

Taxonomic Notes

セミエビ科フィロソーマ幼生の同定.

1. 概論

Identification of phyllosoma larvae of the slipper lobster (Family Scyllaridae).

1. General remark

張 成年*・柳本 卓

Seinen Chow*, Takashi Yanagimoto

水産資源研究所, 神奈川県横浜市金沢区福浦 2-12-4

Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Yokohama, 236-8648 Japan.

*Corresponding author; e-mail: chow@affrc.go.jp

Abstract

Morphological species identification of the phyllosoma larvae of spiny and slipper lobsters has been considerably difficult. Long planktonic period of phyllosoma larvae has made larval rearing extremely difficult. Many phyllosoma larvae in plankton samples described previously were not based on correct species identity. In this series of taxonomic notes, we introduce the results of species identification of scyllarid phyllosoma larvae based on DNA barcoding and molecular phylogenetic analyses. In this general remark, morphological characteristics of scyllarid phyllosoma different from palinurid phyllosoma and those among scyllarid lobster subfamilies are briefly summarized.

Key words: phyllosoma larvae; slipper lobster; Scyllaridae; DNA barcoding

はじめに

イセエビ下目 (Achelata) はかつてイセエビ族 (Palinura) と呼ばれセンジュエビ類も含んでいたが、Scholtz and Richter (1995) がセンジュエビ類をセンジュエビ下目 (Polychelida) として分離した。かつては独立していたヨロシエビ科 (Synaxidae) はイセエビ科 (Palinuridae) に統合され、現在イセエビ下目はイセエビ科とセミエビ科 (Scyllaridae) で構成されている。「Achelata」とは「ハサミが無い」ことを意味するが、性成熟した雌の第 5 胸脚には卵をクリーニングするための不完全なハサミがあり、ごく少数の種 (カギテリョウマエビ) の雄の第 1 胸脚にも不完全ではあるがハサミがあるといった例外もある。

イセエビ下目の幼生は透明で背腹方向に薄

い特異な形態をしておりフィロソーマと呼ばれる。プランクトン標本中では量的に少ないものの、フィロソーマはその特異的な形態と比較的大型になることから海洋生物学者の目を惹いてきた。水産上重要な種が多いこともありフィロソーマの分類に関する研究報告は非常に多い。後期フィロソーマに限るものの、属レベルまでの分類キーについても Phillips et al. (1981)、Sekiguchi (1986)、Sekiguchi et al. (1986) が整理している。しかしながら、近縁種では形態が酷似すること、浮遊幼生期間が長いこと飼育が困難であること、成体の分布も参考にならない場合が多いこと、成長とともに形態が変化してゆくこと等から、分類は困難を極めてきた。例えば Murano (1971) は日本周辺で採集されたイセエビ属 (*Panulirus*)

フィロゾーマに5タイプを認めたもののForm A~Eと暫定的に記載せざるをえなかった。セミエビ科についてはさらに難解であり、多くの研究報告で属名の後にAやB、IやIIといった記号・番号が付けられている(例えばGurney 1936; Prasad and Tampi 1957, 1960; Johnson 1971a,b; Berry 1974; Phillips et al. 1981; McWilliam et al. 1995; Webber and Booth 2001; Inoue et al. 2001, 2004)。そのため、フィロゾーマの種同定にDNA解析を用いるのはごく自然の流れと言える(例えばChow et al. 2006a, b; Konishi et al. 2006, 2019, 2021; Palero et al. 2008, 2011, 2014, 2016; Genis-Armero et al. 2017, 2020; Wakabayashi et al. 2017, 2020; Ueda et al. 2021)。DNAバーコーディングの一般化、データベースへの登録配列数の飛躍的増加により、イセエビ下目の幼生においてもDNA分析によって種を特定することは容易になりつつある。浮遊幼生の分布や輸送を研究するうえで正確な種判別は必須であるだけでなく、種を判別してから形態を再検討することによって、これまで種判別の指標とされていた形質が実は無効であること、今まで利用されていなかった形質が有効であることが確認できた場合もある(Chow et al. 2006a; Genis-Armero et al. 2017; Ueda et al. 2021)。

我々は、水産庁及び水産研究・教育機構による海洋調査で収集されたプランクトン標本からフィロゾーマを選別し、イセエビ科を中心にDNA解析による種判別を行った結果を報告してきた(Chow et al. 2006a, b, 2011; Konishi et al. 2006, 2019, 2021)。それはセミエビ科に較べてイセエビ科には産業上重要な大型種が多いことが理由のひとつであるが、セミエビ科(特にヒメセミエビ類)は種数が多くかつフィロゾーマの形態が多様で非常に煩雑な作業になることが予想できたため、着手を避けてきたことも事実である。

