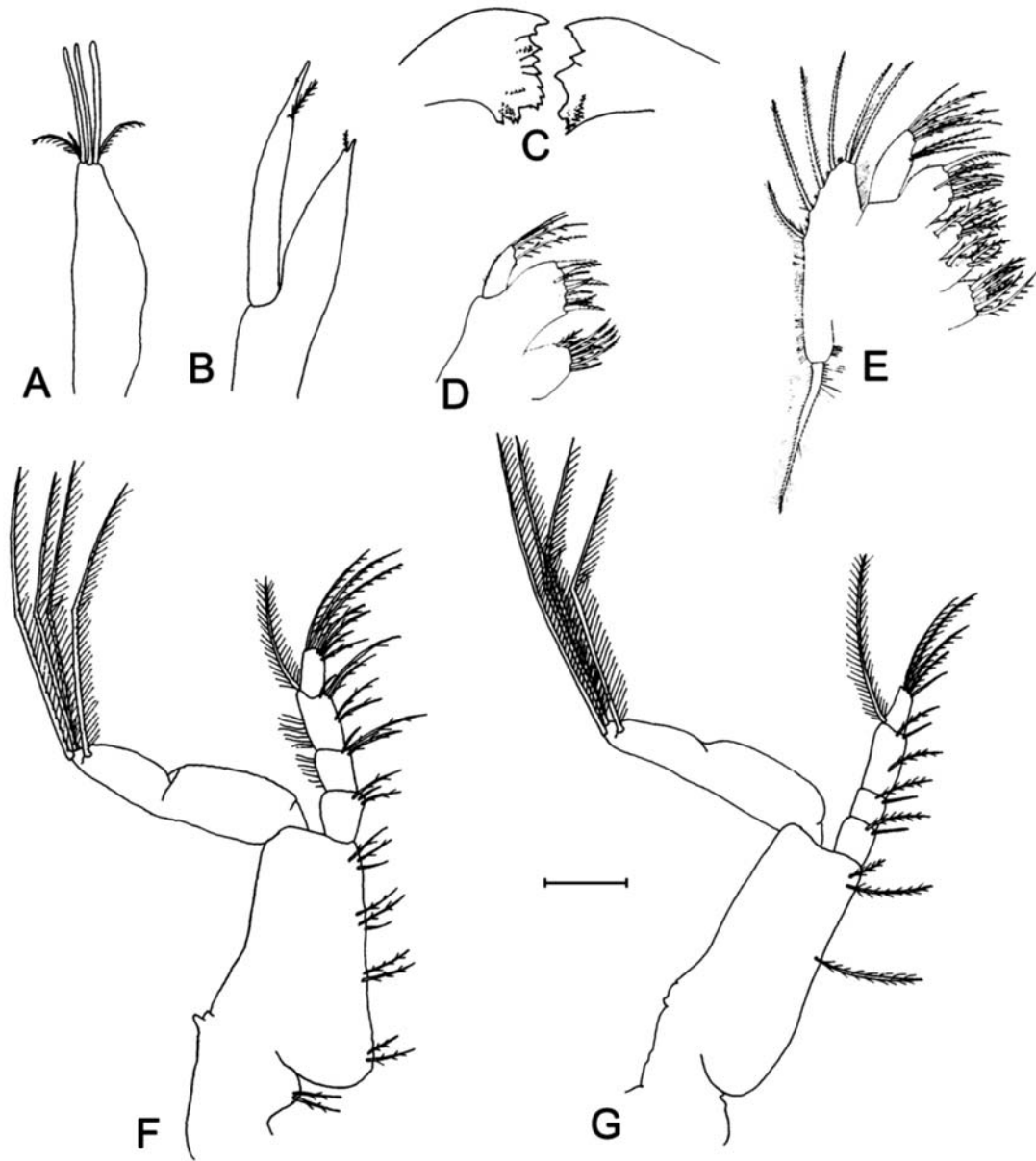


Figure 60. *Petrolisthes lewisi* (GLASSELL, 1936). First Zoa; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes marginatus* STIMPSON, 1859**

Origin of specimens – Golfo de Morrosquillo, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 61-A) – CL = 1.6 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margins of carapace without spinules. Rostral spine about 4.9 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 1.5 times carapace length, with about 14 spinules on ventral surface, about 16 spinules on outer lateral surface and about 20 nobs on dorsal surface. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 61-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites, lateral spinules on somites 4 and 5, a pair of setulose setae dorsolaterally on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 61-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, small spinules on posterior margin, placed as illustrated. Lateral telson spines bifid, smaller tip dorsally, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.



Figure 61. *Petrolisthes marginatus* STIMPSON, 1859. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 62-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 62-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite twice as long as endopodite, with 3 setulose setae on distal third and a minute spinule subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 62-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 62-D) - coxal endite with 8 setae (4 setulose, 4 setulodenticulate), basal endite with 8 setae (4 small and 4 larger serrate). Endopodite with 3 setulose setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 62-E) - coxal endite with 6 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 62-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,6 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of ischium, merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 62-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 1,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus short and serrate) on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

