

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 538	40 S.	Stuttgart, 31. 5. 1996
----------------------------	--------	---------	-------	------------------------

Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea)

The Pleonal Skeleton and Musculature System
and the Phylogenetic-Systematic Position
of the Family Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea)

Von Friedhelm Erhard, Stuttgart

Mit 36 Abbildungen

Summary

The pleonal skeleton and musculature of the terrestrial isopod *Mesoniscus alpicola* is described. The results are compared with existing data on further taxa of the Oniscidea, and are analysed by phylogenetic-systematic methods. The discussion of numerous character transformations leads to a reconstruction of the phylogenetic relationships inside the Oniscidea.

The cladistic analysis reveals a possible sister-group relationship within the Oniscidea between the family Ligiidae on the one hand, and the Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta and Crinocheta on the other hand. While the Mesoniscidae, Synocheta and Crinocheta together form a well defined monophyletic taxon, the phylogenetic relations among these three groups remain largely unsolved.

Zusammenfassung

Das Skelet und die Muskulatur des Pleon der Landisopoden-Art *Mesoniscus alpicola* wird dokumentiert. Die Ergebnisse werden mit bestehenden Daten von Arten weiterer Landassel-Gruppen verglichen und unter phylogenetisch-systematischen Gesichtspunkten analysiert. Die Diskussion zahlreicher Merkmalstransformationen ermöglicht die Rekonstruktion eines Stammbaumes der Landisopoden-Hauptgruppen.

Innerhalb der Oniscidea besteht möglicherweise ein Schwestergruppenverhältnis zwischen der Familie Ligiidae einerseits und den Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta andererseits. Während die Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta gemeinsam eine



gut begründete monophyletische Gruppe bilden, sind die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen drei Taxa noch weitgehend unklar.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material, Methode und Abkürzungen	3
2.1. Material	3
2.2. Methoden	3
2.3. Abkürzungen	4
3. Ergebnisse	5
3.1. Skelet des Pleonrumpfes	5
3.1.1. Exoskelet	5
3.1.2. Endoskelet	8
3.2. Muskulatur des Pleonrumpfes	8
3.3. Pleopoden	15
3.3.1. Pleopoden I	15
3.3.2. Pleopoden II	18
3.3.3. Pleopoden III	23
3.4. Uropoden	28
4. Diskussion	31
5. Dank	38
6. Literatur	39

1. Einleitung

Die stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der monophyletischen Gruppe der Landasseln (Oniscidea) werden vor allem in jüngster Zeit wieder kontrovers diskutiert. Ein Schwerpunkt dieser Diskussion beinhaltet die Frage nach der phylogenetisch-systematischen Position der Familie Mesoniscidae, welche lediglich die endogäisch lebenden Arten *Mesoniscus alpicola* und *Mesoniscus graniger* enthält. WÄGELE (1989) stellt die Mesoniscidae in die verwandtschaftliche Nähe der Landisopoden-Familien Tylidae und Ligiidae. Hingegen befürworteten SCHMALFUSS (1989), ERHARD (1995a, b) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) eine enge phyletische Beziehung zu den Landassel-Gruppen Synocheta und Crinocheta.

ERHARD (1995a) dokumentierte das Skelet-Muskel-System von vier Landassel-Arten aus den Gruppen Ligiidae, Tylidae und Crinocheta. Auf der Grundlage dieser Untersuchung waren ebenfalls Aussagen zur phylogenetischen Systematik der Oniscidea-Hauptgruppen möglich. Da jedoch Vertreter der Familie Mesoniscidae nur hinsichtlich weniger äußerer Merkmale untersucht werden konnten, blieben eine Reihe für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte wesentliche Fragen unbeantwortet.

Die vorliegende Arbeit liefert eine ausführliche Dokumentation des pleonalen Skelet-Muskel-Systems von *Mesoniscus alpicola*. Mit Hilfe eines Vergleiches dieser Untersuchungsergebnisse mit den in ERHARD (1995a) gewonnenen Daten und einer anschließenden phylogenetischen Analyse wird versucht, die eingangs gestellte Frage nach der systematischen Stellung der Familie Mesoniscidae zu beantworten. Darüber hinaus dienen die erzielten Befunde dazu, weiterreichende Aussagen zum phylogenetischen System innerhalb der Oniscidea zu treffen.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Folgende Landisopoden-Arten wurden untersucht:

Ligiidae:

- Ligia oceanica* (Linnaeus, 1767)
- Ligia italica* Fabricius, 1798
- Ligia novaezealandiae* Dana, 1853
- Ligidium hypnorum* (Cuvier, 1792)

Tylidae:

- Tylos spinulosus* Dana, 1853 sensu SCHULTZ (1983) (SMNS 10145)
- Tylos latreillei* Audouin, 1826 (SMNS 1242, 1549)
- Helleria brevicornis* Ebner, 1868

Mesoniscidae:

- Mesoniscus alpicola* (Heller, 1858)
- Mesoniscus graniger* (Frivaldsky, 1865) (SMNS 6277)

Trichoniscidae (Synocheta):

- Hyloniscus riparius* (C. L. Koch, 1838)
- Alpioniscus heroldi* Verhoeff, 1931 (SMNS 5191)
- Titanethes albus* Schiödt, 1849 (SMNS 5080)

Scyphacidae (Crinocheta):

- Deto marina* (Chilton, 1848)
- Scyphax ornatus* Dana, 1853 (SMNS 14014)

Actaeciidae (Crinocheta):

- Actaecia bipleuria* Lewis & Green, 1994¹⁾

Oniscidae (Crinocheta):

- Oniscus asellus* Linnaeus, 1758

Porcellionidae (Crinocheta):

- Porcellio scaber* Latreille, 1804

Einem Außengruppenvergleich dienten folgende aquatische Isopoden:

Phreatoicoidea:

- Colubotelson* sp. (SMNS 14019)

Valvifera:

- Saduria entomon* (Linnaeus, 1758) (SMNS 4205)

Cymothoida:

- Anilocra frontalis* Milne-Edwards, 1840.

2.2. Methoden

Zur Rekonstruktion von Skelet und Muskulatur des Pleon von *Mesoniscus alpicola* wurden histologische Schnittserien in den drei üblichen Richtungen angefertigt und in Azan gefärbt. Die Schnittdicken betrugen 5–7 µm. Zum Vergleich der inneren Pleon-Anatomie standen entsprechende Schnittserien der Landassel-Arten *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Helleria brevicornis*, *Deto marina*, *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus* zur Verfügung. Zur Überprüfung einzelner Merkmalszustände innerhalb der Gruppe Oniscidea wurden eine Reihe weiterer Arten aus unterschiedlichen Familien berücksichtigt (siehe 2.1.).

¹⁾ Bei der von GREEN (1961, 1966) und ERHARD (1995a) unter dem Namen *Actaecia pallida* Nicholls und Barnes, 1926 behandelten Art aus Tasmanien handelt es sich um die in LEWIS & GREEN (1994) neubeschriebene Species *Actaecia bipleuria*. Die Verbreitung von *Actaecia pallida* beschränkt sich lediglich auf das australische Festland.

Die Darstellung des Skelets der Untersuchungsobjekte erfolgte durch Mazeration der Tiere in Diäthylentriamin (KRAUTER 1980) und anschließender Färbung in Chlorazol-Black (CANNON 1937). In Bouin'scher Lösung fixierte und in Säurefuchsin gefärbte Tiere wurden ferner unter der Stereolupe manuell präpariert. Zur rasterelektronenoptischen Untersuchung dienten in Äthanol fixierte Tiere, die im „critical point-Verfahren“ oder nach einer Hexamethylsilizian-Behandlung an Luft getrocknet wurden.

Der Homologienvergleich und die phylogenetische Argumentation beruht auf der von HENNIG (1966) vorgeschlagenen Methode.

2.3. Abkürzungen

<i>Ap</i>	Apophyse
<i>C</i>	Cuticula
<i>En</i>	Pleopoden-Endopodit
<i>EnBg</i>	Basalglied des Pleopoden-Endopoditen II
<i>EnDg</i>	Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II
<i>Ep</i>	Pleopoden-Epipodit
<i>Ex</i>	Pleopoden-Exopodit
<i>Fl</i>	Führungslappen
<i>G</i>	Gelenkpunkt, Gelenkungsregion, Fixbereich
<i>Gp</i>	Genitalpapille
<i>GPrEn</i>	Gelenkung zwischen Protopodit und Endopodit
<i>Hr</i>	Haemolymph-Raum
<i>IöEn</i>	Insertionsöffnung des Endopoditen
<i>IöEx</i>	Insertionsöffnung des Exopoditen
<i>IöPep</i>	Insertionsöffnung des Pereiopoden
<i>IöPp</i>	Insertionsöffnung des Pleopoden
<i>IöU</i>	Insertionsöffnung des Uropoden
<i>Lp</i>	gezähntes Läppchen des Pleopoden-Endopodit II-Distalgliedes
<i>M</i>	Muskel
<i>Mb</i>	Membran
<i>Mm</i>	Muskeln
<i>PeSt</i>	Pereion-Sternit
<i>PeStAp</i>	laterale Apophyse der Caudalkante des Pereion-Sternits
<i>PeT</i>	Pereion-Tergit
<i>PlDAp</i>	Pleon-Dorsalapophyse
<i>PlSt</i>	Pleon-Sternit
<i>PlStant</i>	anteriorer Pleon-Sternit-Steg
<i>PlStpst</i>	posteriorer Pleon-Sternit-Steg
<i>PlT</i>	Pleon-Tergit
<i>Pr</i>	Pleopoden-Protopodit
<i>PrAp</i>	Apophyse des Pleopoden-Protopoditen
<i>PtSt</i>	Pleotelson-Sternit
<i>PtT</i>	Pleotelson-Tergit
<i>S</i>	Samenleiter, Vas deferens
<i>SMNS</i>	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, + Nummer der Isopoden-Sammlung
<i>UEn</i>	Uropoden-Endopodit
<i>UEx</i>	Uropoden-Exopodit
<i>UPr</i>	Uropoden-Protopodit
<i>vApSg</i>	ventrale Apophyse der Segmentgrenze
<i>vEnBs</i>	ventrale Endopoditbasis
<i>WLS</i>	Strukturen des Wasserleitungssystems.

Zahlreiche Abkürzungen werden in den Abbildungen durch *römische Ziffern* ergänzt. Hierbei beziehen sich die Ziffern VI und VII auf die Pereionsegmente VI und VII sowie die Ziffern I–V auf die Pleonsegmente I–V.

3. Ergebnisse

Die aus der Dokumentation von Skelet und Muskulatur des Pleon von *Mesoniscus alpicola* gewonnenen Ergebnisse werden in erster Linie mit den in ERHARD (1995a) erzielten Resultaten einer Studie zur Anatomie des Landassel-Pleon verglichen. Zwar existieren wenige andere Angaben zur Pleonmorphologie von Vertretern verschiedener Malacostraca-Gruppen, doch lassen zuweilen die Ungenauigkeit der Beschreibungen oder aber die große phyletische Distanz der Untersuchungsobjekte nur wenig stichhaltige Aussagen zur Homologie einzelner Strukturen zu. Eine Übersicht zu den bisherigen Untersuchungen wird in ERHARD (1995a: 2) gegeben.

Die fortlaufende Bezifferung der im Landassel-Pleon vorhandenen Muskeln entspricht der in ERHARD (1995a) verwendeten Numerierung. Eine Zusammenstellung über die seriell homologen Pleon-Muskeln der Oniscidea erfolgt ebenfalls in zuvor zitierter Arbeit auf Seite 96.

Die vorliegende Studie beschränkt sich auf die Beschreibung von drei Merkmalskomplexen des Pleon: Skelet und Dorsoventralmuskulatur der Pleonsegmente I–V, Skelet und Muskelsysteme der Pleopoden I–III sowie Aufbau und Bewegungsapparat der Uropoden. Die Untersuchung erfolgte ausschließlich an männlichen Tieren, da sie im Vergleich zu den Weibchen wegen des Besitzes der äußeren Genitalorgane eine größere Merkmalsvielfalt bieten. Im beschreibenden Teil der Arbeit (Kap. 3.) werden nur die stichhaltigen und für die Verwandtschaftsanalyse relevanten Apomorphien durch *Nummern* gekennzeichnet. Merkmale, die sehr konvergenzverdächtig sind, die nicht mit Sicherheit im Grundplan einer Gruppe auftreten oder deren Lesrichtung unklar ist, werden nicht numeriert und bleiben in der abschließenden Diskussion (Kap. 4.) unberücksichtigt. Reduktionsmerkmale sind durch ein „R“ markiert. In den graphischen Rekonstruktionen sind cuticuläre Membranen *fett punktiert*.

3.1. Skelet des Pleonrumpfes

3.1.1. Exoskelet (Abb. 1–4)

Das Pleon von *Mesoniscus alpicola* besteht aus fünf gegeneinander beweglichen Segmenten und dem terminalen Pleotelson. An letzterem inserieren die caudad gerichteten, styliformen Uropoden. Die ersten fünf Pleonsegmente tragen jeweils paarige Spaltextremitäten. Der zweigliedrige Pleopoden-Endopodit II des Männchens (En II) ist zu einem langen Gonopoden entwickelt, während der erste Pleopode in ursprünglicher Weise nicht zu einem spezialisierten Kopulationsorgan umgebildet ist.

Die Genitalpapille (Gp; Abb. 3–4) von *Mesoniscus alpicola* ist in ihrer Länge auffallend reduziert, was eine Autapomorphie der Familie Mesoniscidae darstellt (Merkmal 67R) und gleichzeitig eine Konvergenz zum vollständigen Verlust der Genitalpapillen innerhalb der Familie Tyliidae verkörpert (Merkmal 3R). Die unpaare *Mesoniscus*-Genitalpapille erscheint ventral völlig einheitlich, dorsal trägt sie jedoch eine Trennungsnäht, was ihre evolutive Entstehung aus ursprünglich paarigen Papillen verdeutlicht. Dieser partiell unterteilte Zustand kann, wie von ERHARD (1995a: 97) postuliert, als Rudiment einer morphologischen Vorstufe der vollständig verschmolzenen Genitalpapille der Synocheta und Crinocheta interpretiert werden (Merkmal 2).

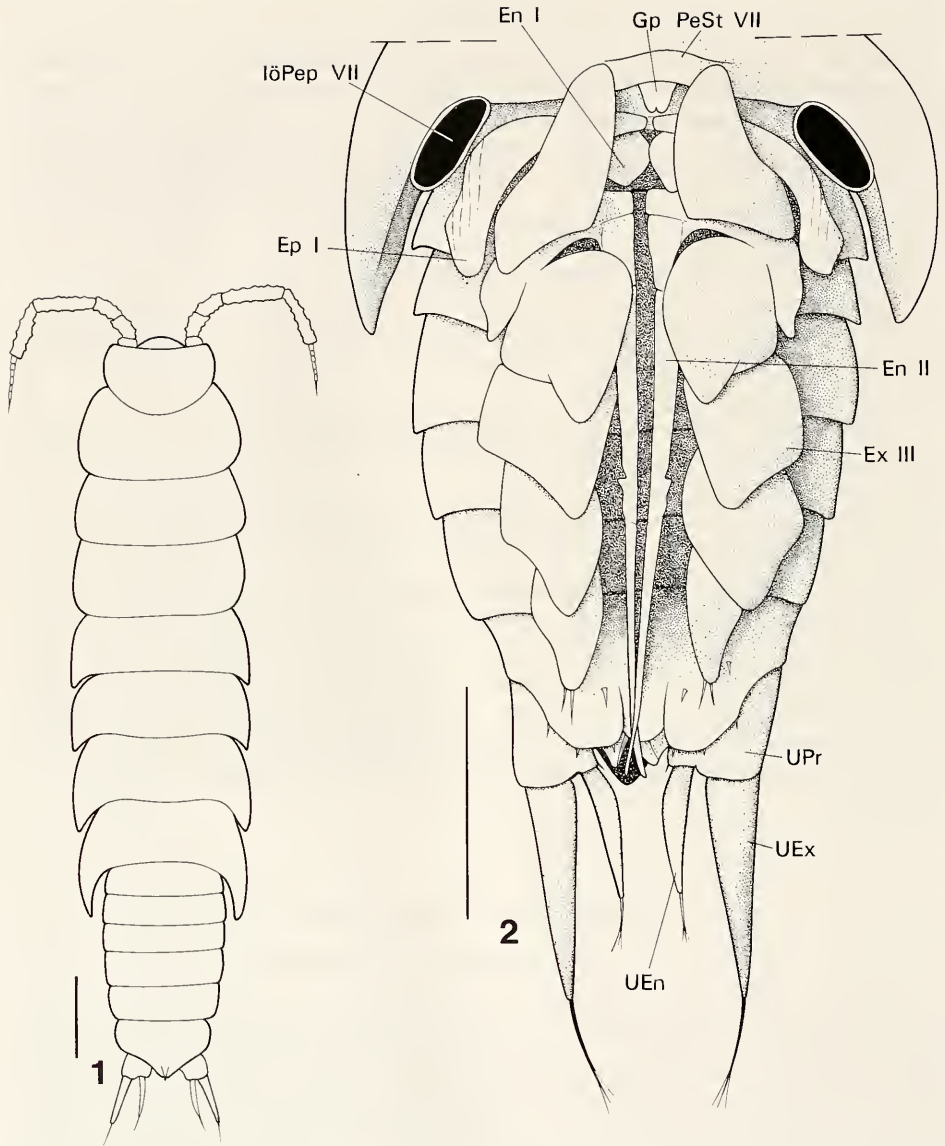


Abb. 1–2. *Mesoniscus alpicola*. – 1. Ansicht von dorsal (nach GRÜNER & TABACARU 1963); Maßstab: 1 mm. – 2. ♂, Pleon von ventral, Pleopoden-Exopodite I nach ventrocranial abgebogen; Maßstab: 0,5 mm.

Die Pleon-Sternite III–V tragen keine medianen, zapfenförmigen Sternalprocessus, die jeweils das nächstfolgende Segment außen überragen und als Stabilisatoren des Pleon fungieren könnten. Diese Sternalprocessus sind wahrscheinlich im Grundplan der Oniscidea enthalten (siehe ERHARD 1995a: 10). Das Fehlen seitlich abstehender Epimeren verleiht dem Pleon von *Mesoniscus* ein „wurmähnliches“ Aussehen, das sich ebenfalls in der Pereion-Konstruktion niederschlägt. Dies steht wahrscheinlich mit der endogäischen Lebensweise der Tiere in Zusammenhang, da



Abb. 3–4. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Genitalpapille mit austretender Spermatophore. – 3. Ansicht von cranioventral, im Hintergrund Pleopoden-Exopodite I; – 4. Ansicht von caudodorsal.

ein beweglicher wurmförmiger Körper hinsichtlich der Fortbewegung in engen Spalten des Substrates Vorteile erbringt.