セミエビ科の構成をTable 1に示した。本科はセミエビ亜科(Arctidinae)、ウチワエビ亜科

(Ibacinae)、ウチワエビモドキ亜科(Theninae)、ヒメセミエビ亜科(Scyllarinae)の4亜科で構成されている。かつてヒメセミエビ亜科は広義のヒメセミエビ属(*Scyllarus* s.l.)のみで構成されていたが、Holthuis (2000)によって14属に細分された後、現在では13属となっている(WoRMS 2021)。現在、セミエビ科は19属88種が記載されているが(Chan 2019)、ヒメセミエビ類のように小型で目につきにくいグループには未知種がまだ多く残されている可能性が高く、今後も種数はかなり増えるであろう。一方のイセエビ科は12属58種であり、種数はセミエビ科よりかなり少ない。

最近、Ueda et al. (2021)は、DNAバーコーディングを用いて北西太平洋と中部南太平洋で採集されたヒメセミエビ亜科(Scyllarinae)幼生の種判別に取り組み、ツメヒメセミエビ属(*Chalarctus*)4種を検出するとともに、これらを識別するための形態的特徴について報告した。セミエビ科フィロゾーマ幼生のDNAバーコーディングによる種特定と形態解析についてはすでにPalero et al. (2008, 2011, 2014, 2016)、Genis-Armero et al. (2017, 2020)及びWakabayashi et al. (2017, 2020)による報告があるが、Ueda et al. (2021)は今まで重要視されてこなかった形態的指標を見出し、これらツメヒメセミエビ属4種をヒメセミエビ亜科の他属から識別できることを示した点で斬新である。このUeda et al. (2021)による成果が契機となり、我々はセミエビ科フィロゾーマの種判別に取り組むことになった。形態の保存状態が比較的良好なセミエビ科フィロゾーマを調査航海標本中から選別し、DNAバーコーディングと形態観察を行った。本シリーズでは、これらの標本を分析した結果について順次紹介してゆく。

フィロゾーマの形態

他の多くの甲殻類幼生と同様に、フィロゾーマも脱皮を繰り返していくつかのステージ

Table 1. Subfamilies and genera in the family Scyllaridae.

Subfamily	Genus	N ²	Distribution ³
Arctidinae	セミエビ亜科	17	
	<i>Arctides</i>	3	A, P
	<i>Scyllarides</i>	14	A, I, M, P
Ibacinae	ウチワエビ亜科	15	
	<i>Eviabacus</i>	1	P
	<i>Ibacus</i>	8	I, P
	<i>Parribacus</i>	6	P
Scyllarinae	ヒメセミエビ亜科	54	
	<i>Acantharctus</i>	3	A, I, P
	<i>Antarctus</i>	1	P
	<i>Bathyarctus</i>	6	A, I, P
	<i>Biarctus</i>	4	I, P
	<i>Chelarctus</i>	4	I, P
	<i>Crenarctus</i>	2	I, P
	<i>Eduarctus</i>	8	I, P
	<i>Galearctus</i>	8	I, P
	<i>Gibbularctus</i>	1	P
	<i>Petrarctus</i>	6	I, P
	<i>Remiarctus</i>	1	P
	<i>Scammarctus</i>	1	P
	<i>Scyllarus</i>	9	A
	Theninae	ウチワエビモドキ亜科	5
<i>Thenus</i>		5	I, P

¹Japanese name follows 関口 (2014). ²Number of species follows Chan (2010). ³A: Atlantic Ocean, I: Indian Ocean, M: Mediterranean Sea, P: Pacific Ocean.

(期)を経過して変態する。本シリーズでは沖合で採集される標本を材料にしていることから中期以降のフィロソーマを対象とする。初期 (early)、中期 (mid)、後期 (late) という仕分けには確たる定義はないが、全体が 10-11 期程度であれば、1 期から 3 期を初期、4 期から 7 期を中期、8 期以降を後期 (最終期を含む)、全体が 6 期であれば 1 期から 2 期を初期、3 期から 4 期を中期、5 期以降を後期と便宜的に呼ぶものとする。フィロソーマの最終期だけは胸脚基部に鰓原基が出現するという共通点があるが、種やグループごとに期の定義や数も異なり、期についての普遍的な基準は無い。本シリーズでは、飼育に基づく報告 (Saisho and Nakahara 1960; Saisho 1966; 高橋・税所 1978; Ito and Lucas 1990; Robertson 1968a, 1969a, 1971, 1979; Kittaka et al. 1997; Higa et al. 2005; Matsuda and Yamakawa 2000; Kumar et al.

2009; Wakabayashi and Phillips 2016; Wakabayashi et al. 2017) やプランクトン標本中でも一連の期が記載されている報告 (Prasad and Tampi 1957, 1960, 1975; Sims 1965; Phillips and McWilliam 1968; Robertson 1968b, 1969a, b, 1971; Tampi and George 1975; Lesser 1978; McWilliam and Phillips 1987; Yoneyama and Takeda 1998; Webber and Booth 2001; Higa and Shokita 2004; Inoue and Sekiguchi 2006; Palero et al. 2016) を参考にして、暫定的に各標本の期を定義した。

Fig. 1A は典型的なイセエビグループ (*Panulirus japonicus* group) のフィロソーマで、カノコイセエビ (*Panulirus longipes*) の 9 期フィロソーマとされている (Johnson 1971a)。Fig. 1B はウチワエビ亜科のミナミゾウリエビ (*Parribacus antarcticus*) の 7 期フィロソーマとされている (Johnson 1971a)。分類に使われ