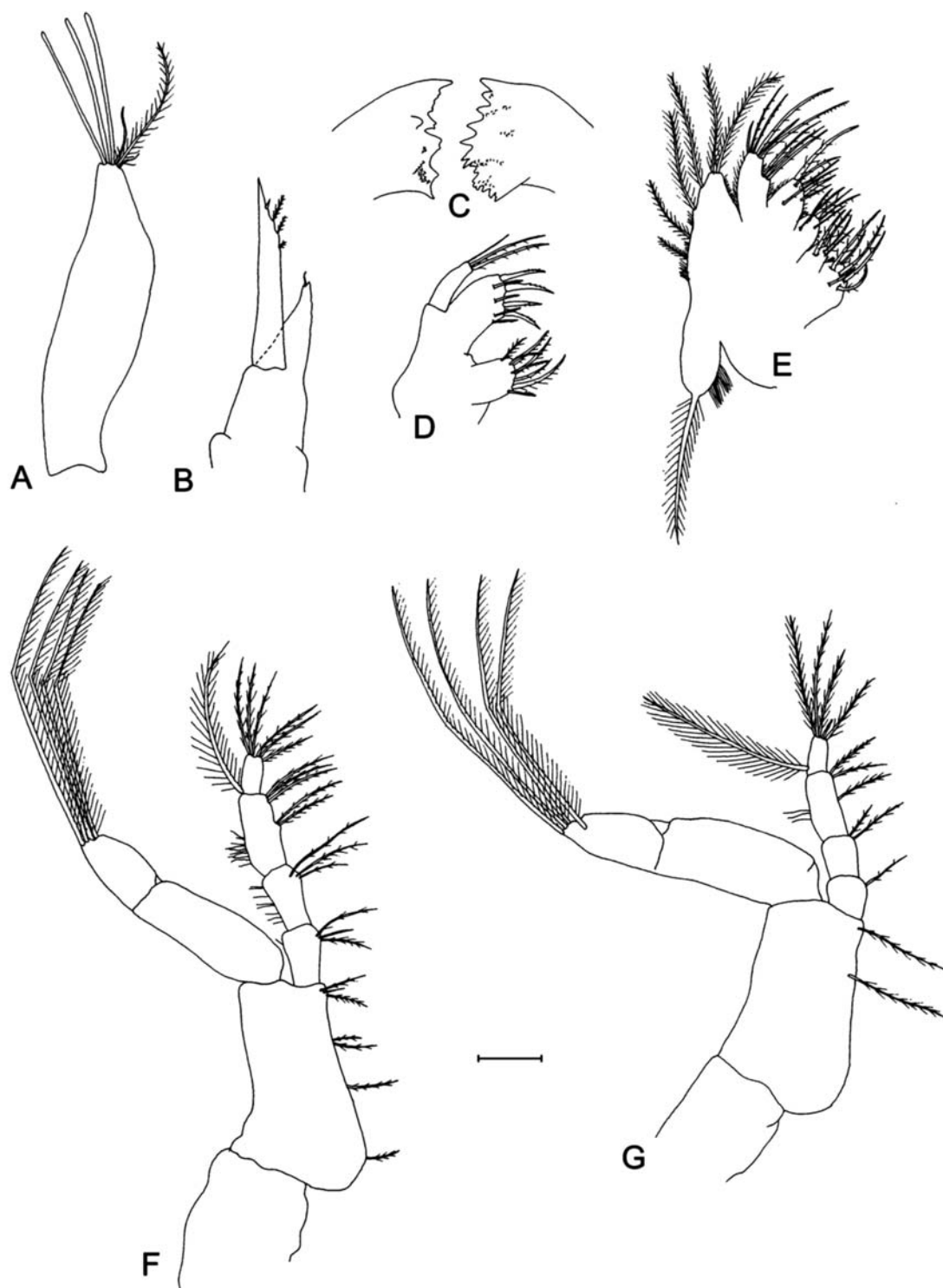


Figure 62. *Petrolisthes marginatus* STIMPSON, 1859. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes ortmanni* NOBILI, 1901**

Origin of specimens – Ecuador, Eastern Pacific

First zoea (Figure 63-A) – CL = 1.3 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins serrate, posterior margins of carapace without spinules. Rostral spine about 1.8 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules on ventral and lateral surface, dorsally unarmed. Posterior spines about 0.5 carapace length, unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 63-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, number of pairs of setulose setae not noted, present on somites 4 and 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 63-B) – slightly wider than long, number of pairs of dorsal setulose setae not noted, at least one, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

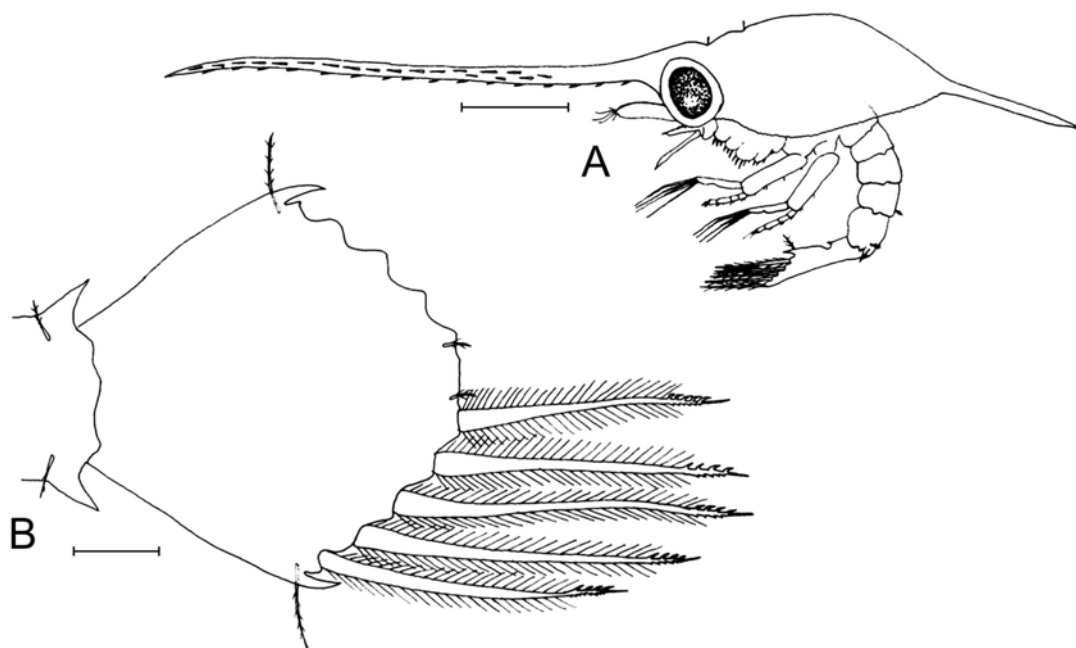


Figure 63. *Petrolisthes ortmanni* NOBILI, 1901. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 64-A) – uniramous with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 64-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.4 times as long as endopodite, with 1 setulose seta subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 64-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 64-D) - coxal endite with 8 setulodenticulate setae, basal endite with 9 denticulate setae. Endopodite with 4 setae (2 setulose and 2 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 64-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 7 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 64-F) - coxopodite with 2 setulose setae on inner margin and a hooklike process on outer margin. Basipodite with 2+2+3+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 64-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and apparently simple) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

