

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

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

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

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

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

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

9. Die Anthuridea

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

9.1 Merkmale der U.O. Anthuridea

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

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

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

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

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

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

9.2 Lebensweisen

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

9.2.1 Die Lebensweise der Hyssuridae

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

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

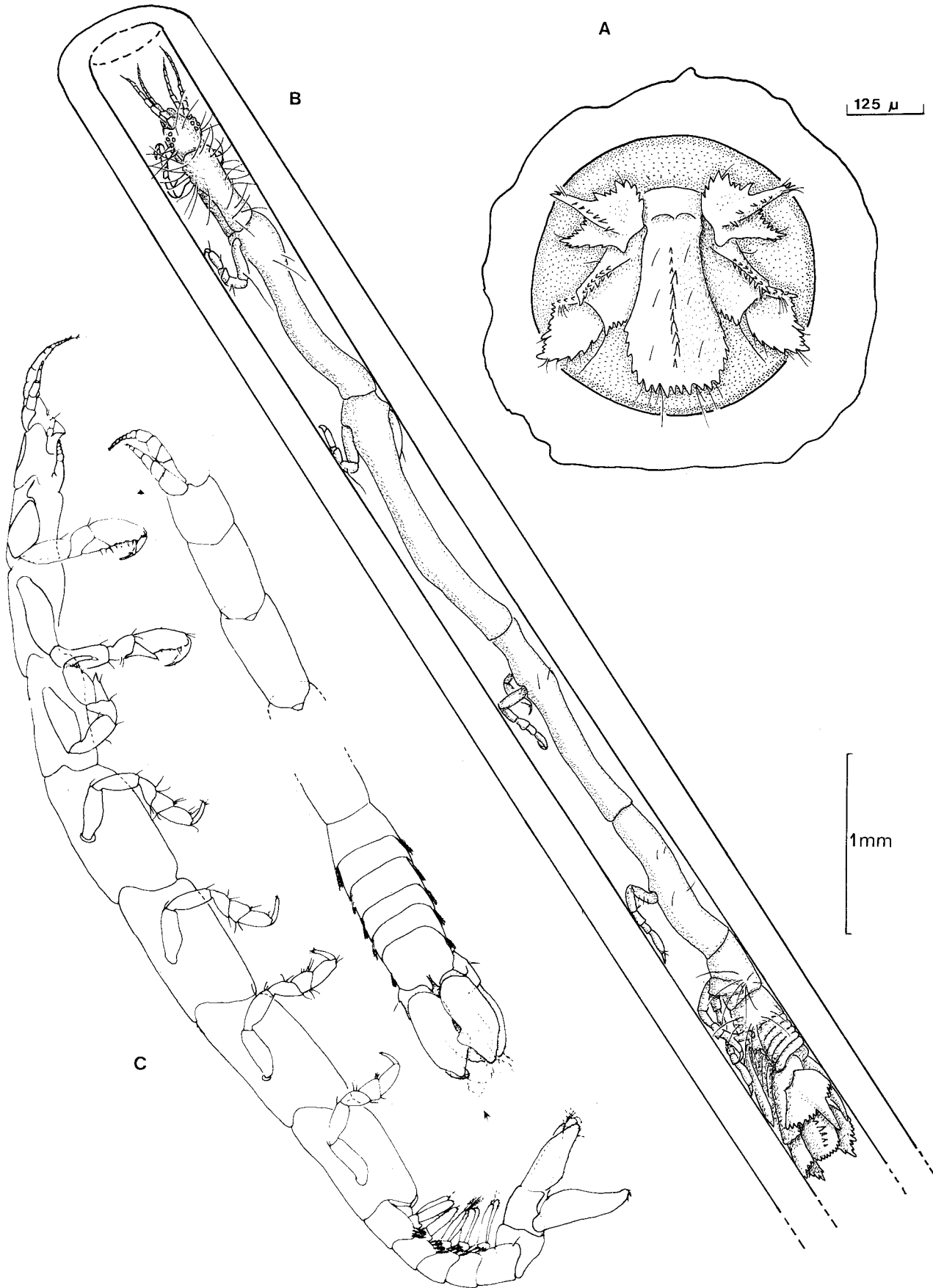
Obwohl Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme noch ausstehen, kann nicht angezweifelt werden, daß diese Tiere räuberisch leben. Die Mundwerkzeuge (vgl. Abb. 4 in Wägele 1981a) unterscheiden sich von denen omnivorer Isopoden wesentlich durch die für alle Anthuriden typischen Merkmale (Mx 2 reduziert, lateraler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

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

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

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

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



9.2.2 Die Lebensweise der Anthuridae

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

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

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

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

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

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

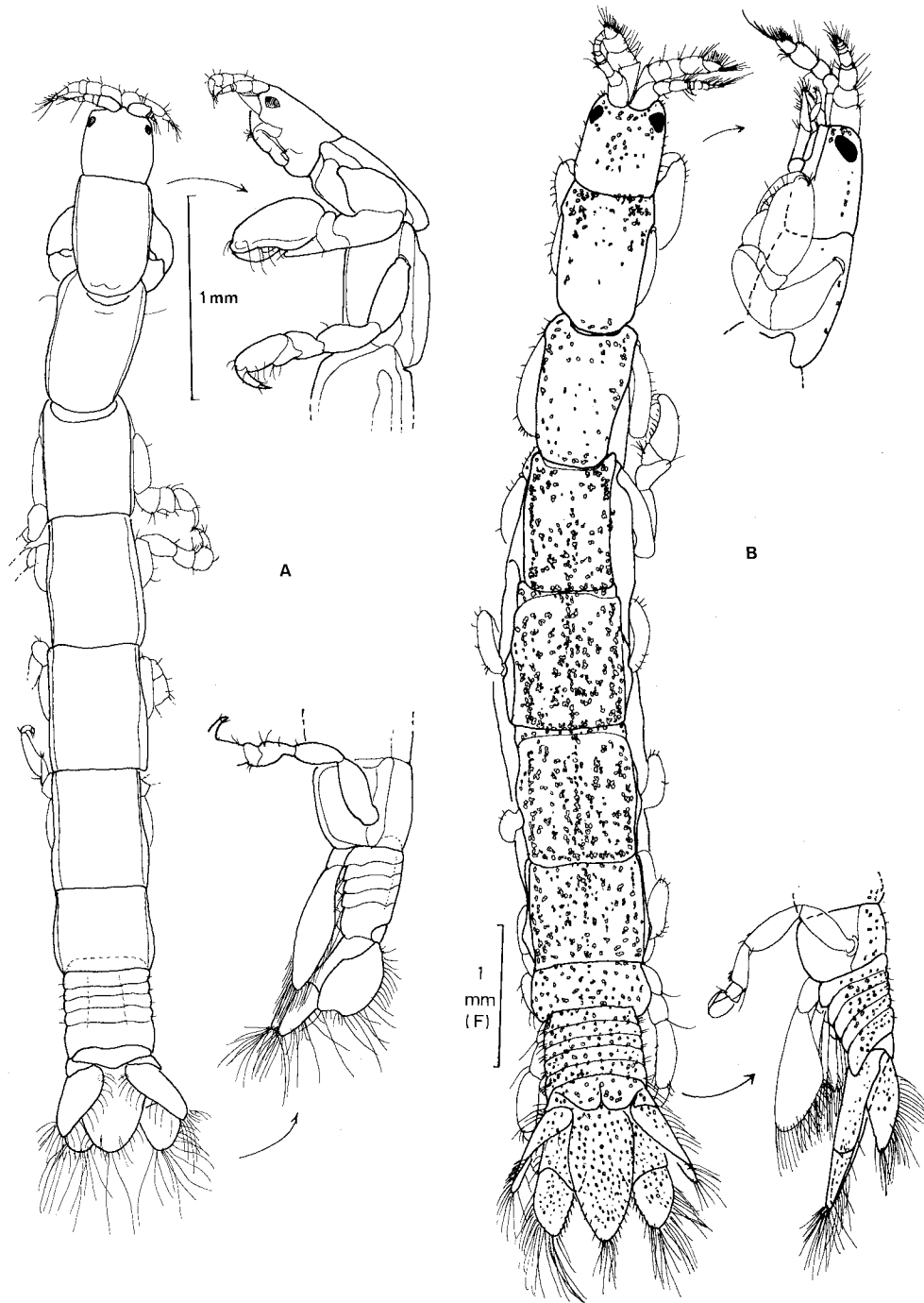


Abb. 71. Morphologie der Anthuridea; Dorsalansichten der Tiere sowie Seitenansichten von Vorder- und Hinterkörper. A: Familie Anthuridae: *Apanthura corsica* Amar (n. Wägele 1980). B: Familie Paranthuridae: *Paranthura nigropunctata* (Lucas)(n. Wägele 1982b).

9.2.3 Die Lebensweise der Paranthuridae

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

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

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

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

Zur Reproduktionsbiologie gibt es keine Untersuchungen.

9.3 Die Merkmale der Familien

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

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

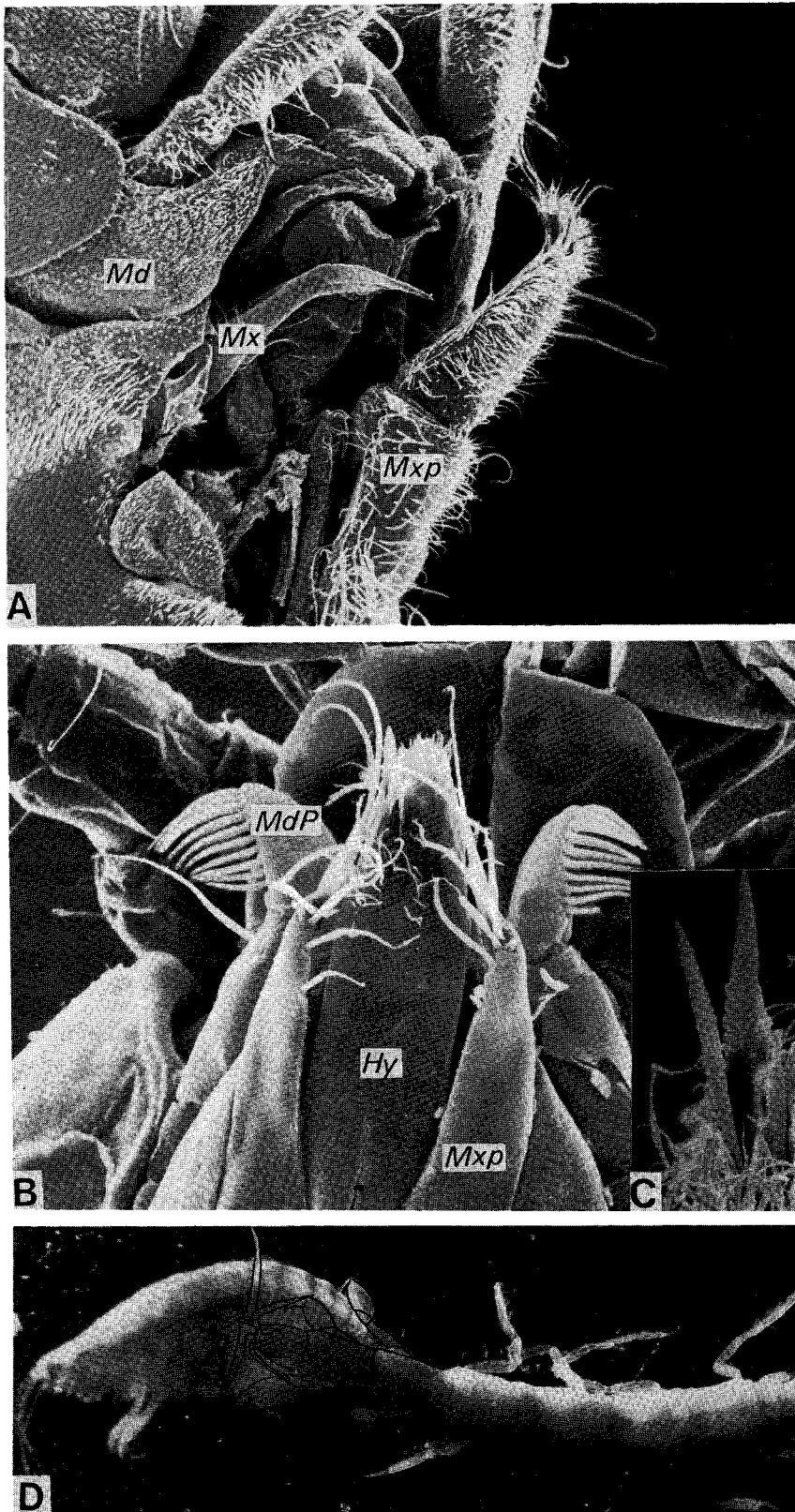


Abb. 72. Mundwerkzeuge und Ernährung der Anthuridea. A: Mundwerkzeuge von *Cyathura carinata* Kröyer in ventrolateraler Ansicht (rechte Körperseite), rechter Maxilliped entfernt. B: Spitze des Stechkegels von *Paranthura costana* Bate & Westwood in Ventralansicht. C: Wie E), jedoch mit herausragenden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

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

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

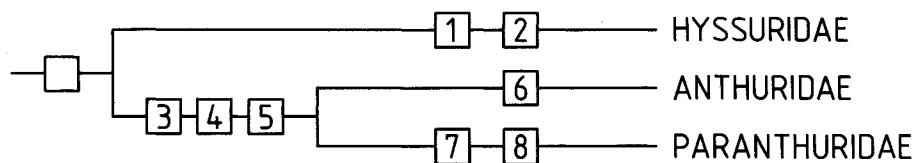


Abb. 73. Dendrogramm der Familien der Anthuridea. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Unterordnung.

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

9.3.1 Merkmale der Familie Hyssuridae

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

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

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

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

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

9.3.2 Merkmale der Familie Anthuridae

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

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

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

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

9.3.3 Die Familie Paranthuridae

Folgende Synapomorphien kennzeichnen die Familie:

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

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

9.4 Dendrogramme der Gattungen

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

9.4.1 Die Gattungen der Familie Hyssuridae

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

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

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

Zur biologischen Evolution der Familie vgl. Wägele 1981a.

9.4.2 Die Gattungen der Familie Anthuridae

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

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

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

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

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

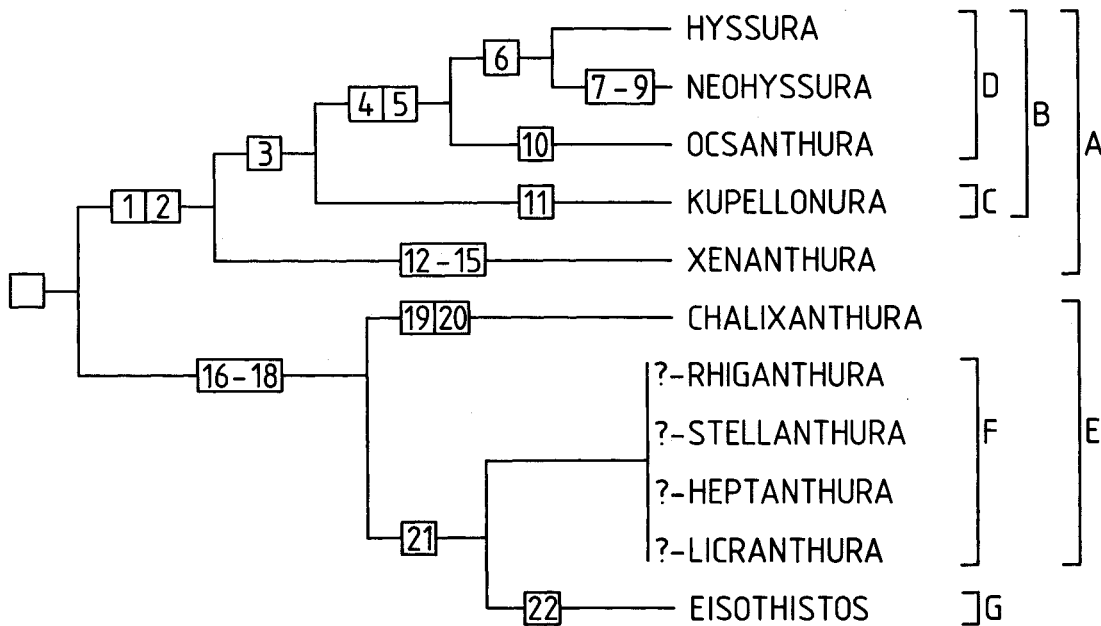


Abb. 74. Gattungen der *Hyssuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

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

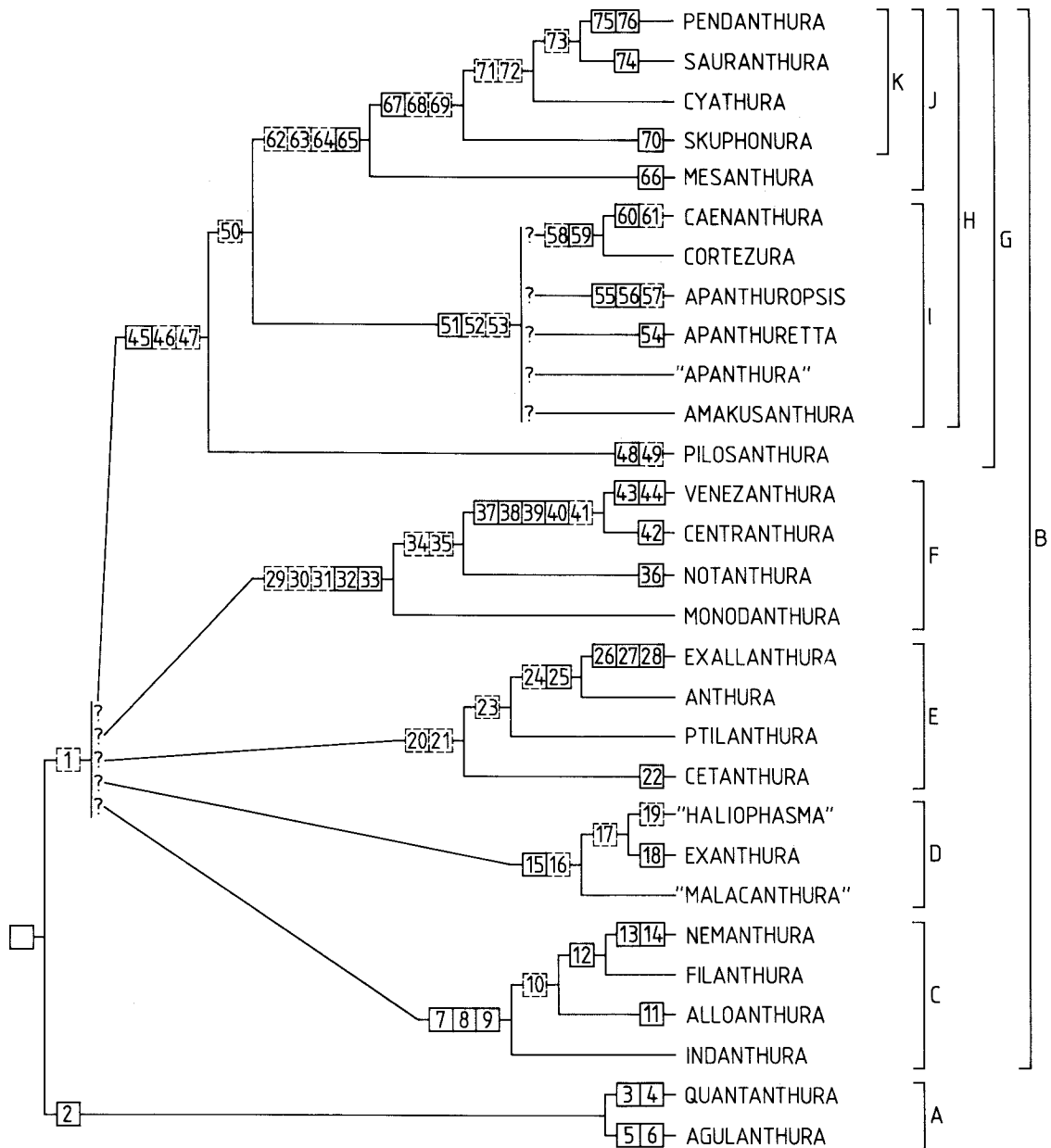


Abb. 75. Die Gattungen der *Anthuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

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

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

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

nicht verkürzten Carpus. Die Merkmale der Typusart *M. linguicauda* (Barnard, 1920) sind leider nur unvollständig bekannt. Im Gegensatz zu Kensley (1982b) ist der Autor der Auffassung, daß *M. caribbica* Paul & Menzies, 1971 und *M. cumanensis* Paul & Menzies, 1971 auf keinen Fall in dieser Gattung verbleiben sollten; sie haben vielmehr eine größere Zahl von Apomorphien gemein mit *Indanthura* Pillai & Eapen, 1966, *Alloanthura* Kensley, 1980 und *Nemanthura* Wägele, 1981a und sollten daher in der Gattung *Filanthura* Wägele, 1981a bleiben, um die Abgrenzung der "Malacanthura"-Gruppe nicht weiter zu erschweren.

Für "*Anthelura fresii*" Wägele, 1980, eine Art, die mit jüngerem Synonym als "*Malacanthura cantabrica*" neu beschrieben wurde (s. Kensley, 1982c und Negoescu & Wägele, 1984), ist die Errichtung einer neuen Gattung notwendig. Diese Gattung (*Pilosanthura* gen.n.) wird im Anhang 9.4.2.1 definiert.

Auch nach Ausgliederung einiger Arten in die Gattungen *Filanthura* und *Pilosanthura* bleibt *Malacanthura* eine inhomogene, sehr wahrscheinlich nicht monophyletische Gruppe.

Kensley (1982b) schlägt vor, *Agulanthura* Kensley, 1975 mit *Malacanthura* zu synonymisieren, zweifellos auf Grund der gleichen Gliederzahl am Maxillipeden. *Agulanthura* weist jedoch die gleichen Apomorphien wie *Quantanthura* auf. Poore & Lew Ton (1986a) plädieren mit Recht für die Beibehaltung von *Agulanthura*.

Nach Berücksichtigung dieser Neuerungen und sorgfältiger Abwägung der Wertigkeit der apomorphen Merkmale entstand ein Dendrogramm, das präziser und informationshaltiger als die erste Version ist (vgl. Wägele 1981a), jedoch die gleichen 7 Gattungsgruppen in fast gleicher Reihenfolge enthält, nämlich die Gruppen um die Gattungen *Quantanthura* Menzies & George, 1972, *Alloanthura* Kensley, 1980, *Haliophasma* Haswell, 1881, *Anthura* Leach, 1814, *Notanthura* Monod, 1927, *Apanthura* Stebbing, 1900 und *Mesanthura* Barnard, 1914. Merkmale, denen geringes Gewicht zukommt, sind im Dendrogramm gekennzeichnet, wo Autapomorphien fehlen, sind keine gefunden worden.

Das Ergebnis ist noch unbefriedigend. Der Mangel an Detailkenntnis ist – dies muß der Bedeutung wegen wiederholt werden – vor allem durch schlechtes taxonomisches Handwerk verursacht. An mehreren Stellen des Stammbaumes muß daher auf Grund von Indizien angenommen werden, daß bestimmte, bisher nicht beschriebene Merkmale vorhanden sind. Diese Annahmen haben den Charakter von verifizierbaren Vorhersagen. Reduktionserscheinungen und Verwachsungen an Extremitäten, im Dendrogramm mehrfach zu finden, sind Merkmale, die in der verbreiteten typologischen Klassifizierung bevorzugt eingesetzt werden, jedoch nur geringen Wert haben, da sie mehrfach konvergent auftreten. Erst in größerer Zahl assoziiert, besser noch in Verbindung mit neuen, positiven Merkmalen, erhält man gewichtige Indizien für Monophylie.

Im Dendrogramm erscheinen gut begründet:

Gattungsgruppe **A**: *Quantanthura* Menzies & George, 1972 ist zwar durch den Besitz eines fünfgliedrigen Maxillipedenpalpus und langer Antennen deutlich urtümlicher als andere Anthuridae, hat jedoch durch die dichte Beborstung und das Vorkommen von bei anderen Gattungen nicht vorhandenen Dornen am verbreiterten Carpus der Peraeopoden 4-7 gewichtige apomorphe Merkmale (Merkmale 2-4 in Abb. 75). Da die gleiche Carpusstruktur auch bei *Agulanthura* Kensley, 1975 vorkommt, ist die Zuordnung dieser Gattung zur Gruppe **A** gut begründet.

Gattungsgruppe **C**: Diese Tiere sind ähnlich schlank wie die Hyssuridae (Merkmal 9). Als Indizien für Monophylie kommen charakteristische Uropoden (Merkmal 8) und ein Maxilliped mit verbreitertem letzten Glied, dessen distaler Rand dorsad gebogen ist (Merkmal 7), hinzu.

Die Gruppen **D** und **E** weisen Ähnlichkeiten auf, die vielleicht auf einen ihnen gemeinsamen Vorfahren deuten: Die Tiere haben oft ein breites Pleotelson, in der Kutikula kleine Gruben, dazu verwachsene Pleomere. Eine bessere Kenntnis der Chaetotaxie ist jedoch für weitere Analysen dringend notwendig.

Innerhalb der Gattungsgruppe **D** ist die Pleotelsonform ein charakteristisches Merkmal: Neben dem auch bei anderen Anthuridae häufig vorhandenen dorsalem Längskiel, der hier meist sehr breit ist, tritt parallel ein Paar weiterer Grate auf (Merkmal 15).

Die Begründung der Monophylie der Gattungsgruppe **E** ist noch unbefriedigend, da ein kurzer, breiter Maxillipedenpalpus (Merkmal 20) auch in anderen Gruppen entsteht, so bei *Centranthura* Wägele, 1981a oder bei *Sauranthura* Poore & Kensley, 1981. Weitere Gemeinsamkeiten finden sich in der Verkürzung der Antennengeißeln und der Verschmelzung der Pleomere.

Gruppe **F** erscheint durch die Gestalt der Antennula in Kombination mit weiteren Apomorphien, wie das Auftreten von Reihen langer, marginaler Borsten an den Peraeopoden 4 bis 7, einer spitzen pars molaris, verwachsene Pleomere, Reihen langer Borsten an Grundgliedern der 1. Antenne, und ein distal verschmälertes Endopodit am ersten Pleopodenpaar (Merkmale 29 – 33) gut begründet. Die 1. Antenne hat am ursprünglich 3. Glied ein Aesthetaskenpaar, weiter distal je nur 1 Aesthetask pro Glied. Das Vorhandensein von Aesthetaskenpaaren an der Antennula ist ein (vielleicht plesiomorphes) Merkmal, das für die Anthuridae einmalig ist, da allgemein nur 1 Aesthetask je Glied verbleibt. Es handelt sich zwar um eine Plesiomorphie im Vergleich zu den anderen Familien, sie tritt jedoch in Kombination mit Reihen langer Borsten an den Grundgliedern auf (Merkmal 30) und verleiht dadurch dieser Antennula ein charakteristisches Aussehen.

Die Repräsentanten der Gruppe **G** sind vor allem am (plesiomorphen?) Fehlen des dorsalen Pleotelsonkiels in Kombination mit der Zusammenfassung der langen Tastborsten an der Pleotelsonspitze zu erkennen (Merkmal 45). Marginale Kerben oder zahlreiche, regelmäßig angeordnete kurze Borsten am Pleotelsonrand fehlen. Die typische, kurze 1. Antenne mit 3 distalen Aesthetasken (M. 46) kommt analog auch in anderen Gattungsgruppen vor, bei denen die Geißel verkürzt ist (z.B. bei *Haliophasma*, *Anthura*). Innerhalb der Gruppe **G** sind zwei große Formenkreise unterscheidbar: Die meist etwas schlankeren, kaum gefärbten Arten der *Apanthura* – Gruppe (Gruppe **I**), die, soweit bekannt, meist 2-3 lange Borstenpaare dorsal auf dem Pleotelson tragen (Merkmal 51), und die *Mesanthura*-Gruppe (Gruppe **J**), die einen etwas kompakteren Körperbau aufweist und durch die Verkürzung der männlichen Antennulageißel charakterisiert werden kann (Merkmal 65). Die Gattung „*Apanthura*“ ist leider kein monophyletisches Taxon.

In der Gattungsgruppe **J** sind dagegen die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen nachvollziehbar, auch wenn einige Unsicherheit verbleibt. Die Verkürzung der männlichen Antennulageißel zu einem rudimentären Organ, das noch einen Aesthetaskenbüschel trägt (Merkmal 67 der Gruppe **K**), ist ein herausragendes Merkmal, jedoch nicht eindeutig, da auch bei *Centranthura* Wägele, 1981a und bei *Venezan-*

thura Kensley, 1978 (in Gruppe F) nachweisbar. Bei der Zuordnung dieser Gattungen hat die Abwägung der Merkmalswertigkeit eine entscheidende Bedeutung. So wird beim Vergleich *Centranthura* – *Notanthura* wegen der spitzen pars molaris in Kombination mit der Maxillipedenform (Verwachsungsnahte zwischen erstem und zweitem Palpusglied erkennbar) und vor allem mit den Aesthetaskenpaaren an der Antennulageißel die Wahrscheinlichkeit naher Verwandtschaft für höher eingeschätzt als bei der lediglich auf der Reduktion von Palpusgliedern des Maxillipeden und der Verkürzung der männlichen A 1 – Geißel begründeten nahen Verwandtschaft von beispielsweise *Centranthura* und *Pendanthura*.

9.4.2.1 Anhang: *Pilosanthura* gen.n.

Die als *Anthelura fresii* beschriebene Art gehört zu keiner der bekannten Gattungen der Anthuridea. Die Nachbeschreibung mehrerer *Malacanthura*-Arten (Kensley 1982b) erlaubt die Feststellung, daß *A. fresii* sich deutlich von den übrigen Repräsentanten dieser Gattung unterscheidet. So sind die Pleomere nicht verwachsen, die Kutikula ist nicht skulpturiert, jedoch mit feinen Haaren bedeckt; das Pleotelson ist dorsal glatt, zudem überragen die Uropoden das deutlich kürzere Pleotelson. Zur Gattung *Anthelura* Norman & Stebbing, 1886 gibt es nur eine oberflächliche Ähnlichkeit, *Anthelura* ist den Paranthuridae zuzuordnen.

Diagnose: Blinde Anthuridae mit kurzen, nicht verwachsenen Pleomeren. A 1 mit 4 Geißelgliedern, A 2 mit 6 Geißelgliedern; pars molaris der Md stumpf, lamina dentata gesägt, pars incisiva mit 3 Zähnen; Mxp mit Enditen, Palpus dreigliedrig, letztes Glied schmaler als vorhergehendes; Propodus von P 1 subchelat, Innenrand gerade; Propodus von P 2 – 7 zylindrisch; Carpus von P 2 – 3 kurz, dreieckig in Seitenansicht; Carpus von P 4 – 7 rechteckig, kürzer als Propodus; Exopodit von Plp 1 operkulat; Uropoden überragen Pleotelson, Endopodit kürzer und schmaler als Sympodit, länglich-oval; Pleotelson dorsal leicht konvex, nicht gekielt, apikal gerundet, mit wenigen distalen und dorsalen Borstenpaaren. Kutikula des Körpers und der Extremitäten nicht skulpturiert, mit feinen Haaren besetzt.

Typusart: *Anthelura fresii* Wägele, 1980.

9.4.3 Die Gattungen der Familie Paranthuridae

Seit der Einführung der Einbeziehung urtümlicherer Arten, die noch keine stechenden Mundwerkzeuge besitzen, in die Familie Paranthuridae (s. Wägele 1981a) sind mehrere neue Formen hinzugekommen, gerade aber die urtümlicheren Arten bleiben jedoch unzureichend bekannt. Wichtige Revisionen betreffen die Gattungen *Aenigmathura* Thomson, 1951, *Apanthuroides* Menzies & Glynn, 1968, *Califanthura* Menzies, 1951 und *Pseudanthura* Richardson, 1911 (s. Kensley 1982 b,c, Poore 1984, Poore & Lew Ton 1986 c). Neue Gattungen sind *Albanthura* Wägele 1985a, *Curassanthura* Kensley 1981, *Minyanthura* Kensley, 1982a und *Psittanthura* Wägele, 1985a. Von den bei Negoescu & Wägele (1984) aufgeführten Synonymen kann *Cruranthura* Thomson, 1944 in Folge der Nachbeschreibung durch Poore (1984) als selbständige Gattung gelten, ebenso werden *Califanthura* Schultz, 1977 und *Colanthura* Richardson, 1902 auf Grund der bei *Califanthura* festgestellten Pleomerenverwachsung getrennt (Poore 1984), *Tristanthura* Sivertsen & Holthuis, 1980 dagegen gilt als jüngeres Synonym von *Califanthura*. *Diaphoranthura* Kensley, 1980 ist möglicherweise mit *Anthomuda* Schultz, 1979a identisch, Unterschiede bestehen lediglich in der den Zeichnungen (s. Kensley 1980) zu entnehmenden Zahl der Maxillipedenglieder, von denen erfahrungsgemäß oft einige übersehen werden. Da eine Nachbeschreibung von *Anthomuda stenotelson* Schultz, 1979a noch aussteht, werden die Gattungen im Dendrogramm (Abb. 76) getrennt aufgeführt. Ähnlich zu bewerten ist die von Kensley (1982b) vorgeschlagene Synonymisierung von *Natalanthura* Kensley, 1978c mit *Apanthuroides* Menzies & Glynn, 1968. Während *A. spathulicauda* nach Wägele (1981d) einen fünfgliedrigen Palpus des Maxillipeden besitzt, sind nach anderen Beschreibungen stets nur drei Glieder gesehen worden. Da die Tiere jedoch eine übereinstimmende Schwanzfächerform besitzen (Pleotelson lang, mit dorsalem Längskiel, ohne Statozyste, wird die Synonymie nicht angezweifelt.

Wägele (1981a) wies auf die Notwendigkeit einer Revision der Gattungen *Anthelura* Norman & Stebbing, 1886 und *Ananthura* Barnard, 1925 hin. Kensley (1978a) synonymisierte *Bathura* Schultz, 1966 und *Ananthura* mit *Anthelura*, ohne jedoch die *Bathura* sehr ähnliche Gattung *Austranthura* Kussakin, 1967 zu berücksichtigen. Nach Negoescu & Wägele (1984) ist dieses Vorgehen unbefriedigend, ohne Nachbeschreibungen können die bestehenden Unklarheiten nicht ausgeräumt werden. Im Dendrogramm (Abb. 76) werden daher *Anthelura*, *Bathura* und *Austranthura* getrennt aufgeführt.

Die urtümlicheren Gattungen haben offenbar bereits eine unpaare Statozyste und sind damit eindeutig den Paranthuridae zuzuordnen. Gezeichnet wurde in den taxonomischen Beschreibungen die Statozyste oder nur ihre dorsale Öffnung im Pleotelson bei *Anthomuda*, *Austranthura* und *Diaphoranthura* (s. Kensley 1980, Kussakin 1967, Schultz 1979a). Nur ein dorsaler, längs verlaufender Schlitz im Pleotelson, vielleicht aus der Statozystenöffnung entstanden, ist bei *Anthelura*, *Bathura* und *Valoranthura* bekannt (s. Barnard 1925, Kensley 1978a, Schultz 1966). Diese unpaare Statozyste kann im Zusammenhang mit der Aufgabe der grabenden Lebensweise (vgl. 9.2.3) mehrfach reduziert werden, so in den Gattungsgruppen C und H (s. Dendrogramm Abb. 76), bei *Apanthuroides*, *Calathura* und *Pseudanthura*.

Das Dendrogramm (Abb. 76) entspricht weitgehend dem von Wägele 1981a, enthält jedoch alle neuen Gattungen und, soweit möglich, Autapomorphien der Gattungen. Deutlich ist die Gruppe sehr urtümlicher Gattungen (Gruppe A) von den übrigen Paranthuriden durch den plesiomorphen, breiten Maxillipeden zu trennen; diese Gattungen sind zumeist unzureichend bekannt, Schwestergruppenverhältnisse sind nicht zu erkennen. In dieser Gruppe sind noch Synonymisierungen zu erwarten. Schwache Synapomorphien sind in dem wenig kräftigen Propodus des ersten Pereopoden, dessen Innenrand gerade oder konvex geformt ist (Merkmal 3) und dem kleinen oder reduzierten letzten Maxillipedenglied (Merkmal 4) zu sehen. In der Gattungsgruppe B ist der Maxilliped verlängert und schmaler, es entsteht schrittweise der spitze Kegel mit stechenden Mundwerkzeugen, der im Dendrogramm erstmalig bei *Curassanthura* auftritt, dem urtümlichsten der "höheren Paranthuridae" (Gruppe D).

Gattungsgruppe E ist mit einer schwachen Synapomorphie begründet: Der Maxillipedenpalpus wird verkürzt (Merkmal 25). Der zwei- oder dreigliedrige Palpus entsteht durch Verschmelzung der basalen ersten beiden oder der distalen Glieder; die "Dreigliedrigkeit" kann also unterschiedlichen Ursprunges sein (vgl. Abb. 42 in Wägele 1981a). Innerhalb dieser Gruppe sind 3 große Entwicklungslinien unterscheidbar:

Die Gattungsgruppe F enthält sehr große Formen (über 40 mm Länge); in der Tiefsee haben sich *Calathura* Norman & Stebbing, 1886 und *Pseudanthura* Richardson, 1911 entwickelt, die Statozysten sind bei diesen Gattungen reduziert, die Sternalhaut zwischen den Pleuren ist nicht dehnbar, verkalkt (Merkmale 29, 31). Symplesiomorphien findet man in Gestalt langer Antennengeißeln.

Die Gattungsgruppe G enthält blinde Arten, die in der Tiefsee leben und einen wenig chitinisierten Schwanzfächer haben. Das Pleotelson ist meist kürzer als die Uropoden, wenig beborstet, apikal inserieren nur 2 Borstenpaare (Merkmal 38). *Albanthura* hat noch einen plesiomorphen Maxillipeden mit Enditen und drei Palpusgliedern, die übrigen Gattungen dieser Gruppe haben keinen Enditen mehr und große, abgerundete Uropodenexopodite, die sich dorsal über dem Pleotelson berühren oder überlappen (Merkmale 41, 42). Die Gattung *Leptanthura* scheint polyphyletisch zu sein, die aberranteren Gattungen (*Bullowanthura*, *Ulakanthura*, *Psittanthura*) lassen sich von einigen *Leptanthura*-Arten ableiten.

Gattungsgruppe H enthält Flachwasserformen, die oft pigmentiert sind und aus denen die nur aus Neuseeland bekannte hypogäisch-limnische Gattung *Cruregens* hervorging. Während *Paranthura* innerhalb der Gruppe durch Plesiomorphien gekennzeichnet ist, haben die übrigen Gattungen spezialisierte Mundwerkzeuge (Merkmale 56, 57).

9.4.3.1 Addendum: Notiz zur Familie Antheluridae Poore & Lew Ton, 1988

In einer soeben erschienenen Arbeit haben Poore & Lew Ton (1988) einige der urtümlicheren Gattungen der Paranthuridae revidiert. Die Autoren beschreiben neue Arten der Gattungen *Ananthura* und *Anthomuda* und stellen folgende Synonymien fest: Jüngere Synonyme von *Ananthura* Barnard, 1925 sind *Bathura* Schultz,

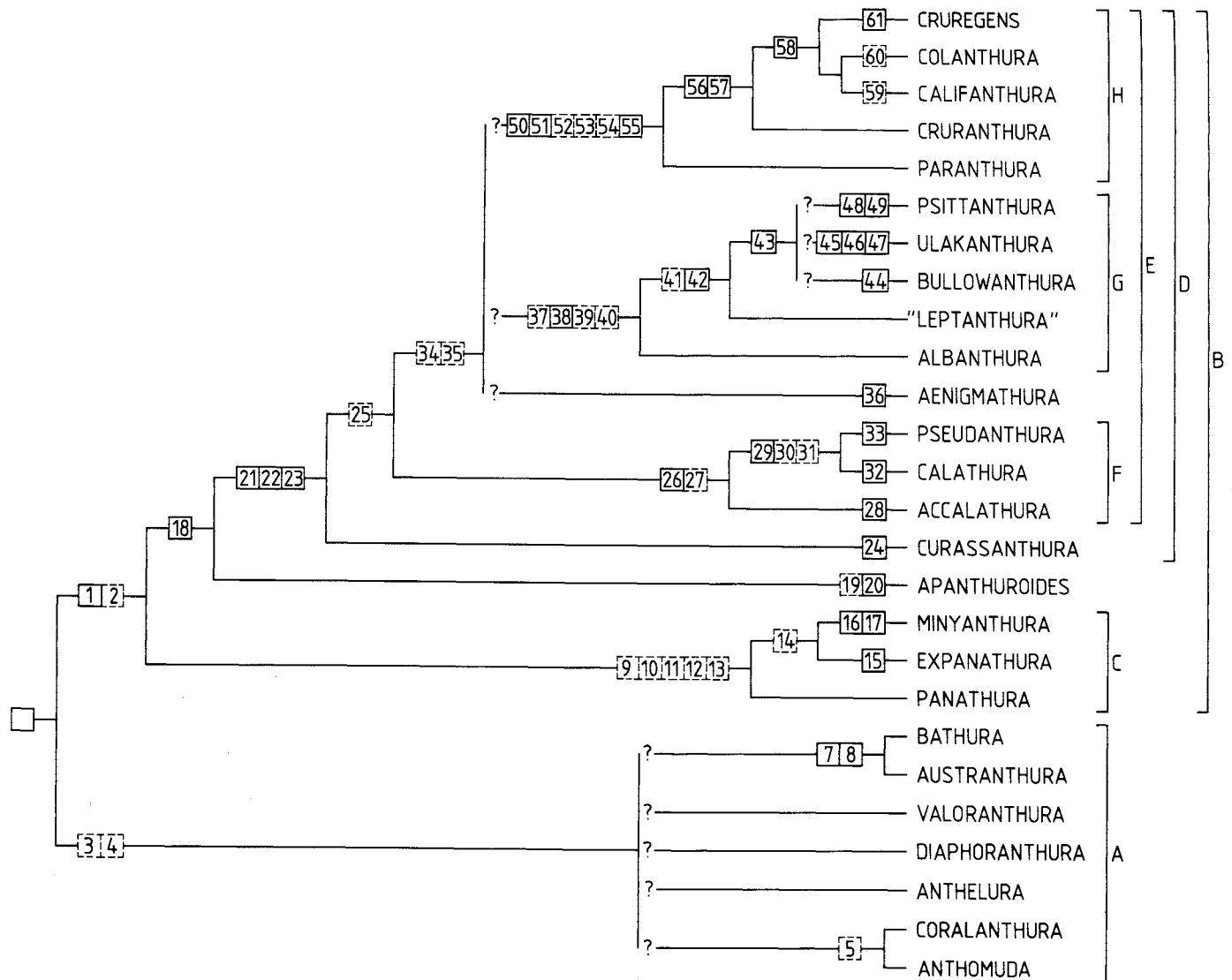


Abb. 76. Die Gattungen der Familie *Paranthuridae*. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: Basis des Maxillipeden verlängert, mindestens so lang wie Palpus, Endit distad verlängert, mindestens das 2. Palpusglied überragend, Maxilliped schmal, 4-5 mal länger als breit [Basis und Endit nicht verlängert]
- 2: (Basaler Teil der Mandibel im Vergleich zu den Anthuridae etwas verlängert) [Mandibel nicht verlängert]
- 3: (Propodus des 1. Pereopoden am Innenrand mit reduzierter Dornenzahl (sehr wenig oder keine zusammengestzte Dornen), mäßig breit) [Dornenzahl nicht vermindert]
- 4: (Palpus des Maxillipeden urtümlich breit, in plesiomorpher Weise maximal fünfgliedrig, letztes Glied jedoch winzig klein, oft reduziert) [letztes Glied nicht verkleinert]
- 5: (Uropodenexopodit schmal, lanzettförmig) [Exopodit länglich oval]
- 6: Letztes (ursprünglich 5.) Palpusglied des Maxillipeden reduziert [letztes Palpusglied nicht reduziert]
- 7: Mandibel ohne pars molaris [pars molaris vorhanden]
- 8: Uropodenexopodit fast rechteckig, distal gezipfelt [Exopodit länglich oval, ohne Zipfel]
- 9: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 10: (Geißel der 1. Antenne kurz, maximal dreigliedrig) [Geißel mit mehr als 3 Gliedern]
- 11: (Geißel der 2. Antenne weniggliedrig, kürzer als letztes Grundglied) [Geißel länger]
- 12: (Pleotelson distal verbreitert (und abgerundet), mindestens so breit wie proximal) [Pleotelson distal nicht verbreitert]
- 13: (Pars molaris kurz oder reduziert) [pars molaris nicht verkleinert]
- 14: (Geißel der 1. Antenne nur zweigliedrig) [Geißel mit 3 Gliedern]
- 15: Ventraler Rand der kräftigen Propodi der Pereopoden 1 und 2 mit Zähnen [Zähne fehlen]
- 16: Pleomere verwachsen, Pleon kürzer als breit [Pleomere frei, nicht verkürzt]

- 17: Mandibelpalpus fehlend [Palpus vorhanden]
- 18: Mundwerkzeuge zu spitzem Kegel zusammengelegt: Maxille (1.) lang und dünn, distale Zähne weitgehend rückgebildet; medialer Endit der Maxille sehr kurz oder reduziert, Hypopharynx lang und schmal; Endit der Mandibel frontad verlängert und pars incisiva spitz [Mundwerkzeuge weniger spezialisiert, Maxille breiter, mit distalen Zähnen, Hypopharynx und Mandibel nicht verlängert (wie M. 2)]
- 19: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 20: Pars molaris sichelförmig schmal und lang, proximad gebogen [pars molaris kürzer, stumpf]
- 21: Mandibel ohne pars molaris und lamina dentata, pars incisiva zu einer dünnen Spitze umgebildet, Mandibelkörper mit Führungsrinne für die Maxille [pars molaris und lamina dentata vorhanden, pars incisiva als Schneidkante ausgebildet, Führungsrinne für Maxille fehlend oder flach]
- 22: Maxille spitz, ohne distale Zähne, distolateral gesägt, medial mit schmaler Kutikulalamelle [Maxille wie bei M. 18]
- 23: Propodus des 1. Pereopoden mit basalem, stumpfen Zahn, eine Reihe aus zahlreichen zusammengesetzten, zahntragenden Dornen entlang des ventralen Randes
[Zahn fehlt, Dornen glatt, weniger regelmäßig]
- 24: Anpassungen an die interstitielle Lebensweise: Augen reduziert, Pereopoden lang und schmal, Uropodenexopodit kurz dreieckig [Anpassungen fehlen]
- 25: (Palpus des Maxillipeden maximal viergliedrig) [Palpus mit 5 Gliedern]
- 26: Gigantismus [kein Gigantismus]
- 27: (Carpus der Pereopoden 2 und 3 im Vergleich zum Propodus vergrößert) [Carpus nicht vergrößert]
- 28: Appendix masculina distal gegabelt [Apex distal nicht gegabelt]
- 29: Sternalhaut verkalkt [Sternalhaut nicht verkalkt]
- 30: (Pleon kurz, Pleomere gegeneinander nicht beweglich, Nähte jedoch noch sichtbar) [Pleomere gegeneinander geringfügig beweglich]
- 31: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 32: Innenrand des Carpus der Pereopoden 4-7 distal vorspringend [Vorsprung fehlt]
- 33: Schwanzfächerform: Uropoden klein und schmal, Exopodit sehr kurz; Pleotelson mit Pleomer 5 verwachsen, proximal am breitesten, im Umriß dreieckig [Uropoden nicht verkleinert, Pleomer 5 frei, Pleotelson länglich oval]
- 34: Geißel der 1. Antenne mit weniger als 8 Gliedern [Geißel mit mehr als 8 Gliedern]
- 35: Geißel der 2. Antenne mit weniger als 4-5 Gliedern [Geißel mit mehr als 5 Gliedern]
- 36: Pleomere dorsal verwachsen, Antennengeißeln sehr kurz (an der 2. Antenne nur 1 Glied) [Pleomere frei, 2. Antenne wie bei M. 35]
- 37: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 38: Pleotelson mit wenigen, kurzen Borsten, distal nur 2 Borstenpaare zusammen an Pleotelsonspitze inserierend
[Pleotelsonspitze mit mehr als 2 Borstenpaaren]
- 39: (Carpus der Pereopoden 4-7 kurz, dreieckig) [Carpus länglich, zylindrisch]
- 40: (Letztes Glied des Maxillipeden kurz und schmal, mit 3-4 Borsten, Palpus maximal dreigliedrig) [letztes Glied etwas breiter, mit 4-5 Borsten, Palpus eingliedrig]
- 41: (Endit des Maxillipeden reduziert) [Endit vorhanden]
- 42: Uropodenexopodite sich dorsal berührend oder überlappend [Exopodite dorsal sich nicht berührend]
- 43: Mandibelpalpus eingliedrig oder fehlend [Palpus dreigliedrig]
- 44: Geißel der 2. Antenne deutlich schlanker als Grundglieder, drittes Grundglied mit Büschel langer Borsten
[Geißel nicht von Grundgliedern abgesetzt, distal allmählich schmaler werdend; Borstenbüschel fehlt]
- 45: Basipodit des Maxillipeden mit zahlreichen ventralen, langen Borsten [nur 1-2 lange Borsten vorhanden]
- 46: Merus der Pereopoden 4-7 verbreitert, distaler Innenrand über Carpus ragend [Merus nicht verbreitert]
- 47: Pleotelson breit, Apex mit tiefer Kerbe, in der 2. Borstenpaare inserieren [apikale Kerbe fehlt, Pleotelson nicht verbreitert]
- 48: Mandibelpalpus reduziert [Palpus vorhanden]
- 49: Propodus der Pereopoden 2 und 3 vergrößert, mindestens 50% breiter als lang [Propodus nicht verbreitert, oval]
- 50: (Statozyste reduziert) [unpaare Statozyste vorhanden]
- 51: Propodus des 1. Pereopoden ohne zusammengesetzte Dornen (nur mit Borsten) [Dornen vorhanden]
- 52: (Geißel der 2. Antenne rudimentär) [Geißel nicht verkürzt]
- 53: Länge des Uropodenendopoditen geringer als die doppelte Breite
[Endopodit länger als doppelte Breite]
- 54: Maxilliped mit eingliedrigem Palpus, Endit reduziert
[Endit vorhanden, Palpus viergliedrig (vgl. M. 25)]
- 55: (Endopodit des 1. Pleopoden sehr viel schmaler als Exopodit) [Endopodit etwa so breit wie Exopodit]
- 56: Palpus des Maxillipeden mit Basipodit verwachsen
[Palpus nicht basal verwachsen]
- 57: Mandibel basal mit Cephalothorax verwachsen, Mandibelpalpus reduziert [Mandibel eingelenkt, Palpus vorhanden]
- 58: Pereopod 7 fehlend, Pereomer 7 verkürzt, etwa so lang wie die Pleomere [Pereopod 7 vorhanden, Pereomer 7 nicht verkürzt]
- 59: (Pleomere 1-5 verwachsen) [Pleomere frei]
- 60: (Pleomer 1 doppelt so lang wie Pleomer 2) [Pleomer 1 nicht verlängert]
- 61: Anpassungen an hypogäische Lebensweise: Augen reduziert, Uropodenrami lang und schmal, Pereopoden sehr schlank [Anpassungen fehlen]

1966, *Austranthura* Kussakin, 1967 und *Valoranthura* Kensley, 1978. *Diaphoranthura* Kensley, 1980 ist ein jüngeres Synonym von *Anthomuda* Schultz, 1979. Für die Gattungen der Gruppe A im Dendrogramm Abb. 76 errichteten die Autoren die neue Familie **Antheluridae**, nur die Gattung *Coralanthura* bleibt unberücksichtigt. Gültige, dieser Familie zugeordnete Gattungsnamen sind demnach *Anthelura*, *Ananthura* und *Anthomuda*. Bei allen diesen Gattungen haben die Autoren die unpaare Statozyste gefunden.

Wie aus Abb. 76 ersichtlich ist, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß diese Gattungen (Gruppe A) eine monophyletische Gruppe bilden. Poore & Lew Ton (1988) geben als Synapomorphie den breiten Maxillipeden (M. 4 in Abb. 76) an.

Da die Autoren die Paranthuridae wie Barnard (1925) nach den spitzen Mundwerkzeugen definieren, klafft im System eine Lücke zwischen den urtümlichen Gattungen ("Antheluridae") und den hoch entwickelten (Gruppe D in Abb. 76), einige Gattungen haben keinen Platz in diesem System (z.B. *Panathura*). Ich halte es für sinnvoller, wie bei Wägele (1981a) das singuläre Ereignis der Verschmelzung der Statozysten zur unpaaren Statozyste als Synapomorphie einer einheitlichen Familie Paranthuridae zu bezeichnen, zu der auch die urtümlicheren Gattungen zählen. Die taxonomische Umsetzung der Rekonstruktion der Evolution der spitzen stehend-saugenden Mundwerkzeuge müßte sonst zur Errichtung mehrerer neuer Familien führen, wenn man an der Basis bereits die "Antheluridae" abtrennt.

10. Die "Flabellifera"

Bowman und Abele (1982) haben die Familien aufgelistet, die nach traditioneller Auffassung zu der Unterordnung Flabellifera Sars, 1882 gehören:

- Aegidae Leach, 1815
- Anuropodidae Stebbing, 1905
- Argathonidae Stebbing, 1905
- Bathynataliidae Kensley, 1978
- Cirolanidae Dana, 1853
- Corallanidae Hansen, 1890
- Cymothoidae Leach, 1814
- Excorallanidae Stebbing, 1904
- Keuphyliidae Bruce, 1980
- Limnoriidae White, 1850
- Phoratopodidae Hale, 1925
- Plakarthriidae Richardson, 1904
- Serolidae Dana, 1853
- Sphaeromatidae Latreille, 1825

Sars (1897) stellte bereits fest, daß es schwierig ist, die "Flabellifera" zu charakterisieren: "The only essential character common to all the forms is the relation of the uropoda, which are not, as in the preceding tribe, terminal, but lateral, and arranged in such a manner as to form, with the last segment of the metasome, a caudal fan similar to that found in some of the higher crustacea, the shrimps and lobsters" (Sars 1897: 43). Da die Anthuridae und Gnathiidae auch einen Schwanzfächer besitzen, wurden diese Familien von Sars (1897) konsequenterweise zu den "Flabellifera" gezählt. Monod (1922) gab diesen beiden Familien den Rang von Unterordnungen, da die Gnathiidae im Gegensatz zu allen übrigen Isopoden nur 5 Beinpaare besitzen, die Anthuridae ähnlich wie die Gnathiidae spezialisierte Mundwerkzeuge haben. Damit waren die 8 Unterordnungen geschaffen, die bis zum heutigen Tage die Systematik der Isopoden bestimmen (vgl. Kapitel 13). Neue Argumente zur Begründung der "Flabellifera" sind nicht hinzugekommen.

Wägele (1981a) wies bereits darauf hin, daß der Besitz eines Schwanzfächers für die Isopoden ein plesiomorphes Merkmal ist. Schwanzfächer werden bei den Malacostraca überall dort erhalten, wo sie der

Fluchtreaktion durch ventrales Einschlagen des Pleons oder, wie bei den "Flabellifera", dem Steuern des Schwimmens dienen (Wägele 1981a: 40,41). Da die meisten Isopoden in ihrer Lebensweise ans Benthos gebunden sind, hat das Schwimmen eine untergeordnete Bedeutung, was mehrfach zu einer Umformung und zu einem Funktionswechsel des Schwanzfächers führt. Die Uropoden sind dann wie bei den Asellota oder den Oniscidea stabförmige Tastorgane, werden bei den Valvifera als Deckel der Atemkammer eingesetzt, oder sie dienen, wie bei den Anthuridea, als Schutzschild und Grabwerkzeug. Daß mehrere Familien den Schwanzfächer nicht reduzieren, ist kein Grund, sie in einem Taxon zusammenzufassen. Synapomorphien der "Flabellifera" sind nicht bekannt. Der Versuch, monophyletische Gruppen zu definieren, führt zur Aufgabe des Taxons "Flabellifera" und zur Gründung von 2 neuen Unterordnungen, den **Sphaeromatidea** (s. Kapitel 11), und den **Cymothoida** (s. Kapitel 12). Die Beziehungen der Unterordnungen zueinander werden im Kapitel 13 diskutiert.

11. Die Sphaeromatidea (neue Unterordnung)

11.1 Merkmale der Sphaeromatidea

Die Zusammensetzung dieser neuen Unterordnung wird im Abschnitt 11.3 erläutert. Die Sphaeromatidea haben folgende Merkmale:

Körper ursprünglich scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Coxalplatten breit, am ersten Pereomer ohne Verwachsungsnaht, bei den Plakarthriidae sekundär gelenkig. Pleonepimere verlängert, an den Körperruß angepaßt. Pleotelson meist breit, ventral konkav, die Pleopoden aufnehmend (Ausnahmen: Keuphyliidae, Limnoriidae). Cephalothorax vom ersten Pereomer seitlich umfaßt, Augen dorsal. Antennula mit 3 Grundgliedern, erstes Glied am breitesten, drittes Glied am längsten; Geißel kürzer als bei der zweiten Antenne, vielgliedrig. Zweite Antenne mit fünfgliedrigem Schaft, Glieder 4 und 5 lang zylindrisch, Geißel vielgliedrig. Mandibelpalpus dreigliedrig. Pars molaris ursprünglich mit breiter Mahlfläche, oft fehlend; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe der Mandibel vorhanden. Medialer Endit der ersten Maxille etwas kürzer als lateraler Endit, mit 3 bis 4 kurz gefiederten Borsten, lateraler Endit mit dornenförmigen Zähnen. Maxille 2 mit 3 apikal beborsteten Enditen. Palpus des Maxillipeden länger als Basipodit, fünfgliedrig, Glieder meist mit medial vorragendem, abgerundetem Rand, Glieder 2 und 3 am breitesten; Endit flach, etwas schmaler als Basipodit, das zweite Palpusglied überragend; Epipodit ursprünglich länger und breiter als Basipodit. Pereopod 1 ursprünglich wahrscheinlich kräftig propodosubchelat, Subchela oft rückgebildet. Pereopoden 2 bis 7 als Laufbeine ausgebildet. Pleopoden ursprünglich alle gleichartig, meist jedoch Pleopoden 4 und 5 vergrößert. Beim Männchen Endopodit des zweiten Pleopoden mit appendix masculina. Uropoden ursprünglich fächerförmig, lateral am Pleotelson inserierend. Männliche Genitalpapillen medioventral am caudalen Rand des siebten Pereomers.

Die Synapomorphien dieser neuen Unterordnung werden im Abschnitt 11.3 diskutiert.

11.2 Lebensweisen

Von den Keuphyliiden und Bathynataliiden gibt es nur Fundortangaben, ihre Lebensweise ist unbekannt. Zu den Plakarthriidae zählen nur zwei Arten (*Plakarthrium typicum* Chilton, 1883 und *Plakarthrium punctatissimum* (Pfeffer, 1887)), die von Neuseeland und von subantarktischen Fundorten bekannt sind. Sie leben in flachem Wasser zwischen Algen, Schwämmen, Bryozoen und unter Steinen.

Detailliertere Kenntnisse gibt es zur Lebensweise der Serolidae und der Sphaeromatidae.

11.2.1 Die Lebensweise der Serolidae

Beobachtungen des Autors an antarktischen Arten und Literaturdaten, insbesondere die Studie von Bastida und Torti (1970), erlauben die Interpretation vieler morphologischer Eigenarten der Serolidae als Anpassungen an das Leben auf Weichböden .

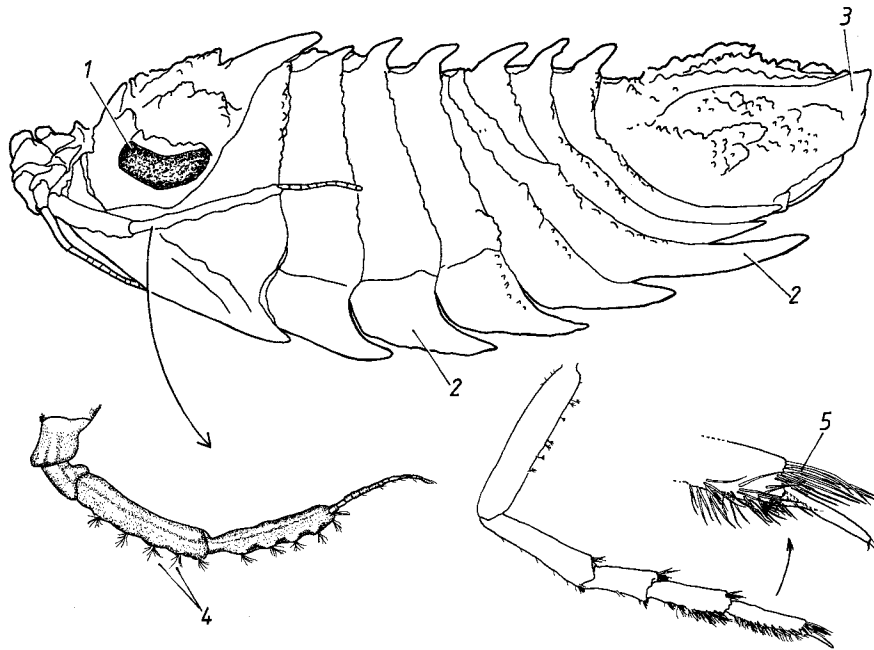


Abb. 77. Einige morphologische Anpassungen von *Serolis* an das Leben auf sandigen Böden (Habitus: *S. luethjei* nach Wägele 1986b). 1: Das seleniforme Auge ermöglicht das Überblicken eines weiten Blickfeldes, ohne daß der Körper bewegt werden muß (der Cephalothorax ist mit dem ersten Pereomer verwachsen). 2: Die verbreiterten Coxalplatten und Pleonepimere können dorsal Sand tragen, ohne daß die Bewegung der Pereopoden dadurch behindert wird. 3: Die Atemkammer ist so konstruiert, daß das verbrauchte Atemwasser caudad nach oben fließen kann. 4: Die 2. Antenne trägt ventral feine Borstenbüschel, mit denen Sandkörner vom Cephalothorax heruntergefegt werden können. 5: Die Dactyli tragen Borstenbüschel, die ein Einsinken der Beine im Sand verhindern.

Individuen der Art *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) liegen meist flach und reglos auf dem Sand und werden nur lebhaft, wenn sie Nahrung wittern. Als Nahrung wird Aas angenommen (Garnelenfleisch, Fisch), mit Vorliebe jedoch werden lebende Polychäten und frisch gehäutete Isopoden, auch Artgenossen, ergriffen. Jede der beiden kräftigen Subchelen (P 1) kann die Beute festhalten, während die andere die Nahrung zerreißt oder an die Mundwerkzeuge preßt. Ein großer, experimentell angebotener *Nereis diversicolor* wird innerhalb weniger Minuten in den Speicherdarm befördert. Auch bei anderen *Serolis* Arten ist eine räuberische Lebensweise beobachtet worden. *Serolis beddardi* Calman, 1920 und *Serolis polita* Pfeffer, 1887 konnten mit totem Krill gefüttert werden. *S. gaudichaudii* Audouin & Milne-Ewards, 1841 frißt als Jungtier Copepoden, im Experiment auch *Artemia*, als Adultus Amphipoden und angebotenes Garnelenfleisch (Bastida & Torti 1970). Im Magen der Tiefseeart *Glabroserolis specialis* Menzies, 1962 fanden sich neben undefinierbarem Material Copepoden und Ostracoden (Menzies, 1962). *Serolis ovata* Sheppard, 1957 frißt kleine benthische Crustaceen (White 1972). Als morphologische Anpassungen kann neben der Subchela des ersten Pereopoden die Gestalt der Mundwerkzeuge gedeutet werden: Bei den *Serolidae* fehlt der Mandibel die mahlende pars molaris. Die kräftige pars incisiva bildet eine Schneidekante, unter der eine kleine lacinia mobilis (an der linken Mandibel größer) und ein einzelner Zahn zu finden sind, der Borstenlobus fehlt. Der mediale Endit der ersten Maxille ist wohl funktionslos und atrophiert, der laterale Endit dagegen kräftig, mediad gebogen und mit spitzen Dornen bewehrt, ähnlich wie bei den Anthuridea, jedoch kürzer. Die zweite Maxille dagegen trägt zahlreiche schlanke

Dornen und kann nicht wie die Maxille 1 als Beißwerkzeug eingesetzt werden. Filmaufnahmen belegen, daß der Maxillipedenpalpus sehr beweglich ist und Nahrung an Maxillen und Mandibeln preßt, nach der Nahrungsaufnahme putzend Mundwerkzeuge und Pereopoden abstreift (Wägele 1987a).

Wie bei vielen benthischen Fischen kann der scheibenförmige Körper als eine Anpassung an das Leben auf Weichböden gedeutet werden. Flach eingegraben oder farblich gut angepaßt sind die Tiere kaum erkennbar und vor Strömungen geschützt. Die Mimese der Tiere ist oft sehr spezifisch für bestimmte Substrate abgestimmt. Von einigen Arten ist auch eine aktive physiologische Farbanpassung bekannt (Bastida & Torti 1970, Moreira 1974a), bei Farbrassen von *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) ist eine genetisch fixierte Chromatophorenausstattung nachweisbar (Wägele 1986a). Diese Farbrassen sind eine Folge der geringen Beweglichkeit einer circumpolar weit verbreiteten Art.

Obwohl der Cephalothorax der Serolidae starr mit dem ersten Pereomer verwachsen ist, haben die Tiere wahrscheinlich ein weites Blickfeld: Die Augen sind wie bei Trilobiten sichelförmig gebogen und langgestreckt (Abb.77). Auch die Körpergestalt mit den z.T. spitz auslaufenden Coxalplatten erinnert an Trilobiten. Die Variationen der Körperform können jedoch zur Zeit nicht mit Besonderheiten der Lebensweise, wie der Korngröße des Substrats, korreliert werden.

Große Tiere schwimmen selten, junge Tiere dagegen sehr gut, wenn auch nur wenige Dezimeter weit. Zum Schwimmen werden lediglich die Pleopoden 1 bis 3 eingesetzt, die Pleopoden 4 und 5 dienen der Atmung und bewegen sich auch am ruhenden Tier. Zum Laufen stoßen die Tiere die Dactyli in den Sand, wobei ein Borstenfächer apikal am Propodus das Einsinken der Pereopoden verhindert (Abb. 77). *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) und *Serolis luethjei* Wägele, 1986b graben nicht, *Serolis beddardi* Calman, 1920 dagegen hält sich meist nicht an der Substratoberfläche auf. Individuen dieser Art graben sich 0,5 bis 1 cm tief ein, wobei die Antennulae mit den Chemorezeptoren senkrecht ins Wasser gehalten werden. Ähnlich wie bei *S. gaudichaudii* Audouin & Milne-Edwards, 1840 (vgl. Bastida & Torti 1970) wird zum Eingraben mit den Pereopoden Sand caudad geschoben, manchmal durch heftigen Pleopodenschlag (der Pleopoden 1-3) mit einem Wasserstrom caudad befördert, während durch schaukelnde Bewegungen des ganzen Körpers die Coxalplatten unter den Sand geschoben werden und das Tier den Vorderkörper pflugartig in den Grund stößt. Im Sand erzeugen die Pleopoden 4 und 5 einen Atemwasserstrom, der distal aus dem leicht dorsad gebogenen Pleotelson kraftvoll ausgestoßen wird und darüber im Sand einen Ringwall aus Sandkörnern formt. In Anpassung an das Graben ist der Körper dieser Art länglich oval, die Coxalplatten sind weniger breit als bei *Ceratoserolis* und nicht mit spitzen Ausläufern versehen. Weitere grabende Arten sind *S. gaudichaudii* Audouin & Milne Edwards, 1840, *S. polaris* Richardson, 1911, *S. marplatensis* Bastida & Torti, 1970 und *S. laevis* Richardson, 1911 (Bastida & Torti 1970, Moreira 1974a).

Eine Eigenart von *S. beddardi* Calman, 1920 sind die sehr spitzen Uropodenendopoditen, die starr mit dem Sympoditen verwachsen sind, während der bewegliche Exopodit zu einer kurzen Schuppe reduziert ist. Bei Störung spreizen diese Seroliden die Uropoden im rechten Winkel starr ventrad ab, so daß ein Fisch sich an den spitzen Uropoden die Zunge oder den Gaumen verletzen dürfte. Ein angegriffenes Tier richtet die Uropoden so plötzlich auf, daß es wie auf Stelzen vornüber geneigt steht, um minutenlang bewegungslos zu verharren. Ähnliche Uropoden gibt es auch bei *S. latifrons* White, 1847 und *Atlantoserolis menziesi* (Hessler, 1970).

Bei Tieren, die den Sand verlassen, oder die lange still auf dem Sand lagen, wird der Körper dorsal mit den zweiten Antennen gereinigt, indem diese langen Extremitäten wie Scheibenwischer über die Tergite geführt werden. Die Ventralseite der Antennenglieder ist mit kurzen Borsten ausgestattet, die dem Bürsten dienen (Abb. 77).

Wie viele Isopoden haben auch die Seroliden ein Präkopulaverhalten. Das Männchen ergreift mit der Subchela des sexualdimorphen zweiten Pereopoden den anterolateralen Rand des ersten Pereomers des Weibchens und reitet auf der Partnerin bis zu ihrer Parturialhäutung. Das Männchen von *S. polaris* Richardson, 1911 umklammert das Weibchen mit derart großer Kraft, daß befruchtete Weibchen an den Verletzungen des ersten Pereomers erkannt werden können (Moreira 1973a). Das Weibchen wird dabei so unter den Körper des Männchens geschoben, daß der Vorderkörper des Männchens auf dem Substrat zu liegen kommt. In dieser Stellung laufen und schwimmen die Tiere gemeinsam. Nahrung wird meist zunächst von dem Männchen erfaßt. Wenn es nicht allzusehr ausgehungert ist, reicht es Nahrungsbrocken an das Weibchen weiter (beobachtet bei

Ceratoserolis trilobitoides und *S. polita*). Von *Serolis polaris* dagegen berichtet Moreira (1973a), daß die Tiere während der Präkopula fasten.

Bei der Diskusform der Seroliden kommt es natürlich wiederholt vor, daß Tiere durch Strömungen oder nach kurzen Schwimmphasen auf dem Rücken zum Boden sinken. Kleine Tiere führen dann bei gekrümmter Dorsalseite kurze Schwimmstöße aus, wodurch sie sich über den Cephalothorax, der am Boden bleibt, in die Normallage drehen. Größere Tiere krümmen das Pleotelson so weit dorsad, daß sie aus dieser instabilen Lage zur Seite fallen, worauf sie mit den Pereopoden Kontakt zum Untergrund bekommen. Lauf- und Schwimmbewegungen führen dann zum Umdrehen über die Körperseite.

Abb. 77 veranschaulicht die Funktion einiger Anpassungen der Seroliden: Die Augen sind sichelförmig gebogen, die Antennen können den Körper dorsal vom Sand befreien, die Pereopoden besitzen Borstenfächer, die ein Einsinken im Sand verhindern. Der flache Körper und die breiten Coxalplatten schaffen bei eingegrabenen Tieren ventral einen sandfreien Hohlraum, in dem Pleopoden und Pereopoden sich frei bewegen können.

11.2.2 Die Lebensweise der Sphaeromatidae

Die Sphaeromatiden sind auf das Litoral warmer und gemäßigter Meere beschränkt, in der Tiefsee und in den polaren Meeren fehlen sie. Obwohl ihre Lebensweise oft untersucht worden ist, fehlt es an funktionsmorphologischen Analysen, die Ernährungsweise wird meist nur vermutet.

Von den urtümlicheren, abgeflachten Arten ist *Paraleptosphaeroma glynni* Buss & Iverson, 1981 vom pazifischen felsigen Litoral Panamas bei der Nahrungsaufnahme beobachtet worden (Buss & Iverson 1981): Diese Art frißt Bryozoen (*Antropora tinctoria* und *Onychozella alula*), und zwar nur die Weichteile, während die Zooecien nicht aufgenommen werden. Die Tiere schwimmen nur äußerst selten kleine Strecken. Eine Besonderheit ist der nachgewiesene protogyne Hermaphroditismus.

Die übrigen Angaben beziehen sich auf höher entwickelte Formen, die dorsal konvex sind und sich meist sehr gut einrollen können (Abb. 78). Die *Sphaeroma*-Arten weisen eine sehr unterschiedliche Lebensweise auf: *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814 dringt, wie andere Sphaeromatidae auch, ins Brackwasser vor, lebt häufig bei 1 % Salzgehalt im flachen Wasser zwischen Steinen, kann sich jedoch auch eingraben (Gruner 1965). Die Art ist omnivor, soll auch Holz zernagen können, wenn dieses von Pilzen befallen ist (Becker, 1961), genaue Angaben zum Nahrungsspektrum gibt es jedoch nicht. *Sphaeroma walkeri* Stebbing, 1905, ein tropischer Kosmopolit, lebt ebenfalls versteckt in Spalten, Röhren und Balanidengehäusen (Carlton & Iverson, 1981), *Sphaeroma teissieri* Bocquet & Lejuez, 1967 ist von Sandstränden beschrieben worden (Bocquet & Lejuez 1967).

