

hin d. negera!
Walfog

ZOOLOGICA

Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Zoologie

Gegründet 1888 von R. Leuckart, C. Chun, fortgesetzt von W. Kükenthal, R. Hesse, W. E. Ankel

Herausgegeben von F. Schaller ■ Wien

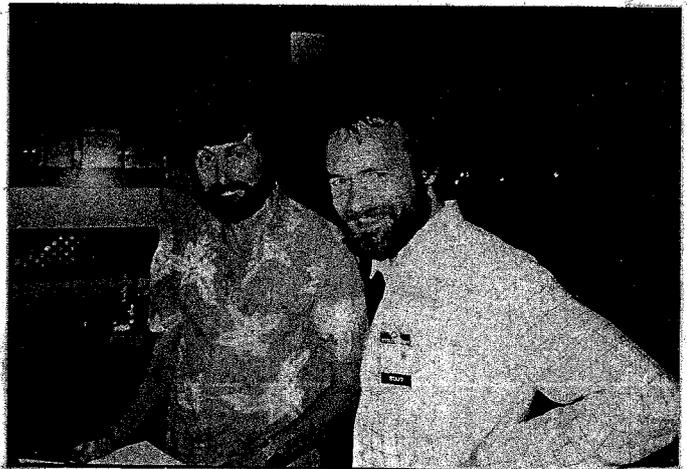
47. Band
2. Lieferung
Heft 140

JOHANN-WOLFGANG WÄGELE

Evolution und phylogenetisches System der Isopoda

Stand der Forschung und neue Erkenntnisse

Mit 107 Abbildungen im Text



E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Nägele u. Obermiller) ■ Stuttgart 1989

Anschrift des Autors:

Universität Oldenburg, Fachbereich Biologie,
Postfach 2503, 2900 Oldenburg

ISBN 3-510-55026-9 / ISSN 0044-5088

©by Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) D-7000 Stuttgart, 1989

Alle Rechte, auch das der Übersetzung vorbehalten. Jegliche Vervielfältigung einschließlich photomechanischer Wiedergabe der in dem Band enthaltenen Beiträge oder Teile daraus nur mit ausdrücklicher Genehmigung durch den Verlag.

Valid for users in USA: The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicate the copyright owners's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the conditions, however, that the copier pay the stated per-copy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., P.O.B. 8891, Boston, Mass. 02114, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law.

Umschlagentwurf von Wolfgang Karrasch

Printed in Germany

Verzeichnis der Hefte der Zoologica

Auf Wunsch steht ein ausführlicher Prospekt auch der früheren Hefte zur Verfügung

- Heft 91. **Krüger, F.**, Die Trichocysten der Ciliaten im Dunkelfeldbild. – Mit 65 Abbildungen auf 6 Tafeln und 4 Tabellen im Text. 1936.
- Heft 92. **Brock, F.**, Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L. (Grundlegung einer ganzheitlichen Deutung der Vorgänge im Beute- und Verdauungsfeld). – Mit 1 Tafel, 27 Abbildungen im Text und auf 1 Textbeilage sowie 19 Tabellen im Text und auf 1 Tabellenbeilage. 1936.
- Heft 93. **Pflugfelder, O.**, Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. – Mit 25 Tafeln, 21 Textabbildungen und 1 Tabellenbeilage. 1936/37.
- Heft 94. **Werner, F.**, Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. – Mit 18 Tafeln und 63 Figuren. 1938.
- Heft 95. **Schartau, O.**, Die periphere Innervation der Vogelhaut. – Mit 8 Tafeln. 1938.
- Heft 96. **Goetsch, W.**, Die Staaten argentinischer Blattschneider-Ameisen. – Mit 36 Abbildungen im Text und auf 7 Bildtafeln, 37 Tabellen im Text und auf 8 Beilagen und 4 Kurventafeln. 1939.
- Heft 97. **Hüfner, Br.**, Die Antennen und antennalen Sinnesorgane der Hydrocores mit besonderer Berücksichtigung der Nepiden. – Mit 11 Tafeln. 1939.
- Heft 98. **Müller, H. J.**, Die Symbiose der Fulgoroiden (Homoptera-Cicadina). – Mit 38 Tafeln (davon 1 farbig), 29 Textfiguren und 2 Tabellen. 1940. (2 Lieferungen.)
- Heft 99. **Nierstrasz †, H. F.**, und **H. A. Stork**, Monographie der Solenogastren des Golfes von Neapel. – Mit 249 Abbildungen auf 15 Tafeln (davon 1 farbig). 1940.
- Heft 100. **Mell, R.**, Inventur und ökologisches Material zu einer Biologie der südchinesischen Pieriden. Beiträge zur Fauna sinica XXI. – Mit 3 Tafeln (davon 1 farbig), 3 Textabbildungen sowie vielen Tabellen im Text und auf 5 Beilagen. 1943.
- Heft 101. **Haß, H.**, Beitrag zur Kenntnis der Reteporiden mit besonderer Berücksichtigung der Formbildungsgesetze ihrer Zoarien und einem Bericht über die dabei angewandte neue Methode für Untersuchungen auf dem Meeresgrund. – Mit 10 Tafeln, 63 Abbildungen im Text und auf 4 Beilagen. 1948.
- Heft 102. **Braem, F.**, Über *Victorella* und einige ihrer nächsten Verwandten sowie über die Bryozoenfauna des Ryck bei Greifswald. – Mit 12 Tafeln und 1 Textabbildung. 1951.
- Heft 103. **Müller, H. J.**, Über das Schlüpfen der Zikaden (Homoptera auchenorrhyncha) aus dem Ei. (2. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden.) – Mit 53 Abbildungen auf 14 Tafeln. 1951.
- Heft 104. **Strenzke, Karl**, Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. – Mit 10 Diagrammen und 29 Tabellen im Text und auf 3 Beilagen sowie 6 Abbildungen auf 1 Tafel. 1952.
- Heft 105. **Möhn, Edwin**, Beiträge zur Systematik der Larven der Itonididae (= Cecidomyiidae, Diptera). 1. Teil: Porricondyliinae und Itonidinae Mitteleuropas. – Mit 3 Abbildungen im Text und 362 Figuren auf 30 Tafeln. 1955.
- Heft 106. **Basir, M. A.**, Oxyuroid Parasites of Arthropoda. A monographic study. 1. Thelastomatidae, 2. Oxyuridae. – With 13 plates. 1956.
- Heft 107. **Strassen, O. zur**, Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden. VIII, 142 Seiten. – Mit 140 Abbildungen im Text und auf 14 Tafeln. 1959.
- Heft 108. **Wagener, S.**, Monographie der ostasiatischen Formen der Gattung *Melanargia* MEIGEN (Lepidoptera, Satyridae). – VI, 252 Seiten. Mit 56 Tafeln, 8 Kartenbeilagen, 13 Tabellen sowie 26 Abbildungen im Text und auf 3 Beilagen. 1961.
- Heft 109. **Steffan, A. W.**, Die Stammes- und Siedlungsgeschichte des Artenkreises *Sacchiphantes viridis* (RATZBURG 1843) (Adelgidae, Aphidoidea). – VIII, 113 Seiten. Mit 32 Tabellen sowie 88 Abbildungen im Text und auf 10 Tafeln. 1961.
- Heft 110. **Buchmann, W.**, Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodiden. – VIII, 51 Seiten. Mit 13 Tafeln. 1961.
- Heft 111. **Andres, G. M.**, Eine experimentelle Analyse der Entwicklung der larvalen Pigmentmuster von fünf Anurenarten (*Bombina variegata* L., *Discoglossus pictus* OTTH, *Hyla arborea* L., *Rana esculenta* L. und *Xenopus laevis* DAUDIN). – VII, 112 Seiten. Mit 107 Abbildungen im Anhang. 1963.
- Heft 112. **Richter-Vollert, I.**, Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie von *Asphondylia sarothamni* H. Lw. – V, 54 Seiten. Mit 45 Abbildungen im Text und auf 6 Tafeln. 1964.
- Heft 113. **Roonwal, M. L.**, and **Bose, G.**, Termite fauna of Rajasthan, India. – VI, 58 Seiten. With 8 tables, 24 textfigures and 5 plates. 1964.
- Heft 114. **Dönges, J.**, Der Lebenszyklus vom *Posthodiplostomum brevicaudatum* (Trematoda), eines Parasiten in den Augen von Süßwasserfischen. – V, 39 Seiten. Mit 30 Abbildungen, 21 Tabellen und 3 Tafeln. 1965.
- Heft 115. **Steffan, A. W.**, Evolution und Systematik der Adelgidae (Homoptera: Aphidina). Eine Verwandtschaftsanalyse auf vorwiegend ethologischer, zytologischer und karyologischer Grundlage. – XII, 139 Seiten. Mit 2 Tafeln sowie 146 Abbildungen und 4 Tabellen im Text und auf 1 Beilage. 1968.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
2.	Methoden	2
2.1	Die phylogenetische Beurteilung der Merkmale	5
3.	Hinweise auf die Stammesgeschichte	18
3.1	Fossilfunde	19
3.2	Zoogeographische Indizien	20
3.3	Chromosomen	21
3.4	Anatomische Merkmale	22
3.5	Der Magen	25
3.5.1	Vorbemerkungen	25
3.5.2	Bauplan und Funktion des Isopodenmagens	26
3.5.3	Untersuchungen zu Variationen der Morphologie einiger Isopodenmägen	28
	3.5.3.1 <i>Mesamphisopus capensis</i> (Phreatoicoidea)	28
	3.5.3.2 <i>Stenetrium weddellensis</i> (Asellota)	30
	3.5.3.3 <i>Ligia oceanica</i> (Oniscidea)	31
	3.5.3.4 <i>Sphaeroma hookeri</i> (Sphaeromatidae)	32
	3.5.3.5 <i>Limnoria lignorum</i> (Limnoriidae)	33
	3.5.3.6 <i>Serolis polita</i> (Serolidae)	34
	3.5.3.7 <i>Idotea baltica</i> (Idoteidae)	35
	3.5.3.8 <i>Antarcturus spinacoronatus</i> (Arcturidae)	36
	3.5.3.9 <i>Glyptonotus antarcticus</i> (Chaetiliidae)	36
	3.5.3.10 <i>Natatolana pastorei</i> ("Cirolanidae")	37
	3.5.3.11 <i>Aega antarctica</i> (Aegidae)	40
3.5.4	Vergleich mit anderen Isopoden	41
3.5.5	Vergleich mit anderen Peracarida	45
3.5.6	Funktionsabhängige Variationen	47
3.5.7	Phylogenetische Bewertung der Magenstrukturen	49
4.	Die Phreatoicoidea	51
4.1	Merkmale der Phreatoicoidea	51
4.2	Die Lebensweise der Phreatoicoidea	51
4.3	Familien der Phreatoicoidea	54
4.4	Herkunft und Verwandtschaft der Phreatoicoidea	56
5.	Verwandtschaft und Ursprung der Unterordnungen Calabozoida und Asellota	58
6.	Die Asellota	60
6.1	Merkmale der Asellota	60
6.2	Die Lebensweise der Asellota	60
6.2.1	Fortbewegung und Lebensraum	60
6.2.2	Ernährung	61
6.2.3	Fortpflanzung	62
6.3	Die Verwandtschaft der Überfamilien der Asellota	64
6.4	Die Evolution der Janiroidea	66

6.4.1	Die Verwandtschaft der Familien Munnidae, Pleurocopidae, Dendrotonidae, Haplomunnidae, Paramunnidae und Abyssianiridae	67
6.4.2	Die "Janiridae"	73
6.4.3	Die Microparasellidae	79
6.4.4	Die Familien Acanthaspididae, Janirellidae, Katianiridae, und die Gattungen <i>Iolella</i> und <i>Mesosignum</i>	80
6.4.5	Die Munnopsidae	86
6.4.6	Die Desmosomatidae	90
6.4.7	Die Nannoniscidae	92
6.4.8	Die Verwandtschaft der Familien Munnopsidae, Desmosomatidae, Nannoniscidae und Macrostylidae	94
6.4.9	Die Verwandtschaft der Familien Ischnomesidae und Echinothambematidae	97
6.4.10	Die Haplomiscidae	99
6.4.11	Die Thambematidae	99
6.5	Die Verwandtschaft der Familien der Janiroidea: Eroberung der Tiefsee und polare Submergenz	100
7.	Die Oniscidea	104
7.1	Merkmale der Oniscidea	104
7.2	Die Lebensweise und Anpassungen an das Landleben	104
7.3	Bau der Pleopoden der Isopoda und Evolution der Lungen der Oniscidea	107
7.4	Die Familien der Oniscidea	113
8.	Die Valvifera	120
8.1	Merkmale der Valvifera	120
8.2	Lebensweisen	120
8.2.1	Die Lebensweise der Chaetiliidae	120
8.2.2	Die Lebensweise der Idoteidae	122
8.2.3	Die Lebensweise der Arcturidae	124
8.3	Das traditionelle System der Valvifera	125
8.4	Die Chaetiliidae	127
8.5	Herkunft und Gattungen der Idoteidae	130
8.6	Die Amesopodidae	133
8.7	Die Arcturidae	133
8.7.1	Definition und Unterteilung der Arcturidae	133
8.7.2	Die Evolution der passiven Filtrierer	135
8.7.3	Unterfamilien und Gattungen der Arcturidae	137
8.8	Aspekte der Zoogeographie der Valvifera	141
9.	Die Anthuridea	142
9.1	Merkmale der Anthuridea	143
9.2	Lebensweisen	143
9.2.1	Die Lebensweise der Hyssuridae	143
9.2.2	Die Lebensweise der Anthuridae	146
9.2.3	Die Lebensweise der Paranthuridae	148
9.3	Die Merkmale der Familien	148
9.3.1	Merkmale der Hyssuridae	150
9.3.2	Merkmale der Anthuridae	151
9.3.3	Merkmale der Paranthuridae	151
9.4	Die Verwandtschaft der Gattungen	151
9.4.1	Gattungen der Hyssuridae	152
9.4.2	Gattungen der Anthuridae	152
	9.4.2.1 Anhang: <i>Pilosanthura</i> gen. n	158
9.4.3	Gattungen der Paranthuridae	158

9.4.3.1	Addendum: Notiz zur Familie Antheluridae	159
10.	Die "Flabellifera"	162
11.	Die Sphaeromatidea (neue Unterordnung)	163
11.1	Merkmale der Sphaeromatidea	163
11.2	Lebensweisen der Sphaeromatidea	163
11.2.1	Die Lebensweise der Serolidae	164
11.2.2	Die Lebensweise der Sphaeromatidae	166
11.2.3	Die Lebensweise der Limnoriidae	168
11.3	Die Verwandtschaft der Familien Keuphyliidae, Lynseiidae, Limnoriidae, Plakarthriidae, Serolidae, Bathynataliidae und Sphaeromatidae	168
11.3.1	Die systematische Stellung der Keuphyliidae	174
11.3.2	Die Verwandtschaft der Keuphyliidae, Lynseiidae und Limnoriidae, und die Stellung von Hadromastax	175
11.4	Die Sphaeromatidae	178
11.5	Anmerkung zur Polyphyilie der Gattung Serolis	184
11.6	Aspekte der Zoogeographie der Sphaeromatidea	185
12.	Die Cymothoida	188
12.1	Merkmale der Cymothoida	188
12.2	Lebensweisen der Cymothoida	188
12.2.1	Die Lebensweise der "Cirolanidae"	188
12.2.2	Die Lebensweise der Corallanidae	191
12.2.3	Die Lebensweise der Aegidae	191
12.2.4	Die Lebensweise der Cymothoidae	192
12.2.5	Die Lebensweise der Gnathiidae	196
12.3	Die Verwandtschaft der Familien der Cymothoida und die Herkunft der Gnathiidae	197
12.4	Die Familie Anuropidae und die Gattungen der "Cirolanidae"	205
12.5	Bemerkungen zur Familie Cymothoidae	210
12.6	Bemerkungen zur Evolution der Cymothoida	210
12.7	Die Bopyridae	211
12.7.1	Merkmale der Bopyridae	211
12.7.2	Larvenstadien	212
12.7.3	Lebensweisen	213
	12.7.3.1 Lebenszyklen der Bopyrinae	213
	12.7.3.2 Der Lebenszyklus der Entoniscinae	216
	12.7.3.3 Die "Cryptoniscoidea"	218
	12.7.3.4 Die Lebensweise der Cyproniscinae	218
	12.7.3.5 Die Lebensweise der Cabiropsinae	218
	12.7.3.6 Die Lebensweise der Hemioniscinae	220
	12.7.3.7 Die Lebensweise der Crinoniscinae	220
	12.7.3.8 Die Lebensweise der Liriopsinae	221
12.7.4	Die Verwandtschaft der Unterfamilien der Bopyridae	222
12.8.	Die Verwandtschaft der Cymothoidae und der Bopyridae	228
13.	Die Verwandtschaft der Unterordnungen der Isopoda	230
14.	Das Grundmuster der Isopoda	235
15.	Klassifikation der Isopoda	237
16.	Zusammenfassung / Summary	239
17.	Liste der Abkürzungen	242
18.	Literaturverzeichnis	243

1. Einleitung

Mit der vorliegenden Studie wird erstmalig zusammengefaßt, welche wissenschaftlichen Hypothesen über die Evolution der Isopoda bekannt sind und wie diese Hypothesen sich in der traditionellen Klassifikation niederschlagen. Bisher durch Taxonomen genutzte Merkmale werden mit den Kriterien der phylogenetischen Systematik neu bewertet, neue anatomische und eidonomische Merkmale werden beschrieben. Wie in den traditionellen Systemen aller Tiergruppen (vgl. Ax 1984) sind auch bei den Isopoda viele Taxa nicht monophyletisch und müssen ersetzt oder neu definiert werden, damit Hypothesen über verwandtschaftliche Beziehungen objektiv, d.h. verifizierbar werden. Erst auf der Grundlage eines phylogenetischen Systems ist eine Taxonomie möglich, die Aussichten hat, stabil und dauerhaft zu sein, sind historisch-geographische Analysen, Spekulationen über die Geschichte der Faunen von Kontinenten und Meeresgebieten wissenschaftlich begründet.

Crustaceen sind eidonomisch reich strukturierte Organismen mit einer großen Vielfalt von Lebensformtypen, an denen der Evolutionsforscher eine hohe Zahl von für die Rekonstruktion der Phylogenese nützlichen Hinweisen entdecken kann. Die Lesrichtung morphologischer Reihen ist meist nicht schwer zu finden, wenn die Biologie der Tiere und damit die Funktion der Strukturen und die Morphologie von Adelphotaxa oder von hypothetischen Stammformen bekannt sind. Innerhalb der Peracarida sind die Isopoda die formenreichste Ordnung, zu der Arten gehören, die im Habitus den Amphipoden ähneln, während andere Arten wurmförmige Sedimentbewohner, ungegliederte, sackartige Parasiten, bizarr bedornete hemisessile Filtrierer, spinnenbeinige Tiefseebewohner oder "typisch asselförmige" Aasfresser sind. Es gibt Asseln auf allen marinen Sedimenten und im Meroplankton, in ober- und unterirdischen Süßgewässern, an Land besiedeln sie marine Küsten, feuchte und trockene Biotope bis hin zu Wüsten.

Diese Vielfalt hat ihre Wurzel in einem hypothetischen, rekonstruierbaren Grundplan-Vertreter. Welche morphologischen Anpassungen die Evolution hervorbrachte, wie aus Präadaptationen sich neue Lebensweisen entfalteten, welche Radiation nach Erschließung neuer Lebensräume möglich war, kann durch Vergleich der Dendrogramme mit den Lebensweisen der Tiere, die ebenfalls beschrieben werden, entnommen werden.

Die Freude an der spannenden, detektivischen wissenschaftlichen Arbeit der Rekonstruktion der Stammesgeschichte wird getrübt durch die stetige Konfrontation mit dem traditionellen Handwerk der Taxonomen, welches meistens in keiner Weise den Ansprüchen der phylogenetischen Systematik, oft nicht einmal der typologischen Systematik, genügt. Die Erkenntnis, daß Taxonomie zugleich Evolutionsforschung ist, scheint wenig verbreitet zu sein. Die Crustaceenforscher der vergangenen 200 Jahre haben zukünftigen Taxonomen die titanische, undankbare Aufgabe vermacht, eine verworrene Synonymie aufzuklären und Tausende von in Museen gelagerten Typen nachzubeschreiben. Die heute noch mustergültigen Veröffentlichungen herausragender, an Isopoden arbeitender Forscher wie G.O. Sars oder E.G. Racovitza fanden leider nur wenig Nachahmer, obwohl Klagen über den Mißstand gelegentlich publiziert wurden. Im Jahre 1912 schreibt Racovitza (S. 204): "Je ne crois pas que l'unique but de la taxonomie soit de distinguer les espèces, de fabriquer des tableaux dichotomiques et d'établir un inventaire "administratif" de la faune de notre globe...Le but principal des études taxonomiques...c'est.. la classification naturelle des animaux, c'est-à-dire une classification qui reflète aussi exactement que possible la parenté réelle..". Zu dieser Aufgabenstellung gehören zunächst die Datenerhebungen, d.h. sorgfältige vergleichend-morphologische Studien. Daher beschwert sich Racovitza (1907: 146) über die oberflächliche Arbeitsweise der mit Landasseln arbeitenden Kollegen: "Les spécialistes qui se sont occupé d'Isopodes terrestres n'ont presque jamais publié de figures et toutes leurs diagnoses sont différentielles. On comprend donc quelles difficultés soulève cette manière de procéder...Et qui dire encore de ces diagnoses qui sont basées, pour les espèces d'un même genre, tantôt sur un caractère, tantôt

sur un autre, sans qu'on puisse savoir si le caractère non mentionné manque réellement ou si on a négligé de le citer!...il est plus honorable d'être le père heureux d'un petit nombre d'espèces bien établies, que le prolifique progéniteur de réjetons mal conformés et parus avant terme, destinés le plus souvent à finir leur malfaisante existence dans un vengeur tableau synonymique...". Sehr ähnlich ist der Gedankengang, dessen Veröffentlichung Monod (1930:135) für notwendig hielt: "Chaque fois que l'on découvre un caractère important, non encore employé en systématique, il nous faut trop souvent déplorer que les auteurs ne l'aient pas, même sans en tenir compte au point de vue taxonomique, au moins décrit ou figuré. Quelle économie de temps pour les systématiciens actuels si leurs prédécesseurs avaient, – même peut-être sans en soupçonner l'intéret, – tenue compte ... des pléopodes chez les Sphaeromidae et les Cirolanidae".

Bisher wurden nur für 3 Unterordnungen der Isopoda detaillierte phylogenetische Analysen durchgeführt. In einer früheren Arbeit (1981a) stellte der Verfasser erste Dendrogramme für Familien und Arten der Unterordnung Anthuridea Leach, 1814 vor, Brusca (1984) diskutiert das System der Valvifera und insbesondere die Verwandtschaft der Gattungen der Familie *Idoteidae* Fabricius, 1798. Beide Analysen werden im folgenden diskutiert. Die Einreihung neuer Gattungen der Anthuridea in das System dient als Prüfung der bisher publizierten Hypothesen. Für die Überfamilien der Asellota erarbeitete der Verfasser (1983c) erstmalig ein Dendrogramm, das der Veranschaulichung der Argumente für die Zuordnung der ehemaligen Unterordnung Microcerberidea Lang, 1961 zu den Aselloidea Rafinesque, 1815 diene und welches von Wilson (1986a, b, 1987) erweitert wurde. Wilsons detaillierte Analyse der Gattungen und Unterfamilien der Familie *Munnopsidae* Sars, 1869 (Wilson, im Druck) ist ein eindrucksvolles Beispiel für die Wirksamkeit der Hennigschen Methode bei der Klärung phylogenetischer Verwandtschaftsverhältnisse.

Wie die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Unterordnungen zueinander sind, war bisher unbekannt, obwohl zahlreiche Veröffentlichungen Vermutungen in Form von Stammbäumen oder -büschen enthalten (zusammengestellt in Wägele 1981a:97). Diese Vermutungen sind allgemein nicht mit wissenschaftlichen Argumenten begründet worden, sondern subjektiven Ursprungs. Die Vorstellungen über die Morphologie des hypothetischen Grundplan-Vertreters differieren jedoch wenig: Die urtümlichsten Asseln müssen wie die "Cirolanidae" einen Schwanzfächer besessen haben, jedoch nicht die spezialisierten Mundwerkzeuge dieser carnivoren Arten; primitive Mundwerkzeuge sind vielmehr bei den Asellota vorhanden. Auch muß der Grundplan-Vertreter Coxae an den Pereopoden an Stelle von Coxalplatten gehabt haben (Racovitza 1912, Schultz 1969, Wilson et al. 1976, Strömberg 1972, Kussakin 1973). In diesen Thesen ist unausgesprochen die Erkenntnis enthalten, daß der Schwanzfächer der Flabellifera, also der Unterordnung, zu der die Familie "Cirolanidae" Dana, 1853 bisher gehört, eine Plesiomorphie ist. Welche klassifikatorischen Folgerungen sich daraus ergeben und welche der rezenten Isopodengruppen die urtümlichste ist, kann in der vorliegenden Arbeit erläutert werden.

Viele Fragen bleiben ungelöst. Es ist jedoch wichtig, diese Fragen aufzuzeigen. Für ihre Klärung ist nicht die künftige Tätigkeit produktiver, eiliger Taxonomen hilfreich, sondern die sorgfältige vergleichend-morphologische Analyse, die zunächst auf dem Niveau niedriger taxonomischer Kategorien durchgeführt werden muß.

Es ist nicht das Ziel der vorliegenden Arbeit, vollständige, lückenlose Dendrogramme vorzustellen. Es sollen vielmehr sowohl Erkenntnisse als auch Wissenslücken aufgezeigt werden.

2. Methoden

Als Vorbereitung für die Analysen wurden Daten über die Morphologie und Biologie der Isopoda gesammelt und aufbereitet. Die Daten entstammen der Fachliteratur sowie der eigenen Forschung an einheimischen, mediterranen, tropischen und antarktischen Arten, wobei vor allem an letzteren neue, z.T. veröffentlichte Erkenntnisse zur Biologie und Anatomie der Aegidae, Anthuridea, Arcturidae, Chaetiliidae, "Cirolanidae", Gnathiidae und Serolidae gewonnen werden konnten (Juilfs & Wägele 1987, Wägele 1985c, 1986a, 1987a, b, c, Wägele & Schminke 1986, Wägele 1988). Die Aufbereitung der Daten erfolgte mit Hilfe einer taxonomischen Kartei, in der nach Taxa sortiert Karteiblätter mit Abbildungen der Arten und einigen zusätzlichen Angaben

(Fundorte, Synonyme, nicht abgebildete Details) gesammelt werden, und mit Hilfe einer auf einem Microcomputer installierten, noch unvollständigen Datenbank. Beide Hilfsmittel erlauben einen raschen Zugriff auf gesuchte Informationen.

Histologische, elektronenmikroskopische Techniken und die Methoden der Feldarbeit entsprechen den in früheren Arbeiten verwendeten Standardverfahren (s. Wägele 1981a, Wägele et al. 1981, Wägele 1984b, 1985c).

Der Rekonstruktion der Phylogenese dient Hennigs Methode (Hennig 1966), deren Wert für die Praxis der wissenschaftlichen Arbeit nicht bezweifelt werden kann (s. Hennig 1969, Schlee 1971, Schminke 1973, Lovtrup 1977, Lorenzen 1981, Ax 1984, Ehlers 1985, Wilson, im Druck). Auch wenn im Detail die Theorie in Zukunft noch ausgefeilt wird, kann die Methode heute pragmatisch Anwendung finden, wenn die eingesetzten Begriffe eindeutig definiert und korrekt gebraucht werden ¹⁾.

Im folgenden wird unter einem *Monophylum* stets eine Gruppe von Arten verstanden, die einen nur ihnen letzten gemeinsamen Vorfahren haben, wobei sowohl die Stammart als auch alle Deszendenten dieser Stammart zu der Gruppe gehören. Um Mißverständnisse zu vermeiden, wird auf den Begriff "paraphyletisch" verzichtet. Der Begriff "Synapomorphie" wird im Sinn von Lorenzens "Holapomorphie" verwendet (Lorenzen 1981:12,13). Ein Merkmal, das bei 2 oder mehr Organismen vorkommt, wird als apomorphe Homologie im Vergleich zu anderen Arten betrachtet, die dieses Merkmal nicht haben oder eine andersartige homologe Struktur aufweisen, und es werden alle Arten in einem Monophylum vereint, die diese apomorphe Homologie aufweisen oder bei denen dieses Merkmal sekundär verändert oder reduziert ist. Wenn im Text allgemein die Merkmale eines Taxons beschrieben werden, sind damit die Apomorphien und Plesiomorphien gemeint, die der hypothetischen Stammart des Taxons zugeschrieben werden.

In den Legenden zu den Dendrogrammen wird stets der apomorphe Zustand ("apomorphes Merkmal", "Apomorphie") einer Struktur oder Eigenschaft beschrieben. Im Text wird erläutert, welche Bezugstaxa bei der Entscheidungsfindung verglichen wurden und welches der plesiomorphe Zustand ist, falls eine Erklärung notwendig erscheint. Der rekonstruierte Grundbauplan (das Grundmuster) der Isopoda (Kapitel 14) kann im Zweifelsfall als Bezugspunkt dienen. Daß Reduktionen, Proportionsänderungen, die Vermehrung von Sensillen, Verzweigung des Körpers oder Gigantismus apomorphe Merkmale sind, bedarf keiner weiteren Erklärungen. Andere Merkmale werden im folgenden Abschnitt erläutert. Die aufgeführten Merkmale sind z.T. Funktionskomplexe, d.h. aus mehreren Einzelmerkmalen zusammengesetzte Strukturen (z.B. ist die Mandibelstruktur aus pragmatischen Gründen nicht immer in die Einzelmerkmale der Teile des Enditen und des Palpus aufgelöst aufgeführt). Es muß jedoch beachtet werden, daß Einzelmerkmale derartiger Komplexe im Verlauf der Evolution einzeln in (meist unbekannter) Reihenfolge entstehen. Die exakten Umrisse und Größenverhältnisse von Strukturen, die als Merkmale verwendet werden, können natürlich ohne großen Aufwand nicht beschrieben werden. Hier muß auf die veröffentlichten Artbeschreibungen verwiesen werden, die dem Autor als Grundlage für die Analysen dienen.

Im Text werden nicht-monophyletische Taxa in Anführungsstriche gesetzt. In den Dendrogrammen werden Apomorphien, die für die Rekonstruktion von geringem Wert sind, da sie mehrfach konvergent vorkommen, deutlich gekennzeichnet und mit gestrichelten Kästchen symbolisiert, in den Legenden eingeklammert. Diese "schwachen Merkmale" werden aufgeführt, da sie zumindest als Indizien für die Aufstellung von Arbeitshypothesen von Bedeutung sind, es soll zudem anschaulich gezeigt werden, daß diese Merkmale eben **nicht** als gewichtige Apomorphien eingestuft werden dürfen.

Allerdings muß auch bedacht werden, daß diese Gewichtung eines Merkmals auch von dem Bezug abhängt. Beim Vergleich von Adelphotaxa niedriger Kategorien kann ein Reduktionsmerkmal durchaus wertvoll sein, wogegen die mit der gleichen Apomorphie begründete Eingliederung einer solchen Artgruppe in ein Taxon einer höheren Kategorie problematisch ist, wenn die Wahrscheinlichkeit groß ist, daß Konvergenzen vorkommen können. Für die Gewichtung von Merkmalen wird versucht abzuschätzen, ob die Apomorphien durch zahlreiche, korrelierte Mutationen oder nur durch sehr wenig Mutationen entstanden sein könnten. Je

1) Es sind trotz der Logik der Methode verschiedene Definitionen in Gebrauch; vgl. z.B. Lorenzen 1981, Ax 1984, Haszprunar 1986.

mehr Mutationen notwendig sind, desto unwahrscheinlicher ist das Auftreten einer Konvergenz. Solange DNA-Analysen nicht routinemäßig und billig durchgeführt werden können, gibt es keine quantifizierbaren Maßstäbe für den Grad der Wahrscheinlichkeit.

Überall, wo Schwestergruppenverhältnisse nicht bekannt sind oder nur vermutet werden, werden in den Graphiken an den mutmaßlichen Verzweigungsstellen Fragezeichen eingefügt, um den Eindruck zu vermeiden, die Dendrogramme seien vollständige Darstellungen der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Wo der derzeitige Kenntnisstand nicht ausreicht, um Taxa im System eindeutig einzuordnen, werden als Alternative zu dem bestehenden System **keine** neuen Taxa errichtet. In diesen Fällen kann nur darauf hingewiesen werden, daß das derzeit übliche System kein phylogenetisches ist.

Zusammen mit Herrn Dr. G.D. Wilson (Scripps Institute, La Jolla) wurde versucht, Computerprogramme (PAUP, PHYLIP) für die phylogenetische Analyse einzusetzen. Diese modernen numerischen Programme beherrschen ohne Zweifel die Logik der Hennigschen Methode, wenn die Rohdaten korrekt eingegeben werden. Nach Ansicht des Verfassers sind die von diesen Programmen errechneten Ergebnisse jedoch unbefriedigend, da die Dendrogramme in hohem Maße mit Variationen der Vorgaben manipuliert werden können und die Gefahr sehr groß ist, daß irrelevante, ungewichtete Merkmale (z.B. absolute Borstenzahlen) die Wirkung wertvoller Apomorphien rechnerisch verdrängen. Der Evolutionsforscher hat durch im Umgang mit den Taxa gesammelte Erfahrungen Informationen zur Verfügung, die bei der Gewichtung von Merkmalen eingesetzt werden, während diese Erfahrungen dem Computer fehlen.

Die Umsetzung der durch die phylogenetischen Analysen gewonnenen Hypothesen in eine Klassifikation erfolgt nach dem Prinzip, daß die Taxa monophyletisch sein müssen, um "natürlich" (objektiv, verifizierbar) zu sein (s. Wiley 1979), und die Regeln der zoologischen Nomenklatur einzuhalten sind, da es viele Alternativen bei der Umsetzung der Phylogenie in eine Klassifikation gibt. Adelphotaxa können meist nicht (nur an Endpunkten eines Zweiges) der gleichen Kategorie angehören, das System bleibt jedoch von selbst enkaptisch, da die Kategorien hierarchisch angeordnet und die Taxa monophyletisch sind. Das Ergebnis ist eine übersichtliche Klassifikation (s. Kapitel 15). Die in der Systematik der Plathelminthes auftretende Probleme (s. Ehlers 1985:10) gibt es bei den Isopoda nicht. Daß nicht alle Informationen in eine Klassifikation umgesetzt werden können (s. Wiley 1979), ist eine Selbstverständlichkeit, es müßte sonst mehr Kategorien geben als es auf der Stammlinie im Verlauf der Evolution vom ersten Eukaryonten bis z.B. zum *Homo sapiens* Speziationsereignisse gab.

Danksagungen: Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. H.K. Schminke (Universität Oldenburg), der in den vergangenen Jahren in Theorie und Praxis die Forschungsaktivitäten des Verfassers gefördert und bei der Überwindung der mit den Projekten verbundenen organisatorischen Probleme geholfen hat. Herr Dr. G.D. Wilson (Scripps Institute, La Jolla) hat mir viele der für die Untersuchung der Asellota wichtigen Daten und im Druck befindliche Manuskripte überlassen und mir seine Literatursammlung zugänglich gemacht. Literatur über Onisciden stellten mir freundlicherweise Herr Dr. B. Hoese (Heidelberg) und Herr Dr. H. Schmalfuss (Stuttgart) zur Verfügung. Herr Prof. Dr. G. Hempel und die Mitarbeiter des Alfred Wegener Instituts für Polar- und Meeresforschung (Bremerhaven) ermöglichten mit logistischer Unterstützung die Durchführung der Projekte während der Expeditionen in der Antarktis. In der täglichen Laborarbeit halfen Frau I. Zaehle und Frau S. Willig, Herr A. Pompecki stellte viele der Reinzeichnungen her. Mein Dank gilt weiter allen, die in langen, eisigen Stunden an Deck der "Polarstern" beim Sortieren der Proben halfen und besonders auch meiner Frau, meiner langjährigen Expeditions- und Tauchpartnerin. Die Untersuchungen der antarktischen Isopoden und der Asellota der Tiefsee wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Wa 530/1, 530/2) gefördert. Für Vorschläge zur Verbesserung des Manuskriptes danke ich weiter den Herren Dr. R. Brusca (San Diego, California), Dr. N.L. Bruce (South Brisbane, Australien), Dr. H.E. Gruner (Ostberlin), Prof. Dr. L.B. Holthuis (Leiden), Prof. Dr. K.E. Lauterbach (Bielefeld), P.D. Dr. S. Lorenzen (Kiel), Dr. J.C. Markham (Arch Cape, Oregon), Dr. T. Wolff (Kopenhagen).

2.1 Die phylogenetische Beurteilung der Merkmale

Für die Beurteilung der Merkmale der Isopoda wird a priori die These vorausgesetzt, daß es in der Ahnenreihe der Isopoden peracaride Vorfahren gab, die den caridoiden Habitus (Calman 1904) hatten. Dieser Habitus kommt mit geringen Variationen bei rezenten Lophogastriden und Mysiden vor, auch die Mictacea und Spelaeogriphacea erinnern im Körperbau an Garnelen. Obwohl ein befriedigender phylogenetischer Vergleich der Ordnungen der Peracarida fehlt, sprechen die meisten der bekannten Merkmale dafür, daß Siewings Stammbaum der Peracarida (Siewing 1957) die wahrscheinlichsten Lesrichtungen der morphologischen Reihen enthält. Dazu gehören Merkmalsreihen wie die Verkürzung des Pleons, die Verkleinerung des Carapax, die Reduktion der Kiemen im Zuge des phylogenetischen Überganges von der hyperbenthischen Lebensweise eines garnelenartigen Peracariden zu spezialisierten, ans Benthos gebundenen Taxa. Pires Vorstellungen vom Dendrogramm der Ordnungen der Peracarida (Pires 1987) entsprechen dieser These. Sieg (1984) faßte jüngst die Merkmale zusammen, die für die Monophylie der Peracarida sprechen und stellte ein Dendrogramm für das Schwestergruppenverhältnis Tanaidacea/Isopoda vor.

Neben der Entscheidung zwischen der Alternative "Plesiomorphie" und "Apomorphie" bestimmen zwei große Probleme die Merkmalsanalyse: Der Nachweis der Homologie apomorpher Merkmale und die Bestimmung der Lesrichtung von Merkmalsreihen (vgl. Ax 1981).

Bei Berücksichtigung der Homologiekriterien (Remane 1961, Ax 1984) ist es oft nicht möglich, die Homologie einfacher apomorpher Zustände einer Struktur nachzuweisen. In Ermangelung besserer Apomorphien müssen jedoch wiederholt derartige Strukturen als Indizien herangezogen werden. Die Wahrscheinlichkeit einer Homologie, die zunächst als subjektiv angenommen erscheint, läßt sich mit Argumenten stützen, zu denen auch Remanes "Hilfskriterien" gehören (s. Remane 1961):

Eine Apomorphie, die häufig bei sehr verschiedenen Taxa auftritt, hat für die Begründung der Monophylie eines dieser Taxa nur geringes Gewicht. Die Reduktion von Augen z.B. kommt bei Tiefsee-, Höhlen-, Grundwasserasseln, bei Ameisengästen und termitophilen Arten vor.

Eine Apomorphie von geringem Gewicht kann trotzdem eine eindeutige Synapomorphie sein, wenn das betreffende Monophylum durch andere Synapomorphien gekennzeichnet ist und das "schwache Merkmal" durch eine besondere Lebensweise der Arten bedingt ist. Die Reduktion der Augen bei den hypogäischen Familien der Aselloidea ist im Vergleich mit den epigäischen Asellidae eine Synapomorphie; es wird also angenommen, daß unterirdische Gewässer nur einmal durch einen gemeinsamen Ahnen der Familiengruppe Stenasellidae/ Atlantasellidae/ Microcerberidae besiedelt worden sind.

Eine Apomorphie von geringem Gewicht kann ebenfalls von größerer Bedeutung sein, wenn sie nur zur Kennzeichnung einer sehr kleinen Gruppe ähnlicher Arten herangezogen wird, da hier die Wahrscheinlichkeit größer ist, daß das Merkmal nur einmal entstand. Für eine monotypische Gattung z.B. ist ein solches Merkmal sehr wichtig, wenn sie dadurch von der Schwestergruppe unterschieden werden kann. Derartige schwache Merkmale werden daher in den Dendrogrammen genutzt, auch wenn sie analog bei anderen Artgruppen oder Arten vorkommen.

Reduktionsmerkmale sind in der Regel wenig gewichtige Apomorphien, von denen man annehmen muß, daß sie durch wenig Mutationen entstehen. Dazu zählen Reduktionen in der Gliederzahl der Antennen (Geißelglieder ohne Muskulatur sind wahrscheinlich leichter zurückzubilden als Grundglieder), Verwachsungen von Gliedern der Antennen und Maxillipeden, Verwachsungen von Pleomeren in unbeweglichen, versteiften Hinterkörpern. Verwachsungen und Reduktionen von Gliedern sind immer dort wahrscheinlicher, wo die Gliederzahl keine funktionelle Bedeutung hat. Dies ist bei Laufbeinen nicht der Fall: Die Beinfunktion hängt ab von der Muskulanordnung, der nervösen Steuerung, der Länge und Zahl der Beinglieder, der Lage der Gelenke. Daher variiert die Zahl der Beinglieder sehr selten.

Dem Autor ist bewußt, daß Negativmerkmale in der Regel von geringem Gewicht sind. Trotzdem sind derartige Merkmale zu erwähnen, da sie unabhängig von der Bewertung Apomorphien darstellen, die für die Evolution der Bionomie der Arten von Bedeutung sein müssen. Gehäuft können Negativmerkmale zu wichtigen Indizien werden, vor allem, wenn sie aus der Biologie der betroffenen Artgruppe zu deuten sind. Die sehr vereinfachten Mundwerkzeuge der Bopyridae z.B. sind etwas Besonderes, da hier nicht nur die kauenden

und beißenden Teile der Mandibel fehlen, es sind auch zusätzlich der Mandibelpalpus und die beiden Maxillen in Anpassung an die parasitische Ernährungsweise zurückgebildet; begleitet werden diese Reduktionen von gewichtigen Synapomorphien (vgl. Diagramm Abb. 104).

Reduktionen von Apomorphien, z.B. bei einer Art innerhalb einer Gattung, für die dieses Merkmal eine Synapomorphie ist, entwerfen nicht die Bedeutung dieser Synapomorphie für die Begründung der Monophylie. Die Reduktion kann dabei eine Autapomorphie der betroffenen Art sein. So haben alle höher entwickelten Anthuridea (Familien Anthuridae, Paranthuridae) die Synapomorphie "paarige Statozyste im Pleotelson", obwohl die Statozysten bei den Paranthuridae fehlen oder unpaar vorkommen (vgl. Wägele 1981 a). In diesen Fällen des sekundären Fehlens von Apomorphien versagt das "Prinzip der logischen Sparsamkeit" ("principle of parsimony"; vgl. Ax 1984: 67).

Für die Bestimmung der Lesrichtung morphologischer Reihen werden 2 Kriterien herangezogen. Ist es möglich (z.B. durch Vergleich mit dem als Schwestergruppe in Betracht kommenden Monophylum) anzunehmen, daß eine der morphologischen Varianten wahrscheinlich dem plesiomorphen Zustand entspricht, kann hiermit die Wurzel der Reihe postuliert werden. Diese Vorgehensweise ist immer dann die einzig mögliche, wenn über die Biologie der Artgruppe und somit über den adaptiven Wert der Variationen nichts bekannt ist. Ist die Wurzel der Reihe auf diese Weise nicht feststellbar, kann die Beurteilung des Grades der Adaptation hilfreich sein (vgl. Ax 1981: 136 ff). Bei den Isopoden bereitet dies oft keine Schwierigkeiten. Morphologische Reihen gibt es in der Evolution von Tiefseeasseln, von Grundwasserarten, von Parasiten und spezialisierten Räubern. Adaptationen sind in diesen Fällen z.B. die Reduktion des Schwimmvermögens (Tiefsee, Grundwasser), lange Extremitäten (Tiefsee), schlanke Körper und kurze Extremitäten (Grundwasser), stechend-saugende Mundwerkzeuge und Klammerbeine (Parasiten).

Im folgenden werden einige wichtige, als Synapomorphien genutzte Merkmale vorgestellt.

Die Körperform

Peracariden, die einen garnelenartigen Körperbau haben, sind längliche Tiere mit zylindrischen Somiten. Benthische Formen mit Variationen dieses Habitus, wie Cumaceen und Tanaidaceen, sind ventral flach, ansonsten aber langgestreckt, zylindrisch; bei den Cumaceen ist der Carapax aufgetrieben. Die Amphipoden weichen von diesem Grundschema ab, da sie überwiegend seitlich abgeflacht sind. Die Isopoden dagegen sind dorsoventral abgeflacht und relativ breiter als andere Peracariden. Die meisten Isopoden haben in Dorsalansicht einen etwa ovalen Körperumriß. Diese Form bildet bei der Fortbewegung in benthischen Habitaten wenig Widerstand und erlaubt das Anschmiegen der flachen Ventralseite an den Untergrund. Die vielen Variationen dieses Habitus der Isopoden sind meist mit besonderen Lebensweisen korreliert. Die weite Verbreitung des einfachen, ovalen Körperumrisses erlaubt den Schluß, daß dieses die innerhalb der Isopoden plesiomorphe Form ist, zumal auch die noch gut schwimmenden Taxa, wie die "Cirolanidae" und Aegidae, die noch einen Schwanzfächer besitzen, diese Körperform haben.

Der Carapax fehlt stets und das Maxillipedensegment ist meist ganz in den Cephalothorax integriert. Es sind höchstens 7 Pereomere und 5 Pleomere vorhanden, das 6. Pleomer ist mit dem Telson verschmolzen. Variationen in der Zusammensetzung der Tagmata bestehen in Verwachsungen oder starker Reduktion von Segmenten. Die folgenden apomorphen Abweichungen treten nur bei einzelnen Taxa auf und gehören wahrscheinlich nicht zum Grundplan der Isopoden:

Nur die Phreatoicoidea sind nach Art der Amphipoden lateral abgeflacht. Die zahlreichen Unterschiede zwischen Amphipoden und Isopoden (z.B. Darmbau, Lage der Atemorgane, Fortbewegungsweise, Struktur und Funktion von Pleopoden und Uropoden) erlauben nur den Schluß, daß es sich um konvergente Habitus Typen handelt. Die funktionelle Abstimmung von Habitus, Extremitätenbau und Atmung bei den Amphipoden (s. Dahl 1977) fehlt in dieser Form den Phreatoicoidea.

Die Serolidae, Plakarhriidae, Bathynataliidae, Keuphyliidae und manche Sphaeromatidae sind extrem abgeflacht und z.T. rund wie eine Münze. Da diese Familien noch andere apomorphe Gemeinsamkeiten haben, wird dieser Körperbau als Synapomorphie (der neuen Unterordnung Sphaeromatidea) gewertet. Bei Landasseln

gibt es eine konvergente Erscheinung: Die Titanidae und Schoebliidae, blinde termitophile Arten, sind ebenfalls scheibenförmig. Daß die Körperform der Serolidae eine Anpassung an das Leben auf Sandböden ist, wird in Abschnitt 11.2.1 erläutert.

Manche Taxa enthalten schlanke, wurmförmige Arten. Es handelt sich dabei meist um hypogäische Arten, die sich in Lückensystemen fortbewegen. Diesen Habitus haben die Nichollidae und einige Amphisopidae (Phreatoicoidea), Protocharon und Mackinia (Janiroidea), die Microcerberidae (Aselloidea). Die wurmförmigen Anthuridea leben in marinen Lückensystemen, zwischen Algen, in Polychätengängen und – röhren, aber auch mit einigen adaptierten Arten im (meist küstennahen) Grundwasser.

Einen zylindrischen, länglichen Körper haben auch tubicole Taxa wie *Cleantis* (Valvifera) oder, wenn auch kürzer, die Limnoriidae, Arcturidae, die hemisessil leben und die Vorderbeine zum passiven Filtrieren in Wasserströmungen einsetzen, sind ebenfalls etwa zylindrisch gebaut; ein breiterer Körper böte einen höheren Wasserwiderstand.

Die spezialisierten Filtrierer unter den Arcturidae haben auch eine einmalige Körperhaltung: Die Isopoden können sich allgemein mehr oder weniger gut ventrad krümmen, meist zum Schutz der weichen Bauchseite, der Brut und der Extremitäten. Das dorsale Krümmen ist durch die Gelenke zwischen den Tergiten behindert. Die höheren Arcturidae jedoch haben am hinteren Thorax zwischen den Tergiten 5-7 weite Aussparungen, die ein U-förmiges dorsales Einkrümmen erlauben.

Einige Formen fallen im Vergleich mit näher verwandten Arten durch ungewöhnliche Körpergröße auf. Verzweigungen sind für einige Gattungen oder Familien hypogäischer Gewässer charakteristisch, wie bei den Atlantasellidae, den Microcerberidae, den Microparasellidae oder auch bei den marinen Hyssuridae, die, soweit bekannt, in Lückensystemen zwischen Pflanzenteilen, im Sediment und in Polychätenröhren leben. Verzweigt sind auch z.B. unter den Landasseln die Tendosphaeridae, Spelaeoniscidae und Stenoniscidae, die durch andere Merkmale gekennzeichnet ein Monophylum bilden. Riesenwüchsig sind dagegen Arten der Polargebiete und der Tiefsee, besonders auffällig bei den Gattungen *Glyptonotus* und *Saduria* (beides Valvifera), *Accalathura*, *Calathura* und *Pseudanthura* (Paranthuridae), sowie *Bathynomus* ("Cirolanidae") mit den größten bekannten Isopodenarten.

Weitere Variationen betreffen Verwachsungen oder Proportionsänderungen der Segmente. Das Maxillipedensegment ist fast immer völlig mit dem Cephalothorax verwachsen, obwohl die Naht oft sichtbar ist (z.B. bei Oniscidea). Freie laterale Ränder dieses Segments gibt es nur bei den Phreatoicoidea. Selten ist auch das 1. Pereomer mit dem Cephalothorax mindestens dorsomedian verschmolzen, so bei einigen Amphisopidae, den Arcturidae, den Serolidae und verwandten Familien, bei den Männchen der Entonisciden, bei *Ancinus* (Sphaeromatidae). Bei den Gnathiiden bildet das 1. Pereopodenpaar Mundhaken (Praniza-Stadium) oder eine maxillipedenartige Extremität; das dazugehörige Pereomer ist nicht mit dem Cephalothorax verwachsen, stattdessen aber sehr kurz und schmal.

Bei den Gnathiidae und Protognathiidae sind die Pereomere 4 bis 6 dehnbar und vergrößert, um die Nahrung (Blut, Lymphe) aufnehmen zu können. Kräftig sind die Pereomere 5 bis 7 ("Natasoma") der Munnopsidae, weil hier sekundär Muskulatur für die Schwimmbeine entwickelt ist. Das Natasoma ist in sich kaum beweglich, weshalb konvergente Verwachsungen von Segmenten vorkommen: Bei vielen Eurycopinae sind die Pereomere 5 + 6 verwachsen, bei einigen Lipomerinae die Segmente 6+7, bei anderen Gattungen der Familie alle Segmente (5-7).

Normalerweise sind alle Pereomere etwa gleich lang. Daher fallen Arten auf, die ein verkürztes 7. Pereomer haben, wie bei den Haplomunnidae, einigen Chaetiliidae. Eine Verkleinerung dieses Segments kann auch in Verbindung mit der Reduktion des 7. Beinpaars stehen, wie bei den Gnathiidae. Auffällige Verlängerungen von Pereomeren sind selten. Mittlere Pereomere können einen "Stiel" zwischen Vorder- und Hinterkörper bilden, so bei den Arten der Tiefseegattungen *Munnopsoides* und *Acanthomunnopsis* (Janiroidea) und bei einigen Arcturidae (u.a. *Astacilla*, *Arctopsis*, *Parastacilla*).

Ursprünglich sind 5 freie Pleomere vorhanden, die stets viel kürzer sind als die Pereomere. Dieses kompakte Pleon, das auch bei den Tanaidacea vorkommt, entsteht durch Verkürzung des caridoiden Pleons nach Übergang zu einer mehr laufenden statt schwimmenden Fortbewegung unter Aufgabe des caridoiden Schwanzfächerschlags, der bei den Mysidacea noch vorhanden ist. Die Pleomere haben kurze Epimere, die

meist kaum die Sympodite der Pleopoden bedecken (z.B. bei den Hyssuridae, "Cirolanidae", Oniscidea). Bei den Phreatoicidea sind sie ventrad verlängert und bieten den Pleopoden etwas Schutz (Abb. 27 A). Ähnliches ist auch bei Limnoriiden vorhanden (Abb. 82). Verschmelzungen der Pleomere treten vor allem auf, wenn das Pleon starr ist, wie immer im Falle der Ausbildung einer ventralen Atemhöhle für die Pleopoden, oder auch wenn die Pleopoden reduziert sind. Daher kommen Verwachsungen vor allem bei den höher entwickelten Anthuridea, den Valvifera, den Sphaeromatidea und bei vielen Bopyridae häufig vor. Bei den Calabozoida und Asellota sind nur 3 bzw. 2 freie Pleomere vorhanden; das starre Pleotelson dieser Unterordnungen ist trotz der Reduktion des distalen Telsonabschnittes groß und breit und beherbergt ventral in einer Einsenkung die Pleopoden. Verlängerte Pleopoden kommen selten vor; so ist bei *Dactylostylis* (Janiroidea) das 1. Pleomer etwas verlängert, bei den Microcerberidae (Aselloidea) sind beide freie Pleomere fast so groß wie Pereomere.

Selten treten auf den Tergiten große Dornen auf, wie bei *Microlistra* (Sphaeromatidae), einigen Tiefseeasellota (z.B. Ischnomesidae), vielen Arcturiden und einigen Oniscidea (z.B. *Pyrgoniscus*, *Stegosauronicus*). Kutikularrippen, – schuppen (wie das Wasserleitungssystem der Oniscidea) und Dornen können sehr spezifische Muster bilden. Meist ist der Rücken der Isopoden glatt; dies dürfte innerhalb der Isopoda der plesiomorphe Zustand der dorsalen Ornamentierung sein.

Laterale Tergitlappen kann es nur bei Isopoden geben, deren Ränder nicht von Coxalplatten gebildet werden, also bei Phreatoiciden, Aselloten und Calabozoiden. Tatsächlich gibt es sie nur bei *Janiralata* ("Janiridae") und einigen einander ähnlichen Familien, die in Kapitel 6.4.4 "iolelloid" genannt werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Form und Anordnung dieser Tergitlappen, die sonst bei Isopoden nicht vorkommen, eine Synapomorphie der betroffenen Familiengruppe ist. Bei den Nannoniscidae gibt es an den Pereomeren 1-4 laterale, frontad gerichtete Dornen, die ebenfalls als einmal entstandene Apomorphie gewertet werden.

Frontad verlängert tritt gelegentlich eine Rostralspitze auf. Medial zwischen den Antenneninsertionen ist fast immer eine kleine Spitze des Cephalothorax vorhanden. Ein Rostrum, das dem der Decapoda oder Lophogastrida entspricht, fehlt immer. Die kleine Rostralspitze ist bei einigen "Janiridae" verlängert, wobei nicht klar ist, ob das Rostrum anderer, ähnlicher Gattungen sekundär oder primär fehlt (z.B. bei *Janira* in Gattungsgruppe A, Abb. 37). Auffällige Vergrößerungen wie bei *Ancinus* und *Bathycopea* (Sphaeromatidae) können als Synapomorphien der das Merkmal tragenden Gattungsgruppen gewertet werden.

Bei *Calathura* und *Pseudanthura* (Anthuridea) ist die Sternalhaut verkalkt. Bei allen anderen Isopoden ist sie weich und bei Füllung des Darmes dehnbar. Ein sklerotisiertes Sternum gibt es an den Thoracomeren der Isopoden nicht.

Die Lage des Anus

Bei den meisten Isopoden liegt der After ebenso wie bei urtümlichen Peracariden (Mysidaceen) ventral auf dem proximalen Abschnitt des Pleotelsons bzw. des Telsons. Liegt der After subterminal unter der Pleotelsonspitze, ist meist an der ebenfalls terminalen Stellung der Uropoden eine Verkürzung des distalen Telsonabschnittes zu erkennen. Ein subterminaler Anus ist typisch für die Calabozoida und Asellota, wobei die exakte Position innerhalb der Asellota variieren kan, da die Aftervalven z.T. frei liegen, aber auch von Pleopoden bedeckt sein können. Bei den Calabozoida, Aselloidea und Stenetrioidea ist zu sehen, was als plesiomorphe Anuslage innerhalb der Asellota gelten kann: Ventral unter der caudalen Spitze des Pleotelsons liegt der Anus in einer Vertiefung; die Pleopoden bedecken den Anus nicht, der anustragende Telsonteil reicht weit caudad über die Atemkammer hinaus.

Eine analoge Lage von Anus und Pleopoden gibt es bei den Bopyridae.

Geschlechtsmerkmale und Sexualdimorphismen

Es gibt nur wenige Geschlechtsmerkmale, die bei den Isopoden so weit verbreitet sind, daß man sie als Bestandteile des Grundplans der Isopoden einstufen kann. Anatomische Merkmale sind, abgesehen von der

Form der Gonaden, kaum bekannt. Äußerlich sichtbar sind das Marsupium und die für die Malacostraca typische Anordnung der Geschlechtsöffnungen, die beim Weibchen nahe der Coxa des 5. Pereopoden, beim Männchen ventral im 7. Pereomer liegen. Das männliche Kopulationshilfsorgan ist ein stabförmiger Anhang am Endopoditen des 2. Pleopoden des Männchens (appendix masculina), eine in dieser Form innerhalb der Peracarida einmalige Struktur (Synapomorphie der Isopoda). Möglicherweise gehört zum Grundplan auch eine vermehrte Zahl von Aesthetasken an der 1. Antenne des Männchens. Auffällig sind die Aesthetasken nur bei wenigen Artgruppen (U.O. Anthuridea), bei den meisten Isopoden ist bisher auf derartige Details nicht geachtet worden.

Andere Sexualdimorphismen treten sehr spezifisch nur bei kleinen Taxa auf. Generell sind derartige Merkmale bisher vernachlässigt und unvollständig beschrieben worden, für auffällige Männchen fehlen z.B. oft die Beschreibungen der dazugehörigen Weibchen. Beispiele für derartige Merkmale sind die unterschiedliche Pleonlänge bei Männchen und Weibchen von *Eisothistos* und verwandten Gattungen (Anthuridea; s. Wägele 1984:72,73), der subchelate 2. Pereopod des Männchens, mit dem das Weibchen bei den Serolidae und verwandten Familien während der Präkopula festgehalten wird (Merkmal 5 in Abb. 79, Abb. 82), die verschiedenen dorsalen, caudad gerichteten Dornen und die Pleotelsonformen vieler männlicher Sphaeromatidae, die geweihartigen Mandibeln der männlichen Gnathiidae, die Verzweigung der Männchen bei den protandrischen Hermaphroditen (Cymothoidae, Bopyridae). Protogynie mit kleineren Weibchen kommt bei *Cyathura carinata* und *C. polita* vor (Jazdzewski 1969, Burbanck 1974).

Variationen in der Struktur des Kopulationsorgans können in der Taxonomie von artspezifischer Bedeutung sein (z.B. bei Microcerberidea). Umgestaltet ist dieser Anhang bei den Asellota und Calabozoida, bei denen der gesamte Endopodit als Gonopodium fungiert. Bei den Bopyridae fehlt ein Kopulationsorgan. Hier können die Zwergmännchen direkt ins Marsupium klettern und wahrscheinlich eine äußere Befruchtung der Eier bewirken.

Die paarigen Genitalpapillen des Männchens liegen bei fast allen Isopoden am caudalen Rand des 7. Pereomers. Eine Ausnahme sind die Phreatoicidea, deren Papillen auf der 7. Coxa liegen. Da dies auch bei anderen Peracarida vorkommt und die Phreatoicidea in vielen Merkmalen plesiomorpher sind als die übrigen Isopoden (vgl. Dendrogramm Abb. 107) muß angenommen werden, daß innerhalb der Isopoda die Phreatoicidea noch eine plesiomorphe Lage der Genitalpapillen haben. Sehr lang und hakenförmig sind die Papillen der Männchen der Entoniscinen, basal oder ganz verwachsen sind sie bei den Synochaeta und Crinochaeta (Oniscidea) und bei Idoteidae und Arcturidae (Valvifera). Die Papillen fehlen den Mesoniscidae und Tyliidae (Oniscidea), nicht bekannt sind sie von Anthuriden und Microcerberiden.

Die Anordnung der Oostegite der Weibchen kann gattungsspezifisch variieren. Von den ursprünglich an allen Thoracopoden vorhandenen Oostegiten werden oft mehrere zurückgebildet. Meist entstehen sie allmählich nach mehreren Häutungen, es wurde jedoch auch die Anlage des Marsupiums nach einer einzigen Häutung beobachtet (z.B. bei Munnidae und Paramunnidae: Wolff 1962). Sekundäre Bruträume in Form von Vertiefungen der weiblichen Ventralseite oder als Erweiterungen des Oviduktes gibt es in verschiedener Anordnung, Zahl und Form bei vielen Sphaeromatidae (Harrison 1984), bei *Exciorolana* (Klapov 1970), bei *Gnathia* (Wägele 1987 b), bei Bopyriden (s. Abb. 100, 101). Reduziert sind die Oostegite bei Hyssuriden (z.B. *Eisothistos*) und Microcerberiden (Wägele 1981a, 1982c).

Die Augen

Zum caridoiden Habitus gehören dorsolateral am Cephalothorax ansetzende Augenstiele mit Facettenaugen. Bei den rezenten Peracarida sind diese Augenstiele meist reduziert und die Augen daher sessil (Amphipoda, Cumacea, Tanaidacea, Isopoda). Diese Augen liegen allgemein dorsolateral am Cephalothorax. Aussagen über die Größe der Augen des Grundplanes der Isopoda sind derzeit nicht möglich, es ist jedoch denkbar, daß bei ursprünglich gut schwimmenden Ahnen der Isopoda die Augen nicht sehr klein waren, vielleicht so wie bei vielen Cirolaniden, Aegiden, jungen Gnathiiden, und damit größer als bei den meisten der rezenten, benthos-gebundenen Arten, die ja überwiegend nicht oder selten schwimmen.

Reduktionen der Augen treten häufig auf, insbesondere bei hypogäisch, mesopsammal, endopsammal oder -pelisch lebenden Arten und bei Tiefseebewohnern. Beispiele sind die Hyspimetopinae, Nichollsidae, Phreatoicinae, Calabozoida, Stenasellidae und verwandte Familien, *Mackinia*, hypogäische Anthuridea, die termitophilen Titanidae und Schoebliidae, Stenoniscidae, *Bathycopea*, hypogäische Cirolaniden, Tiefseejaniroidea.

Bei Verbreiterung des Cephalothorax können Augen nach dorsal verlagert werden, so bei scheibenförmigen Sphaeromatidea oder bei den Holidoteinae (Valvifera).

Eine Eigentümlichkeit ist das geteilte Facettenauge von *Glyptonotus* und *Austridotea*. Hier liegt ein kleiner Augenabschnitt ventral, ein größerer dorsolateral.

Bei einigen Arten von *Edotia* (Valvifera) und bei munnoiden Familien (s. Abb. 33) liegen die Augen auf kleinen Erhebungen der Kutikula, die bei den munnoiden Familien zu kurzen Stielen werden können. Die Stiele sind im Gegensatz zu denen anderer Malacostraca nicht beweglich und stellen innerhalb der Isopoden Apomorphien dar.

Die 1. Antenne

Bereits zum Grundplan der Euarthropoda gehört ein 1. Antennenpaar, das nicht den Charakter von Spaltbeinen hat, obwohl es möglicherweise aus Parapodien annelidenähnlicher Vorfahren entstand (vgl. Lauterbach 1972). Hier besteht ein grundsätzlicher Unterschied zur 2. Antenne, die erst aus einem Spaltbein der basalen Stammgruppenvertreter der Mandibulata entstanden sein muß; daß die 2. Antenne noch als Mundwerkzeug dienen kann, ist an Nauplien zu beobachten (vgl. Lauterbach 1980).

Die 1. Antenne der Malacostraca hat stets im plesiomorphen Zustand 3 Grundglieder und daran anschließend 1-3 (meist 2) Geißeln (Hansen 1925). Auf Grund der vermuteten phylogenetischen Entstehungsgeschichte der 1. Antenne ist der Versuch einer Homologisierung der Glieder mit den Gliedern der Spaltbeine nicht sinnvoll, auch kann man nicht wie Bruce (1982) die Glieder der 1. Antenne wie die der 2. benennen.

Am Ende des Pedunculus der 1. Antenne gibt es ein kleines 4. Glied, das nicht wie die Geißelglieder geformt und beborstet ist (vgl. Wägele 1983 d). Dieses wird in der Literatur teils als Grundglied bezeichnet (z.B. bei Bruce 1984) oder zum Flagellum gezählt. Glücklicherweise gibt es Arten, die am 3. Grundglied eine reduzierte Nebengeißel aufweisen (*Bathynomus*, einige Epicaridea), so daß die Homologisierung möglich ist: Das 4. Glied ist homolog mit dem 1. Geißelglied anderer Peracarida, auch wenn in dieses Glied ein Muskel zieht (vgl. Scheloske 1977). Die Beborstung ermöglicht meist die sichere Identifizierung dieses 4. Gliedes (s. Wägele 1983 d).

Nur 2 Grundglieder sind bei einigen Cirolaniden vorhanden (Gattungsgruppe Hansenolana in Abb. 97); 2 der ursprünglich 3 Grundglieder sind miteinander verwachsen. Bei sehr stark reduzierten Antennen kann die gesamte Antenne aus nur einem (Tylidae) oder aus 2 Gliedern (*Anuropus*) bestehen. Die Grundglieder können manchmal sehr charakteristische Dornen haben; letztere stützen die folgenden Antennenglieder bei Nannonisciden (Janiroidea) und analog bei *Platycerceis*, *Cerceis* und verwandten Gattungen (Sphaeromatidae). Bei der Gattungsgruppe Amphoroidella (Sphaeromatidae: Abb. 85) ist das 1. Grundglied verbreitert und wie Coxalplatten geformt. Hakenartige Fortsätze der Grundglieder gibt es bei *Nemanthura* und *Exanthura* (Anthuridae).

Zum Grundplan der Isopoda gehört wahrscheinlich eine relativ lange Geißel, wie sie auch für andere Peracarida typisch ist. Derartige Geißeln gibt es bei den Phreatoicoidea, Asellota, Anthuridea und bei vielen "Flabellifera". Verkürzungen treten häufig auf und lassen sich kaum homologisieren. Bei bestimmter Aesthetaskenanordnung und stets konstanter Gliederzahl können die Geißeln trotzdem einzelne Taxa charakterisieren. Bei den Anthuridea ist die Geißel bei den Männchen angeschwollen und reich an Aesthetasken (bei einige Arten sekundär reduziert); verbreitert ist die Geißel bei einigen Janiridae (*Joeropsis*, *Austrofilus*, *Caecianiropsis*, *Microjaera*), basal angeschwollen bei Desmosomatiden.

Bei Nannonisciden gibt es eine morphologische Reihe, in der aus gewöhnlichen Antennengeißeln kurze, distal eigentümlich kugelig angeschwollene entstehen (s. Abb. 47). Charakteristisch ist auch die Geißel der

Valvifera, die nur ein kurzes 1. Glied aufweist (das 4. Antennenglied) und ein langes, wohl als Verschmelzungsprodukt mehrerer Geißelglieder zu deutendes 2. Glied.

Die 2. Antenne

Diese Extremität läßt sich bei den Mandibulaten von einem Spaltbein ableiten und hat bei den Malacostraca 3 Grundglieder, die Hansen (1893) als Praecoxa, Coxa und Basis anspricht. Auch bei den Isopoden sind diese 3 Glieder vorhanden. Da manchmal ein Exopodit am 3. Grundglied vorhanden ist (Asellota, Ligiidae), ist dieses 3. Glied als Basipodit erkennbar (Wägele 1983 d). Meist ist die Praecoxa sehr reduziert (vgl. Scheloske 1977). Bei den Peracarida werden 3 weitere Glieder des Endopoditen als Grundglieder bezeichnet, da sie morphologisch und funktionell nicht zur Geißel gehören. Somit hat die Isopodenantenne 6 bzw. (bei reduzierter Coxa) 5 Grundglieder, üblicherweise dazu eine lange, vielgliedrige Geißel. Wie bei der 1. Antenne kommen spezifische Variationen vor, wie verlängerte Grundglieder bei Arcturiden, Dornen an Grundgliedern ebenfalls wie bei Arcturiden (Valvifera) und bei Acanthocopin (Asellota). Lange ventrale Borsten an den Grundgliedern dienen als Besen oder Filter bei den Arcturidae. Die Geißel wird oft verkürzt: Nur 1 Glied verbleibt z.B. bei *Xenarcturus* (Arcturidae). Da bei den Arcturiden die 2. Antenne zum Klettern und Heranschaben von Nahrung genutzt wird, ist die Geißel kräftig, kurz (4-5 Glieder); das letzte Glied ist spitz, klauenförmig. Da bei höher entwickelten, spezialisierten Arcturiden (U.Fam. Arcturinae), deren Lebensweise sich vermutlich von der der urtümlicheren Formen ableiten läßt (vgl. Abschnitt 8.7.2), einige Gattungen eine vielgliedrige Geißel haben, muß diese sekundär mehrgliedrig geworden sein (Gattungen *Arcturus*, *Antarcturus*, *Paradolichiscus*, *Dolichiscus*). Die Antenne der Arcturidae enthält einen Komplex von Merkmalen (ventrale Krümmung, Gliederzahl reduziert, Endklaue), der eine funktionelle Einheit bildet.

Die Mandibel

Die Mandibel der Peracarida hat bei den meisten Arten folgende Teile: Einen dreigliedrigen Palpus, einen Enditen mit pars incisiva, lacinia mobilis, Borstenreihe und pars molaris (s.z.B. Hessler 1969, Dahl & Hessler 1982). Derselbe Mandibeltyp ist auch innerhalb der Isopoda eine Plesiomorphie, die Mandibeln sind dabei meist etwas asymmetrisch, mit unterschiedlich großen und geformten laciniae und Inzisiven. Symmetrisch sind die Mandibeln der Anthuridea, sekundär asymmetrisch bei *Apanthuopsis*. Stechende Mundwerkzeuge enthalten auch z.T. symmetrische Mandibeln (z.B. bei Bopyridae). Bei den Anthuridea kommend Mandibeln vor, die basal mit dem Cephalothorax verwachsen sind (*Cruranthura*, *Califanthura*, *Colanthura*, *Cruregens*). Die pars molaris ist allgemein deutlich vom übrigen Enditen abgesetzt und besitzt eine breite apikale Mahlfläche. Wie die genauen Proportionen der Mandibelabschnitte eines Isopodengrundplanes sein müßten, ist nicht bekannt. Eine sehr lange, an Tanaidaceen und andere Peracarida erinnernde pars molaris kommt bei den Asellota vor, meist ist der Molar jedoch kürzer, wie bei den Valvifera und den Sphaeromatidae; die urtümlicheren Oniscidea und die Phreatoicidea nehmen in diesem Detail eine Mittelstellung ein.

Eindeutig apomorph sind Molaren, die zugespitzt sind (Atlantasellidae, Microcerberidae, einige Hyssuridae und Anthuridae, *Joeropsis* (Janiroidea)). Verbreitert im Vergleich zu den übrigen Isopoda ist die Mahlfläche bei Lipomerinen (Munnopsidae) und Sphaeromatidae. Bei letzteren ist die Mahlfläche dazu nahe an die Borstenreihe gerückt. Die Anthuridea haben höchstens eine kurze, schmale pars molaris. Auch andere Isopoden haben keine Mahlfläche mehr: Die Microparasellidae, Ilyarachninae, Munnopsinae, einige "Janiridae" (*Ceacianiroopsis*, *Microjaera*), Macrostylidae, Nannoniscidae, Desmosomatidae, unter den Oniscidea die Crinochaeta, die meisten Chaetiliidae, die Plakarhriidae, Serolidae, Keuphyliidae, Limnoriidae, einige Sphaeromatidae (z.B. *Tecticeps*), die Cymothoidea. Meist lassen sich diese Anpassungen mit einer carnivoren, nekrophagen oder parasitischen Ernährungsweise korrelieren, Limnoriiden nagen an Holz. Bei den Cymothoidea (mit Ausnahme der Phoratopodidae) ist die pars molaris zu einem Sägemesser umgebildet.

Die Inzisiven werden in der Literatur meist seitlich abgebildet, so daß Zahl der Zähne und Breite der Schneide nicht erkennbar sind. Die Inzisiven bestehen allgemein aus 3-5 etwa gleichgroßen, kräftig chitinisierten Zähnen. Bei den Cymothoidea fällt auf, daß bei der nicht zum Stechen spezialisierten Mandibel immer 3 breite Zähne vorhanden sind, z.T. mit zusätzlichen kleinen Kerben, wobei der ventrale Zahn länger und spitzer als die übrigen ist. Hieraus entsteht schrittweise die stechende Mandibel der Praniza (Gnathiidae: Abb. 95) und analog die andersartige Mandibel der Cymothoidea (Abb. 96). Stechende Mundwerkzeuge gibt es weiter bei *Sugoniscus* (Janiroidea), bei den Paranthuridae und Bopyridae. Analoge Reduktionen an den Mandibeln dieser Gruppen betreffen die pars molaris, die Borstenreihe, die lacinia mobilis. Die lacinia fehlt allen Anthuridea und auch allen Cymothoidea, mit Ausnahme der Phoratopidae (Abb. 94).

Rückgebildet werden die Mundwerkzeuge bei adulten Stadien, die keine Nahrung mehr aufnehmen, wie bei den Weibchen einiger Sphaeromatidae (Gattungsgruppe L in Abb. 85), den Männchen der Hyssuridae, den Adulti der Gnathiidae.

Der Mandibelpalpus kann ebenfalls reduziert werden. Er ist verkleinert bei einigen Janiroidea (Ilyarachninae) und Anthuridea (z.B. *Exallanthura*, *Pendanthura*, *Bullovanthura*, *Ulakanthura*). Er fehlt völlig bei Gattungen der Janiroidea (einige Ilyarachninae, *Mirabilicoxa*, *Echinopleura*, *Pseudomesus*, *Micromesus*, Macrostylidae u.a.), bei allen Valvifera mit Ausnahme von *Holognathus*, bei einigen Anthuridea (z.B. *Minyanthura*, *Psittanthura*), bei den Keuphylidae und Bopyridae.

Die Maxillen

Scheloske (1977) beschreibt die 1. Maxille im Grundplan der Isopoda: Es sind 2 Basalsklerite vorhanden und 2 Endite, ein Palpus fehlt im Gegensatz zu den Tanaidacea. Der laterale Endit ist länger als der mediale; apikal trägt der laterale Endit kräftige, spitze Dornen, die breit und unbeweglich inserieren; die Dornen am medialen Enditen sind wohl meist beweglicher, dünner und sehr kurz befiedert. Am medialen Enditen gibt es (wie auch bei manchen Tanaidacea) noch 4, z.T. auch 5 Dornen, z.B. bei sehr vielen Asellota, Phreatoicoidea, Sphaeromatidae, bei *Protognathia*. Die Zahl wird oft auf 3 reduziert (Valvifera, urtümlichere Oniscidea, Cirolanidae); bei carnivoren oder parasitischen Arten nimmt die funktionelle Bedeutung der Enditen derart ab, daß nur noch 1 kleine Borste (Anthuridea, Serolidae) verbleibt, sofern der Endit noch vorhanden ist. Bei der riesenwüchsigen Gattung *Glyptonotus* gibt es 5-6 schmale Dornen; hier besteht der Verdacht, daß die Zahl auf Grund der Größe des Tieres sekundär vermehrt ist, bei den übrigen Valviferen gibt es nur 3 Dornen.

Am lateralen Enditen können die Dornen derart basal mit dem Enditen verwachsen, daß keine Grenzen erkennbar sind und die Dornen zu Zähnen werden (Anthuridea, parasitische Cymothoidea). Lanzettförmig und ohne Zähne ist die 1. Maxille (lateraler Endit) bei den Pranizae der Gnathiidae und bei Paranthuriden. Die 1. Maxille fehlt den Bopyridae und den Männchen der Gnathiidae.

Die basalen Sklerite werden selten abgebildet. Bei den Oniscidea (*Tylos*, *Ligia*) sind die Basalsklerite verwachsen (Schmalfuß 1974).

Scheloske (1977) führt nach Vergleich diverser Isopoden mit anderen Malacostraca eine 2. Maxille des Isopodengrundplans auf, deren Sympodit einen nicht selbständig bewegbaren inneren und 2 bewegbare äußere Endite hat. Palpen fehlen. Die Enditen sind distal mit mehreren kräftigen Borsten versehen. Dieser Maxillentyp ist bei Isopoden weit verbreitet. Wenig beachtet ist die mediale Borstenreihe am Sympoditen unterhalb des inneren Enditen. Diese Borsten fehlen meist, kommen jedoch (wie bei den Tanaidacea) bei einigen Asellota und Phreatoicoidea vor und müssen innerhalb der Isopoda als Plesiomorphie gelten, da sie auch bei anderen Peracarida vorhanden sind. Bei den Phreatoicoidea ist zusätzlich die mediale Reihe langer Filterborsten vorhanden, die dem Maxillenfilter anderer Peracarida entsprechen (Nicholls 1943) und innerhalb der Isopoda eine Plesiomorphie sind.

Die 2. Maxille wird bei carnivoren und parasitischen Arten reduziert. Sie ist bei Protognathiiden verkleinert und ohne Enditen, bei den Gnathiidae fehlt sie ebenso wie bei Bopyriden und Anthuriden. Bei *Anuropus* und bei Onisciden sind nur 2 Enditen vorhanden, bei letzteren ohne Borsten.

Der Maxilliped

Der Maxilliped der Isopoden besteht aus einer kleinen Coxa, einer großen Basis, die mediodistal einen Enditen mit Retinacula trägt; laterodistal ist ein großer Epipodit vorhanden, distal ein fünfgliedriger Palpus (s. Scheloske 1977). Bei Weibchen können die Maxillipeden Oostegite tragen, die immer kleiner sind als die der Pereopoden und der Ventilation des Marsupiums dienen. Der Maxilliped anderer Peracarida hat den gleichen Bauplan, der Epipodit fehlt jedoch oft.

Der Epipodit der Isopoda ist oft ähnlich groß wie der Basipodit, liegt lateral des Basipoditen und dient vermutlich dazu, die basalen Teile der Mundwerkzeuge seitlich abzudecken. Lange Epipodite finden sich z.B. bei Phreatoiciden, Aselloten, bei den Sphaeromatidea, bei vielen Oniscidea und Valvifera. Der Epipodit kann sekundär sehr klein sein (Anthuridea, Cirolanidae und verwandte Familien) oder fehlen (Stenasellidae, Protognathiidae, Gnathiidae).

Auch der Endit kann sehr verschiedene Ausmaße haben. Bei anderen Peracarida und auch bei vielen Isopoda (s. Abb. 49) reicht der Endit meist bis zum 2. Palpusglied und ist etwas schmaler als der Basipodit. Bei den Arcturidae ist der Endit verbreitert, bei einigen stechend-saugenden Arten ist er verlängert und versteift (Tridentellidae, Praniza der Gnathiidae, *Expanathura* und verwandte urtümliche Paranthuridae). Sehr klein und von wohl untergeordneter Funktion ist der Endit der meisten Cymophthoidea und Anthuridea; bei vielen Anthuridea ist der Endit vollständig reduziert, ebenso bei *Anuropus*.

Weitere Adaptationen betreffen die Form und Gliederzahl des Palpus. Sofern der Palpus noch 5 Glieder hat, sind die Glieder 2 und 3 am breitesten, die distalen Glieder sind schmaler (bei Phreatoicidea, Asellota, ursprünglich auch bei den Cymothoidea, Valvifera, Sphaeromatidea). Der Palpus ist dabei etwas länger als der Basipodit. Variationen (Verbreiterung distaler Glieder, schmale 3. Glieder, breite 1. Glieder) werden daher als Apomorphien innerhalb der Isopoda gedeutet. Bei den höher entwickelten Anthuridea wird der Maxilliped zu einem Operkulum, das die stechend-reißenden oder stechend-saugenden Mundwerkzeuge (Mandibel, 1. Maxille) bedeckt. In diesem Fall können Basis und Palpus die gleiche Breite haben (Anthuridae). Der Palpus wird oft durch Reduktion distaler Glieder oder häufiger durch Verwachsungen verkürzt. So ist bei den Tylidae (Oniscidea) an der Beborstung nachweisbar, daß distal 3 Glieder verwachsen sind. Oft sind nur 3 Palpusglieder vorhanden, wie bei vielen Oniscidea, Anthuridea, bei Valviferen (*Chiridotea*, *Parachiridotea*). Der Palpus kann weiter verkürzt werden, z.T. bei gleichzeitiger Verlängerung des Basipoditen, wie bei Paranthuriden, höheren Onisciden, Cymothoiden. Bei Limnoriiden ist der Basipodit ebenfalls gestreckt und zugleich sehr schmal.

Ungewöhnlich ist das Verwachsen von Palpus und Basipodit, wie es bei einigen Paranthuriden anzutreffen ist (*Cruranthura*, *Califanthura*, *Colanthura*, *Cruregens*).

Die Borsten am Maxillipeden sind fast immer glatt, am Enditen gesägt oder kurz gefiedert. Auffällig ist daher der dichte Besatz mit Fiederborsten, der bei Protognathiiden und Gnathiiden vorkommt. Bei den Arcturidae sind einzelne Putzborsten gesägt, die Borsten sind jedoch nicht so lang befiedert wie bei Gnathiidae.

Bei Fischparasiten ("Aegidae", Cymothoidea) besitzt der Palpus distal spitze, laterad gebogene Dornen, die der Anheftung in der Fischhaut dienen.

Zu winzigen Gliedern reduziert sind die Maxillipeden bei adulten *Eisothistos*-Arten (Anthuridea) und bei Stadien der Bopyridae (vgl. Abb. 103 D).

Coxalplatten

Die Pereopoden der Peracarida haben proximal eine ringförmige Coxa, die zum Körper hin wenig beweglich ist und bei Weibchen die Oostegite trägt (vgl. Hessler 1982). Derartige Coxae gibt es bei den Isopoda nur in den Unterordnungen Phreatoicidea, Calabozoida und Asellota, wobei die 1. Coxa partiell mit dem Pereomer 1 verwachsen sein kann, während sie z.T. bei bruttragenden Weibchen wieder sekundär beweglich wird (z.B. bei Stenetriiden). Es können innerhalb der Asellota die Coxae am Aufbau der lateralen Körperränder beteiligt sein (vgl. Abb. 40 F, I), bei den verzweigten Microcerberidae sind die Coxae dorsad verlagert und nur an den Pereopoden 1-3 noch als Glieder erkennbar.

Bei den übrigen Unterordnungen bilden die Coxae epimerenartige laterale Platten, die fast die gesamte Länge der lateralen Tergitränder einnehmen. Wie bei den in diesem Merkmal urtümlicheren Isopoden sind auch hier die 1. Coxae, d.h. die Coxalplatten, dorsal mit dem 1. Tergiten verwachsen; sie können jedoch sekundär wieder beweglich werden (*Plakarthrium*). Der genaue Aufbau der Coxalplatten ist noch nicht untersucht, ventral können Anteile der Pleurae beteiligt sein. Bei den wurmförmigen Anthuridea liegen diese Platten den Körperseiten eng an und bilden keine epimerenartige Vorsprünge.

Die Coxalplatten können dorsal mit den Tergiten verschmelzen, z.B. bei *Glyptonotus* (Valvifera) an den Pereomeren 2-4, bei den meisten Serolidae an den Pereomeren 5-7.

Der 1. Pereopod

Wie alle Pereopoden der Isopoden besteht auch diese Extremität aus Coxa (bzw. Coxalplatte), Basis, und den 5 Gliedern des Endopoditen. Ein Exopodit fehlt stets. Der Dactylus trägt neben einigen Sensillen 2 Klauen. Lediglich bei einigen Asellota (Familie "Janiridae": s. 6.4.2) kommt eine sekundär entstandene 3. Klaue vor, die auch wieder bei einigen Gattungen (z.B. bei *Caecijaera*, *Heterias*, *Neojaera*, *Microjanira*) der betroffenen Gattungsgruppe sekundär reduziert ist.

Gelegentlich werden alle Klauen reduziert, wie bei den Xenarcturinae oder an einzelnen Filterbeinen von Arcturinen (*Astacilla* und Verwandte). Sehr lange Klauen gibt es z.B. bei *Rectarcturus* und *Dolichiscus* (Arcturinae). Bei Parasiten ("Aegidae", Cymothoidae) sind die dorsalen Klauen spitz, fest mit dem Dactylus verbunden und stark gebogen.

Da bei fast allen Unterordnungen der 1. Pereopod propodosubchelat ist, ist diese Merkmalsausprägung wahrscheinlich schon im Grundplan der Isopoda vorhanden. Form und Bedornung des Propodus ist allerdings sehr spezifisch variabel. Charakteristische Muster zusammengesetzter Dornen gibt es z.B. bei Stenaselliden und verwandten Familien, bei Seroliden (vgl. Brandt, im Druck); einige "Janiridae" (*Iathrippa*, *Janira*, *Ianiropsis* u.a.) haben 2 parallele Reihen von Dornen. Wenn einzelne Dornen ungewöhnlich groß sind, wie am Propodus von Katianiriden oder am Carpus von Desmosomatiden (s. Abb. 45) liegen Apomorphien vor, die die betreffenden Artgruppen charakterisieren können. Bei den Anthuridae ist die Zahl mit nur je maximal 2 an Carpus und Propodus reduziert, bei den Paranthuridae sind die Dornen lang, spitz, und stehen regelmäßig in einer Reihe. Bei Cirolaniden gibt es Querreihen zusammengesetzter Dornen, die wahrscheinlich wie die Nägel bei Nagelschuhen wirken. Ungewöhnlich ist das Vorkommen eines dichten Borstenbesatzes auf der Innenfläche des Propodus. Bei den Arcturidae und wahrscheinlich auch bei Idoteiden dienen diese Borsten dem Putzen des Körpers und der Extremitäten.

Bei Arcturiden kann der Dactylus sehr verdickt sein, wahrscheinlich in funktionellem Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb durch passive Filtration oder durch Abbürsten von Partikeln (*Pseudarcturella*, *Dolichiscus*, *Paradolichiscus*).

Wo bei Isopoden das 1. Pereopodenpaar schlank ist (z.B. *Cetanthura* (Anthuridae), Plakarthriidae, höhere Sphaeromatidae (Abb. 85: Gattungsgruppe C), Oniscidea), wird dieser Zustand als sekundär entstanden gedeutet. In der Regel ist bei diesen Formen der Carpus noch wie bei den Propodosubchelen in Seitenansicht kurz und dreieckig. Verlängert wird der Carpus bei den Janiroidea. Bei den munnoiden Familien finden sich Übergänge von der Propodo- zur Carposubchela, die übrigen janiroiden Familien haben wohl primär innerhalb dieser Familiengruppe eine Carposubchela, die sekundär zurückgebildet werden kann. Das Ergebnis dieser Veränderungen ist ein schlanker erster Pereopod mit verlängertem, z.T. zylindrischen Carpus (z.B. bei vielen "Janiridae": *Jaera*, *Protocharon*, *Joeropsis*; einige Desmosomatidae). Der Carpus kann jedoch auch sehr kräftig werden, wie bei Hapломunniden und bei *Whoia* oder *Thaumastosoma* (Desmosomatidae). Innerhalb der Desmosomatidae entstehen sogar sekundär wieder Propodosubchelen (Gattung *Whoia*).

Die Pereopoden 2 und 3

Diese Pereopoden sind bei den Isopoden fast immer schlank, der Carpus ist jedoch wie beim 1. Pereopoden kurz, in Lateralansicht trapezförmig oder dreieckig. Da Subchelae nur vereinzelt bei sehr verschiedenen Taxa vorkommen und außerhalb der Isopoda bei Peracariden ebenfalls selten sind, wird vermutet, daß zum Grundplan der Isopoda schlanke Pereopoden 2 und 3 gehören. Subchelae gibt es bei einigen Amphisopidae (Phreatoicidea), bei den Chaetiliidae (Valvifera), den Hyssuridae (Anthuridea) sowie bei den Parasiten der Familien "Aegidae", Cymothoidae und Bopyridae. Auch einige hypogäische Cirolaniden tragen Subchelen. Bei den Arcturidae sind diese Extremitäten zu Filterbeinen adaptiert (s. Abschnitt 8.7.2), wobei bei den Arcturinae auch der 4. Pereopod am Aufbau des Filters beteiligt ist. Filterborsten treten bei einigen Gattungen (Gruppe D in Abb. 68) sogar am üblicherweise borstenfreien Dactylus auf. In der Gattungsgruppe *Arcturina* (Abb. 68) werden die Filterborsten am 2. Pereopoden reduziert. Bei den Amesopodidae (Valvifera) fehlen die Pereopoden 3 und 4; die Lebensweise dieser Tiere ist leider nicht bekannt.

Wie auch beim 1. Pereopoden können die spezifischen Eigenarten der Chaetotaxie einzelne Taxa charakterisieren. So sind innerhalb der Desmosomatidae bei *Whoia* und *Mirabilicoxa* die Dornen am Propodus des 2. Pereopoden reduziert. Sensillen und Klauen am Dactylus (auch anderer Pereopoden) können Besonderheiten aufweisen, wie bei den Munnopsidae, wo die Klauen Längsrinnen haben, die die Sensillen umschließen.

Die Pereopoden 4-7

Im Gegensatz zu den Pereopoden 1-3 ist der Carpus der Pereopoden 4-7 allgemein lang, zylindrisch. Verkürzt wird er bei Pereopoden, die einen kräftigen subchelaten oder fast subchelaten Propodus haben, wie bei Paranthuriden der Leptanthura-Gattungsgruppe (Dendrogramm Abb. 76) und bei *Xenanthura* (Hyssuridae), oder bei den Cymothoidae und Bopyridae, die sich mit den hakenförmigen Endgliedern an ihre Wirte heften. Bei Phreatoiciden kann der 4. Pereopod des Männchens als Klammerorgan für die Präkopula umgebildet sein (Mesacanthotelsonidae). Auch bei Aselliden wird das Weibchen bei der Präkopula mit dem 4. Pereopoden gehalten, sodaß hier Sexualdimorphismen vorkommen.

Auffällige Variationen sind sehr lange Pereopoden 3 und 4 bei Tiefseeasseln der Familie Munnopsidae, die Verkürzung des 4. Pereopoden bei tubicolen Idoteiden (*Cleantis*, *Cleantioides*, *Zenobianopsis*), die Adaptation der Pereopoden 5-7 zum Schwimmen bei den Munnopsidae. *Phoratopus* hat zu Grabbeinen verbreiterte Pereopoden 5 und 6, mit kleinen Dactyli und reduzierten Klauen. Der Dactylus fehlt auch bei *Pseudarcturella* (am 4. Pereopoden), bei *Parachiridotea* (Pereopoden 4 und 5). Bei Munnopsinen ist der Dactylus sehr klein oder fehlt (Pereopoden 5-7, Schwimmbeine). Bei Cirolaniden (Gruppe Natatolana, Abb. 97) kommen lange Borsten am Basipoditen der Pereopoden 5-7 vor, die in der Literatur als "Schwimmborsten" bezeichnet werden, jedoch nur Filter für den Atemwasserstrom darstellen, mit denen Sandkörner zurückgehalten werden (s. Abb. 89 B).

Das 7. Pereopodenpaar fehlt mitunter vollständig, so daß adulte Tiere wie Mancastadien aussehen, wie bei *Lipomera*, *Mimocopelates* (Munnopsidae), bei *Cruregens*, *Colanthura*, *Califanthura* (Paranthuridae, bei *Protognathia* und den Gnathiidae, bei den Männchen der Entoniscinen und bei den Weibchen der Bopyrinen.

Die Pleopoden

Die 5 Paar Pleopoden der Eumalacostraca haben, falls sie nicht rückgebildet sind, primär untereinander etwa die gleiche Gestalt. Dies ist auch innerhalb der Isopoda der plesiomorphe Zustand, der noch bei den Phreatoicidea, Oniscidea, Hyssuridae, den Familien der Cymothoidea anzutreffen ist. Auch bei den Keuphyliidae und Limnoriidae sind die Pleopoden im Wesentlichen gleichartig, der 5. Pleopod ist jedoch verkleinert und nicht beborstet.

Die Rami der Pleopoden sind im plesiomorphen Zustand stets länglich blattförmig, Exopodit und Endopodit sind etwa gleich groß. Quer verlaufende Nähte, die von der Verwachsung zweier Glieder stammen,

gibt es häufig am Exopoditen. Lediglich bei den Phreatoicoidea sind diese Glieder noch beweglich, an Stelle der Nähte sind Gelenke vorhanden. Bei den Asellota kann die Verwachsungsnaht noch sehr deutlich sein, die verwachsenen Glieder des Exopoditen bilden jedoch eine starre Einheit. Bei den Phreatoicoidea finden sich auch nach Angaben von Nicholls (1943) Epipodite an den Pleopoden 3 bis 5.

Die Pleopoden der Isopoda dienen zum Schwimmen sowie dem Ionen- und Gasaustausch mit dem Wasser (vgl. Abschnitt 7.3). Bei Taxa mit geringem Schwimmvermögen werden die Pleopoden oft modifiziert, in einer Atemhöhle versenkt und/oder durch Opercula geschützt. Opercula entstehen bei den höheren Anthuridea aus den Exopoditen der 1. Pleopoden, bei *Eisothistos* (Hyssuridae) sind beide Rami vergrößert und miteinander verwachsen. Operculiform sind auch die 1. Pleopoden von *Naudea*, *Bathynatalia* und bei Gattungen der "Cirolanidae" (z.B. *Calyptolana*, *Oncilorpheus*). Bei den Asellota gibt es operculiforme Exopodite der 3. Pleopoden (Aselloidea) oder sexualdimorphe Pleopoden: Bei den Janiroidea und verwandten Überfamilien bildet das Männchen einen Deckel aus den 1. und 2. Pleopoden, bei Weibchen nur aus den median verwachsenen 2. Pleopoden. Der Exopodit des 4. Pleopoden ist bei den Serolidae operculiform. Bei den Valvifera werden die Pleopoden von den Uropoden bedeckt.

Oft ist der Endopodit kleiner als der Exopodit. Bei den Janiroidea kann jedoch an den Pleopoden 3-5 der Exopodit sehr viel schmaler als der Endopodit werden (z.B. bei *Carpias*, *Bagatus*, *Ectias*). Einästig können einzelne Pleopoden sein, wie der 1. Pleopod bei *Ancinus*; bei den Bopyrinae ist stets der Endopodit reduziert und mit dem Sympoditen verwachsen. Alle Pleopoden fehlen bei Männchen der Entoniscinen und Dajinae, bei Weibchen vieler Bopyridae.

Größenunterschiede bei den Pleopoden können auch eine andere (nicht immer bekannte) funktionelle Bedeutung haben. Bei den Idoteidae und Arcturidae dienen die Pleopoden 1-2 vermehrt dem Schwimmen, die Pleopoden 3-5 sind dagegen größer und dienen mehr dem Gasaustausch. Bei den meisten Sphaeromatidea (mit Ausnahme der Limnoriidae und verwandten Gattungen) sind die Schwimmpleopoden 1-3 klein und die Pleopoden 4-5 dagegen größer, z.T. mit Oberflächenfalten versehen, was auf Austauschvorgänge mit dem Wasser deutet. Bei den Plakarthriidae sind nur die Pleopoden 1-2 kleinere Schwimextremitäten. Bei den "Cirolanidae" sind manchmal die Pleopoden 3-5 bedeutend größer als die Pleopoden 1-2 (Beispiel: *Faucheria*).

Gelegentlich können Pleopodenrami gelappt oder gespalten sein, wie bei manchen Bopyriden; der Endopodit mancher Stenasellidae ist distal gegabelt.

Eine Besonderheit der Pleopoden der Landasseln ist die Evolution von Luftatmungsorganen (s. Abschnitt 7.3).

Die Sympodite haben allgemein zur Synchronisation des Pleopodenschlages Kupplungsborsten. Basal verwachsen sind die 1. Sympodite beim Männchen und die 2. Sympodite beim Weibchen der Janiroidea; beim 1. Pleopoden der Männchen der Microcerberidae und vieler Munnopsinae.

Zum Kopulationsorgan adaptiert ist in sehr unterschiedlicher Weise der 1. Pleopod der Janiroidea, der Arcturidae, und der Synochaeta und Crinochaeta (s. Abb. 56, 65 B).

Die Pleopoden sind primär marginal mit Schwimmborsten versehen. Diese Borsten können sekundär ganz oder partiell fehlen. Auffällig ist die konstante Zahl von 3 Borsten am Endopoditen des 3. Pleopoden der meisten Familien der janiroiden Linie der Asellota, während der Exopodit fast immer keine Borsten aufweist (Wilson, im Druck). Innerhalb dieser Familien ist daher eine Variation dieser Zahl als Apomorphie zu werten. Vermehrt sind die Borsten u.a. bei *Ectias*, *Caecijaera*, bei den Acanthaspididae, bei *Amuletta*, *Janirella*. Bei den Acanthaspididae gibt es auch Arten, die sekundär Schwimmborsten auch auf dem Endopoditen haben.

Die Uropoden

Zum Grundplan der Eumalacostraca gehört ein Schwanzfächer, der von den Uropoden und dem Telson gebildet wird. Die Uropoden inserieren lateral vor dem Telsonansatz, haben einen kurzen Sympoditen und 2 lange, blattförmige Rami. Auch innerhalb der Isopoda ist diese Anordnung plesiomorph vorhanden, durch die Verschmelzung des 6. Pleomers mit dem Telson wirkt es jedoch so, als inserierten die Uropoden proximolateral

am Telson; sie tun dies am *Pleotelson*. Ein Schwanzfächer ist noch in urtümlicher Form bei den Cymothoidea erhalten, eine Unterordnung mit gut schwimmenden Isopoden. Bei den Sphaeromatidea ist der Schwanzfächer verbreitert, bei den Anthuridea durch Verlagerung des Exopoditen auf die Dorsalseite des Sympoditen zu einem halbkreisförmigen Fächer gebogen. Die Uropoden der Valvifera sind ventrad verlagert und zu Opercula adaptiert, wobei der Sympodit sehr groß ist und die Rami kurz sind. Eine Analogie gibt es bei den Tylidae (Oniscidea). Ventrale Uropoden sind auch bei den Bathynataliidae (Sphaeromatidea) und "Cirolanidae" vorhanden (bei *Skotobaena*). Teilweise oder ganz unter das Pleotelson verlagert sind die Uropoden einiger Oniscidea (Scleropactidae, Irmaosidae, Tendosphaeridae, Spelaeoniscidae, Bisilvestriidae), ohne daß Pleopoden bedeckt werden. Bei *Anuropus* (Cymothoidea) sind die Uropoden unter das Pleotelson verlagert und haben die gleiche Form und Lage wie Pleopoden.

Bei den nicht oder schlecht schwimmenden Isopoden, also bei den meisten benthischen Arten, verlieren die Uropoden ihre Funktion als Steuerorgane und werden zu griffelförmigen Anhängen, die wohl als Taster dienen können. Derartige Uropoden sind sicherlich mehrfach analog entstanden, nämlich bei den Phreatoicidea, bei den Ahnen der Asellota, bei den Oniscidea, und bei den Bopyridae. Diese Uropoden liegen primär lateral am Pleotelson (wie bei den Phreatoicidea); bei Aselloten, Onisciden und Bopyriden liegen sie dagegen terminal, wobei in diesen Gruppen zugleich der distale Telsonabschnitt verkürzt ist. Bei den Asellota und Oniscidea können Lage und Form der Uropoden sehr variieren und einzelne Taxa charakterisieren. Die Uropoden können medial am Pleotelsonende nahe zusammenrücken und in einer gemeinsamen Kerbe inserieren, wie bei *Jaera*, *Iolella* und den Acanthaspidae, sie können mehr lateral verlagert sein, wie bei *Janirella*, *Dactylostylis* oder den Katianiridae, oder dorsal inserieren, wie bei den Dendrotionidae. Bei *Iathrippa* sind die Uropoden sekundär verbreitert und abgeflacht.

Ursprünglich ist der Sympodit kürzer als die Rami, er kann jedoch sekundär länger sein, wie bei vielen Anthuridea, bei den Olibrinidae, bei Epicaridien der Dajinae, bei einigen "Cirolanidae" (*Oncilorpheus*, *Skotobaena*, *Speocirolana*, *Turcolana*). Der Sympodit kann aber auch reduziert sein und fehlen, so bei den Paramunnidae und Munnidae. Der gesamte Uropod ist bei den (hypogäischen) Arten der Calabozoida, der Atlantasellidae, der Gattungen *Caecosphaeroma* und *Monolistra* sehr reduziert. Einästig sind die Uropoden bei vielen Idoteidae (Valvifera), bei *Mesosignum*, *Pseudomesus* (Asellota), bei den Cirolaniden *Faucheria* und *Sphaerolana* und anderen. Einästige, verlängerte Uropoden sind z.B. bei einigen Munnopsiden und bei den Macrostylidae (Asellota) vorhanden.

Normalerweise inserieren die Rami terminal auf dem Sympoditen. Es gibt aber auch bei den griffelförmigen Uropoden Verlagerungen der Rami. Der Exopodit inseriert subapikal bei *Mackinia* ("Janiridae") und bei den Microparasellidae, lateral bei *Betamorpha*, *Amuletta* (Munnopsidae) und bei Tendosphaeriden (Oniscidea). Der Endopodit inseriert subapikal bei höher entwickelten Landasseln (Synochaeta, Crinochaeta).

Bei 2 *Serolis*-Arten und bei den Sphaeromatidae ist der (nicht reduzierte) Endopodit mit dem Sympoditen verwachsen.

Der Sympodit der in der neuen Unterordnung Cymothoidea zusammengefaßten Familien (Kapitel 12) hat einen mediodistal unter das Pleotelson ragenden Fortsatz, der wahrscheinlich beim Schwimmen den Uropoden abstützt. Da diese Sympoditenform bei anderen Peracarida und Isopoda fehlt, wird sie als Synapomorphie der Cymothoidea gewertet, obwohl das Merkmal nicht komplex und funktionell bedingt ist.

Da meist Lage und Form der Uropoden bei den genannten Variationen sehr charakteristisch sind und vom Grundplan der Isopoda abweichen, fällt es nicht schwer, unter diesen Merkmalen gute Synapomorphien zu finden.

Das Pleotelson

Das Pleotelson der regelmäßig schwimmenden, einen Schwanzfächer besitzenden Cymothoidea ähnelt am meisten dem Telson anderer Peracarida. Diese Form muß innerhalb der Isopoda als plesiomorph gelten. Das Pleotelson ist flach, zungenförmig, ventral nicht oder wenig konkav. Veränderungen dieser Form sind Apomorphien, zumal diese Veränderungen sehr unterschiedlich sind.

Bei den Phreatoicida ist das Pleotelson wie die Pereomere lateral zusammengedrückt (Abb. 27 A) und mit einem kleinen terminalen Fortsatz versehen. Reduziert ist der distale Telsonabschnitt bei den Calabozoida, Asellota, Oniscidea und Bopyridae. Das Pleotelson ist oft ventral konkav, um die Pleopoden aufzunehmen und zu schützen, wie bei vielen Asellota, den Valvifera, den höheren Anthuridea, den Serolidae und Verwandte und bei den Sphaeromatidae. Dabei kann es zugleich verbreitert (z.B. bei Serolidae, Sphaeromatidae), stark dorsal gewölbt (z.B. Haplomunnidae) oder spindelförmig langgezogen sein (Chaetiliidae). Eine Atemkammer fehlt primär bei Phreatoiciden, Aselliden, vielleicht auch bei den Calabozoida, bei Hyssuriden, Onisciden, einigen Sphaeromatidea und den meisten Cymothoidea; hier liegen die Pleopoden nicht oder durch Opercula und Epimeren etwas geschützt am Pleon.

Innerhalb der Janiridae fällt das verbreiterte Pleotelson von *Jaera*, *Caecijaera*, *Heterias* und verwandten Gattungen auf: Hier ist das Pleotelson breiter als die Pereomere. Innerhalb der Arcturinae ist das Pleotelson von *Dolichiscus* und verwandten Gattungen charakteristisch geformt, da es einen dorsalen Kiel aufweist, der caudal in einer vorragenden Spitze endet. Lang und dreieckig ist das Pleotelson bei *Neohyssura* und *Hyssura* (Anthuridea) und bei den Gnathiidae und Protognathiidae. Als Anpassung an die tubicole Lebensweise haben einige Idoteidae (*Zenobianopsis*, *Cleantis*, *Cleantioides*) eine caudale, runde Fläche, die den Wohngang verschließt. Ähnlich sieht die Endfläche des Pleotelsons der in Holz bohrenden Limnoriidae aus.

Ungewöhnlich ist das Vorkommen von Statozysten im Pleotelson. Sie entstanden zweimal analog: Bei den höheren Anthuridea und bei den Tiefseeasellota der Familie Macrostylidae. Die Statozysten der Macrostylidae sind noch nicht genauer beschrieben worden.

Apomorphien sind auch die Verwachsungen mit Pleomeren, die mehrfach konvergent entstanden, wie bei Valviferen, Anthuriden, Seroliden. Bei Sphaeromatiden bilden verwachsene Pleomere und Pleotelson oft eine relativ kurze, kompakte Einheit, das Pleotelson bleibt jedoch aus funktionellen Gründen (Einrollung!) gegenüber dem Pleon beweglich.

Physiologische Anpassungen

Morphologische Merkmale sind im Vergleich zu physiologischen Anpassungen im Detail leichter zu beschreiben. Trotzdem kann es unter den letzteren Apomorphien geben, die in der phylogenetischen Systematik genutzt werden können. Solange die eigentlichen physiologischen Merkmale (z.B. Anpassung von Membranen und Enzymen, von Zellorganellen, Organformen) nicht untersucht sind, ist die "physiologische Anpassung" ein vages Merkmal. In den Dendrogrammen werden trotzdem derartige Anpassungen aufgeführt, nämlich bei Taxa, die nur im Süßwasser vorkommen, während die Schwestergruppe und andere verwandte Taxa primär im Meer leben. In diesen Fällen fand zweifellos eine Anpassung an den geringen Ionengehalt des Süßwassers statt. Innerhalb der "Janiridae" kommt dieser Merkmalskomplex bei *Heterias*, *Protocharon* und *Mackinia* vor, innerhalb der Sphaeromatidae bei *Monolistra*, *Caecosphaeroma* und *Microlistra*. Auch einige perimediterrane und karibische Cirolaniden leben hypogäisch in Süßwasser. Alle Aselloidea sind primär limnische Tiere, lediglich die Microcerberidae sind mit den meisten Arten ins Küstengrundwasser vorgedrungen. Die limnischen Phreatoicida sind wahrscheinlich Relikte einer im Karbon weit verbreiteten marinen Isopodengruppe. Auch die hypogäischen, verzweigten Calabozoida sind wahrscheinlich Relikte.

Obwohl mehrere Arten diverser primär mariner Isopodengattungen im Brackwasser leben können, sind reine Süßwasserarten ein Seltenheit.

3. Hinweise auf die Stammesgeschichte

Neben den eidonomischen Merkmalen, die in der traditionellen Taxonomie für die Verwandtschaftsforschung genutzt werden und die in den Kapiteln 4 bis 12 diskutiert werden, können Fossilfunde, zoogeographische Daten, biochemische Analysen, Untersuchungen des Genoms und anatomische Merkmale Hinweise auf die Evolution einer Tiergruppe liefern. Bei den Isopoden stehen derartige, für den Vergleich verschiedener Taxa geeignete Daten nur in geringem Umfang zur Verfügung.

3.1 Fossilfunde

Die fossile Überlieferung kann sowohl das Mindestalter eines Taxons als auch, bei guter Erhaltung der fossilisierten Strukturen, die genealogische Verknüpfung rezenter Taxa belegen, deren nähere Verwandtschaft an anderen Indizien nicht erkennbar ist. Leider sind die meisten der bekannten Fossilfunde (Zusammenfassung in Hessler 1969) so schlecht erhalten, daß sie für die vergleichende Morphologie wertlos sind. Eine Ausnahme sind die in dominikanischem Bernstein eingebetteten Landasseln (Schmalfuss 1980). Die oft noch deutlich erkennbare Körperform erlaubt nicht immer die eindeutige Zuordnung zu einer der bekannten Unterordnungen. Für die phylogenetische Analyse interessante Details, wie die Form der Extremitäten, sind fast nie erhalten. Fossilisierte Tiere, von denen nur die plesiomorphe Körperform überliefert ist, können im System der Isopoda nicht eingeordnet werden. Tiere mit Coxalplatten und einer Körpersegmentierung, wie sie bei den rezenten Cirolaniden vorkommt, könnten zur Stammlinie jeder der höheren rezenten Unterordnungen (Oniscidea, Valvifera, Anthuridea, Sphaeromatidea, Cymothoida.: vgl. Kapitel 13) gehören. Auch die Erhaltung eines Schwanzfächers kann kein Indiz für die Zugehörigkeit zu den *Aegidae* oder "*Cirolanidae*" sein, da der Schwanzfächer ein zum Grundmuster der Peracarida zählendes Merkmal ist (Wägele 1981a).

Isopoden treten bereits im unteren Karbon auf (Schram 1970) und gehören zu den ältesten fossil erhaltenen Peracarida (Schram 1982). Die Radiation der Peracarida fand offensichtlich etwa zur gleichen Zeit wie die der Eucarida statt (Schram 1970). Von den urtümlicheren Unterordnungen der Isopoda (Phreatoicidea, Calabozoida, Asellota: vgl. Kapitel 13) sind fossil nur die Phreatoicidea bekannt, die schon seit mindestens 300 Millionen Jahren existieren (Schram 1970).

Die triassische Gattung *Isopodites* von Ammon, 1882 läßt sich (wie auch andere Gattungen) nicht im System einordnen, da nicht bekannt ist, ob Coxalplatten vorhanden sind, es ist auch nicht sicher, ob ein Schwanzfächer oder eher styliforme Uropoden ausgebildet sind. Ebenso unbekannt ist die Stellung der triassischen Gattung *Anhelkocephalon* Bill, 1914, die Van Straelen (1928) für Seroliden hält. Nach Schwebel et al. (1983) erinnert die Gattung an Seroliden oder Valviferen, zwei völlig verschiedene Asselgruppen, Hessler (1969) stuft *Anhelkocephalon* als *incertae sedis* ein. Alle übrigen Fossilien gehören zu den "höheren" Isopoda, die an den Coxalplatten erkennbar sind. Diese Formen treten erst im Jura auf. Einige der häufigsten Fundstücke werden zu den *Sphaeromatidae*, andere zu den "*Cirolanidae*" oder *Aegidae* gerechnet, wobei erstere verwachsene Pleomere, letztere 5 freie Pleomere von gleicher Länge aufweisen.

Die charakteristischen Apomorphien der *Sphaeromatidae* (s. 11.4), nämlich die Verwachsung des Uropodenendopoditen mit dem Sympoditen und die Form der Pleopoden der höher entwickelten Gattungsgruppen, sind bei vielen fossilen Arten nicht oder nicht eindeutig zu erkennen (s. Hessler 1969). Breite, abgeflachte Formen wie *Heterosphaeroma* Munier-Chalmas, 1872, *Cyclosphaeroma* Woodward, 1890 oder *Unusuropode* Duarte & Santos, 1962, bei denen die Verwachsung des Uropodenendopoditen nicht erkennbar ist, könnten mit jeder der scheibenförmigen Familien der Sphaeromatidea (s. 11.3) verwandt sein. Die ältesten Funde (*Cyclosphaeroma*) stammen aus dem Jura (Woodward 1890, 1898).

Zu den "*Cirolanidae*" oder *Aegidae* wurden mehrere "*Palaega*" Woodward, 1870 benannte Fundstücke gezählt (vgl. Stolley 1910, Van Straelen 1928), die Hessler (1969) innerhalb der "Flabellifera" als *incertae sedis* einstuft, da der Bau der Extremitäten nicht bekannt ist. Auch für Bowman (1971b) ist die Gattung "*Palaega*" eine Sammelgruppe unbekannter Stellung innerhalb der "Flabellifera". Die Tiere haben Coxalplatten, ansonsten einen plesiomorphen Körperbau. Die Rekonstruktion von *Palaega pumila* Gall & Grauvogel, 1971 (Buntsandstein) zeigt ein Tier mit kurzen Pereomeren, Coxalplatten, 5 langen Pleomeren, einen Schwanzfächer mit relativ breitem Pleotelson und am Cephalothorax große Augen (Gall & Grauvogel 1971). Ein derartiges Tier könnte theoretisch der letzte gemeinsame Vorfahre aller höheren Isopodenunterordnungen sein. Die von Malzahn (1968) beschriebenen Stücke von *Palaega stemmerbergensis* Malzahn, 1968 ähneln mit den spitzen Coxalplatten den Cirolaniden oder Aegiden. Pereopoden oder Mundwerkzeuge, die zur genaueren Bestimmung unentbehrlich sind, sind nicht erhalten. *Palaega scrobiculata* von Ammon, 1882 (Oligozän) hat ein an *Bathynomus* erinnerndes, distal mit marginalen Zähnen geschmücktes Pleotelson, der Kopf ist wie bei Cymothoiden relativ klein; ähnlich ist auch der Körperbau von *Palaega taurica* (s. Spassky & Kravtsov 1976). *Palaega kessleri* Reif, 1936 (Jura) hat wie manche *Cymothoida* große Augen und ein in Dorsalansicht erkennbares, vorragendes Labrum.

Im japanischen Miozän entdeckte Fossilien können der Gattung *Bathynomus* ("Cirolanidae") zugeordnet werden, da die charakteristische abgestutzte Form des Pleotelsons, welches große und spitze marginale Zähne trägt, bei den Fundstücken noch erkennbar ist (Matsuoka & Koide 1980).

Funde von Anthuriden oder Gnathiiden gibt es nicht, die Präsenz von parasitischen Bopyriden im Jura kann aus einseitigen Verformungen geschlossen werden, die am Carapax fossiler Decapoda zu sehen sind (Hessler 1969). Valvifera sind erst aus dem Tertiär bekannt, es handelt sich dabei um Chaetiliiden (Racovitza & Sevastos 1910, Cosmovici 1922). Die ältesten bekannten Landasseln stammen aus dem Tertiär (Hessler 1969).

Eine eigentümliche, von rezenten Arten nicht bekannte Kombination von Merkmalen haben die in Jura und Kreide auftretenden *Urdidae* Kunth, 1870, die nach Kunth (1870) zwischen den "Cirolanidae" und *Gnathiidae* vermitteln, da die Tiere zwar noch einen breiten Schwanzfächer haben, aber wie die *Gnathiidae* nur 6 freie Pereomere, von denen die vorderen kurz sind, dazu sehr große, an Pranizen erinnernde laterale Augen und frontad über den Kopf ragende Mundwerkzeuge. Monod (1926) dagegen erinnert an die ähnliche Lage der Mundwerkzeuge von *Gnatholana* Barnard, 1920, eine Gattung, die ebenfalls einen breiten Schwanzfächer hat, wie er bei den *Gnathiidae* und den kürzlich entdeckten *Protognathiidae* (Wägele & Brandt, im Druck) nicht vorkommt. *Gnatholana* Barnard, 1920 erinnert im Körperbau an die Tridentellidae, die genaue Morphologie dieser Gattung ist (wie bei dem Fossil) nicht bekannt.

Für die phylogenetische Analyse sind aus dem Studium der bisher bekannten Fossilfunde keine Indizien zu gewinnen. Wohl aber läßt sich schließen, daß die Isopoden im Karbon bereits spezialisierte Artgruppen entwickelt hatten. Die Phreatoicidea sind zwar die urtümlichste der bekannten Unterordnungen (vgl. Kapitel 4, Kapitel 13), mit ihrem amphipodenähnlichen Habitus jedoch keinesfalls ein Modell für den Grundplan-Vertreter. Die Aufspaltung in die heute bekannten Unterordnungen fand spätestens im Jura statt, da in dieser Formation bereits Tiere auftreten, die zu den mit Coxalplatten ausgestatteten höheren Isopoden gehören und der Gestalt nach Mitglieder der Sphaeromatidea bzw. Cymothoida sind.

3.2 Zoogeographische Indizien

In Korrelation mit den aus rekonstruierten Dendrogrammen ersichtlichen Informationen kann die Zoogeographie bestimmter Taxa zu einer Aussage über die Ausbreitungsgeschichte und die evolutive Eroberung von Biotopen führen, was den folgenden Kapiteln zu entnehmen ist. Die Verarbeitungsdaten allein können nur als Indizien für das Alter der Gruppen, nicht für die Bestimmung verwandtschaftlicher Beziehungen genutzt werden. Besonders interessant sind für derartige Überlegungen Artgruppen, die eine sehr eingeschränkte Ausbreitungsfähigkeit haben, wie Grundwasserorganismen, die das Studium erdgeschichtlicher Kontinentverschiebungen erlauben (Noodt 1968, Schminke 1973).

Unter den Isopoden sind vor allem jene zu untersuchen, die interstitiell an marinen Küsten oder im Süßwasser der Kontinente epi- oder hypogäisch leben. Da für die meisten dieser Artgruppen mit Ausnahme der Aselloidea (s. 6.2) letztendlich immer ein mariner Vorfahre existiert haben muß (weil die hypothetischen Ahnen oder urtümlichere Schwestergruppen im Meer leben), wird von vielen Autoren die mehrfach analoge Eroberung des Süßwassers durch Einwanderung oder durch "Strandung" während tertiärer mariner Regressionen postuliert (vgl. Karaman 1933, Chappuis 1944, Delamare-Deboutteville 1960, Stock 1977, 1980, 1985, Notenboom 1981, Bowman 1981, 1985), letzteres vor allem für Organismen mit einer Verbreitung, die eine Herkunft aus dem Tethys-Meer vermuten läßt. Keine dieser Diskussionen ist mit phylogenetischen Analysen verknüpft worden. Für die Verbreitung lokal auftretender Artgruppen sind derartige Einwanderungen die wahrscheinlichste Erklärung, nicht jedoch für auf verschiedenen Kontinenten weit verstreute, morphologisch für die interstitielle oder hypogäische Lebensweise spezialisierte Taxa. Für diese gilt die These, daß es im Jura oder in der Kreide bereits spezialisierte, limnisch oder marin-interstitiell lebende, auf den Kontinenten verbreitete Vorfahren gab, deren Populationen durch Kontinentaldrift getrennt wurden (Magniez 1982a-c, Botosaneanu et al. 1985, Wägele 1985b).

Für die Abschätzung des erdgeschichtlichen Alters von Gattungen und Familien ist vor allem die Kontinentaldrift von großem Wert. Sowohl für interstitielle Arten mariner Sandstrände als auch für die

Süßwasserfauna, insbesondere für die Grundwasserorganismen, sind breite Ozeane kaum überwindbare Hindernisse. Voraussetzung für die Analyse der Verbreitungsgeschichte dieser Artgruppen ist der Nachweis ihrer Monophylie. Monophyletisch sind die hypogäischen Familien Microcerberidae und Stenasellidae (Asellota), die beidseitig des Atlantiks vorkommen. Stenaselliden gibt es in Asien, Europa, Afrika und Mittelamerika (s. Fresi et al. 1980), limnische Microcerberiden leben in Südafrika, Südeuropa und Mittelamerika (s. Karaman 1933, Schultz 1974, Wägele 1983b, c), Arten des Küstengrundwassers kommen weltweit vor (Wägele 1983c). Da beide Familien ihren Ursprung im Süßwasser haben (Wägele 1983c, vgl. 6.2), müssen sie bereits vor der Öffnung des Atlantiks vor mehr als mindestens 100 Millionen Jahren existiert haben.

Daß die hypogäischen, perimediterranen und mittelamerikanischen "Cirolanidae" vielleicht ebenfalls monophyletische Artgruppen sind, wird in Abschnitt 12.4 erläutert. Erstaunlich ist, daß sogar auf Gattungsniveau amphiatlantisch verbreitete Isopoden vorkommen (*Curassanthura*, *Cyathura* (*Stygocyathura*): Wägele 1985b, Wägele & Brandt 1985). Die Tethys-Verbreitung von *Cyathura* (*Stygocyathura*) (s. Wägele et al. 1987) und von Gattungen der Microparasellidae (vgl. Stock 1977, 1985) ist ein Indiz für das sehr hohe Alter dieser Taxa.

Die Fossilfunde belegen, daß es im Jura bereits hoch entwickelte Isopoden gab, die zu aus der Gegenwart bekannten Unterordnungen gehören. Die Zoogeographie der rezenten Arten deutet darauf hin, daß auf Familien- und Gattungsniveau einige der rezenten Taxa bereits in der Kreidezeit existierten.

3.3 Chromosomen

Unterschiede der Genome verschiedener Arten können als Merkmale für die phylogenetische Analyse verwendet werden, wenn die mutierten Genloci oder die Chromosomen homologisiert werden können, so daß einzelne Mutationen als Synapomorphien für Monophyla zu identifizieren sind. Vergleichende DNA – Analysen oder Chromosomenkartierungen sind bei Isopoden bisher nicht durchgeführt worden, es gibt jedoch viele Untersuchungen über Chromosomenzahlen (Zusammenfassung bis 1962 in Teichmann 1963, Niiyama 1959, Lécher 1964, Fain-Maurel 1966, Lécher & Solignac 1975, Salemaa 1979b, 1985, Di Castro et al. 1985).

Häufig wurden Heterochromosomen gefunden, die Angaben sind jedoch widersprüchlich. Vitagliano (1947) fand bei *Asellus aquaticus* keine Heterochromosomen, Staiger & Bocquet (1954) und Bocquet (1967) fanden heterogametische Weibchen bei *Jaera* (Männchen: XX; Weibchen:XY₁Y₂). Nach Tinturier-Hamelin (1963) sind auch die Weibchen von *Idotea baltica* heterogametisch (Männchen:XX; Weibchen:XY), während Niiyama (1956) für *Tecticeps japonica* männliche Heterogametie angibt. Derartige erratische Forschungsergebnisse lassen sich für die Evolutionsforschung nicht nutzen.

Die Zahl der Chromosomen ist von vielen Arten bekannt: Für den haploiden Chromosomensatz variiert die Anzahl zwischen den Minima $n=4$ (*Anilocra frontalis*) und $n=5$ (Weibchen von *Janiropsis breviremis*: Staiger & Bocquet 1954) und dem Maximum von $n=47$ (bei Männchen von *Armadillo officinalis*: Teichmann 1963).

Homologisiert wurden Chromosomen bisher nicht. Die meisten Asseln haben zwischen 20 und 30 Chromosomen. Vandel (1941) nimmt an, daß ursprünglich 28 Chromosomen vorhanden waren, die entweder verschmelzen (Beispiel *Asellus*) oder zerfallen (was zu hohen Chromosomenzahlen führt). Es ist durchaus möglich, daß einzelne Gattungen oder Familien durch bestimmte Chromosomenkonfigurationen charakterisiert werden können: Bei den Oniscidea liegen die Chromosomenzahlen meist zwischen 24 und 31, bei *Trichoniscus* gibt es jedoch nur 8 (Vandel 1941); bei den Sphaeromatidae kommen etwas höhere Zahlen vor (29-37: Teichmann 1963). Bei den Valvifera entspricht das Zahlenspektrum (18-32) dem der meisten Oniscidea (Niiyama 1959, Salemaa 1985). Innerhalb der Janiridae schwanken die Zahlen zwischen 5 und 24 (Teichmann 1963). Bei den Stenasellidae sind die Zahlen, soweit bekannt, viel höher (27) als bei den Asellidae (6-8: vgl. Vandel 1941, Vitagliano 1947, Di Castro et al. 1985). Bei den Bopyriden sind bisher 8 Chromosomen (s. Niiyama 1959), bei den Cymothoiden 4 bis 18 gezählt worden (Fain-Maurel 1966).

Daß Chromosomenzahlen auch zwischen Populationen nah verwandter Arten oder Rassen veränderlich sind, entdeckten Staiger & Bocquet (1954), Lécher (1964) und Lécher & Solignac (1975) bei europäischen Arten von *Jaera*.

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß die bisherigen Vergleiche der Chromosomensätze verschiedener Isopoden nicht genau genug sind, um Aussagen über die Verwandtschaft von Artgruppen gewinnen zu können.

3.4 Anatomische Merkmale

Um die Evolution anatomischer Strukturen beschreiben zu können, müssen vergleichende oder vergleichbare Forschungsergebnisse zur Auswertung vorliegen, was trotz der sehr zahlreichen bisher durchgeführten Untersuchungen für Isopoden nicht zutrifft. Um Unterordnungen oder Familien vergleichen zu können, muß das anatomische Grundmuster dieser Monophyla bekannt sein. Bei Taxa hoher Kategorien erfordert dies zunächst eine vergleichende Untersuchung verschiedener Arten, die Mitglieder des betreffenden Monophylums sind. Obwohl derartige Erkenntnisse fehlen, ist es trotzdem möglich, einige plesiomorphe anatomische Details zu finden, die für die Rekonstruktion des hypothetischen Grundplan-Vertreters dienlich sind (vgl. Kapitel 14), da Variationen als mit besonderen Lebensweisen verknüpfte Spezialisierungen erkennbar sind.

Sehr vernachlässigt wurden bisher das Nervensystem und die Kreislauforgane, während der Darmtrakt und die Gonaden besser erforscht sind. Das Darmrohr aller Isopoden enthält keine entodermalen Anteile mehr, lediglich die Mitteldarmdrüsen und ihr gemeinsamer Vorraum am Magenende sind nicht ektodermaler Herkunft (Zusammenfassung in Wägele et al. 1981). Die Zahl der Mitteldarmdrüsen variiert, es kommen maximal 4 Paare vor (Arcturidae: s. Abb. 2; Sphaeromatidae: Tuzet et al. 1959), bei den Phreatoicidea 3 Paar caudad ziehende und 1 Paar kürzerer, frontad ziehender Schläuche (Engemann 1963). Die meisten Asseln haben 3 (Valvifera, Ligiidae, Sphaeromatidae, Cymothoidae: Calman 1909, Nicholls 1931, Semenova 1970, Holdich & Ratcliffe 1970) oder 2 Paar Mitteldarmdrüsen (Asellota, die meisten Oniscidea, die meisten Valvifera, Anthuridea: Sars 1867, Sye 1887, Hartenstein 1964, Semenova 1970, Clifford & Witkus 1971, Schultz 1973, Wägele et al. 1981, Wägele 1985c). Reduktionen zu nur einem Schlauchpaar treten bei verzweigten Arten (*Angeliaria*: Renaud-Mornant & Coineau 1978) oder bei Nahrungsspezialisten auf (Limnoriidae: Becker & Kampf 1955; Bopyridae: Cornalia & Panceri 1961, Kossmann 1881b, Calman 1909; Gnathiidae: Calman 1909, Monod 1926, Juilfs & Wägele 1987).

Normalerweise sind in den Mitteldarmdrüsen 2 Zelltypen zu unterscheiden (vgl. Wägele et al. 1981): Die kleineren, lichtoptisch dunkleren Zellen enthalten freie Ribosomen und viel rauhes ER, Glykogen, Lipide, wenig Vesikel, und dienen wahrscheinlich der Enzymsynthese, während die größeren, helleren Zellen weniger Ribosomen und mehr Vesikel enthalten und Nährstoffe resorbieren und speichern (Storch 1982). In der Regel wechseln sich diese Zelltypen auf den Querschnitten regelmäßig ab (Patané 1934, Fahrenbach 1959, Patané & Cicero 1965, Semenova 1970, Clifford & Witkus 1971, Hryniewiecka-Szyfter & Tyczewska 1979, Hopkin & Martin 1982). Bei den räuberischen oder parasitischen "Cirolanidae", Anthuridea und Gnathiidae ist jedoch nur 1 Zelltyp vorhanden, der verschiedene Funktionsstadien durchläuft (Wägele et al. 1981, unveröffentlichte Beobachtungen), wahrscheinlich eine Anpassung an die Periodizität der Nahrungsaufnahme, die bei den immer freßbereiten phytophagen oder omnivoren Asseln nicht vorkommt.

Der vordere Enddarm dient stets als Nahrungsspeicher und ist durch einen Sphinkter vom kurzen Rektum getrennt (Semenova 1970). Bei den "Cirolanidae" (eigene Beobachtungen), Aegidae (s. Calman 1909 und Abb. 25) und Gnathiidae (Monod 1926, Juilfs & Wägele 1987) ist dieser Darmabschnitt extrem dehnbar, so daß alle anderen inneren Organe in diesem Körperbereich verdrängt werden. Arten dieser Familien können in kurzer Zeit sehr viel Nahrung aufnehmen und als Vorrat speichern. Am Rektum kommen bei den Aegidae, Cymothoidae und Bopyridae Blindsäcke vor (Buchholz 1866, Caullery & Mesnil 1901, Tuzet et al. 1959, eigene Beobachtungen an *Aega*), bei den Gnathiidae ist ein Rektalvesikel ausgebildet, in dem symbiontische Bakterien leben (Juilfs & Wägele 1987). Bei den Phreatoicidea bildet der Enddarm paarige laterale Darmaussackungen aus (Engemann 1963, Knott 1971). Bei den Oniscidea kommt im vorderen Enddarm eine dorsale Typhlosis vor, die Phreatoicidea haben eine ventrale Typhlosis (Schmitz & Schultz 1969, Knott 1971). Speicheldrüsen wurden bisher bei Janiroiden, Onisciden (Sye 1887, Janus 1949), und vor allem bei den blutsaugenden

Gnathiidae, Aegidae, Cymothoidae und Bopyridae gesehen (Cornalia & Panceri 1861, Dohrn 1870, Monod 1926, Gabe 1960, s. auch Abb. 90).

Der Darmtrakt der Isopoden hat demnach wahrscheinlich ursprünglich 4 Paar Mitteldarmdrüsen, von denen 1 bis 3 Paar aus verschiedenen Gründen (z.B. Verzweigung, Parasitismus) reduziert werden. Ob die rektalen Erweiterungen der verschiedenen Taxa homolog sind, ist nicht untersucht worden, wahrscheinlich sind aber unpaare, symbiontenträgende Vesikel (Gnathiidae) und paarige laterale Blindsäcke (Phreatoicidea) analoge Bildungen. Die Anpassungen an Carnivorie und Parasitismus sind Apomorphien, deren Homologie nur indirekt mit Hilfe weiterer Merkmale bewiesen werden kann.

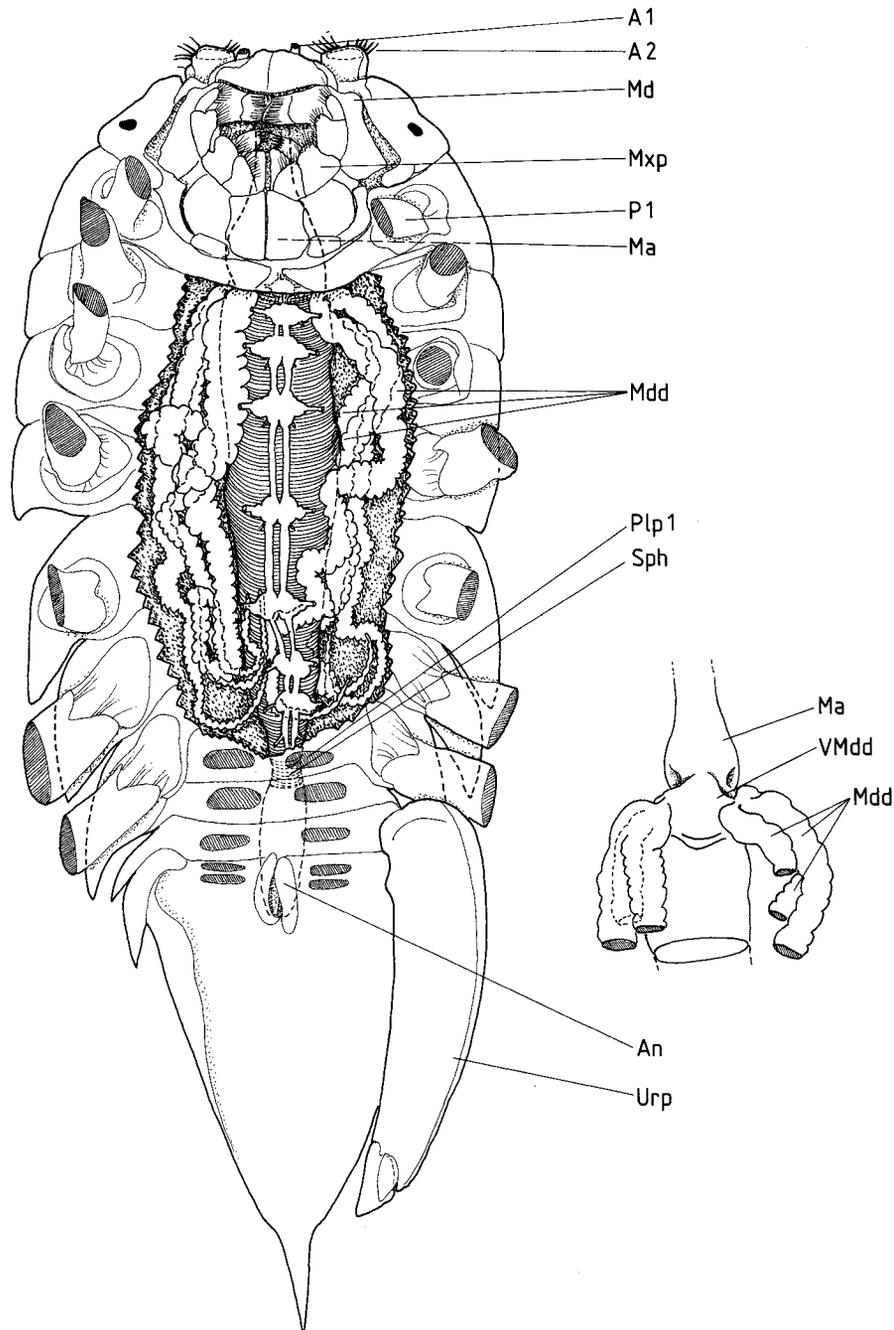


Abb. 1. Die Anatomie der Isopoda: Unreifes Exemplar von *Glyptonotus antarcticus* (Chaetiliidae) ventral geöffnet, Extremitäten entfernt. Rechts: Detail des Überganges vom Magen (Ma) in die Mitteldarmdrüsen; Ventralansicht.

Reich an Strukturen ist auch der Genitaltrakt. Männchen haben in der Regel 3 Paar Hodenvesikel (s. Gruner 1965), deren Zahl bei den Phreatoicoidea vermehrt ist, ohne daß mit Sicherheit bestimmt werden kann, ob es sich dabei um ein altertümliches Merkmal oder um eine Autapomorphie der Phreatoicoidea handelt (s. 4.1). Die Zahl ist bei sehr verschiedenen Gattungen reduziert, so bei der verzweigten, interstitiell lebenden *Angeliara* (Renaud-Mornant & Coineau 1978), bei der Holzbohrassel *Limnoria* (Becker & Kampf 1955), bei Bopyriden und Gnathiiden (s. Strömberg 1972), die jeweils nur 1 Paar Vesikel haben; bei den wurmförmigen Anthuridea sind 2 Paar vorhanden (Strömberg 1972). Bei den Arcturidae sind die Hoden extrem lang und die ausleitenden Gänge sind aufgefaltet (s. Abb. 2). Die männlichen Gonaden tragen endokrines Drüsengewebe, die androgenen Drüsen. Dieses lockere Gewebe kann sowohl am vas deferens, an der Samenblase (vesicula seminalis), als auch auf den Hodenvesikeln vorkommen (Charniaux-Cotton et al. 1966, Legrand & Juchault 1970, Radu & Craciun 1972), ist manchmal an allen 3 Regionen vorhanden, oft jedoch auf kleinere Bereiche beschränkt, ohne daß eine Gesetzmäßigkeit erkennbar ist. Bei den "Cirolanidae" und Cymothoidae gibt es androgene Drüsen am vas deferens, bei den Bopyridae an der vesicula seminalis, bei den Anthuridae und Sphaeromatidae an beiden Abschnitten.

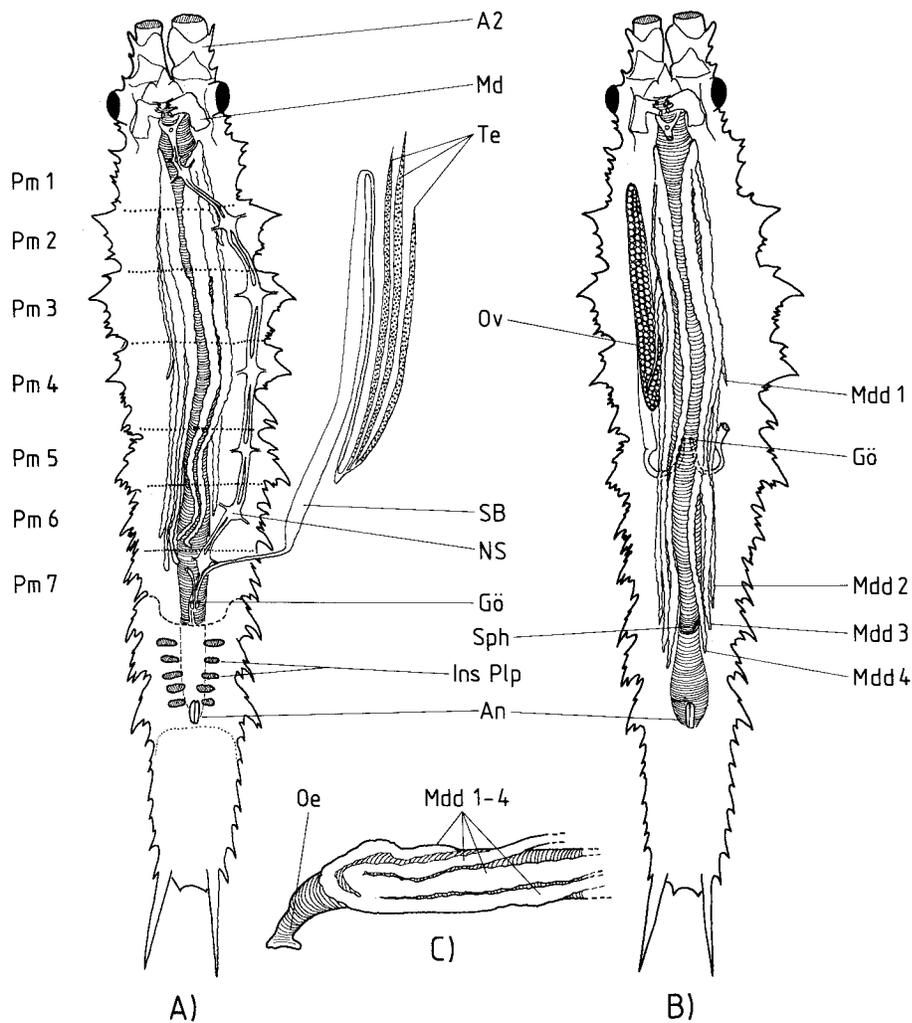


Abb. 2. Die Anatomie der Isopoda: *Antarturus spina-coronatus* (Arcturidae). A: Männchen in Ventralansicht; Pleopoden entfernt. Rechte Gonade entfernt, linke herausgelegt; Nervensystem nach links verlagert. B: Unreifes Weibchen in Ventralansicht. Strickleiternersystem und linkes Ovar entfernt, rechtes Ovar etwas laterad verlagert. Die Ovarien sind flach, bandförmig. Geschlechtsöffnungen (GÖ) gestrichelt ergänzt. C: Vorderdarm und Mitteldarmdrüsen (Mdd) in Seitenansicht.

Zum weiblichen Genitaltrakt gehört stets nur 1 Paar Ovarien, lediglich bei *Angeliara* ist bisher eine Verwachsung zu einer unpaaren Gonade entdeckt worden (Renaud-Mornant & Coineau 1978). Die Ausführungsgänge sind kaum untersucht, ein receptaculum seminis soll bei den Phreatoicoidea, Oniscidea, Aselloidea und Janiroidea vorhanden sein (Leichmann 1891, Calman 1909, Balesdent 1964, Knott 1971, Renaud-Mornant & Coineau 1978, Wilson 1986b). Interessant ist, daß bei den reifen Weibchen der Janiroidea 2 Paar Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, Besamung und Eiablage finden über getrennte Gänge statt (Veuille 1978a,b, Wilson 1986b). Bei den Gnathiidae sah Monod (1926) ebenfalls 2 Öffnungen. Wie weit dieses Merkmal verbreitet ist, ist nicht bekannt.

Interessant ist die Variation der Zahl der Medianaugen, die im Gehirn nur durch histologische Techniken zu entdecken sind. Martin (1976a,b) beschrieb, daß von den bisher untersuchten Arten nur bei den Sphaeromatidae noch 5 Ommatidien vorhanden sind, bei den Valvifera und Gnathiidae 4, bei den Oniscidae 3-4, bei den Asellota 3, bei Anthuriden, Cirolaniden und Cymothoiden je nur 2.

Erwähnenswert ist, daß gelegentlich exkretspeichernde "Zenkersche" Zellen beobachtet wurden (bei Aselloidea, Oniscidea, Sphaeromatidae: Ter Poghossian 1909, Daum 1954). Normalerweise fallen auf den Schnittserien keine adipösen Gewebe auf, Lipide sind vor allem in den Mitteldarmdrüsen gespeichert. Umfangreiche Fettkörper gibt es aber durchaus, so bei antarktischen Paranthuriden (Wägele 1985c), Cirolaniden und Aegiden (unveröffentlichte Beobachtungen), bei Onisciden (Hoese, mündl. Mitteilung), und bei Bopyriden (Kossmann 1881b, Walz 1881).

Die Anatomie der Isopoden unterlag offensichtlich im Verlauf der Evolution erheblichen Veränderungen, die teils mit der Lebensweise, teils mit der Körperform oder anderen, unbekanntem Faktoren korreliert sind. Um diese Daten für eine phylogenetische Analyse nutzen zu können, sind weitergehende vergleichende Studien notwendig, die möglichst viele Arten aller Unterordnungen erfassen und die Homologie ähnlicher Strukturen nachweisen müssen. In den folgenden Abschnitten wird eine derartige Untersuchung vorgestellt. Der Bau des Magens, ein für Adaptationen an die Lebensweise anfälliges Organ, wird bei Arten unterschiedlicher Ordnungen und Familien verglichen.

3.5 Der Magen

3.5.1 Vorbemerkungen

Der Magen der Malacostraca ist mit seiner vielseitigen Funktion als Organ zum Pumpen, Kauen, Filtrieren des Nahrungsbreies und als Ventil zwischen Stomodaeum, Mitteldarmdrüsen und Mitteldarm bzw., bei Isopoden, dem Enddarm strukturell so komplex, daß er für vergleichend-anatomische Untersuchungen sehr gut geeignet ist. Er bietet die Möglichkeit, morphologische Reihen homologer Strukturen für phylogenetische Analysen aufzustellen und zugleich Anpassungen an die Art der Ernährung zu beobachten. Siewing (1951, 1954, 1957) nutzte bereits Magenstrukturen für die Begründung genealogischer Aussagen. Obwohl zahlreiche Arbeiten sich mit der Anatomie des Magens der Peracarida befassen (vgl. Diskussion in Abschnitt 3.5.5), ist es schwierig, die existierenden Erkenntnisse in einer Gegenüberstellung zu vergleichen, da die Autoren auf sehr unterschiedliche Details besonderes Gewicht legten (Gestalt auf Quer- oder Längsschnitten, Histologie, Muskulatur, Form der Filterrinnen, Morphologie der Filterborsten) und kaum ein Magen in jeder Beziehung vollständig beschrieben werden konnte. Es ist daher notwendig, für eine vergleichende Analyse alle Mägen in Hinblick auf dieselben Strukturen zu beschreiben. Dies wird im folgenden mit dem Magen der Isopoden versucht, wobei ausschließlich die Innenfläche der Mägen, so wie sie an der von Muskulatur und Hypodermis durch Mazeration befreiten Intima zu sehen ist, berücksichtigt wird.

Der Magen der Malacostraca ist im Prinzip ein aus einer Erweiterung des Stomodaeums entstandener Schlauch, dessen Rinnen, Lamellen und Vorwölbungen jeweils durch Einfaltungen der Schlauchwand entstehen. Die Intima hat eine kontinuierliche Fläche und kann in einem Stück gehäutet werden. Alle Bezeichnungen zur Kennzeichnung bestimmter Magenteile sind daher Namen für willkürlich definierte kleine

Bereiche dieser Fläche, zwischen denen es keine natürlichen Grenzen gibt. Die "lamella ventralis" z.B. geht nahtlos in die "lamina dorsalis posterior" über (Abb. 7). Diese Namen, erstmalig von Scheloske (1976a) aus der Literatur zu einer einheitlichen Nomenklatur zusammengefaßt, haben sich jedoch bewährt und werden auch im folgenden wie bei Scheloske (1976a) verwendet.

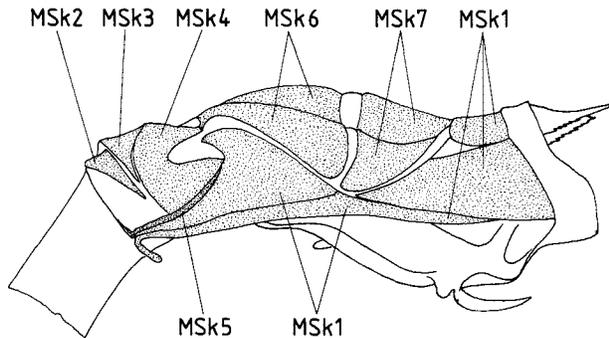


Abb. 3. Seitenansicht der äußeren Gestalt des Magens von *Asellus aquaticus*, verändert nach Scheloske (1976a). Flächensklerite (MSk 1-7) hergehoben. Der Sklerit MSk4 bildet die Lateralia.

Neben den Einfaltungen sind besonders kräftige Chitinleisten und -flächen zu erkennen, die der Versteifung dienen. Während Scheloske (1976a) bei *Asellus aquaticus* die stärker chitinisierten Flächen der großen äußeren Magenwände beschrieb (Abb. 3:MSk 1-7) wird im folgenden versucht, einige der auffälligen Chitinleisten (Sklerite) zu vergleichen. Diese Leisten sind lichtmikroskopisch oft gut zu erkennen und homologisierbar. Obwohl theoretisch an jeder beliebigen Stelle der Intima eine Verstärkung entstehen könnte, zeigt die Analyse, daß wohl aus funktionellen Gründen nur bestimmte Areale stets in gleicher Form eine kräftigere Kutikula aufweisen. Allerdings muß bei Betrachtung der Zeichnungen (Abb. 4-25) berücksichtigt werden, daß die Gestalt der Sklerite in hohem Maße mit der Perspektive variiert, was beim Vergleich verschiedener Mägen zu Unsicherheit führen kann, da der Blickwinkel nie der gleiche ist. Zudem wird deutlich, daß die Länge der Spangen sehr variabel ist und Gruppen von Skleriten einmal getrennt, dann wieder bei anderen Gattungen in Kontakt tretend vorgefunden werden. Chitinleisten können auch durch Unterbrechungen in Einzelstücke geteilt sein oder durch Verwachsungen verbunden werden, was die Homologisierung erschwert.

Anders als bei einzelnen Extremitäten, die die Taxonomen als Merkmalsträger nutzen, ist beim Magen offensichtlich, daß alle Strukturen eine funktionelle Einheit bilden. Da Veränderungen im Bau nur durch Abstimmung aller Teile auftreten können, scheinen grundlegende Konstruktionsänderungen im Laufe der Evolution nur langsam zu erfolgen, in den Grundzügen (Filterapparat ventral, innere Filterrinnen stets im **inferomedianum posterius**, Mitteldarmdrüsenorraum stets posteroventral, usw.) ist der Magen aller Peracarida unverändert, mit Ausnahmen der Mägen aberranter Taxa wie der Bopyridae. Daher ist der Magen für phylogenetische Untersuchungen auf supragenerischem Niveau geeignet.

3.5.2 Bauplan und Funktion des Isopodenmagens

Die Arbeit von Scheloske (1976a) über den Magen von *Asellus aquaticus* muß als Durchbruch in der Erforschung von Bau und Funktion des Peracaridenmagens bezeichnet werden. Die von anderen Autoren veröffentlichten Beschreibungen einiger Querschnitte allein oder einer Aufsicht des Magens sind nur von geringem Wert. Im folgenden sollen, basierend auf Scheloskes und eigenen Beobachtungen, kurz die Prinzipien der Konstruktion des Isopodenmagens erläutert werden. Die Begriffe Cardia und Pylorus werden nicht verwendet (vgl. Scheloske 1976b).

Der Magen ist eine Erweiterung des Oesophagus. Der Übergang wird durch Sklerite versteift, allgemein ist der Oesophagus an dieser Stelle durch seitliche Einfaltungen verengt. Der Magen geht caudal in den Enddarm über, welcher sich bei der Präparation leicht ablösen läßt. Alle Binnenstrukturen des Magens entstehen aus

Einfaltungen. Im vorderen Magen fallen seitlich die **lateralia** auf, die als Halbkugeln den Magenraum einengen. Scheloske (1976a) schließt aus der Untersuchung der Muskulatur, daß die **lateralia** dazu dienen, Nahrungspartikel caudad zu schieben. Dafür sprechen auch Form und Lage der Zähne, die auf den anteromedialen Flächen bei vielen Arten vorhanden sind. Über den **lateralia** ist gelegentlich eine unpaare dorsale Einstülpung vorhanden, die **valvula dorsalis oesophagi (VdOe)**. Ventral sind die Filterrinnen ausgebildet. Sie beginnen bei *Asellus* am Mageneingang unter den **lateralia** als zwei lateral Rinnen, die durch das **inferomedianum anterius (Ima)** getrennt und seitlich jeweils durch das **inferolaterale anterius (Ila)** begrenzt sind. Das **inferolaterale** trägt Filterborsten (**clatri setarum anteriores = Csa**), die die Rinnen bedecken.

Die Rinnen münden in einen gemeinsamen Raum am Ende des *Ima*, dem "Vorraum des Filterapparates" (in Abb. 6:FaV, Bezeichnung nach Scheloske 1976a). Im Vorraum sammelt sich die Flüssigkeit, die caudad in den feinen Filterapparat fließt. In Verlängerung der vorderen Filterrinnen findet man die caudalen, "äußeren" Filterrinnen, die deutlich tiefer sind als die vorderen Rinnen. Die äußeren Filterrinnen sind medial durch das **inferomedianum posterius** getrennt und seitlich durch die **inferolateralia posterius** begrenzt. Diese Rinnen ziehen tief laterad unter die **inferolateralia**. Letztere sind stets gut chitinisiert. Die durch die **clatri setarum anteriores** vorgefilterte Flüssigkeit wird in diesen hinteren Rinnen gepreßt, indem das **inferomedianum** gegen die **inferolateralia** bewegt wird. Auf diese Weise können feine Partikel zerdrückt werden, um Flüssigkeit zu extrahieren. Das **inferomedianum** wird gegen die **inferolateralia** auf und ab bewegt (vgl. Wägele 1981a), wodurch die Rinnen erweitert und verengt werden. Zugleich können die Flächen der **inferolateralia** über die auf dem **inferomedianum** angeordneten Filterborsten streichen, mit kurzen Haaren diese hinteren Filter (**clatri setarum posteriores = Csp**) reinigen oder ausgepreßte Partikel dorsad in den dorsalen Magenraum befördern.

Die hinteren Filter verdecken ein Rinnenpaar im **inferomedianum posterius**, das die gereinigte Flüssigkeit in die Mitteldarmdrüsen leiten kann. Auf Querschnittsserien (vgl. Abb. 19) läßt sich dieser Übergang verfolgen: Die Rinnen führen an das caudale Ende des **inferomedianums** und münden in den gemeinsamen entodermalen Vorraum der Mitteldarmdrüsen. Dieser Vorraum wird durch eine flache Ausstülpung des Magens, der **valvula postero-ventralis (Vpv)** teilweise ausgekleidet. Der dorsale Magenraum geht direkt in den Enddarm über. Die Schlitzte, die in die ventralen, äußeren Filterrinnen führen, sind oft durch feine Borsten oder durch überlappende **inferolateralia** vor dem Eindringen von Partikeln geschützt. Am caudalen Ende des Magens bleibt eine Verbindung von ventralen Rinnen und dorsalem Magenraum bestehen, die durch die caudad verlängerten Zipfel des **inferomedianum posterius** verschlossen werden kann. Der Zipfel dient als Ventil, um die Passage von Enzymen aus den Mitteldarmdrüsen in den dorsalen Magenraum und den Enddarm zu erlauben (vgl. Querschnitt G und H des Magens von *Antarcturus*, Abb. 19).

Entlang der Magenseiten zieht je eine flache Rinne, die medial durch die **superolateralia** und lateral durch die Magenwand begrenzt wird, von anterodorsal nach posteroventral, also etwa von den **lateralia** bis zum Zipfel des **inferomedianum posterius**. Es ist anzunehmen, daß über diese Rinne Fermente von den Mitteldarmdrüsen an den Eingang des Oesophagus geleitet werden können. Dies mag dazu dienen, Nahrung schon im vorderen Magenbereich der Enzymeinwirkung auszusetzen, oder, wie der Autor oft bei *Glyptonotus* und *Aega* beobachtete, den Inhalt der Mitteldarmdrüsen im Abwehrverhalten zu erbrechen.

Der Übergang zum Enddarm wird durch in den Enddarm ragende Lamellen des Stomodaeums geschützt. Die ventralen Ausläufer des Magenrandes, die **lamellae ventrales (Lv)**, sind median oft durch einen Schlitz getrennt. Der versteifende Sklerit entspringt direkt dem caudomedialen Rand des **inferolaterale posterius**. Der ventrale Magenrand geht nahtlos in den dorsalen über. Wo der dorsale Rand über die dorsalen Lamellen ragt, wird er auch "**lamina dorsalis posterior**" (**Ladp**) genannt. Die dorsalen Lamellen (**Ld**) sind ein Paar handschuhfingerartige, sehr flache Ausstülpungen. Ihre Insertionsstelle ist in dorsaler und lateraler Ansicht deutlich am Faltenwurf der Magenwand zu erkennen, gelegentlich liegt hier auch lateral eine stützende Chitinspange. Diese **lamellae dorsales** können so lang wie die **lamellae ventrales** sein und sind ebenfalls durch längs verlaufende Sklerite versteift. Meist vorhanden ist ein lateraler Sklerit, der der seitlichen Insertionsstelle der Lamellen entspringt.

Häufig chitinisiert sind die medialen Kanten und Flächen des **inferolaterale posterius** und der dorsomediale Rand des **inferolaterale anterius**. Diese stark kutikularisierten Flächen gehen meist ineinander

über. Gegenüber der **clatri setarum posteriores** finden sich unter der Kutikula der **inferolateralia** histologisch noch nicht untersuchte, kräftige, bindegewebige Polster.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen die vorderen Magensklerite, die in Abb. 4 schematisch dargestellt sind. Der dorsoventral verlaufende Sklerit **Sk1** versteift den Mageneingang lateral, Ausläufer (**Sk1b**) ziehen oft auf die dorsale Fläche bis zu der **valvula dorsalis oesophagi**, sofern diese vorhanden ist, eine Abzweigung führt häufig zu den **lateralia** (**Sk1a**). Die **lateralia** sind stets kräftig chitinisiert, ihr Sklerit **Sk2** hat frontal einen dorsad gerichteten Ausläufer. Die ventrolaterale Magenkante wird durch den Skleriten **Sk4** gestützt, der unterschiedlich weit caudad reichen kann. Manchmal ist nur ein diagonal verlaufendes Stück vorhanden (**Sk4a**). Dorsal kann das Skleritenpaar **Sk3** seitlich ausgebildet sein. Wenn es lang ist, verläuft es caudomedial, bei den Cirolaniden und Aegiden ist das Skleritenpaar über einen Bogen verbunden (punktiert in Abb. 4).

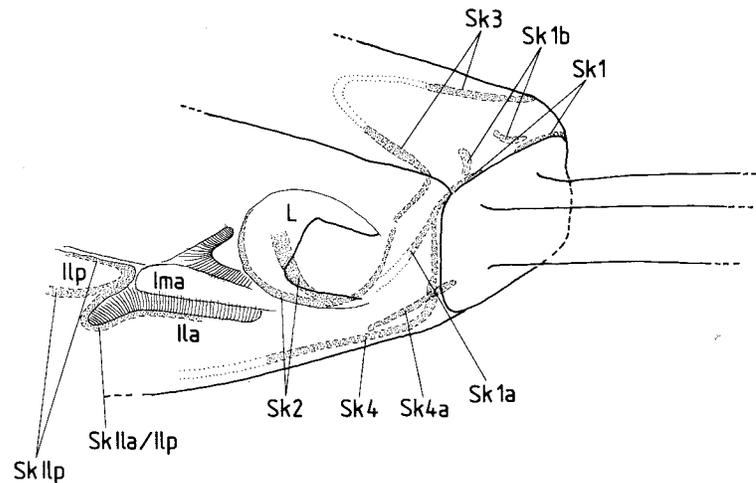


Abb. 4. Verallgemeinertes Schema des frontalen Magenabschnittes (rechts: Oesophagus) mit der Anordnung der vorderen Magensklerite. Der Sklerit **Sk4** kann als kurze ventrale Spange (**Sk4a**) oder als längerer, mit **Sk1** verbundener Sklerit auftreten. Der Sklerit **Sk1a** ist eine Spange, die vom **Sk1** abzweigt und zu dem laterale (**L**) zieht. Gelegentlich auftretende Verlängerungen der Sklerite sind punktiert gezeichnet.

Flache Einfaltungen wie **lamella dorsalis**, der caudale Abschnitt der **lamella ventralis** oder das **superolaterale** sind natürlich auf Querschnitten zweischichtig, aus einer Doppellage von Kutikula und Hypodermis aufgebaut. Die **lamina dorsalis posterior** ist dagegen eine normale, einschichtige Magenwand. Die **lamella annularis**, eine kleine, von Scheloske (1976a) beschriebene, auf Querschnitten sichtbare Einfaltung zwischen **lamella dorsalis** und **lamina dorsalis posterior**, wurde in der vorliegenden Studie nicht berücksichtigt.

3.5.3 Untersuchungen zu Variationen der Morphologie einiger Isopodenmägen

3.5.3.1 Der Magen von *Mesamphisopus capensis* (Phreatoicidea) (Abb. 5, 6)

Bei *M. capensis* sind die vorderen Filterrinnen zueinander parallel angeordnet. Die **clatri setarum anteriores** sind relativ breit und bestehen aus auffallend dicken Borsten. Die inneren Filterrinnen sind deutlich länger als die vorderen Filterrinnen und verlaufen ebenfalls fast parallel zueinander. Die **superolateralia** sind nur in der vorderen Magenhälfte ausgebildet und tragen nur sehr kurze Borsten. Ein dorsal in den Magenraum ragender, längs verlaufender Wulst des **inferolaterale posterius** ist mit langen Borsten besetzt und grenzt den caudalen Filterapparat seitlich ein, ersetzt möglicherweise funktionell in diesem das **superolaterale**. In Seitenansicht

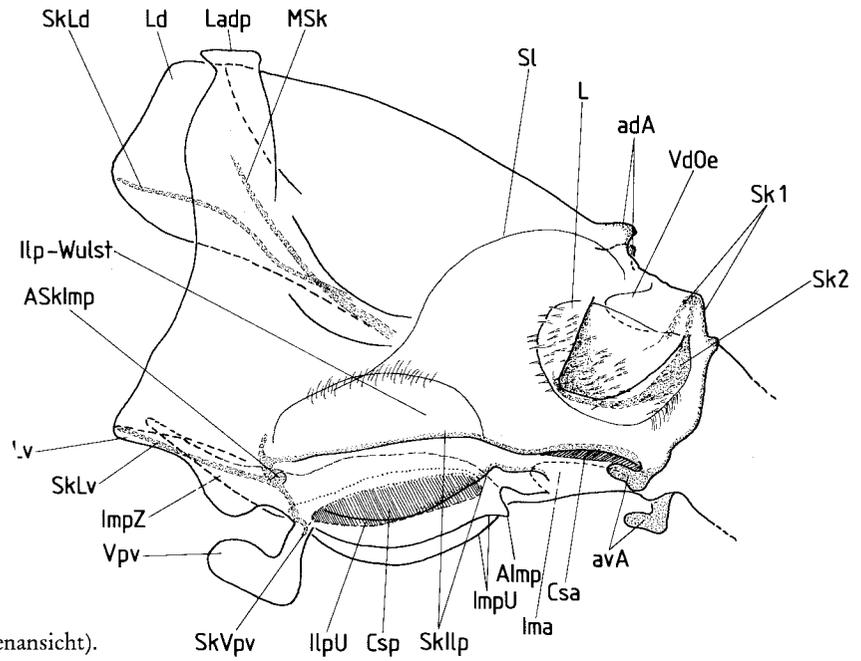


Abb. 5. Magen von *Mesamphisopus capensis* (Seitenansicht).

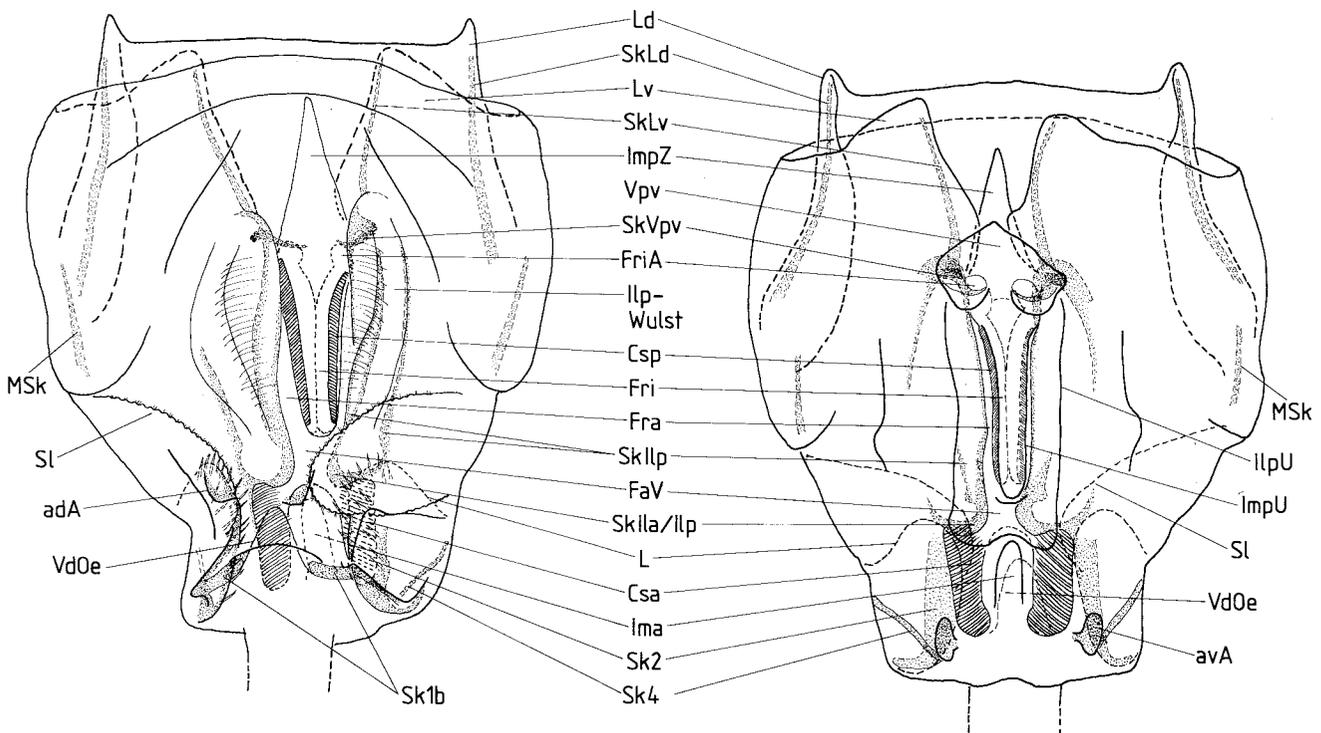


Abb. 6. Der Magen von *Mesamphisopus capensis* (links Dorsal-, rechts Ventralansicht).

(Abb. 5) fallen am Mageneingang paarige Apodeme auf, die ventral (**avA**) nahe am Skleriten **Sk4** liegen, dorsal (**adA**) vom Skleriten **Sk1b** versteift werden. Dorsal fehlt ein deutlich abgegrenzter Sklerit **Sk3**. Die Skleritgarnitur am Mageneingang (**Sk1-4**) wirkt wenig entwickelt, die lateralen Spangen des **Sk1** sind dünn, der ventrale Sklerit **Sk4** ist kurz. Die **lateralia** tragen jeweils zahlreiche schlanke, spitze Zähne auf den medialen und caudalen Flächen. Die **lamellae dorsales** und **ventrales** überragen die **lamina dorsalis posterior** kaum, der Zipfel des **inferomedianum posterius** ist dagegen auffallend lang.

3.5.3.2 Der Magen von *Stenetrium weddellensis* (Asellota) (Abb. 7, 8)

Der Magen von *S. weddellensis* sieht dem der Asellidae (Scheloske 1976a) sehr ähnlich, lediglich die größere Länge der caudalen Lamellen fällt bei *Stenetrium* auf. Die Unterschiede zum Magen der Phreatoicidea sind ebenfalls gering. Die vorderen Filterrinnen haben die gleiche Gestalt und Beborstung, paarige dorsale und ventrale Apodeme am Mageneingang sind ausgebildet, die Sklerite derselben Region wenig entwickelt, ein deutlich abgesetzter Sklerit **Sk3** fehlt, der Sklerit **Sk4** ist sehr kurz und berührt fast das anteroventrale Apodem **avA**, welches vom Skleriten **Sk1** verstärkt wird. Letzterer zieht als dünne Spange dorsad bis zum anterodorsalen Apodem (**adA**). Die inneren Filterrinnen sind deutlich länger als die vorderen und liegen, anders als bei *Mesamphisopus*, nicht parallel zueinander. Ein Wulst des **inferolaterale posterius** fehlt, das mit sehr langen Borsten versehene **superolaterale** ist auch caudal ausgebildet, wo es die dorsale Fläche des **inferolaterale posterius** begrenzt. Über dem Vorraum des Filterapparates überlappen sich die medialen Ränder der **inferolateralia posterius**. Die **lateralia** sind relativ klein, sie tragen am vorderen Medialrand eine Reihe spitzer, fein gesägter Zähne, weiter caudal zwei einzelne Zähne und ventral kurze Borsten. In frontaler Verlängerung des Skleriten der **lamella dorsalis** ist ein lateraler Magensklerit (**MSk** in Abb. 7) vorhanden.

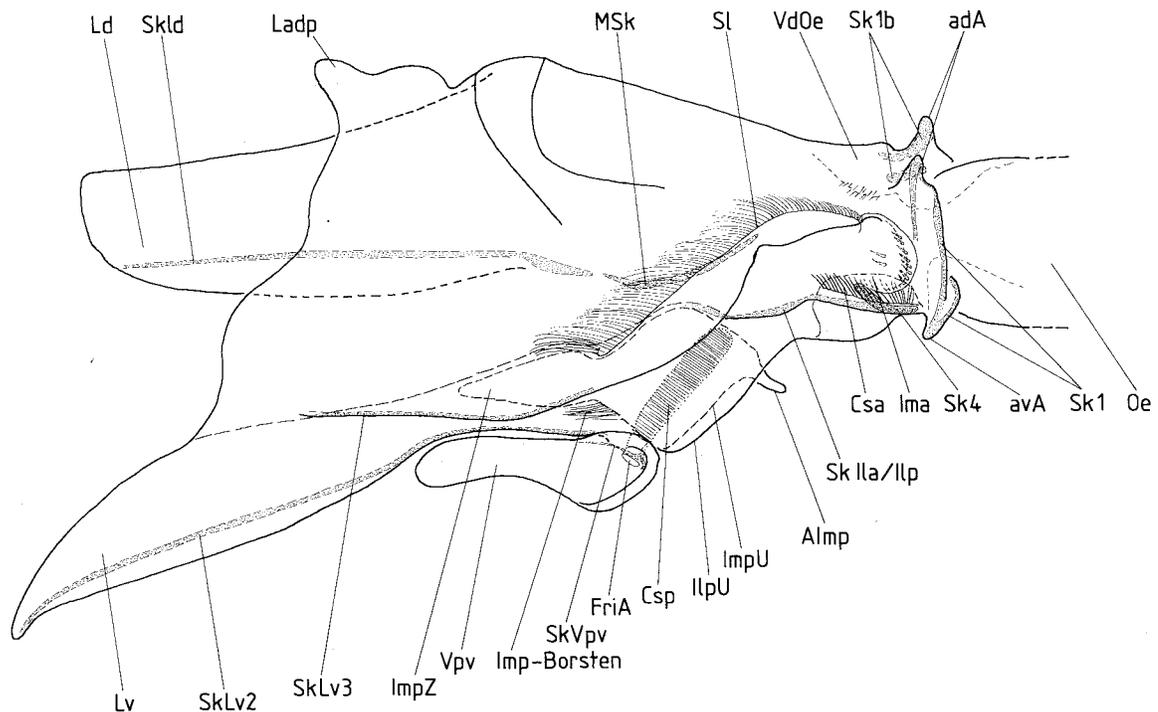


Abb. 7. Der Magen von *Stenetrium weddellensis* (Seitenansicht).