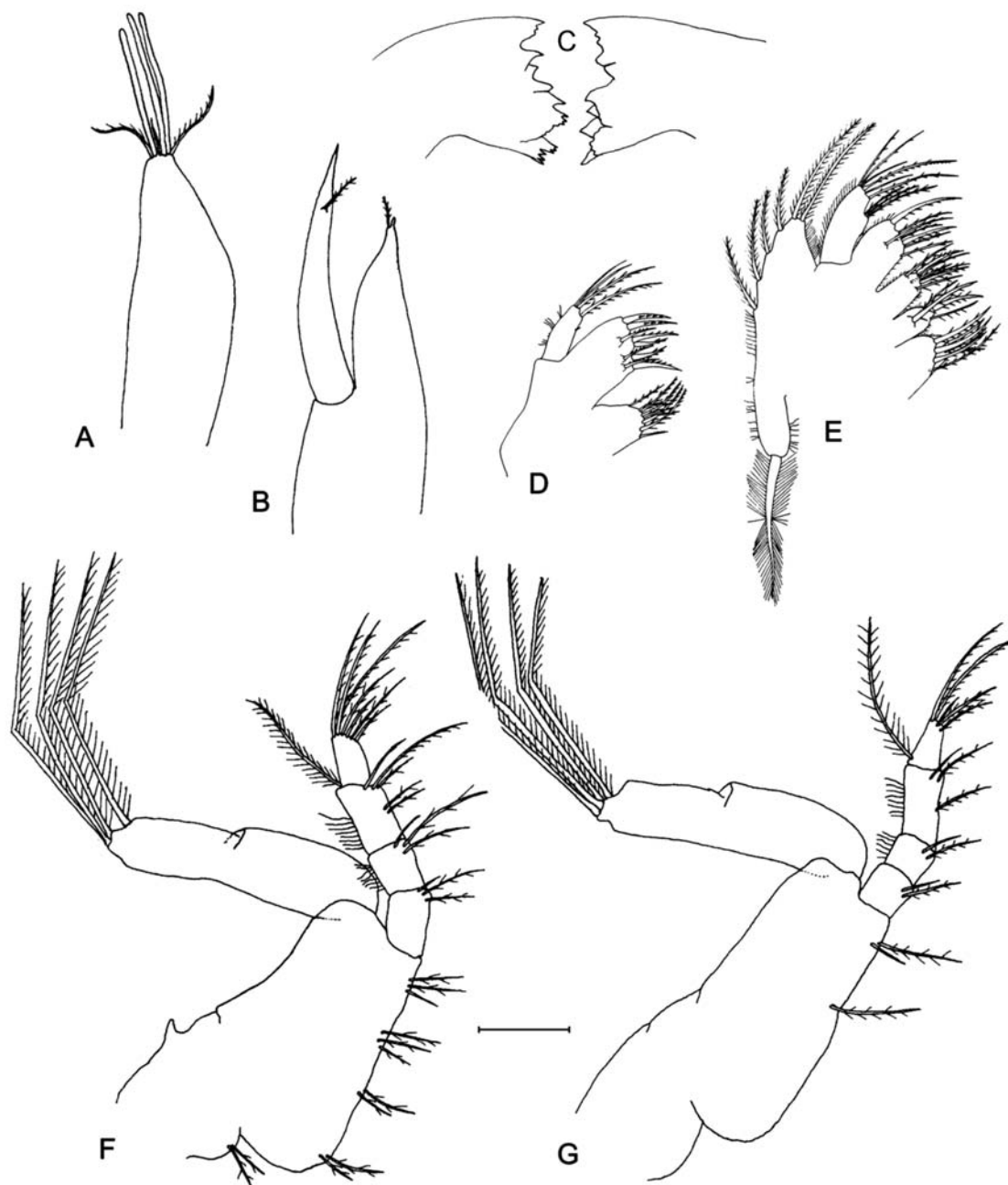


Figure 64. *Petrolisthes ortmanni* NOBILI, 1901. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bars: 0.1 mm.

***Petrolisthes quadratus* BENEDICT, 1901**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 66-A) – CL = 1.3 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margin of carapace without spinules. Rostral spine twice carapace length, unarmed. Posterior spines about carapace length, unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 66-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 66-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, small spinules on posterior margin. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

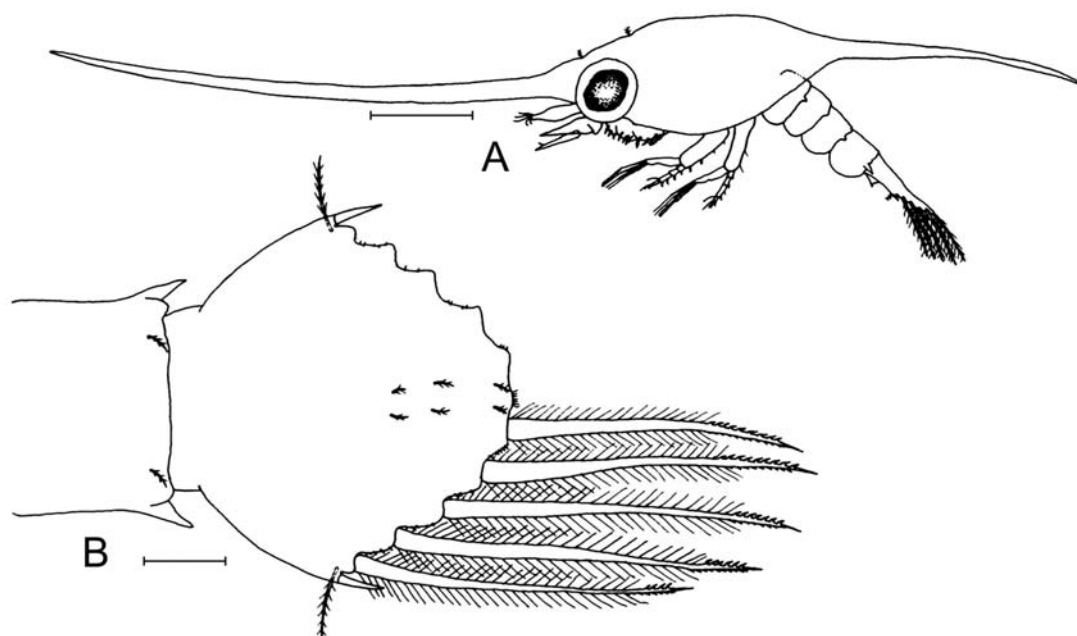


Figure 65. *Petrolisthes quadratus* BENEDICT, 1901. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 66-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 3 setae (2 setulose, 1 simple).

Antenna (Figure 66-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about 1.5 times as long as endopodite, with 1 setulose seta on distal third and 1 spinule subterminally. Endopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 66-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 66-D) - coxal endite with 8 setae, basal endite with 9 setae (3 setulodenticulate and 6 denticulate). Endopodite with 4 setae (2 setulose, 2 simple) terminally and 1 spinule on inner margin; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 66-E) - coxal endite with 7 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 6 and 7 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 5 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichia on both rami and on endites.