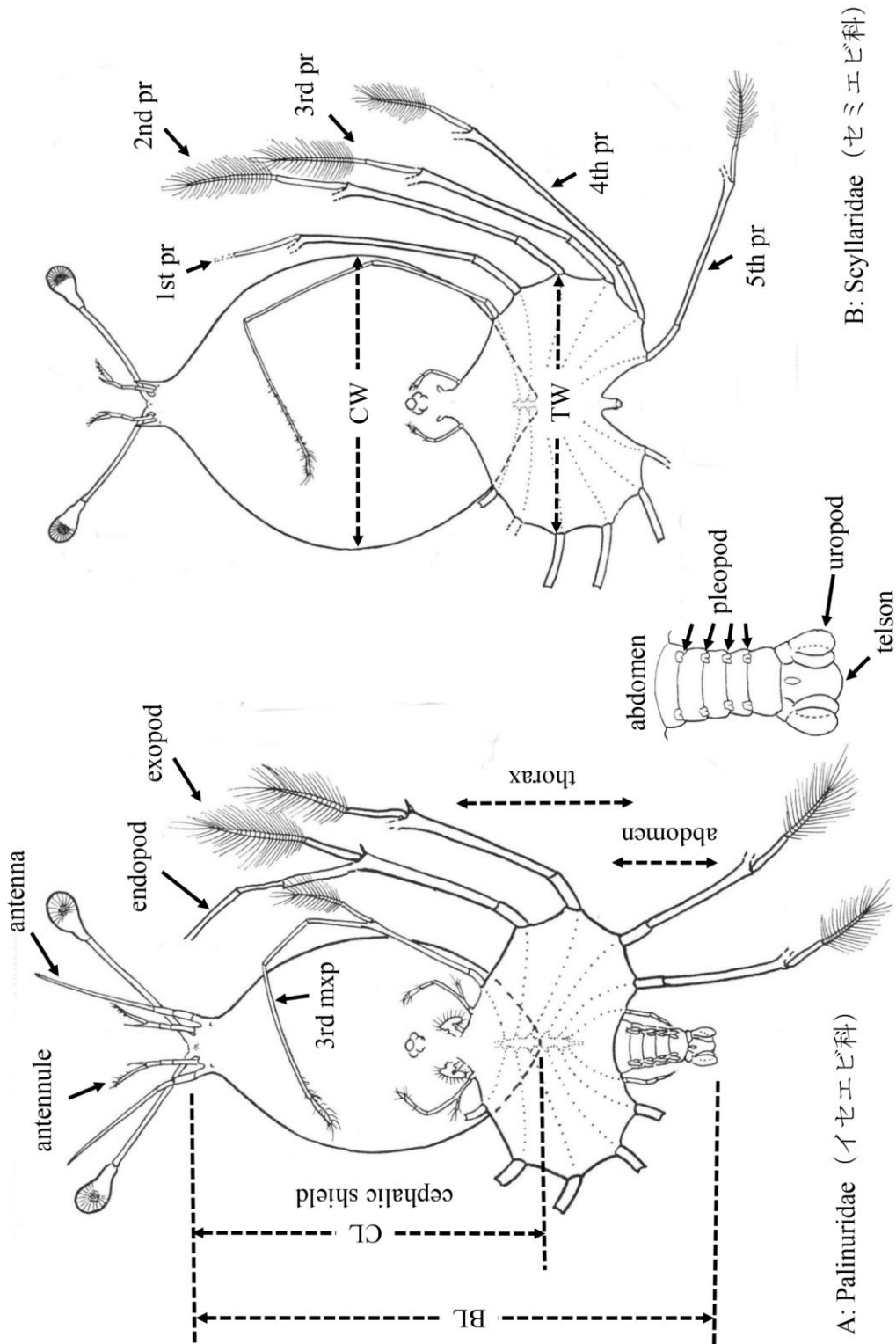


Fig. 1. Late stage phyllosoma (9th stage) of longlegged spiny lobster *Pamulirus longipes* (A), and mid-stage phyllosoma (7th stage) of sculptured slipper lobster *Parribacus antarcticus* (B) illustrated by Johnson (1971a). First antenna (antennule), second antenna (antenna), BL: body length, CL: cephalic shield length, CW: cephalic shield width, TW: thorax width, 3rd mxp: third maxilliped, 1st to 5th pr: first to fifth pereopods.

