

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

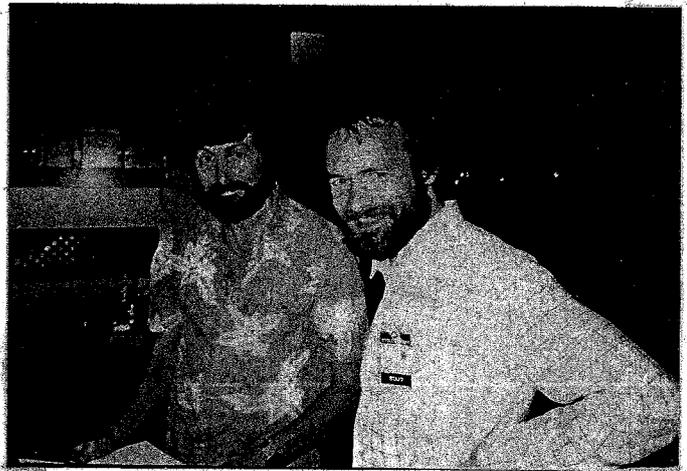
Heft 140

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: Porricondylinae 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 Polyphylie 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 Muskelanordnung, 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, Plakarthriidae, 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 Schwanzfächerschlagens, 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 *Excitrolana* (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 Calabozoidea, 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, Cymothoidea: 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 *Cymothoidea* 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 Phreatoicoidea 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. Cymothoidea 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.

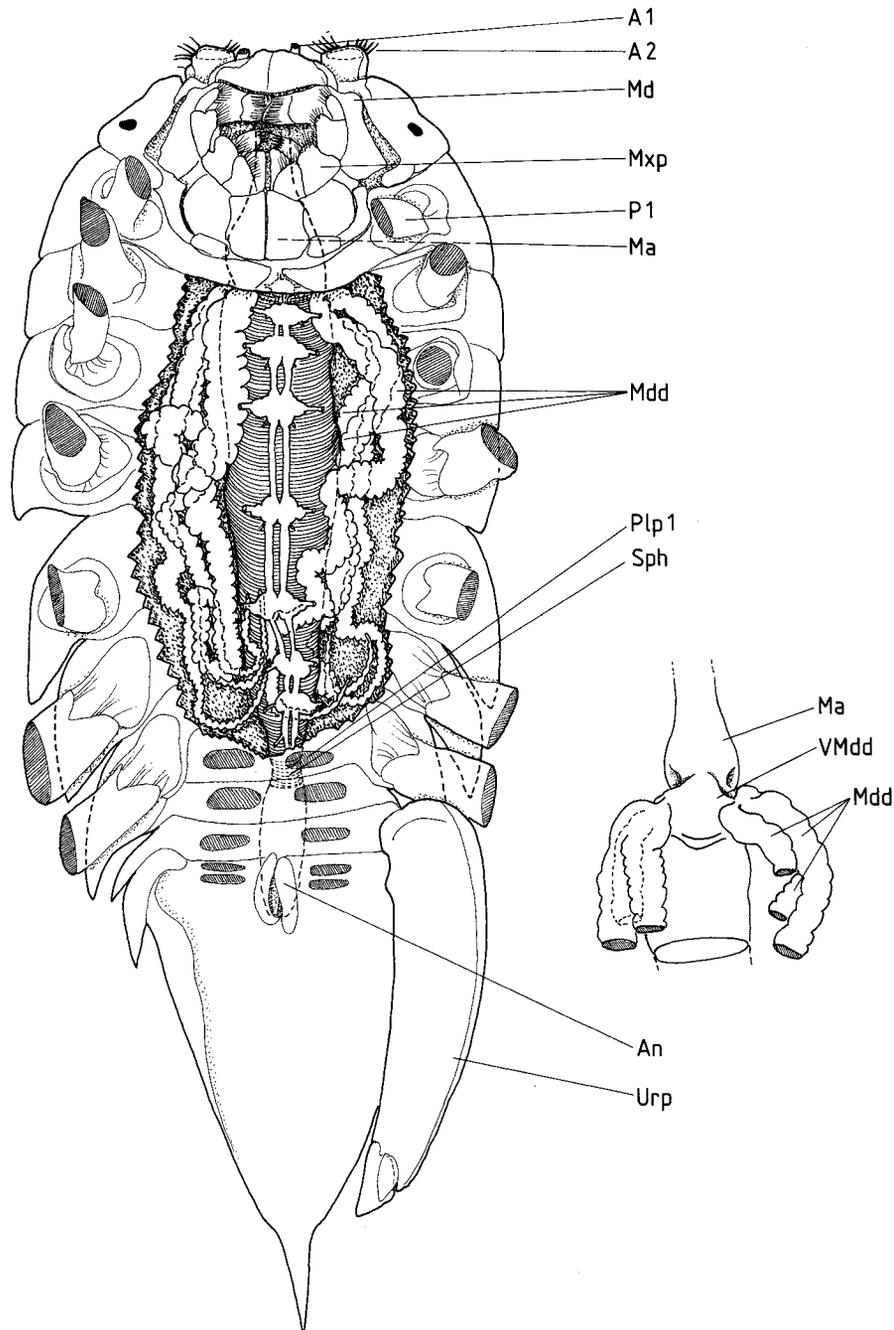


Abb. 1. Die Anatomie der Isopoda: Unreifes Exemplar von *Glyptonotus antarcticus* (Chaetiliidae) ventral geöffnet, Extremitäten entfernt. Rechts: Detail des Überganges vom Magen (Ma) in die Mitteldarmdrüsen; Ventralansicht.

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.

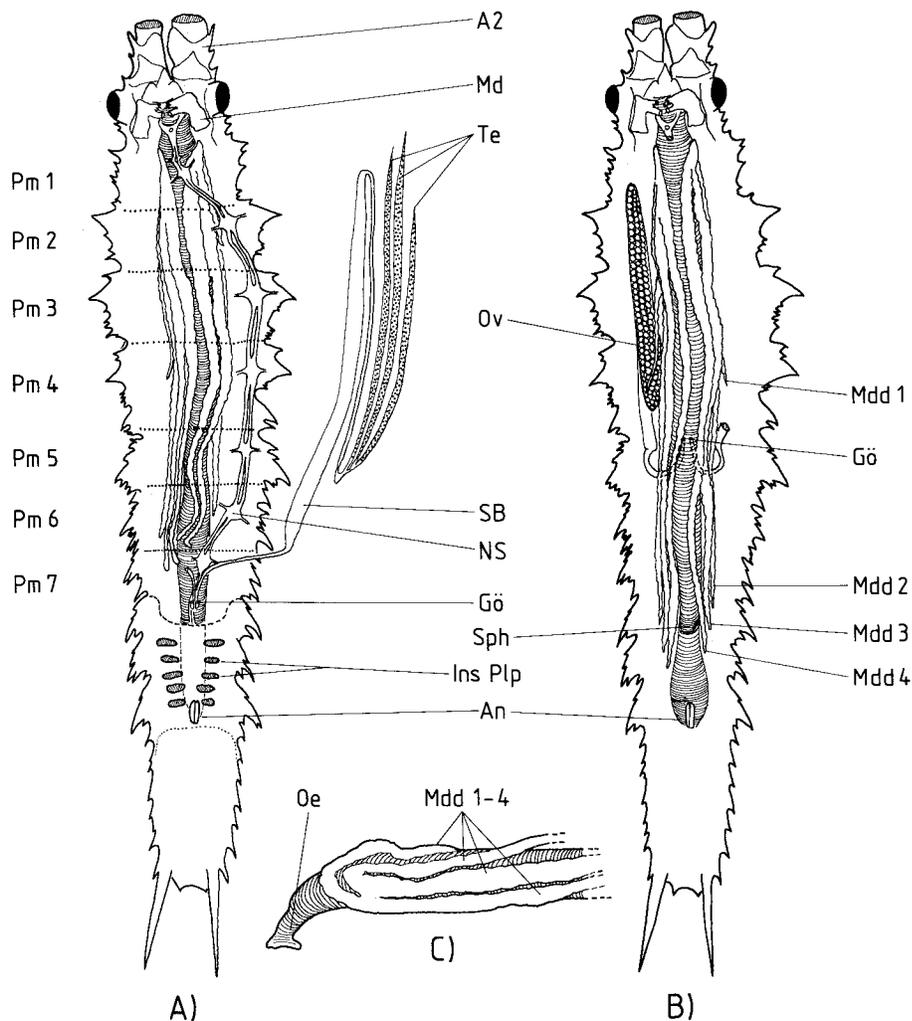


Abb. 2. Die Anatomie der Isopoda: *Antarcturus spina-coronatus* (Arcturidae). A: Männchen in Ventralansicht; Pleopoden entfernt. Rechte Gonade entfernt, linke herausgelegt; Nervensystem nach links verlagert. B: Unreifes Weibchen in Ventralansicht. Strickleiternersystem und linkes Ovar entfernt, rechtes 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.

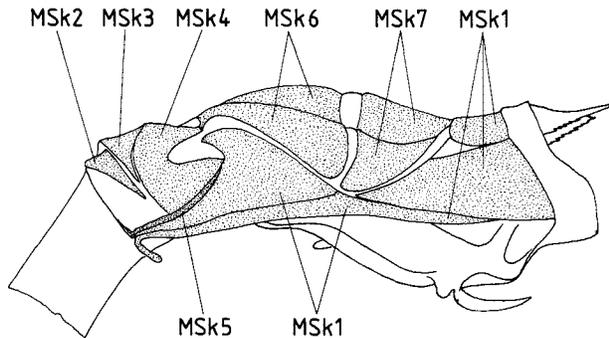


Abb. 3. Seitenansicht der äußeren Gestalt des Magens von *Asellus aquaticus*, verändert nach Scheloske (1976a). Flächensklerite (MSk 1-7) hergehoben. Der Sklerit MSk4 bildet die Lateralia.

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 Schlitze, 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).

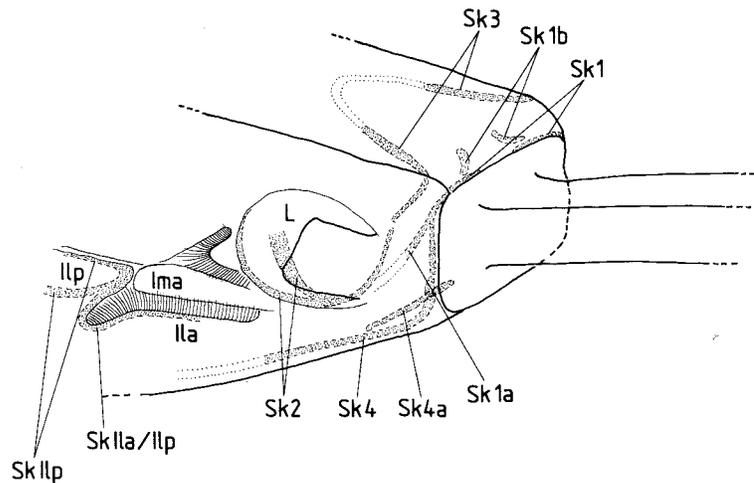


Abb. 4. Verallgemeinertes Schema des frontalen Magenabschnittes (rechts: Oesophagus) mit der Anordnung der vorderen Magensklerite. Der Sklerit **Sk4** kann als kurze ventrale Spange (**Sk4a**) oder als längerer, mit **Sk1** verbundener Sklerit auftreten. Der Sklerit **Sk1a** ist eine Spange, die vom **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

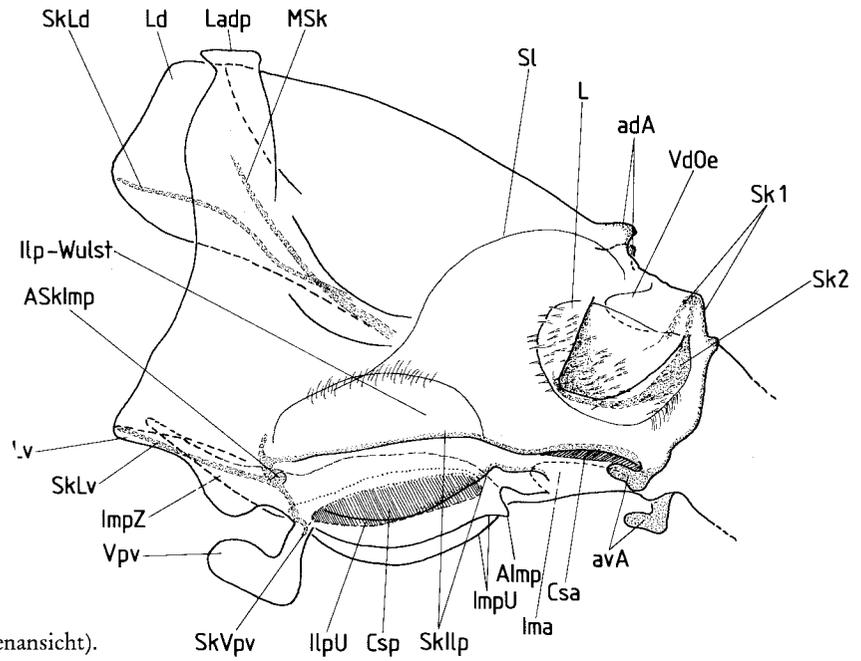


Abb. 5. Magen von *Mesamphisopus capensis* (Seitenansicht).

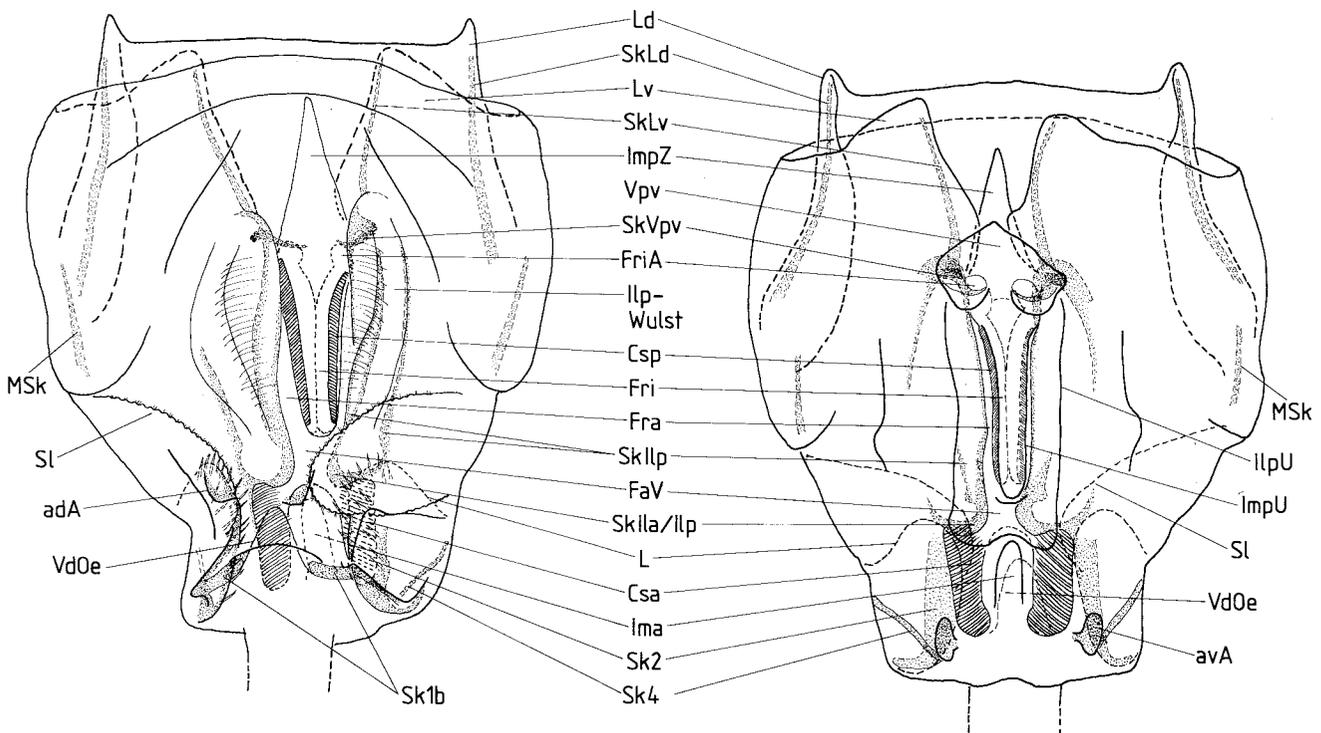


Abb. 6. Der Magen von *Mesamphisopus capensis* (links Dorsal-, rechts Ventralansicht).

(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.

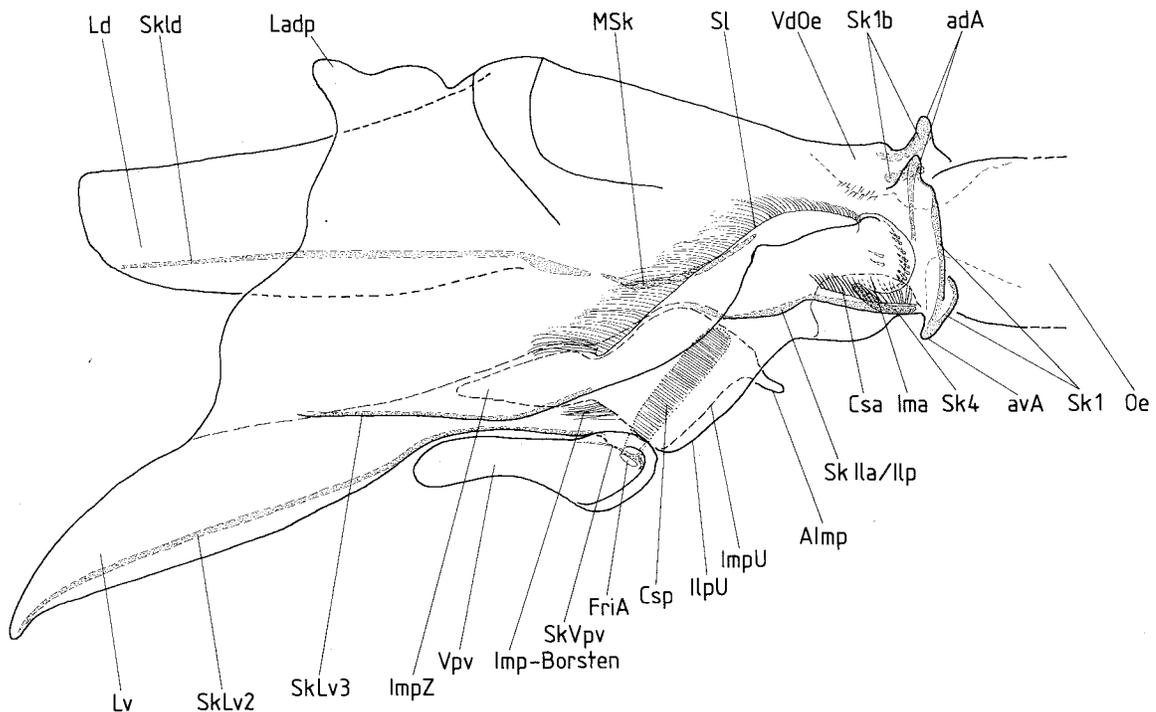


Abb. 7. Der Magen von *Stenetrium weddellensis* (Seitenansicht).

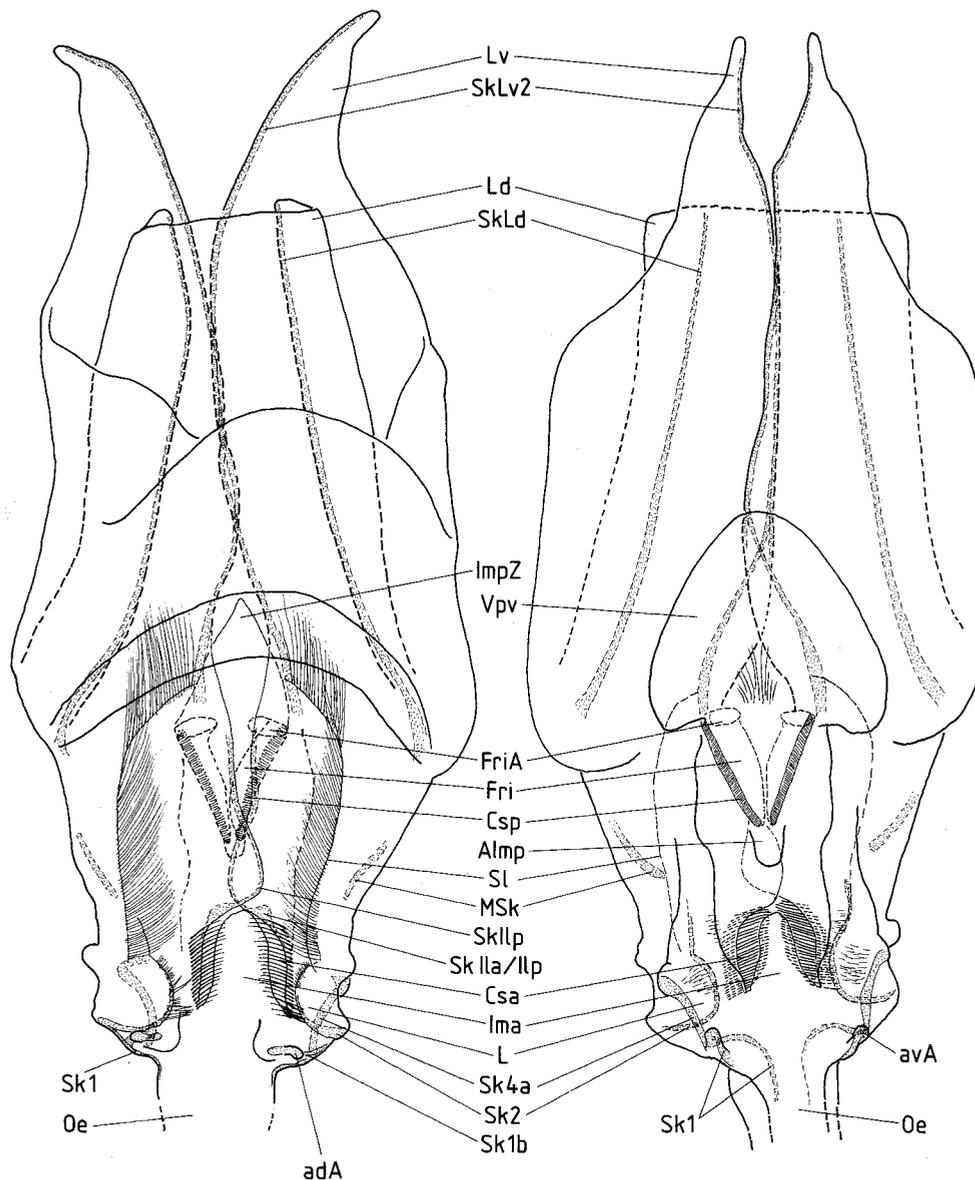


Abb. 8. Der Magen von *Stenetrium weddellensis*, links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