Maxilliped 1 (Figure 66-F) - coxopodite with 1 setulose seta on inner margin and with hooklike process dorsally. Basipodite with 2+2+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,7 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 66-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,1+2,5 setae (1 seta on dactylus conspicuously short and apparently simple) on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

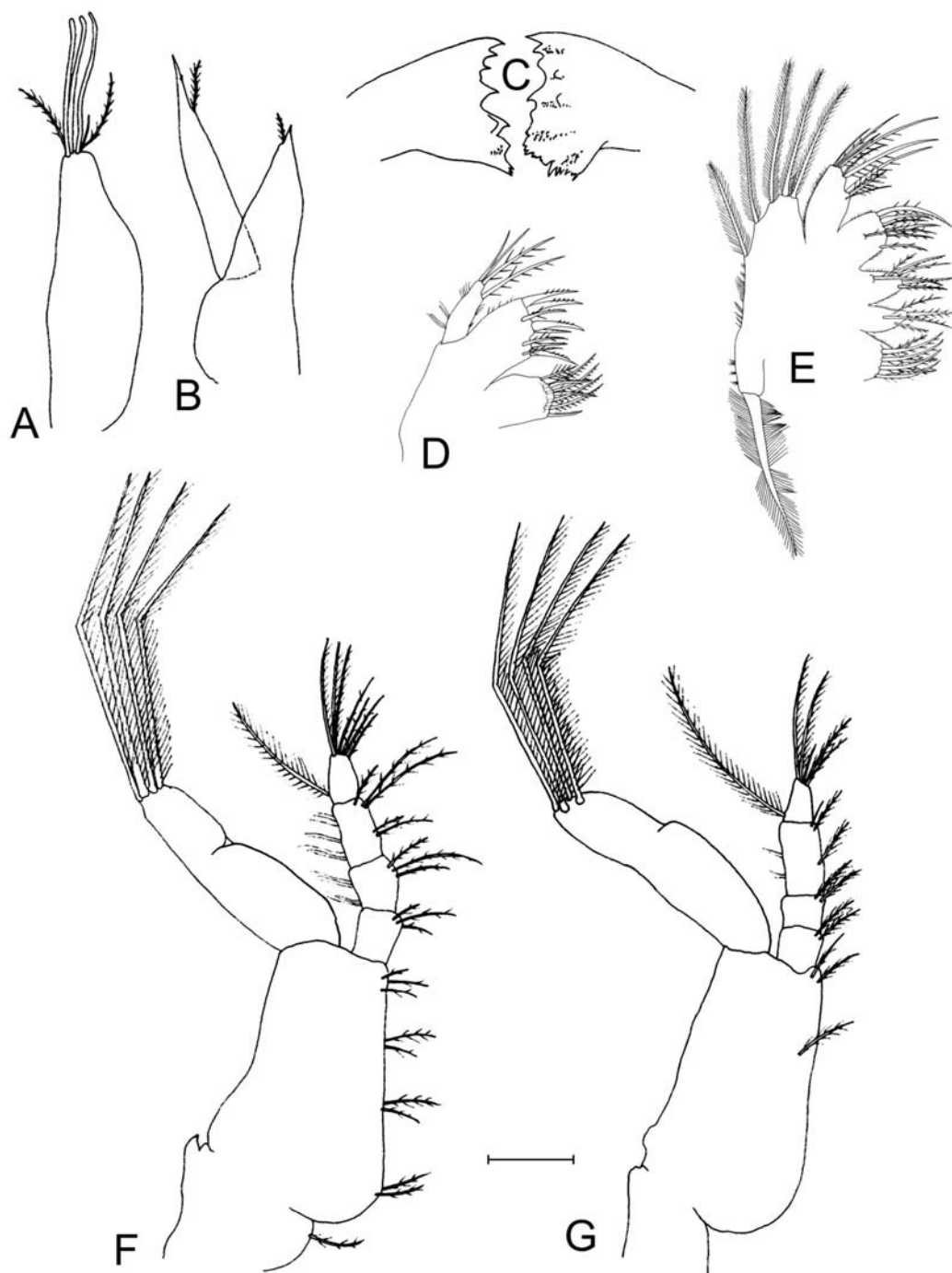


Figure 66. *Petrolisthes quadratus* BENEDICT, 1901. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

***Petrolisthes rosariensis* WERDING, 1978**

Origin of specimens – Islas del Rosario, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 67-A) - CL = 1.6 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setulose setae dorsally; ventrolateral margins unarmed, posterior margins of carapace without spinules. Rostral spine 3.9 times carapace length, with numerous acute forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.5 times carapace length, with about 7 spinules on ventral surface, lateral and dorsal surface unarmed. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 67-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somites 4 and 5, number of pairs of setulose setae on somites not noted, present on somite 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 67-B) - slightly wider than long. 3 pairs of setulose setae dorsally, no small spinules on posterior margin. Lateral telson spines bifid, smaller tip on outer lateral margin, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

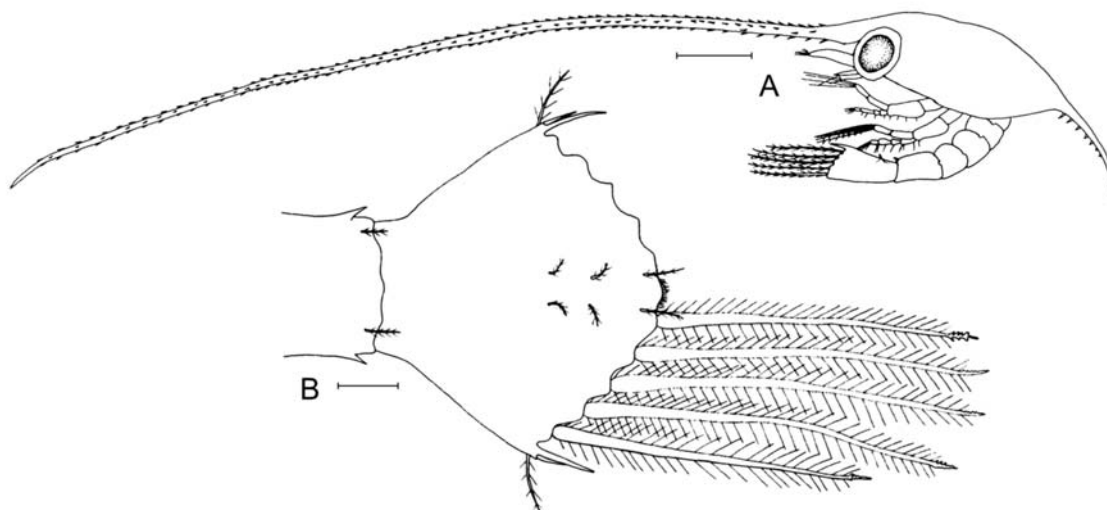


Figure 67. *Petrolisthes rosariensis* WERDING, 1978. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 68-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs, and 4 setae (2 setulose, 2 simple).

Antenna (Figure 68-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about twice as long as endopodite, with 3 setulose setae on distal half and 2 spinules subterminally. Endopodite fused to protopodite with 1 setulose seta subterminally.