る形質は、体長 (BL)、第 1 触角 (antennule) と第 2 触角 (antenna) の形態や長さ、第 3 顎脚 (3rd mxp) の外肢 (exopod) の有無、頭部 (cephalic shield) の形態と長さ (CL) 及び幅 (CW)、胸部 (thorax) の形態と幅 (TW)、腹部 (abdomen)、腹肢 (pleopod)、尾節 (telson)、尾肢 (uropod) の形態と長さ、等である。胸脚 (1st~5th pr) 上の棘も分類指標に用いられることはあるが、個体変異が多いため本シリーズでは扱わない。

セミエビ科 4 亜科のフィロソーマの例を Fig. 2 に示した。イセエビ科とセミエビ科フィロソーマを識別するためのいくつかのチェックポイントを赤丸で示した。

- 1) イセエビ科フィロソーマからセミエビ科フィロソーマを明瞭に区別できる形質は、第 3 顎脚 (3rd mxp) に外肢 (exopod) が無いことであるが、破損している場合には他の指標に依存することになる。
- 2) セミエビ科フィロソーマは一見して頭部幅が広い。
- 3) イセエビ科フィロソーマの第 2 触角 (antenna) は第 1 触角 (antennule) より顕著に長く伸びるが、セミエビ科のフィロソーマではそのようなことはない。これは成体の形態と符合する。また、セミエビ科のフィロソーマでは第 2 触角が 2 分岐していることが多い。
- 4) 胸部 (thorax) 後縁の形状と腹部 (abdomen) の位置を見ると、セミエビ亜科 (Arctidinae) (Fig. 2A) とウチワエビ亜科 (Ibacinae) のゾウリエビ属 (*Parribacus*) (Fig. 1B) では胸部後縁中央部が前方に大きくへこんでおり、腹部の付け根は胸部後端よりかなり前方に位置する。セミエビ亜科では第 4 胸脚基部が胸部後端にある一方 (Fig. 2A)、ウチワエビ亜科のゾウリエビ属 (*Parribacus*) では第 5 胸脚基部が胸部後端にある (Fig. 1B)。東部太平洋と大西洋のセミエビ属種 (*Scyllarides astori* や *S. aequi-*

noctialis) の幼生 (Robertson 1969b; Johnson and Knight 1975) はこの特徴に一致しないが、今後の種特定が必要である。

5) ヒメセミエビ亜科 (Scyllarinae) では胸部と腹部がテーパー状に繋がっていて、いわゆる“ずん胴”になっている (Fig. 2C)。これは本亜科の特徴であり、他亜科の種でも稀に見られるがイセエビ科フィロソーマには見られない。

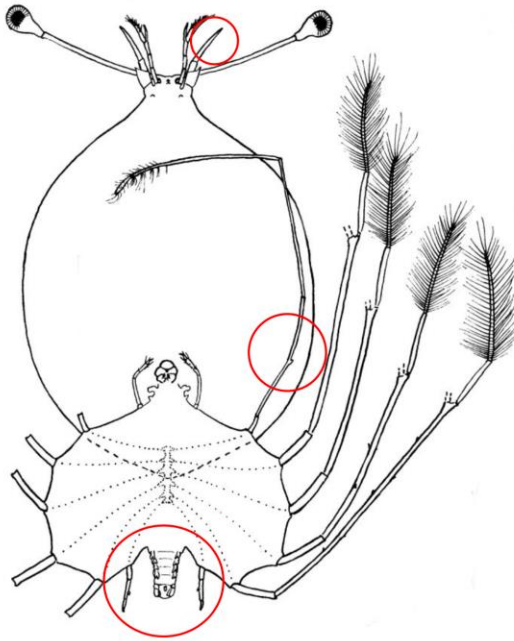
6) ウチワエビ亜科のウチワエビ属 (*Ibacus*) やウチワエビモドキ亜科 (Theninae) の頭部は梨型あるいはハート型で左右前縁が前方に膨らんでいる (Fig. 2B, D)。

初期~中期フィロソーマ幼生では以上の指標が適用できない場合は多い。また、例外もいくつかある。例えば、南半球に分布するイセエビ科ミナミイセエビ属 (*Jasus*) では第 3 顎脚に外肢が無いか痕跡的である (Gurney 1936; Báez 1973; Lesser, 1978; Miller 1985; McWilliam and Phillips 1987)。頭部幅については、イセエビ科フィロソーマにも頭部幅が胸部幅より顕著に広い種は少なくない (例えば *Jasus*、*Linuparus*、*Palinurellus*、*Palinurus*、*Palinustus*、*Puerulus*、*Sagmariosus*) (Gurney 1936; Prasad and Tampi 1957; Sims 1966; Johnson 1971a; Báez 1973; Berry 1974; Prasad et al. 1975; Lesser 1978; Miller 1985; McWilliam and Phillips 1987; Kittaka et al. 1997)。また、セミエビ科のフィロソーマでも頭部幅が胸部幅より顕著に狭いカザリセミエビ属 (*Arctides*) もある (Robertson 1969; Johnson 1971b)。このような例を枚挙すると混乱するように感じるが、中~最終期幼生であれば、一見だけで逡巡するような個体が出てきた場合でも精査することによってイセエビ科とセミエビ科フィロソーマの識別にはさほど難しいところはない。

