

**MORPHOLOGICAL DESCRIPTION OF THE FIRST ZOEAL STAGE OF THE TROPICAL XANTHID CRAB *Panopeus purpureus* LOCKINGTON, 1877 (CRUSTACEA, DECAPODA, BRACHYURA, XANTHIDAE)**

**DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE LA PRIMERA ETAPA DE ZOEAL DEL CANGREJO XÁNTIDO TROPICAL *Panopeus purpureus* LOCKINGTON, 1877 (CRUSTACEA, DECAPODA, BRACHYURA, XANTHIDAE)**

Joel W. Martin<sup>1</sup>  
Antonio Rodríguez<sup>2</sup>  
Todd L. Zimmerman<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Research and Collections Branch  
Natural History Museum of Los Angeles County  
900 Exposition Boulevard  
Los Angeles, California 90007, USA

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas  
Polígono Río San Pedro s/n  
Apartado Oficial 11510  
Puerto Real, Cádiz, España

<sup>3</sup> Department of Biology  
University of California Los Angeles  
Los Angeles, California 90095-1606, USA

*Recibido en mayo de 1997; aceptado en enero de 1998*

**ABSTRACT**

The first zoeal stage of the tropical xanthid crab *Panopeus purpureus* Lockington is described based on larvae from an ovigerous female collected from mangroves on the Pacific coast of Panama. The report is the first description of larvae of any Pacific member of this common and ecologically important genus. Morphological features are similar to those of previously described larvae of *Panopeus* from the Atlantic, with some exceptions noted.

*Key words:* zoea, *Panopeus*, Pacific, Xanthidae, Panama.

**RESUMEN**

Se describe la primera etapa de zoea del cangrejo tropical *Panopeus purpureus* Lockington, de la familia Xanthidae, obtenida a partir de una hembra ovígera recolectada en un manglar de la costa del Pacífico de Panamá. Ésta es la primera descripción de un estadio larvario del género *Panopeus* en el Pacífico. Los caracteres morfológicos son similares a los de las zoeas, previamente descritas, de otros *Panopeus* del Atlántico y las pequeñas diferencias son comentadas.

*Palabras clave:* zoea, *Panopeus*, Pacífico, Xanthidae, Panamá.

## INTRODUCTION

*Panopeus purpureus* Lockington, 1877 is a small to medium sized (males up to 51.2 mm carapace width; Rathbun, 1930) xanthid crab that ranges from the upper Gulf of California, Mexico, and from Cedros Island on the west coast of Baja California, south to Tumbes, Peru (Rathbun, 1930; Brusca, 1980; Abele and Kim, 1989; Hendrickx, 1992, 1995). The species is readily identified, not only by morphological features of the adults (which are very similar to adults of *P. lacustris* Desbonne, 1867), but also by its distinctive purplish brown carapace and reddish brown spotted chelipeds (Rathbun, 1930). Four other species of *Panopeus* (*P. chilensis* H. Milne Edwards and Lucas, 1844; *P. diversus* Rathbun, 1930; *P. miraflorensis* Abele and Kim, 1989; and *P. rugosus* A. Milne Edwards, 1880) are found in the eastern Pacific, also within the range of *P. purpureus*. Crabs of the genus *Panopeus* H. Milne Edwards are common and ecologically important members of the intertidal and subtidal zones throughout the tropical and temperate zones of the Americas (e.g., see Williams, 1984a, b; Hendrickx, 1995). The genus contains some 17 species, all of which occur in the Americas, except the eastern Atlantic *P. africanus* A. Milne Edwards, 1867 (Manning and Holthuis, 1981) and *P. lacustris*, a western Atlantic species that has been introduced to Hawaii and possibly California (Williams, 1984b; Abele and Kim, 1989).