Sphaeroma pentodon Richardson, 1904 bohrt in der Bucht von San Francisco in Sandstein und Tuff (Barrows 1919), um Schutz vor Freßfeinden zu finden. Als Bohrorgan soll die Mandibel dienen. Die Pleopoden schwimmen das Bohrmaterial ins Wasser, Gesteinspartikel treten auch in den Faeces auf. Die Ernährungsweise wurde nicht untersucht. Auch weitere *Sphaeroma*-Arten können bohren (*S. terebrans*, *S. vastator*, *S. destructor*, *S. quoyana*, *S. verrucauda*, *S. peruvianum*, *S. seiboldii*: Barrows 1919), viele davon sind Holzzerstörer. Von *Sphaeroma terebrans* Bate, 1866 berichtet John (1964), daß Holzpfähle durch die Bohraktivität bis in Tiefen von 45 bis 60 cm unter der mittleren Hochwasserlinie zerstört werden. *Sphaeroma quoyanum* Milne-Edwards, 1840 bohrt Gänge in Holz, Poriferen, Schlick, Sandstein, Beton, Asphalt und Polystyrol (Rotramel 1975a). Die Tiere sitzen mit dem Hinterkörper zur Röhrenmündung gerichtet und erzeugen einen in der Röhre zirkulierenden Wasserstrom, der von außen frisches Wasser hereinträgt. Die vorderen Pereopoden (P 1-3) tragen, wie bei den meisten Arten der Gattung, lange Borsten an Ischium und Merus, die als Planktonfilter eingesetzt werden. Nahrungspartikel werden mit den Maxillipeden von den Borsten abgestreift. Nach Hungerzeiten werden auch größere Nahrungsbrocken gefressen (Rotramel 1975a). Ob auch andere Arten filtrieren, ist nicht bekannt.

Dynamene bidentata (Adams, 1800), eine mediterran-lusitanische Art, findet man im Phytal, die Adulti vor allem in den Gehäusen von *Balanus perforatus*, wobei in diesem Versteck bis zu 8 Weibchen und Jungtiere von

einem Männchen bewacht werden (Bourdon 1964; Analogie zu *Gnathia calva*). Im Phytal sind die phytophagen Jungtiere grün oder rötlich gefärbt. Sie fressen u.a. *Polysiphonia lanosa* und *Fucus vesiculosus* (Holdich 1968, 1971). Männchen bleiben bis kurz vor der Reifehäutung zwischen den Algen. Weibchen reduzieren nach der siebten Häutung ihre Mundwerkzeuge, bis auf den Mandibelpalpus, der zum Putzen der Antennen eingesetzt wird. Sie suchen Spalten und Balanidengehäuse auf, wo sie nach einer Brut absterben, während Männchen zwei Bruten überleben können. Durch Eindringen in Gehäuse lebender *Balanus perforatus* können die Seepocken zum Absterben gebracht werden, wodurch neue Haremskammern entstehen.

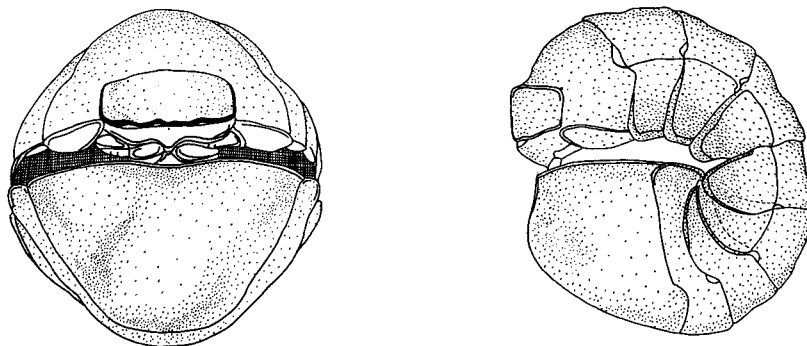


Abb. 78. Einrollung am Beispiel von *Monolistra berica* (n. Argano 1979)

Dynamene magnitorata Holdich, 1968 lebt sympatrisch mit der vorhergehenden Art, bevorzugt jedoch leere Gehäuse von *Balanus crenatus* und auch Poriferen (Holdich 1976). Im gleichen Lebensraum tritt auch *Campeopea hirsuta* (Montagu, 1804) auf (Harvey 1968), eine Art, die im Supralitoral Niederschläge, Hitze und Trockenfallen im eingerollten Zustand erträgt (Harvey 1968, Tetart 1962). Man findet die Tiere zwischen *Chthamalus stellatus* und im Flechtengürtel, auch versteckt in leeren Balanidengehäusen. Die Tiere fressen die Flechte *Lichina pygmaea* und können länger trockene Luft überleben als *Dynamene bidentata* (Wieser 1963).

Ähnlich tolerant gegenüber Umwelteinflüssen ist die nordostpazifische Art *Gnorimopshaeroma oregonensis* (Dana, 1853), die ebenfalls im Supralitoral vorkommt (Standing & Beatty 1978). Die neuseeländische *Exosphaeroma obtusum* (Dana, 1853) lebt in Gezeitentümpeln felsiger Küsten (Fincham 1974).

Charakteristisch für Sandstrände sind carnivore *Exosphaeroma*-Arten, die analog zu *Eurydice* leben. *Sphaeromopsis amathitis* Holdich & Jones, 1973, von kenianischen Sandstränden sympatrisch mit *Eurydice*-Arten beschrieben, wird für herbivor gehalten (Holdich & Jones 1973).

Von den im Lückensystem mediterraner *Posidonia*-Wiesen lebenden *Cymodoce*-Arten wird vermutet, daß ihnen Pflanzen und Detritus als Nahrung dienen (Dumay 1970).

Glynn (1968) berichtet von kommensalischen Sphaeromatiden, die mit Polyplacophoren assoziiert sind: Zwei unbenannte *Exosphaeroma*-Arten, *Dynamenella perforata* Moore, 1902 und *Dynamenopsis diana* Menzies, 1962 sind in der Mantelhöhle von *Chiton*- und *Acanthopleura*-Arten entdeckt worden. Von *Dynamenella perforata* können bis zu 77 Exemplare auf einem *Chiton* leben, der Vorderkörper von den Kiemen verdeckt, das Pleotelson nach außen gerichtet. Die Asseln finden hier offensichtlich Schutz vor der Brandung. Sie leben wahrscheinlich von den Algen, die das Wirtstier beim Weiden vom Felsen abschabt. *D. perforata* ist bisher nicht außerhalb der Chitonon gefunden worden, die Assoziation scheint gesetzmäßig zu sein.

Die Sphaeromatiden sind nach den bisherigen Erkenntnissen Asseln, die besondere Überlebensstrategien im Grenzbereich zwischen Meer und Land entwickelt haben und z.T. das Süßwasser eroberten (z.B. *Cymodetta*, *Caecosphaeoma*). Bei einer potentiell omnivoren Lebensweise trifft man auf Spezialisten, die carnivor, phytophag oder filtrierend leben.

11.2.3 Die Lebensweise der Limnoriidae

Die Limnoriidae sind sehr spezialisierte, meist in Holz bohrende marine Isopoden. An ufernahen Bauten richten diese Bohresseln erhebliche Schäden an, die z.B. 1952 in den U.S.A. auf ca. 50 Millionen Dollar geschätzt wurden (Greathouse 1952, zitiert in Menzies 1957). Die Einwirkungen dieser Tiere auf Holz sind daher genauer untersucht worden (Becker & Kampf 1955, Becker et al. 1957, Kohlmeyer et al. 1959), die Mechanik des Bohrtraktes ist jedoch noch nicht bekannt. Die Mandibeln, deren Inzisor besonders kräftig ist, während die pars molaris fehlt, sind offenbar die wirksamen Werkzeuge dieser Tiere.

Sowohl Jungtiere als auch adulte Stadien fressen Holz, wobei die Frühholzschichten bevorzugt werden, Spätholz als Lamellen im zerfallenden Balken erhalten bleibt. Die Bohrgänge verlaufen unter der Oberfläche des Holzstücks, sie sind so breit, daß das Tier knapp hineinpaßt. Ventilationsöffnungen verbinden die Gänge mit der Oberfläche. Kotballen werden durch Rückwärtslaufen mit dem caudal abgestutzten Pleotelson an die Gangmündung geschoben. Die Bohraktivität hält das ganze Leben lang an, da sie der Ernährung dient (Ray 1959). Jungtiere, die im Holz geboren werden, bohren sich vom mütterlichen Gang aus kleine Seitengänge.

Außerhalb der Bohrgänge schwimmen die Tiere nur kurze Strecken. Die Ausbreitung der Holzbohresseln geschieht vor allem mit Treibholz (Becker & Kampf 1955).

Da im Darm der Tiere keine symbiontischen Mikroorganismen nachgewiesen werden konnten (Ray 1959), haben Pilze, die das Holz zersetzen, wahrscheinlich einen wichtigen Anteil an der Nahrung der Limnoriiden. Pilzsporen und offenbar auch Hyphen werden zwar mit dem Kot wieder ausgeschieden, wahrscheinlich können jedoch den Hyphen Eiweiße, Vitamine und Lipide entzogen werden (Kohlmeyer et al. 1959). Ray und Julian (1952) konnten allerdings in den Mitteldarmdrüsen Zellulaseaktivität nachweisen. Ray (1959) vermutet, daß aus dem Holz vor allem Hemizellulosen verdaut werden.

Limnoriiden können auch in den Rhizoiden von Phaeophyceen bohren (*Limnoria algarum*: Jones 1971; *Phycolimnoria*: Menzies 1957). Nicht überprüfbar ist die Angabe Chiltons (1916), diese Tiere hätten auch die Guttaperchaschicht unterseeischer Kabel angegriffen.

11.3 Die Verwandtschaft der Familien Keuphyliidae, Lynseiidae, Limnoriidae, Plakarthriidae, Serolidae, Bathynataliidae und Sphaeromatidae

Abb. 79 veranschaulicht die neuen Vorstellungen des Autors über die Zusammensetzung dieser neuen Unterordnung sowie die Schwestergruppenverhältnisse für die Familien Keuphyliidae Bruce, 1980, Lynseiidae, Poore, 1987, Limnoriidae White, 1850, Plakarthriidae Richardson, 1904, Serolidae Dana, 1853, Bathynataliidae Kensley, 1978 und Sphaeromatidae Latreille, 1825. Der desolate Zustand der Taxonomie der Sphaeromatidae (s.u.) erschwert eine Analyse, es bleibt jedoch kein anderer logischer Schluß als der, daß an der Basis dieser Unterordnung eine Stammart postuliert werden muß, die folgende Merkmale hatte:

– Körper scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, Coxalplatten breit, Pleonepimere lateral verlängert (Merkmal 1 in Abb. 79; s. Abb. 80),

– Pereomer 1 den Cephalothorax seitlich umfassend, Augen dorsal liegend (M. 2).

Bis auf die Familiengruppe D, deren Pleopoden gleichartig sind, teilen die übrigen Familien noch ein weiteres Merkmal:

– Pleopoden 4 und 5 größer als Pleopoden 1-3, für den Gasaustausch spezialisiert (M. 3 im Dendrogramm Abb. 79; s. auch Abb. 80 D, H).

Dabei fällt auf, daß an den vergrößerten Pleopoden 3 und 4 der Exopodit oft lateral und nicht terminal am Sympoditen inseriert (Sphaeromatidae: s. Abb. 81 H; Plakarthriidae). Bei den Plakarthriidae ist auch das 3. Pleopodenpaar vergrößert.

Ein weiteres Indiz für die Monophylie dieser übrigen Familien (Plakarthriidae + Familiengruppe A) ist die Verkürzung des Pleons (Abb. 80). Zur Grundausrüstung der Unterordnung gehören 5 freie Pleomere, wie sie

die Keuphyliidae und Limnoriidae aufweisen (abb. 82). Die übrigen Sphaeromatidea haben stets ein kurzes Pleon aus maximal 4 freien Pleomeren. Die Pleomere sind meist ganz oder teilweise miteinander und mit dem Pleotelson verwachsen und wenig beweglich, das Pleotelson ist meist breit und ventral konkav.

Wahrscheinlich gehört auch ein subchelates erstes Pereopodenpaar (Abb. 81 A, E) zur Grundausrüstung der Familiengruppe A. Der schlanke Propodus der Familiengruppe D (Abb. 82) und von *Plakarthrium* kann als Plesiomorphie oder auch als sekundäre Erscheinung gedeutet werden, was dann eine zweimalige Reduktion der Subchela bedeuten würde (bei *Plakarthrium* und bei *Keuphylia*). Für eine Subchela als Merkmal im Grundmuster der Sphaeromatidea spricht, daß diese auch bei den anderen Unterordnungen mit Ausnahme der Oniscidea zum Grundmuster gehört. Eine sekundäre Reduktion der Subchela, wie sie bei den Sphaeromatidea dann anzunehmen ist, ist kein Einzelfall; sie ist auch bei den Asellota nachweisbar (vgl. 6.4.1). Verbreiterte Coxalplatten (Abb. 80) gehören ebenfalls häufig zum Habitus dieser Unterordnung, sie sind bei fast allen Familien zu finden, es gibt jedoch bei den diskusförmigen Serolidae und Sphaeromatidae mehrere Arten, deren Coxalplatten nicht auffällig verbreitert sind. Bei den tubicolen Lynseidae und Limnoriidae sind sie so kurz wie bei anderen Isopoden. Es ist wahrscheinlich, daß die Coxalplatten über den ursprünglichen Zustand des Grundplans der Unterordnung hinaus mehrfach weiter ausgedehnt oder verkleinert wurden.

Die Wertung einiger Merkmale des Dendrogramms ist derzeit nicht unwiderlegbar. Der sehr breite Propodus des ersten Pereopoden (s. Abb. 81 A, E) der Familiengruppe A (M. 4) könnte auch eine Eigenart der Stammart der Unterordnung sein. Die typischste Synapomorphie der Familiengruppe A (P 2 des Männchens subchelat, M. 5 ; s. Abb. 81 B, F) könnte ebenfalls bei den Plakarthriiden sekundär fehlen. Die Gegenüberstellung der Synapomorphien 4 bis 6 und 7 bis 10 verleiht jedoch dem Schwestergruppenverhältnis Familiengruppe A/Plakarthriidae einen hohen Wahrscheinlichkeitsgrad.

Die Plakarthriidae haben wie die übrigen urtümlichen Sphaeromatidea einen scheibenförmigen Körper, sie weisen im Vergleich mit der Familiengruppe A mehrere Autapomorphien auf (M. 7 – 10 in Abb. 79). Die Plakarthriidae besitzen eine erste Coxalplatte, an deren Grenze zum Tergiten eine deutliche Naht verläuft. Bei den übrigen "höheren" Isopoden ist die Coxalplatte stets nahtlos mit dem Tergiten verwachsen. Wahrscheinlich ist aus funktionellen Gründen die Coxalplatte der Plakarthriiden sekundär beweglich geworden; eine Analogie gibt es bei *Hadromastax* (Bruce, im Druck). Eine weitere Eigenart dieser Familie ist die Form des dritten Pleopodenpaares, das wie die Pleopoden 4 und 5 vergrößert ist, so daß nur noch 2 Paar Schwimmpleopoden verbleiben.

Innerhalb der Familiengruppe A sind die Sphaeromatidae die Schwestergruppe zu den Serolidae und Bathynataliidae (Gruppe B). Das typischste Merkmal der Sphaeromatidae ist die Verwachsung des Uropodensymphoditen mit dem Endopoditen zu einer starren Platte, die allgemein dem distalen Pleotelsonrand angelegt wird, während der Exopodit frei beweglich bleibt (M. 18). Für Gruppe B ist der Habitus charakteristisch: Der Cephalothorax ist mediad mit dem Pereomer 1 verwachsen (M. 11), die Coxalplatten sind (wie auch bei anderen Familien) breit, wobei die Coxalplatte des sechsten Pereomers das siebte Pereomer, das keine verlängerte seitliche Coxalplatte besitzt, umschließt (M. 14). Bei den Serolidae finden sich kleine, sehr kräftige vordere Schwimmpleopoden (Plp 1-3) und vergrößerte Pleopoden 4 und 5, die der Atmung dienen, wobei der Exopodit von Pleopod 4 operkulat ist (M. 20,21). Bei den Bathynataliidae entwickelte sich ebenfalls ein Schutz der Pleopoden, jedoch auf anderem Wege: Der Pleotelsonrand ist seitlich herabgezogen und bildet eine Atemkammer (M.22), die ventral durch das erste Pleopodenpaar (M. 28, bei *Naudea* Kensley, 1979 und *Bathynatalia* Barnard, 1957) oder durch die ventrad verlagerten Uropoden (M. 26, bei *Biremia* Bruce, 1985) bedeckt wird.

In der Literatur finden sich wiederholt Hinweise auf eine Verwandtschaft einiger dieser 4 Familien, es bestanden jedoch stets noch Zweifel. Erschwert wurde die Erkenntnis der tatsächlichen Zusammenhänge durch das "Flabellifera"-Konzept und durch die Gewohnheit, die Sphaeromatidae als typischerweise ovale, kompakte Tiere zu beschreiben, die sich meist einrollen können, während die scheibenförmige Sphaeromatidae seltener gefunden und nie als urtümlich erkannt wurden. Die Plakarthriidae wurden öfters zu den Sphaeromatidae gezählt oder für mit den Sphaeromiden verwandt gehalten (Hansen 1905a, Stebbing 1893, Kussakin 1973), Bowman und Abele (1982) führen sie jedoch als selbständige Familie der "Flabellifera" auf. Eine genauere Merkmalsanalyse veröffentlichten Wilson, Thistle und Hessler (1976), in der die Besonderheiten der

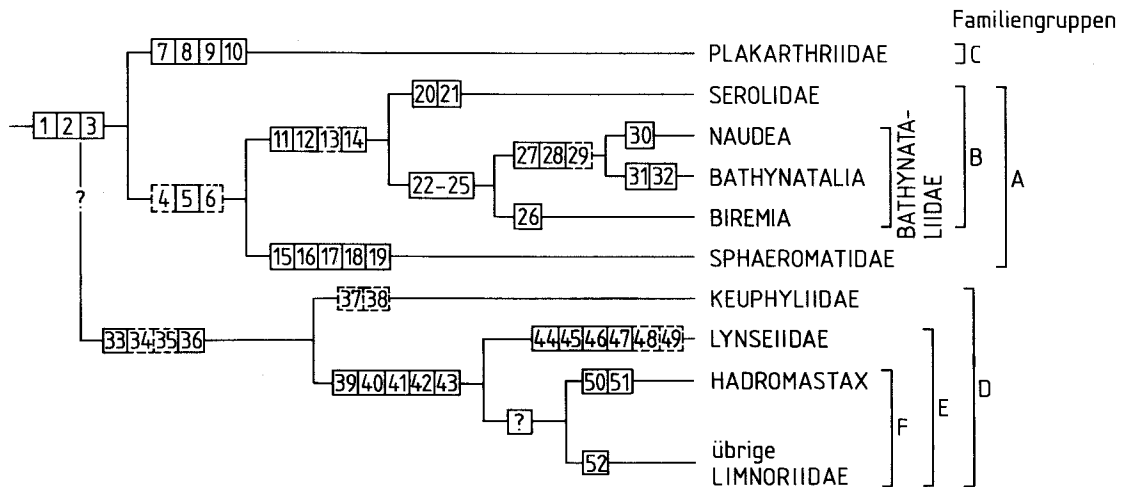


Abb. 79. Die Familien der Sphaeromatidea

- 1: Körper ursprünglich dorsoventral abgeflacht, scheibenförmig [Körper länglich oval, dorsal gewölbt]
- 2: Pereomer 1 seitlich den Cephalothorax umgreifend [Pereomer 1 nicht Cephalothorax umgreifend]
- 3: Pleopoden 4 und 5 größer als Pleopoden 1-3, vor allem der Atmung dienend, mit wenigen oder keinen Schwimmborsten [alle Pleopoden gleich groß, mit marginalen Schwimmborsten]
- 4: (Pereopod 1 kräftig subchelat, mit breitem Propodus und kurzem, dreieckigem, ventrad weit vorragendem Carpus) [Pereopod 1 subchelat, Carpus nicht vorragend]
- 5: Pereopod 2 im männlichen Geschlecht kräftig subchelat, jedoch deutlich kleiner als Pereopod 1 [Pereopod 2 nicht sexualdimorph]
- 6: (Pleotelson relativ groß, ventral konkav, eine Atemkammer für die Pleopoden bildend) [Pleotelson ventral ohne konkave Atemkammer]
- 7: Grundglieder 1 und 2 der 1. Antenne und 3, 4 der 2. Antenne verbreitert und wie Coxalplatten geformt [Grundglieder zylindrisch]
- 8: (Mandibel ohne Palpus, pars molaris und Borstenlobus, Inzisor schmal) [Palpus, pars molaris und Borstenlobus vorhanden, Inzisor mit breiter Schneidkante]
- 9: Pereopod 1 sekundär mit schlankem, langgestrecktem Carpus und Propodus [Carpus kurz, in Seitenansicht dreieckig, Propodus breit, subchelat]
- 10: Alle Pleomere mit Pleotelson verwachsen, jedoch seitlich 4 Verwachsungsnähte sichtbar [alle Pleomere frei]
- 11: Cephalothorax mediad mit Pereomer 1 verwachsen [Cephalothorax nicht mit Pereomer 1 verwachsen]
- 12: (Mandibel ohne Borstenlobus und ohne pars molaris) [Mandibel mit Borstenlobus, mit pars molaris]
- 13: Maxilliped mit maximal 4 Palpusgliedern, distales Glied winzig (oder fehlend) [Maxilliped mit 5 Palpusgliedern, distale Glieder nicht verkürzt]
- 14: Pereomer 6 umschließt Pereomer 7, Pereomer 7 hat keine großen Coxalplatten [Pereomer 7 nicht von Pereomer 6 umrahmt, Coxalplatten wie bei den vorhergehenden Pereomeren]
- 15: Vordere Pleomere (2-4) mediad miteinander verwachsen, jedoch gegen Pleotelson beweglich (meist auch Pleomer 1 verwachsen) [Pleomere frei]
- 16: Palpus des Maxillipeden mit mediad gerichtetem Lobus an Gliedern 2-5 [Lobus der Palpusglieder fehlt]
- 17: Mandibel mit sehr breiter pars molaris, keine große Lücke zwischen pars molaris und Borstenlobus [pars molaris nicht verbreitert, mit Abstand zum Borstenlobus]
- 18: Uropodensympodit mit Endopodit verwachsen [Sympodit nicht mit Endopodit verwachsen]
- 19: Exopodit von Pleopod 5 mit marginalen, warzenartigen Kutikulaverdickungen [Kutikulawarzen fehlen]
- 20: Pleopoden 1-3 mit verlängertem, laterad gerichtetem, trapezförmigem bis dreieckigem Sympoditen, kleine Rami mit langen Schwimmborsten [Sympodit nicht verlängert, ventrocaudad gerichtet, Schwimmborsten kürzer]
- 21: Exopodit von Pleopod 4 operkulat, Endopodit wenig chitinisiert, ohne Schwimmborsten (zugleich Pleopod 5 so groß wie Pleopod 4) [Exopod von Pleopod 4 nicht operkulat, mit Schwimmborsten]
- 22: Pleotelson mit lateral herabgezogenen und ventral mediad gerichteten Rändern, Atemkammer ventral einengend [Atemkammer nur lateral von Pleotelson geschützt]
- 23: Uropodensympodit lang und breit, distale Rami verkürzt [Rami nicht verkürzt, länger als Sympodit]
- 24: Palpus des Maxillipeden nur dreigliedrig, 2. Glied verbreitert [Palpus mit 4 Palpusgliedern, vgl. M. 13]
- 25: Sympodite der Pleopoden 1-3, besonders bei Pleopod 1, etwas verlängert [Sympodite kürzer und schmaler]
- 26: Uropoden wie bei den Valviferen ventrad verlagert [Uropoden lateral am Pleotelson inserierend]

- 27: Uropoden mit nur 1 kurzem, distalem Ramus [Uropoden zweiästig]
 28: Beide Rami des 1. Pleopoden verlängert, operkulat [Pleopod 1 kurz, nicht operkulat]
 29: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
 30: Pleonepimere 2-4 in der Art von Coxalplatten verlängert, das Pleotelson zu 2/3 umgreifend [Pleonepimere nicht verlängert]
 31: Uropodenrami reduziert [Rami nicht reduziert]
 32: Coxalplatten 2-6 mit laterad gerichteten Spitzen [caudale Spitzen der Coxalplatten ventrocaudad gerichtet]
 33: Enditen der 2. Maxille verkürzt, deutlich kürzer als Protopodit [Enditen nicht verkürzt]
 34: (Pars molaris der Mandibel reduziert) [pars molaris vorhanden]
 35: (Pereopod 1 nicht subchelat) [Pereopod 1 subchelat]
 36: Pereopod 1 mit 2 großen, gesägten Dornen posterodistal am Propodus [Pereopod 1 mit mehreren glatten, zusammengesetzten Dornen am Propodus]
 37: (Uropoden klein, distale Rami kurz, zugespitzt, nicht blattförmig) [Uropoden blattförmig, fächerbildend]
 38: (Mandibel ohne lacinia mobilis und ohne Palpus) [Mandibel mit lacinia mobilis und Palpus]
 39: Körper sekundär nicht scheibenförmig, sondern oval, langgestreckt [Körper flach, scheibenförmig]
 40: Basipodit des Maxillipeden langgestreckt und schmal, Endit mindestens fast so lang wie Palpus [Basipodit nicht verlängert, Endit kürzer als Palpus]
 41: Pereomer 1 seitlich nicht Cephalothorax umfassend [Pereomer 1 seitlich Cephalothorax umfassend]
 42: Inzisor der Mandibel spitz, seitlich mit Raspelzähnen, Borstenreihe unter Inzisor bis auf wenige Borsten reduziert [Inzisor eine breite Schneidkante bildend, Borstenreihe nicht verkürzt]
 43: Augen lateral am Cephalothorax [Augen dorsal]
 44: Körper langgestreckt, ca. 15 mal länger als breit [Körperlänge im Verhältnis zur Breite geringer]
 45: Pleopod 5 einästig, eingliedrig [Pleopod 5 in Sympodit und 2 Rami gegliedert]
 46: Pereopoden 6-7 verlängert, wesentlich länger als Pereopoden 1-5 [Pereopoden 6-7 etwa so lang wie Pereopoden 1-5]
 47: Palpus des Maxillipeden eingliedrig [Palpus fünfgliedrig]
 48: (Uropoden verkleinert, keinen Fächer bildend, ventrad verlagert) [Uropoden lateral inserierend, fächerbildend]
 49: (Mandibelpalpus fehlend) [Palpus vorhanden]
 50: Nur 2 Pleomere dorsal sichtbar [5 Pleomere sichtbar]
 51: Pleon mit 2 dorsocaudal gerichteten Hörnern [Pleon dorsal glatt]
 52: Uropoden klein, Rami kurz, zylindrisch, Exopodit klauenförmig [Uropoden fächerbildend, blattförmig]

Plakartriiden ausgearbeitet wurden. Sie erkannten, daß diese Familie sich von den Sphaeromatidae durch den beweglichen Uropodenendopoditen unterscheidet, sie führen weiter an, daß das Fehlen des Einrollvermögens eine Besonderheit der Plakartriidae sei. Wenig hilfreich ist der Versuch Pfeffers (1887), Übereinstimmungen der Plakartriiden mit den Oniscidea auszuarbeiten.

Zur Herkunft der Serolidae schreibt Sheppard 1933: "... it is perhaps more closely related to the Sphaeromatidae than to either of the other families". Sheppard (1933) sowie Nordenstam (1933) beschreiben die Besonderheiten der Serolidae und versuchen vor allem, innerhalb der Gattung "Serolis" Artgruppen mit ähnlichen Merkmalen zusammenzustellen. Kensley (1978b, 1979) wies auf die Ähnlichkeiten der Bathynataliidae zu den Serolidae hin. Im Zusammenhang mit der Beschreibung von *Biremia ambocera* erarbeitete Bruce (1985a) eine neue Diagnose für die Bathynataliidae und führte zur Unterscheidung von den Serolidae u.a. Merkmale der Mundwerkzeuge an (Maxilliped der Bathynataliidae mit großem Kupplungsdorn, lacinia mobilis groß). Diese Merkmale sind jedoch ohne systematische Bedeutung, da Kupplungsdornen auch bei den Sphaeromiden und in anderen Unterordnungen vorkommen, die lacinia ist nicht ungewöhnlich geformt und ähnlich auch bei den Seroliden zu finden.

Ganz andere Vorstellungen über die Verwandtschaft der Sphaeromatidae und Serolidae entwickelten Hurley und Jansen (1977): Demnach sind die "Seroloidea" eine Schwestergruppe der "Cirolanoidea"; zur letzteren Überfamilie zählen nach Auffassung der Autoren nicht nur die "Cirolanidae" und Cymothoidae, sondern u.a. auch die Limnoriidae, Sphaeromatidae, und Plakartriidae. Eine Begründung für dieses System sucht man vergeblich. Auch Hansen (1905) äußerte ohne Argumentation die Vermutung, die Seroliden und Sphaeromatiden seien mit den Cymothoiden verwandt.

Ein wichtiges Hindernis auf dem Weg zur Entdeckung der Verwandtschaft der vier Familien der Sphaeromatidea war, wie bereits erwähnt, die Vorstellung vom System der Sphaeromatidae, das im Abschnitt 11.4 überprüft wird.

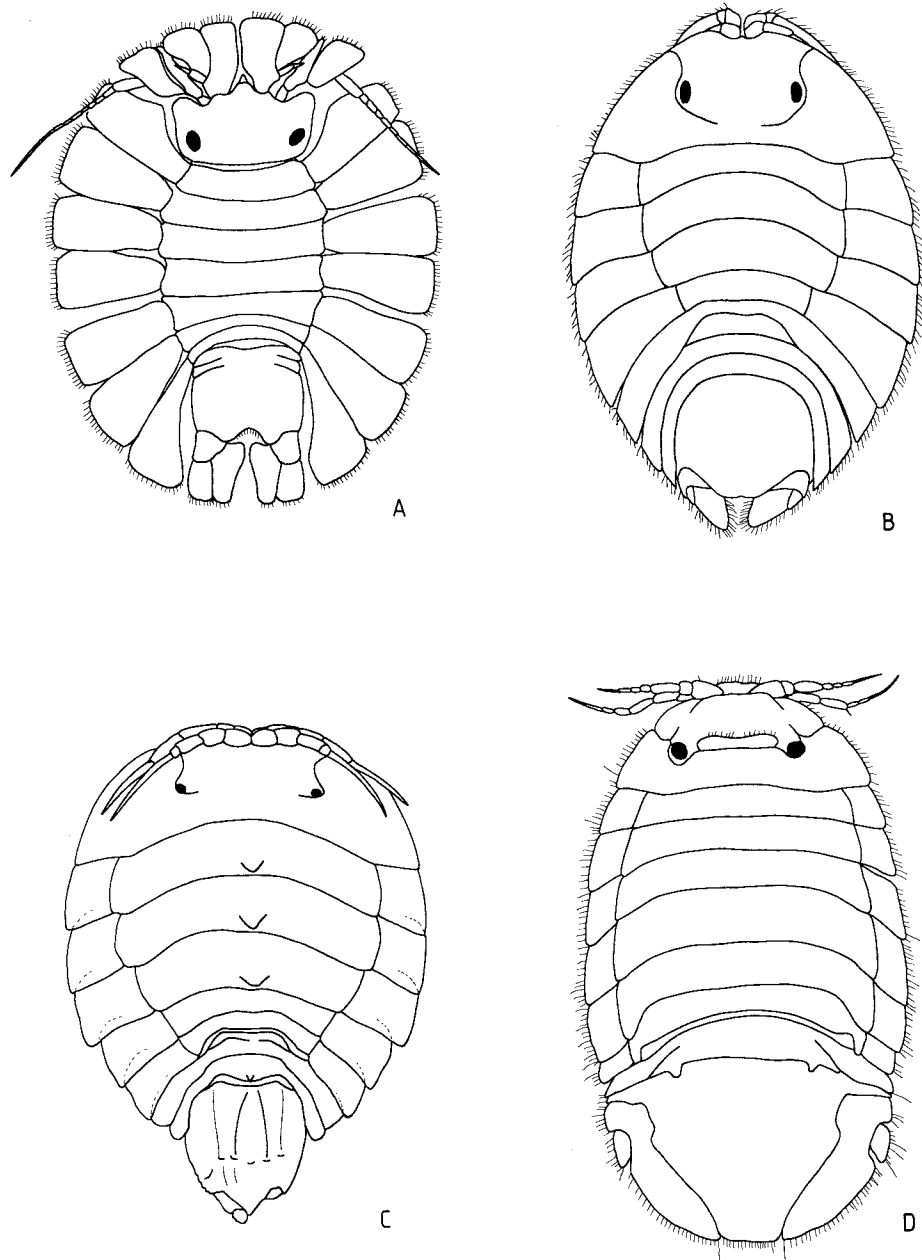


Abb. 80. Dorsoventral abgeflachte Sphaeromatidea: A: *Plakarthrium typicum* (Plakarthriidae; n. Jaramillo 1977a). B: *Serolis elliptica* (Serolidae; n. Moreira 1976). C: *Biremia ambocera* (Bathynataliidae; n. Bruce 1985a). D: *Cassinideia lunifrons* (Sphaeromatidae; n. Menzies & Frankenberg 1966).

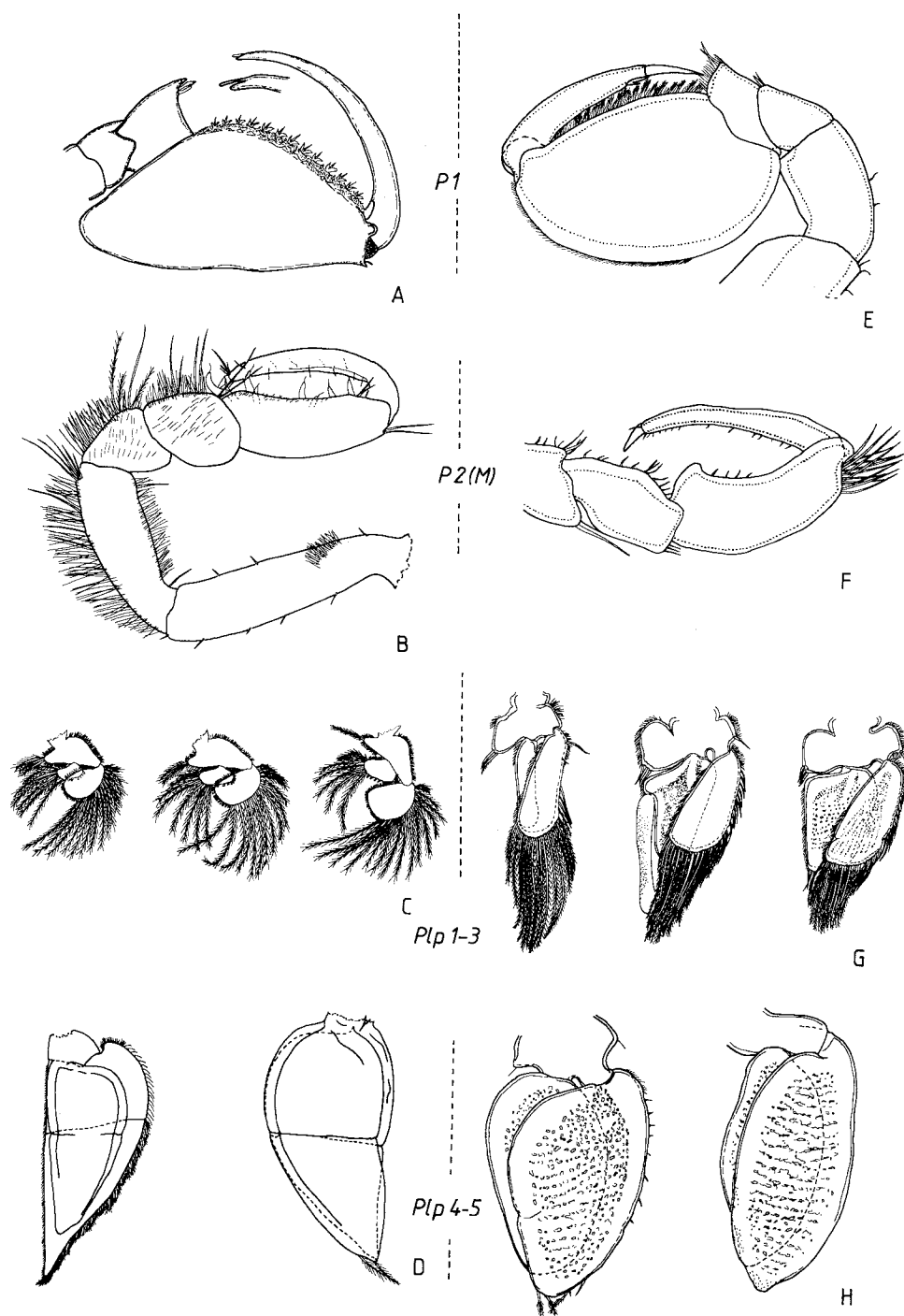


Abb. 81. Vergleich der Morphologie von Extremitäten der *Serolidae* (links) und urtümlicher *Sphaeromatidae* (rechts). A: *Serolis yongei* (n. Monod 1971). B: *Serolis completa* (n. Monod 1973). C, D: *Serolis laevis* (n. Moreira 1972). E, F: *Tecticeps marginalis* (n. Kussakin 1979). G, H: *Leptosphaeroma gottschei* (n. Nishimura 1976)

11.3.1 Die systematische Stellung der Keuphyliidae

Die Keuphyliidae (Abb. 82) mit der einzigen, in Ostaustralien beheimateten Art *Keuphyllia nodosa* Bruce, 1980, wurden kürzlich von Bruce (1980) als neue Familie der "Flabellifera" beschrieben. Es handelt sich dabei um dorsoventral abgeflachte Tiere mit 5 freien Pleomeren, die wie die Serolidae lange, in den ovalen Körperumriß eingepaßte Pleonepimere tragen. Die Uropoden sind sehr kurz, inserieren wie bei den meisten der Sphaeromatidea subterminal; die Mundwerkzeuge sind etwas vereinfacht gebaut, da Mandibelpalpus, lacinia mobilis und pars molaris fehlen. Die zweite Maxille ist unscheinbar. Im Unterschied zu den übrigen Sphaeromatidea haben alle Pleopoden der Keuphyliiden die gleiche Gestalt, ihre Form ähnelt jedoch der der vorderen Pleopoden anderer Sphaeromatidea: Der Sympodit ist kurz und breit, die Rami sind wenig länger als breit inserieren so weit voneinander entfernt, daß sie sich kaum überlappen.

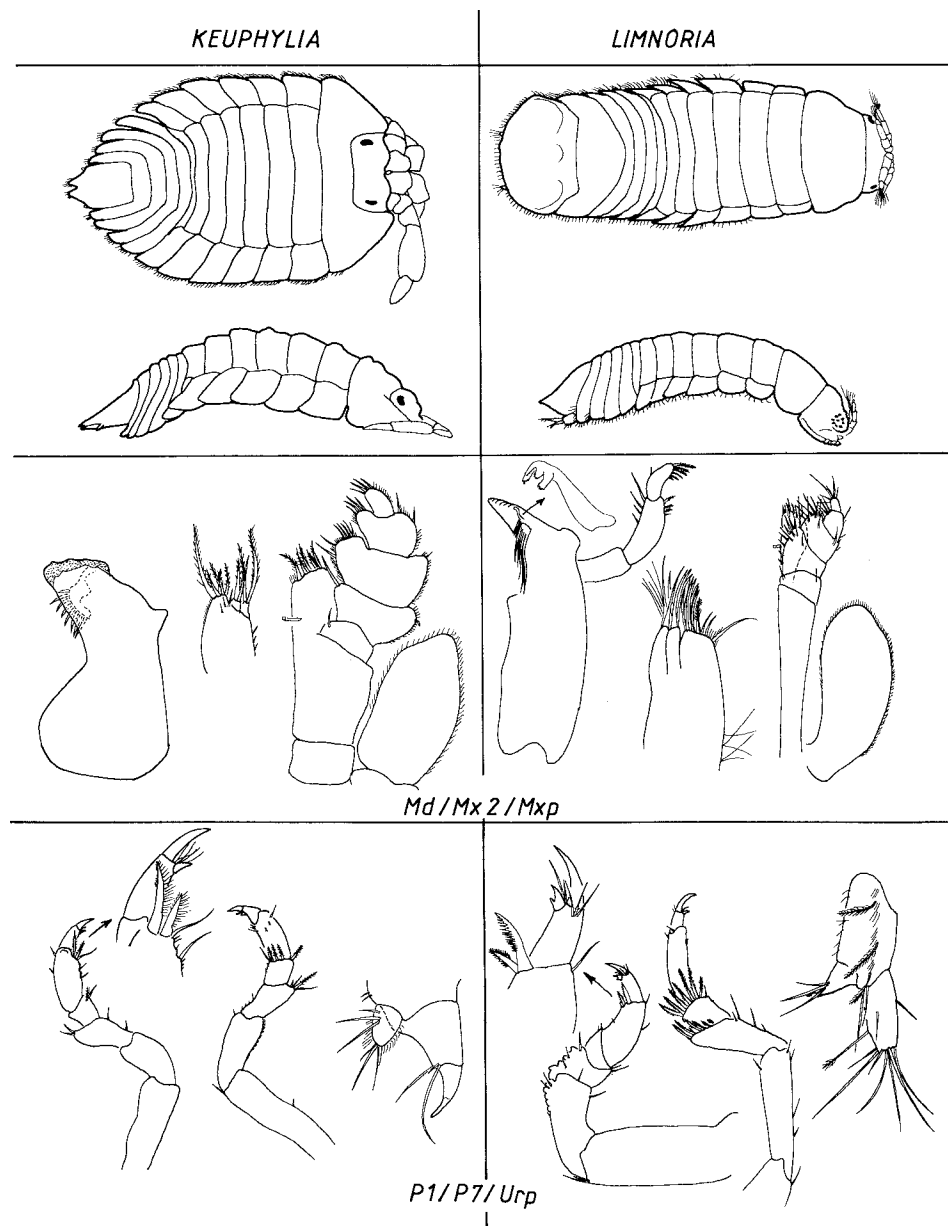


Abb. 82. Vergleich von *Keuphyllia* (links, n. Bruce 1980) und *Limnoria* (rechts, n. Menzies 1957)

Bruce (1980) hebt die Unterschiede zu den übrigen "Flabellifera" hervor und meint, die Limnoriidae könnten als nächste Verwandte in Betracht kommen. Merkmale sollen Ähnlichkeiten in der Form der Mundwerkzeuge, in geringerem Ausmaß in der Form der Pereopoden und Pleopoden sein, an den Pleopodensymphoditen gäbe es ähnliche Kupplungsborsten. Diese Gemeinsamkeiten werden im folgenden Abschnitt (11.3.2) genauer diskutiert.

Im Dendrogramm der Sphaeromatidea (Abb. 79) erscheinen die Keuphyliidae als urtümlichste Familie (s.o.). Die Zuordnung zu den Sphaeromatidea beruht auf den Synapomorphien M 1 und M 2 (Dendrogramm Abb. 79), wobei angenommen werden muß, daß diese Merkmale, also der dorsoventral abgeflachte Körper mit breiten Coxalplatten, langen Pleonepimeren, dem im ersten Pereomer versenkten Cephalothorax mit dorsal liegenden Augen, zum Grundmuster der Unterordnung gehören. Daß zum Grundmuster der Familiengruppe D, zu der *Keuphylia* gehört, auch flache, blattförmige Uropoden gerechnet werden müssen, beweist die kürzlich entdeckte Gattung *Hadromastax* (Bruce, in press). Von den übrigen Sphaeromatidea unterscheidet sich *Keuphylia*, wie bereits erwähnt, durch die plesiomorphe, d.h. gleichartige Gestalt der Pleopoden.

Eigenartigerweise treten bei *Keuphylia* zwei Merkmale auf, die sonst unter den scheibenförmigen Arten nur bei *Plakarthrium* zu finden sind: Die Mandibel hat eine reduzierte pars molaris und keinen Palpus, der erste Pereopod ist schlank. Es ist zu folgern, daß die Mandibelreduktionen der Keuphyliidae eine Analogie zu denen der Plakarthriidae sind, die Form des Enditen ist bei beiden Familien verschieden. Bei den Keuphyliidae ist der Borstenlobus unter der pars incisiva noch vorhanden, letztere hat noch ihre urtümliche Gestalt, bei den Plakarthriidae dagegen ist der gesamte Endit schlank und verformt. Die zweite Übereinstimmung, das schlanke erste Pereopodenpaar, könnte eine Plesiomorphie sein, die zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehört, die Subchela an dieser Extremität charakterisiert nur die Familiengruppe A (M. 4 in Abb. 79). Bei den Plakarthriidae ist jedoch nicht nur der Propodus, sondern auch der Carpus langgestreckt (M. 9 in Abb. 79), was nur auf eine sekundäre Verlängerung dieses Podomeres zurückgeführt werden kann. Es wurde bereits erwähnt (11.3), daß es wahrscheinlicher ist, daß Subchelen am 1. Pereopodenpaar zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehören.

Möglicherweise können in Zukunft auch Details der Bedornung der Pereopoden als Merkmale an Bedeutung gewinnen: Bei vielen Sphaeromatidea, so auch bei den Keuphyliidae, sind die distalen Dornen an Merus und Carpus zweizeilig gefiedert, bei anderen Gruppen, z.B. bei den Cymothoidea, dagegen einfach ausgeprägt.

Die Keuphyliidae haben für die Sphaeromatidea eine ähnliche Bedeutung wie die Phoratopodidae für die Cymothoidea: Beides sind sehr urtümliche Familien in der jeweiligen Unterordnung, beide sind im australischen Raum beheimatet und werden nur selten gefunden, sie sind in morphologischen Details so aberrant, daß sie nicht als Vorbild für die Urform der Unterordnung dienen können.

11.3.2 Die Verwandtschaft der Keuphyliidae, Lynseiidae und Limnoriidae, die Stellung von *Hadromastax*

Poore (1980) hat bei der Beschreibung der neuen Familie Lynseiidae auf die Verwandtschaft mit den Limnoriidae hingewiesen. Bruce (im Druck) entdeckte *Hadromastax* und ordnete diese neue Form den Limnoriidae zu, diskutierte die Ähnlichkeiten und Unterschiede zu den Lynseiidae und Keuphyliidae. Es bleibt jedoch unklar, wie die Schwestergruppenverhältnisse sein könnten, welche Merkmale als Synapomorphien für welche Familiengruppe zu diskutieren sind und welche andere Isopoden mit dieser Familiengruppe verwandt sein könnten. Am bekanntesten sind in dieser Gruppe die Holzbohrasseln (Limnoriidae).

Zu den Limnoriidae zählten bisher nur die 3 Gattungen *Limnoria* Leach, 1813, *Phycolimnoria* Menzies, 1957 und *Paralimnoria* Menzies, 1957. *Hadromastax* wurde erst kürzlich entdeckt (Bruce, im Druck). Harger (1880) errichtete die Familie Limnoriidae für die Gattung *Limnoria* und beschrieb die wichtigsten Merkmale (u.a.: Antennen kurz; Mandibel ans Nagen angepaßt; Pereopoden gleichartig, nicht subchelat; sechs (?) freie Pleonsegmente vorhanden, wobei offenbar das Pleotelson mitgezählt worden ist). Der Autor spricht von den evidenten Beziehungen zu den Sphaeromtidae, nennt jedoch als Gemeinsamkeiten nur die gleiche Anordnung der Coxalplatten, die für alle "höheren Isopoden" (s. Kapitel 13) charakteristisch ist. Für Hansen

(1905a) sind die "Limnoriinae" eine Unterfamilie der Sphaeromatidae. Von den aufgezählten Merkmalen der Sphaeromatidae (Hansen 1905a: 97, 98) kommen nur wenige als Synapomorphien in Betracht, nämlich die reduzierte Zahl von Oostegiten (nur an den Pereomeren 2-4 ausgebildet) und das Einrollvermögen der Tiere. Andere Apomorphien (z.B.: Mundwerkzeuge der Weibchen reduziert) betreffen nicht einmal alle Gattungen der "Sphaeromatinae". Da die Zahl der Oostegite bei den Isopoden sehr oft reduziert wird, bei *Eisothistos* und bei den *Microcerberidae* fehlen sie sogar zur Gänze, ist ihre Anzahl kein gewichtiges Merkmal. Das Einrollvermögen tritt auch als Analogie bei anderen Unterordnungen auf (*Oniscidea*, "*Cirolanidae*"). Menzies (1957) wies darauf hin, daß das Einrollvermögen der *Limnoriidae* konvergent zu dem der *Sphaeromidae* entstanden sein muß. Bei *Limnoria* wird bei der Einkrümmung der kleine Cephalothorax unter die Coxalplatten des ersten Pereomers geschoben, während bei den *Sphaeromatidae* diese Platten unter dem Cephalothorax bleiben.

Seit Hansen (1905a) werden die *Limnoriidae* zu den "Flabellifera" gezählt, obwohl sie keinen Schwanzfächer aufweisen: Die Uropoden sind verkürzt, die Rami schmal und zugespitzt.

Menzies (1957) zählt die Geschichte der systematischen Einordnung dieser Bohresseln auf und führt tabellarisch Merkmale zum Vergleich der Gattungen *Limnoria*, *Sphaeroma*, *Cymothoa* und *Cirolana* an. Er kommt zu dem Schluß, daß die *Limnoriidae* eine eigenständige Familie der "Flabellifera" sind, die am meisten mit den "*Cirolanidae*" gemein hat. Merkmale, die diese Annahme stützen könnten, sind die Reduktion der *lacinia mobilis*, die Präsenz des Borstenlobus am Mandibelenditen, die Präsenz des Epipoditen des Maxillipeden und von 6 Pleonteilen. Von diesen Merkmalen ist lediglich die Reduktion der *lacinia mobilis* eine Apomorphie, deren Nennung jedoch nicht korrekt ist, da bei den *Limnoriiden* die *lacinia* der rechten Mandibel noch vorhanden ist, wenn sie auch zu einer schmalen, distal gegabelten oder gezähnten Struktur umgeformt ist.

Der Bau des Magens von *Limnoria* (s. 3.5.3.5) und die Präsenz von Coxalplatten, von denen die erste mit dem Tergiten verwachsen ist, sind Merkmale, die verraten, daß die *Limnoriidae* zu den "höheren Isopoden" gehören und nicht mit den *Asellota* verwandt sind. Von diesen "höheren Isopoden" haben lediglich die *Sphaeromatidea* und die *Cymothoida* keine sehr charakteristischen Synapomorphien, welche eine nähere Verwandtschaft mit den *Limnoriidae* ausschließen könnten. Die *Valviferen* dagegen haben die valvenförmigen Uropoden, die *Oniscidea* die Anpassungen an die terrestrische Lebensweise (s. 7.1), die *Bopyridae* (12.7.1) und die *Anthuridea* (9.1) sind ebenfalls in ihrer Körperform und Lebensweise anders spezialisiert als die Bohresseln.

Daß die Familie *Limnoriidae* nicht die Schwestergruppe der "*Cirolanidae*" sein kann, ist leicht nachzuweisen: Die *Limnoriidae* besitzen noch eine *lacinia mobilis* und lange Borsten darunter, bei den "*Cirolanidae*" ist unter der *pars incisiva* lediglich ein sehr breiter Lobus mit mit kurzen, zahnartigen Dornen erhalten. Bei den *Limnoriidae* ist der Endit des Maxillipeden lang, bei den *Cirolaniden* kurz. Auch der Magenbau (vgl. Abb. 13, 14 und Abb. 23) spricht gegen eine Verwandtschaft.

Innerhalb der *Cymothoida* sind bei den *Phoratopodidae* die Mundwerkzeuge urtümlicher als bei den *Cirolaniden* (s. Abb. 94). *Lacinia* und *Borstenlobus* sind vorhanden, als gemeinsame Apomorphie der *Limnoriiden* und *Phoratopodiden* könnte die Verkürzung (bei *Phoratopus*) oder Reduktion (bei *Limnoria*) der *pars molaris* diskutiert werden, es handelt sich hierbei jedoch um ein unbedeutendes Negativmerkmal. Die *Phoratopodidae* sind morphologisch in hohem Maße an das Graben in Sand angepaßt und kommen daher nicht als sehr nahe Verwandte der *Limnoriiden* in Betracht.

Entscheidend ist die Frage, ob die Familie *Limnoriidae* die Autapomorphien der Unterordnung *Cymothoida* aufweist. Diese Frage läßt sich jedoch mit den bekannten Merkmalen (s. 12.1) nicht klären, da die betreffenden Strukturen bei *Limnoria* sekundär verändert sind. Die Uropoden, die bei den *Cymothoida* blattförmig sind und einen unter das Pleotelson ragenden Sympoditenfortsatz haben, sind bei *Limnoria* sehr klein. Die Mandibel, die bei den *Cymothoida* eine breite *pars incisiva* hat, während die *pars molaris* flach und spitz ist, ist bei den *Limnoriiden* an das Nagen von Holz angepaßt und hat eine meißelartige, schmale *pars incisiva*, die *pars molaris* fehlt. Verwirrung stiftet die Gattung *Hadromastax*, die Bruce (im Druck) als urtümlichen *Limnoriiden* beschreibt: *Hadromastax* besitzt blattförmige Uropoden, wie sie bei den *Cymothoida* vorkommen, die Mundwerkzeuge sind aber wie bei den *Limnoriidae* spezialisiert. Die systematische

Stellung der Limnoriidae läßt sich nur durch den Vergleich mit den Lynseidae und den Keuphyliidae begründen (s.u.).

Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Limnoriidae und den Sphaeromatidae ist auszuschließen, da die Limnoriidae gleichartige Pleopoden haben, bei fast allen Familien der Sphaeromatidea (mit Ausnahme der Keuphyliidae und Lynseidae) jedoch die vorderen Pleopoden (Abb. 81 C, G) für natatorische und ventilatorische, die hinteren für respiratorische Aufgaben spezialisiert sind (s. Dendrogramm Abb. 79). Obwohl die Limnoriidae nicht wie die urtümlichen Sphaeromatidea dorsoventral abgeflacht sind und somit äußerlich den Sphaeromatidae ähneln, sich sogar wie manche Gattungen der Sphaeromatidae einrollen können, zeigt der Pleopodenbau, daß die Limnoriidae woanders im System eingeordnet werden müssen.

Die Keuphyliidae, die vor allem auf Grund des scheibenförmigen Körpers mit den langen Coxalplatten und Epimeren in die Unterordnung Sphaeromatidea gestellt werden (s. Dendrogramm Abb. 79), haben noch gleichartige Pleopoden und 5 freie Pleomere. Bruce (1980) hält, wie bereits erwähnt (s.o.) die Keuphyliidae und Limnoriidae für nahe Verwandte. Obwohl diese These noch nicht zufriedenstellend abzusichern ist, vor allem eine bessere Beschreibung von *Keuphylia* benötigt wird, soll diese Auffassung im folgenden präzisiert werden, wobei die kürzlich entdeckten Gattungen *Hadromastax* und *Lynseia* (Poore 1987, Bruce, im Druck) neue Argumente liefern.

Die **Keuphyliidae**, **Lynseidae** und **Limnoriidae** können im Dendrogramm Abb. 79 als Familiengruppe **D** zusammengefaßt werden, da sie folgende Synapomorphien aufweisen:

- Enditen der 2. Maxille verkürzt, deutlich kürzer als Protopodit (M. 33).
- Pars molaris der Mandibel reduziert (M. 34).
- Pereopod 1 nicht subchelat (M. 35).
- Pereopod 1 mit 2 großen, gesägten Dornen posterodistal am Propodus (M. 36).

Merkmal 35 kommt, wie bereits erwähnt, auch bei den Plakarthriidae vor, dort ist allerdings der Carpus sekundär verlängert.

Die Mundwerkzeuge deuten auf eine spezialisierte Ernährungsweise hin, die nur von den Holz nagenden Limnoriidae bekannt ist. Die fast immer verkürzten Uropoden sind eine weitere Gemeinsamkeit der Familien, die jedoch analog entstanden sein muß, was leicht zu belegen ist: *Hadromastax* (Limnoriidae) hat noch plesiomorphe, blattförmige Uropoden; die verkürzten Uropoden sehen sehr verschieden aus: Bei *Keuphylia* ist der Endopodit klauenförmig, bei *Limnoria* dagegen der Exopodit; bei *Lynseia* haben die Uropoden eine andere Lage, sie sind ventrad unter das Pleotelson verlagert.

Es gibt weitere Übereinstimmungen, die jedoch nur als Indizien ohne Beweiskraft für eine mögliche Verwandtschaft gelten können. Die Antennen sind kurz, auf den Pereopoden 5-7 besitzen die Limnoriidae ebenso wie die Keuphyliidae am distalen Rand von Merus und Carpus zweizeilig gesägte oder gefiederte Dornen. Dornen gibt es an dieser Stelle auch bei den Cymothoidea, sie sind jedoch allgemein glatt und tragen distal ein Sinneshaar ("zusammengesetzte Dornen"). Gesägte Dornen sind auch bei den Sphaeromatidae und bei den Idoteidae (Valvifera) vorhanden, die systematische Bedeutung des Merkmals ist derzeit noch nicht geklärt.

Die Lynseidae und die Limnoriidae (Familiengruppe **E**) werden als Schwestergruppen angesehen. Es besteht wahrscheinlich bereits bei der letzten gemeinsamen Stammart eine Tendenz zur tubicolen Lebensweise und eine besondere, bisher unbekannte Ernährungsweise, worauf die Merkmale 39 und 43 (Abb. 79) hinweisen: Der Körper ist langgestreckt (M. 39), der Kopf sekundär beweglich (M. 41) und nicht vom 1. Pereomer umfaßt, die Mundwerkzeuge sind offenbar an das Nagen angepaßt. Die Lynseidae sind wurmförmige Tiere (M. 44) mit kräftigen Klauen an den Pereopoden, die Mundwerkzeuge ähneln sehr denen der Limnoriidae: Die Maxillipeden sind schmal und basal verlängert (M. 40), die Mandibel hat einen spitzen Inzisor mit lateralen Raspelzähnen (M. 42).

Die Limnoriiden waren nach dem bisherigen Kenntnisstand Holzbohrrasseln, die charakteristische Mundwerkzeuge, kurze Uropoden und einen zylindrischen Körper haben. Dieses Konzept muß revidiert werden, wenn man *Hadromastax* Bruce zu den Limnoriidae rechnet, wie es Bruce (im Druck) vorschlägt. *Hadromastax* hat einen breiteren Körperbau als *Limnoria*, die Coxalplatten sind größer, ein Schwanzfächer ist vorhanden. Die Körperform ist nicht so gut wie bei den Limnoriidae für eine tubicole Lebensweise geeignet, da der Körper nicht lang zylindrisch geformt ist. Trotzdem hat Bruce *Hadromastax* als Mitglied der Limnoriidae

eingestuft, wofür vor allem der Bau der Mundwerkzeuge spricht. Allerdings läßt sich damit beim derzeitigen Kenntnisstand keine Synapomorphie angeben, die die Monophylie der Limnoriidae belegen könnte. Bruce (im Druck) erhofft von einer künftigen Revision der Familie eine neue Diagnose mit guten Merkmalen. *Hadromastax* ist so interessant, weil hier noch Plesiomorphien vorhanden sind, die zum Grundmuster der Sphaeromatidea gehören: Die Uropoden sind blattförmig, der Körper ist dorsoventral abgeflacht, wenn auch nicht scheibenförmig. Damit wird die These eines Schwestergruppenverhältnisses der Familiengruppe E mit den Keuphyliidae wahrscheinlicher, es muß nicht postuliert werden, daß die Stammform der Gruppe E bereits einen zylindrischen Körper hatte.

Zur weiteren Diskussion dieser Hypothese wäre es wichtig, die Biologie und den Magenbau von *Keuphylia* zu kennen. Während die Serolidae Räuber sind, haben viele Sphaeromatidae omnivore oder phytophage Ernährungsweisen (s. 11..2.2), welche vielleicht auch den Ahnen der Sphaeromatidea zuzuschreiben sind, so daß die Evolution von holzverdauenden Arten erklärbar wäre.

11.4 Die Sphaeromatidae

Die traditionelle Einteilung der Sphaeromatidae Latreille, 1825 fußt auf einer Idee von Hansen (1905). Er unterschied drei Taxa, nämlich die **Eubbranchiatae**, **Hemibranchiatae** und **Platybranchiatae**, die, wie die Namen andeuten, mit Pleopodenmerkmalen definiert wurden. Bei den Eubbranchiatae sind die Pleopoden 4 und 5 verdickt, mit transversalen Falten versehen, die der Oberflächenvergrößerung dienen, Schwimmborsten fehlen, zudem können die Äste zweigliedrig sein. Bei den Hemibranchiatae ist dagegen an den Pleopoden 4 und 5 nur der Endopodit mit transversalen Falten versehen, der Exopodit dagegen ist glatt; Borsten fehlen. Die Platybranchiatae weisen an keinem Ast der Pleopoden 4 und 5 transversale Falten auf, der Exopodit ist nur eingliedrig. Weiterhin sollen den Platybranchiatae warzenartige Kutikulabildungen am Exopoditen des Pleopoden 5 fehlen, ein bei den anderen Gruppen verbreitetes Merkmal. Eine weitere, gut erkennbare Eigenart ist der terminale Schlitz im Pleotelson der Eubbranchiatae, der sich oft zu einem Foramen oder einer Röhre schließt, eine Konstruktion, die dem Ausstoß von Atemwasser dient. Bei den Hemibranchiatae passen die Grundglieder der Antennen in Vertiefungen des vorderen Cephalothorax (Abb. 83). Eine weitere auffällige Besonderheit ist die Entwicklung der Eier in inneren Bruttaschen, die wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem sehr guten Einrollvermögen entstanden sind (Abb. 78). Eine weitere Folge des Einrollvermögens ist die Keilform der Seiteränder der Pereomere.

Hale (1929) achtete noch genauer auf die Gliederung der Pleopodenäste und betonte die Bedeutung der Verwachsung der Glieder der Pleopodenrami. Hurley und Jansen (1977) übernehmen bei ihrer Revision der neuseeländischen Sphaeromatidae diese Einteilung und definieren die Taxa als Unterfamilien, zweifeln jedoch bereits an der Bedeutung der Pleopodengliederung. In den Diagnosen der Unterfamilien (Hurley & Jansen 1977) sind fast nur Pleopodenmerkmale berücksichtigt. Iverson (1982) hat schließlich die korrekten Namen für Hansens Taxa zusammengestellt, Familiendiagnosen erarbeitet und die Zusammensetzung der Familien überprüft. Für die Gattung *Tecticeps* Richardson, 1897 errichtete er die Unterfamilie **Tecticipinae**, für die **Platybranchiatae** die Unterfamilie **Cassidininae**; die **Sphaeromatinae** Latreille, 1825 entsprechen Hansens **Hemibranchiatae**, die **Dynameninae** Bowman, 1981 den **Eubbranchiatae**, für die Gattungen *Ancinus* Milne-Edwards, 1840 und *Bathycyopea* Tattersall, 1905 bleibt nach Iverson (1982) die Unterfamilie **Ancininae** Tattersall, 1905 gültig.

Einige Sphaeromatidae bilden durch Einstülpungen des ventralen Integuments innere Bruttaschen aus (Abb. 84), so *Sphaeroma* Latreille, 1802, *Cymodoce* Leach, 1814, *Bregmocerella* Haswell, 1885, *Exosphaeroma* Stebbing, 1900, und *Parasphaeroma* Stebbing, 1902 (Leichmann, 1891, Hansen 1905a, Kinne 1954). Ein sekundäres Marsupium ist z.B. von *Cymodocella* Pfeffer, 1887 bekannt, die Eier werden im vorderen Thorax durch Oostegite gehalten, caudal liegen sie jedoch in einer Tasche, die durch Hautduplikaturen der Thorakomeren 4 bis 7 gebildet wird. Hansen (1905) erwähnt noch weitere Abwandlungen des Marsupiums (bei *Dynamene* Leach, 1814, *Cassidinidea* Hansen, 1905, *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885), in späterer Literatur finden sich jedoch kaum Hinweise auf die Ausprägung dieser Bruttaschen. Erst Harrison (1984) überprüfte



Abb. 83. Ventrale Antenneninsertion bei kugelnden Sphaeromatidae (rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814).

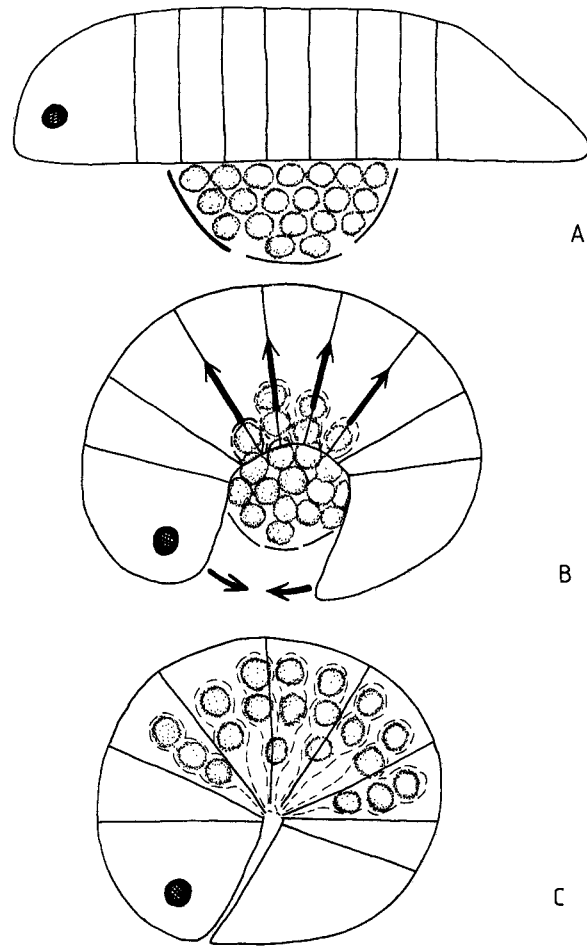


Abb. 84. Evolution innerer Brutsäckchen (n. Kinne 1954). A: Sphaeromatide mit normalem Marsupium. B: Dorsale Verlagerung der Eier im Zusammenhang mit der Evolution des Einrollverhaltens (hypothetisch). C: Sphaeromatide mit inneren Brutsäckchen.

dieses wichtige, bis dahin vernachlässigte Merkmal bei 63 Gattungen: Die meisten Sphaeromatiden haben eine reduzierte Zahl von Oostegiten und sekundäre Marsupien, entweder in Form von großen, unpaaren Taschen, die vorn und hinten am Thorax durch Hautduplikaturen gebildet werden, oder in Gestalt segmentaler, paarig angelegter innerer Brutsäckchen, die über je eine schmale Öffnung auf der Ventralseite der Pereomere münden. Harrison versuchte, eine weitere Eigenart mit der Ausprägung der Marsupien zu korrelieren, nämlich die Verbreiterung der Maxillipeden und die Reduktion der übrigen Mundwerkzeuge bei reifen Weibchen. Das Ergebnis stellt Harrison in 2 Tabellen dar. In der ersten Tabelle sind die Gattungen nach gleichen Merkmalskombinationen zusammengefaßt, in der zweiten nach Familien gegliedert. Keine der beiden Tabellen läßt Schlüsse über die Abfolge der Evolutionsschritte zu, da die sekundären, unpaaren Taschen weit verstreut bei einer großen Zahl von Gattungen auftreten und nicht mit anderen Merkmalen korreliert werden können. So gewinnt Harrison nur die Erkenntnis, daß die Taxonomen in Zukunft die Form des Marsupiums genauer beschreiben sollten, um die Identifizierung von Homologien zu erleichtern. Harrison konnte Details im Bau der unpaaren Taschen nicht berücksichtigen, so daß noch ungeklärt ist, ob alle diese Strukturen, die unterschiedlich groß sein können, z.T. wie bei *Cymodocella* nur am hinteren Thorax auftreten, homolog sind.

Während die Evolution der paarigen, inneren Brutsäckchen als einmaliges Ereignis gewertet werden muß, da diese Struktur komplex ist und bei den Isopoden sonst nicht auftritt, spricht die Streuung des Vorkommens und die graduelle morphologische Variation der unpaaren Taschen dafür, daß bereits bei der Stammart der Sphaeromatidae die Eier am ventral tief konkaven Thorax gelagert werden (vgl. Harrison 1984) und durch Vorwachsen von Hautfalten die Einengung dieser Höhlung mehrfach konvergent entstanden ist. Da die Hautfalten die Oostegite ersetzen, ist das Auftreten der ersteren mit der Reduktion der Oostegite korreliert. Ein ähnliches, sekundäres Marsupium ist auch von den Gnathiidae bekannt. Die Reduktion der Mundwerkzeuge ist eine Apomorphie, die zwar Gattungsgruppen charakterisieren kann (s.u.), bei der jedoch stets mit Analogien gerechnet werden muß.

Sichtet man die Artbeschreibungen der Sphaeromatidae und vergleicht die Morphologie der Tiere mit dem bisherigen System, wird sofort deutlich, daß zum einen bei den Sphaeromatidae die Taxonomen bisher zumeist handwerkliche Leistungen geringer Qualität vorzuweisen haben, da von sehr vielen Arten kaum mehr als eine Habitusskizze existiert, was jeden Versuch, supragenerische Taxa zu definieren, zu einem gewagtem Vorhaben macht, zum anderen offensichtlich natürliche (=monophyletische) Gattungsgruppen existieren, deren Mitglieder sich aus mehreren der bisherigen Unterfamilien rekrutieren. Um die Evolution der Sphaeromatidae verstehen zu können ist dringen eine **gründliche Revision der gesamten Familie** notwendig. Die folgenden Überlegungen können nur andeuten, welche Entwicklungstendenzen derzeit erkennbar sind und können nicht zu einem vollständigen Dendrogramm der Gattungen zusammengefaßt werden; die Analyse kann nur als oberflächlich bezeichnet werden. Sie wird trotzdem vorgestellt, da sie zeigt, wo monophyletische Gattungsgruppen erkannt wurden und wie irreführend die bisherige Merkmalsgewichtung war.

Es ist zunächst nicht verwunderlich, wenn festgestellt werden muß, daß die "Cassidininae" keine monophyletische Gruppe sind. Das Fehlen der transversalen Auffaltungen an den Pleopoden 4 und 5 ist eine Plesiomorphie. Weitere von Iverson (1982) angegebene Merkmale sind nur bei einigen abgeleiteten Gattungen vorhanden, so der verkleinerte Uropodenexopodit und die nicht abgehobene, flache pars molaris der Mandibel. Die Tecticipinae und Ancininae sind spezialisierte Formen, die aus den "Cassidininae" hervorgegangen sind. Es erscheint wenig sinnvoll, diese monophyletische Gruppen, die in Abb. 85 der Gattungsgruppe B und der Gattung *Tecticeps* entsprechen, neben vielen anderen, ähnlich umfangreichen Gattungsgruppen, als abgesonderte Unterfamilien hervorzuheben.

Die Pleopodenmerkmale können lediglich dazu dienen, die urtümlicheren Sphaeromatidae von einer der höher entwickelten Gattungsgruppen (Gruppe J) zu unterscheiden, bei denen die Pleopoden das erwähnte Merkmal "transversale Falten" aufweisen (Merkmal 22 in Abb. 85). Die warzenartigen Verdickungen am Exopoditen von Pleopod 5, die nach Hansen (1905) bei den Platybranchiatae fehlen sollen, sind bei fast allen Gattungen vorhanden und gehören offenbar zur Grundausrüstung der Sphaeromatidae.

Von den Merkmalen, die der Stammart der Sphaeromatidae zugeschrieben werden müssen, sind bei den urtümlicheren Arten noch der dorsoventral abgeflachte Körper, der wenig eingekrümmt werden kann (z.B. bei *Amphoroidella* Baker, 1908, *Tecticeps* Richardson, 1897, *Ancinus* Milne-Edwards, 1840), die kräftige Subchela am

ersten Pereopoden (nur in Gruppe A) und die sexualdimorphe kleine Subchela am zweiten Pereopoden der Männchen (z.B. bei *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885, *Gnorimosphaeroma* Menzies, 1954, *Ancinus* Milne-Edwards, 1840, *Monolistra* Gerstäcker, 1856) vorhanden. Die Subchela des ersten Pereopoden wird meist zurückgebildet (Gattungsgruppe C), der Carpus bleibt dabei jedoch kurz, in Seitenansicht dreieckig. Die Körperform entwickelt sich in zwei konträren Weisen: In Gattungsgruppe E entsteht eine fast perfekte, ganzrandige Scheibe, an deren Aufbau wie bei den Plakarhiidae auch die Uropoden und Antennen teilhaben. In Gattungsgruppe F dagegen werden im Verlauf der Anpassung an das Einrollen die Coxalplatten verkleinert und ventrad gerichtet, die Antennen inserieren weiter ventral (Abb. 83), die Tiere sind dorsal konvex. Da nicht genau bekannt ist, wie innerhalb der höheren Sphaeromatidae sich die morphologischen Anpassungen an das Einrollvermögen entwickeln, ist dieser Merkmalskomplex derzeit nicht für die Analyse nutzbar.