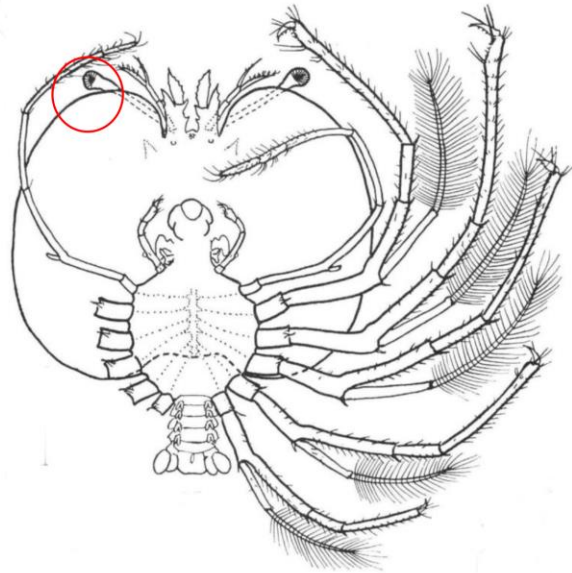
材料と方法

我々が扱ったセミエビ科フィロソーマ標本はほとんど太平洋のものであり、ウチワエビ

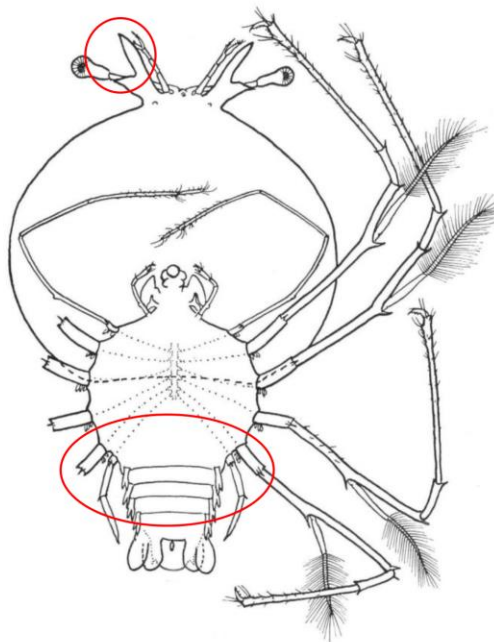
A: Arctidinae (セミエビ亜科)



B: Ibacinae (ウチワエビ亜科)



C: Scyllarinae (ヒメセミエビ亜科)



D: Theninae (ウチワエビモドキ亜科)

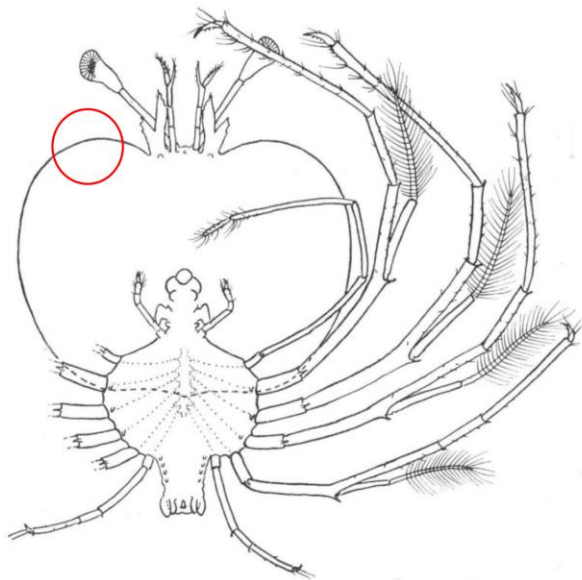


Fig. 2. Late stage phyllosoma larvae of subfamilies Arctinae (A), Ibacinae (B), Scyllarinae (C), and Theninae (D) illustrated by Johnson (1971a, b).

モドキ亜科以外の種が観察された。エタノール固定された標本の全体像、頭部、尾部を撮影し、水道水で洗浄後、DNA 抽出用に胸脚の一部を切り取った。DNA の抽出、PCR 増幅、シーケンス反応、系統解析については Ueda et al. (2021) に従った。ただし、Palumbi et al. (1991) の 16S 用や Folmer et al. (1994) の COI 用ユニバーサルプライマーを用いた場合、シーケンスクロマトグラムにダブルピークが見られることが頻繁にあった。その原因として、標本の固定時にフィロソーマの脚や体表に付着していた他の動物（刺胞動物等）の混入、あるいは偽遺伝子の増幅 (Chow et al. 2021) が影響しているものと考えられた。そのため、セミエビ科に特異的なプライマーを新たにデザインした。16S rDNA (16S) の部分領域を対象としたプライマーは 16SUFm (GTGCRAAGGTAGCATAATAA) と 16SR4 (GCCGGTCTGAACTCARATCA)、cytochrome oxidase subunit I (COI) の部分領域を対象としたプライマーは DecaCOI-20F (ACWAATYATAAAGAYATTGGTAC) と DecaCOI-945R (CCGGTKGGAACRGCAATAAT) である。決定した塩基配列に最も類似する生物の特定には BLAST 検索を用いた。また、セミエビ類の塩基配列情報をデータベースより入手し、MEGA 6 (Tamura et al. 2013) を用いて配列間の塩基置換率 (Kimura 2 parameter) の算出と系統樹の作成を行った。16S 配列の分析を基本とし、補足的に COI 配列の分析を行った。

