

Berichte **zur Polarforschung**

139
'94



**Charakterisierung der Isopodenfauna
(Crustacea, Malacostraca) des Scotia-Bogens
aus biogeographischer Sicht:
Ein multivariater Ansatz**

**Characterization of the Scotia Arc isopod
fauna (Crustacea, Malacostraca)
from a biogeographical point of view:
A multivariate approach**

Holger Winkler

ALFRED-WEGENER-INSTITUT FÜR POLAR- UND MEERESFORSCHUNG
Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research
D-27568 Bremerhaven
Bundesrepublik Deutschland – Federal Republic of Germany

INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAMMENFASSUNG	III
SUMMARY	V
1. EINLEITUNG	1
2. METHODEN	3
2.1. Bewertung phylogenetischer Beziehungen	3
2.2. Erfassung der biogeographischen Daten	3
2.3. Eingesetzte Software	3
3. EIGENES MATERIAL UND TAXONOMISCHE VORARBEITEN	5
4. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET	6
4.1. Evolution der Scotia-Bogen-Region	6
4.1.1. Morphologie und Paläogeographie	6
4.1.2. Vereisungsgeschichte	11
4.1.3. Entwicklung der Wassertemperaturen	11
4.2. Biologisch wirksame Barrieren zwischen den Südkontinenten	12
4.2.1. Entfernung und Bathymetrie	12
4.2.2. Hydrographische Barrieren	13
4.2.3. Weitere Gradienten	16
4.3. Biogeographische Regionen der Antarktis	18
4.4. Eingrenzung des Untersuchungsgebiets	26
5. ORGANISATION EINER NUMERISCHEN BIOGEOGRAPHISCHEN ANALYSE	28
5.1. Einleitung	28
5.2. Auswahl des Taxons und Festlegung der taxonomischen Ebene	29
5.3. Definition von "primary areas"	34
5.4. Erfassung der Daten	35
5.4.1. Erstellen von Datenmatrizes	35
5.4.2. Vorbereitung der Datenmatrizes und Datenreduktion	35
5.5. Wahl eines Korrelationskoeffizienten	37
5.6. Wahl einer Clusterstrategie	39
5.7. Interpretationen der Phänogramme	41
6. CHARAKTERISIERUNG DER ISOPODENFAUNA DES SCOTIA-BOGENS AUS BIOGEOGRAPHISCHER SICHT	43
6.1. Gewinnung der Rohdaten	43
6.2. Q-Analysen	45
6.2.1. Wahl des binären Korrelationskoeffizienten	45
6.2.2. Test der Koeffizienten / Identifizierung von Ausreißern	46
6.2.3. Wahl und Test einer Clusterstrategie	50
6.2.4. Q-Analysen	50
6.2.5. Diskussion	55
6.3. R-Analysen	57
6.3.1. Gruppierung der Gattungen	57
6.3.2. Zoogeographische Gemeinschaftsanalyse	58
6.3.2.1. Die Gattungsgruppen B und C	64
6.3.2.2. Die Gattungsgruppen A, A/F und A/C	69

6.3.2.3.	Die Gattungsgruppe B/C	72
6.4.	Fazit	76
7.	DIE BIOGEOGRAPHIE DER ASELLOTA DES SCOTIA-RÜCKEN-SYSTEMS	77
7.1.	Multivariate Analysen	77
7.1.1.	Klassifikation der Stationen aufgrund der Verbreitung der Asellota	77
7.1.2.	Gruppierung der Arten der Asellota	79
7.2.	Die Asellota der Tiefsee	84
7.2.1.	Die Asellotenfauna der Tiefseebecken	85
7.2.1.1.	Das Argentinische Becken	85
7.2.1.2.	Die Scotia-See	86
7.2.1.3.	Die Grenzbereiche des Scotia-Rücken-Systems	86
7.2.2.	Biogeographische Analyse	88
7.2.2.1.	Übersicht	90
7.2.2.2.	Die Munnopsidae der Tiefsee	92
7.2.2.3.	Die Acanthaspidiidae	97
7.2.2.4.	Die Haploniscidae	99
7.2.2.5.	Die Nannoniscidae	100
7.2.2.6.	Die Stenetriidae	101
7.2.2.7.	Andere Tiefsee-Asellota	102
7.3.	Die Flachwasser-Asellota	106
7.3.1.	Die Morphologie des Pleopoden 4 der Janiroidea	109
7.3.2.	Die Verwandtschaft der "munnoiden" Familien	113
7.3.3.	Die Paramunnidae	120
7.3.4.	Die Munnidae	125
7.3.5.	Die Santiidae	128
7.3.6.	"Janiridae" und Joeropsidae	129
7.3.7.	Die Munnopsidae der Flachwasserzonen	133
7.3.8.	Desmosomatidae und Nannoniscidae	134
7.3.9.	Andere Janiroidea der Cluster SAM und SB2	135
7.3.10.	Die Stenetriidae	137
7.4.	Die Asellotenfauna der Tristan-da-Cunha-Gruppe	138
7.5.	Ausbreitungsmodi	140
8.	DIE ISOPODENFAUNA SÜD-GEORGIENS IM VERGLEICH	144
8.1.	Einleitung	144
8.2.	Wahl der Untersuchungsmethode: Korrespondenzanalyse (CA)	145
8.2.1.	Einführung	145
8.2.2.	Eigenschaften der Korrespondenzanalyse	146
8.3.	Ordination der Vergleichsgebiete	147
8.4.	Die Isopodenfauna Süd-Georgiens im Vergleich	149
8.5.	Bemerkungen zur Besiedlungsgeschichte Süd-Georgiens	153
9.	DANKSAGUNG	155
10.	LITERATURVERZEICHNIS	156
11.	APPENDIX: BIOGEOGRAPHIE	177
11.1.	Neue Fundorte weiterer Arten	177
11.2.	Checkliste antarktischer und subantarktischer Isopoda des Scotia-Rücken-Systems	178
11.3.	Tiefenverbreitung der Asellota des Untersuchungsgebiets	195

ZUSAMMENFASSUNG

Grundsätzlich operiert die vorliegende Arbeit von zwei Ebenen aus. Zunächst wird erörtert, ob und in welchem Umfang multivariate Methoden zur Quantifizierung und damit Objektivierung zoogeographischer Aussagen beitragen können. Auf dieser Basis wird die Historische Biogeographie der Isopoden des Scotia-Rücken-Systems analysiert. Hierzu sind zusätzliche Anmerkungen zu morphologischen Besonderheiten einiger Taxa sowie zu deren Stammesgeschichte notwendig.

* Die vielgestaltige Struktur des vierten Pleopoden bei janiroiden Asellota wird aufgezeigt. Das Merkmal ging in eine neue Hypothese zur Stammesgeschichte der "munnoiden" Linie der genannten taxonomischen Gruppe ein. Diese geht davon aus, daß die Merkmale des munnoiden Habitus Autapomorphien des gesamten Taxons sind und Munnidae und Santiidae eine urtümliche Schwestergruppe darstellen. Ferner wurde eine phylogenetische Analyse der acht bekannten Arten von *Coperonus* Wilson 1989 (Asellota, Munnopsidae, Lipomerinae) durchgeführt.

* Es wurde gezeigt, daß sich unter einer biogeographischen Fragestellung insbesondere Sørensen-Index und UPGMA-Clustering eignen, um Vergleichsgebiete oder Taxa hierarchisch anzuordnen. Durch die so gewonnenen Gruppierungen lassen sich regional unterschiedliche Isopodenfaunen gegeneinander abgrenzen.

Die den verschiedenen Clusteranalysen folgende Gruppierung der Stationen des Untersuchungsgebietes zeigt, daß sich die Isopodenfauna des Antarktischen Schelfs im Bereich der Weddell-See auf allen taxonomischen Ebenen von der des Scotia-Rücken-Systems und der Südamerikas unterscheiden läßt. Dieses Muster ist auf eine Fauna zurückzuführen, deren Taxa überwiegend direkte Nachkommen von Gondwana-Arten sind. Das Verbreitungsbild der Schelf-Isopoden der Scotia-Bogen-Region zeigt auf Familienebene große Homogenität, was einen gemeinsamen Ursprung der Taxa impliziert. Die Trennung in eine magellanische und eine Fauna des Scotia-Bogens bei Gattungen und Arten ist dagegen möglicherweise Folge vikarianter Verbreitungsmuster. Hier zeigt sich die Effektivität der Antarktischen Konvergenz als biologische Barriere.

Die gewonnenen Erkenntnisse unterstützen somit diejenigen bekannten Konzepte zur biogeographischen Gliederung der Südkontinente, die für die Schelffauna grundsätzlich zwischen einer Hochantarktischen und einer Subantarktischen Region unterscheiden; letztgenannte zerfällt im konkreten Fall in eine Magellanische (mit den Falklandinseln) sowie eine Unterregion mit den übrigen Inseln des Scotia-Bogens und der nördlichen Antarktischen Halbinsel.

* Das Scotia-Rücken-System und hier insbesondere das südliche Südamerika ist die gattungsreichste Region des Untersuchungsgebietes. Unter den fraglichen Genera befinden sich viele Kosmopoliten. Deren ausgedehnte horizontale Verbreitung läßt auf eine große physiologische Plastizität der Arten dieser Gattungen schließen. Hierin muß das Potential zur Besiedlung so unterschiedlicher Lebensräume, wie sie die Antarktis und Südamerika darstellen, gesehen werden.

* Die Artengemeinschaft der Scotia-Bogen-Region ist weder hinsichtlich ihres Alters, noch ihrer geographischen oder bathymetrischen Herkunft homogen. Vielmehr

spiegelt die rezente Verbreitung der Species einen dynamischen Prozeß wider. Es gibt Taxa, deren antarktische Herkunft als sicher gilt. Innerhalb solcher Gattungen werden Arten gefunden, deren Ausbreitungsgeschichte von der der Gattung abweicht. So gilt z.B. die Gattung *Acanthaspidia* als abgeleitet und hat als solche fast geschlossen die Tiefsee erobert; die ursprüngliche Form *A. drygalskii* aber ist auf dem Schelf geblieben.

Coperonus comptus und *C. pinguis* stehen als Beispiele für abgeleitete Species, die in den Lebensraum ihrer Vorfahren, die Tiefsee, zurückgekehrt sind, während ihre unmittelbaren Verwandten auf dem Schelf leben.

Der geographische Ursprung anderer Taxa des Scotia-Bogens liegt im Norden (z.B. Nannoniscidae) und hier zumeist im Tethys-Meer. Solche Gruppen haben ihre Radiation häufig außerhalb der Tropen erfahren (z.B. "Janiridae"). Offenbar stellen dabei die extremen Umweltbedingungen der Antarktis für einige taxonomische Gruppen ein ernstes Hindernis bei der Besiedlung dar.

* Bei einer hierarchischen multivariaten Analyse verlieren einmal miteinander verknüpfte Vergleichsgebiete oder Taxa ihre Individualität und werden als Gruppe mit den noch nicht eingeordneten Objekten verglichen. Um zu überprüfen, ob Süd-Georgien eine faunistische Sonderstellung zugewiesen werden kann, mußte die entsprechende Isopodenfauna *individuell* mit der aller anderen Inseln des Scotia-Bogens verglichen werden. Hierzu wurde eine Korrespondenzanalyse durchgeführt; diese ergab, daß Süd-Georgien der subantarktischen Scotia-Bogen-Unterregion zugerechnet werden muß.

Die weiterführende Analyse machte deutlich, daß die Isopodenfauna Süd-Georgiens äußerst reich an Arten und Gattungen ist. Ein niedriger Endemismusgrad und vielfältige zoogeographische Beziehungen auf Art- und Gattungsniveau belegen den aktiven Faunenaustausch mit allen Vergleichsgebieten des Untersuchungsgebietes. Das rezente Verbreitungsbild der Arten und die Geschichte des Gebietes führen zu dem Schluß, daß der Faunenaustausch von langzeitlichen paläogeographischen Entwicklungen unabhängig ist und sich die Isopoden nicht (nur) entlang des Scotia-Bogens ausgebreitet haben. Insbesondere scheint die Besiedlung Süd-Georgiens und der Süd-Sandwich-Inseln durch Asseln weitgehend von der Trennung Südamerikas und der Antarktis unabhängig zu sein; viele Isopodenarten dieser Inseln, des südlichen Scotia-Bogens und der nördlichen Antarktischen Halbinsel entwickelten und breiteten sich erst während der Kreide und nach dieser Epoche aus. Die entsprechenden Zeitspannen genügten zur Evolution distinkter Artengruppen, d.h. endemischer Genera.

* Die Isopodenarten der Shag Rocks haben geographische Affinitäten zu den verschiedensten Gebieten und sind im Untersuchungsgebiet weit verbreitet. Dieses Verbreitungsmuster dürfte durch den unmittelbaren Einfluß der Antarktischen Konvergenz bedingt sein.

* Die Asellota des Argentinischen Beckens sind typische Tiefseeformen und sammeln sich in einer äußerst distinkten Artengruppe.

* Die Isopodenfauna Tristan da Cunhas und der Gough-Insel ist auf Artniveau distinkt, auf supraspezifischer Ebene bestehen Beziehungen zu Südamerika. Es muß angenommen werden, daß die meisten der wenigen weitverbreiteten Arten (meistens Santidae, Munnidae und Paramunnidae) auf abgerissenen Teilen von Riesenalgen verdriftet wurden.

SUMMARY

The theory of multivariate methods in Historical Biogeography is discussed, to increase objectivity in descriptive biogeography. On this basis, the zoogeography of the Isopoda of the Scotia Ridge system is analyzed. Furthermore, some morphological characters of some isopod taxa and their phylogeny are discussed.

* The variability of the fourth pleopod in janiroidean Asellota is demonstrated. This character was used to present a new hypothesis concerning the phylogeny on "munnooid" asellotes. It is assumed that the characters of the munnooid facies are an autapomorphy; Munnidae and Santiidae are regarded as less derived sister groups.

A phylogenetic analysis of the eight known species of *Coperonus* Wilson 1989 (Asellota, Munnopsidae, Lipomerinae) is presented.

* Sørensen's coefficient and UPGMA-Clustering are shown to be suitable to get hierarchical groupings of biogeographical "primary areas". Using these methods, different isopod communities could be distinguished in the investigated area.

The shelf isopod fauna of the Antarctic can be distinguished from that of the Subantarctic primary areas on all taxonomic levels. This leads to the assumption that the Antarctic fauna consists of many Gondwanian elements. The homogeneous distribution pattern of the Scotia Arc shelf isopods on the family level indicates a common history of the taxa in question. On the levels of genera and species this fauna is separated into a Magellanic and a Scotian Arc group. This can be explained by vicariance events, caused by a biological barrier, i.e. the Antarctic Convergence.

These results support those known concepts of southern hemisphere biogeography, which distinguish a High-Antarctic from a Subantarctic Region. The latter one comprises the Magellanic Subregion (including the Falkland Islands) and a subregion with the remaining islands of the Scotia Arc and the northern part of the Antarctic Peninsula.

* The highest number of genera of the investigated region was found near the Scotia Arc including southern South America; most of them are cosmopolitan. The large-scale distribution pattern suggests that the species of these genera have a high tolerance to ecological and physical factors; they have the ability to live on different environments, as the Antarctic or South American shelf.

* The members of the species cluster of the Scotia Arc region have different geographical and vertical origins. Present day distribution is a result of a dynamic process. We know taxa with an Antarctic origin: Such genera often comprise species with a different historical zoogeography. E.g., *Acanthaspidia* is known as a genus with blind, derived deep-sea species, but the less derived species *A. drygalskii* lives on the Antarctic shelf. *Coperonus comptus* and *C. pinguis* are examples for derived species, which returned into the environment of their ancestors, the deep-sea, while their direct relatives live on the shelf.

Other Scotia Arc taxa (Nannoniscidae) are of northern origin, i.e. the Tethys Sea. Such groups radiated outside tropical regions (e.g., the "Janiridae"); their dispersal was limited by the extreme environmental conditions in Antarctica.

* As soon as primary areas are linked during first steps of a cluster analysis, they

are not further treated individually; the method compares clusters of sites to single primary areas. To study single sites a different approach was necessary. In the literature, the South Georgian fauna is often shown to be highly distinct. To test this thesis its isopod fauna had to be compared to the fauna of all the islands of the Scotia Arc individually. Therefore, correspondence analysis has been chosen, according to which the isopod fauna of South Georgia belongs to the Subantarctic "Scotia Arc subregion".

The isopod fauna of South Georgia consists of many species and genera. There are only few endemic taxa and (on the levels of species and genera) zoogeographical affinities with all regions of the investigated area demonstrate that interchange of faunal elements is an active process. Regarding the present day distribution patterns of species and the paleogeography of the region it must be assumed that

- interchange of faunal elements is not only a historical event and that
- isopods did not disperse only along the Scotia Ridge.

Colonization of the shelves of South Georgia and the South Sandwich Islands by the Isopoda is independent of continental drift, i.e. the separation of Antarctica and South America; many species of these islands, the southern part of the Scotia Arc, and the northern Antarctic Peninsula dispersed during the Cretaceous and later. Since that time distinct genera established itself.

* Shag Rock isopod species have affinities to different regions of the investigated area and have a broad geographical distribution. Probably, these distribution patterns are directly influenced by the Antarctic Convergence.

* The Asellota of the Argentine Basin are typical deep-sea animals; they were grouped in a distinct cluster.

* The Tristan da Cunha and Gough Island isopod fauna is distinct on the species level; there are similarities to South America on supraspecific levels. It must be supposed that the broad geographical distribution of some species (mostly Santiidae, Munnidae, and Paramunnidae) is the result of epiplanktonic dispersal.

1. EINLEITUNG

Bereits im vorigen Jahrhundert erkannten Naturforscher wie Darwin oder Wallace, daß zwischen der Evolution der Organismen und ihrer gegenwärtigen Verbreitung ein Zusammenhang besteht:

"The biological causes are mainly of two kinds - firstly, the constant tendency of all organisms to increase in numbers and to occupy a wider area, and their various powers of dispersion and migration through which when unchecked, they are enabled to spread widely over the globe; and secondly, those laws of evolution and extinction which determine the manner in which groups of organisms arise and grow, reach their maximum, and then dwindle away, often breaking up into separate portions which may survive in remote regions." (Wallace, 1880, in Humphries & Parenti, 1986:12)

Aber erst die breite Anerkennung der Kontinentaldrift-Theorie Alfred Wegeners sowie die Neubearbeitung der Taxa nach den Prinzipien einer konsequent phylogenetischen Systematik (vgl. v.a. Hennig, 1966) in der jüngeren Vergangenheit lieferten die erforderlichen Voraussetzungen für die befriedigende Klärung der Verbreitungsgeschichte einzelner Großgruppen¹.

Während sich das Leben der marinen Schelffauna des einstigen Pangea in einem einzigen, den Superkontinent umgebenden Gürtel unter kaum variierenden klimatischen Bedingungen abspielte, muß hinsichtlich des bestehenden Verbreitungsbildes festgestellt werden (Valentine & Moores, 1974:243):

"Today shallow marine faunas are highly provincial, that is, the species living in different oceans or on opposite sides of the same ocean tend to be quite different... The deep sea floor, generated at oceanic ridges, forms a significant barrier to the shallow-water organisms, and latitudinal climatic change clearly forms others barriers." (Valentine & Moores, 1974:241)

Demgegenüber sollten (vulkanische) Rücken, wie etwa der Scotia-Bogen,

¹vgl. hierzu z. B. die "Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Syncarida (Crustacea, Malacostraca)" (Schminke, 1975).

hervorragende Ausbreitungsmöglichkeiten bieten. Derartige Formationen stellen eine Übergangsphase beim Auseinanderdriften der Kontinente dar: Für eine ehemals homogene Schelffauna erwächst zunächst eine geologische Barriere, zu der später möglicherweise noch eine klimatische hinzukommt. Andererseits können diese Ausbreitungsschranken für entsprechend ausgerüstete Tiere noch nicht signifikant sein.

In der vorliegenden Arbeit wird die Isopodenfauna des Scotia-Bogens aus biogeographischer Sicht untersucht. Dieser zumeist unterseeische Rücken verbindet topographisch Südamerika und die Antarktische Halbinsel und bietet der Schelffauna der Region das beschriebene Szenario dar. Die rezente Verbreitung der hauptsächlich benthischen Asseln wird mit Methoden der multivariaten numerischen Statistik erhellt. Daraufhin wird die phylogenetische Valenz der Taxa und Gruppen von Taxa diskutiert und zu der geologischen Evolution des Scotia-Bogens in Beziehung gesetzt.

Zur Klärung der zoogeographischen Geschichte einzelner Taxa werden bisher nicht berücksichtigte morphologische Merkmale herangezogen, um neue Hypothesen zu deren Phylogenie vorzulegen.

Wie darzustellen ist, schreiben viele Autoren einer der Inseln des Scotia-Bogens, Süd-Georgien, einen eigenen biogeographischen Status zu, was mit Hilfe des vorliegenden Materials bewertet wird.

Schließlich wird der Erörterung der angewendeten statistischen Methoden besonderer Raum gewidmet, da nur deren genaue Kenntnis einen biologisch begründeten Einsatz gewährleistet und zur Interpretation der Ergebnisse in diesem Sinne führt.

2. METHODEN

2.1. Bewertung phylogenetischer Beziehungen

Wo auch immer nach phylogenetischen Beziehungen zwischen verschiedenen Taxa gesucht wird oder wo diese aus verschiedenen Blickwinkeln bewertet werden, dient die von Hennig (1966) formulierte konsequent phylogenetische Systematik als theoretischer Rahmen. Die Suche nach durch Synapomorphien begründete monophyletische Schwestergruppen ist unabdingbare Voraussetzung für die Analyse der Biogeographie eines Taxons.

2.2. Erfassung der biogeographischen Daten

Ein wesentlicher Teil der hier verwendeten Fundortdaten stammt aus einer Bilderkartei, die Herr Prof. J.W. Wägele erstellt und mir freundlicherweise für diese Arbeit zur Einsicht überlassen hat. Weiterhin wurden Originalarbeiten (soweit sie bis Ende 1992 zur Verfügung standen) und eigene Untersuchungen berücksichtigt. Obwohl gerade in der Bilderkartei viele Synonyme verzeichnet sind, kann nicht ausgeschlossen werden, daß in der Literatur unerkannt Fehler persistieren, so daß es zu Doppelnennungen kommt, weil viele Synonymien bisher nicht aufgedeckt worden sind. Auch können schwer identifizierbare Arten bekannteren Species zugeordnet worden sein.

Sind in der Literatur voneinander abweichende Daten zur vertikalen Verbreitung der Arten angegeben, so wird davon ausgegangen, daß die Species den ganzen Bereich zwischen den Grenzwerten besiedeln.

2.3. Eingesetzte Software

Für die gemeinschaftsanalytischen Aufgabenstellungen wurden zwei Programmpakete auf einem IBM-kompatiblen PC zum Einsatz gebracht: MVSP Plus 2.0 (Kovach, 1991) und COMM (Piepenburg, 1992). Mit ersterem wurden Ähnlichkeits- und Distanzmaße berechnet

sowie die Klassifikationen bewerkstelligt, mit dem zweiten Cophenetische Indizes kalkuliert. Zur weiteren Normierung des Datenmaterials und zur ursprünglichen Erfassung der Daten diente die Tabellenkalkulation As-Easy-As 5.01 (Trius Inc., 1991).

Die den angewendeten multivariaten Prozeduren zugrundeliegenden Algorithmen werden an entsprechender Stelle vergleichend diskutiert; hier finden sich auch Hinweise zu weiterführender Literatur.

3. EIGENES MATERIAL UND TAXONOMISCHE VORARBEITEN

Im Rahmen eines Forschungsprojektes konnte der Autor durch die Bearbeitung einer Sammlung von Isopoden aus der Magellan-Straße taxonomische Vorarbeiten leisten. Das entsprechende Material wurde im April 1976 von Herrn Prof. V.A. Gallardo (Universidad de Concepción, Chile) mit Bodengreifern gesammelt, der sie freundlicherweise Herrn Prof. J.W. Wägele (Universität Bielefeld) überließ. Die Tiere waren in Alkohol fixiert und wurden unter einem Wild-M5-Binokular in Glycerin präpariert. Taxonomische Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Forschungsmikroskops "Leitz Diaplan" angefertigt, das mit einem Zeichenspiegel ausgestattet war. Die Zeichnungen gingen in einige Publikationen ein, in denen u.a. bisher unbekannte Gattungen und Arten aus der Magellan-Region beschrieben werden (vgl. Tab. 3.1.; Literaturverzeichnis).

Tab. 3.1. Neue Gattungen und Arten der Asellota aus der Magellan-Region.

	Familie	Autor(en)
<i>Munna gallardoi</i> n.sp.	Munnidae	Winkler, 1992b
<i>Paramunna magellanensis</i> n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Paramunna menziesi</i> n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Paramunna parasimplex</i> n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Paramunna patagoniensis</i> n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Allostrata ovalis</i> n.gen. n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Austrosignum dentatum</i> n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Magellianira serrata</i> n.gen. n.sp.	Paramunnidae	Winkler, im Druck
<i>Ianiropsis varians</i> n.sp.	"Janiridae"	Winkler & Brandt, im Druck

4. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

4.1. Evolution der Scotia-Bogen-Region

4.1.1. Morphologie und Paläogeographie

Betrachtet man eine Reliefkarte der Antarktis (Abb.1), so scheint jene über ein System unterseeischer Rücken mit Südamerika verbunden zu sein, während sie von Afrika und Australien durch ausgedehnte Tiefseebecken getrennt ist. Diese Rücken spannen einen Bogen, der sich, das Scotia-Becken umschließend, von der südöstlichen Spitze Feuerlands ausgehend zunächst 1500 km ostwärts und dann in südwestlicher Richtung bis zur Spitze der Antarktischen Halbinsel erstreckt (Dalziel & Elliot, 1973:171). Auf einigen der Rücken erheben sich Inseln, die zusammen mit den Untiefen den Scotia-Bogen bilden.

"It has been used as a textbook example of plastic deformation with an assumed but unexplained force punching a hole through a pre-existing straight mountain chain." (Doake, 1987:182)

Diese vereinfachte Darstellung des historischen Ablaufs ist aufgrund von Evolution und Geologie der Region nicht haltbar. Zwar ist offensichtlich, daß die Anden topographisch über den Scotia-Bogen mit den Bergen der Antarktischen Halbinsel verbunden sind und sich die Beschaffenheit des Gesteins auf dem nördlichen und südlichen Teil des Scotia-Bogens sowie in Patagonien und auf der Antarktischen Halbinsel gleicht (Matthews, 1959:430), der Süd-Sandwich-Rücken aber hat keinen kontinentalen Charakter. Er ist vulkanischen Ursprungs und, östlich einer Subduktionszone gelegen, seit der Kreidezeit bis in die jüngste Vergangenheit ein Erdbebenzentrum (Dalziel & Elliot, 1973:172f; Fig.2).

Man nimmt an, daß der Urkontinent Gondwana ausgehend von der Abtrennung Indiens vor 155 MJ von Osten nach Westen zerfiel. Seitdem drifteten mit Ausnahme der Antarktis alle Kontinente nach Norden (Wegeners "Polflucht"), und vor allem die die Antarktis tragende tektonische Platte drehte sich im Uhrzeigersinn (Fairbridge; 1982:233).

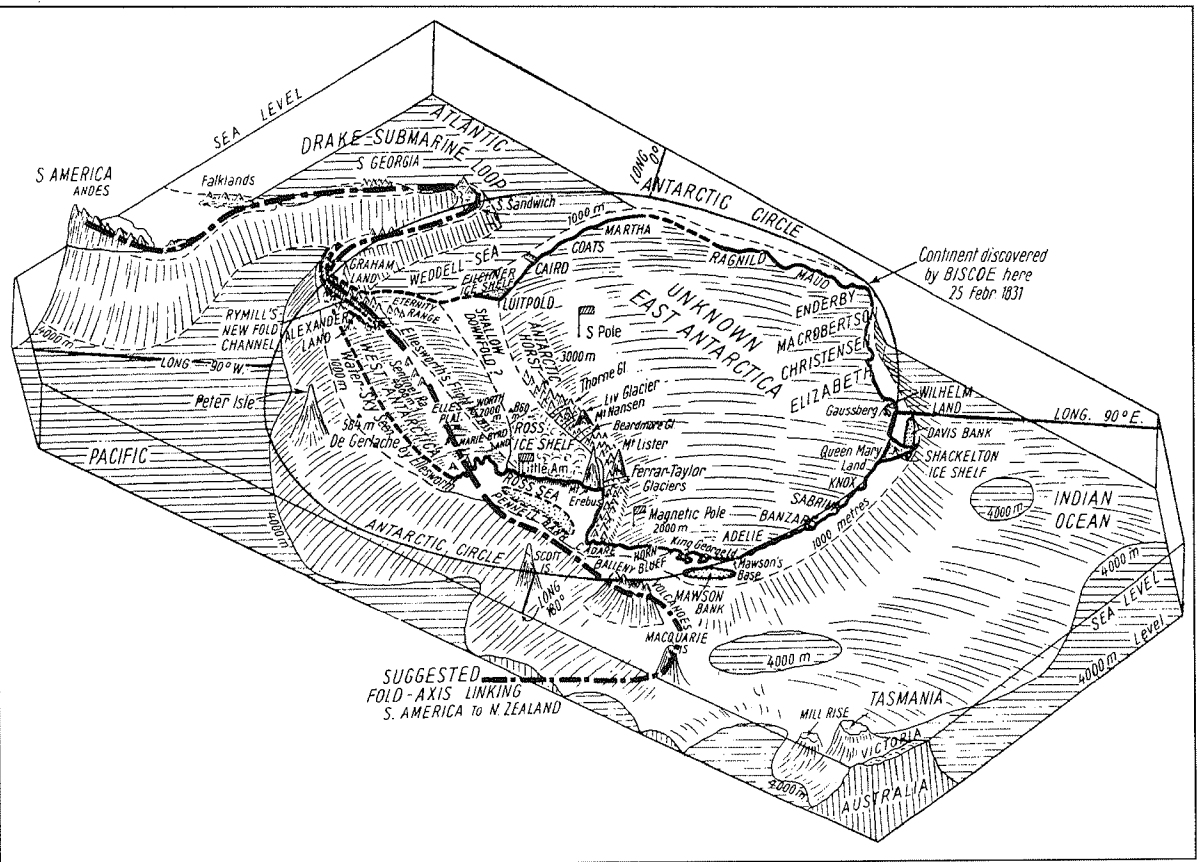


Abb. 1 Relieffkarte der Antarktis (aus: Taylor, 1940: VIII. 5, Fig. 2).

Im Mesozoikum trennte sich als erster Kontinent Afrika von der Antarktis¹. Australien war

¹Nach Dietz & Sproll (1970: 1614) erfolgte diese Trennung vor 200 MJ, Brandt (1991c: 8) bezieht sich auf Autoren, die 90 MJ angeben.

im frühen Tertiär, vor etwa 55 MJ, vollständig von Meer umgeben (Fairbridge; 1982:232). Mit der fortschreitenden Trennung Australiens und der Antarktis wurde eine erste, die antarktischen Küsten streifende Strömung möglich; es kam zu einer ersten Abkühlung des bis dahin gemäßigt warmen antarktischen Klimas. Die Oberflächenwassertemperaturen sanken von 19 °C auf 7 °C im Oligozän ab (vgl. Zitate hierzu bei Brandt, 1991c:8ff). Am Ende des Jura trennte der Süd-Atlantische Rücken Südamerika und Afrika, und Südamerika und die Antarktis begannen nach Westen zu driften (Dietz & Sproll, 1970:1614). Die nun folgende Öffnung der Drake-Passage hatte tiefgreifende klimatische, ozeanographische und geographische Konsequenzen. Mit ihrer Entstehung vor 30-22 MJ verlor die Antarktis die letzte Verbindung zu einem ihrer Nachbarkontinente; sie wurde durch einen nun möglichen circumpolaren Strom klimatisch isoliert. In dieser Isolierung wird der Beginn der Vereisung der Antarktis gesehen (Doake, 1987:182).

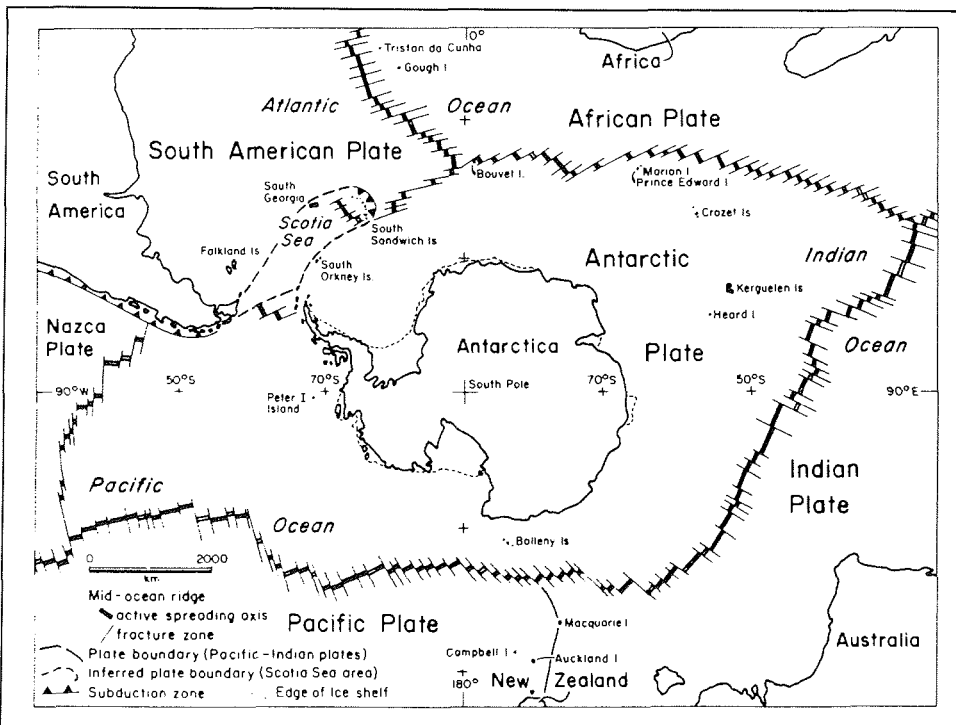


Abb. 2 Tektonik der Antarktis (aus: Elliot, 1985:42, Fig.2b.3.).

Obwohl somit die Geschichte der großen Platten weitgehend geklärt zu sein scheint, ist die Tektonik der Scotia-Bogen-Region unklar. Offenbar besteht dieses Gebiet aus zwei

Microplatten, die erst in der jüngeren Vergangenheit ihre heutige Lage eingenommen haben (Elliot, 1985:43f) (Abb.2).

Wie Sclater et al. (1977) erläutern, ist die Paläogeographie des Falkland-Plateaus aufs engste mit der Trennung Südamerikas von Süd-Afrika verbunden. Vor 165 MJ umlagerte das Falkland-Plateau noch die Südspitze Afrikas (Fig.10 in Sclater et al., 1977:530); weiter nach Westen verlagert, bildete es noch vor 110 MJ eine Barriere gegen den Durchfluß von Wasser in Nord-Süd-Richtung. Dieses Hindernis wurde durch das westwärtige Driften Südamerikas für Oberflächenwasser vor 95 MJ und für das Tiefenwasser vor 65 MJ aufgehoben. Wahrscheinlich vor etwa 53-36 MJ, also im Oligozän, wurden durch die große Tiefe der Falkland-Bruchzone die heutige Morphologie und die durch sie möglichen Strömungen des Tiefenwassers im Südatlantik etabliert (Sclater et al., 1977:548). Geologische Befunde belegen die Geschichte der Falkland-Inseln: Die Falklands zeigen geologische Ähnlichkeiten zu Afrika und können aus dieser Sicht nicht als Teil des Scotia-Bogens angesehen werden (Matthews, 1959:434).

Wiederum aufgrund der geologischen Beschaffenheit stellt Matthews (1959:436) hinsichtlich Süd-Georgiens und der Süd-Orkney-Inseln (sowie der "Elephant Island group", womit die Süd-Shetland-Inseln gemeint sind) fest, daß es sich bei diesen nicht um "normale" ozeanische Inseln handele, sondern um solche mit kontinentalem Charakter. Auch diese Sachverhalte lassen sich mit tektonischen Abläufen erklären. Die submarinen Plattformen Süd-Georgiens und der Süd-Orkney-Inseln repräsentieren Fragmente, die von ihren "Elternkontinenten" aus oswärts verlagert wurden (Dalziel, 1983:283). Hierbei blieb die Süd-Georgische Platte bis zur Mitte der kreidezeitlichen Entstehung der Anden östlich von Kap Horn mit Südamerika verbunden; die Plattform der Süd-Orkney-Inseln drehte sich von der Antarktischen Halbinsel im Uhrzeigersinn weg (Dalziel, 1983:285). Mit diesen Prozessen ist der Umstand korreliert, daß sich die Drake-Passage und die westliche Scotia-See seit dem mittleren Känozoikum von einem nord-ostwärts gerichteten *spreading center* aus ausweiten; die östliche Scotia-See hingegen ist von der westlich des Süd-Sandwich-Rückens liegenden und seit 8 MJ aktiven Zone des *seafloor spreading* beeinflusst (Dalziel, 1974:576) (vgl. auch Abb.2).

In der Literatur finden sich verschiedene Rekonstruktionen der Paläogeographie der Scotia-Bogen-Region. Favorisiert wird meist jene, die die Drehung der Antarktischen

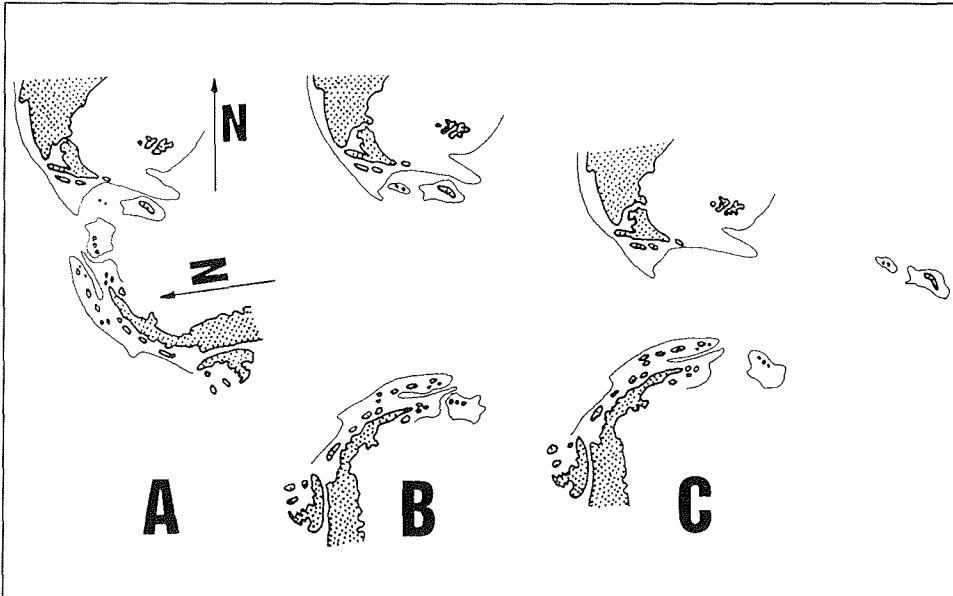


Abb. 3 Die Evolution des Scotia-Bogens (neu gezeichnet nach Doake, 1987:183, Fig.(b) und Dalziel & Elliot, 1973:218; Fig.9.).

Halbinsel um 90° im Uhrzeigersinn als Ausgangspunkt hat¹. Abb.3A zeigt Südamerika und die Antarktische Halbinsel im späten Mesozoikum nach der Trennung von Südamerika (nach Johnson et al. (1981:264) vor 6-27 MJ). Im frühen Tertiär war die Drehung der Antarktischen Halbinsel abgeschlossen, die Bildung von Nord- und Süd-Scotia-Rücken begann (Abb.3B). Die heutige Situation ist in Abb.3C dargestellt. Diese Rekonstruktion zeigt auch, daß Black und Shag Rocks zeitlich und geographisch an die Drift Süd-Georgiens gebunden sind und die Süd-Shetland-Inseln nur im Zusammenhang mit der Antarktischen Halbinsel betrachtet werden können, da diese auf einer gemeinsamen Platte liegen.

Somit läßt sich feststellen, daß das Falkland-Plateau nie wesentlich seine Lage gegenüber Südamerika verändert hat und Nord- und Süd-Scotia-Rücken wahrscheinlich durch die ostwärtige Wanderung "mikrokontinentaler" Fragmente Südamerikas und der Antarktischen Halbinsel entstanden sind (Dalziel, 1983:285). Die Hauptinseln der Süd-Sandwich-Gruppe bestehen hingegen aus jungem vulkanischen Material (Matthews, 1959:433).

¹ Diskutiert werden diese Modelle z.B. von Dalziel, 1983:287f; Figs.2a.-c. oder Doake, 1987:182f).

4.1.2. Vereisungsgeschichte

Birkenmajer (1985) beschreibt den "*Onset of the Tertiary continental glaciation in the Antarctic Peninsula sector*", der von der Isolierung der Antarktis durch die Öffnung der Drake-Passage und die Bildung der Antarktischen Konvergenz (vgl.u.) ausging. Diesem Autor zufolge bedeutete die Polonez-Eiszeit im Känozoikum die weitreichendste Vereisung für die Antarktis: Antarktische Halbinsel und Süd-Shetland-Inseln waren ununterbrochen von Eis bedeckt, aber schon die nur wenig weiter nördlich liegenden Süd-Orkney-Inseln wurden bestenfalls von Eisbergen gestreift (Birkenmajer, 1985:21ff; Figs. 12, 13). Dies bedeutet, daß der größte Teil des Scotia-Bogens nie unter einer ganzjährigen Eisdecke lag.

Es muß aber berücksichtigt werden, daß die Vereisung ganzer Kontinente einen großen Einfluß auf die Höhe des Meeresspiegels aller Ozeane hat. Während der letzten großen Eiszeit in der Antarktis vor 50000 Jahren bewirkte der mächtige antarktische Eisschild, daß durch den großen Druck abgeschmolzenes Eis ins Meer floß und dort Eisschelfe produzierte (Wilson, 1964:147f). Die folgende Abkühlung des Wasserkörpers genügte, um von Norden nachfließendes Wasser ebenfalls gefrieren zu lassen, was den Ozeanen soviel Wasser entzog, daß ein weltweiter Abfall des Meeresspiegels folgte. Insbesondere für die Schelffauna der betroffenen Gebiete dürfte dies zu einer existentiellen Krise geführt haben. Nachdem der Eisschild nicht mehr mit Wasser versorgt wurde, begann die Schmelze des Eises, und der Meeresspiegel hob sich langsam. Während des Pleistozäns wurden vom antarktischen Eisschild nur kleine Eisschelfe produziert. Das in den Ozean geflossene Eis induzierte keine weitere Abkühlung des Wassers und erhöhte den Meeresspiegel um 60-100ft (Wilson, 1964:149). Hollin (1965) bestätigt den oszillatorischen Charakter von Vereisungen und Meeresspiegelschwankungen, zeigt aber auf, daß deren genaue Modalitäten (die Frage nach Ursache und Wirkung, die Intensität der Schwankungen sowie deren Dauer) ungeklärt bleiben. Fest steht aber, daß das antarktische Ökosystem, insbesondere aber die Schelffauna, durch die ständigen Meeresspiegelschwankungen dramatischen Veränderungen während kurzer Perioden unterworfen war (Quilty, 1990:7).

4.1.3. Entwicklung der Wassertemperaturen

Die Wassertemperaturen nahe der Antarktischen Halbinsel im Paläozoikum entsprachen dem herrschenden warm-temperaten Klima:

"Abundance of shell banks indicate favourable conditions for shallow-marine bottom fauna... Rich and diversified, often thick-shelled bottom mollusc fauna may indicate seawater temperatures as higher than at present." (Birkenmajer, 1985:17)

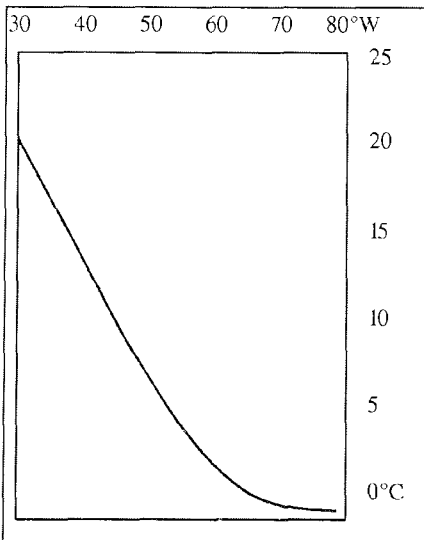


Abb. 4 Durchschnittliche Temperaturen des Oberflächenwassers verschiedener südlicher Breiten (nach: Ostapoff, 1965:101, Fig.3.).

Die erste Abkühlung des circumpolaren antarktischen Wasserkörpers wurde durch das Einsetzen einer ersten küstennahen Strömung nach der Trennung Australiens von der Antarktis im Tertiär ausgelöst (vgl.o.). Ein weiterer Temperatursturz auf zunächst 4°C erfolgte nach Einsetzen der circumpolaren Strömung, die durch die Öffnung der Drake-Passage möglich wurde. Schließlich sanken die Wassertemperaturen auf 2,2°C im Miozän und auf 1,5°C im späten Pleistozän ab (vgl. Zusammenfassung bei Brandt, 1991c:9f und Fig.1. in Clarke, 1990:10). Die heutigen Durchschnittstemperaturen antarktischer Breiten haben sich bei weniger als 0°C eingependelt (Abb.4).

4.2. Biologisch wirksame Barrieren zwischen den Südkontinenten

4.2.1. Entfernung und Bathymetrie

Der Zerfall Gondwanas führte auch zur Bildung weiter Tiefseebecken zwischen den Fragmenten des einstigen Superkontinentes (Abb.1). Zwischen der Antarktis auf der einen und Afrika und Australien auf der anderen Seite verzeichnet man über große Strecken maximale Tiefen von mehr als 5000m. Die maximale Tiefe der Drake-Passage beträgt ≈ 3500m, die der Scotia-See an wenigen Stellen mehr als 5000m. Betrachtet man aber einen Schnitt durch den Scotia-Bogen (Abb.5), so werden die besonderen morphologischen Bedingungen zwischen Südamerika und der Antarktis deutlich: Hier gibt es nur 3 tiefe und

relativ schmale Gräben, die sich bis in <4000m Tiefe erstrecken.

Die ungefähr 1000km zwischen Kap Horn und der Antarktischen Halbinsel sind die kürzeste Entfernung zwischen der Antarktis und einem ihrer Nachbarkontinente; an allen anderen Stellen ist sie von mehr als 3000km offenen Ozeans umgeben (Kort, 1962:113).

4.2.2. Hydrographische Barrieren

Der auf die Öffnung der Drake-Passage folgende Sturz der Temperaturen betraf Festland und Ozean gleichermaßen. Einerseits kam es zur Bildung antarktischen Bodenwassers, das sich aus dem am Schelf des nun vereisten Kontinentes absinkenden kalten (Schmelz-) Wasser speiste. Andererseits kühlte sich das Oberflächenwasser ab. Dieses kalte

Oberflächenwasser traf im Norden auf warmes subtropisches Oberflächenwasser, unter das es absank. Diese Konvergenz ("Antarktische Konvergenz" oder "Polarfront") bildete einen krassen Temperatur- und Salinitätsgradienten (Kort, 1962:113). Damit etablierte sich im Südpolarmeer ein System von Strömungen, das zwar im Laufe der Zeit seine Lage, nicht aber seinen Charakter änderte. So war die Antarktische Konvergenz während des Eozäns nur einige hundert Kilometer von der antarktischen Küste entfernt, verlagerte sich aber in der

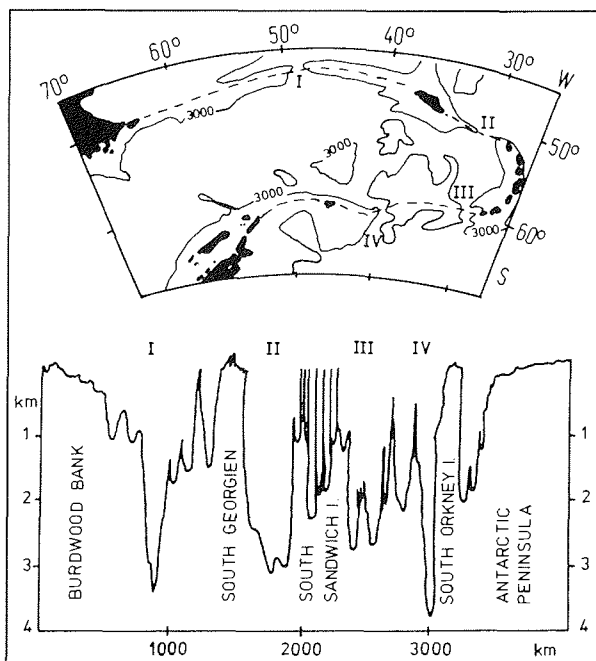


Abb. 5 Schematische Darstellung des Scotia-Rücken-Systems (nach Gordon, 1979, aus Hellmer & Bersch, 1985:95, Abb.74).

folgenden Zeit bis in Breiten von 50-60°S nordwärts (Birkenmajer, 1985:2).

Neben der circumpolaren Antarktischen Konvergenz gibt es andere Fronten, deren Merkmale sich um die Antarktis herum ständig verändern (Gordon, 1988:49). Es sind dies die horizontalen und vertikalen Strömungen der verschiedenen Wasserschichten, die, wie

beschrieben, durch das Aufeinandertreffen von Schichten unterschiedlicher Temperatur oder aber auch durch den vorherrschenden Wind induziert werden. So liegt das Oberflächenwasser nahe der Antarktis unter einem stetigen ostwärtigen Wind, der das Wasser westwärts treibt ("Ost-Wind-Drift", Abb.6) (Hellmer & Bersch, 1985:44). Der Hauptteil des circumpolaren Oberflächenwassers unterliegt jedoch der West-Wind-Drift. Die starken Westwinde treiben das meiste Oberflächenwasser in einem breiten Gürtel ostwärts und ermöglichen so den Circumpolarstrom (Antarctic Circumpolar Current, ACC) (vgl. z.B. Meadows & Campbell, 1988:19f mit Figure 2.7; Abb.6). Der ACC bewegt sich grundsätzlich in Richtung der Ozeanischen Rücken, bildet aber abzweigende Arme, die auf zumeist unbekannte Weise mit der Topographie des Meeresbodens korreliert sind (Gordon, 1988:47f). Offensichtlich wird der ACC nach seinem Eintritt in die Drake-Passage in seinem nördlichen Randbereich durch Kap Horn gebremst; dieser Teil des Wassers umfließt Feuerland und folgt nordwärts der Ostküste Südamerikas (Gill, 1968:68f). Der sich ostwärts bewegende Arm der Strömung streift die Falkland-Inseln und Süd-Georgien im Norden und Süden (Knox, 1960:578). Der Hauptstrom des ACC ist an seiner Verzweigung und an den Stellen, wo er den Scotia-Rücken kreuzt sehr variabel und bildet viele Wirbel und Mäander (Hellmer & Bersch, 1985:38f; Gordon, 1988:47).

Abb.6 faßt die Hauptkomponenten des circumantarktischen Wasserkörpers in einer schematischen Darstellung zusammen. Grundsätzlich gibt es 4 Zonen, die durch 3 Fronten getrennt werden: In der kontinentalen Zone sinkt das Antarktische Bodenwasser zum Meeresgrund. Die "Continental Water Boundary" grenzt diesen Bereich von der Antarktischen Zone ab, die bis zur antarktischen Konvergenz reicht. Schließlich befindet sich zwischen Antarktischer und Subtropischer Konvergenz die "Polar Front Zone". Nördlich der Subtropischen Konvergenz beginnt die Subantarktische Zone. In der Drake-Passage reicht diese vertikale Zonierung bis zum Meeresboden (Hellmer & Bersch, 1985:43). Obwohl dieses System aus konzentrischen Wasserringen hinsichtlich seiner Temperatur und Salinität einheitlicher ist als die Wasserkörper um andere Kontinente (Hedgpeth, 1969:1), darf nicht vergessen werden, daß den generalisierten Bedingungen lokale und zeitlich begrenzte Ereignisse unterliegen können, die z.B. durch bestimmte Wetterlagen oder glaziale Effekte ausgelöst werden (Gordon, 1988:42):

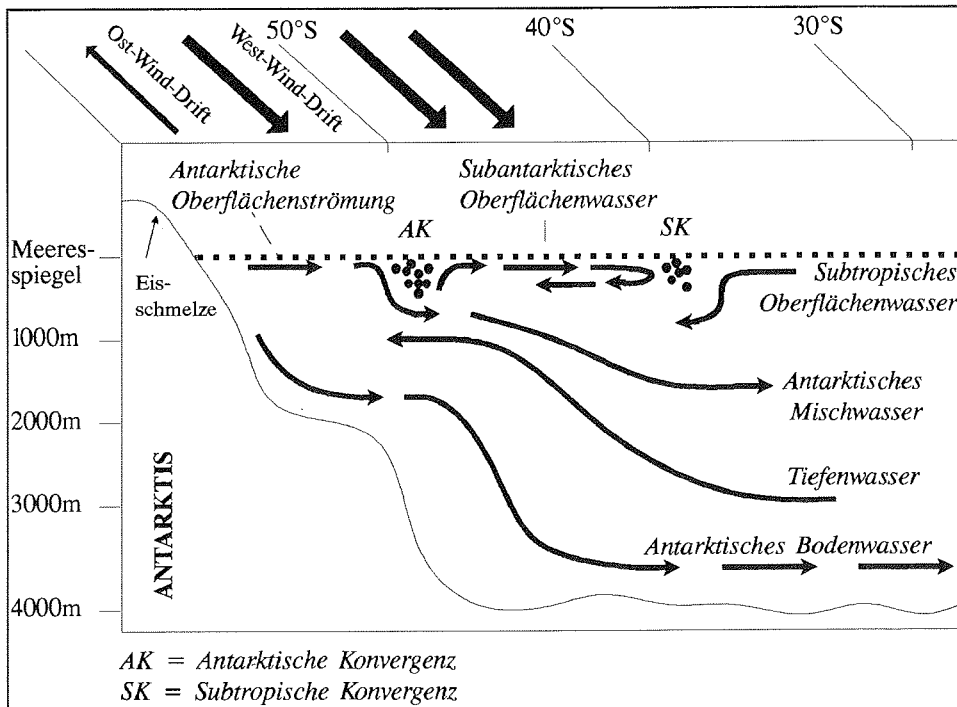


Abb. 6 Schematische Darstellung des circumantarktischen Wasserkörpers (nach verschiedenen Quellen neu gezeichnet).

"Divers have shown by releasing dyes that the ocean has a marked microstructure superimposed on the major currents. Differences in the currents, temperature, and salinity, can occur within meters or even centimeters." (Meadows & Campbell, 1988:32)

Neben den Schichten des oberen Wasserkörpers spielt das sehr kalte Bodenwasser der Scotia-See eine wichtige Rolle, welches durch eine Passage des Süd-Orkney-Rückens in 3000-3200m Tiefe aus der Weddell-See in das Scotia-Becken gelangt. Ein Teil dieses Wassers fließt in Richtung der südlichen Drake-Passage, wo es durch wärmeres Bodenwasser aus dem Pazifik gebremst wird. Dieses warme Bodenwasser gelangt westlich der Shag Rocks in den Südatlantik, während das kalte Wasser in der Scotia-See verbleibt und dort zirkuliert. Eine weitere Strömung führt kaltes Bodenwasser aus der Weddell-See östlich des Süd-Sandwich-Grabens vorbei in den Atlantik (Gordon, 1966:1125).

4.2.3. Weitere Gradienten

Der Verlauf von Temperatur und Salinität zeigt in der Vertikalen aller Sektoren des Südpolarmeeres sowie der Drake-Passage eine große Konstanz (Ostapoff, 1965:109). Gordon (1988:Figs.1-4) präsentiert Diagramme mit Isothermen und Isohalinen vertikaler Schnitte durch die Drake-Passage sowie entlang der Längengrade 50°W , 10°O und 170°O ¹, die diese frühe Auffassung bestätigen. Nur in den oberen 500m nahe der Antarktischen Konvergenz verändern sich die physikalischen Bedingungen deutlich. Hier sinken Isohalinen und Isothermen in größere Tiefen; der Salinitätsgradient nimmt ab (Ostapoff, 1965:110), und die Isothermen werden nördlich der Polarfront von solchen mit höheren Temperaturen überlagert.

Auch die Umweltbedingungen auf dem Antarktischen Schelf und dem Boden der Tiefsee sind im Jahresgang relativ konstant (Voss, 1988:127). Für das Schelf wird dies von Littlepage (1965:29f) durch Untersuchungen im McMurdo Sound bestätigt und Gordon (1966:1126f) beobachtet, daß die physikalischen Parameter des Bodenwassers im Scotia-Becken relativ stabil sind. Die Salinität weicht nur unwesentlich von den Durchschnittswerten von Pazifik ($34,7\text{‰}$) und Atlantik ($34,69\text{‰}$) ab. Der Sauerstoffgehalt des Wassers ist mit seiner Temperatur korreliert: Niedrige Temperaturen bedeuten hohe O_2 -Konzentrationen. Dabei steigt die Temperatur des aus der Weddell-See stammenden Wassers von $-0,7^{\circ}\text{C}$ im Süden auf $+0,5^{\circ}\text{C}$ im Norden an; das wärmere pazifische Bodenwasser hat einen Höchstwert von $+0,7^{\circ}\text{C}$ (Gordon, 1966:Fig.2.).

An allen oben genannten Fronten existieren aber verschieden stark ausgeprägte physikalische Gradienten in der Horizontalen.

Eine der rigidesten Fronten ist die zwischen Schelf- und Tiefenwasser (Gordon, 1988:52). Durch die Bildung von Meereis im Jahresrhythmus wird die Salinität des Schelfwassers stark erhöht: Nachdem das Wasser gefroren ist, tritt das Salz als Sole aus und reichert das Schelfwasser an. Das hochsaline Wasser gelangt über die Kontinentalhänge in den Circumpolarstrom (Marshall, 1990:35). Wie Tab.4.1 zeigt, ist das Wasser des Schelfs zudem deutlich kälter als das der Tiefsee.

¹Hierbei entspricht 50°W einem Schnitt durch den Scotia-Bogen; der Längengrad 10°O verbindet die Antarktis und das Agulhas-Becken südlich von Süd-Afrika und der Meridian 170°O die Antarktis und Neu-Seeland.

Tab.4.1 Durchschnittstemperaturen der 3 Sektoren des Südpolarmeeres (zusammengestellt von Hellmer & Bersch, 1985:21).

	Schelf	Tiefsee
Atlantischer Sektor	-1,74 °C	+0,12 °C
Indischer Sektor	-1,62 °C	+0,58 °C
Pazifischer Sektor	-1,03 °C	+0,91 °C

Somit ist das Schelf Bildungsstätte sehr kalten und salzhaltigen antarktischen Bodenwassers. Das salzigste Wasser stammt aus der Ross-See (Gordon, 1988:52), der größte, aber weniger salzhaltige Teil des Bodenwassers wird dagegen in der Weddell-See gebildet. Hier mischt sich das absinkende Schelfwasser mit warmem Tiefenwasser und bildet so die kalte unterste Wasserschicht (Foster & Carmack, 1976:301).

Hohe Temperaturen und Salzkonzentrationen sowie ein geringer Sauerstoffgehalt kennzeichnen das Tiefenwasser. Zwischen den kälteren Boden- und Oberflächenschichten fließt es aus dem Nordatlantik kommend südwärts. Während des Transports vermischt es sich mit den umliegenden Schichten, so daß der Anteil des nordatlantischen Wassers im Südatlantik, wo das Tiefenwasser bei 40° -50° S ostwärts in das Südpolarmeer fließt, nur noch 10% beträgt (Deacon, 1963:284f).

Leichtes antarktisches Oberflächenwasser wird durch eine Vielzahl von Vorgängen gebildet:

"The southward movement in the warm deep layer is... the only flow towards the continent, and this, mixed with the surface water, cooled by radiation and exchanges with the atmosphere, and diluted by melting ice and snow and drainage from the land, produces cold, poorly saline water..." (Deacon, 1963:288)

An der Antarktischen Konvergenz trifft dieser Wasserkörper auf das wärmere, salzigere subantarktische Oberflächenwasser. Aufgrund seiner spezifischen Dichte sinkt er zwischen das subantarktische Oberflächenwasser und das Tiefenwasser ab (vgl. z.B. Brandt, 1991c:21).

Die Zone gut durchmischten Wassers nördlich der Antarktischen Konvergenz (Antarctic Intermediate Water; Abb.6) ist mit dem Absinken des antarktischen Wassers korreliert (Deacon, 1963:290): "The Antarctic Intermediate Water forms by mixing across

the fronts... although the exact mechanisms involved are still poorly understood." (Foster, 1984:360)

Die meisten der beschriebenen Fronten werden durch eine absinkende Durchmischungszone getrennt. Treffen nämlich Strömungen unterschiedlicher Temperatur und Salzkonzentration, aber gleicher Dichte aufeinander, so hat die Durchmischungszone eine größere Dichte als die getrennten Komponenten und sinkt deshalb ab (Meadows & Campbell, 1988:30).

Im Oberflächenwasser sind die Konzentrationen der Nährstoffe Nitrat und Phosphat am geringsten, im Tiefenwasser am höchsten; die höchsten Werte für Silikat findet man in der Bodenschicht. Nitrat und Phosphat wird wahrscheinlich durch absinkendes Phytoplankton im warmen Tiefenwasser regeneriert (Foster, 1984:366).

4.3. Biogeographische Regionen der Antarktis

Die Einteilung der Antarktis und der angrenzenden Gebiete in biogeographische Regionen ist bereits von vielen Autoren unter den verschiedensten Gesichtspunkten und mit voneinander abweichenden Ergebnissen vorgenommen worden. Die Verfasser stützten sich dabei auf Literaturdaten und auf Material aus unterschiedlich abgegrenzten geographischen, ökologischen und/oder systematischen Gruppen.

Ein erster Versuch, die Antarktis biogeographisch zu untergliedern, ist Ekmans Vorschlag von 1935, der 1953 in einer englischen Fassung weite Verbreitung fand. Ekman greift in seiner Arbeit auf Benthosdaten aus der Literatur zurück. Bei der hierarchischen Anordnung verwendet er die Begriffe "region" und "province" inkonsequent und austauschbar, was auf eine ungenaue Übersetzung des ursprünglich deutschen Textes (hier des Wortes "Gebiet") zurückzuführen sein mag (Hedgpeth, 1970:98). Ähnliche Unschärfen findet man aber auch in vielen vergleichbaren Texten, wobei zusätzliche Verwirrung dadurch entsteht, daß zunächst geographisch intendierte Begriffe (z.B. "subantarktisch" für das Gebiet zwischen Subtropischer und Antarktischer Konvergenz) auf biogeographische Gebiete bezogen werden, deren Grenzen aber andere sind, als die der ozeanographischen. Da letztendlich (beim Vergleich der verschiedenen Ansätze) nicht die Benennung der

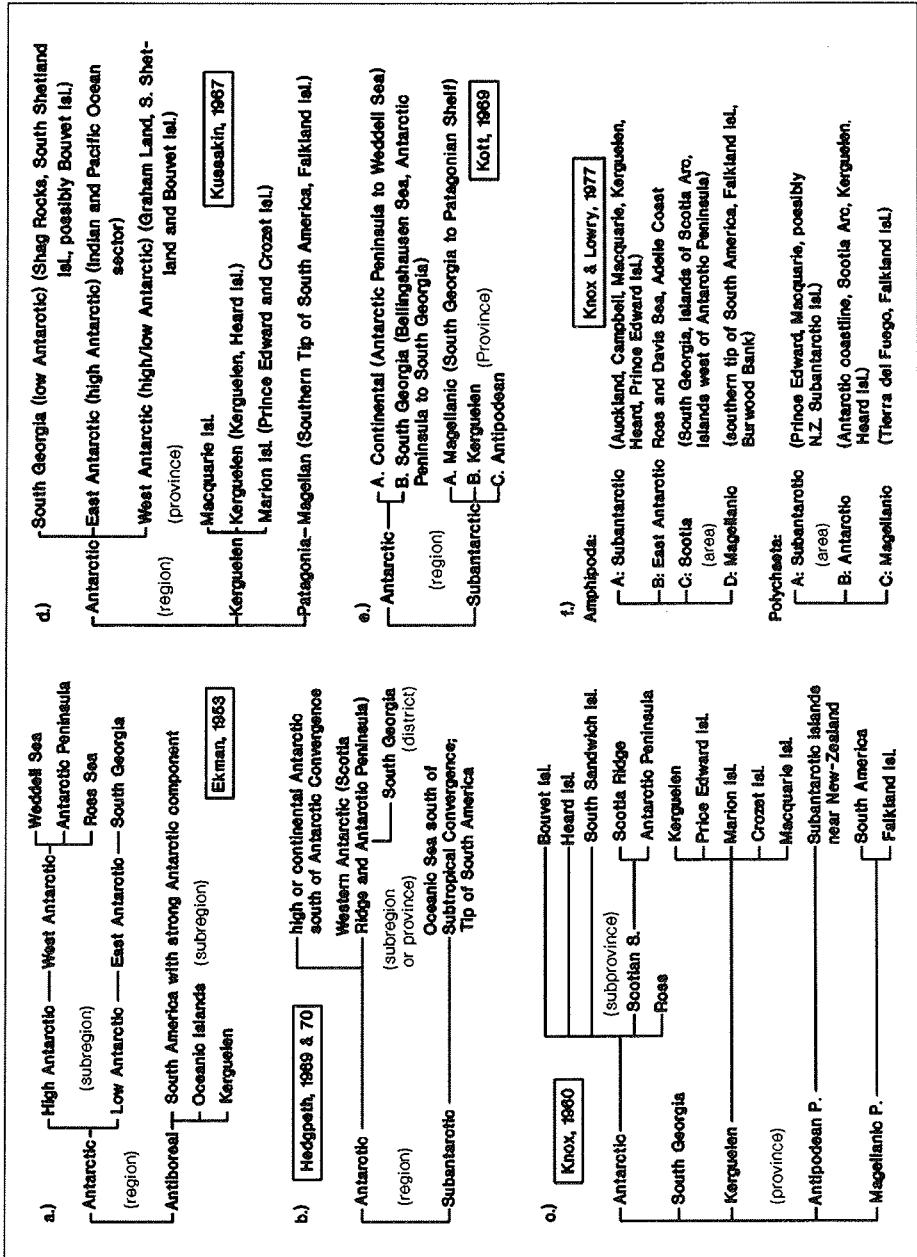


Abb. 7 Frühere Vorschläge zur biogeographischen Gliederung der Antarktis.

biogeographischen Kategorien von entscheidender Bedeutung ist, sondern die hierarchische Anordnung der Komponenten, erscheint bei der Bewertung möglicher Ähnlichkeiten nur die

Gegenüberstellung letzterer sinnvoll. Hilfreich sind hier "Baumdiagramme", die die einzelnen Abstufungen am besten widerspiegeln (Abb.7)¹; eine Zusammenstellung der entsprechenden geographischen Karten findet sich z.B. bei Brandt (1991c:38ff).

Übersichten über bisherige Arbeiten zur geschilderten Thematik finden sich z.B. bei Hedgpeth (1969 & 1970) oder Dell (1972). Im folgenden sollen einige wichtige Gliederungen nochmals vorgestellt werden.

Ekman (1953) (Abb.7a) unterscheidet zunächst eine antarktische von einer antiborealen "Region" (mit dem Begriff "antiboreal" meint er "subantarktisch"), wobei die antarktische wiederum in eine hoch-/westantarktische und eine nieder-/ostantarktische "Unterregion" geteilt ist. Während Weddell See und Antarktische Halbinsel Elemente der Westantarktis sind, ist Süd Georgien ein gleichrangiger und eigenständiger Bestandteil der Ostantarktis. Süd Georgien besitzt eine deutlich antarktische Fauna, die gegenüber der Südamerikas klar abgegrenzt ist. Wegen der hier gegenüber den anderen Inseln des Scotia-Bogens sowie den anderen antarktischen Gebieten höheren Temperaturen erscheint Ekman (1953:220) diese Sonderstellung gerechtfertigt. Südamerika ist eine antiboreale "Unterregion", in der gilt: "...the Patagonian Atlantic Fauna... exhibits great similarity with the fauna of the Falklands..." (Ekman, 1953:214).

Knox (1960) schlägt eine Gliederung der Antarktis aufgrund der Verbreitung von Algen und Tieren des Litorals vor, bezieht aber auch unterscheidbare Wassertemperaturen, Salinitäten und Wasserkörper in seine Betrachtungen ein (1960:610, Fig.70). Demzufolge unterscheidet er die "Provinzen" Antarktis, Magellan-Region und Süd Georgien (Abb.7c). Die Scotia-"Unterprovinz" der Antarktis besteht aus den Inseln des Scotia-Bogens und der Antarktischen Halbinsel, während sich die magellanische "Provinz" direkt in die Bestandteile Südamerika und Falkland Inseln gliedert. Auch Knox (1960:583) begründet die Eigenständigkeit Süd Georgiens damit, daß sich die Insel in "transitional warm temperate waters" befindet, während Flora und Fauna der kalt-temperaten Zone des Südens gleichen.

Als ähnlich eigenständig wird Süd Georgien von Andriashev (1965) aufgrund der von ihm untersuchten Verbreitung von Fischen der Familie Nototheniidae angesehen.

¹Nach wie vor kann festgestellt werden: "There is no clear agreement among biogeographers as to the limits or comparative ranking of regions, provinces, or other biotic subdivisions." (Hedgpeth, 1969:4). Die hierzu notwendige und allgemein gültige Festlegung von Eigenschaften, die eine Kategorie besitzen muß, um sie gegen eine andere abgrenzen zu können, soll aber nicht Aufgabe dieser Arbeit sein.