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

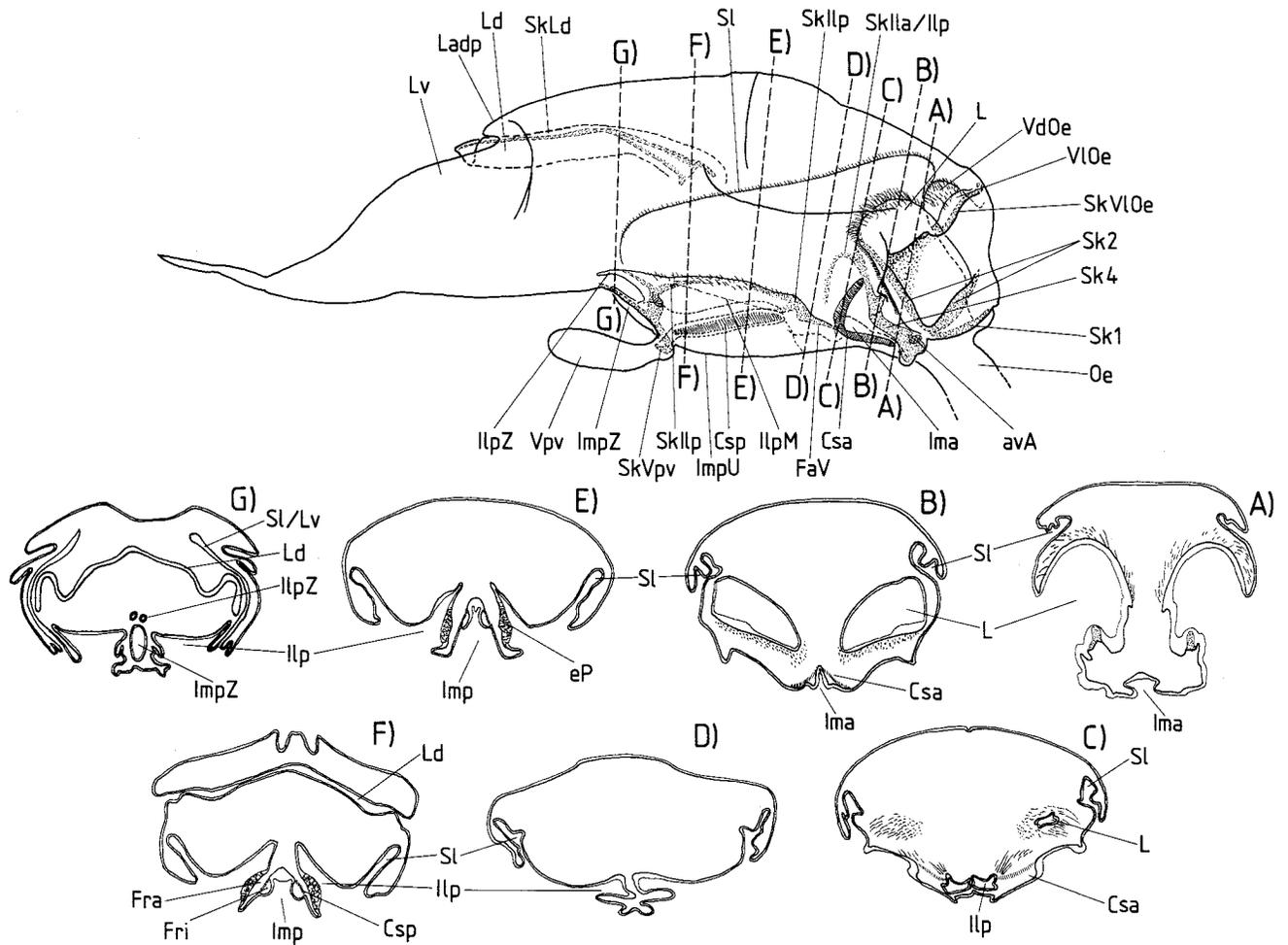


Abb. 9. Der Magen von *Ligia oceanica* (Seitenansicht). A - G: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

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

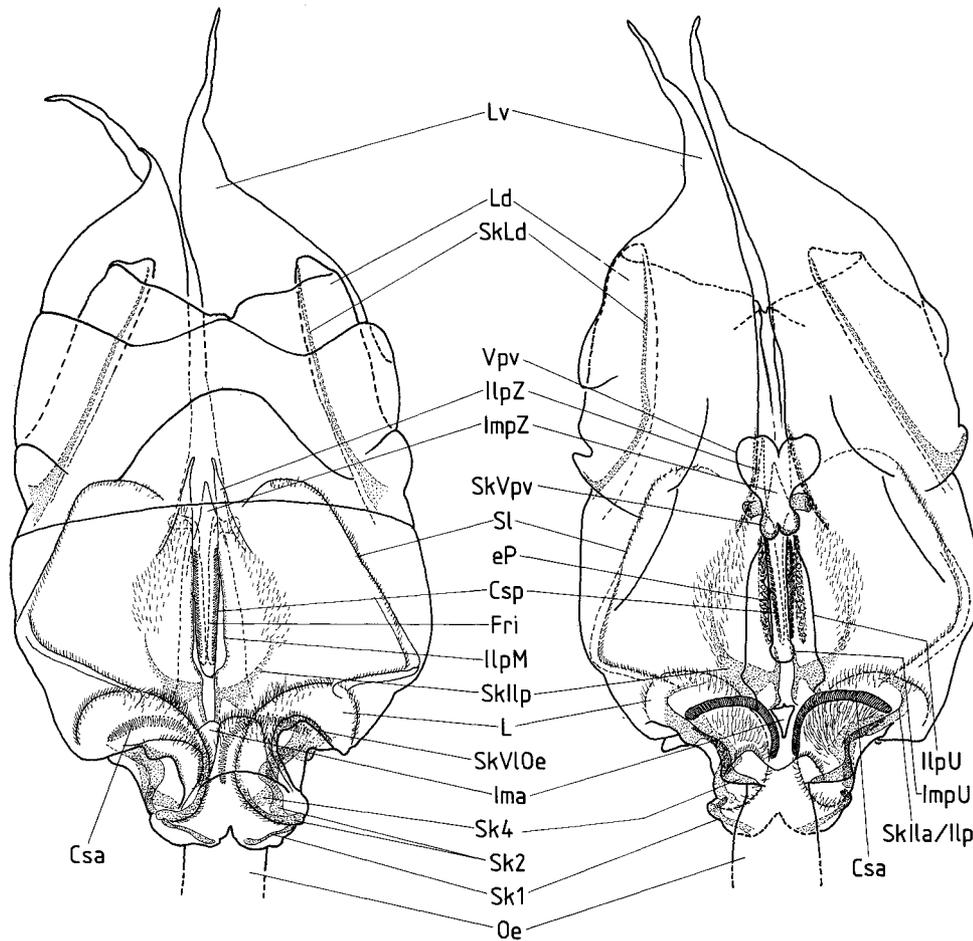


Abb. 10. Der Magen von *Ligia oceanica*, rechts Dorsal-, links Ventralansicht.

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

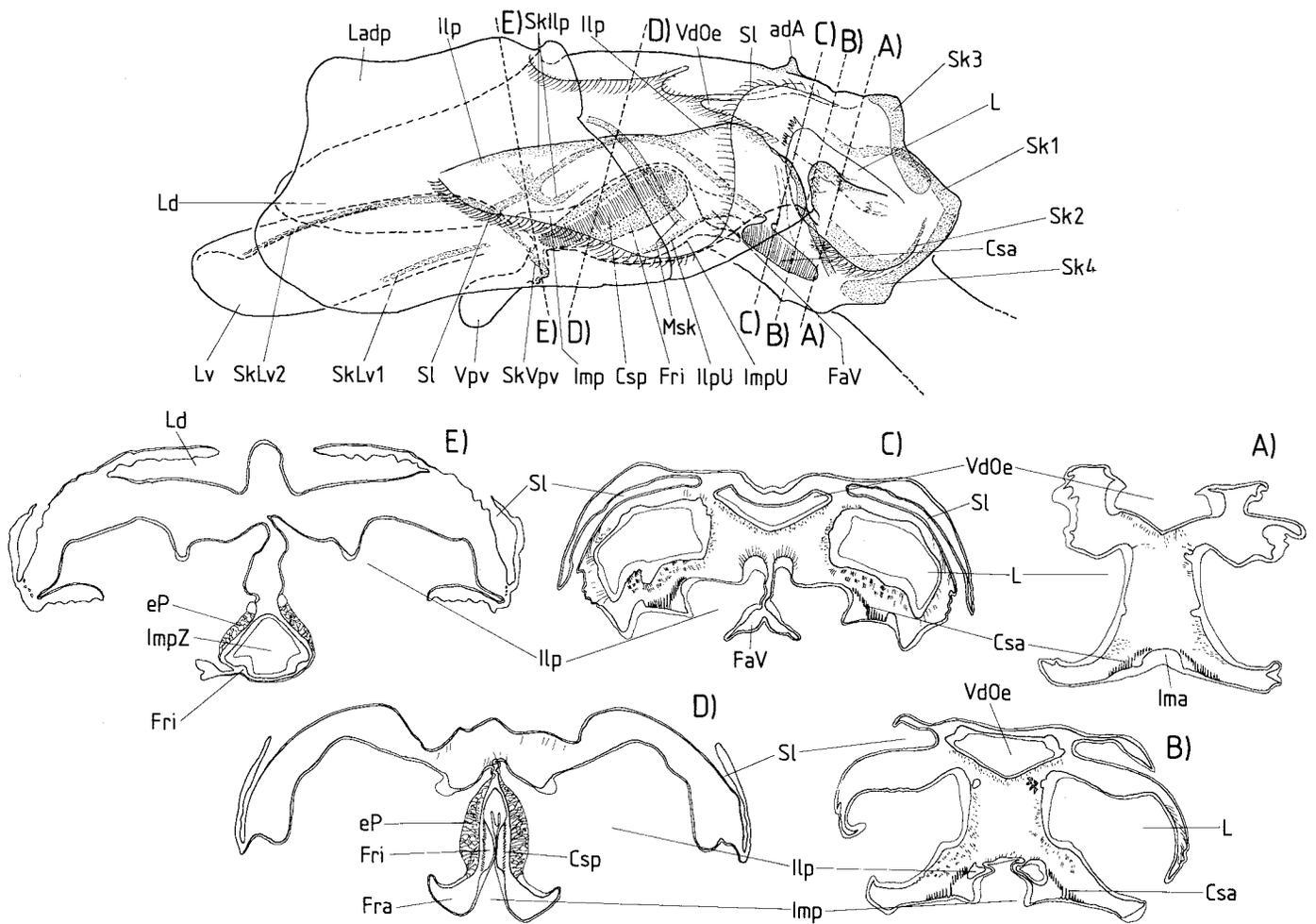


Abb. 11. Der Magen von *Sphaeroma hookeri* (Seitenansicht). A – E : Querschnitte (nur Intima dargestellt).

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,

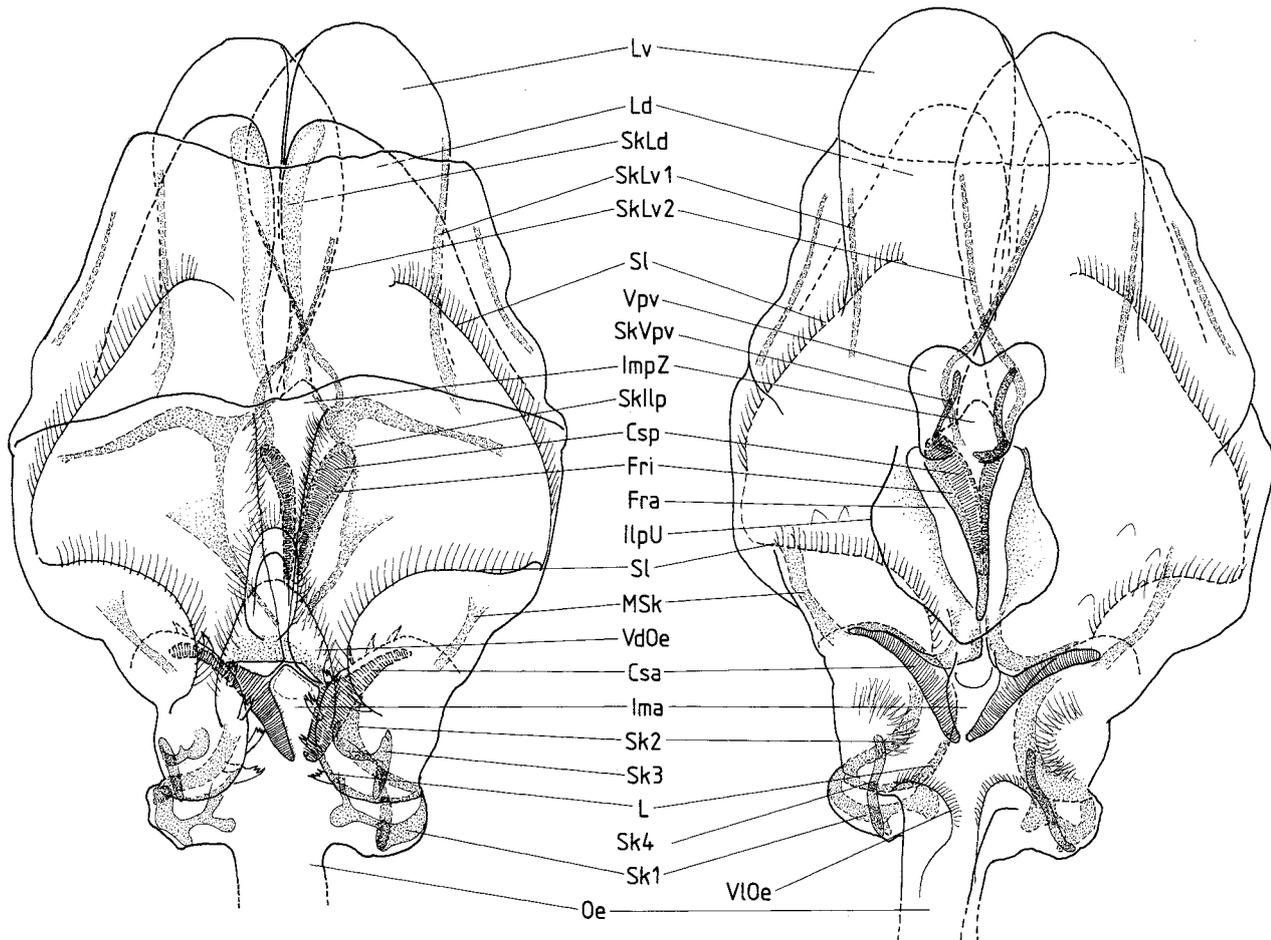


Abb. 12. Der Magen von *Sphaeroma bookeri*, links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

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

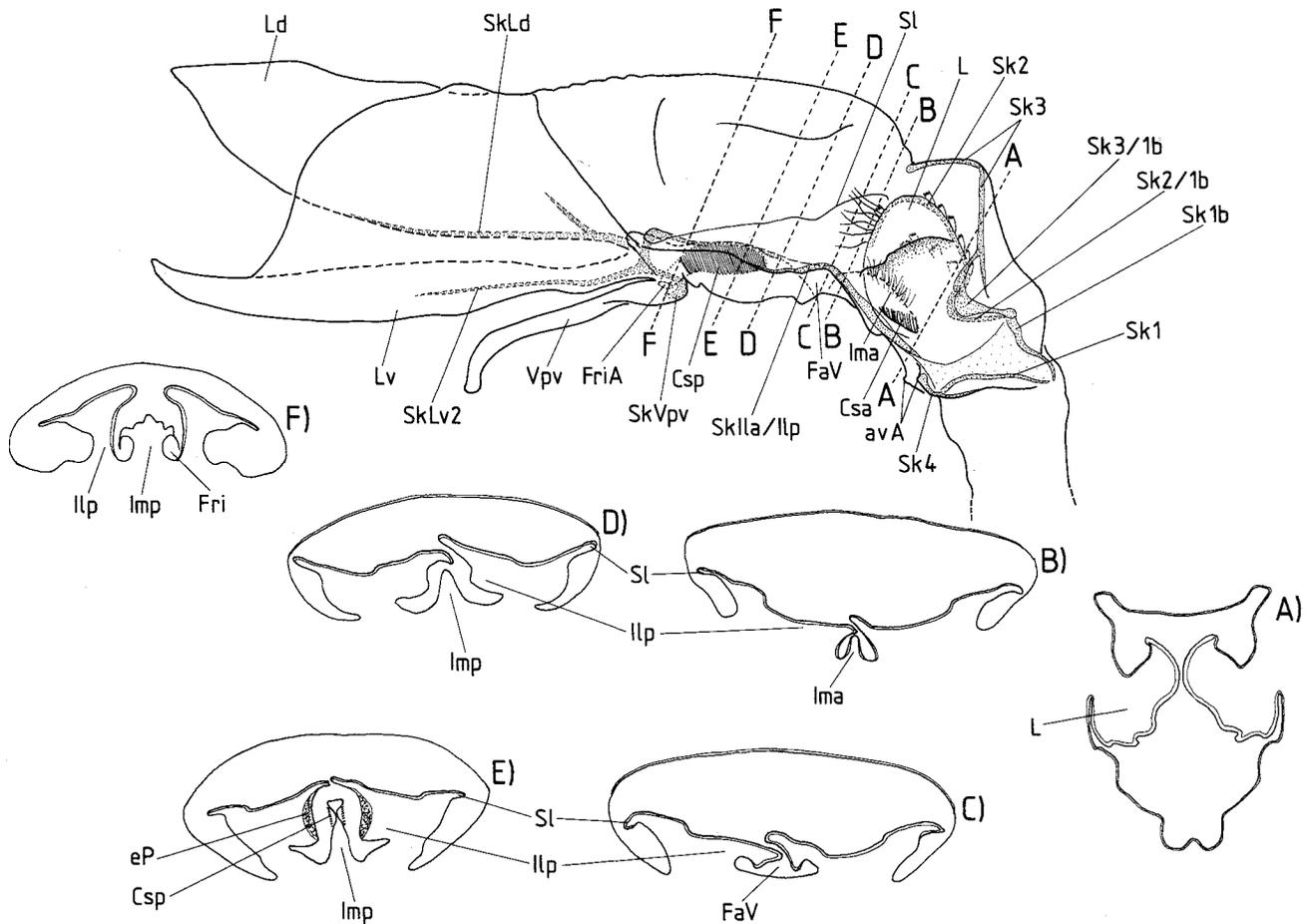


Abb. 13. Der Magen von *Limnoria lignorum* (Seitenansicht). A – E: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

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

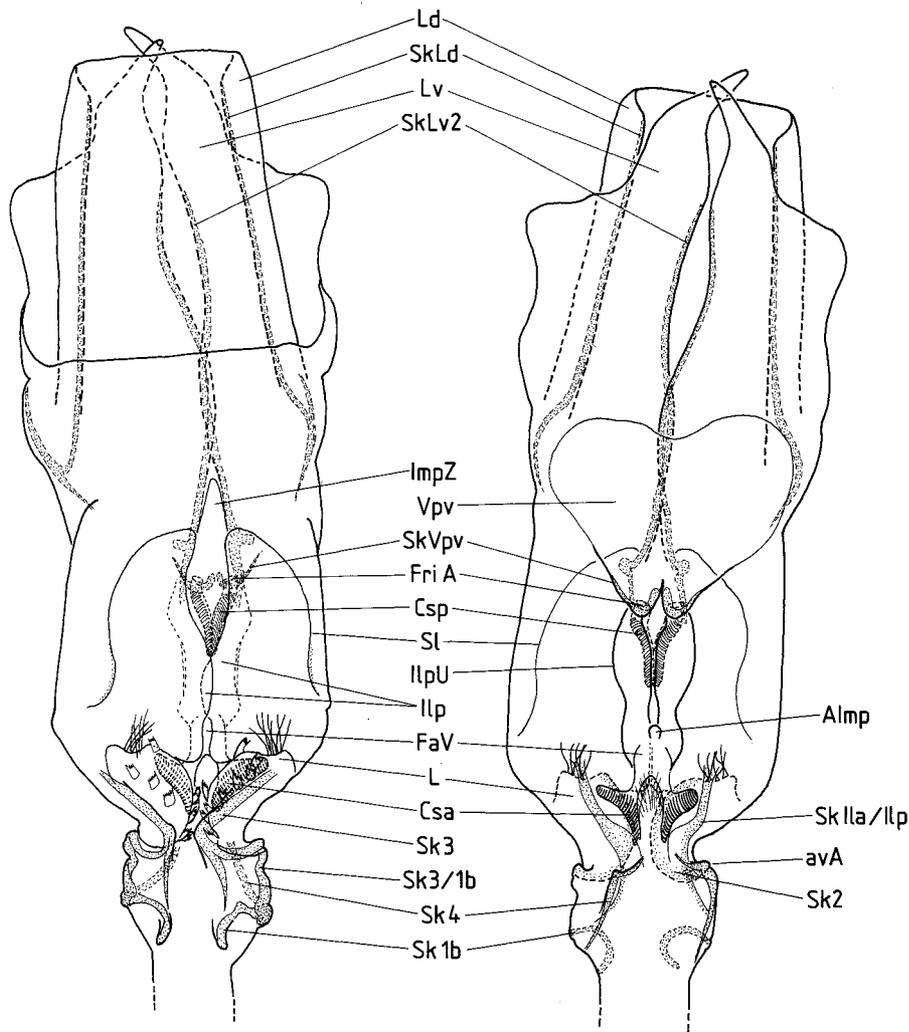


Abb. 14. Der Magen von *Limnoria lignorum*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

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.

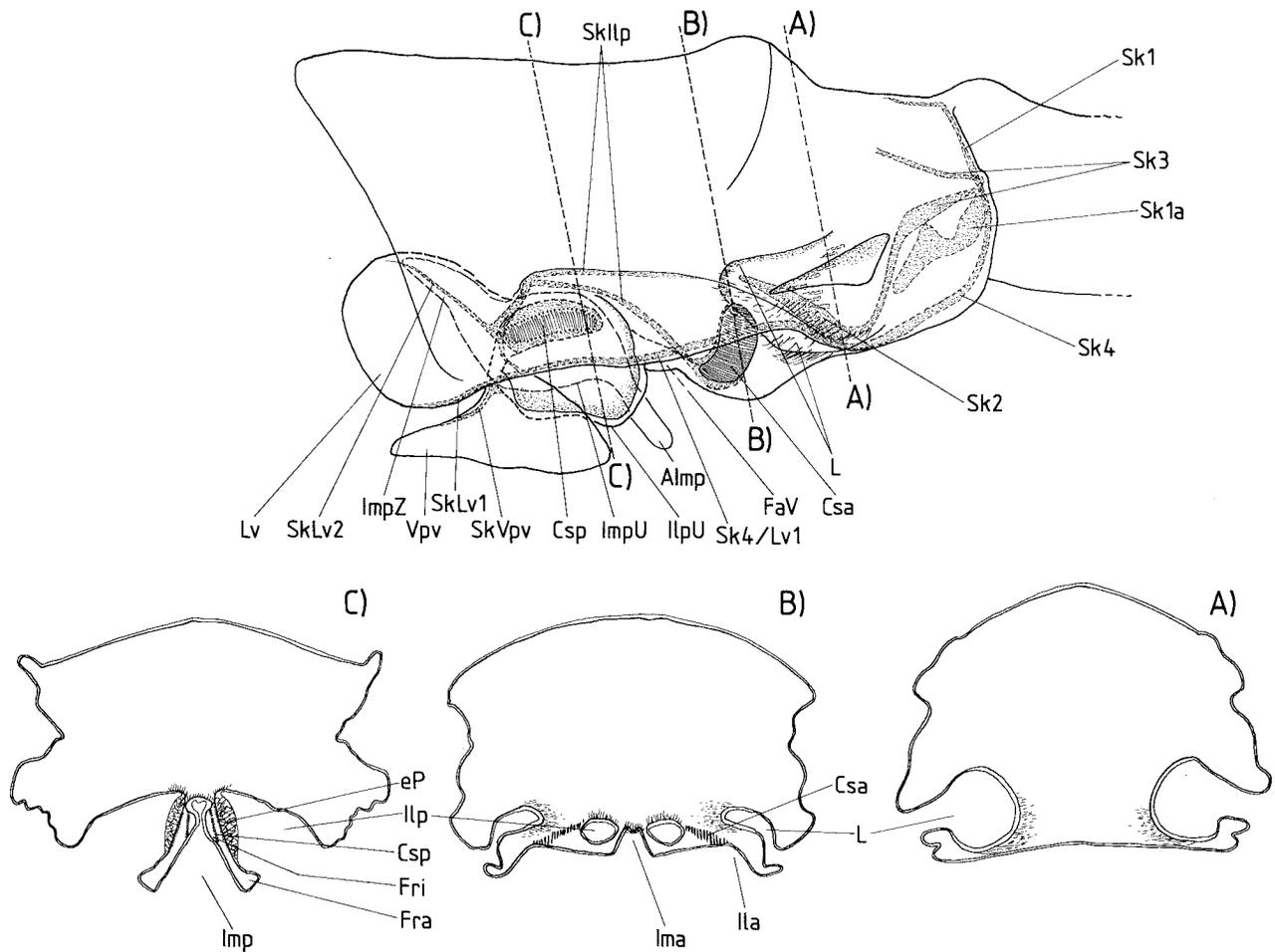


Abb. 15. Der Magen von *Serolis polita* (Seitenansicht). A – C. Querschnitte (nur Intima dargestellt).