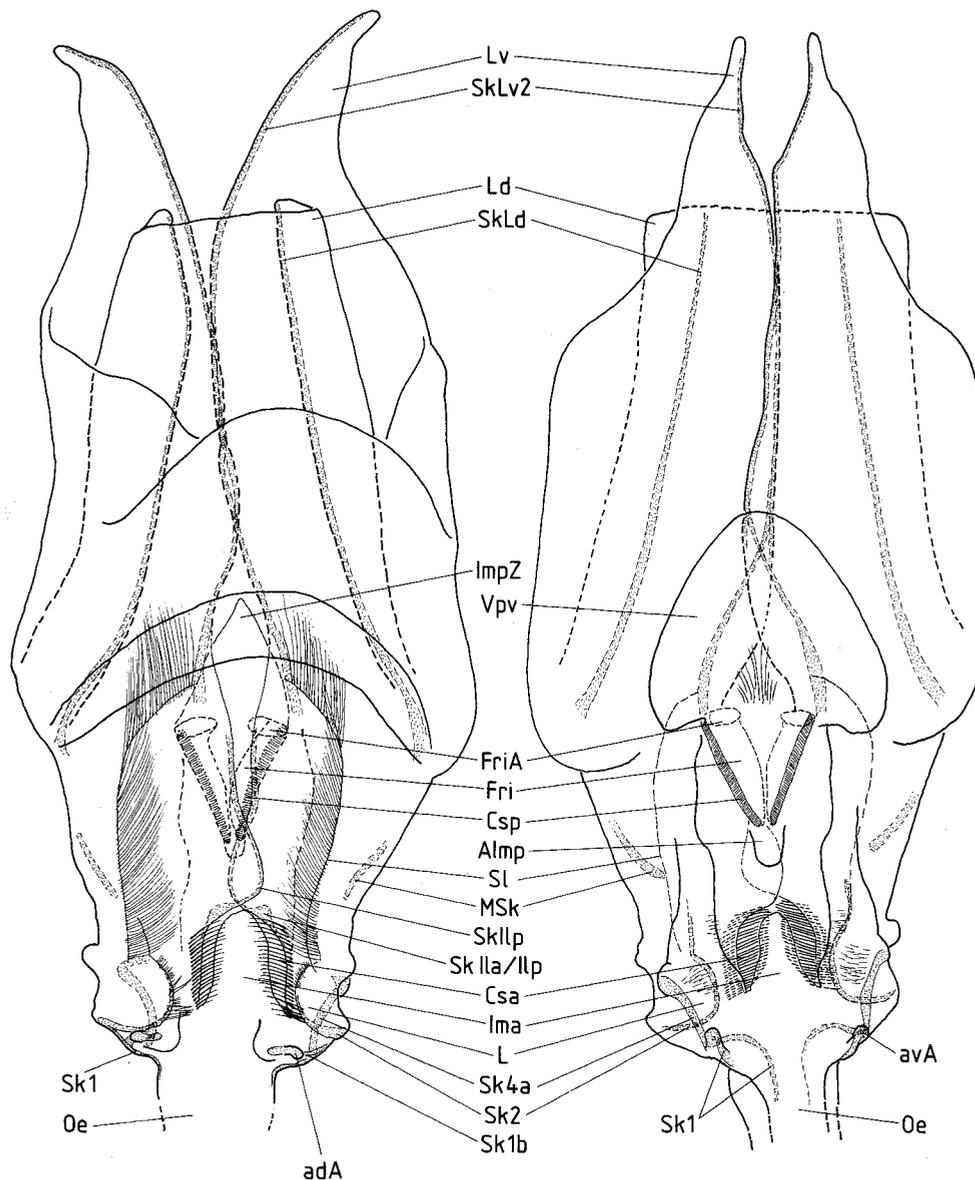


Abb. 8. Der Magen von *Stenetrium weddellensis*, links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

3.5.3.3 Der Magen von *Ligia oceanica* (Oniscidea) (Abb. 9, 10)

Im vorderen Abschnitt ist der Magen wie bei *Sphaeroma* oder *Stenetrium* schmal, hinter den **lateralia** breiter. Die vorderen Filterrinnen liegen bogenförmig ventrad der **lateralia** und sind deutlich länger als die inneren Filterrinnen, welche parallel verlaufen. Ein paariges anteroventrales Apodem, verbunden mit dem Skleriten **Sk1**, ist vorhanden, der ventrale Sklerit **Sk4** mit dem mediad gerichteten Abschnitt ist deutlich von dem Apodem getrennt. Dorsal fehlt wie bei *Stenetrium* und *Mesamphisopus* der Sklerit **Sk3**, an seiner Stelle ist ein chitinierter Bereich zu finden, der den dorsalen Rand der über den **lateralia** befindlichen flachen Einfaltungen stützt (**SkVIOe**). Diese Chitinstreifen ragen nicht wie **Sk1b** oder **Sk3** anderer Isopoden caudomedial.

Die **lamella ventralis** ist sehr viel länger als die **lamella dorsalis** und läuft in einem langen Zipfel aus. Die **lamina dorsalis posterior** ist sehr umfangreich, sie inseriert auf der Höhe des frontalen Ansatzes der Sklerite

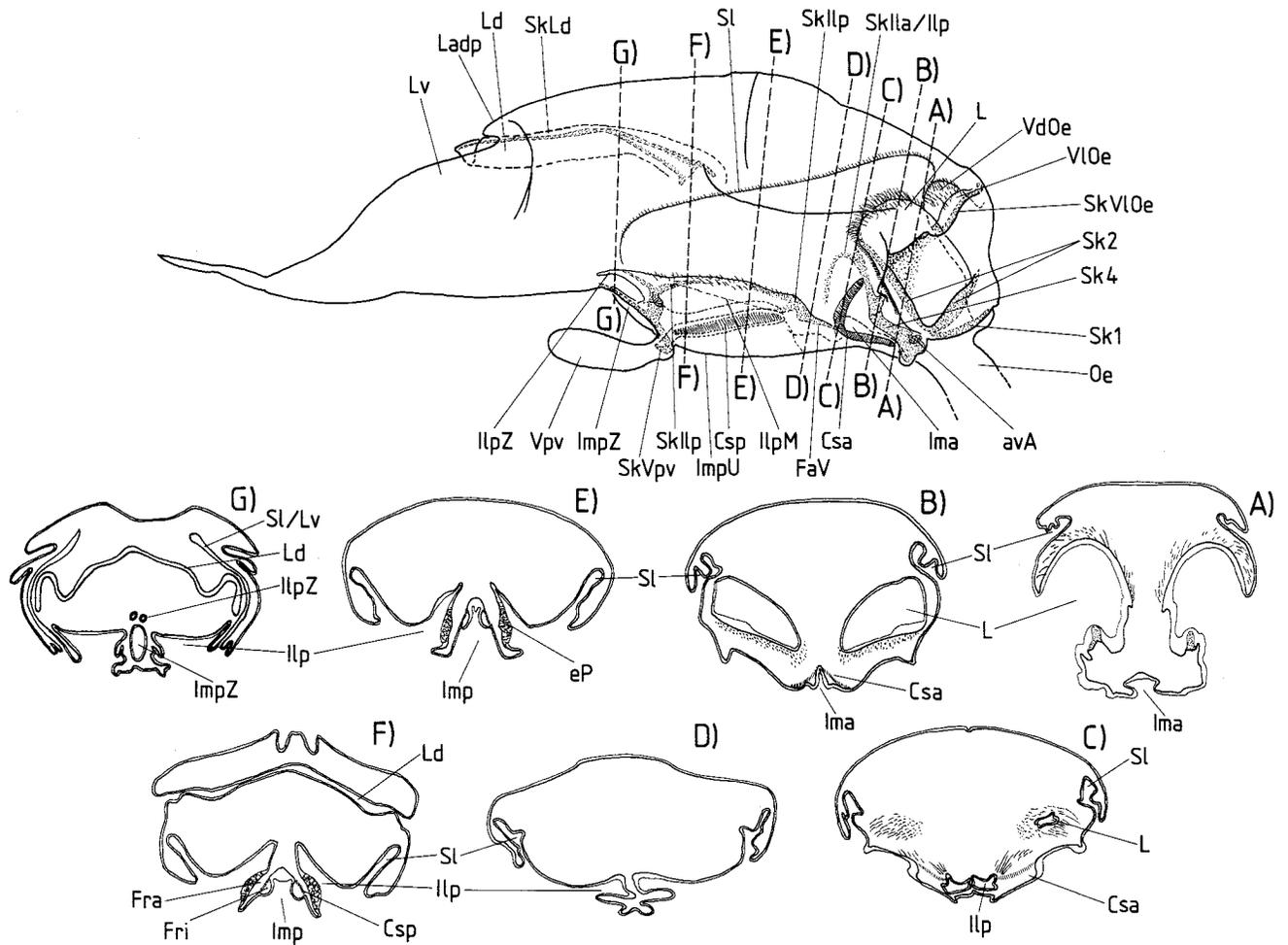


Abb. 9. Der Magen von *Ligia oceanica* (Seitenansicht). A - G: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

der lamella dorsalis (SkLd). In dem Bereich des **inferolaterale posterius**, der bei *Mesamphisopus* dorsad vorgewölbt ist, findet sich bei *Ligia* ebenfalls eine, wenn auch geringe, Wölbung, die kleinere Haare trägt. Eigentümlich ist die Fortsetzung dieser Wölbung in zwei Zipfeln, die sogar caudal den Imp-Zipfel überragen (IlpZ in Abb. 10). Das **superolaterale** hat wie bei *Sphaeroma* den üblichen Verlauf, trägt nur sehr kurze Borsten.

Eine **valvula dorsalis oesophagi** ist vorhanden, ihr Umfang ist etwas geringer als der der **lateralia**. Die **lateralia** sind vor allem ventral dicht beborstet.

3.5.3.4 Der Magen von *Sphaeroma hookeri* (Sphaeromatidae) (Abb. 11, 12)

Der Magen ist caudal breiter als frontal, dafür jedoch dorsoventral abgeflacht. Die Sphaeromatidae haben, wie viele der folgenden Taxa, gebogene vordere Filterrinnen, die sich dorsal voneinander entfernen. Die Verbindung zum unpaaren Vorraum des Filterapparates FaV liegt etwa in der Mitte des Bogens der vorderen Filterrinnen, die in Dorsalansicht deutlich länger als die inneren Filterrinnen sind. Ein anteroventrales Apodem fehlt, paarige anterodorsale Apodeme sind vorhanden, jedoch weiter caudad gelegen als bei *Stenetrium*. Ein deutlich vom Skleriten Sk1 abgesetzter Sklerit Sk3 ist erkennbar, der ventrale Sklerit Sk4 ist so kurz wie bei *Stenetrium* und *Mesamphisopus*. Die caudalen Lamellen sind lang, werden jedoch dorsal weitgehend durch die

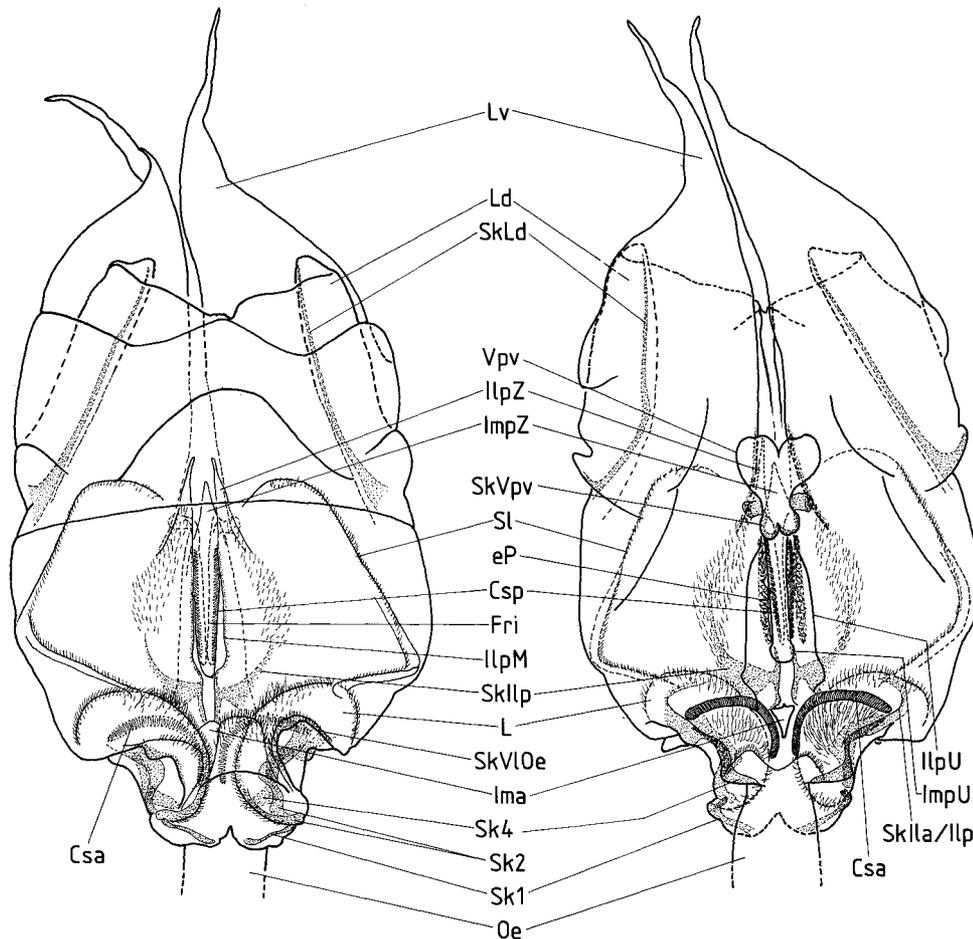


Abb. 10. Der Magen von *Ligia oceanica*, rechts Dorsal-, links Ventralansicht.

lamina dorsalis posterior verdeckt, die in ungewöhnlicher Weise caudad verlängert ist (Analogie zu den "Cirolanidae"). Eine Chitinspange (Abb. 11:MSk) versteift lateral den Magen am Ansatz von Lv und Ld. Ein Ilp-Wulst fehlt, ein quer verlaufender Sklerit versteift auf der Höhe der Ausgänge der inneren Filterrinnen die dorsale Ilp-Fläche. Das superolaterale ist vollständig ausgebildet, der vordere Abschnitt ragt ähnlich wie bei *Mesamphisopus* und anderen Taxa weit mediad in den dorsalen Magenraum. Eine umfangreiche valvula dorsalis oesophagi ist vorhanden, dazu weiter caudad zwei zusätzliche, flache Einbuchtungen der dorsalen Magenwand. Die lateralialia tragen kräftige, breite Zähne mit mehreren distalen Spitzen.

3.5.3.5 Der Magen von *Limnoria lignorum* (Limnoriidae) (Abb. 13, 14)

Die Holzbohrassel *Limnoria lignorum* hat einen sehr kleinen, im Cephalothorax liegenden Magen, der schlanker ist als bei den vorhergehenden Arten. Die vorderen Filterrinnen sind wie bei *Ligia* gebogen, die inneren Filterrinnen ungewöhnlich kurz und in einem Abstand zu den vorderen Filterrinnen angeordnet, der größer ist als die Filter selbst. Die lateralialia liegen genau über den clatri setarum anteriores, haben caudad eine konkave Fläche, die lange Borsten trägt und mediodorsal einige distal gesägte Zähne. Die superolateralialia sind nur in ihrem caudalen Abschnitt erhalten, wo sie jeweils nur den lateralen Abschnitt des inferolateralial bilden; sie tragen keine Borsten. Eine Besonderheit ist die Streckung des Mageneinganges, der von den Skleriten Sk1, 3 und 4 gestützt wird und bei *Limnoria* einen besonderen Stauraum vor den lateralial bildet. Dieser Raum ist zwar bei anderen Isopoden auch vorhanden, jedoch nicht in Form einer relativ langen

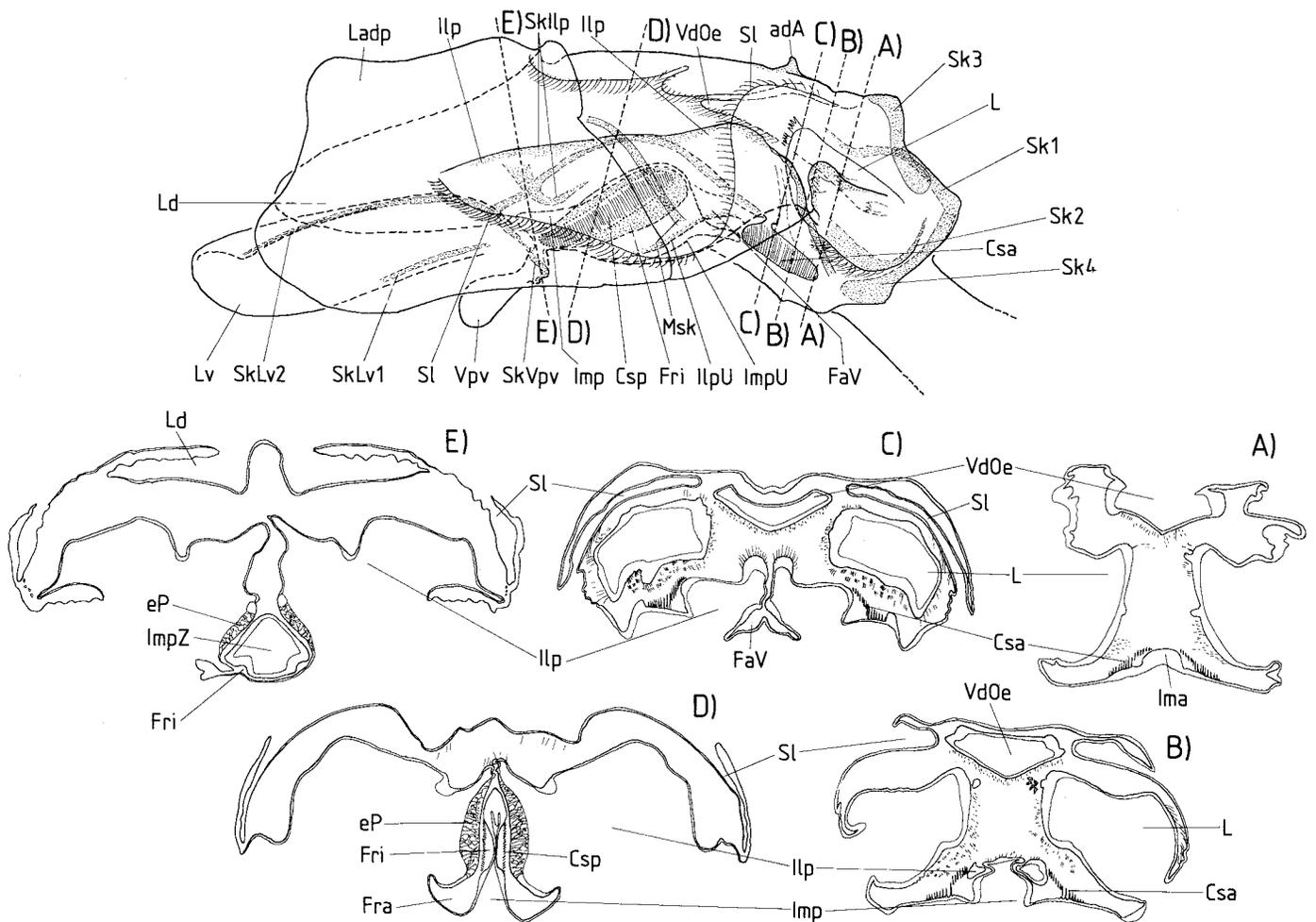


Abb. 11. Der Magen von *Sphaeroma hookeri* (Seitenansicht). A – E : Querschnitte (nur Intima dargestellt).

und erweiterten Zone wie bei *Limnoria*. Zwischen den Skleriten 2, 3 und 1 sind besondere Spangen vorhanden (Sk3/1b und 2/1b), eine breite, verstärkte Fläche verbindet den dorsalen Teil des Skleriten 1 (Sk1b) mit den ventralen Skleriten (Sk4; Abb. 13).

Die caudalen Lamellen ähneln denen von *Stenetrium*, die **lamella dorsalis** ist jedoch so lang wie die ventralen Lamellen, deren Zipfel mediad gerichtet sind. Im Vergleich mit anderen Arten ist der Magenquerschnitt dorsoventral sehr abgeflacht, ähnlich wie bei *Sphaeroma*.

3.5.3.6 Der Magen von *Serolis polita* (Serolidae) (Abb. 15, 16)

Der Magen der Serolidae ist kurz und am Mageneingang verbreitert. Die vorderen Filterrinnen sind quer angeordnet, das **inferomedianum anterius** ist daher sehr kurz und trennt die beiden Filterrinnen in der Mittellinie des Magens. Die Filter sind zwar breit, jedoch deutlich kürzer als die inneren Filterrinnen. Letztere verlaufen im **inferomedianum posterius** annähernd parallel. Auffallende paarige Apodeme fehlen. Die Sklerite des vorderen Magenbereiches sind im Vergleich mit *Sphaeroma* verlängert und erinnern an Glyptonotus: Die Sklerite Sk1 und Sk3 stützen als lange Spangen die dorsale Magenwand über den **lateralia**, der Sklerit Sk4 zieht ventral bis in die **lamella ventralis** über die gesamte Magenlänge und geht in die **lamella ventralis** (Abb. 15) über. Von den caudalen Lamellen sind nur die **lamellae ventrales** ausgebildet, die dorsalen Lamellen fehlen,

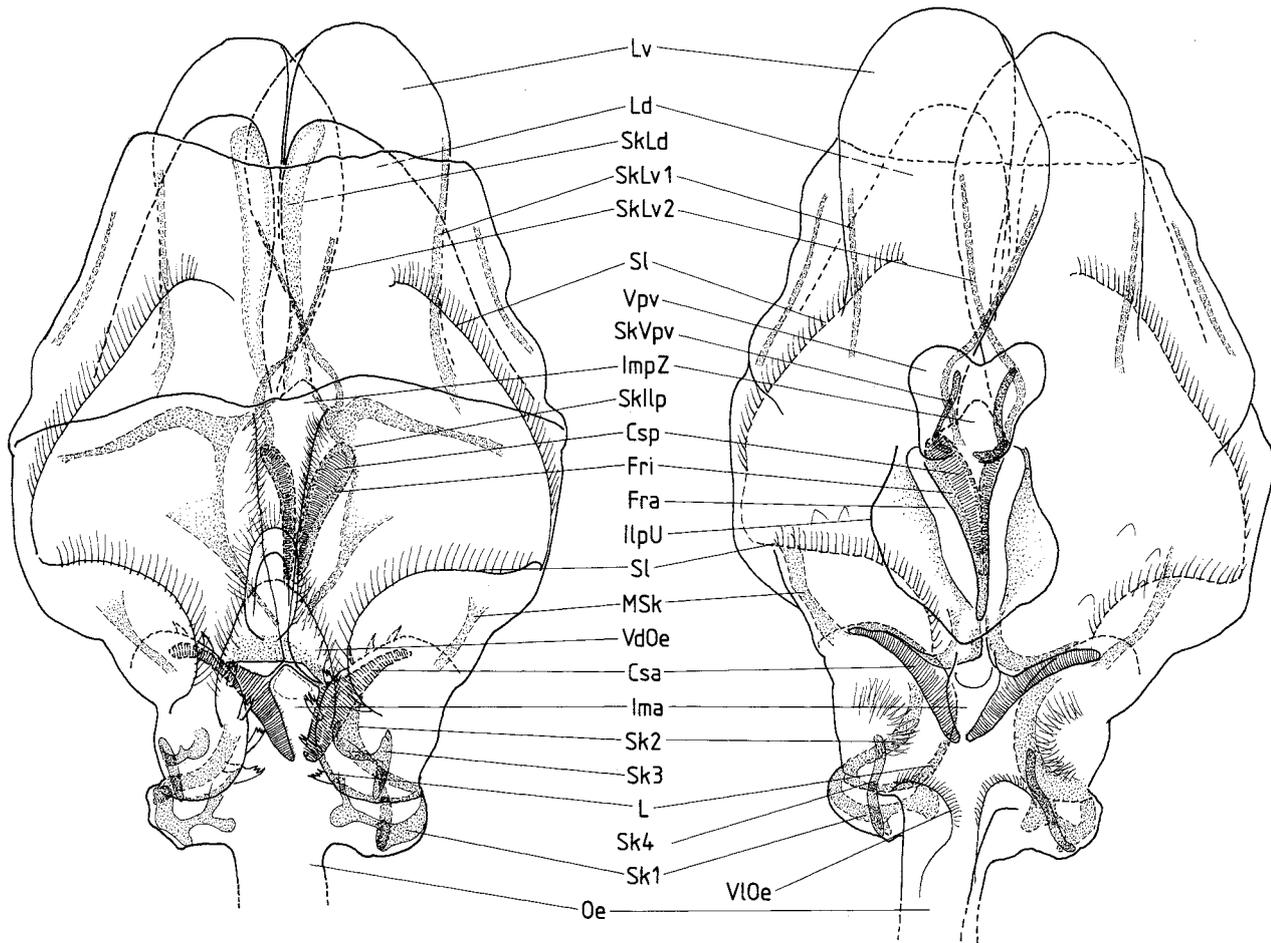


Abb. 12. Der Magen von *Sphaeroma bookeri*, links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

dafür ist der dorsale Magenrand geringfügig caudad verlängert. Ein Wulst auf den **inferolateralia posteriores** fehlt, der caudale Rand der **inferolateralia** ist wie bei *Sphaeroma* durch eine quer verlaufende Chitinleiste verstärkt. Das **superolaterale** und die **valvula dorsalis oesophagi** fehlen. Die **lateralia** sind relativ groß, ventral dicht beborstet und mediodorsal mit wenigen schlanken, spitzen Zähnen bewehrt.

3.5.3.7 Der Magen von *Idotea baltica* (Valvifera: Idoteidae) (Abb. 17, 18)

Der Magen wirkt schmal und lang, da die **lamellae ventrales** und **dorsales** den eigentlichen Magen an Länge übertreffen und weit in den Enddarm ragen. Die vorderen Filterrinnen sind bogenförmig, wobei jedoch der quer verlaufende Abschnitt länger als der mediane, längs verlaufende ist. Insgesamt sind vordere und innere Filterrinnen gleich lang. Die inneren Filterrinnen weichen caudad auseinander.

Paarige Apodeme fehlen, die vorderen Magensklerite sind vollzählig nachweisbar, wenn auch der dorsale Sklerit **Sk3** nicht sehr lang, jedoch deutlich von den übrigen Skleriten getrennt ist. Ein Ausläufer von **Sk1** (**Sk1b**: Abb. 18) stützt die Seitenränder der **valvula dorsalis oesophagi**. Der ventrale Sklerit **Sk4** verläuft caudal bis unter die vordere Filterrinne.

Am Magenende ist nur eine kurze **lamina dorsalis posterior** vorhanden, die ventral in die bereits erwähnten, sehr langen **lamellae ventrales** übergeht. Das **inferolaterale posterius** besitzt eine flache dorsale Wölbung, die wie bei *Ligia* kurze Borsten trägt, jedoch nicht in Zipfeln ausläuft. Die dorsalen Medialkanten

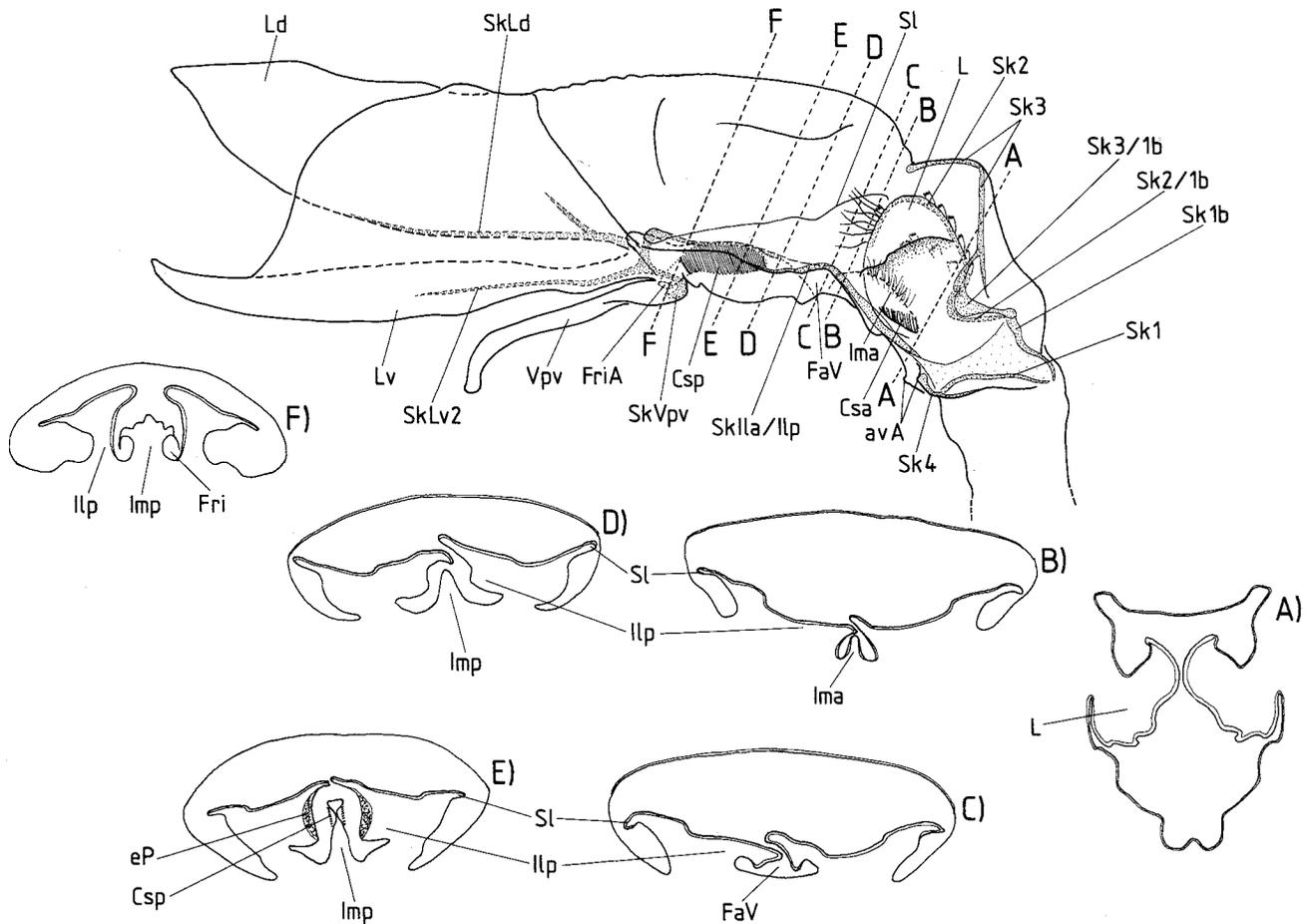


Abb. 13. Der Magen von *Limnoria lignorum* (Seitenansicht). A – E: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

des Ilp (IlpM in Abb. 18) überlappen sich über dem Vorraum des Filterapparates in gleicher Weise wie bei *Stenetrium*. Ein **superolaterale** mit mäßig langen Borsten ist an jeder Magenflanke vorhanden. Die bereits erwähnte **valvula dorsalis oesophagi** ist deutlich ausgeprägt, wenn auch nicht so umfangreich wie bei *Ligia*. Die mächtigen **lateralia** tragen ähnlich wie bei *Stenetrium* in Reihen stehende Zähne auf der anteromedialen und ventralen Wölbung, ansonsten sind sie, vor allem ventral, mit kurzen Borsten versehen.

3.5.3.8 Der Magen von *Antarcturus spinacoronatus* (Valvifera: Arcturidae) (Abb. 19, 20)

Der Magen wirkt wie bei *Idotea* schmal, obwohl die caudalen Lamellen nicht ungewöhnlich lang sind, da der eigentliche Magenraum im Vergleich zu *Idotea* langgestreckt ist. Weitere Unterschiede zu *Idotea*: Der dorsale Sklerit **Sk3** ist etwas länger, der Sklerit **Sk4** caudad sehr verbreitert und fächerförmig unter den **lateralia** auslaufend. Die vorderen Filterrinnen haben etwa gleich lange längs und quer verlaufende Abschnitte. Die **valvula dorsalis oesophagi** ist reduziert, die **lateralia** sind kleiner als bei *Idotea*.

3.5.3.9 Der Magen von *Glyptonotus antarcticus* (Valvifera: Chaetiliidae) (Abb. 21, 22)

Im Vergleich mit *Idotea* sind zahlreiche Unterschiede zu erkennen: Der Magen ist breiter, die caudalen Lamellen sind kurz. Die vorderen Filterrinnen bestehen ähnlich wie bei *Serolis* nur aus dem quer verlaufenden

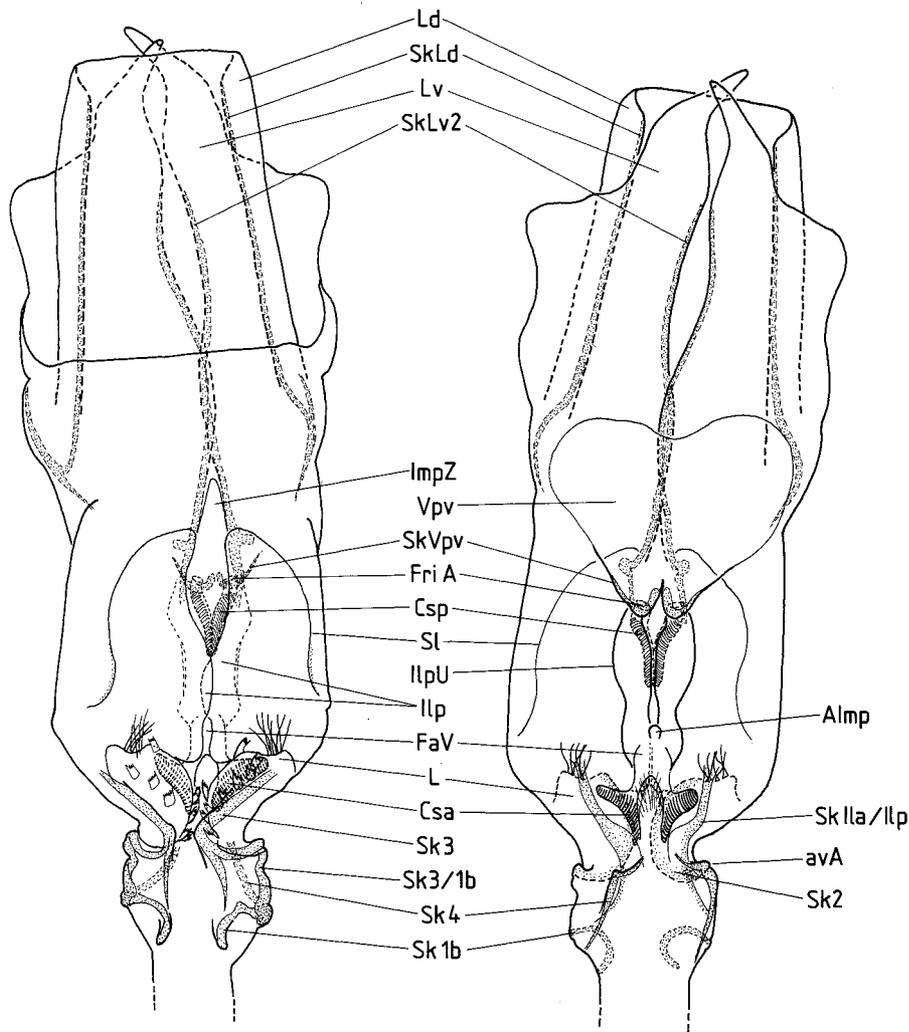


Abb. 14. Der Magen von *Limnoria lignorum*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

Abschnitt, das **inferomedianum anterius** ist sehr klein. Die Sklerite **Sk1** bis **4** erinnern an die "Cirolanidae", insbesondere der weit caudad ragende **Sk3**. Der Mageneingang ist breit und hoch und damit der laterale Sklerit **Sk1** langgestreckt. Der ventrale Sklerit **Sk4** ragt caudad unter die vorderen Filterrinnen hinaus. Das **superolaterale** ragt weit in den Magen hinein und bildet einen einheitlichen Bogen, eine Unterteilung in einen vorderen Lappen und den hinteren, langgestreckten Wulst fehlt.

Die **valvula dorsalis oesophagi** ist reduziert. Die **lateralia** sind mächtige Vorwölbungen, die sich medial fast berühren, zahlreiche spitze Dornen und auf einem ventral abgesetztem Lobus (**Lvl** in Abb. 22) feine Borsten tragen.

3.5.3.10 Der Magen von *Natatolana pastorei* ("Cirolanidae") (Abb. 23)

Der Magen von *N. pastorei* ist identisch geformt wie der von *Cirolana* (vgl. Wägele 1981a). Der Mageneingang ist noch umfangreicher als bei *Glyptonotus* oder *Serolis*, die Sklerite **Sk1** und **Sk3** damit sehr verlängert, beide Sklerite **Sk3** sind dorsal über eine gebogene Chitinleiste verbunden, so daß die dorsale Magenwand durch einen einheitlichen Chitinbogen getragen wird.

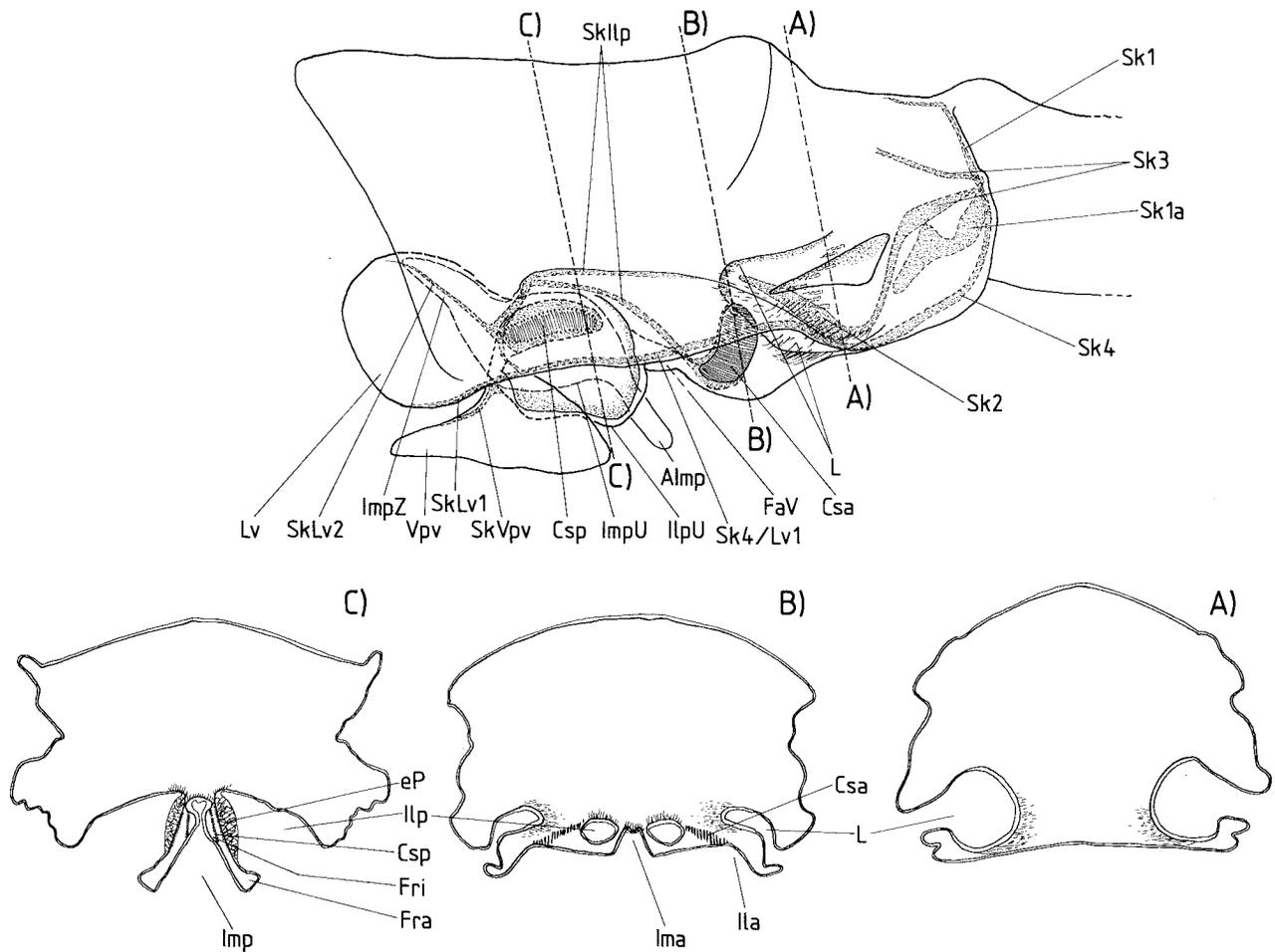


Abb. 15. Der Magen von *Serolis polita* (Seitenansicht). A – C. Querschnitte (nur Intima dargestellt).

Die quer verlaufenden vorderen Filterrinnen ragen seitlich aus dem Magenumriß heraus, die Filterborsten (*Csa* in Abb. 23) sind nur auf der lateralen Hälfte der Rinnen vorhanden. Somit ergibt sich ein langes Verbindungsstück zwischen den **clatri setarum anteriores** und dem Vorraum des Filterapparates (**FaV** in Abb. 23). Die inneren Filterrinnen sind etwa gleich lang wie die vorderen, sie weichen caudad auseinander und liegen nicht parallel. Die **lamella dorsalis** ist wie bei *Serolis* reduziert, die **lamina dorsalis posterior** caudad etwas verlängert. Der Filterapparat ist caudal in eine handschuhfingerartige, unpaare, ventrale Ausstülpung des Magens verlagert, die deutlich von den **lamellae ventrales** abgegrenzt ist. Lange Chitinleisten stützen die weit ventrad vorragende **valvula postero-ventralis** (**Vpv** in Abb. 23).

Das nicht beborstete **superolaterale** ragt, wie auf Querschnitten erkennbar wird (Abb.8 in Wägele 1981a, nicht beschriftet), weit in den Magenraum und trennt den Filterapparat, ähnlich wie bei *Glyptonotus*, vom dorsalen Magenraum. Das **inferolaterale posterius** ist durch zwei Sklerite verstärkt, von denen einer lateral verläuft, (**SkIlp** in Abb. 23), der andere medial in Fortsetzung der Chitinleiste der vorderen Filterrinne (des **inferolaterale anterius**).

Eine **valvula dorsalis oesophagi** ist nicht erkennbar. Die **lateralia** sind klein und liegen mehr frontad als dorsad der vorderen Filterrinnen, Zähne fehlen. Eine Besonderheit sind die zwei Zipfel des Apodems des **inferomedianum posterius** (**AImp** in Abb. 23).

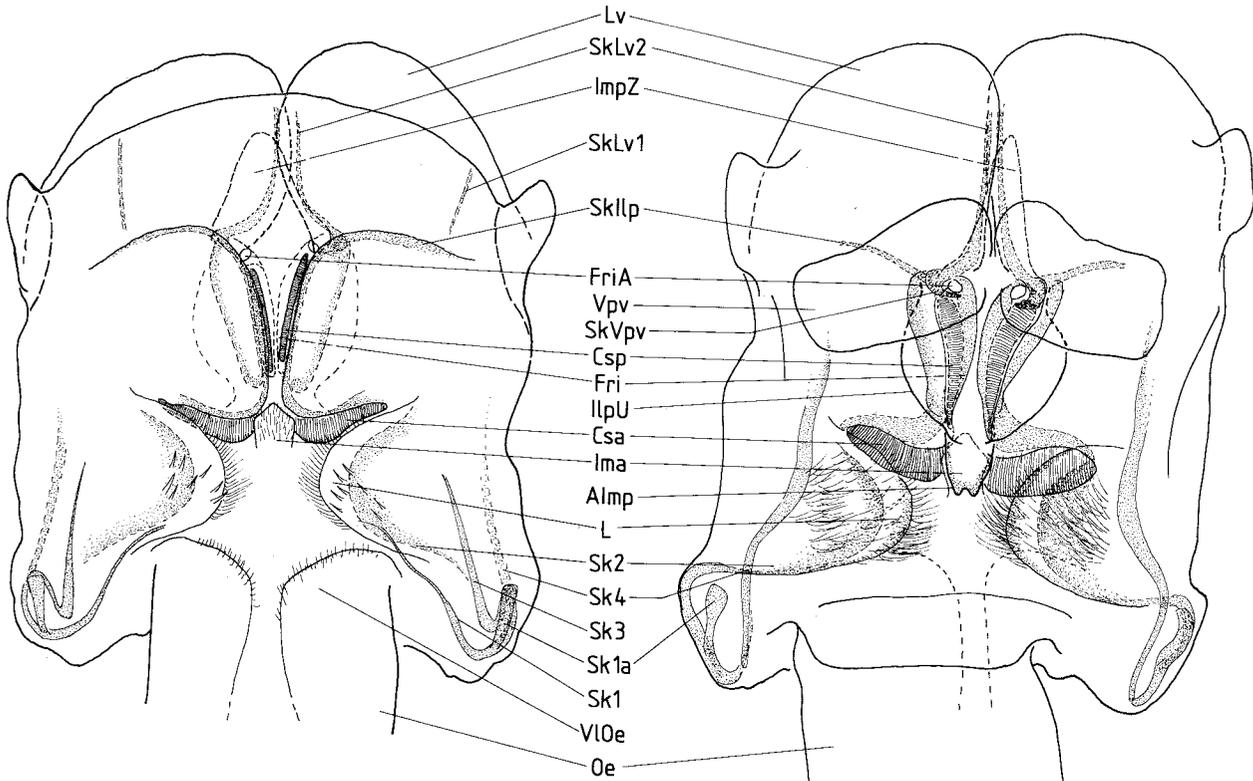


Abb. 16. Der Magen von *Serolis polita*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

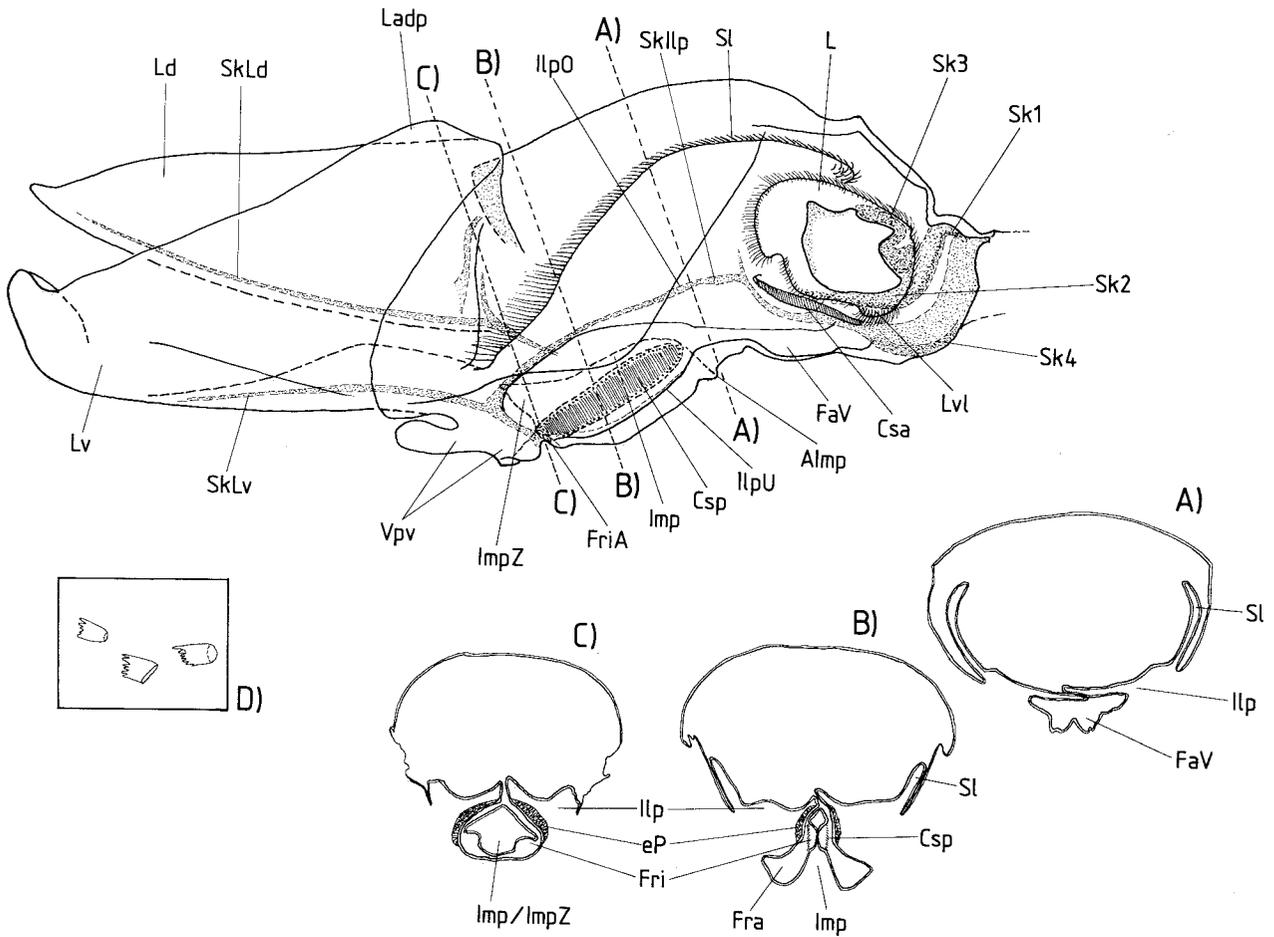


Abb. 17. Der Magen von *Idotea baltica* (Seitenansicht). A - C: Querschnitte (nur Intima dargestellt). D. Zähne der Lateralia.

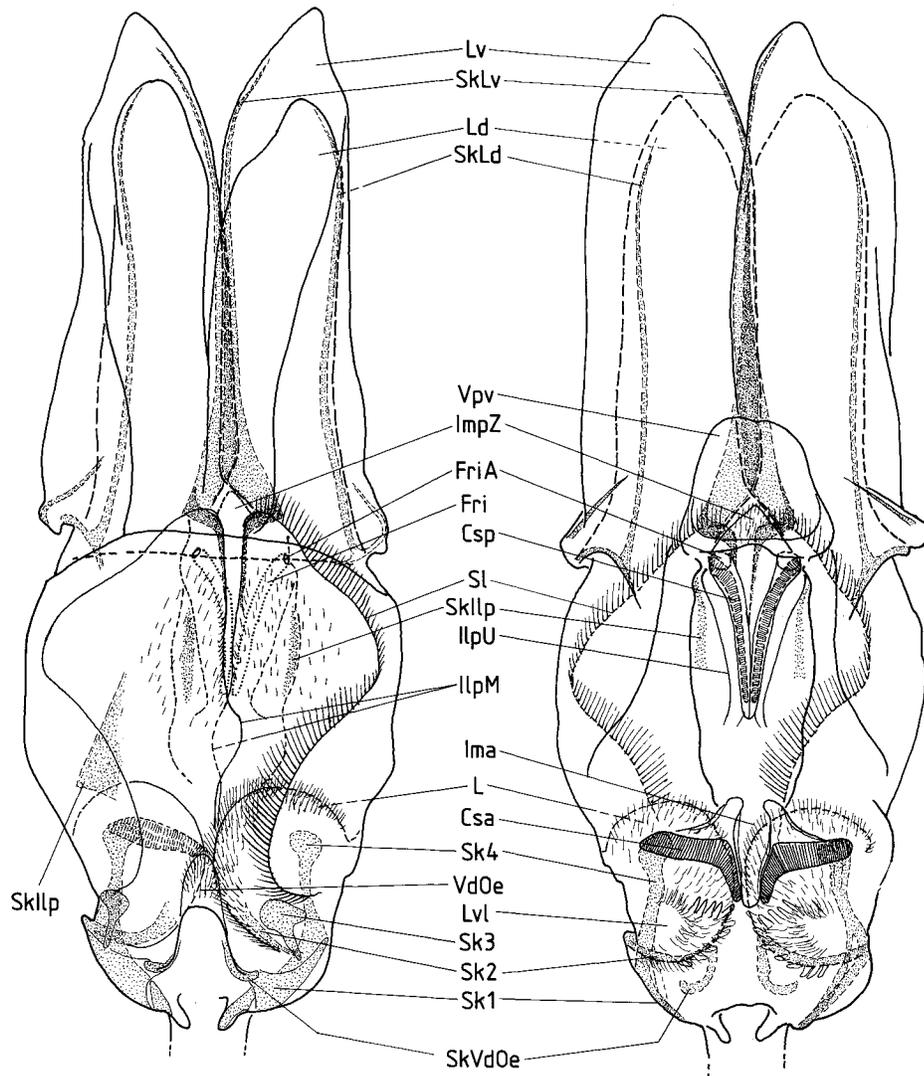


Abb. 18. Der Magen von *Idotea baltica*. Links Dorsal-, rechts Lateralansicht.

3.5.3.11 Der Magen von *Aega antarctica* ("Aegidae") (Abb. 24, 25)

Dieser Magen ist genauso konstruiert wie der der "Cirolanidae". Sklerite und Filterrinnen nehmen die gleiche Lage ein, das **AImp** hat zwei Zipfel, die Sklerite **Sk3** sind zu einem großen Chitinbogen verwachsen. Es sind jedoch auch viele Unterschiede zu erkennen: Der Magen ist kürzer als bei *Natatolana*, die Ausdehnung der **clatri setarum anteriores** ist größer, der Abstand der vorderen Filter zum Vorraum des Filterapparates dadurch kürzer. Die **lamellae ventrales** sind zu einem weit ausladenden, zweizipfeligen Lappen verwachsen, der ventral in den Enddarm ragt. Die **superolateralia** sind schmal und ragen nicht über die Filter, die **lateralia** dagegen sind so groß wie bei anderen Isopoden. Bei *Aega* ist ein großes Apodempaar an der caudalen Ventralfläche des Magens vorhanden, das dem Skleriten des **Ilp** entspringt (**ASkIlp** in Abb. 25).

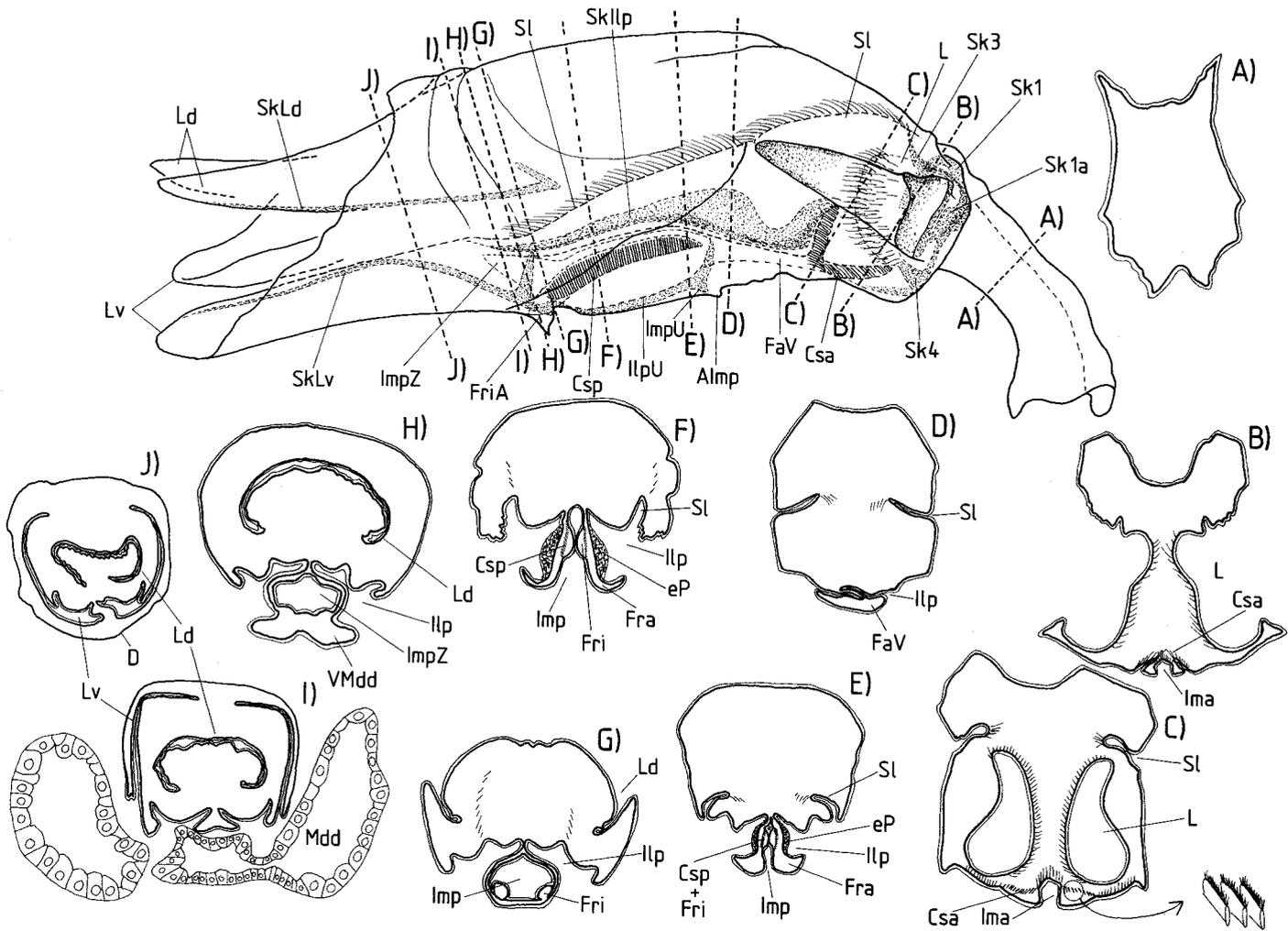


Abb. 19. Der Magen von *Antarcturus spinacoronus* (Seitenansicht). A – J: Querschnitte.

3.5.4 Vergleich mit anderen Isopoden

Der Magen der Anthuridea wurde von Wägele (1981a) beschrieben. Er ist im Vergleich mit dem Magen der im vorhergehenden Abschnitt berücksichtigten Arten sehr vereinfacht, was auf die überwiegend stechend-saugende Nahrungsaufnahme der Anthuridea (vgl. 9.2) zurückzuführen ist. Der Oesophagus ist sehr verlängert, der Magen liegt nicht im Cephalothorax, sondern im ersten oder zweiten Pereomer. Es fehlen **laterale**, **superolaterale**, **lamella dorsalis**, die **lamella ventralis** ist nur kurz, der dorsale Magenraum sehr klein. Der größte Teil des Magens wird von den Filterrinnen eingenommen, wobei die vorderen Filterrinnen fast parallel verlaufend in flachem Bogen das **inferomedianum anterius** umgeben und unmittelbar in die hinteren (äußeren) Filterrinnen übergehen. Bei den saugenden Paranthuridae fehlen vordere Filterrinnen und **inferomedianum anterius**. Wichtigster Sklerit ist eine kräftige Chitinspange, die die **inferolateralia** durchgehend auskleidet und auch die äußeren Filterrinnen seitlich begrenzt. Vom chitinierten **inferomedianum posterius** abgesehen fallen keine weitere Sklerite auf. Dieser Magentyp kommt bei keiner anderen Unterordnung der Isopoda vor.

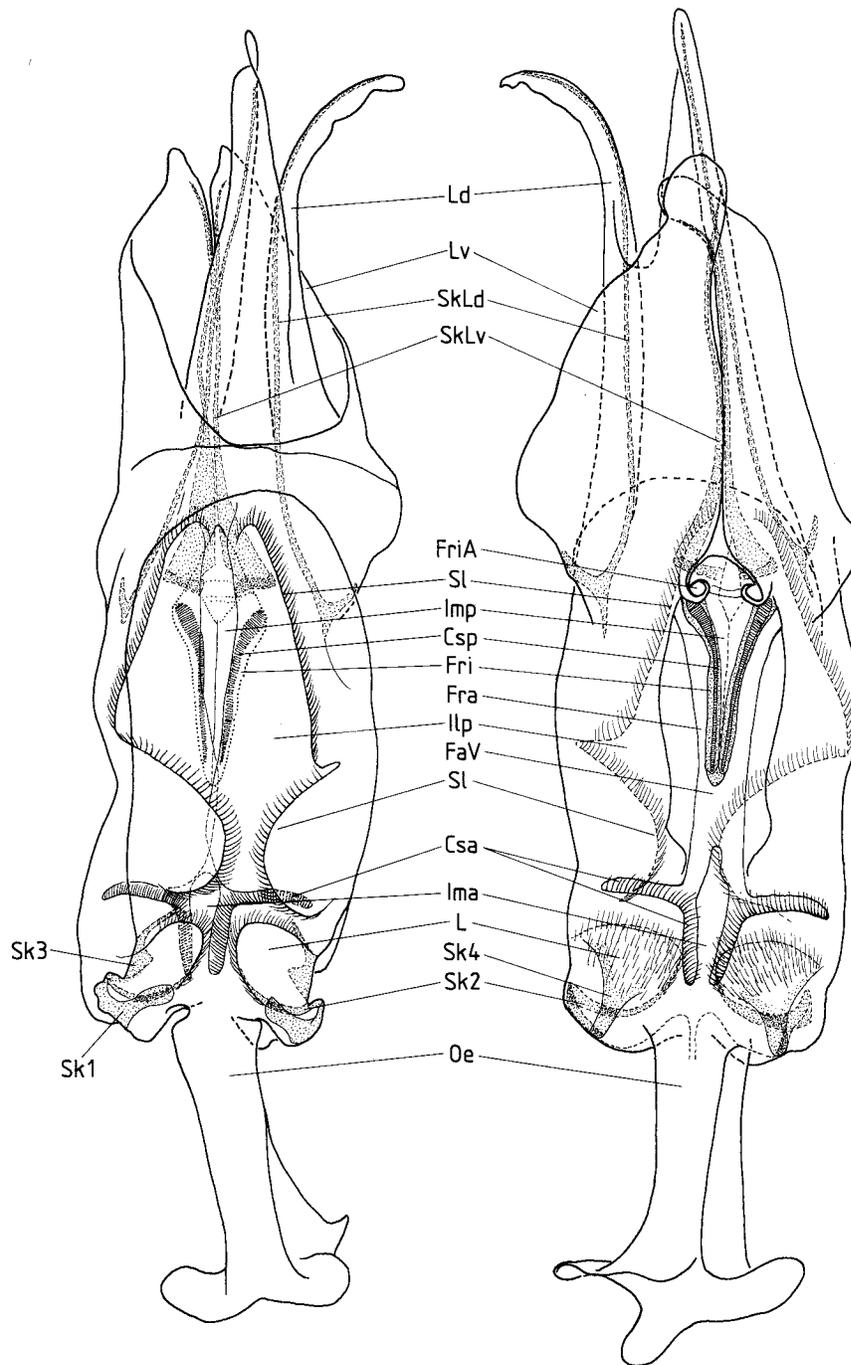


Abb. 20. Der Magen von *Antarcticurys spinacoronatus*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

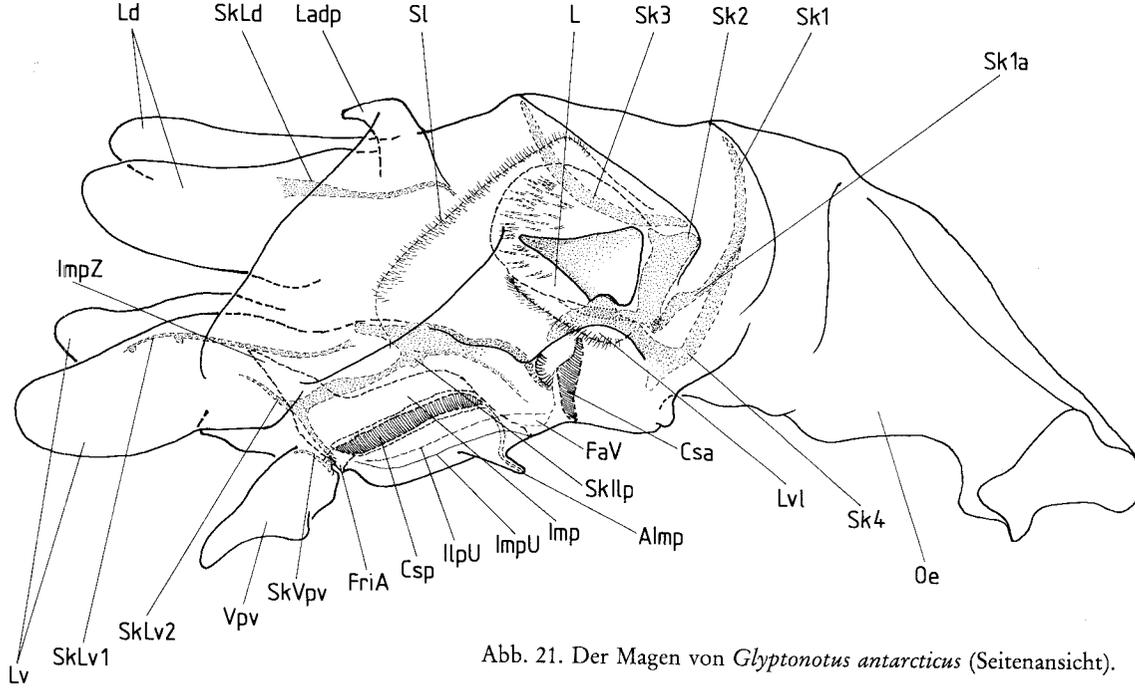


Abb. 21. Der Magen von *Glyptonotus antarcticus* (Seitenansicht).

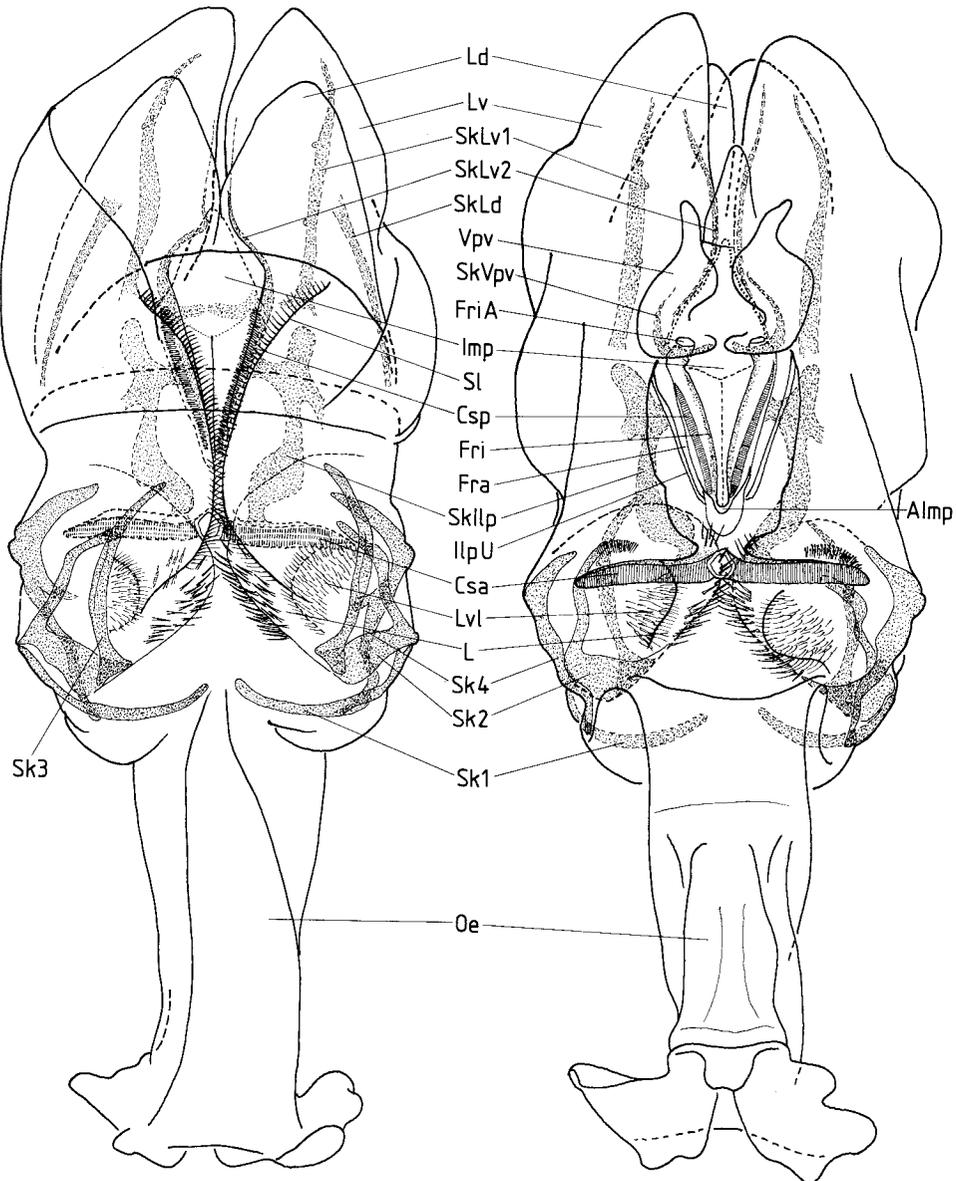


Abb. 22. Der Magen von *Glyptonotus antarcticus*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

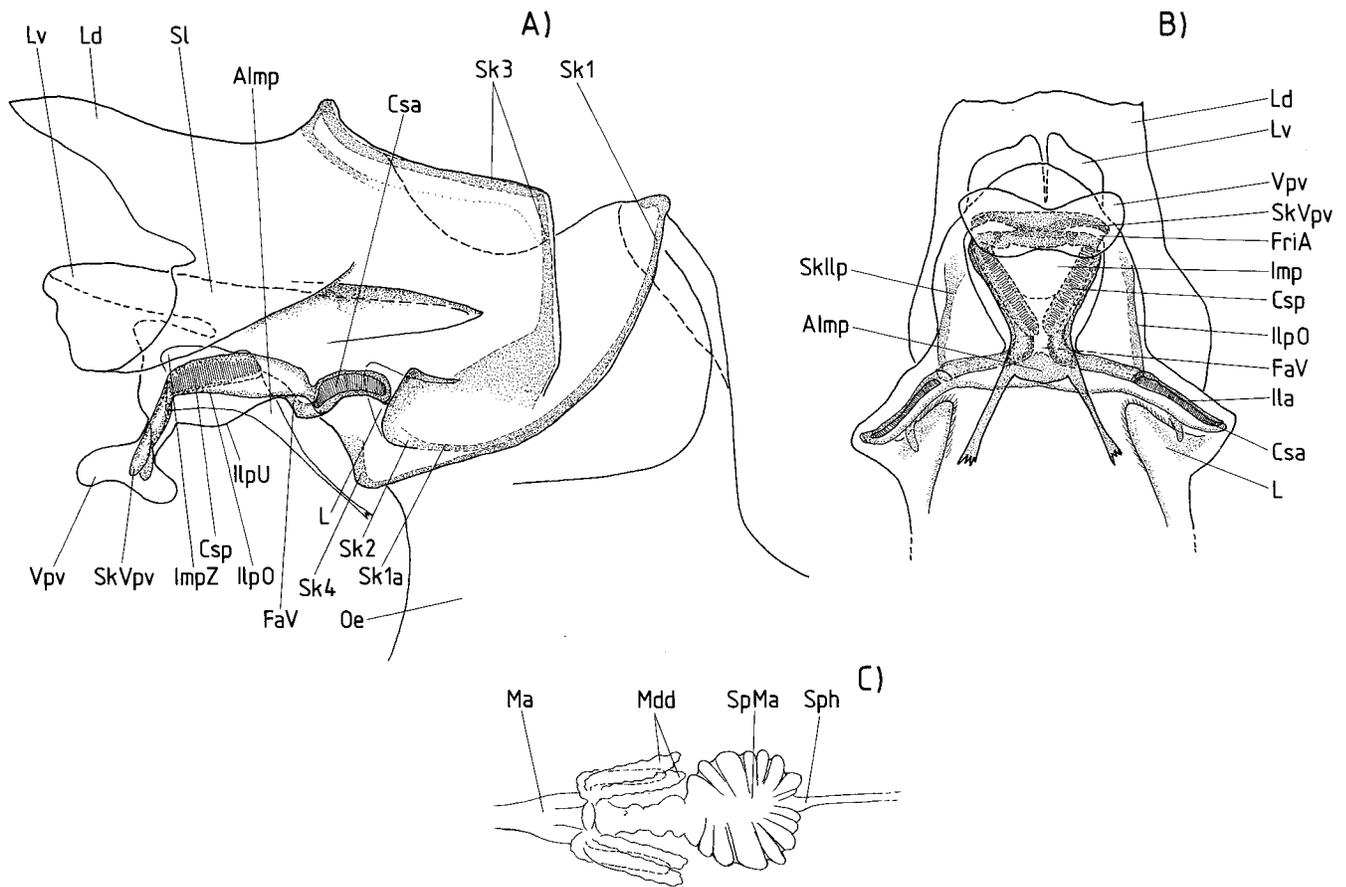


Abb. 23. Der Magen von *Natatolana pastorei*. A: Seitenansicht. B: Ventralansicht. C: Ausschnitt des Darmtraktes mit Magen (Ma), Mitteldarmdrüsen (Mdd), 'Speichermagen' (SpMa), Sphinkter (Sph).

In der vorliegenden Analyse wurde mangels geeigneter Studienobjekte der Magen der Bopyridae nicht untersucht. Aus Literaturangaben läßt sich folgern, daß der Magen dieser parasitischen Isopoden einen sehr aberranten Bau haben muß. Nach Walz (1882) beginnt der Darmkanal der *Bopyridae* mit einem röhrenförmigen Oesophagus, dessen von kräftiger Muskulatur versorgter, erweiterter vorderster Abschnitt als Saugpumpe dient. Der Oesophagus mündet in einen von Walz "Vormagen" bezeichneten Raum, der etwa kugelförmig und innen mit "zipfelförmigen Anhängen" ausgekleidet ist, die radial angeordnet sind und vielleicht der Oberflächenvergrößerung dienen. Das dazugehörige Epithel besteht aus zylindrischen Zellen. Dieser Abschnitt des Stomodaeums ist bei den Zwergmännchen nicht vorhanden. Am Ende des "Vormagens" findet sich der Übergang zum "Mitteldarm" (=Proctodaeum) und den Mitteldarmdrüsen, was den "Vormagen" als homolog mit dem eigentlichen Isopodenmagen ausweist. Fraise (1878) nennt den Magen "Cephalogaster". Kossmanns Beschreibung (1881a) des Verdauungstraktes der *Entoniscidae* ist zu entnehmen, daß ein **inferomedianum posterius** noch als Ventil zwischen Mitteldarmdrüsen und Magen erhalten ist. Bei den *Cryptoniscidae* soll der papillöse Magen fehlen (Kossmann 1884). Diese allgemeinen Angaben werden von Calman (1909) und Cals (1966) bestätigt, genauere histologische und funktionsmorphologische Erkenntnisse fehlen.

Daß die vorhergehenden Beschreibungen vor allem Merkmale wiedergeben, die nicht artspezifisch, sondern für Familien und Unterordnungen charakteristisch sind, läßt sich beim Vergleich mit der Literatur feststellen. Barnard (1924) skizzierte äußere Form der Mägen und Lage der Filterrinnen bei 16 Isopodenarten. Darunter finden sich *Nerocila* und *Anilocra*, Gattungen der Cymothoideae, deren Mägen der äußeren Gestalt nach wie bei *Cirolana* und *Aega* aussehen. Der Magen von *Paridotea* entspricht dem von *Idotea*, der von

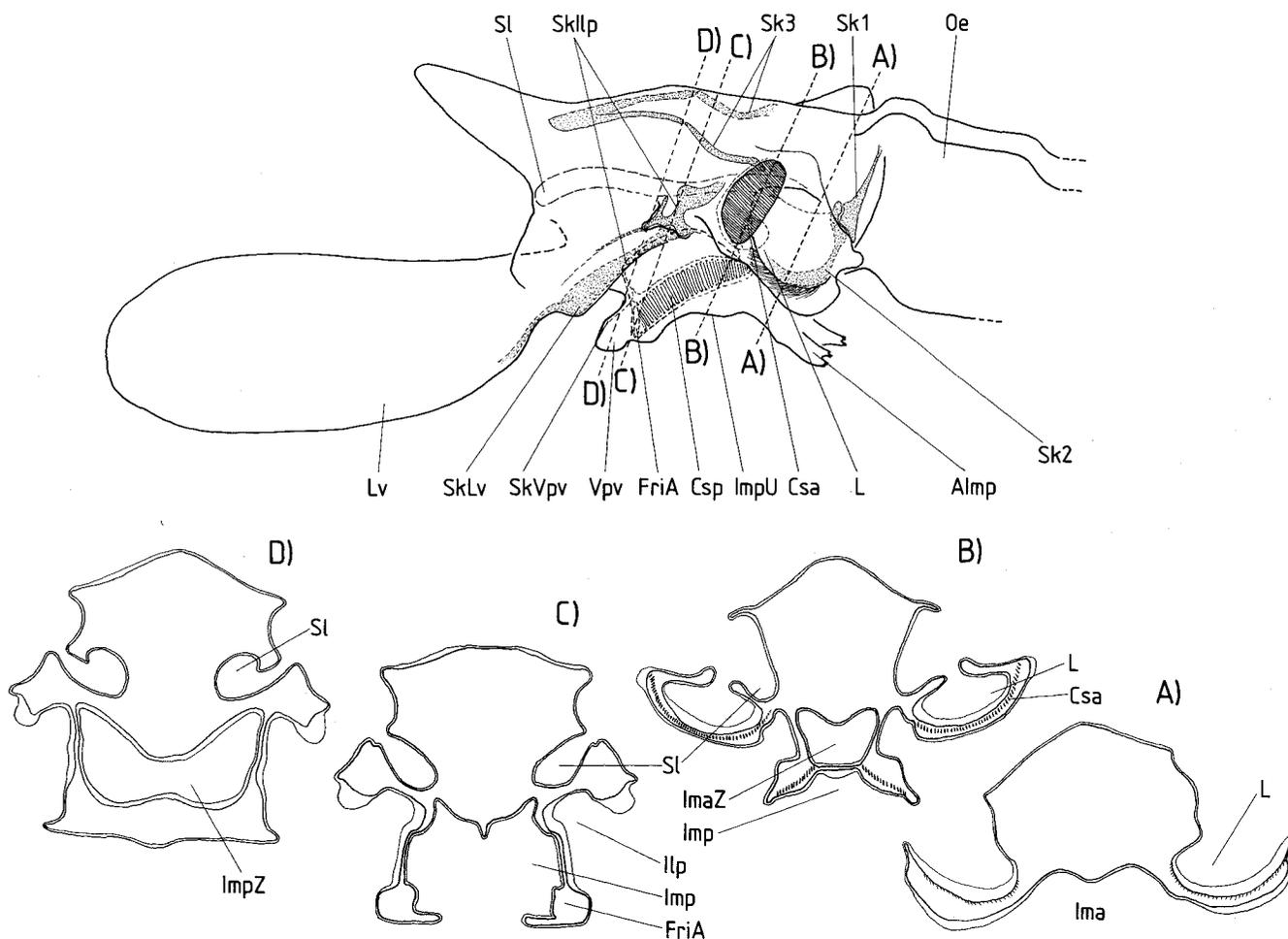


Abb. 24. Der Magen von *Aega antarctica* (Seitenansicht). A – D: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

Antarcturus kladothorus ist so schlank wie bei *Antarcturus spinacoronatus*. *Ligia*, *Tylos* und *Deto* (Oniscidea) weisen lange **lamellae ventrales** auf, der Magen von *Sphaeramene* (Sphaeromatidae) ist sehr breit, die caudalen Lamellen abgerundet. Arbeiten weiterer Autoren bestätigen dieses Bild, wenn auch Details wie Lage der Sklerite und Ausprägung von Apodemen meist nicht erkennbar sind und manche Beschreibungen nur grobe Skizzen enthalten (Nicholls 1931, Rustad 1936, Tuzet et al. 1959, Hassall 1977, Licar & Sket 1970). Für einen Vergleich der rasterelektronenmikroskopisch erkennbaren Feinstruktur (vgl. z.B. Licar et al. 1979, 1980) mangelt es an Daten. So ausführlich wie in der Studie Scheloskes (1976a), in der Morphologie und Muskulatur des Magens von *Asellus aquaticus* dargestellt werden, ist kein anderer Isopodenmagen beschrieben worden.

3.5.5 Vergleich mit anderen Peracarida

Um festzustellen, welche der Konstruktionsvariationen die urtümlichste sein könnte, ist eine Gegenüberstellung mit anderen Peracarida notwendig.

Bei der Schwestergruppe der Isopoda, den **Tanaidacea**, ist im vorderen Magenbereich die in der vorliegenden Studie "valvula dorsalis oesophagi" genannte Struktur (Siewing 1954: "dorsale Hakenplatte") vorhanden. Bei den Isopoden hat diese Struktur keine Haken, sie liegt anterodorsal über den **lateralia**, bei den

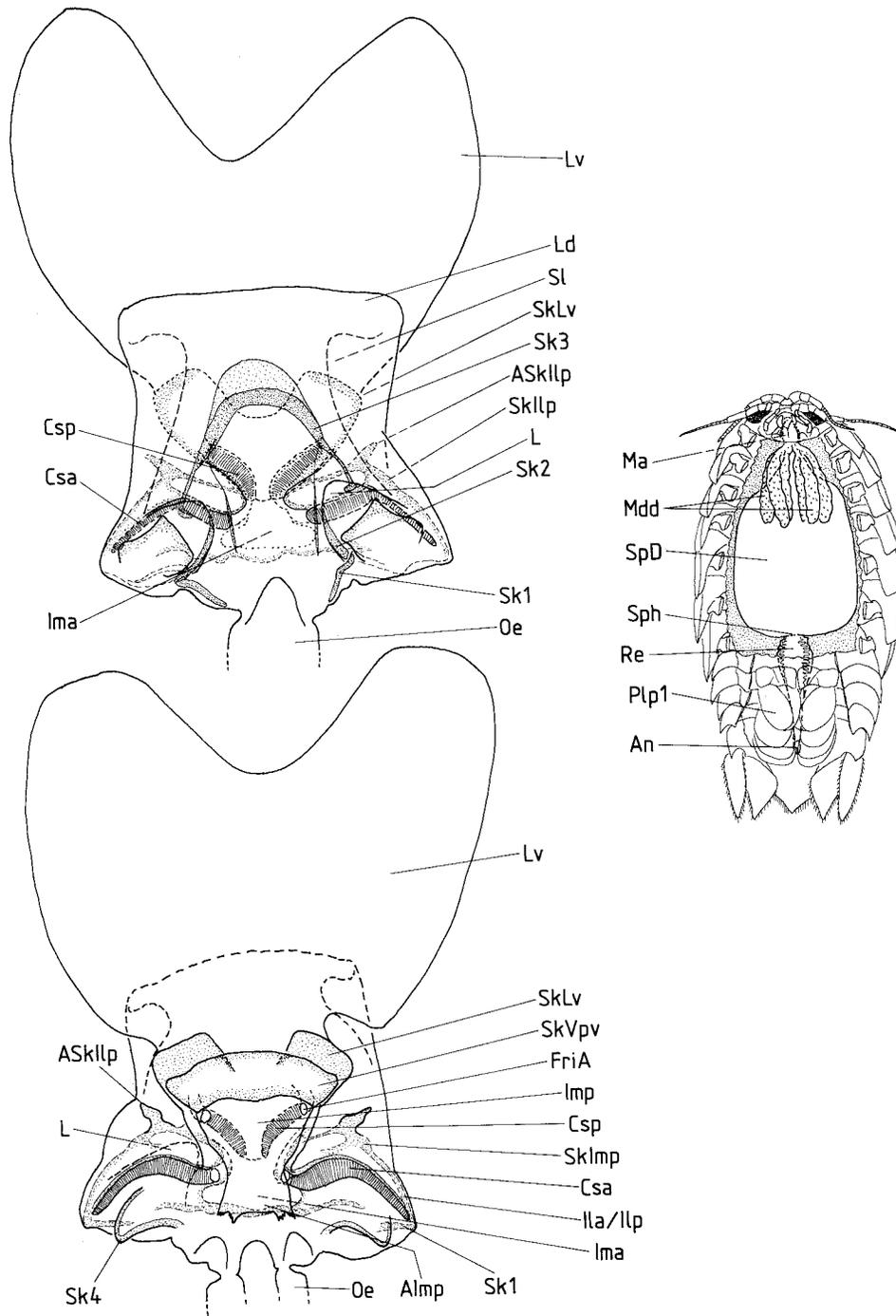


Abb. 25. Der Magen von *Aega antarctica*. Oben Dorsal-, unten Ventralansicht, rechts Darmtrakt im ventral geöffnetem Tier. Der vordere Enddarm (**SpD**) ist prall mit koaguliertem Blut gefüllt. **Re** : Rektum .

Tanaidacea weiter caudad. Die vorderen Filtrerrinnen der Tanaidacea verlaufen parallel, etwa wie bei den Anthuridea. Das **superolaterale** ist bei *Heterotanaeis oerstedii* im vorderen Magenraum vorhanden, verläuft caudad und flacht auf dem **inferolaterale posterius** ab. Es ist wie bei den Isopoda nur ein Paar innerer Filtrerrinnen vorhanden. Lauterbach (1970) publizierte Abbildungen der vorderen Magensklerite von *Tanaeis*. Sie sind z.T. den Skleriten der Isopoden homolog. Der Sklerit "KSk1" von *Tanaeis* stützt den Mageneingang seitlich und zieht auf der ventralen Magenkante caudad. Er entspricht somit dem in der vorliegenden Studie "Sk1" genannten Isopodenskleriten, der ventrale Abschnitt des "KSk1" ist der Lage und Form nach mit "Sk4a" homolog. Die **lateralia** ("Cardiacalkiefer") werden von dem Skleriten "KSk2" gestützt, der bei den Isopoden "Sk2" benannt wurde. Die "dorsale Hakenplatte", die in dieser Form bei Isopoden nicht existiert, enthält caudal den Skleriten "KSk4", der bei Isopoden nicht nachweisbar ist, und wird seitlich durch "KSk3" gestützt. Letzteres Skleritenpaar beginnt jeweils frontal zwischen den dorsalen Enden von "KSk1" und "KSk2" und entspricht der Lage nach (an den Seiten der **VdOe**) dem vergleichsweise sehr kurzen Skleriten "Sk1b" von *Mesamphisopus capensis* oder den dorsalen Ausläufern des **Sk1** bei *Serolis polita*. Eine dem Skleriten "Sk3" der Isopoden entsprechende Chitinleiste fehlt bei *Tanaeis*. Das zu einem Bogen verwachsene Skleritenpaar **Sk3** der "Cirolanidae" und "Aegidae" sieht zwar genauso aus wie der aus KSk3 und KSk4 gebildete Bogen von *Tanaeis*, der letztere liegt jedoch in der "dorsalen Hakenplatte" (**VdOe**) und steht in Verlängerung des dorsalen Endes von KSk1. Bei *Sphaeroma* läßt sich zeigen, daß der Sklerit **Sk3** der Isopoden bei Anwesenheit einer **valvula dorsalis oesophagi** außerhalb dieser Mageneinstülpung liegt. Lauterbach (1970) beschreibt auch die an diesen Skleriten inserierende Muskulatur, die mit Scheloskes Angaben über *Asellus* verglichen werden können. In der Untersuchung Scheloskes werden keine Angaben über die Chitinspangen vorgestellt, es ist jedoch erkennbar, daß die Muskulatur von *Tanaeis* und *Asellus* sehr ähnlich ausgebildet ist. Ob bei *Tanaeis* auch entsprechende paarige Apodeme vorhanden sind, läßt sich den Abbildungen Lauterbachs nicht entnehmen.

Der Magen der **Amphipoda** wurde mehrfach kurz beschrieben, jedoch in einer Weise, die keine genauen morphologischen Vergleiche zuläßt (vgl. z.B. Jordan 1909, Martin 1963, Agrawal 1964, 1965, Schmitz 1967, Keith 1974, Schmitz & Scherrey 1983, Schmitz 1986). Es ist zu erkennen, daß **superolaterale**, **laterale** und die Filtrerrinnen vorhanden sind, wobei die vorderen Rinnen parallel verlaufen und im Gegensatz zu den Isopoden noch 4 Paar innere Filtrerrinnen im **inferomedianum posterius** verbleiben. Paarige ventrale Apodeme im vorderen Magenbereich sind vorhanden (Scheloske 1976b).

Auch bei den **Mysidae** verlaufen die vorderen Filtrerrinnen parallel zueinander, 4 innere Filtrerrinnen sind vorhanden (Haffer 1965), bei den **Lophogastridae** 8 (Siewing 1957).

Obwohl der Magen der Peracariden recht einheitlich aufgebaut ist, scheint das genauere Studium seiner Anatomie für die Entdeckung von für die phylogenetische Rekonstruktion wertvollen Merkmalen ein lohnendes Objekt zu sein. Allerdings ist hierzu eine sorgfältige Studie bei Verwendung einer einheitlichen Nomenklatur eine unabdingbare Voraussetzung. Die Schlußfolgerungen Siewings (1951) sind nicht unanfechtbar; so sollen die "dorsale Hakenplatte" und das "syncytiale Darmepithel" in der Reihe Cumacea – Tanaidacea – Isopoda eine "positive Entwicklung" erfahren. Die dorsale Hakenplatte ist bei den Isopoden als eine wenig chitinisierte, weit frontal eingestülpte Falte nachweisbar. Ein "syncytiales" Darmepithel gibt es nicht, es handelt sich hierbei um das Proctodaeum, das in der Tat bei den Tanaidacea schon teilweise, bei den Isopoda vollständig den Mitteldarm verdrängt. Die über dem Magen anzutreffenden dorsalen Coeca des Mitteldarmes, mit der die Verwandtschaft der Lophogastriden, Mysidaceen und Amphipoden begründet wird, könnten eine Plesiomorphie sein.

3.5.6 Funktionsabhängige Variationen

Obwohl Lebendbeobachtungen zur Magenfunktion nur in geringem Umfange für *Asellus* und für die Anthuridea vorliegen (Scheloske 1976a, Wägele 1981a), was eine funktionelle Interpretation der Strukturen

erschwert, lassen sich charakteristische Veränderungen mit der Ernährungsweise korrelieren, auch wenn die Bedeutung dieser Veränderungen für die Arbeitsweise des Magens nicht immer verständlich ist.

Die meisten der untersuchten Isopoden ernähren sich potentiell omnivor, auch wenn sie spezialisiert sein können und z.T. überwiegend Algen aufnehmen, wie die Arten der Gattungen *Ligia* oder *Idotea*. Viele können sowohl Detritus als auch, wie im Experiment überprüft werden kann, Nahrung animalischer Herkunft fressen. Zu dieser Gruppe sind *Mesamphisopus*, *Stenetrium*, *Sphaeroma*, *Ligia* und *Idotea* zu zählen. Die Mägen dieser Gattungen zeigen Unterschiede im Bau, wie die Form der vorderen Filterrinnen, die bei *Mesamphisopus* und *Stenetrium* nicht gebogen sind. Auch ist die Größe der **lateralia** und der caudalen Lamellen verschieden. Über die Bedeutung dieser Variationen kann nur spekuliert werden. Die caudalen Lamellen schützen den Übergang Magen/Enddarm, können sicher auch als Entenschnabelventil Kotballen im Darm zurückhalten, wenn Chyme frontad befördert wird. Die **lateralia**, die bei *Ligia* und *Idotea* sehr kräftig sind, können dazu dienen, größere Nahrungspartikel (Algenstücke, Fleischbrocken) in den dorsalen Magenraum zu stopfen. Die verlängerten, bogenförmigen vorderen Filterrinnen haben wahrscheinlich eine größere Filterfläche als bei den Phreatoicida und *Asellota*, eine morphometrische Beweisführung fehlt jedoch für die Bestätigung dieser Aussage.

Antarcturus spinacoronatus ernährt sich von Plankton (Wägele, 1987d). Der Magen ist langgestreckt, was zweifellos auf den schmalen Habitus der Tiere zurückzuführen ist. Die Nahrung besteht aus relativ kleinen Partikeln, die von den Putzbeinen zu Nahrungsballen konzentriert werden. Die **lateralia** haben also keine Mühe mit der Beförderung der Nahrung, die Saugwirkung der Magenpumpe wird einen Großteil der Arbeit leisten können. Die **lateralia** haben trotzdem eine ähnliche Größe wie die der *Asellota* und Phreatoicida. Kräftige Zähne fehlen jedoch, es sind nur wenige, spitze Dornen an der anteromedialen Fläche vorhanden. Hiervon abgesehen sind besondere Anpassungen an die Verarbeitung von Gewebe nicht zu erkennen.

Interessant ist die bereits angedeutete Übereinstimmung im Magenbau bei *Serolis*, *Glyptonotus*, *Cirolana* und *Natatolana*. Die Arten dieser Gattungen leben carnivor oder nekrophag und nehmen in kurzer Zeit große Mengen von Fleisch auf. Der Magen muß somit dehnbar sein und mechanischen Belastungen standhalten. Der Mageneingang ist daher breit, die vorderen Magensklerite sind verlängert und stützen den weiträumigen dorsalen Magenraum mit den caudad ziehenden Skleriten **Sk3**. Eine weitere auffällige Gemeinsamkeit ist die Anordnung der vorderen Filterrinnen. Sie liegen quer, sind dadurch jedoch nicht kürzer als die inneren Filterrinnen, da der Magen breit ist. Die Nahrung dieser Tiere wird durch Enzyme im Darm und Magen verflüssigt und enthält relativ wenige unverdauliche, feste Partikel wie Sandkörner, Kutikulastücke, Borsten. Ein längeres Ausgießen des Nahrungsbreies ist nicht notwendig. Dies mag die Anordnung der **clatri setarum anteriores** begründen: Der Nahrungsbrei streicht nicht über die Länge des vorderen Filters, sondern trifft in der gesamten Breite des Magens auf die vorderen Rinnen, was eine schnelle Überführung von Flüssigkeit in die Mitteldarmdrüsen ermöglicht. Die zweite Filtrierung der Nahrung, die mit einem Auspressen kleiner Partikel in der äußeren Filterrinne gekoppelt ist, findet wie bei anderen Isopoden statt. Diese opportunistischen Arten können lange hungern und Nahrung im Enddarm speichern, im Moment der Nahrungsaufnahme könnte es jedoch von Vorteil sein, alle flüssigen Bestandteile (Hämolymphe, Lipide, Wasser) rasch in die Mitteldarmdrüsen zu überführen, zu resorbieren, und Wasser wieder auszuschcheiden, um die Nahrungsballen im Enddarm möglichst kompakt und energiereich zu lagern.

Serolis und *Glyptonotus* verfügen über kräftige **lateralia**, bei *Cirolana* und *Natatolana* sind sie dagegen klein, hier könnte die sehr lange pars molaris der Mandibel das Stopfen der Nahrungsbrocken in den sehr dehnbaren Oesophagus und vorderen Magen übernehmen. Bei diesen Taxa besteht die Tendenz, die caudalen Lamellen zu reduzieren. Das caudale Entenschnabelventil Lv/Ld scheint an Bedeutung zu verlieren, vielleicht, weil weniger Faeces, die im Enddarm zurückgehalten werden müssen, anfallen.

Der Darm von *Aega* entspricht weitgehend dem der "Cirolanidae", obwohl *Aega* sich von Fischblut und Lymphe ernährt. Einige Unterschiede sind zu erkennen. Der dorsale Magenraum ist deutlich kleiner und weniger abgestützt, der Sklerit **Sk3** hat keinen dorsalen Ausläufer und der Sklerit **Sk1** reicht weniger weit dorsad. Die **lateralia** sind gut ausgebildet, möglicherweise dienen sie mit ihren kurzen Borsten der Reinigung der **clatri setarum anteriores** (vgl. Querschnitt B in Abb. 24). Die vorderen und äußeren Filterrinnen folgen dicht aufeinander (Analogie zu den Anthuridea). Auf die Filter wird jedoch trotz der flüssigen Nahrung nicht verzichtet. Dies kann mit zwei Beobachtungen erklärt werden: "Aegidae", die gesättigt im Ruhestadium die

Nahrung nur langsam verdauen, haben einen prall gefüllten Speicherdarm (Abb. 25), der eine feste Masse aus koaguliertem Blut enthält. Auf Querschnitten durch den Cephalothorax fallen sehr umfangreiche Nephridien und Speicheldrüsen auf (Abb. 90, vgl. 12.2.3). Das Blut wird offenbar im Speicherdarm rasch verdickt, möglicherweise mit Hilfe von Sekreten der Speicheldrüsen, Flüssigkeit wird in die Mitteldarmdrüsen gefiltert und gepumpt, wobei feine Proteinklumpen, Gewebeteile und Blutzellen zurückgehalten werden, um zunächst vor allem Wasser zu resorbieren und über die Nephridien auszuschcheiden. Die Filter erfüllen also eine wichtige Aufgabe, sie ermöglichen die Herstellung eines Nährstoffkonzentrates, das im Speicherdarm gelagert wird.

Ganz anders als bei *Serolis*, *Glyptonotus*, *Cirolana* und *Aega* ist die Ernährung der Limnoriidae: Diese Asseln fressen pflanzliches Stützgewebe, vorwiegend im Wasser moderndes Holz. Die Nahrung enthält also primär keine verdaulichen Flüssigkeiten und muß mit Enzymen aufgeschlossen werden. Es ist zu folgern, daß die abgeraspelten Späne zunächst im Darm gelagert und dann dort den in den Mitteldarmdrüsen erzeugten Fermenten ausgesetzt werden muß. Die mit Nährstoffen angereicherte Flüssigkeit kann dann in die resorbierenden Mitteldarmdrüsen gefiltert werden. Es überrascht also nicht, daß die **lateralia** kräftige Zähne zum Verschieben der Späne haben, die Filterrinnen kurz sind, der dorsale Magenraum relativ klein ist, da er keine Speicherfunktion hat und nicht dehnbar sein muß, die großen caudalen Lamellen wahrscheinlich als Entenschnabelventil die Nahrung im Darm zurückhalten können.

Der Magen der Anthuridea ist vergleichsweise einfach gebaut, offenbar auf die Filter beschränkt. Die urtümlicheren Arten haben noch beißend/schneidende Mundwerkzeuge, nutzen diese überwiegend zum Öffnen des Integumentes weichhäutiger Beutetiere (vgl. 9.2.1), die ausgesogen werden. Kleine Gewebeteile werden dabei mit Lymphe und Blut aufgenommen und zunächst im Darm gespeichert. Der schlanke Magen der Anthuridea hat nur die Aufgabe, das Saugen des Oesophagus zu unterstützen, den Flüssigkeitstransport zwischen Mitteldarmdrüsen und Darm zu regulieren und feste Partikel wie Chitinsplitter im Darm zurückzuhalten.

Die Funktion des papillösen Magens der Bopyridae ist noch unbekannt.

Zweifellos ist bei genauerer Kenntnis der Bewegungen der Mägen und der Strömungsverhältnisse die Aufgabe weiterer morphologischer Details zu deuten. Bei dem derzeitigen Kenntnisstand ist jedoch die Feststellung möglich, daß besondere Abweichungen in der Form des Magens und Ausbildung der Sklerite bei räuberischen und parasitischen Arten auftreten, die Ähnlichkeiten im Magenbau der Serolidae, Chaetiliidae (*Glyptonotus*) und "Cirolanidae" (lange Sklerite **Sk1-4**, großer dorsaler Magenraum, quer angeordnete vordere Filterrinnen) funktionell bedingte Analogien sind.

3.5.7 Phylogenetische Bewertung der Magenstrukturen

Mesamphisopus und *Stenetrium* haben sehr ähnliche Mägen und unterscheiden sich deutlich von den übrigen Isopoden: Die vorderen Filterrinnen verlaufen parallel, sind relativ kurz und tragen auffällig dicke Filterborsten; dorsale und ventrale paarige Apodem an der vorderen Magenwand sind vorhanden, die Sklerite **Sk1,2** und **4** sind unauffällig, der Sklerit **Sk3** fehlt. Das ventrale Apodemenpaar ist auch von anderen Peracarida bekannt; vordere Filterrinnen verlaufen bei Mysidaceen, Amphipoden und Tanaidaceen stets parallel, diese Merkmale sind also bei den Asellota und Phreatoicidea plesiomorph.

Während bei den Limnoriidae, Sphaeromatidae, Serolidae, Valvifera und "Cirolanidae" in Seitenansicht stets eine Verbindung des Skleriten **Sk1** mit dem Skleriten **Sk4** erkennbar ist, fehlt diese Verknüpfung bei *Ligia* ebenso wie bei *Mesamphisopus* und *Stenetrium*. Bei diesen Gattungen ist auch die Verzweigung **Sk1a**, die zu den Skleriten der **lateralia** (**Sk2**) zieht, nicht vorhanden. Weiterhin fällt auf, daß der ventrale Sklerit **Sk4** bei *Mesamphisopus* und *Stenetrium* von anteromedian nach posterolateral verläuft, bei den übrigen Gruppen dagegen entweder so geknickt ist, daß der caudale Abschnitt posteromedial verläuft (*Limnoria*, *Idotea*, *Aega*), oder der Sklerit ist insgesamt posteromedial orientiert (*Antarcturus*, *Sphaeroma*, *Serolis*).

Bei *Limnoria*, *Sphaeroma* und *Serolis* ist der dorsale Sklerit **Sk3** mehrfach in sich gebogen, bei den übrigen Gattungen, sofern vorhanden, gleichförmig posteromedial gerichtet. Eine Homologisierung der besonderen Form des Skleriten **Sk3** bei den drei genannten Gattungen kann nicht mit Sicherheit formuliert werden.

Die **lamina dorsalis** endet meist mit 2 Zipfeln, die durch je einen der lateralen Magenwand entspringenden Skleriten (**SkLd**) gestützt werden. Diese Zipfel sind bei *Sphaeroma* und bei den Valviferen durch eine tiefe mediane Spalte voneinander getrennt. Bei den urtümlicheren Magenformen (*Mesamphisopus*, *Stenetrium*) und bei *Ligia* und *Limnoria* dagegen ist eine Trennung der lateralen Zipfel nicht zu finden.

Die gebogenen, caudolaterad verlängerten vorderen Filterrinnen (Magen vom *Ligia*-Typ) sind eine Synapomorphie der Limnoriidae, Sphaeromatidae, Oniscidea, Valvifera und der "Cirolanidae"/"Aegidae"/Cymotoidae. Die letztgenannte Gruppe besitzt in Analogie zu den Serolidae und Chaetiliidae nur noch den quer verlaufenden Abschnitt der Filterrinnen. Daß sich diese Anordnungen nicht von dem längs verlaufenden, frontalen Abschnitt oder von dem plesiomorphen Zustand ableiten läßt, ist mit der Insertionstelle der Filterborsten nachzuweisen: Die **clatri setarum anteriores** der "Cirolanidae" (auch der Serolidae und Chaetiliidae) inserieren auf der frontalen, nicht auf der caudalen Seite der Filterrinne (vgl. Schema Abb. 26). Der Vorfahre der "Cirolanidae" muß auch gebogene Filterrinnen gehabt haben.

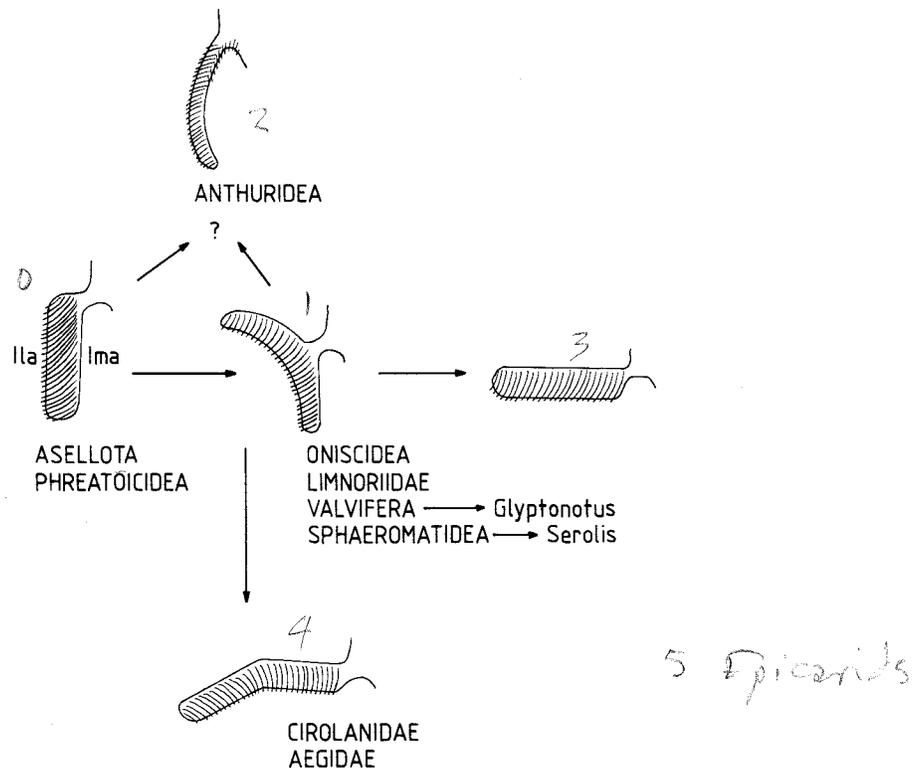


Abb. 26. Schema zur Evolution der vorderen Filterrinnen (nur linke Rinne dargestellt) im Magen der Isopoda.

Weitere Übereinstimmungen im Magenbau sind von geringerer Bedeutung. Bei *Ligia* sind einige Plesiomorphien zu finden: Das anteroventrale Apodem ist nicht reduziert, der dorsale Sklerit **Sk3** fehlt, die **valvula dorsalis oesophagi** ist nicht reduziert, der dorsale Wulst des **inferolaterale posterius** ist noch erkennbar. Die Reduktion von **VdOe** und **Ilp**-Wulst bei anderen Isopoden deuten an, daß die Oniscidea vielleicht urtümlicher sind. Die Entwicklung des Skleriten **Sk3** bei den Sphaeromatidae, Serolidae, Valvifera, "Cirolanidae" und "Aegidae" kann als Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft dieser Taxa gedeutet werden.

Die nahe Verwandtschaft von *Aega* und *Cirolana* drückt sich im fast identischen Magenbau aus; Form und Lage der vorderen Filterrinnen, des Skleriten **Sk3**, die Reduktion der **lamella dorsalis** sind Synapomorphien dieser Gruppe. Die quer verlaufenden vorderen Filterrinnen der Serolidae, "Cirolanidae" und Chaetiliidae dagegen sind, wie bereits erläutert, funktionell bedingte Analogien.

Der Magenbau verrät also die basale Stellung der Phreatoicidea und Asellota im Vergleich mit den übrigen Isopodengruppen (Abb. 26). Die große Ähnlichkeit der Mägen dieser beiden Taxa muß überwiegend dem urtümlichen Bau angelastet werden. Ob beispielsweise die gleiche Form der vorderen Filterrinnen (kurz, Borsten dick) oder die Lage des Skleriten **Sk4** Synapomorphien sind, läßt sich ohne genauere Kenntnis des Magens bei der hypothetischen Stammart der Tanaidaceen und Cumaceen nicht entscheiden. Die übrigen Isopoden haben zumeist gebogene vordere Filterrinnen (vgl. Abb. 26) und einen posteromedial gerichteten oder geknickten Skleriten **Sk4**. *Ligia* besitzt den urtümlichsten der untersuchten Mägen mit gebogener vorderer Filterrinne, die übrigen Gattungen besitzen einen dorsalen Skleriten **Sk3**, der Sklerit **Sk1** ist mit den ventralen Spangen (**Sk4**) verbunden und hat meist einen Ausläufer (**Sk1a**) zu den **lateralia**-Skleriten (**Sk2**).

Überraschend ist die Stellung der **Anthuridea**. Der Magen ist zweifellos sehr spezialisiert, er läßt sich jedoch nicht auf einen Magen vom Cirolanidentyp zurückführen. Biegt man im Gedankenexperiment die vorderen Filterrinnen der "Cirolanidae" in die Längsachse des Magens zurück, dann kommen die Insertionsstellen der **clatri setarum anteriores** median zu liegen, nicht lateral wie bei *Cyathura*. Der Anthuridenmagen läßt sich nur von dem plesiomorphen Zustand der Asellota und Phreatoicidea herleiten oder es ist eine Reduktion des quer verlaufenden Abschnittes der gebogenen vorderen Filterrinnen zu fordern. Eine nahe Verwandtschaft zu den "Cirolanidae" ist jedoch undenkbar.

Die in diesem Kapitel gewonnenen Erkenntnisse fließen in die Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Unterordnungen der Isopoda ein (vgl. Kapitel 13).

4. Die Phreatoicidea

4.1 Merkmale der Phreatoicidea

Körper seitlich abgeflacht, an Amphipoden erinnernd, Pleomere mit ventrad gerichteten, vergrößerten Epimeren. Pereon mit 7, Pleon mit 5 freien Metameren; fünftes Pleomer länger als die übrigen Pleomere, sechstes Pleomer mit Telson verwachsen. Maxillipedensegment dorsal mit Cephalothorax verwachsen, lateral deutlich vom Cephalon getrennt. Antennen ursprünglich mit vielgliedrigen Geißeln. Mandibelpalpus dreigliedrig, pars molaris mit breiter Mahlfläche; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe der Mandibel vorhanden. Lateraler Endit der ersten Maxille etwas länger und breiter als medialer Endit, mit 9 bis 10 dornartigen Zähnen; medialer Endit mit wenigen (4-5) distal kurz gefiederten Borsten. Zweite Maxille mit 3 apikal beborsteten Enditen, Sympodit mit medialer Reihe von Fiederborsten. Maxilliped mit fünfgliedrigem Palpus, Glieder 2 und 3 etwas breiter als übrige Glieder; Palpus etwas länger als Basipodit, Endit flach, das zweite Palpusglied überragend. Epipodit so lang wie Basipodit, jedoch breiter. Vordere vier Pereopodenpaare frontad, hintere Pereopoden caudad gerichtet. Coxae beweglich, nicht zu Coxalplatten umgebildet. Erstes Pereopodenpaar propodosubchelat. Genitalpapillen des Männchens auf den Coxae der 7. Pereopoden. Pleopoden alle gleichartig, mit kurzen Fiederborsten, Exopodit zweigliedrig, Endopodit eingliedrig und etwas kürzer als Exopodit. Endopodit des zweiten Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. Uropoden lateral am Pleotelson inserierend, Rami zylindrisch, styloform, das Pleotelson überragend, Sympodit etwas kürzer als Rami.

Auffällige Synapomorphien der Phreatoicidea sind die lateral abgeflachte, an Amphipoden erinnernde Körperform mit den ventrad gerichteten Pleonepimeren und die styloformen Uropoden. Die meisten der oben aufgezählten Merkmale sind Plesiomorphien der Isopoda (s. Kapitel 13 und 14).

4.2 Die Lebensweise der Phreatoicidea

Die rezenten Phreatoiciden sind ausschließlich limnische Formen, die in Bächen und Seen, wo sie unter Steinen oder flach im Schlamm eingegraben zu finden sind, und im Grundwasser (12 von 46 Arten: Knott 1986) der

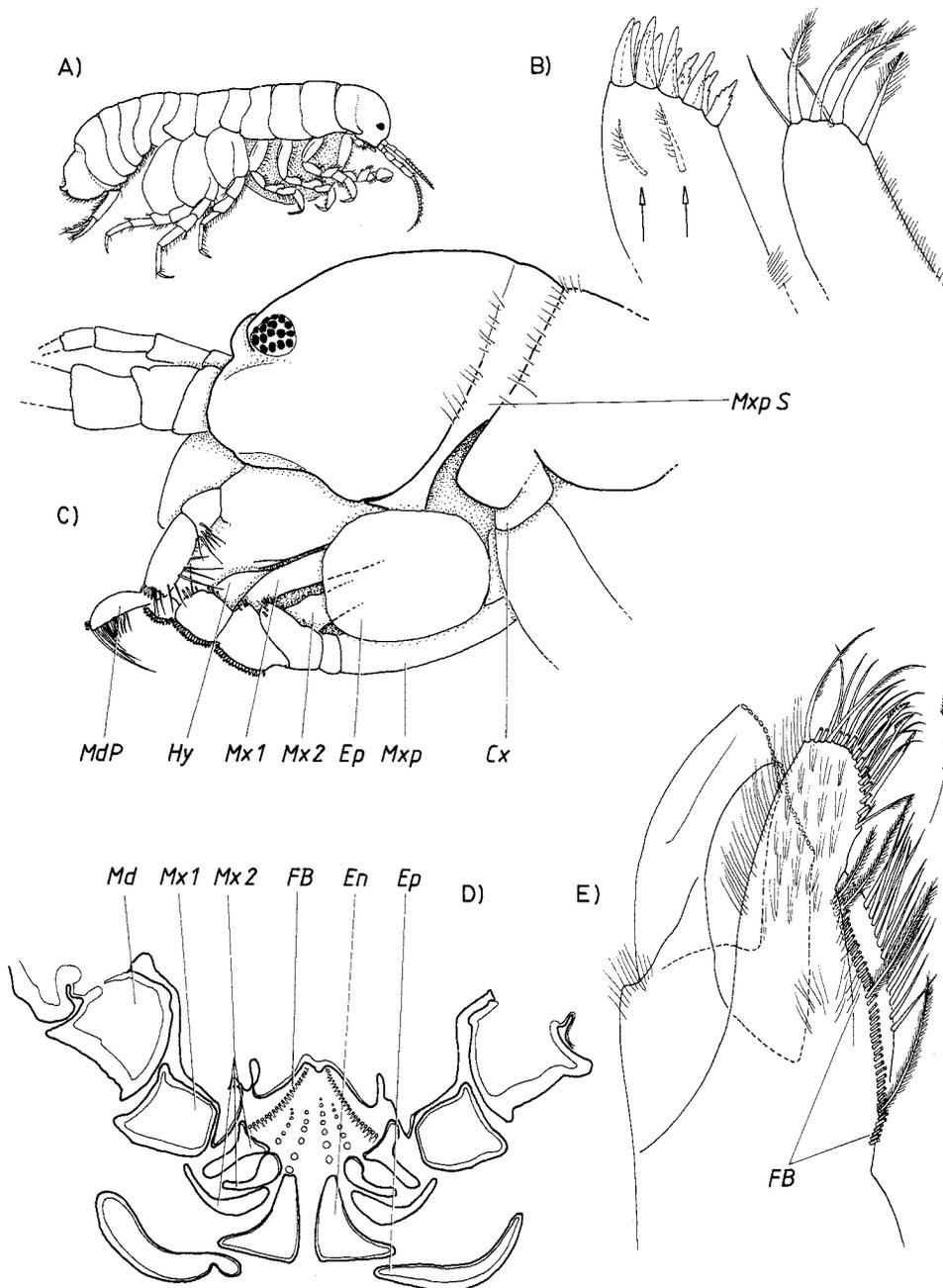


Abb. 27. Morphologie der Phreatoicida. A: *Phreatomerus latipes* (Chilton, 1922)(n. Hale 1929). B-E: *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914). B: Maxille 1; Pfeile deuten auf gefiederte Borsten. C: Cephalothorax in Seitenansicht; Cx: Coxa des ersten Pereopoden; Ep: Epipodit des Maxillipeden; MxpS: Tergit des Maxillipedensegments (nicht alle Borsten gezeichnet). D: Querschnitt durch die Mundwerkzeuge im Bereich der Enditen der zweiten Maxille. Es fallen die Filterborsten (FB) des medialen Enditen auf. E: Maxille 2 mit Fiederborsten (FB); distale Borsten nicht gezeichnet.

Gondwana-Fragmente mit Ausnahme der Antarktis und von Südamerika leben. Einige Arten sollen in der Lage sein, sich während der Trockenzeit im Boden einzugraben, wo sie in feuchtem Schlamm eine Ruhephase einlegen (*Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914): Barnard 1927, Nicholls 1943; *Colubotelson thomsoni* Nicholls, 1946: Engemann 1963) oder in eine Trockenstarre verfallen (*Paramphisopus*: Williams 1966). *Phreatoicopsis terricola* Spencer & Hall, 1896 kann das Wasser verlassen und über feuchte Erde laufen, Spencer und Hall (1896) fanden die Art auf Hügeln in gegrabenen Gängen, was, wie Knott (1971) bemerkt, jedoch nicht dazu berechtigt, manche Phreatoiciden als semiterrestrisch zu bezeichnen. Die Tiere sind für die Atmung und, soweit bekannt, auch für die Nahrungsaufnahme auf das Leben in Wasser angewiesen, welches sie nur in Ausnahmefällen verlassen, im Gegensatz zu den amphibischen Klippenasseln der Gattung *Ligia* (Oniscidea, s. 7.2).

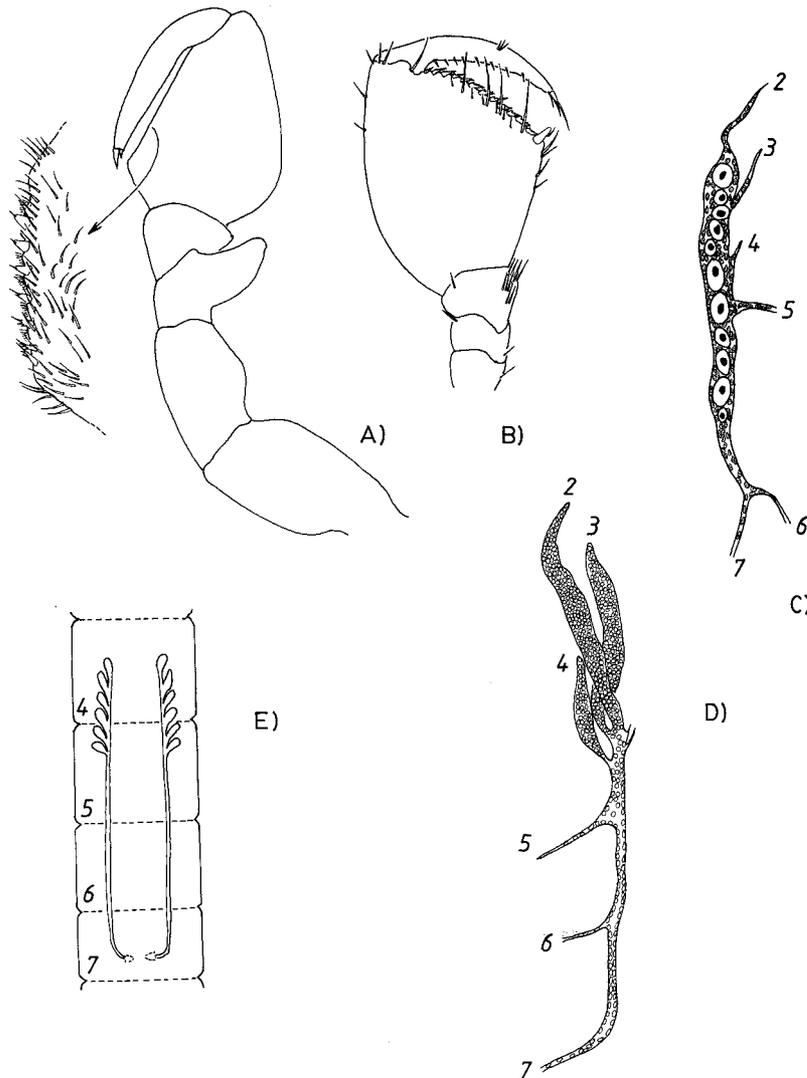


Abb. 28. Merkmale der Phreatoicoidea. A: Umrisse des ersten Pereopoden von *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914) mit Bedornung der Greiffläche des Propodus. B: Zum Vergleich: Distale Glieder des ersten Pereopoden von *Stenetrium patulipalma* Kensley, 1984 (Asellota: Stenetrioidea; nach Kensley 1984). C, D: Zum Vergleich: Gonaden eines jungen Weibchens (C) und eines jungen Männchens (D) von *Porcellio dilatatus* Brandt, 1833 (Oniscidea) (nach Legrand & Vandel 1948); die Zahlen geben die segmentalen Follikelanlagen der Pereomere 2 bis 7 an. E: Männliche Gonade von *Nichollisia kashiense* Chopra & Tiwari, 1950 (nach Tiwari 1962). Die Zahlen geben die Pereomere an.

Die Lebensweise dieser urtümlich wirkenden Isopoden ist kaum untersucht. Nach Barnard (1927) hat *Mesamphisopus capensis* einen zweijährigen Lebenszyklus, die Weibchen sterben nach der Brutsaison. Die Präkopula besteht wie bei vielen Isopoden mehrere Tage lang (15 Tage bei *Paramphisopus palustris* (Glauert, 1924): Nicholls 1927). Das Weibchen wird wie bei den Asellidae mit dem vierten Pereopoden vom Männchen gehalten (Engemann 1963), der bei den Mesacanthotelsoninae sexualdimorph ausgeprägt ist. Eizahlen sind bei Phreatoiciden meist gering (ca. 15 – 20: Engemann 1963, Knott 1971). Für die Entwicklungszeit der Embryonen von *Colubotelson thomsoni* Nicholls, 1944 gibt Engemann (1963) 6 Monate an, eine Zahl, die an die langsame Embryogenese von hypogäischen Sphaeromidae erinnert (Daum 1954).

Als Nahrung dienen pflanzlicher Detritus und Blättchen von Moosen, auf Schnittserien durch *Mesamphisopus capensis* ist zu sehen, daß bei den sofort nach dem Fang fixierten Tieren der Darm mit Pflanzenresten gefüllt ist. Nicholls (1927) schreibt von *Paramphisopus palustris*, daß Nahrung animalischer Herkunft nicht angenommen wird. Die Phreatoiciden sind, soweit bekannt, keine Räuber. Ihr subchelates erstes Pereopodenpaar dient nicht dem Beutefang, es kann jedoch dazu eingesetzt werden, die Tiere gegen Wasserströmungen am Boden zu halten.

Interessant ist die Beobachtung von Nicholls (1943), daß Phreatoiciden sich auch mikrophag ernähren können. In der durch die herabgezogenen Pleonepimeren (Abb. 27A) gebildeten Atemkammer können die Pleopoden einen schwachen Atemwasserstrom erzeugen, der jedoch nicht für die Zufuhr von Nahrung ausreichend sein soll. Möglicherweise wird Sediment mit den Mundwerkzeugen aufgeschwemmt und dann gefiltert, was mit der zweiten Maxille (s. Abb. 27E) möglich wäre. Genaue funktionsmorphologische Beobachtungen gibt es nicht, könnten jedoch sehr aufschlußreich sein, da die Maxillen dieser Tiere im Vergleich mit denen anderer Isopoden sehr urtümlich sind (s. Kapitel 13, 14).

Die meisten Phreatoiciden sehen auf den ersten Blick wie Gammariden aus, die ebenfalls im gleichen Biotop vorkommen können, bewegen sich jedoch deutlich langsamer als die Amphipoden (Nicholls 1927). Ein Schwimmvermögen ist nicht vorhanden.

4.3 Familien der Phreatoicidea

Mit Hilfe der in Bestimmungsschlüsseln enthaltenen Merkmalen und den Familiendiagnosen von Nicholls (1943, 1944) und Tiwari (1955), die mehrere wertvolle Apomorphien enthalten, ist es möglich, ein provisorisches Dendrogramm der Familien und Unterfamilien vorzustellen (Abb. 29).

Die Phreatoicidea Stebbing, 1893 enthalten derzeit die Familien Phreatoicidae Chilton, 1891, Amphisopidae Nicholls, 1943, und Nichollsiidae Tiwari, 1955. Nicholls begründete 1943 die Unterfamilien der Amphisopidae und ein Jahr darauf die der Phreatoicidae. Eine genauere Merkmalsanalyse ist von der angekündigten Revision (Knott 1986) der Unterordnung zu erhoffen. Nach der bisherigen, vor allem auf den Arbeiten von Nicholls (1943, 1944) beruhenden Auffassung sind die Familien gut mit Apomorphien zu charakterisieren.

Die Phreatoicidae haben die lacinia mobilis der rechten Mandibel reduziert und am Pleotelson einen terminalen Fortsatz, der kräftige Dornen trägt (M. 17, 18, Dendrogramm Abb. 29). Die Coxae der Pereopoden sind beweglich und nicht verwachsen und die Basipodite nicht auffällig verbreitert. Bei den Amphisopidae dagegen sind die Coxae basal angewachsen (M. 3) und die Basipodite der hinteren Pereopoden bei einigen Unterfamilien verbreitert (M. 4), es besteht die Tendenz, den Cephalothorax zu verkürzen und das erste Pereopodenpaar mit dem dazugehörigen Somiten dem Kopf zu nähern. Die Lücke zwischen Maxillipeden und ersten Pereopoden wird kleiner (Nicholls 1943), bei den Amphisopinae und Phreatomerinae schließlich verwächst das erste Pereomer mit dem Cephalothorax (M. 9).

Die nur auf dem indischen Subkontinenten beheimateten Nichollsiidae haben noch an beiden Mandibeln eine lacinia mobilis, auch sind die Coxae noch frei beweglich. Diese Tiere sind in Analogie zu einigen Gattungen der anderen Familien (s. Knott 1986) an eine interstitielle Lebensweise angepaßt, blind und sehr schlank.

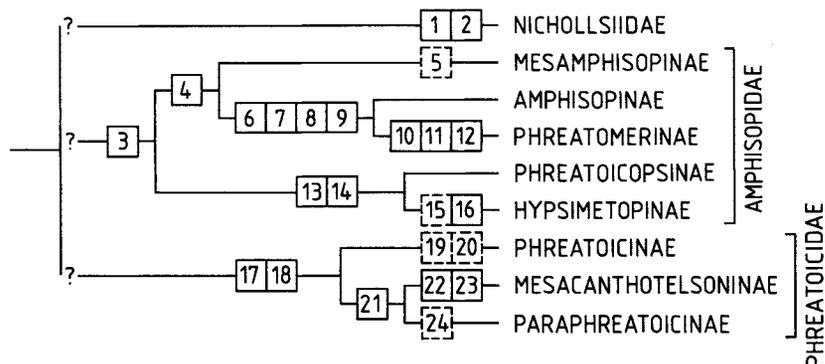


Abb. 29. Dendrogramm der Familien und Unterfamilien der Phreatoicida. Gestrichelte Kästchen umrahmen wenig gewichtige Synapomorphien (nach Angaben von Nicholls 1943, 1944 und Tiwari 1955). Plesiomorphien in eckigen Klammern.

- 1: Körper wurmförmig, Augen reduziert (Anpassungen an interstitielle Lebensweise)
[Körper lateral abgeflacht, Augen vorhanden]
- 2: Pleopoden ohne Borsten
[Pleopoden mit marginalen, gefiederten Borsten]
- 3: Coxae mit Pleuren verwachsen
[Coxae nicht verwachsen]
- 4: Pereopoden 5-7 mit leicht verbreiterten Basipoditen
[Basipodite der Pereopoden 5-7 nicht oder wenig breiter als Ischium]
- 5: (Pleopodenendopodite verkleinert, ohne Borsten)
[Pleopodenendopodite etwa so groß wie Exopodite, mit marginalen, gefiederten Borsten]
- 6: Verwachsungsnah des Maxillipedensegments reduziert
[Zwischen Maxillipedensegment und Cephalothorax laterale Verwachsungsnah sichtbar]
- 7: Basipodite der Pereopoden 5-7 sehr breit
[Basipodite der Pereopoden etwas verbreitert]
- 8: Pleopod 1 sexualdimorph
[Pleopod 1 nicht sexualdimorph, Form wie bei Pleopod 2]
- 9: Pereomer 1 mit Cephalothorax verwachsen
[Pereomer 1 nicht mit Cephalothorax verwachsen]
- 10: Pereopoden 1-3 subchelat [Nur Pereopod 1 subchelat]
- 11: Coxalglieder sehr kurz [Coxae nicht verkürzt]
- 12: Pereon dorsoventral abgeflacht [Pereon lateral abgeflacht]
- 13: Körper wurmförmig (Analogie zu 1) [Pereon lateral abgeflacht]
- 14: Kupplungsborsten der Pleopoden reduziert
[Kupplungsborsten vorhanden]
- 15: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 16: Pereopod 1 sexualdimorph [Pereopod 1 bei beiden Geschlechtern gleich]
- 17: Lacinia mobilis der rechten Mandibel reduziert
[Lacinia mobilis der rechten Mandibel vorhanden]
- 18: Pleotelson mit bedorntem terminalen Fortsatz [Dornen fehlen]
- 19: (Augen reduziert; Analogie zu 15, 1) [Augen vorhanden]
- 20: (Pleotelsonfortsatz verkürzt) [Pleotelsonfortsatz nicht verkürzt]
- 21: Greifkante des ersten Pereopoden mit gezähnten Dornen
[Greifkante des ersten Pereopoden mit glatten Dornen]
- 22: Pereomere dorsal mit transversalen Dornenreihen
[transversale Dornenreihen fehlen]
- 23: Pereopod 4 des Männchens subchelat [Pereopod 4 nicht sexualdimorph, beim Männchen nicht subchelat]
- 24: (Basipodite der Pereopoden 5-7 verbreitert (Analogie zu 7))
[sekundäre Verbreiterung fehlt]

4.4 Herkunft und Verwandtschaft der Phreatoicida

Die Verbreitung der Phreatoiciden, die nur von Neuseeland, Australien, Tasmanien, Indien und Südafrika bekannt sind, deutet die gondwanische Herkunft der rezenten Arten an. Fossilfunde belegen die paläozoische Herkunft dieser Unterordnung: *Hesslerella shermani* Schram, 1970 wurde in einer marinen Fazies des nordamerikanischen Pennsylvanian gefunden (Schram 1970). Phreatoiciden gibt es demnach schon seit ca. 300 Millionen Jahren, es sind die einzigen bekannten paläozoischen Isopoden. Fossile Phreatoiciden sind auch aus Europa bekannt (Birstein 1962). Die Unterordnung hatte offensichtlich im Perm noch eine weltweite Verbreitung, während die Stammarten der rezenten Populationen wahrscheinlich im späten Mesozoikum auf das Süßwasser der Gondwana – Fragmente beschränkt waren. Nicht zu klären ist die Frage, ob die Unterordnung primär marin, wie Schram (1974) vermutet, oder limnisch lebte (Engemann 1963). Hierfür ist die fossile Überlieferung zu fragmentarisch und die Analyse der Ablagerungen, in denen die Tiere entdeckt wurden, zu ungenau. Und selbst wenn abgesichert werden kann, daß fossile Formen in marinen Ablagerungen vorkommen, ist nicht auszuschließen, daß es sich hierbei um Abkömmlinge limnischer Vorfahren handelt. Knott (1986) postuliert allerdings, daß sich aus marinen Vorfahren über das Brackwasser limnische Arten entwickelt haben.

Die Phreatoiciden sind nicht nur eine alte Isopodengruppe, sie weisen auch zahlreiche altertümliche Merkmale auf. Der Magen wurde bereits als für die Isopoden sehr plesiomorph beschrieben (s. 3.5.7), die geraden, parallelen vorderen Filterrinnen sind eine Sympleiomorphie der Phreatoicida und der Asellota. Nicholls (1943) wies auf den urtümlichen Bau der Mundwerkzeuge hin. Die erste Maxille hat im Vergleich zu den Mysidaceen keinen Palpus mehr und besteht wie bei anderen Isopoden auch nur aus 2 kräftigen Enditen, wovon der laterale Ast noch wie bei den Mysidaceen einige gefiederte Borsten besitzt (Abb. 27B). Die zweite Maxille hat noch wie bei den Mysidaceen zusätzlich zu den Dornen und Borsten an den Apices der drei Enditen medial eine Reihe mit zahlreichen Fiederborsten und eine zweite Reihe kräftigerer Borsten (Abb. 27E) an einer flachen Ausbuchtung desjenigen Gliedes, welches den medialen (ersten) Enditen trägt. Diese Borsten sind von anderen Isopoden nicht bekannt, sie fehlen auch den Calabozoida (s. van Lieshout 1983). Auf Querschnitten (Abb. 27D) wird deutlich, daß die zweiten Maxillen, insbesondere die Reihe mediobasaler Fiederborsten, noch eine Filterfunktion haben könnten, was dann ein altes Peracaridenmerkmal wäre, das bereits die Mysidacea besitzen, den übrigen Isopoden jedoch allgemein fehlt.

Wahrscheinlich könnte ein exakterer anatomischer Vergleich mit anderen Isopoden weitere Plesiomorphien enthüllen. Bisher veröffentlichte, meist knapp belegte Daten bedürfen wegen ihrer phylogenetischen Bedeutung einer Überprüfung. Nach Tiwari (1962) hat *Nichollsia kashiense* Chopra & Tiwari, 1950 nicht 3, wie bei Isopoden üblich, sondern sechs Testesvesikel an jedem der beiden männlichen Gonaden (Abb. 28E). Diese hohe Zahl kann unter Vorbehalt als Plesiomorphie gedeutet werden, da bekannt ist, daß die zwittrige Gonadenanlage segmentale Follikelanlagen mesodermaler Herkunft enthält, von denen sich bei den bisher untersuchten Oniscidea (Legrand & Vandel 1948) im männlichen Geschlecht nur die vorderen drei zu Testesfollikel entwickeln (Abb. 28D), während im weiblichen Geschlecht die Follikelanlage des fünften Pereomers zum Ovidukt und der Längsschlauch zum Ovar heranreifen. Die Homologisierung der Follikelanlagen mit den Testesfollikeln der adulten Phreatoiciden ist nicht untersucht. Die segmentalen Follikel werden bei den Phreatoiciden möglicherweise sekundär vermehrt: Bei *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914) fand Barnard (1927) acht bis zehn Testesfollikel.

Es gibt möglicherweise bei den Phreatoiciden auch noch zusätzliche Divertikel der Mitteldarmdrüsen, die bei anderen Isopoden fehlen. Engemann (1963) fand bei *Colubotelson thomsoni* Nicholls, 1944 zusätzlich zu den drei Drüsenschlauchpaaren, die parallel zum Darm caudad ziehen, ein Paar kürzerer, frontad verlaufender Schläuche, die mit den Coeca dorsalia der Mysidacea und Amphipoda (Siewing 1957) homolog sein könnten.

Ein Sondermerkmal dürften die Darmaussackungen sein, die Engemann (1963) im Pleon der Tiere fand. Nach Knott (1971) handelt es sich dabei um 4 Paar Darmtaschen. Im Darm ist zudem wie bei den Oniscidea eine Typhlosolis vorhanden (Knott 1971), die jedoch ventral eingefaltet ist, während die Typhlosolis der Landasseln dorsal liegt (Schmitz & Schultz 1969).

In mehreren Merkmalen erinnern die Phreatoicida an die Asellota, insbesondere an die Asellidae. So besitzen die Embryonen kleine ausgestülpte Seitenorgane (Barnard 1927, Engemann 1963), wie sie auch bei den

Asellidae und Stenasellidae beschrieben worden sind (u.a. van Beneden 1869, Dejdar 1930, Magniez 1976). Ob diese Organe mit den dorsolateralen, napfförmigen Seitenorganen anderer Isopoden homolog sind, ist derzeit nicht geklärt (Zusammenfassung in Strömberg 1972). Strömberg (1972) schließt nicht aus, daß, wie es bereits Barnard (1927) vermutet, die "blattförmigen Anhänge" der Asellidae eine Analogie (oder präziser: eine Homoiologie) zu den entsprechenden Organen der Phreatoiciden sein könnten. Weiterhin besitzen die Phreatoiciden wie viele Asellota einen subchelaten ersten Pereopoden, dessen Form jedoch variiert; in der Anordnung der Dornen und Borsten sind keine Übereinstimmungen mit der ersten Propodosubchela der Asellota zu erkennen (Abb. 28A, B).

Die Uropoden sind bei den Phreatoicidea genauso wie bei den Calabozoida, den Asellota und den Oniscidea stabförmig. Diese Anpassung ist eine Folge der bodengebundenen Lebensweise, einen das Schwimmen steuernden Schwanzfächer benötigen die Tiere nicht. Dahl (1954) stellte bei *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914) fest, daß die Uropoden im Verlauf der Embryogenese sich von einer abgeflachten Ausgangsform zu den zylindrischen Anhängen der schlupffreien Mancas entwickeln. Dahl schließt daraus, daß die Anlage an den Schwanzfächer der Flabellifera erinnert und eine Verwandtschaft mit den Asellota auszuschließen ist. Dieser Gedankengang ist nicht korrekt, da vergessen wird, daß die fächerförmigen Uropoden eine Plesiomorphie aller Ordnungen der Eumalacostraca sind.

Weitere Gemeinsamkeiten der Asellota und Phreatoicidea sind Symplesiomorphien, so die Existenz einer beweglichen, kurzen Coxa an den Pereopoden oder die gleiche Morphologie des Magens. Andere Merkmale, die Engemann (1963) beschreibt, bedürfen einer näheren Betrachtung. Beim Männchen beider Unterordnungen sollen die Genitalpapillen auf den Coxae der siebten Pereopoden entspringen, weiterhin sind die Pereopoden 1 bis 4 nach vorne gerichtet, wogegen bei anderen Isopoden nur die ersten drei Beinpaare frontad weisen. Während das zuletztgenannte Merkmal von geringem Gewicht ist, da es auch bei anderen Unterordnungen vorkommt (z.B. bei den Valvifera), könnte die Lage der Genitalpapillen ein bedeutsames Merkmal sein. Auf den Coxae liegen die Genitalpapillen der Spelaeogriphacea und Thermosbaenacea (Pires 1987), aber auch der Mysidacea, es könnte sich bei diesem Merkmal also um eine Plesiomorphie handeln, die den Phreatoicidea erhalten blieb. Leider haben weder die Asellota noch die Calabozoida die Genitalpapillen in ähnlicher Lage, sie liegen am caudalen Rand des siebten Pereomers (s. Henry 1976, van Lieshout 1983).

Schließlich ist das Halten des Weibchens mit dem vierten Pereopoden durch das Männchen während der Präkopula eine Eigenart der Asellidae, die auch bei den Phreatoicidea vorkommt. Bei den Calabozoida ist kein Sexualdimorphismus des vierten Pereopoden festzustellen, bei den Aselloidea gibt es den Sexualdimorphismus in der Familie Asellidae, er fehlt den Stenasellidae. Es ist somit wahrscheinlich, daß dieser Sexualdimorphismus nicht zum Grundmuster des letzten gemeinsamen Vorfahren der Asellota und der Calabozoida gehört, also auch keine mit den Phreatoicidea geteilte Synapomorphie sein kann. Die Phreatoiciden können nicht als Schwestergruppe der Familie Asellidae eingestuft werden, da den ersteren der Sexualdimorphismus des ersten Pleopodenpaares fehlt und das zweite männliche Pleopodenpaar im Gegensatz zu allen Asellota und den Calabozoida (s. Kapitel 5) noch funktionsfähige Rami und eine stilettförmige appendix masculina hat.

Die aufgezählten Übereinstimmungen zwischen den oder einigen der Asellota und den Phreatoicidea könnten dazu verleiten, beide Unterordnungen als Schwestergruppen einzustufen, wie es Chilton (1891, 1894) andeutet, wobei seit der Entdeckung der Calabozoida (s. Kapitel 5) diese Gruppe als früher Seitenast der zu den Asellota führenden Linie zu berücksichtigen ist. Nicholls (1943: 7) schreibt: "...it might be feasible to derive the Asellids from an ancestral Phreatoicine stock rather than the reverse..", womit gemeint ist, daß die Phreatoiciden urtümlicher sein müßten. Zugleich hält Nicholls die "Cirolanidae" ebenfalls für eine phylogenetisch altertümliche Gruppe und damit den Phreatoiciden möglicherweise näher stehend als die Asellota, eine Ansicht, die durch keine Merkmale belegt werden kann.

Summierend ergibt sich der Eindruck, daß die Phreatoiciden trotz ihres amphipodenähnlichen, abgeleiteten Habitus die urtümlichsten aller bekannten Isopoden sind. Es sind zwar zahlreiche Fragen zu klären, wie die Homologisierung der Lateralorgane, die Deutung der Übereinstimmungen mit den Asellidae, die in den vorhergehenden Absätzen diskutiert wurden, wodurch Unsicherheiten über die Merkmalsausstattung des Grundplanvertreters der Isopoda verbleiben, es gibt jedoch genügend gewichtige Argumente, um die Phreatoicidea im System der Isopoden als einen frühen Seitenzweig einordnen zu können, der sich getrennt von der Stammlinie der übrigen Isopoden entwickelte (s. Kapitel 13 und Dendrogramm Abb. 107).

5. Verwandtschaft und Ursprung der Unterordnungen Calabozoida und Asellota

Die Asellota Latreille, 1817 sind nach den Oniscidea die bekanntesten Isopoden, da sie nicht nur im Meer eine sehr hohe Artenzahl erreichen (Janiroidea), sondern auch im Süßwasser weltweit verbreitet und häufig sind (Aselloidea). Sie sind auf den ersten Blick von anderen Isopoden durch die styliformen Uropoden, das große, flache Pleotelson und die schlanken Laufbeine zu unterscheiden. Mit den sehr spezialisierten, sexualdimorphen Pleopoden haben sie zudem einen Satz guter konstitutiver Merkmale (M. 10 – 15 in Abb. 30).

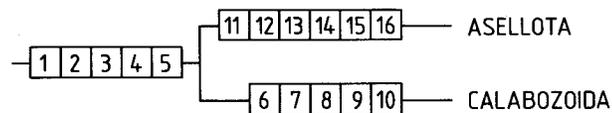


Abb. 30. Begründung für das Schwestergruppenverhältnis Asellota – Calabozoida.

- 1: Distaler Pleotelsonabschnitt reduziert, Anus terminal, Uropoden subterminal inserierend
[Schwanzfächer mit langem Pleotelson vorhanden, Anus ventral an Telsonansatz, Uropoden lateral]
- 2: Pleopod 1 des Männchens mit sehr kleinem Endopoditen
[Pleopod 1 des Männchens mit etwa gleich großen Rami]
- 3: Pleopod 1 des Weibchens kleiner und schmaler als Pleopod 3, Endopodit wesentlich kleiner als Exopodit
[Pleopod 1 des Weibchens ähnlich groß wie die Pleopoden 2 und 3, Rami etwa gleich groß]
- 4: Pleopod 2 beim Weibchen mit im Vergleich zum Exopoditen verkleinertem Endopoditen [Rami etwa gleich groß]
- 5: Pleopod 2 des Männchens ohne appendix masculina, Endopodit ohne Schwimmborsten, zu schmalen Gonopodium geformt [Pleopod 2 des Männchens mit appendix masculina, beide Rami blattförmig, mit Schwimmborsten]
- 6: Uropoden winzig [Uropoden griffelförmig, nicht verkürzt]
- 7: Augen reduziert [Augen vorhanden]
- 8: Propodus des ersten Pereopoden nicht subchelat, lang-oval [Pereopod 1 propodosubchelat]
- 9: Pleomere 1 und 2 dorsal nicht sichtbar, sehr kurz
[Pleomere 1 und 2 dorsal gut sichtbar, nicht sehr verkürzt]
- 10: Pleopod 1 des reifen Männchens ohne Schwimmborsten, distal sehr schmal, laterad gebogen [Pleopod 1 etwa rechteckig, mit marginalen gefiederten Borsten]
- 11: Pleotelson mit Pleomeren 3 – 5 verwachsen
[Pleomere 3-5 nicht verwachsen]
- 12: Pleopod 1 des Weibchens fehlend [Pleopod 1 vorhanden]
- 13: Pleopod 2 des Weibchens einästig (Endopodit reduziert)
[Pleopod 2 zweiästig]
- 14: Pleopod 1 des Männchens ohne Endopodit [kleiner Endopodit vorhanden]
- 15: Gonopodium geknickt, basaler Teil mediad ragend
[Endopodit des 2. männlichen Pleopoden schmal, nicht geknickt]
- 16: Dactylus der Pereopoden 2 bis 7 mit 2 terminalen Klauen, ventrale Klaue kurz, proximad von dieser ein oder mehr kräftige, breite Dornen
[Kurzer Dactylus der Pereopoden 2-7 mit 2 terminalen Klauen, keine weitere Dornen]

Die **Calabozoida** sind erst 1983 beschrieben worden (Van Lieshout 1983). Es handelt sich hierbei um kleine, 2.5 bis 3.4 Millimeter lange, blinde Tiere, die in venezolanischem Grundwasser leben. Sie ähneln im Habitus oberflächlich der Gattung *Atlantasellus* Sket, 1979, weisen jedoch viele der Synapomorphien der Asellota nicht auf, die Ähnlichkeit beruht auf Anpassungen an den hypogäischen Lebensraum (Uropoden winzig, Kopf frontad verschmälert, Augen reduziert, Körper verzwert, jedoch nicht schlank).

Van Lieshout (1983) diskutiert ausführlich die mögliche Stellung der Calabozoida und kommt zu dem Schluß, daß die Pleopodenmerkmale auf eine nahe Verwandtschaft mit den Asellota deuten. Die Merkmale, die diese Tiere mit den "Flabellifera" gemein haben, sind von Van Lieshout als Plesiomorphien erkannt worden.

Die in Abb. 30 zusammengefaßten Merkmale belegen die Vermutung, daß die Calabozoida mit den Asellota einen nur diesen beiden Unterordnungen gemeinen Vorfahren hatten. Die Evolution des charakteristi-

schen Kopulationsapparates der Asellota (vgl. 6.2.3, 6.3) begann offenbar sehr früh, die Calabozoida weisen bereits einige der sexualdimorphen Merkmale auf (M. 2-5 in Abb. 30).

Die Addition der Synapomorphien und der Sympletiomorphien beider Unterordnungen ergibt den Merkmalssatz des letzten gemeinsamen, hypothetischen Vorfahren. Dieser besaß bereits verkleinerte Pleopoden 1 und 2, an Stelle der appendix masculina ist der gesamte Endopodit des zweiten männlichen Pleopoden zum Kopulationsapparat entwickelt (Gonopodium), das erste Pleopodenpaar muß zugleich, offenbar aus funktionellen Gründen, eine Reduktion in der Größe erfahren haben. Der Mechanismus der Spermaübertragung ist bei Isopoden mit appendix masculina nicht bekannt, daher kann derzeit die funktionelle Notwendigkeit für die Verkürzung des ersten Pleopodenpaares nicht erklärt werden. Der hypothetische Vorfahre besaß 5 freie Pleomere, styliforme Uropoden, d.h. ein Schwanzfächer war nicht vorhanden, zudem war der distale Pleotelsonabschnitt reduziert, so daß der Anus terminal und die Uropodeninsertion subterminal zu liegen kam.

Die Pleopodenmerkmale und das Fehlen des Schwanzfächers deuten darauf hin, daß der gemeinsame Ahne bereits benthisch lebte und nicht schwimmen konnte. Die Mundwerkzeuge sind nicht für eine räuberische Lebensweise spezialisiert, das erste Pereopodenpaar war wahrscheinlich wie bei den Asellota propodosubchelat, worauf auch der kurze, dreieckige Carpus der Calabozoida hinweist. Die Coxae waren nicht zu Coxalplatten umgebildet, die erste Antenne hatte 3 Grundglieder, die zweite Antenne 6 und einen eingliedrigen Exopoditen.

Calabozoa und die Aselloidea leben im Süßwasser, auch bei anderen, relativ urtümlichen Asellota gibt es Süßwasserarten (Protojaniroidea). *Calabozoa* ist morphologisch an die hypogäische Lebensweise angepaßt, in vielen Merkmalen also spezialisierter als z.B. *Asellus*. Diese Daten dienen als Begründung für zwei gegensätzliche Hypothesen über die Herkunft der Asellota, die Wägele (1983 c) bereits vor Entdeckung der Calabozoida einander gegenüberstellte:

a) Die Asellota haben ihren Ursprung im oberen Sublitoral gemäßigter und warmer Meere. Die Aselloidea sind sekundär ins Süßwasser eingewandert, die stygobionten Microcerberidae haben sekundär vom Süßwasser aus das Küstengrundwasser erobert (vgl. Wägele 1983 b).

Von der verbreiteten Auffassung einer marinen Evolution der Asellota ausgehend (vgl. Menzies et al. 1961, Hessler & Thistle 1975, Hessler et al. 1979) muß postuliert werden, daß die Calabozoida ebenfalls einen marinen Vorfahren haben und daß marine Regression, die in der Karibik häufig zur Einwanderung mariner Arten ins Süßwasser führt (vgl. Stock 1980, 1981, 1982), die Ursache für das gegenwärtige Verbreitungsbild ist, *Calabozoa* wäre dann möglicherweise ein Relikt aus der Tethys-Zeit.

b) Der gemeinsame Ahne der Asellota und Calabozoida ist bereits ein limnisches Tier gewesen. Lediglich die spezialisierten Asellota der Linie, die zu den Janiroidea führt, haben zunächst das marine Sublitoral und dann die Tiefsee (Stenetrioidea, Janiroidea) erobert. Von den epigäischen Süßwasserformen haben in Konkurrenz mit anderen limnischen Arthropoden und unter dem Einfluß der Freßfeinde (u.a. Teleostei) nur die Asellidae überlebt. Die verbleibenden, nicht marinen Gattungen leben hypogäisch. Bemerkenswert ist, daß die Gnathostenetroidoidea in sehr flachem Wasser leben, *Neostenetroides* im Brackwasser einer Höhle der Bahamas entdeckt wurde, von den Protojaniroidea alle Arten im Süßwasser vorkommen, also auch die janiroide Linie ein Affinität zum Süßwasser aufweist. Die Verbreitung der Aselloidea beweist, daß diese Süßwasserformen bereits im Mesozoikum vor der Entstehung des Atlantiks existierten (Wägele 1983c).

Beide Alternativen erscheinen derzeit als gleich wahrscheinlich, es bedarf weiterer Erkenntnisse, um die Evolution dieser Gruppe verstehen zu können.

6. Die Asellota

Charakteristische Apomorphien der Asellota sind im vorhergehenden Kapitel im direkten Vergleich mit der Schwestergruppe, den Calabozoida, vorgestellt worden.

6.1 Merkmale der Asellota

Körper meist flach und breit, sekundär sehr variabel, zum Teil schlank und langgestreckt. Cephalothorax mit meist deutlich erkennbaren dorsolateralen Augen. 1. Antenne ursprünglich mit 3 Grundgliedern und vielgliedriger Geißel, Geißel oft verkürzt. 2. Antenne mit 6 Grundgliedern, am 3. Grundglied oft noch mit Rudiment des Exopoditen. Geißel meist lang und vielgliedrig, die 1. Antenne überragend. Mundwerkzeuge selten spezialisiert, allgemein beißend, urtümlich geformt. Ursprünglich sind 7 freie Pereomere vorhanden, Verwachsungen kommen selten vor. Die hinteren 3 Pereomere mitunter deutlich kürzer als die übrigen Pereomere. Allgemein nur 2 kurze Pleomere erkennbar, bei einigen Tiefseegattungen soll ein 3. Pleomer vorkommen (Wolff 1962). Übrige Pleomere mit Pleotelson zu breitem Endglied des Körpers verschmolzen. Distaler Telsonabschnitt reduziert, Anus und Uropoden terminal.

Pereopod 1 ursprünglich propodosubchelat, bei den meisten Janiroidea sekundär carposubchelat oder schlank. Coxalglied an allen Pereopoden vorhanden, Coxalplatten fehlen. Dactylus der Pereopoden allgemein kurz, sekundär auch verlängert, mit 2 terminalen Klauen und bei den Pereopoden 2-7 mit weiteren Dornen auf der Innenseite des Dactylus (s. Asellidae, Stenasellidae; Merkmal 16 in Dendrogramm Abb. 30), von denen der apikale zur 3. Klaue werden kann (Stenetriidae, Protojaniridae, Janiridae), die zum Teil aber auch sekundär fehlt (viele Janiridae). Pleopoden nicht zum Schwimmen geeignet. Pleopoden 1 und 2 sexualdimorph. Beim Weibchen Pleopod 1 fehlend, Pleopod 2 einästig (Endopodit fehlt), beim Männchen Pleopod 1 ohne Endopodit, Pleopod 2 zu Gonopodium geformt, ohne appendix masculina. Gonopodium geknickt, basaler Teil mediad ragend. Das 2. oder 3. Pleopodenpaar bildet ein Operculum und bedeckt die übrigen Pleopoden. Uropoden griffelförmig.

6.2 Die Lebensweise der Asellota

Über die Biologie der Asellota ist wenig bekannt, obwohl Vertreter dieser Unterordnung in fast allen aquatischen Biotopen anzutreffen sind und manche marine Arten sich in Aquarien gut halten lassen. Das beliebteste Untersuchungsobjekt, *Asellus aquaticus*, lebt zwar im Gegensatz zu den artenreichen, hoch entwickelten Janiroidea im Süßwasser, ist jedoch wahrscheinlich in funktionsmorphologischer Hinsicht (z.B. Fortbewegung, Nahrungsaufnahme) *Janira* oder *Stenetrium* ähnlich.

Die Morphologie der Asellota verrät, daß es sich bei den meisten Arten um strikt benthische, nicht schwimmende, omnivore oder detritivore Tiere handelt: Die Pleopoden tragen nur wenig Schwimmborsten, der Schwanzfächer fehlt, die Uropoden sind griffelförmig, der distale Telsonabschnitt ist weitgehend reduziert, so daß Uropoden und Anus auf dem Pleotelson terminal lokalisiert sind. Die Mundwerkzeuge zeigen kaum Variationen und entsprechen denen anderer, omnivorer Isopoden, die Mandibel hat meist eine kräftige, deutlich abgesetzte pars molaris mit breiter Mahlfäche.

6.2.1 Fortbewegung und Lebensraum

Mit Ausnahme einiger sehr spezialisierter holopelagischer und epibenthischer Tiefseearten (z.B. Munnopsidae) sind alle Asellota benthische Organismen, die selten oder nie schwimmen. Hult (1941), der in skandinavischen

Gewässern Tiefseearten in geringer Tiefe erbeuten und dann in Aquarien halten konnte, berichtet, daß *Eurycope cornuta* mit den umgebildeten Pereopoden 5-7 (vgl. 6.4.5) sehr gut schwimmen kann, zur Nahrungsaufnahme jedoch an den Meeresboden gebunden ist. Die Art lebt wahrscheinlich epibenthisch, sie wird stets mit der Schlittendredge gefangen. Hessler (1982) bildet ein Schwimmbein ab, das beim Vorholen eingeknickt ist und angelegte Borstenfächer aufweist, beim kraftvollen Rückschlag jedoch S-förmig gekrümmt wird, wobei die Borstenfächer abgespreizt sind. *Eurycope mutica* schwimmt relativ schnell rückwärts, kann auch auf Schlick vor allem seitwärts, aber auch vor- und rückwärts gut laufen. Leider gibt es bei diesen Beobachtungen keine genaueren Angaben zum Bewegungsablauf und über den Einsatz der verschiedenen Pereopodenformen. Hessler (1982) gibt an, daß die Munnopsidae sich wahrscheinlich nur durch Schwimmen fortbewegen können. Weder die Munnopsidae noch die Eurycopidae können graben. *Eugerdella tenuimana* und *E. armatum* können ebenfalls rückwärts schwimmen, vor allem, wie bei *Eurycope*, unter Einsatz der Pereopoden 5-7. Dabei werden die vorderen Pereopoden zusammengelegt und nachgezogen und erst seitlich abgespreizt, wenn das Tier aufhört zu schwimmen, um langsam wie ein Fallschirm rückwärts auf den Boden zu sinken (vgl. auch Sars 1897, Hessler 1982). Die Tiere können auch in weichem Sediment graben, wozu die vorderen Pereopoden eingesetzt werden. Von den Munnopsinae wird allgemein angenommen, daß sie holopelagisch leben. Die Ilyarachninae sind mit ihren langen Antennen und Pereopoden 2-4 an ein Stelzen auf schlammigen Böden angepaßt und können sowohl graben als auch schwimmen (Wilson, im Druck). Das Graben erfolgt rückwärts mit Schwimmbewegungen (Hessler 1982). *Pleurogonium*-Arten schwimmen nicht, *P. spinosissimum* soll in weichem Substrat graben können (Hult 1941). Gut grabende Tiere sind auch die stygobiontischen Stenasellidae (Magniez 1973), genaue Bewegungsstudien sind nicht durchgeführt worden.

Die übrigen Asellota können klettern oder laufen, schwimmen dagegen nicht. Hessler (1982) berichtet, daß Janiriden trotzdem sehr behende sind und auch bei Störung rückwärts flüchten können. Man findet sie zwischen Geröll, unter Steinen, auf Algen. Da die meisten Arten klein sind, selten eine Körperlänge von 12 mm überschreiten, sind ihnen sehr viele Habitate zugänglich. *Asellus aquaticus* ist oft unter modernem Laub zu finden. *Munna*-Arten können mit ihren spinnenartigen Beinen auf feinthallösen Algen klettern. *Jaera*-Arten findet man im oberen Sublitoral unter flachen Steinen, auf Algen, z.T. in Ästuarien und limnischen Gewässern. Sand ist als Substrat für diese kleinen Tiere zu instabil und meist auch für nicht grabende Tiere zu exponiert (Naylor et al. 1961).

Einige Asellota leben kommensalisch auf anderen Invertebraten: z.B. *Santia uniramea* auf Holothurien, *Iais*-Arten auf Sphaeromatiden, *Jaera hopeana* auf *Sphaeroma serratum*, *Caecijaera horvathi* in Bohrgängen von *Limnoria tripunctata* (Arcangeli 1934, Verhoeff 1949, Menzies & Miller 1955, Rotramel 1972, 1975b, Cooke 1977). *Iais californica* ist nach Rotramel (1975b) auf *Sphaeroma quoyanum* angewiesen. Diese Sphaeromiden besiedeln das Eu- und obere Sublitoral exponierter Küsten, wo Janiroiden normalerweise der Wasserbewegung nicht trotzen können. *Iais californica* hält sich an den Maxillipeden, zwischen den letzten Pereopoden, in jedem Fall bevorzugt auf der Ventralseite des Wirtes, oft auch zwischen den Pleopoden auf. Begegnen sich zwei Sphaeromiden, können die winzigen *Iais* ihren Wirt wechseln. Ernähren soll sich dieser Kommensale von Detritus. Von der geringen Körpergröße abgesehen sind keine morphologischen Anpassungen nachgewiesen worden. *Iais aquilei* lebt solitär auf St. Helena 400 Meter über dem Meeresspiegel. Coineau (1977) beobachtete, daß hier die Männchen Mancastadien an Stelle reifer Weibchen auf der Ventralseite tragen.

6.2.2 Ernährung

Die meisten Asellota sind wahrscheinlich potentiell omnivor, in ihrer natürlichen Umgebung jedoch von wenigen verfügbaren Nahrungsquellen abhängig. *Asellus aquaticus* frißt in Teichen *Elodea canadensis* und *Oedogonium* und gedeiht dabei gut, kann im Experiment auf "Bakterienkulturen" (Marcus et al. 1978) gehalten werden. Auch werden Faeces von Artgenossen, welches Eichenlaub und Pilze (z.B. *Saprolegnia*) nicht verschmäht. In vielen Bächen ist wahrscheinlich Laub die Hauptnahrung. *Proasellus cavaticus* und *Caecidotea recurvata* können mit Ulmenblättern und altem Holz als Nahrung gezüchtet werden (Husson & Daum 1955,

Magniez 1981), *Mancasellus macrourus* frisst zersetzte Ulmenblätter und Gras (Markus 1930). Die meisten Stenasellidae dagegen scheinen räuberisch zu leben, sind jedoch "saprophages par nécessité" (Racovitza 1950). So wurde *Mexistenasellus* an Exkrementen von Fledermäusen gefunden (Magniez 1972). *Stenasellus virei* frisst Copepoden, Oligochaeten, Daphnien, Chironomiden, *Asellus aquaticus*, Amphipoden. Kannibalismus kommt ebenfalls vor, es werden aber auch Pflanzen und Holz aufgenommen (Magniez 1973, 1976).

Von den marinen Arten wurde bereits die kommensalische Gattung *Iais* erwähnt, deren Arten möglicherweise Detritus und kleine Algen fressen. Es liegen außerdem einige interessante Angaben zum Mageninhalt von Tiefseeasseln vor: Arten von *Eurycope* enthielten Reste von Protozoen (?), Crustaceenteile, Coccolithen, Foraminiferen. In *Acanthaspidia* fand man Nematozysten, in *Haploniscus* Schlick, Foraminiferen, Nematozysten, Diatomeen (Menzies 1956a, 1962a). Die meisten Tiefseeasseln scheinen Pflanzenmaterial (Wolff 1979), Detritus und, falls verfügbar, Nahrung animalischer Herkunft aufzunehmen. Wenige Arten sind spezialisiert (Wolff 1962): *Storothyngura chelata* sucht offenbar Hydrozoen, *Bathyopsurus nybelini* lebt von *Sargassum*. Pelagische Arten der Gattung *Munneurycope* fressen Phyto- und Zooplankton (Crustaceen). *Janirella* enthielt Copepodenteile und Borsten von Polychaeten (Menzies 1962c).

6.2.3 Fortpflanzung

Die Asellota sind durchweg getrenntgeschlechtlich, es gibt nur wenig Hinweise auf Hermaphroditismus (Wolff 1962), der nicht gesetzmäßig zum Fortpflanzungszyklus der Asellota gehört.

Bei den Asellota sind einige für die Fortpflanzung wichtige Strukturen von großer taxonomischer Bedeutung (s. 6.3). Die Evolution des männlichen Kopulationsapparates der Janiroidea läßt sich in groben Schritten rekonstruieren, im weiblichen Geschlecht weisen die "höheren Janiroidea" neben dem Ooporus eine besondere Vagina auf (vgl. Wilson 1986b, 1987). Beide Strukturen, sowie in einigen Fällen auch modifizierte männliche Pereopoden, die als Klammerorgane dienen, sind ein mit dem Kopulationsverhalten verknüpfter Merkmalkomplex, dessen Evolution noch nicht im Detail verstanden wird.

Bei den Aselloidea besteht der männliche Kopulationsapparat aus zwei langen Genitalpapillen, die dem caudalen Rand des 7. Pereomers entspringen, und dem zweiten Pleopodenpaar. Das erste Pleopodenpaar ist einästig und klein, verdeckt in Ruhestellung teilweise das folgende Paar. Die zweiten Pleopoden haben einen kräftigen, langen Sympoditen, der Endopodit ist so kurz wie der Exopodit (Abb. 31) und besteht aus einem voluminösen Glied, das einen Hohlraum, die Samentasche, enthält. Der Eingang in die Samentasche ist ein breiter Schlitz.

Asellus aquaticus bildet wie viele Isopoden eine Präkopula, bei der das Männchen auf seiner Ventralseite das Weibchen festhält. Hierzu ergreift das Männchen mit dem sexualdimorphen vierten Pereopoden den Partner zwischen dem zweiten und dritten Pereomer (van Emden 1922). Gemäß Uchida (1931) ist nach Amputation des 4. Pereopodenpaares des Männchens eine Kopula nicht mehr möglich. Die weibliche Geschlechtsöffnung entsteht erst im Moment der Parturialhäutung, die Begattung beginnt sofort nach dem Abstreifen der hinteren Exuvie des Weibchens. Nach der Begattung erfolgt die vordere Häutung, wodurch das Marsupium vervollständigt wird. Weibchen, die ohne Anwesenheit von Männchen die Parturialhäutung abschließen, können nicht nachträglich begattet werden (Maercks 1930).

Maercks (1930) beschreibt ausführlich die Kopula von *Asellus aquaticus*. Wesentliche Elemente der Verhaltensweisen seien kurz geschildert:

Durch Abspreizen berühren die vorderen Pleopoden des Männchens die Genitalpapillen, welche abgehoben werden und median zwischen den ersten Pleopoden auf die Ventralseite der zweiten Pleopoden rutschen. Bei schneller Bewegung der Pleopoden wird von den Genitalpapillen Sperma in die Säckchen der Endopodite der zweiten Pleopoden übertragen, es wird jeweils nur ein Endopodit gefüllt. Sodann kann die Spermaübertragung erfolgen. Anders als bei den meisten der übrigen Isopoden biegt das Männchen nicht den Hinterkörper unter das Weibchen, sondern die Kopula erfolgt von der Seite her, indem das Männchen mit dem linken Gonopoden die rechte Spermatheka des Weibchens füllt. Das Weibchen hilft und führt mit den langen Antennen das Gonopodium in den Spalt zwischen den Pereomeren 4 und 5. Hierzu muß der Endopodit des zweiten Pleopoden nach außen gedreht und mit dem Exopoditen in dieser Lage gehalten werden. Unter

Schwingungen des ersten Pleopoden und durch Pressen des Gonopodiums zwischen weiblichem Körper und dem Exopoditen wird das Spermasäckchen entleert. Nach erneuter Füllung eines Gonopodiums kann die nächste Spermaübertragung folgen, wobei linker und rechter Ooporus abwechselnd bis zu 60 mal begattet werden. Noch während der Begattung wird Sperma peristaltisch aus den Receptacula in die Ovarien gepumpt.

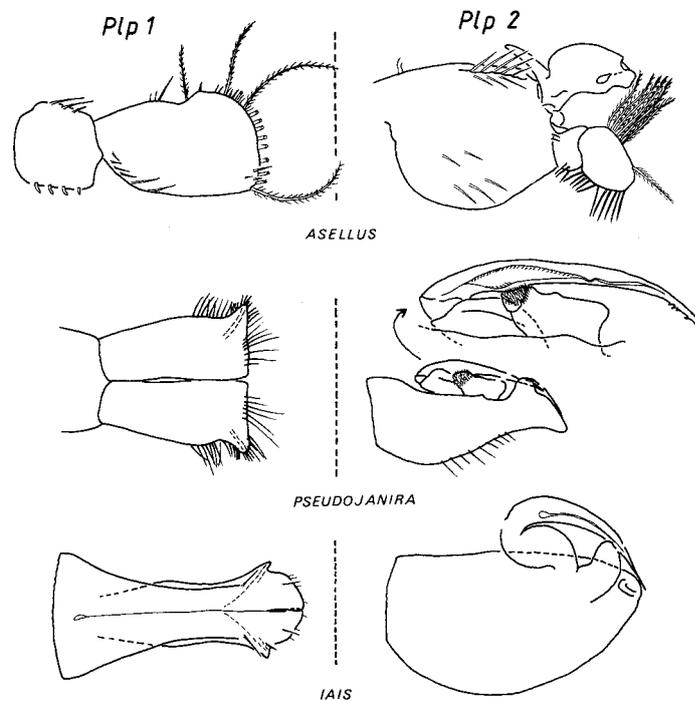


Abb. 31. Vergleich der ersten beiden männlichen Pleopoden bei verschiedenen Asellota: *Asellus aquaticus* (Asellidae; n. Racovitza 1919); *Pseudojanira stenetrioides* (Pseudojaniridae; n. Wilson 1986a); *Iais aquilei* ("Janiridae"; n. Coineau 1977).

Sehr ähnlich scheint nach den Schilderungen von Markus (1930) die Kopula von *Mancasellus macrourus* zu verlaufen.

Angaben über Form und Größe der Spermatozoen findet man bei Maercks (1930) nicht. Nach Sars (1867) handelt es sich jedoch um typische Isopodenspermien mit langem Filament, die in der männlichen Gonade in Bündeln anzutreffen sind. Es fällt schwer vorzustellen, wie derartige lange, faserartige Spermatozoen (vgl. Abb. S.100 in Hessler 1970) mit dem Gonopodium von *Asellus* transportiert werden. Ein Füllvorgang des Spermasäckchens, wie man ihn mit einer Flüssigkeit durchführen kann, ist sicherlich nicht realisierbar. Aus diesem Grund bedarf es weiterer Nachforschungen.

Veuille (1978 a,b) beschreibt die Kopulationsorgane und die Kopula bei *Jaera*. Hier reitet das Männchen ebenfalls auf dem Weibchen, den Cephalothorax allerdings zum weiblichen Pleotelson gerichtet. Das Weibchen wird wie bei *Asellus* von dorsal besamt, wobei jeweils nur ein Gonopodium in die benachbarte weibliche Geschlechtsöffnung geführt wird. Hierbei wird das erste Pleopodenpaar des Männchens sowie der der weiblichen Geschlechtsöffnung benachbarte zweite Pleopod im rechten Winkel abgespreizt und in den Spalt zwischen den weiblichen Pereomeren 4 und 5 geführt, wo bei *Jaera* das weibliche Kutikularorgan (sekundäre Vagina) liegt (vgl. Veuille 1978b). Die schlanke Spitze des Gonopodiums, geführt in distalen Rinnen des ersten Pleopodenpaares (Veuille 1978a: Abb.2 S. 302) und durch den mit kräftigen Muskeln versorgten Exopoditen des zweiten Pleopodenpaares gehalten, wird offenbar in das Kutikularorgan gesteckt. Es kann jetzt zur direkten Spermaübertragung kommen, ohne daß wie bei *Asellus* die Kopulation durch das Auffüllen des Gonopodiums unterbrochen werden muß. Dies wird durch die besondere Konstruktion der ersten beiden Pleopodenpaare des

Männchens möglich: Die zweiten Pleopoden sind eng an das schmale erste Pleopodenpaar angelegt, der Endopodit (Gonopodium) liegt derart, daß die Spitze in der Führungsrinne des ersten Pleopoden eingebettet ist. Das erste Pleopodenpaar ist medial verwachsen, an Stelle der Naht verbleibt eine tiefe Rinne, die an beiden Enden offen ist. Das distale Glied des Gonopodiums hat ebenfalls eine Rinne, die der Länge nach verschlossen ist, proximal jedoch eine weite, distal eine feine Öffnung aufweist. Die proximale Öffnung liegt nun in der Nähe der Rinne des ersten Pleopodenpaares, so daß im abgespreizten Zustand Sperma direkt von den Genitalpapillen über die ventrale Rinne des ersten Pleopodenpaares in das distale Glied des Gonopodiums gepumpt werden kann. Von hier gleiten die Bündel von Spermatozoen direkt in das weibliche Kutikularorgan.

Die Entwicklung des Kopulationsapparates der Janiroidea, wie sie Wilson (1987) beschreibt, mag vor allem durch die einfachere Spermaübertragung ein Selektionsvorteil sein und in marinen Biotopen zur Dominanz dieser spezialisierteren Asellota geführt haben. Warum bei den Asellota der (weitgehend unbekannte) Kopulationsmechanismus der übrigen Isopoden, deren Männchen ein einfaches Stilett (appendix masculina) am zweiten Pleopoden tragen und alle 5 Pleopodenpaare ursprünglich blattförmig und für Respiration und Fortbewegung verfügbar haben, aufgegeben worden ist, ist ein Rätsel.

6.3 Die Verwandtschaft der Überfamilien der Asellota

Mit der Auflösung der Unterordnung **Microcerberidea**, die als verzweigte Familie der Aselloidea erkannt wurde, hat Wägele (1983c) auch einen Stammbaum für die Überfamilien der Asellota vorgestellt (Abb. 4 in Wägele 1983c). Dieser enthält zwei große Entwicklungslinien, von denen eine zu den marinen **Janiroidea**, die andere zu den limnischen **Aselloidea** führt. Da an der Basis beider Linien die Morphologie der Tiere sehr ähnlich ist, galt als wichtigstes Indiz für die frühe Aufspaltung die gegensätzliche Ausprägung operkularer Pleopoden, nämlich in der "aselloiden" Linie durch den Exopoditen des dritten Pleopodenpaares, in der "janiroiden" Linie durch die sexualdimorphen, eine funktionelle Einheit bildenden Pleopoden 1 und 2 des Männchens bzw. die verwachsenen operkuliformen zweiten Pleopoden des Weibchens. Daß dieser Unterschied funktionelle Gründe hat, die Janiroidea nämlich eine schnellere Spermaübertragung entwickelt haben, wurde im vorhergehenden Abschnitt erläutert.

Problematisch ist die Stellung der Stenetrioidea, deren zweite Pleopoden beim Weibchen verwachsen, jedoch kurz sind, während die dritten Pleopoden operkuliform sind, weshalb diese Gruppe durch Wägele (1983c) zu der aselloiden Linie gerechnet wurde. Einen unerwarteten Fortschritt in dieser Frage verdanken wir der Entdeckung der Calabozoida (Van Lieshout 1983), die viele bei den Asellota nicht vorhandene Plesiomorphien erhalten haben, und der Nachbeschreibung der Pleopoden von *Pseudojanira* Barnard, 1925 und *Notasellus* Pfeffer, 1887 (jüngeres Synonym von *Iathrippa* Bovallius, 1886), die den urtümlichen Janiroidea nahestehen (Wilson 1986a, 1987). Dadurch kann nachgewiesen werden, daß schon an der Basis der Asellota das dritte Pleopodenpaar einen großen Exopoditen hat und auch noch bei den Janiroidea in unveränderter Form vorkommt.

