

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

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

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 550	70 S.	Stuttgart, 31. 1. 1997
----------------------------	--------	---------	-------	------------------------

Das pleonale Skelet-Muskel-System von *Titanethes albus* (Synocheta) und weiterer Taxa der Oniscidea (Isopoda), mit Schlußfolgerungen zur Phylogenie der Landasselns

The Pleonal Skeleton and Musculature
of *Titanethes albus* (Synocheta)
and of Further Taxa of the Oniscidea (Isopoda),
with Conclusions on the Phylogeny of Terrestrial Isopods

Von Friedhelm Erhard, Stuttgart

Mit 96 Abbildungen

Summary

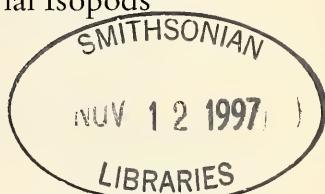
The pleonal skeleton and musculature of *Titanethes albus* is described and ground-plan characters of the Synocheta are reconstructed. The comparison with corresponding data on the taxa Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae and Crinocheta (ERHARD 1995a, 1996) discloses numerous character transformations inside the Oniscidea. They are used, together with further arguments, to propose a well-founded hypothesis on the phylogenetic relations of the main groups of terrestrial isopods.

It is concluded that the family Ligiidae represents the sister-group of all other oniscidean taxa. They split up into the family Tylidae and the well defined monophyletic taxon Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta. Inside the latter, the Synocheta are assumed to be the sister-group of the Crinocheta.

Zusammenfassung

Das Skelet und die Muskulatur des Pleon von *Titanethes albus* werden beschrieben und Grundplan-Merkmale der Synocheta rekonstruiert. Der Vergleich mit entsprechenden Daten der Taxa Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae und Crinocheta (ERHARD 1995a, 1996) deckt zahlreiche Merkmalstransformationen innerhalb der terrestrischen Isopoden auf. Gemeinsam mit weiteren Argumenten dienen sie der Errichtung einer begründeten Hypothese zu den phylogenetischen Beziehungen der Oniscidea-Hauptgruppen.

Es wird angenommen, daß die Familie Ligiidae die Schwestergruppe aller übrigen Landisopoden repräsentiert. Diese spalten sich auf in die Familie Tylidae und das wohl begründete



Monophylum Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta. Innerhalb letzterer Gruppe stehen vermutlich die Synocheta und Crinocheta in einem Schwestergruppen-Verhältnis.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material, Methoden und Abkürzungen	3
2.1. Material	3
2.2. Methoden	4
2.3. Abkürzungen	4
3. Zur Systematik einiger Oniscidea-Taxa	7
3.1. Ligiidae	7
3.2. Synocheta	7
4. Ergebnisse der anatomischen Untersuchung	11
4.1. Skelet des Pleon-Rumpfes	11
4.1.1. Exoskelet	11
4.1.2. Endoskelet	14
4.2. Dorsoventralmuskulatur des Pleon-Rumpfes	16
4.2.1. <i>Titanethes albus</i>	16
4.2.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen	20
4.3. Pleopoden	26
4.3.1. Pleopoden I und Genitalpapille	26
4.3.2. Pleopoden II	40
4.3.3. Pleopoden III	50
4.4. Uropoden	53
4.4.1. <i>Titanethes albus</i>	53
4.4.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen	55
4.5. Weitere anatomische Merkmale der Oniscidea	56
4.5.1. Verringerung der Mitteldarmdrüsen-Anzahl	56
4.5.2. Verschmelzung des Cephalon mit dem Thorax-Tergit I	56
4.5.3. Kotyledonen	59
4.5.4. Pars molaris	59
5. Merkmale der phylogenetischen Analyse	59
6. Diskussion	62
7. Danksagung	68
8. Literatur	68

1. Einleitung

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Oniscidea-Hauptgruppen waren in den vergangenen Jahren wiederholt Gegenstand phylogenetisch-systematischer Analysen (SCHMALFUSS 1989, WAGELE 1989, TABACARU & DANIELOPOL 1996a, b). Dabei wurden die Landisopoden-Taxa Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta in unterschiedlicher Weise zu übergeordneten Verwandtschaftsgruppen kombiniert. Der phylogenetischen Argumentation dienten vornehmlich Literaturmerkmale der äußeren Anatomie.

Um diesen Datensatz zu erweitern und um bestehende Verwandtschaftshypothesen zu bewerten, wurden von ERHARD (1995a, 1996) die pleonalen Skelet-Muskel-Systeme von Vertretern der Gruppen Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae und Crinocheta beschrieben und die Ergebnisse miteinander in Beziehung gesetzt. Mit vorliegender Arbeit wird der Pleon-Aufbau der Höhlen-Assel *Titanethes albus* aus der Gruppe Synocheta dokumentiert und mit weiteren Vertretern des Taxon verglichen. Von Bedeutung ist hierbei *Cantabroniscus primitivus*, eine im Wasser lebende Höhlenform,

die vermutlich hinsichtlich mehrerer Merkmale dem Grundplan der Synocheta nahe steht.

Mit dieser Studie liegt erstmals eine detaillierte Beschreibung der pleonalen Skelet-Muskel-Systeme von Vertretern aller eingangs genannten fünf Oniscidea-Hauptgruppen vor. Ein ausführlicher Vergleich der unterschiedlichen Pleon-Konstruktionen liefert nun einen umfassenden Datensatz, der zusammen mit weiteren Merkmalen und Literatur-Angaben unter phylogenetisch-systematischen Kriterien analysiert wird. Die hieraus gewonnenen Resultate ermöglichen eine Überprüfung der von ERHARD (1995a, 1996) formulierten Hypothese zur Phylogenie der Oniscidea und eine Bewertung der vorgeschlagenen Verwandtschaftshypothesen weiterer Autoren.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Folgende Landisopoden-Arten wurden untersucht:

Ligiidae:

Ligia oceanica (Linnaeus, 1767), W-Frankreich, Bretagne, Roscoff

Ligia italica Fabricius, 1798, S-Frankreich, Agay

Ligia novaezealandiae Dana, 1853, Neuseeland, Steward-Island

Ligidium hypnorum (Cuvier, 1792), S-Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen

Tylidae:

Tylos spinulosus Dana, 1853 sensu SCHULTZ (1983), Chile, Atacama, N Huasco, Quebrada Carrizalito (SMNS 10145)

Tylos „latreillei“¹⁾ Audouin, 1826, Griechenland, Insel Kreta, E Sitia und Insel Astipalea, Maltesana (SMNS 1242, 1549)

Helleria brevicornis Ebner, 1868, S-Frankreich, Esterel bei Agay

Mesoniscidae:

Mesoniscus alpicola (Heller, 1858), S-Deutschland, Bayern, 6 km W Berchtesgaden

Mesoniscus graniger (Frivaldszky, 1865), Rumänien, Bihar, Beins, Pestera Ciur Ponor (SMNS 6277)

Trichoniscidae (Synocheta):

Cantabroniscus primitivus Vandel, 1965, Spanien, Cantabrien, Ramales de la Victoria, Ampero, La Aparecida, Cueva Honda, Höhle (SMNS 9317)

Trichonethes kossugi Strouhal, 1953, Türkei, vilayet Konya, Tinaz Tepe, Magara-Höhle (SMNS 11341)

Hyloniscus riparius (C. L. Koch, 1838), S-Deutschland, Baden-Württemberg, Bad Buchau

Hyloniscus vividus (C. L. Koch, 1844), Slowenien, Golte-Plateau, Mozirje (SMNS 5261)

Alpioniscus balthasari Frankenberger, 1937, Kroatien, Fluss Cetina, Bitelić, Höhle bei Suhi Rumin (SMNS 5322)

Titanethes albus Schiödte, 1849, Slowenien, 30 km S Ljubljana, Videm-Popeć, Wasserhöhle (SMNS 5080, 5253)

Titanethes dahli Verhoeff, 1926, Kroatien, Pazarište, Likar ponor, Höhle (SMNS 5287)

¹⁾ In der Vergangenheit wurden häufig zwei Unterarten von *Tylos latreillei* unterschieden. Beide Formen sind ebenfalls aufgrund ihrer Ökologie zu trennen (SOIKA 1954). Sie werden heute in der Regel als *Tylos ponticus* Grebnitzky, 1874 und *Tylos europaeus* Arcangeli, 1938 bezeichnet, da nicht eindeutig zu entscheiden ist, welche der beiden Arten mit *Tylos latreillei* Audouin, 1826 übereinstimmt (SCHMALFUSS, persönliche Mitteilung). Die in vorliegender Untersuchung und in ERHARD (1995a, b und 1996) mit dem Namen *Tylos latreillei* behandelten Art entspricht *Tylos ponticus*.

Titanethes herzegowinensis Verhoeff, 1900, Montenegro, Cetinje, Cetinska pećina iznad Monastirja, Höhle (SMNS 5237)

Oritoniscus bonadonai Vandel, 1948, S-Frankreich, Corrèze, N Brive (SMNS 3054)

Trichoniscoides saeroensis Lohmander, 1910, Spanien, Cantabrien, E Laredo, Oriñón (SMNS 9315)

Trichoniscus provisorius Racovitza, 1908, Spanien, Cantabrien, E Laredo, Oriñón (SMNS 9314) und S-Deutschland, Baden-Württemberg, Urach (SMNS 4273)

Haplophthalmus montivagus Verhoeff, 1941, S-Deutschland, Baden-Württemberg, Urach (SMNS 4272, 4273)

Styloniscidae (Synocheta):

Styloniscus magellanicus Dana, 1853, S-Argentinien, Laguna Parrillar, 70 km W Punta Arenas (SMNS 10108)

Clavigeroniscus riquieri Arcangeli, 1930, Kamerun, Mount Cameroon (SMNS 15152)

Scyphacidae (Crinocheta):

Doto marina (Chilton, 1848), Tasmanien, mehrere Lokalitäten an der Nord- und Südküste

Scyphax ornatus Dana, 1853, Neuseeland, Lyall's Bay (SMNS 14014)

Actaeiidae (Crinocheta):

Actaecia bipleura Lewis & Green, 1994, Tasmanien, W Tamar River, W Greens Beach

Oniscidae (Crinocheta):

Oniscus asellus Linnaeus, 1758, S-Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen

Porcellionidae (Crinocheta):

Porcellio scaber Latreille, 1804, S-Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen.

Einem Außengruppenvergleich dienten folgende aquatische Isopoden:

Phreatoicidea:

Colubotelson sp., Australien, E-Victoria, Mount Baw Baw (SMNS 14019)

Valvifera:

Saduria entomon (Linnaeus, 1758), Finnland, Ostsee vor Tvarminne (SMNS 4205)

Cymothoida:

Anilocra frontalis Milne-Edwards, 1840, W-Frankreich, Bretagne, Atlantik vor Roscoff.

2.2. Methoden

Skelet und Muskulatur von *Titanethes albus* wurde mit Hilfe von manuellen Präparationen und histologischen Schnittserien rekonstruiert. Die Schnittdicken betragen 7 µm, die Färbung erfolgte in Hämatoxilin-Eosin und Azan. Zum Vergleich standen entsprechende Präparate und Schnittserien von *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Helleria brevicornis*, *Mesoniscus alpicola*, *Doto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* zur Verfügung. Die Ausprägungen einzelner Merkmale wurden an einer Reihe weiterer Isopoda-Arten durch manuelle Präparation bestimmt (siehe 2.1.).

Die Darstellung des Skelets der Untersuchungsobjekte erfolgte durch Mazeration der Tiere in Diäthylentriamin (KRAUTER 1980) und anschließender Färbung in Chlorazol-Black (CANNON 1937). Zur rasterelektronenoptischen Untersuchung dienten in Äthanol fixierte Tiere, die nach einer Hexamethyldisilizan-Behandlung an Luft getrocknet wurden.

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

2.3. Abkürzungen

A	Antenne
Ap	Apophyse
Ap M 48	M 48-Apophyse des Pleon-Sternits I der Stytoniscidae
Ap M 104	M 104-Apophyse des Pleon-Sternits I von <i>Titanethes</i>
C	Cuticula
En	Pleopoden-Endopodit
EnBg	Basalglied des Pleopoden-Endopoditen

<i>EnDg</i>	Distalglied des Pleopoden-Endopoditen
<i>Ep</i>	Pleopoden-Epipedit
<i>Ex</i>	Pleopoden-Exopodit
<i>Fl</i>	Führungsflappen
<i>Flex</i>	Rumpf-Flexor, seriell homolog zu M 1
<i>FosOcc</i>	Fossa occipitalis, Occipital-Furche
<i>G</i>	Gelenkpunkt, Gelenkungsregion, Fixbereich
<i>Gp</i>	Genitalpapille
<i>Ho</i>	Höckerorgan
<i>IöEn</i>	Insertionsöffnung des Endopoditen
<i>IöPep</i>	Insertionsöffnung des Pereiopoden
<i>IöPp</i>	Insertionsöffnung des Pleopoden
<i>IöU</i>	Insertionsöffnung des Uropoden
<i>Kü</i>	Sperma-Kanüle des männlichen Pleopoden-Endopoditen II
<i>M</i>	Muskel
<i>maW</i>	medioanteriore Wand des Uropoden-Protopoditen
<i>MaxT</i>	Tergit des Maxillipedens-Segmentes
<i>Mch</i>	Macrochaeten
<i>mdL</i>	mediodorsale Lamelle
<i>MI</i>	Muskel-Insertion
<i>Mm</i>	Muskeln
<i>PeDAp</i>	Pereion-Dorsalapophyse
<i>PeEm</i>	Pereion-Epimer
<i>PeS</i>	Pereion-Segment
<i>PeSt</i>	Pereion-Sternit
<i>PeStAp</i>	Apophyse des Pereion-Sternits
<i>PeT</i>	Pereion-Tergit
<i>PlDAp</i>	Pleon-Dorsalapophyse
<i>PlEm</i>	Pleon-Epimer
<i>PlS</i>	Pleon-Segment
<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>PtDAp</i>	Pleotelson-Dorsalapophyse
<i>PtSt</i>	Pleotelson-Sternit
<i>PtT</i>	Pleotelson-Tergit
<i>Ri</i>	Rinne
<i>S</i>	Samenleiter, Vas deferens
<i>Sch</i>	cuticuläre Schuppen oder Borsten
<i>Sg</i>	Segmentgrenze
<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>vApPls</i>	ventrale Apophyse des Pleon-Segmentes
<i>vApSg</i>	ventrale Apophyse der Pleon-Segmentgrenze
<i>vLM</i>	ventrale Längsmuskulatur
<i>Vs</i>	Ventralschild der Genitalpapille
<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 Pereion-Segmente VI und VII sowie die Ziffern I–V auf die Pleon-Segmente I–V.

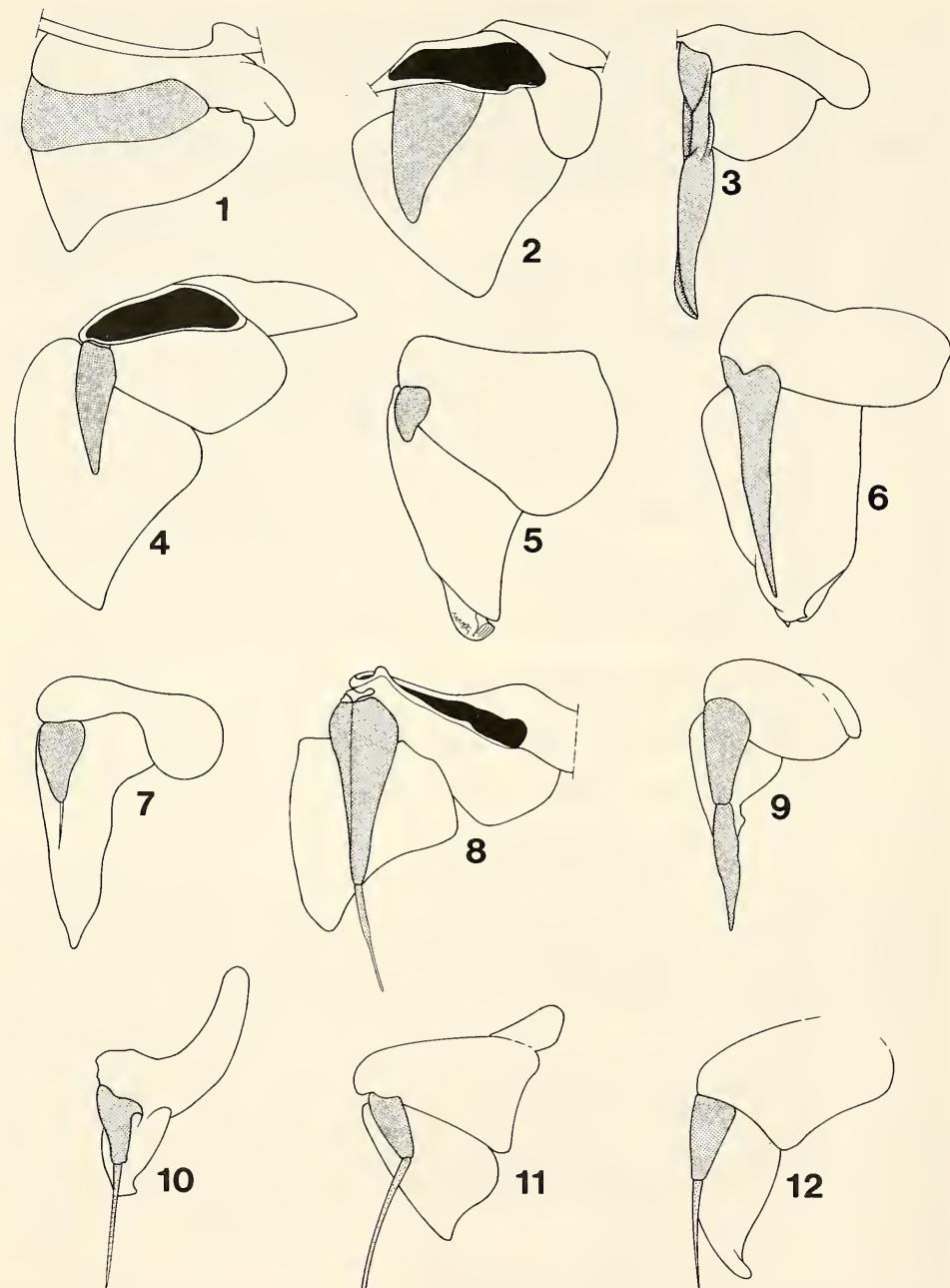


Abb. 1–12. Pleopoden I ♂ verschiedener Oniscidea-Arten, Endopodite dunkel. – 1. *Ligia oceanica* (Ligiidae) (nach ERHARD 1995a); – 2. *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae) (nach ERHARD 1996); – 3. *Doto marina* (Crinocheta, Scyphacidae); – 4. *Canabroniscus primitivus* (Synocheta, Trichoniscidae); – 5. *Typhlotricholigoides aquaticus* (Synocheta, Trichoniscidae) (nach VANDEL 1965a); – 6. *Caucasonthes vandeli* (Synocheta, Trichoniscidae) (nach TABACARU 1993b); – 7. *Hyloniscus riparius* (Synocheta, Trichoniscidae) (nach GRUNER 1965–1966); – 8. *Titanethes albus*

3. Zur Systematik einiger Oniscidea-Taxa

3.1. Ligiidae

Zur Familie Ligiidae werden gegenwärtig die Gattungen *Ligia*, *Ligidium* und *Ligiooides* gerechnet. Die letztere, monotypische Gattung wurde von WAHRBERG (1922) aufgrund eines einzigen Weibchens der vom selben Autor beschriebenen Art *Ligiooides intermedius* errichtet. Da für vorliegende Untersuchung kein Vergleichsmaterial dieser Art zur Verfügung steht, bleibt die Gattung *Ligiooides* hier unberücksichtigt.

Arten der in SCHMÖLZER (1965) als Gattungen geführten Taxa *Tauroligidium*, *Typhloligidium* und *Caucasoligidium* wurden aufgrund willkürlicher Überbewertung einzelner Merkmale aufgestellt (Anpassungen an Höhlenbiotope) und sind zur Gattung *Ligidium* zu rechnen, welche als monophyletisch betrachtet wird (SCHMALFUSS 1979: 2).

3.2. Synocheta

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt existiert kein System der Synocheta, das den Anforderungen einer konsequent phylogenetischen Systematik sensu HENNIG (1966) entspräche. So sind die Synocheta-Familien nur unzureichend oder überhaupt nicht als Monophyla begründet. Um Fragen hinsichtlich der Grundpläne der Synocheta und untergeordneter Taxa zu diskutieren, kann als Arbeitshypothese jedoch eine Klassifikation der Synocheta dienen, die von VANDEL (1953a, 1960) vorgeschlagen und von TABACARU (1993a) präzisiert wurde und die im wesentlichen auf der Morphologie der männlichen Pleopoden I und II basiert.