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 anterior**).

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).

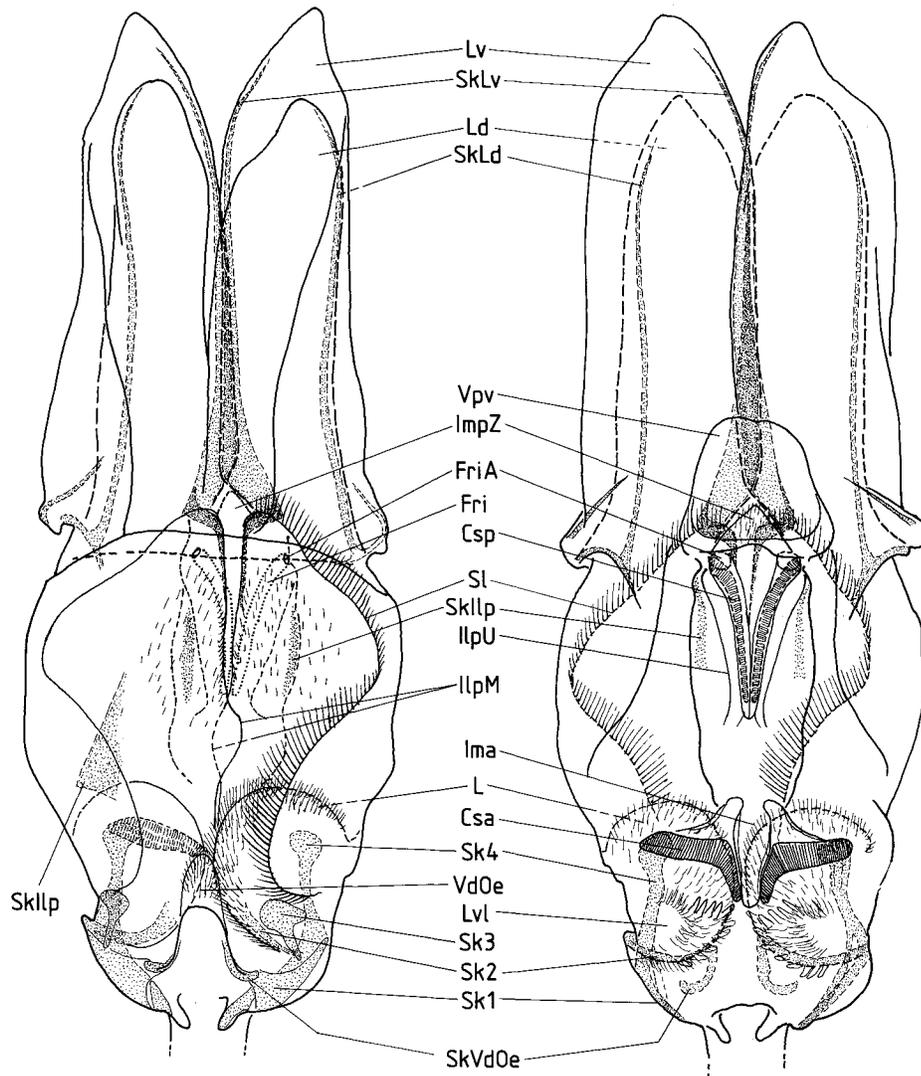


Abb. 18. Der Magen von *Idotea baltica*. Links Dorsal-, rechts Lateralansicht.

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 (**ASklIp** in Abb. 25).

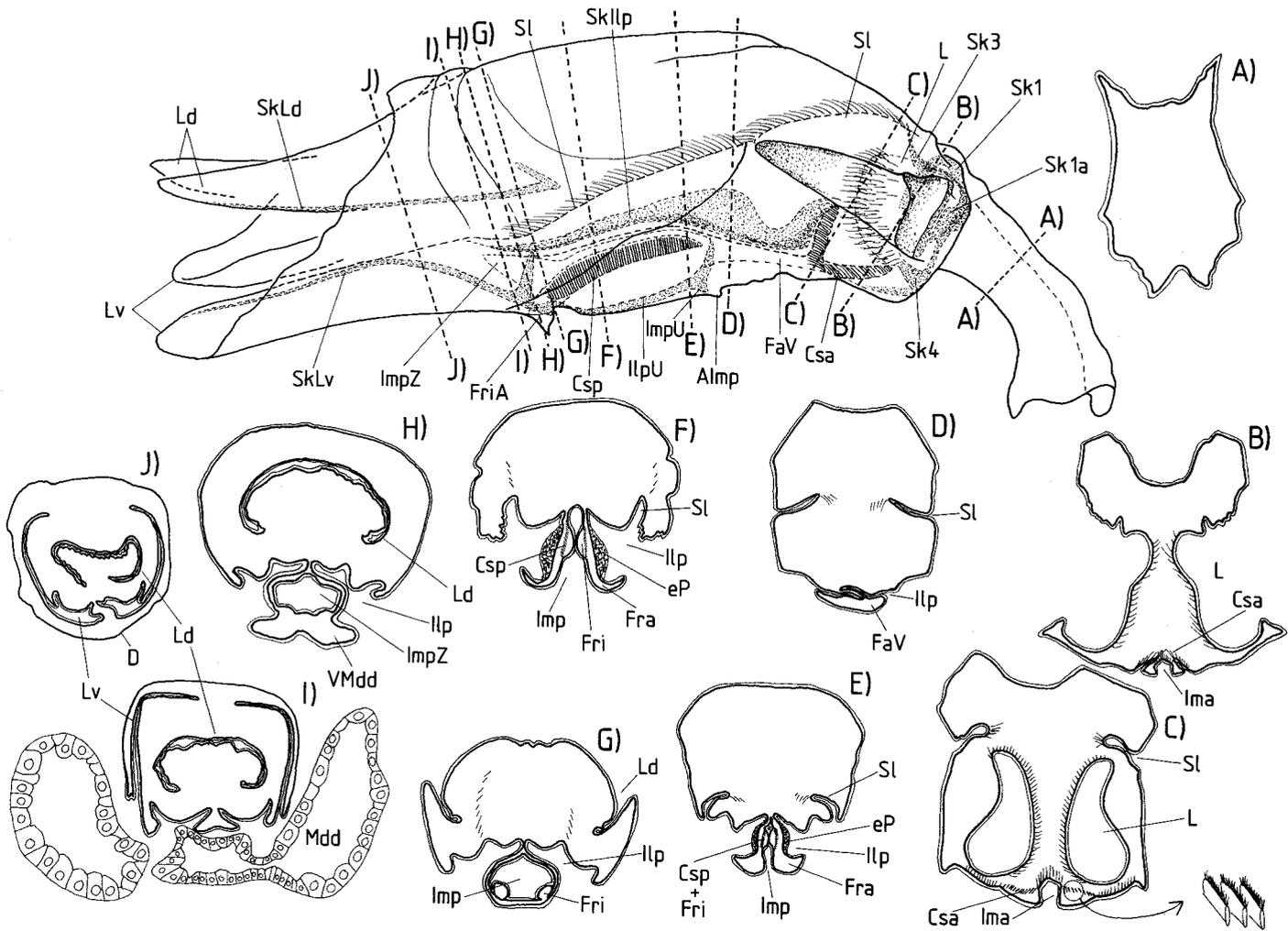


Abb. 19. Der Magen von *Antarcturus spinacoronus* (Seitenansicht). A – J: Querschnitte.

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.

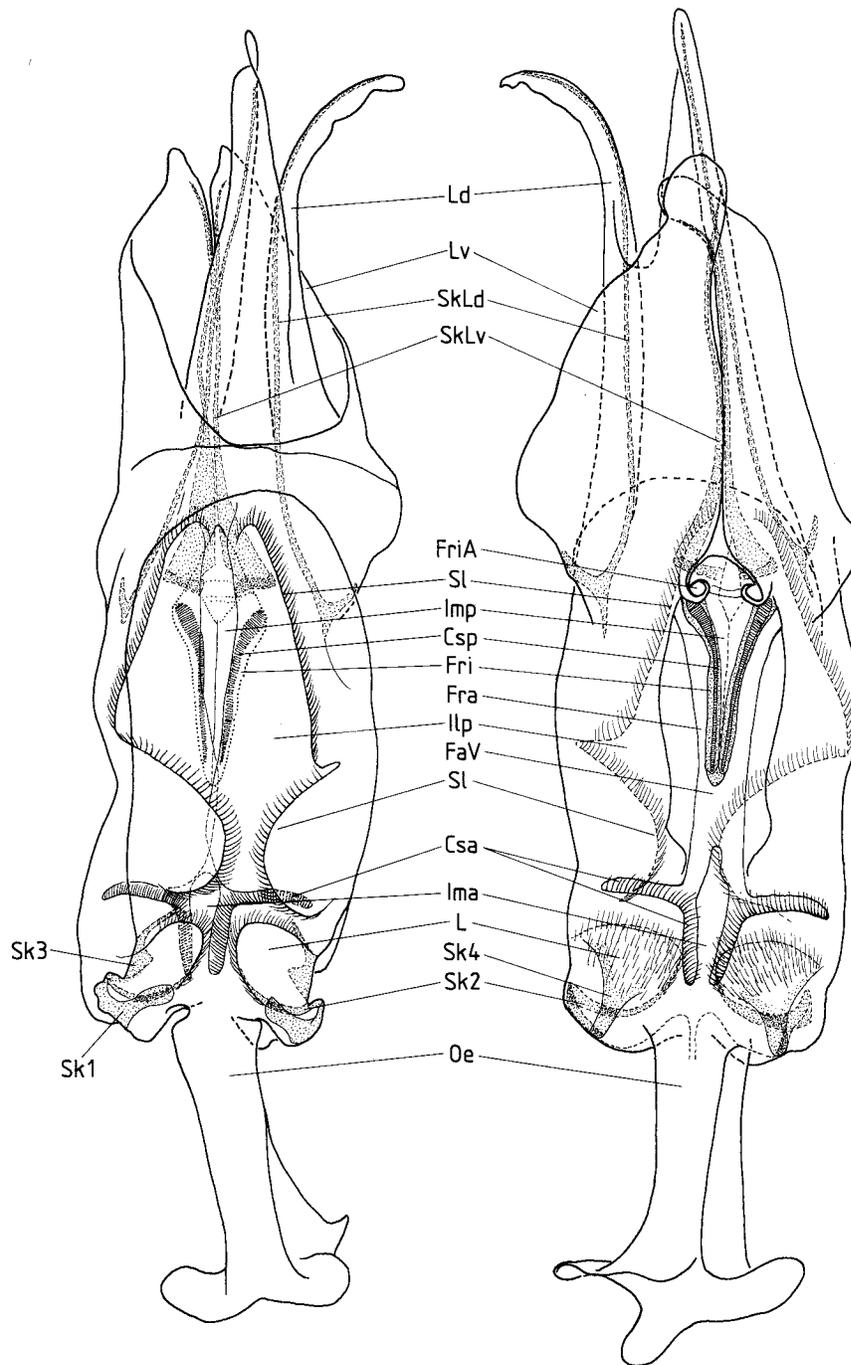


Abb. 20. Der Magen von *Antarcticurys spinacoronatus*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

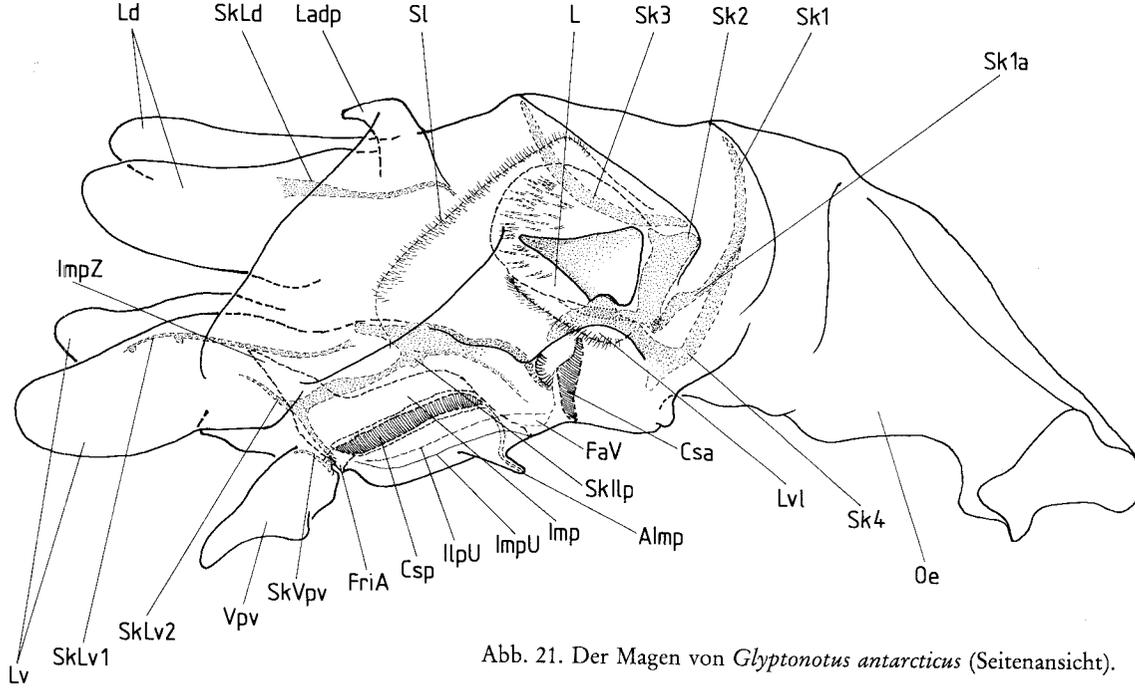


Abb. 21. Der Magen von *Glyptonotus antarcticus* (Seitenansicht).

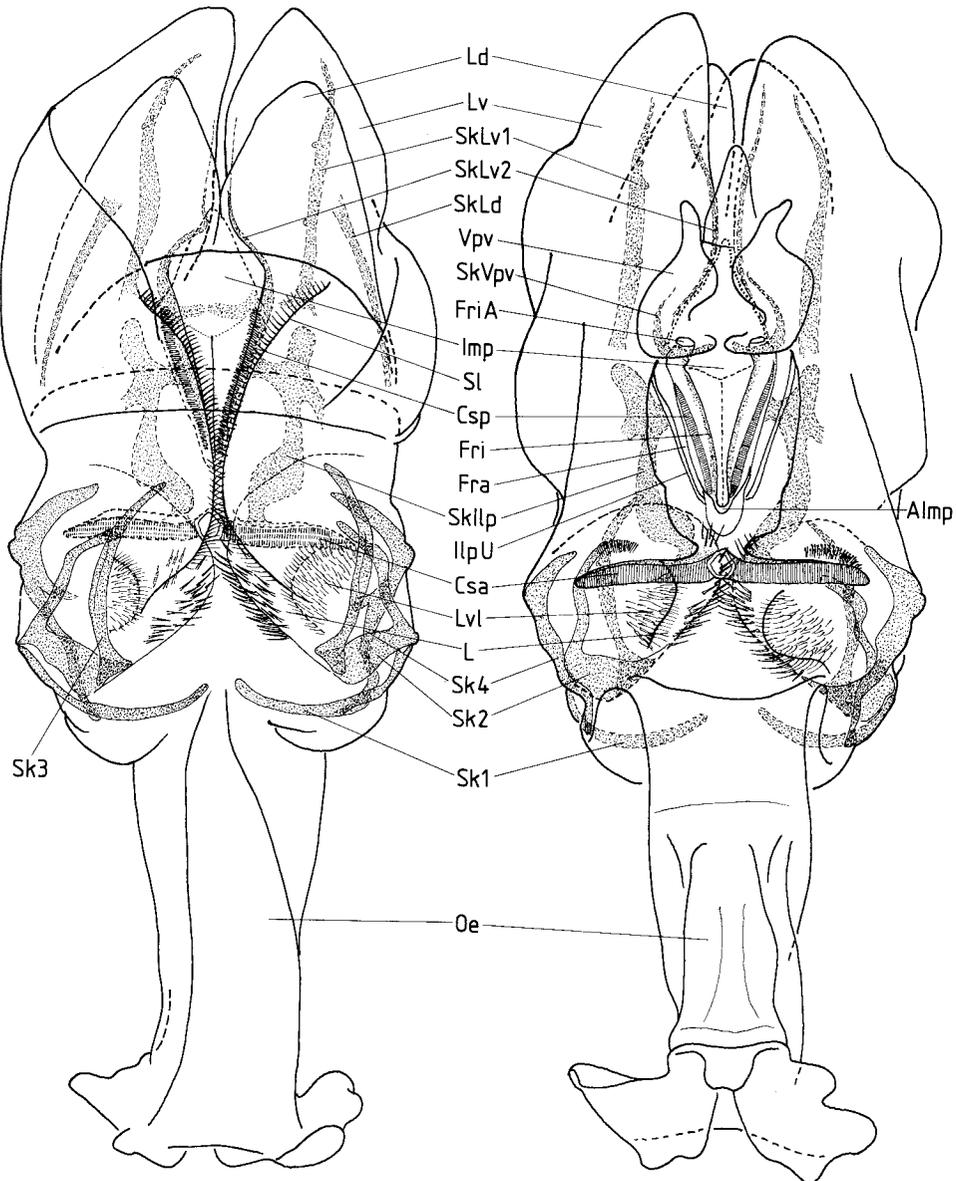


Abb. 22. Der Magen von *Glyptonotus antarcticus*. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

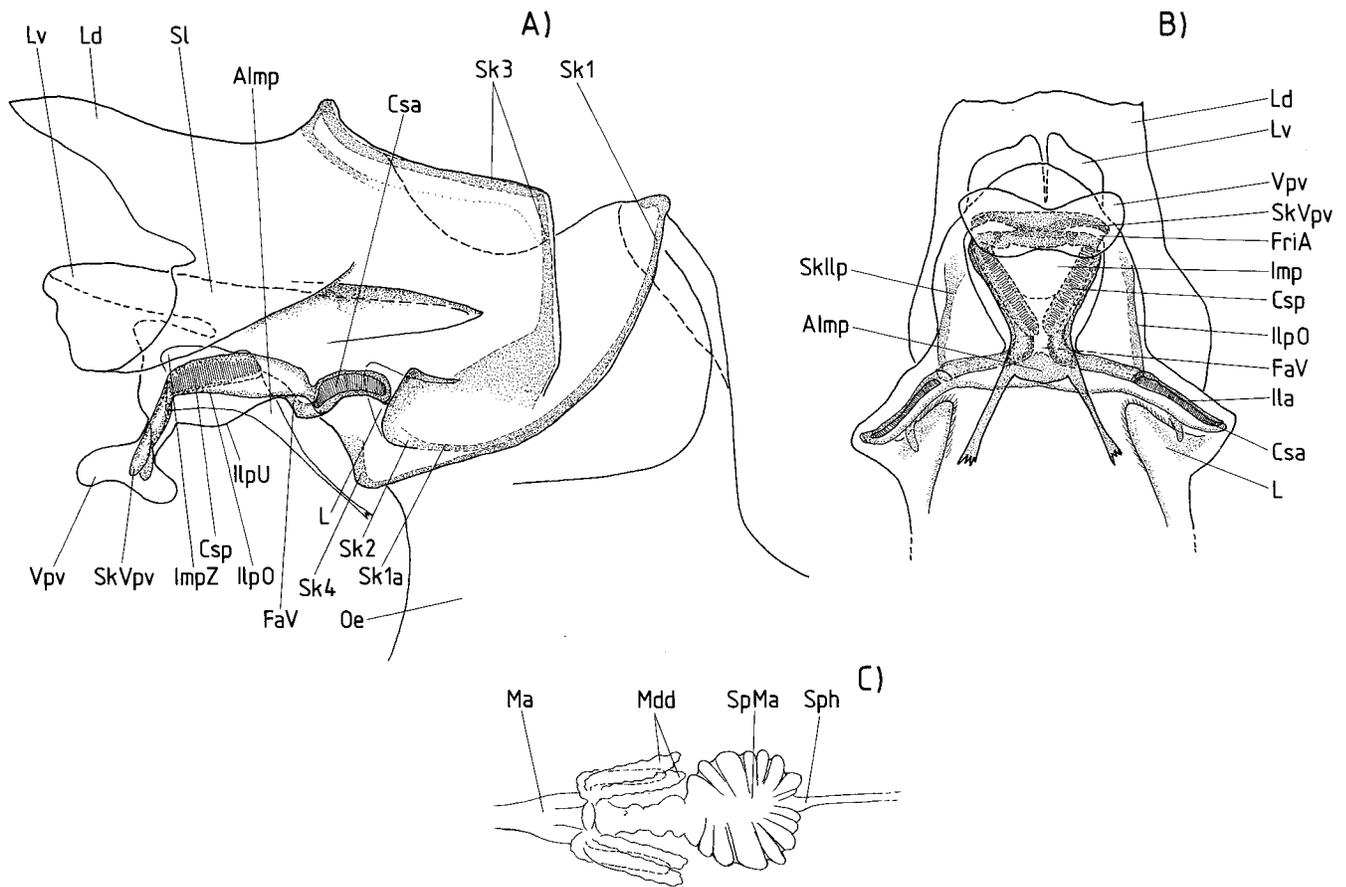


Abb. 23. Der Magen von *Natatolana pastorei*. A: Seitenansicht. B: Ventralansicht. C: Ausschnitt des Darmtraktes mit Magen (Ma), Mitteldarmdrüsen (Mdd), 'Speichermagen' (SpMa), Sphinkter (Sph).

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. Fraisse (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

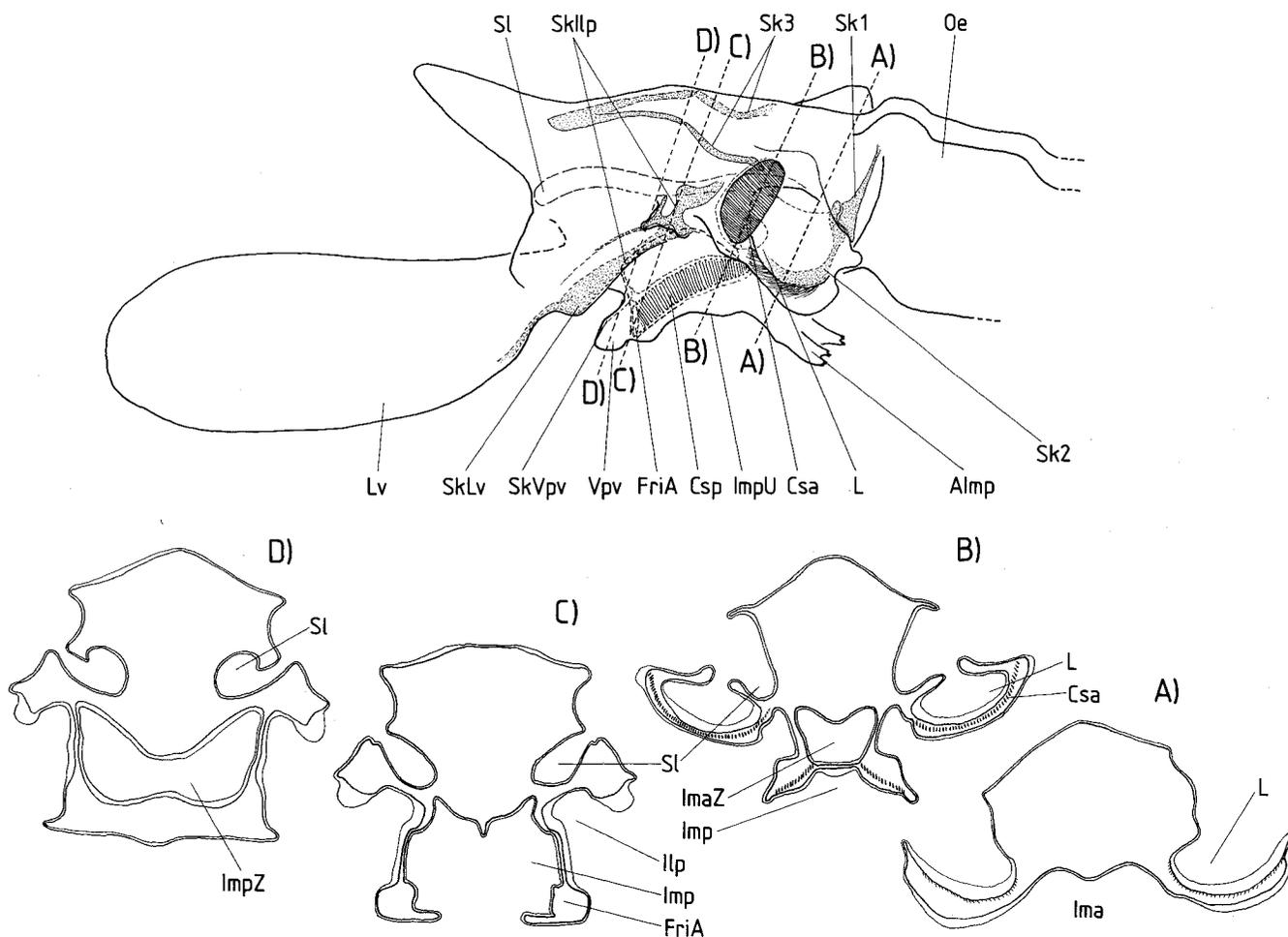


Abb. 24. Der Magen von *Aega antarctica* (Seitenansicht). A – D: Querschnitte (nur Intima dargestellt).