Wilson (1987) faßt nach einer Analyse des männlichen Kopulationsapparates die bisherigen Ergebnisse in einem Dendrogramm zusammen, in dem die Stenetrioidea der janiroiden Linie angehören, und zwar als Schwestergruppe des aus Pseudojaniridae und Janiroidea bestehenden Monophylums, wobei zugleich die Gnathostenetroidoidea und Protojaniroidea eine monophyletische Gruppe bilden sollen (ein Vorschlag, der auch von Fresi et al. 1980 publiziert wurde). Dabei treten jedoch einige Unstimmigkeiten auf:

- a) Das Schwestergruppenverhältnis Gnathostenetroidoidea/ Protojaniroidea wird mit der Vergrößerung des männlichen ersten Pleopoden begründet. Dieses Merkmal ist auch für die meisten Janiroidea charakteristisch und daher von geringem Gewicht. Die Unterschiede im Bau des zweiten männlichen Pleopoden werden dabei nicht berücksichtigt. Bei den Protojaniroidea ist diese Extremität schon wie bei *Pseudojanira* konstruiert (Sympodit verbreitert, Rami mediad inserierend, Spermientasche des Endopoditen rohrförmig).
- b) Als Synapomorphie der Stenetrioidea und Pseudojaniridae + Janiroidea führt Wilson die Verwachsung der beiden Glieder des Exopoditen am zweiten männlichen Pleopoden sowie die Präsenz des Rostrums an.

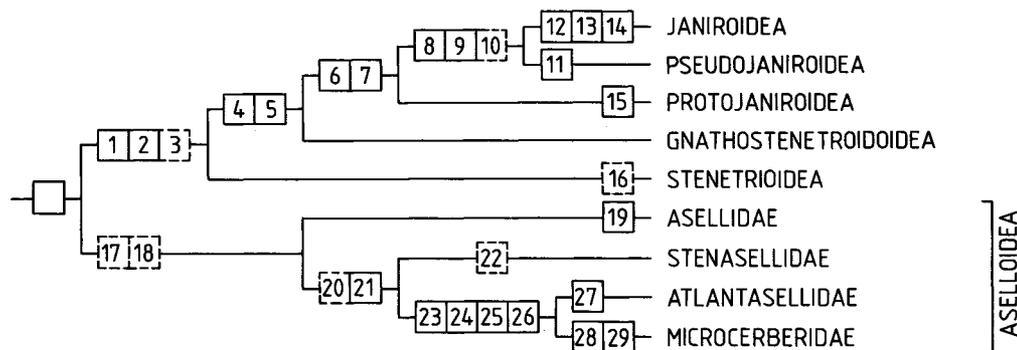


Abb. 32. Die Überfamilien der Asellota. Das leere Kästchen steht für die Synapomorphien der Asellota.

- 1: Beide 1. Pleopoden des Männchens basal verwachsen
[1. Pleopoden nicht verwachsen]
- 2: Beide 2. Pleopoden des Weibchens basal verwachsen
[2. Pleopoden nicht verwachsen]
- 3: (Pleopod 5 einästig) [Pleopod 5 mit 2 Rami]
- 4: Pleopod 1 des Männchens verlängert, mindestens 2/3 der Länge des 3. Pleopoden erreichend
[Pleopod 1 des Männchens klein]
- 5: Pleopod 2 des Weibchens vergrößert
[Pleopod 2 des Weibchens klein, höchstens halb so lang wie Pleopod 3]
- 6: Exo- und Endopodit des 2. Pleopoden des Männchens nicht apikal am Sympoditen, sondern medial inserierend, Exopodit hakenförmig, Sympodit vergrößert, zusammen mit Pleopod 1 ein Operkulum bildend [Exo- und Endopodit terminal am Sympoditen inserierend, Sympodit nicht operkulat]
- 7: Endopodit des 2. männlichen Pleopoden distal schmaler werdend, leicht gebogen [distaler Teil des Endopoditen gerade, distal nicht schmaler]
- 8: 1. Pleopod des Männchens mit distolateralen Führungsrinnen für das Gonopodium [Führungsrinnen fehlen]
- 9: Endopodit des 2. männlichen Pleopoden (Gonopodium) distal schmal, nadelförmig, mit medialer Spermarinne [Gonopodium distal stumpf, ohne Spermarinne]
- 10: (Exopodit des 2. männlichen Pleopoden eingliedrig, kurz) [Exopodit zweigliedrig]
- 11: Sympodit des 2. männlichen Pleopoden distal verbreitert, mit apikaler Rinne, in der die Spitze des Endopoditen geführt wird
[Sympodit ohne Führungsrinne]
- 12: Mediale Verwachsungsnäht der 1. männlichen Pleopoden eine Spermarinne bildend [mediale Verwachsungsnäht bildet keine Spermarinne]
- 13: Spermarinne im Endopoditen des 2. männlichen Pleopoden zu Rohr verwachsen, an beiden Enden offen [Rinne nicht zu Rohr verwachsen]
- 14: Carpus des 1. Pereopoden verlängert, an Subchelabildung beteiligt [Carpus des 1. Pereopoden kurz, dreieckig]
- 15: Exopodit des 2. männlichen Pleopoden schmal, leicht gebogen
[Exopodit nicht so schmal, nicht gebogen]
- 16: (Exopodit des 2. männlichen Pleopoden eingliedrig)
[Exopodit zweigliedrig]
- 17: (Physiologische Anpassungen an das Leben im Süßwasser)
[marine Lebensweise]
- 18: (Exopodit der 2. Antenne reduziert) [Exopodit primär als kleine Schuppe vorhanden]
- 19: Endopodit des 2. männlichen Pleopoden (Gonopodium) nicht geknickt, breit, mit basalem, langem Haken [Gonopodium geknickt, ohne basalem Haken]
- 20: (Augen reduziert, hypogäische Lebensweise) [Augen vorhanden, epigäische Lebensweise]
- 21: Greifkante des 1. Pereopoden bei juvenilen Stadien basal mit 1-2 distal ragenden großen Dornen, weiter distal mit 1-2 einfachen Borsten und anschließend proximad ragende Dornen, deren dem Dactylus zugewandte Kante gesägt ist [Greifkante bei juvenilen Stadien nicht mit 2 unterschiedlich ausgerichteten Dornentypen]
- 22: (Maxilliped ohne Epipodit) [Epipodit vorhanden]
- 23: Tiere verzweigt, in Dorsalansicht nur die Coxae der Pereopoden 1-3 sichtbar [Tiere nicht verzweigt, Coxae 2-7 gleichartig]
- 24: Pars molaris schmal, spitz; Borstenreihe unter der lacinia mit nur maximal 3 Borsten [pars molaris ohne Mahlfäche, stumpf, Borstenreihe mit mehr als 3 Borsten]
- 25: Alle Pleopoden verkleinert; 1. Pleopoden des Männchens basal verwachsen, Pleopod 2 des Weibchens fehlend, Pleopod 3 des Weibchens einästig, Pleopod 5 sehr kurz, einästig
[Pleopoden nicht verkleinert, 1. Pleopod des Männchens nicht verwachsen, 2. Pleopod des Weibchens vorhanden, 3. Pleopod des Weibchens mit 2 Rami, Pleopod 5 mit 2 Rami]

- 26: Chaetotaxie des 1. Pereopoden im Adultstadium wie beim Mancastadium der Stenasellidae (s. M. 21) [Propodus des 1. Pereopoden beim Adultus mit mehr Dornen als beim Mancastadium der Stenasellidae, d.h. mit mehr als 3-4 Dornen]
 27: Uropoden sehr kurz [Uropoden nicht verkürzt]
 28: Körper sehr schlank, wurmförmig [Körperumriß oval, nicht wurmförmig]
 29: Pleopod 5 fehlend [Pleopod 5 vorhanden]

Verglichen mit den Unterschieden, die zwischen beiden Gruppen bestehen (vgl. Dendrogramm Abb. 32), haben diese Merkmale keine Aussagekraft. Das kleine Rostrum der Isopoden variiert oft in der Größe, die Verwachsung der Exopoditglieder erfordert keine große Zahl von Mutationen, welche die Wahrscheinlichkeit einer Konvergenz reduzieren könnten.

Unter Berücksichtigung der von Wilson (1986b, 1987) beschriebenen Merkmale ist das Dendrogramm der Überfamilien neu entworfen worden (Abb. 32). Es unterscheidet sich von dem ersten Vorschlag (Wägele 1983c) dadurch, daß die Stenetrioidea an der Basis der janiroiden Linie stehen. Damit entspricht der Stammbaum dem (nicht begründeten) Vorschlag von Kussakin (1973: Fig. 6).

Schwierigkeiten bereitet jetzt das Auffinden einer Synapomorphie für die Aselloidea. Diese Familiengruppe ist durch Sympleiomorphien charakterisiert (Pleopod 3 operkuliform, Pleopod 1 beim Männchen klein, Pleopod 2 beim Weibchen nicht verwachsen, Pleopod 5 zweiästig, Pleomere 1 und 2 relativ lang). Als wenig gewichtige Apomorphien kämen die physiologische Anpassungen an das Leben in Süßwasser und die Reduktion der Antennenschuppe (Fresi et al. 1980) in Betracht (M. 17 und 18 in Abb. 32). Süßwasserarten gibt es auch in der janiroiden Linie. Geht man von einer limnischen Herkunft der Asellota aus (vgl. Kapitel 5, 13), entfällt auch Merkmal 17.

Bemerkenswert ist die Erkenntnis, daß die Subchela am ersten Pereopodenpaar bei den Janiroidea reduziert wird (Wilson 1987), zunächst ein schlankes Laufbein entsteht und der Carpus länger ist als bei den übrigen Asellota (M. 14 in Abb. 32), schließlich bei vielen Janiroidea eine neue Subchela zwischen Carpus und Propodus entsteht (Wilson 1987). Diese Entwicklungsreihe erlaubt es, die munnoiden Janiroidea (vgl. 6.4.1 und 6.5) als früh abgespaltene Familiengruppe einzuschätzen, da hier der Carpus noch kurz ist und innerhalb der Familiengruppe teils carpo-, teils propodosubchelate Pereopoden entstehen, die Gelenke zwischen Carpus, Propodus und Dactylus also gleichermaßen noch flexibel sind.

6.4 Die Evolution der Janiroidea

Im folgenden werden erstmalig die Argumente zusammengefaßt, die nach derzeitigem Kenntnisstand die postulierten Verwandtschaftsverhältnisse der Familien und Gattungen innerhalb der Janiroidea begründen. Kussakin (1973) und Fresi et al. (1980) veröffentlichten Vorstellungen über die Beziehungen der Familien zueinander, jedoch ohne Begründungen für die Schwestergruppenverhältnisse. Erst Wilson (1986a,b, 1987, im Druck) diskutiert Merkmale, die als konstitutiv für Familiengruppen innerhalb der Janiroidea gelten könnten.

Die nachfolgenden Argumentationsschemata sind als Arbeitshypothesen für künftige Untersuchungen aufzufassen. Die Qualität der bisherigen taxonomischen Arbeiten ist, wie bei anderen Isopodengruppen auch, nicht ausreichend, um einen Vergleich auch nur der wichtigsten Merkmale bei allen Gattungen zu erlauben. Es wird versucht, in objektiver Weise alle sinnvollen Alternativen der Deutung der Merkmale zu berücksichtigen, es sind derzeit nur für wenige der postulierten Monophyla Autapomorphien bekannt, deren mehrfaches, konvergentes Auftreten als unwahrscheinlich gelten kann. Es kann daher in vielen Fällen kein dichotomes Dendrogramm vorgestellt werden.

6.4.1 Die Verwandtschaft der Familien Munnidae, Pleurocopidae, Dendrotonidae, Haplomunnidae, Paramunnidae und Abyssianiridae

Der Habitus sehr vieler Gattungen der Janiroidea ähnelt dem der Gattung *Munna* Kröyer, 1839. Nach Wilson (1987) sind diese Taxa nicht näher miteinander verwandt und auf verschiedene Familien verteilt. Im folgenden wird untersucht, ob der "munnoide Habitus" auf einen gemeinsamen Ursprung der betroffenen Familien deuten kann und wie die Taxa miteinander verwandt sein könnten.

Zum munnoiden Habitus (Abb. 33) gehört ein ovaler Körperumriß, bei dem die mittleren Pereomere etwas breiter sind als die vorderen oder hinteren Segmente, der Cephalothorax ist breiter als lang, die Augen sind lateral vorgewölbt und oft deutlich gestielt, die Pereomere 5 bis 7 sind nicht nur schmaler sondern auch kürzer als die vorderen Pereomere, das Pleotelson ist dorsal konvex gewölbt, am Ansatz etwas schmaler und distal abgerundet, in Aufsicht oft spindelförmig.

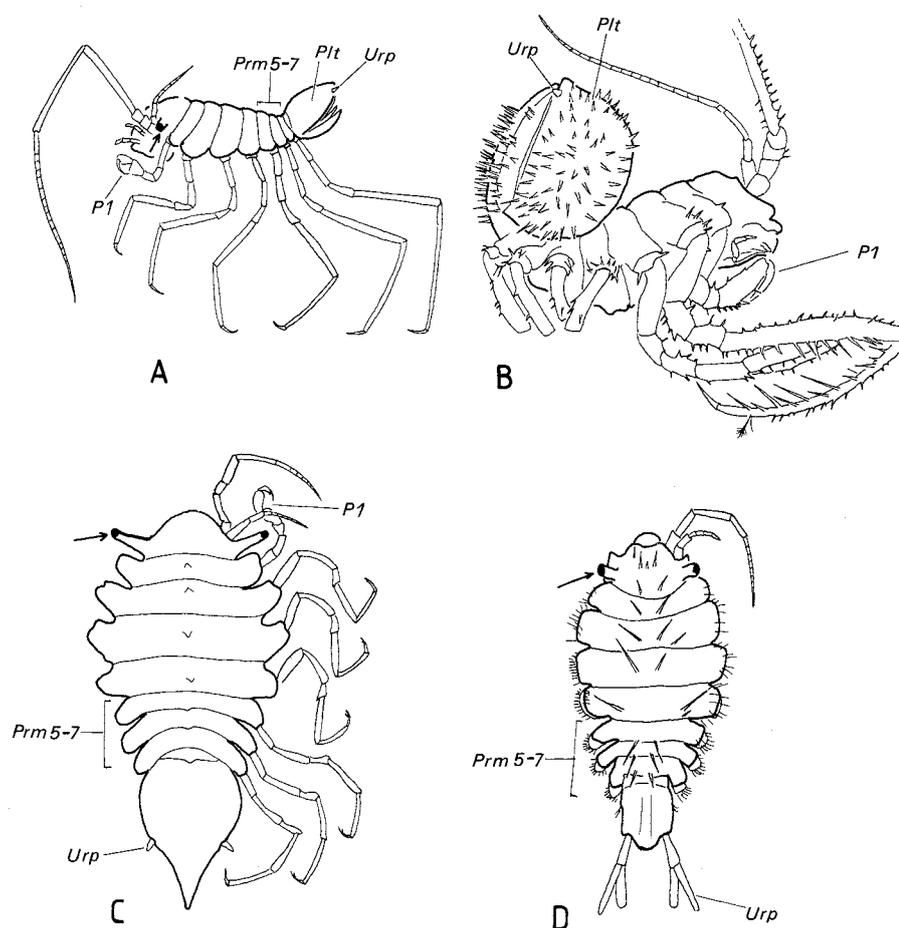


Abb. 33 . Der munnoide Habitus. A: *Munna* (Munnidae; n. Sars 1899). B: *Thylakogaster* (Haplomunnidae; n. Wilson & Hessler 1974). C: *Notoxenus* (Paramunnidae; n. Hodgson 1910). D: *Santia* (Pleurocopidae; n. Amar & Roman 1973). Die Pfeile weisen auf die Stielaugen hin.

Dieser Habitus erfährt zahlreiche Variationen und es fällt schwer, die Merkmale einer hypothetischen munnoiden Stammart zusammenzustellen. Einige Merkmale können jedoch als Synapomorphien angesehen werden, die die Monophylie der Gruppe belegen:

- Die Uropoden inserieren *posterolateral* (und nicht *posteroventral* neben dem Anus, wie bei den urtümlicheren Asellota). Die Insertionsstelle wandert z.T. sogar auf die Dorsalseite des Pleotelsons.

- Die Augen sitzen lateral auf Vorwölbungen des Cephalothorax. Diese Augenstiele sind kurz und unbeweglich.
- Das erste Pereopodenpaar ist kürzer als die übrigen, schlanken Laufbeine (Apomorphie). Eine kräftige Subchela ist vorhanden, wobei ursprünglich der Carpus noch in plesiomorpher Weise kurz ist, sowohl der Carpus als auch der Propodus mit Dornen bewehrt sind. Carpus und Propodus sowie Propodus und Dactylus sind gegeneinander beweglich. Die Beweglichkeit des erstgenannten Gelenkes ist eine Neuheit, die an der Basis der Janiroidea erstmalig auftritt, die Beweglichkeit des Dactylus ist eine Sympleiomorphie der munnoiden Familien.

Das erste Pereopodenpaar zeigt innerhalb der Familien verschiedene Entwicklungstendenzen. Da ursprünglich Carpus, Propodus und Dactylus gegeneinander beweglich sind, wobei kräftige, spitze Dornen sowohl am Carpus als auch am Propodus vorhanden sind, verwundert es nicht, daß kräftige Subchelen entstehen können, die entweder carpo- oder propodusubchelat zu nennen sind, je nachdem, welches Podomergelenk die größere Bedeutung gewinnt. Typische propodosubchelate erste Pereopoden finden sich bei *Antennulosignum* und *Pleurosignum* (Paramunnidae), carposubchelat sind sie u.a. bei den Hapломunnidae. In der Gattung *Munna* hat nur das Männchen einen kräftigen, ventral vorragenden Carpus, der fast zur Bildung einer Euchela vergrößert sein kann, während die Weibchen eher einen propodosubchelaten ersten Pereopoden aufweisen.

Der Maxilliped hat oft einen ungewöhnlich breiten Enditen und einen schmalen Palpus, u.a. bei allen Pleurocopidae und Hapломunnidae. Bei einigen Paramunnidae jedoch scheint der Endit eine normale Größe zu haben. Um dieses Merkmal zur Charakterisierung von munnoiden Taxa verwenden zu können, muß seine morphometrische Variation genauer bekannt sein.

Es werden im folgenden drei verschiedene Dendrogramme vorgestellt, die Elemente der in der Literatur postulierten Verwandtschaftsverhältnisse enthalten.

Das erste Dendrogramm der Familien (Abb. 34) impliziert mehrere Konvergenzen, enthält jedoch Wilsons (1987) postuliertes Schwestergruppenverhältnis Munnidae/ Pleurocopidae an Stelle der Gruppierung Munnidae/ Paramunnidae, die bisher in der Literatur üblich war (s.u.). In dieser Konstellation ist die wichtigste Apomorphie die Verlängerung der Pleopoden zur Bedeckung des Anus (M. 1 in Abb. 34). Dieses Merkmal tritt innerhalb der Janiroidea auch bei anderen Familien auf (Janirellidae, Acanthaspididae), Konvergenzen sind möglich. Bei den meisten Janiroidea ist jedoch der Anus nicht bedeckt. Die Apomorphie eignet sich besonders zur Unterscheidung der einander im Habitus ähnlichen Familien Munnidae und Paramunnidae (Wilson, mündliche Mitteilung).

Bei den Munnidae und Pleurocopidae ist der Anus nicht bedeckt. Die Arten beider Familien haben einen typischen munnoiden Habitus, eine nähere Verwandtschaft wird von Wilson (1987) angenommen. Als Indizien dafür kann die relativ kurze Antennulageißel (M. 2) in Kombination mit der Tendenz, den Sympoditen des männlichen zweiten Pleopoden distal zu verlängern, angeführt werden, gewichtige Synapomorphien sind jedoch nicht bekannt.

Die **Munnidae** Sars, 1897 enthalten zur Zeit die Gattungen *Astrurus* Beddard, 1886 und *Echinomunna* Vanhöffen, 1914, die eine andere Körperform als die übrigen Gattungen haben und einer Revision bedürfen, sowie *Munna* Kröyer, 1839, *Uromunna* Menzies, 1962 und *Zoromunna* Menzies & George, 1972. Als Autapomorphie der Familie gilt die Reduktion des Sympoditen der Uropoden (M. 3), d.h. die Uropodenäste inserieren direkt auf dem posterolateralen Rand des Pleotelsons. Dieses Merkmal findet sich auch bei den Paramunnidae, die einen bedeckten Anus aufweisen (s.o.) und wird im zweiten Dendrogramm (s.u.) als nur einmal entstandene Apomorphie gewertet. Bei den Hapломunnidae sind die Uropoden ebenfalls sehr kurz, jedoch einästig und z.T. mit nachweisbarem Sympoditen ausgestattet (*Munella*; vgl. Wilson 1976).

Die **Pleurocopidae** Fresi & Schiecke, 1972 sind im Habitus sehr heterogen. *Prethura* Kensley, 1982 und *Kuphomunna* Barnard, 1914 sind bisher nur flüchtig beschrieben worden. Die Gattung *Santia* Sivertsen & Holthuis, 1980 (vormals *Antias* Richardson, 1906) enthält ebenfalls viele nur ungenügend beschriebene Arten. Typusgattung der Familie ist *Pleurocope* Walker, 1901. Als Synapomorphie kann die Reduktion des Mandibelpalpus (M. 4) angeführt werden. Der Basipodit des Maxillipeden ist stets sehr breit, der Palpus schmal. Der Maxilliped der Hapломunnidae, insbesondere bei *Thylakogaster*, sieht sehr ähnlich aus. Die

Antennula hat nur 2-3 Geißelglieder, die Uropoden sind bei *Pleurocope* und *Santia* im Gegensatz zu den meisten Gattungen der munnoiden Gruppe lang (ähnlich nur bei den Dendrotionidae).

Die übrigen Familien haben einen bedeckten Anus (M. 1 in Abb. 34)). Ein weiteres Indiz für Monophylie könnte die Verkürzung der ventralen Klaue am ersten Pereopoden sein, bei den Pleurocopidae und den Munnidae sind beide terminalen Klauen etwa gleich lang.

Innerhalb der Familiengruppe mit bedecktem Anus sind zwei Entwicklungslinien zu unterscheiden: Die Paramunnidae haben einen den Munnidae sehr ähnlichen Habitus und leben ursprünglich wie diese in flachem Wasser, die Dendrotionidae und Haplomunnidae dagegen sind Tiefwasserformen mit dorsalen Dornen und reduzierten Augen. Diese letzteren werden als Schwestergruppen eingestuft, da sie stets einen langen Carpus am carpusubchelaten, ersten Pereopoden aufweisen (M.5), wobei die Reduktion der Augen (M. 6), die langen Laufbeine und die Bedornung Merkmale sind, die immer wieder bei Tiefseejaniroiden entstanden sind und daher wenig Gewicht haben. Es fällt aber auch auf, daß diese Familien noch sehr lange Antennengeißeln haben,

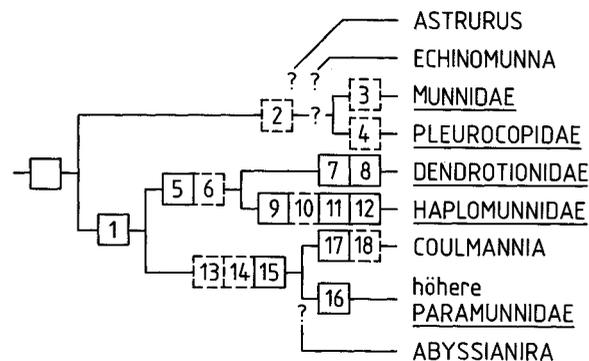


Abb.34 . Die munnoiden Familien: Dendrogramm mit dem Schwestergruppenverhältnis Munnidae/Pleurocopidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familiengruppe.

- 1: Anus von Pleopoden bedeckt [terminaler Anus nicht bedeckt]
- 2: (Antennula kurz, mit maximal 5 Geißelgliedern)
[Antennula mit mehr als 5 Gliedern]
- 3: (Sympodit der Uropoden reduziert, Exopodit sehr klein)
[Sympodit nicht reduziert, Rami etwa gleich lang]
- 4: (Mandibelpalpus sehr kurz, eingliedrig)
[Mandibelpalpus dreigliedrig, nicht verkleinert]
- 5: Carpus des 1. Pereopoden länger als breit, etwa so lang wie Propodus
[Carpus kurz, dreieckig]
- 6: (Augen klein, wenig pigmentiert) [Augen nicht rückgebildet]
- 7: Exopodit des 2. männlichen Pleopoden mit caudad ragendem Fortsatz [Fortsatz fehlt]
- 8: Uropodensympodit und beide Rami verlängert, V-förmig angeordnet [Uropoden nicht verlängert]
- 9: 1. Pereopod kräftig carposubchelat, Carpus breiter als Propodus [1. Pereopod propodosubchelat]
- 10: (Uropoden kurz, einästig) [Uropoden nicht verkürzt, zweiästig]
- 11: Pleotelson breit und gewölbt, dorsad gehalten
[Pleotelson nicht stark gewölbt oder verbreitert, caudad gerichtet]
- 12: Pereomer 7 sehr kurz [Pereomer 7 etwa so lang wie Pereomere 5 und 6]
- 13: (Uropodensympodit reduziert; Analogie zu M. 3)
[Sympodit nicht reduziert]
- 14: (Geißel der Antennula maximal dreigliedrig)
[Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 15: pars molaris apikal verbreitert [pars molaris zylindrisch, nicht apikal verbreitert]
- 16: Geißel der 2. Antenne mit maximal 7 Gliedern
[Geißel mit mehr als 7 Gliedern]
- 17: Körper dorsal stark gewölbt, kräftig chitinisiert, mit unpaaren dorsomedianen, dornartigen Fortsätzen
[Körper dorsal flach gewölbt]
- 18: (Mandibelpalpus reduziert) [Palpus vorhanden]

was als Symplesiomorphie gewertet werden kann. Die Grundglieder 5 und 6 der zweiten Antennen sind sehr lang, die ersten vier Glieder dagegen kurz, eine Anordnung, die auch bei anderen Familien häufig vorkommt.

Zu den **Dendrotionidae** Vanhöffen, 1914 gehören die Gattungen *Acanthomunna* Beddard, 1884, *Dendromunna* Menzies, 1962 und *Dendrotion* Sars, 1872. Obwohl die Bedornung sehr variiert, haben die Tiere einen ähnlichen Habitus: Die Pereomere 5 bis 7 sind nicht kürzer als die vorderen Peromere, jedoch deutlich weniger breit, die Uropoden sind lang, meist wie eine Astgabel geformt (M. 8). Eine einmalige Synapomorphie ist die Präsenz eines caudad ragenden Auswuchses des Exopoditen am männlichen zweiten Pleopoden (bei *Acanthomunna* sehr lang) (M. 7). *Acanthomunna* hat noch pigmentierte Ommatidien, die Augen sind gestielt.

Die **Haplomunnidae** Wilson, 1976 wirken wie eine *Munna* mit aufgeblähtem Pleotelson (M. 11 in Abb. 34), das wie bei vielen Arten der Gattung *Munna* dorsad gebogen getragen wird. Zu den Autapomorphien dieser Familie gehören weiter der kräftig carposubchelate erste Pereopod, wobei der Carpus breiter als der nicht bedornete Propodus ist (M. 9) und meist (nicht bei *Thylakogaster*) basal vorspringt. Die Uropoden sind kurz, einästig (M. 10), der Sympodit ist noch vorhanden, das Pereomer 7 ist sehr kurz und wird z.T. zusammen mit dem 7. Pereopoden völlig reduziert (bei *Munella* und *Abyssaranea*). In diese Familie gehören die Gattungen *Abyssaranea* Wilson & Hessler, 1979, *Haplomunna* Richardson, 1908, *Munella* Bonnier, 1896, und *Thylakogaster* Wilson & Hessler, 1974 (vgl. Wilson, 1976). Zur Charakterisierung der *Haplomunnidae* können noch folgende Merkmale aufgeführt werden: Augen fehlen stets, die hinteren Pereomere sind sehr verkürzt.

Wilson (1976) analysiert das Schwestergruppenverhältnis Haplomunnidae/ Dendrotionidae und gibt Merkmale an, um innerhalb der Haplomunnidae das Schwestergruppenverhältnis *Thylakogaster* + *Haplomunna*/ *Munella* + *Abyssaranea* zu begründen. Haplomunnidae und Dendrotionidae haben als Gemeinsamkeit eine erste Antenne, deren drittes und fünftes Glied länger als das vierte Glied sind. Diese Anordnung ist bei Isopoden häufig anzutreffen, das vierte Glied ist meist sehr kurz, trägt eine Fiederborste und ist als erstes Geißelglied zu homologisieren (Wägele 1983a).

Die **Paramunnidae** Vanhöffen, 1914 enthalten zahlreiche problematische, ungenügend beschriebene oder heterogene Gattungen (z.B. "*Paramunna*"), die Familie bedarf einer gründlichen Revision. Die Arten lassen jedoch Gemeinsamkeiten erkennen, die als Synapomorphien zu werten sind: Die Uropoden sehen wie bei *Munna* aus (M.13 in Abb. 34), der Exopodit ist jedoch meist größer und fehlt selten (bei *Austrogonium*); die Geißel der Antennula ist kurz, maximal dreigliedrig (M. 14) und die Mandibel hat eine charakteristische, distal verbreiterte pars molaris (M. 15). Die meisten Paramunnidae weisen zudem eine gleichartige, 7-gliedrige Geißel der zweiten Antenne auf, selten ist ein Glied reduziert (M.16). *Coulmannia* ist offenbar eine urtümlichere Gattung, deren Antennengeißel noch lang ist. *Coulmannia* weicht im Habitus durch die dorsale Aufwölbung der Pereomere (M. 17) von den übrigen Gattungen ab, das erste Beinpaar ist carposubchelate, der Mandibelpalpus fehlt (M. 18). Zwei weitere Merkmale der Familie, die in ähnlicher Weise zwar auch bei anderen Janiroidea vorkommen, jedoch selten so homogen in einer Familie verbreitet sind, müssen noch erwähnt werden: Das erste Pleopodenpaar des Männchens läuft distad der Führungsrinnen für die Gonopodien spitz zu, am zweiten männlichen Pleopoden inseriert der Exopodit (im Gegensatz zu den Pleurocopidae und vielen Munnidae) sehr weit distal am Sympoditen, z.T. sogar apikal. Augenstiele sind ursprünglich vorhanden, bei manchen Tiefseearten ohne Ommatidienpigment (z.B. bei *Neasellus*, *Notoxenoides*).

Die Familie setzt sich wie folgt zusammen (vgl. auch Wilson 1980): *Antennulosignum* Nordenstam, 1933, *Austrogonium* Menzies & George, 1972, *Austrosignum* Hodgson, 1910, *Bathygonium* Kussakin, 1984, *Coulmannia* Hodgson, 1910, *Munnogonium* George & Strömberg, 1968, *Neasellus* Beddard, 1886, *Notoxenoides* Menzies, 1962, *Notoxenus* Menzies, 1962, *Paramunna* Sars, 1866, *Pleurogonium* Sars, 1864, und *Pleurosignum* Vanhöffen, 1914.

Die Familie **Abyssianiridae** Menzies, 1956 besteht nur aus der Gattung *Abyssianira* Menzies, 1956. Diese entspricht in allen bekannten Merkmalen den "höheren Paramunnidae", die pars molaris der Mandibel ist auch distal etwas verbreitert, es könnte jedoch noch ein Uropodensympodit vorhanden sein (Menzies 1962b; Merkmal bedarf der Überprüfung).

Die oben beschriebene Hypothese zur Verwandtschaft der Familien stimmt in einem wesentlichen Punkt nicht mit der Auffassung Wilsons (1987) überein: Nach Wilson sind die Munnidae und Pleurocopidae die

urtümlichsten Janiroidea, die Paramunnidae dagegen höher entwickelt, die Dendrotionidae und Hapломunni-
dae gar zählen zu den "higher Janiroidea". Zwei Merkmale sind für die Einstufung der letzteren entscheidend:
Das weibliche Kutikularorgan und die Form des ersten Pereopoden. Die "höheren Janiroidea" nach Wilson
haben ein carposubchelates erstes Pereopodenpaar, Propodus und Dactylus sind kaum gegeneinander beweglich.
Dieses Merkmal ist jedoch vereinzelt auch bei den Paramunnidae anzutreffen, seine Entstehung aus einer
urtümlichen Pereopodenform, wie sie bei den Munnidae vorkommt, ist, wie bereits erläutert, kein einmaliger
und drastischer Vorgang.

Schwerwiegender ist die Wertung der Ausbildung des Kutikularorgans. Der von Wilson (1986b)
veröffentlichten Tabelle läßt sich entnehmen, daß die Mündung dieser ektodermalen Vagina bei den Asellidae,
Stenetriidae, Protojaniridae, Pseudojaniridae, Munnidae und Pleurocopidae ventral am Vorderrand des fünften
Pereomers liegt, bei den übrigen Janiroidea jedoch dorsal. Entscheidender als die Position ist die Tatsache, daß
bei dorsaler Lage das Kutikularorgan völlig vom Ooporus getrennt ist und nicht mehr im Ovidukt liegt. Das
Organ wurde meist bei unreifen Weibchen mit Oostegitenanlage untersucht, wo es besonders gut sichtbar ist.
Als Vertreter der Munnidae wurde *Munna antarctica* verwendet (Wilson, mündliche Mitteilung), wo das
Kutikularorgan weiter ventral als bei *Dendromunna* (Dendrotionidae) mündet. Von den Janiridae sind
Notasellus und *Jaera* untersucht worden (Wilson 1986b, McMurrich 1895, Veuille 1978a). Wilsons Schlußfolge-
rung impliziert eine konvergente Entstehung des munnoiden Habitus. Die gestielten Augen, kurzen und
kräftigen erste Pereopoden, die Form der Pereomere sind jedoch gewichtige Indizien für die Monophylie der
Gruppe, und es bedarf einer genaueren Überprüfung der Lage und Variabilität des Kutikularorgans bei weitaus
mehr Gattungen, um die Herkunft und Evolution dieser Struktur verstehen zu können. Histologische Befunde
fehlen bisher. Entstand der munnoiden Habitus nur einmal, dann muß die Form des weiblichen Genitaltraktes
sekundär dem urtümlichen Zustand ähnlich geworden sein. Hierfür könnte sprechen, daß bei *Munna* sowie bei
allen Janiroidea die dünnhäutige, ektodermale Spermatheka bisher nicht nachzuweisen war (Wilson 1986b),
während sie bei den untersuchten Aselloota mit urtümlicherem Kopulationsapparat (Aselloidea, Stenetrioidea,
Gnathostenetroidoidea) vorhanden ist.

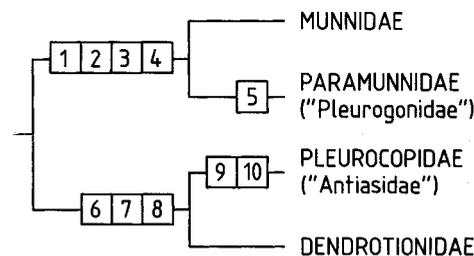


Abb. 35. Verwandtschaft munnoider Familien nach Angaben von Wolff

- 1: Oostegite werden mit einer Häutung vollständig angelegt
- 2: Uropodenrami sehr kurz
- 3: Uropodensympodit reduziert
- 4: 1. Antenne mit maximal 5 Geißelgliedern
- 5: Exopodit der 2. Antenne reduziert
- 6: Epipodit des Maxillipeden apikal spitz
- 7: Glieder 1-3 des Palpus des Maxillipeden schmal
- 8: 2. Antenne mit maximal 5 Grundgliedern
- 9: 1. Antenne mit maximal 3 Geißelgliedern
- 10: 2. Antenne mit nur 4 Grundgliedern

Wolff (1962) bietet eine ernst zu nehmende Alternative zum oben vorgestellten Dendrogramm (Abb. 35)
an. Dabei vereint er alle Arten mit munnoidem Habitus in der Familie Munnidae. Dieses ist durchaus eine
annehmbare Lösung, wenn man die Monophylie der Familie voraussetzt. Es hat sich jedoch in den vergangenen
Jahren die Praxis durchgesetzt, die von Wolff (1962) als Unterfamilien geführten Gattungsgruppen als Familien
zu behandeln. Die von Wolff (1962) aufgezählten Unterscheidungsmerkmale sind teilweise Apomorphien, sie

wurden bei neuer Wertung zu einem Dendrogramm (Abb. 35) zusammengefaßt. Während bei der ersten Version (Abb. 34) die Lage des Anus ausschlaggebend ist (M. 1, Abb. 34), basiert Wolffs Alternative (Abb. 35) auf der Form der Uropoden (M. 2,3, Abb. 35). Ein bedeutsames, wenig beachtetes Merkmal könnte auch die Anlage der Oostegite sein (M. 1, Abb. 35). Die Zahl der Grundglieder der 2. Antenne (M.8, M. 10 in Abb. 35) ist wahrscheinlich überall gleich, in der Literatur angegebene Variationen beruhen auf Problemen bei der Homologisierung der Glieder. Die Merkmale 4, 5 und 9 (Abb. 35) sind nicht sehr gewichtig (häufig konvergent), die Merkmale 6 und 7 können beim heutigen Kenntnisstand nicht mehr verwendet werden (viele Arten haben die Merkmale nicht, d.h. die Strukturen sind plesiomorph ausgebildet).

Im ersten Dendrogramm (Abb. 34) muß angenommen werden, daß die Reduktion der Uropodensympoditen zweimal konvergent entstanden ist, in der zweiten, Wolffs Auffassung illustrierenden Version, muß die Bedeckung des Anus durch Pleopoden bei den Paramunnidae und Dendrotionidae eine Konvergenz sein. Es bedarf weiterer Merkmale, um zu klären, welche Hypothese korrekt ist.

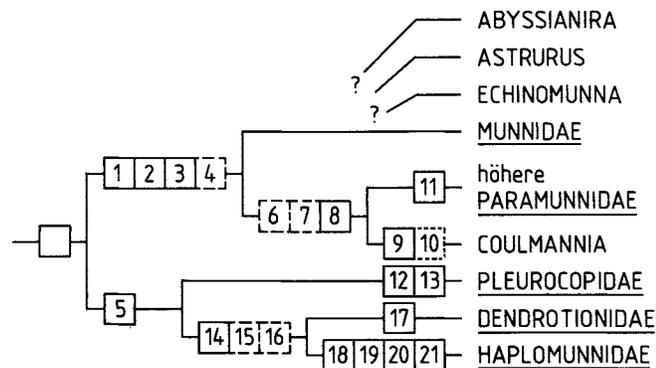


Abb. 36. Die munnoiden Familien: Dendrogramm mit dem Schwestergruppenverhältnis Munnidae/Paramunnidae.

- 1: Oostegite werden mit einer Häutung vollständig angelegt (n. Wolff 1962) [Oostegite entstehen schrittweise]
- 2: Uropodenrami stets sehr kurz, Pleotelsonspitze nicht überragend [Rami nicht verkürzt]
- 3: Uropodensympodit reduziert [Sympodit nicht verkürzt]
- 4: (Antennula mit maximal 5 Geißelgliedern)
[Antennula mit mehr als 5 Geißelgliedern]
- 5: Uropodenrami V-förmig angeordnet (dabei Sympodit nicht wesentlich kürzer als Rami) [Sympodit kürzer als Rami, Rami etwa parallel liegend]
- 6: (Anus von Pleopoden bedeckt) [Anus nicht bedeckt]
- 7: (Geißel der 1. Antenne maximal dreigliedrig) [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 8: pars molaris apikal verbreitert [pars molaris zylindrisch, nicht apikal verbreitert]
- 9: Körper dorsal stark gewölbt, kräftig chitinisiert, mit unpaaren dorsomedianen, dornenartigen Fortsätzen
[Körper dorsal glatt, nur flach gewölbt]
- 10: (Mandibelpalpus reduziert) [Palpus nicht reduziert]
- 11: Geißel der 2. Antenne mit maximal 7 Gliedern
[Geißel mit mehr als 7 Gliedern]
- 12: Mandibelpalpus sehr kurz, eingliedrig
[Palpus dreigliedrig, nicht verkürzt]
- 13: (1. Antenne mit maximal 3 Geißelgliedern)
[Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 14: Carpus des 1. Pereopoden länger als breit, etwa so lang wie Propodus [Carpus kurz, dreieckig oder trapezförmig]
- 15: (Augen klein, wenig pigmentiert) [Augen nicht rückgebildet]
- 16: (Anus von Pleopoden bedeckt) [Anus nicht bedeckt]
- 17: Exopodit des 2. männlichen Pleopoden mit caudad ragendem Fortsatz [Fortsatz fehlt]
- 18: Pereopod 1 kräftig carposubchelat, Carpus breiter als Propodus [Pereopod 1 propodosubchelat, Carpus schmaler als Propodus]
- 19: Uropoden kurz, einästig [Uropoden nicht verkürzt, mit 2 Rami]
- 20: Pleotelson sehr breit, dorsal gewölbt, in situ dorsad gehalten [Pleotelson nicht verbreitert, dorsal flach gewölbt, caudad gerichtet]
- 21: Pereomer 7 sehr kurz [Pereomer 7 etwa so lang wie Pereomere 5 und 6]

Das dritte Dendrogramm (Abb. 36) fußt auf Wolffs Hypothese, die Merkmale sind nach dem heutigen Kenntnisstand ergänzt. Nimmt man eine mehrfache Entstehung der Bedeckung des Anus durch Pleopoden an (das Merkmal tritt auch bei anderen Janiroidea auf), geraten die Haplomunnidae + Dendrotionidae und die Pleurocopidae in ein Schwestergruppenverhältnis. Es darf dann postuliert werden, daß die großen, gegabelten Uropoden (V-förmig angeordnete Rami) der Dendrotionidae und Pleurocopidae zum Grundmuster eines letzten gemeinsamen, hypothetischen Vorfahren dieser beider Familien gehören (M. 5 in Abb. 36).

6.4.2 Die "Janiridae"

Die "Janiridae" Sars, 1897 gehören zu jenen Janiroidea, deren erstes Pereopodenpaar deutlich carposubchelat ist (z.B. *Bagatus*, *Iathrippa*) oder deren Propodus gegen den verlängerten Carpus eingeschlagen werden kann, während der Dactylus sehr kurz und unbeweglich wird (Wilson 1987). Die meisten Gattungen sind durch Plesiomorphien gekennzeichnet, die Arten leben im oberen marinen Sublitoral.

Nach Wolff (1962) haben die "Janiridae" folgende Merkmale: Alle Pereomere frei, nicht verwachsen, Tergite seitlich etwas vorragend und abgeflacht. Oft sind zwei freie Pleomere vorhanden, wobei das erste kürzer ist. Augen sind ebenfalls meist vorhanden, dorsal liegend. Die zweite Antenne ist länger als die erste, mit 6 Grundgliedern und meist gut entwickelter Antennenschuppe am dritten Grundglied. Mandibel mit Palpus und kräftiger, langer pars molaris. Drittes Glied des Palpus des Maxillipeden verbreitert, nicht schmaler als Endit. Erster Pereopod subchelat, übrige Pereopoden etwa gleich lang, als Laufbeine geformt, Dactylus mit 2 bis 3 Klauen. Uropoden lateral oder terminal inserierend, meist zweiästig.

Diese Definition der Familie enthält ausschließlich Plesiomorphien. Die verbreiterten Palpusglieder des Maxillipeden in der Form, wie sie bei den "Janiridae" vorkommen, sind bereits bei *Protojanira* nachweisbar, wobei nicht nur das dritte, sondern auch das zweite Glied etwa so breit wie der Endit ist.

Von den Gattungen, die Wolff (1962: S. 39) in der "Familie" zusammenfaßt, werden heute noch die folgenden nicht anderen Familien zugeordnet, synonymisiert oder als incertae sedis eingestuft (Wilson & Wägele, in Vorbereitung): *Austrofilius* Hodgson, 1910, *Bagatus* Nobili, 1906, *Caecianiropsis* Menzies & Petit, 1956, *Caecijaera* Menzies, 1951, *Carpias* Richardson, 1902, *Ectias* Richardson, 1906, *Heterias* Richardson, 1904, *Iais* Bovallius, 1886, *Ianiropsis* Sars, 1897, *Iathrippa* Bovallius, 1886 (= *Notasellus* Pfeffer, 1887), *Jaera* Leach, 1814, *Janaira* Moreira & Pires, 1977, *Janira* Leach, 1814, *Janiralata* Menzies, 1951, *Janthura* Wolff, 1962, *Mackinia* Matsumoto, 1956, *Microjaera* Bocquet & Lévi, 1955, *Microjanira* Schiecke & Fresi, 1970, *Neojaera* Nordenstam, 1933, *Protocharon* Chappuis & Delamare-Deboutteville, 1956, *Trichopleon* Beddard, 1886, *Vermectias* Sivertsen & Holthuis, 1980, *Xostylus* Menzies, 1962. Die Microparsellidae werden meist als eigene Familie anerkannt (vgl. 6.4.3).

Ein interessantes Merkmal, das viele "Janiridae" kennzeichnet, ist das Vorkommen von 3 Endklauen an den Pereopoden 2 bis 7. Dieses Merkmal ist von den "höheren" Janiroidea nicht bekannt. Die dritte Klaue entsteht aus einem Dactylusdorn, der bei Verkürzung des Dactylus fast an das Ende dieses Gliedes rückt (Wilson, mündliche Mitteilung). Die Aselloidea haben mehrere dieser Dornen, bei *Stenasellus* sind neben der großen dorsalen Endklaue zwei kleine Dornen vorhanden, von denen nur einer terminal steht. Bei *Stenetrium* sieht das Endglied fast so aus wie bei den "Janiridae", die dritte Klaue inseriert jedoch in der Mitte des Dactylus. Eine ähnliche Lage ist bei den Munnidae anzutreffen. Bei den Protojaniridae liegt in Analogie zu vielen Gattungen der "Janiridae" die dritte Klaue terminal. Die übrigen Janiroidea haben nur zwei Klauen, wobei besonders bei den Tiefseearten die dorsale Klaue viel länger als die ventrale ist. Die Präsenz von drei Klauen muß als Plesiomorphie gewertet werden; Sonderstrukturen, die eine Synapomorphie der "Janiridae" sein könnten, sind nicht bekannt. Die Verkürzung des Dactylus ist ein gradueller Vorgang, für dessen Erfassung morphometrische Analysen notwendig sind.

Die Reduktion der dritten Klaue bei den Tiefseearten steht vielleicht im Zusammenhang mit dem Habituswechsel; das Substrat in tiefem Wasser ist allgemein weicher als im oberen Litoral.

Nach dem derzeitigen Kenntnisstand muß damit diese "Familie" als künstliches Taxon bezeichnet werden, in dem sich urtümliche Janiroidea mit carposubchelatem erstem Propodus ansammeln.

Ein Dendrogramm für die Gattungen der "Familie" wird anderswo publiziert (Wilson & Wägele, in Vorbereitung). Die Ergebnisse dieser Studien werden im folgenden zusammengefaßt wiedergegeben.

Innerhalb der "Janiridae" lassen sich Gattungsgruppen unterscheiden, die möglicherweise phylogenetische Einheiten bilden (Abb. 37). So haben die Gattungen *Iathrippa* Bovallius, 1886, "*Janiralata*" Menzies, 1951, *Ianiropsis* Sars, 1897, *Janaira* Moreira & Pires, 1977 plesiomorph lange Antennen, ein drittes Pleopodenpaar, das noch wie bei *Pseudojanira* einen operculiformen Exopoditen hat, Uropoden, die nicht sekundär verkürzt sind und je 3 Klauen an den Pereopoden 2-7. Eine Synapomorphie ist die besondere Anordnung der Dornen am Carpus des 1. Pereopoden: Statt einer Reihe von Dornen sind derer 2 vorhanden (Abb. 38); wenn bei einzelnen Arten nur noch 1 Reihe vorhanden ist, so lassen sich dennoch vereinzelt Dornenpaare finden, die nebeneinander angeordnet sind. Die Dornen sind relativ kurz und von unterschiedlicher Größe. Der Carpus ist oval, nicht sehr breit. In dieser Gattungsgruppe tritt häufig ein spitzes Rostrum auf, die Coxae sind in Dorsalansicht gut zu erkennen und oft in flachen Einbuchtungen der Tergite gelegen. Von diesem Habitus läßt sich die "iolelloide Linie" (vgl. 6.4.2.1) ableiten, bei der aus den Tergitbuchten tiefe Einschnitte, die durch 2 Lappen umgeben sind, entstehen (M. 3) (Abb. 37). *Iathrippa* hat charakteristische, abgeflachte, blattförmige Uropodenrami (M. 2), dazu meist beim Männchen apikal tief eingeschnittene erste Pleopoden. *Janira* und *Ianiropsis* weisen wie viele andere "Janiridae" kein Rostrum auf (M.4), bei *Janira* ist der erste männliche Pleopod stets distal kurz gegabelt (M.5), bei *Ianiropsis* dagegen rechteckig mit kurzen lateralen Zipfeln (M. 6), zudem hat diese Gattung eine kürzere Antennula als *Janira* (M.7). *Janaira* ist *Janira* und *Ianiropsis* außerordentlich ähnlich, unterscheidet sich nach Moreira & Pires (1977) von *Janira* u.a. durch etwas breitere Maxillipedenglieder 2 und 3, der männliche erste Pleopod ist nicht distal gegabelt, auch nicht seitlich gezipfelt wie bei *Ianiropsis*.

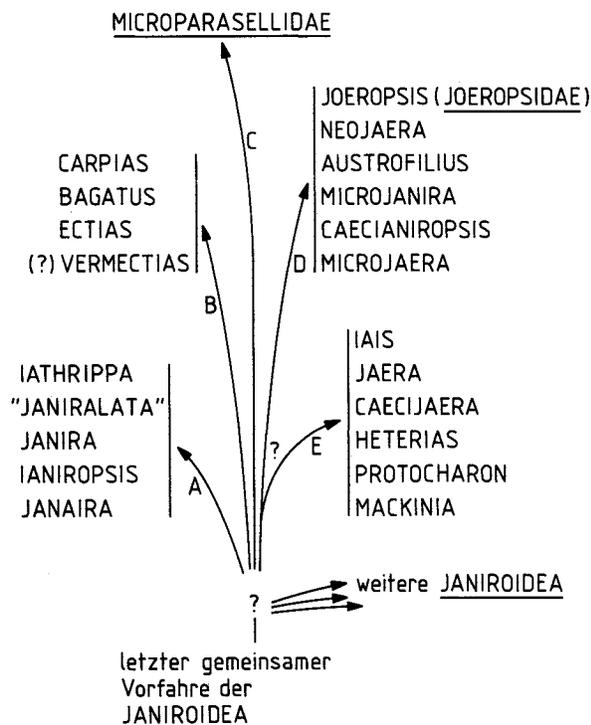


Abb. 37. Die Gattungen der polyphyletischen Familie "Janiridae" und verwandte Familien

Die Gattung "*Janiralata*" wird wegen ihrer Heterogenität im Anschluß an diesen Abschnitt (6.4.2.1) besprochen.

Die Gattungen *Carprias* Richardson, 1902, *Bagatus* Nobili, 1906, und *Ectias* Richardson, 1906 haben wie die vorhergehenden noch eine sehr lange zweite Antenne, die erste Antenne hat jedoch nur bis zu 12

Geißelgliedern. Charakteristisch ist die basale Verbreiterung des Carpus des ersten Pereopoden, die bei *Bagatus* und *Carpias* zur Entstehung einer sehr kräftigen Carposubchela führt. Im Unterschied zur vorherigen Gruppe ist das dritte Pleopodenpaar bereits an der Basis der Gattungsgruppe nicht mehr operkulat, der Exopodit ist, wie bei vielen höheren Janiroidea, schmal. *Ectias* weicht vom Grundmuster durch die schlankere Körperform ab, die Arten sind an den distal V-förmig angeordneten Zipfeln des männlichen ersten Pleopoden gut zu erkennen. Der Exopodit des dritten Pleopoden hat eigentümlicherweise mehrere Schwimmborsten (s. Schultz 1976). Die Gattung *Vermectias* ist so schlecht beschrieben worden (Sivertsen & Holthuis 1980), daß eine nähere Verwandtschaft mit *Ectias* nicht eindeutig nachgewiesen werden kann.

Die Merkmale der Microparasellidae werden im Abschnitt 6.4.3 diskutiert. Nach den vorliegenden Daten könnte diese Familie sowohl von Gattungsgruppe **B** als auch von Gruppe **E** (Abb. 37) abgeleitet werden. Da in Gruppe **E** keine Schwimmborsten am 3. Pleopoden auftreten (nur sekundär in vermehrter Anzahl bei *Caecijaera*) kommen *Protocharon*-ähnliche Formen als direkte Vorfahren der Microparasellidae nicht in Betracht, zumal *Protocharon* und die verwandten Gattungen *Heterias* und *Mackinia* nur noch 2 Klauen an den Pereopoden besitzen. Folgende Merkmale sind jedoch eine Überprüfung wert: Bei *Angeliara* (Microparasellidae), bei Arten von *Iais* und bei *Protocharon* hat der Endit des Maxillipeden eine Reihe verbreiteter, z.T. keulenförmiger Dornen. Bei Arten von *Iais* und bei *Angeliara* sind am 7. Pereopoden vier (!) Klauen beschrieben worden (Kensley 1984, Menzies & Barnard 1951). Bei *Angeliara* kommt aber auch wie in der Gruppe **B** ein basal verbreiteter Carpus am ersten Pereopodenpaar vor.

Die in Abb. 37 unter Vorbehalt auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeführte Linien **D** und **E** haben wenige Gemeinsamkeiten: Der Carpus am 1. Pereopodenpaar ist schlank, und die 1. Antenne hat stets kurze Geißeln. Es fehlen jedoch gewichtigere Merkmale, die dieses Schwestergruppenverhältnis begründen könnten.

Bei den Gattungen *Joeropsis* Koehler, 1885, *Neojaera* Nordenstam, 1933, *Austrofilius* Hodgson, 1910, *Microjanira* Schiecke & Fresi, 1970, *Caecianiropsis* Menzies & Petit, 1956, und *Microjaera* Bocquet & Lévi, 1955 sind Antennen und Uropoden verkürzt, die Körperform ähnelt jedoch noch der von *Stenetrium*; die lateralen Ränder von Cephalothorax und Pleotelson sind noch fein gesägt, die Pereomere sind etwa gleich breit, viele Arten haben noch Dornen am 1. Propodus. Eine auffällige Gemeinsamkeit ist das verbreiterte 1. Grundglied der Antennula. Bei *Joeropsis*, *Neojaera* und *Austrofilius* ist der distale schräge Rand des Sympoditen des 2. männlichen Pleopoden mit zahlreichen, relativ langen, einfachen Borsten besetzt, zudem ist das Gonopodium bei Arten von *Neojaera*, *Austrofilius* und *Caecianiropsis* distal zu einem dünnen Faden verlängert, der mehrfach eingerollt ist. Dieses eigentümliche Merkmal ist sonst nirgends bei den Asellota zu finden. Bei *Joeropsis*, *Neojaera* und *Austrofilius* ist der Exopodit des dritten Pleopoden in plesiomorpher Weise zweigliedrig, wobei das distale Glied wahrscheinlich noch beweglich ist.

Die Gattung *Joeropsis* ist durch viele Autapomorphien gekennzeichnet: Die pars molaris ist schmal und spitz, die Mahlfläche ist reduziert; das 3. Glied des Maxillipedenpalpus ist verschmälert, etwa so breit wie die Glieder 4 und 5, wobei der Endit wesentlich breiter als der Palpus ist; die Uropodenrami sind sehr klein; das 1. Geißelglied der 1. Antenne ist durch Verwachsung mehrer Einzelglieder etwa so lang wie das letzte Grundglied. Diese zuletzt genannte Eigenart kommt auch bei *Austrofilius* vor. Die Summe dieser Eigenarten hat wohl dazu geführt, daß für *Joeropsis* eine eigene Familie (Joeropsididae Nordenstam, 1933) errichtet wurde. Es scheint jedoch, daß diese systematische Sonderstellung der Gattung *Joeropsis* nicht gerechtfertigt ist.

Ceacianiropsis und *Microjaera* sind Mikroisopoden aus dem oberen marinen Litoral, die wahrscheinlich mesopsammal leben und daher auf den ersten Blick den Microparaselliden ähneln. Die Tiere haben jedoch deutlich breitere Pereomere, ein breites, kurzes Rostrum, am ersten Propodus sind noch Dornen vorhanden. Ein bisher nicht genau überprüftes, jedoch möglicherweise als Synapomorphie zu wertendes Merkmal ist die Gestalt der Geißel der zweiten Antenne: Die Glieder sind zwar zahlreich, aber kurz und breiter als lang, so daß die Geißel kaum länger ist als das sechste Grundglied. Bei beiden Gattungen ist zudem der erste männliche Pleopod distal sehr verbreitert, möglicherweise durch Verlängerung der laterad gerichteten Hörner. *Microjaera* ist an dem spitz endenden Pleotelson zu erkennen.

Bei den Gattungen *Iais* Bovallius, 1886, *Jaera* Leach, 1814, *Caecijaera* Menzies, 1951, *Heterias* Richardson, 1904, *Protocharon* Chappuis & Delamare-Deboutteville, 1956 und *Mackinia* Matsumoto, 1956 gibt es eine sonst bei den "Janiridae" nur von *Microjaera* bekannte Besonderheit: Die dritten Pleopoden haben keine

Schwimmborsten. Es fehlen stets die feinen Zähnchen am Pleotelson- und Cephalothoraxrand, der Körper ist caudal verbreitert, die Pereomere sind somit ungleich breit. Ein Rostrum fehlt. Der Exopodit des dritten Pleopoden ist bei *Jaera* noch operkuliform, auch bei *Caecijaera* und *Protocharon* in plesiomorpher Weise lang. Das Pleotelson ist die breiteste Stelle des Körpers, lediglich bei *Iais* noch plesiomorph geformt, bei der langgestreckten Süßwassergattung *Mackinia* wahrscheinlich sekundär schmaler. *Iais* hat noch 3 Klauen an den Pereopoden, während bei den übrigen Gattungen eine Klaue reduziert ist. Die Gattungen *Heterias*, *Protocharon* und *Mackinia* enthalten ausschließlich Süßwasserarten; es ist wahrscheinlich, daß diese 3 Gattungen ein Monophylum bilden. Die Quernaht am Exopoditen des 3. Pleopoden ist bei den Arten dieser Gattungen reduziert. Die Arten von *Protocharon* und *Mackinia* leben hypogäisch und haben einen schlankeren Körper als *Heterias* oder *Jaera*, der jedoch nicht die Länge erreicht, die von den Microparaselliden bekannt ist. Bei *Jaera*, *Caecijaera* und *Heterias* ist die Gonopodienspitze lang und zu einem Kreisabschnitt gebogen. Die Uropoden sind bei *Iais*, *Jaera* und *Caecijaera* sehr kurz, bei den Süßwasserarten vielleicht sekundär verlängert, vielleicht aber auch bei den aufgezählten drei Gattungen in analoger Weise verkürzt. Die vermehrte Zahl von Schwimmborsten am Endopoditen des dritten Pleopoden von *Caecijaera* wird als Neuerwerbung gedeutet, Anordnung und Zahl stimmen nicht mit dem plesiomorphen Zustand (nur 3 Borsten) überein. Von *Heterias* und *Protocharon* ist jeweils eine kurze, unpaare männliche Genitalpapille beschrieben worden (Chappuis 1951, Chappuis et al. 1956); Genitalpapillen der Janiroidea sind zwar medial verwachsen, jedoch wahrscheinlich meist mit 2 vasa deferentia versehen.

Die vorhergehende Diskussion verdeutlicht, daß es eine monophyletische Familie "Janiridae" nicht gibt. Mehrere der anderen in der bisherigen Systematik unterschiedenen Familien der Janiroidea haben in einzelnen Gattungsgruppen der "Janiridae" ihren Ursprung (z.B. iolelloide Familien, Microparasellidae, Joeropsididae). Monophyletische Gattungsgruppen zeichnen sich bereits ab (Gruppen A – E in Abb. 37), für die Ausarbeitung eines neuen Konzeptes der Gliederung der Janiroidea auf Familienniveau muß jedoch eine Revision der Gattungen der "Janiridae" durchgeführt werden. Die Gattungen *Trichopleon* und *Xostylus* wurden im Dendrogramm nicht berücksichtigt, da sie nur ungenügend erforscht sind. Sie kommen als Vorfahren spezialisierter Tiefseefamilien in Betracht.

6.4.2.1 Der "Janiralata"- Komplex

Die Gattung *Janiralata* Menzies, 1951 ist die heterogenste der "Janiridae" (Wilson & Wägele, in Vorbereitung). Es handelt sich um morphologisch sehr verschiedene Arten, die wenige gemeinsame apomorphe Merkmale haben und daher bisher in einer Gattung zusammengefaßt wurden; die meisten Arten sind im Nordpazifik beheimatet. Die Artunterschiede hätten unter anderen Umständen zur Errichtung mehrerer Gattungen geführt, die Gemeinsamkeiten wären dann vielleicht als Merkmale eines eigenen Taxons auf Familienniveau gewertet worden. Dieser Klassifikation stand jedoch das Konzept der Familie Janiridae im Wege, *Janiralata* war eine Gattung, die nach der bisherigen Auffassung ohne Zweifel in diese Familie gehörte. Eine neue Klassifikation des *Janiralata*-Komplexes sollte gegenwärtig nicht ohne Revision des gesamten Familienkonzeptes für die "Janiridae" erfolgen.

Nach Menzies (1951b) ist das kennzeichnende Merkmal von *Janiralata* die gesägte proximoventrale Kante des Propodus am ersten Pereopoden. Bei *Janira* kann man eine derartige Struktur, allerdings feiner und über die gesamte Propoduslänge ausgedehnt, ebenfalls feststellen. Die Arten ähneln z.T. *Iathrippa* oder *Ianiropsis*, andere eher *Iolella*. Es ist anzunehmen, daß *Iolella* oder auch die Acanthaspididae mit der "Janiralata"-Gruppe verwandt sind (vgl. 6.4.4).

Außer dem von Menzies beschriebenen Merkmal sind weitere Gemeinsamkeiten zu erkennen: Der Carpus des ersten Pereopodenpaares ist lang-oval und trägt auf beiden Seiten der Schneidkante je eine unregelmäßige Reihe zusammengesetzter Dornen (Abb. 38). Dieses Merkmal kennzeichnet auch die Gattungen *Janira*, *Ianiropsis* und *Iathrippa*, fehlt anderen "Janiridae". Der Sympodit des zweiten männlichen Pleopoden ist breit und etwa rechteckig geformt, die Coxa des ersten Pereopoden hat einen frontolaterad verlängerten Lappen, der dorsal sichtbar ist (Abb. 39, 40).

Iathrippa hat wie viele *Janiralata*-Arten ein schmales Rostrum, dorsal sichtbare Coxae. Allerdings hat diese Gattung sehr breite dritte Pleopoden (Plesiomorphie) und relativ kleine zweite männliche Pleopoden, unterscheidet sich somit deutlich von *Janiralata*.

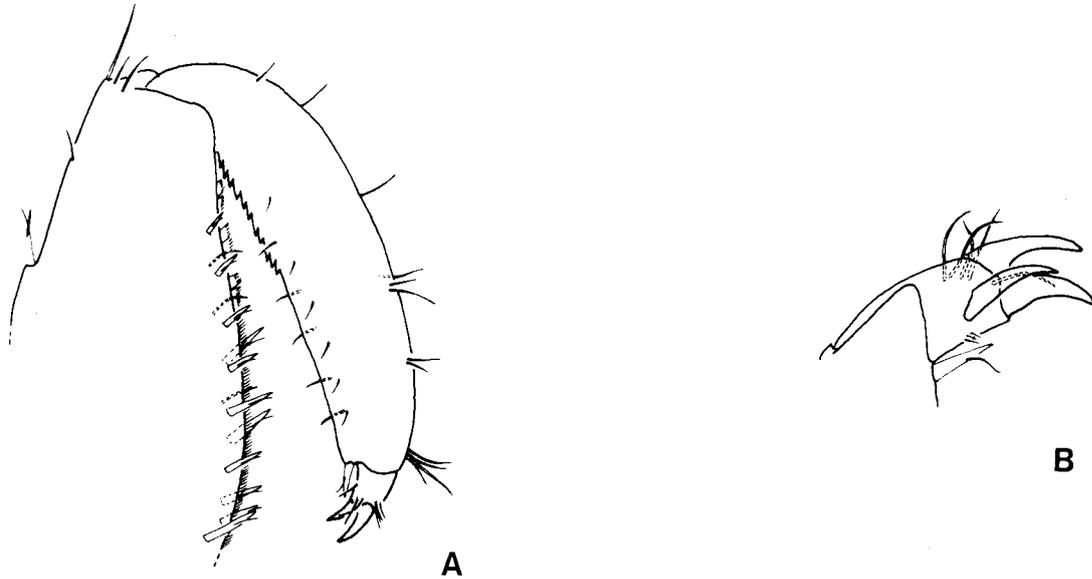


Abb. 38. Morphologie der "Janiridae". *Janiralata dawisi*. A : Distale Podomere des 1. Pereopoden. B: Dactylus und Klauen des 2. Pereopoden.

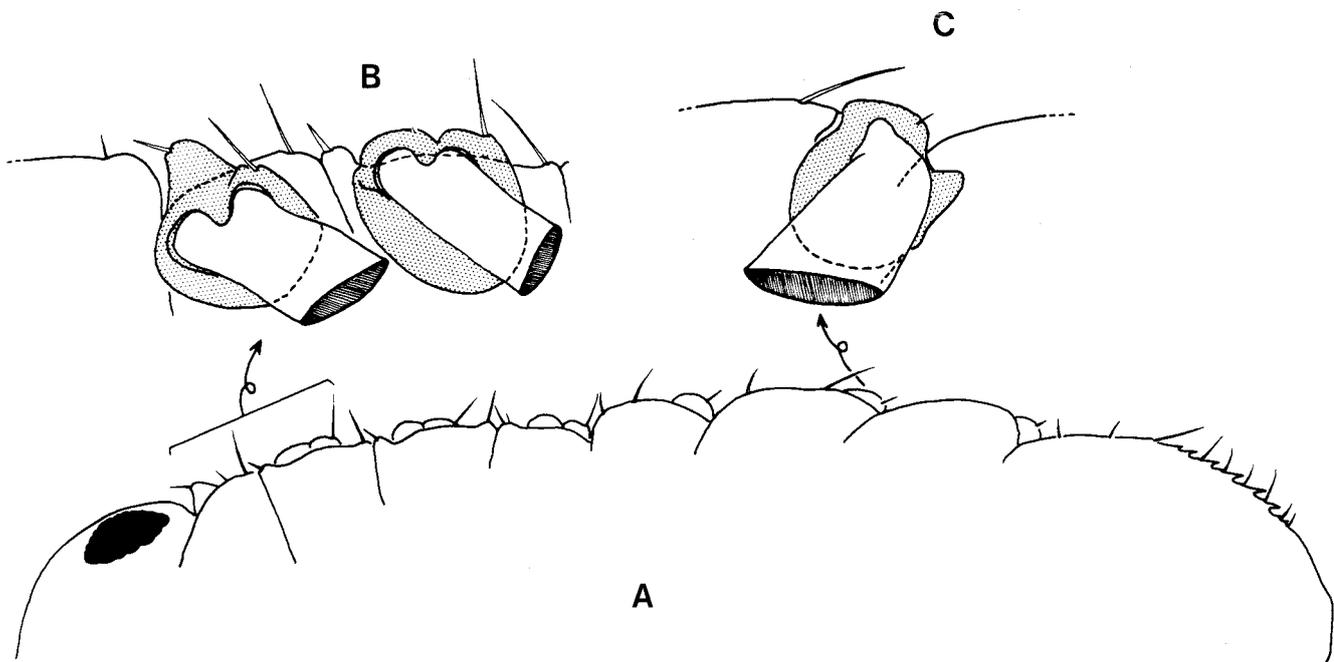


Abb. 39. Morphologie der "Janiridae". Coxalstrukturen am Beispiel von *Janira maculosa*; rechte Körperseite in Dorsalansicht (A), Coxae 1 und 2 in Ventralansicht (B), Coxa 6 in Ventralansicht (C).

Alle Artgruppen von "Janiralata" haben paarige laterale Tergitlappen an den Peromeren 2 und 3, zwischen denen die Coxae zu sehen sind (Abb. 40). Die erste Coxa bildet einen frontolateralen Lappen aus, der die Form eines Tergitlappens hat. Alle Coxae haben eine laterale Kerbe, die sich bei manchen Arten vertieft, so daß 2 laterale Coxallappen entstehen können. Diese Habitusmerkmale können durch Vergrößerung der schon bei *Iathrippa* vorhandenen Strukturen entstanden sein.

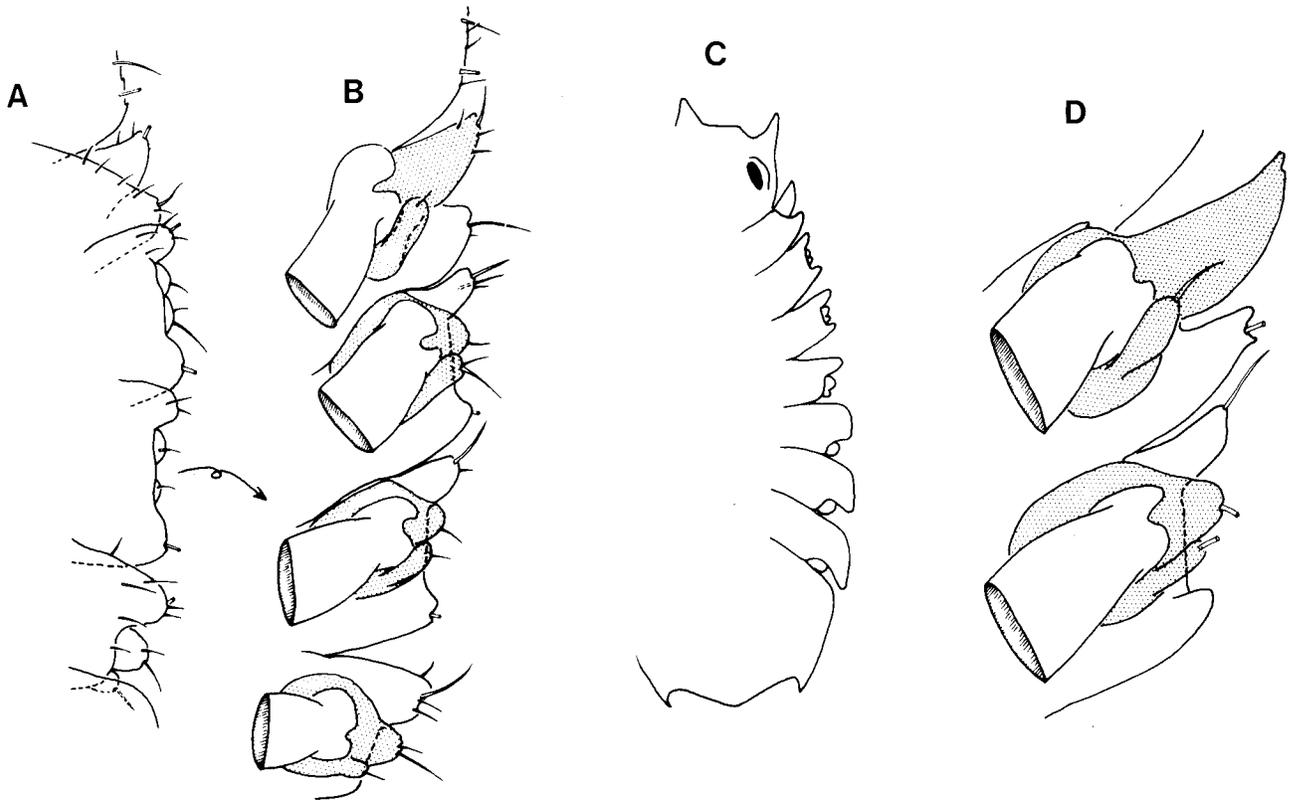


Abb. 40. Morphologie der "Janiridae": Coxalstrukturen. A - B: *Janiralata occidentalis*, Coxae 1-4 in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B). C - D: *Janiralata solasteri*, rechte Körperseite in Dorsalansicht (C), Coxae 1 und 2 in Ventralansicht (D).

Einige Arten ähneln *Ianiropsis* in der Körperform, das Rostrum fehlt; bei anderen ist eine ausgeprägte Rostralspitze vorhanden (z.B. bei *J. tricornis* (Kröyer, 1846)) und das Pleotelson hat distal über den Uropoden je eine konkave Einbuchtung. Die Arten, die mit *J. solasteri* (Hatch, 1947) näher verwandt sind, haben ein breiteres Pleotelson mit caudolateralen Spitzen und allgemein etwas vergrößerte laterale Tergitlappen. In einer weiteren Artgruppe besitzen die Exopodite des dritten Pleopoden Fiederborsten und über den Pereopoden 2-3 je einen langen vorderen und einen kürzeren hinteren Tergitlappen. Hierher gehören die Arten, die je mit *J. gurjanovae* Kussakin, 1962, *J. davisii* Menzies, 1951 und *J. hexadentata* Birstein, 1970 verwandt sind. Letztere besitzen zusätzlich zu den Tergitlappen der Pereomere 2 und 3 ein drittes Lappenpaar am 4. Pereomer, ein großes Rostrum, und ein Pleotelson mit 4 lateralen Spitzen, zwischen denen flache Einbuchtungen ausgeprägt sind. Diese Arten ähneln sehr denen der Gattung *Iolella*. Bei *Iolella* gibt es zudem dorsale Dornen auf den Tergiten und am Exopoditen des 3. Pleopoden keine Borsten, es sind aber wie bei *J. hexadentata* drei Tergitlappenpaare und ventral verlagerte Coxae vorhanden, die nur noch eine laterad gerichtete Spitze aufweisen. Die zuletzt genannten "Janiralata"-Arten kommen auch als Schwestergruppe der Acanthaspididae in Betracht (vgl. Abschnitt 6.4.4).

Die ungewöhnliche Formenvielfalt dieser Artengruppe ist mit der mehrfachen Einwanderung in die Tiefsee verknüpft. Flachwasserarten wie *J. rajata*, *J. solasteri*, *J. gurjanovae* oder *J. davisii* haben einen glattrandigen Körperumriß und große Augen. Tiefwasserarten sind an den längeren Tergit- und Coxallappen und den

Variationen der Pleotelsonform zu erkennen (vor allem Arten der Gruppen *gurjanovae* und *hexadentata*). Die "Janiralata"-Gruppe bildet möglicherweise die Brücke zwischen den "Janiridae" der flachen Meere und bestimmten Familien der Tiefsee, die Habitusmerkmale von *Iolella* aufweisen. Im Dendrogramm Abb. 43 werden *Iolella*, die "Janiralata"-Gruppe *hexadentata* (= "Gruppe D.3" in Wilson & Wägele, in Vorbereitung), u.a. die Gattung *Mesosignum* und die Familien Acanthaspididae und Katianiridae von einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abgeleitet (vgl. Abschnitt 6.4.4).

6.4.3 Die Familie Microparasellidae

Die Familie Microparasellidae Karaman, 1934 wurde von Karaman (1934) für die Gattungen *Microparasellus* und *Microcharon* errichtet. Die Merkmale der Familie sind freie erste Pleomere, reduzierte Augen, eine kurze erste Antenne, zweite Antenne kürzer als der Körper und mit einem Exopoditen ausgestattet, Pereopoden mit 2 Klauen.

Wolff (1962) diskutiert die Wertung der Merkmale der Microparasellidae und vergleicht sie, wie vor ihm Birstein (1961), mit den ebenfalls schlanken Thambematidae Stebbing und den Microjaniridae Bocquet & Lévi. Er kommt zu dem Schluß, daß das Taxon Thambematidae erhalten werden kann, die beiden anderen Familien mit den verzweigten und meist schlanken Gattungen *Angeliara* Chappuis & Delamare-Deboutteville, 1952, *Caecianiropsis* Menzies & Petit, 1956, *Mackinia* Matsumoto, 1956, *Microcharon* Karaman, 1934, *Microjaera* Boquet & Lévi, 1955, *Microparasellus* Karaman, 1933 und *Protocharon* Chappuis et al., 1956 von den "Janiridae" kaum abzugrenzen sind, da die meisten Merkmale nur Reduktionsmerkmale sind oder in ähnlicher Weise bei anderen "Janiridae" vorkommen. Die Gemeinsamkeit, die Verzweigung, reicht als Merkmal nicht aus (Wilson & Wägele, in Vorbereitung).

Man könnte Wolffs Kritik vorbehaltlos zustimmen, wenn die Monophylie der "Janiridae" zu belegen wäre. Da diese "Familie" jedoch ein Kunstprodukt ist (s. 6.4.2), ist es zu begrüßen, wenn Gruppen von Gattungen als Monophyla erkannt werden können.

Von den oben aufgezählten Gattungen lassen sich *Mackinia*, *Caecianiropsis*, *Microjaera* und *Protocharon* auf Grund ihres Körperbaus und weiterer Merkmale (vgl. 6.4.2) Gattungsgruppen der "Janiridae" zuordnen, die verbleibenden Gattungen bilden jedoch eine gesonderte Einheit. Seit Wolff (1962) sind diese Gattungen einschließlich *Paracharon* Coineau, 1968 auch als Microparasellidae erhalten worden, obwohl sich nicht alle Autoren einig sind (s. Coineau 1986). Mit Ausnahme von *Protocharon*, einer Süßwassergattung mit verbreiterten caudalen Pereomeren, die mit *Mackinia* näher verwandt ist (s. 6.4.2), haben die Microparasellidae folgende apomorphen Merkmale: Der Körper ist sehr viel schlanker als bei den "Janiridae", wobei das freie Pleomer im Vergleich zu den Pereomeren sehr viel länger ist, die Pereomere haben aber alle dieselbe Breite. Augen und Chromatophoren fehlen. Der Uropodenexopodit inseriert subapikal am Sympoditen, die pars molaris der Mandibel ist spitz und ohne Mahlfläche. Einige der apomorphen Merkmale können auch bei Gattungen der "Janiniridae" angetroffen werden: Die Antennulageißel hat nicht mehr als 4 Glieder, der Exopodit des dritten Pleopoden ist schlank. Symplesiomorphien sind der kurze Dactylus mit drei Klauen (dritte Klaue nur bei *Angeliara* erhalten), Anus terminal, nicht durch Pleopoden verdeckt, Endopodit des dritten Pleopoden mit Schwimmborsten (fehlen bei *Microparasellus*; das Merkmal ist bei *Angeliara* unbekannt).

Microparasellus weicht in der Körperform von den übrigen Microparasellidae ab: Die lateralen Ränder der Tergite sind abgerundet und ragen etwas vor, sie sind mit zahlreichen Kutikulaschuppen geschmückt; Cephalothorax und Pleotelson sind kürzer; die Uropoden sind reduziert. Autapomorphien der anderen Gattungen sind: Palpus des Maxillipeden bei *Angeliara* mit nur vier Gliedern, Uropodensympodit von *Microcharon* verbreitert.

Zoogeographische Erkenntnisse (Zusammenfassung in Coineau 1986) tragen nicht zur Klärung der Herkunft der Microparasellidae bei. Die Familie ist weltweit verbreitet, besonders im Bereich der Tethys. Ein Ursprung im Süßwasser ist nicht sehr wahrscheinlich. Die verzweigte Süßwassergattung *Protocharon* kommt als Abkömmling eines gemeinsamen Ahnen nicht in Betracht (s.o.). Arten der Gattung *Angeliara* leben

mesopsammal in Sandstränden und sublitoralen Lebensräumen, *Microcharon* ist vom Küstengrundwasser bekannt, einige Süßwasserarten leben in mediterranen Karstgebieten. *Microparasellus* kommt nur im perimediterranen Grundwasser vor, *Paracharon* ist endemisch für das Küstengrundwasser von Neukaledonien.

Legt man die oben aufgezählten Apomorphien zu Grunde, um die Monophylie der Familie zu postulieren, ist zu folgern, daß die hypothetische Stammart der Familie zu jenen Janiroidea gehört, die einen kurzen Dactylus mit 3 Klauen und einen Endopoditen des dritten Pleopoden mit 3 Schwimmborsten besitzen. Es kommen daher weder *Protocharon* noch *Mackinia* als Modelle für den Ahnen der Familie in Betracht. *Caecianiropsis* und *Microjaera* haben nur 2 Klauen, dazu einen breiteren Körper und ein breites, die Antennenpaare trennendes Rostrum, der erste Propodus trägt Dornen, bei *Caecianiropsis* ist die pars molaris nicht spitz. Es muß daher angenommen werden, daß nur die folgenden Gattungen zu den *Microparasellidae* gehören:

- *Angeliara*,
- *Microcharon*,
- *Microparasellus*,
- *Paracharon*.

6.4.4 Die Familien Acanthaspididae, Janirellidae, Katianiridae, und die Gattungen Iolella und Mesosignum

Einige Gattungen der Janiroidea haben eine Eigenart im Tergitaufbau, die bei Tiefwasserarten besonders ausgeprägt ist: Die Pereomere 2 bis 4 haben seitlich gespaltene Tergite, unter den Spalten inseriert die Coxa der dazugehörigen Pereopoden. Das erste Pereomer hat nur einen laterad gerichteten Lappen, der hinter oder über der Coxa liegt, die Pereomere 5 bis 7 bilden ebenfalls unpaare Tergitlappen aus. Da diese Eigenart bei anderen Isopoden nicht vorkommt, muß sie als wichtige Apomorphie gelten. Der erste Eindruck legt eine nähere Verwandtschaft jener Tiere nahe, die dieses Merkmal tragen, sie ist jedoch kaum mit weiteren Merkmalen zu belegen, da die meisten Arten äußerst unvollständig beschrieben wurden und die Merkmale mosaikartig verteilt sind. Die folgende Diskussion kann wiederum nur als Anregung für zukünftige Arbeiten mit dieser Gattungsgruppe dienen.

Der Ursprung der besonderen Anordnung der Tergitlappen ist bei den "Janiridae" zu finden (vgl. 6.4.2.1). Einige Gattungen, z.B. *Iathrippa* Bovallius, 1886 (= *Notasellus* Pfeffer, 1887) lassen in Dorsalansicht den Ansatz der Coxae erkennen, wobei die Coxae der mittleren Pereomere in einer flachen Einbuchtung der lateralen Tergitränder liegen. Durch Verlängerung der lateralen Spitzen an beiden Seiten dieser Einbuchtung entstehen jene Lappen, die bereits bei "*Janiralata*" auffallen und z.B. den Acanthaspididae den charakteristischen Körperruß verleihen.

Im folgenden wird angenommen, daß diese Tergitlappen in Kombination mit der ventralen Verlagerung der Coxae nur einmal entstanden sind und dieses Merkmal eine Synapomorphie für die ganze Gruppe ist. Weitere Tendenzen, wie das Vorkommen eines konkav gekrümmten distalen Telsonrandes mit großen, terminalen Uropoden, die häufige Präsenz eines langen, schmalen Rostrums sowie die für viele Gattungen typischen dorsale Dornen auf den Pereomeren, die entlang der Mittellinie einzeln, in Paaren oder Triplets vorhanden sind, stützen den Verdacht der Monophylie, sind jedoch wegen der lückenhaften Verbreitung der Merkmale derzeit als Argumente nicht zu verwenden.

Wie problematisch die bisherige taxonomische Praxis war, zeigt das Beispiel der Abgrenzungsversuche für die Familien Acanthaspididae und Janirellidae: Menzies (1962b) gibt u.a. folgende Merkmale für die Familie **Acanthaspididae** Menzies, 1962 an: Augen reduziert, pars molaris distal schmal, jedoch stumpf, Uropodensympodit lang, Pereopod 6 mit 2 Klauen, Glieder 4 und 5 des Palpus des Maxillipeden nur halb so breit wie Glieder 1 bis 3, Pereomere viel breiter als lang, ein freies Pleomer vorhanden. Die besonderen Tergitformen erwähnt Menzies nicht. Neben der Typusgattung *Acanthaspidia* Stebbing, 1893 sollen nach Menzies möglicherweise *Jolanthe* Beddard, 1886, *Katianira* Hansen, 1916, *Microprotus* Richardson, 1910 zu der Familie

gehören. Letztere Gattung kann inzwischen zu den Munnopsidae gezählt werden, *Katianira* gehört laut Svavarsson (1987) in eine eigene Familie.

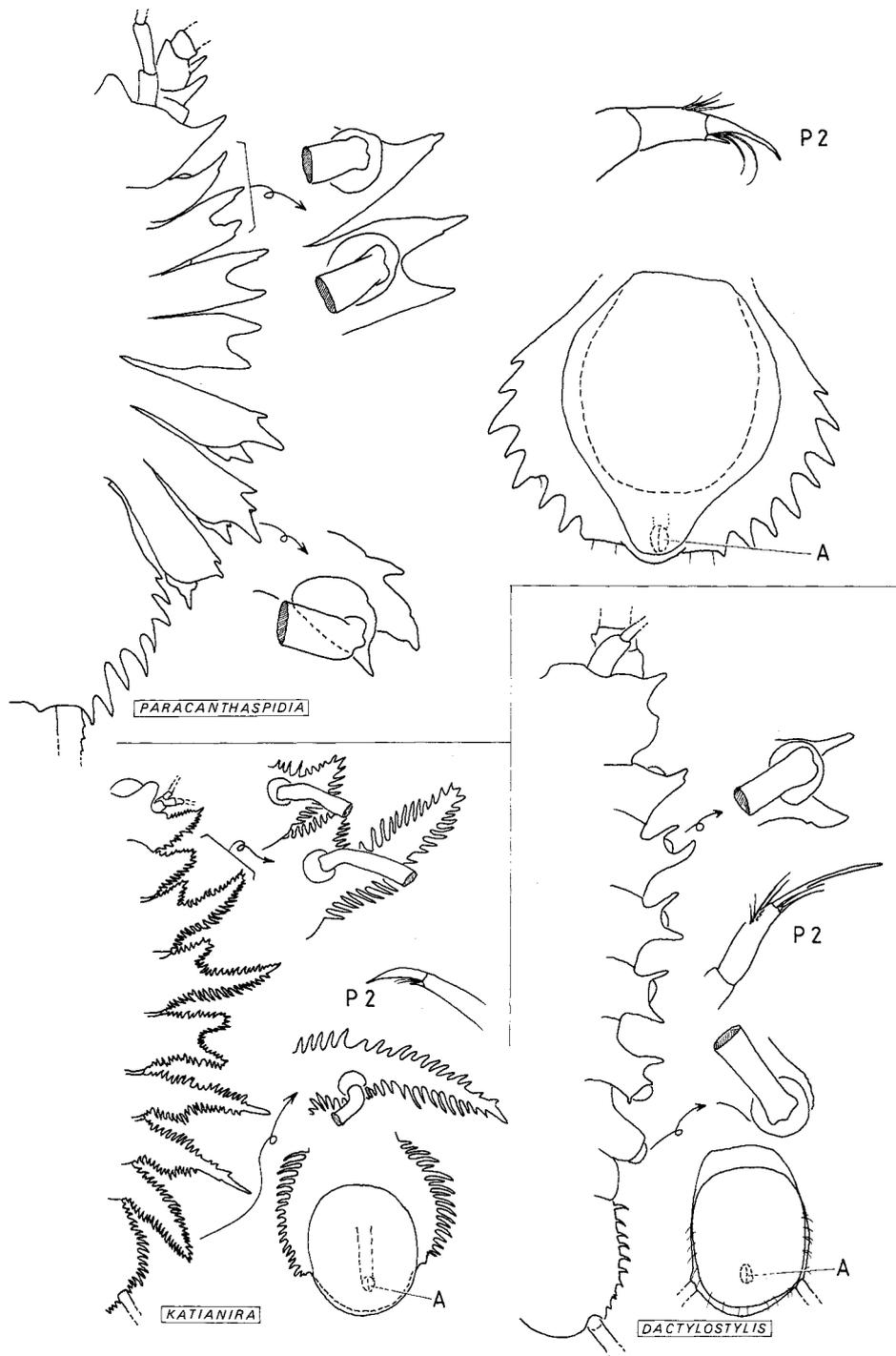


Abb. 41 . Variationen des iolelloiden Habitus: rechte Körperseite in Dorsalansicht, rechts daneben Ventralansicht einiger Coxae, der Dactylus des 2. Pereopoden (P 2) und die Lage des Anus (A; Ventralansicht des Pleotelsons). Nicht determinierte Arten aus der Sammlung G.D. Wilson.

1962(a) hatte Menzies einige dieser Gattungen zusammen mit *Ianthopsis* Beddard, 1886, *Rhacura* Richardson, 1908, *Iolella* Richardson, 1905 und *Janirella* Bonnier, 1896 der Familie *Janirellidae* Menzies, 1956 zugerechnet. 1962(b) dagegen zählt Menzies zu dieser Familie *Janirella*, mit Vorbehalten *Rhacura* und die neue Gattung *Spinianirella*. Die Janirellidae unterscheiden sich der Diagnose nach von den Acanthaspididae in der Abwesenheit eines freien Pleomers, ein Merkmal, das den meisten Artbeschreibungen nicht entnommen werden kann und der Überprüfung bedarf; der Uropodensympodit der Acanthaspididae ist länger.

Wolff (1962) diskutiert ebenfalls diese Gattungsgruppe und kommt zu dem Schluß, daß die Acanthaspididae mangels charakteristischer Merkmale nicht anerkannt werden können. Zu den Janirellidae rechnet Wolff *Janirella*, *Spinianirella*, *Microprotus* und *Jaerella*. Die folgende Diskussion zeigt, daß die Acanthaspididae durchaus definiert werden können, die Gattungen der Janirellidae sensu Wolff oder Menzies dagegen nicht in einer Familie zu vereinen sind.

Die Gattung *Iolella* Richardson, 1905 wurde von Wolff (1962) den "Janiridae" zugerechnet, von Menzies (1962a) den Janirellidae. In Abschnitt 6.4.2.1 wird die Ähnlichkeit von *Iolella* mit der Artengruppe *hexadentata* der Gattung "Janiralata" diskutiert. *Iolella* kann keiner der "iolelloiden", einander ähnlichen, traditionellen Tiefseefamilien (Mictosomatidae, Mesosignidae, Janirellidae, Katianiridae, Acanthaspididae) zugeordnet werden, unterscheidet sich jedoch im Habitus deutlich von urtümlicheren "Janiridae", da das Rostrum lang und spitz ist, die lateralen Tergitlappen wie bei vielen Acanthaspididae sehr ausgeprägt sind.

Nach der unten erläuterten Auffassung sind die Arten der "Janiralata" Gruppe *hexadentata*, der Gattung *Iolella* und der oben aufgezählten Tiefseefamilien (Gruppe A in Abb. 43) von einem gemeinsamen Vorfahren abzuleiten. Eine Zuordnung der Gattung *Iolella* zu einer Familie sollte erst im Rahmen einer Revision erfolgen, die mindestens sowohl die Gattung *Janiralata* als auch *Rhacura*, *Jaerella* und *Mictosoma* berücksichtigen muß.

Einen Überblick über die tatsächliche Formenvielfalt der Gruppe erhält man, wenn man alle Gattungen der Janiroidea mit deutlich erkennbaren Tergitlappen an den Pereomeren 2 bis 4 zusammenstellt. Neben Arten der Gattung "Janiralata" müssen die in Abb. 43 aufgeführten Familien und Gattungen berücksichtigt werden. Im Abschnitt 6.4.2.1 wird diskutiert, welche Übergangsformen zwischen dem Habitus von *Iathrippa* und *Iolella* in der Gattung "Janiralata" enthalten sind. Mit der Entstehung von drei (statt 2) lateralen Tergitlappenpaaren in Kombination mit den Schwimmborsten am Exopoditen des dritten Pleopoden hat die "Janiralata"-Gruppe *hexadentata* alle Merkmale, die einem hypothetischen Ahnen der Acanthaspididae zugeschrieben werden müßten. *Iolella* unterscheidet sich von diesem Bauplan durch die Reduktion (?) der Schwimmborsten am Exopoditen des dritten Pleopoden. Die Gattung *Ianthopsis* (Acanthaspididae), deren Arten relativ kurze Tergitlappen und große Augen besitzen, deutet darauf hin, daß der Gattung *Iolella* ähnliche Formen (mit sehr großen Tergitlappen) nicht als direkte Vorfahren der Acanthaspididae in Betracht kommen.

Alle im Dendrogramm (Abb. 43) zusammengefaßten Gattungen haben eine gemeinsame Körperform: Die Pereomere 2 bis 4 haben paarige laterale Tergilappen (Abb. 41, 42), die übrigen Pereomere tragen nur unpaare Fortsätze (M. 1, Abb. 43). Die Gattungen *Jaerella* Richardson, 1911 und *Rhacura* Richardson, 1908, in der Körperform *Iolanthe* (Acanthaspididae) bzw. *Janiralata problematica* ("Janiridae") ähnlich, lassen sich mangels Daten nicht genauer zuordnen.

Bei *Iolella* Richardson, 1905 liegt der Anus terminal zwischen den großen Uropoden, der Dactylus ist kurz, mit zwei etwa gleich großen terminalen Klauen und einer dritten, subterminalen Klaue bewehrt (Abb. 42). Die Uropoden inserieren terminal, das Pleotelson ist distal breit, oft mit lateralen Zipfeln ausgestattet. Das dorsal sichtbare Pleomer ist sehr kurz. Die Typusart, *Iolella speciosa* (Bovallius, 1881) zeigt keine dorsal sichtbaren Fortsätze der ersten Coxae, im Gegensatz zu *I. laciniata* (Sars, 1872), die vielleicht von der Gattung *Iolella* zu trennen ist. Obwohl der Gattung die Schwimmborsten am dritten Pleopoden fehlen, ist sie durch die Präsenz der dritten Dactylusklaue, des lateralen Coxallappens am ersten Pereopoden und des unbedeckten Anus urtümlicher als die Gattungen der Gruppe A (s.u.).

Obwohl von z.T. sehr unterschiedlichem Körperumriß, der sich aus der raschen Radiation der Isopoden in der Tiefsee erklären läßt, haben die übrigen Gattungen (Gruppe A in Abb. 43) doch einige apomorphen Gemeinsamkeiten: Der ventrale Anus ist von den Pleopoden bedeckt (M. 4, Analogie zu den Verwandten der Paramunnidae), meist jedoch nicht in der Atemhöhle, sondern weiter caudal liegend. Bei *Mesosignum* liegt der Anus auf einer vorragenden Telsonspitze und könnte sekundär caudad verlagert sein. Die Coxae der ersten

Pereopoden bilden keine dorsal sichtbare, den Tergitlappen ähnliche Fortsätze (im Gegensatz zu “*Janiralata*“-Arten oder *Iolella laciniata*) (M.2). Der plesiomorphe Zustand der Coxa der “iolelloiden Gattungen” entspricht nach dieser Hypothese der Coxa von *Janira* (Abb. 39). Der Dactylus hat nur zwei Klauen, die dorsale Klaue ist viel länger als die ventrale (M. 3).

Es ist anzunehmen, daß die lateralen Fortsätze und das spitze Rostrum vieler Arten in der Anlage zum Grundmuster dieser Gruppe genauso wie von *Iolella* gehört, die Merkmale ursprünglich jedoch wenig

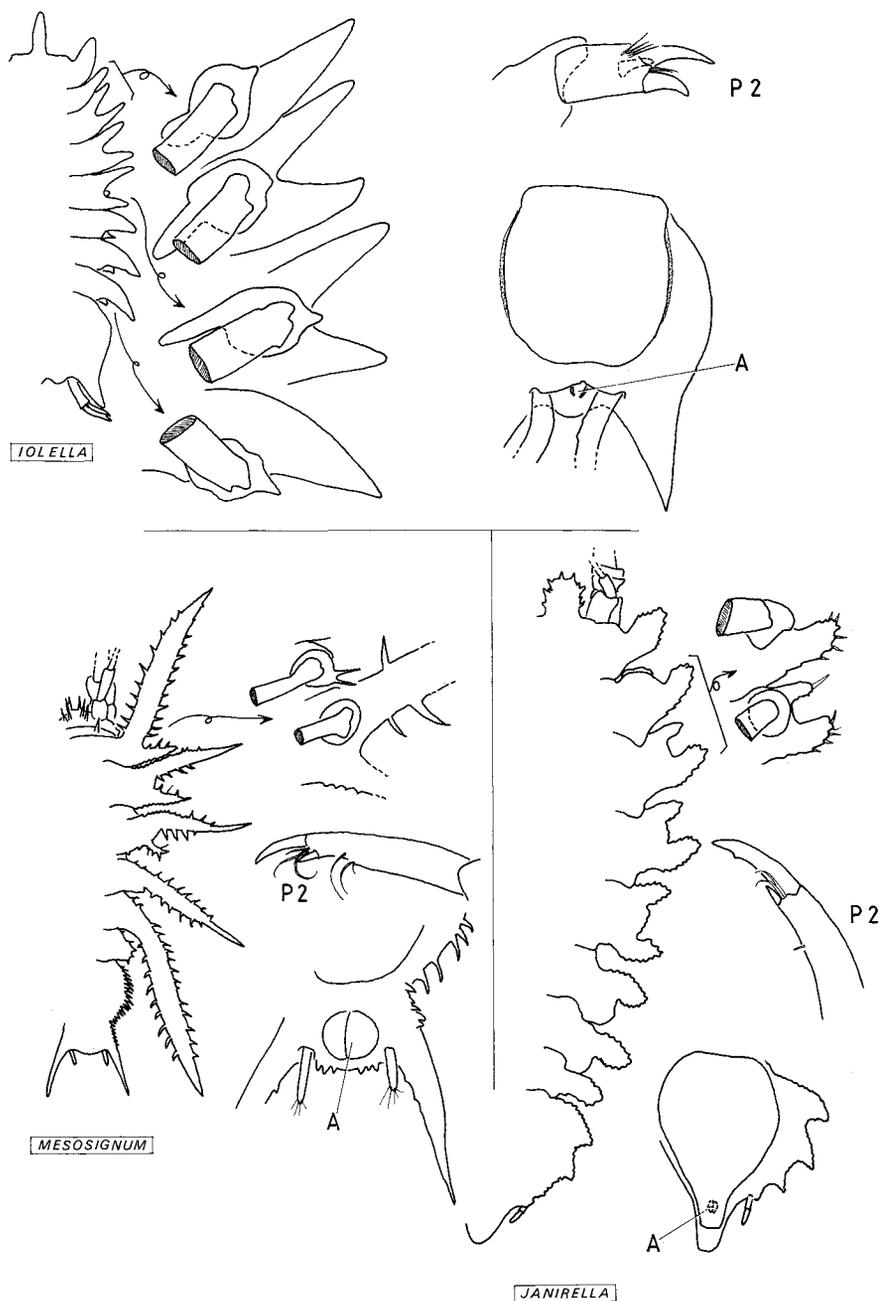


Abb. 42. Variationen des iolelloiden Habitus: rechte Körperseite in Dorsalansicht, rechts daneben Ventralansicht einiger Coxae, der Dactylus des 2. Pereopoden (P 2) und die Lage des Anus (A; Ventralansicht des Pleotelsons). Nicht determinierte Arten aus der Sammlung G.D. Wilson.

ausgeprägt sind, etwa wie bei *Ianthopsis*, der einzigen Gattung der Acanthaspididae, die noch Augen besitzt, und die *Iolella* verblüffend ähnlichen Formen der Acanthaspididae (z.B. *Iolanthe*) durch Verlängerung der vorhandenen Fortsätze konvergent entstanden sind.

Die Merkmale 2 und 3 (Abb. 43) dienen als Argument für die Einordnung von *Mesosignum* Menzies, 1962 in die Gattungsgruppe A. *Mesosignum* weist die typischen Fortsätze an den Pereomeren 2 bis 4 auf, die bei dieser Tiefseegattung extrem verlängert sind, während das erste Pereomer sehr kurz ist (M. 5) und keine Fortsätze hat. Die Uropoden sind verkürzt und einästig (M.8) und der Anus ist weit aus der Atemkammer herausgeschoben. Ordnet man *Mesosignum* in Gruppe B (Abb. 43) ein, muß angenommen werden, daß der Anus sekundär wieder weiter caudad verlagert wurde.

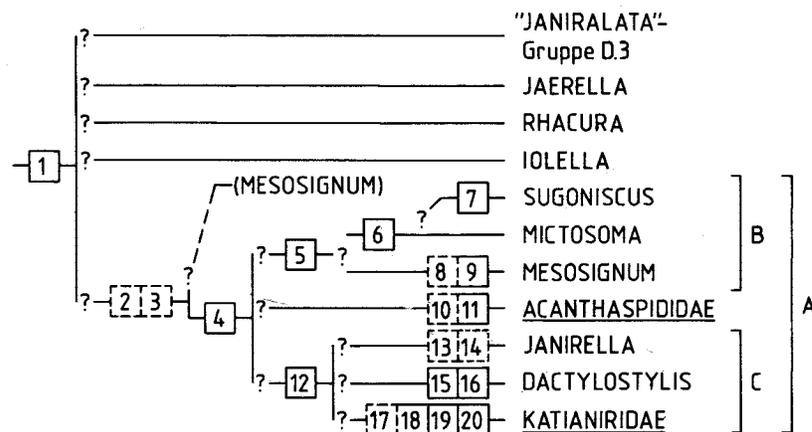


Abb. 43. Die 'iolelliden' Gattungen und Familien.

- 1: Pereomere 2-4 mit paarigen lateralen Tergitlappen, Pereomere 1 und 5-7 mit unpaaren Fortsätzen [Pereomere ohne laterale Tergitlappen]
- 2: (Coxa des ersten Pereopoden in Dorsalansicht kaum sichtbar, ohne tergitlappenartigem Fortsatz) [Coxa des 1. Pereopoden in Dorsalansicht sichtbar, mit kleinem lateralen Fortsatz]
- 3: (Dactylus mit nur 2 Klauen, dorsale Klaue viel länger als ventrale Klaue) [Dactylus mit 3 Klauen]
- 4: Anus nicht terminal, sondern ventral liegend, von Pleopoden bedeckt [Anus nicht bedeckt]
- 5: Pereomer 1 verkürzt, deutlich weniger als halb so lang wie Pereomere 2-4 [Pereomer 1 nicht verkürzt]
- 6: Pereomere 2 und 3 mit unpaarem Tergitlappen (je 1 Lappen reduziert) [Pereomere 2 und 3 mit je 1 lateralen Tergitlappenpaar]
- 7: Mundwerkzeuge stechend, mit spitzen Enditen an Mandibeln und Maxillipeden [Mundwerkzeuge nicht stechend; Mandibel mit Mahlfäche an pars molaris, Maxillipedenendit distal breit, abgerundet]
- 8: Uropoden sehr kurz, einästig [Uropoden nicht verkürzt, zweiästig]
- 9: Anus sekundär caudad verschoben, von Atemkammer getrennt, freiliegend [Merkmal 4: Anus von Pleopoden bedeckt]
- 10: (Uropodensympodit verlängert, styloform, beide Rami viel kürzer als Sympodit) [Sympodit nicht verlängert, kürzer als Rami]
- 11: Pleopod 3 auf beiden Rami mit mehr als 3 Schwimmborsten [Exopodit ohne, Endopodit mit 3 Schwimmborsten]
- 12: Uropoden inserieren caudolateral am Pleotelson, nicht terminal, stets einästig [Uropoden terminal neben Anus inserierend, zweiästig]
- 13: Atemkammer zieht bis zur Pleotelsonspitze, Sympodit des männlichen 2. Pleopoden daher distal verlängert [Sympodit des männlichen 2. Pleopoden distal nicht verlängert]
- 14: (Uropoden sehr kurz) [Uropoden nicht verkürzt]
- 15: Pleomer 1 vergrößert, etwa so lang wie Pereomer 7 [Pleomer 1 viel kürzer als Pereomer 7]
- 16: Dorsale Klaue der Pereopoden schmal, verlängert, am 1. Pereopoden etwa so lang wie Dactylus, ansonsten etwa halb so lang [dorsale Klaue nicht verlängert]
- 17: (Mandibel mit schmaler pars molaris) [pars molaris mit breiter Mahlfäche]
- 18: Propodus des 1. Pereopoden mit ventraler Dornenreihe, dabei distaler Dorn auffällig vergrößert [Propodus mit etwa gleich großen Dornen in ventraler Reihe]
- 19: Maxilliped mit nur 4 Palpusgliedern [Maxilliped mit 5 Palpusgliedern]
- 20: 2. Antenne kürzer als 1. Antenne [2. Antenne länger als 1. Antenne]

Mesosignum hat eine kleine, schmale pars molaris, die Mandibel ist schlank und etwas distad verlängert. Da diese Eigenart auch bei *Sugoniscus* Menzies & George, 1972 vorkommt (M. 7), eine Gattung, die kaum bekannt ist und *Mictosoma* Wolff, 1965 sehr ähnelt (s. M.6), alle drei Gattungen kurze erste Pereomere haben, zudem von *Mesosignum* und *Mictosoma* bekannt ist, daß die männlichen Genitalpapillen auffallend lang sind, könnten die drei Gattungen miteinander verwandt sein (Gruppe B). *Mictosoma* ist allerdings auch im Vorhandensein eines großen freien Pleomers der Gattung *Dactylostylis* ähnlich. Nachbeschreibungen der Arten sind dringend notwendig. Sollte in Zukunft eine nähere Verwandtschaft der drei Gattungen zu wiederlegen sein, kann *Mesosignum*, die Gattung mit unbedecktem Anus, als Schwestergruppe zur Gattungsgruppe A betrachtet werden (Alternative in Abb. 43).

Die Familie **Acanthaspididae** Menzies, 1962 kann mit Hilfe der folgenden Merkmale von den übrigen Gattungen der Gruppe A getrennt werden: Uropodensympodit griffelförmig, lang, distale Rami kurz (M. 10), Pleopod 3 mit mehr als 3 Schwimmborsten auf beiden Rami (M.11; dieses Merkmal ist auch bei "Janiralata"-Arten ausgebildet). Möglicherweise ist bei allen Arten der Familie der Exopodit des zweiten männlichen Pleopoden gegabelt. Als Tendenz ist zu erkennen, daß der Maxilliped einen breiten Basipoditen hat, der Palpus verhältnismäßig schmal wirkt; der erste männliche Pleopod hat gut ausgebildete distolaterale Hörner, die zweite Antenne trägt einen großen, spitzen Exopoditen. Das Pelotelson ist seitlich stets gesägt oder tief gekerbt, breit, die Uropoden inserieren terminal. Lediglich *Ianthopsis* Beddard, 1886 besitzt noch Augen, die übrigen Gattungen (*Acanthaspidia* Stebbing, 1898, *Exacanthaspidia* Menzies & Schultz, 1968, *Iolanthe* Beddard, 1886, *Paracanthaspidia* Menzies & Schultz, 1968) sind blind und breit dorsoventral abgeflacht. Mehrere Gattungen müssen in ihrer Zusammensetzung korrigiert werden, Veränderungen sind in Zukunft zu erwarten.

Die Gattungsgruppe C hat nicht die Synapomorphien der Acanthaspididae, weist jedoch auch gegenüber jener Familie eine apomorphe Besonderheit auf: Die Uropoden sind einästig (der Exopodit fehlt) und inserieren caudolateral in größerer Entfernung zum Anus (M.12), bei *Dactylostylis* inserieren die Uropoden sogar dorsolateral.

Bei *Janirella* Bonnier, 1896 sind die Uropoden verkürzt (M.14). Wie bei einigen anderen Janiroidea ist der Sympodit des männlichen zweiten Pleopoden distal verlängert, die Atemkammer endet terminal und enthält auch den Anus (M.13). *Dactylostylis* Richardson, 1911 hat im Gegensatz zu *Janirella* ein gut sichtbares freies Pleomer, das etwa so lang wie das letzte Pereomer ist (M. 15), die Pereopoden tragen einzelne Klauen, die so lang wie der Dactylus sind (M. 16).

Die **Katianiridae** Svavarsson, 1987 haben folgende Synapomorphien: Mandibel mit schmaler pars molaris (M.17), Propodus des ersten Pereopoden mit ventraler Dornenreihe, deren letzter distaler Dorn vergrößert ist (M. 18), Maxilliped mit nur 4 Palpusgliedern (M. 19), zweite Antenne kürzer als erste Antenne. Nach Svavarsson gehören hierher die Gattungen *Abyssijaera* Menzies, 1962, *Janthurella* Kussakin, 1982, *Katianira* Hansen, 1916, und *Natalianira* Kensley, 1984. Viele Arten müssen noch nachbeschrieben werden, um die Diagnose der Familie abzusichern. Von *Janthurella* ist der erste Pereopod nicht genau bekannt, von *Abyssijaera* die Antennen. Es ist nicht sicher, ob *Natalianira* vier oder fünf Palpusglieder am Maxillipeden aufweist; Kensley (1984) bildet 5 Glieder ab. Aus dem distalen Propodusdorn wird bei *Katianira* und *Natalianira* in Analogie zum distalen Carpusdorn der Eugerdellatinae ein dem Dactylus opponierendes Werkzeug.

Die lateralen Tergitlappen sind nur bei *Katianira* spitz ausgezogen, bei den übrigen Gattungen abgerundet oder gar zurückgebildet (*Abyssijaera*). Bei *Natalianira* und *Janthurella* haben die Tergite der Pereomere 5 bis 7 seitlich eine tiefe Kerbe. Der Anus ist, soweit bekannt, verdeckt, der Exopodit des dritten Pleopoden hat keine Schwimmborsten.

Das Dendrogramm (Abb. 43) enthält neben Gattungen, deren Zuordnung unsicher ist (*Sugoniscus*, *Dactylostylis*), einige Gattungen, für die in der Vergangenheit eigene Familien errichtet wurden (*Mictosoma*: **Mictosomatidae** Wolff, 1965; *Mesosignum*: **Mesosignidae** Schultz, 1969; *Janirella*: **Janirellidae** Menzies, 1956), was der Verlegenheit entspricht, die betroffenen Taxa nirgendwo einordnen zu können. Erst durch Nachbeschreibungen und genauen Merkmalsvergleich kann ein neues Familienkonzept gefunden werden.

6.4.5 Die Familie Munnopsidae

Die Familie Munnopsidae Sars, 1897 wurde durch Wilson (im Druck) nach Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik neu definiert. Sie enthält einige Unterfamilien, die bisher als eigenständige Familien angesehen wurden, sowie einige Gattungen, die wenig erforscht sind und deren Beziehung zu den Unterfamilien noch nicht geklärt werden kann. Es ist das Verdienst von Wilsons und Hesslers langjähriger taxonomischer Arbeit, durch sorgfältige Beschreibungen unseren Kenntnisstand über diese Gruppe wesentlich verbessert zu haben (Wilson & Hessler 1980, 1981, Wilson 1981, 1982a,b, 1986a,b, 1987, im Druck, Wilson & Thistle 1985). Wichtige neue Merkmale wurden erschlossen, so die Form der Pleopoden und des Cephalothorax (Wilson 1987, im Druck). Im folgenden werden diese Ergebnisse sowie ältere Literaturdaten zu einer Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Munnopsidae genutzt. Das Resultat (Abb. 44) ähnelt im Wesentlichen dem von Wilson mit dem numerischen Computerprogramm PHYLIP erhaltenen Dendrogramm (Wilson, im Druck).

Die Familie **Munnopsidae** hat folgende Autapomorphien: Pereopoden 5 bis 7 umgebildet zu kräftigen Schwimmbeinen mit ovalen Carpi und Propodi, die von gelenkig inserierenden Borsten umrahmt sind. Hinterkörper zu "Natasoma" umgeformt: Pereomere 5 bis 7 und Pleotelson nur wenig gegeneinander beweglich, stromlinienförmig caudal schmaler werdend, sehr muskulös. Pereopod 1 als Laufbein ausgebildet, jedoch kürzer als die Pereopoden 2 bis 4. Erstes Glied der Antennula verbreitert, abgeflacht. Klauen der Pereopoden rinnenförmig, Sensillen umschließend.

Es sind weiterhin folgende Tendenzen zu beobachten: Das letzte Glied des Mandibelpalpus ist stark gebogen und liegt oft in situ auf dem Clypeus oder auf dem Labrum (Wilson, mündliche Mitteilung). Der Maxilliped hat sehr breite Palpusglieder 2 und 3, Glieder 4 und 5 sind kurz, mit einem mediad gerichtetem Lobus ausgestattet. Das Pleotelson ist meist breit, die operkuliformen Sympodite des männlichen zweiten Pleopoden sind daher groß, das Gonopodium (Endopodit) dagegen ist relativ klein, meist distal am Sympoditen inserierend.

Innerhalb der Munnopsidae sind die **Eurycopinae** Hansen, 1916 am urtümlichsten (Abb. 44: Gattungsgruppe A). Sie haben noch ein Rostrum und urtümliche dritte Pleopoden ohne Schwimmborsten am Exopoditen, mit drei kräftigen Schwimmborsten am Endopoditen. Die Tiere haben stets ein breites Natasoma, ein Merkmal, das innerhalb der **Munnopsidae** für plesiomorph gelten muß. Eine gute Synapomorphie für diese Unterfamilie ist nicht bekannt. Innerhalb der Eurycopinae zeichnet sich die Gattungsgruppe **B** (Abb. 44; *Baeonectes* Wilson, 1983, *Belonectes* Wilson & Hessler, 1981, *Disconectes* Wilson & Hessler, 1981, *Tytthocope* Wilson & Hessler, 1981) durch Verschmelzung der Pereomere 5 und 6 aus (M. 4).

Alle übrigen Gattungen bilden zusammen die Schwestergruppe zu den Eurycopinae. Ihre Monophylie kann durch folgende Merkmale belegt werden: Am Exopoditen des dritten Pleopoden treten Schwimmborsten auf (M.1; Analogie zu den Acanthaspididae), das Rostrum ist reduziert (M.2). Es ist die Tendenz zu beobachten, daß das weibliche Operkulum einen terminalen Schlitz ausbildet (M. 3, nach Wilson, im Druck).

Die Beziehungen der Vertreter dieser Gruppe zueinander sind in vielen Punkten mangels Daten nicht zu klären. Es können jedoch mehrere monophyletische Gattungsgruppen aufgezeigt werden, die Wilsons (im Druck) Unterfamilien entsprechen.

Die Gattungsgruppen **C** und **D** sowie die Gattungen *Munneurycope* Stephensen, 1913 und *Munnicope* Menzies & George, 1972 (incertae sedis) stehen der monophyletischen Gruppe gegenüber, die aus den Einheiten **F**, **J**, **L**, **M** und **O** besteht (Abb. 44). Diese haben stets sehr lange Pereopoden 3 und 4 (M.16). Bei anderen Gattungen sind die Pereopoden 2-4 auch relativ lang und dünn, die Pereopoden 3 und 4 jedoch nicht wesentlich länger als der 2. Pereopod.

Gattungsgruppe **C** (**Bathyopsurinae** Wolff, 1962 mit *Bathyopsurus* Nordenstam, 1955 und *Paropsurus* Wolff, 1962) hat abgeflachte, mit dem Pleotelson verwachsene Pleomere 5 bis 7 (M. 5) und fast dorsal inserierende Pereopen (M.6), zudem ist die Mandibel vereinfacht (M.7) und die Schwimmborsten am Endopoditen von Pleopod 3 sind reduziert (M. 8).

Die Gattungsgruppe **D** (**Lipomerinae** Tattersall, 1905: *Lipomera* Tattersall, 1905 und die neuen Gattungen (Wilson, im Druck) *Hapsidohedra*, *Lionectes*, *Coperonus*, *Mimocopelates*) ist ausführlich von Wilson (im Druck) beschrieben worden, die sehr kleinen Tiere sind durch eine große Zahl von Merkmalen (M.9 bis 13, Abb. 44) charakterisiert. Innerhalb dieser Gruppe besteht die Tendenz, die Pereomere 6 und 7 zu verschmelzen (M. 14) und zu verkürzen (M. 15), wobei der Pereopod 7 rückgebildet wird.

Die Verkleinerung des ursprünglich paddelförmigen siebten Pereopoden findet sich in analoger Weise bei den Gattungsgruppe **I** sowie bei **J + L + M**. Sie steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit einer mehr epibenthisch schwimmenden oder grabenden als pelagischen Lebensweise.

Gattungsgruppe **F** (**Munnopsinae** Sars, 1897: *Acanthomunnopsis* Schultz, 1978, *Munnopsis* Sars, 1861, *Munnopsoides* Tattersall, 1905, *Munnopsurus* Richardson, 1912, *Paramunnopsis* Hansen, 1916, *Pseudomunnopsis* Hansen, 1916) ist durch folgende Synapomorphien gekennzeichnet: Der Endopodit des dritten Pleopoden weist reduzierte Schwimmborsten auf (M. 17), der Dactylus der Pereopoden 5 bis 7 ist sehr kurz oder reduziert (M. 18), die pars molaris der Mandibel ist zurückgebildet und hat keine Mahlfläche (M. 19, Analogie (?) zu Gattungsgruppe **J**). Ob die Mandibelform eine Synapomorphie der Gruppen **F** und **J** ist, läßt sich derzeit nicht feststellen. *Munnopsurus* ist die urtümlichste Gattung der Munnopsinae, alle übrigen Gattungen weisen im männlichen Geschlecht breite, verwachsene Sympodite der zweiten Pleopoden (M. 20) und einästige, lange Uropoden (M. 21) auf (Gattungsgruppe **G**). Bei Gruppe **H** ist der Dactylus der Schwimbeine völlig reduziert (M.12), die Gattungen *Munnopsoides* und *Acanthomunnopsis* haben ein langes, schmales fünftes Pereomer (M. 23), wodurch der Hinterkörper dieser Tiere gestielt wirkt, zudem sind die Schwimbeine sehr schmal (M.24), was auf eine Änderung der Fortbewegungsweise schließen läßt.

Gattungsgruppe **J** (**Ilyarachninae** Hansen, 1916: *Aspidarachna* Sars, 1897, *Bathybadistes* Hessler & Thistle, 1975, *Echinozone* Sars, 1897, *Ilyarachna* Sars, 1864, *Pseudarachna* Sars, 1897) hat eine typische Mandibel mit kräftiger, nicht tief gekerbter pars incisiva und kleiner pars molaris (M.25), kurzem, dünnen Mandibelpalpus (M.26), zudem haben fast alle Arten (außer *Aspidarachna*) dorsal kleine Dornen am vorderen Rand der Pereomere, die bei *Echinozone* länger werden können (M.27). Die Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Ilyarachninae bleiben ungeklärt. Die Gattungsgruppe **K** scheint monophyletisch zu sein: Die Gattungen haben eine kompakte Mandibel ohne Palpus (M.28), der Uropodensympodit ist kräftig, länger als breit, der Exopodit fehlt meist, der Endopodit ist sehr klein (M.29).

Die Gattungsgruppen **L** (**Syneurycopinae**) und **M** (**Acanthocopinae**) haben einen schmalen siebten Pereopoden, die Schwimmborsten fehlen meist (M.30). Dieses Merkmal entsteht konvergent auch innerhalb der Gattungsgruppen **J** und **D**, ist also keine aussagekräftige Apomorphie. Bei den **Acanthocopinae** läßt sich die Tendenz der gleichzeitigen Verschmelzung der Pereomere 5 bis 7 beobachten (bei Gruppe **D** verwachsen nur die Pereomere 6 und 7, wobei das 7.Pereomer sehr kurz ist; bei Gruppe **A** verwachsen zunächst nur die Pereomere 5 und 6). Diese Eigenart (M.33) ist ebenfalls, bei spindelförmigem Körper, typisch für die Gattungsgruppe **L** (**Syneurycopinae** Wolff, 1962: *Syneurycope* Hansen, 1916, *Bellibos* Haugness & Hessler, 1979). Weitere Gemeinsamkeiten der Gruppen **L** und **M** sind noch nicht bekannt.

Gattungsgruppe **M** (**Acanthocopinae** Wolff, 1962: *Acanthocope* Beddard, 1885, *Microprotus* Richardson, 1909 und *Storothyngura* Vanhöffen, 1914) weist folgende Autapomorphien auf: Pereomere mit dorsalen Dornen, und zwar je ein Dorn auf den Pereomeren 1-4, je 2 auf den Pereomeren 5-7 (M.31). Die Pereomere haben zudem seitlich je einen Dorn, der meist leicht frontad gebogen ist, das Pleotelson hat ein Paar kräftige, laterale Dornen (M.32). Die Körperform ist damit bei allen Acanthocopinae sehr ähnlich. *Acanthocope* und *Microprotus* sind gegenüber *Storothyngura* spezialisiert: Die lateralen Dornen, z.T. auch die dorsalen Dornen, sind verlängert (M. 34), die ersten beiden Glieder der zweiten Antennen haben je einen lateralen Dorn (M. 35), die Uropoden sind sehr lang und dünn (M. 36).

Die verbleibenden Gattungen *Betamorpha* Hessler & Thistle, 1975 und *Amuletta* Wilson & Thistle, 1985 lassen sich derzeit keiner der bekannten Unterfamilien zuordnen. Beide Gattungen sind sehr ähnlich, sie haben einen typischen Uropoden (M.37 der Gattungsgruppe **O**): Der Sympodit ist wie bei den Ilyarachninae kräftig, die Uropodenrami sind kurz und inserieren lateral (nicht terminal) am Sympoditen.

Das Dendrogramm (Abb. 44) zeigt deutlich, wo derzeit Monophyla erkannt wurden und wieviele Fragen nicht gelöst sind. Es unterscheidet sich von Wilsons Analyse (Wilson, im Druck) durch die Aufnahme der

Gattungen *Microprotus* und *Storthyngura* in die Unterfamilie Acanthocopinae, *Storthyngura* wird somit nicht als naher Verwandter von *Ilyarachna* oder als incertae sedis eingestuft. Die *Munnopsinae* enthalten als urtümlichste Gattung *Munnopsurus* und werden nicht nur auf die Gattungsgruppe H beschränkt. Es wird deutlich, daß Wilsons Konzept einer eigenständigen Unterfamilie Lipomerinae gut begründet ist und der der Gattung *Ilyarachna* ähnliche Habitus als Konvergenz betrachtet werden muß. Im Gegensatz zu Wilsons Auffassung wird aus der basalen Stellung der Eurycopinae geschlossen, daß die Form der dritten Pleopoden dieser Gruppe (ohne Borsten am Exopoditen, nur 3 Schwimmborsten am Endopoditen), die für die Janiroidea als plesiomorph gelten muß, für die Munnopsidae ein urtümliches, plesiomorphes Merkmal ist.

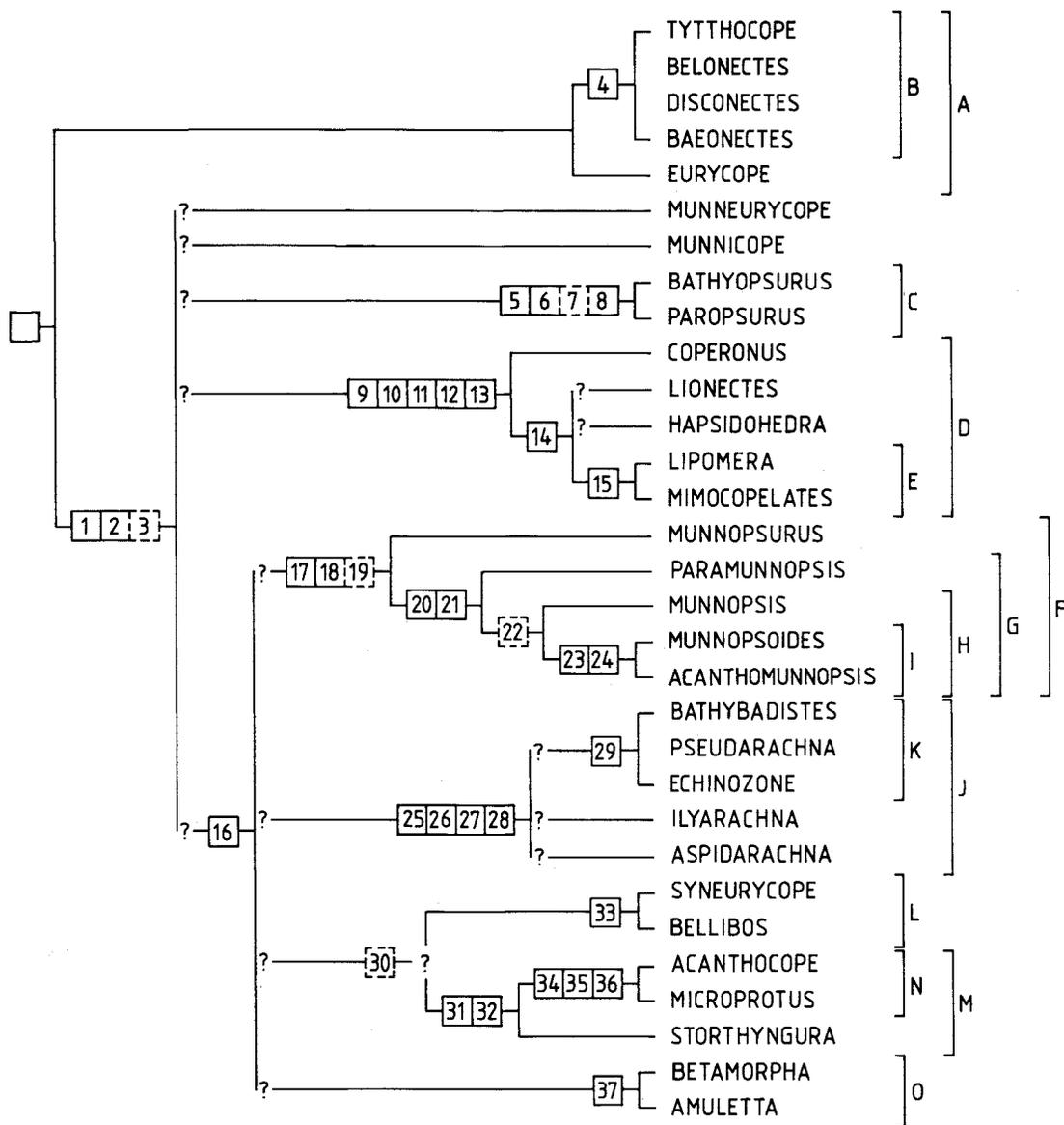


Abb. 44. Die Gattungen der *Munnopsidae* sensu Wilson (im Druck). Das leere Kästchen steht für die Synapomorphien der Familie

- 1: Exopodit von Pleopod 3 (sekundär) mit Schwimmborsten
[Exopodit ohne Schwimmborsten]
- 2: Rostrum reduziert [Rostrum vorhanden]
- 3: (Operkulum des Weibchens mit terminalem Schlitz)
[Operkulum ohne terminalem Schlitz]
- 4: Pereomere 5 und 6 verwachsen [Pereomere 5-6 nicht verwachsen]
- 5: Pereomere 5 bis 7 und Pleotelson zu flacher Scheibe verwachsen
[Pereomere 5-7 nicht verwachsen]
- 6: Insertionsstelle der Pereopoden dorsad verlagert
[Insertion lateral]
- 7: (Mandibelpalpus reduziert, pars molaris wenigentwickelt) [Palpus nicht reduziert, pars molaris kräftig]
- 8: Schwimmborsten am Endopoditen von Pleopod 3 reduziert
[Merkmal 1: Schwimmborsten vorhanden]
- 9: Pars molaris verstärkt, sehr kräftig [pars molaris kräftig, jedoch nicht vergrößert oder verstärkt]
- 10: Pereomer 7 sehr verkürzt und Pereopod 7 verkleinert
[Pereomer 7 etwa so lang wie Pereomere 5 und 6, Pereopod 7 nicht verkleinert]
- 11: Pereomer 5 am längsten und breitesten, mindestens so lang wie Pereomere 1 und 2 zusammen, Pereopod 5 größer als Pereopod 6
[Pereomer 5 etwa so lang wie Pereomere 6 oder 7, Pereopod 5 nicht vergrößert]
- 12: Epipodit des Maxillipeden verkürzt, deutlich kürzer als Basipodit mit Endit [Epipodit etwa so groß wie Basipodit mit Endit oder größer]
- 13: Uropodensympodit kurz, breit [Sympodit länger als breit]
- 14: Pereomere 6 und 7 verwachsen [Pereomere nicht verwachsen]
- 15: Verwachsene Pereomere 6 und 7 verkürzt, Pereopod 7 reduziert [Verwachsene Pereomere 6 und 7 nicht verkürzt, Pereopod 7 nicht reduziert]
- 16: Pereopoden 3 und 4 sehr lang, wesentlich länger als Pereopod 2
[Beine lang und schlank, Pereopoden 3 und 4 jedoch etwa so lang wie Pereopod 2]
- 17: Endopodit von Pleopod 3 mit rückgebildeten, sehr kurzen, feinen Schwimmborsten (fehlen oft) [Endopodit mit 3 kräftigen Schwimmborsten]
- 18: Dactylus der Pereopoden 5 bis 7 kurz oder reduziert
[Dactylus nicht verkürzt]
- 19: (pars molaris ohne Mahlfläche, wenig entwickelt)
[pars molaris mit kräftiger Mahlfläche]
- 20: Pleopod 2 des Männchens mit basal verwachsenen, breiten Sympoditen [Sympodite nicht verwachsen]
- 21: Uropoden einästig, lang und dünn [Uropoden zweiästig, Rami nicht verlängert]
- 22: (Dactylus an Pereopoden 5-7 fehlend) [Dactylus klein, jedoch vorhanden]
- 23: Pereomer 5 verlängert, schmal, Hinterkörper wirkt dadurch gestielt [Pereomer 5 nicht verlängert]
- 24: Pereopoden 5-7 mit schmalen, langen, fast rechteckigen Carpi und Propodi [Carpi und Propodi paddelförmig, länglich oval]
- 25: Pars incisiva kräftig, ohne tiefe Kerben [pars incisiva mit durch Kerben getrennten Zähnen]
- 26: Mandibelpalpus verkleinert, sehr dünn, den Enditen kaum (oder nicht) überragend [Mandibelpalpus nicht verkleinert]
- 27: Vorderer Rand der Pereomere mit kurzen Dornen besetzt
[Dornen fehlen]
- 28: Uropodensympodit kräftig, länger als breit, Rami dagegen verkleinert: Uropodenexopodit reduziert (oft fehlend), Uropodenendopodit sehr kurz
[Sympodit nicht auffällig groß im Verhältnis zu den Rami]
- 29: (Mandibelpalpus fehlt) [Palpus vorhanden, jedoch verkleinert]
- 30: (Pereopod 7 schmaler als Pereopoden 5, 6, Tendenz zur Reduktion der Schwimmborsten am P 7) [Pereopod 7 so breit wie Pereopoden 5 und 6, mit Schwimmborsten]
- 31: Pereomere 1-4 mit je 1, Pereomere 5-7 mit je 2 dorsalen, kurzen Dornen [Dornen fehlen]
- 32: Pereomere seitlich spitz auslaufend, Pleotelson mit 2 lateralen Dornen [Pleotelson ohne Dornen, Pereomere ohne laterale Spitzen]
- 33: Körperform: Körper verschmälert, schlank spindelförmig, Pereomere 5-7 dorsal verwachsen [Körper länglich oval, Pereomere 5-7 nicht verwachsen]
- 34: Laterale Spitzen der Pereomere und des Pleotelsons verlängert [s. Merkmal 31]
- 35: Erste 2 Glieder der 2. Antenne mit lateralem, langem Dorn [Dornen fehlen]
- 36: Uropoden dünn und lang [Uropoden nicht verlängert]
- 37: Uropodensympodit kräftig, Rami sehr klein und seitlich (nicht terminal) am Sympoditen inserierend
[Rami nicht verkleinert, terminal inserierend, Sympodit nicht auffällig kräftiger als Rami]

6.4.6 Die Familie Desmosomatidae

Die meisten Merkmale, die charakteristisch für die Desmosomatidae Sars, 1897 sein sollen (vgl. Hessler 1970), kommen auch bei den Nannoniscidae und z.T. bei den Munnopsidae vor: Erste Antenne kurz, dorsal am Cephalothorax inserierend, Geißel mit nur 2 bis 3 Gliedern, Geißel der zweiten Antenne beim Männchen basal verdickt. Pars molaris der Mandibel schmal, ohne kräftige Mahlfäche; Glieder 2 und 3 des Maxillipedenpalpus am breitesten, Glieder 4 und 5 kurz, viertes Glied mit mediad gerichtetem Lobus. Pereomere 1 bis 4 seitlich leicht frontad gerichtet und deutlich kürzer und etwas breiter als die Pereomere 5 bis 7. Carpus und Propodus der Pereopoden 5 bis 7 abgeflacht, von langen Borsten umrahmt, Pereomere 5 bis 7 mit kräftiger Muskulatur für die Pereopoden.

Nach einem genauen Vergleich mit der Schwestergruppe, den Nannoniscidae, und mit den verwandten Munnopsidae, verbleiben als Synapomorphien der Desmosomatidae die folgenden Merkmale: Carpus des ersten Pereopoden (Abb. 45) sowie Carpus und Propodus des zweiten Pereopoden mit einer ventralen Reihe großer zusammengesetzter Dornen und dorsal eine Reihe langer Borsten (vgl. Merkmal 14 in Abb. 50, P 1 von *Balbidocolon* in Abb. 45); langes zweites Grundglied der ersten Antenne mit (nur) 2 sich gegenüberstehenden großen Fiederborsten.

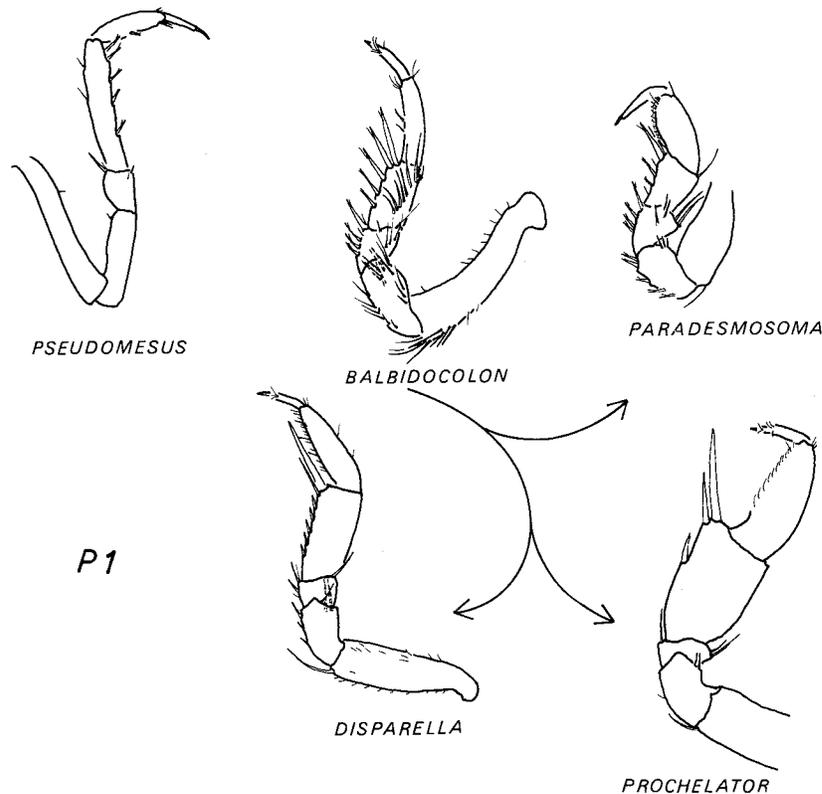


Abb. 45. Entwicklung des ersten Pereopoden bei den Desmosomatidae. *Pseudomesus* nach Svararsson 1984, *Paradesmosoma* nach Kussakin 1965, übrige nach Hessler 1970.

Durch die Ausgliederung der von Svararsson (1984) zu den Desmosomatidae gezählten Gattung *Pseudomesus* (vgl. Nannoniscidae, Abschnitt 6.4.7) wird eine deutliche Abgrenzung gegenüber den Nannoniscidae möglich.

Hessler (1970) verteilt die Gattungen der Desmosomatidae auf 2 Unterfamilien: Zu den **Desmosomatinae** gehören die Gattungen *Balbidocolon* Hessler, 1970, *Desmosoma* Sars, 1864, *Echinopleura* Sars, 1897, *Eugerdia*

Meinert, 1890, *Mirabilicoxa* Hessler, 1970, *Momedossa* Hessler, 1970, *Thaumastosoma* Hessler, 1970, *Torwolia* Hessler, 1970, und *Whoia* Hessler, 1970.

Zu den **Eugerdellatinae** gehören die Gattungen *Chelator* Hessler, 1970, *Disparella* Hessler, 1970, *Eugerdella* Kussakin, 1965, *Oecidiobanchus* Hessler, 1970, *Paradesmosoma* Kussakin, 1965 und *Prochelator* Hessler, 1970. *Chelibranchus* Mezhov, 1986 läßt sich der unvollständigen Beschreibung wegen nicht zuordnen.

Während die Eugerdellatinae gut durch die Evolution eines kräftigen ersten Pereopoden (Abb. 45: *Prochelator*) mit langen zusammengesetzten Dornen gekennzeichnet sind, bilden die Desmosomatinae eine künstliche Sammelgruppe für die übrigen Gattungen. Die bekannten Fakten reichen nicht aus, um alle Gattungen exakt einer monophyletischen Gruppe zuordnen zu können, es ist daher momentan davon abzuraten, ohne neue Merkmale weitere Unterfamilien zu definieren.

Das Dendrogramm (Abb. 46) illustriert den derzeitigen Kenntnisstand. Wichtige Merkmale sind die von Hessler hervorgehobenen Variationen in Form und Behorstung der Pereopoden 1 und 2. Die Reduktion des Mandibelpalpus dagegen ist ein wenig spezifisches Merkmal, das offenbar häufig konvergent entsteht, ebenso

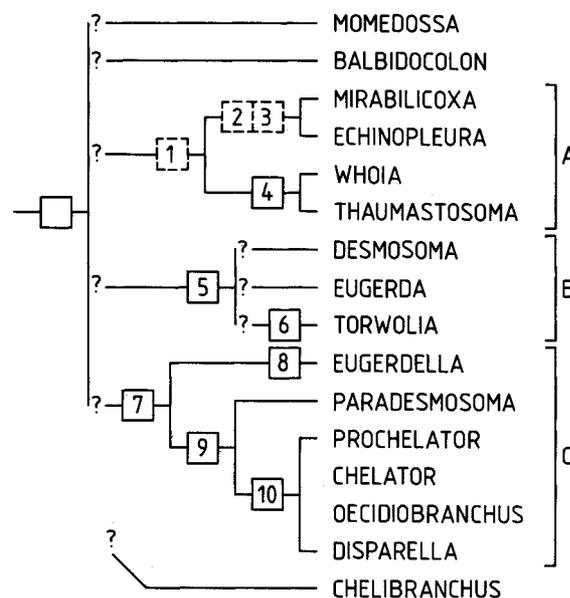


Abb. 46. Die Gattungen der Desmosomatidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: (Ventrale Dornen am Propodus des 2. Pereopoden reduziert) [Dornen vorhanden]
- 2: (Pereopod 1 schlank, etwas kleiner Pereopod 2)
[Pereopod 1 so groß wie Pereopod 2, nicht subchelat]
- 3: (Mandibelpalpus fehlend) [Palpus vorhanden]
- 4: Pereopod 1 etwa so groß wie Pereopod 2, Carpus jedoch verbreitert, rechteckig, dabei Pereomer 1 länger als Pereomer 2 [Carpus nicht verbreitert, Pereomer 1 etwas kürzer als Pereomer 2]
- 5: Pereopod 1 schlank, kleiner als Pereopod 2, dabei dorsale Dornenreihe am Carpus von Pereopod 1 reduziert und Pereomer 1 kürzer als Pereomer 2 [Pereopod 1 so groß wie Pereopod 2, dorsale Borstenreihe am Carpus vorhanden; vgl. *Balbidocolon* Abb. 45]
- 6: Pereopod 1 propodosubchelat: Propodus verbreitert, mit Dactylus eine Subchela bildend [Pereopod 1 nicht subchelat]
- 7: Pereopod 1 kräftiger als Pereopod 2, Dornen in der Reihe des Carpus distal an Länge zunehmend [Pereopod 1 kräftiger als Pereopod 2, ventrale Dornen des Carpus gleich lang]
- 8: Vorletzter Dorn in der Dornenreihe am Carpus von Pereopod 1 länger als letzter (distaler) Dorn
[Vorletzter Dorn etwas kürzer als letzter (distaler) Dorn]
- 9: Letzter (distaler) Dorn in Dornenreihe am Carpus von Pereopod 1 auffallend kräftig [letzter Dorn wenig größer als vorletzter Dorn]
- 10: Dornenreihe am Carpus von Pereopod 1 bis auf einen kräftigen, distalen und maximal 2 kurze proximale Dornen reduziert [Dornen nicht reduziert]

wie die Reduktion des Uropodenexopoditen. Erkannte Synapomorphien für Gattungsgruppen können der Legende zu Abb. 46 entnommen werden. Einige Gattungen haben auffällige Autapomorphien: Bei *Thaumastosoma* sind die Mundwerkzeuge frontad verlagert, zudem trägt der Propodus des ersten Pereopoden dorsal eine Borstenreihe, wo sonst die Desmosomatidae keine Borsten aufweisen (vereinzelte Borsten nur bei *Momedossa* anwesend). *Echinopleura* hat eine kurze, spitze pars molaris. Der Uropodenexopodit wird mehrfach reduziert, das Pleotelson kann distolaterale Spitzen aufweisen oder abgerundet sein. Einzelne Gattungen weisen Variationen in der Chaetotaxie der ersten beiden Pereopoden auf. So sind die dorsalen Borsten am ersten Carpus bei *Momedossa*, *Whoia*, *Thaumastosoma*, und der Gattungsgruppe B reduziert, die ventrale Dornenreihe am zweiten Propodus fehlt bei *Whoia*, *Thaumastosoma*, *Mirabilicoxa* und *Echinopleura* (M.1 in Abb. 46), sowie bei *Paradesmosoma*. Diese Reduktionsmerkmale sind leider von geringer Aussagekraft.

Die Gattungsgruppe C entspricht den **Eugerdellatinae**. Ihre Monophylie wird mit dem kräftigen ersten Pereopoden begründet (M.7, vgl. Hessler 1970), der sich in einer Progressionsreihe (M. 9, 10) zu einer eigentümlichen Carpochele entwickelt (Abb. 45: *Prochelator*), bei der ein großer Dorn distal am Carpus dem Dactylus gegenübersteht (M. 10). *Eugerdella* zeigt einen großen Formenreichtum auf und ist vielleicht noch polyphyletisch zusammengestellt. Nach Hessler (1970) ist jedoch charakteristisch, daß am Carpus des ersten Pereopoden distad des längsten Dornes ein weiterer, kurzer Dorn zu finden ist, während bei anderen Gattungen stets der letzte, distale Dorn zugleich der längste ist.

Die Desmosomatidae sind untereinander sehr ähnlich. Nach Durchsicht der Artbeschreibungen verbleibt der Eindruck, daß manche Gattungen noch polyphyletisch sind und in Zukunft einige taxonomische Änderungen zu erwarten sind. Für eine Revision sind, wie immer, genaueste Artbeschreibungen notwendig, damit Apomorphien erkannt und verglichen werden können. Hesslers Monographie der Desmosomatidae aus dem Nordwestatlantik (Hessler 1970) weist hierzu den Weg, allerdings sind genauere Beschreibungen der Pleopoden für fast alle Arten nachzuarbeiten.

6.4.7 Die Familie Nannoniscidae

Nach Siebenaller & Hessler (1977, 1981) sind typische Merkmale der **Nannoniscidae** Hansen, 1916 im Vergleich mit den nah verwandten Desmosomatidae die kurze Antennulageißel mit dem kugelförmigen letzten Geißelglied und die dorsale Verschmelzung der Pereomere 6 und 7. Diese Merkmale sind jedoch bei manchen Gattungen nicht vorhanden. Die Mandibel hat (wie bei den Desmosomatidae) eine flache, in Seitenansicht dreieckige pars molaris ohne Mahlfläche. Die Uropoden sind kurz, die Pereomeren 1 bis 4 haben oft anterolaterale Dornen an den seitlichen Tergiträndern. Im Vergleich mit den Munnopsidae oder Desmosomatidae sind die Pereomere 5 bis 7 relativ kurz. Weitere von Siebenaller & Hessler (1977) aufgezählte Merkmale finden sich auch bei den Desmosomatidae und den Munnopsidae.

Bei genauer Analyse verbleiben als wertvolle Synapomorphien nur zwei Merkmale: An den Pereopoden 5 bis 7 ist die ventrale Reihe von Schwimmborsten reduziert; die Uropoden sind sehr kurz, überragen den caudalen Telsonrand kaum und sind in einer leicht konkaven Bucht des ventralen Telsonrandes eingebettet. Die Uropoden liegen sehr nahe am Anus und bedecken oft die Anusvalven.

Die charakteristische Lage der Uropoden ist in Zeichnungen der Seitenansicht der Tiere in der Literatur gut dokumentiert (Hansen 1916: z.B. *Nannoniscus analis*; Just 1980: *Nannoniscus octoabyssalis*; Siebenaller & Hessler 1981: *Rapaniscus crassipes*, *Reggabellator*; Svavarsson 1982: *Nannoniscus profundus*, 1984: *Pseudomesus*).

Die oben aufgezählten Merkmale verbleiben, wenn die Gattung *Pseudomesus* aufgenommen wird und die in Abb. 48 dargestellten Schwestergruppenverhältnisse vorausgesetzt werden. Dabei muß man Siebenaller & Hessler (1981) folgend die Gattungen *Thaumastosoma* und *Sugoniscus* aus der Familie ausschließen.

Die meisten Nannoniscidae haben eine breitere Körperform als die Desmosomatidae, das gilt jedoch nicht für *Pseudomesus*. Die Pereomere 6 und 7 sind bei vielen Gattungen verwachsen, nicht bei *Pseudomesus* und der Gattungsgruppe C (Abb. 48). Bei vereinzelten Gattungen herrscht auch Unsicherheit über die Ausprägung

dieses Merkmals. Die Typusart der Gattung *Nannoniscus* z.B., *N. oblongus*, hat auf den detaillierten Zeichnungen von Sars (1897) freie Pereomere. Hansen (1916), der Exemplare beider Geschlechter dieser Art von Sars erhielt und das Männchen einer anderen Art zuwies (heute *Rapaniscus crassipes*), gibt als Gattungsmerkmal die Verwachsung der Pereomere 6 und 7 an, so wie sie bei den übrigen Arten ebenfalls beschrieben wurden. Eine Nachbeschreibung der Typusart gibt es bisher nicht.

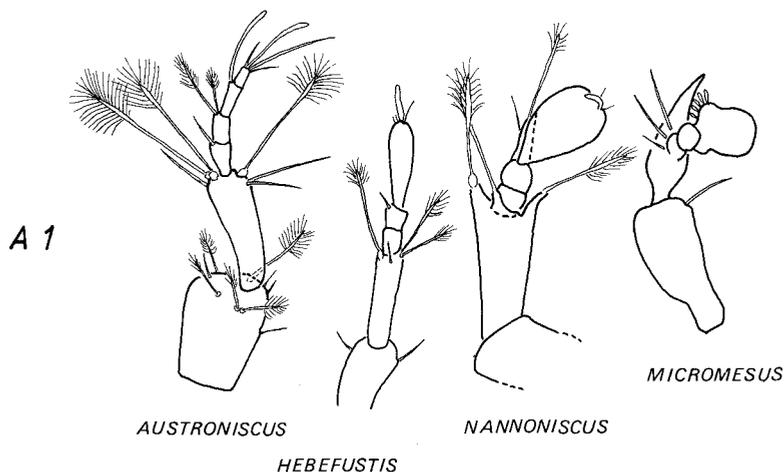


Abb. 47. Die erste Antenne bei Gattungen der Nannoniscidae. *Austroniscus* nach Schiecke & Modigh-Tota 1976; *Hebefustis* nach Siebenaller & Hessler 1972; *Nannoniscus* nach Menzies 1962b; *Micromesus* nach Birstein 1963

Innerhalb der Familie ist *Pseudomesus* Hansen, 1916 am urtümlichsten, so sehr, daß Svavarsson (1984) die Gattung zu den Desmosomatidae zählen wollte. Die Tiere haben jedoch nicht die für die Desmosomatidae typische Chaetotaxie der Pereopoden 1 und 2 (s. 6.4.6), zudem fehlen, wie bei allen Nannoniscidae, die ventralen Schwimmborsten an den Pereopoden 5 bis 7. Im Gegensatz zu den übrigen Nannoniscidae (Gattungsgruppe A in Abb. 48) ist *Pseudomesus* schlank, die typischen anterolateralen Dornen an den Pereomeren 1 bis 4 fehlen, die Pereomere 5 bis 7 sind noch relativ lang. Die Antennula ist nicht spezialisiert, im Gegensatz zu den ebenfalls schlanken Arten der Gattungsgruppe C. Als Modell für den Archetypus der Familie kommt *Pseudomesus* nicht in Betracht, da der Manibelpalpus fehlt (M.1) und die Uropoden einästig sind (M.2).

Die übrigen Nannoniscidae (Gruppe A) haben die anterolateralen Dornen an den Tergiten 1 bis 4 (nicht an den Coxae wie manche Desmosomatidae; M. 3), der Körper ist auch relativ kurz: Das Verhältnis von Länge zu Breite beträgt ca. 3.5 bis 2.5 zu 1, bei den Desmosomatidae 4.3 bis 3.5 zu 1 (M. 4). *Austroniscus* Vanhöffen, 1914 und *Nannoniscoides* Hansen, 1916 sind in dieser Gruppe noch mit einer urtümlichen Antennula ausgestattet, haben aber auch typische Sondermerkmale: Der Hinterkörper ist sehr breit, das Pleotelson von *Nannoniscoides* hat wie bei vielen Desmosomatidae posterolaterale Dornfortsätze sowie kräftige anterolaterale Fortsätze am Cephalothorax und am zweiten Pereomer; *Austroniscus* hat sehr kräftige, lange anterolaterale Dornen an den Pereomeren 1 bis 3.

Die übrigen Gattungen (Gruppe B in Abb. 48) haben eine charakteristische Antennula (Abb. 47: *Nannoniscus*): Die Geißel ist kurz (zweigliedrig), das letzte Glied ist kugelförmig angeschwollen, zudem trägt das erste Geißelglied einen auffälligen distalen Fortsatz, der offenbar das kugelige letzte Glied stützt (M.6). Bei *Hebefustis* Siebenaller & Hessler, 1977 ist die Geißel bereits verkürzt und das letzte Glied ist vergrößert (M.5), aber nicht abgerundet, die Antennula hat noch eine urtümlichere Form. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattungsgruppe B konnten nicht geklärt werden. Lediglich die Gattungsgruppe C zeigt apomorphe Gemeinsamkeiten: Der Körper ist für Nannonisciden ungewöhnlich schmal (hier im Vergleich mit *Pseudomesus* ein sekundärer Zustand) und die anterolateralen Dornen der Pereomere 1 bis 4 sind reduziert (M. 7). *Panetela* Siebenaller & Hessler, 1981 hat sekundär einen den Desmosomatidae ähnlichen Habitus erworben,

die Pereomere 4 und 5 sind länger als die übrigen Segmente (M. 8). *Exilinisculus* Siebenaller & Hessler, 1981 und *Micromesus* Birstein, 1963 sind einander sehr ähnlich, haben keinen Mandibelpalpus (M.9), ein verkürztes erstes Geißelglied der Antennula und als Neuerwerbung am letzten Glied einen distalen, schuppenartigen Fortsatz (M. 10).

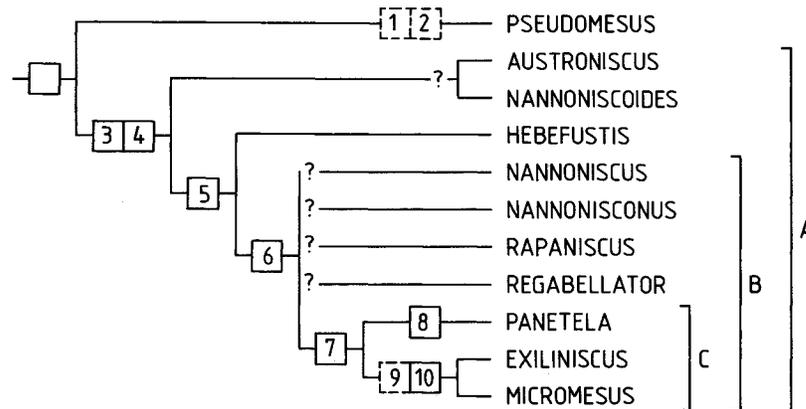


Abb. 48. Die Gattungen der Nannoniscidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie

- 1: (Mandibelpalpus reduziert) [Palpus nicht reduziert]
 2: (Uropoden einästig) [Uropoden zweiästig]
 3: Pereomere 1-4 mit je einem anterolateralen, frontad gerichteten Dornenpaar [Dornen fehlen]
 4: Körper etwas verbreitert (breiter als bei den Desmosomatidae: Verhältnis Länge zu Breite ca. 3.5 bis 2.5 : 1; bei Desmosomatiden: ca. 4.3 bis 3.5 : 1) [Körper nicht verbreitert]
 5: Antenne 1 mit nur 2 Geißelgliedern, 2. Geißelglied mehr als doppelt so lang und breiter als 1. Glied [Antenne 1 mit mindestens 3 Geißelgliedern, 2. Geißelglied wenig länger als 1., nicht verbreitert]
 6: Geißel der 1. Antenne mit kugelförmigem letzten Glied, erstes Glied mit spitzem, frontad gerichteten Fortsatz [letztes Glied nicht kugelig aufgetrieben, jedoch verbreitert; 1. Glied ohne Fortsatz]
 7: Körper (sekundär) schlank, anterolaterale Dornen an den Pereomeren 1-4 reduziert [Körper nicht verschmälert, Dornen vorhanden; vgl. M. 1]
 8: Pereomere 4 und 5 etwa gleich lang, deutlich länger als die übrigen Pereomere [Pereomere 4 und 5 nicht verlängert]
 9: (Mandibelpalpus fehlend) [Palpus vorhanden]
 10: Erstes Geißelglied der 1. Antenne sehr klein, letztes Grundglied mit distalem, frontad gerichtetem Fortsatz [Fortsatz fehlt am Grundglied; 1. Geißelglied nicht verkleinert]

6.4.8 Die Verwandtschaft der Familien Munnopsidae, Desmosomatidae, Nannoniscidae und Macrostylidae

Daß die Nannoniscidae und Desmosomatidae sehr ähnlich sind, ist eine bekannte Tatsache (vgl. Siebenaller & Hessler 1981). In Abb. 50 sind Argumente aufgezählt, mit denen das Schwestergruppenverhältnis begründet werden kann. Das Verhältnis zu den Munnopsidae ist jedoch umstritten, da letztere u.a. sehr deutlich ausgeprägte Schwimmbeine und damit korreliert das Natasoma erworben haben (Synapomorphien 4-8 in Abb. 50), so daß sie in der Körperform deutlich von den Desmosomatidae abweichen. Die Munnopsidae können naturgemäß wesentlich besser (rückwärts) schwimmen als die Desmosomatidae (Sars 1897), letztere haben jedoch ebenfalls kräftigere Muskeln in den hinteren Pereomeren als andere Isopoden.

Wilson (im Druck) nimmt an, die Acanthaspididae seien möglicherweise die Schwestergruppe der Munnopsidae, da beide Gruppen zusätzliche Schwimmborsten an den dritten Pleopoden haben. Dieses Merkmal tritt jedoch bei den Janiroidea immer wieder gelegentlich auf, zudem fehlen diese Borsten bei den urtümlichsten Munnopsidae, den Eurycopinae.

Nach Hansen (1916) und Kussakin (1965) vermitteln die Desmosomatidae zwischen den laufenden, langbeinigen Macrostylidae, den Nannoniscidae und den Munnopsidae (vgl. Hessler 1970). Hessler (1970) nimmt auf Grund der Unterschiede in der Länge der Pereopoden und Antennen an, daß die Desmosomatidae nicht nah mit den Munnopsidae, sondern eher mit den Nannoniscidae verwandt sind.

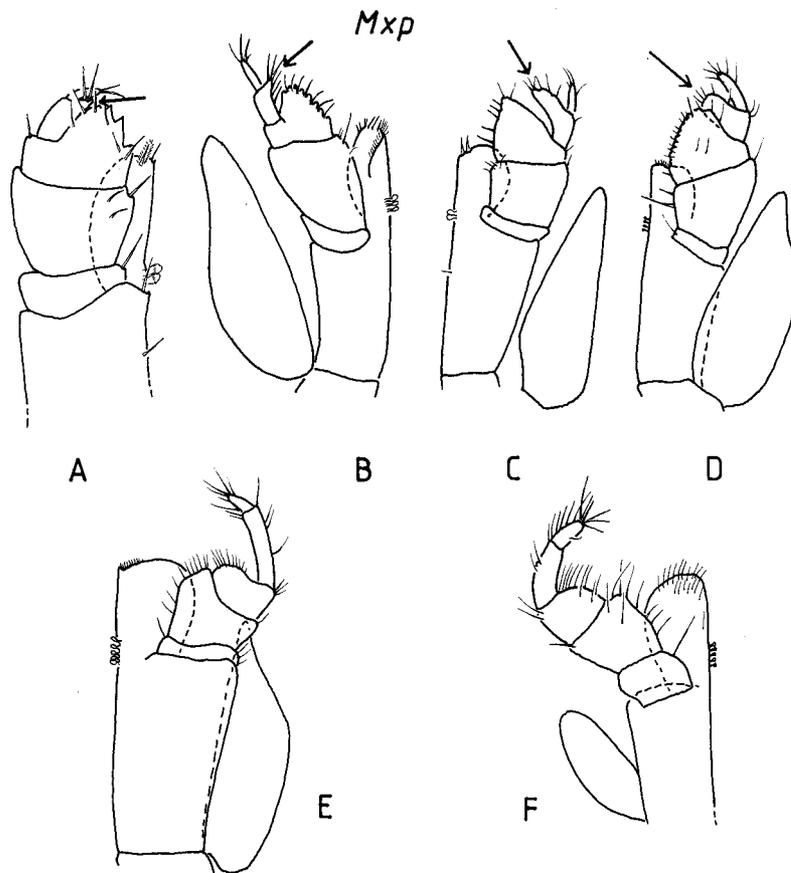


Abb. 49. Vergleich von Maxillipedenformen bei verschiedenen Familien. A: *Hebefustus hirsutus* (Nannoniscidae), n. Menzies 1962b. B: *Desmosoma puritanum* (Desmosomatidae), n. Fresi 1969. C: *Belonectes parvus* (Munnopsidae: Eurycopinae), n. Wilson & Hessler 1981. D: *Paramunnopsis* sp. (Munnopsidae: Munnopsinae), n. Just 1980. E: *Iathrippa multicens* ("Janiridae"), n. Menzies 1962a. F: *Protojanira lucei* (Protojaniridae), n. Enckell 1970.

Das Dendrogramm (Abb. 50) veranschaulicht die nach derzeitigem Kenntnisstand rekonstruierbaren Schwestergruppenverhältnisse.

Nannoniscidae und Desmosomatidae teilen zahlreiche Gemeinsamkeiten, von denen besonders die bei den Männchen basal angeschwollene Antennengeißel (M.9) und die kurze, sehr ähnlich beborstete Antennula, deren zweites Grundglied lang ist und distal 3 bis 4 lange Fiederborsten trägt (M.10), auffallen. Die Stellung von *Pseudomesus* wurde bereits besprochen (Dendrogramm Abb. 48). Weitere Gemeinsamkeiten dieser beiden Familien sind erstaunlicherweise auch bei den Macrostylidae vorhanden: Die Macrostylidae haben ebenfalls eine kurze Antennulageißel (M.1), die Mandibel hat eine reduzierte, flache pars molaris mit geringem Abstand zur Borstenreihe, die unter der lacinia mobilis beginnt (M.2), die Pereomere haben ventral unpaare Dornfortsätze, die vorderen (Pereomere 1 bis 4) sind breiter und höher als die hinteren (M.3).

Die **Macrostylidae** Hansen, 1916, mit der einzigen Gattung *Macrostylis* Sars, 1864, ist eine sehr aberrante Familie und durch zahlreiche, auf eine tubicole Lebensweise deutende Merkmale gekennzeichnet, wie den Statozysten (M.16) und den verkürzten mittleren Pereopoden (M.18), wobei die für die Desmosomatidae oder Munnopsidae typischen Borstenreihen an den Pereopoden 5 bis 7 fehlen (M.21). Körperform, Mundwerkzeuge

und Antennula lassen auf einen gemeinsamen Vorfahren der Macrostyliidae mit den übrigen, in diesem Abschnitt besprochenen Familien schließen, es müssen also unter den Ahnen der Macrostyliidae Tiere mit verbreiterten hinteren Grab- oder Schwimmbeinen existiert haben. Es ist zu vermuten, daß aus der grabenden die tubicole Lebensweise entstanden ist und die Grabbeine (Pereopoden 5-7) wieder zu langen Schreitbeinen wurden.

Die Munnopsidae haben frühzeitig eine von der Linie der benthischen Formen getrennte Entwicklung eingeschlagen und bereits bei den Eurycopinae kräftige Schwimmbeine und das Natasoma aufzuweisen. Vielleicht ist die Bewegungsweise der hinteren Pereopoden beim Schwimmen und Graben so ähnlich, daß der Übergang in der Lebensweise allmählich stattfinden konnte. Untersuchungen an lebenden Desmosomatiden könnten hilfreich sein, um die Funktionsweise der noch nicht ausschließlich ans Schwimmen angepaßten Pereopoden 5-7 zu klären. Die Merkmale 5 bis 8 (Abb. 50) sind Autapomorphien der Munnopsidae sensu Wilson (im Druck).

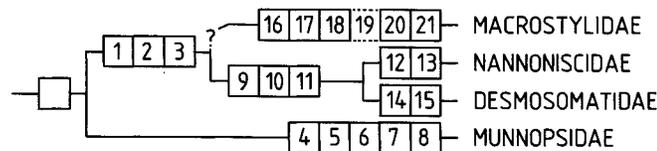


Abb. 50. Verwandtschaft von 4 Familien der Asellota. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien des Monophylums.

- 1: Geißel der 1. Antenne verkürzt, mit max. 3 Gliedern
[Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 2: Pars molaris der Mandibel flach, dreieckig, ohne Mahlfäche, Borstenreihe unter lacinia mobilis fast bis an den Ansatz der pars molaris reichend [pars molaris mit Mahlfäche, zwischen Borstenreihe und pars molaris eine Lücke]
- 3: Pereomere mit unpaaren ventralen Dornfortsätzen, zudem Pereomere 1-4 breiter und höher als Pereomere 5-7
[Ventrale Fortsätze fehlen, Pereomere 1-4 etwa von gleicher Breite und Höhe wie Pereomere 5-7]
- 4: Carpi und Propodi von P 5-7 breit oval, umrahmt von Borsten mit gelenkiger Insertion [Carpi und Propodi der Pereopoden 5-7 abgeflacht, jedoch nicht verbreitert, marginale Borsten nicht gelenkig]
- 5: Pereomere 5-7 und Pleotelson nur noch wenig gegeneinander beweglich, stromlinienförmig, Pereomere 5-7 sehr muskulös (Natasoma) [Hinterkörper nicht zu Natasoma umgebildet]
- 6: Pereopoden 2-4 länger als Pereopod 1 [Pereopoden 2-4 nicht im Vergleich zu Pereopod 1 verlängert]
- 7: 1. Glied der 1. Antenne verbreitert, abgeflacht
[1. Glied ringförmig, nicht verbreitert]
- 8: Klauen der Pereopoden rinnenförmig, Sensillen umschließend [Klauen solitär stehend, ohne Rinne]
- 9: Geißel der 2. Antenne beim Männchen basal angeschwollen
[2. Grundglied nicht verlängert, ohne auffällig großen Fiederborsten]
- 10: 2. Grundglied der 1. Antenne lang, distal mit 3-4 langen Fiederborsten [2. Grundglied nicht verlängert, ohne auffällig große Fiederborsten]
- 11: Ventraler Fortsatz der Pereomere kräftig, caudad gerichtet [ventrale Fortsätze kleiner, nicht caudad gebogen]
- 12: Ventrale Reihe von Schwimmborsten an Pereopoden 5-7 reduziert [Borsten nicht reduziert]
- 13: Uropoden kurz, Pleotelsonrand kaum überragend, in konkaver Bucht des Pleotelsons gebettet, den Anusvalven eng anliegend
[Uropoden Pleotelsonapex überragend, an distolateralen Ecken des Pleotelsons inserierend]
- 14: Carpus des 1. Pereopoden sowie Carpus und Propodus von Pereopod 2 mit einer ventralen Reihe großer zusammengesetzter Dornen und dorsal mit einer Reihe langer Borsten
[dorsale Borsten fehlen, ventrale zusammengesetzte Dornen nicht vergrößert; vgl. *Pseudomesus* Abb. 45]
- 15: 2. Grundglied der 2. Antenne lang, distal mit (nur) 2 sich gegenüberliegenden Fiederborsten [2. Grundglied nicht verlängert, mit mehr als 2 distalen Fiederborsten]
- 16: Pleotelson mit Statozystenpaar [Statozysten fehlen]
- 17: Uropoden einästig, mit sehr langem Sympoditen
[Uropoden zweiästig, Sympodit nicht verlängert]
- 18: Anpassungen an tubicole (?) Lebensweise: Vordere und hintere Pereopoden länger als mittlere Pereopoden, P 3 stets mit dorsad gebogenem Dactylus und dorsaler Reihe langer Borsten [mittlere Pereopoden etwa so lang wie Pereopoden 6 und 7, Dactylus von Pereopod 3 ventrad gerichtet, ohne lange Borsten]
- 19: Mandibelpalpus fehlend [Palpus vorhanden]

- 20: 1. Antenne kurz, mit nur 2 Geißelgliedern, beim Männchen mit zahlreichen, langen Aesthetasken
 [mehr als 2 Geißelglieder, nicht auffällig sexualdimorph]
 21: Reduktion der Schwimmborsten an den Pereopoden 5-7
 [Schwimmborsten vorhanden]

Als Synapomorphien der in diesem Abschnitt besprochenen Familien kommen folgende Merkmale in Betracht:

- Pereopoden 5-7 mit flachen Carpi und Propodi, von Reihen langer Schwimmborsten umrahmt.
- Pereomere 5-7 mit kräftiger Muskulatur
- Maxilliped mit verbreitertem zweiten und dritten Palpusglied, Glieder 4 und 5 sehr kurz, viertes Glied mit mediad gerichtetem Lobus (Abb. 49).
- Weibliches Operkulum mit unpaarem, ventrocaudad gerichtetem Dorn.

Das zuletzt genannte Merkmal ist oft bei einzelnen Arten reduziert, bei den Macrostylidae nicht nachgewiesen. Der erste Pereopod ist ursprünglich bei allen Familien schlank und nicht subchelat, der Carpus ist lang und rechteckig. Dieses Merkmal ist bei vielen der höheren Janiroidea anzutreffen.

Es ist nicht zu leugnen, daß die Macrostylidae auch den Ischnomesidae ähnlich sind: Der Körper ist langgestreckt, die Uropoden sind lang und stehen distolateral vom Telson ab, der Mandibelpalpus fehlt. Die pars molaris der Ischnomesidae ist jedoch noch urtümlich ausgebildet, die ersten Pereopoden sind kräftig carposubchelat, Grab- oder Schwimmbeine oder Borstenreihen an den hinteren Pereopoden fehlen. Wollte man die Ischnomesidae als Schwestergruppe der Macrostylidae betrachten, müßten alle oben aufgezählten Synapomorphien der Familiengruppe und Merkmal 3 bei den Ischnomesidae reduziert, Merkmal 2 zweimal parallel entstanden sein.

6.4.9 Die Verwandtschaft der Familien Ischnomesidae und Echinothambematidae

Die Familie *Ischnomesidae* Hansen, 1916 hat folgende Merkmale (vgl. Wolff 1962): Körper sehr langgestreckt, insbesondere die Pereomere 4 und 5; Pereomer 5 mindestens 1.5 mal länger als breit; Cephalothorax vom ersten Pereomer seitlich umfaßt und mit diesem verschmolzen. Oft sind noch 2 freie Pleomere vorhanden. Augen fehlen. Das zweite Grundglied der ersten Antennen ist sehr verlängert, oft mit einer Reihe sehr langer, schlanker, zusammengesetzter Dornen besetzt, die Geißel hat nicht mehr als 4 bis 5 Glieder. Sehr lang sind auch das zweite und dritte Grundglied der zweiten Antenne, die Geißel kann über 30 Glieder haben. Die Mandibel hat eine kräftige pars incisiva, ein Palpus ist nur bei einigen Arten der Gattung *Ischnomesus* vorhanden. Pereopod 1 carposubchelat, Carpus basal verbreitert, mit spitzen Dornen bewehrt. Die Pereopoden 2 bis 7 sind schlanke Laufbeine, der Dactylus hat nur eine einzelne, schlanke Klaue. Uropoden einästig, griffelförmig, in größerem Abstand zu beiden Seiten des Anus caudolateral inserierend. Anus außerhalb der Atemkammer. Dritter Pleopod mit 3 Schwimmborsten am Endopoditen, Exopodit schmal, mit nur einer Schwimmborste.

Diese fragilen Tiefseetiere sind oft schlecht erhalten. Beine und zweite Antennen brechen leicht ab, weshalb viele Arten nur bruchstückhaft bekannt sind. Folgende Tendenzen lassen sich trotzdem innerhalb der Familie beobachten: Der Mandibelpalpus fehlt fast immer, der Endit des Maxillipeden ist meist breiter als lang und der Palpus relativ klein, die Pleomere und die Pereomere 5-7 können mit dem Pleotelson verwachsen sein. Bei *Haplomesus* ist das vierte Pereomer auf ähnliche Weise wie das fünfte sehr lang und schmal.

Zu der Familie gehören die folgenden Gattungen: *Bactromesus* Wolff, 1962, *Gomphomesus* Wolff, 1962, *Haplomesus* Richardson, 1908, *Helomesus* Wolff, 1962, *Heteromesus* Richardson, 1908, *Ischnomesus* Richardson, 1908, *Mixomesus* Wolff, 1962, und *Stylomesus* Wolff, 1956 (Bestimmungsschlüssel in Wolff 1962).

Die hypothetische Stammart der Familie entspricht dem Habitus nach einem *Ischnomesus* und unterscheidet sich von den höher entwickelten Arten durch folgende, für die Familie plesiomorphen Merkmale: Viertes Pereomer noch relativ kurz, etwas länger als drittes Pereomer; Mandibelpalpus nicht reduziert; Endit des Maxillipeden nicht breiter als lang, zweites und drittes Glied des Maxillipedenpalpus verbreitert, Pereomere 5-7 und (freie) Pleomere nicht verwachsen. Uropoden lang, einästig, distales Glied und Sympodit wahrscheinlich etwa gleich groß. Wahrscheinlich gehören auch die bei vielen Arten vorhandenen seitlichen dornartigen Fortsätze an Cephalothorax und Pereomeren zum Grundmuster.