Dieser Klassifikation von TABACARU (1993a) folgend, nimmt die monotypische Gattung *Cantabroniscus* eine basale Stellung innerhalb der Familie Trichoniscidae ein. Die Gattung wird mit 11 weiteren Gattungen (*Brackenridgia*, *Caucasonethes*, *Escualdoniscus*, *Tauronethes*, *Amerigoniscus*, *Finaloniscus*, *Typhlotricholigoides*, *Trichonethes*, *Antennulonethes*, *Psachonethes*, *Chasmatoniscus*) in der Gruppe der Typhlotricholigoidini zusammengefaßt. Männliche Vertreter dieser Gruppe tragen lediglich einen eingliedrigen Pleopoden-Endopodit I (Abb. 4–6), während alle übrigen Trichonisciden am Endopodit I ein Endglied tragen, das borsten-, stab- oder lanzenartig geformt ist (Abb. 7–9). Die Außengruppen Ligiidae, Mesoniscidae und Crinocheta besitzen wie die Typhlotricholigoidini eingliedrige Endopoditen I ohne zusätzliche Anhänge (Abb. 1–3). Im Grundplan der Tylidae sind die Endopoditen I im Gegensatz zu den Exopoditen I vollständig reduziert (siehe ERHARD 1995a, 1996) und können deshalb nichts zur Erkenntnisfindung beitragen. Aufgrund der geschilderten Merkmalsverteilung muß angenommen werden, daß der Besitz eines eingliedrigen Endopoditen I, der keine weiteren auffälligen Anhänge trägt, ein Grundplan-Merkmal der Oniscidea darstellt. Deshalb wird hier, obgleich eine Reduktion von Terminalgliedern nicht auszuschließen ist (TABACARU 1993a), in Übereinstimmung mit VANDEL (1965a) und TABACARU (1994) der Zustand der männlichen Endopoditen I der Typhlotricholigoidini vorläufig als der plesiomorphe innerhalb der

(Synocheta, Trichoniscidae); – 9. *Trichoniscus noricus* (Synocheta, Trichoniscidae) (nach GRUNER 1965–1966); – 10. *Styloiscus magellanicus* (Synocheta, Styloiscidae); – 11. *Titana mirabilis* (Synocheta, Titanidae) (nach VANDEL 1952); – 12. *Turanoniscus anacanthotermitis* (Synocheta, Turanoniscidae) (nach BORUTZKY 1969).

Trichoniscidae und Synocheta interpretiert. Diese Ansicht steht in Widerspruch zu der Auffassung von WÄGELE (1989), der im Grundplan der Synocheta zweigliedrige Pleopoden-Endopodite I der Männchen als autapomorphes Merkmal der Gruppe vorsieht.

Der stilettförmige Pleopoden-Endopodit I der männlichen Crinocheta (Abb. 3) ist Teil eines komplexen Kopulationsapparates und erscheint deshalb als spezialisierter Gonopode in stark abgeleiteter Gestalt, verglichen mit dem Oniscidea-Grundplan. In diesem Grundplan liegt hingegen der Endopodit I als undifferenzierter, blattförmiger und kurzer Anhang vor, der in dieser Form bei Vertretern der Ligiidae und Mesoniscidae erhalten ist (Abb. 1–2; cf. ERHARD 1995a, 1996). Innerhalb der Gruppe der Typhlotricholigoidini sensu TABACARU (1993a) tritt eine verhältnismäßig unspezialisierte und kurze Ausprägung der Endopodite I nur bei *Cantabroniscus*, *Typhlotricholigioides*, *Escualdoniscus* und *Brackenridgia* auf (Abb. 4–5; cf. VANDEL 1948, 1965a, b), während die Vertreter der übrigen Gattungen auffallend verlängerte Endopodite I tragen (Abb. 6; cf. VANDEL 1950, 1953b, 1965b, STROHAL 1953, 1971, BORUTZKY 1962, VERHOEFF & STROHAL 1967, SCHMALFUSS 1986, TABACARU 1993b). Weiterhin sind innerhalb der Typhlotricholigoidini nur die Exopoditen I von *Cantabroniscus primitivus* und weniger Arten von *Brackenridgia* einfach gebaut sowie unspezialisiert und leisten sicherlich keinen wesentlichen Beitrag zur Kopulation (Abb. 4; TABACARU 1993b). Dagegen weisen jene der übrigen Typhlotricholigoidini-Gattungen in abgeleiteter Weise anatomische Sonderbildungen der Exopoditen I auf, die dem Vorgang des Spermattransports (in noch nicht bekannter Weise) dienlich sind (Abb. 5–6).

Die erläuterten Befunde ergeben Hinweise darauf, daß *Cantabroniscus primitivus* zumindest bezüglich der Anatomie der männlichen Endopodite I der Grundplan-Situation der Trichoniscidae nahekommt. Übereinstimmend hiermit bezeichnet schon VANDEL (1965a) *Cantabroniscus primitivus* als den einzigen Trichonisciden, dessen erste Pleopoden jegliche sexuelle Differenzierungen fehlen. Dies ist nicht vollständig richtig, denn die Endopodite I der Männchen dienen schon im Grundplan der Synocheta als Beweger der Genitalpapille und zeigen deshalb einen leichten Sexualdimorphismus (Kap. 4.3.1.3.). Trotzdem erscheint es gerechtfertigt, wenn auf der Suche nach Grundplan-Merkmalen der Trichoniscidae diese Art zur Überprüfung der Lesrichtung von Merkmalstransformationen in Betracht gezogen wird.

Darüberhinaus scheint auch hinsichtlich der Rekonstruktion des Grundplanes der Synocheta die Gruppe der Typhlotricholigoidini und insbesondere *Cantabroniscus primitivus* wichtig zu sein, was folgende Überlegung verdeutlicht. Die Synocheta beinhalten neben den Trichoniscidae (inklusive der Gattung *Buddelundiella*, cf. SCHMALFUSS 1981) die Familien Styloniscidae, Titanidae, Schöbliidae und Turanoniscidae. Letztere vier Gruppen werden von TABACARU (1993a) zur Überfamilie Styloiscoidea zusammengefaßt, obgleich keine aussagekräftigen Argumente vorliegen, die die Monophylie der Gruppe begünden könnten. Manuelle Präparationen an *Styloiscus magellanicus* konnten die von VANDEL (1952) beschriebene apomorphe Ausprägung von Skelet und Muskulatur des männlichen Pleon-Segmentes I bestätigen (Abb. 10, 13–14). Das Pleon-Sternit I der männlichen Tiere der Art entsendet jederseits eine mächtige Apophyse (Ap M 48) in das Rumpf Finnere, an welchen jeweils zwei äußerst kräftige Muskelstränge entspringen. Diese dienen der Lokomotion der transversal mächtig entwickelten Protopodite und insbesondere der Endopodite I, die als Kopulationshilfswerze fungieren. Wird diese Konstruk-

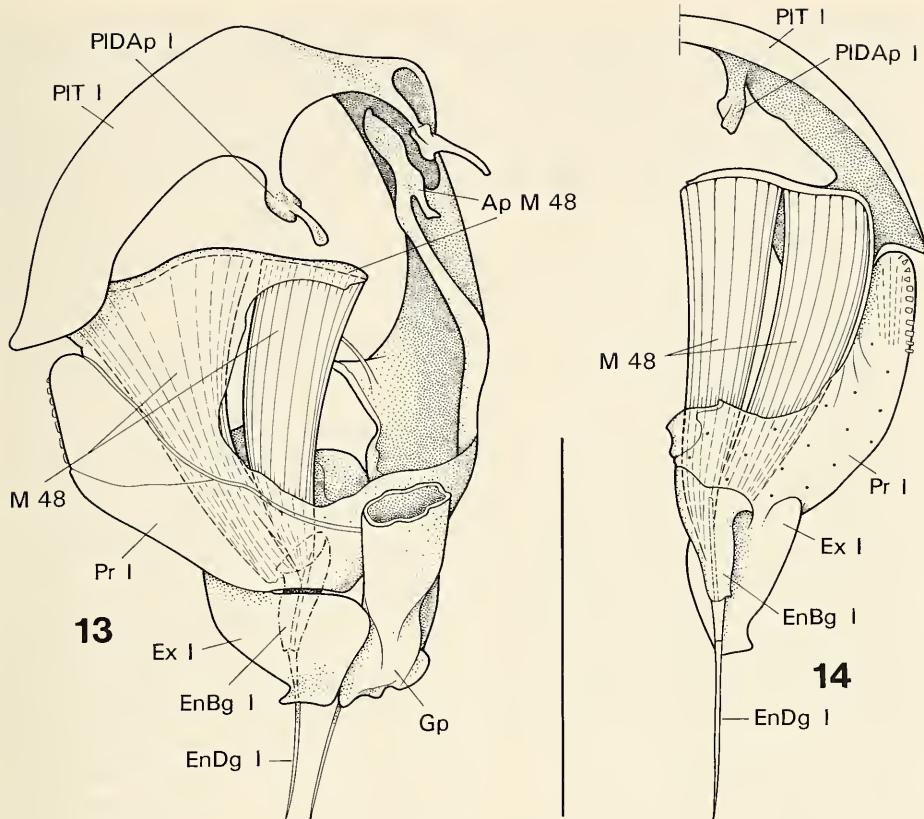


Abb. 13–14. *Styloiscus magellanicus*, ♂. – 13. Skelet des Pleon-Segmentes I, M 48 einer Seite eingezeichnet, Ansicht von craniolateral; – 14. Skelet des Pleopoden I der rechten Seite, M 48 eingezeichnet, Ansicht von dorsal. – Maßstab: 1 mm.

tion mit dem Grundplan der Pleopoden I der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta verglichen (Abb. 33; ERHARD 1995a, 1996), so können zur Homologisierung der gewaltigen Muskelstränge lediglich die im medialen Protopodit-Raum vorhandenen Mm 47 und 48 in Betracht kommen. Da ein isolierter medialer Endopodit-Lokomotor M 47 im Gegensatz zu *Styloiscus magellanicus* bei dem Styloisciden *Cordioniscus stebbingi* erhalten ist (VANDEL 1952: Fig. 6b, „m. end.“), erscheint es naheliegend, daß es bei den fraglichen Muskelsträngen der Styloiscidae um den ursprünglich als Protopodit-Depressor arbeitenden M 48 handelt. Dieser liegt im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta als intrinsischer Muskel vor, der am Pleon-Sternit I entspringt und zur distalen Protopodit I-Ventralwand zieht (Abb. 33). Die Homologie-Hypothese wird bekräftigt durch den spezifischen Verlauf des M 48, der auch bei *Styloiscus* am Sternit I ansetzt und an die Protopodit I-Ventralwand führt. Als evolutive Neuheit inseriert der laterale Ast des zweiteiligen Muskels bei *Styloiscus magellanicus* zusätzlich an einer Apophyse des Endopodit-Basalgliedes. Daneben kann möglicherweise auch das stabförmige Distalglied bewegt werden, da es eine lange, im Basalglied verlaufende Sehne besitzt, an der vielleicht der mediale Ast des M 48 ansetzt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Mesoniscidae und Crinocheta erscheint der Muskel bei sehr vielen Synocheta-Arten

zweibündelig. Leider sind Einzelheiten zur Myologie der verhältnismäßig kleinen Styloniscidae-Arten nur anhand von mikroskopischen Serienschnitten zu bestimmen, die gegenwärtig nicht vorliegen.

Die Untersuchungen von VANDEL (1952) zeigen, daß nicht nur die Styloniscidae, sondern ebenfalls *Titana mirabilis*, ein Angehöriger der Familie Titanidae, eine entsprechende abgeleitete Muskel- und Skelet-Konstruktion des Pleomers I aufweisen (Abb. 11). Aufgrund des Besitzes dieser komplexen Apomorphie läßt sich eine monophyletische Gruppe begründen, der zumindest die Styloniscidae und die Titanidae angehören, sofern beide Familien monophyletisch sind. Zumindest die Monophylie der Styloniscidae könnte durch die abgeleitete Struktur der männlichen Genitalpapille, welche bei Vertretern aller Gattungen verkürzt erscheint, in ihrer distalen Hälfte vergrößert ist und mit einem medianen konischen Lobus endet, vage abgesichert werden (Abb. 13, 54; cf. VANDEL 1952, TABACARU 1993a). Diese strukturelle Besonderheit liegt bei den Trichoniscidae, Titanidae und Turanoniscidae offenbar nicht vor.

Die von VANDEL (1952), BORUTZKY (1969) und TABACARU (1993a) postulierte nahe Verwandtschaft der Schoebliidae und Turanoniscidae mit den Familien Styloniscidae und Titanidae ist gegenwärtig nur unbefriedigend begründet. Leider existieren von Vertretern der ersten beiden Familien hinsichtlich der inneren Morphologie des männlichen Pleon-Segmentes I keine Beschreibungen.

Die männlichen Tiere der Styloniscidae, Titanidae und Turanoniscidae tragen stets zweiteilige Endopodite I, deren Distalglieder einen schmalen Stab darstellen. Die Exopodit-Insertion befindet sich nahe des Endopoditen (Abb. 10–12; cf. VANDEL 1952, BORUTZKY 1969). Entsprechende Daten zu Vertretern der Schoebliidae liegen leider nicht vor. Einen äußerlich ähnlichen Aufbau des Pleopoden-Endopoditen I zeigen ebenfalls die männlichen Vertreter einer Reihe von Gattungen der Trichoniscidae wie beispielsweise *Titanethes* (Abb. 8), *Trichoniscoides*, *Metatrichoniscoides*, *Spelaeonethes* und *Oritoniscus*. Räumt man die Möglichkeit einer einmaligen Entstehung von zweigliedrigen Endopoditen I innerhalb der Synocheta ein, so könnten aufgrund dieses Merkmals einige Gruppen der Trichoniscidae mit den Styloiscoidea sensu TABACARU (1993a) näher verwandt sein als mit Angehörigen der Typhlotricholigoidini, die vermutlich in ursprünglicher Weise eingliedrige Endopodite I tragen. Diese Hypothese einer Paraphylie der Trichoniscidae bedarf selbstverständlich weiterer Bestätigung. Sie betont jedoch die Bedeutung der Einbeziehung von *Cantabroniscus primitivus* in den Prozeß der Rekonstruktion des Grundplanes der Synocheta.

Die Einschätzung von VANDEL (1965a), daß die aquatische Lebensweise von *Cantabroniscus primitivus* und *Typhlotricholigoides aquaticus* ursprünglich sei und ein Indiz für die von anderen Landasseln unabhängige Evolution der Synocheta darstelle, ausgehend von wasserlebenden Vorfahren, trifft sicherlich nicht zu (cf. TABACARU & DANIELOPOL 1996b: 172). Die Art besitzt ein Wasserleitungssystem, das zwar partiell reduziert zu sein scheint (Kap. 4.3.1.2.), das aber aufgrund seiner komplexen Anordnung ohne Einschränkung mit jenem der übrigen Landisopoden zu homologisieren ist und als apomorphes Grundplanmerkmal der Oniscidea (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989) eindeutig für die Zugehörigkeit von *Cantabroniscus primitivus* zu diesem Monophylum spricht. Da das Wasserleitungssystem eine unverzichtbare Voraussetzung der terrestrischen Isopoden für ein erfolgreiches Landleben darstellt, müssen auch die Vorfahren von *Cantabroniscus primitivus* demzufolge terrestrische Formen gewesen sein.

Titanethes albus wurde aufgrund seiner Größe und der dadurch erleichterten präparativen Handhabung für die vorliegende Untersuchung ausgewählt. Aufgrund der Anatomie der männlichen Pleopoden I, die am verlängerten Grundglied der Endopoditen I eine lange Terminalborste tragen und im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Typhlotricholigoidini diesbezüglich abgeleitet erscheinen, wird *Titanethes* mit einer Reihe weiterer Gattungen von TABACARU (1993a) in die Trichoniscidae-Gruppe Spelaeonethini gestellt.

4. Ergebnisse der anatomischen Untersuchung

Die im folgenden dargestellten Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Pleon von *Titanethes albus* (Kap. 4.1.–4.4.) werden mit den in ERHARD (1995a, 1996) erzielten Resultaten von Pleon-Studien weiterer Landassel-Arten verglichen. Die fortlaufende Bezifferung der im Pleon vorhandenen Muskeln bezieht sich deshalb auf die in oben zitierten Arbeiten verwendete Numerierung. Eine Zusammenstellung über die seriell homologen Pleon-Muskeln der Oniscidea erfolgt in ERHARD (1995a: 96).

Die vorliegende Studie umfaßt die Beschreibung von drei Merkmalskomplexen des Pleon: Skelet und Dorsoventralmuskulatur der Pleon-Segmente I–V, Skelet und Muskelsysteme der Pleopoden I–III sowie Aufbau und Bewegungsapparat der Uropoden. Die Untersuchung erfolgte in der Regel an männlichen Tieren, da sie im Vergleich zu den Weibchen wegen des Besitzes der äußeren Genitalorgane eine größere Merkmalsvielfalt bieten. Werden dennoch weibliche Tiere berücksichtigt, so ist im besonderen darauf hingewiesen.

Im beschreibenden Teil der Arbeit (Kap. 4.) werden nur stichhaltige Apomorphien mit *Nummern* gekennzeichnet. Merkmale, die sehr konvergenzverdächtig sind, die nicht mit Sicherheit im Grundplan einer Gruppe auftreten oder deren Lesrichtung unklar ist, bleiben ohne Nummer und werden in der abschließenden Diskussion (Kap. 6.) nicht berücksichtigt. Reduktionsmerkmale sind durch ein „R“ markiert. In den graphischen Rekonstruktionen sind cuticuläre Membranen fett punktiert.

Häufig werden Merkmale der inneren Anatomie in die phylogenetische Diskussion einbezogen, deren Dokumentation einen erheblichen methodischen Aufwand erfordert. Daher können jeweils nur wenige oder in manchen Fällen nur ein Vertreter einer Landisopoden-Teilgruppe berücksichtigt werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind deshalb im Rahmen der genannten Einschränkung zu bewerten, sie repräsentieren lediglich den gegenwärtigen Stand der Forschung.

4.1. Skelet des Pleon-Rumpfes

4.1.1. Exoskelet (Abb. 15–18)

Das Pleon von *Titanethes albus* besteht aus fünf gegeneinander beweglichen Segmenten, die jeweils ein Paar Spaltextremitäten tragen, sowie dem terminalen Pleotelson, an dem die styliformen Uropoden inserieren. Das Pleon-Tergit IV des geschlechtsreifen Männchens trägt jederseits lateral ein deutlich sichtbares Höckerorgan (Ho), das von dem weit ausladenden Pleon-Epimer III (PlEm III) teilweise überdacht wird (Abb. 16–18). Der dicht beborstete Höcker trägt laterocranial eine



Abb. 15. *Titanethes albus*, ♂; Slowenien, Videm-Popeč, Wasserhöhle. – Foto: H. SCHMALFUSS.

„henkelartige“ Struktur, wie dies bereits von VERHOEFF (1926: Abb. 12) und STROUHAL (1939) beschrieben wurde. Beide Autoren sehen in den mit zahlreichen Poren ausgestatteten Höckern Drüsenorgane, die „sexuellen Zwecken“ dienen. In diesem Sinne wäre es denkbar, daß die ausschließlich bei Männchen auftretenden Organe Sexuallockstoffe produzieren und abgeben, die, von den Weibchen rezipiert, zur Partnerfindung beitragen könnten. Innerhalb der Gattung *Titanethes* tragen ebenfalls die Männchen von *T. biseriatus* Höckerorgane auf dem Pleon-Tergit IV sowie männliche *T. herzegowinensis* jeweils ein unpaareres Höckerorgan auf dem Pereion-Tergit II. *Titanethes dahli* fehlen vergleichbare Strukturen.

Die unpaare Genitalpapille von *Titanethes albus* bildet mit den Protopoditen I und den als Kopulationshilfsorganen entwickelten Pleopoden-Endopoditen I beider Seiten eine dauerhafte und stabile Einheit (Abb. 31–32). Die männlichen Pleopoden-Endopodite II sind wie im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta (ERHARD 1996: 21) als linear gebaute, zweigliedrige Gonopoden entwickelt.

Mediane, sklerotisierte Sternalprocessus wie sie in der Gattung *Ligia* stets vorhanden sind, aber auch bei anderen Isopoda- und Peracarida-Gruppen auftreten (ERHARD 1995a: 10), fehlen dagegen bei *Titanethes albus* sowie *Ligidium hypnorum*, *Tylos latreillei* und *Mesoniscus alpicola* sowie den Synocheten *Cantabroniscus primitivus*, *Hyloniscus riparius*, *Styloniscus magellanicus* und den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus*. Die Reduktion der Sternalprocessus am caudalen Pleon-Abschnitt wird hier als Merkmal 79 R in der phylogenetischen Diskussion berücksichtigt (Kap. 6.).

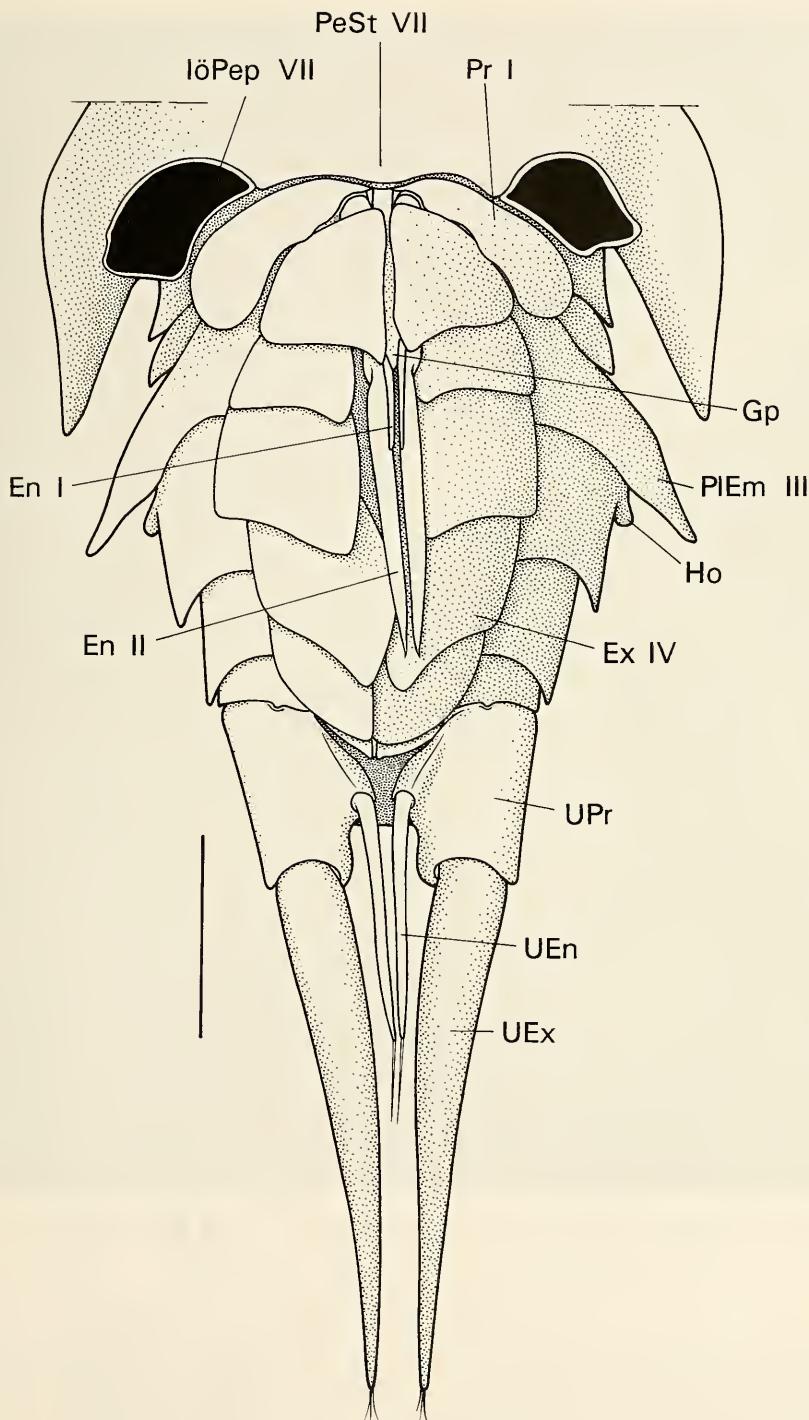


Abb. 16. *Titanethes albus*, ♂, Pleon von ventral. – Maßstab: 1 mm.