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

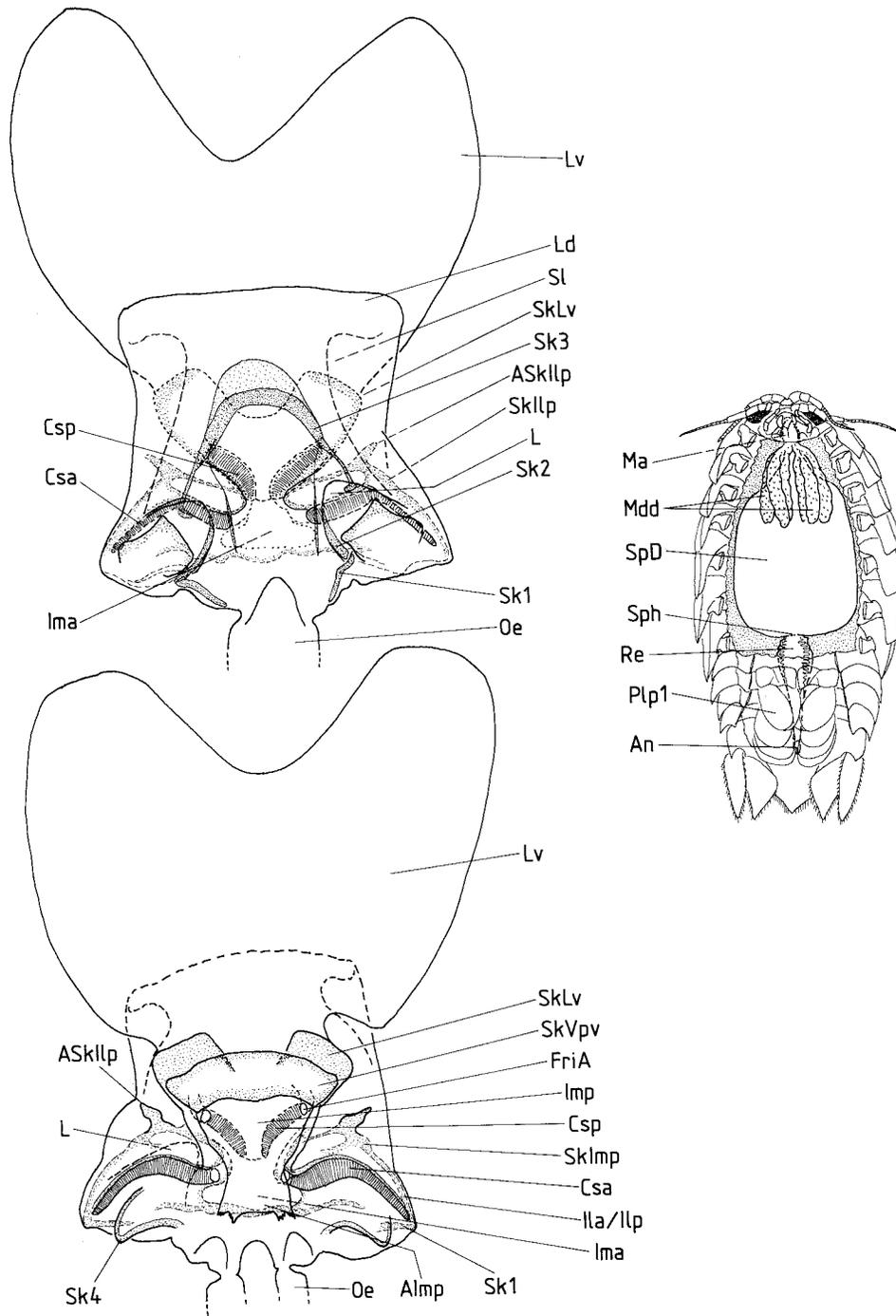


Abb. 25. Der Magen von *Aega antarctica*. Oben Dorsal-, unten Ventralansicht, rechts Darmtrakt im ventral geöffnetem Tier. Der vordere Enddarm (**SpD**) ist prall mit koaguliertem Blut gefüllt. **Re** : Rektum .

Tanaidacea weiter caudad. Die vorderen Filtrerrinnen der Tanaidacea verlaufen parallel, etwa wie bei den Anthuridea. Das **superolaterale** ist bei *Heterotanais 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 *Tanais*. Sie sind z.T. den Skleriten der Isopoden homolog. Der Sklerit "KSk1" von *Tanais* 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 *Tanais*. Das zu einem Bogen verwachsene Skleritenpaar **Sk3** der "Cirolanidae" und "Aegidae" sieht zwar genauso aus wie der aus KSk3 und KSk4 gebildete Bogen von *Tanais*, 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 *Tanais* und *Asellus* sehr ähnlich ausgebildet ist. Ob bei *Tanais* 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 Aussieben 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.

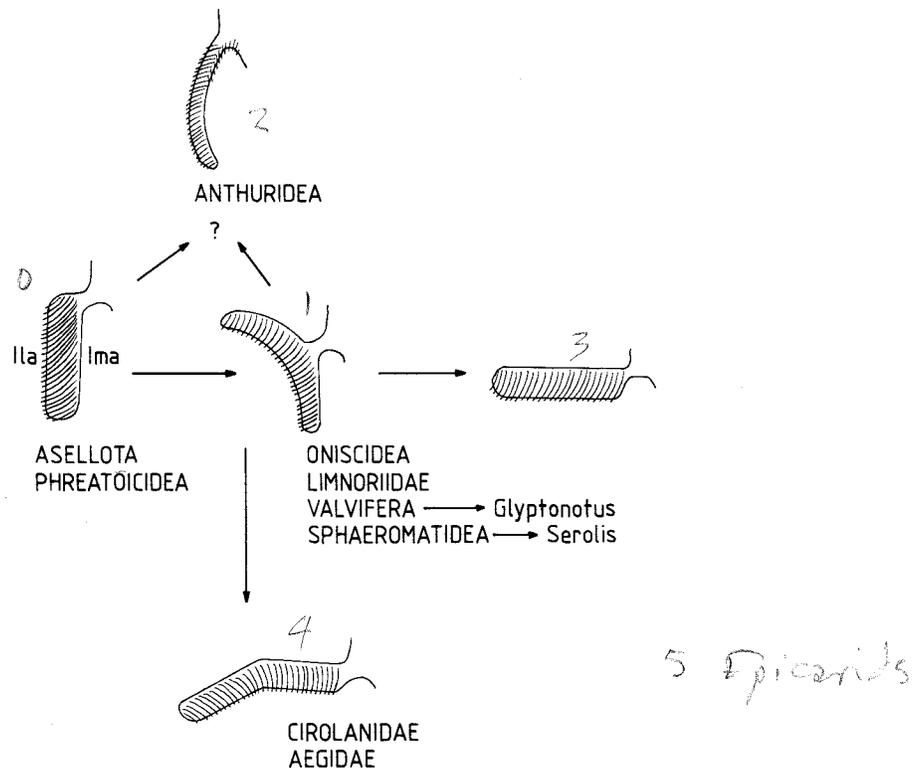


Abb. 26. Schema zur Evolution der vorderen Filterrinnen (nur linke Rinne dargestellt) im Magen der Isopoda.

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

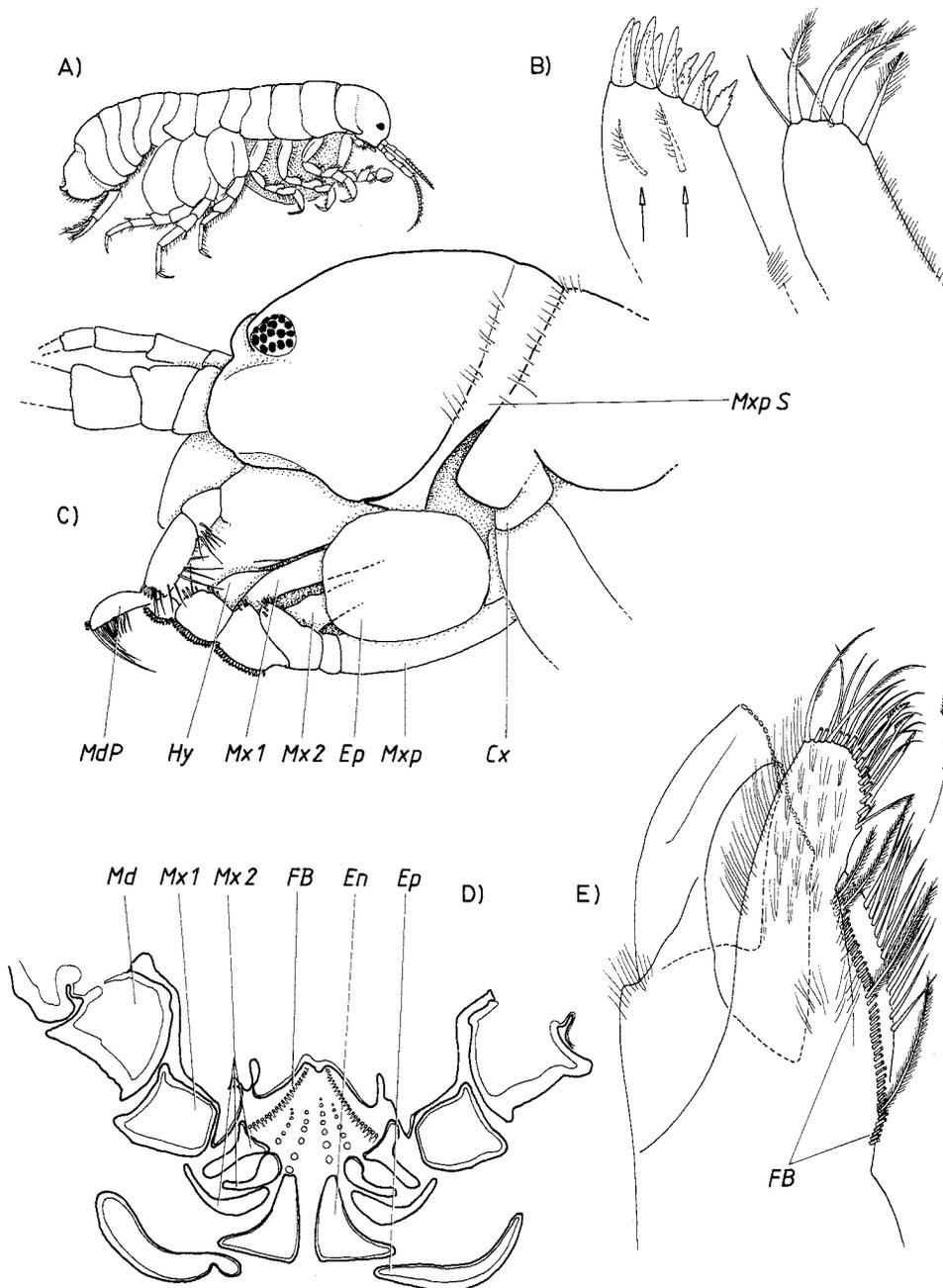


Abb. 27. Morphologie der Phreatoicida. A: *Phreatomerus latipes* (Chilton, 1922)(n. Hale 1929). B-E: *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914). B: Maxille 1; Pfeile deuten auf gefiederte Borsten. C: Cephalothorax in Seitenansicht; Cx: Coxa des ersten Pereopoden; Ep: Epipodit des Maxillipeden; MxpS: Tergit 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).

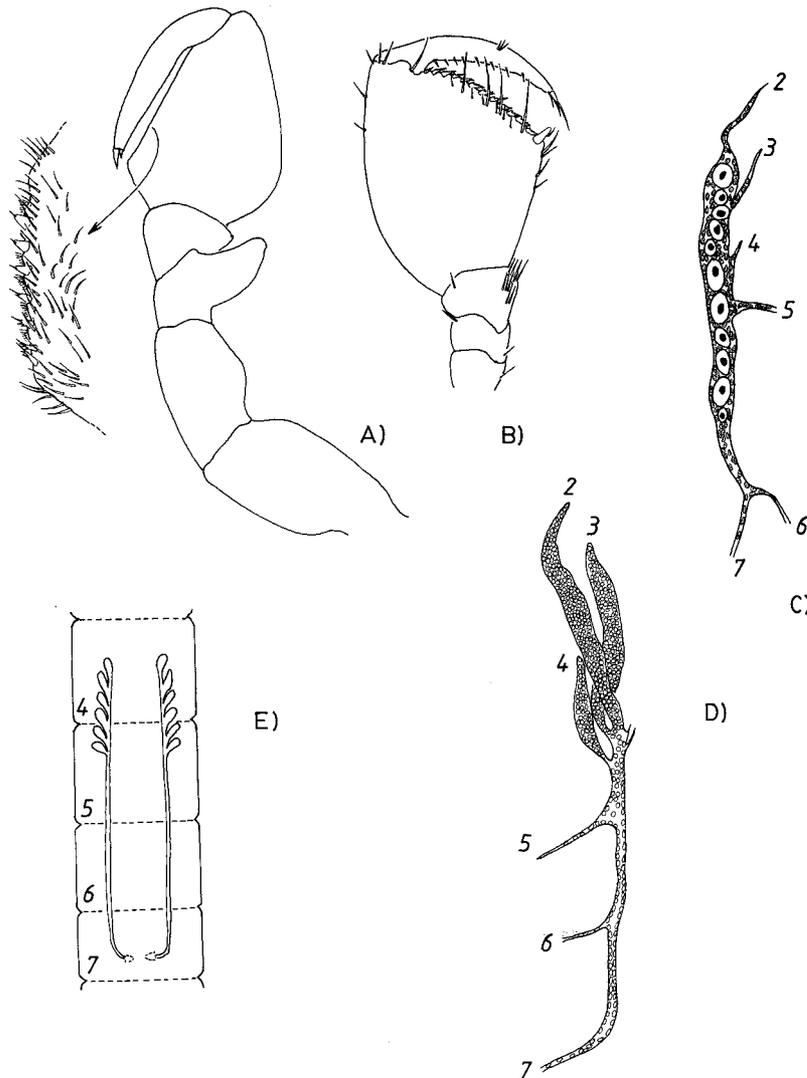


Abb. 28. Merkmale der Phreatoicoidea. A: Umrisse des ersten Pereopoden von *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914) mit Bedornung der Greiffläche des Propodus. B: Zum Vergleich: Distale Glieder des ersten Pereopoden von *Stenetrium patulipalma* Kensley, 1984 (Asellota: Stenetrioidea; nach Kensley 1984). 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 Nicholssiidae 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 Nicholssiidae 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.

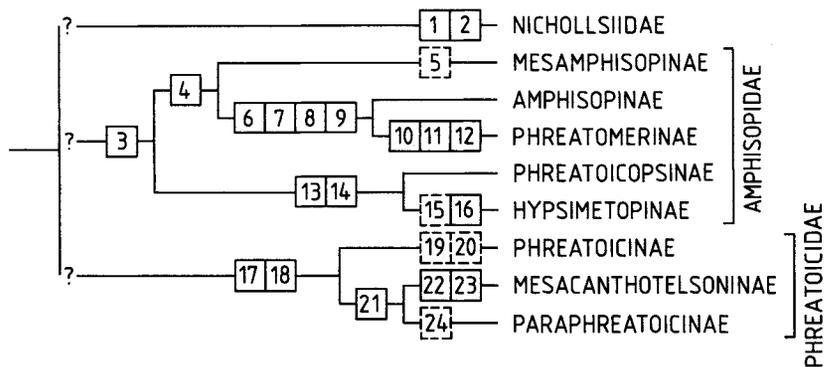


Abb. 29. Dendrogramm der Familien und Unterfamilien der Phreatoicida. Gestrichelte Kästchen umrahmen wenig gewichtige Synapomorphien (nach Angaben von Nicholls 1943, 1944 und Tiwari 1955). Plesiomorphien in eckigen Klammern.

- 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 *Nichollisia 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 Testesfollikeln 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 Follikeln werden bei den Phreatoiciden möglicherweise sekundär vermehrt: Bei *Mesamphisopus capensis* (Barnard, 1914) fand Barnard (1927) acht bis zehn Testesfollikeln.

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).

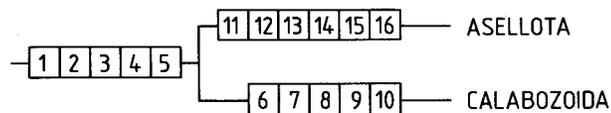


Abb. 30. Begründung für das Schwestergruppenverhältnis Asellota – Calabozoida.

- 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.

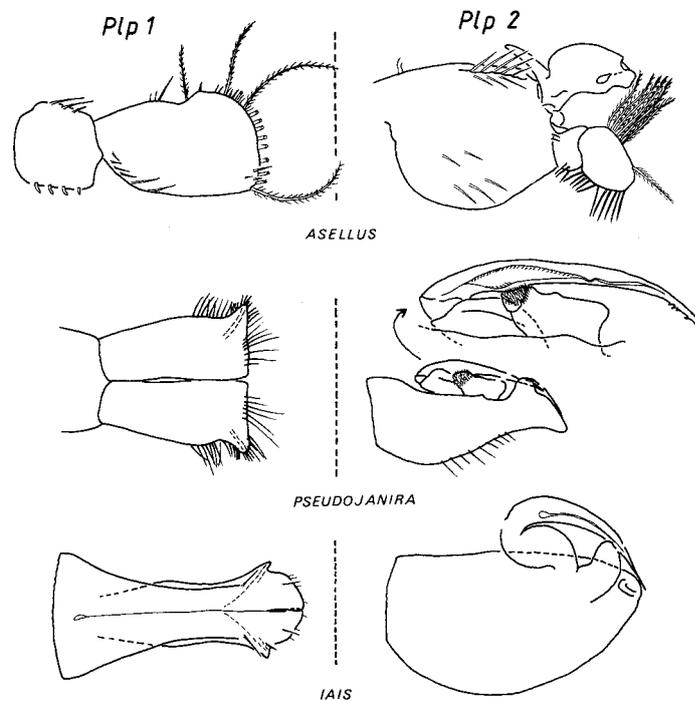


Abb. 31. Vergleich der ersten beiden männlichen Pleopoden bei verschiedenen Asellota: *Asellus aquaticus* (Asellidae; n. Racovitza 1919); *Pseudojanira stenetrioides* (Pseudojaniridae; n. Wilson 1986a); *Iais aquilei* ("Janiridae"; n. Coineau 1977).

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.

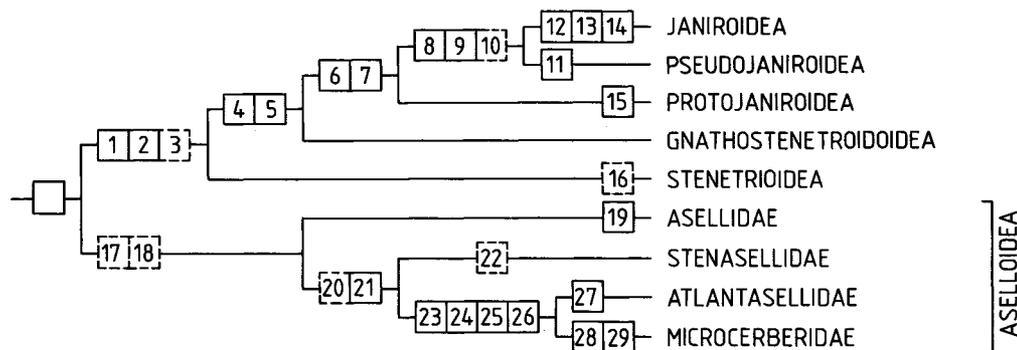


Abb. 32. Die Überfamilien der Asellota. Das leere Kästchen steht für die Synapomorphien der Asellota.

- 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 distad 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.

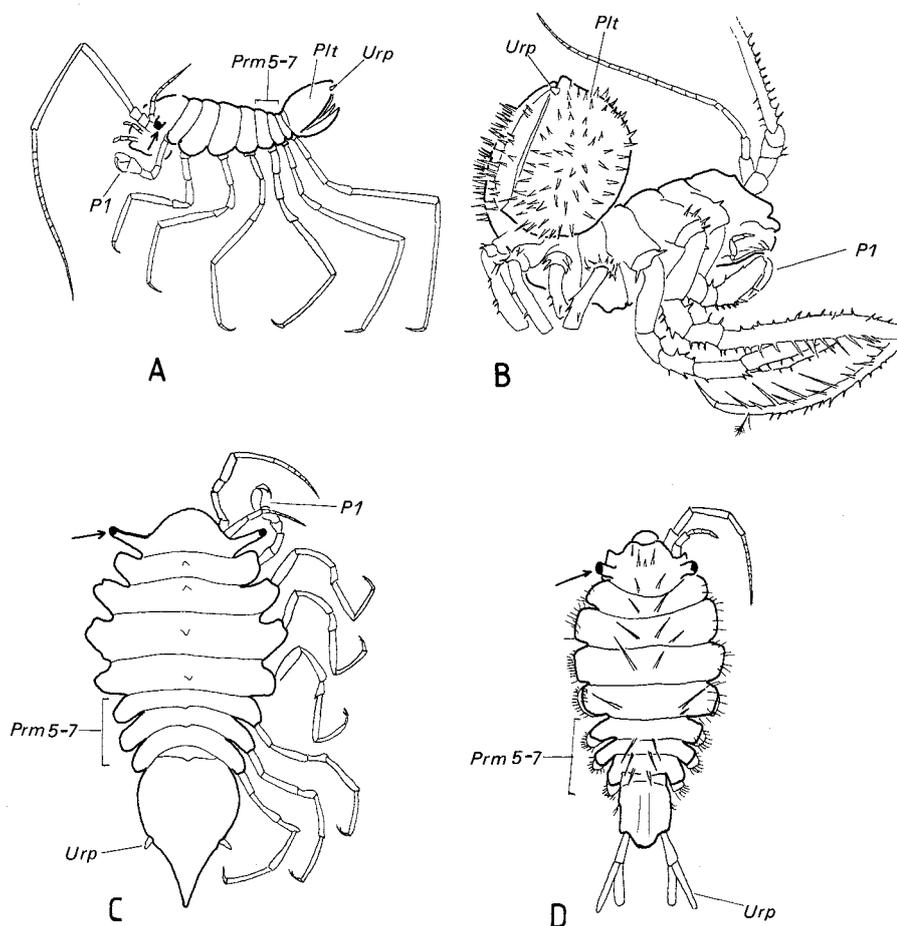


Abb. 33 . Der munnoide Habitus. A: *Munna* (Munnidae; n. Sars 1899). B: *Thylakogaster* (Haplomunnidae; n. Wilson & Hessler 1974). C: *Notoxenus* (Paramunnidae; n. Hodgson 1910). D: *Santia* (Pleurocopidae; n. Amar & Roman 1973). Die Pfeile weisen auf die Stielaugen hin.