Die morphologische Variabilität der Sphaeromatidae verspricht, bei genauer Analyse eine detaillierte Rekonstruktion der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zu ermöglichen. Bei dem derzeitigen Wissensstand lassen sich bereits mehrere monophyletische Gruppen erkennen (Abb. 85).

Gattungsgruppe A unterscheidet sich von der Schwestergruppe (C) durch den plesiomorphen, kräftig subchelaten P 1 und weist eine charakteristische Mandibel auf (Merkmal 1 in Abb. 85), deren pars molaris sehr schmal, lacinia-ähnlich, oder ganz reduziert ist. Diese Tiere sind dorsoventral abgeflacht und besitzen breite Coxalplatten, die Uropoden sind lang und spitz. *Tecticeps* Richardson, 1897 weist noch lange Verwachsungsnähte von vier Pleomeren im Pleon auf. Die Tiere haben ein kleines Rostrum (M. 3), das vom vorderen Cephalothoraxrand aus zwischen die Antennen ragt. *Ancinus* Milne-Edwards, 1840 und *Bathycopea* Tattersall, 1905 weisen einen Uropoden auf, der in ähnlicher Form mehrfach entsteht (bei den Gruppen G und L): Der Endopoditabschnitt ist reduziert, der Exopodit sehr lang und spitz (M. 2). Zudem fehlt der Mandibel der Borstenlobus unter der lacinia mobilis (M. 4). Die Autapomorphien der Gattungen können Abb. 85 entnommen werden.

Allen übrigen Sphaeromatidae fehlt die kräftige Subchela des ersten Pereopoden, die offenbar reduziert wurde, während der Carpus seine kurze und dreieckige Form behielt (M. 8). Innerhalb dieser Gruppe haben mehrere Gattungen noch eine dorsoventral abgeflachte Form (Gruppe D), als Besonderheit weisen sie einen frontad verlängerten Clypeus auf (M. 9), der wie ein Rostrum zwischen die Antennen ragt, teils sehr verbreitert (*Dies* Barnard, 1951, *Cassidina* Milne-Edwards, 1840), teils sehr verlängert wird (*Chitonopsis* Whitelegge, 1902). Diese Struktur scheint die verbreiterten Antennulagrundglieder zu stützen, die möglicherweise zweimal entstanden sind (bei der Gruppe "Cassidina" und bei *Amphoroidella* Baker, 1908) und bei *Paracassidina* Baker, 1911 geweihartige Auswüchse haben. Der Körper dieser Arten wird oval oder rund diskusförmig (Gruppe E), der Uropod ist dem Körperumriß angepaßt, wobei der Exopodit vom Sympoditen eingefaßt wird (M. 10).

Von den Gattungen mit eingefaßten Uropodenexopoditen (M. 10) haben einige normale, schlanke Antennulagrundglieder (*Dies* Barnard, 1951, *Cassidimidea* Hansen, 1905), was als plesiomorpher Zustand gewertet werden kann. Bei fast allen Gattungen der Sphaeromatidae hat die Antennula charakteristische Grundglieder: Das erste Glied ist am längsten und breitesten, das folgende Glied ist das kürzeste, jedoch fast ebenso breit wie das erste Glied, das dritte Grundglied ist wiederum lang, jedoch sehr viel schmaler als die vorhergehenden Glieder. Verbreiterte Grundglieder sind ein apomorphes Merkmal. Einige Gattungen erreichen einen fast perfekt ganzrandigen Körperumriß durch die Einpassung der ersten beiden Antennulagrundglieder, die die Form von Coxalplatten haben (ähnlich wie bei den Plakarhiiden) und den nicht sehr weit vorragenden Clypeus dorsal verdecken (M. 12). Zu dieser Gruppe gehören *Amphoroidella* Baker, 1908, *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885, *Platysphaera* Holdich & Harrison, 1981 und *Paraleptosphaeroma* Buss & Iverson, 1981. Die verbleibenden Gattungen der polyphyletischen "Gruppe Cassidina" sind *Cassidina* Milne-Edwards, 1840, *Chitonopsis* Whitelegge, 1902, *Paracassidina* Baker, 1911, *Syncassidina* Baker, 1928.

Dem Habitus nach (Körper breit, flach, die ersten 2 Grundglieder der Antennula verbreitert) könnten die Gattungen *Stathmos* Barnard, 1943, *Amphoroidea* Milne-Edwards, 1840 und *Artopoles* Barnard, 1920 ebenfalls zur Gattungsgruppe D gehören, allerdings sollen sie innere Brutsäckchen besitzen, was sie als Mitglieder der Gruppe K ausweist. Eine Nachbeschreibung dieser Gattungen ist notwendig.

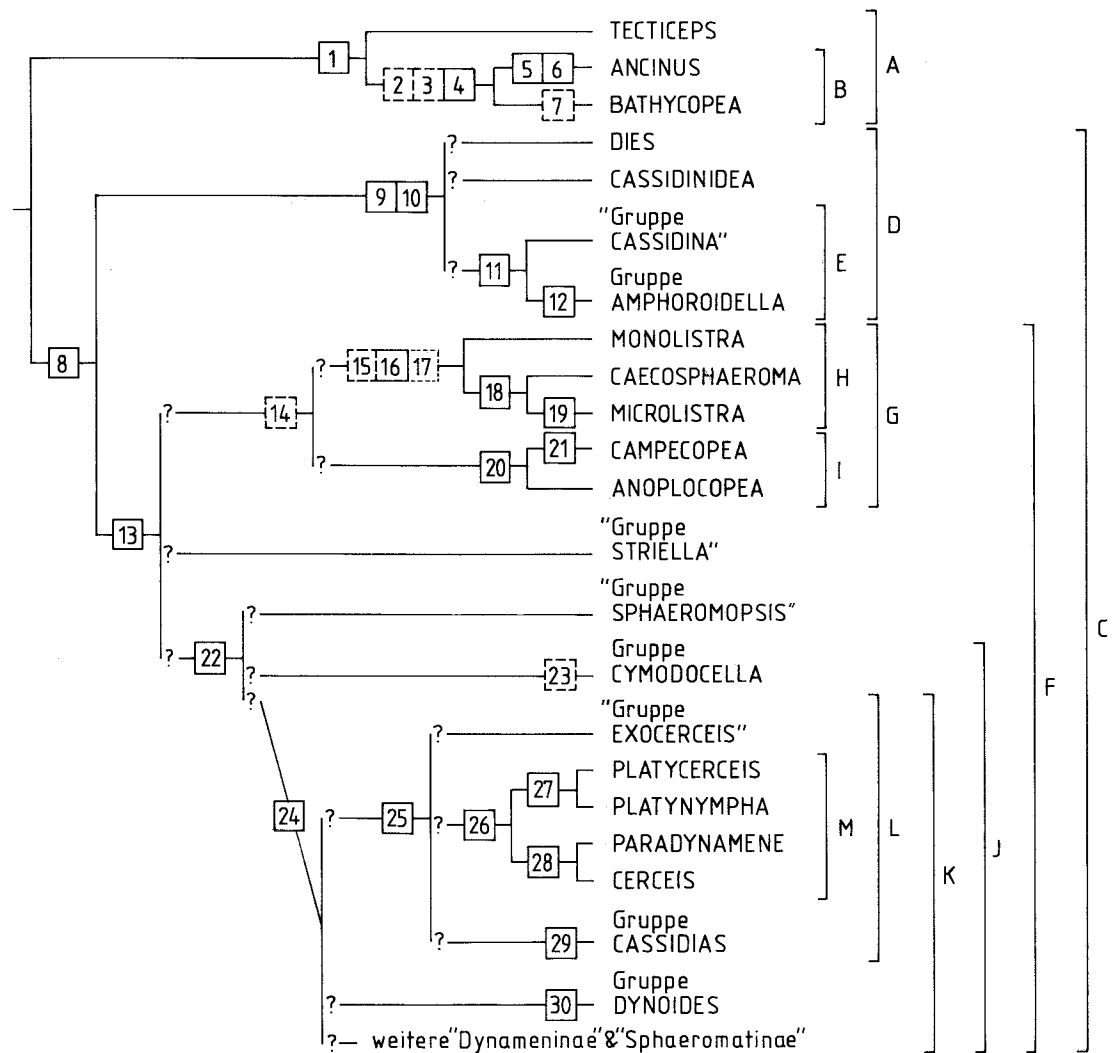


Abb. 85. Gattungen und Gattungsgruppen der *Sphaeromatidae*.

- 1: Pars molaris der Mandibel sehr schlank oder ganz reduziert [pars molaris breit, mit apikaler Mahlfläche]
- 2: (Uropodenendopodit schmal lanzettlich, Endopoditabschnitt reduziert) [Endopodit lang oval]
- 3: (Cephalothorax mit deutlichem, schmalen Rostrum zwischen den Antennen) [Rostrum fehlt, nur sehr kurze Spitze zwischen den Antennen vorhanden]
- 4: Mandibel ohne Borstenlobus [Borstenlobus vorhanden]
- 5: Pleopod 1 nur einästig, Endopodit von Pleopod 2 beim Männchen distad verlängert [Pleopod 1 zweiästig, Endopodit von Pleopod 2 nicht verlängert]
- 6: Pereomer 1 mit Cephalothorax verwachsen [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 7: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 8: Pereopod 1 nicht subchelat (Carpus dabei plesiomorph kurz, dreieckig) [Pereopod 1 subchelat]
- 9: Körper scheibenförmig verbreitert, Clypeus frontad verlängert und von dorsal sichtbar [Körper oval, dorsoventral abgeflacht, Clypeus nicht frontad verlängert]
- 10: Uropodenexopodit von Einbuchtung des Sympoditen eingefaßt [Exopodit nicht von Sympodit eingefaßt]
- 11: Die ersten beiden Glieder der Antennula verbreitert [Grundglieder nicht verbreitert]
- 12: Die ersten beiden Glieder der Antennula wie Coxalplatten geformt, breit und flach, in den runden Körperumriß eingefaßt und an Pereomer 1 angefügt, den Clypeus verdeckend [wie M. 11, nicht in Körperumriß eingefaßt]
- 13: Körper nicht mehr stark dorsoventral abgeflacht, dorsal konvex, ventrale Einkrümmung möglich [Körper oval, dorsoventral sehr abgeflacht]
- 14: (Analogie zu 2) [Endopodit lang oval]

- 15: (Physiologische Anpassungen an das Leben im Süßwasser) [marine Lebensweise]
 16: Borstenlobus der Mandibel zu schmalem, langem, lacinia-ähnlichem Anhang geformt, Borsten distal inserierend [Borstenlobus breit]
 17: Augen reduziert (Grundwasserarten mit sehr gutem Einrollvermögen) [Augen vorhanden, kein gutes Einrollvermögen]
 18: Uropoden winzig, eingliedrig [Uropoden nicht reduziert]
 19: Seitliche Stacheln an Pereomeren 1, 2, 4, 6 und Pleotelson [Stacheln fehlen]
 20: Hintere Pereomere breiter als vordere Pereomere, Pereomer 6 umgreift seitlich Pereomer 7 und Pleonansatz [Körperumriß oval, Pereomer 6 caudale Segmente nicht umgreifend]
 21: Männchen mit caudad gerichtetem Fortsatz am 6. Pereomer [Fortsatz fehlt]
 22: Pleopoden 4 und 5 verdickt, mit transversalen Auffaltungen an mindestens einem der Rami [Pleopoden 4 und 5 nicht verdickt, Querfalten fehlen]
 23: (Pleotelson mit distalem Schlitz, der sich frontad zu einem Ventilationsloch erweitert) [Schlitz und Ventilationsloch fehlend]
 24: Weibchen mit inneren Brutsäckchen (4 bis 5 Paar) [innere Brutsäcke fehlen]
 25: Mundwerkzeuge des Weibchens reduziert [Mundwerkzeuge nicht reduziert]
 26: Erstes Glied der Antennula distal mit verlängertem, dornartigem Fortsatz, der das zweite Glied stützt [Fortsatz fehlt]
 27: Beide Uropodenrami schlank und spitz [Rami länglich oval]
 28: Körper verschmälert [Körper nicht verschmälert]
 29: Uropodenexopodit beim Männchen deutlich schmaler und länger als beim Weibchen, Endopoditabschnitt reduziert [Uropoden nicht sexualdimorph]
 30: 7. Pereomer des Männchens mit caudad gerichtetem Fortsatz, Pleotelson mit distalem Ventilationschlitz [Fortsatz und Ventilationschlitz fehlend]

Die Schwestergruppe zu **D** ist **F**, die aus dorsal konvexen Tieren besteht, die zunächst einen cirolaniden-ähnlichen Habitus aufweisen (M. 13) und mehrfach das perfekte Einrollen entwickelt haben (z.B. bei *Monolistra* Gerstäcker, 1856 und bei den "Sphaeromatinae"). Die Mehrzahl der Sphaeromatidae gehört zu dieser Gruppe. Sehr spitze Uropoden mit reduziertem Endopoditabschnitt weisen beide Geschlechter der Gruppe **G** auf (M. 14; bei der Gruppe Cassidias hat nur das Männchen einen ähnlichen Uropoden). Hierher gehören einige Süßwassersphaeromatiden (Gruppe **H**), die in Höhlen und im Grundwasser leben. Deren Schwestergruppe **I** lebt marin und weist einen caudad verbreiterten Thorax auf, dessen sechstes Pereomer seitlich das siebte umfaßt (M. 20). Die Gruppen **H** und **I** entsprechen Hansens (1905) *Monolistrini* und *Campecopeini* und sind zweifellos jeweils monophyletisch.

Zwei platybranchiate Gattungen unbekannter Stellung (*Striella* Glynn, 1968, *Tholozodium* Eleftheriou, Holdich & Harrison 1980) wurden im provisorischen Dendrogramm als "Gruppe Striella" bezeichnet. Die verbleibenden, "höheren" Sphaeromatidae sind an den für die Atmung spezialisierten Pleopoden 4 und 5 (M. 22) zu erkennen. Hierzu gehören die von Iverson (1982) aufgezählten Gattungen der "Dynameninae" und "Sphaeromatinae". Aus dieser Gruppe sind einige Gattungen hervorzuheben, die sich durch Merkmale des Pleotelsons auszeichnen. Da diese Arten sich sehr gut einrollen können und, wie *Dynamene bidentata* (vgl. Abschnitt 11.2.2) wahrscheinlich versteckt in Spalten, Balanidengehäusen oder Polychätenröhren leben, ist der terminale Telsonschlitz, der z.T. zu einem geschlossenen Rohr geformt ist, eine Anpassung zur Ausleitung verbrauchten Atemwassers. Zur Abwehr haben viele Arten am Hinterkörper besondere Strukturen entwickelt, die aus dem Versteck einem potentiellen Angreifer entgegenragen, wie lange dorsale, caudad gerichtete Fortsätze des Pleons oder des siebten Pereomers. Ähnlich wirken spitze Uropoden (z.B. bei *Paracilicaea* Stebbing, 1910) oder Höcker auf dem Pleotelson (z.B. bei *Dynamenoides* Hurley & Jansen, 1977).

Der distale Telsonschlitz, der sich zu einem Ventilationsloch für die Atemkammer erweitert (M. 23), kennzeichnet die Gruppe Cymodocella. Eine Analogie findet sich bei der Gruppe Dynoides, deren Arten jedoch innere Brutsäckchen haben (Gattungsgruppe **K**). In der Gruppe Cymodocella ist das Pleotelson dorsal glatt oder mit kleinen Längskielen oder einzelnen Dornen geschmückt, lange dorsale Fortsätze fehlen. Der Uropodenendopodit ist breit, fast rechteckig, der Exopodit ist etwas kleiner. Eine gewichtige Synapomorphie ist noch nicht bekannt. Zu dieser Gruppe gehören die Gattungen *Cymodocella* Pfeffer, 1887, *Dynamenella* Hansen, 1905, *Dynamenoides* Hurley & Jansen, 1977, *Dynamenopsis* Baker, 1908, *Dynoidella* Pillai, 1965, *Ischyromene* Racovitza, 1908 und *Paradella* Harrison & Holdich, 1982.

Die Gattungsgruppe "Sphaeromopsis" besteht aus Mitgliedern der Gruppe J, die weder die inneren Brutsäckchen der Gruppe K noch den Telsonschlitz aufweisen, es ist also eine künstliche Sammelgruppe. Sie enthält die Gattungen *Caecocassidias* Kussakin, 1967, *Dynameniscus* Richardson, 1905, *Neonaesa* Harrison & Holdich, 1982, *Sphaeromopsis* Holdich & Jones, 1973 und *Thermosphaeroma* Cole & Bane, 1978.

Alle übrigen Sphaeromatidae, mit den meisten "Dynameninae" und "Sphaeromatinae", gehören in die Gattungsgruppe K, die durch die Evolution der inneren Brutsäckchen (Abb. 84) gekennzeichnet ist. In dieser Gruppe sind derzeit bereits einige Monophyla zu erkennen, die im Dendrogramm (Abb. 85) dargestellt sind:

Bei mehreren der höheren Sphaeromatidae ist das Auftreten der inneren Brutsäckchen mit der Reduktion der weiblichen Mundwerkzeuge und der Verbreiterung des Maxillipeden korreliert (M.25, Gruppe L). Innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe haben einige Gattungen eine eigentümliche Antennula, deren erstes Glied mit einem Fortsatz das zweite Glied stützt (M. 26, Gruppe M). Zu Gruppe M gehören *Platycerceis* Baker, 1926 und *Platynympha* Harrison, 1984, Gattungen mit langen, schmalen, spitzen Uropoden (M.27), sowie *Paradynamene* Richardson, 1905 und *Cerceis* Milne-Edwards, 1840, die einen eigentümlich schmalen Körper haben (M.28).

Die Gruppe Cassidias weist einen einmaligen Sexualdimorphismus auf (M.29): Der Uropodenexopodit ist beim Männchen deutlich schmaler und länger als beim Weibchen, der Endopoditabschnitt ist beim Männchen reduziert. Viele Arten haben eine kleine, distale Telsonkerbe, bei *Cilicaeopsis* trägt das Männchen einen unpaaren dorsalen Pleotelsonfortsatz. In diese Gruppe gehören *Cassidias* Richardson, 1906, *Cilicaea* Leach, 1818, *Cilicaeopsis* Hansen, 1905, *Discerceis* Richardson, 1905, *Geocerceis* Menzies & Glynn, 1968, *Paracerceis* Hansen, 1905, und *Paracilicaea* Stebbing, 1910. Die Gattungen *Pistorius* Harrison & Holdich, 1982 und *Dynamene* Leach, 1814 haben denselben Dimorphismus, sollen aber laut Harrison (1984) keine inneren Brutsäckchen haben.

In der künstlichen "Gruppe Exocerceis" sind jene Gattungen zusammengefaßt, die wohl reduzierte Mundwerkzeuge haben, jedoch weder zur Gruppe M noch zur Gruppe Cassidias gehören: *Ceratocephalus* Woodward, 1877, *Cymodoce* Leach, 1814, *Exocerceis* Baker, 1926, *Holotelson* Richardson, 1909, *Paracassidinopsis* Nobili, 1906.

Innerhalb der Gruppe K ist eine weitere, aus mehreren Gattungen bestehende monophyletische Gruppe zu erkennen: Hier haben die Männchen einen dem siebten Pereomer entspringenden caudad gerichteten Fortsatz und zugleich einen distalen Ventilationsschlitz im Pleotelson (M.30). Zu dieser Gruppe Dynoides gehören die Gattungen *Dynoides* Barnard, 1914, *Haswellia* Miers, 1884, *Isocladus* Miers, 1876, *Parisocladus* Barnard, 1914, *Zuzara* Leach, 1818. Die Gattung *Sphaeramene* Barnard, 1914 ist vielleicht mit dieser Gruppe verwandt, der Telsonschlitz ist vorhanden, der caudad gerichtete Fortsatz fehlt jedoch.

Wie bereits erwähnt, ist eine weitere Merkmalsanalyse ohne eine Revision der ganzen Familie nicht möglich. Daß das bisherige System untauglich ist, beweist z.B. die Zusammensetzung der zweifellos monophyletischen Gattungsgruppe Cassidias, deren Mitglieder bisher (vgl. Iverson 1982) auf die Unterfamilien Dynameninae, Sphaeromatinae und Casidininae verstreut waren. Solange das phylogenetische System der Sphaeromatidae nicht genau bekannt ist, sollte auf eine Benennung von Unterfamilien verzichtet werden.

11.5 Anmerkung zur Polyphylie der Gattung Serolis

Zu den Serolidae zählen derzeit nur die folgenden Gattungen: *Atlantoserolis* Cals, 1982, *Basserolis* Poore, 1985, *Ceratoserolis* Cals, 1977, *Glabroserolis* Menzies, 1962 und *Serolis* Leach, 1818. Von diesen Gattungen weisen die ersten vier jeweils Autapomorphien auf, wie z.B. die Reduktion der Augen, verbreiterte Uropodensympodite oder verdickte Antennenglieder. Die verbleibenden Arten finden sich in der Sammelgattung "Serolis". Sie enthält Artgruppen, die durch Ausbildung dorsaler Dornen (z.B. *S. johnstoni*, *S. gerlachei*, *S. spinosa*, *S. luethjei* u.a.), Verkürzung des Thorax (*S. tropica*, *S. carinata*, *S. laevis* u.a.), Verlagerung von Uropoden ans Pleotelsonende (*S. polaris*, *S. schythei*) auffallen. Weitere gute Merkmale, wie die Form der Uropoden, die Skulpturierung des Cephalothorax und des Pleotelsons, werden in Zukunft erlauben, die Evolution der Serolidae zu beschreiben, allerdings sind vorher mehrere Nachbeschreibungen von Arten notwendig. Die

Gattung “*Serolis*“ ist derzeit polyphyletisch und bedarf einer Aufteilung (oder der Synonymisierung mit allen übrigen Gattungen der Familie, was jedoch keine Kenntniserweiterung bedeutete).

11.6 Aspekte der Zoogeographie der Sphaeromatidea

Obwohl exakte Analysen der Evolution der Sphaeromatidea auf Gattungsniveau fehlen, ist es möglich, aus den neuen Erkenntnissen über die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse in Kombination mit Fundortdaten erste Hinweise auf die Verbreitungsgeschichte zu erhalten.

Gemäß dem Dendrogramm (Abb. 79) sind die Plakarthriidae ein altertümlicher Seitenast der Sphaeromatidea. *Plakarthrium* ist nur aus dem Bereich der antarktischen Halbinsel, von der Südspitze Südamerikas sowie von Neuseeland bekannt (Abb. 86). Die urtümlichen Keupyhliidae sind nur an Australiens Küste gefunden worden. Ebenfalls nur in der Südhemisphäre liegen die wenigen Fundorte der den Seroliden ähnlichen Bathynataliidae (Abb. 86). Die Serolidae dringen zwar an beiden Küsten Nordamerikas nach Norden vor (Abb. 87), die meisten Arten leben jedoch in der Antarktis, auf dem Litoral der subantarktischen Inseln sowie an den Ostküsten von Südamerika und Australien. An der südchilenischen Küste gibt es nur sehr wenige Fundorte, von der Westküste Australiens sind eigenartigerweise keine Fundorte bekannt. Ob vor Senegals Küsten tatsächlich “*Serolis fabricii* (Leach)” vorkommt (Grube 1875) erscheint fragwürdig, einen zweiten Fund aus dem Ostatlantik gibt es nicht.

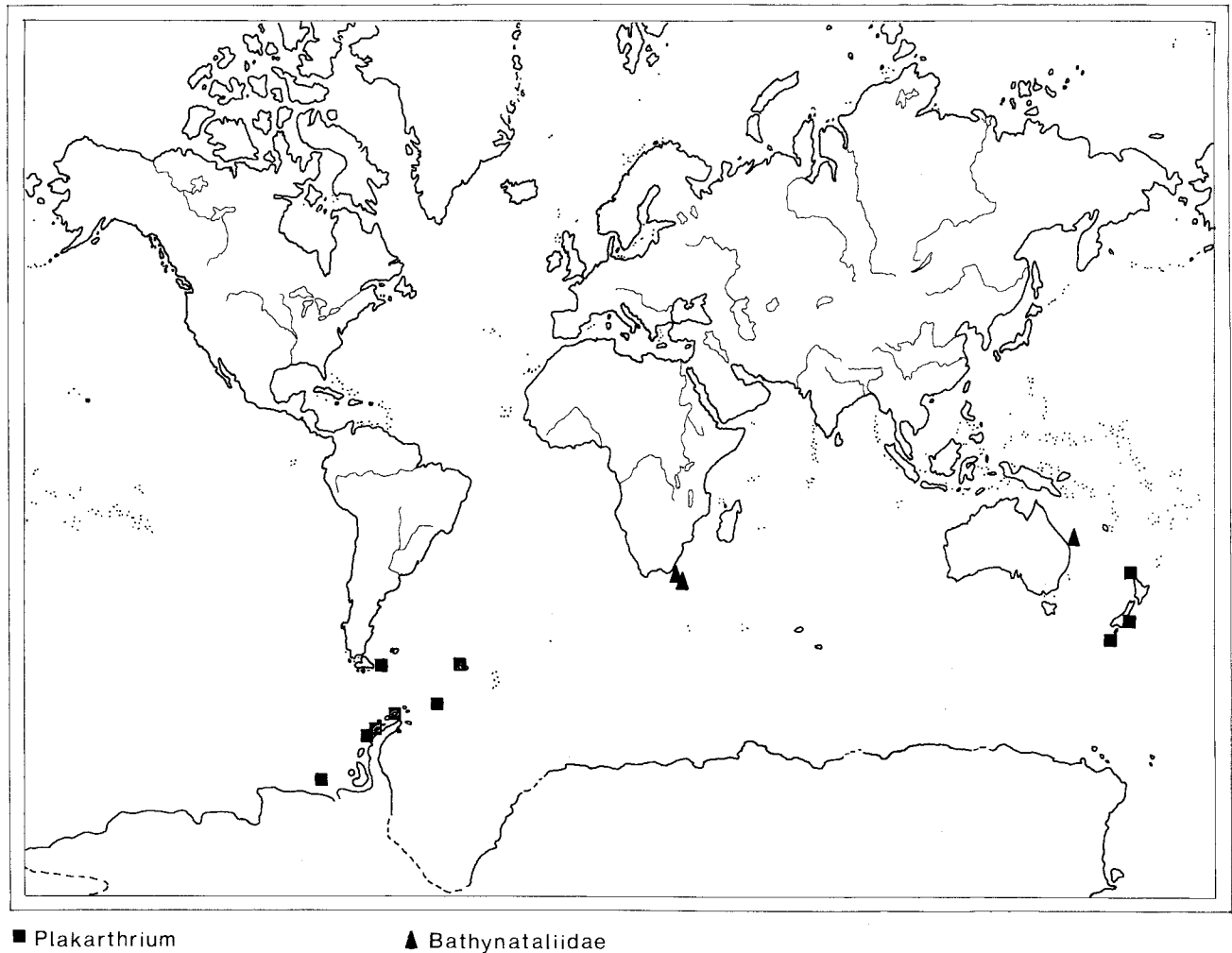
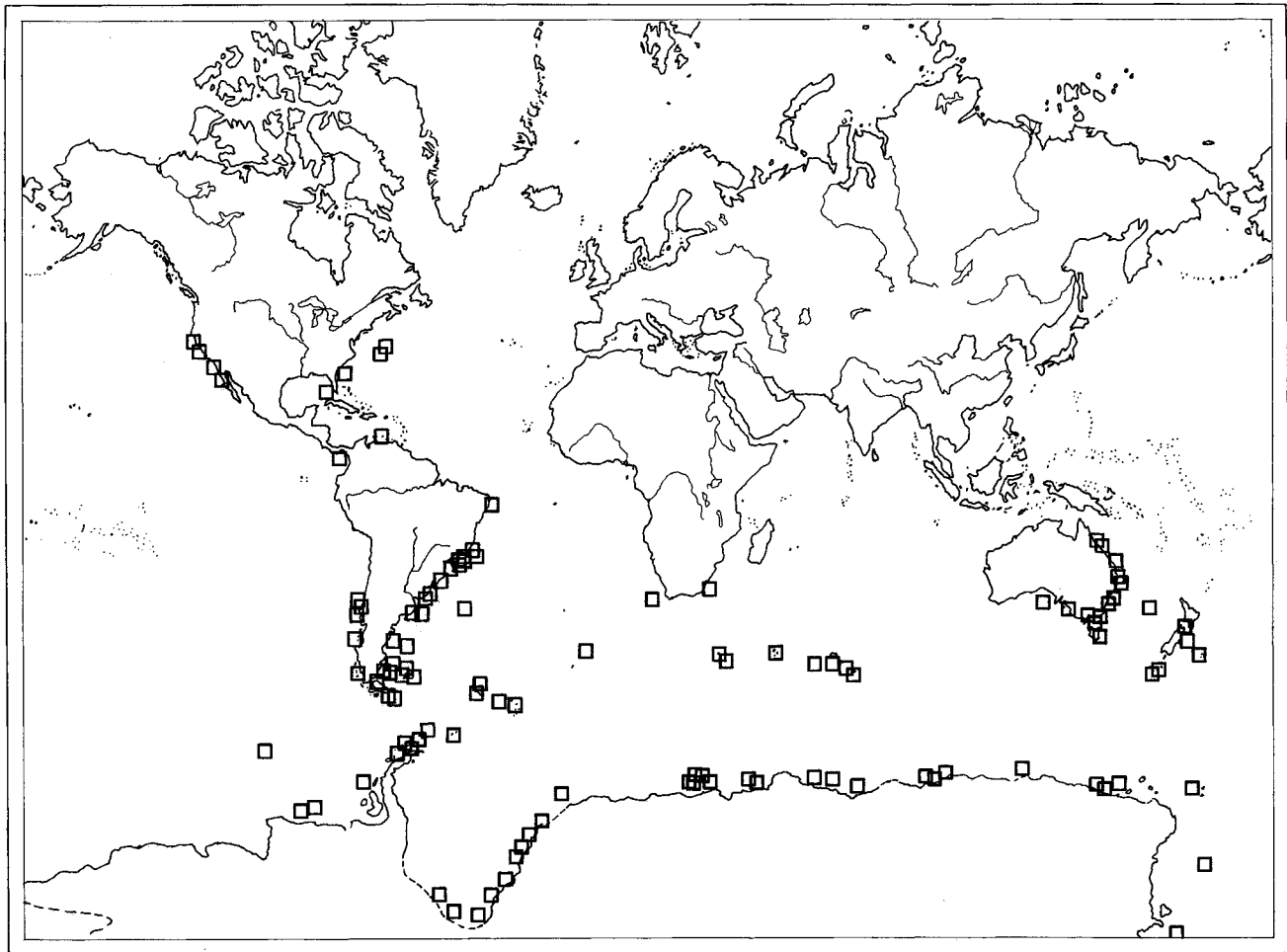


Abb. 86. Verbreitung urtümlicher Sphaeromatidea

Die meisten Arten der Serolidae leben in südborealen und circumantarktischen Meeren. Eine phylogenetische Analyse auf Artniveau kann in Zukunft die Frage klären, ob die urtümlicheren Arten aus der Subantarktis oder aus nördlicheren Zonen stammen. Es ist jetzt bereits erkennbar, daß nördlich des Äquators nur zwei Artgruppen vorgedrungen sind: Zum einem die Tiefseebewohner der Gattung *Atlantoserolis* Cals, 1982, die auf den Atlantik beschränkt sind und an dem herzförmigen Körperumriß und dem Fehlen der Augen erkannt werden können, zum anderen die amphiamerikanische, im flachen Wasser lebende Artgruppe aus der Verwandtschaft von *Serolis carinata* Lockington, 1872, deren Mitglieder an dem medial verkürzten Thorax zu erkennen sind (in der Mediallinie ist der Thorax kürzer als das Pleon, seitlich umgreifen die hinteren Pereomere die Pleomere). Aus dieser Gruppe lebt *S. carinata* Lockington, 1872 an der Küste Kaliforniens, *S. tropica* Glynn, 1976 an der panamesischen Pazifikküste, *S. mgrayi* Menzies & Frankenberg, 1966 in der Karibik (Venezuela und Golf von Mexico) und vor Georgia. Die Serolidae haben also, wenn man von den erwähnten beiden Ausnahmen absieht, ihre Radiation in der kalten borealen Zone der Südhemisphäre erfahren.



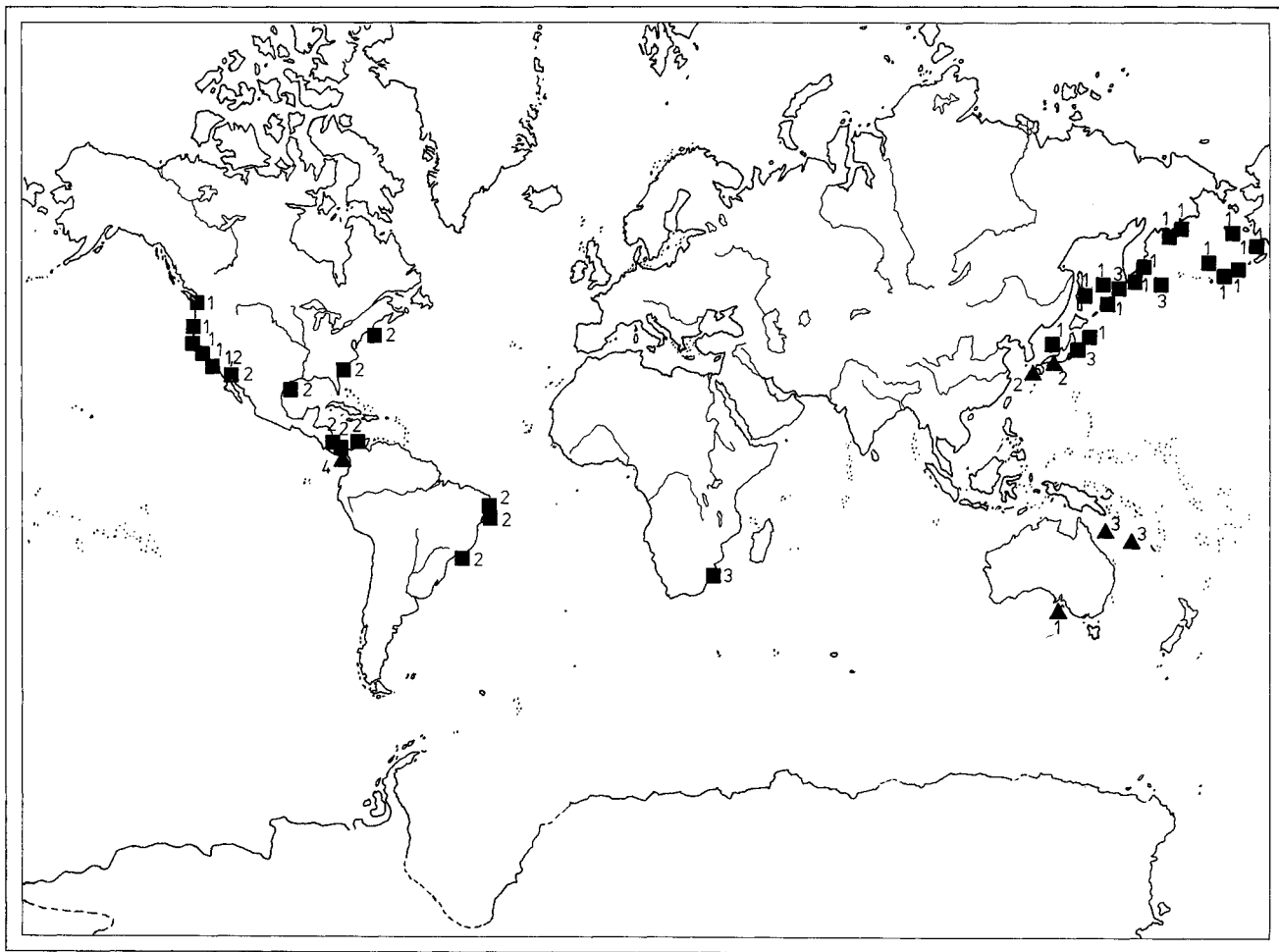
□ Serolidae

Abb. 87

Abb. 87, 88. Verbreitung einiger Sphaeromatidea: Die *Serolidae* (oben, Abb. 87) und urtümliche *Sphaeromatidae* (unten, Abb. 88).

Die Sphaeromatidae dagegen haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in den warmen Meeren. Sehr viele Arten der Südhemisphäre sind besonders aus dem australischen Raum bekannt (Hurley & Jansen 1977), weniger von Südafrika und Südamerika, obwohl aus diesen Regionen zahlreiche faunistische Erhebungen existieren. Nach Omer-Cooper und Rawson (1934) haben die Sphaeromatidae ihren Ursprung und ihre reichste Entfaltung in der Südhemisphäre. Sie sind jedoch die einzige Familie der Sphaeromatidea, die in tropischen und auch in nördlichen Meeren eine große Artenvielfalt aufweisen. Sogar von den urtümlicheren Gattungen sind viele im Norden zu finden (Abb. 88), *Tecticeps* z.B. ist charakteristisch für den Nordpazifik.

Die Sphaeromatidea haben offenbar in den kälteren Meeren der Südhemisphäre ihren Ursprung, wahrscheinlich lebten sie bereits an der Südküste von Gondwana. Von dort aus entwickelten sich Formen, die später die Antarktis besiedelten (Plakartriidae, Serolidae), vereinzelt Arten der Serolidae drangen über die Tiefsee und entlang der Ostküste Amerikas nach Norden vor, möglicherweise von der Karibik aus auch in den Ostpazifik. Lediglich die Sphaeromatidae eroberten die Tropen und die Nordhemisphäre.



URTÜMLICHE SPHAEROMATIDAE:

■ Gattungsgruppe A

▲ Gruppe Amphoroidella

Abb. 88

In Abb. 88 berücksichtigte Gattungen: Gattungsgruppe A: 1 – *Tecticeps*, 2 – *Ancinus*, 3 – *Bathycopea*. Gattungsgruppe Amphoroidella: 1 – *Amphoroidella*, 2 – *Leptosphaeroma*, 3 – *Platysphaera*, 4 – *Paraleptosphaeroma*.

12. Die Cymothoidea

Die Zusammensetzung dieser Unterordnung wird in den Abschnitten 12.3 und 12.8 erläutert.

12.1 Merkmale der Cymothoidea

Körper länglich-oval, dorsal konvex, mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Pleotelson schmaler als Pereomere, mit Uropoden einen Schwanzfächer bildend. Coxalplatten an allen Pereopoden vorhanden, am ersten Pereomer ohne Verwachsungsnah. Erste Antenne kürzer als zweite Antenne, mit 3 Grundgliedern, Geißel vielgliedrig. Zweite Antenne mit 5 Grundgliedern, Geißel lang und vielgliedrig. Mandibel mit dreigliedrigem Palpus, pars molaris ohne Mahlfläche, abgeflacht; pars incisiva, lacinia mobilis und Borstenreihe ursprünglich vorhanden; lacinia meist fehlend und Borstenreihe meist zu einer Reihe kurzer Dornen oder Zähnen umgeformt. Pars incisiva breit, mit 3 scharfen Zähnen, dorsaler Zahn am meisten medial vorragend. Medialer Endit der ersten Maxille kürzer als lateraler Endit, ursprünglich mit 4 kurz gefiederten Borsten; lateraler Endit mit relativ langen, spitzen, dornenförmigen Zähnen. Zweite Maxille ursprünglich mit 3 apikal beborsteten Enditen. Palpus des Maxillipeden fünfgliedrig, länger als Basipodit, Glieder 2 und 3 am breitesten, Endit flach, schmaler als Palpus, ursprünglich das zweite Palpusglied überragend; Basipodit kürzer als bei anderen Isopoden; Epipodit relativ klein, ursprünglich etwa so groß wie Basipodit. Pereopoden 1 – 3 etwas kürzer als Pereopoden 4 – 7, ursprünglich nur erstes Pereopodenpaar subchelat, Merus und Carpus der Pereopoden 1 – 3 kurz. Pleopoden alle gleichartig, mit marginalen Schwimmborsten. Endopodit des zweiten Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. Pleotelson keine Atemkammer formend, Pleopoden relativ ungeschützt unter den Pleomeren angeordnet. Uropoden fächerförmig, lateral am Pleotelson inserierend. Uropodensympodit mit medial unter das Telson ragendem Fortsatz. Männliche Genitalpapillen am caudalen Rand des siebten Pereomers.

Die Synapomorphien dieser Unterordnung werden im Abschnitt 12.3 vorgestellt.

12.2 Lebensweisen der Cymothoidea

12.2.1 Die Lebensweise der "Cirolanidae"

Die meisten "Cirolanidae" sind vom Litoral gemäßigter und warmer Meere bekannt. Sie leben am Meeresboden unter Steinen, zwischen Korallen oder grabend im Sand. Für viele Arten ist das Habitat nicht bekannt, oft werden die Tiere in beköderten Reusen gefangen. Obwohl alle Arten carnivor sind, was morphologisch am Bau der Mundwerkzeuge erkennbar ist, haben sie doch sehr verschiedene Lebensweisen, die von den in den besiedelten Lebensräumen herrschenden Bedingungen geprägt sind.

Grabende Arten gibt es in den Gattungen *Bathynomus*, *Eurydice*, *Exciorolana*, *Natatolana*, *Pseudaega*, *Pontogeloides*. Besondere Anpassungen grabender Arten betreffen endogene Aktivitätsrhythmen und morphologische Strukturen, die Sandkörner von den Pleopoden fernhalten (s. Abb. 89). Klapov (1970) beschrieb die Ovoviviparie von *Exciorolana chiltoni* Richardson, 1905 als Anpassung an das Leben in Sandstränden. Die Eier entwickeln sich in den Uteri (erweiterte Ovidukte) bis zum Mancastadium. Analoge Anpassungen gibt es bei *Eurydice*, wo ventrale Taschen im vorderen Thorax eine Verlagerung der Eier vom Marsupium ins Körperinnere ermöglichen (Salvat 1966). Auf diese Weise wird verhindert, daß reibende Sandkörner im Marsupium die Brut beschädigen. Die Arten der Gattung *Eurydice* haben eine benthoplanktonische Lebensweise in küstennahem, flachem Wasser. *Eurydice inermis* Hansen, 1890 erscheint nachts in der Wassersäule, wo die Tiere Nahrung suchen (Macquart-Moulin 1969). Nach eigenen Beobachtungen jagen

mediterrane *Eurydice*-Arten nachts im Plankton Zoea-Larven. *Eurydice* – Arten, die in Zonen mit großem Tidenhub leben, graben sich tagsüber und bei Niedrigwasser ein. Es sind gewandte Schwimmer, die sich während der planktischen Phase von Zooplankton und vielleicht auch von pflanzlichem Detritus (Salvat 1966) ernähren, aber auch größeres Aas (Taschenkrebse) nicht verschmähen. In Gezeitentümpeln frisst *Eurydice affinis* Hansen, 1905 auch Insekten (Dipteren, Coleopteren, Hemipteren), die auf das Wasser gefallen sind (Holdich 1981). Die planktische Phase wird durch die Flut bei gleichzeitiger Dunkelheit und unter Mitwirkung endogener Zeitgeber ausgelöst (Salvat 1966, Macquart Moulin 1976), allerdings reagieren die Tiere nachts auch

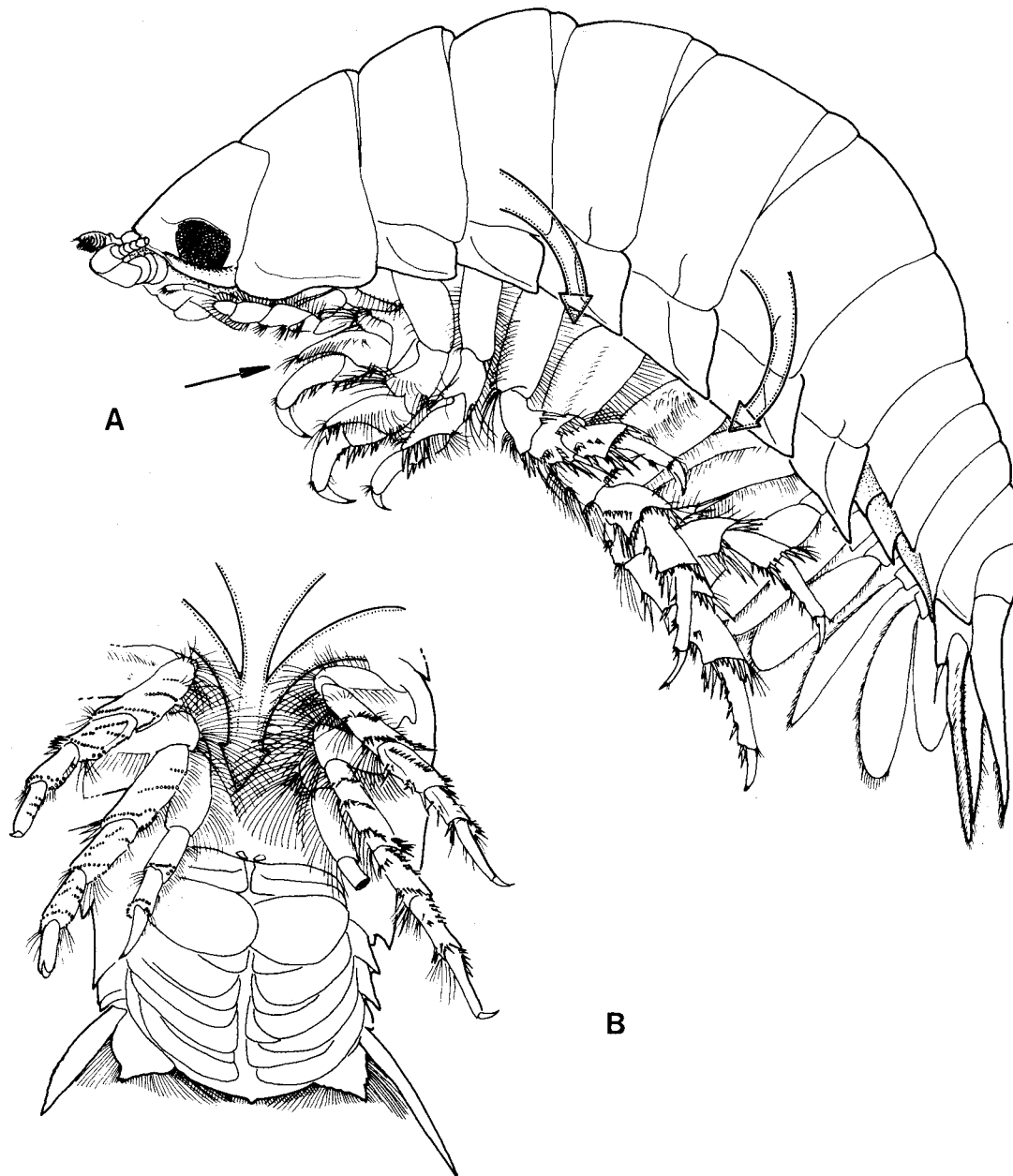


Abb. 89. Anpassungen an das Graben in Sand bei *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925). A: Seitenansicht. B: Ventralansicht des Hinterkörpers. Helle Pfeile: Richtung des angesogenen Atemwasserstromes, der durch Borstenkämme zwischen den Basipoditen (A) und vor den Pleopoden durch mediale Borstenfächer der Pereopoden 5-7 (B) von Sand befreit wird. Kleiner Pfeil: Vergrößerter Merus am ersten Pereopoden. (Verändert nach Wägele & Bruce, im Druck)

positiv phototaktisch auf Licht. Ähnliches berichtet Fincham (1973) von *Pseudaega punctata* Thomson, 1884. Auch eulitorale *Excirrolana*-Arten sind in ihrem Verhalten an die Gezeiten angepaßt, es sind endogene Rhythmen nachgewiesen worden (Enright 1972), auch diese Tiere schwimmen bei Hochwasser auf der Suche nach Nahrung (Shimoizumi 1983).

Während die meisten der grabenden Cirolaniden in Sandböden gefunden werden, kann *Bathynomus* in weichem Schlickgrund Wohnbauten herstellen. Nach Aquarienbeobachtungen gräbt die relativ kleine Art *B. doederleini* (Länge: 7-12 cm) in Schlick kurze horizontale Röhren mit 2 Öffnungen, in die die Tiere knapp hineinpassen (Sekiguchi 1985).

Das Eulitoral sandiger Küsten kann jedoch auch von Arten bewohnt werden, denen das Vermögen fehlt, graben zu können. So lebt *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) in Kalifornien an Sandstränden unter Steinen, die für die Besiedlungsdichte eine Minimumfaktor sein können (Johnson 1976 a,b).

In tropischen Korallenriffen leben vor allem Arten der Gattungen *Cirolana*, *Hansenolana*, *Metacirolana* und *Neocirolana* (Bruce 1986). Sandflächen zwischen den Riffen werden von *Eurydice* und *Natatolana* besiedelt.

Arten der Gattung *Anopsilana* sind von Mangroven bekannt geworden. Diese Tiere leben in Grabgängen von Holzschädlingen wie *Sphaeroma* oder *Teredo* (Bruce 1986). *Annina lacustris* ist unter der Baumrinde in Gängen entdeckt worden, die von Käferlarven (Oedemerinae) stammen (Jones & Icely 1981). Diese Art hat am Cephalothorax Hörner, die möglicherweise zum Erweitern des Ganges eingesetzt werden (Jones & Icely 1981). Ebenfalls in Holz von Mangroven lebt *Ceratolana papuae* (Bowman 1977). *Annina* ("Excirrolana") *kumari* (Bowman, 1971a) dagegen, eine Art, deren Männchen ebenfalls Hörner tragen, wurde in Mangrovegebieten in 15 cm tiefen Schlickröhren entdeckt (Bowman 1971a).

Nur selten sind Cirolaniden zwischen Algen anzutreffen. Eine Ausnahme ist *Cirolana imposita* Barnard, 1955, eine Art, die an den kühleren Küsten Südafrikas zwischen den Rhizoiden von Laminarien lebt und deren Hauptnahrung Polychäten sind (Shafier & Field 1980).

Cirolaniden treten gelegentlich in Brackwasser und im Süßwasser auf, reich entfaltet haben sie sich im Grundwasser (s. 12.4). Die Grundwasserarten sind in ihrer Lebensweise wenig erforscht. Da in ihrem Lebensraum großes Aas nicht vorkommt, sind sie auf kleinere Nahrungsobjekte angewiesen. Von *Sphaeromides raymondi* Dollfus, 1897 wurde bekannt, daß die Art nicht nur lebende Oligochäten, Amphipoden und andere Isopoden, sondern auch Detritus frißt (Delhez 1966).

Selten werden Cirolaniden in der Tiefsee gefunden. Eine bekannte Ausnahme sind die riesigen Arten der Gattung *Bathynomus*.

Von den Ernährungsweisen scheint die häufigste das Fressen von Aas und erkrankten Fischen zu sein (Gruner 1965, Stepien & Brusca 1985, Bruce 1986). Nur selten sind Arten bei der Jagd kleinerer Beute beobachtet worden, so in der Gattung *Eurydice* (s.o.). Die Aasfresser wurden meist in mit Fischfleisch geköderten Reusen entdeckt, *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) nagte auch an menschlichen Wasserleichen (Nagano et al. 1963). Bird (1981) berichtet von geangelten Haien, in die sich zahlreiche *Natatolana borealis* (Lilljeborg, 1851) hineingefressen hatten; Exemplare sind sogar im lebenden Hai vom Brustflossenansatz aus bis in die Herzkammern oder von den Kiemen aus ins Pericard vorgedrungen. Vermutet wird, daß die Isopoden durch Angelköder angelockt wurden und die am Haken hängenden Haie angriffen. In ähnlicher Weise wurde *Bathynomus doederleini* Ortmann, 1894 an in Netzen gefangenen Haien beobachtet (Sekiguchi et al. 1981). Es gibt auch vereinzelte Berichte von Schäden an Speisekrebse. So greift *Cirolana harfordi* (Lockington, 1877) in Reusen gefangene Langusten (*Panulirus japonicus*) an (Sekiguchi 1982).

Daß opportunistische Tiefseearten ein breiteres Nahrungsspektrum haben als die Verwandten des Litorals zeigte Shih (1972) an Mageninhalten von *Bathynomus*: Er fand Harpacticiden, Radiolarien, Spiculae von Schwämmen, Fischschuppen, Fischknochen und Reste von Decapoden.

Spezialisten sind wahrscheinlich alle Arten der Gattung *Anuropus*. *Anuropus branchiatus* Beddard, 1886 wurde im Südpazifik von einem U-Boot aus auf einer Tiefseemeduse (*Deepstaria enigmatica* Russel, 1967) gesehen, wo die Assel als Parasit oder Kommensale lebt (Barham & Pickwell 1969). *Anuropus* hat das gleiche spezifische Gewicht wie Seewasser und schwebt wie die Meduse fast schwerelos. Weitere Details sind nicht bekannt.

Zu der opportunistischen Lebensweise der "Cirolanidae" gehört auch ein langes Hungervermögen. Bei der kalifornischen Art *Cirolana harfordi* reicht eine Mahlzeit bei den adulten Tieren für 4 Wochen aus (Johnson 1976a, b). Eigene Beobachtungen an der patagonischen Art *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925) ergaben, daß bei ca. 0 °C eine Hungerperiode von über 12 Monaten überlebt wird. Hierbei spielt das Vermögen, den Darm kurzfristig mit großen Nahrungsmengen zu füllen und einen umfangreichen Fettkörper auszubilden, eine wichtige Rolle. Nach Steeves (1969) besteht das Trockengewicht von *Bathynomus giganteus* Milne Edwards, 1879 zur Hälfte aus Lipiden.

Freßfeinde der Cirolaniden sind kaum bekannt. Zweifellos kommen größere Fische als Feinde in Betracht; so wurde *Natatolana borealis* (Lilljeborga, 1851) in Dorschmägen gefunden (Halvorsen 1966).

12.2.2 Die Lebensweise der Corallanidae

Jones (1982) schließt aus dem Bau der Mundwerkzeuge von *Lanocira*, daß die Arten omni- oder herbivor sein müßten. Dies ist nicht sehr wahrscheinlich, da die Corallanidae morphologisch zwischen den räuberischen "Cirolanidae" und den ektoparasitischen "Aegidae" vermitteln (s. 12.3). Über die Biologie der Corallanidae ist leider fast nichts bekannt. Ob es spezialisierte Fischparasiten gibt, ist nicht bekannt. Corallaniden sind jedoch auch auf Fischen gesehen worden (Williams & Williams 1985), wo sie möglicherweise Nahrung suchten. *Argathona macronema* (Bleeker, 1857) ist auf dem Auge einer Seeschildkröte gefunden worden (Monod 1975), andere, limnische Arten leben auf Süßwassergarnelen (Palaemonidae, Atyidae: Riek 1953, 1966). Wahrscheinlich ist, daß die meisten Arten Räuber oder temporäre Ektoparasiten sind, sich in der Ruhephase am Boden aufhalten. Corallanidae fand man ähnlich wie manche *Excirrolana*-Arten mit Holz assoziiert, so in Bohrgängen von *Sphaeroma*-Arten (Jones et al. 1983). *Tachaea spongillicola* Stebbing, 1907 lebt in Süßwasserschwämmen (Stebbing 1907).

12.2.3 Die Lebensweise der "Aegidae"

Die "Aegidae" sind temporäre Ektoparasiten von Fischen, die sich für einige Zeit zur Nahrungsaufnahme an ihren Wirten festheften, meistens jedoch reglos am Meeresboden in Verstecken ruhen. Es gibt nur wenig Beobachtungen zur Biologie dieser Tiere, vieles wird vermutet. Moreira (1977) nimmt an, daß *Rocinela signata* Schioedte & Meinert, 1879 ein fakultativer Fischparasit ist, große Wirtsspezifität kann ausgeschlossen werden, da die Tiere auch Badende angreifen. Nach Gruner (1965) saugt *Aega psora* (Linné, 1761) Blut an Fischen, die Aufenthaltsdauer am Wirt ist nicht bekannt. Bei reifen Weibchen verdecken Oostegite die Mundwerkzeuge, so daß eine Nahrungsaufnahme nicht möglich ist (Hansen 1905b). Sars (1897) berichtet, daß *Aega psora* mit sehr verschiedenen Wirten (u.a. Dorsch, Heilbutt, Haie) erbeutet werden konnte. Bei eigenen Versuchen mit *Aega antarctica* Hodgson, 1910 war festzustellen, daß verschiedene Fischarten (Plattfische aus der Nordsee, antarktische Nototheniidae) als Wirte angenommen werden. Brusca (1983) bestätigte, daß keine Wirtsspezifität bekannt ist. Dieser Autor bezeichnet die "Aegidae" als "carnivorous scavengers and micropredators", was nicht korrekt ist (s.o.).

Eigene Versuche mit *Aega antarctica* ergaben, daß die Art bei 0 °C nur wenige Tage an den Fischen Blut saugt, um dann ca. 12 Monate lang fast bewegungslos in einem Versteck zu verdauen. Das Blut wird mit der Peristaltik des mit kräftigen Muskeln versehenen Ösophagus (Abb. 90 A) und der Pumpaktivität des Magens eingesogen und vor allem im vorderen Enddarm, dem Speicherdarm, koaguliert, entwässert und aufbewahrt. Die Funktion der auf Querschnitten (Abb. 90) sehr auffälligen Speicheldrüsen ist noch nicht bekannt. Derartige Drüsen sind auch von den Gnathiidae und Cymothoidae bekannt, bei den letzteren werden in den Drüsen gerinnungshemmende Substanzen gebildet (Romestand & Trilles 1976). Über die gut entwickelten Nephridien (Abb. 90 C) wird wahrscheinlich während und kurz nach der Nahrungsaufnahme das überschüssige Wasser ausgeschieden, das beim Eindicken des Blutes frei wird. Öffnet man den Darmtrakt älterer Tiere, kann man

stets eine feste Proteinkugel entnehmen, die aus dem Blut entstanden ist. Diese dient zusammen mit den körpereigenen Lipiden als wichtigster Reservestoff.

Symbiotische Bakterien, wie sie bei den ebenfalls monophagen Gnathiidae entdeckt wurden (Juilfs & Wägele 1987), wurden bisher noch nicht nachgewiesen, die Tiere sind jedoch bisher nur oberflächlich untersucht worden.

Stört man ein ruhendes Tier, dann wird aus dem Mund eine den Mitteldarmdrüsen entstammende dunkle Flüssigkeit abgegeben. Dieses Abwehrverhalten beobachteten auch Nair & Nair (1982) bei der Süßwasserart *Alitropus typus* Milne Edwards, 1840, die angeblich im Schutz der dunklen Flüssigkeitswolke zu fliehen versuchte. Wahrscheinlich ist das Sekret reich an Verdauungsenzymen und damit aggressiv und abstoßend. Dieses Verhalten ist auch bei Valviferen (*Glyptonotus*), Anthuriden (*Cyathura*, *Paranthura*) und *Cirolana*-Arten zu beobachten.

Der Lebenszyklus ist leider von keinem Aegiden bekannt. Da die "Aegidae" nahe mit den Cymothoidae verwandt sind (s. 12.3), ist die Frage nach der Entstehung des protandrischen Hermaphroditismus, welcher die Cymothoidae charakterisiert, von Interesse. Der Gedanke liegt nahe, daß möglicherweise bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren der "Aegidae" und Cymothoidae oder bei den Gattungen der "Aegidae", die den Cymothoidae besonders nahe stehen (s. Dendrogramm Abb. 93), bereits eine Geschlechtsumwandlung vorkommt. Es gibt tatsächlich einen Hinweis auf Hermaphroditismus in Form der Größenverteilung der Geschlechter bei *Aega antarctica* Hodgson, 1910 (eigene, unveröffentlichte Daten). Es fällt auf, daß adult wirkende Tiere dieser Art entweder bruttragende Weibchen oder Individuen mit meist gut erkennbaren Oostegitenanlagen sind, wogegen Männchen nicht zu entdecken sind. Eine genauere Überprüfung ergab, daß Männchen nur 13.5 bis 18.0 mm lang sind, die Körperlänge bruttragender Weibchen dagegen 17.0 bis 28.5 mm beträgt. Eine anatomische Überprüfung der Gonadenentwicklung ist geplant.

12.2.4 Die Lebensweise der Cymothoidae

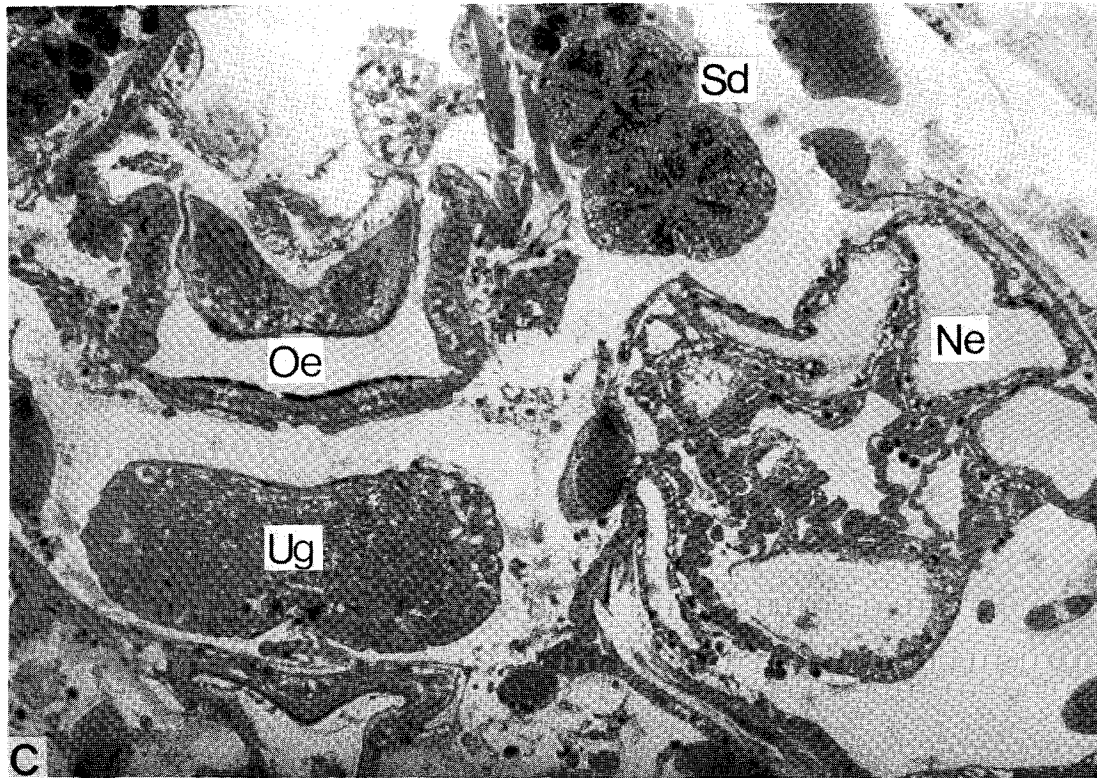
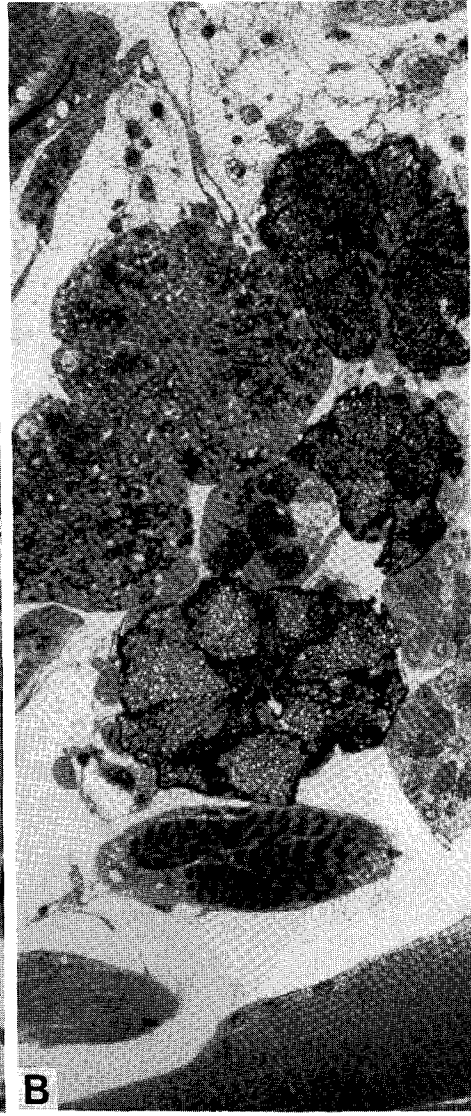
Alle Cymothoidae sind protandrische Hermaphroditen, deren Stadien ektoparasitisch an Fischen leben. Obwohl einige Arten dazu übergegangen sind, die Kiemen oder die Mundhöhle zu befallen, einige sich sogar von außen in die Bauchhöhle eingraben (z.B. *Ichtyoxenus* Herklots, 1870, *Artystone* Schioedte, 1866 auf cypriniformen Fischen: Szidat 1955), sind in dieser Familie keine echten Entoparasiten entstanden.

Bemerkenswert ist in Hinblick auf die Diskussion der Herkunft der Bopyridae (s. 12.7, 12.8), daß Cymothoiden ausnahmsweise auch an Garnelen parasitieren können, wie die Süßwasserart *Telotha henselii* (von Martens, 1869), die auf den Palaemoniden *Macrobrachium brasiliense* und *Palaemonetes argentinus* leben (Castro 1985).

Anpassungen an den Parasitismus sind die stechend-saugenden Mundwerkzeuge und die mit hakenförmigen Klauen versehenen Pereopoden, die bei *Anilocra physodes* (Linné, 1758) und *Meinertia oestroides* Risso, 1826 nachgewiesenen koagulationshemmenden Substanzen aus den latero-oesophagealen Drüsen (Romestand & Trilles, 1976), vielleicht auch die Darmaussackungen hinter dem Sphinkter, die bei den Cymothoidae genauso vorhanden sind (Romestand & Trilles 1976) wie bei den "Aegidae" (eigene Beobachtungen) und deren Funktion nicht bekannt ist (s. auch Rektalvesikel der Gnathiidae: Juilfs & Wägele 1987). Schließlich ist auch der besondere Lebenszyklus (s.u.) eine parasitenspezifische Anpassung, die das Auffinden eines Geschlechtspartners erleichtert.

Die Tiere ernähren sich ausschließlich von Blut, Lymphe und Gewebeteilen des Wirtes. Sie saugen mit Unterbrechungen, der Wirt kann durch mehrfaches Anstechen erhebliche Schäden bis hin zu Verformungen

Abb. 90. Anpassungen an den Parasitismus bei *Aega antarctica* ("Aegidae"). Semidünnschnitte durch den Cephalothorax. A: Kräftige Dilatoren am Oesophagus (Oe); Sd: Speicheldrüse; Ug: Unterschlundganglion. B: Querschnitt durch die umfangreichen Speicheldrüsen (Drüsenabschnitte in unterschiedlichen Stadien der Sekretproduktion). C: Querschnitt im Bereich caudad der 2. Maxille mit Anschnitt eines der beiden vergrößerten Nephridien (Ne).



des Schädels erleiden (Trilles 1969). Ausgewachsene Weibchen können z.T. keine Nahrung mehr aufnehmen, da die Mundwerkzeuge wie bei manchen "Aegidae" von Oostegiten verdeckt werden (Brusca 1978 a,b).

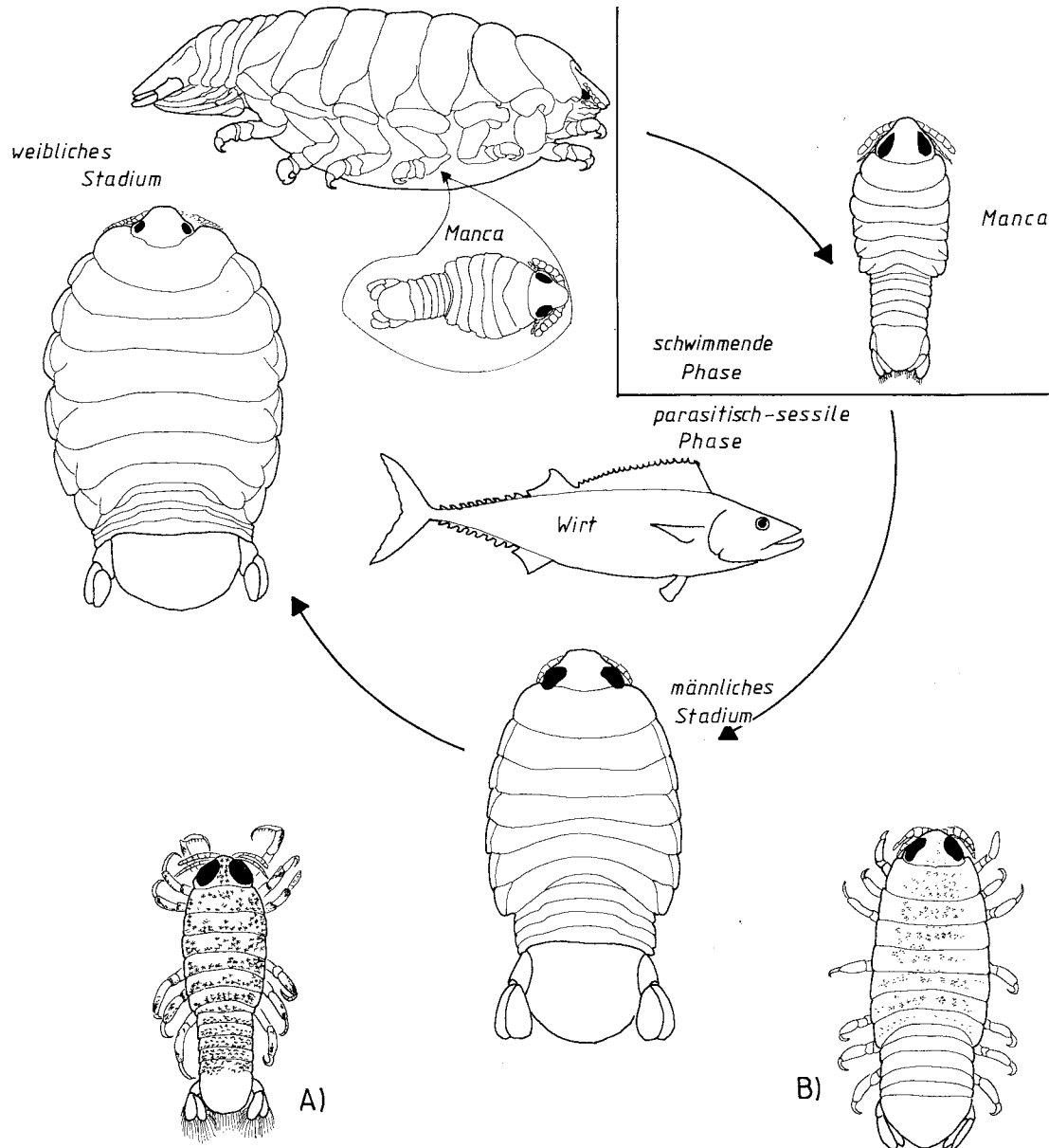


Abb. 91. Lebenszyklus der Cymothoidae am Beispiel von *Lironeca* (n. Angaben von Brusca 1978b, Abb. n. Lincoln 1972 und Brusca 1978b). Weibliches Stadium in Dorsal- und Lateralansicht gezeichnet. A, B: Stadien von *Meimertia italica* (Schioedte & Meinert, 1883)(n. Montalenti 1948). A: Schwimmendes Mancastadium. B: Junges Männchen mit reduzierter Pigmentierung und fehlenden Schwanzfächerborsten.

Der protandrische Hermaphroditismus der Cymothoidae wurde erstmalig von Bullar (1876) beschrieben, darauf von Mayer (1879) bestätigt. In den Grundzügen ist der Lebenszyklus (Abb. 91), soweit bekannt, stets sehr ähnlich: Das erste Mancastadium verbleibt im mütterlichen Marsupium, das zweite Stadium verläßt den Brutsack und schwimmt auf den Wirt. Das dritte Stadium ist bereits eine Postmanca mit Anlage des siebten Beinpaars, welches bei der folgenden Häutung vollständig ausgebildet ist. Tiere in diesem Stadium werden "aegathoid" genannt (Brusca 1978 a). In der Folge werden Chromatophoren, Schwimmborsten an Pleopoden

und Schwanzfächer reduziert, die Augen verkleinert, oft wird der Körper breit und plump oder asymmetrisch. Bis zu diesem Zustand sind die männlichen Organe der zwitterigen Gonadenanlage herangereift, am siebten Pereomer erscheinen ventral die beiden Genitalpapillen. Zunächst entsteht aus einer pubertären Vorstufe ein kleines, reifes Männchen, das noch erheblich an Größe zunehmen kann. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden die Genitalpapillen wieder reduziert, die androgenen Drüsen werden inaktiv und die Hoden funktionslos, dafür reifen die Ovarien heran (Legrand 1950, 1951, Bonnenfant 1961, Szidat 1965, Brusca 1978 a,b). In diesem Stadium implantierte aktive androgene Drüsen können u.U. die Ovarienentwicklung hemmen (Legrand & Juchault 1961b).