Mandibles (Figure 68-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 68-D) - coxal endite with 7 setae (3 setulose, 4 setulodenticulate), basal endite with 9 setae (3 setulose and 6 setulodenticulate). Endopodite with 4 setulose setae terminally; no microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 68-E) - coxal endite with 6 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 5 and 6 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite with 3+6 setulose setae. Scaphognathite with 6 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on both rami and on endites, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 68-F) - coxopodite unarmed. Basipodite with 2+1+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,2+3,5 setulose setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 68-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setulose setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 1,2,1+2,5 setae on inner margin and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on dorsal margin of propodus-carpus. Exopodite incompletely 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

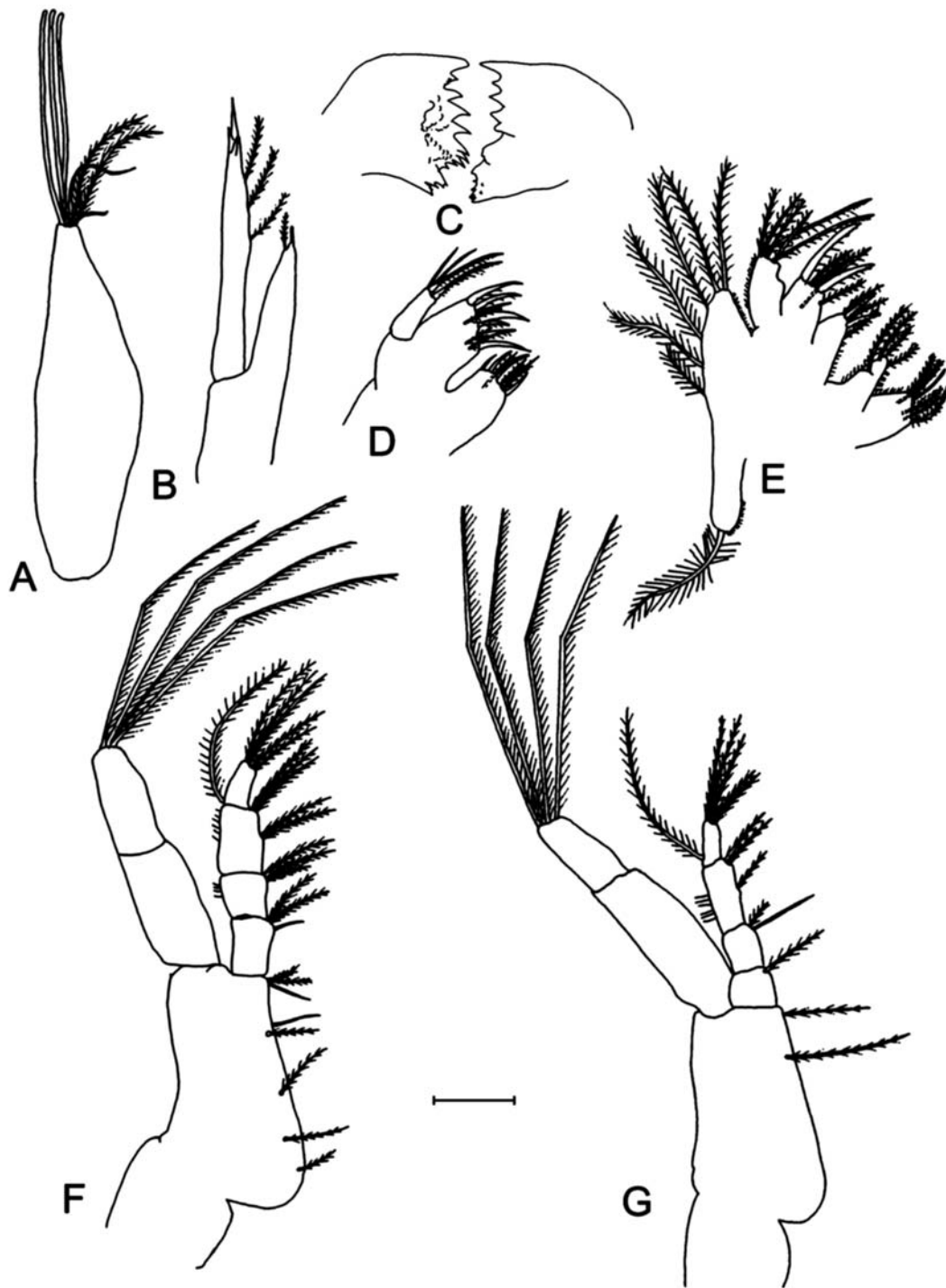


Figure 68. *Petrolisthes rosariensis* WERDING, 1978. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.1 mm.

Second zoea (Figure 69-A) - CL = 2.5 mm. Typically porcellanid, number of pairs of setae on dorsal surface of carapace not noted, ventrolateral margins smooth, posterior margins without spinules. Rostral spine 3.2 times as long as carapace, armed densely with small, forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.3 times carapace length, with 3 downwardly directed spinules.

Abdomen (Figure 69-A) – constituted by 5 somites, lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spinules on somite 5, at least somite five with a pair of dorsal setae, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 69-B) - about 1.15 times as wide as long, lateral spines simple accompanied by a pair of setulose setae on ventral surface. 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin. 1 short setulose seta on central prominence. Four pairs of plumose setae on dorsal surface of telson, placed as illustrated.

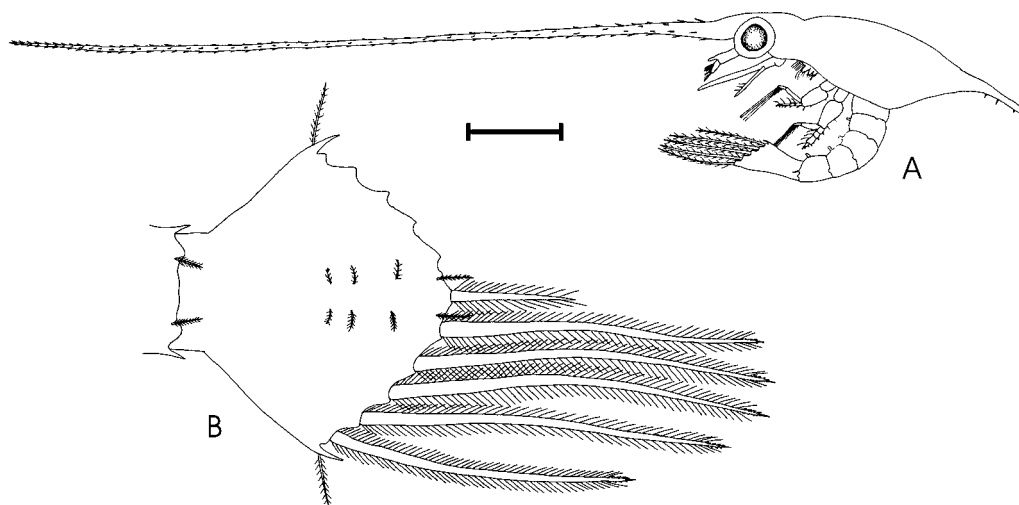


Figure 69. *Petrolisthes rosariensis* WERDING, 1978. Second Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 70-A) - biramous, endopodite simple, fused to protopodite, about 0.6 times as long as exopodite. Protopodite with 1 long and 4 short setulose setae next to exopodite and 2 short setulose setae medially, placed as illustrated. Exopodite with 6 groups of aesthetascs (4+4+3+3+2+3) and 4 terminal setae, 1 of them long and setulose.