Grundsätzlich findet sich dessen Schema bei Kussakin (1967) wieder, wobei beide allerdings nicht dieselben kategorialen Begriffe verwendet haben (vgl. Hedgpeth, 1969:3). Kussakin teilte sein Untersuchungsgebiet zunächst ("partly naturally and partly artificially" (1967:330)) in 12 Zonen und erfaßte dort jeweils die Isopodenfauna. Dann berechnete er mit Prestons (1962) Koeffizienten die Ähnlichkeiten der Zonen, aus denen er sein biogeographisches Schema ableitete (Abb.7d). Neben der bereits erwähnten Sonderstellung Süd Georgiens (zu dem bemerkenswerterweise auch die Shag Rocks und die Süd Shetland Inseln gerechnet werden) fällt auf, daß die übrigen Inseln des Scotia-Bogens (wieder mit besonderer Erwähnung der Süd Shetland Inseln, die offensichtlich ein Übergangsgebiet darstellen) und die Antarktische Halbinsel als Elemente der Westantarktis betrachtet werden. Diese bildet gleichrangig mit Südgeorgien eine Untereinheit der Antarktis. Die patagonische "Region" wiederum hat den gleichen Rang wie die Antarktis und umfaßt das südliche Südamerika und die Falkland Inseln.

Knox & Lowry (1977) untersuchten mit numerischen Methoden die Zoogeographie von antarktischen und subantarktischen Amphipoda und Polychaeta. Für jedes Taxon ergab sich ein eigenes Zonierungsschema (Abb.7f). In beiden ist aber ein "magellanisches Gebiet" ausgewiesen, welchem Subantarktis und Antarktis bei den Polychaeta sowie Subantarktis, Ostantarktis und Scotia-Bogen bei den Amphipoda gegenüberstehen. In jedem Fall gehören das südliche Südamerika und die Falkland Inseln zum Magellan-Gebiet; bei den Amphipoda ist hier noch die Burdwood Bank hinzuzurechnen. Für dieses Taxon ist Süd Georgien ein integraler Bestandteil des Scotia-Gebiets, aber "...it also exhibits a strong influence on all other areas..." (Knox & Lowry, 1977:442). Die Inseln des Scotia-Bogens und jene westlich der Antarktischen Halbinsel werden von den Autoren ebenfalls hier eingeordnet. Substantiell findet man eine entsprechende Zusammenfassung der hier relevanten Räume in einem "Antarktischen Gebiet" bei den Polychaeta; allerdings befinden sich in dieser Gruppierung zusätzlich einige subantarktische Inseln. Festzustellen bleibt, daß die Polychaeten Süd Georgiens enge Beziehungen zu denen des Magellan-Gebietes haben (Knox & Lowry, 1977:446).

Eine Erweiterung erfahren o.g. Erkenntnisse durch Siciński (1986), der Knox' und Lowrys Ähnlichkeitsmatrizes nutzt, um mit Hilfe eines Klassifikationsverfahrens Minimalbäume -also eine graphische Darstellung der Ähnlichkeit- der fraglichen Gebiete zu erstellen. Nach verschiedenen Gruppierungsvorschlägen kommt er zu dem Schluß, daß die

mathematisch am besten gesicherten Gliederungen eher eine große Homogenität der antarktischen Polychaetenfauna und eine beträchtliche Diversität der Amphipodenfauna belegen, nicht aber eine unterschiedliche biogeographische Zonierung für beide Taxa rechtfertigen (Siciński, 1986:313). Siciński weist darauf hin, daß die Minimalbäume einerseits die Ausnahmestellung Süd Georgiens als Übergangsgebiet illustrieren (1986:313), andererseits Süd Georgien aber der Westantarktis zugeordnet werden muß (1986:312), die zudem den Scotia-Bogen und die Antarktische Halbinsel umfaßt. Letztendlich unterstreicht er die Eigenständigkeit des Magellanischen Gebietes (1986:313; vgl. hier auch die vollständige Gliederung).

Das Minimalbaumkonzept Sicińskis harmoniert im wesentlichen mit dem Schema Kotts von 1969 (Abb.7e), das auf dem Verbreitungsmuster von Ascidien beruht. Süd Georgien stellt auch hier die Grenze zwischen der subantarktischen Magellan-"Provinz" und der antarktischen Süd Georgischen "Provinz" dar und wird aus diesem Grunde doppelt genannt. Auch hier stehen das südliche Südamerika und die Falkland Inseln in enger Beziehung, während die Inseln des Scotia-Bogens der Süd Georgischen "Provinz" angehören und die Antarktische Halbinsel zur antarktischen kontinentalen.

Hedgpeth (1969 & 1970) diskutiert die vor ihm gemachten Vorschläge und entwickelt daraus ein eigenes Konzept (Abb.7b). Nach seinen Vorstellungen ist die subantarktische "Region" weitgehend mit den Ozeanen südlich der Subtropischen Konvergenz gleichzusetzen; hinzu kommen die "shallow waters" der Südspitze Südamerikas, wobei Hedgpeths Karten zu entnehmen ist, daß er die Falkland Inseln hier eingeschlossen sehen möchte (1969:6, Fig.10; 1970:100, Fig.1). Innerhalb eines antarktischen Gebietes lassen sich die Hochantarktis südlich der Antarktischen Konvergenz und die Westantarktis unterscheiden. Letztere umfaßt Antarktische Halbinsel und Scotia-Bogen. Hedgpeth weist Süd Georgien immerhin den Status eines "Distrikts" zu, obwohl er kurz zuvor festgestellt hat: "... it does not seem that South Georgia should be regarded as an independent biogeographic entity..." (1970:100).

Die jüngste biogeographische Analyse der Antarktis stammt von Sarà et al. (1992). Sie faßten die ihnen aus der Literatur zugänglichen Fundortdaten von Schwämmen zusammen und führten verschiedene Korrespondenzanalysen durch. Wesentliches Ergebnis ihrer Arbeit ist, daß die Porifera offensichtlich einen homogenen "Antarctic Faunistic Complex" (AFC) bilden, wobei faunistische Beziehungen zwischen der Antarktis und Südamerika über die Antarktische Halbinsel und den Scotia Bogen nachgewiesen wurden (Sarà et al., 1992:562ff).

Aus einer der Korrespondenzanalysen geht zudem hervor, daß auch Tristan da Cunha und die Gough Insel zum AFC gehören (Sarà et al., 1992:562, Abb.2A). Im Gegensatz zu allen Inseln des Scotia Bogens sind diese aber faunistisch weit vom Kerncluster mit den Antarktischen Gebieten entfernt; besonders auffällig sind die engen Beziehungen Süd Georgiens zum Kerncluster (siehe auch Sarà et al., 1992:562, Abb.2C).

In vielen Studien wird die unklare biogeographische Stellung Süd Georgiens hervorgehoben. Dies ist besonders an zwei Arbeiten ersichtlich: Auf seine Untersuchungen an etwa 120 Isopodenarten bezogen, stellt Kussakin (1967:353) fest:

"It is important to note that while in the species composition of South Georgia Island no marked similarity to the Antarctic comparable with that to the subantarctic is observed, generic analysis clearly reveals closer genetic links with the Antarctic."

Aus diesem Grund ordnet er Süd Georgien der antarktischen "Region" unter und schließt aus, daß es auf oberster struktureller Ebene als eigenständig angesehen werden kann.

Brandt (1991c:44) stützt sich auf dasselbe Taxon und bemerkt, daß sich Süd Georgien durch eine von der Magellan-Region und den Falkland Inseln unterscheidbare Fauna auszeichnet. Dann faßt sie zunächst Süd Georgien, die Süd Orkney-, die Süd Shetland- und die Süd Sandwich Inseln zur "Scotia-Region" zusammen. Anschließend aber findet man die Inseln des Scotia-Bogens als faunistische Einheit, wobei Süd Georgien ausgeschlossen ist (1991:90).

Hinsichtlich der Frage nach dem biogeographischen Status der Tristan-da-Cunha-Gruppe führt Holdgate (1960:556) 8 wirbellose Arten auf, die sowohl auf der Tristan da Cunha-Gruppe, als auch in Südamerika vorkommen. Weiterhin belegt er (1960:556-558), daß die marine Fauna, Coleoptera und Vögel ebenfalls eher verwandtschaftliche Verhältnisse mit dem südlichen Südamerika oder auch Grahamland aufweisen, als mit Südafrika oder mit anderen subantarktischen Inseln. Da die Inselgruppe innerhalb der West-Wind-Drift liegt, vermutet Holdgate, daß die Verbreitungsmuster der litoralen Fauna mit den Wasserströmungen korrelieren (1960:559), während die insulare Landfauna durch die

vorherrschenden Westwinde begünstigt wird. In beiden Fällen bedeutet dies, daß die Fauna von Südamerika aus verbreitet wurde (und wird, was z.B. anhand der Verdriftung von "aerial plankton" belegt werden kann). Holdgate nimmt also keine explizite biogeographische Einordnung der Tristan da Cunha und Gough Inseln vor, läßt aber erkennen, daß südamerikanische Faunenelemente vorherrschen.

Knox gelangt zu der Erkenntnis, daß sich die Gough Insel durch eine "verarmte" magellanische Fauna auszeichnet.

"...for the algae (...), there are many affinities with South Africa. Tristan da Cunha resembles the Chatham Islands in lying astride the Subtropical Convergence and like them would be expected to have a mixed flora and fauna." (Knox, 1960:615)

Aus diesem Grunde schlägt er vor, Tristan da Cunha und die Gough Insel als separate kalt-temperate biogeographische "Provinz" zu betrachten (vgl. Knox, 1960:611, Fig. 71). Dieser Auffassung schließt sich auch Hedgpeth an (1969:6, Fig.10), ohne aber diese Entscheidung eigenständig zu begründen.

Nach der biogeographischen Zugehörigkeit der Tiefseebecken ist in den vorgestellten Konzepten nur unzureichend gefragt worden. Wenn Biogeographie ein Ansatz ist, "... um den Informationsgehalt von Arealsystemen über die ökologische Valenz, genetische Variabilität und Phylogenie von Populationen und Biozönosen sowie der räumlich und zeitlich wechselnden Wirkungsweise von Faktoren als räumliche Teilsysteme der Biosphäre zu entschlüsseln..." (Müller, 1980:11), dann müssen *alle* an ein Gebiet grenzenden Räume berücksichtigt werden, um die biogeographische Qualität eben dieses Gebietes bewerten zu können. Im Falle des Abyssals stellt sich hier aus historischer, phylogenetischer Sicht insbesondere die Frage nach Submergenz oder Emergenz. Diese Punkte sind zwar bereits diskutiert worden (im Hinblick auf Isopoden z.B. von Kussakin, 1973:27f oder Brandt, 1991c:122f), die daraus abzuleitende Einordnung der Tiefseebecken in ein Gesamtkonzept wurde aber noch nicht versucht.

So weist Ekman darauf hin, daß sich diejenigen Tiefseearten nicht zur Etablierung

biogeographischer Grenzen heranziehen lassen, die ebenfalls auf dem Schelf leben (1953:214). Diese besitzen nämlich durch die offensichtliche Fähigkeit zu passiver oder aktiver Ausbreitung nicht jene Ortskonstanz, die für eine befriedigende Grenzziehung nötig wäre. Möglicherweise erschien Ekman die Zahl der dann verbleibenden Species des Abyssals zu gering, um die Tiefsee aufgrund deren Verbreitung in sein biogeographisches Schema einzuordnen.

Die Tiefsee-Isopodenfauna wird von Kussakin (1967, 1973) beschrieben. Für diese kann offenbar die Tendenz festgestellt werden, daß die Fauna des Abyssals der antarktischen Schelffauna gleicht und jene bei abnehmenden Tiefen der Fauna kalt-temperater Gewässer (Kussakin, 1967:331). Kussakin (1973) vergleicht mit Hilfe von Prestons Distanzmaß (Preston, 1962) die australe, die atlantische und die indo-pazifische Tiefseeregion untereinander und mit angrenzenden weniger tiefen Gebieten. Da die Isopodenfauna der Tiefsee generell aber unzureichend bekannt ist, wagt er (1973:27) keine Bewertung ihrer biogeographischen Grenzen.

Bezüglich der biogeographischen Zugehörigkeit des südlichen Südamerikas, des Scotia-Bogens und der Antarktischen Halbinsel sowie der hier angrenzenden Gebiete stellt sich somit als Konsens der meisten Autoren etwa folgendes Bild dar:

- (1) Die Falkland-Inseln gehören wahrscheinlich zu Patagonien und dem magellanischen Gebiet.
- (2) Obwohl Süd Georgien viele Gemeinsamkeiten mit der Antarktischen Halbinsel zu haben scheint, ist seine Zugehörigkeit eine der am meist umstrittenen Fragen.
- (3) Subantarktische Inseln und Inselgruppen sind eher von Flora und Fauna des südlichen Südamerikas oder anderer nördlicher Gebiete beeinflußt, als von denen des antarktischen Schelfs. Der biogeographische Status der Tristan da Cunha-Gruppe und der Gough Insel wird dabei nur unzureichend diskutiert.
- (4) Die Frage nach der biogeographischen Verwandtschaft der Tiefseebecken mit den

angrenzenden kontinentalen Gebieten und den antarktischen und subantarktischen Inseln ist bisher nur unbefriedigend behandelt worden.

4.4. Eingrenzung des Untersuchungsgebiets

Die besondere Bedeutung des südlichen Südamerikas und des Scotia-Bogens für den Austausch von Isopoda mit der Antarktis ist somit durch folgende Tatsachen begründet:

- (1) Südamerika ist jene Landmasse, die sich erdgeschichtlich am spätesten von der Antarktis gelöst hat und ihr geographisch am nächsten liegt.
- (2) Wegen der geographischen Nähe von Südamerika und der Antarktischen Halbinsel sind beim aktiven Faunenaustausch zwischen diesen Regionen wahrscheinlich die geringsten klimatologischen Gradienten zu überwinden. Die Bedeutung von Strömung und Bathymetrie als Ausbreitungshindernis könnte durch die Nutzung des Scotia-Rücken-Systems relativiert werden.
- (3) Viele Untersuchungen an unterschiedlichen Taxa zeigen, daß die marine Schelffauna Südamerikas größere Übereinstimmungen mit der der Antarktis zeigt, als die Faunen Afrikas oder Australiens. "The stepping stones of the islands and island shelves of the Scotia Arc here supply a pathway between the Antarctic and South America which different organisms have used to varying degrees." (Dell, 1972:15) (vgl. z.B. auch Fell, 1962; Hedgpeth, 1969; Fell et al., 1969; Knox & Lowry, 1977; Brandt, 1991c; Sarà et al., 1992)

Die Wahl der endgültigen Grenzen des aktuellen Untersuchungsgebiets berücksichtigt die Erkenntnis, daß Submergenz und Emergenz bei der Besiedlungsgeschichte der Antarktis offensichtlich eine große Rolle spielen (vgl. z.B. Kussakin, 1973:27f oder Brandt, 1991c:122f). Außer dem Südamerikanischen Schelf sollen also auch die den Scotia-Bogen begrenzenden Tiefseebecken berücksichtigt werden (vgl. Karte, Abb.8).

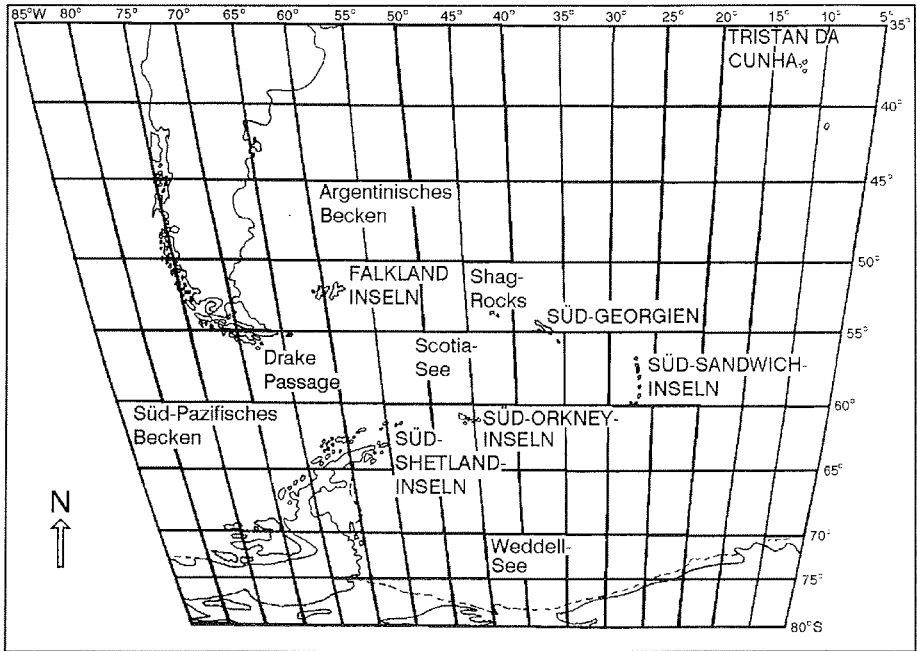


Abb. 8 Übersichtskarte des Untersuchungsgebiets.

5. ORGANISATION EINER NUMERISCHEN BIOGEOGRAPHISCHEN ANALYSE

5.1. Einleitung

Die Gliederung der Erde in biogeographische Untereinheiten unterschiedlicher struktureller Qualität ist letztendlich immer ein subjektiver Prozeß. Die Ergebnisse sollten aber dennoch einen gewissen Konsens zwischen den Biogeographen verschiedener Disziplinen darstellen (Pielou, 1979:16). Um jedweder biogeographischen Klassifikation möglichst viel vom Anschein der Willkür und fehlender Absicherung durch nachvollziehbare Fakten zu nehmen, wurde nach "objektiven Methoden" gesucht. Die in diese Richtung weisenden Anstrengungen zielen alle darauf ab, geographische Teilregionen der Welt aufgrund verschiedener der sie bewohnenden Taxa mit Hilfe numerischer Verfahren zu untergliedern. Diese Verfahren haben zudem den Vorteil, daß mit größeren Datenmengen gearbeitet werden kann, als mit "intuitiven Methoden" (Holloway & Jardine, 1968:154).

Die Durchführung numerischer Analysen erfolgt im Grundsatz immer nach dem gleichen Schema, welches z.B. von Holloway & Jardine (1968:154f) beschrieben wird.

- (1) Auswahl der Organismengruppe(n) und Festlegung der taxonomischen Ebene, auf der die Untersuchungen durchgeführt werden sollen.
- (2) Gliederung des Untersuchungsgebietes in Untereinheiten, sog. "primary areas", im folgenden auch "Stationen" genannt.
- (3) Tabellarische Erfassung von Abundanz und Präsenz oder Absenz der entsprechenden Arten, Gattungen oder Familien in den jeweiligen "primary areas".
- (4) Mit Hilfe dieser Daten wird zwischen jedem Paar von "primary areas" oder auch jedem Paar der taxonomischen Kategorien ein Ähnlichkeits- oder ein Koeffizient der Distanz ermittelt.
- (5) Die Matrix dieser Koeffizienten wird einem numerischen Verfahren unterzogen, wobei das Ergebnis z.B. einer Clusteranalyse ein Phänogramm ist, in dem die "primary areas" oder Arten (Gattungen, Familien) hierarchisch dargestellt sind.
- (6) Ähnlich wie bei einem phylogenetischen Stammbaum können nun die einzelnen

Elemente (hier z.B. die "primary areas") zu Einheiten von höherem strukturellen Rang (zu Regionen, Provinzen usw.) zusammengefaßt werden.

Holloway & Jardine (1968) verfahren selbst nach diesem Muster und untersuchten auf diese Weise die Zoogeographie von Schmetterlingen, Vögeln und Fledermäusen im indo-australischen Raum. Hagemeyer & Stults (1964) und Hagemeyer (1966) erarbeiteten aufgrund der Verbreitungsmuster der Säugetiere so die biogeographische Gliederung Nord-Amerikas, während Bock, Mitton & Lepthien (1978) das winterliche Auftreten der Fringillidae (Aves) zu diesem Zweck numerisch analysierten. Exemplarisch sei in diesem Zusammenhang weiterhin auf die Arbeiten von Valentine (1966) über die Mollusca des Nordost-Pazifischen Schelfs und jene von Kikkawa & Pearse (1969), die sich mit den Landvögeln und aus deren Verbreitung abgeleiteten biogeographischen Räumen Australiens befaßt, verwiesen.

Eine gewisse Sonderstellung nimmt Siciński (1986) ein, der zwar auch auf von Knox & Lowry (1977) nach dem beschriebenen Verfahren erstellte Datenmatrizes zurückgreift, dann aber eine "Dendritanalyse"¹ durchführt. In diesem Fall dient das Verbreitungsmuster von Amphipoda und Polychaeta dazu, Minimalbäume zu erstellen, um mit deren Hilfe die Biogeographie der Antarktis zu untersuchen (vgl. auch Kap. 4.3.).

5.2. Auswahl des Taxons und Festlegung der taxonomischen Ebene

Am Beginn seiner Arbeit steht der Biogeograph vor der Wahl der Tiergruppe und der taxonomischen Ebene, auf der er seine Analysen durchführen will. Während die Wahl der Organismengruppe zumeist durch das vorliegende Material bestimmt wird, sind an dieser Stelle Gedanken zum bestehenden taxonomischen Bezugssystem erforderlich, die auf die anhaltende Diskussion zu diesem Thema (vgl. z.B. Sokal & Sneath, 1963; Hennig, 1965, 1966; Löther, 1972; Sneath & Sokal, 1973 oder Ax, 1988) bezug nehmen.

Vor-darwinistische Vorstellungen gehen von der Konstanz der Arten aus; deren Gruppierung in ein System beruht auf typologisch-morphologischen Kriterien (Löther,

¹Diese Methode ist auch als "Minimalbaumverfahren" bekannt; weitere Hinweise hierzu finden sich in Kap. 5.4.2.

1972:217f). Die Namen der übergeordneten Kategorien stellen folglich Universalien in dem Sinne dar, daß diesem Begriff eindeutig alle diejenigen Objekte zugeordnet werden können, die die gruppenspezifische Merkmalskombination aufweisen. Es entsteht ein statisches System, das mit seinen universellen Kategorien wie z.B. Ordnung, Familie oder Gattung die Hierarchie verschiedener Organismengruppen vergleichbar erscheinen läßt. Darwins Abstammungslehre führte zu einer Neubewertung dieses Klassifikationssystems. Zwar behielt man das alte Begriffsgefüge bei, jetzt wurden aber die evolutionären Bedingungen der einzelnen Kategorien untersucht und interpretiert (Löther, 1972:218ff).

Vielfach wird heute davon ausgegangen, daß die von Sokal & Sneath (1963) intendierte "Numerische Taxonomie" formal dieser Klassifikationsstrategie gleicht. Hier wird aufgrund des Vergleichs vieler Einzelmerkmale zwischen einer Serie von Taxa ein Gesamtähnlichkeitsgrad errechnet, in dem die Autoren eine Entsprechung des Verwandtschaftsgrades sehen (Schlee, 1971:52f). Nach dem Grad der Ähnlichkeit wird häufig ein Dendrogramm erstellt, das zunächst die ähnlichsten Objekte gruppiert, deren durchschnittliche Ähnlichkeit mit dem nächstähnlichen Taxon vergleicht usw. Auch der Umstand, daß diese Konstrukte fälschlich als monophyletisch bezeichnet werden (Schlee, 1971:53), kann nicht darüber hinwegtäuschen, daß die übergeordneten Kategorien letztendlich wiederum aufgrund typologisch-morphologischer Kriterien gewonnen werden.

Ausführlich über die Bedeutung numerischer Methoden für die Erstellung eines systematischen Bezugssystems zu diskutieren, würde den Umfang dieser Arbeit sprengen. Verwiesen sei aber auf die beispielhafte Diskussion von Löther, der ihren Wert darin sieht, daß mit ihnen ein "...vorläufiger Überblick und Identifizierung der Objekte auf Gebieten erreicht werden kann, auf denen der Zugang für natürlich-phylogenetische Klassifikation noch nicht gefunden wurde..." (Löther, 1972:236). Die Numerische Taxonomie soll somit (nur) am Beginn der Integration ihrer Methoden mit denen der Evolutionären und der Phylogenetischen Systematik stehen, welche sich "...im stufenweisen Fortschreiten der Erkenntnis (...) ergänzen" (Löther, 1972:240).

Im Vergleich dazu geht Hennigs "Phylogenetische Systematik" (1965, 1966) einen anderen Weg:

"Ermittlung der 'phylogenetischen Verwandtschaft' sensu HENNIG, hier bezeichnet als Rekonstruktion der Phylogese, d.h. der Reihenfolge der Merkmalsentstehung und damit der Taxa-Entstehung; Ermittlung der zu jeder Verzweigung gehörenden Gruppen und des (relativen) Zeitpunkts der Verzweigung. (Als Einblick in die Evolution der Morphologie und als Ansatz für evolutionsbiologische und tiergeographische Fragen.) (Schlee, 1971:52)

Es wird also dem Umstand Rechnung getragen, daß die taxonomischen Gruppen durch nur sie charakterisierende apomorphe Merkmale gekennzeichnet sind. Diese haben sich schrittweise ausgebildet, und der Grad ihrer momentanen Ausprägung gibt die wahrscheinlichen Verwandtschaftsverhältnisse an.

Die Anerkennung von Hennigs Prinzip schließt ein, daß linnéesche Kategorien, wie sie die "klassische" Systematik verwendet, hinfällig sind. Ihre tradierten Benennungen beschreiben zumeist keine validen Abstammungseinheiten. Einzig die Art -wie immer sie auch definiert sei (vgl. hierzu z.B. die Diskussion von Löther, 1972:220-229 oder die Arbeiten von Willmann, 1990 und 1991)- ist von dieser Problematik ausgenommen. Ausgehend von der Species als einer von zwei durch die Natur begründeten Systemeinheiten¹ entwickelt u.a. Ax (1988) einen neuen gedanklichen Ansatz zur Legitimierung supraspezifischer Benennungen. Da die Phylogese ein Prozeß fortlaufender Artspaltungen ist und sich als deren Folge geschlossene Abstammungsgemeinschaften bilden, sind letztere ein einzigartiges, gewachsenes Produkt, ein *Individuum*. So gesehen, verdient "...jede Gruppe von Arten, die als eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft begründbar ist, ein **Nomen proprium**" (Ax, 1988:41; fett von Ax). Durch die Umsetzung der Einheiten der Natur in ein Konstrukt dieses Namens "...werden die überindividuellen Einheiten der Natur zu **Taxa des Systems**" (Ax, 1988:4; fett von Ax). Hierbei ergibt sich, daß manche der traditionellen Kategorien durchaus monophyletische Gruppen enthalten und die bekannten Bezeichnungen als Eigennamen auf diese übertragen werden können, wie etwa die der Vertebrata und die der Mammalia (Ax, 1988:48). Die hierfür üblicherweise gebrauchten Begriffe kategorialen Ursprungs, wie Unterstamm und Klasse, aber auch Ordnung, Familie oder Gattung, beschreiben lediglich verschiedene Sequenzen derselben

¹An dieser Stelle kann der traditionelle Artnamen ohne entscheidende Einwände beibehalten werden, obwohl seine binäre Nomenklatur auf eine logische Klassifizierung zurückgeht!

Abstammungsgemeinschaften; sie eignen sich -auch wegen möglicherweise unterschiedlicher Evolutionsgeschwindigkeiten der Taxa- nicht zum Vergleich mit entsprechend gekennzeichneten Stammbaumausschnitten anderer Gruppen.

Die weiterhin stattfindende Diskussion über die Aufgaben und Methoden der Systematik (vgl. z.B. Hennig, 1984 oder Ax, 1988) hilft zunächst wenig bei der Bewältigung aktueller Probleme. So wird offenbar, daß eine biogeographische Analyse auf jeder supraspezifischen Ebene -besonders bei der Verwendung phylogenetisch nicht begründeter Gruppen- das Operieren mit systematischen Konstrukten bedeutet. Andererseits kann nicht ausschließlich die Verbreitung rezenter *Arten* zur Erklärung langfristiger Entwicklungen, wie z.B. die der Kontinentaldrift, herangezogen werden. Hier würde die Mobilität von Tieren unterschlagen, "...die man lieber auf Platten driften als eine Ortsveränderung durch den Gebrauch ihrer Fortbewegungsorgane (Flügel, Extremitäten) erreichen läßt" (Hartmann, 1986:471). Sicherlich muß die Bedeutung der Mobilität einer Art für die Überwindung großer Entfernungen relativiert werden. Platnick (1976) belegt am Beispiel von Arten der Gattung *Callilepis* aus der Spinnenunterfamilie Laroniidae, daß das interkontinentale Verbreitungsmuster dieses Taxons durch eine sich verändernde Geographie und nicht durch aktive Ausbreitung bedingt ist. Von entscheidenderer Bedeutung ist, daß bis jetzt keine Species vor dem Eozän nachgewiesen (Hartmann, 1986:476) wurde; die Arten sind jünger als die geographische Isolierung ihrer Areale. Für die supraspezifischen Gruppen kann demgegenüber ein höheres geologisches Alter angenommen werden. Insbesondere die Genera bieten sich für eine biogeographische Analyse an. Zwar ist der Umfang monophyletischer Gattungen subjektiv gewählt, und Gattung somit oft nicht mit Gattung vergleichbar, aber:

1. Die Gattungen stehen am ehesten für Artengruppen, die eine gemeinsame erdgeschichtliche Periode erlebt haben. Als solche haben sie ein genügend hohes Alter, um Aussagen machen zu können, die im Zusammenhang mit paläogeographischen Prozessen stehen¹.
2. Die Gattungen sind die einzigen höheren Taxa, die nicht aus anderen taxonomischen Konstrukten zusammengesetzt sind, sondern aus den Arten. Deren Verbreitung und (paläo-) ökologische Valenz kann im Einzelfall überprüft werden.

¹Hartmanns (1986:476) Einwand, alte Genera seien meist weltweit verbreitet, ist für die Isopoden der Südhemisphäre weitgehend irrelevant.

Wendet man sich den bestehenden höheren Taxa der zu untersuchenden Gruppe zu, können aus biogeographischer Sicht besonders poly- und paraphyletische Gruppen im Sinne Hennigs (1966) eine besondere Bedeutung gewinnen, da die hierin enthaltenen phylogenetischen Fehldeutungen auch die biogeographische Interpretation verzerren. Kommt z.B. nur jenes subordinierte Taxon einer

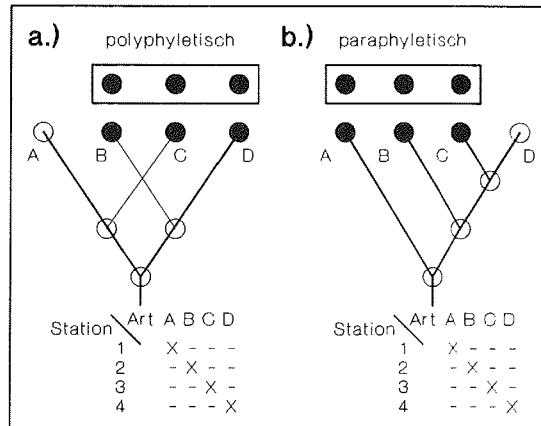


Abb. 9 Der Einfluß poly- und paraphyletischer Taxa auf die biogeographische Erfassung (zur Erläuterung vgl. Text).

polyphyletischen Gruppe in einer "primary area" vor, das polyphyletischen Ursprungs ist, so wird die Präsenz des übergeordneten Taxons in diesem Gebiet fälschlicherweise angenommen: In Abb. 9a täuscht Art C bei Station 3 die Präsenz des Taxons [BCD] vor, während das eigentliche Taxon [AC] nicht berücksichtigt wird. Andererseits kann die Präsenz nur einer untergeordneten paraphyletischen Gruppe in einem Gebiet den Umstand verschleiern, daß die monophyletischen Vertreter des übergeordneten Taxons ausschließlich in anderen Regionen gefunden werden. Während im gewählten Beispiel (Abb. 9b) das Auffinden von Art A bei Station 1 die Präsenz des Paraphylums [ABC] bei dieser Station suggeriert, wird nicht deutlich, daß die Arten B und C des Monophylums [BCD] eben nicht in diesem Gebiet leben, daß also das Monophylum [BCD] gerade durch seine Absenz bei Station 1 gekennzeichnet ist.

Das somit eigentlich erforderliche grundlegende Studium der ausgewählten Abstammungsgemeinschaft erweist sich in der Praxis häufig als unmöglich, wie das Beispiel der Aselloten-"Familie" Janiridae Sars, 1897 zeigt. Bereits Schultz (1976:14) wies kritisch auf die weit gefaßte Definition dieser Gruppe hin, und in einer aktuellen Untersuchung stellt Wägele (1989:73) fest, daß die meisten Gattungen und die "Familie" ausschließlich durch Plesiomorphien gekennzeichnet sind. Zur eingehenden Klärung der Phylogenie allein dieser Gruppe müßten wenigstens 19 Arten aus 9 Gattungen nur aus dem hier relevanten Untersuchungsgebiet bearbeitet werden. Der Biogeograph muß bei seiner Arbeit also häufig eher auf Arbeitshypothesen, als auf gesicherte Erkenntnisse zurückgreifen.

Ein wissenschaftlich vertretbarer Kompromiß kann darin liegen, daß für eine numerische biogeographische Analyse zunächst Berechnungen auf verschiedenen bestehenden systematischen Ebenen durchgeführt und vergleichend gegenübergestellt werden. Bei der Interpretation der Ergebnisse müssen die aufgrund der Artenzusammensetzung gewonnenen Erkenntnisse als Orientierungsmaßstab dienen.

5.3. Definition von "primary areas"

Die bei Schritt (2) des Analyseschemas häufig geäußerte Forderung, daß die Kriterien bei der Wahl der "primary areas" geographischer, nicht aber ökologischer oder klimatischer Natur sein sollen (Hagemeier & Stults, 1964:125; Holloway & Jardine, 1968:155), bedeutet in der Praxis nichts anderes, als daß hier Präsenz oder Absenz eines Taxons in einem Gebiet festgestellt werden. Bei der Festlegung dieser Gebiete ist bisher nach zwei verschiedenen Ansätzen verfahren worden. So erfaßten Hagemeier & Stults (1964) und Hagemeier (1966) die Säugetierpopulationen bei verschiedenen Stationen Nord-Amerikas. Dann legten sie ein Gitternetz über dessen geographische Karte, wobei die Seitenlänge eines Gitterfeldes 50 Meilen betrug, und berechneten mit Hilfe eines "index of faunistic change (IFC)" den Anteil der Arten, Gattungen, Unterfamilien und Familien, deren Verbreitung innerhalb eines Quadrates auslief. So wurden Räume von großer Homogenität (die Regionen) ermittelt, die durch Zonen großer Heterogenität getrennt sind. Die Ähnlichkeit der Regionen wiederum wurde clusteranalytisch untersucht.

Alle anderen Ansätze teilen die jeweiligen Untersuchungsgebiete aus Mangel an ausreichend und genauen Fundortangaben willkürlich in "primary areas": So werden schlicht "sites" verwendet (Kikkawa & Pearse, 1969), es wird ein Küstenstrich in jeweils 1 Breitengrad große "sample units" unterteilt (Valentine, 1966) oder die (willkürlich groß gewählten) Quadrate eines Gitternetzes dienen als Erfassungsgrundlage (z.B. bei Bock, Mitton & Lepthien, 1978).

Der Vorteil der Methode von Hagemeier & Stults (1964) liegt sicherlich darin, daß sie für die Clusteranalyse bereits definierte biogeographische Regionen verwenden. Dieses Verfahren setzt aber eine flächendeckende Beprobung voraus, die zudem in einem kurzen Zeitraum stattfinden sollte. Solch ein Vorhaben läßt sich leicht in Ländern vorstellen, wo die

Beobachtung zusammen von Wissenschaft, Naturschutzorganisationen und interessierten Laien bewerkstelligt werden kann. Antarktis und Südpolarmeer aber sind menschenleere Gebiete, von deren Flora und Fauna wir nur durch einzelne Expeditionen, die zudem über viele Jahren hinweg stattfanden, Kenntnis haben. Vorstellbar wäre hier, "intuitiv" gewonnene biogeographische Räume zu clustern. In diesem Fall würden aber alle eventuell im ersten Schritt gemachten Fehler in die Clusteranalyse eingehen.

Die willkürliche Einteilung eines Untersuchungsgebietes in "primary areas", wie sie aus den dargestellten Gründen auch für den hier relevanten Raum erforderlich ist, birgt aber auch positive Aspekte. So werden geologische, ökologische oder klimatische Einflüsse bei der Wahl der "primären Räume" ausgeschlossen. Die Ähnlichkeit der einzelnen Stationen kann zunächst unvoreingenommen ermittelt werden, um danach die Bedingungen ihrer Ähnlichkeit zu untersuchen.

5.4. Erfassung der Daten

5.4.1. Erstellen von Datenmatrizes

Grundsätzlich werden die Daten zunächst immer in einer Tabelle erfaßt, in der m Objekte m Spalten bilden und n Attribute n Reihen. Der Wert eines Attributs kann binär oder absolut ausgedrückt werden. Bei biogeographischen Fragestellungen werden die Objekte durch Stationen repräsentiert und die Attribute durch Arten, Gattungen oder Familien. Mit Hilfe einer solchen $m*n$ -Matrix kann die Ähnlichkeit der Stationen verglichen werden (Q-Analyse); will man ermitteln, welche Taxa bevorzugt zusammen auftreten, ist die Matrix zu transponieren: Die Taxa bilden die Spalten, die Stationen die Reihen (R-Analyse).

5.4.2. Vorbereitung der Datenmatrizes und Datenreduktion

Häufig, vor allem aber bei ökologischen Fragestellungen, werden die Vektoren innerhalb einer Datenmatrix verschiedenen Manipulationen unterworfen, bevor die ausgewählten Koeffizienten ermittelt werden. Standardisierungen oder Transformationen werden bei quantitativen Daten angewandt und sollen u.a. dazu dienen, Fehler bei der Probenahme oder Zufallseffekte bei den festzustellenden Verbreitungsmustern oder Abundanzen zu mildern. Bei binären Datenmatrizes stellt sich eher die Frage nach der

Reduktion der Datenmenge. Hierfür werden zumeist drei Gründe genannt (Clifford & Stephenson, 1975:85): Entweder kann die eingesetzte Software nur eine begrenzte Menge an Daten verarbeiten, oder die Rechenzeiten verlängern sich rapide. Zudem sollten Daten ohne biologische Bedeutung eliminiert werden. Während die ersten beiden Einwände aufgrund moderner Programme und schneller Rechner weitgehend bedeutungslos geworden sind, ist der letzte Punkt bei jeder Analyse neu zu überdenken.

Die in der Literatur beschriebenen Versuche, die Datenmenge zu reduzieren, beziehen sich fast ausnahmslos auf den Ausschluß von einzelnen Vertretern der jeweiligen taxonomischen Kategorien, sind also hauptsächlich für eine R-Strategie relevant (vgl. eine Zusammenstellung der Ansätze bei Clifford & Stephenson, 1975:85f); gestrichen werden in jedem Fall jene Arten, Gattungen oder Familien, die bei weniger als einer (nach verschiedenen Kriterien) festgelegten Anzahl von Stationen vorkommen oder aber eine bestimmte Abundanz nicht erreichen. Da aber häufig einige Stationen ungewöhnlich "produktiv" sind und eine Vielzahl von solitären Taxa aufweisen können, gibt es keine Rechtfertigung dafür, alle einzeln auftretenden Attribute zu löschen (Stephenson & Williams, 1971:34). Will man die Datenmenge unter diesem Gesichtspunkt reduzieren, besteht z.B. die Möglichkeit, Attribut/Attribut-Korrelationen (etwa mit dem "product-moment-correlation"-Koeffizienten) zu ermitteln und jene Elemente zu eliminieren, deren Werte unter einem festgelegten Grenzwert liegen. Dieser mathematische Ansatz berücksichtigt aber nicht die biologische Qualität der Attribute und beraubt gerade den Biogeographen *a priori* um möglicherweise wichtige Parameter; außer Einträgen, die offensichtlich nicht begründet sind, sollten also keine gelöscht werden.

Die bekannten Kriterien für den Ausschluß von Stationen sind noch weit vager. Gauch (1982:215) schlägt vor, diejenigen zu löschen, die "charakteristisch anders sind als die anderen", die "Außenseiter":

"Outliers may be identified most easily by a preliminary nonhierarchical clustering, distinguishing themselves by remaining in solitary or small clusters. The justification for omitting outliers is that their relationships to other samples in the cluster set are not expressed by information in the data anyway..."

Die Anwendung nicht-hierarchischer Clustermethoden ist zu selten erprobt, um sie

kritisch bewerten zu können (Clifford & Stephenson, 1975:117). Zudem ist der gegenwärtige Autor der Ansicht, daß nicht-hierarchische Methoden, insbesondere das Minimalbaumverfahren oder graphische Ansätze (vgl. z.B. Deichsel & Trampisch, 1985:8f, 27ff), bei großen Datenmengen schon wegen des vergleichsweise hohen Zeitaufwandes beim manuellen Vorgehen und der geringen Plastizität von Computerausdrucken wenig attraktiv sind. Auch eine beliebige erprobte hierarchische Clusterstrategie sollte während eines Vorlaufs in der Lage sein, solitäre, kleine oder Cluster mit extremen Eigenschaften (Häufung von Stationen mit 100%er Identität) auszusondern.

5.5. Wahl eines Korrelationskoeffizienten

Die Begriffe "Similaritäts-" und "Dissimilaritäts-koeffizient" werden in der Literatur austauschbar gebraucht. Sie sind in jedem Fall ein Maß für die phänetische Ähnlichkeit zweier Proben und können im Falle binärer Koeffizienten jeweils mathematisch, z.B. durch $D_{ij} = 100 - S_{ij}$, ineinander überführt werden. Man findet unzählige Korrelationskoeffizienten in den verschiedensten Arbeiten - viele wurden aber nur einmal verwandt und können daher nicht empirisch überprüft werden (Sneath & Sokal, 1973:129). Der statistische Test nur *eines* Koeffizienten ist schwierig, da hier zu bewerten wäre, inwiefern die tatsächliche Ähnlichkeit zweier Proben mit je n Merkmalen durch den ermittelten Wert ausgedrückt wird. Es ist aber davon auszugehen, daß vor allem bei der Arbeit mit Präsenz/Absenz-Daten die Merkmale (hier also die Arten) zufällig gestreut sind: Die Spaltenvektoren der Datenmatrix sind heterogen, was Signifikanztests formal unmöglich macht (Sneath & Sokal, 1973:162ff).

Sinnvoll ist also allenfalls der Vergleich verschiedener Koeffizienten untereinander. Bock et al. (1978:414) errechneten zu diesem Zwecke Korrelationskoeffizienten. Diese erlauben zwar Aussagen wie "Abundanz-Koeffizienten unterscheiden sich deutlich von Präsenz/Absenz-Indices", die Bewertung der absoluten Qualität nur eines Maßes lassen sie aber ebenfalls nicht zu.

Somit ist man bei der Wahl eines Korrelationskoeffizienten offensichtlich vor allem auf Erfahrungswerte angewiesen. Liegt ein binärer Datensatz vor, trifft man immer wieder

auf drei Indices¹. Für diese gilt jeweils:

- a = Anzahl der Attribute, die für beide Objekte gleich sind,
- b = Anzahl der Attribute, die nur bei Objekt i zu finden sind,
- c = Anzahl der Attribute, die nur bei Objekt j zu finden sind,
- d = Anzahl der Attribute, die beide Objekte nicht besitzen,

$$0 \leq S_{ij} \leq 100.$$

Ein erster Vorschlag, Jaccards "coefficient de communauté" (1902) gibt allen Attributen das gleiche Gewicht:

$$S_{ij} = 100a/(a+b+c),$$

während Sørensen (1948) das doppelte Vorkommen eines Attributes doppelt gewichtet:

$$S_{ij} = 100(2a)/(2a+b+c).$$

Schließlich berücksichtigt der Simple-Matching-Koeffizient (Sokal & Michener, 1958) die doppelte Absenz eines Attributes:

$$S_{ij} = 100(a+d)/(a+b+c+d).$$

Die Wahl eines binären Koeffizienten der "Doppel-Nullen" berücksichtigt ist aber nur dann sinnvoll, wenn der Status 0 für zwei zu vergleichende Objekte einen wirklichen Informationsgehalt besitzt (Legendre & Legendre, 1983:176). Bei der Arbeit mit einer

¹Eine ausführliche Darstellung von Entstehungsgeschichte und Eigenschaften dieser Koeffizienten findet man z.B. bei Sneath & Sokal, 1973:129f. Legendre & Legendre stellen einen Schlüssel zur Verfügung, mit dem man "sein" Verfahren ermitteln kann (1983:216, 217, Tables 6.3, 6.4).

Präsenz/Absenz-Matrix bedeutet dieser Status aber eher das Fehlen einer Information; insbesondere dann, wenn z.B. eine Art bei einer Station zufällig nicht gefunden wurde. Aus biogeographischer Sicht gibt es zudem grundsätzlichere Bedenken:

"Taking account of joint absences has the effect of saying 'estuarine and abyssal samples are similar because both lack outershelf species'." (Field et. al, 1982:39)

5.6. Wahl einer Clusterstrategie

<i>Autoren</i>	<i>Taxon</i>	<i>Gebiet</i>	<i>Koeffizient</i>	<i>Clustering</i>
Hagemeier & Stults, 1964	Mammalia	N-Amerika	Jaccard	WPGMA
Hagemeier, 1966	Mammalia	N-Amerika	Jaccard	WPGMA
Valentine, 1966	Beschalte Pelecypoda, Gastropoda (Mollusca)	Schelf NO-Amerikas	Jaccard	WPGMA
Holloway & Jardine, 1968	Rhopalocera (Lepidoptera), Chiroptera, Aves	Indo-Austral. Gebiet	Preston	Single-Linkage
Kikkawa & Pearse, 1969	Aves (nur Landvögel)	Australien	Shannon-Wiener	?
Fisher, 1968	Reptilia, Amphibia, Mammalia	Kansas	?	UPGMA
Bock et al., 1978	Fringillidae (Aves)	N-Amerika	Jaccard, Simple Matching	UPGMA

Abb. 10 Beispiele für die Anwendung gemeinschaftsanalytischer Techniken in der Zoogeographie.

Grundsätzlich kann die Tauglichkeit einer Clusterstrategie mit Hilfe des Cophenetischen Koeffizienten überprüft werden. Zu diesem Zweck wird außer der ursprünglichen (Dis-) Similaritätsmatrix **S** mit den Objekten **i** und **j** eine Cophenetische Matrix **C** mit den Objekten **i'** und **j'** benötigt. Diese wird aus dem durch die jeweilige Clusteranalyse gewonnenen Phänogramm ermittelt: Hierzu können aus der Lage der Verzweigungen neue Ähnlichkeitswerte für alle Objektpaare **i'** und **j'** abgelesen werden, die nun in die Matrix **C** eingehen (Sneath & Sokal, 1973:279, Fig. 5-29). Die korrespondierenden Werte beider Matrizes werden zusammengestellt und ein Matrixkorrelationskoeffizient wird ermittelt. Je größer dessen Wert, desto überzeugender die Clusterstrategie.

Bei alledem darf aber nicht übersehen werden, daß die vorgestellten "Testverfahren"

nur einen Hinweis auf die Qualität der angewandten Strategie darstellen können. Aus biogeographischer Sicht ist ihr Nutzen insofern eingeschränkt,

"... als doch die Clusteranalyse als strukturierende, hypothesenerzeugende Methode betrachtet und gerade dann eingesetzt wird, wenn über die Datenstruktur [die Verbreitungsmuster der Arten, HW] zu wenig bekannt ist, als daß a priori mehr oder weniger scharfe Voraussetzungen über diese Struktur verifiziert werden könnten." (Bock, 1980:222)

Aus empirischen Gründen sollten demzufolge Erfahrungen anderer Autoren als erstes Auswahlkriterium berücksichtigt werden, wenn nach einem geeigneten Verfahren gesucht wird. Bieten sich scheinbar mehrere gleichrangige Strategien an, kann der Cophenetische Index als zusätzliche Entscheidungshilfe ermittelt werden.

Hinsichtlich der Klassifizierung biogeographischer Räume ist man aus mathematischer Sicht an der "durchschnittlichen Ähnlichkeit" von Stationen und/oder Stationsgruppen interessiert. Somit ist eine der vier average-clustering-Strategien anzuwenden, deren jeweilige Eigenschaften z.B. von Legendre & Legendre (1983:231f) erläutert werden. Auch sind in repräsentativen biogeographischen Studien häufig UPGMA- (**U**nweighted **P**air **G**roup **M**ethod using arithmetic **A**verages) oder WPGMA- (**W**eighted **P**air **G**roup **M**ethod using arithmetic **A**verages) Linkage als Klassifikationsstrategie angewandt worden, wenn ein (Dis-) Similaritätskoeffizient der "Doppel-Nullen" ausschließt, zugrunde lag (vgl. Abb.10). Zwei ähnliche Methoden, die statt der arithmetischen Mittel die Zentroide der Stationsgruppen nutzen (UPGMC und WPGMC), haben kaum Eingang in die Literatur gefunden. Farris (1969) konnte aber mathematisch zeigen, daß *alle* average-clustering-Verfahren hohe Korrelationskoeffizienten liefern; er bestätigte damit die empirisch gewonnenen Erkenntnisse von Sokal & Rohlf (1962).

Für die Bildung von Attribut- (meistens Art-) Clustern aufgrund von Abundanzen wurde in ökologischen Arbeiten häufig das complete-linkage verwendet (vgl. z.B. Piatkowski, 1987; Piepenburg, 1988; Voß, 1988). Dieses auch als farthest-neighbour-Technik bekannte Klassifikationsverfahren verknüpft das neue Element jeweils mit dem entferntesten Attribut einer bestehenden Gruppe. Die Verknüpfung berücksichtigt also die maximale Distanz, was in der Praxis selbst bei homogenem Datenmaterial zu scharf

abgegrenzten Clustern führt (Piatkowski, 1987:20). Zudem verweist Piepenburg auf den in diesem Falle hohen Cophenetischen Index (1988:27).

5.7. Interpretationen der Phänogramme

Bei allen Klassifikationstechniken müssen auf allen Stufen Entscheidungen hinsichtlich einer adäquaten Verfahrensweise getroffen werden. Es ist unbestreitbar, daß diese zu einem großen Teil auf einem subjektiven Verständnis beruhen und intuitiv entschieden werden muß, ob eine Klassifikation "besser" oder "schlechter" ist (Clifford & Stephenson, 1975:125f). Insbesondere trifft dies für die Festlegung kritischer Distanz- (oder Ähnlichkeits-) Werte zu, durch die die Elemente eines Phänogramms in Cluster gruppiert werden. In der Praxis werden hierzu entsprechende Linien über das Diagramm gelegt, wobei sich bei taxonomischen Analysen die gewünschte Klassifikation an den "klassischen" höheren Taxa orientieren könnte. Analog gehen einige biogeographische Ansätze vor: Sie sehen etwa Provinzen bei einem Distanzwert von 0,27 und höhere Kategorien bei größeren Werten (z.B. Hagemeyer & Stults, 1964 oder Holloway & Jardine, 1968). Das Studium biogeographischer Literatur zeigt aber, daß die kategorialen Begriffe nicht einheitlich und vergleichbar gebraucht werden. Unabhängig davon, ob dies aus Nachlässigkeit geschieht oder wohlgedacht ist, kann ein Vorschlag von Sneath & Sokal (1973:214) aufgegriffen werden: "We call the [systematic] groups simply *phenons* and preface them with a number indicating the level of resemblance at which they are formed" (etwa das "80%-phenon") (kursiv von den Autoren). Entsprechend kann man von Stationsgruppen bei Annahme eines bestimmten Grenzwertes sprechen.

Bei biogeographischen Analysen unterliegt die Wahl des Grenzwertes besonderen Erfordernissen. Ausgangspunkt aller biogeographischer Studien ist die Frage "Was lebt wo und warum?" (Humphries & Parenti, 1986:XI). Es wird nach dem geographischen Ursprung der Taxa gesucht und nach den Richtungen, in die sie sich ausgebreitet haben. Die dazu anzuwendende Methode setzt eine präliminarische phylogenetische Analyse voraus und wurde grundsätzlich bereits von Hennig (1960:223f) beschrieben. Für jede in einer geographischen Region endemische Art *a* ist zu überprüfen, welches ihre Schwesterart ist und wo diese lebt. Wird auch diese Art *b* in diesem Gebiet gefunden, ist nach der Schwesterart oder -gruppe der

monophyletischen Einheit (a,b) zu fahnden. Ergebnis ist in jedem Fall eine monophyletische endemische Artengruppe, deren Schwestergruppe nicht in der fraglichen Region angetroffen wird. Die möglichst vollständige Kenntnis von der phylogenetischen Struktur solcher Gruppen ist Voraussetzung für die Untersuchung der faunistischen Beziehungen eines Gebietes, die mit anderen Gegenden bestehen.

Bei einem multivariaten Ansatz werden die Stationen aufgrund der Zahl übereinstimmender Taxa gruppiert. Stationen, die im clusteranalytisch gewonnenen Phänogramm die gleiche Wurzel haben, zeichnen sich mit der Zahl gleicher taxonomischer Gruppen zumeist auch durch entsprechend viele gleiche Lebensformtypen aus, die unter vergleichbaren Umweltbedingungen leben. Je weiter Stationen oder Stationsgruppen im Phänogramm auseinander liegen, desto größer werden die diesbezüglichen Unterschiede, um so charakteristischer werden die jeweiligen Gemeinschaften von Taxa.

Distinkte Gemeinschaften in einem Untersuchungsgebiet deuten zumeist auf die Isolation dieser Gruppe durch z.B. geographische Gegebenheiten hin. Bei einer biogeographischen Fragestellung muß die Wahl eines Grenzwertes zur Gruppierung von Stationen somit unter zwei Gesichtspunkten vorgenommen werden. Zunächst sollten sich die gewonnenen Cluster durch charakteristische Gemeinschaften von Taxa auszeichnen; möglichst viele taxonomische Gruppen sollten jeweils endemisch für diese Stationsgruppen sein. Nun kann nach den nächsverwandten Taxa dieser Endemiten in den anderen Stationsclustern gesucht werden (Vikarianz). Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Modalitäten durch die das Areal entstanden ist, kann damit die biogeographische Geschichte der taxonomischen Gruppe im gesamten Untersuchungsgebiet geklärt werden.

6. CHARAKTERISIERUNG DER ISOPODENFAUNA DES SCOTIA-BOGENS AUS BIOGEOGRAPHISCHER SICHT

6.1. Gewinnung der Rohdaten

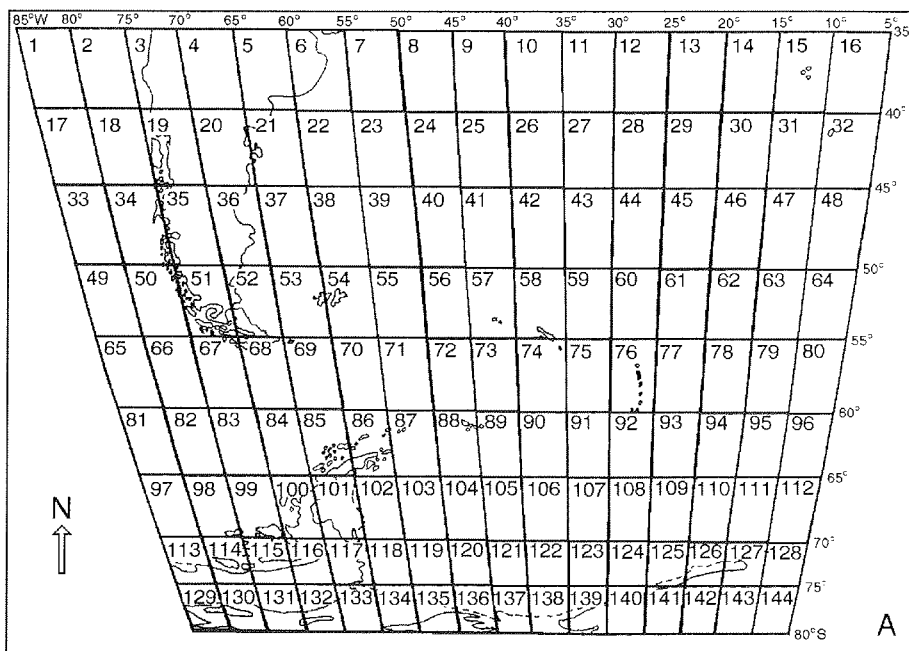


Abb. 11 Einteilung des Erfassungsgebietes in $5^\circ \times 5^\circ$ große "Stationen" sowie deren Benennung.

Aus Gründen der Praktikabilität wurden das Untersuchungsgebiet zunächst in $5 \times 5^\circ$ große Untereinheiten geteilt und diese von 1 bis 144 durchnummeriert (Abb.11). Hierbei wurde bewußt in Kauf genommen, daß die Probeflächen mit höheren Breiten kleiner werden. Die geographischen Fundorte der bekannten Isopodenarten wurden den entsprechenden "Stationen" aus Abb.11 zugewiesen, so daß letztendlich eine Stations/Arten-Matrix mit Präsenz-Absenz-Werten vorlag. Abb.12 zeigt, daß viele dieser Gebiete offenbar noch nicht beprobt worden oder daß von dort zumindest keine Isopoden gemeldet worden sind. Dieser Umstand läßt Artefakte erwarten, Endemismen können durch fehlende Probenahmen vorgetäuscht sein.

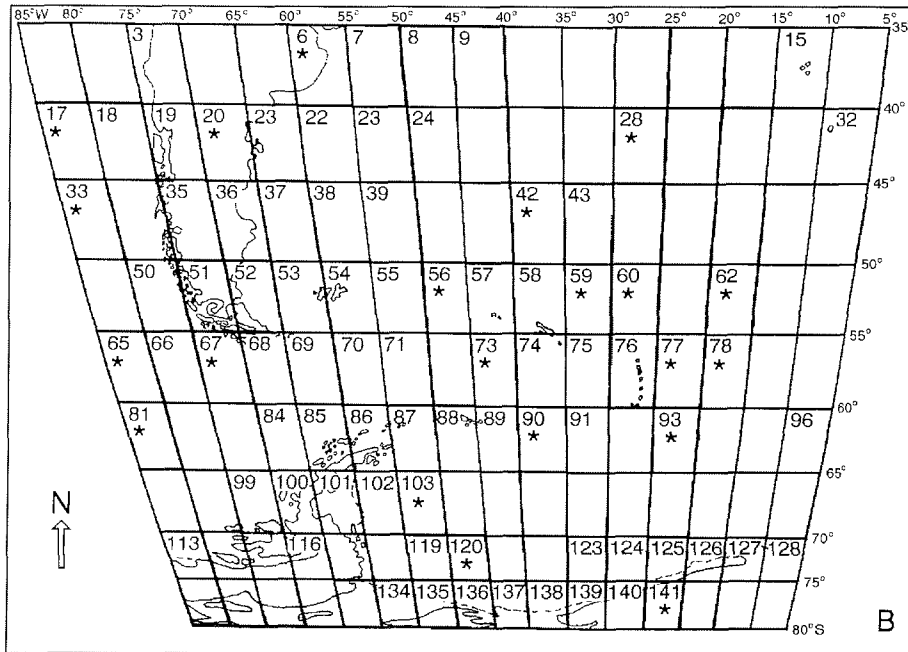


Abb. 12 Darstellung jener Stationen, von denen tatsächlich Isopoden gemeldet wurden; die Sterne (*) markieren die Stationen mit nur einer gefundenen Art.

Im weiteren folgt die Klassifikation der übergeordneten Taxa grundsätzlich dem Vorschlag Wägeles (1989:237ff und 1991:34ff), wobei aber die Revisionen der Paramunnidae (Just, 1990), Acanthaspidiidae (Brandt, 1991a) und Serolidae (Wägele, im Druck) sowie die Errichtung der ursprünglichen Aselloten-Familie Vermectiadiidae Just & Poore, 1992 berücksichtigt wurden. Ebenso werden die Santiidae als eigene Familie betrachtet und nicht den Pleurocopidae zugeordnet (Kussakin, 1988)¹. Auch sind (sub-)antarktische Asseln der Unterordnung Cymothoidea nur unzureichend bekannt (Wägele, 1991:30). Von den Arten der Familie Bopyridae Rafinesque, 1815 wurden bisher fast nur Larvalstadien gefunden (Wägele, pers. Mitt.), während die Cymothoidea Leach, 1814 ausschließlich stationäre Parasiten sind, die an Fischen sitzen (Kaestner, 1967:1184). Da es aus zoogeographischer Sicht sinnvoll ist, sich auf das Verbreitungsmuster von Isopoden zu stützen, die nicht ausdrücklich für Migrationen ausgestattet sind und ihre Jungen bei sich tragen (Kussakin, 1967:329), müßte im Fall der Bopyridae der vollständige Entwicklungszyklus bekannt sein. Hinsichtlich der Cymothoidea müßten auch die Wirte

¹Einige dieser neuen Erkenntnisse sind in Wägeles (1991) zweitem Vorschlag bereits berücksichtigt worden.

herangezogen werden, um die jeweiligen Verbreitungsmuster befriedigend aufklären zu können. Daher gingen Bopyridae und Cymothoidae nicht in die vorliegende Untersuchung ein.

Unter Berücksichtigung dieser Vorgaben wurde eine Liste aller bekannten Asseln des fraglichen Gebiets erstellt (vgl. Appendix). Aus der Stations/Arten-Matrix wurden ebenfalls binäre Stations/Gattungs- und Stations/Familien-Matrizes abgeleitet.

Station	3	6	7	8	9	15	17	18	19	20	21	22	23	24	28	32	33
Familien	3	1	10	2	8	13	1	3	9	1	4	6	4	3	1	3	1
Gattungen	4	1	13	2	8	24	1	3	14	1	5	12	5	3	1	3	1
Arten	4	1	18	2	12	29	1	3	18	1	5	16	5	3	1	4	1
Station	35	36	37	38	39	42	43	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Familien	1	8	5	2	3	1	2	2	14	16	14	19	4	1	3	20	1
Gattungen	1	13	9	2	3	1	2	2	35	43	29	41	5	1	7	40	1
Arten	1	15	11	2	4	1	2	2	53	68	41	59	5	1	10	61	1
Station	60	62	65	66	67	68	69	70	71	73	74	75	76	77	78	81	84
Familien	1	1	1	2	1	8	8	4	4	1	2	2	7	1	1	1	4
Gattungen	1	1	1	2	1	14	11	5	4	1	3	2	15	1	1	1	4
Arten	1	1	1	2	1	20	14	6	4	1	3	3	16	1	1	1	5
Station	85	86	87	88	89	90	91	93	96	99	100	101	102	103	113	116	119
Familien	14	17	20	9	9	1	2	1	1	2	7	8	4	1	3	2	2
Gattungen	22	33	41	16	10	1	2	1	1	2	14	12	4	1	6	2	2
Arten	26	57	60	23	12	1	2	1	2	2	22	16	5	1	7	2	2
Station	120	123	124	125	126	127	128	134	135	136	137	138	139	140	141		
Familien	1	4	2	5	5	3	4	2	3	3	4	3	4	2	1		
Gattungen	1	5	5	13	13	8	9	5	5	5	4	8	3	1			
Arten	1	6	5	18	20	11	10	5	5	5	6	4	9	4	1		

Abb. 13 Anzahl der systematischen Kategorien bei den einzelnen Stationen.

6.2. Q-Analysen

6.2.1. Wahl des binären Korrelationskoeffizienten

Von den oben eingegrenzten beiden binären Koeffizienten wurde der von Sørensen gewählt. Hier sind lediglich gleichmäßig höhere Ähnlichkeitswerte als beim Jaccard-Index zu erwarten, auch sind in der Literatur im Vergleich zu diesem Koeffizienten keine Nachteile beschrieben worden. Zudem erscheint es intuitiv richtig, das Vorkommen jener Elemente

mehr zu gewichten, die letztendlich die Ähnlichkeit zweier geographischer Gebiete konstituieren; Sørensens Koeffizient scheint somit für Matrizes mit vielen parallelen Absenzen besser geeignet (Clifford & Stephenson, 1975:55f).

6.2.2. Test der Koeffizienten / Identifizierung von Ausreißern

In einem Vorlauf wurde mit Hilfe des Sørensen-Index und unter Verwendung von 82 Stationen und 324 Arten eine $n \times n$ -Matrix erstellt und aus deren Werten ein Minimalbaum konstruiert (Abb.14). 14 Stationen ließen sich nicht in die graphische Darstellung eingliedern. Der mit 71,4% weitaus größte Teil davon sind Stationen mit jeweils nur einer Art. Wie bereits oben vermutet, läßt sich ein vergleichbares Ergebnis aber auch mit Hilfe einer präliminarischen Clusteranalyse erzielen (Abb.15). Das auf derselben $n \times n$ -Matrix basierende und nach dem UPMGA-Verfahren erstellte Dendrogramm (Abb.15B) weist neun solitäre Stationen und einen Cluster mit Stationen von extremer Ähnlichkeit aus. Auch hier besteht der mit 78,6% größte Anteil aus Stationen mit nur einer Art; die übrigen Ausreißer sind durch jeweils zwei Species gekennzeichnet.

Eine parallel durchgeführte Analyse mit demselben Datensatz und dem Jaccard-Index ergab die identische Gruppierung der Stationen, wobei die Ähnlichkeitswerte durchgehend kleiner waren (Abb.15A).

Der Vergleich von nicht-hierarchischem (Minimalbaum) und hierarchischem (Dendrogramme) Ansatz zeigt, daß -zumindest bei einem binären Datensatz- beide Verfahren angewandt werden können, um Ausreißer zu identifizieren. Die ungleich kürzere Zeit, in der ein mit dem Computer erstelltes Dendrogramm zur Verfügung steht, als ein "von Hand" erstellter Minimalbaum, favorisiert die erste Methode. Wegen des jeweils großen Anteils von Stationen mit jeweils nur einer Art wurden diese von den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen. Die Anteile der anderen als Ausreißer erkenntlichen Stationen erschienen zu gering, um mit ihnen ebenso zu verfahren. Auch lassen die Ergebnisse des Minimalbaumverfahrens vermuten (vgl. Abb.14: unter den outliers ist keine Station mit vier Arten, es gibt aber zwei mit fünf Species), daß die Aussonderung in diesem Bereich zufallsbedingt ist und der Algorithmus bei einer anders gewählten ersten Station andere Ausreißer produzieren dürfte.

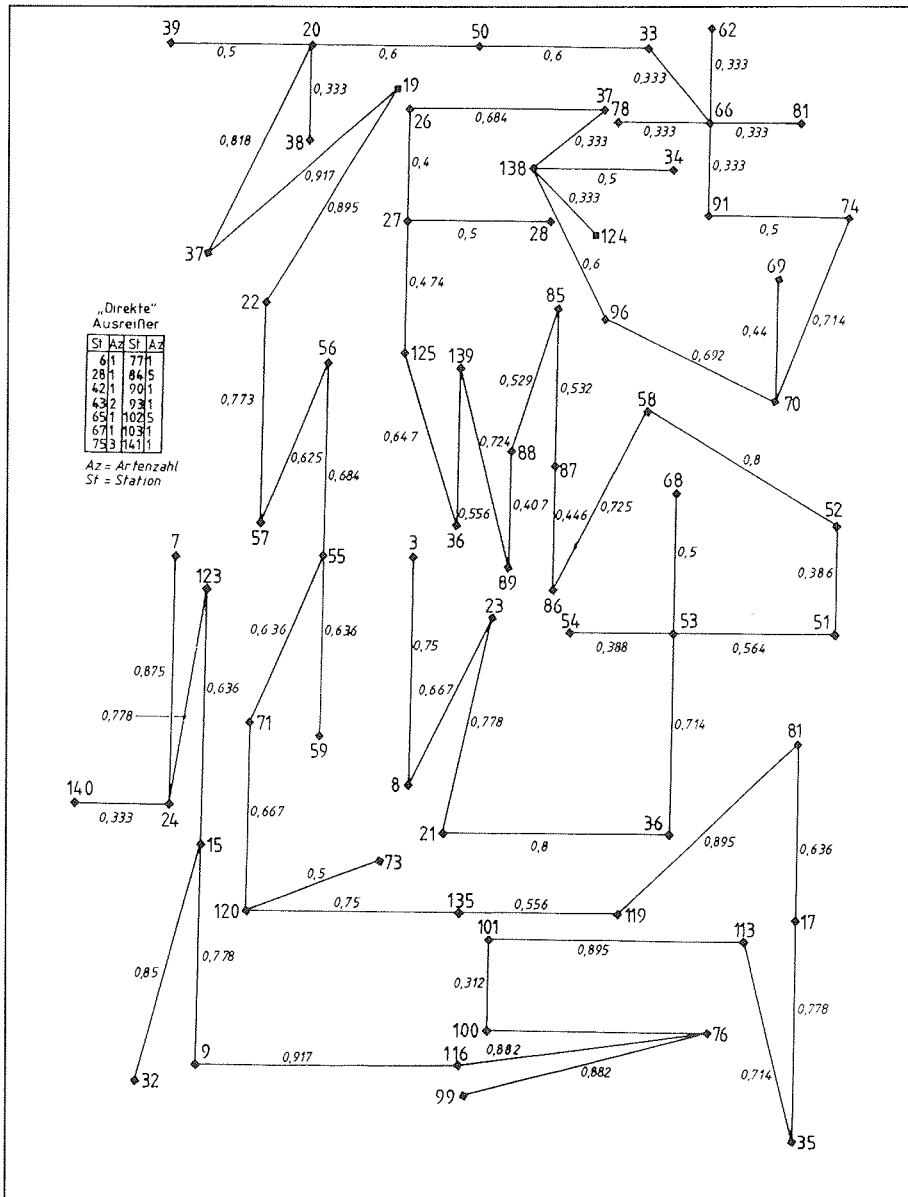


Abb. 14 Minimalbaum nach der mit dem Sørensen-Index gewonnenen Datenmatrix.