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,

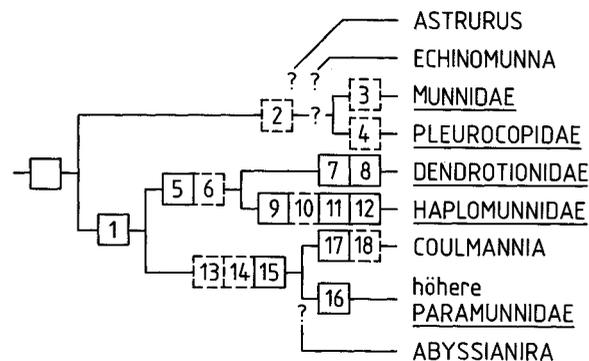


Abb.34 . Die munnoiden Familien: Dendrogramm mit dem Schwestergruppenverhältnis Munnidae/Pleurocopidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familiengruppe.

- 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 Hapломunniidae 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 Schlußfolgerung 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 Aselloida mit urtümlicherem Kopulationsapparat (Aselloidea, Stenetrioida, Gnathostenetroidoidea) vorhanden ist.

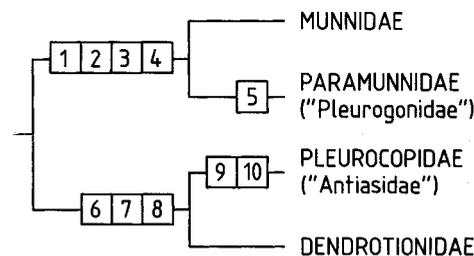


Abb. 35. Verwandtschaft munnoider Familien nach Angaben von Wolff

- 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.

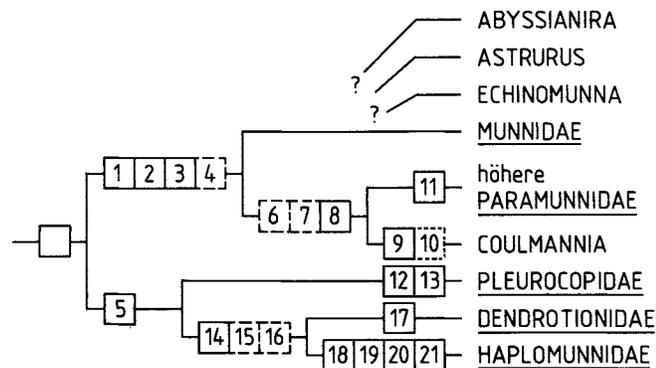


Abb. 36. Die munnoiden Familien: Dendrogramm mit dem Schwestergruppenverhältnis Munnidae/Paramunnidae.

- 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 chitiniert, 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): *Austrofilus* 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*.

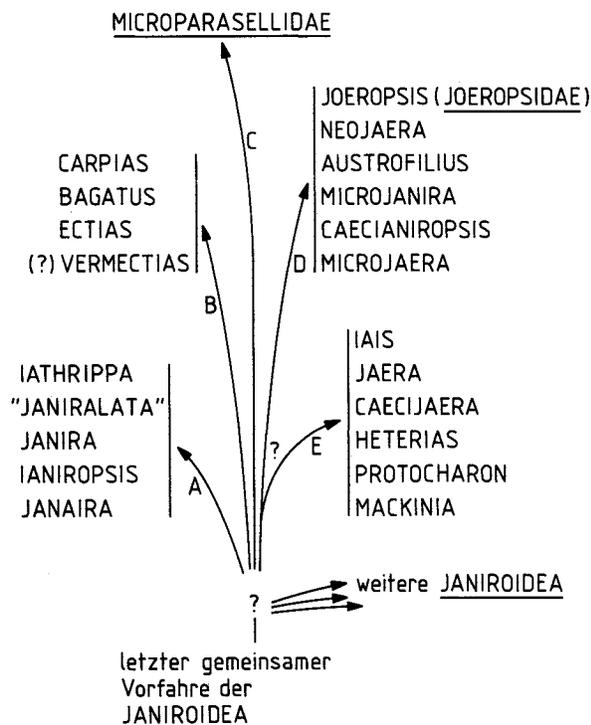


Abb. 37. Die Gattungen der polyphyletischen Familie "Janiridae" und verwandte Familien

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*.

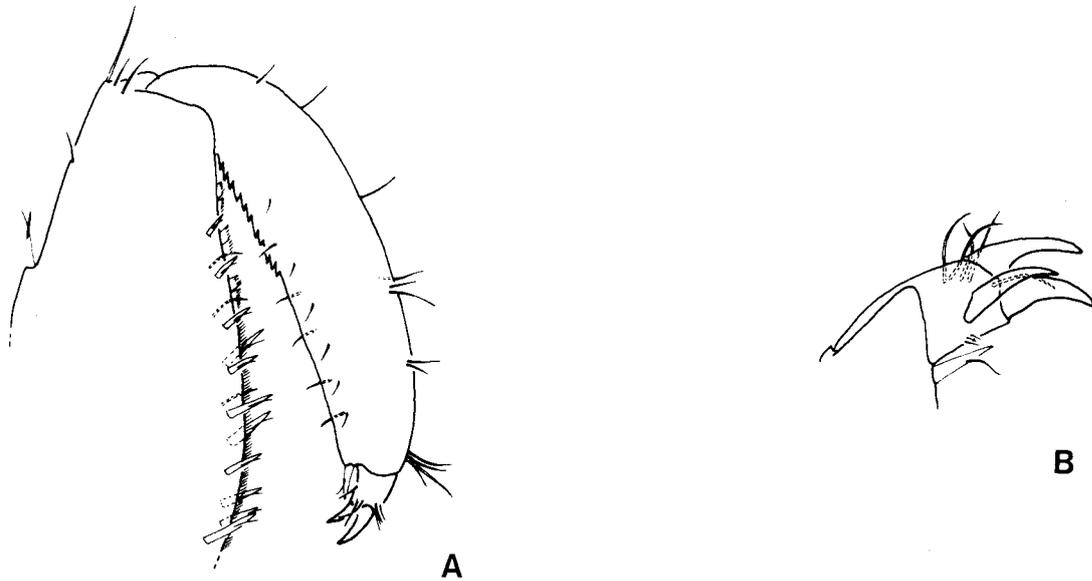


Abb. 38. Morphologie der "Janiridae". *Janiralata dawisi*. A : Distale Podomere des 1. Pereopoden. B: Dactylus und Klauen des 2. Pereopoden.

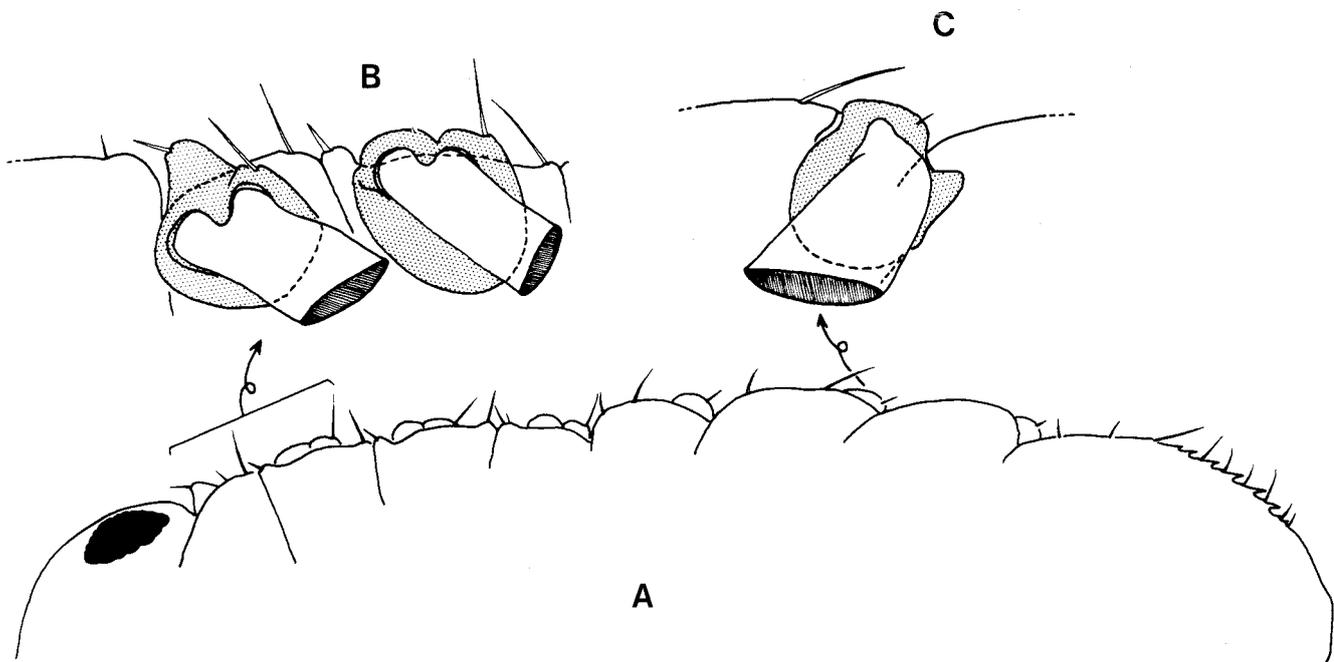


Abb. 39. Morphologie der "Janiridae". Coxalstrukturen am Beispiel von *Janira maculosa*; rechte Körperseite in Dorsalansicht (A), Coxae 1 und 2 in Ventralansicht (B), Coxa 6 in Ventralansicht (C).

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.

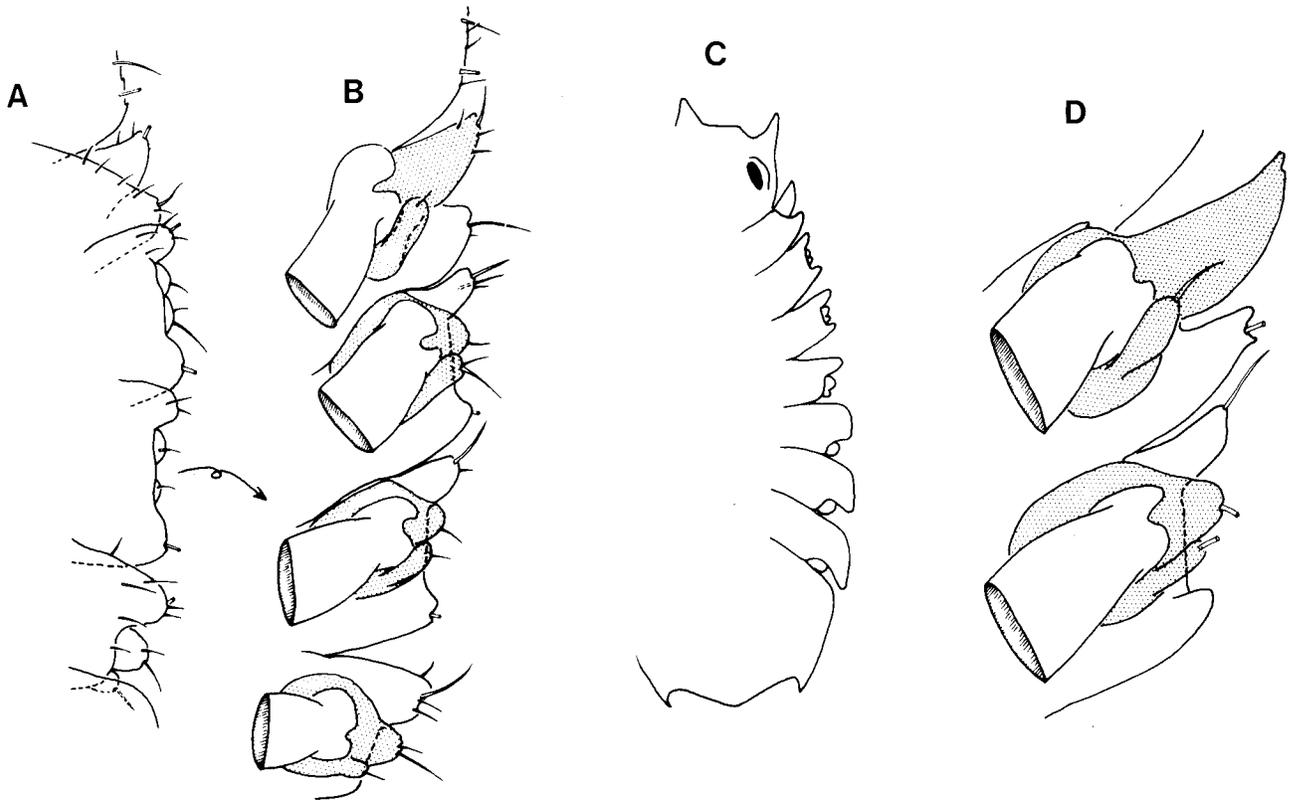


Abb. 40. Morphologie der "Janiridae": Coxalstrukturen. A – B: *Janiralata occidentalis*, Coxae 1-4 in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B). C – D: *Janiralata solasteri*, rechte Körperseite in Dorsalansicht (C), Coxae 1 und 2 in Ventralansicht (D).

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.

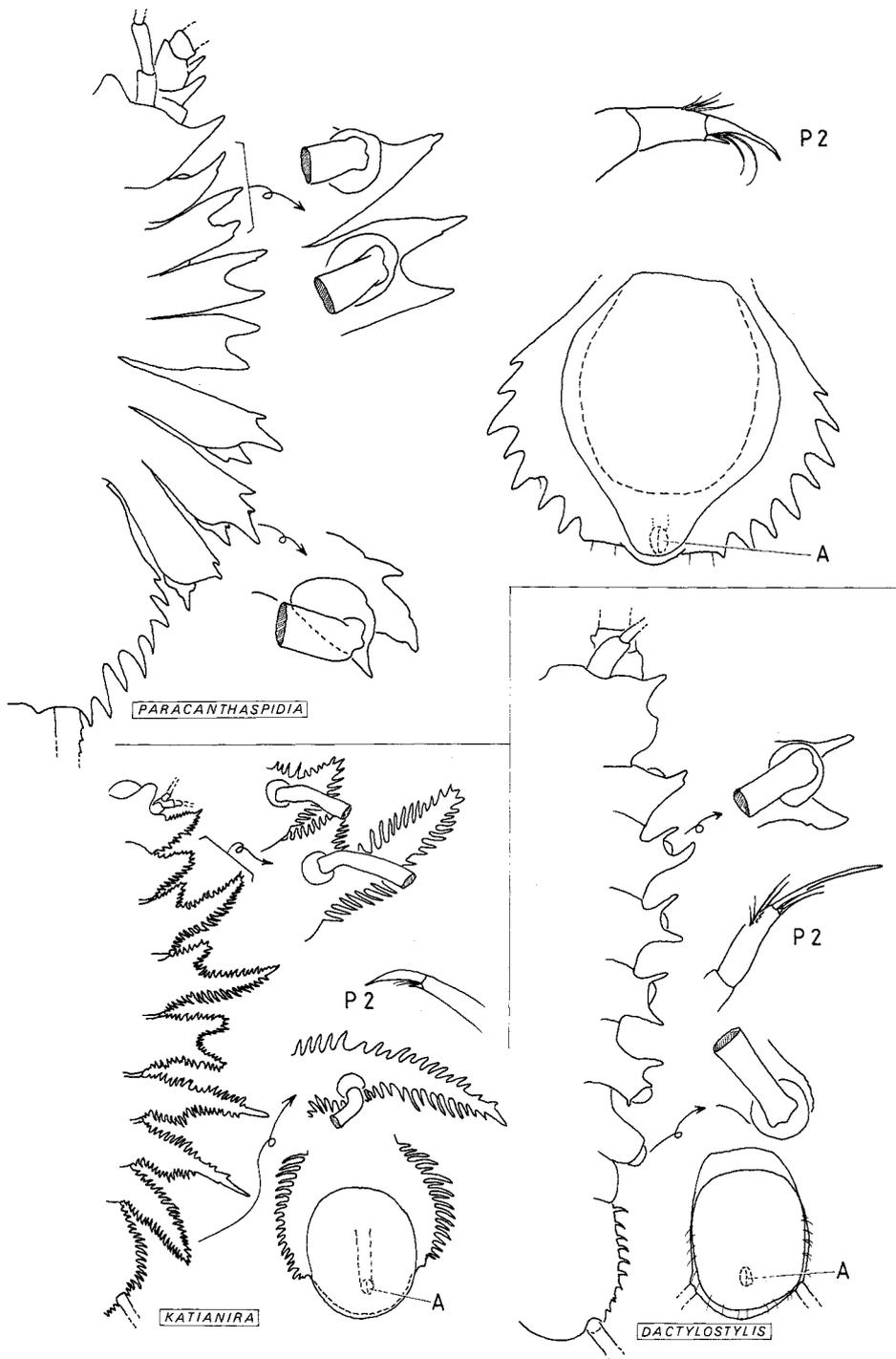


Abb. 41 . Variationen des iolelloiden Habitus: rechte Körperseite in Dorsalansicht, rechts daneben Ventralansicht einiger Coxae, der Dactylus des 2. Pereopoden (P 2) und die Lage des Anus (A; Ventralansicht des Pleotelsons). Nicht determinierte Arten aus der Sammlung G.D. Wilson.

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

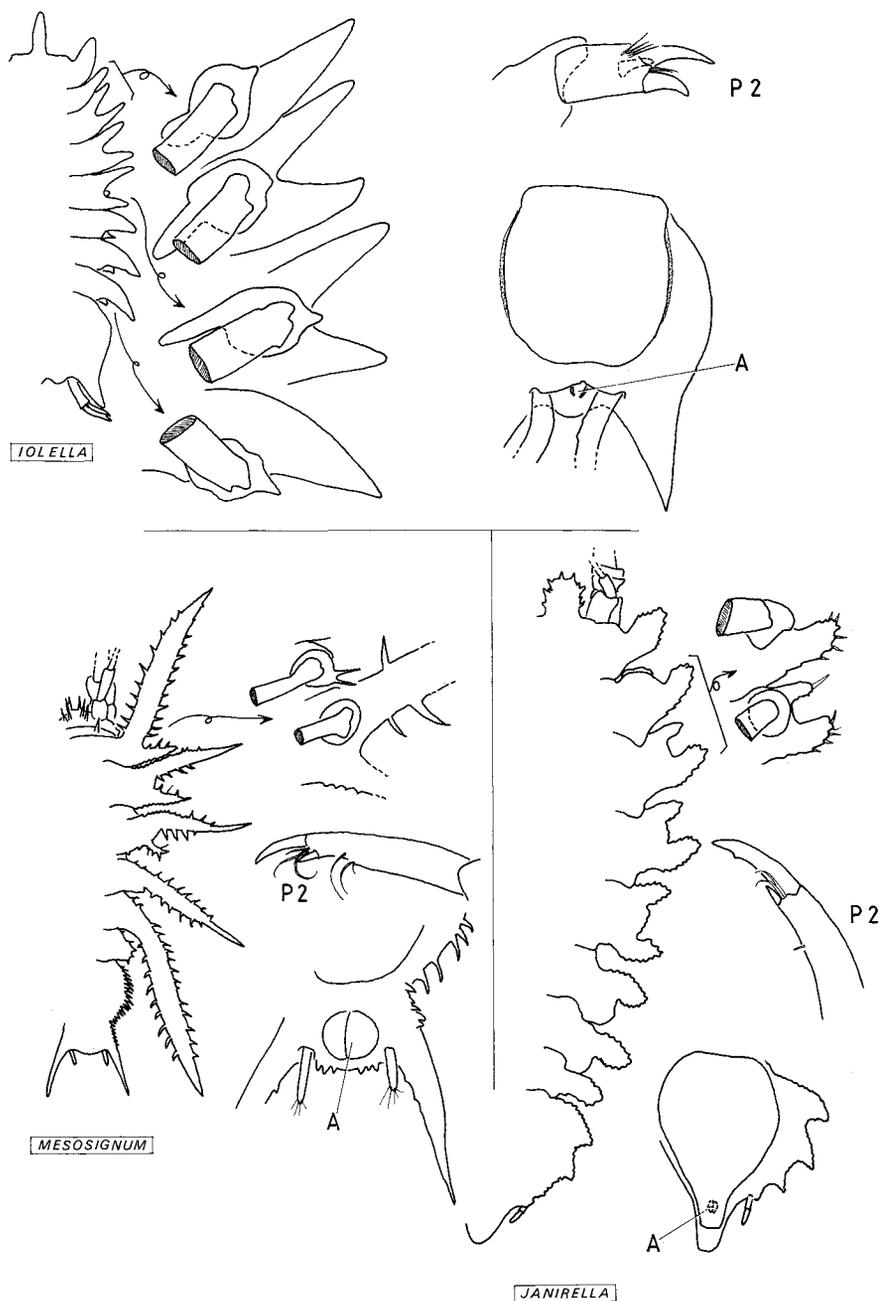


Abb. 42. Variationen des iolelloiden Habitus: rechte Körperseite in Dorsalansicht, rechts daneben Ventralansicht einiger Coxae, der Dactylus des 2. Pereopoden (P 2) und die Lage des Anus (A; Ventralansicht des Pleotelsons). Nicht determinierte Arten aus der Sammlung G.D. Wilson.

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.

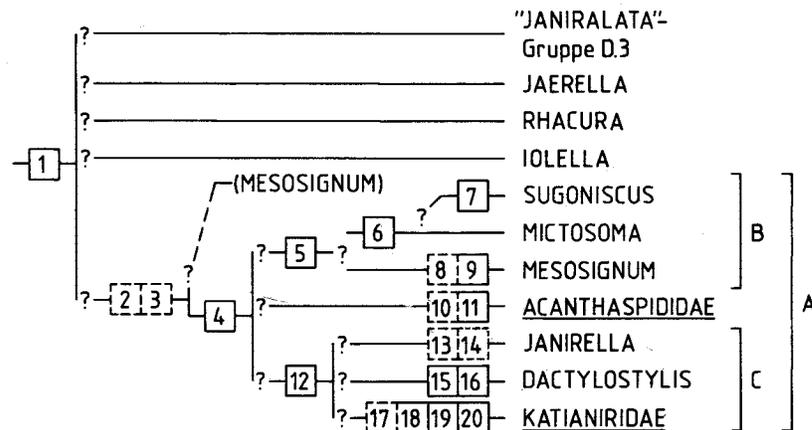


Abb. 43. Die 'iolelliden' Gattungen und Familien.

- 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 gerichteten 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 Pereopoden (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 *Ilyarchna* 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.