Antenna (Figure 70-B) - biramous, endopodite about 1.5 times as long as exopodite, with 1 subterminal setulose seta. Exopodite with 3 lateral setulose setae and 2 small subterminal spinules.

Mandibles (Figure 70-C) – asymmetrically dentate processes with simple, unsegmented palps.

Maxillule (Figure 70-D) - basal endite with 10 processes, coxal endite with 9 setae. Endopodite with 4 setae and 1 short subterminal spinule.

Maxilla (Figure 70-E) - endopodite unsegmented with 3+1+3 setae. Coxal endite with 10 and 6 setae on proximal and distal lobe respectively. Basal endite with 11 and 9 setae on proximal and distal lobe respectively. Scaphognatite with 18 setulose setae on outer margin and 4 long setulose setae proximally. Groups of microtrichiae on margins of limb, placed as illustrated.

Maxilliped I (Figure 70-F) - coxopodite unarmed, basipodite with 1+1+2+2 setae. Endopodite 4-segmented, with 3,3,2+4,7 setae. All segments with 1 additional long setulose seta on outer margin. Exopodite incompletely 2-segmented, with 14 natatory setae.

Maxilliped II (Figure 70-G) - coxopodite unarmed. Basipodite with 1+1 setae on inner margin. Endopodite 4-segmented, segments broader than in first maxilliped, with 1,2,1+2,5 setae, merus carpus-propodus and dactylus with 1 additional long setulose seta on outer margin. Exopodite incompletely 2-segmented, with 14 natatory setae.

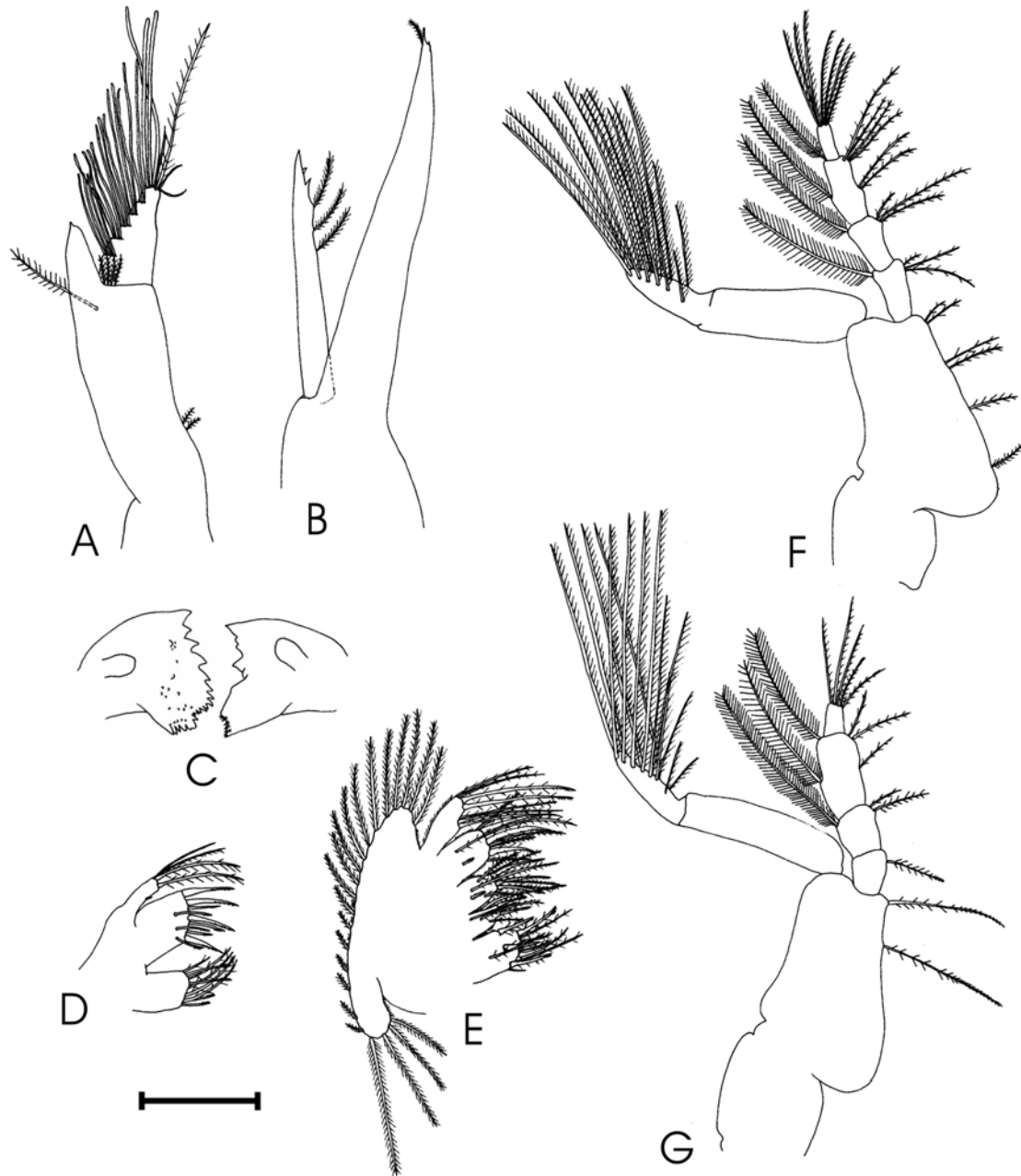


Figure 70. *Petrolisthes rosariensis* WERDING, 1978. Second Zoea; **Appendages:** A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bar: 0.2 mm.