3.1.2. Endoskelet (Abb. 5)

Die lateralen Vorderkanten der Pleon-Tergite tragen medioventrad gerichtete Dorsalapophysen (PIDAp), die als Anheftungsorte der Dorsoventralmuskulatur dienen. Die Innenseiten der Dorsalwände aller Pleopoden-Protopodite besitzen lange, stilettförmige Apophysen, die weit in den Pleonrumpf hineinragen (PrAp). Sie fungieren als Insertionsorte der Pleopoden-Levatoren.

Die Caudalkanten der Pereion-Sternite bilden lateral gelegene und nach dorso-caudal weisende Apophysen aus (PeStAp). Ventrale Apophysen treten im Pleon von *Mesoniscus alpicola* nur in den Segmenten I und II auf (vApSg). Diese dorsad gerichteten Skeletelemente stehen über schwache Skleritbrücken mit den Sterniten der jeweils folgenden Pleomeren in Kontakt. Auffallend sind nach mediocranial gerichtete Verbindungen der Apophysen mit den Hinterkanten der Pleopodenbasen I und II. Die Apophysen dienen der Insertion der Pleon-Ventrum-Levatoren Mm 4 und 8 sowie der ventralen Längsmuskulatur.

Bei verschiedenen Vertretern der Ligiidae sowie dem aquatischen Isopoden *Saduria entomon* (Valvifera) treten kräftig sklerotisierte Apophysen an allen ventralen Segmentgrenzen in regelmäßiger Anordnung auf (cf. ERHARD 1995a: 10, 14). Im Gegensatz hierzu sind die ventralen Apophysen der Pleon-Segmente I und II der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta zumeist nur wenig sklerotisiert und ragen fingerförmig nach oben. Sie stehen mit dem jeweils nächstfolgenden Segment lediglich über sehr schmale Skleritbrücken in Verbindung und stellen im wesentlichen Bildungen der Pleomeren I und II dar. Läßt man die autapomorphen Verhältnisse im Pleonrumpf der Tylidae außer acht (ERHARD 1995a: 12), so könnte der geschilderte Zustand als Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta interpretiert werden. Bei den dahingehend untersuchten Vertretern der Crinocheta (*Deto*, *Actaecia*, *Oniscus*) fehlt zusätzlich die Skleritverbindung der Apophyse des Pleon-Sternits I mit dem Sternit II, wodurch eine flexibel bewegliche Apophyse entsteht, die als Brücke für die ventrale Längsmuskulatur dient (Merkmal 5; ERHARD 1995a: 14). Die Annahme, daß auch den Synocheta entsprechende Skleritverbindungen fehlen (ERHARD 1995a), kann durch neuerliche Studien nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Eine präzise Festlegung des Merkmalszustandes für die Synocheta wird erst nach Vorliegen mikroskopischer Untersuchungsergebnisse möglich sein.

3.2. Muskulatur des Pleonrumpfes (Abb. 6–7)

Dorsoventralmuskulatur

M 1: Pleopoden II-Lokomotor. Zieht den posterioren Pleon-Sternit II-Steg nach craniodorsolateral. Bewirkt zusammen mit seinem Antagonisten M 5 die während der Kopulation von den Pleopoden-Endopoditen II ausgeführten Vor- und Rückbewegungen zum Zwecke des Spermadistaltransportes, indem das gesamte Sternit II durch abwechselnde Kontraktion der Muskeln in Schwingungen versetzt wird (ERHARD 1995a: 15, 24). Entspringt an der Dorsalapophyse des Pereion-Tergits VII, verläuft lateral am Darmrohr ventromedial nach caudal und inseriert medial am Pleon-Sternit II, unmittelbar caudal der Pleopodeninsertion II (siehe auch Abb. 12). Seriell homolog zu Mm 4 und 8 sowie zu den von GRUNER (1953) beschriebenen „Musculi dorsoventrales recurrentes majores“ des Pereion. Kräftiger als seine vor und hinter ihm liegenden seriellen Homologa.

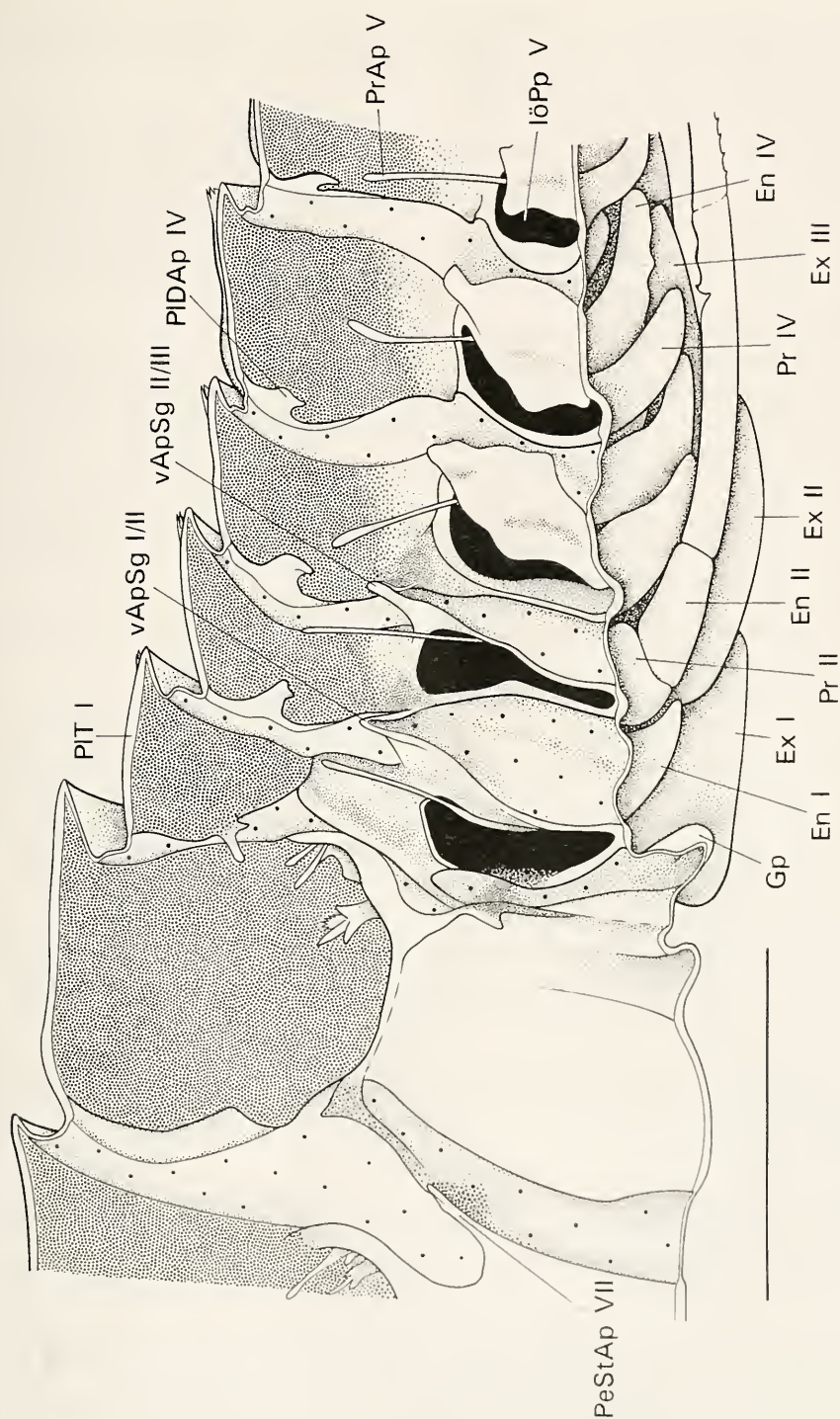


Abb. 5. *Mesoniscus alpicola*, ♂, medianer Sagittalschnitt durch das Skelet der hinteren Plecon- und der vorderen Pleconregion, Ansicht von medial. – Maßstab: 0,5 mm.

M 2: Levator des Protopoditen I und Stabilisator des M 50-Ursprungsklerits. Entspringt in der Mitte der lateralen Region des Pleon-Tergits I und verläuft ventromedial an die Apophyse der Pleopoden-Protopodit I-Dorsalwand (siehe auch Abb. 9). Aus zwei eng aneinanderliegenden Strängen aufgebaut. Seriell homolog zu Mm 6, 9, 11 und 13.

M 3: Zieht den Hinterrand des Pereion-Sternits VI nach dorsocaudal. Gehört dem Funktionskreis der Rumpfbeugemuskulatur an, da durch ihn die Bauchdecke angehoben wird, während die ventrale Längsmuskulatur dieselbe verkürzt (cf. GRUNER 1953). Aus zwei getrennten Ästen aufgebaut (M 3a einsträngig, M 3b zweisträngig). Beide Anteile entspringen an der Pleon-Dorsalapophyse I und verlaufen ventrocranial an die Apophyse des Pereion-Sternit VI-Hinterrandes. Sie schließen zwischen sich den Samenleiter (S) einer Körperseite ein. Seriell homolog zu den von GRUNER (1953) beschriebenen zweibündeligen „Musculi dorso-ventrales procurentes“ des Pereion.

M 4: Pleon-Flexor. Bewirkt bei Kontraktion eine Anhebung des Pleon-Ventrum, gleichzeitig verspannt der Muskel die ventrale Apophyse der Pleonsegmentgrenze I/II, an welcher die ventrale Längsmuskulatur inseriert. Der kräftige Muskel entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I, verläuft ventrocaudal und endet an der ventralen Apophyse der Pleon-Segmentgrenze I/II. Eine einheitliche caudale Fortsetzung des M 4 lagert sich dorsal an die ventrale Längsmuskulatur, zieht medial und endet an der ventralen Segmentgrenze II/III.

M 5: Stabilisiert die Craniale Kante des Pleon-Sternits II und funktioniert als Antagonist zu M 1 (siehe Funktion M 1). Der äußerst kräftige, zweibündelige Muskel entspringt weit lateral am cranialen Bereich des Pleon-Tergits II und verläuft ventromedial an die laterale Vorderkante des Pleon-Sternits II (Abb. 12).

M 6: Levator des Protopoditen II. Entspringt in der Mitte der lateralen Region des Pleon-Tergits II und verläuft ventromedial an die Apophyse der Pleopoden-Protopodit II-Dorsalwand. Aus zwei eng aneinanderliegenden Strängen aufgebaut (Abb. 12).

M 7: Nicht vorhanden.

M 8: Bewirkt eine Anhebung des Pleon-Ventrum und verspannt die ventrale Apophyse der Pleonsegmentgrenze II/III. Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II, verläuft ventrocaudal und endet an der ventralen Apophyse der Segmentgrenze II/III. Eine caudale Fortsetzung konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

M 9: Levator des Pleopoden-Protopoditen III. Der kräftige Muskel entspringt lateral am Pleon-Tergit III-Vorderrand in der Nähe der lateralen Basis der Pleon-Dorsalapophyse III, zieht ventromedial und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit III-Dorsalwand (Abb. 23). Dreibündelig.

M 10: Nicht vorhanden.

M 11: Levator des Pleopoden-Protopoditen IV. Entspringt lateral am Pleon-Tergit IV-Vorderrand in der Nähe der lateralen Basis der Pleon-Dorsalapophyse III, zieht ventromedial und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit IV-Dorsalwand. Dreibündelig.

M 12: Nicht vorhanden.

M 13: Levator des Pleopoden-Protopoditen V. Entspringt lateral am Pleon-Tergit V-Vorderrand, zieht ventromedial und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit V-Dorsalwand. Dreibündelig.

M 14: Nicht vorhanden.

Die Funktion der Muskeln 15–26a besteht in der Stabilisierung der Pleon-Dorsalapophysen und des gesamten pleonalen Tergum. Sie können möglicherweise auch einzelne Tergite gegeneinander bewegen. Vermutlich handelt es sich ursprünglich um dorsale Längsmuskeln.

M 15: Entspringt am Pereion-Tergit VII über eine bindegewebige Sehne und verläuft laterocaudal nach ventral an die Pleon-Dorsalapophyse I.

M 16: Entspringt caudolateral am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrad an die Pleon-Dorsalapophyse I. Aus einem medialen und einem lateralen Ast aufgebaut.

M 17: Entspringt weit medial am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrolateral nach caudal an die mediodorsale Basis der Pleon-Dorsalapophyse I.

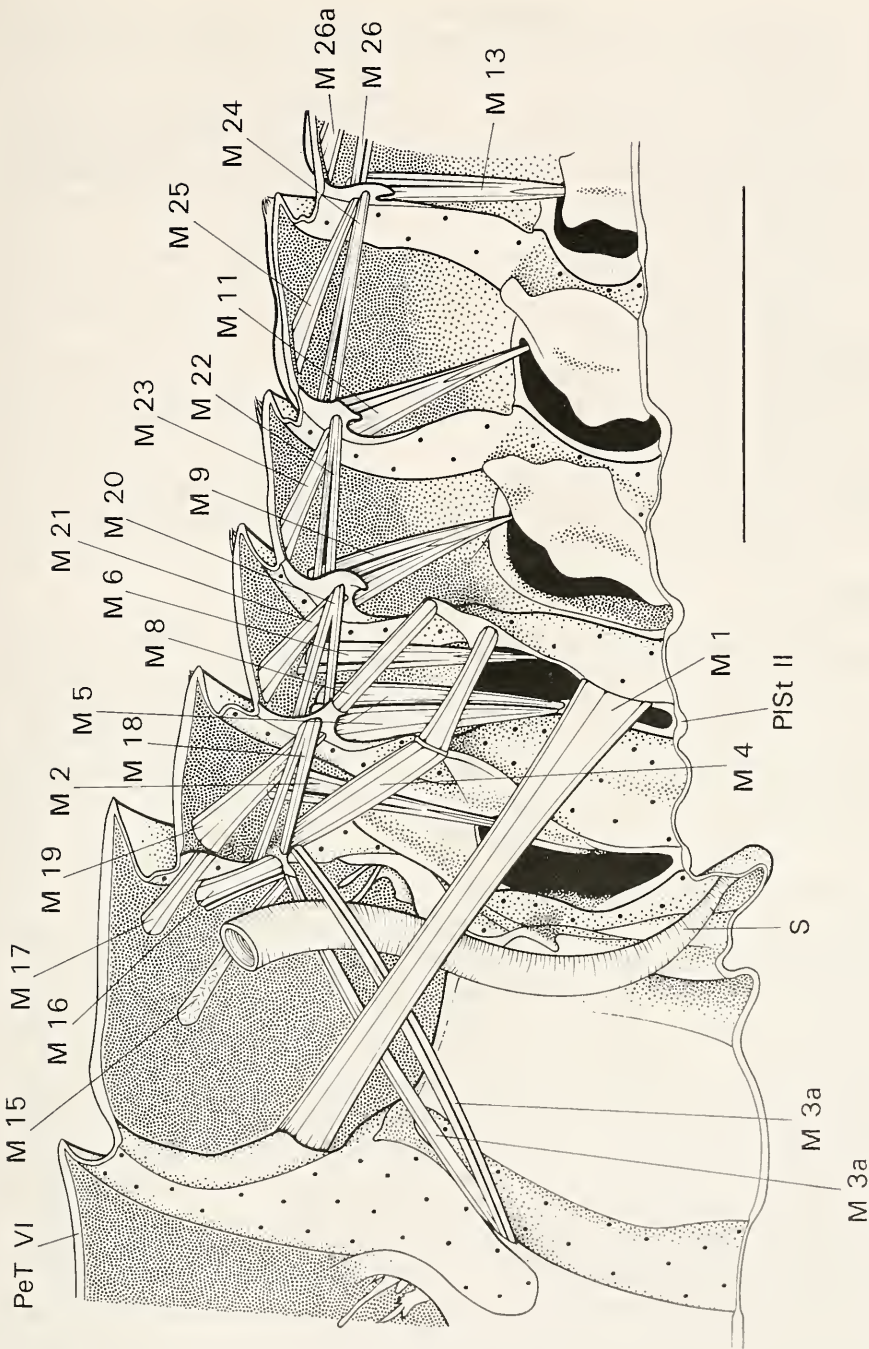


Abb. 6. *Mesomiscus alpicola*, ♂, medianer Sagittalschnitt durch den hinteren Percion- und den vorderen Pleonrumpf, Ansicht von medial; Dorsoventralmuskulatur eingezeichnet. — Maßstab: 0,5 mm.

M 18: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I und verläuft caudad an die Dorsalapophyse II. Aus zwei Strängen aufgebaut, die im Ursprungsbereich deutlich divergieren. Seriell homolog zu Mm 20, 22, 24 und 26.

M 19: Entspringt an der Pleon-Tergit I-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse II. Seriell homolog zu Mm 21, 23, 25 und 26a.

M 20: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II und verläuft caudad an die Dorsalapophyse III. Aus zwei Strängen aufgebaut, die im Ursprungsbereich deutlich divergieren.

M 21: Entspringt an der Pleon-Tergit II-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse III.

M 22: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse III und verläuft caudad an die Dorsalapophyse IV. Aus zwei eng benachbarten Strängen gebaut.

M 23: Entspringt an der Pleon-Tergit III-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse IV.

M 24: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse IV und verläuft caudad an die Dorsalapophyse V. Aus zwei eng benachbarten Strängen gebaut.

M 25: Entspringt an der Pleon-Tergit IV-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse V.

M 26: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse V und verläuft caudad an die Pleotelson-Dorsalapophyse. Aus zwei eng anliegenden Bündeln gebaut (siehe auch Abb. 32).

M 26a: Entspringt an der Pleon-Tergit V-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleotelson-Dorsalapophyse (Abb. 32).