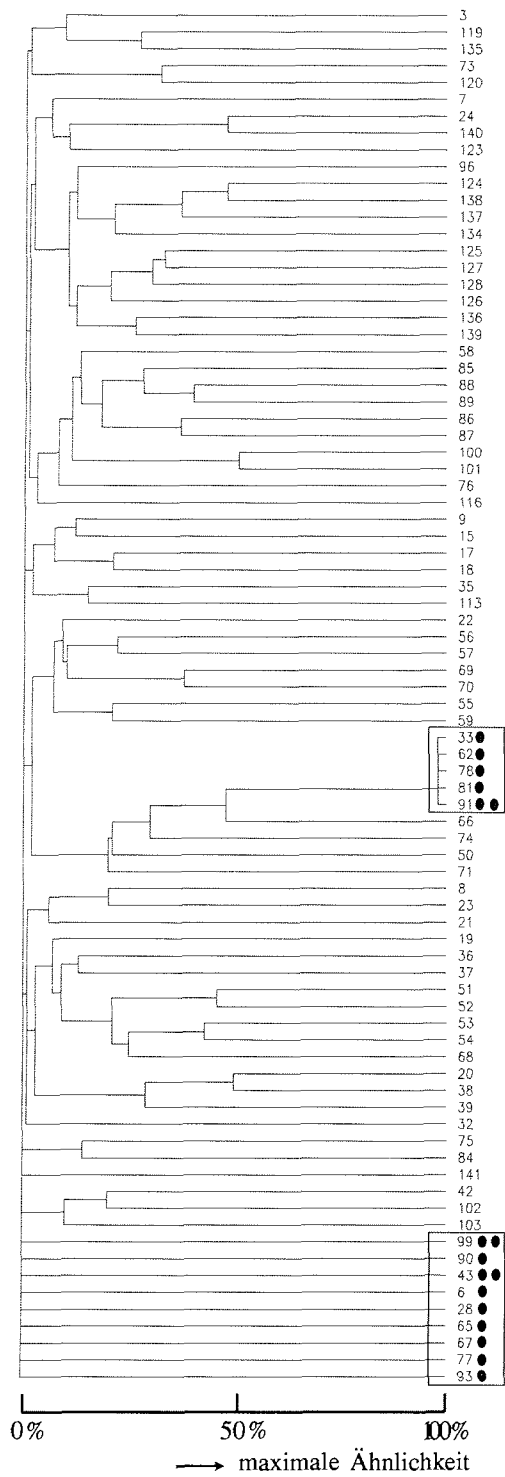


Abb 15a Art-Phänogramme des Vorlaufs: Jaccard-Index. Gekennzeichnet sind jeweils die Ausreißer, wobei die Punkte die Zahl der bei der entsprechenden Station gefundenen Arten repräsentieren.

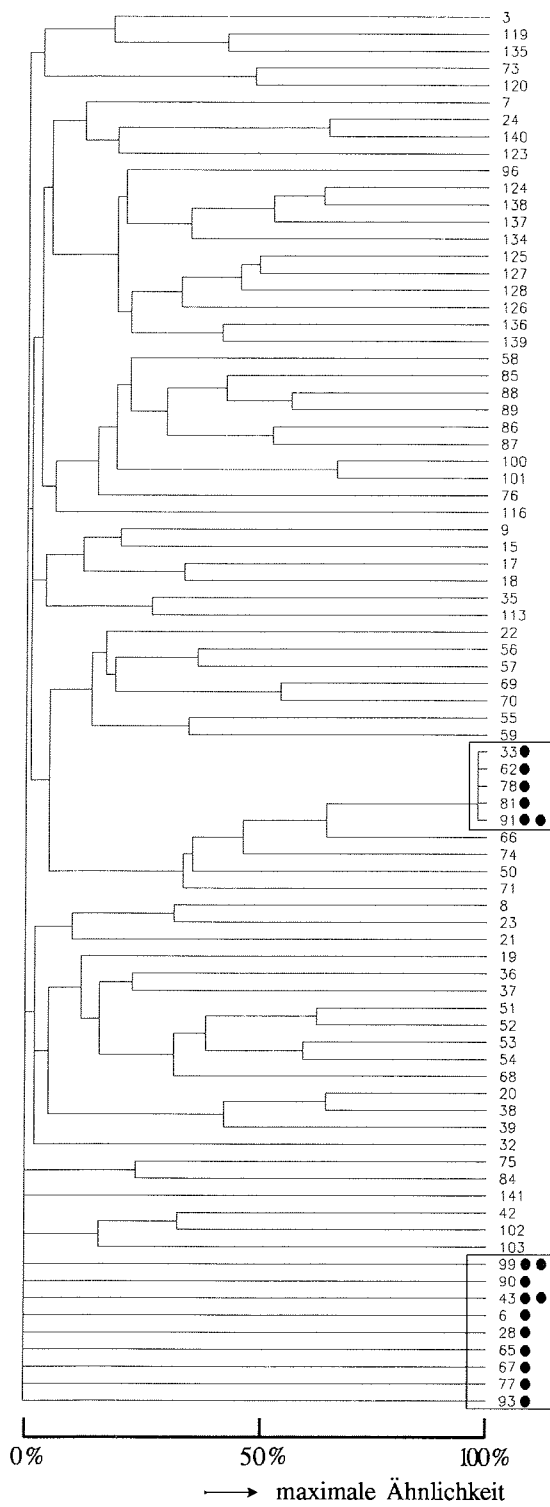


Abb 15b Art-Phänogramme des Vorlaufs:
 Sørensen-Index. Gekennzeichnet sind
 jeweils die Ausreißer, wobei die Punkte die
 Zahl der bei der entsprechenden Station
 gefundenen Arten repräsentieren.

6.2.3. Wahl und Test einer Clusterstrategie

Tab.6.1 zeigt anhand des aktuellen Materials, daß die mit dem arithmetischen Mittel der Stationsgruppen operierenden Klassifikationsverfahren UPGMA und WPGMA die höchsten Cophenetischen Indizes liefern. So wird insbesondere die u.a. von Fisher (1968:52) gemachte Erfahrung bestärkt, daß UPGMA-Linkage die besten Werte produziert. Das (z.B. von Holloway & Jardine, 1968; vgl. Kap. 5.6.) ebenfalls gebrauchte Single-Linkage fällt demgegenüber deutlich ab; es ist sogar noch schlechter als UPGMC- und WPGMC-Clustering. Unter den gegebenen Umständen konnte eine Entscheidung also nur zugunsten von UPGMA fallen¹.

Tab. 6.1. Vergleich der Cophenetischen Indizes verschiedener Clusterstrategien; ermittelt jeweils aufgrund einer reduzierten Ähnlichkeitsmatrix, die mit dem Sørensen-Index erstellt wurde.

	Single Linkage	UPGMA	WPGMA	UPGMC	WPGMC
Familienmatrix	0.6082	0.7233	0.6931	0.6309	0.6035
Gattungsmatrix	0.6413	0.7775	0.7603	0.5709	0.4240

6.2.4. Q-Analysen

Die nach den oben beschriebenen Methoden der multivariaten Datenanalyse gewonnenen Phänogramme (Abb.16-18) ergaben neben gut interpretierbaren Stationsgruppen viele solitäre Stationen und Cluster mit offensichtlich nicht ähnlichen Gebieten. Daher wurden die bereits reduzierten Datensätze jeweils nochmals um jene Stationen verringert, von denen nur zwei Arten bekannt sind. Die aufgrund dieser Matrizes ermittelten Phänogramme enthielten zwar geringfügig weniger Ausreißer, sie bestätigen aber in jedem Fall die Gruppierungen innerhalb der interpretierbaren Cluster des ersten Durchlaufs. Aus diesem Grunde konnte mit den ursprünglichen Daten weitergearbeitet werden.

Beim Vergleich der Phänogramme der verschiedenen taxonomischen Ebenen (Abb.16-

¹Das dem Autor vorliegende Programm zur Berechnung des Cophenetischen Index konnte leider die Datenmenge der Artenmatrix nicht verarbeiten. So müssen allein die Werte für Gattungs- und Familienmatrix als Hinweis dienen.

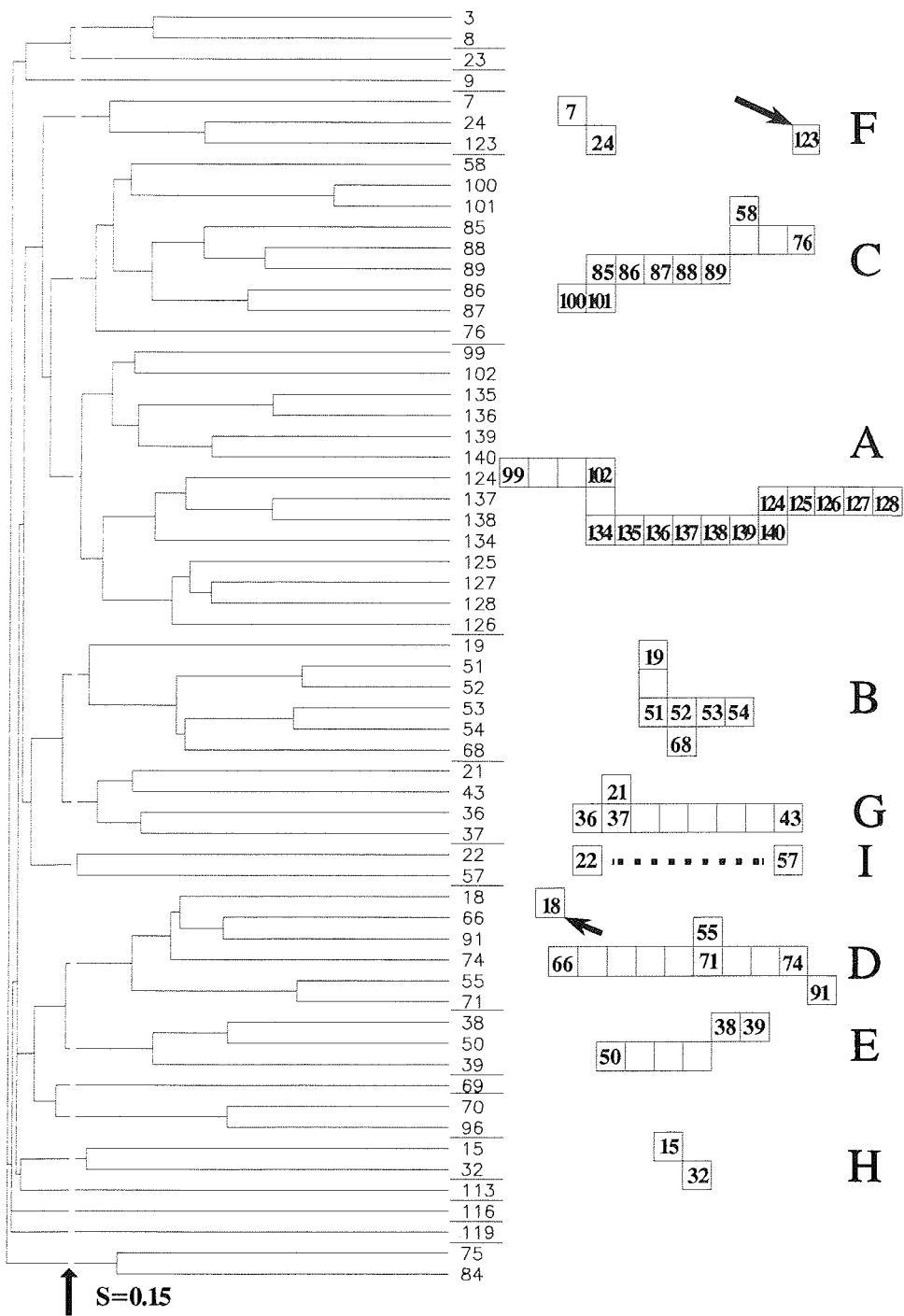


Abb. 16 UPGMA-Phänogramm aufgrund der mit dem Sörensen-Index bearbeiteten reduzierten Artenmatrix (S=Ähnlichkeitsmaß).

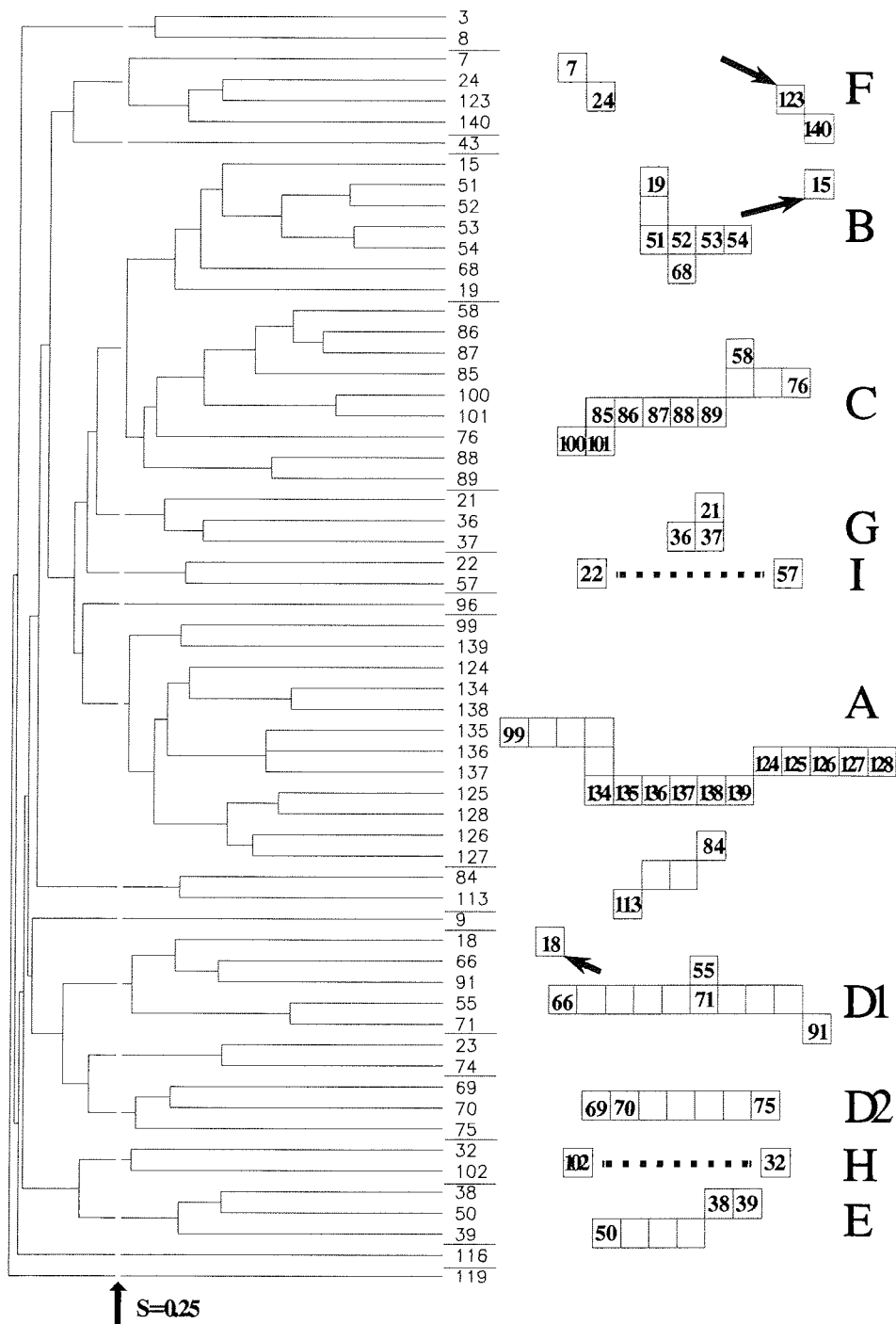


Abb. 17 UPGMA-Phänogramm aufgrund der mit dem Sörensen-Index bearbeiteten reduzierten Gattungsmatrix (S=Ähnlichkeitsmaß).

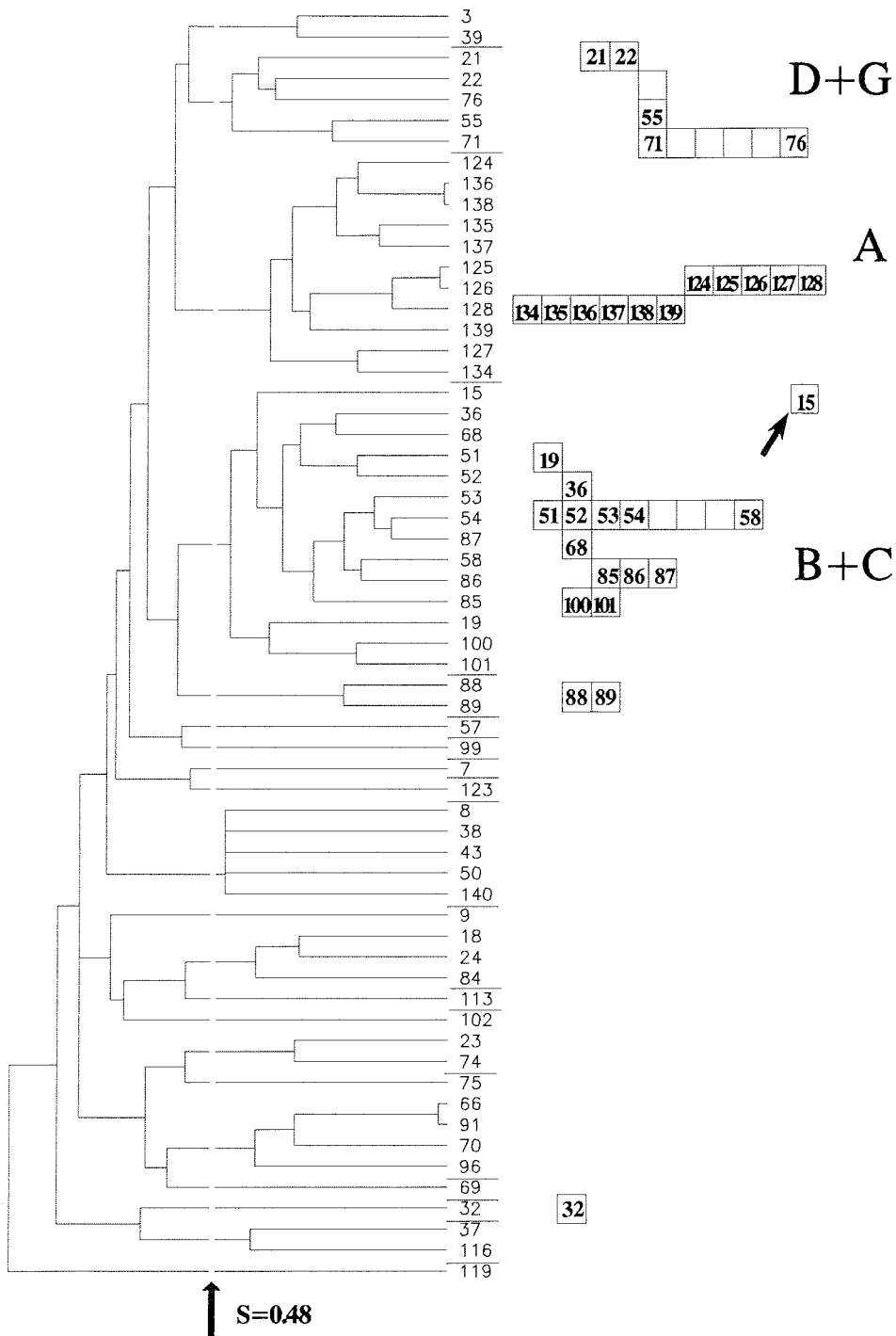


Abb. 18 UPGMA-Phänogramm aufgrund der mit dem Sörensen-Index bearbeiteten reduzierten Familienmatrix (S=Ähnlichkeitsmaß).

18) fällt auf, daß bei den gewählten kritischen Distanzwerten¹ einige Gruppierungen immer wiederkehren. So sind die meisten Stationen der antarktischen Küstenlinie im südöstlichen Teil des Untersuchungsgebietes (124-128, 134-139) in einem Cluster **A** verknüpft; auf Artniveau findet sich hier zusätzlich noch die "Küstenstation" 140 (Abb.16). Auch die westlich der Antarktischen Halbinsel gelegene Station 99 wird in Art- und Gattungsphänogramm (Abb.16, 17) dem Cluster **A** zugeordnet, während sich die Weddell-See-Station 102 nur im Phänogramm der Arten hier befindet. Die südwestliche Küste Chiles (19), Feuerland (51, 52, 68) und die Falkland-Inseln (53, 54) werden ebenfalls immer zusammengestellt (Cluster **B**). In Gattungs- und Familienphänogramm findet sich auch Tristan da Cunha (15) in dieser Gruppe.

Die Bearbeitung von Arten- und Gattungsmatrix produziert Cluster, in die die Antarktische Halbinsel (85, 100, 101) sowie die Süd-Shetland- (86, 87) und die Süd-Orkney-Inseln (88, 89), als auch Süd-Georgien (58) eingruppiert sind (**C**). Dagegen finden sich diese Elemente im Falle der Familien auf verschiedene Cluster verteilt (Abb.18); die Süd-Orkney-Inseln bilden eine eigene Einheit und die restlichen Gebiete befinden sich in einer Gruppe mit dem südlichen Südamerika. Der letzte interpretierbare Cluster im letztgenannten Phänogramm faßt die Süd-Sandwich-Inseln (76) sowie Stationen aus der Scotia-See (55, 71) und von der Ostküste Südamerikas (21, 22) zusammen (**D+G**). Station 21 und weitere Ostküstengebiete (36,37) treten in den beiden anderen Diagrammen ebenfalls zusammen auf (Cluster **G**) - im Artenphänogramm sind sie um ein Gebiet aus dem Argentinischen Becken (43) ergänzt.

In allen Phänogrammen zeigen die Stationen 55 und 71 aus der Scotia-See eine große Ähnlichkeit (Cluster **D**); im Falle der Gattungen finden sich diese im Cluster **D1** und sind in der Nähe von Stationen der Drake-Passage (69, 70) und der Grenze von Scotia- zu Weddell-See plaziert (Station 75) (Cluster **D2**). In Art- und Gattungsphänogramm wird die Drake-Passage durch die Station 66 und die Grenze der beiden Meere durch die Station 91 im Cluster **D** repräsentiert.

Im übrigen kann festgestellt werden, daß in den Phänogrammen der Arten und Gattungen fast alle Inseln des Scotia-Bogens in einem Cluster **C** zusammengefaßt sind; die Shag-Rocks (57) sind allerdings ausgeschlossen und zeigen große Ähnlichkeit mit einem

¹Die Größe dieser Werte ist den Abbildungstexten zu entnehmen. Zur Problematik ihrer Gewinnung vgl. oben.

nördlichen Element (22) (Cluster **I**). Die letzte Parallelität von Arten- und Gattungsphänogramm ist die Gruppe E mit einer Station von der Ostküste Südamerikas (50) und einem Paar aus der Scotia-See (38, 39).

Schließlich fällt im Gattungsdiagramm die Gruppierung der Weddell-See-Stationen 123 und 140 im Cluster F auf; die Stellung der Stationen 7 und 24 aus dem Argentinischen Becken ist wegen der geographischen Entfernung sicherlich zufallsbedingt.

Die Tristan-da-Cunha-Gruppe (Tristan da Cunha und die Gough-Insel) bildet nur auf Artebene einen zusammenhängenden Cluster (**H**); sonst gehört Tristan dem Cluster Südamerikas und der Falkland-Inseln an - die Gough-Insel scheint ebenfalls zufällig plaziert zu sein.

Weitere kleinere Cluster können den Abbildungen entnommen werden.

6.2.5. Diskussion

Die Gruppierung der Stationen spiegelt das geographische und ozeanographische Szenario der Region wider. Der Vergleich aller Stationsphänogramme macht deutlich, daß die Isopodenfauna des Antarktischen Schelfs im Bereich der Weddell-See (Cluster **A**) auf allen taxonomischen Ebenen distinkt ist. Dies läßt auf eine Reliktfauna schließen, die schon Gondwana besiedelte. Nach dem Zerfall des Superkontinents am Ende des Mesozoikums driftete die antarktische Platte in polare Breiten, was zu dramatischen klimatischen Veränderungen führte. Diese führten zur Vereisung des Kontinents und in deren Folge zu einer Zeitspanne ständig wechselnder Temperaturen und häufiger Meeresspiegelschwankungen (vgl. Kap. 4.1.2. und 4.1.3.). Der dadurch ausgelöste selektive Druck ließ nur Isopoden mit entsprechenden Präadaptationen überleben. Offenbar haben dann die extremen hochantarktischen Bedingungen zur Herausbildung einer weitgehend von anderen Gebieten isolierten Isopodenfauna geführt.

Für Arten und Gattungen zeigt sich die Effektivität der nordwestlich von Süd-Georgien verlaufenden Antarktischen Konvergenz als biologische Barriere. Südwestchile, Feuerland und die Falkland-Inseln (Cluster **B**) weisen eine charakteristische Arten- und Gattungsgemeinschaft auf. Gleiches gilt für die Antarktische Halbinsel, die Süd-Shetland- und Süd-Orkney-Inseln sowie Süd-Georgien (Cluster **C**). Offenbar gehören Species und Genera aus den Stationgruppen **B** und **C** zu denselben Familien, so daß diese beiden Cluster im Familienphänogramm verschmelzen; zwar sind die Süd-Orkney-Inseln hier nicht direkt

diesem Cluster zugeordnet, doch würde dies bei einem geringfügig kleiner gewählten Ähnlichkeitsmaß der Fall sein (vgl. Abb.18). Das bis hierher Geschilderte läßt zwei Schlußfolgerungen zu:

- Auf allen taxonomischen Ebenen läßt sich die Fauna des Scotia-Rücken-Systems (mit dem südlichen Südamerika, dem Scotia-Bogen und der nördlichen Antarktischen Halbinsel) eindeutig von der des antarktischen Schelfs abgrenzen.
- Das Verbreitungsmuster der Schelf-Isopoden der Scotia-Bogen-Region zeigt auf Familienebene große Homogenität, was einen gemeinsamen Ursprung der Taxa impliziert. Die Trennung in eine "südamerikanische" und eine Fauna des Scotia-Bogens bei Gattungen und Arten ist dagegen möglicherweise Folge vikarianter Verbreitungsbilder.

Somit wird die Bedeutung des Scotia-Bogens für den Austausch der Isopodenfauna zwischen Südamerika und der Antarktischen Halbinsel deutlich.

Die Isopodenfauna Tristan da Cunhas und der Gough-Insel ist auf Artniveau distinkt, auf supraspezifischer Ebene werden faunistische Beziehungen zu Südamerika offenbar. Es zeigt sich die geographische Isolation dieser Inselgruppe. Anders als im Falle der hochantarktischen Fauna (Cluster A) erlauben aber die weniger unterschiedlichen Umweltbedingungen in Südamerika und bei Tristan scheinbar einen gewissen Faunenaustausch.

Die ausgewiesenen distikten Schelf-Faunen sind heute durch große Entfernungen und Tiefseezonen getrennt. Vor diesem geographischen Hintergrund sind zwei Ausbreitungsmechanismen denkbar. Einheitliche Populationen können durch paläogeologische Prozesse, wie das Auseinanderweichen der Kontinente, getrennt worden sein und sich unabhängig voneinander weiterentwickelt haben. Auch ist vorstellbar, daß einzelne Individuen oder Populationen die bereits bestehenden Barrieren aus einer Richtung überwunden haben und sich daraus die heute beobachteten Formen entwickeln konnten. Hierbei könnten z.B. adulte Tiere oder Larven an der Wasseroberfläche verdriftet werden oder sich eurybathe Benthosorganismen über den Meeresboden auch der Tiefsee hinweg ausbreiten.

Schließlich fallen die longitudinalen Ähnlichkeiten von Stationen der Drake-Passage und der Scotia-See auf (Cluster Dn, G). Die Familien dieser Region haben zusätzliche

Affinitäten zum Argentinischen Becken. Die Morphologie der entsprechenden Stationen impliziert dabei die Existenz von Tiefseearten; diese konnten sich augenscheinlich von der Antarktischen Konvergenz ungehindert ausbreiten. Dabei ist der Faunenaustausch zwischen dem Argentinischen Becken und dem Südpolarmeer im Tiefenwasser seit dem Oligozän (53-36 MJ; vgl. Kap. 4.1.1.) möglich.

Es gibt Anzeichen, daß die Isopodenfauna der Antarktis von unterschiedlicher geologischer und bathymetrischer Herkunft ist (Brandt, 1991c:180). Somit können die für die verschiedenen Faunen beschriebenen Ausbreitungsmechanismen nur als in der Gemeinschaft vorherrschend betrachtet werden; die zoogeographische Geschichte jedes Taxons muß im Einzelfall untersucht werden.

6.3. R-Analysen

Die Gruppierung der Stationen mit Hilfe der Clusteranalyse ergab z.T. gut unterscheidbare Stationsgruppen (vgl. 6.2.). Lediglich auf Familienniveau waren die Cluster sehr groß und z.B. die Faunen Südamerikas und des Scotia-Bogens ließen sich nicht unterscheiden. Durch die Gruppierung der Taxa soll nun überprüft werden, ob sich die gewonnenen Stationscluster auch durch distinkte Gemeinschaften auszeichnen. Hiefür wurden die Gattungen gewählt (vgl. hierzu auch Abschn. 5.2.), da das Untersuchungsgebiet offensichtlich zu klein ist, um signifikante Unterschiede im Verbreitungsmuster der Familien beobachten zu können. Bei der Gruppierung aller registrierten 324 Arten wäre hingegen ein entsprechend komplexes und schwer interpretierbares Phänogramm zu erwarten.

Schließlich soll ermittelt werden, welche phylogenetischen Affinitäten die Genera einzelner Gattungsgruppen haben und ob diese mit der geographischen Geschichte der Region korrelieren.

6.3.1. Gruppierung der Gattungen

Zur Gruppierung der Gattungen wurden zunächst die Stationen der ursprünglichen Gattungs/Stationsmatrix zu den im Gattungs-UPGMA-Phänogramm (Abb.17) benannten Stationsgruppen zusammengefaßt (vgl. auch Abb.19). Daraufhin wurde die Präsenz eines Genus in diesem Stationscluster registriert und in einer binären Gattungs/Stationsgruppen-

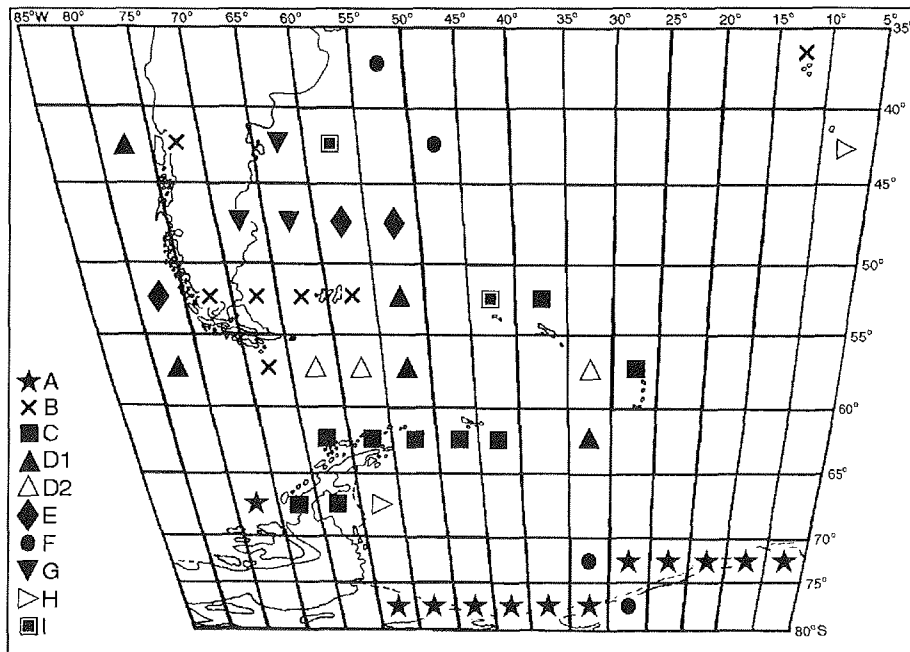


Abb. 19 Übersicht der Stationsgruppen nach dem Gattungs/Stationsphänogramm (Abb. 17); vgl. auch die Erläuterungen im Text.

Matrix festgehalten. Hieraus wurde mit Hilfe des Sørensen-Index eine Ähnlichkeitsmatrix erstellt und diese der UPGMA-Clusterstrategie unterzogen (Abb.20).

Zur besseren Übersicht wurden die Stationsgruppen und die bei einem Similaritätswert von $S=0,6$ gewonnenen Gattungscluster in einer Gemeinschaftstabelle in beziehung gesetzt (Tab. 6.2).

6.3.2. Zoogeographische Gemeinschaftsanalyse

Vor der zoogeographischen Analyse müssen zunächst die sehr heterogenen Stationsgruppen F und H eingehend betrachtet werden (Abb.19). Da diese sich jeweils aus weit entfernten Gebieten zusammensetzen¹, sind sie für eine biogeographische Betrachtung der Gattungsgruppen nur dann relevant, wenn die entsprechenden Arten auch tatsächlich in

¹Die Stationsgruppe F umfaßt Fundorte von der Ostküste Südamerikas und vom antarktische Schelf, die Gruppe H solche aus einem Gebiet aus der Weddell-See und der Gough-Insel. (Für Fundorte und Stationsnummern vgl. die Checkliste im Anhang sowie Abb.11, für die Stationsgemeinschaften Abb.19.)

geographischer Nähe gefunden wurden. So sind in den Gattungsgruppen F und C/F Genera gruppiert, die jeweils entweder an der Ostküste Südamerikas oder an der antarktischen Küstenlinie verbreitet sind. Ihre Verbreitung ist somit nicht vergleichbar, und die entsprechenden Gattungsgemeinschaften sind im vorgegebenen Rahmen für eine zoogeographische Untersuchung nicht geeignet. Gleiches gilt für die Gattungsgruppe C/H; hier werden *Coulmannia* und *Stenetrium* nur in der Weddell-See gefunden, *Iais* nur bei der Gough-Insel, während *Joeropsis* in beiden Gebieten nachgewiesen wurde.

Cuspidoserolis stellt in der Gattungsgruppe A/F die einzige Ausnahme dar, weil diese Gattungen nicht an der Ostküste Südamerikas gefunden wurde. Da die anderen Gattungen sehr ähnlich verbreitet sind, kann die Gemeinschaft A/F auch weiterhin Beachtung finden.

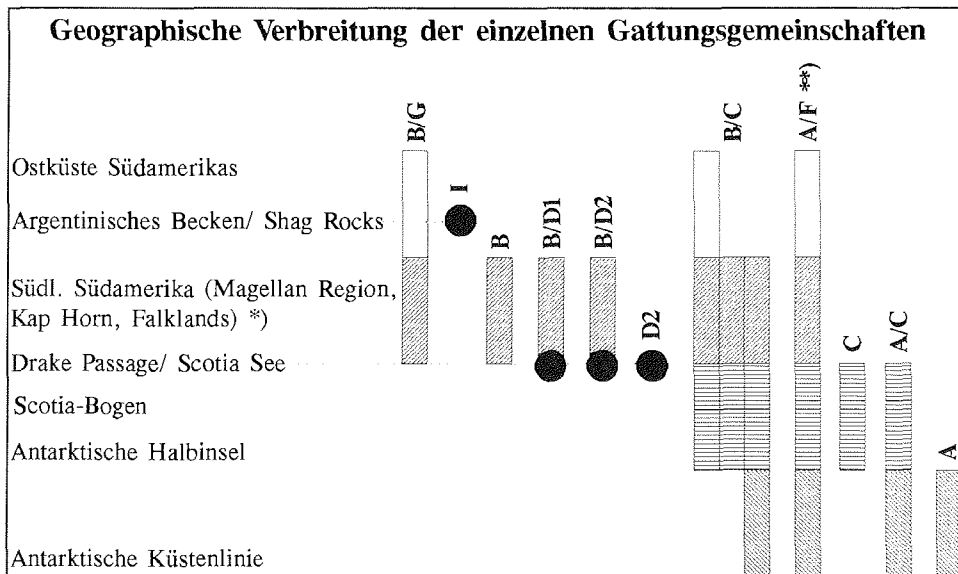
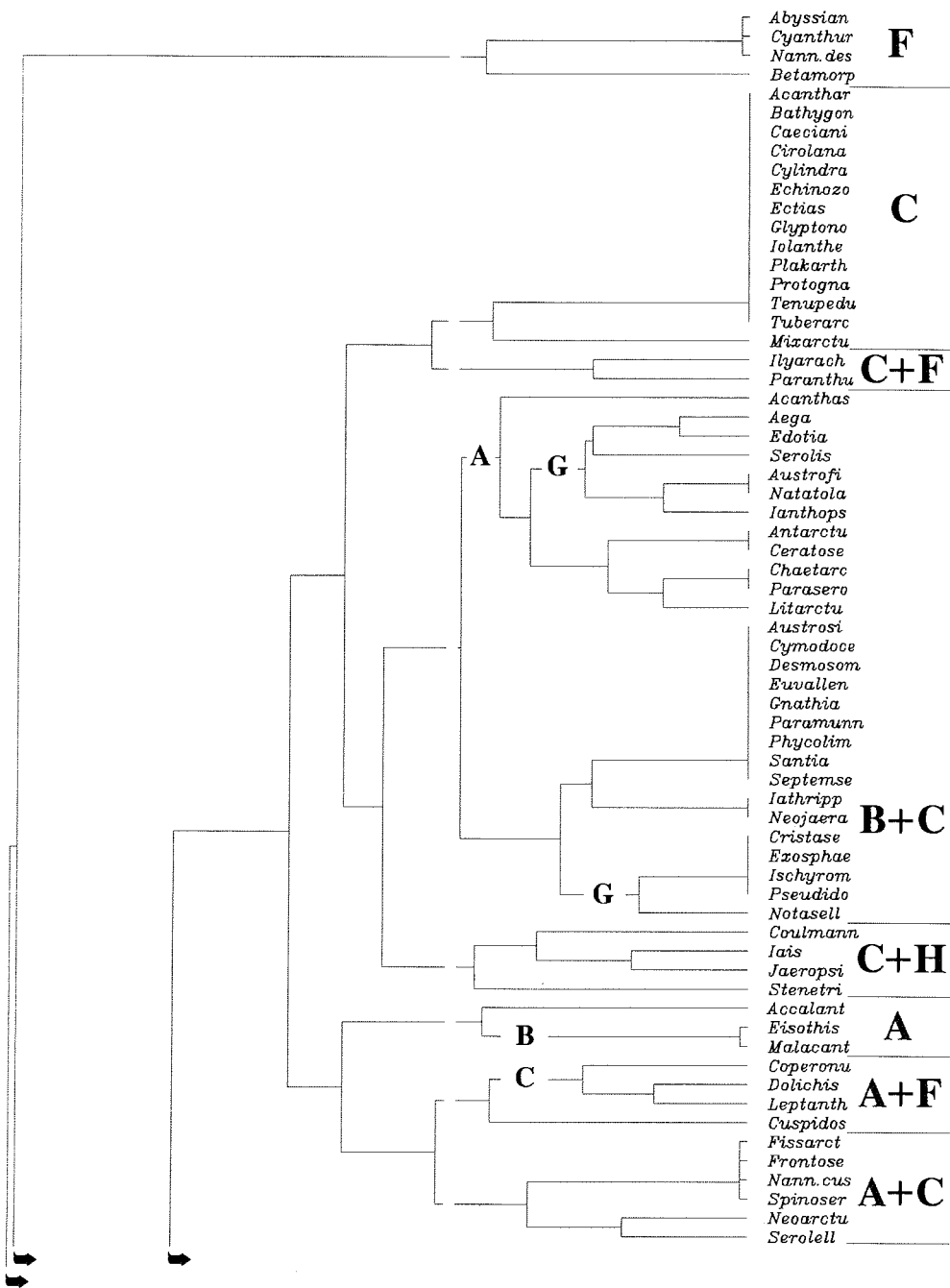


Abb. 21 Die geographische Verbreitungen der Gattungsgemeinschaften gemäß der Gemeinschaftstabelle 6.2 (vgl. Text *)zur Einordnung von Tristan da Cunha und **)zur Legitimation der Gemeinschaft A/F).

Bei der vergleichenden Betrachtung von Gemeinschaftstabelle und geographischer Verbreitung der berücksichtigten Gattungsgemeinschaften (Tab. 6.2, Abb.21) fallen zunächst drei große Gruppierungen auf, von denen zwei sehr homogen sind: eine Magellanische Gemeinschaft (B) sowie eine Gemeinschaft des Scotia-Bogens (C). Wie die Karte der Stationsgruppen (Abb.19) zeigt, schließt letztere auch Stationen der Antarktischen Halbinsel ein; hierbei handelt es sich aber sämtlich um Fundorte vom nördlichen, in Richtung der Inseln des Scotia-Bogens orientierten Teils der Peninsula.



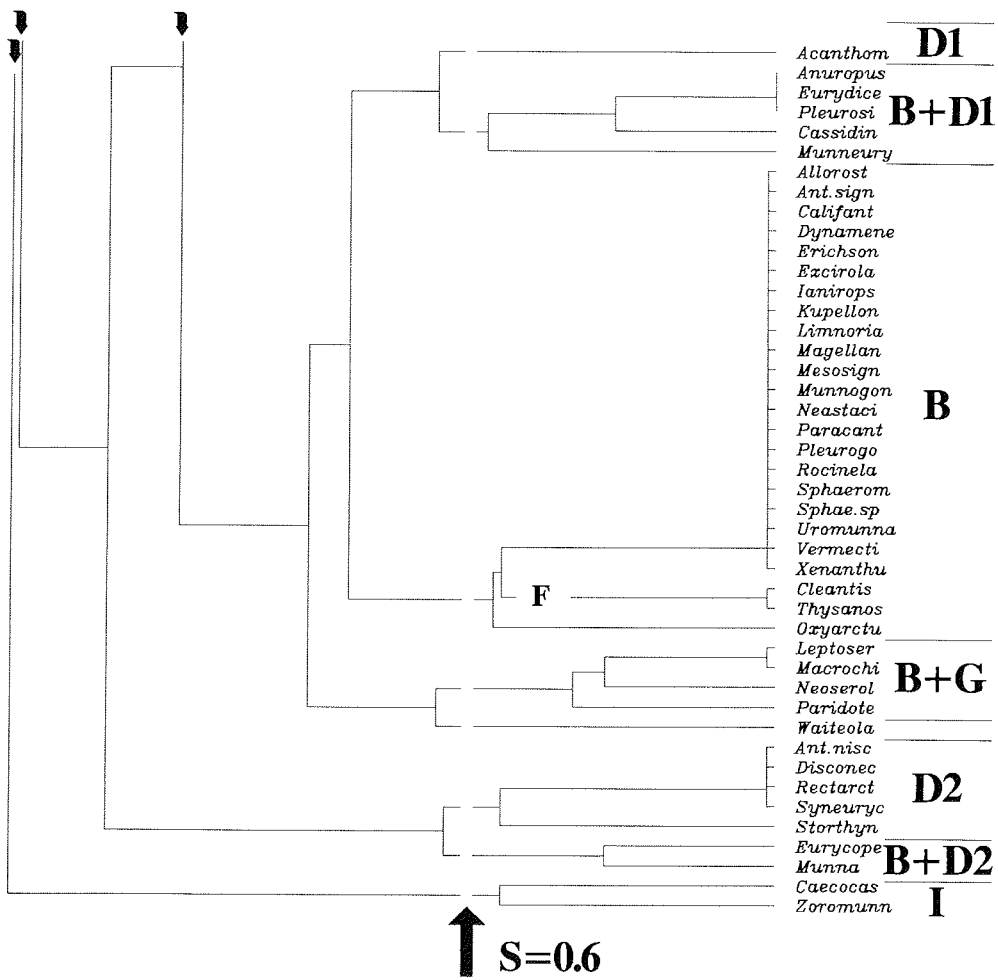


Abb. 20 Gruppierung der Gattungen unter Verwendung des Sørensen-Index und des UPGMA-Clustering; vgl. auch die Erläuterungen im Text.

	A	B	C	D1	D2	E	F	G	H	I
<i>Syneurycope</i>										
<i>Storhyngura</i>					1					
<i>Eurycope</i>				1	1					
<i>Munna</i>				1	1					
<i>Caecocassidias</i>						1				
<i>Zoromunna</i>										1
										B/D2
										x/Δ

	A	B	C	D1	D2	E	F	G	H	I
<i>Pleurosignum</i>	1									
<i>Cassidinopsis</i>	1	1	1							
<i>Munneurycope</i>	1	1	1	1	1					
<i>Albostriata</i>										B
<i>Antennulosignum</i>	1									x
<i>Caljanthura</i>	1									
<i>Dynamenella</i>	1									
<i>Erichsonella</i>	1									
<i>Excitrolana</i>	1									
<i>Ianitropsis</i>	1									
<i>Kupellonura</i>	1									
<i>Limnoria</i>	1									
<i>Magellianira</i>	1									
<i>Mesosignum</i>	1									
<i>Munnogonium</i>	1									
<i>Neastacilla</i>	1									
<i>Paracanthaspidea</i>	1									
<i>Pleurogonium</i>	1									
<i>Rocinela</i>	1									
<i>Sphaeroma</i>	1									
<i>Sphaeromidae.sp</i>	1									
<i>Uromunna</i>	1									
<i>Vermecias</i>	1									
<i>Xenanthura</i>	1									
<i>Cleantis</i>	1				1					
<i>Thysanoserolis</i>	1				1					
<i>Oxyarcturus</i>	1									1
<i>Leptoserolis</i>	1									1
<i>Macrochiridothea</i>	1									B/G
<i>Neoserolis</i>	1				1					x/γ
<i>Paridotea</i>	1									1
<i>Waiteolana</i>	1									1
<i>Antennuloniscus</i>										D2
<i>Disconectes</i>					1					Δ
<i>Rectarcturus</i>										1

Die große Gattungsgruppe **B/C** bildet insofern eine Übergangsgemeinschaft, als daß ihre Genera im Untersuchungsgebiet ausnahmslos in der Magellanstraße, über das gesamte Scotia-Rücken-System und bis hin zur nördlichen Antarktischen Halbinsel verbreitet sind. Ferner existiert eine nördliche Komponente mit Gattungen, die ihr Verbreitungsgebiet auf die Ostküste Südamerikas ausgeweitet haben sowie eine südliche, deren Genera auch entlang der antarktischen Küste gefunden werden.

Alle weiteren Gemeinschaften umfassen vergleichsweise wenige Gattungen, die aber häufig sehr heterogen verbreitet sind. Die Genera des antarktischen Schelfs finden sich in drei Clustern, die jeweils andere geographische Affinitäten haben (**A**, **A/F**, **A/C**).

6.3.2.1. Die Gattungsgruppen **B** und **C**

In Abschnitt 5.7. wurde erläutert, daß Vikarianzmuster Ansatzpunkte biogeographischer Analysen sind. Dazu ist eine präliminarische phylogenetische Analyse erforderlich. Es fällt aber schwer, die Ausbreitungsgeschichte der Isopoda im Untersuchungsgebiet mit Hilfe stammesgeschichtlicher Daten zu klären, wie es z.B. Schminke (1975) im Falle der weltweiten Verbreitung der Syncarida gelang. Hierfür liegen auf allen taxonomischen Ebenen zu wenige oder unvollständige stammesgeschichtliche Analysen vor. Dies bestätigt auch der Vergleich der äußerst distinkten Gattungsgruppen **B** und **C**. Tab. 6.3 zeigt, daß es in allen relevanten Familien quantitativ nur wenig vergleichbare Taxa gibt. Der absolut gesehen geringen Zahl "echter" Endemiten stehen einige Gruppen gegenüber, die ausschließlich entweder in der Antarktis oder nördlich der Antarktischen Konvergenz gefunden werden. Dennoch ist die Betrachtung der Gattungsgruppen **B** und **C** interessant, da die jeweils sehr charakteristischen Faunen heute durch die als biologische Barriere fungierende Antarktische Konvergenz getrennt sind und sie den Grenzbereich ehemals zusammenhängender Kontinentalplatten besiedeln.

Die Gruppierung der Genera in die Cluster **B** und **C** bestätigt die auf Art- und Gattungsniveau gewonnenen Stationsgruppen. Hierbei ist die faunistische Ähnlichkeit zwischen dem südlichen Südamerika und den Falkland-Inseln nicht erstaunlich, da sich die Entfernung zwischen beiden Gebieten im Laufe der Erdgeschichte nicht wesentlich verändert hat (vgl. Kap. 4.1.1.). Dagegen war die südgeorgische Platte bis zur Kreidezeit, also noch lange nach der Trennung Südamerikas von der Antarktis, mit Südamerika verbunden und driftet erst seitdem ostwärts; die Hauptinseln des Süd-Sandwich-Rückens sind durch die

Tab. 6.3. Die Gattungen der Cluster B und C (Tab. 6.2). Nach taxonomischen Gruppen neu geordnet. Gestrichen sind *Vermectias* und *Pleurogonium*, die im Stationscluster B nur von Tristan da Cunha bekannt sind und "*Sphaeromidae sp.*" aufgrund der ungenauen Determination. *Endemiten der Stationsgruppen.

	B	C
Anthuridea:		
Paranthuridae	<i>Califanthura</i>	
Hyssuridae	<i>Kupellonura</i> <i>Xenanthura</i>	
Asellota:		
Paramunnidae	* <i>Allorostrata</i> * <i>Antennulosignum</i> * <i>Magellianira</i> <i>Munnogonium</i>	* <i>Bathygonium</i>
Munnidae	<i>Uromunna</i>	
Mesosignidae	<i>Mesosignum</i>	
"Janiridae"	<i>Ianiropsis</i>	<i>Caecianiropsis</i> <i>Ectias</i>
Acanthaspidiidae	<i>Paracanthaspidia</i>	<i>Iolanthe</i>
Munnopsidae		
(Ilyarachninae)		<i>Echinozone</i>
Stenetriidae		* <i>Tenupedunculus</i>
Cymothoidea:		
Aegidae	<i>Rocinela</i>	
"Cirolanidae"	<i>Excirolana</i>	<i>Cirolana</i>
Protognathiidae		<i>Protognathia</i>
Sphaeromatidea:		
Limnoriidae	<i>Limnoria</i>	
Plakarthriidae		<i>Plakarthrium</i>
Serolidae	<i>Thysanoserolis</i>	
Sphaeromatidae	<i>Sphaeroma</i>	
Valvifera:		
Arcturidae		
(Arcturinae)	<i>Oxyarcturus</i> <i>Neastacilla</i>	* <i>Acantharcturus</i> * <i>Cylindrarcturus</i> <i>Mixarcturus</i> <i>Tuberarcturus</i> <i>Glyptonotus</i>
Chaetiliidae		
Idotheidae	<i>Cleantis</i> <i>Erichsonella</i>	

vulkanischen Aktivitäten eines erst seit 8 MJ aktiven *spreading centers* entstanden (vgl. Kap. 4.1.1., Abb.2). Vor diesem Hintergrund haben die Affinitäten Süd-Georgiens und der Süd-Sandwich-Inseln zum südlichen Scotia-Bogen und zur nördlichen Antarktischen Halbinsel

zwei Konsequenzen:

- Die Besiedlung Süd-Georgiens und der Süd-Sandwich-Inseln durch Asseln (der Gattungsgruppe C) ist weitgehend von der Trennung Südamerikas und der Antarktis unabhängig; viele Isopodenarten dieser Inseln, des südlichen Scotia-Bogens und der nördlichen Antarktischen Halbinsel entwickelten und breiteten sich erst während der Kreide und nach dieser Zeit aus.
- Die entsprechenden Zeitspannen genügte zur Etablierung von distinkten Isopodengattungen (vgl. hierzu insbesondere die Endemiten der Gattungsgruppe C in Tab. 6.3).

Die **Asellota** Latreille, 1803 sind die artenreichste Gruppe der Gattungsgemeinschaften B und C (Tab. 6.3). Ihre im Untersuchungsgebiet vertretenen Arten werden im folgenden Abschnitt 7. untersucht, dort finden sich auch weitere zoogeographische und phylogenetischen Hinweise zu den im folgenden besprochenen Gattungen.

Die Genera der Paramunnidae sind zumeist ungenügend beschrieben oder sehr heterogen (Wägele, 1989:70), eine phylogenetische Analyse steht aus. Außer *Munnogonium* George & Strömberg, 1968 sind alle Gattungen der Gemeinschaften B und C Endemiten; *Allorostrata* Winkler, im Druck und *Magellianira* Winkler, im Druck sind nur aus der Magellan-Straße bekannt, *Antennulosignum* Nordenstam, 1933 nur von den Falkland-Inseln, und *Bathygonium* Kussakin & Vasina, 1984 wurde bisher nur bei den Süd-Sandwich-Inseln gefunden. Sämtliche Gattungen scheinen stammesgeschichtlich nicht unmittelbar miteinander verbunden zu sein. *Antennulosignum* ist eng mit *Pleurosignum* und *Pleurogonium* verwandt, *Munnogonium* ist möglicherweise von einer *Austrosignum*-ähnlichen Art abgeleitet (Wilson, 1980:221). Die monotypische Gattung *Bathygonium* zeigt große Ähnlichkeiten mit *Neasellus* und hat abgeleitete Kennzeichen (Brandt, 1991c:173). *Magellianira* stammt von einer Tiefseeform ab und ist mit *Abyssianira* verwandt (Winkler, im Druck b). Viele charakteristische Merkmale von *Allorostrata* sind innerhalb der Paramunnidae einzigartig, mögliche phylogenetische Affinitäten dieser Gattung sind unbekannt (loc. cit., Abb.30-33).

Die zahlreichen Taxa der Paramunnidae sind weltweit verbreitet. Das

Verbreitungsbild der eben genannten Gattungen in der untersuchten Region deutet an, daß deren Phylogenie und Zoogeographie nur unter Einbeziehung der kosmopolitischen Affinitäten geklärt werden kann.

Von den "Janiridae" ist *Ianiropsis* Sars, 1899 mit drei Arten im südlichen Südamerika vertreten. Die Gattung gehört zur urtümlichsten Gruppe janirider Genera (Wägele, 1989:74, Abb.37) und wird nicht in der Antarktis gefunden. *Caecianiropsis* Menzies & Petit, 1956 und *Ectias* (Richardson, 1906) sind dagegen ausschließlich südlich der Antarktischen Konvergenz beheimatet, wo sich *C. elongata* und *E. turqueti* erfolgreich etabliert haben (vgl. Appendix). Beide Gattungen gehören innerhalb der "Janiridae" zu unterschiedlichen, jeweils abgeleiteten Gattungsgruppen (loc. cit.:74, Abb.37; 75f). Die Phylogenie der "Janiridae" ist weitgehend ungeklärt, doch ist sicher, daß *Ianiropsis* sowie *Caecianiropsis* und *Ectias* keine Schwestertaxa, sondern unterschiedlich weit evolvierte Taxa sind. Somit unterstützt das Verbreitungsmuster der drei Gattungen in der Scotia-Bogen-Region Kussakins (1973:24) Theorie, nach der die Familie ihren Ursprung im Tethys-Meer und sich außerhalb der tropischen Breiten entwickelt hat.

Paracanthaspidia Menzies & Schultz, 1968 und *Iolanthe* Beddard, 1886 sind nach Brandt (1991a:207f) Synonyme von *Acanthaspidia* Stebbing, 1898. Demnach ist die Familie Acanthspidiidae in den Gattungsgemeinschaften **B** und **C** nur durch *Acanthaspidia* vertreten. Zoogeographische Aussagen auf Gattungsniveau sind also nicht möglich. Gleiches gilt für *Mesosignum* Menzies, 1962 und *Uromunna* Menzies, 1962 sowie *Echinozone* Sars, 1899 und *Tenupedunculus* Schultz, 1982. Erstere sind nur in der Gattungsgemeinschaft **B** präsent, ihre Arten leben sämtlich außerhalb der Antarktis. Letztgenannte Genera finden sich nur in Cluster **C**; *Echinozone* ist (welt-) weit verbreitet, *Tenupedunculus* ist für die Stationsgruppe **C** endemisch.

Die Gattungen der **Valvifera** Sars, 1852 aus den Gemeinschaften **B** und **C** werden drei Familien zugeordnet; davon haben nur die Arcturidae (Arcturinae) Gattungen in beiden Clustern (Tab. 6.3). Diese sind durchgängig hoch spezialisierte Filtrierer (Wägele, 1989:138) und können nach neuestem Kenntnisstand in drei Monophyla zusammengefaßt werden (Brandt, 1991c:149ff, Abb.59). *Cylindrarcturus* Schultz, 1981, *Tuberarcturus* Brandt, 1990 und *Oxyarcturus* Brandt, 1990 sind mit weiteren Gattungen in einer monophyletischen Gruppe vereinigt, in der die Antennen stets mehr als vier Flagellumglieder haben. Dieser

Einheit stehen die Arcturinae gegenüber, deren Dactyli 2-4 ungefähr so lang sind wie die Propodi (*Acantharcturus* Schultz, 1981, *Mixarcturus* Brandt, 1990, *Neastacilla* Tattersall, 1921 und weitere). Innerhalb dieser beiden Monophyla bilden die Genera der Gattungsgemeinschaften **B** und **C** keine Adelphotaxa.

Die "antarktischen" Chaetilidae umfassen nur die Gattungen *Macrochiridothea* Ohlin, 1901 und *Glyptonotus* Eights, 1852. Letztere wird durch die einzige Art, die Riesensassel *G. antarcticus*, in der Gattungsgemeinschaft **C** vertreten. Während diese circumantarktisch und über den südlichen Scotia-Bogen bis hin zu Süd-Georgien verbreitet ist, wird die Schwestergruppe *Macrochiridothea* nur außerhalb der Antarktischen Konvergenz gefunden (vgl. Wägele, 1991:46, Fig.7).

Gattungen der Idotheidae wurden nur dem Cluster **B** zugewiesen, was dem Ausbreitungsschwerpunkt dieser Taxa entspricht. Mit *Cleantis granulosa* ist nur eine Art der Gattung aus Patagonien bekannt, in der Antarktis ist diese nicht präsent (Wägele, 1991:52f). Auch *Erichsonella* Richardson, 1900 ist "A New World shallow-water genus, most species are known from tropical und subtropical coasts." (loc. cit.:73)

Bei den **Cymothoidea** Leach, 1814 stehen *Rocinela* Leach, 1818 (Aegidae, Cluster **B**) und *Protognathia* Wägele & Brandt, 1988 (Protognathiidae, Cluster **C**) jeweils keine vergleichbaren Gattungen gegenüber (Tab. 6.3). *Exciorolana* Richardson, 1912 (Eurydicinae) und *Cirolana* Leach, 1818 (Cirolaninae) müssen nach Botosaneanu, Bruce & Notenboom (1986:412) unterschiedlichen Unterfamilien der "Cirolanidae" zugeordnet werden. Auch das phylogenetische Konzept dieser Familie ist noch nicht ausgereift. Daher betrachtet Wägele (1989:205ff, Abb.97) die vorgeschlagenen Unterfamilien eher als Gattungsgruppen, wobei aber *Cirolana* und die *Exciorolana* enthaltende "Gruppe *Eurydice*" eindeutig nicht in einem Schwestergruppenverhältnis stehen.

Von den **Sphaeromatidea sensu** Wägele, 1989 sind in den Gattungsgruppen **B** und **C** vier Familien mit jeweils einer Gattung vertreten. Die multivariate Analyse erbrachte keine vergleichbaren Genera (Tab. 6.3). Ähnliches gilt für die **Anthuridea** Leach, 1814, die keine Vertreter im Cluster **C**, also der Stationsgruppe des Scotia-Bogens und der nördlichen Antarktischen Halbinsel, haben. Alle drei Familien dieser Unterordnung haben aber durchaus Arten in der Antarktis und solche, die weit über den Scotia-Bogen verbreitet sind (vgl.

6.3.2.2., Appendix).

Zusammenfassend muß für alle Genera der Gemeinschaften **B** und **C** wiederholt werden, was bereits über die Gattungen der Paramunnidae gesagt wurde. Die Endemiten beider Cluster sowie jene Gattungen, die nur außerhalb der Antarktischen Konvergenz oder in der Antarktis vorkommen sind nicht nächstverwandt; die phylogenetischen Beziehungen müssen in einem kosmopolitischen Kontext überprüft werden. Dies ist zudem eine weitere Unterstützung der These, daß nicht Vikarianz-Geschehnisse bei der Besiedlung Südamerikas und des Scotia-Bogens durch die fraglichen Genera eine Rolle spielen, sondern andere Ausbreitungsmechanismen wirksam gewesen sein müssen.

6.3.2.2. Die Gattungsgruppen A, A/F und A/C

Tab. 6.4. Die Gattungen der Cluster A/C und A/F (Tab. 6.2). Nach taxonomischen Gruppen neu geordnet.

	A/C	A/F
Anthuridea:		
Paranthuridae		<i>Leptanthura</i>
Asellota:		
Nannoniscidae	<i>Nannoniscus</i>	
Munnopsidae (Lipomerinae)		<i>Coperonus</i>
Sphaeromatidea:		
Serolidae	<i>Frontoserolis</i> <i>Spinoserolis</i> <i>Serolella</i>	<i>Cuspidoserolis</i>
Valvifera:		
Arcturidae (Arcturinae)	<i>Fissarcturus</i> <i>Neoarcturus</i>	<i>Dolichiscus</i>

Die Gruppierung der Gattungen ergab bei dem gewählten Grenzwert drei eng beieinander liegende Cluster, in denen sich die Genera des antarktischen Schelfs im Bereich der Weddell-See sammeln (Abb.20; Tab. 6.2; A, A/F, A/C). Hierbei lassen die Taxa der einzelnen Gruppen unterschiedliche geographische Affinitäten erkennen.

Die Genera der Gattungsgemeinschaften A/C und A/F werden bis auf *Cuspidoserolis* nicht nur auf dem Schelf der Weddell-See, sondern auch bei der Antarktischen Halbinsel und den Inseln des südlichen Scotia-Bogens gefunden. Bereits in Abschnitt 6.3.2. wurde auf die

Besonderheit der Stationsgruppe F hingewiesen, die aus je zwei Stationen des Argentinischen Beckens und des Antarktischen Schelfs besteht; *Cuspidoserolis* ist die einzige Gattung der entsprechenden Gattungsgruppe A/F, die nicht im Argentinischen Becken gefunden wird.

In der Gattungsgemeinschaft A finden sich ausschließlich **Anthuridea**, von denen zwei ebenfalls in Stationsgruppe B präsent sind. Allerdings beruhen die Meldungen von *Malacanthura* (Anthuridae) auf Funden von *M. antarctica* auf dem antarktischen Schelf und in der Magellan-Straße, während die weite Verbreitung von *Eisothistos* (Hyssuridae) im disjunkten Vorkommen zweier Arten begründet ist. *E. antarcticus* wird außer in der Antarktis an der Ostküste Südamerikas gefunden¹; *E. minutus* ist ein Endemit Tristan da Cunhas (vgl. Appendix). Wie die meisten Gattungen der Anthuridea haben auch die beiden übrigen Genera der Gattungsgruppen A und A/F, *Accalanthura* und *Lepthanthura* (Paranthuridae) (Tab. 6.2, 6.4), ein großes Verbreitungsgebiet.

Somit sind auf dem Schelf der Weddell-See Genera aller Familien der Anthuridea vertreten. Innerhalb dieser Unterordnung gelten die ursprünglichen Hyssuridae als Schwestergruppe der Anthuridae und Paranthuridae (Wägele, 1981:67, Abb.26). Die modernen Hyssuridae sind eine formenreiche Gruppe, die im Flachwasser warmer Breiten evolvierte und als spezialisierteste Form *Eisothistos* Haswell, 1884 hervorbrachte. Diese Gattung ist an das Leben in Serpulidenröhren angepaßt (loc. cit.:74f). Auch viele Anthuridae werden zwischen 40° N und 40° S gefunden, wo auch diese Familie sich entfaltet; die höher entwickelten Gattungen, so auch *Malacanthura* Barnard, 1925, sind in diversen Biotopen erfolgreich (loc. cit.:85ff).

Accalanthura Barnard, 1925 und *Lepthanthura* Sars, 1897 werden von Wägele (1989:160f, Abb.76) unterschiedlichen Gattungsgruppen der Paranthuridae zugeordnet. Über die zoogeographische Geschichte der Familie ist nichts bekannt, doch läßt das Verbreitungsbild allein der Arten des Untersuchungsgebietes vermuten (vgl. Appendix), daß sie sich parallel zu den beiden anderen Familien ausbreiteten. Die Schwestergruppen der Gattungen der Paranthuridea aus der Weddell-See sind wahrscheinlich in nördlicheren Breiten zu suchen.

¹Im Falle von *E. antarcticus* bestehen allerdings Zweifel, ob die jeweiligen Funde richtig determiniert worden sind (Wägele, pers. Mitt.).

Die Phylogenie der Serolidae (**Sphaeromatidea**) konnte vergleichsweise detailliert rekonstruiert werden (Brandt, 1991c:128ff, Wägele, 1992:265ff & im Druck). Die vier Gattungen der Serolidae des Antarktischen Schelfs (Tab. 6.4) repräsentieren das umfangreichste Monophylum dieser Familie, dessen Radiationszentrum im Weddell-Meer liegt (Wägele, 1992:265ff, Figs.3B, 5B). Drei weitere monophyletische Gruppen haben ihre Verbreitungsschwerpunkte in Südamerika und Australien, in Südafrika sind Schelf-Serolidae nicht präsent.

"It seems that the crown group Serolidae evolved *after* the separation of Africa (90m. y.b.p., see Fig.5A [S.267]). Vicariance by continental drift and local dispersal seems to be the best explanation for present-day biogeography of serolids." (loc. cit.:268, kursiv vom Autor)

Die Monophylie der antarktischen Gattungen steht als Hinweis darauf, daß die polare Umgebung besondere Anpassungen erfordert. Zugleich deutet die beachtliche adaptive Radiation dieser Gruppe auf deren besondere Fähigkeiten hin, auf extreme Umweltbedingungen zu reagieren. Mit Hilfe dieser Präadaptationen könnten die antarktischen Serolidae bereits die postmesozoischen Klima- und Umweltveränderungen in dieser Region überlebt haben (vgl. Abschn. 6.2.5.).

Obwohl die Stammesgeschichte der Arcturinae (**Valvifera** Arcturidae) noch nicht schlüssig geklärt ist, muß auch deren Ursprung im Südpolarmeer angenommen werden, da dort die ursprünglicheren Formen beobachtet werden; spezialisierte Arcturinae leben in nördlicheren Breiten (Wägele, 1992:268). Dieses Muster zeigt sich auch bei den Genera des antarktischen Schelfs (Tab. 6.4). *Neoarcturus* Barnard, 1914 und *Fissarcturus* Brandt, 1990 sind offenbar nah verwandt, ihre Morphologie unterscheidet sich aber von der abgeleiteteren Gattung *Dolichiscus* Richardson, 1913 (Brandt, 1991c:149ff, Abb.59), die auch von der Ostküste Südamerikas bekannt ist (vgl. Tab. 6.2, Appendix).

Auch zwei **Asellota** sind in den Gattungsgruppen A/C und A/F präsent (Tab. 6.4). Da sich im folgenden Abschnitt 7. ausführliche Hinweise zu *Coperonus* und *Nannoniscus* finden, wird hier auf weitere Ausführungen verzichtet.

6.3.2.3. Die Gattungsgruppe B/C

Die Gattungsgruppe B/C umfaßt mit 25% einen großen Teil der in der multivariaten Analyse berücksichtigten Gattungen, viele davon sind im gesamten Untersuchungsgebiet weit verbreitet (Tab. 6.2, Appendix). Zudem befinden sich unter diesen Genera viele Kosmopoliten wie etwa *Aega*, *Natatolana*, *Gnathia* oder *Desmosoma*. Diese große Vielfalt macht die Bedeutung der Scotia-Bogen-Region als "Inkubationszentrum" für die Besiedlung der Antarktis und Südamerikas deutlich. Die ausgedehnte horizontale Verbreitung läßt auf eine große physiologische Plastizität der Arten der fraglichen Gattungen schließen. Betrachtet man zusätzlich die vertikale Verbreitung der entsprechenden Genera, so findet man diese Ansicht bestärkt (Abb.22): Fast alle Taxa decken bathymetrische Bereiche von mehreren hundert Metern ab.

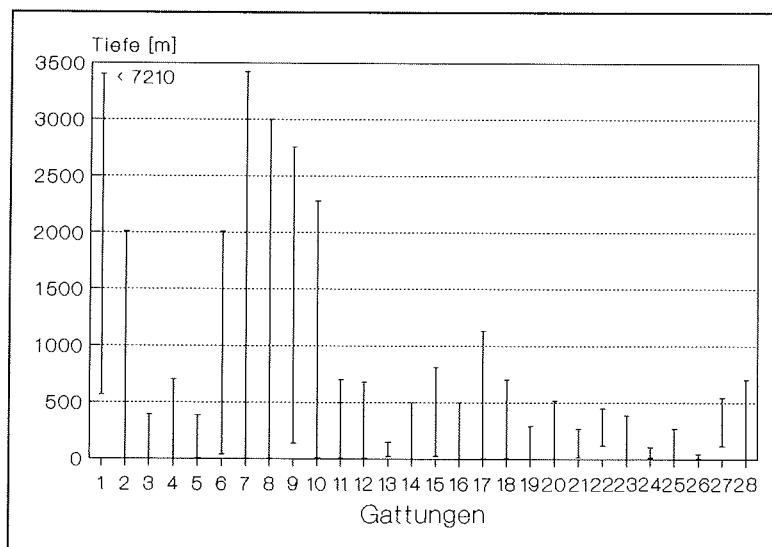


Abb.22. Vertikalverbreitung der Genera der Gattungsgruppe B/C (in [m]; Daten zusammengestellt nach Brandt, 1991c:112ff, Abb.52-54, Zimmermann & Brandt, 1992:127, Fig.5 und eigenen Recherchen).

1) *Acanthaspidia* (567-7210); 2) *Aega* (0-2012); 3) *Edotia* (0-391); 4) *Serolis* (1-700); 5) *Austrofilus* (3-385); 6) *Natatolana* (40-2012); 7) *Ianthopsis* (3-3423); 8) *Antarcturus* (5-3000); 9) *Ceratoserolis* (141-2759); 10) *Chaetarturus* (10-2280); 11) *Paraserolis* (9-700); 12) *Litarcturus* (10-680); 13) *Austrosignum* (22-150); 14) *Cymodocella* (1-500m); 15) *Desmosoma* (25-810); 16) *Euvallentinia* (0-500); 17) *Gnathia* (3-1132); 18) *Paramunna* (10-700); 19) *Phycolimmoria* (0-293); 20) *Santia* (0-515); 21) *Septemserolis*; 22) *Iathrippa* (12-450); 23) *Neojaera* (0-385); 24) *Cristaserolis* (12-107); 25) *Exosphaeroma* (0-270); 26) *Ischyromene* (3-44); 27) *Pseudidothea* (117-545); 28) *Notasellus* (0-700).