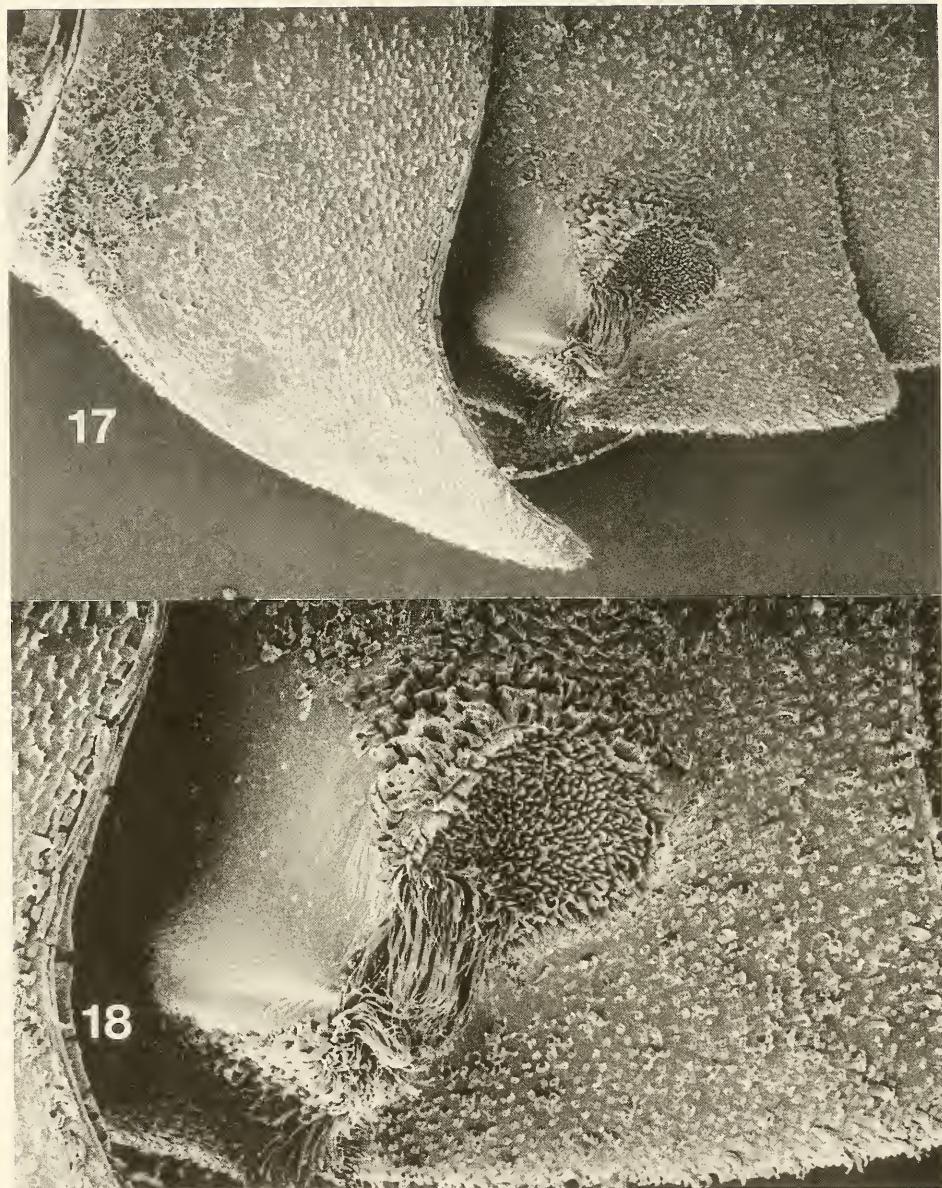


Abb. 17-18. *Titanethes albus*, ♂. – 17. Laterale Region der Pleon-Tergite III und IV; – 18. Pleon-Tergit IV mit Höckerorgan.

4.1.2. Endoskelet (Abb. 19)

Wie im Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a: 14, 72) sind an den lateralen Vorderkanten aller Tergite Dorsalapophysen (PlDAp) als Anheftungsorte der Dorsoventralmuskulatur entwickelt und die Innenseiten der Dorsalwände aller Pleopoden-Protopodite tragen stilettförmige Apophysen (PrAp) als Insertionsorte der Pleopoden-Levatoren.

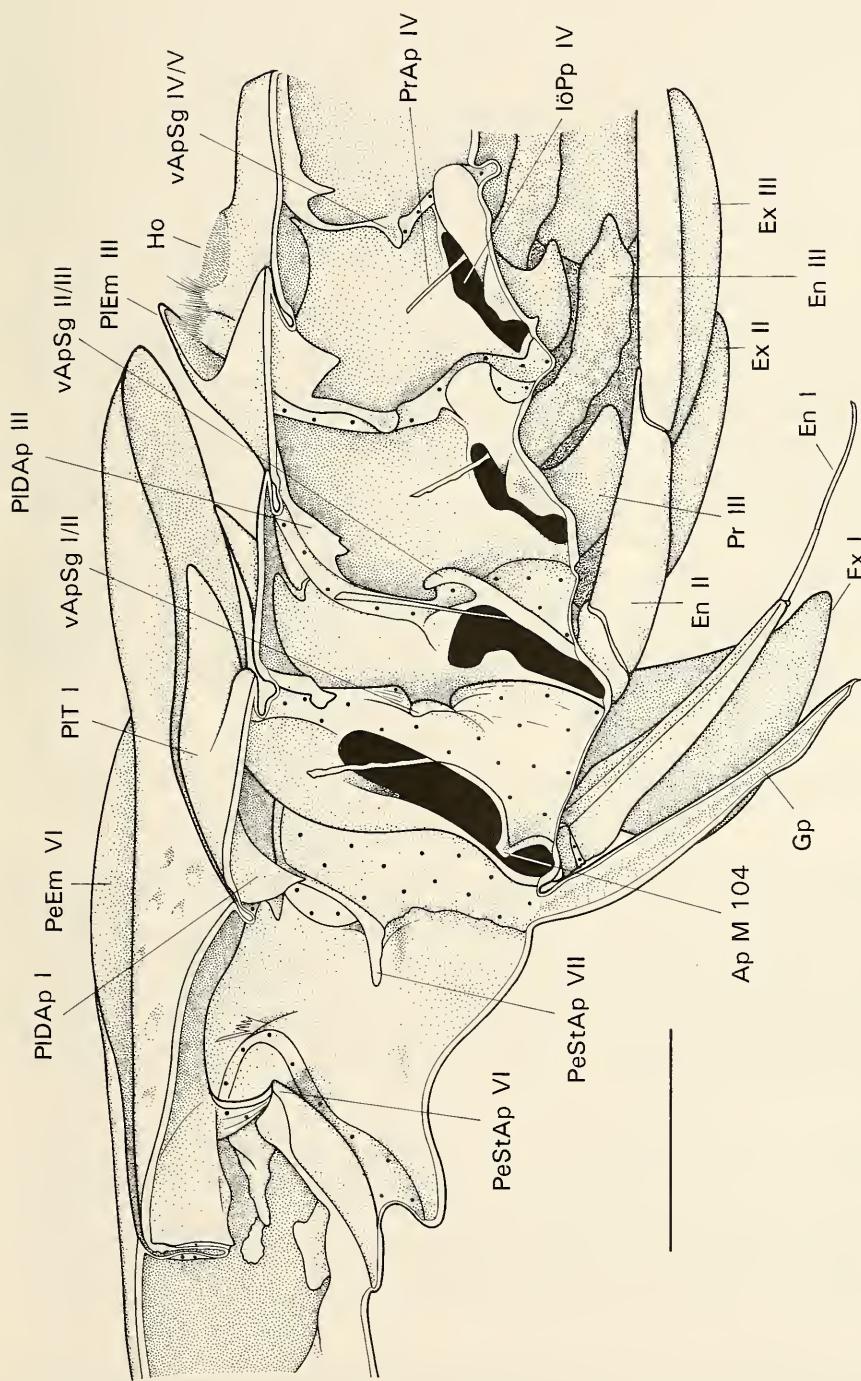


Abb. 19.

Titanethes albus, ♂, medianer Sagittalschnitt durch das Skelet der hinteren Pereion- und der vorderen Pleon-Region, Ansicht von medial.
— Maßstab: 1 mm.

Insertionsorte der Pereion- und Pleon-Ventrum-Levatoren sowie der ventralen Längsmuskulatur treten bei *Titanethes albus* in Gestalt von intersegmentalen Ventralapophysen auf (PeStAp, vApSg). Im Vergleich zu den beiden vorderen Pleon-Ventralapophysen sind jene der Pleon-Segmentgrenzen III/IV, IV/V und V/Pleotelson weit lateral angeordnet und werden im wesentlichen vom jeweils hinteren Sternit der einzelnen Segmentpaarungen gebildet. An ihnen inserieren nur noch die Ventrum-Levatoren Mm 10, 12 und 14, jedoch nicht die ventrale Längsmuskulatur, die weiter medial an den Sterniten ansetzt (Abb. 24). Eine entsprechende Ausprägung konnte ebenfalls bei den Synocheten *Cantabroniscus primitivus*, *Hyloniscus riparius* und den dahingehend untersuchten Vertretern der Crinocheta, *Doto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* (cf. ERHARD 1995a: 11, 13), beobachtet werden. Bei letzteren drei Arten tritt die vorderste Pleon-Ventralapophyse als membranöse, fingerförmige Bildung des Pleon-Ventrum I auf, besitzt keine Skleritverbindung mehr mit dem folgenden Segement II und dient als flexibel bewegliche Brücke für die ventrale Längsmuskulatur (Merkmal 5, Abb. 25, cf. ERHARD 1995a: 14). Die Annahme, daß auch den Synocheta die entsprechende Skleritverbindung fehlt (cf. ERHARD 1995a: 14), kann durch vorliegende Untersuchung an *Titanethes albus* und *Cantabroniscus primitivus* nicht bestätigt werden. Die vorderste Pleon-Ventralapophyse wird bei beiden Arten wie auch bei *Ligia* und *Mesoniscus* von Skleriten der Pleomeren I und II gemeinsam aufgebaut (cf. ERHARD 1995a, 1996).

Eine besondere Skelet-Struktur trägt *Titanethes albus* in Gestalt einer Apophyse (Ap M 104), die medial am posterioren Pleon-Sternit I-Steg liegt, unmittelbar caudal der Pleopoden-Insertion I. Sie dient der Insertion des M 104 (Kap. 4.2.1.). Eine solche Apophyse fehlt *Cantabroniscus primitivus* und ist im Grundplan der Synocheta nicht enthalten.

4.2. Dorsoventralmuskulatur des Pleon-Rumpfes (Abb. 20–30)

4.2.1. *Titanethes albus*

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 Spermadistaltransports, indem das gesamte Sternit II durch abwechselnde Kontraktion der Muskeln in Schwingung versetzt wird (cf. ERHARD 1995a, 1996). Entspringt an der Dorsalapophyse des Pereion-Tergits VII, verläuft ventromedial nach caudal und inseriert medial am Pleon-Sternit II, unmittelbar caudal der Pleopoden-Insertion II (siehe auch Abb. 21, 60). Seriell homolog zu Mm 4, 8, 10, 12, 14 sowie zu den von GRUNER (1953) beschriebenen „Musculi dorsoventrales recurrentes majores“ des Pereion.

Die zu M 1 seriell homologen Muskeln des Pereion verbinden sich im Oniscidea-Grundplan alle nach ventrocaudalem Verlauf mit dem ventralen Längsmuskelsystem und fungieren als Pleon-Flexoren (Abb. 21); ERHARD 1995a: 25, 1996: 12). Diese Situation trifft ebenfalls für die seriellen Homologa des M 1 der vorderen Pereion-Region von *Titanethes albus* zu. Der unmittelbar vor dem M 1 gelegene Muskel 104 zeigt jedoch einen anderen, apomorphen Verlauf, der jenem des M 1 entspricht.

M 104: Pleopoden I-Lokomotor. Zieht den posterioren Pleon-Sternit I-Steg nach craniodorsolateral und bewirkt vermutlich eine Bewegung des als Gonopoden entwickelten Endopoditen I. Entspringt am Pereion-Tergit VI, verläuft ventromedial nach caudal und endet

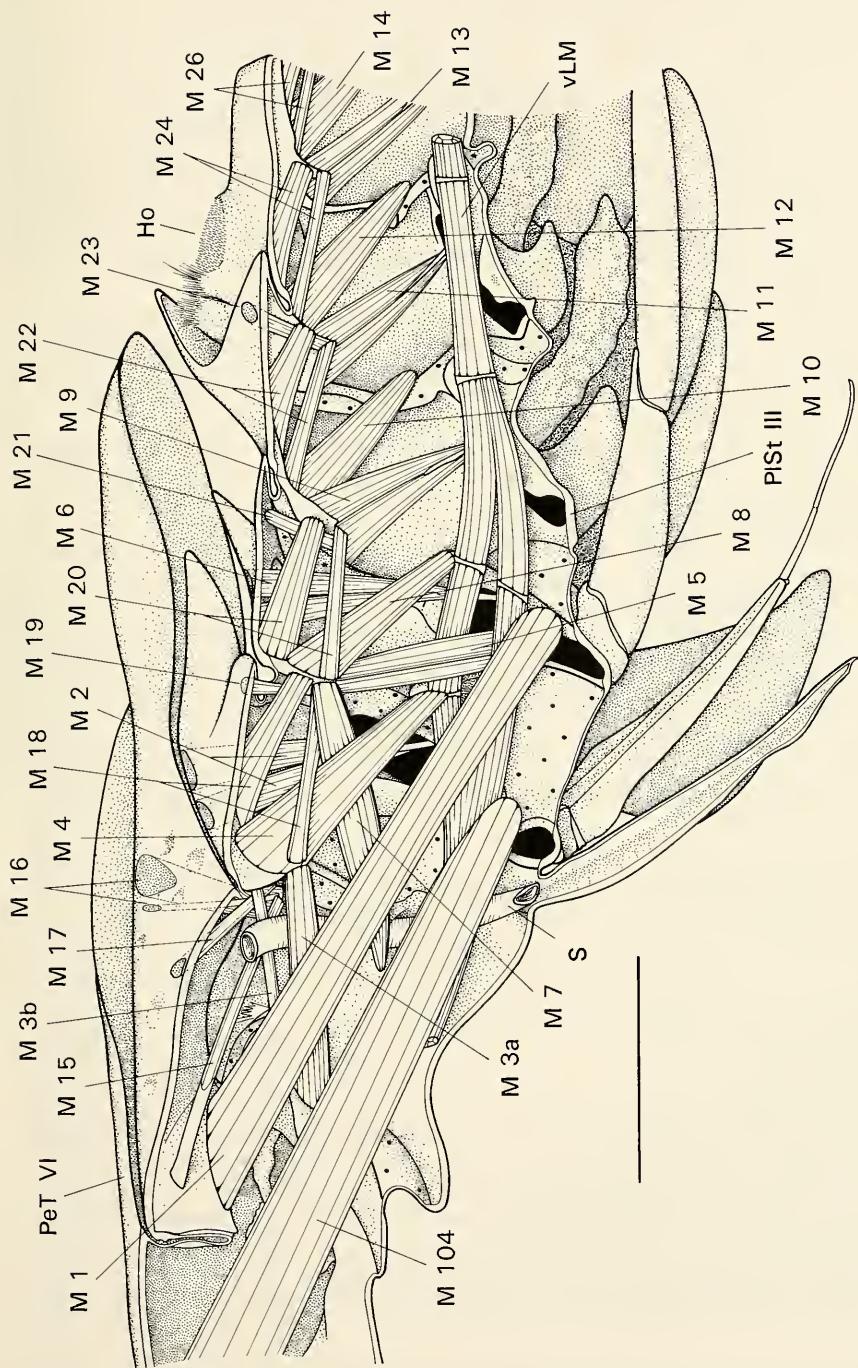


Abb. 20. *Titanethes albus*, ♂, medianer Sagittalschnitt durch die hintere Pereion- und die vordere Pleon-Region, Ansicht von medial; Dorsentralmuskulatur und ventrale Längsmuskulatur eingezeichnet. — Maßstab: 1 mm.

ohne vorherige Insertion an einer medialen Apophyse des posterioren Pleon-Sternit I-Steges (Abb. 19–21 und 34: Ap M 104).

M 2: Levator des Protopoditen I. Entspringt lateral an der cranialen Hälfte des Pleon-Tergits I nahe der Basis der Dorsalapophyse I und verläuft ventromedial an die Apophyse der Pleopoden-Protopodit I-Dorsalwand (siehe auch Abb. 34). Zweibündelig. 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. Aus zwei getrennten Ästen aufgebaut (3a, 3b), die an der Pleon-Dorsalapophyse I entspringen und nach ventrocranial an die Apophyse der Segmentgrenze zwischen den Pereion-Sterniten VI und VII verlaufen (Abb. 19: PeStAp VI). Beide Stränge schließen zwischen sich den Samenleiter (S) einer Körperseite ein. Seriell homolog zu M 7 und den von GRUNER (1953) beschriebenen zweibündeligen „Musculi dorsoventrales procurrentes“ des Pereion.

M 4: Pleon-Flexor. Bewirkt bei Kontraktion eine Anhebung des Pleon-Ventrum, gleichzeitig verspannt der Muskel die ventrale Apophyse der Pleon-Segmentgrenze I/II (Abb. 19: vApSg I/II), an welcher ein lateraler Teil der ventralen Längsmuskulatur inseriert. Der kräftige Muskel entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I, verläuft ventrocaudal und endet an der ventralen Apophyse der Pleon-Segmentgrenze I/II.

M 5: Stabilisiert die Cranialkante des Pleon-Sternits II und fungiert als Antagonist zu M 1 (siehe Funktion M 1). Der Muskel entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II und verläuft ventromedial an die laterale Vorderkante des Pleon-Sternits II (siehe auch Abb. 60). Besteht aus zwei eng aneinanderliegenden Muskelbündeln.

M 6: Levator des Protopoditen II. Entspringt lateral an der cranialen Hälfte des Pleon-Tergits II nahe der Dorsalapophysen I-Basis und verläuft ventromedial an die stilettförmige Apophyse der Protopodit II-Dorsalwand (siehe auch Abb. 60). Zweibündelig.

M 7: zieht die Hinterkante des Pereion-Sternits VII nach dorsocaudal, Beteiligung am Rumpfbeuge-Vorgang (siehe M 3). Entspringt cranial an der Dorsalapophyse II und verläuft nach ventrocranial an die Apophyse der Segmentgrenze zwischen Pereion-Sternit VII und Pleon-Sternit I (Abb. 19: PeStAp VII). Einbündelig.

M 8: Pleon-Flexor (siehe Funktion M 4). Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II, verläuft ventrocaudal und endet an der ventralen Apophyse der Pleon-Segmentgrenze II/III (Abb. 19: vApSg II/III). Dort nimmt der Muskel Kontakt zu einem lateralen Band der ventralen Längsmuskulatur auf.

M 9: Levator des Pleopoden-Protopoditen III. Entspringt distal an der Dorsalapophyse III, verläuft ventromedial nach caudal und inseriert an der Apophyse der Protopodit III-Dorsalwand (siehe auch Abb. 83). Zweibündelig.

M 10: Pleon-Flexor. zieht den Vorderrand des Pleon-Sternits IV nach dorsocranial, wodurch das Pleomer IV über seine lateralen Gelenkpunkte nach ventral gedreht wird. Entspringt an der Basis der Dorsalapophyse III und verläuft ventrocaudal nach lateral an die laterale Apophyse der Pleon-Sternit IV-Vorderkante.

M 11: Levator des Pleopoden-Protopoditen IV. Entspringt distal an der Dorsalapophyse IV, verläuft ventromedial nach caudal und inseriert an der Apophyse der Protopodit IV-Dorsalwand. Zweibündelig.

M 12: Pleon-Flexor (vergleiche Funktion M 10). Entspringt an der Basis der Dorsalapophyse IV und verläuft ventrocaudal nach lateral an die laterale Apophyse der Pleon-Sternit V-Vorderkante (Abb. 19: vApSg IV/V).

M 13: Levator des Pleopoden-Protopoditen V. Entspringt distal an der Dorsalapophyse V, verläuft ventromedial nach caudal und inseriert an der Apophyse der Protopodit V-Dorsalwand (siehe auch Abb. 86). Zweibündelig.

M 14: Pleon-Flexor (vergleiche Funktion M 10). Entspringt an der Basis der Dorsalapophyse V und verläuft ventrocaudal nach lateral an die laterale Apophyse der Pleotelson-Sternit-Vorderkante (siehe auch Abb. 86).