Die Familie *Echinothambematidae* Menzies, 1956 wurde für die Gattung *Echinothambema* Menzies, 1956 errichtet. Die zweite Gattung, *Vemathambema* Menzies, 1962, ist nur in Umrissen bekannt und muß als *incertae sedis* gelten. Die Familie hat folgende Merkmale: Cephalothorax nicht mit Pereomer 1 verwachsen, breiter als lang, jedoch wesentlich schmaler als die Pereomere, ohne Augen. Alle Pereomere etwa gleich groß, mehr als doppelt so breit wie lang, Tergite seitlich vorgewölbt, mit einem kräftigen lateralen Stachel. Zwischen Pereomer 7 und dem Pleotelson ist deutlich sichtbar ein Pleomer zu erkennen, das mit dem Pleotelson verwachsen ist. Letzteres ist breiter als lang, distal abgerundet, mit caudolateralen breiten Ansätzen, auf denen die Uropoden inserieren. Anus wahrscheinlich von Pleopoden bedeckt. Antennen kürzer als Körper, Grundglieder der ersten Antenne breiter als die der zweiten Antenne, Antennula mit nur drei Geißelgliedern. Mandibel mit kräftiger *pars molaris*, Palpus vorhanden. Palpusglieder 2 und 3 des Maxillipeden verbreitert, Glied 4 länger als Glied 5. Pereopod 1 carposubchelat, Carpus basal verbreitert und mit großen zusammengesetzten Dornen bewehrt. Die Pereopoden 2 bis 7 sind schlanke Laufbeine, Dactylus mit 2 Klauen, dorsale Klaue länger. Uropoden caudolateral inserierend, seitlich abgespreizt, griffelförmig, einästig, Sympodit sehr lang.

Menzies (1956b) gibt ohne Begründung als nächste Verwandte für die *Echinothambematidae* die Familie *Thambematidae* an. Beide Gruppen haben jedoch nur wenig gewichtige Merkmale gemeinsam: Die schlanke Körperform, die Anwesenheit eines breiten freien Pleomers, die kurze Antennengeißel, die Reduktion der Augen, der erste Pereopod kann bei den *Thambematidae* einen breiten Carpus aufweisen, der jedoch nicht eine basal vorspringende Kante hat. Die *Thambematidae* unterscheiden sich von den *Echinothambematidae* in folgenden Merkmalen: Der Cephalothorax ist nicht breiter als lang und nicht schmaler als die Pereomere, das Pleotelson ist länger als breit, die Pereomere sind nicht lateral vorgewölbt oder bedornt, die Uropoden sind zweiästig.

Bei zukünftigen Untersuchungen wird es vielleicht möglich sein, gewichtige Apomorphien aufzudecken, die die Verwandtschaft der *Echinothambematidae* mit den *Ischnomesidae* belegen können. Als Indizien für eine nahe Verwandtschaft dienen folgende, in Bezug auf die "Janiridae" apomorphen Merkmale:

- Cephalothorax breiter als lang, jedoch schmaler als die Pereomere.
- Pereomere seitlich vorgewölbt, mit lateralen Stacheln.
- Uropoden caudolateral inserierend, einästig, seitlich abgespreizt.
- Pereopod 1 carposubchelat, Carpus basal verbreitert (ventrale Kante vorspringend, mit Dornen bewehrt). - Geißel der ersten Antenne mit maximal 5 Gliedern.
- Geißel der zweiten Antenne nur wenig länger als die langgestreckten Grundglieder 4 und 5 zusammen.
- Palpus des Maxillipeden viel schmaler als der Endit (Unterschied zu den *Macrostylidae*, s.u.).

Gemeinsame Plesiomorphien sind die kräftige *pars molaris*, das gut ausgebildete freie Pleomer, Pereopoden 2 bis 7 als schlanke Laufbeine ausgebildet.

Als auffällige Unterschiede zwischen den beiden Familien sind die Verlängerung des fünften Pereomers und des zweiten Antennulagrundgliedes der *Ischnomesidae* zu nennen, möglicherweise liegt der Anus der *Echinothambematidae* zwar ventral, jedoch von Pleopoden bedeckt und nicht frei wie bei den *Ischnomesidae*.

Die *Macrostylidae* haben ebenfalls caudolateral abgespreizte, einästige Uropoden und kurze erste Antennen, der Cephalothorax ist bei vielen Arten breiter als lang, jedoch nicht deutlich schmaler als die Pereomere. Die Arten haben keine lateral vorgewölbten Pereomere, wohl aber kleine laterale Dornen. Der Carpus des ersten Pereopoden ist einfach lang-oval oder rechteckig, das Pleotelson ist länger als breit, der Palpus des Maxillipeden ist etwa so breit wie der Endit. Es gibt also mehr Unterschiede als apomorphe Gemeinsamkeiten mit den *Ischnomesidae* und *Echinothambematidae*. Mit den Merkmalen der Körperform

(Pereomere 5-7 länger als Pereomere 1-4, Pereomere mit unpaaren ventralen Dornfortsätzen) und der Mandibel (pars molaris flach, kurz, ohne Mahlfläche, nahe an Borstenreihe gerückt) und unter der Annahme, daß die tubicole Lebensweise aus der grabenden hervorgegangen ist, werden die Macrostylidae in Abschnitt 6.4.8 zu der Verwandtschaft der Desmosomatidae gerechnet. In jener Gruppe hat die Antennulageißel maximal 3 Glieder, bei den Ischnomesidae können noch 5 vorhanden sein. Ein den Macrostylidae sehr ähnlicher Vorfahre kann auf keinen Fall der direkte Ahne der Ischnomesidae und Echinothambematidae sein.

6.4.10 Die Familie Haploniscidae

Die Familie Haploniscidae Hansen, 1916 ist durch folgende Merkmale charakterisiert (vgl. Lincoln 1985 a, b): Cephalothorax nicht mit Pereomer 1 verwachsen, Augen reduziert, spitzes oder abgerundetes Rostrum vorhanden. Körper breit, oval bis rechteckig, dorsoventral abgeflacht. Pleotelson mit den Pleomeren, oft auch mit hinteren Pereomeren verwachsen, apikal breit und stumpf oder spitz zulaufend. Anus außerhalb der Atemkammer, nicht bedeckt. Antennen kürzer als Körperlänge, erste Antenne mit 3 bis 6, zweite Antenne mit 6 bis 17 Geißelgliedern und spitzem Exopoditen. Mandibel mit kräftiger pars molaris, Palpus vorhanden. Basipodit der Maxillipeden breit, alle Palpusglieder sehr schmal. Pereopoden 1 bis 7 mit langer dorsaler Klaue, ventrale Klaue kurz, Klauen oft mit Dactylus verwachsen. Pleopod 3 mit 3 Schwimmborsten am Endopoditen, Exopodit kurz, Rand z.T. mit einigen wenigen einfachen Borsten. Uropoden sehr kurz, das Telson kaum überragend, ventral an beiden Seiten des Anus inserierend, einästig.

Charakteristisch ist ein lateraler Spalt im sonst ganzrandigen Körperumriß zwischen den Pereomeren 4 und 5. Zwischen diesen beiden Pereomeren erfolgt die stärkste Krümmung, wenn die Tiere sich einrollen. Keine andere Gattung oder Familie der Asellota zeigt eine besondere Anpassung an das ventrale Einrollen.

Die Haploniscidae sind sehr konservativ, die Gattungen unterscheiden sich nur in kleinen Details (vgl. Lincoln 1985b). Variationen bestehen vor allem in der Form des Rostrums, des Pleotelsons, des männlichen Kopulationsorgans, der Zahl der hinteren, mit dem Pleotelson verwachsenen Pereomere (maximal 3). Zur Familie zählen die Gattungen *Abyssoniscus* Birstein, 1971, *Antennuloniscus* Menzies, 1962, *Aspidoniscus* Menzies & Schultz, 1967, *Chauliodoniscus* Lincoln, 1985, *Haploniscus* Richardson, 1908, *Hydrioniscus* Hansen, 1916, *Mastigoniscus* Lincoln, 1985.

Die Haploniscidae teilen keinen Satz gewichtiger Apomorphien mit einer der anderen Familien der höheren Janiroidea, die Herkunft der Familie ist nicht bekannt.

6.4.11 Die Familie Thambematidae

Die Thambematidae Stebbing, 1912 sind blinde Isopoden, die auf den ersten Blick wie etwas groß geratene Microparasellidae aussehen und daher von Wolff (1962) bei der Diskussion der Merkmale der verzweigten Gattungen der "Janiridae" berücksichtigt wurden. Die Thambematidae sind jedoch, anders als die Microparasellidae, Tiefseeisopoden, die in Tiefen zwischen 1330 und 5690 Metern gefunden wurden (Harrison 1987), lediglich im Mittelmeer auch im Litoral auftreten (Tiefe: 140 Meter; s. Schiecke 1971).

Die Thambematidae (Gattungen: *Thambema* Stebbing, 1912, *Microthambema* Birstein, 1961) haben folgende Merkmale (vgl. Harrison 1987): Körper langgestreckt, ein kurzes freies Pleomer vorhanden; Pleotelson so lang wie Pleomere, abgeflacht. Anus nicht durch Pleopoden verdeckt, terminal. Exopodit der zweiten Antenne fehlend. Mandibelpalpus vorhanden, pars molaris distal schmaler als proximal. Palpus des Maxillipeden breiter als Endit, Glieder 4 und 5 sehr viel schmaler als Glieder 1-3, Epipodit etwas länger als Basipodit, distale Hälfte schmaler als proximale Hälfte. Pereopod 1 carposubchelat, Carpusschneidkante gerade, nicht vorspringend; Carpus und Propodus mit ventralen zusammengesetzten Dornen. Pereopoden 2 bis

7 als schmale Laufbeine ausgebildet, wobei der Carpus stets etwas breiter als der Propodus ist; Dactylus mit 2 terminalen Klauen, ventrale Klaue sehr kurz. Uropoden zweiästig, terminal zu beiden Seiten des Anus inserierend. Der Exopodit des dritten Pleopoden ist länger als der Endopodit und hat keine Borsten, der Endopodit trägt 3 Schwimmborsten.

Die Herkunft der Thambematidae ist genauso ungeklärt wie die der Haplonsicidae.

6.5 Die Verwandtschaft der Familien der Janiroidea: Eroberung der Tiefsee und polare Submergenz

Das Dendrogramm (Abb. 51) faßt die in der vorliegenden Studie vertretenen Hypothesen über die Evolution der Janiroidea zusammen und illustriert die parallele Einwanderung mehrerer Familien- und Gattungsgruppen in die Tiefsee. Drei große Familiengruppen sind in den vorhergehenden Abschnitten als jeweils wahrscheinlich monophyletisch bezeichnet worden: Die Familien der munnoiden Linie (Gruppe A in Abb. 51), die dem "Janiralata"-Komplex entspringenden Familien der iolelloiden Linie (Gruppe B) und die Verwandten der *Munnopsidae* (Gruppe C).

Nur wenige, unbedeutende Argumente dienen der Verknüpfung dieser Gruppen: Die Gruppe A hat als Synapomorphien die Attribute des munnoiden Habitus, das erste Pereopodenpaar stellt einen Übergang zwischen der Propodosubchela der Stenetriidae und Pseudojaniridae und der Carposubchela (M.2) der übrigen Janiroidea dar (Wilson 1987). Aus der Verwandtschaft der Flachwassergattungen, die traditionell den "Janiridae" zugeordnet werden, können sowohl die iolelloiden (Gruppe B) als auch die munnopsoiden (Gruppe C) Familien hervorgegangen sein, ein rekonstruierbares Beispiel ist die schrittweise Entwicklung des Habitus einer *Iathrippa* ähnlichen Ahnenform zu *Iolella* (vgl. Abschnitt 6.4.2.1). Die Joeropsididae und Microparasellidae ließen sich nach der gegenwärtigen, in der vorliegenden Studie verworfenen Auffassung der Definition der "Janiridae" in diese Familie eingliedern.

Zu überprüfen bleibt, ob die in Gruppe D zusammengefaßten Tiefseefamilien (Thambematidae, Haplonsicidae, Echinothambematidae, Ischnomesidae und die munnopsoiden Familien der Gruppe C) einen gemeinsamen Vorfahren hatten. Die im Dendrogramm aufgeführten Merkmale 3 bis 5 sind nur Indizien, da diese Apomorphien unkomplizierte Anpassungen an die Tiefsee oder Merkmale sind, die auch bei anderen Familien auftreten. Ob die dritte terminale Klaue der "Janiridae" sekundär reduziert wurde, wie es auch für die meisten Gattungen der Gruppe B zu vermuten ist, ob sie primär fehlt oder ob der hypothetischen Stammart ein den *Stenetriidae* ähnlicher Dactylus zugeschrieben werden muß, der somit nicht dem der "Janiridae" entspricht, bleibt zu klären. Nicht zu leugnen ist die carposubchelate Natur des ersten Pereopoden, was für eine gemeinsame Herkunft der "Janiridae" und der Tiefseefamilien spricht (M.2). Der Exopodit des dritten Pleopoden ist bei den letzteren nie in plesiomorpher Weise operkuliform, was bei den "Janiridae" noch möglich ist (*Iathrippa*, *Jaera*) (M.5, Analogie zu Arten der Gruppen A und B).

Es ist demnach anzunehmen, daß mindestens in 3 verschiedenen Familiengruppen eine Einwanderung in die Tiefsee stattfand. Die Gruppe D hatte vielleicht einen gemeinsamen Vorfahren, der schon in der Tiefsee lebte. In der Gruppe A findet mehrfach parallel in den einzelnen Familien eine Anpassung an Tiefseebedingungen statt, ebenso im "Janiralata"-Komplex bei einzelnen Artgruppen und in der Entwicklung zu *Iolella*, eine Gattung, bei der noch Augen nachweisbar sind, oder zu den Acanthaspididae, deren urtümlichste Gattung *Ianthopsis* ebenfalls noch Arten mit Augen enthält.

Auch die Flachwassergruppen ("Janiridae", Joeropsididae, Pleurocopidae, Munnidae) haben vereinzelt Arten, die auch in tieferem Wasser vorkommen, hier findet der allmähliche Übergang zur Eroberung des Bathyals mehrfach unabhängig voneinander statt (Hessler et al. 1979). Die Tiefseefamilien dagegen haben ihre Radiation in der Tiefsee erfahren, wo sie einen sehr großen Arten- und Formenreichtum aufweisen.

Die Konkurrenz ist in der Tiefsee für die Isopoden wahrscheinlich nicht so groß wie im Litoral, es fehlen beispielsweise die Brachyuren und Stomatopoden, dafür sind jedoch besondere Anpassungen an die ökologi-

schen Faktoren (wenig Nahrung, hoher Wasserdruck, Lichtlosigkeit, fehlender Hartboden, niedrige Temperaturen) erforderlich, die die Besiedlung der Tiefsee erschweren. Diesen Bedingungen sind offenbar die Peracarida mit ihrer Brutpflege in besonderem Maße gewachsen, sie stellen z.T. über 50 % aller größeren Tiefseearten (Hessler & Wilson 1983). Überlebensstrategien können Opportunismus bei großen, mobilen Aasfressern oder Verzweigung bei anspruchslosen Partikelfressern sein (Hessler & Wilson 1983). Die der Anpassung folgende Radiation hat dazu geführt, daß 18 von 24 Familien der Asellota Tiefseefamilien sind. Unter diesen sind die Taxa höherer Kategorien weltweit vertreten, einzelne Arten haben jedoch eine geographisch begrenzte Verbreitung. In der Tiefsee fehlen zwar auffällige Barrieren, Gradienten der Umweltbedingungen und die Immobilität der Janiroidea scheinen jedoch die Speziation zu begünstigen (Wilson 1983).

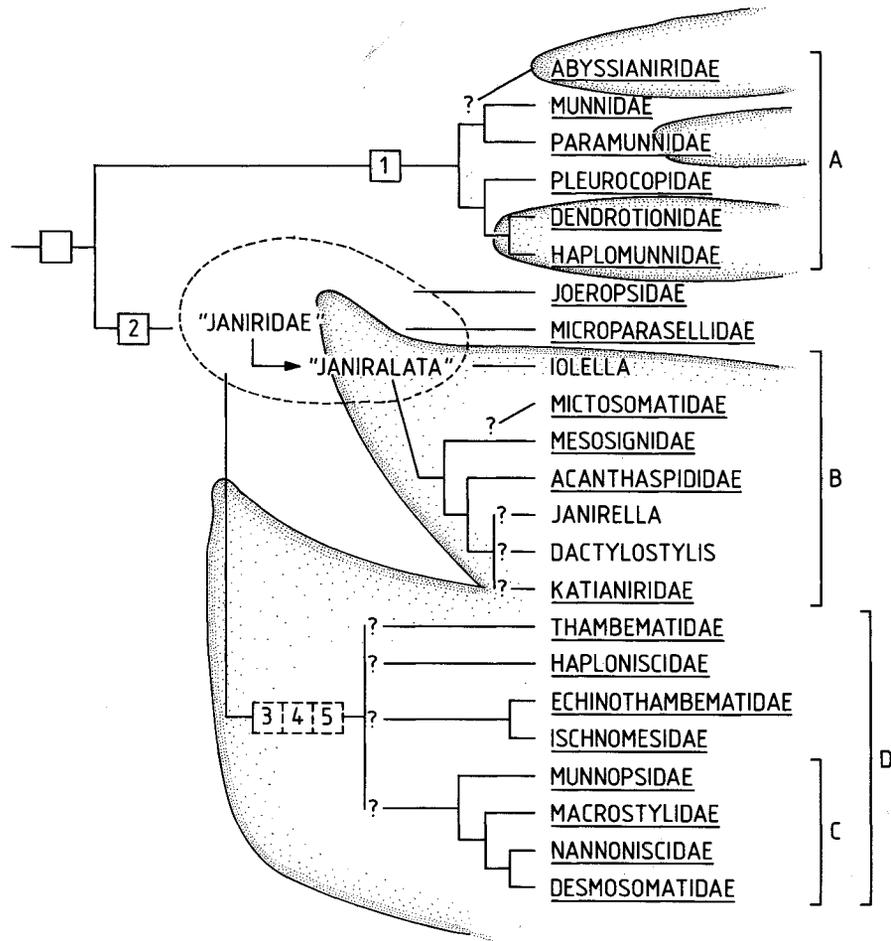


Abb. 51. Verwandtschaft der Familien der Janiroidea. In den punktierten Bereichen sind Tiefseegruppen umschlossen. Die Verwandtschaft der Familiengruppen A, B und C wird in den Abschnitten 6.4.1, 6.4.4 und 6.4.8 diskutiert. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Janiroidea.

- 1: Merkmale des munnoiden Habitus (vgl. Abschnitt 6.3.1)
- 2: Pereopod 1 carposubchelat: Carpus von Pereopod 1 lang, Propodus gegenüber Carpus eingeschlagen, Dactylus kaum beweglich und kurz [Pereopod 1 propodosubchelat]
- 3: (Dactylus sekundär verlängert, 3. Klaue reduziert, dorsale Klaue deutlich länger als ventrale Klaue)
[3. Klaue vorhanden, Klauen etwa gleich lang, Dactylus kurz]
- 4: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 5: (Exopodit von Pleopod 3 stets schmaler als Endopodit)
[Exopodit breit, opekuliform]

Die Frage, ob Tiefseetaxa durch polare Submergenz entstanden sein könnten, wurde von Kussakin (1973) erwogen: Da die Tiefsee keine altertümlichen Isopoden (wie z.B. Phreatoiciden) beherbergt (Menziés et al. 1961) kann angenommen werden, daß ihre Besiedlung vor allem nach der Kreide stattfand. Kussakin (1973) kommt nach einer Analyse der horizontalen und vertikalen Verbreitung der rezenten Isopoden zu dem Schluß, daß die meisten Isopodengruppen in der Südhemisphäre ihren Ursprung hatten, wo die Abkühlung des Oberflächenwassers im Bereich des antarktischen Schelfs zur Evolution einer besonderen Kaltwasserfauna führte. Da zwischen Kreide und Miozän sich auch die Tiefsee erheblich abkühlte, war die antarktische Fauna zur Besiedlung der Tiefsee präadaptiert. Transgressionen und in die Tiefe sinkendes kaltes Wasser sollen nach Kussakin (1973) die Besiedlung gefördert haben. Ein zweites wichtiges Entstehungszentrum für Kaltwasserorganismen ist der Nordpazifik, wo sich Gattungen wie *Caecijaera*, *Janiralata* oder *Ianiropsis* entfaltet haben.

Um Kussakins Überlegungen zu belegen, sind eingehende phylogenetische Analysen notwendig, die die Verwandtschaft von Tiefseegattungen und -arten mit der borealen Fauna nachweisen. Ein Beispiel ist die Evolution der Acanthaspididae: Die urtümlichste, noch Augen besitzende Gattung *Ianthopsis* (vgl. 6.4.4) lebt in der Tat vor allem im subantarktischen Raum, wo sie oft in etwa 100 Metern Tiefe entdeckt wurde. Die höher entwickelten Acanthaspididae leben in tiefem Wasser der Südhemisphäre. Die verwandten Arten des "Janiralata"-Komplexes leben überwiegend im kühlen Nordpazifik in verschiedenen Tiefen, die spezialisierte Gattung *Iolella*, die möglicherweise einigen "Janiralata"-Arten nahesteht, ist in den kalten Zonen der Nordhemisphäre in Tiefen von 31 bis 1600 Metern weit verbreitet. In derartigen Fällen begünstigen das Fehlen einer ausgeprägten Thermokline und die im flachen Wasser entstandene Anpassung an niedrige Temperaturen die Einwanderung in tiefere Bereiche. Ausgangspunkt für diese Entwicklung kann allein schon die in polaren Gewässern typische Eurybathie sein (Hessler & Wilson 1983).

Die polare Submergenz ist zweifellos eine wichtige Erscheinung, die nicht nur für die Asellota typisch ist. So hat die Gattung *Serolis* ihr Hauptverbreitungsgebiet in der Subantarktis (vgl. Abschnitt 11.6), wenige Arten leben auch in der polaren Tiefsee und weiter nördlich im Atlantik. Eine einmalige, simultane Besiedlung der Tiefsee hat jedoch sicher nicht stattgefunden. Es ist jeder Einzelfall zu prüfen, die Einwanderung kann zu verschiedener Zeit und in verschiedenen geographischen Regionen stattgefunden haben. So gibt es in der Antarktis in flachem Wasser viele Arten der Familie Paramunnidae (Gattungen *Austrosignum*, *Coulmannia*), die Familie ist aber auch in anderen Meeren vertreten, und ohne genaue Verwandtschaftsanalyse ist nicht zu belegen, daß z.B. die im bathyalen Atlantik lebenden Arten von den antarktischen abstammen. Eine typisch subantarktische, eurybathe Gattung ist *Neojaera*. Einzelne Arten (z.B. *Neojaera antarctica*) können von 0 bis 700 Metern Tiefe vorkommen (Kussakin 1967). Flachwasserarten leben aber auch weiter nördlich, z.B. an der südamerikanischen Pazifikküste oder vor Südafrika. Ob *Neojaera caeca* Kussakin, 1984, eine Art, die im Südatlantik (59°S 44°W) in ca. 1500 Metern Tiefe gefunden wurde, in polaren oder in gemäßigten Zonen ihren Ursprung hatte, läßt sich derzeit nicht entscheiden.

Die typischen Tiefseefamilien der Asellota (Gruppe D in Abb. 51) mit ihrer großen Formen- und Artenvielfalt (Abb. 52) sind jedoch wahrscheinlich älter als die Tiefseearten der oben genannten Beispiele. Da ein gemeinsamer Ursprung dieser Familien nicht auszuschließen ist, eine verwandte Flachwasserform nicht bekannt ist, ist es müßig, derzeit über die Herkunft dieser Gruppe zu spekulieren. Bei diesen Familien ist vor allem die gegenteilige Entwicklung, die polare *Emergenz* zu beobachten:

Mehrere der auf dem antarktischen Schelf lebenden Janiroidea haben zweifellos die charakteristischen Merkmale von Tiefseeisopoden (Dornen, lange Extremitäten, reduzierte Augen) und keinen näheren, urtümlicheren Verwandten in flachen, subantarktischen Gewässern. Alle Indizien sprechen dafür, daß die betroffenen Familien (Munnopsidae, Desmosomatidae) ihre Radiation in der Tiefsee erfahren haben (s.o.). Von den Tiefseefamilien der höheren Janiroidea kommen manche Arten in der circumpolaren Tiefsee vor, ohne daß Emergenz nachzuweisen ist (Gattungen der Ischnomesidae in über 2000 Meter Tiefe, bis auf *Bactromesus* in 550-560 Metern (Kussakin 1982a); *Haplomiscidae*; *Acanthocope* sowie die meisten Arten von *Storthyngura* (vgl. Menziés & Schultz 1968)). Besonders die Munnopsidae sind aber auch in flacheren Regionen gefunden worden, so *Disconectes* (385 m), *Eurycope* (26-400 m), *Aspidarachna* (385 m), *Echinozone* (20-385 m); *Ilyarachna antarctica* ist sehr eurybath und in 217 bis 3423 Metern Tiefe erbeutet worden (Vanhöffen 1914, Nierstrasz 1941, Kussakin 1982a). Auch die Gattung *Desmosoma* zeigt polare Emergenz, mehrere Arten leben zwischen 20 und 137 Metern Tiefe (Carvacho 1977, Kussakin 1982a, Schultz 1979b).

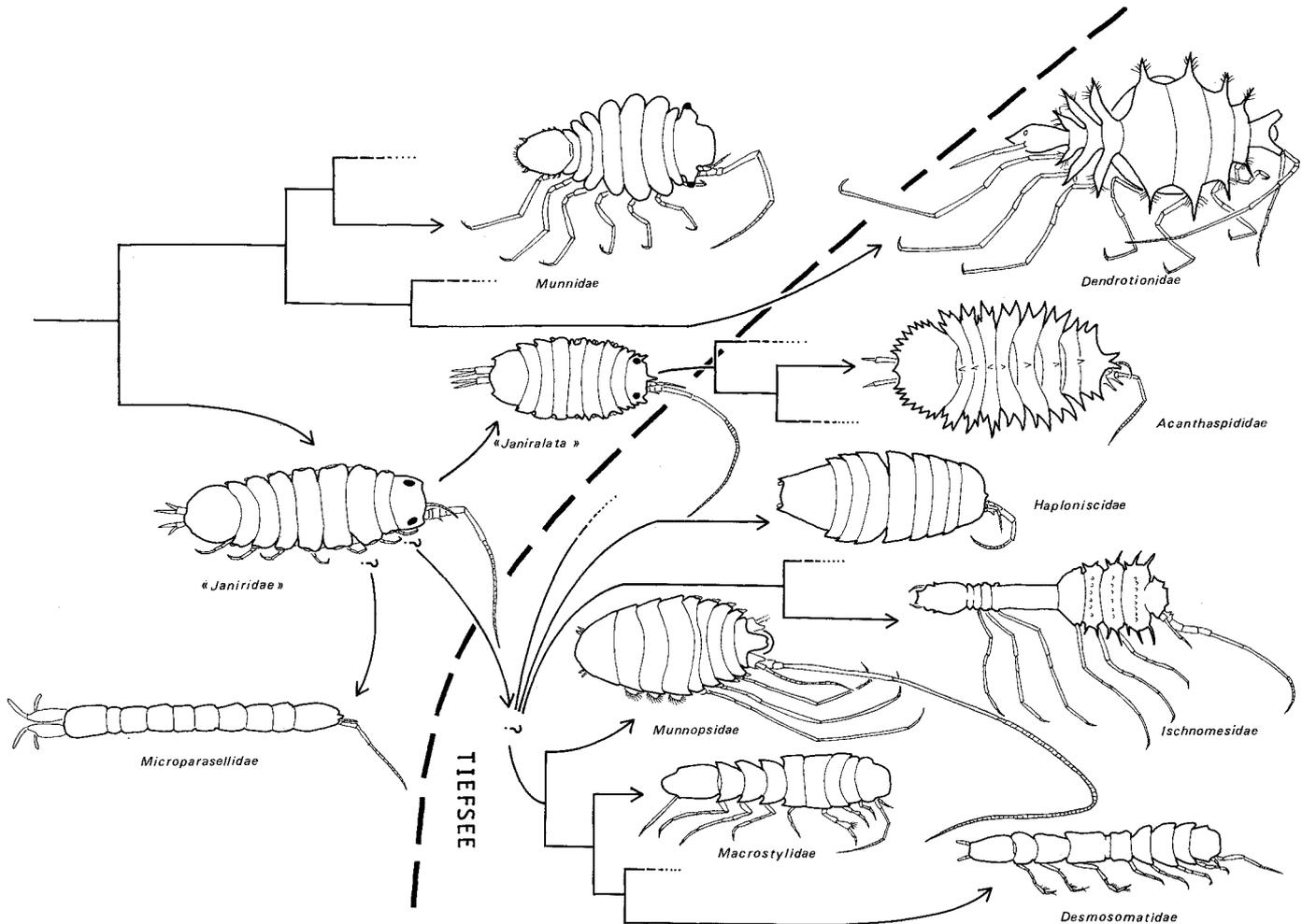


Abb. 52. Darstellung der Formenvielfalt von Tiefseefamilien der Janiroidea. Stammbaum entsprechend dem Dendrogramm Abb. 51 gezeichnet.

Polare Emergenz und Submergenz können also zur gleichen Zeit stattfinden. Emergenz ist ein Phänomen, das nicht an polare Gewässer gebunden ist: Das Mittelmeer hat in der Tiefsee höhere Temperaturen als andere Meere, Tiefseejaniroidea werden daher auch im mediterranen Litoral gefunden. Die entgegengesetzte Migration von Arten wäre im Mittelmeer ebenso vorstellbar: Tiefseeorganismen sind stenotherm, aber nicht unbedingt psychrophil (Hessler & Wilson 1983). Sie können im mittleren und späten Tertiär mehrfach von kalten Meeren aus die Tiefen erobert haben, wie es für die Acanthaspidae oder die Tiefseearten der Serolidae angenommen werden darf, sehr alte Tiefseeformen könnten jedoch auch vor der rapiden Abkühlung der Tiefsee (vor 38 Millionen Jahren) von wärmeren Meeren aus eingewandert sein (Hessler & Wilson, 1983). Für diese (möglicherweise Familien der Gruppe D in Abb. 51) dürfte heute die geographische Herkunft nicht mehr nachweisbar sein, da diese Familien und Gattungen weltweit verbreitet sind.

7. Die Oniscidea

7.1 Merkmale der Oniscidea

Körper länglich oval, mit konvexer Dorsalseite, mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. An den Sterniten zwischen den Laufbeinen vom Oralfeld bis zu den Pleopoden mit Schuppenreihen, die das Wasserleitungssystem bilden. Pleotelson sehr kurz, selten mehr als doppelt so lang wie ein Pleomer. Alle Pereopoden mit Coxalplatten, erste Coxalplatte ohne Verwachsungsnaht. Erste Antenne sehr klein, nur aus 3 Gliedern bestehend, letztes Glied mit Aesthetasken. Zweite Antenne mit 5 Grundgliedern und ursprünglich vielgliedriger Geißel. Mandibelpalpus fehlend, pars molaris ursprünglich mit breiter Mahlfläche; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe der Mandibel vorhanden. Lateralen Endit der ersten Maxille mit mehreren (ca. 10) dornenförmigen Zähnen, medialer Endit mit 3 behaarten, breiten Borsten. Zweite Maxille mit nur 2 Enditen, ohne Borsten, mit kurzen Haaren besetzt. Basipodit des Maxillipeden länger als Palpus, Endit abgeflacht, ursprünglich die ersten beiden Palpusglieder überragend; Palpus ursprünglich mit 5 Gliedern; Epipodit klein, kürzer als Basipodit. Alle Pereopoden nicht subchelat. Pleopoden ursprünglich alle gleichartig, mit sehr wenigen, kurzen marginalen Borsten, Rami selten länger als breit; erstes Pleopodenpaar sexualdimorph, beim Männchen Endopodit an der Medialseite distad verlängert; zweites Pleopodenpaar mit appendix masculina, Endopodit zu einem Grundglied des Kopulationsstiletts reduziert. Uropoden lateral bis subterminal am kurzen Pleotelson inserierend, nicht fächerförmig, Rami lang zylindrisch. Pleotelson ursprünglich ventral nicht eine Atemkammer bildend, Pleopoden unter den Pleomeren relativ ungeschützt angeordnet. Männliche Genitalpapillen basal verwachsen, auf der sternalen Intersegmentalhaut am caudalen Rand des 7. Pereomers gelegen.

Folgende Merkmale sind auffällige Apomorphien der Unterordnung: Schuppenreihen ein Wasserleitungssystem bildend; erste Antenne winzig klein, nur aus 3 Gliedern bestehend; Mandibelpalpus fehlend; zweite Maxille mit nur 2 Enditen, ohne Borsten; Basipodit des Maxillipeden länger als Palpus; erstes Pereopodenpaar nicht subchelat; erstes Pleopodenpaar beim Männchen sexualdimorph; Endopodit des zweiten Pleopoden zu kurzem Schaftglied der appendix masculina reduziert; Pleotelson sehr klein; Uropoden terminal oder subterminal inserierend, griffelförmig. Die Lage der Genitalpapillen des Männchens auf der Intersegmentalhaut zwischen Pereomer 7 und Pleon ist ein Merkmal, das auch bei den Valvifera vorkommt.

7.2 Die Lebensweise und Anpassungen an das Landleben

Die Oniscidea oder Landasseln sind die am besten an das Landleben adaptierten Crustaceen, die mit einigen xerophilen Arten sogar lebensfeindliche Trockengebiete besiedeln und im Gegensatz zu den Landeinsiedlern (Coenobitidae) und Landkrabben (Gecarcinidae, Ocypodidae) ihren gesamten Lebenszyklus an Land vollenden. Die morphologischen und physiologischen Anpassungen unterscheiden sich jedoch sehr in den einzelnen Familien der Oniscidea. Allgemein sind von der Selektion vor allem die Atmungsorgane betroffen sowie Mechanismen zur Verminderung der Transpiration, die Einschränkung des Wasserverlustes durch Exkretion sowie biotopspezifische Verhaltensweisen, wie Thygmotaxis und Nachtaktivität (Vandel 1943).

Die morphologisch urtümlichen (s.u.) Ligiidae Leach, 1814 leben zumeist noch marin-amphibisch und sind eine beispielhafte Tiergruppe zur Erforschung des phylogenetischen Überganges vom marinen zum terrestrischen Lebensraum. *Ligia*-Arten sind vor allem an Felsküsten anzutreffen, an denen regelmäßig Algen angeschwemmt werden, von denen sich die Tiere ernähren. Man sieht die Klippenasseln meist in Spalten des Supralitorals versteckt, seltener reglos in der Sonne verharrend, bei der leichtesten Störung sehr schnell in ein Versteck huschend. Manche Ligiidae sind geradezu "Renner" (Schmalfuss 1984), was morphologisch an dem spindelförmigen Körperbau und den langen, seitlich vorragenden Beinen erkennbar ist. Auf Nahrungssuche gehen die Tiere vor allem nach Sonnenuntergang. Williams (1983) wies bei *Ligia oceanica* (Linnaeus, 1767)

sogar eine endogene, tidenunabhängige Nachtaktivität nach, die jedoch weniger präzise das Verhalten steuert als bei grabenden Peracariden des gleichen Lebensraumes (z.B. *Talitrus*, *Talorchestia*, *Excirolana*). Gefressen werden Laminarien und Epiphyten, aber auch angeschwemmtes Aas, gelegentlich kommt Kannibalismus vor (Nicholls 1931, Hoop & Field 1980). Geraten die Tiere unter Wasser, erleiden sie dabei keinen Schaden. Sie können mehrere Wochen unter Wasser überleben (Nicholls 1931), durch Fächeln der Pleopoden wird den Atmungsorganen (vor allem Exopodite der Pleopoden) sauerstoffreiches Wasser zugeführt (Verhoeff 1917). Bei Störung in Wassernähe gehen die Tiere freiwillig ins Wasser, sie können jedoch nicht schwimmen und laufen unter Wasser in der gleichen Weise wie an Land. In geringem Maße kann ein physiologischer Farbwechsel durch Kontraktion oder Expansion von Melanophoren stattfinden (Smith 1938, Legrand & Johnson 1961).

An Land verlieren die Ligiidae durch Verdunstung viel Wasser, da sie die respiratorischen Oberflächen (Pleopoden, intersegmentale Membrane der Ventralseite und Gelenkhäute: Edney & Spencer 1955) stets feucht halten müssen. Wasser sparende, zur Luftatmung geeignete Lungen fehlen, die Exopodite der Pleopoden sind lediglich auf der Ventralseite dünn und aufgefaltet (Hoese 1982). Das verdunstete Wasser wird durch aktive Aufnahme ersetzt. Es wird allerdings nicht mit den Mundwerkzeugen, sondern mit Hilfe der Kapillarität der Reihen von Kutikulaschuppen an den 6. und 7. Pereopoden auf das Wasserleitungssystem übertragen, wobei es sich auf dem gesamten Körper verteilt, auf der Ventralseite zu Mund, Pleopoden und After fließend (Hoese 1982, Abb. 56). Dieses Wasser kann getrunken werden, überschüssige Flüssigkeit wird mit den Uropoden in Form von Tropfen auf den Untergrund gesetzt. Das Wasser ermöglicht nicht nur den Gasaustausch, es kühlt auch durch Verdunstung und unterstützt zudem die Exkretion, da die Maxillarnephridien Harn in das Wasserleitungssystem abgeben, von wo aus Ammoniak in die Luft diffundiert.

Bei den übrigen, nicht mehr amphibisch lebenden Oniscidea kann das aus den Nephridien stammende Wasser wieder im Enddarm resorbiert werden (Hoese 1981), wo ultrastrukturelle Anpassungen an den Wasser- und Ionentransport nachweisbar sind (Smith et al. 1969, Palackal et al. 1984). Diese Landasseln haben ein Wasserleitungssystem vom Porcellio-Typ (Hoese 1982), welches ein geschlossenes System darstellt, dessen Flüssigkeit ausschließlich aus den Maxillarnephridien stammt, weshalb auch die der Wasseraufnahme dienenden Schuppenreihen an den Pereopoden 6 und 7 den meisten Oniscidea fehlen. Verhoeff (1920) beobachtete, wie die Flüssigkeit im Enddarm aufgenommen wird, er nahm allerdings an, dies geschähe zum Zweck der Respiration, da der Enddarm rhythmische Kontraktionen ausführt.

Bei den Ligiidae Leach, 1814 und "Trichoniscidae" Sars, 1898 versorgt das Wasserleitungssystem auch das Marsupium bruttragender Weibchen mit Flüssigkeit, die die Embryonen umfließt. Bei den höher entwickelten Oniscidea sind besondere ventrale Auffaltungen entstanden, die "Kotyledonen" (s. Hoese 1984), die wahrscheinlich das Milieu des Brutraumes regulieren (Hoese 1984).

Bei den urtümlicheren, nicht amphibischen Onisciden besteht noch ein hoher Wasserbedarf, da der Wasserverlust durch die kutikuläre Transpiration groß ist. Offenbar fehlen diesen Arten noch isolierende, lipidhaltige Kutikulaschichten (Hadley & Quinlan 1984). Zudem erfordert der Exkretionsmechanismus das Feuchthalten des Wasserleitungssystems, was vor allem während der Ruhephase erfolgt, um den Wasserverlust zu vermindern (Wieser 1984). Daher reagieren diese Arten empfindlich auf trockene Luft, die weisse Ameisenassel *Platyarthrus hoffmannseggii* Brandt, 1833 stirbt schon nach 5 Stunden Aufenthalt in einem trockenem Gefäß, wenn sie einem feuchten Ameisennest entnommen wurde (Janus 1949). Trichonisciden leben vor allem an feuchten und humusreichen Orten, zwischen Laub, Moos, unter Steinen, einige Arten der Gattung *Hyloniscus* Verhoeff, 1908 sollen sogar mehrere Tage unter Wasser überleben können (Verhoeff 1920, Vandel 1943).

Die mit den Ligiidae verwandten Mesoniscidae Verhoeff, 1908 benötigen ebenfalls eine hohe Luftfeuchtigkeit, weniger wasserbedürftig sind z.B. die Oniscidae Latreille, 1806 und Porcellionidae Brandt & Ratzeburg, 1831. Trockenheit ertragen einige Arten der Gattungen *Porcellio* Latreille, 1844, *Hemilepistus* Budde-Lund, 1879 und *Leptotrichus* Budde-Lund, 1885 (Vandel 1943). Die Xerophilie geht einher mit der Perfektion der Lungen, die in die Pleopoden versenkt werden und sehr kleine Atemöffnungen aufweisen (Hoese 1982, s. Abb. 55). In Süßwasser leben Höhlenasseln der Gattungen *Mexiconiscus* Schultz, 1964, *Cantabroniscus* Vandel, 1965 und *Typhlotricholigioides* Rioja, 1952 (Vandel 1965, Schultz 1981), weitere Arten können gelegentlich in Wasser angetroffen werden, in australischen Salzseen wurde *Haloniscus searli* Chilton, 1918 entdeckt (Vandel 1965).

Zu den Anpassungen an das Landleben gehört eine Verminderung des Salzgehaltes der Hämolymphe, der bei *Ligia* Fabricius, 1798 noch dem von Meerwasser entspricht, bei anderen Onisciden jedoch deutlich herabgesetzt ist (1,7 – 2,1 %: Parry 1953). Es ist anzunehmen, daß Halophylie ein urtümliches Merkmal der Landasseln ist, da sie nicht auf dem Umweg über das Süßwasser das Land besiedelten. Halophil sind neben den urtümlichen Familien Ligiidae und Tyliidae Arten der Stenoniscidae Budde-Lund, 1904 und Scyphacidae Dana, 1852, auch vereinzelte Arten anderer Familien können an Meeresküsten vorkommen (Vandel 1942, Roman 1970).

Die halophilen *Tylos*-Arten sind wie die Ligiiden an Meeresküsten nachtaktiv auf der Suche nach Algen und angeschwemmten Plankton (Hayes 1974). Bei *Tylos latreillei* Audouin & Savigny, 1825 konnte Astronavigation nachgewiesen werden (Pardi 1954), was bei *Tylos punctatus* Holmes & Gay, 1909 nicht gelang (Hamner et al. 1968).

Die extremsten Anpassungen an Trockenheit weisen die Wüstenasseln auf, von denen *Hemilepistus reaumuri* (Audouin & Savigny, 1825) besonders gut untersucht wurde (Linsenmair 1971-1984). *H. reaumuri* hat nicht nur besonders fein verzweigte Lungen (Hoese 1982, s. 7.3) und lebt in Grabgängen, um den Wasserverlust zu minimieren, es ist zudem ein komplexes Sozialverhalten vorhanden, welches eine Pflege der empfindlichen Jungtiere ermöglicht. Die Art ist monogam, Familienverbände haben einen eigenen Nestgeruch, der die Aufzucht der eigenen Jungen sichert und das Eindringen von fremden Individuen in die Wohnbauten erschwert. Die Jungen werden so lange gefüttert, bis sie groß genug sind, um in Sand und Wind laufen zu können. Die Wohnhöhlen werden nur gegraben, wenn keine geeigneten leeren Bauten vorhanden sind, die Grabaktivitäten finden nur im Frühjahr statt. Weibchen graben öfters als Männchen. Durch Hinauszögern der Kopula werden die Männchen, die die Rolle des Wächters übernehmen, an die Weibchen gebunden. Die Männchen beteiligen sich an der Aufzucht der Jungen.

Schutz vor Freßfeinden finden die Landasseln meist nicht durch Flucht in der Form raschen Laufens, wie bei den Ligiiden und Philosciiden, sondern durch morphologische und ethologische Anpassungen (s. Vandel 1943), die Passivität erlauben. Schmalfluss (1984) beschrieb neben dem Laufen 5 weitere Schutzstrategien: "Klammerer" krallen sich bei Bedrohung am Substrat fest (Beispiel *Oniscus* Linnaeus, 1758), "Kugler" rollen sich zu einem schlüpfrigen, festen Ball zusammen (Beispiel *Synarmadillo* Dollfus, 1892), "Kriecher" sind sehr kleine, zwischen den Räumen der Bodenstreu lebende Tiere (Beispiel *Haplophthalmus* Schöbl, 1861), bedornte Arten wehren sich nach der Art der Igel. Schließlich gibt es abgeflachte, dem Boden aufliegende Arten, grabende Arten und Synöken wie die weisse Ameisenassel, die im Boden geschützt sind. Besonders wirkungsvoll scheint das Einrollen zu sein, da es mehrfach konvergent entstanden ist (vgl. Dendrogramm Abb. 57, 58: M.13, M.26, M.35, M.50; Abb. 55 A-C), was mit den Variationen der morphologischen Anpassungen an das Einrollen nachgewiesen werden kann (Vandel 1943, 1948).

Eine weitere Abwehr kann mit Sekreten der bei Landasseln besonders umfangreichen Hautdrüsen erfolgen. Die Epimerendrüsen scheiden eine klare, übelriechende Flüssigkeit aus, die den Tieren wahrscheinlich einen schlechten Geschmack geben, was Versuche mit Fliegen beweisen, welche mit dem Sekret benetzt nicht mehr von Spinnen gefressen werden (Gorvett 1956). Das Sekret der Uropodendrüsen (Urostyldrüsen) ist fadenziehend und viskos und wird in höchster Not, im Experiment u.a. nach dem Biß einer Spinne, welcher schadlos überlebt wird, abgegeben. *Platyarthrus hoffmanseggi* Brandt, 1833 nutzt das Sekret wahrscheinlich, um sich gegen angreifende Ameisen zu schützen, was nur notwendig ist, wenn die Assel in einen fremden Ameisenbau gerät (Janus 1949).

Welche Bedeutung die bei *Armadillo officinalis* Duméril, 1816 nachgewiesene Stridulation hat, ist nicht bekannt (Caruso & Costa 1976).

Die meisten Onisciden scheinen potentiell omnivor zu sein, sie nehmen jedoch, wie bereits anklug, überwiegend Nahrung pflanzlicher Herkunft auf, wie Laub, Humus, Pilze, und in Meeresnähe Algen. Im Experiment konnten *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) und *Porcellio scaber* Latreille, 1804 mit Saccharose, Magerquark, Butter, Laub, und künstlichen, stärkehaltigen Agarmedien gefüttert werden (Storch 1982). Hungernde Onisciden werden oft zu Kannibalen (Murlin 1902). Spezielle Symbionten zur Verdauung der pflanzlichen Nahrung konnten nicht nachgewiesen werden (Shrewsbury & Barson 1952). Bei manchen Onisciden waren im Darm überhaupt keine Bakterien zu finden (Boyle & Mitchell 1978). Es scheinen auch im

Enzymsatz der Mitteldarmdrüsen Zellulasen zu fehlen (Newcomer 1956). Ob die von Hartenstein (1964) bei *Oniscus* gefundene Zellulase von der Assel produziert oder von Bakterien stammt, konnte vom Autor nicht geklärt werden. Hassal & Jennings (1975) geben für die Zellulase von *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763) an, daß das Enzym aus Bakterien stammt, die mit der Nahrung aufgenommen wurden und im Darm weiter aktiv bleiben. Ebenso soll von Bakterien produzierte Chitinase für die Verdauung von Bedeutung sein (Jeunieux 1956). Neben pflanzlichem Detritus frißt die Ameisenassel *Platyarthrus hoffmannseggi* auch Ameisenkot (Janus 1949). Daß Onisciden auch ihren eigenen Kot fressen, mag mit der Gewinnung des für die Hämocyaninsynthese wichtigen Kupfers zusammenhängen, welches möglicherweise durch Mikroorganismen aus den Komplexverbindungen der vorverdauten pflanzlichen Substrate herausgelöst wird (Wieser 1968).

Besonderheiten in der Fortpflanzung sind Monogenie, gelegentlich auftretender Hermaphroditismus (z.B. bei *Chaetophiloscia elongata* (Dollfus, 1884) und *Rhyscotus*: Jackson 1928, Arcangeli 1942). Rassen von *Ocelloscia floridana* (Van Name 1940) und *Trichoniscus pusillus* Brandt, 1833 vermehren sich parthenogenetisch (Johnson 1986). Bei den Rhyscotidae Budde-Lund, 1904 können die männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen gleichzeitig entstehen, zwei Tiere können sich gegenseitig Spermatophoren übertragen (Johnson 1961). Die Paarung hat Johnson (1985) bei *Venezillo evergladensis* Schultz, 1963 genau beobachten können. Wie bei vielen marinen Isopoden erfolgt bei den meisten bisher untersuchten Onisciden eine Präkopula, die mehrere Tage lang anhalten kann. Oft ist der siebte Pereopod des Männchens sexualdimorph geformt, er wird von dem Männchen zum Festhalten des Weibchens genutzt. Legrand (1946) nimmt an, daß dieses Merkmal aus funktionellen Gründen mehrfach konvergent entstand. Zur Kopula biegt das Männchen sein Pleon normalerweise seitlich unter das Weibchen, wobei auf der linken Seite des Weibchens die Spermaübertragung mit den rechten männlichen Pleopoden vorgenommen wird, eine Anordnung, die auch für die Asellota beschrieben wurde (s. 6.2.3). Bei *V. evergladensis* löst die Anwesenheit von Weibchen bzw. wahrscheinlich der weiblichen Pheromone das Suchverhalten der Männchen aus, optische Orientierung ist dabei bedeutungslos. Die Präkopula dieser Art dauerte im Experiment nur 1 Minute. Zur anschließenden Kopula liegt das Männchen der Länge nach parallel unter dem Weibchen, die Spermaübertragung dauert nur 45 Sekunden. Die weiblichen Genitalöffnungen werden getrennt besamt, möglicherweise aber zugleich mit den männlichen Pleopoden beider Körperseiten. Besamte Weibchen verlieren ihre Anziehungskraft. Viele Onisciden können die Spermien lange speichern, *Chaetopohiloscia* 1 Jahr lang, wobei eine Besamung für 3 bis 4 Bruten ausreicht. Bei aufeinander folgenden Paarungen durch 2 verschiedene Männchen kommt es zwischen den Spermien zu Konkurrenz: Das letzte Männchen kann mehr Nachkommen bekommen als der Vorgänger (Lueken 1962). Die Brut wächst in dem feucht gehaltenen Marsupium heran. Die bei den höher entwickelten Onisciden bereits erwähnten Kotyledonen (M.31 in Abb. 57) regeln wahrscheinlich die Zusammensetzung der Flüssigkeit im Marsupium (Hoese 1984, Hoese & Janssen 1984), eine lebenswichtige Ernährung durch das Muttertier ist nicht auszuschließen. Embryonen entwickeln sich auch *in vitro* in einer Ringerlösung (Sutton 1980) zwar über mehrere Stadien, es gelingt aber nicht, die vollständige Entwicklung *in vitro* ablaufen zu lassen.

7.3 Bau der Pleopoden der Isopoda und Evolution der Lungen der Oniscidea

Eine wesentliche Anpassung der Landasseln ist die Luftatmung, die im Verlauf der Evolution der Oniscidea durch die Notwendigkeit der Minimierung des Wasserverlustes perfektioniert wird, eine entscheidende Voraussetzung für die Besiedlung trockener Lebensräume. Die Respirationsorgane entstehen an den Exopoditen der Pleopoden. Diese Lokalisierung ist kein Sondermerkmal der Oniscidea, sondern, was eigene Studien bewiesen, eine Synapomorphie der Isopoda:

Wägele (1982) beschrieb die Arbeitsteilung der Pleopodenrami bei einem aquatischen Isopoden. Bei *Cyathura carinata* (Kröyer, 1847) haben die Exopodite eine sehr dünne Kutikula (0.25 – 0.35 µm), die von einer ebenfalls dünnen Hypodermis (0.5 – 1 µm) getragen wird. Dieses plattenartige Epithel ist arm an Organellen und begrenzt auf der Innenseite große Hämolymphräume, in denen am lebenden Tier das Fließen der Hämolymphe sichtbar ist. Die Zellkerne der Hypodermis liegen meist in den Stützsäulen, die die beiden Pleopodenflächen verbinden und ein Kollabieren der Bluträume verhindern. Diese Säulen werden je aus 2

Zellen aufgebaut, die in der Pleonmitte miteinander verzahnt sind. Die Säulen werden durch senkrecht zur Pleopodenfläche verlaufende Mikrotubuli versteift, Kutikulazapfen ziehen wie bei Sehnzellen in den Säulenbereich der Hypodermiszelle (Wägele 1982; Abb. 54C). Die Kutikula der Endopodite ist nur halb so dick wie die der Exopodite, die Hypodermis ist jedoch wesentlich umfangreicher und füllt die Pleopoden aus, nur kleine Hämocölräume umschließend. Apikal sind unter der Kutikula lamellenartige Membranauffaltungen vorhanden, zwischen denen extrazelluläre Räume erhalten bleiben. Stützsäulen sind wie in den Endopoditen vorhanden. Die basale Zellmembran ist sehr stark aufgefaltet, wobei extrazelluläre Spalträume, die von zahlreichen Mitochondrien flankiert werden, von der Zellbasis aus bis ins apikale Drittel der Hypodermis reichen können. Diese "Mitochondrienpumpen" osmoregulatorisch tätiger Gewebe (Copeland 1964, 1967, 1968) fehlen in den Exopoditen. Während frisch abpräparierte Endopodite Silberionen reduzieren, läßt sich an den Exopoditen eine größere Durchlässigkeit der Kutikula für in Wasser gelöste Silberkationen nachweisen (Wägele 1982). Hieraus ist zu schließen, daß die Exopodite vor allem der Atmung dienen, sie sind trotz der kräftigeren Kutikula für Moleküle durchlässig und gut durchblutet, während die Endopodite vor allem osmoregulatorisch tätig sind.

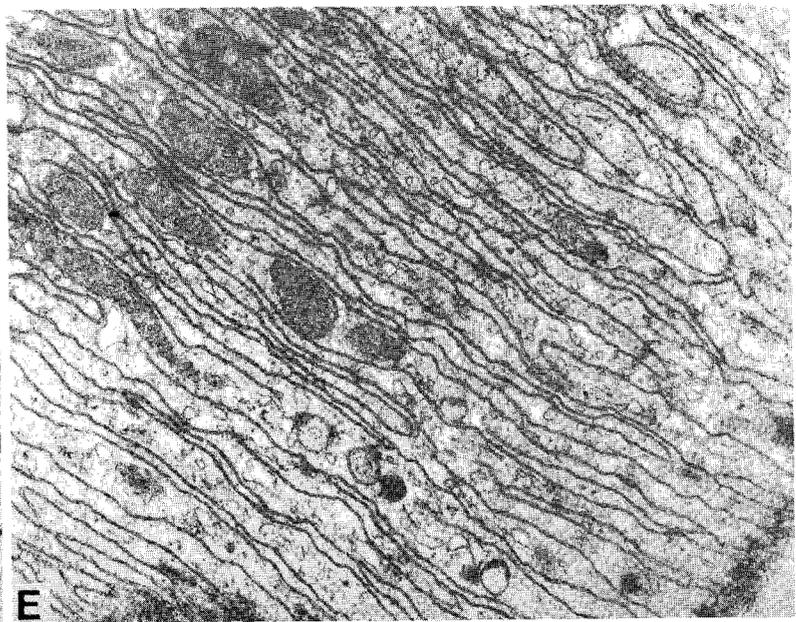
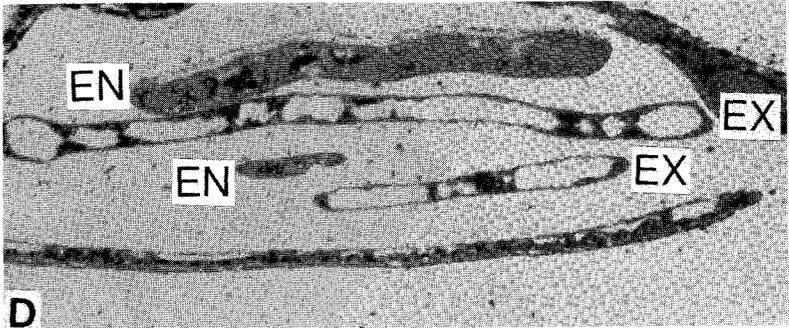
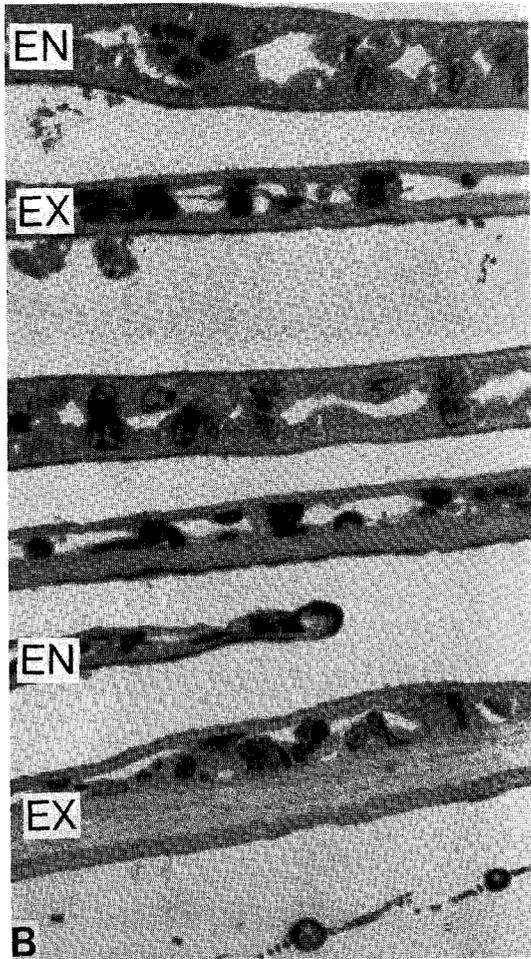
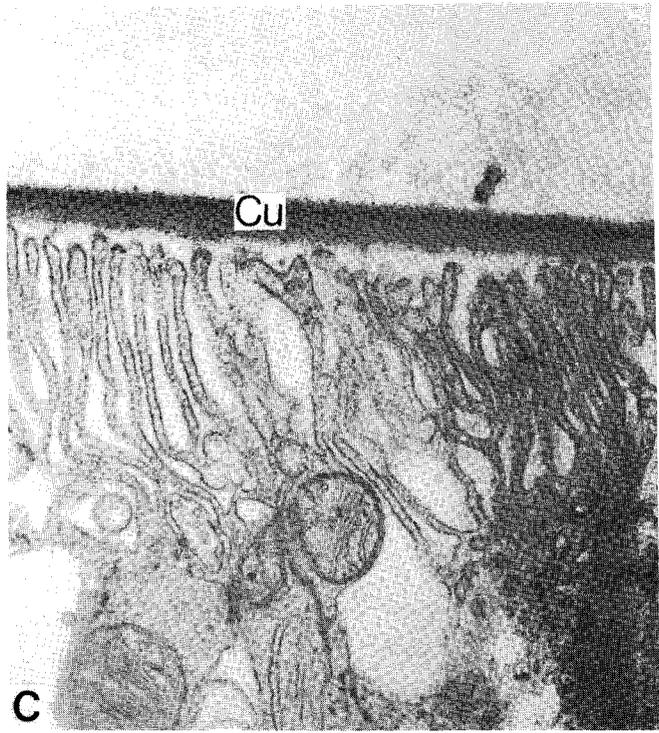
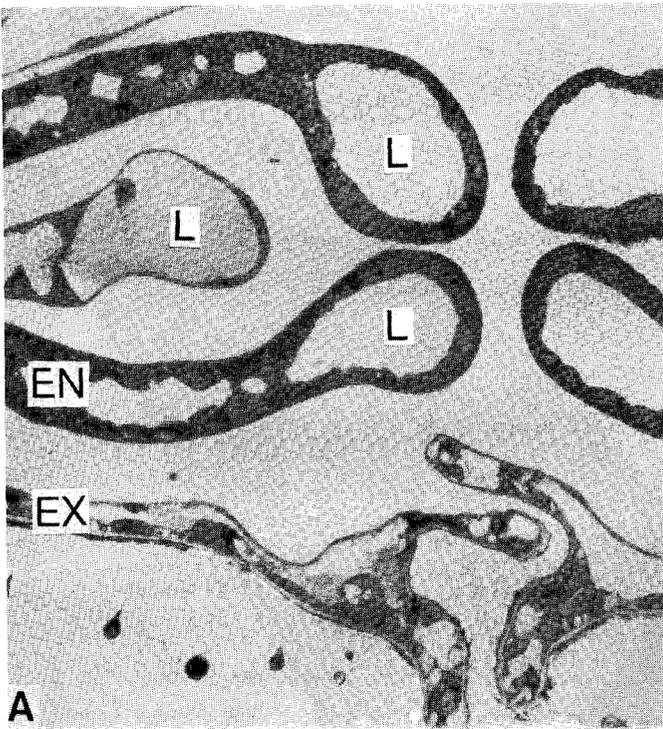
Diese Arbeitsteilung ist nicht, wie zunächst vermutet, eine Eigenart der Brackwasserassel *C. carinata*. Bei einer Überprüfung mehrerer mariner Isopoden wurden stets die gleichen ultrastrukturellen Unterschiede im Bau der beiden Pleopodenrami festgestellt (Abb. 53, 54). Untersucht wurden *Accalathura gigantissima* (Anthuridea), *Natatolana pastorei* ("Cirolanidae"), *Gnathia calva* (Gnathiidae), *Aega antarctica* ("Aegidae"), *Serolis polita* und *Ceratoserolis trilobitoides* (Serolidae), *Stenetrium weddellensis* (Asellota: Stenetriidae) und *Asellus aquaticus* (Asellota: Asellidae), sowie *Glyptonotus antarcticus* (Valvifera: Chaetiliidae). Bei den Serolidae ist nur die Struktur der Pleopoden 4 und 5 überprüft worden, da die vorderen Pleopoden klein sind und vor allem dem Schwimmen dienen.

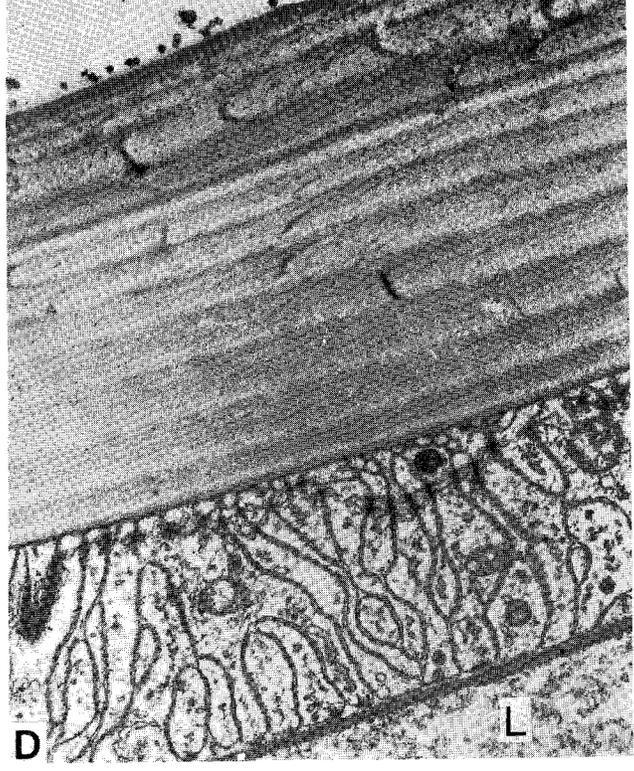
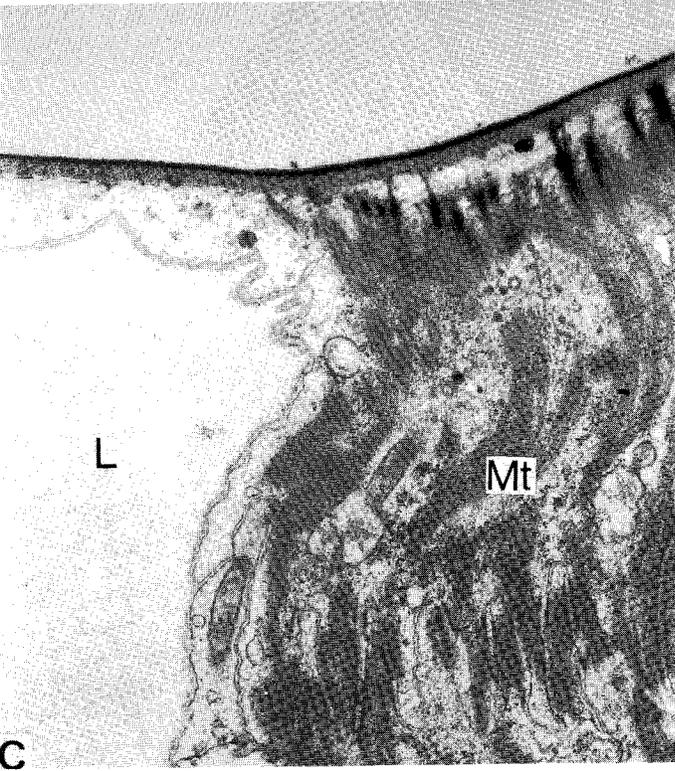
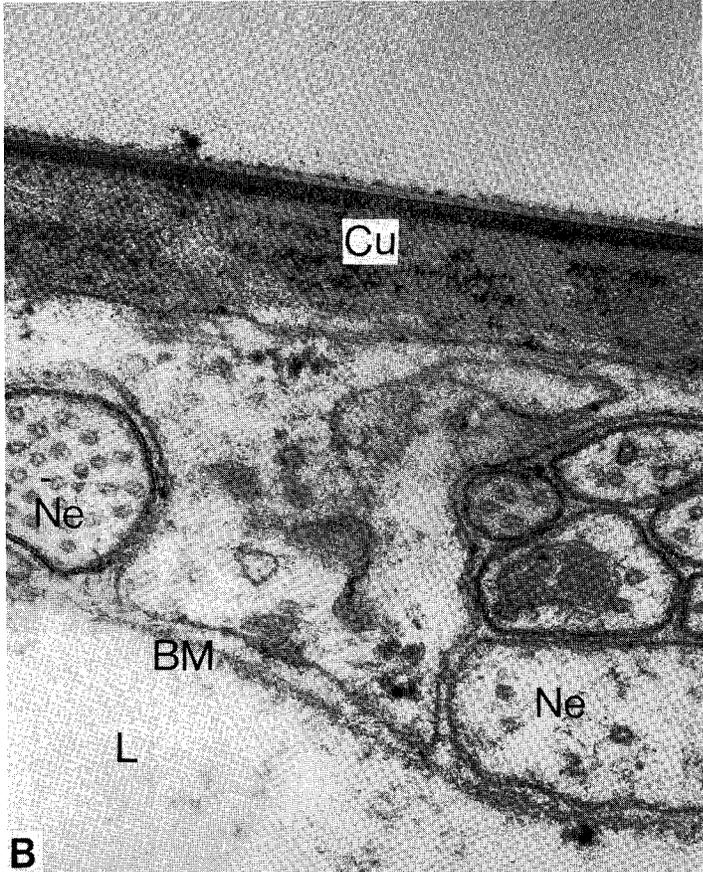
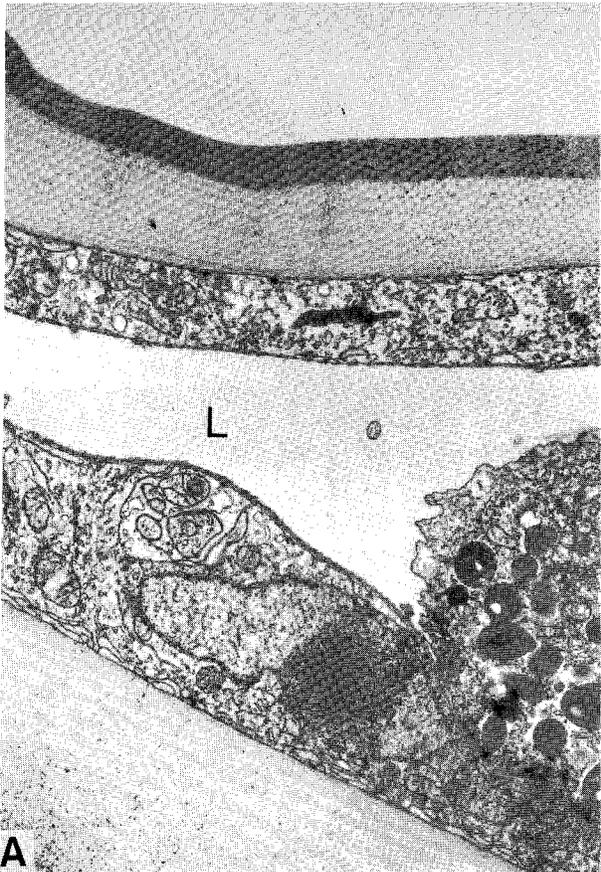
Allgemein ist die ventrale Kutikula der Exopodite dicker als die dorsale, nicht nur bei Arten, wo ein Exopoditenpaar operkuliform ist (*Accalathura*, *Serolis*). Auch ist die Kutikula des Endopoditen schwächer als die des Exopoditen (Abb. 53, 54). Im Detail gibt es Variationen und Abweichungen von den bei *Cyathura carinata* beschriebenen Epithelien (Wägele 1982), wie das Auftreten von Pigmentzellen, von Glykogenanhäufungen, Hautdrüsen und von Unterschieden in der relativen Dicke der Hypodermis. Bei *Natatolana*, *Gnathia* und *Aega* sind im Exopoditen hypodermale, apikale Lamellen vorhanden, die jedoch im Vergleich zu den Lamellen des Endopoditen unregelmäßig und kurz sind. Ebenso gibt es im Exopoditen basale Einfaltungen, die aber nicht zahlreich sind und ohne Mitochondrienkonzentrationen auftreten. Bei *Natatolana* ist die Hypodermis des Exopoditen im Querschnitt schmäler als die Kutikula (Abb. 54D), die Hämocölräume des Endopoditen sind weiter als bei *Cyathura*. Bei den untersuchten Pranizen von *Gnathia* gibt es keinen auffälligen Unterschied in der Kutikulastärke der beiden Pleopodenäste, es ist lediglich die Ventralseite des Exopoditen etwas verstärkt, was verständlich ist, da die Pranizen sehr aktive und schnelle Schwimmer sind und beide Pleopodenrami zur Fortbewegung einsetzen.

Bei den Oniscidea ist die gleiche Arbeitsteilung der Pleopodenrami wie bei den marinen Isopoden vorhanden. Der Exopodit ist stets für den Gasaustausch zuständig (Verhoeff 1917, Reinders 1933, Hoese 1982). Bielawski & Babula (1980) beschreiben von den Exopoditen von *Porcellio scaber* eine organellenarme, dünne Hypodermis, die wie bei den marinen Isopoden weite Hämolymphräume begrenzt. Auch bei *Ligia*, wo noch

Abb. 53. Struktur der Pleopoden der Isopoden. A: *Serolis polita* (Serolidae), Semidünnschnitt durch die Pleopoden 4 und 5; die Exopodite der 4. Pleopoden greifen medial ineinander. Am medialen Rand der Pleopodenrami sind große Hämolympflakunen (L) zu sehen. B: *Aega antarctica* ("Aegidae"), Semidünnschnitt durch die Pleopoden 1-3. Die Exopodite, insbesondere des 1. Pleopoden (unten), haben eine verdickte ventrale Kutikula. Die Kutikula der Endopodite (En) ist dünner, die Hypodermis jedoch umfangreicher als in den Exopoditen. C: *Cyathura carinata* (Anthuridae), Ultradünnschnitt durch die apikale Region einer Hypodermiszelle eines Endopoditen. Unter der Kutikula (Cu) sind die apikalen Lamellen zu sehen (29500 X). D: *Asellus aquaticus*, Semidünnschnitt durch den Exopoditen des 3. Pleopoden (unten) sowie durch jeweils beide Rami der Pleopoden 4 und 5. E: *Serolis polita*, tangentialer Schnitt durch das basale Labyrinth der Hypodermis eines Endopoditen. Zu sehen sind u.a. die Einfaltungen der basalen Zellmembran und Mitochondrien, rechts unten die Basalmembran der Zelle (16700 X).

Cu: Kutikula; En: Endopodit; Ex: Exopodit; L: Hämolympflakune





keine spezialisierten Atmungsfelder auf den Pleopoden vorhanden sind, lassen sich morphologisch die respiratorisch tätigen Oberflächen erkennen: Auf der Ventralseite finden sich flache Faltungen (Hoese 1982), die Kutikula ist in diesem Bereich dünn. Dies ist insofern bemerkenswert, als daß normalerweise die Ventralseite der Pleopoden eine besonders kräftige Kutikula aufweist. Die ventralen Atmungsareale sind eine Besonderheit der Ligiidae, die aber auch bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Tylidae existiert haben müssen, da diese Familie im Gegensatz zu allen übrigen Oniscidea tiefe ventrale Einfaltungen im Exopoditen aufweist, Atemöffnungen in Form langer Spalten auf der Ventralseite des Exopoditen ausgebildet sind (s. Hoese 1983). Diese Anordnung rechtfertigt die Sonderstellung der Tylidae im System, d.h. getrennt von den Porcellionidea, sowie die Ableitung von den Ligiiden ähnlichen Vorfahren (s. Dendrogramm Abb. 57).

Besondere respiratorische Felder der Exopodite fehlen bei den urtümlicheren sowie bei den verzweigten Oniscidea (u.a. Mesoniscidae Verhoeff, 1908, "Trichoniscidae" Sars, 1898, Stenoniscidae Budde-Lund, 1904, Spelaoniscidae Vandel, 1948, Platyarthridae Verhoeff, 1949). Hoese (1982) untersuchte wie vor ihm schon Verhoeff (1917, 1920) die Morphologie der Exopodite der höheren Oniscidea und erhielt eine morphologische Reihe (Abb. 55), die zweifellos den Verlauf der Evolution der Lungen erklären kann. Bei *Oniscus* sind dorsal auf den Exopoditen respiratorische Felder mit aufgefalteter Oberfläche vorhanden; an der ersten beiden Pleopoden liegen die Felder mediolateral auf der caudalen Fläche, an den Pleopoden 3 bis 5 lateral. Bei den Trachelipidae Strouhal, 1953 sind ebenfalls alle 5 Pleopodenpaare mit Atemfeldern ausgestattet, die bei *Trachelipus* Budde-Lund, 1908 bereits in einer Integumenttasche partiell versenkt sind (Abb. 55). Die vorderen beiden Atemfelder sind umfangreicher als die der Pleopoden 3 bis 5. *Porcellio* hat vollständig versenkte Atemfelder, die jedoch ursprünglich nicht nach außen verschlossen werden können und in einen breiten Lungenvorhof münden. Die innere Auffaltung dieser Lungen variiert bei *Porcellio*-Arten, bei *Porcellio laevis* Latreille, 1804 und *Porcellio ornatus* Milne-Edwards, 1846 kann zudem der Lungenvorhof verschlossen werden. Diese Lungen sind bei den Porcellionidae Brandt & Ratzeburg, 1831 nur an den vorderen beiden Pleopoden vorhanden, die Pleopoden 3-5 besitzen keine "weißen Körper". Auch die Armadillidiidae Brandt, 1833 haben nur 2 Paar Lungentaschen, die jedoch wahrscheinlich eine vom *Trachelipus*-Typ ableitbare Analogie zu den Lungen der Porcellionidae darstellen, da ein einheitlicher Lungenvorhof nicht existiert, die einzelnen Lungenäste vielmehr einzeln am Grund des Lungenvorfeldes münden. Bei *Armadillo* Latreille, 1804 (Familie Armadillidae Brandt & Ratzeburg, 1831) sind noch alle 5 Pleopoden mit Lungen versehen, die über eine einzelne, sehr kleine Öffnung nach außen münden. In Anpassung an trockene Lebensräume sind die Lungen sehr fein verästelt. Die Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Audouin) gehört zu den Trachelipidae, hat jedoch eine wesentlich leistungsfähigere Lunge als *Trachelipus*. Entsprechend ihrer Herkunft liegen die Atemöffnungen an den Pleopoden 1 und 2 caudal, an den Pleopoden 3 bis 5 lateral. Die Öffnungen sind über einen Turgormechanismus verschließbar; sie führen bei den Pleopoden 1 und 2 in einen weiten Lungenraum, von dem aus sehr feine dorsale und ventrale Lungenäste abzweigen (Abb. 55). Die Pleopoden 3 bis 5 dagegen weisen eine Trachea auf, die in eine zweiästige Lunge führt (Hoese 1982).

Ventilationsmechanismen der Lungen erläutert Hoese (1982). Demnach wird die Luft aus den Pleopoden durch Anpressen an die Ventralseite u.U. mit Beteiligung der hinteren Beine herausgedrückt, die Füllung erfolgt passiv. Ventilation und lokalisierter Gasaustausch ohne Gastransportfunktion rechtfertigen den Terminus "Lunge" für die weißen Körper der Oniscidea.

Abb. 54. Struktur der Pleopoden der Isopoden. A: Exopodit einer Praniza von *Gnathia calva* (Gnathiidae). Die dorsale Kutikula (oben) ist weniger als halb so dick wie die ventrale Kutikula. Im Hämolympхраum ist eine Blutzelle zu sehen (rechter Bildrand)(7000 X). B: Exopodit von *Cyathura carinata* (Anthuridae). Die Hypodermiszellen unter der Kutikula sind sehr flach. Im Bild sind einige Axone (Ne) getroffen (41000 X). C: Stützzelle aus einem Pleopodenexopoditen von *Cyathura carinata*, basal mit der gegenüberliegenden Zelle verzahnt. Unterhalb der Kutikula (oben) sind die dunklen Zapfen zu sehen, die zur Befestigung der Zelle beitragen; Mikrotubuli durchziehen die Zelle senkrecht zur Pleopodenoberfläche (9700 X). D: Dorsale Seite eines Exopoditen von *Natatolana pastorei* ("Cirolanidae"). Die Hypodermis ist dünner als die Kutikula, apikale Invaginationen weisen Desmosomen auf, zwischen den basalen Invaginationen gibt es kaum Mitochondrien.

BM: Basalmembran; Cu: Kutikula; L: Hämolympflakune; Mt: Mikrotubuli; Ne: Axone von Nervenzellen.

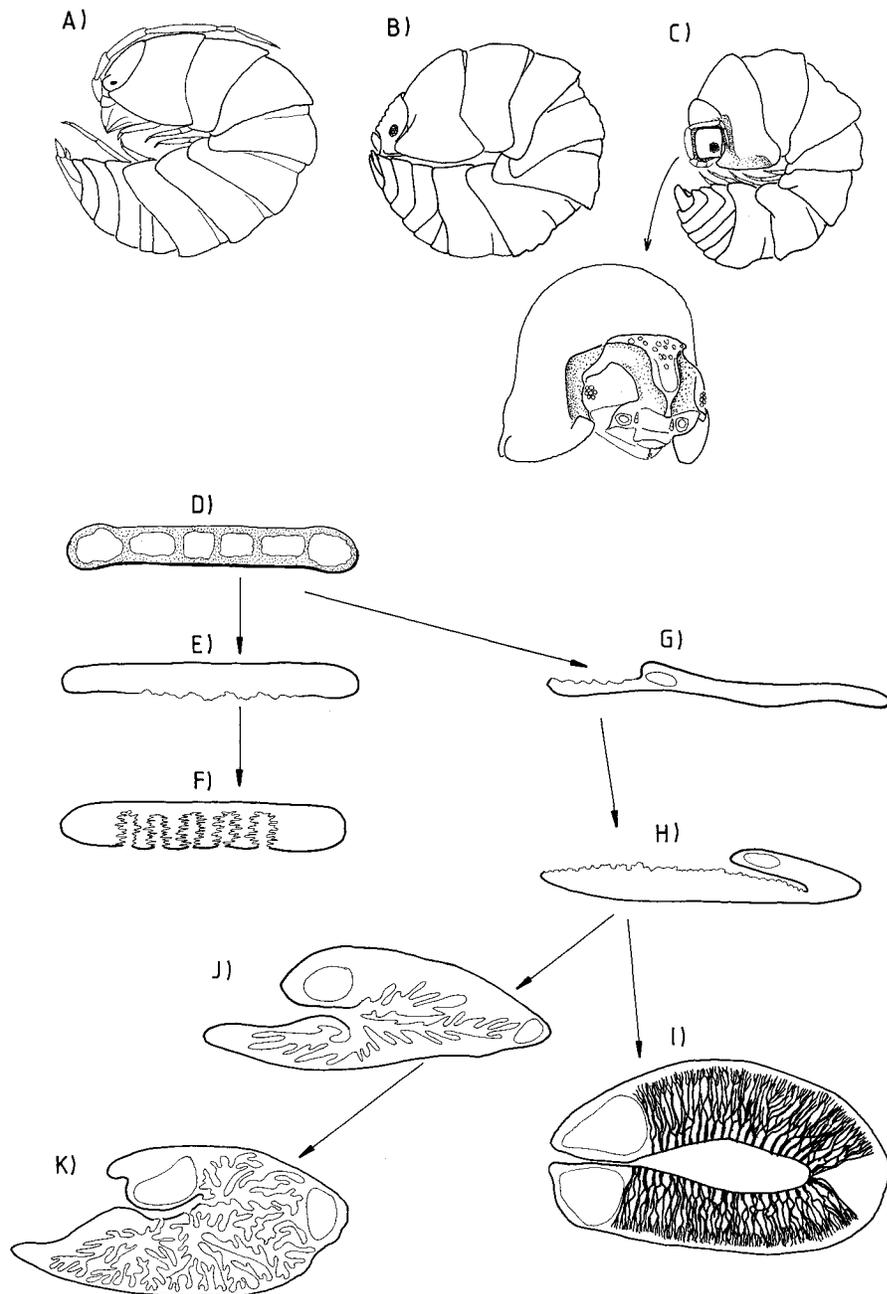


Abb. 55 (S. 164). A – C : Formen des Einrollens (zusammengestellt n. Vandel 1962). A: Unvollkommenes Einrollen bei *Cylisticus esterelanus*. B: Einrollen mit innen liegenden Antennen bei *Armadillidium granulatum*. C: Einrollen mit außen liegenden Antennen und Rinnen für die Aufnahme der Antennen bei *Tendosphaera verrucosa*; Detail: Cephalothorax und erstes Pereomer schräg von vorn gesehen, 2. Antennen abpräpariert. D – K : Evolution des Exopoditen der Pleopoden (ergänzt und verändert n. Hoese 1982): schematischer Querschnitt. D: Exopodit mariner Arten, mit ventral verdickter Kutikula. E: *Ligia*- Typ mit ventraler Auffaltung. F: *Tylos* – Typ mit ventralen Atemöffnungen; G: *Oniscus* – Typ mit Atemfeld. H: *Trachelipus* – Typ mit partiell versenktem Atemfeld. I: Lunge von *Hemilepistus*. J: Lunge von *Porcellio scaber*. K: Lunge von *Porcellio laevis*. Bei D) sind schematisch Kutikula und Hypodermis gezeichnet, ansonsten nur die Kutikula.

Leider gibt es keine umfassenden vergleichenden Untersuchungen des Feinbaus der Oniscidenlungen und ihrer Vorläufer, die genauere Aussagen über Homologien und phylogenetische Entwicklungsstufen erlauben. Aus den bisherigen Erkenntnissen läßt sich ableiten, daß der respiratorisch aktive Exopodit bei den Ligiidae und verwandten Familien auf der Ventralseite, bei den übrigen Oniscidea auf der Dorsalseite eine dünne, in unterschiedlichem Maße gefaltete Kutikula hat. Spezialisierte Atemfelder vom *Oniscidae*-Typ sind bei den Vorläufern der Lungen wohl aus funktionellen Gründen an den Pleopoden 1 bis 2 anders angeordnet als bei den Pleopoden 3 – 5, was sich in der unterschiedlichen Evolution der Lungen an den vorderen und hinteren Pleopoden der hochentwickelten Onisciden niederschlägt. Die Atemfelder werden in Taschen versenkt, wobei ausgehend von der Vorstufe des *Trachelipus*-Typs (Abb. 55H) mehrfach konvergent völlig versenkte Atemfelder, also echte Lungen, entstehen (Abb. 55 I, K), womit die betroffenen Arten befähigt sind, trockene Biotope zu besiedeln. Bei verzweigten Arten (u.a. *Spelaeoniscidae* Vandel, 1948, *Stenoniscidae* Budde-Lund, 1904) werden die Atemfelder reduziert, bei den *Porcellionidae* Brandt & Ratzeburg, 1831, *Armadillidiidae* Brandt, 1833 und einigen *Eubelidae* Budde-Lund, 1899 werden die Atemfelder der hinteren Pleopoden reduziert.

Die Endopodite der Pleopoden, bisher untersucht bei *Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillidium* und *Hemilepistus* (Kümmel 1981, 1984), weisen die gleichen ultrastrukturellen, auf osmoregulatorische Aktivität deutenden Merkmale wie bei den marinen Isopoden auf. Die häufig in der Literatur zu lesende Annahme, die zarten Endopodite seien Kiemen, ist nur partiell korrekt (Kümmel 1984), da die Respiration in stärkerem Maße von den Exopoditen übernommen wird, die Endopodite dagegen an der Osmoregulation beteiligt sind und wahrscheinlich nur in Bereichen, wo die Hypodermis nicht verdickt ist, überwiegend respiratorische Aufgaben wahrnehmen können. Osmoregulation ist möglich, da die Pleopoden über das Wasserleitungssystem feucht gehalten werden. Die Regulierung des Wasser-, Exkret- und Ionenhaushaltes ist demnach durch die Tätigkeit der Nephridien, der Verdunstung im Wasserleitungssystem und an den Pleopoden, der Osmoregulation an den Endopoditen der Pleopoden sowie durch Resorption und Osmoregulation im Enddarm koordiniert. Einzelheiten der Abstimmung der Elemente dieses komplexen Systems sind nicht bekannt.

7.4 Die Familien der Oniscidea

Holdich et al. (1984) haben eine Liste der gültigen Familiennamen zusammengestellt, in der mehrere der vorher von Bowman & Abele (1982) veröffentlichten Angaben korrigiert sind, es gibt jedoch bisher keine Übersicht über Synonymien und die Zuordnung der Gattungen. Das traditionelle System der Oniscidea wurde vor allem mit den Arbeiten von Vandel gefestigt, der die Aufteilung in zwei große Gruppen, die *Tylomorpha* Vandel, 1943 und *Ligiamorpha* Vandel, 1943 vorschlug, da die Tylidae nach den Vorstellungen von Vandel (1943) eine getrennte, den übrigen Oniscidea analoge Evolution erfahren haben und mit den Valvifera nah verwandt sein sollen. Verhoeff (1938) und vor allem Vandel (1943, 1946) beschreiben die Grundlagen des traditionellen Systems und die Hypothesen über die Verwandtschaft der Gruppen der Oniscidea. Vandel hat in vielen Publikationen versucht, die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse aufzuklären und Evolutionsschritte zu rekonstruieren (u.a. Vandel 1943, 1948, 1950, 1957, 1964, 1965, 1970). Trotzdem ist das derzeitige System unbefriedigend, nicht nur weil viele Taxa polyphyletisch sind, sondern auch weil die Taxonomie der Oniscidea in hohem Maße an der Krankheit leidet, die auch in den anderen Unterordnungen verbreitet ist: Artbeschreibungen beschränken sich fast immer auf dürftigste Angaben, die nur dazu dienen, die Formulierung von Differentialdiagnosen zu ermöglichen. Es ist daher unmöglich, ohne Sichtung des Typenmaterials der Gattungstypen und ohne Nachbeschreibungen die für eine vollständige phylogenetische Analyse notwendigen Daten zusammenzustellen. Das System zeigt die typischen Symptome der typologischen Klassifikation: Urtümliche "Familien", die keine auffälligen Autapomorphien aufweisen, werden zu meist nicht-monophyletischen Sammelgruppen (z.B. "Trichoniscidae", *Philosciidae*, *Eubelidae*), für hochentwickelte oder aberrante Gattungen dagegen werden (meist monotypische) eigene Familien errichtet (z.B. *Actaeiidae*, *Hekelidae*, *Irmaosidae*).

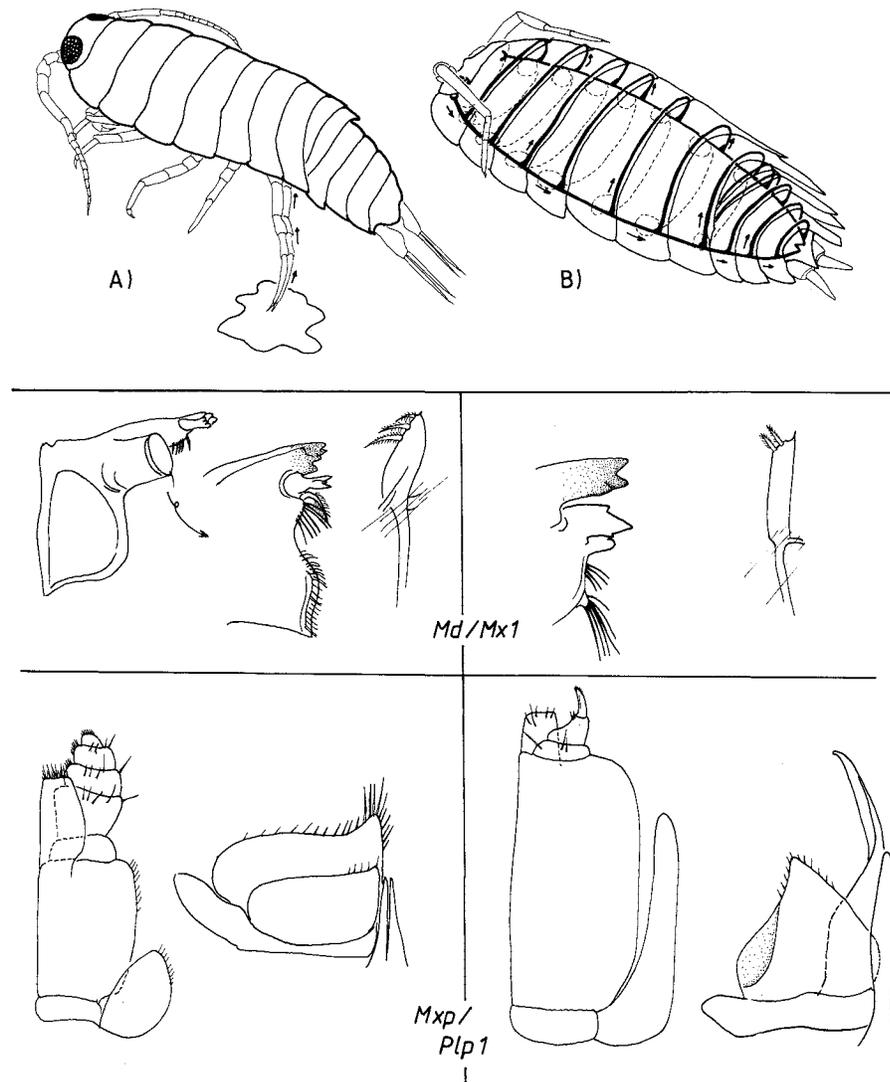


Abb. 56. Vergleich der Morphologie urtümlicher und abgeleiteter Oniscidea. A, B: Wasserleitungssystem (n. Hoese 1981). A: Wasseraufnahme mit den Pereopoden 6, 7 beim *Ligia*-Typ. B: Geschlossenes Wasserleitungssystem vom *Porcellio*-Typ. Darunter: Links Extremitäten von *Ligia oceanica*, rechts von *Cylisticus convexus* (n. Sars 1899). Von der 1. Maxille (Mx 1) ist nur der mediale Endit gezeichnet, der 1. Pleopod (Plp 1) gehört einem Männchen, rechts davon sind die Genitalpapillen zu sehen.

Die nachfolgende Besprechung möglicher Verwandtschaftsverhältnisse wurde entworfen, um die Fragwürdigkeit des traditionellen Systems zu verdeutlichen und die phylogenetische Beurteilung einiger wichtiger Apomorphien zu erläutern. Leider sind viele Merkmale nur ungenügend bekannt, wie die genaue Form der respiratorischen Areale der Pleopoden. Die Evolution der Atmungsorgane (vgl. 7.3) ist ein wichtiges Kriterium für die Beurteilung der systematischen Stellung der Taxa. Weitere wichtige Indizien, denen zu wenig Beachtung geschenkt wird, könnten die Beborstung und das Ausmaß der Verwachsung der Maxillipedenglieder, die Form der Sinnesborsten am Dactylus der Pereopoden, die Anordnung der Sinnesorgane an den Antennen, der Sexualdimorphismus der Pereopoden (z.B. P 7 der "Trichoniscidae": Vandel 1950), die Evolution des Wasserleitungssystem und der "Schrilleisten" der Pereopoden (s. Caruso & Costa 1976, Hoese 1982a) liefern.

Die Einteilung der Oniscidea in die 3 Sektionen **Diplochaeta**, **Synochaeta** und **Crinochaeta** (Legrand 1946, Vandel 1957) kann beibehalten werden, da diese Gruppen mit gewichtigen Synapomorphien ausgestattet

- 19: Endopodit des 1. männlichen Pleopoden sekundär zweigliedrig, 2. Glied stilettförmig [Endopodit eingliedrig]
 20: Maxillipedenpalpus mit maximal 2 Gliedern [Palpus mit mindestens 3 Gliedern]
 21: Körper scheibenförmig [Körper lang oval]
 22: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
 23: (Geißel der 2. Antenne mit maximal 3 Gliedern)
 [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
 24: Exopodit des 1. Pleopoden beim Männchen klein, an die Basis des Endopoditen gerückt [Exopodit groß, blattförmig, etwa so breit wie Sympodit]
 25: Pleotelson sehr verkürzt, caudal von Pleonepimeren überragt
 [Pleotelson nicht verkürzt]
 26: (Einrollvermögen, dabei Antennen in der Kugel liegend)
 [kein Einrollvermögen]
 27: Protopodit des ersten Pleopoden beim Männchen mit auffallend umfangreicher Muskulatur [Protopodit nicht auffallend muskulös]
 28: Exopodit des zweiten männlichen Pleopoden sehr klein
 [Exopodit nicht verkleinert]
 29: Mandibel ohne pars molaris, an deren Stelle gefiederte Borsten oder Borstenbüschel [pars molaris vorhanden]
 30: Medialer Endit der zweiten Maxille mit nur 2 Pinselborsten [medialer Endit mit 3 Pinselborsten]
 31: Bruttragende Weibchen mit ventralen Kotyledonen
 [Kotyledonen fehlen]
 32: Uropodensympodit schmal und lang zylindrisch, länger als Endopodit [Sympodit nicht verlängert]
 33: 2. Antenne mit maximal 4 Geißelgliedern [Geißel mit mehr als 4 Gliedern]
 34: Exopodite der Pleopoden 1-5 dorsal mit respiratorischen Feldern [respiratorische Felder fehlen]

Die **Diplochaeta** Vandel, 1957 haben folgende Synapomorphien: Die erste Antenne hat ein sehr verkürztes letztes Glied, die Aesthetasken scheinen aus dem zweiten Grundglied zu wachsen; die beiden Grundglieder sind relativ breit ausgebildet (M. 1). Die Pleopoden haben auf der **Ventralseite** der Exopodite respiratorische Oberflächen (M. 2), während bei den übrigen Oniscidea die **Dorsalseite** Atemfelder ausbildet (vgl. 7.3). Zu den *Diplochaeta* gehören die marin-amphibischen Ligiidae Leach, 1814, sowie die Mesoniscidae Verhoeff, 1908 und die Tylidae Milne-Edwards, 1840. Die Mesoniscidae sind kleine, blinde Tiere, deren erste Antenne wie die von *Ligia* aussieht. Diese Familie teilt mit den Tylidae folgende Apomorphien: Der Maxillipedenpalpus ist wie auch bei den meisten Oniscidea der Gruppe **B** verkürzt (M. 3), bei den Mesoniscidae noch viergliedrig, bei den Tylidae sind mit Ausnahme des Ischiums die Palpusglieder miteinander verwachsen. Die männlichen Genitalpapillen sind reduziert (M. 4), das erste Pleopodenpaar ist verkleinert, bei den Tylidae in beiden Geschlechtern rudimentär (M. 5). Bei den Tylidae sind an den Pleopoden die ventralen Respirationsflächen in den Exopoditen versenkt, so daß konvergent zu den Familien der Gruppe **M** (Abb. 58) "Pseudotracheen" entstehen (vgl. Hoese 1983). Die ventrale Verlagerung der Uropoden der Tylidae (M. 11) ist eine Analogie zu Merkmal 39 der Gruppe **J** (Abb. 58). Die Antennula der Tylidae ist im Vergleich mit der der Mesoniscidea weiter verkürzt (M. 9).

Die im Argumentationsschema (Abb. 57) veranschaulichte Hypothese zur Stellung der Tylidae läßt eine Aufteilung der Oniscidea in die "Tylomorpha" (mit der einzigen Familie Tylidae) und "Ligiamorpha" (mit den übrigen Familien) nicht zu. Daß die Tylidae mit den anderen Landasseln einen gemeinsamen Vorfahren haben und nicht mit den Valvifera näher verwandt sind, diskutierte bereits Schmalfuss (1974). Auch läßt die Stellung der Mesoniscidae keine weiteren Ableitungen zu: Vandel (1957) glaubte, daß die Mesoniscidae direkte Vorfahren der Synochaeta sein könnten, eine Vorstellung, für die es keine Indizien gibt. Vandel hatte selbst (1957) gesehen, daß die Mesoniscidae und Ligiidae den gleichen apomorphen Bau der ersten Antenne aufweisen.

Die Familiengruppe **B** hat folgende Synapomorphien: Die Pleopoden haben keine Reihen marginaler Fiederborsten mehr (M. 14), die bei den Ligiidae noch auftreten; die männlichen Genitalpapillen sind medial miteinander verwachsen (M. 15); der Sexualdimorphismus des ersten Pleopodenpaares ist ausgeprägter als in der Gruppe **A**, der Endopodit des Männchens ist im Umriß lang-kegelförmig oder lanzettlich geformt (M. 16), ein für die Oniscidea der Gruppe **B** typisches Kopulationshilfsorgan (s. Abb. 56); die Uropodenrami inserieren nicht mehr nebeneinander apikal auf dem Sympoditen, sondern in verschiedener Höhe, der Endopodit ist proximad an die Medialseite des Sympoditen gerückt (M. 17).

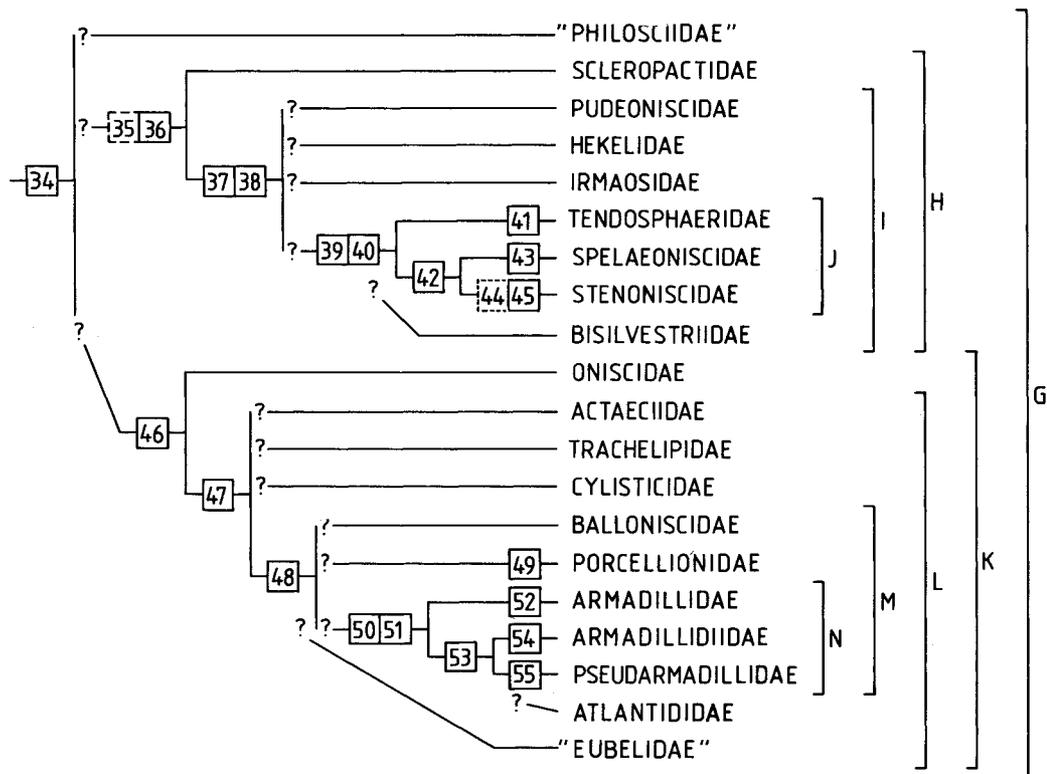


Abb. 58. Die Familien der Oniscidea (Fortsetzung): Die Familiengruppe G (vgl. Abb. 57).

- 34: Exopodite der Pleopoden 1-5 dorsal mit respiratorischen Feldern [respiratorische Felder fehlen]
 35: (Einrollvermögen, Antennen werden dorsal an den Cephalothorax gelegt) [kein Einrollvermögen]
 36: Uropodensympodit breit, abgeflacht, medialer Teil unter dem Pleotelson liegend, Uropodenrami styliform [Sympodite terminal am Pleotelson inserierend, nicht verbreitert]
 37: Cephalothorax mit dorsolateralen Rinnen zur Lagerung der Antennen beim Einrollen [Rinnen fehlen]
 38: Tiere verzweigt, respiratorische Areale sekundär reduziert [Tiere nicht verzweigt, mit respiratorischen Feldern, s. M. 34]
 39: Uropodensympodit vollständig unter dem Pleotelson liegend [Uropoden wie bei M. 36]
 40: Exopodit des ersten Pleopoden beim Männchen zu winzigem Glied reduziert [Exopodit nicht reduziert]
 41: Uropodenexopodit kurz und styliform, nicht medial sondern lateral am verbreiterten Sympoditen inserierend [Exopodit kurz, medial am Sympoditen]
 42: 1. Antenne verkürzt, nur zweigliedrig [1. Antenne mit 5 Grundgliedern und Geißelgliedern]
 43: Exopodit von Pleopod 5 apikal mit ventrad gerichtetem Zipfel [Zipfel fehlt]
 44: Augen reduziert [Augen vorhanden]
 45: Verlust des Einrollvermögens [Einrollvermögen nicht reduziert]
 46: Distaler Abschnitt des Pleotelsons spitz zulaufend, vom proximalen Teil deutlich abgesetzt [Pleotelsonapex breit, abgerundet]
 47: Pleopoden mit partiell im Exopoditen versenkten Atemfeldern, Atemvorhof dorsal auf den Exopoditen [Exopodite mit Atemfelder vom *Oniscus*-Typ, s. M. 34]
 48: Atemfelder der Pleopoden zu vollständig im Exopoditen versenkten Lungen entwickelt [Atemfelder wie bei M. 47]
 49: Lungen der Pleopoden 3-5 reduziert [Lungen nicht reduziert]
 50: Einrollvermögen, Antennen dabei in der Kugel liegend [kein Einrollvermögen]
 51: Pleotelson nicht spitz, sondern distal breit gestutzt endend, Uropodensympodit breit, abgeflacht [Pleotelson wie in M. 46, Uropodensympodit zylindrisch]
 52: Uropodenexopodit winzig klein [Exopodit nicht verkleinert]
 53: Cephalothorax seitlich neben den "Antennenlappen" mit einem zusätzliches Lappenpaar [zusätzliches Lappenpaar fehlt]
 54: An den Pleopoden 1 und 2 mehrere Atemöffnungen vorhanden, Lungen an den Pleopoden 3-5 reduziert [Pleopoden 1-5 mit Lungen wie bei M. 48]
 55: Uropodenrami sehr kurz [Rami nicht verkürzt]

Die oft zwergenhaften *Synochaeta* Legrand, 1946 haben nicht nur verwachsene vasa deferentia (M. 18), sondern stets einen zweigliedrigen Endopoditen am ersten männlichen Pleopoden (M. 19), wobei das distale Glied meist sehr schmal und spitz ist. Die urtümlicheren *Synochaeta* sind in der Familie "Trichoniscidae" Sars, 1898 vereint, die Arten haben z.T. noch 5 Palpusglieder am Maxillipeden, während bei den übrigen *Synochaeta* nur noch durch Verwachsungen 2 freie Glieder vorkommen (M. 20). Letztere Familien enthalten mehrere termitophile Arten. Es ist leider nicht bekannt, ob die ethologischen Anpassungen an die Vergesellschaftung mit Termiten mehrfach konvergent entstanden. Die Titanidae Verhoeff, 1938 und Schoebliidae Verhoeff, 1938 (Gruppe D) sind blinde, scheibenförmige Tiere mit sehr kurzer zweiten Antenne (M.21 – 23). In der Gruppe E ist am männlichen Pleopoden der Exopodit stets klein und an das Grundglied des Endopoditen gerückt (M.24). Innerhalb dieser Gruppe weisen die Buddelundiellidae Verhoeff, 1930 ein perfektes Einrollvermögen auf, wobei die Antennen in der Kugel geschützt werden (M. 26, Analogie zu M. 50 der Gruppe N, Dendrogramm Abb. 58). Die Arten dieser Familie haben ein sehr kurzes Pleotelson, das von den letzten Pleonepimeren caudal überragt wird (M. 25). Die Styloniscidae Vandel, 1952 haben im Protopoditen des ersten männlichen Pleopoden eine auffallend umfangreiche Muskulatur (M. 27, s. Vandel 1952). Bei den Turanoniscidae Borutzky, 1969 ist auch am zweiten männlichen Pleopoden der Exopodit verkleinert.

Die *Crinochaeta* Legrand, 1946 haben im Vergleich zu den *Synochaeta* plesiomorphe Genitalpapillen mit getrennten vasa deferentia, ihre Monophylie kann jedoch mit mehreren, sehr typischen Synapomorphien belegt werden: Der Mandibel fehlt stets die pars molaris, an deren Stelle ist nur ein Büschel gefiederter Borsten zu finden (M. 29); der mediale Endit der zweiten Maxille hat immer nur 2 apikale Pinselborsten, die ursprünglich vorhandene dritte Borste fehlt (M. 30); das bruttragende Weibchen hat in Anpassung an trockene Lebensräume Kotyledonen entwickelt (M. 31), die wahrscheinlich die Zusammensetzung der Flüssigkeit im Marsupium kontrollieren (s. Hoese 1984 a,b, Hoese & Janssen 1984). Morphologische Merkmale hoch entwickelter *Crinochaeta* werden in Abb. 56 mit dem jeweiligen urtümlicheren, bei *Ligia* anzutreffenden Zustand verglichen.

Innerhalb der *Crinochaeta* haben die Olibrinidae Budde-Lund, 1913 und Marinoniscidae Nunomura, 1986 noch sehr lange zweite Antennen mit bis zu 15 Geißelgliedern, während bei den übrigen *Crinochaeta* nur maximal 4 Geißelglieder vorkommen (M. 33). Die Olibrinidae haben lange, griffelförmige Uropoden, deren Sympodit verlängert (etwas länger als der Endopodit) ist (M. 32). Die Uropoden der Marinoniscidae sind ebenfalls styliform, jedoch nicht so lang.

Die Evolution der übrigen *Crinochaeta* kann nur in groben Schritten rekonstruiert werden, da u.a. Erkenntnisse über die Verbreitung der verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsstadien der Atmungsorgane fehlen. Die im Dendrogramm (Abb. 57) aufgeführte "Familiengruppe Scyphacidae" enthält jene Familien, die noch keine respiratorischen Felder vom *Oniscus*-Typ (Abb. 55G) aufweisen. In diese (nicht monophyletische) Gruppe gehören wahrscheinlich die Familien Bathytropidae Vandel, 1952, Berytoniscidae Vandel, 1955, Halophilosciidae Verhoeff, 1908, Platyarthridae Verhoeff, 1949, Rhyscotidae Budde-Lund, 1904, und Scyphacidae Dana, 1852. Alle übrigen Familien (Gruppe G) haben einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren, der bereits respiratorische Felder vom *Oniscus*-Typ besaß (M. 34). Daß dieses Merkmal nur einmal entstand, läßt sich mit der speziellen Qualität beweisen: Die Felder sind stets **dorsal** an den Pleopodenexopoditen ausgebildet, an den Pleopoden 1 und 2 liegen sie mediodistal auf der caudalen Fläche, an den Pleopoden 3 – 5 lateral (s. 7.3).

Die Familiengruppe G enthält sowohl die "Oniscomorpha" (s. Vandel 1977), die noch keine vertieften Lungen besitzen, als auch die Porcellionioidea Brandt & Ratzeburg, 1833, die der Familiengruppe L entsprechen. Neben der Sammelfamilie für urtümlichere Gattungen ("Philosciidae" Vandel, 1952) gibt es 2 unterschiedliche Entwicklungslinien, von denen eine (Gruppe H) zu verzweigten Tieren führt, die sich einrollen und die Antennen außen an den Cephalothorax anschmiegen, sekundär die Atemfelder reduzieren, während die andere Linie (Gruppe K) zu normal großen Arten mit leistungsfähigen Lungen führt, Tiere, die sich ebenfalls einrollen, zunächst die Antennen ebenfalls außerhalb der Kugel lassen, in der Gruppe N jedoch innerhalb der Kugel der eingerollten Assel schützen. Das Einrollvermögen beider Linien entstand wahrscheinlich konvergent, in der Gruppe K gibt es Gattungen, die sich nicht oder nur unvollkommen einrollen können (Trachelipidae, Porcellionidae).

In der Gruppe **H** ist der Uropodensympodit breit und abgeflacht und zumindest mit dem medialen Abschnitt unter dem Pleotelson gelegen (M. 36), das Pleotelson ist meist relativ breit. Die Scleropactidae Verhoeff, 1938 (vgl. Schmalfuss 1980, 1986) können sich zwar einrollen, es fehlen jedoch die Cephalothoraxrinnen, in denen die Antennen gelagert werden können (M. 37 der Gruppe **I**). Die Gattungen, die derartige Rinnen aufweisen, sind verzwert und haben, soweit bekannt, die respiratorischen Areale reduziert (M. 38). Innerhalb der Gruppe **I** ist eine Verwandtschaftsgruppe erkennbar (Gruppe **J**), bei der der Uropodensympodit vollständig vom Pleotelson verdeckt ist (M. 39), die Uropoden also in Analogie zu den Tylidae ventrad verlagert sind. Zugleich fällt auf, daß der Exopodit des ersten Pleopoden beim Männchen sehr klein ist (M. 40). Die Tendosphaeridae Verhoeff, 1930 haben einen winzigen, laterad verlagerten Uropodenexopoditen (M. 41), die Spelaeoniscidae Vandel, 1948 und Stenoniscidae Budde-Lund, 1904 haben eine nur zweigliedrige erste Antenne (M. 42). Bei den Spelaeoniscidae trägt der Exopodit des fünften Pleopoden distal einen eigenartigen, ventrad gebogenen Zipfel (M. 43); die verzwerten Stenoniscidae weisen im Vergleich zu den übrigen Familien mehrere Reduktionen auf: Die Augen fehlen (M. 44), das Einrollvermögen fehlt sekundär (M. 45), zugleich sind die Rinnen am Cephalothorax zurückgebildet. Caruso und Lombardo (1978) vermuten, daß die Gattungen der Familiengruppe **J** von den Platyarthridae abstammen, nach der oben formulierten Hypothese muß jedoch davon ausgegangen werden, daß der letzte gemeinsame Vorfahre dieser Familien wie bei den Scleropactidae im Gegensatz zu den Arten der Platyarthridae bereits respiratorische Felder besaß (vgl. Schmalfuss 1980).

In der Familiengruppe **K** werden die Atmungsorgane perfektioniert. Bei den Oniscidae Latreille, 1802 sind noch einfache respiratorische Felder vorhanden, als Indiz für die Zugehörigkeit dieser Familie zu der Gruppe **K** dient die charakteristische Form des Pleotelsons, dessen distaler Abschnitt in spitzem Winkel zuläuft und deutlich vom proximalen Teil abgesetzt ist (M. 46). Diese Pleotelsonform gibt es auch bei den "Eubelidae" Budde-Lund, 1899, Porcellionidae Brandt & Ratzeburg, 1831, Cylisticidae Verhoeff, 1949 und Trachelipidae Strouhal, 1953, war also wahrscheinlich bei dem gemeinsamen Ahnen der Gruppe **K** bereits vorhanden. Bei den meisten Familien (Gruppe **L**) sind die Atemfelder zumindest partiell im Exopoditen versenkt (*Trachelipus*-Typ: Abb. 55H).

Die Actaeiidae Vandel, 1952 sind wahrscheinlich die urtümlichste Familie der Gruppe **K**. Daß "Pseudotracheen" vorhanden sind, wird von Vandel (1964b) bestätigt. Die Tiere haben an der zweiten Antenne noch 4 Geißelglieder, während bei den Balloniscidae Vandel, 1963 und Trachelipidae Strouhal, 1953 nur noch maximal 3 Glieder, bei den meisten Familien nur ein kürzeres basales und ein langes Endglied vorhanden sind. Die Actaeiidae besitzen auch noch einen relativ langen Maxillipedenpalpus, der aus einem freien basalen Glied und vier weiteren, verwachsenen Gliedern besteht, bei den anderen Familien lassen sich maximal 3 Glieder unterscheiden.

Lungen vom *Porcellio*-Typ sind erst bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Gruppe **M** vorhanden gewesen, die Feinstruktur der Lungen ist jedoch für genauere Aussagen noch zu vergleichen. Diese Lungen werden z.T. an den Pleopoden 3 bis 5 wieder reduziert (M. 49 der Porcellionidae, M. 54 der Armadillidiidae).

Die Familiengruppe **N** ist an dem Einschluß der Antennen in der Kugel des eingerollten Tieres zu erkennen (M. 50), das gestutzte Pleotelson (M. 51) ist eine weitere morphologische Anpassung an das Einrollen. Die Armadillidiidae Brandt, 1833 und Pseudarmadillidae Vandel, 1973 haben laut Vandel (1973) übereinstimmend am Cephalothorax neben dem Paar "Antennenlappen" ein zusätzliches Paar lateraler Kiele (M. 53). Die Pseudarmadillidae haben jedoch im Gegensatz zu den Armadillidiidae noch 5 Paar Lungen und sehr kurze Uropodenrami (M. 55), die den Uropoden der Armadillidae Brandt & Ratzeburg, 1831 ähnlich sind, während bei den Armadillidiidae der Exopodit offenbar sekundär breit und abgeflacht geformt ist.

Die artenreiche Familie "Eubelidae" Budde-Lund, 1899 ist zweifellos eine polyphyletische Gruppe (Ferrara & Schmalfuss 1976), bei deren Gattungen die Zahl der Lungenpaare 1 bis 5 betragen kann, am medialen Enditen der zweiten Maxille können mehr als 2 Pinselborsten auftreten, nicht alle Arten rollen sich bei Gefahr ein.

Die vielen Fragezeichen in den Dendrogrammen (Abb. 57, 58) dokumentieren den lückenhaften Kenntnisstand über die Morphologie der Landasseln. Ohne Verbesserung der Qualität der zukünftigen taxonomischen Arbeiten wird eine detaillierte Aufklärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse nicht möglich sein.

8. Die Valvifera

8.1 Merkmale der Valvifera

Körper leicht dorsoventral abgeflacht, Dorsalseite konvex. Mit 7 freien Pereomeren und höchstens 4 freien, kurzen Pleomeren, Pleomere 5 und 6 mit Telson verwachsen. Coxalplatten an allen Pereopoden vorhanden, erste Coxalplatte ohne Verwachsungsnaht. Pleotelson stets länger als breit, ventral konkav, eine Atemkammer für die Pleopoden bildend. Erste Antenne kurz, mit 3 Grund- und 2 Geißelgliedern. Erstes Geißelglied stets kurz, ringförmig, zweites Geißelglied lang zylindrisch, mit mehreren Gruppen von Aesthetasken. Zweite Antenne mit fünfgliedrigem Schaft und ursprünglich vielgliedriger Geißel. Mandibel ohne Palpus (Ausnahme: *Holognathus* Thomson, 1904), pars molaris mit breiter Mahlfläche, pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe vorhanden. Erste Maxille mit mehreren dornenförmigen Zähnen apikal am lateralen Enditen, kürzerer medialer Endit mit 3-4 kurz befiederten Borsten. Zweite Maxille mit 3 apikal beborsteten Enditen. Palpus des Maxillipeden fünfgliedrig, Endit das 2. Palpusglied überragend, Basipodit kürzer als Palpus, Epipodit meist länger als Basipodit. Vordere 3 Pereopodenpaare ursprünglich kürzer und kräftiger als Pereopoden 4 bis 7, z.T. propodosubchelat (*Chaetiliidae*). Pleopoden alle ähnlich geformt, mit langen marginalen Fiederborsten. Endopodit des 2. Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. Uropoden lateral am Pleotelson inserierend, Sympodit sehr vergrößert und ventromedian gerichtet, operkuliform, die Atemkammer ventral bedeckend; distale Rami sehr kurz, als caudale Ventile der Atemkammer dienend. Männliche Genitalpapillen oft basal verwachsen, ventral auf der Intersegmentalhaut am caudalen Rand des 7. Pereomers gelegen.

Von diesen Merkmalen sind die auffälligsten Apomorphien die Form des Pleotelsons, das eine langgestreckte Atemkammer bildet und vor allem durch den Telsonabschnitt geformt ist, weiter die operkuliformen Uropoden und die typische erste Antenne mit nur 2 Geißelgliedern, von denen das 2. Glied lang zylindrisch ist.

8.2 Lebensweisen

8.2.1 Die Lebensweise der Chaetiliidae

Die Chaetiliidae Dana, 1853 sind zumeist kleine Tiere von 3 bis 15 mm Länge, die auf litoralen Weichböden leben. Lediglich die aus polaren Gewässern bekannten Gattungen *Glyptonotus* Eights, 1852 und *Saduria* Adams, 1852 (Abb. 59A) haben riesenwüchsige Arten von bis über 10 cm Länge.

Glyptonotus antarcticus Eights, 1853 ist eine im circumpolaren antarktischen Meer häufig auf Schlick- und Geröllböden anzutreffende Art. Die Tiere leben auf dem Substrat laufend, kletternd oder unter Steinen versteckt, graben nicht und ernähren sich räuberisch von Wirbellosen (Gastropoden, Polychäten, Crustaceen, Echinodermen; s. Dearborn 1967, Clarke 1979). Im Verlauf eigener Lebendbeobachtungen an dieser Art waren lebende Isopoden, Euphausiaceen, Polychäten, aber auch Fleisch von Garnelen und Fischen sowie kommerzielles Katzenfutter als Nahrung angenommen worden. In Gefangenschaft ist häufig Kannibalismus zu beklagen, vor allem kurz nach Häutungen werden die noch weichen Tiere ein Opfer der Artgenossen. *Glyptonotus* packt die Beute mit den subchelaten Pereopoden 1 bis 3 und preßt sie an die Mundwerkzeuge, wobei der Vorderkörper der Assel den Halt verliert, da die Pereopoden 4 bis 7 lang und caudad gerichtet sind. Daher liegen die Tiere beim Fressen oft auf dem Rücken. Welchen Vorteil die Länge der hinteren Pereopoden den Tieren bietet, die bewirkt, daß laufende Tiere die Pleotelsonspitze in die Höhe strecken müssen, ist nicht bekannt. Bei Beunruhigung können die Tiere schwimmen, allerdings tun sie dies nur sehr selten und legen

dabei nur wenige Dezimeter zurück. Das Schwimmen erfolgt mit der Ventralseite nach oben bei abgespreizten Valven und mit heftig schlagenden Pleopoden 1 – 3. Die ventralen Abschnitte des geteilten Facettenauges, eine Besonderheit von *Glyptonotus*, könnten beim Schwimmen, Fressen und bei der Nahrungssuche für das Tier von Vorteil sein. Zu den Anpassungen von *Glyptonotus antarcticus* an polare Umweltbedingungen gehören neben dem Riesenwuchs die wahrscheinlich hohe Lebenserwartung, sehr große Eier (Durchmesser ca. 3 mm), die langsame Entwicklung aller Lebensstadien, lange Präkopulae von bis zu 190 Tagen Dauer (White 1970).

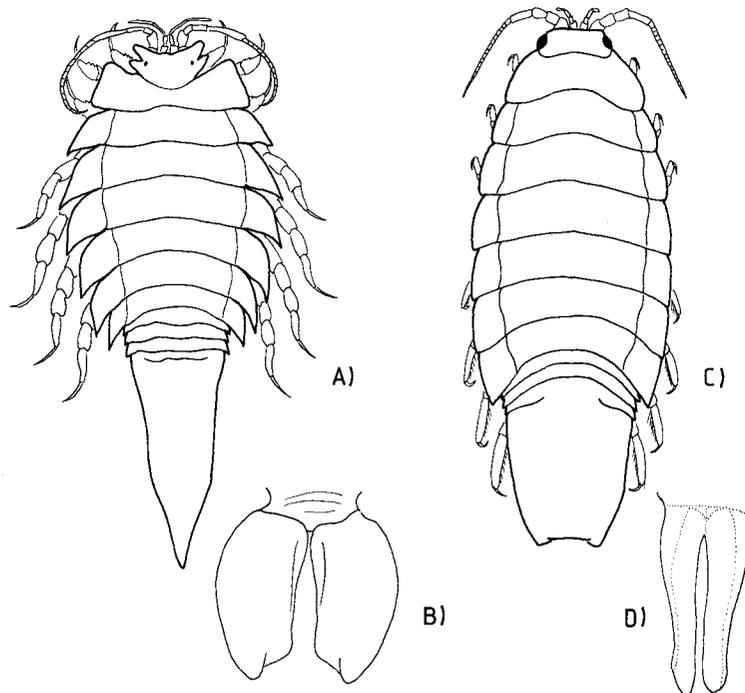


Abb. 59. Vergleich von Körperform und männlichen Genitalpapillen der Chaetiliidae (A, B) und Idoteidae (C, D). A, B: *Saduria entomon* (Linné, 1758) (A n. Gruner 1965, B Original). C: *Idotea emarginata* (Fabricius, 1793)(n. Sars 1897). D: *Pentidotea rotundata* Richardson, 1909 (n. Kussakin 1982b).

Saduria entomon (Linné, 1758), im Nordpolarmeer beheimatet, ist wie *Glyptonotus* ein Räuber, der jedoch nach Beute graben kann und auch Aas nicht verschmäht (Green 1957, McCrimmon & Bray 1962, Gruner 1965). In den ausgesüßten Bereichen der Ostsee, wo eine Glazialreliktpopulation lebt, frißt diese Art auch Süßwasserorganismen wie Aselliden und Chironomidenlarven (Green 1957). Die letzteren werden im eingegrabenen Zustand im Sediment aufgestöbert und verzehrt. Bekannt ist auch, daß *Saduria* in mit Aas geköderten Reusen gefangen werden kann (Haahtela 1978). *Saduria* gräbt in der Ostsee U-förmige Wohnröhren, in denen die Tiere mit den Pleopoden einen Atemwasserstrom erzeugen können. Borsten an den Pereopoden halten Sandkörner aus dem Wasserstrom von den Pleopoden fern (Schmalfuss 1983). Auch von *Saduria entomon* ist bekannt, daß die Art gelegentlich schwimmt (Green 1957).

Die kleineren Chaetiliiden sind vor allem in Sandböden gefunden worden (vgl. Elkaim & Daguerre de Hureaux 1975, Griffith & Telford 1985). Ähnlich wie bei *Natatolana* (s. 12.2.1) dienen Borstenfelder an den Pereopoden als Siebe zum Abfangen von Sandkörnern. Griffith & Telford (1985) beschreiben, wie *Chiridotea coeca* (Say, 1818) beim Graben mit den Pereopoden Sand caudad schiebt, in der ersten Phase des Eingrabens mit Hilfe des Pleopodenschlages Sand caudad spült. Die Tiere leben meist im oberen Litoralbereich, an Stränden. *Parachiridotea panousei* Elkaim & Daguerre de Hureaux, 1975 wurde in marokkanischen Ästuarien entdeckt (Elkaim & Daguerre de Hureaux 1975), *Saduriella losodai* Holthuis, 1964 ebenfalls in brackigen Zonen an der Küste Portugals (Holthuis, 1964). Jaramillo (1977b) berichtet, daß die chilenische Art

Macrochiridotea mehuinensis Jaramillo, 1977 in Sandstränden ca. 5 bis 10 cm tief eingegraben ist, im oberen Sublitoral und Eulitoral argentiner Strände gräbt *Macrochiridotea giambiaggiae* (s. Torti & Bastida 1972). Es ist zu vermuten, daß alle Chaetiliidae carnivor sind. Welche Funktionen die Variationen der Morphologie der Gattungen haben (s. 8.4), ist nicht bekannt.

8.2.2 Die Lebensweise der Idoteidae

Die Idoteidae Samouelle, 1819 (Abb. 59C) leben im Gegensatz zu den Chaetiliidae meist im marinen Phytal, dessen Pflanzen diesen Asseln als Substrat und als Nahrung dienen (Naylor 1955a). Gattungen wie *Idotea* Fabricius, 1798, *Colidotea* Richardson, 1899, *Erichsonella* Richardson, 1900 und *Eusymmerus* Richardson, 1899 leben bevorzugt auf Laminarien (Brusca & Wallerstein 1979b), die auch gefressen werden. *Idotea baltica* (Pallas, 1772) nagt an *Laminaria*, bevorzugt aber *Fucus*, frißt auch bei sich bietender Gelegenheit andere Tiere, in der Hälterung vor allem frisch gehäutete Artgenossen (vgl. de la Cruz 1963). Von *Idotea* werden auch Grünalgen und Gräser sowie Epiphyten verzehrt (Labourg 1971). Muus 1967 berichtet, daß *Idotea chelipes* (Pallas, 1766) (= *viridis*) Bryozoen frißt. *Pentidotea resecata* (Stimpson, 1857), die kalifornische Tangassel, wird häufig auf *Macrocystis* gefunden (Jones 1971), wo sich dichte Populationen auf abgerissenen Phylloiden bilden, die wochenlang vor der Küste im offenen Wasser fern der gefräßigen benthischen Fische treiben können (G.D. Wilson, pers. Mitteilung). Die Idoteiden sind wahrscheinlich potentiell omnivor, verzehren jedoch überwiegend die in ihren Habitaten reich entfalteten Elemente der Flora, bei deren Zersetzung sie manchmal sehr bedeutsam sind (Robertson & Mann 1980). Einige artspezifischen Variationen im Nahrungsspektrum sind bekannt (Naylor 1955a). Bei *Idotea granulosa* Rathke, 1843 bevorzugen verschiedene Stadien eine unterschiedliche Nahrung. Die Jungtiere ernähren sich vor allem von *Cladophora*, die Adulti dagegen fressen *Fucus* (Naylor 1955b). Ähnliches ist von *I. baltica* und *I. chelipes* zu erwarten, da bei diesen Arten die Jungtiere meist in flachem Wasser zwischen Grünalgen leben und erst später in die *Fucus*-Zone einwandern (Salemaa 1979a). Kunze (1923) berichtet, daß vor dem "Asselfraß" die verkalkten Rotalgen sowie feinthallöse, unbekannte Chemikalien enthaltende Algen gut geschützt sind. Weitere Schutzmechanismen, wie eine derbe Oberfläche und die Ausscheidung von Schleimen halten *Idotea* nicht davon ab, Phaeophyceen anzunagen.

Idotea neglecta Sars, 1897 wurde in Bergen (Norwegen) zu einem lästigen Räuber, da sich eine Population entwickelte, die von den Fischen lebte, welche sich in von lokalen Fischern ausgelegten Netzen verfangen. Die Fische wurden aktiv aufgesucht, angefressen und teilweise bis aufs Skelett abgenagt (Kjennerud 1950).

Zu den Anpassungen an das Phytal gehören kräftige Klammerbeine, ein gutes Schwimmvermögen, um in bewegtem Wasser nicht verdriftet zu werden, und die mimetische, physiologisch und genetisch variierende Färbung. Die Selektion durch Freißfeinde, vor allem durch Fische, führt u.U. zur lokalen Dominanz bestimmter Färbungen. Im mediterranen Strandanwurf zwischen toten *Posidonia*-Blättern sind die Idoteiden braun, auf dem lebenden Seegrass dagegen grün gefärbt. Mechanismen der Farbanpassung sind von Remane (1931) untersucht worden.

Funktionsmorphologische Studien liegen nicht vor, mit Ausnahme von Naylor's Arbeit über die Mundwerkzeuge von *Idotea* (Naylor 1955b). Demnach werden die Mundwerkzeuge mit den kammartigen Putzborsten am Propodus des ersten Pereopoden (Abb. 66D) gereinigt, eine wichtige Präadaptation urtümlicherer Valviferen, aus der sich das Putzverhalten der filtrierenden Arcturidae entwickeln konnte (s. Abschnitt 8.7.2).

Von den meisten Idoteidae ist die Lebensweise nicht bekannt. An Kaliforniens Küsten lebt *Colidotea rostrata* (Benedict) auf den Stacheln des Seeigels *Strongylocentrotus purpuratus*, *Synidotea ritteri* (Richardson) wird oft auf Hydrozoen (*Aglaophenia*) gefunden (Lee & Miller 1980). Warum diese Assoziationen bestehen, wurde bislang nicht untersucht.

Auffallend spezialisiert ist die Lebensweise von *Zenobianopsis* Hale, 1946, *Cleantis* Dana, 1849 (= *Zenobiana* Stebbing, 1895) und *Cleantioides* Kensley & Kaufmann, 1978. Es sind zwar nur Verhaltensweisen von *Cleantis* bekannt, die übrigen Gattungen weisen jedoch die gleichen morphologischen Anpassungen auf.

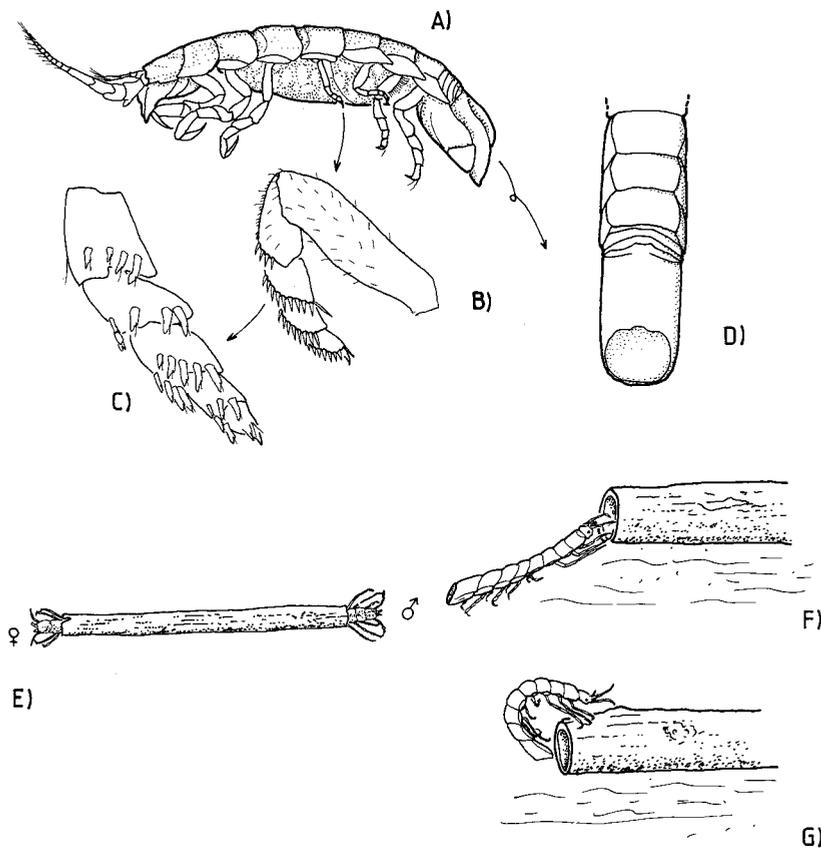


Abb. 60 . Anpassungen der *Cleantis* - Verwandten an die tubicole Lebensweise. A: Seitenansicht eines eiertragenden Weibchens von *Zenobianopsis caeca* Hale (n. Hale 1946). Die mittleren Pereopoden sind sehr kurz. B: Vierter Pereopod von *Cleantis natalensis* Barnard (n. Barnard 1936). C: 4. Pereopod von *Cleantis prismatica* (Risso) (n. Issel 1912). D: Hinterkörper und zylindrisches Pleotelson von *Cleantioides planicauda* (Benedict)(n. Menzies & Frankenberg 1966). E - G: Verhaltensweisen von *Cleantis prismatica* (Risso)(n. Issel 1912). E: Pärchen in einer Wohnröhre. F: Erkundung einer Röhre. G: Eindringen, mit dem Pleotelson voran.

Die Arten dieser Gattungen haben einen zylindrischen, glatten Körper, ein stumpfes, etwa scheibenförmiges Telsonende und kurze mittlere Pereopoden, welche kräftige Dornen tragen (Abb. 60). Hale (1929) nennt *Cleantis phryganea* (Hale, 1924) einen "tube-dwelling sea-centipede". Im Mittelmeer ist häufig in hohlen Stücken von *Posidonia*-Wurzeln *Cleantis prismatica* (Risso, 1826) zu beobachten, deren Verhalten von Issel (1912) beschrieben worden ist. Die Art lebt stets in Röhren pflanzlicher Herkunft, Issel hat den Verdacht, daß die Tiere sich z.T. aktiv in Wurzeln oder Rhizome hineinfressen. *C. prismatica* trägt die Röhre mit sich herum, indem die Assel den Vorderkörper einschließlich des dritten Pereomers aus der Röhre herausstreckt und mit den Vorderbeinen läuft, während die übrigen Beine, wahrscheinlich vor allem das vierte Pereopodenpaar, die Röhre festhalten. *C. prismatica* ist nachtaktiv, kann nur sehr ungeschickt schwimmen, bei Berührung stellen sich die Tiere tot. Besondere Verhaltensweisen zur Flucht oder Verteidigung gibt es nicht. In die schützende Röhre können die Tiere sowohl mit dem Cephalothorax (Abb. Abb. 60 F, G) als auch mit dem Pleotelson voran klettern. Werden 2 Tiere zusammen in einem Röhrchen gefunden, aus dem sie beidseitig herausragen (Abb. 60 E), handelt es sich um ein Pärchen. Solitäre Weibchen werden von Männchen aufgesucht und mit den zweiten Antennen am Cephalothorax und auf den vorderen Pereomeren betastet. Issel beobachtete, daß nach diesem Vorspiel die Weibchen dazu tendieren, die Röhre zu verlassen und vermutet, daß danach die Kopula erfolgt. Über die Brutpflege ist nichts bekannt.

8.2.3 Die Lebensweise der Arcturidae

Die höheren Arcturidae, in der vorliegenden Studie als Unterfamilie *Arcturinae* White, 1850 bezeichnet, sind die einzigen Formen dieser Familie, zu denen bisher einige Lebendbeobachtungen vorliegen. Die Morphologie dieser Tiere ist in hohem Maße an eine hemisessile, passiv filtrierende und detritivore Lebensweise angepaßt, was der an *Antarcturus* Zur Strassen, 1902 durchgeführten funktionsmorphologischen Studie zu entnehmen ist (Wägele, 1987d).

Das erste Beinpaar (Abb. 66 G) ist ein spezialisiertes Reinigungswerkzeug, mit dem Partikel von den Extremitäten abgebürstet und den Mundwerkzeugen zugeführt werden. Die Pereopoden 2 bis 4 tragen Doppelreihen langer Borsten, die abgespreizt werden können und als Fangapparat ins Wasser gehalten der Wasserströmung größere Planktonpartikel entziehen. Die Pereopoden 5 bis 7 sind kräftig und kürzer und dienen dem Festhalten des Tieres. Die Vorderbeine können, da sie mit den Filterborsten besetzt sind, nur zum Abstützen des Vorderkörpers beim Klettern und Laufen verwendet werden, sofern am Dactylus Klauen vorhanden sind; diese Klauen werden oft bei diversen Gattungen reduziert. Zum Abstützen des Vorderkörpers beim Klettern werden auch die zweiten Antennen eingesetzt. Bei Arten mit verlängertem vierten Pereomer, wie z.B. in der Gattung *Astacilla* Cordiner, 1793, sind diese Filterbeine sehr nahe an die Mundwerkzeuge gerückt und sehr verkürzt, so daß sie für die Fortbewegung nie benutzt werden können und allein die zweiten Antennen den Vorderkörper halten müssen. Leider ist die Biologie dieser langgestreckten Formen kaum bekannt. Angaben von Goodsir (1841) über *Astacilla longicornis* (Sowerby, 1806) erscheinen unglaubwürdig: Die Art soll von erhöhten Standorten aus auf Beute lauern, blitzschnell auf ihre Opfer (kleine Crustaceen) zuschwimmen und sie dann mit den Vorderbeinen fangen. Bei eigenen Beobachtungen von Arten der Gattungen *Arcturella* Sars, 1897, *Antarcturus* Zur Strassen, 1902 und *Dolichiscus* Richardson, 1913 waren stets nur die langsame, kletternde Fortbewegung, das seltene, ineffektive Schwimmen und die mikrophage Ernährung festzustellen. Es ist aber auch zu bedenken, daß der Borstenkorb von *Astacilla* sehr klein und für die mikrophage Ernährung nicht sehr geeignet erscheint. Jungtiere der Arcturidae ernähren sich bereits in derselben Weise wie die Adulti; es ist immer wieder zu beobachten, wie die geschlüpften Mancas auf den Antennen des Muttertieres wie Schwalben auf einem Draht sitzen und auf diesem erhöhten Standort ihren Filterkorb entfalten.

Detailliertere Angaben gibt es lediglich über Verhaltensweisen von *Arcturella sawayae* Moreira, 1973 (s. Moreira 1973c, d) und von *Antarcturus* – Arten (Wägele, 1987d). Diese Tiere setzen sich bevorzugt auf erhöhte Objekte, oft auf Steine oder sessile Cnidaria, strecken in Ruhestellung den Vorderkörper vom Substrat weg dorsad ins Wasser und entfalten den Filterapparat (Abb. 64 E), wobei die Borsten über einen hydraulischen Mechanismus gespreizt werden (Wägele, 1987d). Bei Anwesenheit von Plankton kann *Antarcturus* auch aktiv mit den Beinen rudern Partikel einfangen, deren Durchmesser 100 bis 150 µm überschreiten muß. Copepoden, die sich im Filterkorb verfangen, entkommen, noch ehe die Assel Zeit hat, den Filterkorb zusammenzufalten. Haften Partikel an den innervierten Borsten, können die betreffenden Beine einzeln mediad vor die Mundwerkzeuge gehalten werden, wo sie von den Putzbeinen gereinigt werden. Als Fangkorb mit rascher, koordinierter Einfaltung aller vorderen Pereopoden, wie er bei *Astacilla* vorkommen soll (Goodsir 1841), wurde der Filterapparat bei bisherigen Beobachtungen nicht verwendet. Einzelheiten der Bewegungen und der Anordnung der Putzborsten sind von Wägele (1987d) beschrieben worden.

Arcturella sawayae kann im Gegensatz zu *Antarcturus* auch die Antennen zur Nahrungsaufnahme einsetzen. Die Geißel der 2. Antenne von *Arcturella* ist nur viergliedrig und kurz und dient dazu, Partikel in einer ventrocaudad gerichteten Bewegung vom Untergrund zu schaben. Nach jeder dieser Bewegungen werden die Antennen mit den Putzbeinen gereinigt und die Partikel werden gefressen (Moreira 1973c, d). Der Anteil des Planktons an der Nahrung dieser Art mag geringer sein als bei *Antarcturus*, da in Zusammenhang mit der Verlängerung des vierten Pereomers die Filterbeine kürzer sind und die Filterfläche damit relativ kleiner ist, wenn auch noch umfangreicher als bei *Astacilla*. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß möglicherweise die Nahrungsbeschaffung mit Hilfe der zweiten Antenne keine besondere Anpassung von *Arcturella* darstellt, sondern nach Art der Corophiiden bereits bei den urtümlicheren, nicht filtrierenden Arcturidae vorkommt (s. 8.7.2). *Antarcturus* und *Dolichiscus* haben lange, vielgliedrige Antennengeißeln, die zu dieser Art der Partikelsammlung nicht geeignet sind.

8.3 Das traditionelle System der Valvifera

Brusca (1984) veröffentlichte eine phylogenetisch-systematische Analyse für die Familien der Valvifera Sars, 1882 und die Gattungen der Idoteinae, die sehr nützlich ist, um die bisherigen Vorstellungen vom System dieser Unterordnung zu überblicken. Es ist dieses, abgesehen von der Untersuchung der Phylogenie der Anthuridea durch Wägele (1981a), die bisher einzige an einer Isopodenunterordnung durchgeführte kladistische Studie. Abb. 61 zeigt Bruscas Argumentationsschema für die Schwestergruppenverhältnisse der Familien der Valvifera, wobei Brusca unter den "Glyptonotinen" die Unterfamilien Parachiridoteinae Elkaim & Daguerre de Hureaux, 1976, Glyptonotinae Miers, 1881, Chaetilineae Dana, 1853 (=Macrochiridoteinae Nordenstam, 1933) und Mesidoteinae Racovitza & Sevastos, 1920 zusammenfaßt.

Die **Holognathidae** Thomson, 1904, eine für *Holognathus stewarti* (Filhol, 1885) errichtete monotypische Familie, hat eine an *Idotea* erinnernde Körperform und ein sehr voluminöses, die Pleopoden beherbergendes Pleotelson. *Holognathus* unterscheidet sich von den übrigen Valviferen durch die Präsenz des Mandibelpalpus.

Die Reduktion dieses Palpus ist das Merkmal, das alle übrigen Familien vereint (M. 1 in Abb. 61 und Abb. 63). Leider ist *Holognathus stewarti* wenig untersucht; Brusca (1984) weist darauf hin, daß die Reduktion des Palpus keine sehr wertvolle Synapomorphie ist. Die Idoteidae Samouelle, 1819 haben die Tendenz zur Ausbildung einästiger Uropoden, wobei der größere Ast erhalten bleibt, den Gruner (1965) als Exopoditen bezeichnet. An der Basis dieses Zweiges, so auch bei allen "Glyptonotinen", sind die Uropoden zweiästig, das von Brusca als Tendenz angegebene Merkmal M. 2 (Abb. 61) ist also keine Synapomorphie der Idoteidae. Das gleiche gilt für die Reduktion des Palpus des Maxillipeden (M. 3), der bei den urtümlicheren Arten noch plesiomorph fünfgliedrig ist.

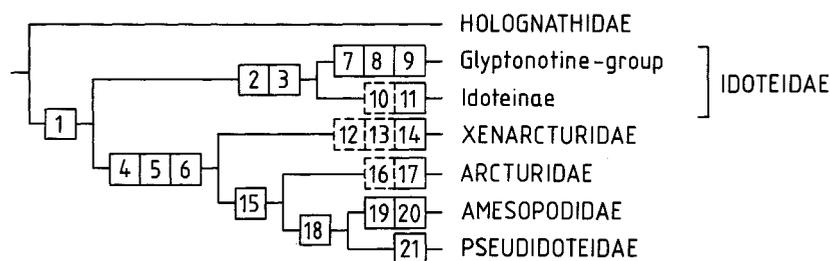


Abb. 61. Dendrogramm der Familien der Valvifera, umgezeichnet nach Angaben von Brusca (1984: Fig. 2, 4).

- 1: Mandibelpalpus vollständig reduziert
- 2: Uropod bei vielen Arten mit nur einem Ramus
- 3: Reduktion des Palpus des Maxillipeden
- 4: 1. Pleopodenpaar des Männchens zu Kopulationshilfsorgan umgeformt
- 5: 1. Pereomer mit Cephalothorax verwachsen
- 6: Sympodite der 1. Pleopoden verlängert
- 7: Cephalothorax seitlich verbreitert, Augen dorsal
- 8: Körper breit, dorsoventral abgeflacht
- 9: Pereopoden 1-3 kräftig subchelat
- 10: Nur maximal 3 freie Pleomere vorhanden
- 11: Männliche Genitalpapillen unpaarig
- 12: Pereomere 1-4 seitlich verbreitert, Basipodite der Pereopoden verdeckend
- 13: 2. Antenne mit nur 1 Geißelglied
- 14: Geißel der 2. Antenne orad gebogen
- 15: Pereopoden 1-4 einander ähnlich und wie die Pereopoden 5-7 eine funktionelle Einheit bildend
- 16: Körper zylindrisch
- 17: Pereomer 4 verbreitert oder verlängert
- 18: Pereomere 2-4 sehr verbreitert
- 19: 2. Pereopoden sehr klein
- 20: Pereopoden 3 und 4 fehlend
- 21: Glieder 1 und 2 der 2. Antenne verwachsen

Die von Brusca (1984) als Schwestergruppe der Idoteidae angeführte Familiengruppe Xenarcturidae bis Pseudidotheidae (s. Abb. 61) ist besser charakterisiert. Das erste Pleopodenpaar des Männchens ist ein Kopulationshilfsorgan (M. 4), das erste Pereomer ist mit dem Cephalothorax verwachsen (M. 5), der Sympodit des ersten Pleopoden ist verlängert (M. 6).

Innerhalb der Idoteidae unterscheidet Brusca 2 Linien, die der "Glyptonotinen" und die der Unterfamilie **Idoteinae** Dana, 1853. Die "Glyptonotinen" weisen gewichtige Synapomorphien auf: Der Cephalothorax ist seitlich verbreitert, so daß die Augen aus der ursprünglichen lateralen Lage heraus dorsal zu liegen kommen (M. 7), der Körper ist breit und dorsoventral abgeflacht (M. 8), und, dies sei hinzugefügt, spindelförmig, mit einem langen, spitz zulaufendem Pleotelson (s. Abb. 59 A). Zudem sind die ersten drei Pereopodenpaare kräftig subchelat (M. 9).

In der zweiten Linie, den Idoteinae, sind maximal 3 freie Pleomere vorhanden (M. 10), ein Merkmal, das durch Verwachsung der Pleomere bei den übrigen Familien auch vorkommt und daher nur von geringem Gewicht ist. Weiterhin soll die männliche Genitalpapille unpaarig sein (M. 11: "fusion of the penes into a single structure": Brusca 1984, 108), was nicht korrekt ist, da zumindest für die Gattungen *Edotia*, *Erichsonella*, *Idotea*, *Pentidotea*, *Pentias* paarige Genitalpapillen beschrieben wurden, die nur basal dicht beieinander stehen und an dieser Stelle auch verwachsen (Abb. 59 D), ansonsten aber getrennt sind; bei *Cleantis* sind sie auch basal nicht zusammengewachsen. Auch bei den Arcturidae sind die Genitalpapillen verwachsen. Damit wird die Begründung der Zusammensetzung der Familie Idoteidae und ihrer beiden Untergruppen hinfällig.

Die Monophylie der Schwestergruppe der Idoteidae ist, wie bereits erwähnt, mit Synapomorphien gut begründet. Die monotypische Familie Xenarcturidae Sheppard, 1957 (Typusart: *Xenarcturus spinulosus* Sheppard, 1957) ist nach Brusca (1984) durch einen verbreiterten Körper (M. 12) gekennzeichnet; die zweite Antenne hat nur ein Geißelglied (M. 13), wie viele Gattungen der Idoteidae auch. Die Geißel der zweiten Antenne ist nicht dorsad, sondern zum Mund gerichtet (M. 14), eine Eigenart, die auch den Arcturidae und Pseudidotheidae zu eigen ist, also als Autapomorphie der Xenarcturidae nicht in Betracht kommen kann.

Als Schwestergruppe der Xenarcturidae gibt Brusca (1984) die Familien Arcturidae White, 1850, Amesopodidae Stebbing, 1905 (monotypisch mit der Art *Amesopus richardsonae* Stebbing, 1905) und Pseudidotheidae Ohlin, 1901 an. Die Synapomorphie dieser Familiengruppe ist die Gruppierung der Pereopoden 1-4 zu einer frontad gerichteten funktionellen Einheit, während die übrigen Pereopoden caudad weisen (M. 15). Diese Anordnung ist in der Tat bei den Arcturidae, deren vordere Pereopoden einen Filterapparat bilden, auffällig, jedoch bei urtümlichen Gattungen wie *Pseudidothea* Ohlin, 1901 nicht ausgeprägt, wo noch kein Unterschied zu der Beinanordnung von z.B. *Holognathus* Thomson, 1904 erkennbar ist, da auch bei *Holognathus* die Pereopoden 1-3 nach vorne, die Pereopoden 5-7 nach hinten, der Pereopod 4 frontolaterad gerichtet ist.

Bei den Arcturidae soll der Körper zylindrisch (M. 16) sowie am vierten Pereopoden verbreitert oder verlängert sein (M. 17). Auch diese beiden Merkmale sind nur bei den höher entwickelten Arcturidae zu finden. *Pleuroprion* Zur Strassen, 1903 (Abb. 64 C) ist eine charakteristische, urtümliche Gattung (vgl. Dendrogramm Abb. 68), deren Körper nicht zylindrischer ist als bei den Idoteinae; Gattungen wie *Caecarcturus* Schultz, 1981, *Pseudarcturella* Tattersall, 1921, *Rectarcturus* Schultz, 1981 und viele andere haben keinen verlängerten vierten Pereomeren.

Amesopodidae und Pseudidoteidae werden von Brusca auf Grund der Verbreiterung der Pereomere 2-4 vereint (M. 18). Diese leichte Anschwellung des Vorderkörpers findet sich jedoch auch bei vielen Arcturidae, deren Pereomere 5-7 oft geradezu wie ein Stiel zwischen Vorderkörper und Pleotelson wirken.

Die Amesopodidae haben auffällige Autapomorphien: Die zweiten Pereopoden sind sehr klein (M. 19), die Pereopoden 3 und 4 fehlen gänzlich (M. 20). Die Merkmale 19 und 20 sind zweifellos funktionell gekoppelt, die für eine Deutung der Merkmale wichtigen Kenntnisse über die Lebensweise von *Amesopus* fehlen jedoch. Für die Pseudidotheidae, zu denen Brusca nur die Gattungen *Pseudidothea* Ohlin, 1901 und *Arcturides* Studer, 1882 zählt, ist als Autapomorphie die Verwachsung der ersten beiden Grundglieder der zweiten Antenne notiert worden (M. 21). Dieses Merkmal fand Ohlin (1901) bei *Pseudidothea*, Sheppard (1957) stellte jedoch in der Folge einer Nachuntersuchung fest, daß die beiden Grundglieder nicht verwachsen sind. Hale (1946) beschreibt den Pedunculus der Antenna von *Arcturides* als normal fünfgliedrig. Eine Überprüfung der 2. Antenne von

Pseudidothea scuttatus (Stephensen, 1947) durch den Autor ergab, daß kein Unterschied zu anderen Arcturiden in der Zahl der Grundglieder besteht.

Das Familiendendrogramm (Abb. 61) nach Brusca (1984) weist also erhebliche Unstimmigkeiten auf. Trotzdem ist dieses Dendrogramm richtungsweisend gewesen und ein großer Fortschritt, der eine Loslösung von der typologischen Systematik bedeutet.

8.4 Die Chaetiliidae

Die Chaetiliiden wurden bisher in mehrere Unterfamilien eingeteilt (s. Brusca 1984), die, wie bereits erwähnt (8.3), zusammen mit der Unterfamilie *Idoteinae* zur Familie Idoteidae gezählt wurden. Brusca (1984) nannte die betroffenen Gattungen die "non-idoteine genera" und faßte sie als "glyptonotine – group" zusammen. Poore (1985b) weist mit Recht darauf hin, daß diese Gruppe durch eine Anzahl von Synapomorphien gut zu erkennen ist, die Aufteilung der Gattungen auf verschiedene Unterfamilien zu keinem schlüssigen Ergebnis führt, da sehr viele Konvergenzen auftreten. Poore (1985b) schlägt daher vor, alle Gattungen in der Familie Chaetiliidae Dana, 1853 zu vereinen, wobei er die Stellung dieser Familie im System relativ zu den übrigen Valvifera nicht diskutiert.

Das Dendrogramm Abb. 62 illustriert die Stellung dieser Familie innerhalb der Valvifera und rechtfertigt die Erhaltung des Taxons Chaetiliidae. Zu den von Brusca (1984) aufgeführten Synapomorphien kann ergänzt werden, daß das Pleotelson eigentümlich lang und spitz ist und der Cephalothorax seitlich je eine tiefe Kerbe hat (Abb. 59 A). Symplesiomorphien sind die getrennten Genitalpapillen des Männchens, die Erhaltung beider Uropodenrami, die vier freien Pleomere, die Existenz kleiner apikaler Geißelglieder an der ersten Antenne (bei den Gattungen *Chaetilia* Dana, 1853, *Macrochiridotea* Ohlin, 1907, *Maoridotea* Jones & Fenwick, 1978, *Stegidotea* Poore, 1985b), sowie die im Vergleich mit den Pleopoden 4 und 5 etwas geringere Größe des dritten Pleopodenpaares, welches noch wie die Pleopoden 1-2 Fiederborsten trägt, während die Pleopoden 4 und 5 dünnhäutig und vergrößert sind. Das 3. Pleopodenpaar nimmt funktionell eine Zwischenstellung ein zwischen den Pleopoden 1+2 und 4+5; die Ultrastruktur der Hypodermis entspricht den Pleopoden 4 und 5 (Babula & Bielawski 1981).

Der Merkmalsatz der Chaetiliidae läßt vermuten, daß diese Familie einem frühen Seitenzweig der Valvifera entsprang. Das Schwestergruppenverhältnis zu den Idoteidae und Arcturidae ist gut zu begründen (s. Dendrogramm Abb. 63).

Poore (1985b) hat auch recht, wenn er feststellt, daß viele Gattungen bisher nur unzureichend beschrieben wurden und zusätzlich Formenvielfalt und analoge Evolution der Gattungen eine phylogenetische Analyse sehr erschweren. Das Dendrogramm (Abb. 62) ist ein erster Vorschlag und weist auf die wichtigsten Entwicklungstendenzen hin. Die vielen Fragezeichen belegen den Mangel an gesicherten Erkenntnissen.

Glyptonotus Eights, 1852 und *Saduria* Adams, 1852 (= *Mesidotea* Richardson, 1905, *Idotoaega* Lockington, 1877, *Saussureana* Haller, 1879: s. Heegard & Holthuis 1960, Poore 1985b) sind urtümlicher als die übrigen Chaetiliiden, da sie noch eine normale, zylindrische pars molaris an der Mandibel haben sowie kurze erste Antennen. Kurze 1. Antennen sind innerhalb der Unterordnung so weit verbreitet (Idoteidae, Arcturidae, *Holognathus*), daß sie wahrscheinlich zum Grundplan der Valvifera gehören. Während die übrigen Chaetiliiden sehr kleine Tiere sind (Länge ca. 3 – 15 mm), sind *Glyptonotus* und *Saduria* Riesenformen (Länge ca. 5 – 10 cm), die in polaren Gewässern leben. Ob der Gigantismus (M. 1 in Abb. 62) bei diesen beiden Gattungen eine konvergente Anpassung an polare Umweltbedingungen ist oder beide Gattungen einen letzten gemeinsamen riesenwüchsigen Vorfahren haben, ist nicht geklärt. Eine Konvergenz erscheint wahrscheinlich, da *Glyptonotus* im Südpolarmeer, *Saduria* dagegen weit entfernt im Nordpolarmeer endemisch ist und zudem Riesenwuchs eine typische Anpassung polarer Wirbelloser ist. *Glyptonotus* hat im Vergleich zu *Saduria* mehrere Apomorphien (M. 2 – 5 in Abb. 62), von denen die eigentümlichste die Teilung des Facettenauges in ein großes dorsales und ein getrenntes kleineres, ventrales Teilauge (M. 2) ist (s. Meyer-Rochow 1982). *Saduria* hat einen charakteristisch geformten Uropodenramus (M. 6).

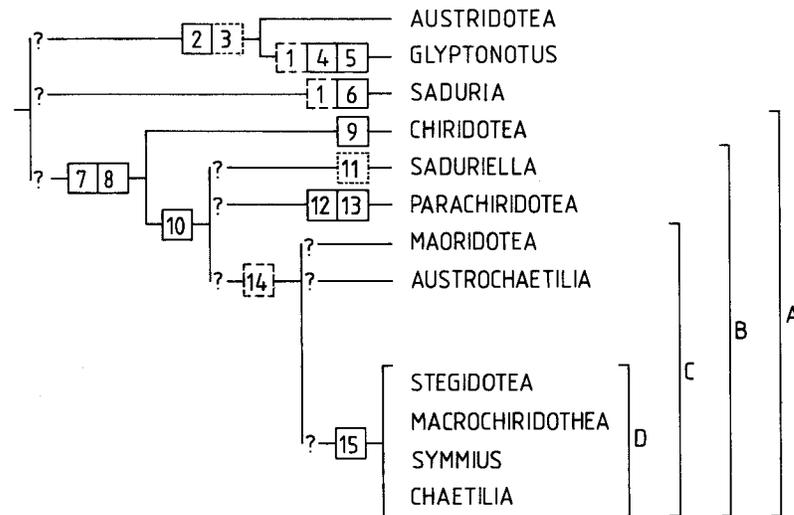


Abb. 62. Gattungen der Chaetiliidae.

- 1: (Kaltwasserarten mit Riesenwuchs) [kein Riesenwuchs]
- 2: Facettenauge geteilt, mit einem getrennten, kleinen Ventralauge [Facettenauge ungeteilt]
- 3: (Laterale Kerbe im Cephalothorax rückgebildet)
[Kerbe primär in der Familie vorhanden]
- 4: Medialer Endit der 1. Maxille mit vermehrter Borstenzahl (5-6) [medialer Endit mit 3 Borsten]
- 5: Coxalplatten 2-4 dorsal mit Tergiten verwachsen [Coxalplatten durch Furche oder Naht dorsal von Tergiten getrennt]
- 6: Pleotelson distal sehr spitz, einer der beiden Uropodenrami daher sehr lang und spitz endend
[Pleotelson und Uropodenramus nicht spitz ausgezogen]
- 7: Pars molaris der Mandibel flach, nicht zylindrisch
[pars molaris zylindrisch, mit Mahlfäche]
- 8: 1. Antenne verlängert, etwa so lang wie der Pedunculus der 2. Antenne oder länger [1. Antenne kürzer als Pedunculus der 2. Antenne]
- 9: Maxilliped mit nur dreigliedrigem Palpus [Palpus mit 5 Gliedern]
- 10: 1. Antenne etwa so lang wie die 2. Antenne [1. Antenne nicht verlängert]
- 11: (Pereopod 3 subchelat, jedoch deutlich schmaler als die Pereopoden 1 und 2) [Pereopod 3 etwa so groß wie Pereopod 2]
- 12: Maxilliped mit nur 3 Palpusgliedern (Analogie zu M. 9)
[Palpus mit 5 Gliedern]
- 13: Dactylus der Pereopoden 4 und 5 reduziert [Dactylus nicht reduziert]
- 14: (Coxalplatten der Pereomere 2-4 dorsal mit Tergiten verwachsen; vgl. M. 5) [Naht oder Furche dorsal zwischen Coxalplatten und Tergiten sichtbar]
- 15: 7. Pereomer verkürzt [7. Pereomer nicht verkürzt]

Die Gattung *Austridotea* Nicholls, 1937 verdient größere Aufmerksamkeit, als ihr bisher zuteil wurde. Die von Nicholls (1937) veröffentlichten Beschreibungen sind leider nicht vollständig. *Austridotea* ist eine Süßwassergattung (!) Neuseelands, die noch kurze erste Antennen hat, also nicht zur Gattungsgruppe A (Abb. 62) gehört. Die Tiere haben mit *Glyptonotus* folgende apomorphe Gemeinsamkeiten: Das Auge hat auch einen ventralen Anteil (M. 2; Zitat aus Nicholls (1937:115): " ... eyes..also distinctly visible on the ventral surface as faceted areas..."; s. auch Fig. 1, 2 derselben Arbeit). Der Cephalothorax weist wie bei *Glyptonotus* keine laterale Kerbe auf (M. 3). Diese kommt bei sehr vielen der übrigen Chaetiliiden vor (*Chiridotea*, *Macrochiridotea*, *Parachiridotea*, *Saduria*, *Saduriella*), was zu dem Schluß verleitet, daß diese Kerbe zum Grundplan der Familie gehört. Nimmt man an, diese Kerbe sei eine Synapomorphie der Gattungen der Familie, dann muß sie bei *Glyptonotus* und *Austridotea* sekundär fehlen. Eine analoge Reduktion kommt bei den Gattungen der Gruppe C vor (*Maoridotea*, *Austrochaetilia*, *Stegidotea*, *Symmius*, die meisten, aber nicht alle Arten von *Chaetilia*; bei *Macrochiridotea* sind die Kerben vorhanden). Das Fehlen der Kerbe könnte bei *Glyptonotus* und

Austridotea aber auch eine Plesiomorphie sein; dann wäre die Kerbe, die wiederum sekundär bei *Stegidotea* fehlt, eine Synapomorphie aller übrigen Gattungen.

Im Unterschied zu *Glyptonotus* ist *Austridotea* nicht riesenwüchsig. Sollte sich mit weiteren Merkmalen erhärten lassen, daß *Austridotea* das Adelphotaxon von *Glyptonotus* ist, dann wäre dies der Beleg für den konvergenten Gigantismus (s.o.) der polaren Chaetiliiden. *Austridotea* scheint eine Reliktf orm zu sein, die sekundär ins Süßwasser eindrang und in Bächen Neuseelands ein Refugium fand. *Austridotea* hat im Gegensatz zu *Glyptonotus* nur noch 2 freie Pleomere.

Die übrigen Chaetiliiden (Gattungsgruppe A) sind klein, haben eine kurze, flache pars molaris, die nur einige Borsten trägt, aber keine Mahlfläche hat (M. 7) und eine erste Antenne, die vor allem durch Verlängerung des dritten Grundgliedes und des zweiten Geißelgliedes etwa so lang wie der Pedunculus der Antenna ist (M. 8). Dieses zweite Geißelglied ist oft das einzige, das von den Taxonomen gezeichnet wird, da das erste Glied nur ein kleiner Ring ist, der oft übersehen wird (vgl. Wägele 1983a). Bei den meisten Gattungen (Gruppe B) ist die Antennula sogar etwa so lang wie die gesamte zweite Antenne (M. 10), welche im Vergleich zu *Saduria* verkürzt ist. Lediglich bei *Chiridotea* Harger, 1878 ist die Antennula noch deutlich kürzer als die Antenna. *Chiridotea* ähnelt *Saduria*, ist jedoch klein, hat als Autapomorphie im Vergleich zu dem hypothetischen letzten gemeinsamen Vorfahren der Gruppe B einen nur dreigliedrigen Maxillipedenpalpus (M. 9), dazu nur eine Borste (statt 3) am medialen Enditen der Maxillula.

Die Gattungen der Gruppe B sind reich an Variationen der Form der Pereopoden, der Pleomerenverwachsungen und Reduktionen der Palpusglieder des Maxillipeden. Die Zahl der freien Pleomeren schwankt zwischen 2 und 4, Verwachsungen treten mehrfach auf. *Saduriella* Holthuis, 1964 und *Parachiridotea* Daguerre de Hureaux & Elkaim, 1972 wirken noch urtümlich, da sie noch freie Coxalplatten an den Pereomeren 2 bis 7 aufweisen, während in der Gattungsgruppe C die Coxalplatten 2 bis 4 stets mit den Tergiten verwachsen sind.

Holthuis (1964) vergleicht *Saduriella* mit den damals bekannten Gattungen *Saduria* und *Chiridotea* und weist auf Größenunterschiede, Pleomerzahlen, Gliederzahlen der Maxillipeden hin; das 3. Pereopodenpaar von *Saduriella* ist etwas kleiner als das 2. Paar (M. 11); bei den meisten Chaetiliidae sind die vorderen 3 Pereopoden etwa gleich kräftig, bei *Austridotea* und einigen Arten von *Chiridotea* und *Chaetilia* ist der 1. Pereopod etwas voluminöser. Verkleinert sind die Pereopoden 2 und 3 bei *Symmium* und insbesondere bei *Macrochiridotea*, wo diese Extremitäten Büschel langer Borsten von unbekannter Funktion tragen.

Innerhalb der Gruppe C haben die Gattungen *Chaetilia* Dana, 1853, *Macrochiridotea* Ohlin, 1907 (= *Chiriscus* Richardson, 1911: s. Poore 1984), *Stegidotea* Poore, 1985b und *Symmium* Richardson, 1904 ein sehr kurzes siebtes Pereomer (M. 15 der Gruppe D), welches bei *Macrochiridotea* und *Chaetilia* vom sechsten Pereomer seitlich eingefast wird. Die übrigen Gattungen der Gruppe C sind *Austrochaetilia* Poore, 1977 und *Maoridotea* Jones & Fenwick, 1978.

Einige auffällige Eigenarten dieser Gattungen seien noch erwähnt. Die Chaetiliiden scheinen vor allem an das Leben auf und im Sand angepaßt zu sein (vgl. 8.2.1), die Pereopoden 4 bis 7 sind daher oft mit zahlreichen Borsten besetzt und dienen als Schiebwerkzeuge, während die Subchelae an den vorderen 3 Beinpaaren als Greiforgane, soweit bekannt, vor allem beim Beutefang eingesetzt werden. Mit dem Leben auf Sand hängt wahrscheinlich die Reduktion des Dactylus zusammen, die bei *Parachiridotea* an den abgeflachten Pereopoden 4 und 5 auftritt. Bei *Maoridotea* und *Macrochiridotea* ist der Dactylus der Pereopoden 4 bis 7 sehr kurz. Sehr oft ist das sechste Beinpaar etwas länger als das fünfte und das siebte, bei *Chaetilia* ist diese Extremität extrem verlängert. Der Dactylus ist ein langer, gerader, dicht beborsteter Stab. Am siebten Pereopoden von *Chaetilia* fehlt der Dactylus, die Pereopoden 4 und 5 erfuhren im Vergleich mit dem sechsten Beinpaar eine entgegengesetzte Entwicklung und wurden subchelat. Bei *Symmium* tragen sogar die Pereopoden 1 bis 6 Subchelae, das siebte Beinpaar ist dagegen normal geformt, hat jedoch keine Endklaue. Der Maxilliped hat meist vier bis fünf Palpusglieder, nur bei *Parachiridotea* und *Chiridotea* sind drei Glieder vorhanden (M. 9 und M. 12). Der mediale Endit der Maxillula hat meist 2 Borsten, die ursprüngliche Zahl 3 kommt bei *Saduria*, *Maoridotea* und *Austrochaetilia* vor. Bei *Stegidotea* ist die pars molaris sehr klein, nahe an die lacinia mobilis gerückt und ähnlich wie diese gezähnt.

8.5 Herkunft und Gattungen der Idoteidae

Da die Chaetiliidae und Idoteidae nicht in einem Schwestergruppenverhältnis stehen, sollten in Zukunft beide Gruppen als getrennte Familien betrachtet werden. Die **Idoteinae** in Bruscas Dendrogramm (Brusca 1984: Fig. 61) sind identisch mit dem Taxon Idoteidae.

Die Idoteidae haben möglicherweise zusammen mit den Arcturidae einen letzten gemeinsamen Vorfahren (M. 6-7 im Dendrogramm Abb. 63). In beiden Familien sind die männlichen Genitalpapillen basal verschmolzen, eine Ausnahme ist jedoch die Gattung *Cleantis* der Idoteidae (vgl. Kussakin 1982: Abb. 72), während z.B. bei *Zenobianopsis* eine unpaare Genitalpapille vorhanden ist (Kussakin 1967: Abb. 26). Das dritte Pleopodenpaar dient, anders als bei den Chaetiliidae, wie die Pleopoden 4 und 5 als Kiemen, so daß nur noch die Pleopoden 1 und 2 Schwimmbeine sind. Auch bei den tubicolen Arten sehen die Pleopoden so aus (vgl. *Cleantioides* in Brusca & Wallerstein 1979a). Bei *Saduria* und *Glyptonotus* (Chaetiliidae) ist der Pleopod 3 nur wenig kleiner als der Pleopod 4, er trägt jedoch noch Schwimmborsten, während der Pleopod 4 nur kurze marginale Kutikulahaare aufweist. Ein weiteres Indiz ist die gemeinsame Form der Rhabdomere: Die einzigen Isopoden mit einem geschichteten Rhabdom (fused-layered rhabdom) sind die Idoteidae und Arcturidae (Nilsson 1982).

Die kleinen dritten und vierten Geißelglieder der Antennula fehlen bei fast allen Arcturidae und Idoteidae, sind jedoch bei *Zenobianopsis* Hale, 1946 noch vorhanden (s. Hale 1946).

Bei den Arcturidae und Idoteidae dient das erste Pereopodenpaar u.a. dem Putzen und trägt daher auf der medialen Fläche des Propodus Putzborsten von noch nicht näher untersuchter Formenvielfalt (bei *Idotea* kammartig, bei *Antarcturus* gesägt, s. Abb. 66 D, G). Bei den Arcturidae sind diese Putzborsten zu einem für die Ernährung wesentlichen Werkzeug spezialisiert. Bei den Idoteidae werden die Borsten oft nicht beschrieben, sie sind jedoch bekannt von den Gattungen *Cleantioides* (s. Menzies & Frankenberg 1966, Brusca & Wallerstein 1979a), *Erichsonella* (s. Kussakin 1982b, Pires 1984), *Edotia* (s. Kussakin 1982b), *Idotea* (s. u.a. Menzies 1950, Kussakin 1982b), *Moplisa* (s. Moreira 1974b), *Pentidotea* (s. u.a. Menzies 1950), und *Synidotea* (s. Kussakin 1982b). Auch bei den urtümlichen, noch nicht filtrierenden Arcturidae sind diese Borsten vorhanden (z.B. bei *Arcturides* und *Holidotea*: s. Hale 1946, Kensley 1975). Es ist wahrscheinlich, daß die Evolution der mikrophagen Ernährungsweise der Arcturidae durch das bei anderen Valviferen bereits vorhandene Putzverhalten begünstigt wurde. Im Dendrogramm (Abb. 63) werden die Putzborsten als mögliche Synapomorphie der Idoteidae und Arcturidae aufgeführt (M. 7), es ist jedoch nicht auszuschließen, daß diese Anpassungen schon eher auftraten, da bei *Austrochaetilia* (Chaetiliidae) Strukturen beschrieben wurden (Poore 1977), die den Putzborsten der Idoteidae sehr ähnlich sind.

Die Körperform ist an der Basis beider Familien ähnlich dorsoventral abgeflacht, jedoch nicht wie bei den Chaetiliidae mit verbreiterten Coxalplatten versehen, auch ist das Pleotelson kürzer und weniger spitz.