To date, accounts of larval development of this genus exist only for the species *P. herbstii* H. Milne Edwards, 1834 (see Martin *et al.*, 1984), *P. turgidus* Rathbun, 1930 (see Martin *et al.*, 1984), *P. occidentalis* Saussure, 1857 (see Ingle, 1985), *P. bermudensis* Benedict and Rathbun, 1891 (see Martin *et al.*, 1985), *P. americanus* Saussure, 1857 (Negreiros-Fransozo, 1986), *P. austrobesus* Williams, 1983 (see Montú *et al.*, 1988), and *P. africanus* (see Rodríguez and Paula, 1993). There have been no descriptions of any of the larval stages of any of the six Pacific species of the genus.

## INTRODUCCIÓN

*Panopeus purpureus* Lockington, 1877 es un cangrejo xántido de talla pequeña a mediana (el ancho del caparazón del macho alcanza hasta 51.2 mm; Rathbun, 1930); se distribuye desde el alto Golfo de California y desde la Isla de Cedros en la costa occidental de Baja California, México, hasta Tumbes, Perú, (Rathbun, 1930; Brusca, 1980; Abele y Kim, 1989; Hendrickx, 1992, 1995). Esta especie es fácil de identificar, tanto por las características morfológicas de los adultos (las cuales son muy similares a las de los adultos de *P. lacustris* Desbonne, 1867), como por el caparazón distintivo café morado y los quelípodos moteados café rojizos (Rathbun, 1930). También se encuentran en el Pacífico oriental, dentro de la distribución de *P. purpureus*, otras cuatro especies de *Panopeus* (*P. chilensis* H. Milne Edwards y Lucas, 1844; *P. diversus* Rathbun, 1930; *P. miraflorensis* Abele y Kim, 1989; y *P. rugosus* A. Milne Edwards, 1880). Los cangrejos del género *Panopeus* H. Milne Edwards son miembros comunes y ecológicamente importantes de las zonas intermareales y submareales en las regiones tropicales y templadas de las Américas (e.g., ver Williams, 1984a, b; Hendrickx, 1995). El género incluye unas 17 especies, de las cuales todas se encuentran en las Américas, excepto *P. africanus* A. Milne Edwards, 1867 del Atlántico oriental (Manning y Holthuis, 1981) y *P. lacustris* del Atlántico occidental, que se ha introducido a Hawai y posiblemente a California (Williams, 1984b; Abele y Kim, 1989).

Hasta la fecha, sólo existen registros del desarrollo larval de este género para las especies *P. herbstii* H. Milne Edwards, 1834 (ver Martin *et al.*, 1984); *P. turgidus* Rathbun, 1930 (ver Martin *et al.*, 1984); *P. occidentalis* Saussure, 1857 (ver Ingle, 1985); *P. bermudensis* Benedict y Rathbun, 1891 (ver Martin *et al.*, 1985); *P. americanus* Saussure 1857 (Negreiros-Fransozo, 1986), *P. austrobesus* Williams, 1983 (ver Montú *et al.*, 1988); y *P. africanus* (ver Rodríguez y Paula, 1993). No existen descripciones de las etapas larvales para ninguna de las seis especies del Pacífico de este género.

## MATERIALS AND METHODS

A single ovigerous female, carapace width 26.6 mm, carapace length 19.0 mm, was collected by Dr. Christoph Schubart on 9 March 1996, from among mangroves of Boca Chica, Bahía Muertos, in the Golfo de Chiriquí, Pacific coast of Panama. This crab was transported to the Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (Spain), where larval release occurred on 29 March 1996. Relatively few (fewer than 100) of the eggs hatched. Larvae, all of which were in zoeal stage I, were fixed in formalin and transferred to 70% ethanol. The parental female and zoeal larvae were deposited in the Natural History Museum of Los Angeles County crustacean collections (LACM 96-16.1). All drawings were made using a compound microscope with *camera lucida*.

Twenty, first zoeal stage larvae were examined and measured. Measurements taken were: total length (TT), from tip of rostral spine to tip of dorsal spine; carapace length (CL), from orbits to posterolateral edge of carapace; and carapace width (CW), between tips of the lateral spines.