Flügelmuskeln

Die segmental angeordneten und quer verlaufenden Flügelmuskeln des Pleon Mm 27–31, die das Pericardialseptum verspannen, werden an dieser Stelle nicht detailliert beschrieben und der Übersichtlichkeit wegen auch nicht zeichnerisch dargestellt. Ihre Lage und ihr Verlauf entsprechen bei *Mesoniscus alpicola* den Verhältnissen wie sie bei *Ligia oceanica*, *Actaecia biplexura* und *Oniscus asellus* dokumentiert sind (ERHARD 1995a). Das Herz von *Mesoniscus alpicola* erstreckt sich weit in das Pleomer V hinein, wo es blind geschlossen endet.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Der Dorsoventralmuskel M 1 von *Mesoniscus alpicola* dient nicht wie bei *Ligia oceanica* und generell im Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a: 29) als Pleon-Flexor, der entsprechend seinen seriellen Homologa an den sternalen Segmentgrenzen inseriert und in das ventrale Längsmuskelsystem übergeht. Er ist hingegen aus dem Verband der Rumpf-Flexoren herausgelöst und funktioniert vielmehr als extrinsischer Gonopoden-Lokomotor, der ohne vorherige Anheftung am Hinterrand der Pleopoden II-Insertion endet (Abb. 7). Dieser apomorphe Zustand des Muskels stimmt überein mit den Verhältnissen bei männlichen Vertretern der Crinocheta (cf. ERHARD 1995a: 25). Manuelle Präparationen an *Hyloniscus riparius* (Synocheta) erbrachten das Resultat, daß eine entsprechend abgeleitete Situation des M 1 auch bei dieser Art und sehr wahrscheinlich auch im Grundplan der Synocheta vorliegt (eine genaue Dokumentation erfolgt an anderer Stelle).

Der im Laufe der Stammesgeschichte der Oniscidea erfolgte Funktionswechsel des M 1 steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Evolution von linear gebauten Pleopoden-Endopoditen II bei männlichen Stammgruppenvertretern der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ (cf. ERHARD 1995a: 25, 55). Aufgrund der geradlinigen Anordnung beider Pleopoden II-Endopodit-Glieder war eine Vor- und Rückbewegung der Endopodite II aufgrund der Tätigkeit der intrinsischen Extremitätenmuskeln Mm 60 und 61 (siehe Kap. 3.3.2.) im Gegensatz zu den ursprüngli-

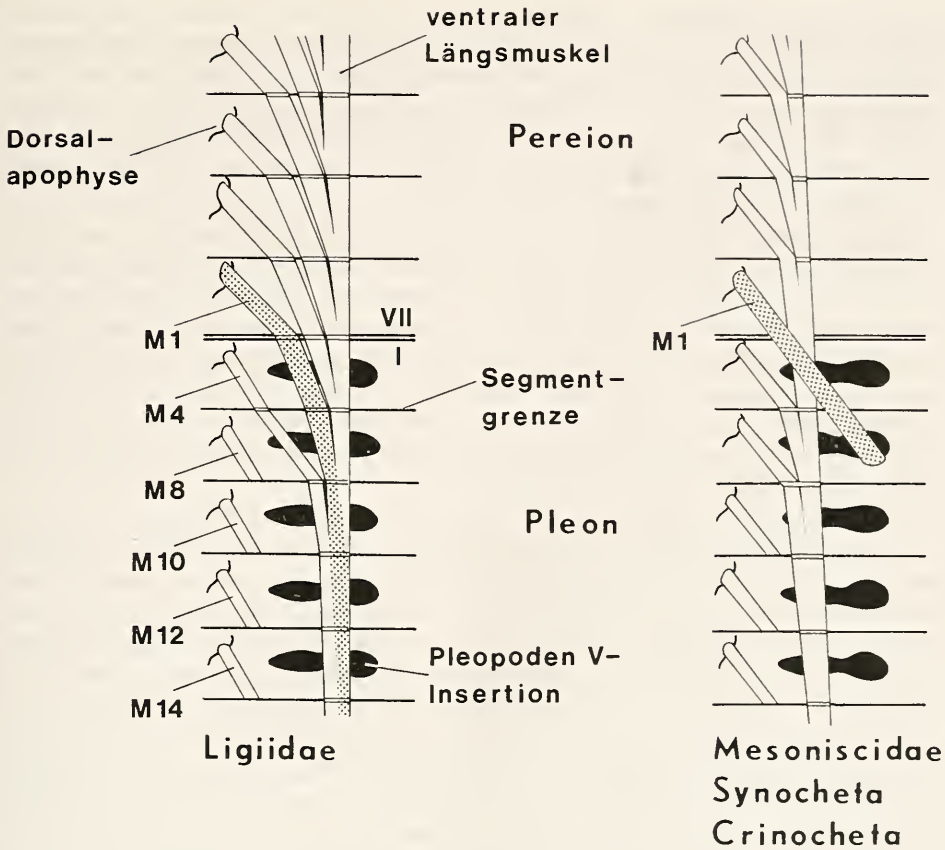


Abb. 7. Schematische Darstellung des Verlaufs der pleonalen Dorsoventralmuskeln Mm 1, 4, 8, 10, 12, 14 und ihrer seriellen Homologa der hinteren Pereion-Region der Oniscidea; Blick von dorsal auf die linke Körperseite, Dorsalapophysen und Rumpfsternite in eine Ebene projiziert. – *Links*: Oniscidea-Grundplan (Ligiidae); *rechts*: Abgeleiteter Zustand bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta.

chen Verhältnissen bei den Ligiidae und Tylidae mit ihren abgewinkelten Endopoditen II nicht mehr möglich (Abb. 15). Die genannte Vor- und Rückbewegung der Gonopoden zum Zwecke eines Distaltransportes einer Spermatophore wird bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta nun durch die Tätigkeit des extrinsischen Rumpfmuskels M 1 und seines Antagonisten M 5 erreicht, welche die gesamte Basis des zweiten Pleopoden in die erforderliche Schwingungsbewegung versetzen (ERHARD 1995a: 55). Der abgeleitete Zustand des Muskels M 1 bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta wird hier als Synapomorphie dieser drei Gruppen verstanden (Merkmal 7; Kap. 4.). Auch die Tylidae zeigen einen abgeleiteten Zustand des M 1, der jedoch mit jenem der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta nicht übereinstimmt. Er läßt sich hingegen einfach von der Grundplan-Situation des M 1 ableiten (ERHARD 1995a: 25).

Der Pleopoden-Promotor M 5 von *Ligia oceanica* ist verhältnismäßig schwach entwickelt und besteht nur im Insertionsbereich aus zwei eng benachbarten Bün-

deln, ansonsten erscheint er einästig. Ein homologer Muskel fehlt *Tylos latreillei* (ERHARD 1995a). Hingegen ist der M 5 von *Mesoniscus alpicola*, *Actaecia bipleuræ* und *Oniscus asellus* mächtig entwickelt und besteht auf seiner gesamten Länge aus zwei deutlich getrennten Bündeln. Letzterer Zustand unterstreicht die Bedeutung des Muskels als Beweger der männlichen Pleopoden-Endopoditen II nach der evolutiven Entstehung geradlinig gebauter Gonopoden bei den Vorfahren der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘.

Die vollständige Reduktion der seriell homologen Muskeln Mm 10, 12 und 14 sowie des Pereion-Ventrum-Levators M 7 repräsentieren apomorphe Merkmale von *Mesoniscus alpicola*, die bislang bei keiner anderen untersuchten Landassel-Art festgestellt wurden. Es bleibt jedoch offen, ob diese Merkmale auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegen, da *Mesoniscus graniger* nicht untersucht werden konnte. Der Pereion-Ventrum-Levator M 3 besteht bei *Mesoniscus alpicola* wie im Oniscidea-Grundplan aus zwei Ästen, die zwischen sich den Samenleiter einer Seite einschließen. Der mediale Ast fehlt allen dahingehend untersuchten Crinocheta-Arten (Merkmal 12R, siehe ERHARD 1995a: 27).

Die Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 9, 11 und 13 entspringen bei *Mesoniscus alpicola*, *Tylos latreillei* sowie den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleuræ* und *Oniscus asellus* in abgeleiteter Weise cranial im Bereich der Pleon-Dorsal-apophysen III-V. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine Apomorphie einer Gruppe, welcher die Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta angehören (Merkmal 14; Kap. 4.). Eine Überprüfung des Merkmalszustandes bei Vertretern der Synocheta steht allerdings noch aus. Mm 9, 11 und 13 entspringen bei *Ligia oceanica*, *Glyptonotus antarcticus* (Tait 1917), *Saduria entomon* (Valvifera) und *Anilocra frontalis* (Cymothoidea) in ursprünglicher Weise caudal an entsprechenden Pleon-Tergiten (ERHARD 1995a: 27). Die seriellen Homologa der beiden cranialen Pleonsegmente Mm 2 und 6 entspringen bei *Mesoniscus alpicola* hingegen wie bei *Ligia* und *Tylos* caudal an den Pleon-Tergiten I und II. Entsprechende Muskeln der untersuchten Crinocheta-Arten finden ihren Ursprung an den Vorderkanten der Tergite und weisen dadurch einen apomorphen Merkmalszustand auf (Merkmal 15; siehe ERHARD 1995a).

Alle Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 2, 6, 9, 11 und 13 sind bei *Ligia oceanica* aus drei eng benachbarten Muskelsträngen gebaut, ebenso die drei caudalen Mm 9, 11 und 13 von *Mesoniscus alpicola* und *Actaecia bipleuræ*. Die vorderen beiden Muskeln Mm 2 und 6 der letzteren beiden Arten bestehen wie alle Protopodit-Levatoren von *Oniscus asellus* aus zwei Bündeln. Jene von *Tylos latreillei* sind einästig gebaut. Die Lesrichtung dieser Merkmalstransformation kann vorerst nicht exakt bestimmt werden.

Die Dokumentation der Pleonrumpfmuskeln Mm 18–26a von *Mesoniscus alpicola* erbrachte neue Erkenntnisse zur Problematik der Homologisierung dieser Muskeln bei den dahingehend untersuchten Landassel-Arten. Die räumliche Anordnung dieses im dorsalen Pleonrumpf gelegenen Muskelsystems von *Mesoniscus alpicola* stimmt in auffälliger Weise mit jenem von *Ligia oceanica* überein (cf. ERHARD 1995a: Abb. 19). Der einzige Unterschied betrifft die Zweibündeligkeit der Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Mesoniscus alpicola*, während die homologen Muskelstränge von *Ligia oceanica* einästig sind. Auch bei *Actaecia bipleuræ* und *Oniscus asellus* bestehen entsprechende Muskeln jeweils aus zwei Bündeln (vergleiche ERHARD 1995a: Abb. 17, 18, 22, 23). Außerdem sind die bei letzteren beiden Arten als Mm 19, 21 und 23 beschriebenen Muskeln deutlich nach cranial gerichtet. Aufgrund dieser Unter-

suchungsergebnisse wurden in ERHARD (1995a: 28) die jeweils paarigen, nach caudal weisenden Muskeln von *Ligia oceanica* als Homologa der zweibündeligen Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus* aufgefaßt und ein Fehlen der dorsalen Muskeln Mm 19, 21, 23, 25 und 26a als Apomorphie von *Ligia oceanica* postuliert (Merkmal 20R, ERHARD 1995a). – Die anatomischen Verhältnisse bei *Mesoniscus alpicola* lassen nun aber eine umgekehrte Lesrichtung der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen plausibel erscheinen: *Ligia oceanica* zeigt sehr wahrscheinlich eine plesiomorphe Merkmalsausprägung relativ zum Landassel-Grundplan. Die ventralen Komponenten der in ERHARD (1995a: 20) als Mm 18, 20, 22, 24 und 26 benannten Muskeln von *Ligia oceanica* sind homolog zu den zweisträngigen Muskeln Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Mesoniscus alpicola*, *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus*. Die dorsalen Anteile von *Ligia oceanica* werden nun, da entsprechende Muskeln auch bei *Mesoniscus* nach caudal gerichtet sind, als Homologa der Mm 19, 21, 23, 25 und 26a von *Mesoniscus alpicola*, *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus* verstanden (Mm 25 und 26a sind bei letzteren beiden Arten reduziert). Daß die Mm 18, 20, 22, 24 und 26 im Grundplan der Landasseln als einästige Stränge vorliegen, wird durch eine entsprechende Merkmalsausprägung bei den Tylidae (ERHARD 1995a: 22), die nach vorliegenden Erkenntnissen ebenfalls eine basale Stellung innerhalb der terrestrischen Isopoden einnehmen (siehe Kap. 4.), untermauert. Folgerichtig kann eine zweibündelige Ausprägung der Mm 18, 20, 22, 24 und 26 als apomorpher Zustand der Mesoniscidae und Crinocheta verstanden werden (Merkmal 68). Eine anatomische Pleonbeschreibung einer Synocheta-Art liegt noch nicht vor, doch erscheint es aufgrund der hier vertretenen Annahme einer nahen Verwandtschaft der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (vergleiche Merkmale 2b, 7, 34, 35, 54; Kap. 4.) nicht unwahrscheinlich, daß auch die Synocheta eine entsprechend abgeleitete Situation aufweisen. Auch muß der nach cranial weisende Verlauf der Mm 19, 21, 23 und 25 von *Tylos latreillei* und der Crinocheta (siehe ERHARD 1995a: Abb. 17, 18, 20, 22, 23) als Konvergenz beider Taxa aufgefaßt werden, das Vorliegen dieser Ausprägung im Grundplan der Tylidae ist gegenwärtig jedoch nicht abgesichert (Merkmal 78). Entsprechende Muskeln von *Mesoniscus alpicola* sind wie bei *Ligia oceanica* nach caudal gerichtet. – Das in ERHARD (1995a: 98, 103) als Apomorphie von *Ligia oceanica* postulierte Merkmal 20R („Mm 19, 21, 23 vollständig reduziert“) wird im Sinne oben dargelegter Argumentation hinfällig, entsprechende Muskeln sind bei *Ligia* durchaus vorhanden. Die Interpretation des in derselben Arbeit (S. 98, 103) vorgeschlagenen Merkmals 21R („vollständige Reduktion des M 25“) als mögliche Synapomorphie der Ligiidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta wird ebenfalls entkräftet, da *Ligia* einen M 25 und sogar den seriell homologen Muskel des Pleomers V, M 26a, besitzt. Da den Crinocheta-Arten *Deto marina*, *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus* die Muskeln 25 und 26a fehlen, ist anzunehmen, daß diese Ausprägung auch im Grundplan der Crinocheta vorliegt. Das Fehlen des M 26a bei *Tylos latreillei* (siehe ERHARD 1995a: Abb. 103) wird als Konvergenz der genannten Art und der Crinocheta interpretiert (neu definiertes Merkmal 21R).

3.3. Pleopoden

3.3.1. Pleopoden I (Abb. 8–9)

Der anteriore Pleon-Sternit I-Steg (PlStant I) von *Mesoniscus alpicola* ist mit der Protopodit I-Ventralwand verschmolzen, weshalb eine ventrale Membran zwischen

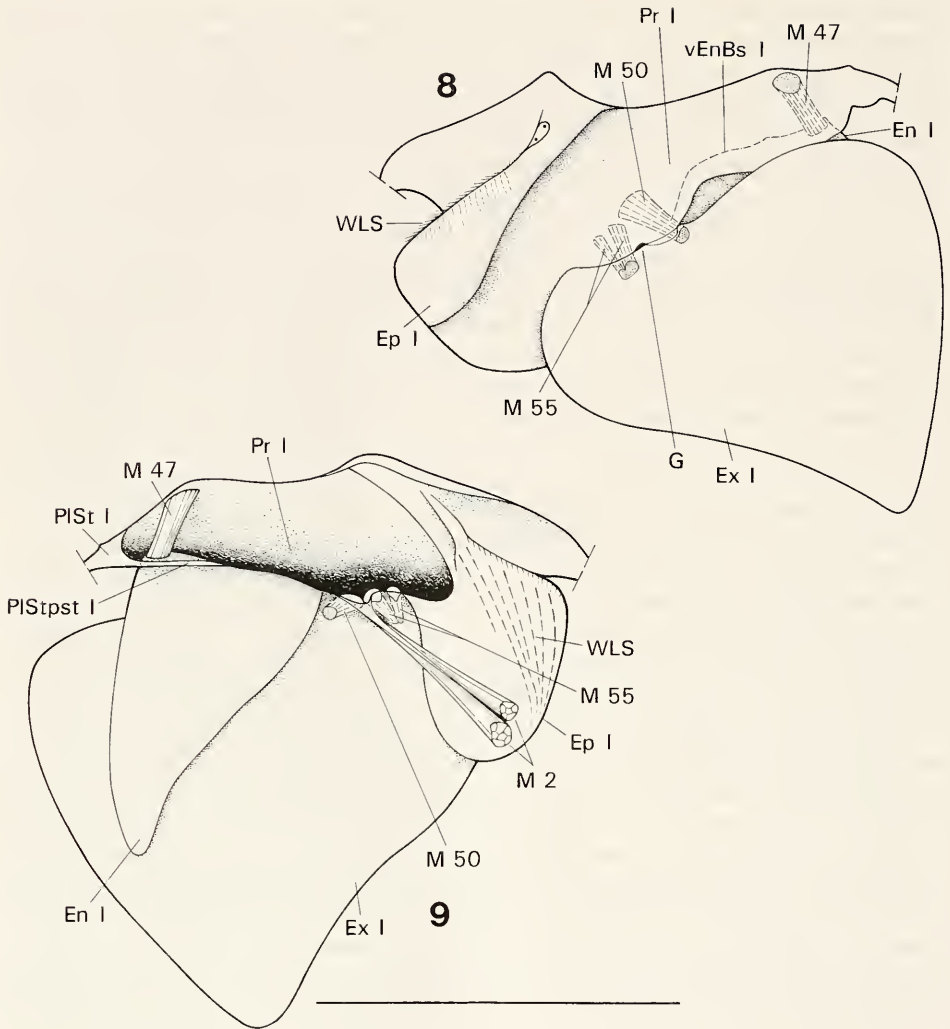


Abb. 8–9. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode I. – 8. Ansicht von ventral; – 9. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

beiden Strukturen fehlt. Die Protopodit-Dorsalwand trägt wie im Oniscidea-Grundplan eine stilettartige Apophyse als Insertionsort des M 2 (PrAp I) und ist lateral als Membran entwickelt, medial erscheint sie stark reduziert. In dieser Region existiert lediglich ein schmaler Sklerit-Steg (PISpst I), der ein Verschmelzungsprodukt aus dem posterioren Anteil des Sternits I und der Protopodit I-Dorsalwand darstellt. An ihm gelenkt das kräftige und großflächige dorsale Endopodit-Sklerit, die Ventralwand des Innenastes ist mit Ausnahme einer kurzen proximalen Region membranös. Der histologische Bau des blattförmigen Endopoditen (En I) ähnelt jenem des Exopoditen und unterscheidet sich wie bei *Ligia oceanica* (siehe ERHARD 1995a: 36) strukturell wesentlich von dem viel dickeren osmoregulatorisch beziehungsweise respiratorisch tätigen Gewebe der Pleopoden-Endopodite III–V. Wahr-

scheinlich handelt es sich hierbei um eine plesiomorphe Ausprägung relativ zum Oniscidea-Grundplan.