Eine gute Synapomorphie für die Idoteidae ist nicht bekannt und konnte nicht gefunden werden. Brusca (1984) gab die Tendenz zur Bildung von einästigen Uropoden als Merkmal an. Dieses existiert jedoch im Grundmuster nicht, die Gattung *Cleantis* Dana, 1849 hat noch zwei Uropodenrami. Weiterhin ist nach Brusca (1984) die Reduktion des Palpus der Maxillipeden eine Synapomorphie. Die Reduktion findet jedoch nicht bei allen Gattungen statt, *Cleantiella* Richardson, 1909, *Pentidotea* Richardson, 1905, *Zenobianopsis* Hale, 1946 und weitere Gattungen haben noch 5 Palpusglieder.

Innerhalb der Idoteidae unterscheidet Brusca (1984) zwei Entwicklungslinien: "Lineage A" führt zu den *Cleantis*-Verwandten, "lineage B" zu den *Idotea*-Verwandten. Bei der Stammform der "lineage A" sollen 3, bei "lineage B" 2 freie Pleomere vorhanden sein. Daß gerade bei den Valviferen mit ihrem starren Pleon mehrere konvergente Verwachsungen der Pleomere wahrscheinlich sind, wurde schon in Abschnitt 2.1 erläutert. Die Monophylie der "lineage A" wird vor allem mit der Reduktion der Geißel der zweiten Antenne zu einem kurzen, klauenartigen Glied mit Resten weiterer, apikaler Glieder begründet. Dieses Merkmal kommt bei den Chaetiliidae und den übrigen Idoteidae sonst nicht vor. Es ist jedoch offenbar innerhalb der Idoteidae zweimal konvergent entstanden:

Die Gattungen *Cleantis* Dana, 1849 (= *Zenobiana* Stebbing, 1895), *Cleantioides* Kensley & Kaufmann, 1978 und *Zenobianopsis* Hale, 1946 bilden zweifellos eine monophyletische Gruppe, sie zeigen alle die gleichen Anpassungen an eine tubicole Lebensweise, wie sie von *Cleantis prismatica* (Risso, 1826) bekannt ist (s. 8.2.2 ;

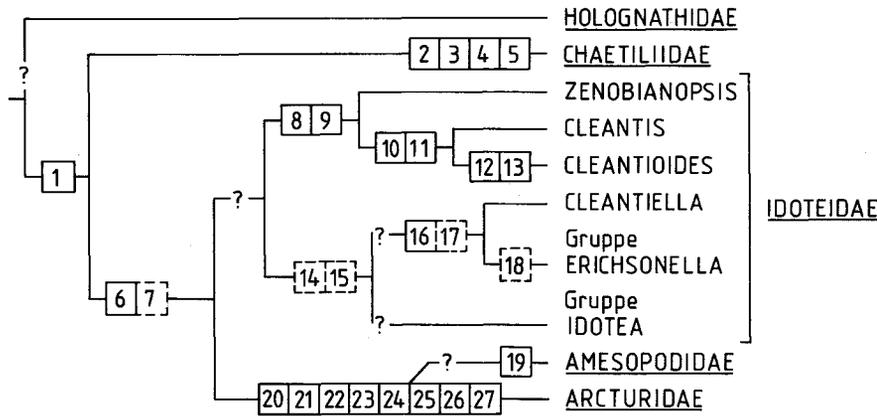


Abb. 63. Familien der Valvifera (unterstrichen) und Gattungsgruppen der Idoteidae.

- 1: Mandibelpalpus reduziert (?) [Mandibelpalpus vorhanden]
- 2: Cephalothorax seitlich verbreitert, Augen dorsal liegend [Augen dorsolateral]
- 3: Körper breit, dorsoventral abgeflacht [Körper nicht verbreitert]
- 4: Cephalothorax seitlich mit je 1 tiefen Kerbe [Kerbe fehlt primär]
- 5: Pleotelson sehr lang und spitz, spindelförmig [Pleotelson zungenförmig, distal abgerundet]
- 6: 3. Pleopod mit wenig Borsten, so groß wie die Pleopoden 4 und 5 (nur noch Pleopoden 1 und 2 als Schwimmorgane erhalten) [3. Pleopod mit vielen marginalen Schwimmborsten, etwas kürzer als Pleopod 4]
- 7: 1. Pereopod auf der mediodorsalen Fläche mit Gruppe von Putzborsten [Putzborsten fehlen] (?)
- 8: Anpassungen an tubicole Lebensweise: 4. Pereopod kürzer als die übrigen Pereopoden, Podomere mit ventralen und apikalen Reihen marginaler, kräftiger Dornen [4. Pereopod nicht verkleinert, ohne oder mit nur einzelnen Dornen]
- 9: Pleotelson zylindrisch, mit scheibenförmiger, terminaler Fläche [Pleotelson distal allmählich flacher werdend]
- 10: 1. Antenne mit winziger Geißel, Geißel kürzer als 3. Grundglied [Geißel etwa so groß wie 3. Grundglied]
- 11: Geißel der 2. Antenne kurz, mit maximal 3-4 Gliedern [Geißel mit mehr als 8 Gliedern]
- 12: Glieder 2 und 3 des Maxillipedenpalpus verwachsen [Glieder 2 und 3 nicht verwachsen]
- 13: (Geißel der 2. Antenne eingliedrig) [s. M. 11: Geißel mit 3-4 Gliedern]
- 14: (Uropoden stets einästig) [2 Rami vorhanden]
- 15: (Maximal 2 freie Pleomere) [4 kurze, nicht verschmolzene, wenig oder nicht gegeneinander bewegliche Pleomere vorhanden]
- 16: (Geißel der 2. Antenne eingliedrig (vgl. M. 13)) [Geißel mehrgliedrig]
- 17: (Pleon mit höchstens einem freien Pleomer) [M. 15: 2 freie Pleomere]
- 18: (Letztes Palpusglied des Maxillipeden reduziert) [letztes Palpusglied vorhanden]
- 19: Pereopoden 3 und 4 reduziert [Pereopoden 3 und 4 nicht reduziert]
- 20: Putzbein vorhanden: Pereopod 1 kleiner als die Pereopoden 2-7, den Mundwerkzeugen anliegend, verlängerte Putzborsten auf der medialen Fläche in parallelen Diagonalreihen angeordnet [Pereopod 1 nicht oder wenig kleiner als Pereopoden 2-7, Putzborsten kürzer]
- 21: Cephalothorax mit erstem Pereomer verwachsen [1. Pereomer frei]
- 22: Sympodit des ersten Pleopoden vergrößert, länger als bei den Pleopoden 2-5 [Sympodit nicht vergrößert]
- 23: Genitalpapillen des Männchens verlängert, medial verwachsen, nur apikal noch getrennt [Genitalpapillen nur basal verwachsen, nicht verlängert]
- 24: 1. Pleopod des Männchens zu Kopulationshilfsorgan umgebildet [Pleopod 1 nicht sexualdimorph]
- 25: Endit des Maxillipeden verbreitert, breiter als Palpusglieder [Endit nicht verbreitert]
- 26: 2. Antenne mit maximal 4-5 Geißelgliedern, letztes Glied klauenförmig [Geißel der 2. Antenne vielgliedrig, letztes Glied nicht spezialisiert]
- 27: Pereopoden 2-4 etwas schlanker als die Pereopoden 5-7 [Pereopoden 2-4 ähnlich kräftig wie Pereopoden 5-7]

Abb. 60): Der Körper ist zylindrisch geformt, alle Tagmata sind gleich breit und lateral glatt, auch das Pleotelson ist zylindrisch und endet mit einer etwa scheibenförmigen, quer liegenden Fläche, die wohl als Pfropfen der Röhre, in der das Tier lebt, dient (M. 9). Die vorderen und hinteren Pereopoden sind etwas länger als die mittleren, eine Anpassung an das Laufen in Röhren. Besonders das vierte Pereopodenpaar ist sehr kurz und mit kräftigen Dornen bewehrt, die beim Festkeilen des Tieres zum Einsatz kommen dürften (M. 8). *Zenobianopsis*, eine Tiefwassergattung, hat noch eine vielgliedrige Geißel an der zweiten Antenne und Reste von dritten und vierten Geißelgliedern an der ersten Antenne (Hale 1946, Kussakin 1967), es sind zudem noch 4 freie Pleomere nachweisbar.

Da die Apomorphien M. 8 und M. 9 (Abb. 63) nicht bei den Gattungen *Cleantiella* und der Gattungsgruppe *Erichsonella* vorkommen, muß die Reduktion von Antennengliedern bei diesen Formen (M. 16) konvergent zu der bei *Cleantis* und *Cleantioides* vorhandenen Reduktion (M. 11) entstanden sein. *Cleantis* und *Cleantioides* haben auch eine sehr kurze Antennulageißel (M. 10), vielleicht ebenfalls eine Anpassung an die tubicole Lebensweise. Bei *Cleantis* hat der Maxillipedenpalpus einiger Arten durch Reduktion des letzten Gliedes nur 4 Glieder, bei *Cleantioides* sind ebenfalls nur 4 Glieder vorhanden, die Zahl ist jedoch durch Verwachsung der ursprünglich zweiten und dritten Glieder entstanden, das kleine apikale Glied bleibt erhalten (M. 12). Diese Verwachsung charakterisiert die Typusart der Gattung (*C. occidentalis* (Richardson, 1899)). Nach Brusca & Iverson gehört auch *Cleantis planicauda* (Benedict) in die Gattung *Cleantioides*. Diese Art hat jedoch 5 Palpusglieder. Verwachsungen von Maxillipedenglieder sind auch bei anderen Idoteiden häufig. Bei *Cleantioides* gibt es auch im Gegensatz zu *Cleantis* nur noch 1 Geißelglied auf der zweiten Antenne (M. 13). Die jüngst beschriebene Gattung *Miratidotea* Kensley, 1987 ist *Cleantioides* sehr ähnlich, zeichnet sich vor allem durch 2 spitze Vorsprünge am dorsalen Rand der caudalen Pleotelsonscheibe aus.

Die Monophylie der Schwestergruppe zu diesen tubicolen Idoteiden läßt sich nur mit wenig Merkmalen von zweifelhaftem Wert begründen: Die Uropoden sind stets einästig (M. 14), wie auch bei *Cleantioides* und *Zenobianopsis*, und es sind maximal 2 freie Pleomere vorhanden (M. 15). Bei *Cleantis* sind noch 2 Uropodenrami vorhanden, ein Indiz dafür, daß die Reduktion eines Uropodenastes bei den tubicolen Idoteiden in Analogie zu anderen Gattungen der Familie auftritt. Diese Merkmale reichen als Beleg für die Monophylie nicht aus. Die Morphologie dieser Idoteidae ist leider kaum bekannt, da die Taxonomen bisher meist wenig Arbeit in die Artbeschreibungen investierten. Merkmale, die wichtig sein könnten, jedoch fast nie beschrieben werden, sind die Form der Klauen an den Dactyli, die Form der Putzborsten am ersten Propodus, die exakte Form der Coxalplatten, welche offenbar mehrfach verkleinert oder reduziert werden (s.u.), die Beborstung des Maxillipedenenditen. Von vielen Gattungen sind alle oder die meisten Pereopoden bisher nie beschrieben worden (z.B. bei *Barnardidotea*, *Engidotea*, *Glyptidotea*, *Ronalea*). Es soll daher nicht der Versuch gemacht werden, die Verwandtschaft der Gattungen der "Gruppe Idotea" darzustellen, da dieses zur Zeit ohne Revisionen nicht möglich ist. Die Monophylie dieser Gruppe ist nicht belegt. Zur "Gruppe Idotea" gehören die Gattungen *Barnardidotea* Menzies & Miller, 1956, *Colidotea* Richardson, 1899, *Crabyzos* Bate, 1863, *Engidotea* Barnard, 1914, *Euidotea* Collinge, 1918 (= *Notidotea* Nicholls, 1937?), *Glyptidotea* Stebbing, 1902, *Idotea* Fabricius, 1798, *Moplisa* Moreira, 1974b, *Paridotea* Stebbing, 1900, *Pentias* Richardson, 1904, *Pentidotea* Richardson, 1905, *Synidotea* Harger, 1878, *Synischia* Hale, 1924, *Synisoma* Collinge, 1917.

Cleantiella Richardson, 1909 und die Gruppe *Erichsonella* teilen folgende Apomorphien (s. Abb. 63): Die Geißel der zweiten Antenne ist stets eingliedrig (M. 16; Analogie zu M. 13), das Pleon hat höchstens 1 freies Pleomer (M. 17). Im Gegensatz zu den *Cleantis* - Verwandten ist der Körper nicht zylindrisch, sondern dorsoventral abgeflacht, meist ragt jedes Pereomer seitlich mit abgerundeten Coxalplatten oder Tergiträndern vor, so daß die Körperseiten nicht gerade und glatt sind wie bei *Cleantis*. Während *Cleantiella* Richardson, 1909 noch 5 Palpusglieder am Maxillipeden hat, ist das letzte Palpusglied bei der Gattungsgruppe *Erichsonella* reduziert (M. 18). Zur Gruppe *Erichsonella* zählen die Gattungen *Edotia* Guerin-Meneville, 1843 (= *Epelys* Dana, 1849), *Erichsonella* Richardson, 1900, *Eusymmerus* Richardson, 1899, *Lyidotea* Hale, 1929, *Parasymmerus* Brusca & Wallerstein, 1979, *Ronalea* Menzies & Bowman, 1956 und *Tropedotea* Menzies & Kruczynski, 1983. Diese Gruppe entspricht in ihrer Zusammensetzung dem Ende der "lineage A" von Bruscas Dendrogramm (Brusca 1984: Fig. 4).

Die mangelhafte Kenntnis der Herkunft und Evolution der Idoteidae ist unbefriedigend, jedoch nur durch sorgfältige Revisionen zu verbessern. Bruscas Dendrogramm der Idoteidae, die noch den Rang einer

Unterfamilie bekleiden (Brusca 1984: Abb. 4 S. 109), basiert vor allem auf der unterschiedlichen Verwachsung der Pleomere und der Gliederzahl des Maxillipeden. Andere Merkmale stehen selten zur Verfügung. Die Verwachsungen sind leider sehr unspezifische, unbedeutende Apomorphien. Die Zahl der Maxillipedenglieder allein ist ohne Bedeutung, wenn das Merkmal nicht durch genauere Angaben, wie der Unterscheidung von Reduktion und Verschmelzung von Gliedern, sowie der Beschreibung der Chaetotaxie, präzisiert wird. Zweifellos könnten viele weitere Merkmale Verwendung finden, wenn sie bei allen Gattungen bekannt wären. Interessant ist beispielsweise, daß die Coxalplatten mehrfach verkleinert werden. Der plesiomorphe Zustand sind breite, seitlich abgespreizte Coxalplatten, wie sie bei den Chaetiliiden und manchen Idotea – Arten vorkommen (Abb.59). Bei den Idoteidae sind die Coxalplatten nicht groß und liegen meist den Pleurae an, innerhalb der Gattung *Idotea* gibt es Arten mit unterschiedlich kleinen Coxae (s. Calman 1909). Die ursprüngliche Form der Coxae müßte rekonstruiert werden, um sie mit der der Arcturidae zu vergleichen, wo ebenfalls die Coxae nicht seitlich abstehen.

8.6 Die Amesopodidae

Die Familie Amesopodidae Stebbing, 1905 wurde für die Gattung *Amesopus* Stebbing, 1905 errichtet. Die systematische Stellung von *Amesopus* ist derzeit nicht zu klären, da die Morphologie entscheidender Strukturen nicht bekannt ist. Der Körper ist dorsoventral abgeflacht, nicht verlängert, das erste Pereopodenpaar subchelat und reich beborstet. Das zweite Pereopodenpaar ist ebenfalls kräftig, die Pereopoden 3 und 4 fehlen völlig (M. 19 in Abb. 63). Die Uropoden haben 2 Rami, die männlichen Genitalpapillen und ersten Pleopoden sind nicht bekannt. *Amesopus* gehört nicht zu den höher entwickelten Idoteidae, da die Uropoden zweiästig sind, aber auch nicht zu den abgeleiteten Gattungsgruppen der Arcturidae, da das zweite Pereopodenpaar nicht schlank ist, Filterborsten fehlen und der Körper nicht zylindrisch ist.

Die Amesopodidae werden allgemein als Bindeglied zwischen den Idoteidae und den Arcturidae angesehen, Begründungen für diese Annahme fehlen (s. Stebbing 1905, Barnard 1920, Nordenstam 1933, Nierstrasz 1941). Eine Nachbeschreibung von *Amesopus* und die Überprüfung der Merkmale könnte die Schwestergruppenverhältnisse des Dendrogramms (Abb. 63) ändern. Brusca (1984) gibt als Synapomorphie der Amesopodidae/Pseudidotheidae und Arcturidae an: “..pereopods I-V similar and directed forward to form a functional group distinct from pereopods V – VII”. Daß dieses eine unpräzise Angabe ist, wurde bereits erwähnt (8.3). Brusca (schriftliche Mitteilung) weist aber auch darauf hin, daß bei den Amesopodidae das 1. Pereomer mit dem Cephalothorax verwachsen ist, der Sympodit des 1. Pleopoden vergrößert und der 1. Pleopod sexualdimorph ist, womit die Familie gewichtige Apomorphien mit den Arcturidae teilt.

8.7 Die Arcturidae

8.7.1 Definition und Unterteilung der Familie Arcturidae

Die Familie Arcturidae White, 1850 wird im folgenden neu definiert, um auch die urtümlichen Gattungen einbeziehen zu können. Auf diese Weise erhält man ein durch zahlreiche Autapomorphien innerhalb der Valvifera gut abzugrenztes Monophylum (vgl. Dendrogramm Abb. 63), während innerhalb der Familie die schrittweise Evolution zu den passiven Filtrierern vom *Antarcturus*-Typ zwar nachvollziehbar (s. Dendrogramm Abb. 67), jedoch noch weitgehend unerforscht ist und daher mit taxonomischen Veränderungen gerechnet werden muß.

Die Familie **Arcturidae** ist durch folgende Autapomorphien gekennzeichnet (Dendrogramm Abb. 63):

– Pereopod 1 kleiner als die Pereopoden 2-7, den Mundwerkzeugen anliegend, Putzborsten auf der medialen Fläche in parallelen, diagonal verlaufenden Reihen angeordnet (s. Abb. 66 G)(M. 20).

- Cephalothorax mit erstem Pereomer verwachsen (M. 21), eine Folge der Transformation des ersten Pereopodenpaares zu einem spezialisierten Putzbein.
- Sympodit des ersten Pleopoden verlängert, länger als bei den Pleopoden 2-5 (M. 22).
- Genitalpapillen des Männchens lang, medial verwachsen, nur apikal noch getrennt, vasa deferentia jedoch nicht verschmolzen (M. 23).
- Erstes Pleopodenpaar beim Männchen zu einem Kopulationshilfsorgan umgebildet (M. 24, funktionell korreliert mit M. 23); der Exopodit hat eine Rinne auf der ventralen Fläche, die wahrscheinlich der Führung von Spermatozoenbündeln dient (s. Abb. 65).

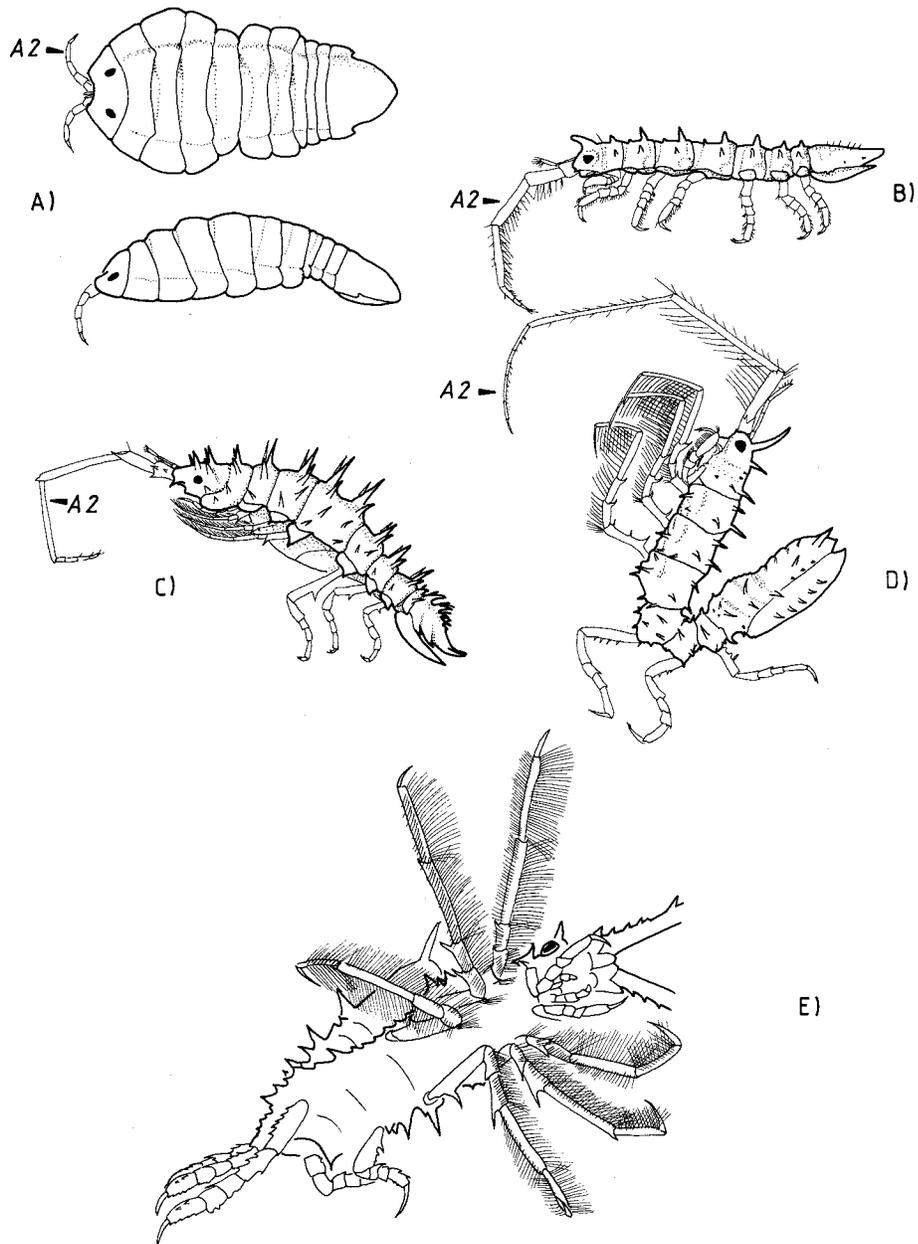


Abb. 64. Evolution der Arcturidae: Verlängerung der 2. Antenne (A 2), Entwicklung von Filterborsten an den vorderen Pereopoden und dorsale Körperkrümmung. A: *Austroarcturus africanus* Kensley (Holidoteinae; n. Kensley 1975) in Dorsal- und Lateralansicht. B: *Arcturides tribulus* Hale (Pseudidoteinae; n. Hale 1946). C: *Pleuropriion hystrix* (Sars)(Arcturinae; n. Sars 1885). D: *Antarcturus johnstoni* Hale (Arcturinae; n. Hale 1946). E: Geöffneter Filterkorb von *Antarcturus spinacoronatus* Schultz (n. Wägele 1987d).

- Endit des Maxillipeden verbreitert, breiter als die Palpusglieder (M. 25).
- Zweite Antenne mit kurzer, viergliedriger Geißel, letztes Glied klauenförmig (M. 26). Zweite Antenne nicht dorsad gehalten, sondern ventrad eingekrümmt.
- Pereopoden 2-4 etwas schlanker als die Pereopoden 5-7 (M. 27).

Die Familie kann in mehrere Unterfamilien eingeteilt werden, die zumeist den bisher in der Kategorie Familie eingestuften Taxa entsprechen. Die Morphologie dieser Unterfamilien dokumentiert die einzelnen Evolutionsschritte, die zu den spezialisierten Filtrierern der *Arcturinae* führen. Die *Pseudidotheidae* Ohlin, 1901 und die *Xenarcturidae* Sheppard, 1957 erhalten den Rang von Unterfamilien, die Gattungen der *Arcturidae* sensu Sars, 1897 finden sich in der Unterfamilie *Arcturinae* White, 1850 und die urtümlichsten Gattungen *Holidotea* Barnard, 1920 und *Austroarcturus* Kensley, 1975 gehören in die neue Unterfamilie *Holidoteinae*, benannt nach der Typusgattung *Holidotea*. Die *Astacillidae* Stebbing, 1905 sind ein jüngerer Synonym für die *Arcturidae*.

8.7.2 Die Evolution der passiven Filtrierer

Die *Holidoteinae* haben noch eine Antennallänge, die mit der der *Idoteidae* vergleichbar ist, während bei den übrigen *Arcturidae* die Antennen verlängert sind (M. 6 in Abb. 67). Die Antennen besitzen jedoch bereits die charakteristische Endklaue. Wozu die Antennen der urtümlicheren *Arcturidae* eingesetzt werden, ist nicht bekannt, über die Lebensweise dieser Tiere gibt es keine Angaben. Bei den *Arcturinae*, so bei *Arcturella* und *Antarcturus* (s. Moreira 1973c, d, Wägele, 1987d), wird die zweite Antenne zur Fortbewegung genutzt, indem sie hilft, den Vorderkörper abzustützen. *Arcturella* kann zudem mit den Antennen Detritus vom Untergrund schaben und den Mundwerkzeugen zuführen. Endklauen und Borstenreihen, wie sie auch bei urtümlichen *Arcturidae* auftreten, stehen möglicherweise im Dienst der Nahrungsaufnahme, ebenso wie die Putzbeine (erstes Pereopodenpaar). Die Pereopoden 2 bis 4 tragen zunächst nur einzelne, lange Borsten. Echte Filter sind erst bei den *Xenarcturinae* anzutreffen. Wahrscheinlich entstand aus dem Putzverhalten der *Idoteidae* ein zusätzlicher Nahrungserwerb, bei dem die zweite Antenne eine besondere Aufgabe für die Partikelkonzentration übernahm. Die *Pseudidotheinae* weisen bereits kräftige, lange Antennen auf, die denen der *Corophiidae* ähneln. Unter Zuhilfenahme der vorderen Pereopoden muß die Wirksamkeit des Partikelfangs verbessert worden sein, bis durch Erhöhung der Borstenzahl an den Pereopoden 2 und 3 (*Xenarcturinae*) und dann auch unter dem Einsatz der vierten Pereopoden als Filterbeine (*Arcturinae*) ein sehr effektiver Filterapparat entstand. Der nächste Schritt, der bei *Pleuropriion* und *Parapleuropriion* wahrscheinlich noch nicht vollzogen ist (Abb. 64), besteht in der Aufrichtung des Vorderkörpers, um die Borstenfilter in die Wasserströmungen halten zu können. *Arcturinae* dieses Lebensformtyps sind passive Filtrierer (vgl. 8.2.3).

Diese Hypothese von der Entstehung der spezialisierten *Arcturinae* liegt dem Dendrogramm (Abb. 67) zu Grunde und ist die leitende Idee für den folgenden Abschnitt.

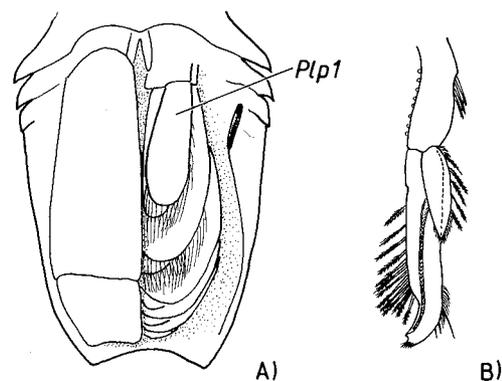


Abb. 65. 1. männlicher Pleopod bei den *Idoteidae* (A) und den *Arcturidae* (B). A: Pleotelson von *Idotea emarginata* (Fabricius) in Ventralansicht (n. Naylor 1955a). B: Modifizierter 1. Pleopod von *Holidotea unicornis* Barnard (n. Kensley 1975)

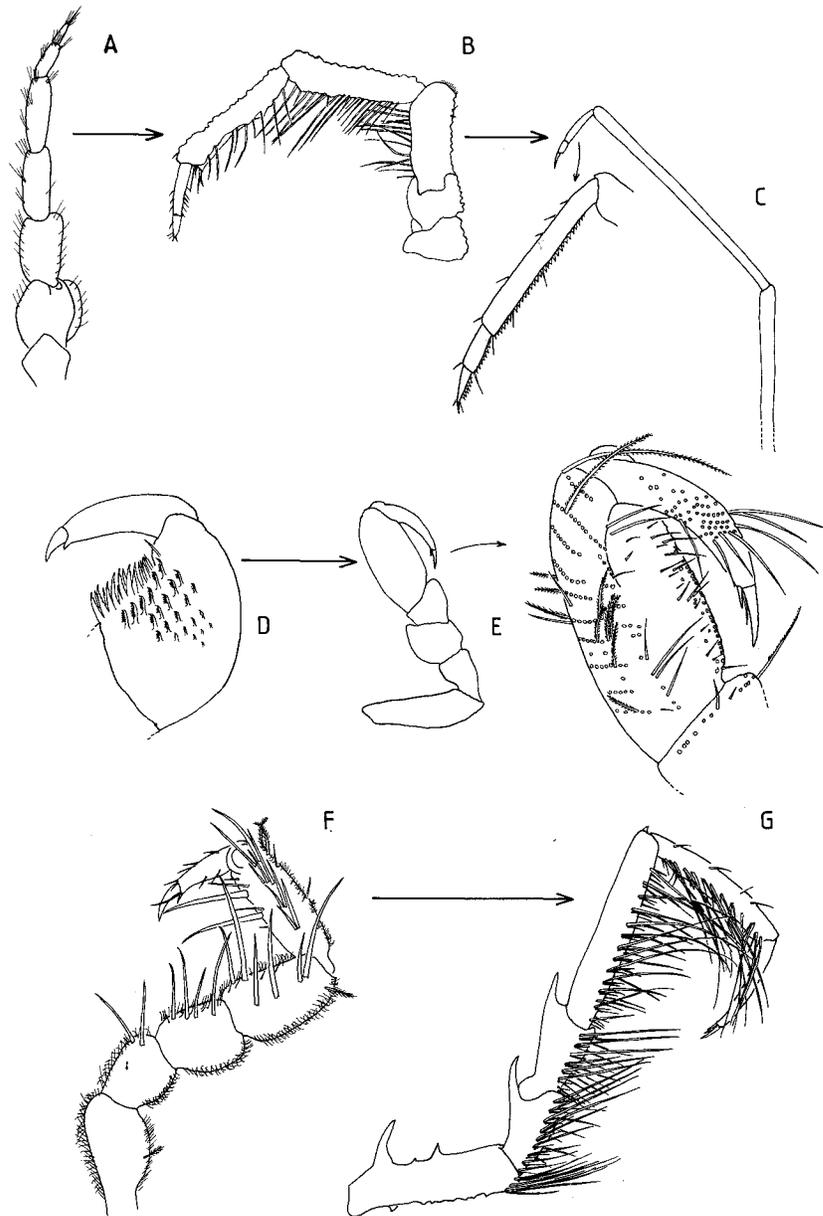


Abb. 66. Herkunft morphologischer Anpassungen der *Arcturinae*: 2. Antenne, Putzbein (P 1) und Filterbein. Die Pfeile deuten die Lesrichtung morphologischer Reihen an.

A: 2. Antenne von *Austrarcturus africanus* Kensley (n. Kensley 1975). B: 2. Antenne von *Pseudidothea scutatus* Sheppard (n. Sheppard 1957). C: Spitze der 2. Antenne von *Astacilla arietina* Sars (n. Sars 1897). D: 1. Pereopod von *Idotea emarginata* (Fabricius) (n. Naylor 1955a). E: 1. Pereopod von *Antarcturus spinacoronatus* Schultz (n. Wägele, 1987d). F: 2. Pereopod von *Pseudidothea richardsoni* Hurley (n. Hurley 1957). G: 4. Pereopod (entspricht dem P 2) von *Antarcturus spinacoronatus* Schultz (n. Wägele 1987d).

8.7.3 Unterfamilien und Gattungen der Arcturidae

Die **Holidoteinae** subfam. nov. haben folgende Merkmale: Die Pereomere 1-4 sind verbreitert (Analogie zu manchen Arcturinae wie z.B. *Microarcturus*), der Cephalothorax ist ebenfalls verbreitert, so daß die Augen dorsal zu liegen kommen (M. 1 in Abb. 67). Der kürzere Uropodenast ist bis auf einen Stummel reduziert, trägt jedoch apikal eine sehr lange Borste (M. 2). Ähnlich kräftige Borsten gibt es auch bei den Pseudidotheinae, dort sind jedoch die Uropodenrami nicht verkürzt. Auf dem Cephalothorax der Holidoteinae ist zwischen den Augen ein kurzer, längs verlaufender Kiel ausgebildet (M. 3). Plesiomorphien sind die schlanken Pereopoden 2 bis 4, die nur einzelne Borsten tragen. Die zweite Antenne ist noch so kurz wie bei den Idoteidae (Abb. 64).

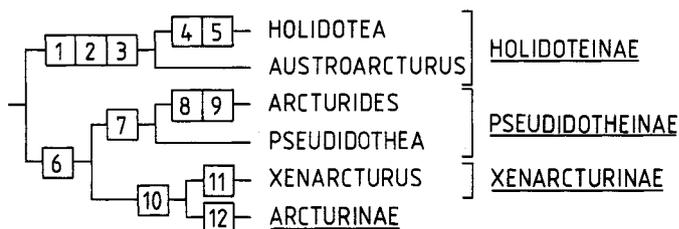


Abb. 67. Die Unterfamilien der Arcturidae.

- 1: Habitus: Pereomere 1 – 4 verbreitert, Pereon dorsoventral abgeflacht, Cephalon breit, Augen dorsal
[Pereomere 1-4 und Cephalothorax nicht verbreitert, Körper nicht außergewöhnlich abgeflacht, Augen dorsolateral]
- 2: Kleiner Uropodenast verkürzt, jedoch mit einer sehr kräftigen apikalen Borste [Kleiner Uropodenast nicht verkürzt, ohne lange apikale Borste]
- 3: Cephalothorax mit dorsomedianem Kiel oder Vorsprung zwischen den Augen [Vorsprung oder Kiel fehlend]
- 4: Exopodit, am 1. männlichen Pleopoden verkleinert, viel kürzer als Endopodit [Exopodit nicht verkürzt]
- 5: Pleomere dorsal verwachsen [Pleomere nicht verwachsen]
- 6: Pedunculus der 2. Antenne verlängert, mit dichten Reihen ventrad gerichteter Borsten [Pedunculus nicht verlängert, ohne ventrale Borstenreihe]
- 7: Alle Pleomere verwachsen, keine Furchen verbleibend
[mindestens 2 Pleomere frei oder durch Verwachsungsnähte unterscheidbar]
- 8: Körper zylindrisch, dabei alle Pereomere gleich breit (vgl. M. 1) [Körper lang oval, ventral flach, dorsal gewölbt, nicht zylindrisch]
- 9: Pereopoden 2-4 so kräftig wie die Pereopoden 5-7
[Pereopoden 2-4 etwas schlanker als Pereopoden 5-7, s. M. 27, Abb. 63]
- 10: Pereopoden 2 und 3 mit vielen langen, dünnen Filterborsten (spezialisierte zusammengesetzte Dornen) an Merus, Carpus und Propodus (P 4-7 verbleiben als Laufbeine)
[Pereopoden 2 und 3 mit wenigen, langen, kräftigen Borsten]
- 11: Dactylus des ersten Pereopoden distal verbreitert, ohne Klauen
[Dactylus nicht verbreitert, mit Klauen]
- 12: Pereopod 4 wie Pereopoden 2-3 mit Filterborsten (nur Pereopoden 5-7 verbleiben als Laufbeine) [Pereopod 4 als Laufbein gestaltet]

In diese Unterfamilie gehören nur die Gattungen *Holidotea* Barnard, 1920 und *Austroarcturus* Kensley, 1975. *Holidotea* unterscheidet sich von *Austroarcturus* durch den kurzen Exopoditen des ersten männlichen Pleopoden (M. 4) und die Verschmelzung aller Pleomere (M. 5), bei *Austroarcturus* sind noch 2 freie Pleomere vorhanden. Kensley (1975) wies bereits auf die Ähnlichkeiten, die zwischen *Holidotea* und *Austroarcturus* bestehen, hin, meinte jedoch, daß *Holidotea* zu den Arcturidae sensu Sars, 1897 (= Arcturinae der vorliegenden Studie) gehören, da die Extremitäten nicht näher genannte "Ähnlichkeiten" aufwiesen. Sheppard (1957) hielt *Holidotea* für ein Mitglied der Pseudidotheidae (= Pseudidotheinae), also für eine im Vergleich mit den Arcturinae recht urtümliche Gattung.

Die übrigen Arcturidae bilden die Schwestergruppe der Holidoteinae, sie haben verlängerte zweite Antennen (M. 6). Hierher gehören die noch sehr urtümlichen **Pseudidotheinae** Ohlin, 1901 mit den Gattungen

Arcturides Studer, 1882 und *Pseudidothea* Ohlin, 1901. Die Pseudidotheinae haben als Autapomorphie ein glattes Pleotelson, in dem alle Pleomere eingewachsen sind (M. 7, Analogie zu M. 5), bei den Arcturinae dagegen kommen noch freie Pleomere vor.

Arcturides hat einen eigentümlich zylindrischen Körper (M. 8), während die übrigen der urtümlicheren Arcturidae wie auch die Idoteidae leicht dorsoventral abgeflacht sind. Zudem sind bei *Arcturides* die Pereopoden 2 bis 4 so kräftig wie die hinteren Pereopoden (M. 9), was als sekundär erworbenes Merkmal gedeutet werden muß, da bei allen übrigen Arcturidae, einschließlich der urtümlichen Formen, die Pereopoden 2-4 schlank sind. Im Vergleich zu *Arcturides* wirkt *Pseudidothea* urtümlicher, als Besonderheit ist zu vermerken, daß die Arten oft eine stark skulpturierte dorsale Kutikula haben. Das von Ohlin (1901) für die Pseudidotheidae beschriebene Merkmal der Verwachsung der ersten beiden Antennenglieder ist nach Sheppard (1957) nicht vorhanden.

Die Xenarcturinae Sheppard, 1957 und Arcturinae White, 1850 unterscheiden sich von den urtümlicheren Arcturidae durch das Auftreten von regelmäßig angeordneten, dicht stehenden Filterborsten (s. Abb. 65 G), die zunächst nur an Merus, Carpus und Propodus der Pereopoden 2 und 3 entwickelt sind (M. 10). *Xenarcturus* Sheppard, 1957, die einzige Gattung der **Xenarcturinae**, hat noch einen breiten Körper. Als Apomorphie ist die Reduktion der Klauen am ersten Pereopoden bei gleichzeitiger Anschwellung der Dactylusspitze zu nennen (M. 11). Sheppard (1957) erkannte die Ähnlichkeit in der Körperform von *Xenarcturus* und *Pseudidothea*, die als Plesiomorphie angesehen werden muß. Brusca (1984) erkannte, daß die Xenarcturinae die Schwestergruppe der Arcturinae sind.

Da die Pereopoden 2 bis 4 bei den höheren Arcturidae kaum noch für die Fortbewegung eingesetzt werden, findet mehrfach konvergent ein Umbau der letzten Beinglieder statt. Der Dactylus kann reduziert werden, die Klauen fehlen oft, werden z.T. aber auch sehr verlängert und erreichen die Maße von Filterborsten, so daß sie nicht mehr als Klauen fungieren können. Da die Morphologie des Filterapparates bisher in der Taxonomie nur sehr unzureichend berücksichtigt worden ist, lassen sich die bekannten Merkmale noch nicht in befriedigender Weise deuten.

Die **Arcturinae** White, 1850 enthalten alle spezialisierten Filtrierer der Familie Arcturidae. Von den Xenarcturinae unterscheiden sie sich durch das Auftreten von Filterborsten am vierten Pereopoden (M. 12 in Abb. 67).

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der **Arcturinae** sind weitgehend ungeklärt. Wahrscheinlich gehören *Pleuropriion* Zur Strassen, 1903 und *Parapleuropriion* Kussakin, 1972 zu einem frühen Seitenzweig der Arcturinae, da der Körper dieser Tiere noch dem der Pseudidotheinae ähnelt und wahrscheinlich eine dorsale Einkrümmung nicht in dem Maße möglich ist wie bei übrigen Arcturinae, die einen schlanken Hinterkörper haben, der als Verbindung zwischen dem dorsad gerichteten Vorderkörper und dem ebenfalls dorsad weisenden Pleotelson dient (M. 3 in Abb. 68). *Pleuropriion* und *Parapleuropriion* haben keine Klauen am zweiten Dactylus, der Dactylus ist sehr kurz und schmal (M. 1 in Abb. 68). *Pleuropriion* unterscheidet sich von *Parapleuropriion* durch die ähnlich wie bei *Xenarcturus* reduzierten Klauen und dem abgeflachten, kurzen Dactylus des ersten Pereopoden (M. 2 in Abb. 68).

Bei denjenigen Arcturinae, die in Ruhestellung einen dorsal gekrümmten Körper haben, muß in Zukunft auf morphologische Anpassungen an diese Körperhaltung geachtet werden. Bei *Antarcturus* fallen besonders dehnbare ventrale Intersegmentalhäute zwischen den Pereomeren 4 und 5 sowie zwischen Pereomer 7 und dem Pleotelson auf, dorsal übereinander gleitende Tergitflächen der Pereomere 5 – 7, beim Weibchen besondere Verschlussmechanismen des caudalen Marsupiumendes in Form mediad gerichteter Coxaldornen (Wägele, 1987d).

Einige weitere Gattungsgruppen sind im Dendrogramm der Arcturinae (Abb. 68) als Monophyla aufgeführt. Gattungsgruppe **B** hat verlängerte, offenbar sekundär vielgliedrige Geißeln der zweiten Antenne (M. 4). Das Merkmal tritt noch einmal konvergent in der Gattungsgruppe **C** auf. Die lange Geißel dient als Tastorgan der hemisessilen, frontal aufgerichtet sitzenden Tiere, die mit den Antennen ihre nähere Umgenung abtasten können, die Antennen jedoch nicht zur Fortbewegung (Klettern) einsetzen. Die Evolution der sekundären Gliederung und Verlängerung der Geißel ist daher funktionell erklärbar. Daß es sich bei den vielgliedrigen Geißeln um eine Plesiomorphie handelt, ist wenig wahrscheinlich, da die Geißel bei allen übrigen

Arcturidae sehr konstant nur 3 bis maximal 4 Glieder hat, die Endklaue auf eine funktionelle Bedingtheit der geringen Geißellänge deutet.

Die Gattungen "Arcturus" Latreille, 1804 und "Antarcturus" Zur Strassen, 1902 der Gruppe B sind sehr artenreich und ihre Formenvielfalt ist ein Hinweis auf ihre Polyphylye, eine baldige Revision ist notwendig.

Die Gattungsgruppe C enthält Gattungen, bei denen die Filterbeine sehr dünne und lange Endklauen besitzen (M. 5). *Rectarcturus* Schultz, 1981 und *Cylindrarcturus* Schultz, 1981 haben ein normal breites

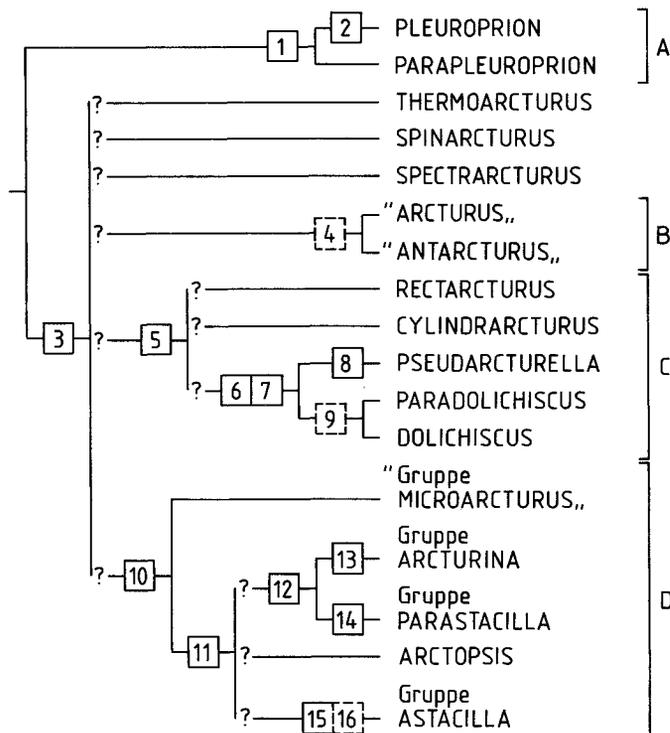


Abb. 68. Gattungen der *Arcturinae*.

- 1: 2. Pereopod mit schlankem Propodus und sehr kurzem Dactylus, Klauen reduziert [Propodus nicht verschmälert, Dactylus nicht verkürzt, Klauen vorhanden]
- 2: 1. Pereopod mit flachem abgerundetem Dactylus, Klauen reduziert [Dactylus gebogen, zylindrisch, mit Klauen]
- 3: Vorderkörper (Pereomere 1-4) der Tiere in Ruhestellung dorsad gebogen, Pleon ebenfalls dorsad gebogen; Pereomere 5-7 deutlich schlanker als Pereomere 1-4; Körper zylindrisch, nicht dorsoventral abgeflacht [Körper lang oval, nicht dorsal U-förmig krümmbar]
- 4: (Geißel der 2. Antenne sekundär verlängert und vielgliedrig (ca. 6-10 Glieder)) [Geißel nicht verlängert, maximal 4-5 Glieder]
- 5: Dorsale Klaue der Pereopoden 2-4 dünn und lang (fast so lang wie Dactylus [Dorsale Klaue nicht verlängert]
- 6: Dactylus des 1. Pereopoden distal verdickt und mit dichtem Borstenbesatz (Klaue jedoch nicht reduziert) [Dactylus nicht verdickt]
- 7: Pleotelson verbreitert, mit mediodorsalem, caudal spitz endendem Kiel [dorsaler Pleotelsonkiel fehlt, Pleotelson nicht verbreitert]
- 8: Dactylus des 2. Pereopoden sehr kurz, Dactylus des 4. Pereopoden fehlend [Dactyli nicht verkürzt oder reduziert]
- 9: (Geißel der 2. Antenne sekundär verlängert und vielgliedrig (ca. 6-15 Glieder; Analogie zu M. 4) [Geißel nicht verlängert, mit maximal 4-5 Gliedern]
- 10: Dactylus von P 2-4 etwa so lang wie Propodus, mit Filterborsten [Dactylus kürzer als Propodus, ohne Filterborsten]
- 11: Pereomer 4 verlängert, Filterbeine dadurch verkürzt [Pereomer 4 nicht verlängert]
- 12: Dactylus von P 2-4 (sekundär) viel kürzer als Propodus [Dactylus nicht verkürzt]
- 13: 2. Pereopod ohne Filterborsten [2. Pereopod mit Filterborsten]
- 14: Dactylus des 1. Pereopoden verkürzt, oval, Klauen reduziert [Dactylus zylindrisch, gebogen, nicht verkürzt, mit Klauen]
- 15: Geißel der 2. Antenne mit 2 Längsreihen kräftiger Schuppen auf der Ventralseite [Schuppen fehlen]
- 16: (Dactylus der Pereopoden 2-4 ohne Klauen) [Klauen vorhanden]

Pleotelson, bei den übrigen Gattungen ist dieses jedoch aufgebläht und trägt einen dorsalen Kiel, der in einer caudalen Spitze endet (M. 7). Der Dactylus des ersten Pereopoden ist in einmaliger Weise distal verdickt und sehr dicht beborstet, ohne daß die Klaue reduziert ist (M. 6). *Pseudarcturella* Tattersall, 1921 hat am vierten Pereopoden keinen Dactylus mehr, am zweiten Pereopoden ist dieses Glied sehr kurz (M. 8). *Paradolichiscus* Schultz, 1981 und *Dolichiscus* Richardson, 1913 besitzen wie die Gattungen der Gruppe B eine vielgliedrige, lange Geißel der zweiten Antenne. Hier ist zu bemerken, daß das Fehlen einer solchen Geißelform bei *Pseudarcturella* für die sekundäre Entstehung der Vielgliedrigkeit spricht, die Antenne von *Pseudarcturella* ist noch plesiomorph, während die Pleotelsonform diese Gattung eindeutig als Mitglied der Gattungsgruppe C ausweist. Die vielgliedrige Antenne ist mindestens zweimal konvergent entstanden (M. 9 und M. 4).

In der Gattungsgruppe D ist der Dactylus ursprünglich so lang wie der Propodus und außerdem mit Filterborsten versehen, eine Neuerwerbung, die den Filterkorb vergrößert (M. 10). Während diese Formen typischerweise ein verlängertes viertes Pereomer (M. 11) haben, verbleiben alle Gattungen, die noch in diesem Merkmal plesiomorph sind, in der nicht monophyletischen "Gruppe Microarcturus". Hierzu zählen die Gattungen *Acantharcturus* Schultz, 1981, *Caecarcturus* Schultz, 1981 und *Microarcturus* Nordenstam, 1933, sowie einige Arten, die derzeit noch der Gattung *Antarcturus* zugeordnet werden. Es soll nicht verschwiegen werden, daß die Verlängerung des vierten Pereomers möglicherweise auch mehr als einmal entstand. Die Länge des vierten Pereomers ist bei den diversen Gattungen sehr verschieden, auch gibt es in diesem Merkmal Sexualdimorphismen. Die phylogenetische Deutung dieser Variationen ist noch nicht vorgenommen worden, hierzu sollten in Zukunft weitere Merkmalskomplexe berücksichtigt werden können.

Die Gattung *Arctopsis* Barnard, 1920 hat verlängerte vierte Pereomere, ebenso zwei wohl monophyletische Gattungsgruppen, deren Verhältnis zueinander nicht bekannt ist. Die Gattungsgruppen *Arcturina* und *Parastacilla* haben als Synapomorphie einen sekundär verkürzten Dactylus (M. 12) an den Pereopoden 2 bis 4, der jedoch noch Filterborsten tragen kann, so bei Arten der Gattungen *Arcturina* und *Parastacilla*. Bei *Agularcturus* ist der Dactylus gänzlich rückgebildet.

In der Gruppe *Arcturina* (Gattungen *Arcturina* Koehler, 1911, *Arcturinoides* Kensley, 1977) ist die Zahl der Borsten am zweiten Pereopoden sehr gering (M. 13), insbesondere beim Männchen. In der Gruppe *Parastacilla* (*Agularcturus* Kensley, 1984, *Idarcturus* Barnard, 1914, *Neastacilla* Tattersall, 1921, *Parastacilla* Hale, 1924) ist der Dactylus des ersten Pereopoden stets kurz und oval, die Klauen sind reduziert (M. 14), ein Merkmal, daß außerhalb der Gruppe sowohl bei *Xenarcturus* als auch bei *Edwinjoycea* vorkommt.

Die Gruppe *Astacilla* ist durch die Ausbildung von Schuppenreihen an der ventralen Seite der Antennengeißel gekennzeichnet (M. 15), ein Merkmal, dessen Funktion mit dem Einsatz der zweiten Antenne bei der spannerartigen Fortbewegungsweise, wie sie von *Astacilla* bekannt ist, gedeutet werden kann. Außerdem fehlen an den Filterbeinen dieser Gattungen die Klauen (M. 16). Zu dieser Gruppe gehören die z.T. revisionsbedürftigen Gattungen *Arcturella* Sars, 1897, *Astacilla* Cordiner, 1793, *Arcturoopsis* Koehler, 1911 und *Edwinjoycea* Menzies & Kruczyński, 1983.

Die Stellung der Gattungen *Thermoarcturus* Paul & Menzies, 1971, *Spinarcturus* Kensley, 1978 und *Spectrarcturus* Schultz, 1981 konnte nicht geklärt werden. Die Arten weisen nicht die Synapomorphien der Gattungsgruppe B, C oder D auf. Bei *Thermoarcturus* sind die Filterborsten nicht mehr vorhanden, wenn man der Beschreibung von Paul & Menzies (1971) glauben darf.

Manche Merkmale, die taxonomisch wichtig sein könnten, waren in der obigen Analyse auf Grund ihrer schlechten Dokumentation nicht zu verwerten. Hierzu zählen die Form des ersten männlichen Pleopoden, der Genitalpapillen, welche gewisse Variationen wie Verlängerung der distalen Gabelung aufweisen können, Details der Pereonform, der Beborstung und Bedornung der Pereopoden 5 bis 7. *Antarcturus* und *Dolichiscus* beispielsweise haben an diesen Pereopoden kurze Dornen, die wie bei Nagelschuhen eingesetzt werden, andere Gattungen besitzen offenbar an deren Stelle nur Haare und einfache Borsten, meist sind diese Details nicht beschrieben worden.

Trotz des lückenhaften Wissensstandes ist offensichtlich, daß die artenreichen Gattungen *Antarcturus*, *Arcturus* und *Arcturella* innerhalb der Valviferen hochentwickelte, phylogenetisch wahrscheinlich junge Formen sind. Es stellt sich die Frage, in welchen Biotopen oder geographischen Regionen diese primär passiv filtrierenden Tiere ihre Radiation erlebt haben könnten.

8.8 Aspekte der Zoogeographie der Valvifera

Die Arcturidae sind zwar weltweit verbreitet, Kussakin (1973) nimmt jedoch an, daß diese Isopoden, insbesondere die der Unterfamilie Arcturinae, ihren Ursprung in der Südhemisphäre haben. Die Gattung *Antarcturus* wird von Kussakin für die urtümlichste der Arcturinae gehalten, die Arten sind auf dem Antarktischen Schelf, vor Argentinien, Neu Seeland und im südlichen Indik verbreitet, Tiefseearten leben im Pazifik in bis zu 7.280 Meter Tiefe (Kussakin 1973). Die meisten Arten leben jedoch im flachen Wasser der Antarktis. In den kühlen Meeren der Nordhemisphäre existieren Gattungen, die nach Kussakins Ansicht weniger primitiv sind, wie *Astacilla* und *Arcturus*, wobei *Astacilla* - Arten vor allem den Nordatlantik besiedeln. Bei diesen Angaben ist darauf zu verweisen, daß die Definition der genannten Gattungen nicht befriedigt und ihre Monophylie nicht nachgewiesen ist, zoogeographische Analysen also auf unsicherem Boden stehen.

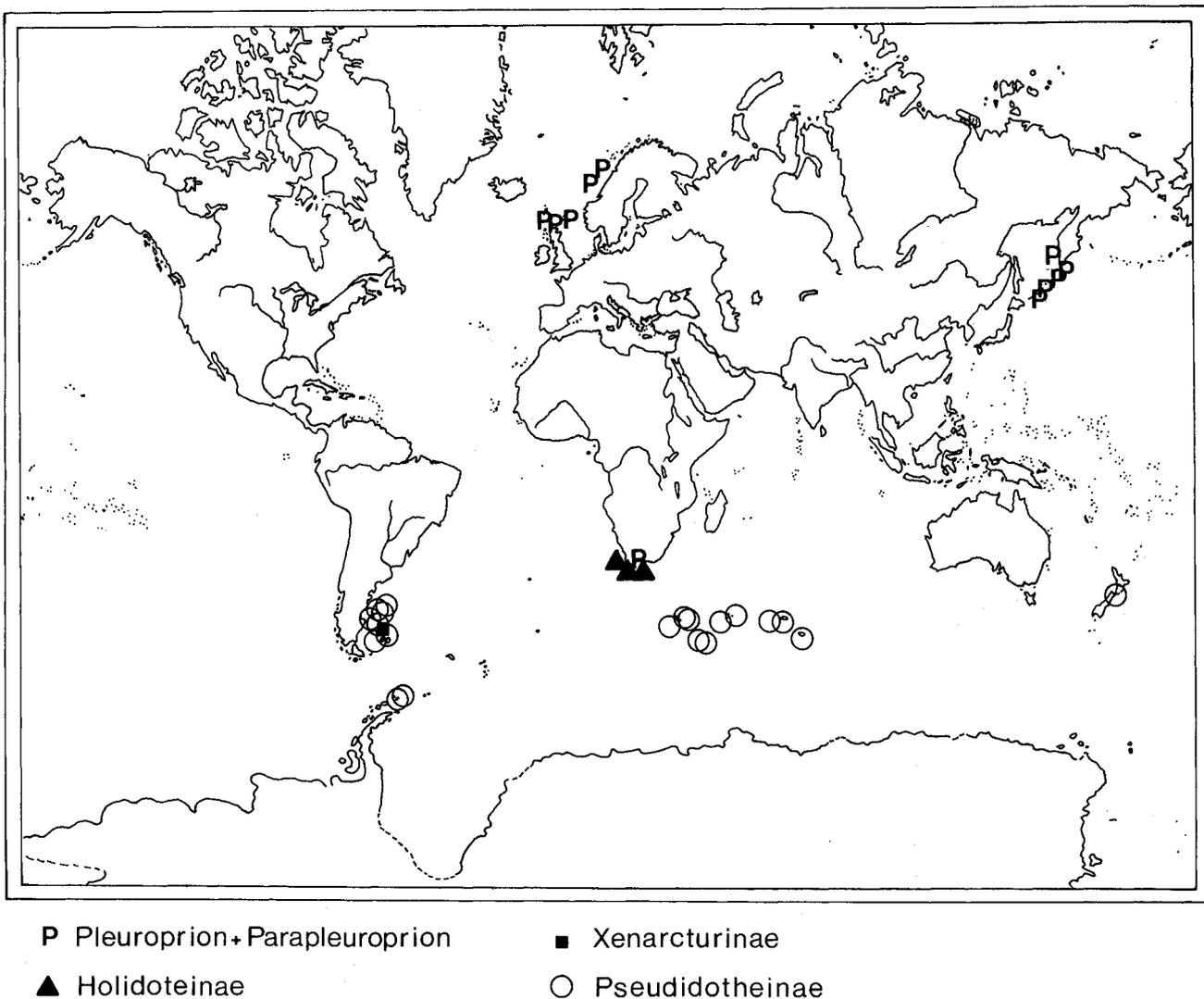


Abb. 69. Verbreitung urtümlicher Arcturidae.

Der Versuch, Phylogenie und rezente Vorkommen der Arcturidae zu kombinieren, um die Verbreitungsgeschichte zu rekonstruieren, ist noch durch die ungenauen Kenntnisse des phylogenetischen Systems der Arcturinae behindert. Daß *Pleuropriion* noch urtümlicher sein könnte als *Antarcturus*, wurde im vorhergehenden Abschnitt erläutert. *Pleuropriion* kommt nicht im Südpolarmeer, sondern vor allem in kühlen Meeren der Nordhemisphäre vor (s. Abb. 69).

Es ist jedoch richtig, daß die Arcturidae in der Antarktis eine große Formenvielfalt aufweisen, die bislang erst nur zum Teil beschrieben werden konnte (vgl. Schultz 1981). Spezialisiertere Gattungen wie *Neastacilla*, *Astacilla* oder *Arcturella* dagegen haben ihren Verbreitungsschwerpunkt weiter nördlich, was Kussakin (1973) zu der These des polaren Ursprunges der Arcturinae veranlaßte. Wägele (1987d) begründet die reiche Entfaltung der Arcturinae im Südpolarmeer mit den in jenen strömungs- und saisonal planktonreichen Gewässern für passive Filtrierer günstigen Lebensbedingungen und spekuliert, daß in derartigen Biotopen die frühe Evolution der Arcturidae stattgefunden haben könnte. Es ist gut bekannt, daß das obere Litoral des Südpolarmees reich an Suspensionsfressern ist (s. Ushakov 1963, Dearborn 1968, Koltun 1970). Die antarktischen Biotope haben auch im Vergleich zu denen des Nordpolarmees ein hohes Alter, da nach einer vor 40 Millionen Jahren beginnenden Abkühlung die erste Vereisung des Kontinents mindestens 20 Millionen Jahre zurückliegt (Benson 1975, Hayes & Frakes 1977, Birkenmajer 1985); die Auswirkungen der känozoischen Klimaschwankungen auf das südpolare Litoral sind allerdings noch nicht genau bekannt (Denton et al. 1970, Van Zinderen Bakker 1978).

Das Alter der Familie Arcturidae dürfte jedoch höher sein als das der polaren Biotope, da zu vermuten ist, daß die meisten supragenerischen Taxa der Isopoda bereits existierten, als es den Atlantik noch nicht gab, was u.a. aus der Verbreitung der rezenten Asellidae, Microcerberidae, und Anthuridae geschlossen werden kann (s. Henry 1976, Wägele 1983c, Wägele 1985, Wägele & Brandt 1985, Wägele et al. 1987).

Vergleicht man die Verbreitung der urtümlichen Unterfamilien der Arcturidae, nämlich der Holidoteinae, Pseudidotheinae und Xenarcturinae mit der der Arcturinae, so fällt auf, daß die urtümlicheren Taxa tatsächlich auf die Südhemisphäre beschränkt sind. Die Verbreitung deutet aber nicht, wie Kussakin (1973) annahm, auf einen antarktischen Ursprung hin, da alle Fundorte im subantarktischen und südborealen Raum liegen. Es werden sowohl wärmere, subtropische als auch hochantarktische Regionen gemieden. Die urtümlichen Gattungen *Pleuropriion* und *Parapleuropriion* der Unterfamilie Arcturinae leben bereits auch in der Nordhemisphäre (Abb. 69), allerdings bevorzugen sie ebenfalls kühles Wasser.

Die Verbreitung der Idoteidae wird von Brusca & Wallerstein (1979b) und Brusca (1984) diskutiert. Die Idoteidae sind Kaltwasserformen borealer Meere, einige Arten leben jedoch auch in warmen subtropischen Regionen. Das Meiden warmer Meere ist möglicherweise mit dem Mangel geeigneter Nährsalze zu erklären. Für tropische und subtropische Meere sind z.B. *Cleantis* und *Eusymmerus* charakteristisch, *Idotea* und *Synidotea* sind über mehrere Klimazonen verbreitet. Die Tiere leben meist oberhalb der 30 m-Tiefenlinie.

Global gesehen sind die meisten Arten auf die gemäßigte Zone der Südhemisphäre konzentriert, endemische Gattungen südlicher Meere, für die Brusca (1984) einen gondwanischen Ursprung annimmt, sind *Barnardidotea*, *Crabyzos*, *Engidotea*, *Euidotea*, *Glyptidotea*, *Moplisa*, *Paridotea*, *Synischia*. Es ist damit zu rechnen, daß bei genauerer Kenntnis der Verwandtschaft eine Untersuchung der Verbreitungsgeschichte der Gattungen lohnend sein wird.

9. Die Anthuridea

Da zur Evolution der Anthuridea bereits eine ausführliche Untersuchung vorliegt (Wägele 1981a), in der der Zusammenhang zwischen Morphologie, Lebensweise und Phylogenie dargestellt ist, und in den vergangenen Jahren wenig neue Informationen hinzukamen, kann im folgenden auf eine detaillierte Darstellung verzichtet werden. Einige markante Eigenarten der Anthuridea werden vorgestellt, um die Sonderstellung dieser Unterordnung im Vergleich zu den "Flabellifera" verständlich zu machen, in den Dendrogrammen finden sich die neubeschriebenen Gattungen und Veränderungen, die durch Nachbeschreibungen wenig bekannter Arten möglich wurden.

9.1 Merkmale der U.O. Anthuridea

Folgende Merkmale können nach dem derzeitigen Wissensstand als Synapomorphien der Anthuridea angesehen werden (vgl. Wägele 1979b, 1981a):

Körper langgestreckt (Abb. 70, 71), nicht von ovalem Umriss. Mandibel ohne lacinia mobilis, pars molaris ohne Kaufläche, zwischen pars incisiva und pars molaris Ausbildung einer Schneide (lamina dentata). Erste Maxille mit einem langen, schmalen, distal mediad gekrümmten lateralen Enditen, medialer Endit dagegen sehr kurz. Zweite Maxille reduziert. Maxilliped mit wenig beweglichem Palpus und sehr kleinem Enditen. Coxen plattenartig, unbeweglich mit Pleuren verwachsen. Exopodit der Uropoden auf der Dorsalseite des Sympoditen inserierend. Magen schlank und mit längs verlaufenden Csa und Frv, dorsaler Magenraum schmal, SI reduziert.

Weitere gute Synapomorphien sind nicht bekannt. Bei den urtümlicheren Hyssuridae besteht das Pleon noch aus gegeneinander beweglichen Segmenten (Abb. 70 C), die insgesamt immer länger als das längste Pereomer sind. Die Pleopoden sind alle gleichartig, beide Äste einander ähnlich, mit Schwimmborsten ausgerüstet, eine Atemkammer fehlt (Abb. 70 C). Die Pereopoden 1-3 haben bei fast allen Anthuridea einen kurzen, dreieckigen Carpus, Subchelen entstehen durch Einschlagen des Dactylus gegen den sehr breiten, mit kräftigen Muskeln ausgestatteten Propodus an den Pereopoden 1 oder 1-3. Stechende Mundwerkzeuge, Statozysten, operkulare erste Pleopodenpaare und verkürzte Pleomere sind Merkmale der höheren Anthuridea (Abb. 71) und damit nicht konstitutiv für die Unterordnung.

Die in der taxonomischen Literatur oft wiederkehrende Behauptung, das 6. Pleomer sei im Gegensatz zu den übrigen Isopoden nicht mit dem Pleotelson verwachsen, ist nicht richtig. Mit diesem Merkmal nehmen die Anthuridea keine Sonderstellung ein. Schon auf den Zeichnungen Langenbuchs (1928: Abb. 2) und der dazugehörigen Beschreibung der Pleotelsonanatomie (vgl. auch Abb. 13 in Wägele 1981a) wird deutlich, daß eine quer verlaufende Stufe zwischen dem ehemaligen 6. Pleomer und dem Telson existiert, aber keinerlei Gelenk ausgebildet ist; beide Teile sind fest miteinander verwachsen.

Unrichtig sind Angaben über die Unterordnung, die Schultz (1982) anführt: Die Maxillen 1 und 2 sollen gewöhnlich "einästig" sein (eine zweite Maxille gibt es nicht, die erste Maxille hat meist zwei Enditen), der Maxilliped soll manchmal fehlen (dies ist nie der Fall), und "some species have six pleonal segments", womit 6 freie Pleomere gemeint sind, die es nirgends bei den Isopoda gibt (s.o.).

Die Monophylie der 3 Familien der Anthuridea wurde durch Wägele (1981a) begründet. Im folgenden kann daher auf die Lebensweisen vorgegriffen werden.

9.2 Lebensweisen

Alle Anthuridea leben benthisch und werden nie in Planktonfängen gefunden. Sie können schwimmen, jedoch nur, um wenige Dezimeter zurückzulegen. Zwar sind für die meisten Arten die Habitate, die bevorzugt besiedelt werden, nicht bekannt, die bisherigen Beobachtungen im oberen Litoral des Mittelmeeres und des Roten Meeres (Wägele 1981a) lassen jedoch die Vermutung zu, daß Variationen der Schwanzfächerformen, Bein- und Körperlängen jeweils Anpassungen an bestimmte Substrate (Wurmrohren, Algen, Weichböden) darstellen.

9.2.1 Die Lebensweise der Hyssuridae

Von den mediterranen Hyssuridae besiedeln *Kupellonura serritelson* Wägele, 1981c und *Neohyssura spinicauda* (Menzies & Frankenberg, 1966) die ausgedehnten *Posidonia*-Wiesen sandiger Buchten, wo sie im Lückensystem des Rhizoms leben, welches einer großen Zahl von vagilen Invertebraten Versteckmöglichkeiten und Schutz vor dem Seegang bietet (Bauer 1929, Colman 1940). In tieferem Wasser kommen die Arten nur vereinzelt zwischen Schill und Felsaufwuchs vor.

Beobachtungen im Labor ergaben, daß die Tiere relativ langsam sind. Sie klettern auf und zwischen den Fasern des torfartigen Rhizompolsters, in Feinsand können sie sich auch eingraben. Der Schwanzfächer wird bei Störung gespreizt, wobei die Uropodenexopodite fast vertikal dorsad weisen, was im Lückensystem zu einer Deckung bei Angriffen auf das Körperende führt. Der Schwanzfächer hat auch eine Funktion beim Rückwärtsgraben: Der zusammengelegte Fächer wird in den Sand gestoßen, um durch Spreizen der Uropoden einen Gang zu schaffen. Die langen Borsten des Schwanzfächers dienen beim Laufen im Lückensystem als Tastorgane. Die relativ kleinen Pleopoden können zwar Schwimmschläge ausführen, erreicht werden damit jedoch nur kurze, ruckartig durchschwommene Bahnen.

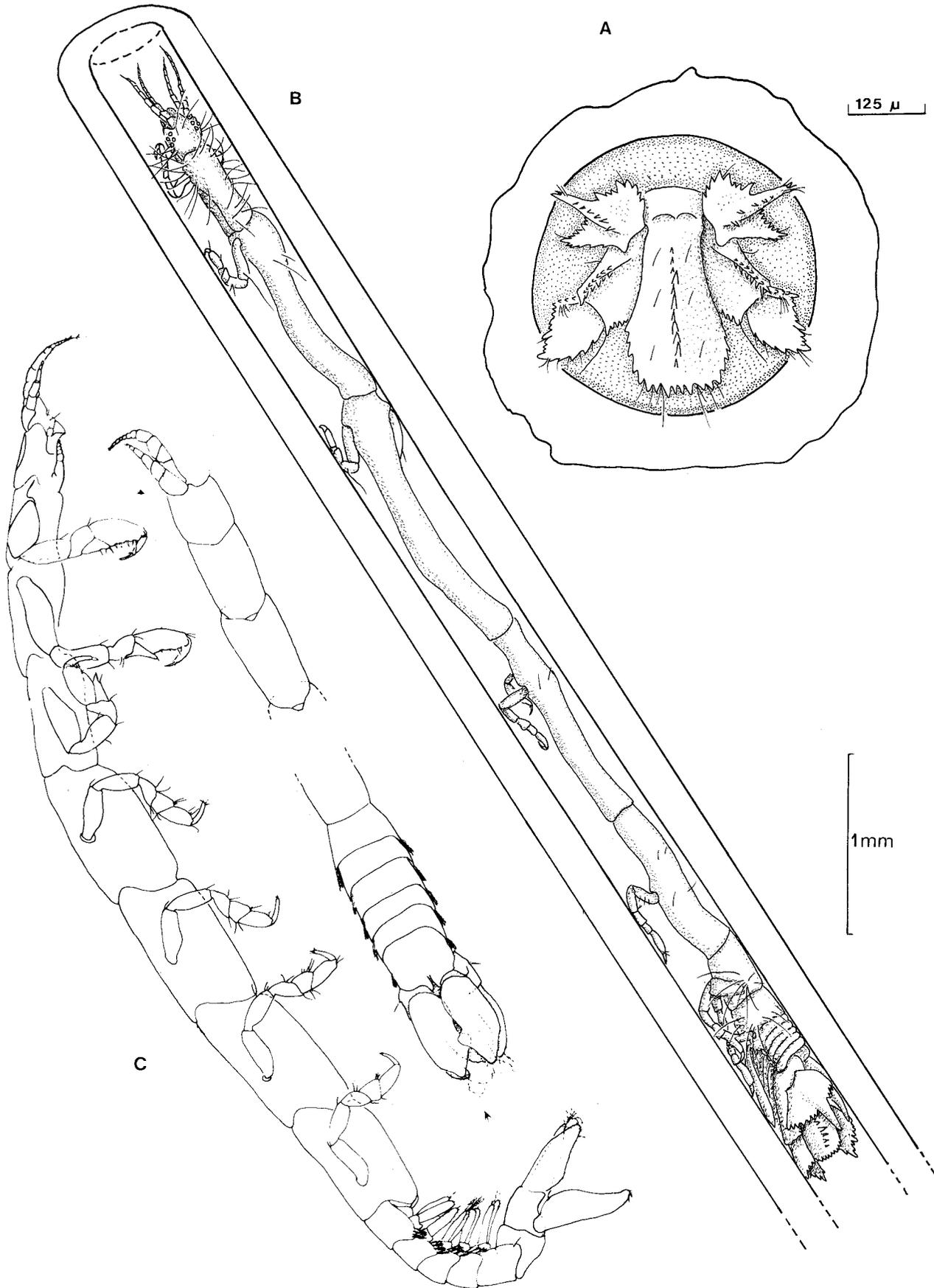
Obwohl Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme noch ausstehen, kann nicht angezweifelt werden, daß diese Tiere räuberisch leben. Die Mundwerkzeuge (vgl. Abb. 4 in Wägele 1981a) unterscheiden sich von denen omnivorer Isopoden wesentlich durch die für alle Anthuriden typischen Merkmale (Mx 2 reduziert, lateraler Endit der Mx 1 lang, distal kräftig bedornt, Md ohne lacinia und ohne Mahlflächen an der pars molaris). Die Entstehung von Spezialisten wie *Eisothistos* (s.u.) ist auch nur verständlich, wenn man annimmt, daß die Vorfahren von *Eisothistos* bereits Polychäten fressen konnten.

Xenanthura sinaica Wägele, 1981c wurde im detritusarmen Feinsand des Golfes von Aqaba/Elat in den pergamentartigen Röhren eines Polychäten entdeckt. *Xenanthura*-Arten haben einen kurzen Schwanzfächer, dessen Durchmesser etwa dem der Pereomere entspricht; die vorderen Pereopoden (1-3) tragen sehr kräftige, bedornte Subchelen. Es erscheint wahrscheinlich, daß *X. sinaica* sedentäre Polychäten in ihren Röhren überfällt, auf diese Weise Nahrung und zugleich Schutz findend. Für andere Arten dieser Gattung gibt es ähnliche Fundortangaben, die Morphologie ist wenig variabel, die an einer Art beobachtete Lebensweise ist daher sicherlich für die Mitglieder der Gattung charakteristisch.

Für die mediterranen *Eisothistos*-Arten beschrieb Wägele (1981a) die besonderen Anpassungen an das Leben in Serpulidenröhren (s. Abb. 70 A, B). Bemerkenswert ist dabei die Streckung der Weibchen bei der Eiablage um über 100% der ursprünglichen Länge, die ohne Häutung verläuft und in deren Folge das Tier eine dünne, wurmartige Körperform erhält (Abb. 70 A, B). Diese Weibchen haben keine Oostegite, da der durch Borsten des Vorder- und Hinterendes verschlossene Röhrenabschnitt den Brutraum ersetzt. Die *Eisothistos*-Arten haben frontad über den Cephalothorax hinausragende Mundwerkzeuge, die das Fressen eines vor der Assel in der Röhre liegenden Serpuliden ermöglichen. Eine weitere Besonderheit ist das operkulare erste Pleopodenpaar, das anders als bei den höheren Anthuridea nicht durch Vergrößerung des Exopoditen, sondern durch seitliche Verwachsung der Pleopodenäste entsteht (Wägele 1979c). Bei Männchen ist eigenartigerweise kein Operkulum vorhanden, vielleicht steht es im Dienste der Erzeugung eines Ventilationsstromes der in einer Röhre ruhenden Tiere; bei den Männchen, die sehr reduzierte Mundwerkzeuge besitzen (vgl. Abb. 1 in Wägele 1984b) und die folglich keine Nahrung aufnehmen können, ist das erste Pleopodenpaar normal zweiästig. Diese Stadien durchleben sicherlich keine Ruhephase in Serpulidenröhren. An dieser Stelle sei auch erwähnt, daß es Arten gibt, deren Männchen keine appendix masculina besitzen, das zweite Pleopodenpaar ist dann einästig (vgl. Wägele 1984b). Der Vorgang der Kopula ist unbekannt.

Die Hyssuriden haben im Vergleich zu ihrer Schwestergruppe (Anthuridae + Paranthuridae: s. Abb. 71) einen urtümlichen Pleon- und Schwanzfächerbau, die Familie hat jedoch auch sehr spezialisierte, aberrante Arten hervorgebracht. Die Lebensweise jener Arten, die morphologisch zwischen weniger spezialisierten Gattungen und *Eisothistos* vermitteln (*Rhiganthura* Kensley, 1978a, *Heptanthura* Kensley, 1978a, *Stellanthura* Wägele, 1979d), ist unbekannt.

Abb. 70. Morphologie von Arten der Familie Hyssuridae. A, B: *Eisothistos macrurus* Wägele (n. Wägele 1981a); A: Schwanzfächer als Operkulum im Eingang einer Serpulidenröhre; B: Gestrecktes Weibchen nach der Eiablage, zur Demonstration in einem Glasröhrchen. C: *Kupellonura proberti* Wägele, eine weniger abgeleitete Art, in Seitenansicht, Vorder- und Hinterkörper in Dorsalansicht (n. Wägele 1985a).



9.2.2 Die Lebensweise der Anthuridae

Lebendbeobachtungen gibt es kaum, am besten untersucht ist *Cyathura carinata* (Kröyer, 1847) (s. Wägele 1979a, 1981a, 1982a). Diese Art lebt in brackigen Ästuarien und gräbt dort in den oberen 5 cm des Sediments der Uferzone. Zum Graben werden die Antennen und vor allem die vorderen Pereopoden eingesetzt, das Rückwärtsgraben erfolgt wie bei den Hyssuriden (s.o.; vgl. Abb. 3 in Wägele 1981a). Augen sind zwar sehr reduziert, jedoch noch lichtempfindlich. Zur Orientierung im Sediment kann das Statozystenpaar des Pleotelsons Informationen liefern (Langenbuch 1928). Ein Umdrehen in engen Röhren (Durchmesser: 2 mm) ist möglich, dabei laufen die ventrad eingekrümmten Tiere am eigenen Körper zurück. Die Atemkammer, gebildet aus den seitlich herabgezogenen Pleonepimeren und dem ventralseits konkaven Pleotelson, ermöglicht dank des Schutzes der Pleopoden 2-5 durch die operkulaten ersten Pleopoden auch im Sediment eine Ventilation (vgl. Abb. 1 in Wägele 1982a). Im freien Wasser können die Tiere wenige Dezimeter schwimmend zurücklegen, wobei der Körper mit ventrad gekrümmtem Hinterkörper und aufgerichtetem Vorderkörper S-förmig gebogen ist. Anders als die meisten anderen Isopoden schwimmen die Anthuridea mit dem Rücken nach oben. Die einmal eingeschlagene Richtung wird nicht gezielt verändert, die Uropoden des umgebildeten Schwanzfächers werden nicht zum Steuern eingesetzt.

Als Nahrung bevorzugt *Cyathura carinata* den Polychäten *Nereis diversicolor*. Diese Beute muß überrascht werden, schnell flüchtende Tiere können nicht verfolgt werden. Der Wurm wird mit den subchelaten ersten Pereopoden festgehalten, manchmal zusätzlich zwischen die Antennenpaare geklemmt, und dann gegen die Mundwerkzeuge gepreßt. Wenn große Polychäten sich im Sediment winden, gelingt es ihnen meist nicht, die *Cyathura* abzustreifen. Als Nahrung dienen weiterhin *Pygospio elegans* und Turbellarien, im Labor wurde auch Kannibalismus beobachtet. Nach einer guten Mahlzeit können die Tiere mehrere (mindestens 6) Wochen lang hungern. Die zunächst in den Darm aufgenommene Nahrung wird über den Filtermagen in die Mitteldarmdrüsen überführt und dort gespeichert und verdaut.

Die Funktion der Mundwerkzeuge (Abb. 72 A) wird von Wägele (1981a) beschrieben. Nahrung kann durch alternierende Bewegungen von Mandibeln und ersten Maxillen (s. Abb. 72) in die Mundöffnung gezogen und durch die Schneidkanten der Mandibelenditen, die scherenartig wirken, abgetrennt werden. Die (1.) Maxillen können das Integument der Beute anstechen und an den Wirkungsbereich der Mandibeln heranziehen. Die Aufnahme von Körperflüssigkeiten aus der erzeugten Wunde und herausgelöster Gewebebrocken erfolgt überwiegend durch den Sog, der durch Oesophagusperistaltik und Magenpumpe erzeugt wird. Zerkaut wird die Nahrung nicht, die aufgenommenen Partikel müssen im Magen und im Speicherdarm enzymatisch zersetzt werden, ehe sie über die Magenfilter in die Mitteldarmdrüsen gelangen.

Von *Cyathura carinata* ist auch der Lebenszyklus bekannt (Wägele 1979a). Im Nordostseekanal schlüpfen die ca. 2 mm langen Mancas im Sommer, wachsen bis zu Beginn des Winters auf ca. 5 mm Länge heran und überwintern eingegraben im Sediment. Mit dem Anstieg der Wassertemperatur im folgenden Frühjahr setzt sich das Wachstum fort, die meisten Tiere werden jedoch, mit Ausnahme einiger kleinen (6-8 mm langen) Tiere (darunter auch "Zwergmännchen"), nicht geschlechtsreif. Erst im zweiten Lebensjahr häuten sich fast alle Individuen einer Generation zu bruttragenden Weibchen, die bis Ende Juli ihre Jungen entlassen. Nach einer weiteren Überwinterung verwandeln sich die überlebenden Exemplare zu den großen Männchen, die die Populationen von *Cyathura carinata* charakterisieren. Dieser protogyne Hermaphroditismus äußert sich auch in Veränderungen der Gonadenstruktur, die Legrand & Juchault (1961a, 1970) untersuchten.

In ähnlicher Weise wurde kein anderer Anthuride untersucht. Verwandte von *C. carinata* (*C. polita*: s. Burbanck & Burbanck 1974) haben möglicherweise ähnliche Fortpflanzungszyklen, bei den subterranean (Untergattung *Stygocyathura*) oder rein marinen Arten der Gattung *Cyathura* gibt es keine Indizien für Protogynie.

Erwähnenswert ist noch die mediterran-atlantische Art *Anthura gracilis*, die der Unterordnung den Namen gab. Diese Tiere leben wie *Eisothistos* in Serpulidenröhren und besitzen einen besonders umfangreichen Schwanzfächer, der zum Verschluss der Röhren dient. Mundwerkzeuge und Körperform sind jedoch nicht wie bei *Eisothistos* spezialisiert, wahrscheinlich dienen die leeren Röhren ausschließlich als Versteck, die Nahrung muß anderweitig gesucht werden.

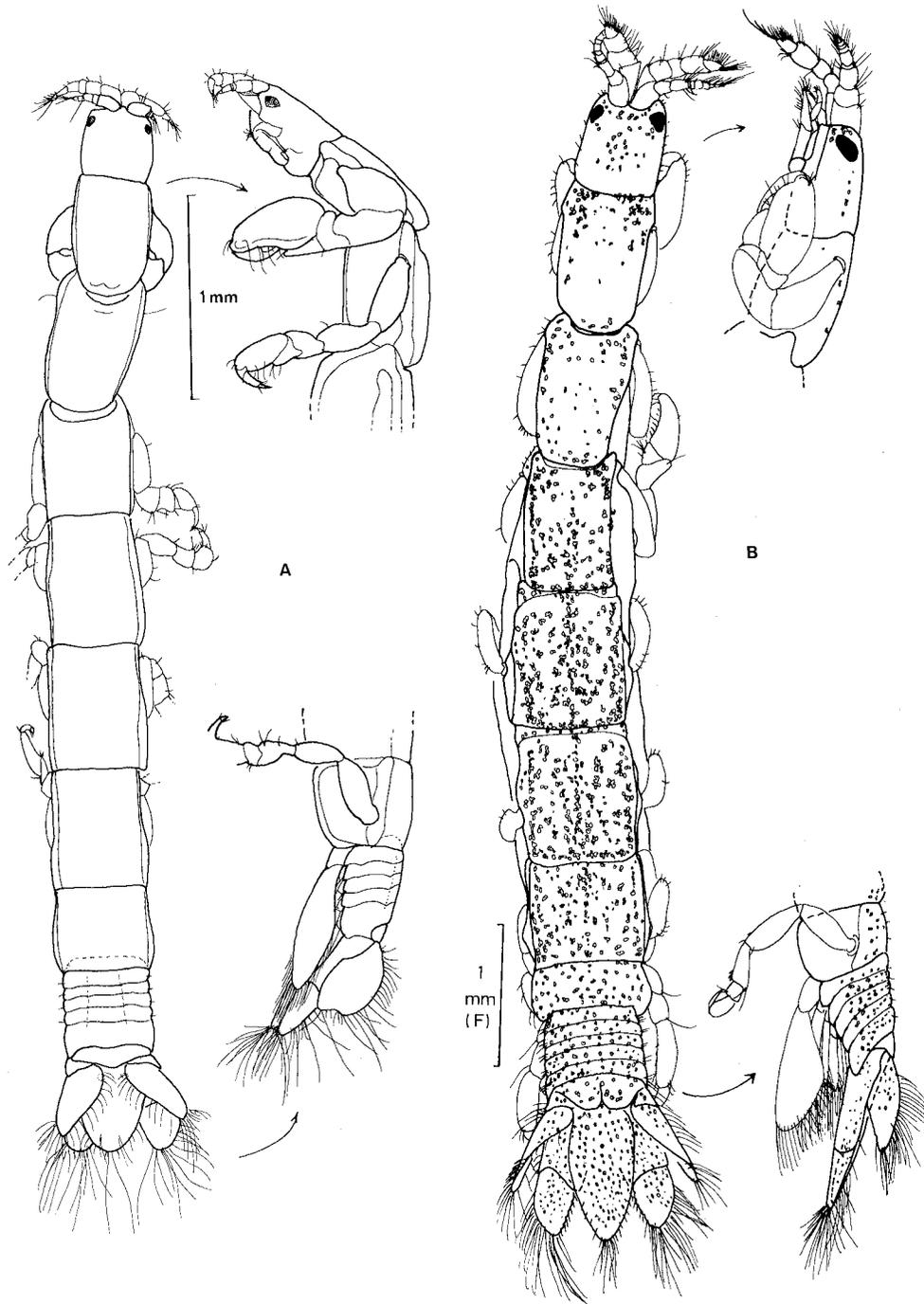


Abb. 71. Morphologie der Anthuridea; Dorsalansichten der Tiere sowie Seitenansichten von Vorder- und Hinterkörper. A: Familie Anthuridae: *Apanthura corsica* Amar (n. Wägele 1980). B: Familie Paranthuridae: *Paranthura nigropunctata* (Lucas)(n. Wägele 1982b).

9.2.3 Die Lebensweise der Paranthuridae

Die Paranthuriden sind von hypogäisch-limnischen oder brackigen Gewässern über das Litoral bis in die Tiefsee verbreitet, ihre Lebensweise ist jedoch weitgehend unbekannt. Die mediterranen Arten der Gattung *Paranthura* Bate & Westwood, 1865 klettern vor allem auf Algen und im Rhizom der *Posidonia oceanica* (Wägele 1981a), *Accalathura gigantissima* Kussakin, 1967 wurde kletternd auf antarktischen Cnidaria und Porifera gefunden (Wägele 1985c), Grabtätigkeit konnte nicht nachgewiesen werden. *Leptanthura* Sars, 1897, eine der Gattungen, die noch eine Statocyste besitzen, wurde bisher nur auf dem Schlick laufend gesehen (Sars 1897). Diese Beobachtungen stehen im Einklang mit der Ernährungsweise: Anders als die Anthuridae jagen die Paranthuridae nicht grabende Polychäten sondern vorwiegend kleine Peracariden (s. Abb. 72 D), die, zumindest im oberen Litoral der Meere, vor allem im Phytal und Epilithion zahlreich sind. Die Lebhaftigkeit der Tiere, das Vermögen, gut zu klettern und das mit der Reduktion des Statozystenpaares korrelierte Fehlen des Grabverhaltens sind ursächlich mit der Art der Ernährung und letztendlich mit der Evolution stechender Mundwerkzeuge (Abb. 72 B, C) verknüpft.

Für die urtümlicheren Gattungen, deren Mundwerkzeuge nicht zu spitzen Stiletten umgebildet sind, die also noch Übergangsmerkmale zu den Mandibel- und Maxillenformen der Anthuridae aufweisen, gibt es keine Lebendbeobachtungen, es sind nur die Fundortangaben bekannt.

Die Nahrungsaufnahme wurde bisher nur bei zwei *Paranthura*-Arten und bei *Accalathura gigantissima* untersucht (Wägele 1981a, 1985c). Diese Paranthuriden lauern regungslos auf andere kleine Arthropoden, fangen diese (vor allem Amphipoden) mit den subchelaten Pereopoden 1-3, durchstechen mit den Maxillen die Kutikula und stoßen den Mundwerkzeugkegel in die Verletzung (s. Abb. 72). Die spitzen Mandibeln halten die Öffnung auseinander, die Maxillen stoßen wiederholt in das Gewebe des Opfers. Die Nahrungsaufnahme erfolgt ausschließlich über den durch Ösophagusperistaltik und Pumpfähigkeit des Magens erzeugten Unterdruck, aufgenommen werden Körperflüssigkeiten sowie abgelöste Gewebebrocken. Obwohl denkbar ist, daß aus den Mitteldarmdrüsen stammende Enzyme in die Opfer gespritzt werden, so wurde ein solcher Vorgang jedoch bisher nicht nachgewiesen. Durch Gifte hervorgerufene Lähmungen des Opfers sind nicht zu beobachten.

Bei den mediterranen *Paranthura*-Arten kommen neben Amphipoden, darunter auch Caprelliden und röhrenbewohnende Corophiiden, auch andere Isopoden, die Anthuridae inbegriffen (z.B. *Apanthura*-Arten), sowie Tanaidaceen, Pantopoden und Chironomidenlarven als Beute in Betracht. Die Beute wird erst nach Berührung mit den Antennen erkannt und angegriffen. Da der Bau der Mundwerkzeuge bei allen höheren Paranthuridae, einschließlich der hypogäischen Arten der Gattungen *Curassanthura* Kensley, 1981 und *Cruregens* Chilton, 1881 sowie der Tiefseegattungen (z.B. *Leptanthura* Sars, 1897, *Pseudanthura* Richardson, 1911), sehr ähnlich ist, muß angenommen werden, daß diese Arten sich ebenfalls durch Anstechen und Aussaugen kleiner Arthropoden ernähren.

Zur Reproduktionsbiologie gibt es keine Untersuchungen.

9.3 Die Merkmale der Familien

Nach Wägele (1981a) können in der Evolution der Anthuridea 2 wesentliche Entwicklungsschritte erkannt werden, die für das System von Bedeutung sind:

In einem ersten, sehr komplexen Schritt wird der Hinterkörper umgebaut: Das Pleon verkürzt sich, eine Atemkammer, die ventral durch operkulare erste Pleopoden abgeschlossen ist, entsteht. Durch Verlängerung der Uropodensymphoditen und Entwicklung von Statozysten im Pleotelson entstehen weitere, für das Graben in Weichböden besonders geeignete Strukturen. Tiere mit dieser Morphologie nannte Wägele (1981a) die "höheren Anthuridea", deren Schwestergruppe die Hyssuridae sind. Die Entstehung der Statozysten ist möglicherweise ursächlich mit der Entwicklung eines Apodem an einem Ast des Telsonflexors (Muskel III des Pleotelsons nach Wägele 1981a) verknüpft; mechanosensorische Borsten, die durch den Prozess der Einfaltung der Kutikula in das Apodem gerieten, wurden auf diese Weise zu Schwererezeptoren, die einen Statolithen

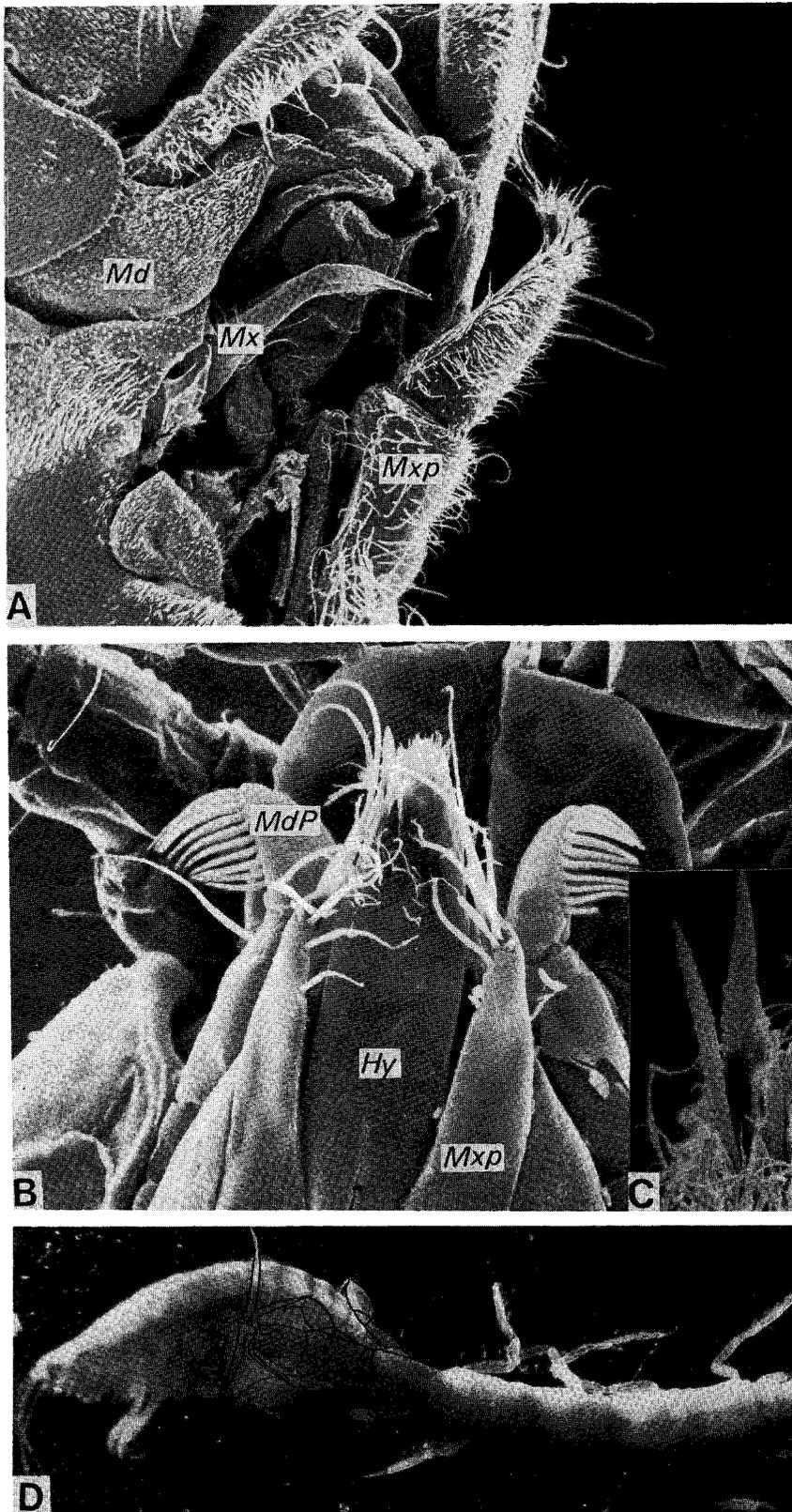


Abb. 72. Mundwerkzeuge und Ernährung der Anthuridea. A: Mundwerkzeuge von *Cyathura carinata* Kröyer in ventrolateraler Ansicht (rechte Körperseite), rechter Maxilliped entfernt. B: Spitze des Stechkegels von *Paranthura costana* Bate & Westwood in Ventralansicht. C: Wie E), jedoch mit herausragenden 1. Maxillen. D: *Accalathura gigantissima* Kussakin beim Aussaugen eines antarktischen Amphipoden.

tragen. Die Ultrastruktur dieses Organs ist leider noch unbekannt. Die Entstehung von Statozysten ist sicherlich ein evolutiver Vorgang, der nicht mehrfach parallel in identischer Weise stattfinden kann. Trotz gegenteiliger Behauptungen (George & Negoescu 1982) sind Statozysten bei den Hyssuridae bisher nie nachgewiesen oder abgebildet worden. Wie bei den Paranthuridae werden offenbar bei oberflächlicher Betrachtung die Insertionsstellen der Telsonflexoren als Statozystenpaar im Pleotelson eingezeichnet. Übergänge zwischen Hyssuridae und den "höheren Anthuridea" sind bisher nicht gefunden worden.

Der zweite Schritt dagegen ist durch rezente Arten gut belegt: Die Entstehung der stechend-saugenden "höheren Paranthuriden" mit stilettartigen Mundwerkzeugen. Um die Monophylie der Paranthuridae Menzies & Glynn, 1968 zu wahren inkorporierte Wägele (1981a) die urtümlicheren Übergangsformen (s.u.) in dieses Taxon. Dadurch ist natürlich das Merkmal "Mundwerkzeuge stechend-saugend" für diese Familie nicht mehr konstitutiv. Die folgenden Familiendiagnosen sind Wägele (1981a) entnommen.

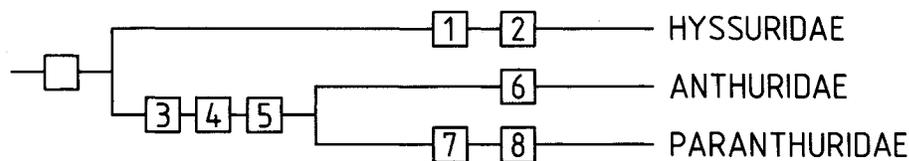


Abb. 73. Dendrogramm der Familien der Anthuridea. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Unterordnung.

- 1: Adulti verzweigt, Körper sehr schlank [nicht verzweigt]
- 2: Mundwerkzeuge beim reifen Männchen atrophiert
[Mundwerkzeuge nicht atrophiert]
- 3: Pleotelson mit 2 Statozysten [Statozysten fehlen]
- 4: Pleon mit Atemkammer, Pleopod 1 operkulat
[alle Pleopoden gleichartig, Atemkammer fehlend]
- 5: Palpus des Maxillipeden verbreitert (nur 3-3.5 mal länger als breit) [Palpus nicht verbreitert]
- 6: Zusammengesetzte Dornen an Carpus und Propodus der Pereopoden 1-7 bis auf je maximal 2 reduziert
[mehr als 2 zusammengesetzte Dornen an Carpus und Propodus]
- 7: Statozystenpaar zu unpaarer Statozyste verschmolzen [2 Statozysten vorhanden]
- 8: Pereopoden 1-7 mit dichten Reihen zusammengesetzter Dornen an der dem Boden zugewandter Kante [Dornen vereinzelt vorhanden]

9.3.1 Merkmale der Familie Hyssuridae

Folgende Synapomorphien unterscheiden die Hyssuridae Wägele, 1981 von den übrigen Anthuridea:

Die Geschlechtsreife tritt bei einer Körperlänge von 3-5 mm ein, die Tiere werden nur halb so lang wie der Durchschnitt der übrigen Anthuridea (Abb. 73: Merkmal 1). Sie sind zudem überaus schlank, im Durchschnitt ca. 15 mal länger als die größte Breite. Bei geschlechtsreifen Männchen sind die Mundwerkzeuge atrophiert (M. 2).

Viele urtümliche Merkmale (Symplesiomorphien) fehlen den übrigen Anthuridea: Das Pleon ist relativ lang, als Folge der Streckung des gesamten Körpers, also auch des weitgehend homonom segmentierten Pleons. Dem Pleotelson fehlen (wahrscheinlich primär) die Statozysten. Die erste Maxille ist relativ kurz und breit.

Eine Anzahl weiterer Plesiomorphien gibt es sowohl bei den Hyssuridae als auch bei einzelnen Gattungen der anderen Familien: Pleomere nicht verwachsen, Schwanzfächer mit langen Uropodenästen (Sympodite jedoch kurz), Carpus von P 4-7 lang und zylindrisch.

Alle anderen Gattungen, die nicht zu den Hyssuriden gehören, weisen folgende Synapomorphien auf: Pleotelson ursprünglich mit 2 Statozysten (M. 3 im Dendrogramm Abb. 73)). Pleon kurz, mit ventraler Atemkammer und operkulatem ersten Pleopodenpaar (M. 4).

9.3.2 Merkmale der Familie Anthuridae

Alle Gattungen dieser Familie haben 2 Statozysten im Pleotelson (s.o., M. 3). Sie unterscheiden sich von den Paranthuridae durch folgende Synapomorphien:

Zusammengesetzte Dornen an P 1-7 bis auf je maximal 2 Dornen an Carpus und Propodus reduziert (M. 5 in Abb. 73).

Weitere Synapomorphien sind nicht bekannt. Zwei zusammengesetzte Dornen an Carpus und Propodus gibt es noch in der *Quantanthura*-Gruppe (s. Dendrogramm Abb. 75, Gruppe A), die übrigen Anthuridae haben nur noch einen distal inserierenden Dorn. Auch bei urtümlichen Paranthuriden wird die Zahl der Dornen reduziert, es sind jedoch innerhalb der Gattungen immer Arten mit mehr als 2 Dornen an Carpus oder Propodus zu finden.

Ein weiteres Indiz für die Monophylie der Anthuridae ist die Häufung von apomorphen Merkmalen, die sonst nirgendwo in der Unterordnung anzutreffen sind: Die Pleomere verwachsen meist dorsal und das Pleon wird sehr kurz (nicht länger als breit); nur das erste Pereopodenpaar kann subchelat sein, die Propoduskante hat in verschiedensten Gattungen einen medialen Vorsprung. Anders als bei den anderen Familien sind die Pereopoden 2 und 3 nicht subchelat. Möglicherweise ist die Reduktion der Subchelen an P 2 und 3 eine weitere Synapomorphie dieser Familie. Der Palpus des Maxillipeden hat die Tendenz, sich zu einem breiten, eingliedrigem Operkulum der Mundwerkzeuge zu entwickeln. An der Basis der Paranthuridae ist der Maxilliped ähnlich wie bei den urtümlicheren Anthuridae geformt, es besteht jedoch die Tendenz zur Verlängerung des Basipoditen. Da die Paranthuridae Vorfahren mit einem Statozystenpaar im Pleotelson hatten, könnten urtümliche Anthuridae des derzeitigen Systems von der Stammlinie der Paranthuridae abstammen; die Begründung der Monophylie der Anthuridae ist nicht ausreichend, um diese Möglichkeit auszuschließen (womit das Taxon nicht mehr monophyletisch wäre).

9.3.3 Die Familie Paranthuridae

Folgende Synapomorphien kennzeichnen die Familie:

Pleotelson ursprünglich mit einer einzigen, oft fehlenden Statozyste (M. 7 in Abb. 73). Pereopoden 1-7 mit dichtem, einreihigem Besatz von zusammengesetzten Dornen (M. 8).

Merkmal 8 fehlt einigen Arten. Die weite Verbreitung spricht jedoch dafür, daß es in der Familie bereits in der Basisgruppe vorhanden war. Folgende Tendenzen sind für die Gattungen der Paranthuriden charakteristisch: Die Mandibel verliert die pars molaris. Der Endit des Maxillipeden ist im Vergleich mit anderen Anthuridea auffallend gut ausgebildet, ursprünglich lang und flach, bei den höher entwickelten Gattungen spießförmig, sekundär reduziert. Die Pereopoden 1-3 sind meist subchelat und von gleicher Gestalt. Das Pleon ist fast immer deutlich gegliedert (Ausnahmen: *Calathura*, *Pseudanthura*), das Pleotelson selten auffällig geformt (Ausnahme: Arten mit verbreitertem Pleotelson aus der Gattung *Paranthura*).

9.4 Dendrogramme der Gattungen

Nach wie vor gilt, daß die Dendrogramme einen Versuch vorstellen, die Gattungen der Anthuridea mit Hilfe der bekannten Merkmale derart zu gruppieren, daß die Wahrscheinlichkeit, reale Schwestergruppenverhältnisse zu erhalten, am größten ist (Wägele 1981a). Problematisch ist für viele Gattungen die mindere Qualität der bisherigen taxonomischen Arbeiten, die hohe Zahl unvollständiger Beschreibungen, Mangel an Information über die Pleotelsonanatomie. Angaben zur Zusammensetzung der Gattungen und zu Synonymien finden sich in der "Weltliste der Anthuridea" (Negoescu & Wägele, 1984). Das bisherige System bewährte sich bislang: Neue Gattungen sind widerspruchsfrei einzuordnen, Nachbeschreibungen erlauben Präzisierungen. Im folgenden werden die bereits veröffentlichten Dendrogramme ohne Diskussion der phylogenetischen Bedeutung der Merkmale (s. dazu Wägele 1981a: 60 ff.) in überarbeiteter Fassung vorgestellt.

9.4.1 Die Gattungen der Familie Hyssuridae

Seit 1981 sind folgende Änderungen eingetreten: Kensley (1982a) beschrieb die Gattung *Belizanthura*, die jedoch identisch ist mit *Kupellonura* Barnard, 1925 (s. Negoescu & Wägele, 1984). Eine Nachbeschreibung von *Kensleyanthura* Wägele, 1981a durch Kensley (1982b) führte zur Synonymisierung dieser Gattung mit *Kupellonura*. Interessant ist die neue Gattung *Chalixanthura* Kensley, 1984, die zu der zu *Eisothistos* führenden Entwicklungslinie gehört.

Die Gattungsgruppen und ihre Merkmale entsprechen denen von Wägele (1981a), wo die Einteilung begründet wird. Abb. 74 zeigt das überarbeitete Dendrogramm. Zur Stellung von *Chalixanthura* gibt Kensley (1984) richtig an, daß es sich um einen Hyssuriden handelt, der jedoch unverständlicherweise mit *Coralanthura* Poore & Kensley, 1981 und *Panathura* Barnard, 1925 verglichen wird, beides Gattungen der urtümlicheren Paranthuridae. *Chalixanthura* soll sich durch den Besitz von 7 Gliedern des Maxillipeden (also Coxa, Basis und 5 Palpusgliedern) auszeichnen. Diese Gliederzahl trifft man jedoch auch bei den meisten anderen Hyssuridae. *Chalixanthura* hat denselben Schwanzfächertyp (Merkmal 16) wie die Gattungen der Gruppe F + G, jedoch kürzere Uropodensympoditen und einen Exopoditen ohne caudad gerichteten Fortsatz, beides apomorphe Merkmale der Gruppe F + G (Merkmal 21). Die Zugehörigkeit zur Gattungsgruppe E ist durch den bei Hyssuriden einmaligen Sexualdimorphismus des Pleons (Merkmal 17) und die Vergrößerung **beider** Äste von Pleopod 1 (Merkmal 18; bei den "höheren Anthuridea" wird nur der Exopodit zum Operkulum vergrößert) eindeutig erkennbar.

Die neue Gattung *Licranthura* Kensley & Schotte, 1987 gehört zur Familie Hyssuridae, nicht zu den Anthuridae, wie von den Autoren (Kensley & Schotte 1987) angegeben. Die Gattung ist ein Mitglied der Gruppe F der Hyssuridae (Abb. 74), ähnelt *Stellanthura*, hat jedoch längere zweite Antennen, fünf Palpusglieder am Maxillipeden (anstatt 4) und als Autapomorphie einen frontad gerichteten Fortsatz am dritten Grundglied der zweiten Antenne.

Zur biologischen Evolution der Familie vgl. Wägele 1981a.

9.4.2 Die Gattungen der Familie Anthuridae

Nach 1981 sind viele Arten neu oder erneut beschrieben worden, wodurch jetzt einige Gattungen genauer definiert werden können. Dies betrifft vor allem *Apanthura* Stebbing, 1900, *Haliophasma* Haswell, 1881, *Malacanthura* Barnard, 1925, *Mesanthura* Barnard, 1914, *Pendanthura* Menzies & Glynn, 1968 und *Quantanthura* Menzies & George, 1972 (Kensley 1982b, 1984, Poore & Lew Ton 1985, 1986a, b). Es ist trotzdem noch keine übersichtliche Revision möglich, die Gattungen "*Haliophasma*", "*Malacanthura*" und besonders "*Apanthura*" sind zweifellos keine monophyletische Einheiten. Eine weitere Aufteilung dieser "Gattungen" in monophyletische Artgruppen ist jedoch mangels Daten derzeit nicht möglich.

Seit 1981 sind folgende Gattungen bekannt geworden: *Apanthuropsis* Poore & Lew Ton, 1985, *Arabanthura* Kensley & Reid, 1984, *Cetanthura* Kensley, 1982c, *Monodanthura* Wägele & Platvoet, 1982, *Sauranthura* Poore & Kensley, 1981.

Von diesen muß *Arabanthura* mit *Caenanthura* Kensley, 1978 **synonymisiert** werden, da beide durch folgende übereinstimmende, apomorphen Merkmale gekennzeichnet sind: Mandibel mit sehr kleiner, stumpfer pars molaris, lamina dentata nicht gesägt, Mandibelpalpus ohne drittes Glied, zweites Glied sehr kurz oder fehlend; Maxilliped mit nur zwei Palpusgliedern, ohne Endit, erstes Palpusglied länger als Basipodit, mit frontad etwas vorragender Medialkante, distal 2 lange Borsten, letztes Glied sehr kurz; P 1 mit proximal konvexem Propodusinnenrand, der einen auffallend langen Dorn trägt.

Nicht aufgeführt sind im Dendrogramm (Abb. 75) *Edanthura* Boone, 1923, ein nomen nudum, und *Silophasma* Schultz, 1977, ein jüngeres Synonym von *Haliophasma* Haswell, 1881.

Die Gattung *Malacanthura* Barnard, 1925 ist nach der Revision Kensleys (1982b) zu einem Sammeltopf für sehr unterschiedliche Arten geworden, die die Zahl der Palpusglieder des Maxillipeden und verwachsene Pleomere als Gemeinsamkeiten aufweisen, dazu an den Pereopoden 4-7 einen in Seitenansicht rechteckigen,

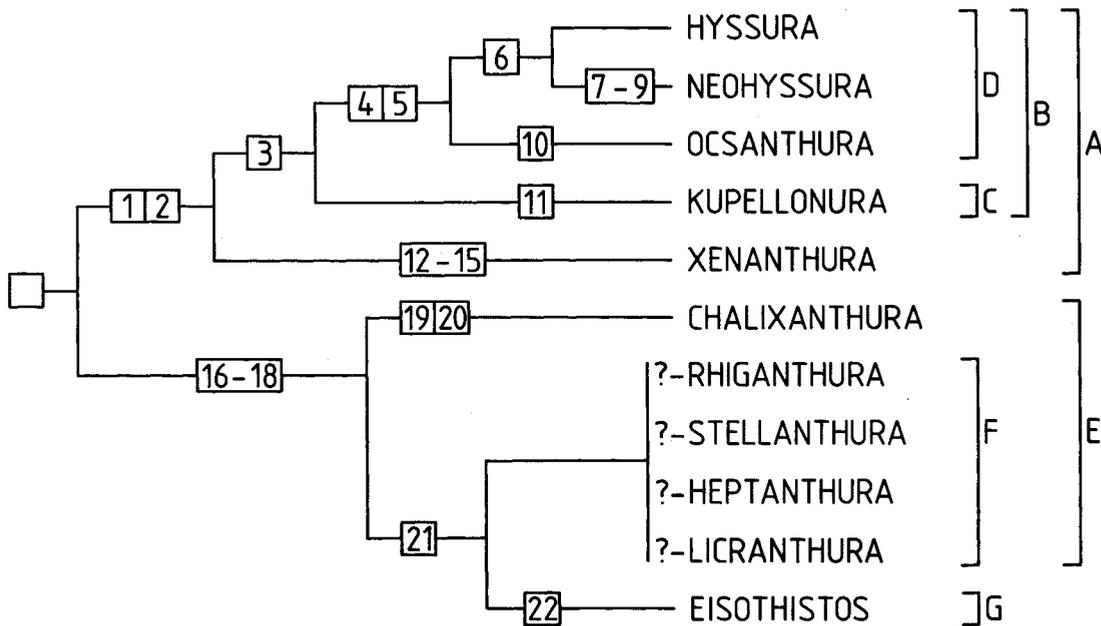


Abb. 74. Gattungen der *Hyssuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: Pereopoden 2 und 3 subchelate, Carpus von Pereopod 2 distal spitz ventrad vorragend [nur Pereopod 1 subchelate]
- 2: Letztes Glied der 1. Antenne mit 1 einzigen Aesthetasken [letztes Glied ohne Aesthetasken, mit kurzen Borsten und 1 Skolopodialborste]
- 3: 1. Antenne mit 4 Geißelgliedern, am 2. und 4. Glied je nur 1 Aesthetask [mehr als 4 Geißelgliedern, mehr als 2 Aesthetasken]
- 4: Mandibel mit spitzer pars molaris, lamina dentata ohne Zähnnchen [lamina dentata mit Zähnnchen, pars molaris klein, stumpf]
- 5: Propodus des 2. Pereopoden im Vergleich mit dem 1. Pereopoden vergrößert [Propodus nicht größer als beim 1. Pereopoden]
- 6: Pleotelson lang, schmal, spitz zulaufend [Pleotelson nicht verlängert, apikal gerundet]
- 7: Schwanzfächer mit langen Randdornen [Randdornen fehlen]
- 8: Maxilliped ohne Enditen [Endit vorhanden]
- 9: 1. Antenne mit insgesamt nur 1 Aesthetasken (am letzten Glied) [siehe M. 2]
- 10: Propodus des 3. Pereopoden sekundär schlank [3. Pereopod subchelate]
- 11: Pleotelson zungenförmig, in der Mitte am breitesten, basal verengt, apikal in einer kurzen abgerundeten Spitze endend, welche die distalen Borstenpaare trägt [Pleotelson distal ganzrandig, abgerundet]
- 12: 1. Glied der Geißel der 1. Antenne verlängert, länger als folgende Glieder [1. Glied kürzer als folgende Geißelglieder]
- 13: Schwanzfächer verkürzt, Pleotelson sehr kurz, Uropodensympodit und – endopodit verwachsen [Schwanzfächer nicht verkürzt]
- 14: Mundwerkzeuge vereinfacht: Glieder des Palpus des Maxillipeden verwachsen, Basipodite der Maxillipeden basal verschmolzen, Mandibelpalpus eingliedrig oder reduziert [Palpus des Maxillipeden mit 5 freien Gliedern, Basipodite nicht verwachsen, Mandibelpalpus dreigliedrig]
- 15: Pereopoden 4-7 mit kurzen, kräftigen Propodi [Propodi lang zylindrisch]
- 16: Schwanzfächer marginal grob gesägt [Schwanzfächer mit glatten, gekerbten Rändern]
- 17: Pleon sexualdimorph, beim Weibchen verkürzt [Pleon nicht sexualdimorph]
- 18: Beide Rami des 1. Pleopoden vergrößert [alle Pleopoden gleichartig]
- 19: Pleomer 5 des Weibchens länger als Pleomere 1 + 2 zusammen, Abschnitt des 6. Pleomers am Pleotelson etwa doppelt so lang wie das 5. Pleomer [alle Pleomere etwa gleich lang]
- 20: Lateraler Endit der 1. Maxille mit nur 3 Zähnen [Endit mit ca. 7 Zähnen]
- 21: Uropodenexopodit mit caudad gerichtetem Fortsatz, Sympodit verlängert, mindestens so lang wie Endopodit [Sympodit nicht verlängert, Fortsatz des Exopoditen fehlend]
- 22: Anpassungen an das Leben in Serpulidenröhren: Weibchen nach Eiablage extrem verlängert, wurmförmig; Mundwerkzeuge frontad über den Cephalothorax ragend, Maxilliped verschmälert und atrophiert; Endit der Mandibel ohne pars molaris, lamina dentata und Palpus reduziert; Propodus der Pereopoden 1-3 schlank, außer beim Männchen 1. Pleopod stets operkular, mit verwachsenen Rami; Oostegite beim Weibchen fehlend, Schwanzfächer sehr breit, als Verschluss für Serpulidenröhren dienend. [Anpassungen fehlen]

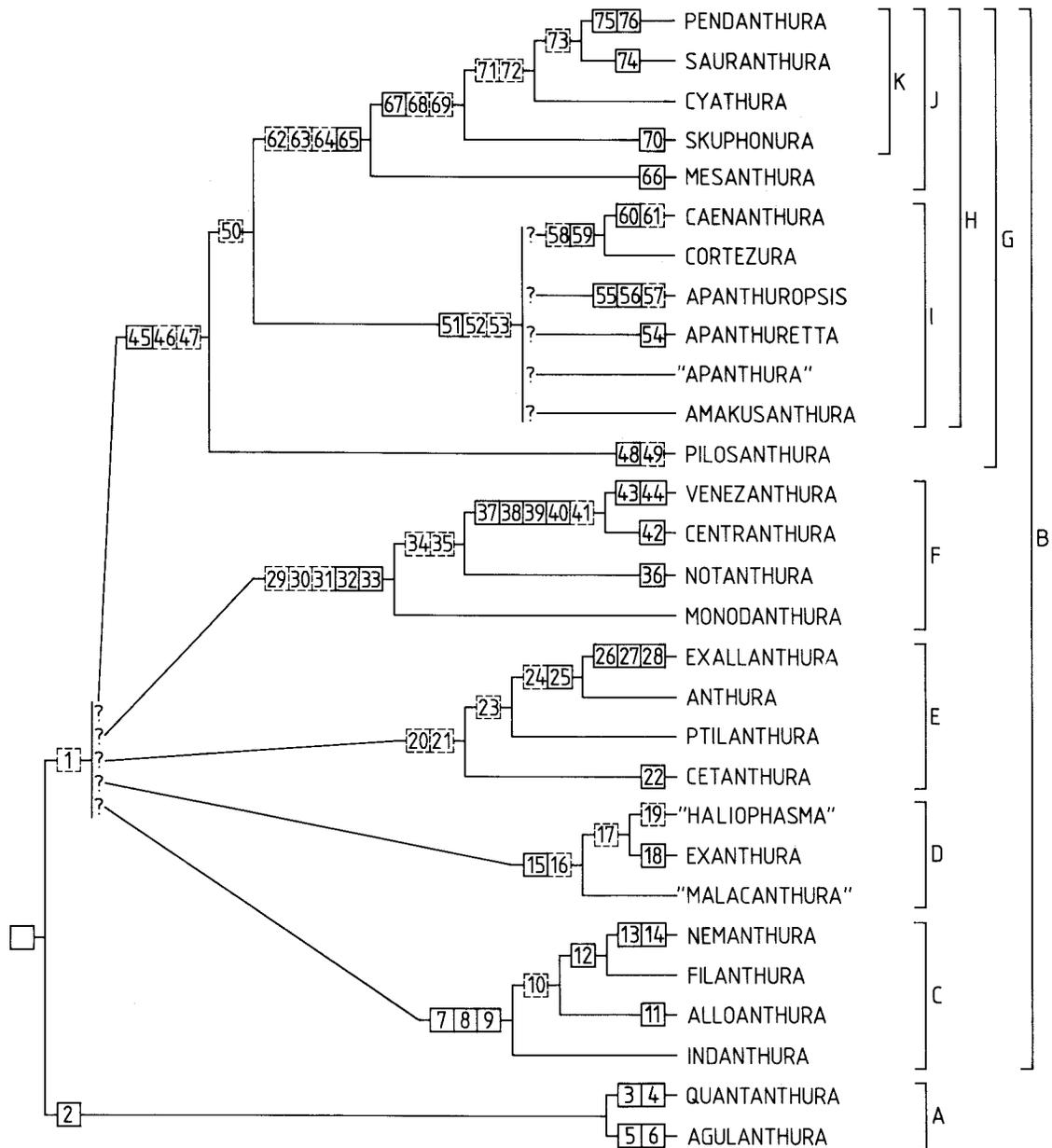


Abb. 75. Die Gattungen der *Anthuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: (Maxilliped mit maximal 3 Palpusgliedern, Endit ursprünglich vorhanden) [mehr als 3 Palpusglieder]
- 2: Carpus von Pereopod 4-7 rechteckig, breiter als Propodus, mit 1 basalen und 1 distalen zusammengesetzten Dorn an ventraler Kante [Carpus trapezförmig, Dornen auch in der Mitte der ventralen Kante]
- 3: Grundglieder der 1. Antenne mit einer Reihe langer Borsten besetzt [lange Borsten fehlen]
- 4: Carpus von Pereopod 4-7 neben distalem zusammengesetztem Dorn mit zusätzlichen, gefiederten Dornen [gefiederte Dornen fehlen]
- 5: Palpus des Maxillipeden mit nur 3 Gliedern [mehr als 3 Palpusglieder]
- 6: Geißel der 1. Antenne verkürzt, mit nur 3 Gliedern [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 7: Maxilliped ohne Endit; letztes Palpusglied verbreitert, so breit wie vorhergehendes Glied, mit dorsad gebogenem apikalem Rand [3. Palpusglied nicht verbreitert, nicht dorsad gebogen; Endit vorhanden]
- 8: Uropoden mit kurzem, medial zu einem Zipfel ausgezogenem Endopoditen [Zipfel fehlt]
- 9: Beide Geschlechter mit sehr langgestrecktem Körper, schlank (ca. 16 mal länger als breit) [Körper nicht gestreckt]
- 10: (Uropoden deutlich kürzer als Pleotelson) [Uropoden Pleotelsonapex erreichend]

- 11: Uropodenexopodit sehr klein, wenig größer als Endopodit
[Exopodit nicht verkleinert]
- 12: Pleomere schmal, verlängert, verwachsen (Pleon ca. 1,5 bis 2 mal länger als breit) [Pleomere nicht verwachsen, nicht verlängert]
- 13: Schaft der 1. Antenne des Männchens mit hakenartigem Auswuchs [Haken fehlt]
- 14: Propodus des 1. Pereopoden so lang wie erste Glieder (Basis bis Carpus) zusammen, Dactylusinnenseite mit kräftigen Zähnen
[Propodus nicht verlängert, Dactylus nicht gezähnt]
- 15: Pleotelson mit breitem, dorsalem Kiel, zu beiden Seiten ein weiteres Paar Längskiele (Kiele manchmal sekundär reduziert)
[Kiele fehlen]
- 16: (Pleomere kurz, verwachsen) [Pleomere nicht verwachsen]
- 17: (Maxilliped mit nur 2 Palpusgliedern, erstes Glied so lang wie oder länger als Basipodit) [Maxilliped mit 3 Palpusgliedern, 1. Glied kürzer als Basipodit]
- 18: 1. Grundglied der 1. Antenne mit hakenartigem Auswuchs
[Haken fehlt]
- 19: (1. Antenne mit maximal 4 Geißelgliedern und 3 Aesthetasken) [1. Antenne mit mehr als 3 Geißelgliedern, ab dem 2. Glied mit je 1 Aesthetasken, letztes Glied mit 1-2 Aesthetasken]
- 20: (Palpus des Maxillipeden breit, maximal zweigliedrig, distaler Rand nicht schmaler als übrige Breite des Maxillipeden und mit 4-5 Borsten) [Palpus fünfgliedrig, distal schmaler als basal]
- 21: (1. Antenne mit maximal 3 Geißelgliedern, letztes Glied mit 3 Aesthetasken (zugleich 2. Antenne mit nur 4 Geißelgliedern; Pleomere verwachsen)) [1. Antenne mit mehr als 3 Geißelgliedern, letztes Glied ursprünglich mit nur 1 Aesthetasken; 2. Antenne mit mehr als 4 Geißelgliedern; Pleomere nicht verwachsen]
- 22: Propodus des 1. Pereopoden sekundär schlank, Schneidkante konkav gekrümmt [Pereopod 1 propodosubchelat]
- 23: (Palpus des Maxillipeden eingliedrig) [Palpus zweigliedrig]
- 24: (Schwanzfächer verbreitert, Pleotelson distal breiter als proximal) [Schwanzfächer nicht verbreitert]
- 25: Lateraler Endit der 1. Maxille mit breitem, lateralem Zahn [lateraler Zahn nicht verbreitert]
- 26: Mandibelpalpus eingliedrig [Palpus dreigliedrig]
- 27: Caudaler Rand des Uropodenexopoditen konkav gekrümmt, mit einem lateralen Zipfel [Zipfel fehlt]
- 28: (Geißel der 2. Antenne rudimentär) [Geißel der 2. Antenne nicht reduziert]
- 29: (Geißel der 2. Antenne mit maximal 3 Gliedern) [Geißel vielgliedrig, mit mehr als 3 Gliedern]
- 30: 2. und 3. Grundglied der 1. Antenne mit je einer Reihe langer Borsten [Reihe langer Borsten an Grundgliedern fehlend]
- 31: (Pereopoden 4-7 mit marginalen Reihen langer Borsten, Pleomere verwachsen) [Reihen langer Borsten fehlend, Pleomere nicht verwachsen]
- 32: Endopodit des 1. Pleopoden mit distolateraler Einbuchtung, die in einen schmalen, gerundeten Apex übergeht
[Endopodit oval, ohne Einbuchtung]
- 33: Pars molaris eine schmale Spitze bildend [pars molaris stumpf]
- 34: (Letztes Glied des Maxillipeden sehr klein) [letztes Glied nicht verkleinert]
- 35: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 36: 1. und 2. Glied des Maxillipedenpalpus lateral miteinander verwachsen, medial ist noch 1 Naht sichtbar
[Glieder 1 und 2 nicht verwachsen]
- 37: Letztes Glied des Palpus des Maxillipeden im vorletzten Glied versenkt, Palpus undeutlich zweigliedrig, distal mit 4-5 Borsten in medialer Einbuchtung; Medialrand des Palpus mit einer Gruppe distaler und einer Gruppe proximaler Borsten
[Palpus mit 2 Gliedern, letztes kurzes Glied 5 Borsten tragend]
- 38: Geißel der 1. Antenne höchstens dreigliedrig, mit maximal 5 Aesthetasken [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 39: Geißel der 1. Antenne des Männchens kurz, nicht länger als 2 Grundglieder zusammen [Geißel nicht verkürzt]
- 40: Dactylus des 7. Pereopoden sehr kurz, kürzer als halbe Propoduslänge [Dactylus nicht verkürzt]
- 41: (2. Glied des Mandibelpalpus mit einer Reihe langer Borsten) [Borstenreihe fehlt]
- 42: An der Stelle der Verwachsung des 1. und 2. Palpusgliedes des Maxillipeden ist median eine Kerbe ausgebildet [Verwachsungsnah median bis zur Mitte des Palpus noch deutlich erkennbar]
- 43: Letztes Glied des Mandibelpalpus reduziert [letztes Glied nicht reduziert]
- 44: Propodus des 1. Pereopoden langgestreckt, frontaler Rand proximad verlängert und bis zum Ischium reichend
[Propodus nicht verlängert]
- 45: Pleotelsonform: dorsal glatt, oval, die meisten langen Borsten distal an Pleotelsonspitze inserierend [lange Borsten nicht auf Pleotelsonspitze konzentriert, marginale kürzere Borsten]
- 46: (Geißel der 1. Antenne kurz, maximal viergliedrig, distal mit nur 3 Aesthetasken (dabei 2. Glied der Geißel am längsten)) [Geißel mit mehr als 4 Gliedern, Aesthetasken nicht distal konzentriert, ab dem 2. Glied jedes Glied mit mindestens 1 Aesthetasken]
- 47: (Form des Uropodenendopoditen: länger als breit, lateraler Rand konvex, medialer Rand konkav gekrümmt, mindestens bis zur Pleotelsonspitze reichend)
[Endopodit länglich oval, Medialrand gerade, nicht konkav]
- 48: Körper und Extremitäten mit feinen Kutikulahaaren bedeckt ['Haare' fehlen]
- 49: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]

- 50: (1. Antenne mit nur 3 Geißelgliedern, 2. Antenne mit maximal 4-5 Geißelgliedern) [1. Antenne mit 4 Geißelgliedern (M. 46), 2. Antenne mit mehr als 5 Geißelgliedern]
- 51: Caudale Pleotelsonhälfte mit 1-3 Paaren langer Borsten auf Dorsalfäche [keine Muster aus langen Borstenpaaren vorhanden]
- 52: (Geißel der 2. Antenne rudimentär) [Geißel nicht reduziert]
- 53: (Carpus der Pereopoden 4-7 verkürzt, rechteckig)
[Carpus nicht verkürzt, zylindrisch]
- 54: Nur Pleomere 4 + 5 dorsomedian verwachsen [alle Pleomere frei]
- 55: Mandibeln asymmetrisch [Mandibeln symmetrisch]
- 56: Pereopoden 2 und 3 mit ovalem Propodus [Propodus länger, zylindrisch]
- 57: (Pleomere verwachsen) [Pleomere nicht verwachsen]
- 58: (Maxilliped ohne Endit, Palpus zweigliedrig) [Endit vorhanden, Palpus mit 3 Gliedern]
- 59: Palpus der Mandibel mit sehr kurzem oder fehlendem 3. Glied [3. Glied nicht reduziert]
- 60: Pereopod 1 mit sehr langem proximalem Dorn an Propodusschneidkante [Dorn nicht vergrößert]
- 61: (Pleomere verwachsen) [Pleomere nicht verwachsen]
- 62: (Pereomer 1 mindestens so lang wie das längste der übrigen Pereomere) [Pereomer 1 kürzer]
- 63: (Pleomere verwachsen) [Pleomere nicht verwachsen]
- 64: (Carpus der Pereopoden 4-7 kurz, trapezoidal) [Carpus nicht verkürzt, zylindrisch]
- 65: Geißel der 1. Antenne beim Männchen kurz, nie das 2. Pereomer erreichend [Geißel nicht verkürzt]
- 66: Ausbildung artspezifischer dorsaler Chromatophoren-muster [Muster fehlen]
- 67: Geißel der 1. Antenne des Männchens rudimentär, mit einem Aesthetaskenbüschel am ursprünglich 2. Geißelglied
[Geißel beim Männchen lang, vielgliedrig, mit Büscheln von Aesthetasken]
- 68: (Geißel der 2. Antenne rudimentär) [Geißel der 2. Antenne mit 3-4 Gliedern]
- 69: (Cephalothorax mindestens so breit wie lang, mit ausgeprägtem Rostrum) [Cephalothorax länger als breit]
- 70: Cephalothorax frontal verbreitert, frontal breiter als caudal
[Cephalothorax nicht verbreitert]
- 71: (Maxilliped mit nur 2 Palpusgliedern) [Palpus mit 3 Gliedern]
- 72: (Uropodenendopodit kurz, fast quadratisch) [Endopodit lang oval, wie bei M. 47]
- 73: (Palpus des Maxillipeden eingliedrig, jedoch Endit nicht reduziert; ca. 5 Borsten zentral am distalen Rand inserierend) [Palpus zweigliedrig]
- 74: Cephalothorax verbreitert, in Dorsalansicht so groß wie das größte Pereomer (Pereomer 1) [Cephalothorax nicht verbreitert]
- 75: Pleon sehr verkürzt (etwa 4 mal breiter als lang) [Pleon nicht verkürzt]
- 76: Mandibelpalpus rudimentär [Palpus dreigliedrig, nicht verkürzt]

nicht verkürzten Carpus. Die Merkmale der Typusart *M. linguicauda* (Barnard, 1920) sind leider nur unvollständig bekannt. Im Gegensatz zu Kensley (1982b) ist der Autor der Auffassung, daß *M. caribbica* Paul & Menzies, 1971 und *M. cumanensis* Paul & Menzies, 1971 auf keinen Fall in dieser Gattung verbleiben sollten; sie haben vielmehr eine größere Zahl von Apomorphien gemein mit *Indanthura* Pillai & Eapen, 1966, *Alloanthura* Kensley, 1980 und *Nemanthura* Wägele, 1981a und sollten daher in der Gattung *Filanthura* Wägele, 1981a bleiben, um die Abgrenzung der "Malacanthura"-Gruppe nicht weiter zu erschweren.

Für "Anthelura fresii" Wägele, 1980, eine Art, die mit jüngerem Synonym als "Malacanthura cantabrica" neu beschrieben wurde (s. Kensley, 1982c und Negoescu & Wägele, 1984), ist die Errichtung einer neuen Gattung notwendig. Diese Gattung (*Pilosanthura* gen.n.) wird im Anhang 9.4.2.1 definiert.

Auch nach Ausgliederung einiger Arten in die Gattungen *Filanthura* und *Pilosanthura* bleibt *Malacanthura* eine inhomogene, sehr wahrscheinlich nicht monophyletische Gruppe.

Kensley (1982b) schlägt vor, *Agulanthura* Kensley, 1975 mit *Malacanthura* zu synonymisieren, zweifellos auf Grund der gleichen Gliederzahl am Maxillipeden. *Agulanthura* weist jedoch die gleichen Apomorphien wie *Quantanthura* auf. Poore & Lew Ton (1986a) plädieren mit Recht für die Beibehaltung von *Agulanthura*.

Nach Berücksichtigung dieser Neuerungen und sorgfältiger Abwägung der Wertigkeit der apomorphen Merkmale entstand ein Dendrogramm, das präziser und informationshaltiger als die erste Version ist (vgl. Wägele 1981a), jedoch die gleichen 7 Gattungsgruppen in fast gleicher Reihenfolge enthält, nämlich die Gruppen um die Gattungen *Quantanthura* Menzies & George, 1972, *Alloanthura* Kensley, 1980, *Haliophasma* Haswell, 1881, *Anthura* Leach, 1814, *Notanthura* Monod, 1927, *Apanthura* Stebbing, 1900 und *Mesanthura* Barnard, 1914. Merkmale, denen geringes Gewicht zukommt, sind im Dendrogramm gekennzeichnet, wo Autapomorphien fehlen, sind keine gefunden worden.

Das Ergebnis ist noch unbefriedigend. Der Mangel an Detailkenntnis ist – dies muß der Bedeutung wegen wiederholt werden – vor allem durch schlechtes taxonomisches Handwerk verursacht. An mehreren Stellen des Stammbaumes muß daher auf Grund von Indizien angenommen werden, daß bestimmte, bisher nicht beschriebene Merkmale vorhanden sind. Diese Annahmen haben den Charakter von verifizierbaren Vorhersagen. Reduktionserscheinungen und Verwachsungen an Extremitäten, im Dendrogramm mehrfach zu finden, sind Merkmale, die in der verbreiteten typologischen Klassifizierung bevorzugt eingesetzt werden, jedoch nur geringen Wert haben, da sie mehrfach konvergent auftreten. Erst in größerer Zahl assoziiert, besser noch in Verbindung mit neuen, positiven Merkmalen, erhält man gewichtige Indizien für Monophylie.

Im Dendrogramm erscheinen gut begründet:

Gattungsgruppe **A**: *Quantanthura* Menzies & George, 1972 ist zwar durch den Besitz eines fünfgliedrigen Maxillipedenpalpus und langer Antennen deutlich urtümlicher als andere Anthuridae, hat jedoch durch die dichte Beborstung und das Vorkommen von bei anderen Gattungen nicht vorhandenen Dornen am verbreiterten Carpus der Peraeopoden 4-7 gewichtige apomorphe Merkmale (Merkmale 2-4 in Abb. 75). Da die gleiche Carpusstruktur auch bei *Agulanthura* Kensley, 1975 vorkommt, ist die Zuordnung dieser Gattung zur Gruppe **A** gut begründet.

Gattungsgruppe **C**: Diese Tiere sind ähnlich schlank wie die Hyssuridae (Merkmal 9). Als Indizien für Monophylie kommen charakteristische Uropoden (Merkmal 8) und ein Maxilliped mit verbreiterem letzten Glied, dessen distaler Rand dorsad gebogen ist (Merkmal 7), hinzu.

Die Gruppen **D** und **E** weisen Ähnlichkeiten auf, die vielleicht auf einen ihnen gemeinsamen Vorfahren deuten: Die Tiere haben oft ein breites Pleotelson, in der Kutikula kleine Gruben, dazu verwachsene Pleomere. Eine bessere Kenntnis der Chaetotaxie ist jedoch für weitere Analysen dringend notwendig.

Innerhalb der Gattungsgruppe **D** ist die Pleotelsonform ein charakteristisches Merkmal: Neben dem auch bei anderen Anthuridae häufig vorhandenen dorsalem Längskiel, der hier meist sehr breit ist, tritt parallel ein Paar weiterer Grate auf (Merkmal 15).

Die Begründung der Monophylie der Gattungsgruppe **E** ist noch unbefriedigend, da ein kurzer, breiter Maxillipedenpalpus (Merkmal 20) auch in anderen Gruppen entsteht, so bei *Centranthura* Wägele, 1981a oder bei *Sauranthura* Poore & Kensley, 1981. Weitere Gemeinsamkeiten finden sich in der Verkürzung der Antennengeißeln und der Verschmelzung der Pleomere.

Gruppe **F** erscheint durch die Gestalt der Antennula in Kombination mit weiteren Apomorphien, wie das Auftreten von Reihen langer, marginaler Borsten an den Peraeopoden 4 bis 7, einer spitzen pars molaris, verwachsene Pleomere, Reihen langer Borsten an Grundgliedern der 1. Antenne, und ein distal verschmälerter Endopodit am ersten Pleopodenpaar (Merkmale 29 – 33) gut begründet. Die 1. Antenne hat am ursprünglich 3. Glied ein Aesthetaskenpaar, weiter distal je nur 1 Aesthetask pro Glied. Das Vorhandensein von Aesthetaskenpaaren an der Antennula ist ein (vielleicht plesiomorphes) Merkmal, das für die Anthuridae einmalig ist, da allgemein nur 1 Aesthetask je Glied verbleibt. Es handelt sich zwar um eine Plesiomorphie im Vergleich zu den anderen Familien, sie tritt jedoch in Kombination mit Reihen langer Borsten an den Grundgliedern auf (Merkmal 30) und verleiht dadurch dieser Antennula ein charakteristisches Aussehen.

Die Repräsentanten der Gruppe **G** sind vor allem am (plesiomorphen?) Fehlen des dorsalen Pleotelsonkiels in Kombination mit der Zusammenfassung der langen Tastborsten an der Pleotelsonspitze zu erkennen (Merkmal 45). Marginale Kerben oder zahlreiche, regelmäßig angeordnete kurze Borsten am Pleotelsonrand fehlen. Die typische, kurze 1. Antenne mit 3 distalen Aesthetasken (M. 46) kommt analog auch in anderen Gattungsgruppen vor, bei denen die Geißel verkürzt ist (z.B. bei *Haliophasma*, *Anthura*). Innerhalb der Gruppe **G** sind zwei große Formenkreise unterscheidbar: Die meist etwas schlankeren, kaum gefärbten Arten der *Apanthura* – Gruppe (Gruppe **I**), die, soweit bekannt, meist 2-3 lange Borstenpaare dorsal auf dem Pleotelson tragen (Merkmal 51), und die *Mesanthura*-Gruppe (Gruppe **J**), die einen etwas kompakteren Körperbau aufweist und durch die Verkürzung der männlichen Antennulageißel charakterisiert werden kann (Merkmal 65). Die Gattung „*Apanthura*“ ist leider kein monophyletisches Taxon.

In der Gattungsgruppe **J** sind dagegen die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen nachvollziehbar, auch wenn einige Unsicherheit verbleibt. Die Verkürzung der männlichen Antennulageißel zu einem rudimentären Organ, das noch einen Aesthetaskenbüschel trägt (Merkmal 67 der Gruppe **K**), ist ein herausragendes Merkmal, jedoch nicht eindeutig, da auch bei *Centranthura* Wägele, 1981a und bei *Venezan-*

thura Kensley, 1978 (in Gruppe F) nachweisbar. Bei der Zuordnung dieser Gattungen hat die Abwägung der Merkmalswertigkeit eine entscheidende Bedeutung. So wird beim Vergleich *Centranthura* – *Notanthura* wegen der spitzen pars molaris in Kombination mit der Maxillipedenform (Verwachsungsnahte zwischen erstem und zweitem Palpusglied erkennbar) und vor allem mit den Aesthetaskenpaaren an der Antennulageißel die Wahrscheinlichkeit naher Verwandtschaft für höher eingeschätzt als bei der lediglich auf der Reduktion von Palpusgliedern des Maxillipeden und der Verkürzung der männlichen A 1 – Geißel begründeten nahen Verwandtschaft von beispielsweise *Centranthura* und *Pendanthura*.

9.4.2.1 Anhang: *Pilosanthura* gen.n.

Die als *Anthelura fresii* beschriebene Art gehört zu keiner der bekannten Gattungen der Anthuridea. Die Nachbeschreibung mehrerer *Malacanthura*-Arten (Kensley 1982b) erlaubt die Feststellung, daß *A. fresii* sich deutlich von den übrigen Repräsentanten dieser Gattung unterscheidet. So sind die Pleomere nicht verwachsen, die Kutikula ist nicht skulpturiert, jedoch mit feinen Haaren bedeckt; das Pleotelson ist dorsal glatt, zudem überragen die Uropoden das deutlich kürzere Pleotelson. Zur Gattung *Anthelura* Norman & Stebbing, 1886 gibt es nur eine oberflächliche Ähnlichkeit, *Anthelura* ist den Paranthuridae zuzuordnen.

Diagnose: Blinde Anthuridae mit kurzen, nicht verwachsenen Pleomeren. A 1 mit 4 Geißelgliedern, A 2 mit 6 Geißelgliedern; pars molaris der Md stumpf, lamina dentata gesägt, pars incisiva mit 3 Zähnen; Mxp mit Enditen, Palpus dreigliedrig, letztes Glied schmaler als vorhergehendes; Propodus von P 1 subchelat, Innenrand gerade; Propodus von P 2 – 7 zylindrisch; Carpus von P 2 – 3 kurz, dreieckig in Seitenansicht; Carpus von P 4 – 7 rechteckig, kürzer als Propodus; Exopodit von Plp 1 operkulat; Uropoden überragen Pleotelson, Endopodit kürzer und schmaler als Sympodit, länglich-oval; Pleotelson dorsal leicht konvex, nicht gekielt, apikal gerundet, mit wenigen distalen und dorsalen Borstenpaaren. Kutikula des Körpers und der Extremitäten nicht skulpturiert, mit feinen Haaren besetzt.

Typusart: *Anthelura fresii* Wägele, 1980.

9.4.3 Die Gattungen der Familie Paranthuridae

Seit der Einführung der Einbeziehung urtümlicherer Arten, die noch keine stechenden Mundwerkzeuge besitzen, in die Familie Paranthuridae (s. Wägele 1981a) sind mehrere neue Formen hinzugekommen, gerade aber die urtümlicheren Arten bleiben jedoch unzureichend bekannt. Wichtige Revisionen betreffen die Gattungen *Aenigmathura* Thomson, 1951, *Apanthuroides* Menzies & Glynn, 1968, *Califanthura* Menzies, 1951 und *Pseudanthura* Richardson, 1911 (s. Kensley 1982 b,c, Poore 1984, Poore & Lew Ton 1986 c). Neue Gattungen sind *Albanthura* Wägele 1985a, *Curassanthura* Kensley 1981, *Minyanthura* Kensley, 1982a und *Psittanthura* Wägele, 1985a. Von den bei Negoescu & Wägele (1984) aufgeführten Synonymen kann *Cruranthura* Thomson, 1944 in Folge der Nachbeschreibung durch Poore (1984) als selbständige Gattung gelten, ebenso werden *Califanthura* Schultz, 1977 und *Colanthura* Richardson, 1902 auf Grund der bei *Califanthura* festgestellten Pleomerenverwachsung getrennt (Poore 1984), *Tristanthura* Sivertsen & Holthuis, 1980 dagegen gilt als jüngeres Synonym von *Califanthura*. *Diaphoranthura* Kensley, 1980 ist möglicherweise mit *Anthomuda* Schultz, 1979a identisch, Unterschiede bestehen lediglich in der den Zeichnungen (s. Kensley 1980) zu entnehmenden Zahl der Maxillipedenglieder, von denen erfahrungsgemäß oft einige übersehen werden. Da eine Nachbeschreibung von *Anthomuda stenotelson* Schultz, 1979a noch aussteht, werden die Gattungen im Dendrogramm (Abb. 76) getrennt aufgeführt. Ähnlich zu bewerten ist die von Kensley (1982b) vorgeschlagene Synonymisierung von *Natalanthura* Kensley, 1978c mit *Apanthuroides* Menzies & Glynn, 1968. Während *A. spathulicauda* nach Wägele (1981d) einen fünfgliedrigen Palpus des Maxillipeden besitzt, sind nach anderen Beschreibungen stets nur drei Glieder gesehen worden. Da die Tiere jedoch eine übereinstimmende Schwanzfächerform besitzen (Pleotelson lang, mit dorsalem Längskiel, ohne Statozyste, wird die Synonymie nicht angezweifelt.

Wägele (1981a) wies auf die Notwendigkeit einer Revision der Gattungen *Anthelura* Norman & Stebbing, 1886 und *Ananthura* Barnard, 1925 hin. Kensley (1978a) synonymisierte *Bathura* Schultz, 1966 und *Ananthura* mit *Anthelura*, ohne jedoch die *Bathura* sehr ähnliche Gattung *Austranthura* Kussakin, 1967 zu berücksichtigen. Nach Negoescu & Wägele (1984) ist dieses Vorgehen unbefriedigend, ohne Nachbeschreibungen können die bestehenden Unklarheiten nicht ausgeräumt werden. Im Dendrogramm (Abb. 76) werden daher *Anthelura*, *Bathura* und *Austranthura* getrennt aufgeführt.

Die urtümlicheren Gattungen haben offenbar bereits eine unpaare Statozyste und sind damit eindeutig den Paranthuridae zuzuordnen. Gezeichnet wurde in den taxonomischen Beschreibungen die Statozyste oder nur ihre dorsale Öffnung im Pleotelson bei *Anthomuda*, *Austranthura* und *Diaphoranthura* (s. Kensley 1980, Kussakin 1967, Schultz 1979a). Nur ein dorsaler, längs verlaufender Schlitz im Pleotelson, vielleicht aus der Statozystenöffnung entstanden, ist bei *Anthelura*, *Bathura* und *Valoranthura* bekannt (s. Barnard 1925, Kensley 1978a, Schultz 1966). Diese unpaare Statozyste kann im Zusammenhang mit der Aufgabe der grabenden Lebensweise (vgl. 9.2.3) mehrfach reduziert werden, so in den Gattungsgruppen C und H (s. Dendrogramm Abb. 76), bei *Apanthuroides*, *Calathura* und *Pseudanthura*.

Das Dendrogramm (Abb. 76) entspricht weitgehend dem von Wägele 1981a, enthält jedoch alle neuen Gattungen und, soweit möglich, Autapomorphien der Gattungen. Deutlich ist die Gruppe sehr urtümlicher Gattungen (Gruppe A) von den übrigen Paranthuriden durch den plesiomorphen, breiten Maxillipeden zu trennen; diese Gattungen sind zumeist unzureichend bekannt, Schwestergruppenverhältnisse sind nicht zu erkennen. In dieser Gruppe sind noch Synonymisierungen zu erwarten. Schwache Synapomorphien sind in dem wenig kräftigen Propodus des ersten Pereopoden, dessen Innenrand gerade oder konvex geformt ist (Merkmal 3) und dem kleinen oder reduzierten letzten Maxillipedenglied (Merkmal 4) zu sehen. In der Gattungsgruppe B ist der Maxilliped verlängert und schmaler, es entsteht schrittweise der spitze Kegel mit stechenden Mundwerkzeugen, der im Dendrogramm erstmalig bei *Curassanthura* auftritt, dem urtümlichsten der "höheren Paranthuridae" (Gruppe D).

Gattungsgruppe E ist mit einer schwachen Synapomorphie begründet: Der Maxillipedenpalpus wird verkürzt (Merkmal 25). Der zwei- oder dreigliedrige Palpus entsteht durch Verschmelzung der basalen ersten beiden oder der distalen Glieder; die "Dreigliedrigkeit" kann also unterschiedlichen Ursprunges sein (vgl. Abb. 42 in Wägele 1981a). Innerhalb dieser Gruppe sind 3 große Entwicklungslinien unterscheidbar:

Die Gattungsgruppe F enthält sehr große Formen (über 40 mm Länge); in der Tiefsee haben sich *Calathura* Norman & Stebbing, 1886 und *Pseudanthura* Richardson, 1911 entwickelt, die Statozysten sind bei diesen Gattungen reduziert, die Sternalhaut zwischen den Pleuren ist nicht dehnbar, verkalkt (Merkmale 29, 31). Symplesiomorphien findet man in Gestalt langer Antennengeißeln.

Die Gattungsgruppe G enthält blinde Arten, die in der Tiefsee leben und einen wenig chitinisierten Schwanzfächer haben. Das Pleotelson ist meist kürzer als die Uropoden, wenig beborstet, apikal inserieren nur 2 Borstenpaare (Merkmal 38). *Albanthura* hat noch einen plesiomorphen Maxillipeden mit Enditen und drei Palpusgliedern, die übrigen Gattungen dieser Gruppe haben keinen Enditen mehr und große, abgerundete Uropodenexopodite, die sich dorsal über dem Pleotelson berühren oder überlappen (Merkmale 41, 42). Die Gattung *Leptanthura* scheint polyphyletisch zu sein, die aberranteren Gattungen (*Bullowanthura*, *Ulakanthura*, *Psittanthura*) lassen sich von einigen *Leptanthura*-Arten ableiten.

Gattungsgruppe H enthält Flachwasserformen, die oft pigmentiert sind und aus denen die nur aus Neuseeland bekannte hypogäisch-limnische Gattung *Cruregens* hervorging. Während *Paranthura* innerhalb der Gruppe durch Plesiomorphien gekennzeichnet ist, haben die übrigen Gattungen spezialisierte Mundwerkzeuge (Merkmale 56, 57).

9.4.3.1 Addendum: Notiz zur Familie Antheluridae Poore & Lew Ton, 1988

In einer soeben erschienenen Arbeit haben Poore & Lew Ton (1988) einige der urtümlicheren Gattungen der Paranthuridae revidiert. Die Autoren beschreiben neue Arten der Gattungen *Ananthura* und *Anthomuda* und stellen folgende Synonymien fest: Jüngere Synonyme von *Ananthura* Barnard, 1925 sind *Bathura* Schultz,

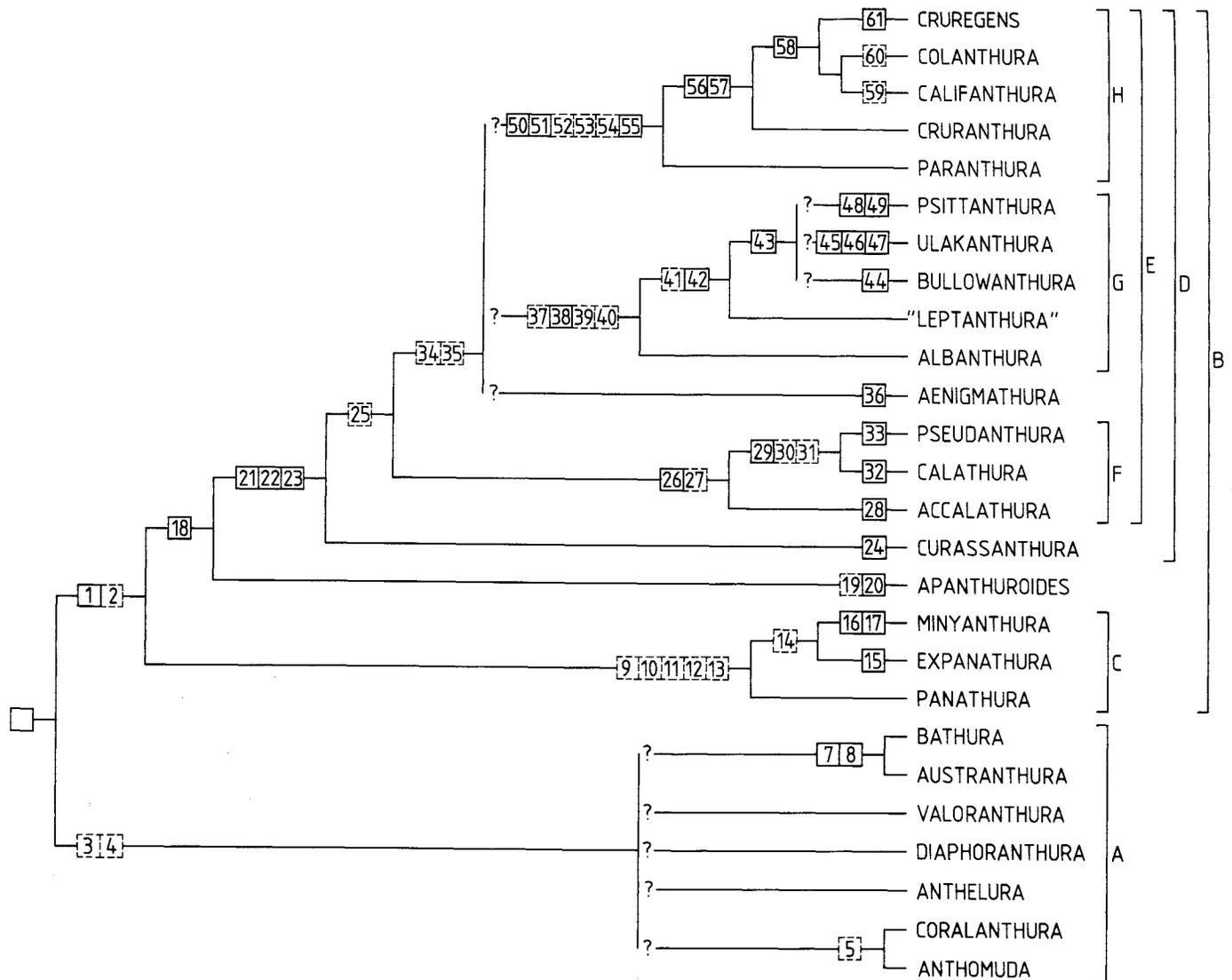


Abb. 76. Die Gattungen der Familie *Paranthuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: Basis des Maxillipeden verlängert, mindestens so lang wie Palpus, Endit distad verlängert, mindestens das 2. Palpusglied überragend, Maxilliped schmal, 4-5 mal länger als breit [Basis und Endit nicht verlängert]
- 2: (Basaler Teil der Mandibel im Vergleich zu den Anthuridae etwas verlängert) [Mandibel nicht verlängert]
- 3: (Propodus des 1. Pereopoden am Innenrand mit reduzierter Dornenzahl (sehr wenig oder keine zusammengestzte Dornen), mäßig breit) [Dornenzahl nicht vermindert]
- 4: (Palpus des Maxillipeden urtümlich breit, in plesiomorpher Weise maximal fünfgliedrig, letztes Glied jedoch winzig klein, oft reduziert) [letztes Glied nicht verkleinert]
- 5: (Uropodenexopodit schmal, lanzettförmig) [Exopodit länglich oval]
- 6: Letztes (ursprünglich 5.) Palpusglied des Maxillipeden reduziert [letztes Palpusglied nicht reduziert]
- 7: Mandibel ohne pars molaris [pars molaris vorhanden]
- 8: Uropodenexopodit fast rechteckig, distal gezipfelt [Exopodit länglich oval, ohne Zipfel]
- 9: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 10: (Geißel der 1. Antenne kurz, maximal dreigliedrig) [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 11: (Geißel der 2. Antenne weniggliedrig, kürzer als letztes Grundglied) [Geißel länger]
- 12: (Pleotelson distal verbreitert (und abgerundet), mindestens so breit wie proximal) [Pleotelson distal nicht verbreitert]
- 13: (Pars molaris kurz oder reduziert) [pars molaris nicht verkleinert]
- 14: (Geißel der 1. Antenne nur zweigliedrig) [Geißel mit 3 Gliedern]
- 15: Ventraler Rand der kräftigen Propodi der Pereopoden 1 und 2 mit Zähnen [Zähne fehlen]
- 16: Pleomere verwachsen, Pleon kürzer als breit [Pleomere frei, nicht verkürzt]

- 17: Mandibelpalpus fehlend [Palpus vorhanden]
- 18: Mundwerkzeuge zu spitzem Kegel zusammengelegt: Maxille (1.) lang und dünn, distale Zähne weitgehend rückgebildet; medialer Endit der Maxille sehr kurz oder reduziert, Hypopharynx lang und schmal; Endit der Mandibel frontad verlängert und pars incisiva spitz [Mundwerkzeuge weniger spezialisiert, Maxille breiter, mit distalen Zähnen, Hypopharynx und Mandibel nicht verlängert (wie M. 2)]
- 19: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 20: Pars molaris sichelförmig schmal und lang, proximad gebogen [pars molaris kürzer, stumpf]
- 21: Mandibel ohne pars molaris und lamina dentata, pars incisiva zu einer dünnen Spitze umgebildet, Mandibelkörper mit Führungsrinne für die Maxille [pars molaris und lamina dentata vorhanden, pars incisiva als Schneidkante ausgebildet, Führungsrinne für Maxille fehlend oder flach]
- 22: Maxille spitz, ohne distale Zähne, distolateral gesägt, medial mit schmaler Kutikulalamelle [Maxille wie bei M. 18]
- 23: Propodus des 1. Pereopoden mit basalem, stumpfen Zahn, eine Reihe aus zahlreichen zusammengesetzten, zahntragenden Dornen entlang des ventralen Randes
[Zahn fehlt, Dornen glatt, weniger regelmäßig]
- 24: Anpassungen an die interstitielle Lebensweise: Augen reduziert, Pereopoden lang und schmal, Uropodenexopodit kurz dreieckig [Anpassungen fehlen]
- 25: (Palpus des Maxillipeden maximal viergliedrig) [Palpus mit 5 Gliedern]
- 26: Gigantismus [kein Gigantismus]
- 27: (Carpus der Pereopoden 2 und 3 im Vergleich zum Propodus vergrößert) [Carpus nicht vergrößert]
- 28: Appendix masculina distal gegabelt [Apex distal nicht gegabelt]
- 29: Sternalhaut verkalkt [Sternalhaut nicht verkalkt]
- 30: (Pleon kurz, Pleomere gegeneinander nicht beweglich, Nähte jedoch noch sichtbar) [Pleomere gegeneinander geringfügig beweglich]
- 31: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 32: Innenrand des Carpus der Pereopoden 4-7 distal vorspringend [Vorsprung fehlt]
- 33: Schwanzfächerform: Uropoden klein und schmal, Exopodit sehr kurz; Pleotelson mit Pleomer 5 verwachsen, proximal am breitesten, im Umriß dreieckig [Uropoden nicht verkleinert, Pleomer 5 frei, Pleotelson länglich oval]
- 34: Geißel der 1. Antenne mit weniger als 8 Gliedern [Geißel mit mehr als 8 Gliedern]
- 35: Geißel der 2. Antenne mit weniger als 4-5 Gliedern [Geißel mit mehr als 5 Gliedern]
- 36: Pleomere dorsal verwachsen, Antennengeißeln sehr kurz (an der 2. Antenne nur 1 Glied) [Pleomere frei, 2. Antenne wie bei M. 35]
- 37: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 38: Pleotelson mit wenigen, kurzen Borsten, distal nur 2 Borstenpaare zusammen an Pleotelsonspitze inserierend
[Pleotelsonspitze mit mehr als 2 Borstenpaaren]
- 39: (Carpus der Pereopoden 4-7 kurz, dreieckig) [Carpus länglich, zylindrisch]
- 40: (Letztes Glied des Maxillipeden kurz und schmal, mit 3-4 Borsten, Palpus maximal dreigliedrig) [letztes Glied etwas breiter, mit 4-5 Borsten, Palpus eingliedrig]
- 41: (Endit des Maxillipeden reduziert) [Endit vorhanden]
- 42: Uropodenexopodite sich dorsal berührend oder überlappend [Exopodite dorsal sich nicht berührend]
- 43: Mandibelpalpus eingliedrig oder fehlend [Palpus dreigliedrig]
- 44: Geißel der 2. Antenne deutlich schlanker als Grundglieder, drittes Grundglied mit Büschel langer Borsten
[Geißel nicht von Grundgliedern abgesetzt, distal allmählich schmaler werdend; Borstenbüschel fehlt]
- 45: Basipodit des Maxillipeden mit zahlreichen ventralen, langen Borsten [nur 1-2 lange Borsten vorhanden]
- 46: Merus der Pereopoden 4-7 verbreitert, distaler Innenrand über Carpus ragend [Merus nicht verbreitert]
- 47: Pleotelson breit, Apex mit tiefer Kerbe, in der 2 Borstenpaare inserieren [apikale Kerbe fehlt, Pleotelson nicht verbreitert]
- 48: Mandibelpalpus reduziert [Palpus vorhanden]
- 49: Propodus der Pereopoden 2 und 3 vergrößert, mindestens 50% breiter als lang [Propodus nicht verbreitert, oval]
- 50: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 51: Propodus des 1. Pereopoden ohne zusammengesetzte Dornen (nur mit Borsten) [Dornen vorhanden]
- 52: (Geißel der 2. Antenne rudimentär) [Geißel nicht verkürzt]
- 53: Länge des Uropodenendopoditen geringer als die doppelte Breite
[Endopodit länger als doppelte Breite]
- 54: Maxilliped mit eingliedrigem Palpus, Endit reduziert
[Endit vorhanden, Palpus viergliedrig (vgl. M. 25)]
- 55: (Endopodit des 1. Pleopoden sehr viel schmaler als Exopodit) [Endopodit etwa so breit wie Exopodit]
- 56: Palpus des Maxillipeden mit Basipodit verwachsen
[Palpus nicht basal verwachsen]
- 57: Mandibel basal mit Cephalothorax verwachsen, Mandibelpalpus reduziert [Mandibel eingelenkt, Palpus vorhanden]
- 58: Pereopod 7 fehlend, Pereomer 7 verkürzt, etwa so lang wie die Pleomere [Pereopod 7 vorhanden, Pereomer 7 nicht verkürzt]
- 59: (Pleomere 1-5 verwachsen) [Pleomere frei]
- 60: (Pleomer 1 doppelt so lang wie Pleomer 2) [Pleomer 1 nicht verlängert]
- 61: Anpassungen an hypogäische Lebensweise: Augen reduziert, Uropodenrami lang und schmal, Pereopoden sehr schlank [Anpassungen fehlen]

1966, *Austranthura* Kussakin, 1967 und *Valoranthura* Kensley, 1978. *Diaphoranthura* Kensley, 1980 ist ein jüngeres Synonym von *Anthomuda* Schultz, 1979. Für die Gattungen der Gruppe A im Dendrogramm Abb. 76 errichteten die Autoren die neue Familie **Antheluridae**, nur die Gattung *Coralanthura* bleibt unberücksichtigt. Gültige, dieser Familie zugeordnete Gattungsnamen sind demnach *Anthelura*, *Ananthura* und *Anthomuda*. Bei allen diesen Gattungen haben die Autoren die unpaare Statozyste gefunden.

Wie aus Abb. 76 ersichtlich ist, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß diese Gattungen (Gruppe A) eine monophyletische Gruppe bilden. Poore & Lew Ton (1988) geben als Synapomorphie den breiten Maxillipeden (M. 4 in Abb. 76) an.

Da die Autoren die Paranthuridae wie Barnard (1925) nach den spitzen Mundwerkzeugen definieren, klafft im System eine Lücke zwischen den urtümlichen Gattungen ("Antheluridae") und den hoch entwickelten (Gruppe D in Abb. 76), einige Gattungen haben keinen Platz in diesem System (z.B. *Panathura*). Ich halte es für sinnvoller, wie bei Wägele (1981a) das singuläre Ereignis der Verschmelzung der Statozysten zur unpaaren Statozyste als Synapomorphie einer einheitlichen Familie Paranthuridae zu bezeichnen, zu der auch die urtümlicheren Gattungen zählen. Die taxonomische Umsetzung der Rekonstruktion der Evolution der spitzen stehend-saugenden Mundwerkzeuge müßte sonst zur Errichtung mehrerer neuer Familien führen, wenn man an der Basis bereits die "Antheluridae" abtrennt.

10. Die "Flabellifera"

Bowman und Abele (1982) haben die Familien aufgelistet, die nach traditioneller Auffassung zu der Unterordnung Flabellifera Sars, 1882 gehören:

- Aegidae Leach, 1815
- Anuropodidae Stebbing, 1905
- Argathonidae Stebbing, 1905
- Bathynataliidae Kensley, 1978
- Cirolanidae Dana, 1853
- Corallanidae Hansen, 1890
- Cymothoidae Leach, 1814
- Excorallanidae Stebbing, 1904
- Keuphyliidae Bruce, 1980
- Limnoriidae White, 1850
- Phoratopodidae Hale, 1925
- Plakarthriidae Richardson, 1904
- Serolidae Dana, 1853
- Sphaeromatidae Latreille, 1825

Sars (1897) stellte bereits fest, daß es schwierig ist, die "Flabellifera" zu charakterisieren: "The only essential character common to all the forms is the relation of the uropoda, which are not, as in the preceding tribe, terminal, but lateral, and arranged in such a manner as to form, with the last segment of the metasome, a caudal fan similar to that found in some of the higher crustacea, the shrimps and lobsters" (Sars 1897: 43). Da die Anthuridae und Gnathiidae auch einen Schwanzfächer besitzen, wurden diese Familien von Sars (1897) konsequenterweise zu den "Flabellifera" gezählt. Monod (1922) gab diesen beiden Familien den Rang von Unterordnungen, da die Gnathiidae im Gegensatz zu allen übrigen Isopoden nur 5 Beinpaare besitzen, die Anthuridae ähnlich wie die Gnathiidae spezialisierte Mundwerkzeuge haben. Damit waren die 8 Unterordnungen geschaffen, die bis zum heutigen Tage die Systematik der Isopoden bestimmen (vgl. Kapitel 13). Neue Argumente zur Begründung der "Flabellifera" sind nicht hinzugekommen.

Wägele (1981a) wies bereits darauf hin, daß der Besitz eines Schwanzfächers für die Isopoden ein plesiomorphes Merkmal ist. Schwanzfächer werden bei den Malacostraca überall dort erhalten, wo sie der

Fluchtreaktion durch ventrales Einschlagen des Pleons oder, wie bei den "Flabellifera", dem Steuern des Schwimmens dienen (Wägele 1981a: 40,41). Da die meisten Isopoden in ihrer Lebensweise ans Benthos gebunden sind, hat das Schwimmen eine untergeordnete Bedeutung, was mehrfach zu einer Umformung und zu einem Funktionswechsel des Schwanzfächers führt. Die Uropoden sind dann wie bei den Asellota oder den Oniscidea stabförmige Tastorgane, werden bei den Valvifera als Deckel der Atemkammer eingesetzt, oder sie dienen, wie bei den Anthuridea, als Schutzschild und Grabwerkzeug. Daß mehrere Familien den Schwanzfächer nicht reduzieren, ist kein Grund, sie in einem Taxon zusammenzufassen. Synapomorphien der "Flabellifera" sind nicht bekannt. Der Versuch, monophyletische Gruppen zu definieren, führt zur Aufgabe des Taxons "Flabellifera" und zur Gründung von 2 neuen Unterordnungen, den **Sphaeromatidea** (s. Kapitel 11), und den **Cymothoida** (s. Kapitel 12). Die Beziehungen der Unterordnungen zueinander werden im Kapitel 13 diskutiert.

11. Die Sphaeromatidea (neue Unterordnung)

11.1 Merkmale der Sphaeromatidea

Die Zusammensetzung dieser neuen Unterordnung wird im Abschnitt 11.3 erläutert. Die Sphaeromatidea haben folgende Merkmale:

Körper ursprünglich scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Coxalplatten breit, am ersten Pereomer ohne Verwachsungsnaht, bei den Plakarthriidae sekundär gelenkig. Pleonepimere verlängert, an den Körperruß angepaßt. Pleotelson meist breit, ventral konkav, die Pleopoden aufnehmend (Ausnahmen: Keuphyliidae, Limnoriidae). Cephalothorax vom ersten Pereomer seitlich umfaßt, Augen dorsal. Antennula mit 3 Grundgliedern, erstes Glied am breitesten, drittes Glied am längsten; Geißel kürzer als bei der zweiten Antenne, vielgliedrig. Zweite Antenne mit fünfgliedrigem Schaft, Glieder 4 und 5 lang zylindrisch, Geißel vielgliedrig. Mandibelpalpus dreigliedrig. Pars molaris ursprünglich mit breiter Mahlfläche, oft fehlend; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe der Mandibel vorhanden. Medialer Endit der ersten Maxille etwas kürzer als lateraler Endit, mit 3 bis 4 kurz gefiederten Borsten, lateraler Endit mit dornenförmigen Zähnen. Maxille 2 mit 3 apikal beborsteten Enditen. Palpus des Maxillipeden länger als Basipodit, fünfgliedrig, Glieder meist mit medial vorragendem, abgerundetem Rand, Glieder 2 und 3 am breitesten; Endit flach, etwas schmaler als Basipodit, das zweite Palpusglied überragend; Epipodit ursprünglich länger und breiter als Basipodit. Pereopod 1 ursprünglich wahrscheinlich kräftig propodosubchelat, Subchela oft rückgebildet. Pereopoden 2 bis 7 als Laufbeine ausgebildet. Pleopoden ursprünglich alle gleichartig, meist jedoch Pleopoden 4 und 5 vergrößert. Beim Männchen Endopodit des zweiten Pleopoden mit appendix masculina. Uropoden ursprünglich fächerförmig, lateral am Pleotelson inserierend. Männliche Genitalpapillen medioventral am caudalen Rand des siebten Pereomers.

Die Synapomorphien dieser neuen Unterordnung werden im Abschnitt 11.3 diskutiert.

11.2 Lebensweisen

Von den Keuphyliiden und Bathynataliiden gibt es nur Fundortangaben, ihre Lebensweise ist unbekannt. Zu den Plakarthriidae zählen nur zwei Arten (*Plakarthrium typicum* Chilton, 1883 und *Plakarthrium punctatissimum* (Pfeffer, 1887)), die von Neuseeland und von subantarktischen Fundorten bekannt sind. Sie leben in flachem Wasser zwischen Algen, Schwämmen, Bryozoen und unter Steinen.

Detailliertere Kenntnisse gibt es zur Lebensweise der Serolidae und der Sphaeromatidae.

11.2.1 Die Lebensweise der Serolidae

Beobachtungen des Autors an antarktischen Arten und Literaturdaten, insbesondere die Studie von Bastida und Torti (1970), erlauben die Interpretation vieler morphologischer Eigenarten der Serolidae als Anpassungen an das Leben auf Weichböden .

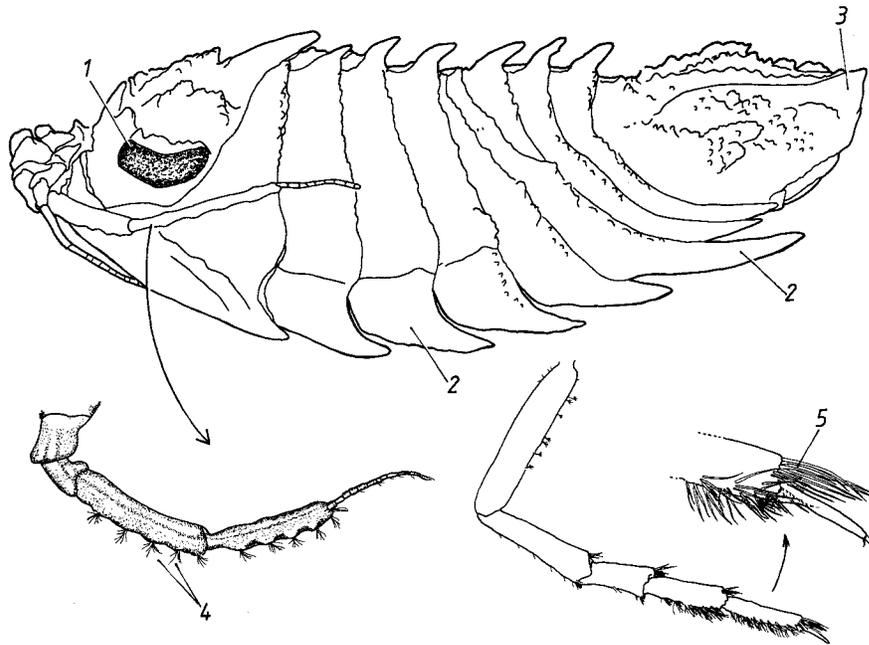


Abb. 77. Einige morphologische Anpassungen von *Serolis* an das Leben auf sandigen Böden (Habitus: *S. luethjei* nach Wägele 1986b). 1: Das seleniforme Auge ermöglicht das Überblicken eines weiten Blickfeldes, ohne daß der Körper bewegt werden muß (der Cephalothorax ist mit dem ersten Pereomer verwachsen). 2: Die verbreiterten Coxalplatten und Pleonepimere können dorsal Sand tragen, ohne daß die Bewegung der Pereopoden dadurch behindert wird. 3: Die Atemkammer ist so konstruiert, daß das verbrauchte Atemwasser caudad nach oben fließen kann. 4: Die 2. Antenne trägt ventral feine Borstenbüschel, mit denen Sandkörner vom Cephalothorax heruntergefegt werden können. 5: Die Dactyli tragen Borstenbüschel, die ein Einsinken der Beine im Sand verhindern.