## RESULTS

Dimensions: TT =  $1.19 \pm 0.018$  mm (range of 1.16 to 1.22 mm); CL =  $0.449 \pm 0.019$  mm (0.42 to 0.48 mm); CW =  $0.589 \pm 0.0135$  mm (0.56 to 0.61 mm). All larvae were morphologically similar and conformed to the following description.

Carapace (fig. 1A): With large, well developed dorsal and rostral spines approximately equal to each other in length, and with well developed but shorter lateral spines. Dorsal and rostral spines with minute spinulations in some individuals. Single pair of minute setae flanking posterior base of dorsal spine.

Antennule (fig. 1B): Endopod absent. Exopod unsegmented with 4 or 5 distal aesthetasc setae of differing lengths.

Antenna (fig. 1C): Protopod well developed, reaching to approximately 3/4 length of rostral

## MATERIALES Y MÉTODOS

El 9 de marzo de 1996, Dr. Christoph Schubart recolectó una sola hembra ovígera, con un ancho de caparazón de 26.6 mm y una longitud de caparazón de 19.0 mm, de los manglares de Boca Chica, Bahía Muertos, del Golfo de Chiriquí en la costa del Pacífico de Panamá. Ésta fue llevada al Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (España), donde se liberaron las larvas el 29 de marzo de 1996. Relativamente pocos (menos de 100) de los huevos eclosionaron. Se fijaron las larvas, todas de la primera etapa de zoea, en formalina y se transfirieron a etanol al 70%. Se depositaron la hembra maternal y las zoecas en las colecciones de crustáceos del Natural History Museum of Los Angeles County (LACM 96-16.1). Se utilizó un microscopio compuesto equipado con cámara lúcida para hacer los dibujos.

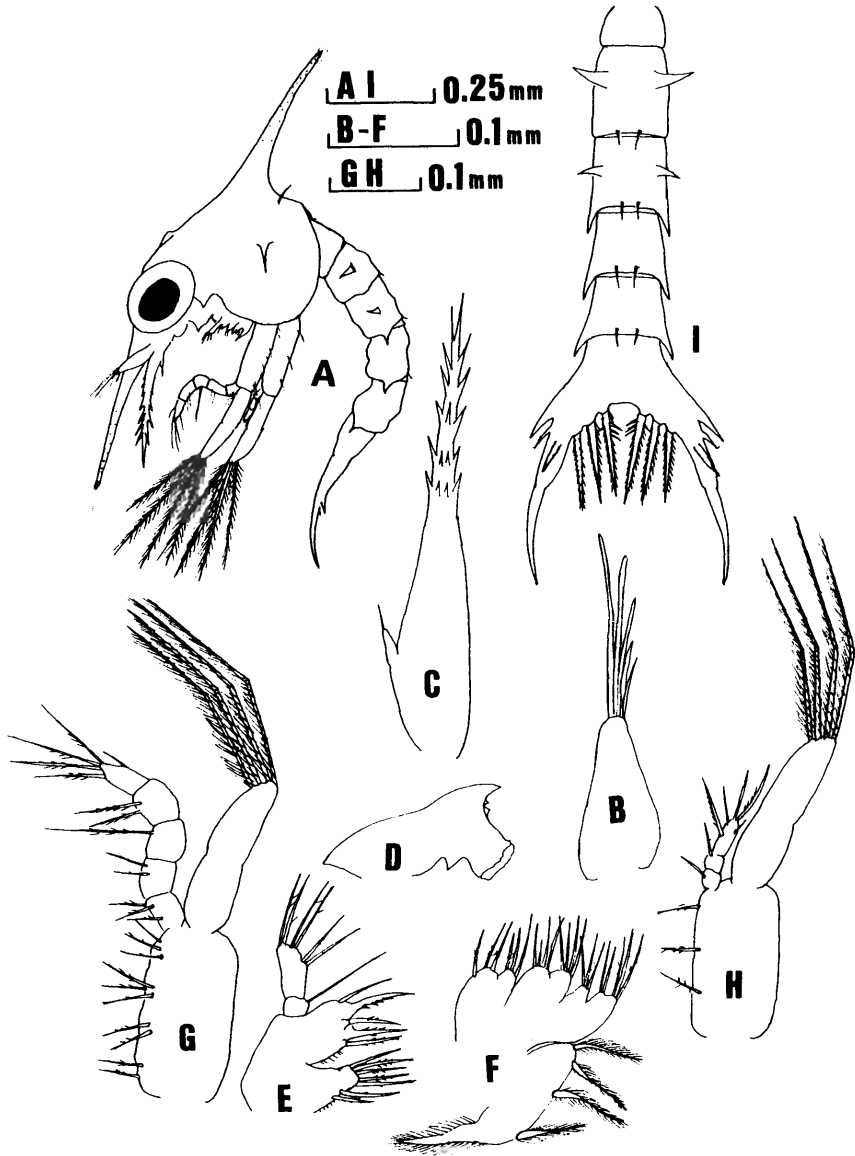
Se examinaron 20 larvas de la primera etapa de zoea y se tomaron las siguientes mediciones: longitud total (TT), desde el extremo de la espina rostral hasta el extremo de la espina dorsal; longitud de caparazón (CL), desde los órbitos hasta el extremo posterolateral del caparazón; y ancho de caparazón (CW), entre los extremos de las espinas laterales.