Die Muskeln 15–26a stabilisieren die Pleon-Dorsalapophysen und das gesamte pleonale Tergum. Sie können möglicherweise auch die einzelnen Tergite gegeneinan-

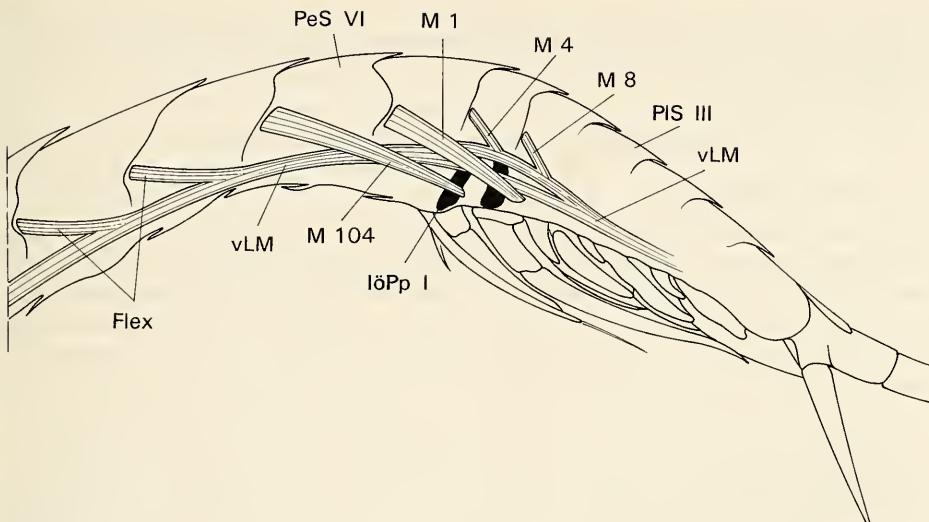


Abb. 21. *Titanethes albus*, ♂, Skizze zur Verdeutlichung des Verlaufs der Dorsoventralmuskeln Mm 1 und 104 und ihren seriellen Homologa des Pereion und des Pleon.

der bewegen. Vermutlich handelt es sich um Abkömmlinge der dorsalen Längsmuskulatur, welche zumeist medial der genannten Muskeln verläuft.

M 15: Entspringt über eine lange bindegewebige Sehne an der Pereion-Dorsalapophyse VII und verläuft ventrocaudad an die Pleon-Dorsalapophyse I.

M 16: Entspringt caudolateral am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrocraidiad nach lateral an die Pleon-Dorsalapophyse I. Einem mächtigen lateralen Muskelbündel ist ein äußerst zarter Muskelstrang medial vorgelagert.

M 17: Entspringt am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrocaudad nach lateral an die distale Region der Pleon-Dorsalapophyse I.

Entsprechend den Verhältnissen bei den Crinocheta (ERHARD 1995a: 17) ist M 18 wie seine seriellen Homologa Mm 20, 22, 24 und 26 aus einem schwächeren ventralen und einem stärkeren dorsalen Muskelstrang aufgebaut. Letzterer ist zumeist zwischen Strängen der dorsalen Längsmuskulatur eingebettet.

M 18: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I (ventraler Ast) und am dorsomedialen Vorderrand des Pleon-Tergits I (dorsaler Ast) und verläuft nach caudal an die Pleon-Dorsalapophyse II.

M 19: Entspringt caudal am Pleon-Tergit I und verläuft leicht craniad geneigt nach ventrolateral an die Pleon-Dorsalapophyse II. Seriell homolog zu Mm 21 und 23.

M 20: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II und am dorsomedialen Vorderrand des Pleon-Tergits II, verläuft nach caudal und endet an der Pleon-Dorsalapophyse III.

M 21: Entspringt caudal am Pleon-Tergit II und verläuft ventrolaterad nach cranial an die Pleon-Dorsalapophyse III.

M 22: Entspringt basal an der Pleon-Dorsalapophyse III und am dorsomedialen Vorderrand des Pleon-Tergits III, verläuft nach caudal und endet an der Pleon-Dorsalapophyse IV.

M 23: Entspringt caudal am Pleon-Tergit III und verläuft ventrolaterad nach cranial an die Pleon-Dorsalapophyse IV.

M 24: Entspringt basal an der Pleon-Dorsalapophyse IV und am dorsomedialen Vorderrand des Pleon-Tergits IV, verläuft nach caudal und endet an der Pleon-Dorsalapophyse V.

M 25: Nicht vorhanden.

M 26: Entspringt basal an der Pleon-Dorsalapophyse V und am dorsomedialen Vorderrand des Pleon-Tergits V, verläuft nach caudal und endet an der Pleotelson-Dorsalapophyse (siehe auch Abb. 86).

M 26a: Nicht vorhanden.

4.2.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen

4.2.2.1. Rumpf-Flexor M 1

Der bei *Titanethes albus* dokumentierte Verlauf des Pleopoden II-Lokomotors M 1 repräsentiert eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (Merkmal 7; cf. ERHARD 1995a, b, 1996). Dieser relativ zum Oniscidea-Grundplan apomorphe Zustand des M 1 (Abb. 20–21, 24–25) konnte ebenfalls bei *Cantabroniscus primitivus*, *Hyloniscus riparius* und *Styloiscus magellanicus* aus der Gruppe der Synocheta festgestellt werden, weiterhin bei *Mesoniscus alpicola* und der Crinocheten *Doto marina*, *Actaecia bipleura*, *Oniscus asellus* und *Porcellio scaber*. Bei *Ligia oceanica* dient der M 1 wie im Oniscidea-Grundplan als Pleon-Flexor, der entsprechend seinen seriellen Homologa an den sternalen Segmentgrenzen inseriert und sich mit dem ventralen Längsmuskelband vereinigt (Abb. 22). Der entsprechende Muskel von *Tylos latreillei* lässt sich einfach von der Grundplan-Situation des M 1 ableiten und stimmt nicht mit den Verhältnissen bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta überein (ERHARD 1995a, 1996).

4.2.2.2. Rumpf-Flexor M 104

Der abgeleitete Verlauf des M 104 von *Titanethes albus* (Abb. 20–21) konnte bisher bei keiner anderen der dahingehend untersuchten Landisopoden-Arten nachgewiesen werden. Möglicherweise tritt er jedoch bei weiteren Vertretern der Familie Trichoniscidae auf, deren Pleopoden I im männlichen Geschlecht als Gonopoden funktionieren. Daher könnte dieses Merkmal möglicherweise zur Begründung einer monophyletischen Gruppe innerhalb der Trichoniscidae herangezogen werden. Männliche Tiere von *Cantabroniscus primitivus* setzen ihre eingliedrigen Pleopoden-Endopoditen I lediglich als Beweger der Genitalpapille ein (Kap. 4.3.1.3.), nicht jedoch als spezialisierte Gonopoden, die der Sperma-Weiterleitung dienen. Deshalb ist der M 104 dieser Art noch wie im Oniscidea-Grundplan als Rumpf-Flexor entwickelt.

Die manuelle Präparation der Dorsoventralmuskulatur von *Styloiscus magellanicus* erbrachte das Resultat, daß der M 104 ebenfalls wie im Grundplan der Oniscidea als Pleon-Flexor gebaut ist und in die ventrale Längsmuskulatur integriert wird. Bei den Vertretern der Styloiscidae und Titanidae werden die als Gonopoden entwickelten Pleopoden-Endopodite I in erster Linie durch den äußerst mächtig gebauten M 48 bewegt, der in abgeleiteter Weise zu einem extrinsischen Muskel wurde (Kap. 3.2., Abb. 13–14). Offensichtlich beschritten die Ahnen dieser Familien einen anderen Weg der Evolution von akzessorischen Pleopoden I-Bewegern als die Vorfahren von *Titanethes*. Im Gegensatz zu den erläuterten Varianten der Gonopoden-Bewegung der Synocheta kommen die Crinocheta-Männchen, deren Endopodite I zu langgezogenen Kopulationsorganen entwickelt sind, ohne zusätzliche extrinsische Muskulatur aus (cf. ERHARD 1995a: 34).

4.2.2.3. Pereion-Ventrum-Levatoren Mm 3, 7

Im Oniscidea-Grundplan ist der Pereion-Ventrum-Levator M 3 aus zwei Ästen aufgebaut, die zwischen sich den Samenleiter einer Körperseite einschließen (ERHARD

1995a: 26). Dieser Zustand konnte innerhalb der Oniscidea bei *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Mesoniscus alpicola*, *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus* und *Stylo-niscus magellanicus* festgestellt werden. Hingegen ist der mediale Ast des M 3 bei den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* vollständig reduziert (ERHARD 1995a). Dieser Zustand wird als autapomorphes Reduktionsmerkmal 12 R der Crinocheta interpretiert.

Der Pereion-Ventrum-Levator M 7 fehlt *Mesoniscus alpicola* (ERHARD 1996: 10). Er ist jedoch bei *Ligia*, *Tylos*, *Cantabroniscus*, *Titanethes*, *Stylo-niscus*, *Actaecia* und *Oniscus* vorhanden. Möglicherweise handelt es sich bei dem Fehlen des Muskels um eine Autapomorphie der Mesoniscidae, doch liegen bisher keine gesicherten Daten zur zweiten Art der Familie *Mesoniscus graniger* vor.

4.2.2.4. Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 2, 6, 9, 11, 13 und Pleon-Flexoren Mm 4, 8, 10, 12, 14

Die seriell homologen Pleopoden-Protopodit-Levatoren (= Remotoren) Mm 2, 6, 9, 11 und 13 entspringen im Oniscidea-Grundplan jeweils in der caudalen Hälfte der Pleon-Tergite I–V (Abb. 22; cf. ERHARD 1995a: 29). Ein entsprechender Zustand ist bei *Ligia oceanica* erhalten. Diese Anordnung postcephaler Extremitäten-Remotoren liegt bereits im Grundplan der Malacostraca und vermutlich schon in jenem der Crustacea vor (ERHARD 1995a: 29). Die Remotoren entspringen deshalb im caudalen Abschnitt der einzelnen Segmente, weil der craniale Raum von den segmentalen Extremitäten-Promotoren eingenommen wird, wie dies bei aquatischen Isopoden (*Colubotelson*, *Glyptonotus*, *Saduria*, *Anilocra*) zu beobachten ist. Von diesen Promotoren ist im Landassel-Pleon bei den bisher untersuchten Arten lediglich der Muskel M 5 im zweiten Pleomer erhalten.

Die seriell homologen Pleon-Flexoren Mm 4, 8, 10, 12 und 14 entspringen stets an den Dorsalapophysen der Pleon-Segmente I–V. Sie inserieren im Oniscidea-Grundplan in regelmäßiger Anordnung an Apophysen der ventralen Pleon-Segmentgrenzen. Diese für die Oniscidea ursprüngliche Situation ist bei Vertretern der Ligiidae vorhanden (Abb. 22; cf. ERHARD 1995a: 29 und Abb. 14, 19). Die Pleon-Flexoren verlaufen hierbei medial der Protopodit-Levatoren und überkreuzen diese. Bei *Tylos latreillei*, *Mesoniscus alpicola*, den Synocheten *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus* sowie den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* entspringen die Protopodit-Levatoren Mm 9, 11 und 13 cranial der Pleon-Flexoren Mm 10, 12 und 14 und sind an die Pleon-Dorsalapophysen III–V vorgerückt (Abb. 20, 23; cf. ERHARD 1995a: Abb. 17, 18, 20–22, ERHARD 1996: Abb. 6). In diesem Zusammenhang kann die völlige Reduktion der Promotoren in den Pleomeren III–V der Oniscidea und der dadurch freiwerdende Raum in der jeweiligen cranialen Segmentregion als eine Voraussetzung für die Vorverlagerung der Muskeln 9, 11 und 13 betrachtet werden. Die geschilderte Merkmalsausprägung wird hier als eine stichhaltige Autapomorphie eines möglichen Monophylum Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta verstanden (Merkmal 14).

Eine weitere evolutive Neuerung wurde durch die beschriebene Verlagerung der Ursprungsorte der Protopodit-Levatoren 9, 11 und 13 eingeleitet. Infolge dieser Verlagerung entstand in den Pleon-Segmenten III–V genügend Raum, damit bei den Synocheta und Crinocheta die Insertionsorte der Pleon-Flexoren Mm 10, 12 und 14 nach lateral verbracht und von der ventralen Längsmuskulatur abgekoppelt werden konnten. Diese Muskeln enden nun an Ventralapophysen (Abb. 24: vApSg), die weit

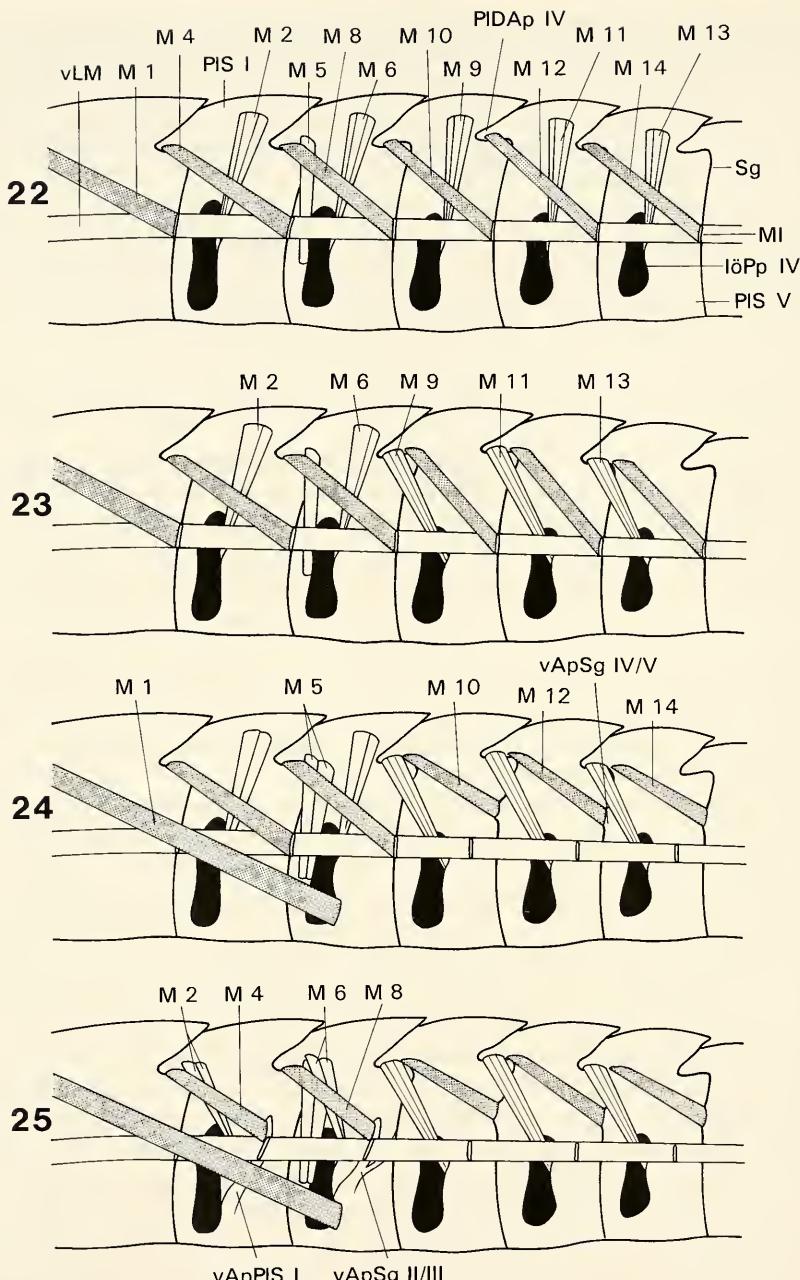


Abb. 22–25. Schematische Darstellung des Verlaufs der Pleon-Flexoren Mm 1, 4, 8, 10, 12, und 14 (dunkel), der Pleopoden-Protopenit-Levatores Mm 2, 6, 9, 11 und 13 sowie des Pleopoden II-Promotors M 5 und der ventralen Längsmuskulatur in den Grundplänen verschiedener Oniscidea-Taxa. Blick von medial in die rechte Pleon-Hälfte. – 22. Grundplan Oniscidea (*Ligia oceanica*); – 23. Grundplan Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta; – 24. Grundplan Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta oder Synocheta + Crinocheta; – 25. Grundplan Crinocheta (*Deto marina*).

lateral angeordnet sind und im wesentlichen vom jeweils hinteren Sternit der Pleon-Segmentpaarungen III/IV, IV/V und V/Pleotelson gebildet werden. Dieser Zustand konnte bei den Synocheten *Cantabroniscus primitivus*, *Hyloniscus riparius*, *Titanethes albus*, *Styloniscus magellanicus* und den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* festgestellt werden (Abb. 19–20; cf. ERHARD 1995a: Abb. 13, 18). *Mesoniscus alpicola* fehlen die Muskeln Mm 10, 12 und 14 und entsprechende ventrale Apophysen (cf. ERHARD 1996: Abb. 6). Daher ist gegenwärtig nicht zu entscheiden, ob es sich bei der Insertionsverlagerung der Muskeln 10, 12 und 14 um eine Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta handelt, oder um ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta, das bei *Mesoniscus alpicola* aufgrund von Reduktionen nicht mehr nachzuweisen ist. Die Vorfahren der Tyliden schlügen dagegen eine andere Entwicklungsrichtung ein. Sie brachten vermutlich im Zusammenhang mit dem erworbenen Kugelungsvermögen ein nahezu unbewegliches Pleon hervor (Merkmal 6) und verstärkten ihre ursprünglich als Pleon-Flexoren arbeitenden Mm 10, 12 und 14. Diese zweigeteilten Muskeln inserieren bei *Tylos latreillei* verhältnismäßig weit medial und wirken nur noch als Bauchdeckenheber während der Einkugelung (Merkmal 8 in ERHARD 1995a). Ob dieses Merkmal auch im Grundplan der Tylidae vorliegt, bleibt vorläufig offen.

In der Ahnenlinie der Crinocheta entstand eine weitere Apomorphie, welche die cranialen Protopodit-Levatoren Mm 2 und 6 betrifft. Sie entspringen bei *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* an den Dorsalapophysen der Pleon-Tergite I und II (Abb. 25; Merkmal 15). Dagegen liegen die Ursprungsorte entsprechender Muskeln in den Grundplänen der Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae und Synocheta in ursprünglicher Weise deutlich caudal der Dorsalapophysen, nahe der Tergit-Mitte (cf. ERHARD 1995a, 1996). Allerdings mag die Tendenz zur Vorverlagerung der Mm 2 und 6 in Richtung der Dorsalapophysen bei *Titanethes* und *Cantabroniscus* (Synocheta) eine enge phylogenetische Beziehung zwischen den Synocheta und Crinocheta andeuten.

Alle Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 2, 6, 9, 11 und 13 von *Ligia oceanica* sind aus drei Bündeln aufgebaut, ebenso wie die drei caudalen Mm 9, 11 und 13 von *Mesoniscus alpicola* sowie den Crinocheten *Actaecia bipleura* und *Deto marina* (Abb. 22–25). Letztere drei Muskeln sind bei *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus*, *Styloniscus magellanicus* und *Oniscus asellus* jedoch nur zweibündelig. Die vorderen beiden Muskeln Mm 2 und 6 sind auch bei *Mesoniscus alpicola*, *Titanethes albus*, *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* nur zweibündelig. Alle Protopodit-Levatoren von *Tylos latreillei* bestehen jeweils aus einem Bündel (ERHARD 1995a, 1996). *Colubotelson* sp., ein Vertreter der Außengruppe Phreatoicidea, besitzt drei- und vierbündelige Pleopoden-Protopodit-Levatoren.

Aufgrund des geschilderten Verteilungsmusters der Merkmale wird hier die dreibündelige Ausprägung aller Protopodit-Levatoren bei *Ligia oceanica* als die Situation im Oniscidea-Grundplan interpretiert (Abb. 22). Dieser Zustand ist ebenfalls noch bei den drei caudalen Muskeln 9, 11 und 13 von *Mesoniscus* und den Crinocheten *Actaecia* und *Deto* erhalten. Eine Verschmelzung der Muskelstränge auf jeweils maximal zwei bei den vorderen Muskeln 2 und 6 kann als apomorphes Merkmal für den Grundplan einer möglichen Verwandtschaftsgruppe Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta Verwendung finden (Abb. 23; Merkmal 80). Eine Verschmelzung zu zwei Bündeln bei den caudalen Muskeln 9, 11 und 13 ist vermutlich mehrmals konvergent eingetreten. Da alle untersuchten Arten der Syno-

cheta in diesem abgeleiteten Merkmal übereinstimmen, wird es als Autapomorphie im Grundplan der Synocheta gewertet (Merkmal 81). Dieser Zustand der Mm 9, 11 und 13 wurde auch bei den Crinocheta zumindest bei einem untergeordneten Taxon erreicht, dem *Oniscus asellus* angehört. Die Stammart der Crinocheta besaß hingegen eine dreibündelige Ausprägung dieser Muskeln, was die Verhältnisse bei den basalen Crinocheta-Gattungen *Deto* und *Actaecia* belegen. Dies trifft ebenfalls für den Grundplan des Monophylum Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta zu. Die einsträngige Ausprägung der Muskeln Mm 9, 11 und 13 bei *Tylos latreillei* wurde vermutlich abermals unabhängig erreicht. Es wird ausdrücklich betont, daß aufgrund der fehlenden Komplexität der Merkmale, der relativ großen Konvergenz-Wahrscheinlichkeit und der geringen Anzahl der untersuchten Objekte die vorgestellten Argumente nur eine begrenzte Aussagekraft besitzen. Doch sollen sie im Verbund mit weiteren Merkmalen, welche dieselben Verwandtschaftshypothesen bekräftigen, in der phylogenetischen Diskussion berücksichtigt werden.