Individuen der Art *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) liegen meist flach und reglos auf dem Sand und werden nur lebhaft, wenn sie Nahrung wittern. Als Nahrung wird Aas angenommen (Garnelenfleisch, Fisch), mit Vorliebe jedoch werden lebende Polychäten und frisch gehäutete Isopoden, auch Artgenossen, ergriffen. Jede der beiden kräftigen Subchelen (P 1) kann die Beute festhalten, während die andere die Nahrung zerreißt oder an die Mundwerkzeuge preßt. Ein großer, experimentell angebotener *Nereis diversicolor* wird innerhalb weniger Minuten in den Speicherdarm befördert. Auch bei anderen *Serolis* Arten ist eine räuberische Lebensweise beobachtet worden. *Serolis beddardi* Calman, 1920 und *Serolis polita* Pfeffer, 1887 konnten mit totem Krill gefüttert werden. *S. gaudichaudii* Audouin & Milne-Ewards, 1841 frißt als Jungtier Copepoden, im Experiment auch *Artemia*, als Adultus Amphipoden und angebotenes Garnelenfleisch (Bastida & Torti 1970). Im Magen der Tiefseeart *Glabroserolis specialis* Menzies, 1962 fanden sich neben undefinierbarem Material Copepoden und Ostracoden (Menzies, 1962). *Serolis ovata* Sheppard, 1957 frißt kleine benthische Crustaceen (White 1972). Als morphologische Anpassungen kann neben der Subchela des ersten Pereopoden die Gestalt der Mundwerkzeuge gedeutet werden: Bei den *Serolidae* fehlt der Mandibel die mahlende pars molaris. Die kräftige pars incisiva bildet eine Schneidekante, unter der eine kleine lacinia mobilis (an der linken Mandibel größer) und ein einzelner Zahn zu finden sind, der Borstenlobus fehlt. Der mediale Endit der ersten Maxille ist wohl funktionslos und atrophiert, der laterale Endit dagegen kräftig, mediad gebogen und mit spitzen Dornen bewehrt, ähnlich wie bei den Anthuridea, jedoch kürzer. Die zweite Maxille dagegen trägt zahlreiche schlanke

Dornen und kann nicht wie die Maxille 1 als Beißwerkzeug eingesetzt werden. Filmaufnahmen belegen, daß der Maxillipedenpalpus sehr beweglich ist und Nahrung an Maxillen und Mandibeln preßt, nach der Nahrungsaufnahme putzend Mundwerkzeuge und Pereopoden abstreift (Wägele 1987a).

Wie bei vielen benthischen Fischen kann der scheibenförmige Körper als eine Anpassung an das Leben auf Weichböden gedeutet werden. Flach eingegraben oder farblich gut angepaßt sind die Tiere kaum erkennbar und vor Strömungen geschützt. Die Mimese der Tiere ist oft sehr spezifisch für bestimmte Substrate abgestimmt. Von einigen Arten ist auch eine aktive physiologische Farbanpassung bekannt (Bastida & Torti 1970, Moreira 1974a), bei Farbrassen von *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) ist eine genetisch fixierte Chromatophorenausstattung nachweisbar (Wägele 1986a). Diese Farbrassen sind eine Folge der geringen Beweglichkeit einer circumpolar weit verbreiteten Art.

Obwohl der Cephalothorax der Serolidae starr mit dem ersten Pereomer verwachsen ist, haben die Tiere wahrscheinlich ein weites Blickfeld: Die Augen sind wie bei Trilobiten sichelförmig gebogen und langgestreckt (Abb.77). Auch die Körpergestalt mit den z.T. spitz auslaufenden Coxalplatten erinnert an Trilobiten. Die Variationen der Körperform können jedoch zur Zeit nicht mit Besonderheiten der Lebensweise, wie der Korngröße des Substrats, korreliert werden.

Große Tiere schwimmen selten, junge Tiere dagegen sehr gut, wenn auch nur wenige Dezimeter weit. Zum Schwimmen werden lediglich die Pleopoden 1 bis 3 eingesetzt, die Pleopoden 4 und 5 dienen der Atmung und bewegen sich auch am ruhenden Tier. Zum Laufen stoßen die Tiere die Dactyli in den Sand, wobei ein Borstenfächer apikal am Propodus das Einsinken der Pereopoden verhindert (Abb. 77). *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) und *Serolis luethjei* Wägele, 1986b graben nicht, *Serolis beddardi* Calman, 1920 dagegen hält sich meist nicht an der Substratoberfläche auf. Individuen dieser Art graben sich 0,5 bis 1 cm tief ein, wobei die Antennulae mit den Chemorezeptoren senkrecht ins Wasser gehalten werden. Ähnlich wie bei *S. gaudichaudii* Audouin & Milne-Edwards, 1840 (vgl. Bastida & Torti 1970) wird zum Eingraben mit den Pereopoden Sand caudad geschoben, manchmal durch heftigen Pleopodenschlag (der Pleopoden 1-3) mit einem Wasserstrom caudad befördert, während durch schaukelnde Bewegungen des ganzen Körpers die Coxalplatten unter den Sand geschoben werden und das Tier den Vorderkörper pflugartig in den Grund stößt. Im Sand erzeugen die Pleopoden 4 und 5 einen Atemwasserstrom, der distal aus dem leicht dorsad gebogenen Pleotelson kraftvoll ausgestoßen wird und darüber im Sand einen Ringwall aus Sandkörnern formt. In Anpassung an das Graben ist der Körper dieser Art länglich oval, die Coxalplatten sind weniger breit als bei *Ceratoserolis* und nicht mit spitzen Ausläufern versehen. Weitere grabende Arten sind *S. gaudichaudii* Audouin & Milne Edwards, 1840, *S. polaris* Richardson, 1911, *S. marplatensis* Bastida & Torti, 1970 und *S. laevis* Richardson, 1911 (Bastida & Torti 1970, Moreira 1974a).

Eine Eigenart von *S. beddardi* Calman, 1920 sind die sehr spitzen Uropodenendopoditen, die starr mit dem Symopoditen verwachsen sind, während der bewegliche Exopodit zu einer kurzen Schuppe reduziert ist. Bei Störung spreizen diese Seroliden die Uropoden im rechten Winkel starr ventrad ab, so daß ein Fisch sich an den spitzen Uropoden die Zunge oder den Gaumen verletzen dürfte. Ein angegriffenes Tier richtet die Uropoden so plötzlich auf, daß es wie auf Stelzen vornüber geneigt steht, um minutenlang bewegungslos zu verharren. Ähnliche Uropoden gibt es auch bei *S. latifrons* White, 1847 und *Atlantoserolis menziesi* (Hessler, 1970).

Bei Tieren, die den Sand verlassen, oder die lange still auf dem Sand lagen, wird der Körper dorsal mit den zweiten Antennen gereinigt, indem diese langen Extremitäten wie Scheibenwischer über die Tergite geführt werden. Die Ventralseite der Antennenglieder ist mit kurzen Borsten ausgestattet, die dem Bürsten dienen (Abb. 77).

Wie viele Isopoden haben auch die Seroliden ein Präkopulaverhalten. Das Männchen ergreift mit der Subchela des sexualdimorphen zweiten Pereopoden den anterolateralen Rand des ersten Pereomers des Weibchens und reitet auf der Partnerin bis zu ihrer Parturialhäutung. Das Männchen von *S. polaris* Richardson, 1911 umklammert das Weibchen mit derart großer Kraft, daß befruchtete Weibchen an den Verletzungen des ersten Pereomers erkannt werden können (Moreira 1973a). Das Weibchen wird dabei so unter den Körper des Männchens geschoben, daß der Vorderkörper des Männchens auf dem Substrat zu liegen kommt. In dieser Stellung laufen und schwimmen die Tiere gemeinsam. Nahrung wird meist zunächst von dem Männchen erfaßt. Wenn es nicht allzusehr ausgehungert ist, reicht es Nahrungsbrocken an das Weibchen weiter (beobachtet bei

Ceratoserolis trilobitoides und *S. polita*). Von *Serolis polaris* dagegen berichtet Moreira (1973a), daß die Tiere während der Präkopula fasten.

Bei der Diskusform der Seroliden kommt es natürlich wiederholt vor, daß Tiere durch Strömungen oder nach kurzen Schwimmphasen auf dem Rücken zum Boden sinken. Kleine Tiere führen dann bei gekrümmter Dorsalseite kurze Schwimmstöße aus, wodurch sie sich über den Cephalothorax, der am Boden bleibt, in die Normallage drehen. Größere Tiere krümmen das Pleotelson so weit dorsad, daß sie aus dieser instabilen Lage zur Seite fallen, worauf sie mit den Pereopoden Kontakt zum Untergrund bekommen. Lauf- und Schwimmbewegungen führen dann zum Umdrehen über die Körperseite.

Abb. 77 veranschaulicht die Funktion einiger Anpassungen der Seroliden: Die Augen sind sichelförmig gebogen, die Antennen können den Körper dorsal vom Sand befreien, die Pereopoden besitzen Borstenfächer, die ein Einsinken im Sand verhindern. Der flache Körper und die breiten Coxalplatten schaffen bei eingegrabenen Tieren ventral einen sandfreien Hohlraum, in dem Pleopoden und Pereopoden sich frei bewegen können.

11.2.2 Die Lebensweise der Sphaeromatidae

Die Sphaeromatiden sind auf das Litoral warmer und gemäßigter Meere beschränkt, in der Tiefsee und in den polaren Meeren fehlen sie. Obwohl ihre Lebensweise oft untersucht worden ist, fehlt es an funktionsmorphologischen Analysen, die Ernährungsweise wird meist nur vermutet.

Von den urtümlicheren, abgeflachten Arten ist *Paraleptosphaeroma glynni* Buss & Iverson, 1981 vom pazifischen felsigen Litoral Panamas bei der Nahrungsaufnahme beobachtet worden (Buss & Iverson 1981): Diese Art frißt Bryozoen (*Antropora tinctoria* und *Onychozella alula*), und zwar nur die Weichteile, während die Zooecien nicht aufgenommen werden. Die Tiere schwimmen nur äußerst selten kleine Strecken. Eine Besonderheit ist der nachgewiesene protogyne Hermaphroditismus.

Die übrigen Angaben beziehen sich auf höher entwickelte Formen, die dorsal konvex sind und sich meist sehr gut einrollen können (Abb. 78). Die *Sphaeroma*-Arten weisen eine sehr unterschiedliche Lebensweise auf: *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814 dringt, wie andere Sphaeromatidae auch, ins Brackwasser vor, lebt häufig bei 1 % Salzgehalt im flachen Wasser zwischen Steinen, kann sich jedoch auch eingraben (Gruner 1965). Die Art ist omnivor, soll auch Holz zernagen können, wenn dieses von Pilzen befallen ist (Becker, 1961), genaue Angaben zum Nahrungsspektrum gibt es jedoch nicht. *Sphaeroma walkeri* Stebbing, 1905, ein tropischer Kosmopolit, lebt ebenfalls versteckt in Spalten, Röhren und Balanidengehäusen (Carlton & Iverson, 1981), *Sphaeroma teissieri* Bocquet & Lejuez, 1967 ist von Sandstränden beschrieben worden (Bocquet & Lejuez 1967).

Sphaeroma pentodon Richardson, 1904 bohrt in der Bucht von San Francisco in Sandstein und Tuff (Barrows 1919), um Schutz vor Freßfeinden zu finden. Als Bohrorgan soll die Mandibel dienen. Die Pleopoden schwimmen das Bohrmaterial ins Wasser, Gesteinspartikel treten auch in den Faeces auf. Die Ernährungsweise wurde nicht untersucht. Auch weitere *Sphaeroma*-Arten können bohren (*S. terebrans*, *S. vastator*, *S. destructor*, *S. quoyana*, *S. verrucauda*, *S. peruvianum*, *S. seiboldii*: Barrows 1919), viele davon sind Holzzerstörer. Von *Sphaeroma terebrans* Bate, 1866 berichtet John (1964), daß Holzpfähle durch die Bohraktivität bis in Tiefen von 45 bis 60 cm unter der mittleren Hochwasserlinie zerstört werden. *Sphaeroma quoyanum* Milne-Edwards, 1840 bohrt Gänge in Holz, Poriferen, Schlick, Sandstein, Beton, Asphalt und Polystyrol (Rotramel 1975a). Die Tiere sitzen mit dem Hinterkörper zur Röhrenmündung gerichtet und erzeugen einen in der Röhre zirkulierenden Wasserstrom, der von außen frisches Wasser hereinträgt. Die vorderen Pereopoden (P 1-3) tragen, wie bei den meisten Arten der Gattung, lange Borsten an Ischium und Merus, die als Planktonfilter eingesetzt werden. Nahrungspartikel werden mit den Maxillipeden von den Borsten abgestreift. Nach Hungerzeiten werden auch größere Nahrungsbrocken gefressen (Rotramel 1975a). Ob auch andere Arten filtrieren, ist nicht bekannt.

Dynamene bidentata (Adams, 1800), eine mediterran-lusitanische Art, findet man im Phytal, die Adulti vor allem in den Gehäusen von *Balanus perforatus*, wobei in diesem Versteck bis zu 8 Weibchen und Jungtiere von

einem Männchen bewacht werden (Bourdon 1964; Analogie zu *Gnathia calva*). Im Phytal sind die phytophagen Jungtiere grün oder rötlich gefärbt. Sie fressen u.a. *Polysiphonia lanosa* und *Fucus vesiculosus* (Holdich 1968, 1971). Männchen bleiben bis kurz vor der Reifehäutung zwischen den Algen. Weibchen reduzieren nach der siebten Häutung ihre Mundwerkzeuge, bis auf den Mandibelpalpus, der zum Putzen der Antennen eingesetzt wird. Sie suchen Spalten und Balanidengehäuse auf, wo sie nach einer Brut absterben, während Männchen zwei Bruten überleben können. Durch Eindringen in Gehäuse lebender *Balanus perforatus* können die Seepocken zum Absterben gebracht werden, wodurch neue Haremskammern entstehen.

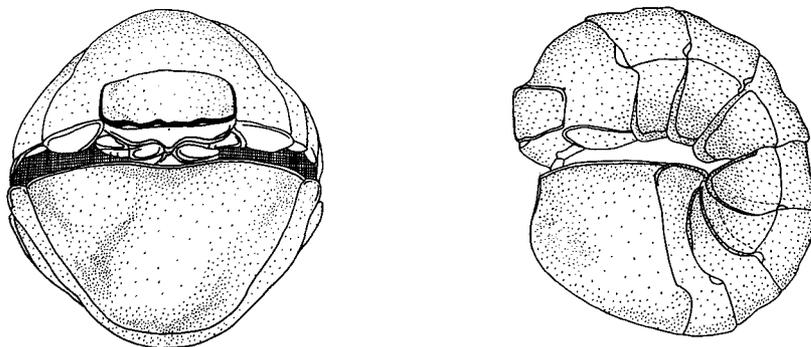


Abb. 78. Einrollung am Beispiel von *Monolistra berica* (n. Argano 1979)

Dynamene magnitorata Holdich, 1968 lebt sympatrisch mit der vorhergehenden Art, bevorzugt jedoch leere Gehäuse von *Balanus crenatus* und auch Poriferen (Holdich 1976). Im gleichen Lebensraum tritt auch *Campecopea hirsuta* (Montagu, 1804) auf (Harvey 1968), eine Art, die im Supralitoral Niederschläge, Hitze und Trockenfallen im eingerollten Zustand erträgt (Harvey 1968, Tetart 1962). Man findet die Tiere zwischen *Chthamalus stellatus* und im Flechtengürtel, auch versteckt in leeren Balanidengehäusen. Die Tiere fressen die Flechte *Lichina pygmaea* und können länger trockene Luft überleben als *Dynamene bidentata* (Wieser 1963).

Ähnlich tolerant gegenüber Umwelteinflüssen ist die nordostpazifische Art *Gnorimopshaeroma oregonensis* (Dana, 1853), die ebenfalls im Supralitoral vorkommt (Standing & Beatty 1978). Die neuseeländische *Exosphaeroma obtusum* (Dana, 1853) lebt in Gezeitentümpeln felsiger Küsten (Fincham 1974).

Charakteristisch für Sandstrände sind carnivore *Exosphaeroma*-Arten, die analog zu *Eurydice* leben. *Sphaeromopsis amathitis* Holdich & Jones, 1973, von kenianischen Sandstränden sympatrisch mit *Eurydice*-Arten beschrieben, wird für herbivor gehalten (Holdich & Jones 1973).

Von den im Lückensystem mediterraner *Posidonia*-Wiesen lebenden *Cymodoce*-Arten wird vermutet, daß ihnen Pflanzen und Detritus als Nahrung dienen (Dumay 1970).

Glynn (1968) berichtet von kommensalischen Sphaeromatiden, die mit Polyplacophoren assoziiert sind: Zwei unbenannte *Exosphaeroma*-Arten, *Dynamenella perforata* Moore, 1902 und *Dynamenopsis diana* Menzies, 1962 sind in der Mantelhöhle von *Chiton*- und *Acanthopleura*-Arten entdeckt worden. Von *Dynamenella perforata* können bis zu 77 Exemplare auf einem *Chiton* leben, der Vorderkörper von den Kiemen verdeckt, das Pleotelson nach außen gerichtet. Die Asseln finden hier offensichtlich Schutz vor der Brandung. Sie leben wahrscheinlich von den Algen, die das Wirtstier beim Weiden vom Felsen abschabt. *D. perforata* ist bisher nicht außerhalb der Chitonon gefunden worden, die Assoziation scheint gesetzmäßig zu sein.

Die Sphaeromatiden sind nach den bisherigen Erkenntnissen Asseln, die besondere Überlebensstrategien im Grenzbereich zwischen Meer und Land entwickelt haben und z.T. das Süßwasser eroberten (z.B. *Cymodetta*, *Caecosphaeoma*). Bei einer potentiell omnivoren Lebensweise trifft man auf Spezialisten, die carnivor, phytophag oder filtrierend leben.

11.2.3 Die Lebensweise der Limnoriidae

Die Limnoriidae sind sehr spezialisierte, meist in Holz bohrende marine Isopoden. An ufernahen Bauten richten diese Bohresseln erhebliche Schäden an, die z.B. 1952 in den U.S.A. auf ca. 50 Millionen Dollar geschätzt wurden (Greathouse 1952, zitiert in Menzies 1957). Die Einwirkungen dieser Tiere auf Holz sind daher genauer untersucht worden (Becker & Kampf 1955, Becker et al. 1957, Kohlmeyer et al. 1959), die Mechanik des Bohrtraktes ist jedoch noch nicht bekannt. Die Mandibeln, deren Inzisor besonders kräftig ist, während die pars molaris fehlt, sind offenbar die wirksamen Werkzeuge dieser Tiere.

Sowohl Jungtiere als auch adulte Stadien fressen Holz, wobei die Frühholzschichten bevorzugt werden, Spätholz als Lamellen im zerfallenden Balken erhalten bleibt. Die Bohrgänge verlaufen unter der Oberfläche des Holzstücks, sie sind so breit, daß das Tier knapp hineinpaßt. Ventilationsöffnungen verbinden die Gänge mit der Oberfläche. Kotballen werden durch Rückwärtslaufen mit dem caudal abgestutzten Pleotelson an die Gangmündung geschoben. Die Bohraktivität hält das ganze Leben lang an, da sie der Ernährung dient (Ray 1959). Jungtiere, die im Holz geboren werden, bohren sich vom mütterlichen Gang aus kleine Seitengänge.

Außerhalb der Bohrgänge schwimmen die Tiere nur kurze Strecken. Die Ausbreitung der Holzbohresseln geschieht vor allem mit Treibholz (Becker & Kampf 1955).

Da im Darm der Tiere keine symbiontischen Mikroorganismen nachgewiesen werden konnten (Ray 1959), haben Pilze, die das Holz zersetzen, wahrscheinlich einen wichtigen Anteil an der Nahrung der Limnoriiden. Pilzsporen und offenbar auch Hyphen werden zwar mit dem Kot wieder ausgeschieden, wahrscheinlich können jedoch den Hyphen Eiweiße, Vitamine und Lipide entzogen werden (Kohlmeyer et al. 1959). Ray und Julian (1952) konnten allerdings in den Mitteldarmdrüsen Zellulaseaktivität nachweisen. Ray (1959) vermutet, daß aus dem Holz vor allem Hemizellulosen verdaut werden.

Limnoriiden können auch in den Rhizoiden von Phaeophyceen bohren (*Limnoria algarum*: Jones 1971; *Phycolimnoria*: Menzies 1957). Nicht überprüfbar ist die Angabe Chiltons (1916), diese Tiere hätten auch die Guttaperchaschicht unterseeischer Kabel angegriffen.

11.3 Die Verwandtschaft der Familien Keuphyliidae, Lynseiidae, Limnoriidae, Plakarthriidae, Serolidae, Bathynataliidae und Sphaeromatidae

Abb. 79 veranschaulicht die neuen Vorstellungen des Autors über die Zusammensetzung dieser neuen Unterordnung sowie die Schwestergruppenverhältnisse für die Familien Keuphyliidae Bruce, 1980, Lynseiidae, Poore, 1987, Limnoriidae White, 1850, Plakarthriidae Richardson, 1904, Serolidae Dana, 1853, Bathynataliidae Kensley, 1978 und Sphaeromatidae Latreille, 1825. Der desolate Zustand der Taxonomie der Sphaeromatidae (s.u.) erschwert eine Analyse, es bleibt jedoch kein anderer logischer Schluß als der, daß an der Basis dieser Unterordnung eine Stammart postuliert werden muß, die folgende Merkmale hatte:

– Körper scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, Coxalplatten breit, Pleonepimere lateral verlängert (Merkmal 1 in Abb. 79; s. Abb. 80),

– Pereomer 1 den Cephalothorax seitlich umfassend, Augen dorsal liegend (M. 2).

Bis auf die Familiengruppe D, deren Pleopoden gleichartig sind, teilen die übrigen Familien noch ein weiteres Merkmal:

– Pleopoden 4 und 5 größer als Pleopoden 1-3, für den Gasaustausch spezialisiert (M. 3 im Dendrogramm Abb. 79; s. auch Abb. 80 D, H).

Dabei fällt auf, daß an den vergrößerten Pleopoden 3 und 4 der Exopodit oft lateral und nicht terminal am Sympoditen inseriert (Sphaeromatidae: s. Abb. 81 H; Plakarthriidae). Bei den Plakarthriidae ist auch das 3. Pleopodenpaar vergrößert.

Ein weiteres Indiz für die Monophylie dieser übrigen Familien (Plakarthriidae + Familiengruppe A) ist die Verkürzung des Pleons (Abb. 80). Zur Grundausrüstung der Unterordnung gehören 5 freie Pleomere, wie sie

die Keuphyliidae und Limnoriidae aufweisen (abb. 82). Die übrigen Sphaeromatidea haben stets ein kurzes Pleon aus maximal 4 freien Pleomeren. Die Pleomere sind meist ganz oder teilweise miteinander und mit dem Pleotelson verwachsen und wenig beweglich, das Pleotelson ist meist breit und ventral konkav.

Wahrscheinlich gehört auch ein subchelates erstes Pereopodenpaar (Abb. 81 A, E) zur Grundausrüstung der Familiengruppe A. Der schlanke Propodus der Familiengruppe D (Abb. 82) und von *Plakarthrium* kann als Plesiomorphie oder auch als sekundäre Erscheinung gedeutet werden, was dann eine zweimalige Reduktion der Subchela bedeuten würde (bei *Plakarthrium* und bei *Keuphylia*). Für eine Subchela als Merkmal im Grundmuster der Sphaeromatidea spricht, daß diese auch bei den anderen Unterordnungen mit Ausnahme der Oniscidea zum Grundmuster gehört. Eine sekundäre Reduktion der Subchela, wie sie bei den Sphaeromatidea dann anzunehmen ist, ist kein Einzelfall; sie ist auch bei den Asellota nachweisbar (vgl. 6.4.1). Verbreiterte Coxalplatten (Abb. 80) gehören ebenfalls häufig zum Habitus dieser Unterordnung, sie sind bei fast allen Familien zu finden, es gibt jedoch bei den diskusförmigen Serolidae und Sphaeromatidae mehrere Arten, deren Coxalplatten nicht auffällig verbreitert sind. Bei den tubicolen Lynseidae und Limnoriidae sind sie so kurz wie bei anderen Isopoden. Es ist wahrscheinlich, daß die Coxalplatten über den ursprünglichen Zustand des Grundplans der Unterordnung hinaus mehrfach weiter ausgedehnt oder verkleinert wurden.

Die Wertung einiger Merkmale des Dendrogramms ist derzeit nicht unwiderlegbar. Der sehr breite Propodus des ersten Pereopoden (s. Abb. 81 A, E) der Familiengruppe A (M. 4) könnte auch eine Eigenart der Stammart der Unterordnung sein. Die typischste Synapomorphie der Familiengruppe A (P 2 des Männchens subchelat, M. 5 ; s. Abb. 81 B, F) könnte ebenfalls bei den Plakarthriiden sekundär fehlen. Die Gegenüberstellung der Synapomorphien 4 bis 6 und 7 bis 10 verleiht jedoch dem Schwestergruppenverhältnis Familiengruppe A/Plakarthriidae einen hohen Wahrscheinlichkeitsgrad.

Die Plakarthriidae haben wie die übrigen urtümlichen Sphaeromatidea einen scheibenförmigen Körper, sie weisen im Vergleich mit der Familiengruppe A mehrere Autapomorphien auf (M. 7 – 10 in Abb. 79). Die Plakarthriidae besitzen eine erste Coxalplatte, an deren Grenze zum Tergiten eine deutliche Naht verläuft. Bei den übrigen "höheren" Isopoden ist die Coxalplatte stets nahtlos mit dem Tergiten verwachsen. Wahrscheinlich ist aus funktionellen Gründen die Coxalplatte der Plakarthriiden sekundär beweglich geworden; eine Analogie gibt es bei *Hadromastax* (Bruce, im Druck). Eine weitere Eigenart dieser Familie ist die Form des dritten Pleopodenpaares, das wie die Pleopoden 4 und 5 vergrößert ist, so daß nur noch 2 Paar Schwimmpleopoden verbleiben.

Innerhalb der Familiengruppe A sind die Sphaeromatidae die Schwestergruppe zu den Serolidae und Bathynataliidae (Gruppe B). Das typischste Merkmal der Sphaeromatidae ist die Verwachsung des Uropodensymphoditen mit dem Endopoditen zu einer starren Platte, die allgemein dem distalen Pleotelsonrand angelegt wird, während der Exopodit frei beweglich bleibt (M. 18). Für Gruppe B ist der Habitus charakteristisch: Der Cephalothorax ist mediad mit dem Pereomer 1 verwachsen (M. 11), die Coxalplatten sind (wie auch bei anderen Familien) breit, wobei die Coxalplatte des sechsten Pereomers das siebte Pereomer, das keine verlängerte seitliche Coxalplatte besitzt, umschließt (M. 14). Bei den Serolidae finden sich kleine, sehr kräftige vordere Schwimmpleopoden (Plp 1-3) und vergrößerte Pleopoden 4 und 5, die der Atmung dienen, wobei der Exopodit von Pleopod 4 operkular ist (M. 20,21). Bei den Bathynataliidae entwickelte sich ebenfalls ein Schutz der Pleopoden, jedoch auf anderem Wege: Der Pleotelsonrand ist seitlich herabgezogen und bildet eine Atemkammer (M.22), die ventral durch das erste Pleopodenpaar (M. 28, bei *Naudea* Kensley, 1979 und *Bathynatalia* Barnard, 1957) oder durch die ventrad verlagerten Uropoden (M. 26, bei *Biremia* Bruce, 1985) bedeckt wird.

In der Literatur finden sich wiederholt Hinweise auf eine Verwandtschaft einiger dieser 4 Familien, es bestanden jedoch stets noch Zweifel. Erschwert wurde die Erkenntnis der tatsächlichen Zusammenhänge durch das "Flabellifera"-Konzept und durch die Gewohnheit, die Sphaeromatidae als typischerweise ovale, kompakte Tiere zu beschreiben, die sich meist einrollen können, während die scheibenförmige Sphaeromatidae seltener gefunden und nie als urtümlich erkannt wurden. Die Plakarthriidae wurden öfters zu den Sphaeromatidae gezählt oder für mit den Sphaeromiden verwandt gehalten (Hansen 1905a, Stebbing 1893, Kussakin 1973), Bowman und Abele (1982) führen sie jedoch als selbständige Familie der "Flabellifera" auf. Eine genauere Merkmalsanalyse veröffentlichten Wilson, Thistle und Hessler (1976), in der die Besonderheiten der

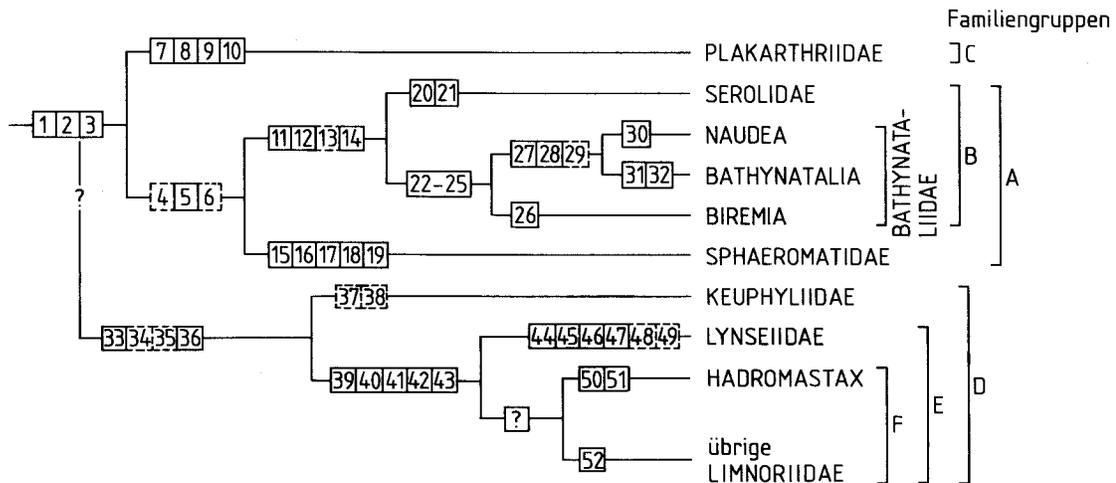


Abb. 79. Die Familien der Sphaeromatidea

- 1: Körper ursprünglich dorsoventral abgeflacht, scheibenförmig [Körper länglich oval, dorsal gewölbt]
- 2: Pereomer 1 seitlich den Cephalothorax umgreifend [Pereomer 1 nicht Cephalothorax umgreifend]
- 3: Pleopoden 4 und 5 größer als Pleopoden 1-3, vor allem der Atmung dienend, mit wenigen oder keinen Schwimmborsten [alle Pleopoden gleich groß, mit marginalen Schwimmborsten]
- 4: (Pereopod 1 kräftig subchelat, mit breitem Propodus und kurzem, dreieckigem, ventrad weit vorragendem Carpus) [Pereopod 1 subchelat, Carpus nicht vorragend]
- 5: Pereopod 2 im männlichen Geschlecht kräftig subchelat, jedoch deutlich kleiner als Pereopod 1 [Pereopod 2 nicht sexualdimorph]
- 6: (Pleotelson relativ groß, ventral konkav, eine Atemkammer für die Pleopoden bildend) [Pleotelson ventral ohne konkave Atemkammer]
- 7: Grundglieder 1 und 2 der 1. Antenne und 3, 4 der 2. Antenne verbreitert und wie Coxalplatten geformt [Grundglieder zylindrisch]
- 8: (Mandibel ohne Palpus, pars molaris und Borstenlobus, Inzisor schmal) [Palpus, pars molaris und Borstenlobus vorhanden, Inzisor mit breiter Schneidkante]
- 9: Pereopod 1 sekundär mit schlankem, langgestrecktem Carpus und Propodus [Carpus kurz, in Seitenansicht dreieckig, Propodus breit, subchelat]
- 10: Alle Pleomere mit Pleotelson verwachsen, jedoch seitlich 4 Verwachsungsnähte sichtbar [alle Pleomere frei]
- 11: Cephalothorax mediad mit Pereomer 1 verwachsen [Cephalothorax nicht mit Pereomer 1 verwachsen]
- 12: (Mandibel ohne Borstenlobus und ohne pars molaris) [Mandibel mit Borstenlobus, mit pars molaris]
- 13: Maxilliped mit maximal 4 Palpusgliedern, distales Glied winzig (oder fehlend) [Maxilliped mit 5 Palpusgliedern, distale Glieder nicht verkürzt]
- 14: Pereomer 6 umschließt Pereomer 7, Pereomer 7 hat keine großen Coxalplatten [Pereomer 7 nicht von Pereomer 6 umrahmt, Coxalplatten wie bei den vorhergehenden Pereomeren]
- 15: Vordere Pleomere (2-4) mediad miteinander verwachsen, jedoch gegen Pleotelson beweglich (meist auch Pleomer 1 verwachsen) [Pleomere frei]
- 16: Palpus des Maxillipeden mit mediad gerichtetem Lobus an Gliedern 2-5 [Lobus der Palpusglieder fehlt]
- 17: Mandibel mit sehr breiter pars molaris, keine große Lücke zwischen pars molaris und Borstenlobus [pars molaris nicht verbreitert, mit Abstand zum Borstenlobus]
- 18: Uropodensympodit mit Endopodit verwachsen [Sympodit nicht mit Endopodit verwachsen]
- 19: Exopodit von Pleopod 5 mit marginalen, warzenartigen Kutikulaverdickungen [Kutikulawarzen fehlen]
- 20: Pleopoden 1-3 mit verlängertem, laterad gerichtetem, trapezförmigem bis dreieckigem Sympoditen, kleine Rami mit langen Schwimmborsten [Sympodit nicht verlängert, ventrocaudad gerichtet, Schwimmborsten kürzer]
- 21: Exopodit von Pleopod 4 operkulat, Endopodit wenig chitinisiert, ohne Schwimmborsten (zugleich Pleopod 5 so groß wie Pleopod 4) [Exopod von Pleopod 4 nicht operkulat, mit Schwimmborsten]
- 22: Pleotelson mit lateral herabgezogenen und ventral mediad gerichteten Rändern, Atemkammer ventral einengend [Atemkammer nur lateral von Pleotelson geschützt]
- 23: Uropodensympodit lang und breit, distale Rami verkürzt [Rami nicht verkürzt, länger als Sympodit]
- 24: Palpus des Maxillipeden nur dreigliedrig, 2. Glied verbreitert [Palpus mit 4 Palpusgliedern, vgl. M. 13]
- 25: Sympodite der Pleopoden 1-3, besonders bei Pleopod 1, etwas verlängert [Sympodite kürzer und schmaler]
- 26: Uropoden wie bei den Valviferen ventrad verlagert [Uropoden lateral am Pleotelson inserierend]

- 27: Uropoden mit nur 1 kurzem, distalem Ramus [Uropoden zweiästig]
 28: Beide Rami des 1. Pleopoden verlängert, operkulat [Pleopod 1 kurz, nicht operkulat]
 29: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
 30: Pleonepimere 2-4 in der Art von Coxalplatten verlängert, das Pleotelson zu 2/3 umgreifend [Pleonepimere nicht verlängert]
 31: Uropodenrami reduziert [Rami nicht reduziert]
 32: Coxalplatten 2-6 mit laterad gerichteten Spitzen [caudale Spitzen der Coxalplatten ventrocaudad gerichtet]
 33: Enditen der 2. Maxille verkürzt, deutlich kürzer als Protopodit [Enditen nicht verkürzt]
 34: (Pars molaris der Mandibel reduziert) [pars molaris vorhanden]
 35: (Pereopod 1 nicht subchelat) [Pereopod 1 subchelat]
 36: Pereopod 1 mit 2 großen, gesägten Dornen posterodistal am Propodus [Pereopod 1 mit mehreren glatten, zusammengesetzten Dornen am Propodus]
 37: (Uropoden klein, distale Rami kurz, zugespitzt, nicht blattförmig) [Uropoden blattförmig, fächerbildend]
 38: (Mandibel ohne lacinia mobilis und ohne Palpus) [Mandibel mit lacinia mobilis und Palpus]
 39: Körper sekundär nicht scheibenförmig, sondern oval, langgestreckt [Körper flach, scheibenförmig]
 40: Basipodit des Maxillipeden langgestreckt und schmal, Endit mindestens fast so lang wie Palpus [Basipodit nicht verlängert, Endit kürzer als Palpus]
 41: Pereomer 1 seitlich nicht Cephalothorax umfassend [Pereomer 1 seitlich Cephalothorax umfassend]
 42: Inzisor der Mandibel spitz, seitlich mit Raspelzähnen, Borstenreihe unter Inzisor bis auf wenige Borsten reduziert [Inzisor eine breite Schneidkante bildend, Borstenreihe nicht verkürzt]
 43: Augen lateral am Cephalothorax [Augen dorsal]
 44: Körper langgestreckt, ca. 15 mal länger als breit [Körperlänge im Verhältnis zur Breite geringer]
 45: Pleopod 5 einästig, eingliedrig [Pleopod 5 in Sympodit und 2 Rami gegliedert]
 46: Pereopoden 6-7 verlängert, wesentlich länger als Pereopoden 1-5 [Pereopoden 6-7 etwa so lang wie Pereopoden 1-5]
 47: Palpus des Maxillipeden eingliedrig [Palpus fünfgliedrig]
 48: (Uropoden verkleinert, keinen Fächer bildend, ventrad verlagert) [Uropoden lateral inserierend, fächerbildend]
 49: (Mandibelpalpus fehlend) [Palpus vorhanden]
 50: Nur 2 Pleomere dorsal sichtbar [5 Pleomere sichtbar]
 51: Pleon mit 2 dorsocaudal gerichteten Hörnern [Pleon dorsal glatt]
 52: Uropoden klein, Rami kurz, zylindrisch, Exopodit klauenförmig [Uropoden fächerbildend, blattförmig]

Plakartriiden ausgearbeitet wurden. Sie erkannten, daß diese Familie sich von den Sphaeromatidae durch den beweglichen Uropodenendopoditen unterscheidet, sie führen weiter an, daß das Fehlen des Einrollvermögens eine Besonderheit der Plakartriidae sei. Wenig hilfreich ist der Versuch Pfeffers (1887), Übereinstimmungen der Plakartriiden mit den Oniscidea auszuarbeiten.

Zur Herkunft der Serolidae schreibt Sheppard 1933: "... it is perhaps more closely related to the Sphaeromatidae than to either of the other families". Sheppard (1933) sowie Nordenstam (1933) beschreiben die Besonderheiten der Serolidae und versuchen vor allem, innerhalb der Gattung "Serolis" Artgruppen mit ähnlichen Merkmalen zusammenzustellen. Kensley (1978b, 1979) wies auf die Ähnlichkeiten der Bathynataliidae zu den Serolidae hin. Im Zusammenhang mit der Beschreibung von *Biremia ambocera* erarbeitete Bruce (1985a) eine neue Diagnose für die Bathynataliidae und führte zur Unterscheidung von den Serolidae u.a. Merkmale der Mundwerkzeuge an (Maxilliped der Bathynataliidae mit großem Kupplungsdorn, lacinia mobilis groß). Diese Merkmale sind jedoch ohne systematische Bedeutung, da Kupplungsdornen auch bei den Sphaeromiden und in anderen Unterordnungen vorkommen, die lacinia ist nicht ungewöhnlich geformt und ähnlich auch bei den Seroliden zu finden.

Ganz andere Vorstellungen über die Verwandtschaft der Sphaeromatidae und Serolidae entwickelten Hurley und Jansen (1977): Demnach sind die "Seroloidea" eine Schwestergruppe der "Cirolanoidea"; zur letzteren Überfamilie zählen nach Auffassung der Autoren nicht nur die "Cirolanidae" und Cymothoidae, sondern u.a. auch die Limnoriidae, Sphaeromatidae, und Plakartriidae. Eine Begründung für dieses System sucht man vergeblich. Auch Hansen (1905) äußerte ohne Argumentation die Vermutung, die Seroliden und Sphaeromatiden seien mit den Cymothoiden verwandt.

Ein wichtiges Hindernis auf dem Weg zur Entdeckung der Verwandtschaft der vier Familien der Sphaeromatidea war, wie bereits erwähnt, die Vorstellung vom System der Sphaeromatidae, das im Abschnitt 11.4 überprüft wird.

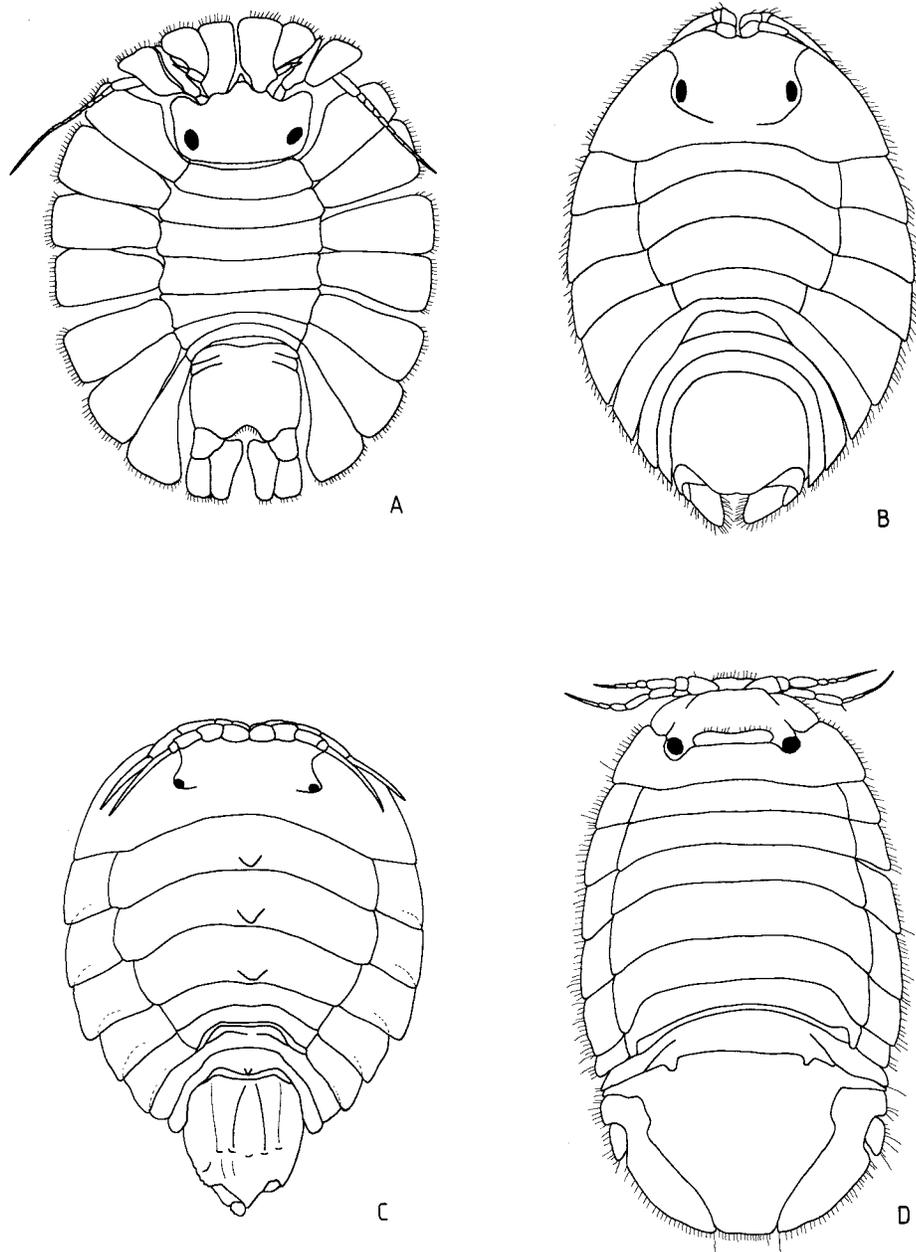


Abb. 80. Dorsoventral abgeflachte Sphaeromatidea: A: *Plakarthrium typicum* (Plakarthriidae; n. Jaramillo 1977a). B: *Serolis elliptica* (Serolidae; n. Moreira 1976). C: *Biremia ambocera* (Bathynataliidae; n. Bruce 1985a). D: *Cassinideia lunifrons* (Sphaeromatidae; n. Menzies & Frankenberg 1966).

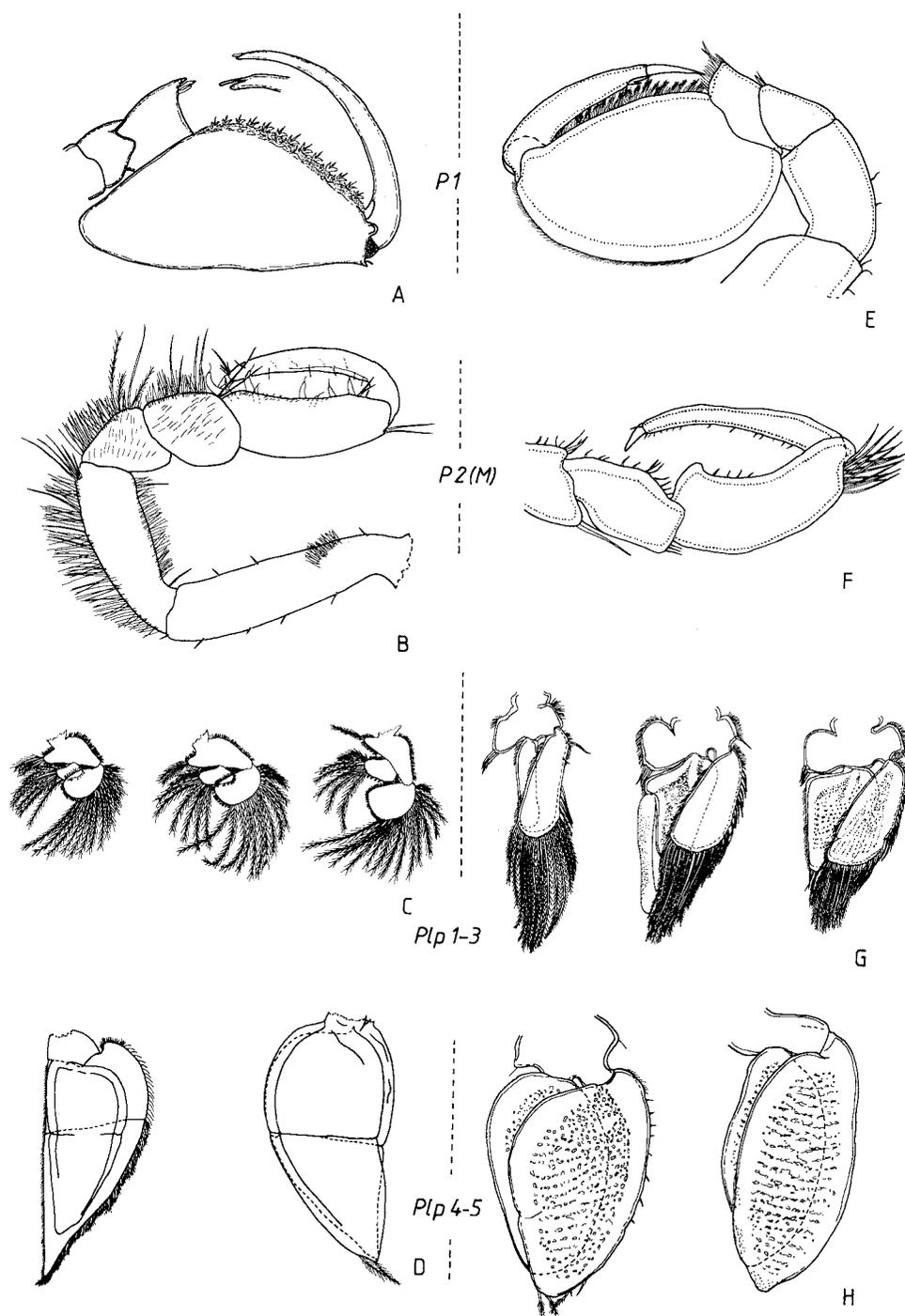


Abb. 81. Vergleich der Morphologie von Extremitäten der *Serolidae* (links) und urtümlicher *Sphaeromatidae* (rechts). A: *Serolis yongei* (n. Monod 1971). B: *Serolis completa* (n. Monod 1973). C, D: *Serolis laevis* (n. Moreira 1972). E, F: *Tecticeps marginalis* (n. Kussakin 1979). G, H: *Leptosphaeroma gottschei* (n. Nishimura 1976)

11.3.1 Die systematische Stellung der Keuphyliidae

Die Keuphyliidae (Abb. 82) mit der einzigen, in Ostaustralien beheimateten Art *Keuphyllia nodosa* Bruce, 1980, wurden kürzlich von Bruce (1980) als neue Familie der "Flabellifera" beschrieben. Es handelt sich dabei um dorsoventral abgeflachte Tiere mit 5 freien Pleomeren, die wie die Serolidae lange, in den ovalen Körperumriß eingepaßte Pleonepimere tragen. Die Uropoden sind sehr kurz, inserieren wie bei den meisten der Sphaeromatidea subterminal; die Mundwerkzeuge sind etwas vereinfacht gebaut, da Mandibelpalpus, lacinia mobilis und pars molaris fehlen. Die zweite Maxille ist unscheinbar. Im Unterschied zu den übrigen Sphaeromatidea haben alle Pleopoden der Keuphyliiden die gleiche Gestalt, ihre Form ähnelt jedoch der der vorderen Pleopoden anderer Sphaeromatidea: Der Sympodit ist kurz und breit, die Rami sind wenig länger als breit inserieren so weit voneinander entfernt, daß sie sich kaum überlappen.

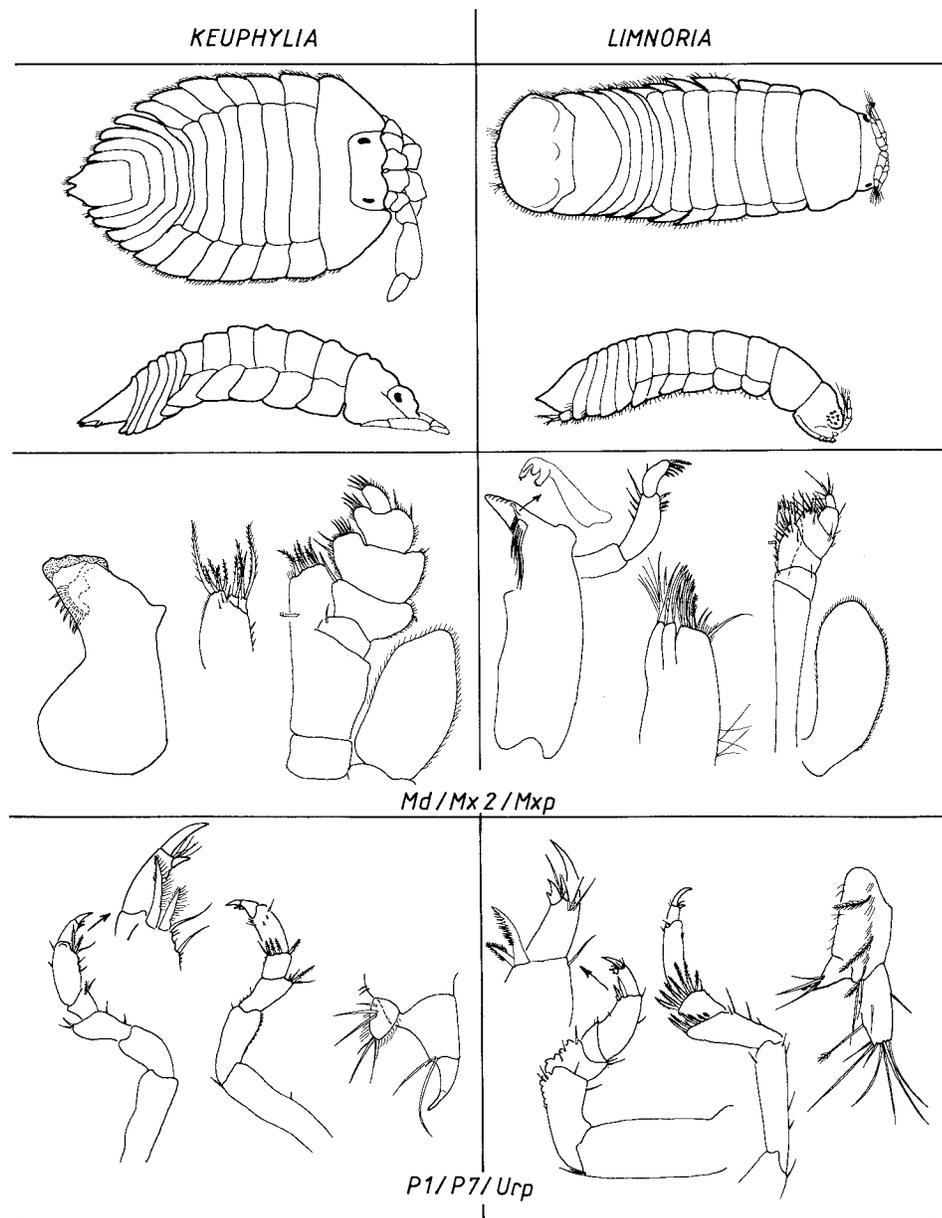


Abb. 82. Vergleich von *Keuphyllia* (links, n. Bruce 1980) und *Limnoria* (rechts, n. Menzies 1957)

Bruce (1980) hebt die Unterschiede zu den übrigen "Flabellifera" hervor und meint, die Limnoriidae könnten als nächste Verwandte in Betracht kommen. Merkmale sollen Ähnlichkeiten in der Form der Mundwerkzeuge, in geringerem Ausmaß in der Form der Pereopoden und Pleopoden sein, an den Pleopodensymphoditen gäbe es ähnliche Kupplungsborsten. Diese Gemeinsamkeiten werden im folgenden Abschnitt (11.3.2) genauer diskutiert.

Im Dendrogramm der Sphaeromatidea (Abb. 79) erscheinen die Keuphyliidae als urtümlichste Familie (s.o.). Die Zuordnung zu den Sphaeromatidea beruht auf den Synapomorphien M 1 und M 2 (Dendrogramm Abb. 79), wobei angenommen werden muß, daß diese Merkmale, also der dorsoventral abgeflachte Körper mit breiten Coxalplatten, langen Pleonepimeren, dem im ersten Pereomer versenkten Cephalothorax mit dorsal liegenden Augen, zum Grundmuster der Unterordnung gehören. Daß zum Grundmuster der Familiengruppe D, zu der *Keuphylia* gehört, auch flache, blattförmige Uropoden gerechnet werden müssen, beweist die kürzlich entdeckte Gattung *Hadromastax* (Bruce, in press). Von den übrigen Sphaeromatidea unterscheidet sich *Keuphylia*, wie bereits erwähnt, durch die plesiomorphe, d.h. gleichartige Gestalt der Pleopoden.

Eigenartigerweise treten bei *Keuphylia* zwei Merkmale auf, die sonst unter den scheibenförmigen Arten nur bei *Plakartrium* zu finden sind: Die Mandibel hat eine reduzierte pars molaris und keinen Palpus, der erste Pereopod ist schlank. Es ist zu folgern, daß die Mandibelreduktionen der Keuphyliidae eine Analogie zu denen der Plakartriidae sind, die Form des Enditen ist bei beiden Familien verschieden. Bei den Keuphyliidae ist der Borstenlobus unter der pars incisiva noch vorhanden, letztere hat noch ihre urtümliche Gestalt, bei den Plakartriidae dagegen ist der gesamte Endit schlank und verformt. Die zweite Übereinstimmung, das schlanke erste Pereopodenpaar, könnte eine Plesiomorphie sein, die zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehört, die Subchela an dieser Extremität charakterisiert nur die Familiengruppe A (M. 4 in Abb. 79). Bei den Plakartriidae ist jedoch nicht nur der Propodus, sondern auch der Carpus langgestreckt (M. 9 in Abb. 79), was nur auf eine sekundäre Verlängerung dieses Podomeres zurückgeführt werden kann. Es wurde bereits erwähnt (11.3), daß es wahrscheinlicher ist, daß Subchelen am 1. Pereopodenpaar zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehören.

Möglicherweise können in Zukunft auch Details der Bedornung der Pereopoden als Merkmale an Bedeutung gewinnen: Bei vielen Sphaeromatidea, so auch bei den Keuphyliidae, sind die distalen Dornen an Merus und Carpus zweizeilig gefiedert, bei anderen Gruppen, z.B. bei den Cymothoidea, dagegen einfach ausgeprägt.

Die Keuphyliidae haben für die Sphaeromatidea eine ähnliche Bedeutung wie die Phoratopodidae für die Cymothoidea: Beides sind sehr urtümliche Familien in der jeweiligen Unterordnung, beide sind im australischen Raum beheimatet und werden nur selten gefunden, sie sind in morphologischen Details so aberrant, daß sie nicht als Vorbild für die Urform der Unterordnung dienen können.

11.3.2 Die Verwandtschaft der Keuphyliidae, Lynseiidae und Limnoriidae, die Stellung von *Hadromastax*

Poore (1980) hat bei der Beschreibung der neuen Familie Lynseiidae auf die Verwandtschaft mit den Limnoriidae hingewiesen. Bruce (im Druck) entdeckte *Hadromastax* und ordnete diese neue Form den Limnoriidae zu, diskutierte die Ähnlichkeiten und Unterschiede zu den Lynseiidae und Keuphyliidae. Es bleibt jedoch unklar, wie die Schwestergruppenverhältnisse sein könnten, welche Merkmale als Synapomorphien für welche Familiengruppe zu diskutieren sind und welche andere Isopoden mit dieser Familiengruppe verwandt sein könnten. Am bekanntesten sind in dieser Gruppe die Holzbohrasseln (Limnoriidae).

Zu den Limnoriidae zählten bisher nur die 3 Gattungen *Limnoria* Leach, 1813, *Phycolimnoria* Menzies, 1957 und *Paralimnoria* Menzies, 1957. *Hadromastax* wurde erst kürzlich entdeckt (Bruce, im Druck). Harger (1880) errichtete die Familie Limnoriidae für die Gattung *Limnoria* und beschrieb die wichtigsten Merkmale (u.a.: Antennen kurz; Mandibel ans Nagen angepaßt; Pereopoden gleichartig, nicht subchelat; sechs (?) freie Pleonsegmente vorhanden, wobei offenbar das Pleotelson mitgezählt worden ist). Der Autor spricht von den evidenten Beziehungen zu den Sphaeromtidae, nennt jedoch als Gemeinsamkeiten nur die gleiche Anordnung der Coxalplatten, die für alle "höheren Isopoden" (s. Kapitel 13) charakteristisch ist. Für Hansen

(1905a) sind die "Limnoriinae" eine Unterfamilie der Sphaeromatidae. Von den aufgezählten Merkmalen der Sphaeromatidae (Hansen 1905a: 97, 98) kommen nur wenige als Synapomorphien in Betracht, nämlich die reduzierte Zahl von Oostegiten (nur an den Pereomeren 2-4 ausgebildet) und das Einrollvermögen der Tiere. Andere Apomorphien (z.B.: Mundwerkzeuge der Weibchen reduziert) betreffen nicht einmal alle Gattungen der "Sphaeromatinae". Da die Zahl der Oostegite bei den Isopoden sehr oft reduziert wird, bei *Eisothistos* und bei den *Microcerberidae* fehlen sie sogar zur Gänze, ist ihre Anzahl kein gewichtiges Merkmal. Das Einrollvermögen tritt auch als Analogie bei anderen Unterordnungen auf (*Oniscidea*, "*Cirolanidae*"). Menzies (1957) wies darauf hin, daß das Einrollvermögen der *Limnoriidae* konvergent zu dem der *Sphaeromidae* entstanden sein muß. Bei *Limnoria* wird bei der Einkrümmung der kleine Cephalothorax unter die Coxalplatten des ersten Pereomers geschoben, während bei den *Sphaeromatidae* diese Platten unter dem Cephalothorax bleiben.

Seit Hansen (1905a) werden die *Limnoriidae* zu den "Flabellifera" gezählt, obwohl sie keinen Schwanzfächer aufweisen: Die Uropoden sind verkürzt, die Rami schmal und zugespitzt.

Menzies (1957) zählt die Geschichte der systematischen Einordnung dieser Bohresseln auf und führt tabellarisch Merkmale zum Vergleich der Gattungen *Limnoria*, *Sphaeroma*, *Cymothoa* und *Cirolana* an. Er kommt zu dem Schluß, daß die *Limnoriidae* eine eigenständige Familie der "Flabellifera" sind, die am meisten mit den "*Cirolanidae*" gemein hat. Merkmale, die diese Annahme stützen könnten, sind die Reduktion der *lacinia mobilis*, die Präsenz des Borstenlobus am Mandibelenditen, die Präsenz des Epipoditen des Maxillipeden und von 6 Pleonteilen. Von diesen Merkmalen ist lediglich die Reduktion der *lacinia mobilis* eine Apomorphie, deren Nennung jedoch nicht korrekt ist, da bei den *Limnoriiden* die *lacinia* der rechten Mandibel noch vorhanden ist, wenn sie auch zu einer schmalen, distal gegabelten oder gezähnten Struktur umgeformt ist.

Der Bau des Magens von *Limnoria* (s. 3.5.3.5) und die Präsenz von Coxalplatten, von denen die erste mit dem Tergiten verwachsen ist, sind Merkmale, die verraten, daß die *Limnoriidae* zu den "höheren Isopoden" gehören und nicht mit den *Asellota* verwandt sind. Von diesen "höheren Isopoden" haben lediglich die *Sphaeromatidea* und die *Cymothoida* keine sehr charakteristischen Synapomorphien, welche eine nähere Verwandtschaft mit den *Limnoriidae* ausschließen könnten. Die *Valviferen* dagegen haben die valvenförmigen Uropoden, die *Oniscidea* die Anpassungen an die terrestrische Lebensweise (s. 7.1), die *Bopyridae* (12.7.1) und die *Anthuridea* (9.1) sind ebenfalls in ihrer Körperform und Lebensweise anders spezialisiert als die Bohresseln.

Daß die Familie *Limnoriidae* nicht die Schwestergruppe der "*Cirolanidae*" sein kann, ist leicht nachzuweisen: Die *Limnoriidae* besitzen noch eine *lacinia mobilis* und lange Borsten darunter, bei den "*Cirolanidae*" ist unter der *pars incisiva* lediglich ein sehr breiter Lobus mit mit kurzen, zahnartigen Dornen erhalten. Bei den *Limnoriidae* ist der Endit des Maxillipeden lang, bei den *Cirolaniden* kurz. Auch der Magenbau (vgl. Abb. 13, 14 und Abb. 23) spricht gegen eine Verwandtschaft.

Innerhalb der *Cymothoida* sind bei den *Phoratopodidae* die Mundwerkzeuge urtümlicher als bei den *Cirolaniden* (s. Abb. 94). *Lacinia* und *Borstenlobus* sind vorhanden, als gemeinsame Apomorphie der *Limnoriiden* und *Phoratopodiden* könnte die Verkürzung (bei *Phoratopus*) oder Reduktion (bei *Limnoria*) der *pars molaris* diskutiert werden, es handelt sich hierbei jedoch um ein unbedeutendes Negativmerkmal. Die *Phoratopodidae* sind morphologisch in hohem Maße an das Graben in Sand angepaßt und kommen daher nicht als sehr nahe Verwandte der *Limnoriiden* in Betracht.

Entscheidend ist die Frage, ob die Familie *Limnoriidae* die Autapomorphien der Unterordnung *Cymothoida* aufweist. Diese Frage läßt sich jedoch mit den bekannten Merkmalen (s. 12.1) nicht klären, da die betreffenden Strukturen bei *Limnoria* sekundär verändert sind. Die Uropoden, die bei den *Cymothoida* blattförmig sind und einen unter das Pleotelson ragenden Sympoditenfortsatz haben, sind bei *Limnoria* sehr klein. Die Mandibel, die bei den *Cymothoida* eine breite *pars incisiva* hat, während die *pars molaris* flach und spitz ist, ist bei den *Limnoriiden* an das Nagen von Holz angepaßt und hat eine meißelartige, schmale *pars incisiva*, die *pars molaris* fehlt. Verwirrung stiftet die Gattung *Hadromastax*, die Bruce (im Druck) als urtümlichen *Limnoriiden* beschreibt: *Hadromastax* besitzt blattförmige Uropoden, wie sie bei den *Cymothoida* vorkommen, die Mundwerkzeuge sind aber wie bei den *Limnoriidae* spezialisiert. Die systematische

Stellung der Limnoriidae läßt sich nur durch den Vergleich mit den Lynseidae und den Keuphyliidae begründen (s.u.).

Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Limnoriidae und den Sphaeromatidae ist auszuschließen, da die Limnoriidae gleichartige Pleopoden haben, bei fast allen Familien der Sphaeromatidea (mit Ausnahme der Keuphyliidae und Lynseidae) jedoch die vorderen Pleopoden (Abb. 81 C, G) für natatorische und ventilatorische, die hinteren für respiratorische Aufgaben spezialisiert sind (s. Dendrogramm Abb. 79). Obwohl die Limnoriidae nicht wie die urtümlichen Sphaeromatidea dorsoventral abgeflacht sind und somit äußerlich den Sphaeromatidae ähneln, sich sogar wie manche Gattungen der Sphaeromatidae einrollen können, zeigt der Pleopodenbau, daß die Limnoriidae woanders im System eingeordnet werden müssen.

Die Keuphyliidae, die vor allem auf Grund des scheibenförmigen Körpers mit den langen Coxalplatten und Epimeren in die Unterordnung Sphaeromatidea gestellt werden (s. Dendrogramm Abb. 79), haben noch gleichartige Pleopoden und 5 freie Pleomere. Bruce (1980) hält, wie bereits erwähnt (s.o.) die Keuphyliidae und Limnoriidae für nahe Verwandte. Obwohl diese These noch nicht zufriedenstellend abzusichern ist, vor allem eine bessere Beschreibung von *Keuphylia* benötigt wird, soll diese Auffassung im folgenden präzisiert werden, wobei die kürzlich entdeckten Gattungen *Hadromastax* und *Lynseia* (Poore 1987, Bruce, im Druck) neue Argumente liefern.

Die **Keuphyliidae, Lynseidae und Limnoriidae** können im Dendrogramm Abb. 79 als Familiengruppe **D** zusammengefaßt werden, da sie folgende Synapomorphien aufweisen:

- Enditen der 2. Maxille verkürzt, deutlich kürzer als Protopodit (M. 33).
- Pars molaris der Mandibel reduziert (M. 34).
- Pereopod 1 nicht subchelat (M. 35).
- Pereopod 1 mit 2 großen, gesägten Dornen posterodistal am Propodus (M. 36).

Merkmal 35 kommt, wie bereits erwähnt, auch bei den Plakarthriidae vor, dort ist allerdings der Carpus sekundär verlängert.

Die Mundwerkzeuge deuten auf eine spezialisierte Ernährungsweise hin, die nur von den Holz nagenden Limnoriidae bekannt ist. Die fast immer verkürzten Uropoden sind eine weitere Gemeinsamkeit der Familien, die jedoch analog entstanden sein muß, was leicht zu belegen ist: *Hadromastax* (Limnoriidae) hat noch plesiomorphe, blattförmige Uropoden; die verkürzten Uropoden sehen sehr verschieden aus: Bei *Keuphylia* ist der Endopodit klauenförmig, bei *Limnoria* dagegen der Exopodit; bei *Lynseia* haben die Uropoden eine andere Lage, sie sind ventrad unter das Pleotelson verlagert.

Es gibt weitere Übereinstimmungen, die jedoch nur als Indizien ohne Beweiskraft für eine mögliche Verwandtschaft gelten können. Die Antennen sind kurz, auf den Pereopoden 5-7 besitzen die Limnoriidae ebenso wie die Keuphyliidae am distalen Rand von Merus und Carpus zweizeilig gesägte oder gefiederte Dornen. Dornen gibt es an dieser Stelle auch bei den Cymothoidea, sie sind jedoch allgemein glatt und tragen distal ein Sinneshaar ("zusammengesetzte Dornen"). Gesägte Dornen sind auch bei den Sphaeromatidae und bei den Idoteidae (Valvifera) vorhanden, die systematische Bedeutung des Merkmals ist derzeit noch nicht geklärt.

Die Lynseidae und die Limnoriidae (Familiengruppe **E**) werden als Schwestergruppen angesehen. Es besteht wahrscheinlich bereits bei der letzten gemeinsamen Stammart eine Tendenz zur tubicolen Lebensweise und eine besondere, bisher unbekannte Ernährungsweise, worauf die Merkmale 39 und 43 (Abb. 79) hinweisen: Der Körper ist langgestreckt (M. 39), der Kopf sekundär beweglich (M. 41) und nicht vom 1. Pereomer umfaßt, die Mundwerkzeuge sind offenbar an das Nagen angepaßt. Die Lynseidae sind wurmförmige Tiere (M. 44) mit kräftigen Klauen an den Pereopoden, die Mundwerkzeuge ähneln sehr denen der Limnoriidae: Die Maxillipeden sind schmal und basal verlängert (M. 40), die Mandibel hat einen spitzen Inzisor mit lateralen Raspelzähnen (M. 42).

Die Limnoriiden waren nach dem bisherigen Kenntnisstand Holzbohrrasseln, die charakteristische Mundwerkzeuge, kurze Uropoden und einen zylindrischen Körper haben. Dieses Konzept muß revidiert werden, wenn man *Hadromastax* Bruce zu den Limnoriidae rechnet, wie es Bruce (im Druck) vorschlägt. *Hadromastax* hat einen breiteren Körperbau als *Limnoria*, die Coxalplatten sind größer, ein Schwanzfächer ist vorhanden. Die Körperform ist nicht so gut wie bei den Limnoriidae für eine tubicole Lebensweise geeignet, da der Körper nicht lang zylindrisch geformt ist. Trotzdem hat Bruce *Hadromastax* als Mitglied der Limnoriidae

eingestuft, wofür vor allem der Bau der Mundwerkzeuge spricht. Allerdings läßt sich damit beim derzeitigen Kenntnisstand keine Synapomorphie angeben, die die Monophylie der Limnoriidae belegen könnte. Bruce (im Druck) erhofft von einer künftigen Revision der Familie eine neue Diagnose mit guten Merkmalen. *Hadromastax* ist so interessant, weil hier noch Plesiomorphien vorhanden sind, die zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehören: Die Uropoden sind blattförmig, der Körper ist dorsoventral abgeflacht, wenn auch nicht scheibenförmig. Damit wird die These eines Schwestergruppenverhältnisses der Familiengruppe E mit den Keuphyliidae wahrscheinlicher, es muß nicht postuliert werden, daß die Stammform der Gruppe E bereits einen zylindrischen Körper hatte.

Zur weiteren Diskussion dieser Hypothese wäre es wichtig, die Biologie und den Magenbau von *Keuphylia* zu kennen. Während die Serolidae Räuber sind, haben viele Sphaeromatidae omnivore oder phytophage Ernährungsweisen (s. 11..2.2), welche vielleicht auch den Ahnen der Sphaeromatidea zuzuschreiben sind, so daß die Evolution von holzverdauenden Arten erklärbar wäre.

11.4 Die Sphaeromatidae

Die traditionelle Einteilung der Sphaeromatidae Latreille, 1825 fußt auf einer Idee von Hansen (1905). Er unterschied drei Taxa, nämlich die **Eubbranchiatae**, **Hemibranchiatae** und **Platybranchiatae**, die, wie die Namen andeuten, mit Pleopodenmerkmalen definiert wurden. Bei den Eubbranchiatae sind die Pleopoden 4 und 5 verdickt, mit transversalen Falten versehen, die der Oberflächenvergrößerung dienen, Schwimmborsten fehlen, zudem können die Äste zweigliedrig sein. Bei den Hemibranchiatae ist dagegen an den Pleopoden 4 und 5 nur der Endopodit mit transversalen Falten versehen, der Exopodit dagegen ist glatt; Borsten fehlen. Die Platybranchiatae weisen an keinem Ast der Pleopoden 4 und 5 transversale Falten auf, der Exopodit ist nur eingliedrig. Weiterhin sollen den Platybranchiatae warzenartige Kutikulabildungen am Exopoditen des Pleopoden 5 fehlen, ein bei den anderen Gruppen verbreitetes Merkmal. Eine weitere, gut erkennbare Eigenart ist der terminale Schlitz im Pleotelson der Eubbranchiatae, der sich oft zu einem Foramen oder einer Röhre schließt, eine Konstruktion, die dem Ausstoß von Atemwasser dient. Bei den Hemibranchiatae passen die Grundglieder der Antennen in Vertiefungen des vorderen Cephalothorax (Abb. 83). Eine weitere auffällige Besonderheit ist die Entwicklung der Eier in inneren Bruttaschen, die wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem sehr guten Einrollvermögen entstanden sind (Abb. 78). Eine weitere Folge des Einrollvermögens ist die Keilform der Seiteränder der Pereomere.

Hale (1929) achtete noch genauer auf die Gliederung der Pleopodenäste und betonte die Bedeutung der Verwachsung der Glieder der Pleopodenrami. Hurley und Jansen (1977) übernehmen bei ihrer Revision der neuseeländischen Sphaeromatidae diese Einteilung und definieren die Taxa als Unterfamilien, zweifeln jedoch bereits an der Bedeutung der Pleopodengliederung. In den Diagnosen der Unterfamilien (Hurley & Jansen 1977) sind fast nur Pleopodenmerkmale berücksichtigt. Iverson (1982) hat schließlich die korrekten Namen für Hansens Taxa zusammengestellt, Familiendiagnosen erarbeitet und die Zusammensetzung der Familien überprüft. Für die Gattung *Tecticeps* Richardson, 1897 errichtete er die Unterfamilie **Tecticipinae**, für die **Platybranchiatae** die Unterfamilie **Cassidininae**; die **Sphaeromatinae** Latreille, 1825 entsprechen Hansens **Hemibranchiatae**, die **Dynameninae** Bowman, 1981 den **Eubbranchiatae**, für die Gattungen *Ancinus* Milne-Edwards, 1840 und *Bathycyopea* Tattersall, 1905 bleibt nach Iverson (1982) die Unterfamilie **Ancininae** Tattersall, 1905 gültig.

Einige Sphaeromatidae bilden durch Einstülpungen des ventralen Integuments innere Bruttaschen aus (Abb. 84), so *Sphaeroma* Latreille, 1802, *Cymodoce* Leach, 1814, *Bregmocerella* Haswell, 1885, *Exosphaeroma* Stebbing, 1900, und *Parasphaeroma* Stebbing, 1902 (Leichmann, 1891, Hansen 1905a, Kinne 1954). Ein sekundäres Marsupium ist z.B. von *Cymodocella* Pfeffer, 1887 bekannt, die Eier werden im vorderen Thorax durch Oostegite gehalten, caudal liegen sie jedoch in einer Tasche, die durch Hautduplikaturen der Thorakomeren 4 bis 7 gebildet wird. Hansen (1905) erwähnt noch weitere Abwandlungen des Marsupiums (bei *Dynamene* Leach, 1814, *Cassidinidea* Hansen, 1905, *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885), in späterer Literatur finden sich jedoch kaum Hinweise auf die Ausprägung dieser Bruttaschen. Erst Harrison (1984) überprüfte



Abb. 83. Ventrale Antenneninsertion bei kugelnden Sphaeromatidae (rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814).

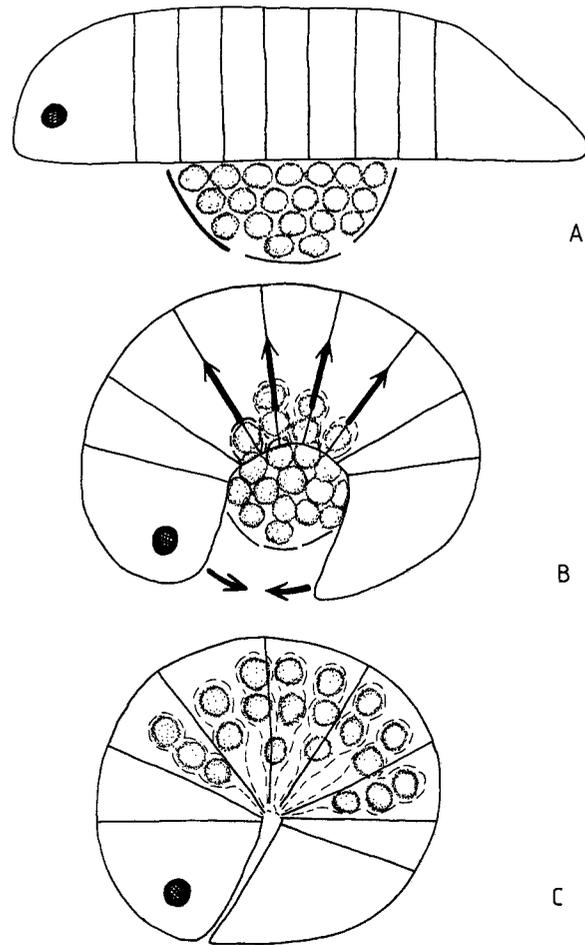


Abb. 84. Evolution innerer Brutsäckchen (n. Kinne 1954). A: Sphaeromatide mit normalem Marsupium. B: Dorsale Verlagerung der Eier im Zusammenhang mit der Evolution des Einrollverhaltens (hypothetisch). C: Sphaeromatide mit inneren Brutsäckchen.

dieses wichtige, bis dahin vernachlässigte Merkmal bei 63 Gattungen: Die meisten Sphaeromatiden haben eine reduzierte Zahl von Oostegiten und sekundäre Marsupien, entweder in Form von großen, unpaaren Taschen, die vorn und hinten am Thorax durch Hautduplikaturen gebildet werden, oder in Gestalt segmentaler, paarig angelegter innerer Brutsäckchen, die über je eine schmale Öffnung auf der Ventralseite der Pereomere münden. Harrison versuchte, eine weitere Eigenart mit der Ausprägung der Marsupien zu korrelieren, nämlich die Verbreiterung der Maxillipeden und die Reduktion der übrigen Mundwerkzeuge bei reifen Weibchen. Das Ergebnis stellt Harrison in 2 Tabellen dar. In der ersten Tabelle sind die Gattungen nach gleichen Merkmalskombinationen zusammengefaßt, in der zweiten nach Familien gegliedert. Keine der beiden Tabellen läßt Schlüsse über die Abfolge der Evolutionsschritte zu, da die sekundären, unpaaren Taschen weit verstreut bei einer großen Zahl von Gattungen auftreten und nicht mit anderen Merkmalen korreliert werden können. So gewinnt Harrison nur die Erkenntnis, daß die Taxonomen in Zukunft die Form des Marsupiums genauer beschreiben sollten, um die Identifizierung von Homologien zu erleichtern. Harrison konnte Details im Bau der unpaaren Taschen nicht berücksichtigen, so daß noch ungeklärt ist, ob alle diese Strukturen, die unterschiedlich groß sein können, z.T. wie bei *Cymodocella* nur am hinteren Thorax auftreten, homolog sind.

Während die Evolution der paarigen, inneren Brutsäckchen als einmaliges Ereignis gewertet werden muß, da diese Struktur komplex ist und bei den Isopoden sonst nicht auftritt, spricht die Streuung des Vorkommens und die graduelle morphologische Variation der unpaaren Taschen dafür, daß bereits bei der Stammart der Sphaeromatidae die Eier am ventral tief konkaven Thorax gelagert werden (vgl. Harrison 1984) und durch Vorwachsen von Hautfalten die Einengung dieser Höhlung mehrfach konvergent entstanden ist. Da die Hautfalten die Oostegite ersetzen, ist das Auftreten der ersteren mit der Reduktion der Oostegite korreliert. Ein ähnliches, sekundäres Marsupium ist auch von den Gnathiidae bekannt. Die Reduktion der Mundwerkzeuge ist eine Apomorphie, die zwar Gattungsgruppen charakterisieren kann (s.u.), bei der jedoch stets mit Analogien gerechnet werden muß.

Sichtet man die Artbeschreibungen der Sphaeromatidae und vergleicht die Morphologie der Tiere mit dem bisherigen System, wird sofort deutlich, daß zum einen bei den Sphaeromatidae die Taxonomen bisher zumeist handwerkliche Leistungen geringer Qualität vorzuweisen haben, da von sehr vielen Arten kaum mehr als eine Habitusskizze existiert, was jeden Versuch, supragenerische Taxa zu definieren, zu einem gewagtem Vorhaben macht, zum anderen offensichtlich natürliche (=monophyletische) Gattungsgruppen existieren, deren Mitglieder sich aus mehreren der bisherigen Unterfamilien rekrutieren. Um die Evolution der Sphaeromatidae verstehen zu können ist dringen eine **gründliche Revision der gesamten Familie** notwendig. Die folgenden Überlegungen können nur andeuten, welche Entwicklungstendenzen derzeit erkennbar sind und können nicht zu einem vollständigen Dendrogramm der Gattungen zusammengefaßt werden; die Analyse kann nur als oberflächlich bezeichnet werden. Sie wird trotzdem vorgestellt, da sie zeigt, wo monophyletische Gattungsgruppen erkannt wurden und wie irreführend die bisherige Merkmalsgewichtung war.

Es ist zunächst nicht verwunderlich, wenn festgestellt werden muß, daß die "Cassidininae" keine monophyletische Gruppe sind. Das Fehlen der transversalen Auffaltungen an den Pleopoden 4 und 5 ist eine Plesiomorphie. Weitere von Iverson (1982) angegebene Merkmale sind nur bei einigen abgeleiteten Gattungen vorhanden, so der verkleinerte Uropodenexopodit und die nicht abgehobene, flache pars molaris der Mandibel. Die Tecticipinae und Ancininae sind spezialisierte Formen, die aus den "Cassidininae" hervorgegangen sind. Es erscheint wenig sinnvoll, diese monophyletische Gruppen, die in Abb. 85 der Gattungsgruppe B und der Gattung *Tecticeps* entsprechen, neben vielen anderen, ähnlich umfangreichen Gattungsgruppen, als abgesonderte Unterfamilien hervorzuheben.

Die Pleopodenmerkmale können lediglich dazu dienen, die urtümlicheren Sphaeromatidae von einer der höher entwickelten Gattungsgruppen (Gruppe J) zu unterscheiden, bei denen die Pleopoden das erwähnte Merkmal "transversale Falten" aufweisen (Merkmal 22 in Abb. 85). Die warzenartigen Verdickungen am Exopoditen von Pleopod 5, die nach Hansen (1905) bei den Platybranchiatae fehlen sollen, sind bei fast allen Gattungen vorhanden und gehören offenbar zur Grundausrüstung der Sphaeromatidae.

Von den Merkmalen, die der Stammart der Sphaeromatidae zugeschrieben werden müssen, sind bei den urtümlicheren Arten noch der dorsoventral abgeflachte Körper, der wenig eingekrümmt werden kann (z.B. bei *Amphoroidella* Baker, 1908, *Tecticeps* Richardson, 1897, *Ancinus* Milne-Edwards, 1840), die kräftige Subchela am

ersten Pereopoden (nur in Gruppe A) und die sexualdimorphe kleine Subchela am zweiten Pereopoden der Männchen (z.B. bei *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885, *Gnorimosphaeroma* Menzies, 1954, *Ancinus* Milne-Edwards, 1840, *Monolistra* Gerstäcker, 1856) vorhanden. Die Subchela des ersten Pereopoden wird meist zurückgebildet (Gattungsgruppe C), der Carpus bleibt dabei jedoch kurz, in Seitenansicht dreieckig. Die Körperform entwickelt sich in zwei konträren Weisen: In Gattungsgruppe E entsteht eine fast perfekte, ganzrandige Scheibe, an deren Aufbau wie bei den Plakarhiidae auch die Uropoden und Antennen teilhaben. In Gattungsgruppe F dagegen werden im Verlauf der Anpassung an das Einrollen die Coxalplatten verkleinert und ventrad gerichtet, die Antennen inserieren weiter ventral (Abb. 83), die Tiere sind dorsal konvex. Da nicht genau bekannt ist, wie innerhalb der höheren Sphaeromatidae sich die morphologischen Anpassungen an das Einrollvermögen entwickeln, ist dieser Merkmalskomplex derzeit nicht für die Analyse nutzbar.

Die morphologische Variabilität der Sphaeromatidae verspricht, bei genauer Analyse eine detaillierte Rekonstruktion der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zu ermöglichen. Bei dem derzeitigen Wissensstand lassen sich bereits mehrere monophyletische Gruppen erkennen (Abb. 85).

Gattungsgruppe A unterscheidet sich von der Schwestergruppe (C) durch den plesiomorphen, kräftig subchelaten P 1 und weist eine charakteristische Mandibel auf (Merkmal 1 in Abb. 85), deren pars molaris sehr schmal, lacinia-ähnlich, oder ganz reduziert ist. Diese Tiere sind dorsoventral abgeflacht und besitzen breite Coxalplatten, die Uropoden sind lang und spitz. *Tecticeps* Richardson, 1897 weist noch lange Verwachsungsnähte von vier Pleomeren im Pleon auf. Die Tiere haben ein kleines Rostrum (M. 3), das vom vorderen Cephalothoraxrand aus zwischen die Antennen ragt. *Ancinus* Milne-Edwards, 1840 und *Bathycopea* Tattersall, 1905 weisen einen Uropoden auf, der in ähnlicher Form mehrfach entsteht (bei den Gruppen G und L): Der Endopoditabschnitt ist reduziert, der Exopodit sehr lang und spitz (M. 2). Zudem fehlt der Mandibel der Borstenlobus unter der lacinia mobilis (M. 4). Die Autapomorphien der Gattungen können Abb. 85 entnommen werden.

Allen übrigen Sphaeromatidae fehlt die kräftige Subchela des ersten Pereopoden, die offenbar reduziert wurde, während der Carpus seine kurze und dreieckige Form behielt (M. 8). Innerhalb dieser Gruppe haben mehrere Gattungen noch eine dorsoventral abgeflachte Form (Gruppe D), als Besonderheit weisen sie einen frontad verlängerten Clypeus auf (M. 9), der wie ein Rostrum zwischen die Antennen ragt, teils sehr verbreitert (*Dies* Barnard, 1951, *Cassidina* Milne-Edwards, 1840), teils sehr verlängert wird (*Chitonopsis* Whitelegge, 1902). Diese Struktur scheint die verbreiterten Antennulagrundglieder zu stützen, die möglicherweise zweimal entstanden sind (bei der Gruppe "Cassidina" und bei *Amphoroidella* Baker, 1908) und bei *Paracassidina* Baker, 1911 geweihartige Auswüchse haben. Der Körper dieser Arten wird oval oder rund diskusförmig (Gruppe E), der Uropod ist dem Körperumriß angepaßt, wobei der Exopodit vom Sympoditen eingefast wird (M. 10).

Von den Gattungen mit eingefasteten Uropodenexopoditen (M. 10) haben einige normale, schlanke Antennulagrundglieder (*Dies* Barnard, 1951, *Cassidimidea* Hansen, 1905), was als plesiomorpher Zustand gewertet werden kann. Bei fast allen Gattungen der Sphaeromatidae hat die Antennula charakteristische Grundglieder: Das erste Glied ist am längsten und breitesten, das folgende Glied ist das kürzeste, jedoch fast ebenso breit wie das erste Glied, das dritte Grundglied ist wiederum lang, jedoch sehr viel schmaler als die vorhergehenden Glieder. Verbreiterte Grundglieder sind ein apomorphes Merkmal. Einige Gattungen erreichen einen fast perfekt ganzrandigen Körperumriß durch die Einpassung der ersten beiden Antennulagrundglieder, die die Form von Coxalplatten haben (ähnlich wie bei den Plakarhiiden) und den nicht sehr weit vorragenden Clypeus dorsal verdecken (M. 12). Zu dieser Gruppe gehören *Amphoroidella* Baker, 1908, *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885, *Platysphaera* Holdich & Harrison, 1981 und *Paraleptosphaeroma* Buss & Iverson, 1981. Die verbleibenden Gattungen der polyphyletischen "Gruppe Cassidina" sind *Cassidina* Milne-Edwards, 1840, *Chitonopsis* Whitelegge, 1902, *Paracassidina* Baker, 1911, *Syncassidina* Baker, 1928.

Dem Habitus nach (Körper breit, flach, die ersten 2 Grundglieder der Antennula verbreitert) könnten die Gattungen *Stathmos* Barnard, 1943, *Amphoroidea* Milne-Edwards, 1840 und *Artopoles* Barnard, 1920 ebenfalls zur Gattungsgruppe D gehören, allerdings sollen sie innere Brutsäckchen besitzen, was sie als Mitglieder der Gruppe K ausweist. Eine Nachbeschreibung dieser Gattungen ist notwendig.

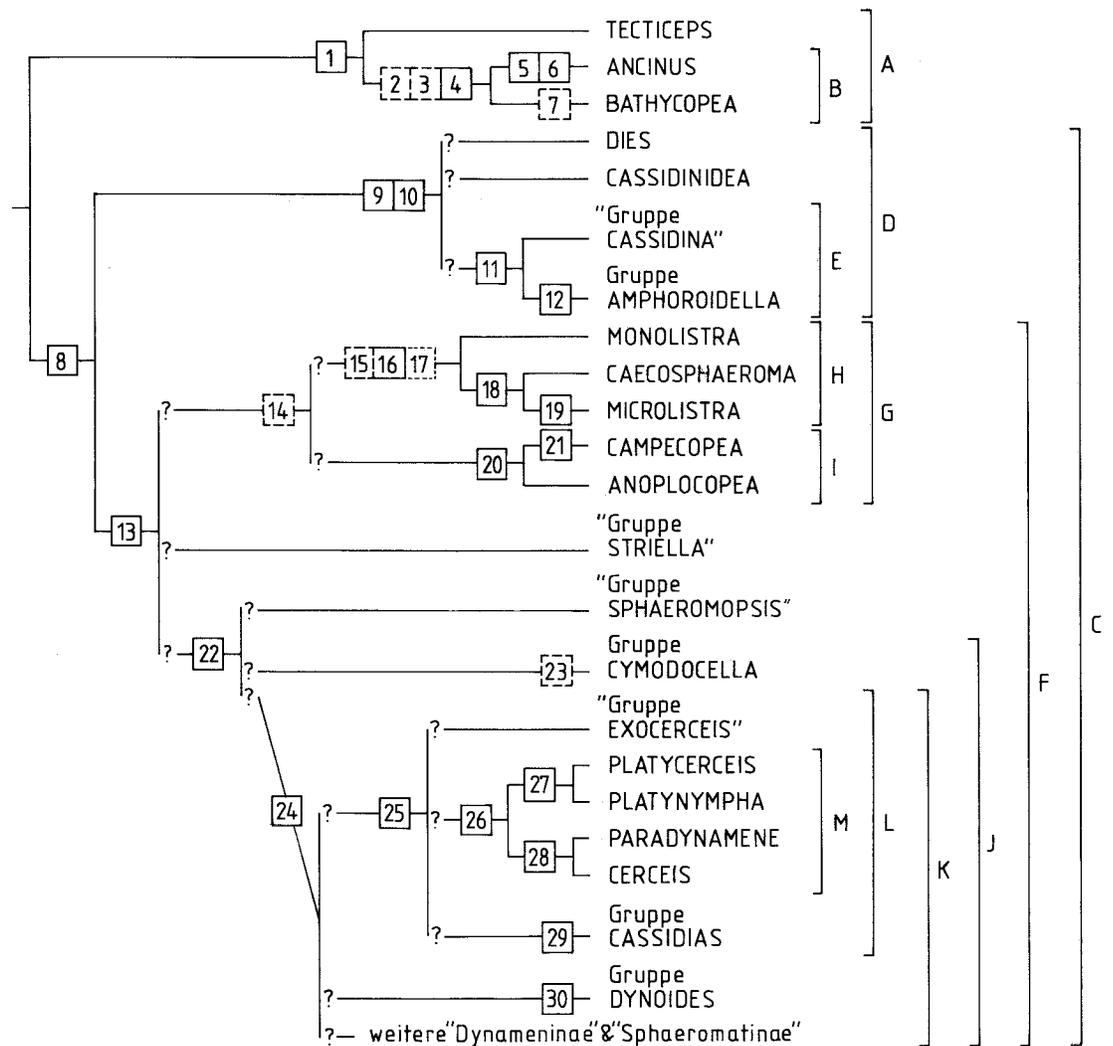


Abb. 85. Gattungen und Gattungsgruppen der *Sphaeromatidae*.

- 1: Pars molaris der Mandibel sehr schlank oder ganz reduziert [pars molaris breit, mit apikaler Mahlfläche]
- 2: (Uropodenendopodit schmal lanzettlich, Endopoditabschnitt reduziert) [Endopodit lang oval]
- 3: (Cephalothorax mit deutlichem, schmalen Rostrum zwischen den Antennen) [Rostrum fehlt, nur sehr kurze Spitze zwischen den Antennen vorhanden]
- 4: Mandibel ohne Borstenlobus [Borstenlobus vorhanden]
- 5: Pleopod 1 nur einästig, Endopodit von Pleopod 2 beim Männchen distad verlängert [Pleopod 1 zweiästig, Endopodit von Pleopod 2 nicht verlängert]
- 6: Pereomer 1 mit Cephalothorax verwachsen [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 7: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 8: Pereopod 1 nicht subchelat (Carpus dabei plesiomorph kurz, dreieckig) [Pereopod 1 subchelat]
- 9: Körper scheibenförmig verbreitert, Clypeus frontad verlängert und von dorsal sichtbar [Körper oval, dorsoventral abgeflacht, Clypeus nicht frontad verlängert]
- 10: Uropodenexopodit von Einbuchtung des Sympoditen eingefaßt [Exopodit nicht von Sympodit eingefaßt]
- 11: Die ersten beiden Glieder der Antennula verbreitert [Grundglieder nicht verbreitert]
- 12: Die ersten beiden Glieder der Antennula wie Coxalplatten geformt, breit und flach, in den runden Körperumriß eingefaßt und an Pereomer 1 angefügt, den Clypeus verdeckend [wie M. 11, nicht in Körperumriß eingefaßt]
- 13: Körper nicht mehr stark dorsoventral abgeflacht, dorsal konvex, ventrale Einkrümmung möglich [Körper oval, dorsoventral sehr abgeflacht]
- 14: (Analogie zu 2) [Endopodit lang oval]

- 15: (Physiologische Anpassungen an das Leben im Süßwasser) [marine Lebensweise]
 16: Borstenlobus der Mandibel zu schmalem, langem, lacinia-ähnlichem Anhang geformt, Borsten distal inserierend [Borstenlobus breit]
 17: Augen reduziert (Grundwasserarten mit sehr gutem Einrollvermögen) [Augen vorhanden, kein gutes Einrollvermögen]
 18: Uropoden winzig, eingliedrig [Uropoden nicht reduziert]
 19: Seitliche Stacheln an Pereomeren 1, 2, 4, 6 und Pleotelson [Stacheln fehlen]
 20: Hintere Pereomere breiter als vordere Pereomere, Pereomer 6 umgreift seitlich Pereomer 7 und Pleonansatz [Körperumriß oval, Pereomer 6 caudale Segmente nicht umgreifend]
 21: Männchen mit caudad gerichtetem Fortsatz am 6. Pereomer [Fortsatz fehlt]
 22: Pleopoden 4 und 5 verdickt, mit transversalen Auffaltungen an mindestens einem der Rami [Pleopoden 4 und 5 nicht verdickt, Querfalten fehlen]
 23: (Pleotelson mit distalem Schlitz, der sich frontad zu einem Ventilationsloch erweitert) [Schlitz und Ventilationsloch fehlend]
 24: Weibchen mit inneren Brutsäckchen (4 bis 5 Paar) [innere Brutsäcke fehlen]
 25: Mundwerkzeuge des Weibchens reduziert [Mundwerkzeuge nicht reduziert]
 26: Erstes Glied der Antennula distal mit verlängertem, dornartigem Fortsatz, der das zweite Glied stützt [Fortsatz fehlt]
 27: Beide Uropodenrami schlank und spitz [Rami länglich oval]
 28: Körper verschmälert [Körper nicht verschmälert]
 29: Uropodenexopodit beim Männchen deutlich schmaler und länger als beim Weibchen, Endopoditabschnitt reduziert [Uropoden nicht sexualdimorph]
 30: 7. Pereomer des Männchens mit caudad gerichtetem Fortsatz, Pleotelson mit distalem Ventilationsschlitz [Fortsatz und Ventilationsschlitz fehlend]

Die Schwestergruppe zu **D** ist **F**, die aus dorsal konvexen Tieren besteht, die zunächst einen cirolaniden-ähnlichen Habitus aufweisen (M. 13) und mehrfach das perfekte Einrollen entwickelt haben (z.B. bei *Monolistra* Gerstäcker, 1856 und bei den "Sphaeromatinae"). Die Mehrzahl der Sphaeromatidae gehört zu dieser Gruppe. Sehr spitze Uropoden mit reduziertem Endopoditabschnitt weisen beide Geschlechter der Gruppe **G** auf (M. 14; bei der Gruppe Cassidias hat nur das Männchen einen ähnlichen Uropoden). Hierher gehören einige Süßwassersphaeromatiden (Gruppe **H**), die in Höhlen und im Grundwasser leben. Deren Schwestergruppe **I** lebt marin und weist einen caudad verbreiterten Thorax auf, dessen sechstes Pereomer seitlich das siebte umfaßt (M. 20). Die Gruppen **H** und **I** entsprechen Hansens (1905) *Monolistrini* und *Campecopeini* und sind zweifellos jeweils monophyletisch.

Zwei platybranchiate Gattungen unbekannter Stellung (*Striella* Glynn, 1968, *Tholozodium* Eleftheriou, Holdich & Harrison 1980) wurden im provisorischen Dendrogramm als "Gruppe Striella" bezeichnet. Die verbleibenden, "höheren" Sphaeromatidae sind an den für die Atmung spezialisierten Pleopoden 4 und 5 (M. 22) zu erkennen. Hierzu gehören die von Iverson (1982) aufgezählten Gattungen der "Dynameninae" und "Sphaeromatinae". Aus dieser Gruppe sind einige Gattungen hervorzuheben, die sich durch Merkmale des Pleotelsons auszeichnen. Da diese Arten sich sehr gut einrollen können und, wie *Dynamene bidentata* (vgl. Abschnitt 11.2.2) wahrscheinlich versteckt in Spalten, Balanidengehäusen oder Polychätenröhren leben, ist der terminale Telsonschlitz, der z.T. zu einem geschlossenen Rohr geformt ist, eine Anpassung zur Ausleitung verbrauchten Atemwassers. Zur Abwehr haben viele Arten am Hinterkörper besondere Strukturen entwickelt, die aus dem Versteck einem potentiellen Angreifer entgegenragen, wie lange dorsale, caudad gerichtete Fortsätze des Pleons oder des siebten Pereomers. Ähnlich wirken spitze Uropoden (z.B. bei *Paracilicaea* Stebbing, 1910) oder Höcker auf dem Pleotelson (z.B. bei *Dynamenoides* Hurley & Jansen, 1977).

Der distale Telsonschlitz, der sich zu einem Ventilationsloch für die Atemkammer erweitert (M. 23), kennzeichnet die Gruppe Cymodocella. Eine Analogie findet sich bei der Gruppe Dynoides, deren Arten jedoch innere Brutsäckchen haben (Gattungsgruppe **K**). In der Gruppe Cymodocella ist das Pleotelson dorsal glatt oder mit kleinen Längskielen oder einzelnen Dornen geschmückt, lange dorsale Fortsätze fehlen. Der Uropodenendopodit ist breit, fast rechteckig, der Exopodit ist etwas kleiner. Eine gewichtige Synapomorphie ist noch nicht bekannt. Zu dieser Gruppe gehören die Gattungen *Cymodocella* Pfeffer, 1887, *Dynamenella* Hansen, 1905, *Dynamenoides* Hurley & Jansen, 1977, *Dynamenopsis* Baker, 1908, *Dynoidella* Pillai, 1965, *Ischyromene* Racovitza, 1908 und *Paradella* Harrison & Holdich, 1982.

Die Gattungsgruppe "Sphaeromopsis" besteht aus Mitgliedern der Gruppe J, die weder die inneren Brutsäckchen der Gruppe K noch den Telsonschlitz aufweisen, es ist also eine künstliche Sammelgruppe. Sie enthält die Gattungen *Caecocassidias* Kussakin, 1967, *Dynameniscus* Richardson, 1905, *Neonaesa* Harrison & Holdich, 1982, *Sphaeromopsis* Holdich & Jones, 1973 und *Thermosphaeroma* Cole & Bane, 1978.

Alle übrigen Sphaeromatidae, mit den meisten "Dynameninae" und "Sphaeromatinae", gehören in die Gattungsgruppe K, die durch die Evolution der inneren Brutsäckchen (Abb. 84) gekennzeichnet ist. In dieser Gruppe sind derzeit bereits einige Monophyla zu erkennen, die im Dendrogramm (Abb. 85) dargestellt sind:

Bei mehreren der höheren Sphaeromatidae ist das Auftreten der inneren Brutsäckchen mit der Reduktion der weiblichen Mundwerkzeuge und der Verbreiterung des Maxillipeden korreliert (M.25, Gruppe L). Innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe haben einige Gattungen eine eigentümliche Antennula, deren erstes Glied mit einem Fortsatz das zweite Glied stützt (M. 26, Gruppe M). Zu Gruppe M gehören *Platycerceis* Baker, 1926 und *Platynympha* Harrison, 1984, Gattungen mit langen, schmalen, spitzen Uropoden (M.27), sowie *Paradynamene* Richardson, 1905 und *Cerceis* Milne-Edwards, 1840, die einen eigentümlich schmalen Körper haben (M.28).

Die Gruppe Cassidias weist einen einmaligen Sexualdimorphismus auf (M.29): Der Uropodenexopodit ist beim Männchen deutlich schmaler und länger als beim Weibchen, der Endopoditabschnitt ist beim Männchen reduziert. Viele Arten haben eine kleine, distale Telsonkerbe, bei *Cilicaeopsis* trägt das Männchen einen unpaaren dorsalen Pleotelsonfortsatz. In diese Gruppe gehören *Cassidias* Richardson, 1906, *Cilicaea* Leach, 1818, *Cilicaeopsis* Hansen, 1905, *Discerceis* Richardson, 1905, *Geocerceis* Menzies & Glynn, 1968, *Paracerceis* Hansen, 1905, und *Paracilicaea* Stebbing, 1910. Die Gattungen *Pistorius* Harrison & Holdich, 1982 und *Dynamene* Leach, 1814 haben denselben Dimorphismus, sollen aber laut Harrison (1984) keine inneren Brutsäckchen haben.

In der künstlichen "Gruppe Exocerceis" sind jene Gattungen zusammengefaßt, die wohl reduzierte Mundwerkzeuge haben, jedoch weder zur Gruppe M noch zur Gruppe Cassidias gehören: *Ceratocephalus* Woodward, 1877, *Cymodoce* Leach, 1814, *Exocerceis* Baker, 1926, *Holotelson* Richardson, 1909, *Paracassidinopsis* Nobili, 1906.

Innerhalb der Gruppe K ist eine weitere, aus mehreren Gattungen bestehende monophyletische Gruppe zu erkennen: Hier haben die Männchen einen dem siebten Pereomer entspringenden caudad gerichteten Fortsatz und zugleich einen distalen Ventilationsschlitz im Pleotelson (M.30). Zu dieser Gruppe Dynoides gehören die Gattungen *Dynoides* Barnard, 1914, *Haswellia* Miers, 1884, *Isocladus* Miers, 1876, *Parisocladus* Barnard, 1914, *Zuzara* Leach, 1818. Die Gattung *Sphaeramene* Barnard, 1914 ist vielleicht mit dieser Gruppe verwandt, der Telsonschlitz ist vorhanden, der caudad gerichtete Fortsatz fehlt jedoch.

Wie bereits erwähnt, ist eine weitere Merkmalsanalyse ohne eine Revision der ganzen Familie nicht möglich. Daß das bisherige System untauglich ist, beweist z.B. die Zusammensetzung der zweifellos monophyletischen Gattungsgruppe Cassidias, deren Mitglieder bisher (vgl. Iverson 1982) auf die Unterfamilien Dynameninae, Sphaeromatinae und Casidininae verstreut waren. Solange das phylogenetische System der Sphaeromatidae nicht genau bekannt ist, sollte auf eine Benennung von Unterfamilien verzichtet werden.

11.5 Anmerkung zur Polyphylie der Gattung *Serolis*

Zu den Serolidae zählen derzeit nur die folgenden Gattungen: *Atlantoserolis* Cals, 1982, *Basserolis* Poore, 1985, *Ceratoserolis* Cals, 1977, *Glabroserolis* Menzies, 1962 und *Serolis* Leach, 1818. Von diesen Gattungen weisen die ersten vier jeweils Autapomorphien auf, wie z.B. die Reduktion der Augen, verbreiterte Uropodensympodite oder verdickte Antennenglieder. Die verbleibenden Arten finden sich in der Sammelgattung "Serolis". Sie enthält Artgruppen, die durch Ausbildung dorsaler Dornen (z.B. *S. johnstoni*, *S. gerlachei*, *S. spinosa*, *S. luethjei* u.a.), Verkürzung des Thorax (*S. tropica*, *S. carinata*, *S. laevis* u.a.), Verlagerung von Uropoden ans Pleotelsonende (*S. polaris*, *S. schythei*) auffallen. Weitere gute Merkmale, wie die Form der Uropoden, die Skulpturierung des Cephalothorax und des Pleotelsons, werden in Zukunft erlauben, die Evolution der Serolidae zu beschreiben, allerdings sind vorher mehrere Nachbeschreibungen von Arten notwendig. Die

Gattung “*Serolis*“ ist derzeit polyphyletisch und bedarf einer Aufteilung (oder der Synonymisierung mit allen übrigen Gattungen der Familie, was jedoch keine Kenntniserweiterung bedeutete).

11.6 Aspekte der Zoogeographie der Sphaeromatidea

Obwohl exakte Analysen der Evolution der Sphaeromatidea auf Gattungsniveau fehlen, ist es möglich, aus den neuen Erkenntnissen über die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse in Kombination mit Fundortdaten erste Hinweise auf die Verbreitungsgeschichte zu erhalten.

Gemäß dem Dendrogramm (Abb. 79) sind die Plakarthriidae ein altertümlicher Seitenast der Sphaeromatidea. *Plakarthrium* ist nur aus dem Bereich der antarktischen Halbinsel, von der Südspitze Südamerikas sowie von Neuseeland bekannt (Abb. 86). Die urtümlichen Keuphlyiidae sind nur an Australiens Küste gefunden worden. Ebenfalls nur in der Südhemisphäre liegen die wenigen Fundorte der den Seroliden ähnlichen Bathynataliidae (Abb. 86). Die Serolidae dringen zwar an beiden Küsten Nordamerikas nach Norden vor (Abb. 87), die meisten Arten leben jedoch in der Antarktis, auf dem Litoral der subantarktischen Inseln sowie an den Ostküsten von Südamerika und Australien. An der südchilenischen Küste gibt es nur sehr wenige Fundorte, von der Westküste Australiens sind eigenartigerweise keine Fundorte bekannt. Ob vor Senegals Küsten tatsächlich “*Serolis fabricii* (Leach)” vorkommt (Grube 1875) erscheint fragwürdig, einen zweiten Fund aus dem Ostatlantik gibt es nicht.

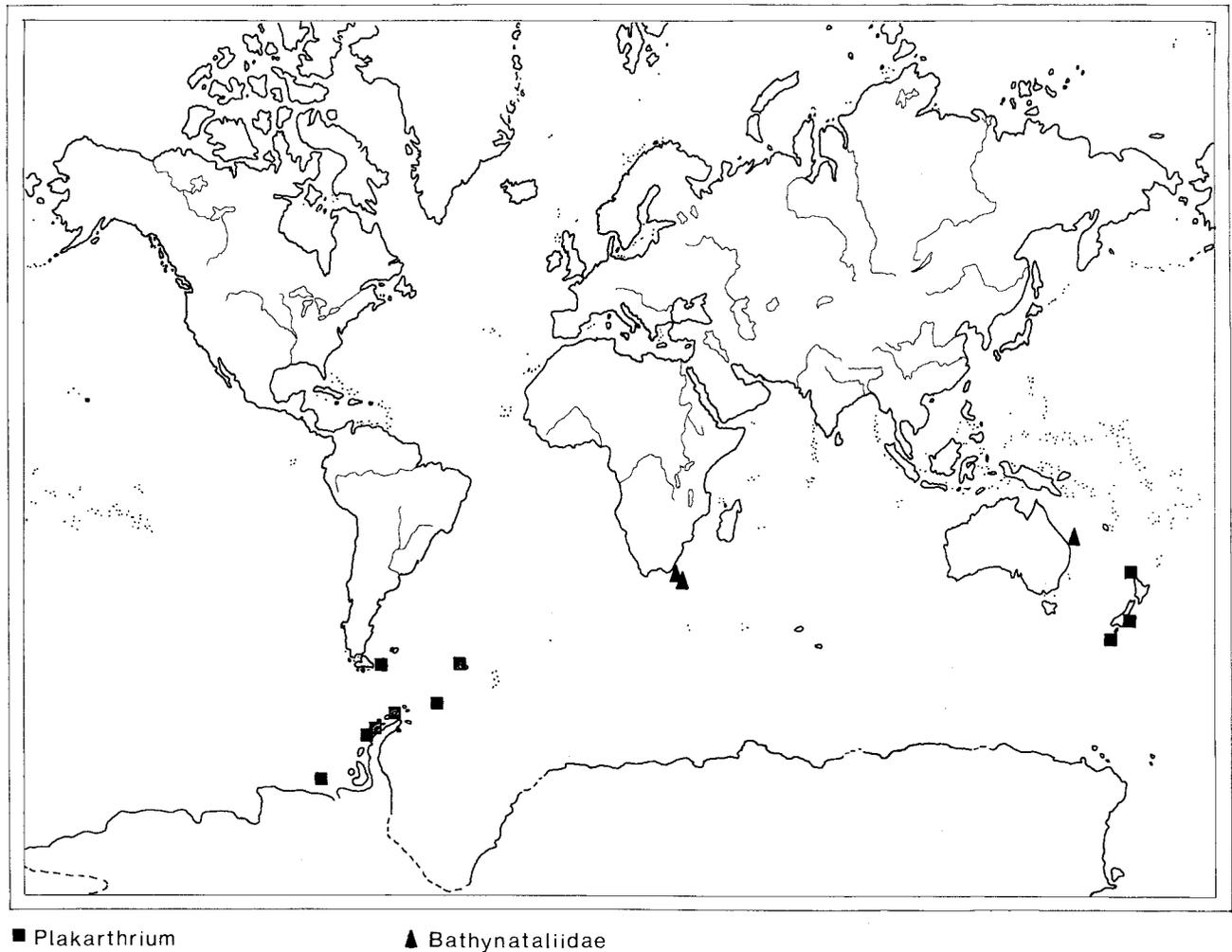
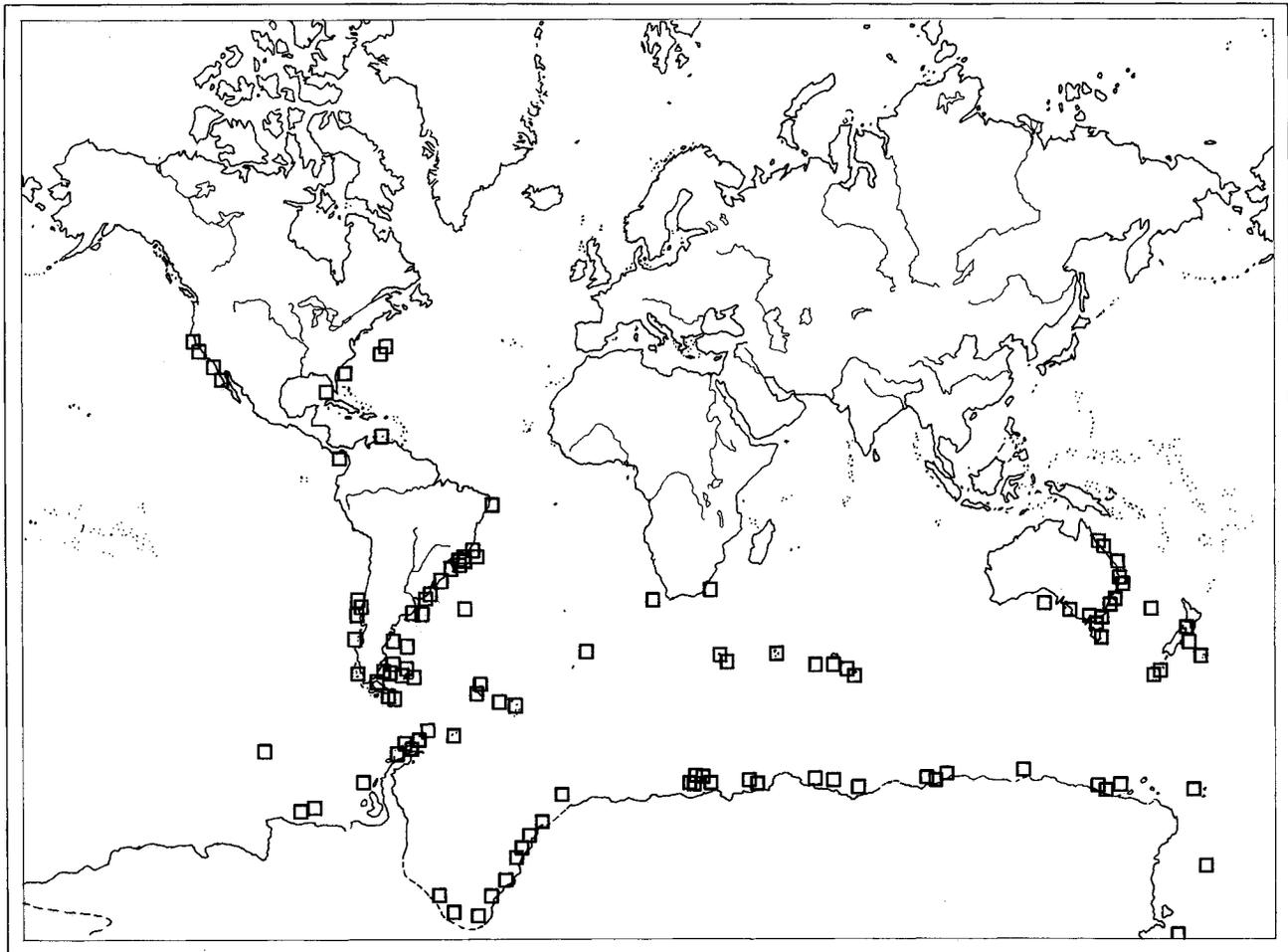


Abb. 86. Verbreitung urtümlicher Sphaeromatidea

Die meisten Arten der Serolidae leben in südborealen und circumantarktischen Meeren. Eine phylogenetische Analyse auf Artniveau kann in Zukunft die Frage klären, ob die urtümlicheren Arten aus der Subantarktis oder aus nördlicheren Zonen stammen. Es ist jetzt bereits erkennbar, daß nördlich des Äquators nur zwei Artgruppen vorgedrungen sind: Zum einem die Tiefseebewohner der Gattung *Atlantoserolis* Cals, 1982, die auf den Atlantik beschränkt sind und an dem herzförmigen Körperumriß und dem Fehlen der Augen erkannt werden können, zum anderen die amphiamerikanische, im flachen Wasser lebende Artgruppe aus der Verwandtschaft von *Serolis carinata* Lockington, 1872, deren Mitglieder an dem medial verkürzten Thorax zu erkennen sind (in der Mediallinie ist der Thorax kürzer als das Pleon, seitlich umgreifen die hinteren Pereomere die Pleomere). Aus dieser Gruppe lebt *S. carinata* Lockington, 1872 an der Küste Kaliforniens, *S. tropica* Glynn, 1976 an der panamesischen Pazifikküste, *S. mgrayi* Menzies & Frankenberg, 1966 in der Karibik (Venezuela und Golf von Mexico) und vor Georgia. Die Serolidae haben also, wenn man von den erwähnten beiden Ausnahmen absieht, ihre Radiation in der kalten borealen Zone der Südhemisphäre erfahren.



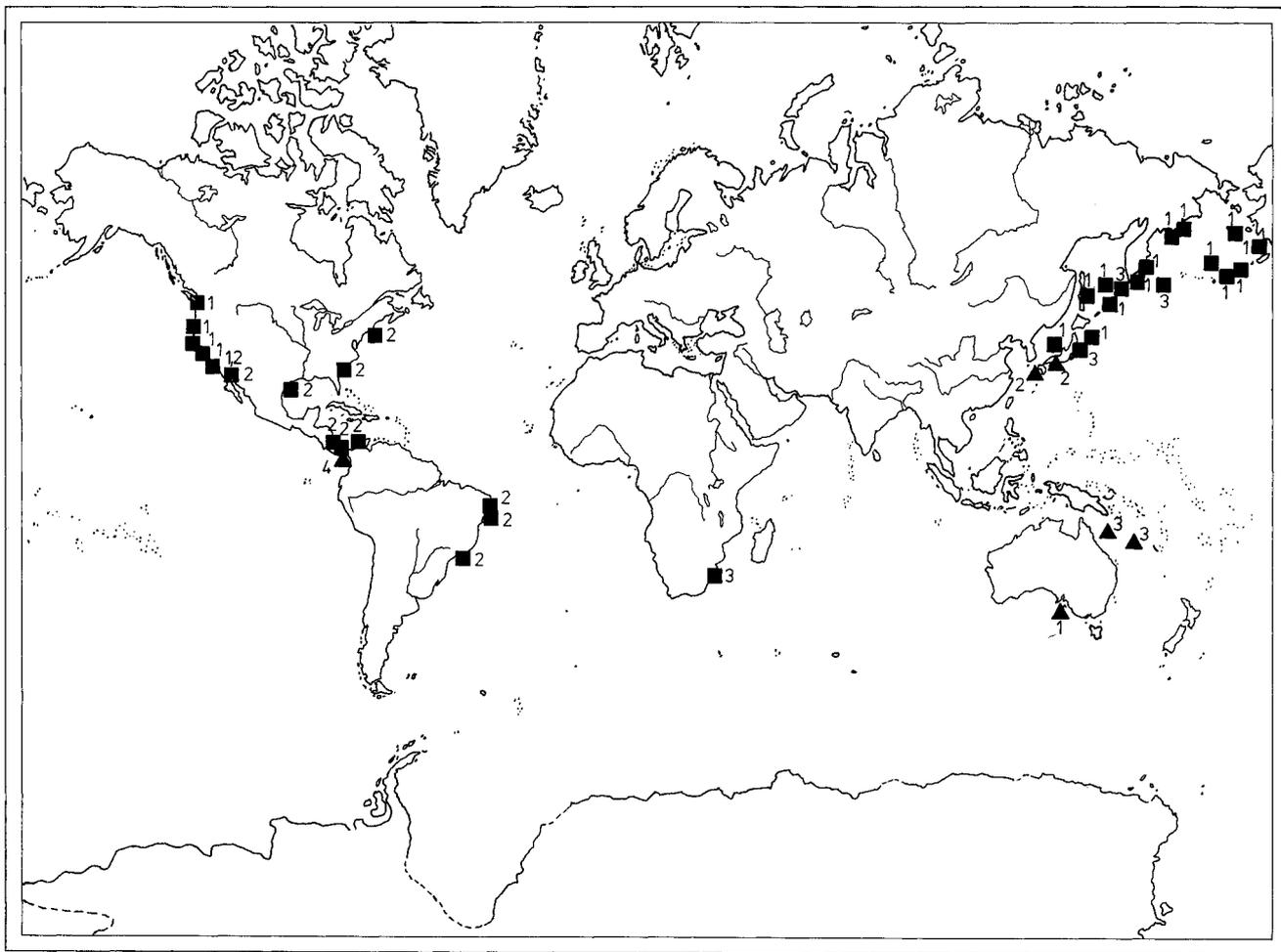
□ Serolidae

Abb. 87

Abb. 87, 88. Verbreitung einiger Sphaeromatidea: Die *Serolidae* (oben, Abb. 87) und urtümliche *Sphaeromatidae* (unten, Abb. 88).

Die Sphaeromatidae dagegen haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in den warmen Meeren. Sehr viele Arten der Südhemisphäre sind besonders aus dem australischen Raum bekannt (Hurley & Jansen 1977), weniger von Südafrika und Südamerika, obwohl aus diesen Regionen zahlreiche faunistische Erhebungen existieren. Nach Omer-Cooper und Rawson (1934) haben die Sphaeromatidae ihren Ursprung und ihre reichste Entfaltung in der Südhemisphäre. Sie sind jedoch die einzige Familie der Sphaeromatidea, die in tropischen und auch in nördlichen Meeren eine große Artenvielfalt aufweisen. Sogar von den urtümlicheren Gattungen sind viele im Norden zu finden (Abb. 88), *Tecticeps* z.B. ist charakteristisch für den Nordpazifik.

Die Sphaeromatidea haben offenbar in den kälteren Meeren der Südhemisphäre ihren Ursprung, wahrscheinlich lebten sie bereits an der Südküste von Gondwana. Von dort aus entwickelten sich Formen, die später die Antarktis besiedelten (Plakartriidae, Serolidae), vereinzelt Arten der Serolidae drangen über die Tiefsee und entlang der Ostküste Amerikas nach Norden vor, möglicherweise von der Karibik aus auch in den Ostpazifik. Lediglich die Sphaeromatidae eroberten die Tropen und die Nordhemisphäre.



URTÜMLICHE SPHAEROMATIDAE:

■ Gattungsgruppe A

▲ Gruppe Amphoroidella

Abb. 88

In Abb. 88 berücksichtigte Gattungen: Gattungsgruppe A: 1 – *Tecticeps*, 2 – *Ancinus*, 3 – *Bathycopea*. Gattungsgruppe Amphoroidella: 1 – *Amphoroidella*, 2 – *Leptosphaeroma*, 3 – *Platysphaera*, 4 – *Paraleptosphaeroma*.

12. Die Cymothoida

Die Zusammensetzung dieser Unterordnung wird in den Abschnitten 12.3 und 12.8 erläutert.

12.1 Merkmale der Cymothoida

Körper länglich-oval, dorsal konvex, mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Pleotelson schmäler als Pereomere, mit Uropoden einen Schwanzfächer bildend. Coxalplatten an allen Pereopoden vorhanden, am ersten Pereomer ohne Verwachsungsnaht. Erste Antenne kürzer als zweite Antenne, mit 3 Grundgliedern, Geißel vielgliedrig. Zweite Antenne mit 5 Grundgliedern, Geißel lang und vielgliedrig. Mandibel mit dreigliedrigem Palpus, pars molaris ohne Mahlfläche, abgeflacht; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe ursprünglich vorhanden; lacinia meist fehlend und Borstenreihe meist zu einer Reihe kurzer Dornen oder Zähnen umgeformt. Pars incisiva breit, mit 3 scharfen Zähnen, dorsaler Zahn am meisten medial vorragend. Medialer Endit der ersten Maxille kürzer als lateraler Endit, ursprünglich mit 4 kurz gefiederten Borsten; lateraler Endit mit relativ langen, spitzen, dornenförmigen Zähnen. Zweite Maxille ursprünglich mit 3 apikal beborsteten Enditen. Palpus des Maxillipeden fünfgliedrig, länger als Basipodit, Glieder 2 und 3 am breitesten, Endit flach, schmäler als Palpus, ursprünglich das zweite Palpusglied überragend; Basipodit kürzer als bei anderen Isopoden; Epipodit relativ klein, ursprünglich etwa so groß wie Basipodit. Pereopoden 1 – 3 etwas kürzer als Pereopoden 4 – 7, ursprünglich nur erstes Pereopodenpaar subchelat, Merus und Carpus der Pereopoden 1 – 3 kurz. Pleopoden alle gleichartig, mit marginalen Schwimmborsten. Endopodit des zweiten Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. Pleotelson keine Atemkammer formend, Pleopoden relativ ungeschützt unter den Pleomeren angeordnet. Uropoden fächerförmig, lateral am Pleotelson inserierend. Uropodensympodit mit medial unter das Telson ragendem Fortsatz. Männliche Genitalpapillen am caudalen Rand des siebten Pereomers.

Die Synapomorphien dieser Unterordnung werden im Abschnitt 12.3 vorgestellt.

12.2 Lebensweisen der Cymothoida

12.2.1 Die Lebensweise der "Cirolanidae"

Die meisten "Cirolanidae" sind vom Litoral gemäßigter und warmer Meere bekannt. Sie leben am Meeresboden unter Steinen, zwischen Korallen oder grabend im Sand. Für viele Arten ist das Habitat nicht bekannt, oft werden die Tiere in beköderten Reusen gefangen. Obwohl alle Arten carnivor sind, was morphologisch am Bau der Mundwerkzeuge erkennbar ist, haben sie doch sehr verschiedene Lebensweisen, die von den in den besiedelten Lebensräumen herrschenden Bedingungen geprägt sind.

Grabende Arten gibt es in den Gattungen *Bathynomus*, *Eurydice*, *Excirrolana*, *Natatolana*, *Pseudaega*, *Pontogeloides*. Besondere Anpassungen grabender Arten betreffen endogene Aktivitätsrhythmen und morphologische Strukturen, die Sandkörner von den Pleopoden fernhalten (s. Abb. 89). Klapov (1970) beschrieb die Ovoviviparie von *Excirrolana chiltoni* Richardson, 1905 als Anpassung an das Leben in Sandstränden. Die Eier entwickeln sich in den Uteri (erweiterte Ovidukte) bis zum Mancastadium. Analoge Anpassungen gibt es bei *Eurydice*, wo ventrale Taschen im vorderen Thorax eine Verlagerung der Eier vom Marsupium ins Körperinnere ermöglichen (Salvat 1966). Auf diese Weise wird verhindert, daß reibende Sandkörner im Marsupium die Brut beschädigen. Die Arten der Gattung *Eurydice* haben eine benthoplanktonische Lebensweise in küstennahem, flachem Wasser. *Eurydice inermis* Hansen, 1890 erscheint nachts in der Wassersäule, wo die Tiere Nahrung suchen (Macquart-Moulin 1969). Nach eigenen Beobachtungen jagen

mediterrane *Eurydice*-Arten nachts im Plankton Zoea-Larven. *Eurydice* – Arten, die in Zonen mit großem Tidenhub leben, graben sich tagsüber und bei Niedrigwasser ein. Es sind gewandte Schwimmer, die sich während der planktischen Phase von Zooplankton und vielleicht auch von pflanzlichem Detritus (Salvat 1966) ernähren, aber auch größeres Aas (Taschenkrebse) nicht verschmähen. In Gezeitentümpeln frisst *Eurydice affinis* Hansen, 1905 auch Insekten (Dipteren, Coleopteren, Hemipteren), die auf das Wasser gefallen sind (Holdich 1981). Die planktische Phase wird durch die Flut bei gleichzeitiger Dunkelheit und unter Mitwirkung endogener Zeitgeber ausgelöst (Salvat 1966, Macquart Moulin 1976), allerdings reagieren die Tiere nachts auch

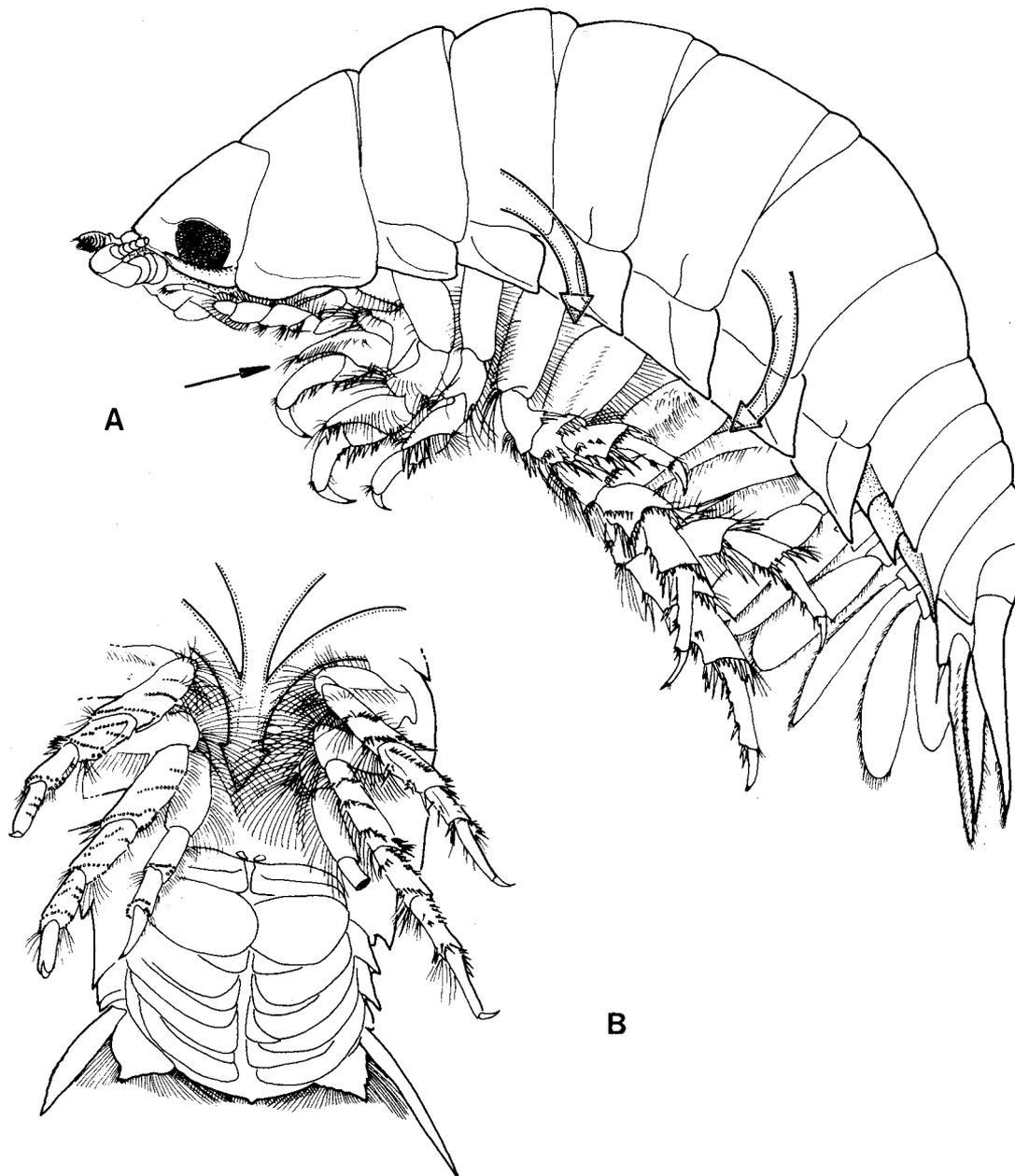


Abb. 89. Anpassungen an das Graben in Sand bei *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925). A: Seitenansicht. B: Ventralansicht des Hinterkörpers. Helle Pfeile: Richtung des angesogenen Atemwasserstromes, der durch Borstenkämme zwischen den Basipoditen (A) und vor den Pleopoden durch mediale Borstenfächer der Pereopoden 5-7 (B) von Sand befreit wird. Kleiner Pfeil: Vergrößerter Merus am ersten Pereopoden. (Verändert nach Wägele & Bruce, im Druck)

positiv phototaktisch auf Licht. Ähnliches berichtet Fincham (1973) von *Pseudaega punctata* Thomson, 1884. Auch eulitorale *Excirrolana*-Arten sind in ihrem Verhalten an die Gezeiten angepaßt, es sind endogene Rhythmen nachgewiesen worden (Enright 1972), auch diese Tiere schwimmen bei Hochwasser auf der Suche nach Nahrung (Shimoizumi 1983).

Während die meisten der grabenden Cirolaniden in Sandböden gefunden werden, kann *Bathynomus* in weichem Schlickgrund Wohnbauten herstellen. Nach Aquarienbeobachtungen gräbt die relativ kleine Art *B. doederleini* (Länge: 7-12 cm) in Schlick kurze horizontale Röhren mit 2 Öffnungen, in die die Tiere knapp hineinpassen (Sekiguchi 1985).

Das Eulitoral sandiger Küsten kann jedoch auch von Arten bewohnt werden, denen das Vermögen fehlt, graben zu können. So lebt *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) in Kalifornien an Sandstränden unter Steinen, die für die Besiedlungsdichte eine Minimumfaktor sein können (Johnson 1976 a,b).

In tropischen Korallenriffen leben vor allem Arten der Gattungen *Cirolana*, *Hansenolana*, *Metacirolana* und *Neocirolana* (Bruce 1986). Sandflächen zwischen den Riffen werden von *Eurydice* und *Natatolana* besiedelt.

Arten der Gattung *Anopsilana* sind von Mangroven bekannt geworden. Diese Tiere leben in Grabgängen von Holzschädlingen wie *Sphaeroma* oder *Teredo* (Bruce 1986). *Annina lacustris* ist unter der Baumrinde in Gängen entdeckt worden, die von Käferlarven (Oedemerinae) stammen (Jones & Icely 1981). Diese Art hat am Cephalothorax Hörner, die möglicherweise zum Erweitern des Ganges eingesetzt werden (Jones & Icely 1981). Ebenfalls in Holz von Mangroven lebt *Ceratolana papuae* (Bowman 1977). *Annina* ("Excirrolana") *kumari* (Bowman, 1971a) dagegen, eine Art, deren Männchen ebenfalls Hörner tragen, wurde in Mangrovegebieten in 15 cm tiefen Schlickröhren entdeckt (Bowman 1971a).

Nur selten sind Cirolaniden zwischen Algen anzutreffen. Eine Ausnahme ist *Cirolana imposita* Barnard, 1955, eine Art, die an den kühleren Küsten Südafrikas zwischen den Rhizoiden von Laminarien lebt und deren Hauptnahrung Polychäten sind (Shafier & Field 1980).

Cirolaniden treten gelegentlich in Brackwasser und im Süßwasser auf, reich entfaltet haben sie sich im Grundwasser (s. 12.4). Die Grundwasserarten sind in ihrer Lebensweise wenig erforscht. Da in ihrem Lebensraum großes Aas nicht vorkommt, sind sie auf kleinere Nahrungsobjekte angewiesen. Von *Sphaeromides raymondi* Dollfus, 1897 wurde bekannt, daß die Art nicht nur lebende Oligochäten, Amphipoden und andere Isopoden, sondern auch Detritus frißt (Delhez 1966).

Selten werden Cirolaniden in der Tiefsee gefunden. Eine bekannte Ausnahme sind die riesigen Arten der Gattung *Bathynomus*.

Von den Ernährungsweisen scheint die häufigste das Fressen von Aas und erkrankten Fischen zu sein (Gruner 1965, Stepien & Brusca 1985, Bruce 1986). Nur selten sind Arten bei der Jagd kleinerer Beute beobachtet worden, so in der Gattung *Eurydice* (s.o.). Die Aasfresser wurden meist in mit Fischfleisch geköderten Reusen entdeckt, *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) nagte auch an menschlichen Wasserleichen (Nagano et al. 1963). Bird (1981) berichtet von geangelten Haien, in die sich zahlreiche *Natatolana borealis* (Lilljeborg, 1851) hineingefressen hatten; Exemplare sind sogar im lebenden Hai vom Brustflossenansatz aus bis in die Herzkammern oder von den Kiemen aus ins Pericard vorgedrungen. Vermutet wird, daß die Isopoden durch Angelköder angelockt wurden und die am Haken hängenden Haie angriffen. In ähnlicher Weise wurde *Bathynomus doederleini* Ortmann, 1894 an in Netzen gefangenen Haien beobachtet (Sekiguchi et al. 1981). Es gibt auch vereinzelte Berichte von Schäden an Speisekrebsen. So greift *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) in Reusen gefangene Langusten (*Panulirus japonicus*) an (Sekiguchi 1982).

Daß opportunistische Tiefseearten ein breiteres Nahrungsspektrum haben als die Verwandten des Litorals zeigte Shih (1972) an Mageninhalten von *Bathynomus*: Er fand Harpacticiden, Radiolarien, Spiculae von Schwämmen, Fischschuppen, Fischknochen und Reste von Decapoden.

Spezialisten sind wahrscheinlich alle Arten der Gattung *Anuropus*. *Anuropus branchiatus* Beddard, 1886 wurde im Südpazifik von einem U-Boot aus auf einer Tiefseemeduse (*Deepstaria enigmatica* Russel, 1967) gesehen, wo die Assel als Parasit oder Kommensale lebt (Barham & Pickwell 1969). *Anuropus* hat das gleiche spezifische Gewicht wie Seewasser und schwebt wie die Meduse fast schwerelos. Weitere Details sind nicht bekannt.

Zu der opportunistischen Lebensweise der "Cirolanidae" gehört auch ein langes Hungervermögen. Bei der kalifornischen Art *Cirolana harfordi* reicht eine Mahlzeit bei den adulten Tieren für 4 Wochen aus (Johnson 1976a, b). Eigene Beobachtungen an der patagonischen Art *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925) ergaben, daß bei ca. 0 °C eine Hungerperiode von über 12 Monaten überlebt wird. Hierbei spielt das Vermögen, den Darm kurzfristig mit großen Nahrungsmengen zu füllen und einen umfangreichen Fettkörper auszubilden, eine wichtige Rolle. Nach Steeves (1969) besteht das Trockengewicht von *Bathynomus giganteus* Milne Edwards, 1879 zur Hälfte aus Lipiden.

Freßfeinde der Cirolaniden sind kaum bekannt. Zweifellos kommen größere Fische als Feinde in Betracht; so wurde *Natatolana borealis* (Lilljeborga, 1851) in Dorschmägen gefunden (Halvorsen 1966).

12.2.2 Die Lebensweise der Corallanidae

Jones (1982) schließt aus dem Bau der Mundwerkzeuge von *Lanocira*, daß die Arten omni- oder herbivor sein müßten. Dies ist nicht sehr wahrscheinlich, da die Corallanidae morphologisch zwischen den räuberischen "Cirolanidae" und den ektoparasitischen "Aegidae" vermitteln (s. 12.3). Über die Biologie der Corallanidae ist leider fast nichts bekannt. Ob es spezialisierte Fischparasiten gibt, ist nicht bekannt. Corallaniden sind jedoch auch auf Fischen gesehen worden (Williams & Williams 1985), wo sie möglicherweise Nahrung suchten. *Argathona macronema* (Bleeker, 1857) ist auf dem Auge einer Seeschildkröte gefunden worden (Monod 1975), andere, limnische Arten leben auf Süßwassergarnelen (Palaemonidae, Atyidae: Riek 1953, 1966). Wahrscheinlich ist, daß die meisten Arten Räuber oder temporäre Ektoparasiten sind, sich in der Ruhephase am Boden aufhalten. Corallanidae fand man ähnlich wie manche *Excirrolana*-Arten mit Holz assoziiert, so in Bohrgängen von *Sphaeroma*-Arten (Jones et al. 1983). *Tachaea spongillicola* Stebbing, 1907 lebt in Süßwasserschwämmen (Stebbing 1907).

12.2.3 Die Lebensweise der "Aegidae"

Die "Aegidae" sind temporäre Ektoparasiten von Fischen, die sich für einige Zeit zur Nahrungsaufnahme an ihren Wirten festheften, meistens jedoch reglos am Meeresboden in Verstecken ruhen. Es gibt nur wenig Beobachtungen zur Biologie dieser Tiere, vieles wird vermutet. Moreira (1977) nimmt an, daß *Rocinela signata* Schioedte & Meinert, 1879 ein fakultativer Fischparasit ist, große Wirtsspezifität kann ausgeschlossen werden, da die Tiere auch Badende angreifen. Nach Gruner (1965) saugt *Aega psora* (Linné, 1761) Blut an Fischen, die Aufenthaltsdauer am Wirt ist nicht bekannt. Bei reifen Weibchen verdecken Oostegite die Mundwerkzeuge, so daß eine Nahrungsaufnahme nicht möglich ist (Hansen 1905b). Sars (1897) berichtet, daß *Aega psora* mit sehr verschiedenen Wirten (u.a. Dorsch, Heilbutt, Haie) erbeutet werden konnte. Bei eigenen Versuchen mit *Aega antarctica* Hodgson, 1910 war festzustellen, daß verschiedene Fischarten (Plattfische aus der Nordsee, antarktische Nototheniidae) als Wirte angenommen werden. Brusca (1983) bestätigte, daß keine Wirtsspezifität bekannt ist. Dieser Autor bezeichnet die "Aegidae" als "carnivorous scavengers and micropredators", was nicht korrekt ist (s.o.).

Eigene Versuche mit *Aega antarctica* ergaben, daß die Art bei 0 °C nur wenige Tage an den Fischen Blut saugt, um dann ca. 12 Monate lang fast bewegungslos in einem Versteck zu verdauen. Das Blut wird mit der Peristaltik des mit kräftigen Muskeln versehenen Ösophagus (Abb. 90 A) und der Pumpaktivität des Magens eingesogen und vor allem im vorderen Enddarm, dem Speicherdarm, koaguliert, entwässert und aufbewahrt. Die Funktion der auf Querschnitten (Abb. 90) sehr auffälligen Speicheldrüsen ist noch nicht bekannt. Derartige Drüsen sind auch von den Gnathiidae und Cymothoidae bekannt, bei den letzteren werden in den Drüsen gerinnungshemmende Substanzen gebildet (Romestand & Trilles 1976). Über die gut entwickelten Nephridien (Abb. 90 C) wird wahrscheinlich während und kurz nach der Nahrungsaufnahme das überschüssige Wasser ausgeschieden, das beim Eindicken des Blutes frei wird. Öffnet man den Darmtrakt älterer Tiere, kann man

stets eine feste Proteinkugel entnehmen, die aus dem Blut entstanden ist. Diese dient zusammen mit den körpereigenen Lipiden als wichtigster Reservestoff.

Symbiotische Bakterien, wie sie bei den ebenfalls monophagen Gnathiidae entdeckt wurden (Juilfs & Wägele 1987), wurden bisher noch nicht nachgewiesen, die Tiere sind jedoch bisher nur oberflächlich untersucht worden.

Stört man ein ruhendes Tier, dann wird aus dem Mund eine den Mitteldarmdrüsen entstammende dunkle Flüssigkeit abgegeben. Dieses Abwehrverhalten beobachteten auch Nair & Nair (1982) bei der Süßwasserart *Alitropus typus* Milne Edwards, 1840, die angeblich im Schutz der dunklen Flüssigkeitswolke zu fliehen versuchte. Wahrscheinlich ist das Sekret reich an Verdauungsenzymen und damit aggressiv und abstoßend. Dieses Verhalten ist auch bei Valviferen (*Glyptonotus*), Anthuriden (*Cyathura*, *Paranthura*) und *Cirolana*-Arten zu beobachten.

Der Lebenszyklus ist leider von keinem Aegiden bekannt. Da die "Aegidae" nahe mit den Cymothoidae verwandt sind (s. 12.3), ist die Frage nach der Entstehung des protandrischen Hermaphroditismus, welcher die Cymothoidae charakterisiert, von Interesse. Der Gedanke liegt nahe, daß möglicherweise bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren der "Aegidae" und Cymothoidae oder bei den Gattungen der "Aegidae", die den Cymothoidae besonders nahe stehen (s. Dendrogramm Abb. 93), bereits eine Geschlechtsumwandlung vorkommt. Es gibt tatsächlich einen Hinweis auf Hermaphroditismus in Form der Größenverteilung der Geschlechter bei *Aega antarctica* Hodgson, 1910 (eigene, unveröffentlichte Daten). Es fällt auf, daß adult wirkende Tiere dieser Art entweder bruttragende Weibchen oder Individuen mit meist gut erkennbaren Oostegitenanlagen sind, wogegen Männchen nicht zu entdecken sind. Eine genauere Überprüfung ergab, daß Männchen nur 13.5 bis 18.0 mm lang sind, die Körperlänge bruttragender Weibchen dagegen 17.0 bis 28.5 mm beträgt. Eine anatomische Überprüfung der Gonadenentwicklung ist geplant.

12.2.4 Die Lebensweise der Cymothoidae

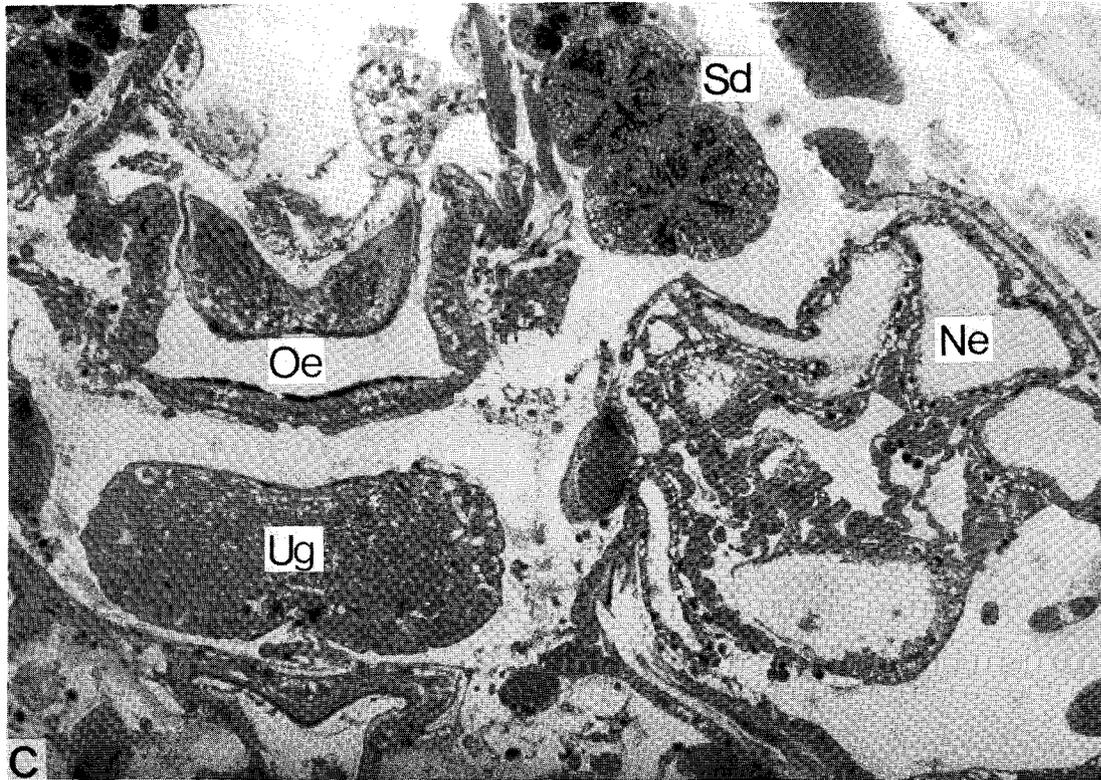
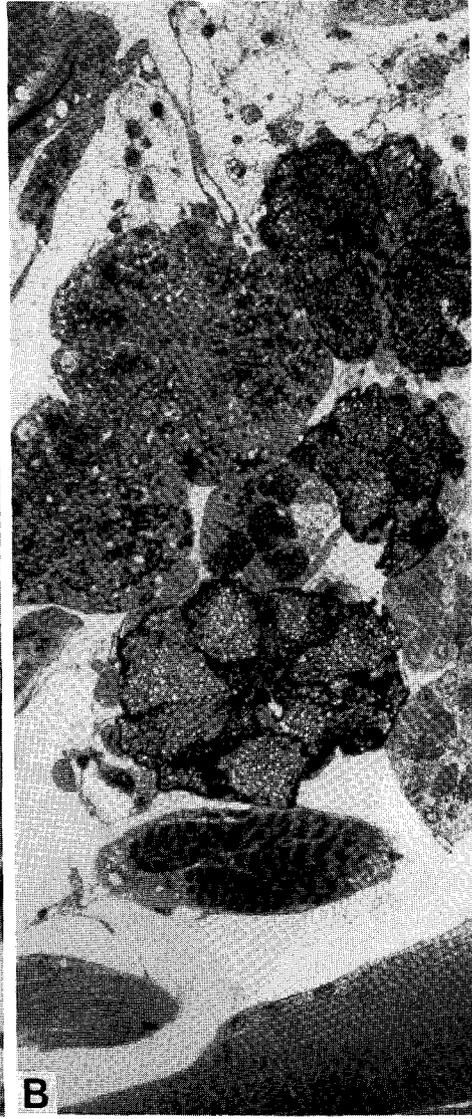
Alle Cymothoidae sind protandrische Hermaphroditen, deren Stadien ektoparasitisch an Fischen leben. Obwohl einige Arten dazu übergegangen sind, die Kiemen oder die Mundhöhle zu befallen, einige sich sogar von außen in die Bauchhöhle eingraben (z.B. *Ichtyoxenus* Herklots, 1870, *Artystone* Schioedte, 1866 auf cypriniformen Fischen: Szidat 1955), sind in dieser Familie keine echten Entoparasiten entstanden.

Bemerkenswert ist in Hinblick auf die Diskussion der Herkunft der Bopyridae (s. 12.7, 12.8), daß Cymothoiden ausnahmsweise auch an Garnelen parasitieren können, wie die Süßwasserart *Telotha henselii* (von Martens, 1869), die auf den Palaemoniden *Macrobrachium brasiliense* und *Palaemonetes argentinus* leben (Castro 1985).

Anpassungen an den Parasitismus sind die stechend-saugenden Mundwerkzeuge und die mit hakenförmigen Klauen versehenen Pereopoden, die bei *Anilocra physodes* (Linné, 1758) und *Meinertia oestroides* Risso, 1826 nachgewiesenen koagulationshemmenden Substanzen aus den latero-oesophagealen Drüsen (Romestand & Trilles, 1976), vielleicht auch die Darmaussackungen hinter dem Sphinkter, die bei den Cymothoidae genauso vorhanden sind (Romestand & Trilles 1976) wie bei den "Aegidae" (eigene Beobachtungen) und deren Funktion nicht bekannt ist (s. auch Rektalvesikel der Gnathiidae: Juilfs & Wägele 1987). Schließlich ist auch der besondere Lebenszyklus (s.u.) eine parasitenspezifische Anpassung, die das Auffinden eines Geschlechtspartners erleichtert.

Die Tiere ernähren sich ausschließlich von Blut, Lymphe und Gewebeteilen des Wirtes. Sie saugen mit Unterbrechungen, der Wirt kann durch mehrfaches Anstechen erhebliche Schäden bis hin zu Verformungen

Abb. 90. Anpassungen an den Parasitismus bei *Aega antarctica* ("Aegidae"). Semidünnschnitte durch den Cephalothorax. A: Kräftige Dilatatoren am Oesophagus (Oe); Sd: Speicheldrüse; Ug: Unterschlundganglion. B: Querschnitt durch die umfangreichen Speicheldrüsen (Drüsenabschnitte in unterschiedlichen Stadien der Sekretproduktion). C: Querschnitt im Bereich caudad der 2. Maxille mit Anschnitt eines der beiden vergrößerten Nephridien (Ne).



des Schädels erleiden (Trilles 1969). Ausgewachsene Weibchen können z.T. keine Nahrung mehr aufnehmen, da die Mundwerkzeuge wie bei manchen "Aegidae" von Oostegiten verdeckt werden (Brusca 1978 a,b).

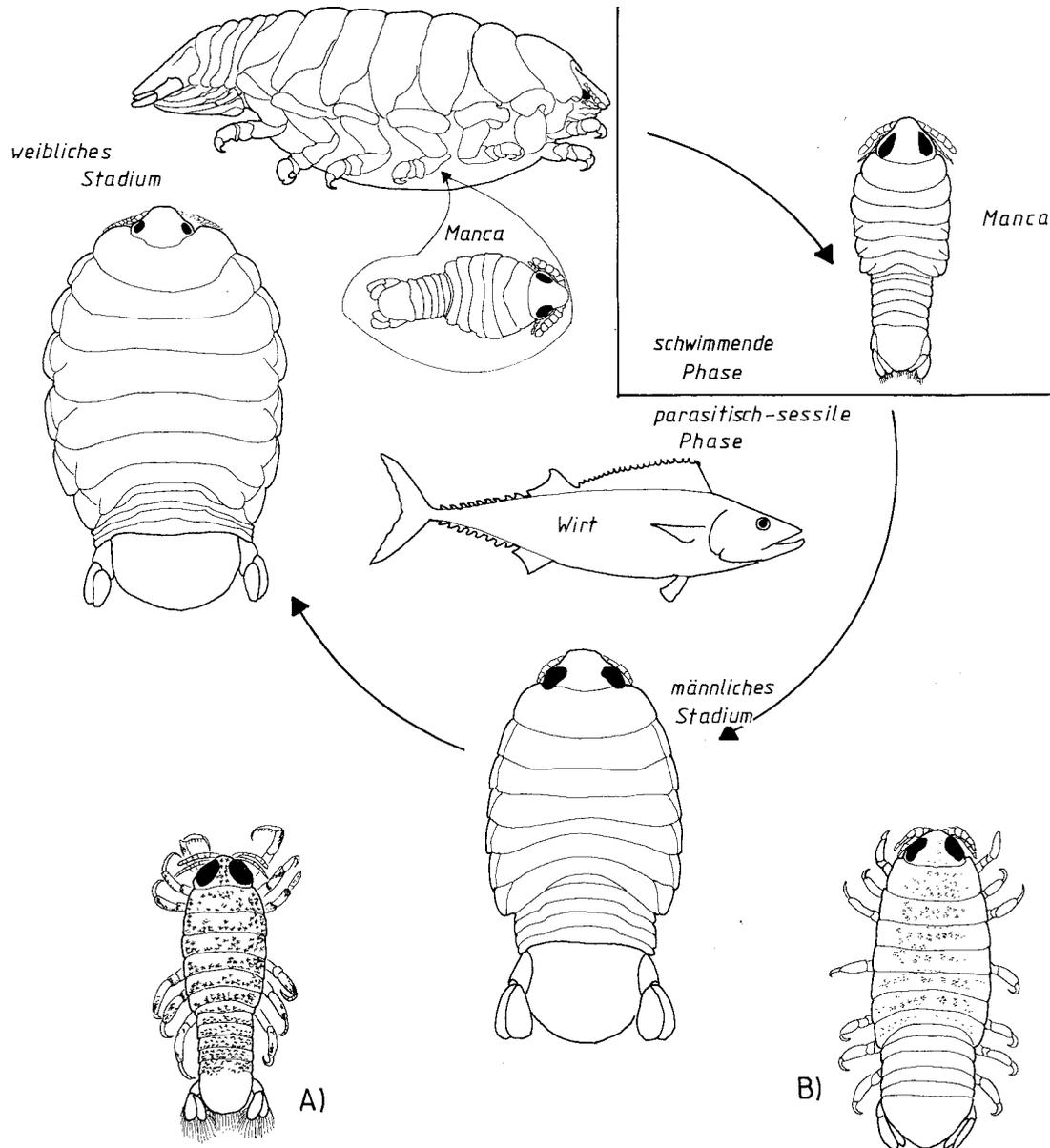


Abb. 91. Lebenszyklus der Cymothoidae am Beispiel von *Lironeca* (n. Angaben von Brusca 1978b, Abb. n. Lincoln 1972 und Brusca 1978b). Weibliches Stadium in Dorsal- und Lateralansicht gezeichnet. A, B: Stadien von *Meimertia italica* (Schioedte & Meinert, 1883)(n. Montalenti 1948). A: Schwimmendes Mancastadium. B: Junges Männchen mit reduzierter Pigmentierung und fehlenden Schwanzfächerborsten.

Der protandrische Hermaphroditismus der Cymothoidae wurde erstmalig von Bullar (1876) beschrieben, darauf von Mayer (1879) bestätigt. In den Grundzügen ist der Lebenszyklus (Abb. 91), soweit bekannt, stets sehr ähnlich: Das erste Mancastadium verbleibt im mütterlichen Marsupium, das zweite Stadium verlässt den Brutsack und schwimmt auf den Wirt. Das dritte Stadium ist bereits eine Postmanca mit Anlage des siebten Beinpaars, welches bei der folgenden Häutung vollständig ausgebildet ist. Tiere in diesem Stadium werden "aegathoid" genannt (Brusca 1978 a). In der Folge werden Chromatophoren, Schwimmborsten an Pleopoden

und Schwanzfächer reduziert, die Augen verkleinert, oft wird der Körper breit und plump oder asymmetrisch. Bis zu diesem Zustand sind die männlichen Organe der zwitterigen Gonadenanlage herangereift, am siebten Pereomer erscheinen ventral die beiden Genitalpapillen. Zunächst entsteht aus einer pubertären Vorstufe ein kleines, reifes Männchen, das noch erheblich an Größe zunehmen kann. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden die Genitalpapillen wieder reduziert, die androgenen Drüsen werden inaktiv und die Hoden funktionslos, dafür reifen die Ovarien heran (Legrand 1950, 1951, Bonnenfant 1961, Szidat 1965, Brusca 1978 a,b). In diesem Stadium implantierte aktive androgene Drüsen können u.U. die Ovarienentwicklung hemmen (Legrand & Juchault 1961b).

Legrand (1950) beobachtete bei *Anilocra physodes* (Linné, 1758), daß die Anwesenheit eines Weibchens die männliche Phase verlängert. Bowman (1960) nahm für *Lironeca puhi* Bowman, 1960 an, daß das erste Jugendstadium, welches sich an einem Fisch festheftet, gleich zum Weibchen wird, da der Autor auch ausnahmsweise sehr kleine Weibchen fand, die stets solitär in der Kiemenhöhle des Wirtes, der pazifischen Muräne *Gymnothorax eurostus*, lebten. Ähnliches vermutet Brusca (1978 b) für *Lironeca vulgaris* Stimpson, 1857. Es gibt in dem Verlauf der Lebenszyklen offenbar Variationen: Bei *Nerocila californica* Schioedte & Meinert, 1881 verwandeln sich wahrscheinlich alle Juvenilstadien zunächst in Männchen, auch wenn sie alleine auf einem Wirt parasitieren. Die Umwandlung in ein Weibchen kann von einem nachfolgenden Ankömmling, der bald zum jungen Männchen wird, induziert werden (Brusca 1978 a), was zur Folge hat, daß die Geschlechtsumwandlung von Individuum zu Individuum in verschiedenem Alter erfolgt.

Zugleich mit der Geschlechtsumwandlung kann auch ein Ortswechsel auf dem Wirt erfolgen (Menzies et al. 1955, Stephenson 1976). So leben die Männchen von *Lironeca vulgaris* Stimpson, 1857 auf den Kiemen des Wirtsfisches, während der älteste der Parasiten, der sich in ein Weibchen verwandelt, in die Mundhöhle übersiedelt und sich unter der Zunge festsetzt, wo es dann von einem nachfolgenden Männchen besamt werden kann (Brusca 1978 b). Die in der Mundhöhle aus der Bruttasche schlüpfenden Mancastadien werden mit dem Atemwasser des Fisches an den Kiemen vorbei ins Meer gespült, die Weibchen sterben wahrscheinlich nach der Freilassung der Brut (Brusca 1978 b). Es wurde auch beobachtet, daß bei Tötung des Wirtes die bruttragenden Parasiten blitzschnell einen Teil ihrer Nachkommenschaft aus dem Marsupium entlassen können (Williams & Williams 1985).

Einige Cymothoidae leben in tropischem und subtropischem Süßwasser (Arten der Gattungen *Asotana* Schioedte & Meinert, 1881, *Artystone* Schioedte, 1866, *Braga* Schioedte & Meinert, 1883, *Cymothoa* Fabricius, 1793, *Ichtyoxenus* Herklots, 1870, *Lironeca* Leach, 1818, *Nebula* Taberner, 1877, *Nerocila* Leach, 1818, *Paracymothoa* Castro, 1955, *Philostomella* Szidat & Schubarth, 1960, *Riggia* Szidat, 1948, *Telotha* Schioedte & Meinert, 1884). Besonders reich ist die Süßwasserfauna in Südamerika, wo ca. 20 Arten vorkommen (Taberner 1976). Sie parasitieren vorwiegend auf cypriniformen und auch auf perciformen Fischen. Nach Szidat (1955, 1966) sind die Süßwassercymothoiden Südamerikas Tethys-Relikte. Einige Arten sind im Vergleich mit den marinen Cymothoidae spezialisiert: Im Verlauf ihres Lebenszyklus treten Zwergmännchen auf, da das zweite oder dritte Häutungsstadium, das dem unreifen aegathoiden Stadium anderer Arten entspricht, zum reifen Männchen wird, so z.B. bei *Riggia paranensis* Szidat, 1948 (Szidat 1966). Diese Männchen haben noch eine starke Pigmentierung, große Augen, viele Borsten am Schwanzfächer.

Zwergmännchen gibt es auch bei marinen Arten, sie entstehen dort schon als Mancastadien. Szidat (1966) unterscheidet 4 Gruppen von Arten, die sich in morphologischen Details und in Variationen des Lebenszyklus unterscheiden, jedoch nicht taxonomischen Gruppen entsprechen:

- 1) Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus, reife Männchen treten erst nach dem aegathoiden Stadium auf (bei marinen Arten).
- 2) Zyklus wie im Fall 1), Männchen jedoch ohne appendix masculina (marine Arten).
- 3) Das zweite Mancastadium wird zum geschlechtsreifen Zwergmännchen (Neotenie, bei marinen Arten).
- 4) Das aegathoide Stadium (Pereopod 7 bereits ausgebildet) wird zum geschlechtsreifen Zwergmännchen (Neotenie, bei limnischen Arten).

Eine Übersicht über das Auftreten von Zwergmännchen innerhalb der Familie gibt es nicht.

Für manche Arten ist nachgewiesen, daß sie nicht wirtsspezifisch sind (Brusca 1981). So ist *Nerocila californica* Schioedte & Meinert, 1881 von 21 Fischarten bekannt, obwohl besonders der Anchovy (*Cetengrau-*

lis mysticetos) mit einer Befallsrate von bis zu 90 % bevorzugt wird (Brusca 1978 a). Nach Trilles (1964) sind einige Cymothoidae zwar nicht auf bestimmte Fischarten spezialisiert, wohl aber bevorzugt auf bestimmten Gattungen oder Familien anzutreffen. So lebt *Emetha audouinii* (Milne Edwards, 1840) vor allem auf Centranchthiden, *Mothocya epimerica* Costa, 1851 auf Atheriniden.

Bei einigen Arten scheint auch ein Wirtswechsel möglich zu sein. Legrand (1952) beobachtete das Ablösen von jungen Männchen von *Anilocra physodes* (Linné, 1758), welche zweifellos schwimmend einen neuen Fisch suchen können.

Die Anheftungsstellen, wie die Epidermis der Flanken, die Flossenansätze, Kiemen und die Mundhöhle des Wirts werden von den Parasiten nach artspezifischen Bedürfnissen aufgesucht. Es fällt auf, daß Parasiten, die in der Mundhöhle Blut saugen, eine besonders dünne Kutikula und breite Pleopoden aufweisen (Trilles 1969), was auf die genetische Fixierung der Wahl der Mikrohabitate hinweist. Die Mundparasiten unterscheiden sich auch von den Flanken- und Kiemenparasiten durch das Auftreten eines zusätzlichen postlarvalen Stadiums, einem Übergangsstadium zwischen männlicher und weiblicher Phase (Trilles 1969).

Befreit werden die Fische von ihren Parasiten durch den Tod derselben oder mit Hilfe von Putzerfischen oder Putzergarnelen, die zumindest die Juvenilstadien entfernen können (Williams & Williams 1978).

12.2.5 Die Lebensweise der Gnathiidae

Die Gnathiidae sind Ektoparasiten von Fischen, die sich während der Larvalzeit als "Praniza"-Stadien in der Art der "Aegidae" an Fische heften, um Blut oder Lymphe zu saugen und anschließend lange Ruhepausen einzulegen. Adulte Tiere entstehen nach einer Metamorphose aus Pranizen, sie haben umgeformte Mundwerkzeuge und nehmen keine Nahrung mehr auf (Hesse 1864, Wagner 1866, Dohrn 1870, Monod 1926). Während beim Weibchen die Mundwerkzeuge weitgehend reduziert sind, haben beim Männchen die Mandibeln einen Funktionswechsel erfahren und ragen als große, schaufelgeweihartige Zangen frontal über den Cephalothorax hinaus (Abb. 92).

Die Biologie der meisten Arten ist nicht bekannt. Interessant ist, daß *Paragnathia formica* und *Gnathia calva* in Haremsverbänden leben, wobei ein Männchen mehrere unreife Tiere und reife Weibchen (bei *G. calva* bis zu 40) bewacht (Monod 1926, Wägele, 1988). Als Behausung dienen *Paragnathia formica* in Nordfrankreich Grabgänge im Wattenboden, die antarktische Art *Gnathia calva* lebt in kleinen hexactinelliden Schwämmen. Die Entstehung dieser Verbände und die Geschlechterverhältnisse bei unreifen Tieren sind noch nicht erforscht. Bei *P. formica* und bei *G. calva* konnte nachgewiesen werden, daß es 3 Praniza-Stadien gibt, die jeweils durch 1 Häutung auseinander hervorgehen (Stoll 1962, Wägele 1987b, Wägele, 1988). Das dritte Stadium verwandelt sich in die sexualdimorphen Adulti. Im Lebenszyklus dieser Arten (Abb. 92) wird nur dreimal Nahrung aufgenommen, nämlich jeweils zu Beginn eines jeden Pranizastadiums, daß sich nach dem Blutsaugen durch Dehnung der Intersegmentalhäute streckt und in eine Ruhephase eintritt, auf die dann eine Häutung folgt. Von ihrem Nahrungsvorrat können Männchen von *G. calva* bei 0 °C mindestens 2 Jahre lang leben.

Die Gnathiiden sind nicht nur morphologisch und biologisch spezialisiert, sie weichen auch in ihrer Anatomie von anderen Isopoden ab. Es sind insgesamt nur 2 sackartige Mitteldarmdrüsen vorhanden, der caudale Rektumabschnitt ist sehr dünn und unscheinbar, das Pereon wird bei gesättigten Tieren von dem extrem gedehnten Speicherdarm (Bereich zwischen Magenausgang und Sphinkter) ausgefüllt. Der vordere Rektumabschnitt hinter dem Sphinkter ist zu einem Vesikel erweitert, welches ein spezialisiertes Epithel mit extrem dünner Intima und subkutikulären, verzeigten Mikrovilli hat und Bakterien beherbergt, die vermutlich wichtige Symbionten sind (Juilfs & Wägele 1987).

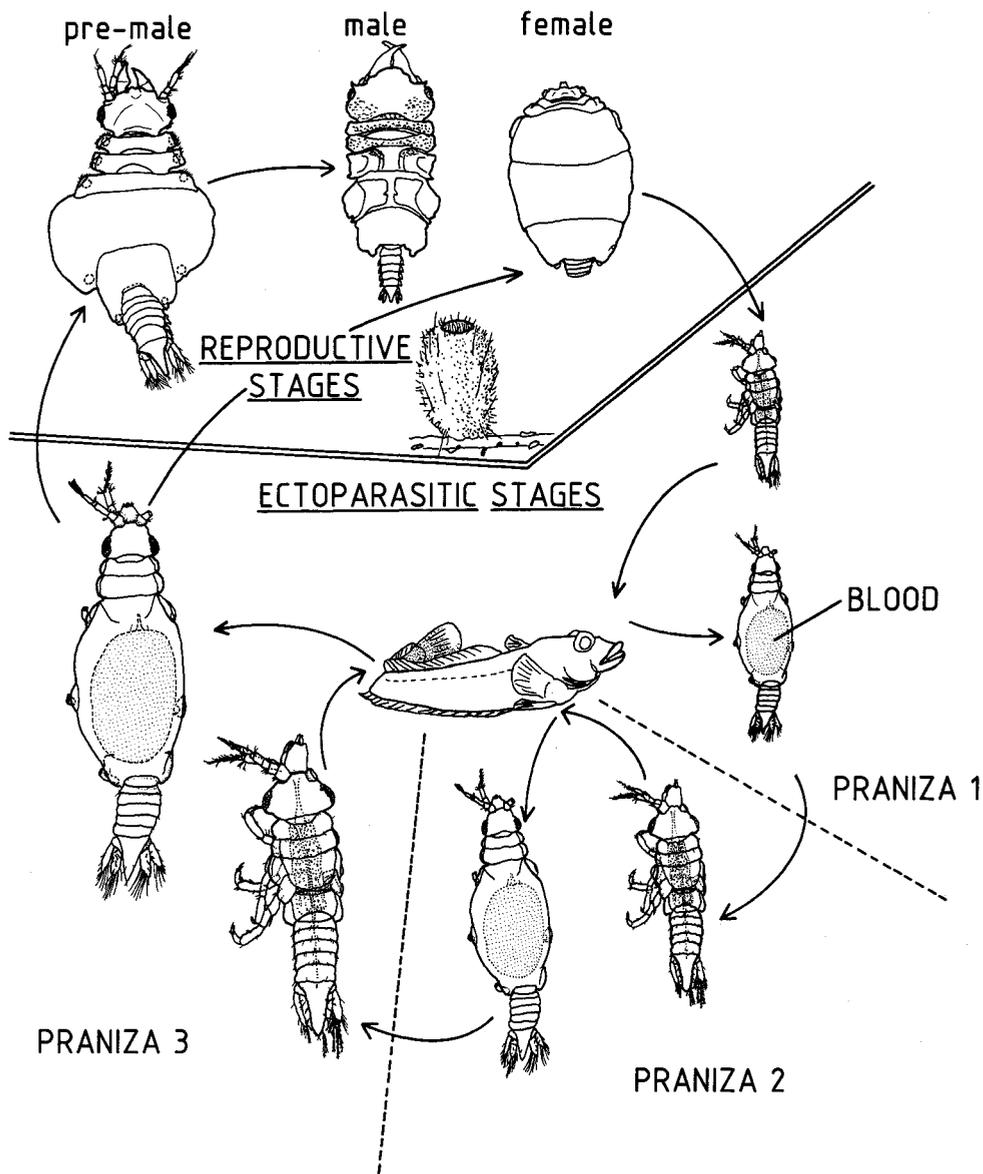


Abb. 92. Lebenszyklus von *Gnathia calva* Vanhöffen (aus Wägele, 1988)

12.3 Die Verwandtschaft der Familien der Cymothoidea und die Herkunft der Gnathiidae

Die neben den Sphaeromatidea zweite große Familiengruppe, deren Mitglieder bisher zu den "Flabellifera" Sars, 1882 gezählt wurden, ist die Unterordnung **Cymothoidea** Leach, 1814. Dieser Name wurde zunächst von einigen Autoren als Synonym für das Taxon "Flabellifera" verwendet (Hansen 1890, 1895, Richardson 1905), geriet jedoch bald in Vergessenheit. Der Name ist das ältere Synonym und er ist verfügbar, er bezieht sich auf die Familie Cymothoidae Leach, 1814 und die Gattung *Cymothoa* Fabricius, 1793.