## RESULTADOS

Dimensiones: TT =  $1.19 \pm 0.018$  mm (intervalo de 1.16 a 1.22 mm); CL =  $0.449 \pm 0.019$  mm (0.42 a 0.48 mm); CW =  $0.589 \pm 0.0135$  mm (0.56 a 0.61 mm). Todas las larvas fueron morfológicamente similares y se conformaron con la siguiente descripción.

Caparazón (fig. 1A): Espinas dorsales y rostrales grandes y bien desarrolladas, aproximadamente iguales una a la otra en longitud, y espinas laterales bien desarrolladas pero más cortas. Algunos individuos presentan espinitas diminutas en las espinas dorsales y rostrales. Un solo par de setas pequeñas bordeando la base posterior de la espina dorsal.

Anténula (fig. 1B): Endópodo ausente. Exópodo sin segmentos, con 4 ó 5 estetos distales de diferentes longitudes.



**Figure 1.** First zoeal stage of *Panopeus purpureus* Lockington, 1877. A, entire zoea, lateral view. B, antennule. C, antenna. D, mandible. E, maxillule. F, maxilla. G, first maxilliped. H, second maxilliped. I, abdomen and telson, dorsal view.

**Figura 1.** Primera etapa de zoea de *Panopeus purpureus* Lockington, 1877. A, zoea completa, vista lateral. B, anténula. C, antena. D, mandíbula. E, maxílula. F, maxila. G, primer maxilípido. H, segundo maxilípido. I, abdomen y telson, vista dorsal.

spine and markedly spinulose on distal half, although variation exists among specimens and from side to side in a single specimen. Endopod absent. Exopod reduced, approximately 1/9 length of protopod, and bearing single short seta distally.

Mandible (fig. 1D): Endopod palp absent. Unremarkable molar and incisor processes.

Maxillule (fig. 1E): Coxal endite with 6–8 setae. Basial endite with 5–7 stout spines and few setae. Endopod 2-segmented; proximal segment short and bearing 1 long seta, distal segment approximately twice length of proximal segment and with 6 setae arranged 2 + 4, or 2 + 2 + 2.

Maxilla (fig. 1F): Coxal endite bilobed with 3 + 3 setae. Basial endite bilobed with 4 + 4 setae. Endopod bilobed; proximal lobe with 3 setae, distal lobe with 2 subterminal, 3 terminal setae. Scaphognathite with 4 plumose setae and with proximal portion produced into a long, setose process.