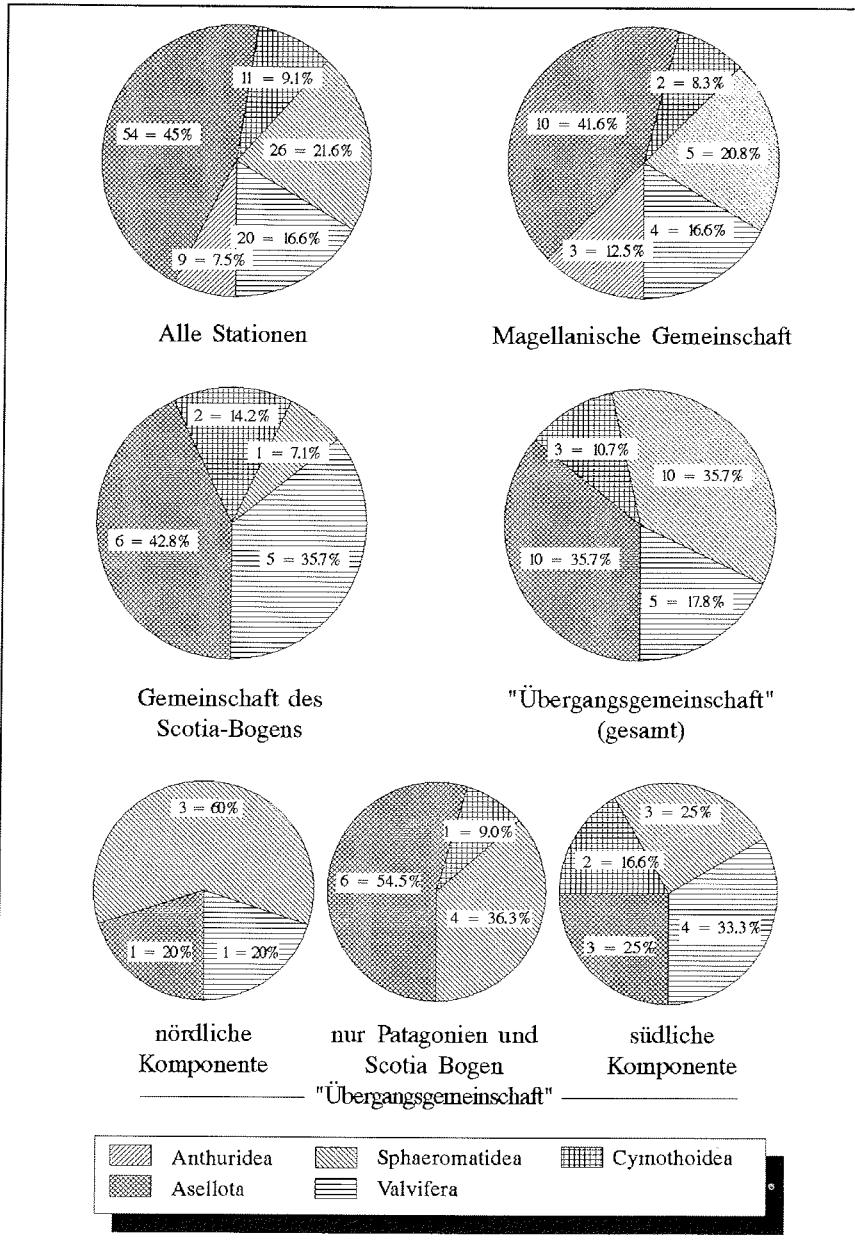


Abb. 23 Absolute und relative (%) Anteile der Gattungen im gesamten Untersuchungsgebiet und in verschiedenen Gemeinschaften.

Beim Vergleich der prozentualen taxonomischen Zusammensetzung des Clusters **B/C** mit der aller Stationen zeigt sich eine ähnliche Tendenz (Abb.23). Allerdings ist die Bedeutung der Genera der Asellota gegenüber der der Sphaeromatidea-Gattungen etwas geringer, und die Anthuridea fehlen völlig. Dennoch spielen die Asellota in den verschiedenen geographisch determinierten Komponenten stets eine wichtige Rolle. Das entspricht dem Umstand, daß diese winzigen Isopoden in vielen Benthos-Proben zu den abundantesten Crustaceen-Taxa gehören (vgl. z.B. Sanders & Hessler, 1969:1419ff). Dagegen wurden von den Anthuridea bis jetzt insgesamt nur sehr wenige Arten im gesamten antarktischen Raum gefunden (Wägele, 1991:26).

Das aktuelle Verbreitungsbild vieler Genera der Gattungsgemeinschaft **B/C** läßt keine eindeutige regionale Präferenz erkennen (vgl. Tab. 6.2, Appendix). Phylogenetische und zoogeographische Aspekte können daher nur in einem (geographisch) weiter gesteckten Rahmen diskutiert werden. Dennoch sollen im folgenden einige biogeographisch bedeutsame Charakteristika dieses Clusters Beachtung finden.

Viele Genera der "südlichen Komponente" der Gattungsgemeinschaft **B/C** (Abb.23) sind ausgesprochen eurybath (Abb.22, Genera 1-12). Sie sind zumeist abgeleitet und gehören zu Taxa, deren ursprüngliche Vertreter auf dem antarktischen Kontinentalschelf leben. Insbesondere für die folgenden Gruppen wurde Submergenz nachgewiesen:

Serolidae:

Serolis, *Paraserolis* (Wägele, 1992, im Druck)

Ceratoserolis (vgl.u.)

Acanthaspidiidae:

Acanthaspidia, *Ianthopsis* (Brandt, 1991a, c; vgl. 7.2.2.3.)

"Janiridae":

Austrofilius (vgl. 7.3.2., 7.3.6.)

Arcturinae:

Antarcturus, *Chaetarcturus* (z.B. Brandt, 1992d; vgl.u.)

Litarcturus (vgl.u.)

Weiterhin fällt in dieser südlichen Komponente die große Dominanz von Sphaeromatidea und Valvifera auf, die zusammen 58,3% der Gattungen dieses Teilclusters stellen. Wie sich zeigt, gehören je drei Genera zu den Serolidae und Arcturinae (Tab. 6.2), zu jenen Taxa also, für die ein antarktisches Radiationszentrum nachgewiesen wurde

(6.3.2.2.). Die Serolidae *Serolis* Leach, 1818, *Ceratoserolis* Cals, 1977 und *Paraserolis* Wägele, im Druck werden dem Monophylum antarktischen Ursprungs zugeordnet; ihren Arten ist es offenbar gelungen, sich über den Scotia-Bogen nordwärts auszubreiten und die Siedlungsgebiete der monophyletischen südamerikanischen Gattungsgruppen der Familie zu erreichen (vgl. Wägele, 1992:265, Abb.3B). Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen *Ceratoserolis* und den anderen antarktischen Seroliden ist weitgehend unbekannt (Wägele, im Druck), Abb.22 belegt die ausgeprägte Eurybathie dieser Gattung. *Antarcturus* Zur Strassen, 1902, *Chaetarcturus* Brandt, 1990 und *Litarcturus* Brandt, 1990 sind abgeleitete circumantarktische Vertreter der Arcturinae (Brandt, 1991c:72ff, Abb.32, 34; 151, Abb.59), wobei *Litarcturus* nur den Kontinentalhang besiedelt (Abb.22).

Die Sphaeromatidea sind in der Antarktis hauptsächlich durch die Serolidae vertreten (vgl.o.), die übrigen Familien stellen nur wenige Arten; so haben die Sphaeromatidae ihren Verbreitungsschwerpunkt in den Tropen und Subtropen und sind bis auf einige Ausnahmen in der Antarktis nicht präsent (Wägele, 1991:26ff). Die Komponenten der Übergangsgemeinschaft B/C spiegeln dieses Muster wider (Tab. 6.2). Mit *Cristaserolis* Brandt, 1988 und *Septemserolis* Wägele, im Druck aus dem südamerikanischen Monophylum der Serolidae (Wägele, 1992:265, Abb.3A; im Druck) finden sich nur zwei Gattungen dieser Familie in der "nördlichen Komponente" sowie im Abschnitt Patagoniens und des Scotia-Bogens (Tab. 6.2). *Exosphaeroma* Stebbing, 1900, *Ischyromene* Racovitza, 1908, *Cymodocella* Pfeffer, 1887 und *Euvallentinia* Stebbing, 1914¹ repräsentieren hier die Sphaeromatidae, *Phycolimnoria* Menzies, 1957 die Limnoriidae.

Nur wenig ist über die genaue Morphologie und Phylogenie, und auch über die zoogeographische Geschichte der Sphaeromatidae bekannt (Wägele, 1989:180). *Cymodocella* und *Ischyromene* werden einer gemeinsamen Gattungsgruppe zugewiesen. Sie gehören nicht zu den höher entwickelten Sphaeromatidea, die apomorph innere Brutsäckchen ausbilden (loc. cit.:182, Abb.85), wie z.B. *Exosphaeroma*. Das hier beobachtete Verbreitungsbild zeigt, daß urtümliche **und** abgeleitete Formen gemeinsam dieselben Gebiete südlich ihres

¹*E. darwini* (Cunningham, 1871) ist die einzige Art dieser circumantarktisch verbreiteten Gattung. Es existieren mehrere Synonyme (vgl. z.B. Kussakin, 1967:237, Appendix). Die genaue Neubeschreibung des Originalmaterials muß noch zeigen, welche Gattungsbezeichnung gültig und wie die Art stammesgeschichtlich einzuordnen ist.

Radiationszentrums bis über den Scotia-Bogen hinweg besiedeln.

Von den drei Gattungen der "holzbohrenden" Limmoriidae erreicht nur *Phycolimnoria* subantarktische und antarktische Breiten. *P. stephenseni* und *P. antarctica* meiden aber die Hochantarktis (Brandt, 1991c:50, Abb.12, Appendix), da sie auf pflanzliche Nahrung angewiesen sind (z.B. Braunalgen; vgl. Sieg & Wägele, 1990:155; Kap. 7.5.).

Es wird offenbar, daß der Faunenaustausch zwischen Südamerika und der Antarktis über den Scotia-Bogen in beiden Richtungen vollzogen wurde. Abgeleitete Sphaeromatidae (*Exosphaeroma*) wanderten von Norden her ein, einige Serolidae (*Ceratoserolis*, *Paraserolis*) eroberten das südliche Südamerika von der Weddell-See aus.

6.4. Fazit

Obwohl sich auch durch eine multivariate Analyse auf Gattungsebene zoogeographische Erkenntnisse gewinnen lassen, sind durch den hier verwandten methodischen Ansatz gewisse Grenzen gesteckt. Viele Gattungen haben Arten mit sehr unterschiedlichen ökologischen Toleranzen und lassen daher keinen regionalen Schwerpunkt erkennen. Dies trifft zum Beispiel auf viele Genera der kleineren Gattungsgemeinschaften zu, die hier nicht weiter besprochen werden. In anderen Fällen müssen die Schwestergruppen der endemischen oder auf bestimmte größere Gebiete beschränkten Genera außerhalb des aktuellen Untersuchungsgebiets gesucht werden; hierfür steht die weitgehend geklärte zoogeographische Geschichte der Serolidae als Beispiel (vgl. 6.3.2.3.). Vor diesem Hintergrund sind biogeographische Untersuchungen nur schwer möglich. Demgegenüber sollte eine Analyse auf Artniveau diese Probleme verringern, da die Areale von Arten meist deutlich kleiner sind als die der Gattungen.

7. DIE BIOGEOGRAPHIE DER ASELLOTA DES SCOTIA-RÜCKEN-SYSTEMS

Oben wurde deutlich, daß mit multivariaten Analysen auf supraspezifischer Ebene nur begrenzte zoogeographische Aussagen möglich sind. Daher wird im folgenden exemplarische eine numerische Untersuchung der Arten der Isopodenunterordnung Asellota durchgeführt.

7.1. Multivariate Analysen

7.1.1. Klassifikation der Stationen aufgrund der Verbreitung der Asellota

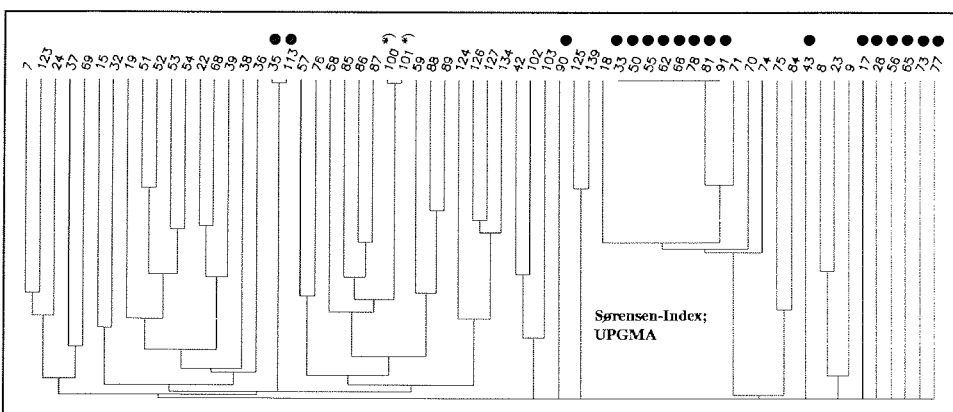


Abb. 24 Phänogramm aller Stationen, bei denen Asellota gefunden wurden. Markiert sind Stationen mit sehr großer Ähnlichkeit und solche, die nicht gruppiert werden konnten (*) vgl. Text für weitere Hinweise).

Dem oben beschriebenen Vorgehen folgend, wurde auch zur Gruppierung der Stationen aufgrund der Asellotenfauna des Untersuchungsgebietes eine präliminarische Clusteranalyse zur Ermittlung der Ausreißer durchgeführt. Abb.24 zeigt, daß wiederum die Stationen mit jeweils nur einer gefundenen Art für die weiteren Untersuchungen ausgeschlossen werden können. Die Stationen 100 und 101 sind zwar ebenfalls in unmittelbarer Nähe plaziert, doch beruht der hohe Wert des Sørensen-Index in diesem Falle auf der großen Übereinstimmung *vieler* Arten in beiden Gebieten; die genannten Stationen müssen also trotz ihrer extremen

Eigenschaften in der Arten/Stations-Matrix belassen werden. Für die so verbliebenen 39 Stationen mit 161 Arten wurde nun zunächst mit Sørensen Formel (Kap. 5.5.) eine Ähnlichkeitsmatrix erstellt, welche dann dem UPGMA-Clusterverfahren (Kap. 5.6.)

unterworfen wurde. Das resultierende Phänogramm weist aus, daß fast alle Stationen distinkten Clustern zugeordnet worden sind (Abb.25). Bei der Bildung von Stationsgruppen bei einem gewählten Similaritätsgrenzwert von 0,15 wurden jene Gruppen berücksichtigt, in denen wenigstens zwei Stationen geographisch benachbart sind. Somit weisen die Inseln der Tristan-da-Cunha-Gruppe (TdC), Südamerika und die Falklandinseln (SAm), die Scotia-See (ScS), die antarktische Küstenlinie (AK) sowie jeweils zwei Stationsgruppen aus dem Argentinischen Becken (AB1, AB2) und der Scotia-Bogen-

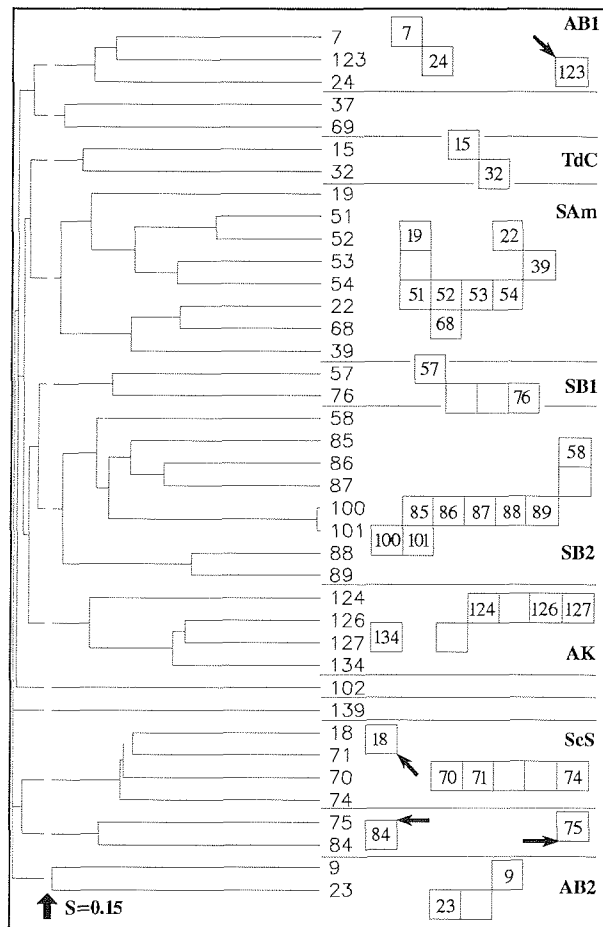


Abb. 25 UPGMA-Phänogramm aufgrund der mit dem Sørensen-Index bearbeiteten reduzierten Artenmatrix der Asellota (S=Ähnlichkeitsmaß; die Stationsbezeichnungen entsprechen denen aus Abb. 11).

offensichtlich gut unterscheidbare Asellotenfaunen auf. Dabei setzt sich die Fauna der Scotia-Rücken-Region aus einer eher nördlichen (SB1) und einer südlichen Komponente (SB2), die auch die nördliche Antarktische Halbinsel einschließt (Stationen 85, 86 und 100, 101), zusammen. Die Stationsgruppen AB1 und ScS enthalten jeweils eine Station, die weit vom geographischen Zentrum des Clusters entfernt liegt, wobei die "außenliegende" Station 123 geographisch der

Westantarktis und die Station 18 dem Argentinischen Becken zugeordnet werden kann (vgl. Abb.11). Abb.27 zeigt die geographische Lage der beschriebenen Stationsgruppen.

7.1.2. Gruppierung der Arten der Asellota

Die eben gewonnenen Stationsgruppen wurden verwendet, um eine auf Präsenz-Absenz-Daten basierende Arten/Stationsgruppen-Matrix zu generieren. Die Asellota des Untersuchungsgebietes wurden durch die erneute Anwendung von Sørensens Verfahren und UPGMA-Clustering gruppiert (Abb.26). Bei einem kritischen Similaritätswert von 0,6 kristallisieren sich Artengemeinschaften heraus, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in den oben genannten Stationsgruppen haben; bis auf "Sp.81" (*Coperonus pulcher*) sind alle Arten solchen Clustern zugeordnet. Eine Gemeinschaftstabelle (Tab. 7.1) faßt die Ergebnisse von

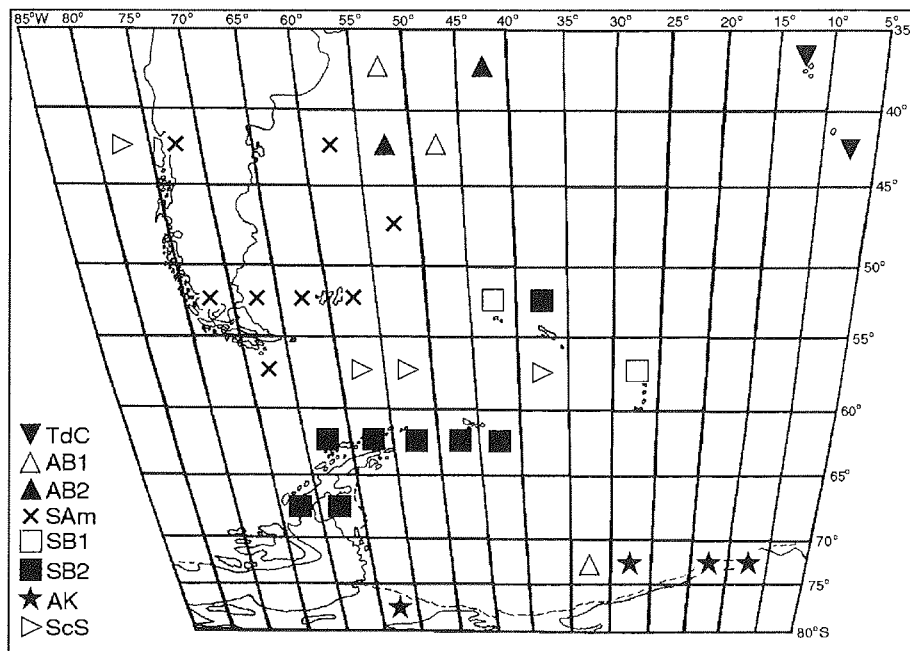
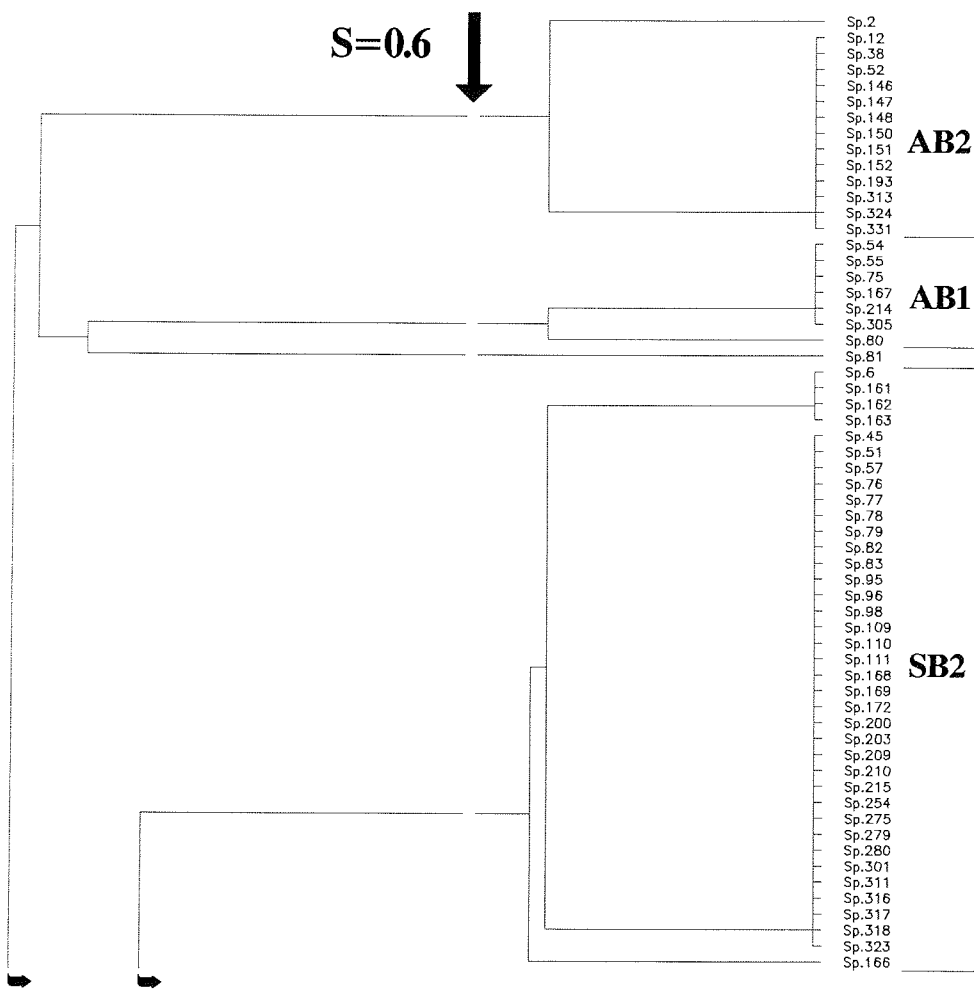
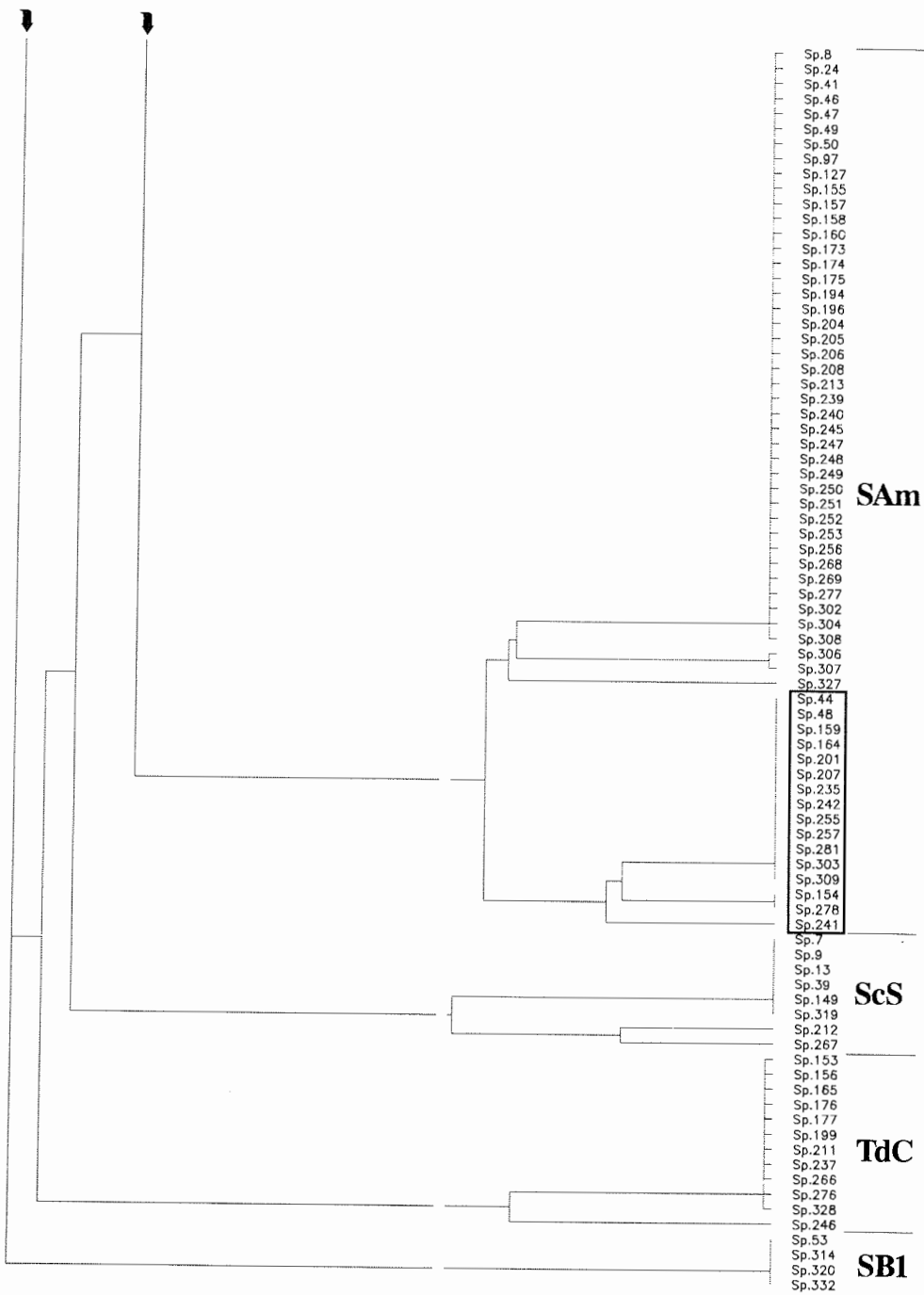


Abb. 27 Gemeinschaften der Asellota im Untersuchungsgebiet (nach den Abb.25 und 26; vgl. auch den Text).

Q- und R-Analyse zusammen. Bei der nachfolgenden Betrachtung dieser Tabelle ist zu beachten, daß hier einerseits jene Stationen nicht berücksichtigt sind, von denen nur eine Art gemeldet wurde (vgl. Abb.24) und somit auch die Arten fehlen, die *nur* in eben diesem Gebiet leben. Andererseits fielen durch die Bildung der Stationsgruppen (Abb.25) weitere

Abb. 26 Gruppierung der Arten der Asellota aufgrund der Arten/Stationsgruppen-Matrix (Sörensen-Index; UPGMA). Die Artencodes sind in Tab. 7.1 aufgelöst. **AB**, Argentinisches Becken; **SAm**, Südamerika; **SB**, Scotia-Bogen; **AK**, Antarktische Küstenlinie; **ScS**, Scotia-See; **TdC**, Tristan-da-Cunha-Gruppe (vgl. hierzu auch die Erläuterungen im Text) (S =Ähnlichkeitsmaß).





	TdC	AB1	AB2	SAm	SB1	SB2	AK	ScS		TdC	AB1	AB2	SAm	SB1	SB2	AK	ScS
Sp.175	<i>Joeropsis marionis</i>				1												
Sp.194	* <i>Magellania serrata</i>				1								1				1
Sp.196	* <i>Mesosignum usheri</i>				1								1				1
Sp.204	* <i>Munna chilensis</i>				1								1				1
Sp.205	* <i>Munna gallardoi</i>				1								1				1
Sp.206	* <i>Munna lundae</i>				1								1				1
Sp.213	<i>Munnogonium tillerae</i>				1								1				1
Sp.239	<i>Notasellus chilensis</i>				1								1				1
Sp.240	* <i>Notasellus multidentis</i>				1								1				1
Sp.245	* <i>Paracanthaspidia mucronata</i>				1								1				1
Sp.247	* <i>Paramunna dentata</i>				1								1				1
Sp.248	* <i>Paramunna integra</i>				1								1				1
Sp.249	<i>Paramunna kerguelensis</i>				1								1				1
Sp.250	* <i>Paramunna magellanensis</i>				1								1				1
Sp.251	* <i>Paramunna menziesi</i>				1								1				1
Sp.252	* <i>Paramunna parasimplex</i>				1								1				1
Sp.253	* <i>Paramunna patagoniensis</i>				1								1				1
Sp.256	* <i>Paramunna simplex</i>				1								1				1
Sp.268	<i>Pleurosignum elongatum</i>				1								1				1
Sp.277	<i>Santia dimorphis</i>				1								1				1
Sp.302	* <i>Stenetrium beddardi</i>				1								1				1
Sp.304	* <i>Stenetrium drakensis</i>				1								1				1
Sp.308	* <i>Stenetrium serraticaudum</i>				1								1				1
Sp.306	<i>Stenetrium inflectifrons</i>				1								1				1
Sp.307	<i>Stenetrium pulchrum</i>				1								1				1
Sp.327	<i>Uromunna nana</i>				1								1				1
Sp.44	<i>Austrofilus furcatus</i> ²⁾																
Sp.48	<i>Austrosignum glaciale</i>																
Sp.159	<i>Ianthopsis bovalti</i> ²⁾																
Sp.164	<i>Iathrippa longicauda</i>																
Sp.201	<i>Munna antarctica</i>																
Sp.207	<i>Munna maculata</i>																
Sp.235	<i>Neojaera antarctica</i>																
Sp.242	<i>Notasellus trilobatus</i> ²⁾																
Sp.255	<i>Paramunna serrata</i>																
Sp.257	<i>Paramunna subtriangulata</i>																
Sp.281	<i>Santia mawsoni</i>																
Sp.303	<i>Stenetrium dentimatum</i>																
Sp.309	<i>Stenetrium virinale</i>																
Sp.154	<i>Iais pubescens</i>																
Sp.278	<i>Santia hispidus</i>																
Sp.241	<i>Notasellus sarsii</i>																
Sp.7	* <i>Acanthaspidia iolanthoidea</i>																
Sp.9	* <i>Acanthaspidia porrecla</i>																
Sp.13	<i>Acanthomunopsis hystris</i> ¹⁾																
Sp.39	<i>Antennuloniciscus ornatus</i> ²⁾																
Sp.149	<i>Haploniciscus tricornis</i>																
Sp.319	<i>Storhyngura scolia</i> ²⁾																
Sp.212	<i>Munneurycope antarctica</i> ²⁾																
Sp.267	<i>Pleurosignum chilense</i> ¹⁾																
Sp.153	* <i>Iais elongata</i>																
Sp.156	* <i>Ianropsis longipes</i>																
Sp.165	* <i>Iathrippa tristani</i>																
Sp.176	<i>Joeropsis paulensis</i>																
Sp.177	* <i>Joeropsis vibicaria</i>																
Sp.199	* <i>Munna aculeata</i>																
Sp.211	* <i>Munna varians</i>																
Sp.237	* <i>Neojaera hirsuta</i>																
Sp.266	* <i>Pleurogonium minutum</i>																
Sp.276	<i>Santia compacta</i>																
Sp.328	* <i>Vermectias caudiculata</i>																
Sp.246	<i>Paramunna antarctica</i>																
Sp.55	* <i>Bathygonium moskalevi</i>																
Sp.314	* <i>Storhyngura ellantiae</i>																
Sp.320	* <i>Storhyngura sepigia</i>																
Sp.332	<i>Zoromunna setifrons</i>																

¹⁾ Die Stationsgruppen AB1 und ScS enthalten jeweils eine Station (St.123, bzw. St.18; vgl. Abb.27), die geographisch nicht zum Argentinischen Becken, bzw. zur Drake-Passage gehört. Für die Clusteranalyse wurden aber alle in den Stationsgruppen zusammengefaßten Stationen als zusammengehörig betrachtet. Die gekennzeichneten Arten wurden entweder nur auf den "außenliegenden" Stationen gefunden oder zusätzlich von hier gemeldet (*Betamorphia fusiformis*), wobei Station 123 geographisch der Westantarktis und Station 18 dem Argentinischen Becken zugeordnet werden kann.

²⁾ Arten, die auf weiteren Stationen gefunden wurden (vgl. Text; Appendix).

Stationen mit weiteren Species aus der Analyse heraus; in der Gemeinschaftstabelle ist aber vermerkt, wenn Arten noch in weiteren, bei der R-Analyse nicht berücksichtigten Regionen des Untersuchungsgebietes auftreten.

7.2. Die Asellota der Tiefsee

Aus ozeanographischer Sicht wird die Tiefsee von verschiedenen Autoren in das von 200m bis 2000-4000m reichende Bathyal, das von dessen Untergrenze bis zu 6000m reichende Abyssal und das hauptsächlich die Tiefseegräben von mehr als 6000m Tiefe umfassende Hadal gegliedert (vgl. z.B. Bruun, 1956:1106, Fig.1; Sanders & Hessler, 1969:1420f; Meadows & Campbell, 1988:7). Zur Definition der Tiefseefauna muß zunächst deren obere Ausbreitungsgrenze bestimmt werden. Hessler & Thistle (1975:158) stellen mit Ekman (1953) fest, daß solch eine Grenzziehung in gewisser Weise willkürlich ist, sich aber am Ort des größten faunistischen Wechsels orientieren sollte. Dieser ist in der Regel dort, wo das Schelf in den Kontinentalhang übergeht¹ und sich zugleich die physikalischen Parameter rapide ändern. So gelangt z.B. nur 1% des auf die Oberfläche auftreffenden Sonnenlichts bis in 10m Tiefe, und bei 1100m ist seine Intensität so gering, daß nur noch wenige Tiefseefische darauf reagieren (Meadows & Campbell, 1988:44f). Ab etwa 2000m sind Dunkelheit, Salinität, Sauerstoffgehalt und niedrige Temperaturen konstant stabil (Menzies et al., 1961:85f; Sanders & Hessler, 1969:1420).

Im Falle der Isopoda wurde die Zone des größten faunistischen Wechsels in 200-500m Tiefe festgestellt (Kussakin, 1973:25ff, Figs.8-11, 13, 14; Hessler & Thistle, 1975:158f). Wilson zeigt für die Munnidae und Paramunnidae (=Pleurogoniidae Wilson, 1980), daß sich die meisten Arten dieser Familien in den oberen 200m aufhalten und deutlich weniger Species größere Tiefen bewohnen (Wilson, 1980:225f, Abb.5, 6); als Tiefseearten betrachtet er jene, die unterhalb von 400m leben (Wilson, 1980:228, Tab.3.). In dieser Untersuchung sollen jene Arten als Tiefseeformen verstanden werden, die ausschließlich oder hauptsächlich unter der 400m-Isobathe zu finden sind. Nach dieser Definition werden typische Tiefseeformen im Untersuchungsgebiet im Argentinischen Becken (**AB1**, **AB2**), der

¹Dies ist normalerweise zwischen 200m und 400m der Fall. Wegen des großen Gewichts des antarktischen Eisschildes liegt aber das antarktische Schelf (bei 350-500m) in größeren Tiefen (Marshall, 1990:168).

Scotia-See (ScS) und in den an die großen Becken grenzenden Bereichen des Scotia-Bogens (SB2, vor allem aber SB1) angetroffen. In den übrigen Stationsgruppen finden sich nur vereinzelt Arten aus großen Tiefen.

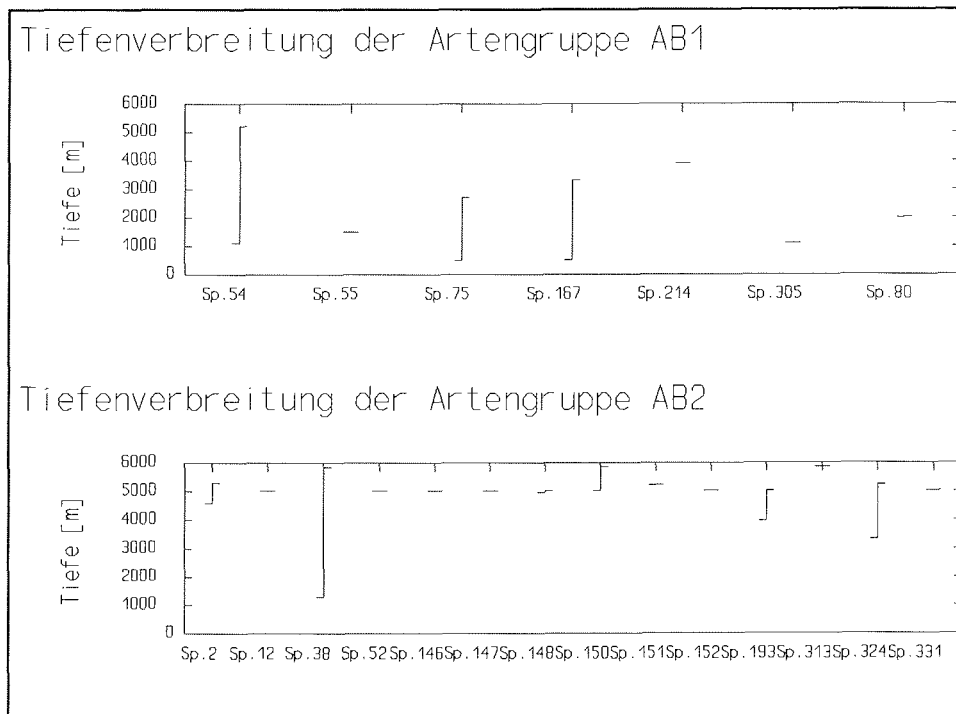


Abb. 28 Tiefenverteilung der Asellota im Argentinischen Becken (Auflösung der Artencodes in Tab.7.1; Sp.55 und Sp.80 gehören aus geographischer Sicht nicht in die Gruppe AB1).

7.2.1. Die Asellotenfauna der Tiefseebecken

7.2.1.1. Das Argentinische Becken

Die Stationsgruppen des Argentinischen Beckens (AB1, AB2) weisen 19 Arten auf, von denen 13 ($\approx 68,4\%$) für dieses Gebiet endemisch sind (Abb.26). Obwohl die Stationen beider Stationsgruppen in unmittelbarer geographischer Nähe liegen, lieferte die Clusteranalyse der Arten zwei distinkte Artengemeinschaften. Betrachtet man die bathymetrische Verteilung beider Gruppen (Abb.28), so stellt man fest, daß sich die Arten der Gemeinschaft AB1 in geringeren Tiefen aufhalten als die der Gemeinschaft AB2. So

konzentriert sich der bevorzugte Aufenthaltsort der letzten Gruppe in der Vertikalen bei 5000m, während man die Vertreter der Gemeinschaft AB2 zumeist in weniger als 4000m Tiefe findet. In der Artengruppe AB1 zeigt die subantarktisch weit verbreitete Art *Betamorpha fusiformis* eine weite bathymetrische Verbreitung, *Coperonus comptus* und *Ilyarachna argentina* sind gemäßigt eurybath. Die weiteste bathymetrische Verbreitung im Argentinischen Becken weist aber *Antennuloniscus dimeroceras* in der Artengruppe AB2 auf. Hier ist am ehesten noch *Thylakogaster majusculus* gemäßigt eurybath, während die anderen Arten offensichtlich nur begrenzt verschiedene Tiefen tolerieren.

7.2.1.2. Die Scotia-See

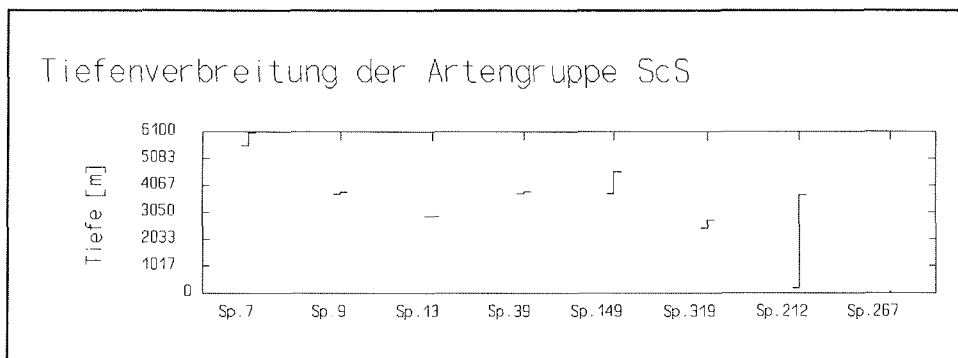


Abb. 29 Tiefenverteilung der Asellota der Scotia-See (Auflösung der Artencodes in Tab. 7.1; Sp.13 und Sp.267 gehören aus geographischer Sicht nicht in diese Gruppe).

Von den in der Scotia-See gefundenen sechs Asellota sind nur zwei endemisch (Tab. 7.1); *Munneurycope antarctica* ist als einzige Art eurybath. *Acanthaspidia iolanthoidea* lebt 5600-6070m tief im Zentrum des Scotia-Beckens, und die übrigen vier Species decken einen Bereich von 2450-4588m ab.

7.2.1.3. Die Grenzbereiche des Scotia-Rücken-Systems

Die Topographie des Scotia-Rückens impliziert zunächst, daß hier keine ausgesprochenen Tiefseeformen gefunden werden können. Tatsächlich sind 26 der 38 Species ($\approx 68,4\%$) der Artengruppe SB2 Schelfbewohner oder erreichen nur Tiefen, die zumeist

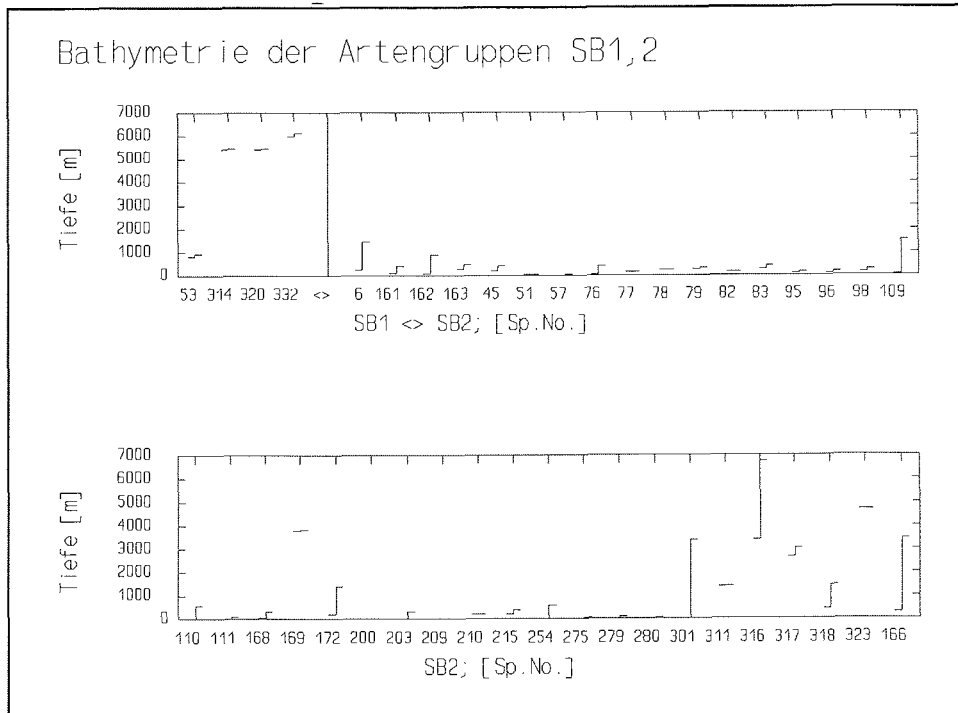


Abb. 30 Tiefenverteilung der Asellota entlang des Scotia-Rücken-Systems (Arten ohne sichtbare Eintragungen sind Schelfbewohner; Auflösung der Artencodes in Tab. 7.1).

deutlich unter 600m liegen (vgl. Abb.30; Appendix)¹. Die Bildung der "Stationen" durch die Wahl $5 \times 5^\circ$ großer Abschnitte führte jedoch dazu, daß entsprechende Stationen auch Randgebiete der großen Tiefseebecken einschließen. Als Beispiel für die Scotia-See seien die Stationen 85 und 86 (Antarktische Halbinsel) genannt, in deren nördlichen Bereichen einige *Storthyngura*-Arten angetroffen werden. Die Station 58 (Süd-Georgien) deckt z.B. einen Teil des Argentinischen Beckens ab, wo *S. argentina* gefunden wird, während die Station 88 (Süd-Orkneys) einen Teil der Weddell-See mit weiteren Arten von *Storthyngura* beinhaltet. Die Clusteranalyse zur Gruppierung der Arten ergab eine distinkte kleine Artengruppe SB1 mit drei Endemiten aus der östlichen Scotia-See (*Bathygonium moskalevi*, *Storthyngura eltaniae* und *S. sepigia*) und der Species *Zoromunna setifrons* aus dem südöstlichen Argentinischen Becken. Drei dieser Arten sind mit einer vertikalen Ausbreitung von ≈ 5431 -

¹Zählt man zu der Artengruppe AB2 noch alle vier Tiefseeformen der Gruppe AB1 hinzu, so beträgt der Anteil der in geringen Tiefen lebenden Arten der Stationen des Scotia-Rücken-Systems immer noch etwa 64,3%.

6134m dem unteren Bathyal oder dem Abyssal zuzuordnen (Tab. 7.1; Abb.26, 30). Aus der Artengruppe **SB2** erreichen nur *Storhyngura furcata* und *Tenupedunculus elongatus* diese Tiefen (Abb.30). Dabei deckt *S. furcata* mit 3367-6730m ein weiten bathymetrischen Bereich ab. Eurybathe Arten in geringeren Tiefen ($\approx 210-1455\text{m}$) sind *Acanthaspidia drygalskii*, *Echinozone quadrispinosa*, *Joeropsis antarctica* und *Storhyngura robustissima*; eine größere vertikale Verbreitung ($\approx 22-2423\text{m}$) zeigen *Stenetrium acutum* und *Ilyarachna antarctica*. Zu den ausgesprochenen Tiefseeformen dieser Artengruppe müssen schließlich noch *Ianthopsis nasicornis*, *Iolanthe pleuronotus*, *Storhyngura argentica* und *S. praegrans* gezählt werden. Die folgende Tabelle zeigt, welchen Tiefseebecken die genannten Species der Artengruppe **SB2** zuzuordnen sind:

Tab. 7.2. Ozeanographische Zugehörigkeiten der Arten des Clusters **SB2** (*Endemiten).

	Argentinisches Becken	Scotia-See	Weddell-See
<i>Acanthaspidia drygalskii</i>		+	
<i>Ianthopsis nasicornis</i>			+
<i>Echinozone quadrispinosa</i>	+	+	
* <i>Iolanthe pleuronotus</i>		+	
<i>Joeropsis antarctica</i>		+	+
<i>Stenetrium acutum</i>		+	
* <i>Storhyngura argentica</i>	+		
<i>Storhyngura furcata</i>		+	
* <i>Storhyngura praegrans</i>			+
<i>Storhyngura robustissima</i>		+	+
* <i>Tenupedunculus elongatus</i>	+		
<i>Ilyarachna antarctica</i>	+		

7.2.2. Biogeographische Analyse

Es wurde eben gezeigt, daß der multivariate Ansatz zur Gruppierung der Species vier distinkte Artengruppen der Tiefsee mit jeweils einem geographischen Zentrum liefert und sich im Fall des Argentinischen Beckens sogar zwei Gemeinschaften mit unterschiedlichen Verbreitungsschwerpunkten in der Vertikalen herauskristallisieren. Es wurde aber auch deutlich, daß die geographische Zugehörigkeit der Arten im Einzelfall geprüft werden muß. Zudem führte die Bildung der Stationen (mit Stationen, die Flach- und Tiefwasserbereiche einschließen) zur Formierung heterogener Artengruppen. Tab. 7.3 berücksichtigt diese Einschränkungen und benutzt die mit der Clusteranalyse gewonnenen Gemeinschaften zur

Tab. 7.3. Tiefsee-Asellota des Untersuchungsgebiets. In Artengruppen und nach geographischer Zugehörigkeit zusammengefaßt.

Arg. Becken:				
AB1:	Sp.54	<i>Betamorpha fusiformis</i>	1102-5208m	
	Sp.75	* <i>Coperonus comptus</i>	497-2707m	
	Sp.167	<i>Ilyarachna argentina</i>	508-3317m	
	Sp.214	* <i>Nannoniscoides gigas</i>	3907-3917m	
	Sp.305	* <i>Stenetrium haswelli</i>	1097m	
	AB2:	Sp.2	<i>Abysianira dentifrons</i>	4588-5293m
		Sp.12	* <i>Acanthocope argentinae</i>	5024m
Sp.38		<i>Antennuloniscus dimeroceras</i>	1281-5843m	
Sp.52		* <i>Bathybadistes argentinae</i>	5024m	
Sp.146		* <i>Haploniscus minutus</i>	5024m	
Sp.147		* <i>Haploniscus ovalis</i>	5024m	
Sp.148		<i>Haploniscus parallelus</i>	4960-5024m	
Sp.150		* <i>Haploniscus tridens</i>	5024-5843m	
Sp.151		* <i>Hebefustis hexadentium</i>	5208-5223m	
Sp.152		* <i>Hebefustis hirsutus</i>	5024m	
Sp.193		<i>Macrostylus bipunctatus</i>	3963-5024m	
Sp.313		* <i>Storhyngura digitata</i>	5843m	
Sp.324		* <i>Thylakogaster majusculus</i>	3305-5223m	
Sp.331		* <i>Xostylus parallelus</i>	5024m	
SB1:	Sp.332	<i>Zoromunna setifrons</i>	5986-6134m	
SB2:	Sp.109	<i>Echinozone quadrispinosa</i>	10-1500m	
	Sp.311	* <i>Storhyngura argentea</i>	1372-1399m	
	Sp.323	* <i>Tenupedunculus elongatus</i>	4696m	
	Sp.166	<i>Ilyarachna antarctica</i>	252-3423m	
Scotia-See:				
ScS:	Sp.7	* <i>Acanthaspidia iolanthoidea</i>	5600-6070m	
	Sp.9	* <i>Acanthaspidia porrecta</i>	3722-3822m	
	Sp.39	<i>Antennuloniscus ornatus</i>	3756-3839m	
	Sp.149	<i>Haploniscus tricornis</i>	3756-4588m	
	Sp.319	<i>Storhyngura scotia</i>	2450-2761m	
	Sp.212	<i>Munneurycope antarctica</i>	175-3705m	
SB1:	Sp.53	* <i>Bathygonium moskalevi</i>	807-912m	
	Sp.314	* <i>Storhyngura eltae</i>	5431-5449m	
	Sp.320	* <i>Storhyngura sepiaria</i>	5431-5449m	
SB2:	Sp.6	<i>Acanthaspidia drygalskii</i>	257-1455m	
	Sp.109	<i>Echinozone quadrispinosa</i>	10-1500m	
	Sp.169	* <i>Iolanthe pleuronotus</i>	3784-3788m	
	Sp.172	<i>Joeropsis antarctica</i>	210-1408m	
	Sp.301	<i>Stenetrium acutum</i>	22-3379m	
	Sp.317	* <i>Storhyngura praegrans</i>	2670-3017m	
	Sp.318	<i>Storhyngura robustissima</i>	400-1455m	
	Weddell-See:			
SB2:	Sp.162	<i>Ianthopsis nasicornis</i>	75-887m	
	Sp.172	<i>Joeropsis antarctica</i>	210-1408m	
	Sp.316	<i>Storhyngura furcata</i>	3367-6730m	
	Sp.318	<i>Storhyngura robustissima</i>	400-1455m	

Bildung von Tiefsee-Artengruppen gemäß den geographischen Zugehörigkeiten.

In den meisten Fällen liegen keine phylogenetischen Analysen der untersten taxonomischen Kategorien vor. Die große Anzahl von Arten und Gattungen, die im Rahmen eines solchen Unternehmens zu untersuchen wären, macht eine Nachbearbeitung dieser Taxa in angemessener Zeit unmöglich. In der folgenden zoogeographischen Analyse der Arten der Isopoda Asellota des Scotia-Rücken-Systems werden daher zumeist morphologische "Affinitäten" der entsprechenden Arten berücksichtigt, welche häufig beschrieben werden. Ebenso wird auf bekannte phylogenetische Informationen zu übergeordneten Taxa zurückgegriffen.

7.2.2.1. Übersicht

Die Asellotenfauna des Argentinischen Beckens ist sehr heterogen: Vertreter aus neun Familien sind hier anzutreffen, wobei die Munnopsidae mit vier Untergruppen den bedeutendsten Anteil haben. Ebenfalls mit zahlreichen Arten sind die Haploniscidae, gefolgt von den nur hier gefundenen Nannoniscidae, vertreten. Schließlich wurden im Argentinischen Becken zwei Arten der Stenetriidae aufgespürt, während die übrigen Familien durch jeweils eine Species vertreten sind (Abb.31a).

Auch die Tiefsee-Asellotenfauna der Scotia-See setzt sich aus Vertretern zahlreicher Taxa zusammen. Unter insgesamt sechs Familien stellen wiederum die Munnopsidae mit drei Untergruppen den Hauptanteil. Hier nehmen die Acanthaspidiidae, die im Argentinischen Becken nicht vorkommen, den zweiten Platz der zahlenmäßig stärksten Gruppen ein. Die Haploniscidae stellen nur zwei Vertreter, während die übrigen Familien auch der Scotia-See durch jeweils nur eine Species repräsentiert werden (Abb.31b).

Da die gebildeten Stationsgruppen nur wenige kleine Randbereiche der Weddell-See einschließen verwundert es nicht, daß nur vier Tiefseeasellota aus diesem Gebiet in diese Untersuchung eingingen. Neben je einem Vertreter der Acanthaspidiidae und der Joeropsidae wurden zwei *Stothyngura*-Arten (Munnopsidae) gemeldet (Abb.31c).

Von den die Tiefsee dominierenden Familien der Asellota gehören die meisten, nämlich die Munnopsidae, die Acanthaspidiidae, die Haploniscidae und Nannoniscidae der janiroiden Linie an. Die Stenetriidae werden der Überfamilie Stenetrioidea zugeordnet.

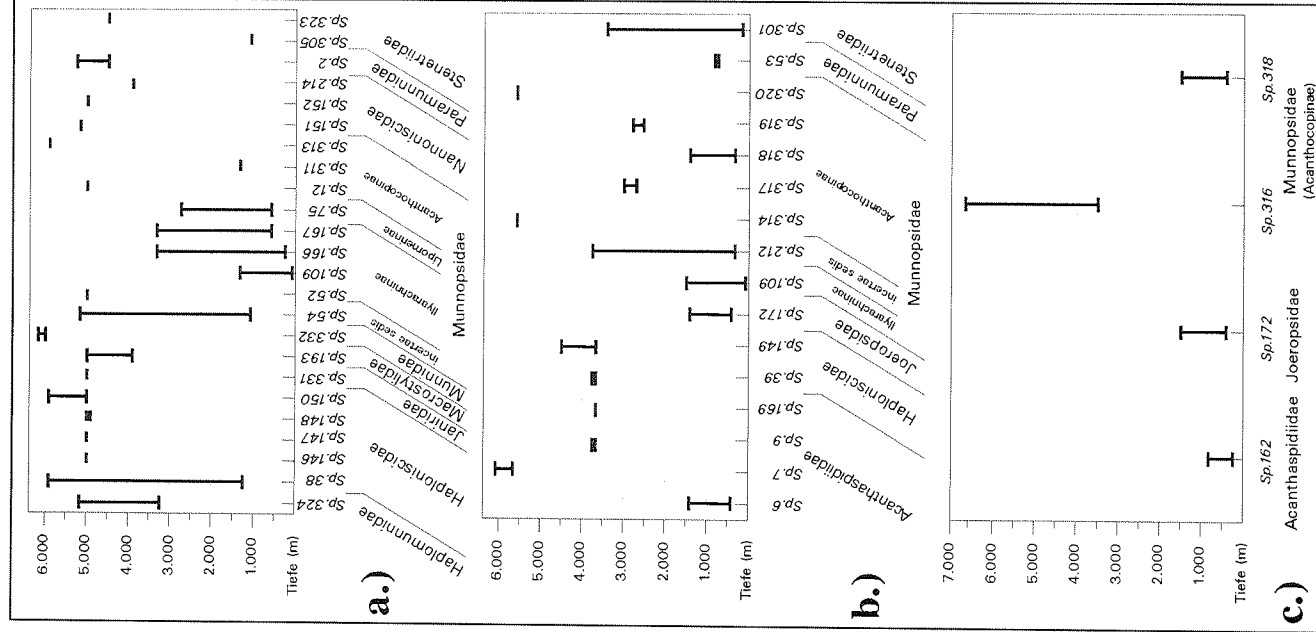


Abb. 31 Bathymetrie der berücksichtigten Tiefsee-Asellota. a.) Argentinisches Becken, b.) Scotia-See, c.) Weddell-See. Aufösung der Artencodes in Tab. 7. 1.

Tab. 7.4. Tiefsee-Asellota des Untersuchungsgebiets. Artenzahlen und Endemiten.

	Tiefseearten	davon Endemiten
Artengruppe AB1	5	3 (60,0%)
Artengruppe AB2	14	10 (71,4%)
Artengruppe ScS	6	2 (33,3%)
Artengruppe SB1	4	3 (75,0%)
Artengruppe SB2	12	4 (33,3%)
Argentinisches Becken	24	15 (62,5%)
Scotia-See	16	7 (43,8%)
Weddell-See	4	-(-)
Tiefseefunde insgesamt	44	22 (50,0%)

Tab. 7.4 weist aus, daß die Hälfte der Tiefsee-Asellota im Untersuchungsgebiet Endemiten sind. Dabei zeichnet sich das Argentinische Becken durch einen sehr hohen Anteil endemischer Arten (62,5%) aus. Die Scotia-See weist mit 43,8% einen geringeren Werte auf; allerdings werden sämtliche drei Species aus der östlichen Scotia-See aus der Gruppe **SB1** ausschließlich in diesem Gebiet gefunden. Unter den Arten von den hier erfaßten Stationen aus der Weddell-See befinden sich keine Endemiten.

7.2.2.2. Die Munnopsidae der Tiefsee

Insgesamt sind die durchgehend blinden (Brandt, 1991c:164) Munnopsidae Sars, 1869 jene Asellota, welche die Tiefsee-Isopodenfauna des Untersuchungsgebietes dominieren (Abb.31); insbesondere die Arten der Gattung *Storhyngura* Vanhöffen, 1914 sind überall zahlreich vertreten. Dies stimmt mit Wilsons (1989:2) Feststellung überein, daß munnopside Gattungen und Arten häufig den größten Anteil der Tiefseeasseln stellen. Die enorme adaptive Radiation und der Erfolg dieser Gruppe ist auf eine Anzahl von autapomorphen Anpassungen zurückzuführen, die zumeist das hervorragende Schwimmvermögen der betreffenden Arten unterstützen (Wilson, 1989:2; Wägele, 1989:86). Viele Unterfamilien und Gattungen der Munnopsidae sind aber unzureichend erforscht. Daher müssen Wilsons (1989) und Wägeles (1989) jüngste, an den Kriterien der konsequent phylogenetischen Systematik orientierten neuen Definitionen dieser Familie eher als Arbeitshypothesen, denn als gesicherte Erkenntnisse angesehen werden. Obwohl beide Vorschläge auf unterschiedlichen Ansätzen beruhen -Wilson bedient sich multivariater phylogenetischer Methoden, Wägele bewertet die Merkmale "intuitiv"-, stimmen die vorgeschlagenen und in Unterfamilien zusammengefaßten

Gattungsgruppen weitgehend überein. Lediglich die Gattungen *Storhyngura* und *Microprotus* werden von Wägele (1989:87ff) zusammen mit *Acanthocope* zu den Acanthocopinae gestellt, während Wilson (1989:119, Tab.8) sie als incertae sedis auffaßt. Dorsale und laterale Bedornung von Pereomeren und Pleotelson sind aber gute Synapomorphien, die Wägeles Entscheidung begründen.

Innerhalb der Munnopsidae sind die **Eurycopinae** die ursprünglichste Gruppe; alle anderen Genera stehen dieser Gattungsgruppe als Monophylum gegenüber (Wägele, 1989:86; 88, Abb.44). Da alle in die Clusteranalyse eingegangenen munnopsiden Arten des Scotia-Rücken-Systems letztgenanntem Monophylum angehören, muß die gesamte Munnopsidenfauna dieses Gebietes als abgeleitet angesehen werden.

Ein großer Teil der aus dem Untersuchungsgebiet gemeldeten Munnopsidae gehört zur Unterfamilie **Acanthocopinae**. Deren Verbreitungsschwerpunkt, insbesondere der der in dieser Gruppe ursprünglichen Gattung *Storhyngura*, befindet sich in der Scotia-See (vgl. z.B. Abb.26, 31). Hier gehören fünf von sieben Arten zu diesem Genus.

Für sieben der im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten von *Storhyngura* werden von George & Menzies (1968:281ff) mögliche Verwandte genannt, ohne aber deren phylogenetischen Beziehungen genau zu beschreiben: *S. robustissima* aus Scotia- und Weddell-See ist danach in die Nähe von *S. bentii* Wolff (1956:112f) aus dem Kermadec-Graben und der südantlantischen Species *S. triplispinosa* Menzies (1962b:149) zu stellen. *S. furcata* aus der Weddell-See ähnelt der von Wolff (1962:141f) aus dem Golf von Panama beschriebenen Art *S. serrata*. Unter den Arten der Scotia-See weist *S. sepihia*, ein Endemit, große Ähnlichkeiten mit *S. brachycephala* Birstein auf, und *S. scotia* ist eng mit *S. birsteini* Menzies (1962b:149) aus dem Süd-Atlantik verwandt. Die Ausprägung des Pleons, welches keine lateralen Dornen besitzt, macht den Endemiten *S. eltaniae* einzigartig in der Gattung. Die ebenfalls endemische Art *S. praegrans* ist *S. argentica* aus dem Argentinischen Becken sehr ähnlich, wobei George und Menzies die letztgenannte Art in die Nähe von *S. bentii* Wolff (1956:112f) aus dem Kermadec-Graben und *S. abyssalis* Wolff (1962:139f) aus der Tasmanischen See stellen. Schließlich stellt Menzies (1962b:146) hinsichtlich von *S. digitata* aus dem Argentinischen Becken fest: "This species is related to *S. vema*...", einer Art, die man im Nordatlantik antrifft.

Offensichtlich besitzen also die Arten von *Storthyngura* in allen untersuchten Tiefseebecken weitreichende latitudinale und longitudinale Affinitäten, deren zoogeographische Qualität nicht bewertet werden kann, ohne zunächst eine phylogenetische Analyse dieses Taxons durchzuführen. Wegen der großen Zahl der Arten und der zumeist unvollständigen Beschreibungen ist diese aber nicht in absehbarer Zeit zu leisten. Die große Dominanz von *Storthyngura* in der Scotia-See (mit einem Anteil von 71,4% an den munnopsiden Arten) im Vergleich zum Argentinischen Becken (wo nur zwei Munnopsidae (22,2%) zu *Storthyngura* gehören) unterstützt jedoch die These, daß das Radiationszentrum dieser weltweit verbreiteten Gattung in (sub-) antarktischen Breiten liegt (George & Menzies, 1968; George, 1987). So vermutet George (1987), daß eine *S. eltaniae* ähnelnde Species im Tertiär mit der Strömung des antarktischen Bodenwassers von der Scotia-See aus nach Norden gelangte; hier entwickelten sich dann neue Formen wie die karibische Art *S. torbeni*.

Da von den hier berücksichtigten Arten der Acanthocopinae nur *S. robustissima* auch das Schelf besiedelt und es sich sonst um ausgesprochene Tiefseeformen handelt, vermutet bereits Brandt (1991c:164), daß diese Species aus der Tiefsee stammt und zusätzlich geringere Tiefen erobert hat (Emergenz).

Brandt (1991c:166f) stellt für die Arten von *Acanthocope* eine phylogenetische Analyse vor. Demzufolge steht die einzige hier berücksichtigte Art aus dieser Gattung, der Endemit *A. argentinae* aus dem Argentinischen Becken, in einem abgeleiteten Monophylum zusammen mit *A. spinosissima* sowie *A. galatheae* und ist am engsten mit *A. curticauda* verwandt. Die Schwesterarten und -gruppen des erarbeiteten Stammbaums haben derart unterschiedliche Fundorte, daß der geographische Ursprung dieser Gattung nicht erkennbar ist (Brandt, 1991c:167).

Der Verbreitungsschwerpunkt der **Ilyarachninae**¹ der untersuchten Region liegt im Argentinischen Becken (Abb.26, 31). Bis auf den bei 5021m stenobathen Endemiten *Bathybadistes argentinae* sind die Species eurybath und besiedeln das Schelf ebenso, wie das Bathyal (Abb.31). Aufgrund der Morphologie betrachten Hessler & Thistle (1975:158) sowie Thistle & Hessler (1976:111ff) die nur in der Tiefsee abundante Gattung *Betamorpha* (vgl.u.) als "Vorläufer" der Ilyarachninae:

¹Die Ilyarachnidae Hansen, 1916 wurden von Wilson (1989) als Unterfamilie der Munnopsidae etabliert. Daraus ergibt sich die abweichende Benennung "Ilyarachninae".

"*Ilyarachna abyssorum*, the most primitive species in the Ilyarachnidae, is found only in the abyss. The genus *Ilyarachna*, although present in shallow waters of both poles, is cosmopolitan in the deep sea and has its greatest species diversity at 2400m. Only *Echinozone*, a distinctly advanced genus, is more diverse in the shallow Antarctic than elsewhere. In summary, the restriction to the deep sea of the most closely related genus of the parent family (itself primarily distributed in the deep sea and the most primitive species of the basal genus of the family, and the greatest diversity of genera and species in that habitat all support the hypothesis of deep-sea origin." Hessler & Thistle (1975:158)

Eine Grafik dieser Autoren (1975:159, Fig.2.) macht zusätzlich deutlich, daß die größte Artendiversität von *Ilyarachna* im Bathyal des Atlantik liegt und *Echinozone* seine größte Diversität auf dem antarktischen Schelf hat. Aus dem zuvor gesagten muß geschlossen werden, daß *I. antarctica* und *I. argentina* mit ihrer weiten bathymetrischen Verbreitung, die bis auf das Schelf reicht (Abb.31) von Vorläufern aus dem zentralen Atlantik abstammen. Die ilyarachniden Vorfahren der Gattung *Echinozone* haben die Scotia-Bogen-Region und das Antarktische Schelf möglicherweise ebenfalls von der atlantischen Tiefsee aus erobert, wobei sich als typischer Vertreter der Westantarktis und des Scotia-Bogens *E. quadrispinosa* entwickelt hat.

Die endemische Art *Coperonus comptus* aus dem Argentinischen Becken ist der einzige hier berücksichtigte Vertreter der *Lipomerinae*. Sie ist zugleich die einzige von acht bisher gefundenen *Coperonus*-Arten, die nicht auf dem subantarktischen oder antarktischen Schelf vorkommt (Brandt, 1992f:94, Fig.21). Da die Munnopsidae ihren Ursprung eindeutig in der Tiefsee haben (vgl. z.B. Hessler et al. 1979; Hessler & Wilson, 1983; Wilson & Hessler, 1987), die Artendiversität von *Coperonus* aber im circumantarktischen Flachwasser am größten ist, muß für diese Gruppe polare Emergenz angenommen werden (Brandt, 1992f:94). Vor diesem Hintergrund kann *C. comptus* entweder ein ursprüngliches Bindeglied zwischen den Tiefseemunnopsiden und den auf dem circumantarktischen Schelf evolvierten anderen Arten von *Coperonus* oder eine sekundär in die argentinische Tiefsee eingewanderte Species sein. Zur Beantwortung dieser Frage wurde versucht, den phylogenetischen Status von *C. comptus* innerhalb der Gattung zu klären:

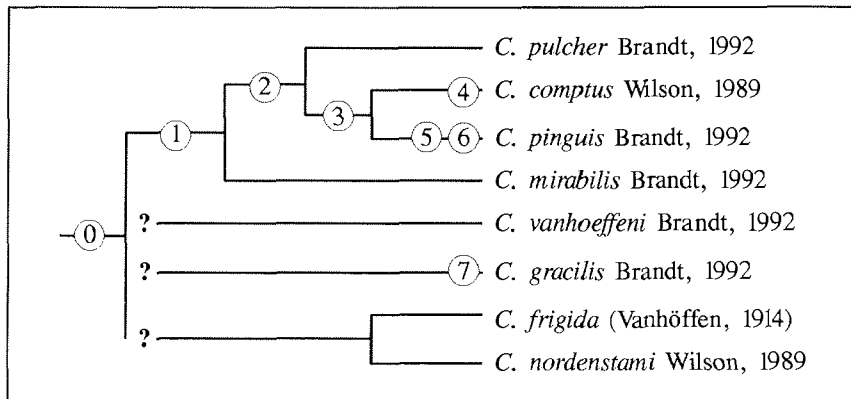


Abb. 32 Die Verwandtschaft der Arten von *Coperonus*. In der phylogenetischen Analyse verwandte Merkmale:

- 0: Apomorphien der Gattung (vgl. hierzu die Gattungsdiagnosen bei Wilson, 1989:26f und Brandt, 1992f:87)
- 1: *lange* Borsten an den Basen der Pereopoden 6 und 7 [Borsten kurz, etwa so lang wie jene an Ischium oder Merus]
- 2: Natasoma mit lateralen einfachen Borsten [Natasoma lateral unbeborstet]
- 3: Lebensraum im Bathyal [Schelfbewohner]
- 4: Medianlappen der Antennulae länger als die Laterallappen [Median- und Laterallappen etwa gleich lang]
- 5: Pedunculusglied 2 der Antennulae distolateral deutlich ausgezogen [schwache distolaterale Ausbuchtung]
- 6: Flagellarglied 2 der Antennulae kürzer als das vorangehende [Glied länger als das vorangehende]
- 7: Pereopod 7 als Laufbein ausgebildet [Schwimmbein]

Trotz vieler offener Fragen scheint der vorgeschlagene Stammbaum von *Coperonus* zu belegen, daß die Schwesterarten *C. comptus* und *C. pinguis* sekundär in die Tiefsee eingewandert sein müssen; für deren Stammarten muß angenommen werden, daß diese auf dem Schelf lebten.