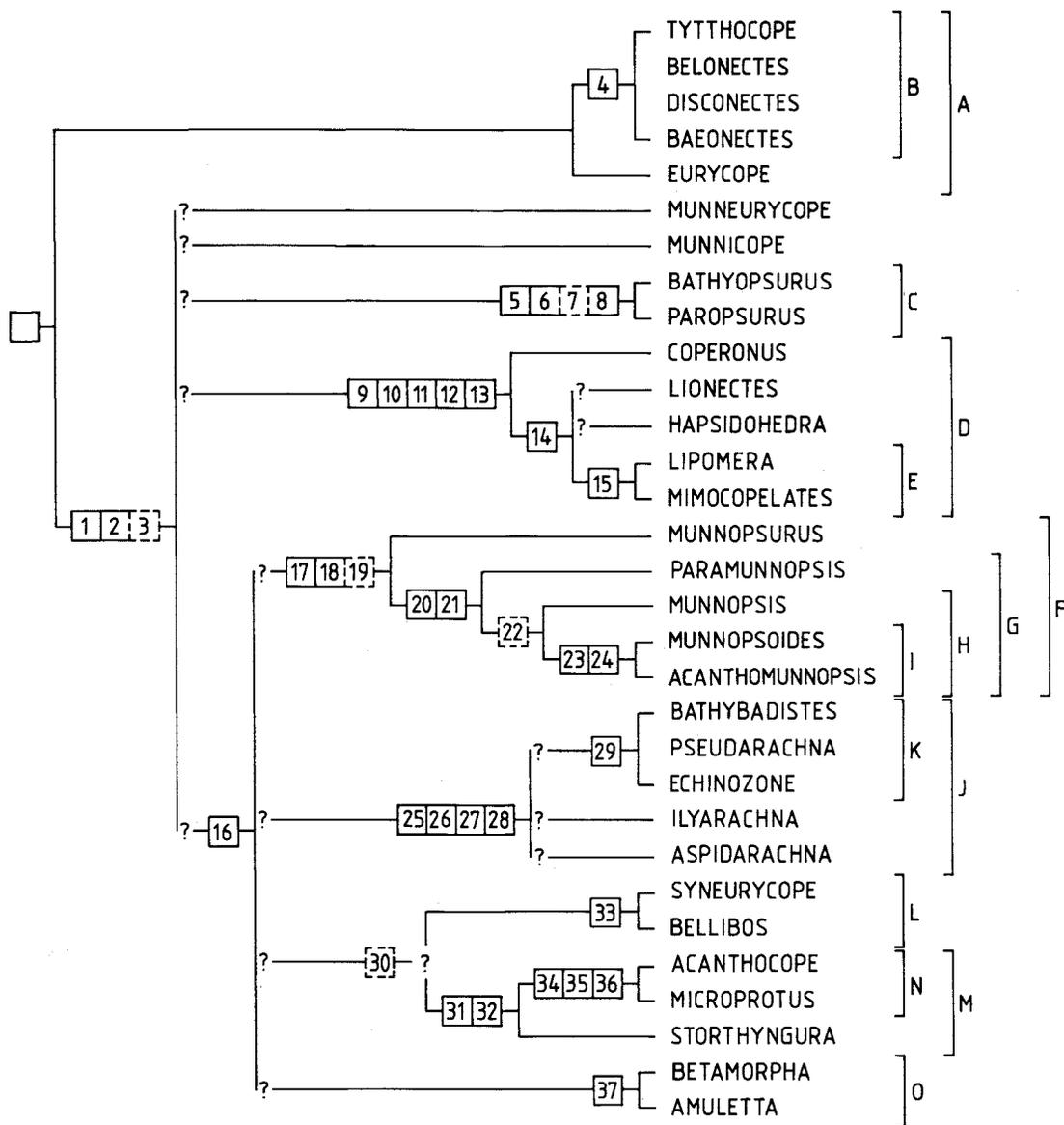


Abb. 44. Die Gattungen der *Munnopsidae* sensu Wilson (im Druck). Das leere Kästchen steht für die Synapomorphien der Familie

- 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.

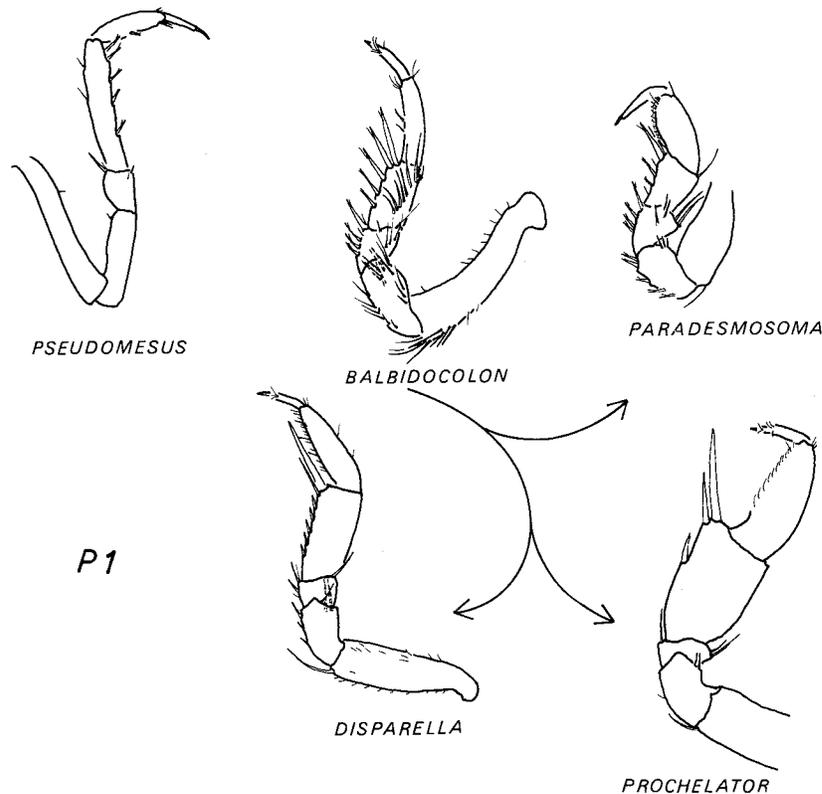


Abb. 45. Entwicklung des ersten Pereopoden bei den Desmosomatidae. *Pseudomesus* nach Svararsson 1984, *Paradesmosoma* nach Kussakin 1965, übrige nach Hessler 1970.

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

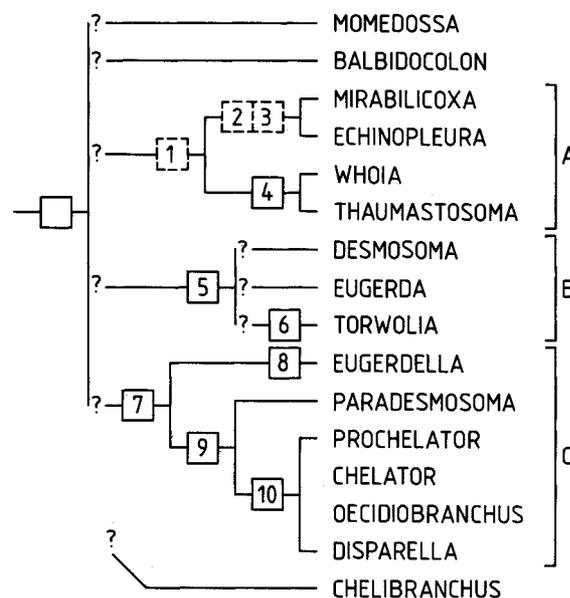


Abb. 46. Die Gattungen der Desmosomatidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 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.

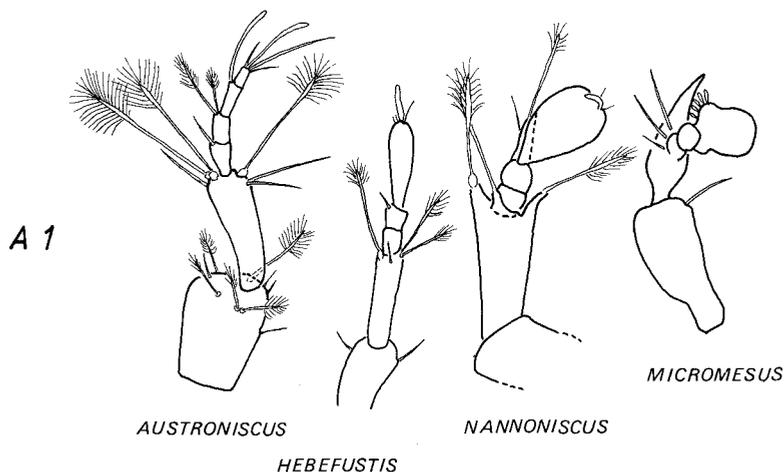


Abb. 47. Die erste Antenne bei Gattungen der Nannoniscidae. *Austroniscus* nach Schiecke & Modigh-Tota 1976; *Hebefustis* nach Siebenaller & Hessler 1972; *Nannoniscus* nach Menzies 1962b; *Micromesus* nach Birstein 1963

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).

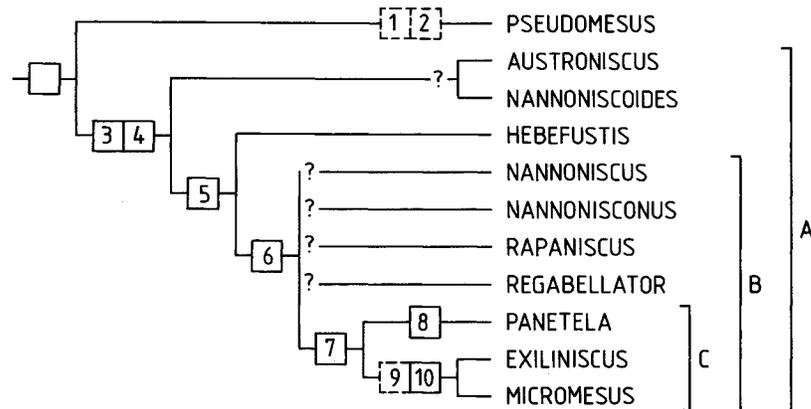


Abb. 48. Die Gattungen der Nannoniscidae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie

- 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. Geißellied mehr als doppelt so lang und breiter als 1. Glied [Antenne 1 mit mindestens 3 Geißelgliedern, 2. Geißellied 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.

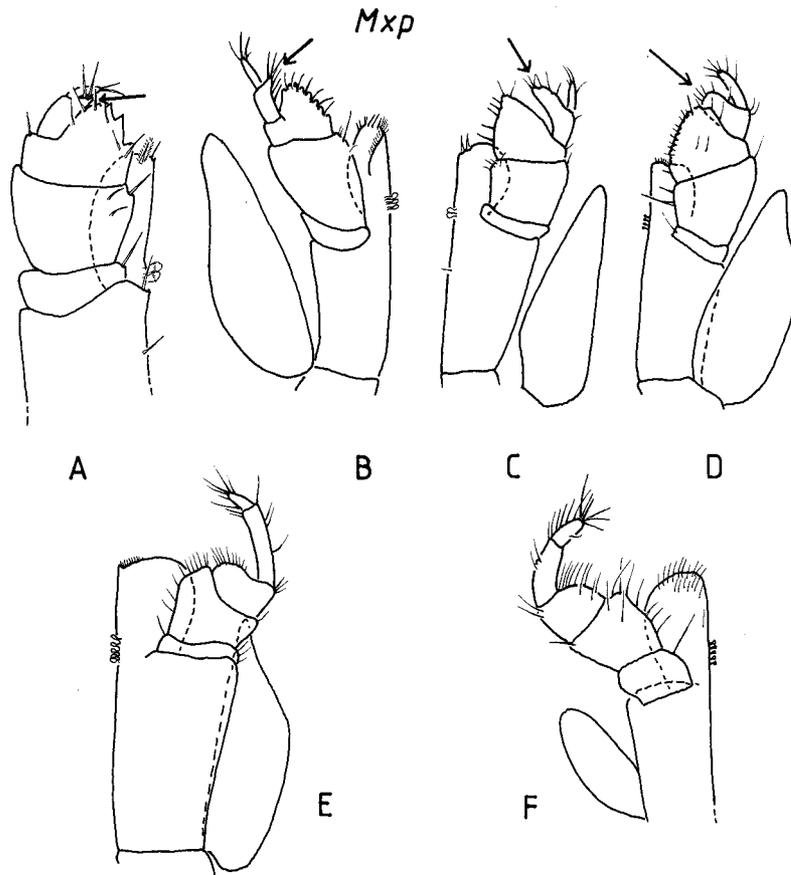


Abb. 49. Vergleich von Maxillipedenformen bei verschiedenen Familien. A: *Hebefustus hirsutus* (Nannoniscidae), n. Menzies 1962b. B: *Desmosoma puritanum* (Desmosomatidae), n. Fresi 1969. C: *Belonectes parvus* (Munnopsidae: Eurycopinae), n. Wilson & Hessler 1981. D: *Paramunnopsis* sp. (Munnopsidae: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

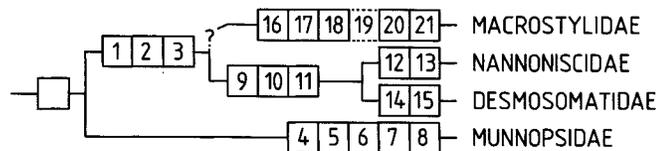


Abb. 50. Verwandtschaft von 4 Familien der Asellota. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien des Monophylums.

- 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 Mahlfäche, 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).

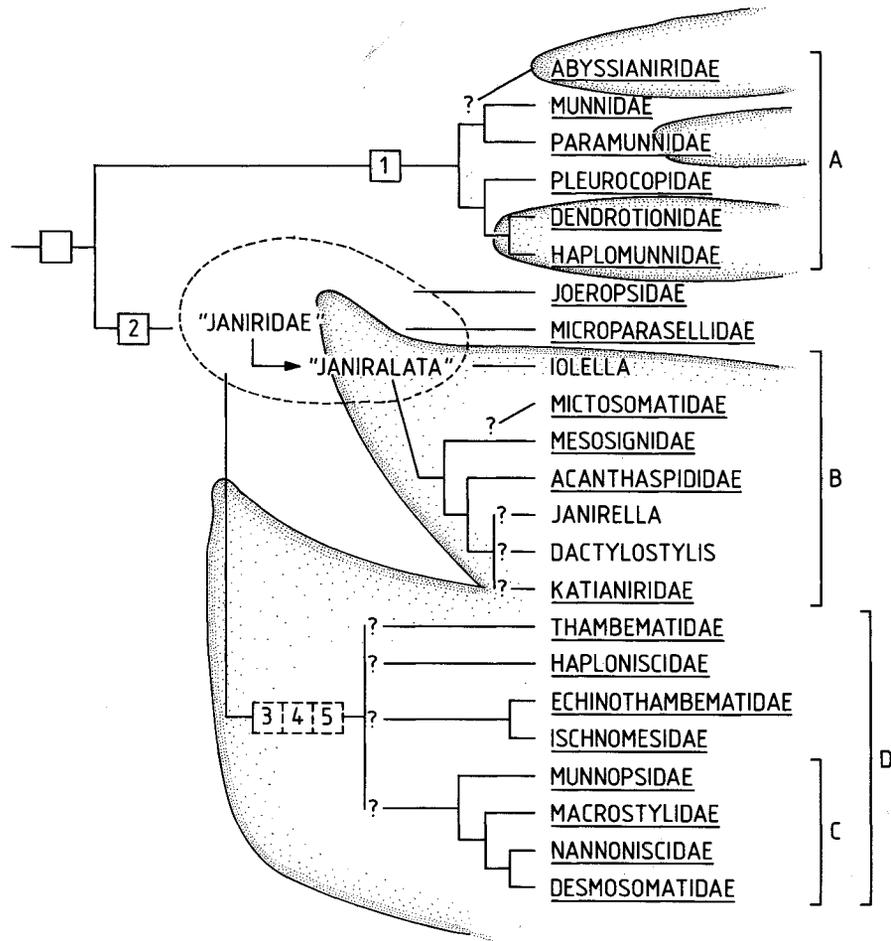


Abb. 51. Verwandtschaft der Familien der Janiroidea. In den punktierten Bereichen sind Tiefseegruppen umschlossen. Die Verwandtschaft der Familiengruppen A, B und C wird in den Abschnitten 6.4.1, 6.4.4 und 6.4.8 diskutiert. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Janiroidea.

- 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).

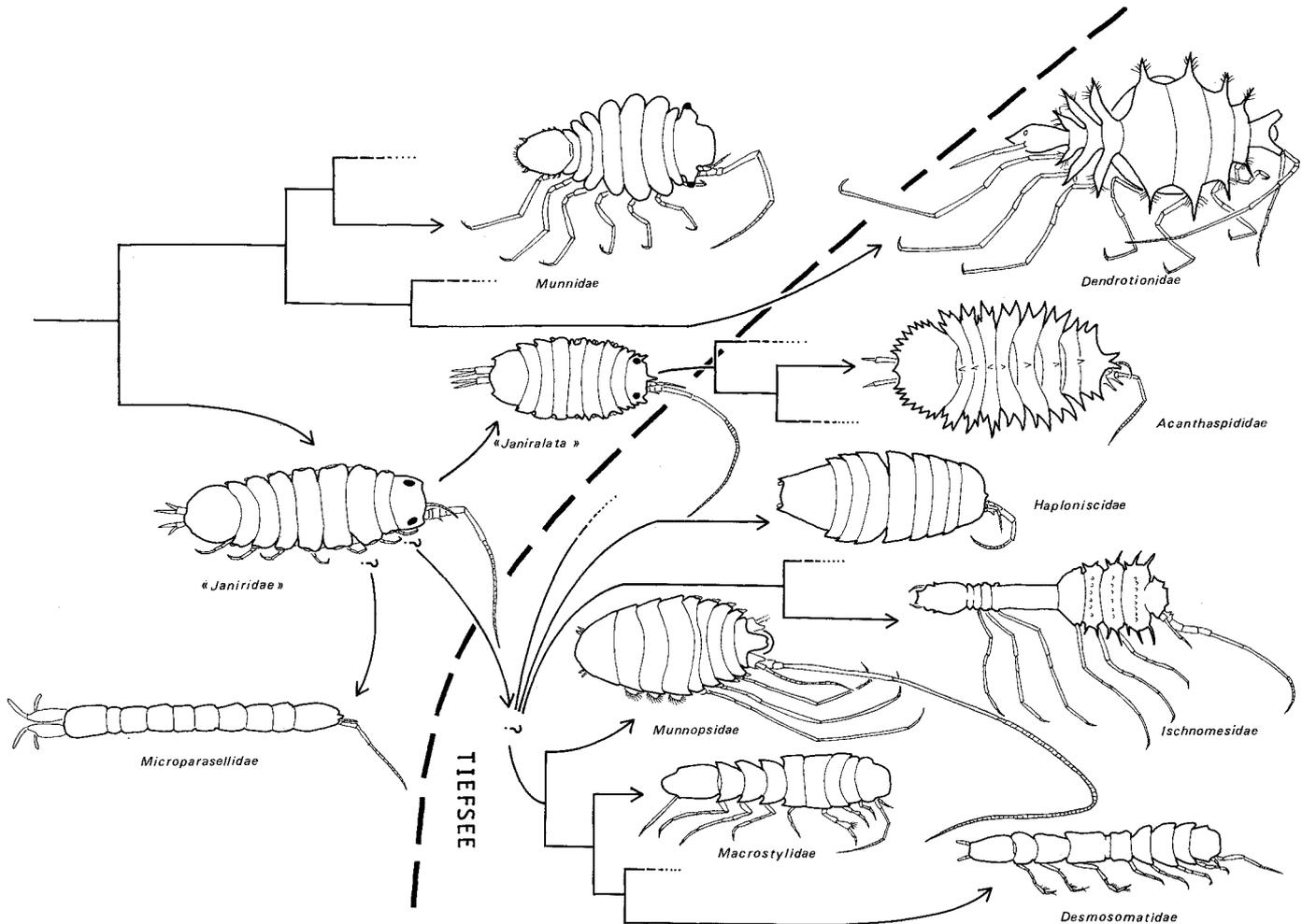


Abb. 52. Darstellung der Formenvielfalt von Tiefseefamilien der Janiroidea. Stammbaum entsprechend dem Dendrogramm Abb. 51 gezeichnet.

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*, *Excirellana*). 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 Hämolympfräume, 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.

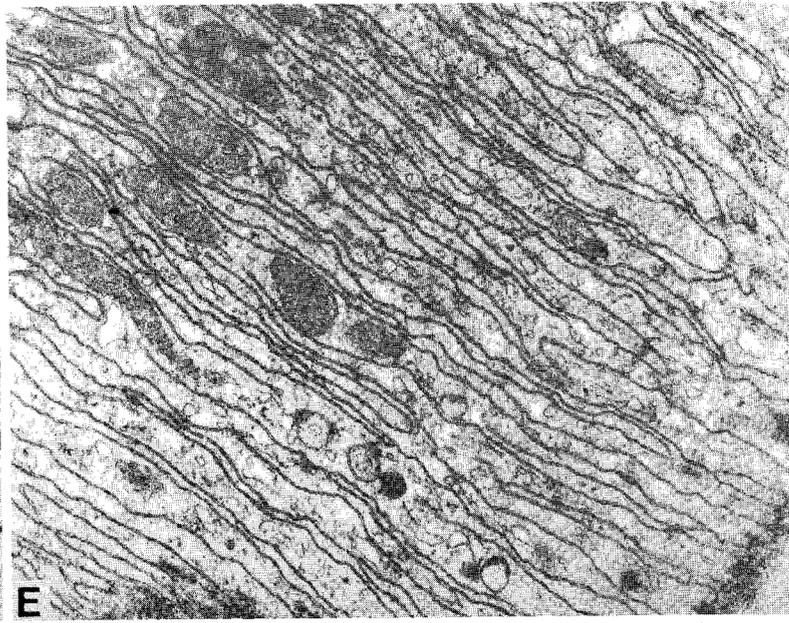
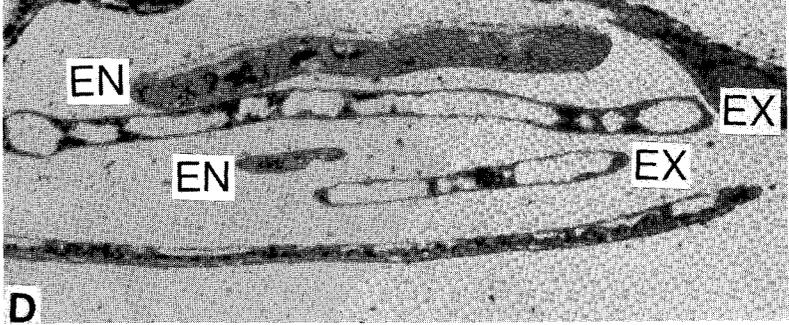
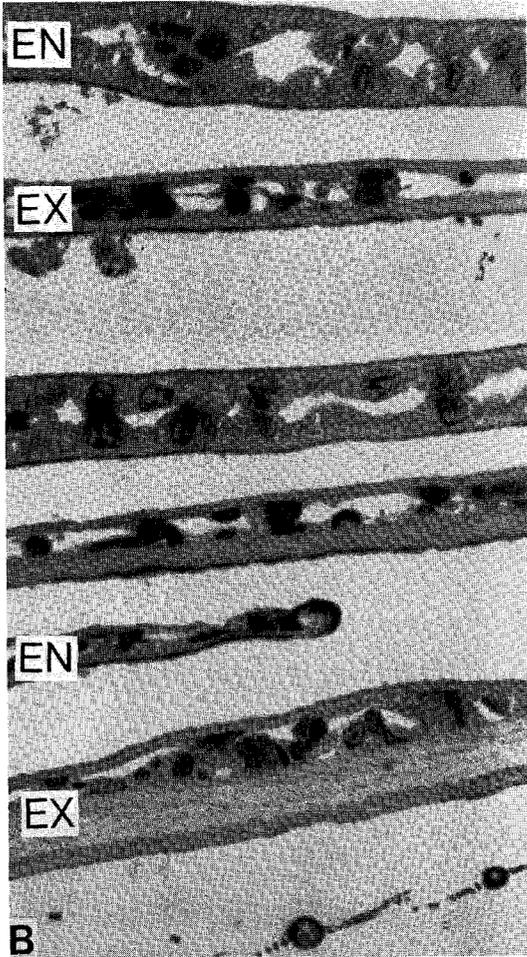
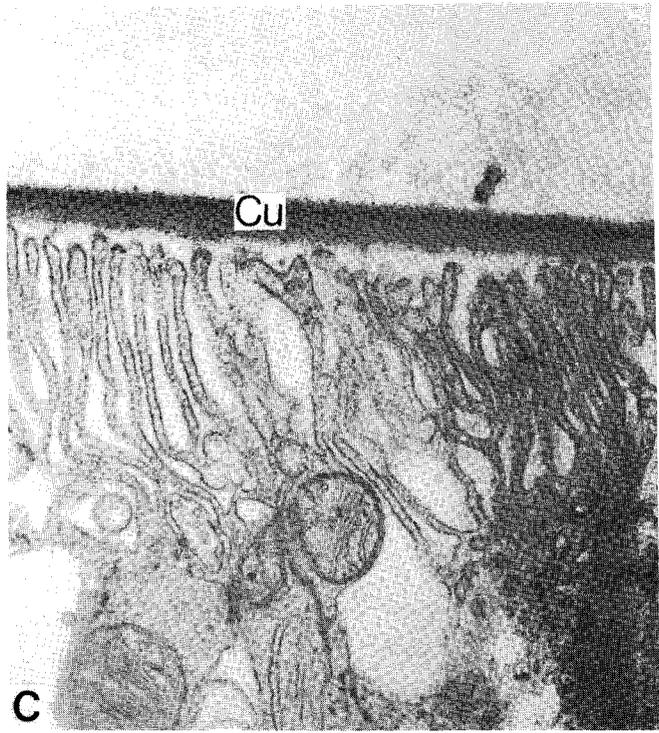
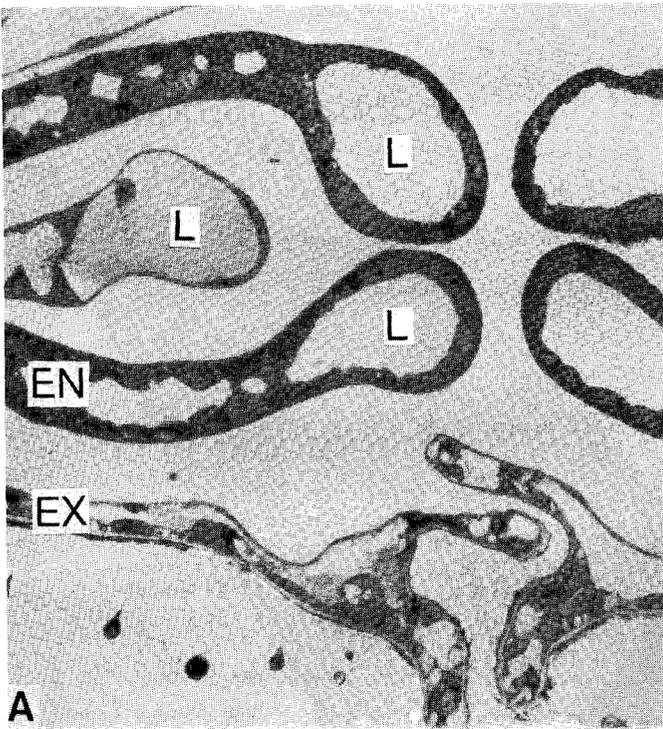
Diese Arbeitsteilung ist nicht, wie zunächst vermutet, eine Eigenart der Brackwasserassel *C. carinata*. Bei einer Überprüfung mehrerer mariner Isopoden wurden stets die gleichen ultrastrukturellen Unterschiede im Bau der beiden Pleopodenrami festgestellt (Abb. 53, 54). Untersucht wurden *Accalathura gigantissima* (Anthuridea), *Natanolana 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.