Legrand (1950) beobachtete bei *Anilocra physodes* (Linné, 1758), daß die Anwesenheit eines Weibchens die männliche Phase verlängert. Bowman (1960) nahm für *Lironeca puhi* Bowman, 1960 an, daß das erste Jugendstadium, welches sich an einem Fisch festheftet, gleich zum Weibchen wird, da der Autor auch ausnahmsweise sehr kleine Weibchen fand, die stets solitär in der Kiemenhöhle des Wirtes, der pazifischen Muräne *Gymnothorax eurostus*, lebten. Ähnliches vermutet Brusca (1978 b) für *Lironeca vulgaris* Stimpson, 1857. Es gibt in dem Verlauf der Lebenszyklen offenbar Variationen: Bei *Nerocila californica* Schioedte & Meinert, 1881 verwandeln sich wahrscheinlich alle Juvenilstadien zunächst in Männchen, auch wenn sie alleine auf einem Wirt parasitieren. Die Umwandlung in ein Weibchen kann von einem nachfolgenden Ankömmling, der bald zum jungen Männchen wird, induziert werden (Brusca 1978 a), was zur Folge hat, daß die Geschlechtsumwandlung von Individuum zu Individuum in verschiedenem Alter erfolgt.

Zugleich mit der Geschlechtsumwandlung kann auch ein Ortswechsel auf dem Wirt erfolgen (Menzies et al. 1955, Stephenson 1976). So leben die Männchen von *Lironeca vulgaris* Stimpson, 1857 auf den Kiemen des Wirtsfisches, während der älteste der Parasiten, der sich in ein Weibchen verwandelt, in die Mundhöhle übersiedelt und sich unter der Zunge festsetzt, wo es dann von einem nachfolgenden Männchen besamt werden kann (Brusca 1978 b). Die in der Mundhöhle aus der Bruttasche schlüpfenden Mancastadien werden mit dem Atemwasser des Fisches an den Kiemen vorbei ins Meer gespült, die Weibchen sterben wahrscheinlich nach der Freilassung der Brut (Brusca 1978 b). Es wurde auch beobachtet, daß bei Tötung des Wirtes die bruttragenden Parasiten blitzschnell einen Teil ihrer Nachkommenschaft aus dem Marsupium entlassen können (Williams & Williams 1985).

Einige Cymothoidae leben in tropischem und subtropischem Süßwasser (Arten der Gattungen *Asotana* Schioedte & Meinert, 1881, *Artystone* Schioedte, 1866, *Braga* Schioedte & Meinert, 1883, *Cymothoa* Fabricius, 1793, *Ichtyoxenus* Herklots, 1870, *Lironeca* Leach, 1818, *Nebula* Taberner, 1877, *Nerocila* Leach, 1818, *Paracymothoa* Castro, 1955, *Philostomella* Szidat & Schubarth, 1960, *Riggia* Szidat, 1948, *Telotha* Schioedte & Meinert, 1884). Besonders reich ist die Süßwasserfauna in Südamerika, wo ca. 20 Arten vorkommen (Taberner 1976). Sie parasitieren vorwiegend auf cypriniformen und auch auf perciformen Fischen. Nach Szidat (1955, 1966) sind die Süßwassercymothoiden Südamerikas Tethys-Relikte. Einige Arten sind im Vergleich mit den marinen Cymothoidae spezialisiert: Im Verlauf ihres Lebenszyklus treten Zwergmännchen auf, da das zweite oder dritte Häutungsstadium, das dem unreifen aegathoiden Stadium anderer Arten entspricht, zum reifen Männchen wird, so z.B. bei *Riggia paranensis* Szidat, 1948 (Szidat 1966). Diese Männchen haben noch eine starke Pigmentierung, große Augen, viele Borsten am Schwanzfächer.

Zwergmännchen gibt es auch bei marinen Arten, sie entstehen dort schon als Mancastadien. Szidat (1966) unterscheidet 4 Gruppen von Arten, die sich in morphologischen Details und in Variationen des Lebenszyklus unterscheiden, jedoch nicht taxonomischen Gruppen entsprechen:

- 1) Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus, reife Männchen treten erst nach dem aegathoiden Stadium auf (bei marinen Arten).
- 2) Zyklus wie im Fall 1), Männchen jedoch ohne appendix masculina (marine Arten).
- 3) Das zweite Mancastadium wird zum geschlechtsreifen Zwergmännchen (Neotenie, bei marinen Arten).
- 4) Das aegathoide Stadium (Pereopod 7 bereits ausgebildet) wird zum geschlechtsreifen Zwergmännchen (Neotenie, bei limnischen Arten).

Eine Übersicht über das Auftreten von Zwergmännchen innerhalb der Familie gibt es nicht.

Für manche Arten ist nachgewiesen, daß sie nicht wirtsspezifisch sind (Brusca 1981). So ist *Nerocila californica* Schioedte & Meinert, 1881 von 21 Fischarten bekannt, obwohl besonders der Anchovy (*Cetengrau-*

lis mysticetos) mit einer Befallsrate von bis zu 90 % bevorzugt wird (Brusca 1978 a). Nach Trilles (1964) sind einige Cymothoidae zwar nicht auf bestimmte Fischarten spezialisiert, wohl aber bevorzugt auf bestimmten Gattungen oder Familien anzutreffen. So lebt *Emetha audouinii* (Milne Edwards, 1840) vor allem auf Centranchthiden, *Mothocya epimerica* Costa, 1851 auf Atheriniden.

Bei einigen Arten scheint auch ein Wirtswechsel möglich zu sein. Legrand (1952) beobachtete das Ablösen von jungen Männchen von *Anilocra physodes* (Linné, 1758), welche zweifellos schwimmend einen neuen Fisch suchen können.

Die Anheftungsstellen, wie die Epidermis der Flanken, die Flossenansätze, Kiemen und die Mundhöhle des Wirts werden von den Parasiten nach artspezifischen Bedürfnissen aufgesucht. Es fällt auf, daß Parasiten, die in der Mundhöhle Blut saugen, eine besonders dünne Kutikula und breite Pleopoden aufweisen (Trilles 1969), was auf die genetische Fixierung der Wahl der Mikrohabitate hinweist. Die Mundparasiten unterscheiden sich auch von den Flanken- und Kiemenparasiten durch das Auftreten eines zusätzlichen postlarvalen Stadiums, einem Übergangsstadium zwischen männlicher und weiblicher Phase (Trilles 1969).

Befreit werden die Fische von ihren Parasiten durch den Tod derselben oder mit Hilfe von Putzerfischen oder Putzergarnelen, die zumindest die Juvenilstadien entfernen können (Williams & Williams 1978).

12.2.5 Die Lebensweise der Gnathiidae

Die Gnathiidae sind Ektoparasiten von Fischen, die sich während der Larvalzeit als "Praniza"-Stadien in der Art der "Aegidae" an Fische heften, um Blut oder Lymphe zu saugen und anschließend lange Ruhepausen einzulegen. Adulte Tiere entstehen nach einer Metamorphose aus Pranizen, sie haben umgeformte Mundwerkzeuge und nehmen keine Nahrung mehr auf (Hesse 1864, Wagner 1866, Dohrn 1870, Monod 1926). Während beim Weibchen die Mundwerkzeuge weitgehend reduziert sind, haben beim Männchen die Mandibeln einen Funktionswechsel erfahren und ragen als große, schaufelgeweihartige Zangen frontal über den Cephalothorax hinaus (Abb. 92).

Die Biologie der meisten Arten ist nicht bekannt. Interessant ist, daß *Paragnathia formica* und *Gnathia calva* in Haremsverbänden leben, wobei ein Männchen mehrere unreife Tiere und reife Weibchen (bei *G. calva* bis zu 40) bewacht (Monod 1926, Wägele, 1988). Als Behausung dienen *Paragnathia formica* in Nordfrankreich Grabgänge im Wattenboden, die antarktische Art *Gnathia calva* lebt in kleinen hexactinelliden Schwämmen. Die Entstehung dieser Verbände und die Geschlechterverhältnisse bei unreifen Tieren sind noch nicht erforscht. Bei *P. formica* und bei *G. calva* konnte nachgewiesen werden, daß es 3 Praniza-Stadien gibt, die jeweils durch 1 Häutung auseinander hervorgehen (Stoll 1962, Wägele 1987b, Wägele, 1988). Das dritte Stadium verwandelt sich in die sexualdimorphen Adulti. Im Lebenszyklus dieser Arten (Abb. 92) wird nur dreimal Nahrung aufgenommen, nämlich jeweils zu Beginn eines jeden Pranizastadiums, daß sich nach dem Blutsaugen durch Dehnung der Intersegmentalhäute streckt und in eine Ruhephase eintritt, auf die dann eine Häutung folgt. Von ihrem Nahrungsvorrat können Männchen von *G. calva* bei 0 °C mindestens 2 Jahre lang leben.

Die Gnathiiden sind nicht nur morphologisch und biologisch spezialisiert, sie weichen auch in ihrer Anatomie von anderen Isopoden ab. Es sind insgesamt nur 2 sackartige Mitteldarmdrüsen vorhanden, der caudale Rektumabschnitt ist sehr dünn und unscheinbar, das Pereon wird bei gesättigten Tieren von dem extrem gedehnten Speicherdarm (Bereich zwischen Magenausgang und Sphinkter) ausgefüllt. Der vordere Rektumabschnitt hinter dem Sphinkter ist zu einem Vesikel erweitert, welches ein spezialisiertes Epithel mit extrem dünner Intima und subkutikulären, verzweigten Mikrovilli hat und Bakterien beherbergt, die vermutlich wichtige Symbionten sind (Juilfs & Wägele 1987).

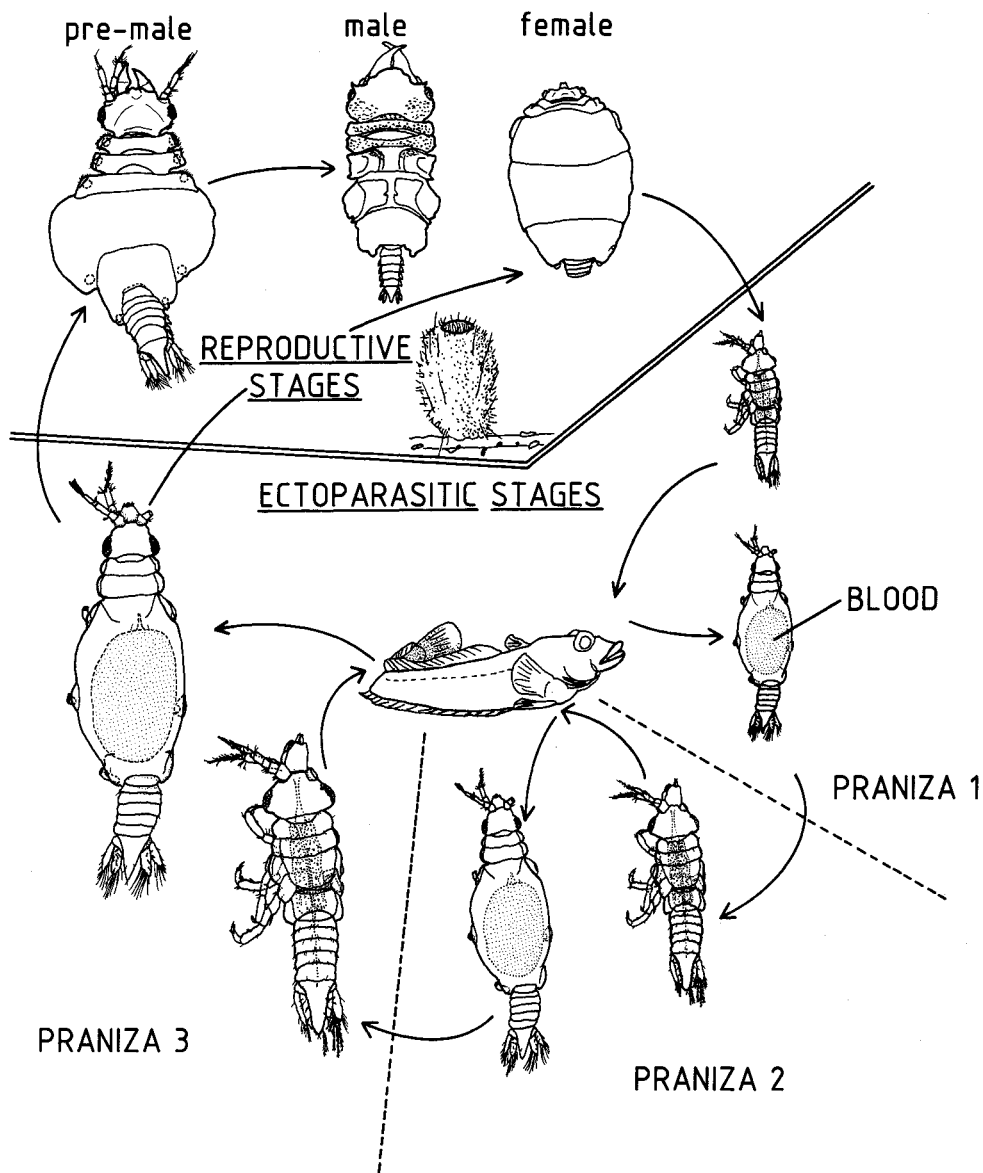


Abb. 92. Lebenszyklus von *Gnathia calva* Vanhöffen (aus Wägele, 1988)

12.3 Die Verwandtschaft der Familien der Cymothoidea und die Herkunft der Gnathiidae

Die neben den Sphaeromatidea zweite große Familiengruppe, deren Mitglieder bisher zu den "Flabellifera" Sars, 1882 gezählt wurden, ist die Unterordnung **Cymothoidea** Leach, 1814. Dieser Name wurde zunächst von einigen Autoren als Synonym für das Taxon "Flabellifera" verwendet (Hansen 1890, 1895, Richardson 1905), geriet jedoch bald in Vergessenheit. Der Name ist das ältere Synonym und er ist verfügbar, er bezieht sich auf die Familie Cymothoidae Leach, 1814 und die Gattung *Cymothoa* Fabricius, 1793.

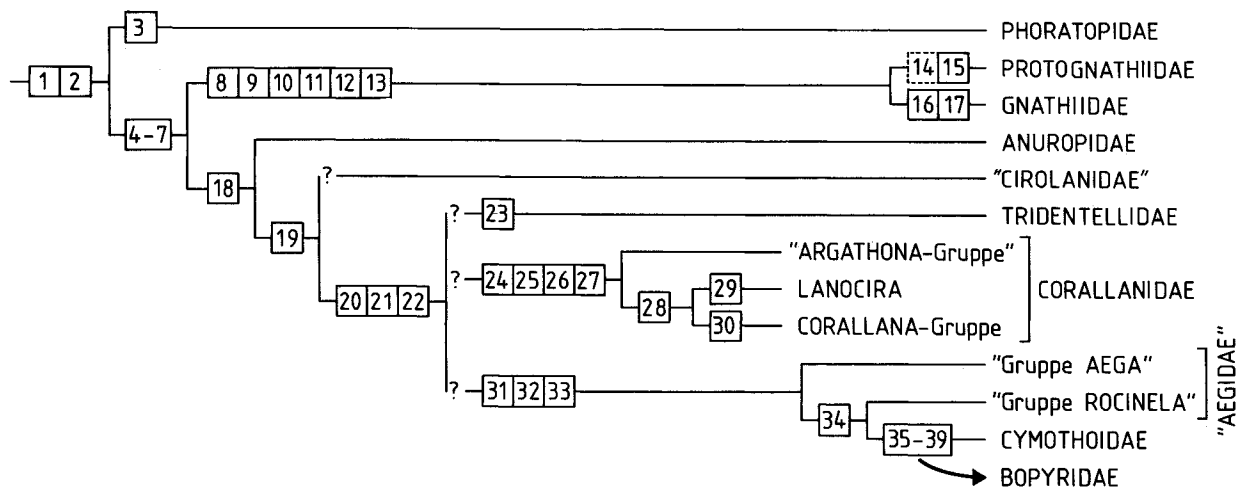


Abb. 93. Die Familien der Cymothoidea.

- 1: Uropodensympodit mit medial unter das Pleotelson verlängerter Spitze [Sympodit ohne mediodistale Verlängerung]
- 2: Pars incisiva mit breiter Schneidekante und 3 großen Zähnen, pars molaris ohne Mahlfläche, flach, dreieckig [pars incisiva schmäler, mit kleineren Zähnen, pars molaris zylindrisch, mit Mahlfläche]
- 3: Glieder der Pereopoden 5, 6 sehr verbreitert, insbesondere bei Pereopod 5, Dactylus sehr kurz, Klaue reduziert [Pereopoden 5 und 6 gleich schlank wie Pereopoden 2-4, Klaue nicht reduziert, Dactylus nicht verkürzt]
- 4: Lacinia mobilis reduziert [lacinia nicht reduziert]
- 5: Pars molaris zu flacher, messerförmiger Schneide umgebildet, deren frontale Kante gesägt ist; Borstenlobus zu lamina dentata umgebildet [pars molaris wie bei M. 2]
- 6: Endit des Maxillipeden verkleinert, viel schmäler als Palpus, wenig länger als erstes Palpusglied [Endit etwa so breit wie das 3. oder 4. Palpusglied]
- 7: Medialer Endit der 1. Maxille klein, kaum vorragend [medialer Endit nicht verkleinert]
- 8: Pleotelson und Uropoden lang, schmal [Schwanzfächer nicht verschmälert]
- 9: Pereopod 7 fehlend, Pereomer 7 so klein wie ein Pleomer [Pereopod 7 vorhanden, Pereomer 7 nicht verkürzt]
- 10: Pereomere 4-6 größer als Pereomere 1-3, ventral sehr dehnbar [Pereomere 4-6 nicht vergrößert, nicht dehnbar]
- 11: Pars incisiva zu Stechwerkzeug umgebildet [pars incisiva wie bei M. 2]
- 12: 2. Maxille verkleinert, ohne distale Enditen [Enditen vorhanden]
- 13: Borsten des Maxillipeden gefiedert [Maxilliped mit einfachen Borsten]
- 14: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 15: Pereopoden mit Schwimmborsten [Borsten der Pereopoden nicht gefiedert]
- 16: Larven mit spitzen, stehenden, frontad gerichteten Mundwerkzeugen, 2. Maxille fehlend [Mundwerkzeuge junger Tiere wie bei Adulti, keinen frontad gerichteten Stechkegel bildend]
- 17: Adulti mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus, Mundwerkzeuge atrophiert, nicht zur Nahrungsaufnahme geeignet [Mundwerkzeuge adulter Tiere (wahrscheinlich) nicht atrophiert]
- 18: Pereopoden mit Querreihen zusammengesetzter Dornen an Ischium, Merus, Carpus und Propodus [Pereopoden mit einzelnen zusammengesetzten Dornen an ventraler Podomerkante]
- 19: Medialer Endit der 2. Maxille mit basal breiten, kräftigen Dornen [medialer Endit mit schlanken Borsten]
- 20: Mandibelendit zwischen Palpus und pars molaris verlängert, Borstenlobus klein, Borsten reduziert [Endit nicht verlängert, Borstenlobus nicht verkleinert, mit kurzen, kräftigen Borsten]
- 21: 1. Maxille stilettförmig, distal mit kurzen, dornartigen Zähnen, subapikal einige kleine, kurze Haken; medialer Endit verkürzt [1. Maxille breit, mit vielen mediad gerichteten Zähnen, medialer Endit nicht verkürzt]
- 22: 2. Maxille distal nur mit kurzen Haken, schmal, mit nur 2 Enditen [2. Maxille nicht vereinfacht, mit 3 Enditen]
- 23: Maxilliped mit verlängertem, bis zum 4. Palpusglied reichendem Enditen [Endit kurz, wie in M. 6]
- 24: 1. Antenne mit nur 2 Grundgliedern (Analogie zu einigen Cirolanidae, s. Abb. 97) [3 Grundglieder vorhanden]
- 25: Subapikale Haken des medialen Enditen der 1. Maxille reduziert, äußerster der apikalen Zähne sehr kräftig [subapikale Haken (Zähne) vorhanden, lateraler Zahn nicht vergrößert]
- 26: Endit des Maxillipeden reduziert [Endit vorhanden, vgl. M. 20]
- 27: 2. Maxille sehr kurz, distale Haken winzig [2. Maxille nicht verkleinert]
- 28: 1. Maxille distal mit nur 1 Zahn, der hakenförmig mediad gebogen ist [1. Maxille wie bei M. 25]
- 29: 2. Maxille durch Gelenk quer geteilt, auf dem distalen Teil nur 2 Borsten [2. Maxille wie bei M. 27, mit 2 Enditen]
- 30: Basipodit des Maxillipeden schmal und verlängert, fast so lang wie Palpus [Basipodit nicht verlängert]

- 31: Dactylus und Klauen der Pereopoden 1-3 zu gekrümmtem Haken geformt, der mindestens fast so lang wie der Propodus ist [Dactylus und Klauen mäßig gebogen, nicht hakenförmig]
- 32: Maxilliped am Palpus mit kurzen, gekrümmten Dornen
[Dornen fehlen]
- 33: Pars molaris kurz und stumpf, pars incisiva schmal
[pars molaris wie bei M. 5]
- 34: Palpus des Maxillipeden mit nur 2 Gliedern, Palpus schmaler und kürzer als Basipodit, gekrümmte Dornen nur auf dem letzten Glied vorhanden [Palpus mit 4-5 Gliedern, gekrümmte Dornen auf den letzten 3 Gliedern]
- 35: Lebenszyklus mit schwimmenden Larvenstadien und mit parasitischen, nicht schwimmenden Adulti (Adulti ohne Schwimmborsten an Pleopoden) [Adulti in Morphologie und Lebensweise wie Jugendstadien]
- 36: Männchen kleiner als Weibchen, protandrischer Hermaphroditismus [kein protandrischer Hermaphroditismus]
- 37: Pereopoden 4-7 wie Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern [nur Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern]
- 38: Adulti mit modifizierten Antennen: Geißel- und Grundglieder von gleicher Gestalt, mit sehr wenigen, kurzen Borsten [Antennen nicht modifiziert]
- 39: Sympodite der Uropoden mindestens so lang wie breit, Medialkante nicht distad verlängert (medialer Fortsatz reduziert) [Sympodite kürzer, wie bei M. 1]

Das Dendrogramm (Abb. 93) veranschaulicht, welche Familien zu dieser Unterordnung gehören und in welcher Beziehung sie zueinander stehen. Während die urtümlichen Sphaeromatidea scheibenförmige, auf Weichböden liegende Tiere von omnivorer Lebensweise sind, haben die Cymothoidea einen plesiomorphen Körperumriß, ruhen nicht auf, sondern in den Weichböden und können graben, sind ursprünglich schon ganz an eine räuberische Nahrungsbeschaffung adaptiert. Eine Mahlfläche der pars molaris an der Mandibel sucht man vergeblich. Die Tiere haben fünf gleichartige Pleopodenpaare, die zusammen mit dem steuernden Schwanzfächer wirkungsvoll der Lokomotion dienen. Die Pereopoden 2 bis 7 sind ursprünglich alle ähnlich geformt, nicht subchelat, der Propodus ist zylindrisch. Das erste Beinpaar ist zunächst mit einem breiten Propodus kräftig subchelat (nur bei den Phoratopidae und den hypogäischen "Cirolanidae"), der Carpus ist kurz. Coxalplatten sind gut ausgeprägt, lediglich am ersten Pereomer dorsal mit dem Tergiten verwachsen. Die Basipoditen inserieren auf der ventromedialen Fläche der Coxalplatten. Als Autapomorphien der Unterordnung gelten die charakteristische Uropodenform mit der medial unter das Pleotelson ragenden Spitze des Sympoditen (M. 1) und die breite, als Schneidewerkzeug dienende pars incisiva der Mandibel (M. 2), dem funktionell bedeutsamsten Teil des Mandibelenditen. Die pars molaris ist dorsoventral abgeflacht, bei den Phoratopidae klein, bei den "Cirolanidae" mit einer gesägten Schneide versehen. Daß der Uropodensympodit z.B. bei *Eurydice* oder bei den parasitischen Cymothoidea keinen mediodistalen Fortsatz hat, muß im Licht der vorliegenden Hypothese als sekundäre Erscheinung gewertet werden.

Die **Phoratopidae** Hale, 1925 (einzige Gattung: *Phoratopus* Hale, 1925) sind sehr seltene, für Südaustralien endemische Isopoden. Die Tiere haben in Dorsalansicht den Habitus eines Cirolaniden, besitzen jedoch noch eine lacinia mobilis unter der pars incisiva, der proximad eine Borstenreihe folgt (Abb. 94). Dieses ist der für die Cymothoidea urtümlichste Mandibeltypus, allen übrigen Familien fehlt die lacinia mobilis (M. 4 in Abb. 93). Die pars molaris ist bereits flach und spitz, bildet jedoch nicht wie bei den "Cirolanidae" eine gesägte Schneide. Es ist noch ein Borstenlobus vorhanden, während bei der Schwestergruppe an dieser Stelle eine kurz bedornete oder gesägte Schneide vorhanden ist, eine Analogie zur Mandibel der Anthuridea, die ebenfalls eine "lamina dentata" besitzen. Die Borsten auf dem medialen Enditen der ersten Maxille sind noch lang und nicht zu kräftigen Dornen verkürzt, wie sie bei den "Cirolanidae" ausgeprägt sind. Die Maxillipeden von *Phoratopus* haben eine Form, die sehr an die der "Cirolanidae" erinnert. Der Basipodit ist wie bei den Cirolaniden mit den Coxalskleriten derart verwachsen, daß basal ein einheitlicher Ausläufer des Basipoditen entsteht, auf dem der Epipodit inseriert. Da diese Region des Cephalothorax selten abgebildet wird, kann dieses Merkmal derzeit nicht gewertet werden.

Das erste Beinpaar ist kräftig subchelat, der Propodus ist breit wie bei den Serolidae oder den Anthuridae, während bei den meisten Cymothoidea der erste Propodus so schlank wie bei den übrigen Pereopoden ist. Angesichts der weiten Verbreitung der Subchela am ersten Pereopodenpaar der Isopoda muß ein breiter erster Propodus als plesiomorph für die Unterordnung angesehen werden.

Obwohl die Mundwerkzeuge von *Phoratopus* noch relativ urtümlich wirken, muß die Gattung als sehr spezialisiert gelten und ist kein Modell für den hypothetischen Grundplanvertreter der Cymothoiden. *Phoratopus* hat besondere, an das Graben angepaßte Pereopoden (M. 3). Sie tragen lange Borstenbüschel, an den Pereopoden 5 und 6 ist der Dactylus sehr kurz, relativ breit und ohne Klauen, während Merus, Carpus und Propodus zu breiten Schaufeln umgebildet sind. Der Dactylus des siebten Pereopoden fehlt gänzlich. Die Coxalplatten sind seitlich ventrad herabgezogen, so daß der Habitus dieser Tiere entfernt an die im Sand grabenden Haustoriiden (Amphipoda) erinnert.

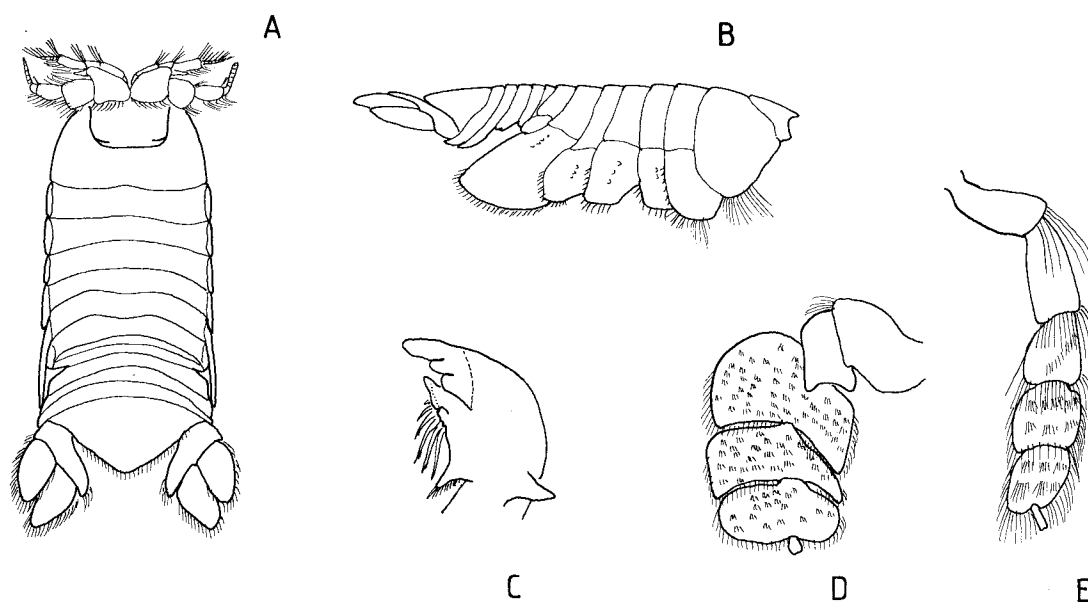


Abb. 94. *Phoratopus remex* Hale, 1925. A, B: Dorsal- und Lateralansicht. Zu beachten sind die verbreiterten Coxalplatten, die an *Cirolana* erinnernde Form der Uropodensympoditen. C: Mandibel. D: Pereopod 5. E: Pereopod 6. C) n. Bruce (1981), übrige Abbildungen n. Hale (1925)

Bruce (1980), der *Phoratopus remex* Hale, 1925 oberflächlich nachbeschrieb, stellte einen "Stammbaum" der Isopoden vor, um die systematische Stellung der Familie zu illustrieren. In jener Abbildung (Bruce 1980: Abb. 4, S. 110) sind die "Flabellifera" eine Stammgruppe, aus der alle übrigen Unterordnungen mit Ausnahme der Anthuridea und Microcerberidea hervorgehen. Die Phoratopidae werden auf dem Ast angesiedelt, der zu den Valvifera führt, und trotzdem zu den "Flabellifera" gerechnet. Das plesiomorphe Pleon und der Schwanzfächer sind die "Merkmale" der "Flabellifera", Mundwerkzeuge und erste Pereopoden sollen an die Macrochiridoteinae (Valvifera) erinnern. Diese Auffassung ist unhaltbar. *Phoratopus* hat nicht die zu Valven umgebildeten Uropoden, im Gegenteil, die Uropoden haben eine für die Cymothoidea typische, apomorphe Gestalt (M. 1).

Über die Biologie von *Phoratopus* ist nichts bekannt.

Die Gnathiidae Leach, 1814 galten bisher als im System von den übrigen Isopoden völlig getrennte Unterordnung. Müller (1871) hatte zwar die Gnathiiden mit den Cymothoiden als "Isopodes nageurs" den "Isopodes marcheurs" gegenübergestellt, seine Einteilung hatte jedoch keine taxonomischen Folgen. Monod (1922) vollzog die Abtrennung der Gnathiiden, indem er sie als "Decempedes Latreille, 1825" den "Quatuordecempedes", welche die übrigen Isopoden umfaßten, gegenüberstellte. Diese Gruppierung ist öfters übernommen worden (Menzies 1962, Henry & Magniez 1983) und behinderte die Entdeckung der tatsächlichen Herkunft der Gnathiidae.

Erst mit der Nachbeschreibung von *Protognathia bathypelagica* und der Errichtung der Familie Protognathiidae für diese Art (Wägele & Brandt, 1988) konnte die nahe Verwandtschaft der Gnathiiden zu den

Cirolaniden nachgewiesen werden. Im Dendrogramm (Abb. 93) sind die Apomorphien aufgezählt, die die Protognathiidae mit den "Cirolanidae" und den Fischparasiten der "cymothoiden Linie" (Tridentellidae, Corallanidae, "Aegidae", Cymothoidae) teilen (M.4-7). Diese Merkmale betreffen den Bau der Mundwerkzeuge, bei denen u.a. die lacinia reduziert, die pars molaris zu einer gesägten Schneide entwickelt ist; die pars incisiva besteht aus 3 scharfen Zähnen, die in einer Ebene liegen.

Besonders überraschend ist die gleiche Form der pars molaris bei *Protognathia* und den "Cirolanidae", die jeden Zweifel über die Herkunft der "gnathioiden Linie" zerstreut (vgl. Abb. 95). Der Maxillipedenendit dieser räuberischen Formen spielt offenbar eine geringe Rolle bei der Nahrungsaufnahme, er ist allgemein sehr kurz, im Vergleich mit dem Grundplan der Isopoda verkürzt (M. 6). Lediglich bei den Tridentellidae ist der Endit sekundär verlängert und am Aufbau des Stechkegels, den die Mundwerkzeuge bilden, beteiligt (M. 23).

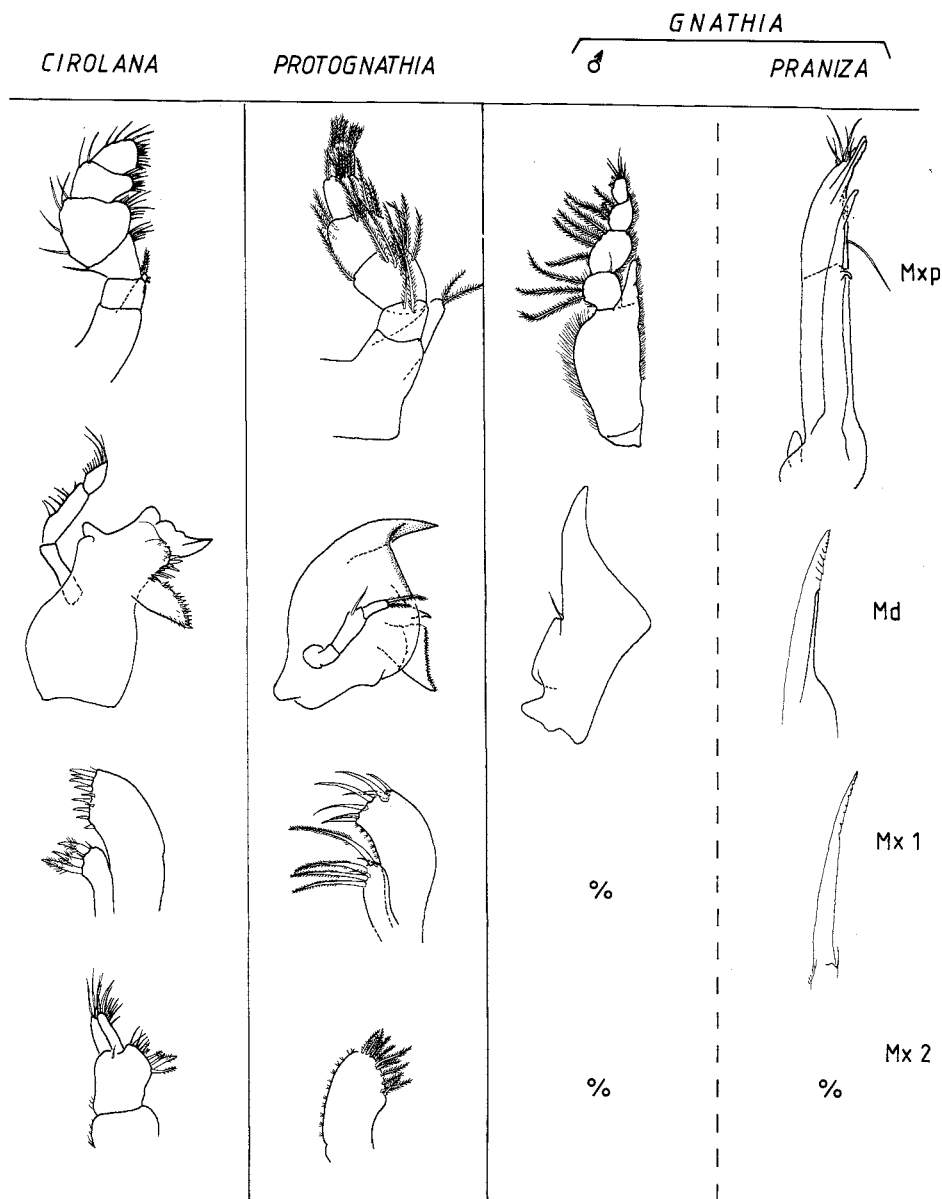


Abb. 95. Evolution der Mundwerkzeuge vom Typus der "Cirolanidae" zum Typus der Gnathiidae. Vergleich von *Cirolana* (n. Bruce 1986), *Protognathia* (n. Wägele & Brandt 1988) und *Gnathia* (n. Wägele 1987b).

Protognathia bathypelagica ist eine Art, die wahrscheinlich holopelagisch lebt, sie wurde bisher nur im Plankton gefunden. Anpassungen an diese Lebensweise sind sehr große Pleopoden, die seitlich das Pleon überragen. Der Bau der Mundwerkzeuge und die dehnbare Sternalkutikula der mittleren Pereomere deuten auf eine stechend-saugende Ernährung hin. Morphologisch und bionomisch ist *Protognathia* ein Zwischenglied, das die benthisch carnivoren Cirolaniden mit den in der Larvalphase ektoparasitischen Gnathiiden verknüpft. Da bei der "gnathiidoiden Linie" die Apomorphien der "Cirolanidae" und der "cymothoiden Linie" (Querreihen zusammengesetzter Dornen auf Ischium, Merus, Carpus und Propodus (M. 18), kräftige Dornen auf den medialen Enditen der Maxillen (M. 19)) fehlen, können die "gnathiidoide Linie" und die zu den Cirolaniden und Cymothoiden führende "cirolanoide Linie" als Schwestergruppen angesehen werden. Die Pereopodendornen (M.18) sind in der "cirolanoiden Linie" sehr auffällig, auch wenn sie bei den Parasiten (Cymothoidae, Bopyridae) reduziert werden. Es muß jedoch daran erinnert werden, daß allgemein die Bedornung der Pereopoden bei den Isopoden bisher kaum verglichen wurde und als Merkmal in der Systematik selten genutzt wird.

Schultz 1977 hielt *Protognathia bathypelagica* für eine *Cirolana*-Art, da die Übereinstimmungen mit dem Bauplan der Gnathiidae nicht erkannt wurden. Im Dendrogramm sind die Synapomorphien aufgeführt (M. 8-13), die *Protognathia* und die Gnathiidae gemeinsam aufweisen. *Protognathia* ist kein perfektes Modell für den Grundplanvertreter der Gnathiiden, da die Augen reduziert sind und die Pereopoden lange Fiederborsten tragen (M. 14, 15), letztere vielleicht in Anpassung an die pelagische Lebensweise. Die Gnathiidae sind durch sehr viele Besonderheiten gekennzeichnet; die Mundwerkzeuge der Larven (Pranizen) sind zu spitzen Stechwerkzeugen weiterentwickelt (M. 16), wogegen die Adulti keine Nahrung aufnehmen und einen ausgeprägten Sexualdimorphismus haben (M. 17), zu dem z.B. die männlichen, geweihartigen Mandibeln gehören, die der Familie den Namen geben. Ob bei *Protognathia* Sexualdimorphismen vorkommen, ist leider nicht bekannt.

Bemerkenswert ist, in welcher Weise bei *Gnathia* die Evolution der Larven von der der Adulti divergiert. Die Mundwerkzeuge von *Protognathia* können als Modell für die Ausgangsform dienen. Bei den geschlechtsreifen Tieren (Abb. 95) erinnert die Form des Maxillipeden noch an die ursprüngliche Gestalt, wogegen bei der Larve der Palpus aus verwachsenen Gliedern mit spitzen, sekundären Enditen besteht. Die Mandibel des Männchens hat noch die breite ursprüngliche Form, der Vergleich mit *Protognathia* verdeutlicht, daß die Beißkante aus der ursprünglichen pars incisiva besteht. Die Maxillen der reifen Tiere fehlen, bei der Praniza sind Mandibel und Maxillula distal gesägte Stilette.

Die Unterordnung Gnathiidea verliert hiermit ihre Existenzberechtigung. Die bisherige Einschätzung der systematischen Stellung dieser Gruppe und der Gegensatz zu ihrer tatsächlichen phylogenetischen Herkunft ist eines der schönsten der in dieser Studie vorgestellten Beispiele für die Irrtümer der mit phänotypischer Ähnlichkeit oder Verschiedenheit begründeten Systematik.

Die verbleibenden Familien der Cymothoidea gehören einem Monophylum an, welches, wie bereits erwähnt, mit den Merkmalen 18 und 19 (Abb. 93) begründet wird. Es handelt sich um zunächst an das Benthos gebundene Organismen, die zur Nahrungsaufnahme ihr Versteck verlassen und schwimmend Beute suchen (vgl. Abschnitt 12.2). Während urtümlichere Cirolaniden wie *Eurydice* in der Wahl der Beute nicht eingeschränkt sind, fressen sehr viele Cirolaniden, wie die Arten der Gattungen *Cirolana* und *Natatolana*, überwiegend Fischfleisch, meistens in Form von Aas, wovon die Köderfänge zeugen, nagen jedoch gelegentlich auch am lebenden Fisch (vgl. Abschnitt. 12.2.1). Der Übergang zum Ektoparasitismus ist somit fließend. Es entstehen im Laufe der Evolution temporäre Ektoparasiten, die sich zur Nahrungsaufnahme an Fischen festklammern und Blut saugen, sich jedoch zur Verdauung in benthische Verstecke zurückziehen (z.B. *Aega*) und schließlich sehr spezialisierte Parasiten, die nur noch im Jugendstadium gut schwimmen können und als Adulti auf Fischen leben (Cymothoidae). Zugleich entwickelt sich mit diesem Lebenszyklus der fakultative protandrische Hermaphroditismus (vgl. Abschnitt 12.2.4).

Während die Evolution der Bionomie der "cirolanoiden Linie" von der Carnivorie zum Parasitismus gut nachvollziehbar ist (vgl. Menzies et al. 1955), bereitet die systematische Gliederung, in der sich diese Entwicklung spiegeln könnte, Schwierigkeiten. Zaghafte Versuche, Stammbäume zu begründen (Brusca 1980, Avdeev 1982), blieben unvollständig, die Corallanidae und Tridentellidae wurden nicht berücksichtigt. Auch

hier ist wiederum die mindere Qualität der taxonomischen Publikationen die wesentlichste Ursache für den Mangel an bekannten konstitutiven Merkmalen.

Im Dendrogramm (Abb. 93) sind die Verwandtschaftsverhältnisse der "cirolanoiden Linie" dargestellt, soweit sie geklärt werden konnten. Es fällt auf, daß für die "Cirolanidae" Dana, 1853 keine Synapomorphie bekannt ist. Die cirolanoiden Mundwerkzeuge mit der charakteristischen Mandibel und der kräftigen ersten Maxille waren an der Basis der "cirolanoiden Linie" bereits vorhanden, Körperform und Schwanzfächer sind plesiomorph, die Mundwerkzeuge und Pereopoden der parasitischen Familien lassen sich zwanglos vom Cirolanidentypus herleiten (Abb. 96). Es ist durchaus möglich, daß die Parasiten ihren Ursprung in einer der Gattungsgruppen der "Cirolanidae" haben. Die Gattungsgruppen der "Cirolanidae" und die Stellung von *Anuropus* werden im folgenden Kapitel besprochen.

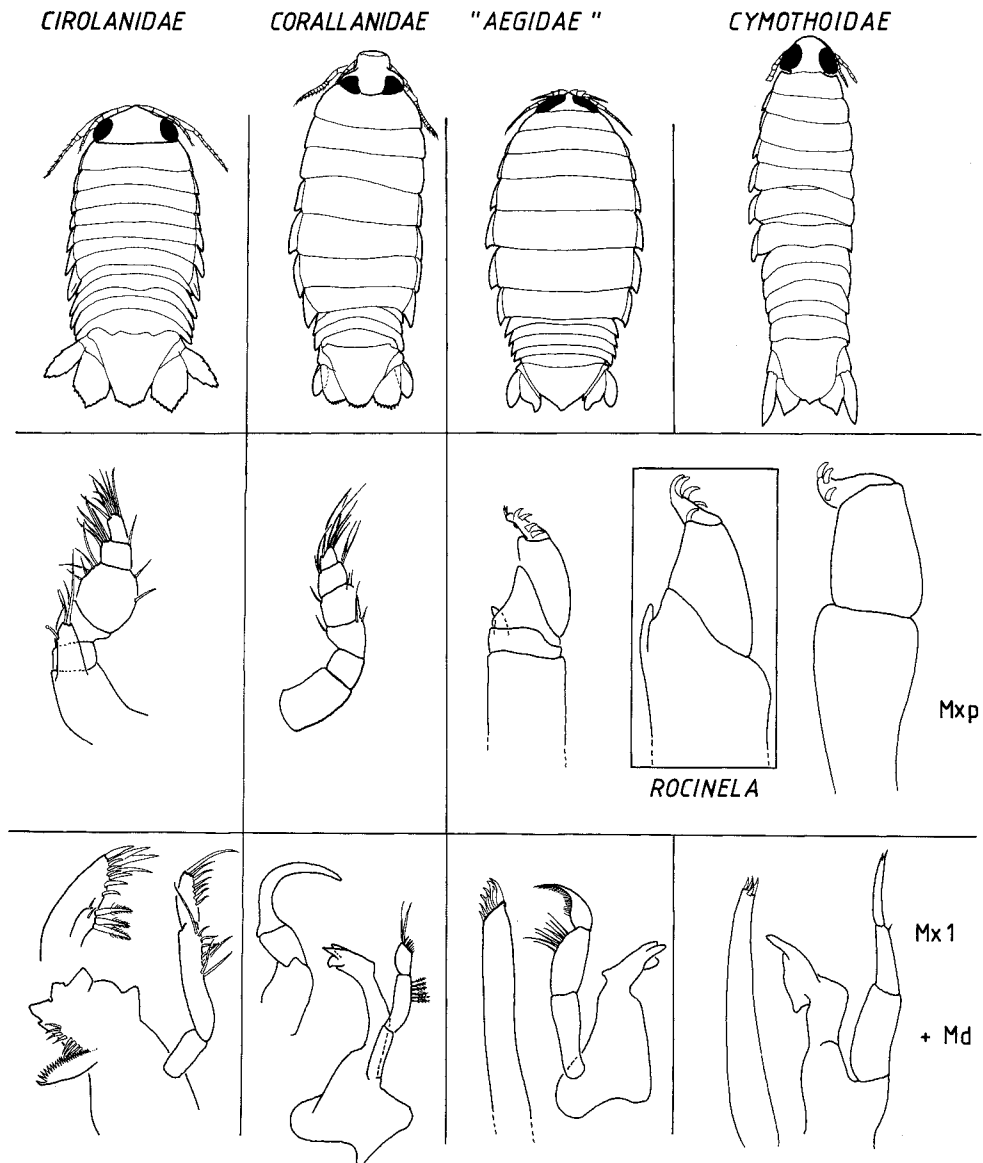


Abb. 96. Vergleich von Körperform und Mundwerkzeugen der 'cirolanoiden Linie' der Cymothoidea. "Cirolanidae": *Metacirolana* (n. Kensley 1984); *Corallanidae*: *Lanocira* (Habitus n. Jones 1982, Mundwerkzeuge n. Monod 1933); "Aegidae": *Aega* (Habitus n. Sars 1897, Mundwerkzeuge n. Kussakin 1979 und Monod 1969); *Rocinela*: Maxilliped (n. Menzies & George 1972); *Cymothoidea*: *Aegathoa* (Habitus n. Kussakin 1979, Mundwerkzeuge n. Monod 1923), Mandibel von *Nerocila* (n. Bowman 1978).

Die Monophylie der parasitischen Familien, die a priori nicht erwartet werden muß, läßt sich mit dem Bau der Mundwerkzeuge belegen, die sich von dem anderer stechend-saugender Isopoden (z.B. Gnathiidae, Paranthuridae) unterscheiden (M. 20-22). Die Mandibel ist kein Stilett, der distale Teil des Enditen behält seinen ursprünglichen Umriß, die pars molaris ist zunächst noch vorhanden, der Endit ist jedoch zwischen Palpusinsertion und den distomedialen Schneideflächen verlängert (M.20). Der Borstenlobus unter der pars incisiva wird schrittweise reduziert. Die erste Maxille (M. 21) wird schlank und gerade, behält jedoch distal mehrere Zähne (im Unterschied zu den Maxillen der Gnathiidae und Paranthuridae). Die zweite Maxille wird etwas reduziert und hat nur 2 Enditen (M. 22).

Die Schwestergruppenverhältnisse zwischen den 3 Entwicklungslinien der Parasiten konnten nicht aufgeklärt werden. Deutlich ist, daß die Tridentellidae von den Corallanidae zu trennen sind.

Die **Tridentellidae** Bruce, 1984, mit der einzigen Gattung *Tridentella* Richardson, 1905, haben im Gegensatz zu den Corallanidae Hansen, 1890 noch einen dreigliedrigen Antennulapedunculus (vgl. M. 24) und einen apomorphen, sehr verlängerten Maxillipedenenditen (M. 23). Bruce (1984) hat die Merkmale dieser Familie analysiert und auch die Unterschiede zu den "Aegidae" erkannt.

Die Gattung *Gnatholana* Barnard, 1920, ursprünglich zu den "Cirolanidae" gezählt (Barnard 1920), hat eine unbekannt Stellung im System. Die Mandibel entspricht der von *Tridentella*, die übrigen Extremitäten sind unbekannt.

Die Mundwerkzeuge der **Corallanidae** Hansen, 1890 haben eine besondere Entwicklung eingeschlagen: An der ersten Maxille ist der äußerste Zahn sehr kräftig (M. 25) und wird bei den höher entwickelten Arten zu einem großen Haken (M. 28 in Dendrogramm Abb. 93, s. Abb. 96). Der Endit des Maxillipeden fehlt (im Gegensatz zu den *Tridentellidae*; M. 26), die zweite Maxille ist sehr reduziert (M. 27). Alle Arten haben nur zwei Grundglieder an der ersten Antenne (M. 24). Die Arten der "Argathona-Gruppe" (*Alcirona* Hansen, 1890, *Argathona* Stebbing, 1905 (= *Brotherus* Budde-Lund, 1908? = *Gurida* Budde-Lund, 1908? Vgl. Monod 1975)) sind noch relativ urtümlich, bei *Lanocira* Hansen, 1890 tritt bereits die hakenförmige erste Maxille auf, in der Corallana-Gruppe (*Corallana* Dana, 1853, *Excorallana* Stebbing, 1904, *Tachaea* Schioedte & Meinert, 1879) ist schließlich der Basipodit des Maxillipeden sehr verlängert und schmal (M. 30).

Die verworrene Synonymie der Corallanidae wurde von Bruce et al. (1982) geklärt. Die allein für die Gattung *Excorallana* errichtete Familie Excorallanidae Stebbing, 1904 wurde dabei zu Recht mit den Corallanidae synonymisiert.

Für die verbleibenden Gattungen ist nicht geklärt, wie stufenweise die Entwicklung zu den Cymothoidae führt. Daß diese Gattungen einen gemeinsamen Ursprung haben, belegen die Merkmale 31-33 (Abb. 93). Die Pereopoden (zunächst P 1-3) haben hakenförmige Dactyli, der Palpus des Maxillipeden trägt gebogene Hakendornen, die Mandibel hat den cymothoiden Umriß, d.h. die pars incisiva ist keine breite Schneide mehr, die pars molaris ist weitgehend zurückgebildet, zwischen beiden Teilen ist nur ein flacher, konvexer Enditenrand erhalten. Die Cymothoidae Dana, 1852 wurzeln in den "Aegidae" Dana, 1852, ein echtes Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen Familien kann nicht existieren. Innerhalb der "Aegidae" steht eine der Gattungsgruppen den Cymothoidae besonders nahe (s.u.). Um einem phylogenetischen System näher zu kommen, muß die Familie "Aegidae" als nicht monophyletisch und ungültig erkannt werden. Eine Revision der "Aegidae" ist erforderlich, es ist jedoch bereits jetzt möglich, eine Schwestergruppe zu den Cymothoidae zu erkennen: Die Arten der Gruppe Rocinela mit den Gattungen *Rocinela* Leach, 1818 und *Syscenus* Harger, 1878 haben im Gegensatz zu den Gattungen der "Gruppe Aega" (*Aega* Leach, 1815, *Alitropus* Milne-Edwards, 1840, vielleicht auch *Barybrotus* Schioedte & Meinert, 1880 und *Aegacilla* Dana, 1854) einen Maxillipeden, dessen Palpus kürzer und schmaler als der Basipodit und nur zweigliedrig ist (M. 34), eine Synapomorphie der Gruppe Rocinela und der Cymothoidae (Abb. 96). Es lassen sich auch weitere Indizien für eine nahe Verwandtschaft finden: Sowohl bei *Rocinela* als auch bei den urtümlichen Cymothoiden (z.B. *Aegathoa* Dana, 1853, *Nerocila* Leach, 1818) gibt es dieselbe Form des ersten Pereopoden: Die ventrale Greifkante des Propodus ist konvex vorgewachsen und mit einer Reihe distad gebogener Dornen besetzt. Der Gruppe Rocinela fehlen die Synapomorphien der Cymothoidae (M. 35 - 39 in Abb. 93). *Rocinela* ist wie *Aega*, *Cirolana* oder *Cymothoa* eine künstliche Sammelgruppe, die weiterer Studien bedarf, die meisten Arten sind nur bruchstückhaft bekannt. Es ist daher derzeit nicht festzustellen, welche Merkmale als Autapomorphien der

Gruppe Rocinela in Betracht kommen. Vor einer Neuordnung auf Familienniveau ist eine Revision der "Aegidae" notwendig.

12.4 Die Familie Anuropidae und die Gattungen der "Cirolanidae"

Eine umfassende Merkmalsanalyse der Gattungen der "Cirolanidae" ist bisher noch nicht durchgeführt worden (vgl. Bruce 1986), da das Gattungskonzept in dieser Familie noch nicht ausgereift ist und es an Nachbeschreibungen fehlt. Dieser Mangel kann im folgenden oft dadurch umgangen werden, daß in der Analyse nur die Typusarten der Gattungen oder den Typusarten nahestehende Arten berücksichtigt werden.

Es ist das Verdienst von Bruce, mit genaueren Gattungsdiagnosen die Sammelgattung *Cirolana* in kleinere, besser charakterisierte Artgruppen gegliedert zu haben (Bruce 1979, 1981a, b, 1985, 1986). Mit Recht weist Bruce (1986) die Aufspaltung der Familie in Unterfamilien zurück, da hierfür ein genauerer, derzeit noch fehlender Vergleich der Gattungsmerkmale notwendig ist. Unterfamilien sind von Racovitza (1912) vorgeschlagen worden, als von den derzeit 47 gültigen Gattungen nur 13 bekannt waren. Monod (1972) hat die Zusammensetzung dieser Unterfamilien (Eurydicinae, Cirolaninae, Colopisthinae, Gnatholaninae, Hansenolaninae, Faucheriinae, Bathynominae) ergänzt, jedoch weder die Merkmale der 7 Taxa diskutiert, noch Differentialdiagnosen ausgearbeitet. Bruce (1986) verwendet diese Einteilung nicht, schlägt dafür in Botosaneanu et al. (1986) eine Aufteilung in Gattungsgruppen vor, zu denen leider die Diagnosen nicht veröffentlicht wurden. Folgende Gattungsgruppen teilte Bruce ein:

Unterfamilie Eurydicinae

Gruppe Eurydice: *Eurydice*

Gruppe Pseudaeaga: *Annina*, *Eurylana*, *Exciorolana*, *Pontogelos*, *Pseudaeaga*, *Pseudolana*

Gruppe Colopisthus: *Arubolana*, *Colopisthus*, *Metacirolana*

Unterfamilie ohne Namen

Gruppe Conilera: *Conilera*, *Conilorpheus*, *Natatolana*, *Orphelana*, *Politolana*

Unterfamilie Cirolaninae

Gruppe Bathynomus: *Bathynomus*, *Parabathynomus*

Gruppe Cirolana: *Anopsilana*, *Cirolana*, *Creaseriella*, *Hansenolana*, *Haptolana*, *Neocirolana*, *Saharolana*

Gruppe Gnatholana: *Gnatholana*, *Cartetolana*

Gruppe Sphaeromides: *Antrolana*, *Babalana*, *Cirolanides*, *Mexilana*, *Oncilorpheus*, *Speocirolana*, *Sphaeromides*, *Turcolana*, *Typhlocirolana*

Gruppe Faucheria: *Faucheria*, *Skotobaena*, *Sphaerolana*

Incertae sedis: *Ceratolana*

Bruce (1986) macht auf zahlreiche, taxonomisch relevante Strukturen aufmerksam und zählt drei Artgruppen auf, die durch einige apomorphe und weitere, als plesiomorph zu wertende Merkmale charakterisiert sind. Wichtige Apomorphien sind die Reduktion der zweiten Dactylusklaue, Fortsätze an Ischium und Merus der vorderen Pereopoden, die Verlängerung von Antennengrundgliedern, das Auftreten von "Schwimmborsten" an den hinteren Pereopoden, Reduktion der männlichen Genitalpapillen, die apikale Verlagerung der Insertionsstelle der appendix masculina. Merkmale der Frontallamina und des Clypeus sind ebenfalls bedeutsam. Es variieren weiterhin die Form der Pleopoden, die Position der appendix masculina am Endopoditen (basal, medial oder apikal inserierend), die Größe der Rostralspitze. An den Pleopoden 3-5 sehr vieler Arten gibt es einen eigentümlichen, lateral am Sympoditen abgeschnürten Lobus (z.B. bei *Pseudaeaga*, *Pseudolana*, *Exciorolana*, *Dolicholana*, *Booralana*, etc.). Herkunft und Funktion dieser Anhänge sind nicht bekannt. Es könnte sich um eine Neuerwerbung einiger Cirolaniden handeln, genauso wahrscheinlich aber um eine Plesiomorphie, da auch bei den Phreatoicidea derartige Anhänge existieren. Auf diese, bisher meist vernachlässigte Strukturen muß bei künftigen taxonomischen Arbeiten besonders geachtet werden. Details der Dactylusspitzen, Seitenansichten des Clypeolabralkomplexes sollten zu den Artbeschreibungen gehören, ebenso Abbildungen der Pereopoden 2-4, die oft vergessen werden, sowie der Pleopoden 1-5 und der Maxillen.

Ob der Epipodit der Maxillipeden vorhanden ist und welche Form er hat, ist für die meisten Arten unbekannt. Derzeit muß jede Merkmalsanalyse auf Gattungsebene unvollständig bleiben. Es soll trotzdem im folgenden ein erstes Dendrogramm (Abb. 97) vorgestellt werden, um auf die Bedeutung der apomorphen Merkmale hinweisen zu können.

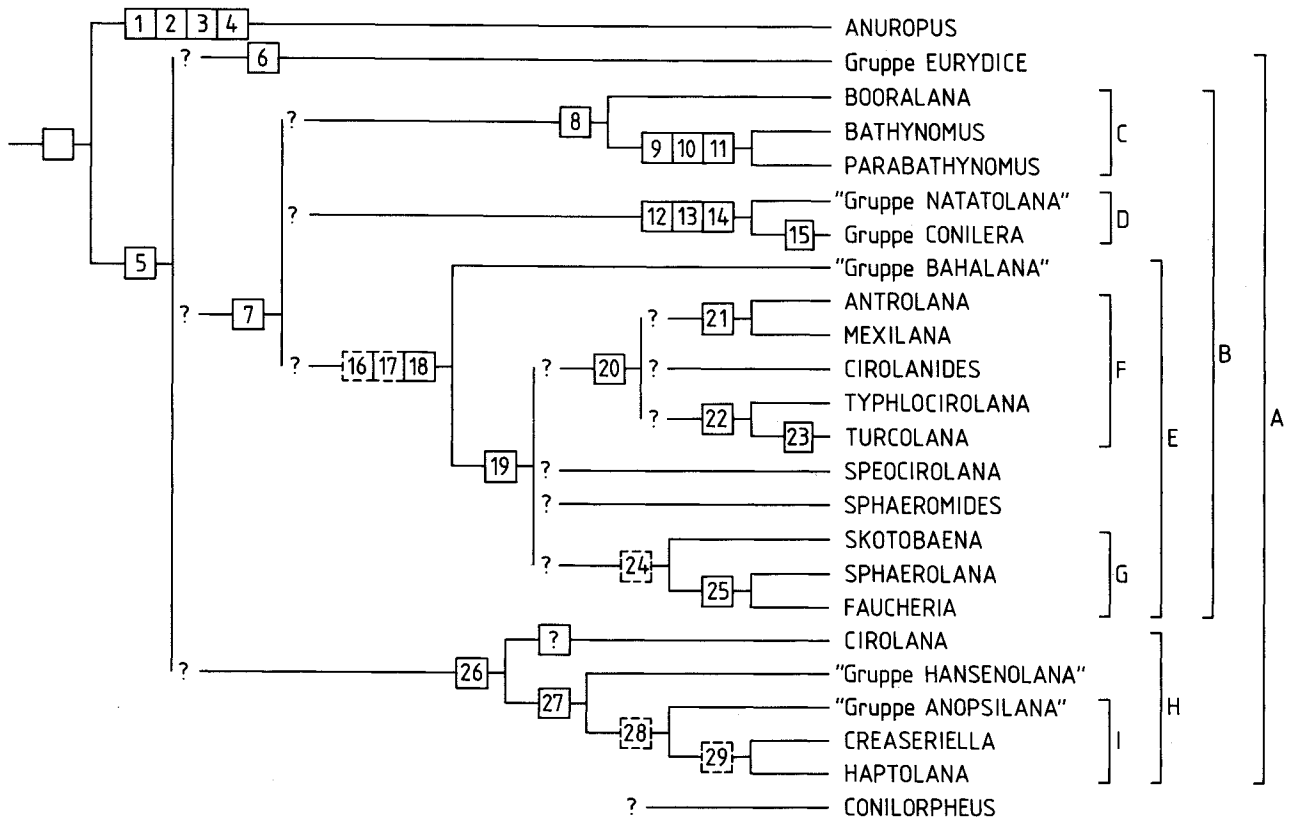


Abb. 97. *Anuropus* und Gattungsgruppen der "Cirolanidae".

- 1: 1. Antenne nur aus 2 Gliedern bestehend
[1. Antenne mit 3 Grundgliedern und vielgliedriger Geißel]
- 2: Maxilliped ohne Endit, Palpus eingliedrig
[Maxilliped mit Endit, Palpus fünfgliedrig]
- 3: Uropoden ventrad verlagert, pleopodenähnlich geformt, Sympodit ohne mediocaudad gerichtetem Fortsatz (Fortsatz reduziert)[Uropoden mit Pleotelson einen Schwanzfächer bildend]
- 4: 2. Maxille mit nur 2 Enditen [2. Maxille mit 3 Enditen]
- 5: Medialer Endit der 1. Maxille mit nur 3 kräftigen mediad gerichteten, dornenartigen Borsten und 2 einfachen, schlanken Borsten
[medialer Endit mit 5 kräftigen Borsten]
- 6: (Clypeus mit dreieckigem, vorragendem Kiel) [Kiel fehlt]
- 7: Dorsaler Rand des Merus der Pereopoden 2 und 3 distad verlängert, spitz zulaufend [Merus nicht distad verlängert, dorsale Ecke stumpf]
- 8: Uropodenrami breit, rechteckig, distal gestutzt [Rami oval, distal zugespitzt]
- 9: Lateraler Lobus am Sympoditen der Pleopoden basal eingeschnürt, als Sympoditenanhang ausgebildet [Lobus nicht eingeschnürt]
- 10: Pleopoden 1 und 2 mit sekundären Kiemenfilamenten [Filamente fehlen]
- 11: Gigantismus [kein Riesenwuchs]
- 12: Dorsaler Rand des Merus des 1. Pereopoden distad verlängert, spitz zulaufend [dorsaler Rand des Merus nicht verlängert, gerundet]
- 13: 1. Antenne verkürzt, mit (nur 6-11) verbreiterten Geißelgliedern [1. Antenne nicht verkürzt, vielgliedrig, Glieder lang zylindrisch]
- 14: Pereopoden 5-7 mit langen "Schwimmborsten" am Basipoditen [Basipodite nicht verbreitert, ohne marginale Reihen von Fiederborsten]

- 15: Sympodit von Pleopod 1 verlängert, länglich-rechteckig
[Sympodit breiter als lang]
- 16: (Augen reduziert) [Augen vorhanden]
- 17: Anpassungen an eine limnisch-hypogäische Lebensweise
[marine, epi-/ endobenthische Lebensweise]
- 18: Pereopoden 1-3 subchelat, Propodus des 1. Pereopoden vergrößert, Pereopoden 2 + 3 schlanker als Pereopod 1
[Pereopoden 2 und 3 nicht subchelat]
- 19: Uropodensympodit verlängert [Sympodit nicht verlängert, kürzer als Rami]
- 20: Pereopod 3 (sekundär) mit schlankem Propodus, Carpus rechteckig [Carpus trapezförmig oder dreieckig, Propodus breit-oval]
- 21: (3. Grundglied der 1. Antenne sehr lang und stumpf)
- 22: Endopodit des 1. Pleopoden vergrößert, länger als Exopodit; Sympodit etwas verlängert [Rami etwa gleich groß, Sympodit breiter als lang]
- 23: (Einrollvermögen) [kein Einrollvermögen]
- 24: (Besondere Anpassungen an das Einrollvermögen: Pleon verkürzt, Uropodensympodit verbreitert, zur Hälfte unter dem Pleotelson liegend) [Anpassungen fehlen]
- 25: Uropodensympodit breit, nur 1 Ramus vorhanden [2 Rami vorhanden]
- 26: (Lamina frontalis kurz und breit) [lamina frontalis schmaler]
- 27: 1. Antenne mit nur 2 Grundgliedern (Glieder 1 und 2 verwachsen) [1. Antenne mit 3 Grundgliedern]
- 28: (Anpassungen an limnische Lebensweise) [marine Lebensweise]
- 29: (Einrollvermögen) [kein Einrollvermögen]

Die Gattung *Anuropus* Beddard, 1886 hat die für die "Cirolanidae" typische Körper- und Mandibelform, das Pleon ist deutlich vom Thorax abgesetzt, 5 freie Pleomere sind vorhanden. Die systematische Stellung der Gattung ist umstritten. Die bathypelagische Gattung weist mehrere besondere Strukturen auf, wie Reduktionen (der Augen, der Gliederzahlen an der ersten Antenne, am Maxillipeden) und die ventrale Verlagerung der Uropoden (M. 1-4 in Abb. 97), was Stebbing (1893) dazu veranlaßt hat, die Familie Anuropidae für die Gattung zu errichten. Diese Familie wird traditionell anerkannt, obwohl nur Hansen (1903) die Merkmale mit denen der "Cirolanidae" genauer verglichen hat. Hansen meint, viele Ähnlichkeiten im Bau der Mundwerkzeuge von *Eurydice* und *Cirolana* gesehen zu haben. Ähnlich sind zweifellos die kurzen, mediodistad nicht verlängerten Uropodensympoditen und das lange, mit dem guten Schwimmvermögen entwickelte Pleon. Hansen schließt daher nicht aus, daß eine nahe Verwandtschaft dieser Gattungen einmal nachgewiesen werden kann.

Die Familie **Anuropidae** kann nur beibehalten werden, wenn man eine frühe Abspaltung von den übrigen Cirolaniden wahrscheinlich machen kann. Diese Auffassung kann mit der Maxillenform begründet werden. Bei den "Cirolanidae" hat der mediale Endit der zweiten Maxille stets drei mediad gerichtete, kräftige Dornen und zwei zusätzliche, einfache Borsten (M. 5), welche gelegentlich so lang wie die Dornen werden (bei hypogäischen Gattungen und bei *Bathynomus*, *Hansenolana*). *Phoratopus*, *Protognathia* und auch *Anuropus* haben jedoch 4 bis 5 schlankere Dornen, der Endit ist nicht im distalen Abschnitt mediad geknickt, wie bei den meisten "Cirolanidae".

Die Familie "Cirolanidae" Harger, 1880 (Gruppe A in Abb. 97) kann also mit dem Maxillenmerkmal (M.5) von den Anuropidae unterschieden werden. Innerhalb der Familie sind 3 große Gattungsgruppen zu differenzieren, für deren Abgrenzung die von Bruce (1986) aufgeführten Merkmale berücksichtigt worden sind. Durch den Vergleich weiterer, als wichtige Apomorphien erkannter Merkmale, ergeben sich jedoch gegenüber der Einteilung von Bruce mehrere Änderungen.

Die "Gattungsgruppe *Eurydice*" (*Annina* Budde-Lund, 1908, *Atarbolana* Bruce & Javed, 1987, *Ceratolana* Bowman, 1977, *Colopisthus* Richardson, 1902, *Eurydice* Leach, 1815, *Eurylana* Jansen, 1986, *Excirrolana* Richardson, 1912, *Metacirolana* Nierstrasz, 1931, *Pseudaega* Thomson, 1883, *Pseudolana* Bruce, 1979, *Xylolana* Kensley, 1987, evtl. auch *Pontogelos* Richardson, 1902) enthält jene Cirolaniden, die nach Bruce (1986) einen vorragenden Clypeuskiel besitzen (M. 6). Dieses Merkmal wird in der Literatur fast nie abgebildet und kann daher derzeit ohne Tiermaterial nicht überprüft werden, was bedauerlich ist, da Bruce (pers. Mitteilung) diesem Merkmal große Bedeutung beimißt. Die Gattungen haben alle einen mäßig kräftigen ersten Pereopoden mit kurzem Carpus und mit einem Merus, dessen distale, dorsale Ecke nicht oder nur geringfügig

distad verlängert ist. Die Pereopoden 2 und 3 sind meist schlanker als der 1. Pereopod, was dem Grundmuster der Isopoda entspricht. Die Gattung *Eurydice* fällt durch den Uropodensympoditen auf, der keinen unter das Pleotelson ragenden Fortsatz aufweist. Zudem ist das 1. Pleopodenpaar schlanker als gewöhnlich. Bei *Annina* ist das 1. Pereopodenpaar sekundär schlank und nicht subchelat. Es fällt schwer, in dieser großen Gruppe Verwandtschaftsbeziehungen zu erkennen. *Xylolana* und *Atarbolana* weisen nur 4 Grundglieder an der 2. Antenne auf, ein bei Isopoden seltenes Merkmal. Bei vielen Gattungen inseriert das männliche Kopulationsstilet medial statt basal am Endopoditen des 2. Pleopoden; es gibt jedoch viele Übergänge zwischen diesen Zuständen, auch bei anderen Gattungsgruppen der Familie. Oft ist auch eine ungewöhnlich große Rostralspitze vorhanden. Es besteht die Tendenz zur Besiedlung des Eulitorals sandiger Küsten (*Eurydice*, *Exciorolana*) und von Brackwasser und Mangroven (*Annina*, *Ceratolana*, *Xylolana*). Bei *Exciorolana* ist Ovoviviparie beschrieben worden, erweiterte Ovidukte dienen als Uteri (Klapov 1970). Ob diese auffällige Eigenart auch bei anderen Gattungen vorkommt, ist nicht bekannt.

Bei einer größeren Zahl von Gattungen (Gruppe **B**) ist eine distale Verlängerung der dorsalen Kante des Merus der Pereopoden 2 und 3 vorhanden (M. 7). Dieser Fortsatz ist besonders in den Gruppen **C** und **D** meist sehr lang, sichelförmig, mit Dornen besetzt, aber auch bei mehreren Arten der hypogäischen Cirolaniden (Gruppe **E**) nachweisbar, insbesondere in der Gattung *Bahalana*. Er ist kürzer, dabei einen langen, distalen Dorn tragend bei *Saharolana*, *Speocirolana*, *Sphaerolana*, *Skotobaena* und bei *Sphaeromides*.

Gattungsgruppe **C** hat einen charakteristisch geformten Schwanzfächer mit breiten, rechteckigen Uropoden (M. 8). *Booralana* Bruce, 1986 ähnelt in diesem Merkmal den Tiefseegattungen *Bathynomus* Milne-Edwards, 1879 und *Parabathynomus* Barnard, 1924, die sich jedoch ansonsten von *Booralana* unterscheiden und als Synapomorphien u.a. Riesenwuchs und sekundäre Kiemen (M. 10, 11) aufweisen: Der Riesenwuchs mag als Element der K-Strategie eine Anpassung an die Tiefsee sein, die Kiemen sind vielleicht eine Adaptation an das Leben in Grabgängen. Vergrößerte Kiemen kommen auch bei *Lironeca* Arten vor (Cymothoidae). Das erste Pereopodenpaar hat keinen sichelförmigen Merusfortsatz, die zweiten Pereopoden können jedoch wie bei *Natatolana* aussehen (z.B. bei *Bathynomus*). Eine Besonderheit, die die Tiefseegattungen dieser Gruppe vereint, ist die basale Einschnürung des kleinen zusätzlichen Lobus an den Pleopodensympoditen 3-5 (M. 9), dessen Funktion unbekannt ist. Die Einordnung von *Bathynomus* im Dendrogramm verdeutlicht, daß es sich bei dieser Gattung um einen Cirolaniden handelt, der alle Merkmale dieser Familie trägt. Die Familie **Bathynomidae** Wood, Mason & Alcock, 1891 kann nicht als gültiges Taxon anerkannt werden.