Die Herkunft der beiden Arten zweifelhafter Zugehörigkeit (**Munnopsidae incertae sedis**), die hier im Argentischen Becken gefundene Art *Betamorpha fusiformis* und die aus dem Scotia-Becken berücksichtigte Species *Munneurycope antarctica*, bleibt wegen der unbekanntenen phylogenetischen Beziehungen ungewiß. Auf jeden Fall weisen beide Arten weite (circumantarktische) horizontale (vgl. Appendix) und große vertikale (vgl. Abb.26, 31)

Verbreitungen auf.

7.2.2.3. Die Acanthaspidiidae

Die Familie Acanthaspidiidae gehört zu einer Gattungsgruppe der Janiroidea, die durch eine auffällige Apomorphie gekennzeichnet ist:

"Die Pereomere 2 bis 4 haben seitlich gespaltene Tergite, unter den Spalten inseriert die Coxa der dazugehörigen Pereopoden. Das erste Pereomer hat nur einen laterad gerichteten Lappen, der hinter oder über der Coxa liegt, die Pereomere 5 bis 7 bilden ebenfalls unpaare Tergitlappen aus." (Wägele, 1989:80)

Obwohl es in dieser Gruppe kaum weitere gleichmäßig verteilte Merkmale gibt, die mit diesem Habitus korreliert sind, gelang es Wägele (1989:80ff, Abb.43) die Acanthaspidiidae durch eindeutige Apomorphien zu definieren. Demnach muß sie unter den "iolelloiden" Gattungen und Familien als abgeleitet angesehen werden.

Nach der jüngsten Revision der Familie (Brandt, 1991a) besteht diese nur noch aus den Gattungen *Acanthaspidia* Stebbing, 1898 und *Ianthopsis* Beddard, 1886, deren Vertreter im Gegensatz zu *Acanthaspidia* gut ausgebildete Augen besitzen; *I. laevis* Menzies, 1962 aus der Magellan-Region ist sogar mit regelrechten Augenstielen ausgestattet (Winkler, 1992a:95, Fig.1). Beide Gattungen zeichnen sich durch fünf Synapomorphien aus, wobei sich *Acanthaspidia* durch zwei weitere Autapomorphien (Rand des Pleotelsons stark gesägt oder bedornt, Sympodit des Uropoden verlängert) von ihrer Schwestergattung abgrenzen läßt (Brandt, 1991c:159). Innerhalb der Acanthaspidiidae deuten einige primitive Merkmale von *Ianthopsis* auf eine Verwandtschaft dieser Gattung mit den "iolelloiden" Vorfahren der Familie hin (Wägele, 1989:82):

"Die meisten Arten von *Ianthopsis* besitzen noch Augen..., die Uropodenrami sind noch viel länger als bei der Gattung *Acanthaspidia*, die lateral gespaltenen Tergitlappen sind in der Regel noch kürzer als bei *Acanthaspidia* und nicht so stark eingekerbt, die Körperoberfläche ist weniger strukturiert und besitzt in der Regel (...) weniger Dornen (oft nur Erhebungen), und das Pleotelson besitzt eine kräftige laterale Bedornung. (Brandt, 1991c:160)

Nach der Gruppierung der Species fanden sich mit vier Arten von *Acanthaspidia*¹ die modernen Vertreter der Acanthaspidiidae in der Gruppe der Scotia-See; die ursprüngliche Gattung *Ianthopsis* ist mit *I. nasicornis* aus der Weddell-See vertreten (Abb.26, 31). Ebenfalls Brandt (1991c:160ff, Abb.61) diskutiert die taxonomische Stellung der Arten von *Acanthaspidia* und *Ianthopsis*. *I. nasicornis*, circumantarktisch auf dem Schelf und im Bathyal zu finden, gehört zu der abgeleiteteren von zwei Artengruppen von *Ianthopsis*, deren Dorsum stärker mit Borsten oder Dornen besetzt ist und deren Augen verschieden stark reduziert sind. Bemerkenswert ist ferner, daß *I. nasicornis* einen sehr langen appendix masculina besitzt und sich durch ein zweilappiges, distofrontad gerichtetes Rostrum von den anderen Arten der Gattung abhebt (Brandt, 1991a:239, Fig.22, Plp2; 234, Fig.17).

Auch die Species von *Acanthaspidia* werden von Brandt (1991c:161ff) zwei Artengruppen zugeordnet. Die in der Scotia-See endemischen *A. iolanthoidea*, *A. porrecta* und *A. pleuronotus* vertreten die *Acanthaspidia-acanthonotus*-Gruppe. Da hier die Epimere des 7. Pereomeren caudolateral verlängert und beide Rami der Uropoden klein und fast gleich groß sind sowie der Sympodit der Uropoden dünn ist, wird dieser Kreis gegenüber der *A. typhlops*-Gruppe als weiter entwickelt angesehen.

A. drygalskii unterscheidet sich bereits durch das große, breite Pleotelson von den anderen Arten der Gattung; auch der Uropodit ist einmalig, da Sympodit und Endopodit verwachsen sind; der Endopodit des Uropoden ist auffällig klein (Brandt, 1991a:211, 215, Figs.1, 4). Betrachtet man die vertikale Verbreitung der *Acanthaspidia*-Arten (vgl. z.B. Abb.31) wird eine weitere Besonderheit offenbar: Während sich der Lebensraum der anderen Species im unteren Bathyal oder gar im Abyssal befindet, besiedelt *A. drygalskii* Tiefen von nur 257-1455m. Auch ist diese südlichste Art die einzige von den im Untersuchungsgebiet gefundenen Vertretern der Gattung, die nicht endemisch ist. Sie wurde aus der Ostantarktis, von der Antarktischen Halbinsel und vom antarktischen Schelf im Bereich der östlichen Weddell-See gemeldet.

Interessanterweise findet man einige Merkmale, die *A. drygalskii* mit der urtümlichen acanthaspidiiden Art *I. ruseri* gemein hat und die sonst in der Familie nicht vorkommen: Der Endopodit des Uropoden ist mit einer lateralen Reihe von Fiederborsten besetzt (wie auch bei *I. multispinosa*), die pars molaris der Mandibeln ist schmal und spitz und das dritte

¹*Paracanthaspidia* und *Iolanthe* sind nun Synonyme von *Acanthaspidia* (Brandt, 1991a:208).

Palpusglied des Maxillipeden trägt einen dornartigen Fortsatz. Im Vergleich zu den anderen Species von *Acanthaspidia* ist das Pleotelson weniger tief gesägt (Brandt, 1991a, Figs. 1,4,13,29; 1991c:160f) und stellt möglicherweise eine Übergangsform zwischen dem eher gewellten Pleotelsonrand von *Ianthopsis* und dem tief gesägten Pleotelson von *Acanthaspidia* dar.

Die Arten der ausschließlich circumantarktisch verbreiteten Gattung *Ianthopsis* sind typische Bewohner des Schelfs und des oberen Bathyals. Die Species von *Acanthaspidia* findet man in der circumantarktischen Tiefsee, wobei der atlantische Sektor einen gewissen Verbreitungsschwerpunkt bildet. Als einzige Art aus der Nordhemisphäre ist *A. typhlops* (Sars, 1879) bekannt. Aus diesem Verbreitungsmuster und den geschilderten phylogenetischen Beziehungen kann geschlossen werden, daß das Ausbreitungszentrum der Acanthaspidiidae auf dem antarktischen Schelf liegt. Von hier sind die abgeleiteten Formen in die (atlantische) Tiefsee gelangt, von wo sie sich weiter in latitudinaler und longitudinaler Richtung ausbreiten konnten. Die horizontale und vertikale Verbreitung der Arten in der untersuchten Region spiegelt dieses generelle Bild wider. Für *A. drygalskii* muß jedoch eine individuelle Geschichte angenommen werden: Die beschriebenen morphologischen Eigenheiten lassen vermuten, daß diese Art innerhalb der Gattung *Acanthaspidia* ursprünglich ist. Als solche hat sie wie ihre ebenfalls urtümlichen Verwandten der Gattung *Ianthopsis* das antarktische Schelf nicht verlassen, sondern sich erfolgreich auf ihm ausgebreitet.

7.2.2.4. Die Haploniscidae

Die Haploniscidae Menzies, 1956 sind Asellota von charakteristischer Morphologie (Schultz, 1979b:80, Fig.6), die als konservative Janiroidea keine Apomorphien mit irgend einer anderen höher entwickelten Familie dieses Taxons teilen (Wägele, 1989:99). Sie sind im Untersuchungsgebiet durch die Gattungen *Antennuloniscus* Menzies, 1962 und *Haploniscus* Richardson, 1908 im Argentinischen Becken und in der Scotia-See vertreten. Die fünf Haploniscidae des Argentinischen Beckens konzentrieren sich in der Vertikalen an der 5000m-Marke, wobei *Antennuloniscus dimeroceras* einen sehr weiten Bereich von 1281-5843m besiedelt und die endemische Art *Haploniscus tridens* dieselbe maximale Tiefe erreicht; *H. parallelus* sowie die Endemiten *H. minutus* und *H. ovalis* sind offensichtlich ausschließlich in etwa 5000m Tiefe zu finden. In der Scotia-See erreichen *Antennuloniscus*

ornatus und *Haploniscus tricornis* mit einem bevorzugten Aufenthalt bei etwa 4000m diese Tiefen nicht (Abb.31).

Die Gattung *Haploniscus* ist eurybath und deckt einen Bereich vom oberen Bathyal bis ins Abyssal ab (Menzies, 1962b:95). *A. dimeroceras* hat 1281-5843m mit den weitesten bathymetrischen Bereich von *Antennuloniscus*.

Mit Ausnahme von *A. dimeroceras* sind alle zuvor genannten Arten erstmals von Menzies (1962b:94ff) beschrieben worden. Alle bekannten Beschreibungen dieser Arten und Vermutungen zu ihrer Abkunft stammen von diesem Autor.

Tab. 7.5. Morphologische Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Arten von *Haploniscus* (nach Menzies, 1962b:94ff). Die Arten der untersuchten Region sind hervorgehoben.

H. tropicalis Menzies, 1962 (Karibik) ≠ *H. minutus* ≠ *H. exisus* Richardson, 1908 (Nord-Atlantik)

H. ovalis ≠ *H. armadilloides* Hansen, 1916 (?)

H. parallelus ≠ *H. tuberculatus* Menzies, 1962 (Süd-Atlantik)

H. tridens ≠ *H. capensis* Menzies, 1962 (Süd-Atlantik)

H. tricornis ≠ *H. tricornoides* Menzies, 1962 (Süd-Atlantik)

Tab. 7.5 macht anschaulich, daß einige der fraglichen Arten von *Haploniscus* morphologische Affinitäten zu weitem südlichen Species der Gattung haben. Offensichtlich bilden die südlichen Arten einen eng zusammenhängenden Komplex, von dem nur *H. minutus* Ähnlichkeiten mit zwei nördlichen Arten zeigt.

Menzies (1962b:109) hält *A. ornatus* für den "möglicherweise nächsten Verwandten" von *A. dimeroceras*; beide sind, wie auch die übrigen Arten der Gattung, in ihrer Verbreitung auf den Süd-Atlantik beschränkt.

Die phylogenetischen Beziehungen der Familie (Wägele, 1989:99) sowie jene zwischen den Arten und den Gattungen der Haploniscidae sind ungeklärt. Da zudem die Arten von *Haploniscus* in Nord- und Südatlantik gefunden werden, bleiben phylogenetische und geographische Herkunft der haplonisciden Taxa ungeklärt.

7.2.2.5. Die Nannoniscidae

Die Gattungen *Nannoniscoides* Hansen, 1916 und *Hebefustis* Siebenaller & Hessler, 1977 sind atlantische Taxa, deren südlichste Arten die Tiefsee im Norden des Scotia-Rücken-Systems besiedeln (Siebenaller & Hessler, 1977:23, Fig.2; 1981:448f). Beide sind im

Vergleich zu den übrigen Gattungen der Nannoniscidae Hansen, 1916 intermediär entwickelt (Wägele, 1989:94, Abb.48). Nur sehr wenig ist über die mögliche Verwandtschaft der einzelnen Arten bekannt. Der Endemit *Nannoniscoides gigas* aus dem Argentinischen Becken gleicht lediglich der Art *N. latediffusus* (Siebenaller & Hessler, 1977:26), die eine sehr weite geographische und bathymetrische Verbreitung besitzt (Nord-West-Atlantik und Süd-West-Atlantik am Äquator, 587-4833m!) (Siebenaller & Hessler, 1981:248). *Hebefustis hexadentium* "is strikingly similar to *H. hirsutus*" (Siebenaller & Hessler, 1977:40); beide Endemiten werden zusammen im Argentinischen Becken, bzw. im Südatlantik in ähnlichen Tiefen gefunden.

Siebenaller & Hessler (1977:17) weisen auf die Schwierigkeiten bei der Definition der Nannoniscidae hin. *Nannoniscoides* und *Hebefustis* sind Beispiele dafür, daß die Mitglieder dieser Familie kaum einheitliche Merkmale besitzen. Die Versuche, die Nannoniscidae im phylogenetischen System der Janiroidea einzuordnen werden von Brandt (1992a:57) beschrieben. Im jüngsten Ansatz Wägeles (1989:96, Abb.50) befinden sie sich in einem Monophylum neben den Munnopsidae, Desmosomatidae und Macrostylidae.

Die Nannoniscidae bilden eine Tiefseefamilie, deren rezentes Verbreitungsbild auf einen Ursprung im Tethys-Meer oder im Nordatlantik hinweist, von wo aus die heute südlichsten Arten die subantarktischen Breiten besiedelt haben.

7.2.2.6. Die Stenetriidae

Die zur Verfügung stehenden phylogenetischen Informationen über die Stenetriidae Hansen, 1905 und deren untergeordnete Taxa beziehen sich fast ausschließlich auf die Überfamilie Stenetrioidea Hansen, 1905. Auch deren taxonomischer Status ist noch nicht endgültig geklärt; es scheint aber sicher zu sein, daß sie an der Basis der Janiroidea steht (Kussakin, 1973:24, Fig.6; Wägele, 1989:65, Abb.32). Die Stenetrioidea sind in der gesamten Südhemisphäre in ökologisch unterschiedlichsten Habitaten zu finden (vgl. z.B. Schultz, 1979b:79; Fresi et al., 1980:128, Fig.4): Sie wurden auf dem Schelf warmer und kalter Gewässer und auch in mehr als 2000m Tiefe nachgewiesen (Kussakin, 1973:24, Fig.6). Die "altertümlichen" Arten der Gattung *Stenetrium* sind mit einer vertikalen Verbreitung vom Litoral bis in die Tiefsee ausgesprochen eurybath (Brandt, 1991c:158; Appendix). Die weite horizontale und vertikale Verbreitung der übergeordneten Taxa kann ein zusätzlicher Hinweis auf deren hohes Alter sein.

Die Familie Stenetriidae ist in dieser Analyse durch die Gattungen *Stenetrium* Haswell, 1881 und *Tenupedunculus* Schultz, 1982 vertreten. *Stenetrium acutum*, im Untersuchungsgebiet in der Scotia-See gefunden, spiegelt mit einer vertikalen Verbreitung von 22-3379m die Eurybathie der Familie wider; dagegen sind die Endemiten *S. haswelli* (1079m) und *Tenupedunculus elongatus* (4696m) aus dem Argentinischen Becken stenobath.

Viele Beschreibungen der Stenetriidae sind unbefriedigend und eine phylogenetische Analyse auf Art- oder Gattungsebene steht aus. Da sich die Arten im Habitus sehr ähneln, sind ohne die Untersuchung des originalen Materials keine Mutmaßungen über eventuelle Verwandtschaften möglich; einige weitere Anmerkungen zu anderen Stenetriidae der untersuchten Region finden sich in Abschnitt 7.3.10.

7.2.2.7. Andere Tiefsee-Asellota

In seiner Analyse der Tiefsee-Isopodenfauna des Nord-West-Pazifiks zieht Birstein (1963:289) den Schluß, daß hinsichtlich der Tiefe und der stammesgeschichtlichen Dauer des Aufenthalts in der Tiefsee zwei Gruppen zu unterscheiden sind: originäre Tiefseegruppen, in denen die Zahl der Arten mit der Tiefe zunimmt und solche Taxa, von denen nur wenige Vertreter die tieferen Zonen erobert haben. Tab. 7.6 führt diejenigen Familien auf, die nach

Tab. 7.6. Verbreitung einiger janiroider Familien (gekürzt und verändert nach Hessler et al., 1979:68, Tab.3; vgl. den Text für Erläuterungen); f-w, Süßwasser; s-w, Flachwasser; d-s, Tiefsee.

Janiridae	f-w	S-W	d-s
Joeropsidae		S-W	d-s
Munnidae		S-W	d-s
Paramunnidae <i>sensu</i> Just, 1990		S-W	d-s
Macrostylidae		s-w	D-S
Haplomunnidae			D-S

der Clusteranalyse nur jeweils eine Art in einem der berücksichtigten Tiefseebecken stellen (vgl. Abb.31). Sie bestätigt gleichzeitig Birsteins Erkenntnis auch für die Scotia-Bogen-Region. Alle genannten Familien gehören zu den Janiroidea. Es zeigt sich, daß hiervon nur zwei Species zu Familien gehören, die ausschließlich oder überwiegend die Tiefsee besiedeln und die übrigen Arten Flachwasser-Taxa zuzurechnen sind. Die Macrostylidae und Haplomunnidae zeigen als Gruppe Submergenz; hier sind bereits die Vorfahren dieser Taxa,

bzw. die Vorfahren submergener Monophyla in die Tiefsee eingewandert (vgl. hierzu Wägele, 1989:101, Abb.51). Von den Joeropsidae, den Munnidae und den Janiridae eroberten nur einzelne Arten das Bathyal unabhängig voneinander, von den Paramunnidae kennen wir zwei solche Gattungen.

Macrostylis bipunctatus vertritt die einzige Gattung der Macrostylidae Hansen, 1916. Wägele (1989:94ff, Abb.50) faßt die in der Literatur diskutierten und zumeist übereinstimmenden Erkenntnisse über die Herkunft dieser aberanten Familie zusammen und stellt aufgrund gewichtiger Synapomorphien eine Verwandtschaft mit den Schwestergruppen Nannoniscidae und Demosomatidae fest; diese drei Familien und die Munnopsidae müssen demnach einen gemeinsamen Vorfahren besessen haben. *Macrostylis* ist eine Gattung der nördlichen Breiten, deren Arten im Zentral- und Süd-Atlantik, im Süd-West-Pazifik und im Indischen Ozean gefunden wurden; lediglich eine Art, *M. sarsi* Brandt, 1992, wurde in der (Ost-) Antarktis nachgewiesen. Diese gleicht am ehesten den von Menzies (1962b) aus dem Argentinischen Becken beschriebenen Arten *M. bipunctatus* und *M. bifurcatus* (Brandt, 1992a:78). Allerdings zeichnet sich *M. bifurcatus* durch eine apikale konkave Einwölbung des Pleotelsons aus (Menzies, 1962b:132, Fig.28A), was innerhalb der Gattung einmalig ist. *M. bipunctatus* hat seine größten Affinitäten mit *M. galathea* Wolff, 1956 aus dem Phillipinengraben (Menzies, 1962b:133).

Da sich viele Arten der monotypischen Macrostylidae im (Zentral-) Atlantik konzentrieren und auch eine der Schwestergruppen, die Nannoniscidae, ausschließlich in diesem Ozean vorkommt (vgl.o.), muß für die südlichen Arten von *Macrostylis* ein atlantischer Ursprung angenommen werden. Die zahlreichen und aberant an Autapomorphien der Macrostylidae deuten auf eine tubicole Lebensweise hin (Wägele, 1989:95f). Hessler & Strömberg (1989:153) berichten hierzu, daß sich *M. spinifera* Sars, 1899 sofort tief ingräßt und nicht mehr gesehen wird, wenn man sie auf das Sediment setzt. Vermutlich ist der Lebensraum tubicoler Organismen noch stabiler als der der Tiefseeformen: Hier entfallen physikalische Einflüsse wie Bodenströmungen oder Benthosstürme, und damit erwachsen der unter dem Wasserkörper der Ozeane lebenden Infauna kaum Ausbreitungsbarrieren. Es wäre somit denkbar, daß sich die weite Verbreitung der Macrostylidae durch aktive (zunächst latitudinale und dann longitudinale?) Ausbreitung erklären läßt. Genauerer Aufschluß über die Richtung der Ausbreitung kann aber erst eine phylogenetische Analyse dieser Gattung

bringen.

Thylakogaster majusculus gehört zu einer von vier Gattungen der Haplomunnidae Wilson, 1976. Die phylogenetische Stellung dieser munnoiden Familie ist noch nicht endgültig geklärt, offensichtlich werden aber allgemein die Dendrotonidae als Schwestergruppe akzeptiert (vgl. z.B. Wilson, 1976 oder Wägele, 1989:67ff). Wilson & Hessler (1974) beschreiben drei Species von *Thylakogaster* aus drei verschiedenen Gebieten: *T. peterpauli* aus dem äquatorialen Atlantik, *T. majusculus* aus dem Argentinischen Becken und *T. lobotourus* aus der Nähe der Bermudas, wobei die letzten beiden Arten sehr ähnlich sind (Wilson & Hessler, 1974:58). Das Verbreitungsbild von *Thylakogaster* spiegelt das fleckenhafte Vorkommen aller Haplomunnidae wider (vgl. Wilson, 1976:573f).

"This patchy geographic distribution probably cannot be explained by some unusual geographic isolating factors since the [same] stations... yielded other Paraselloidea more common to the deep-sea fauna. One can only speculate on possible ecological factors that may be affecting the distributions of these genera." (Wilson & Hessler, 1974:47)

Wilson (1976:571) entwirft eine das Flachwasser bewohnende "Ur-Haplomunna", aus der die Schwestergruppen *Abyssaranea* + *Munella* und *Thylakogaster* + *Haplomunna* hervorgingen. Beide eroberten nach einem unbekanntem Muster die Tiefsee (Submergenz der Haplomunnidae).

Die Gattung *Joeropsis* Koehler, 1885¹ gehört nach Wägele (1989:74, Abb.37) zu einer Gattungsgruppe innerhalb der Janiridae, deren Körperform urtümlich ist und *Stenetrium* ähnelt. Sie ist durch viele auffällige Autapomorphien gekennzeichnet, was zur Definition einer eigenen Familie (Joeropsidae Nordenstam, 1933) geführt hat. Dennoch hat diese Gattung im Gegensatz zu ihren nahen Verwandten noch drei Klauen an den Pereopoden und besitzt damit ein weiteres sehr ursprüngliches Merkmal (Wägele, 1989:75ff). Betrachtet man die vertikale Verbreitung der Arten von *Joeropsis* allein in der untersuchten Region (vgl.

¹Die Gattungsbezeichnungen *Jaeropsis* und *Joeropsis* werden, ausgelöst durch die inkonsequente Verwendung der Begriffe durch den Gattungsautor (Koehler, 1885a,b), in der Literatur synonym verwendet. Sivertsen & Holthuis (1980:96f) sehen die Familienbezeichnung "*Joeropsidae*" als gültig an.

Appendix), so stellt man fest, daß fast alle einen weite Spanne abdecken. *J. antarctica* steht hier mit einem Tiefenbereich von 210-1408m an der Spitze.

Die verschiedenen Fundorte von *Joeropsis* (außer aus dem subantarktischen Raum wurden Arten von beiden Küsten Südamerikas, aus dem Mittelmeer und von den Kurilen gemeldet) machen es schwer, nach dem geographischen Ursprung des Taxons zu suchen. Seine weite horizontale und vertikale Verbreitung sowie die eigentümliche Mischung von sehr ursprünglichen Merkmalen und einer großen Zahl von Autapomorphien stehen als Hinweis darauf, daß die einzelnen Arten mit großem Erfolg die Veränderung physikalischer und ökologischer Parameter tolerieren und daß der charakteristische Merkmalskomplex jene Präadaptationen beinhaltet, die zur Besiedlung unterschiedlichster Biota erforderlich sind.

Die für die Subantarktis endemische blinde Gattung und Art *Zoromunna setifrons* gehört zu den sonst weltweit verbreiteten und im Flachwasser gefundenen Munnidae Sars, 1899. Sie gilt wegen der Reduktion ihrer Augen sowie ihres Vorkommens in der Tiefsee gegenüber der artenreichsten Gattung *Munna* Krøyer, 1839 als abgeleitet (Brandt, 1991c:172). Zwar gibt es auch unter den Arten von *Munna* solche, die blind sind und eine weite vertikale Verbreitung besitzen (vgl. Appendix), doch sprechen morphologische Merkmale dafür, daß die entsprechenden Species anderen Gattungen zugeordnet werden müssen. Der Ursprung der Munnidae, insbesondere der von *Munna*, sowie die Zuordnung der fraglichen Arten werden unten diskutiert.

Die Familie Abyssianiridae wurde von Menzies (1956:12ff) für die von ihm erstmals beschriebene Tiefseeart *Abyssianira dentifrons* geschaffen. Später stellte er (1962b:179ff) die neue Species *A. argentinensis* und die neue Gattung und Art *Xostylus parallelus* in diese Gruppe. Alle Arten entstammen dem Argentinischen Becken. Just (1990) weist nach, daß die Abyssianiridae Menzies, 1956 Apomorphien mit den Paramunnidae Vanhöffen, 1914¹ teilen und fusioniert daher beide Familien. *Xostylus parallelus* wurde schon vorher von Wolff (1962:63) als typisch janirid erkannt, "...closely related to *Ectias* Richardson and *Caecianiropsis* Menzies & Pettit". Wie unsicher auch diese Zuordnung ist, zeigt Wägeles (1989:74, Abb.37) Hypothese zu den Verwandtschaftsverhältnissen zwischen den Gattungen

¹ Hierbei handelt es sich um die Pleurogoniidae im Sinne Wilsons (1980); Hooker (1985) zeigte, daß dem Begriff "Paramunnidae" aus historischen Gründen Vorrang gebührt.

der 'Janiridae': *Ectias* und *Caecianiropsis* stehen in unterschiedlichen Gattungsgruppen, und *Xostylus* wird zwar zu den Janiridae gerechnet, aber im vorgeschlagenen Stammbaum nicht berücksichtigt. So kann man z.Z. hinsichtlich von *X. parallelus* nur feststellen, daß diese blinde Art aus dem Abyssal unter den üblicherweise im Flachwasser lebenden und Augen tragenden Janiridae eine Besonderheit darstellt.

Nach der Neudefinition der Paramunnidae schließt diese Familie mit den Gattungen *Abyssianira* Menzies, 1956 und *Bathygonium* Kussakin & Vasina, 1984 mit zusammen fünf Arten nur zwei ausgesprochene Tiefseetaxa ein. Alle anderen Gattungen mit ihren zahlreichen Species, wie etwa *Paramunna* Sars, 1866 (vgl. Winkler, im Druck b), besiedeln hauptsächlich das Schelf oder Flachwasserzonen. Die beiden Vertreter von *Abyssianira* aus dem Argentinischen Becken (s.o.) wurden im Abyssal (2681-5293m) gefunden, zwei weitere australischen Arten im oberen Bathyal (400-1770m) (Just, 1990:414). "The two australian species have similar plesiomorphic mandibular palps compared to the reduced, more typical paramunnid palp, in at least *A. dentifrons*,..." (Just, 1990:414). Die Gattung besitzt wohl Augensiele, aber keine funktionellen Augen. Das Verbreitungsbild der Gattung und die genannten morphologischen Besonderheiten lassen Just (1990:414) vermuten, daß diese in der Südhemisphäre im oberen Bathyal oder auf dem Schelf entstanden ist.

Zur Tiefseefraktion der Paramunnidae gehört auch die Gattung *Bathygonium*. Der Endemit *B. moskalevi* aus dem oberen Bathyal der Scotia-See gleicht den Arten des für die Antarktis endemischen Genus *Neasellus* Beddard, 1886; deren Species werden auch auf dem Kontinentalhang gefunden. Im Vergleich zu *Neasellus* sind die Coxalplatten von *Bathygonium* "... aber lateral sehr spitz, das Pleotelson ist länger und schmaler und besitzt keine laterocaudalen Einwölbungen" (Brandt, 1991c:173). Daher wird *B. moskalevi* als abgeleitete Art angesehen, die ins Bathyal eingewandert ist.

7.3. Die Flachwasser-Asellota

Rufen wir uns die anfänglich aufgezeigten Ergebnisse von Q- und R-Analyse in Erinnerung (Abb.25-27, Tab. 7.1), so fällt auf, daß das südliche Südamerika mit den Falkland-Inseln (**SAm**), der südliche Scotia-Bogen mit der Antarktischen Halbinsel (**SB2**) sowie die Tristan-da-Cunha-Gruppe (**TdC**) distinkte Asellotenfaunen aufweisen. Hierbei läßt

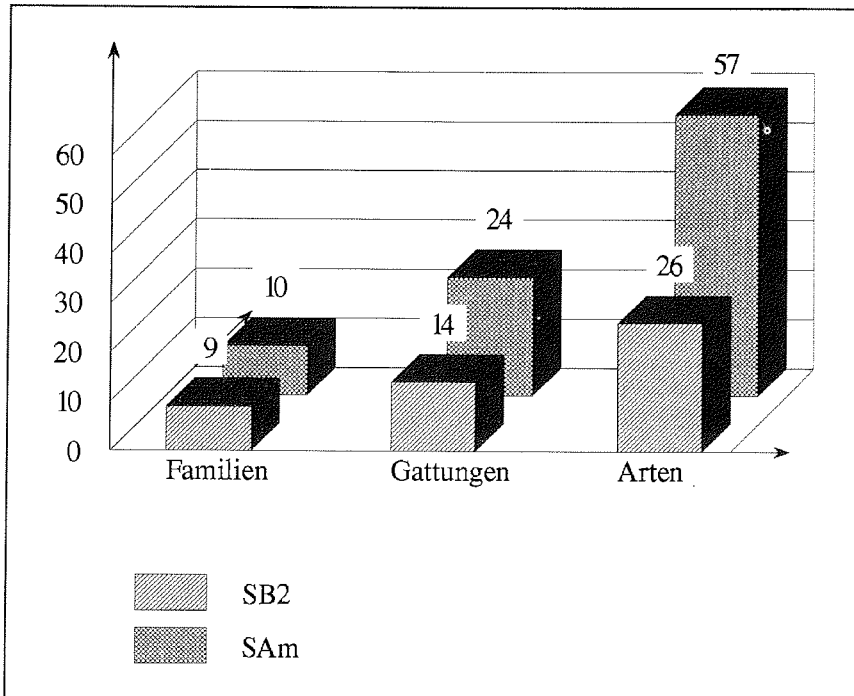


Abb. 33 Quantitativer Vergleich der Schelf- und Flachwasserassellota Südamerikas und der Antarktischen Halbinsel.

sich im Cluster **SAm** eine Untergruppe bilden, die belegt, daß viele Arten sowohl Südamerika, als auch den Scotia-Bogen besiedeln (Abb.26, Tab. 7.1). Es wurde oben gezeigt, daß die Stationsgruppe, bzw. Artengemeinschaft **SB2** aus methodischen Gründen Tiefseeformen beinhaltet. Die weitaus meisten Arten dieser Gruppe leben aber ebenso auf dem Schelf oder in Flachwasserbereichen wie die Species der Gemeinschaften **SAm** und **TdC**.

Der Vergleich aller Stationscluster (Abb.27) zeigt, daß die Flachwassergruppen **SAm** und **SB2** jeweils deutlich mehr Stationen umfassen als die Tiefseecluster **AB1,2** und **ScS**; trotz der nach Süden hin kleiner werdenden Stationsflächen sind auch die dadurch definierten Gebiete größer. Zwar findet man in den erstgenannten Gemeinschaften ebenfalls vergleichsweise mehr Arten, doch da die Stationen letztendlich aufgrund *derselben* Species auf den zu vergleichenden Stationen gruppiert wurden, müssen innerhalb dieser Stationscluster viele Arten weit verbreitet sein.

Abb.33 zeigt, daß die Zahl der Schelf- und Flachwasserassellota Südamerikas (**SAm**)

auf allen taxonomischen Ebenen größer ist als die der Antarktischen Halbinsel (SB2). Offenbar begünstigen die weniger extremen Bedingungen (z.B. Temperatur) subantarktischer Breiten die Radiation der Arten.

Tab. 7.7. Die Artengemeinschaft "SAM". Nach taxonomischen Gruppen neu geordnet. Ein Stern (*) bezeichnet Endemiten, zwei Sterne (**) weisen auf die Arten der Untergruppe "SAM+SB2" hin (vgl. auch den Text).

Acanthaspidiidae		Paramunniidae
Sp. 8 * <i>Acanthaspidia longiramosa</i>		Sp. 24 * <i>Allorostrata ovalis</i>
Sp. 160 * <i>Ianthopsis laevis</i>		Sp. 41 * <i>Antennulosignum elegans</i>
Sp. 245 * <i>Paracanthaspidia mucronata</i>		Sp. 46 * <i>Austrosignum dentatum</i>
Sp. 159 ** <i>Ianthopsis bovalli</i>		Sp. 47 * <i>Austrosignum falclandicum</i>
Desmosomatidae		Sp. 49 * <i>Austrosignum globifrons</i>
Sp. 97 * <i>Desmosoma falklandicum</i>		Sp. 50 * <i>Austrosignum latifrons</i>
Janiridae		Sp. 194 * <i>Magellianira serrata</i>
Sp. 155 * <i>Ianiropsis chilensis</i>		Sp. 213 <i>Munnogonium tillerae</i>
Sp. 157 * <i>Ianiropsis perplexus</i>		Sp. 247 * <i>Paramunna dentata</i>
Sp. 158 * <i>Ianiropsis varians</i>		Sp. 248 * <i>Paramunna integra</i>
Sp. 239 <i>Notasellus chilensis</i>		Sp. 249 <i>Paramunna kerguelensis</i>
Sp. 240 * <i>Notasellus multidentis</i>		Sp. 250 * <i>Paramunna magellanensis</i>
Sp. 44 ** <i>Austrofilus furcatus</i>		Sp. 251 * <i>Paramunna menziesi</i>
Sp. 164 ** <i>Iathrippa longicauda</i>		Sp. 252 * <i>Paramunna parasimplex</i>
Sp. 235 ** <i>Neojaera antarctica</i>		Sp. 253 * <i>Paramunna patagoniensis</i>
Sp. 242 ** <i>Notasellus trilobatus</i>		Sp. 256 * <i>Paramunna simplex</i>
Sp. 154 ** <i>Iais pubescens</i>		Sp. 268 <i>Pleurosignum elongatum</i>
Sp. 241 ** <i>Notasellus sar sii</i>		Sp. 48 ** <i>Austrosignum glaciale</i>
Joeropsidae		Sp. 255 ** <i>Paramunna serrata</i>
Sp. 173 <i>Joeropsis curvicornis</i>		Sp. 257 ** <i>Paramunna subtriangulata</i>
Sp. 174 <i>Joeropsis intermedius</i>	Santiidae	
Sp. 175 <i>Joeropsis marionis</i>	Sp. 277 <i>Santia dimorphis</i>	
Mesosignidae	Sp. 281 ** <i>Santia mawsoni</i>	
Sp. 196 * <i>Mesosignum usheri</i>	Sp. 278 ** <i>Santia hispidus</i>	
Munniidae	Stenetriidae	
Sp. 204 * <i>Munna chilensis</i>	Sp. 302 * <i>Stenetrium beddardi</i>	
Sp. 205 * <i>Munna gallardoi</i>	Sp. 304 * <i>Stenetrium drakensis</i>	
Sp. 206 * <i>Munna lundae</i>	Sp. 308 * <i>Stenetrium serraticaudum</i>	
Sp. 327 <i>Uromunna nana</i>	Sp. 306 <i>Stenetrium inflectofrons</i>	
Sp. 201 ** <i>Munna antarctica</i>	Sp. 307 <i>Stenetrium pulchrum</i>	
Sp. 207 ** <i>Munna maculata</i>	Sp. 303 ** <i>Stenetrium dentimatum</i>	
Munnopsidae (Eurycopinae)	Sp. 309 ** <i>Stenetrium virinale</i>	
Sp. 127 * <i>Eurycope sp.</i>		

Betrachtet man die taxonomische Zusammensetzung der Artengemeinschaften SAM und SB2 (Tab 7.7, 7.8), so springt die große Dominanz der Janiroidea ins Auge. Nur die in Südamerika nachgewiesenen Stenetriidae werden nicht dieser Überfamilie untergeordnet. Mit 50,9% der in Südamerika (SAM) gefundenen Arten und 38,5% der aus der südlichen Scotia-

Bogen-Region (SB2) gemeldeten Species haben die sogenannten "munnoiden" Familien Paramunnidae, Munnidae und Santiidae einen bedeutenden Anteil an der jeweiligen Schelf- und Flachwasser-Asellotenfauna. Bevor die Zoogeographie dieser Familiengruppe diskutiert werden kann, müssen ein neu entdecktes Merkmal sowie die jüngsten Beiträge zur Phylogenie besprochen werden.

Tab. 7.8. Die Artengemeinschaft "SB2"; ohne die Tiefseeformen (vgl.o.) und nach taxonomischen Gruppen neu geordnet; **Endemiten*.

Acanthaspididae	Munnopsidae (Lipomerinae)
Sp.161 <i>Ianthopsis multispinosa</i>	Sp.76 <i>Coperonus frigida</i>
Sp.163 <i>Ianthopsis ruseri</i>	Sp.77 * <i>Coperonus gracilis</i>
Desmosomatidae	Sp.78 * <i>Coperonus mirabilis</i>
Sp.95 * <i>Desmosoma australis</i>	Sp.79 * <i>Coperonus nordenstami</i>
Sp.96 * <i>Desmosoma brevipes</i>	Sp.82 * <i>Coperonus vanhoeffeni</i>
Sp.98 * <i>Desmosoma modestum</i>	Nannoniscidae
Janiridae	Sp.215 <i>Nannoniscus bidens</i>
Sp.45 <i>Austrofilius serratus</i>	Paramunnidae
Sp.57 <i>Caecianiropsis ectiformis</i>	Sp.51 * <i>Austrosignum spinosum</i>
Sp.111 <i>Ectias turqueti</i>	Sp.83 <i>Coulmannia australis</i>
Munnidae	Sp.254 <i>Paramunna rostrata</i>
Sp.200 * <i>Munna affinis</i>	Santiidae
Sp.203 <i>Munna bituberculata</i>	Sp.275 <i>Santia charcoti</i>
Sp.209 * <i>Munna spec.</i>	Sp.279 <i>Santia hofsteni</i>
Sp.210 <i>Munna studeri</i>	Sp.280 <i>Santia marmoratus</i>
Munnopsidae (Ilyarachninae)	
Sp.110 <i>Echinozone spinosa</i>	
Sp.168 <i>Ilyarachna nordenstami</i>	

7.3.1. Die Morphologie des Pleopoden 4 der Janiroidea

Ein in der Vergangenheit selten beschriebenes und daher für phylogenetische Analysen nicht nutzbar gemachtes Merkmal ist die Struktur des Pleopoden 4. Einige Artbeschreibungen der jüngsten Vergangenheit erlauben aber nun den Vergleich dieses Körperanhangs und zeigen dessen große Variabilität bei janiroiden Asellota (Abb.34). Der komplexeste Typ, d.h. ein zweigliedriger Exopodit, der lateral beborstet ist und eine oder mehrere lange terminale Fiederborsten trägt, wurde bei einer *Munna*-Art (Abb.34I) und einer Species von *Santia* (Abb.34K) nachgewiesen. Drei terminale Fiederborsten findet man am sonst unborsteten zweigliedrigen Exopoditen von *Notasellus sarsii* (Abb.34G). *Haplomesus quadrispinosus* besitzt mit einem einfachen Blatt den einfachsten vierten Pleopoden der Janiroidea (Abb.34A). Zwischen diesen Extremen werden viele Übergangsformen beobachtet.

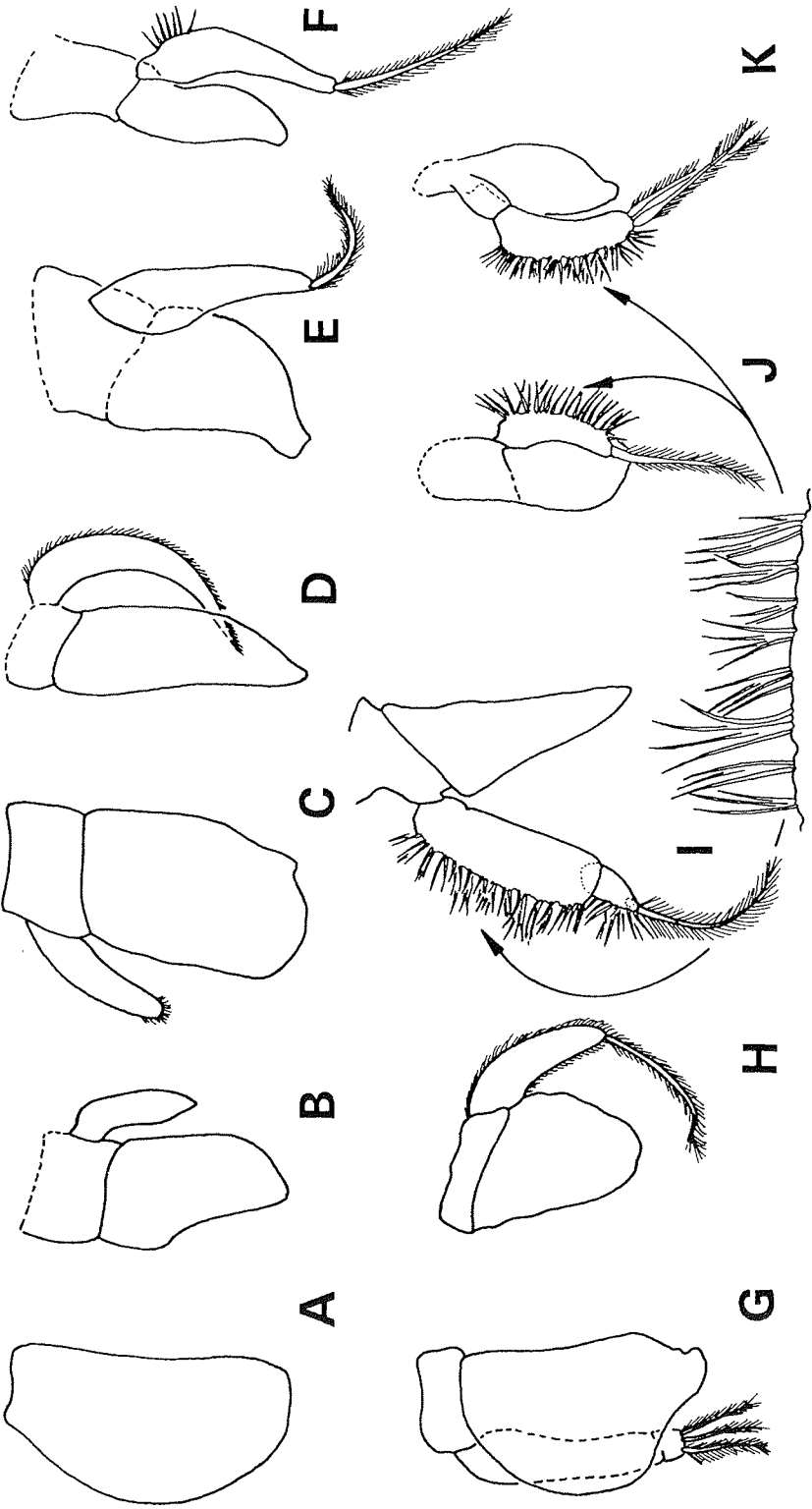


Abb. 34 Bekannte Formen des Pleopoden 4 bei janiroiden Asellota. **A**, *Haplomesus quadrispinosus* (Ischnomesidae); **B**, *Austrosignum dentatum* (Paramunnidae); **C**, *Austrofilius serratus* (Janiridae); **D**, *Neojaera antarctica* (Janiridae); **E**, *Ianiropsis varians* (Janiridae); **F**, *Uromunna nana* (Munnidae); **G**, *Notasellus sarsii* (Janiridae); **H**, *Coperonus vanhoeffeni* (Munnopsidae, Lipomerinae); **I**, *Munna gallardoi* (Munnidae); **J**, *Santia comacta* (Santiidae); **K**, *Santia hispida* (Santiidae). (Zusammengestellt nach Brandt, 1992b & f; Winkler, 1992b & 1993; Winkler & Brandt, im Druck a; Winkler, im Druck b.)

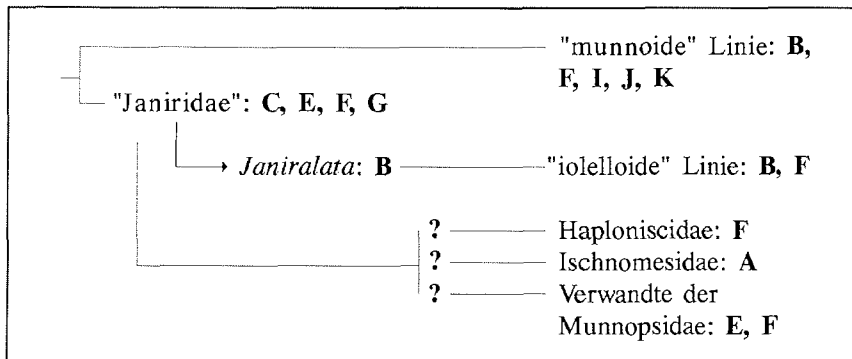


Abb. 35 Morphologie des Pleopoden 4 in verschiedenen Familien der Janiroidea (Typen gemäß Abb.34; vgl. Text).

Alle bekannten janiroiden Pleopoden 4 entsprechen der Morphologie eines der in Abb.34 dargestellten Typen. In einem vereinfachten Schema, das die vermutliche Verwandtschaft der Familien der Janiroidea wiedergibt (vgl. Wägele, 1989:101, Abb.51), wird hinter der Benennungen der Taxa die bei ihnen festgestellte Pleopodenmorphologie genannt.

Das Vorkommen der einzelnen Pleopodentypen innerhalb der Janiroidea impliziert, daß der Pleopod 4 ursprünglich komplex gebaut war und in den verschiedenen Gruppen konvergent und verschieden weit reduziert wurde. Dafür spricht der Nachweis ähnlich komplexer Formen in allen Familien, da deren vielfache konvergente Entstehung unwahrscheinlich ist. Demnach hatte der "Ur-Janiroide" einen vierten Pleopoden mit zweigliedrigem Exopoditen, der zumindest lateral beborstet und mit mehreren terminalen Fiederborsten bewehrt war.

7.3.2. Die Verwandtschaft der "munnoiden" Familien

Vergleicht man verschiedene Janiroidea, so fällt auf, daß viele Genera dem Habitus der Gattung *Munna* Krøyer, 1839 ähneln. Hier ist ein Grundmuster zu beobachten, das verschiedene Abwandlungen erfährt. Auffällig ist der ovale Körperumriß, bei dem die mittleren Pereomere breiter sind als die vorderen und hinteren. Die Augen sitzen auf deutlich ausgebildeten Augenstielen, die lateral vom kurzen und breiten Cephalothorax abstehen. In lateraler Sicht bemerkt man ein dorsal konvex gewölbtes Pleotelson, welches häufig dorsad gebogen getragen wird.

Die diesem Erscheinungsbild entsprechenden Gattungen sind traditionell in den "munnoiden" Familien zusammengefaßt (vgl. z.B. Wolff, 1962:60). Während der Stammbaum dieser Familien noch diskutiert wird, sprechen einige Merkmale, die Wägele (1989:67f) als Autapomorphien wertet, für die Monophylie der gesamten Gruppe:

- Die Uropoden inserieren *posterolateral*, teilweise sogar dorsal am Pleotelson und nicht wie bei ursprünglichen Janiroidea *posteroventral*.
- Es existieren kurze unbewegliche Augenstiele mit apikalen Ocellen.
- Der erste Pereopod ist gegenüber den Laufbeinen P2-7 subchelat. Dazu sind Dactylus und Propodus sowie Propodus und Carpus gegeneinander beweglich, wobei das bewegliche Gelenk zwischen Propodus und Carpus erstmals an der Basis der Janiroidea beobachtet wird.

Wilson (1987:259, 274f, Fig.8) betrachtet unter den munnoiden Familien die Munnidae und Santiidae (Pleurocopidae) als ursprüngliche Schwestergruppen und sieht deren Entwicklung von den Zweigen der Paramunnidae/Abyssianiridae und "Higher Janiroidea" getrennt. Er begründet die Verwandtschaft der erstgenannten Familie mit der Lage von Kutikularorgan und Ovidukt, die ventral und benachbart münden, dem exponierten Anus sowie mit den gut entwickelten Augenstielen mit vielen Ocelli. Die ersten beiden Merkmale unterscheiden die genannten Gruppen deutlich, gestielte Augen mit (wenigen) Ocelli sind aber auch bei den Paramunnidae nicht unüblich. Wegen vieler eigenständiger Entwicklungen bei den Paramunnidae (Wilson, 1980:218ff) betrachtet Wilson (1987:269) die Augenstiele dieses Taxons als Konvergenzen. Mit Blick auf einige Santiidae gibt Wolff (1989:180)

demgegenüber zu bedenken, daß die Reduktion von Augenstielen oder Ocellen auch in dieser Familie beobachtet wird:

"However, all three species of *Halacarsantia* have only 6-7 ocelli, and *H. justi* n.sp. has not even an eyebulge. All species of *Santia* have eyes on rounded protuberances, but at least in *S. hispida* and *S. dimorphis* there are less than 10 ocelli."

Auch Wägele (1989:67ff) diskutiert die Verwandtschaft munnoider Taxa. Er greift auf das klassische Konzept Wolffs (1962:60) zurück, das er nach neuem Kenntnisstand ergänzt, und setzt Munnidae und Paramunnidae wieder in ein Schwestergruppenverhältnis. In beiden Familien sollen die Oostegite bei nur einer Häutung angelegt werden (Wolff, 1962:60), die Uropodenrami sind sehr kurz, und der Uropodensympodit ist reduziert (Wägele, 1989:72, Abb.36, M2, 3). Die Santiidae (Pleurocopidae) sind Schwestergruppe der Dendrotionidae und Hapломunnidae; alle drei Gruppen sind durch große V-förmige Uropoden charakterisiert (Wägele, 1989:72, Abb.36, M5). Die Santiidae sollen sich durch einen kleinen eingliedrigen Mandibelpalpus und durch maximal drei Geißelglieder an der Antenne 1 von ihren Schwestergruppen unterscheiden (Wägele, 1989:72, Abb.36, M12, 13). Allerdings ist der Mandibelpalpus allein bei *Santia* sehr variabel: Er kann ein- bis dreigliedrig sein oder sogar fehlen; das Flagellum der Antenne 1 besteht bei mindestens zwei Arten von *Santia* aus vier Gliedern (Wolff, 1989:180).

Bei Wilsons Vorschlag (vgl.o.) müssen der Uropodensympodit und die Größe der Uropodenäste zweimal konvergent reduziert worden sein. Wägeles Dendrogramm (1989:72, Abb.36) verlangt nach einer mehrfachen Entstehung der Bedeckung des Anus durch die Pleopoden.

Über die Verwandtschaft nur weniger munnoider Taxa scheint Klarheit zu bestehen. Das Schwestergruppenverhältnis von Hapломunnidae und Dendrotionidae wurde erstmals von Wilson (1976) untersucht. Beides sind typische Tiefseefamilien mit dorsalen Dornen und reduzierten Augen; Synapomorphie beider ist der Carpus, der länger als breit und etwa so lang wie der Propodus ist (Wägele, 1989:72, Abb.36, M14). Wilson (1976, 1987) und Wägele (1989) stimmen bei der Merkmalsbewertung dieser Gruppen überein (vgl. auch

Abb.36).

Beide Autoren sind sich auch darin einig, daß die Stellung von *Astrurus* und *Echinomunna* ungewiß ist, diese Gattungen aber wohl in die Nähe der Munnidae gehören (vgl. hierzu auch Wilson, 1980:222f) und daß *Coulmannia* aufgrund einer apikal verbreiterten pars molaris (Synapomorphie) die Schwestergruppe der Paramunnidae ist (Wägele, 1989:72, Abb.36, M8).

Neuere Untersuchungen erbrachten Erkenntnisse, die Auswirkungen auf die Hypothesen von Wilson und Wägele haben. Oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Paramunnidae Vanhöffen, 1914 eine Neudefinition durch Just (1990) erfuhren. Obwohl vieles dafür sprach, die monotypische Familie Abyssianiridae aufzulösen und die Gattung *Abyssianira* aufgrund vieler übereinstimmender Merkmale den Paramunnidae zuzuordnen, stand der Diagnose Wilsons (1980:220) die Länge des dritten Gliedes der zweiten Antenne entgegen. Dieses sollte bei den Paramunnidae lang sein, ist aber bei *Abyssianira* kurz. Just (1990:405) erkannte, daß nicht die Länge dieses Gliedes von Bedeutung ist, sondern seine Form: In allen paramunniden Gattungen, also auch bei *Abyssianira*, existiert hier eine proximolaterale Ausbuchtung, die eine einzelne Borste trägt. Die entsprechenden Gattungen müssen also fraglos zusammengefaßt werden. Winkler (im Druck b) beschreibt ein weiteres Merkmal, das als Autapomorphie der Paramunnidae *sensu* Just, 1990 gelten muß und welches das Konzept diese Autors unterstützt. Unter allen Janiroidea scheint die Struktur des Exopoditen des Pleopoden 4, auch innerhalb einzelner Gattungen, sehr variabel zu sein. Er ist ein- oder zweigliedrig, (meist lateral) beborstet und/oder trägt (meist eine oder zwei) lange terminale Borsten (Abb.34). Demgegenüber steht eine große Konstanz des vierten Pleopoden bei den Paramunnidae. Hier ist der Exopodit stets eingliedrig und nie beborstet (Abb.34, "Typ" A; vgl. auch Tab. 7.9). Als weitere Gemeinsamkeit haben die Geißeln der Antennen 2 der Paramunnidae *sensu* Wilson, 1980 (nach Wägele, 1989:72, Abb.36) und *Abyssianira* nie mehr als sieben Glieder.

Die Familie Pleurocopidae wurde von Fresi & Schiecke (1972) für die Gattung *Pleurocope* Walker, 1901 geschaffen, die wegen ihres ungewöhnlichen Merkmalsatzes vorher schon anderen Familien der Asellota zugeordnet worden war (Wolff, 1989:178). Wilson (1980:224) fand die von Fresi & Schiecke genannten Familienmerkmale nicht

signifikant und stellte *Pleurocope* zu den Antiasidae Menzies, 1962. Später benutzten Wilson (1987) und Wägele (1989) den Namen "Pleurocopidae" für die Gattungsgruppe Antiasidae/*Pleurocope* in ihren phylogenetischen Analysen der Janiroidea. Schließlich stellte Wolff (1989:178f) mit Kussakin (1988) fest, daß *Pleurocope* und die Gattungen um *Santia* nicht in die gleiche Familie gehören, was er (Wolff, 1989:179) durch eine Entdeckung Wilsons bestätigt fand:

"...a number of significant characters separating *Pleurocope* on the family level: e.g., dorsal position of the cuticular organ instead of ventral, midgut convoluted instead of straight, and anus inside pleopodal cavity instead of outside."

Folglich bleiben die Pleurocopidae der einzigen Gattung *Pleurocope* vorbehalten, und für die Antiasidae Menzies, 1962 wird der Name Santiidae Kussakin, 1988 weitergeführt. Vor diesem Hintergrund scheinen insbesondere zwei Merkmale der Typusart *Pleurocope dasyura* Walker, 1901 die monotypischen Pleurocopidae zu charakterisieren: Die Mandibel ist extrem reduziert, wobei die pars molaris nur ein kleiner konischer Auswuchs am Mandibelkörper ist und lacinia mobilis und Mandibelpalpus fehlen; ferner ist der Endit der Maxille 1 zu einem kurzen Blatt ohne apikale beborstete Dornen zurückgebildet (Fresi & Schiecke, 1972:210, Fig.2a, b).

Nach den diskutierten Revisionen wird unter Berücksichtigung der Morphologie des vierten Pleopoden ein weiterer alternativer Stammbaum der munnoiden Familien vorgeschlagen (Abb.36). Ein Vergleich zeigt, daß unter allen Janiroidea nur die Munnidae und Santiidae terminale Fiederborsten am Exopoditen des Pleopoden 4 haben (Tab. 7.9).

Die Struktur des Pleopoden 4 sowie die Zoogeographie unterstützen Wilsons Konzept (vgl.o.), welches das Schwestergruppenverhältnis Munnidae/Paramunnidae auflöst und dafür die Munnidae/Santiidae als urtümliche Schwestergruppen betrachtet. Der großen und einmaligen Komplexität des vierten Pleopoden, wie man sie nur bei Vertretern dieser Familien beobachten kann, steht der bei allen Gattungen der Paramunnidae reduzierte Pleopodenexopodit gegenüber, der nie beborstet ist oder eine terminale Fiederborste trägt. Die Paramunnidae bilden innerhalb der munnoiden Janiroidea eine Linie, an deren Basis

Tab. 7.9. Beispiele für die Morphologie des Pleopoden 4 bei den munnoiden Janiroidea (Benennung der Typen gemäß Abb.34).

Dendrotoniidae:

Dendromunna composita Lincoln & Boxshall, 1983; **D**

Morphomunna spinipes Vanhöffen, 1914; **A**

Haplomunnidae:

Thylakogaster peterpauli Wilson & Hessler, 1974; **B**

Munnidae:

Munna gallardoi Winkler, 1992; **I**

Uromunna nana (Nordenstam, 1933); **F**

Paramunnidae:

Abyssianira bathyalis Just, 1990; **B**

Allorostrata ovalis Winkler, im Druck; **B**

Austrosignum dentatum Winkler, im Druck; **B**

Magellianira serrata Winkler, im Druck; **B**

Munnogonium tillerae (Menzies & Barnard, 1959); **B**

Paramunna magellanensis Winkler, im Druck; **B**

Pleurocopidae:

Pleurocope Walker, 1901; **?**

Santiidae:

Santia compacta Sivertsen & Holthuis, 1980; **J**

Santia hispida (Vanhöffen, 1914); **K**

Gattungen wie *Paramunna* oder *Austrofilus* stehen, welche wie die Munnidae und Santiidae gestielte Augen besitzen und in flachem Wasser leben. Aus Arten, die denen dieser Genera ähnlich gewesen sein müssen, evolvierten *Abyssianira* und *Magellianira*, deren Augen und Augentiele vollständig reduziert sind, während ihr Pleopodenexopodit weiter zu einem kleinen Anhang zurückgebildet (Abb.34, 37) und von denen zumindest *Abyssianira* submergent entstanden ist.

Im Gegensatz zu Wilsons Vorschlag geht die vorgelegte Hypothese von der einmaligen Entstehung des munnoiden Habitus aus (Abb.36, M0). Die Munnidae/Santiidae werden aber auch hier als Schwestergruppe aller anderen munnoiden Familien angesehen. Aufgrund noch nicht erkannter Merkmale ist diese Gruppe allerdings bis jetzt nur durch Sympleiomorphien gekennzeichnet: Anus unbedeckt, Kutikularorgan ventral, komplexe Morphologie des vierten Pleopoden, Lebensraum ausschließlich auf dem Schelf oder in flachem Wasser. Welche Rolle der Umstand spielt, daß der Pleopodenexopodit nur bei den Munnidae und Santiidae nach einem charakteristischen Muster beborstet ist (Abb.34I-K), kann erst bewertet werden, wenn die laterale Beborstung bei anderen Taxa überprüft

worden ist.

Auch der vorgeschlagene Stammbaum verlangt eine mehrfach konvergente Reduktion der Uropodensegmente, was durch Wägeles (vgl.o.) Alternative vermieden wird. Der Wert des von diesem Autor verwendeten Merkmals "Oostegite werden mit einer Häutung vollständig angelegt [Oostegite entstehen schrittweise]" (Wägele, 1989:72, Abb.36, M1) ist aber zweifelhaft. Wolff (1962:214ff, Tab.14) beobachtete, daß die Weibchen der Munnidae, Haploniscidae und Macrostylide entweder Oostegite besitzen oder nicht. Bei den Nannoniscidae hatten alle von ihm untersuchten Weibchen zumindest Oostegitanlagen. In allen anderen von ihm untersuchten Gruppen gibt es Stadien ohne und Phasen mit unterschiedlich weit entwickelten Oostegiten. Offensichtlich gibt es also drei verschiedene Modi der Oostegitbildung. Zu wenig ist darüber bekannt, welche Modi in welchen taxonomischen Gruppen wirksam sind, da die Anlagen meist dünnhäutig und von den Laufbeinen verdeckt sind und dadurch selten erkannt wurden (Wolff, 1962:215). Im Hinblick auf die Monophylie der munnoiden Familien fehlen insbesondere Informationen über die Bildung der Oostegite bei den Santiidae ("Antiasini Nordenstam, 1933" mit der mit der einzigen Gattung *Santia*) (Wolff, 1962:60, Tab.3).

Es ist offensichtlich, daß die wenigen bekannten Merkmale der munnoiden Familien mosaikartig verteilt sind, was deren Bewertung erschwert. Erst mit weiteren Merkmalen wird die Phylogenie dieses Taxons endgültig zu klären sein.

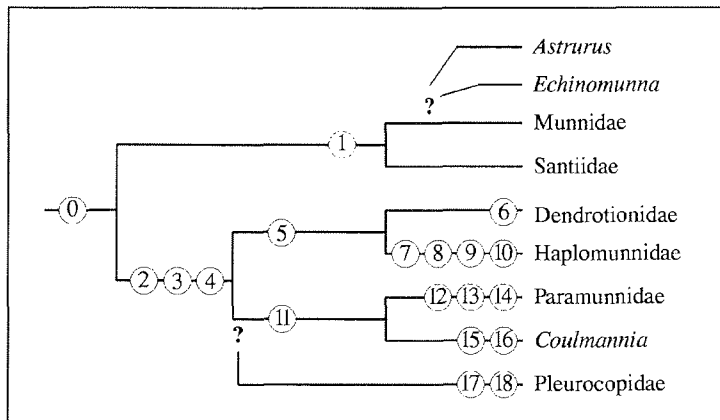


Abb. 36 Die munnoiden Familien. Verwendete Merkmale nach ¹⁾ Wilson (1987), ²⁾ Wägele (1989), ³⁾ von beiden Autoren angegeben:

- 0: Merkmale des munnoiden Habitus als Autapomorphie der Gruppe ²⁾
- 1: (Gruppe bisher nur durch Symplesiomorphien definiert) (vgl. Text!)
- 2: Anus von Pleopoden bedeckt [Anus exponiert] ¹⁾
- 3: Kutikularorgan dorsal [Kutikularorgan ventral] ¹⁾
- 4: Exopodit des 4. Pleopoden 1-gliedrig und ohne terminale Fiederborste [Exopodit mehrgliedrig, mit terminalen Fiederborsten]
- 5: Carpus länger als breit, etwa so lang wie Propodus [Carpus kurz, dreieckig] ³⁾
- 6: Exopodit des 2. männlichen Pleopoden mit caudad gerichtetem Fortsatz [Exopodit ohne Fortsatz] ³⁾
- 7: Pereopod 1 kräftig carposubchelat, Carpus breiter als Propodus [P1 propodosubchelat, Carpus und Propodus etwa gleich breit] ³⁾
- 8: Uropoden kurz und einästig [Uropoden nicht verkürzt, zweiästig] ³⁾
- 9: Pleotelson sehr breit, dorsal gewölbt und dorsad getragen [Pleotelson nicht stark gewölbt oder verbreitert, caudad gerichtet] ³⁾
- 10: Pereomer 7 sehr kurz [Pereomere 5, 6 und 7 etwa gleich lang] ³⁾
- 11: pars molaris apikal verbreitert [pars molaris zylindrisch, apikal nicht verbreitert] ³⁾
- 12: 3. Segment der 2. Antenne mit proximolateraler Ausbuchtung, die eine einzelne Borste trägt (Just, 1990) [Segment ohne proximolaterale Wölbung]
- 13: Exopodit des 4. Pleopoden vollständig unbeborstet [Exopodit mit Borsten]
- 14: Geißel von A2 mit maximal 7 Gliedern [Flagellum mit mehr als 7 Gliedern] ³⁾
- 15: Körper dorsal gewölbt, kräftig chitinisiert und mit unpaaren dorsomedianen, dornartigen Fortsätzen [Körper dorsal flach gewölbt] ³⁾
- 16: Mandibelpalpus reduziert [Mandibelpalpus präsent] ³⁾
- 17: 1. Maxille zu kurzem Blatt ohne apikale Dornen reduziert [Maxille zweiästig, jeder Ast mit apikalen Dornen]
- 18: Mandibel reduziert: pars molaris klein und konisch, lacinia mobilis und Mandibelpalpus fehlen [Mandibel mit zylindrischer pars molaris, lacinia mobilis und Mandibelpalpus vorhanden]

7.3.3. Die Paramunnidae

Die Arten der Paramunnidae Vanhöffen, 1914 sind in Südafrika, Südostaustralien, Ostasmanien, Mittel- und Südamerika, Skandinavien und im Nordpolarmeer abundant; die artenreichste Gattung *Paramunna* wurde circumantarktisch nachgewiesen (Brandt, 1991c:172). Von den Gattungen des Scotia-Rücken-Systems sind nur *Paramunna*, *Munnogonium* und *Pleurosignum* nicht endemisch für Subantarktis oder Antarktis.

Wilson (1980:221) weist die (ihm bekannten) Gattungen der Paramunnidae drei Verwandtschaftsgruppen zu. Demzufolge gehören von den Gattungen des Untersuchungsgebiets *Pleurosignum* und *Antennulosignum* zu jener Gruppe, deren Merkmalsatz weder primitiv noch spezialisiert ist. Die Gruppe um *Coulmannia* ist dorsal bedornt; von *Coulmannia* und *Pleurosignum* nimmt Wilson (1980) an, daß sie von *Austrosignum*-Arten abstammen könnten. Demgegenüber wird aber inzwischen vermutet, daß *Coulmannia* das Adelphotaxon aller Paramunnidae ist (vgl.o., Abb.36). Die dritte und formenreichste Gattungsgruppe umfaßt schließlich eher heterogene Genera, in deren Zentrum *Paramunna* und *Austrosignum* stehen; auch *Munnogonium* wird hier eingeordnet und könnte ebenfalls von einer *Austrosignum*-Art abgeleitet sein.

Eine weitere Verwandtschaftsgruppe muß für die den Paramunnidae neu zugeordnete Gattung *Abyssianira* (vgl.o.) angenommen werden, da sich diese in keinen der von Wilson geführten Cluster integrieren läßt. *Abyssianira* hat morphologische Affinitäten zu *Austrosignum* (vgl. auch Brandt, 1991c:173). Auch *Magellianira* gehört in diese Gruppe, die durch reduzierte Augen charakterisiert ist und möglicherweise noch um "*Munna*" *argentinae* Menzies, 1962 (vgl.u.) erweitert werden muß.

Die von Winkler (im Druck b, Abb.30-33) neu beschriebene monotypische Gattung *Allorostrata* aus dem Sublitoral der Magellanstraße weist einige Apomorphien auf, die sie gegenüber den eben beschriebenen Verwandtschaftsgruppen als hoch spezialisiert erscheinen läßt: Das Pleotelson ist breiter als lang, die basalen Segmente beider Antennen sind von enormer Größe und Länge und Form der Glieder der zweiten Antenne sind völlig untypisch. Die phylogenetischen Affinitäten von *Allorostrata* mit der einzigen Art *A. ovalis* sind unbekannt.

Von den 20 Paramunnidae des südlichen Südamerikas (Cluster **SAm**) sind 14 (70%!)

endemisch und drei kommen ebenfalls beim südlichen Scotia-Bogen und der Antarktische Halbinsel vor (Tab. 7.7). Während die meisten Gattungen mit nur einer Art vertreten sind, dominieren *Paramunna* mit zehn (50%) und *Austrosignum* mit fünf Species (25%) die Paramunnidae der Gemeinschaft **SAm**. Der Cluster **SB2** (Tab. 7.8) umfaßt drei Arten aus drei Gattungen, wobei *Paramunna* und *Austrosignum* wiederum jeweils eine Art stellen.

Antennulosignum elegans Nordenstam, 1933 und *Pleurosignum elongatum* Vanhöffen, 1914 aus der Stations-, bzw. Artengemeinschaft **SAm** gehören zu den Paramunnidae mit intermediärer Morphologie. *A. elegans* ist bei den Falkland-Inseln in 22m Tiefe endemisch. An gleicher Stelle wurde auch *P. elongatum* nachgewiesen, die aber ebenfalls, wie andere Species von *Pleurosignum* auch, an mehreren Stellen der antarktischen Küste zwischen 60°W und 90°O erbeutet wurde (Brandt, 1991c:64, Abb.25); der weiten geographischen Verbreitung entspricht ein großer vertikaler Aufenthaltsbereich von 25-385m.

Überraschenderweise wurde *Munnogonium tillerae* (Menzies & Barnard, 1959), eine Art, die bis jetzt nur von der Ostküste Nordamerikas bekannt war, nun auch in der Magellanstraße (**SAm**) nachgewiesen (Winkler, im Druck b). Dies ist somit auch der südlichste Fundort der Gattung. *M. falklandicum* (Nordenstam, 1913) wurde als geographisch nächste Species von den Falkland-Inseln gemeldet (Brandt, 1991c:64, Abb.24). Bowman & Schultz (1974:265f) vergleichen *Austrosignum* und *Munnogonium* und stellen fest, daß die Absenz des Mandibelpalpus bei *Munnogonium* das einzige Unterscheidungsmerkmal von diagnostischem Wert ist. Sie verwerfen das Merkmal "ocular processes slender in *Austrosignum*, short and partly hidden in dorsal view by base of antenna 1 in *Munnogonium*", da auch *A. falklandicum* Nordenstam, 1933 sehr kurze Augentiele besitzt. Dennoch gilt, daß im Vergleich beider Gattungen die Augentiele von *Munnogonium* äußerst schlank und kurz sind. Beide Merkmalsausprägungen deuten darauf hin, daß *Munnogonium* von einer *Austrosignum*-ähnlichen Art abstammt. Diese Gattung ist in der Antarktis endemisch und circumantarktisch verbreitet. *M. tillerae* könnte also ein Bindeglied zwischen seinen austrisigniden Ahnen und den nördlichen Species von *Munnogonium* sein.