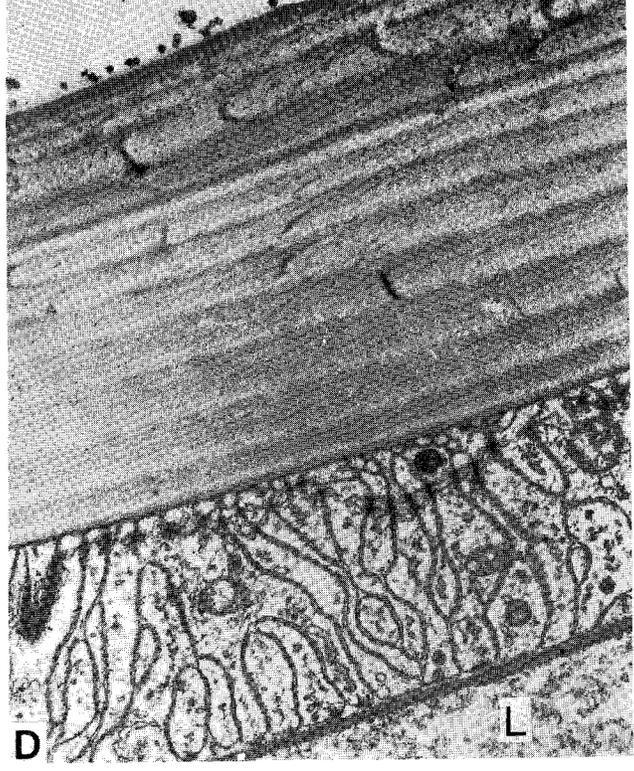
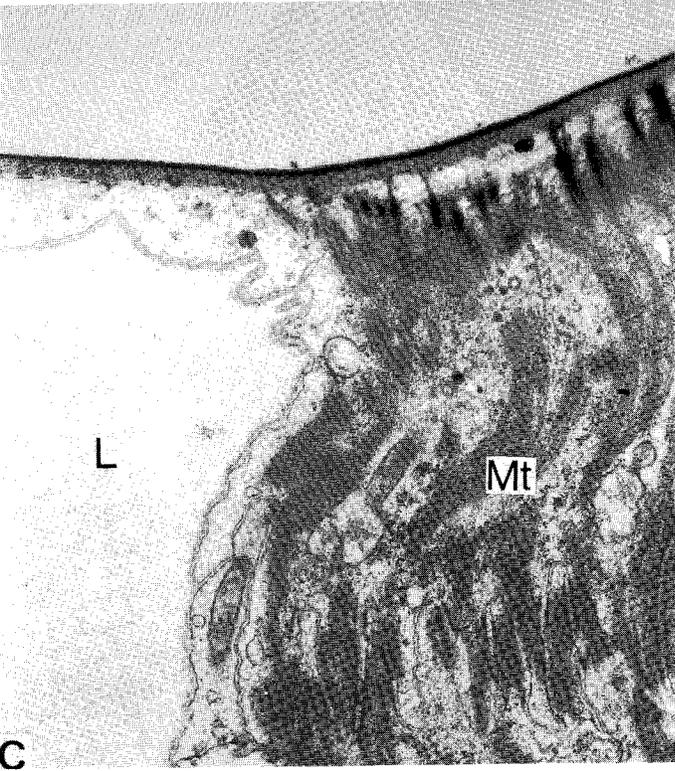
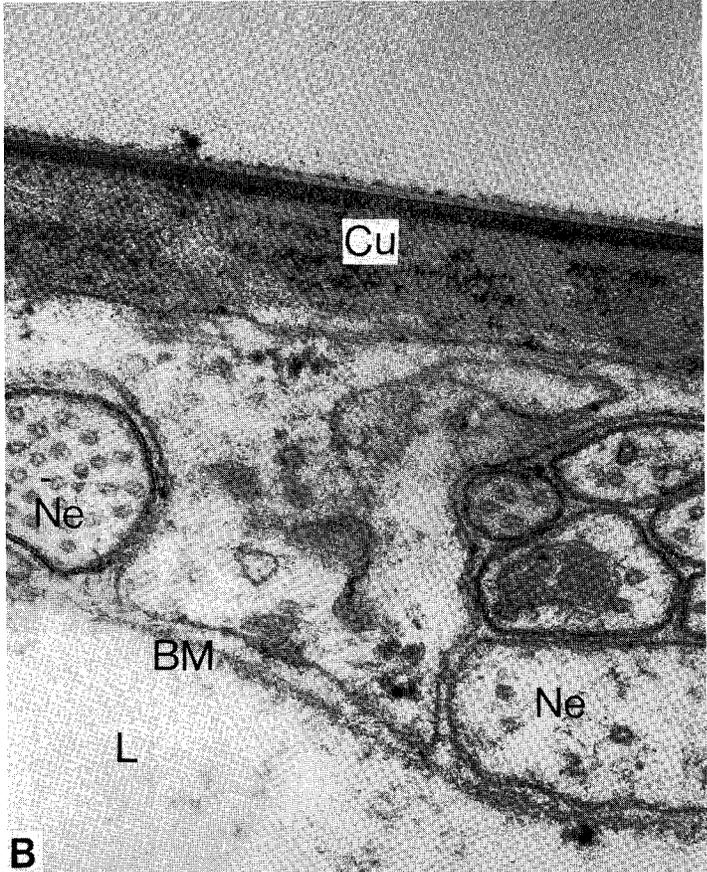
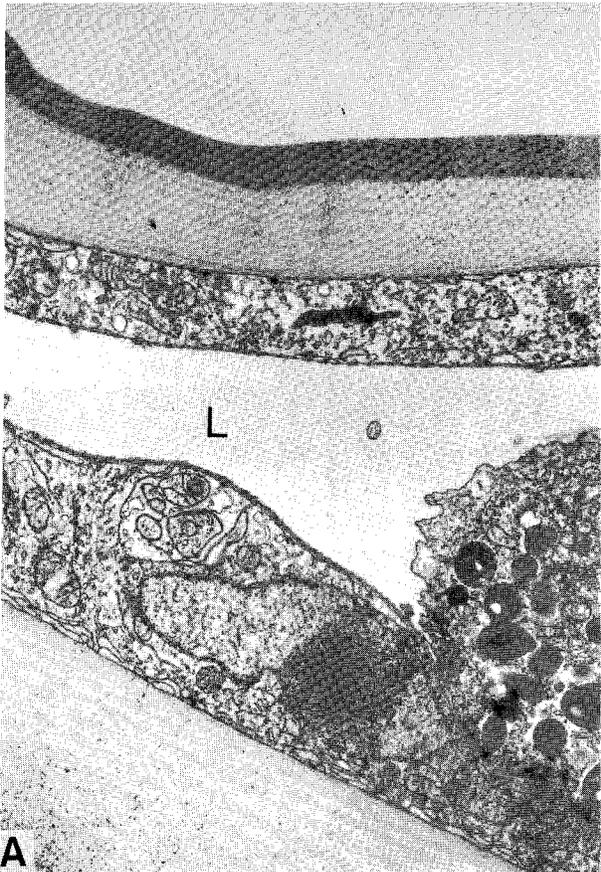
Allgemein ist die ventrale Kutikula der Exopodite dicker als die dorsale, nicht nur bei Arten, wo ein Exopoditenpaar operkuliform ist (*Accalathura*, *Serolis*). Auch ist die Kutikula des Endopoditen schwächer als die des Exopoditen (Abb. 53, 54). Im Detail gibt es Variationen und Abweichungen von den 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 *Natanolana*, *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 *Natanolana* 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.

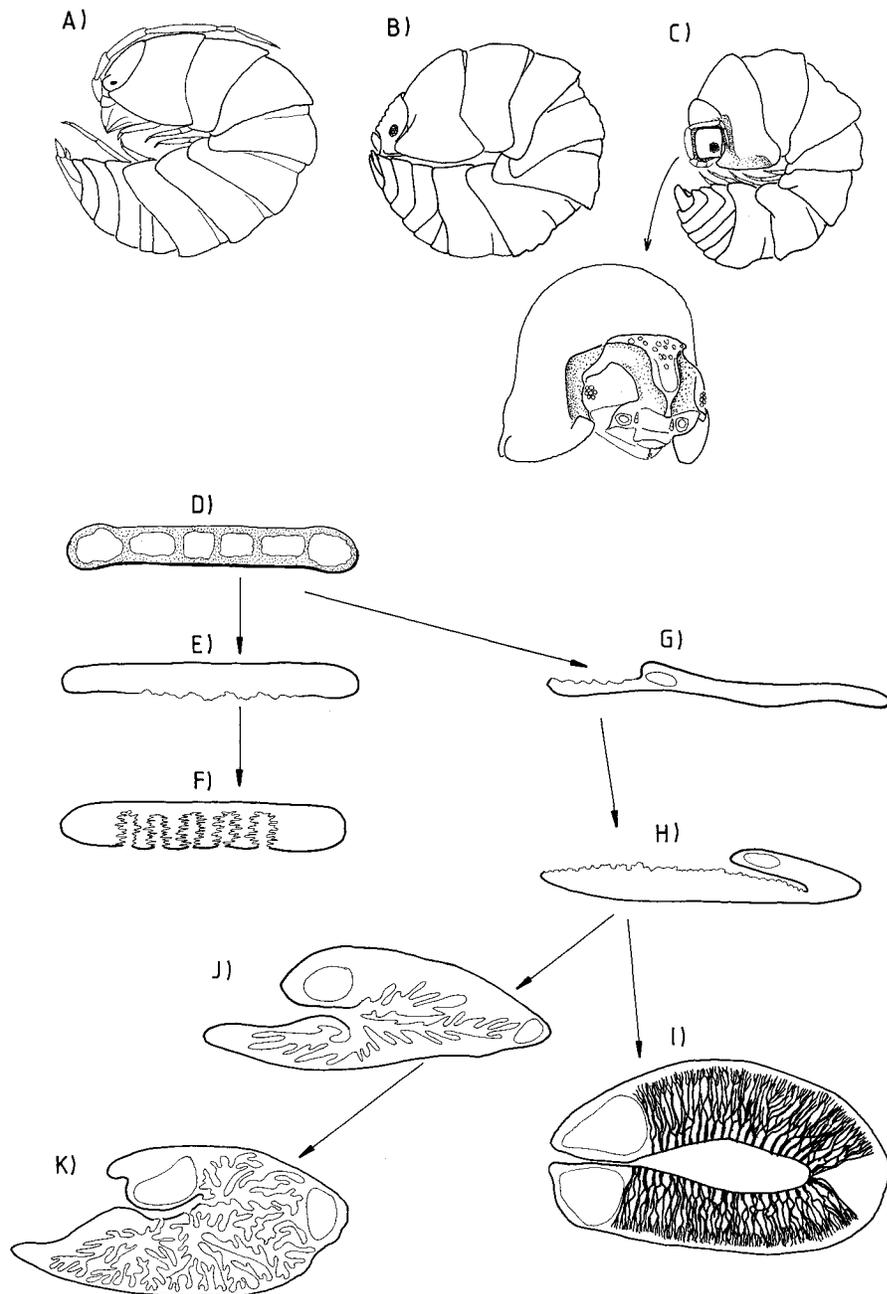


Abb. 55 (S. 164). A – C : Formen des Einrollens (zusammengestellt n. Vandel 1962). A: Unvollkommenes Einrollen bei *Cylisticus esterelanus*. B: Einrollen mit innen liegenden Antennen bei *Armadillidium granulatum*. C: Einrollen mit außen liegenden Antennen und Rinnen für die Aufnahme der Antennen bei *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*).

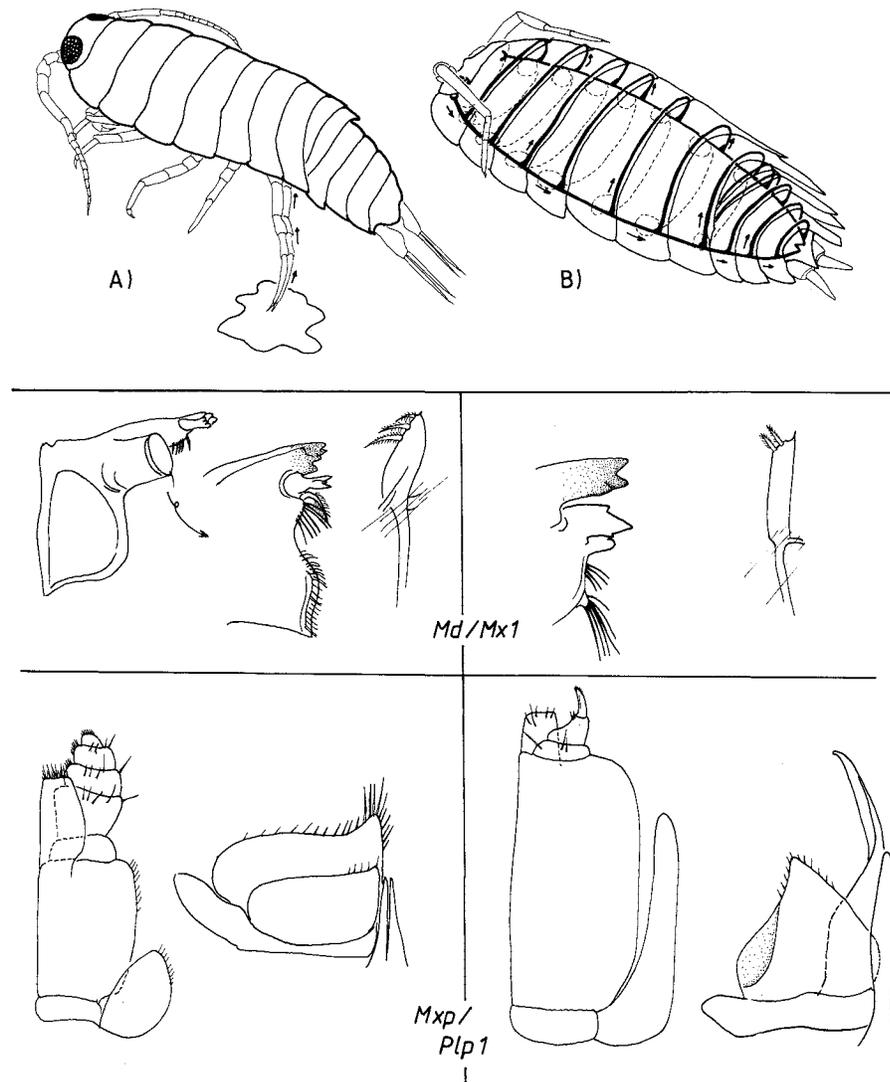


Abb. 56. Vergleich der Morphologie urtümlicher und abgeleiteter Oniscidea. A, B: Wasserleitungssystem (n. Hoese 1981). A: Wasseraufnahme mit den Pereopoden 6, 7 beim *Ligia*-Typ. B: Geschlossenes Wasserleitungssystem vom *Porcellio*-Typ. Darunter: Links Extremitäten von *Ligia oceanica*, rechts von *Cylisticus 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

sind. Die Strukturen (männliche Genitalpapille), die zu dieser Einteilung führten, sind jedoch nur für die Gruppe B (s. Dendrogramm Abb. 57: Synochaeta + Crinochaeta) und für die Synochaeta autapomorph. Bei den Diplochaeta sind die männlichen Genitalpapillen in plesiomorpher Weise getrennt, in der Gruppe B verwachsen (M. 15 in Abb. 57), bei den Synochaeta sind zusätzlich die vasa deferentia zu einem unpaaren Ausführungsgang verschmolzen (M. 18).

Eine weitere Aufteilung in Überfamilien wäre noch verfrüht, da viele der traditionellen Überfamilien nicht monophyletisch sind und für eine neue Klassifikation eine gründliche Revision der konstitutiven Merkmale der Familien notwendig ist. Die Dendrogramme (Abb. 57, 58) verdeutlichen, wieviele Dichotomien noch nicht bekannt sind.

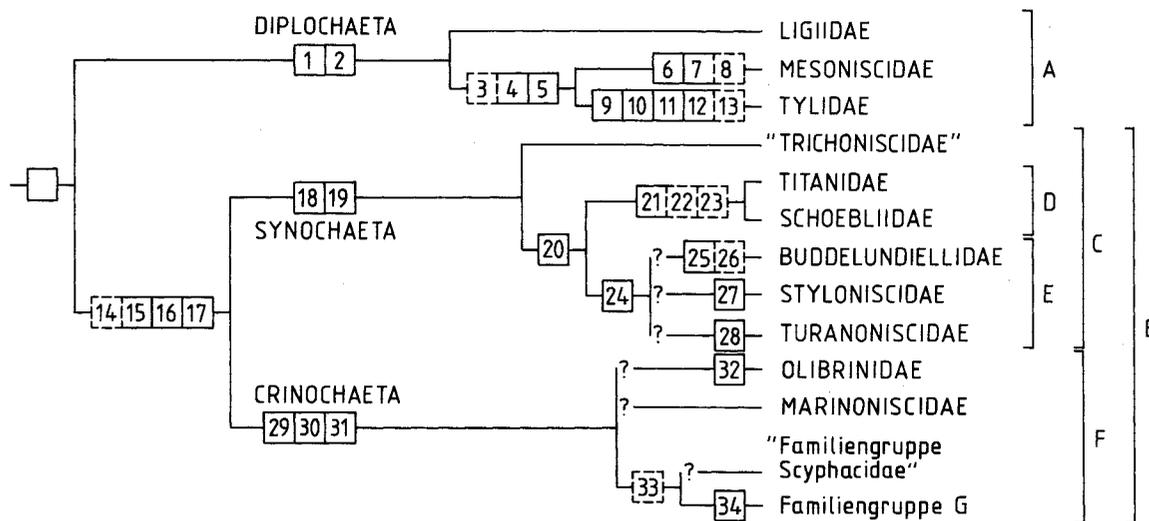


Abb. 57. Die Familien der Oniscidae (Familiengruppe G: s. Abb. 58). Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Unterordnung.

- 1: 1. Antenne mit sehr verkürztem letzten Glied, Glieder 1 und 2 kräftig [letztes Grundglied nicht verkürzt]
- 2: Respiratorische Oberflächenvergrößerung *ventral* an den Pleopodenexopoditen [Pleopoden ohne respiratorische Oberflächenvergrößerung]
- 3: (Maxilliped mit nur 4 Palpusgliedern) [Palpus mit 5 Gliedern]
- 4: Männliche Genitalpapillen reduziert [Papillen nicht reduziert]
- 5: Erstes Pleopodenpaar verkleinert [1. Pleopoden nicht kleiner als 2. Pleopoden]
- 6: Distale Pinselborste am medialen Enditen der zweiten Maxille mediad gerichtet und unbeweglich, basal verwachsen [Pinselborste nicht basal verwachsen]
- 7: Endopodite der Pleopoden 3-5 gelappt [Endopodite ganzrandig, nicht gelappt]
- 8: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 9: 1. Antenne eingliedrig [1. Antenne mit 3 Grundgliedern und Geißelgliedern]
- 10: Distale 3 Glieder des Maxillipeden miteinander verwachsen [Glieder nicht verwachsen]
- 11: Uropoden ventrad verlagert, Sympodite breite Platten bildend [Uropoden terminal am Pleotelson, styloform]
- 12: Pleopoden 2-5 mit Pseudotracheen, die *ventral* am Exopoditen über mehrere Öffnungen ausmünden [Exopodite ventral ohne Pseudotracheen, s. M. 2]
- 13: Einrollvermögen [kein Einrollvermögen]
- 14: (Pleopoden ohne Fiederborsten) [Pleopoden mit kurzen marginalen Fiederborsten]
- 15: Männliche Genitalpapillen median verwachsen [Genitalpapillen nicht verwachsen]
- 16: Erstes Pleopodenpaar des Männchens mit verlängertem, distal kegel- oder lanzenförmigem Endopoditen [Endopodit distal nicht verlängert]
- 17: Uropodenendopodit an medialer Seite des Protopoditen inserierend, nur Exopodit apikal auf dem Protopoditen ansetzend [Rami terminal am Sympoditen inserierend]
- 18: Vasa deferentia in der männlichen Genitalpapille zu unpaarem Kanal verwachsen [vasa deferentia getrennt]

- 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).

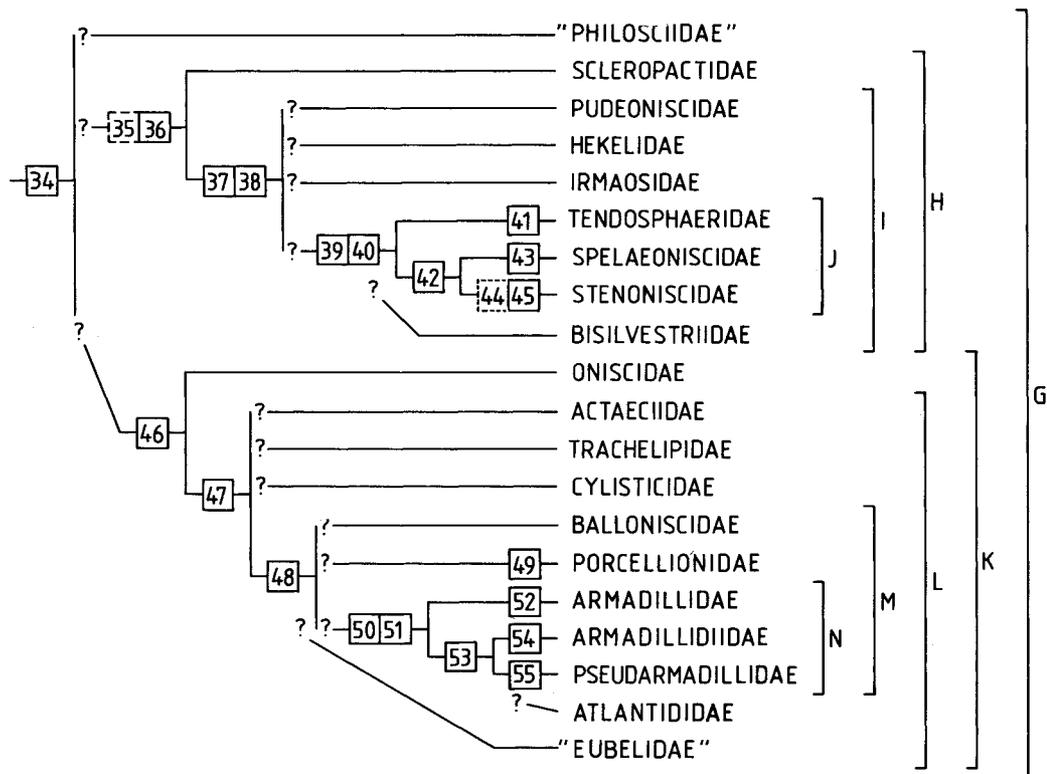


Abb. 58. Die Familien der Oniscidea (Fortsetzung): Die Familiengruppe G (vgl. Abb. 57).