Der Exopodit I (Ex I) ist in ursprünglicher Weise dorsal kräftig sklerotisiert, seine Ventralwand erscheint membranös. Er gelenkt mit dem Protopodit I (Pr I) über einen ventral gelegenen Fixpunkt, über den er nach mediodorsal gedreht werden kann.

Der deutlich entwickelte Pleopoden-Epipodit I (Ep I) trägt auf seiner Dorsalseite und der proximalen Außenkante eine Reihe symmetrisch angeordneter Borsten und Schuppen, die dem Wasserleitungssystem (WLS) angehören.

Die Muskulatur

M 47: Bewegt den Endopodit I nach medioventral? Entspringt medial an der Protopodit-Ventralwand und verläuft nach distal an ein Sklerit der medioventralen Endopoditbasis (vEnBs I).

Mm 48–49: Nicht vorhanden.

M 50: Schwenkt den Exopodit nach mediodorsal. Entspringt basal an der M 2-Apophyse der Protopodit-Dorsalwand und verläuft mediodistad an die mediale Exopoditbasis.

Mm 51–54: Nicht vorhanden.

M 55: Zieht den Exopodit nach lateroventral. Entspringt basal an der M 2-Apophyse der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der ventralen Exopoditbasis. Zweibündelig.

Mm 56–57: Nicht vorhanden.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Übereinstimmend mit den Verhältnissen bei den Ligiidae, Tylidae und Synocheta verfügen die Mesoniscidae in ursprünglicher Weise über deutlich entwickelte Pleopoden-Epipodite I, die borstenartige Strukturen des Wasserleitungssystems tragen (Merkmal 27R, siehe ERHARD 1995a: 42). Wie im Oniscidea-Grundplan besitzen die männlichen Tiere der Familie Mesoniscidae einen blattförmigen Endopodit I, der nicht als spezifisches Kopulationsorgan entwickelt ist und dem deshalb der bei den Crinocheta vorhandene Endopodit-Muskel M 49 fehlt (Merkmale 23, 26, siehe ERHARD 1995a: 42).

Der Endopodit I wird bei den männlichen Crinocheten *Deto*, *Scyphax*, *Actaccia*, *Oniscus* und *Porcellio*, den Synocheten *Trichoniscus*, *Cordioniscus* (cf. VANDEL 1952, Fig. 1A: „m. fl. end.“ und Fig. 6: „m. end.“), *Alpioniscus* und *Titanethes* sowie bei *Mesoniscus* mit Hilfe des M 47 nach ventral bewegt. Dieser Muskelstrang, der medial im Protopodit an die ventrale Endopoditbasis zieht, konnte, zumindest in dieser spezifischen Ausprägung, innerhalb der Gattungen *Ligia* und *Ligidium* nicht festgestellt werden. Bei allen Tylidae ist der Pleopoden-Endopodit I und dessen Bewegungsmuskulatur vollständig reduziert. Die aquatischen Isopoden *Saduria entomon* (Valvifera) und *Anilocra frontalis* (Cymothoida) besitzen hingegen einen medialen Beweger des Endopoditen I, was für ein Vorhandensein des M 47 als plesiomorphes Merkmal im Grundplan der Landasseln spricht. Dies steht in Einklang mit den Grundplanverhältnissen der Pleopoden III–V sowie der Uropoden der Oniscidea, wo jeweils ein Endopodit-Muskel auftritt. Diese Befunde entkräften deshalb das bei ERHARD (1995a: 98) postulierte Merkmal 25, welches das Vorkommen des M 47 bei den Synocheta und Crinocheta als Apomorphie beider Gruppen ausweist. Die Lesrichtung der Merkmalspaarung muß folglich umgekehrt und das Fehlen eines M 47 als mögliche abgeleitete Situation der Ligiidae interpretiert werden (Merkmal 25R). Damit zusammenhängend könnten die über nahezu die gesamte Breite des Protopoditen I ausgedehnte Insertion des Endopoditen I sowie die aus zahlreichen Einzel-

strängen aufgebaute Muskulatur im Protopoditen I der Ligiidae ebenfalls einen autapomorphen Zustand der Familie charakterisieren (ERHARD 1995a: Abb. 32–34).

Apomorphe Merkmale der Familie Mesoniscidae repräsentieren die Verschmelzung des anterioren Pleon-Sternit I-Steges mit der Protopodit I-Ventralwand, das Fehlen des Protopodit-Depressors M 48 und die dadurch verursachte Unbeweglichkeit des Extremitätenstammes (Merkmal 69). M 48 ist bei den Ligiidae, Tylidae, Synocheta und Crinocheta vorhanden (ERHARD 1995a: 42).

Mesoniscus alpicola und *Mesoniscus graniger* fehlen der für *Oniscus asellus* beschriebene M 51 und die für *Ligia oceanica* dokumentierten Muskeln Mm 52–54 und 56–57 (siehe ERHARD 1995a: 35, 37). Die Lesrichtungen dieser Merkmalstransformationen sind bisher nicht geklärt.

3.3.2. Pleopoden II (Abb. 10–20)

Der Protopodit steht über einen medialen und einen anterior-lateralen Gelenkpunkt mit dem Pleon-Sternit II in Verbindung. Ventral ist zwischen dem anterioren Sternit-Steg (PlStant II) und dem Protopodit-Sklerit (Pr II) eine breite Membran entwickelt. Eine stilettartige Apophyse der Protopodit-Dorsalwand sowie ein mächtig entwickelter Epipodit sind vorhanden.

Der Protopodit steht mit dem Exopodit über eine monokondyle Gelenkung mit ventralem Fixpunkt in Verbindung. Der Endopodit besteht aus zwei Gliedern, die hintereinander angeordnet sind. Das Basalglied (EnBg) inseriert über eine monokondyle medioventrale Gelenkung an der mediodistalen Region des Protopoditen. Zwischen dem basalen und distalen Endopodit-Glied (EnDg) befindet sich ein medial gelegener Artikulationspunkt. Das Distalglied trägt an seiner Lateralseite eine Einkerbung und ein nach dorsolateral abstehendes gezähntes Läppchen (Lp). Distal hiervon besteht eine partielle Unterteilung des Distalgliedes. Der distal dieser Einschnürung gelegene Abschnitt besitzt medial an seiner Ventralseite zahlreiche nach distal weisende Dörnchen und endet mit einer kurzen Dörnchenreihe an seiner Lateralkante.

Die Muskulatur

M 58: Depressor des Protopoditen. Entspringt medial am anterioren Pleon-Sternit II-Steg, verläuft laterodistad und inseriert am ventralen Protopodit-Sklerit.

M 59: Depressor des Protopoditen. Entspringt am anterioren Pleon-Sternit II-Steg, verläuft laterodistad und inseriert am ventralen Protopodit-Sklerit. Schwächer entwickelt als M 58.

M 60: Nicht vorhanden.

M 61: Bewegt den Endopodit nach lateral? Entspringt medioproximal am Protopodit, verläuft distad und endet dorsomedial an der Basis des ersten Endopodit-Gliedes.

M 62: Nicht vorhanden. Der Muskel ist jedoch bei den männlichen Tieren von *Mesoniscus graniger* deutlich entwickelt (Abb. 13): Er bewegt das Endopodit-Distalglied nach lateral. Entspringt an der dorsalen Basis des Endopodit-Basalgliedes, verläuft nach distal und inseriert an einer lateral gelegenen Apophyse der Basis des Endopodit-Distalgliedes.

M 63: Zieht den Exopodit nach medial. Entspringt an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der mediodorsalen Exopoditbasis. Einbündelig.

M 64: Nicht vorhanden.

M 65: Zieht den Exopodit nach lateral. Entspringt basal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der ventralen Exopoditbasis. Zweibündelig.

M 66: Nicht vorhanden.

M 67: Funktion siehe M 65. Entspringt distal an der Protopodit- beziehungsweise Epipodit-Dorsalwand, verläuft mediodistad und endet an der ventralen Exopoditbasis.

Mm 68–70: Nicht vorhanden.

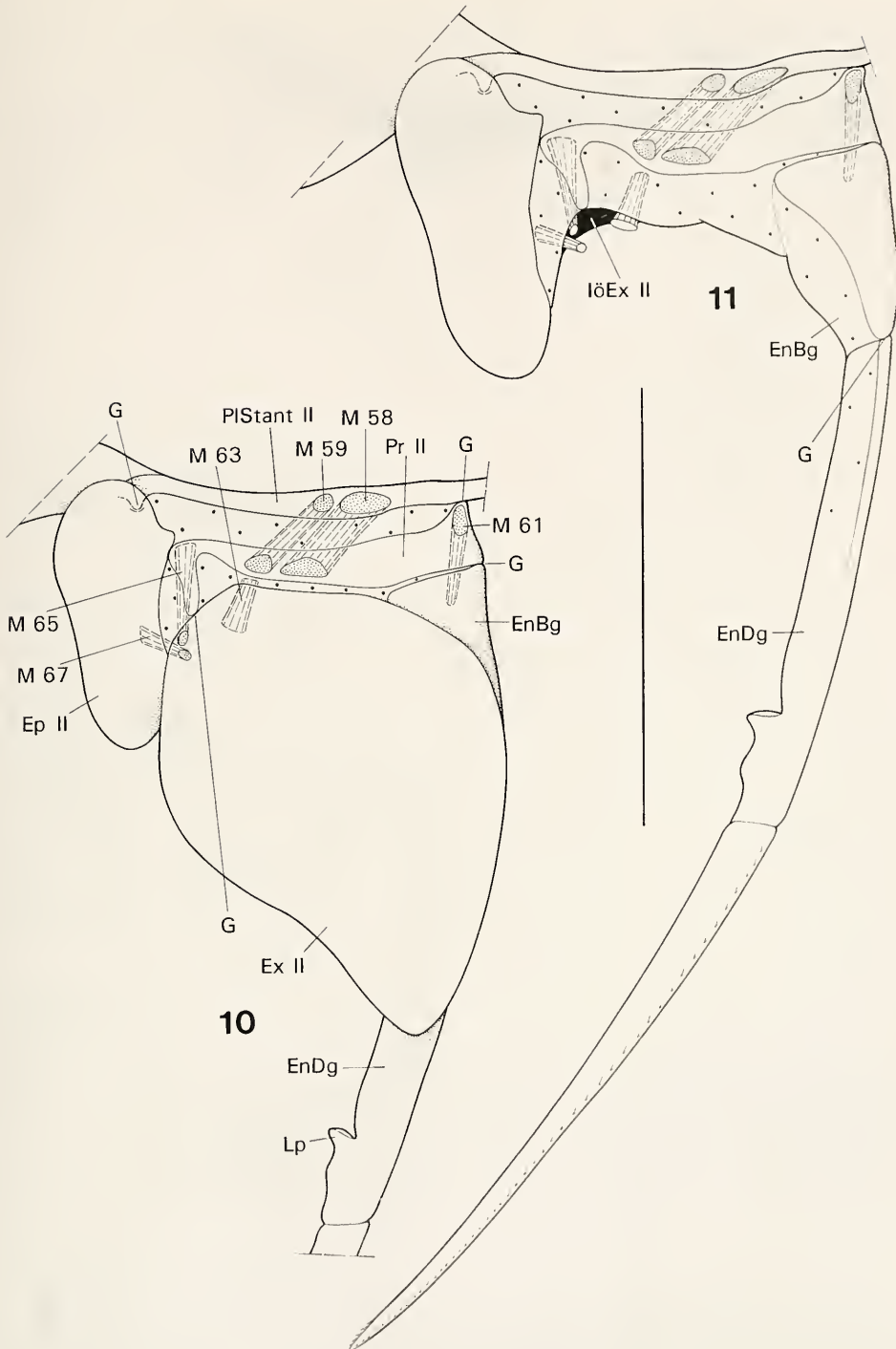
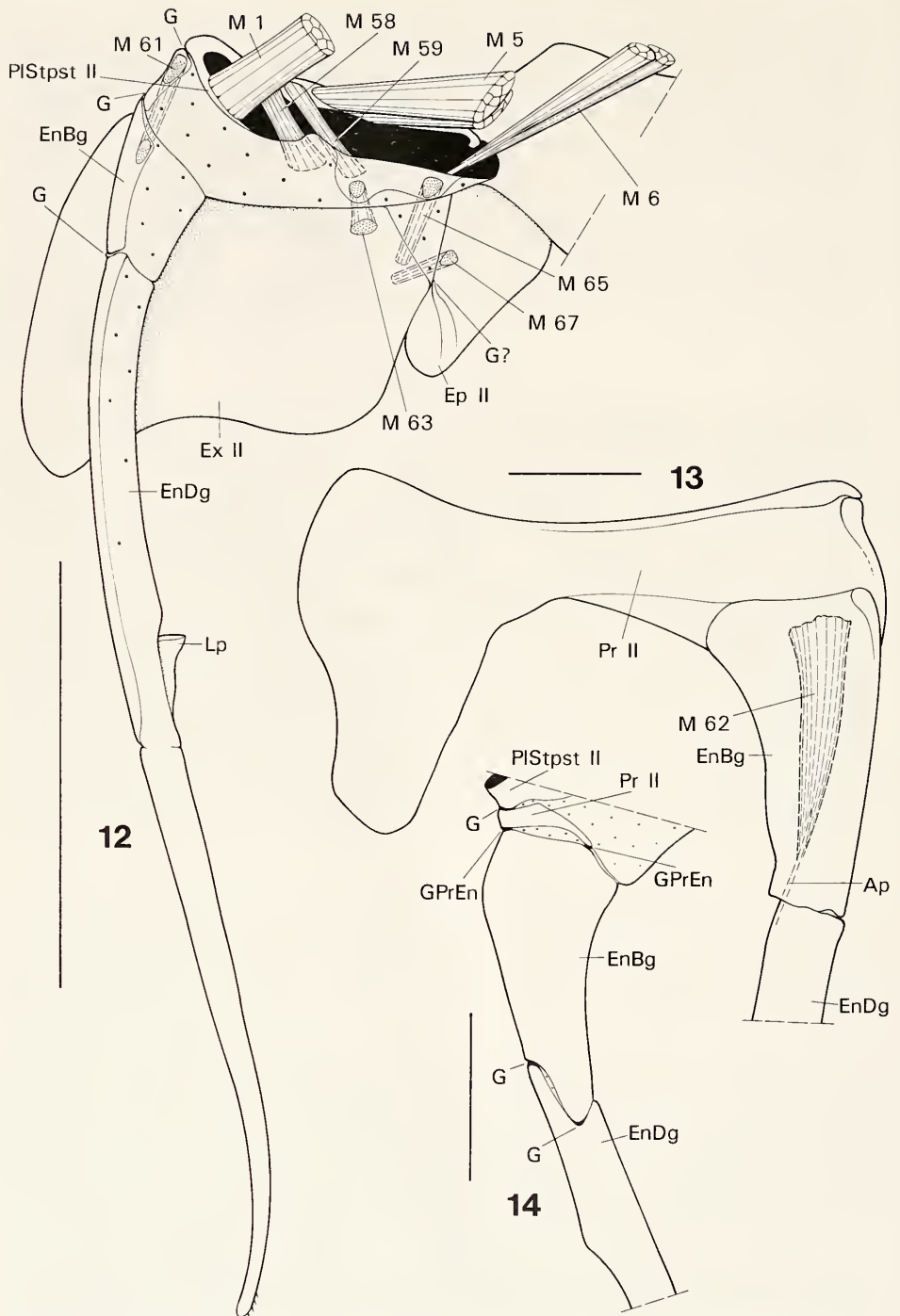


Abb. 10–11. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode II. – 10. Ansicht von ventral; – 11. Ansicht von ventrolateral, Exopodit entfernt. – Maßstab: 0,5 mm.