Coulmannia australis Hodgson, 1910 (Cluster **SB2**) ist eine von drei für die Subantarktis und die Antarktis endemischen Arten dieser Gattung und circumantarktisch verbreitet (Brandt, 1991c:64, Abb.25). Die Art gehört zu jenen Paramunniden, die das obere Bathyal (260-400m) besiedeln. Wägele (1989:70) nimmt an, daß *Coulmannia* gegenüber den

Paramunnidae ursprünglich ist, da die Geißel der zweiten Antenne noch lang ist. Allerdings ist hier der Mandibelpalpus reduziert, während er bei den meisten Paramunnidae dreigliedrig vorhanden ist (vgl. auch Brandt, 1991c:173). Das letztgenannte Reduktionsmerkmal sowie der bathyale Lebensraum und die dorsale Bedornung, welche für Tiefseeformen typisch ist, müssen bei *Coulmannia* als abgeleitet angesehen werden.

Nicht zuletzt wegen der großen Variationsbreite der Form des Cephalothorax wird *Paramunna* Sars, 1866 oft als polyphyletische Gruppe angesehen. Bis jetzt wurden aber keine Merkmale gefunden, die nur mit der einen oder anderen Kopfform korrelieren, und es muß akzeptiert werden,

"...that there are enormous variations of the frontal margin of the cephalothorax in the species currently placed in genus *Paramunna*: Large lobes with an indentation between them in *P. bilobata*, anterolateral frontal lobes in *P. capensis* (seen on Vanhöffen's (1914) drawings), concave in *P. concavifrons* Barnard, 1920, nearly straight in *P. simplex*, convex and frontally protruding in *P. subtriangulata* (see Menzies, 1962...) (Winkler, im Druck, b).

Allerdings gilt als sicher, daß zumindest "*Paramunna*" *foliacea* Chardy, 1975 und "*P.*" *foresti* Carvacho, 1977 anderen Gattungen zugeordnet werden müssen (Winkler, im Druck b; Tab.2). Von den verbliebenen 22 Arten sind 15 (68,1%) in der Subantarktis oder der Antarktis beheimatet (Brandt, 1991c:64, Abb.64; Appendix). Elf davon finden sich in den Artengemeinschaften **SAm** und **SB2** (Tab. 7.7, 7.8), sieben sind für das südliche Südamerika und die Falklandinseln (**SAm**) endemisch. Zwei Arten des Clusters **SAm** erscheinen ebenfalls in der Gruppe **SB2**. *P. antarctica* (Richardson, 1906), die letzte *Paramunna*-Art des Untersuchungsgebietes, wurde außer von Süd-Georgien und der antarktischen Halbinsel auch von der Tristan-da-Cunha-Gruppe gemeldet und dem Cluster **TdC** zugeordnet (vgl.u.).

Die einzige *Paramunna*-Art des Clusters **SB2**, *P. rostrata* (Hodgson, 1910), wird circumantarktisch gefunden; ihr nördlichster Fundort ist Süd-Georgien. Sie deckt von allen Arten der Gattung mit 0-569m mit Abstand den weitesten bathymetrischen Bereich ab. Alle anderen gefundenen Species sind ausgesprochen stenobath, und nur zwei Arten erreichen wenig mehr als 100m Tiefe (Appendix). *P. serrata* (Richardson, 1908) und *P. subtriangulata*

(Richardson, 1908) sind jene beiden Species, die sowohl Südamerika als auch das Gebiet der Antarktischen Halbinsel besiedeln. Hierbei ist letztgenannte Art die einzige, die von beiden Kontinenten und Süd-Georgien bekannt ist (vgl. Appendix). *P. dentata* Nordenstam, 1933 ist bei den Falkland-Inseln endemisch, das Vorkommen von *P. integra* Nordenstam, 1933 erstreckt sich von den Falkland-Inseln bis in die Magellan-Straße. Außer *P. kerguelensis* Vanhöffen, 1914 und *P. simplex* Menzies, 1962 wurden alle Arten der Magellanstraße ausschließlich hier erbeutet (vgl. Tab. 7.1).

Über den Stammbaum der Arten von *Paramunna* oder etwaige Entwicklungstendenzen ist außer einigen wenigen Vermutungen faktisch nichts bekannt. Aus dem Cluster **SAm** sind sich *P. kerguelensis* und *P. menziesi* sowie *P. simplex* und *P. parasimplex* sehr ähnlich; beide Artenpaare sind in ihrer Verbreitung auf Südamerika beschränkt, die Frontallinie des Cephalothorax ist jeweils entweder gerade oder schwach konvex (Winkler, im Druck b; Tab.2). *P. patagoniensis* aus der Magellanstraße gleicht in Körperbau und einem ausgezogenem Rostrum *P. dentata* von den Falkland-Inseln, der über den Scotia-Bogen verbreiteten Art *P. subtriangulata* sowie der circumantarktisch gefundenen Species *P. rostrata* (Winkler, im Druck b). *P. integra* ist die einzige Art des Untersuchungsgebietes mit distofrontad gerichteten Frontallappen am Cephalothorax und offensichtlich mit der Typusart der Gattung, *P. bilobata*, Sars, 1899 aus der Nordhemisphäre verwandt.

Es ist offensichtlich, daß *Paramunna* ihren Verbreitungsschwerpunkt südlich von etwa 40° S hat. Die Hälfte der Arten (11) konzentriert sich an der Südspitze Südamerikas und/oder um die Antarktischen Halbinsel. Davon werden wiederum zehn Species allein im Gebiet der Magellanstraße und der Falkland-Inseln angetroffen, wo auch das Radiationszentrum der Gattung vermutet werden muß. Als gesichert kann gelten, daß das Radiationszentrum der Paramunnidae in der Antarktis, bzw. im Gebiet Südgonduanas liegt (Kussakin, 1973:24f; Wilson, 1980:231). Somit ist auch der Ahne von *Paramunna* hier zu suchen. Die eher südliche und weite horizontale (und bei *P. rostrata* vertikale) Verbreitung der Arten mit einem Rostrum kann ein Hinweis auf die Urtümlichkeit dieser Form sein. Von Süden aus in die Magellan-Region gelangt, begann die Radiation der Arten und damit die Reduktion des Rostrums zu einer zunächst geraden Frontallinie. Betrachtet man die konkave Frontallinie von *P. magellanensis* (Winkler, im Druck, b; Abb.5), so ist leicht vorstellbar, daß hieraus bei gleichzeitiger Vergrößerung der distolateralen Ecken Frontallappen werden können. Dies ist bei *P. integra* geschehen und hat sich bei der nördlichen Art *P. bilobata* vollendet.

Austrosignum Hodgson, 1910 wird circumantarktisch gefunden (Brandt, 1991c:64, Abb.24), einige Arten wurden aber auch aus Mittelamerika und dem Mittelmeer gemeldet. Die Gattung besitzt große Ähnlichkeit mit *Paramunna* (vgl.o.), ist diesem Taxon gegenüber aber eher abgeleitet. Hierfür kann *A. dentatum* als Beispiel stehen, wo das Operculum des Weibchens das Pleotelson deutlich apikal überragt und der Exopodit des Pleopoden 4 verkürzt ist (vgl.o.; Winkler, im Druck b; Abb.34, 36). Welche phylogenetischen Beziehungen *Austrosignum* zu den anderen paramunniden Genera hat, ist unbekannt.

Alle *Austrosignum*-Arten der Cluster **SAM** und **SB2** sind für diese Stationsgruppen endemisch (Tab. 7.7, 7.8). Ihre horizontale und vertikale Verbreitung entspricht der der Species von *Paramunna*: Der Verbreitungsschwerpunkt im Untersuchungsgebiet liegt mit fünf erfaßten Arten ebenfalls in Südamerika. Eine dieser Arten wurde zusätzlich bei der Antarktischen Halbinsel aufgespürt, wo nur eine weitere Species endemisch vorkommt. Bis auf *A. latifrons*, die nur aus 100m Tiefe bekannt ist, besiedeln alle Arten das Eu- oder Sublitoral; *A. falklandicum* (22-150m) und *A. glaciale* (0-385m) sind eurybath (**Appendix**).

Das *Paramunna* entsprechende Verbreitungsmuster von *Austrosignum* deutet zusätzlich auf die großen Affinitäten beider Gattungen hin; der 100%ige Endemismusgrad von *Austrosignum* bestätigt das geringere Alter dieses Taxons.

Die phylogenetischen Beziehungen auch der Arten von *Austrosignum* sind ungewiß. Augenscheinlich weisen aber alle Species Südamerikas eine ähnliches Erscheinungsbild auf, und zumindest *A. latifrons* Menzies, 1962 und *A. dentatum* (Winkler, im Druck b) scheinen durch gesägte Stellen an den Tergiträndern und lange Augensterne eng verwandt. Die Tergitränder von *A. falklandicum* Nordenstamm, 1933, *A. globifrons* Menzies, 1962 und *A. glaciale* Hodgson, 1910 sind lateral abgerundet, ihre Augensterne sind kurz. *A. spinosum* Kussakin, 1982 von der Antarktischen Halbinsel hebt sich von diesen Arten durch lateral eingebuchtete Tergite 1-3 und 1-2 (?) "Zähne" an den Tergiten 4-7 ab; ihr Augestiel ist ebenfalls kurz.

Die beschriebenen Umstände lassen vermuten, daß sich *Austrosignum* in dergleichen geographischen Region wie *Paramunna* und in unmittelbarer zeitlicher Folge aus einer Form dieser Gattung entwickelt hat.

Ein besonderes Problem stellt *Magellianira serrata* Winkler (im Druck b) dar. Diese nur in der Magellanstraße in 10m Tiefe nachgewiesene Gattung und Art hat weder

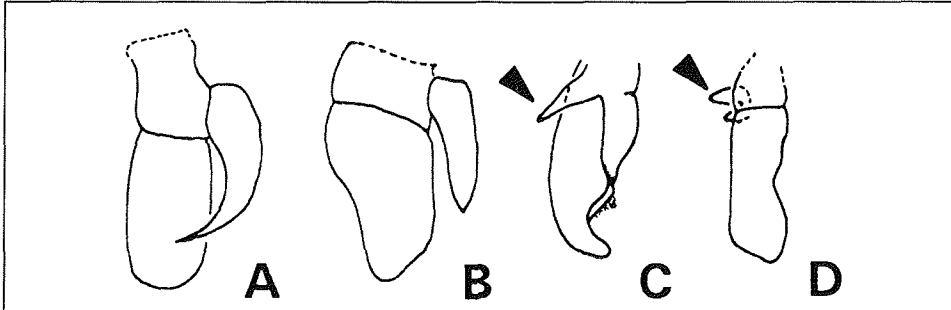


Abb. 37 Pleopod 4. A, *Paramunna integra*; B, *Austrosignum dentatum*; D, *Magellianira serrata* (Winkler, im Druck b). C, *Abyssianira bathyalis* (nach Just, 1990:409, Fig.4).

Augenstiele noch Augen und ist eng mit der Tiefseeform *Abyssianira* verwandt (Winkler, im Druck b). Da immerhin elf Weibchen und vier Männchen gefunden wurden, ist ein Zufallsfund unwahrscheinlich. Es ist denkbar, daß sich diese Form parallel zu den Flachwassergattungen der Paramunnidae auf dem Schelf entwickelt hat und den Vorfahren von z.B. *Abyssianira* nahe steht. Wahrscheinlicher ist aber, daß auch diese Art aus dem Bathyal stammt und sekundär ins flache Wasser zurückgekehrt ist oder einen weiten bathymetrischen Bereich besiedelt und die Art nur noch nicht in der Tiefsee nachgewiesen wurde. Dafür daß *Magellianira* von einer Tiefseeart abstammt spricht die Unwahrscheinlichkeit, daß die Augen schon auf dem Schelf reduziert wurden, da in diesem Lebensraum blinde Tiere gegenüber ihren sehenden Konkurrenten bei der Nahrungssuche oder beim Erkennen von Feinden klar im Nachteil sind. Noch eine weitere morphologische Besonderheit kann diese Hypothese stützen: Die Bedeckung des Anus durch die Verlängerung der Pleopoden ist ein offensichtlicher Entwicklungstrend innerhalb der munnoiden Familien (vgl.o.). Während die Pleopoden in dieser Konstellation meist mit dem Apex des Pleotelsons abschließen oder diesen nur knapp erreichen (so auch bei *Abyssianira*), überragt der Pleopod 1 des Männchens von *M. serrata* das Pleotelson deutlich (Winkler, im Druck b; Abb.38).

7.3.4. Die Munnidae

Von den Munnidae werden in der Scotia-Bogen-Region *Uromunna*, die weltweit verbreitete Gattung *Munna* und das subantarktische endemische Genus *Zoromunna* gefunden. Die Zusammensetzung und die Beziehungen zwischen den Gattungen dieser Familie sind weitgehend ungeklärt. Gerade die artenreichste Gattung *Munna* gilt als äußerst heterogen (Wilson, 1980:222; Poore, 1984:61f), und viele Arten müssen anderen Genera zugewiesen

werden. So beschreibt Menzies (1962b:172f, Fig.56C-E) die blinde Species *M. argentinae* aus 3839m Tiefe aus der argentinischen Tiefsee (Appendix). Es bedarf der Untersuchung des Typusmaterials, um diese Art korrekt einzuordnen. Allein die Form des Cephalothorax und die der Pereomere zeigen aber, daß *M. argentinae* nicht zu *Munna* gehören kann: Die konkave Frontallinie des Cephalothorax, die Absenz von Augen oder Augenstielen sowie das lange Pereomer 2 sind bei den anderen Arten von *Munna* unüblich. Auch ist das Fehlen eines Mandibelpalpus (Menzies, 1962b:174) eher ein Merkmal der Paramunnidae (Wilson, 1980:217). Die beschriebenen Eigenschaften deuten darauf hin, daß Menzies' Art möglicherweise in die Nähe einer paramunniden Gattungen gestellt werden muß; Ähnlichkeiten zu *Abyssianira*, vor allem aber zu *Magellianira*, sind unübersehbar.

Menzies (1962a) versuchte, für die Arten von *Munna* ein System von Untergattungen zu etablieren, von denen Poore (1984) *Munna* Krøyer, 1839 und *Uromunna* Menzies, 1962 als Genera anerkannte. Beide sind eindeutig zu unterscheiden; *Uromunna* besitzt die abgeleiteteren Merkmale:

"a single aesthetasc, shortened mandibular palp, (...) and absence of a distolateral projection bearing a groove on pleopod 1. In addition, some species of *Uromunna* are estuarine; all species of *Munna* are truly marine." (Poore, 1984:61f)

Munna scheint ihre Verbreitungsschwerpunkte auf dem Schelf subarktischer und subantarktischer Breiten und der Polarmeere zu haben; wenige Arten sind aus Nord-Kalifornien und aus dem Mittelmeer bekannt. Die meisten Species sind aus dem Nordwest- Pazifik und von den Inseln des Südpolarmeeres beschrieben worden (Poore, 1984:81; Brandt, 1991c:172). Demgegenüber wird *Uromunna* in temperaten und tropischen Gewässern von Pazifik, Atlantik und Mittelmeer und eher ausnahmsweise in der Subantarktis gefunden (Poore, 1984:81).

Alle vier *Munna*-Arten des Clusters **SB2** wurden innerhalb des Untersuchungsgebiets nur bei Süd-Georgien gefunden (Station 58, Abb.11; Appendix). Auch *M. maculata* aus der Artengemeinschaft **SAm** kommt zusätzlich hier vor (Appendix). *M. antarctica* aus der gleichen Gruppe ist die einzige Species von *Munna*, die in Südamerika, über den ganzen

Scotia-Bogen und bei der Antarktischen Halbinsel verbreitet ist, somit also auch die weiteste und südlichste geographische Ausdehnung der berücksichtigte Arten hat (Tab. 7.1, Appendix). Menzies (1962a:35) stellt für *M. chilensis* aus der Magellan-Straße fest: "This species is generally related to *M. (M.) limicola* G.O. SARS, a northern European species and to *M. (M.) affinis*, *M. (M.) antarctica*, and *M. (M.) bituberculata* from the Antarctic." Auch *M. lundae* ist unmittelbar mit *M. chilensis* verwandt (Menzies, 1962a:35). Vanhöffen (1914:563, 562) findet *M. maculata* und *M. antarctica* sehr ähnlich und erkennt, daß sich *M. studeri* durch eine spitzen Pleotelson von den anderen Arten abhebt.

M. gallardoi ist keiner der südlichen Arten ähnlich, sondern gleicht *M. avatshensis* Gurjanova, 1936 von den Kurilen und aus der Bering See sowie *M. modesta* Kussakin, 1962 von den Kurilen (Winkler, 1992b:319). Die morphologischen Ähnlichkeiten der ungenügend determinierten Art *M. spec.* Monod, 1931 sind unbekannt.

Außer im Fall von *M. antarctica* ist die Verbreitung von *Munna* in der untersuchten Region auf Südamerika und die nördlichen Inseln des Scotia-Bogens beschränkt. Offensichtlich bilden die meisten Arten dieses Gebiets einen morphologischen Komplex um *M. chilensis*, die Affinitäten zu der nördlichen Art *M. limicola* hat. Unabhängig davon hat *M. gallardoi* ebenfalls Ähnlichkeit zu zwei nördlichen Arten, während der Status von *M. studeri* völlig ungewiß ist.

Uromunna nana ist die einzige Art dieser abgeleiteten Gattung im Untersuchungsgebiet. Sie bestätigt damit die beschriebene Tendenz, daß Vertreter dieses Genus im Vergleich zu *Munna* nur selten in der Subantarktis angetroffen werden. Bemerkenswert ist die weite horizontale Verbreitung dieser Art bei Südamerika, den Falkland-Inseln, bei Tristan da Cunha und den St.-Paul- und Amsterdam-Inseln (vgl. Sivertsen & Holthuis, 1980:73), die sie gegenüber dem begrenzten Vorkommen vieler Arten der urtümlichen Gattung *Munna* zeigt.

Die viele Meere und Klimazonen umfassende Verbreitung beider Gattungen sowie die unbekanntenen phylogenetischen Zusammenhänge der Arten machen es schwer, nach dem geographischen Ursprung von *Munna* und *Uromunna* zu suchen.

7.3.5. Die Santiidae

Der Verbreitungsschwerpunkt der Santiidae Kussakin, 1988 liegt eindeutig in der Südhemisphäre. Nur fünf Arten wurden nördlich des Äquators gefunden, eine bei Brasilien und in der Karibik; 32 von 40 Funden wurden südlich von 30° S gemacht (Wolff, 1989:180). Die Santiidae sind im untersuchten Gebiet nur durch die Gattung *Santia* Sivertsen & Holthuis, 1980 mit sieben von 13 bekannten Arten vertreten. Die Hälfte der Arten der Santiidae lebt im Eulitoral, die übrigen in weniger als 100m Tiefe, und nur *S. carvacho* erreicht 270m (Wolff, 1989:180).

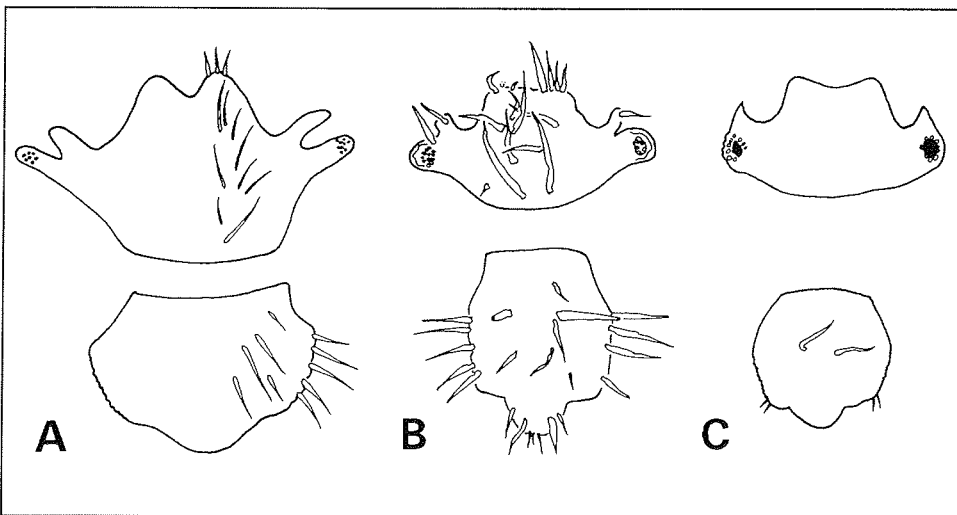


Abb. 38 Cephalothorax und Pleotelson von A, *Santia charcoti* (nach Wilson, 1980:, Fig.4C), B, *S. hispida* und C, *S. compacta* (aus Winkler, 1993:96, 103; Figs.1, 6).

S. charcoti (Abb.38A) zeichnet sich durch mehrere ungewöhnliche Merkmale aus. Am Pereoniten 7 sind die Coxae dorsal nicht sichtbar (Wolff, 1989:182), die Augen sitzen auf vergleichsweise langen laterad gerichteten Stielen, der Cephalothorax hat zwei proximale "Hörner", das Pleotelson ist breiter als lang, und der ganze Körper ist mit langen Sinnesborsten bedeckt. *S. hispida* (Abb.38B) ähnelt der beschriebenen Form in der Beborstung des Körpers; die Ocellen befinden sich auf kurzen, aber noch gut erkennbaren Stielen. Jedoch ist das Pleotelson bei *S. hispida* länger als breit, wie es für die meisten Arten der Gattung und die aller munnoiden Taxa typisch ist. Auch *S. compacta* (Abb.38C) hebt sich durch ihr Pleotelson, das so lang wie breit ist, von den anderen Species der Gattung ab. Hier sind die Beborstung des Körpers und die Augenstiele reduziert; die Ocelli befinden sich auf einem Bulbus. *S. dimorphis* zeichnet sich wiederum durch einen Sexualdimorphismus des

Pereoniten 1 aus, der beim Männchen doppelt so lang ist wie Pereonit 2 (Menzies, 1962a:63).

Bei nachfolgender zoogeographischer Betrachtung muß berücksichtigt werden, daß die Verbreitung der Arten innerhalb der entsprechenden Stationsgruppen (Tab. 7.7, 7.8) nicht vergleichbar ist (vgl. hierzu Appendix). Es fällt auf, daß sich die dem "Grundbauplan"¹ entsprechenden Arten *S. hofsteni*, *S. marmoratus* und *S. mawsoni* in der Magellan-Region und bei Süd-Georgien konzentrieren; letztgenannte Art kommt auch in West-Chile und bei der Antarktischen Halbinsel vor. Die übrigen Species sind weit verbreitet oder leben geographisch von dieser Zone entfernt: *S. hispida* und *S. compacta* werden sympatrisch im Magellan-Gebiet und bei Tristan da Cunha gefunden, von *S. hispida* gibt es zusätzliche Fundortmeldungen von der Antarktischen Halbinsel. *S. dimorphis* wurde ausschließlich in Südwest-Chile nachgewiesen und *S. charcoti* nur bei der Antarktischen Halbinsel.

Zahl und Struktur der bekannten Merkmale sind zu gering, um Aussagen über Entwicklungstendenzen bei *Santia* machen zu können. Die Gattung ist heterogen, der taxonomische Status einiger Arten muß überprüft und eine phylogenetische Analyse muß durchgeführt werden (Wilson, 1980:223; Wolff, 1989:182; Winkler, 1993:110f). Damit zusammenhängend sind auch zoogeographische Erklärungen schwierig. Möglicherweise ging die Entwicklung von *Santia* von den Inseln des nördlichen Scotia-Bogens aus, von wo aus einzelne Arten (unabhängig voneinander) andere Lebensräume eroberten. Aufgrund des ungewöhnlichen Merkmalskomplexes von *S. charcoti*, bei dessen Entstehung die Verkürzung des Pleotelsons eher vorstellbar ist, als die sekundäre Verlängerung der Augensterne, kann vermutet werden, daß diese Art bei der Trennung von Antarktis und Südamerika in erstgenannter Region verblieben ist und dort eine unabhängige Entwicklung durchgemacht hat. Nimmt man *S. hispida* als Schwesterart von *S. charcoti* an (vgl. Abb.38A, B), so könnten sich die subantarktischen Arten durch fortschreitende Reduktion der Augensterne und der Beborstung hieraus entwickelt haben.

7.3.6. "Janiridae" und Joeropsidae

Die "Janiridae" bilden eine äußerst heterogene Familie, die wie die meisten Gattungen hauptsächlich durch Plesiomorphien charakterisiert ist (Schultz, 1976:14; Wägele, 1989:73).

¹Ocellen auf bulbi, Pleotelson länger als breit

"Nach dem derzeitigen Kenntnisstand muß... diese 'Familie' als künstliches Taxon bezeichnet werden, in dem sich urtümliche Janiroidea mit carposubchelatem erstem Propodus ansammeln." (Wägele, 1989:73).

Die Ergebnisse der Clusteranalysen (Tab. 7.7, 7.8) weisen auf einige Besonderheiten im Verbreitungsmuster der "Janiridae" und Joeropsidae in der untersuchten Region hin:

- Die "Janiridae"/Joeropsidae sind in der Artengemeinschaft **SA_m** hinter den Paramunnidae die artenreichste Gruppe; nur drei Arten gehören zum Cluster **SB₂**.
- Ein großer Teil der Species aus dem Cluster **SA_m** zeichnet sich durch eine weite geographische Verbreitung aus.
- Im Vergleich zur Zahl der Arten (17) gibt es viele Gattungen (9), wobei fünf Genera jeweils nur eine Art stellen. Vier Species sind jeweils die einzigen Vertreter der Gattung in Antarktis und Subantarktis. Davon sind *Ectias turqueti* und *Iais pubescens* circumantarktisch weit verbreitet, die Verbreitung von *Caecianiropsis ectiformis* und *Iathrippa longicauda* ist auf den atlantischen Sektor des Südpolarmeeres beschränkt (vgl. Brandt, 1991c:61, Abb.23; Appendix).

Die vier letztgenannten Arten werden unterschiedlichen Gattungsgruppen der "Janiridae" zugeordnet. Diese Gattungsgruppen wurden von Wägele (1989:74, Abb.37) unter der Annahme etabliert, sie könnten phylogenetische Einheiten darstellen. Ein nach den Maßstäben der phylogenetischen Systematik erstelltes Dendrogramm ist erst zu erwarten, wenn viele Arten der "Janiridae" nachbeschrieben und die Vielzahl der Gattungen revidiert worden ist.

Quantitativ sind im Untersuchungsgebiet nur die Gattungsgruppen A und D von Bedeutung. In die Gattungsgruppe A werden u.a. *Iathrippa* Bovallius, 1887 und *Ianiropsis* Sars, 1897 gestellt. Wolff (1962:32) betrachtet *Notasellus* Pfeffer, 1887 kommentarlos als Synonym von *Iathrippa* Bovallius, 1886; diesem Vorschlag folgend berücksichtigt auch Wägele (1989:73ff) bei seiner Analyse der janiriden Gattungsgruppen nur den Gattungsnamen *Iathrippa*. Demgegenüber stellt Schultz (1976:14) fest, daß es in dem so definierten Genus Arten mit zwei, bzw. drei Klauen an den Pereopoden 2-7 gibt. Greift man auf die "klassische" Unterscheidung von *Notasellus* und *Iathrippa* zurück, so lassen sich unter der erstgenannten Bezeichnung Species mit zwei Klauen am ersten und drei Klauen an

den Pereopoden 2-7 zusammenfassen; die Arten von *Iathrippa* haben an allen Pereopoden nur zwei Klauen. Da die Zahl der Klauen bei auf Gattungsniveau signifikant ist (Schultz 1976:13f), müssen *Notasellus* und *Iathrippa* zunächst als eigenständige Gattungen akzeptiert werden, die allerdings offensichtlich unmittelbar miteinander verwandt sind.

Die Gattungsgruppe ("A") mit *Iathrippa* (mit *I. longicauda*, vgl.o.), *Ianiropsis* und *Notasellus* zeichnet sich durch einige plesiomorph ausgestaltete Merkmale aus (Wägele, 1989:74). Eine Synapomorphie ist das Bedornungsmusters des Carpus 1. In Dorsalansicht fällt bei diesen Tieren häufig ein spitzes Rostrum auf; die Coxae liegen in lateralen konkaven Ausbuchtungen der Tergite. Hieraus läßt sich die "ioelloide Line" der Janiroidea ableiten, bei der die Coxae zwischen zwei lateralen Tergitlappen zu sehen sind.

Während die Verbreitung von *Iathrippa* und *Notasellus* auf Antarktis und Subantarktis beschränkt ist (*Notasellus* wird auch in Südafrika gefunden; Brandt, 1991c:62f), hat *Ianiropsis* viele Vertreter auf der Nordhalbkugel.

Die drei *Ianiropsis*-Arten der Stationsgruppe **SAm** sind für dieses Gebiet endemisch. *I. varians* unterscheidet sich von allen anderen Arten der Gattung durch die Morphologie des männlichen Pleopoden (Winkler & Brandt, im Druck a; Fig.16). Es gibt sechs Species, die *I. varians* durch einen gezähnten oder gewellten lateralen Rand des Pleotelsons gleichen; alle diese Arten werden aber in der Nordhemisphäre an den Küsten von Atlantik und Pazifik gefunden. *I. chilensis* und *I. perplexus* haben dagegen einen glatten Pleotelsonrand und unterscheiden sich in Habitus und Morphologie nur unwesentlich (Menzies, 1962a:78ff; Figs.25, 26).

Winkler und Brandt (im Druck, a) diskutieren im Zusammenhang mit der Nachbeschreibung von *N. chilensis* und *N. sarsii* die mögliche Verwandtschaft aller Arten von *Notasellus* aus der Stationsgruppe **SAm**. Demnach ist die *N. chilensis* am nächsten stehenden Art *N. multidentis*, und eine weitere Verwandtschaft scheint mit *N. trilobatus* zu bestehen. *N. sarsii* kann von *N. chilensis* und *N. trilobatus* dadurch unterschieden werden, daß diese Species ein großes Rostrum tragen, daß apikal nicht zugespitzt ist. Ferner ist der Propodus 1 von *N. sarsii* nicht so mächtig wie der von *N. chilensis* oder *N. trilobatus*. *N. sarsii* ist in den circumantarktischen Flachwasserzonen sehr abundant, *N. trilobatus* in Südamerika, bei Süd-Georgien und den Falkland-Inseln; die Verbreitung von *N. multidentis* und *N. chilensis* ist dagegen auf Südamerika beschränkt (vgl. Appendix). Alle vier Arten

bilden einen eher homogenen morphologischen Komplex, wobei zwischen den beiden südamerikanischen Arten eine besonders große Ähnlichkeit besteht.

Eine weitere Gattungsgruppe ("D") schließt u.a. *Caecianiropsis* Menzies & Petit, 1956 (mit *C. ectiformis*, vgl.o.), *Austrofilius* Hodgson, 1910, *Neojaera* Nordenstam, 1933 und die *Joeropsidae* Nordenstam, 1933 ein. Bei diesen Gattungen sind Antennen und Uropoden verkürzt, ihre Körperform erinnert aber noch an *Stenetrium* (Wägele, 1989:75). *Austrofilius*, *Neojaera* und *Joeropsis* sind dadurch eng verbunden, daß der Exopodit des Pleopoden 3 plesiomorph zweigliedrig ist; der distale Rand des Sympoditen des männlichen Pleopoden 2 dieser Gattungen trägt lange einfache Borsten. Die Vertreter aller Gattungen wurden ausschließlich in Subantarktis und Antarktis nachgewiesen (vgl. auch Brandt, 1991c:62f).

Unter den Arten von *Austrofilius* sind sich die über den Scotia-Bogen bis in die Weddell-See verbreitete Species *A. furcatus* (Artengruppe **SAm**) und *A. serratus* aus der Weddell-See (**SB2**) am ähnlichsten (Winkler & Brandt, im Druck a).

Neojaera antarctica wird in den subantarktischen Breiten des Südwest-Atlantik und des Südost-Pazifik sowie in der Antarktis angetroffen; eine enge Verwandtschaft besteht zu *N. serrata* (Barnard, 1914).

Joeropsis ist jene Gattung, deren auffällige Autapomorphien zur Definition einer eigenen Familie führten (*Joeropsidae*) (Wägele, 1989:75; Kap. 7.2.2.7.). Die Nachbeschreibung ihrer Arten ist dringend erforderlich. Aufgrund der vorliegenden Literatur war sich schon Nordenstam (1933:196) bei der Beschreibung der neuen Species *J. intermedius* nicht darüber klar, ob sein Material nicht auch *J. marionis* oder *J. curvicornis* zugeordnet werden könnte. Auf jeden Fall demonstriert diese Konfusion die große Ähnlichkeit der drei Arten aus dem Cluster **SAm** (Tab. 7.7).

Phylogenetisch stehen die "Janiridae" an der Basis der Janiroidea (Kussakin, 1973:24; Wägele, 1989:101, Abb.51). Sie sind die einzige "Familie" dieses Taxons, die Süßwasserarten und Gattungen einschließt und deren geographische Verbreitung auf tropische Gewässer begrenzt ist. Aus dieser Tatsache und dem rezenten Verbreitungsbild zieht Kussakin (1973:24) den Schluß, daß der Ursprung der "Janiridae" im Tethys-Meer liegt und die nachfolgende Evolution in den Flachwasserzonen temperater und kalter Breiten

stattgefunden hat. Dies läßt sich mit den im Gebiet des Scotia-Bogens gemachten Beobachtungen korrelieren. Die absolut und im Verhältnis zur Zahl der Arten große Zahl der Gattungen in der Region (vgl.o.) läßt vermuten, daß für Ausbreitung und Evolution der übergeordneten Taxa eine große Zeitspanne zur Verfügung stand. Während aber der subantarktische Teil des Scotia-Rücken-Systems erfolgreich besiedelt wurde, gelang die Eroberung des antarktischen Schelfs nur teilweise.

Innerhalb der "Janiridae" ist die Gattungsgruppe A wenig abgeleitet. Arten von *Ianiropsis* finden sich auch weit im Norden und nur *Iathrippa* und *Notasellus* kommen nur im Süden vor, wo *Notasellus* eine beachtliche Radiation durchgemacht hat. Die weite Verbreitung vieler Arten dieser Gruppe läßt auf ein entsprechend hohes Alter schließen. Die Gattungsgruppe D ist dagegen scheinbar in der Südhemisphäre evolviert. Sie ist weitgehend auf das Südpolarmeer beschränkt, und vor allem *Joeropsis* demonstriert durch viele Apomorphien einen hohen Entwicklungsstand.

7.3.7. Die Munnopsidae der Flachwasserzonen

Im Vergleich der Artengemeinschaften **SAM** und **SB2** nehmen die Munnopsidae in letzterem Cluster quantitativ jene Rolle ein, die die Paramunnidae in Südamerika spielen (Tab. 7.7, 7.8). Allerdings leben diese Tiere in größeren Tiefen als die Paramunnidae (Appendix).

Die **Lipomerinae**, von deren acht bekannten *Coperonus*-Arten fünf in der Artengruppe **SB2** geführt werden (Tab. 7.8), wurden bereits oben (6.2.2.2.) als emergente Unterfamilie der Munnopsidae charakterisiert. Die genauen stammesgeschichtlichen Beziehungen der Arten der Gattung bleiben ungewiß, doch impliziert das vorgeschlagene Dendrogramm (Abb.32), daß die eher ursprünglichen Species in der südlichen Weddell-See in Tiefen von 36-429m leben (Appendix). Außer der horizontal weiter verbreiteten Art *Coperonus frigida* finden sich vier endemische Formen (=50% aller bekannten Arten) im Cluster **SB2**. Dieses Verbreitungsmuster weist auf das obere Bathyal der südlichen Weddell-See als Radiationszentrum von *Coperonus* Wilson, 1989 hin.

Die Zoogeographie der **Ilyarachninae** der untersuchten Region wurde ebenfalls schon besprochen (6.2.2.2.). Demnach ist *Ilyarachna nordenstami* (Artengemeinschaft **SB2**) ein

südlicher Vertreter der Gattung, deren größte Artendiversität im Bathyal des Atlantik liegt; im Vergleich zur weiten bathymetrischen Verbreitung von *I. antarctica* und *I. argentina* aus dem Argentinischen Becken (vgl.o.) ist die vertikale Verbreitung von *I. nordenstami* mit 51-310m klein (Appendix). Die große Entfernung vom Radiationszentrum, der vertikale Lebensraum in Sublitoral und oberem Bathyal unterscheiden *I. nordenstami* von den *Ilyarachna*-Arten, die phylogenetisch im Zentrum der Gattung stehen.

Echinozone spinosa (**Ilyarachninae**, Artengruppe **SB2**) zeichnet sich im Gegensatz zu ihrem engen sympatrischen Verwandten *E. quadrispinosa* (vgl.o.) ebenfalls durch einen kleineren bathymetrischen Bereich (18-569m) aus (Tab. 7.8, Appendix). Die Art ist ein weiterer Vertreter von *Echinozone* auf dem Antarktischen Schelf mit einem ilyarachniden Ahnen (vgl. 7.2.2.2.).

Die den innerhalb der Munnopsidae urtümlichen **Eurycopinae** zugerechnete und nicht näher determinierte südamerikanische Species *Eurycope sp.* Pfeffer, 1890 (Tab. 7.7) soll hier nicht besprochen werden.

7.3.8. Desmosomatidae und Nannoniscidae

Desmosomatidae Sars, 1899 und Nannoniscidae Hansen, 1916 sind sich in vielen Merkmalen sehr ähnlich (Siebenaller & Hessler, 1977:19; Wägele, 1989:96, Abb.50); beide sind als Tiefseefamilien bekannt (vgl. 7.2.2.5; Hessler et al. 1979:68, Tab.3). Jedoch werden alle vier Arten von *Desmosoma* (Desmosomatidae) aus den Artengemeinschaften **SAm** und **SB2** in moderaten Tiefen von 16-250m gefunden, und *Nannoniscus bidens* (Nannoniscidae) aus der südlichen Weddell-See erreicht nur 191-385m (Appendix; Tab. 7.7, 7.8).

Vor allem aus den arktischen Breiten von Atlantik und Pazifik sind Arten von *Desmosoma* Sars, 1864 aus etwa 200-6000m Tiefe bekannt; aus dem Indischen Ozean wurden zwei Species gemeldet (Brandt:1991c:175f). Die wenigsten Arten wurden aus Subantarktis oder Antarktis beschrieben (Nordenstam, 1933:254). Die Gattung steht innerhalb der Desmosomatidae in einem Monophylum, das weiterhin *Eugerdia* Meinert, 1890 und *Torwolia* Hessler, 1970 umfaßt (Wägele, 1989:91, Abb.46), deren Verbreitung auf die Nordhemisphäre beschränkt ist. Von den Desmosomatidae haben nur *Desmosoma* und

Eugerdia Arten auf dem Schelf (Brandt, 1991c:176). Es ist zu vermuten, daß das genannte Monophylum seinen Ursprung in der Tiefsee der Nordhemisphäre und sich *Desmosoma* südwärts ausgebreitet hat.

Die vier für die Artengruppen **SAm**, bzw. **SB2** endemischen Species von *Desmosoma* wurden sämtlich von Nordenstam (1933:254ff) beschrieben. Drei von ihnen wurden bei Süd-Georgien gefunden: *D. australis* und *D. brevipes* unterscheiden sich hauptsächlich dadurch, daß letztgenannte Art kleiner ist. Auch *D. modestum* muß in die Nähe dieser beiden Arten gestellt werden, doch sind die ersten Pereopoden von besonderer Struktur, "...which are almost as strong as the second pair and have the lower margin of the carpus furnished with four long setae" (Nordenstam, 1933:262). Schließlich ist *D. australis* der nördlichen Art *D. lineare* Sars ähnlich. Von den Falklandinseln (**SAm**) beschreibt Nordenstam (1933:264) *D. falklandikum* mit eigenständigen charakteristischen Merkmalen.

Die erforderliche phylogenetische Analyse von *Desmosoma* wird möglicherweise ergeben, daß zunächst eine latitudinale Ausbreitung über die Arten *D. lineare* und *D. australis* stattgefunden hat, der eine longitudinale Radiation gefolgt ist. Da alle Species der Region Endemiten sind, dürfte die mit der Eroberung des Litorals verbundene Radiation jüngeren Datums sein.

Das rezente Verbreitungsbild der Nannoniscidae weist auf einen Ursprung im Tethys- Meer oder im Nordatlantik hin, von wo aus die heute südlichsten Gattungen und Arten ihren heutigen Lebensraum besiedelt haben (vgl.o.). *Nannoniscus* Sars, 1870 gehört zur abgeleiteten Gattungsgruppe der Nannoniscidae, deren Verwandtschaftsverhältnisse aber nicht geklärt sind (Wägele, 1989:94, Abb.48).

Die meisten Arten von *Nannoniscus* sind in der atlantischen Tiefsee verbreitet, neben *N. bidens* ist nur *N. australis* Vanhöffen, 1914 aus dem Südpolarmeer bekannt. Brandt (1992e:147) beschreibt deutliche Unterschiede zwischen *N. bidens* und allen anderen Arten. So kann auch hier erst eine phylogenetische Analyse die zoogeographische Geschichte vor allem der Arten von *Nannoniscus* klären. Vor dem geschilderten Hintergrund kann jedoch vermutet werden, daß *N. bidens* ein Beispiel für polare Emergenz darstellt.

7.3.9. Andere Janiroidea der Cluster **SAm** und **SB2**

Oben (6.2.) wurde geschildert, daß die Artengemeinschaft **SB2** viele Formen aus dem

unteren Bathyal, dem Abyssal oder gar dem Hadal enthält. Diese wurden getrennt diskutiert. Auch der Cluster **SAm** schließt einige Arten aus größeren Tiefen ein. Wegen der kleinen Artenzahl und der vergleichsweise geringeren Tiefenunterschiede wurde hier aber auf eine separate Betrachtung verzichtet. Zu den fraglichen Formen gehören zwei Arten von *Acanthaspidia*, *Mesosignum usheri* (vgl.u.) und einige Stenetriidae (vgl. 7.3.10).

Wie schon bei der Diskussion der Tiefseeformen der Acanthaspidiidae festgestellt (6.2.2.3.), werden auch von den hier berücksichtigten Arten an der antarktischen Küste (Tab. 7.1, Gruppe **SB2**) weniger Species gezählt als im Einzugsgebiet Südamerikas (Tab. 7.1, Cluster **SAm**). Drei von vier Arten der Stationsgruppe **SAm** sind für Südamerika endemisch, nur *Ianthopsis bovalli* ist weiterhin von Süd-Georgien und aus der Weddell-See bekannt. *Acanthaspidia* und *Ianthopsis* haben jeweils zwei Arten in dieser Region. *I. multispinosa* und *I. ruseri* aus der Artengruppe **SB2** sind weit an der antarktischen Küste verbreitet.

Es wurde bereits erläutert (6.2.2.3), daß *Ianthopsis* die urtümlichere der beiden validen Gattungen der Acanthaspidiidae ist. *I. ruseri* und *I. multispinosa* sind jene beiden Species, die im Zentrum zweier Artengruppen der Gattung vermutet werden, wobei die "*I.-ruseri*-Gruppe" die primitiveren Merkmale besitzt (Brandt, 1991c:161ff; Abb. 61). Zu letzterer Gruppe wird *I. bovalli* gerechnet, zu erstgenannter *I. laevis*. Damit haben beide Zweige des Genus jeweils einen Flachwasservertreter auf dem antarktischen Schelf und in Südamerika.

(Par-) *Acanthaspidia mucronata* (578-868m) und *A. longiramosa* (720-2016m) sind Formen größerer Tiefen. Die Tiefen der anderen Arten der Gattung, *A. drygalskii* ausgenommen, erreichen sie aber nicht (vgl. 7.2.2.3; Appendix). Beide gehören ebenfalls unterschiedlichen Artkomplexen an. Die "*A.-acanthonotus*-Gruppe", in die *A. longiramosa* gestellt wird, weist gegenüber dem "*A.-thyphlops*-Komplex" mit *A. mucronata* einige abgeleitete Merkmale auf (Brandt, 1991c:161ff, Abb. 61; vgl. auch 7.2.2.3.).

Somit können die bereits gemachten Feststellungen (6.2.2.3) bestätigt werden. Der Ursprung der Acanthaspidiidae liegt mit *Ianthopsis* auf dem antarktischen Schelf, beide Artkomplexe dieser Gattung dürften sich unabhängig voneinander nach Norden ausgebreitet haben. Die bathymetrische Verbreitung der beschriebenen *Acanthaspidia*-Arten läßt es als möglich erscheinen, daß sie Zwischenstufen bei der Eroberung der Tiefsee darstellen; beide

Species wären dann die Übergangsformen der beiden Artengruppen der Gattung.

Die Tiefseeart *Mesosignum usheri* von der Ostküste Südamerikas (**SAm**) ist der einzige Vertreter der Mesosignidae Schultz, 1969 im Untersuchungsgebiet. An verschiedenen Orten der Antarktis wurde mit *M. antarcticum* Schultz, 1979 der engste Verwandte dieser Species gefunden. Alle zwölf weiteren Arten der Gattung sind im Abyssal der Karibik oder des Ostpazifik beheimatet; somit ist eine Ausbreitung von Norden nach Süden wahrscheinlich (Brandt, 1991d:238).

7.3.10. Die Stenetriidae

"Stenetroidae... seem to be concentrated mostly in two areas: a tropical and a southern one, the latter comprising South Africa, South America, South Australia, New Zealand and Antarctica. It is interesting to note that the vast majority of the species (77%) are found in shallow waters, only two (*Stenetrium acutum* Vanhöffen, 1914 and *S. abyssale* Wolff, 1962) occurring below 2000m (...)." (Fresi et al., 1980:129)

S. acutum gehört zur Asellotenfauna der Scotia-See und wurde bereits oben (6.2.2.6.) erwähnt; die Art besitzt wie *S. abyssale* aus Südafrika ein ungewöhnlich langes Rostrum (Wolff, 1962:21). Mit sieben Arten umfaßt die Artengemeinschaft **SAm** (Tab. 7.7) einen großen Teil der südlichen Stenetriidae (Stenetroidae); drei Arten sind endemisch, zwei weit verbreitet. Aus diesem Cluster steht möglicherweise *S. beddardi* der Tiefseeform *S. acutum* (Brandt, 1991c:158) und *S. haswelli* aus dem Argentinischen Becken sehr nahe (Kussakin, 1973:306). Auch die Gattung *Stenetrium* erwartet eine gründliche Revision und eine phylogenetische Analyse. Offenbar sind aber die patagonischen Arten sehr ähnlich und durch *S. beddardi* über *S. haswelli* mit den nördlichen Arten des Genus verbunden.

Die Stenetriidae des Clusters **SAm** leben bis auf *S. pulchrum* (1479-1911m) in Tiefen von 22-724m (Appendix).

Es gilt als wahrscheinlich, daß die Stenetriidae aus dem Tethys-Meer stammen (Fresi et al., 1980:129). Nach dem Geschilderten ist anzunehmen, daß einige Arten von *Stenetrium* südwärts wanderten und sich in Südamerika eine Radiation vollzog. Die Tiefseeform *S. acutum* könnte demzufolge submergent aus einer südamerikanischen Art entstanden sein.

7.4. Die Asellotenfauna der Tristan-da-Cunha-Gruppe

Bereits die Gruppierung der Stationen (Abb.25, 27) wies auf eine distinkte Artengemeinschaft im Bereich der Tristan-da-Cunha-Gruppe hin, welche durch die R-Analyse und die daraus resultierende Gemeinschaftstabelle 7.1 bestätigt wurde. Von den zwölf Arten der Gemeinschaft TdC sind neun (75%) Endemiten, eine weitere Art wurde in unmittelbarer Nähe der Inselgruppe, zwei zusätzlich geographisch weit davon entfernt nachgewiesen. In anderen Clustern finden sich vier weitere Arten, die ebenfalls bei Tristan da Cunha vorkommen (Tab. 7.10).

Tab. 7.10. Asellota, die die Tristan-da-Cunha-Gruppe mit anderen geographischen Regionen teilt.

		TdC	SAm	SB2
im Cluster SAm:	<i>Uromunna nana</i>		1	1
im Cluster SAm:	<i>Iais pubescens</i>	1	1	1
im Cluster SAm:	<i>Santia hispidus</i>	1	1	1
im Cluster ScS:	<i>Pleurosignum chilense</i>	1	1	
im Cluster TdC:	<i>Santia compacta</i>	1	1	
im Cluster TdC:	<i>Paramunna antarctica</i>	1		1

Bei der taxonomischen Zusammensetzung der Artengemeinschaft TdC fällt auf, daß sich die Arten (16) sehr vielen Gattungen (11) zuweisen lassen. Bis auf *Vermectias caudiculata* gehören alle Tiere zu den Asellota Janiroidea. Die zoogeographische Geschichte von *V. caudiculata* ist nicht zu klären, da nur eine weitere Art der Gattung von der Macquarie-Insel bekannt und die taxonomische Stellung der diese beiden Species umfassenden Familie Vermectiidae innerhalb der Asellota unbekannt ist (vgl. Just & Poore, 1992).

Tab. 7.11. Anteile der Taxa der Asellota an der Fauna Tristan da Cunhas.

	"Janiridae"/ Joeropsidae	Munnidae	Santiidae	Paramunnidae
Gattungen	5	2	1	3
Arten	7	3	2	3

Die Asellotenfauna Tristan da Cunhas wird mit 5 Gattungen und 7 Arten von den

"Janiridae"/Joeropsidae dominiert (Tab. 7.11). Die übrigen Taxa werden von den munnoiden Familien Munnidae, Santiidae und Paramunnidae gestellt.

Einige Endemiten Tristans zeichnen sich durch auffällige morphologische Besonderheiten aus. So besitzen beide *Munna*-Arten Merkmale, die sie von allen weiteren Species der Gattung unterscheiden. Eindrucksvoll ist der Sexualdimorphismus des Pereopoden I von *M. varians*. Diese Gliedmaßen sind beim Männchen stark vergrößert; Dactylus, Propodus, und ein ventrodistaler "Zahn" des Carpus bilden eine kräftige Zange (Sivertsen & Holthuis, 1980:78, Abb.25). Demgegenüber ist bei *M. aculeata* das sehr lange, mit einem charakteristischen Borstenmuster besetzte Pleotelson bemerkenswert (loc. cit.:69, Abb.20). Auch *Neojaera hirsuta* hebt sich durch das Fehlen von Dornen oder Borsten an den lateralen Rändern von Cephalothorax und Pleotelson sowie durch die Morphologie der ersten männlichen Pleopoden von allen anderen Arten des Genus ab (loc. cit.:109).

Wie bei *Munna varians* ist auch der Pereopod 1 von *Ianiropsis longipes* sexualdimorph. In diesem Fall sind bei den Männchen die Segmente der Beine derart verlängert, daß diese Extremität länger ist als der Körper (Sivertsen & Holthuis, 1980:114).

Bei Durchsicht der Literatur zeigt sich, daß *I. elongata* zunächst zu einer kleinen Gruppe von *Iais*-Arten mit langem und schlankem Thorax gehört; die Kombination dieser Form des Rumpfes mit einem recht langen Pleotelson und kurzen Uropodenästen ist aber ungewöhnlich. *I. aquilei* Coineau, 1977 von St. Helena scheint dieser Species noch am ähnlichsten zu sein.

Die große Anzahl von Endemiten, die zudem noch sehr charakteristische morphologische Besonderheiten zeigen, weist auf die faunistische Isolation der Tristan-da-Cunha-Gruppe hin. Die taxonomische Zusammensetzung der Fauna aus an der Basis der Janiroidea stehenden Taxa, die Präsenz der urtümlichen Form *Vermectias caudiculata* sowie die im Vergleich zur Zahl der Arten große Zahl von Gattungen zeigt, daß die der ursprünglichen Besiedlung folgende Isolation schon lange andauert. Die im Vergleich zur Scotia-Bogen-Region auffällige Dominanz basaler Gruppen der Asellota kann auf die größere Nähe des Tethys-Meeres zurückzuführen sein.

"In the large, and highest ranking, Asellota superfamily Janiroidea, a Tethys origin is observed for only its most primitive family, the Janiridae;... The subsequent evolution of both the Janiridae and all its derivative Janiroidea occurred outside the tropical zone." (Kussakin, 1973:24)

Dennoch gibt es einige Faunenelemente, die Tristan da Cunha mit anderen geographischen Regionen gemein hat (vgl. z.B. Tab. 7.10). An dieser Stelle ist zu bemerken, daß hier nicht die faunistischen Beziehungen Tristan da Cunhas berücksichtigt werden, die zu Gebieten außerhalb des Untersuchungsgebietes bestehen. Unter den sechs weitverbreiteten Arten sind die munnoiden Familien mit fünf Species vertreten. Außer *Paramunna antarctica* sind alle Arten, die Tristan mit anderen Regionen teilt in Südamerika präsent. *P. antarctica* kommt nur noch bei der Antarktischen Halbinsel vor. *Santia hispidus* wird dagegen zusätzlich in dieser Region und *Iais pubescens* außerdem bei Süd-Georgien gefunden.

Aufgrund der weiten Entfernungen und der großen Meerestiefen zwischen diesen Gebieten ist es unwahrscheinlich, daß sich die fraglichen Arten aktiv ausgebreitet haben. Sivertsen & Holthuis (1980) schildern, daß die in Tab. 7.1 genannten weit verbreiteten Species bei Tristan da Cunha zumeist im Zusammenhang mit *Macrocystis* und anderen Algen oder zumindest in deren unmittelbarer Nähe gefunden wurden. Es wird unten gezeigt werden, daß die Verdriftung der verzweigten neritischen munnoiden Taxa auf Pflanzenteilen ein Ausbreitungsmodus ist, der das Verbreitungsmuster auch der Arten der Asellota bei Tristan da Cunha zu erklären vermag. Unterstützt wird diese These durch das Beispiel von *Paramunna antarctica*, deren Meldung von Tristan auf dem Fund nur eines einzigen unvollständigen Individuums aus der Nähe des *Macrocystis*-Gürtels beruht (Sivertsen & Holthuis, 1980:83ff).

7.5. Ausbreitungsmodi

Für das rezente Verbreitungsbild der benthischen Fauna werden hauptsächlich drei Mechanismen verantwortlich gemacht: Kontinentaldrift, Verdriftung pelagischer Larvenformen und die epiplanktische Verdriftung adulter Tiere auf Riesenalgen (Edgar, 1987:599). Sicherlich können auch die aktive Ausbreitung im Benthos und die Verbreitung parasitischer Asseln durch ihre Wirte eine begrenzte Rolle spielen.

Einige Hinweise sprechen dafür, daß die epiplanktische Verdriftung adulter Tiere auf Pflanzenteilen Ursache für das Verbreitungsmuster weit verbreiteter Isopodenarten sein

könnte. Dieser Ausbreitungsmechanismus wird bereits für die Echinodermata als wahrscheinlich angesehen; so erklären Fell (1962) und Fell & Dawsey (1969) das rezente circumantarktische Verbreitungsbild z.B. der Seesterne mit der West-Wind-Drift, durch die auf Makroalgen sitzende Tiere verfrachtet wurden.

Die Braunalge *Macrocystis pyrifera* bietet vielen Isopoden und anderen Invertebraten der antarktischen und subantarktischen Schelfregionen einen Lebensraum. Bereits Vanhöffen (1914:563) beschrieb, daß er beim Absuchen von *Macrocystis* diverse Arten von *Munna* gefunden hat. Ojeda & Santelices (1984:67, Tab.1) fanden auf südchilenischen Braunalgen 43 Taxa aus sechs Stämmen, darunter vier Isopoda Sphaeromatidea. Edgar (1987, Tabs.1-6) konnte dagegen bis zu 20 Isopodenarten auf tasmanischen Exemplaren von *Macrocystis* nachweisen, darunter diverse Sphaeromatidea und Janiroidea.

Macrocystis pyrifera ist eine Braunalge des Südpolarmeeres, die über 100m lang werden kann; ihr Thallus sitzt durch ein Haftorgan in 2-25m Tiefe fest, dieser trägt an seinen Achsen herabhängende Thallusblätter, die durch basale Schwimmblasen an der Wasseroberfläche gehalten werden (Mägdefrau in: Straßburger, 1978:583f, Abb.590E, F). Es kommt aber häufig vor, daß die Thallusblätter abreißen und mit ihrer Fauna an der Wasseroberfläche treibend verdriftet werden. Eine weitere Braunalge, *Durvillea antarctica*, ist ursprünglich von der Ostküste Südamerikas, aus der Magellan-Straße, von den Falkland-Inseln, von Süd-Georgien und den Kerguelen bekannt (Moore & Cribb, 1952:1101). Es wird angenommen, daß bei Deception Island (Süd-Shetland-Inseln) gefundene Fragmente durch Nordwest-Stürme von Feuerland oder durch die West-Wind-Drift von den Kerguelen aus hierher getrieben wurden (Skottsberg in Moore & Cribb, 1952:1101). Moore & Cribb (1952:1101) vermuten für bei Australien gefundene Algenteile die 5000 Meilen entfernten Kerguelen als Ausgangspunkt.

Edgar (1987:603ff) beobachtete, daß die Abundanz vieler Arten auf abgerissenen *Macrocystis*-Blättern zunächst anwuchs. Dies ist ein Zeichen dafür, daß den Tieren genügend Nahrung zur Verfügung steht und offensichtlich alle Entwicklungsstadien auf der Pflanze durchlaufen werden. Von den meisten Taxa überlebten die Individuen vieler Arten bis zu 191 Tage (Edgar, 1987:605, Tab.5); von anfänglich 21 Isopodenarten waren nach 40 Tagen noch zehn, nach 191 Tagen noch sieben präsent. Das Absterben der Tiere ist vor allem darauf zurückzuführen, daß das Blatt und mit ihm der Lebensraum nach sechs Monaten von der herbivoren Assel *Phycolimmoria* sp. aufgefressen war.

Oben (3.2.2.) wurde erläutert, daß durch die horizontalen und vertikalen Strömungen im circumantarktischen Wasserkörper ozeanographische und biologische Barrieren entstehen. Die Funde von Braunalgenfragmenten in der Scotia-Bogen-Region zeigen, daß die horizontalen Fronten von Treibgut überwunden werden können. Hierbei sind möglicherweise unsere Vorstellungen von der Dominanz des Ausbreitungsmediums "West-Wind-Drift" zu einfach. Es ist wahrscheinlich, daß in den Grenzbereichen etwa von West-Wind- und Ost-Wind-Drift Wirbel entstehen können, durch die Treibgut eine Richtungsänderung erfährt. Betrachtet man zusätzlich die in der untersuchten Region vorherrschenden windinduzierten Oberflächenströmungen (Gordon et al., 1978:3026, Fig.2b), so wird deutlich, daß verschiedenste Ausbreitungsrichtungen möglich sind. Das Beispiel Süd-Georgien zeigt, daß sich die West-Wind-Drift bei Auftreffen auf die Küste teilt und mittransportiertes Material von da ab in alle Richtungen weiter getragen werden kann.

Die Fundortmeldungen der im Untersuchungsgebiet weit verbreiteten Arten (Artengruppe **SAm+SB** in Tab. 7.1 sowie die Species Südamerikas, die Tristan da Cunha erreichen, Tab. 7.1) deuten auf geographisch getrennte Populationen derselben Species hin. Es ist eher unwahrscheinlich, daß deren Isolierung mit langzeitlichen paläogeologischen Prozessen, wie etwa der Trennung Südamerikas von der Antarktischen Halbinsel, erklärt werden kann. Die entsprechenden Fortpflanzungsgemeinschaften hätten sich sicherlich während dieser geologisch langen Zeitspanne in Wechselwirkung mit den unterschiedlichen ökologischen Bedingungen (vgl. 4.2.) deutlich sichtbar divergent entwickelt. Man muß daher annehmen, daß die in der untersuchten Region weit verbreiteten Arten auf die beschriebene Weise mit Algen verdriftet wurden. Während aber im Bereich des Scotia-Rückensystems und der Scotia-See unterschiedliche Ausbreitungsrichtungen denkbar sind, ist im Falle Tristans die Besiedlung nur von Westen her wahrscheinlich, da die ostwärts gerichteten Strömungen über die gesamte große Distanz vorherrschen.

Die horizontale Verdriftung von Populationen oder einzelnen Individuen kann langfristig auch zur Bildung neuer Arten führen, wie es für einige untersuchte taxonomische Gruppen mit vertikaler Ausbreitungsrichtung wahrscheinlich ist. So begünstigt das auf dem Schelf des Weddell-Meeres gebildete Tiefenwasser die Submergenz einzelner Arten (*Coperonus comptus* oder *C. pinguis*). Gattungen wie *Acanthaspidia* könnten in einer auf diese Weise in die Tiefe gelangten Species ihre Stammart haben. Außer den submergenten

Taxa der munnoiden Linie der Janiroidea (z.B. *Abyssianira* und einige Arten von *Paramunna*) sind solche Formen meist größer als die verzweigten Munnidae, Santiidae, Paramunnidae oder auch einige Janiridae und leben zumeist direkt auf dem Substrat. Einzelne Individuen könnten der Strömung entlang des Kontinentalhanges in die Tiefe folgen, ohne dabei den Kontakt zum Benthos und damit ihren Nahrungsressourcen zu verlieren, und sich so neue ökologische Nischen erschließen. Auch die pelagische Verdriftung von Larvalformen in der Vertikalen ist so denkbar.

8. DIE ISOPODENFAUNA SÜD-GEORGIENS IM VERGLEICH

8.1. Einleitung

Es wurde bereits an mehreren Stellen darauf hingewiesen, daß die biogeographische Stellung Süd-Georgiens in der Literatur kontrovers diskutiert wird (vgl. v.a. Kap. 4) Da einerseits Ähnlichkeiten mit anderen Inseln des Scotia-Bogens festgestellt wurden und andererseits der Frage nachgegangen wird, ob die Fauna Süd-Georgiens der der Antarktischen Halbinsel oder der magellanischen ähnlicher ist, sollen diese Gebiete im folgenden anhand des vorliegenden Isopodenmaterials verglichen werden.

Als Vergleichsgrundlage dienen die oben definierten Stationen. Sind einem Gebiet oder einer Inselgruppe mehrere Stationen zuzuordnen, so ist die jeweilige Zusammenfassung dieser Stationen durch das Stationsphänogramm der Arten (Abb.16) legitimiert: Diese sind stets direkt nebeneinander gruppiert. Im Fall des südlichen Süd-Amerikas bildet Feuerland (Station 68) eine Ausnahme, da es sich im Phänogramm näher bei den Falkland-Inseln wiederfindet als bei Süd-Amerika; wegen der großen Homogenität des gesamten Clusters mit allen Stationen Süd-Amerikas und der Falklands (Cluster **B** in Abb.16) sowie der geographischen Einheit der Südspitze des Kontinents, erscheint aber eine Zusammenfassung der Stationen 51, 52 und 68 gerechtfertigt. Somit wird die Isopodenfauna der folgenden Gebiete verglichen:

Südliches Südamerika (SAM): 51,52,68
Falkland-Inseln (FI): 53,54
Shag Rocks (SR): 57
Süd-Georgien (SG): 58
Süd-Sandwich-Inseln (SSa): 76
Süd-Orkney-Inseln (SOI): 88,89
Süd-Shetland-Inseln (SSh): 86,87
Antarktische Halbinsel (AHI): 100,101
Tristan-da-Cunha-Gruppe (TdC): 15,32

8.2. Wahl der Untersuchungsmethode: Korrespondenzanalyse (CA)

8.2.1. Einführung

Ein wesentlicher Nachteil der oben beschriebenen Clusteranalyse ist, "...daß einmal miteinander verknüpfte Objekte in der weiteren Analyse ihre Individualität verlieren und nur noch als Gruppe mit den noch nicht eingeordneten Objekten verglichen werden" (Piepenburg, 1992:12). Für den direkten Vergleich der Fauna Süd-Georgiens mit denen aller angrenzenden Gebieten müssen aber deren jeweilige Eigenarten erhalten bleiben. Somit ist die Clusteranalyse ein ungeeignetes Untersuchungsinstrument. Um den Informationsverlust zu begrenzen, kann jedoch statt einer *Klassifikation* der Objekte deren *Ordination* durchgeführt werden.

Geht man von einer Matrix mit n Arten und m Stationen aus, so läßt sich jede Station eindeutig in einem n -dimensionalen Koordinatensystem darstellen. Hierbei wird für jede Art eine Achse angenommen, auf der als Koordinate für die Positionierung der Station die Abundanz der entsprechenden Art auf dieser Station eingetragen wird. Die Distanzen zwischen den Punkten in diesem Raum repräsentieren annäherungsweise die realen Ähnlichkeiten der Stationen.

Es ist offensichtlich, daß ein n -dimensionaler Raum nicht immer leicht zu interpretieren sein wird. Ziel ist also

"...to project the original s [$\equiv n$, HW] space onto a space of fewer dimensions such a way that the arrangement of the points suffers the least possible distortion." (Pielou, 1969:250f)

Aus Gründen der Darstellung wird zumeist ein 2-dimensionaler Raum gewählt. Die Reduktion auf zwei Achsen bedeutet, daß sich Aussagen über zwei Gradienten machen lassen, die nicht direkt dem Rohdatenmaterial zu entnehmen sind.

Obwohl das geschilderte Verfahren formal auch für Präsenz-Absenz-Daten verwendet werden kann, wie sie auch in der vorliegenden Rohdaten-Matrix enthalten sind (vgl. 5.1.), wäre die Aussagefähigkeit bei diesem Vorgehen begrenzt, da sich alle Stationen um den Ursprung häufen würden (Pielou, 1969:250ff). Im Rahmen einer Q-Analyse können aber "Ersatzwerte" für die Charakterisierung einer Station ermittelt werden. Dies führt in der

Regel erneut zu einer Matrix, in der jedes mögliche Paar von Stationen durch einen Distanzwert miteinander verglichen wird; so kommt z.B. im Falle der Korrespondenzanalyse häufig die χ^2 -Distanz zur Anwendung (Legendre & Legendre, 1983:189). Verwendet man z.B. dann das von Bray & Curtis (1957:330f) beschriebene einfache Verfahren zur Konstruktion der Achsen eines Koordinatensystems¹, so lassen sich die Distanzwerte direkt in diesen 2-dimensionalen Raum einfügen.

Eine Ordination umfaßt somit im wesentlichen zwei aufeinanderfolgende Transformationen (nach Orlóci & Kenkel, 1985:193):

Rohdaten \Rightarrow T_1 \Rightarrow **Distanzwerte** \Rightarrow T_2 \Rightarrow **neue Deskriptoren von**
(m*n)- **(m*m)- oder** **Arten und Stationen**
Matrix **(n*n)-Matrix** **(zugleich Koordinaten)**

8.2.2. Eigenschaften der Korrespondenzanalyse

Bekannte und für biologische Fragestellungen häufig verwandte Ordinationsverfahren sind Principal component analysis (PCA), Principal coordinate analysis (PCO) und Correspondence analysis (CA) (Chardy et al. 1976:184f). Chardy et al. (1976:202) diskutieren die drei Verfahren und vergleichen sie mit Hilfe eines ökologischen Datensatzes. Sie kommen zu dem Ergebnis, daß am ehesten die Korrespondenzanalyse jene Erkenntnisse widerspiegelt, die auf "traditionelle" Weise gewonnen wurden. Einer zusammenfassenden Tabelle ist zu entnehmen, daß dieses Verfahren im Vergleich zu den beiden anderen nicht durch Einflüsse wie die doppelte Absenz von Arten oder die Heterogenität der Stationen beeinträchtigt wird (Chardy et al. 1976:203, Table 2). Da das vorliegende Datenmaterial gerade durch letztgenannte Eigenschaften gekennzeichnet ist, wurde die Korrespondenzanalyse als Ordinationsverfahren gewählt. Auch ihre erfolgreiche Anwendung bei der jüngsten Beschreibung der Biogeographie antarktischer Schwämme (Sarà et al. 1992) bestätigt diese Entscheidung. Die Grundvoraussetzung, daß nämlich die Tabellenwerte positiv und vom gleichen Datentyp, d.h. addierbar sind (Legendre & Legendre, 1983:304), trifft für die erstellten Präsenz-Absenz-Matrizes zu.

Die der Korrespondenzanalyse zugrundeliegenden Algorithmen werden im

¹"They extract from the data the axis joining the most dissimilar pair of sites and then relate all other sites to these by projection onto that axis..." (Clifford & Stephenson, 1975:177)

wesentlichen z.B. von Hill (1973) und Gauch (1982:152ff) erläutert¹.

8.3. Ordination der Vergleichsgebiete

Die Korrespondenzanalyse wurde auf Art- und Gattungsebene und jeweils mit allen gefundenen Taxa sowie unter Ausschluß der Einzelfunde durchgeführt. Auf allen plots (Abb.39) erscheinen die Tristan-da-Cunha-Gruppe sowie Süd-Amerika und die Falkland-Inseln auf der 1. Achse deutlich von der Antarktischen Halbinsel und den übrigen Inseln des Scotia-Bogens getrennt. Außer beim plot aller Arten fallen die Shag Rocks auf der 2. Achse aus dem Cluster der Antarktischen Halbinsel und der Inseln des Scotia-Bogens (ohne die Falklands) heraus. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß von den Shag Rocks überhaupt nur sehr wenige Arten und Gattungen bekannt sind, die mit denen anderer Regionen verglichen werden könnten (Abb.40). Zudem findet man hier keine Endemiten (Tab. 8.1), die Taxa sind in der Regel weitverbreitet und haben geographische Affinitäten zu verschiedenen Gebieten (vgl. Appendix). Dieses Verbreitungsmuster ist durch den unmittelbaren Einfluß der Antarktischen Konvergenz bedingt. Keine andere Inselgruppe des Untersuchungsgebietes befindet sich in dieser hydrologischen und biogeographischen Grenzregion und steht gegenüber der Besiedlung von Südamerika und den Falkland-Inseln sowie vom südlichen Scotia-Rücken-System aus derart offen.