4.2.2.5. Dorsalapophysen-Stabilisatoren Mm 18–26a

Die Pleon-Rumpf-Muskeln der „oberen Etage“ Mm 18–26a besitzen bei *Canabroniscus primitivus* dieselbe Ausprägung wie bei *Titanethes albus* und es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Situation auch im Synocheta-Grundplan vorliegt. Da bezüglich der inneren Pleon-Anatomie nun aus jeder der fünf Oniscidea-Hauptgruppen einzelne Vertreter bearbeitet wurden (cf. ERHARD 1995a, 1996), läßt sich eine Hypothese zur Merkmalsveränderung hinsichtlich der Muskeln 18–26a wie folgt begründen.

Ligia oceanica zeigt sehr wahrscheinlich die Merkmalsausprägung, welche ebenfalls im Oniscidea-Grundplan vorliegt (Abb. 27; ERHARD 1996: 15): Die Pleon-Muskeln 18–26a sind als Abkömmlinge der dorsalen Längsmuskulatur in ursprünglicher Weise nach caudal gerichtet. Wie bei den Außengruppen *Colubotelson* (Phreatoicidae) und *Saduria* (Valvifera) treten bei *Ligia* im dorsalen Pleon-Raum keine Muskeln auf, die ausgehend von den Tergiten nach cranoventral ausgerichtet sind. Im Grundplan der Landasseln sind die Muskeln 18, 20, 22, 24 und 26 einästig, dieser Zustand ist bei *Ligia oceanica* und *Tylos latreillei* erhalten (Abb. 26–27). Die Situation erscheint im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta generell wenig verändert, wie dies *Mesoniscus alpicola* verdeutlicht (Abb. 28; ERHARD 1996: 15). Allerdings liegen die Muskeln 18, 20, 22, 24 und 26 in einer zweibündeligen Ausprägung vor, was als eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta interpretiert werden kann (Merkmal 68). Die Muskeln Mm 19, 21, 23, 25 und 26a sind bei *Mesoniscus alpicola* noch wie bei *Ligia oceanica* nach caudal gerichtet. Hingegen verlaufen Mm 19, 21 und 23 bei *Titanethes albus* nach cranial an die entsprechenden Dorsalapophysen und Mm 25 und 26a sind vollständig reduziert (Abb. 20, 29). Ein völlig identischer Zustand liegt bei dem basalen Synocheten *Canabroniscus primitivus* sowie bei den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* vor (Abb. 30; cf. ERHARD 1995a: Abb. 17, 18, 23) und wird hier als ein abgeleitetes Merkmal (78) einer möglichen Verwandtschaftsgruppe Synocheta + Crinocheta gedeutet²⁾.

²⁾ Das von ERHARD (1996) errichtete Merkmal 78 beinhaltet hier zusätzlich das in ERHARD (1995a, 1996) enthaltene Merkmal 21 R, welches die Reduktion der Muskeln 25 und 26a beschreibt.

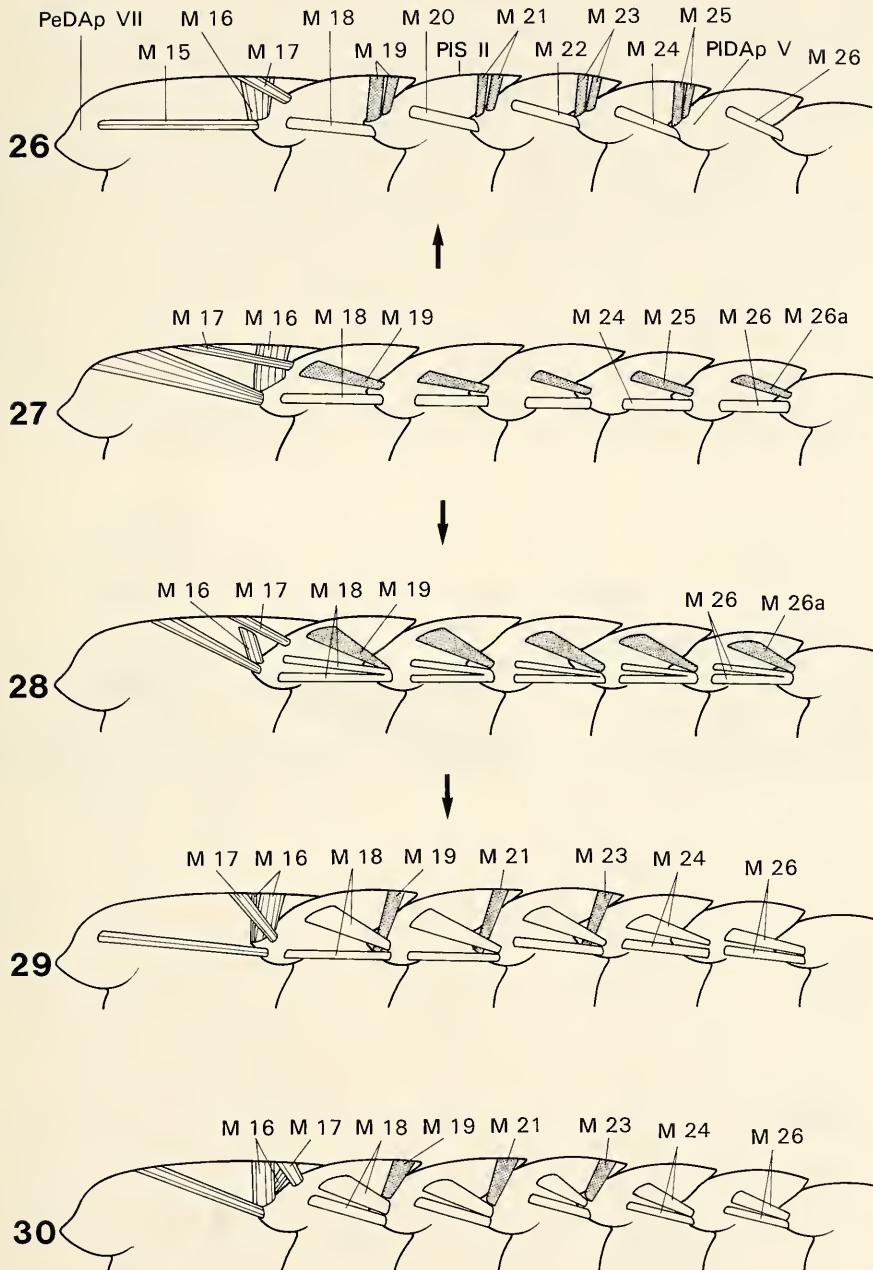


Abb. 26-30. Schematische Darstellung des Verlaufs der Pleon-Muskeln Mm 18-26a. Blick von medial in die rechte dorsale Pleon-Hälfte. Die Pfeile kennzeichnen die Richtung der evolutiven Entwicklung. - 26. *Tylos latreillei*; - 27. *Ligia oceanica* (Grundplan Oniscidea); - 28. *Mesoniscus alpicola* (Grundplan Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta); - 29. *Titanethes albus* (Grundplan Synocheta + Crinocheta); - 30. *Oniscus asellus* (Grundplan Synocheta + Crinocheta).

Bei *Tylos latreillei* und *Tylos spinulosus* treten ebenfalls Muskeln auf, welche wie die Mm 19, 21 und 23 der Synocheta und Crinocheta caudal an den Tergiten ansetzen und nach cranial an die Dorsalapophyse des jeweils folgenden Pleon-Segmentes ziehen (Abb. 26; ERHARD 1995a: Abb. 20). Doch sind auch deutliche Unterschiede zwischen den genannten Gruppen zu erkennen. M 25 ist bei *Tylos latreillei* vorhanden, während er bei den Synocheta und Crinocheta fehlt; Mm 19, 21 und 23 sind bei *Tylos* extrem vergrößert und zweibündelig, während diese in den Grundplänen der beiden anderen Taxa einbündelig und verhältnismäßig schwach entwickelt sind; schließlich treten die Tylidae-Muskeln 18, 20, 22, 24 und 26 wie im Oniscidea-Grundplan einbündelig auf, während sie bei Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta zweibündelig vorliegen. Angesichts der stichhaltigen Merkmale, welche für die Monophylie der Gruppe Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta sprechen (Kap. 6.), ist die genannte Übereinstimmung zwischen den Tylidae und den Synocheta + Crinocheta als eine Konvergenz zu interpretieren, möchte man die Verhältnisse von *Mesoniscus alpicola* nicht als sekundär entstanden denken.

4.3. Pleopoden

4.3.1. Pleopoden I und Genitalpapille (Abb. 31–39, 43–58)

4.3.1.1. *Titanethes albus*

Der Protopodit I (Pr I) von *Titanethes albus* gelenkt wie im Grundplan der Oniscidea (ERHARD 1995a: 72) über einen medialen und einen anterior-lateralen Artikulationspunkt mit dem Pleon-Sternit I. Zwischen ventralem Protopodit-Sklerit und dem Sternit befindet sich eine breite Membran (Abb. 33). An der posterioren Seite

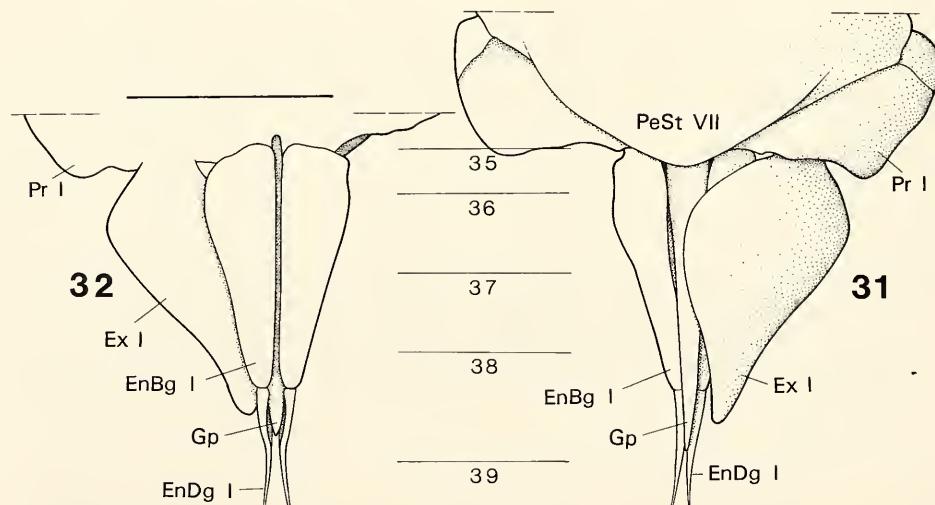


Abb. 31–32. *Titanethes albus*, ♂, Genitalpapille und Pleopoden I in situ, rechter Exopodit I entfernt. 35–39 kennzeichnen die Schnittebenen der in den Abb. 35–39 dargestellten Querschnitte. – 31. Ansicht von ventral; – 32. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 1 mm.

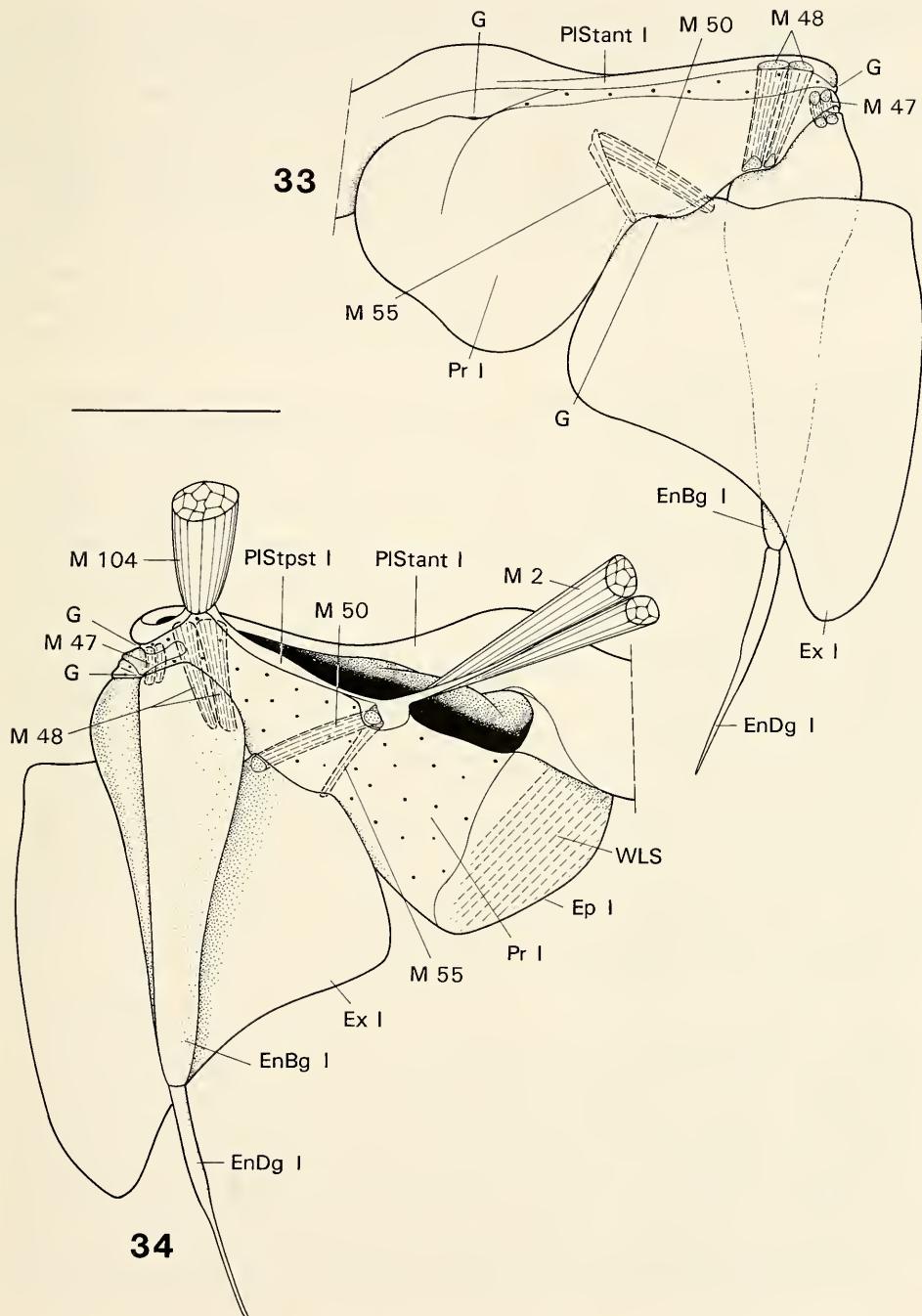


Abb. 33-34. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopode I. – 33. Ansicht von ventral; – 34. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

der Pleopoden I-Insertion ist lediglich an der medialen Hälfte ein Sklerit des Pleon-Sternum I ausgebildet (Abb. 34: PlStpst I), während lateral ein solches fehlt. Dieser posteriore Sternit I-Steg bildet die bereits in Kap. 4.1.2. beschriebene Apophyse des M 104. Die Protopodit-Dorsalwand trägt an ihrer Innenseite eine stilettartige Apophyse (PrAp I), die als Insertionsort des M 2 dient. Die Apophysenbasis ist der Innenseite der Protopodit-Ventralwand auffallend eng angelagert und steht mit ihr über eine kurze bindegewebige Sehne in Kontakt. Diese Sehnenverbindung tritt bei den meisten der dahingehend untersuchten Oniscidea-Arten auf und liegt vermutlich schon im Grundplan der Gruppe vor.

Ein Epipodit (Ep I) ist bei *Titanethes albus* in Gestalt einer undeutlich abgesetzten, lateralen Erweiterung des Protopoditen entwickelt. Er trägt auf seiner Dorsalseite mehrere symmetrisch angeordnete Reihen von Borsten, die dem Wasserleitungssystem (WLS) angehören.

Wie im Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a: 43) artikuliert der blattförmige Exopodit (Ex I) über einen ventralen Gelenkpunkt mit dem Protopodit I.

Die Endopodite I (En I) der männlichen Tiere sind als stilettartige Gonopoden entwickelt und inserieren jeweils über eine monokondyle Gelenkung mit dorsomedialen Artikulationspunkt am Protopoditen. Sie werden jeweils aus einem kräftigen und langen Basalglied (EnBg) aufgebaut, an dem ein kürzeres stabförmiges Distalglied (EnDg) inseriert. Die Funktion der Gonopoden besteht neben der Weiterleitung einer Spermatophore auf die Pleopoden-Endopoditen II in dem Schutz, der Fixierung und der Bewegung der unpaaren Genitalpapille (Gp; Abb. 31–32; cf. LEGRAND 1946: 256). So kann diese während der Kopulation mit Hilfe der ersten Pleopoden nach ventral abgesenkt werden und damit die für die Begattung günstigste Position einnehmen. Die Genitalpapille ist proximal zwischen den ventral ausgehöhlten Medialwänden der Protopodite I und einem nach caudal ragenden Schild des Pereion-Sternum VII eingeschlossen (Abb. 31, 35, 45). Auf der Höhe des proximalen Abschnitts der Endopodit I-Basalglieder sorgen dorsale und ventrale Lamellen derselben für eine Ummantelung und eine stabile Fixierung der Genitalpapille. Letztere enthält die beiden Samenleiter, die im proximalen Abschnitt der Genitalpapille noch nicht miteinander verschmolzen sind (Abb. 36). Während die dorsalen Lamellen der Endopodit I-Basalglieder persistieren, werden im weiteren Verlauf nach distal die ventralen Lamellen zunehmend reduziert. Trotzdem bleibt die Genitalpapille in dieser Region durch die sich überlappenden Exopodite I nach ventral geschützt. Die Samenleiter sind in diesem Abschnitt bereits zu einem einheitlichen Vas deferens verschmolzen. Ein Ventralschild in Gestalt einer besonders kräftig sklerotisierten ventralen Cuticula der Genitalpapille ist nicht festzustellen (Abb. 37–38, 45). Am proximalen Bereich der Endopodit I-Distalglieder endet schließlich die Genitalpapille. Die während der Kopulation aus ihr austretende Spermatophore wird sehr wahrscheinlich mit Hilfe der stabförmigen Endopodit I-Distalglieder in ein zwischen den Pleopoden-Endopodit II-Distalgliedern befindliches Rinnensystem geleitet, um darin nach distal transportiert zu werden (Abb. 39; Kap. 4.3.2.1.).

Die Pleopoden I der Weibchen von *Titanethes albus* besitzen blattförmige Endopodite.

Die Muskulatur

M 47: Bewegt den Endopodit I nach ventral. Entspringt medial an der ventralen Protopodit I-Basis und verläuft nach distal an die medioventrale Endopodit I-Basis.

M 48: Depressor des Protopoditen I, unterstützt die Ventralbewegung des Genitalpapillen-Endopodit I-Komplexes. Entspringt medial am anterioren Pleon-Sternit I-Steg (PlStant I) und verläuft nach distolateral an die distale Protopodit I-Ventralwand. Zweibündelig!

M 49: Nicht vorhanden.

M 50: Dreht den Exopodit I nach mediodorsal. Entspringt nahe der M 2-Apophysenbasis an der Protopodit I-Dorsalwand und verläuft mediodistal an die mediodorsale Exopodit I-Basis. Einbündelig.

Mm 51–54: Nicht vorhanden.

M 55: Dreht den Exopodit I nach lateroventral. Der sehr schwache Muskel entspringt nahe der M 2-Apophysenbasis an der Protopodit I-Dorsalwand und verläuft nach distal an die lateroventrale Exopodit I-Basis. Einbündelig.

Mm 56–57: Nicht vorhanden.

4.3.1.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen

Funktionsfähige Strukturen des Wasserleitungssystems (WLS) an den Pleopoden-Epipediten I treten unter den bisher untersuchten Landisopoden-Arten nur bei Vertretern der Ligiidae, Tylidae, Mesoniscidae und Synocheta auf, wurden bisher jedoch nicht bei den Crinocheta festgestellt, deren Epipodite I deutlich reduziert sind (Merkmal 27R; cf. ERHARD 1995a: 42). Bei *Ligia oceanica*, *Ligia italica*, *Ligia novaezealandiae*, *Tylos latreillei* und *Helleria brevicornis* befinden sich die Borsten- oder Schuppenfelder jeweils an der ventralen Basis des Epipediten oder an der Epipodit-Ventraleite, die allerdings bei *Helleria* nach cranial gebogen ist. Bei *Ligidium hyporum*, *Mesoniscus alpicola*, *Styloniscus magellanicus*, *Clavigeroniscus riquieri*, *Trichonethes kosalwigi*, *Hyloniscus vividus*, *Titanethes albus*, *Trichoniscoides saeroensis* sind entsprechende WLS-Strukturen dagegen auf der Dorsalseite des Epipediten I entwickelt (cf. ERHARD 1995a, 1996). Zwar fehlen funktionsfähige WLS-Strukturen am Pleopoden I von *Doto marina*, *Oniscus asellus* und *Porcellio scaber*, doch sind wenige kräftige Borsten, die möglicherweise als Rest ehemaliger Leitungsstrukturen zu deuten sind, lateral an der Protopodit-Dorsalwand dieser Crinocheta-Arten ausgebildet (ERHARD 1995a: Abb. 31). Die Merkmalsverteilung könnte das Auftreten von WLS-Strukturen auf der Dorsalseite des Epipediten I als Apomorphie relativ zum Oniscidea-Grundplan erklären. Dieses Merkmal 82 wird zwar in der abschließenden Diskussion berücksichtigt (Kap. 6.), es sollte jedoch aufgrund seiner „Konvergenzanfälligkeit“ nicht als besonders aussagekräftiges Argument Verwendung finden.

Obgleich WLS-Strukturen auf der lateralen Region des Pleopoden-Protopoditen I bei den Vertretern der Synocheta in der Regel vorhanden sind (deutlich entwickelte und vom Protopodit abgesetzte Epipodite sind innerhalb der Gruppe häufig nicht ausgebildet), fehlen entsprechende Leitungsstrukturen bei *Cantabroniscus primitivus* (Abb. 43–44). Zwar besitzen die in unterirdischen, schnell fließenden Gewässern lebenden Tiere ein Wasserleitungssystem, das von ihren terrestrischen Vorfahren ererbt wurde, doch erscheint dieses partiell reduziert zu sein wie im Falle der Pleopoden-Epipedite I. Da das Wasserleitungssystem allein bei landlebenden Formen von Bedeutung ist, können bei sekundär aquatischen Arten Reduktionen im System auftreten, ohne physiologische Beeinträchtigungen der Tiere zu verursachen.