Die Monophylie der Gruppe **D** (*Conilera* Leach, 1818, *Dolicholana* Bruce, 1986, *Natatolana* Bruce, 1981, *Oncilorpheus* Paul & Menzies, 1971, *Orphelana* Bruce, 1981, *Politolana* Bruce, 1981) ist durch folgende Merkmale belegt: Dorsaler Rand des Merus des 1. Pereopoden distad verlängert, spitz zulaufend, mit Dornen besetzt (M. 12), Antennula kurz, Geißel mit wenigen (6 bis 11), verbreiterten Gliedern (M. 13), Pereopoden 5-7 mit langen Fiederborsten an der Basis (M.14; vgl. Abb. 89). Die Beschreibung von *Oncilorpheus* ist unvollständig (Paul & Menzies 1971), die Zuordnung erfolgt auf Grund der Angaben von Bruce (1986). Die Gattung hat einen schlanken Thorax, lange Uropodensympoditen und ein schmales Pleotelson, das erste Pleopodenpaar ist wie bei den Anthuridae operkulat, d.h. der Exopodit ist vergrößert. Operkulate Pleopoden kennzeichnen auch die Gattung *Conilera*, hier ist jedoch in Analogie zu *Calypsolana* (Gruppe **H**) der Endopodit operkuliform. Die Fiederborsten der Pereopoden, die kurzen ersten Antennen und die operkulaten Pleopoden sind wahrscheinlich Anpassungen an das Graben in Sand (vgl. Abschnitt 12.2.1). Der sichelförmige, meist mit zusammengesetzten Dornen besetzte Merusfortsatz der ersten drei Pereopodenpaare verbessert die Wirkungsfläche dieser Beine beim Graben. Die Arten der Gattungen *Politolana* und *Conilera* sind wie bei *Oncilorpheus* schlank, der Uropodenendopodit hat wie auch bei *Orphelana* eine distale Einbuchtung, die sonst innerhalb der Familie nur bei *Exciorolana* und *Conilorpheus* ausgebildet ist.

In der Gruppe **D** haben die Gattungen *Conilera* und *Orphelana* (Gruppe **Conilera**) eine gemeinsame Form des 1. Pleopoden: Hier ist der Sympodit nicht plesiomorph kurz und breiter als lang, sondern länglich-rechteckig (M. 15).

Die dritte Gruppe (**E**) der Gruppe **B** enthält ausschließlich hypogäische Cirolaniden. Diese blinden, limnischen Formen sind vor allem im perimediterranen Raum und im Bereich der Karibik einschließlich Mittelamerika und Texas verbreitet. Diese Gruppe wird in der vorliegenden Arbeit erstmalig als monophyleti-

sche Einheit behandelt, bisher waren die meisten Gattungen mit unterschiedlichen marinen Verwandten in Verbindung gebracht worden (vgl. Notenboom et al. 1986). Gruppe E enthält auch jetzt nicht alle hypogäischen Cirolaniden, es fehlen die Gattungen *Haitilana*, *Troglocirolana*, *Haptolana* und *Creaseriella* (Gruppe I). Bei manchen Arten ist, wie bereits erwähnt, der verlängerte Merus der Pereopoden 2 und 3 noch vorhanden, der oft wohl im Zusammenhang mit der Verlängerung der Pereopoden und der Aufgabe des Grabverhaltens reduziert ist. Die physiologischen und morphologischen Anpassungen (M. 16, 17) an die limnische, hypogäische Lebensweise sind nicht die einzigen Apomorphien dieser Gruppe: Der erste Pereopod ist im Vergleich mit den übrigen Cirolaniden breiter und länger, kräftig subchelat, die Pereopoden 2 und 3 sind wahrscheinlich zunächst ähnlich geformt (M. 18), werden jedoch sekundär schlank (M. 20). Die meisten Gattungen haben als weiteres Indiz für Monophylie verlängerte Uropodensympoditen, die an die Anthuridae erinnern (Merkmal 19 innerhalb der Gruppe E). Lediglich in der "Gruppe *Bahalana*", für die keine Synapomorphie bekannt ist, sind die Uropoden urtümlich geformt. Zu dieser Gruppe gehören *Arubolana* Botosaneanu & Stock, 1979, *Bahalana* Carpenter, 1981, *Limicolana* Bruce, 1986, und *Saharolana* Monod, 1930.

Innerhalb der Gruppe E läßt sich die nahe Verwandtschaft der Gattungen der Gruppe F (s. Abb. 97) mit der allmählichen Reduktion der Subchelen zunächst am dritten (M. 20), bei einigen Gattungen auch am zweiten Pereopodenpaar, begründen. Bei *Antrolana* Bowman, 1964 und *Mexilana* Bowman, 1975 ist das dritte Grundglied der ersten Antenne verlängert (M. 21; Analogie zu *Bahalana*, *Typhlocirolana buxtoni*). In der Gruppe *Turcolana* Argano & Pesce, 1980/ *Typhlocirolana* Racovitza, 1905 ist auch das zweite Pereopodenpaar schlank, der Carpus ist verlängert, rechteckig. Als Synapomorphie kann der vergrößerte Endopodit des 1. Pleopodenpaares gelten (M. 22); *Turcolana* kann sich zudem, wie andere hypogäische Cirolaniden auch, einrollen (M. 23).

Bei den übrigen Gattungen der Gruppe E (*Faucheria* Dollfus & Viré, 1905, *Skotobaena* Ferrara & Monod, 1972, *Speocirolana* Bolivar & Pieltani, 1950, *Sphaerolana* Cole & Minckley, 1970, *Sphaeromides* Dollfus, 1897) sind die Pereopoden 2 und 3 von ähnlicher Form wie das erste, subchelate Pereopodenpaar. Von diesen Gattungen bilden die der Gruppe G wahrscheinlich ein Monophylum: Vermutlich in Anpassung an das Einrollvermögen (M. 24) ist das Pleon verkürzt, der Uropodensympodit ist breit und ragt zur Hälfte unter das Pleotelson, besonders bei *Sphaerolana* und *Faucheria*, wo als weitere Apomorphie ein Uropodenast reduziert ist (M. 25).

Die verbleibenden Cirolaniden werden in der Gruppe H zusammengefaßt. Merkmal 23 dieser Gruppe ist die kurze und breite lamina frontalis, deren Variabilität Bruce bei den Cirolaniden in mehreren taxonomischen Veröffentlichungen studiert hat (s. Literaturverzeichnis). Diese Partie des Labralkomplexes ist allgemein bei anderen Cirolaniden schmaler und länger. Die meisten Gattungen dieser Gruppe weisen eine weitere, einmalige Synapomorphie auf: Die erste Antenne hat nur 2 Grundglieder, da die ersten beiden Glieder verwachsen sind (M. 27). Die Gattung *Cirolana* Leach, 1818 ist trotz der Revisionen von Bruce noch polyphyletisch und wenig untersucht. Bruce (in Botosaneanu et al. 1986) ordnet sie zu den Gattungen zu, die im Dendrogramm Abb. 97 der Gruppe H angehören. Einige Arten von *Cirolana* tragen auch das Merkmal 27, d.h. die 1. Antenne hat nur 2 Grundglieder; die Typusart *C. cranchii* Leach, 1818 jedoch hat 3 Grundglieder.

Die "Gruppe *Hansenolana*" (*Calyptolana* Bruce, 1985, *Cartetolana* Bruce, 1981, *Hansenolana* Stebbing, 1900, *Neocirolana* Hale, 1925) hat keine weiteren Gemeinsamkeiten. Die verbleibenden Gattungen leben im Süßwasser, viele davon hypogäisch. Die wohl nicht monophyletische "Gruppe *Anopsilana*" besteht aus den Gattungen *Anopsilana* Paulian & Delamare-Deboutteville, 1956, *Troglocirolana* Rioja, 1956 und *Haitilana* Notenboom, 1981. Die Gattung *Anopsilana* ist revisionsbedürftig; sie enthält Arten mit z.T. 2, z.T. aber auch mit 3 Grundgliedern an der 1. Antenne. Bei der mexikanischen Süßwasserart "*Anopsilana*" *oaxaca* Carvacho & Haasmann, 1984, der ceylonesischen Süßwasserart "*Anopsilana*" *willeyi* Stebbing, 1904 sowie bei der blinden, hypogäischen Art "*Anopsilana*" *crenata* Bowman & Franz, 1982 ist der Pedunculus der Antennulae nur zweigliedrig. Diese Arten gehören zur Gruppe I, ebenso wie die von Bruce (1986) irrtümlich mit *Anopsilana* synonymisierten Gattungen *Haitilana* Notenboom, 1981 und *Troglocirolana* Rioja, 1956.

Creaseriella Rioja, 1953 und *Haptolana* Bowman, 1966 sind möglicherweise Schwestergattungen; die herausragendste Gemeinsamkeit ist das Einrollvermögen (M. 29).

Alle unterirdischen Arten der Gruppe **H** sind wahrscheinlich näher miteinander verwandt, eine Revision des Gattungskonzeptes ist in Verbindung mit einem sorgfältigen Vergleich der Arten notwendig. Es handelt sich hierbei um die zweite große Entwicklungslinie der Cirolaniden, die wahrscheinlich vom Brackwasser und küstennahen Süßwasser aus in die unterirdischen Habitate des Festlandes führt.

Einige Merkmale konnten in der obigen Analyse nicht immer berücksichtigt werden, da sie mit graduellen Variationen weit verstreut auftreten. Sie sollen zur Vervollständigung aufgezählt werden: Oft ist der Sympodit des ersten Pleopoden länger als bei den folgenden Pleopoden, zugleich ist meist der Endopodit fast rechteckig und kleiner als der Exopodit (z.B. bei *Politolana*, *Pseudaega*, *Calyptolana*, *Anrolana*). Das Kopulationsstilet am Endopoditen des männlichen zweiten Pleopoden inseriert oft nicht basal, sondern ist distad verlagert (z.B. bei *Eurydice*, *Ceratolana*, *Eurylana*, *Bathynomus*, *Arubolana*, *Cirolanides*). Beide Rami der Pleopoden 3-4 sind ursprünglich mit Schwimmborsten versehen (z.B. bei *Metacirolana*, *Eurydice*, *Cirolana*, *Natatolana*, *Calyptolana*), der Endopodit verliert meist diese Borsten und ist dann deutlich kürzer als der Exopodit. Eine Einteilung der Gattungen auf der Grundlage dieser Reduktion wurde von Monod (1930) ohne Erfolg versucht. Die Pleomere sind ursprünglich alle gleichartig und nicht verwachsen, werden jedoch mehrfach in der Zahl reduziert, verwachsen z.T. mit dem Pleotelson oder sind verkürzt, insbesondere bei hypogäischen Arten. Bowman (1975) hat Gattungen nach Pleonmerkmalen gruppiert, andere Merkmale jedoch nicht berücksichtigt; Bruce (1986) hat diese Einteilung nicht übernommen.

Sehr wahrscheinlich läßt sich das Dendrogramm bei zukünftigen, detaillierteren Untersuchungen genauer ausarbeiten. In der vorliegenden Form weist es auf bisher unberücksichtigte Apomorphien und auf unseren lückenhaften Kenntnisstand hin.

12.5 Bemerkungen zur Familie Cymothoidae

Zweifellos sind die bekannten Unterschiede in den Lebenszyklen und den Anheftungsstellen am Wirt genetisch fixiert und oft deutlich mit morphologischen Merkmalen korreliert (s. 12.2.4). Es müßte daher möglich sein, die biologische und morphologische Evolution der Familie zu beschreiben, sowie eine Gliederung in monophyletische Unterfamilien oder Gattungsgruppen vorzunehmen. So schlägt Bruce (1987) vor, die Familie Anilocridae von Schiödt und Meinert (1881) als Unterfamilie der Cymothoidae anzuerkennen, da die dazugehörigen Gattungen als außen an den Fischflanken parasitierende Formen auch morphologische Gemeinsamkeiten haben, z.B. eine charakteristische Anordnung der Oostegite. Die übrigen Gattungen der Familie müßten nach Bruce (1987) revidiert werden, ehe weitere Unterfamilien unterschieden werden können. Seit Schiödt und Meinert (1879-1884) gab es jedoch keine Revision der Familie. Die Gruppe ist taxonomisch problematisch, die existierenden Gattungsdiagnosen sind meist unbefriedigend (Brusca 1981).

Ob die Süßwasserarten Südamerikas mit denen Afrikas näher verwandt sind, ist nicht bekannt. Ebenso wenig ist nicht untersucht, ob die gleiche Lage von ostasiatischen *Ichtyoxenus*- und *Ourozeuktes*-Arten sowie von südamerikanischen *Artystone*- und *Riggia*-Arten in gallenartigen Bauchtaschen der Wirte eine Konvergenz, wie von Brusca (1981) vermutet, oder eine Homologie darstellt, ob also diese Arten näher miteinander verwandt sind.

Einen ersten Versuch, einige Gattungsgruppen in einem Dendrogramm zu verknüpfen, veröffentlichte Brusca (1981), leider jedoch ohne eingehende Merkmalsanalyse.

12.6 Bemerkungen zur Evolution der Cymothoidea

Vergleicht man das Dendrogramm (Abb. 97) mit unseren Kenntnissen der Biologie der Cymothoidea (s. 12.2), wird deutlich, daß es in dieser Gruppe eine Evolution der Lebensweisen gibt, die mit dem durch die Analyse morphologischer Strukturen gewonnenen (noch unvollkommenen) System zur Deckung kommt. Es entstehen zweimal konvergent aus einem gemeinsamen, räuberischen letzten Vorfahren sehr spezialisierte Fischparasiten,

die Cymothoidae und die Gnathiidae. Von *Phoratopus*, der urtümlichsten Gattung der Unterordnung, ist die Ernährungsweise leider nicht bekannt. Die Mandibeln haben jedoch nicht die für omnivore Arten typische breite Mahlfläche der pars molaris.

Es ist anzunehmen, daß die urtümlichen Ahnen der Cymothoidea benthisch lebten, gut schwimmen konnten und daher den Schwanzfächer nicht reduzierten, und sich von kleinen Invertebraten oder Aas ernährten, vielleicht auch bereits kranke oder tote Fische als Nahrungsquelle bevorzugten. Kleinere Beute jagen nur wenige der rezenten "Cirolanidae" (*Eurydice*, hypogäische Arten), die meisten Cymothoidea haben eine besondere Affinität zu Fischen. So saugen sowohl die Gnathiidae als auch die "Aegidae" und Cymothoidae Körpersäfte der Fische, die räuberischen "Cirolanidae" bevorzugen meist das Fleisch in Netzen und Reusen gefangener, kranker oder toter Fische. Die Protognathiidae sind ebenso wie die Corallanidae morphologisch, vielleicht auch biologisch Übergangsformen zwischen den räuberischen und den parasitischen Cymothoidea. Morphologische Anpassungen der Parasiten sind die Anheftungsvorrichtungen, d.h. die Klauen an den Pereopoden, die bei den Gnathiidae vor allem am ersten Pereopodenpaar, den "Pylopoden", bei den "Aegidae" an den Pereopoden 1-3, bei den Cymothoidae an den Pereopoden 1-7 entstehen, und die stechenden Mundwerkzeuge, die bei den Gnathiidae noch spitzer sind als bei den anderen Familien. Die Cymothoidae besitzen noch einen relativ breiten, nicht stilettförmigen Mandibelenditen. In analoger Weise sind bei den Fischparasiten ebenso wie bei den stechend-saugenden Paranthuridae und den Gnathiidae die zweiten Maxillen atrophiert oder reduziert, die ersten Maxillen zu schlanken Stechwerkzeugen entwickelt. Bei den Cymothoidae endet allerdings die erste Maxille noch mit mehreren kurzen Zähnen.

Zum Verhaken des Mundkegels in der Fischhaut sind zwei verschiedene Wege beschritten worden: Bei den Gnathiidae werden der ganze Körper und der Mundkegel nur durch das erste Pereopodenpaar an den Wirt gepreßt. Bei der Praniza ist diese Extremität verkürzt und frontad verlagert, so daß die Klauen neben dem Stechkegel der Mundwerkzeuge liegen. Bei den sehr viel größeren und schwereren "Aegidae" und Cymothoidea wird der Körper mit den Klauen der Laufbeine gehalten, zusätzlich werden die Palpi der Maxillipeden mit ihren kräftigen Dornen in die Fischhaut gestemmt.

Der Bau des Verdauungstraktes der Fischparasiten weist ebenfalls Analogien auf. Der Darmabschnitt zwischen Magenausgang und Sphinkter ist sehr dehnbar und dient als Speicher für die aufgenommene Nahrung, die lange Zeit als Vorrat dient, während die Mitteldarmdrüsen verdauen und resorbieren. Dieser Darmabschnitt hat bei den "Cirolanidae", die man als opportunistische Räuber und Aasfresser ansehen muß, bereits eine ähnliche Funktion, die Tiere können bei einer sich bietenden Gelegenheit den Darm in kurzer Zeit mit Fleisch füllen, um dann wahrscheinlich lange von diesem Vorrat zu leben.

Das Verhältnis der Cymothoidae zu den sog. **Epicaridea** (=Bopyridae) wird in den folgenden Abschnitten untersucht.

12.7 Die Bopyridae

Die Epicaridea Latreille, 1831 werden im folgenden als Familie Bopyridae Rafinesque, 1815 in die Unterordnung Cymothoidea eingegliedert. Diese Entscheidung hat zur Folge, daß alle bisher als Familien geltende Taxa der Epicaridea als Unterfamilien aufgeführt werden und Unterfamilien den Rang von Tribus erhalten. Auf diese Weise wird das enkaptische System der (hypothetischen) Evolution dieser Gruppe angepaßt. Die Begründungen für diese systematische Gliederung werden im Abschnitt 12.8 erläutert, nachdem zunächst die Lebensweisen und morphologischen Variationen dieser Familie vorgestellt worden sind.

12.7.1 Merkmale der Bopyridae

Ernährungsweise obligat parasitisch. Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus, Zwergmännchen, drei Larvenstadien (Epicaridium, Microniscium, Cryptoniscium, s.u.) und einem Wirtswechsel. Körper der

adulten Weibchen ursprünglich länglich oval, dorsal leicht konvex, etwas breiter als bei den "Cirolanidae", mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Pleotelson kurz, Telsonabschnitt reduziert, Anus terminal. Antennen sehr kurz, Geißel weniggliedrig. Mundwerkzeuge einen Stechkegel bildend. Mandibeln stilettförmig, ohne Palpus; pars molaris, lacinia mobilis und Borstenreihe fehlend (Abb. 103). Erste Maxille fehlend. Zweite Maxille zu Tuberkel reduziert, interne Apodeme jedoch noch vorhanden (Bonnier 1900). Maxilliped ursprünglich mit breitem, blattförmigem Basipoditen und sehr kurzem, zweigliedrigem Palpus (Abb. 103). Beim Männchen Mundwerkzeuge ähnlich wie beim Weibchen, Maxilliped jedoch sehr reduziert, maximal aus 2 kurzen Gliedern bestehend (Abb. 103). Pereopoden 1 – 7 propodosubchelat, im Vergleich zu anderen Isopoden relativ kurz. Pleopoden alle gleichartig, bei den Larven mit marginalen Schwimmborsten. Uropoden griffelförmig, subterminal inserierend, keinen Schwanzfächer bildend. Pleotelson ventral nicht konkav, Pleopoden nicht in Atemkammer geschützt. Männchen ohne appendix masculina. Männliche Genitalpapillen, soweit bekannt, ventral am caudalen Rand des siebten Pereomers gelegen.

Von den oben aufgezählten Merkmalen sind alle bis auf die der Körperform und der Pleopoden Apomorphien, wenn man die Familie mit nicht parasitierenden Isopoden vergleicht.

Alle Bopyridae sind in ihrer Anlage protandrische Hermaphroditen, die an Crustaceen parasitieren, die Männchen sind stets im Vergleich zu den Weibchen verzweigt. Bei den bisher als "Bopyroidea" zusammengefaßten Gruppen (s. 12.7.4) wird die männliche Phase übergangen, wenn Erstankömmlinge sich auf dem Wirt direkt in Weibchen verwandeln (vgl. Hiraiwa 1936, Beck 1980). Die weite Verbreitung der Protandrie und das gelegentliche Vorkommen der Geschlechtsumwandlung bei den "Bopyroidea" bei ansonsten gleichen Larvenformen aller Bopyridae und der verzweigten Form aller Männchen sprechen jedoch dafür, daß der Hermaphroditismus eine bereits bei der Stammform der Bopyridae vorhandene Eigenart war.

Die Unterfamilien dieser Familie unterscheiden sich nicht nur morphologisch, sondern auch im Ablauf der Lebenszyklen und der Wirtswahl. Die meisten Bopyridae sind wie ihre Wirte marin, es gibt aber auch einige Süßwasserarten (s. Mackin & Hubricht 1938).

Die Bopyridae haben von allen Isopoden die absonderlichsten Gestalten, sehr abgeleitete Arten haben nur noch Wurmform oder bilden einen angeschwollenen Sack (Abb. 100). Die Anatomie variiert sehr, Ovarien, Darm und Mitteldarmdrüsen können Aussackungen haben, die Organisation ist jedoch in den Grundzügen wie bei anderen Isopoden. Der Magen ist zu einer bisher kaum untersuchten Saugpumpe umgebildet, die zu einem Teil aus einem muskulösen, auf der Innenseite papillösen Hohlorgan besteht. Interessant sind Meldungen von der Präsenz von Rektalvesikeln, die an den symbiontenträgenden Darmabschnitt der Gnathiidae erinnert (s. Juilfs & Wägele 1987). Derartige Vesikel sind von Larven der Hemioniscinen bekannt (Buchholz 1866, Caullery & Mesnil 1901). Es handelt sich um einen erweiterten Rektalabschnitt, der sich caudal an den Sphinkter anschließt und mit einer zähflüssigen Substanz gefüllt ist. Fraisse (1878a) beschreibt ein ähnliches Gebilde aus Cryptonisciden, dessen Inhalt einen charakteristischen, unangenehmen Geruch haben soll. Kossmann (1884) fand ebenfalls eine derartige "Endblase".

Die Bopyrinae haben noch eine an freilebende Isopoden erinnernde Körperform. Die Tiere sitzen meist außen am Körper oder unter dem Carapax der Wirte. Stebbing (1893) berichtet, daß diese Stadien wohl wegen ihrer abgeflachten Form und Asymmetrie von französischen Fischern für junge Plattfische gehalten wurde.

12.7.2 Larvenstadien

Die Larven der Bopyridae wurden zunächst für adulte Tiere gehalten und erhielten Gattungsnamen. Das **Cryptoniscium** darf nicht mit der Gattung *Cryptoniscus* Müller, 1871 verwechselt werden, für die eine eigene Familie (**Cryptoniscidae** Kossmann, 1884, identisch mit den **Liriopsinae** Bonnier, 1900) errichtet wurde. Ebenso wurde das Microniscium als Gattung *Microniscus* Müller, 1871 in die auf Copepoden parasitierende Familie **Microniscidae** Giard & Bonnier, 1887 eingeordnet. Caullery (1907) erkannte durch Experimente mit dem Entonisciden *Portunio kossmanni* (Giard & Bonnier, 1886), daß das Microniscium ein auf Calaniden parasitierendes Larvenstadium ist. Bereits Sars (1897) wies die Microniscidae zurück, da er annahm, daß *Microniscus* nur eine Larve ist und die Copepoden nur als Zwischenwirte fungieren. Bonnier (1900) nahm Sars

Vorstellungen nicht an, spätere Autoren konnten jedoch wiederholt die Metamorphose vom *Microniscium* zum *Cryptoniscium* beobachten (s.u.). Die Gattung *Cryptoniscus* wird heute zu den **Liriopsinae** Bonnier, 1900 gezählt (s. Altes 1981) und der Gattungsname meist als jüngeres Synonym von *Liriopsis* Schultze, 1859 eingestuft (vgl. Bonnier 1900). Müller (1871) hielt die adulte Form während seiner Untersuchungen zunächst für einen Rhizocephalen, bis er entdeckte, daß es sich um einen Bopyriden (Epicariden) handelte.

Das Stadium, welches sich aus dem Ei entwickelt, wird als **Epicaridium** bezeichnet. Es hat einen breit-ovalen Umriss mit gewölbter Dorsalseite, Augen sind meist vorhanden, dazu zwei Antennenpaare, 6 Paar subchelate Pereopoden, 5 Paar Pleopoden und die Uropoden. Die Mundwerkzeuge sind fast alle reduziert, der Stechkegel besteht aus stilettförmigen Mandibeln, die zwischen Labrum und Hypopharynx eingebettet sind. Auffällig ist der häufig vorhandene Analtubus, ein am Pleon hängender Schlauch (Abb. 100 A: TA). Das Epicaridium schwimmt mit den lang beborsteten Pleopoden und reagiert allgemein positiv phototaktisch. Diese Stadien heften sich mit den Subchelae der Pereopoden an den Zwischenwirten, der, soweit bekannt, stets ein Copepode ist. Das folgende Larvenstadium, in der vorliegenden Arbeit **Microniscium** genannt, um es von der "Gattung" *Microniscus* Müller, 1870 zu unterscheiden, entsteht nach einer Häutung direkt aus dem Epicaridium. Diese Häutung ist, wie bei der letzten marsupialen Häutung der fast fertigen Mancas anderer Isopoden, nicht zweiphasig, die Kutikula wird in einem Stück abgestreift (Anderson & Dale 1981), ein Indiz dafür, daß bei den Bopyridae die Jungtiere in einem früheren Stadium als bei anderen Isopoden das Marsupium verlassen. Das *Microniscium* hat eine weichere Kutikula, undeutlich gegliederte Extremitäten und keinerlei Schwimmborsten, eine ökonomische Anpassung an die Sessilität dieser Lebensphase. Durch Nahrungsaufnahme dehnen sich die Tiere aus; bei *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) konnte eine Längenzunahme von 0,40 auf 0,54 mm gemessen werden (Anderson & Dale 1981), wobei keine Wachstumshäutung durchgeführt wird. Das **Cryptoniscium**, zu unterscheiden von der "Gattung" *Cryptoniscus* Müller, 1870, entsteht nach einer Häutung aus dem *Microniscium*. Die Kutikula dieser pelagischen Larve ist wieder verfestigt, kräftige Antennen mit oft verbreiterten Grundgliedern, Coxalplatten und subchelate Pereopoden sind vorhanden, die Pleopoden sind gut entwickelt und tragen wieder wie die Uropoden Schwimmborsten. Das siebte Pereopodenpaar ist bei dem *Cryptoniscium* bereits vorhanden. Der Analtubus fehlt. Diese Larve schwimmt aktiv und offenbar ausdauernd auf der Suche nach dem Endwirten oder nach einem Geschlechtspartner.

Das *Cryptoniscium* sieht bei allen Bopyridae sehr ähnlich aus (Anderson & Dale 1981). Es ist das letzte frei schwimmende Stadium, es trägt bei den früher als "Cryptoniscoidea" zusammengefaßten Taxa bereits heranreifende männliche Gonaden (Caullery & Mesnil 1901), während bei den "Bopyroidea" das Geschlecht noch nicht festgelegt ist. Bei den Bopyrinae wird aus dem *Cryptoniscium* nach dem Festsetzen auf dem Endwirt ein unreifes Bopyridium, welches die Schwimmborsten der Larve verloren hat, aber erst im Laufe des weiteren Wachstums alle Merkmale des Adultus ausbildet und sich in ein Weibchen oder ein kleines Männchen verwandelt (s. Veillet 1945).

12.7.3 Lebensweisen

12.7.3.1 Lebenszyklen der Bopyrinae

Die Bopyrinae parasitieren an Decapoden und sind die bekanntesten Bopyridae. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt auf phänotypischem Weg. Die traditionell unterschiedenen Tribus (vormals Unterfamilien) der Bopyrinae bevorzugen verschiedene Anheftungsstellen am Wirt (Beck 1980). In der Kiemenhöhle von Garnelen leben vor allem die Argeiini, Bopyrini und Pseudionini, während die Hemiarthrini das Pleon der Wirte befallen. Die Larve der Hemiarthrini sucht allerdings zunächst auch die Carapaxhöhle auf, der Parasit verlagert seinen Standort erst im Stadium des heranwachsenden Weibchens (Pike 1960). Die Carapaxhöhle bietet den Vorteil des mechanischen Schutzes, sie wird zudem stets mit Frischwasser durchspült. Reife Bopyrinen werden in Anpassung an die Gestalt des Kiemenraumes des Wirtes asymmetrisch, die Richtung der Krümmung hängt davon ab, auf welcher Seite des Wirtes der Parasit heranwächst.

Abb. 98 illustriert den Entwicklungsgang eines Bopyrinen. Aus dem Ei schlüpft das Epicaridium, welches aktiv den ersten Wirt, einen Calaniden, sucht. Auf dem Copepoden ernähren sich diese ersten Stadien, häuten sich zu dem Microniscium und schließlich zum Cryptoniscium, welches den Wirt verläßt und sich einige Tage im freien Wasser auf der Suche nach dem Endwirt aufhält (s. Reverberi & Pitotti 1942, Bourdon 1968, Anderson & Dale 1981). Aus dem Cryptoniscium entsteht das sessile Jungtier, welches bei Anwesenheit eines Weibchens männliche Gonaden, jedoch keine Kopulationsorgane entwickelt (Hiraiwa 1936). Die verzweigten Männchen halten sich ventral am Pleon des Weibchens auf und geben das Sperma direkt ins Marsupium ab, ein receptaculum seminis fehlt bei den Weibchen. Im Marsupium selbst halten sich die Männchen nicht auf. Ist kein Weibchen vorhanden, wächst das Cryptoniscium zu einem Weibchen heran. Die Ernährung erfolgt dabei

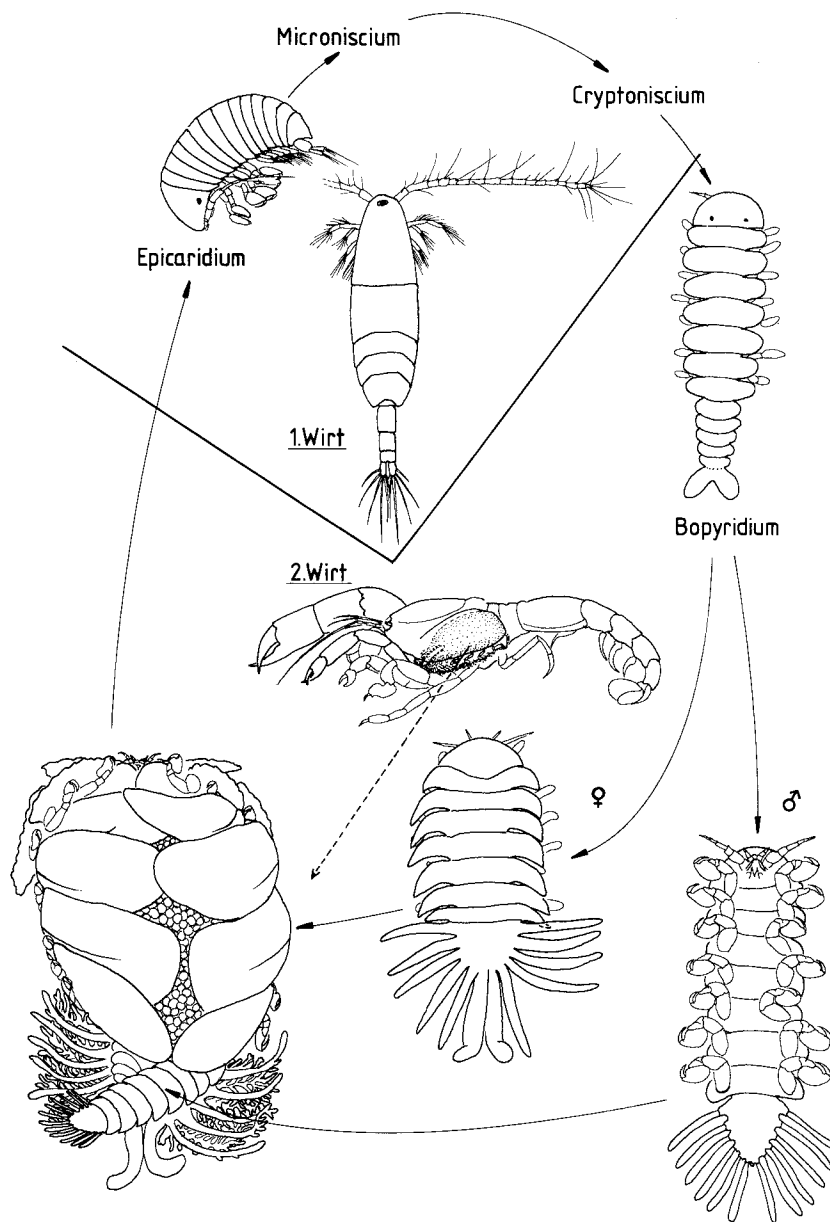


Abb. 98. Lebenszyklus von *Ione thoracica* (Montagu, 1808)(Bopyrinae), parasitisch auf *Acartia* (1. Wirt) und *Callinassa* (2. Wirt), geschlechtsreifen Stadien in Ventralansicht gezeichnet. Das reife Männchen hält sich am Pleon des Weibchens auf. Nach Angaben von Reverberi & Pitotti (1942), Zeichnungen nach Bonnier (1900) und Reverberi & Pitotti (1942).

durch wiederholtes Anstechen des Wirtes, dessen Körperflüssigkeiten eingesogen werden. Nach Walker (1977) nimmt das Weibchen von *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) 7 bis 9 μ l Hämolymphe pro Tag auf. Die Weibchen bilden umfangreiche Marsupien aus und produzieren eine sehr hohe Zahl von Eiern. Beck (1980) zählte bei *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) je Brut 350 bis 11.850 Eier.

In diesem Zyklus tritt meist keine Geschlechtsumwandlung auf, da die Cryptoniscien sich direkt zu einem der beiden Geschlechter entwickeln können. Bei *Epipenaeon japonica* Thielemann, 1910 soll vielleicht nicht eine phänotypische sondern sogar eine genotypische Geschlechtsbestimmung vorhanden sein (Hiraiwa 1936).

Bei der gut untersuchten Art *Ione thoracica* (Montagu, 1808), ein Parasit von *Callianassa laticauda* (Otto), dient *Acartia clausi* Giesbrecht als Zwischenwirt. Das Cryptoniscium kann 2 alternative Entwicklungswege einschlagen. Findet es nach Aufsuchen der Wohnbauten von *Callianassa* einen nicht infizierten Wirt, setzt es sich auf dem Pleon fest und verwandelt sich in ein Bopyridium. Von dort aus verlagert es den Standort auf die Kiemen, wo das Tier zum Weibchen heranreift. Ist auf dem Wirt bereits ein weiblicher Parasit vorhanden, wird das Cryptoniscium, möglicherweise durch Pheromone angelockt, direkt in die Carapaxhöhle des Maulwurfkrebsses geführt, wo es sich in ein Männchen verwandelt und ein Leben lang am Pleon des Weibchens verbleibt (Reverberi & Pitotti 1942). Stirbt das Männchen ab, wird sein Platz von einem nachfolgenden Cryptoniscium oder einem fortgeschrittenerem männlichen Entwicklungsstadium eingenommen. Stirbt dagegen das Weibchen ab, kann sich das Männchen in ein Weibchen verwandeln, was von Reverberi & Pitotti (1942) und Reverberi (1947) experimentell überprüft wurde, und neue Cryptonisciden anziehen, von denen eines zum Männchen wird. Hiermit ist also auch bei den Bopyrinae der protandrische Hermaphroditismus nachweisbar. Die Protandrie wird lediglich unterdrückt, wenn ein Cryptoniscium auf einen nicht infizierten Wirt oder auf ein Weibchen trifft, die Veranlagung zum Hermaphroditismus ist jedoch nicht verlorengegangen.

Von den Weibchen wird nur die Anwesenheit eines einzigen Männchens geduldet. Ist der Maulwurfkrebs sehr stark infiziert (es wurden bis zu 40 Parasiten auf einem Individuum gefunden), kommt es vor, daß sich die Bopyridien und andere unreife Stadien ablösen, um ohne weitere Entwicklung abzusterben (Reverberi & Pitotti 1942, Bourdon 1968). Die aus dem Marsupium schlüpfenden Epicaridien verlassen den Bau des Callianassiden und schwimmen positiv phototaktisch zur Wasseroberfläche. Im Experiment fallen sie sofort über *Acartia clausi* her, ein Calanide, der im mediterranen Litoral auch dicht über dem Meeresboden vorkommt (Reverberi & Pitotti 1942).

Von *Pleurocrypta galathea* Hesse, 1865 ist bekannt, daß unreife Stadien auch in der Leibeshöhle der Wirte (Galatheiden) auftreten können (Pike 1953, Bourdon 1968). Die Bedeutung dieser endoparasitischen Lebensphase ist nicht bekannt.

Bourdon (1968) stellte tabellarisch die Wirte europäischer Bopyrinen zusammen. Nicht alle Bopyrinen sind nur auf 1 Wirtsart spezialisiert, sie treten dann jedoch auf Arten der gleichen Gattung oder bei nah verwandten Gattungen auf. Eine Decapodenart kann zugleich der Wirt mehrerer Bopyrinenarten sein. Die meisten Wirte (93%) gehören zu den Natantia und Anomura.

Bopyrinen können zusammen mit Rhizocephalen am gleichen Wirtsindividuum auftreten. Müller (1871) beschreibt, daß *Bopyrus resupinatus* Müller, 1871 die wurzelartigen Ausläufer von *Sacculina* ansticht und aussaugt, so daß die *Sacculina externa* abstirbt, das Geflecht des Rhizocephalen im Inneren des Decapoden (ein Paguride) jedoch weiter wuchern kann. Zusammen mit *Sacculina* kommt ein weiterer Bopyride vor ("Cryptoniscus"), der die *Sacculina externa* verdrängt und an der Anheftungsstelle des Rhizocephalen selbst das Wurzelgeflecht des konkurrierenden Parasiten für die eigene Ernährung nutzt (Müller 1871). Diese Formen, die einen rüsselförmigen Vorderkörper besitzen, gehören zu den Liriopsinae (s.u.).

Es kommt auch zwischen verschiedenen Arten von Bopyrinen zu Hyperparasitismus und Konkurrenz. Caroli (1946) berichtet, daß die auf *Upogebia littoralis* (Callianassidae) lebende *Gyge branchialis* Cornalia & Panceri, 1857 so lange als Wirt für das Bopyridium von *Pseudione euxinica* Popov, 1929 dient, bis *G. branchialis* abstirbt und der Hyperparasit sich direkt an der *Upogebia* anheften kann.

12.7.3.2 Der Lebenszyklus der Entoniscinae

Entonisciden sind Entoparasiten von Decapoden. Müller (1871) fand sie beispielsweise nach systematischer Suche in Arten der Gattungen *Porcellana*, *Achaeus* und *Xantho*. Infizierte weibliche Krabben sind daran erkennbar, daß sie zur Fortpflanzungszeit keine Eier haben. Die adulten, weiblichen Entonisciden sind wurmförmige, z.T. gelappte Organismen ohne Extremitäten (s. Fraisse 1878b, Atkins 1933).

Eine beispielhafte Studie führte Atkins (1933) an *Pinnotherion vermiforme* Giard & Bonnier, 1889 durch (s. Abb. 99). Der Wirt, *Pinnotheres pisum* (L.), lebt als Entök in verschiedenen Bivalvia. Das Cryptoniscium ist meist in der Leibeshöhle des Wirtes zu finden, wo es zum Männchen heranreift. Der Erstankömmling macht

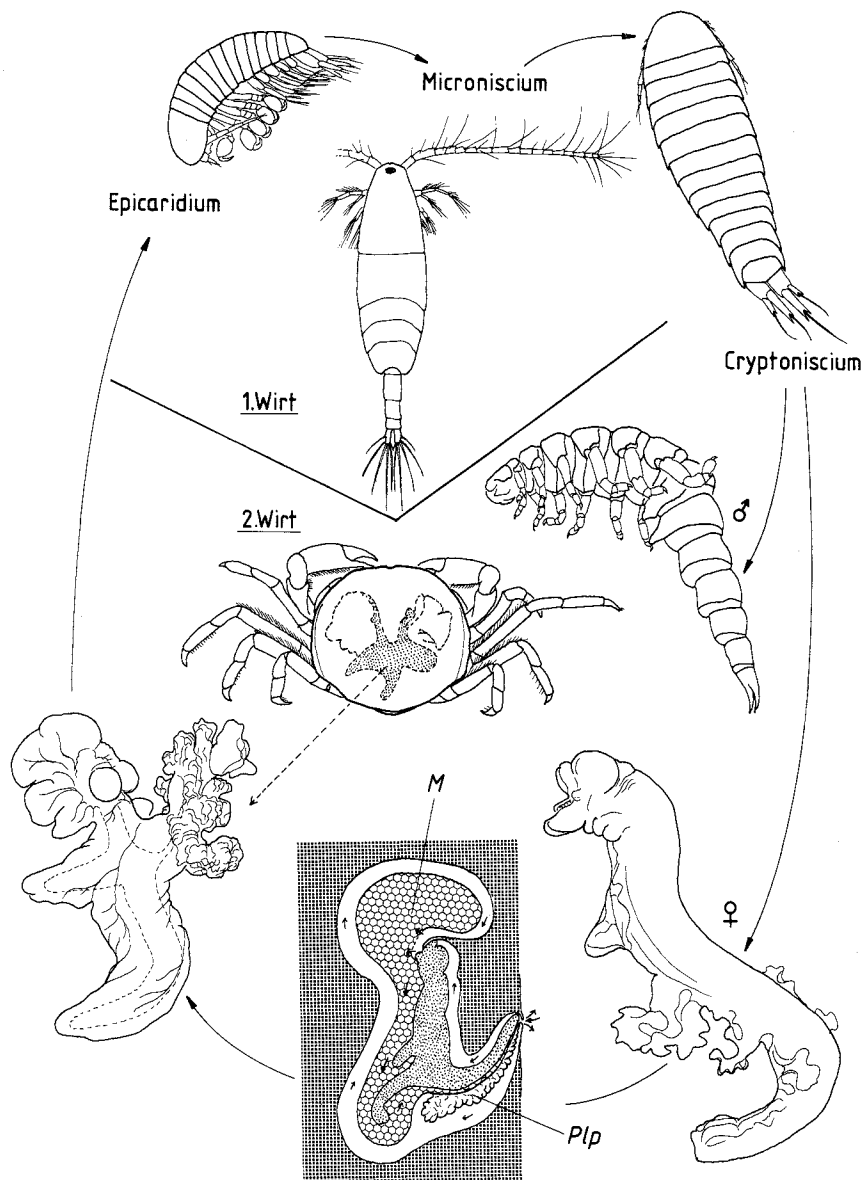


Abb. 99. Der Lebenszyklus von *Pinnotherion vermiforme* Giard & Bonnier (Entoniscinae), rekonstruiert nach Angaben und Abbildungen von Atkins (1933). Adulte Stadien parasitisch in *Pinnotheres pisum* (L.). Unten: Schematischer Querschnitt durch ein in einer Galle lebendes Weibchen von *Portunio*; kleine Pfeile geben die Richtung der Wasserzirkulation an (n. Bonnier 1900). M: Marsupium; Plp: Pleopoden; Wirtsgewebe gerastert.

eine Metamorphose zum Weibchen durch, während alle folgenden Cryptoniscien sich zu Männchen entwickeln. Das zukünftige Weibchen dringt nicht wie die später eintreffenden Larven durch das Integument in die Leibeshöhle der Krabbe ein, sondern heftet sich außen im Kiemenraum fest und wächst in einer von Wirtskutikula umgebenen, in die Krabbe eingestülpte Galle heran. Der Vorgang der Gallenbildung ist noch nicht untersucht worden, möglicherweise sitzt das erste Cryptoniscium wie bei *Portunion* (s.u.) doch unter der Kutikula des Branchialraumes. Die Anatomie des wurmförmigen Weibchens wird von Atkins (1933) beschrieben. Die meisten Mundwerkzeuge fehlen (Maxillen, Maxillipeden), weshalb Fraisse (1878b) annahm, daß die Entonisciden sich parenteral ernähren. Atkins (1933) fand jedoch Mundöffnung, Oesophagus und den Pumpsagen oder "Cephalogaster", der für die Bopyridae kennzeichnend ist, welcher zweifellos dem Einsaugen von Haemolympe dient. Kossmann (1881a, 1882) vermutet, daß die Entonisciden mit ihren rudimentären Mandibeln die umhüllende Kutikula der Galle durchbohren, um Nahrung aufzunehmen. Die Verletzung soll durch Koagulation der Haemolympe schnell wieder verstopfen, wenn der Parasit sich zurückzieht. Eier sollen vom reifen Weibchen kontinuierlich produziert werden, ein für Bopyriden einmaliges Verhalten. Eines der Männchen dringt aus der Leibeshöhle der Krabbe in die Galle zum Weibchen vor, sein Spermium wird über eine Rinne am Körper des Weibchens direkt in das Marsupium geleitet, Kopulationsorgane fehlen. Obwohl von Atkins nicht beobachtet, ist zu vermuten, daß die schlüpfenden Epicaridien über die Verbindung der Galle zum Kiemenraum des Wirtes entlassen werden. Das weitere Schicksal der Larven ist unbekannt.

Die Larvalentwicklung konnte von Veillet (1945) bei *Portunion maenadis* Giard, 1886, einem Parasiten von *Carcinus maenas* (L.), beobachtet werden. Das 0,2 mm lange, positiv phototaktisch reagierende Epicaridium schwimmt aktiv auf der Suche nach einem Wirten (Arten der Gattungen *Acartia*, *Centropages* oder *Paracalanus*), wobei es nicht wählerisch ist und meist die häufigste Copepodenart als Wirt annimmt. Die Larven halten sich an den Borsten der Furca oder der Antennen fest, klettern auf den Körper des Copepoden und saugen Haemolympe. Über die Microniscium-Phase verwandeln sich die Tiere nach 2 Häutungen in ein 0,45 mm langes Cryptoniscium, welches ein siebtes Pereopodenpaar besitzt. Dieses Stadium schwimmt zu einem *Carcinus* und dringt, meist im Bereich der Kiemenhöhle, aber auch an anderen Körperregionen, in die Krabbe ein, um sich zwischen Kutikula und Epidermis zu schieben, wenn es sich um eine Erstinfektion handelt, oder um in der Leibeshöhle zu treiben. Der Erstankömmling wird in ein "Kokkon" gehüllt, welches als Abwehrreaktion der Krabbe entsteht. Vielleicht scheidet die Hypodermis des Wirtes eine dünne, neue Kutikula ab, Veillet (1945) jedoch vermutet, daß "Lymphozyten" den Parasiten umgeben. Da diese Cryptoniscien sich vor allem an jungen, etwa einjährigen Krabben ansiedeln, ist es sehr wahrscheinlich, daß der Parasit nicht durch Häutungen des Wirtes abgestreift wird. In der Galle wächst das Weibchen bis auf 4 cm Länge heran (Abb. 99). Männchen entstehen nur, wenn ein Cryptoniscium auf Weibchen der gleichen Art trifft und sich in dessen Nähe häutet. Die Männchen werden 1 bis 3 mm lang, sie verlieren das siebte Pereopodenpaar. Es können bis zu 30 Männchen an einem Weibchen vorkommen. Protandrie konnte nicht nachgewiesen werden, die Geschlechtsbestimmung ist wie bei den Bopyriden phänotypisch. Die Galle schwebt angeblich zeitweilig ohne Befestigung im dorsalen Hämocölraum der Krabbe, das reife Weibchen soll jedoch durch Pressen des Abdomens an die Hypodermis der Carapaxhöhle im Integument der Krabbe eine Öffnung erzeugen, durch die Wasser zur Ventilation der Parasitenembryonen in die Brutkammer geleitet werden kann (s. Abb. 99). Die Öffnung wird auch zum Entlassen der Larven benötigt.

Portunion hemmt die Gonadenreifung des Wirtes, der Entoniscide kann auch auf die Entwicklung einer gleichzeitig vorhandenen Sacculina einen verzögernden Einfluß haben.

Nach Kuris et al. (1980) kann ein Decapode auch Abwehrmechanismen gegen die Infektion entwickeln: Bei befallenen Exemplaren von *Hemigrapsus oregonensis* war das plötzliche Absterben von *Portunion conformis* Muscatine, 1956 festzustellen. Der Abwehrmechanismus ist nicht bekannt. Abgestorbene Parasiten werden vom Wirtsgewebe eingekapselt.

12.7.3.3 Die 'Cryptoniscoidea'

Die "Cryptoniscoidea" entsprechen der Unterfamiliengruppe **C** im Dendrogramm Abb. 102. Mit der Einführung des neuen Systems kann diese Gruppe nicht mehr den Rang einer Überfamilie behalten. Die Arten haben wie die der "Bopyroidea" einen Lebenszyklus mit 2 Wirten und den 3 bekannten Larvenstadien, die Geschlechtsbestimmung erfolgt jedoch nicht phänotypisch, die Tiere sind protandrische Hermaphroditen. Das *Cryptoniscium* reift stets zu einem larvalen Zwergmännchen heran, befruchtet zunächst ein oder mehrere Weibchen, welche oft in den Bruträumen der Wirte leben, und sucht dann ein nicht infiziertes Wirtstier, wo es sich in ein Weibchen verwandelt (Nielsen & Strömberg 1973). Von den übrigen Bopyridae unterscheidet sich das Männchen der Gruppe **C** durch seine larvale Gestalt und der Präsenz von Schwimmborsten an den Pleopoden (Kossmann 1884). Als Wirte sind Peracariden, Ostracoden und Cirripedier bekannt. Die Unterfamilien werden nach den besiedelten Wirtstieren unterschieden; es sind die **Dajinae** (auf Decapoden, Euphausiaceen und Mysidaceen; Abb. 100 E, F), **Asconiscinae** (auf Mysidaceen), **Podasconinae** (auf Amphipoden; Abb. 100 D), **Cabiropsinae** (auf Isopoden), **Hemioniscinae** und **Crinoniscinae** (auf Balaniden), **Liriopsinae** (=Cryptoniscinae) (auf Rhizocephalen und Decapoden), und die **Cyproniscinae** (auf Ostracoden). Es gibt auch Gattungen unklarer Stellung wie *Apocumoechus* Nierstrasz & Brender à Brandis, 1931, welche als Parasit von Leptostraken bekannt ist (Nierstrasz & Brender à Brandis 1931). Einige Lebenszyklen können im folgenden vorgestellt werden.

12.7.3.4 Die Lebensweise der Cyproniscinae

Diese Bopyriden schmarotzen auf Ostracoden und weisen einmalige Körpermerkmale auf (s. Sars 1897). Im Verlauf des Entwicklungszyklus heftet sich ein *Cryptoniscium* im weiblichen Vorbereitungsstadium an die Dorsalseite des Hinterkörpers des Ostracoden und klettert in den Brutraum unter dem Carapax (Sars 1882, Bonnier 1900). Dort versenkt der Parasit seinen Cephalothorax im Wirt und es wachsen zwei dünne Fortsätze aus, die wie Fühler aussehen, zugleich entsteht eine besonders kräftig chitinisierte Stirnfront. Zunächst verformt sich nach Abstreifen der caudalen Hälfte der larvalen Kutikula der Hinterkörper des jungen Weibchens und beginnt anzuschwellen, später wächst der Vorderkörper ebenfalls, wobei die ursprüngliche Segmentierung kaum noch zu erkennen ist und alle Extremitäten zurückgebildet werden. Dabei löst sich die larvale Kutikula auch vom Vorderkörper. An der Anheftungsstelle entsteht ein dünner Schlauch, der den wachsenden Organismus am Wirt festhält. Das reife Weibchen ist noch bilateralsymmetrisch, bildet einen die Eier enthaltenden Sack. Die sekundäre Brutkammer wird ventral durch Hautfalten (verwachsene Oostegite?) verschlossen.

Das Epicaridium und der Zwischenwirt mit dem parasitischen *Microniscium* sind nicht bekannt.

12.7.3.5 Die Lebensweise der Cabiropsinae

Die Cabiropsinae parasitieren stets auf anderen Isopoden. *Ancyroniscus bonnieri* Caullery & Mesnil, 1919 lebt in Weibchen von *Dynamene bidentata* (Adams, 1800) (Sphaeromatidae). Aus den *Cryptoniscien* entstehen in der Leibeshöhle des Wirtstieres die männlichen Stadien, die sich zur Ernährung an einer Mitteldarmdrüse oder am Darm anheften. Eines dieser Individuen wandelt sich in ein Weibchen um. Dieses durchbricht das Integument der *Dynamene* auf der Ventralseite, ragt mit dem Vorderkörper in das Marsupium der Wirtsassel, wo es die Eier aussaugt (Abb. 100 C). Bei dem sehr deformierten Parasiten bleiben zwei Beinpaare erhalten, die dem Festhalten dienen. Entfernt man die Eier aus dem Marsupium von *Dynamene* verhungert der Parasit (Holdich 1975). Das Schicksal des Epicaridiums ist nicht bekannt.

Nielsen (1969) fand *Clypeoniscus hanseni* Giard & Bonnier, 1893 auf Arten der Gattung *Idotea* Fabricius, die Infektionsrate lag unter 1%. Die reifen Weibchen leben im Marsupium der Klappenassel. Die *Cryptoniscien* sitzen häufig außen an unreifen Wirten auf der Ventralseite, sich oft auch zwischen den Pleopoden aufhaltend, wo sie sich mit den Pereopoden 1 und 2 anheften. Vor Eintritt der weiblichen Geschlechtsreife des

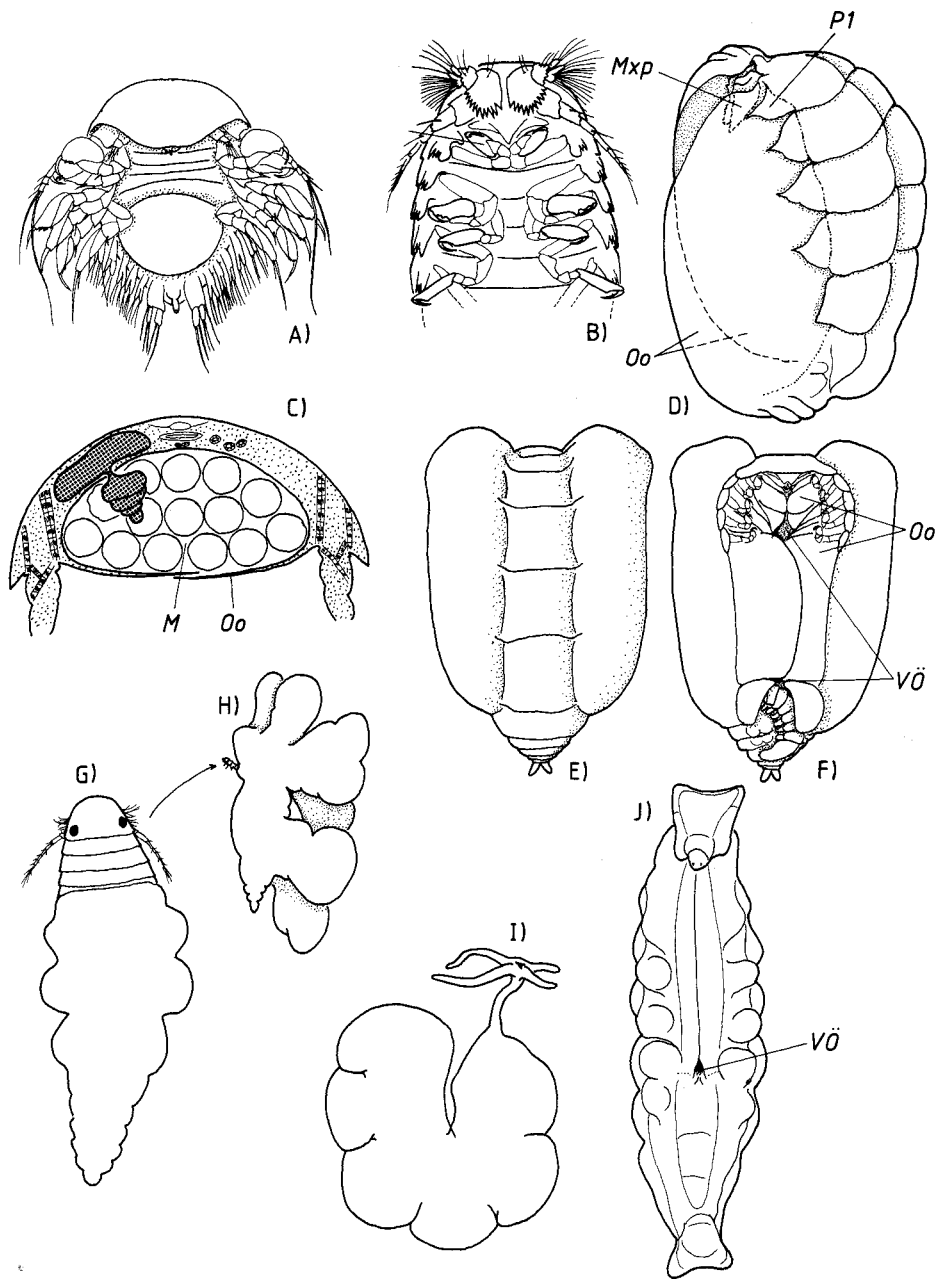


Abb. 100. Formen der Bopyridae. A, B: *Clypeoniscus meinerti* (Cabiropsinae; n. Giard & Bonnier 1893). A: Epicaridium, B: Vorderkörper des Cryptonisciums in Ventralansicht. C: Schematischer Querschnitt durch ein Weibchen von *Dynamene bidentata* (Sphaeromatidae) mit parasitierendem *Ancyroniscus bonnieri* (Cabiropsinae; gerastert); der Parasit ernährt sich von den Eiern des Wirtes (n. Holdich 1975). D: *Podascon dellavallei* (Podasconinae; n. Giard & Bonnier 1893), Weibchen in Seitenansicht. E, F: *Dajus mysidis* (Dajinae) in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); Ventral am Pleon ist das Männchen zu erkennen (n. Sars 1899). G, H: *Hemioniscus balani* (Hemioniscinae), unreifes (G) und reifes (H, Seitenansicht) Weibchen (n. Goudeau 1967 und Bonnier 1900). I: Reifes Weibchen von *Danalia curvata* (Liriopsinae; n. Altes 1981). J: *Enthylacus trivinctus* (Liriopsinae), reifes Weibchen (n. Pérez 1920).

M: Marsupium; Mxp: Maxilliped; Oo: Oostegite; P 1: Pereopod 1; TA: Analtubus; VÖ: Ventilationsöffnung.

Parasiten müssen sie jedoch reife weibliche Wirtstiere suchen. Die Männchen und unreifen Weibchen von *Clypeoniscus* saugen Hämolymphe der *Idotea* ein, reife Parasitenweibchen dagegen leben im Marsupium und ernähren sich von den Eiern der *Idotea*, was Sheader (1977) bestätigen konnte. Diese Stadien reduzieren ihre Pereopoden 3 bis 7, mit den verbleibenden Pereopoden 1 und 2 werden wohl die Wirtseier vor den Mundkegel gehalten. Der Zwischenwirt ist nicht bekannt. Sheader (1977) beobachtete, daß die Klappenassel nach einer Häutung vom Parasiten befreit wird. Allgemein wird jedoch nach Beobachtungen des Autors bei bruttragenden Weibchen der Isopoden die Häutung auch nach Verlust der Eier erst durchgeführt, wenn die potentielle Brutzeitspanne verstrichen ist, was den Abschluß der Entwicklung des Parasiten ermöglicht.

Zu den Wirten der Cabiropsinae gehören auch andere Bopyridae. *Cabirops perezii* Carayon, 1942 lebt auf *Pseudione fraisei* Kossmann (Bopyrinae), dessen Wirt der Paguride *Clibanarius erythropus* Risso ist (s. Carayon 1942). Auf *Hippolyte viridis* (Natantia: Hippolytidae) werden die auf den Branchiostegiten lebende *Bopyrina virbii* und die auf dem Pleon der gleichen Garnele lebende *Hemiarthrus virbii* von *Paracabirops marsupialis* Caroli, 1953 parasitiert (s. Romano 1953). Attardo (1955) konnte für *P. marsupialis* die Metamorphose vom männlichen zum weiblichen Stadium beobachten. Die reifen Weibchen fressen auch hier die Eier des Wirtes (Caroli 1953). Der Zwischenwirt ist unbekannt. Weitere Hyperparasiten gibt es in den Gattungen *Gnomoniscus* Giard & Bonnier, 1895 und *Cabirops* Kossmann, 1884.

12.7.3.6 Die Lebensweise der Hemioniscinae

Die Hemioniscinae (Abb. 100 G, H) leben auf Cirripediern. Die gut untersuchte Art *Hemioniscus balani* Buchholz, 1866 bevorzugt *Balanus balanoides* (L.) und *Elminius modestus* Darwin (s. Goudeau 1969), in Norwegen existiert der Parasit nur auf *B. balanoides* (Vader 1983). Die Cryptoniscien dringen über die Operkularöffnung in die Carapaxhöhle ein und durchstechen die Wirtskutikula mit Hilfe spitzer Mandibeln im Bereich der nährstoffreichen Ovarien (Goudeau 1977). Aus dem männlichen Cryptoniscium entsteht über eine Häutung das Weibchen. Späteres Wachstum des heranreifenden Weibchens erfolgt nur über Häutungen des Hinterkörpers, der Vorderkörper bleibt normal segmentiert, während der symmetrische Hinterkörper sackartig anschwillt. Das Weibchen bildet eine innere Brutkammer, in der die Embryonen heranwachsen können. Diese Kammer entsteht aus lateralen Pereonfalten, die sich ventromedian aneinanderlegen und verwachsen. In diese Kammer werden offenbar durch das Weibchen Nährstoffe abgegeben. Die Hypodermis der Embryonen weist Mikrovilli und Pinozytosevesikel auf, parenterale Ernährung trägt wahrscheinlich zum Wachstum der Embryonen bei. Die Larven werden nach Zerreißen der mütterlichen Körperwand frei (Goudeau 1977). Die Epicaridien suchen Copepoden als Zwischenwirte, häuten sich zum Microniscium und schließlich zum Cryptoniscium, welches zum Zwergmännchen wird und aktiv den Endwirt aufsucht. Es werden mehrere Balaniden besichtigt, ehe die Larve sich festsetzt (Caullery & Mesnil 1901).

12.7.3.7 Die Lebensweise der Crinoniscinae

Die Crinoniscinae parasitieren wie die Hemioniscinae auf Cirripediern (Abb. 101). Bocquet-Vedrine & Bocquet 1972 untersuchten *Crinoniscus equitans* Pérez, 1900 und stellten fest, daß das Cryptoniscium in die Seepocken eindringt, um sich mit den sehr kräftigen zweiten Pereopoden anzuheften. Diese Larven haben bereits männliche Gonaden. Die Metamorphose zum Weibchen erfolgt nach einer doppelten Häutung, bei der die vordere Exuvie jedoch nicht abgestreift wird, sondern in mehrere Fragmente zerfällt. Das zunächst normal segmentierte, befruchtete Weibchen schwillt durch Nahrungsaufnahme in 1 bis 1½ Tagen sehr an und wächst von 1,7 auf 8 mm Länge heran. Die zweiten Pereopoden halten das junge Weibchen und nehmen basal in dem Maße, in dem der Umfang des Körpers wächst, an Länge zu. Wenn das Weibchen vollgesogen ist und die endgültige Größe erreicht hat, reißt das Pereopodenpaar ab.

Eine auf Ascothoraciden entdeckte Art (*Gorgoniscus incisodactylus* Grygier, 1981) gehört vielleicht ebenfalls in diese Unterfamilie (s. Grygier 1981).

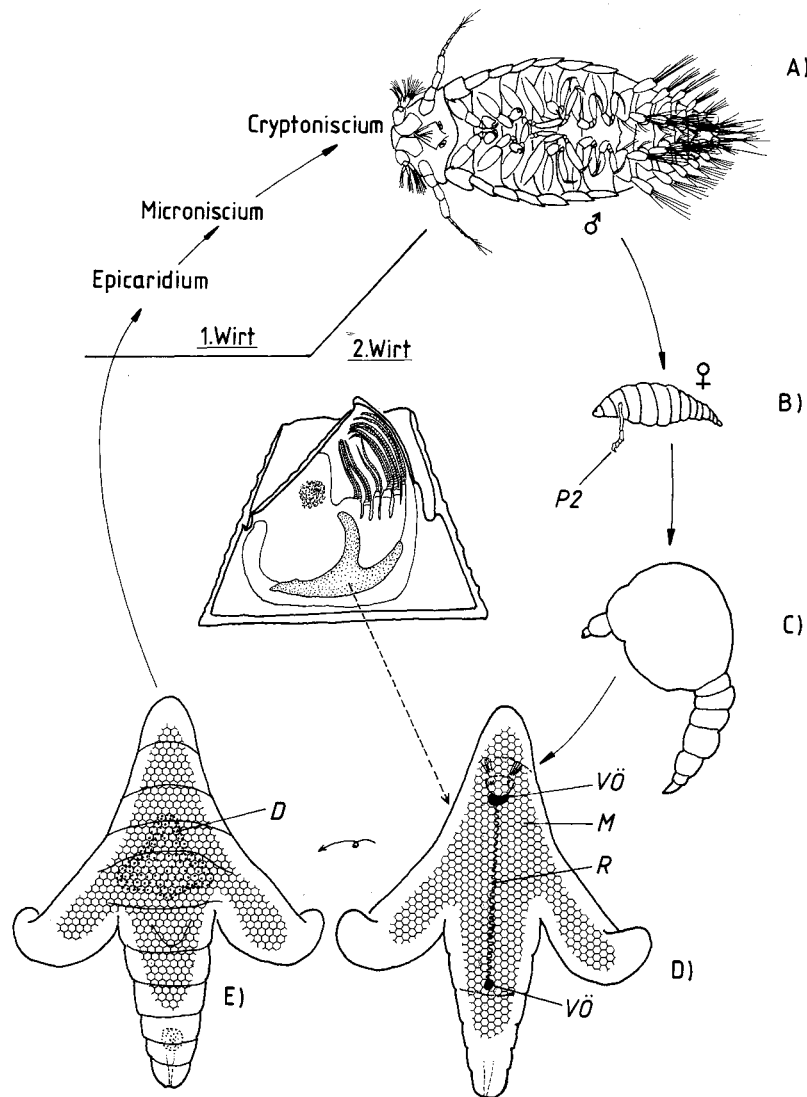


Abb. 101. Der Lebenszyklus von *Crinoniscus equitans* Pérez, 1900, ein Parasit von *Balanus perforatus* Bruguière (= 2. Wirt; 1. Wirt unbekannt). A: Das reife Cryptoniscium ist zugleich das männliche Stadium. B: Junges Weibchen mit Klammerextremität (P 2). C: Metamorphosestadium. D, E: Reifes Weibchen in Ventral- (D) und Dorsalansicht (E). Nach Angaben und Abbildungen von Bonnier (1900) und Bocquet-Védrine (1979, 1985). M: Brutraum; R: Raphe (Verschlussnaht des Brutraumes); VÖ: Ventilationsöffnung des Brutraumes.

12.7.3.8 Die Lebensweise der Liriopsinae

Auch die Arten dieser Unterfamilie leben auf Cirripediern, allerdings handelt es sich dabei ausschließlich um Rhizocephalen (Altes 1981), von denen jedoch manche Liriopsinen offenbar auch unabhängig sind. Die Tiere können außen an der Sacculina externa oder am Ansatz des internen Geflechts des Rhizocephalen saugen (Gattungen *Danalia* Giard, 1887, *Cryptoniscus* Müller, 1871, *Faba* Nierstrasz & Brender à Brandis, 1930) oder auch in der Mantelhöhle der Sacculina externa leben (Gattungen *Liriopsis* Schultze, 1859, *Enthylacus* Pérez, 1920 (Abb. 100 J), *Eumetor* Kossmann, 1872) (s. Altes 1981). Die erste Art dieser Unterfamilie, die beschrieben wurde, ist *Cryptoniscus planarioides* Müller, 1871, entdeckt auf einem an Paguriden schmarotzenden Rhizocephalen (Müller 1871).

Die Cryptoniscien von *Danalia* heften sich an den decapoden Wirt, vielleicht auch bereits an den Rhizocephalen, und klammern sich mit den Pereopoden 1 und 2 fest. Aus dem Zwergmännchen entsteht nach einer Häutung das sackartige Weibchen, welches an Größe zunimmt (Caullery 1908, Veillet 1945). Bei der genannten Häutung werden sämtliche Pereopoden mit Ausnahme des zweiten Beinpaars abgestreift. Der Vorderkörper wächst zu einem rüsselförmigen Gebilde heran, auf dessen Spitze zwischen 2 Lappenpaaren die Mundöffnung liegt (Abb. 100 I). Müller (1871) beschrieb einen "Cryptoniscus", der zusammen mit *Sacculina* vorkommt und den Rhizocephalen verdrängt, um das Wurzelgeflecht weiter für die eigene zu Ernährung nutzt, indem der rüsselförmige Vorderkörper in den Wurzelstamm eindringt.

Bei *Liriopsis* Schultze, 1859 erfolgt die Metamorphose zum Weibchen langsamer als bei *Danalia* Giard, 1887. Der im Wirt versenkte Vorderkörper des reifen Weibchens ist bei *Liriopsis* angeschwollen und durch eine Einschnürung vom Hinterleib abgesetzt (s. Sars 1897, Caullery 1908).

Veillet (1945) berichtet, daß *Danalia ypsilon* Smith, 1906 auf *Galathea intermedia* Lilljeborg (Infektionsrate: 1,3 %) häufig zusammen mit dem Rhizocephalen *Triangulus galathea* vergesellschaftet ist, jedoch keine Abhängigkeit von der Anwesenheit dieses Parasiten besteht. Das Cryptoniscium verliert nach einer Häutung alle Beine mit Ausnahme der zweiten Pereopoden, der sich verlängernde Vorderkörper dringt, wahrscheinlich auf lytischem Wege, in den Decapoden ein, danach wächst dieser Körperabschnitt zu einem ankerförmigen Organ heran, an dessen Spitze die Mundöffnung liegt. *Danalia* verhindert die Gonadenreifung des Wirtes, hemmt jedoch nicht die Häutungen.

Cryptoniscus paguri Fraisse, 1878 soll den in *Clibanarius erythropus* lebenden Rhizocephalen *Septosaccus rodriguezii* anstechen, noch ehe dieser eine sichtbare *Sacculina externa* gebildet hat. Meistens erfolgt jedoch das Anstechen an der Stelle, an der die *Sacculina externa* abfiel, wo dann bis zu 3 Liriopsiden an einem Wurzelstamm saugen können (Altes 1981).

Die Larvalentwicklung der Liriopsinae erfolgt wie bei anderen Bopyridae über die bekannten 3 Larvenformen (*Epicaridium*, *Microniscium*, *Cryptoniscium*; s. Altes 1981).

12.7.4 Die Verwandtschaft der Unterfamilien der Bopyridae

Die Systematik der über 220 Gattungen umfassenden Bopyridae ist z.T. unübersichtlich, weshalb zunächst auf die Synonymie eingegangen werden muß.

Die erste Übersicht über das System der **Bopyridae** (früher: *Epicaridea*) stammt von Giard und Bonnier (1887), die in einer ausführlichen, sehr gut illustrierten Revision 7 Familien unterscheiden konnten, wobei morphologische Kriterien und die Wirtsspezifität als Argumente dienten. Diese Familien sind jetzt als Unterfamilien **Microniscinae** Giard & Bonnier, 1887, **Cyproniscinae** Giard & Bonnier, 1887, **Dajinae** Sars, 1882, **Cabiropsinae** Giard & Bonnier, 1887, **Cryptoniscinae** Kossmann, 1884, **Entoniscinae** Kossmann, 1882 und **Bopyrinae** Rafinesque, 1815 einzustufen. 1893 kam die Familie **Podasconidae** (jetzt **Podasconinae** hinzu (Giard & Bonnier 1893). Hansen (1895) schlug bereits vor, den Familien den Rang von Unterfamilien zu geben, da er offenbar die *Epicaridea* insgesamt als "Familie Bopyridae" betrachtete, eine Klassifizierung, die von keinem späteren Autor übernommen wurde, nun aber wieder eingeführt werden muß. Entscheidend für das traditionelle System war Bonniers Monographie (Bonnier 1900), in der die Familie auf 2 "Tribus" aufgeteilt wurden, welche später korrekter als Überfamilien eingestuft worden sind (s. Grygier 1981).