Im übrigen bestätigt die Ordination der Stationen die mit hierarchischen Gruppierungsverfahren gewonnenen Ergebnisse (Kap. 6.2.; 6.3.). Das südliche Südamerika und die Falkland-Inseln werden in einen Cluster gestellt und lassen sich deutlich von der Gruppe mit den übrigen Inseln des Scotia-Bogens und der nördlichen Antarktischen Halbinsel abgrenzen. Dieser Umstand muß als weiterer Beleg für die Wirksamkeit der Antarktischen Konvergenz als biologische Barriere gewertet werden.

Auch die geographische sowie die daraus resultierende faunistische Isolation der Tristan-da-Cunha-Gruppe wird durch die Ergebnisse der Korrespondenzanalyse erneut

¹Die Korrespondenzanalyse wurde offensichtlich mehrmals unabhängig voneinander entwickelt und wird in der Literatur unter verschiedenen Namen beschrieben. Ihr wichtigstes Synonym ist *Reciprocal averaging*; eine Auflistung aller Synonyme und einen kurzer Abriß der Geschichte dieses Verfahrens findet man z.B. bei Legendre & Legendre (1983:295f).

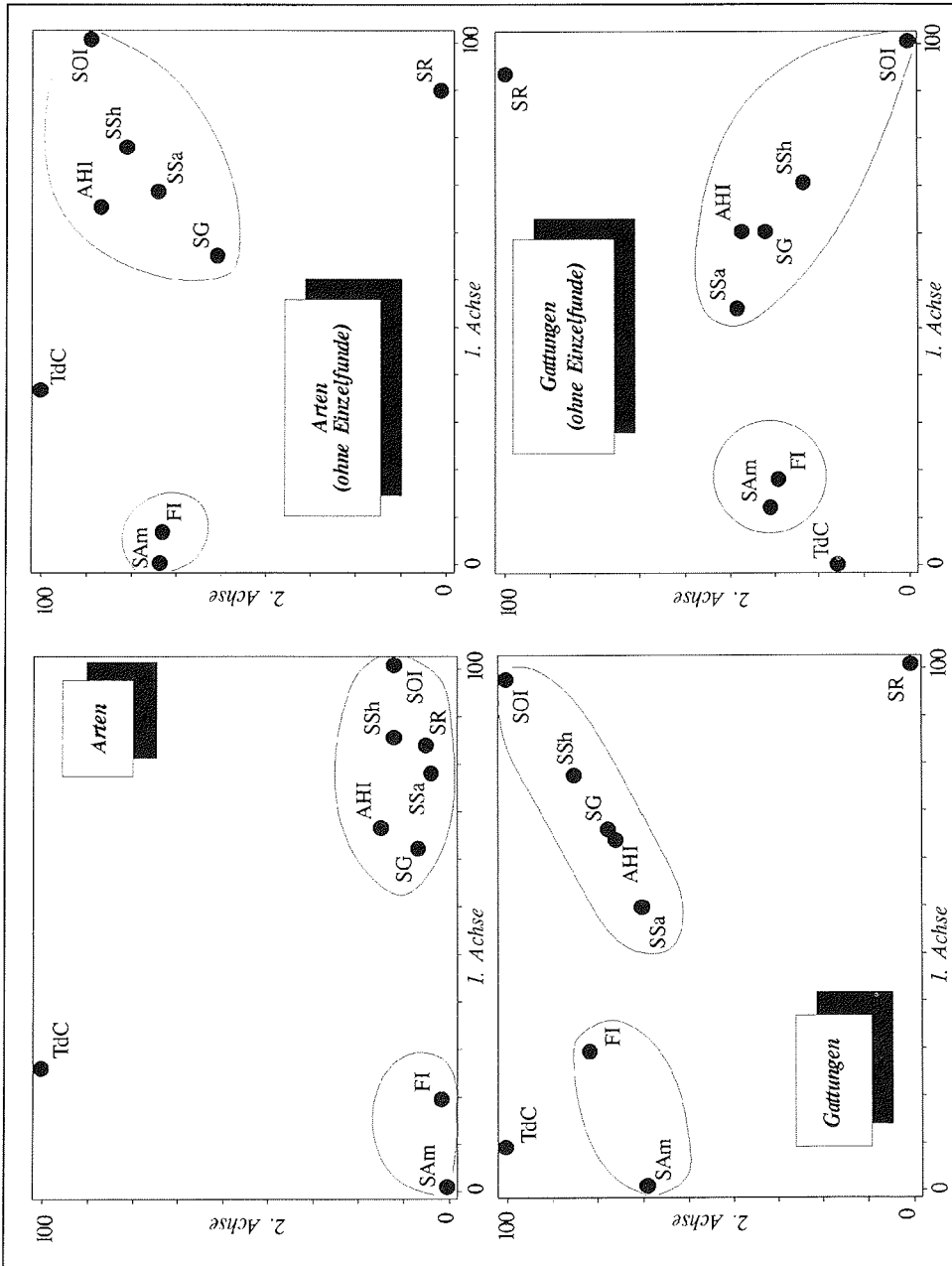


Abb. 39 Korrespondenzanalyse-Ordinationen aufgrund der im Text beschriebenen Ausgangsbedingungen.

herausgestrichen (vgl. hierzu Kap. 6.2.; 6.3.; 7.4).

8.4. Die Isopodenfauna Süd-Georgiens im Vergleich

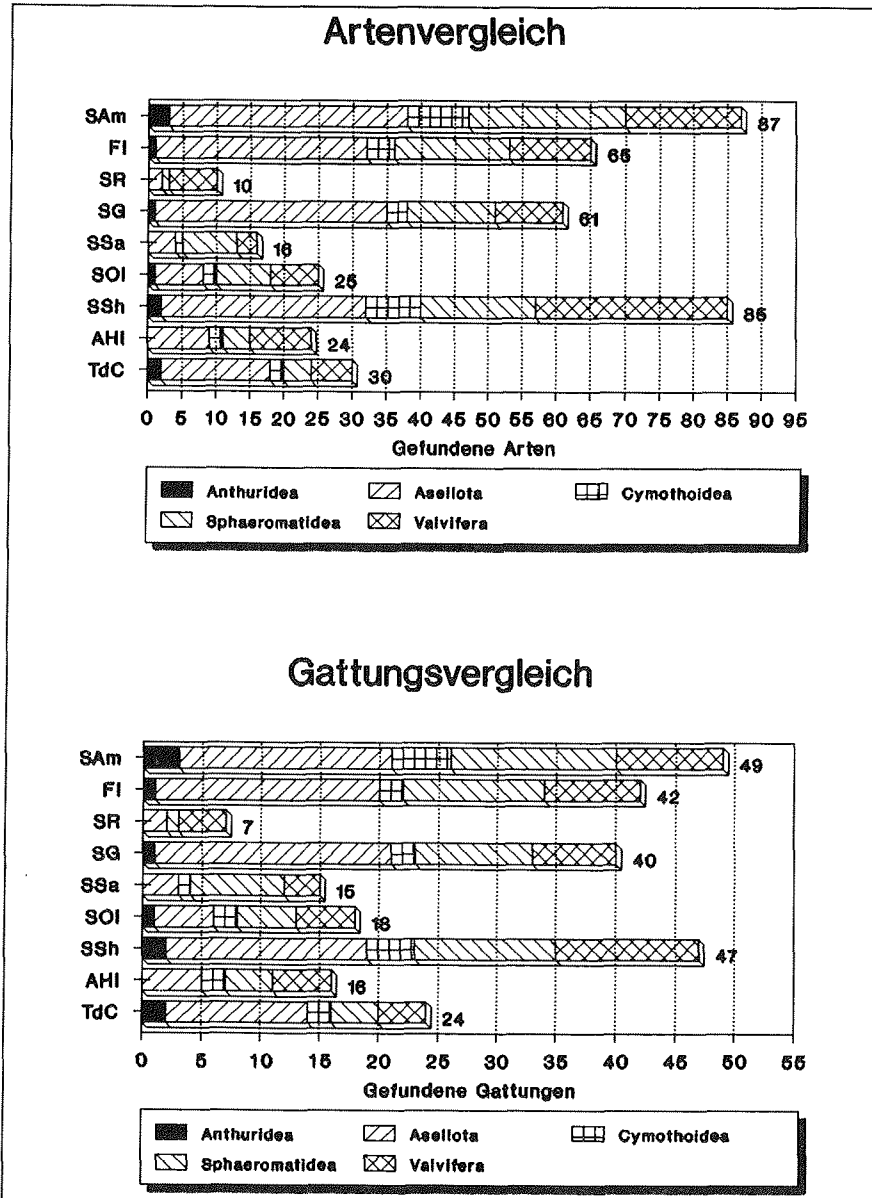


Abb. 40 Zahl und taxonomische Zugehörigkeit der in den einzelnen Gebieten gefundenen Isopoden.

Süd-Georgien (SG) zeichnet sich absolut gesehen und besonders im Verhältnis zu

seiner kleinen Fläche (vgl. Kap. 4.4. Abb.8) durch eine formenreiche Isopodenfauna aus (61 Arten in 40 Gattungen; Abb.40). In Südamerika (**SAm**) sowie bei den Süd-Shetland- (**SSh**) und Falkland-Inseln (**FI**) findet man ähnliche Verhältnisse, allerdings waren hier die "beprobten" Flächen" größer (vgl. Kap. 4.4. Abb.8). Tab. 8.1 zeigt, daß neun Species Süd-Georgiens endemisch leben. Mit 14,8% aller Arten ist ihr Anteil aber vergleichsweise gering. Nur bei der Antarktischen Halbinsel (**AHI**) und bei den Shag Rocks (**SR**) sind die Werte noch niedriger; aus diesen Gebieten sind keine Endemiten bekannt.

Tab. 8.1. Artenzahl und Endemismusgrad der verglichenen Gebiete (Auflösung der Codes in Kap. 8.1.)¹.

	Arten	Endemiten	%
SAm	87	32	36,8
FI	65	14	21,5
SR	10	0	0,0
SG	61	9	14,8
SSa	16	4	25,0
SOI	25	4	16,0
SSh	85	18	21,2
AHI	24	0	0,0
TdC	30	15	50,0

Beim Vergleich der Isopodenfauna Süd-Georgiens mit der der oben (Kap. 8.1.) definierten Stationsgruppen wird deutlich, daß auf Art- und Gattungsniveau Affinitäten zu allen Vergleichsgebieten bestehen (Abb.41).

41% der Isopoden-Arten und 77,5% der Gattungen, die von Süd-Georgien (**SG**) bekannt sind, werden ebenfalls bei den Süd-Shetland-Inseln (**SSh**) gefunden (Abb.41). Diese Inselgruppe zeigt somit von allen geographischen Untereinheiten des Untersuchungsgebietes die größte Übereinstimmung mit Süd-Georgien. Die Süd-Shetland-Inseln sind zugleich das einzige weitere Vergleichsgebiet, in dem Species und Genera aller in der untersuchten Region präsenten Unterordnungen nachgewiesen wurden. Auf beiden taxonomischen Ebenen dominieren die Asellota und Sphaeromatidea, aber auch die Valvifera spielen eine bedeutende Rolle.

¹Auf Gattungsebene gibt es nur sehr wenige Endemiten (**SAm** und **FI** je 2, **SG** und **SSa** je 1), so daß diesbezüglich auf eine graphische oder tabellarische Darstellung verzichtet wurde.

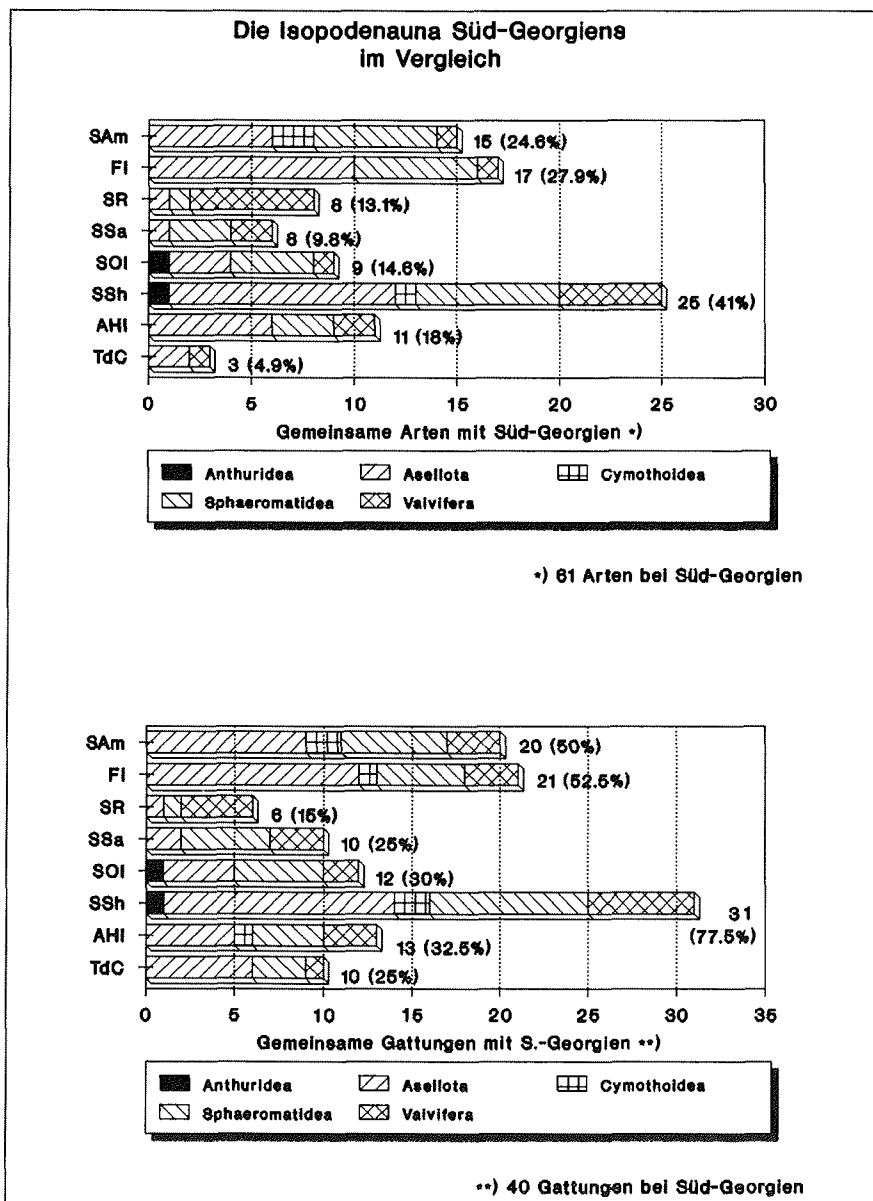


Abb. 41 Vergleich der Isopodenauna Süd-Georgiens mit der der anderen biogeographischen Einheiten.

Etwa 1/4 der Arten und die Hälfte der Gattungen Süd-Georgiens wurden ebenfalls von den Falkland-Inseln (FI) und aus dem südlichen Südamerika (SAm) gemeldet (Abb.41). Auch hier werden die Summen stark durch die jeweils große Präsenz von Asellota und

Sphaeromatidea bestimmt. Die Valvifera und Cymothoidea stellen weitere Taxa in diesen Regionen. Dabei fällt auf, daß keine Cymothoidea-Arten gefunden wurden, die Süd-Georgien und die Falkland-Inseln zugleich besiedeln.

Auch mit der Antarktischen Halbinsel (**AHI**) und den Süd-Orkney-Inseln (**SOI**) ist Süd-Georgien durch eine noch bemerkenswerte Zahl gemeinsamer Genera und Species verbunden (Abb.41). Es sind wiederum Asellota, Sphaeromatidea und Valvifera, deren Taxa die faunistischen Affinitäten begründen. Mit den Süd-Orkney-Inseln teilt Süd-Georgien ebenfalls eine Art und Gattung der Anthuridea.

Bemerkenswerterweise zeichnen sich die benachbarten Inseln Süd-Georgiens und der Süd-Sandwich-Gruppe (**SSa**) nur durch einen vergleichsweise geringen Prozentsatz gleicher Gattungen (25%) und Arten (9,8%) der Asellota, Sphaeromatidea und Valvifera aus (Abb.41). Auf Artniveau ist die Übereinstimmung mit den Shag Rocks (**SR**) größer (13,1%); für dieses Vergleichsgebiet ist die große Zahl von Species und Genera der Valvifera augenfällig, die auch von Süd-Georgien bekannt sind (Abb.41).

Mit Tristan da Cunha (**TdC**) hat Süd-Georgien die wenigsten Arten gemeinsam (4,9%, Abb.41). Die Zahl der Gattungen, die beide Gebiete besiedeln ist mit 25% bedeutend größer. Dies spiegelt die langzeitlichen Ausbreitungstendenzen der Isopoda im südlichen Atlantik und im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres wider (vgl. hierzu auch Kap. 6.2.; 6.3.; 7.4).

Das Geschilderte läßt die Schlußfolgerung zu, daß Süd-Georgien aus isopodologischer Sicht keine Sonderstellung zugesprochen werden kann. Der vergleichsweise niedrige Endemismusgrad sowie die vielfältigen zoogeographischen Beziehungen auf Gattungs- und Artniveau belegen den aktiven Faunenaustausch zwischen den Vergleichsgebieten. Demgegenüber haben eher die Shag Rocks einen Sonderstatus. Obwohl ihre paläogeographische Geschichte zeitlich und geographisch mit der Süd-Georgiens verknüpft ist (Kap. 4.1.1.), konnten sich unter dem aktuellen Einfluß der Antarktischen Konvergenz faunistische Beziehungen zu vielen verschiedenen Regionen entwickeln.

8.5. Bemerkungen zur Besiedlungsgeschichte Süd-Georgiens

Die Ordination der antarktischen und subantarktischen Vergleichsgebiete aufgrund von Isopoden-Arten und -Gattungen ergab, daß sich Südamerika und die Falkland-Inseln deutlich von der nördlichen Antarktischen Halbinsel und den übrigen Inseln des Scotia-Bogens abgrenzen lassen (Abb.39). Es wurde bereits vermutet, daß dieses Muster auf die Wirksamkeit der Antarktischen Konvergenz zurückzuführen ist (z.B. Kap. 8.3.). Deren Signifikanz wurde 1934 äußerst plastisch von D.D. John anlässlich eines Vortrages vor der Royal Geographical Society beschrieben (zitiert in Deacon, 1963:291f):

"It is a physical boundary very easily and precisely detected with a thermometer by the sharp change in temperature as one passes from one zone to another... But we, whether sailors or scientists, know and will remember the convergence best in another way: as the line to the north of which we felt one day, at the right season, after months in the Antarctic, genial air again and soft rain like English rain in the spring. I can remember a number of these days vividly. It was like passing at one step from winter into spring..."

Südlich der Konvergenz weisen Süd-Georgien und die Süd-Shetland-Inseln auf Gattungs- und Artniveau die größte Übereinstimmung auf; aber auch mit Südamerika und den Falkland-Inseln hat Süd-Georgien viele Isopoden-Taxa gemein (Abb.41). Das beobachtete Verbreitungsmuster zeigt, daß viele Arten die unterschiedlichen Umwelt-Parameter beiderseits der Antarktischen Konvergenz tolerieren. Allerdings belegen die Ergebnisse aller multivariater Analysen dieser Arbeit, daß die meisten Taxa die dazu nötige physiologische Plastizität nicht besitzen.

Die Geschichte des Scotia-Rücken-Systems läßt vermuten, daß der Austausch vieler Taxa zwischen Süd-Georgien und den Süd-Shetland-Inseln von langzeitlichen paläogeographischen Entwicklungen unabhängig ist; viele Arten haben sich erst ausgebreitet nach dem Süd-Georgien und die Antarktische Halbinsel ihre heutige geographische Lage eingenommen hatten (vgl. auch Kap. 6.3.2.1.).

Die Antarktische Konvergenz konnte sich etablieren, als nach der Trennung Südamerikas von der Antarktis diese nach Süden driftete und vereiste; noch im Eozän war

sie nur wenige hundert Kilometer von der antarktischen Küste entfernt (vgl. Kap. 4.2.2.). Süd-Georgien begann erst in der mittleren Kreide nach Osten zu driften, während die Süd-Shetland-Inseln ihre Lage gegenüber der Antarktischen Halbinsel kaum veränderten (Kap. 4.1.1., Abb.3). Das bedeutet, daß sich Süd-Georgien geraume Zeit nördlich der Konvergenz befunden haben muß. Die Faunen Süd-Georgiens und der Süd-Shetland-Inseln waren durch eine Barriere getrennt, bis das Driften Süd-Georgiens nach Osten und das nordwärtige Wandern der Antarktischen Konvergenz die heutigen geographischen und ozeanographischen Bedingungen herstellten, welche den Faunenaustausch begünstigen.

Offenbar breiten sich die Isopoden nicht entlang des Scotia-Rückens aus, da die Süd-Sandwich-Inseln eine von Süd-Georgien sehr verschiedene Fauna haben und sich durch einen etwas höheren (21,2%) Endemismusgrad auszeichnen (Abb.41; Tab. 8.1). Möglicherweise ist diese "eigenständige" Gemeinschaft Folge der späten vulkanischen Entstehung der Süd-Sandwich-Gruppe (Kap. 4.1.1.).

9. DANKSAGUNG

Zunächst gilt mein besonderer Dank Herrn Prof. Dr. J.W. Wägele, der mir die Möglichkeit eröffnete, die vorliegende Dissertation anzufertigen und der mich jederzeit mit kritischem Rat unterstützte. Er warb Sach- und Personalmittel bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft ein, die die Durchführung dieser Arbeit beträchtlich erleichterten.

Herr Prof. Dr. H.K. Schminke stellte mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung. Er und die anderen Mitglieder der Arbeitsgruppe Zoomorphologie der Universität Oldenburg trugen durch Diskussionen und ihr freundliches Interesse zum Gelingen der vorliegenden Studie bei.

Frau Dipl.Biol. B. Steenken und Frau Dipl.Biol. K. Hinz bin ich für die kritische Durchsicht von Teilen des Manuskripts dankbar; zusammen mit Frau Dr. A. Brandt standen sie mir stets mit konstruktivem Rat und herzlichem Zuspruch zur Seite.

Vergessen werden sollen nicht die vielen ungenannten Damen und Herren, die durch ihre Kommentare zu den von mir vorgelegten Manuskripten und Publikationen den Fortgang meiner Arbeit beeinflussten.

10. LITERATURVERZEICHNIS

- Amar, R. & Roman, M.L. 1973. Invertebrés de VIIème et XVème Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie 14. Tanaidacés et Isopodes. *Tethys* 5(4): 561-599.
- Andriashev, A. 1965. A General Review of the Antarctic Fish Fauna. In: van Mieghem, J., van Oye, P. & Schell, J. (Hrsg.). *Biogeography and Ecology in Antarctica*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 491-550.
- Audouin, J.V. & Milne-Edwards, H. 1841. Description des Crustacés nouveaux ou peu connus et remarquables par leur organisation, conservés dans la collection du Musée d'Histoire Naturelle. *Arch. Mus. Hist. Nat., Paris* II: 5-31.
- Ax, P. 1988. *Systematik in der Biologie. Darstellung der stammesgeschichtlichen Ordnung in der lebenden Natur*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-181.
- Barnard, K.H. 1920. Contribution to the Crustacean fauna of South Africa 6. Further additions to the marine Isopoda. *Annals of the South African Museum* XVII: 319-428 + 3 plates.
- Barnard, K.H. 1965. Isopoda and Amphipoda collected by the Gough Island scientific survey. *Ann. S. Afr. Mus.* 48(9): 195-210.
- Bastida, R. & Torti, M.R. 1970. Crustaceos isopodos: Serolidae. *Resultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso*. *Ann. Inst. Oceanogr.* 47(9): 61-105.
- Beddard, F.E. 1884. Report on the Isopoda collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873-1876. Pt. I. The genus *Serolis*. *Challenger Reports Zool.* 11: 1-85.
- Beddard, F.E. 1886. Report on the Isopoda collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873-1876. 2. *Challenger Report* 17: 1-178.
- Benedict, J. 1898. The Arcturidae in the U.S. National Museum. *Proc. biol. Soc. Wash.* 7: 41-51.
- Birkenmajer, K. 1985. Onset of Tertiary continental glaciation in the Antarctic Peninsula sector (West Antarctica). *Acta Geol. Pol.* 35(1/2): 1-32.
- Birstein, Ya.A. 1963. Deep Water Isopods of the North-Western Part of the Pacific Ocean. (Transl. Indian. Nat. Sci. Documentation Centre, New Dehli, 1973). *Akad. Nauk. USSR Trude Inst. Moscow, Okeanolog.*: 1-214.
- Bock, C.E., Mitton, J.B. & Lepthien, L.W. 1978. Winter biogeography of North American Fringillidae (Aves): a numerical analysis. *Systematic Zoology* 27: 411-420.

- Bock, H.-H. 1980. Clusteranalyse - Überblick über neuere Entwicklungen. OR Spektrum 1: 211-232.
- Botosaneanu, N., Bruce, N. & Notenboom, J. 1986. Isopoda: Cirolanidae. In: Botosaneanu, L. (Hrsg.). Stygofauna mundi: a faunistic, distributional, and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (incl. the marine interstitial). Brill a.o., Leiden, 740 Seiten.
- Bouvier, E.L. 1910. Quelques Crustacés de l'Amérique et des Sandwich du Sud. Rev. Chilena. Hist. Nat. 14: 178-182.
- Bovallius, C. 1886. Notes on the family Asellidae. K. svensk. Vet. Akad. Handl. Stockholm 11(15): 54 Seiten.
- Bowman, T.E. & Schultz, G.A. 1974. The isopod crustacean genus *Munnogonium* George and Strömberg, 1968 (Munnidae, Asellota). Proc. biol. Soc. Wash. 87: 265-272.
- Brandt, A. 1988. Antarctic Serolidae and Cirolanidae (Crustacea: Isopoda): New Genera, New Species, and Redescriptions, with a Key to all Antarctic Serolidae. Koeltz Scientific Books, Koenigstein: 1-143.
- Brandt, A. 1990a. The deep sea isopod genus *Echinozoe* Sars, 1897 and its occurrence on the continental shelf of Antarctica. Antarctic Science 2(3): 215-219.
- Brandt, A. 1990b. Antarctic Valviferans (Crustacea, Isopoda, Vavifera). New Genera, New Species and Redescriptions. E.J. Brill, Leiden: 1-176.
- Brandt, A. 1991a. A revision of the Acanthaspidiidae Menzies, 1962 (Isopoda: Asellota). Zoological Journal of the Linnean Society 102: 202-252.
- Brandt, A. 1991b. Redescriptions of the Antarctic Fish Parasites *Aega glacialis* TATTERSALL, 1921 and *Aega antarctica* HODGSON, 1910. (Crustacea: Isopoda: Aegidae). Senckenbergiana maritima 21(5/6): 215-232.
- Brandt, A. 1991c. Zur Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfes am Beispiel der Isopoda (Crustacea, Malacostraca). Berichte zur Polarforschung 98: 1-240.
- Brandt, A. 1991d. Redescription of the Deep-Sea Asellote Isopod *Mesosignum antarcticum* Schultz, 1979 (Isopoda, Asellota, Mesosignidae). Zool. Anz. 227(3/4): 229-239.
- Brandt, A. 1992a. New Asellota from the Antarctic deep Sea (Crustacea, Isopoda, Asellota), with descriptions of two new genera. Zool. Scr. 21: 57-78.

- Brandt, A. 1992b. The Occurrence of the Asellote Isopod Genera *Haplomesus* (Ischnomesidae) and *Haploniscus* (Haploniscidae) in Antarctica, with Two Redescriptions and Description of *Ischnomesus curtispines* n.sp. Mitt. Zool. Mus. Berl. 68(2): 183-207.
- Brandt, A. 1992d. Origin of Antarctic Isopoda (Crustacea, Malacostraca). Marine Biology 113: 415-423.
- Brandt, A. 1992e. *Nannoniscus bidens* Vanhöffen, 1914 from West Antarctica (Crustacea, Isopoda, Nannoniscidae). Zoologischer Anzeiger 228(3/4): 140-148.
- Brandt, A. 1992f. The genus *Coperonus* Wilson, 1989 (Crustacea: Isopoda: Asellota: Munnopsidae). Zoological Journal of the Linnean Society 106: 63-95.
- Brandt, A. & Wägele, J.W. 1988. *Antarcturus bovinus* n.sp., a new Weddell Sea isopod of the family Arcturidae (Isopoda, Valvifera). Polar Biology 8: 411-419.
- Brandt, A. & Wägele, J.W. 1989. Redescriptions of *Cymodocella tubicauda* Pfeffer, 1887 and *Exosphaeroma gigas* (Leach, 1818) (Crustacea, Isopoda, Spaeromatidae). Antarctic Science 1(3): 205-214.
- Brandt, A. & Wägele, J.W. 1990. Redescription of *Pseudidothea scutatus* (Stepensen, 1947) (Isopoda, Valvifera) and adaptations to a microphagous nutrition. Crustaceana 58(1): 97-105.
- Bray, J.R. and Curtis, J.T. 1957. An Ordination on the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27: 325-349.
- Bruce, N.L. 1981. Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: Diagnoses of *Cirolana* Leach, *Metacirolana* Nierstrasz, *Neocirolana* Hale, *Anopsilana* Paulian & Deboutteville, and three new genera. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 32: 945-966.
- Bruun, A.F. 1956. The abyssal fauna: Its ecology, distribution and origin. Nature 177: 1105-1108.
- Calman, W.T. 1920. A new species of the Isopod genus *Serolis*. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 9(6): 299-304.
- Carvacho, A. 1977. Sur une importante collection d'isopodes des îles Kerguelen. Extrait de CNRA 42: 173-191.
- Carvacho, A. 1982. Isopodos littorales de la costa de Concepción, Chile central. Studies Neotrop. Fauna Environ. 17(4): 195-207.
- Chamberlain, Y., Holdgate, M.W. & Wace, N. 1985. The littoral ecology of Gough Island, South Atlantic Ocean. Tethys 11: 302-319.

- Chardy, P., Glemarec, M. & Laurec, A. 1976. Application of Inertia Methods to Benthic Marine Ecology: Practical Implications of the Basic Options. *Estuarine and Coastal Marine Science* 4: 179-205.
- Chilton, Ch. 1890. Revision of the New Zealand Idotheidae. *Trans. N.Z. Inst.* 22: 189-204.
- Chilton, Ch. 1892. Notes on some New Zealand Amphipoda and Isopoda. *Trans. Proc. N.Z. Inst.* 24, 1891: 258-269.
- Chilton, Ch. 1883. Further additions to our knowledge of the New Zealand Crustacea. *Trans. R. Soc. N.Z.* 15: 69-86.
- Chilton, Ch. 1884. Additions to the sessile-eyed Crustacea of New Zealand. *Trans. N.Z. Inst.* 16, 1883: 249-265.
- Chilton, Ch. 1909. The Crustacea of the Subantarctic Islands of New Zealand. In: *Subantarctic Islands of New Zealand*. John Mackay, Wellington. 2(26): 601-671.
- Chilton, Ch. 1912. Miscellaneous notes on some New Zealand Crustacea. *Trans. Proc. N.Z. Inst.* 44, 1911: 128-135.
- Clarke, A. 1990. Temperature and Evolution: Southern Ocean Cooling and the Antarctic Marine Fauna. In: Kerry, K.R. & Hempel, G. (Hrsg.). *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin und Heidelberg: 9-22.
- Cléret, J.J. 1971. Isopoda. Deux espèces nouvelles d'Isopodes Asellotes de l'île Marion. In: E.M. van Zinderen Bakker, J.M. Winterbottom & R.A. Dyer (Hrsg.): *Marion and Prince Edward Islands. Report on the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966*. A.A. Balkema, Cape Town: 379-383.
- Cléret, J.C. 1973. Invertébrés de l'infralittoral rocheux dans l'archipel de Kerguelen. Isopodes et tanaidacés. *C.N.F.R.A.* 32: 31-36.
- Clifford, H.T. & Stephenson, W. 1975. *An introduction to numerical classification*. Academic Press, New York: 224 Seiten.
- Collinge, W. 1918. Some observations upon two rare marine isopods. *J. Zool. Res. (London)* 1: 63-79.
- Cunningham, R.O. 1871. Notes on Reptiles, Amphibia, Mollusca, and Crustacea, obtained during the voyage of H.M.S. Nassau in the Years 1866-1869. *Trans. Linn. Soc. London* 27: 465-502.
- Dalziel, I.W.D. 1974. Evolution of the Margins of the Scotia Sea. In: Burke, C.A. et al. (Hrsg.). *Geology of Continental Margins*: 567-579.

- Dalziel, I.W.D. 1983. The evolution of the Scotia Arc: a review. In: Oliver, R.L., James, P.R.J. & Jago, J.B. (Hrsg.). Antarctic Earth Science. Cambridge University Press, Cambridge: 283-288.
- Dalziel, I.W.D. & Elliot, D.H. 1973. The scotia arc and the Antarctic margin. In: Stehli, F.G. & Naira, A.E.M. (Hrsg.). The ocean basins and their margins I: The South Atlantic. Plenum Press, New York: 171-245.
- Dana, J.D. 1853. Crustacea Part II. U.S. Explor. Exped. 13: 689-1618.
- Deacon, G.E.R. 1963. The Southern Ocean. In: Hill, M.N., Goldberg, E.D., Iselin, C.O'D. & Munk, W.H. (Hrsg.). The Sea. Ideas and Observations on Progress in the study of the Seas. Vol.2: The Composition of Sea-Water. Comparative and Descriptive Oceanography. New York a.o., Wiley: 281-296.
- Deichsel, G. & Trampisch, H.J. 1985. Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart: 135 Seiten.
- Dell, R.K. 1972. Antarctic Benthos. Adv. mar. Biol. 10: 1-216.
- Dietz, S.D. & Sproll, W.P. 1970. Fit between Africa and Antarctica: A Continental Drift Reconstruction. Science 167: 1612-1614.
- Doake, C.S.M. 1987. Antarctic ice and rocks. In: Walton, D.W. Antarctic Science. Cambridge and others, University Press: 140-190.
- Dollfus, A, 1891. Crustacés isopodes. In: Mission scientifique de Cap Horn 1882-1883. Gauthier-Villars, Paris. 6 Zoologie: 55-76.
- Edgar, G.J. 1987. Dispersal of faunal and floral propagules associated with drifting *Macrocystis pyrifera* plants. Mar. Biol. 95: 599-610.
- Eights, J. 1833. Description of a new Crustaceous animal found on the shores of the South Shetland Islands with remarks on their natural history. Trans Albany. Inst. II. 53-57.
- Eights, J. 1852. Of a new animal belonging to the Crustacea, discovered in the Antarctic Seas by the author. Trans. Alb. Inst. 2: 331-334.
- Ekman, S. 1953. Zoogeography of the Sea. Sidgwick & Jackson, London: 1-417.
- Elliot, D.H. 1985. Physical Geography - Geological Evolution. In: Bonner, W.N. (Hrsg.). Antarctica. Key environments. Oxford and others, Pergamon Press: 39-61.
- Fairbridge, R.W. 1982. The fracturing of Gondwanaland. In: Scrutton, R.A. & Talwani, M. (Hrsg.). The ocean floor: Bruce Heezen commemorative vol. Chichester a.o., Wiley. 318 Seiten: 229-235.

- Farris, J.S. 1969. On the cophenetic correlation coefficient. *Systematic Zoology* 18: 279-285.
- Fell, H.B. 1962. West-Wind-Drift Dispersal of Echinoderms in the Southern Hemisphere. *Nature* 193: 759-161.
- Fell, H.B. & Dawsey, S. 1969. Asteroidea. American Geographical Society Antarctic Map Folio Series - Folio 11: 41.
- Fell, H.B., Holzinger, T. & Sherraden, M. 1969. Ophiuroidea. American Geographical Society Antarctic Map Folio Series - Folio 11: 42-43.
- Field, J.G., Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 1982. A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 37-52.
- Fisher, D.R. 1968. A study on faunal resemblance using numerical taxonomy and factor analysis. *Syst. Zool.* 17: 48-63.
- Foster, T.D. 1984. The marine environment. In: Laws, R.M. (Hrsg.). *Antarctic Ecology*. Vol II. Academic Press, London: 345-371.
- Foster, T.D. & Carmack, E.C. 1976. Frontal zone mixing and Antarctic bottom water formation in the Southern Weddell Sea. *Deep Sea Res.* 23: 301-317.
- Fresi, E. & Schiecke, U. 1972. *Pleurocope dasyura* Walker, 1901 and the Pleurocopidae New Family (Isopoda, Asellota). *Crustaceana Supplement* 3: 207-213.
- Fresi, E., Idato, E. & Scipione, M.B. 1980. The Gnathostenetrioidea and the evolution of primitive asellote isopods. *Monitore zoologico italiano (New Series)* 14: 119-136.
- Gauch, H.G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, New York: 298 Seiten.
- George, R.Y. 1987. *Storthingura torbeni*, a new species of hadal isopod from the Puerto Rico Trench and a hypothesis on its origin (Crustacea: Eurycopidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100(4): 681-686.
- George, R.Y. & Menzies, R.J. 1968. Species of *Storthingura* (Isopoda) from the Antarctic with descriptions of six new species. *Crustaceana* 14: 275-301.
- George, R.Y. & Negoescu, I. 1985. Anthuridean isopods (Crustacea, Isopoda, Anthuridea) from the subantarctic islands - South Georgia, Elephant, South Orkney, and Falkland. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelles Grigore Antipa XXVII*: 19-47.
- Giambiagi, D. 1925. Resultados de la primera expedición a Tierra del Fuego (1921). Crustáceos Isópodos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 1925: 229-246.

- Gill, A.E. 1968. The effect of Drake-Passage on the Circumpolar Current. In: Symp. on Antarct. Oceanogr. Scott. Polar Res. Inst., Cambridge: 68-69.
- Gordon, A.L. 1966. Potential temperature, oxygen, and circulation of bottom water in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research* 13: 1125-1138.
- Gordon, A.L. 1988. Spatial and Temporal Variability Within the Southern Ocean. In: Sahrhage, D. (Hrsg.). *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer-Verlag, Berlin: 41-56.
- Gordon, A.L., Molinelli, E. & Baker, T. 1978. Large-Scale Relative Dynamic Topography of the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research* 83(C6): 3023-3032.
- Guérin-Méneville, F.E. 1829-1843. *Iconographie du Règne Animal de G. Cuvier, ou représentation d'après Nature de l'une des espèces les plus remarquables et souvent non encore figurées de chaque genre d'animaux*. Paris: 48 Seiten.
- Hagemeier, E.M. 1966. A Numerical Analysis of the Distributional Patterns of North American Mammals. II. Re-evaluation of the Provinces. *Systematic Zoology* 15: 279-299.
- Hagemeier, E.M. & Stults, D.C. 1964. A numerical Analysis of the Distributional Patterns of North American Mammals. *Systematic Zoology* 13: 125-155.
- Hale, H. 1937. Isopoda and Tanaidacea. In: *Australian Antarctic expeditons*. Sci. Repts. Ser. C. Zool. Bot. 2(2): 1-45.
- Hale, H. 1946. Isopoda, Valvifera. Repts. B.A.N.Z.A.R. Expedition 1929-31 Ser. B 5(3): 163-212.
- Hale, H.M. 1952. Isopoda, families Cymothoidae and Serolidae. *British Australian New Zealand Antarctic Research Expedition 1929-1931 Reports, Series B* 6(2): 21-36.
- Hartmann, G. 1986. Biogeographie und Plattentektonik. Gondwana und die rezente Verteilung der Organismen. *Naturwissenschaften* 73: 471-480.
- Hedgpeth, J.W. 1969. Introduction to Antarctic Zoogeography. *Am. Geogr. Soc. Antarctic Map Folio Series - Folio* 11: 1-9.
- Hedgpeth, J.W. 1970. Marine Biogeography of the Antarctic Regions. In: Holdgate, M.W. (Hrsg.). *Antarctic Ecology* 1: 97-104.
- Heller, C. 1861. Vorläufiger Bericht über die während der Weltumseglung der K.K. Fregatte "Novara" gesammelten Crustaceen. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* 11: 495-498.
- Hellmer, H.H. & Bersch, M. 1985. The Southern Ocean. *Berichte zur Polarforschung* 26: 1-115.

- Hennig, W. 1960. Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. *Beiträge zur Entomologie* 10: 221-329.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*: 97-116.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University Illinois Press, Urbana: 1-263.
- Hennig, W. 1984. Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung. *Parey's Studientexte* 35, Berlin und Hamburg: 1-65.
- Hessler, R.R. 1970. The Desmosomatidae (Isopoda, Asellota) of the Gay-Head-Bermuda Transect. *Bull. Scripps. Inst. Ocean. San Diego, University of California Press, Berkley, Los Angeles, London, Vol. 15*: 1-185.
- Hessler, R.R. & Strömberg, J.-O. 1989. Behavior of janoroidean isopods (Asellota), with special reference to deep-sea genera. *Sarsia* 74: 154-159.
- Hessler, R.R. & Thistle, D. 1975. On the Place of Origin of Deep-Sea Isopods. *Marine Biology* 32: 155-165.
- Hessler, R.R., Wilson, G.D. & Thistle, D. 1979. The deep-sea isopods: A biogeographic and phylogenetic overview. *Sarsia* 64(1-2): 67-75.
- Hessler, R.R. & 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. (Hrsg.). *Evolution, Time and Space: The emergence of the Biosphere. Systematic Association: 227-254*.
- Hilgendorf, F. 1893. Bemerkungen über zwei Isopoden, die japanische Süßwasser-Assel und eine neue *Munna*-Art. *Sitz. ber. Gesellschaft Naturf. Freunde, Berlin, no. 1*: 1-3.
- Hodgson, T.V. 1902. Crustacea. Report on the collections of Natural History, made in the Antarctic Regions during the Voyage of the "Southern Cross". *William Cloves & Sons, London*: 228-261.
- Hodgson, T.V. 1910. Crustacea. Isopoda. *National Antarctic Expedition 1901-1904, Vol IX*: 1-77.
- Holdgate, M.W. 1960. The fauna of the mid-Atlantic islands. *Proc. R. Soc. B, 152(949)*: 550-567.
- Hollin, J.T. 1965. Wilson's theory of ice ages. *Nature* 208: 12-16.
- Holloway, J.W. & Jardine, N. 1968. Two approaches to zoogeography: a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area. *Proceedings of the Linnean Society of London, 179(2)*: 153-188.

- Hooker, A. 1985. New species of Isopoda from the Florida Middlegrounds (Crustacea: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98: 255-280.
- Humphries, Ch.J. & Parenti, L.R. 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press, Oxford: 1-98.
- Hurley, D.E. 1957. Some Amphipoda, Isopoda and Tanaidacea from Cook Strait. *Zool. Publ. Victoria Univ. College*, no. 21: 1-20.
- Hurley, D.E. 1961. A checklist and Key to the Crustacea Isopoda of New Zealand and the Subantarctic Islands. *Transactions of the Royal Society of New Zealand (Zoology)* 1(20): 259-292.
- Hurley, D.E. & Jansen, K.P. 1977. The Marine Fauna of New Zealand: Family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera). *N.Z. Oceanogr. Inst. Mem.* 63: 1-80.
- Hurley, D.E. & Murray, R.H. 1968. A new species of *Macrochiridothea* from New Zealand, with notes on the idotheid family Chaetilinae (Crustacea: Isopoda: Valvifera). *Trans. R. Soc. N.Z. Zool.* 10: 241-249.
- Jaccard, P. 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaudoise des sciences naturelles* 38 (144): 69-130.
- Jarmillo, E. 1977. *Aega antarctica* Hodgson y *Plakarthrium typicum* Chilton, en Bahía South, Antártica Chilena (Crustacea, Isopoda). *Ser. Cient. Antárt. Chileno* 5: 559-64.
- Johnson, G.L., Vanney, J.-R., Elverhøi, A. & LaBreque, J.L. 1981. Morphology of the Weddell Sea and Southwest Indian Ocean. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* 34(6): 263-272.
- Just, J. 1990. Abyssianiridae, a synonym of Paramunnidae (Crustacea: Isopoda: Asellota), with two new species of *Abyssianira* from South-Eastern Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 50(2): 403-415.
- Just, J. & Poore, G.C.B. 1992. Vermectiadidae, a new primitive asellote isopod family with important phylogenetic implications. *Journal of Crustacean Biology* 12(1): 125-144.
- Kaestner, A. 1967. *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose, Crustacea*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-1242.
- Kensley, B. 1976. Isopodan and Tanaidacean Crustacea from the St. Paul and Amsterdam Islands, Southern Indian Ocean. *Annals of the South African Museum* 69: 260-321.
- Kensley, B. 1978. *Guide to the marine isopods of Southern Africa*. Trustees of the South African Museum, Cape Town: 1-173.

- Kensley, B. 1980. Marine isopods from Marion, Prince Edward, and Crozet Islands (Crustacea: Isopoda). *Ann. S. Afr. Mus.* 82,5: 155-185.
- Kensley, B. 1982. Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea: Isopoda). *Smithon. Contr. Zool.* 346: 1-60.
- Kikkawa, J. & Pearse, K. 1969. Geographical distribution of land birds in Australia - A numerical analysis. *Australian Journal of Zoology* 17: 821-840.
- Knox, G.A. 1960. Littoral ecology and biogeography of the Southern Oceans. *Proc. Roy. Soc. London, Ser B* 152: 577-624.
- Knox, G.A. & Lowry, J.K. 1977. A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the Amphipoda and Polychaeta. In: Dunbar, M.J. (Hrsg.). *Polar Oceans. Antarct. Inst. North America*: 423-462.
- Koehler, R. 1885a. Description d'un Isopode nouveau le *Joeropsis brevicornis*. *Ann. Sci. nat. Paris, (Zool.) ser. 6 vol. 19 pt. 1*: 1-7.
- Koehler, R. 1885b. Contribution à l'étude de la faune littorale des les îles anglo-normandes (Jersey, Guernsey, Herm et Sark). *Ann. Sci. nat. Paris, (Zool.) ser. 6 vol. 20 pt. 4*: 1-62.
- Kort, V.G. 1962. The Antarctic Ocean. *Scientific American* 207(3): 113-128.
- Kott, P. 1969. Ascidiacea. *American Geographical Society of New York. Antarctic Map Folio Series* 11: 43-44.
- Kovach, W.L. 1991. *Multivariate Statistical Package Plus - Version 2. User's Manual.* Aberystwyth: ii+45 Seiten.
- Kussakin, O.G. 1967. Isopoda and Tanaidacea from the coastal zones of the Antarctic and Subantarctic. In: *Biological Results of the Soviet Antarctic Expedition (1955-58)*, 3. *Issl. Fauny Morei* 4(12): 220-389.
- Kussakin, O.G. 1973. Peculiarities of the Geographical and Vertical Distribution of Marine Isopods and the Problem of Deep-Sea Fauna Origin. *Marine Biology* 23: 19-34.
- Kussakin, O.G. 1982. Additions to the isopod fauna of the Antarctic shelf (On material of the Soviet Antarctic expedition 1965-1968) (In Russian). In: Kafanow, A.J., Kussakin, O.G. (Hrsg.). *Fauna and distribution of Crustacea in Southern and Antarctic Waters.* Akademia Nauk, USSR, Vladivostoc: 73-105.

- Kussakin, O.G. 1988. Marine and brackish-water Crustacea (Isopoda) of cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. Vol. 3. Suborder Asellota Part I. Families Janiridae, Santiidae, Dendrotonidae, Munnidae, Paramunnidae, Haplomunnidae, Mesosignidae, Haploniscidae, Mictosomatidae, Ischnomesidae. (In Russian). Opredeliti Faune S.S.S.R., Akad. Nauk S.S.S.R., Zool. 152: 1-501.
- Kussakin, O.G. & Vasina, G.S. 1980. Addition to the marine Isopoda and Gnathiida of Kerguelen Islands (Southern Indian Ocean). *Téthys* 9(4): 355-369.
- Kussakin, O.G. & Vasina, G.S. 1982. Additions to the fauna of benthic Isopoda and Gnathiida (Crustacea) of subantarctic waters of the Indian Ocean. 2. Isopoda (Valvifera and Asellota) and Gnathiida. *Thetys* 10: 315-336.
- Kussakin, O.G. & Vasina, G.S. 1984. Deep-Sea lower asellotes from the Scotia Sea and South Sandwich trench. *Biologiya Morya, Vladivostok* 6: 9-17. (in Russian with English summary)
- Leach, W.E. 1818. Cymothoides. *Dictionnaire des sciences naturelles* 12: 338-354.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1983. Numerical Ecology. Development in environmental modelling; 3. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam: XVI+419 Seiten.
- Lew Ton, H.M. & Poore, G.C.B. 1986. *Neastacilla falklandica* (Ohlin), type species of the genus, and *N. tattersalli*, new species. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 99: 191-195.
- Littlepage, J.L. 1965. Oceanographic investigations in McMurdo Sound, Antarctica. *Antarctic Research Series* 5(2): 1-37.
- Löther, R. 1972. Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie. VEB G. Fischer Verlag, Jena: 1-285.
- Lucas, H. 1877. Note and description of *Serolis serresi*. *Ann. Soc. Entomol. France* (5)7: 145-146.
- Lütken, C.F. 1858. Beskrivelse av en ny *Serolis*-Art, *Serolis schythei* Ltk. *Vidensk. Meddel. foren. Kjöbenhavn* 1858: 98-104.
- Marshall, B. (Hrsg.) 1990. Der große Atlas der Ozeane. München, Orbis: 208 Seiten.
- Matthews, D.H. 1959. Aspects of the Geology of the Scotia Arc. *Geological Magazine* 96(6): 425-441.
- Meadows, P.S. & Campbell, J.I. 1988. An Introduction to Marine Science. 2nd ed. Blackie, Glasgow and London; Wiley, New York: 285 Seiten.
- Menzies, R.J. 1956. Some bathyal isopoda from the Caribbean with observations on their nutrition. *Breviora. Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 63: 1-10.

- Menzies, R.J. 1957. The marine borer family Limnoriidae (Crustacea, Isopoda). Bull. Mar. Sci. Gulf and Carribean 7(2): 101-200.
- Menzies, R.J. 1962a. The Isopods of Abyssal Depths in the Atlantic Ocean. Vema Res. Ser. 1: 79-206.
- Menzies, R.J. 1962b. The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods. Reports of the Lund University Chile expedition 1948-1949 42(2): 1-162.
- Menzies, R.J. & Barnard, J.L. 1959. Marine Isopoda on coastal shelf bottoms of Southern California: Systematics and ecology. Pacific Naturalist 1(11): 1-35.
- Menzies, R.J. & Frankenberg, D. 1967. Systematics and distribution of the bathyal-abyssal genus *Mesosignum* (Crustacea, Isopoda). Biology of the Antarctic Seas III. Antarctic Research Series 11: 141-184.
- Menzies, R.J. & George, R.Y. 1972. Isopod Crustacea of the Peru-Chile trench. Anton Bruun Report No. 9 (College Station: Texas A. & M. Press). 124 Seiten.
- Menzies, R.J., Imbrie, J. & Heezen, B.C. 1961. Further considerations regarding the antiquity of the Abyssal Fauna with evidence for a changing Abyssal Environment. Deep-Sea Research 8: 79-94.
- Menzies, R.J. & Miller, M.A. 1955. Marine asellote isopods of the genus *Antias* with description of a new species from New Zealand. Trans. R. Soc. N.Z. 83: 383-389.
- Menzies, R.J. & Schultz, G.A. 1968. Antarctic isopod crustacea. II. Families Haploniscidae, Acanthaspidiidae, and Jaeropsidae, with diagnoses of new genera and species. Biology of the Antarctic Seas III. Antarctic Research Series 11: 141-184.
- Miers, E.J. 1875a. Description of new species of Crustacea (and Pycnogonida) collected at Kerguelen's Island by the Rev. A.E. Eaton. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. H) 16(91): 73-76.
- Miers, E.J. 1875b. Description of three additional species of Crustacea from Kerguelen's Island and Crozet Isl. with remarks upon the genus *Paramoera*. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 4) 16: 115-118.
- Miers, E.J. 1881. An account of the zoological collections made during the Survey of H.M.S. "Alert" in the Straits of Magellan and on the coasts of Patagonia 6. Proc. Zool. Soc. Lond. 61-79.
- Miers, E.J. 1883. Revision of the Idotheidae, a family of sessile-eyed Crustacea. J. Linn. Soc. London, Zoology 16: 1-88.
- Monod, T. 1925a. Isopodes et amphipodes de l'Expédition Antarctique Belge, lière note préliminaire. Bull. Mus. Hist. natn. Paris 2: 159-162.

- Monod, T. 1925b. Isopodes et amphipodes de l'Expédition Antarctique Belge. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 4: 296-299.
- Monod, T. 1926. Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes. Résultats du voyage de la Belgica en 1897-1899. Expéditions Antarctiques Belge. Rapports scientifiques (Zoologie) 4: 1-67.
- Monod, T. 1931. Tanaidacés et isopodes subantarctique de la collection Kohl-Larsen du Senckenberg Museum. Senckenbergiana 13(1): 10-13.
- Moore, L.B. & Cribb, A.B. 1952. The brown alga *Durvillea antarctica* in Australian waters. Nature, London 169: 1100-1101.
- Moreira, P.S. 1972. On the distribution of *Macrochiridothea* Ohlin, 1901, in Southern Brazil (Crustacea Isopoda Valvifera). Rev. Brasil. Biol. 32: 395-399.
- Moreira, P.S. 1973. Species of *Macrochiridothea* Ohlin, 1901 (Isopoda, Valvifera) from Southern Brazil, with notes on remaining species of the genus. Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo 22: 11-47.
- Moreira, P.S. 1974. Cryptive protective coloration of *Serolis laevis*, *Serolis polaris* (Isopoda, Flabellifera). Crustaceana 27(1): 1-4.
- Moreira, P.S. 1977. Crustacea, Isopoda collected during the Almirante Saldanha cruise in Southern South America. Pt. 1. Species of *Serolis* (Flabellifera, Serolidae). Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo 25(1): 113-130.
- Müller, P. 1980. Biogeographie. Ulmer, Stuttgart: 1-414.
- Naylor, E. 1966. Isopoda. Port Phillip Survey 1957-1963. Mem. Nat. Mus. Vict. 27: 183-198.
- Negoescu, I. 1984. The study of the anthuridean isopods (Crustacea, Isopoda, Anthuridea) from the cruises of the French oceanographic vessels. Trav. Mus. Hist. nat. "Grigore Antipa", 26: 45-59.
- Nicolet, H. 1849. Crustáceos. In: Gay, C. (Hrsg.). Historia física y política de Chile según documentos adquiridos en estarepública durante doce años de residencia en alla y publicada bajo los auspicios del supremo gobierno. Paris et Santiago. Zoologia, vol. 3: 115-318.
- Nierstrasz, H.F. 1918. Alte und neue Isopoden. Zool. Med. Leiden 4: 103-142.
- Nierstrasz, H.F. 1931. Die Isopoden der Siboga-Expedition II. Flabellifera III. Isopoda Genuina. Siboga-Expeditie Monogr. 32c. Brill, Leiden: 1-111.

- Nierstrasz, H.F. 1941. Die Isopoden der Siboga-Expedition IV. Isopoda Genuina. III. Gnathiidea, Anthuridea, Valvifera, Asellota, Phreatoicoidea. Siboga-Expedition Monogr. 32d. Brill, Leiden: 235-308.
- Nordenstam, Å. 1930. Tanaidacea and Marine Isopoda from Juan Fernandez. In: Skottsberg, C. (Hrsg.). The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island. Vol. III. Upsala: 525-552.
- Nordenstam, Å. 1933. Marine Isopoda of the families Serolidae, Idotheidae, Pseudidotheidae, Arcturidae, Parasellidae and Stenetriidae mainly from the South Atlantic. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 under the direction of Dr. Otto Nordenskjöld, III(1): 1-284.
- Ohlin, A. 1901. Isopoda from Tierra del Fuego and Patagonia. Wiss. Ergebn. schwed. Exped. Magellansland 2: 261-306.
- Ojeda, F.P. & Santelices, B. 1984. Invertebrate communities in holdfasts of the kelp *Macrocystis pyrifera* from Southern Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16: 65-73.
- Orlóci, L. & Kenkel, N.C. 1985. Introduction to Data Analysis. Statistical Ecology Monographs Vol.1. Fairland, Maryland, International Co-Operative Publishing House: 340 Seiten.
- Ortmann, A.E. 1911. Crustacea of Southern Patagonia. Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia 1896-99, 3(2): 635-667.
- Ostapoff, F. 1965. Antarctic Oceanography. In: van Mieghem, J., van Oye, P. & Schell, J. (Hrsg.). Biogeography and Ecology in Antarctica. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 97-126.
- 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.
- Pesta, O. 1928. Eine Crustaceenausbeute aus Süd-Georgien (Antarktis). Ann. Naturh. Mus. Wien 42: 75-86.
- Pfeffer, G. 1887. Die Krebse von Süd-Georgien nach der Ausbeute der Deutschen Station, 1882-83. Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 4: 44-150.
- Pfeffer, G. 1890. Die niedere Thierwelt des antarktischen Ufergebietes. Int. Polarforsch. Deutsch. Exped. (5)2(17): 455-574.
- Piatkowski, U. 1987. Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischem Makroplankton. Berichte zur Polarforschung 34: 1-150.
- Pielou, E.C. 1969. An Introduction to Mathematical Ecology. New York, J. Wiley & Sons: 286 Seiten.

- Pielou, E.C. 1979. Biogeography. Wiley, New York: 1-351.
- Piepenburg, D. 1988. Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. Berichte zur Polarforschung 52: 1-118.
- Piepenburg, D. 1992. COMM. Ein Programm für computerunterstützte Analysen von Arten-Stationstabellen. Computerprogramm Manual: 1-38.
- Platnick, N.I. 1976. Drifting spiders or continents?: Vicariance biogeography of the spider subfamily Laroniinae (Araneae: Gnaphosidae). Systematic Zoology 25: 101-109.
- Poore, G.C.B. 1984. Redefinition of *Munna* and *Uromunna* (Crustacea: Isopoda: Munnidae), with description of five species from coastal Victoria. Proc. R. Soc. Vict. 96(2): 61-81.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and parity: Part II. Ecology 43(3): 410-432.
- Quilty, P.G. 1990. Significance for Changes in the Antarctic Marine Environment Over the Last 5 Million Years. In: Kerry, K.R. & Hempel, G. (Hrsg.). Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conversation. Springer-Verlag, Berlin. und Heidelberg: 3-8.
- Ramirez, A.M. 1974. Isopodos littorales y marinos de la Bahía de Concepción (Crustacea, Isopoda). Boletín. Soc. Biol. Concepción 48: 409-421.
- Rathke, J. 1799. Jagttagelser henholdende til Indvoldsormenes og Blöddyrenes naturhistorie; med anmärkningar of O. Fabricius. Scrivter af Naturhistorie-Selskabet V: 61-153.
- Richardson, H.E. 1904. Contributions to the natural history of the Isopoda. Part II. Proc. U.S. Nat. Mus. Vol. 27: 657-681.
- Richardson, H. 1905. A monograph on the isopods of North America. Bull. U.S. Nat. Mus. 54: 1-717.
- Richardson, H.E. 1906. Isopodes (Première mémoire). Expédition Antarctique Française, Paris: 1-21.
- Richardson, H.E. 1908. Isopodes (2ème mémoire). Expédition Antarctique Française, Paris: 1-8.
- Richardson, H. 1910. Description of a new isopod of the genus *Notasellus* from the east coast of Patagonia. Proc. U.S. Nat. Mus. 37(1720): 649-650.
- Richardson, H.E. 1911. Isopodes du Sandwich du Sud. Anales Museo Nacional Historia Natural Buenos Aires Ser 3(14): 395-400.

- Richardson, H.E. 1913. Crustacés Isopodes. Deuxième Expédition Antarctique Française (J. Charcot). Paris: 1-42.
- Sanders, H.L. & Hessler, R.R. 1969. Ecology of the Deep-Sea Benthos. *Science* 163: 1419-1424.
- Sarà, M., Balduzzi, A., Barbieri, M., Bavastrello, G., Burlando, B. 1992. Biogeographic traits and checklist of Antarctic demosponges. *Polar Biology* 12(6-7): 559-585.
- Sars, G.O. 1899. Isopoda. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. 2. Isopoda. Bergen Museum: 1-270.
- Schioedte, J.C. & Meinert, F. 1878-1880. De Cirolanis Aegae simulantibus commentatio brevis. *Naturhist. Tidsskr.* (3)12: 279-302.
- Schlee, D. 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenie mit HENNIG's Prinzip. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Frankfurt a.M.: 1-62.
- Schminke, H.K. 1975. Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Syncarida (Crustacea, Malacostraca). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 384-388.
- Schultz, G.A. 1976. Species of Asellotes (Isopoda: Paraselloidea) from Anvers Island, Antarctica. *Biology of the Antarctic Seas VI*: 1-35.
- Schultz, G.A. 1977. Bathypelagic Isopod Crustacea from the Antarctic and Southern Seas. *Biology of the Antarctic Seas V. Antarctic Research Series* 23: 68-128.
- Schultz, G.A. 1978a. More planctonic isopod crustaceans from Subantarctic and Antarctic Seas. *Antarctic Research Series* 27(3): 69-90.
- Schultz, G.A. 1978b. Nonasellote isopod crustaceans from Anvers Island and other Antarctic locations. *Antarctic Research Series* 28(2/3): 21-42.
- Schultz, G.A. 1979a. Two new species of isopod crustaceans in families new to Antarctica (Desmosomatidae and Ischnomesidae). *Crustaceana* 37: 133-140.
- Schultz, G.A. 1979b. Aspects of the evolution and origin of the deep-sea isopod crustaceans. *Sarsia* 64: 77-83.
- Schultz, G.A. 1981. Arcturidae From the Antarctic and Southern Seas (Isopoda, Valvifera) Part I. *Biology of the Antarctic Seas X. Antarctic Research Series* 32: 63-94.
- Schultz, G.A. 1982. Species of Protallocoxoidea and Stenetroioidea (Isopoda, Asellota) from the Antarctic and Southern Seas. *Biology of the Antarctic Seas X. Antarctic Research Series* 32: 15-62.

- Sclater, J.G., Hellinger, S. & Tapscott, Chr. 1977. The Paleobathymetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the present. *The Journal of Geology* 85(5): 509-552.
- Sheppard, E.M. 1933. Isopod Crustacea. Pt I. The family Serolidae. *Discovery Reports* 7: 253-362, 14 pl.
- Sheppard, E.M. 1957. Isopod Crustacea. Pt II: The suborder Valvifera. Families: Idotheidae, Pseudidotheidae and Xenarcturidae fam. n. With a supplement to Isopod Crustacea. Pt I. The family Serolidae. *Discovery Reports* 29: 141-198.
- Sicinski, J. 1986. Application of the dendrite analysis in the discussion on the biogeography of the Antarctic. *Pol. Polar Res.* 7(3): 305-317.
- Siebenaller, J.F. & Hessler, R.R. 1977. The Nannoniscidae (Isopoda: Asellota): *Hebefustis* n.gen. and *Nannoniscoides* Hansen. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 19(2): 17-44.
- Siebenaller, J.F. & Hessler, R.R. 1981. The genera of the Nannoniscidae (Isopoda, Asellota). *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 19(16): 227-250.
- Sieg, J. & Wägele, J.W. (Hrsg.) 1990. *Fauna der Antarktis*. Paul Parey, Berlin und Hamburg: 1-197.
- Sivertsen, E. & Holthuis, L.B. 1980. The marine isopod Crustacea of the Tristan da Cunha Archipelago. *Gunneria* 35: 1-128.
- Sneath, P.H. & Sokal, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco: 1-573.
- Sokal, R.R. & Michener, C.D. 1958. A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. *Kans. Univ. Sci. Bull.* 38: 1409-1437.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon* XI(2): 33-40.
- Sokal, R.R. & Sneath, P.H. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco and London, W.H. Freeman: 359 Seiten.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* 5:1-34.
- Stebbing, T.R.R. 1914. Crustacea from the Falkland Islands, collected by Mr. Rupert Vallentin, Pt.II. *Proc. Zool. Soc. London*: 341-378.
- Stebbing, T.R.R. 1919. Crustacea from the Falkland Islands, collected by Mr. Rupert Vallentin, Pt.III. *Proc. Zool. Soc. London*: 327-340.

- Stephensen, K. 1927. Crustacea from the Auckland and Campbell Islands. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific expedition 1914-16. XL. Vidensk. Medd. naturh. Foren. København 83: 289-300.
- Stephensen, K. 1947. Tanaidacea, Isopoda, Amphipoda and Pygogonida. Sci. Res. Norwegian Antarctic Expedition, Oslo 27: 1-90.
- Stephenson, W. & Williams, W.T. 1971. A study of the benthos of soft bottoms, Sek Harbour, New Guinea, using numerical analysis. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 22: 11-34.
- Straßburger, E. 1978. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begr. von E. Straßburger... Neubearb. von D. v. Denffer... 31. Aufl. Fischer, Stuttgart, New York: 1080 Seiten.
- Studer, T. 1879. Beiträge zur Kenntnis niederer Thiere von Kerguelensland. Die Arten der Gattung *Serolis* von Kerguelensland. Arch. Naturgesch. 45(1): 19-34.
- Studer, T. 1882. Über eine neue Art *Arcturus* und eine neue Gattung der Idotheiden. Sitz. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1882: 56-58.
- Studer, T. 1884. Isopoden, gesammelt während der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde 1874-76. Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften. Berlin: 1-28 + 2 plates.
- Taylor, G. 1940. Antarctica. In: Andréé, K., Brouwer, H.A. & Bucher, W.H. (Hrsg.). Regionale Geologie der Erde. Band 1. Die alten Kerne, Abschn. VIII. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft: 34 Seiten + Index.
- Tattersall, M.W. 1914. The Schizopoda, Stomatopoda, and non-Antarctic Isopoda of the Scottish National Antarctic expedition. Trans. R. Soc. Edinburgh 49: 865-894.
- Tattersall, W.M. 1918. Order Isopoda: Tribe Flabellifera. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 49: 880-890.
- Tattersall, W.M. 1921. Crustacea: 6. Tanaidacea and Isopoda. Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. Terra Nova Exp. 3(8): 191-258.
- Thistle, D. 1980. A revision of *Ilyarachna* (Crustacea, Isopoda) in the Atlantic with four new species. Journal of Natural History 14: 111-143.
- Thistle, D. & Hessler, R.R. 1976. Origin of a deep-sea family, the Ilyarachnidae (Crustacea: Isopoda). Systematic Zoology 25: 110-116.
- Thistle, D. & Hessler, R.R. 1977. A revision of *Betamorpha* (Isopoda: Asellota) in the world ocean with three new species. Zoological Journal of the Linnean Society 60(3): 273-295.

- Valentine, J.W. 1966. Numerical analysis of marine molluscan ranges of the extratropical northeastern Pacific shelf. *Limnology and Oceanography* 11(2): 198-211.
- Valentine, J.W. & Moores, E.M. 1974. Plate Tectonics and the History of Life in the Oceans. In: *Readings from Scientific American*. San Francisco, Freeman, 1977: 239-248.
- Vanhöffen, E. 1914. Die Isopoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903*, 15, *Zool.* 7(4): 447-598.
- Vasina, G.S. & Kussakin, O.G. 1982. Four new species of the isopod crustacean genus *Acanthaspidia* (Crustacea: Isopoda: Janiridae). In: Kafanow, A.J., Kussakin, O.G. (Hrsg.). *Fauna and distribution of Crustacea in Southern and Antarctic Waters*. Akademia Nauk, USSR, Vladivostoc: 62-72.
- Voß, J. 1988. Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). *Berichte zur Polarforschung* 45: 1-145.
- Wägele, J.W. 1981. Zur Phylogenie der Anthuridea (Crustacea, Isopoda). Mit Beiträgen zur Lebensweise, Morphologie, Anatomie und Taxonomie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller), Stuttgart: 1-127.
- Wägele, J.W. 1984. Studies on Antarctic Crustacea Isopoda. 1. Anthuridea from the Weddell Sea. *Polar Biology* 3: 99-117.
- Wägele, J.W. 1986. Polymorphism and Distribution of *Ceratoserolis trilobitoides* (Eights, 1833) (Crustacea, Isopoda) in the Weddell Sea and Synonymy with *C. cornuta* (Studer, 1879). *Polar Biology* 6: 127-137.
- Wägele, J.W. 1987. The feeding mechanism of *Antarcturus* and a redescription of *A. spinacoronatus* Schultz, 1978 (Crustacea: Isopoda). *Trans. R. Soc. Lond. (B)* 316: 429-458.
- Wägele, J.W. 1988. Note on the Arcturidae from the Weddell Sea and description of *Antarcturus hempeli* n.sp. (Crustacea: Isopoda: Valvifera). *Zool. Scr.* 17(2).
- Wägele, J.W. 1989. Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller). Stuttgart: 1-262.
- Wägele, J.W. 1991. Antarctic Isopoda Valvifera. In: Wägele, J.W. & Sieg, J. (Hrsg.). 1991. *Synopsis of the Antarctic Benthos*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein: 1-213.
- Wägele, J.W. 1992. Benthic ecology in the Southern Ocean and the biology and evolution of Antarctic Isopoda (Crustacea: Peracarida). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 85.2: 259-270.