結び

本シリーズは複雑なセミエビ類フィロソーマの種判別というブラックボックスの扉を叩く程度のものであり、野外での調査や標本の一次ソーティング等に活用されれば幸甚である。分析を進める中で DNA データがまだ登録されていない種やおそらくは未知種の可能性が高いフィロソーマも発見された。これらも

含めて次章から具体例を紹介してゆく。

謝辞

本稿をまとめるにあたって建設的な意見と重要な指摘をいただいた水産資源研究所の小西光一博士に感謝いたします。

引用文献

- Báez, P. (1973). Larvas phyllosoma del Pacifico sur oriental (Crustacea, Macrura, Scyllaridea). *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* 15: 115–130.
- Berry, P. F. (1974). Palinurid and scyllarid lobster larvae of the Natal coast, South Africa. *Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst. South Africa* 34: 1–44.
- Chan, T. Y. (2010). Annotated checklist of the world's marine lobsters (Crustacea: Decapoda: Astacidea, Glypheidea, Achelata, Polychelida). *Raffles Bull. Zool. Suppl.* 23: 153–181.
- Chan, T. Y. (2019). Updated checklist of the world's marine lobsters. In: E.V. Radhakrishnan, B.F. Phillips and G. Achamveetil (eds.). *Lobsters: Biology, Fisheries and Aquaculture*: 35–64. Springer, Singapore.
- Chow, S., Yamada, H., Suzuki, N. (2006a). Identification of mid to final stage phyllosoma larvae of the genus *Panulirus* White, 1847 collected in the Ryukyu Archipelago. *Crustaceana* 79: 745–764.
- Chow, S., Suzuki, N., Imai, H., Yoshimura, T. (2006b). Molecular species identification of spiny lobster phyllosoma larvae of the genus *Panulirus* from the northwestern Pacific. *Mar. Biotechnol.* 8: 260–267.
- Chow, S., Jeffs, A., Miyake, Y., Konishi, K., Okazaki, M., Suzuki, N., Abdullah, M. F., Imai, H., Wakabayashi, T., Sakai, M. (2011). Genetic isolation between the western and eastern Pacific populations of pronghorn spiny lobster *Panulirus penicillatus*. *PLoS ONE* 6: e29280.
- Chow, S., Yanagimoto, T., Takeyama, H. (2021). Detection of heteroplasmy and nuclear mitochondrial pseudogenes in the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus*. *Sci. Rep.* 11: 21780.
- Folmer, O., Black, M., Hoen, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 3:

- 294–299.
- Genis-Armero, R., Guerao, G., Abelló, P., González-Gordillo, J. I., Cuesta, J. A., Corbari, L., Clark, P. F., Capaccioni-Azzati, R., Palero, F. (2017). Possible amphi-Atlantic dispersal of *Scyllarus* lobsters (Crustacea: Scyllaridae): molecular and larval evidence. *Zootaxa* 4306: 325–338.
- Genis-Armero, R., González-Gordillo, J. I., Cuesta, J. A., Capaccioni-Azzati, R., Palero, F. (2020). Revision of the West African species of *Scyllarus* Fabricius, 1775 (Decapoda: Achelata: Scyllaridae), with the description of three phyllosoma stages of *S. caparti* Holthuis, 1952 and an updated identification key. *J. Crust. Biol.* 40: 412–424.
- Gurney, R. (1936). Larvae of Decapod Crustacea, part III. Phyllosoma. *Discov. Rep.* 12: 400–440.
- Higa, T., Shokita, S. (2004). Late-stage phyllosoma larvae and metamorphosis of a scyllarid lobster, *Chelarctus cultrifer* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae), from the Northwestern Pacific. *Spec. Divers.* 9: 221–249.
- Higa, T., Fujita, Y., Shokita, S. (2005). Complete larval development of a scyllarine lobster, *Galearctus kitanoviriosus* (Harada, 1962) (Decapoda: Scyllaridae: Scyllarinae), reared under laboratory conditions. *Crust. Res.* 34: 1–26.
- Holthuis, L. B. (2002). The Indo-Pacific scyllarine lobsters (Crustacea, Decapoda, Scyllaridae). *Zoosystema* 24: 499–683.
- Inoue, N., Sekiguchi, H., Yeh, S. P. (2001). Spatial distributions of phyllosoma larvae (Crustacea: Decapoda: Palinuridae and Scyllaridae) in Taiwanese waters. *J. Oceanogr.* 57: 535–548.
- Inoue, N., Minami, H., Sekiguchi, H. (2004). Distribution of phyllosoma larvae (Crustacea: Decapoda: Palinuridae, Scyllaridae and Synaxidae) in the western North Pacific. *J. Oceanogr.* 60: 963–976.
- Inoue, N., Sekiguchi, H. (2006). Descriptions of phyllosoma larvae of *Scyllarus bicuspidatus* and *S. cultrifer* (Decapoda, Scyllaridae) collected in Japanese waters. *Plank. Benth. Res.* 1: 26–41.
- Ito, M., Lucas, J. S. (1990). The complete larval development of the scyllarid lobster, *Scyllarus demani* Holthuis, 1946 (Decapoda, Scyllaridae), in the laboratory. *Crustaceana* 58: 144–167.
- Johnson, M. W. (1971a). On palinurid and scyllarid lobster larvae and their distribution in the South China Sea (Decapoda, Palinuridae). *Crustaceana* 21: 247–282.
- Johnson, M. W. (1971b). The phyllosoma larvae of slipper lobsters from the Hawaiian Islands and adjacent areas (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana* 20: 77–103.
- Johnson, M. W., Knight, M. (1975). A supplementary note on the larvae of *Scyllarides astori* Holthuis (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana* 28: 109–112.
- Kittaka, J., Ono, K., Booth, J. D. (1997). Complete development of the green rock lobster, *Jasus verreauxi* from egg to juvenile. *Bull. Mar. Sci.* 61: 57–71.
- Konishi, K., Suzuki, N., Chow, S. (2006). A late stage phyllosoma larva of the spiny lobster *Panulirus echinatus* Smith, 1869 (Crustacea: Palinuridae) identified by DNA analysis. *J. Plank. Res.* 28: 841–845.
- Konishi, K., Yanagimoto, T., Chow, S. (2019). Mid- to late stage phyllosoma larvae of *Panulirus brunneiglagellum* Sekiguchi & George, 2005 collected south of the Ogasawara Islands, Japan. *Aquat. Anim.* 2019: AA2019-4.
- Konishi, K., Yanagimoto, T., Chow, S. (2021). Morphological descriptions for late stage phyllosomas of furrow lobsters (Crustacea, Decapoda, Achelata, Palinuridae) collected off Okinawa Islands, Japan. *Aquat. Anim.* 2021: AA2021-7.
- Kumar, T. S., Vijayakumaran, M., Murugan, T. S., Jha, D. K., Sreeraj, G., Muthukumar, S. (2009). Captive breeding and larval development of the scyllarine lobster *Petrartus rugosus*. *NZ J. Mar. Freshwat. Res.* 43: 101–112.
- Lesser, J. H. (1978). Phyllosoma larvae of *Jasus edwardsii* (Hutton) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) and their distribution off the east coast of the North Island, New Zealand. *NZ J. Mar. Freshwat. Res.* 12: 357–370.
- Matsuda, H., Yamakawa, T. (2000). The complete larval development and morphological changes of larval *Panulirus longipes* (Decapoda, Palinuridae) under laboratory conditions. *Fish. Sci.* 66: 278–293.
- McWilliam, P. S., Phillips, B. F. (1987). Distinguishing the phyllosoma larvae of rock lobster species of the genus *Jasus* (Decapoda, Palinuridae) in the waters of Australia and New Zealand. *Crustaceana* 52: 1–24.
- McWilliam, P. S., Phillips, B. F., Kelly, S. (1995). Phyllosoma larvae of *Scyllarus* species (Decapoda, Scyllaridae) from the shelf waters of Australia. *Crustaceana* 68: 537–566.
- Miller, D. G. M. (1985). A late phyllosoma larva of *Jasus tristani* Holthuis (Decapoda,