Zu den "**Bopyroidea**" Bonnier, 1900 zählten die **Dajidae**, **Phryxidae**, **Bopyridae** und **Entoniscidae**. Die **Phryxidae** waren von Giard und Bonnier (1887) als Familie der *Epicaridea* errichtet worden und werden von späteren Autoren auch stets so eingestuft (s. Stebbing 1893, Shiino 1952). Heute wird dieses Taxon **Hemiarthrini** (bzw. ursprünglich als Unterfamilie "*Hemiarthrinae*") genannt (Markham 1972): Da der Name *Phryxus* Rathke, 1843 nicht verfügbar ist, wird das jüngere Synonym *Hemiarthrus* Giard & Bonnier, 1887 gültiger Typusname für die *Hemiarthrini* Markham, 1972.

Zu den **Cryptoniscoidea** Bonnier, 1900 zählte Bonnier (1900) die Familien *Asconiscidae* Bonnier, 1900, *Cabiropsidae* Giard & Bonnier, 1887, *Crinoniscidae* Bonnier, 1900, *Liriopsidae* Bonnier, 1900, *Cyproniscidae* Giard & Bonnier, 1887, *Hemioniscidae* Bonnier, 1900, *Microniscidae* Giard & Bonnier, 1887, und *Podasconidae* Giard & Bonnier, 1893 (vgl. Abb. 100). Diese Taxa werden in der vorliegenden Arbeit als Unterfamilien

eingestuft. Die *Cryptothirinae* Sars, 1882 sind vielleicht ein jüngeres Synonym für die *Hemioniscinae* Bonnier, 1900, es ist jedoch nicht bekannt, zu welcher Form sich der Adultus von *Cryptothir* Dana, 1852 entwickelt. Der Name *Cryptoniscidae* Kossmann, 1887 wird von Bonnier (1900) nicht mehr übernommen, da Bonnier den Namen *Cryptoniscus* Müller, 1871 für ein jüngeres Synonym von *Liriopsis* Schultze, 1859 hält. Seither wird in der Literatur dieses Taxon *Liriopsidae* Bonnier, 1900 genannt. Ob allerdings die erwähnten Gattungsnamen tatsächlich Synonyme sind, ist nicht geklärt. Altes (1981) hält *Cryptoniscus*-Arten für Verwandte von *Danalia*, die sich von *Liriopsis* unterscheiden. Im folgenden wird der am häufigsten verwendete Name **Liriopsinae** beibehalten.

Die Klassifizierung von Bonnier (1900) hat sich bis heute bewährt, allerdings werden die *Microniscinae* nicht mehr anerkannt, da alle *Microniscus*-Arten nur Larvenstadien anderer Gattungen sind.

Die Gruppen "Cryptoniscoidea" und "Bopyroidea" werden im folgenden nicht mehr unterschieden, da die "Bopyroidea" nicht monophyletisch sind, zudem eine Kategorie zwischen Familie und Unterfamilie eingeführt werden müßte und eine neue Einteilung verfrüht erscheint:

Das Dendrogramm (Abb. 102) veranschaulicht die nach dem derzeitigen Kenntnisstand rekonstruierten Schwestergruppenverhältnisse der Unterfamilien der Bopyridae. Die nach dem traditionellen System vorgenommene Zuordnung der *Dajinae* Sars, 1882 zu den "Bopyroidea" ist nur mit Plesiomorphien zu begründen, vor allem mit dem Fehlen geschlechtsreifer, männlicher *Cryptoniscien*. Die *Dajinae* sind vielmehr zusammen mit der Unterfamiliengruppe C, den "Cryptoniscinae" sensu Bonneri, 1900, die Schwestergruppe der Unterfamilien *Bopyrinae* Rafinesque, 1815 und *Entoniscinae* Kossmann, 1882.

Bopyrinae und *Entoniscinae* haben folgende Synapomorphien: Pleopoden des *Epicaridiums* einästig, nur der *Exopodit* ist beweglich, der *Endopodit* kurz und mit dem *Symphoditen* verwachsen (M. 1). Die Geschlechtsbestimmung erfolgt phänotypisch, d.h. im Verlauf des Lebenszyklus wird die Protandrie bei der Entstehung der Weibchen unterdrückt (M. 2), obwohl gelegentlich die Anlage zum protandrischen Hermaphroditismus in der Geschlechtsumwandlung eines verwitweten Männchens zum Ausdruck kommt (s. 12.7.3.1).

Die Verwandtschaft der Tribus der **Bopyrinae** ist derzeit ohne Revision der Gruppe nicht zu klären. Bourdon (1968) ging auch wieder dazu über, lediglich Gattungsgruppen zu unterscheiden und schlug vor, in der Familie Bopyridae (=Bopyrinae der vorliegenden Arbeit) nur 2 große Unterfamilien einzurichten, die *Bopyrinae* und die *Phryxinae*, wobei letztere an der besonderen Form von Cephalothorax, Pereopoden und Oostegiten zu erkennen seien. Markham (1985) dagegen bevorzugt die von Shiino (1952) begründete Einteilung in mehrere Unterfamilien, die jetzt den Rang von Tribus bekommen müssen. Problematisch ist, daß wichtige Merkmale oft nicht beschrieben werden und Larven meist nicht bekannt sind, es fehlen Informationen zur Morphologie des *Cryptonisciums*, die Struktur der männlichen Pleopoden ist ein oft nicht beachtetes, bedeutsames Merkmal, die Extremitäten werden meist nicht detailliert gezeichnet. Angaben zur Unterscheidung von Gattungsgruppen faßten Bonnier (1900), Shiino (1952, 1965), Codreanu (1967), Bourdon (1968) und Markham (1977, 1985) zusammen, die Merkmale reichen jedoch für eine phylogenetische Analyse nicht aus. Shiino (1952) stellte detaillierte Stammbäume auf Gattungsniveau vor, leider in japanischer Sprache; die englischsprachige Version dieser Arbeit (Shiino 1965) enthält zumeist unzureichende Begründungen für die postulierten Verwandtschaftsverhältnisse. Ehe die Tribus miteinander verglichen werden, müssen innerhalb dieser polymorphen Gruppen zunächst auf Gattungsniveau die Merkmale der jeweiligen Stammform erarbeitet werden. Folgende Entwicklungstendenzen sind innerhalb der Unterfamilie erkennbar: Beim Männchen verschmelzen die Pleomere und die Pleonextremitäten werden rückgebildet, beim Weibchen werden entweder die Pleopoden verkleinert, z.T. ganz reduziert, oder verlängert, sekundäre respiratorische Oberflächen entstehen im Pleon durch Vergrößerung der Pleonepimeren (z.B. bei den *Athelgini* und *Hemiarthrini*), die bei den *Ionini* sogar verzweigt sind. Die Weibchen sind allgemein dorsoventral abgeflacht und im Pereonbereich verbreitert, die Oostegite sind vergrößert. Bei den *Argeiini* und *Bopyrini* ist das Marsupium ventral offen, die Weibchen pressen ihren Körper an den Wirt, um die Brut im Brutraum zu halten. Sehr asymmetrisch und einseitig aufgebläht sind die *Hemiarthrini* und *Bopyrophryxini*, bei den letzteren ist sogar nur noch ein Ovar entwickelt (Codreanu 1965). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand ist nicht auszuschließen, daß die *Entoniscinae* ein spezialisierter Seitenzweig der *Bopyrinae* sind, die *Bopyrinae* haben gegenüber den *Entoniscinae* keine Synapomorphie, die Männchen der *Entoniscinae* ähneln mit ihren verwachsenen, extremitätenlosen Pleomeren den Männchen vieler *Bopyrinae*.

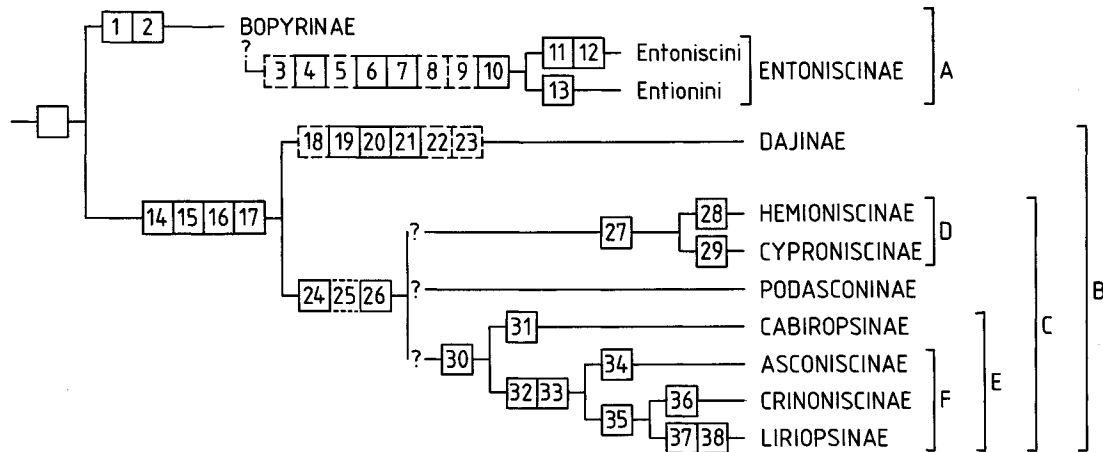


Abb. 102. Unterfamilien der Bopyridae. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Familie.

- 1: Pleopoden beim Epicaridium einästig (Endopodit mit Sympoditen verwachsen und rückgebildet, Exopodit normal beweglich) [Beide Rami vorhanden und beweglich]
- 2: Geschlechtsbestimmung phänotypisch, Protandrie unterdrückt [protandrischer Hermaphroditismus]
- 3: (Pereomer 1 beim Männchen mit Cephalothorax verwachsen) [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 4: Pereopod 7 beim Männchen reduziert [Pereopod 7 nicht reduziert]
- 5: (Männchen ohne Pleopoden) [Pleopoden vorhanden]
- 6: Erste Beinglieder des 6. Pereopoden beim Epicaridium verlängert, Propodus distal mit parallel zum Dactylus ausgebildetem Fortsatz [Pereopod 6 wie übrige Pereopoden geformt]
- 7: Cryptoniscium endoparasitisch [Cryptoniscium ektoparasitisch]
- 8: Weibchen endoparasitisch in einer Wirtsgalle lebend [Weibchen ektoparasitisch]
- 9: (Analtubus beim Epicaridium reduziert) [Analtubus vorhanden]
- 10: Männliche Genitalpapille auffallend lang, hakenförmig [Genitalpapillen nicht vergrößert]
- 11: Oostegite marginal gelappt [Oostegite nicht gelappt]
- 12: Mehrere Bruten treten im Marsupium vermischt auf [Im Marsupium nur gleiche Stadien einer Brut]
- 13: Pleonepimere vergrößert, wahrscheinlich respiratorisch tätig [Epimere nicht vergrößert]
- 14: Brutraum ins Körperinnere verlagert, lateroventral durch (z.T. verwachsene) Oostegite verdeckt [normales externes Marsupium]
- 15: Pereopod 7 beim Weibchen reduziert [Pereopod 7 vorhanden]
- 16: Pleopoden beim Weibchen reduziert [Pleopoden vorhanden]
- 17: 1. Glied der Antennula des Cryptonisciums mit distomedialem, marginal gesägtem Fortsatz [Fortsatz fehlt]
- 18: (Pereomer 1 beim Männchen mit Cephalothorax verwachsen: Analogie zu M. 3) [Cephalothorax nicht verwachsen]
- 19: Cryptoniscium mit gestielter Mundscheibe [Mundscheibe fehlt]
- 20: Pleon des reifen Männchens unsegmentiert, Uropoden klein [Pleon segmentiert, Uropoden nicht verkleinert]
- 21: Uropoden des Epicaridiums einästig, Sympodit länger als Ramus [Uropoden zweiästig, Sympodit kürzer als Rami]
- 22: (Pleopoden des Männchens reduziert; Analogie zu M. 5) [Pleopoden vorhanden]
- 23: (Analtubus beim Epicaridium reduziert; Analogie zu M. 9) [Analtubus vorhanden]
- 24: Reifes Cryptoniscium trägt reife männliche Gonaden (Neotenie) [Cryptoniscium nicht geschlechtsreif]
- 25: (Uropodenendopodit beim Cryptoniscium länger als der Exopodit) [Rami gleich lang]
- 26: Pereopoden 1 und 2 beim Cryptoniscium deutlich kräftiger als Pereopoden 3-7 [alle Pereopoden gleich kräftig]
- 27: Weibchen ohne Pereopoden 5-7, Hinterkörper sackartig erweitert, Vorderkörper noch mit larvaler Morphologie (weibchliches Stadium neoten) [keine Neotenie, Weibchen normal segmentiert]
- 28: Weibchen mit seitlichen Ausbuchtungen zur Erweiterung der Brutkammer [Ausbuchtungen fehlen]
- 29: Vorderkörper des Weibchens verformt, über schlauchartigen Fortsatz am Wirt verankert [Vorderkörper nicht verformt]
- 30: Pereopoden beim Weibchen reduziert, mit Ausnahme des 2. Pereopodenpaares (Klammerorgan junger Weibchen) [Pereopoden 1-6 vorhanden]
- 31: Pereopod 3 des Cryptonisciums ähnlich kräftig wie Pereopod 2 [Pereopod 3 ähnlich wie Pereopoden 4-6, nicht kräftig]
- 32: Fortsatz am 1. Grundglied der 1. Antenne beim Cryptoniscium glattrandig [Fortsatz gesägt, s. M. 17]

- 33: Coxalplatten beim *Cryptoniscium* glattrandig [Coxalplatten marginal gesägt]
 34: Weibchen unsymmetrisch sackförmig, ohne Gliederung, ohne Extremitäten [Weibchen bilateralsymmetrisch, segmentiert, 2. Pereopodenpaar vorhanden]
 35: Borsten am 1. Grundglied der Antennula verkürzt [Borsten nicht verkürzt]
 36: Weibchen mit einem Paar lateraler, flügelartiger Ausbuchtungen der Brutkammer [Ausbuchtungen fehlen]
 37: Pereopoden 6 und 7 beim *Cryptoniscium* und im männlichem Stadium mit kurzem Propodus und sehr viel längerem, schmalem Dactylus [Pereopoden 6 und 7 wie die übrigen Pereopoden geformt]
 38: Pereopod 6 des *Epicaridium*s mit spießförmigem, langem Dactylus [Dactylus nicht verlängert]

Die Unterfamilie *Bopyrinae* ist im Vergleich mit den *Entoniscinae* nur durch Plesiomorphien gekennzeichnet, während die *Entoniscinae* zahlreiche Synapomorphien aufweisen (M. 3 – 10, Abb. 102). Codreanu et al. (1960) unterscheiden bei den Entonisciden (=Entoniscinae) 2 Unterfamilien (jetzt Tribus), von denen die *Entoniscini* Codreanu, Codreanu & Pike, 1960 spezialisiert sind, da sie gelappte Oostegite haben (M. 11) und kontinuierlich Eier ins Marsupium abgeben können (M. 12), so daß stets Embryonen unterschiedlicher Entwicklungsstadien anzutreffen sind. Als Spezialisierung der *Entoniscini* Codreanu, Codreanu & Pike, 1960 können die zu Kiemen vergrößerten Pleonepimeren angesehen werden (M. 13).

Die Mitglieder der Unterfamiliengruppe **A** (*Bopyrinae*, *Entoniscinae*) parasitieren an Decapoden, die Unterfamiliengruppe **B** dagegen ist in Bezug auf die Wirtsspezifität heterogen, bevorzugt werden Peracariden und Cirripedier, bei den *Dajinae* sowohl Eucariden (Euphausiaceen und Natantia) als auch Peracariden (Mysidaceen). Die Arten der Gruppe **B** sind im Gegensatz zu den meisten *Bopyrinae* bilateralsymmetrisch, da sich die Arten nicht seitlich unter dem Carapax der Wirte festsetzen. Der Brutraum der reifen Weibchen ist sekundär ins Körperinnere verlagert, die lateralen Körperwände sind ventrad verlängert und nach außen konvex geformt, was dem Brutraum ein größeres Volumen verleiht (Abb. 100 E, F). Die Oostegite verdecken den Brutraum ventrolateral und ventral (M.14), wobei schon die *Dajinae* an den Pereomeren 5 und 6 verlängerte caudale Oostegite besitzen, die einen großen Anteil des Brutraumes ventral bedecken; die vergrößerten Oostegite einer Seite sind basal miteinander verwachsen. Bei den *Bopyrinae* dagegen ist ein normales Marsupium vorhanden, das zwar meist durch vergrößerte Oostegite ein größeres Volumen als bei freilebenden Isopoden umfaßt, jedoch wie bei anderen Isopoden auch nur dorsal vom Körper des Tieres begrenzt wird. Der Brutraum der Gruppe **B** wird in der Unterfamiliengruppe **C** weiter entwickelt, die Oostegite verwachsen vollständig und bilden laterale Valven, die sich median berühren. An der Berührungsstelle verwachsen die Valven meist, so daß nur eine kleine frontale und eine caudale Öffnung zur Ventilation des Brutraumes verbleiben. Die Morphologie dieses Bereiches ist jedoch so wenig bekannt, daß sie z. Zt. nicht für die Systematik genutzt werden kann.

Bei den reifen Weibchen der Gruppe **C** (die "*Cryptoniscinae*" von Bonnier (1900)) fehlen zumindest die Pereopoden 5 bis 7, bei den *Dajinae* fehlt der Pereopod 7. Es ist zu vermuten, daß die Entwicklung eines vor allem im hinteren Körperbereich erweiterten sekundären Brutraumes die Reduktion der caudalen Pereopoden zur Folge hatte und das Fehlen des siebten Pereopoden bereits zum Grundplan der Unterfamiliengruppe **B** gehört (M. 15). Die Pereopoden fehlen auch bei reifen Entonisciden, dort allerdings in Anpassung an den Endoparasitismus. Die Reduktion der Pleopoden (M. 16) ist ebenfalls eine Folge der Verdrängung durch den voluminösen Brutraum. Ein auffälliges Merkmal des *Cryptoniscium*s ist die ursprünglich marginal gesägte Platte, die als Fortsatz des ersten Gliedes der Antennula bei allen *Cryptoniscien* der Gruppe **C** vorkommt (Nielsen & Strömberg 1973), aber auch bei den *Dajinae* zu finden ist (M. 17; s. *Dolichophryxus germinatus* n.sp. in Schultz 1977b).

Die *Dajinae* Sars, 1882, Parasiten von Mysidaceen, Euphausiaceen und natanten Decapoden sind die ursprünglichste Unterfamilie der Gruppe **B**. Lebenszyklen der *Dajinae* sind bisher nicht untersucht worden, es ist jedoch bekannt, daß die Männchen aus den *Cryptoniscien* entstehen und sich morphologisch deutlich von der dritten Larve unterscheiden (s. Sars 1897), wie es auch bei den *Bopyrinae* der Fall ist, Neotenie ist nicht nachweisbar. Bei den Männchen ist ähnlich wie bei den *Entoniscinae* das erste Pereomer mit dem Cephalothorax verwachsen (M. 18) und das Pleon ist unsegmentiert (M. 20), die Pleopoden fehlen (M. 22). Das *Cryptoniscium* ist sofort an der gestielten Mundscheibe zu erkennen (M. 19), was mehrfach zu Artbeschrei-

bungen führte, die nur auf dem dritten Larvenstadium beruhen (Schultz 1977b, Bourdon 1983). Das Epicaridium ist an den einästigen Uropoden zu erkennen (M. 21), deren Sympodit größer als der Uropodenramus ist, zudem ist der Analtubus reduziert (M. 23).

Die Unterfamiliengruppe C enthält Arten, die vor allem an kleinen Crustaceen parasitieren. Wirte sind u.a. Balaniden, Rhizocephalen, Isopoden, Amphipoden, Ostracoden, was vielleicht ursächlich mit der Neotenie und geringen Größe der Arten dieser Gruppe korreliert ist. Das reife Cryptoniscium ist zugleich das reife Männchen (M. 24), das ohne äußere Veränderungen nach der männlichen Phase weibliche Gonaden entwickelt, daraufhin jedoch zu einem Weibchen wird, welches ursprünglich dem der Dajinae ähnelt. Die Cryptoniscien dieser Gruppe sind daran zu erkennen, daß der Uropodenendopodit den Exopoditen überragt (M. 25) und die Pereopoden 1 und 2 deutlich kräftiger als die Pereopoden 3-7 sind, d.h. die hinteren Pereopoden sind schlanker als bei den übrigen Bopyridae (M. 26). Die vorderen Pereopoden werden vor allem bei der Anheftung der Larve am Endwirt eingesetzt. Weitere Eigenarten des Cryptonisciums sind die konstante Beborstung der zweiästigen Pleopoden, mit je 5 Borsten auf den Rami der Pleopoden 1-4; die Augen sind klein, oft nicht pigmentiert; die zweite Antenne hat immer 4 Grundglieder und 5 Geißelglieder, die erste Antenne zwei Grundglieder und neben der kurzen Geißel eine etwa ebenso lange Nebengeißel (Nielsen & Strömberg 1973).

Die Unterfamilien der Gruppe C werden seit Giard & Bonnier (1887) und Bonnier (1900) vor allem nach den Wirten, weniger nach morphologischen Kriterien unterschieden. Von vielen Gattungen sind die geschlechtsreifen Stadien nicht bekannt. Es handelt sich dabei um im Plankton gefundene Cryptoniscien, die derzeit nur als incertae sedis gelten können. Hierzu gehören die monotypischen Gattungen *Capitoniscus* Bourdon, 1981, *Carocryptus* Schultz, 1977, *Cryptociscus* Schultz, 1977, *Cryptocotitus* Schultz, 1977, *Cryptonus* Schultz, 1977, *Elocryptus* Schultz, 1977, *Gorgoniscus* Grygier, 1981, *Nalocryptus* Schultz, 1977, *Neritoniscus* Schultz, 1977, *Nococryptus* Schultz, 1977, *Onocryptus* Schultz, 1977, *Osicryptus* Schultz, 1977, *Podoniscus* Bourdon, 1981, *Trisopodoniscus* Bourdon, 1981. Obwohl die Cryptoniscien der bekannten Unterfamilien sich morphologisch unterscheiden (s. Nielsen & Strömberg 1973), gibt es kaum Synapomorphien, die eine sichere Zourdnung der Larven ermöglichen.

Bei den **Hemioniscinae** Bonnier, 1900 und **Cryptoniscinae** Giard & Bonnier, 1887, deren Cryptoniscien sehr ähnlich sind (Grygier 1981), ist die Neotenie weiter fortgeschritten als bei den übrigen Unterfamilien: Der Vorderkörper des Weibchens behält zunächst die larvale Morphologie, der Hinterkörper wächst nach Rückbildung der Pereopoden 5 bis 7 zur Aufnahme des Brutraumes schnell heran (M. 27). Bei *Cyproniscus* Kossmann, 1884, der einzigen Gattung der auf Ostracoden parasitierenden Unterfamilie **Cyproniscinae**, wird im Verlauf des Wachstums des Weibchens der Vorderkörper im Vergleich zu den Hemioniscinae sekundär verändert, da hier ein dünner Schlauch herauswächst, der als Anheftungsorgan dient (M. 29; s. Sars 1882), während der Brutraum dem Typus der Dajinae entspricht. Bei den auf Balanomorphen und Lepadomorphen lebenden Hemioniscinae entstehen, soweit geschlechtsreife Weibchen bekannt sind, zur Erweiterung des Brutraumes laterale Aussackungen des hinteren Pereons, ohne daß die bilaterale Symmetrie verloren geht (M. 28).

Caullery (1908) hielt die **Hemioniscinae** für urtümliche "Cryptoniscinae" (Gruppe C), da das Weibchen noch einen segmentierten Vorderkörper hat. Dieser Ansicht muß widersprochen werden, da es keine anderen Bopyridae gibt, bei denen die weiblichen Gonaden bereits im Cryptoniscium reifen. Die Tendenz zur Neotenie dieser Unterfamiliengruppe wurde schon erwähnt, die männliche Phase entsteht bereits mit der dritten Larve. Bei den Hemioniscinae ist auch die weibliche Entwicklung verkürzt, die larvale Morphologie des Vorderkörpers ist eine sekundäre Errungenschaft.

Die Unterfamilie **Podasconinae** Giard & Bonnier, 1893 enthält nur die Gattungen *Parapodascon* Hansen, 1916 und *Podascon* Giard & Bonnier, 1889, deren Arten nur bruchstückhaft bekannt sind. Das Weibchen von *Podascon* hat noch Knospen als Überreste der Extremitäten, der Brutraum ist durch Integumentduplikaturen (verwachsene Oostegite?) ventral und lateral geschützt, ventral weit vorgewölbt.

Die Gruppe E, bestehend aus den **Cabiropsinae** und der Unterfamiliengruppe F, ist durch eine Besonderheit der Entwicklung der Weibchen gekennzeichnet: Junge Weibchen haben sämtliche Pereopoden mit Ausnahme des zweiten Paares reduziert (M. 30). Das verbleibende Pereopodenpaar dient den Tieren zum Festhalten am Wirt oder an den Eiern des Wirtes.

Die an Isopoden schmarotzenden **Cabiropsinae** Giard & Bonnier, 1887 haben ein Cryptoniscium, dessen drittes Pereopodenpaar nicht schlanker ist als das zweite Paar (M. 31). Bei den reifen Weibchen ist die ursprüngliche Segmentierung nur noch in einer schmalen mediodorsalen Zone zu erkennen, lateral sind die Tiere durch die Erweiterung des Brutraumes aufgebläht.

Die Unterfamiliengruppe F hat charakteristische Cryptoniscien, die die Zähne an der Platte des ersten Gliedes der Antennula (M. 32) und an den Coxalplatten (M. 34) verloren haben. Diese Zähne sind für die Cryptoniscien der übrigen Unterfamilien der Gruppe B kennzeichnend, Coxalzähne kommen aber auch in der Gruppe A vor, so bei den Cryptoniscien der Entoniscinae (s. Giard & Bonnier 1887). Für die Gruppe B gehören diese Zähnchen zur Grundausstattung, ihre Reduktionen sind die Synapomorphien der Gruppe F. Glatte Coxalplatten kommen allerdings auch bei manchen Bopyrinae vor.

In dieser Unterfamiliengruppe sind die **Asconiscinae** Bonnier, 1900 mit der einzigen Art *Asconiscus simplex* Sars, 1897, kaum erforscht. Bekannt ist, daß das Weibchen zu einem asymmetrischen, ungegliederten und extremitätenlosen Sack heranwächst (M. 34). Die Art wurde an *Boreomysis arctica* (Kröyer) entdeckt (Sars 1897).

Die **Crinoniscinae** Bonnier, 1900 und **Liriopsinae** Bonnier, 1900 sind einander so ähnlich, daß man sie nach Bocquet-Védrine (1974, 1985) in einem Taxon vereinen könnte. Die Merkmale, die Bocquet-Védrine (1985) aufzählt, sind jedoch überwiegend Plesiomorphien. Als Synapomorphie kann gelten, daß beim Cryptoniscium die Borsten am ersten Glied der Antennula verkürzt sind (M. 35; s. Nielsen & Strömberg 1973, Bocquet-Védrine 1985).

Die Crinoniscinae leben wie die meisten Hemioniscinae auf Balaniden. Das reife Weibchen hat ein Paar laterale Fortsätze, die wie Flügel aussehen und Teile des Brutraumes enthalten (M. 36). Diese Fortsätze sind als Anpassung an die räumlichen Verhältnisse in der Carapaxhöhle der Seepocken zu deuten, sie umgreifen seitlich den Körper der Seepocke (s. Bonnier 1900).

Die an Rhizocephalen lebenden Liriopsinae haben Larven mit verlängerten Dactyli am sechsten Pereopoden, die schon beim Epicaridium erkennbar sind (M. 38), beim Cryptoniscium kommen ähnlich geformte siebte Pereopoden hinzu (M. 37). Altes (1981) unterscheidet innerhalb der Cryptonisciden 2 Gattungsgruppen, denen er unglücklicherweise Familienrang zuwies. Diese Gruppen könnten als Tribus **Liriopsini** Altes, 1981 und **Danaliini** Altes, 1981 Berücksichtigung finden. Die **Liriopsini** (Gattungen *Enthylacus* Pérez, 1920, *Eumetor* Kossmann, 1872, *Liriopsis* Schultze, 1859) leben in der Mantelhöhle der Wirte. Besonders urtümlich ist die Gattung *Enthylacus*, deren Körperform noch an Cabiropsiden erinnert. Eine Synapomorphie dieses Taxons ist nicht bekannt. Die Danaliini (*Danalia* Giard, 1887, *Cryptoniscus* Müller, 1871, *Faba* Nierstrasz & Brender á Brandis, 1930) haben einen im Wirten versenkten, verlängerten und apikal ankerförmigen Vorderkörper, dem die Mundwerkzeuge fehlen (vgl. 12.7.3.8).

Vergleicht man das an morphologischen Kriterien erarbeitete Dendrogramm (Abb. 102) mit der Wirtsspezifität der Taxa, stellt sich die Frage, in welcher Weise Merkmale der Wirte die Evolution der Bopyridae beeinflusst haben. Daß, mit Ausnahme der Cyproniscinae, alle adulten Bopyridae nicht an Kleinkrebsen schmarotzen, ist verständlich. Eigentümlich jedoch ist die Konstanz, mit der die Unterfamilien bestimmte Wirtstaxa befallen, ein deutliches Signal für spezielle Anpassungen an den Wirt. Drei Faktoren erfordern Anpassungen des Parasiten: Der Lebenszyklus des Parasiten muß mit dem der Wirtsart abgestimmt sein. Da die meisten der befallenen Wirte langlebig sind, ist nur eine Abstimmung erforderlich, wenn die saisonale Brutzeit der Wirte genutzt werden muß, wie es für die Cabiropsinae zutrifft, die Isopodeneier aussaugen. Weiterhin muß die Morphologie des Parasiten zu den räumlichen Verhältnissen auf dem Wirt passen, was zur Asymmetrie der im Kiemenraum lebenden Bopyrinae oder zur gelappten Körperform der in Balaniden heranreifenden Crinoniscinae führt. Aus diesem Grund können die adulten Bopyridae nur bestimmte Wirtsarten befallen, während die planktischen Larven mit ihrer sehr kleinen Gestalt eine größere Auswahl an Wirten (Copepoden) haben. Der dritte Faktor, nämlich die Chemotaxis der Cryptoniscien, die für das Auffinden der Endwirte entscheidend ist, muß ebenso wie die morphologischen Merkmale adaptiert werden und spielt bei dem evolutiven Erschließen neuer Wirtsgruppen eine wichtige, wahrscheinlich konservative Rolle.

In diesem Zusammenhang ist interessant, daß die Dajinae sowohl morphologisch als auch biologisch zwischen den Bopyrinae/Entoniscinae und den übrigen Bopyridae stehen. Die Dajinae sind die urtümlichste

Unterfamilie der Gruppe **B**, leben z.T. wie die Bopyrinae auf Decapoden, aber auch auf Euphausiaceen und Mysidaceen. Es entsteht der Eindruck einer Trennung von den Decapoden und dem Übergang auf die Peracarida, die von manchen Unterfamilien der Gruppe **C** bevorzugt werden, von der keine Arten auf Eucariden gefunden worden sind. Der Wechsel auf kleinere Wirte ist mit der Entstehung der neotenen Männchen verknüpft.

Da Wirtsspezifität und Morphologie korreliert sind, enthält das bisherige System der Bopyridae auf supragenerischem Niveau überwiegend monophyletische Taxa. Die Praxis, auch auf Artniveau für jede Wirtsart eine neue Parasitenart zu vermuten, erscheint jedoch sehr fragwürdig.

12.8 Die Verwandtschaft der Cymothoidae und der Bopyridae

Müller (1871) stellte bereits fest, daß junge Bopyriden (Epicariden) den Cymothoidae sehr ähnlich sind, sprach sich jedoch sogleich gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft beider Gruppen aus: Die Bopyridae haben sehr viel kürzere Antennen, ein sehr kurzes Pleotelson und griffelförmige, nicht fächerförmige Uropoden. Die Gemeinsamkeiten könnten nach Müller durch den Parasitismus verursachte Analogien sein, ein Argument, das auch heute noch sehr wichtig ist. Aus nicht näher erläuterten Motiven vermutete Müller (1871:67), daß die "... Bopyridae der Urform der Asseln näher stehen, als irgendeine andere lebende Assel..". Giard & Bonnier (1887) fanden, daß das gute Schwimmvermögen der Larven der Bopyriden (Epicariden) an Aegiden erinnert und sahen in *Eurydice* ("Cirolanidae") oder Aegiden Vorbilder für den Ahnen der Bopyridae. Bonnier (1900) war von der Monophylie der Bopyridae überzeugt, da alle Unterfamilien das gleiche erste Larvenstadium haben, machte jedoch keine Angaben über die Herkunft der Gruppe. Er wies aber auf die große Ähnlichkeit der Maxillipeden der Weibchen bei den Bopyridae und Cymothoidae hin (Bonnier 1900: 67; s. Abb. 103).

Diese frühen Überlegungen und Hinweise fanden kein Echo in der späteren Literatur und die Epicariden werden bisher als eigene Unterordnung geführt, die sich von den "Flabellifera" vor allem durch das Fehlen eines Schwanzfächers unterscheidet. Da der Schwanzfächer der "Flabellifera" eine Plesiomorphie ist (s. Kapitel 10), muß die verwandtschaftliche Beziehung der Bopyriden (Epicariden) zu den Cymothoidae neu überprüft werden. Kussakin (1979) veröffentlichte einen (in russischer Sprache erläuterten) Stammbaum der Isopoda, in dem die Epicariden direkt von den Cymothoidae abgeleitet werden. Konsequenzen für die Systematik zog der Autor nicht.

Das Dendrogramm Abb. 104 veranschaulicht, welche Anzahl von Argumenten das Schwestergruppenverhältnis Cymothoidae/Bopyridae begründet. Für eine Verwandtschaft beider Parasitengruppen sprechen folgende Merkmale:

Die Apomorphien 35 bis 39 des Dendrogramms Abb. 93, die die Monophylie der Cymothoidae im Vergleich mit den "Aegidae" belegen könnten, sind zugleich auch bei den Bopyridae vorhanden oder können Merkmale eines hypothetischen Ahnen der Bopyridae sein, die Merkmale sind als M. 1 – 5 in Abb. 104 wiederzufinden. Es wird damit deutlich, daß diese Apomorphien nicht die Monophylie der Cymothoidae belegen können. Ein weiteres gemeinsames apomorphes Merkmal beider Familien ist der beim Weibchen verbreiterte Basipodit des Maxillipeden (M. 6 in Dendrogramm Abb. 104, s. Abb. 103).

Eine Eigentümlichkeit im Bau der Mandibel der Bopyridae (Abb. 103) ist als wichtiges Indiz für die Zugehörigkeit der Familie zu den Cymothoida zu werten: Die Mandibelspitze endet nicht mit einem spitzen, stilettförmigen Abschnitt, wie er bei den ebenfalls stechend-saugend lebenden Gnathiidae und Paranthuridae vorkommt, sondern wie bei den Cymothoidae mit zwei Zipfeln, die wahrscheinlich homolog mit dem frontalen Enditenrand der Mandibel der Cymothoidae sind. Im Vergleich zu den Cymothoidae ist der Mandibelabschnitt im Bereich der pars molaris bei den Bopyridae verkleinert.

Weiterhin sind bei den Cymothoidae Tendenzen zu beobachten, die Übergänge zur Eidonomie der Bopyridae darstellen: Die Augen reifer Weibchen sind kleiner als bei Jungtieren, die Uropodenrami sind schmaler als bei Cirolaniden, teilweise sogar fast griffelförmig (z.B. bei Arten von *Mothocya* und *Nerocila*).

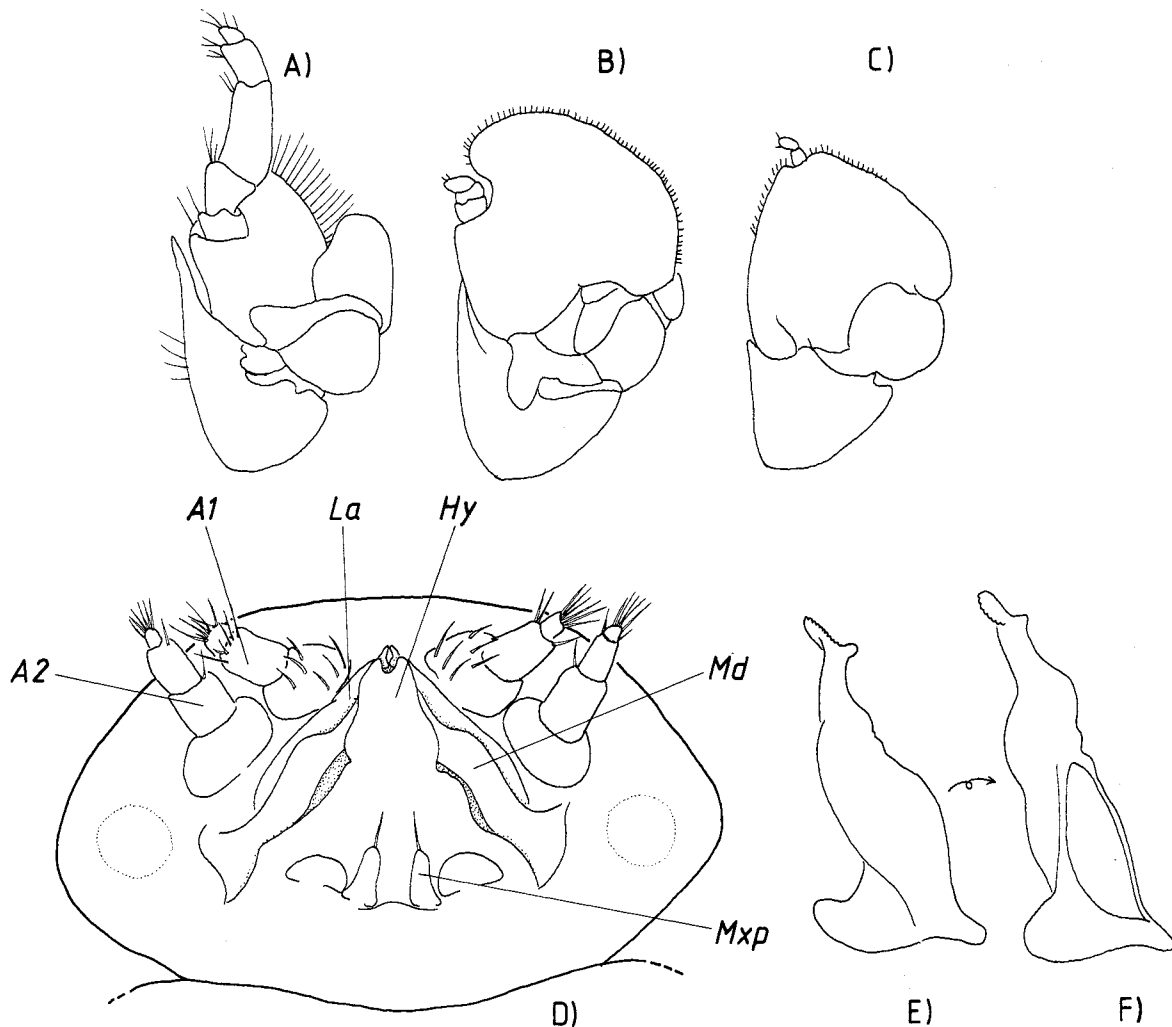


Abb. 103 . Mundwerkzeuge der Bopyrinae. A, B: Zum Vergleich: Maxillipeden von Weibchen der Corallanidae (A: *Corallana tricornis*) und Cymothoidae (B: *Ceratothoa banksii*). C: Maxilliped des Weibchens von *Pleurocryptella formosa* (Bopyrinae). D: Cephalothorax des Männchens von *Pleurocrypta porcellanae* in Ventralansicht. E, F: 2 Ansichten der Mandibel von *Bopyrus fougerouxii*. Zeichnungen n. Bonnier (1900).

Die Übereinstimmungen zwischen beiden Familien lassen sich, wie es Müller (1871) behauptete, als funktionell bedingte Anpassungen an den Parasitismus deuten. Die große Zahl der Übereinstimmungen macht jedoch die Hypothese einer Konvergenz wenig wahrscheinlich. Protandrischer Hermaphroditismus ist für sessile Organismen von Vorteil und kann zur Erleichterung der Partnerfindung mehrfach parallel entstehen, doch müssen die Männchen nicht zwangsläufig verzweigt sein, wie es *Crepidula* oder die Cestoden zeigen. Daß gänzlich verschiedene Lebenszyklen bei Fischparasiten möglich sind, zeigt das Beispiel der Gnathiidae (Abb. 92).

Interessant ist weiterhin, daß manche Cymothoidae auch auf Decapoden, die bei den urtümlichen Bopyridae als Wirte dienen, parasitieren (s. 12.2.4), ein Übergang von den Fischen als den normalen Wirten auf Crustaceen ist also auch bei rezenten Arten nachzuweisen.

Weitere für das Verständnis der Evolution der Cymothoidae wichtige Merkmale könnte die Anatomie des Darmtraktes liefern: Rektalvesikel sind von den Bopyridae und den Gnathiidae bekannt, bei den "Aegidae" konnte der Verfasser rektale Erweiterungen beobachten, andere Cymothoidea müssen noch untersucht werden. Auffällige Speicheldrüsen gibt es bei den Gnathiidae, "Aegidae", Cymothoidae und Bopyridae.

Im Vergleich mit den Cymothoidae sind die Bopyridae in vielen Merkmalen sehr spezialisiert, zahlreiche Synapomorphien belegen die Monophylie der Bopyridae (M. 7-13 in Abb. 104). Für die Cymothoidae konnte allerdings keine Synapomorphie gefunden werden. Die auffälligen Merkmale, wie die breiten, kaum beborsteten Geißelglieder der Antennen oder die sehr langen, hakenförmigen Dactyli könnten auch bei einem Vorfahren der Bopyridae vorhanden gewesen sein. Es ist nicht auszuschließen, daß die Bopyridae zu einer bestimmten Gattungsgruppe der Cymothoidae gehören und daß die Gruppe der Fischparasiten in der derzeitigen Zusammensetzung nicht monophyletisch ist.

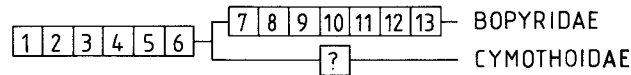


Abb. 104. Das vermutete Schwestergruppenverhältnis Bopyridae – Cymothoidae.

- 1: Lebenszyklus mit schwimmenden Larvenstadien und parasitierenden, nicht schwimmenden Adulti; adulte Weibchen ohne Schwimmborsten an den Pleopoden [Jugendstadien und Adulti von gleicher Morphologie und Lebensweise]
- 2: Männchen kleiner als Weibchen, Lebenszyklus mit protandrischem Hermaphroditismus [kein protandrischer Hermaphroditismus]
- 3: Pereopoden 1-7 zu Greiforganen mit hakenförmigen Dactyli geformt [nur Pereopoden 1-3 mit hakenförmigen Endgliedern]
- 4: Antennen der Weibchen kurz, mit wenigen, kurzen Borsten [Antennen nicht vereinfacht]
- 5: Sympodite der Uropoden ohne unter das Pleotelson ragenden distalen Fortsatz der Medialkante (Fortsatz reduziert) [Fortsatz nicht reduziert]
- 6: Maxilliped bei reifen Weibchen mit sehr breitem, blattartigem Basipoditen, Palpus sehr klein, maximal zweigliedrig [Maxilliped nicht verbreitert, Palpus mit 4-5 Gliedern]
- 7: Lebenszyklus mit 3 Larvenstadien (Epicaridium, Microniscium, Cryptoniscium) und 1 Wirtswechsel [Lebenszyklus wie bei M. 1, nur 1 Typ von Jugendstadien]
- 8: Uropoden zylindrisch, griffelförmig [Uropoden blattförmig]
- 9: Männchen ohne appendix masculina [appendix vorhanden]
- 10: Mandibelpalpus fehlend [Palpus vorhanden]
- 11: Beide Maxillenpaare reduziert [Maxillen vorhanden]
- 12: Magen mit Cephalogaster (muskulöses Hohlorgan) [Cephalogaster fehlt]
- 13: Distaler Pleotelsonabschnitt reduziert, Anus terminal [Pleotelson nicht verkürzt]

13. Die Verwandtschaft der Unterordnungen der Isopoda

Es ist bei dem derzeitigen Kenntnisstand nicht möglich, ein vollständiges dichotomes Dendrogramm für die Verwandtschaft der Unterordnungen zu konstruieren, es bereitet jedoch keine Schwierigkeiten, die Subjektivität der bisher veröffentlichten "Stammbäume" nachzuweisen.

Wägele (1981a) stellte einige der wichtigsten bisher veröffentlichten Hypothesen zur Herkunft der Unterordnungen vor. Diese Hypothesen sind meist in Form anschaulicher Graphiken dargestellt worden, wobei die Phylogramme meist nicht dichotom verzweigt sind und die Nähe der Gruppen zueinander fast nie mit Argumenten begründet wird. Ein Beispiel für derartige subjektiv erarbeitete Phylogramme ist der in Abb. 105 dargestellte, zur Veranschaulichung von Schwestergruppenverhältnissen etwas modifizierte "Stammbaum" der Isopoda von Bruce (1980), bei dem Gruppen verschiedenen Ranges ohne Argumentation als Adelphotaxa eingestuft wurden. Von den verschiedenen Versionen ist wahrscheinlich die von Monod (1922) die einflußreichste gewesen, da sie die von allen späteren Autoren (z.B. Menzies 1962a,b, Kussakin 1973, Holdich et al. 1981, Henry & Magniez 1983) übernommene Einteilung der Isopoda enthält. Beide Beispiele (Monod 1922, Bruce 1980) verdeutlichen, daß Widersprüche zwischen Klassifikation und Phylogenie nicht erkannt wurden.

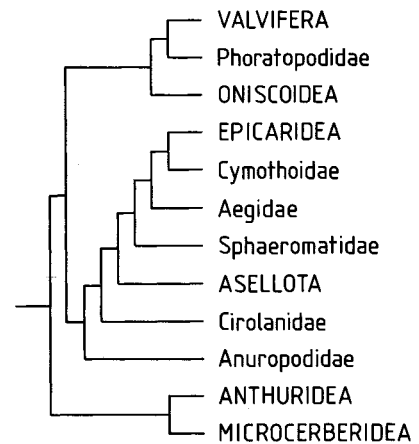


Abb. 105. Stammbaum der Isopoda nach Bruce (1980), leicht verändert.

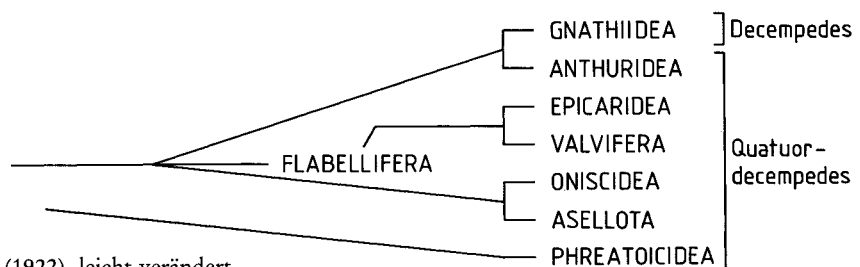


Abb. 106. Stammbaum der Isopoda nach Monod (1922), leicht verändert

Nach Monods Vorstellungen (Abb. 106) werden die Gnathiidea als 'Decempedes' den übrigen Isopoda, die 'Quatuordecempedes' genannt werden, gegenübergestellt, da die Gnathiidea nur 5 Paar Laufbeine haben (vgl. Abschnitt 12.3). Damit sind die 'Quatuordecempedes' mit einer Plesiomorphie der Isopoda (7 Paar Laufbeine vorhanden) definiert. Im Widerspruch zu dieser Klassifikation werden die Gnathiidea zugleich als Schwestergruppe der Anthuridea eingestuft, da beide Gruppen spezialisierte, stechende Mundwerkzeuge haben und auch bei manchen Anthuridea gelegentlich der siebte Pereopod fehlt. Daß die Mundwerkzeuge der Gnathiidea von denen der "Cirolanidae" abgeleitet werden können, wußte man damals noch nicht, die Gattung *Protognathia* war nicht bekannt. Die Phreatoicoidea gehören zwar zu Monods 'Quatuordecempedes', sollen aber wegen ihres amphipodenähnlichen Habitus einen von den übrigen Isopoden getrennten Platz einnehmen, im Phylogramm von Monod (1922) werden sie nicht berücksichtigt. Die Asellota sind für Monod eine primitive Gruppe, die mit den Flabellifera und Valvifera nicht verwandt ist. Das Schwestergruppenverhältnis Oniscidea/Asellota wird mit den griffelförmigen Uropoden und mit Plesiomorphien (lange Geißeln der zweiten Antennen, Vorkommen eines Antennenexopoditen) begründet.

Geeignete Synapomorphien, die die Verwandtschaft von Unterordnungen belegen könnten, waren bisher nicht bekannt. Nachdem in den vorhergehenden Kapiteln die urtümlichsten Gattungen und Familien für jede Unterordnung gefunden werden konnten, ist es nun möglich, die Merkmale der jeweiligen Grundausstattung, die eine Stammform gehabt haben müßte, miteinander zu vergleichen. Die Magenuntersuchungen (Abschnitt 3.5) liefern weitere wichtige Erkenntnisse, die bereits im Abschnitt 3.5.7 erläutert worden sind. Das Dendrogramm Abb. 107 enthält eine Zusammenfassung der konstitutiven Merkmale der Unterordnungen und illustriert die Verwandtschaftsverhältnisse, soweit sie rekonstruiert werden konnten. Die Microcerberidae, Gnathiidae und Bopyridae (bisher Epicaridea), die auch als Unterordnungen der Isopoda bekannt sind, haben aus bereits erwähnten Gründen (Abschnitte 6.3, 12.3, 12.8) den Rang von Familien erhalten und werden im folgenden nicht mehr berücksichtigt.

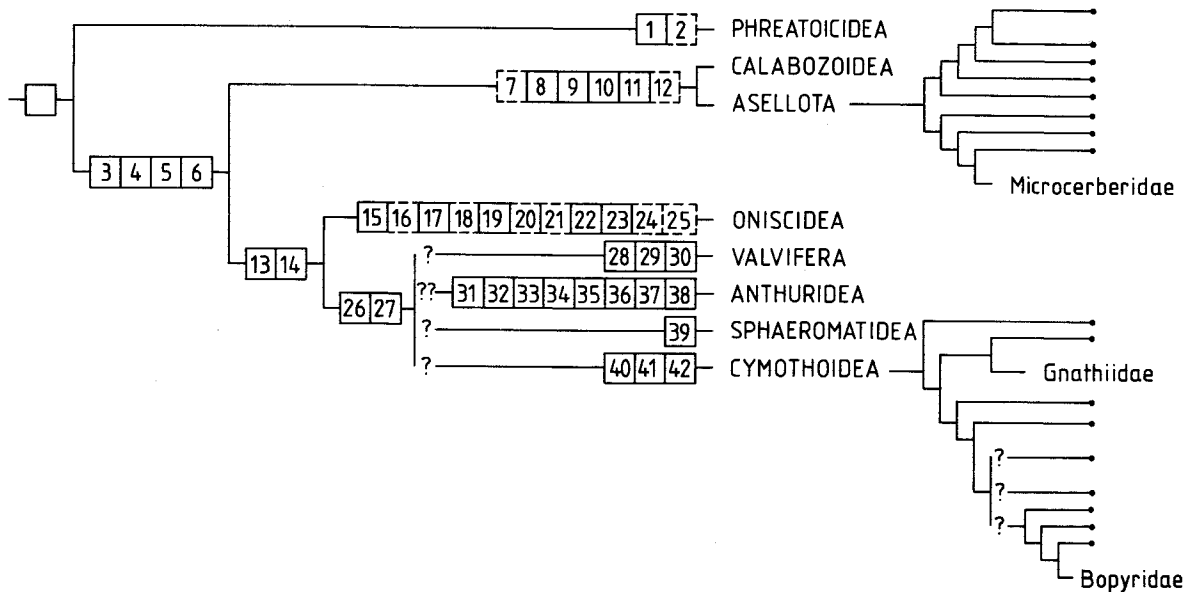


Abb. 107. Dendrogramm der Unterordnungen der Isopoda. Das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphien der Isopoda. Das Schwestergruppenverhältnis Calabozoida/Asellota wurde in Kapitel 5 erläutert.

- 1: Körper lateral abgeflacht, Pleonepimere ventrad gerichtet und verlängert [Körper dorsoventral abgeflacht, Epimere ventrolaterad gerichtet]
- 2: (Uropoden griffelförmig) [Uropoden blattförmig]
- 3: Zweite Maxille ohne Filterborsten am Sympoditen [Filterborsten vorhanden]
- 4: Männliche Genitalpapillen ventral am caudalen Rand des 7. Pereomers [Papillen auf Coxae der 7. Pereopoden]
- 5: Pleopodenrami eingliedrig, wenn auch gelegentlich mit sichtbaren Verwachsungsnähten [Rami zweigliedrig, distales Glied etwas beweglich]
- 6: Maxillipedensegment auch lateral mit Cephalon verwachsen [Maxillipedensegment lateral nicht verwachsen]
- 7: (caudaler Telsonabschnitt reduziert, Anus terminal am Pleotelson) [Pleotelson nicht verkürzt, Anus ventral an Pleotelsonansatz]
- 8: 1. Pleopod des Männchens mit sehr kleinem Endopoditen [Endopodit nicht verkleinert]
- 9: 1. Pleopod des Weibchens kleiner und schmaler als Pleopod 3, Endopodit wesentlich kleiner als Exopodit
[1. Pleopod nicht kleiner als Pleopoden 2 und 3, Rami gleichartig]
- 10: Endopodit des 2. Pleopoden beim Weibchen viel kleiner als Exopodit [Rami gleich groß]
- 11: 2. Pleopod des Männchens ohne appendix masculina, Endopodit ohne Schwimmborsten, zu schmalen Gonopodium geformt
[Pleopod 2 mit etwa gleich großen Rami, appendix masculina am Endopodit]
- 12: (Uropoden subterminal seitlich des Anus inserierend, griffelförmig) [Uropoden inserieren lateral an Pleotelsonbasis, am Aufbau des Schwanzfächers beteiligt]
- 13: Coxae zu Coxalplatten verbreitert, die lateral an den Tergiten ansetzen; Coxalplatte des ersten Pereomers völlig mit Tergit verwachsen
[Coxae ringförmig]
- 14: Vordere Filterrinnen des Magens im caudalen Teil laterad gebogen [vordere Filterrinnen nicht gebogen]
- 15: Schuppenreihen bilden Wasserleitungssystem [Wasserleitungssystem fehlt]
- 16: (Pleotelson sehr kurz, etwas länger als ein Pleomer) [Pleotelson nicht verkürzt]
- 17: 1. Antenne mit nur 3 Gliedern [1. Antenne mit 3 Grundgliedern und Geißel]
- 18: (Mandibelpalpus reduziert) [Palpus vorhanden]
- 19: 2. Maxille mit nur 2 Enditen, ohne Borsten oder Dornen
[Maxille mit 3 beborsteten Enditen]
- 20: (Basipodit des Maxillipeden länger als Palpus)
[Basipodit etwas kürzer als Palpus]
- 21: (1. Pereopod nicht subchelat) [1. Pereopod subchelat]
- 22: 1. Pleopod sexualdimorph, beim Männchen Medialseite des Endopoditen distad etwas verlängert [1. Pleopod nicht sexualdimorph]
- 23: Endopodit des 2. Pleopoden beim Männchen zu Schaftglied der appendix masculina reduziert [Endopodit nicht reduziert]
- 24: (Uropoden griffelförmig) [Uropoden blattförmig]
- 25: (männliche Genitalpapillen basal verwachsen, vom Sterniten caudad auf die Intersegmentalhaut verlagert)
[Genitalpapillen wie bei M. 4]
- 26: Magensklerit 4 lateral mit Magensklerit 1 verbunden (vgl. Abschnitt 3.5.7) [Magensklerit 4 nicht mit Sklerit 1 verbunden]
- 27: Magensklerit 3 vorhanden (vgl. Abschnitt 3.5.7) [Sklerit 3 fehlt]

present

- 28: Pleotelson lang, ventral konkav, eine Atemkammer für die Pleopoden bildend [Pleotelson nicht verlängert, nicht ventral ausgehöhlt]
- 29: Uropoden mit vergrößertem Sympoditen, ventral die Atemkammer bedeckend, Rami verkürzt [Uropoden mit kurzem Sympoditen, längere Rami, mit dem Pleotelson einen Schwanzfächer bildend]
- 30: 1. Antenne mit nur 2 Geißelgliedern, zweites Glied langgestreckt und mit mehreren Büscheln von Aesthetasken [Geißel vielgliedrig]
- 31: Körper langgestreckt, wurmförmig [Körper länglich oval]
- 32: Mandibel ohne lacinia mobilis, ohne Borstenreihe, mit einer gesägten Schneide (lamina dentata) zwischen pars incisiva und pars molaris; pars molaris schmal, ohne Mahlfläche [lacinia und Borstenreihe (an Stelle der lamina dentata) vorhanden, pars molaris breit, mit Mahlfläche]
- 33: Lateraler Endit der 1. Maxille schmal, distal ohne Borsten, mit spitzen, mediad gebogenen Zähnen [Endit nicht verschmälert, distal mit Dornen bzw. kräftigen Borsten]
- 34: 2. Maxille fehlend [2. Maxille vorhanden]
- 35: Coxalplatten nicht seitlich vorragend, flache pleurale Platten formend [Coxalplatte seitlich vorragend]
- 36: Exopodit der Uropoden auf der Dorsalseite des Sympoditen inserierend [Exopodit lateral am Sympoditen]
- 37: Magen schlank, superolaterale reduziert [Magen nicht verschmälert, superolaterale vorhanden]
- 38: Vordere Filterrinnen sekundär wieder gerade, parallel, nicht bogenförmig [vordere Filterrinnen gebogen, s. M. 14]
- 39: Körper scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht, Pleonepimere laterad gerichtet und verlängert, Cephalothorax vom 1. Pereomer seitlich umfaßt, Augen dorsal [Körper länglich oval, Cephalothorax nicht eingefaßt, Augen dorsolateral]
- 40: Pars molaris ohne Mahlfläche, dorsoventral abgeflacht [Mahlfläche vorhanden]
- 41: Pars incisiva breit, mit 3 scharfen Zähnen, dorsaler Zahn am weitesten mediad vorragend [pars incisiva schmaler, mit mehreren, etwa gleich großen Zähnen]
- 42: Medialer Rand des Uropodensympoditen distal zu unter das Pleotelson ragendem Fortsatz verlängert [Fortsatz fehlt]

Die Phreatoicidea sind die urtümlichsten aller Isopoda, ihr amphipodenartiger Habitus ist die wichtigste Synapomorphie dieses Taxons (M. 1). Die Uropoden sind nicht mehr fächerförmig (M. 2), eine Analogie zu anderen Isopoden, die ebenfalls kaum noch schwimmen (Calabozoida, Asellota, Oniscidea). Ob die hohe Zahl von Hodenvesikeln (Abb. 28) eine Plesiomorphie ist oder eine Neuerwerbung, ist nicht bekannt.

Alle übrigen Isopoda haben nur 3 Paar Hodenvesikel, der Körper ist oval-zylindrisch und dorsal konvex. Synapomorphien der übrigen Isopoda gegenüber den Phreatoicidea sind das Fehlen von medialen Filterborsten an der zweiten Maxille (M. 3), die Verlagerung der männlichen Genitalpapillen von den Coxae der siebten Pereopoden auf den caudalen Rand der Sternite des siebten Pereomers (M. 4), die Verwachsung der Glieder der Pleopodenexopodite (M. 5). Das Maxillipedensegment ist schmaler als bei den Phreatoicidea und hat lateral keine freien, deutlich vom Cephalothorax getrennten Tergitränder mehr (M. 6).

Die Asellota und Calabozoida haben noch keine Coxalplatten und einen urtümlich gebauten Magen mit geraden vorderen Filterrinnen. Das Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Unterordnungen wurde in Kapitel 5 erläutert, ihre Synapomorphien sind die Sexualdimorphismen der Pleopoden (M. 8-11), das Telson ist so sehr reduziert, daß der Anus eine terminale Lage erreicht hat (M. 7) und die Uropoden sind nicht mehr fächerförmig (M. 12). Die Reduktion des Telsons tritt konvergent bei den Oniscidea auf.

Ob die Affinität der 3 urtümlicheren Unterordnungen der Isopoda zum Süßwasser bedeutet, daß die Isopoda im Süßwasser ihren Ursprung haben, ist nicht geklärt. Fossile Phreatoicidea stammen, soweit bekannt, aus marinen Sedimenten, die rezenten Arten haben eine Reliktverbreitung im Süßwasser von Gondwanaschollen. Für die Calabozoida und Asellota kann ein Ursprung im Süßwasser nicht ausgeschlossen werden, da sehr viele urtümlichere Gattungen limnisch leben.

Alle Isopoden, die ursprünglich einen Magen mit gebogener Filterrinne (M. 14) besaßen, haben auch Coxalplatten (M. 13). Die Coxalplatten verbreitern den Umriss der Tiere, wobei die Pereopoden auf der Unterseite der Platten inserieren. Welchen Vorteil diese Anordnung für die Fortbewegung und für den Schutz der Beininsertion bietet, ist nicht bekannt. Im Einzelnen ist auch noch zu überprüfen, wie die Variationen der Coxalplattenstruktur zu deuten sind und welchen Anteil an ihrem Aufbau die Pleurite und Sternite haben. Sekundär verkleinerte oder rückgebildete und verwachsene Coxalplatten sind von den Valvifera und Anthuridea bekannt. Bei manchen Asellota sind ähnliche Strukturen entstanden, die Coxae sind dann ventrad

verlagert, wie bei *Janiralata* (Abb. 40), oder wie bei vielen Microcerberidae auf die Dorsalseite des Körpers verschoben und unbeweglich, eine Anpassung an die interstitielle Lebensweise. Breite, mit den Tergiten lateral verwachsene Platten gibt es jedoch bei den Asellota nicht.

Die Oniscidea haben zwar gebogene vordere Filterrinnen, der Magen ist jedoch in anderen Merkmalen noch urtümlich. Der Sklerit SK 3 ist nicht vorhanden, die Sklerite Sk 1 und Sk 4 sind nicht verbunden, ein Ilp-Wulst ist nachweisbar. Die von Vandel (1943) postulierte Beziehung zu den Valvifera, insbesondere der Tylidae, kann nicht mit gewichtigen Synapomorphien belegt werden. Die ventrale Verlagerung der Uropoden, die die Tylidae und die Valvifera kennzeichnet, ist eine Analogie, die auch bei anderen Unterordnungen auftritt, nämlich bei den "Cirolanidae" (Gattung *Turcolana*) und Bathynataliidae (Gattung *Biremia*), und innerhalb der Oniscidea ist sie ebenfalls an anderer Stelle konvergent entstanden (Tendosphaeridae und verwandte Gruppen). Valvifera und Oniscidea haben kurze erste Antennen, ein Reduktionsmerkmal, von dem keine positiven Übereinstimmungen bekannt sind. Die Antennula der Oniscidea hat ein Grundglied verloren und besitzt nur noch ein Geißelglied. Bei den Valvifera sind alle Grundglieder vorhanden, die Geißel hat 2 Glieder, von denen das distale durch Verwachsung mehrer Glieder entstanden ist, was an der Anordnung der Aesthetaskenbüschel erkannt werden kann. Bei beiden Unterordnungen fehlt fast immer der Mandibelpalpus, er ist jedoch bei *Holognathus* (Valvifera) noch vorhanden, die Reduktion in beiden Gruppen ist eine Analogie. Die ebenfalls bei beiden Gruppen etwas caudad verlagerten männlichen Genitalpapillen sind eine unkomplizierte, wenig bedeutsame Variation. Oniscidea und Valvifera haben ein sehr unterschiedliches Pleotelson, das man in keinem Fall von dem der jeweils anderen Gruppe ableiten kann. Die Pleopoden der Oniscidea liegen in plesiomorpher Weise ungeschützt unter den Pleomeren, das Telson ist sehr reduziert. Bei den Valvifera dagegen ist das Pleotelson sehr groß, langgestreckt, ventral konkav, und bildet eine Atemkammer für die Pleopoden.

Die Oniscidea haben eine große Zahl von Synapomorphien (M. 15-25), von denen die wichtigsten das Wasserleitungssystem (M. 15), die Form der Antennula (M. 17) und die Form der männlichen Pleopoden (M. 22, 23) sind. Schmalfuss (1974) hat in einem direkten Vergleich der Valvifera und Oniscidea nachgewiesen, daß die Mundwerkzeuge der Landasseln eine große Zahl von Apomorphien haben, die sowohl bei *Tylos* als auch bei *Ligia* vorkommen.

Es gibt demnach kein konstitutives Merkmal für eine aus den Oniscidea und Valvifera bestehenden Gruppe, die Oniscidea haben vielmehr einen Magen, der urtümlicher ist als bei den Unterordnungen Valvifera, Anthuridea, Sphaeromatidea und Cymothoida, die (mit Ausnahme der spezialisierten Anthuridea) den Skleriten Sk 3 und eine Verbindung der Sklerite Sk 4 und Sk 1 aufweisen (M. 26, 27). Der Sklerit Sk 3 fehlt den übrigen Isopoda und ist auch bei den Tanaidacea nicht vorhanden (s. 3.5.5). Zwischen diesen vier letztgenannten Unterordnungen konnten weitere phylogenetische Verknüpfungen nicht entdeckt werden, ihre jeweiligen Autapomorphien (M. 28 – 42) wurden bereits in den vorhergehenden Kapiteln besprochen. Die Tiere haben wie die Oniscidea Coxalplatten und, mit Ausnahme der Anthuridea, gebogene vordere Filterrinnen. Die Uropoden sind ursprünglich mit dem Pleotelson zu einem Schwanzfächer angeordnet, der bei den Valvifera nicht mehr nachweisbar ist, da die Uropoden ventrad verlagert sind. Bei den Anthuridea ist der Exopodit der Uropoden auf die Dorsalseite des Sympoditen gerückt, eine Anpassung an die grabende oder interstitielle Lebensweise dieser Tiere (s. Wägele 1981a). Diese Unterordnungen haben zumindest bei ihren ursprünglichen Formen eine besondere Affinität zu Weichböden. Innerhalb der Valvifera sind es die Chaetiliiden, die in Weichböden graben; die Anthuridea haben in Anpassung an das Laufen in Wurmgängen und Spalträumen einen wurmförmigen Körper; die urtümlichen Sphaeromatidea sind scheibenförmig und liegen flach auf dem Sediment, während die urtümlichen Cymothoida (Phoratopodidae, "Cirolanidae") sich im Sediment eingraben. Trotz dieser bodengebundenen Biologie können die Tiere gut schwimmen, um Nahrung, Geschlechtspartner oder neue Standorte zu suchen. Besonders ausgeprägt ist dieses Verhalten bei den Cymothoida. Sekundär sind Bewohner des Phytals und der Hartböden entstanden, vor allem bei den Valvifera (Idoteidae) und Sphaeromatidea (Limnoriidae, Sphaeromatidae). Bei den Cymothoida sind bereits die Stammformen carnivor, mit Präadaptationen, die die Evolution von Parasiten begünstigten (Gnathiidae, Cymothoidae, Bopyridae). Auch die Anthuridea haben carnivore Stammformen und damit Anpassungen der Mundwerkzeuge, die an die der Cymothoida erinnern. Die Mandibel der Anthuridea hat wie die der Cymothoida eine pars molaris ohne Mahlfläche, die Borstenreihe ist durch eine gesägte Lamelle (lamina

dentata) ersetzt, die an den dornentragenden Lobus der "Cirolanidae" erinnert. Die Phoratopodidae beweisen jedoch, daß zur Grundausrüstung der Mandibel der Cymothoidea noch eine lacinia mobilis und ein Borstenbüschel am Borstenlobus proximal der lacinia gehören, Reduktionen dieser Teile können keine Synapomorphie der Anthuridea und Cymothoidea sein. Die Anthuridea könnten der Mandibelform nach innerhalb der Cymothoidea von Formen abstammen, die den "Cirolanidae" ähnlich sind. Eine entsprechende Mandibel gibt es aber auch innerhalb der Sphaeromatidea bei den Keuphyliidae, diese Form kann also mehrfach konvergent entstehen. Für die analoge Entwicklung ähnlicher Mundwerkzeuge spricht auch der sehr verschiedene Magenbau: Bei den "Cirolanidae" und "Aegidae" sind die vorderen Filterrinnen quer zur Längsachse angeordnet, bei den Anthuridea verlaufen die vorderen Filterrinnen zueinander parallel.

Der schmale Magen der Anthuridea (s. Wägele 1981a) ist im Vergleich zu dem der übrigen Isopoda sehr einfach aufgebaut. Es fehlen am Mageneingang Dornen, die bei anderen Isopoden den Nahrungstransport erleichtern. Die superolateralia, der Vorraum zum hinteren Filterapparat, lateralia, laterale Sklerite und caudale Lamellen fehlen, der dorsale Magenraum ist sehr schmal. Diese Reduktionen sind eine Folge der besonderen Ernährungsweise: Die Anthuridea nehmen überwiegend flüssige Nahrung auf, der Magen dient als Filtersaugpumpe und hat weder Speicher- noch Zerkleinerungsfunktionen. Da die Anthuridea keine Coxae mehr besitzen, die Coxalplatten in Form lateraler, mit den Pleurae (?) verwachsener Sklerite sichtbar sind, wird diese Unterordnung zu den höher entwickelten Isopoda gestellt, obwohl der Magen gerade vordere Filterrinnen hat. Diese Filterrinnen lassen sich von den gebogenen Formen ableiten (s. Abb. 26), wenn man annimmt, daß der laterad gerichtete caudale Abschnitt sekundär reduziert wurde, möglicherweise eine Folge der schmalen, langgestreckten Magenform.

14. Das Grundmuster der Isopoda

Nachdem kein Zweifel an der basalen Stellung der Phreatoicidea und Asellota besteht und die auffälligen Autapomorphien dieser und der übrigen Unterordnungen bekannt sind, ist es möglich, das Grundmuster der Isopoda zu rekonstruieren, auch wenn die Phylogenese nicht vollständig bekannt ist. Zur Eidonomie eines hypothetischen Ahnen aller Isopoda gehören folgende Merkmale:

Cephalon ohne Carapax, mit erstem Thorakomer (Maxillipedensegment) verwachsen; anterolaterale Tergitränder des Maxillipedensegments nicht verwachsen. **Körper** mit 7 freien Pereomeren und 5 freien Pleomeren. Sechstes Pleomer immer (auch bei den Anthuridea) mit dem Pleotelson verwachsen. **Erste Antenne** kleiner als zweite Antenne, mit drei Grundgliedern, zahlreichen Geißelgliedern und einer sehr kurzen Nebengeißel; erstes Glied der Hauptgeißel ringförmig, mit wenigen Skolopidialborsten (=Sockelborsten mit distalen Fiedern); übrige Geißelglieder mit Aesthetasken und einfachen Borsten, letztes Geißelglied ursprünglich ohne Aesthetasken, mit einfachen Borsten und einer Skolopidialborste (s. Wägele 1983a). **Zweite Antenne** mit 5 gut ausgebildeten Grundgliedern, funktionell den Antennenschaft bildend; basal ist ein weiteres, sehr kurzes Grundglied vorhanden (s. Schmalfuss 1974)1). Das letzte Grundglied der zweiten Antenne hat apikal neben einfachen Borsten mehrere Skolopidialborsten. Am dritten Grundglied (dem zweiten deutlich erkennbaren Glied), der dem Basipoditen entspricht, ist ein rudimentärer, eingliedriger Exopodit vorhanden. Die Antennengeißel ist lang und vielgliedrig. Die **Mandibeln** sind zwischen Labrum und Hypopharynx eingebettet, der Palpus ist dreigliedrig. Der Endit besteht aus einer gekerbten pars incisiva, einer beidseitig vorhandenen lacinia mobilis, einem Borstenbüschel (keine Borstenreihe!) proximad der lacinia, und einer kräftigen, zylindrischen pars molaris mit breiter Mahlfläche. **Erste Maxille** mit zwei langgestreckten Enditen, medialer Endit kürzer als lateraler Endit und mit wenigen (3-4?) Borsten, lateraler Endit mit ca. 10 apikalen, kräftigen, spitzen Dornen und mit wenigen subapikalen, gefiederten Borsten. **Zweite Maxille** mit 3 Enditen, die auf einem

1) Das erste Grundglied wird meist übersehen und geht bei der Präparation verloren, ist z.T. auf schmale Sklerite reduziert, weshalb in den Diagnosen allgemein nur 5 Grundglieder der zweiten Antenne erwähnt werden.

gemeinsamem Stammglied leicht beweglich eingelenkt sind, mit distalen Reihen einfacher und gesägter Borsten, medial am Stamm mit einer Reihe einfacher Borsten und einer Reihe langer Fiederborsten (Maxillenfilter). **Maxilliped** mit fünfgliedrigem Palpus, der etwas länger als der Basipodit ist und aus breiten, flachen Gliedern besteht. Basipodit distal mit flachem Enditen, der das zweite Palpusglied überragt, Endit mit Kupplungborsten versehen. Epipodit des Maxillipeden etwa so groß wie der Basipodit, abgeflacht, ventrolateral die Insertion der Maxillen verdeckend. Epipodit und Basipodit je auf einem Coxalskleriten inserierend. Alle **Pereopoden** ohne Exopoditen und ohne Epipoditen, jedoch beim Weibchen zusammen mit den Maxillipeden Oostegite tragend. Erstes Pereopodenpaar propodosubchelat, Dactylus etwa so lang wie Propodus, distal mit 2 kurzen Klauen; Merus und Carpus kurz. Pereopoden 2 bis 7 als Laufbeine ausgebildet, Merus und Carpus länger als am ersten Pereopodenpaar, Propodus lang zylindrisch. **Pleopoden** alle gleichartig, relativ ungeschützt unter den Pleomeren liegend, Sympodite lateral durch Pleonepimere in Seitenansicht verdeckt; Pleopodenrami länger als breit, blattförmig abgeflacht, mit marginalen Fiederborsten, Endopodit eingliedrig, Exopodit mit 2 gegeneinander beweglichen Gliedern. Pleopoden zum Schwimmen eingesetzt, Endopodit mit für die Osmoregulation spezialisiertem Epithel, Exopodit vor allem für die Respiration adaptiert, mit dünner Hypodermis. Endopodit des zweiten Pleopoden beim Männchen mit appendix masculina. **Pleotelson** und **Uropoden** zusammen einen Schwanzfächer bildend, Uropodensympodt kurz, Uropodenrami etwa gleich groß, blattförmig abgeflacht, eingliedrig. Pleotelson ventral nicht zur Aufnahme der Pleopoden konkav gebogen. Eine Besonderheit der Isopoda ist auch die "doppelte Häutung", d.h. die getrennte Häutung von Vorder- und Hinterkörper.