Der Besitz von verlängerten Pleopoden-Endopoditen I der Männchen, die wie bei *Titanethes albus* im Dienste der Fortpflanzung stehen, repräsentiert vermutlich eine Konvergenz des Monophylum Crinocheta und jener Synocheta, die derart geformte Gonopoden tragen (cf. Merkmal 23; ERHARD 1995a: 98). Im Grundplan der

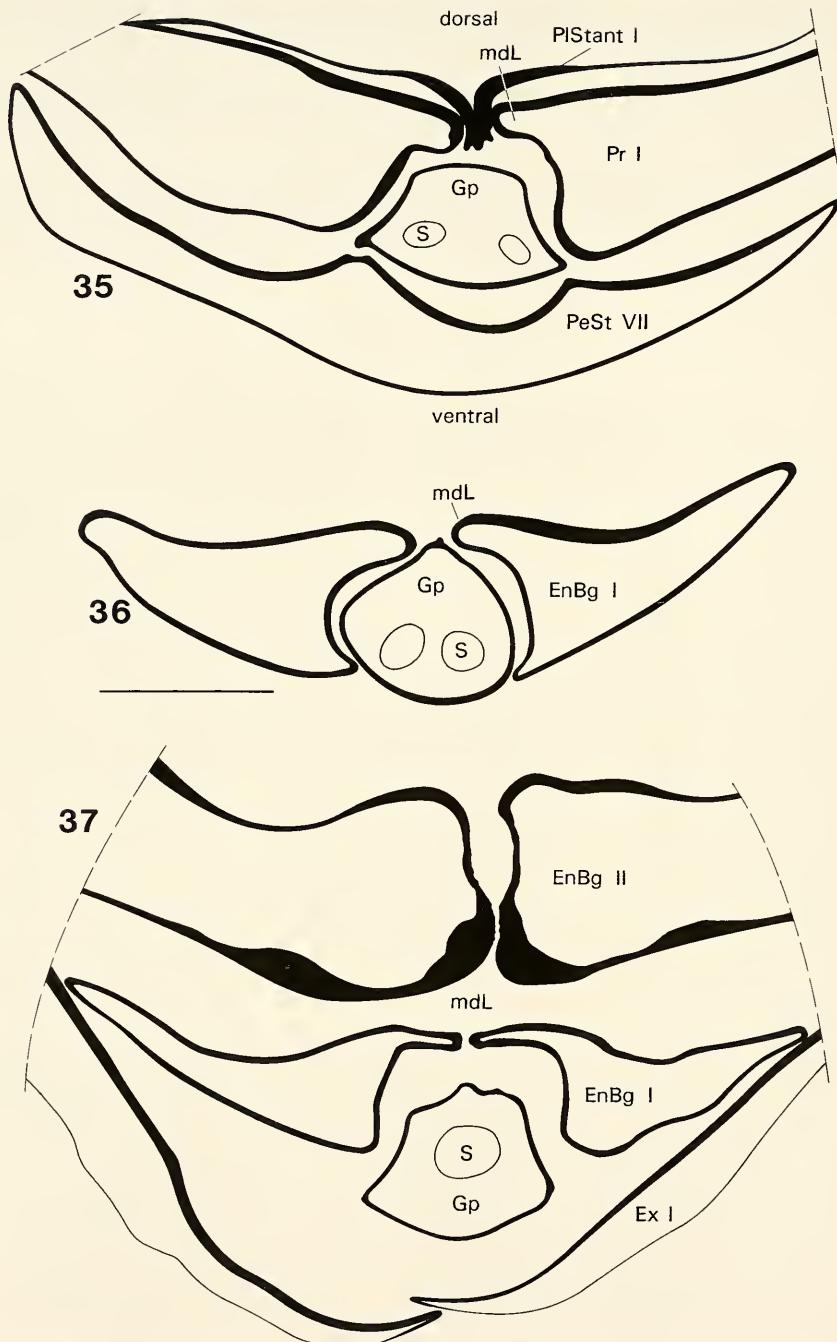
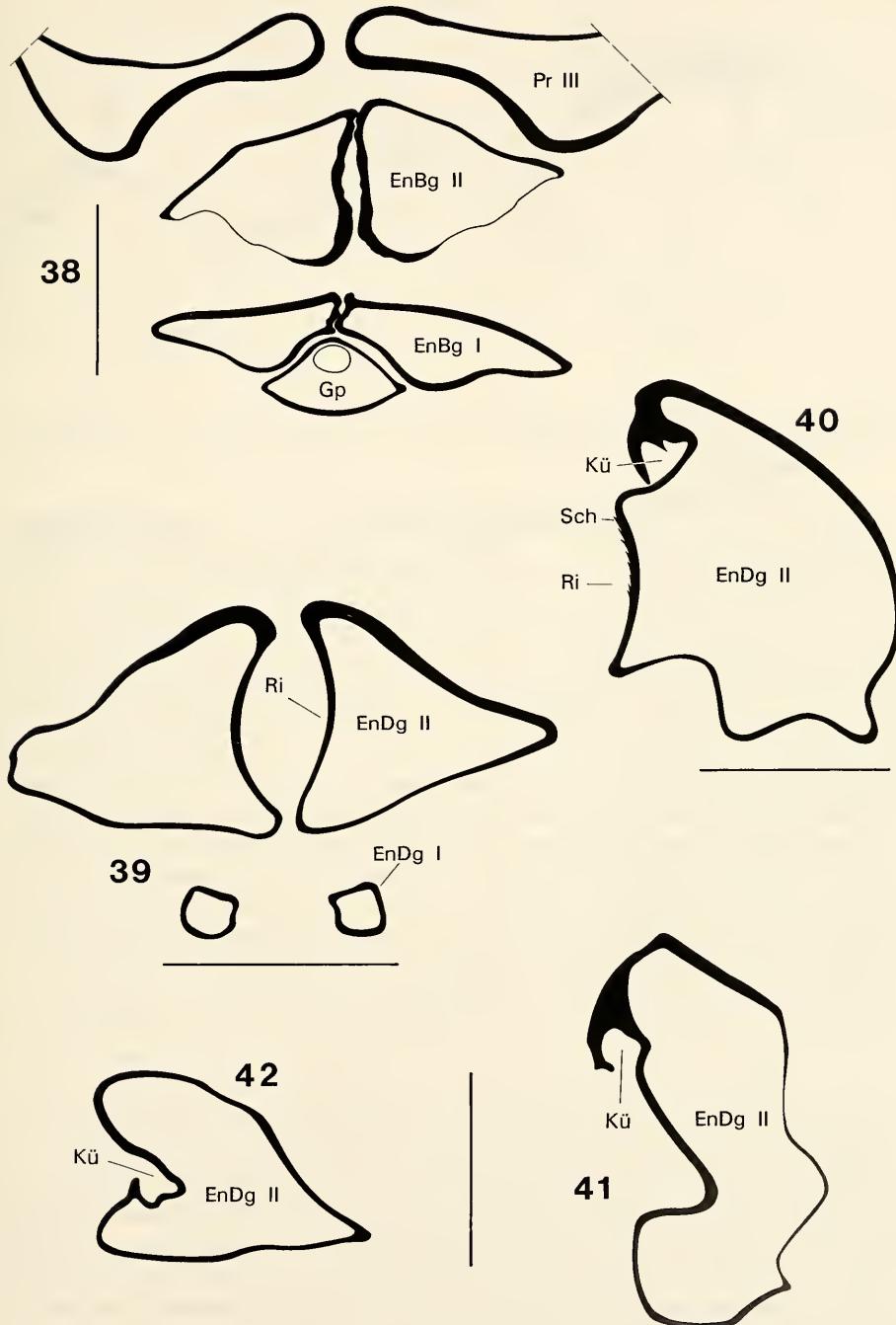


Abb. 35–42. *Titanethes albus*, ♂, Querschnitte durch die Genitalpapille und die Pleopoden I und II, Skelet. Die Darstellungen beziehen sich auf die in den Abb. 31–32 und 59 mit den Nummern 35–42 gekennzeichneten Schnittebenen.



Fortsetzung der Legende von Seite 30. In den Abb. 40–42 sind lediglich Querschnitte der rechten Pleopoden-Endopodite II dargestellt. – Maßstäbe Abb. 35–38: 0,1 mm, Abb. 39–42: 0,05 mm.

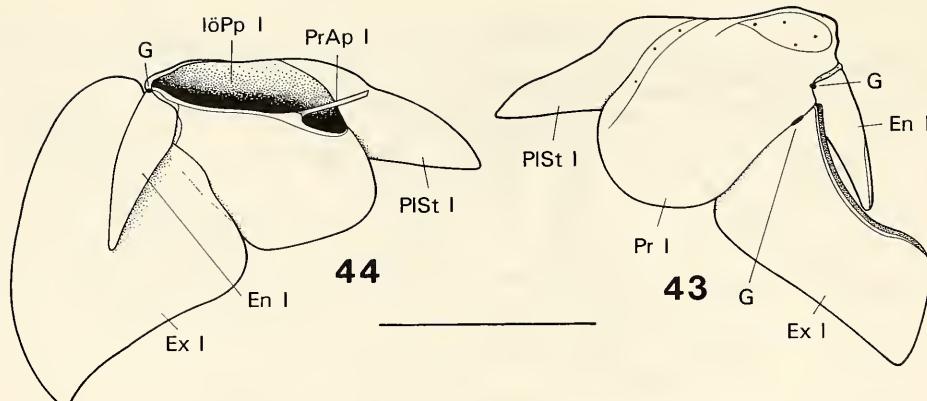


Abb. 43-44. *Cantabroniscus primitivus*, ♂, rechter Pleopode I, Skelet. – 43. Ansicht von ventral, Exopodit teilweise entfernt; – 44. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

Synocheta liegen im männlichen Geschlecht vermutlich keine stilettförmigen, sondern verhältnismäßig kurze und eingliedrige Endopodite I vor, wie dies beispielsweise bei *Typhlotricholigoides aquaticus* erhalten ist (cf. RIOJA 1952, VANDEL 1965a, ERHARD 1996). Diese Endopodite ähneln auffallend jenen der Mesoniscidae und es liegt nahe, daß die blattähnliche Gestalt der Extremitätenglieder vom letzten gemeinsamen Vorfahren der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta in den Grundplan der Synocheta übernommen wurde. Dieser Befund entkräftet die bei WÄGELE (1989, Merkmal 16) und ERHARD (1995a, Merkmal 61) vertretene Auffassung, eine Verlängerung der männlichen Pleopoden-Endopodite I repräsentiere eine Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta (cf. TABACARU & DANIELOPOL 1996b: 178).

Die weiblichen Tiere von *Titanethes albus* und anderer Synocheta-Arten besitzen wie jene der Ligiidae und Mesoniscidae blattförmige Pleopoden-Endopodite I. Hingegen konnten bei Crinocheta-Weibchen bisher keine Endopoditen I festgestellt werden. Dieses Merkmal wird hier als autapomorphes Reduktionsmerkmal der Crinocheta gedeutet (Merkmal 83 R). Bei Vertretern der Ahnenlinie der Tylidae wurden in beiden Geschlechtern die medialen Regionen der Pleopoden I inklusive der Endopoditen vollständig reduziert, so daß lediglich ein lateraler Protopodit-Rest und der Exopodit erhalten blieb (cf. *Tylos spinulosus*, ERHARD 1996). Dieser Vorgang steht vermutlich in Zusammenhang mit der vollständigen Reduktion der Genitalpapillen (ERHARD 1995a: 53). Das Fehlen der Endopoditen I bei den Weibchen der Tylidae und der Crinocheta wird als Konvergenz beider Gruppen interpretiert.

Der Besitz einer vollständig verschmolzenen Genitalpapille, wie sie bei *Titanethes albus* vorliegt, läßt sich als Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta deuten (Merkmal 2c). Dagegen ist die verkürzte Genitalpapille von *Mesoniscus* nur unvollkommen verschmolzen (Abb. 57; ERHARD 1996: 5). Eine Verschmelzung der Vasa deferentia zumindest im distalen Teil der Genitalpapille repräsentiert hingegen eine Autapomorphie der Synocheta (Merkmal 62, Abb. 35-38).

Eine auffallend kräftig sklerotisierte ventrale Cuticula (Ventralschild) fehlt den Genitalpapillen der Ligiidae (Abb. 56), jenen von *Mesoniscus alpicola* (Abb. 57), *Titanethes albus* (Abb. 35-38, 45), *Cantabroniscus primitivus* und weiteren dahingehend untersuchten Trichoniscidae-Arten (cf. LEGRAND 1946: Figs. 2, 3 und Taf. IV).

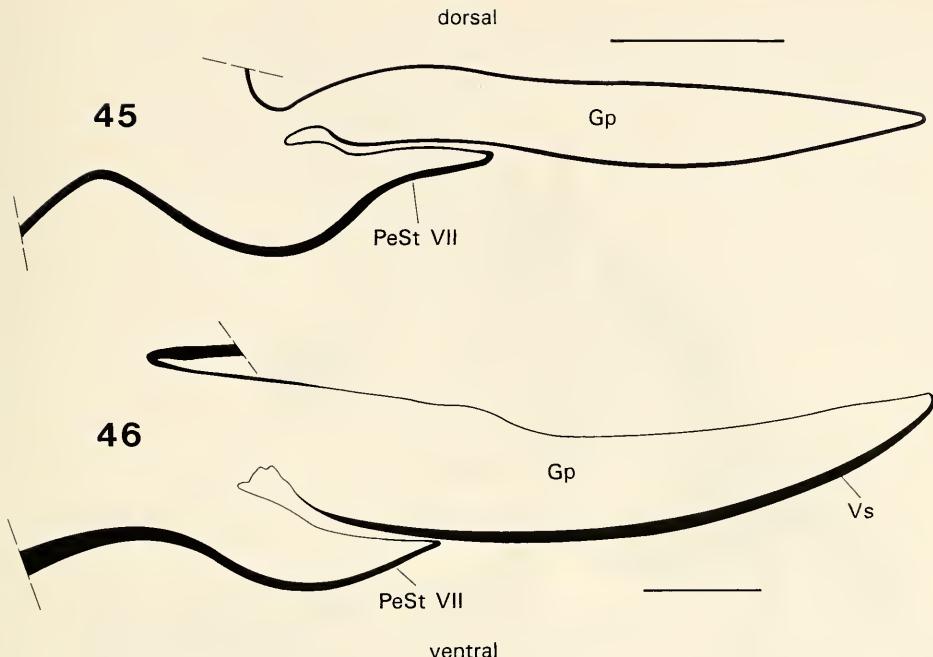


Abb. 45–46. Paramediane Sagittalschnitte durch männliche Genitalpapillen, Skelet. – 45. *Titanethes albus*; – 46. *Oniscus asellus*. – Maßstäbe: 0,2 mm.

Einen Ventralschild der Genitalpapille besitzen hingegen Vertreter der Gattungen *Alpioniscus*, *Androniscus*, *Haplophthalmus* (LEGRAUD 1946: 269) und *Stylocnemus*. Auch tritt eine vergleichbare Struktur unter anderen bei den Crinocheten *Doto*, *Scyphax*, *Armadilloniscus*, *Actaecia*, *Oniscus* und *Porcellio* auf (Abb. 46; LEGRAUD 1946: Figs. 1, 4, 5, Taf. VI und ERHARD 1995a: Abb. 82–87). Aufgrund der Merkmalsverteilung ist anzunehmen, daß der Besitz eines Ventralschildes als apomorphes Merkmal im Grundplan der Crinocheta enthalten ist (Merkmal 53; cf. ERHARD 1995a: 83), innerhalb der Synocheta aber vermutlich erst bei einem oder mehreren untergeordneten Taxa auftritt.

Wie in ERHARD (1996: 17) dargelegt, wird im Oniscidea-Grundplan der Pleopoden-Endopodit I durch einen Muskel M 47 bewegt, der bei Vertretern der Mesoniiscidae, Synocheta und Crinocheta erhalten ist (Abb. 33–34). Zu M 47 seriell homologe Muskeln sind in den Pleopoden II–V von Vertretern aller Landassel-Hauptgruppen inklusive der Ligiidae entwickelt (cf. ERHARD 1995a, 1996). Aufgrund dieser Homonomie der verschiedenen Pleopoden kann das Vorhandensein des M 47 im Oniscidea-Grundplan für die Pleopoden I rekonstruiert und das Fehlen des Muskels bei den Vertretern der Gattungen *Ligia* und *Ligidium* (Abb. 47–48) als autapomorphes Reduktionsmerkmal 25R der Familie Ligiidae interpretiert werden (cf. ERHARD 1996: 17). Die Vertreter der Tylidae lassen einen Endopoditen I vermissen, was funktionell mit der Reduktion der Genitalpapillen zusammenhängt (cf. ERHARD 1995a: 53). Da bisher kein aussagekräftiges Merkmal für ein Schwestergruppenverhältnis der Ligiidae und Tylidae aufgefunden wurde, dagegen mehrere Argumente für eine

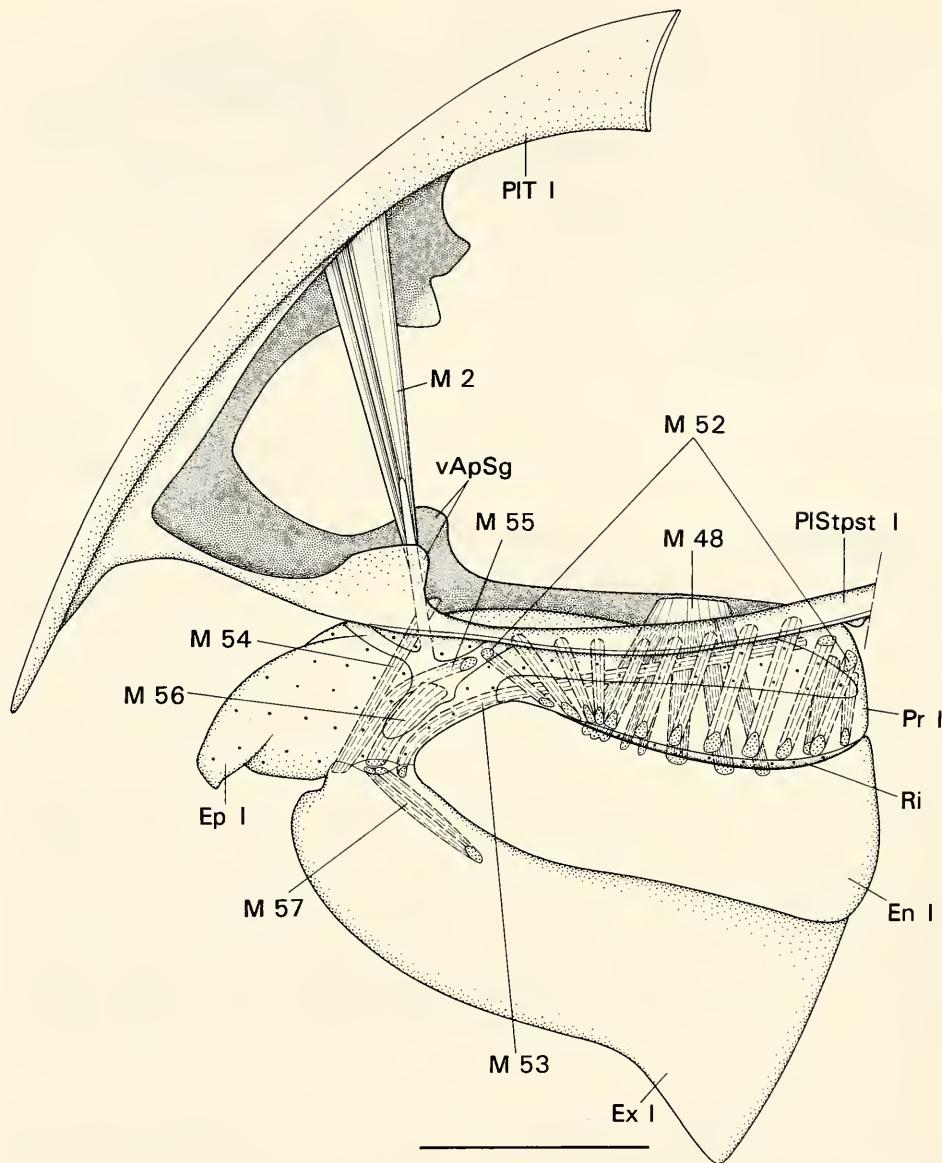


Abb. 47. *Ligia oceanica*, ♂, Pleopode I, Ansicht von dorsal, Beborstung unberücksichtigt (aus ERHARD 1995a). – Maßstab: 1 mm.

nähere Verwandtschaft der Tylidae mit den Mesoniscidae + Syoncheta + Crinocheta sprechen (Kap. 6.), ist nicht anzunehmen, daß die Reduktionen des M 47 bei den Tylidae und Ligiidae auf ein einmaliges Ereignis zurückzuführen sind.