***Petrolisthes tonsorius* HAIG, 1960**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 71-A) - CL = 1.35 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margins serrate, without spinules on posterior margins of carapace. Rostral spine about 2.9 times carapace length, armed allover with small spinules, 2 longer spinules proximally on ventral margin. Posterior spines about 1.7 times carapace length, armed ventrally with a row of spinules and dorsally with small nobs. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 71-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, pairs of setulose setae on somites 2-5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 71-B) – as long as wide. 3 pairs of setulose setae on dorsal surface. Lateral telson spines simple, accompanied ventrally by a setulose seta, 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair on central prominence; microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

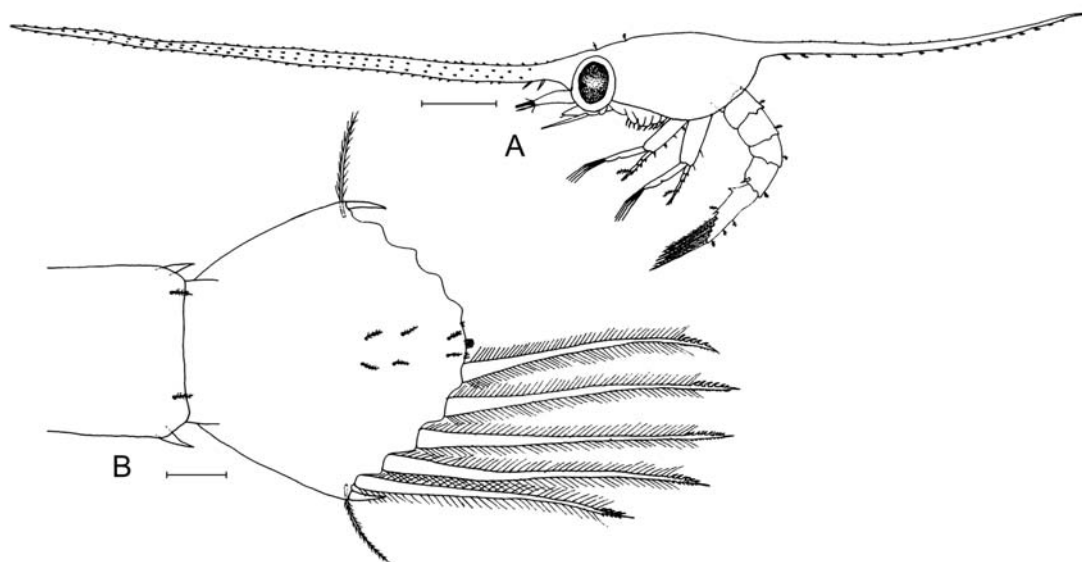


Figure 71. *Petrolisthes tonsorius* HAIG, 1960. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

***Petrolisthes tridentatus* STIMPSON, 1858, (Western Atlantic)**

Origin of specimens – Bay of Santa Marta, Colombia, Caribbean, Western Atlantic.

First zoea (Figure 72-A) - CL = 1.25 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of setae on dorsal margin; ventrolateral margins serrate, without spinules on posterior margin of carapace. Rostral spine about 1.9 times carapace length, armed allover with scattered spinules. Posterior spines about carapace length, with a row of small spinules on ventral margin. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 72-A) - constituted by 5 somites; lateral rounded processes on all somites, lateral spinules on somite 5, pairs of setulose setae on all somites, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (not drawn) – not noted.

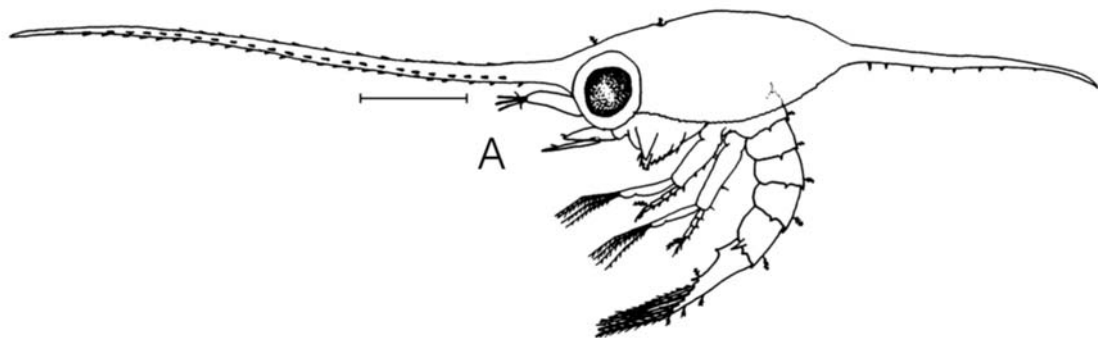


Figure 72. *Petrolisthes tridentatus* STIMPSON, 1858 (Western Atlantic). First Zoea; Habitus: A) habitus, lateral view. Scale bar: 0.5 mm.

***Pisidia brasiliensis* HAIG, 1968**

Origin of specimens – Bay of Rodadero, Santa Marta, Dept. Magdalena, Colombia, Caribbean, Western Atlantic

First zoea (Figure 73-A) – CL = 0.84 mm. Typically porcellanid, carapace with 2 pairs of small setae on dorsal surface, ventrolateral margins smooth, without spinules on posterior margins of carapace. Rostral spine about 3 times carapace length, armed allover with small forwardly directed spinules. Posterior spines about 0.6 times carapace length, with 1 downwardly directed strong spinule proximally. Eyes sessile.

Abdomen (Figure 73-A) – constituted by 5 somites; lateral rounded processes on somites 2-5, lateral spines on somites 4 and 5, pairs of dorsolateral setae on somites 4 and 5, posterodorsal margins of somites smooth.

Telson (Figure 73-B) – about 1.3 times as long as wide. Lateral telson spines with an inner and an outer row of small spinules, accompanied ventrally by a setulose seta (not drawn). 5 pairs of long setulodenticulate setae on posterior margin, central pair outside central prominence; central prominence with a conspicuous projection on each corner, each accompanied by a small seta, additional 3 pairs of dorsal setae, placed as illustrated, microtrichiae on central prominence. Anal spine present.

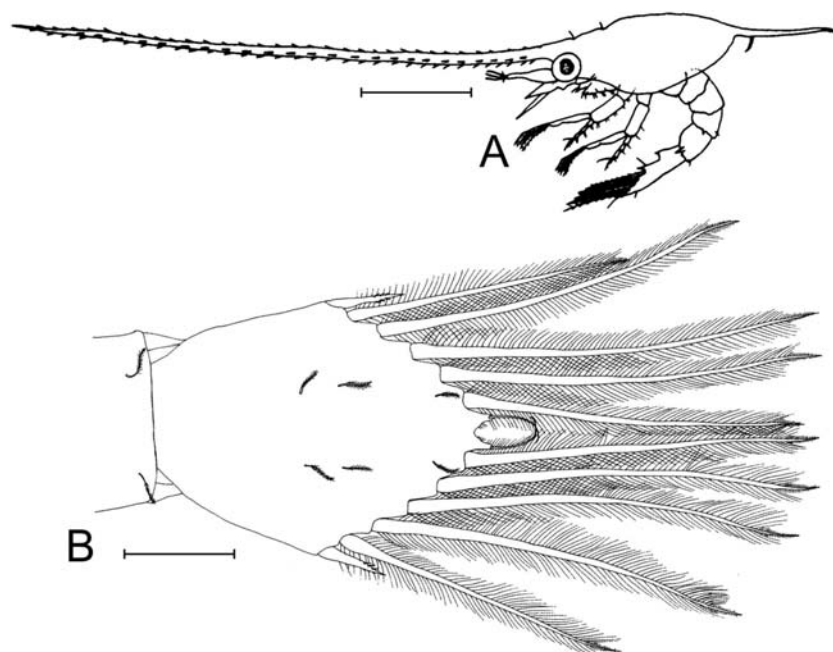


Figure 73. *Pisidia brasiliensis* HAIG, 1968. First Zoea; Habitus and telson: A) habitus, lateral view; B) telson, dorsal view. Scale bars: A) 0.5 mm; B) 0.1 mm.