First maxilliped (fig. 1G): Basis with 10 setae arranged 2, 2, 3, 3. Endopod 5-segmented, with 3, 2, 1, 2, 5 setae, respectively. Exopod with slight mid-length constriction and with 4 long natatory setae.

Second maxilliped (fig. 1H): Basis with 3 setae, arranged 1, 1, 1. Endopod 3-segmented, with 1, 1, 5 setae, respectively. Exopod with slight mid-length constriction and with 4 long natatory setae.

Third maxilliped: Absent.

Pereiopods: Absent.

Abdomen (fig. 1I): Five somites. Somites 2 and 3 bearing acute dorsolateral projections, those of somite 2 pointing more anteriorly and those of somite 3 directed more posteriorly. Somites 2–5 with pair of minute posterodorsal setae. Somites 3–5 with sharply produced posterolateral border. Pleopods absent.

Antena (fig. 1C): Protópodo bien desarrollado, alcanzando aproximadamente 3/4 de la longitud de la espina rostral y notablemente espinoso en la mitad distal, aunque existen variaciones entre especímenes y de lado a lado en un solo espécimen. Endópodo ausente. Exópodo reducido, aproximadamente 1/9 de la longitud del protópodo y con una seta distal corta.

Mandíbula (fig. 1D): Palpo del endópodo ausente. Procesos molar e incisivo poco notables.

Maxílula (fig. 1E): Endito coxal con 6–8 setas. Endito basal con 5–7 espinas fuertes y pocas setas. Endópodo bisegmentado; el segmento proximal corto con 1 seta larga, el segmento distal aproximadamente dos veces más largo que la longitud del segmento proximal, con 6 setas ordenadas 2 + 4, ó 2 + 2 + 2.

Maxila (fig. 1F): Endito coxal con 2 lóbulos, con 3 + 3 setas. Endito basal con 2 lóbulos, con 4 + 4 setas. Endópodo con 2 lóbulos; el lóbulo proximal con 3 setas, el lóbulo distal con 2 setas subterminales y 3 setas terminales. Escapognatito con 4 setas plumosas y la parte proximal formando un proceso setoso largo.

Primer maxilípodo (fig. 1G): Basis con 10 setas ordenadas 2, 2, 3, 3. Endópodo con 5 segmentos, con 3, 2, 1, 2, 5 setas, respectivamente. Exópodo con ligera constricción a media longitud y con 4 setas natatorias largas.

Segundo maxilípodo (fig. 1H): Basis con 3 setas, ordenadas 1, 1, 1. Endópodo con 3 segmentos, con 1, 1, 5 setas, respectivamente. Exópodo con ligera constricción a media longitud y con 4 setas natatorias largas.

Tercer maxilípodo: Ausente.

Pereiópodos: Ausentes.

Abdomen (fig. 1I): Cinco somitos. Los somitos 2 y 3 tienen proyecciones dorsolaterales agudas; las del somito 2 están dirigidas más anteriormente y las del somito 3 más posteriormente. Los somitos 2–5 con un par de setas

Telson (fig. 11): Furcal rami each bearing 2 lateral and 1 dorsal spines, with the more posterior lateral spine small, hair-like. All 3 spines sometimes difficult to see; some individuals appear to have only 2 furcal spines. Posterior margin indented and bearing 6 spinulose setae.

## DISCUSSION

In general, zoeal characters of *Panopeus purpureus* conform to those described for other members of the xanthid subfamily Panopeinae (= family Panopeidae *sensu* Guinot, 1978). These larvae were referred to as the Group 1 xanthid zoeae by Rice (1980) and Martin (1984).