Brusca (1984) faßt zusammen, welche Morphologie bisher einem Grundplan-Vertreter der Isopoda zugeschrieben wurde. Die meisten Angaben decken sich mit der oben beschriebenen Rekonstruktion, nicht richtig sind jedoch die folgenden Aussagen (Brusca 1984:102): "...pereopodal coxae forming marginal plates on pereonites;...mandible with a multiarticulate palp;...uropods biramous (probably attached terminally or subterminally to telson or pleotelson);...pleon of 6 free somites...". Coxalplatten gibt es nur bei den höher entwickelten Isopoden; der Mandibelpalpus hat im plesiomorphen Zustand exakt 3 Glieder; die Uropoden inserieren nicht terminal, sondern lateral, da der Telsonabschnitt des Pleotelsons ursprünglich nicht reduziert ist; das sechste Pleomer ist immer mit dem Pleotelson verwachsen.

Schram (1974) hielt bereits die Phreatoicoidea für die urtümlichsten Isopoden und damit das Fehlen von Coxalplatten für eine Plesiomorphie der Isopoda. Schram spricht jedoch auch von styloformen, subterminal inserierenden Uropoden, Autapomorphien der Phreatoicoidea fälschlicherweise auf den hypothetischen Grundplan-Vertreter der Isopoda übertragend. Für Hessler et al. (1979) sind die "Flabellifera" die urtümlichsten Asseln; dieser Anschauung entstammen die von Brusca (1984) aufgezählten Coxalplatten. Kussakin (1973) hielt ebenfalls die Flabellifera für sehr urtümlich, da sie einen Schwanzfächer haben und Dahl (1954) zeigen konnte, daß die Uropoden beim Embryo der Phreatoicoidea zunächst als Teile eines Schwanzfächers vorhanden sind und erst sekundär griffelförmig werden. Eine Merkmalskombination, wie sie in der vorliegenden Arbeit für den Grundplan-Vertreter rekonstruiert wurde, existierte in der Fachliteratur bisher nicht.

Die **anatomischen Details** des Bauplans der Isopoda sind wenig untersucht. Zum Grundmuster gehören u.a. exkretorisch tätige Maxillennephridien und reduzierte Antennennephridien, ein Magen mit einer Struktur wie sie bei den Phreatoicoidea und Asellota vorkommt, d.h. mit geraden, parallelen vorderen Filterrinnen, nur einem Paar innerer Filterrinnen, ohne "dorsaler Hakenplatte", mit caudalen Magenlamellen (dem "pylorikalen Trichter": s. Siewing 1957), die etwa so lang wie der übrige Magen sein können. Entodermale Darmanteile bis auf den Vorraum der Mitteldarmdrüsen und die maximal 4 Paar Mitteldarmdrüsen selbst reduziert; Enddarm aus einem vorderen, speicherndem Teil, dem Sphinkter und dem Rektum bestehend. Existenz von Dorsalcoeca (bei Phreatoicoidea) nicht gesichert. Anus ventral an der Basis des Pleotelsons. Männliche Gonade paarig, bestehend aus 3 Paar (oder mehr?) Vesikeln und einem ausleitendem Gang, dessen mittlerer Abschnitt als Spermienreservoir dient. Spermien mit unbeweglichem Schwanz. Männliche Genitalpapillen auf den Coxae der siebten Pereopoden mündend. Weibliche Gonade paarig, je aus einem Ovar und dem Ovidukt bestehend, das in der Nähe der Coxa des fünften Pereopoden nach außen mündet. Gonadenanlage ursprünglich zwitterig, Geschlechtsbestimmung genotypisch, evtl. homo-heterozygotisch mit heterozygoten Weibchen (s. Becker-Carus 1967), Morphogenese u.a. von der androgenen Drüse kontrolliert. Ostienherz im Pleon gelegen, durch Pericardialseptum von der Leibeshöhle getrennt. Zentrales Nervensystem mit Belloncis Organ, Sinusdrüse, Y-Organ, Medianaugen im Protocerebrum (s. Chaigneau 1977, Martin 1976, Martin et al. 1983).

15. Klassifikation der Isopoda

Als Konsequenz der in vorhergehenden Kapiteln formulierten Hypothesen muß versucht werden, im System der Isopoda nach bestem Wissen nur monophyletische Taxa zu erhalten. Die nicht immer vollständige Dichotomie der Dendrogramme hat keine Folgen, da sich nicht alle Informationen mangels geeigneter Kategorien in eine Klassifikation umsetzen lassen. Bei den Oniscidea werden die traditionellen Sektionen beibehalten, die Überfamilien jedoch nicht mehr eingeteilt, da sie nicht alle monophyletisch sind. Die Kategorie 'Überfamilie' kann erst wieder genutzt werden, wenn die Verwandtschaft der Familien besser bekannt ist. Taxa fraglicher Zusammensetzung, Stellung oder fraglichen Ranges sind mit einem Fragezeichen gekennzeichnet.

Ordo: Isopoda Latreille, 1817

Subordo: Phreatoicidea Stebbing, 1893

Familia: Amphisopidae Nicholls, 1943

Familia: Nicholliidae Tiwari, 1955

Familia: Phreatoicidae Chilton, 1891 Subordo: Calabozoida Van Lieshout, 1983

Familia: Calabozoidae Van Lieshout, 1983

Subordo: Asellota Latreille, 1802

Superfamilia: Aselloidea Latreille, 1802

Familia: Asellidae Latreille, 1802

Familia: Atlantasellidae Sket, 1979

Familia: Microcerberidae Karaman, 1933

Familia: Stenasellidae Dudich, 1924

Superfamilia: Gnathostenetroidoidea Kussakin, 1967

Familia: Gnathostenetroididae Kussakin, 1967

Superfamilia: Janiroidea Sars, 1897

Familia: Abyssianiridae Menzies, 1956

Familia: Acanthaspididae Menzies, 1962

Familia: Dendrotionidae Vanhöffen, 1914

Familia: Desmosomatidae Sars, 1897

Familia: Echinothambematidae Menzies, 1956

Familia: Haplomunnidae Wilson, 1976

Familia: Haploniscidae Hansen, 1916

Familia: Ischnomesidae Hansen, 1916

Familia: Janirellidae Menzies, 1956

Familia: "Janiridae" Sars, 1897 (?)

Familia: Joeropsididae Nordenstam, 1933 (?)

Familia: Katianiridae Svavarsson (im Druck)

Familia: Macrostylidae Hansen, 1916

Familia: Mesosignidae Schultz, 1969 (?)

Familia: Microparasellidae Karaman, 1933

Familia: Mictosomatidae Wolff, 1965 (?)

Familia: Munnidae Sars, 1897

Familia: Munnopsidae Sars, 1897

Subfamilia: Acanthocopinae Wolff, 1962

Subfamilia: Bathyosporinae Wolff, 1962

Subfamilia: Eurycopinae Hansen, 1916

Subfamilia: Ilyarachninae Hansen, 1916

Subfamilia: Lipomerinae Tattersall, 1905

Subfamilia: Munnopsinae Sars, 1897

Subfamilia: Syneurycopinae Wolff, 1962

- Familia: Nannoniscidae Hansen, 1916
- Familia: Paramunnidae Vanhöffen, 1914
- Familia: Pleurocopidae Fresi & Schiecke, 1972
- Familia: Thambematidae Stebbing, 1913
- Superfamilia: Protojaniroidea Wägele, 1983
 - Familia: Protojaniridae Wägele, 1983
- Superfamilia: Pseudojaniroidea Wilson, 1987
 - Familia: Pseudojaniridae Wilson, 1986
- Superfamilia: Stenetroidea Hansen, 1905
 - Familia: Stenetriidae Hansen, 1905
- Subordo: Oniscidea Latreille, 1802
 - Sectio: Diplochaeta Vandel, 1957
 - Familia: Ligiidae Leach, 1814
 - Familia: Mesoniscidae Verhoeff, 1908
 - Familia: Tylidae Milne-Edwards, 1840
 - Sectio: Synochaeta Legrand, 1946
 - Familia: Buddelundiellidae Verhoeff, 1930
 - Familia: "Trichoniscidae" Sars, 1898 (?)
 - Familia: Schoebliidae Verhoeff, 1938
 - Familia: Styloniscidae Vandel, 1952
 - Sectio: Crinochaeta Legrand, 1946
 - Familia: Actaeciidae Vandel, 1952
 - Familia: Armadillidae Brandt & Ratzeburg, 1831
 - Familia: Armadillidiidae Brandt, 1833
 - Familia: Atlantidiidae Arcangeli, 1954
 - Familia: Balloniscidae Vandel, 1963
 - Familia: Bathytropidae Vandel, 1952
 - Familia: Berytoniscidae Vandel, 1955
 - Familia: Cylisticidae Verhoeff, 1949
 - Familia: Eubelidae Budde-Lund, 1897 (?)
 - Familia: Halophilosciidae Verhoeff, 1908
 - Familia: Hekelidae Ferrara, 1977
 - Familia: Irmaosidae Ferrara & Taiti, 1984
 - Familia: Olibrinidae Budde-Lund, 1913
 - Familia: Oniscidae Latreille, 1802
 - Familia: Periscyphisidae Verhoeff, 1942
 - Familia: Philosciidae Vandel, 1952 (?)
 - Familia: Platyarthridae Verhoeff, 1949
 - Familia: Porcellionidae Brandt & Ratzeburg, 1831
 - Familia: Pseudarmadillidae Vandel, 1973
 - Familia: Pudeoniscidae Lemos de Castro, 1973
 - Familia: Rhyscotidae Budde-Lund, 1904
 - Familia: Scleropactidae Verhoeff, 1938
 - Familia: Scyphacidae Dana, 1852
 - Familia: Spelaeoniscidae Vandel, 1948
 - Familia: Stenoniscidae Budde-Lund, 1904
 - Familia: Tendosphaeridae Verhoeff, 1930
 - Familia: Trachelipidae Strouhal, 1953
- Subordo: Valvifera Sars, 1882
 - Familia: Amesopodidae Stebbing, 1905 (?)

- Familia: Arcturidae White, 1850
 - Subfamilia: Arcturinae White, 1850
 - Subfamilia: Holidoteinae subfam. nov.
 - Subfamilia: Pseudidotheinae Ohlin, 1901
 - Subfamilia: Xenarcturinae Sheppard, 1957
- Familia: Chaetiliidae Dana, 1853
- Familia: Holognathidae Thomson, 1904
- Familia: Idoteidae Samouelle, 1819
- Subordo: Anthuridea Leach, 1814
 - Familia: Anthuridae Leach, 1814
 - Familia: Hyssuridae Wägele, 1981
 - Familia: Paranthuridae Menzies & Glynn, 1968
- Subordo: Sphaeromatidea (nov.)
 - Familia: Bathynataliidae Kensley, 1978
 - Familia: Keuphyliidae Bruce, 1980
 - Familia: Limnoriidae White, 1850
 - Familia: Lynseiidae Poore, 1987
 - Familia: Plakarthriidae Richardson, 1904
 - Familia: Serolidae Dana, 1853
 - Familia: Sphaeromatidae Latreille, 1825
- Subordo: Cymothoida Leach, 1814
 - Familia: "Aegidae" Leach, 1815 (?)
 - Familia: Anuropidae Stebbing, 1893
 - Familia: Bopyridae Rafinesque, 1815
 - Subfamilia: Asconiscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Bopyrinae Rafinesque, 1815
 - Subfamilia: Cabiropsinae Giard & Bonnier, 1887
 - Subfamilia: Crinoniscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Cyproniscinae Giard & Bonnier, 1887
 - Subfamilia: Dajinae Sars, 1882
 - Subfamilia: Entoniscinae Kossmann, 1882
 - Subfamilia: Hemioniscinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Liriopsinae Bonnier, 1900
 - Subfamilia: Podasconinae Giard & Bonnier, 1893
 - Familia: "Cirolanidae" Dana, 1853
 - Familia: Corallanidae Hansen, 1890
 - Familia: Cymothoidae Leach, 1814 (?)
 - Familia: Gnathiidae leach, 1814
 - Familia: Phoratopodidae Hale, 1925
 - Familia: Protognathiidae Wägele & Brandt, 1988
 - Familia: Tridentellidae Bruce, 1984

16. Zusammenfassung

Die Evolution der Isopoda wird unter Berücksichtigung der Lebensweisen, der Morphologie und einiger anatomischer Merkmale untersucht. Die Morphologie des Magens wird von Arten der Phreatoicidea, Asellota, Oniscidea, Sphaeromatidae, Serolidae, Limnoriidae, Chaetiliidae, Idoteidae, Arcturidae, "Cirolanidae" und "Aegidae" beschrieben, wobei durch die Ernährungsweisen bedingte analoge Anpassungen gut von Apomorphien, die für die Rekonstruktion der Phylogenese bedeutsam sind, unterschieden werden können.

Die urtümlichste Magenform haben die Asellota und Phreatoicoidea. Der Magen der übrigen Isopoda, mit Ausnahme des spezialisierten Magens der Anthuridea, hat gebogene vordere Filterrinnen. Der Magen der Bopyridae wurde nicht untersucht.

Die Phreatoicoidea sind die urtümlichsten Isopoden, obwohl ihr sekundär erworbener, amphipodenähnlicher Habitus von dem der anderen Unterordnungen abweicht. Die Phreatoicoidea haben noch ein relativ langes, dorsal und z.T. lateral mit dem Cephalon verwachsenes Maxillipedensegment, und Filterborsten an der zweiten Maxille, welche anderen Isopoden fehlen. Rezente Phreatoicoidea haben eine Reliktverbreitung im Süßwasser von Gondwanaschollen.

Die im südamerikanischen Grundwasser lebenden Calabozoida sind die Schwestergruppe der Asellota. Innerhalb der Asellota sind die Aselloidea eine separate Gruppe, die sich im Süßwasser entwickelte und zu der die verzweigten, hypogäisch lebenden Atlantasellidae und Microcerberidae gehören. Eine zweite Entwicklungslinie der Asellota führt zu den Janiroidea, dem einzigen Taxon der Asellota, das im Meer eine vielseitige Radiation erfahren hat und die häufigsten Tiefseeisopoden stellt. Zusammensetzung und Verwandtschaft der Familien der Janiroidea werden diskutiert. Die urtümlichsten Familien leben überwiegend in marinen Litoralgebieten, von wo aus mehrfach konvergent die Tiefsee erobert wurde.

Die Landasseln gehören zu jenen Isopoden, die keine freien Coxae, sondern breite Coxalplatten und einen abgeleiteten Magenbau mit bogenförmigen vorderen Filterrinnen besitzen. Der Magen der Oniscidea ist jedoch in anderen Merkmalen im Vergleich mit den Anthuridea, Cymothoida, Sphaeromatidea und Valvifera plesiomorph. Die urtümlichsten Oniscidea sind die Ligiidae, obwohl diese amphibischen Tiere lange, styliforme Uropoden haben. Nah verwandt mit den Ligiidae sind die Mesoniscidae und Tylidae. Die Tylidae sind innerhalb der Oniscidea kein von den übrigen Familien separates Taxon, auch stammen sie nicht von den Valvifera ab. Die Oniscidea sind eine monophyletische Gruppe mit zahlreichen Autapomorphien. Die urtümlicheren Landasseln leben entweder amphibisch oder sind sehr feuchtigkeitsbedürftig. Mit der Entwicklung von lungenähnlichen Luftatmungsorganen an den Exopoditen der Pleopoden entstehen auch xerophile Arten. Die Exopodite der Pleopoden sind nicht nur bei den Oniscidea, sondern auch bei marinen Isopoden für die Atmung spezialisiert, die Evolution der Oniscidenlungen erfolgt allmählich aus bereits bei marinen Arten vorhandenen Anlagen.

Die Valvifera werden in 5 Familien eingeteilt, von denen die urtümlichste die Familie Holognathidae ist, da hier noch ein Mandibelpalpus vorhanden ist. Die Idoteidae und Arcturidae haben einen letzten gemeinsamen Vorfahren, innerhalb der Familie Arcturidae fand die Evolution zu passiv filtrierenden Formen statt. Zu den Arcturidae zählen nicht nur die spezialisierten Filtrierer, sondern auch die urtümlicheren Gattungen, die wahrscheinlich nur detritivor sind und mit den zweiten Antennen nach Art der Corophiiden Nahrung vom Untergrund schaben. Innerhalb der Arcturidae werden 4 Unterfamilien unterschieden, darunter als neues Taxon die Holidoteinae.

In das bereits bekannte Dendrogramm der Anthuridea wurden die in den vergangenen Jahren neu errichteten Gattungen eingefügt.

Die Unterordnung Flabellifera wird aufgelöst, die Familien auf die neu definierten Cymothoida und die neue Unterordnung Sphaeromatidea verteilt.

Die urtümlichsten Sphaeromatidea sind die Keuphyliidae, obwohl die Mundwerkzeuge dieser Familie spezialisiert sind. Der Körper ist in Anpassung an das Leben auf Weichböden scheibenförmig, dorsoventral abgeflacht. Es wird nachgewiesen, daß diese Körperform, die auch von den Plakarthriidae, Serolidae und Bathynataliidae bekannt ist, innerhalb der Sphaeromatidea eine Plesiomorphie ist. Serolidae, Bathynataliidae und Sphaeromatidae haben sexualdimorphe zweite Pereopoden und vergrößerte Pleopoden 4 und 5. Die Holzbohrasseln (Limnoriidae) sind wahrscheinlich zusammen mit den Lynseiidae das Adelphotaxon der Keuphyliidae, sie haben wie die meisten Sphaeromatidae den abgeflachten Körperbau sekundär verloren.

Es wird erläutert, warum die ehemaligen Unterordnungen Gnathiidea und Epicaridea als Familien Gnathiidae und Bopyridae in die Unterordnung Cymothoida inkorporiert werden. Die Protognathiidae vermitteln morphologisch zwischen den "Cirolanidae" und den Gnathiidae. Die an Krebsen parasitierenden Bopyridae sind aus Fischparasiten hervorgegangen und teilen zahlreiche Synapomorphien mit den Cymothoidae, darunter den protandrischen Hermaphroditismus und die Verzweigung der männlichen Stadien.

Innerhalb der Cymothoidea entstehen aus Räubern und Aasfressern, die Fische als Nahrung bevorzugen, zweimal konvergent sehr spezialisierte Fischparasiten, die Gnathiidae und Cymothoidae. Die urtümlichsten Cymothoidea sind die Phoratopodidae, deren Mandibelendit noch eine lacinia mobilis und ein Borstenbüschel besitzt. Die apomorphen Pereopoden der Phoratopodidae sind sekundär an das Graben in Sandböden angepaßt.

Innerhalb der Bopyridae gibt es zwei Entwicklungslinien, von denen eine auf Decapoden spezialisierte Formen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung enthält und die auch Entoparasiten (Entoniscinae) hervorbrachte, während zu der anderen Linie kleine, neotene Parasiten von Peracariden und Cirripediern gehören, deren drittes Larvenstadium das geschlechtsreife Männchen ist. Die Dajinae stehen an der Basis dieser zweiten Linie.

Als Schlußfolgerung wird ein hypothetischer Grundplan-Vertreter rekonstruiert und eine neue Klassifikation der Isopoda vorgestellt.

Summary

The evolution of the Isopoda is studied taking into account our present knowledge of biology, morphology and anatomy of these crustaceans. The morphology of the stomach is described in species of the suborders or families Phreatoicoidea, Asellota, Oniscidea, Sphaeromatidae, Serolidae, Limnoriidae, Chaetiliidae, Idoteidae, Arcturidae, Cirolanidae and Aegidae. Special adaptations to the feeding strategies can be distinguished from apomorphic features, which are characteristic for some higher taxa and which can be used to reconstruct the phylogeny.

The most primitive stomach morphology is found in the Asellota and Phreatoicoidea. The stomach of the remaining isopods has curved (and not straight) anterior filter channels, with the exception of the Anthuridea. Bopyrids were not studied.

The Phreatoicoidea are the isopods with the most primitive morphology, though their amphipod-like habitus is a unique adaptation not found elsewhere in the order. Phreatoicids still possess a relatively long maxillipedal segment with free lateral borders; the segment is fused with the cephalothorax dorsally and dorsolaterally. The second maxilla has medially on the basipodite a row of filter setae, i.e. the peracarid maxillary filter, which is reduced in the other Isopoda. Extant phreatoicids have a relict distribution in freshwater habitats of Gondwana fragments.

The Calabozoida, a hypogean suborder only known from South America, is the sister group of the Asellota. Within the Asellota the Aselloidea are a separate group which evolved in fresh water and gave rise to the dwarfish hypogean families Atlantasellidae and Microcerberidae. A second line of the Asellota leads to the Janiroidea, the only taxon of the suborder that shows a multifaceted radiation in marine habitats and to which the most frequent deep-sea isopods belong. Composition and relationship of janiroid families are discussed. The more primitive families live predominantly in marine litoral areas, from where several groups independently of each other conquered the deep sea.

The wood-lice belong to those isopods which have coxal plates instead of free coxae and a derived stomach morphology with curved anterior filter channels. In other features the stomach of the Oniscidea is less specialized than in the Anthuridea, Cymothoidea, Sphaeromatidea or Valvifera. The most primitive Oniscidea are the Ligiidae, though these amphibic animals are equipped with specialized, elongated uropods. Closely related are the Mesoniscidae and the Tylidae. The latter are not a taxon separated from the other terrestrial isopods and they have no synapomorphies in common with the Valvifera. The Oniscidea are a well defined monophylum with a large number of synapomorphies. The less specialized groups are either amphibic or need a high humidity of the air. With the evolution of the lung-like respiratory organs in the exopods of the pleopods the loss of water is reduced and even xerophilic species could evolve. The ultrastructure reveals that the pleopodal exopods are adapted for respiration not only in the oniscids, but also in marine species. The evolution of the oniscid lungs took place on the basis of structures which were already present in their marine ancestors.

The Valvifera are divided into 5 families. The most primitive is the family Holognathiidae, where a mandibular palp is still present. The Idoteidae and Arcturidae possibly have a common ancestor; within the Arcturidae stepwise evolution of passive filter-feeders can be reconstructed. The more primitive genera of the Arcturidae are probably omnivorous and detritivorous and able to collect food from the ground with the help of the second antennae in the same way as corophiid amphipods. Four subfamilies are recognized within the Arcturidae, the Holidoteinae being a new taxon.

The already known dendrograms of the suborder Anthuridea were revised and completed, the recently described new genera were added to the scheme.

The suborder Flabellifera is an artificial group, the families are now found in the suborders Cymothoidea and Sphaeromatidea (new suborder). Diagnoses for these as well as all the other suborders are presented.

The most primitive Sphaeromatidea are the Keuphyliidae, though the mouthparts are specialized; *Keuphylia* can be derived from the line leading to the wood-boring Limnoriidae. In adaptation to life on soft bottoms the body is disc-shaped and dorsoventrally flattened. It is shown that this morphology is a plesiomorphy within the Sphaeromatidea, the same type of body is found in the Plakarthriidae, Serolidae and Bathynataliidae. Serolidae, Bathynataliidae and Sphaeromatidae have sexually dimorphic second pereopods and enlarged respiratory pleopods 4 and 5. The wood-boring isopods (Limnoriidae) and the Lynseidae are together the sister-group of the Keuphyliidae. They lost the flattened body shape which still is present in the Keuphyliidae.

Within the Bopyridae two lines can be distinguished, of which one contains those animals that are parasites of decapods and have a phenotypical sex determination. The endoparasitic Entoniscinae also belong to this line, while in the second line smaller, neotenic parasites of peracarid and cirriped crustaceans evolved, with a third larval stage that has mature male gonads. The Dajinae are derived from the base of this second line.

Finally a hypothetical groundplan is reconstructed for the Isopoda and the new classification is presented.

17. Liste der Abkürzungen (vgl. auch Legenden zu den Abbildungen)

A 1, 2: Antenne 1, 2	Frv: vordere Filterrinne
adA: anterodorsales Apodem	GÖ: Geschlechtsöffnung
AImp: Apodem des Imp	Hy: Hypopharynx
An: Anus	Ila: inferolaterale anterior
ASkIlp: Apodem des Skleriten des Ilp	Ilp: inferolaterale posterior
ASkImp: Apodem des Skleriten des Imp	IlpM: Medialrand des Ilp
avA: anteroventrales Apodem	IlpO: oberer (dorsaler) Rand des Ilp
BM: Basalmembran	IlpU: unterer (ventraler) Rand des Ilp
Csa: clatri setarum anteriores	IlpZ: caudaler Zipfel des Ilp
Csp: clatri setarum posteriores	Ima: inferomedianum anterior
Cu: Kutikula	Imp: inferomedianum posterior
Cx: Coxa	ImpU: unterer (ventraler) Rand des Imp
En: Endit	ImpZ: caudaler Zipfel des Imp
EN: Endopodit	InsPlp: Insertion der Pleopoden
eP: elastische Polster	L: laterale
Ep: Epipodit	Ladp: lamina dorsalis posterior
EX: Exopodit	Ld: lamella dorsalis
FaV: Vorraum des Filterapparats	Lv: lamella ventralis
FB: Filterborsten	Lvl: ventraler Lobus am Laterale
Fra: äußere Filterrinne	Ma: Magen
Fri: innere Filterrinne	Md: Mandibel
FriA: Ausgang der inneren Filterrinne	Mdd: Mitteldarmdrüse

MdP: Mandibelpalpus	Sb: Samenblase
MSk: Magensklerit	Sd: Speicheldrüse
Mt: Mikrotubuli	Sl : superolaterale
Mx 1, 2 : Maxille 1, 2	Sph : Sphinkter
Mxp: Maxilliped	SpMa: Speichermagen (Enddarm)
MxpS: Maxillipedensegment	Sk: Sklerit (auch in Kombination mit anderen Abkürzungen)
Ne: Nerv	Te: Testes
NS: Strickleiternnervensystem	Ug: Unterschlundganglion
Oe: Oesophagus	Urp: Uropod
Ov: Ovar	VdOe: valvula dorsalis oesophagi
P 1-7 : Pereopod 1-7	VlOe: valvula lateralis oesophagi
Plp 1-5 : Pleopoden 1-5	VMdd : Vorraum der Mitteldarmdrüsen
Plt: Pleotelson	Vpv: valvula posteroventralis
Prm, Pm : Pereomer	

18. Literaturverzeichnis

- Agrawal, V.P. (1964): Functional morphology of the stomach of *Corophium volutator* Pallas.-J. Linn. Soc. (Zool.) **45**:47-52.
- (1965): The digestive system of some British amphipods.III. The alimentary canal.-Proc. nat. Acad. Sci. India **34B**:429-458.
- Argano, R. (1979): Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane.5. Isopodi.- C.N.D.R. Stamperi Valdona, Verona:1-63
- Altes, J. (1981): Les Liriopsides.-Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord **69**:3-35.
- Amar, R. & Roman, M.L. (1973): Invertebrés marines des VIIème et XVème Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie. 14. Tanaidacés et Isopodes.-Tethys **5**(4):561-599.
- Ammon, L. von (1882): Ein Beitrag zur Kenntnis der vorweltlichen Asseln.-Sitzungsber.-Math.-phys. Kl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München **12**:507-550.
- Anderson, G. & Dale, W.E. (1981): *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda, Epicaridea): morphology and development of larvae in culture.-Crustaceana **41**:143-161.
- Arcangeli, A. (1934): Il genere *Jaera* Leach nel mediterraneo e la convivenza occasionale di *Jaera hopeana* Costa con *Sphaeroma serratum* (Fabr.).-Boll. Mus. Zool. Torino **44**(3):273-292.
- (1942): Ermafroditismo ed intersessualità in crostacei isopodi terrestri.-Bull. Mus. Zool. comp. Torino **49**:139-149.
- Atkins, D. (1933): *Pinnotherion vermiforme* Giard and Bonnier, an entoniscid infecting *Pinnotheres pisum*.-Proc. Zool. Soc. London **1933**(2):319-363.
- Attardo, C. (1955): Contribuzioni al problema dell'iperparassitismo: Annotazioni sulla biologia, la determinazione del sesso, l'involuzione di *Cabirops marsupialis* (Caroli) iperparassita di *Hippolyte viridis*. - Riv.-Biol. **47**(2):109-138.
- Babula, A. & Bielawski, J. (1981): Ultramorphological study of gill epithelium in *Mesidotea entomon* (Isopoda, Crustacea).-Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznan (D) Sci. Biol. **21**:51-58.
- Balesdent, M.L. (1964): Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels externes d'*Asellus aquaticus*.-Bull. Acad. Soc. lorr. Sc. Nancy **5**:1-23.
- Barham, E.G. & Pickwell, G.V. (1969): The giant isopod, *Anuropus*: A scyphozoan symbiont.-Deep-Sea Res. **16**:525-529.
- Barnard, K.H. (1914): Contribution to the crustacean fauna of South Africa. 3.- Additions to the marine Isopoda, with notes on some previously incompletely known species.-Ann. S. Afr. Mus. **10**: 325a-442a.
- (1920): Contributions to the crustacean fauna of South Africa No. 6. Further additions to the list of marine Isopoda.-Ann. S. Afr. Mus. **17**:319-428.
- (1924): The digestive canal of isopod crustaceans.-Trans. R. Soc. S. Afr. **12**:27-36.
- (1925): A revision of the family Anthuridae (Crustacea, Isopoda) with remarks on certain morphological peculiarities.-J. Linn. Soc. **36**(241):109-160.
- (1927): A study of the freshwater isopodan and amphipodan Crustacea of South Africa.-Trans. R. Soc. S. Afr. **14**:139-215.
- (1936): Isopoda collected by R.I.M.S. Investigator.-Rec. Ind. Mus. **38**:147-191.
- Barrows, A.L. (1919): The occurrence of a rock-boring isopod along the shore of San Francisco Bay, California.-Univ. Calif. Publ. Zool. **19**:299-316.
- Bastida, R. & Torti, M.R. (1970): Crustáceos Isópodos: Serolidae. Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso.-Ann. Inst. Océanogr. **47**(9):61-105.

- Bate, C.S. & Westwood, J.O. (1861-1868): A history of the British sessile-eyed Crustacea: 1-495.
- Beck, J.T. (1980): Life history relationships between the bopyrid isopod, *Probopyrus pandalicola*, and one of its freshwater shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus*.-Am. Midl. Nat. 104:135-154.
- Becker, G. (1961): Holzbeschädigung durch *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda) an der französischen Mittelmeerküste.-Z. angew. Zool. 48:333-339.
- Becker, G. & Kampf, W.D. (1955): Die Holzbohrassel der Gattung *Limnoria* (Isopoda) und ihre Lebensweise, Entwicklung und Umweltabhängigkeit.-Z. angew. Zool. 42:477-517.
- Becker, G., Kampf, W.D. & Kohlmeier, J. (1957): Zur Ernährung der Holzbohrassel der Gattung *Limnoria*.-Naturwiss. 44:473-474.
- Benson, R.H. (1975): The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages.-Lethaia 8:69-83.
- Bird, P.M. (1981): The occurrence of *Cirolana borealis* (Isopoda) in the hearts of sharks from Atlantic coastal waters of Florida.-Fish. Bull. U.S. 79(2):376-383.
- Birkenmajer, K. (1985): Onset of Tertiary continental glaciation in the Antarctic Peninsula sector (West Antarctica).-Acta Geol. Pol. 35:1-32.
- Birstein, J.A. (1961): *Microthambema tenuis* n. gen. n. sp. (Isopoda, Asellota) and relations to some asellote isopods.-Crustaceana 2(2):132-141.
- (1962): *Paleophreatoicus sojanensis* gen. et sp. nov. and some problems of phylogeny and distribution of Isopoda [Russisch].-Paleontol. Zh. SSSR 3:65-80.
 - (1963): Deep sea isopod crustaceans of the northwestern Pacific Ocean [Russisch mit englischer Zusammenfassung].-Inst. Oceanol. USSR Akad. Nauk, Moskau: 1-214.
- Bocquet, C. (1967): Structures génétiques du sexe chez les Crustacés.-Ann. biol. 6:225-239.
- & Lejuez, R. (1967): Sur un nouveau sphérome appartenant à la faune endogée des sables de la région de Roscoff, *Sphaeroma teissieri*, n.sp..-C. R. Acad. Sci. 265:689-692.
- Bocquet-Védrine, J. (1974): Parenté phylogénétique des Isopodes Cryptonisciens rangés jusqu'ici dans les familles des Liriopsidae et des Crinoniscidae.-In: Arvy, L. (Hsg.), Recherches Biologiques Contemporaires.-Imp. Wagner, Nancy:73-78.
- (1979): La croissance tégumentaire et ses rapports avec la mue chez *Crinoniscus equitans* (Crustacé Isopode Cryptoniscien).-Arch. Zool. exp. gén. 120:45-63.
 - (1985): Redescription de la forme cryptoniscienne du Crustacé isopode *Crinoniscus equitans* Pérez.-Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (4)7A(4):819-837.
- Bocquet-Védrine, J. & Bocquet, C. (1972): La ceinture d'attache de la femelle juvénile de *Crinoniscus equitans* Pérez (Isopode Cryptoniscien) et son importance adaptative.-C. R. Acad. Sci. (D) 275:2235-2237.
- Bonnenfant, J. (1961): La glande androgène de deux Isopodes: *Paragnathia formica* et *Meinertia oestroides*.-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 252:1518-1520.
- Bonnier, J. (1900): Contribution à l'évolution des épicarides. Les Bopyriens.-Trav. Stat. Zool. Wimereux 8:1-476.
- Botosaneanu, L., Boutin, C. & Henry, J.P. (1985): Deux remarquables cirolanides stygobies nouveaux du Maroc et de Rhodes.-Stylogogia 1(2):186-207.
- , Bruce, N. & Notenboom, J. (1986): Isopoda: Cirolanidae.-In: Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi. E. J. Brill/ Dr. W. Backhuys, Leiden:412-422.
- Bourdon, R. (1964): Notes sur la biologie de *Dynamene bidentata* Adams (Isopoda, Sphaeromidae).-Bull. trimestr. Acad. Soc. Lorraines Sci. 4:155-162.
- (1968): Les Bopyridae des mers Européennes.-Mem. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A)50:77-424.
 - (1983): *Thermaloniscus cotylophorus* n. g., n. sp., premier Isopode Epicaride récolté dans une zone hydrothermale océanique.-Rev. Suisse Zool. 90:907-912.
- Boone, P.L. (1923): New marine tanaid and isopod Crustacea from California.-Proc. Biol. Soc. Washington 36:147-156.
- Bowman, T.E. (1960): Description and notes on the biology of *Lironeca puhi* n. sp. (Isopoda, Cymothoidae), parasitic of the Hawaiian moray eel, *Gymnothorax eurostus* (Abbott).-Crustaceana 1:84-91.
- (1971a): *Excicrolana kumari*, a new tubicolous isopod from Malaysia.-Crustaceana 20:70-76.
 - (1971b): *Palaega lamnae*, new species (Crustacea, Isopoda) from the upper cretaceous of Texas.-J. Paleont. 45:540-541.
 - (1977): *Ceratolana papuae*, a new genus and species of mangrove-boring cirolanid isopod from Papua New Guinea.-Proc. Biol. Soc. Wash. 90:819-825.
 - (1978): Restoration of the subgenus *Emphyllia* Koelbel for the parasitic isopod *Nerocila sundaica* Bleeker (Flabellifera, Cymothoidae).-Crustaceana 34:33-44.
 - (1981): *Thermosphaeroma milleri* and *T. smithi*, new sphaeromatid isopod crustaceans from hot springs in Chihuahua, Mexico, with a review of the genus.-J. Crust. Biol. 1:105-122.
 - (1985): *Thermosphaeroma cavicauda* and *T. macrura*, new sphaeromatid isopods from Mexican hot springs.-Proc. Biol. Soc. Wash. 98:1042-1047.
 - & Abele, L.G. (1982): Classification of the recent Crustacea.- In: Abele, L.G. (Hsg.), The biology of Crustacea.1.Systematics the fossil record and biogeography, Academic Press, New York 1:1-27.

- Brandt, A. (in press): Ultrastructure of the propodal sensory spine of *Sphaeroma hookeri* (Crustacea: Isopoda), a presumed mechanoreceptor.-J. Morphol. **198**
- Bruce, N.L. (1979): Preliminary diagnosis of a new genus of marine isopod (Flabellifera, Cirolanidae).-Crustaceana **37**:112.
- (1980): A new Family of marine isopod (Flabellifera: Isopoda: Crustacea) from the reefs of the Coral Sea.- Cah. Indopacifique **2**:175-183.
- (1981a): The Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: New species and a new genus from Southeastern Australia.-Rec. Austr. Mus. **33**:644-672.
- (1981b): Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: Diagnoses of *Cirolana* Leach, *Metacirolana* Nierstrasz, *Neocirolana* Hale, *Anopsilana* Paulian & Deboutteville, and three new genera - *Natatolana*, *Politolana* and *Cartetolana*.-Austr. J. Mar. Freshwater Res. **32**:945-966.
- (1985a): *Biremia ambocera* n.gen., n.sp., the first record of the marine isopod crustacean family Bathynataliidae from Australian waters.-Rec. Austr. Mus. **37**:295-299.
- (1985b): *Calyptolana hancocki*, a new genus and species of marine isopod (Cirolanidae) from Aruba, Netherlands Antilles, With a synopsis of Cirolanidae known from the Caribbean and Gulf of Mexico.-J. Crust. Biol. **5**(4):707-716.
- (1986): Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia.-Rec. Austr. Mus. Suppl. **6**:1-239.
- (1987): Australian species of *Nerocila* Leach, 1818, and *Creniola* n.gen. (Isopoda: Cymothoidae), crustacean parasites of marine fishes.-Rec. Austr. Mus. **39**:355-412.
- (in press): *Hadromastax merga*, a new genus and species of marine isopod crustacean (Limnoriidae) from southeastern Australia, with discussion on the status of the families Keuphyliidae and Lynseiidae.-Proc. Biol. Soc. Wash.
- & Javed, W. (1987): A new genus and two new species of cirolanid isopod Crustacea from the northern Indian Ocean.-J. Nat. Hist. **21**:1451-1460.
- Brusca, R.C. (1978a): Studies on the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Isopoda, Cymothoidae). I. Biology of *Nerocila californica*.- Crustaceana **34**:141-159.
- (1978b): Studies on the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Crustacea: Isopoda: Cymothoidae). 2. Systematics and biology of *Lironeca vulgaris*.-Allan Hancock Found. Occas. Pap. **0**(2):1-19.
- (1979b): Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area.-Bull. Biol. Soc. Wash. **3**:67-105.
- (1981): A monograph on the Isopoda Cymothoidae (Crustacea) of the Eastern Pacific.-Zool. J. Linn. Soc. **73**:117-199.
- (1983): A monograph on the isopod family Aegidae in the tropical Eastern Pacific. 1. The genus *Aega*.-Allan Hancock Monogr. Mar. Biol. **12**:1-39.
- (1984): Phylogeny, evolution and biogeography of the marine isopod subfamily Idoteinae (Crustacea: Isopoda: Idoteidae).-Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. **20**:99-134.
- & Wallerstein, B. (1979a): The marine isopod crustaceans of California. II. Idoteidae. New genus, new species, new records and comments on the morphology, taxonomy and evolution within the family.-Proc. Biol. Soc. Wash. **92**:253-271.
- Buchholz, R. (1866): Über *Hemioniscus*, eine neue Gattung parasitischer Isopoden.-Zeitschr. wiss. Zool. **16**:303-327.
- Bullar, J.F. (1876): The generative organs of parasitic Isopoda.-J. Anat. Physiol. **11**:118-128.
- Burbanck, M.P. & Burbanck, W.D. (1974): Sex reversal of female *Cyathura polita* (Stimpson, 1855) (Isopoda, Anthuridae).-Crustaceana **26**:110-113.
- Buss, L.W. & Iverson, E.W. (1981): A new genus and species of Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda) with experiments and observations on its reproductive biology, interspecific interactions and color polymorphisms.-Postilla **184**:1-23.
- Calman, W.T. (1904): On the classification of the Crustacea Malacostraca.-Ann. Mag. Nat. Hist. (7) **13**:144-158.
- (1909): Isopoda.-Lankester's Treatise on Zoology London **7**(3):196-223.
- Cals, P. (1966): Adaptation du complexe stomo-appendiculaire à la vie parasitaire des femelles adultes des Bopyridae (Crustacea Isopoda Epicaridea).- C. R. Acad. Sci. Paris D **263**:132-135.
- Carayon, J. (1942): Sur un épicaride nouveau, *Cabirops perezi* n.sp., hyperparasite sur un épicaride du pagure *Clibanarius misanthropus*.-C. R. Acad. Sci. Paris **214**:182-185.
- Carlton, J.T. & Iverson, E.W. (1981): Biogeography and natural history of *Sphaeroma walkeri* (Crustacea: Isopoda) and its introduction to San Diego Bay, California, U.S.A.- J. Nat. Hist. **15**(1):31-48.
- Caroli, E. (1946): Un Bopiride parassita di un altro Bopyride.-Publ. Staz. Zool. Napoli **20**:61-65.
- (1953): Rassegna degli Epicaridei parassiti di Epicaridei finora noti, e notizia preliminare di uno nuovo (*Paracabirops marsupialis* n.g., n.sp.) del Golfo di Napoli.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli **24**:84-91.
- Caruso, D. & Costa, G. (1976): L'apparato stridulatore e l'emissione di suoni in *Armadillo officinalis* Duméril (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Animalia **3**(1/3):17-27.
- & Lombardo, B.M. (1978): Spelaconiscidae nuovi del N-Africa e considerazioni sull'evoluzione della famiglia.-Animalia **5**:209-226.
- Carvacho, A. (1977): Sur une importante collection d'isopodes des îles Kerguelen.-Extrait de CNFRA **42**:173-191.
- Castro, A.L. de (1985): Ectoparasitism of *Telotha henselii* (von Martens) (Isopoda, Cymothoidae) on *Macrobrachium brasiliense* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae).- Crustaceana **49**(2):200-201.

- Caullery, M. (1907): Sur les phases du développement des Épicarides: vérification expérimentale de la nature des Microniscidae.-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 145:596-598.
- (1908): Recherches sur les Liriopsidae, Épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales.-Mitt. zool. Stat. Neapel 18:583-643.
- Caullery, M. & Mesnil, F. (1901): Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchholz, épicaride parasite des balanes.-Bull. scient. Fr. Belg. 34:316-362.
- Chaigneau, J. (1977): L'organe des Bellonci des crustacés, mise au point sur l'ultrastructure et sur l'homologie des types avec et sans corps en oignon.- Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 19:401-438.
- Chappuis, P.A. (1944): Die Grundwasserfauna des Körös und des Szamos.- Math. Termész. Közlem 40(2):12-20.
- (1951): Un nouveau Parasellide de Tasmanie, *Pseudasellus nichollsi* n.g. n. sp.-Arch. Zool. exp. gén. 88(1) Notes Rev. II:7-19.
- , Delamare-Deboutteville, C. & Paulian, R. (1956): Crustacées des eaux souterraines littorales d'une résurgence d'eau douce à la Réunion.-Mem. Inst. Sci. Madagascar (A)11:51-78.
- Charniaux-Cotton, H., Zerbib, C. & Meusy, J.J. (1966): Monographie de la glande androgène des Crustacés supérieurs.-Crustaceana 10:113-137.
- Chilton, C. (1882): Additions to the New Zealand Crustacea.-Trans. N. Z. Inst. 14:171-180
- (1891): On a new and peculiar freshwater isopod from Mount Kosciusko.-Rec. Austr. Mus. 1(8):149-171.
- (1894): The subterranean Crustacea of New Zealand with some general remarks on the fauna of caves and wells.-Trans. Linn. Soc. London (2)6(2):163-284.
- (1916): The gribble (*Limnoria lignorum* Rathke) attacking a submarine cable in New Zealand.-Ann. Mag. Nat. Hist. (8)18:208.
- Clarke, A. (1979): Assimilation efficiency of the antarctic marine isopod *Glyptonotus antarcticus*.-Mar. Biol. 52:157-160.
- Clifford, B. & Witkus, E.R. (1971): The fine structure of the hepatopancreas of the woodlouse, *Oniscus asellus*.- J. Morph. 135:335-350.
- Codreanu, R. (1965): Sur un Bopyride nouveau, *Bopyrophryxus branchiabdrominalis* nov.gen. nov.sp. praité de *Parapagurus monstrosus* des îles Kei et type de la sous-famille nouvelle des Bopyrophryxinae nov.- C. R. Acad. Sci. Paris 261:1895-1897.
- (1967): Clasificarea evolutiva a bopyrienilor, isopode parazite ale crustaceelor decapode si importanta lor biologica generala.-Stud. Cerc. Biol. Ser. Zool. (Bucarest) 19:203-211.
- Codreanu, R., Codreanu, M. & Pike, R.B. (1960): Sur un nouveau type d'Entoniscien, *Diogenion vermifactus* n.g. n.sp., parasite du Pagure *Diogenes senex* Heller de la Mer Rouge.-C.R. Acad. Sci. 251(3):439-441.
- Coineau, N. (1977): La faune terrestre de l'île de Sainte-Hélène.4.-Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren Ser. IN-8, Sci. Zool. 220: 427-443.
- (1986) Isopoda:Asellota: Janiroidea.-In:Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi, E.J.Brill / Dr. W. Backhuys, Leiden: 465-472.
- Colman, J. (1940): On the faunas inhabiting intertidal sea weeds.-J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 24:129-167.
- Cooke, W.J. (1977): On the occurrence of the commensal asellote *Caecijaera horvathi* Menzies, 1951 in Hawaii.-Crustaceana 33:105-106.
- Cornalia, E. & Panceri, P. (1861): Osservazioni zoologiche ed anatomiche sopra un nuovo genere di isopodi sedentarii (*Gyge branchialis*).-Mem. R. Accad. Sci. Fis. Mat. Torino (2) 19:85-118.
- Cosmovici, N.L. (1922): *Proidotea haugi* isopode de l'oligocène moyen de Roumanie.-An. Inst. Geol. Rom. 9:421-450.
- Cruz, A.A. de la (1963): Observations on the feeding activity of the isopod, *Idothea baltica* (Pallas).- Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 11:165-171.
- Dahl, E. (1954): Some aspects of the ontogeny of *Mesamphisopus capensis* (Barnard) and the affinities of the Isopoda Phreatoicoidea.-K. fysiogr. Sällsk. Lund Forh. 24(9):1-6.
- (1977): The amphipod functional model and its bearing upon systematics and phylogeny.-Zool. Scr. 6(3):221-228.
- & Hessler, R.R. (1982): The crustacean lacinia mobilis: A reconsideration of its origin, function and phylogenetic implications.-Zool. J. Linn. Soc. 74(2): 133-146.
- Daum, J. (1954): Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer: *Caecosphaeroma (Vireia) burgundum* Dollfus.-Annls. Univ. Sarav., Sci. 3:104-159.
- Dearborn, J. H. (1967): Food and Reproduction of *Glyptonotus antarcticus* (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica.-Trans. Roy. Soc. N. Z. 8 (15):163-168.
- (1968): Benthic invertebrates.-Aust. nat. Hist. 16:134-139.
- Dejdar, E. (1930): Die Funktion der »blattförmigen Anhänge« der Embryonen von *Asellus aquaticus* (L.) (Versucheiner Analyse mit Hilfe vitaler Elektivfärbung).-Z. Morph. Ökol. 19:321-329.
- Delamare-Deboutteville, C. (1960): Biologie des eaux souterraines littorales et continentales.-Vie Milieu 9:1-740.
- Delaney, P.M. & Brusca, R.C. (1985): Two new species of *Tridentella* Richardson, 1905 (Isopoda: Flabelliifera: Tridentellidae) from California, with a rediagnosis and comments on the family, and a key to the genera of Tridentellidae and Corallanidae.-J. Crust. Biol. 5(4):728-742.
- Delhez, F. (1966): Recherches écologiques sur un Crustacé troglobie: *Sphaeromides raymondi*.-Ann. Spéleol. Fr. 21:839-844.

- Denton, G.H., Armstrong, R.L. & Stuiver, M. (1970): Late Cenozoic glaciation in Antarctica: The record in the McMurdo Sound region.-Antarct. J. U.S. 5:15-21.
- Di Castro, M., Lanza, V., Franconi, R. & Rocchi, A. (1985): Observations on the karyotype of *Proasellus coxalis*.-Caryologia 38:303-308.
- Dohrn, A. (1870): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden.4. Entwicklung und Organisation von *Praniza (Anceus) maxillaris*.-Zeitschr. wiss. Zool. 20:65-90.
- Dumay, D. (1970): Écologie et biologie du genre *Cymodoce* (Isopoda, Flabellifera) dans la région de Marseille.- Téthys 2(4):827-858.
- Edney, E.B. & Spencer, J.O. (1955): Cutaneous respiration in woodlice.-J. exp. Biol. 32:256-269.
- Ehlers, U. (1985): Das Phylogenetische System der Plathelminthes.-G. Fischer Verlag Stuttgart, New York:1-317.
- Eights, J. (1833): Description of a new crustacean animal found on the shores of the South Shetland Islands, with remarks on their natural history.-Trans. Albany Inst. 2(1):53-69.
- (1852): Of a new animal belonging to the Crustacea, discovered in the Antarctic seas, by the author.- Trans. Alb. Inst. 2:331-334.
- Elkaim, D. & Daguerre de Hureaux, N. (1975): Contribution to the study of marine Isopoda: The genus *Parachiridotea* and the new subfamily Parachiridoteinae.-Arch. Zool. exp. gén. 117:275-294.
- Enckell, P.H. (1970): Isopoda Asellota and Flabellifera from Ceylon.-Ark. Zool. (2)22(14):557-570.
- Engemann, J.G. (1963): A comparison of the anatomy and natural history of *Colubotelson thomsoni* Nicholls, a South temperate freshwater isopod and *Asellus communis* Say, a north temperate freshwater isopod.-Ph.D. Thesis Michigan State Univ.
- Enright, J.T. (1972): A virtuoso isopod. Circa-lunar rhythms and their tidal fine structure.-J. comp. Physiol. 77:141-162.
- Fahrenbach, W.H. (1959): Studies on the histology and cytology of the midgut diverticula of *Limnoria lignorum*.-In: Ray, D.L. (Hsg.): Marine boring and fouling organisms. Univ. Washington Press, Seattle:96-102.
- Fain-Maurel, M. (1966): Contribution à l'histologie et à la caryologie de quelques isopodes. Spermogénèse et infrastructure du spermatozoïde des Oniscidés et des Cymothoidés.-Ann. Sci. nat. Zool. Paris (12) 8 (1):1-188.
- Ferrara, F. & Schmalfuss, H. (1976): Terrestrial isopods from West Africa. Part 1: Family »Eubelidae« Budde-Lund, 1899.-Mon. Zool. Ital. Suppl. 7(1):1-114.
- Fincham, A.A. (1973): Rhythmic swimming behaviour of the New Zealand beach isopod *Pseudaegea punctata* Thomson.- J. exp. mar. Biol. Ecol. 11:229-237.
- (1974): Rhythmic swimming of the isopod *Exosphaeroma obtusum* (Dana).-N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 8:655-662.
- Fraisse, P. (1878a): Die Gattung *Cryptoniscus* Fr. Müller.-Arb. Zool. Inst. Univ. Würzburg 4(3):239-296.
- (1878b): *Entoniscus cavolinii* n.sp., nebst Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden.-Arb. Zool. Inst. Univ. Würzburg 4(4):382-440.
- Fresi, E. & Schiecke, U. (1969): Four new species of *Desmosoma*.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 37:311-331.
- , Idato, E. & Scipione, M.B. (1980): The Gnathostenetroidea and the evolution of primitive asellote isopods.-Monit. Zool. Ital. 14(3):119-136.
- Gabe, M. (1960): Données histochimiques sur les glandes exocrines céphalothoraciques d'*Anilocra physodes* Leach.-Ann. Histochem. 5:55-63.
- Gall, J.C. & Grauvogel, L. (1971): *Palaega pumila* sp. nov., un Isopode (Crustacé Eumalacostracé) du Buntsandstein des Vosges (France).-Ann. Paléont. (Invert.) 57:79-85.
- George, R.Y. & Negoescu, I. (1982): *Ocsanthura bacescu*, a new anthuridean isopod (Isopoda, Anthuridea) from the outer continental shelf of North Carolina.-Trav. Mus. Hist. nat. »Grigore Antipa« 24:97-103.
- Giard, A. & Bonnier, J. (1887): Contribution à l'étude des Bopyriens.-Trav. Inst. Zool. Lille Stat. Biol. Wimereux 5:1-272.
- (1893): Contributions à l'étude des Epicarides.XX. Sur les Epicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiontes de ces Epicarides.-Bull. Sci. Fr. Belg. (4) 25:415-493.
- Glaessner, F. & Malzahn, E. (1962): Neue Crustaceen aus dem niederrheinischen Zechstein.-Fortschr. Geol. Rheinld. Westf. 6:245-264.
- Glynn, P. (1968): Ecological studies on the associations of chitons in Puerto Rico, with special reference to sphaeromid isopods.-Bull. Mar. Sci. 18(3):572-626.
- Gorvett, H. (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice.-Proc. zool. Soc. London 126:291-314.
- Goodsir, H.D.S. (1841): On two new species of *Leachia*, with a plate.-Edinburgh New Philos. J. 31:309-313.
- Goudeau, M. (1967): Transformation morphologique du mâle en femelle chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz.-Cah. Biol. mar. 8: 437-448.
- (1969): Appareil buccal et mécanisme alimentaire chez l' Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz.-Arch. zool. exp. gén. 110:473-512.
- (1977): Contribution à la biologie d'un Crustacé parasite: *Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Epicaride. Nutrition, mues et croissance de la femelle et des embryons.-Cah. biol. mar. 18:201-242.
- Green, J. (1957): The feeding mechanism of *Mesidotea entomon* (Linn.).-Proc. Zool. Soc. Lond. 129:245-254.
- Griffith, H. & Telford, M. (1985): Morphological adaptations to burrowing in *Chiridotea coeca* (Crustacea, Isopoda).-Biol. Bull. 168:296-311.

- Grube, E. (1875): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Serolis* und eine neue Art derselben.-Arch. Naturgesch. 41(1):208-234.
- Gruner, H.E. (1965): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 51. Teil. Crustacea. V. Isopoda (1).-G. Fischer Verlag Jena:1-149.
- (1966): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 53. Teil. Crustacea. V. Isopoda (2).-G. Fischer Verlag Jena:1-380.
- Grygier, M.J. (1981): *Gorgoniscus incisodactylus*, a new isopod of the epicaridean superfamily Cryptoniscoidea, parasitic on an ascothoracican cirriped from Hawaii.-Proc. Biol. Soc. Wash. 94:122-134.
- Haahtela, I. (1978): Methods for sampling scavenging benthic Crustacea, especially the isopod *Mesidotea entomon* (L.) in the Baltic.-Ann. Zool. Fennici 15:182-185.
- Hadley, N.F. & Quinlan, M.C. (1984): Cuticular transpiration in the isopod *Porcellio laevis*: Chemical and morphological factors involved in its control.-In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods.-Clarendon Press, Oxford:97-108.
- Haffer, K. (1965): Zur Morphologie der Malacostraca: Der Kaumagen der Mysidacea im Vergleich zu dem verschiedener Peracarida und Eucarida.-Helgol. wiss. Meeresunters. 12: 156-206.
- Hale, H.M. (1929): The Crustaceans of South Australia. Handbooks of the flora and fauna of South Australia.-British Guild (South Australia Branch) Adelaide:1-380.
- (1946): Isopoda Valvifera.-Repts. B.A.N.Z.A.R. Exp. 1929.31 Ser. B 5(3):163-212.
- Halvorsen, O. (1966): Isopoder i torskerogn.-Fauna, Oslo 19:90-91.
- Hamner, W.M., Smyth, M. & Mulford, E.D. (1968): Orientation of the sand-beach isopod *Tylos punctatus*.-Anim. Behav. 16:405-409.
- Hansen, H.J. (1893): Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten.-Zool. Anz. 16: 193-212.
- (1895): Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plankton-Expedition.-Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 2:1-105.
- (1905a): On the propagation, structure and classification of the family Sphaeromidae.-Quart. J. micr. Sci. 49:69-135.
- (1905b): Revision of the European marine forms of the Cirolaninae, a subfamily of Crustacea Isopoda.-J. Linn. Soc. (Zool.) 29:337-372.
- (1916): Crustacea Malacostraca: The order Isopoda.-Dan. Ingolf Exp. 3(5):1-262.
- (1925): Studies on Arthropoda II.-Gyldendalske Boghandel, Kobenhavn:1-176.
- Harger, O. (1880): Report on the marine Isopoda of New England and adjacent waters.-Rep. U.S. Comm. Fish. 6:297-462.
- Harrison, K. (1984): The morphology of the sphaeromatid brood pouch (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidae).- Zool. J. Linn. Soc. 82: 363-407.
- (1987): Deep-sea asellote isopods of the north-east Atlantic: the family Thambematidae.-Zool. Scr. 16:51-72.
- Hartenstein, R. (1964): Feeding, digestion, glycogen and environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*.-J. Insect. Physiol. 10:611-621.
- Harvey, C.E. (1968): Distribution and seasonal population changes of *Campecopea hirsuta* (Isopoda: Flabellifera).-J. mar. biol. Ass. U. K. 48:761-767.
- Hassall, M. (1977): The functional morphology of the mouthparts and foregut in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763).-Crustaceana 33:225-236.
- & Jennings, J. B. (1975): Gut structure and function, and their adaptive significance in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763).- Biol. Bull. Woods Hole 149:346-364.
- Haswell, W.A. (1881): On some new Australian marine Isopoda.-Proc. Linn. Soc. N. S. W. 5:470-481.
- Haszprunar, G. (1986): Die kladon-evolutionäre Klassifikation – Versuch einer Synthese.-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 24:89-109.
- Hayes, B.W. (1974): Sand beach energetics: importance of the isopod *Tylos punctatus*.-Ecology 55:838-847.
- Hayes, D.E. & Frakes, L. (1977): The results of the leg 28 deep sea drilling project and the late Cenozoic history of Antarctica.-In: Dunbar, M.J. (Hsg.): Polar Oceans, Arctic Inst. N. Am., Calgary:579.
- Heegard, P.E. & Holthuis, L.B. (1960): Proposed use of the plenary powers to validate the generic name *Idotea* J.C. Fabricius, 1798 (Class Crustacea, Order Isopoda) and matters connected therewith.-Bull. zool. Nom. 17(6-8):178-184.
- Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics.-Univ. Illinois Press, Urbana:1-263.
- (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten.-Verlag W. Kramer, Frankfurt:1-436.
- Henry, J.P. (1976): Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée *cavaticus* (Crustacea, Isopoda, Asellota).- Thèse Université de Dijon :1-270.
- & Magniez, G. (1983): Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. 4. Crustacés Isopodes (principalement Asellotes).-Bull. Soc. Linn. Lyon 52 (10):319-357.
- Hesse, E. (1864): Mémoire sur les pranizes et les ancées et sur les moyens curieux à l'aide desquels certains crustacées parasites assurent la conservation de leur espèce.-Mém. cour. Mém. Sav. étr. Acad. r. Sci. Belg. 18:231-302.
- Hessler, R.R. (1969): Peracarida.-Moore, R.C. (Hsg.): Treatise on invertebrate paleontology, part R, Arthropoda 4, 398 pp., Geol. Soc. Am. Inc., Univ. Kansas, Boulder :360-393.
- (1970): The Desmosomatidae (Isopoda, Asellota) of the Gay Head – Bermudae transect.-Bull. Scripps Inst. Ocean. 15:1-185.

- (1982): Evolution of arthropod locomotion: A crustacean model.-In: Herreid II, C.F., Fournier, C.R. (Hsg.): Locomotion and energetics in arthropods. Plenum Publ. Corp.: 9-30.
- & Thistle, D. (1975): On the place of origin of deep-sea isopods.-Mar. Biol. 32:155-165.
- & Wilson, G.D.F. (1983): The Origin and Biogeography of Malacostracan Crustaceans in the Deep Sea.-In: Sims, R.W., Price, J.H., Whalley, P.E.S. (Hsg.): Evolution in Time and Space: The Emergence of the Biosphere. Academic Press, London & New York :227-254.
- , Wilson, G.D. & Thistle, D. (1979): The deep-sea isopods: a biogeographic and phylogenetic overview.-Sarsia 64:67-75.
- Hiraiwa, Y.K. (1936): Studies on a Bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life-cycle, with special reference to the sex differentiation in the bopyrid.-J. Sci. Hiroshima Univ. (Zool.) 4:101-141.
- Hodgson, T.V. (1910): Isopoda.-Nat. Antarct. Exped. 1901-1904 5(9):1-77.
- Hoese, B. (1981): Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zoomorphology 98:135-167.
- (1982a): Der Ligia-Typ des Wasserleitungssystems bei terrestrischen Isopoden und seine Entwicklung in der Familie Ligidiidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).- Zool. Jb. Anat. 108:225-261.
- (1982b): Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zool. Jb. Anat. 107:396-422.
- (1983): Struktur und Entwicklung der Lungen der Tylidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Zool. Jb. Anat. 109:487-501.
- (1984a): The Marsupium in Terrestrial Isopods.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:65-76.
- (1984b) Zum Marsupium der terrestrischen Isopoden.-Verh. Dtsch. Zool. Ges. 77:189.
- & Janssen, H.H. (1984): Zur Feinstruktur des Kotyledonenepithels von *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscoidea).-Verh. Dtsch. Zool. Ges. 77:294.
- Holdich, D.M. (1968): Reproduction, growth and bionomics of *Dynamene bidentata* (Crustacea, Isopoda).-J. Zool. London 156:137-153.
- (1971): Changes in physiology, structure and histochemistry occurring during the life-history of the sexually dimorphic isopod *Dynamene bidentata* (Crustacea: Peracarida).-Mar. Biol. 8:35-47.
- (1975): *Ancyroniscus bonnierii* (Isopoda, Epicaridea) infesting British populations of *Dynamene bidentata* (Isopoda, Sphaeromatidae).-Crustaceana 28:145-151.
- (1976): A comparison of the ecology and life cycles of two species of littoral isopod.-J. exp. mar. Biol. Ecol. 24(2):133-150.
- (1981): Opportunistic feeding behaviour in a predatory isopod.-Crustaceana 41:101-103.
- , Harrison, K. & Bruce, N.L. (1981): Cirolanid isopod crustaceans from the Townsville region of Queensland, Australia, with description of 6 new species.-J. Nat. Hist. 15:555-606.
- & Jones, D. A. (1973): The systematics and ecology of a new genus of sandbeach isopod (Sphaeromatidae) from Kenya.-J. Zool. London 171:385-395.
- , Lincoln, R. J. & Ellis, J. P. (1984): The Biology of Terrestrial Isopods: Terminology and Classification.- Symp. zool. Soc. Lond. 53:1-6.
- & Ratcliffe, N.A. (1970): A light and electron microscope study of the hindgut of the herbivorous isopod, *Dynamene bidentata*.-Z. Zellforsch. 111:209-227.
- Holthuis, L.B. (1964): *Saduriella*, a new genus of Isopoda Valvifera from northwestern Spain.-Zool. Mededel. 40:29-35.
- Hopkin, S.P. & Martin, M.H. (1982): The distribution of zinc, lead and copper within the hepatopancreas of a woodlouse (*Oniscus asellus*).-Tissue Cell 14:703-716.
- Hryniewiecka-Szyfter, Z. & Tyczewska, J. (1979): Fine structure and localization of alkaline phosphatase in the hindgut of *Mesidotea entomon* (Isopoda, Crustacea).-Bull. Soc. Amis. Sci. Lett. Poznan Ser. D Sci. Biol. 0(19):57-64.
- Hult, J. (1941): On the soft-bottom isopods of the Skagerak.-Zool. Bidr. Uppsala 21:1-234.
- Hurley, D.E. (1957): Some Amphipoda, Isopoda and Tanaidacea from Cook Strait.-Zool. Publ. Victoria Univ. Coll. 21:1-20.
- & Jansen, K.P. (1977): The marine fauna of New Zealand: Family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera).-N. Z. Oceanogr. Inst. Mem. 63:1-80.
- Husson, R. & Daum, J. (1955): Über Haltung, Zucht und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig.-Ann. Univ. Sarav. Sci. 4:137-145.
- Issel, R. (1912): Ricerche di etologia sull'isopodo tubicola *Zenobiana prismatica* (Risso).-Arch. Zool. exp. gén. 51:450-479.
- Iverson, E.W. (1982): Revision of the isopod family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera): 1. Subfamily names with diagnoses and key.-J. Crust. Biol. 2(2):248-254.
- Jackson, H.G. (1928): Hermaphroditism in *Rhyscotus*, a terrestrial isopod.-Quart. J. micr. Sci. 71(4):527-539.
- Janus, H. (1949): Bau und Lebensweise von *Platyarthrus hoffmanseggi* Brandt (Crustacea: Isopoda).-Dissertation, T. H. Stuttgart:1-44.
- Jaramillo, E. (1977a): *Aega antarctica* Hodgson y *Plakarthrium typicum* Chilton, en Bahia South, Antártica Chilena (Crustacea, Isopoda).-Ser. Cient. Inst. Antárt. Chileno 5:59-64.
- (1977b): *Macrochiridothea mehuinensis* n. sp. (Valvifera, Idoteidae), a new marine isopod from South Chilean Coasts.-Stud. Neotr. Fauna 12:71-80.

- Jazdzewski, K. (1969): Biology of two hermaphroditic Crustacea, *Cyathura carinata* (Kröyer)(Isopoda) and *Heterotanais oerstedii* (Kröyer)(Tanaidacea) in waters of the Polish Baltic Sea.-Zoologica Pol. 19(1):5-25.
- Jeuniaux, C. (1956): Chitinase et bactéries chitinolytiques dans le tube digestif d'un cloporte (*Porcellio scaber* Latr.) (Isopode Oniscoide).-Arch. int. Physiol. Bioch. 64:583-586.
- John, P.A. (1964): Vertical distribution of *Sphaeroma terebrans* (Isopoda) on submerged stationary structures.-Helgol. wiss. Meeresunters. 11:22-26.
- Johnson, C. (1985): Mating behavior of the terrestrial isopod *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidae).-Am. Midl. Nat. 114:216-224.
- (1986): Parthenogenetic reproduction in the philosciid isopod, *Ocelloscia floridana*.-Crustaceana 51:123-132.
- Johnson, G. (1961): Contribution à l'étude de la détermination du sexes chez les Oniscoïdes: phénomènes d'hermaphroditisme et de monogénie.-Bull. Biol. France-Belgique 95:177-267.
- Johnson, W.S. (1976a): Biology and population dynamics on the intertidal Isopoda *Cirolana harfordi*.-Mar. Biol. 36:343-350.
- (1976b): Population energetics of the intertidal isopod *Cirolana harfordi*.-Mar. Biol. 36:351-357.
- Jones, D.A. (1982): New isopods of the genus *Lanocira* (Corallanidae) from the Indian Ocean region.- Crustaceana 42:65-75.
- & Icely, J.D. (1981): *Excirrolana bowmani*, a new mangrove-boring isopod from Kenya (Isopoda, Cirolanidae).- Crustaceana 40:266-271.
- , Icely, J.D. & Cragg, S.M. (1983): Some corallanid isopods associated with wood from Papua New Guinea, including 3 new species (Isopoda: Corallanidae).-J. Nat. Hist. 17:837-848.
- Jones, L.G. (1971): Studies on selected small herbivorous invertebrates inhabiting *Macrocystis* canopies and holdfasts in southern California kelp beds.-Nova Hedwigia 32:343-367.
- Jordan, H. (1909): Die Phylogenese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der Malakostraken.-Verh. dt. zool. Ges. 19. Vers.:255-266.
- Juilfs, H.B. & Wägele, J.W. (1987): Symbiotic bacteria in the gut of the blood-sucking Antarctic fish parasite *Gnathia calva* (Crustacea, Isopoda).-Mar. Biol. 95:493-499.
- Just, J. (1980): Polar sea abyssal and deep bathyal Isopoda (Crustacea).-Steenstrupia 6:197-230.
- Karaman, S. (1933): *Microcerberus stygius*, der dritte Isopod aus dem Grundwasser von Skoplje, Jugoslawien.-Zool. Anz. 102:165-169. (1934): Beiträge zur Kenntnis der Isopodenfamilie Microparasellidae.-Mitt. Höhl. Karstforsch. 1934:42-44.
- Keith, D.E. (1974): A comparative study of the digestive tracts of *Caprella equilibria* Say and *Cyamus boopis* Lütken (Amphipoda Caprellidae).-Crustaceana 26:127-132.
- Kensley, B. (1975): Marine Isopoda from the continental shelf of South Africa.-Ann. S. Afr. Mus. 67(4):35-89.
- (1978a): Five new genera of anthurid isopod crustaceans.-Proc. biol. Soc. Washington 91(3):775-792.
- (1978b): A new marine isopod family from the south-western Indian Ocean.-Ann. S. Afr. Mus. 75:41-50.
- (1978c): The South African Museum's Meiring Naude cruises:8. Isopoda Anthuridea.-Ann. S. Afr. Mus.77(1):1-25.
- (1979): A second genus in the marine isopod family Bathynataliidae.-Ann. S. Afr. Mus. 79:35-41.
- (1980): Anthuridea Isopoda Crustaceans from the International Indian Ocean Expedition, 1960-1965, in the Smithsonian collections.-Smiths. Contr. Zool. 304:1-37.
- (1981): *Curassanthura halma*, a new genus and species of interstitial isopod from Curaçao, West Indies (Crustacea: Isopoda: Paranthuridae).-Bijdr. Dierk. 51(1):131-134.
- (1982a): Anthuridea (Crustacea:Isopoda) of Carrie Bow Cay, Belize.-Smiths. Contr. Mar. Sci. 12:321-353.
- (1982b): Revision of the southern African Anthuridea (Crustacea, Isopoda).-Ann. S. Afr. Mus. 90(3):95-200.
- (1982c): Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea: Isopoda).-Smiths. Contr. Zool. 346:1-60.
- (1984): The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, III: New marine Isopoda.-Smiths. Contr. Mar. Sci. 24:1-81.
- & Reid, J. (1984): *Arabanthura enigmatica*, a new genus and species of anthurid isopod from the Arabian Gulf.-Proc. biol. Soc. Wash. 97(3):674-680.
- & Schotte, M. (1987): New records of isopod Crustacea from the Caribbean, the Florida Keys, and the Bahamas.-Proc. biol. Soc. Wash. 100:216-247.
- Kinne, O. (1954): Eidonomie, Anatomie und Lebenszyklus von *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda).-Kieler Meeresforsch. 10:100-120.
- Kjennerud, J. (1950): Ecological observations on *Idotea neglecta* G.O. Sars.-Univ. Bergen Arb. Naturvid. Rekke 7:1-47.
- Klapow, L.A. (1970): Ovoviviparity in the genus *Excirrolana* (Crustacea: Isopoda).-J. Zool. Lond. 162:359-369.
- Knott, B. (1971): Studies on some Tasmanian Phreatoicids.-B.Sc. Thesis Univ. Tasmania :1-146.
- (1986): Isopoda: Phreatoicida.-In: Botosaneanu, L. (Hsg.): Stygofauna Mundi. E.J.Brill & Dr.W.Backhuys,Leiden :486-489.
- Kohlmeyer, J., Becker, G. & Kampf, W.D. (1959): Versuche zur Kenntnis der Ernährung der Holzbohrassel *Limnoria tripunctata* und ihre Beziehung zu holzzerstörenden Pilzen.-Z. angew. Zool. 46:457-489.
- Koltun, V.M. (1970): Sponges of the Arctic and Antarctic: A faunistic review.-Symp. zool. Soc. Lond. 25:285-297.
- Kossmann, R. (1881a): Die Entonisciden.-Mitt. Zool. Stat. Neapel 3:149-169.