- Abb. 12. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode II von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.
 Abb. 13. *Mesoniscus graniger*, ♂, rechter Pleopode II von ventral, Exopodit entfernt, M 62 eingezeichnet. – Maßstab: 0,1 mm.
 Abb. 14. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopoden-Endopodit II von mediodorsal. – Maß-

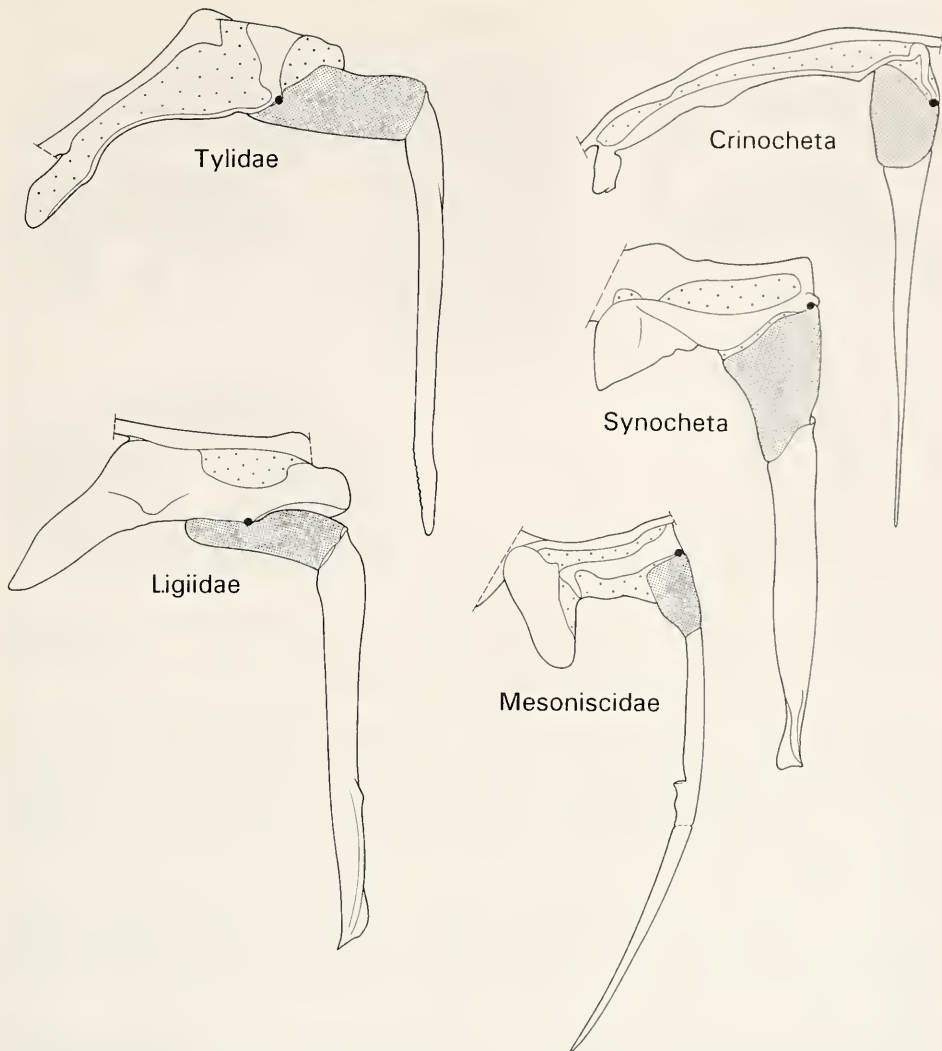


Abb. 15. Vergleich der plesiomorph gebauten männlichen Pleopoden II der Ligiidae (*Ligia oceanica*) und Tylidae (*Tylos latreillei*) mit den apomorph konstruierten Pleopoden II der Mesoniscidae (*Mesoniscus alpicola*), Synocheta (*Hyloniscus riparius*) und Crinocheta (*Actaecia bipleuria*). – Ansichten von ventral; Exopodite unberücksichtigt, Gelenkungen zwischen Protopoditen und Endopoditen *fett*, Endopodit-Basalglieder *dunkel*.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Die lineare Anordnung von erstem und zweitem Endopodit-Glied, die äußerst medial gelegene Insertion des Endopoditen II und der nach medial verlagerte ventrale Artikulationspunkt der primär dikondylen Gelenkung zwischen Endopodit und Protopodit der Männchen verkörpert eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (Merkmale 34 und 35; Abb. 15). Der abgewinkelte Go-

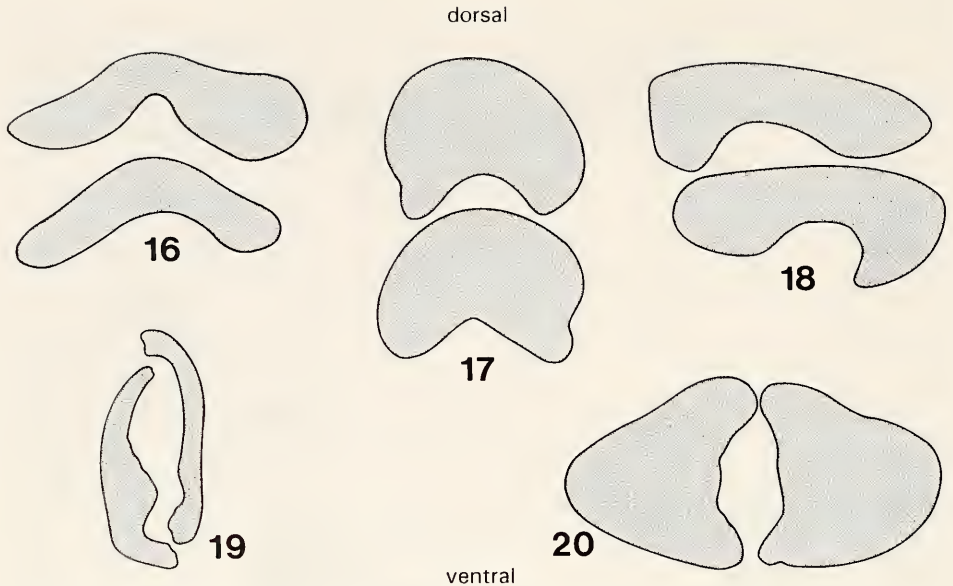


Abb. 16–20. Querschnitte der Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II ♂ verschiedener Isopoda-Arten. – 16. *Colubotelson* sp.; – 17. *Saduria entomon*; – 18. *Ligia oceanica*; – 19. *Tylos latreillei*; – 20. *Mesoniscus alpicola*.

nopodentyp der männlichen Vertreter der Ligiidae und Tylidae mit seinem breiten Basalglied, das abgesetzt von der Medialkante des Protopoditen über eine dikondyle, dorsoventrale Gelenkachse inseriert, repräsentiert hingegen den ursprünglichen Zustand relativ zum Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a, b, TABACARU & DANIELOPOL 1996).

Wie die Vertreter der Ligiidae und Tylidae besitzen die Mesonisciden in ursprünglicher Weise einen deutlich entwickelten Pleopoden-Epipodit II, während jene der Crinocheta reduziert sind. *Mesoniscus alpicola* fehlt jedoch ein Epipodit-Beiweger M 69, der bei *Ligia oceanica* vorhanden ist.

Die beiden männlichen Endopodit II-Distalglieder von *Mesoniscus alpicola* schließen zwischen ihren Medialwänden eine Röhre ein, in der vermutlich während der Kopulation eine Spermatophore nach distal transportiert wird (Abb. 20). Entsprechende Verhältnisse lassen sich ebenfalls bei *Tylos granulatus* (KENSLEY 1974), *Tylos latreillei* (Abb. 19) und *Helleria brevicornis* feststellen. Im Gegensatz zu den Tyliden, wo die breiten Seiten der Endopodit-Distalglieder in der Sagittalebene liegen, sind sie bei den männlichen Ligiiden, zum Beispiel *Ligia oceanica* (Abb. 18) und *Ligia italica*, in der Horizontalebene angeordnet und liegen häufig übereinander²⁾. Die Ventralwände der beiden Distalglieder tragen jeweils eine Längsrinne, die zu einer Röhre geschlossen werden kann, sobald sich ein Gonopode an die Ventralseite des anderen anlegt. Auch in diesem Fall ist anzunehmen, daß die ventralen Rinnen

²⁾ Die distalen Regionen der beiden Gonopoden der Männchen von *Ligia oceanica* liegen in fixiertem Zustand häufig nebeneinander. Die daraus erschlossene Annahme, daß dies auch bei lebenden Tieren so ist (ERHARD 1995a: 55), trifft nicht zu. Die Endopodit II-Distalglieder der Art sind übereinander angeordnet.

während der Kopulation eine Funktion beim Spermadistaltransport ausüben. Letztere Konstruktion repräsentiert sehr wahrscheinlich den ursprünglichen Zustand relativ zum Oniscidea-Grundplan. Diese Annahme wird bekräftigt durch einen Außengruppenvergleich bei *Colubotelson* sp. (Phreatoicidea) und *Saduria entomon* (Valvifera) (Abb. 16–17), wo im männlichen Geschlecht die Distalglieder der zweiten Pleopoden-Endopodite an ihren Ventralseiten wie bei *Ligia* tiefe Längsrinnen aufweisen, in welchen vermutlich die Spermatophoren distad transportiert werden. Im Vergleich hierzu erscheint die Bildung einer Spermaröhre zwischen den Medialwänden der Endopodit-Distalglieder der Tylidae und Mesoniscidae eine abgeleitete Situation darzustellen. Da die Mesoniscidae aufgrund mehrerer begründeter Argumente (Merkmale 2b, 7, 34, 35, 54, siehe Kap. 4.) zusammen mit den Synocheta und Crinocheta sehr wahrscheinlich ein Monophylum bilden, kann die Entstehung einer Röhre zwischen den Endopodit-Medialwänden nur als mögliche Autapomorphie einer Gruppe ‚Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ interpretiert werden (Merkmal 70), sofern Konvergenz ausgeschlossen wird. In der Stammlinie der Crinocheta muß jedoch die Bildung eines geschlossenen Spermakanal durch die zweiten Endopodite aufgegeben worden sein, da diese während der Kopulation an oder in den dorsomedialen Rinnen der Pleopoden-Endopoditen I arbeiten und nun in anderer Weise für den Spermadistaltransport verantwortlich sind. Genauere Angaben zu den Verhältnissen im Grundplan der Synocheta sind leider bislang nicht bekannt.

Eine Autapomorphie von *Mesoniscus alpicola* stellt das Fehlen des Endopodit-Distalglied-Lokomotors M 62 dar. Einen abgeleiteten Zustand von *Mesoniscus alpicola* verkörpert ferner die Reduktion des dorsalen Gelenkpunktes zwischen Protopodit II und Endopodit II, der bei den Ligiidae, Tylidae und Crinocheta auftritt. Es bleibt jedoch offen, ob eine monokondyle Gelenkung auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegt. Ein dorsaler Artikulationspunkt konnte innerhalb der Synocheta zwar nicht bei *Hyloniscus riparius* festgestellt werden (cf. ERHARD 1995a: 56), ist jedoch bei *Titanethes albus* vorhanden (Abb. 14), weshalb eine dikondyle Gelenkung zwischen Protopodit und Endopodit auch für den Grundplan der Synocheta anzunehmen ist. Die Mesoniscidae zeichnen sich weiterhin durch den Verlust des Endopodit-Muskels M 60 aus (Merkmal 71R), der bei den Ligiidae, Tylidae, Synocheta (*Titanethes albus*) und Crinocheta vorhanden ist (ERHARD 1995a). Ebenfalls charakterisiert das Vorhandensein einer Einkerbung und des nach dorsolateral abstehenden Läppchens am Endopodit II-Distalglied einen autapomorphen Zustand der Familie Mesoniscidae (Merkmal 72).

3.3.3. Pleopoden III (Abb. 21–31)

Wie im Oniscidea-Grundplan artikuliert der Protopodit III über einen posterior-medialen und einen anterior-lateralen Gelenkpunkt mit dem Pleon-Sternit III. Medial erstreckt sich zwischen dem anterioren Sternit-Steg und der distalen Protopodit-Kante ein ausgedehntes Membranfeld. Eine stilettartige Apophyse der Protopodit-Dorsalwand (PrAp III) als Insertionsort des M 9 ist vorhanden (ebenfalls an den Pleopoden IV und V).

Der Exopodit inseriert über eine dikondyle Artikulation mit dem Protopodit. Dorsal bildet das Grundglied einen distad weisenden Lappen zur Führung des Exopoditen aus (Fl). Im Unterschied zu den Verhältnissen bei den Pleopoden-Exopodi-

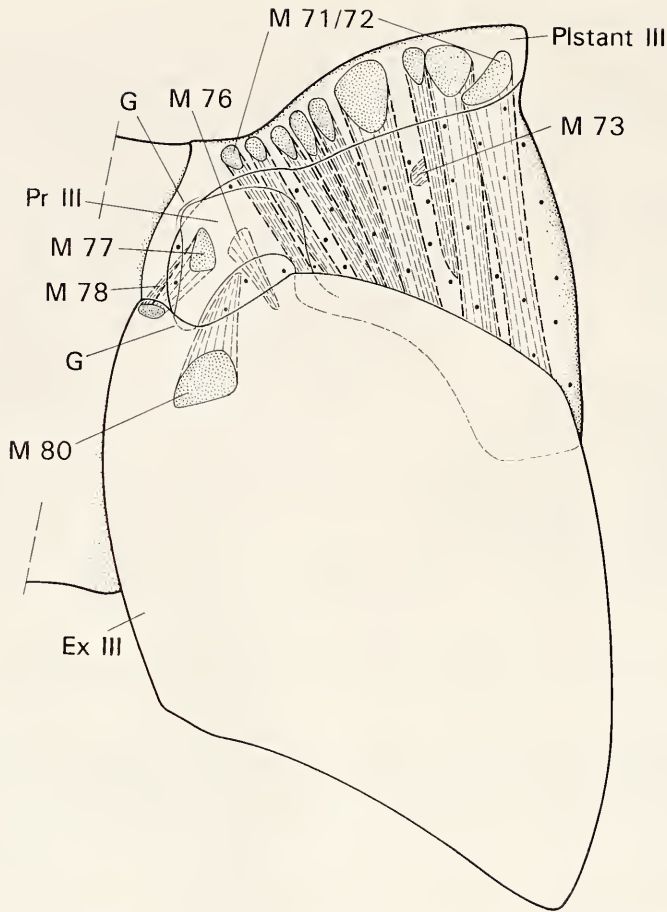


Abb. 21. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode III von ventral. – Maßstab: 0,5 mm.

ten I und II von *Mesoniscus alpicola* besitzt der Exopodit III (sowie die Exopodite IV und V) nicht nur dorsal, sondern auch ventral eine kräftig sklerotisierte Cuticula. Die distalen Regionen der Exopodit-Dorsalwände III–V tragen jedoch eine sehr zarte, membranöse Cuticula, die jeweils von einem Haemolymph-Raum unterlagert ist (Abb. 24–31).

Die umfangreiche Endopodit-Insertion befindet sich unmittelbar medial an der Protopodit-Dorsalwand. Protopodit und Endopodit stehen über ausgedehnte Membranen miteinander in Verbindung. Der Endopodit ist in zwei aufgetriebene Lappen gespalten.

Die Muskulatur

M 71/72: Die Protopodit-Depressoren bestehen aus zahlreichen Einzelmuskelsträngen, die auf den gesamten medialen Protopodit-Raum verteilt sind. Diese ziehen vom anterioren Sternit III-Steg in distodorsaler Richtung an die Protopodit III-Dorsalwand.

M 73: Zieht den Endopodit nach medial. Entspringt medioproximal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft laterad, dabei leicht nach distal gerichtet und inseriert an der dorsalen Endopoditbasis.

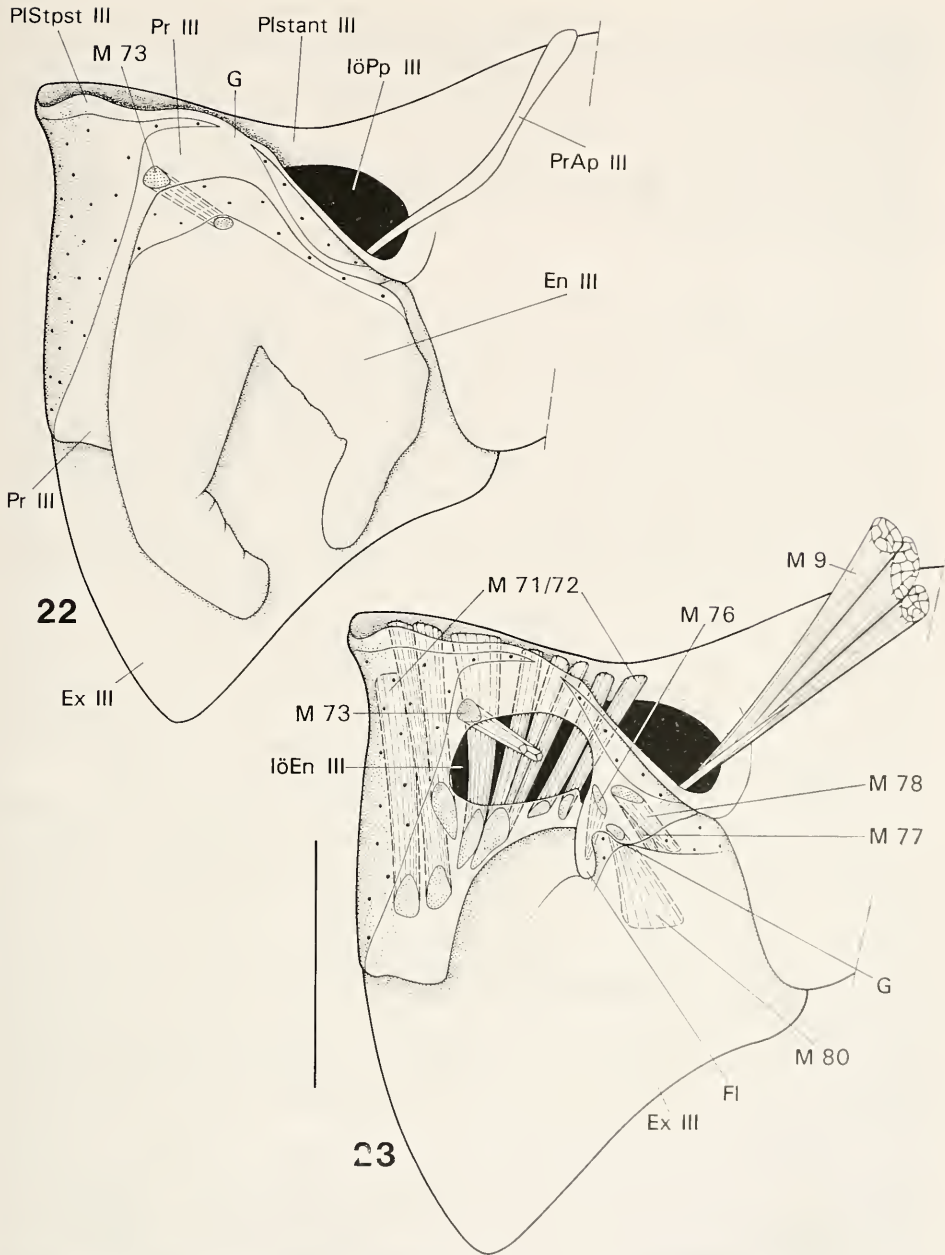


Abb. 22–23. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode III. – 22. Ansicht von dorsomedial, nur M 73 eingezeichnet; – 23. Ansicht von dorsomedial, Endopodit entfernt. – Maßstab: 0,25 mm.

M 74: Nicht vorhanden.

M 75: Nicht vorhanden.

M 76: Bewegt den Exopodit nach medial, dessen Medialkante kippt nach dorsal, die laterale Region nach ventral. Entspringt an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und inseriert an der medialen Exopoditbasis. Einbündelig.

M 77: Zieht den Exopodit nach lateral, dessen Medialkante kippt nach ventral und der laterale Bereich nach dorsal. Entspringt lateral an der ventralen Protopoditbasis, verläuft laterodistal und inseriert an der ventrolateralen Exopoditbasis.

M 78: Funktion siehe M 77. Entspringt an der dorsolateralen Protopodit-Wand, verläuft laterodistal und inseriert an der ventrolateralen Exopoditbasis.

M 79: Nicht vorhanden.