Die Endopodit I-Insertion ist bei *Ligia* und *Ligidium* nahezu über die gesamte Breite des Protopoditen I ausgedehnt. Weiterhin befindet sich zwischen beiden Extremitäten-Gliedern lediglich auf der Dorsalseite eine Gelenkmembran, während ihre Ventralwände fast übergangslos miteinander in Verbindung stehen. Eine derar-

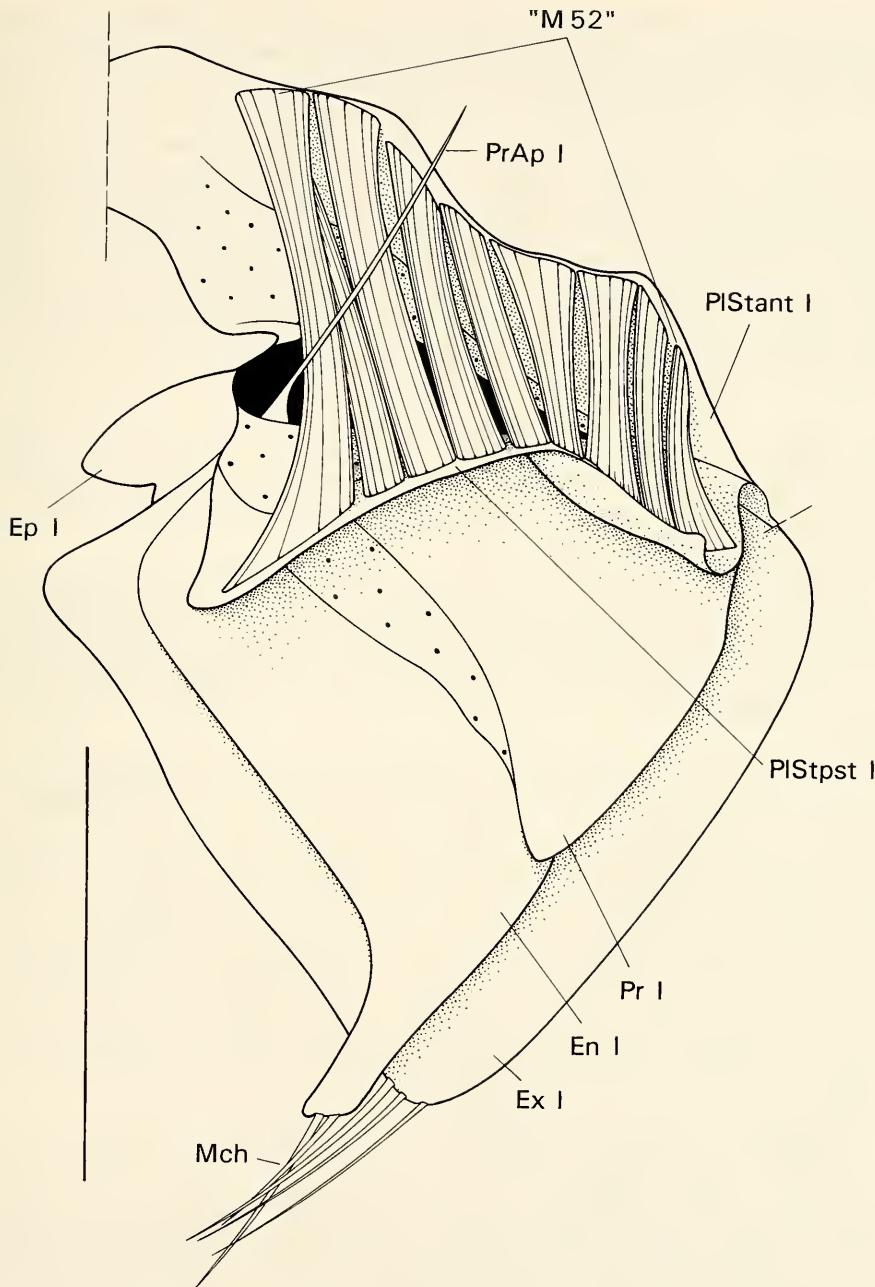


Abb. 48. *Ligidium hypnorum*, ♂, Pleopode I, Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

tige Konstruktion ist weder bei Vertretern der übrigen Oniscidea-Taxa, noch im Grundplan der aquatischen Isopoden-Gruppen festzustellen. Daher wird die für *Ligia* und *Ligidium* geschilderte Situation als weitere mögliche Synapomorphie beider Taxa zur Diskussion gestellt (Merkmal 84, Abb. 47–48; cf. ERHARD 1995a: 36).

Ungewöhnliche Verhältnisse betreffen ferner die Muskel-Ausstattung des Pleopoden I der Ligiidae. Im medialen Protopodit-Raum von *Ligia* dominiert der aus zahlreichen Einzelbündeln bestehende Muskel M 52 (Abb. 47; cf. ERHARD 1995a: 38). Ein ebenfalls aus mehreren Einzelsträngen gebildeter Muskel existiert bei *Ligidium hypnorum*, doch zieht dieser nicht wie bei *Ligia* in das Grundglied hinein, sondern verläuft dicht oberhalb der Protopodit I-Insertionsöffnung (Abb. 48). Hingegen enthalten die medialen Protopodit-Räume der Pleopoden II–V von *Ligia* und *Ligidium* jeweils nur ein- oder zweiästige Protopodit-Depressoren und einen (Pleopoden III–V) oder zwei (Pleopoden II) Endopodit-Lokomotoren (cf. ERHARD 1995a: Abb. 47, 62). Eine exakt identische Muskelausstattung liegt ebenfalls im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta für die Pleopoden-Protopodite II–V vor, darüberhinaus jedoch auch im Grundglied des Pleopoden I (Abb. 33–34, 59–60, 81, 83; ERHARD 1995a, 1996). Dieses homonome Merkmalsmuster aller Pleopoden zwingt zu der Annahme, daß die zuletzt beschriebene Muskel-Ausstattung bereits im Pleopoden-Protopoditen I des Oniscidea-Grundplanes vorliegen muß. Folglich läßt sich der Besitz eines mächtigen und in zahlreiche Einzelstränge aufgelösten Muskels der medialen Protopodit I-Region als eine Synapomorphie von *Ligia* und *Ligidium* auslegen (Merkmal 85).

Unter Berücksichtigung aller dargelegten Befunde erhebt sich der Verdacht, daß es sich bei der Pleopoden I-Konstruktion der Ligiidae um einen stark differenzierteren, abgeleiteten Merkmalskomplex handelt, dessen konvergente Bildung innerhalb der Gattungen *Ligia* und *Ligidium* unwahrscheinlich ist. Er kann somit als Argument zur Absicherung der Monophylie der Familie Ligiidae in Betracht gezogen werden.

Bei *Titanethes albus* konnte kein Lokomotor des männlichen Endopodit I-Distalgliedes festgestellt werden. Wie *Ligia oceanica* und *Mesoniscus alpicola* besitzt die Synocheta-Art *Cantabroniscus primitivus* einen eingliedrigen Endopodit I (Abb. 43–44), ein Distalglied-Beweger fehlt ihr wahrscheinlich primär. Es ist anzunehmen, daß diese Plesiomorphie auch im Synocheta-Grundplan vorliegt (Kap. 3.2.). Einen intrinsischen Endopodit I-Beweger M 49 besitzen innerhalb der Oniscidea nur Vertreter der Crinocheta, in deren Grundplan die ersten Endopodite der Männchen als spezielle Gonopoden entwickelt sind. Hierbei handelt es sich vermutlich um eine Autapomorphie der Gruppe (Merkmal 26), da wahrscheinlich alle Vertreter der Superfamilie Oniscoidea sensu SCHMALFUSS (1989), aber auch basale Formen wie *Actaecia bipleura*, *Scyphax ornatus* und nach neueren Untersuchungen ebenfalls *Doto marina* einen M 49 im Endopoditen I tragen.

Die Grundpläne der Oniscidea (ERHARD 1995a: 72) und der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta beinhalten einen lateralen Exopodit I-Lokomotor M 55. Dieser ist bei *Ligia oceanica* und *Mesoniscus alpicola* deutlich erhalten (ERHARD 1995a, 1996), *Titanethes albus* verfügt lediglich über ein schwaches Rudiment, während M 55 bei *Cantabroniscus primitivus* nicht nachzuweisen ist. Das vollständige Fehlen des Muskels bei den dahingehend untersuchten Crinocheta-Arten *Doto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* (ERHARD 1995a) kann als autapomorphes Reduktionsmerkmal der Crinocheta ausgelegt werden (Merkmal 86 R). Im Synocheta-Grundplan ist der Muskel zumindest als Rudiment enthalten.

Tylos latreillei und den untersuchten Vertretern der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta fehlt der im Oniscidea-Grundplan und bei *Ligia oceanica* vorhandene laterale Exopodit-Lokomotor M 54 (ERHARD 1995a: Abb. 32–34). Da bisher keine

gesicherten Befunde zum Vorkommen des Muskels bei der Art *Tylos spinulosus* vorliegen, welche im Gegensatz zu *Tylos latreillei* einen Pleopoden-Exopodit I besitzt, bleibt das Merkmal in der phylogenetischen Diskussion vorläufig unberücksichtigt.

4.3.1.3. Co-Adaptation zwischen Genitalpapille und Pleopoden-Endopoditen I

Die basale Region der unpaaren Genitalpapille wird bei *Titanethes albus* nicht nur von dem Pereion-Sternit VII fixiert, sondern auch durch die Pleopoden-Protopodite I und -Endopodite I, welche hierzu an ihren Medialseiten eingetieft sind und mediodorsale Lamellen besitzen, die die Genitalpapille dorsal umfassen (mdL; Abb. 31–32, 35–38). Mit Hilfe der Endopodite I und deren mediodorsalen Lamellen, die als Mitnehmer der Genitalpapille dienen, kann letztere vom Körper nach ventral

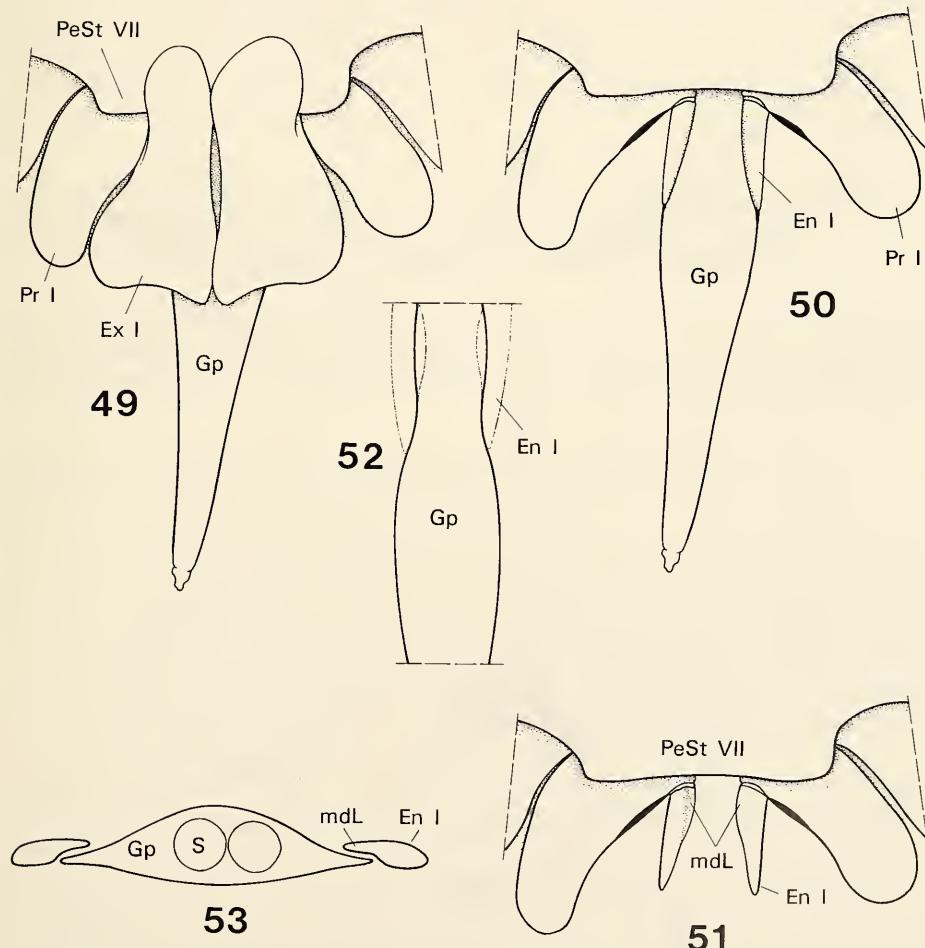


Abb. 49–53. *Cantabroniscus primitivus*, ♂. – 49. Genitalpapille und Pleopoden I in situ, Ansicht von ventral; – 50. Wie Abb. 49, Exopodite I entfernt; – 51. Wie Abb. 50, Genitalpapille entfernt; – 52. Basis der Genitalpapille von dorsal, Position der Endopodite I durch unterbrochene Linien angedeutet; – 53. Schematischer Schnitt durch die Genitalpapille und die Pleopoden-Endopodite I.

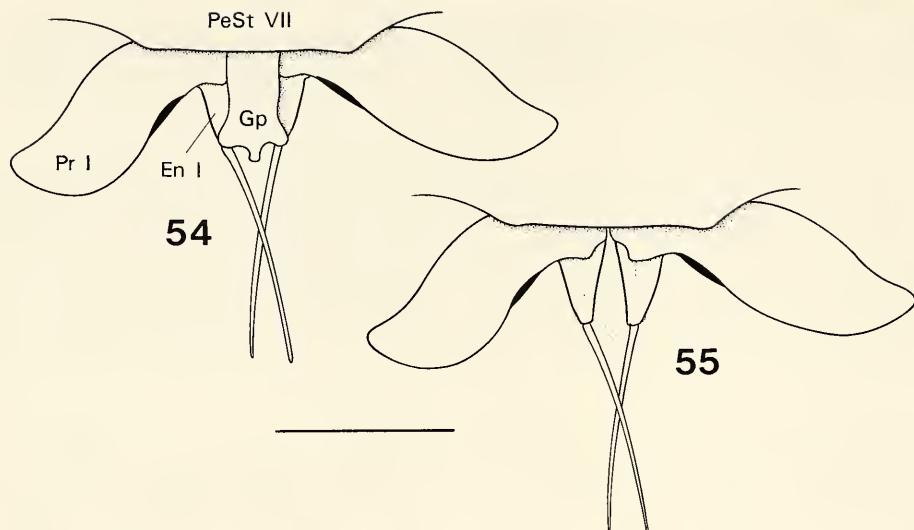


Abb. 54–55. *Styloiscus magellanicus*, ♂. – 54. Genitalpapille und Pleopoden I in situ, Exopodite entfernt, Ansicht von ventral; – 55. Wie Abb. 54, Genitalpapille entfernt, Position jedoch durch unterbrochene Linie angedeutet. – Maßstab: 0,5 mm.

abgespreizt werden. Dies erleichtert die Übertragung einer Spermatophore auf die eigentlichen Gonopoden, die Endopodite II, da diese während der Kopulation nach ventral abgespreizt sein müssen, um eine weibliche Geschlechtsöffnung erreichen zu können (cf. ERHARD 1995a: 55).

Eine entsprechende Co-Adaptation zwischen mediodorsalen Lamellen der Endopodite I und der Genitalpapille ist ebenfalls bei *Cantabroniscus primitivus* zu beobachten (Abb. 49–53), eine Art, die zumindest hinsichtlich der Pleopoden I-Anatomie den Grundplänen der Trichoniscidae und Synocheta nahe steht (Kap. 3.2.). Ferner befinden sich auch die medialen Regionen der Endopodite I von *Styloiscus magellanicus* unmittelbar dorsal der unpaaren Genitalpapille (Abb. 54–55) und vermögen letztere möglicherweise nach ventral zu bewegen. Diese auch bei *Clavigeroniscus riquieri* auftretende Konstruktion wird hier als Homologie der bei *Cantabroniscus* und *Titanethes* beschriebenen Co-Adaptation aufgefaßt. LEGRAND (1946: Figs. 2, 3a, b) beschreibt ergänzend mediodorsale Lamellen der Endopodite I bei Vertretern der Trichoniscidae-Gattungen *Hyloniscus*, *Alpioniscus*, *Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Nesiotoniscus*, *Trichoniscoides*, *Scotoniscus*, *Androniscus*, *Trichoniscus* sowie *Haplophthalmus* und weist darauf hin, daß bei allen Trichonisciden eine entsprechende Co-Adaptation zwischen den Endopoditen I und der Genitalpapille verwirklicht ist.

Bei all denjenigen Crinocheta-Gruppen, bei welchen eine Führung der Genitalpapille durch die Endopoditen I infolge einer stabilen Verfalzung zwischen den einzelnen Elementen gewährleistet ist, treten keine dorsomedialen Lamellen der Endopodite I-Basen mehr auf (zum Beispiel *Halophiloscia*, *Oniscus*, *Porcellio*; cf. LEGRAND 1946: Fig. 1, ERHARD 1995a: 83). Vertreter basaler Crinocheta-Gattungen besitzen dagegen wie die männlichen Synocheta dorsomediale Lamellen der Endopodite I, die als Mitnehmer der Genitalpapille fungieren. Dies ist für die Scyphaciden *Doto*, *Scyphax* und *Armadilloniscus* dokumentiert (Abb. 58; cf. LEGRAND 1946: Figs. 4, 5a–c,

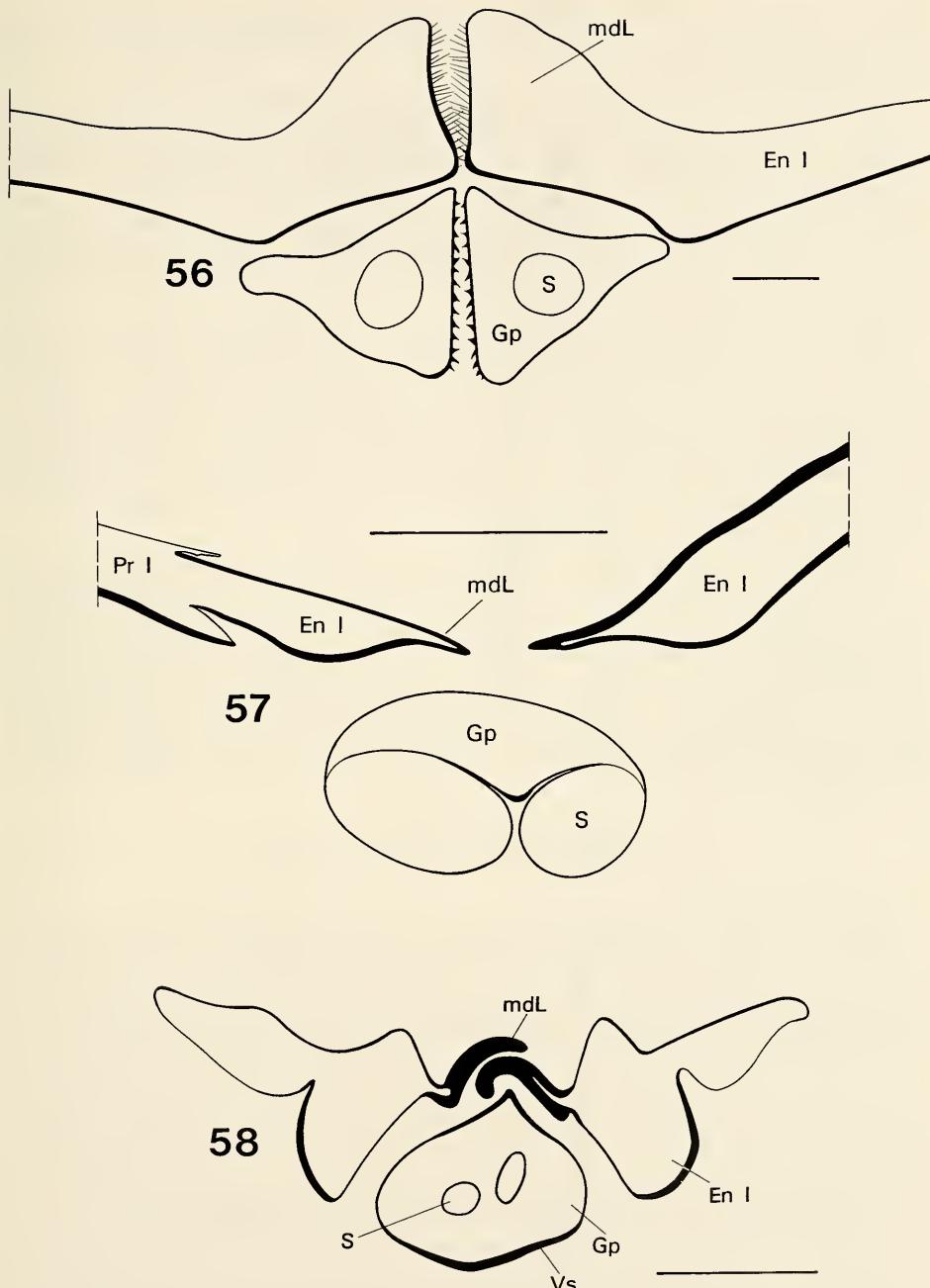


Abb. 56–58. Querschnitte durch männliche Genitalpapillen und Pleopoden I. – 56. *Ligia oceanica* (Ligiidae); – 57. *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae); – 58. *Doto marina* (Crinocheta, Scyphacidae) (aus ERHARD 1995a). – Maßstäbe: 0,1 mm.

ERHARD 1995a: Abb. 84–85). Diese Befunde sprechen somit für das Vorhandensein einer Co-Adaptation zwischen den Endopoditen I und der Genitalpapille auch im Grundplan der Crinocheta.

Bei *Mesoniscus alpicola* existiert ebenfalls auf kurzer Distanz ein entsprechendes Gefüge zwischen medialen Endopodit-Lamellen und der verkürzten und partiell unpaaren Genitalpapille (Abb. 57). Sogar bei *Ligia oceanica* können vermutlich die paarigen Genitalpapillen, die sich durch ein ineinandergreifen von Borsten und Zähnchen ihrer Medialwände zu einer Einheit verbinden lassen, mittels einer Depression der Pleopoden-Endopodite I abgesenkt werden, da mediale Lamellen der Endopodite auch hier ausgebildet sind (Abb. 56). Allen Tylidae-Arten fehlen die Endopodite der Pleopoden I.

Die geschilderte Verteilung der Merkmalsausprägungen ergibt einen deutlichen Hinweis darauf, daß es sich hinsichtlich der Co-Adaptation zwischen den männlichen Endopoditen I und den Genitalpapillen um ein Grundplanmerkmal der Oniscidea handelt. Diese Resultate falsifizieren zugleich die von ERHARD (1995a: Merkmal 51) vorgeschlagene Hypothese, nach welcher eine Co-Adaptation zwischen den männlichen Pleopoden-Endopoditen I und der Genitalpapille eine Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta darstelle.