- 31: Dactylus und Klauen der Pereopoden 1-3 zu gekrümmtem Haken geformt, der mindestens fast so lang wie der Propodus ist [Dactylus und Klauen mäßig gebogen, nicht hakenförmig]
- 32: Maxilliped am Palpus mit kurzen, gekrümmten Dornen
[Dornen fehlen]
- 33: Pars molaris kurz und stumpf, pars incisiva schmal
[pars molaris wie bei M. 5]
- 34: Palpus des Maxillipeden mit nur 2 Gliedern, Palpus schmaler und kürzer als Basipodit, gekrümmte Dornen nur auf dem letzten Glied vorhanden [Palpus mit 4-5 Gliedern, gekrümmte Dornen auf den letzten 3 Gliedern]
- 35: Lebenszyklus mit schwimmenden Larvenstadien und mit parasitischen, nicht schwimmenden Adulti (Adulti ohne Schwimmborsten an Pleopoden) [Adulti in Morphologie und Lebensweise wie Jugendstadien]
- 36: Männchen kleiner als Weibchen, protandrischer Hermaphroditismus [kein protandrischer Hermaphroditismus]
- 37: Pereopoden 4-7 wie Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern [nur Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern]
- 38: Adulti mit modifizierten Antennen: Geißel- und Grundglieder von gleicher Gestalt, mit sehr wenigen, kurzen Borsten [Antennen nicht modifiziert]
- 39: Sympodite der Uropoden mindestens so lang wie breit, Medialkante nicht distad verlängert (medialer Fortsatz reduziert) [Sympodite kürzer, wie bei M. 1]

Das Dendrogramm (Abb. 93) veranschaulicht, welche Familien zu dieser Unterordnung gehören und in welcher Beziehung sie zueinander stehen. Während die urtümlichen Sphaeromatidea scheibenförmige, auf Weichböden liegende Tiere von omnivorer Lebensweise sind, haben die Cymothoidea einen plesiomorphen Körperumriß, ruhen nicht auf, sondern in den Weichböden und können graben, sind ursprünglich schon ganz an eine räuberische Nahrungsbeschaffung adaptiert. Eine Mahlfläche der pars molaris an der Mandibel sucht man vergeblich. Die Tiere haben fünf gleichartige Pleopodenpaare, die zusammen mit dem steuernden Schwanzfächer wirkungsvoll der Lokomotion dienen. Die Pereopoden 2 bis 7 sind ursprünglich alle ähnlich geformt, nicht subchelat, der Propodus ist zylindrisch. Das erste Beinpaar ist zunächst mit einem breiten Propodus kräftig subchelat (nur bei den Phoratopidae und den hypogäischen "Cirolanidae"), der Carpus ist kurz. Coxalplatten sind gut ausgeprägt, lediglich am ersten Pereomer dorsal mit dem Tergiten verwachsen. Die Basipoditen inserieren auf der ventromedialen Fläche der Coxalplatten. Als Autapomorphien der Unterordnung gelten die charakteristische Uropodenform mit der medial unter das Pleotelson ragenden Spitze des Sympoditen (M. 1) und die breite, als Schneidewerkzeug dienende pars incisiva der Mandibel (M. 2), dem funktionell bedeutsamsten Teil des Mandibelenditen. Die pars molaris ist dorsoventral abgeflacht, bei den Phoratopidae klein, bei den "Cirolanidae" mit einer gesägten Schneide versehen. Daß der Uropodensympodit z.B. bei *Eurydice* oder bei den parasitischen Cymothoidea keinen mediodistalen Fortsatz hat, muß im Licht der vorliegenden Hypothese als sekundäre Erscheinung gewertet werden.

Die **Phoratopidae** Hale, 1925 (einzige Gattung: *Phoratopus* Hale, 1925) sind sehr seltene, für Südaustralien endemische Isopoden. Die Tiere haben in Dorsalansicht den Habitus eines Cirolaniden, besitzen jedoch noch eine lacinia mobilis unter der pars incisiva, der proximad eine Borstenreihe folgt (Abb. 94). Dieses ist der für die Cymothoidea urtümlichste Mandibeltypus, allen übrigen Familien fehlt die lacinia mobilis (M. 4 in Abb. 93). Die pars molaris ist bereits flach und spitz, bildet jedoch nicht wie bei den "Cirolanidae" eine gesägte Schneide. Es ist noch ein Borstenlobus vorhanden, während bei der Schwestergruppe an dieser Stelle eine kurz bedornete oder gesägte Schneide vorhanden ist, eine Analogie zur Mandibel der Anthuridea, die ebenfalls eine "lamina dentata" besitzen. Die Borsten auf dem medialen Enditen der ersten Maxille sind noch lang und nicht zu kräftigen Dornen verkürzt, wie sie bei den "Cirolanidae" ausgeprägt sind. Die Maxillipeden von *Phoratopus* haben eine Form, die sehr an die der "Cirolanidae" erinnert. Der Basipodit ist wie bei den Cirolaniden mit den Coxalskleriten derart verwachsen, daß basal ein einheitlicher Ausläufer des Basipoditen entsteht, auf dem der Epipodit inseriert. Da diese Region des Cephalothorax selten abgebildet wird, kann dieses Merkmal derzeit nicht gewertet werden.

Das erste Beinpaar ist kräftig subchelat, der Propodus ist breit wie bei den Serolidae oder den Anthuridae, während bei den meisten Cymothoidea der erste Propodus so schlank wie bei den übrigen Pereopoden ist. Angesichts der weiten Verbreitung der Subchela am ersten Pereopodenpaar der Isopoda muß ein breiter erster Propodus als plesiomorph für die Unterordnung angesehen werden.

Obwohl die Mundwerkzeuge von *Phoratopus* noch relativ urtümlich wirken, muß die Gattung als sehr spezialisiert gelten und ist kein Modell für den hypothetischen Grundplanvertreter der Cymothoiden. *Phoratopus* hat besondere, an das Graben angepaßte Pereopoden (M. 3). Sie tragen lange Borstenbüschel, an den Pereopoden 5 und 6 ist der Dactylus sehr kurz, relativ breit und ohne Klauen, während Merus, Carpus und Propodus zu breiten Schaufeln umgebildet sind. Der Dactylus des siebten Pereopoden fehlt gänzlich. Die Coxalplatten sind seitlich ventrad herabgezogen, so daß der Habitus dieser Tiere entfernt an die im Sand grabenden Haustoriiden (Amphipoda) erinnert.

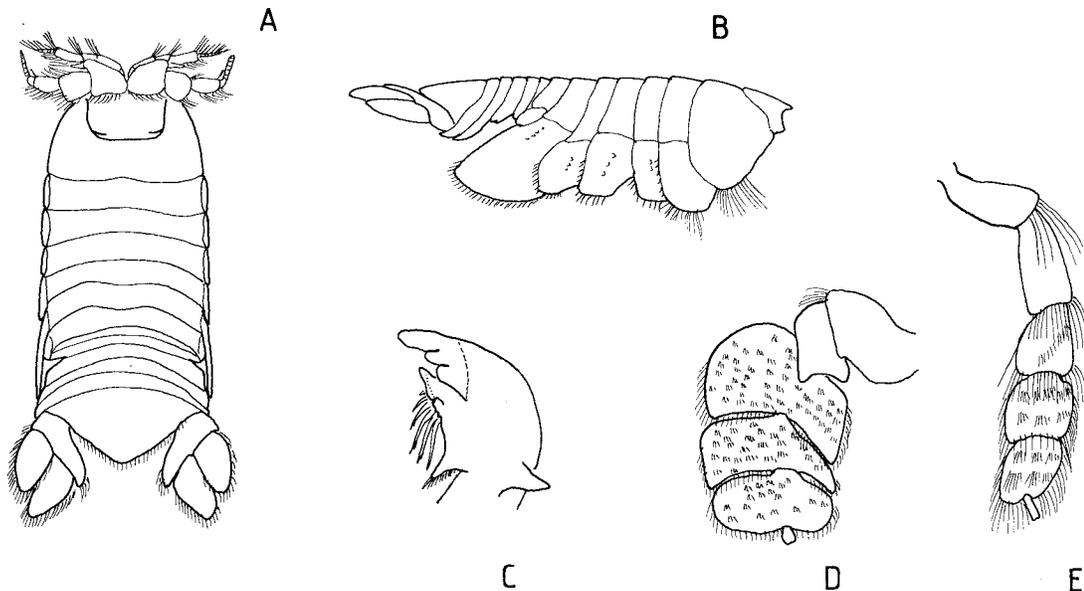


Abb. 94. *Phoratopus remex* Hale, 1925. A, B: Dorsal- und Lateralansicht. Zu beachten sind die verbreiterten Coxalplatten, die an *Cirolana* erinnernde Form der Uropodensympoditen. C: Mandibel. D: Pereopod 5. E: Pereopod 6. C) n. Bruce (1981), übrige Abbildungen n. Hale (1925)

Bruce (1980), der *Phoratopus remex* Hale, 1925 oberflächlich nachbeschrieb, stellte einen "Stammbaum" der Isopoden vor, um die systematische Stellung der Familie zu illustrieren. In jener Abbildung (Bruce 1980: Abb. 4, S. 110) sind die "Flabellifera" eine Stammgruppe, aus der alle übrigen Unterordnungen mit Ausnahme der Anthuridea und Microcerberidea hervorgehen. Die Phoratopidae werden auf dem Ast angesiedelt, der zu den Valvifera führt, und trotzdem zu den "Flabellifera" gerechnet. Das plesiomorphe Pleon und der Schwanzfächer sind die "Merkmale" der "Flabellifera", Mundwerkzeuge und erste Pereopoden sollen an die Macrochiridoteinae (Valvifera) erinnern. Diese Auffassung ist unhaltbar. *Phoratopus* hat nicht die zu Valven umgebildeten Uropoden, im Gegenteil, die Uropoden haben eine für die Cymothoidea typische, apomorphe Gestalt (M. 1).

Über die Biologie von *Phoratopus* ist nichts bekannt.

Die Gnathiidae Leach, 1814 galten bisher als im System von den übrigen Isopoden völlig getrennte Unterordnung. Müller (1871) hatte zwar die Gnathiiden mit den Cymothoiden als "Isopodes nageurs" den "Isopodes marcheurs" gegenübergestellt, seine Einteilung hatte jedoch keine taxonomischen Folgen. Monod (1922) vollzog die Abtrennung der Gnathiiden, indem er sie als "Decempedes Latreille, 1825" den "Quatuordecempedes", welche die übrigen Isopoden umfaßten, gegenüberstellte. Diese Gruppierung ist öfters übernommen worden (Menzies 1962, Henry & Magniez 1983) und behinderte die Entdeckung der tatsächlichen Herkunft der Gnathiidae.

Erst mit der Nachbeschreibung von *Protognathia bathypelagica* und der Errichtung der Familie Protognathiidae für diese Art (Wägele & Brandt, 1988) konnte die nahe Verwandtschaft der Gnathiiden zu den

Cirolaniden nachgewiesen werden. Im Dendrogramm (Abb. 93) sind die Apomorphien aufgezählt, die die Protognathiidae mit den "Cirolanidae" und den Fischparasiten der "cymothoiden Linie" (Tridentellidae, Corallanidae, "Aegidae", Cymothoidae) teilen (M.4-7). Diese Merkmale betreffen den Bau der Mundwerkzeuge, bei denen u.a. die lacinia reduziert, die pars molaris zu einer gesägten Schneide entwickelt ist; die pars incisiva besteht aus 3 scharfen Zähnen, die in einer Ebene liegen.

Besonders überraschend ist die gleiche Form der pars molaris bei *Protognathia* und den "Cirolanidae", die jeden Zweifel über die Herkunft der "gnathioiden Linie" zerstreut (vgl. Abb. 95). Der Maxillipedenendit dieser räuberischen Formen spielt offenbar eine geringe Rolle bei der Nahrungsaufnahme, er ist allgemein sehr kurz, im Vergleich mit dem Grundplan der Isopoda verkürzt (M. 6). Lediglich bei den Tridentellidae ist der Endit sekundär verlängert und am Aufbau des Stechkegels, den die Mundwerkzeuge bilden, beteiligt (M. 23).

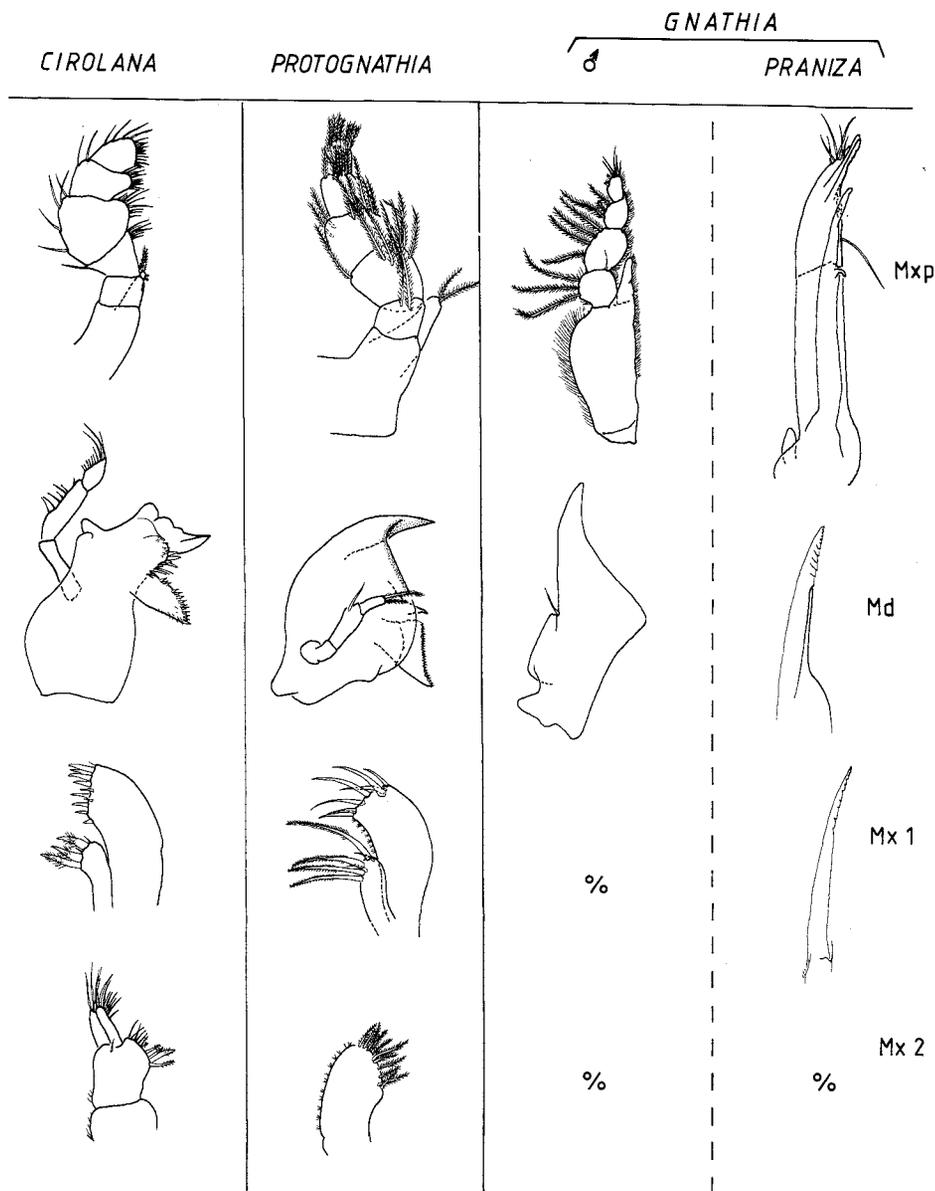


Abb. 95. Evolution der Mundwerkzeuge vom Typus der "Cirolanidae" zum Typus der *Gnathiidae*. Vergleich von *Cirolana* (n. Bruce 1986), *Protognathia* (n. Wägele & Brandt 1988) und *Gnathia* (n. Wägele 1987b).

Protognathia bathypelagica ist eine Art, die wahrscheinlich holopelagisch lebt, sie wurde bisher nur im Plankton gefunden. Anpassungen an diese Lebensweise sind sehr große Pleopoden, die seitlich das Pleon überragen. Der Bau der Mundwerkzeuge und die dehnbare Sternalkutikula der mittleren Pereomere deuten auf eine stechend-saugende Ernährung hin. Morphologisch und bionomisch ist *Protognathia* ein Zwischenglied, das die benthisch carnivoren Cirolaniden mit den in der Larvalphase ektoparasitischen Gnathiiden verknüpft. Da bei der "gnathioiden Linie" die Apomorphien der "Cirolanidae" und der "cymothoiden Linie" (Querreihen zusammengesetzter Dornen auf Ischium, Merus, Carpus und Propodus (M. 18), kräftige Dornen auf den medialen Enditen der Maxillen (M. 19)) fehlen, können die "gnathioiden Linie" und die zu den Cirolaniden und Cymothoiden führende "cirolanoide Linie" als Schwestergruppen angesehen werden. Die Pereopodendornen (M.18) sind in der "cirolanoiden Linie" sehr auffällig, auch wenn sie bei den Parasiten (Cymothoidae, Bopyridae) reduziert werden. Es muß jedoch daran erinnert werden, daß allgemein die Bedornung der Pereopoden bei den Isopoden bisher kaum verglichen wurde und als Merkmal in der Systematik selten genutzt wird.

Schultz 1977 hielt *Protognathia bathypelagica* für eine *Cirolana*-Art, da die Übereinstimmungen mit dem Bauplan der Gnathiidae nicht erkannt wurden. Im Dendrogramm sind die Synapomorphien aufgeführt (M. 8-13), die *Protognathia* und die Gnathiidae gemeinsam aufweisen. *Protognathia* ist kein perfektes Modell für den Grundplanvertreter der Gnathiiden, da die Augen reduziert sind und die Pereopoden lange Fiederborsten tragen (M. 14, 15), letztere vielleicht in Anpassung an die pelagische Lebensweise. Die Gnathiidae sind durch sehr viele Besonderheiten gekennzeichnet; die Mundwerkzeuge der Larven (Pranizen) sind zu spitzen Stechwerkzeugen weiterentwickelt (M. 16), wogegen die Adulti keine Nahrung aufnehmen und einen ausgeprägten Sexualdimorphismus haben (M. 17), zu dem z.B. die männlichen, geweihartigen Mandibeln gehören, die der Familie den Namen geben. Ob bei *Protognathia* Sexualdimorphismen vorkommen, ist leider nicht bekannt.

Bemerkenswert ist, in welcher Weise bei *Gnathia* die Evolution der Larven von der der Adulti divergiert. Die Mundwerkzeuge von *Protognathia* können als Modell für die Ausgangsform dienen. Bei den geschlechtsreifen Tieren (Abb. 95) erinnert die Form des Maxillipeden noch an die ursprüngliche Gestalt, wogegen bei der Larve der Palpus aus verwachsenen Gliedern mit spitzen, sekundären Enditen besteht. Die Mandibel des Männchens hat noch die breite ursprüngliche Form, der Vergleich mit *Protognathia* verdeutlicht, daß die Beißkante aus der ursprünglichen pars incisiva besteht. Die Maxillen der reifen Tiere fehlen, bei der Praniza sind Mandibel und Maxillula distal gesägte Stilette.

Die Unterordnung Gnathiidea verliert hiermit ihre Existenzberechtigung. Die bisherige Einschätzung der systematischen Stellung dieser Gruppe und der Gegensatz zu ihrer tatsächlichen phylogenetischen Herkunft ist eines der schönsten der in dieser Studie vorgestellten Beispiele für die Irrtümer der mit phänotypischer Ähnlichkeit oder Verschiedenheit begründeten Systematik.

Die verbleibenden Familien der Cymothoidea gehören einem Monophylum an, welches, wie bereits erwähnt, mit den Merkmalen 18 und 19 (Abb. 93) begründet wird. Es handelt sich um zunächst an das Benthos gebundene Organismen, die zur Nahrungsaufnahme ihr Versteck verlassen und schwimmend Beute suchen (vgl. Abschnitt 12.2). Während urtümlichere Cirolaniden wie *Eurydice* in der Wahl der Beute nicht eingeschränkt sind, fressen sehr viele Cirolaniden, wie die Arten der Gattungen *Cirolana* und *Natatolana*, überwiegend Fischfleisch, meistens in Form von Aas, wovon die Köderfänge zeugen, nagen jedoch gelegentlich auch am lebenden Fisch (vgl. Abschnitt 12.2.1). Der Übergang zum Ektoparasitismus ist somit fließend. Es entstehen im Laufe der Evolution temporäre Ektoparasiten, die sich zur Nahrungsaufnahme an Fischen festklammern und Blut saugen, sich jedoch zur Verdauung in benthische Verstecke zurückziehen (z.B. *Aega*) und schließlich sehr spezialisierte Parasiten, die nur noch im Jugendstadium gut schwimmen können und als Adulti auf Fischen leben (Cymothoidae). Zugleich entwickelt sich mit diesem Lebenszyklus der fakultative protandrische Hermaphroditismus (vgl. Abschnitt 12.2.4).

Während die Evolution der Bionomie der "cirolanoiden Linie" von der Carnivorie zum Parasitismus gut nachvollziehbar ist (vgl. Menzies et al. 1955), bereitet die systematische Gliederung, in der sich diese Entwicklung spiegeln könnte, Schwierigkeiten. Zaghafte Versuche, Stammbäume zu begründen (Brusca 1980, Avdeev 1982), blieben unvollständig, die Corallanidae und Tridentellidae wurden nicht berücksichtigt. Auch

hier ist wiederum die mindere Qualität der taxonomischen Publikationen die wesentlichste Ursache für den Mangel an bekannten konstitutiven Merkmalen.

Im Dendrogramm (Abb. 93) sind die Verwandtschaftsverhältnisse der "cirolanoiden Linie" dargestellt, soweit sie geklärt werden konnten. Es fällt auf, daß für die "Cirolanidae" Dana, 1853 keine Synapomorphie bekannt ist. Die cirolanoiden Mundwerkzeuge mit der charakteristischen Mandibel und der kräftigen ersten Maxille waren an der Basis der "cirolanoiden Linie" bereits vorhanden, Körperform und Schwanzfächer sind plesiomorph, die Mundwerkzeuge und Pereopoden der parasitischen Familien lassen sich zwanglos vom Cirolanidentypus herleiten (Abb. 96). Es ist durchaus möglich, daß die Parasiten ihren Ursprung in einer der Gattungsgruppen der "Cirolanidae" haben. Die Gattungsgruppen der "Cirolanidae" und die Stellung von *Anuropus* werden im folgenden Kapitel besprochen.

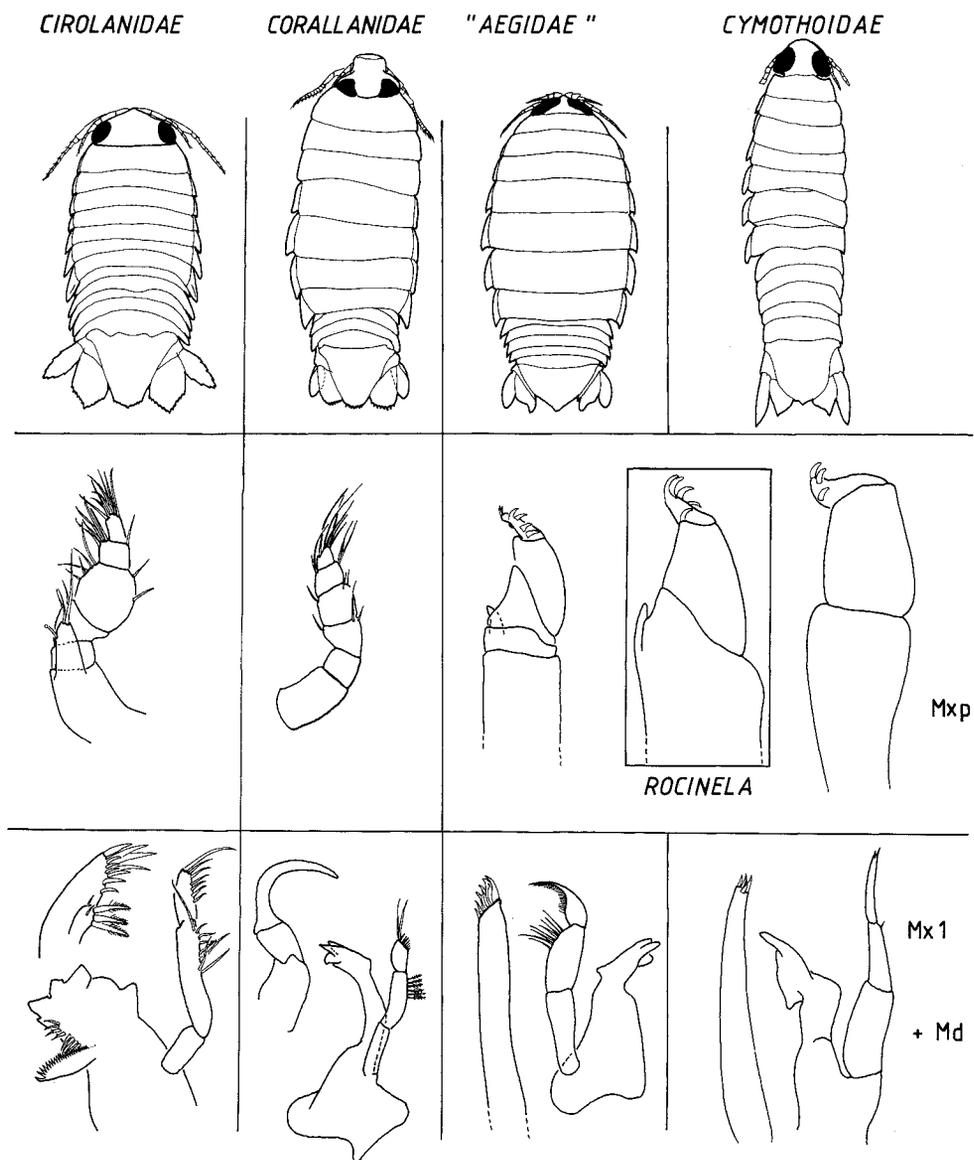


Abb. 96. Vergleich von Körperform und Mundwerkzeugen der 'cirolanoiden Linie' der Cymothoidea. "Cirolanidae": *Metacirolana* (n. Kensley 1984); *Corallanidae*: *Lanocira* (Habitus n. Jones 1982, Mundwerkzeuge n. Monod 1933); "Aegidae": *Aega* (Habitus n. Sars 1897, Mundwerkzeuge n. Kussakin 1979 und Monod 1969); *Rocinela*: Maxilliped (n. Menzies & George 1972); *Cymothoidea*: *Aegathoa* (Habitus n. Kussakin 1979, Mundwerkzeuge n. Monod 1923), Mandibel von *Nerocila* (n. Bowman 1978).

Die Monophylie der parasitischen Familien, die a priori nicht erwartet werden muß, läßt sich mit dem Bau der Mundwerkzeuge belegen, die sich von dem anderer stechend-saugender Isopoden (z.B. Gnathiidae, Paranthuridae) unterscheiden (M. 20-22). Die Mandibel ist kein Stilett, der distale Teil des Enditen behält seinen ursprünglichen Umriß, die pars molaris ist zunächst noch vorhanden, der Endit ist jedoch zwischen Palpusinsertion und den distomedialen Schneideflächen verlängert (M.20). Der Borstenlobus unter der pars incisiva wird schrittweise reduziert. Die erste Maxille (M. 21) wird schlank und gerade, behält jedoch distal mehrere Zähne (im Unterschied zu den Maxillen der Gnathiidae und Paranthuridae). Die zweite Maxille wird etwas reduziert und hat nur 2 Enditen (M. 22).

Die Schwestergruppenverhältnisse zwischen den 3 Entwicklungslinien der Parasiten konnten nicht aufgeklärt werden. Deutlich ist, daß die Tridentellidae von den Corallanidae zu trennen sind.

Die **Tridentellidae** Bruce, 1984, mit der einzigen Gattung *Tridentella* Richardson, 1905, haben im Gegensatz zu den Corallanidae Hansen, 1890 noch einen dreigliedrigen Antennulapedunculus (vgl. M. 24) und einen apomorphen, sehr verlängerten Maxillipedenenditen (M. 23). Bruce (1984) hat die Merkmale dieser Familie analysiert und auch die Unterschiede zu den "Aegidae" erkannt.

Die Gattung *Gnatholana* Barnard, 1920, ursprünglich zu den "Cirolanidae" gezählt (Barnard 1920), hat eine unbekannt Stellung im System. Die Mandibel entspricht der von *Tridentella*, die übrigen Extremitäten sind unbekannt.

Die Mundwerkzeuge der **Corallanidae** Hansen, 1890 haben eine besondere Entwicklung eingeschlagen: An der ersten Maxille ist der äußerste Zahn sehr kräftig (M. 25) und wird bei den höher entwickelten Arten zu einem großen Haken (M. 28 in Dendrogramm Abb. 93, s. Abb. 96). Der Endit des Maxillipeden fehlt (im Gegensatz zu den *Tridentellidae*; M. 26), die zweite Maxille ist sehr reduziert (M. 27). Alle Arten haben nur zwei Grundglieder an der ersten Antenne (M. 24). Die Arten der "Argathona-Gruppe" (*Alcirona* Hansen, 1890, *Argathona* Stebbing, 1905 (= *Brotherus* Budde-Lund, 1908? = *Gurida* Budde-Lund, 1908? Vgl. Monod 1975)) sind noch relativ urtümlich, bei *Lanocira* Hansen, 1890 tritt bereits die hakenförmige erste Maxille auf, in der Corallana-Gruppe (*Corallana* Dana, 1853, *Excorallana* Stebbing, 1904, *Tachaea* Schioedte & Meinert, 1879) ist schließlich der Basipodit des Maxillipeden sehr verlängert und schmal (M. 30).

Die verworrene Synonymie der Corallanidae wurde von Bruce et al. (1982) geklärt. Die allein für die Gattung *Excorallana* errichtete Familie Excorallanidae Stebbing, 1904 wurde dabei zu Recht mit den Corallanidae synonymisiert.

Für die verbleibenden Gattungen ist nicht geklärt, wie stufenweise die Entwicklung zu den Cymothoidae führt. Daß diese Gattungen einen gemeinsamen Ursprung haben, belegen die Merkmale 31-33 (Abb. 93). Die Pereopoden (zunächst P 1-3) haben hakenförmige Dactyli, der Palpus des Maxillipeden trägt gebogene Hakendornen, die Mandibel hat den cymothoiden Umriß, d.h. die pars incisiva ist keine breite Schneide mehr, die pars molaris ist weitgehend zurückgebildet, zwischen beiden Teilen ist nur ein flacher, konvexer Enditenrand erhalten. Die Cymothoidae Dana, 1852 wurzeln in den "Aegidae" Dana, 1852, ein echtes Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen Familien kann nicht existieren. Innerhalb der "Aegidae" steht eine der Gattungsgruppen den Cymothoidae besonders nahe (s.u.). Um einem phylogenetischen System näher zu kommen, muß die Familie "Aegidae" als nicht monophyletisch und ungültig erkannt werden. Eine Revision der "Aegidae" ist erforderlich, es ist jedoch bereits jetzt möglich, eine Schwestergruppe zu den Cymothoidae zu erkennen: Die Arten der Gruppe Rocinela mit den Gattungen *Rocinela* Leach, 1818 und *Syscenus* Harger, 1878 haben im Gegensatz zu den Gattungen der "Gruppe Aega" (*Aega* Leach, 1815, *Alitropus* Milne-Edwards, 1840, vielleicht auch *Barybrotus* Schioedte & Meinert, 1880 und *Aegacilla* Dana, 1854) einen Maxillipeden, dessen Palpus kürzer und schmaler als der Basipodit und nur zweigliedrig ist (M. 34), eine Synapomorphie der Gruppe Rocinela und der Cymothoidae (Abb. 96). Es lassen sich auch weitere Indizien für eine nahe Verwandtschaft finden: Sowohl bei *Rocinela* als auch bei den urtümlichen Cymothoiden (z.B. *Aegathoa* Dana, 1853, *Nerocila* Leach, 1818) gibt es dieselbe Form des ersten Pereopoden: Die ventrale Greifkante des Propodus ist konvex vorgewachsen und mit einer Reihe distad gebogener Dornen besetzt. Der Gruppe Rocinela fehlen die Synapomorphien der Cymothoidae (M. 35 - 39 in Abb. 93). *Rocinela* ist wie *Aega*, *Cirolana* oder *Cymothoa* eine künstliche Sammelgruppe, die weiterer Studien bedarf, die meisten Arten sind nur bruchstückhaft bekannt. Es ist daher derzeit nicht festzustellen, welche Merkmale als Autapomorphien der

Gruppe Rocinela in Betracht kommen. Vor einer Neuordnung auf Familienniveau ist eine Revision der "Aegidae" notwendig.

12.4 Die Familie Anuropidae und die Gattungen der "Cirolanidae"

Eine umfassende Merkmalsanalyse der Gattungen der "Cirolanidae" ist bisher noch nicht durchgeführt worden (vgl. Bruce 1986), da das Gattungskonzept in dieser Familie noch nicht ausgereift ist und es an Nachbeschreibungen fehlt. Dieser Mangel kann im folgenden oft dadurch umgangen werden, daß in der Analyse nur die Typusarten der Gattungen oder den Typusarten nahestehende Arten berücksichtigt werden.

Es ist das Verdienst von Bruce, mit genaueren Gattungsdiagnosen die Sammelgattung *Cirolana* in kleinere, besser charakterisierte Artgruppen gegliedert zu haben (Bruce 1979, 1981a, b, 1985, 1986). Mit Recht weist Bruce (1986) die Aufspaltung der Familie in Unterfamilien zurück, da hierfür ein genauerer, derzeit noch fehlender Vergleich der Gattungsmerkmale notwendig ist. Unterfamilien sind von Racovitza (1912) vorgeschlagen worden, als von den derzeit 47 gültigen Gattungen nur 13 bekannt waren. Monod (1972) hat die Zusammensetzung dieser Unterfamilien (Eurydicinae, Cirolaninae, Colopisthinae, Gnatholaninae, Hansenolaninae, Faucheriinae, Bathynominae) ergänzt, jedoch weder die Merkmale der 7 Taxa diskutiert, noch Differentialdiagnosen ausgearbeitet. Bruce (1986) verwendet diese Einteilung nicht, schlägt dafür in Botosaneanu et al. (1986) eine Aufteilung in Gattungsgruppen vor, zu denen leider die Diagnosen nicht veröffentlicht wurden. Folgende Gattungsgruppen teilte Bruce ein:

Unterfamilie Eurydicinae

Gruppe Eurydice: *Eurydice*

Gruppe Pseudaega: *Annina*, *Eurylana*, *Exciorolana*, *Pontogelos*, *Pseudaega*, *Pseudolana*

Gruppe Colopisthus: *Arubolana*, *Colopisthus*, *Metacirolana*

Unterfamilie ohne Namen

Gruppe Conilera: *Conilera*, *Conilorpheus*, *Natatolana*, *Orphelana*, *Politolana*

Unterfamilie Cirolaninae

Gruppe Bathynomus: *Bathynomus*, *Parabathynomus*

Gruppe Cirolana: *Anopsilana*, *Cirolana*, *Creaseriella*, *Hansenolana*, *Haptolana*, *Neocirolana*, *Saharolana*

Gruppe Gnatholana: *Gnatholana*, *Cartetolana*

Gruppe Sphaeromides: *Antrolana*, *Babalana*, *Cirolanides*, *Mexilana*, *Oncilorpheus*, *Speocirolana*, *Sphaeromides*, *Turcolana*, *Typhlocirolana*

Gruppe Faucheria: *Faucheria*, *Skotobaena*, *Sphaerolana*

Incertae sedis: *Ceratolana*

Bruce (1986) macht auf zahlreiche, taxonomisch relevante Strukturen aufmerksam und zählt drei Artgruppen auf, die durch einige apomorphe und weitere, als plesiomorph zu wertende Merkmale charakterisiert sind. Wichtige Apomorphien sind die Reduktion der zweiten Dactylusklaue, Fortsätze an Ischium und Merus der vorderen Pereopoden, die Verlängerung von Antennengrundgliedern, das Auftreten von "Schwimmborsten" an den hinteren Pereopoden, Reduktion der männlichen Genitalpapillen, die apikale Verlagerung der Insertionsstelle der appendix masculina. Merkmale der Frontallamina und des Clypeus sind ebenfalls bedeutsam. Es variieren weiterhin die Form der Pleopoden, die Position der appendix masculina am Endopoditen (basal, medial oder apikal inserierend), die Größe der Rostralspitze. An den Pleopoden 3-5 sehr vieler Arten gibt es einen eigentümlichen, lateral am Sympoditen abgeschnürten Lobus (z.B. bei *Pseudaega*, *Pseudolana*, *Exciorolana*, *Dolicholana*, *Booralana*, etc.). Herkunft und Funktion dieser Anhänge sind nicht bekannt. Es könnte sich um eine Neuerwerbung einiger Cirolaniden handeln, genauso wahrscheinlich aber um eine Plesiomorphie, da auch bei den Phreatoicidea derartige Anhänge existieren. Auf diese, bisher meist vernachlässigte Strukturen muß bei künftigen taxonomischen Arbeiten besonders geachtet werden. Details der Dactylusspitzen, Seitenansichten des Clypeolabralkomplexes sollten zu den Artbeschreibungen gehören, ebenso Abbildungen der Pereopoden 2-4, die oft vergessen werden, sowie der Pleopoden 1-5 und der Maxillen.

Ob der Epipodit der Maxillipeden vorhanden ist und welche Form er hat, ist für die meisten Arten unbekannt. Derzeit muß jede Merkmalsanalyse auf Gattungsebene unvollständig bleiben. Es soll trotzdem im folgenden ein erstes Dendrogramm (Abb. 97) vorgestellt werden, um auf die Bedeutung der apomorphen Merkmale hinweisen zu können.

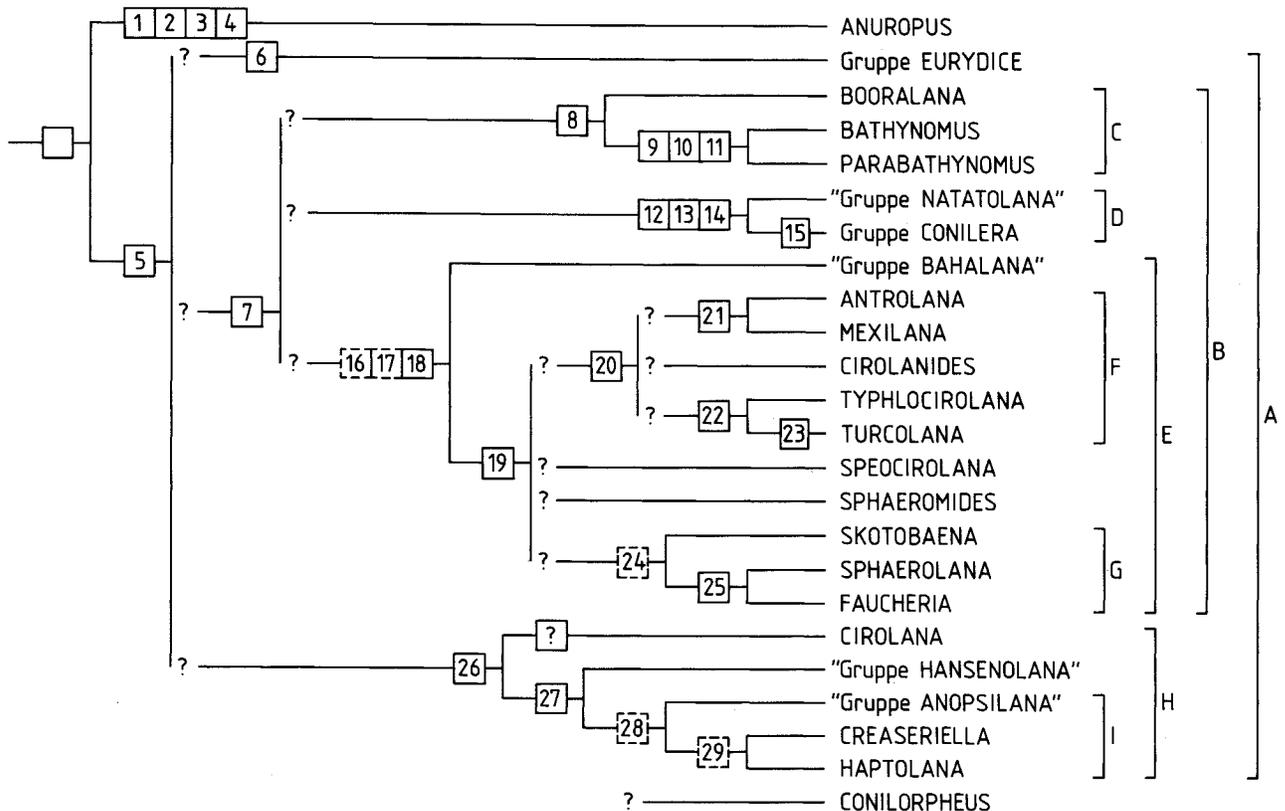


Abb. 97. *Anuropus* und Gattungsgruppen der "Cirolanidae".

- 1: 1. Antenne nur aus 2 Gliedern bestehend
[1. Antenne mit 3 Grundgliedern und vielgliedriger Geißel]
- 2: Maxilliped ohne Endit, Palpus eingliedrig
[Maxilliped mit Endit, Palpus fünfgliedrig]
- 3: Uropoden ventrad verlagert, pleopodenähnlich geformt, Sympodit ohne mediocaudad gerichtetem Fortsatz (Fortsatz reduziert)[Uropoden mit Pleotelson einen Schwanzfächer bildend]
- 4: 2. Maxille mit nur 2 Enditen [2. Maxille mit 3 Enditen]
- 5: Medialer Endit der 1. Maxille mit nur 3 kräftigen mediad gerichteten, dornenartigen Borsten und 2 einfachen, schlanken Borsten
[medialer Endit mit 5 kräftigen Borsten]
- 6: (Clypeus mit dreieckigem, vorragendem Kiel) [Kiel fehlt]
- 7: Dorsaler Rand des Merus der Pereopoden 2 und 3 distad verlängert, spitz zulaufend [Merus nicht distad verlängert, dorsale Ecke stumpf]
- 8: Uropodenrami breit, rechteckig, distal gestutzt [Rami oval, distal zugespitzt]
- 9: Lateraler Lobus am Sympoditen der Pleopoden basal eingeschnürt, als Sympoditenanhang ausgebildet [Lobus nicht eingeschnürt]
- 10: Pleopoden 1 und 2 mit sekundären Kiemenfilamenten [Filamente fehlen]
- 11: Gigantismus [kein Riesenwuchs]
- 12: Dorsaler Rand des Merus des 1. Pereopoden distad verlängert, spitz zulaufend [dorsaler Rand des Merus nicht verlängert, gerundet]
- 13: 1. Antenne verkürzt, mit (nur 6-11) verbreiterten Geißelgliedern [1. Antenne nicht verkürzt, vielgliedrig, Glieder lang zylindrisch]
- 14: Pereopoden 5-7 mit langen "Schwimmborsten" am Basipoditen [Basipodite nicht verbreitert, ohne marginale Reihen von Fiederborsten]

- 15: Sympodit von Pleopod 1 verlängert, länglich-rechteckig
[Sympodit breiter als lang]
- 16: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 17: Anpassungen an eine limnisch-hypogäische Lebensweise
[marine, epi-/ endobenthische Lebensweise]
- 18: Pereopoden 1-3 subchelat, Propodus des 1. Pereopoden vergrößert, Pereopoden 2 + 3 schlanker als Pereopod 1
[Pereopoden 2 und 3 nicht subchelat]
- 19: Uropodensympodit verlängert [Sympodit nicht verlängert, kürzer als Rami]
- 20: Pereopod 3 (sekundär) mit schlankem Propodus, Carpus rechteckig [Carpus trapezförmig oder dreieckig, Propodus breit-oval]
- 21: (3. Grundglied der 1. Antenne sehr lang und stumpf)
- 22: Endopodit des 1. Pleopoden vergrößert, länger als Exopodit; Sympodit etwas verlängert [Rami etwa gleich groß, Sympodit breiter als lang]
- 23: (Einrollvermögen) [kein Einrollvermögen]
- 24: (Besondere Anpassungen an das Einrollvermögen: Pleon verkürzt, Uropodensympodit verbreitert, zur Hälfte unter dem Pleotelson liegend) [Anpassungen fehlen]
- 25: Uropodensympodit breit, nur 1 Ramus vorhanden [2 Rami vorhanden]
- 26: (Lamina frontalis kurz und breit) [lamina frontalis schmaler]
- 27: 1. Antenne mit nur 2 Grundgliedern (Glieder 1 und 2 verwachsen) [1. Antenne mit 3 Grundgliedern]
- 28: (Anpassungen an limnische Lebensweise) [marine Lebensweise]
- 29: (Einrollvermögen) [kein Einrollvermögen]

Die Gattung *Anuropus* Beddard, 1886 hat die für die "Cirolanidae" typische Körper- und Mandibelform, das Pleon ist deutlich vom Thorax abgesetzt, 5 freie Pleomere sind vorhanden. Die systematische Stellung der Gattung ist umstritten. Die bathypelagische Gattung weist mehrere besondere Strukturen auf, wie Reduktionen (der Augen, der Gliederzahlen an der ersten Antenne, am Maxillipeden) und die ventrale Verlagerung der Uropoden (M. 1-4 in Abb. 97), was Stebbing (1893) dazu veranlaßt hat, die Familie Anuropidae für die Gattung zu errichten. Diese Familie wird traditionell anerkannt, obwohl nur Hansen (1903) die Merkmale mit denen der "Cirolanidae" genauer verglichen hat. Hansen meint, viele Ähnlichkeiten im Bau der Mundwerkzeuge von *Eurydice* und *Cirolana* gesehen zu haben. Ähnlich sind zweifellos die kurzen, mediodistad nicht verlängerten Uropodensympoditen und das lange, mit dem guten Schwimmvermögen entwickelte Pleon. Hansen schließt daher nicht aus, daß eine nahe Verwandtschaft dieser Gattungen einmal nachgewiesen werden kann.

Die Familie **Anuropidae** kann nur beibehalten werden, wenn man eine frühe Abspaltung von den übrigen Cirolaniden wahrscheinlich machen kann. Diese Auffassung kann mit der Maxillenform begründet werden. Bei den "Cirolanidae" hat der mediale Endit der zweiten Maxille stets drei mediad gerichtete, kräftige Dornen und zwei zusätzliche, einfache Borsten (M. 5), welche gelegentlich so lang wie die Dornen werden (bei hypogäischen Gattungen und bei *Bathynomus*, *Hansenolana*). *Phoratopus*, *Protognathia* und auch *Anuropus* haben jedoch 4 bis 5 schlankere Dornen, der Endit ist nicht im distalen Abschnitt mediad geknickt, wie bei den meisten "Cirolanidae".

Die Familie "Cirolanidae" Harger, 1880 (Gruppe A in Abb. 97) kann also mit dem Maxillenmerkmal (M.5) von den Anuropidae unterschieden werden. Innerhalb der Familie sind 3 große Gattungsgruppen zu differenzieren, für deren Abgrenzung die von Bruce (1986) aufgeführten Merkmale berücksichtigt worden sind. Durch den Vergleich weiterer, als wichtige Apomorphien erkannter Merkmale, ergeben sich jedoch gegenüber der Einteilung von Bruce mehrere Änderungen.

Die "Gattungsgruppe *Eurydice*" (*Annina* Budde-Lund, 1908, *Atarbolana* Bruce & Javed, 1987, *Ceratolana* Bowman, 1977, *Colopisthus* Richardson, 1902, *Eurydice* Leach, 1815, *Eurylana* Jansen, 1986, *Excirrolana* Richardson, 1912, *Metacirolana* Nierstrasz, 1931, *Pseudaega* Thomson, 1883, *Pseudolana* Bruce, 1979, *Xylolana* Kensley, 1987, evtl. auch *Pontogelos* Richardson, 1902) enthält jene Cirolaniden, die nach Bruce (1986) einen vorragenden Clypeuskiel besitzen (M. 6). Dieses Merkmal wird in der Literatur fast nie abgebildet und kann daher derzeit ohne Tiermaterial nicht überprüft werden, was bedauerlich ist, da Bruce (pers. Mitteilung) diesem Merkmal große Bedeutung beimißt. Die Gattungen haben alle einen mäßig kräftigen ersten Pereopoden mit kurzem Carpus und mit einem Merus, dessen distale, dorsale Ecke nicht oder nur geringfügig

distad verlängert ist. Die Pereopoden 2 und 3 sind meist schlanker als der 1. Pereopod, was dem Grundmuster der Isopoda entspricht. Die Gattung *Eurydice* fällt durch den Uropodensympoditen auf, der keinen unter das Pleotelson ragenden Fortsatz aufweist. Zudem ist das 1. Pleopodenpaar schlanker als gewöhnlich. Bei *Annina* ist das 1. Pereopodenpaar sekundär schlank und nicht subchelat. Es fällt schwer, in dieser großen Gruppe Verwandtschaftsbeziehungen zu erkennen. *Xylolana* und *Atarbolana* weisen nur 4 Grundglieder an der 2. Antenne auf, ein bei Isopoden seltenes Merkmal. Bei vielen Gattungen inseriert das männliche Kopulationsstilet medial statt basal am Endopoditen des 2. Pleopoden; es gibt jedoch viele Übergänge zwischen diesen Zuständen, auch bei anderen Gattungsgruppen der Familie. Oft ist auch eine ungewöhnlich große Rostralspitze vorhanden. Es besteht die Tendenz zur Besiedlung des Eulitorals sandiger Küsten (*Eurydice*, *Exciorolana*) und von Brackwasser und Mangroven (*Annina*, *Ceratolana*, *Xylolana*). Bei *Exciorolana* ist Ovoviviparie beschrieben worden, erweiterte Ovidukte dienen als Uteri (Klapov 1970). Ob diese auffällige Eigenart auch bei anderen Gattungen vorkommt, ist nicht bekannt.

Bei einer größeren Zahl von Gattungen (Gruppe **B**) ist eine distale Verlängerung der dorsalen Kante des Merus der Pereopoden 2 und 3 vorhanden (M. 7). Dieser Fortsatz ist besonders in den Gruppen **C** und **D** meist sehr lang, sichelförmig, mit Dornen besetzt, aber auch bei mehreren Arten der hypogäischen Cirolaniden (Gruppe **E**) nachweisbar, insbesondere in der Gattung *Bahalana*. Er ist kürzer, dabei einen langen, distalen Dorn tragend bei *Saharolana*, *Speocirolana*, *Sphaerolana*, *Skotobaena* und bei *Sphaeromides*.

Gattungsgruppe **C** hat einen charakteristisch geformten Schwanzfächer mit breiten, rechteckigen Uropoden (M. 8). *Booralana* Bruce, 1986 ähnelt in diesem Merkmal den Tiefseegattungen *Bathynomus* Milne-Edwards, 1879 und *Parabathynomus* Barnard, 1924, die sich jedoch ansonsten von *Booralana* unterscheiden und als Synapomorphien u.a. Riesenwuchs und sekundäre Kiemen (M. 10, 11) aufweisen: Der Riesenwuchs mag als Element der K-Strategie eine Anpassung an die Tiefsee sein, die Kiemen sind vielleicht eine Adaptation an das Leben in Grabgängen. Vergrößerte Kiemen kommen auch bei *Lironeca* Arten vor (Cymothoidae). Das erste Pereopodenpaar hat keinen sichelförmigen Merusfortsatz, die zweiten Pereopoden können jedoch wie bei *Natatolana* aussehen (z.B. bei *Bathynomus*). Eine Besonderheit, die die Tiefseegattungen dieser Gruppe vereint, ist die basale Einschnürung des kleinen zusätzlichen Lobus an den Pleopodensympoditen 3-5 (M. 9), dessen Funktion unbekannt ist. Die Einordnung von *Bathynomus* im Dendrogramm verdeutlicht, daß es sich bei dieser Gattung um einen Cirolaniden handelt, der alle Merkmale dieser Familie trägt. Die Familie **Bathynomidae** Wood, Mason & Alcock, 1891 kann nicht als gültiges Taxon anerkannt werden.

Die Monophylie der Gruppe **D** (*Conilera* Leach, 1818, *Dolicholana* Bruce, 1986, *Natatolana* Bruce, 1981, *Oncilorpheus* Paul & Menzies, 1971, *Orphelana* Bruce, 1981, *Politolana* Bruce, 1981) ist durch folgende Merkmale belegt: Dorsaler Rand des Merus des 1. Pereopoden distad verlängert, spitz zulaufend, mit Dornen besetzt (M. 12), Antennula kurz, Geißel mit wenigen (6 bis 11), verbreiterten Gliedern (M. 13), Pereopoden 5-7 mit langen Fiederborsten an der Basis (M.14; vgl. Abb. 89). Die Beschreibung von *Oncilorpheus* ist unvollständig (Paul & Menzies 1971), die Zuordnung erfolgt auf Grund der Angaben von Bruce (1986). Die Gattung hat einen schlanken Thorax, lange Uropodensympoditen und ein schmales Pleotelson, das erste Pleopodenpaar ist wie bei den Anthuridae operkulat, d.h. der Exopodit ist vergrößert. Operkulate Pleopoden kennzeichnen auch die Gattung *Conilera*, hier ist jedoch in Analogie zu *Calypsolana* (Gruppe **H**) der Endopodit operkuliform. Die Fiederborsten der Pereopoden, die kurzen ersten Antennen und die operkulaten Pleopoden sind wahrscheinlich Anpassungen an das Graben in Sand (vgl. Abschnitt 12.2.1). Der sichelförmige, meist mit zusammengesetzten Dornen besetzte Merusfortsatz der ersten drei Pereopodenpaare verbessert die Wirkungsfläche dieser Beine beim Graben. Die Arten der Gattungen *Politolana* und *Conilera* sind wie bei *Oncilorpheus* schlank, der Uropodenendopodit hat wie auch bei *Orphelana* eine distale Einbuchtung, die sonst innerhalb der Familie nur bei *Exciorolana* und *Conilorpheus* ausgebildet ist.

In der Gruppe **D** haben die Gattungen *Conilera* und *Orphelana* (Gruppe **Conilera**) eine gemeinsame Form des 1. Pleopoden: Hier ist der Sympodit nicht plesiomorph kurz und breiter als lang, sondern länglich-rechteckig (M. 15).

Die dritte Gruppe (**E**) der Gruppe **B** enthält ausschließlich hypogäische Cirolaniden. Diese blinden, limnischen Formen sind vor allem im perimediterranen Raum und im Bereich der Karibik einschließlich Mittelamerika und Texas verbreitet. Diese Gruppe wird in der vorliegenden Arbeit erstmalig als monophyleti-

sche Einheit behandelt, bisher waren die meisten Gattungen mit unterschiedlichen marinen Verwandten in Verbindung gebracht worden (vgl. Notenboom et al. 1986). Gruppe E enthält auch jetzt nicht alle hypogäischen Cirolaniden, es fehlen die Gattungen *Haitilana*, *Troglocirolana*, *Haptolana* und *Creaseriella* (Gruppe I). Bei manchen Arten ist, wie bereits erwähnt, der verlängerte Merus der Pereopoden 2 und 3 noch vorhanden, der oft wohl im Zusammenhang mit der Verlängerung der Pereopoden und der Aufgabe des Grabverhaltens reduziert ist. Die physiologischen und morphologischen Anpassungen (M. 16, 17) an die limnische, hypogäische Lebensweise sind nicht die einzigen Apomorphien dieser Gruppe: Der erste Pereopod ist im Vergleich mit den übrigen Cirolaniden breiter und länger, kräftig subchelat, die Pereopoden 2 und 3 sind wahrscheinlich zunächst ähnlich geformt (M. 18), werden jedoch sekundär schlank (M. 20). Die meisten Gattungen haben als weiteres Indiz für Monophylie verlängerte Uropodensympoditen, die an die Anthuridae erinnern (Merkmal 19 innerhalb der Gruppe E). Lediglich in der "Gruppe *Bahalana*", für die keine Synapomorphie bekannt ist, sind die Uropoden urtümlich geformt. Zu dieser Gruppe gehören *Arubolana* Botosaneanu & Stock, 1979, *Bahalana* Carpenter, 1981, *Limicolana* Bruce, 1986, und *Saharolana* Monod, 1930.

Innerhalb der Gruppe E läßt sich die nahe Verwandtschaft der Gattungen der Gruppe F (s. Abb. 97) mit der allmählichen Reduktion der Subchelen zunächst am dritten (M. 20), bei einigen Gattungen auch am zweiten Pereopodenpaar, begründen. Bei *Antrolana* Bowman, 1964 und *Mexilana* Bowman, 1975 ist das dritte Grundglied der ersten Antenne verlängert (M. 21; Analogie zu *Bahalana*, *Typhlocirolana buxtoni*). In der Gruppe *Turcolana* Argano & Pesce, 1980/ *Typhlocirolana* Racovitza, 1905 ist auch das zweite Pereopodenpaar schlank, der Carpus ist verlängert, rechteckig. Als Synapomorphie kann der vergrößerte Endopodit des 1. Pleopodenpaares gelten (M. 22); *Turcolana* kann sich zudem, wie andere hypogäische Cirolaniden auch, einrollen (M. 23).

Bei den übrigen Gattungen der Gruppe E (*Faucheria* Dollfus & Viré, 1905, *Skotobaena* Ferrara & Monod, 1972, *Speocirolana* Bolivar & Pieltani, 1950, *Sphaerolana* Cole & Minckley, 1970, *Sphaeromides* Dollfus, 1897) sind die Pereopoden 2 und 3 von ähnlicher Form wie das erste, subchelate Pereopodenpaar. Von diesen Gattungen bilden die der Gruppe G wahrscheinlich ein Monophylum: Vermutlich in Anpassung an das Einrollvermögen (M. 24) ist das Pleon verkürzt, der Uropodensympodit ist breit und ragt zur Hälfte unter das Pleotelson, besonders bei *Sphaerolana* und *Faucheria*, wo als weitere Apomorphie ein Uropodenast reduziert ist (M. 25).

Die verbleibenden Cirolaniden werden in der Gruppe H zusammengefaßt. Merkmal 23 dieser Gruppe ist die kurze und breite lamina frontalis, deren Variabilität Bruce bei den Cirolaniden in mehreren taxonomischen Veröffentlichungen studiert hat (s. Literaturverzeichnis). Diese Partie des Labralkomplexes ist allgemein bei anderen Cirolaniden schmaler und länger. Die meisten Gattungen dieser Gruppe weisen eine weitere, einmalige Synapomorphie auf: Die erste Antenne hat nur 2 Grundglieder, da die ersten beiden Glieder verwachsen sind (M. 27). Die Gattung *Cirolana* Leach, 1818 ist trotz der Revisionen von Bruce noch polyphyletisch und wenig untersucht. Bruce (in Botosaneanu et al. 1986) ordnet sie zu den Gattungen zu, die im Dendrogramm Abb. 97 der Gruppe H angehören. Einige Arten von *Cirolana* tragen auch das Merkmal 27, d.h. die 1. Antenne hat nur 2 Grundglieder; die Typusart *C. cranchii* Leach, 1818 jedoch hat 3 Grundglieder.

Die "Gruppe *Hansenolana*" (*Calyptolana* Bruce, 1985, *Cartetolana* Bruce, 1981, *Hansenolana* Stebbing, 1900, *Neocirolana* Hale, 1925) hat keine weiteren Gemeinsamkeiten. Die verbleibenden Gattungen leben im Süßwasser, viele davon hypogäisch. Die wohl nicht monophyletische "Gruppe *Anopsilana*" besteht aus den Gattungen *Anopsilana* Paulian & Delamare-Deboutteville, 1956, *Troglocirolana* Rioja, 1956 und *Haitilana* Notenboom, 1981. Die Gattung *Anopsilana* ist revisionsbedürftig; sie enthält Arten mit z.T. 2, z.T. aber auch mit 3 Grundgliedern an der 1. Antenne. Bei der mexikanischen Süßwasserart "*Anopsilana*" *oaxaca* Carvacho & Haasmann, 1984, der ceylonesischen Süßwasserart "*Anopsilana*" *willeyi* Stebbing, 1904 sowie bei der blinden, hypogäischen Art "*Anopsilana*" *crenata* Bowman & Franz, 1982 ist der Pedunculus der Antennulae nur zweigliedrig. Diese Arten gehören zur Gruppe I, ebenso wie die von Bruce (1986) irrtümlich mit *Anopsilana* synonymisierten Gattungen *Haitilana* Notenboom, 1981 und *Troglocirolana* Rioja, 1956.

Creaseriella Rioja, 1953 und *Haptolana* Bowman, 1966 sind möglicherweise Schwestergattungen; die herausragendste Gemeinsamkeit ist das Einrollvermögen (M. 29).

Alle unterirdischen Arten der Gruppe **H** sind wahrscheinlich näher miteinander verwandt, eine Revision des Gattungskonzeptes ist in Verbindung mit einem sorgfältigen Vergleich der Arten notwendig. Es handelt sich hierbei um die zweite große Entwicklungslinie der Cirolaniden, die wahrscheinlich vom Brackwasser und küstennahen Süßwasser aus in die unterirdischen Habitate des Festlandes führt.

Einige Merkmale konnten in der obigen Analyse nicht immer berücksichtigt werden, da sie mit graduellen Variationen weit verstreut auftreten. Sie sollen zur Vervollständigung aufgezählt werden: Oft ist der Sympodit des ersten Pleopoden länger als bei den folgenden Pleopoden, zugleich ist meist der Endopodit fast rechteckig und kleiner als der Exopodit (z.B. bei *Politolana*, *Pseudaega*, *Calyptolana*, *Anrolana*). Das Kopulationsstilet am Endopoditen des männlichen zweiten Pleopoden inseriert oft nicht basal, sondern ist distad verlagert (z.B. bei *Eurydice*, *Ceratolana*, *Eurylana*, *Bathynomus*, *Arubolana*, *Cirolanides*). Beide Rami der Pleopoden 3-4 sind ursprünglich mit Schwimmborsten versehen (z.B. bei *Metacirolana*, *Eurydice*, *Cirolana*, *Natatolana*, *Calyptolana*), der Endopodit verliert meist diese Borsten und ist dann deutlich kürzer als der Exopodit. Eine Einteilung der Gattungen auf der Grundlage dieser Reduktion wurde von Monod (1930) ohne Erfolg versucht. Die Pleomere sind ursprünglich alle gleichartig und nicht verwachsen, werden jedoch mehrfach in der Zahl reduziert, verwachsen z.T. mit dem Pleotelson oder sind verkürzt, insbesondere bei hypogäischen Arten. Bowman (1975) hat Gattungen nach Pleonmerkmalen gruppiert, andere Merkmale jedoch nicht berücksichtigt; Bruce (1986) hat diese Einteilung nicht übernommen.

Sehr wahrscheinlich läßt sich das Dendrogramm bei zukünftigen, detaillierteren Untersuchungen genauer ausarbeiten. In der vorliegenden Form weist es auf bisher unberücksichtigte Apomorphien und auf unseren lückenhaften Kenntnisstand hin.

12.5 Bemerkungen zur Familie Cymothoidae

Zweifellos sind die bekannten Unterschiede in den Lebenszyklen und den Anheftungsstellen am Wirt genetisch fixiert und oft deutlich mit morphologischen Merkmalen korreliert (s. 12.2.4). Es müßte daher möglich sein, die biologische und morphologische Evolution der Familie zu beschreiben, sowie eine Gliederung in monophyletische Unterfamilien oder Gattungsgruppen vorzunehmen. So schlägt Bruce (1987) vor, die Familie Anilocridae von Schiöde und Meinert (1881) als Unterfamilie der Cymothoidae anzuerkennen, da die dazugehörigen Gattungen als außen an den Fischflanken parasitierende Formen auch morphologische Gemeinsamkeiten haben, z.B. eine charakteristische Anordnung der Oostegite. Die übrigen Gattungen der Familie müßten nach Bruce (1987) revidiert werden, ehe weitere Unterfamilien unterschieden werden können. Seit Schiöde und Meinert (1879-1884) gab es jedoch keine Revision der Familie. Die Gruppe ist taxonomisch problematisch, die existierenden Gattungsdiagnosen sind meist unbefriedigend (Brusca 1981).

Ob die Süßwasserarten Südamerikas mit denen Afrikas näher verwandt sind, ist nicht bekannt. Ebenso wenig ist nicht untersucht, ob die gleiche Lage von ostasiatischen *Ichtyoxenus*- und *Ourozeuktes*-Arten sowie von südamerikanischen *Artystone*- und *Riggia*-Arten in gallenartigen Bauchtaschen der Wirte eine Konvergenz, wie von Brusca (1981) vermutet, oder eine Homologie darstellt, ob also diese Arten näher miteinander verwandt sind.

Einen ersten Versuch, einige Gattungsgruppen in einem Dendrogramm zu verknüpfen, veröffentlichte Brusca (1981), leider jedoch ohne eingehende Merkmalsanalyse.

12.6 Bemerkungen zur Evolution der Cymothoidea

Vergleicht man das Dendrogramm (Abb. 97) mit unseren Kenntnissen der Biologie der Cymothoidea (s. 12.2), wird deutlich, daß es in dieser Gruppe eine Evolution der Lebensweisen gibt, die mit dem durch die Analyse morphologischer Strukturen gewonnenen (noch unvollkommenen) System zur Deckung kommt. Es entstehen zweimal konvergent aus einem gemeinsamen, räuberischen letzten Vorfahren sehr spezialisierte Fischparasiten,

die Cymothoidae und die Gnathiidae. Von *Phoratopus*, der urtümlichsten Gattung der Unterordnung, ist die Ernährungsweise leider nicht bekannt. Die Mandibeln haben jedoch nicht die für omnivore Arten typische breite Mahlfläche der pars molaris.

Es ist anzunehmen, daß die urtümlichen Ahnen der Cymothoidea benthisch lebten, gut schwimmen konnten und daher den Schwanzfächer nicht reduzierten, und sich von kleinen Invertebraten oder Aas ernährten, vielleicht auch bereits kranke oder tote Fische als Nahrungsquelle bevorzugten. Kleinere Beute jagen nur wenige der rezenten "Cirolanidae" (*Eurydice*, hypogäische Arten), die meisten Cymothoidea haben eine besondere Affinität zu Fischen. So saugen sowohl die Gnathiidae als auch die "Aegidae" und Cymothoidae Körpersäfte der Fische, die räuberischen "Cirolanidae" bevorzugen meist das Fleisch in Netzen und Reusen gefangener, kranker oder toter Fische. Die Protognathiidae sind ebenso wie die Corallanidae morphologisch, vielleicht auch biologisch Übergangsformen zwischen den räuberischen und den parasitischen Cymothoidea. Morphologische Anpassungen der Parasiten sind die Anheftungsvorrichtungen, d.h. die Klauen an den Pereopoden, die bei den Gnathiidae vor allem am ersten Pereopodenpaar, den "Pylopoden", bei den "Aegidae" an den Pereopoden 1-3, bei den Cymothoidae an den Pereopoden 1-7 entstehen, und die stechenden Mundwerkzeuge, die bei den Gnathiidae noch spitzer sind als bei den anderen Familien. Die Cymothoidae besitzen noch einen relativ breiten, nicht stilettförmigen Mandibelenditen. In analoger Weise sind bei den Fischparasiten ebenso wie bei den stechend-saugenden Paranthuridae und den Gnathiidae die zweiten Maxillen atrophiert oder reduziert, die ersten Maxillen zu schlanken Stechwerkzeugen entwickelt. Bei den Cymothoidae endet allerdings die erste Maxille noch mit mehreren kurzen Zähnchen.

Zum Verhaken des Mundkegels in der Fischhaut sind zwei verschiedene Wege beschritten worden: Bei den Gnathiidae werden der ganze Körper und der Mundkegel nur durch das erste Pereopodenpaar an den Wirt gepreßt. Bei der Praniza ist diese Extremität verkürzt und frontad verlagert, so daß die Klauen neben dem Stechkegel der Mundwerkzeuge liegen. Bei den sehr viel größeren und schwereren "Aegidae" und Cymothoidea wird der Körper mit den Klauen der Laufbeine gehalten, zusätzlich werden die Palpi der Maxillipeden mit ihren kräftigen Dornen in die Fischhaut gestemmt.

Der Bau des Verdauungstraktes der Fischparasiten weist ebenfalls Analogien auf. Der Darmabschnitt zwischen Magenausgang und Sphinkter ist sehr dehnbar und dient als Speicher für die aufgenommene Nahrung, die lange Zeit als Vorrat dient, während die Mitteldarmdrüsen verdauen und resorbieren. Dieser Darmabschnitt hat bei den "Cirolanidae", die man als opportunistische Räuber und Aasfresser ansehen muß, bereits eine ähnliche Funktion, die Tiere können bei einer sich bietenden Gelegenheit den Darm in kurzer Zeit mit Fleisch füllen, um dann wahrscheinlich lange von diesem Vorrat zu leben.

Das Verhältnis der Cymothoidae zu den sog. **Epicaridea** (=Bopyridae) wird in den folgenden Abschnitten untersucht.

12.7 Die Bopyridae

Die Epicaridea Latreille, 1831 werden im folgenden als Familie Bopyridae Rafinesque, 1815 in die Unterordnung Cymothoidea eingegliedert. Diese Entscheidung hat zur Folge, daß alle bisher als Familien geltende Taxa der Epicaridea als Unterfamilien aufgeführt werden und Unterfamilien den Rang von Tribus erhalten. Auf diese Weise wird das enkaptische System der (hypothetischen) Evolution dieser Gruppe angepaßt. Die Begründungen für diese systematische Gliederung werden im Abschnitt 12.8 erläutert, nachdem zunächst die Lebensweisen und morphologischen Variationen dieser Familie vorgestellt worden sind.

12.7.1 Merkmale der Bopyridae

Ernährungsweise obligat parasitisch. Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus, Zwergmännchen, drei Larvenstadien (Epicaridium, Microniscium, Cryptoniscium, s.u.) und einem Wirtswechsel. Körper der

adulten Weibchen ursprünglich länglich oval, dorsal leicht konvex, etwas breiter als bei den "Cirolanidae", mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Pleotelson kurz, Telsonabschnitt reduziert, Anus terminal. Antennen sehr kurz, Geißel weniggliedrig. Mundwerkzeuge einen Stechkegel bildend. Mandibeln stilettförmig, ohne Palpus; pars molaris, lacinia mobilis und Borstenreihe fehlend (Abb. 103). Erste Maxille fehlend. Zweite Maxille zu Tuberkel reduziert, interne Apodeme jedoch noch vorhanden (Bonnier 1900). Maxilliped ursprünglich mit breitem, blattförmigem Basipoditen und sehr kurzem, zweigliedrigem Palpus (Abb. 103). Beim Männchen Mundwerkzeuge ähnlich wie beim Weibchen, Maxilliped jedoch sehr reduziert, maximal aus 2 kurzen Gliedern bestehend (Abb. 103). Pereopoden 1 – 7 propodosubchelat, im Vergleich zu anderen Isopoden relativ kurz. Pleopoden alle gleichartig, bei den Larven mit marginalen Schwimmborsten. Uropoden griffelförmig, subterminal inserierend, keinen Schwanzfächer bildend. Pleotelson ventral nicht konkav, Pleopoden nicht in Atemkammer geschützt. Männchen ohne appendix masculina. Männliche Genitalpapillen, soweit bekannt, ventral am caudalen Rand des siebten Pereomers gelegen.

Von den oben aufgezählten Merkmalen sind alle bis auf die der Körperform und der Pleopoden Apomorphien, wenn man die Familie mit nicht parasitierenden Isopoden vergleicht.

Alle Bopyridae sind in ihrer Anlage protandrische Hermaphroditen, die an Crustaceen parasitieren, die Männchen sind stets im Vergleich zu den Weibchen verzweigt. Bei den bisher als "Bopyroidea" zusammengefaßten Gruppen (s. 12.7.4) wird die männliche Phase übergangen, wenn Erstankömmlinge sich auf dem Wirt direkt in Weibchen verwandeln (vgl. Hiraiwa 1936, Beck 1980). Die weite Verbreitung der Protandrie und das gelegentliche Vorkommen der Geschlechtsumwandlung bei den "Bopyroidea" bei ansonsten gleichen Larvenformen aller Bopyridae und der verzweigten Form aller Männchen sprechen jedoch dafür, daß der Hermaphroditismus eine bereits bei der Stammform der Bopyridae vorhandene Eigenart war.

Die Unterfamilien dieser Familie unterscheiden sich nicht nur morphologisch, sondern auch im Ablauf der Lebenszyklen und der Wirtswahl. Die meisten Bopyridae sind wie ihre Wirte marin, es gibt aber auch einige Süßwasserarten (s. Mackin & Hubricht 1938).

Die Bopyridae haben von allen Isopoden die absonderlichsten Gestalten, sehr abgeleitete Arten haben nur noch Wurmform oder bilden einen angeschwollenen Sack (Abb. 100). Die Anatomie variiert sehr, Ovarien, Darm und Mitteldarmdrüsen können Aussackungen haben, die Organisation ist jedoch in den Grundzügen wie bei anderen Isopoden. Der Magen ist zu einer bisher kaum untersuchten Saugpumpe umgebildet, die zu einem Teil aus einem muskulösen, auf der Innenseite papillösen Hohlorgan besteht. Interessant sind Meldungen von der Präsenz von Rektalvesikeln, die an den symbiontenträgenden Darmabschnitt der Gnathiidae erinnert (s. Juilfs & Wägele 1987). Derartige Vesikel sind von Larven der Hemioniscinen bekannt (Buchholz 1866, Caullery & Mesnil 1901). Es handelt sich um einen erweiterten Rektalabschnitt, der sich caudal an den Sphinkter anschließt und mit einer zähflüssigen Substanz gefüllt ist. Fraisse (1878a) beschreibt ein ähnliches Gebilde aus Cryptonisciden, dessen Inhalt einen charakteristischen, unangenehmen Geruch haben soll. Kossmann (1884) fand ebenfalls eine derartige "Endblase".

Die Bopyrinae haben noch eine an freilebende Isopoden erinnernde Körperform. Die Tiere sitzen meist außen am Körper oder unter dem Carapax der Wirte. Stebbing (1893) berichtet, daß diese Stadien wohl wegen ihrer abgeflachten Form und Asymmetrie von französischen Fischern für junge Plattfische gehalten wurde.

12.7.2 Larvenstadien

Die Larven der Bopyridae wurden zunächst für adulte Tiere gehalten und erhielten Gattungsnamen. Das **Cryptoniscium** darf nicht mit der Gattung *Cryptoniscus* Müller, 1871 verwechselt werden, für die eine eigene Familie (**Cryptoniscidae** Kossmann, 1884, identisch mit den **Liriopsinae** Bonnier, 1900) errichtet wurde. Ebenso wurde das Microniscium als Gattung *Microniscus* Müller, 1871 in die auf Copepoden parasitierende Familie **Microniscidae** Giard & Bonnier, 1887 eingeordnet. Caullery (1907) erkannte durch Experimente mit dem Entonisciden *Portunio kossmanni* (Giard & Bonnier, 1886), daß das Microniscium ein auf Calaniden parasitierendes Larvenstadium ist. Bereits Sars (1897) wies die Microniscidae zurück, da er annahm, daß *Microniscus* nur eine Larve ist und die Copepoden nur als Zwischenwirte fungieren. Bonnier (1900) nahm Sars

Vorstellungen nicht an, spätere Autoren konnten jedoch wiederholt die Metamorphose vom *Microniscium* zum *Cryptoniscium* beobachten (s.u.). Die Gattung *Cryptoniscus* wird heute zu den *Liriopsinae* Bonnier, 1900 gezählt (s. Altes 1981) und der Gattungsname meist als jüngeres Synonym von *Liriopsis* Schultze, 1859 eingestuft (vgl. Bonnier 1900). Müller (1871) hielt die adulte Form während seiner Untersuchungen zunächst für einen Rhizocephalen, bis er entdeckte, daß es sich um einen Bopyriden (Epicariden) handelte.

Das Stadium, welches sich aus dem Ei entwickelt, wird als **Epicaridium** bezeichnet. Es hat einen breit-ovalen Umriss mit gewölbter Dorsalseite, Augen sind meist vorhanden, dazu zwei Antennenpaare, 6 Paar subchelate Pereopoden, 5 Paar Pleopoden und die Uropoden. Die Mundwerkzeuge sind fast alle reduziert, der Stechkegel besteht aus stilettförmigen Mandibeln, die zwischen Labrum und Hypopharynx eingebettet sind. Auffällig ist der häufig vorhandene Analtubus, ein am Pleon hängender Schlauch (Abb. 100 A: TA). Das Epicaridium schwimmt mit den lang beborsteten Pleopoden und reagiert allgemein positiv phototaktisch. Diese Stadien heften sich mit den Subchelae der Pereopoden an den Zwischenwirten, der, soweit bekannt, stets ein Copepode ist. Das folgende Larvenstadium, in der vorliegenden Arbeit **Microniscium** genannt, um es von der "Gattung" *Microniscus* Müller, 1870 zu unterscheiden, entsteht nach einer Häutung direkt aus dem Epicaridium. Diese Häutung ist, wie bei der letzten marsupialen Häutung der fast fertigen Mancas anderer Isopoden, nicht zweiphasig, die Kutikula wird in einem Stück abgestreift (Anderson & Dale 1981), ein Indiz dafür, daß bei den Bopyridae die Jungtiere in einem früheren Stadium als bei anderen Isopoden das Marsupium verlassen. Das *Microniscium* hat eine weichere Kutikula, undeutlich gegliederte Extremitäten und keinerlei Schwimmborsten, eine ökonomische Anpassung an die Sessilität dieser Lebensphase. Durch Nahrungsaufnahme dehnen sich die Tiere aus; bei *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) konnte eine Längenzunahme von 0,40 auf 0,54 mm gemessen werden (Anderson & Dale 1981), wobei keine Wachstumshäutung durchgeführt wird. Das **Cryptoniscium**, zu unterscheiden von der "Gattung" *Cryptoniscus* Müller, 1870, entsteht nach einer Häutung aus dem *Microniscium*. Die Kutikula dieser pelagischen Larve ist wieder verfestigt, kräftige Antennen mit oft verbreiterten Grundgliedern, Coxalplatten und subchelate Pereopoden sind vorhanden, die Pleopoden sind gut entwickelt und tragen wieder wie die Uropoden Schwimmborsten. Das siebte Pereopodenpaar ist bei dem *Cryptoniscium* bereits vorhanden. Der Analtubus fehlt. Diese Larve schwimmt aktiv und offenbar ausdauernd auf der Suche nach dem Endwirten oder nach einem Geschlechtspartner.

Das *Cryptoniscium* sieht bei allen Bopyridae sehr ähnlich aus (Anderson & Dale 1981). Es ist das letzte frei schwimmende Stadium, es trägt bei den früher als "Cryptoniscoidea" zusammengefaßten Taxa bereits heranreifende männliche Gonaden (Caullery & Mesnil 1901), während bei den "Bopyroidea" das Geschlecht noch nicht festgelegt ist. Bei den Bopyrinae wird aus dem *Cryptoniscium* nach dem Festsetzen auf dem Endwirt ein unreifes Bopyridium, welches die Schwimmborsten der Larve verloren hat, aber erst im Laufe des weiteren Wachstums alle Merkmale des Adultus ausbildet und sich in ein Weibchen oder ein kleines Männchen verwandelt (s. Veillet 1945).

12.7.3 Lebensweisen

12.7.3.1 Lebenszyklen der Bopyrinae

Die Bopyrinae parasitieren an Decapoden und sind die bekanntesten Bopyridae. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt auf phänotypischem Weg. Die traditionell unterschiedenen Tribus (vormals Unterfamilien) der Bopyrinae bevorzugen verschiedene Anheftungsstellen am Wirt (Beck 1980). In der Kiemenhöhle von Garnelen leben vor allem die Argeiini, Bopyrini und Pseudionini, während die Hemiarthrini das Pleon der Wirte befallen. Die Larve der Hemiarthrini sucht allerdings zunächst auch die Carapaxhöhle auf, der Parasit verlagert seinen Standort erst im Stadium des heranwachsenden Weibchens (Pike 1960). Die Carapaxhöhle bietet den Vorteil des mechanischen Schutzes, sie wird zudem stets mit Frischwasser durchspült. Reife Bopyrinen werden in Anpassung an die Gestalt des Kiemenraumes des Wirtes asymmetrisch, die Richtung der Krümmung hängt davon ab, auf welcher Seite des Wirtes der Parasit heranwächst.

Abb. 98 illustriert den Entwicklungsgang eines Bopyrinen. Aus dem Ei schlüpft das Epicaridium, welches aktiv den ersten Wirt, einen Calaniden, sucht. Auf dem Copepoden ernähren sich diese ersten Stadien, häuten sich zu dem Microniscium und schließlich zum Cryptoniscium, welches den Wirt verläßt und sich einige Tage im freien Wasser auf der Suche nach dem Endwirt aufhält (s. Reverberi & Pitotti 1942, Bourdon 1968, Anderson & Dale 1981). Aus dem Cryptoniscium entsteht das sessile Jungtier, welches bei Anwesenheit eines Weibchens männliche Gonaden, jedoch keine Kopulationsorgane entwickelt (Hiraiwa 1936). Die verzweigten Männchen halten sich ventral am Pleon des Weibchens auf und geben das Sperma direkt ins Marsupium ab, ein receptaculum seminis fehlt bei den Weibchen. Im Marsupium selbst halten sich die Männchen nicht auf. Ist kein Weibchen vorhanden, wächst das Cryptoniscium zu einem Weibchen heran. Die Ernährung erfolgt dabei

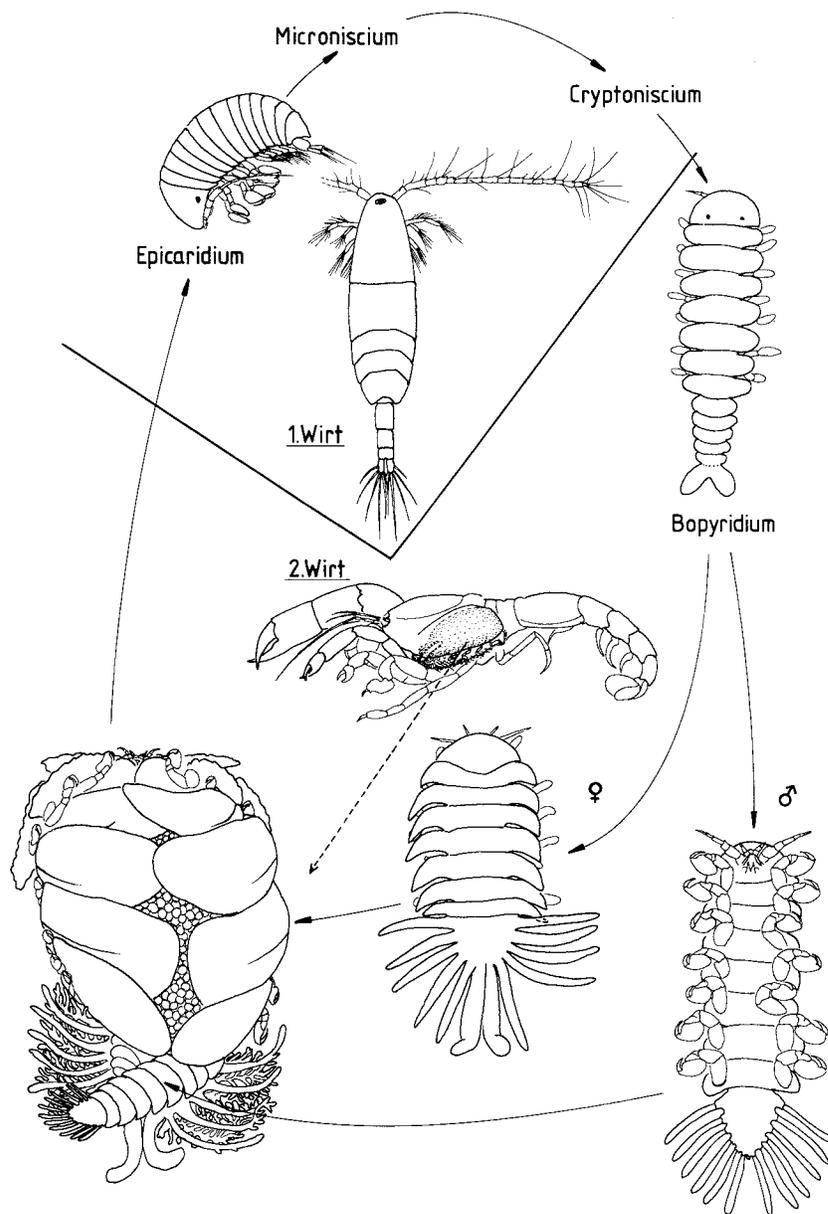


Abb. 98. Lebenszyklus von *Ione thoracica* (Montagu, 1808)(Bopyrinae), parasitisch auf *Acartia* (1. Wirt) und *Callinassa* (2. Wirt), geschlechtsreifen Stadien in Ventralansicht gezeichnet. Das reife Männchen hält sich am Pleon des Weibchens auf. Nach Angaben von Reverberi & Pitotti (1942), Zeichnungen nach Bonnier (1900) und Reverberi & Pitotti (1942).

durch wiederholtes Anstechen des Wirtes, dessen Körperflüssigkeiten eingesogen werden. Nach Walker (1977) nimmt das Weibchen von *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) 7 bis 9 μ l Hämolymphe pro Tag auf. Die Weibchen bilden umfangreiche Marsupien aus und produzieren eine sehr hohe Zahl von Eiern. Beck (1980) zählte bei *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) je Brut 350 bis 11.850 Eier.

In diesem Zyklus tritt meist keine Geschlechtsumwandlung auf, da die Cryptoniscien sich direkt zu einem der beiden Geschlechter entwickeln können. Bei *Epipenaeon japonica* Thielemann, 1910 soll vielleicht nicht eine phänotypische sondern sogar eine genotypische Geschlechtsbestimmung vorhanden sein (Hiraiwa 1936).

Bei der gut untersuchten Art *Ione thoracica* (Montagu, 1808), ein Parasit von *Callianassa laticauda* (Otto), dient *Acartia clausi* Giesbrecht als Zwischenwirt. Das Cryptoniscium kann 2 alternative Entwicklungswege einschlagen. Findet es nach Aufsuchen der Wohnbauten von *Callianassa* einen nicht infizierten Wirt, setzt es sich auf dem Pleon fest und verwandelt sich in ein Bopyridium. Von dort aus verlagert es den Standort auf die Kiemen, wo das Tier zum Weibchen heranreift. Ist auf dem Wirt bereits ein weiblicher Parasit vorhanden, wird das Cryptoniscium, möglicherweise durch Pheromone angelockt, direkt in die Carapaxhöhle des Maulwurfkrebses geführt, wo es sich in ein Männchen verwandelt und ein Leben lang am Pleon des Weibchens verbleibt (Reverberi & Pitotti 1942). Stirbt das Männchen ab, wird sein Platz von einem nachfolgenden Cryptoniscium oder einem fortgeschrittenerem männlichen Entwicklungsstadium eingenommen. Stirbt dagegen das Weibchen ab, kann sich das Männchen in ein Weibchen verwandeln, was von Reverberi & Pitotti (1942) und Reverberi (1947) experimentell überprüft wurde, und neue Cryptonisciden anziehen, von denen eines zum Männchen wird. Hiermit ist also auch bei den Bopyrinae der protandrische Hermaphroditismus nachweisbar. Die Protandrie wird lediglich unterdrückt, wenn ein Cryptoniscium auf einen nicht infizierten Wirt oder auf ein Weibchen trifft, die Veranlagung zum Hermaphroditismus ist jedoch nicht verlorengegangen.

Von den Weibchen wird nur die Anwesenheit eines einzigen Männchens geduldet. Ist der Maulwurfkrebs sehr stark infiziert (es wurden bis zu 40 Parasiten auf einem Individuum gefunden), kommt es vor, daß sich die Bopyridien und andere unreife Stadien ablösen, um ohne weitere Entwicklung abzusterben (Reverberi & Pitotti 1942, Bourdon 1968). Die aus dem Marsupium schlüpfenden Epicaridien verlassen den Bau des Callianassiden und schwimmen positiv phototaktisch zur Wasseroberfläche. Im Experiment fallen sie sofort über *Acartia clausi* her, ein Calanide, der im mediterranen Litoral auch dicht über dem Meeresboden vorkommt (Reverberi & Pitotti 1942).

Von *Pleurocrypta galathea* Hesse, 1865 ist bekannt, daß unreife Stadien auch in der Leibeshöhle der Wirte (Galatheiden) auftreten können (Pike 1953, Bourdon 1968). Die Bedeutung dieser endoparasitischen Lebensphase ist nicht bekannt.

Bourdon (1968) stellte tabellarisch die Wirte europäischer Bopyrinen zusammen. Nicht alle Bopyrinen sind nur auf 1 Wirtsart spezialisiert, sie treten dann jedoch auf Arten der gleichen Gattung oder bei nah verwandten Gattungen auf. Eine Decapodenart kann zugleich der Wirt mehrerer Bopyrinenarten sein. Die meisten Wirte (93%) gehören zu den Natantia und Anomura.

Bopyrinen können zusammen mit Rhizocephalen am gleichen Wirtsindividuum auftreten. Müller (1871) beschreibt, daß *Bopyrus resupinatus* Müller, 1871 die wurzelartigen Ausläufer von *Sacculina* ansticht und aussaugt, so daß die *Sacculina externa* abstirbt, das Geflecht des Rhizocephalen im Inneren des Decapoden (ein Paguride) jedoch weiter wuchern kann. Zusammen mit *Sacculina* kommt ein weiterer Bopyride vor ("Cryptoniscus"), der die *Sacculina externa* verdrängt und an der Anheftungsstelle des Rhizocephalen selbst das Wurzelgeflecht des konkurrierenden Parasiten für die eigene Ernährung nutzt (Müller 1871). Diese Formen, die einen rüsselförmigen Vorderkörper besitzen, gehören zu den Liriopsinae (s.u.).

Es kommt auch zwischen verschiedenen Arten von Bopyrinen zu Hyperparasitismus und Konkurrenz. Caroli (1946) berichtet, daß die auf *Upogebia littoralis* (Callianassidae) lebende *Gyge branchialis* Cornalia & Panceri, 1857 so lange als Wirt für das Bopyridium von *Pseudione euxinica* Popov, 1929 dient, bis *G. branchialis* abstirbt und der Hyperparasit sich direkt an der *Upogebia* anheften kann.

12.7.3.2 Der Lebenszyklus der Entoniscinae

Entonisciden sind Entoparasiten von Decapoden. Müller (1871) fand sie beispielsweise nach systematischer Suche in Arten der Gattungen *Porcellana*, *Achaeus* und *Xantho*. Infizierte weibliche Krabben sind daran erkennbar, daß sie zur Fortpflanzungszeit keine Eier haben. Die adulten, weiblichen Entonisciden sind wurmförmige, z.T. gelappte Organismen ohne Extremitäten (s. Fraisse 1878b, Atkins 1933).

Eine beispielhafte Studie führte Atkins (1933) an *Pinnotherion vermiforme* Giard & Bonnier, 1889 durch (s. Abb. 99). Der Wirt, *Pinnotheres pisum* (L.), lebt als Entök in verschiedenen Bivalvia. Das Cryptoniscium ist meist in der Leibeshöhle des Wirtes zu finden, wo es zum Männchen heranreift. Der Erstankömmling macht

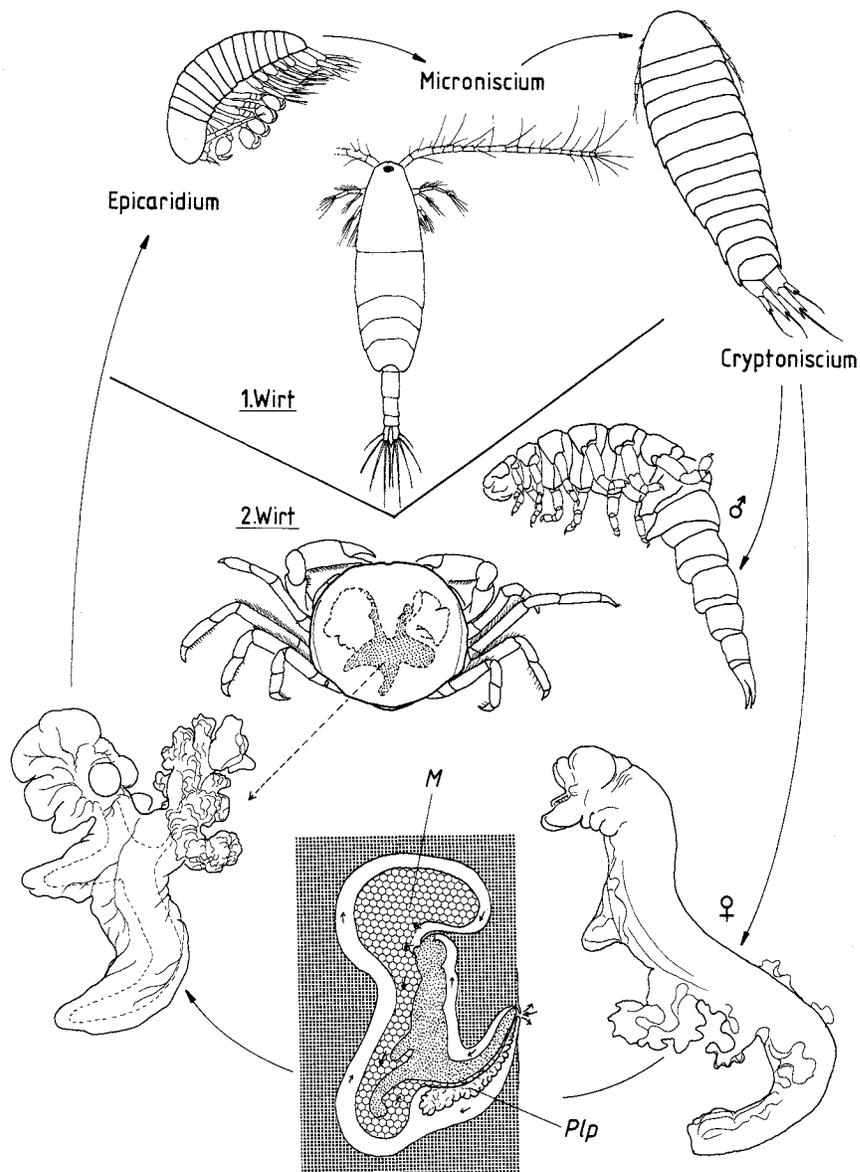


Abb. 99. Der Lebenszyklus von *Pinnotherion vermiforme* Giard & Bonnier (Entoniscinae), rekonstruiert nach Angaben und Abbildungen von Atkins (1933). Adulte Stadien parasitisch in *Pinnotheres pisum* (L.). Unten: Schematischer Querschnitt durch ein in einer Galle lebendes Weibchen von *Portunio*; kleine Pfeile geben die Richtung der Wasserzirkulation an (n. Bonnier 1900). M: Marsupium; Plp: Pleopoden; Wirtsgewebe gerastert.

eine Metamorphose zum Weibchen durch, während alle folgenden Cryptoniscien sich zu Männchen entwickeln. Das zukünftige Weibchen dringt nicht wie die später eintreffenden Larven durch das Integument in die Leibeshöhle der Krabbe ein, sondern heftet sich außen im Kiemenraum fest und wächst in einer von Wirtskutikula umgebenen, in die Krabbe eingestülpte Galle heran. Der Vorgang der Gallenbildung ist noch nicht untersucht worden, möglicherweise sitzt das erste Cryptoniscium wie bei *Portunion* (s.u.) doch unter der Kutikula des Branchialraumes. Die Anatomie des wurmförmigen Weibchens wird von Atkins (1933) beschrieben. Die meisten Mundwerkzeuge fehlen (Maxillen, Maxillipeden), weshalb Fraisse (1878b) annahm, daß die Entonisciden sich parenteral ernähren. Atkins (1933) fand jedoch Mundöffnung, Oesophagus und den Pumpmagen oder "Cephalogaster", der für die Bopyridae kennzeichnend ist, welcher zweifellos dem Einsaugen von Haemolympe dient. Kossmann (1881a, 1882) vermutet, daß die Entonisciden mit ihren rudimentären Mandibeln die umhüllende Kutikula der Galle durchbohren, um Nahrung aufzunehmen. Die Verletzung soll durch Koagulation der Haemolympe schnell wieder verstopfen, wenn der Parasit sich zurückzieht. Eier sollen vom reifen Weibchen kontinuierlich produziert werden, ein für Bopyriden einmaliges Verhalten. Eines der Männchen dringt aus der Leibeshöhle der Krabbe in die Galle zum Weibchen vor, sein Spermium wird über eine Rinne am Körper des Weibchens direkt in das Marsupium geleitet, Kopulationsorgane fehlen. Obwohl von Atkins nicht beobachtet, ist zu vermuten, daß die schlüpfenden Epicaridien über die Verbindung der Galle zum Kiemenraum des Wirtes entlassen werden. Das weitere Schicksal der Larven ist unbekannt.

Die Larvalentwicklung konnte von Veillet (1945) bei *Portunion maenadis* Giard, 1886, einem Parasiten von *Carcinus maenas* (L.), beobachtet werden. Das 0,2 mm lange, positiv phototaktisch reagierende Epicaridium schwimmt aktiv auf der Suche nach einem Wirten (Arten der Gattungen *Acartia*, *Centropages* oder *Paracalanus*), wobei es nicht wählerisch ist und meist die häufigste Copepodenart als Wirt annimmt. Die Larven halten sich an den Borsten der Furca oder der Antennen fest, klettern auf den Körper des Copepoden und saugen Haemolympe. Über die Microniscium-Phase verwandeln sich die Tiere nach 2 Häutungen in ein 0,45 mm langes Cryptoniscium, welches ein siebtes Pereopodenpaar besitzt. Dieses Stadium schwimmt zu einem *Carcinus* und dringt, meist im Bereich der Kiemenhöhle, aber auch an anderen Körperregionen, in die Krabbe ein, um sich zwischen Kutikula und Epidermis zu schieben, wenn es sich um eine Erstinfektion handelt, oder um in der Leibeshöhle zu treiben. Der Erstankömmling wird in ein "Kokkon" gehüllt, welches als Abwehrreaktion der Krabbe entsteht. Vielleicht scheidet die Hypodermis des Wirtes eine dünne, neue Kutikula ab, Veillet (1945) jedoch vermutet, daß "Lymphozyten" den Parasiten umgeben. Da diese Cryptoniscien sich vor allem an jungen, etwa einjährigen Krabben ansiedeln, ist es sehr wahrscheinlich, daß der Parasit nicht durch Häutungen des Wirtes abgestreift wird. In der Galle wächst das Weibchen bis auf 4 cm Länge heran (Abb. 99). Männchen entstehen nur, wenn ein Cryptoniscium auf Weibchen der gleichen Art trifft und sich in dessen Nähe häutet. Die Männchen werden 1 bis 3 mm lang, sie verlieren das siebte Pereopodenpaar. Es können bis zu 30 Männchen an einem Weibchen vorkommen. Protandrie konnte nicht nachgewiesen werden, die Geschlechtsbestimmung ist wie bei den Bopyriden phänotypisch. Die Galle schwebt angeblich zeitweilig ohne Befestigung im dorsalen Hämocölraum der Krabbe, das reife Weibchen soll jedoch durch Pressen des Abdomens an die Hypodermis der Carapaxhöhle im Integument der Krabbe eine Öffnung erzeugen, durch die Wasser zur Ventilation der Parasitenembryonen in die Brutkammer geleitet werden kann (s. Abb. 99). Die Öffnung wird auch zum Entlassen der Larven benötigt.

Portunion hemmt die Gonadenreifung des Wirtes, der Entoniscide kann auch auf die Entwicklung einer gleichzeitig vorhandenen Sacculina einen verzögernden Einfluß haben.

Nach Kuris et al. (1980) kann ein Decapode auch Abwehrmechanismen gegen die Infektion entwickeln: Bei befallenen Exemplaren von *Hemigrapsus oregonensis* war das plötzliche Absterben von *Portunion conformis* Muscatine, 1956 festzustellen. Der Abwehrmechanismus ist nicht bekannt. Abgestorbene Parasiten werden vom Wirtsgewebe eingekapselt.

12.7.3.3 Die 'Cryptoniscoidea'

Die "Cryptoniscoidea" entsprechen der Unterfamiliengruppe **C** im Dendrogramm Abb. 102. Mit der Einführung des neuen Systems kann diese Gruppe nicht mehr den Rang einer Überfamilie behalten. Die Arten haben wie die der "Bopyroidea" einen Lebenszyklus mit 2 Wirten und den 3 bekannten Larvenstadien, die Geschlechtsbestimmung erfolgt jedoch nicht phänotypisch, die Tiere sind protandrische Hermaphroditen. Das Cryptoniscium reift stets zu einem larvalen Zwergmännchen heran, befruchtet zunächst ein oder mehrere Weibchen, welche oft in den Bruträumen der Wirte leben, und sucht dann ein nicht infiziertes Wirtstier, wo es sich in ein Weibchen verwandelt (Nielsen & Strömberg 1973). Von den übrigen Bopyridae unterscheidet sich das Männchen der Gruppe **C** durch seine larvale Gestalt und der Präsenz von Schwimmborsten an den Pleopoden (Kossmann 1884). Als Wirte sind Peracariden, Ostracoden und Cirripedier bekannt. Die Unterfamilien werden nach den besiedelten Wirtstieren unterschieden; es sind die **Dajinae** (auf Decapoden, Euphausiaceen und Mysidaceen; Abb. 100 E, F), **Asconiscinae** (auf Mysidaceen), **Podasconinae** (auf Amphipoden; Abb. 100 D), **Cabiropsinae** (auf Isopoden), **Hemioniscinae** und **Crinoniscinae** (auf Balaniden), **Liriopsinae** (=Cryptoniscinae) (auf Rhizocephalen und Decapoden), und die **Cyproniscinae** (auf Ostracoden). Es gibt auch Gattungen unklarer Stellung wie *Apocumoechus* Nierstrasz & Brender à Brandis, 1931, welche als Parasit von Leptostraken bekannt ist (Nierstrasz & Brender à Brandis 1931). Einige Lebenszyklen können im folgenden vorgestellt werden.

12.7.3.4 Die Lebensweise der Cyproniscinae

Diese Bopyriden schmarotzen auf Ostracoden und weisen einmalige Körpermerkmale auf (s. Sars 1897). Im Verlauf des Entwicklungszyklus heftet sich ein Cryptoniscium im weiblichen Vorbereitungsstadium an die Dorsalseite des Hinterkörpers des Ostracoden und klettert in den Brutraum unter dem Carapax (Sars 1882, Bonnier 1900). Dort versenkt der Parasit seinen Cephalothorax im Wirt und es wachsen zwei dünne Fortsätze aus, die wie Fühler aussehen, zugleich entsteht eine besonders kräftig chitinisierte Stirnfront. Zunächst verformt sich nach Abstreifen der caudalen Hälfte der larvalen Kutikula der Hinterkörper des jungen Weibchens und beginnt anzuschwellen, später wächst der Vorderkörper ebenfalls, wobei die ursprüngliche Segmentierung kaum noch zu erkennen ist und alle Extremitäten zurückgebildet werden. Dabei löst sich die larvale Kutikula auch vom Vorderkörper. An der Anheftungsstelle entsteht ein dünner Schlauch, der den wachsenden Organismus am Wirt festhält. Das reife Weibchen ist noch bilateralsymmetrisch, bildet einen die Eier enthaltenden Sack. Die sekundäre Brutkammer wird ventral durch Hautfalten (verwachsene Oostegite?) verschlossen.

Das Epicaridium und der Zwischenwirt mit dem parasitischen Microniscium sind nicht bekannt.

12.7.3.5 Die Lebensweise der Cabiropsinae

Die Cabiropsinae parasitieren stets auf anderen Isopoden. *Ancyroniscus bonnieri* Caullery & Mesnil, 1919 lebt in Weibchen von *Dynamene bidentata* (Adams, 1800) (Sphaeromatidae). Aus den Cryptoniscien entstehen in der Leibeshöhle des Wirtstieres die männlichen Stadien, die sich zur Ernährung an einer Mitteldarmdrüse oder am Darm anheften. Eines dieser Individuen wandelt sich in ein Weibchen um. Dieses durchbricht das Integument der *Dynamene* auf der Ventralseite, ragt mit dem Vorderkörper in das Marsupium der Wirtsassel, wo es die Eier aussaugt (Abb. 100 C). Bei dem sehr deformierten Parasiten bleiben zwei Beinpaare erhalten, die dem Festhalten dienen. Entfernt man die Eier aus dem Marsupium von *Dynamene* verhungert der Parasit (Holdich 1975). Das Schicksal des Epicaridiums ist nicht bekannt.

Nielsen (1969) fand *Clypeoniscus hanseni* Giard & Bonnier, 1893 auf Arten der Gattung *Idotea* Fabricius, die Infektionsrate lag unter 1%. Die reifen Weibchen leben im Marsupium der Klappenassel. Die Cryptoniscien sitzen häufig außen an unreifen Wirten auf der Ventralseite, sich oft auch zwischen den Pleopoden aufhaltend, wo sie sich mit den Pereopoden 1 und 2 anheften. Vor Eintritt der weiblichen Geschlechtsreife des

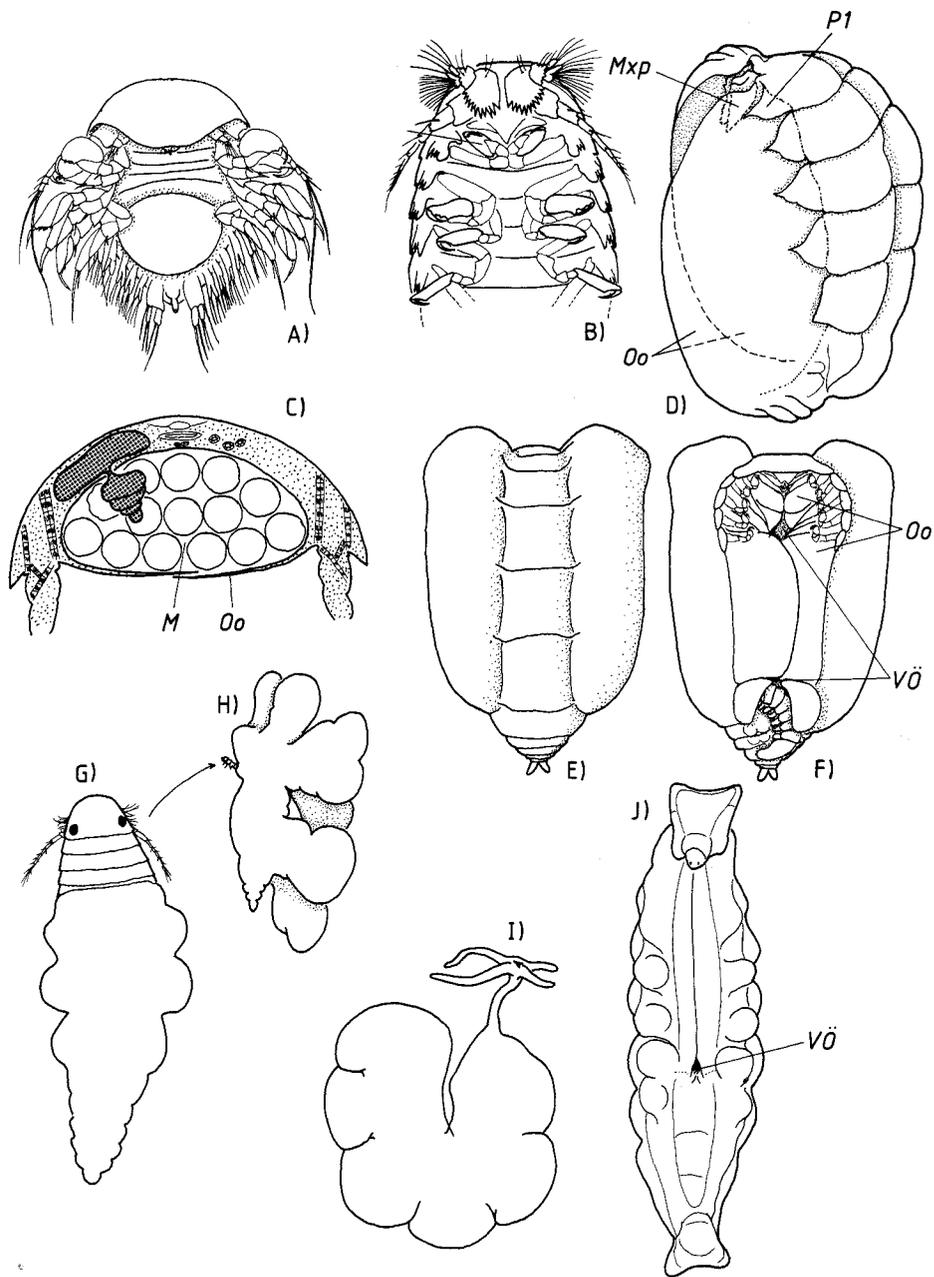


Abb. 100. Formen der Bopyridae. A, B: *Clypeoniscus meinerti* (Cabiropsinae; n. Giard & Bonnier 1893). A: Epicaridium, B: Vorderkörper des Cryptonisciums in Ventralansicht. C: Schematischer Querschnitt durch ein Weibchen von *Dynamene bidentata* (Sphaeromatidae) mit parasitierendem *Ancyroniscus bonnieri* (Cabiropsinae; gerastert); der Parasit ernährt sich von den Eiern des Wirtes (n. Holdich 1975). D: *Podascon dellavallei* (Podasconinae; n. Giard & Bonnier 1893), Weibchen in Seitenansicht. E, F: *Dajus mysidis* (Dajinae) in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); Ventral am Pleon ist das Männchen zu erkennen (n. Sars 1899). G, H: *Hemioniscus balani* (Hemioniscinae), unreifes (G) und reifes (H, Seitenansicht) Weibchen (n. Goudeau 1967 und Bonnier 1900). I: Reifes Weibchen von *Danalia curvata* (Liriopsinae; n. Altes 1981). J: *Enthylacus trivinctus* (Liriopsinae), reifes Weibchen (n. Pérez 1920).

M: Marsupium; Mxp: Maxilliped; Oo: Oostegite; P 1: Pereopod 1; TA: Analtubus; VÖ: Ventilationsöffnung.

Parasiten müssen sie jedoch reife weibliche Wirtstiere suchen. Die Männchen und unreifen Weibchen von *Clypeoniscus* saugen Hämolymphe der *Idotea* ein, reife Parasitenweibchen dagegen leben im Marsupium und ernähren sich von den Eiern der *Idotea*, was Sheader (1977) bestätigen konnte. Diese Stadien reduzieren ihre Pereopoden 3 bis 7, mit den verbleibenden Pereopoden 1 und 2 werden wohl die Wirtseier vor den Mundkegel gehalten. Der Zwischenwirt ist nicht bekannt. Sheader (1977) beobachtete, daß die Klappenassel nach einer Häutung vom Parasiten befreit wird. Allgemein wird jedoch nach Beobachtungen des Autors bei bruttragenden Weibchen der Isopoden die Häutung auch nach Verlust der Eier erst durchgeführt, wenn die potentielle Brutzeitspanne verstrichen ist, was den Abschluß der Entwicklung des Parasiten ermöglicht.

Zu den Wirten der Cabiropsinae gehören auch andere Bopyridae. *Cabirops perezii* Carayon, 1942 lebt auf *Pseudione fraissei* Kossmann (Bopyrinae), dessen Wirt der Paguride *Clibanarius erythropus* Risso ist (s. Carayon 1942). Auf *Hippolyte viridis* (Natantia: Hippolytidae) werden die auf den Branchiostegiten lebende *Bopyrina virbii* und die auf dem Pleon der gleichen Garnele lebende *Hemiarthrus virbii* von *Paracabirops marsupialis* Caroli, 1953 parasitiert (s. Romano 1953). Attardo (1955) konnte für *P. marsupialis* die Metamorphose vom männlichen zum weiblichen Stadium beobachten. Die reifen Weibchen fressen auch hier die Eier des Wirtes (Caroli 1953). Der Zwischenwirt ist unbekannt. Weitere Hyperparasiten gibt es in den Gattungen *Gnomoniscus* Giard & Bonnier, 1895 und *Cabirops* Kossmann, 1884.

12.7.3.6 Die Lebensweise der Hemioniscinae

Die Hemioniscinae (Abb. 100 G, H) leben auf Cirripediern. Die gut untersuchte Art *Hemioniscus balani* Buchholz, 1866 bevorzugt *Balanus balanoides* (L.) und *Elminius modestus* Darwin (s. Goudeau 1969), in Norwegen existiert der Parasit nur auf *B. balanoides* (Vader 1983). Die Cryptoniscien dringen über die Operkularöffnung in die Carapaxhöhle ein und durchstechen die Wirtskutikula mit Hilfe spitzer Mandibeln im Bereich der nährstoffreichen Ovarien (Goudeau 1977). Aus dem männlichen Cryptoniscium entsteht über eine Häutung das Weibchen. Späteres Wachstum des heranreifenden Weibchens erfolgt nur über Häutungen des Hinterkörpers, der Vorderkörper bleibt normal segmentiert, während der symmetrische Hinterkörper sackartig anschwillt. Das Weibchen bildet eine innere Brutkammer, in der die Embryonen heranwachsen können. Diese Kammer entsteht aus lateralen Pereonfalten, die sich ventromedian aneinanderlegen und verwachsen. In diese Kammer werden offenbar durch das Weibchen Nährstoffe abgegeben. Die Hypodermis der Embryonen weist Mikrovilli und Pinozytosevesikel auf, parenterale Ernährung trägt wahrscheinlich zum Wachstum der Embryonen bei. Die Larven werden nach Zerreißen der mütterlichen Körperwand frei (Goudeau 1977). Die Epicaridien suchen Copepoden als Zwischenwirte, häuten sich zum Microniscium und schließlich zum Cryptoniscium, welches zum Zwergmännchen wird und aktiv den Endwirt aufsucht. Es werden mehrere Balaniden besichtigt, ehe die Larve sich festsetzt (Caullery & Mesnil 1901).

12.7.3.7 Die Lebensweise der Crinoniscinae

Die Crinoniscinae parasitieren wie die Hemioniscinae auf Cirripediern (Abb. 101). Bocquet-Vedrine & Bocquet 1972 untersuchten *Crinoniscus equitans* Pérez, 1900 und stellten fest, daß das Cryptoniscium in die Seepocken eindringt, um sich mit den sehr kräftigen zweiten Pereopoden anzuheften. Diese Larven haben bereits männliche Gonaden. Die Metamorphose zum Weibchen erfolgt nach einer doppelten Häutung, bei der die vordere Exuvie jedoch nicht abgestreift wird, sondern in mehrere Fragmente zerfällt. Das zunächst normal segmentierte, befruchtete Weibchen schwillt durch Nahrungsaufnahme in 1 bis 1½ Tagen sehr an und wächst von 1,7 auf 8 mm Länge heran. Die zweiten Pereopoden halten das junge Weibchen und nehmen basal in dem Maße, in dem der Umfang des Körpers wächst, an Länge zu. Wenn das Weibchen vollgesogen ist und die endgültige Größe erreicht hat, reißt das Pereopodenpaar ab.

Eine auf Ascothoraciden entdeckte Art (*Gorgoniscus incisodactylus* Grygier, 1981) gehört vielleicht ebenfalls in diese Unterfamilie (s. Grygier 1981).

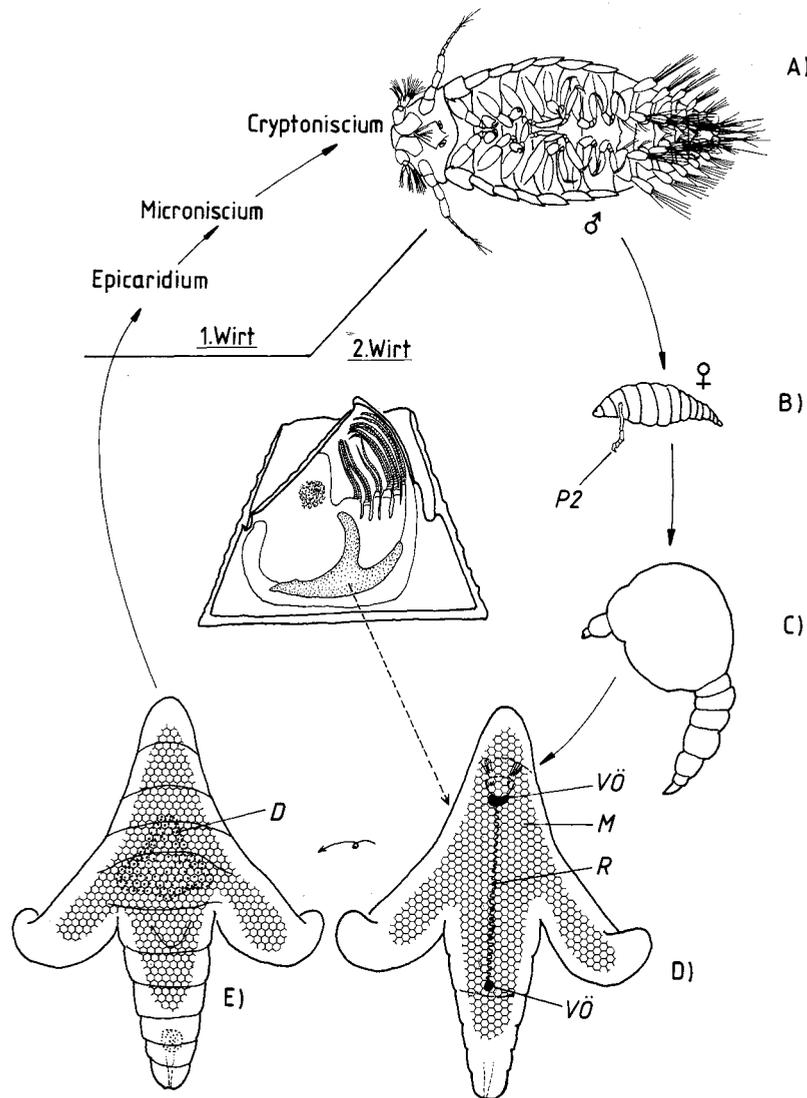


Abb. 101. Der Lebenszyklus von *Crinoniscus equitans* Pérez, 1900, ein Parasit von *Balanus perforatus* Bruguière (= 2. Wirt; 1. Wirt unbekannt). A: Das reife Cryptoniscium ist zugleich das männliche Stadium. B: Junges Weibchen mit Klammerextremität (P 2). C: Metamorphosestadium. D, E: Reifes Weibchen in Ventral- (D) und Dorsalansicht (E). Nach Angaben und Abbildungen von Bonnier (1900) und Bocquet-Védrine (1979, 1985). M: Brutraum; R: Raphe (Verschlussnaht des Brutraumes); VÖ: Ventilationsöffnung des Brutraumes.

12.7.3.8 Die Lebensweise der Liriopsinae

Auch die Arten dieser Unterfamilie leben auf Cirripediern, allerdings handelt es sich dabei ausschließlich um Rhizocephalen (Altes 1981), von denen jedoch manche Liriopsinen offenbar auch unabhängig sind. Die Tiere können außen an der Sacculina externa oder am Ansatz des internen Geflechts des Rhizocephalen saugen (Gattungen *Danalia* Giard, 1887, *Cryptoniscus* Müller, 1871, *Faba* Nierstrasz & Brender à Brandis, 1930) oder auch in der Mantelhöhle der Sacculina externa leben (Gattungen *Liriopsis* Schultze, 1859, *Enthylacus* Pérez, 1920 (Abb. 100 J), *Eumetor* Kossmann, 1872) (s. Altes 1981). Die erste Art dieser Unterfamilie, die beschrieben wurde, ist *Cryptoniscus planarioides* Müller, 1871, entdeckt auf einem an Paguriden schmarotzenden Rhizocephalen (Müller 1871).

Die Cryptoniscien von *Danalia* heften sich an den decapoden Wirt, vielleicht auch bereits an den Rhizocephalen, und klammern sich mit den Pereopoden 1 und 2 fest. Aus dem Zwergmännchen entsteht nach einer Häutung das sackartige Weibchen, welches an Größe zunimmt (Caullery 1908, Veillet 1945). Bei der genannten Häutung werden sämtliche Pereopoden mit Ausnahme des zweiten Beinpaars abgestreift. Der Vorderkörper wächst zu einem rüsselförmigen Gebilde heran, auf dessen Spitze zwischen 2 Lappenpaaren die Mundöffnung liegt (Abb. 100 I). Müller (1871) beschrieb einen "Cryptoniscus", der zusammen mit *Sacculina* vorkommt und den Rhizocephalen verdrängt, um das Wurzelgeflecht weiter für die eigene zu Ernährung nutzt, indem der rüsselförmige Vorderkörper in den Wurzelstamm eindringt.

Bei *Liriopsis* Schultze, 1859 erfolgt die Metamorphose zum Weibchen langsamer als bei *Danalia* Giard, 1887. Der im Wirt versenkte Vorderkörper des reifen Weibchens ist bei *Liriopsis* angeschwollen und durch eine Einschnürung vom Hinterleib abgesetzt (s. Sars 1897, Caullery 1908).

Veillet (1945) berichtet, daß *Danalia ypsilon* Smith, 1906 auf *Galathea intermedia* Lilljeborg (Infektionsrate: 1,3 %) häufig zusammen mit dem Rhizocephalen *Triangulus galathea* vergesellschaftet ist, jedoch keine Abhängigkeit von der Anwesenheit dieses Parasiten besteht. Das Cryptoniscium verliert nach einer Häutung alle Beine mit Ausnahme der zweiten Pereopoden, der sich verlängernde Vorderkörper dringt, wahrscheinlich auf lytischem Wege, in den Decapoden ein, danach wächst dieser Körperabschnitt zu einem ankerförmigen Organ heran, an dessen Spitze die Mundöffnung liegt. *Danalia* verhindert die Gonadenreife des Wirtes, hemmt jedoch nicht die Häutungen.

Cryptoniscus paguri Fraisse, 1878 soll den in *Clibanarius erythropus* lebenden Rhizocephalen *Septosaccus rodriguezii* anstechen, noch ehe dieser eine sichtbare *Sacculina externa* gebildet hat. Meistens erfolgt jedoch das Anstechen an der Stelle, an der die *Sacculina externa* abfiel, wo dann bis zu 3 Liriopsiden an einem Wurzelstamm saugen können (Altes 1981).

Die Larvalentwicklung der Liriopsinae erfolgt wie bei anderen Bopyridae über die bekannten 3 Larvenformen (*Epicaridium*, *Microniscium*, *Cryptoniscium*; s. Altes 1981).

12.7.4 Die Verwandtschaft der Unterfamilien der Bopyridae

Die Systematik der über 220 Gattungen umfassenden Bopyridae ist z.T. unübersichtlich, weshalb zunächst auf die Synonymie eingegangen werden muß.

Die erste Übersicht über das System der **Bopyridae** (früher: *Epicaridea*) stammt von Giard und Bonnier (1887), die in einer ausführlichen, sehr gut illustrierten Revision 7 Familien unterscheiden konnten, wobei morphologische Kriterien und die Wirtsspezifität als Argumente dienten. Diese Familien sind jetzt als Unterfamilien **Microniscinae** Giard & Bonnier, 1887, **Cyproniscinae** Giard & Bonnier, 1887, **Dajinae** Sars, 1882, **Cabiropsinae** Giard & Bonnier, 1887, **Cryptoniscinae** Kossmann, 1884, **Entoniscinae** Kossmann, 1882 und **Bopyrinae** Rafinesque, 1815 einzustufen. 1893 kam die Familie **Podasconidae** (jetzt **Podasconinae** hinzu (Giard & Bonnier 1893). Hansen (1895) schlug bereits vor, den Familien den Rang von Unterfamilien zu geben, da er offenbar die *Epicaridea* insgesamt als "Familie Bopyridae" betrachtete, eine Klassifizierung, die von keinem späteren Autor übernommen wurde, nun aber wieder eingeführt werden muß. Entscheidend für das traditionelle System war Bonniers Monographie (Bonnier 1900), in der die Familie auf 2 "Tribus" aufgeteilt wurden, welche später korrekter als Überfamilien eingestuft worden sind (s. Grygier 1981).

Zu den "**Bopyroidea**" Bonnier, 1900 zählten die **Dajidae**, **Phryxidae**, **Bopyridae** und **Entoniscidae**. Die **Phryxidae** waren von Giard und Bonnier (1887) als Familie der *Epicaridea* errichtet worden und werden von späteren Autoren auch stets so eingestuft (s. Stebbing 1893, Shiino 1952). Heute wird dieses Taxon **Hemiarthrini** (bzw. ursprünglich als Unterfamilie "*Hemiarthrinae*") genannt (Markham 1972): Da der Name *Phryxus* Rathke, 1843 nicht verfügbar ist, wird das jüngere Synonym *Hemiarthrus* Giard & Bonnier, 1887 gültiger Typusname für die *Hemiarthrini* Markham, 1972.

Zu den **Cryptoniscoidea** Bonnier, 1900 zählte Bonnier (1900) die Familien *Asconiscidae* Bonnier, 1900, *Cabiropsidae* Giard & Bonnier, 1887, *Crinoniscidae* Bonnier, 1900, *Liriopsidae* Bonnier, 1900, *Cyproniscidae* Giard & Bonnier, 1887, *Hemioniscidae* Bonnier, 1900, *Microniscidae* Giard & Bonnier, 1887, und *Podasconidae* Giard & Bonnier, 1893 (vgl. Abb. 100). Diese Taxa werden in der vorliegenden Arbeit als Unterfamilien

eingestuft. Die *Cryptothirinae* Sars, 1882 sind vielleicht ein jüngeres Synonym für die *Hemioniscinae* Bonnier, 1900, es ist jedoch nicht bekannt, zu welcher Form sich der Adultus von *Cryptothir* Dana, 1852 entwickelt. Der Name *Cryptoniscidae* Kossmann, 1887 wird von Bonnier (1900) nicht mehr übernommen, da Bonnier den Namen *Cryptoniscus* Müller, 1871 für ein jüngeres Synonym von *Liriopsis* Schultze, 1859 hält. Seither wird in der Literatur dieses Taxon *Liriopsidae* Bonnier, 1900 genannt. Ob allerdings die erwähnten Gattungsnamen tatsächlich Synonyme sind, ist nicht geklärt. Altes (1981) hält *Cryptoniscus*-Arten für Verwandte von *Danalia*, die sich von *Liriopsis* unterscheiden. Im folgenden wird der am häufigsten verwendete Name **Liriopsinae** beibehalten.

Die Klassifizierung von Bonnier (1900) hat sich bis heute bewährt, allerdings werden die *Microniscinae* nicht mehr anerkannt, da alle *Microniscus*-Arten nur Larvenstadien anderer Gattungen sind.

Die Gruppen "Cryptoniscoidea" und "Bopyroidea" werden im folgenden nicht mehr unterschieden, da die "Bopyroidea" nicht monophyletisch sind, zudem eine Kategorie zwischen Familie und Unterfamilie eingeführt werden müßte und eine neue Einteilung verfrüht erscheint:

Das Dendrogramm (Abb. 102) veranschaulicht die nach dem derzeitigen Kenntnisstand rekonstruierten Schwestergruppenverhältnisse der Unterfamilien der Bopyridae. Die nach dem traditionellen System vorgenommene Zuordnung der *Dajinae* Sars, 1882 zu den "Bopyroidea" ist nur mit Plesiomorphien zu begründen, vor allem mit dem Fehlen geschlechtsreifer, männlicher *Cryptoniscien*. Die *Dajinae* sind vielmehr zusammen mit der Unterfamiliengruppe C, den "Cryptoniscinae" sensu Bonneri, 1900, die Schwestergruppe der Unterfamilien *Bopyrinae* Rafinesque, 1815 und *Entoniscinae* Kossmann, 1882.

Bopyrinae und *Entoniscinae* haben folgende Synapomorphien: Pleopoden des *Epicaridiums* einästig, nur der *Exopodit* ist beweglich, der *Endopodit* kurz und mit dem *Symphoditen* verwachsen (M. 1). Die Geschlechtsbestimmung erfolgt phänotypisch, d.h. im Verlauf des Lebenszyklus wird die Protandrie bei der Entstehung der Weibchen unterdrückt (M. 2), obwohl gelegentlich die Anlage zum protandrischen Hermaphroditismus in der Geschlechtsumwandlung eines verwitweten Männchens zum Ausdruck kommt (s. 12.7.3.1).

Die Verwandtschaft der Tribus der **Bopyrinae** ist derzeit ohne Revision der Gruppe nicht zu klären. Bourdon (1968) ging auch wieder dazu über, lediglich Gattungsgruppen zu unterscheiden und schlug vor, in der Familie Bopyridae (=Bopyrinae der vorliegenden Arbeit) nur 2 große Unterfamilien einzurichten, die *Bopyrinae* und die *Phryxinae*, wobei letztere an der besonderen Form von Cephalothorax, Pereopoden und Oostegiten zu erkennen seien. Markham (1985) dagegen bevorzugt die von Shiino (1952) begründete Einteilung in mehrere Unterfamilien, die jetzt den Rang von Tribus bekommen müssen. Problematisch ist, daß wichtige Merkmale oft nicht beschrieben werden und Larven meist nicht bekannt sind, es fehlen Informationen zur Morphologie des *Cryptonisciums*, die Struktur der männlichen Pleopoden ist ein oft nicht beachtetes, bedeutsames Merkmal, die Extremitäten werden meist nicht detailliert gezeichnet. Angaben zur Unterscheidung von Gattungsgruppen faßten Bonnier (1900), Shiino (1952, 1965), Codreanu (1967), Bourdon (1968) und Markham (1977, 1985) zusammen, die Merkmale reichen jedoch für eine phylogenetische Analyse nicht aus. Shiino (1952) stellte detaillierte Stammbäume auf Gattungsniveau vor, leider in japanischer Sprache; die englischsprachige Version dieser Arbeit (Shiino 1965) enthält zumeist unzureichende Begründungen für die postulierten Verwandtschaftsverhältnisse. Ehe die Tribus miteinander verglichen werden, müssen innerhalb dieser polymorphen Gruppen zunächst auf Gattungsniveau die Merkmale der jeweiligen Stammform erarbeitet werden. Folgende Entwicklungstendenzen sind innerhalb der Unterfamilie erkennbar: Beim Männchen verschmelzen die Pleomere und die Pleonextremitäten werden rückgebildet, beim Weibchen werden entweder die Pleopoden verkleinert, z.T. ganz reduziert, oder verlängert, sekundäre respiratorische Oberflächen entstehen im Pleon durch Vergrößerung der Pleonepimeren (z.B. bei den *Athelgini* und *Hemiarthrini*), die bei den *Ionini* sogar verzweigt sind. Die Weibchen sind allgemein dorsoventral abgeflacht und im Pereonbereich verbreitert, die Oostegite sind vergrößert. Bei den *Argeiini* und *Bopyrini* ist das Marsupium ventral offen, die Weibchen pressen ihren Körper an den Wirt, um die Brut im Brutraum zu halten. Sehr asymmetrisch und einseitig aufgebläht sind die *Hemiarthrini* und *Bopyrophryxini*, bei den letzteren ist sogar nur noch ein Ovar entwickelt (Codreanu 1965). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand ist nicht auszuschließen, daß die *Entoniscinae* ein spezialisierter Seitenzweig der *Bopyrinae* sind, die *Bopyrinae* haben gegenüber den *Entoniscinae* keine Synapomorphie, die Männchen der *Entoniscinae* ähneln mit ihren verwachsenen, extremitätenlosen Pleomeren den Männchen vieler *Bopyrinae*.

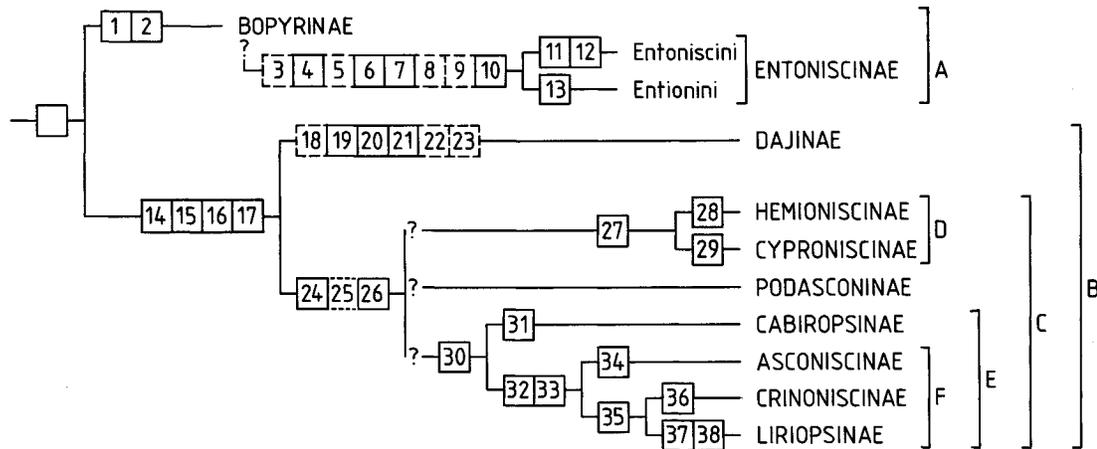


Abb. 102. Unterfamilien der Bopyridae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: Pleopoden beim Epicaridium einästig (Endopodit mit Sympoditen verwachsen und rückgebildet, Exopodit normal beweglich) [Beide Rami vorhanden und beweglich]
- 2: Geschlechtsbestimmung phänotypisch, Protandrie unterdrückt [protandrischer Hermaphroditismus]
- 3: (Pereomer 1 beim Männchen mit Cephalothorax verwachsen) [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 4: Pereopod 7 beim Männchen reduziert [Pereopod 7 nicht reduziert]
- 5: (Männchen ohne Pleopoden) [Pleopoden vorhanden]
- 6: Erste Beinglieder des 6. Pereopoden beim Epicaridium verlängert, Propodus distal mit parallel zum Dactylus ausgebildetem Fortsatz [Pereopod 6 wie übrige Pereopoden geformt]
- 7: Cryptoniscium endoparasitisch [Cryptoniscium ektoparasitisch]
- 8: Weibchen endoparasitisch in einer Wirtsgalle lebend [Weibchen ektoparasitisch]
- 9: (Analtubus beim Epicaridium reduziert) [Analtubus vorhanden]
- 10: Männliche Genitalpapille auffallend lang, hakenförmig [Genitalpapillen nicht vergrößert]
- 11: Oostegite marginal gelappt [Oostegite nicht gelappt]
- 12: Mehrere Bruten treten im Marsupium vermischt auf [Im Marsupium nur gleiche Stadien einer Brut]
- 13: Pleonepimere vergrößert, wahrscheinlich respiratorisch tätig [Epimere nicht vergrößert]
- 14: Brutraum ins Körperinnere verlagert, lateroventral durch (z.T. verwachsene) Oostegite verdeckt [normales externes Marsupium]
- 15: Pereopod 7 beim Weibchen reduziert [Pereopod 7 vorhanden]
- 16: Pleopoden beim Weibchen reduziert [Pleopoden vorhanden]
- 17: 1. Glied der Antennula des Cryptonisciums mit distomedialem, marginal gesägtem Fortsatz [Fortsatz fehlt]
- 18: (Pereomer 1 beim Männchen mit Cephalothorax verwachsen: Analogie zu M. 3) [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 19: Cryptoniscium mit gestielter Mundscheibe [Mundscheibe fehlt]
- 20: Pleon des reifen Männchens unsegmentiert, Uropoden klein [Pleon segmentiert, Uropoden nicht verkleinert]
- 21: Uropoden des Epicaridiums einästig, Sympodit länger als Ramus [Uropoden zweiästig, Sympodit kürzer als Rami]
- 22: (Pleopoden des Männchens reduziert; Analogie zu M. 5) [Pleopoden vorhanden]
- 23: (Analtubus beim Epicaridium reduziert; Analogie zu M. 9) [Analtubus vorhanden]
- 24: Reifes Cryptoniscium trägt reife männliche Gonaden (Neotenie) [Cryptoniscium nicht geschlechtsreif]
- 25: (Uropodenendopodit beim Cryptoniscium länger als der Exopodit) [Rami gleich lang]
- 26: Pereopoden 1 und 2 beim Cryptoniscium deutlich kräftiger als Pereopoden 3-7 [alle Pereopoden gleich kräftig]
- 27: Weibchen ohne Pereopoden 5-7, Hinterkörper sackartig erweitert, Vorderkörper noch mit larvaler Morphologie (weibchliches Stadium neoten) [keine Neotenie, Weibchen normal segmentiert]
- 28: Weibchen mit seitlichen Ausbuchtungen zur Erweiterung der Brutkammer [Ausbuchtungen fehlen]
- 29: Vorderkörper des Weibchens verformt, über schlauchartigen Fortsatz am Wirt verankert [Vorderkörper nicht verformt]
- 30: Pereopoden beim Weibchen reduziert, mit Ausnahme des 2. Pereopodenpaares (Klammerorgan junger Weibchen) [Pereopoden 1-6 vorhanden]
- 31: Pereopod 3 des Cryptonisciums ähnlich kräftig wie Pereopod 2 [Pereopod 3 ähnlich wie Pereopoden 4-6, nicht kräftig]
- 32: Fortsatz am 1. Grundglied der 1. Antenne beim Cryptoniscium glattrandig [Fortsatz gesägt, s. M. 17]

- 33: Coxalplatten beim *Cryptoniscium* glattrandig [Coxalplatten marginal gesägt]
 34: Weibchen unsymmetrisch sackförmig, ohne Gliederung, ohne Extremitäten [Weibchen bilateralsymmetrisch, segmentiert, 2. Pereopodenpaar vorhanden]
 35: Borsten am 1. Grundglied der Antennula verkürzt [Borsten nicht verkürzt]
 36: Weibchen mit einem Paar lateraler, flügelartiger Ausbuchtungen der Brutkammer [Ausbuchtungen fehlen]
 37: Pereopoden 6 und 7 beim *Cryptoniscium* und im männlichem Stadium mit kurzem Propodus und sehr viel längerem, schmalem Dactylus [Pereopoden 6 und 7 wie die übrigen Pereopoden geformt]
 38: Pereopod 6 des *Epicaridium*s mit spießförmigem, langem Dactylus [Dactylus nicht verlängert]

Die Unterfamilie *Bopyrinae* ist im Vergleich mit den *Entoniscinae* nur durch Plesiomorphien gekennzeichnet, während die *Entoniscinae* zahlreiche Synapomorphien aufweisen (M. 3 – 10, Abb. 102). Codreanu et al. (1960) unterscheiden bei den Entonisciden (=Entoniscinae) 2 Unterfamilien (jetzt Tribus), von denen die *Entoniscini* Codreanu, Codreanu & Pike, 1960 spezialisiert sind, da sie gelappte Oostegite haben (M. 11) und kontinuierlich Eier ins Marsupium abgeben können (M. 12), so daß stets Embryonen unterschiedlicher Entwicklungsstadien anzutreffen sind. Als Spezialisierung der *Entoniscini* Codreanu, Codreanu & Pike, 1960 können die zu Kiemen vergrößerten Pleonepimeren angesehen werden (M. 13).

Die Mitglieder der Unterfamiliengruppe **A** (*Bopyrinae*, *Entoniscinae*) parasitieren an Decapoden, die Unterfamiliengruppe **B** dagegen ist in Bezug auf die Wirtsspezifität heterogen, bevorzugt werden Peracariden und Cirripedier, bei den *Dajinae* sowohl Eucariden (Euphausiaceen und Natantia) als auch Peracariden (Mysidaceen). Die Arten der Gruppe **B** sind im Gegensatz zu den meisten *Bopyrinae* bilateralsymmetrisch, da sich die Arten nicht seitlich unter dem Carapax der Wirte festsetzen. Der Brutraum der reifen Weibchen ist sekundär ins Körperinnere verlagert, die lateralen Körperwände sind ventrad verlängert und nach außen konvex geformt, was dem Brutraum ein größeres Volumen verleiht (Abb. 100 E, F). Die Oostegite verdecken den Brutraum ventrolateral und ventral (M.14), wobei schon die *Dajinae* an den Pereomeren 5 und 6 verlängerte caudale Oostegite besitzen, die einen großen Anteil des Brutraumes ventral bedecken; die vergrößerten Oostegite einer Seite sind basal miteinander verwachsen. Bei den *Bopyrinae* dagegen ist ein normales Marsupium vorhanden, das zwar meist durch vergrößerte Oostegite ein größeres Volumen als bei freilebenden Isopoden umfaßt, jedoch wie bei anderen Isopoden auch nur dorsal vom Körper des Tieres begrenzt wird. Der Brutraum der Gruppe **B** wird in der Unterfamiliengruppe **C** weiter entwickelt, die Oostegite verwachsen vollständig und bilden laterale Valven, die sich median berühren. An der Berührungsstelle verwachsen die Valven meist, so daß nur eine kleine frontale und eine caudale Öffnung zur Ventilation des Brutraumes verbleiben. Die Morphologie dieses Bereiches ist jedoch so wenig bekannt, daß sie z. Zt. nicht für die Systematik genutzt werden kann.

Bei den reifen Weibchen der Gruppe **C** (die "*Cryptoniscinae*" von Bonnier (1900)) fehlen zumindest die Pereopoden 5 bis 7, bei den *Dajinae* fehlt der Pereopod 7. Es ist zu vermuten, daß die Entwicklung eines vor allem im hinteren Körperbereich erweiterten sekundären Brutraumes die Reduktion der caudalen Pereopoden zur Folge hatte und das Fehlen des siebten Pereopoden bereits zum Grundplan der Unterfamiliengruppe **B** gehört (M. 15). Die Pereopoden fehlen auch bei reifen Entonisciden, dort allerdings in Anpassung an den Endoparasitismus. Die Reduktion der Pleopoden (M. 16) ist ebenfalls eine Folge der Verdrängung durch den voluminösen Brutraum. Ein auffälliges Merkmal des *Cryptoniscium*s ist die ursprünglich marginal gesägte Platte, die als Fortsatz des ersten Gliedes der Antennula bei allen *Cryptoniscien* der Gruppe **C** vorkommt (Nielsen & Strömberg 1973), aber auch bei den *Dajinae* zu finden ist (M. 17; s. *Dolichophryxus germinatus* n.sp. in Schultz 1977b).

Die *Dajinae* Sars, 1882, Parasiten von Mysidaceen, Euphausiaceen und natanten Decapoden sind die ursprünglichste Unterfamilie der Gruppe **B**. Lebenszyklen der *Dajinae* sind bisher nicht untersucht worden, es ist jedoch bekannt, daß die Männchen aus den *Cryptoniscien* entstehen und sich morphologisch deutlich von der dritten Larve unterscheiden (s. Sars 1897), wie es auch bei den *Bopyrinae* der Fall ist, Neotenie ist nicht nachweisbar. Bei den Männchen ist ähnlich wie bei den *Entoniscinae* das erste Pereomer mit dem Cephalothorax verwachsen (M. 18) und das Pleon ist unsegmentiert (M. 20), die Pleopoden fehlen (M. 22). Das *Cryptoniscium* ist sofort an der gestielten Mundscheibe zu erkennen (M. 19), was mehrfach zu Artbeschrei-

bungen führte, die nur auf dem dritten Larvenstadium beruhen (Schultz 1977b, Bourdon 1983). Das Epicaridium ist an den einästigen Uropoden zu erkennen (M. 21), deren Sympodit größer als der Uropodenramus ist, zudem ist der Analtubus reduziert (M. 23).

Die Unterfamiliengruppe C enthält Arten, die vor allem an kleinen Crustaceen parasitieren. Wirte sind u.a. Balaniden, Rhizocephalen, Isopoden, Amphipoden, Ostracoden, was vielleicht ursächlich mit der Neotenie und geringen Größe der Arten dieser Gruppe korreliert ist. Das reife Cryptoniscium ist zugleich das reife Männchen (M. 24), das ohne äußere Veränderungen nach der männlichen Phase weibliche Gonaden entwickelt, daraufhin jedoch zu einem Weibchen wird, welches ursprünglich dem der Dajinae ähnelt. Die Cryptoniscien dieser Gruppe sind daran zu erkennen, daß der Uropodenendopodit den Exopoditen überragt (M. 25) und die Pereopoden 1 und 2 deutlich kräftiger als die Pereopoden 3-7 sind, d.h. die hinteren Pereopoden sind schlanker als bei den übrigen Bopyridae (M. 26). Die vorderen Pereopoden werden vor allem bei der Anheftung der Larve am Endwirt eingesetzt. Weitere Eigenarten des Cryptonisciums sind die konstante Beborstung der zweiästigen Pleopoden, mit je 5 Borsten auf den Rami der Pleopoden 1-4; die Augen sind klein, oft nicht pigmentiert; die zweite Antenne hat immer 4 Grundglieder und 5 Geißelglieder, die erste Antenne zwei Grundglieder und neben der kurzen Geißel eine etwa ebenso lange Nebengeißel (Nielsen & Strömberg 1973).

Die Unterfamilien der Gruppe C werden seit Giard & Bonnier (1887) und Bonnier (1900) vor allem nach den Wirten, weniger nach morphologischen Kriterien unterschieden. Von vielen Gattungen sind die geschlechtsreifen Stadien nicht bekannt. Es handelt sich dabei um im Plankton gefundene Cryptoniscien, die derzeit nur als incertae sedis gelten können. Hierzu gehören die monotypischen Gattungen *Capitoniscus* Bourdon, 1981, *Carocryptus* Schultz, 1977, *Cryptociscus* Schultz, 1977, *Cryptocotitus* Schultz, 1977, *Cryptonus* Schultz, 1977, *Elocryptus* Schultz, 1977, *Gorgoniscus* Grygier, 1981, *Nalocryptus* Schultz, 1977, *Neritoniscus* Schultz, 1977, *Nococryptus* Schultz, 1977, *Onocryptus* Schultz, 1977, *Osicryptus* Schultz, 1977, *Podoniscus* Bourdon, 1981, *Trisopodoniscus* Bourdon, 1981. Obwohl die Cryptoniscien der bekannten Unterfamilien sich morphologisch unterscheiden (s. Nielsen & Strömberg 1973), gibt es kaum Synapomorphien, die eine sichere Zourdnung der Larven ermöglichen.

Bei den **Hemioniscinae** Bonnier, 1900 und **Cryptoniscinae** Giard & Bonnier, 1887, deren Cryptoniscien sehr ähnlich sind (Grygier 1981), ist die Neotenie weiter fortgeschritten als bei den übrigen Unterfamilien: Der Vorderkörper des Weibchens behält zunächst die larvale Morphologie, der Hinterkörper wächst nach Rückbildung der Pereopoden 5 bis 7 zur Aufnahme des Brutraumes schnell heran (M. 27). Bei *Cyproniscus* Kossmann, 1884, der einzigen Gattung der auf Ostracoden parasitierenden Unterfamilie **Cyproniscinae**, wird im Verlauf des Wachstums des Weibchens der Vorderkörper im Vergleich zu den Hemioniscinae sekundär verändert, da hier ein dünner Schlauch herauswächst, der als Anheftungsorgan dient (M. 29; s. Sars 1882), während der Brutraum dem Typus der Dajinae entspricht. Bei den auf Balanomorphen und Lepadomorphen lebenden Hemioniscinae entstehen, soweit geschlechtsreife Weibchen bekannt sind, zur Erweiterung des Brutraumes laterale Aussackungen des hinteren Pereons, ohne daß die bilaterale Symmetrie verloren geht (M. 28).

Caullery (1908) hielt die **Hemioniscinae** für urtümliche "Cryptoniscinae" (Gruppe C), da das Weibchen noch einen segmentierten Vorderkörper hat. Dieser Ansicht muß widersprochen werden, da es keine anderen Bopyridae gibt, bei denen die weiblichen Gonaden bereits im Cryptoniscium reifen. Die Tendenz zur Neotenie dieser Unterfamiliengruppe wurde schon erwähnt, die männliche Phase entsteht bereits mit der dritten Larve. Bei den Hemioniscinae ist auch die weibliche Entwicklung verkürzt, die larvale Morphologie des Vorderkörpers ist eine sekundäre Errungenschaft.

Die Unterfamilie **Podasconinae** Giard & Bonnier, 1893 enthält nur die Gattungen *Parapodascon* Hansen, 1916 und *Podascon* Giard & Bonnier, 1889, deren Arten nur bruchstückhaft bekannt sind. Das Weibchen von *Podascon* hat noch Knospen als Überreste der Extremitäten, der Brutraum ist durch Integumentduplikaturen (verwachsene Oostegite?) ventral und lateral geschützt, ventral weit vorgewölbt.

Die Gruppe E, bestehend aus den **Cabiropsinae** und der Unterfamiliengruppe F, ist durch eine Besonderheit der Entwicklung der Weibchen gekennzeichnet: Junge Weibchen haben sämtliche Pereopoden mit Ausnahme des zweiten Paares reduziert (M. 30). Das verbleibende Pereopodenpaar dient den Tieren zum Festhalten am Wirt oder an den Eiern des Wirtes.

Die an Isopoden schmarotzenden **Cabiropsinae** Giard & Bonnier, 1887 haben ein Cryptoniscium, dessen drittes Pereopodenpaar nicht schlanker ist als das zweite Paar (M. 31). Bei den reifen Weibchen ist die ursprüngliche Segmentierung nur noch in einer schmalen mediodorsalen Zone zu erkennen, lateral sind die Tiere durch die Erweiterung des Brutraumes aufgebläht.

Die Unterfamiliengruppe F hat charakteristische Cryptoniscien, die die Zähne an der Platte des ersten Gliedes der Antennula (M. 32) und an den Coxalplatten (M. 34) verloren haben. Diese Zähne sind für die Cryptoniscien der übrigen Unterfamilien der Gruppe B kennzeichnend, Coxalzähne kommen aber auch in der Gruppe A vor, so bei den Cryptoniscien der Entoniscinae (s. Giard & Bonnier 1887). Für die Gruppe B gehören diese Zähnchen zur Grundausstattung, ihre Reduktionen sind die Synapomorphien der Gruppe F. Glatte Coxalplatten kommen allerdings auch bei manchen Bopyrinae vor.

In dieser Unterfamiliengruppe sind die **Asconiscinae** Bonnier, 1900 mit der einzigen Art *Asconiscus simplex* Sars, 1897, kaum erforscht. Bekannt ist, daß das Weibchen zu einem asymmetrischen, ungegliederten und extremitätenlosen Sack heranwächst (M. 34). Die Art wurde an *Boreomysis arctica* (Kröyer) entdeckt (Sars 1897).

Die **Crinoniscinae** Bonnier, 1900 und **Liriopsinae** Bonnier, 1900 sind einander so ähnlich, daß man sie nach Bocquet-Védrine (1974, 1985) in einem Taxon vereinen könnte. Die Merkmale, die Bocquet-Védrine (1985) aufzählt, sind jedoch überwiegend Plesiomorphien. Als Synapomorphie kann gelten, daß beim Cryptoniscium die Borsten am ersten Glied der Antennula verkürzt sind (M. 35; s. Nielsen & Strömberg 1973, Bocquet-Védrine 1985).

Die Crinoniscinae leben wie die meisten Hemioniscinae auf Balaniden. Das reife Weibchen hat ein Paar laterale Fortsätze, die wie Flügel aussehen und Teile des Brutraumes enthalten (M. 36). Diese Fortsätze sind als Anpassung an die räumlichen Verhältnisse in der Carapaxhöhle der Seepocken zu deuten, sie umgreifen seitlich den Körper der Seepocke (s. Bonnier 1900).

Die an Rhizocephalen lebenden Liriopsinae haben Larven mit verlängerten Dactyli am sechsten Pereopoden, die schon beim Epicaridium erkennbar sind (M. 38), beim Cryptoniscium kommen ähnlich geformte siebte Pereopoden hinzu (M. 37). Altes (1981) unterscheidet innerhalb der Cryptonisciden 2 Gattungsgruppen, denen er unglücklicherweise Familienrang zuwies. Diese Gruppen könnten als Tribus **Liriopsini** Altes, 1981 und **Danaliini** Altes, 1981 Berücksichtigung finden. Die **Liriopsini** (Gattungen *Enthylacus* Pérez, 1920, *Eumetor* Kossmann, 1872, *Liriopsis* Schultze, 1859) leben in der Mantelhöhle der Wirte. Besonders urtümlich ist die Gattung *Enthylacus*, deren Körperform noch an Cabiropsiden erinnert. Eine Synapomorphie dieses Taxons ist nicht bekannt. Die Danaliini (*Danalia* Giard, 1887, *Cryptoniscus* Müller, 1871, *Faba* Nierstrasz & Brender á Brandis, 1930) haben einen im Wirten versenkten, verlängerten und apikal ankerförmigen Vorderkörper, dem die Mundwerkzeuge fehlen (vgl. 12.7.3.8).

Vergleicht man das an morphologischen Kriterien erarbeitete Dendrogramm (Abb. 102) mit der Wirtsspezifität der Taxa, stellt sich die Frage, in welcher Weise Merkmale der Wirte die Evolution der Bopyridae beeinflusst haben. Daß, mit Ausnahme der Cyproniscinae, alle adulten Bopyridae nicht an Kleinkrebsen schmarotzen, ist verständlich. Eigentümlich jedoch ist die Konstanz, mit der die Unterfamilien bestimmte Wirtstaxa befallen, ein deutliches Signal für spezielle Anpassungen an den Wirt. Drei Faktoren erfordern Anpassungen des Parasiten: Der Lebenszyklus des Parasiten muß mit dem der Wirtsart abgestimmt sein. Da die meisten der befallenen Wirte langlebig sind, ist nur eine Abstimmung erforderlich, wenn die saisonale Brutzeit der Wirte genutzt werden muß, wie es für die Cabiropsinae zutrifft, die Isopodeneier aussaugen. Weiterhin muß die Morphologie des Parasiten zu den räumlichen Verhältnissen auf dem Wirt passen, was zur Asymmetrie der im Kiemenraum lebenden Bopyrinae oder zur gelappten Körperform der in Balaniden heranreifenden Crinoniscinae führt. Aus diesem Grund können die adulten Bopyridae nur bestimmte Wirtsarten befallen, während die planktischen Larven mit ihrer sehr kleinen Gestalt eine größere Auswahl an Wirten (Copepoden) haben. Der dritte Faktor, nämlich die Chemotaxis der Cryptoniscien, die für das Auffinden der Endwirte entscheidend ist, muß ebenso wie die morphologischen Merkmale adaptiert werden und spielt bei dem evolutiven Erschließen neuer Wirtsgruppen eine wichtige, wahrscheinlich konservative Rolle.

In diesem Zusammenhang ist interessant, daß die Dajinae sowohl morphologisch als auch biologisch zwischen den Bopyrinae/Entoniscinae und den übrigen Bopyridae stehen. Die Dajinae sind die urtümlichste

Unterfamilie der Gruppe **B**, leben z.T. wie die Bopyrinae auf Decapoden, aber auch auf Euphausiaceen und Mysidaceen. Es entsteht der Eindruck einer Trennung von den Decapoden und dem Übergang auf die Peracarida, die von manchen Unterfamilien der Gruppe **C** bevorzugt werden, von der keine Arten auf Eucariden gefunden worden sind. Der Wechsel auf kleinere Wirte ist mit der Entstehung der neotenen Männchen verknüpft.

Da Wirtsspezifität und Morphologie korreliert sind, enthält das bisherige System der Bopyridae auf supragenerischem Niveau überwiegend monophyletische Taxa. Die Praxis, auch auf Artniveau für jede Wirtsart eine neue Parasitenart zu vermuten, erscheint jedoch sehr fragwürdig.

12.8 Die Verwandtschaft der Cymothoidae und der Bopyridae

Müller (1871) stellte bereits fest, daß junge Bopyriden (Epicariden) den Cymothoidae sehr ähnlich sind, sprach sich jedoch sogleich gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft beider Gruppen aus: Die Bopyridae haben sehr viel kürzere Antennen, ein sehr kurzes Pleotelson und griffelförmige, nicht fächerförmige Uropoden. Die Gemeinsamkeiten könnten nach Müller durch den Parasitismus verursachte Analogien sein, ein Argument, das auch heute noch sehr wichtig ist. Aus nicht näher erläuterten Motiven vermutete Müller (1871:67), daß die "... Bopyridae der Urform der Asseln näher stehen, als irgendeine andere lebende Assel..". Giard & Bonnier (1887) fanden, daß das gute Schwimmvermögen der Larven der Bopyriden (Epicariden) an Aegiden erinnert und sahen in *Eurydice* ("Cirolanidae") oder Aegiden Vorbilder für den Ahnen der Bopyridae. Bonnier (1900) war von der Monophylie der Bopyridae überzeugt, da alle Unterfamilien das gleiche erste Larvenstadium haben, machte jedoch keine Angaben über die Herkunft der Gruppe. Er wies aber auf die große Ähnlichkeit der Maxillipeden der Weibchen bei den Bopyridae und Cymothoidae hin (Bonnier 1900: 67; s. Abb. 103).

Diese frühen Überlegungen und Hinweise fanden kein Echo in der späteren Literatur und die Epicariden werden bisher als eigene Unterordnung geführt, die sich von den "Flabellifera" vor allem durch das Fehlen eines Schwanzfächers unterscheidet. Da der Schwanzfächer der "Flabellifera" eine Plesiomorphie ist (s. Kapitel 10), muß die verwandtschaftliche Beziehung der Bopyriden (Epicariden) zu den Cymothoidae neu überprüft werden. Kussakin (1979) veröffentlichte einen (in russischer Sprache erläuterten) Stammbaum der Isopoda, in dem die Epicariden direkt von den Cymothoidae abgeleitet werden. Konsequenzen für die Systematik zog der Autor nicht.

Das Dendrogramm Abb. 104 veranschaulicht, welche Anzahl von Argumenten das Schwestergruppenverhältnis Cymothoidae/Bopyridae begründet. Für eine Verwandtschaft beider Parasitengruppen sprechen folgende Merkmale:

Die Apomorphien 35 bis 39 des Dendrogramms Abb. 93, die die Monophylie der Cymothoidae im Vergleich mit den "Aegidae" belegen könnten, sind zugleich auch bei den Bopyridae vorhanden oder können Merkmale eines hypothetischen Ahnen der Bopyridae sein, die Merkmale sind als M. 1 – 5 in Abb. 104 wiederzufinden. Es wird damit deutlich, daß diese Apomorphien nicht die Monophylie der Cymothoidae belegen können. Ein weiteres gemeinsames apomorphes Merkmal beider Familien ist der beim Weibchen verbreiterte Basipodit des Maxillipeden (M. 6 in Dendrogramm Abb. 104, s. Abb. 103).

Eine Eigentümlichkeit im Bau der Mandibel der Bopyridae (Abb. 103) ist als wichtiges Indiz für die Zugehörigkeit der Familie zu den Cymothoida zu werten: Die Mandibelspitze endet nicht mit einem spitzen, stilettförmigen Abschnitt, wie er bei den ebenfalls stechend-saugend lebenden Gnathiidae und Paranthuridae vorkommt, sondern wie bei den Cymothoidae mit zwei Zipfeln, die wahrscheinlich homolog mit dem frontalen Enditenrand der Mandibel der Cymothoidae sind. Im Vergleich zu den Cymothoidae ist der Mandibelabschnitt im Bereich der pars molaris bei den Bopyridae verkleinert.

Weiterhin sind bei den Cymothoidae Tendenzen zu beobachten, die Übergänge zur Eidonomie der Bopyridae darstellen: Die Augen reifer Weibchen sind kleiner als bei Jungtieren, die Uropodenrami sind schmaler als bei Cirolaniden, teilweise sogar fast griffelförmig (z.B. bei Arten von *Mothocya* und *Nerocila*).

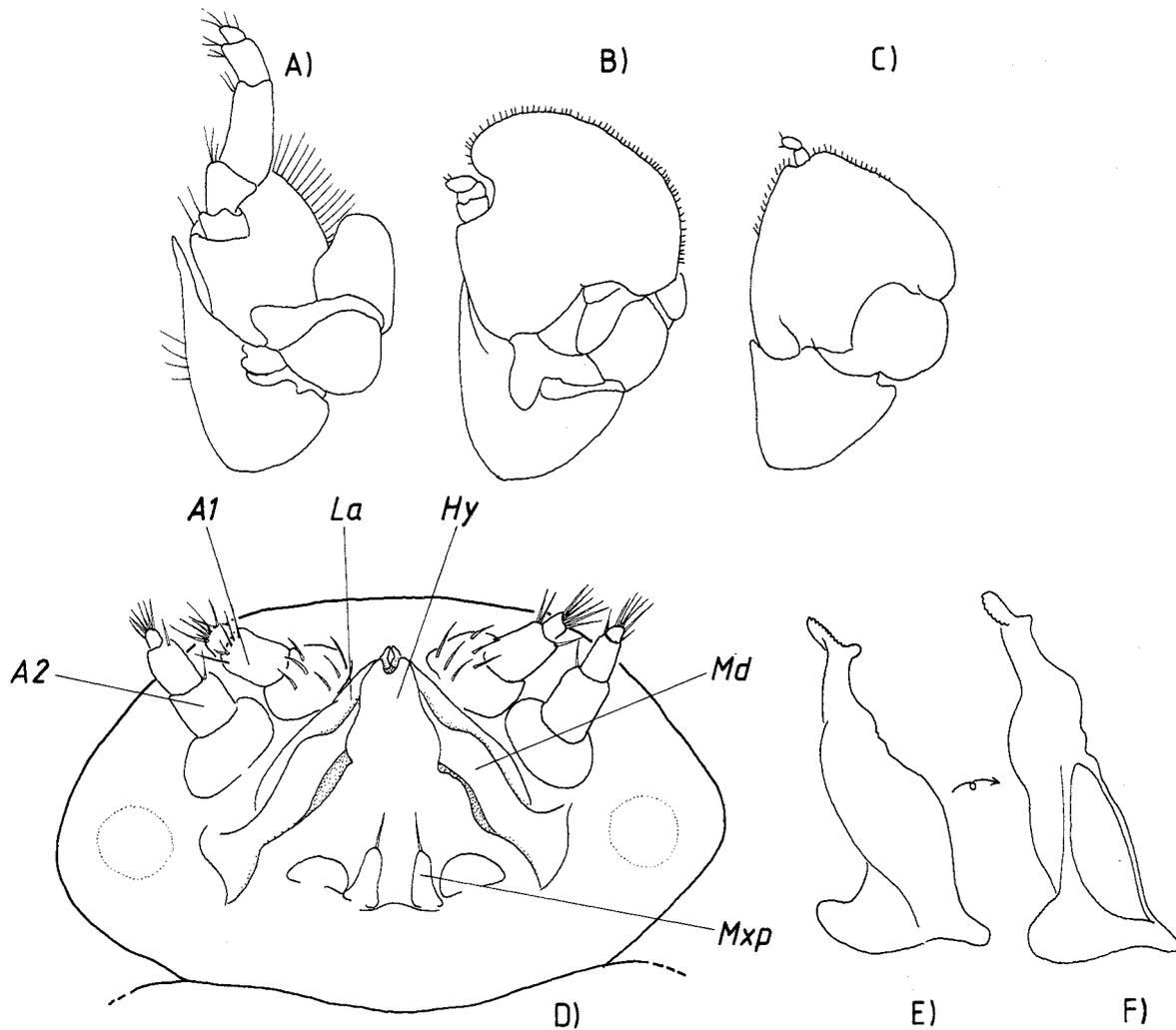


Abb. 103 . Mundwerkzeuge der Bopyrinae. A, B: Zum Vergleich: Maxillipeden von Weibchen der Corallanidae (A: *Corallana tricornis*) und Cymothoidae (B: *Ceratothoa banksii*). C: Maxilliped des Weibchens von *Pleurocryptella formosa* (Bopyrinae). D: Cephalothorax des Männchens von *Pleurocrypta porcellanae* in Ventralansicht. E, F: 2 Ansichten der Mandibel von *Bopyrus fougerouxi*. Zeichnungen n. Bonnier (1900).

Die Übereinstimmungen zwischen beiden Familien lassen sich, wie es Müller (1871) behauptete, als funktionell bedingte Anpassungen an den Parasitismus deuten. Die große Zahl der Übereinstimmungen macht jedoch die Hypothese einer Konvergenz wenig wahrscheinlich. Protandrischer Hermaphroditismus ist für sessile Organismen von Vorteil und kann zur Erleichterung der Partnerfindung mehrfach parallel entstehen, doch müssen die Männchen nicht zwangsläufig verzweigt sein, wie es *Crepidula* oder die Cestoden zeigen. Daß gänzlich verschiedene Lebenszyklen bei Fischparasiten möglich sind, zeigt das Beispiel der Gnathiidae (Abb. 92).

Interessant ist weiterhin, daß manche Cymothoidae auch auf Decapoden, die bei den urtümlichen Bopyridae als Wirte dienen, parasitieren (s. 12.2.4), ein Übergang von den Fischen als den normalen Wirten auf Crustaceen ist also auch bei rezenten Arten nachzuweisen.

Weitere für das Verständnis der Evolution der Cymothoidae wichtige Merkmale könnte die Anatomie des Darmtraktes liefern: Rektalvesikel sind von den Bopyridae und den Gnathiidae bekannt, bei den "Aegidae" konnte der Verfasser rektale Erweiterungen beobachten, andere Cymothoidea müssen noch untersucht werden. Auffällige Speicheldrüsen gibt es bei den Gnathiidae, "Aegidae", Cymothoidae und Bopyridae.

Im Vergleich mit den Cymothoidae sind die Bopyridae in vielen Merkmalen sehr spezialisiert, zahlreiche Synapomorphien belegen die Monophylie der Bopyridae (M. 7-13 in Abb. 104). Für die Cymothoidae konnte allerdings keine Synapomorphie gefunden werden. Die auffälligen Merkmale, wie die breiten, kaum beborsteten Geißelglieder der Antennen oder die sehr langen, hakenförmigen Dactyli könnten auch bei einem Vorfahren der Bopyridae vorhanden gewesen sein. Es ist nicht auszuschließen, daß die Bopyridae zu einer bestimmten Gattungsgruppe der Cymothoidae gehören und daß die Gruppe der Fischparasiten in der derzeitigen Zusammensetzung nicht monophyletisch ist.

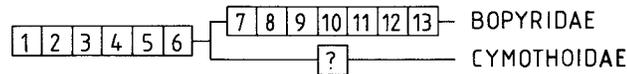


Abb. 104. Das vermutete Schwestergruppenverhältnis Bopyridae – Cymothoidae.

- 1: Lebenszyklus mit schwimmenden Larvenstadien und parasitierenden, nicht schwimmenden Adulti; adulte Weibchen ohne Schwimmborsten an den Pleopoden [Jugendstadien und Adulti von gleicher Morphologie und Lebensweise]
- 2: Männchen kleiner als Weibchen, Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus [kein protandrischer Hermaphroditismus]
- 3: Pereopoden 1-7 zu Greiforganen mit hakenförmigen Dactyli geformt [nur Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern]
- 4: Antennen der Weibchen kurz, mit wenigen, kurzen Borsten [Antennen nicht vereinfacht]
- 5: Sympodite der Uropoden ohne unter das Pleotelson ragenden distalen Fortsatz der Medialkante (Fortsatz reduziert) [Fortsatz nicht reduziert]
- 6: Maxilliped bei reifen Weibchen mit sehr breitem, blattartigem Basipoditen, Palpus sehr klein, maximal zweigliedrig [Maxilliped nicht verbreitert, Palpus mit 4-5 Gliedern]
- 7: Lebenszyklus mit 3 Larvenstadien (Epicaridium, Microniscium, Cryptoniscium) und 1 Wirtswechsel [Lebenszyklus wie bei M. 1, nur 1 Typ von Jugendstadien]
- 8: Uropoden zylindrisch, griffelförmig [Uropoden blattförmig]
- 9: Männchen ohne appendix masculina [appendix vorhanden]
- 10: Mandibelpalpus fehlend [Palpus vorhanden]
- 11: Beide Maxillenpaare reduziert [Maxillen vorhanden]
- 12: Magen mit Cephalogaster (muskulöses Hohlorgan) [Cephalogaster fehlt]
- 13: Distaler Pleotelsonabschnitt reduziert, Anus terminal [Pleotelson nicht verkürzt]

13. Die Verwandtschaft der Unterordnungen der Isopoda

Es ist bei dem derzeitigen Kenntnisstand nicht möglich, ein vollständiges dichotomes Dendrogramm für die Verwandtschaft der Unterordnungen zu konstruieren, es bereitet jedoch keine Schwierigkeiten, die Subjektivität der bisher veröffentlichten "Stammbäume" nachzuweisen.

Wägele (1981a) stellte einige der wichtigsten bisher veröffentlichten Hypothesen zur Herkunft der Unterordnungen vor. Diese Hypothesen sind meist in Form anschaulicher Graphiken dargestellt worden, wobei die Phylogramme meist nicht dichotom verzweigt sind und die Nähe der Gruppen zueinander fast nie mit Argumenten begründet wird. Ein Beispiel für derartige subjektiv erarbeitete Phylogramme ist der in Abb. 105 dargestellte, zur Veranschaulichung von Schwestergruppenverhältnissen etwas modifizierte "Stammbaum" der Isopoda von Bruce (1980), bei dem Gruppen verschiedenen Ranges ohne Argumentation als Adelphotaxa eingestuft wurden. Von den verschiedenen Versionen ist wahrscheinlich die von Monod (1922) die einflußreichste gewesen, da sie die von allen späteren Autoren (z.B. Menzies 1962a,b, Kussakin 1973, Holdich et al. 1981, Henry & Magniez 1983) übernommene Einteilung der Isopoda enthält. Beide Beispiele (Monod 1922, Bruce 1980) verdeutlichen, daß Widersprüche zwischen Klassifikation und Phylogenie nicht erkannt wurden.

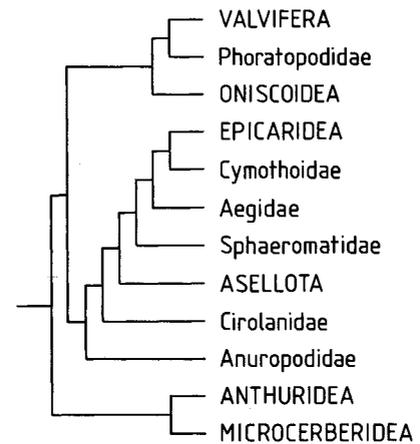


Abb. 105. Stammbaum der Isopoda nach Bruce (1980), leicht verändert.