M 80: Übt einen nach proximal-dorsal gerichteten Zug auf die Exopodit-Ventralwand aus. Entspringt distal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft nach ventrodistal und inseriert an der Exopodit-Ventralwand.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Im Grundplan der Landasseln sind die Dorsalwände der Pleopoden-Exopodite kräftig sklerotisiert und viel dicker als die Ventralwände, die eine zarte und membranöse Cuticula aufweisen (ERHARD 1995a: 72). Diese Exopodit-Ventralwände stellen vermutlich Orte des Gasaustausches dar (cf. HOESE 1982, WÄGELE 1982, KÜMMEL 1984). Dergestalt erscheinen auch die Exopoditen I und II von *Mesoniscus alpicola* (Abb. 24–25, 29). Hingegen tragen die Ventralwände der Exopoditen III–V eine ebenso dicke und kräftige Cuticula wie ihre Dorsalwände. Letztere besitzen distal zudem ausgedehnte Membranregionen (Abb. 26–28, 30–31). Diese strukturelle Besonderheit der Exopodite III–V von *Mesoniscus alpicola* repräsentiert einen abgeleiteten Zustand der Art. Eine Untersuchung des Merkmalszustandes bei *Mesoniscus graniger* liegt bislang nicht vor. Es ist nicht auszuschließen, daß die beschriebenen Membranbereiche der caudalen Exopodite entsprechend den Faltenlungen der Pleopoden-Exopodite zahlreicher Crinocheta-Arten der Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff dienen. Die Hypothese kann jedoch nur durch ultrastrukturelle Untersuchungen des Exopodit-Integumentes überprüft werden.

Die Pleopoden-Endopodite III–V sind im Grundplan der Oniscidea einheitlich und lamellenförmig. Entsprechende Endopodite der Mesoniscidae sind dagegen in zwei (Pleopoden III) beziehungsweise in drei (Pleopoden IV und V) lang-ovale, aufgetriebene Lappen gespalten (cf. GRÜNER & TABACARU 1963). Jeweils einer dieser Lappen der Endopodite IV und V ist außerdem nach proximal zum Protopoditen gerichtet. Dieses Merkmal 73 verkörpert eine Autapomorphie der Familie Mesoniscidae (vergleiche WÄGELE 1989, TABACARU & DANIELOPOL 1996). Die Endopodit-Insertionen beider Mesoniscidae-Arten sind wie bei *Actaeia bipleuria* und *Oniscus asellus* breit und verhältnismäßig dicht an der Protopodit-Medialkante gelegen, während jene von *Ligia oceanica* und *Tylos latreillei* schmal erscheinen und weit vom Medialrand des Grundgliedes beginnen.

Einen abgeleiteten Merkmalszustand zeigen die Vertreter der Mesoniscidae in Gestalt der in zahlreiche Einzelbündel aufgelösten Protopodit-Depressoren Mm 71 und 72 der Pleopoden III sowie der Mm 81/82 und Mm 89/90 der Pleopoden IV beziehungsweise V (Merkmal 74). Die genannten Muskeln sind im Oniscidea-Grundplan jeweils einsträngig gebaut (ERHARD 1995a: 72).

Abgeleitet ist ferner der Ursprungsort des M 73 von *Mesoniscus alpicola* und *Mesoniscus graniger*, der nicht wie bei allen bisher untersuchten Landassel-Arten an der medialen Protopodit-Ventralwand, sondern an der Dorsalwand liegt (Merkmal 75).

Die Mesoniscidae-Arten verfügen in ursprünglicher Weise über einen Exopodit-Lokomotor M 80, der bisher nur noch bei *Ligia oceanica* nachgewiesen werden konnte (allerdings liegt die Insertion bei *Ligia* an der Exopodit-Dorsalwand, bei *Mesoniscus* an der Ventralwand). Der Muskel ist bei den übrigen, dahingehend un-

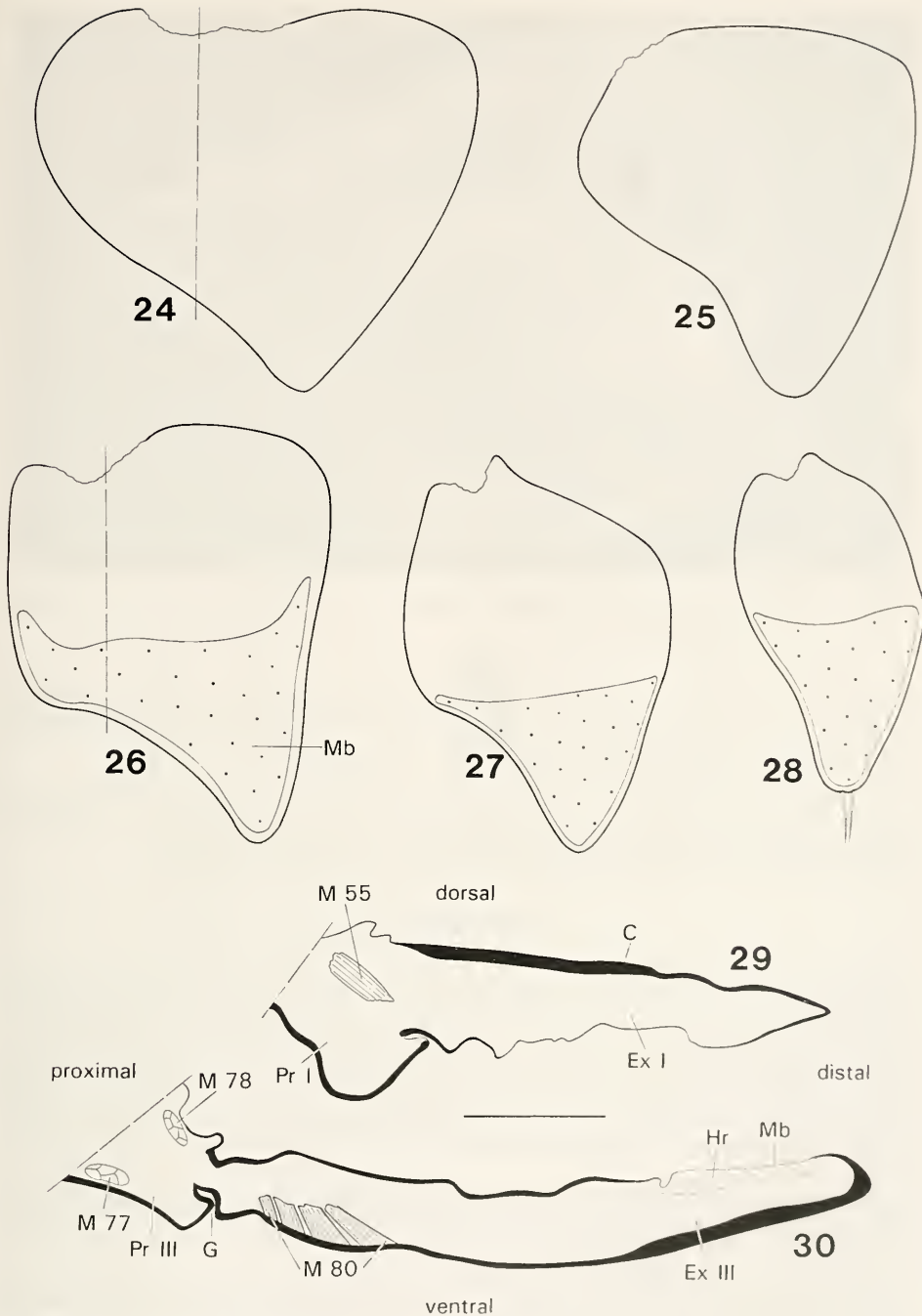


Abb. 24–28. *Mesoniscus alpicola*, ♂, linke Pleopoden I–V von dorsal. Die unterbrochenen Linien kennzeichnen die Schnittebenen der in den Abb. 29 und 30 dargestellten Längsschnitte.

Abb. 29–30. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Längsschnitte von Pleopoden-Exopoditen, Cuticula und Muskulatur dargestellt. – 29. Pl.-Exopodit I; – 30. Pl.-Exopodit III. – Maßstab. 0,1 mm.

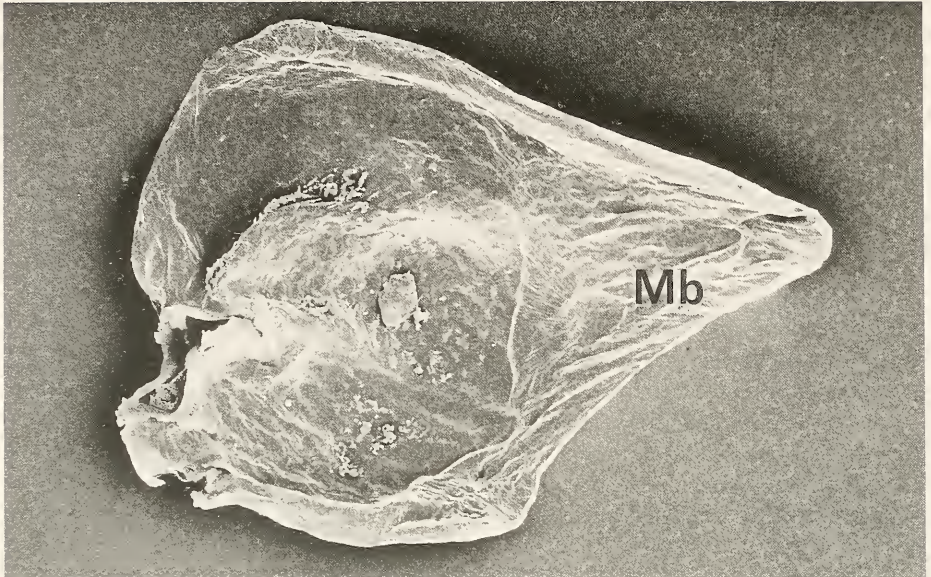


Abb. 31. *Mesoniscus alpicola*, ♂, linker Pleopoden-Exopodit III von dorsal mit distalem Membranbereich (Mb).

tersuchten Arten *Tylos latreillei*, *Actaecia bipleuræ* und *Oniscus asellus* vollständig reduziert, seriell homologe Muskeln Mm 67 (M 70 bei *Tylos*) treten jedoch in den Pleopoden II von allen genannten Arten auf (ERHARD 1995a: 71).

Der bei *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Actaecia bipleuræ* und *Oniscus asellus* vorhandene Protopodit-Muskel M 75 konnte bei *Mesoniscus alpicola* nicht festgestellt werden. Fraglich bleibt der Merkmalszustand bei *Mesoniscus graniger*.

3.4. Uropoden (Abb. 32–34)

Die paarigen, styliformen Uropoden von *Mesoniscus alpicola* sind jeweils aus einem eingliedrigen Proto-, Exo- und Endopodit (UPr, UEx, UEn) aufgebaut. Beide Uropoden-Rami inserieren terminal am Protopodit, der Endopodit ist im Vergleich zum Exopodit deutlich verkleinert. Der Protopodit steht terminal am Pleotelson und kann über eine dikondyle dorsoventrale Gelenkachse nach lateral und medial gedreht werden. Apophysen der Protopoditbasis als Insertionsorte der Mm 97–100, wie sie im Oniscidea-Grundplan vorliegen (ERHARD 1995a: 95), sind nicht vorhanden.

Der Endopodit läßt sich durch den Muskel M 103 ventrad senken und wird passiv durch den Druck einer Skleritverstärkung des Protopoditen auf die ventrale Endopoditbasis zurück nach dorsal bewegt.

Uropoden-Endopodit und -Exopodit tragen terminal je eine lange Tastborste, die distal in mehrere Einzelhaare gespalten ist.

Die Muskulatur

M 97: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Der Muskel besteht aus einem schwachen dorsalen und einem stärkeren ventralen Ast. Letzterer entspringt an der lateralen Vorderkante des Pleotelson-Tergits, während der dorsale Muskelstrang seinen Ursprung erst

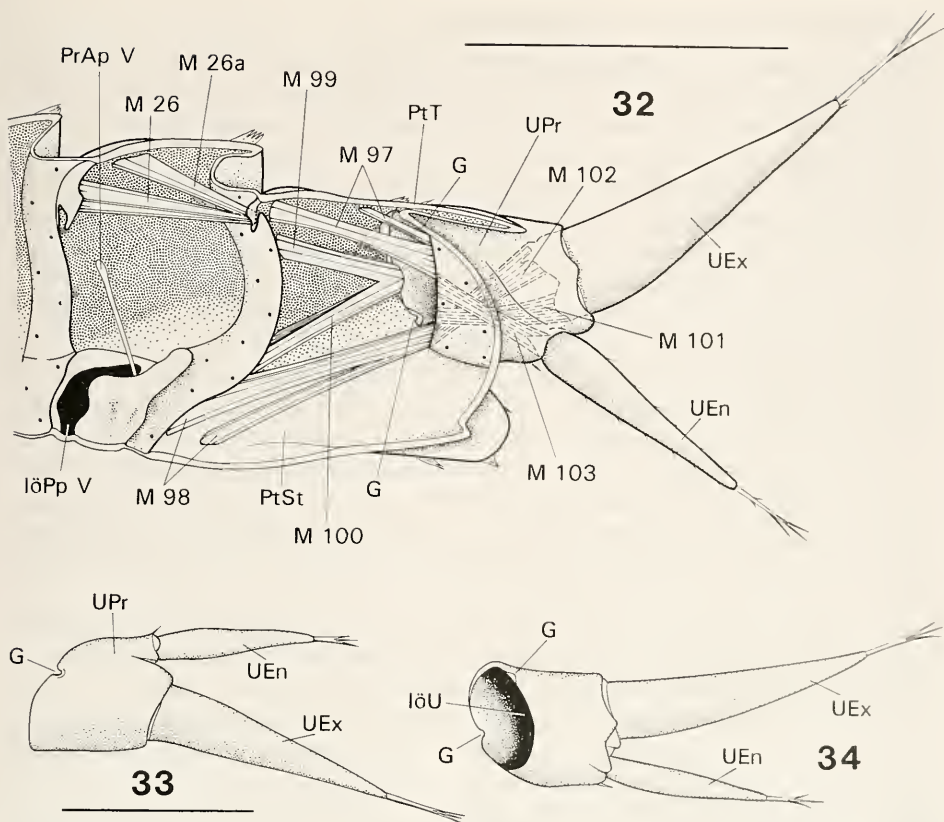


Abb. 32. *Mesoniscus alpicola*, ♂, paramedianer Sagittalschnitt durch den caudalen Pleonumpf, Ansicht von medial; Uropodenmuskulatur sowie Mm 26 und 26a eingezeichnet. – Maßstab: 0,5 mm.

Abb. 33–34. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Uropode, Skelet. – 33. Ansicht von ventral; – 34. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

am caudalen Ende des Tergits nimmt. Beide Äste ziehen nach caudal und enden an der dorsalen Medialkante der Protopoditbasis.

M 98: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Entspringt an der Cranialkante des Pleotelson-Sternits, verläuft caudad und inseriert an der ventralen Medialkante der Protopoditbasis. Dreibündelig.

M 99: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt ventral des M 97 an der Vorderkante des Pleotelson-Tergits, verläuft ventrocaudad und inseriert an der Lateralkante der Protopoditbasis. Zweibündelig.

M 100: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt an der Cranialkante des Pleotelson-Sternits, verläuft dorsocaudal und inseriert an der Lateralkante der Protopoditbasis. Zweibündelig.

M 101: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach ventral. Entspringt ventral des M 103 an der medialen Basis des Uropoden-Protopoditen und verläuft distad an die ventrale Basis des Uropoden-Exopoditen. Aus einem schwachen dorsalen und einem kräftigen ventralen Ast bestehend.

M 102: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach dorsal. Entspringt lateral des M 101 an der ventralen Basis des Uropoden-Protopoditen und verläuft distodorsad an eine Apophyse der dorsalen Exopoditbasis. Dreibündelig.

M 103: Bewegt den Uropoden-Endopodit nach ventral. Entspringt an der medialen Basis des Uropoden-Protopoditen und zieht distad an eine ventrale Apophyse des Uropoden-Endopoditen. Aus einem schwachen dorsalen und einem kräftigeren ventralen Ast gebaut.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Im Grundplan der Oniscidea sind die terminal am Protopodit inserierenden Uropoden-Rami von gleicher Größe (ERHARD 1995a: 95); dieser Zustand ist in der Gattung *Ligia* erhalten. Im Unterschied hierzu sind die Endopodite der Mesoniscidae sowie der Synocheta und Crinocheta im Vergleich zu den Exopoditen deutlich verkleinert. Diese Verkleinerung des Uropoden-Endopoditen verkörpert möglicherweise eine Synapomorphie der genannten drei Gruppen (Merkmal 54, cf. SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989, ERHARD 1995a, TABACARU & DANIELOPOL 1996). Letztere Annahme besitzt jedoch nur dann Aussagekraft, wenn das Vorhandensein eines verkleinerten Uropoden-Endopoditen nicht auch für frühe Stammarten der Tylidae-Ahnenlinie kennzeichnend war. Alle rezenten Vertreter der Tylidae tragen nur noch einen Uropoden-Ramus, weshalb die fragliche Merkmalsausprägung bei ihnen nicht mehr nachzuprüfen ist. Außerdem muß die Größenabnahme des Uropoden-Endopoditen relativ zum Exopoditen bei der Gattung *Ligidium* als Konvergenz zu den Verhältnissen bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta interpretiert werden. Diese Annahme ist erst dann plausibel, wenn die Monophylie der Familie Ligiidae ausreichend gut begründet und somit die bei *Ligia* erhaltene Ausprägung von gleich großen Uropoden-Rami auch für den Grundplan der Familie anzunehmen ist³⁾.

Abgesehen von der Endopodit-Verkleinerung besteht hinsichtlich der generellen Skelettkonstruktion und der Bewegungsmöglichkeiten der Uropoden-Glieder von *Mesoniscus alpicola* Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a: 95). Auch bezüglich der Muskelausstattung läßt sich nur ein nennenswerter Unterschied feststellen: Der Lokomotor des Uropoden-Protopoditen M 97 besitzt neben dem langen Hauptstrang einen kurzen dorsalen Ast, der ausgehend vom caudalen Bereich des Pleotelson-Tergits an die dorsale Medialkante der Protopoditbasis zieht. Ein Muskel mit diesem spezifischen Verlauf konnte bei den dahingehend untersuchten Arten *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Actaecia bipleuria* und *Oniscus asellus* nicht nachgewiesen werden. Es bleibt jedoch offen, ob diese Apomorphie von *Mesoniscus alpicola* auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegt.

Bei *Oniscus asellus* und *Actaecia bipleuria* trägt der Uropoden-Protopodit in abgeleiteter Weise eine anteriomediale, beziehungsweise eine dorsomediale Wand, an welcher die intrinsische Muskulatur Mm 101–103 inseriert (ERHARD 1995a: Abb. 95, 107). Diese Wand fehlt *Mesoniscus alpicola*, ebenso wie *Ligia oceanica*. Entsprechende Muskeln setzen bei beiden Arten vor allem an der medialen und ventralen Protopoditbasis an. Es handelt sich bei dem Fehlen der anteriomedialen Wand um ein plesiomorphes Merkmal relativ zum Landassel-Grundplan (ERHARD 1995a: 94).