- (1881b): Studien über Bopyriden. I. *Gigantione moebii* und Allgemeines über die Mundwerkzeuge der Bopyriden. II. *Bopyrina virbii*, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Metamorphose der Bopyriden.-Z. wiss. Zool. 35:652-680.
- (1882): Endoparasitismus der Entonisciden.-Zool. Anz. 5:57-61.
- (1884): Neuere über Cryptonisciden.-S.B. preuss. Akad. Wiss. 22:1-17.
- Kröyer, H. (1847): Karcinologische Bidrag.-Naturh. Tidsskr. 2:366-446.
- Kümmel, G. (1984): Fine-structural Investigations of the pleopodal endopods of terrestrial isopods with some remarks on their function.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:77-95.
- Kunth, A. (1870): Über wenig bekannte Crustaceen von Solnhofen.-Z. Dtsch. Geol. Ges. 22(4):771-802.
- Kunze, G. (1923): Helgoländer Meeresalgen und die Assel *Idothea*.-Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland 14:189-196.
- Kuris, A.M., Poinar, G.D. & Hess, R.T. (1980): Post-larval mortality of the endoparasitic isopod castrator *Portunion conformis* (Epicaridea:Entoniscidae) in the shore crab, *Hemigrapsus oregonensis*, with a description of the host response.-Parasitology 80:211-232.
- Kussakin, O.G. (1965) On the fauna of Desmosomatidae (Crustacea, Isopoda) of the far-eastern seas of the USSR [In Russian].-Akad. Nauk SSSR Zool. Inst. Expl. Fauna Seas 3 (9):115-144.
- (1967): Isopoda and Tanaidacea from the coastal zones of the Antarctic and Subantarctic.-In: Biological results of the Soviet Antarctic Expedition (1955-58) [In Russian].3.-Issl. Fauny Morei 4(12):220-380.
- (1973): Peculiarities of the geographical and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep sea fauna origin.-Mar. Biol. 23(1):19-34.
- (1979): Marine and saltwater Isopoda of the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. I. Suborder Flabellifera (Russisch).-Akademia Nauk, Leningrad:1-472.
- (1982a): Additions to the isopod fauna of the Antarctic shelf (on material of the Soviet Antarctic Expedition 1965-1968) [In Russian].-In: Kafanov, A.I., Kussakin, O.G.(Hsg.):Fauna and distribution of Crustacea in southern and Antarctic waters, Acad. Nauk USSR, Vladivostok :73-105.
- (1982b): Marine and brackish-water Isopoda of the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. II. Anthuridae, Microcerberidae, Valvifera, Tyloidea [Russisch].-Akademia Nauk, Leningrad:1-461.
- Labourg, P.J. (1971): Cycle reproducteur d'un Isopode des étangs saumâtres de la région d'Arcachon: *Idotea viridis* (Slabber).-Vie Milieu 22 (Suppl.):155-166.
- Langenbuch, R. (1928): Über die Statozysten einiger Crustaceen.-Zool. Jb. Physiol. 44:575-622.
- Lauterbach, K.E. (1970): Der Cephalothorax von *Tanaïs cavolinii* Milne Edwards (Crustacea Malacostraca). Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Tanaidacea.-Zool. Jb. Anat. 87:94-204.
- (1972): Schlüsselereignisse in der Evolution der Stammgruppen der Euarthropoda.-Zool. Beitr. 19:251-299.
- (1980): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda).-Abh. naturwiss. Ver. Hamburg 23:105-161.
- Leach, W.E. (1914): Crustaceology.-Edinburgh Encyclopedia 7:221-277.
- Lécher, P. (1964): Étude chromosomique de différentes populations de *Jaera (albifrons) syei* Bocquet.-Bull. biol. Fr. Belg. 98:415-431.
- & Solignac, M. (1975): Étude caryologique de *Jaera (albifrons) ischiosetosa* (Crustacés, Isopodes). III. Cline chromosomique des côtes Ouest-Européennes.-Arch. Zool. exp. gén. 116:591-614.
- Lee, W.L. & Miller, M.A. (1980): Isopoda and Tanaidacea: The isopods and allies.-In: Morrises, R.H., Abbott, D.P. & Haderlie, E.C. (Hsg.): Intertidal invertebrates of California.-Stanford Univ. Press, Stanford:536-558.
- Legrand, J.J. (1946): Les coaptations sexuelles des Oniscoidea.-Bull. biol. Fr. Belg. 80:240-388.
- (1950): Étapes de la croissance chez l'hermaphrodite protandrique *Anilocra physodes* L. (Crustacé, Isopode, Cymothoïde).-C. R. Séances Acad. Sci. Paris 231:668-670.
- (1951): Étude statistique et expérimentale de la sexualité d'*Anilocra physodes* L. (Crustacé, Isopoda, Cymothoïde).-Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 85:176-183.
- (1952): Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. (Crustacea, Isopoda, Cymothoïde).-Arch. Zool. exp. gén. 89:1-55.
- & Johnson, G. (1961): Contribution à l'étude du contrôle des changements de coloration chez *Ligia oceanica* L.-C. R. Acad. Sci. Paris 253:1358-1360.
- & Juchault, P. (1961a): Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires mâles chez *Cyathura carinata* Kröyer (Crustace, Isopode, Anthuride).-C.R. Acad. Sci. Paris 252:2318-2320.
- (1961b): Étude expérimentale des facteurs d'inversion sexuelle chez *Anilocra physodes*.-C. R. Acad. Sci. Paris 253:1275-1277.
- (1970): Contrôle de la sexualité chez les crustacés isopodes gonochoriques et hermaphrodites.-Bull. Soc. Zool. Fr. 95:551-563.
- & Vandel, A. (1948): Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les isopodes terrestres, normaux et intersexués. 1. Évolution morphologique de la gonade.-Bull. Biol. Fr. Belg. 82:79-94.
- Leichmann, G. (1891): Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden.-Bibliotheca Zoologica 10:1-44.

- Licar, P. & Sket B (1970): The morphology of the stomach within the families Asellidae and Stenasellidae.-Biol. Vestn. **19**:131-138.
- , Blejec, A. & Urbanec-Bercic, O. (1979): Mechanical properties of the primary filters in the stomach of *Asellus aquaticus cavernicolus* (Isopoda, Asellota).- Biol. Vestn. **27**:33-48.
- , Bercic, O. & Godek, M. (1980): Analiza histoloske zgradbe in ultrastrukture filtrov v zelodcu pri *Proasellus coxalis* (Isopoda, Asellota).-Biol. vestn. **28**:1-20.
- Lincoln R J (1972): A new species of *Lironeca* (Isopoda, Cymothoidae) parasitic on cichlid fishes in Lake Tanganyika.-Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **21**:329-338.
- (1985a): Deep-sea asellote isopods of the northeast Atlantic: The family Haploniscidae.-J. Nat. Hist. **19**:655-696.
- (1985b): The marine fauna of New Zealand: Deep-sea Isopoda Asellota, Family Haploniscidae.-N.Z. Oceanogr. Inst. Mem. **0**(94):1-56.
- Linsenmair, K.E.(1972): Die Bedeutung familienspezifischer »Abzeichen« für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audoin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Z. Tierpsychol. **31**:131-162.
- (1975): Some adaptations of the desert woodlouse *Hemilepistus reaumuri* (Isopoda, Oniscoidea) to desert environment.-Verh. Ges. Ökol. **4**:183-185.
- (1979): Untersuchungen zur Soziobiologie der Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* und verwandter Isopodenarten (Isopoda:Oniscoidea): Paarbildung und Evolution der Monogamie.-Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1979**:60-72.
- (1984): Comparative Studies on the Social Behaviour of the Desert Isopod *Hemilepistus reaumuri* and of a *Porcellio* species.-Symp. zool. Soc. Lond. **53**:423-453.
- & Linsenmair, C. (1971): Paarbildung und Paarzusammenhalt bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).-Z. Tierpsychol. **29**:134-155.
- Lorenzen, S.(1981): Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden.-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Suppl.7: 1-472.
- Lovtrup, S. (1977): The phylogeny of Vertebrata.-J. Wiley & Sons, London:1-330.
- Lucken, W. (1968): Mehrmaliges Kopulieren von *Armadillidium* Weibchen (Isopoda) während einer Parturialhäutung.-Crustaceana **14**:113-118.
- Macquart-Moulin, C. (1969): Les isopodes Cirolanidae, Cymothoidae, Sphaeromidae et Idoteidae dans le plancton du Golfe de Marseille.-Tethys **1**(2):261-270.
- (1976): Rythmes d'activité persistants chez les peracarides du plancton nocturne de Méditerranée (amphipodes, isopodes).-Mar.Behav.Physiol. **4**:1-15.
- Mackin, J.G. & Hubricht, L. (1938): Records of distribution of species of isopods in central and southern U.S. with descriptions of 4 new species of *Mancasellus* and *Asellus* (Asellota).-Amer. Midl. Natural. **19**:628-637.
- Maercks, H.H. (1930): Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L.-Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. **48**:399-508.
- Magniez, G. (1972): Deux Stenasellidae cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale: *Mexistenasellus parzefalli* n.sp. et *Mexistenasellus wilkensi* n.sp. (Crustacea, Isopoda, Asellota).-Int. J. Speleol. **4**:19-31.
- (1973): Observations sur la biologie des Stenasellidae (Crustacea, Isopoda Asellota des eaux souterraines).- Actes 6ème Congr. Intern. Spéléol. Olomouc **5**:129-134.
- (1976): Observations sur la biologie de *Stenasellus virei*.-Int. J. Speleol. **7**:79-228.
- (1981): Experimental breeding of the U.S. cavernicolous crustacean *Caecidotea recurvata* (Steeves, 1963).-Proc. 8th Intern. Congr. Speleol., Bowling Green 1981:241-242.
- (1982a): *Stenasellus chapmani* n.sp., Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines de Bornéo (Sarawak).- Int. J. Speleol. **12**:1-8.
- (1982b): Nouvelles données sur *Stenasellus chapmani* (Crustacé, Isopode, Asellote des eaux souterraines de Bornéo).-Bull. sci. Bourg. **35**:23-27.
- (1982c): Les Sténasellides d'Extrême-Orient (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines).-Bull. sci. Bourg. **35**:29-32.
- Malzahn, E. (1968): Über einen neuen Isopoden aus dem Hauterive Nordwestdeutschlands.-Geol. Jb. **86**:827-834.
- Marcus, J.H., Sutcliffe, D.W. & Willoughby, L.G. (1978): Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere including green leaves of *Elodea canadensis*.-Freshwat. Biol. **8**:505-519.
- Markham, J.C. (1971): Two new genera of western Atlantic abdominally parasitizing Bopyridae (Isopoda, Epicaridea), with a proposed new name for their subfamily.-Crustaceana Suppl. **3**:39-55.
- (1985): A review of the bopyrid isopods infesting caridean shrimps in the northwestern Atlantic Ocean, with special reference to those collected during the hourglass cruises in the Gulf of Mexico.-Mem. Hourglass Cruises **8**(3):1-156.
- Markus, H.C. (1930): Studies on the morphology and life-history of the isopod *Mancasellus*.-Trans. americ. micr. Soc. **49**:220-237.
- Martin, A.L. (1963): The alimentary canal of *Marinogammarus obtusatus* (Crustacea, Amphipoda).-Proc. zool. Soc. London **143**:525-544.
- Martin, G. (1976a): Mise en évidence et étude ultrastructurale des ocelles médians chez les crustacés isopodes.-Annls. Sci. nat. (12)**18**:405-436.

- (1976b): Nouvelles données ultrastructurales sur les yeux et les ocelles medians de deux espèces d'épicarides (Crustacés Isopodes).-Bull. Soc. zool. Fr. 101:457-464.
- , Maissiat, R. & Girard, P. (1983): Ultrastructure of the sinus gland and lateral cephalic nerve plexus in the isopod *Ligia oceanica* (Crustacea: Oniscoidea).-J. Comp. Endocrinol. 52(1): 38-50.
- Matsuoka, K. & Koide, K. (1980): *Bathynomus* (Crustacea: Isopoda) from the Miocene Yatsu formation, Toyama Prefecture, central Japan.-Bull. Mizunami Fossil Mus. 7:51-58.
- Mayer, P. (1879): Carcinologische Mitteilungen. VI.-Mitt. Zool. Stat. Neapel 1:165-179.
- McCrimmon, H. & Bray, J. (1962): Observations on the isopod *Mesidotea entomon* in the Western Canadian Arctic Ocean.-J. Fish. Res. Bd. Canada 19:489-496.
- McMurrich, J.P. (1895): Embryology of the isopod Crustacea.-J. Morph. 11(1):63-154.
- Menzies, R.J. (1950): The taxonomy, ecology and distribution of northern California isopods of the genus *Idothea* with the description of a new species.- Wasman J. Biol. 8:155-195.
- (1951): New marine isopods, chiefly from northern California, with notes on related forms.-Proc. U.S. natl. Mus. 101:105-156.
- (1954): The Comparative Biology of Reproduction in the Wood-Boring Isopod Crustacean *Limnoria*.-Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 112(5):363-388.
- (1956a): New bathyal Isopoda from the Caribbean, with observations on their nutrition.-Breviora 63:1-10.
- (1956b): New abyssal tropical Atlantic isopods with observations on their biology.-Am. Mus. Novitates 1798:1-16.
- (1957): The marine borer family Limnoriidae (Crustacea, Isopoda). Part I: Northern and Central America: Systematics, distribution, and ecology.-Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean 7(2):101-200.
- (1962a): The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods.-Fysiogr. Sällsk I Lund (N.S.) 42(2):1-162.
- (1962b): The isopods of abyssal depths in the Atlantic Ocean.-Vema Res. Ser. 1:79-206.
- (1962c): On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by Isopoda.-Int. Rev. Hydrobiol 47:339-358.
- & Barnard, J.C. (1951): The isopodan genus *Iais* (Crustacea).-Bull. S. Calif. Acad. Sci. 50:136-151.
- , Bowman, T.E. & Alverson, G.F. (1955) Studies of the Biology of the Fish Parasite *Livoneca convexa* Richardson (Crustacea, Isopoda, Cymothoidae).-Wasmann J. Biol. 13(2):277-295.
- & Frankenberg, D. (1966): Handbook on the common marine isopod Crustacea of Georgia.-Univ. Georgia Press, Athens:1-93.
- & George, R.Y. (1972): Isopod Crustacea of the Peru-Chile Trench.-Anton Bruun Rept. 9:1-124.
- & Glynn, P.W. (1968): The common marine isopod Crustacea of Puerto Rico.-Stud. Fauna Curaçao 27(104):1-133.
- , Imbrie, J. & Heezen, B.C. (1961): Further considerations regarding the antiquity of the abyssal fauna with evidence for a changing abyssal environment.-Deep-sea Res. 8:79-94.
- & Miller, M.A. (1955): Marine asellote isopods of the genus *Antias* with the description of a new species from New Zealand.-Trans. Roy. Soc. N. Z. 83:383-389.
- & Schultz, G.A. (1968): Antarctic isopod Crustacea. II. Families Haploniscidae, Acanthaspididae, and Jaeropsidae, with diagnoses of new genera and species.- In: Schmitt, W.L. & Llano, G. (Hsg.): Biology of Antarctic Seas III.-Ant. Res. Ser. 11:141-184.
- Meyer-Rochow, V.B. (1982): The divided eye of the isopod *Glyptonotus antarcticus*: effects of unilateral dark-adaptation and temperature elevation.-Proc. R. Soc. London (B) 215:433-450.
- Monod, T. (1922): Sur un essai de classification rationnelle des isopodes.-Bull. Soc. Zool. Fr. 47:134-140.
- (1923): Remarques sur le genre «*Aegathoa*» Dana suivies de la description d'*Aegathoa indicatrix* nov. sp.-C. R. Acad. Ass. Fr. Avanc. Sc., Paris 46:405-413.
- (1926): Les Gnathiidae.-Mém. Soc. Sci. nat. Maroc. 13:1-667.
- (1927): Sur un anthuride nouveau du Cameroun, *Notanthura bartnardi*.-Bull. Soc. Zool. 52:200-211.
- (1930): Contribution à l'étude des »Ciolanidae«.-Ann. sci. nat. Zool. (10)13:129-183.
- (1933): Tanaidacea et Isopoda.-In: Mission Robert Ph. Dollfus en Égypte.-Mém. Inst. Égypte 21:161-264.
- (1969): Sur trois Crustacés Isopodes marins de la région Guyane-Amazone.-Cah. O.R.S.T.O.M. (Oceanogr.) 7:47-68.
- (1975): Sur un *Argathona* (Crustacea, Isopoda) du Kenya.-Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (3) 319:999-1004.
- Montalenti, G. (1948): Note sulla sistematica e la biologia di alcuni Cimotoidi del Golfo di Napoli.-Arch Oceanogr. Limnol. Venezia 5:25-81.
- Moreira, P.S. (1971): Espécies do gênero criófilo *Serolis* (Isopoda, Serolidae) na plataforma continental centro-sul do Brasil.-Cienc. Cult. Sao Paulo 23 (suppl.): 390
- (1972): Species of *Serolis* (Isopoda, Flabellifera) from southern Brazil.-Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 20:85-144.
- (1973a): The biology of species of *Serolis* (Crustacea, Isopoda, Flabellifera): reproductive behavior of *Serolis polaris* Richardson, 1911.-Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 22:109-122.
- (1973b): Biologia de *Serolis completa* (Crustacea, Isopoda, Flabellifera).I.Estádios de desenvolvimento.- Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo 22:93-108.
- (1973c): Behavioral aspects of *Arcturella sawayae* Moreira (Crustacea, Isopoda, Valvifera).-Bolm. Zool. Biol. Mar. 30:195-216.

- (1973d): Food and feeding behavior of *Arcturella sawayae* Moreira, 1973 (Crustacea, Isopoda, Valvifera).- Bol. Zool. Biol. Mar. 30:217-232.
- (1974a): Cryptic protective coloration of *Serolis laevis*, *Serolis polaris* (Isopoda Flabellifera).- Crustaceana 27(1):1-4.
- (1974b): *Moplisa*, a new genus of idoteid isopod from southern South America.-Crustaceana 26:149-154.
- (1976): Crustacea Isopoda collected during the OS/S »Almirante Saldanha« cruises in Southern South America. I. Species of *Serolis* (Flabellifera, Serolidae).-Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 25:113-130.
- (1977): Occurrence and ecological notes on *Rocinela signata* (Isopoda, Flabellifera) off Brazil.-Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo 26:293-301.
- & Pires, A.M.S. (1977): *Janaira gracilis*, a new genus and species of janirid isopod from Brazil.-Crustaceana 33:23-32.
- Müller, F. (1871): Bruchstücke zur Naturgeschichte der Bopyriden.-Jenaische Z. Med. Naturwiss. 6:53-73.
- Murlin, J.R. (1902): Absorption and secretion in the digestive system of land isopods.-Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 54:284-359.
- Muus, B.J. (1967): Biology and distribution of species in brackish-water areas, Denmark.-Meddr. Danm. Fisk Havunders 5:3-316.
- Nagano, T., Kawakami, K., Kajiura, Y., Sakaguchi, M. & Yamamoto, H. (1963): Rapid destruction of submerged cadavers by tiny marine animals.-Wakayama Med. Rep. 8(1):31-39.
- Nair, G.A. & Nair, N.B. (1982): Observations on the sex characters of the isopod *Alitropus typus* M. Edwards (Crustacea: Flabellifera: Aegidae).-J. Anim. Morphol. Physiol. 29:189-201.
- Naylor, E. (1955a): The comparative external morphology and revised taxonomy of the British species of *Idotea*.-J. mar. biol. Assoc. U.K. 34:467-493.
- (1955b): The diet and feeding mechanism of *Idotea*.-J. mar. biol. Ass. U.K. 34:347-355.
- (1955c): The life cycle of the isopod *Idotea emarginata* (Fabricius).-J. Anim. Ecol. 24:270-281.
- , Slinn, D.J. & Spooner, G.M. (1961): Observations on the British species of *Jaera* (Isopoda:Asellota).-J. mar. biol. Ass. U.K. 41:817-828.
- Negoescu, I. & Wägele, J.W. (1984): World list of the anthuridean isopods (Crustacea,Isopoda,Anthuridea).- Trav. Mus. Hist. nat. Grigore Antipa 25:99-146.
- Newcomer, W.S. (1956): Digestive carbohydrases of the woodlouse *Porcellio*.-Physiol. Zoöl. 29:157-162.
- Nicholls, A.G. (1931): Studies on *Ligia oceanica*. II. The process of feeding, digestion and absorption with a description of the structure of the foregut.-J. mar biol. Ass. U. K. 17:675-706.
- Nicholls, G.E. (1927): A description of two new genera and species of Phreatoicoidea, with a discussion of the affinities of the members of this family.-J. Roy. Soc. W. Austr. 12(19):179-219.
- (1937): On the freshwater Idoteidae of New Zealand (Crustacea, Isopoda).-Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 19:113-135.
- (1943): The Phreatoicoidea – Part 1. The Amphisopidae.-Pap. Proc. R. Soc. Tasmania 1942:1-150.
- (1944): The Phreatoicoidea – Part 2. The Phreatoicidae.-Pap. Proc. R. Soc. Tasmania 1943:1-157.
- Nielsen, S.O. (1969): Investigations on the genus *Clypeoniscus* (Crustacea Epicaridea), with notes on host – parasite relations and distribution.-Sarsia 38:31-70.
- & Strömberg, J.O. (1973): Morphological characters of taxonomical importance in *Cryptoniscina* (Isopoda Epicaridea).-Sarsia 52:75-96.
- Nierstrasz, H.F. (1941): Die Isopoden der Siboga-Expedition IV. Isopoda Genuina III. Gnathiidae, Anthuridea, Valvifera, Asellota, Phreatoicoidea.-Siboga Exp. Monogr. 32d:235-308.
- Niiyama, H. (1956): Cytological demonstration of an XO sex-mechanism in males of *Tecticeps japonicus*, an isopod crustacean.-Cytologia 21:38-43.
- (1959): A chromosome study in five species of isopod Crustacea.-Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 10:97-105.
- Nilsson, H.L. (1982): The compound eyes of the Isopoda and Amphipoda (Crustacea). Morphology and function.-Diss. Dept. Zool. Univ. Lund.
- Nishimura, S. (1976): Redescription of *Leptosphaeroma gottschei* Hilgendorf (Isopoda Sphaeromatidae) with some biological notes.-Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 23:169-177.
- Noodt, W. (1968): Deuten die Verbreitungsbilder relikitärer Grundwasser-Crustaceen alte Kontinentzusammenhänge an?-Naturwiss. Rundschau 21:470-476.
- Nordenstam, A. (1933): Marine Isopoda of the families Serolidae, Idotheidae, Pseudoidotheidae, Arcturidae, Parasellidae, Stenetriidae, mainly from the South Atlantic.-Further zool. Res. Swed. Antarct. Exp. 1901-1903 3(1):1-284.
- Norman, A.M. & Stebbing, T.R.R. (1886): On the Crustacea Isopoda of the »Lightning«, »Porcupine«, and »Valorous« expeditions.-Trans. zool. Soc. Lond. 12(4):77-141.
- Notenboom, J. (1981): Amsterdam expeditions to the West Indian Islands: 12. Some new hypogean cirrolanid isopod crustaceans from Haiti and Mayaguana (Bahamas).-Bijdr. Dierk. 51:313-331.
- Ohlin, A. (1901): Isopoda from Tierra del Fuego and Patagonia.-Wiss. Ergebn. schwed. Exp. Magellansl. 2:261-306.
- Omer-Cooper, J. & Rawson, J.H. (1934): Notes on the British Sphaeromatidae.-Rep. Dove Mar. Lab. (3) 2:22-58.
- Palackal, T., Faso, L., Zung, J.L., Vernon, G., Witkus, E. (1984): The ultrastructure of the hindgut epithelium of terrestrial isopods and its role in osmoregulation.- In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods.-Clarendon Press, Oxford. Symp. zool. Soc. London 53:185-198.

- Pardi, L. (1954): Über Orientierung von *Tylos latreillei* Aud. & Sav. (Isopoda terrestris).-Z. Tierpsychol. 11:175-181.
- Parry, G. (1953): Osmotic and ionic regulation in the isopod crustacean, *Ligia oceanica*.-J. exp. Biol. 30:567-574.
- Patané, L. (1934): Sulle struttura e la funzione dell' epatopancreas di *Porcellio laevis* (Latr.).-Arch. Zool. Ital. 20:303-323.
- & Cicero R (1965): Primi dati sulla struttura microscopica e sulla infrastruttura dell'epatopancreas di *Idotea baltica basteri* Aud. e *Sphaeroma hookeri* Leach.-Boll. Sed. Accad. gisenia Sci. Nat. 8:435-448.
- Paul, A.Z. & Menzies, R.J. (1971): Sub-tidal isopods of the Fosa de Cariaco, Venezuela, with descriptions of two new genera and twelve new species.-Boln. Inst. oceanogr. Cumana 10(1):29-48.
- Pérez, C. (1920): Sur un Cryptoniscien nouveau, *Enthylacus trivinctus* n.g., n.sp., parasite intrapalléal d'une Sacculine; un cas de parasitisme au troisième degré.- C.R. Acad. Sci. Paris 171:131-133.
- Pfeffer, G. (1887): Die Krebse von Südgeorgien nach der Ausbeute der deutschen Station 1882-1883.I.-Jb. hamb. wiss. Anst. 4:1-110.
- Pike, R.B. (1953): The bopyrid parasites of the Anomura from British and Irish waters.-J. Linn. Soc. (Zool.) 42:219-237.
- (1960): The biology and postlarval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* G. O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kröyer) = *Phryxus abdominalis* Kröyer.-J. Linn. Soc. (Zool.) 44:239-251.
- Pillai, N.K. & Eapen, K.C. (1966): On a new genus of anthurid isopod *Indanthura* from South India.-Bull. Dep. Mar. Biol. Oceanogr. Univ. Kerala 2:13-17.
- Pires, A.M.S. (1984): Taxonomic revision and phylogeny of the genus *Erichsonella* with a discussion on *Ronalea* (Isopoda, Valvifera).-J. Nat. Hist. 18:665-683.
- (1987): *Potiicoara brasiliensis*: A new genus and species of Spelaeogriphacea (Crustacea: Peracarida) from Brazil with a phylogenetic analysis of the Peracarida.-J. Nat. hist. 21:225-238.
- Poore, G.C.B.(1977): *Austrochaetilia capeli*, a new genus and species of chaetiline idoteid (Isopoda) from Port Phillip Bay, Australia.-Crustaceana 33:113-118.
- (1984): *Colanthura*, *Califanthura*, *Cruranthura* and *Cruregens*, related genera of Paranthuridae (Crustacea: Isopoda).-J. Nat. Hist. 18:697-715.
- (1985): Australian chaetiliids (Crustacea:Isopoda: Valvifera): A new genus, new species and remarks on the family.-Mem. Mus. Victoria 46:153-172.
- & Kensley, B. (1981): *Coralanthura* and *Sauranthura*, two new genera of anthurideans from Northeastern Australia (Crustacea: Isopoda: Anthuridae).-Proc. Biol. Soc. Wash. 94(2):503-513.
- & Lew Ton, H.M. (1985): *Apanthura*, *Apanthuretta* and *Apanthuropsis* gen.nov. (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from south-eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 46:103-151.
- (1986a): *Quantanthura* (Crustacea: Isopoda: Anthuridae) from South-Eastern Australian and New Zealand.-Mem. Mus. Victoria 47(1):75-85.
- (1986b): *Mesanthura* (Crustacea:Isopoda: Anthuridae) from South-Eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 47(1):87-104.
- (1986c): New species of *Aenigmathura* and *Pseudanthura* (Crustacea:Isopoda:Paranthuridae) from Eastern Australia.-Mem. Mus. Victoria 47 (1):59-73.
- (1988): Antheluridae, a new family of Crustacea (Isopoda: Anthuridea) with new species from Autralia.- J. Nat. Hist. 22:489-506.
- Racovitza, E.G. (1907): Isopodes terrestres (première série). Biospeologica IV.-Arch. Zool. exp. gén. (4)7:145-225.
- & Sevastos, R. (1910): *Proidotea haugi* n.gen. n.sp. Isopode Oligocene de Roumanie et les Mesidoteini, nouvelle sous-famille des Idotheidae.-Arch. Zool. exp. gén. (5)6:175-200.
- (1912): Cirolanides (première série). Biospeologia 27.-Arch Zool. exp. gén. (5)10:203-329.
- (1919): Notes sur les Isopodes. 6. *Asellus communis* Say. 7. Les pleopodes I et II des Asellides, morphologie et développement.-Arch. Zool. exp. gén. 58:79-115.
- (1950): Asellides (Premiere Serie: *Stenasellus*).-Arch. Zool. exp. gén. 87:1-94.
- Radu, V. & Craciun, C. (1972): Ultrastructure du segment terminal du canal déférent chez *Porcellio scaber* Latr..-Rev. Roumaine Biol. Zool. 17:167-173.
- Ray, D.L. (1959): Nutritional physiology of *Limnoria*. In: Ray. D.L. (Hsg.): Marine boring and fouling organisms.-Univ. Washington Press :46-61.
- & Julian, J.R. (1952): Occurrence of cellulase in *Limnoria*.-Nature 169:32-33.
- Remane, A. (1931): Farbwechsel, Farbrassen und Farbanpassung bei der Meeresassel *Idothea tricuspida*.-Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1931:109-114.
- (1961): Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität.-Zool. Anz. 166:447-465.
- Renaud-Mornant, J. & Coineau, N. (1978): Étude anatomique des Isopodes interstitiels. *Angeliera phreaticola* Chappuis & Delamare-Deboutteville, 1952. Données générales.-C.R. Acad. Sci. Paris (D) 286:1249-1252.
- Reverberi, G. & Pitotti, M. (1942): Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di *Ione thoracica* Montagu, Bopyride parassita di *Callianassa laticauda* Otto.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 19:111-184.
- (1947): Ancora sulla trasformazione sperimentale del sesso nei Bopiridi. La trasformazione della femmine giovanili in maschi.-Pubbl. Stat. Zool. Napoli 21:83-93.
- Riek, E.F. (1953): A corallanid isopod parasitic on freshwater prawns in Queensland.-Proc. Linn. Soc. N.S.W. 76:259-261.

- (1966): A new corallanid isopod parasitic on Australian freshwater prawns.-Proc. Linn. Soc. N.S.W. 91:176-178.
- Richardson, H. (1902): The marine and terrestrial isopods of the Bermudas, with descriptions of new genera and species.-Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 11(1):277-310.
- (1905): A Monograph on the isopods of North America.-Bull. U.S. Nat. Mus. 54:1-717.
- (1911): Les crustacés du 'Travailleur' et du 'Talisman', formes nouvelles.-Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris 7:518-534.
- Robertson, A. & Mann, K. (1980): The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada.-Mar. Biol. 59:63-69.
- Roman, M.L. (1970): Ecologie et répartition de certains groupes d'Isopodes dans les divers biotopes de la région de Tuléar (Sud-Ouest de Madagascar).-Rec. Trav. Sta. mar. Endoume Suppl. 10: 163-208.
- Romano, A. (1953): Su di un cabiropside parassita di *Bopyrina virbii*.-Boll. Zool. 20:83-87.
- Romestand, B. & Trilles, J.P. (1976): Production d'une substance anticoagulante par les glandes exocrines céphalothoraciques des Isopodes Cymothoidae *Meinertia oestroides* (Risso,1826) et *Anilocra physodes* (L.,1758)(Isopoda,Flabellifera,Cymothoidae).-C.R.Acad.Sc.Paris Ser.D 282:663-665.
- Rotramel, G. (1972): *Iais californica* and *Sphaeroma quoyanum*, two symbiotic isopods introduced to California (Isopoda Janiridae, Sphaeromatidae).- Crustaceana Suppl. 3:193-197.
- (1975a): Filter-feeding by the marine boring isopod, *Sphaeroma quoyanum* H. Milne Edwards,1840 (Isopoda, Sphaeromatidae).-Crustaceana 28(1):7-10.
- (1975b): Observations on the commensal relations of *Iais californica* (Richardson, 1904) and *Sphaeroma quoyanum* H. Milne Edwards, 1840 (Isopoda).-Crustaceana 28:247-256.
- Rustad, D. (1936): Der Filtermagen von *Aega stroemi*.-Bergens Mus. Arb. 6:1-17.
- Salemaa, H. (1979a): Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic.-Ophelia 18:133-150.
- (1979b): The chromosomes of *Asellus aquaticus* (L.) - A technique for isopod karyology.-Crustaceana 36:316-319.
- (1985): Karyological studies in *Idotea* spp. (Isopoda, Valvifera).-Crustaceana 48:74-87.
- Salvat, B. (1966): *Eurydice pulchra* - Leach,1815, *Eurydice affinis* - Hansen, 1905 (Isopodes Cirolanidae), taxonomie, ethologie, ecologie, répartition verticale et cycle reproducteur.-Act. Soc. linn. Bordeaux (A 1) 103:1-77.
- Sars, G.O. (1867): Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège.-Christiania :1-145.
- (1882): Oversigt af Norges Crustaceer med forelobige Bemaerkninger over de nye eller mindre bekjendte Arter I.-Christiania Vidensk. Forhandl. 18:1-124.
- (1885): The Norwegian North Atlantic Expedition 1876-1878. Zoology - Crustacea, I. Grondahl & Son, Christiania 14:1-276.
- (1897): An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species.2. Isopoda.-Bergen: Bergen Museum: 1-270.
- Scheloske, H.W. (1976a): Vergleichend-morphologische und funktionelle Untersuchungen am Magen von *Asellus aquaticus*.-Zool. Jb. Anat. 95:519-573.
- (1976b): Ist die Unterteilung des Magens der Malacostraca in Cardia und Pylorus berechtigt?-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 14:253-280.
- (1977): Skelett und Muskulatur des Cephalothorax von *Asellus aquaticus* (L.) (Asellidae, Isopoda). Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Crustacea Malacostraca.-Zool. Jahrb. (Anat.) 97:157-293.
- Schiecke, U. (1971): First record of *Thambema* (Isopoda Asellota) in the Mediterranean: *T. amicorum* Stebbing from the Gulf of Naples, and remarks on the diagnosis of the genus.-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 39:169-175.
- & Modigh-Tota, M. (1976): *Pleurogonium variabile* sp. nov. from the Gulf of Naples (Italy).-Pubbl. Staz. Zool. Napoli 40:114-122.
- Schioedte, J.C. & Meinert, F. (1878-1880): De Cirolanis Aegas simulantibus commentatio brevis.-Naturhist. Tidsskr. (3)12:279-302.
- (1883-1884): Symbolae ad monographium Cymothoarum Crustaceorum isopodum familiae. Anilocridae, Sapphridae, Cymothoidae.-Naturhist. Tidsskr. 19:221-454.
- Schlee, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennigs Prinzip.-Aufsätze Red. senckenberg. naturforsch. Ges. 20:1-62.
- Schmalzfuss, H. (1974): Skelett und Extremitätenmuskulatur des Isopoden-Cephalothorax.-Z. Morph. Tiere 78:1-91.
- (1980): Die ersten Landasseln aus Dominikanischem Bernstein mit einer systematisch-phylogenetischen Revision der Familie Sphaeroniscidae (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Crustacea, Isopoda, Oniscoidea).- Stuttg. Beitr. Naturk. (B)61:1-12.
- (1983): Asseln.-Stuttg. Beitr. Naturk. (C)17:1-28.
- (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial isopods.-Symp. zool. Soc. Lond. 53:49-63.
- (1986): Die Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. 8.Beitrag: Gattung *Kefalloniscus* nov.gen. (Scleropactidae).-Revue suisse Zool. 93(2):279-289.
- Schminke, H.K. (1973): Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca).-Mikrofauna Meeresboden 24:1-192.
- Schmitz, E.H. (1967): Visceral anatomy of *Gammarus lacustris lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda).-Am. Midl. Nat. 78:1-54.

- (1986): Cephalothoracic muscles of the foregut and feeding appendages of *Armadillidium vulgare* (Latreille) (Crustacea: Isopoda).-J. Crust. Biol. 6(1):134-142.
- & Scherrey, P.M. (1983): Digestive anatomy of *Hyalella azteca* (Crustacea, Amphipoda).-J. Morphol. 175:91-100.
- & Schultz, T.W. (1969): Digestive anatomy of terrestrial Isopoda: *Armadillidium vulgare* and *A. nasatum*.-Am. Midl. Natural. 82:163-181.
- Schram, F.R. (1970): Isopod from the Pennsylvanian of Illinois.-Science 169(3948):854-855.
- (1974): Palaeozoic Peracarida of North America.-Fieldiana Geol. (Chicago) 33:95-124.
- (1982): The fossil record and evolution of Crustacea.- In: Abele, L.G. (Hsg.): The biology of Crustacea, 1. Systematics, the fossil record and biogeography :93-147.
- Schultz, G.A. (1966): Submarine canyons of southern California Pt.4.-Allan Hancock Pacif. Exp. 27:1-56.
- (1969): How to know the marine isopod Crustacea.-W.C. Brown Co., Dubuque:1-359.
- (1974): *Mexicerberus troglodytes* n.gen. n.sp. from a cave in Mexico, with notes on isopod crustaceans of the Microcerberidea from the the New World.- Crustaceana 26:308-312.
- (1976): Species of Asellotes (Isopoda: Paraselloidea) from Anvers Island, Antarctica.-Biol. Ant. Seas VI, Ant. Res. Ser. 26:1-35.
- (1977a): Anthurids from the west coast of North America, including a new species and three new genera (Crustacea, Isopoda).-Proc. Biol. Soc. Wash. 90:839-848.
- (1977b): Bathypelagic isopod Crustacea from Antarctica and southern seas.-Ant. Res. Ser. 23:69-128.
- (1979a): Two species of anthurid and excorallanid isopods from the stomach of the pearlfish *Carapus bermudensis* from Bimini, Bahamas.-Crustaceana 37(2):224.
- (1979b): Two new species of isopod crustaceans in families new to Antarctica (Desmosomatidae and Ischnomesidae).-Crustaceana 37:133-140.
- (1981a): Arcturidae from the Antarctic and Southern Seas (Isopoda, Valvifera), Part I.-Ant. Res. Ser. 32:63-94.
- (1981b): Isopods (Oniscoidea) from caves in North America and Northern South America.-Proc. 8th Intern. Congr. Speleol., Bowling Green, Kentucky 1: 551-552.
- (1982): Isopoda.-In: Parker, S.P. (Hsg.): Synopsis and classification of living organisms.-Mc Graw-Hill Book Co., N.Y.:249-254.
- Schultz, T.W. (1973) Digestive anatomy of *Lirceus fontinalis* Rafinesque (Crustacea, Isopoda).-Trans. Amer. micr. Soc. 92:13-25.
- Schwebel, L., Gall, J.C. & Grauvogel, L. (1983): Description du néotype d'*Anhelkocephalon haudevischi* Bill (1914), Crustacé isopode du Trias inférieur des Vosges (France).-Ann. Paléont. 69:307-316.
- Sekiguchi, H. (1982): Scavenging amphipods and isopods attacking the spiny lobster caught in a gill-net.-Rep. Fish. Res. Lab. Mie Univ. 3:21-30.
- (1985): Note on the burrow of a giant deep-sea isopod *Bathynomus doederleini* (Flabellifera:Cirolanidae).- Proc. Jap. Soc. sys. Zool. 31:26-29.
- , Yamaguchi, Y. & Kobayashi, H. (1981): *Bathynomus* (Isopoda: Cirolanidae) attacking sharks caught in a gill-net.-Bull. Fac. Fish. Mie Univ. 8:11-17.
- Semenova, L.M. (1970): Adaptive characters of the structure of alimentary system in some Isopoda, with reference to conditions of their life.-Russk. Zool. Zh. 49:831-837.
- Shafir, A. & Field, J.G. (1980): Population dynamics of the isopod *Cirolana imposita* Barnard in a kelp-bed.- Crustaceana 39:185-196.
- Sheader, M. (1977): The breeding biology of *Idotea pelagica* (Isopoda:Valvifera) with notes on the occurrence and biology of its parasite *Chypeoniscus hanseni* (Isopoda:Epicaridea).-J. mar. biol. Assoc. U. K. 57:659-674.
- Sheppard, E.M. (1933): Isopod Crustacea.Pt. I. The family Serolidae.-Discovery Rep. 7:253-362.
- (1957): Isopod Crustacea.Pt. II. The suborder Valvifera. Families: Idoteidae, Pseudidotheidae and Xenarcturidae fam. n. With a supplement to isopod Crustacea, part I. The family Serolidae.-Discovery Rep. 29:141-198.
- Shih, C.T. (1972): Note on the giant isopod genus *Bathynomus* Milne Edwards, 1879 with description of a new species.-Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 21:31-42.
- Shiino, S.M. (1952): Phylogeny of the family Bopyridae.-Ann. Rep. Pref. Univ. Mie Sect. 2 Nat. Sci. 1:33-56.
- (1965): Phylogeny of the genera within the family Bopyridae.-Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (2)37(3):462-465.
- Shimoizumi, M. (1983): Studies on the sexuality of a sand beach isopod, *Excirolana japonica*. 1. Sex character and sexual differentiation.-J. Gakugei Tokushima Univ. Nat. Sci. 34:53-60.
- Shrewsbury, J.F.D. & Barson, G.J. (1952): The flora of the intestinal tract of the terrestrial isopod commonly known as the wood-louse.-J. Path. Bact. 64:619-625.
- Siebenaller, J.F. & Hessler, R.R. (1977): The Nannoniscidae (Isopoda, Asellota) *Hebefustis* n.gen. and *Nannoniscoides* Hansen.-Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 19:17-44.
- (1981): The genera of the Nannoniscidae (Isopoda, Asellota).-Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 19:227-250.
- Sieg, J. (1984): Neuere Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea. Eine phylogenetische Studie.-Zoologica, Stuttgart 136:1-132.
- Siewing, R. (1951): Besteht eine engere Verwandtschaft zwischen Isopoden und Amphipoden?.-Zool. Anz. 147:166-180.

- (1954): Morphologische Untersuchungen an Tanaidaceen und Lophogastriden.-Z. wiss. Zool. 157:333-426.
- (1957): Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea).-Zool. Jb. Anat. 75:39-176.
- Sivertsen, E. & Holthuis, L.B. (1980): The marine isopod Crustacea of the Tristan da Cunha Archipelago. Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha 1937-1938.-Gunneria 35:1-128.
- Smith, H.J. (1938): The receptive mechanism of the background response in chromatic behaviour of Crustacea.-Proc. Roy. Soc. London 125(B):250-263.
- Smith, W.J., Witkus, E.R. & Grillo, R.S. (1969): Structural adaptations for ion and water transport in the hindgut of the wood-louse *Oniscus asellus*.-J. Cell Biol. 43: 135-136.
- Spassky, N. & Kravtsov, A. (1976): First discovery of Isopoda in the Cenomanian of the Crimea [In Russian].-Paleontol. Zh. 3:151-152.
- Spencer, B. & Hall, T.S. (1897): Description of a new genus of terrestrial Isopoda, allied to the genus *Phreatoicus*.-Proc. Roy. Soc. Victoria N.S. 9:12-20.
- Staiger, H. & Bocquet, C. (1954): Cytological demonstration of female heterogamety in isopods.-Experientia 10:64-66.
- Standing, J.D. & Beatty, D.D. (1978): Humidity behaviour and reception in the sphaerotatid isopod *Gnorimosphaeroma oregonensis* (Dana).-Can. J. Zool. 56(9):2004-2014.
- Stebbing, T.R.R. (1893): A history of recent Crustacea.-The intern. Scient. Ser. 74, Kegan & Co London:330-387.
- (1900): On Crustacea brought by Dr. Willey from the South Seas.-In: Willey, A. (Hsg.) ,Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere collected during 1895, 1896 and 1897, Cambridge Univ. Press 5:605-690.
- (1905): Report on the Isopoda collected by Professor Herdmann at Ceylon in 1902.-Rept. Ceylon Pearl Fish Gulf of Manaar IV, Suppl. 23:1-64.
- (1907): A freshwater isopod from Calcutta.-J. Linn. Soc. London (Zool.) 30:39-42.
- Steeves, H.R. (1969): Lipid content of the hepatopancreas of the isopod, *Bathynomus giganteus*.-Crustaceana 16:135-138.
- Stephenson, A.B. (1976) Gill damage in fish produced by buccal parasites.-Rec. Auckland Inst. Mus. 13:167-173.
- Stepien, C.A. & Brusca, R.C. (1985): Nocturnal attacks on nearshore fishes in southern California by crustacean zooplankton.-Mar.Ecol.Prog.Ser. 25:91-105.
- Stock, J.H. (1977): *Microparasellidae* (Isopoda Asellota) from Bonaire – with notes on the origin of the family.-Stud. Fauna Curaçao 51:69-91.
- (1980): Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda).-Bijdr. Dierk. 50:105-144.
- (1981a): L'origine géologique des îles des Indes Occidentales en relation avec la dispersion de quelques Malacostracés stygobiontes.-Géobios 14:219-227.
- (1982): Stygobiont Crustacea Malacostraca from geologically older and younger Antillean Islands: A biogeographic analysis.-Bijdr. Dierk. 52:191-199.
- (1985): Discovery of interstitial Isopoda of the family Microparasellidae in inland waters of Australia.-Stygologia 1(1):93-100.
- Stoll, C. (1962): Cycle évolutif de *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopodes-Gnathiidae).-Cah. Biol. Mar. 3:401-416.
- Stolley, E. (1910): Über zwei neue Isopoden aus norddeutschem Mesozoikum.-Jber. niedersächs. geol. Ver. Hannover 3:191-216.
- Storch, V. (1982): Der Einfluß der Ernährung auf die Ultrastruktur der großen Zellen in den Mitteldarmdrüsen terrestrischer Isopoda (*Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*).-Zoomorphology 100:132-142.
- Strömberg, J.O. (1972): Isopod phylogeny. Aspects based on embryological, morphological and palaeontological evidence.-Contr. Zool. Inst. Univ. Lund 1972:1-112.
- Studer, T. (1882): Über eine neue Art *Arcturus* und eine neue Gattung der Idotheiden.-Sitz. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1882:56-58.
- Sutton, S.L. (1980): Woodlice.-Pergamon Press, Oxford.
- Svavarsson, J. (1982): *Nannoniscus profundus* sp. n. and *Austroniscus norbi* sp. n. (Isopoda, Asellota, Nannoniscidae) from the deep Norwegian Sea.-Sarsia 67:179-186.
- (1984): Description of the male of *Pseudomesus brevicornis* Hansen, 1916 (Isopoda, Asellota, Desmosomatidae) and rejection of the family Pseudomesidae.-Sarsia 69:37-44.
- (1987): Re-evaluation of *Katianira* in Arctic waters and erection of a new family, *Katianiridae* fam. nov. (Isopoda, Asellota).-J. Crustacean Biol. 7:704-720.
- Sye, C.G. (1887) Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Jaera marina*.-Dissertation Univ. Kiel 1887:6-43.
- Szidat, L. (1955): Beiträge zur Kenntnis der Reliktfauna des La Plata-Stromsystems.-Arch. Hydrobiol. 51:209-260.
- (1965): Sobre la evolución del dimorfismo sexual secundario en isopodos parásitos de la familia Cymothoidae (Crust. Isop.).-Ann. Seg. Congr. Latino-Americano Zool. 2:83-87.
- (1966): Untersuchungen über den Entwicklungszyklus von *Meinertia gaudichaudii* (Milne Edwards, 1840) Stebbing, 1886 (Isopoda, Cymothoidae) und die Entstehung eines sekundären Sexualdimorphismus bei parasitischen Asseln der Familie Cymothoidae Schioedte & Meinert, 1881.-Z. Parasitenkunde 27:1-24.
- Taberner, R. (1976): Un nuevo isopodo de la familia Cymothoidae, *Paracymothoa parva* sp. nov., parásito de *Hyphessobrycon callistus* (Boulanger 1900) Eigenmann 1910 (Pisces, Characidae).-Physis (B)35(91):163-169.

- Teichmann, H. von (1963): Chromosomenstudien an Isopoden unter besonderer Berücksichtigung der Oniscoidea.-Mitt. Hamburg.-Zool. Mus. Inst. 60:1-42.
- Ter Poghossian, A. (1909): Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Isopoden.-Z. Naturwiss. Halle 81:1-50.
- Tetart, J. (1962): Etude morphologique de *Campecopea hirsuta* (Montagu).-Bull. Soc. Linn. Normandie 10(3):158-164.
- Thomson, J.M. (1944): New Crustacea from the Swan River estuary.-J. Roy. Soc. W. Austr. 30:35-53.
- (1951): The fauna of Rottneest Island. X.Anthuridae.-J. Roy. Soc. W. Austr. 35:1-8.
- Tinturier-Hamelin, E. (1963): Polychromatisme et détermination génétique du sex chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère).-Cah. Biol. Mar. 4:473-591.
- Tiwari, K.K. (1955): Nichollsidae, a new family of Phreatoicoidea (Crustacea: Isopoda).-Rec. Indian Mus. 53:293-295.
- (1962): A note on the testes in *Nichollsia kashiense* Chopra & Tiwari (Isopoda, Phreatoicoidea, Nichollsidae).-Crustaceana 3:247-248.
- Torti, M.R. & Bastida, R. (1972): Presencia del genero *Macrochiridotea* Ohlin, 1901 en Uruguay y Brasil: *M. giambiagiae* sp. nov. (Crustacea, Isopoda).-Neotropica 18:16-22.
- Trilles, J.P. (1964): Spécificité parasitaire chez les Isopodes Cymothoidae méditerranéens. Note préliminaire.-Vie Milieu 15:105-116.
- (1969): Recherches sur les isopodes Cymothoidae des cotes francaises. Aperçu général et comparatif sur la bionomie et la sexualité de ces crustacés.-Bull. Soc. Zool. France 94:433-445.
- Tuzet, O., Manier, J.F. & Ormières, R. (1959): Recherches sur l'appareil digestif de quelques isopodes (anatomie, histologie, cytologie).-Bull. Soc. Zool. France 84:505-531.
- Uchida, T. (1931): Observations sur le sens de la reconnaissance du sexe chez *Asellus*.-Bull. Soc. Zool. Fr. 55:516-552.
- Ushakov, P.V. (1963): Quelques particularités de la bionomie benthique de l'Antarctique de l'Est.-Cah. Biol. Mar. 4:81-89.
- Vader, W. (1983): *Hemioniscus balani* in northern Norway (Isopoda, Cryptoniscina).-Fauna Norv. (A)4:1-6.
- Van Beneden, E. (1869): Recherches sur l'embryogenie des Crustacés.-1.Observations sur le développement de l'*Asellus aquaticus*.-Bull. Acad. Roy. Sci. Let. Arts Belg. 28:54-87.
- Vandel, A. (1941): Étude des garnitures chromosomiques de quelques Crustacés isopodes terrestres et d'eau douce européens.-Cytologia 12:44-65.
- (1943): Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoïdes (Isopodes terrestres).- Bull. biol. France-Belg. Suppl. 30:1-143.
- (1948): Les Isopodes volvationnels exoantennés et la genèse de leurs coaptations.-Bull. biol. Fr. Belg. 82:388-428.
- (1950): L'évolution d'une coaptation unisexuelle et son interprétation ontogénétique (La pince du septième périopode des Trichoniscidae;Crustacés, Isopodes).- Bull. biol. France Belg. 84:1-34.
- (1952): Les Trichoniscides (Crustacés Isopodes) de l'hémisphère austral.-Mém. Mus. natl. Hist. nat. (A) 6(1):1-116.
- (1957): Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes.-C. R. Acad. Sci. Paris 245:2160-2163.
- (1964a): De l'emploi des appareils respiratoires pour l'établissement d'une classification rationnelle des Isopodes terrestres »Oniscoïdes«.-Bull. Soc. zool. Fr. 89:730-736.
- (1964b): La place du genre *Actaecia* Dana dans le sous-ordre des Oniscoïdes (Isopodes terrestres).- Crustaceana 6:161-174.
- (1965): Sur l'existence d'Oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des Isopodes terrestres.-Ann. Spéleol. Paris 20:489-518.
- (1970): L'origine et l'évolution des Trachelipidae (Crustacea: Isopoda: Oniscoïdes).-Bull. Soc. zool. Fr. 95:321-328.
- (1973): Les Isopodes terrestres et cavernicoles de l'île de Cuba.-In: Résultats des expéditions biospéologiques Cubano-Roumaines à Cuba.-Bucaresti, Edit. Acad. Rep. Soc. Rom. 1:153-188.
- (1977): Les Oniscoïdes (Isopodes terrestres) de la Nouvelle-Zélande et de l'Archipel Kermadec.-Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (A) 102:1-56.
- Van Emden, F. (1922): Zur Kenntnis der Brutpflege von *A. aquaticus* nebst einigen Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden.-Arch. Naturgesch. Berlin 88:91-133.
- Vanhöffen, E. (1914): Die Isopoden der deutschen Südpolarexpedition 1901 – 1903.-Dt. Südpolar Exp. 15 Zool. 7(4): 447-598.
- Van Lieshout, S.E.N. (1983): Calabozoidea, a new suborder of stygobiont Isopoda, discovered in Venezuela.-Bijdr. Dierk. 53(1):165-177.
- Van Straelen, V. (1928): Contribution à l'étude des isopodes méso- et cénozoïques.-Mém. Acad. Roy. Belgique Cl. Sci. (2)9(5):1-66.
- Van Zinderen Bakker, E.M. (1970): Quarternary climates and Antarctic biogeography.-In: Holdgate M W (Hsg.): Antarctic Ecology 1:31-40.
- Veillet, A. (1945): Recherches sur le parasitisme des crabes et des galathées par les rhizocéphales et les épicarides.-Ann. Inst. Océanogr. Monaco 22:193-341.
- Verhoeff, K.W. (1917): Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda Oniscoïdes.-Biol. Zbl. 37:113-127.
- (1920): Über die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere.-Z. wiss. Zool. 118:365-447.
- (1938): Weltstellung der Isopoda Terrestria, neue Familien derselben und neues System.-Zool. Jahrb. Abt. Syst. 71:253-264.

- (1942): Land-Isopoden der Insel Ischia. Systematisch, phänologisch, ökologisch, geographisch.-Z. Morph. Ökol. Tiere **38**:435-482.
- (1949): Zur Kenntnis der maritimen Isopoden. Gattung *Sphaeroma*, die Incurvation derselben und *Jaera* als Gast von *Sphaeroma*. 81. Isopoden Aufsatz.-Arch. Hydrobiol. **42**:395-422.
- Veuille, M. (1978a): Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode Asellote).I.-Structure et fonctionnement des pièces copulatrices mâles.-Cah. Biol. Mar. **19**:299-308.
- (1978b): Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode Asellote) II.- Évolution des organes reproducteurs femelles.-Cah. Biol. Mar. **19**:385-395.
- Vitagliano, G. (1947): La spermatogenesi e la distribuzione dei chiasmi in *Asellus aquaticus* L.-Pubbl. Staz. zool. Napoli **21**:164-182.
- Wägele, J.W. (1979a): Der Fortpflanzungszyklus von *Cyathura carinata* (Isopoda, Anthuridea) im Nord-Ostsee-Kanal).- Helgoländer wiss. Meeresunters. **32**:295-304.
- (1979b): Die Homologie der Mundwerkzeuge von *Cyathura carinata* (Kröyer, 1847) (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).-Zool. Anz. Jena **203**:334-341.
- (1979c): Morphologische Studien an *Eisothistos* mit Beschreibung von drei neuen Arten (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).- Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel **1**(2):1-19.
- (1980): Anthuridea (Crustacea, Isopoda) aus dem Tyrrhenischen Meer.-Zool. Scr. **9**:53-66.
- (1981a): Zur Phylogenie der Anthuridea (Crustacea, Isopoda). Mit Beiträgen zur Lebensweise, Morphologie, Anatomie und Taxonomie.-Zoologica Stuttgart **132**:1-127.
- (1981b): Study of the Paranthuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean.-Isr. J. Zool. **30**:211-229.
- (1981c) Study of the Hyssuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean and the Red Sea.- Isr. J. Zool. **30**:47-87.
- (1981d): Study of the Anthuridae (Crustacea: Isopoda: Anthuridea) from the Mediterranean and the Red Sea.- Isr. J. Zool. **30**:113-159.
- (1982a) Ultrastructure of the pleopods of the estuarine isopod *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).- Zoomorphology **101**:215-226.
- (1982b): Neubeschreibung und Vergleich der mediterranen Paranthura-Arten (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).-P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. **3**:109-132.
- (1982c): Isopoda (Crustacea: Peracarida) ohne Oostegite: Über einen *Microcerberus* aus Florida.-Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel **1**(9):19-23.
- (1983a): On the homology of antennal articles in Isopoda.-Crustaceana **45**(1):31-37.
- (1983b): *Protocerberus* gen.n. und *Afrocerberus* gen.n., neue limnische Microcerberidea aus Afrika (Crustacea: Isopoda).- Bull.Zool.Mus.Univ.Amst. **9**(8):65-74.
- (1983c): On the origin of the Microcerberidae (Crustacea: Isopoda).-Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **21**(4):249-262.
- (1983d): On the homology of antennal articles in Isopoda.-Crustaceana **45**:31-37.
- (1984a): Redescription of K.H.Barnard's three species of *Mesanthura* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).-J. Nat. Hist. **18**:389-403.
- (1984b): Studies on Antarctic Crustacea Isopoda.1. Anthuridea of the Weddell Sea.-Polar Biol. **3**:99-117.
- (1985a): Two new genera and twelve new species of Anthuridea (Crustacea:Isopoda) from off the West Coast of New Zealand.-N. Z. J. Zool. **12**:363-423.
- (1985b): On the tethyan origin of the stygobiont Anthuridea *Curassanthura* and *Cyathura* (*Stygocyathura*), with description of *Curassanthura canariensis* n.sp. from Lanzarote (Crustacea,Isopoda).-Stygologia **1**(3):258-269.
- (1985c): Observations on nutrition and ultrastructure of digestive tract and fat body of the giant paranthurid *Accalathura gigantissima* Kussakin.-Polar Biol. **4**:33-43.
- (1986a): Polymorphism and distribution of *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) (Crustacea,Isopoda) in the Weddell Sea and synonymy with *C. cornuta* (Studer, 1879).-Polar Biol. **6**:127-137.
- (1986b): *Serolis luethjei* n.sp., a new isopod crustacean from the Weddell Sea.-Polar Biol. **5**:145-152.
- (1987a): Lebensformtypen antarktischer Isopoden.-Inst. Wiss. Film **C 1633**
- (1987b): Description of the postembryonal stages of the Antarctic fish parasite *Gnathia calva* Vanhöffen (Crustacea: Isopoda) and Synonymy with *Heterognathia* Amar & Roman.-Polar Biol. **7**:77-92.
- (1987c): On the reproductive biology of *Ceratoserolis trilobitoides* (Crustacea:Isopoda): Latitudinal variation of fecundity and embryonic development.- Polar Biol. **7**:11-24.
- (1987d):The feeding mechanism of *Antarcturus* and a redescription of *A. spinacoronatus* Schultz,1978 (Crustacea:Isopoda:Valvifera).-Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B)**316**:429-458.
- (1988): Aspects of the life cycle of the Antarctic fish parasite *Gnathia calva* Vanhöffen (Crustacea: Isopoda).-Polar Biol. **8**:287-291.
- & Brandt, A. (1985): New West Atlantic localities for the stygobiont paranthurid *Curassanthura* (Crustacea, Isopoda Anthuridea) with description of *C. bermudensis* n. sp.-Bijdr. Dierk. **55**: 324-330.

- (1988): *Protognathia* n.gen. *bathypelagica* (Schultz, 1977) rediscovered in the Weddell Sea: A missing link between the Gnathiidae and the Cirolanidae (Crustacea, Isopoda).-Polar Biol. 8:359-365.
- & Bruce, N.L. (im Druck): Redescription of *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925) (Crustacea: Isopoda) with notes on its functional morphology.-Proc. Biol. Soc. Wash.
- , Coleman, O. & Hosse, U. (1987): Two new hypogean species of *Cyathura* from Melanesia (Crustacea: Isopoda: Anthuridea): Further Tethyan relicts?- Stygologia 3:89-106.
- & Platvoet, D. (1982): Description of *Monodanthura maroccana* nov.gen., nov.spec. (Crustacea: Isopoda: Anthuridea).-Bull.Zool.Mus..Univ.Amst. 8(25):213-220.
- & Schminke, H.K. (1986): Leben in eisigen Tiefen:Benthosforschung in der Antarktis.-Natur und Museum 116(6):184-193.
- , Welsch, U. & Müller, W. (1981): Fine structure and function of the digestive tract of *Cyathura carinata* (Kröyer)(Crustacea, Isopoda).-Zoomorphology 98:69-88.
- Wagner, N. (1866): Observations sur l'organisation et le développement des Ancées.-Bull. Acad. Sci. St.-Petersbourg 10:498-502.
- Walker, S.P. (1977): *Probopyrus pandalicola*: Discontinuous ingestion of shrimp hemolymph.-Exp. Parasitol. 41:198-205.
- Walz, R. (1881): Über den Organismus der Bopyriden.-Zool. Anz. 4: 159-164.
- (1882): Über die Familie der Bopyridae.-Arb. Zool. Inst. Univ. Wien 4:1-76.
- White, M.G. (1970): Aspects of the Breeding Biology of *Glyptonotus antarcticus* (Eights)(Crustacea,Isopoda) at Signy Island, South Orkney Islands.-In: Holdgate, M.W. (Hsg.): Antarctic Ecology. Academic Press, London 1:279-285.
- (1972): Descriptive and biological notes on the rare Antarctic isopod *Serolis ovata* Sheppard (Crustacea: Flabellifera).-Br. Anarct. Surv. Bull. 27:139-144.
- Wieser, W. (1963): Adaptation of two intertidal isopods.II. Comparison between *Campecopea hirsuta* and *Naesa bidentata* (Sphaeromatidae).-J. mar. biol. Ass. U. K. 43:97-112.
- (1968): Aspects of the nutrition and metabolism of copper in isopods.-Am. Zool. 8:495-506.
- (1984): Ecophysiological adaptations of terrestrial isopods: a brief review.-In: Sutton, S.L., Holdich, D.M. (Hsg.): The biology of terrestrial isopods. Clarendon Press, Oxford.-Symp. zool. Soc. London 53: 247-268.
- Wiley, E.O. (1979): An annotated linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems.-Syst. Zool. 28:308-337.
- (1980): Is the evolutionary species fiction? - A consideration of classes, individuals and historical entities.-Syst. Zool. 29:76-80.
- Williams, E.H. & Williams, L.B. (1978): Cymothoid isopods of some marine fishes from the northern Gulf of Mexico.-Northeastern Gulf Sci. 2:122-124.
- (1985): Isopods of some marine fishes from Puerto Rico and adjacent areas.-Proc. Is. Mar. Labs. Carib. 13:14.
- Williams, J.A. (1983): The endogenous locomotor activity rhythm of 4 supralittoral peracarid crustaceans.-J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 63:481-492.
- Williams, L.B. & Williams, E.H. (1985): Brood pouch release of *Anilocra chromis* Williams & Williams (Isopoda, Cymothoidea), a parasite of brown Chromis, *Chromis multilineatus* (Guichenot) in the Caribbean.- Crustaceana 49 (1):92-95.
- Williams, W.D. (1966): The Phreatoicids.-Austr. Nat. Hist. 15:165-168.
- Wilson, G.D. (1976): The systematics and evolution of *Haplomunna* and its relatives (Isopoda, Haplomunnidae, new family).-J. Nat. Hist. 10:569-580.
- (1980): New insights into the colonization of the deep-sea: Systematics and zoogeography of the Munnidae and Pleurogoniidae new combination (Isopoda, Janiroidea).- J. Nat. Hist. 14:215-236.
- (1981): Taxonomy and postmarsupial development of *Eurycope iphthima*, new species, a dominant deep-sea eurycopicid isopod (Crustacea).-Proc. Biol. Soc. Wash. 94:276-294.
- (1982a): Two new natatory asellote isopods (Crustacea) from the San Juan Archipelago, *Baeonectes improvisus* n.gen., n.sp. and *Acanthomunnopsis mulleri* n.sp., with a revised description of *A. hystrix* Schultz.-Can. J. Zool. 60:3332-3343.
- (1982b): Systematics of a species complex in the deep-sea genus *Eurycope*, with a revision of six previously described species (Crustacea, Isopoda, Eurycopicidae).- Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. San Diego 25:1-64.
- (1983): Dispersal and speciation in the deep-sea janiroidean isopods (Asellota, Crustacea).-Amer. Zool. 23:921.
- (1986a): Pseudojaniridae (Crustacea:Isopoda), a new family for *Pseudojanira stenetrioides* Barnard,1925, a species intermediate between the asellote superfamilies Stenetriroidea and Janiroidea.-Proc. Biol. Soc. Wash. 99(2):350-358.
- (1986b): Evolution of the female cuticular organ in the Asellota (Crustacea, Isopoda).-J. Morphol. 190:297-305.
- (1987): The road to the Janiroidea: Comparative morphology and evolution of the asellote isopod crustaceans.-Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 25:257-280.
- (im Druck): A systematic revision of the deep-sea Lipomerinae in the isopod crustacean family Munnopsidae.-Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. San Diego
- & Hessler, R.R. (1974): Some unusual Paraselloidea (Isopoda Asellota) from the deep benthos of the Atlantic.-Crustaceana 27:47-67.
- (1980): Taxonomic characters in the morphology of the genus *Eurycope* (Isopoda Asellota), with a description of *Eurycope cornuta* (G.O.Sars).- Cah. Biol. Mar. 21:241-263.

- (1981): A revision of the genus *Eurycope* (Isopoda: Asellota) with descriptions of three new genera.-J. Crust. Biol. 1:401-423.
- & Thistle, D. (1985): *Amuletta*, a new genus for *Ilyarachna abyssorum* Richardson, 1911 (Isopoda: Asellota: Eurycopidae).-J. Crust. Biol. 5:350-360.
- , Thistle, D. & Hessler, R.R. (1976): The Plakarathiidae (Isopoda, Flabellifera): déjà vu.-Zool. J. Linn. Soc. 58(4):331-343.
- & Wägele, J.W. (in Vorbereitung) Preliminary analysis of the non-monophyletic »family« Janiridae (Crustacea: Isopoda).
- Wolff, T. (1962): The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota.-Galathea Rep. 6:1-320.
- (1979): Macrofaunal utilization of plant remains in the deep-sea.-Sarsia 64:117-136.
- Woodward, H. (1890): On a new British isopod (*Cyclosphaeroma trilobatum*) from the Great Oolite Northampton.-Geol. Mag. (3)7:529-533.
- (1898): On the discovery of *Cyclosphaeroma* in the Purbeck beds of Aylesbury.-Geol. Mag. 4(5):385-388.

- Heft 116. **Weber, H.** † Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* PIAGET 1869. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse (herausgegeben und teilweise ergänzt von P. Wenk). – VI, 154 Seiten. Mit 111 Abbildungen im Anhang und auf 1 Tafel. 1969.
- Heft 117. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Palingenia longicauda*. – **Splechtna, H.**, Zur Struktur und Gefäßversorgung der Reptilienniere. – Insgesamt: II, 88 Seiten. Mit 3 Tafeln und 84 Abbildungen im Text. 1970.
- Heft 118. **Scherzinger, W.**, Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (*Glauucidium passerinum*, L.). – IV, 120 Seiten. Mit 70 Abbildungen im Anhang und auf 10 Tafeln. 1970.
- Heft 119. **Kinzelbach, R.K.**, Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). – 1. Hälfte. XIII, 128 Seiten. Mit 55 Abbildungen. 1971. 2. Hälfte. IV, 128 Seiten. Mit 127 Abbildungen. 1971.
- Heft 120. **Pretzmann, G.**, Die Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura). – IV, 184 Seiten. Mit 31 Textabbildungen und 732 Abbildungen im Anhang. 1972.
- Heft 121. **Schmidt, H.**, Prodromus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien. – IV, 146 Seiten. Mit 37 Abbildungen. 1972.
- Heft 122. **Scheer, G.** and **C. S. G. Pillai**, Report on the Scleractina from the Nicobar Islands. Result of the Xarifa Expedition 1957/58 of the International Institute for Submarine Research, Vaduz, Liechtenstein (Director Dr. Hans Hass). – IV, 75 pages. With 4 figures and 33 plates. 1974.
- Heft 123. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Ephemera danica*. – **Schubart, H.**, Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). – Insgesamt: VI, 91 Seiten. Mit 3 Tafeln und 55 Abbildungen sowie 14 Tabellen im Text. 1975.
- Heft 124. **Tiedemann, M. A.** † und **Tiedemann, F.**, Vergleichend anatomische Untersuchungen an Schulter- und Beckengürtel verschiedener südafrikanischer Skinkarten mit besonderer Berücksichtigung von Reduktionserscheinungen. – IV, 80 Seiten. Mit 79 Abbildungen im Anhang. 1975.
- Heft 125. **Sudhaus, W.**, Vergleichende Untersuchungen zur Phylogenie, Systematik, Ökologie, Biologie und Ethologie der Rhabditidae (Nematoda). – IV, 229 Seiten. Mit 52 Abbildungen und 7 Tabellen im Text. 1976.
- Heft 126. **Pillai C. S. G.** and **Scheer, G.**, Report on the Stony Corals from the Maldive Archipelago. Results of the Xarifa Expedition 1957/58 of the International Institute for Submarine Research, Vaduz, Liechtenstein (Director Dr. Hans Hass). – IV, 83 pages. With 9 figures in the text and 32 plates. 1976.
- Heft 127. **Strenger, A.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Proboscidioplocia skorai*. – **Melber, A.** und **Schmidt, G.H.**, Sozialphänomene bei Heteropteren. – Insgesamt VI, 53 Seiten. Mit 31 Abbildungen im Text. 1977.
- Heft 128. **Salvini-Plawen, L. v.**, Antarktische und subantarktische Solenogastres. – VIII, 316 Seiten. Mit 334 Abbildungen. – 1. Hälfte: IV, 156 Seiten (S. 1–156), 2. Hälfte: IV, 160 Seiten (S. 157–316). 1978.
- Heft 129. **Schmidt, H.** und **D. Zissler**, Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung. – VIII, 97 Seiten. Mit 182 Abbildungen. 1979.
- Heft 130. **Baehr, M.**, Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. – VIII, 76 Seiten. Mit 80 Abbildungen, 4 Tabellen und 6 Diagrammen. 1979.
- Heft 131. **Schönmann, H.**, Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Siphonurus aestivalis* Eaton und *Lepeorus goyi* Peters. – IV, 52 Seiten. Mit 39 Abbildungen im Text. 1981.
- Heft 132. **Wägele, J.-W.**, Zur Phylogenie der Anthuridea (Crustacea, Isopoda). Mit Beiträgen zur Lebensweise, Morphologie, Anatomie und Taxonomie. – IV, 127 Seiten. Mit 58 Abbildungen im Text. 1981.
- Heft 133. **Scheer, G.** and **C. S. G. Pillai**, Report on the Stony Corals from the Red Sea. – VI, 198 pages. With 5 figures in the text and 41 plates. 1983.
- Heft 134. **Meyer-Rochow, V.B.** and **Tiang, K.M.**, The eye of *Jasus edwardsii* (Crustacea, Decapoda, Palinuridae). Electrophysiology, Histology, and Behaviour. – VIII, 61 pages. With 20 figures and 24 plates. 1984.
- Heft 135. **Stützel, Ruth**, Anatomische und ultrastrukturelle Untersuchungen an der Napfschnecke *Patella L.* unter besonderer Berücksichtigung der Anpassung an den Lebensraum. – VI, 54 Seiten. Mit 26 Abbildungen und 2 Tabellen im Text sowie 36 Tafeln. 1984.
- Heft 136. **Sieg, J.**, Neuere Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea. Eine phylogenetische Studie. – IV, 132 Seiten. Mit 42 Abbildungen. 1984.
- Heft 137. **Ruhberg, H.**, Die Peripatopsidae (Anychophora). Systematik, Ökologie, Chorologie und phylogenetische Aspekte. – VI, 184 Seiten. Mit 153 Abbildungen im Text. 1985.
- Heft 138. **Reichenbach-Klinke, Heinz-Hermann**, Zur Kenntnis der in Mitteleuropa vorkommenden Polyopisthocotylea ODHNER 1912 (Monogenea, Plathelminthes). – X, 73 Seiten. Mit 53 Abbildungen und 3 Phototafeln. 1986.
- Heft 139. **Plachter, Harald** und **Plachter, Johanna**, Ökologische Studien zur terrestrischen Höhlenfauna Süddeutschlands. III, 67 Seiten. Mit 17 Abbildungen und 15 Tabellen im Text. 1988.
- Heft 140. **Wägele, Johann-Wolfgang**, Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. IV, 262 Seiten. Mit 107 Abbildungen im Text. 1989.