- Wägele, J.W. Im Druck. Notes on Antarctic and South American Serolidae (Crustacea, Isopoda) with remarks on the phylogenetic biogeography and a description of new genera. Zoologische Jahrbücher. Abt. Systematik.
- Wägele, J.W. & Brandt, A. 1988. *Protognathia* n. gen. *bathypelagia* (Schultz, 1978) rediscovered in the Weddell Sea: A missing link between the Gnathiidae and the Cirolanidae (Crustacea, Isopoda). Polar Biology 8: 359-365.
- Wägele, J.W. & Bruce, N.L. 1989. *Natatolana pastorei* (Giambiagi, 1925) (Crustacea, Isopoda, Cirolanidae) from the Straits of Magellan, South America: Redescription and notes on fundamental morphology. Proc. Biol. Soc. Wash. 102: 95-105.
- Walker, A.O. 1901. Contributions to the malacostracan fauna of the Mediterranean. Journal of the Linnean Society of London, Zoological Journal 28: 290-307.
- White, A. 1843. Descriptions of apparently new species and varieties of Insects and other Annulosa, principally from the collection in the British Museum. Ann. Nat. Hist. Ser. I, V.12.
- White, M.G. 1972. Descriptive and biological notes on the rare Antarctic isopod *Serolis ovata* Sheppard (Crustacea: Flabellifera). Br. Antarct. Surv. Bull. 27: 139-144.
- White, M.G. 1979. A new species of marine isopod of the genus *Antarcturus* (Isopoda, Valvifera) from the South Orkney Islands. Crustaceana 36: 90-98.
- Willmann, R. 1990. Reproductive isolation and the limits of the species in time. Cladistics 2: 256-258.
- Willmann, R. 1991. Die Art als Taxon und als Einheit der Natur. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin 67: 5-15.
- Wilson, A.T. 1964. Origin of ice ages: an ice shelf theory for Pleistocene glaciation. Nature 201: 147-149.
- Wilson, G.D.F. 1976. The systematics and evolution of *Haplomunna* and its relatives (Isopoda, Haplomunnidae, New family). Journal of Natural History 10: 569-580.
- Wilson, G.D.F. 1980. New insights into the colonisation of the deep sea: Systematics and zoogeography of the Munnidae and the Pleurogoniidae comb. nov. (Isopoda: Janiroidea). Journal of Natural History 14: 215-236.
- Wilson, G.D.F. 1987. The road to the Janiroidea: Comparative morphology and evolution of the asellote isopoda crustaceans. Z. f. Systematik und Evolutforsch. 25(4): 257-280.
- Wilson, G.D.F. 1989. A Systematic Revision of the Deep-Sea Subfamily Lipomerinae of the Isopod Crustacean Family Munnopsidae. Bull. Scripps. Inst. Ocean. San Diego, University of California Press, Berkley, Los Angeles, London, Vol. 27: 1-138.

- Wilson, G.D. & Hessler, R.R. 1974. Some unusual Paraselloidea (Isopoda, Asellota) from deep benthos of the Atlantic. *Crustaceana* 27(1): 47-67.
- Wilson, G.D.F. & Hessler, R.R. 1981. A revision of the genus *Eurycope* (Isopoda, Asellota) with descriptions of three new genera. *Journal of Crustacean Biology* 1(3): 401-423.
- Wilson, G.D.F. & Hessler, R.R. 1987. Speciation in the Deep Sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 185-207.
- Wilson, G.D., Thistle, D. & Hessler, R.R. 1976. The Plakarthriidae (Isopoda: Flabellifera): déjà vu. *Zoological Journal of the Linnean Society* 58: 331-343.
- Winkler, H. 1992a. Redescription and family status of the Magellanic isopod *Janthopsis laevis* Menzies, 1962 (Asellota: Acanthaspidiidae). *Bulletin Zoologisch Museum Amsterdam* Vol. 13(10): 94-100.
- Winkler, H. 1992b. On two Magellanic Munnidae; a new species of *Munna* and *Uromunna nana* (Nordenstam, 1933) (Crustacea: Isopoda: Asellota). *Journal of Natural History* 26(2): 311-326.
- Winkler, H. 1993. Remarks on the Santiidae Kussakin, 1988 and on the genus *Santia* Sivertsen & Holthuis, 1980, with two redescriptions (Isopoda, Asellota). *Crustaceana* 64(1): 94-113.
- Winkler, H. & Brandt, A. Im Druck a. Janiridae (Crustacea: Asellota) from the Southern Hemisphere: *Janiropsis varians* n.sp. and redescriptions of five little known species. *Zoologica Scripta*.
- Winkler, H. Im Druck b. Paramunnidae (Crustacea: Isopoda: Asellota) from the Magellan Strait. *Journ. Linnean Soc. London, (Zool.)*.
- Wolff, T. 1956. Isopoda from depths exceeding 6.000 meters. *Galathea-Report* 2: 85-157.
- Wolff, T. 1962. The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota. *Galathea-Report* 6: 1-320 + XIX Plates.
- Wolff, T. 1989. The genera of the Santiidae Kussakin, 1988, with the description of a new genus and species (Crustacea, Isopoda, Asellota). *Steenstrupia* 15(7): 177-191.
- Wolff, T. 1990. The appendages of *Limnoria stephenseni* (Isopoda, Flabellifera). *Bijdragen tot de Dierkunde* 60(3/4): 311-318.
- Zimmermann, A. & Brandt, A. 1992. New results of the "EPOS" leg 3 cruise to Antarctica: Horizontal and vertical distribution of isopods (Crustacea) in the Eastern Weddell Sea. *Polar Biology* 12: 121-128.

11. APPENDIX: BIOGEOGRAPHIE

11.1. Neue Fundorte weiterer Arten

Aus der Sammlung Prof. Gallardos (vgl. Kap.2.) wurden einige Arten bestimmt, deren Fundorte erstmals im folgenden veröffentlicht werden. Die Proben wurden mit Bodengreifern genommen.

Natatolana obtusata (Vanhöffen, 1914) (Cymothoidea):

52° 17.7'S, 69° 14.6'W; 31-32m, auf Sand und Kiesel
52° 17.1'S, 69° 05.4'W; 21m, auf feinem Sand

Gnathia antarctica (Studer, 1884) (Cymothoidea):

Bei der Bestimmung dieser Art wurde Schultz' (1978:24) Vorschlag berücksichtigt, daß

"...the name *G. antarctica* (Studer), based on *Anceus antarcticus* Studer [1884], should be confined to the type locality (east of Patagonia at 108m deep), or vicinity, and that most species in the Antarctic region are *G. polaris* Hodgson [1902] or other species..."

52° 44.9'S, 70° 05.4'W; 10m, auf Entenmuscheln
52° 38.5'S, 70° 10.5'W; 25m, auf Schlamm und Schiefer
52° 39.3'S, 69° 45.8'W; 26m, auf Klippen und Muscheln
52° 37.5'S, 70° 06.8'W; 38-41m, auf Muscheln, Kiesel und Schiefer
52° 40.1'S, 69° 57.4'W; 41m, auf Schiefer
52° 46.5'S, 70° 01.9'W; 35m, auf Schiefer und Entenmuscheln
52° 56.3'S, 70° 10.0'W; 14-15m, auf Schlamm

Ischyromene eatoni (Miers, 1875) (Sphaeromatidea):

52° 28.8'S, 69° 28.4'W; 11m, auf Klippen

11.2. Checkliste antarktischer und subantarktischer Isopoda des Scotia-Rücken-Systems

Die folgende Artenliste weist alle bekannten Isopoden der untersuchten Region aus. Den Artnamen folgen die "Stationsnummern" aus Abb.11 (Kap. 6.1.); hierbei zeigt der Wert 0 an, daß die entsprechende Art auch außerhalb des aktuellen Untersuchungsgebietes gefunden wurde. Jene Autoren, die zusätzliche Fundorte gemeldet oder frühere Fundortmeldungen zusammengefaßt haben, sind in Klammern angefügt. Auch Fundorte, die in dieser Arbeit erstmalig veröffentlicht werden (vgl. Kap. 11.1.) sind an dieser Stelle kenntlich gemacht.

Anthuridea Leach, 1814

Anthuridae Leach, 1814

Cyanthura antarctica Kensley, 1982; 7

Malacanthura antarctica Kensley, 1982; 52, 119, 135, 137 (George & Negoescu, 1985)

Hyssuridae Wägele, 1981

Eisothistos antarcticus Vanhöffen, 1914; 5, 139 (Wägele, 1984)

Eisothistos minutus Sivertsen & Holthuis, 1980; 15

Kupellonura racovitzai George & Negoescu, 1985; 52

Xenanthura acuticauda George & Negoescu, 1985; 52

Paranthuridae Menzies & Glynn, 1968

Accalanthura gigantissima Kussakin, 1967; 0, 126, 127, 128, 141 (Wägele, 1984)

Califanthura barnardi (Sivertsen & Holthuis, 1980); 15

Califanthura pingouin (Kensley, 1980); 0, 54 (George & Negoescu, 1985; Negoescu, 1984)

Colanthura pingouin Kensley, 1980 = *Califanthura pingouin*

Leptanthura argentinae Kensley, 1982; 7

Leptanthura glacialis Hodgson, 1910; 0, 1, 24, 55, 58, 86, 87, 89, 123, 125, 127, 128, 139, 140 (George & Negoescu, 1985; Kensley, 1982; Kussakin, 1982; Wägele, 1984)

Paranthura antarctica Kussakin, 1967; 0, 87

Paranthura argentinae Kussakin, 1967; 7, 22 (Kensley, 1982)

Tristanthura barnardi Sivertsen & Holthuis, 1980 = *Califanthura barnardi*

Asellota Latreille, 1803

Janiroidea Sars, 1897

Acanthaspidiidae sensu Brandt, 1991

Acanthaspidia curtispinosa Vasina & Kussakin, 1982; 77

Acanthaspidia drygalskii Vanhöffen, 1914; 0, 85, 87, 126, 127, 134 (Brandt, 1991; Menzies & Schultz, 1968)

Acanthaspidia iolanthoidea Vasina & Kussakin, 1982; 71

Acanthaspidia longiramosa Vasina & Kussakin, 1982; 54

Acanthaspidia porrecta Menzies & Schultz, 1968; 70

Acanthaspidia sulcatacornia Menzies & Schultz, 1968; 69

Exalanthaspidia rostratus Menzies & Schultz, 1968 = *Acanthaspidia drygalskii*

- Ianthe bovallii* Studer, 1884 = *Ianthopsis bovalli*
Ianthopsis bovalli (Studer, 1884); **0, 37, 53, 54, 58, 87** (Bovallius, 1886; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Brandt, 1991; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921)
Ianthopsis laevis Menzies, 1962; **19, 51, 52** (Winkler, 1992)
Ianthopsis monodi Nordenstam, 1933 = *Ianthopsis nasicornis*
Ianthopsis multispinosa Vanhöffen, 1914; **0, 86, 126, 134** (Brandt, 1991)
Ianthopsis nasicornis Vanhöffen, 1914; **0, 58, 86, 87, 88, 124, 126, 127** (Brandt, 1991; Kussakin, 1982; Nordenstam, 1933)
Ianthopsis ruseri Vanhöffen, 1914; **0, 86, 126** (Brandt, 1991)
Ianthopsis sp. Tattersall, 1921 = *Ianthopsis bovalli*
Iolanthe pleuronotus Menzies & Schultz, 1968; **87, 89**
Paracanthaspidia mucronata Menzies & Schultz, 1968; **54**
- Desmosomatidae** Sars, 1899
Desmosoma anversense Schultz, 1979; **84**
Desmosoma australis Nordenstam, 1933; **58**
Desmosoma brevipes Nordenstam, 1933; **58**
Desmosoma falklandicum (Nordenstam, 1933); **54** (Hessler, 1970)
Desmosoma modestum Nordenstam, 1933; **58**
Eugerdella falklandicum Nordenstam, 1933 = *Desmosoma falklandicum*
- Haplomunnidae** Wilson, 1976
Thylakogaster majusculus Wilson & Hessler, 1974; **8, 23**
- Haploniscidae** Hansen, 1916
Antennuloniscus dimeroceras (Barnard, 1920); **0, 23** (Menzies, 1962)
Antennuloniscus ornatus Menzies, 1962; **69, 74**
Antennuloniscus subellipticus Menzies & Schultz, 1968; **69**
Haploniscus dimeroceras Barnard, 1920 = *Antennuloniscus dimeroceras*
Haploniscus minutus Menzies, 1962; **9**
Haploniscus ovalis Menzies, 1962; **9**
Haploniscus parallelus Menzies, 1962; **0, 9**
Haploniscus tricornis Menzies, 1962; **0, 74**
Haploniscus tridens Menzies, 1962; **9, 23**
- Janiridae** Sars, 1897-99
Austrofiliius antarcticus Pfeffer = *Neojaera antarctica*
Austrofiliius furcatus (Hodgson, 1910); **0, 37, 54, 58, 69, 85, 86, 100, 101** (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1982; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Schultz, 1976; Winkler & Brandt, im Druck)
Austrofiliius serratus Vanhöffen, 1914; **0, 86, 139** (Winkler & Brandt, im Druck)
Austroniscus ectiformis Vanhöffen, 1914 = *Caecianiropsis ectiformis*
Caecianiropsis ectiformis (Vanhöffen, 1914); **0, 58, 85** (Kensley, 1976; Kussakin, 1982)
Ectias turqueti Richardson, 1906; **0, 58, 85, 86, 87, 100, 101** (Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Richardson, 1913; Schultz, 1976; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921)
Iais elongata Sivertsen & Holthuis, 1980; **15**

Iais hargeri Bovallius, 1886 = *Iais pubescens*
Iais pubescens (Dana, 1852 (1853?)); **0, 15, 32, 51, 52, 53, 54, 58**
 (Bovallius, 1886; Chilton, 1892 & 1909; Giambiagi, 1925; Nordenstam,
 1933; Kensley, 1978; Nierstrasz, 1941; Pfeffer, 1890; Richardson, 1904;
 Tattersall, 1914; Vanhöffen, 1914)
Ianiropsis californica Richardson, 1904 = *Iais pubescens*
Ianiropsis chilensis Menzies, 1962; **19, 51** (Carvacho, 1982)
Ianiropsis longipes Sivertsen & Holthuis, 1980; **15**
Ianiropsis perplexus Menzies, 1962; **19** (Carvacho, 1982)
Ianiropsis varians n.sp.; **51, 52** (Winkler & Brandt, im Druck)
Iathrippa chilensis Menzies, 1962 = *Notasellus chilensis*
Iathrippa chilensis Nierstrasz, 1918 = *Iathrippa longicauda*
Iathrippa longicauda (Chilton, 1884); **0, 19, 22, 51, 52, 53, 54, 58, 68**
 (Hurley, 1957; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1980; Nierstrasz,
 1941; Nordenstam, 1933)
Iathrippa multidentis Menzies, 1962 = *Notasellus multidentis*
Iathrippa sarsi Nierstrasz, 1941 = *Notasellus sarsii*
Iathrippa tristani (Beddard, 1886); **15**
Jaera antarctica Pfeffer, 1887 = *Neojaera antarctica*
Jaera novae-zealandiae Chilton, 1883 = *Iais pubescens*
Jaera pubescens Dana, 1852 = *Iais pubescens*
Janira longicauda Chilton, 1884 = *Iathrippa longicauda*
Janira sarsi Nordenstam, 1933 = *Notasellus sarsii*
Janira tristani Beddard, 1886 = *Iathrippa tristani*
Jorina chilensis Nierstrasz, 1918 = *Notasellus trilobatus*
Neojaera antarctica (Pfeffer, 1887); **0, 22, 51, 52, 53, 54, 58, 68** (Amar
 & Roman, 1973; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1982; Nordenstam,
 1930 & 1933; Vanhöffen, 1914; Winkler & Brandt, im Druck)
Neojaera caeca Kussakin & Vasina, 1984; **73**
Neojaera furcata Hodgson, 1910 = *Austrofiliius furcatus*
Neojaera hirsuta Sivertsen & Holthuis, 1980; **15**
Notasellus australis Hodgson, 1902 = *Notasellus sarsii*
Notasellus chilensis (Menzies, 1962); **0, 19, 51, 52** (Kussakin & Vasina,
 1980; Winkler & Brandt, im Druck)
Notasellus multidentis (Menzies, 1962); **51** (Schultz, 1976)
Notasellus sarsii Pfeffer, 1887; **0, 22, 52, 54, 57, 58, 76, 85, 86, 87,**
100, 101 (Amar & Roman, 1973; Carvacho, 1977; Chilton, 1883; Hale,
 1937; Kussakin, 1967 & 1982; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982;
 Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Richardson, 1908; Schultz, 1976;
 Stebbing, 1914; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921; Vanhöffen, 1914;
 Walker, 1901; Winkler & Brandt, im Druck)
Notasellus trilobatus Richardson, 1910; **19, 22, 36, 51, 52, 53, 54, 58**
 (Giambiagi, 1925; Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1918 Schultz, 1976)
Xostylus parallelus Menzies, 1962; **9**

Joeropsidae Nordenstam, 1933

Jaera curvicornis Nicolet, 1849 = *Joeropsis curvicornis*
Joeropsis antarctica Menzies & Schultz, 1968; **86, 87, 90**

- Joeropsis curvicornis* (Nicolet, 1849); 0, 38, 51, 52, 53, 54, 68 (Barnard, 1965; Carvacho, 1977; Chilton, 1912; Hale, 1937; Hurley, 1961; Kensley, 1975 & 1978; Kussakin & Vasina, 1982; Menzies & Schultz, 1968; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Richardson, 1905)
- Joeropsis intermedius* Nordenstam, 1933; 0, 6, 42, 51, 52, 53, 54, 68, 69, 102 (Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1982; Menzies & Schultz, 1968)
- Joeropsis marionis* Beddard, 1886; 0, 51, 52, 53, 54 (Carvacho, 1977; Kussakin, 1982; Kussakin & Vasina, 1980; Vanhöffen, 1914; Walker, 1901)
- Joeropsis neo-zelanica* Chilton, 1892 = *Joeropsis curvicornis*
- Joeropsis patagoniensis* Richardson, 1909 = *Joeropsis curvicornis*
- Joeropsis paulensis* Vanhöffen, 1914; 0, 15, 32 (Barnard, 1965; Chamberlain, Holdgate & Wace, 1985; Kensley, 1975 & 1978; Sivertsen & Holthuis, 1980)
- Joeropsis vibicaria* Barnard, 1965; 32 (Chamberlain, Holdgate & Wace, 1985)
- Macrostylidae** Hansen, 1916
- Macrostylus bipunctatus* Menzies, 1962; 0, 9
- Mesosignidae** Schultz, 1969
- Mesosignum usheri* Menzies, 1962; 52 (Menzies & Frankenberg, 1967)
- Munnidae** Sars, 1899
- Haliacris antarctica* Pfeffer, 1887 = *Munna antarctica*
- Haliacris australis* Hodgson, 1902 = *Munna antarctica*
- Munna aculeata* Sivertsen & Holthuis, 1980; 15
- Munna affinis* Nordenstam, 1933; 58
- Munna antarctica* (Pfeffer, 1887); 0, 53, 54, 58, 87, 88, 89, 100, 101 (Amar & Roman, 1973; Carvacho, 1977; Hale, 1937; Hodgson, 1902; Kussakin, 1982; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Monod, 1931; Nordenstam, 1933; Nierstrasz, 1941; Pfeffer, 1887; Richardson, 1906, 1908 & 1913; Stebbing, 1919; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921)
- Munna argentinae* Menzies, 1962; 69
- Munna bituberculata* Nordenstam, 1933; 0, 58 (Amar & Roman, 1973)
- Munna chilensis* Menzies, 1962; 51
- Munna gallardoi* Winkler, 1992; 51, 52
- Munna lundae* Menzies, 1962; 51
- Munna maculata* Beddard, 1886; 0, 54, 58 (Amar & Roman, 1973; Cléret, 1973; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1890; Tattersall, 1921; Vanhöffen, 1914)
- Munna nana* Nordenstam, 1933 = *Uromunna nana*
- Munna neglecta* Monod, 1931 = *Munna antarctica*
- Munna pallida* Beddard, 1886; 0, 54 (Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Monod, 1931; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1890)
- Munna spec.* Monod, 1931; 58
- Munna studeri* Hilgendorf, 1893; 0, 58 (Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914)
- Munna varians* Sivertsen & Holthuis, 1980; 15

Uromunna nana (Nordenstam, 1933); 0, 15, 19, 51, 52, 54 (Kensley, 1976; Menzies, 1962; Sivertsen & Holthuis, 1980; Winkler, 1992)
Zoromunna setifrons Menzies & George, 1972; 0, 57 (Wilson, 1980)

Munnopsidae Sars, 1869

**Acanthocopinae* Wolff, 1962

Acanthocope acutospinosa Beddard, 1886; 17
Acanthocope argentinae Menzies, 1962; 9
Storhyngura argentica George & Menzies, 1968; 58
Storhyngura birsteini Menzies, 1962; 69 (George & Menzies, 1968)
Storhyngura digitata Menzies, 1962; 23
Storhyngura eltaniae George & Menzies, 1968; 76
Storhyngura falcata George & Menzies, 1968; 75, 84
Storhyngura furcata Wolff, 1956; 0, 88 (Wolff, 1962)
Storhyngura praegrans George & Menzies, 1968; 86
Storhyngura robustissima Monod, 1925; 0, 85, 86, 88 (George & Menzies, 1968; Stephensen, 1947)
Storhyngura scotia George & Menzies, 1968; 70, 84
Storhyngura sepigia George & Menzies, 1968; 76
Storhyngura triplispinosa Menzies, 1962; 0, 28 (George & Menzies, 1968)

**Eurycopinae* Hansen, 1916

Disconectes antarctica (Vanhöffen, 1914); 0, 69; (Menzies, 1962; Wilson & Hessler, 1981)
Eurycope acutiperaeons Schultz, 1978; 75
Eurycope antarctica Vanhöffen, 1914 = *Disconectes antarctica*
Eurycope lavis Schultz, 1978; 75
Eurycope sp. Pfeffer, 1890; 51, 52
Eurycope vicarius Vanhöffen, 1914; 0, 69 (Menzies, 1962)

**Ilyarachninae* Hansen, 1916

Bathybadistes argentinae (Menzies, 1962); 9
Echinozone quadrispinosa (Beddard, 1886); 0, 58, 59, 85, 86, 87, 88, 89 (Amar & Roman, 1973; Brandt, 1990; Hodgson, 1910, Vanhöffen, 1914)
Echinozone spicata Hodgson, 1910 = *Echinozone quadrispinosa*
Echinozone spinosa Hodgson, 1902; 0, 85, 86, 87, 88, 89 (Brandt, 1990)
Ilyarachna antarctica Vanhöffen, 1914; 0, 7, 58, 123 (Nordenstam, 1933; Thistle, 1980; Wolff, 1956)
Ilyarachna argentina Thistle, 1980; 0, 7
Ilyarachna argentinae Menzies, 1962 = *Bathybadistes argentinae*
Ilyarachna nordenstami Wolff, 1962; 0, 43, 58 (Kussakin, 1982; Thistle, 1980)
Ilyarachna quadrispinosa Beddard, 1886 = *Echinozone quadrispinosa*
Ilyarachna spicata Amar & Roman, 1973 = *Echinozone quadrispinosa*
Notopais spicatus Hodgson, 1910 = *Echinozone quadrispinosa*
Pseudarachna spicata Vanhöffen, 1914 = *Echinozone quadrispinosa*

**Lipomerinae* Tattersall, 1905

Coperonus comptus Wilson, 1989; 7
Coperonus frigida (Vanhöffen, 1914); 0, 58, 86, 87 (Amar & Roman, 1973; Brandt, 1992, Kussakin, 1982)

- Coperonus gracilis* Brandt, 1992; 87
Coperonus mirabilis Brandt, 1992; 86
Coperonus nordenstami Wilson, 1989; 58
Coperonus pinguis Brandt, 1992; 123, 124
Coperonus pulcher Brandt, 1992; 126
Coperonus vanhoeffeni Brandt, 1992; 87
Eurycope frigida Vanhöffen, 1914 = *Coperonus frigida*
Eurycope sp. (c.f. *frigida*) Nordenstam, 1933 = *Coperonus nordenstami*
- *Munnopsinae Hansen, 1916
Acanthommunnopsis hystrix Schultz, 1978; 18
- *Syneurycopinae Wolff, 1962
Syneurycope heenzeni Menzies, 1962; 0, 69
- *Munnopsidae incertae sedis
Betamorpha fusiformis (Barnard, 1920); 0, 7, 24, 69, 70, 123 (Kensley, 1978; Menzies, 1962; Nierstrasz, 1941; Thistle & Hessler, 1977)
Betamorpha megalcephalis Thistle & Hessler, 1977; 0, 123
Eurycope fusiformis Barnard, 1920 = *Betamorpha fusiformis*
Ilyarachna fusiformis Wolff, 1956 = *Betamorpha fusiformis*
Ilyarachna nodifronoides Menzies, 1962 = *Betamorpha fusiformis*
Ilyarachna scotia Menzies, 1962 = *Betamorpha fusiformis*
Munneurycope antarctica Schultz, 1977; 0, 18, 33, 50, 54, 55, 62, 66, 70, 71, 74, 78, 81, 91 (Schultz, 1978)
- Nannoniscidae** Hansen, 1916
Hebefustis hexadentium Siebenaller & Hessler, 1977; 9
Hebefustis hirsutus (Menzies, 1962); 7 (Siebenaller & Hessler, 1977)
Nannoniscus bidens Vanhöffen, 1914; 0, 87, 125, 139 (Brandt, 1992)
Nannoniscoides gigas Siebenaller & Hessler, 1977; 7
Nannoniscoides hirsutus (Menzies, 1962) = *Hebefustis hirsutus*
- Paramunnidae** sensu Just, 1990
Abyssianira argentinensis Menzies, 1962; 56
Abyssianira dentifrons Menzies, 1962; 0, 9, 24
Allorostrata ovalis Winkler, im Druck; 51, 52
Antennulosignum elegans Nordenstam, 1933; 54
Austrimunna antarctica Richardson, 1906 = *Paramunna antarctica*
Austrimunna rostrata Hodgson, 1910 = *Paramunna rostrata*
Austrimunna serrata Richardson, 1908 = *Paramunna serrata*
Austrimunna subtriangulata Richardson, 1908 = *Paramunna subtriangulata*
Austronanus glacialis Hodgson, 1910 = *Paramunna serrata*
Austronanus serrata Richardson, 1913 = *Paramunna serrata*
Austrosignum dentatum Winkler, im Druck; 52
Austrosignum falclandicum Nordenstam, 1933; 53, 54 (Nierstrasz, 1941)
Austrosignum glaciale Hodgson, 1910; 0, 19, 58, 87 (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941)
Austrosignum globifrons Menzies, 1962; 51
Austrosignum grande Hodgson, 1910 = *Austrosignum glaciale*
Austrosignum latifrons Menzies, 1962; 19
Austrosignum spinosum Kussakin, 1982; 86, 87

Bathygonium moskalevi Kussakin & Vasina, 1984; 76
Coulmannia australis Hodgson, 1910; 0, 58, 86, 102
Magellianira serrata Winkler, im Druck; 52
Munnogonium tillerae (Menzies & Barnard, 1959); 0, 51, 52 (Winkler, im Druck)
Neasellus oculatum (Schultz, 1977); 65
Paramunna antarctica (Richardson, 1906); 0, 15, 58, 100, 101 (Hale, 1937; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Sivertsen & Holthuis, 1980)
Paramunna dentata Nordenstam, 1933; 54 (Nierstrasz, 1941)
Paramunna dilatata Vanhöffen, 1914 = *Paramunna rostrata*
Paramunna integra Nordenstam, 1933; 51, 52, 53, 54 (Nierstrasz, 1941; Winkler, im Druck)
Paramunna kerguelensis Vanhöffen, 1914; 0, 51 (Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Menzies, 1962)
Paramunna magellanensis Winkler, im Druck; 52
Paramunna menziesi Winkler, im Druck; 52
Paramunna parasimplex Winkler, im Druck; 52
Paramunna patagoniensis Winkler, im Druck; 52
Paramunna rostrata (Hodgson, 1910); 0, 35, 58, 100, 101, 113 (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1967 & 1982; Kussakin & Vasina, 1980; Monod, 1926; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Richardson, 1913)
Paramunna serrata (Richardson, 1908); 0, 54, 84, 100, 101 (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1982; Hodgson, 1910; Nordenstam, 1933; Nierstrasz, 1941; Stephensen, 1927)
Paramunna simplex Menzies, 1962; 19, 52 (Winkler, im Druck)
Paramunna subtriangulata (Richardson, 1908); 0, 51, 52, 58, 86, 87 (Kussakin, 1982; Menzies, 1962; Monod, 1926; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Winkler, im Druck)
Pelagonium oculatum Schultz, 1977 = *Neasellus oculatum*
Pleurogonium minutum Beddard, 1886; 15 (Sivertsen & Holthuis, 1980)
Pleurosignum chilense Menzies, 1962 (Sivertsen & Holthuis, 1980); 15, 18, 51
Pleurosignum elongatum Vanhöffen, 1914; 0, 54
Pleurosignum magnum Vanhöffen, 1914; 0, 19, 53, 54 (Nordenstam, 1933)

Santiidae Kussakin, 1988

Antias = *Santia* (vgl. Wolff, 1989)
Santia charcoti (Richardson, 1906); 0, 87, 100, 101 (Amar & Roman, 1973; Hodgson, 1910; Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941)
Santia compacta Sivertsen & Holthuis, 1980; 15, 51, 52 (Winkler, 1993)
Santia dimorphis (Menzies, 1962); 0, 19 (Kensley, 1976)
Santia hispidus (Vanhöffen, 1914); 0, 15, 52, 54, 86, 100, 101 (Kensley, 1976; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Sivertsen & Holthuis, 1980; Stephensen, 1927; Winkler, 1993)
Santia hofsteni (Nordenstam, 1933); 0, 58 (Kensley, 1976)
Santia marmoratus (Vanhöffen, 1914); 0, 58 (Kussakin & Vasina, 1980)

- Santia mawsoni* (Hale, 1937); 0, 19, 51, 86, 87 (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1982; Menzies, 1962)
- Stenetrioidea Hansen, 1905
- Stenetriidae** Hansen, 1905
- Protallocoxa drakensis* Schultz, 1982 = *Stenetrium drakensis*
- Protallocoxa weddellense* Schultz, 1978 = *Stenetrium weddellense*
- Stenetrium acutum* Vanhöffen, 1914; 0, 6, 86, 102 (Kussakin, 1967 & 1982; Nordenstam, 1933; Schultz, 1982)
- Stenetrium beddardi* Kussakin, 1967; 22, 39, 68 (Schultz, 1982)
- Stenetrium dentimatum* Kussakin, 1967; 22, 39, 54, 58 (Kussakin, 1984)
- Stenetrium drakensis* (Schultz, 1982); 53
- Stenetrium haswelli* Beddard, 1886; 7
- Stenetrium inflectofrons* Schultz, 1982; 7, 52, 54
- Stenetrium pulchrum* Schultz, 1982; 7, 22
- Stenetrium serraticaudum* Kussakin, 1984; 54
- Stenetrium virinale* Schultz, 1982; 54, 87
- Stenetrium weddellense* (Schultz, 1978); 102, 103
- Tenupedunculus elongatus* Schultz, 1982; 58
- Asellota incertae sedis
- Vermectiidae** Just & Poore, 1992
- Vermectias caudiculata* Sivertsen & Holthuis, 1980; 15
- Calabozoidea** Van Lieshout, 1983
- In Subantarktis und Antarktis nicht präsent.
- Cymothoidea** Leach, 1814
- Aegidae** Leach, 1815
- Aega antarctica* Hodgson, 1910; 0, 36, 76, 85, 86, 87, 88, 99, 100, 101, 123, 125, 126, 128, 135, 136, 137, 139, 140 (Brandt, 1991; Jarmillo, 1977; Richardson, 1906 & 1913)
- Aega australis* Richardson, 1906 = *Aega glacialis*
- Aega edwardsii* Dollfus, 1891; 0, 68 (Kussakin & Vasina, 1980)
- Aega falklandica* Kussakin, 1967; 0, 53, 54
- Aega glacialis* Tattersall, 1921; 0, 15, 86, 125, 126, 139, 140 (Brandt, 1991)
- Aega koltuni* Kussakin, 1967; 86, 87
- Aega magnifica* (Dana, 1853); 0, 51, 52, 68; (Cunningham, 1871; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Menzies, 1962; Nierstrasz, 1931; Walker, 1901)
- Aega punctulata* Miers, 1881; 51, 52 (Walker, 1901)
- Aega semicarinata* Miers, 1875; 0, 19, 52, 53, 54, 68 (Dollfus, 1891; Kussakin & Vasina, 1982; Menzies, 1962; Stebbing, 1919)
- Aega uschakovi* Kussakin, 1967; 67
- Pterelas magnificus* Dana, 1853 = *Aega magnifica*
- Rocinela australis* Schioedte & Meinert, 1880; 0, 51, 52 (Ortmann, 1911)
- Bopyridae** Rafinesque, 1815
- nicht berücksichtigt (vgl. Text)

Cirolanide Dana, 1853

- Anuropus aeronautus* Sivertsen & Holthuis, 1980; **15**
Anuropus australis Schultz, 1977; **91**
Cirolana albinota Vanhoeffen, 1914 = *Natatolana albinota*
Cirolana chilensis Menzies, 1962 = *Natatolana chilensis*
Cirolana magellanica Pfeffer, 1887 = *Natatolana pastorei*
Cirolana nitida Hale, 1952 = *Natatolana nitida*
Cirolana obtusata Vanhoeffen, 1914 = *Natatolana obtusata*
Cirolana oculata Vanhoeffen, 1914 = *Natatolana oculata*
Cirolana pastorei Giambiagi, 1925 = *Natatolana pastorei*
Cirolana robusta Menzies, 1962 = *Eurylana robusta*
Cirolana sp. Stephensen, 1947; **87**
Eurydice bathypelagica Schultz, 1977; **0, 66, 68** (Schultz, 1978)
Eurylana robusta (Menzies, 1962); **3** (Ramirez, 1974)
Excirrolana hirsuticauda Menzies, 1962; **19** (Carvacho, 1977)
Natatolana albinota (Vanhoeffen, 1914); **53, 69, 70, 85, 87, 96, 125, 126, 127, 134, 137, 138** (Brandt, 1988)
Natatolana chilensis (Menzies, 1962); **19**
Natatolana nitida (Hale, 1952); **0, 58** (Bruce, 1981; Carvacho, 1977; Kussakin, 1967 & 1982; Kussakin & Vasina, 1982)
Natatolana obtusata (Vanhoeffen, 1914); **0, 53, 69, 86, 87, 101, 126, 127** (Brandt, 1988; Kussakin, 1982; vgl. auch 11.1.)
Natatolana oculata (Vanhoeffen, 1914); **0, 52, 54, 70, 86, 87, 96, 128, 138** (Brandt, 1988; Kussakin, 1967; Menzies, 1962; Schultz, 1977)
Natatolana pastorei (Giambiagi, 1925); **36, 51, 52, 58** (Monod, 1931; Nierstrasz, 1931; Wägele & Bruce, 1989; Walker, 1901)

Cymothoidae Leach, 1814

nicht berücksichtigt (vgl. Text)

Gnathiidae Leach, 1814

- Anceus antarctica* Studer, 1884 = *Gnathia antarctica*
Anceus gigas Beddard, 1886 = *Euneognathia gigas*
Euneognathia gigas (Beddard, 1886); **0, 113** (Monod, 1926)
Gnathia antarctica (Studer, 1884); **0, 51, 52, 58, 85, 87** (Amar & Roman, 1973; Kussakin, 1982; Monod, 1926; Richardson, 1906 & 1908; Stephensen, 1947; Vanhoeffen, 1914; vgl. auch 11.1.)
Gnathia polaris Hodgson, 1910 = *Gnathia antarctica*
Gnathia wagneri Monod, 1925; **0, 113** (Kussakin, 1967)

Protognathiidae Wägele & Brandt, 1988

- Cirolana bathypelagica* Schultz, 1977 = *Protognathia bathypelagica*
Protognathia bathypelagica (Schultz, 1977); **0, 88, 119** (Wägele & Brandt, 1988)

Oniscidea Latreille, 1803

In Subantarktis und Antarktis nicht präsent.

Phreatoicidea Stebbing, 1839

In Subantarktis und Antarktis nicht präsent.

Sphaeromatidea sensu Wägele, 1989

Limnoriidae Harger, 1880

Limnoria antarctica Pfeffer, 1887 = *Phycolimnoria antarctica*

Limnoria lignorum Rathke, 1799; **54** (Tattersall, 1914)

Limnoria stephensi Menzies, 1957 = *Phycolimnoria stephensi*

Phycolimnoria antarctica (Pfeffer, 1887); **0, 58, 85, 87, 88, 89** (Hale, 1937; Kussakin & Vasina, 1980; Menzies, 1957; Nierstrasz, 1931; Richardson, 1913; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921; Vanhöffen, 1914; Walker, 1901)

Phycolimnoria stephensi (Menzies, 1957); **0, 88, 89** (Hurley, 1961; Kussakin, 1982; Wolff, 1990)

Phycolimnoria tristanensis Sivertsen & Holthuis, 1980; **15**

Plakarthriidae Richardson, 1904

Chelodinium punctatissimum Pfeffer, 1887 = *Plakarthrium punctatissimum*

Plakarthrium punctatissimum (Pfeffer, 1887); **0, 58, 85, 86, 88, 89, 100, 101** (Chilton, 1883; Hurley, 1961; Kussakin, 1982; Monod, 1931; Nierstrasz, 1931; Peska, 1928; Richardson, 1906; Schultz, 1978; Walker, 1901; Wilson, Thistle & Hessler, 1976)

Serolidae Dana, 1853

Von den jüngst vorgeschlagenen Gattungen nehmen *Brazilserolis*, *Ceratoserolis*, *Cristaserolis*, *Cuspidoserolis*, *Frontoserolis*, *Leptoserolis*, *Neoserolis*, *Paraserolis*, *Septemserolis*, *Serolella*, *Spinoserolis* und *Thysanoserolis* viele der ursprünglichen Arten von *Serolis* auf (Brandt, 1988 & 1991; Wägele, im Druck). Die entsprechenden Synonyme sind hier nicht aufgeführt.

Brazilserolis foresti Bastida & Torti, 1970; **6** (Kussakin, 1967; Menzies, 1962; Sheppard, 1933)

Ceratoserolis meridionalis (Hodgson, 1910); **0, 87, 126, 137** (Hale, 1952; Kussakin, 1967; Sheppard, 1933 & 1957)

Ceratoserolis serratus (Brandt, 1888); **88**

Ceratoserolis trilobitoides (Eights, 1833); **0, 51, 52, 58, 68, 76, 85, 86, 87, 88, 93, 100, 101, 124, 126, 137, 138** (Audouin & Milne-Edwards, 1841; Carvacho, 1977; Hale, 1952; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1982; Nordenstam, 1933; Richardson, 1913; Sheppard, 1957; Studer, 1879; Wägele, 1986; Walker, 1901)

Cristaserolis convexa (Cunningham, 1871); **36, 37, 51, 52, 53, 54** (Nierstrasz, 1931; Nordenstam, 1933; Studer, 1884; Wägele, im Druck)

Cristaserolis gaudichaudi (Audouin & Milne-Edwards, 1841); **0, 3, 6, 8, 36, 37** (Bastida & Torti, 1970; Cunningham, 1871; Sheppard, 1933)

Cristaserolis laevis (Richardson, 1911); **76**

Cristaserolis plana (Dana, 1853); **51, 52** (Menzies, 1962; Nierstrasz, 1931; Sheppard, 1933; Walker, 1901)

Cuspidoserolis luethjei (Wägele, 1986); **125, 126, 140**

Cymothea paradoxa Fabricius, 1792 = *Serolis paradoxa*

Frontoserolis aestimabilis (Brandt, 1888); **87, 135, 136**

Frontoserolis waegelei (Brandt, 1888); **86**

Leptoserolis nototropis (Sheppard, 1933); **0**, **37**, **51**, **52** (Wägele, im Druck)
Leptoserolis orbiculata (Sheppard, 1933); **0**, **36**, **52** (Sheppard, 1957)
Neoserolis exigua (Nordenstam, 1933); **0**, **20**, **37**, **38**, **39**, **50**, **51**, **52**, **53**, **54**, **68** (Moreira, 1974; Wägele, im Druck)
Oniscus paradoxa Fabricius, 1775 = *Serolis paradoxa*
Paraserolis polita (Pfeffer, 1887); **0**, **22**, **52**, **54**, **58**, **76**, **85**, **87**, **100**, **101**, **125** (Brandt, 1988; Kussakin, 1967 & 1982; Monod, 1931; Nordenstam, 1933; Richardson, 1908 & 1911; Schultz, 1978; Sheppard, 1933; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921; Wägele, im Druck)
Septemserolis ovata (Sheppard, 1957); **85**, **86**, **87**, **88** (Brandt, 1988; Kussakin, 1982; White, 1972; Wägele, im Druck)
Septemserolis septemcarinata (Miers, 1875); **0**, **54**, **58**, **87** (Beddard, 1884; Carvacho, 1977; Hale, 1952; Kussakin & Vasina, 1982; Nierstrasz, 1931; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1887; Sheppard, 1933 & 1957; Studer, 1879; Walker, 1901; Wägele, im Druck)
Serolella bouvieri (Sheppard, 1933); **85**, **86**, **87**, **88**, **100**, **101**, **125**, **126**, **128** (Brandt, 1988; Kussakin, 1967 & 1982; Nordenstam, 1933; Richardson, 1906 & 1913; Stephensen, 1947; Wägele, im Druck)
Serolella pagenstecheri (Pfeffer, 1887); **0**, **55**, **57**, **58**, **60**, **87**, **88** (Brandt, 1988; Kussakin & Vasina, 1980; Nordenstam, 1933; Sheppard, 1957; Wägele, im Druck)
Serolella platygaster (Sheppard, 1933; Wägele, im Druck); **58**
Serolis (Acanthoserolis) polaris (Richardson, 1911); **0**, **6**, **7**, **76** (Moreira, 1974)
Serolis (Acanthoserolis) schythei (Lütken, 1858); **4**, **3**, **6**, **7**, **19**, **21**, **36**, **37**, **51**, **52**, **53**, **54**, **58**, **68**, **100**, **101** (Bastida & Torti, 1970; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Kussakin, 1967; Menzies, 1962; Moreira, 1977; Nierstrasz, 1931; Nordenstam, 1933; Sheppard, 1933 & 1957; Studer, 1884; Tattersall, 1921; Walker, 1901)
Serolis (Acutiserolis) margaretae (Menzies, 1962); **69**
Serolis (Acutiserolis) maryannae (Menzies, 1962); **69** (Paul & Menzies, 1971)
Serolis (Acutiserolis) neaera (Beddard, 1884); **6**, **22**, **37**, **53**, **54**
Serolis (Serolis) kempfi (Sheppard, 1933); **22**, **53**, **68** (Kussakin, 1967)
Serolis (Serolis) paradoxa (Fabricius, 1775); **0**, **51**, **52**, **53**, **54**, **58**, **68** (Audouin & Milne-Edwards, 1841; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Lucas, 1877; Nierstrasz, 1931; Nordenstam, 1933; Ortmann, 1911; Sheppard, 1933; Studer, 1884; Walker, 1901; Wägele, im Druck)
Serolis aspera Sheppard, 1933 = *Serolella pagenstecheri*
Serolis cornuta Studer, 1879 = *Ceratoserolis trilobitoides*
Serolis fabricii Leach, 1818 = *Serolis paradoxa*
Serolis glacialis (Tattersall, 1921); **0**, **58** (Kussakin, 1967 & 1982; Monod, 1926; Sheppard, 1933)
Serolis leachi (Brandt, 1988); **86**, **139**
Serolis orbinyi Audouin & Milne-Edwards, 1841 = *Serolis paradoxa*
Serolis ovalis Studer, 1879 = *Septemserolis septemcarinata*

Serolis plana versch. Autoren = *Cristaserolis plana*
Serolis planus Dana, 1835 = *Cristaserolis plana*
Serolis quadricarinata White, 1847 = *Septemserolis septemcarinata*
Serolis reptans = *Septemserolis ovata*
Serolis rugosa Kussakin, 1982; **87**
Serolis serratus Brandt, 1988 = *Ceratoserolis serratus*
Serolis serresi Lucas, 1877; **51, 52** (Nierstrasz, 1931)
Spinoserolis beddardi (Calman, 1920); **85, 86, 87, 125** (Brandt, 1988;
 Sheppard, 1933; Stephensen, 1947)
Thysanoserolis elliptica (Sheppard, 1933); **0, 6, 7, 51, 52** (Moreira, 1974,
 1977; Wägele, im Druck)

Sphaeromatidae Milne-Edwards, 1840

Caecocassidias patagonica Kussakin, 1967; **22, 39**
Cassidas darwini Cunningham, 1871 = *Euvallentinia darwini*
Cassidina emarginata Pfeffer, 1887 = *Cassidinopsis emarginata*
Cassidina maculata Studer, 1884 = *Cassidinopsis maculata*
Cassidinopsis emarginata (Guérin-Méneville, 1843); **0, 51, 52, 53, 54, 58, 68** (Carvacho, 1977; Giambiagi, 1925; Hale, 1937; Kussakin & Vasina, 1980 & 1982; Monod, 1926; Nierstrasz, 1931; Ortmann, 1911; Pfeffer, 1887; Studer, 1884; Tattersall, 1921)
Cassidinopsis latistylis Dana, 1853 = *Cassidinopsis emarginata*
Cassidinopsis emarginatus Giambiagi, 1925 = *Cassidinopsis emarginata*
Cassidinopsis maculata (Studer, 1884); **0, 76, 87** (Carvacho, 1977; Kussakin, 1982; Stephensen, 1947)
Cassidinopsis tuberculata Schultz, 1978; **15, 55, 71** (Sivertsen & Holthuis, 1980)
Cymodocea darwini Cunningham, 1871 = *Euvallentinia darwini*
Cymodocella foveolata Menzies, 1962; **0, 3** (Carvacho, 1982)
Cymodocella sp. Walker, 1901; **51, 52**
Cymodocella tubicauda Pfeffer, 1887; **0, 58, 76, 85, 87** (Brandt & Wägele, 1989)
Dynamenella acuticauda Menzies, 1962; **51**
Dynamene(-lla) eatoni Miers, 1875 = *Ischyromene eatoni*
Dynamenella eatoni Menzies, 1962 = *Ischyromene menziesi*
Dynamenella menziesi Sivertsen & Holthuis, 1980 = *Ischyromene menziesi*
Euvallentinia darwini (Cunningham, 1871); **0, 51, 53, 54, 68, 86** (Carvacho, 1977; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Kussakin, 1967; Nierstrasz, 1931; Ortmann, 1911; Stebbing, 1914; Studer, 1884; Tattersall, 1921; Walker, 1901)
Exosphaeroma antarctica Richardson, 1908; **21, 76** (Richardson, 1911)
Exosphaeroma calcarea (Dana, 1854); **0, 3, 15, 32, 36, 51, 52, 53, 54, 68** (Barnard, 1965; Carvacho, 1982; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Hurley & Jansen, 1977; Kussakin, 1982; Menzies, 1962; Nierstrasz, 1918 & 1931; Nordenstam, 1930; Sivertsen & Holthuis, 1980; Stebbing, 1914; Tattersall, 1914; Walker, 1901)
Exosphaeroma calcareum Dana = *Exosphaeroma calcarea*
Exosphaeroma coatsii Tattersall, 1921 = *Exosphaeroma calcarea*

Exosphaeroma gigas Leach, 1818; **0**, **51**, **52**, **53**, **54**, **68** (Brandt & Wägele, 1989)
Exosphaeroma lanceolatum (White, 1843); **0**, **51**, **52**, **53**, **54**, **68** (Dana, 1953; Giambiagi, 1925; Hurley, 1961; Kussakin, 1967 & 1982; Monod, 1931; Nierstrasz, 1931; Ortmann, 1911; Studer, 1884; Walker, 1901)
Exosphaeroma studeri Vanhöffen, 1914; **51** (Nierstrasz, 1931)
Exosphaeroma tristense Leach, 1818; **32** (Tattersall, 1918)
Ischyromene eatoni (Miers, 1875); **0**, **36**, **52**, **53**, **54**, **58**, **68**, (Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1980; Menzies, 1962; Nierstrasz, 1931; Ortmann, 1911; Stebbing, 1919; Stephensen, 1947; Studer, 1879; Tattersall, 1921; Vanhöffen, 1914; vgl. auch 11.1.)
Ischyromene menziesi (Sivertsen & Holthuis, 1980); **15**, **51**, **52**
Isocladus calcareus Dana, 1953 = *Exosphaeroma calcarea*
Isocladus magellanensis Richardson, 1908 = *Exosphaeroma calcarea*
Isocladus tristensis Leach, 1818 = *Exosphaeroma calcarea*
Sphaeromidae spec. Tattersall, 1914; **54**
Sphaeroma calcarea Dana, 1854 = *Exosphaeroma calcarea*
Sphaeroma chilensis Dana, 1853 = *Exosphaeroma gigas*
Sphaeroma gigas White, 1843 = *Exosphaeroma lanceolatum*
Sphaeroma globicauda Dana, 1853; **51**, **52** (Stebbing, 1903; Walker, 1901)
Sphaeroma jurinii Krauss, 1843 = *Exosphaeroma gigas*
Sphaeroma lanceolata White, 1843 = *Exosphaeroma lanceolatum*
Sphaeroma propinquum Nicolet, 1843 = *Exosphaeroma gigas*
Witeolana tuberculata Kussakin, 1967; **21**, **36**

Valvifera Sars, 1852

Arcturidae Sars, 1899

*Arcturinae White, 1850

Acantharcturus acanthurus Monod, 1925; **87**, **113** (Kussakin, 1982)
Acantharcturus acutipleon Schultz, 1981; **88**, **89**
Antarcturus anna Beddard, 1886 = *Dolichiscus anna*
Antarcturus aculeatus Kussakin, 1967 = *Chaetarcturus aculeatus*
Antarcturus adereanus Hodgson, 1910 = *Chaetarcturus adereanus*
Antarcturus alimus Schultz, 1978 = *Antarcturus polaris*
Antarcturus americanus Nordenstam, 1933 = *Litarcturus americanus*
Antarcturus antarcticus Bouvier, 1910 = *Litarcturus antarcticus*
Antarcturus australis Hodgson, 1910 = *Chaetarcturus adereanus*
Antarcturus bovinus Brandt & Wägele, 1988 = *Chaetarcturus bovinus*
Antarcturus brunneus Nordenstam, 1933 = *Chaetarcturus brunneus*
Antarcturus cactiformis Kussakin, 1967 = *Tubearcturus cactiformis*
Antarcturus coppingeri Richardson, 1913 = *Litarcturus coppingeri*
Antarcturus dubius Kussakin, 1967 = *Oxyarcturus dubius*
Antarcturus franklini Tattersall, 1921 = *Chaetarcturus adereanus*

Antarcturus furcatus (Studer, 1882); **0, 15, 58, 87, 100, 101** (Amar & Roman, 1973; Beddard, 1886; Hale, 1937; Kussakin, 1967 & 1982; Kussakin & Vasina, 1980; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1890; Studer, 1884; Tattersall, 1921; Wägele, 1988)
Antarcturus furcatus var. *polaris* Nordenstam, 1933 = *Antarcturus polaris*
Antarcturus giganteus Brandt, 1990; **126**
Antarcturus granulatus Nordenstam, 1933 = *Litarcturus granulatus*
Antarcturus hempeli Wägele, 1988; **86, 87, 88, 134, 138**
Antarcturus hiemalis Hodgson, 1910 = *Dolichiscus hiemalis*
Antarcturus hirticornis Monod, 1926 = *Fissarcturus hirticornis*
Antarcturus hodgsoni Richardson, 1913; **84, 86, 87, 100** (Brandt, 1990; Wägele, 1988)
Antarcturus horridus Tattersall, 1921; **0, 15, 125, 127** (Brandt, 1990; Hale, 1946; Kussakin, 1967 & 1982)
Antarcturus lillei Tattersall, 1921 = *Litarcturus lillei*
Antarcturus meridionalis Hodgson, 1910 = *Dolichiscus meridionalis*
Antarcturus polaris (Hodgson, 1902); **0, 15, 85, 87, 100, 113** (Hale, 1937; Kussakin, 1967 & 1982; Richardson, 1913; Schultz, 1978; Tattersall, 1921; Wägele, 1988)
Antarcturus schmidti Brandt, 1990; **86**
Antarcturus signiensis White, 1979; **88**
Antarcturus spinacoronatus Schultz, 1978; **86, 87** (Wägele, 1987)
Antarcturus spinosus Nordenstam, 1933 = *Oxyarcturus spinosus*
Antarcturus sp. Monod, 1926; **113**
Antarcturus stebbingi Kussakin, 1982 = *Litarcturus stebbingi*
Antarcturus strasseni Brandt, 1990; **87, 125, 138**
Antarcturus usiatus Schultz, 1978; **85**
Antarcturus weddelli Brandt, 1990; **126**
Arcturus americanus Beddard, 1886 = *Litarcturus americanus*
Arcturus adereanus Hodgson, 1902 = *Chaetarcturus adereanus*
Arcturus brunneus Beddard, 1886 = *Chaetarcturus brunneus*
Arcturus coppingeri Miers, 1881 = *Litarcturus coppingeri*
Arcturus franklini Hodgson, 1902 = *Chaetarcturus franklini*
Arcturus furcatus Studer, 1882 = *Antarcturus furcatus*
Arcturus polaris Hodgson, 1902 = *Antarcturus polaris*
Arcturus spinosus Beddard, 1886 = *Oxyarcturus spinosus*
Arcturus stebbingi Beddard, 1886 = *Litarcturus stebbingi*
Astacilla diomedea Benedict, 1898 = *Neastacilla diomedea*
Astacilla estadoensis Schultz, 1981 = *Neastacilla estadoensis*
Astacilla falclandica Ohlin, 1901 = *Neastacilla falclandica*
Astacilla falclandicus Stebbing, 1914 = *Neastacilla falclandica*
Astacilla magellanica Ohlin, 1901 = *Neastacilla magellanica*
Chaetarcturus aculeatus (Kussakin, 1967); **0, 22** (Kussakin, 1988)
Chaetarcturus adereanus (Hodgson, 1902); **0, 53, 54, 76, 100** (Kussakin, 1967; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Schultz, 1978; Stephensen, 1947)

Chaetarcturus bovinus (Brandt & Wägele, 1988); **86, 87, 124, 125, 128, 134, 135, 136, 137, 138, 139**
Chaetarcturus brunneus (Beddard, 1886); **0, 57, 58** (Nordenstam, 1933)
Chaetarcturus franklini (Hodgson, 1902); **0, 52, 53, 54, 100** (Amar & Roman, 1973; Hale, 1946; Hodgson, 1910; Kussakin, 1967 & 1982; Nordenstam, 1933; Richardson, 1913; Tattersall, 1921)
Chaetarcturus longispinosus Brandt, 1990; **86**
Cylindrarcturus elongatus Schultz, 1981; **86**
Dolichiscus acanthaspides Schultz, 1981 = *Dolichiscus hiemalis*
Dolichiscus anna (Beddard, 1886); **7, 9** (Kussakin, 1967)
Dolichiscus diana Schultz, 1981; **88**
Dolichiscus georgei Kussakin & Vasina, 1980; **53, 54**
Dolichiscus hiemalis (Hodgson, 1910); **0, 124, 125, 126, 127, 128** (Brandt, 1990; Kussakin, 1967; Schultz, 1981; Tattersall, 1921)
Dolichiscus meridionalis (Hodgson, 1910); **0, 15, 55, 71, 85, 86, 88, 89, 125, 126, 127, 136, 139** (Brandt, 1990; Kussakin, 1967; Schultz, 1981; Tattersall, 1921)
Dolichiscus mirabilis Brandt, 1990; **86**
Dolichiscus pfefferi Richardson, 1913; **87, 99, 100** (Kussakin, 1982)
Fissarcturus emarginatus Brandt, 1990; **86, 87**
Fissarcturus hirticornis (Monod, 1926); **0, 86, 87, 88, 113, 128** (Brandt, 1990; Hale, 1946; Kussakin, 1982)
Litarcturus americanus (Beddard, 1886); **21, 23, 36, 51, 52, 53, 54** (Kussakin, 1967; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Ohlin 1901)
Litarcturus antarcticus (Bouvier, 1910); **57, 58, 76, 86, 87, 100** (Kussakin, 1982; Monod, 1931; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Stephensen, 1947)
Litarcturus coppingeri (Miers, 1881); **51, 52** (Richardson, 1913)
Litarcturus granulatus (Nordenstam, 1933); **22, 57, 58, 86, 126** (Brandt, 1990; Kussakin, 1967; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933)
Litarcturus lillei (Tattersall, 1921); **0, 86, 87, 100** (Kussakin, 1967 & 1982; Schultz, 1978)
Litarcturus stebbingi (Beddard, 1886); **0, 57, 58** (Carvacho, 1977; Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933)
Microarcturus abnormis Kussakin, 1967 = *Mixarcturus abnormis*
Microarcturus digitatus Nordenstam, 1933 = *Mixarcturus digitatus*
Microarcturus hirticornis Nordenstam, 1933 = *Fissarcturus hirticornis*
Microarcturus mawsoni Hale, 1946 = *Neoarcturus mawsoni*
Microarcturus rugosus Nordenstam, 1933 = *Neoarcturus rugosus*
Microarcturus stebbingi Nordenstam, 1933 = *Neoarcturus stebbingi*
Microarcturus stebbingi Nordenstam, 1933 = *Litarcturus stebbingi*
Mixarcturus abnormis (Kussakin, 1967); **22**
Mixarcturus digitatus (Nordenstam, 1933); **57, 58**
Neastacilla diomedae (Benedict, 1898); **51, 52** (Schultz, 1981)
Neastacilla estadoensis (Schultz, 1981); **53**

- Neastacilla falclandica* (Ohlin, 1901); 53, 54 (Kussakin, 1967; Lew Ton & Poore, 1986; Nordenstam, 1933; Ohlin, 1901; Schultz, 1981; Stebbing, 1914)
- Neastacilla magellanica* (Ohlin, 1901); 51 (Schultz, 1981)
- Neastacilla tristanica* Sivertsen & Holthuis, 1980; 15
- Neoarcturus elongatus* Brandt, 1990; 86
- Neoarcturus mawsoni* (Hale, 1946); 0, 86, 125 (Brandt, 1990)
- Neoarcturus minutus* Brandt, 1990; 86
- Neoarcturus robustus* Brandt, 1990; 127, 128
- Neoarcturus rugosus* (Nordenstam, 1933); 57, 86
- Neoarcturus scelerosus* Brandt, 1990; 120, 135
- Neoarcturus stebbingnordenstami* Brandt, 1990; 57, 58 (Nordenstam, 1933)
- Oxyarcturus dubius* (Kussakin, 1967); 22
- Oxyarcturus spinosus* (Beddard, 1886); 0, 52 (Kussakin, 1967; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933)
- Rectarcturus tuberculatus* Schultz, 1981; 70
- Tuberarcturus cactiformis* (Kussakin, 1967); 86, 87 (Kussakin, 1982)
- *Pseudidotheinae Ohlin, 1901
- Microarcturus scutatus* Stephensen, 1947 = *Pseudidothea scutata*
- Pseudidothea bonnieri* Ohlin, 1901; 21, 37, 53, 54 (Nordenstam, 1933; Sheppard, 1957)
- Pseudidothea scutata* (Stephensen, 1947); 87, 100 (Sheppard, 1957; Brandt & Wägele, 1990)
- Pseudidothea scutatus* Sheppard, 1957 = *Pseudidothea scutata*
- Chaetiliidae** Dana, 1853
- Glyptonotus acutus* Richardson, 1906 = *Glyptonotus antarcticus*
- Glyptonotus antarcticus* Eights, 1852; 58, 76, 85, 86, 87, 88, 89, 116 (Amar & Roman, 1973; Collinge, 1918; Hale, 1937; Hodgson, 1910; Kussakin, 1982; Nordenstam, 1933; Richardson, 1913; Sheppard, 1957; Stephensen, 1947; Tattersall, 1921; Vanhöffen, 1914)
- Macrochiridothea kruimeli* Nierstrasz, 1918; 36, 51
- Macrochiridothea michaelseni* Ohlin, 1901; 51 (Menzies, 1962; Moreira, 1973)
- Macrochiridothea stebbingi* Ohlin, 1901; 19, 37, 51, 52, 53, 54 (Hurley & Murray, 1968; Menzies, 1962; Moreira, 1972 & 1973; Sheppard, 1957)
- Idoteidae** Samouelle, 1819
- Anisotus falklandicus* White, 1847 = *Edotia tuberculata*
- Cleantis granulosa* Heller, 1861; 0, 7, 52 (Ohlin, 1901; Nordenstam, 1933)
- Desmarestia chilensis* Nicolet & Gay, 1849 = *Edotia tuberculata*
- Edotia bilobata* Nordenstam, 1933; 53 (Sheppard, 1957)
- Edotia chilensis* Miers, 1883 = *Edotia tuberculata*
- Edotia corrugata* Sheppard, 1957; 36, 37
- Edotia doellojuradoi* Giambiagi, 1925; 52
- Edotia lilljeborgi* Ohlin, 1901; 52
- Edotia magellanica* Cunningham, 1871; 52 (Giambiagi, 1925; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933)
- Edotia oculata* Ohlin, 1901; 6, 7, 36, 52, 53 (Sheppard, 1957)

Edotia oculopetiolata Sheppard, 1957; 58, 85, 86, 87, 116 (Brandt, 1990)
Edotia pulchra Brandt, 1990; 86, 125, 126
Edotia tuberculata Guérin-Méneville, 1843; 51, 52, 53, 54, 58, 68
Brandt, 1990; Dollfus, 1891; Giambiagi, 1925; Miers, 1883; Ortmann,
1911)
Edotia tuberculata Nordenstam, 1933 = *Edotia oculopetiolata*
Edotia tuberculatus Stebbing, 1914 = *Edotia tuberculata*
Epelys annulatus Dana, 1853 = *Edotia tuberculata*
Erichsonella nordenskjöldi (Ohlin, 1901); 52
Erichsonia nordenskjöldi Ohlin, 1901 = *Erichsonella nordenskjöldi*
Idotea affinis Milne-Edwards, 1840 = *Paridotea ungulata*
Idotea edwardsi Guérin-Méneville, 1843 = *Paridotea ungulata*
Idotea lalandii Milne-Edwards, 1840 = *Paridotea ungulata*
Idotea ungulata Miers, 1881 = *Paridotea ungulata*
Paridotea ungulata (Pallas, 1772); 0, 15, 32, 36, 52, 53, 54 (Barnard,
1965; Chamberlain et al., 1985; Chilton, 1890; Collinge, 1918; Kensley,
1978; Tattersall, 1914; Miers, 1881 & 1883; Naylor, 1966; Nierstrasz,
1941)
Oniscus ungulata Pallas, 1772 = *Paridotea ungulata*

11.3. Tiefenverbreitung der Asellota des Untersuchungsgebiets

Die Autoren der folgenden Tiefangaben entsprechen den in Kap. 11.2. aufgeführten.

<i>Abyssianira argentinensis</i>	2681m	<i>Eurycope vicarius</i>	3423-3839m
<i>Abyssianira dentifrons</i>	4588-5293m	<i>Haploniscus minutus</i>	5024m
<i>Acanthaspidia curtispinosa</i>	6850-6930m	<i>Haploniscus ovalis</i>	5024m
<i>Acanthaspidia drygalskii</i>	257-1455m	<i>Haploniscus parallelus</i>	4960-5024m
<i>Acanthaspidia iolanthoidea</i>	5600-6070m	<i>Haploniscus tricornis</i>	3756-4588m
<i>Acanthaspidia longiramosa</i>	720-2016m	<i>Haploniscus tridens</i>	5024-5843m
<i>Acanthaspidia porrecta</i>	3722-3822m	<i>Hebefustis hexadentium</i>	5208-5223m
<i>Acanthaspidia sulcatocornia</i>	4008-4031m	<i>Hebefustis hirsutus</i>	5024m
<i>Acanthocope acutospinosa</i>	2650m	<i>Iais elongata</i>	0m
<i>Acanthocope argentinae</i>	5024m	<i>Iais pubescens</i>	0-274,5m
<i>Acanthomunnopsis hystrix</i>	2893m	<i>Ianiropsis chilensis</i>	0-54m
<i>Allorostrata ovalis</i>	12m	<i>Ianiropsis longipes</i>	0-60m
<i>Antennuloniscus dimeroceras</i>	1281-5843m	<i>Ianiropsis perplexus</i>	0m
<i>Antennuloniscus ornatus</i>	3756-3839m	<i>Ianiropsis varians</i>	9-32m
<i>Antennuloniscus subellipticus</i>	3720-5300m	<i>Ianthopsis bovalli</i>	12-457,5m
<i>Antennulosignum elegans</i>	22m	<i>Ianthopsis laevis</i>	10-100m
<i>Austrofilius furcatus</i>	0-190m	<i>Ianthopsis multispinosa</i>	98-385m
<i>Austrofilius serratus</i>	170-385m	<i>Ianthopsis nasicornis</i>	75-887m
<i>Austrosignum dentatum</i>	12m	<i>Ianthopsis ruseri</i>	277,5-473m
<i>Austrosignum falklandicum</i>	22-150m	<i>Iathrippa longicauda</i>	12-500m
<i>Austrosignum glaciale</i>	0-385m	<i>Iathrippa tristani</i>	20-274,5m
<i>Austrosignum globifrons</i>	0m	<i>Ilyarachna antarctica</i>	252-3423m
<i>Austrosignum latifrons</i>	100m	<i>Ilyarachna argentina</i>	508-3317m
<i>Austrosignum spinosum</i>	17m	<i>Ilyarachna nordenstami</i>	51-310m
<i>Bathybadistes argentinae</i>	5024m	<i>Iolanthe pleuronotus</i>	3784-3788m
<i>Bathygonium moskalevi</i>	807-912m	<i>Joeropsis antarctica</i>	210-1408m
<i>Betamorpha fusiformis</i>	1102-5208m	<i>Joeropsis curvicornis</i>	0-641m
<i>Betamorpha megaloccephalis</i>	1493m	<i>Joeropsis intermedius</i>	3-641m
<i>Caecianiropsis ectiformis</i>	0-10m	<i>Joeropsis marionis</i>	20-274,5m
<i>Coperonus comptus</i>	497-2707m	<i>Joeropsis paulensis</i>	0-60m
<i>Coperonus frigida</i>	36-385m	<i>Joeropsis vibicaria</i>	0m
<i>Coperonus gracilis</i>	144m	<i>Macrostylus bipunctatus</i>	3963-5024m
<i>Coperonus mirabilis</i>	219m	<i>Magellianira serrata</i>	10m
<i>Coperonus nordenstami</i>	252-310m	<i>Mesosignum usheri</i>	2875-2941m
<i>Coperonus pinguis</i>	1996-2012m	<i>Munna aculeata</i>	30-60m
<i>Coperonus pulcher</i>	421-429m	<i>Munna affinis</i>	5,5-15m
<i>Coperonus vanhoeffeni</i>	139m	<i>Munna antarctica</i>	2-310m
<i>Coulmannia australis</i>	260-400m	<i>Munna argentinae</i>	3839m
<i>Desmosoma anversense</i>	109-137m	<i>Munna bituberculata</i>	15-310m
<i>Desmosoma australis</i>	64-148m	<i>Munna chilensis</i>	0m
<i>Desmosoma brevipes</i>	64-148m	<i>Munna gallardoi</i>	9-41m
<i>Desmosoma falklandicum</i>	16m	<i>Munna lundae</i>	0m
<i>Desmosoma modestum</i>	125-250m	<i>Munna maculata</i>	3-274,5m
<i>Disconectes antarctica</i>	385-3839m	<i>Munna pallida</i>	0-274,5m
<i>Echinozone quadrispinosa</i>	10-1500m	<i>Munna spec.</i>	20m
<i>Echinozone spinosa</i>	18-569m	<i>Munna studeri</i>	210m
<i>Ectias turqueti</i>	6-91,9m	<i>Munna varians</i>	40-60m
<i>Eurycope acutiperaeons</i>	3118m	<i>Munneurycope antarctica</i>	175-3705m
<i>Eurycope lavis</i>	3118m	<i>Munnogonium tillerae</i>	10-70m
<i>Eurycope sp.</i>	274,5m	<i>Nannoniscides gigas</i>	3907-3917m

<i>Nannoniscus bidens</i>	191-385m	<i>Stenetrium beddardi</i>	384-680m
<i>Neasellus oculatum</i>	1373m	<i>Stenetrium dentimatum</i>	399-724m
<i>Neojaera antarctica</i>	3-700m	<i>Stenetrium drakensis</i>	438-548m
<i>Neojaera caeca</i>	1524m	<i>Stenetrium haswelli</i>	1097m
<i>Neojaera hirsuta</i>	0-45m	<i>Stenetrium inflectofrons</i>	82-586m
<i>Notasellus chilensis</i>	10-225m	<i>Stenetrium pulchrum</i>	1479-1911m
<i>Notasellus multidentis</i>	0m	<i>Stenetrium serraticaudum</i>	1690-2016m
<i>Notasellus sarsii</i>	0-700m	<i>Stenetrium virinale</i>	22-578m
<i>Notasellus trilobatus</i>	13-93,3m	<i>Stenetrium weddellense</i>	2818-2846m
<i>Paracanthaspida mucronata</i>	578-864m	<i>Storothyngura argentica</i>	1372-1399m
<i>Paramunna antarctica</i>	3,7-45m	<i>Storothyngura birsteini</i>	1737-3804m
<i>Paramunna dentata</i>	22m	<i>Storothyngura digitata</i>	5843m
<i>Paramunna integra</i>	10-150m	<i>Storothyngura eltaniae</i>	5431-5449m
<i>Paramunna kerguelensis</i>	0-17m	<i>Storothyngura falcata</i>	2816-3237m
<i>Paramunna magellanensis</i>	9-12m	<i>Storothyngura furcata</i>	3367-6730m
<i>Paramunna menziesi</i>	9m	<i>Storothyngura praegrans</i>	2670-3017m
<i>Paramunna parasimplex</i>	9m	<i>Storothyngura robustissima</i>	400-1455m
<i>Paramunna patagoniensis</i>	12-21m	<i>Storothyngura scotia</i>	2450-2761m
<i>Paramunna rostrata</i>	0-569m	<i>Storothyngura sepihia</i>	5431-5449m
<i>Paramunna serrata</i>	0-55m	<i>Storothyngura triplispinosa</i>	260-5843m
<i>Paramunna simplex</i>	9-100m	<i>Syneurycope heenzeni</i>	2288-3839m
<i>Paramunna subtriangulata</i>	0-12m	<i>Tenupedunculus elongatus</i>	4696m
<i>Pleurogonium minutum</i>	5-274,5m	<i>Thylakogaster majusculus</i>	3305-5223m
<i>Pleurosignum chilense</i>	0-50m	<i>Uromunna nana</i>	0,6-120m
<i>Pleurosignum elongatum</i>	25-385m	<i>Vermetias caudiculata</i>	0-45m
<i>Pleurosignum magnum</i>	22-385m	<i>Xostylus parallelus</i>	5024m
<i>Santia charcoti</i>	0-50m	<i>Zoromunna setifrons</i>	5986-6134m
<i>Santia compacta</i>	10-40m		
<i>Santia dimorphis</i>	0-80m		
<i>Santia hispidus</i>	5-95m		
<i>Santia hofsteni</i>	0-100m		
<i>Santia marmoratus</i>	10-54m		
<i>Santia mawsoni</i>	2-28m		
<i>Stenetrium acutum</i>	22-3379m		