³⁾ Der von SCHMALFUSS (1989), WÄGELE (1989), ERHARD (1995a) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) zu oben genanntem Merkmal 54 beschriebene Zusatz einer „subapikalen Insertion“ des Uropoden-Endopoditen am Protopodit stellt hingegen kein abgeleitetes Grundplan-Merkmal der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ dar, sondern wurde vermutlich innerhalb der genannten Gruppen konvergent erworben. Hierfür sprechen die auf gleicher Höhe inserierenden Uropoden-Rami der Mesoniscidae sowie basaler Vertreter der Synocheta (zum Beispiel *Cantabroniscus primitivus*, cf. VANDEL 1965a) und verschiedene Crinocheta-Arten (zum Beispiel *Papuaphiloscia laevis*, cf. TATTI & FERRARA 1991, und Arten der Gattung *Anchiphiloscia*, cf. FERRARA & TATTI 1986).

4. Diskussion

Ein wesentliches Ziel vorliegender Arbeit beinhaltet die Suche und das Auffinden von Argumenten, die zur Klärung der phylogenetisch-systematischen Position der Familie Mesoniscidae beitragen und darüber hinaus das natürliche System der Oniscidea-Großgruppen begründen. Hierzu wurden die aus der anatomischen Analyse des pleonalen Skelet-Muskel-Systems von *Mesoniscus alpicola* gewonnenen Ergebnisse mit bestehenden Literaturangaben und den von ERHARD (1995a) vorgestellten Daten zur Pleon-Morphologie weiterer Landassel-Arten verglichen.

Die Numerierung der für die phylogenetische Diskussion relevanten Merkmale wurde aus ERHARD (1995a: 101) übernommen. Allerdings ergaben sich in der Argumentationsliste einige Neuerungen. So konnten eine Reihe von Merkmalen, die für die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Crinocheta von Bedeutung sind oder abgeleitete Zustände einzelner Arten beschreiben, nicht berücksichtigt werden. Ferner wurden einzelne fehlinterpretierte Transformationsreihen korrigiert oder eliminiert sowie neugewonnene Merkmalsätze hinzugefügt (Argumente 67R–78). Aus diesen Gründen entstanden Lücken im Numerierungscode, die jedoch für das Verständnis der phylogenetischen Argumentation keine Bedeutung haben.

Die für die verwandtschaftliche Diskussion der Landassel-Großgruppen relevanten Merkmale sind in einem Argumentationsschema und einem daraus resultierenden Stammbaum wiedergegeben (Abb. 35–36). Im Stammbaum werden im Unterschied zum Argumentationsschema lediglich die aussagekräftigen Merkmale berücksichtigt. Die plesiomorphen (□) und apomorphen (■) Merkmalspaarungen werden im folgenden aufgelistet. Im Falle einer dreigliedrigen Transformationsreihe ist ein intermediärer Merkmalszustand mit dem Symbol „◻“ gekennzeichnet. In Klammern gesetzte Angaben am Ende der Merkmalsbeschreibungen verweisen jeweils auf die Quelle der entsprechenden ausführlichen Dokumentation eines Merkmales.

- 1: □ Ohne Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich nicht modifiziert; ■ mit Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich modifiziert (ERHARD 1995a: 97).
- 2: □ (2a) paarige Genitalpapillen; ◻ (2b) Genitalpapillen partiell verwachsen; ■ (2c) Genitalpapillen vollständig verwachsen (Kap. 3.1.1.).
- 3R: □ Genitalpapille(n) vorhanden; ■ Genitalpapillen fehlen (ERHARD 1995a: 97).
- 4: □ Phylacomeren nicht vorhanden; ■ Phylacomeren vorhanden (ERHARD 1995a: 97).
- 5: □ Pleon-Ventrum I ohne bewegliche, mediale Apophyse; ■ Pleon-Ventrum I mit beweglicher, medialer Apophyse, die vom M 4 verspannt wird und über welche die ventrale Längsmuskulatur verläuft (Kap. 3.1.2.).
- 6: □ Frei bewegliche Pleomeren; ■ nahezu unbewegliche Pleomeren (ERHARD 1995a: 97).
- 7: □ M 1 wie seine seriellen Homologa des Pereion als Rumpfflexor entwickelt (oder *Tylos*-spezifisch abgewandelt, vergleiche ERHARD 1995a); ■ M 1 der Männchen als Pleopoden II-Lokomotor modifiziert (Kap. 3.2.).
- 12R: □ Medialer Ast des M 3 vorhanden; ■ medialer Ast des M 3 vollständig reduziert (Kap. 3.2.).
- 14: □ Mm 9, 11, 13 entspringen caudal an den Pleon-Tergiten; ■ Mm 9, 11, 13 entspringen cranial, an den Dorsalapophysen der Pleon-Tergite (Kap. 3.2.).
- 15: □ Mm 2 und 6 entspringen caudal an den Pleon-Tergiten; ■ Mm 2 und 6 entspringen cranial an den Pleon-Tergiten (Kap. 3.2.).
- 21R: □ M 26a vorhanden; ■ M 26a vollständig reduziert (bei den Crinocheta fehlt zudem M 25) (Kap. 3.2.).
- 23: □ Pleopoden-Endopodite I der Männchen ohne dorsomediale Spermarinnen; ■ Endopodite I der Männchen lanzenförmig und mit dorsomedialen Spermarinnen (Kap. 3.3.1.).
- 25R: □ Lokomotor des Pleopoden-Endopoditen I, M 47, vorhanden; ■ M 47 nicht vorhanden (Kap. 3.3.1.).

- 26: □ M 49 nicht vorhanden; ■ M 49 vorhanden (Kap. 3.3.1.).
- 27R: □ Pleopoden-Epipodite I wohl entwickelt, mit Strukturen des Wasserleitungssystems; ■ Epipodite I reduziert, ohne WLS-Strukturen (Kap. 3.3.1.).
- 28R: □ Pleopoden I der Männchen mit wohlentwickeltem Exo- und Endopodit sowie einer medialen Protopodit-Region, mediale Region des Pleon-Sternit I vorhanden; ■ vollständige Reduktion der ersten Pleopoden-Endopodite⁴), der medialen Protopodit I-Region und der medialen Region des Pleon-Sternits I (ERHARD 1995a: 98).
- 33: □ Keine komplexe Coadaptation zwischen den Pleopoden-Endopoditen I und II der Männchen; ■ die nadelartig zugespitzten Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen führen während der Kopulation an den Spermarinnen der Endopodite I spezifische Gleitbewegungen aus (ERHARD 1995a: 99).
- 34: □ Beide Glieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen in nahezu rechtem Winkel angeordnet, die Insertion des Endopoditen liegt deutlich von der Protopodit-Medialkante abgerückt; ■ lineare Anordnung beider Endopodit II-Glieder, Insertion des Endopoditen II am Protopodit äußerst medial gelegen (Kap. 3.3.2.).
- 35: □ Zwischen Pleopoden-Protopodit II und Endopodit II der Männchen liegen beide Gelenkpunkte der dikondylen Artikulation exakt auf einer Dorsoventralachse, die deutlich vom Pleopoden-Medialrand entfernt ist; ■ der ventrale Artikulationspunkt der dikondylen Gelenkung zwischen Protopodit II und Endopodit II ist in eine mediale Position gerückt (bei den Synocheta und Crinocheta ist der dorsale Gelenkpunkt in lateraler Lage erhalten, bei *Mesoniscus alpicola* ist er reduziert) (Kap. 3.3.2.).
- 37R: □ Mediale Region der Pleopoden-Protopodite II und des Pleon-Sternits II erhalten; ■ Mediale Protopodit II- und Sternit II-Region vollständig reduziert (ERHARD 1995a: 99).
- 47: □ Ventralwände der Pleopoden-Exopodite nicht zu spezifischen Atmungsorganen entwickelt; ■ Lungen an den Ventralwänden aller fünf Paar Pleopoden-Exopodite (ERHARD 1995a: 99).
- 49: □ Genitalpapille(n) distal nicht von medialen Lamellen der Pleopoden-Endopodite I umschlossen; ■ mediale Lamellen der Endopodite I ummanteln die Distalregion der Genitalpapille. Sekundär kann diese Ummantelung durch eine Verfaltung der drei Organe ersetzt werden (ERHARD 1995a: 100).
- 53: □ Genitalpapille(n) ohne Ventralschild; ■ Genitalpapille mit kräftig sklerotisiertem Ventralschild (ERHARD 1995a: 100).
- 54: □ Uropoden-Endopodit und Exopodit von gleicher Größe; ■ Uropoden-Endopodit gegenüber Exopodit deutlich verkleinert (SCHMALFUSS 1989, ERHARD 1995a: 100).
- 56: □ Uropoden-Protopodit styliform, über dorsoventrale Gelenkachse terminal am Pleotelson inserierend und caudad über das Körperteil ragend, Uropoden-Exopodit und Endopodit wohl entwickelt; ■ Uropoden-Protopodit plattenförmig, ventral am Pleotelson gelegen und über zwei eng benachbarte, laterale Gelenkpunkte artikulierend, die geschlossene Pleon-Umrisslinie von Pleotelson-Tergit gebildet; Uropoden-Exopodit fehlt (ERHARD 1995a: 100).
- 57: □ Dorsalapophyse des Pleotelson dorsolateral am Vorderrand des „Segmentes“ gelegen; ■ Dorsalapophyse des Pleotelson nach ventrocranial verlagert (ERHARD 1995a: 100).
- 59: □ Kein Wasserleitungssystem vorhanden (aquatische Isopoden); ■ Wasserleitungssystem vorhanden (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989).
- 60R: □ 1. Antenne wohl entwickelt, vielgliedrig (aquatische Isopoden); ■ extreme Reduktion der 1. Antenne, maximal 3 Glieder vorhanden (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989).
- 62: □ Gonoducte der Männchen nicht miteinander verschmolzen; ■ Gonoducte innerhalb der unpaaren Genitalpapille der Männchen wenigstens im Distalteil miteinander zu einem unpaaren Gang verschmolzen (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989).
- 67R: □ Genitalpapille(n) wohl entwickelt; ■ Genitalpapillen in der Länge deutlich reduziert (Kap. 3.1.1.).

⁴) Pleopoden-Exopodite I sind entgegen der Auffassung bei WÄGELE 1989, ERHARD 1995a, TABACARU & DANIELOPOL 1996 im Grundplan der Tylidae enthalten, da *Tylos spinulosus* wohl entwickelte und als respiratorische Organe fungierende Exopoditen an den ersten Pleopoden trägt.

- 68: □ Mm 18, 20, 22, 24 und 26 einbündelig; ■ Mm 18, 20, 22, 24 und 26 zweibündelig (Kap. 3.2.).
- 69: □ Zwischen anteriorem Pleon-Sternit I-Steg und Protopodit I-Ventralwand breiter Membranbereich entwickelt, Protopodit I-Depressor M 48 vorhanden (Pleopoden-Protopodit I der Tyllidae stark reduziert!); ■ anteriorer Pleon-Sternit I-Steg mit Protopodit I-Ventralwand verschmolzen, M 48 vollständig reduziert, Protopodit I weitgehend unbeweglich (Kap. 3.3.1.).
- 70: □ Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen mit ventralen Rinnen; ■ Distalglieder der männlichen Endopodite II mit medialen Rinnen oder diese sind sekundär reduziert (Crinocheta) (Kap. 3.3.2.).
- 71R: □ Lokomotor des Pleopoden-Endopodit-Basalgliedes M 60 vorhanden; ■ M 60 vollständig reduziert (Kap. 3.3.2.).
- 72: □ Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II ohne Einkerbung und vorspringendes Läppchen; ■ Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II mit Einkerbung und nach dorsolateral gerichtetes Läppchen (Kap. 3.3.2.).
- 73: □ Pleopoden-Endopodite III–V von einheitlicher Form und nach distal gerichtet; ■ Pleopoden-Endopodite III–V in 2 oder 3 Lappen gespalten, ein Ast der Endopodite IV und V zum Protopoditen gerichtet (Kap. 3.3.3.).
- 74: □ Die Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V Mm 71 und 72, 81 und 82 sowie 89 und 90 als jeweils einsträngige Muskeln entwickelt; ■ Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V in zahlreiche Einzelstränge aufgelöst (Kap. 3.3.3.).
- 75: □ Der Endopodit III-Muskel M 73 entspringt an der medialen Protopodit III-Ventralwand; ■ M 73 entspringt an der medialen Protopodit III-Dorsalwand (Kap. 3.3.3.).
- 76R: □ Augen vorhanden; ■ Augen vollständig reduziert (WÄGELE 1989).
- 77R: □ Distalglied der 1. Antenne wohl entwickelt; ■ Distalglied der 1. Antenne reduziert⁵⁾.
- 78: □ Mm 19, 21, 23, 25 und 26a nach caudal gerichtet; ■ Mm 19, 21, 23 und 25 nach cranial gerichtet (Fehlen der Muskeln M 26a bei *Tylos latreillei*, M 26a und M 25 bei den Crinocheta!) (Kap. 3.2.).

Die Monophylie der Oniscidea ist gut abgesichert und wird hier beispielhaft durch die Merkmale 59 und 60R begründet, welche den Besitz eines komplexen Wasserleitungssystems und die Reduktion der 1. Antenne beschreiben. Einzelheiten hierzu sind den Arbeiten von SCHMALFUSS (1989), WÄGELE (1989), BRUSCA & WILSON (1991) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) zu entnehmen.

Das von BRUSCA & WILSON (1991) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) vorgeschlagene Schwestergruppenverhältnis zwischen den Tyllidae („Tylomorpha“) und den restlichen Oniscidea („Ligiamorpha“) konnte durch vorliegende Ergebnisse nicht bestätigt werden. Als einziges Argument für diese Hypothese wird von TABACARU & DANIELOPOL (1996) die „Verschmelzung der Coxalplatten mit den Pereion-Tergiten“ als Autapomorphie der „Ligiamorpha“ angeführt. Tatsächlich erscheinen bei den Vertretern der Tyllidae an den Pereionsegmenten II–VII die Coxalplatten in ursprünglicher Weise durch tiefe Einschnitte von den jeweiligen Tergiten getrennt. Doch treten auch bei *Ligia oceanica* an entsprechenden Regionen noch sehr deutliche Trennungsnähte auf, wodurch das Merkmal an Aussagekraft verliert. Zudem veranschaulicht VANDEL (1962) für den Crinocheten *Stenoniscus pleonalis* ebenfalls

⁵⁾ Die 1. Antennen der Ligiidae, Tyllidae und Mesoniscidae sowie verschiedener untergeordneter Taxa der Crinocheta (z. B. *Armadilloniscus*, *Stenoniscus*, *Paraschizidium*) sind in unterschiedlichster Abstufung reduziert, bis hin zum vollständigen Verlust der beiden distalen Antennulaglieder im Grundplan der Tyllidae. Im Lichte der hier vorgeschlagenen phylogenetischen Argumentation werden die unterschiedlichen Rückbildungen der Antennulae in den Familien Ligiidae, Tyllidae und Mesoniscidae als konvergente Entwicklungen aufgefaßt (vergleiche SCHMALFUSS 1974, ERHARD 1995a).

Ligiidae Tyliidae Mesoniscidae Synocheta Crinocheta



Abb. 35. Argumentationsschema zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Landassel-Hauptgruppen. □ = Plesiomorphie; ■ = Apomorphie; ■///■ = apomorphe Homologie; ■ - ■ = Konvergenz; R = Reduktionsmerkmal; fehlendes Symbol = Merkmalszustand nicht zu ermitteln; ? = Merkmalszustand noch nicht überprüft; ■ = intermediärer Merkmalszustand einer dreigliedrigen Transformationsreihe.

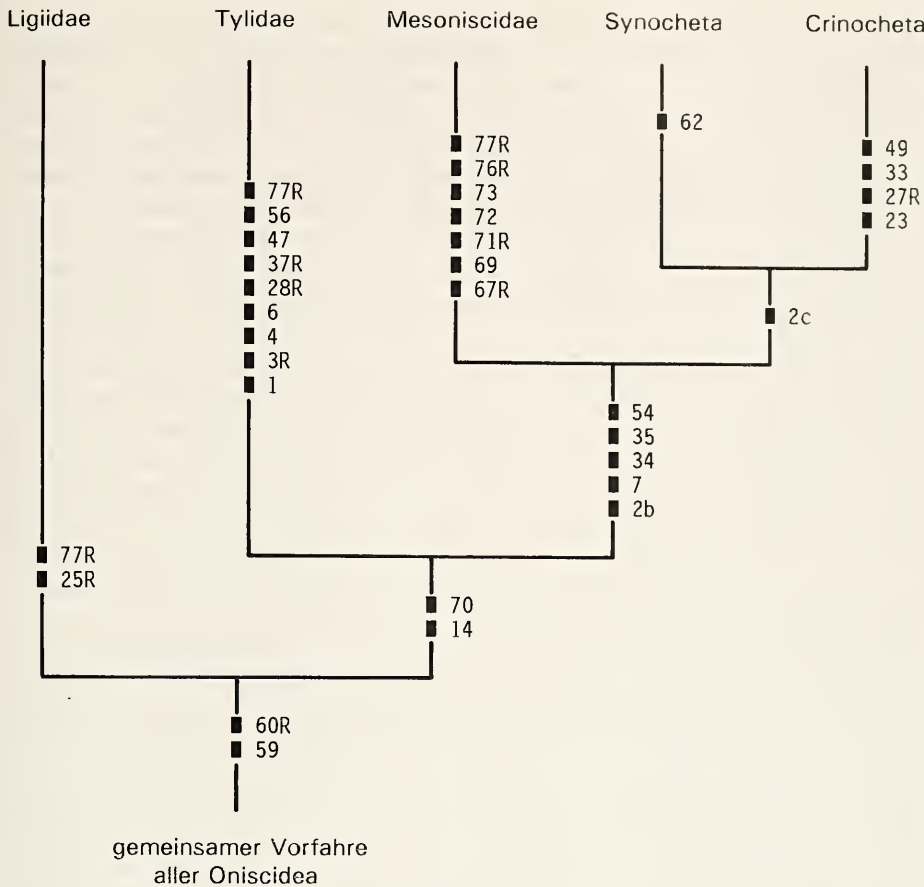


Abb. 36. Stammbaum der Oniscidea, rekonstruiert auf der Basis der in vorliegender Arbeit dargestellten Argumentation. Die Ziffern kennzeichnen Autapomorphien monophyletischer Taxa, welche in der Merkmalsauflistung des Kapitels 4. erläutert sind.

an den Pereion-Tergiten II–VII deutlich abgegliederte laterale Platten. Dies läßt eine konvergente Verschmelzung der Coxalplatten mit den Pereion-Tergiten bei untergeordneten Taxa der „Ligiamorpha“ möglich erscheinen. Die Befunde verdeutlichen, daß nur eine detaillierte anatomische Dokumentation der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen zu einer exakten phylogenetischen Bewertung dieses Merkmales beitragen kann.