The first zoea of *P. purpureus* described herein fits comfortably within the known morphological boundaries of previously described larvae of *Panopeus* (the description of the unusual larvae of *P. bermudensis* by Martin *et al.*, 1985, being an exception), and is perhaps most similar to larvae of *P. herbstii* as described by Costlow and Bookhout (1961) (which may be a description of larvae of *P. obesus*; see Montú *et al.*, 1988), *P. turgidus* as described by Martin *et al.* (1984) (see Martin *et al.*, 1985, table 2), or *P. austrobesus* as described by Montú *et al.* (1988). Indeed, if we incorporate this species in the key to zoeal stages of *Panopeus* in Montú *et al.* (1988) (which included only those species whose larvae might be found off Brazil), it would group with *P. austrobesus*. The zoea of *P. purpureus* differs from that of *P. occidentalis* only in the possession by the latter of a proximal spine on the antennal protopod and the possession of two (rather than one) distal setae on the minute antennal exopod. These differences seem minor, and probably change with ontogeny. The first zoea of *P. purpureus* is also similar to the zoeal stage attributed to *P. africanus* by Rice and Williamson (1977); although their specimen (ASM 27, probably a second zoea) was larger and was described as having minutely spinulose telson furcal rami, whereas those of *P. purpureus* are smooth, at least in the first zoeal stage. Also, according to Rodríguez and Paula (1993), ASM 27 differs from *P. africanus* in size and having six setae

posterodorsales diminutas. Los somitos 3-5 tienen el borde posterolateral proyectándose de manera aguda. Pleópodos ausentes.

Telson (fig. 11): Ramas furcales con 2 espinas laterales y 1 dorsal cada una, con la espina posterolateral pequeña y semejante a pelo. A veces las 3 espinas son difíciles de observar; algunos individuos parecen tener sólo 2 espinas furcales. La margen posterior con muesca y 6 setas espinosas.

## DISCUSIÓN

En general, los caracteres de las zoeas de *Panopeus purpureus* coinciden con los descritos para otros miembros de la subfamilia xántida Panopeinae (= familia Panopeidae *sensu* Guinot, 1978). Rice (1980) y Martin (1984) describen a estas larvas como zoeas xántidas del grupo I.

La primera etapa de zoea de *P. purpureus* descrita aquí se ajusta a los límites morfológicos conocidos de las larvas de *Panopeus* descritas anteriormente (una excepción es la descripción de la larva poco común de *P. bermudensis* en Martin *et al.*, 1985), y es posiblemente más similar a las larvas de *P. herbstii* descritas por Costlow y Bookhout (1961) (que puede ser una descripción de las larvas de *P. obesus*; ver Montú *et al.*, 1988), de *P. turgidus*, descritas por Martin *et al.* (1984) (ver Martin *et al.*, 1985, tabla 2), o de *P. austrobesus*, descritas por Montú *et al.* (1988). En efecto, si incorporamos a esta especie en la clave de etapas de zoea de *Panopeus* en Montú *et al.* (1988) (que incluye únicamente las especies cuyas larvas se pueden encontrar frente de Brasil), se agruparía con *P. austrobesus*. La zoea de *P. purpureus* difiere de la de *P. occidentalis* solamente en que la segunda tiene una espina proximal en el protópodo antenal y dos (en vez de una) setas distales en el exópodo antenal pequeño. Estas diferencias aparentemente son menores y posiblemente cambian con la ontogenia. La primera etapa de zoea de *P. purpureus* también es similar a la descrita para *P. africanus* por Rice y Williamson (1977); aunque su espécimen (ASM 27, probablemente una zoea de segunda etapa) era más

on the distal segment of the second maxilliped instead of five, and these differences might indicate that ASM 27 belongs to another species present in that zone.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank an anonymous reviewer for constructive criticisms and help with the *Resumen*. We are grateful to Christoph Schubart, University of Bielefeld (Germany), for donating the ovigerous female of *Panopeus purpureus*. Part of this study was funded by an REU supplement to NSF grant 9020088 to J. Martin and by a grant from the National Geographic Society (NGS 4888-92) to J. Martin for the study of crabs of the eastern Pacific.