Antennule (Figure 74-A) – uniramous and unsegmented with 3 aesthetascs and 3 setae.

Antenna (Figure 74-B) – biramous, exopodite and endopodite with acute tip. Exopodite about twice as long as endopodite, with 1 setae medially on inner margin and with 4 spinules on distal half. Endopodite fused to protopodite with 1 seta subterminally.

Mandibles (Figure 74-C) - asymmetrically dentate processes. Palps absent.

Maxillule (Figure 74-D) - coxal endite with 9 setae, basal endite with 10 setae (6 strong and 4 short denticulate setae). Endopodite with 1 setulose seta subterminally and 2 setulose setae terminally; microtrichiae on outer margin. Exopodite absent.

Maxilla (Figure 74-E) - coxal endite with 8 and 4 setae on proximal and distal lobe, respectively. Basal endite with 8 and 9 setae on proximal and distal lobe, respectively. Endopodite unsegmented with 3+2+4 setulose setae. Scaphognathite with 5 setulose setae on outer margin and 1 setulose seta proximally. Microtrichiae on outer median and inner apical margin of scaphognathite, placed as illustrated.

Maxilliped 1 (Figure 74-F) – coxopodite with 2 setulose setae on inner margin. Basipodite with 1+2+2+3 setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 3,3,3,6 setae on inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of merus and carpus-propodus. Exopodite 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

Maxilliped 2 (Figure 74-G) – coxopodite unarmed. Basipodite with 1+2 ventral setae. Endopodite 4-segmented (propodus and carpus fused), with 2,2,2,5 setae inner margins and 1 long setulose seta on outer margin of dactylus; microtrichiae on outer margins of of merus and carpus-propodus. Exopodite 2-segmented, with 4 natatory setae distally.

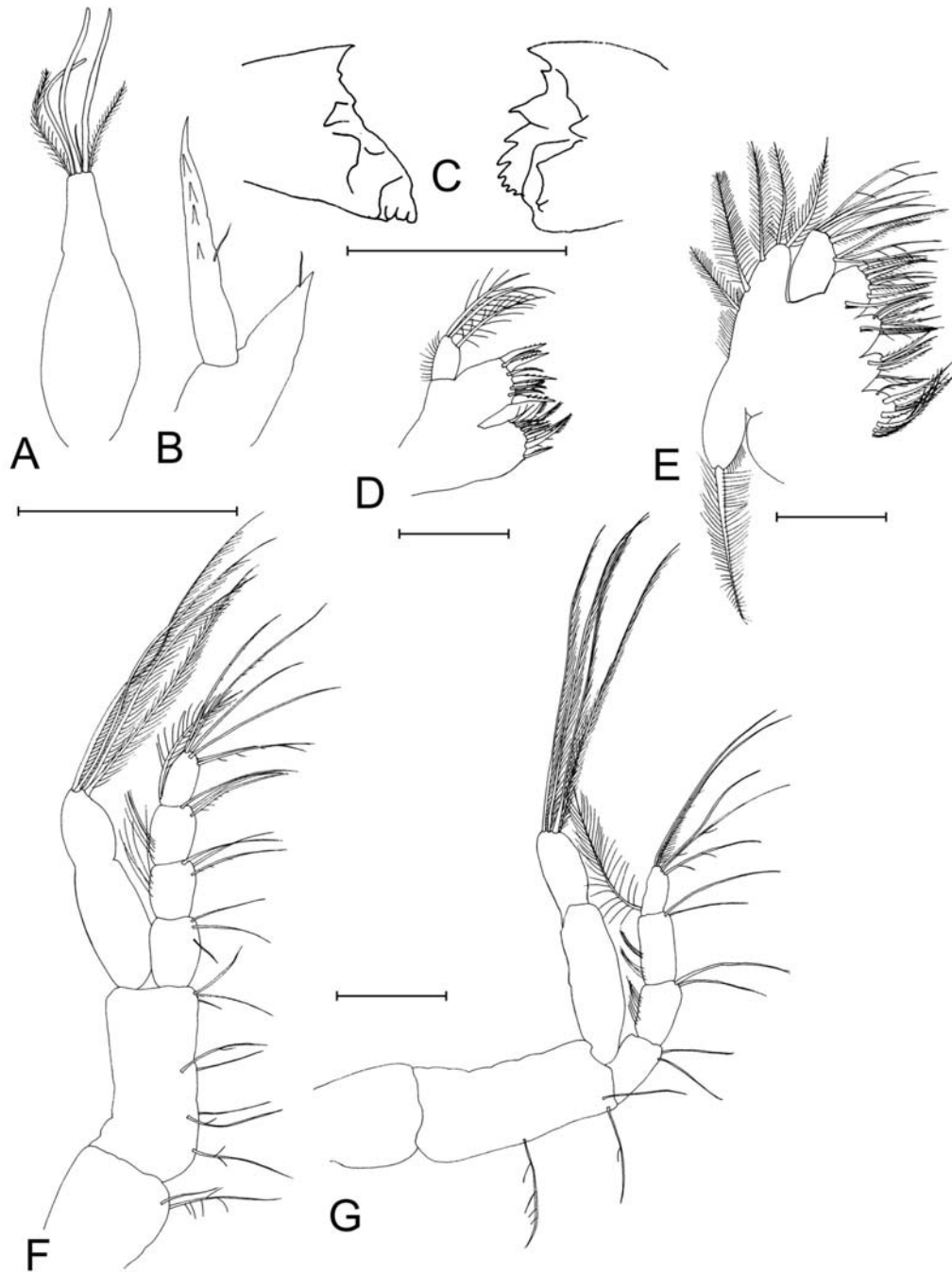


Figure 74. *Pisidia brasiliensis* HAIG, 1968. First Zoea; Appendages: A) antennula; B) antenna; C) mandibles; D) maxillula; E) maxilla; F) first maxilliped and G) second maxilliped. Scale bars: A, B); C); D); E) and F, G) 0.1 mm.