- Palinuridae). *Crustaceana* 50: 1–6.
- Palero, F., Guerao, G., Abelló, P. (2008). Morphology of the final stage phyllosoma larva of *Scyllarus pygmaenus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae), identified by DNA analysis. *J. Plank. Res.* 30: 483–488.
- Palero, F., Guerao, G., Clark, P. F., Abelló, P. (2011). *Scyllarus arctus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) final stage phyllosoma identified by DNA analysis, with morphological description. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 91: 485–492.
- Palero, F., Guerao, G., Hall, M., Chan, T. Y., Clark, P. F. (2014). The ‘giant phyllosoma’ are larval stages of *Parribacus antarcticus* (Decapoda: Scyllaridae). *Inv. Syst.* 28: 258–276.
- Palero, F., Genis-Armero, R., Hall, M., Clark, P. F. (2016). DNA barcoding the phyllosoma of *Scyllarides squammosus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Achelata: Scyllaridae). *Zootaxa* 4139: 481–498.
- Palumbi, S. R., Martin, A. P., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L., Grabowski, G. (1991). The Simple Fool’s Guide to PCR. Version 2.0. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, Honolulu, 46 pp.
- Phillips, B. F., McWilliam, P. S. (1968). Phyllosoma and nisto stages of *Scyllarus martensii* Pfeffer (Decapoda, Scyllaridae) from the Gulf of Carpentaria, Australia. *Crustaceana* 51: 133–154.
- Phillips, B. F., Brown, P. A., Rimmer, D. W., Braine, S. J. (1981). Description, distribution and abundance of late larval stages of the Scyllaridae (slipper lobsters) in the South-eastern Indian Ocean. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 32: 417–437.
- Prasad, R. P., Tampi, P. R. S. (1957). On the phyllosoma of Mandapam. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 23: 48–67.
- Prasad, R. P., Tampi, P. R. S. (1960). Phyllosomas of scyllarid lobsters from the Arabian Sea. *J. Mar. Biol. Ass. India.* 2: 241–249.
- Prasad, R. P., Tampi, P. R. S., George, M. J. (1975). Phyllosoma larvae from the Indian Ocean collected by the DANA Expedition 1928–1930. *J. Mar. Biol. Ass. India* 17: 56–107.
- Robertson, P. B. (1968a). The complete larval development of the sand lobster, *Scyllarus americanus* (Smith), (Decapoda, Scyllaridae) in the laboratory, with notes on larvae from the plankton. *Bull. Mar. Sci.* 18: 294–342.
- Robertson, P. B. (1968b). A giant scyllarid phyllosoma larva from the Caribbean Sea, with notes on smaller specimens (Palinuridea). *Crustaceana Suppl.* 2: 83–97.
- Robertson, P. (1969a). Biological investigations of the deep sea. No. 48. Phyllosoma larvae of a scyllarid lobster, *Arctides guineensis*, from the western Atlantic. *Mar. Biol.* 4: 143–151.
- Robertson, P. (1969b). The early larval development of the scyllarid lobster *Scyllarides aequinoctialis* (Lund) in the laboratory, with a revision of the larval characters of the genus. *Deep-Sea Res.* 16: 557–586.
- Robertson, P. B. (1971). The larvae and postlarva of the scyllarid lobster *Scyllarus depressus* (Smith). *Bull. Mar. Sci.* 21: 841–865.
- Robertson, P. B. (1979). Larval development of the scyllarid lobster *Scyllarus planorbis* Holthuis reared in the laboratory. *Bull. Mar. Sci.* 29: 320–328.
- Saisho, T., Nakahara, K. (1960). On the early development of phyllosomas of *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *Panulirus longipes* (A. Milne Edwards). *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 9: 84–90. (In Japanese with English abstract).
- Saisho, T. (1966). Studies on the phyllosoma larvae with reference to the oceanographical conditions. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 15: 177–239. (In Japanese with English abstract).
- Scholtz, G., Richter, S. (1995). Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zool. J. Linn. Soc.* 113: 289–328.
- Sekiguchi, H. (1986). Identification of late-stage phyllosoma larvae of the scyllarid and palinurid lobsters in the Japanese waters. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 52: 1289–1294.
- Sekiguchi, H., Booth, J. D., Webber, W. R. (2007). Early life histories of slipper lobsters. In: K. L. Lavalli, E. Spanier (Eds.) *The biology and fisheries of slipper lobsters*. Crustacean Issues. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 69–90.
- 関口秀夫 (2014). イセエビ・セミエビ類の和名について. *タクサ* 37: 36–45.
- Sims, H. W. (1965). The phyllosoma larvae of *Parribacus*. *Q. J. Florida Acad. Sci.* 28: 142–172.
- Sims, H. W. (1966). The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Palinurellus gundlachi* Von Martens (Decapoda, Palinuridae). *Crustaceana* 11: 205–215.
- 高橋 実・税所俊郎 (1978). ウチワエビ幼生とオオバウチワエビ幼生の完全飼育. *鹿児島大学水産学部紀要.* 27: 305–353.
- Tampi, P. R. S., George, M. J. (1975). Phyllosoma larvae in the IIOE (1960–65) Collections-Systematics. *Mahasagar* 8: 15–44.

- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., FilipSKI, A., Kumar, S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30: 2725–2729.
- Ueda, K., Yanagimoto, Y., Chow, S., Kuroki, M., Yamakawa, T. (2021). Molecular identification of mid to final stage slipper lobster phyllosoma larvae of the genus *Chelarctus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) collected in the Pacific with descriptions of their larval morphology. *Zool. Stud.* 60: 75.
- Wakabayashi, K., Phillips, B. F. (2016). Morphological descriptions of laboratory reared larvae and post-larvae of the Australian shovel-nosed lobster *Thenus australiensis* Burton & Davie, 2007 (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana* 89: 97–117.
- Wakabayashi, K., Yang, C. H., Shy, J. Y., He, C. H., Chan, T. Y. (2017). Correct identification and redescription of the larval stages and early juveniles of the slipper lobster *Eduarctus martensii* (Pfeffer, 1881) (Decapoda: Scyllaridae). *J. Crust. Biol.* 37: 204–219.
- Wakabayashi, K., Yang, C. H., Chan, T. Y., Phillips, B. F. (2020). The final phyllosoma, nisto, and first juvenile stages of the slipper lobster *Petrarctus brevicornis* (Holthuis, 1946) (Decapoda: Achelata: Scyllaridae). *J. Crust. Biol.* 40: 237–246.
- Webber, W. R., Booth, J. D. (2001). Larval stages, developmental ecology, and distribution of *Scyllarus* sp. Z (probably *Scyllarus aoteanus* Powell, 1949) (Decapoda: Scyllaridae). *New Zeal. J. Mar. Fresh. Res.* 35: 1025–1056.
- WoRMS (2021). Scyllarinae Latreille, 1825. Accessed at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=382774>
- Yoneyama, S., Takeda, M. (1998). Phyllosoma and nisto larvae of slipper lobster, *Parribacus*, from the Izu-Kazan Islands, Southern Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus. A* 24: 161–175.

Received: 21 July 2021 | Accepted: 1 November 2021 | Published: 8 November 2021