## REFERENCES

- Abele, L.G. and Kim, W. (1989). The decapod crustaceans of the Panama Canal. *Smith. Contrib. Zool.*, 482: 1-50.
- Brusca, R.C. (1980). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. 2nd ed. Univ. Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Costlow, J.D. and Bookhout, C.G. (1961). The larval stages of *Panopeus herbstii* Milne Edwards reared in the laboratory. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 77(1): 33-42.
- Guinot, D. (1978). Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, n.s. 112: 211-292.
- Hendrickx, M.E. (1992). Distribution and zoogeographic affinities of decapod crustaceans of the Gulf of California, Mexico. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20: 1-12.
- Hendrickx, M.E. (1995). Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull. Inst. Roy. des Sci. Natur. Belgique*, 65: 125-150.
- Ingle, R.W. (1985). Larval development of the crab *Panopeus occidentalis* de Saussure, from Bermuda (Crustacea: Xanthoidea: Panopeidae). *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 48: 233-248.
- Manning, R.B. and Holthuis, L.B. (1981). West African brachyuran crabs. *Smith. Contrib. Zool.*, 306: 1-379.
- Martin, J.W. (1984). Notes and bibliography on the larvae of xanthid crabs, with a key to the known grande y describieron las ramas furcales del telson con espinitas diminutas, mientras que las de *P. purpureus* son lisas, por lo menos en la primera etapa de zoea. De acuerdo con Rodríguez y Paula (1993), ASM 27 también difiere de *P. africanus* en cuanto a tamaño y porque tiene seis setas en el segmento distal del segundo maxilipedo en vez de cinco. Estas diferencias pueden indicar que ASM 27 pertenece a otra especie de esa zona.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece a un revisor anónimo las sugerencias y la ayuda con el resumen, así como a Christoph Schubart de la Universidad de Bielefeld (Alemania) la donación de la hembra ovígera de *Panopeus purpureus*. Parte de este estudio fue financiado por un complemento REU al convenio de la NSF 9020088 a J. Martin y por una subvención del National Geographic Society (NGS 4888-92) a J. Martin para el estudio de cangrejos del Pacífico oriental.

Traducido al español por Jennifer Davis.

---

xanthid zoeas of the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 34: 220-239.

- Martin, J.W., Felder, D.L. and Truesdale, F.M. (1984). A comparative study of morphology and ontogeny in juvenile stages of four western Atlantic xanthoid crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 303: 537-604.
- Martin, J.W., Truesdale, F.M. and Felder, D.L. (1985). Larval development of *Panopeus bermudensis* Benedict and Rathbun, 1891 (Brachyura, Xanthidae) with notes on zoeal characters in xanthid crabs. *J. Crust. Biol.*, 5: 84-105.
- Montú, M., Anger, K., de Bakker, C., Anger, V. and Loureiro Fernandes, L. (1988). Larval development of the Brazilian mud crab *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Decapoda: Xanthidae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.*, 8: 594-613.
- Negreiros-Fransozo, M.L. (1986). Desenvolvimento pós-embriônico de *Panopeus americanus* Saussure, 1857 (Decapoda, Xanthidae), em laboratório. *Rev. Brasil Biol.*, 46: 173-188.

- Rathbun, M.J. (1930). The cancrioid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecy-clidae, Cancridae, and Xanthidae. *Bull. US Nat. Mus.*, 152: 1-609.
- Rice, A.L. (1980). Crab zoeal morphology and its bearing on classification of the Brachyura. *Trans. Zool. Soc. London*, 35: 271-424.
- Rice, A.L. and Williamson, D.I. (1977). Planktonic stages of Crustacea Malacostraca from Atlantic seamounts. "Meteor" *Forsch.-Ergebnisse*, 26: 28-64.
- Rodríguez, A. and Paula, J. (1993). Larval and post-larval development of the mud crab *Panopeus africanus* A. Milne Edwards (Decapoda: Xanthidae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.*, 13: 296-308.
- Williams, A.B. (1984a). Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Williams, A.B. (1984b). The mud crab, *Panopeus herbstii*, s.l. Partition into six species (Decapoda: Xanthidae). *US Fish. Bull.*, 81: 863-882.