Eine nahe Verwandtschaft der basalen Oniscidea-Familien Ligiidae und Tylidae kann ebenfalls nur unzureichend begründet werden. Hierfür steht nur das „konvergenzverdächtige“ Merkmal 77R (Reduktion der ersten Antenne) zur Verfügung, das ebenfalls bei *Mesoniscus* und untergeordneten Taxa der Crinocheta auftritt (vergleiche Fußnote 5) zu Merkmal 77R).

Mit betonter Vorsicht wird auf der Grundlage dieser Untersuchung die Hypothese einer Monophylie der ‚Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ errichtet. Hierfür sprechen die beiden Merkmale 14 und 70, welche die nach cranial verlagerten Ursprungsorte der Pleopoden-Remotoren Mm 9, 11 und 13 sowie die

Bildung eines Spermakanal zwischen den Medialwänden der männlichen Pleopoden-Endopoditen II charakterisieren. Zwar stehen genauere Untersuchungen zum Grundplan der Synocheta noch aus und wahrscheinlich ist das letztere Merkmal 70 bei den Crinocheta sekundär rückgebildet (s. Kap. 3.3.2.), doch ist die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Ligiidae und allen „non-ligiiden“ Landasseln nach Auffassung des Autors gegenwärtig die sparsamste und plausibelste Rekonstruktion der basalen Verzweigung im Oniscidea-Stammbaum.

Umstritten war bisher die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae. WÄGELE (1989) plädiert für eine enge Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Tylidae und vereinigt beide Gruppen mit den Ligiidae in einem Taxon „Diplochaeta“. Dagegen befürworten SCHMALFUSS (1989), ERHARD (1995a, b) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) die Existenz eines Monophylum ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘, für das TABACARU & DANIELOPOL (1996) den Namen Orthogonopoda vorschlagen. Für diese Hypothese sprechen fünf, teilweise sehr gewichtige Argumente, die neben der Verkleinerung der Uropoden-Endopodite (Merkmal 54) korrelative Veränderungen der äußeren männlichen Genitalorgane beschreiben. So stellen die Bildung von linear gebauten Pleopoden-Endopoditen II (Merkmal 34), einer spezifisch ausgerichteten Gelenkung zwischen Pleopoden-Protopodit II und Endopodit II (Merkmal 35) und die Entstehung eines speziellen Gonopoden-Lokomotors M 1 aus einem serialen Dorsoventralmuskel (Merkmal 7) gemeinsam einen stark differenzierten, abgeleiteten Merkmalskomplex dar, dessen konvergente Entwicklung bei den genannten drei Gruppen äußerst unwahrscheinlich ist. Schließlich mag auch die partielle Verschmelzung der ursprünglich paarigen Genitalpapillen (Merkmal 2b) in möglichem funktionellen Zusammenhang mit den genannten Merkmalstransformationen nur einmal in der gemeinsamen Ahnenlinie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta entstanden sein. Im Lichte der vorgebrachten Argumentation scheint die von WÄGELE (1989) vertretene These einer nahen Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Tylidae und Ligiidae weit weniger gut abgesichert zu sein. Diese These wird in erster Linie durch wenige Reduktionsmerkmale begründet, wie zum Beispiel die Rückbildung der 1. Antenne und der männlichen Genitalpapille, was sehr wahrscheinlich mehrmals unabhängig voneinander geschehen ist (zur detaillierten Diskussion der von WÄGELE verwendeten Merkmale vergleiche ERHARD 1995a: 106).

Schwieriger als der Monophylie-Nachweis der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ erweist sich momentan die Begründung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den drei genannten Gruppen. Zwei unterschiedliche Hypothesen werden gegenwärtig diskutiert. TABACARU & DANIELOPOL (1996) nennen drei Merkmale, die für ein Schwestergruppenverhältnis der Mesoniscidae und Synocheta sprechen. Ihr Merkmal „Reduktion der Ommatidien-Zahl auf drei oder weniger pro Auge“ stellt jedoch kein sehr aussagekräftiges Argument dar. Durch mehrfache konvergente Entwicklung haben einige höhlenbewohnende Taxa der Synocheta und Crinocheta funktionsfähige Komplexaugen verloren und es ist durchaus denkbar, daß ebenso Vorfahren der endogäisch lebenden und blinden Mesoniscidae unabhängig von anderen Oniscidea-Taxa ihre Augen völlig reduzierten. Ob vor dieser vollständigen Reduktion entsprechend des Synocheta-Grundplanes ein Stadium mit drei Ommatidien vorlag, ist nicht geklärt. Das Merkmal der Bildung von unpaaren Spermatophoren als Autapomorphie der ‚Mesoniscidae + Synocheta‘ erscheint ebenfalls etwas zweifelhaft und sollte deshalb exakter dokumentiert werden. TABACARU & DA-

NIELOPOL (1996) weisen in der Formulierung des Merkmals selbst schon auf eine mögliche konvergente Entstehung einer unpaaren Spermatophore hin. Die Bildung der aus zwei Komponenten bestehenden Spermatophore der Mesoniscidae ist auf eine Aneinanderlagerung von ursprünglich zwei Spermatophoren zurückzuführen, welche aus eng benachbarten Gonoporen der stark verkürzten Genitalpapille austreten. Jene der Synocheta entsteht dagegen infolge der bei dieser Gruppe auftretenden Fusion beider Samenleiter zumeist in der distalen Hälfte der verhältnismäßig langen Genitalpapille. Es bleibt fraglich, ob diese schon von VANDEL (1957) beschriebenen Befunde ausreichen, die Bildung einer unpaaren Spermatophore bereits für eine mögliche gemeinsame Stammart der Mesoniscidae und Synocheta anzunehmen. Das dritte Merkmal jedoch, das TABACARU & DANIELOPOL (1996) anführen, erweist sich nach Überprüfung als zuverlässig. Im Grundplan der Oniscidea tragen die Pereiopoden am Dactylus zwei Krallen, von welchen die proximale stets schwächer entwickelt ist und häufig einer kräftigen Borste gleicht. Diese proximale Krallen fehlt den Vertretern der Mesoniscidae und Synocheta, tritt jedoch bei allen anderen Oniscidea-Taxa auf. Leider handelt es sich wie beim ersten Argument beider Autoren um ein Reduktionsmerkmal das nur begrenzte Aussagekraft besitzt, da eine mögliche Konvergenz nicht zu widerlegen ist.

SCHMALFUSS (1989) und WÄGELE (1989) befürworten als alternative Hypothese ein Schwestergruppenverhältnis der Synocheta und Crinocheta. WÄGELE (1989: 115) begründet dies durch seine Merkmale 14–17, von welchen jedoch nur das Argument 15, die „mediane Verwachsung der männlichen Genitalpapillen“, Aussagekraft besitzt. Eine „Reduktion der Fiederborsten an den Pleopoden“ (Merkmal 14 in WÄGELE 1989) stellt kein durchgängiges Merkmal dar, weil Vertreter aus untergeordneten Taxa zumindest der Crinocheta (*Olibrinus*, *Armadilloniscus*, *Deto*) Fiederborsten an den Pleopoden tragen. Die Verwendung des Merkmals „Verlängerung des Pleopoden-Endopoditen I der Männchen“ als Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta ist bislang ebenfalls nicht ausreichend begründet. Das Argument erscheint fraglich und sollte überprüft werden, da bei vermeintlich basalen Vertretern der Synocheta (zum Beispiel *Brackenridgia bridgesi* in VANDEL 1965b) eine derartige Umbildung allenfalls andeutungsweise auftritt und weil sich deren Endopodite I von jenen der Mesoniscidae nur geringfügig unterscheiden (Merkmal 16 in WÄGELE 1989 und Merkmal 61 in ERHARD 1995a). Schließlich inserieren in den Grundplänen der Synocheta und Crinocheta die Uropoden-Endopoditen nicht an den medialen Seiten der Protopodite (Merkmal 17 in WÄGELE 1989), sondern noch terminal wie im Oniscidea-Grundplan, was basale Vertreter beider Gruppierungen deutlich zeigen (*Cantabroniscus*, *Papuaphiloscia*, *Anchiphiloscia*, siehe Kap. 3.4.).

Somit verbleibt für diese zweite Verwandtschaftshypothese das auch von SCHMALFUSS (1989) und ERHARD (1995a) vorgeschlagene Merkmal 2c, der Besitz einer vollständig verwachsenen Genitalpapille der Männchen, gegenwärtig als einzige mögliche Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta. Allerdings besitzen auch die Mesoniscidae ein unpaares Genitalpapillenrudiment, das jedoch im Unterschied zu den Verhältnissen der Synocheta und Crinocheta an seiner Dorsalseite sehr deutliche Spuren einer Paarigkeit aufweist (Abb. 4). Nur die Vollständigkeit der Verwachsung der ursprünglich paarigen Genitalpapillen kann deshalb als Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta Verwendung finden.

Es bleibt anzumerken, daß gegenwärtig keine Argumente zur Verfügung stehen, die eine nahe Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Crinocheta begründen

könnten. Die Merkmalsanalyse verdeutlicht außerdem, daß aufgrund des Mangels an aussagekräftigen Argumenten die Schwestergruppe der Mesoniscidae innerhalb der Orthogonopoda (sensu TABACARU & DANIELOPOL 1996) nicht mit Bestimmtheit zu benennen ist! Trotzdem wird hier unter Verwendung des Positivmerkmals 2c vorläufig an der in SCHMALFUSS (1989), WÄGELE (1989) und ERHARD (1995a) vertretenen Hypothese festgehalten und die Monophylie einer Gruppe ‚Synocheta + Crinocheta‘ postuliert. Dieser gewagte Schritt soll zum einen verdeutlichen, daß die von TABACARU & DANIELOPOL (1996) vertretene Hypothese zwar richtig sein kann, jedoch nicht abgesichert ist und zum anderen soll die phylogenetische Diskussion und die Suche nach aussagekräftigeren Merkmalen dadurch angeregt werden.

Die diskutierten Hypothesen können überprüft und möglicherweise gefestigt werden, wenn präzisere Angaben zum Synocheta-Grundplan vorliegen. So kann eine für die Synocheta noch ausstehende Bestimmung der Ausprägungen von Merkmalen der inneren Pleon-Anatomie (5, 12R, 15, 21R, 26, 53, 68, 74, 75 und 78, siehe Abb. 35) zusätzliche Argumente zur Verwandtschaftsanalyse innerhalb der Oniscidea liefern.

Von den fünf Hauptgruppen der Landisopoden können momentan die Tylidae, Mesoniscidae und Crinocheta durch eine Reihe stichhaltiger Argumente sehr gut als monophyletische Gruppen ausgewiesen werden (siehe Abb. 36). Problematisch hingegen ist der Monophylie-Nachweis der Familie Ligiidae, der gegenwärtig nur durch zwei Reduktionsmerkmale (25R, 77R) geführt werden kann, die teilweise auch konvergent bei anderen Gruppen auftreten. Auch lassen sich die Synocheta nur durch ein einziges stichhaltiges Merkmal 62 begründen, das die Verschmelzung der Gonoducte in der männlichen Genitalpapille beschreibt. Das von WÄGELE (1989) und TABACARU & DANIELOPOL (1996) genannte Merkmal eines zweigliedrigen Pleopoden-Endopoditen I der Männchen trifft als Autapomorphie der Gruppe vermutlich nicht zu, da verschiedene Vertreter der Synocheta (zum Beispiel *Brackenridgia*, *Cantabroniscus*, *Typhlotricholigioides*) wie im Landassel-Grundplan eingliedrige Pleopoden-Endopodite I tragen. Auch bestehen die Geißelglieder der zweiten Antenne bei den Synocheta nicht aus undeutlich abgesetzten Gliedern wie von TABACARU & DANIELOPOL (1996) gefordert, sondern sind wie bei den übrigen Oniscidea-Taxa deutlich voneinander getrennt, was rasterelektronenoptische Aufnahmen belegen.

Die hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse und die als Arbeitshypothese aufzufassende Stammbaum-Rekonstruktion lassen die Monophylie einer Gruppe ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta‘ plausibel erscheinen. Gleichzeitig verdeutlichen sie, wie wenig gesicherte Aussagen zur Phylogenie der Oniscidea gemacht werden können und mit welcher Vorsicht Rekonstruktionen der Stammesgeschichte zu bewerten sind.

5. Dank

Herrn Dr. H. SCHMALFUSS (SMNS) danke ich für zahlreiche sachliche Diskussionen, die kritische Durchsicht des Manuskriptes und die Bereitstellung von Isopoden-Material. Herrn Prof. Dr. W. MAIER (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) möchte ich für die Bereitstellung des histologischen Labors am Institut für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen und die Möglichkeit zur Anfertigung von mikroskopischen Schnittserien danken. Mein Dank gilt ferner Frau S. LEIDENROTH (SMNS) und Herrn H. SCHOPPMANN (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) für die Anfertigung der rasterelektronenoptischen Aufnahmen. Für die Überlassung von in vorliegender Arbeit berücksichtigtem Isopoden-Material danke

ich Miss A. J. A. GREEN (Launceston) sowie den Herren TH. MEYER (Tübingen) und A. STANICZEK (Tübingen).

6. Literatur

- BRUSCA, R. C. & WILSON, G. D. F. (1991): A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations. – Mem. Queensland Mus. 31: 143–204; Brisbane.
- CANNON, H. G. (1937): A new biological stain for general purposes. – Nature 139: 549; London.
- ERHARD, F. (1995a): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen am Pleon der Oniscidea (Crustacea, Isopoda). Zugleich ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Landasseln. – Zoologica 145: 114 pp.; Stuttgart.
- (1995b): Untersuchungen am Skelet-Muskel-System des Landassel-Pleon (Isopoda, Oniscidea). Ein Beitrag zur phylogenetisch-systematischen Stellung der Familie Mesoniscidae. – Verh. dt. zool. Ges. 88.1: 144; Stuttgart, Jena & New York.
- FERRARA, F. & TAITI, S. (1986): Validity of the genus *Anchiphiloscia* Stebbing, 1908 (Crustacea Isopoda Oniscidea). – Monitore zool. ital (N. S.) (Suppl.) 21: 149–167; Florenz.
- GREEN, A. J. A. (1961): A study of Tasmanian Oniscoidea (Crustacea: Isopoda). – Aust. J. Zool. 9: 258–365; Melbourne.
- (1966): Notes on species of *Actaecia* Dana (Isopoda, Oniscoidea) from Tasmania and New Zealand. – Pap. Proc. R. Soc. Tasm. 100: 67–69; Hobart.
- GRUNER, H.-E. (1953): Der Rollmechanismus bei kugelnden Landisopoden und Diplopoden. – Mitt. zool. Mus. Berl. 29: 148–179; Berlin.
- GRUNER, H. E. & TABACARU, I. (1963): Revision der Familie Mesoniscidae Verhoeff, 1908 (Isopoda, Oniscoidea). – Mitt. zool. Mus. Berl. 42: 15–34; Berlin.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. – 263 pp.; Urbana, Chicago & London (Univ. Illinois Press).
- HOESE, B. (1982): Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) 107: 396–422; Jena.
- KENSLEY, B. (1974): Aspects of the biology and ecology of the genus *Tylos* Latreille. – Ann. S. Afr. Mus. 65: 401–471; Kapstadt.
- KRAUTER, D. (1980): Ein rasch arbeitendes, schonendes Mazerationsmittel für Chitinpräparate: Diäthylentriamin. – Mikrokosmos 69: 395–397; Stuttgart.
- KÜMME, G. (1984): Fine-structural investigations of the pleopodal endopods of terrestrial isopods with some remarks on their function. – Symp. zool. Soc. Lond. 53: 77–95; London.
- LEWIS, F. & GREEN, A. J. A. (1994): Four new species of Actaeciidae (Isopoda: Oniscidea) from Australia, with a review of the family. – Invertebr. Taxon. 8: 1421–1442; Melbourne.
- SCHMALFUSS, H. (1974): Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis-Familie Tyllidae (Crustacea). – Z. Morph. Tiere 78: 1–91; Berlin.
- (1989): Phylogenetics in Oniscidea. – Monitore zool. ital. (N. S.), Monogr. 4: 3–27; Florenz.
- SCHULTZ, G. A. (1983): Two species of *Tylos* Audouin from Chile, with notes on species of *Tylos* with three flagellar articles (Isopoda: Oniscoidea: Tyllidae). – Proc. biol. Soc. Wash. 96: 675–683; Washington.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D. L. (1996): Phylogénie des isopodes terrestres. – C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. III) 319: 71–80; Paris.
- TAIT, J. (1917): Experiments and observations on Crustacea. Part IV. Some structural features pertaining to *Glyptonotus*. – Proc. R. Soc. Edinb. 37: 246–303; Edinburgh.
- TAITI, S. & FERRARA, F. (1991): Terrestrial Isopods (Crustacea) from the Hawaiian Islands. – Bishop Mus. Occas. Pap. 31: 202–227; Honolulu.
- VANDEL, A. (1952): Les Trichoniscides (crustacés – isopodes) de l'hémisphère austral. Leur place systématique, leur intérêt biogéographique. – Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A. Zool.) 6: 1–116; Paris.
- (1957): Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes. – C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. 245: 2160–2163; Paris.

- (1962): Isopodes terrestres (2. partie). – Faune de Fr. 66: 515 pp.; Paris.
 - (1965a): Sur l'existence d'ónicoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des isopodes terrestres. – Annls Spéleol. 20: 489–518; Paris.
 - (1965b): Les „Trichoniscidae“ cavernicoles (Isopoda terrestria; Crustacea) de l'Amérique du Nord. – Annls Spéleol. 20: 347–389; Paris.
- WÄGELE, J. W. (1982): Ultrastructure of the pleopods of the estuarine isopod *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea). – Zoomorphology 101: 215–226; Berlin.
- (1989): Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. – Zoologica 140: 262 pp.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. FRIEDHELM ERHARD, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [538_A](#)

Autor(en)/Author(s): Erhard Friedhelm

Artikel/Article: [Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae \(Isopoda: Oniscidea\) 1-40](#)