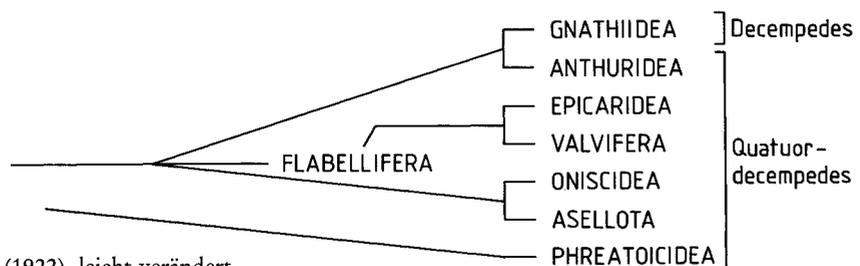


Abb. 106. Stammbaum der Isopoda nach Monod (1922), leicht verändert

Nach Monods Vorstellungen (Abb. 106) werden die Gnathiidea als 'Decempedes' den übrigen Isopoda, die 'Quatuordecempedes' genannt werden, gegenübergestellt, da die Gnathiidea nur 5 Paar Laufbeine haben (vgl. Abschnitt 12.3). Damit sind die 'Quatuordecempedes' mit einer Plesiomorphie der Isopoda (7 Paar Laufbeine vorhanden) definiert. Im Widerspruch zu dieser Klassifikation werden die Gnathiidea zugleich als Schwestergruppe der Anthuridea eingestuft, da beide Gruppen spezialisierte, stechende Mundwerkzeuge haben und auch bei manchen Anthuridea gelegentlich der siebte Pereopod fehlt. Daß die Mundwerkzeuge der Gnathiidea von denen der "Cirolanidae" abgeleitet werden können, wußte man damals noch nicht, die Gattung *Protognathia* war nicht bekannt. Die Phreatoicoidea gehören zwar zu Monods 'Quatuordecempedes', sollen aber wegen ihres amphipodenähnlichen Habitus einen von den übrigen Isopoden getrennten Platz einnehmen, im Phylogramm von Monod (1922) werden sie nicht berücksichtigt. Die Asellota sind für Monod eine primitive Gruppe, die mit den Flabellifera und Valvifera nicht verwandt ist. Das Schwestergruppenverhältnis Oniscidea/Asellota wird mit den griffelförmigen Uropoden und mit Plesiomorphien (lange Geißeln der zweiten Antennen, Vorkommen eines Antennenexopoditen) begründet.

Geeignete Synapomorphien, die die Verwandtschaft von Unterordnungen belegen könnten, waren bisher nicht bekannt. Nachdem in den vorhergehenden Kapiteln die urtümlichsten Gattungen und Familien für jede Unterordnung gefunden werden konnten, ist es nun möglich, die Merkmale der jeweiligen Grundausstattung, die eine Stammform gehabt haben müßte, miteinander zu vergleichen. Die Magenuntersuchungen (Abschnitt 3.5) liefern weitere wichtige Erkenntnisse, die bereits im Abschnitt 3.5.7 erläutert worden sind. Das Dendrogramm Abb. 107 enthält eine Zusammenfassung der konstitutiven Merkmale der Unterordnungen und illustriert die Verwandtschaftsverhältnisse, soweit sie rekonstruiert werden konnten. Die Microcerberidae, Gnathiidae und Bopyridae (bisher Epicaridea), die auch als Unterordnungen der Isopoda bekannt sind, haben aus bereits erwähnten Gründen (Abschnitte 6.3, 12.3, 12.8) den Rang von Familien erhalten und werden im folgenden nicht mehr berücksichtigt.

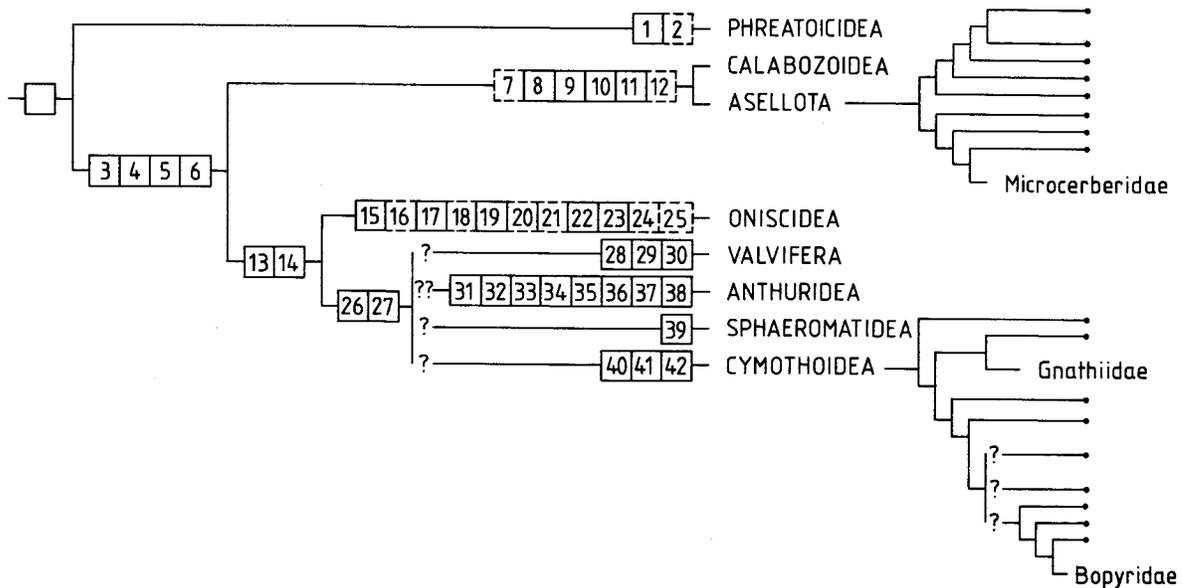


Abb. 107. Dendrogramm der Unterordnungen der Isopoda. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Isopoda. Das Schwestergruppenverhältnis Calabozoidia/Asellota wurde in Kapitel 5 erläutert.

- 1: Körper lateral abgeflacht, Pleonepimere ventrad gerichtet und verlängert [Körper dorsoventral abgeflacht, Epimere ventrolaterad gerichtet]
- 2: (Uropoden griffelförmig) [Uropoden blattförmig]
- 3: Zweite Maxille ohne Filterborsten am Sympoditen [Filterborsten vorhanden]
- 4: Männliche Genitalpapillen ventral am caudalen Rand des 7. Pereomers [Papillen auf Coxae der 7. Pereopoden]
- 5: Pleopodenrami eingliedrig, wenn auch gelegentlich mit sichtbaren Verwachsungsnähten [Rami zweigliedrig, distales Glied etwas beweglich]
- 6: Maxillipedensegment auch lateral mit Cephalon verwachsen [Maxillipedensegment lateral nicht verwachsen]
- 7: (caudaler Telsonabschnitt reduziert, Anus terminal am Pleotelson) [Pleotelson nicht verkürzt, Anus ventral an Pleotelsonansatz]
- 8: 1. Pleopod des Männchens mit sehr kleinem Endopoditen [Endopodit nicht verkleinert]
- 9: 1. Pleopod des Weibchens kleiner und schmaler als Pleopod 3, Endopodit wesentlich kleiner als Exopodit [1. Pleopod nicht kleiner als Pleopoden 2 und 3, Rami gleichartig]
- 10: Endopodit des 2. Pleopoden beim Weibchen viel kleiner als Exopodit [Rami gleich groß]
- 11: 2. Pleopod des Männchens ohne appendix masculina, Endopodit ohne Schwimmborsten, zu schmalen Gonopodium geformt [Pleopod 2 mit etwa gleich großen Rami, appendix masculina am Endopodit]
- 12: (Uropoden subterminal seitlich des Anus inserierend, griffelförmig) [Uropoden inserieren lateral an Pleotelsonbasis, am Aufbau des Schwanzfächers beteiligt]
- 13: Coxae zu Coxalplatten verbreitert, die lateral an den Tergiten ansetzen; Coxalplatte des ersten Pereomers völlig mit Tergit verwachsen [Coxae ringförmig]
- 14: Vordere Filterrinnen des Magens im caudalen Teil laterad gebogen [vordere Filterrinnen nicht gebogen]
- 15: Schuppenreihen bilden Wasserleitungssystem [Wasserleitungssystem fehlt]
- 16: (Pleotelson sehr kurz, etwas länger als ein Pleomer) [Pleotelson nicht verkürzt]
- 17: 1. Antenne mit nur 3 Gliedern [1. Antenne mit 3 Grundgliedern und Geißel]
- 18: (Mandibelpalpus reduziert) [Palpus vorhanden]
- 19: 2. Maxille mit nur 2 Enditen, ohne Borsten oder Dornen [Maxille mit 3 beborsteten Enditen]
- 20: (Basipodit des Maxillipeden länger als Palpus) [Basipodit etwas kürzer als Palpus]
- 21: (1. Pereopod nicht subchelat) [1. Pereopod subchelat]
- 22: 1. Pleopod sexualdimorph, beim Männchen Medialseite des Endopoditen distad etwas verlängert [1. Pleopod nicht sexualdimorph]
- 23: Endopodit des 2. Pleopoden beim Männchen zu Schaftglied der appendix masculina reduziert [Endopodit nicht reduziert]
- 24: (Uropoden griffelförmig) [Uropoden blattförmig]
- 25: (männliche Genitalpapillen basal verwachsen, vom Sterniten caudad auf die Intersegmentalhaut verlagert) [Genitalpapillen wie bei M. 4]
- 26: Magensklerit 4 lateral mit Magensklerit 1 verbunden (vgl. Abschnitt 3.5.7) [Magensklerit 4 nicht mit Sklerit 1 verbunden]
- 27: Magensklerit 3 vorhanden (vgl. Abschnitt 3.5.7) [Sklerit 3 fehlt]

present

- 28: Pleotelson lang, ventral konkav, eine Atemkammer für die Pleopoden bildend [Pleotelson nicht verlängert, nicht ventral ausgehöhlt]
- 29: Uropoden mit vergrößertem Sympoditen, ventral die Atemkammer bedeckend, Rami verkürzt [Uropoden mit kurzem Sympoditen, längere Rami, mit dem Pleotelson einen Schwanzfächer bildend]
- 30: 1. Antenne mit nur 2 Geißelgliedern, zweites Glied langgestreckt und mit mehreren Büscheln von Aesthetasken [Geißel vielgliedrig]
- 31: Körper langgestreckt, wurmförmig [Körper länglich oval]
- 32: Mandibel ohne lacinia mobilis, ohne Borstenreihe, mit einer gesägten Schneide (lamina dentata) zwischen pars incisiva und pars molaris; pars molaris schmal, ohne Mahlfläche [lacinia und Borstenreihe (an Stelle der lamina dentata) vorhanden, pars molaris breit, mit Mahlfläche]
- 33: Lateraler Endit der 1. Maxille schmal, distal ohne Borsten, mit spitzen, mediad gebogenen Zähnen [Endit nicht verschmälert, distal mit Dornen bzw. kräftigen Borsten]
- 34: 2. Maxille fehlend [2. Maxille vorhanden]
- 35: Coxalplatten nicht seitlich vorragend, flache pleurale Platten formend [Coxalplatte seitlich vorragend]
- 36: Exopodit der Uropoden auf der Dorsalseite des Sympoditen inserierend [Exopodit lateral am Sympoditen]
- 37: Magen schlank, superolaterale reduziert [Magen nicht verschmälert, superolaterale vorhanden]
- 38: Vordere Filterrinnen sekundär wieder gerade, parallel, nicht bogenförmig [vordere Filterrinnen gebogen, s. M. 14]
- 39: Körper scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, Pleonepimere laterad gerichtet und verlängert, Cephalothorax vom 1. Pereomer seitlich umfaßt, Augen dorsal [Körper länglich oval, Cephalothorax nicht eingefaßt, Augen dorsolateral]
- 40: Pars molaris ohne Mahlfläche, dorsoventral abgeflacht [Mahlfläche vorhanden]
- 41: Pars incisiva breit, mit 3 scharfen Zähnen, dorsaler Zahn am weitesten mediad vorragend [pars incisiva schmaler, mit mehreren, etwa gleich großen Zähnen]
- 42: Medialer Rand des Uropodensympoditen distal zu unter das Pleotelson ragendem Fortsatz verlängert [Fortsatz fehlt]

Die Phreatoidea sind die urtümlichsten aller Isopoda, ihr amphipodenartiger Habitus ist die wichtigste Synapomorphie dieses Taxons (M. 1). Die Uropoden sind nicht mehr fächerförmig (M. 2), eine Analogie zu anderen Isopoden, die ebenfalls kaum noch schwimmen (Calabozoida, Asellota, Oniscidea). Ob die hohe Zahl von Hodenvesikeln (Abb. 28) eine Plesiomorphie ist oder eine Neuerwerbung, ist nicht bekannt.

Alle übrigen Isopoda haben nur 3 Paar Hodenvesikel, der Körper ist oval-zylindrisch und dorsal konvex. Synapomorphien der übrigen Isopoda gegenüber den Phreatoidea sind das Fehlen von medialen Filterborsten an der zweiten Maxille (M. 3), die Verlagerung der männlichen Genitalpapillen von den Coxae der siebten Pereopoden auf den caudalen Rand der Sternite des siebten Pereomers (M. 4), die Verwachsung der Glieder der Pleopodenexopodite (M. 5). Das Maxillipedensegment ist schmaler als bei den Phreatoidea und hat lateral keine freien, deutlich vom Cephalothorax getrennten Tergitränder mehr (M. 6).

Die Asellota und Calabozoida haben noch keine Coxalplatten und einen urtümlich gebauten Magen mit geraden vorderen Filterrinnen. Das Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Unterordnungen wurde in Kapitel 5 erläutert, ihre Synapomorphien sind die Sexualdimorphismen der Pleopoden (M. 8-11), das Telson ist so sehr reduziert, daß der Anus eine terminale Lage erreicht hat (M. 7) und die Uropoden sind nicht mehr fächerförmig (M. 12). Die Reduktion des Telsons tritt konvergent bei den Oniscidea auf.

Ob die Affinität der 3 urtümlicheren Unterordnungen der Isopoda zum Süßwasser bedeutet, daß die Isopoda im Süßwasser ihren Ursprung haben, ist nicht geklärt. Fossile Phreatoidea stammen, soweit bekannt, aus marinen Sedimenten, die rezenten Arten haben eine Reliktverbreitung im Süßwasser von Gondwanaschollen. Für die Calabozoida und Asellota kann ein Ursprung im Süßwasser nicht ausgeschlossen werden, da sehr viele urtümlichere Gattungen limnisch leben.

Alle Isopoden, die ursprünglich einen Magen mit gebogener Filterrinne (M. 14) besaßen, haben auch Coxalplatten (M. 13). Die Coxalplatten verbreitern den Umriss der Tiere, wobei die Pereopoden auf der Unterseite der Platten inserieren. Welchen Vorteil diese Anordnung für die Fortbewegung und für den Schutz der Beininsertion bietet, ist nicht bekannt. Im Einzelnen ist auch noch zu überprüfen, wie die Variationen der Coxalplattenstruktur zu deuten sind und welchen Anteil an ihrem Aufbau die Pleurite und Sternite haben. Sekundär verkleinerte oder rückgebildete und verwachsene Coxalplatten sind von den Valvifera und Anthuridea bekannt. Bei manchen Asellota sind ähnliche Strukturen entstanden, die Coxae sind dann ventrad

verlagert, wie bei *Janiralata* (Abb. 40), oder wie bei vielen Microcerberidae auf die Dorsalseite des Körpers verschoben und unbeweglich, eine Anpassung an die interstitielle Lebensweise. Breite, mit den Tergiten lateral verwachsene Platten gibt es jedoch bei den Asellota nicht.

Die Oniscidea haben zwar gebogene vordere Filterrinnen, der Magen ist jedoch in anderen Merkmalen noch urtümlich. Der Sklerit SK 3 ist nicht vorhanden, die Sklerite Sk 1 und Sk 4 sind nicht verbunden, ein Ilp-Wulst ist nachweisbar. Die von Vandel (1943) postulierte Beziehung zu den Valvifera, insbesondere der Tylidae, kann nicht mit gewichtigen Synapomorphien belegt werden. Die ventrale Verlagerung der Uropoden, die die Tylidae und die Valvifera kennzeichnet, ist eine Analogie, die auch bei anderen Unterordnungen auftritt, nämlich bei den "Cirolanidae" (Gattung *Turcolana*) und Bathynataliidae (Gattung *Biremia*), und innerhalb der Oniscidea ist sie ebenfalls an anderer Stelle konvergent entstanden (Tendosphaeridae und verwandte Gruppen). Valvifera und Oniscidea haben kurze erste Antennen, ein Reduktionsmerkmal, von dem keine positiven Übereinstimmungen bekannt sind. Die Antennula der Oniscidea hat ein Grundglied verloren und besitzt nur noch ein Geißelglied. Bei den Valvifera sind alle Grundglieder vorhanden, die Geißel hat 2 Glieder, von denen das distale durch Verwachsung mehrer Glieder entstanden ist, was an der Anordnung der Aesthetaskenbüschel erkannt werden kann. Bei beiden Unterordnungen fehlt fast immer der Mandibelpalpus, er ist jedoch bei *Holognathus* (Valvifera) noch vorhanden, die Reduktion in beiden Gruppen ist eine Analogie. Die ebenfalls bei beiden Gruppen etwas caudad verlagerten männlichen Genitalpapillen sind eine unkomplizierte, wenig bedeutsame Variation. Oniscidea und Valvifera haben ein sehr unterschiedliches Pleotelson, das man in keinem Fall von dem der jeweils anderen Gruppe ableiten kann. Die Pleopoden der Oniscidea liegen in plesiomorpher Weise ungeschützt unter den Pleomeren, das Telson ist sehr reduziert. Bei den Valvifera dagegen ist das Pleotelson sehr groß, langgestreckt, ventral konkav, und bildet eine Atemkammer für die Pleopoden.

Die Oniscidea haben eine große Zahl von Synapomorphien (M. 15-25), von denen die wichtigsten das Wasserleitungssystem (M. 15), die Form der Antennula (M. 17) und die Form der männlichen Pleopoden (M. 22, 23) sind. Schmalfuss (1974) hat in einem direkten Vergleich der Valvifera und Oniscidea nachgewiesen, daß die Mundwerkzeuge der Landasseln eine große Zahl von Apomorphien haben, die sowohl bei *Tylos* als auch bei *Ligia* vorkommen.

Es gibt demnach kein konstitutives Merkmal für eine aus den Oniscidea und Valvifera bestehenden Gruppe, die Oniscidea haben vielmehr einen Magen, der urtümlicher ist als bei den Unterordnungen Valvifera, Anthuridea, Sphaeromatidea und Cymothoida, die (mit Ausnahme der spezialisierten Anthuridea) den Skleriten Sk 3 und eine Verbindung der Sklerite Sk 4 und Sk 1 aufweisen (M. 26, 27). Der Sklerit Sk 3 fehlt den übrigen Isopoda und ist auch bei den Tanaidacea nicht vorhanden (s. 3.5.5). Zwischen diesen vier letztgenannten Unterordnungen konnten weitere phylogenetische Verknüpfungen nicht entdeckt werden, ihre jeweiligen Autapomorphien (M. 28 – 42) wurden bereits in den vorhergehenden Kapiteln besprochen. Die Tiere haben wie die Oniscidea Coxalplatten und, mit Ausnahme der Anthuridea, gebogene vordere Filterrinnen. Die Uropoden sind ursprünglich mit dem Pleotelson zu einem Schwanzfächer angeordnet, der bei den Valvifera nicht mehr nachweisbar ist, da die Uropoden ventrad verlagert sind. Bei den Anthuridea ist der Exopodit der Uropoden auf die Dorsalseite des Sympoditen gerückt, eine Anpassung an die grabende oder interstitielle Lebensweise dieser Tiere (s. Wägele 1981a). Diese Unterordnungen haben zumindest bei ihren ursprünglichen Formen eine besondere Affinität zu Weichböden. Innerhalb der Valvifera sind es die Chaetiliiden, die in Weichböden graben; die Anthuridea haben in Anpassung an das Laufen in Wurmgängen und Spalträumen einen wurmförmigen Körper; die urtümlichen Sphaeromatidea sind scheibenförmig und liegen flach auf dem Sediment, während die urtümlichen Cymothoida (Phoratopodidae, "Cirolanidae") sich im Sediment eingraben. Trotz dieser bodengebundenen Biologie können die Tiere gut schwimmen, um Nahrung, Geschlechtspartner oder neue Standorte zu suchen. Besonders ausgeprägt ist dieses Verhalten bei den Cymothoida. Sekundär sind Bewohner des Phytals und der Hartböden entstanden, vor allem bei den Valvifera (Idoteidae) und Sphaeromatidea (Limnoriidae, Sphaeromatidae). Bei den Cymothoida sind bereits die Stammformen carnivor, mit Präadaptationen, die die Evolution von Parasiten begünstigten (Gnathiidae, Cymothoidae, Bopyridae). Auch die Anthuridea haben carnivore Stammformen und damit Anpassungen der Mundwerkzeuge, die an die der Cymothoida erinnern. Die Mandibel der Anthuridea hat wie die der Cymothoida eine pars molaris ohne Mahlfläche, die Borstenreihe ist durch eine gesägte Lamelle (lamina

dentata) ersetzt, die an den dornentragenden Lobus der "Cirolanidae" erinnert. Die Phoratopodidae beweisen jedoch, daß zur Grundausrüstung der Mandibel der Cymothoidea noch eine lacinia mobilis und ein Borstenbüschel am Borstenlobus proximal der lacinia gehören, Reduktionen dieser Teile können keine Synapomorphie der Anthuridea und Cymothoidea sein. Die Anthuridea könnten der Mandibelform nach innerhalb der Cymothoidea von Formen abstammen, die den "Cirolanidae" ähnlich sind. Eine entsprechende Mandibel gibt es aber auch innerhalb der Sphaeromatidea bei den Keuphyliidae, diese Form kann also mehrfach konvergent entstehen. Für die analoge Entwicklung ähnlicher Mundwerkzeuge spricht auch der sehr verschiedene Magenbau: Bei den "Cirolanidae" und "Aegidae" sind die vorderen Filterrinnen quer zur Längsachse angeordnet, bei den Anthuridea verlaufen die vorderen Filterrinnen zueinander parallel.

Der schmale Magen der Anthuridea (s. Wägele 1981a) ist im Vergleich zu dem der übrigen Isopoda sehr einfach aufgebaut. Es fehlen am Mageneingang Dornen, die bei anderen Isopoden den Nahrungstransport erleichtern. Die superolateralia, der Vorraum zum hinteren Filterapparat, lateralia, laterale Sklerite und caudale Lamellen fehlen, der dorsale Magenraum ist sehr schmal. Diese Reduktionen sind eine Folge der besonderen Ernährungsweise: Die Anthuridea nehmen überwiegend flüssige Nahrung auf, der Magen dient als Filtersaugpumpe und hat weder Speicher- noch Zerkleinerungsfunktionen. Da die Anthuridea keine Coxae mehr besitzen, die Coxalplatten in Form lateraler, mit den Pleurae (?) verwachsener Sklerite sichtbar sind, wird diese Unterordnung zu den höher entwickelten Isopoda gestellt, obwohl der Magen gerade vordere Filterrinnen hat. Diese Filterrinnen lassen sich von den gebogenen Formen ableiten (s. Abb. 26), wenn man annimmt, daß der laterad gerichtete caudale Abschnitt sekundär reduziert wurde, möglicherweise eine Folge der schmalen, langgestreckten Magenform.

14. Das Grundmuster der Isopoda

Nachdem kein Zweifel an der basalen Stellung der Phreatoicidea und Asellota besteht und die auffälligen Autapomorphien dieser und der übrigen Unterordnungen bekannt sind, ist es möglich, das Grundmuster der Isopoda zu rekonstruieren, auch wenn die Phylogenese nicht vollständig bekannt ist. Zur Eidonomie eines hypothetischen Ahnen aller Isopoda gehören folgende Merkmale:

Cephalon ohne Carapax, mit erstem Thorakomer (Maxillipedensegment) verwachsen; anterolaterale Tergitränder des Maxillipedensegments nicht verwachsen. **Körper** mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Sechstes Pleomer immer (auch bei den Anthuridea) mit dem Pleotelson verwachsen. **Erste Antenne** kleiner als zweite Antenne, mit drei Grundgliedern, zahlreichen Geißelgliedern und einer sehr kurzen Nebengeißel; erstes Glied der Hauptgeißel ringförmig, mit wenigen Skolopidialborsten (=Sockelborsten mit distalen Fiedern); übrige Geißelglieder mit Aesthetasken und einfachen Borsten, letztes Geißelglied ursprünglich ohne Aesthetasken, mit einfachen Borsten und einer Skolopidialborste (s. Wägele 1983a). **Zweite Antenne** mit 5 gut ausgebildeten Grundgliedern, funktionell den Antennenschaft bildend; basal ist ein weiteres, sehr kurzes Grundglied vorhanden (s. Schmalfuss 1974)1). Das letzte Grundglied der zweiten Antenne hat apikal neben einfachen Borsten mehrere Skolopidialborsten. Am dritten Grundglied (dem zweiten deutlich erkennbaren Glied), der dem Basipoditen entspricht, ist ein rudimentärer, eingliedriger Exopodit vorhanden. Die Antennengeißel ist lang und vielgliedrig. Die **Mandibeln** sind zwischen Labrum und Hypopharynx eingebettet, der Palpus ist dreigliedrig. Der Endit besteht aus einer gekerbten pars incisiva, einer beidseitig vorhandenen lacinia mobilis, einem Borstenbüschel (keine Borstenreihe!) proximad der lacinia, und einer kräftigen, zylindrischen pars molaris mit breiter Mahlfläche. **Erste Maxille** mit zwei langgestreckten Enditen, medialer Endit kürzer als lateraler Endit und mit wenigen (3-4?) Borsten, lateraler Endit mit ca. 10 apikalen, kräftigen, spitzen Dornen und mit wenigen subapikalen, gefiederten Borsten. **Zweite Maxille** mit 3 Enditen, die auf einem

1) Das erste Grundglied wird meist übersehen und geht bei der Präparation verloren, ist z.T. auf schmale Sklerite reduziert, weshalb in den Diagnosen allgemein nur 5 Grundglieder der zweiten Antenne erwähnt werden.

gemeinsamem Stammglied leicht beweglich eingelenkt sind, mit distalen Reihen einfacher und gesägter Borsten, medial am Stamm mit einer Reihe einfacher Borsten und einer Reihe langer Fiederborsten (Maxillenfilter). **Maxilliped** mit fünfgliedrigem Palpus, der etwas länger als der Basipodit ist und aus breiten, flachen Gliedern besteht. Basipodit distal mit flachem Enditen, der das zweite Palpusglied überragt, Endit mit Kupplungborsten versehen. Epipodit des Maxillipeden etwa so groß wie der Basipodit, abgeflacht, ventrolateral die Insertion der Maxillen verdeckend. Epipodit und Basipodit je auf einem Coxalskleriten inserierend. Alle **Pereopoden** ohne Exopoditen und ohne Epipoditen, jedoch beim Weibchen zusammen mit den Maxillipeden Oostegite tragend. Erstes Pereopodenpaar propodosubchelat, Dactylus etwa so lang wie Propodus, distal mit 2 kurzen Klauen; Merus und Carpus kurz. Pereopoden 2 bis 7 als Laufbeine ausgebildet, Merus und Carpus länger als am ersten Pereopodenpaar, Propodus lang zylindrisch. **Pleopoden** alle gleichartig, relativ ungeschützt unter den Pleomeren liegend, Sympodite lateral durch Pleonepimere in Seitenansicht verdeckt; Pleopodenrami länger als breit, blattförmig abgeflacht, mit marginalen Fiederborsten, Endopodit eingliedrig, Exopodit mit 2 gegeneinander beweglichen Gliedern. Pleopoden zum Schwimmen eingesetzt, Endopodit mit für die Osmoregulation spezialisiertem Epithel, Exopodit vor allem für die Respiration adaptiert, mit dünner Hypodermis. Endopodit des zweiten Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. **Pleotelson** und **Uropoden** zusammen einen Schwanzfächer bildend, Uropodensympodt kurz, Uropodenrami etwa gleich groß, blattförmig abgeflacht, eingliedrig. Pleotelson ventral nicht zur Aufnahme der Pleopoden konkav gebogen. Eine Besonderheit der Isopoda ist auch die "doppelte Häutung", d.h. die getrennte Häutung von Vorder- und Hinterkörper.

Brusca (1984) faßt zusammen, welche Morphologie bisher einem Grundplan-Vertreter der Isopoda zugeschrieben wurde. Die meisten Angaben decken sich mit der oben beschriebenen Rekonstruktion, nicht richtig sind jedoch die folgenden Aussagen (Brusca 1984:102): "...pereopodal coxae forming marginal plates on pereonites;...mandible with a multiarticulate palp;...uropods biramous (probably attached terminally or subterminally to telson or pleotelson);...pleon of 6 free somites...". Coxalplatten gibt es nur bei den höher entwickelten Isopoden; der Mandibelpalpus hat im plesiomorphen Zustand exakt 3 Glieder; die Uropoden inserieren nicht terminal, sondern lateral, da der Telsonabschnitt des Pleotelsons ursprünglich nicht reduziert ist; das sechste Pleomer ist immer mit dem Pleotelson verwachsen.

Schram (1974) hielt bereits die Phreatoicoidea für die urtümlichsten Isopoden und damit das Fehlen von Coxalplatten für eine Plesiomorphie der Isopoda. Schram spricht jedoch auch von styliformen, subterminal inserierenden Uropoden, Autapomorphien der Phreatoicoidea fälschlicherweise auf den hypothetischen Grundplan-Vertreter der Isopoda übertragend. Für Hessler et al. (1979) sind die "Flabellifera" die urtümlichsten Asseln; dieser Anschauung entstammen die von Brusca (1984) aufgezählten Coxalplatten. Kussakin (1973) hielt ebenfalls die Flabellifera für sehr urtümlich, da sie einen Schwanzfächer haben und Dahl (1954) zeigen konnte, daß die Uropoden beim Embryo der Phreatoicoidea zunächst als Teile eines Schwanzfächers vorhanden sind und erst sekundär griffelförmig werden. Eine Merkmalskombination, wie sie in der vorliegenden Arbeit für den Grundplan-Vertreter rekonstruiert wurde, existierte in der Fachliteratur bisher nicht.

Die **anatomischen Details** des Bauplans der Isopoda sind wenig untersucht. Zum Grundmuster gehören u.a. exkretorisch tätige Maxillennephridien und reduzierte Antennennephridien, ein Magen mit einer Struktur wie sie bei den Phreatoicoidea und Asellota vorkommt, d.h. mit geraden, parallelen vorderen Filterrinnen, nur einem Paar innerer Filterrinnen, ohne "dorsaler Hakenplatte", mit caudalen Magenlamellen (dem "pylorikalen Trichter": s. Siewing 1957), die etwa so lang wie der übrige Magen sein können. Entodermale Darmanteile bis auf den Vorraum der Mitteldarmdrüsen und die maximal 4 Paar Mitteldarmdrüsen selbst reduziert; Enddarm aus einem vorderen, speicherndem Teil, dem Sphinkter und dem Rektum bestehend. Existenz von Dorsalcoeca (bei Phreatoicoidea) nicht gesichert. Anus ventral an der Basis des Pleotelsons. Männliche Gonade paarig, bestehend aus 3 Paar (oder mehr?) Vesikeln und einem ausleitendem Gang, dessen mittlerer Abschnitt als Spermienreservoir dient. Spermien mit unbeweglichem Schwanz. Männliche Genitalpapillen auf den Coxae der siebten Pereopoden mündend. Weibliche Gonade paarig, je aus einem Ovar und dem Ovidukt bestehend, das in der Nähe der Coxa des fünften Pereopoden nach außen mündet. Gonadenanlage ursprünglich zwitterig, Geschlechtsbestimmung genotypisch, evtl. homo-heterozygotisch mit heterozygoten Weibchen (s. Becker-Carus 1967), Morphogenese u.a. von der androgenen Drüse kontrolliert. Ostienherz im Pleon gelegen, durch Pericardialseptum von der Leibeshöhle getrennt. Zentrales Nervensystem mit Belloncis Organ, Sinusdrüse, Y-Organ, Medianaugen im Protocerebrum (s. Chaigneau 1977, Martin 1976, Martin et al. 1983).

15. Klassifikation der Isopoda

Als Konsequenz der in vorhergehenden Kapiteln formulierten Hypothesen muß versucht werden, im System der Isopoda nach bestem Wissen nur monophyletische Taxa zu erhalten. Die nicht immer vollständige Dichotomie der Dendrogramme hat keine Folgen, da sich nicht alle Informationen mangels geeigneter Kategorien in eine Klassifikation umsetzen lassen. Bei den Oniscidea werden die traditionellen Sektionen beibehalten, die Überfamilien jedoch nicht mehr eingeteilt, da sie nicht alle monophyletisch sind. Die Kategorie 'Überfamilie' kann erst wieder genutzt werden, wenn die Verwandtschaft der Familien besser bekannt ist. Taxa fraglicher Zusammensetzung, Stellung oder fraglichen Ranges sind mit einem Fragezeichen gekennzeichnet.

Ordo: Isopoda Latreille, 1817

Subordo: Phreatoicidea Stebbing, 1893

Familia: Amphisopidae Nicholls, 1943

Familia: Nicholliidae Tiwari, 1955

Familia: Phreatoicidae Chilton, 1891 Subordo: Calabozoida Van Lieshout, 1983

Familia: Calabozoidae Van Lieshout, 1983

Subordo: Asellota Latreille, 1802

Superfamilia: Aselloidea Latreille, 1802

Familia: Asellidae Latreille, 1802

Familia: Atlantasellidae Sket, 1979

Familia: Microcerberidae Karaman, 1933

Familia: Stenasellidae Dudich, 1924

Superfamilia: Gnathostenetroidoidea Kussakin, 1967

Familia: Gnathostenetroididae Kussakin, 1967

Superfamilia: Janiroidea Sars, 1897

Familia: Abyssianiridae Menzies, 1956

Familia: Acanthaspididae Menzies, 1962

Familia: Dendrotionidae Vanhöffen, 1914

Familia: Desmosomatidae Sars, 1897

Familia: Echinothambematidae Menzies, 1956

Familia: Haplomunnidae Wilson, 1976

Familia: Haploniscidae Hansen, 1916

Familia: Ischnomesidae Hansen, 1916

Familia: Janirellidae Menzies, 1956

Familia: "Janiridae" Sars, 1897 (?)

Familia: Joeropsididae Nordenstam, 1933 (?)

Familia: Katianiridae Svavarsson (im Druck)

Familia: Macrostylidae Hansen, 1916

Familia: Mesosignidae Schultz, 1969 (?)

Familia: Microparasellidae Karaman, 1933

Familia: Mictosomatidae Wolff, 1965 (?)

Familia: Munnidae Sars, 1897

Familia: Munnopsidae Sars, 1897

Subfamilia: Acanthocopinae Wolff, 1962

Subfamilia: Bathyospurinae Wolff, 1962

Subfamilia: Eurycopinae Hansen, 1916

Subfamilia: Ilyarachninae Hansen, 1916

Subfamilia: Lipomerinae Tattersall, 1905

Subfamilia: Munnopsinae Sars, 1897

Subfamilia: Syneurycopinae Wolff, 1962

- Familia: Nannoniscidae Hansen, 1916
 Familia: Paramunnidae Vanhöffen, 1914
 Familia: Pleurocopidae Fresi & Schiecke, 1972
 Familia: Thambematidae Stebbing, 1913
 Superfamilia: Protojaniroidea Wägele, 1983
 Familia: Protojaniridae Wägele, 1983
 Superfamilia: Pseudojaniroidea Wilson, 1987
 Familia: Pseudojaniridae Wilson, 1986
 Superfamilia: Stenetroidea Hansen, 1905
 Familia: Stenetriidae Hansen, 1905
 Subordo: Oniscidea Latreille, 1802
 Sectio: Diplochaeta Vandel, 1957
 Familia: Ligiidae Leach, 1814
 Familia: Mesoniscidae Verhoeff, 1908
 Familia: Tylidae Milne-Edwards, 1840
 Sectio: Synochaeta Legrand, 1946
 Familia: Buddelundiellidae Verhoeff, 1930
 Familia: "Trichoniscidae" Sars, 1898 (?)
 Familia: Schoebliidae Verhoeff, 1938
 Familia: Styloniscidae Vandel, 1952
 Sectio: Crinochaeta Legrand, 1946
 Familia: Actaeciidae Vandel, 1952
 Familia: Armadillidae Brandt & Ratzeburg, 1831
 Familia: Armadillidiidae Brandt, 1833
 Familia: Atlantidiidae Arcangeli, 1954
 Familia: Balloniscidae Vandel, 1963
 Familia: Bathytropidae Vandel, 1952
 Familia: Berytoniscidae Vandel, 1955
 Familia: Cylisticidae Verhoeff, 1949
 Familia: Eubelidae Budde-Lund, 1897 (?)
 Familia: Halophilosciidae Verhoeff, 1908
 Familia: Hekelidae Ferrara, 1977
 Familia: Irmaosidae Ferrara & Taiti, 1984
 Familia: Olibrinidae Budde-Lund, 1913
 Familia: Oniscidae Latreille, 1802
 Familia: Periscyphisidae Verhoeff, 1942
 Familia: Philosciidae Vandel, 1952 (?)
 Familia: Platyarthridae Verhoeff, 1949
 Familia: Porcellionidae Brandt & Ratzeburg, 1831
 Familia: Pseudarmadillidae Vandel, 1973
 Familia: Pudeoniscidae Lemos de Castro, 1973
 Familia: Rhyscotidae Budde-Lund, 1904
 Familia: Scleropactidae Verhoeff, 1938
 Familia: Scyphacidae Dana, 1852
 Familia: Spelaeoniscidae Vandel, 1948
 Familia: Stenoniscidae Budde-Lund, 1904
 Familia: Tendosphaeridae Verhoeff, 1930
 Familia: Trachelipidae Strouhal, 1953
 Subordo: Valvifera Sars, 1882
 Familia: Amesopodidae Stebbing, 1905 (?)

- Familia: Arcturidae White, 1850
 - Subfamilia: Arcturinae White, 1850
 - Subfamilia: Holidoteinae subfam. nov.
 - Subfamilia: Pseudidotheinae Ohlin, 1901
 - Subfamilia: Xenarcturinae Sheppard, 1957
- Familia: Chaetiliidae Dana, 1853
- Familia: Holognathidae Thomson, 1904
- Familia: Idoteidae Samouelle, 1819
- Subordo: Anthuridea Leach, 1814
 - Familia: Anthuridae Leach, 1814
 - Familia: Hyssuridae Wägele, 1981
 - Familia: Paranthuridae Menzies & Glynn, 1968
- Subordo: Sphaeromatidea (nov.)
 - Familia: Bathynataliidae Kensley, 1978
 - Familia: Keuphyliidae Bruce, 1980
 - Familia: Limnoriidae White, 1850
 - Familia: Lynseiidae Poore, 1987
 - Familia: Plakarthriidae Richardson, 1904
 - Familia: Serolidae Dana, 1853
 - Familia: Sphaeromatidae Latreille, 1825
- Subordo: Cymothoida Leach, 1814
 - Familia: "Aegidae" Leach, 1815 (?)
 - Familia: Anuropidae Stebbing, 1893
 - Familia: Bopyridae Rafinesque, 1815
 - Subfamilia: Asconiscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Bopyrinae Rafinesque, 1815
 - Subfamilia: Cabiropsinae Giard & Bonnier, 1887
 - Subfamilia: Crinoniscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Cyproniscinae Giard & Bonnier, 1887
 - Subfamilia: Dajinae Sars, 1882
 - Subfamilia: Entoniscinae Kossmann, 1882
 - Subfamilia: Hemioniscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Liriopsinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Podasconinae Giard & Bonnier, 1893
 - Familia: "Cirolanidae" Dana, 1853
 - Familia: Corallanidae Hansen, 1890
 - Familia: Cymothoidae Leach, 1814 (?)
 - Familia: Gnathiidae leach, 1814
 - Familia: Phoratopodidae Hale, 1925
 - Familia: Protognathiidae Wägele & Brandt, 1988
 - Familia: Tridentellidae Bruce, 1984

16. Zusammenfassung

Die Evolution der Isopoda wird unter Berücksichtigung der Lebensweisen, der Morphologie und einiger anatomischer Merkmale untersucht. Die Morphologie des Magens wird von Arten der Phreatoicidea, Asellota, Oniscidea, Sphaeromatidae, Serolidae, Limnoriidae, Chaetiliidae, Idoteidae, Arcturidae, "Cirolanidae" und "Aegidae" beschrieben, wobei durch die Ernährungsweisen bedingte analoge Anpassungen gut von Apomorphien, die für die Rekonstruktion der Phylogenese bedeutsam sind, unterschieden werden können.

Die urtümlichste Magenform haben die Asellota und Phreatoicoidea. Der Magen der übrigen Isopoda, mit Ausnahme des spezialisierten Magens der Anthuridea, hat gebogene vordere Filterrinnen. Der Magen der Bopyridae wurde nicht untersucht.

Die Phreatoicoidea sind die urtümlichsten Isopoden, obwohl ihr sekundär erworbener, amphipodenähnlicher Habitus von dem der anderen Unterordnungen abweicht. Die Phreatoicoidea haben noch ein relativ langes, dorsal und z.T. lateral mit dem Cephalon verwachsenes Maxillipedensegment, und Filterborsten an der zweiten Maxille, welche anderen Isopoden fehlen. Rezente Phreatoicoidea haben eine Reliktverbreitung im Süßwasser von Gondwanaschollen.

Die im südamerikanischen Grundwasser lebenden Calabozoida sind die Schwestergruppe der Asellota. Innerhalb der Asellota sind die Aselloidea eine separate Gruppe, die sich im Süßwasser entwickelte und zu der die verzweigten, hypogäisch lebenden Atlantasellidae und Microcerberidae gehören. Eine zweite Entwicklungslinie der Asellota führt zu den Janiroidea, dem einzigen Taxon der Asellota, das im Meer eine vielseitige Radiation erfahren hat und die häufigsten Tiefseeisopoden stellt. Zusammensetzung und Verwandtschaft der Familien der Janiroidea werden diskutiert. Die urtümlichsten Familien leben überwiegend in marinen Litoralgebieten, von wo aus mehrfach konvergent die Tiefsee erobert wurde.

Die Landasseln gehören zu jenen Isopoden, die keine freien Coxae, sondern breite Coxalplatten und einen abgeleiteten Magenbau mit bogenförmigen vorderen Filterrinnen besitzen. Der Magen der Oniscidea ist jedoch in anderen Merkmalen im Vergleich mit den Anthuridea, Cymothoidea, Sphaeromatidea und Valvifera plesiomorph. Die urtümlichsten Oniscidea sind die Ligiidae, obwohl diese amphibischen Tiere lange, styliforme Uropoden haben. Nah verwandt mit den Ligiidae sind die Mesoniscidae und Tylidae. Die Tylidae sind innerhalb der Oniscidea kein von den übrigen Familien separates Taxon, auch stammen sie nicht von den Valvifera ab. Die Oniscidea sind eine monophyletische Gruppe mit zahlreichen Autapomorphien. Die urtümlicheren Landasseln leben entweder amphibisch oder sind sehr feuchtigkeitsbedürftig. Mit der Entwicklung von lungenähnlichen Luftatmungsorganen an den Exopoditen der Pleopoden entstehen auch xerophile Arten. Die Exopodite der Pleopoden sind nicht nur bei den Oniscidea, sondern auch bei marinen Isopoden für die Atmung spezialisiert, die Evolution der Oniscidenlungen erfolgt allmählich aus bereits bei marinen Arten vorhandenen Anlagen.

Die Valvifera werden in 5 Familien eingeteilt, von denen die urtümlichste die Familie Holognathidae ist, da hier noch ein Mandibelpalpus vorhanden ist. Die Idoteidae und Arcturidae haben einen letzten gemeinsamen Vorfahren, innerhalb der Familie Arcturidae fand die Evolution zu passiv filtrierenden Formen statt. Zu den Arcturidae zählen nicht nur die spezialisierten Filtrierer, sondern auch die urtümlicheren Gattungen, die wahrscheinlich nur detritivor sind und mit den zweiten Antennen nach Art der Corophiiden Nahrung vom Untergrund schaben. Innerhalb der Arcturidae werden 4 Unterfamilien unterschieden, darunter als neues Taxon die Holidoteinae.

In das bereits bekannte Dendrogramm der Anthuridea wurden die in den vergangenen Jahren neu errichteten Gattungen eingefügt.

Die Unterordnung Flabellifera wird aufgelöst, die Familien auf die neu definierten Cymothoidea und die neue Unterordnung Sphaeromatidea verteilt.

Die urtümlichsten Sphaeromatidea sind die Keuphyliidae, obwohl die Mundwerkzeuge dieser Familie spezialisiert sind. Der Körper ist in Anpassung an das Leben auf Weichböden scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht. Es wird nachgewiesen, daß diese Körperform, die auch von den Plakarthriidae, Serolidae und Bathynataliidae bekannt ist, innerhalb der Sphaeromatidea eine Plesiomorphie ist. Serolidae, Bathynataliidae und Sphaeromatidae haben sexualdimorphe zweite Pereopoden und vergrößerte Pleopoden 4 und 5. Die Holzbohrasseln (Limnoriidae) sind wahrscheinlich zusammen mit den Lynseiidae das Adelphotaxon der Keuphyliidae, sie haben wie die meisten Sphaeromatidae den abgeflachten Körperbau sekundär verloren.

Es wird erläutert, warum die ehemaligen Unterordnungen Gnathiidea und Epicaridea als Familien Gnathiidae und Bopyridae in die Unterordnung Cymothoidea inkorporiert werden. Die Protognathiidae vermitteln morphologisch zwischen den "Cirolanidae" und den Gnathiidae. Die an Krebsen parasitierenden Bopyridae sind aus Fischparasiten hervorgegangen und teilen zahlreiche Synapomorphien mit den Cymothoidea, darunter den protandrischen Hermaphroditismus und die Verzweigung der männlichen Stadien.

Innerhalb der Cymothoidea entstehen aus Räubern und Aasfressern, die Fische als Nahrung bevorzugen, zweimal konvergent sehr spezialisierte Fischparasiten, die Gnathiidae und Cymothoidae. Die urtümlichsten Cymothoidea sind die Phoratopodidae, deren Mandibelendit noch eine lacinia mobilis und ein Borstenbüschel besitzt. Die apomorphen Pereopoden der Phoratopodidae sind sekundär an das Graben in Sandböden angepaßt.

Innerhalb der Bopyridae gibt es zwei Entwicklungslinien, von denen eine auf Decapoden spezialisierte Formen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung enthält und die auch Entoparasiten (Entoniscinae) hervorbrachte, während zu der anderen Linie kleine, neotene Parasiten von Peracariden und Cirripediern gehören, deren drittes Larvenstadium das geschlechtsreife Männchen ist. Die Dajinae stehen an der Basis dieser zweiten Linie.

Als Schlußfolgerung wird ein hypothetischer Grundplan-Vertreter rekonstruiert und eine neue Klassifikation der Isopoda vorgestellt.

Summary

The evolution of the Isopoda is studied taking into account our present knowledge of biology, morphology and anatomy of these crustaceans. The morphology of the stomach is described in species of the suborders or families Phreatoicoidea, Asellota, Oniscidea, Sphaeromatidae, Serolidae, Limnoriidae, Chaetiliidae, Idoteidae, Arcturidae, Cirolanidae and Aegidae. Special adaptations to the feeding strategies can be distinguished from apomorphic features, which are characteristic for some higher taxa and which can be used to reconstruct the phylogeny.

The most primitive stomach morphology is found in the Asellota and Phreatoicoidea. The stomach of the remaining isopods has curved (and not straight) anterior filter channels, with the exception of the Anthuridea. Bopyrids were not studied.

The Phreatoicoidea are the isopods with the most primitive morphology, though their amphipod-like habitus is a unique adaptation not found elsewhere in the order. Phreatoicids still possess a relatively long maxillipedal segment with free lateral borders; the segment is fused with the cephalothorax dorsally and dorsolaterally. The second maxilla has medially on the basipodite a row of filter setae, i.e. the peracarid maxillary filter, which is reduced in the other Isopoda. Extant phreatoicids have a relict distribution in freshwater habitats of Gondwana fragments.

The Calabozoida, a hypogean suborder only known from South America, is the sister group of the Asellota. Within the Asellota the Aselloidea are a separate group which evolved in fresh water and gave rise to the dwarfish hypogean families Atlantasellidae and Microcerberidae. A second line of the Asellota leads to the Janiroidea, the only taxon of the suborder that shows a multifaceted radiation in marine habitats and to which the most frequent deep-sea isopods belong. Composition and relationship of janiroid families are discussed. The more primitive families live predominantly in marine littoral areas, from where several groups independently of each other conquered the deep sea.

The wood-lice belong to those isopods which have coxal plates instead of free coxae and a derived stomach morphology with curved anterior filter channels. In other features the stomach of the Oniscidea is less specialized than in the Anthuridea, Cymothoidea, Sphaeromatidea or Valvifera. The most primitive Oniscidea are the Ligiidae, though these amphibic animals are equipped with specialized, elongated uropods. Closely related are the Mesoniscidae and the Tylidae. The latter are not a taxon separated from the other terrestrial isopods and they have no synapomorphies in common with the Valvifera. The Oniscidea are a well defined monophylum with a large number of synapomorphies. The less specialized groups are either amphibic or need a high humidity of the air. With the evolution of the lung-like respiratory organs in the exopods of the pleopods the loss of water is reduced and even xerophilic species could evolve. The ultrastructure reveals that the pleopodal exopods are adapted for respiration not only in the oniscids, but also in marine species. The evolution of the oniscid lungs took place on the basis of structures which were already present in their marine ancestors.

The Valvifera are divided into 5 families. The most primitive is the family Holognathiidae, where a mandibular palp is still present. The Idoteidae and Arcturidae possibly have a common ancestor; within the Arcturidae stepwise evolution of passive filter-feeders can be reconstructed. The more primitive genera of the Arcturidae are probably omnivorous and detritivorous and able to collect food from the ground with the help of the second antennae in the same way as corophiid amphipods. Four subfamilies are recognized within the Arcturidae, the Holidoteinae being a new taxon.

The already known dendrograms of the suborder Anthuridea were revised and completed, the recently described new genera were added to the scheme.

The suborder Flabellifera is an artificial group, the families are now found in the suborders Cymothoidea and Sphaeromatidea (new suborder). Diagnoses for these as well as all the other suborders are presented.

The most primitive Sphaeromatidea are the Keuphyliidae, though the mouthparts are specialized; *Keuphylia* can be derived from the line leading to the wood-boring Limnoriidae. In adaptation to life on soft bottoms the body is disc-shaped and dorsoventrally flattened. It is shown that this morphology is a plesiomorphy within the Sphaeromatidea, the same type of body is found in the Plakarthriidae, Serolidae and Bathynataliidae. Serolidae, Bathynataliidae and Sphaeromatidae have sexually dimorphic second pereopods and enlarged respiratory pleopods 4 and 5. The wood-boring isopods (Limnoriidae) and the Lynseidae are together the sister-group of the Keuphyliidae. They lost the flattened body shape which still is present in the Keuphyliidae.

Within the Bopyridae two lines can be distinguished, of which one contains those animals that are parasites of decapods and have a phenotypical sex determination. The endoparasitic Entoniscinae also belong to this line, while in the second line smaller, neotenic parasites of peracarid and cirriped crustaceans evolved, with a third larval stage that has mature male gonads. The Dajinae are derived from the base of this second line.

Finally a hypothetical groundplan is reconstructed for the Isopoda and the new classification is presented.

17. Liste der Abkürzungen (vgl. auch Legenden zu den Abbildungen)

A 1, 2: Antenne 1, 2	Frv: vordere Filterrinne
adA: anterodorsales Apodem	GÖ: Geschlechtsöffnung
AImp: Apodem des Imp	Hy: Hypopharynx
An: Anus	Ila: inferolaterale anterior
ASkIlp: Apodem des Skleriten des Ilp	Ilp: inferolaterale posterior
ASkImp: Apodem des Skleriten des Imp	IlpM: Medialrand des Ilp
avA: anteroventrales Apodem	IlpO: oberer (dorsaler) Rand des Ilp
BM: Basalmembran	IlpU: unterer (ventraler) Rand des Ilp
Csa: clatri setarum anteriores	IlpZ: caudaler Zipfel des Ilp
Csp: clatri setarum posteriores	Ima: inferomedianum anterior
Cu: Kutikula	Imp: inferomedianum posterior
Cx: Coxa	ImpU: unterer (ventraler) Rand des Imp
En: Endit	ImpZ: caudaler Zipfel des Imp
EN: Endopodit	InsPlp: Insertion der Pleopoden
eP: elastische Polster	L: laterale
Ep: Epipodit	Ladp: lamina dorsalis posterior
EX: Exopodit	Ld: lamella dorsalis
FaV: Vorraum des Filterapparats	Lv: lamella ventralis
FB: Filterborsten	Lvl: ventraler Lobus am Laterale
Fra: äußere Filterrinne	Ma: Magen
Fri: innere Filterrinne	Md: Mandibel
FriA: Ausgang der inneren Filterrinne	Mdd: Mitteldarmdrüse

MdP: Mandibelpalpus	Sb: Samenblase
MSk: Magensklerit	Sd: Speicheldrüse
Mt: Mikrotubuli	Sl : superolaterale
Mx 1, 2 : Maxille 1, 2	Sph : Sphinkter
Mxp: Maxilliped	SpMa: Speichermagen (Enddarm)
MxpS: Maxillipedensegment	Sk: Sklerit (auch in Kombination mit anderen Abkürzungen)
Ne: Nerv	Te: Testes
NS: Strickleiternnervensystem	Ug: Unterschlundganglion
Oe: Oesophagus	Urp: Uropod
Ov: Ovar	VdOe: valvula dorsalis oesophagi
P 1-7 : Pereopod 1-7	VlOe: valvula lateralis oesophagi
Plp 1-5 : Pleopoden 1-5	VMdd : Vorraum der Mitteldarmdrüsen
Plt: Pleotelson	Vpv: valvula posteroventralis
Prm, Pm : Pereomer	

18. Literaturverzeichnis

- Agrawal, V.P. (1964): Functional morphology of the stomach of *Corophium volutator* Pallas.-J. Linn. Soc. (Zool.) **45**:47-52.
- (1965): The digestive system of some British amphipods.III. The alimentary canal.-Proc. nat. Acad. Sci. India **34B**:429-458.
- Argano, R. (1979): Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane.5. Isopodi.- C.N.D.R. Stamperi Valdona, Verona:1-63
- Altes, J. (1981): Les Liriopsides.-Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord **69**:3-35.
- Amar, R. & Roman, M.L. (1973): Invertebrés marines des VIIème et XVème Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie. 14. Tanaidacés et Isopodes.-Tethys **5**(4):561-599.
- Ammon, L. von (1882): Ein Beitrag zur Kenntnis der vorweltlichen Asseln.-Sitzungsber.-Math.-phys. Kl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München **12**:507-550.
- Anderson, G. & Dale, W.E. (1981): *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda,Epicaridea): morphology and development of larvae in culture.-Crustaceana **41**:143-161.
- Arcangeli, A. (1934): Il genere *Jaera* Leach nel mediterraneo e la convivenza occasionale di *Jaera hopeana* Costa con *Sphaeroma serratum* (Fabr.).-Boll. Mus. Zool. Torino **44**(3):273-292.
- (1942): Ermafroditismo ed intersessualità in crostacei isopodi terrestri.-Bull. Mus. Zool. comp. Torino **49**:139-149.
- Atkins, D. (1933): *Pinnotherion vermiforme* Giard and Bonnier, an entoniscid infecting *Pinnotheres pisum*.-Proc. Zool. Soc. London **1933**(2):319-363.
- Attardo, C. (1955): Contribuzioni al problema dell'iperparassitismo: Annotazioni sulla biologia, la determinazione del sesso, l'involuzione di *Cabirops marsupialis* (Caroli) iperparassita di *Hippolyte viridis*. - Riv.-Biol. **47**(2):109-138.
- Babula, A. & Bielawski, J. (1981): Ultramorphological study of gill epithelium in *Mesidotea entomon* (Isopoda, Crustacea).-Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznan (D) Sci. Biol. **21**:51-58.
- Balesdent, M.L. (1964): Recherches sur la sexualité et le determinisme des caractères sexuels externes d'*Asellus aquaticus*.-Bull. Acad. Soc. lorr. Sc. Nancy **5**:1-23.
- Barham, E.G. & Pickwell, G.V. (1969): The giant isopod, *Anuropus*: A scyphozoan symbiont.-Deep-Sea Res. **16**:525-529.
- Barnard, K.H. (1914): Contribution to the crustacean fauna of South Africa. 3.- Additions to the marine Isopoda, with notes on some previously incompletely known species.-Ann. S. Afr. Mus. **10**: 325a-442a.
- (1920): Contributions to the crustacean fauna of South Africa No. 6. Further additions to the list of marine Isopoda.-Ann. S. Afr. Mus. **17**:319-428.
- (1924): The digestive canal of isopod crustaceans.-Trans. R. Soc. S. Afr. **12**:27-36.
- (1925): A revision of the family Anthuridae (Crustacea, Isopoda) with remarks on certain morphological peculiarities.-J. Linn. Soc. **36**(241):109-160.
- (1927): A study of the freshwater isopodan and amphipodan Crustacea of South Africa.-Trans. R. Soc. S. Afr. **14**:139-215.
- (1936): Isopoda collected by R.I.M.S. Investigator.-Rec. Ind. Mus. **38**:147-191.
- Barrows, A.L. (1919): The occurrence of a rock-boring isopod along the shore of San Francisco Bay, California.-Univ. Calif. Publ. Zool. **19**:299-316.
- Bastida, R. & Torti, M.R. (1970): Crustáceos Isópodos:Serolidae.Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso.-Ann. Inst. Océanogr. **47**(9):61-105.

- Bate, C.S. & Westwood, J.O. (1861-1868): A history of the British sessile-eyed Crustacea: 1-495.
- Beck, J.T. (1980): Life history relationships between the bopyrid isopod, *Probopyrus pandalicola*, and one of its freshwater shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus*.-Am. Midl. Nat. 104:135-154.
- Becker, G. (1961): Holzbeschädigung durch *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda) an der französischen Mittelmeerküste.-Z. angew. Zool. 48:333-339.
- Becker, G. & Kampf, W.D. (1955): Die Holzbohrassel der Gattung *Limnoria* (Isopoda) und ihre Lebensweise, Entwicklung und Umweltabhängigkeit.-Z. angew. Zool. 42:477-517.
- Becker, G., Kampf, W.D. & Kohlmeier, J. (1957): Zur Ernährung der Holzbohrassel der Gattung *Limnoria*.-Naturwiss. 44:473-474.
- Benson, R.H. (1975): The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages.-Lethaia 8:69-83.
- Bird, P.M. (1981): The occurrence of *Cirolana borealis* (Isopoda) in the hearts of sharks from Atlantic coastal waters of Florida.-Fish. Bull. U.S. 79(2):376-383.
- Birkenmajer, K. (1985): Onset of Tertiary continental glaciation in the Antarctic Peninsula sector (West Antarctica).-Acta Geol. Pol. 35:1-32.
- Birstein, J.A. (1961): *Microthambema tenuis* n. gen. n. sp. (Isopoda, Asellota) and relations to some asellote isopods.-Crustaceana 2(2):132-141.
- (1962): *Paleophreatoicus sojanensis* gen. et sp. nov. and some problems of phylogeny and distribution of Isopoda [Russisch].-Paleontol. Zh. SSSR 3:65-80.
 - (1963): Deep sea isopod crustaceans of the northwestern Pacific Ocean [Russisch mit englischer Zusammenfassung].-Inst. Oceanol. USSR Akad. Nauk, Moskau: 1-214.
- Bocquet, C. (1967): Structures génétiques du sexe chez les Crustacés.-Ann. biol. 6:225-239.
- & Lejuez, R. (1967): Sur un nouveau sphérome appartenant à la faune endogée des sables de la région de Roscoff, *Sphaeroma teissieri*, n.sp..-C. R. Acad. Sci. 265:689-692.
- Bocquet-Védrine, J. (1974): Parenté phylogénétique des Isopodes Cryptonisciens rangés jusqu'ici dans les familles des Liriopsidae et des Crinoniscidae.-In: Arvy, L. (Hsg.), Recherches Biologiques Contemporaires.-Imp. Wagner, Nancy:73-78.
- (1979): La croissance tégumentaire et ses rapports avec la mue chez *Crinoniscus equitans* (Crustacé Isopode Cryptoniscien).-Arch. Zool. exp. gén. 120:45-63.
 - (1985): Redescription de la forme cryptoniscienne du Crustacé isopode *Crinoniscus equitans* Pérez.-Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (4)7A(4):819-837.
- Bocquet-Védrine, J. & Bocquet, C. (1972): La ceinture d'attache de la femelle juvénile de *Crinoniscus equitans* Pérez (Isopode Cryptoniscien) et son importance adaptative.-C. R. Acad. Sci. (D) 275:2235-2237.
- Bonnenfant, J. (1961): La glande androgène de deux Isopodes: *Paragnathia formica* et *Meinertia oestroides*.-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 252:1518-1520.
- Bonnier, J. (1900): Contribution à l'évolution des épicarides. Les Bopyriens.-Trav. Stat. Zool. Wimereux 8:1-476.
- Botosaneanu, L., Boutin, C. & Henry, J.P. (1985): Deux remarquables cirolanides stygobies nouveaux du Maroc et de Rhodes.-Stylogogia 1(2):186-207.
- , Bruce, N. & Notenboom, J. (1986): Isopoda: Cirolanidae.-In: Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi. E. J. Brill/ Dr. W. Backhuys, Leiden:412-422.
- Bourdon, R. (1964): Notes sur la biologie de *Dynamene bidentata* Adams (Isopoda, Sphaeromidae).-Bull. trimestr. Acad. Soc. Lorraines Sci. 4:155-162.
- (1968): Les Bopyridae des mers Européennes.-Mem. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A)50:77-424.
 - (1983): *Thermaloniscus cotylophorus* n. g., n. sp., premier Isopode Epicaride récolté dans une zone hydrothermale océanique.-Rev. Suisse Zool. 90:907-912.
- Boone, P.L. (1923): New marine tanaid and isopod Crustacea from California.-Proc. Biol. Soc. Washington 36:147-156.
- Bowman, T.E. (1960): Description and notes on the biology of *Lironeca puhi* n. sp. (Isopoda, Cymothoidae), parasitic of the Hawaiian moray eel, *Gymnothorax eurostus* (Abbott).-Crustaceana 1:84-91.
- (1971a): *Excicrolana kumari*, a new tubicolous isopod from Malaysia.-Crustaceana 20:70-76.
 - (1971b): *Palaega lamnae*, new species (Crustacea, Isopoda) from the upper cretaceous of Texas.-J. Paleont. 45:540-541.
 - (1977): *Ceratolana papuae*, a new genus and species of mangrove-boring cirolanid isopod from Papua New Guinea.-Proc. Biol. Soc. Wash. 90:819-825.
 - (1978): Restoration of the subgenus *Emphyllia* Koelbel for the parasitic isopod *Nerocila sundaica* Bleeker (Flabellifera, Cymothoidae).-Crustaceana 34:33-44.
 - (1981): *Thermosphaeroma milleri* and *T. smithi*, new sphaeromatid isopod crustaceans from hot springs in Chihuahua, Mexico, with a review of the genus.-J. Crust. Biol. 1:105-122.
 - (1985): *Thermosphaeroma cavicauda* and *T. macrura*, new sphaeromatid isopods from Mexican hot springs.-Proc. Biol. Soc. Wash. 98:1042-1047.
 - & Abele, L.G. (1982): Classification of the recent Crustacea.- In: Abele, L.G. (Hsg.), The biology of Crustacea.1.Systematics the fossil record and biogeography, Academic Press, New York 1:1-27.

- Brandt, A. (in press): Ultrastructure of the propodal sensory spine of *Sphaeroma hookeri* (Crustacea: Isopoda), a presumed mechanoreceptor.-J. Morphol. **198**
- Bruce, N.L. (1979): Preliminary diagnosis of a new genus of marine isopod (Flabellifera, Cirolanidae).-Crustaceana **37**:112.
- (1980): A new Family of marine isopod (Flabellifera: Isopoda: Crustacea) from the reefs of the Coral Sea.- Cah. Indopacifique **2**:175-183.
- (1981a): The Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: New species and a new genus from Southeastern Australia.-Rec. Austr. Mus. **33**:644-672.
- (1981b): Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: Diagnoses of *Cirolana* Leach, *Metacirolana* Nierstrasz, *Neocirolana* Hale, *Anopsilana* Paulian & Deboutteville, and three new genera - *Natatolana*, *Politolana* and *Cartetolana*.-Austr. J. Mar. Freshwater Res. **32**:945-966.
- (1985a): *Biremia ambocera* n.gen., n.sp., the first record of the marine isopod crustacean family Bathynataliidae from Australian waters.-Rec. Austr. Mus. **37**:295-299.
- (1985b): *Calyptolana hancocki*, a new genus and species of marine isopod (Cirolanidae) from Aruba, Netherlands Antilles, With a synopsis of Cirolanidae known from the Caribbean and Gulf of Mexico.-J. Crust. Biol. **5**(4):707-716.
- (1986): Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia.-Rec. Austr. Mus. Suppl. **6**:1-239.
- (1987): Australian species of *Nerocila* Leach, 1818, and *Creniola* n.gen. (Isopoda: Cymothoidae), crustacean parasites of marine fishes.-Rec. Austr. Mus. **39**:355-412.
- (in press): *Hadromastax merga*, a new genus and species of marine isopod crustacean (Limnoriidae) from southeastern Australia, with discussion on the status of the families Keuphyliidae and Lynseiidae.-Proc. Biol. Soc. Wash.
- & Javed, W. (1987): A new genus and two new species of cirolanid isopod Crustacea from the northern Indian Ocean.-J. Nat. Hist. **21**:1451-1460.
- Brusca, R.C. (1978a): Studies on the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Isopoda, Cymothoidae). I. Biology of *Nerocila californica*.- Crustaceana **34**:141-159.
- (1978b): Studies on the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Crustacea: Isopoda: Cymothoidae). 2. Systematics and biology of *Lironeca vulgaris*.-Allan Hancock Found. Occas. Pap. **0**(2):1-19.
- (1979b): Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area.-Bull. Biol. Soc. Wash. **3**:67-105.
- (1981): A monograph on the Isopoda Cymothoidae (Crustacea) of the Eastern Pacific.-Zool. J. Linn. Soc. **73**:117-199.
- (1983): A monograph on the isopod family Aegidae in the tropical Eastern Pacific. 1. The genus *Aega*.-Allan Hancock Monogr. Mar. Biol. **12**:1-39.
- (1984): Phylogeny, evolution and biogeography of the marine isopod subfamily Idoteinae (Crustacea: Isopoda: Idoteidae).-Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. **20**:99-134.
- & Wallerstein, B. (1979a): The marine isopod crustaceans of California. II. Idoteidae. New genus, new species, new records and comments on the morphology, taxonomy and evolution within the family.-Proc. Biol. Soc. Wash. **92**:253-271.
- Buchholz, R. (1866): Über *Hemioniscus*, eine neue Gattung parasitischer Isopoden.-Zeitschr. wiss. Zool. **16**:303-327.
- Bullar, J.F. (1876): The generative organs of parasitic Isopoda.-J. Anat. Physiol. **11**:118-128.
- Burbanck, M.P. & Burbanck, W.D. (1974): Sex reversal of female *Cyathura polita* (Stimpson, 1855) (Isopoda, Anthuridae).-Crustaceana **26**:110-113.
- Buss, L.W. & Iverson, E.W. (1981): A new genus and species of Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda) with experiments and observations on its reproductive biology, interspecific interactions and color polymorphisms.-Postilla **184**:1-23.
- Calman, W.T. (1904): On the classification of the Crustacea Malacostraca.-Ann. Mag. Nat. Hist. (7) **13**:144-158.
- (1909): Isopoda.-Lankester's Treatise on Zoology London **7**(3):196-223.
- Cals, P. (1966): Adaptation du complexe stomo-appendiculaire à la vie parasitaire des femelles adultes des Bopyridae (Crustacea Isopoda Epicaridea).- C. R. Acad. Sci. Paris D **263**:132-135.
- Carayon, J. (1942): Sur un épicaride nouveau, *Cabirops perezi* n.sp., hyperparasite sur un épicaride du pagure *Clibanarius misanthropus*.-C. R. Acad. Sci. Paris **214**:182-185.
- Carlton, J.T. & Iverson, E.W. (1981): Biogeography and natural history of *Sphaeroma walkeri* (Crustacea: Isopoda) and its introduction to San Diego Bay, California, U.S.A.- J. Nat. Hist. **15**(1):31-48.
- Caroli, E. (1946): Un Bopiride parassita di un altro Bopyride.-Publ. Staz. Zool. Napoli **20**:61-65.
- (1953): Rassegna degli Epicaridei parassiti di Epicaridei finora noti, e notizia preliminare di uno nuovo (*Paracabirops marsupialis* n.g., n.sp.) del Golfo di Napoli.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli **24**:84-91.
- Caruso, D. & Costa, G. (1976): L'apparato stridulatore e l'emissione di suoni in *Armadillo officinalis* Duméril (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Animalia **3**(1/3):17-27.
- & Lombardo, B.M. (1978): Spelaconiscidae nuovi del N-Africa e considerazioni sull'evoluzione della famiglia.-Animalia **5**:209-226.
- Carvacho, A. (1977): Sur une importante collection d'isopodes des îles Kerguelen.-Extrait de CNFRA **42**:173-191.
- Castro, A.L. de (1985): Ectoparasitism of *Telotha henselii* (von Martens) (Isopoda, Cymothoidae) on *Macrobrachium brasiliense* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae).- Crustaceana **49**(2):200-201.

- Caullery, M. (1907): Sur les phases du développement des Épicarides: vérification expérimentale de la nature des Microniscidae.-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 145:596-598.
- (1908): Recherches sur les Liriopsidae, Épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales.-Mitt. zool. Stat. Neapel 18:583-643.
- Caullery, M. & Mesnil, F. (1901): Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchholz, épicaride parasite des balanes.-Bull. scient. Fr. Belg. 34:316-362.
- Chaigneau, J. (1977): L'organe des Bellonci des crustacés, mise au point sur l'ultrastructure et sur l'homologie des types avec et sans corps en oignon.- Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 19:401-438.
- Chappuis, P.A. (1944): Die Grundwasserfauna des Körös und des Szamos.- Math. Termész. Közlem 40(2):12-20.
- (1951): Un nouveau Parasellide de Tasmanie, *Pseudasellus nichollsi* n.g. n. sp.-Arch. Zool. exp. gén. 88(1) Notes Rev. II:7-19.
- , Delamare-Deboutteville, C. & Paulian, R. (1956): Crustacées des eaux souterraines littorales d'une résurgence d'eau douce à la Réunion.-Mem. Inst. Sci. Madagascar (A)11:51-78.
- Charniaux-Cotton, H., Zerbib, C. & Meusy, J.J. (1966): Monographie de la glande androgène des Crustacés supérieurs.-Crustaceana 10:113-137.
- Chilton, C. (1882): Additions to the New Zealand Crustacea.-Trans. N. Z. Inst. 14:171-180
- (1891): On a new and peculiar freshwater isopod from Mount Kosciusko.-Rec. Austr. Mus. 1(8):149-171.
- (1894): The subterranean Crustacea of New Zealand with some general remarks on the fauna of caves and wells.-Trans. Linn. Soc. London (2)6(2):163-284.
- (1916): The gribble (*Limnoria lignorum* Rathke) attacking a submarine cable in New Zealand.-Ann. Mag. Nat. Hist. (8)18:208.
- Clarke, A. (1979): Assimilation efficiency of the antarctic marine isopod *Glyptonotus antarcticus*.-Mar. Biol. 52:157-160.
- Clifford, B. & Witkus, E.R. (1971): The fine structure of the hepatopancreas of the woodlouse, *Oniscus asellus*.- J. Morph. 135:335-350.
- Codreanu, R. (1965): Sur un Bopyride nouveau, *Bopyrophryxus branchiabdrominalis* nov.gen. nov.sp. praité de *Parapagurus monstrosus* des îles Kei et type de la sous-famille nouvelle des Bopyrophryxinae nov.- C. R. Acad. Sci. Paris 261:1895-1897.
- (1967): Clasificarea evolutiva a bopyrienilor, isopode parazite ale crustaceelor decapode si importanta lor biologica generala.-Stud. Cerc. Biol. Ser. Zool. (Bucarest) 19:203-211.
- Codreanu, R., Codreanu, M. & Pike, R.B. (1960): Sur un nouveau type d'Entoniscien, *Diogenion vermifactus* n.g. n.sp., parasite du Pagure *Diogenes senex* Heller de la Mer Rouge.-C.R. Acad. Sci. 251(3):439-441.
- Coineau, N. (1977): La faune terrestre de l'île de Sainte-Hélène.4.-Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren Ser. IN-8, Sci. Zool. 220: 427-443.
- (1986) Isopoda:Asellota: Janiroidea.-In:Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi, E.J.Brill / Dr. W. Backhuys, Leiden: 465-472.
- Colman, J. (1940): On the faunas inhabiting intertidal sea weeds.-J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 24:129-167.
- Cooke, W.J. (1977): On the occurrence of the commensal asellote *Caecijaera horvathi* Menzies, 1951 in Hawaii.-Crustaceana 33:105-106.
- Cornalia, E. & Panceri, P. (1861): Osservazioni zoologiche ed anatomiche sopra un nuovo genere di isopodi sedentarii (*Gyge branchialis*).-Mem. R. Accad. Sci. Fis. Mat. Torino (2) 19:85-118.
- Cosmovici, N.L. (1922): *Proidotea haugi* isopode de l'oligocène moyen de Roumanie.-An. Inst. Geol. Rom. 9:421-450.
- Cruz, A.A. de la (1963): Observations on the feeding activity of the isopod, *Idothea baltica* (Pallas).- Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 11:165-171.
- Dahl, E. (1954): Some aspects of the ontogeny of *Mesamphisopus capensis* (Barnard) and the affinities of the Isopoda Phreatoicoidea.-K. fysiogr. Sällsk. Lund Forh. 24(9):1-6.
- (1977): The amphipod functional model and its bearing upon systematics and phylogeny.-Zool. Scr. 6(3):221-228.
- & Hessler, R.R. (1982): The crustacean lacinia mobilis: A reconsideration of its origin, function and phylogenetic implications.-Zool. J. Linn. Soc. 74(2): 133-146.
- Daum, J. (1954): Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer: *Caecosphaeroma (Vireia) burgundum* Dollfus.-Annls. Univ. Sarav., Sci. 3:104-159.
- Dearborn, J. H. (1967): Food and Reproduction of *Glyptonotus antarcticus* (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica.-Trans. Roy. Soc. N. Z. 8 (15):163-168.
- (1968): Benthic invertebrates.-Aust. nat. Hist. 16:134-139.
- Dejdar, E. (1930): Die Funktion der »blattförmigen Anhänge« der Embryonen von *Asellus aquaticus* (L.) (Versucheiner Analyse mit Hilfe vitaler Elektivfärbung).-Z. Morph. Ökol. 19:321-329.
- Delamare-Deboutteville, C. (1960): Biologie des eaux souterraines littorales et continentales.-Vie Milieu 9:1-740.
- Delaney, P.M. & Brusca, R.C. (1985): Two new species of *Tridentella* Richardson, 1905 (Isopoda: Flabelliifera: Tridentellidae) from California, with a rediagnosis and comments on the family, and a key to the genera of Tridentellidae and Corallanidae.-J. Crust. Biol. 5(4):728-742.
- Delhez, F. (1966): Recherches écologiques sur un Crustacé troglobie: *Sphaeromides raymondi*.-Ann. Spéleol. Fr. 21:839-844.

- Denton, G.H., Armstrong, R.L. & Stuiver, M. (1970): Late Cenozoic glaciation in Antarctica: The record in the McMurdo Sound region.-Antarct. J. U.S. 5:15-21.
- Di Castro, M., Lanza, V., Franconi, R. & Rocchi, A. (1985): Observations on the karyotype of *Proasellus coxalis*.-Caryologia 38:303-308.
- Dohrn, A. (1870): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden.4. Entwicklung und Organisation von *Praniza (Anceus) maxillaris*.-Zeitschr. wiss. Zool. 20:65-90.
- Dumay, D. (1970): Écologie et biologie du genre *Cymodoce* (Isopoda, Flabellifera) dans la région de Marseille.- Téthys 2(4):827-858.
- Edney, E.B. & Spencer, J.O. (1955): Cutaneous respiration in woodlice.-J. exp. Biol. 32:256-269.
- Ehlers, U. (1985): Das Phylogenetische System der Plathelminthes.-G. Fischer Verlag Stuttgart, New York:1-317.
- Eights, J. (1833): Description of a new crustacean animal found on the shores of the South Shetland Islands, with remarks on their natural history.-Trans. Albany Inst. 2(1):53-69.
- (1852): Of a new animal belonging to the Crustacea, discovered in the Antarctic seas, by the author.- Trans. Alb. Inst. 2:331-334.
- Elkaim, D. & Daguerre de Hureaux, N. (1975): Contribution to the study of marine Isopoda: The genus *Parachiridotea* and the new subfamily Parachiridoteinae.-Arch. Zool. exp. gén. 117:275-294.
- Enckell, P.H. (1970): Isopoda Asellota and Flabellifera from Ceylon.-Ark. Zool. (2)22(14):557-570.
- Engemann, J.G. (1963): A comparison of the anatomy and natural history of *Colubotelson thomsoni* Nicholls, a South temperate freshwater isopod and *Asellus communis* Say, a north temperate freshwater isopod.-Ph.D. Thesis Michigan State Univ.
- Enright, J.T. (1972): A virtuoso isopod. Circa-lunar rhythms and their tidal fine structure.-J. comp. Physiol. 77:141-162.
- Fahrenbach, W.H. (1959): Studies on the histology and cytology of the midgut diverticula of *Limnoria lignorum*.-In: Ray, D.L. (Hsg.): Marine boring and fouling organisms. Univ. Washington Press, Seattle:96-102.
- Fain-Maurel, M. (1966): Contribution à l'histologie et à la caryologie de quelques isopodes. Spermogénèse et infrastructure du spermatozoïde des Oniscidés et des Cymothoidés.-Ann. Sci. nat. Zool. Paris (12) 8 (1):1-188.
- Ferrara, F. & Schmalfuss, H. (1976): Terrestrial isopods from West Africa. Part 1: Family »Eubelidae« Budde-Lund, 1899.-Mon. Zool. Ital. Suppl. 7(1):1-114.
- Fincham, A.A. (1973): Rhythmic swimming behaviour of the New Zealand beach isopod *Pseudaegea punctata* Thomson.- J. exp. mar. Biol. Ecol. 11:229-237.
- (1974): Rhythmic swimming of the isopod *Exosphaeroma obtusum* (Dana).-N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 8:655-662.
- Fraisse, P. (1878a): Die Gattung *Cryptoniscus* Fr. Müller.-Arb. Zool. Inst. Univ. Würzburg 4(3):239-296.
- (1878b): *Entoniscus cavolinii* n.sp., nebst Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden.-Arb. Zool. Inst. Univ. Würzburg 4(4):382-440.
- Fresi, E. & Schiecke, U. (1969): Four new species of *Desmosoma*.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 37:311-331.
- , Idato, E. & Scipione, M.B. (1980): The Gnathostenetroidea and the evolution of primitive asellote isopods.-Monit. Zool. Ital. 14(3):119-136.
- Gabe, M. (1960): Données histochimiques sur les glandes exocrines céphalothoraciques d'*Anilocra physodes* Leach.-Ann. Histochem. 5:55-63.
- Gall, J.C. & Grauvogel, L. (1971): *Palaega pumila* sp. nov., un Isopode (Crustacé Eumalacostracé) du Buntsandstein des Vosges (France).-Ann. Paléont. (Invert.) 57:79-85.
- George, R.Y. & Negoescu, I. (1982): *Ocsanthura bacescu*, a new anthuridean isopod (Isopoda, Anthuridea) from the outer continental shelf of North Carolina.-Trav. Mus. Hist. nat. »Grigore Antipa« 24:97-103.
- Giard, A. & Bonnier, J. (1887): Contribution à l'étude des Bopyriens.-Trav. Inst. Zool. Lille Stat. Biol. Wimereux 5:1-272.
- (1893): Contributions à l'étude des Epicarides.XX. Sur les Epicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiontes de ces Epicarides.-Bull. Sci. Fr. Belg. (4) 25:415-493.
- Glaessner, F. & Malzahn, E. (1962): Neue Crustaceen aus dem niederrheinischen Zechstein.-Fortschr. Geol. Rheinld. Westf. 6:245-264.
- Glynn, P. (1968): Ecological studies on the associations of chitons in Puerto Rico, with special reference to sphaeromid isopods.-Bull. Mar. Sci. 18(3):572-626.
- Gorvett, H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice.-Proc. zool. Soc. London 126:291-314.
- Goodsir, H.D.S. (1841): On two new species of *Leachia*, with a plate.-Edinburgh New Philos. J. 31:309-313.
- Goudeau, M. (1967): Transformation morphologique du mâle en femelle chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz.-Cah. Biol. mar. 8: 437-448.
- (1969): Appareil buccal et mécanisme alimentaire chez l' Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz.-Arch. zool. exp. gén. 110:473-512.
- (1977): Contribution à la biologie d'un Crustacé parasite: *Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Epicaride. Nutrition, mues et croissance de la femelle et des embryons.-Cah. biol. mar. 18:201-242.
- Green, J. (1957): The feeding mechanism of *Mesidotea entomon* (Linn.).-Proc. Zool. Soc. Lond. 129:245-254.
- Griffith, H. & Telford, M. (1985): Morphological adaptations to burrowing in *Chiridotea coeca* (Crustacea, Isopoda).-Biol. Bull. 168:296-311.

- Grube, E. (1875): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Serolis* und eine neue Art derselben.-Arch. Naturgesch. 41(1):208-234.
- Gruner, H.E. (1965): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 51. Teil. Crustacea. V. Isopoda (1).-G. Fischer Verlag Jena:1-149.
- (1966): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 53. Teil. Crustacea. V. Isopoda (2).-G. Fischer Verlag Jena:1-380.
- Grygier, M.J. (1981): *Gorgoniscus incisodactylus*, a new isopod of the epicaridean superfamily Cryptoniscoidea, parasitic on an ascothoracican cirriped from Hawaii.-Proc. Biol. Soc. Wash. 94:122-134.
- Haahtela, I. (1978): Methods for sampling scavenging benthic Crustacea, especially the isopod *Mesidotea entomon* (L.) in the Baltic.-Ann. Zool. Fennici 15:182-185.
- Hadley, N.F. & Quinlan, M.C. (1984): Cuticular transpiration in the isopod *Porcellio laevis*: Chemical and morphological factors involved in its control.-In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods.-Clarendon Press, Oxford:97-108.
- Haffer, K. (1965): Zur Morphologie der Malacostraca: Der Kaumagen der Mysidacea im Vergleich zu dem verschiedener Peracarida und Eucarida.-Helgol. wiss. Meeresunters. 12: 156-206.
- Hale, H.M. (1929): The Crustaceans of South Australia. Handbooks of the flora and fauna of South Australia.-British Guild (South Australia Branch) Adelaide:1-380.
- (1946): Isopoda Valvifera.-Repts. B.A.N.Z.A.R. Exp. 1929.31 Ser. B 5(3):163-212.
- Halvorsen, O. (1966): Isopoder i torskerogn.-Fauna, Oslo 19:90-91.
- Hamner, W.M., Smyth, M. & Mulford, E.D. (1968): Orientation of the sand-beach isopod *Tylos punctatus*.-Anim. Behav. 16:405-409.
- Hansen, H.J. (1893): Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten.-Zool. Anz. 16: 193-212.
- (1895): Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plankton-Expedition.-Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 2:1-105.
- (1905a): On the propagation, structure and classification of the family Sphaeromidae.-Quart. J. micr. Sci. 49:69-135.
- (1905b): Revision of the European marine forms of the Cirolaninae, a subfamily of Crustacea Isopoda.-J. Linn. Soc. (Zool.) 29:337-372.
- (1916): Crustacea Malacostraca: The order Isopoda.-Dan. Ingolf Exp. 3(5):1-262.
- (1925): Studies on Arthropoda II.-Gyldendalske Boghandel, Kobenhavn:1-176.
- Harger, O. (1880): Report on the marine Isopoda of New England and adjacent waters.-Rep. U.S. Comm. Fish. 6:297-462.
- Harrison, K. (1984): The morphology of the sphaeromatid brood pouch (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidae).- Zool. J. Linn. Soc. 82: 363-407.
- (1987): Deep-sea asellote isopods of the north-east Atlantic: the family Thambematidae.-Zool. Scr. 16:51-72.
- Hartenstein, R. (1964): Feeding, digestion, glycogen and environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*.-J. Insect. Physiol. 10:611-621.
- Harvey, C.E. (1968): Distribution and seasonal population changes of *Campecopea hirsuta* (Isopoda: Flabellifera).-J. mar. biol. Ass. U. K. 48:761-767.
- Hassall, M. (1977): The functional morphology of the mouthparts and foregut in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763).-Crustaceana 33:225-236.
- & Jennings, J. B. (1975): Gut structure and function, and their adaptive significance in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763).- Biol. Bull. Woods Hole 149:346-364.
- Haswell, W.A. (1881): On some new Australian marine Isopoda.-Proc. Linn. Soc. N. S. W. 5:470-481.
- Haszprunar, G. (1986): Die kladon-evolutionäre Klassifikation – Versuch einer Synthese.-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 24:89-109.
- Hayes, B.W. (1974): Sand beach energetics: importance of the isopod *Tylos punctatus*.-Ecology 55:838-847.
- Hayes, D.E. & Frakes, L. (1977): The results of the leg 28 deep sea drilling project and the late Cenozoic history of Antarctica.-In: Dunbar, M.J. (Hsg.): Polar Oceans, Arctic Inst. N. Am., Calgary:579.
- Heegard, P.E. & Holthuis, L.B. (1960): Proposed use of the plenary powers to validate the generic name *Idotea* J.C. Fabricius, 1798 (Class Crustacea, Order Isopoda) and matters connected therewith.-Bull. zool. Nom. 17(6-8):178-184.
- Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics.-Univ. Illinois Press, Urbana:1-263.
- (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten.-Verlag W. Kramer, Frankfurt:1-436.
- Henry, J.P. (1976): Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée *cavaticus* (Crustacea, Isopoda, Asellota).- Thèse Université de Dijon :1-270.
- & Magniez, G. (1983): Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. 4. Crustacés Isopodes (principalement Asellotes).-Bull. Soc. Linn. Lyon 52 (10):319-357.
- Hesse, E. (1864): Mémoire sur les pranizes et les ancées et sur les moyens curieux à l'aide desquels certains crustacées parasites assurent la conservation de leur espèce.-Mém. cour. Mém. Sav. étr. Acad. r. Sci. Belg. 18:231-302.
- Hessler, R.R. (1969): Peracarida.-Moore, R.C. (Hsg.): Treatise on invertebrate paleontology, part R, Arthropoda 4, 398 pp., Geol. Soc. Am. Inc., Univ. Kansas, Boulder :360-393.
- (1970): The Desmosomatidae (Isopoda, Asellota) of the Gay Head – Bermudae transect.-Bull. Scripps Inst. Ocean. 15:1-185.

- (1982): Evolution of arthropod locomotion: A crustacean model.-In: Herreid II, C.F., Fournier, C.R. (Hsg.): Locomotion and energetics in arthropods. Plenum Publ. Corp.: 9-30.
- & Thistle, D. (1975): On the place of origin of deep-sea isopods.-Mar. Biol. 32:155-165.
- & Wilson, G.D.F. (1983): The Origin and Biogeography of Malacostracan Crustaceans in the Deep Sea.-In: Sims, R.W., Price, J.H., Whalley, P.E.S. (Hsg.): Evolution in Time and Space: The Emergence of the Biosphere. Academic Press, London & New York :227-254.
- , Wilson, G.D. & Thistle, D. (1979): The deep-sea isopods: a biogeographic and phylogenetic overview.-Sarsia 64:67-75.
- Hiraiwa, Y.K. (1936): Studies on a Bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life-cycle, with special reference to the sex differentiation in the bopyrid.-J. Sci. Hiroshima Univ. (Zool.) 4:101-141.
- Hodgson, T.V. (1910): Isopoda.-Nat. Antarct. Exped. 1901-1904 5(9):1-77.
- Hoese, B. (1981): Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zoomorphology 98:135-167.
- (1982a): Der Ligia-Typ des Wasserleitungssystems bei terrestrischen Isopoden und seine Entwicklung in der Familie Ligidiidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).- Zool. Jb. Anat. 108:225-261.
- (1982b): Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zool. Jb. Anat. 107:396-422.
- (1983): Struktur und Entwicklung der Lungen der Tylidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zool. Jb. Anat. 109:487-501.
- (1984a): The Marsupium in Terrestrial Isopods.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:65-76.
- (1984b) Zum Marsupium der terrestrischen Isopoden.-Verh. Dtsch. Zool. Ges. 77:189.
- & Janssen, H.H. (1984): Zur Feinstruktur des Kotyledonenepithels von *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscoidea).-Verh. Dtsch. Zool. Ges. 77:294.
- Holdich, D.M. (1968): Reproduction, growth and bionomics of *Dynamene bidentata* (Crustacea, Isopoda).-J. Zool. London 156:137-153.
- (1971): Changes in physiology, structure and histochemistry occurring during the life-history of the sexually dimorphic isopod *Dynamene bidentata* (Crustacea: Peracarida).-Mar. Biol. 8:35-47.
- (1975): *Ancyroniscus bonnierii* (Isopoda, Epicaridea) infesting British populations of *Dynamene bidentata* (Isopoda, Sphaeromatidae).-Crustaceana 28:145-151.
- (1976): A comparison of the ecology and life cycles of two species of littoral isopod.-J. exp. mar. Biol. Ecol. 24(2):133-150.
- (1981): Opportunistic feeding behaviour in a predatory isopod.-Crustaceana 41:101-103.
- , Harrison, K. & Bruce, N.L. (1981): Cirolanid isopod crustaceans from the Townsville region of Queensland, Australia, with description of 6 new species.-J. Nat. Hist. 15:555-606.
- & Jones, D. A. (1973): The systematics and ecology of a new genus of sandbeach isopod (Sphaeromatidae) from Kenya.-J. Zool. London 171:385-395.
- , Lincoln, R. J. & Ellis, J. P. (1984): The Biology of Terrestrial Isopods: Terminology and Classification.- Symp. zool. Soc. Lond. 53:1-6.
- & Ratcliffe, N.A. (1970): A light and electron microscope study of the hindgut of the herbivorous isopod, *Dynamene bidentata*.-Z. Zellforsch. 111:209-227.
- Holthuis, L.B. (1964): *Saduriella*, a new genus of Isopoda Valvifera from northwestern Spain.-Zool. Mededel. 40:29-35.
- Hopkin, S.P. & Martin, M.H. (1982): The distribution of zinc, lead and copper within the hepatopancreas of a woodlouse (*Oniscus asellus*).-Tissue Cell 14:703-716.
- Hryniewiecka-Szyfter, Z. & Tyczewska, J. (1979): Fine structure and localization of alkaline phosphatase in the hindgut of *Mesidotea entomon* (Isopoda, Crustacea).-Bull. Soc. Amis. Sci. Lett. Poznan Ser. D Sci. Biol. 0(19):57-64.
- Hult, J. (1941): On the soft-bottom isopods of the Skagerak.-Zool. Bidr. Uppsala 21:1-234.
- Hurley, D.E. (1957): Some Amphipoda, Isopoda and Tanaidacea from Cook Strait.-Zool. Publ. Victoria Univ. Coll. 21:1-20.
- & Jansen, K.P. (1977): The marine fauna of New Zealand: Family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera).-N. Z. Oceanogr. Inst. Mem. 63:1-80.
- Husson, R. & Daum, J. (1955): Über Haltung, Zucht und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig.-Ann. Univ. Sarav. Sci. 4:137-145.
- Issel, R. (1912): Ricerche di etologia sull'isopodo tubicola *Zenobiana prismatica* (Risso).-Arch. Zool. exp. gén. 51:450-479.
- Iverson, E.W. (1982): Revision of the isopod family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera): 1. Subfamily names with diagnoses and key.-J. Crust. Biol. 2(2):248-254.
- Jackson, H.G. (1928): Hermaphroditism in *Rhyscotus*, a terrestrial isopod.-Quart. J. micr. Sci. 71(4):527-539.
- Janus, H. (1949): Bau und Lebensweise von *Platyarthrus hoffmanseggi* Brandt (Crustacea: Isopoda).-Dissertation, T. H. Stuttgart:1-44.
- Jaramillo, E. (1977a): *Aega antarctica* Hodgson y *Plakarthrium typicum* Chilton, en Bahia South, Antártica Chilena (Crustacea, Isopoda).-Ser. Cient. Inst. Antárt. Chileno 5:59-64.
- (1977b): *Macrochiridothea mehuinensis* n. sp. (Valvifera, Idoteidae), a new marine isopod from South Chilean Coasts.-Stud. Neotr. Fauna 12:71-80.

- Jazdzewski, K. (1969): Biology of two hermaphroditic Crustacea, *Cyathura carinata* (Kröyer)(Isopoda) and *Heterotanais oerstedii* (Kröyer)(Tanaidacea) in waters of the Polish Baltic Sea.-Zoologica Pol. 19(1):5-25.
- Jeuniaux, C. (1956): Chitinase et bactéries chitinolytiques dans le tube digestif d'un cloporte (*Porcellio scaber* Latr.) (Isopode Oniscoide).-Arch. int. Physiol. Bioch. 64:583-586.
- John, P.A. (1964): Vertical distribution of *Sphaeroma terebrans* (Isopoda) on submerged stationary structures.-Helgol. wiss. Meeresunters. 11:22-26.
- Johnson, C. (1985): Mating behavior of the terrestrial isopod *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidae).-Am. Midl. Nat. 114:216-224.
- (1986): Parthenogenetic reproduction in the philosciid isopod, *Ocelloscia floridana*.-Crustaceana 51:123-132.
- Johnson, G. (1961): Contribution à l'étude de la détermination du sexes chez les Oniscoïdes: phénomènes d'hermaphroditisme et de monogénie.-Bull. Biol. France-Belgique 95:177-267.
- Johnson, W.S. (1976a): Biology and population dynamics on the intertidal Isopoda *Cirolana harfordi*.-Mar. Biol. 36:343-350.
- (1976b): Population energetics of the intertidal isopod *Cirolana harfordi*.-Mar. Biol. 36:351-357.
- Jones, D.A. (1982): New isopods of the genus *Lanocira* (Corallanidae) from the Indian Ocean region.- Crustaceana 42:65-75.
- & Icely, J.D. (1981): *Excirrolana bowmani*, a new mangrove-boring isopod from Kenya (Isopoda, Cirolanidae).- Crustaceana 40:266-271.
- , Icely, J.D. & Cragg, S.M. (1983): Some corallanid isopods associated with wood from Papua New Guinea, including 3 new species (Isopoda: Corallanidae).-J. Nat. Hist. 17:837-848.
- Jones, L.G. (1971): Studies on selected small herbivorous invertebrates inhabiting *Macrocystis* canopies and holdfasts in southern California kelp beds.-Nova Hedwigia 32:343-367.
- Jordan, H. (1909): Die Phylogenese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der Malakostraken.-Verh. dt. zool. Ges. 19. Vers.:255-266.
- Juilfs, H.B. & Wägele, J.W. (1987): Symbiotic bacteria in the gut of the blood-sucking Antarctic fish parasite *Gnathia calva* (Crustacea, Isopoda).-Mar. Biol. 95:493-499.
- Just, J. (1980): Polar sea abyssal and deep bathyal Isopoda (Crustacea).-Steenstrupia 6:197-230.
- Karaman, S. (1933): *Microcerberus stygius*, der dritte Isopod aus dem Grundwasser von Skoplje, Jugoslawien.-Zool. Anz. 102:165-169. (1934): Beiträge zur Kenntnis der Isopodenfamilie Microparasellidae.-Mitt. Höhl. Karstforsch. 1934:42-44.
- Keith, D.E. (1974): A comparative study of the digestive tracts of *Caprella equilibria* Say and *Cyamus boopis* Lütken (Amphipoda Caprellidae).-Crustaceana 26:127-132.
- Kensley, B. (1975): Marine Isopoda from the continental shelf of South Africa.-Ann. S. Afr. Mus. 67(4):35-89.
- (1978a): Five new genera of anthurid isopod crustaceans.-Proc. biol. Soc. Washington 91(3):775-792.
- (1978b): A new marine isopod family from the south-western Indian Ocean.-Ann. S. Afr. Mus. 75:41-50.
- (1978c): The South African Museum's Meiring Naude cruises:8. Isopoda Anthuridea.-Ann. S. Afr. Mus.77(1):1-25.
- (1979): A second genus in the marine isopod family Bathynataliidae.-Ann. S. Afr. Mus. 79:35-41.
- (1980): Anthuridea Isopoda Crustaceans from the International Indian Ocean Expedition, 1960-1965, in the Smithsonian collections.-Smiths. Contr. Zool. 304:1-37.
- (1981): *Curassanthura halma*, a new genus and species of interstitial isopod from Curaçao, West Indies (Crustacea: Isopoda: Paranthuridae).-Bijdr. Dierk. 51(1):131-134.
- (1982a): Anthuridea (Crustacea:Isopoda) of Carrie Bow Cay, Belize.-Smiths. Contr. Mar. Sci. 12:321-353.
- (1982b): Revision of the southern African Anthuridea (Crustacea, Isopoda).-Ann. S. Afr. Mus. 90(3):95-200.
- (1982c): Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea: Isopoda).-Smiths. Contr. Zool. 346:1-60.
- (1984): The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, III: New marine Isopoda.-Smiths. Contr. Mar. Sci. 24:1-81.
- & Reid, J. (1984): *Arabanthura enigmatica*, a new genus and species of anthurid isopod from the Arabian Gulf.-Proc. biol. Soc. Wash. 97(3):674-680.
- & Schotte, M. (1987): New records of isopod Crustacea from the Caribbean, the Florida Keys, and the Bahamas.-Proc. biol. Soc. Wash. 100:216-247.
- Kinne, O. (1954): Eidonomie, Anatomie und Lebenszyklus von *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda).-Kieler Meeresforsch. 10:100-120.
- Kjennerud, J. (1950): Ecological observations on *Idotea neglecta* G.O. Sars.-Univ. Bergen Arb. Naturvid. Rekke 7:1-47.
- Klapow, L.A. (1970): Ovoviviparity in the genus *Excirrolana* (Crustacea: Isopoda).-J. Zool. Lond. 162:359-369.
- Knott, B. (1971): Studies on some Tasmanian Phreatoicids.-B.Sc. Thesis Univ. Tasmania :1-146.
- (1986): Isopoda: Phreatoicida.-In: Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi. E.J.Brill & Dr.W.Backhuys,Leiden :486-489.
- Kohlmeyer, J., Becker, G. & Kampf, W.D. (1959): Versuche zur Kenntnis der Ernährung der Holzbohrassel *Limnoria tripunctata* und ihre Beziehung zu holzzerstörenden Pilzen.-Z. angew. Zool. 46:457-489.
- Koltun, V.M. (1970): Sponges of the Arctic and Antarctic: A faunistic review.-Symp. zool. Soc. Lond. 25:285-297.
- Kossmann, R. (1881a): Die Entonisciden.-Mitt. Zool. Stat. Neapel 3:149-169.

- (1881b): Studien über Bopyriden. I. *Gigantione moebii* und Allgemeines über die Mundwerkzeuge der Bopyriden. II. *Bopyrina virbii*, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Metamorphose der Bopyriden.-Z. wiss. Zool. 35:652-680.
- (1882): Endoparasitismus der Entonisciden.-Zool. Anz. 5:57-61.
- (1884): Neuere über Cryptonisciden.-S.B. preuss. Akad. Wiss. 22:1-17.
- Kröyer, H. (1847): Karcinologische Bidrag.-Naturh. Tidsskr. 2:366-446.
- Kümmel, G. (1984): Fine-structural Investigations of the pleopodal endopods of terrestrial isopods with some remarks on their function.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:77-95.
- Kunth, A. (1870): Über wenig bekannte Crustaceen von Solnhofen.-Z. Dtsch. Geol. Ges. 22(4):771-802.
- Kunze, G. (1923): Helgoländer Meeresalgen und die Assel *Idothea*.-Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland 14:189-196.
- Kuris, A.M., Poinar, G.D. & Hess, R.T. (1980): Post-larval mortality of the endoparasitic isopod castrator *Portunium conformis* (Epicaridea:Entoniscidae) in the shore crab, *Hemigrapsus oregonensis*, with a description of the host response.-Parasitology 80:211-232.
- Kussakin, O.G. (1965) On the fauna of Desmosomatidae (Crustacea, Isopoda) of the far-eastern seas of the USSR [In Russian].-Akad. Nauk SSSR Zool. Inst. Expl. Fauna Seas 3 (9):115-144.
- (1967): Isopoda and Tanaidacea from the coastal zones of the Antarctic and Subantarctic.-In: Biological results of the Soviet Antarctic Expedition (1955-58) [In Russian].3.-Issl. Fauny Morei 4(12):220-380.
- (1973): Peculiarities of the geographical and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep sea fauna origin.-Mar. Biol. 23(1):19-34.
- (1979): Marine and saltwater Isopoda of the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. I. Suborder Flabellifera (Russisch).-Akademia Nauk, Leningrad:1-472.
- (1982a): Additions to the isopod fauna of the Antarctic shelf (on material of the Soviet Antarctic Expedition 1965-1968) [In Russian].-In: Kafanov, A.I., Kussakin, O.G.(Hsg.):Fauna and distribution of Crustacea in southern and Antarctic waters, Acad. Nauk USSR, Vladivostok :73-105.
- (1982b): Marine and brackish-water Isopoda of the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. II. Anthuridae, Microcerberidae, Valvifera, Tyloidea [Russisch].-Akademia Nauk, Leningrad:1-461.
- Labourg, P.J. (1971): Cycle reproducteur d'un Isopode des étangs saumâtres de la région d'Arcachon: *Idotea viridis* (Slabber).-Vie Milieu 22 (Suppl.):155-166.
- Langenbuch, R. (1928): Über die Statozysten einiger Crustaceen.-Zool. Jb. Physiol. 44:575-622.
- Lauterbach, K.E. (1970): Der Cephalothorax von *Tanaïs cavolinii* Milne Edwards (Crustacea Malacostraca). Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Tanaidacea.-Zool. Jb. Anat. 87:94-204.
- (1972): Schlüsselereignisse in der Evolution der Stammgruppen der Euarthropoda.-Zool. Beitr. 19:251-299.
- (1980): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda).-Abh. naturwiss. Ver. Hamburg 23:105-161.
- Leach, W.E. (1914): Crustaceology.-Edinburgh Encyclopedia 7:221-277.
- Lécher, P. (1964): Étude chromosomique de différentes populations de *Jaera (albifrons) syei* Bocquet.-Bull. biol. Fr. Belg. 98:415-431.
- & Solignac, M. (1975): Étude caryologique de *Jaera (albifrons) ischiosetosa* (Crustacés, Isopodes). III. Cline chromosomique des côtes Ouest-Européennes.-Arch. Zool. exp. gén. 116:591-614.
- Lee, W.L. & Miller, M.A. (1980): Isopoda and Tanaidacea: The isopods and allies.-In: Morrises, R.H., Abbott, D.P. & Haderlie, E.C. (Hsg.): Intertidal invertebrates of California.-Stanford Univ. Press, Stanford:536-558.
- Legrand, J.J. (1946): Les coaptations sexuelles des Oniscoidea.-Bull. biol. Fr. Belg. 80:240-388.
- (1950): Étapes de la croissance chez l'hermaphrodite protandrique *Anilocra physodes* L. (Crustacé, Isopode, Cymothoidé).-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 231:668-670.
- (1951): Étude statistique et expérimentale de la sexualité d'*Anilocra physodes* L. (Crustacé, Isopoda, Cymothoidé).-Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 85:176-183.
- (1952): Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. (Crustacea, Isopoda, Cymothoidae).-Arch. Zool. exp. gén. 89:1-55.
- & Johnson, G. (1961): Contribution à l'étude du contrôle des changements de coloration chez *Ligia oceanica* L.-C. R. Acad. Sci. Paris 253:1358-1360.
- & Juchault, P. (1961a): Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires mâles chez *Cyathura carinata* Kröyer (Crustace, Isopode, Anthuride).-C.R. Acad. Sci. Paris 252:2318-2320.
- (1961b): Étude expérimentale des facteurs d'inversion sexuelle chez *Anilocra physodes*.-C. R. Acad. Sci. Paris 253:1275-1277.
- (1970): Contrôle de la sexualité chez les crustacés isopodes gonochoriques et hermaphrodites.-Bull. Soc. Zool. Fr. 95:551-563.
- & Vandel, A. (1948): Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les isopodes terrestres, normaux et intersexués. 1. Évolution morphologique de la gonade.-Bull. Biol. Fr. Belg. 82:79-94.
- Leichmann, G. (1891): Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden.-Bibliotheca Zoologica 10:1-44.

- Licar, P. & Sket B (1970): The morphology of the stomach within the families Asellidae and Stenasellidae.-Biol. Vestn. **19**:131-138.
- , Blejec, A. & Urbanec-Bercic, O. (1979): Mechanical properties of the primary filters in the stomach of *Asellus aquaticus cavernicolus* (Isopoda, Asellota).- Biol. Vestn. **27**:33-48.
- , Bercic, O. & Godek, M. (1980): Analiza histoloske zgradbe in ultrastrukture filtrov v zelodcu pri *Proasellus coxalis* (Isopoda, Asellota).-Biol. vestn. **28**:1-20.
- Lincoln R J (1972): A new species of *Lironeca* (Isopoda, Cymothoidae) parasitic on cichlid fishes in Lake Tanganyika.-Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **21**:329-338.
- (1985a): Deep-sea asellote isopods of the northeast Atlantic: The family Haploniscidae.-J. Nat. Hist. **19**:655-696.
- (1985b): The marine fauna of New Zealand: Deep-sea Isopoda Asellota, Family Haploniscidae.-N.Z. Oceanogr. Inst. Mem. **0**(94):1-56.
- Linsenmair, K.E.(1972): Die Bedeutung familienspezifischer »Abzeichen« für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audoin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Z. Tierpsychol. **31**:131-162.
- (1975): Some adaptations of the desert woodlouse *Hemilepistus reaumuri* (Isopoda, Oniscoidea) to desert environment.-Verh. Ges. Ökol. **4**:183-185.
- (1979): Untersuchungen zur Soziobiologie der Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* und verwandter Isopodenarten (Isopoda:Oniscoidea): Paarbildung und Evolution der Monogamie.-Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1979**:60-72.
- (1984): Comparative Studies on the Social Behaviour of the Desert Isopod *Hemilepistus reaumuri* and of a *Porcellio* species.-Symp. zool. Soc. Lond. **53**:423-453.
- & Linsenmair, C. (1971): Paarbildung und Paarzusammenhalt bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Z. Tierpsychol. **29**:134-155.
- Lorenzen, S.(1981): Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden.-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Suppl.7: 1-472.
- Lovtrup, S. (1977): The phylogeny of Vertebrata.-J. Wiley & Sons, London:1-330.
- Lucken, W. (1968): Mehrmaliges Kopulieren von *Armadillidium* Weibchen (Isopoda) während einer Parturialhäutung.-Crustaceana **14**:113-118.
- Macquart-Moulin, C. (1969): Les isopodes Cirolanidae, Cymothoidae, Sphaeromidae et Idoteidae dans le plancton du Golfe de Marseille.-Tethys **1**(2):261-270.
- (1976): Rythmes d'activité persistants chez les peracarides du plancton nocturne de Méditerranée (amphipodes, isopodes).-Mar.Behav.Physiol. **4**:1-15.
- Mackin, J.G. & Hubricht, L. (1938): Records of distribution of species of isopods in central and southern U.S. with descriptions of 4 new species of *Mancasellus* and *Asellus* (Asellota).-Amer. Midl. Natural. **19**:628-637.
- Maercks, H.H. (1930): Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L.-Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. **48**:399-508.
- Magniez, G. (1972): Deux Stenasellidae cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale: *Mexistenasellus parzefalli* n.sp. et *Mexistenasellus wilkensi* n.sp. (Crustacea, Isopoda, Asellota).-Int. J. Speleol. **4**:19-31.
- (1973): Observations sur la biologie des Stenasellidae (Crustacea, Isopoda Asellota des eaux souterraines).- Actes 6ème Congr. Intern. Spéléol. Olomouc **5**:129-134.
- (1976): Observations sur la biologie de *Stenasellus virei*.-Int. J. Speleol. **7**:79-228.
- (1981): Experimental breeding of the U.S. cavernicolous crustacean *Caecidotea recurvata* (Steeves, 1963).-Proc. 8th Intern. Congr. Speleol., Bowling Green 1981:241-242.
- (1982a): *Stenasellus chapmani* n.sp., Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines de Bornéo (Sarawak).- Int. J. Speleol. **12**:1-8.
- (1982b): Nouvelles données sur *Stenasellus chapmani* (Crustacé, Isopode, Asellote des eaux souterraines de Bornéo).-Bull. sci. Bourg. **35**:23-27.
- (1982c): Les Sténasellides d'Extrême-Orient (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines).-Bull. sci. Bourg. **35**:29-32.
- Malzahn, E. (1968): Über einen neuen Isopoden aus dem Hauterive Nordwestdeutschlands.-Geol. Jb. **86**:827-834.
- Marcus, J.H., Sutcliffe, D.W. & Willoughby, L.G. (1978): Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere including green leaves of *Elodea canadensis*.-Freshwat. Biol. **8**:505-519.
- Markham, J.C. (1971): Two new genera of western Atlantic abdominally parasitizing Bopyridae (Isopoda, Epicaridea), with a proposed new name for their subfamily.-Crustaceana Suppl. **3**:39-55.
- (1985): A review of the bopyrid isopods infesting caridean shrimps in the northwestern Atlantic Ocean, with special reference to those collected during the hourglass cruises in the Gulf of Mexico.-Mem. Hourglass Cruises **8**(3):1-156.
- Markus, H.C. (1930): Studies on the morphology and life-history of the isopod *Mancasellus*.-Trans. americ. micr. Soc. **49**:220-237.
- Martin, A.L. (1963): The alimentary canal of *Marinogammarus obtusatus* (Crustacea, Amphipoda).-Proc. zool. Soc. London **143**:525-544.
- Martin, G. (1976a): Mise en évidence et étude ultrastructurale des ocelles médians chez les crustacés isopodes.-Annls. Sci. nat. (12)**18**:405-436.

- (1976b): Nouvelles données ultrastructurales sur les yeux et les ocelles medians de deux espèces d'épicarides (Crustacés Isopodes).-Bull. Soc. zool. Fr. 101:457-464.
- , Maissiat, R. & Girard, P. (1983): Ultrastructure of the sinus gland and lateral cephalic nerve plexus in the isopod *Ligia oceanica* (Crustacea: Oniscoidea).-J. Comp. Endocrinol. 52(1): 38-50.
- Matsuoka, K. & Koide, K. (1980): *Bathynomus* (Crustacea: Isopoda) from the Miocene Yatsu formation, Toyama Prefecture, central Japan.-Bull. Mizunami Fossil Mus. 7:51-58.
- Mayer, P. (1879): Carcinologische Mitteilungen. VI.-Mitt. Zool. Stat. Neapel 1:165-179.
- McCrimmon, H. & Bray, J. (1962): Observations on the isopod *Mesidotea entomon* in the Western Canadian Arctic Ocean.-J. Fish. Res. Bd. Canada 19:489-496.
- McMurrich, J.P. (1895): Embryology of the isopod Crustacea.-J. Morph. 11(1):63-154.
- Menzies, R.J. (1950): The taxonomy, ecology and distribution of northern California isopods of the genus *Idothea* with the description of a new species.- Wasman J. Biol. 8:155-195.
- (1951): New marine isopods, chiefly from northern California, with notes on related forms.-Proc. U.S. natl. Mus. 101:105-156.
- (1954): The Comparative Biology of Reproduction in the Wood-Boring Isopod Crustacean *Limnoria*.-Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 112(5):363-388.
- (1956a): New bathyal Isopoda from the Caribbean, with observations on their nutrition.-Breviora 63:1-10.
- (1956b): New abyssal tropical Atlantic isopods with observations on their biology.-Am. Mus. Novitates 1798:1-16.
- (1957): The marine borer family Limnoriidae (Crustacea, Isopoda). Part I: Northern and Central America: Systematics, distribution, and ecology.-Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean 7(2):101-200.
- (1962a): The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods.-Fysiogr. Sällsk I Lund (N.S.) 42(2):1-162.
- (1962b): The isopods of abyssal depths in the Atlantic Ocean.-Vema Res. Ser. 1:79-206.
- (1962c): On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by Isopoda.-Int. Rev. Hydrobiol 47:339-358.
- & Barnard, J.C. (1951): The isopodan genus *Iais* (Crustacea).-Bull. S. Calif. Acad. Sci. 50:136-151.
- , Bowman, T.E. & Alverson, G.F. (1955) Studies of the Biology of the Fish Parasite *Livoneca convexa* Richardson (Crustacea, Isopoda, Cymothoidae).-Wasmann J. Biol. 13(2):277-295.
- & Frankenberg, D. (1966): Handbook on the common marine isopod Crustacea of Georgia.-Univ. Georgia Press, Athens:1-93.
- & George, R.Y. (1972): Isopod Crustacea of the Peru-Chile Trench.-Anton Bruun Rept. 9:1-124.
- & Glynn, P.W. (1968): The common marine isopod Crustacea of Puerto Rico.-Stud. Fauna Curaçao 27(104):1-133.
- , Imbrie, J. & Heezen, B.C. (1961): Further considerations regarding the antiquity of the abyssal fauna with evidence for a changing abyssal environment.-Deep-sea Res. 8:79-94.
- & Miller, M.A. (1955): Marine asellote isopods of the genus *Antias* with the description of a new species from New Zealand.-Trans. Roy. Soc. N. Z. 83:383-389.
- & Schultz, G.A. (1968): Antarctic isopod Crustacea. II. Families Haploniscidae, Acanthaspididae, and Jaeropsidae, with diagnoses of new genera and species.- In: Schmitt, W.L. & Llano, G. (Hsg.): Biology of Antarctic Seas III.-Ant. Res. Ser. 11:141-184.
- Meyer-Rochow, V.B. (1982): The divided eye of the isopod *Glyptonotus antarcticus*: effects of unilateral dark-adaptation and temperature elevation.-Proc. R. Soc. London (B) 215:433-450.
- Monod, T. (1922): Sur un essai de classification rationnelle des isopodes.-Bull. Soc. Zool. Fr. 47:134-140.
- (1923): Remarques sur le genre «*Aegathoa*» Dana suivies de la description d'*Aegathoa indicatrix* nov. sp.-C. R. Acad. Ass. Fr. Avanc. Sc., Paris 46:405-413.
- (1926): Les Gnathiidae.-Mém. Soc. Sci. nat. Maroc. 13:1-667.
- (1927): Sur un anthuride nouveau du Cameroun, *Notanthura bartnardi*.-Bull. Soc. Zool. 52:200-211.
- (1930): Contribution à l'étude des »Ciolanidae«.-Ann. sci. nat. Zool. (10)13:129-183.
- (1933): Tanaidacea et Isopoda.-In: Mission Robert Ph. Dollfus en Égypte.-Mém. Inst. Égypte 21:161-264.
- (1969): Sur trois Crustacés Isopodes marins de la région Guyane-Amazone.-Cah. O.R.S.T.O.M. (Oceanogr.) 7:47-68.
- (1975): Sur un *Argathona* (Crustacea, Isopoda) du Kenya.-Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (3) 319:999-1004.
- Montalenti, G. (1948): Note sulla sistematica e la biologia di alcuni Cimotoidi del Golfo di Napoli.-Arch Oceanogr. Limnol. Venezia 5:25-81.
- Moreira, P.S. (1971): Espécies do gênero criófilo *Serolis* (Isopoda, Serolidae) na plataforma continental centro-sul do Brasil.-Cienc. Cult. Sao Paulo 23 (suppl.): 390
- (1972): Species of *Serolis* (Isopoda, Flabellifera) from southern Brazil.-Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 20:85-144.
- (1973a): The biology of species of *Serolis* (Crustacea, Isopoda, Flabellifera): reproductive behavior of *Serolis polaris* Richardson, 1911.-Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 22:109-122.
- (1973b): Biologia de *Serolis completa* (Crustacea, Isopoda, Flabellifera).I.Estádios de desenvolvimento.- Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 22:93-108.
- (1973c): Behavioral aspects of *Arcturella sawayae* Moreira (Crustacea, Isopoda, Valvifera).-Bolm. Zool. Biol. Mar. 30:195-216.

- (1973d): Food and feeding behavior of *Arcturella sawayae* Moreira, 1973 (Crustacea, Isopoda, Valvifera).- Bol. Zool. Biol. Mar. 30:217-232.
- (1974a): Cryptic protective coloration of *Serolis laevis*, *Serolis polaris* (Isopoda Flabellifera).- Crustaceana 27(1):1-4.
- (1974b): *Moplisa*, a new genus of idoteid isopod from southern South America.-Crustaceana 26:149-154.
- (1976): Crustacea Isopoda collected during the OS/S »Almirante Saldanha« cruises in Southern South America. I. Species of *Serolis* (Flabellifera, Serolidae).-Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 25:113-130.
- (1977): Occurrence and ecological notes on *Rocinela signata* (Isopoda, Flabellifera) off Brazil.-Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo 26:293-301.
- & Pires, A.M.S. (1977): *Janaira gracilis*, a new genus and species of janirid isopod from Brazil.-Crustaceana 33:23-32.
- Müller, F. (1871): Bruchstücke zur Naturgeschichte der Bopyriden.-Jenaische Z. Med. Naturwiss. 6:53-73.
- Murlin, J.R. (1902): Absorption and secretion in the digestive system of land isopods.-Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 54:284-359.
- Muus, B.J. (1967): Biology and distribution of species in brackish-water areas, Denmark.-Meddr. Danm. Fisk Havunders 5:3-316.
- Nagano, T., Kawakami, K., Kajiura, Y., Sakaguchi, M. & Yamamoto, H. (1963): Rapid destruction of submerged cadavers by tiny marine animals.-Wakayama Med. Rep. 8(1):31-39.
- Nair, G.A. & Nair, N.B. (1982): Observations on the sex characters of the isopod *Alitropus typus* M. Edwards (Crustacea: Flabellifera: Aegidae).-J. Anim. Morphol. Physiol. 29:189-201.
- Naylor, E. (1955a): The comparative external morphology and revised taxonomy of the British species of *Idotea*.-J. mar. biol. Assoc. U.K. 34:467-493.
- (1955b): The diet and feeding mechanism of *Idotea*.-J. mar. biol. Ass. U.K. 34:347-355.
- (1955c): The life cycle of the isopod *Idotea emarginata* (Fabricius).-J. Anim. Ecol. 24:270-281.
- , Slinn, D.J. & Spooner, G.M. (1961): Observations on the British species of *Jaera* (Isopoda:Asellota).-J. mar. biol. Ass. U.K. 41:817-828.
- Negoescu, I. & Wägele, J.W. (1984): World list of the anthuridean isopods (Crustacea,Isopoda,Anthuridea).- Trav. Mus. Hist. nat. Grigore Antipa 25:99-146.
- Newcomer, W.S. (1956): Digestive carbohydrases of the woodlouse *Porcellio*.-Physiol. Zoöl. 29:157-162.
- Nicholls, A.G. (1931): Studies on *Ligia oceanica*. II. The process of feeding, digestion and absorption with a description of the structure of the foregut.-J. mar biol. Ass. U. K. 17:675-706.
- Nicholls, G.E. (1927): A description of two new genera and species of Phreatoicoidea, with a discussion of the affinities of the members of this family.-J. Roy. Soc. W. Austr. 12(19):179-219.
- (1937): On the freshwater Idoteidae of New Zealand (Crustacea, Isopoda).-Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 19:113-135.
- (1943): The Phreatoicoidea – Part 1. The Amphisopidae.-Pap. Proc. R. Soc. Tasmania 1942:1-150.
- (1944): The Phreatoicoidea – Part 2. The Phreatoicidae.-Pap. Proc. R. Soc. Tasmania 1943:1-157.
- Nielsen, S.O. (1969): Investigations on the genus *Clypeoniscus* (Crustacea Epicaridea), with notes on host – parasite relations and distribution.-Sarsia 38:31-70.
- & Strömberg, J.O. (1973): Morphological characters of taxonomical importance in *Cryptoniscina* (Isopoda Epicaridea).-Sarsia 52:75-96.
- Nierstrasz, H.F. (1941): Die Isopoden der Siboga-Expedition IV. Isopoda Genuina III. Gnathiidae, Anthuridea, Valvifera, Asellota, Phreatoicoidea.-Siboga Exp. Monogr. 32d:235-308.
- Niiyama, H. (1956): Cytological demonstration of an XO sex-mechanism in males of *Tecticeps japonicus*, an isopod crustacean.-Cytologia 21:38-43.
- (1959): A chromosome study in five species of isopod Crustacea.-Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 10:97-105.
- Nilsson, H.L. (1982): The compound eyes of the Isopoda and Amphipoda (Crustacea). Morphology and function.-Diss. Dept. Zool. Univ. Lund.
- Nishimura, S. (1976): Redescription of *Leptosphaeroma gottschei* Hilgendorf (Isopoda Sphaeromatidae) with some biological notes.-Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 23:169-177.
- Noodt, W. (1968): Deuten die Verbreitungsbilder relikitärer Grundwasser-Crustaceen alte Kontinentzusammenhänge an?-Naturwiss. Rundschau 21:470-476.
- Nordenstam, A. (1933): Marine Isopoda of the families Serolidae, Idotheidae, Pseudoidotheidae, Arcturidae, Parasellidae, Stenetriidae, mainly from the South Atlantic.-Further zool. Res. Swed. Antarct. Exp. 1901-1903 3(1):1-284.
- Norman, A.M. & Stebbing, T.R.R. (1886): On the Crustacea Isopoda of the »Lightning«, »Porcupine«, and »Valorous« expeditions.-Trans. zool. Soc. Lond. 12(4):77-141.
- Notenboom, J. (1981): Amsterdam expeditions to the West Indian Islands: 12. Some new hypogean cirrolanid isopod crustaceans from Haiti and Mayaguana (Bahamas).-Bijdr. Dierk. 51:313-331.
- Ohlin, A. (1901): Isopoda from Tierra del Fuego and Patagonia.-Wiss. Ergebn. schwed. Exp. Magellansl. 2:261-306.
- Omer-Cooper, J. & Rawson, J.H. (1934): Notes on the British Sphaeromatidae.-Rep. Dove Mar. Lab. (3) 2:22-58.
- Palackal, T., Faso, L., Zung, J.L., Vernon, G., Witkus, E. (1984): The ultrastructure of the hindgut epithelium of terrestrial isopods and its role in osmoregulation.- In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods.-Clarendon Press, Oxford. Symp. zool. Soc. London 53:185-198.

- Pardi, L. (1954): Über Orientierung von *Tylos latreillei* Aud. & Sav. (Isopoda terrestris).-Z. Tierpsychol. 11:175-181.
- Parry, G. (1953): Osmotic and ionic regulation in the isopod crustacean, *Ligia oceanica*.-J. exp. Biol. 30:567-574.
- Patané, L. (1934): Sulle struttura e la funzione dell' epatopancreas di *Porcellio laevis* (Latr.).-Arch. Zool. Ital. 20:303-323.
- & Cicero R (1965): Primi dati sulla struttura microscopica e sulla infrastruttura dell'epatopancreas di *Idotea baltica basteri* Aud. e *Sphaeroma hookeri* Leach.-Boll. Sed. Accad. gisenia Sci. Nat. 8:435-448.
- Paul, A.Z. & Menzies, R.J. (1971): Sub-tidal isopods of the Fosa de Cariaco, Venezuela, with descriptions of two new genera and twelve new species.-Boln. Inst. oceanogr. Cumana 10(1):29-48.
- Pérez, C. (1920): Sur un Cryptoniscien nouveau, *Enthylacus trivinctus* n.g., n.sp., parasite intrapalléal d'une Sacculine; un cas de parasitisme au troisième degré.- C.R. Acad. Sci. Paris 171:131-133.
- Pfeffer, G. (1887): Die Krebse von Südgeorgien nach der Ausbeute der deutschen Station 1882-1883.I.-Jb. hamb. wiss. Anst. 4:1-110.
- Pike, R.B. (1953): The bopyrid parasites of the Anomura from British and Irish waters.-J. Linn. Soc. (Zool.) 42:219-237.
- (1960): The biology and postlarval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* G. O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kröyer) = *Phryxus abdominalis* Kröyer.-J. Linn. Soc. (Zool.) 44:239-251.
- Pillai, N.K. & Eapen, K.C. (1966): On a new genus of anthurid isopod *Indanthura* from South India.-Bull. Dep. Mar. Biol. Oceanogr. Univ. Kerala 2:13-17.
- Pires, A.M.S. (1984): Taxonomic revision and phylogeny of the genus *Erichsonella* with a discussion on *Ronalea* (Isopoda, Valvifera).-J. Nat. Hist. 18:665-683.
- (1987): *Potiicoara brasiliensis*: A new genus and species of Spelaeogriphacea (Crustacea: Peracarida) from Brazil with a phylogenetic analysis of the Peracarida.-J. Nat. hist. 21:225-238.
- Poore, G.C.B.(1977): *Austrochaetilia capeli*, a new genus and species of chaetiline idoteid (Isopoda) from Port Phillip Bay, Australia.-Crustaceana 33:113-118.
- (1984): *Colanthura*, *Califanthura*, *Cruranthura* and *Cruregens*, related genera of Paranthuridae (Crustacea: Isopoda).-J. Nat. Hist. 18:697-715.
- (1985): Australian chaetiliids (Crustacea:Isopoda: Valvifera): A new genus, new species and remarks on the family.-Mem. Mus. Victoria 46:153-172.
- & Kensley, B. (1981): *Coralanthura* and *Sauranthura*, two new genera of anthurideans from Northeastern Australia (Crustacea: Isopoda: Anthuridae).-Proc. Biol. Soc. Wash. 94(2):503-513.
- & Lew Ton, H.M. (1985): *Apanthura*, *Apanthuretta* and *Apanthuropsis* gen.nov. (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from south-eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 46:103-151.
- (1986a): *Quantanthura* (Crustacea: Isopoda: Anthuridae) from South-Eastern Australian and New Zealand.-Mem. Mus. Victoria 47(1):75-85.
- (1986b): *Mesanthura* (Crustacea:Isopoda: Anthuridae) from South-Eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 47(1):87-104.
- (1986c): New species of *Aenigmathura* and *Pseudanthura* (Crustacea:Isopoda:Paranthuridae) from Eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 47 (1):59-73.
- (1988): Antheluridae, a new family of Crustacea (Isopoda: Anthuridea) with new species from Australia.- J. Nat. Hist. 22:489-506.
- Racovitza, E.G. (1907): Isopodes terrestres (première série). Biospeologica IV.-Arch. Zool. exp. gén. (4)7:145-225.
- & Sevastos, R. (1910): *Proidotea haugi* n.gen. n.sp. Isopode Oligocene de Roumanie et les Mesidoteini, nouvelle sous-famille des Idotheidae.-Arch. Zool. exp. gén. (5)6:175-200.
- (1912): Cirolanides (première série). Biospeologia 27.-Arch Zool. exp. gén. (5)10:203-329.
- (1919): Notes sur les Isopodes. 6. *Asellus communis* Say. 7. Les pleopodes I et II des Asellides, morphologie et développement.-Arch. Zool. exp. gén. 58:79-115.
- (1950): Asellides (Premiere Serie: *Stenasellus*).-Arch. Zool. exp. gén. 87:1-94.
- Radu, V. & Craciun, C. (1972): Ultrastructure du segment terminal du canal déférent chez *Porcellio scaber* Latr..-Rev. Roumaine Biol. Zool. 17:167-173.
- Ray, D.L. (1959): Nutritional physiology of *Limnoria*. In: Ray. D.L. (Hsg.): Marine boring and fouling organisms.-Univ. Washington Press :46-61.
- & Julian, J.R. (1952): Occurrence of cellulase in *Limnoria*.-Nature 169:32-33.
- Remane, A. (1931): Farbwechsel, Farbrassen und Farbanpassung bei der Meeresassel *Idothea tricuspida*.-Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1931:109-114.
- (1961): Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität.-Zool. Anz. 166:447-465.
- Renaud-Mornant, J. & Coineau, N. (1978): Étude anatomique des Isopodes interstitiels. *Angeliera phreaticola* Chappuis & Delamare-Deboutteville, 1952. Données générales.-C.R. Acad. Sci. Paris (D) 286:1249-1252.
- Reverberi, G. & Pitotti, M. (1942): Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di *Ione thoracica* Montagu, Bopyride parassita di *Callianassa laticauda* Otto.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 19:111-184.
- (1947): Ancora sulla trasformazione sperimentale del sesso nei Bopiridi. La trasformazione della femmine giovanili in maschi.-Pubbl. Stat. Zool. Napoli 21:83-93.
- Riek, E.F. (1953): A corallanid isopod parasitic on freshwater prawns in Queensland.-Proc. Linn. Soc. N.S.W. 76:259-261.

- (1966): A new corallanid isopod parasitic on Australian freshwater prawns.-Proc. Linn. Soc. N.S.W. 91:176-178.
- Richardson, H. (1902): The marine and terrestrial isopods of the Bermudas, with descriptions of new genera and species.-Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 11(1):277-310.
- (1905): A Monograph on the isopods of North America.-Bull. U.S. Nat. Mus. 54:1-717.
- (1911): Les crustacés du 'Travailleur' et du 'Talisman', formes nouvelles.-Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris 7:518-534.
- Robertson, A. & Mann, K. (1980): The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada.-Mar. Biol. 59:63-69.
- Roman, M.L. (1970): Ecologie et répartition de certains groupes d'Isopodes dans les divers biotopes de la région de Tuléar (Sud-Ouest de Madagascar).-Rec. Trav. Sta. mar. Endoume Suppl. 10: 163-208.
- Romano, A. (1953): Su di un cabiropside parassita di *Bopyrina virbii*.-Boll. Zool. 20:83-87.
- Romestand, B. & Trilles, J.P. (1976): Production d'une substance anticoagulante par les glandes exocrines céphalothoraciques des Isopodes Cymothoidae *Meinertia oestroides* (Risso,1826) et *Anilocra physodes* (L.,1758)(Isopoda,Flabellifera,Cymothoidae).-C.R.Acad.Sc.Paris Ser.D 282:663-665.
- Rotramel, G. (1972): *Iais californica* and *Sphaeroma quoyanum*, two symbiotic isopods introduced to California (Isopoda Janiridae, Sphaeromatidae).- Crustaceana Suppl. 3:193-197.
- (1975a): Filter-feeding by the marine boring isopod, *Sphaeroma quoyanum* H. Milne Edwards,1840 (Isopoda, Sphaeromatidae).-Crustaceana 28(1):7-10.
- (1975b): Observations on the commensal relations of *Iais californica* (Richardson, 1904) and *Sphaeroma quoyanum* H. Milne Edwards, 1840 (Isopoda).-Crustaceana 28:247-256.
- Rustad, D. (1936): Der Filtermagen von *Aega stroemi*.-Bergens Mus. Arb. 6:1-17.
- Salemaa, H. (1979a): Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic.-Ophelia 18:133-150.
- (1979b): The chromosomes of *Asellus aquaticus* (L.) - A technique for isopod karyology.-Crustaceana 36:316-319.
- (1985): Karyological studies in *Idotea* spp. (Isopoda, Valvifera).-Crustaceana 48:74-87.
- Salvat, B. (1966): *Eurydice pulchra* - Leach,1815, *Eurydice affinis* - Hansen, 1905 (Isopodes Cirolanidae), taxonomie, ethologie, ecologie, répartition verticale et cycle reproducteur.-Act. Soc. linn. Bordeaux (A 1) 103:1-77.
- Sars, G.O. (1867): Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège.-Christiania :1-145.
- (1882): Oversigt af Norges Crustaceer med forelobige Bemaerkninger over de nye eller mindre bekjendte Arter I.-Christiania Vidensk. Forhandl. 18:1-124.
- (1885): The Norwegian North Atlantic Expedition 1876-1878. Zoology - Crustacea, I. Grondahl & Son, Christiania 14:1-276.
- (1897): An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species.2. Isopoda.-Bergen: Bergen Museum: 1-270.
- Scheloske, H.W. (1976a): Vergleichend-morphologische und funktionelle Untersuchungen am Magen von *Asellus aquaticus*.-Zool. Jb. Anat. 95:519-573.
- (1976b): Ist die Unterteilung des Magens der Malacostraca in Cardia und Pylorus berechtigt?-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 14:253-280.
- (1977): Skelett und Muskulatur des Cephalothorax von *Asellus aquaticus* (L.) (Asellidae, Isopoda). Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Crustacea Malacostraca.-Zool. Jahrb. (Anat.) 97:157-293.
- Schiecke, U. (1971): First record of *Thambema* (Isopoda Asellota) in the Mediterranean: *T. amicorum* Stebbing from the Gulf of Naples, and remarks on the diagnosis of the genus.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 39:169-175.
- & Modigh-Tota, M. (1976): *Pleurogonium variabile* sp. nov. from the Gulf of Naples (Italy).-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 40:114-122.
- Schioedte, J.C. & Meinert, F. (1878-1880): De Cirolanis Aegas simulantibus commentatio brevis.-Naturhist. Tidsskr. (3)12:279-302.
- (1883-1884): Symbolae ad monographium Cymothoarum Crustaceorum isopodum familiae. Anilocridae, Sapphridae, Cymothoidae.-Naturhist. Tidsskr. 19:221-454.
- Schlee, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennigs Prinzip.-Aufsätze Red. senckenberg. naturforsch. Ges. 20:1-62.
- Schmalzfuss, H. (1974): Skelett und Extremitätenmuskulatur des Isopoden-Cephalothorax.-Z. Morph. Tiere 78:1-91.
- (1980): Die ersten Landasseln aus Dominikanischem Bernstein mit einer systematisch-phylogenetischen Revision der Familie Sphaeroniscidae (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).- Stuttg. Beitr. Naturk. (B)61:1-12.
- (1983): Asseln.-Stuttg. Beitr. Naturk. (C)17:1-28.
- (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial isopods.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:49-63.
- (1986): Die Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. 8.Beitrag: Gattung *Kefalloniscus* nov.gen. (Scleropactidae).-Revue suisse Zool. 93(2):279-289.
- Schminke, H.K. (1973): Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca).-Mikrofauna Meeresboden 24:1-192.
- Schmitz, E.H. (1967): Visceral anatomy of *Gammarus lacustris lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda).-Am. Midl. Nat. 78:1-54.

- (1986): Cephalothoracic muscles of the foregut and feeding appendages of *Armadillidium vulgare* (Latreille) (Crustacea:Isopoda).-J. Crust. Biol. 6(1):134-142.
- & Scherrey, P.M. (1983): Digestive anatomy of *Hyalella azteca* (Crustacea, Amphipoda).-J. Morphol. 175:91-100.
- & Schultz, T.W. (1969): Digestive anatomy of terrestrial Isopoda: *Armadillidium vulgare* and *A. nasatum*.-Am. Midl. Natural. 82:163-181.
- Schram, F.R. (1970): Isopod from the Pennsylvanian of Illinois.-Science 169(3948):854-855.
- (1974): Palaeozoic Peracarida of North America.-Fieldiana Geol. (Chicago) 33:95-124.
- (1982): The fossil record and evolution of Crustacea.- In: Abele, L.G. (Hsg.): The biology of Crustacea,1. Systematics, the fossil record and biogeography :93-147.
- Schultz, G.A. (1966): Submarine canyons of southern California Pt.4.-Allan Hancock Pacif. Exp. 27:1-56.
- (1969): How to know the marine isopod Crustacea.-W.C. Brown Co., Dubuque:1-359.
- (1974): *Mexicerberus troglodytes* n.gen. n.sp. from a cave in Mexico, with notes on isopod crustaceans of the Microcerberidea from the the New World.- Crustaceana 26:308-312.
- (1976): Species of Asellotes (Isopoda: Paraselloidea) from Anvers Island, Antarctica.-Biol. Ant. Seas VI, Ant. Res. Ser. 26:1-35.
- (1977a): Anthurids from the west coast of North America, including a new species and three new genera (Crustacea, Isopoda).-Proc. Biol. Soc. Wash. 90:839-848.
- (1977b): Bathypelagic isopod Crustacea from Antarctica and southern seas.-Ant. Res. Ser. 23:69-128.
- (1979a): Two species of anthurid and excorallanid isopods from the stomach of the pearlfish *Carapus bermudensis* from Bimini, Bahamas.-Crustaceana 37(2):224.
- (1979b): Two new species of isopod crustaceans in families new to Antarctica (Desmosomatidae and Ischnomesidae).-Crustaceana 37:133-140.
- (1981a): Arcturidae from the Antarctic and Southern Seas (Isopoda, Valvifera), Part I.-Ant. Res. Ser. 32:63-94.
- (1981b): Isopods (Oniscoidea) from caves in North America and Northern South America.-Proc. 8th Intern. Congr. Speleol., Bowling Green, Kentucky 1: 551-552.
- (1982): Isopoda.-In: Parker, S.P. (Hsg.): Synopsis and classification of living organisms.-Mc Graw-Hill Book Co., N.Y.:249-254.
- Schultz, T.W. (1973) Digestive anatomy of *Lirceus fontinalis* Rafinesque (Crustacea, Isopoda).-Trans. Amer. micr. Soc. 92:13-25.
- Schwebel, L., Gall, J.C. & Grauvogel, L. (1983): Description du néotype d'*Anhelkocephalon haudevischi* Bill (1914), Crustacé isopode du Trias inférieur des Vosges (France).-Ann. Paléont. 69:307-316.
- Sekiguchi, H. (1982): Scavenging amphipods and isopods attacking the spiny lobster caught in a gill-net.-Rep. Fish. Res. Lab. Mie Univ. 3:21-30.
- (1985): Note on the burrow of a giant deep-sea isopod *Bathynomus doederleini* (Flabellifera:Cirolanidae).- Proc. Jap. Soc. sys. Zool. 31:26-29.
- , Yamaguchi, Y. & Kobayashi, H. (1981): *Bathynomus* (Isopoda: Cirolanidae) attacking sharks caught in a gill-net.-Bull. Fac. Fish. Mie Univ. 8:11-17.
- Semenova, L.M. (1970): Adaptive characters of the structure of alimentary system in some Isopoda, with reference to conditions of their life.-Russk. Zool. Zh. 49:831-837.
- Shafir, A. & Field, J.G. (1980): Population dynamics of the isopod *Cirolana imposita* Barnard in a kelp-bed.- Crustaceana 39:185-196.
- Shader, M. (1977): The breeding biology of *Idotea pelagica* (Isopoda:Valvifera) with notes on the occurrence and biology of its parasite *Chypeoniscus hanseni* (Isopoda:Epicaridea).-J. mar. biol. Assoc. U. K. 57:659-674.
- Sheppard, E.M. (1933): Isopod Crustacea.Pt. I. The family Serolidae.-Discovery Rep. 7:253-362.
- (1957): Isopod Crustacea.Pt. II. The suborder Valvifera. Families: Idoteidae, Pseudidotheidae and Xenarcturidae fam. n. With a supplement to isopod Crustacea, part I. The family Serolidae.-Discovery Rep. 29:141-198.
- Shih, C.T. (1972): Note on the giant isopod genus *Bathynomus* Milne Edwards, 1879 with description of a new species.-Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 21:31-42.
- Shiino, S.M. (1952): Phylogeny of the family Bopyridae.-Ann. Rep. Pref. Univ. Mie Sect. 2 Nat. Sci. 1:33-56.
- (1965): Phylogeny of the genera within the family Bopyridae.-Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (2)37(3):462-465.
- Shimoizumi, M. (1983): Studies on the sexuality of a sand beach isopod, *Excirolana japonica*. 1. Sex character and sexual differentiation.-J. Gakugei Tokushima Univ. Nat. Sci. 34:53-60.
- Shrewsbury, J.F.D. & Barson, G.J. (1952): The flora of the intestinal tract of the terrestrial isopod commonly known as the wood-louse.-J. Path. Bact. 64:619-625.
- Siebenaller, J.F. & Hessler, R.R. (1977): The Nannoniscidae (Isopoda, Asellota) *Hebefustis* n.gen. and *Nannoniscoides* Hansen.-Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 19:17-44.
- (1981): The genera of the Nannoniscidae (Isopoda, Asellota).-Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 19:227-250.
- Sieg, J. (1984): Neuere Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea. Eine phylogenetische Studie.-Zoologica, Stuttgart 136:1-132.
- Siewing, R. (1951): Besteht eine engere Verwandtschaft zwischen Isopoden und Amphipoden?.-Zool. Anz. 147:166-180.

- (1954): Morphologische Untersuchungen an Tanaidaceen und Lophogastriden.-Z. wiss. Zool. 157:333-426.
- (1957): Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea).-Zool. Jb. Anat. 75:39-176.
- Sivertsen, E. & Holthuis, L.B. (1980): The marine isopod Crustacea of the Tristan da Cunha Archipelago. Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha 1937-1938.-Gunneria 35:1-128.
- Smith, H.J. (1938): The receptive mechanism of the background response in chromatic behaviour of Crustacea.-Proc. Roy. Soc. London 125(B):250-263.
- Smith, W.J., Witkus, E.R. & Grillo, R.S. (1969): Structural adaptations for ion and water transport in the hindgut of the wood-louse *Oniscus asellus*.-J. Cell Biol. 43: 135-136.
- Spassky, N. & Kravtsov, A. (1976): First discovery of Isopoda in the Cenomanian of the Crimea [In Russian].-Paleontol. Zh. 3:151-152.
- Spencer, B. & Hall, T.S. (1897): Description of a new genus of terrestrial Isopoda, allied to the genus *Phreatoicus*.-Proc. Roy. Soc. Victoria N.S. 9:12-20.
- Staiger, H. & Bocquet, C. (1954): Cytological demonstration of female heterogamety in isopods.-Experientia 10:64-66.
- Standing, J.D. & Beatty, D.D. (1978): Humidity behaviour and reception in the sphaerotatid isopod *Gnorimosphaeroma oregonensis* (Dana).-Can. J. Zool. 56(9):2004-2014.
- Stebbing, T.R.R. (1893): A history of recent Crustacea.-The intern. Scient. Ser. 74, Kegan & Co London:330-387.
- (1900): On Crustacea brought by Dr. Willey from the South Seas.-In: Willey, A. (Hsg.) ,Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere collected during 1895, 1896 and 1897, Cambridge Univ. Press 5:605-690.
- (1905): Report on the Isopoda collected by Professor Herdmann at Ceylon in 1902.-Rept. Ceylon Pearl Fish Gulf of Manaar IV, Suppl. 23:1-64.
- (1907): A freshwater isopod from Calcutta.-J. Linn. Soc. London (Zool.) 30:39-42.
- Steeves, H.R. (1969): Lipid content of the hepatopancreas of the isopod, *Bathynomus giganteus*.-Crustaceana 16:135-138.
- Stephenson, A.B. (1976) Gill damage in fish produced by buccal parasites.-Rec. Auckland Inst. Mus. 13:167-173.
- Stepien, C.A. & Brusca, R.C. (1985): Nocturnal attacks on nearshore fishes in southern California by crustacean zooplankton.-Mar.Ecol.Prog.Ser. 25:91-105.
- Stock, J.H. (1977): *Microparasellidae* (Isopoda Asellota) from Bonaire – with notes on the origin of the family.-Stud. Fauna Curaçao 51:69-91.
- (1980): Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda).-Bijdr. Dierk. 50:105-144.
- (1981a): L'origine géologique des îles des Indes Occidentales en relation avec la dispersion de quelques Malacostracés stygobiontes.-Géobios 14:219-227.
- (1982): Stygobiont Crustacea Malacostraca from geologically older and younger Antillean Islands: A biogeographic analysis.-Bijdr. Dierk. 52:191-199.
- (1985): Discovery of interstitial Isopoda of the family Microparasellidae in inland waters of Australia.-Stygologia 1(1):93-100.
- Stoll, C. (1962): Cycle évolutif de *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopodes-Gnathiidae).-Cah. Biol. Mar. 3:401-416.
- Stolley, E. (1910): Über zwei neue Isopoden aus norddeutschem Mesozoikum.-Jber. niedersächs. geol. Ver. Hannover 3:191-216.
- Storch, V. (1982): Der Einfluß der Ernährung auf die Ultrastruktur der großen Zellen in den Mitteldarmdrüsen terrestrischer Isopoda (*Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*).-Zoomorphology 100:132-142.
- Strömberg, J.O. (1972): Isopod phylogeny. Aspects based on embryological, morphological and palaeontological evidence.-Contr. Zool. Inst. Univ. Lund 1972:1-112.
- Studer, T. (1882): Über eine neue Art *Arcturus* und eine neue Gattung der Idotheiden.-Sitz. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1882:56-58.
- Sutton, S.L. (1980): Woodlice.-Pergamon Press, Oxford.
- Svavarsson, J. (1982): *Nannoniscus profundus* sp. n. and *Austroniscus norbi* sp. n. (Isopoda, Asellota, Nannoniscidae) from the deep Norwegian Sea.-Sarsia 67:179-186.
- (1984): Description of the male of *Pseudomesus brevicornis* Hansen, 1916 (Isopoda, Asellota, Desmosomatidae) and rejection of the family Pseudomesidae.-Sarsia 69:37-44.
- (1987): Re-evaluation of *Katianira* in Arctic waters and erection of a new family, *Katianiridae* fam. nov. (Isopoda, Asellota).-J. Crustacean Biol. 7:704-720.
- Sye, C.G. (1887) Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Jaera marina*.-Dissertation Univ. Kiel 1887:6-43.
- Szidat, L. (1955): Beiträge zur Kenntnis der Reliktfauna des La Plata-Stromsystems.-Arch. Hydrobiol. 51:209-260.
- (1965): Sobre la evolución del dimorfismo sexual secundario en isopodos parásitos de la familia Cymothoidae (Crust. Isop.).-Ann. Seg. Congr. Latino-Americano Zool. 2:83-87.
- (1966): Untersuchungen über den Entwicklungszyklus von *Meinertia gaudichaudii* (Milne Edwards, 1840) Stebbing, 1886 (Isopoda, Cymothoidae) und die Entstehung eines sekundären Sexualdimorphismus bei parasitischen Asseln der Familie Cymothoidae Schioedte & Meinert, 1881.-Z. Parasitenkunde 27:1-24.
- Taberner, R. (1976): Un nuevo isopodo de la familia Cymothoidae, *Paracymothoa parva* sp. nov., parásito de *Hyphessobrycon callistus* (Boulanger 1900) Eigenmann 1910 (Pisces, Characidae).-Physis (B)35(91):163-169.

- Teichmann, H. von (1963): Chromosomenstudien an Isopoden unter besonderer Berücksichtigung der Oniscoidea.-Mitt. Hamburg.-Zool. Mus. Inst. 60:1-42.
- Ter Poghossian, A. (1909): Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Isopoden.-Z. Naturwiss. Halle 81:1-50.
- Tetart, J. (1962): Etude morphologique de *Campecopea hirsuta* (Montagu).-Bull. Soc. Linn. Normandie 10(3):158-164.
- Thomson, J.M. (1944): New Crustacea from the Swan River estuary.-J. Roy. Soc. W. Austr. 30:35-53.
- (1951): The fauna of Rottneest Island. X.Anthuridae.-J. Roy. Soc. W. Austr. 35:1-8.
- Tinturier-Hamelin, E. (1963): Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère).-Cah. Biol. Mar. 4:473-591.
- Tiwari, K.K. (1955): Nichollsidae, a new family of Phreatoicoidea (Crustacea: Isopoda).-Rec. Indian Mus. 53:293-295.
- (1962): A note on the testes in *Nichollisia kashiense* Chopra & Tiwari (Isopoda, Phreatoicoidea, Nichollsiidae).-Crustaceana 3:247-248.
- Torti, M.R. & Bastida, R. (1972): Presencia del genero *Macrochiridotea* Ohlin, 1901 en Uruguay y Brasil: *M. giambiagiae* sp. nov. (Crustacea, Isopoda).-Neotropica 18:16-22.
- Trilles, J.P. (1964): Spécificité parasitaire chez les Isopodes Cymothoidae méditerranéens. Note préliminaire.-Vie Milieu 15:105-116.
- (1969): Recherches sur les isopodes Cymothoidae des cotes francaises. Aperçu général et comparatif sur la bionomie et la sexualité de ces crustacés.-Bull. Soc. Zool. France 94:433-445.
- Tuzet, O., Manier, J.F. & Ormières, R. (1959): Recherches sur l'appareil digestif de quelques isopodes (anatomie, histologie, cytologie).-Bull. Soc. Zool. France 84:505-531.
- Uchida, T. (1931): Observations sur le sens de la reconnaissance du sexe chez *Asellus*.-Bull. Soc. Zool. Fr. 55:516-552.
- Ushakov, P.V. (1963): Quelques particularités de la bionomie benthique de l'Antarctique de l'Est.-Cah. Biol. Mar. 4:81-89.
- Vader, W. (1983): *Hemioniscus balani* in northern Norway (Isopoda, Cryptoniscina).-Fauna Norv. (A)4:1-6.
- Van Beneden, E. (1869): Recherches sur l'embryogenie des Crustacés.-1.Observations sur le développement de l'*Asellus aquaticus*.-Bull. Acad. Roy. Sci. Let. Arts Belg. 28:54-87.
- Vandel, A. (1941): Étude des garnitures chromosomiques de quelques Crustacés isopodes terrestres et d'eau douce européens.-Cytologia 12:44-65.
- (1943): Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoïdes (Isopodes terrestres).- Bull. biol. France-Belg. Suppl. 30:1-143.
- (1948): Les Isopodes volvationnels exoantennés et la genèse de leurs coaptations.-Bull. biol. Fr. Belg. 82:388-428.
- (1950): L'évolution d'une coaptation unisexuelle et son interprétation ontogénétique (La pince du septième périopode des Trichoniscidae;Crustacés, Isopodes).- Bull. biol. France Belg. 84:1-34.
- (1952): Les Trichoniscides (Crustacés Isopodes) de l'hémisphère austral.-Mém. Mus. natl. Hist. nat. (A) 6(1):1-116.
- (1957): Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes.-C. R. Acad. Sci. Paris 245:2160-2163.
- (1964a): De l'emploi des appareils respiratoires pour l'établissement d'une classification rationnelle des Isopodes terrestres »Oniscoïdes«.-Bull. Soc. zool. Fr. 89:730-736.
- (1964b): La place du genre *Actaecia* Dana dans le sous-ordre des Oniscoïdes (Isopodes terrestres).- Crustaceana 6:161-174.
- (1965): Sur l'existence d'Oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des Isopodes terrestres.-Ann. Spéleol. Paris 20:489-518.
- (1970): L'origine et l'évolution des Trachelipidae (Crustacea: Isopoda: Oniscoïdes).-Bull. Soc. zool. Fr. 95:321-328.
- (1973): Les Isopodes terrestres et cavernicoles de l'île de Cuba.-In: Résultats des expéditions biospéologiques Cubano-Roumaines à Cuba.-Bucaresti, Edit. Acad. Rep. Soc. Rom. 1:153-188.
- (1977): Les Oniscoïdes (Isopodes terrestres) de la Nouvelle-Zélande et de l'Archipel Kermadec.-Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (A) 102:1-56.
- Van Emden, F. (1922): Zur Kenntnis der Brutpflege von *A. aquaticus* nebst einigen Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden.-Arch. Naturgesch. Berlin 88:91-133.
- Vanhöffen, E. (1914): Die Isopoden der deutschen Südpolarexpedition 1901 – 1903.-Dt. Südpolar Exp. 15 Zool. 7(4): 447-598.
- Van Lieshout, S.E.N. (1983): Calabozoidea, a new suborder of stygobiont Isopoda, discovered in Venezuela.-Bijdr. Dierk. 53(1):165-177.
- Van Straelen, V. (1928): Contribution à l'étude des isopodes méso- et cénozoïques.-Mém. Acad. Roy. Belgique Cl. Sci. (2)9(5):1-66.
- Van Zinderen Bakker, E.M. (1970): Quarternary climates and Antarctic biogeography.-In: Holdgate M W (Hsg.): Antarctic Ecology 1:31-40.
- Veillet, A. (1945): Recherches sur le parasitisme des crabes et des galathées par les rhizocéphales et les épicarides.-Ann. Inst. Océanogr. Monaco 22:193-341.
- Verhoeff, K.W. (1917): Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda Oniscoïdes.-Biol. Zbl. 37:113-127.
- (1920): Über die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere.-Z. wiss. Zool. 118:365-447.
- (1938): Weltstellung der Isopoda Terrestria, neue Familien derselben und neues System.-Zool. Jahrb. Abt. Syst. 71:253-264.

- (1942): Land-Isopoden der Insel Ischia. Systematisch, phänologisch, ökologisch, geographisch.-Z. Morph. Ökol. Tiere **38**:435-482.
- (1949): Zur Kenntnis der maritimen Isopoden. Gattung *Sphaeroma*, die Incurvation derselben und *Jaera* als Gast von *Sphaeroma*. 81. Isopoden Aufsatz.-Arch. Hydrobiol. **42**:395-422.
- Veuille, M. (1978a): Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode Asellote).I.-Structure et fonctionnement des pièces copulatrices mâles.-Cah. Biol. Mar. **19**:299-308.
- (1978b): Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode Asellote) II.- Évolution des organes reproducteurs femelles.-Cah. Biol. Mar. **19**:385-395.
- Vitagliano, G. (1947): La spermatogenesi e la distribuzione dei chiasmi in *Asellus aquaticus* L.-Pubbl. Staz. zool. Napoli **21**:164-182.
- Wägele, J.W. (1979a): Der Fortpflanzungszyklus von *Cyathura carinata* (Isopoda,Anthuridea) im Nord-Ostsee-Kanal).- Helgoländer wiss. Meeresunters. **32**:295-304.
- (1979b): Die Homologie der Mundwerkzeuge von *Cyathura carinata* (Kröyer,1847) (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).-Zool. Anz. Jena **203**:334-341.
- (1979c): Morphologische Studien an *Eisothistos* mit Beschreibung von drei neuen Arten (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).- Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel **1**(2):1-19.
- (1980): Anthuridea (Crustacea, Isopoda) aus dem Tyrrhenischen Meer.-Zool. Scr. **9**:53-66.
- (1981a): Zur Phylogenie der Anthuridea (Crustacea, Isopoda). Mit Beiträgen zur Lebensweise, Morphologie, Anatomie und Taxonomie.-Zoologica Stuttgart **132**:1-127.
- (1981b): Study of the Paranthuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean.-Isr. J. Zool. **30**:211-229.
- (1981c) Study of the Hyssuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean and the Red Sea.- Isr. J. Zool. **30**:47-87.
- (1981d): Study of the Anthuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean and the Red Sea.- Isr. J. Zool. **30**:113-159.
- (1982a) Ultrastructure of the pleopods of the estuarine isopod *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).- Zoomorphology **101**:215-226.
- (1982b): Neubeschreibung und Vergleich der mediterranen Paranthura-Arten (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).-P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. **3**:109-132.
- (1982c): Isopoda (Crustacea: Peracarida) ohne Oostegite: Über einen *Microcerberus* aus Florida.-Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel **1**(9):19-23.
- (1983a): On the homology of antennal articles in Isopoda.-Crustaceana **45**(1):31-37.
- (1983b): *Protocerberus* gen.n. und *Afrocerberus* gen.n., neue limnische Microcerberidea aus Afrika (Crustacea: Isopoda).- Bull.Zool.Mus.Univ.Amst. **9**(8):65-74.
- (1983c): On the origin of the Microcerberidae (Crustacea: Isopoda).-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **21**(4):249-262.
- (1983d): On the homology of antennal articles in Isopoda.-Crustaceana **45**:31-37.
- (1984a): Redescription of K.H.Barnard's three species of *Mesanthura* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).-J. Nat. Hist. **18**:389-403.
- (1984b): Studies on Antarctic Crustacea Isopoda.1. Anthuridea of the Weddell Sea.-Polar Biol. **3**:99-117.
- (1985a): Two new genera and twelve new species of Anthuridea (Crustacea:Isopoda) from off the West Coast of New Zealand.-N. Z. J. Zool. **12**:363-423.
- (1985b): On the tethyan origin of the stygobiont Anthuridea *Curassanthura* and *Cyathura* (*Stygocyathura*), with description of *Curassanthura canariensis* n.sp. from Lanzarote (Crustacea,Isopoda).-Stygologia **1**(3):258-269.
- (1985c): Observations on nutrition and ultrastructure of digestive tract and fat body of the giant paranthurid *Accalathura gigantissima* Kussakin.-Polar Biol. **4**:33-43.
- (1986a): Polymorphism and distribution of *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) (Crustacea,Isopoda) in the Weddell Sea and synonymy with *C. cornuta* (Studer, 1879).-Polar Biol. **6**:127-137.
- (1986b): *Serolis luethjei* n.sp.,a new isopod crustacean from the Weddell Sea.-Polar Biol. **5**:145-152.
- (1987a): Lebensformtypen antarktischer Isopoden.-Inst. Wiss. Film **C 1633**
- (1987b): Description of the postembryonal stages of the Antarctic fish parasite *Gnathia calva* Vanhöffen (Crustacea: Isopoda) and Synonymy with *Heterognathia* Amar & Roman.-Polar Biol. **7**:77-92.
- (1987c): On the reproductive biology of *Ceratoserolis trilobitoides* (Crustacea:Isopoda): Latitudinal variation of fecundity and embryonic development.- Polar Biol. **7**:11-24.
- (1987d):The feeding mechanism of *Antarcturus* and a redescription of *A. spinacoronatus* Schultz,1978 (Crustacea:Isopoda:Valvifera).-Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B)**316**:429-458.
- (1988): Aspects of the life cycle of the Antarctic fish parasite *Gnathia calva* Vanhöffen (Crustacea: Isopoda).-Polar Biol. **8**:287-291.
- & Brandt, A. (1985): New West Atlantic localities for the stygobiont paranthurid *Curassanthura* (Crustacea, Isopoda Anthuridea) with description of *C. bermudensis* n. sp.-Bijdr. Dierk. **55**: 324-330.

- (1988): *Protognathia* n.gen. *bathypelagica* (Schultz, 1977) rediscovered in the Weddell Sea: A missing link between the Gnathiidae and the Cirolanidae (Crustacea, Isopoda).-Polar Biol. 8:359-365.
- & Bruce, N.L. (im Druck): Redescription of *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925) (Crustacea: Isopoda) with notes on its functional morphology.-Proc. Biol. Soc. Wash.
- , Coleman, O. & Hosse, U. (1987): Two new hypogean species of *Cyathura* from Melanesia (Crustacea: Isopoda: Anthuridea): Further Tethyan relicts?- Stygologia 3:89-106.
- & Platvoet, D. (1982): Description of *Monodanthura maroccana* nov.gen., nov.spec. (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).-Bull.Zool.Mus..Univ.Amst. 8(25):213-220.
- & Schminke, H.K. (1986): Leben in eisigen Tiefen:Benthosforschung in der Antarktis.-Natur und Museum 116(6):184-193.
- , Welsch, U. & Müller, W. (1981): Fine structure and function of the digestive tract of *Cyathura carinata* (Kröyer)(Crustacea, Isopoda).-Zoomorphology 98:69-88.
- Wagner, N. (1866): Observations sur l'organisation et le développement des Ancées.-Bull. Acad. Sci. St.-Petersbourg 10:498-502.
- Walker, S.P. (1977): *Probopyrus pandalicola*: Discontinuous ingestion of shrimp hemolymph.-Exp. Parasitol. 41:198-205.
- Walz, R. (1881): Über den Organismus der Bopyriden.-Zool. Anz. 4: 159-164.
- (1882): Über die Familie der Bopyridae.-Arb. Zool. Inst. Univ. Wien 4:1-76.
- White, M.G. (1970): Aspects of the Breeding Biology of *Glyptonotus antarcticus* (Eights)(Crustacea,Isopoda) at Signy Island, South Orkney Islands.-In: Holdgate, M.W. (Hsg.): Antarctic Ecology. Academic Press, London 1:279-285.
- (1972): Descriptive and biological notes on the rare Antarctic isopod *Serolis ovata* Sheppard (Crustacea: Flabellifera).-Br. Anarct. Surv. Bull. 27:139-144.
- Wieser, W. (1963): Adaptation of two intertidal isopods.II. Comparison between *Campecopea hirsuta* and *Naesa bidentata* (Sphaeromatidae).-J. mar. biol. Ass. U. K. 43:97-112.
- (1968): Aspects of the nutrition and metabolism of copper in isopods.-Am. Zool. 8:495-506.
- (1984): Ecophysiological adaptations of terrestrial isopods: a brief review.-In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods. Clarendon Press, Oxford.-Symp. zool. Soc. London 53: 247-268.
- Wiley, E.O. (1979): An annotated linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems.-Syst. Zool. 28:308-337.
- (1980): Is the evolutionary species fiction? - A consideration of classes, individuals and historical entities.-Syst. Zool. 29:76-80.
- Williams, E.H. & Williams, L.B. (1978): Cymothoid isopods of some marine fishes from the northern Gulf of Mexico.-Northeastern Gulf Sci. 2:122-124.
- (1985): Isopods of some marine fishes from Puerto Rico and adjacent areas.-Proc. Is. Mar. Labs. Carib. 13:14.
- Williams, J.A. (1983): The endogenous locomotor activity rhythm of 4 supralittoral peracarid crustaceans.-J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 63:481-492.
- Williams, L.B. & Williams, E.H. (1985): Brood pouch release of *Anilocra chromis* Williams & Williams (Isopoda, Cymothoidea), a parasite of brown Chromis, *Chromis multilineatus* (Guichenot) in the Caribbean.- Crustaceana 49 (1):92-95.
- Williams, W.D. (1966): The Phreatoicids.-Austr. Nat. Hist. 15:165-168.
- Wilson, G.D. (1976): The systematics and evolution of *Haplomunna* and its relatives (Isopoda, Haplomunnidae, new family).-J. Nat. Hist. 10:569-580.
- (1980): New insights into the colonization of the deep-sea: Systematics and zoogeography of the Munnidae and Pleurogoniidae new combination (Isopoda, Janiroidea).- J. Nat. Hist. 14:215-236.
- (1981): Taxonomy and postmarsupial development of *Eurycope iphthima*, new species, a dominant deep-sea eurycopid isopod (Crustacea).-Proc. Biol. Soc. Wash. 94:276-294.
- (1982a): Two new natatory asellote isopods (Crustacea) from the San Juan Archipelago, *Baeonectes improvisus* n.gen., n.sp. and *Acanthomunnopsis mulleri* n.sp., with a revised description of *A. hystrix* Schultz.-Can. J. Zool. 60:3332-3343.
- (1982b): Systematics of a species complex in the deep-sea genus *Eurycope*, with a revision of six previously described species (Crustacea, Isopoda, Eurycopidae).- Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. San Diego 25:1-64.
- (1983): Dispersal and speciation in the deep-sea janiroidean isopods (Asellota, Crustacea).-Amer. Zool. 23:921.
- (1986a): Pseudojaniridae (Crustacea:Isopoda), a new family for *Pseudojanira stenetrioides* Barnard,1925, a species intermediate between the asellote superfamilies Stenetriioidea and Janiroidea.-Proc. Biol. Soc. Wash. 99(2):350-358.
- (1986b): Evolution of the female cuticular organ in the Asellota (Crustacea, Isopoda).-J. Morphol. 190:297-305.
- (1987): The road to the Janiroidea: Comparative morphology and evolution of the asellote isopod crustaceans.-Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 25:257-280.
- (im Druck): A systematic revision of the deep-sea Lipomerinae in the isopod crustacean family Munnopsidae.-Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. San Diego
- & Hessler, R.R. (1974): Some unusual Paraselloidea (Isopoda Asellota) from the deep benthos of the Atlantic.-Crustaceana 27:47-67.
- (1980): Taxonomic characters in the morphology of the genus *Eurycope* (Isopoda Asellota), with a description of *Eurycope cornuta* (G.O.Sars).- Cah. Biol. Mar. 21:241-263.

- (1981): A revision of the genus *Eurycope* (Isopoda: Asellota) with descriptions of three new genera.-J. Crust. Biol. 1:401-423.
- & Thistle, D. (1985): *Amuletta*, a new genus for *Ilyarachna abyssorum* Richardson, 1911 (Isopoda: Asellota: Eurycopidae).-J. Crust. Biol. 5:350-360.
- , Thistle, D. & Hessler, R.R. (1976): The Plakarthiidae (Isopoda, Flabellifera): déjà vu.-Zool. J. Linn. Soc. 58(4):331-343.
- & Wägele, J.W. (in Vorbereitung) Preliminary analysis of the non-monophyletic »family« Janiridae (Crustacea: Isopoda).
- Wolff, T. (1962): The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota.-Galathea Rep. 6:1-320.
- (1979): Macrofaunal utilization of plant remains in the deep-sea.-Sarsia 64:117-136.
- Woodward, H. (1890): On a new British isopod (*Cyclosphaeroma trilobatum*) from the Great Oolite Northampton.-Geol. Mag. (3)7:529-533.
- (1898): On the discovery of *Cyclosphaeroma* in the Purbeck beds of Aylesbury.-Geol. Mag. 4(5):385-388.

- Heft 116. **Weber, H.** † Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* PIAGET 1869. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse (herausgegeben und teilweise ergänzt von P. Wenk). – VI, 154 Seiten. Mit 111 Abbildungen im Anhang und auf 1 Tafel. 1969.
- Heft 117. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Palingenia longicauda*. – **Splechtna, H.**, Zur Struktur und Gefäßversorgung der Reptilienniere. – Insgesamt: II, 88 Seiten. Mit 3 Tafeln und 84 Abbildungen im Text. 1970.
- Heft 118. **Scherzinger, W.**, Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (*Glauucidium passerinum*, L.). – IV, 120 Seiten. Mit 70 Abbildungen im Anhang und auf 10 Tafeln. 1970.
- Heft 119. **Kinzelbach, R.K.**, Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). – 1. Hälfte. XIII, 128 Seiten. Mit 55 Abbildungen. 1971. 2. Hälfte. IV, 128 Seiten. Mit 127 Abbildungen. 1971.
- Heft 120. **Pretzmann, G.**, Die Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura). – IV, 184 Seiten. Mit 31 Textabbildungen und 732 Abbildungen im Anhang. 1972.
- Heft 121. **Schmidt, H.**, Prodromus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien. – IV, 146 Seiten. Mit 37 Abbildungen. 1972.
- Heft 122. **Scheer, G.** and **C. S. G. Pillai**, Report on the Scleractina from the Nicobar Islands. Result of the Xarifa Expedition 1957/58 of the International Institute for Submarine Research, Vaduz, Liechtenstein (Director Dr. Hans Hass). – IV, 75 pages. With 4 figures and 33 plates. 1974.
- Heft 123. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Ephemera danica*. – **Schubart, H.**, Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). – Insgesamt: VI, 91 Seiten. Mit 3 Tafeln und 55 Abbildungen sowie 14 Tabellen im Text. 1975.
- Heft 124. **Tiedemann, M. A.** † und **Tiedemann, F.**, Vergleichend anatomische Untersuchungen an Schulter- und Beckengürtel verschiedener südafrikanischer Skinkarten mit besonderer Berücksichtigung von Reduktionserscheinungen. – IV, 80 Seiten. Mit 79 Abbildungen im Anhang. 1975.
- Heft 125. **Sudhaus, W.**, Vergleichende Untersuchungen zur Phylogenie, Systematik, Ökologie, Biologie und Ethologie der Rhabditidae (Nematoda). – IV, 229 Seiten. Mit 52 Abbildungen und 7 Tabellen im Text. 1976.
- Heft 126. **Pillai C. S. G.** and **Scheer, G.**, Report on the Stony Corals from the Maldive Archipelago. Results of the Xarifa Expedition 1957/58 of the International Institute for Submarine Research, Vaduz, Liechtenstein (Director Dr. Hans Hass). – IV, 83 pages. With 9 figures in the text and 32 plates. 1976.
- Heft 127. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Proboscidioplocia skorai*. – **Melber, A.** und **Schmidt, G.H.**, Sozialphänomene bei Heteropteren. – Insgesamt VI, 53 Seiten. Mit 31 Abbildungen im Text. 1977.
- Heft 128. **Salvini-Plawen, L. v.**, Antarktische und subantarktische Solenogastres. – VIII, 316 Seiten. Mit 334 Abbildungen. – 1. Hälfte: IV, 156 Seiten (S. 1–156), 2. Hälfte: IV, 160 Seiten (S. 157–316). 1978.
- Heft 129. **Schmidt, H.** und **D. Zissler**, Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung. – VIII, 97 Seiten. Mit 182 Abbildungen. 1979.
- Heft 130. **Baehr, M.**, Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. – VIII, 76 Seiten. Mit 80 Abbildungen, 4 Tabellen und 6 Diagrammen. 1979.
- Heft 131. **Schönmann, H.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Siphonurus aestivalis* Eaton und *Lepeorus goyi* Peters. – IV, 52 Seiten. Mit 39 Abbildungen im Text. 1981.
- Heft 132. **Wägele, J.-W.**, Zur Phylogenie der Anthuridea (Crustacea, Isopoda). Mit Beiträgen zur Lebensweise, Morphologie, Anatomie und Taxonomie. – IV, 127 Seiten. Mit 58 Abbildungen im Text. 1981.
- Heft 133. **Scheer, G.** and **C. S. G. Pillai**, Report on the Stony Corals from the Red Sea. – VI, 198 pages. With 5 figures in the text and 41 plates. 1983.
- Heft 134. **Meyer-Rochow, V.B.** and **Tiang, K.M.**, The eye of *Jasus edwardsii* (Crustacea, Decapoda, Palinuridae). Electrophysiology, Histology, and Behaviour. – VIII, 61 pages. With 20 figures and 24 plates. 1984.
- Heft 135. **Stützel, Ruth**, Anatomische und ultrastrukturelle Untersuchungen an der Napschnecke *Patella L.* unter besonderer Berücksichtigung der Anpassung an den Lebensraum. – VI, 54 Seiten. Mit 26 Abbildungen und 2 Tabellen im Text sowie 36 Tafeln. 1984.
- Heft 136. **Sieg, J.**, Neuere Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea. Eine phylogenetische Studie. – IV, 132 Seiten. Mit 42 Abbildungen. 1984.
- Heft 137. **Ruhberg, H.**, Die Peripatopsidae (Anychophora). Systematik, Ökologie, Chorologie und phylogenetische Aspekte. – VI, 184 Seiten. Mit 153 Abbildungen im Text. 1985.
- Heft 138. **Reichenbach-Klinke, Heinz-Hermann**, Zur Kenntnis der in Mitteleuropa vorkommenden Polyopisthocotylea ODHNER 1912 (Monogenea, Plathelminthes). – X, 73 Seiten. Mit 53 Abbildungen und 3 Phototafeln. 1986.
- Heft 139. **Plachter, Harald** und **Plachter, Johanna**, Ökologische Studien zur terrestrischen Höhlenfauna Süddeutschlands. III, 67 Seiten. Mit 17 Abbildungen und 15 Tabellen im Text. 1988.
- Heft 140. **Wägele, Johann-Wolfgang**, Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. IV, 262 Seiten. Mit 107 Abbildungen im Text. 1989.