- 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 styloform [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 styloform, 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).

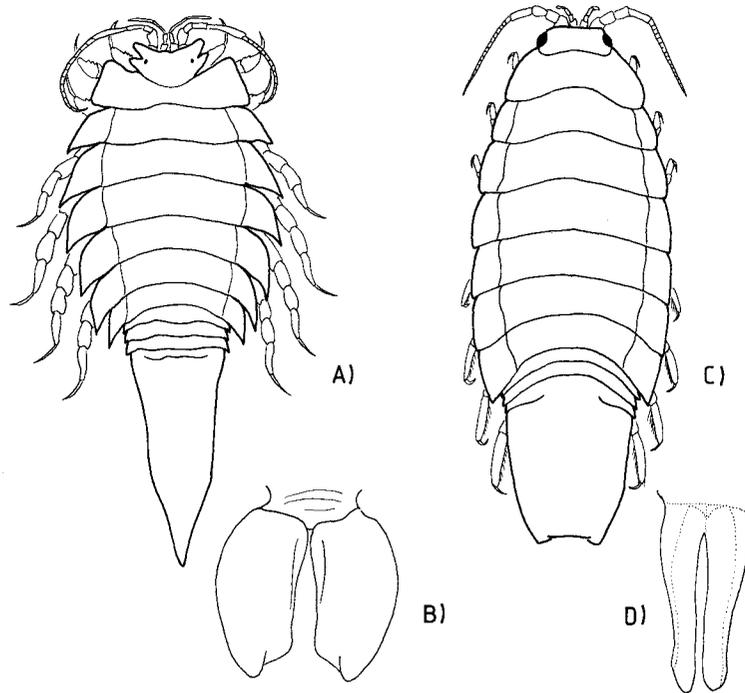


Abb. 59. Vergleich von Körperform und männlichen Genitalpapillen der Chaetiliidae (A, B) und Idoteidae (C, D). A, B: *Saduria entomon* (Linné, 1758) (A n. Gruner 1965, B Original). C: *Idotea emarginata* (Fabricius, 1793)(n. Sars 1897). D: *Pentidotea rotundata* Richardson, 1909 (n. Kussakin 1982b).

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.

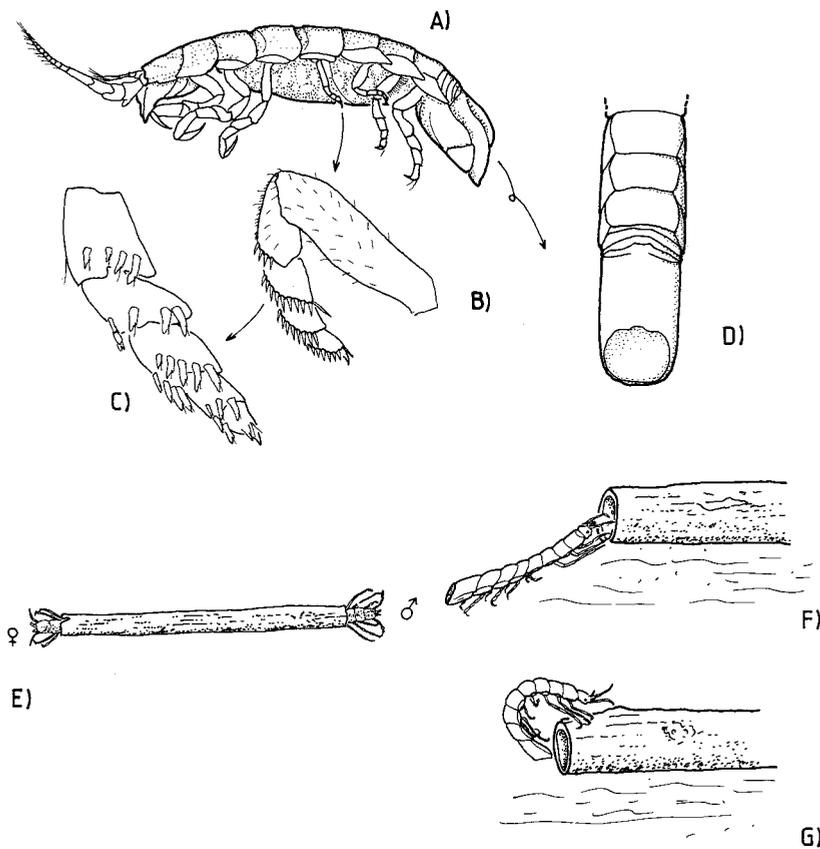


Abb. 60 . Anpassungen der *Cleantis* - Verwandten an die tubicole Lebensweise. A: Seitenansicht eines eiertragenden Weibchens von *Zenobianopsis caeca* Hale (n. Hale 1946). Die mittleren Pereopoden sind sehr kurz. B: Vierter Pereopod von *Cleantis natalensis* Barnard (n. Barnard 1936). C: 4. Pereopod 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 unglaublich: 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 medial 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.

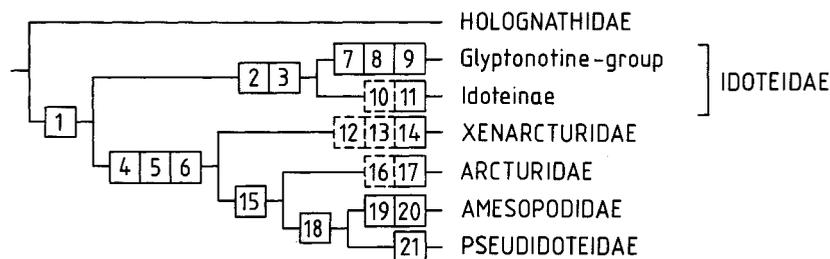


Abb. 61. Dendrogramm der Familien der Valvifera, umgezeichnet nach Angaben von Brusca (1984: Fig. 2, 4).

- 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).

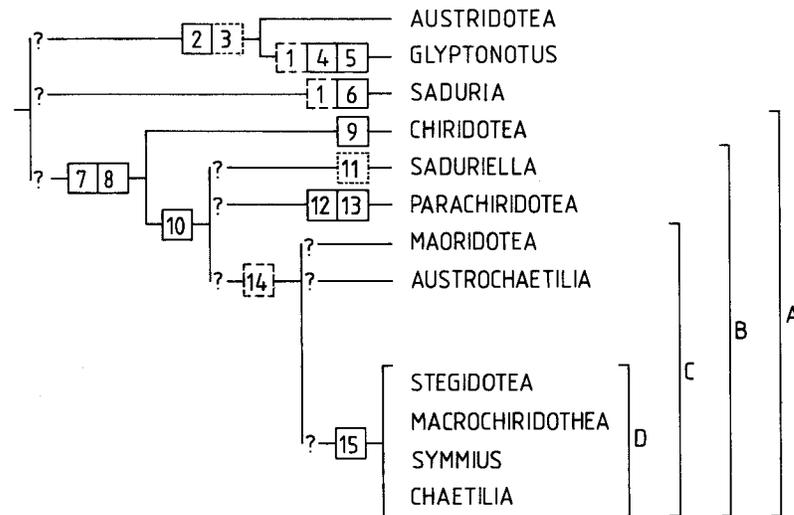


Abb. 62. Gattungen der Chaetiliidae.

- 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 Mahlfläche]
- 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 eingefaßt 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 ;

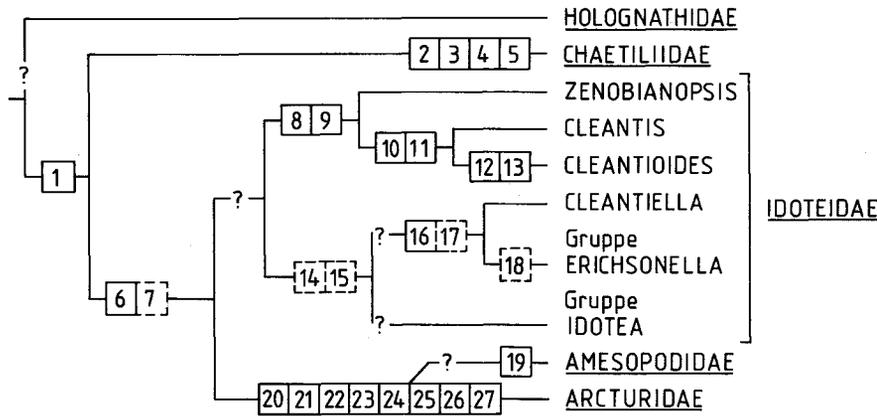


Abb. 63. Familien der Valvifera (unterstrichen) und Gattungsgruppen der Idoteidae.

- 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 Maxillipedengliedern 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 abzugrenzendes 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).

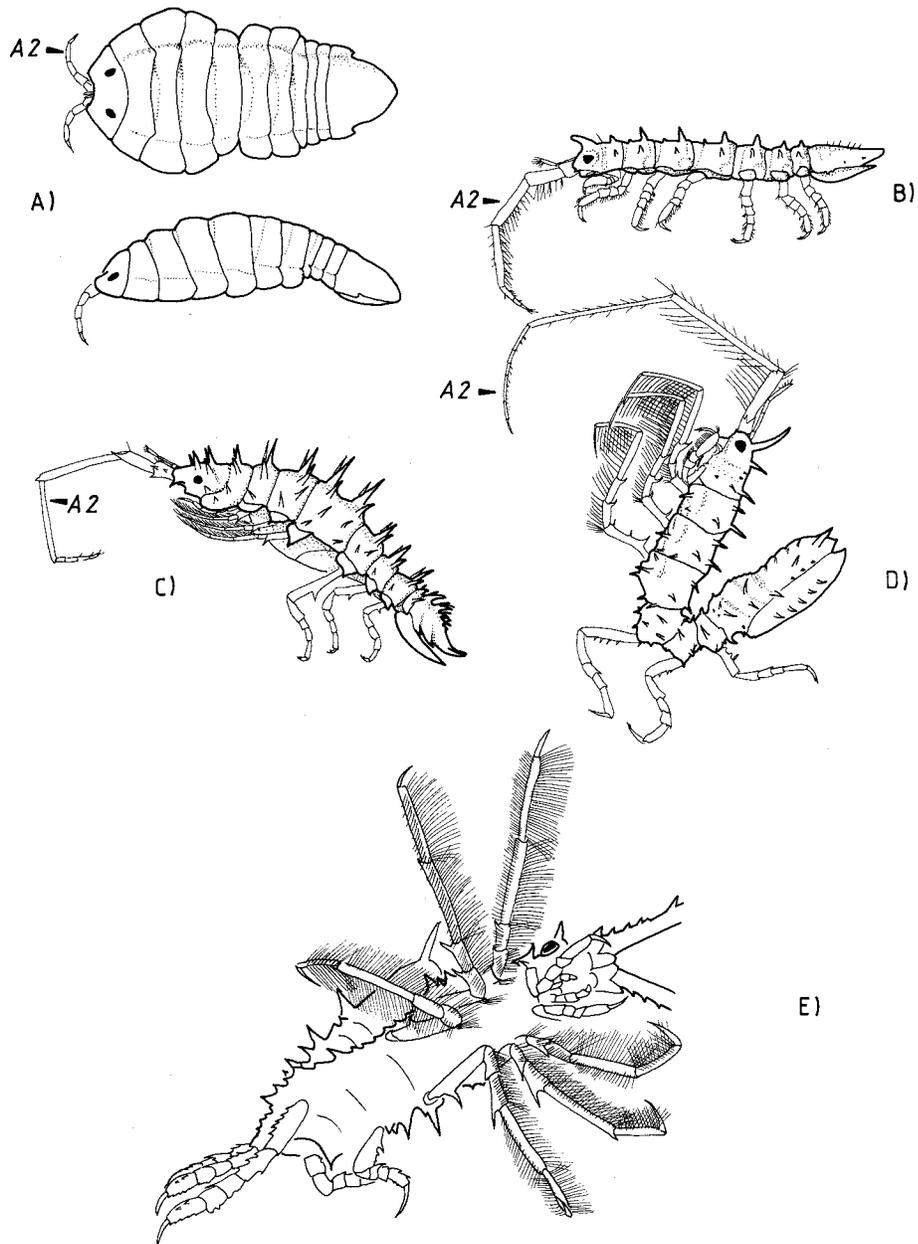


Abb. 64. Evolution der Arcturidae: Verlängerung der 2. Antenne (A 2), Entwicklung von Filterborsten an den vorderen Pereopoden und dorsale Körperkrümmung. A: *Austroarcturus africanus* Kensley (Holidoteinae; n. Kensley 1975) in Dorsal- und Lateralansicht. B: *Arcturides tribulus* Hale (Pseudidoteinae; 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.

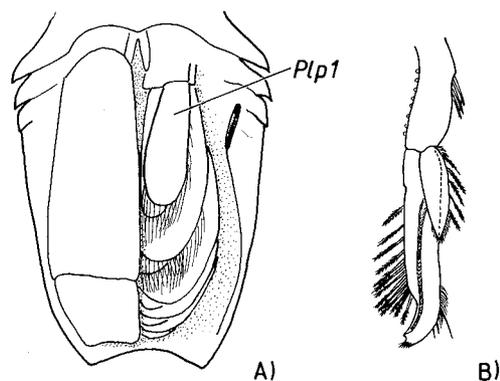


Abb. 65. 1. männlicher Pleopod bei den *Idoteidae* (A) und den *Arcturidae* (B). A: Pleotelson von *Idotea emarginata* (Fabricius) in Ventralansicht (n. Naylor 1955a). B: Modifizierter 1. Pleopod von *Holidotea unicornis* Barnard (n. Kensley 1975)

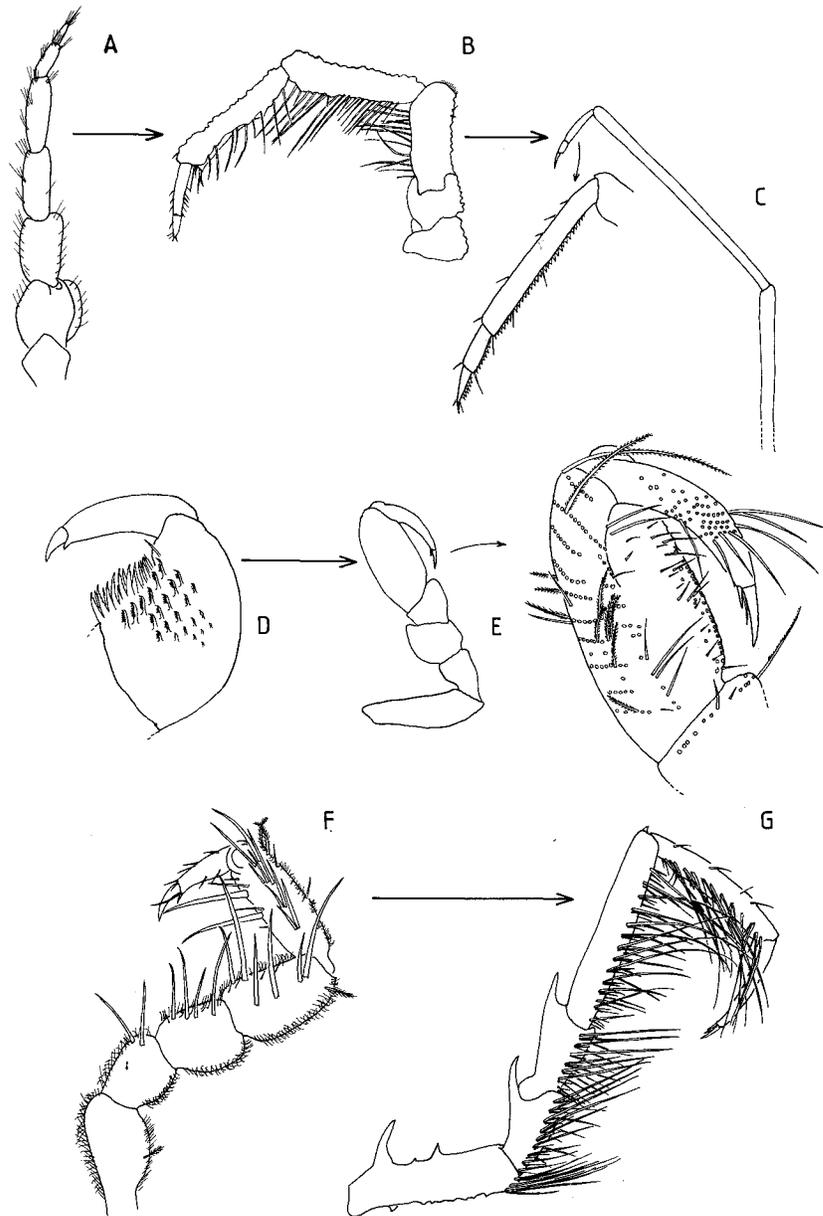


Abb. 66. Herkunft morphologischer Anpassungen der *Arcturinae*: 2. Antenne, Putzbein (P 1) und Filterbein. Die Pfeile deuten die Lesrichtung morphologischer Reihen an.

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).

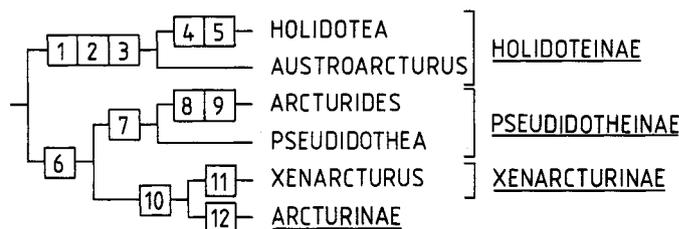


Abb. 67. Die Unterfamilien der Arcturidae.

- 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

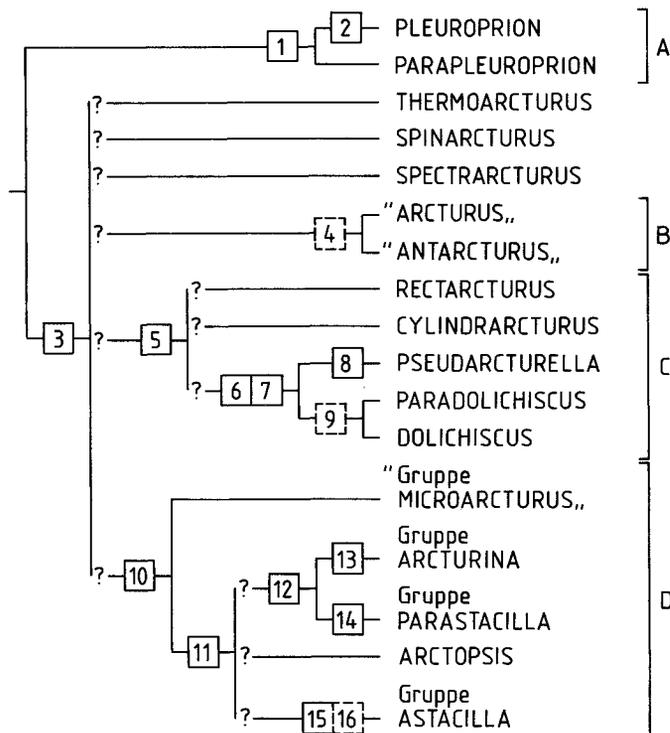


Abb. 68. Gattungen der *Arcturinae*.

- 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.

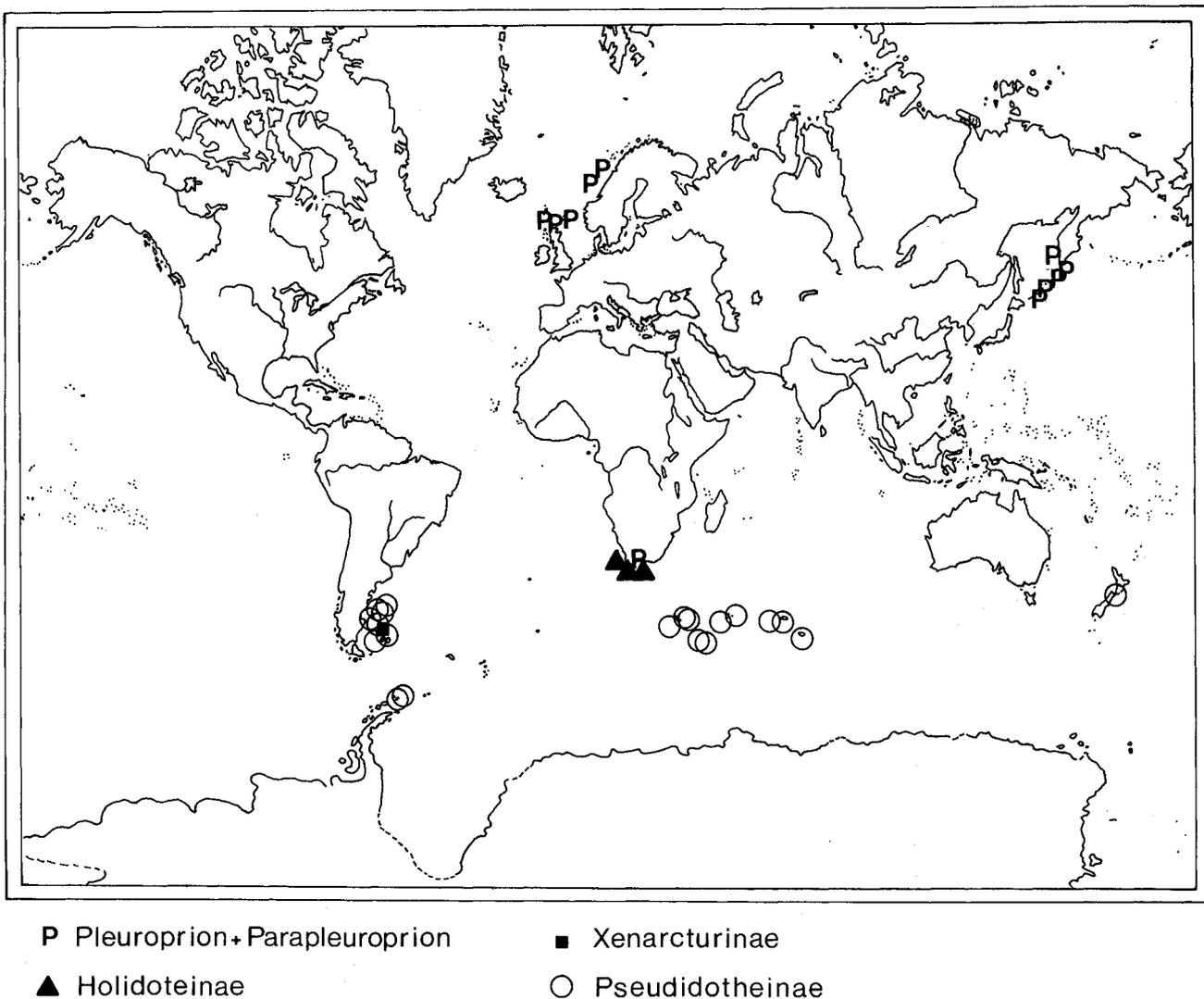


Abb. 69. Verbreitung urtümlicher *Arcturidae*.