Durch die bei *Titanethes albus* neben den medioborsalen Lamellen vorhandenen medioventralen Lamellen der basalen Endopodit I-Region wird die Genitalpapille von den Endopoditen I „in die Zange genommen“ (Abb. 36). Diese Art der Co-Adaptation läßt sich nach LEGRAND (1946) bei keiner anderen Trichoniscidae-Gattung nachweisen mit der Ausnahme von *Hyloniscus*, wo möglicherweise eine konvergente Entwicklung vorliegt. Die geschilderte Co-Adaptation von *Titanethes albus* repräsentiert jedenfalls ein abgeleitetes Merkmal, das auch bei weiteren *Titanethes*-Arten festzustellen ist.

4.3.2. Pleopoden II (Abb. 37–42, 59–80)

4.3.2.1. *Titanethes albus*

Wie im Grundplan der Oniscidea (ERHARD 1995a: 72) artikuliert der Protopodit II von *Titanethes albus* mit dem Pleon-Sternit II über eine dikondyle Gelenkung, die aus einem posterior-medialen und einem anterior-lateralen Fixpunkt besteht. Zwischen dem anterioren Sternit II-Steg und dem ventralen Protopodit II-Sklerit ist eine breite Membran entwickelt. Ferner sind eine stilettartige Apophyse an der Innenseite der lateralen Protopodit-Dorsalwand und ein deutlich entwickelter Epipodit vorhanden. Letzterer trägt auf seiner Dorsalseite mehrere Reihen auffälliger dornenartiger Borsten, die ebenso wie die marginalen Borsten der lateralen Exopodit-Dorsalwand dem Wasserleitungssystem angehören. Die Funktion dieser Strukturen besteht in der Flüssigkeitsvermittlung zwischen den Pleon-Sterna I und II.

Der Protopodit steht mit dem Exopoditen über eine monokondyle Gelenkung mit ventralem Fixpunkt in Verbindung.

Der Endopodit besteht aus zwei Gliedern, die geradlinig hintereinander angeordnet sind. Das Basalglied (EnBg) inseriert medial am Protopodit über eine dikondyle Gelenkung mit medialem und dorsolateralem Artikulationspunkt. Auch zwischen beiden Endopodit-Gliedern befindet sich eine dikondyle Gelenkachse. Die ventrolaterale Basis des distalen Endopodit-Gliedes trägt eine lange Apophyse als Insertionsort des M 62. Das Endopodit-Basalglied besitzt laterodistal eine Gruppe

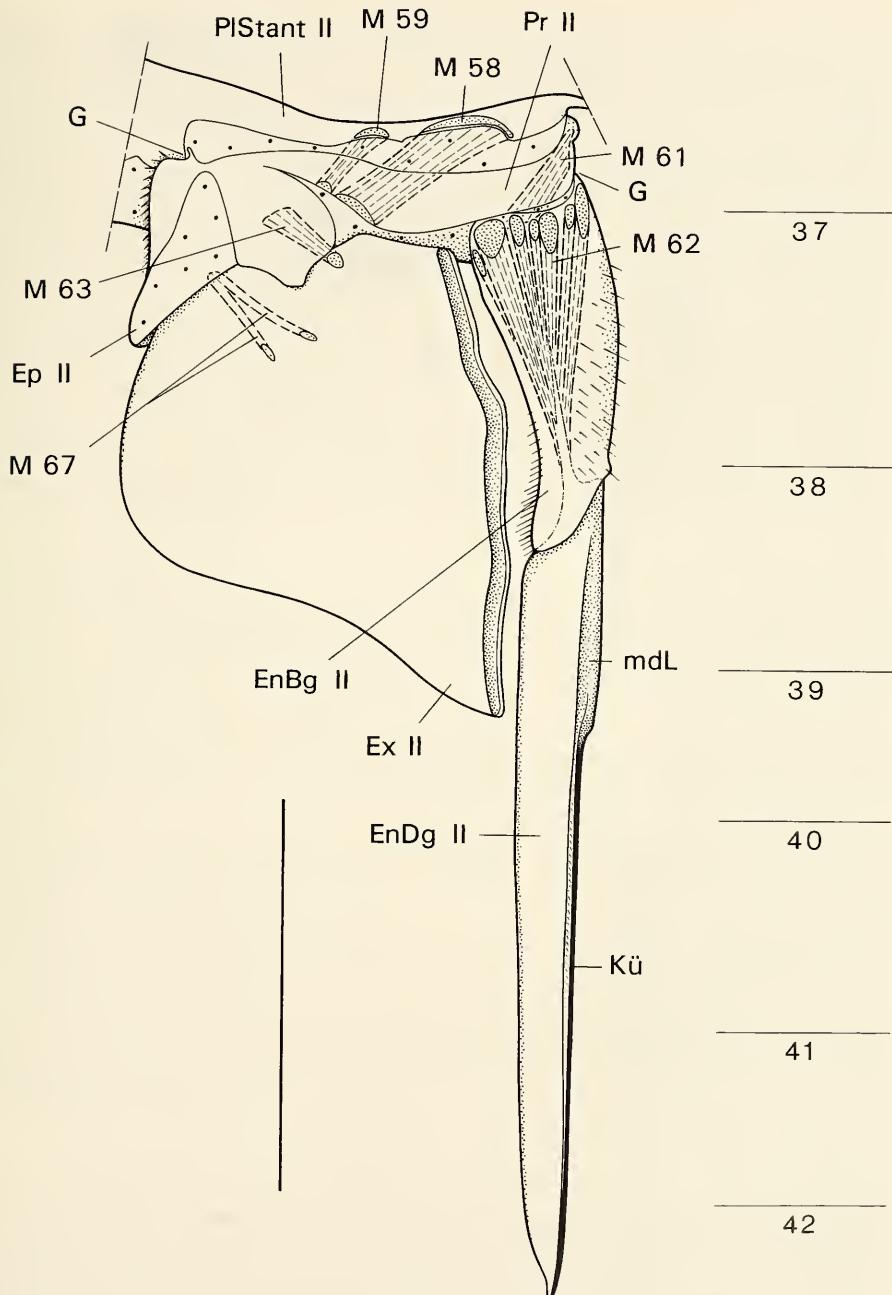


Abb. 59. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopode II, Ansicht von ventral, Exopodit teilweise entfernt. 37–42 kennzeichnen die Schnittebenen der in den Abb. 37–42 dargestellten Querschnitte. – Maßstab: 1 mm.

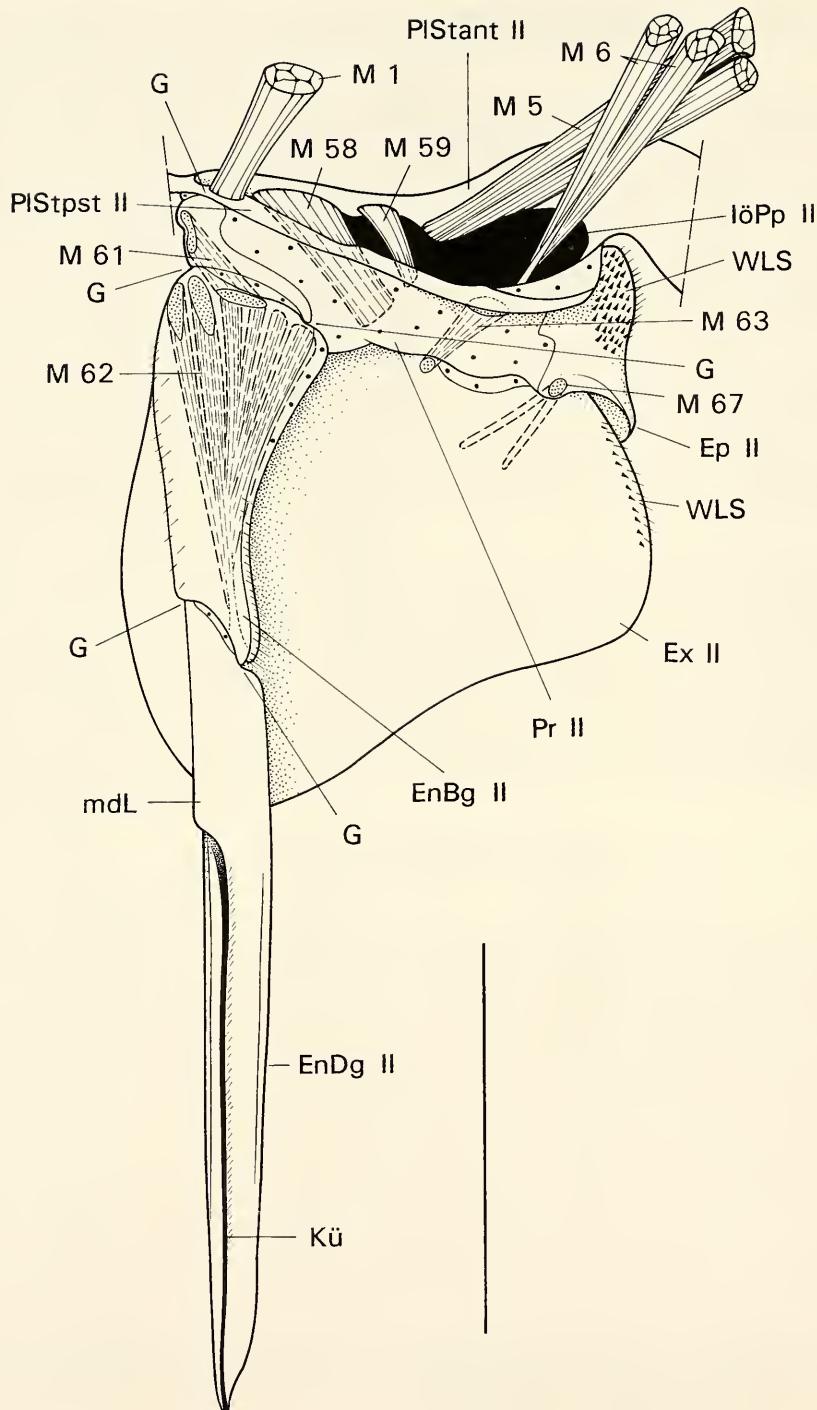


Abb. 60. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopode II, Ansicht von dorsal. – Maßstab: 1 mm.

aus dicht stehenden, langen Borsten, ebenso finden sich an der Medialwand des Basalgliedes zahlreiche Setae.

Die Medialwand der proximalen Region des Endopodit II-Distalgliedes von *Titanethes albus* ist rinnenförmig eingesenkt (Abb. 39: Ri), so daß beide Endopodite II in diesem Bereich zusammen eine mehr oder weniger geschlossene Röhre bilden können. Wie in Kap. 4.3.1.1. beschrieben, wird eine während der Kopulation aus der Genitalpapille entlassene Spermatophore vermutlich mit Hilfe der Endopodit I-Distalglieder in die genannte Röhre der Endopoditen II überführt. Im weiteren Verlauf nach distal bleibt an den Medialwänden der Endopoditen II stets eine rinnenartige Vertiefung erhalten (Abb. 40–42), die in der mittleren Region des Endgliedes mit nach distal gerichteten Borsten oder Schuppen besetzt ist (Abb. 40: Ri, Sch). Distal einer auffallenden dorsomedialen Lamelle (Abb. 59–60: mdL) beginnt an jedem Distalglied zusätzlich eine enge dorsomediale Kanüle (Kü), die nahezu völlig geschlossen ist und sich bis zum distalen Ende des Endopoditen II erstreckt (Abb. 40–42, 59–62). Diese anatomischen Befunde könnten dafür sprechen, daß während der Kopulation Spermatophoren in der beschriebenen Kanüle nach distal transportiert und schließlich in eine weibliche Geschlechtsöffnung „injiziert“ werden.

Die Muskulatur

M 58: Depressor des Protopoditen II. Der kräftige Muskel entspringt medial am anterioren Pleon-Sternit II-Steg (PlStant II) und verläuft laterodistad an die distale Protopodit II-Wand.

M 59: Depressor des Protopoditen II. Entspringt am anterioren Pleon-Sternit II-Steg und verläuft laterodistad an die distale Protopodit II-Wand.

M 60: Nicht vorhanden.

M 61: Bewegt den Endopodit II nach dorsomedial. Entspringt medioproximal an der Protopodit II-Dorsalwand und verläuft laterodistad an die dorsale Basis des Endopodit II-Basalgliedes.

M 62: Bewegt das Distalglied des Endopoditen II nach lateroventral. Der aus etwa 10 fächerartig angeordneten Bündeln aufgebaute Muskel entsteht an der dorsalen und ventralen Basis des Endopodit II-Basalgliedes, verläuft nach distal und endet an einer Apophyse des Endopodit II-Distalgliedes.

M 63: zieht den Exopodit II nach medial. Entspringt an der Basis der Protopodit II-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der medialen Exopodit II-Basis. Einbündelig.

Mm 64–66: Nicht vorhanden.

M 67: Funktion? Bewegt den Exopodit II nach lateral oder hebt ihn nach dorsal an. Entspringt an der distalen Protopodit II-Dorsalwand und verläuft mediodistad an die Exopodit II-Ventralwand. Zweibündelig.

Mm 68–70: Nicht vorhanden.

4.3.2.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen

Die bei *Titanethes albus* auftretende lineare Anordnung beider Endopodit II-Glieder, die äußerst medial gelegene Insertion des Endopoditen am Protopodit und die Verlagerung des ursprünglich ventrolateralen Artikulationspunktes der dikondylen Gelenkung in eine mediale Position repräsentiert eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (Merkmale 34 und 35; ERHARD 1995a, b, 1996). Die dikondyle Gelenkung zwischen Endopodit-Basalglied und -Distalglied von *Titanethes albus* ist sehr wahrscheinlich aus dem Oniscidea-Grundplan übernommen, da entsprechende Verhältnisse auch bei *Ligia oceanica* (cf. ERHARD 1995a: 46) und entgegen früherer Annahmen (ERHARD 1995a: 43) vermutlich auch bei *Onis-*

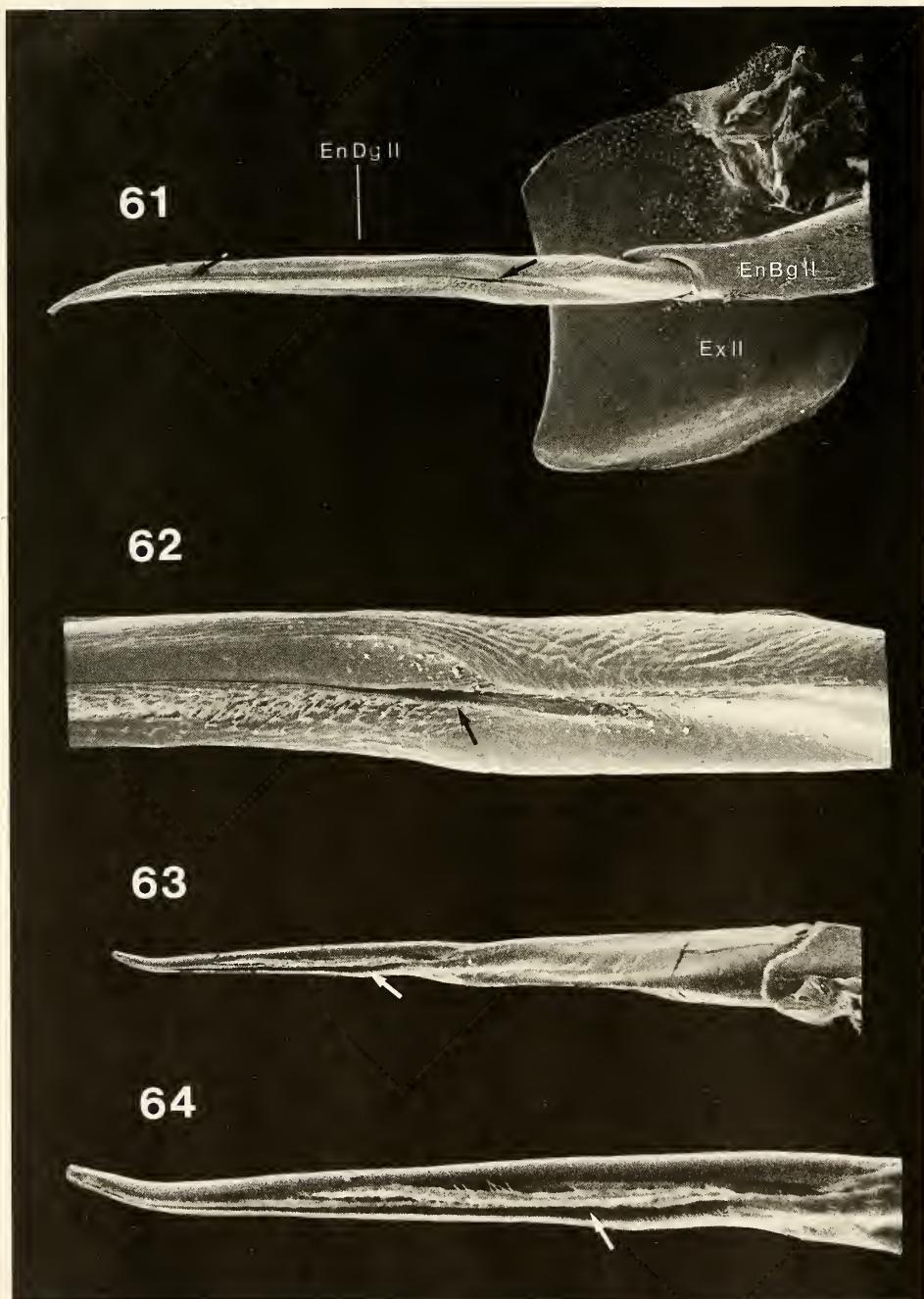


Abb. 61–62. *Titanethes albus*, ♂. – 61. Pleopoden-Endopodit II mit Sperma-Kanüle (Pfeile), Ansicht von medial; – 62. Proximal-mediale Region des Endopodit II-Distalgliedes mit dem Beginn der Sperma-Kanüle (Pfeil).

Abb. 63–64. *Haplophthalmus montivagus*, ♂. – 63. Pleopoden-Endopodit II mit Sperma-Kanüle (Pfeil), Ansicht von medial; – 64. Mediale Sperma-Kanüle des Endopodit II-Distalgliedes (Pfeil).

65



66



67



68



Abb. 65. *Trichoniscus provisorius*, ♂, Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II mit der vorderen Öffnung der vermuteten Sperma-Kanüle (Pfeil), Ansicht von medial.
 Abb. 66-68. *Styloiscus magellanicus*, ♂. – 66. Pleopoden-Endopodit II, Ansicht von mediodorsal; – 67. Proximal-mediale Region des Endopodit II-Distalgliedes mit der vorderen Öffnung der Sperma-Kanüle (Pfeil); – 68. Pleopode II, Ansicht von lateroventral. Endopodit II mit der distalen Region der Sperma-Kanüle (Pfeile).

69



70



71



72



Abb. 69. *Hyloniscus riparius*, ♂, distale Region des Pleopoden-Endopoditen II, Ansicht von dorsal.

Abb. 70. *Alpioniscus balthasari*, ♂, Pleopode II, Ansicht von mediodorsal.

Abb. 71-72. *Cantabroniscus primitivus*, ♂. - 71. Pleopoden-Endopodit II, Ansicht von medial; - 72. Endopodit II-Distalglied, Ansicht von mediodorsal.

cus asellus auftreten. Bei *Tylos latreillei*, *Mesoniscus alpicola* und *Actaecia bipleura* konnten bisher nur monokondyle Artikulationen festgestellt werden (ERHARD 1995a, 1996).

Hinsichtlich der Reduktion der Pleopoden-Epipedite II und des Fehlens von Borstensystemen an den verbliebenen Rudimenten handelt es sich sehr wahrscheinlich um eine Autapomorphie der Crinocheta (cf. ERHARD 1995a: 51, 1996: 22). In den Grundplänen der übrigen Landassel-Hauptgruppen sind wohlentwickelte Epipedite II vorhanden, die Schuppen- oder Borstengruppen tragen (Merkmal 27R).

Eine Röhrenbildung zwischen den *Medialwänden* der Endopodit II-Distalglieder zum Zwecke eines Sperma-Distaltransportes während der Kopulation muß aufgrund der Untersuchungsergebnisse an *Titanethes albus* nun auch für den Grundplan der Synocheta angenommen werden. Wie von ERHARD (1996: 22) ausgeführt, liegt dieses Merkmal vermutlich als Apomorphie im Grundplan der Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta vor, während Vertreter der Ligiidae Rinnen an den *Ventralwänden* der Endopodit-Distalglieder tragen (Merkmal 70). Dieser plesiomorphe Zustand läßt sich ebenfalls bei anderen Isopoda-Unterordnungen feststellen (ERHARD 1996: 22).

Der Besitz einer medialen, nahezu geschlossenen Röhre oder Kanüle, die trichterförmig proximal am Endopodit II-Distalglied der Männchen beginnt und sich bis zu dessen Ende erstreckt, scheint innerhalb der Synocheta verbreitet zu sein, konnte aber bei anderen Landassel-Gruppen bisher nicht nachgewiesen werden. Eine derartige Struktur läßt sich außer bei *Titanethes albus* (Abb. 59–62) ebenfalls bei dem Synocheten *Haplophthalmus montivagus* feststellen (Abb. 63–64). Auch *Trichoniscus provisorius* besitzt im männlichen Geschlecht medial am Endopodit II-Distalglied eine trichterförmige Öffnung, doch konnte eine Kanüle bisher nicht ermittelt werden (Abb. 65). Möglicherweise besitzt die Art eine vollständig verwachsene Röhre im Inneren des Endopoditen, welche bis zu dessen Distalende reicht. Schließlich zeigt auch das Endopodit II-Distalglied von *Styliorniscus magellanicus* einen engen, medialen Kanal, der sich jedoch mit seiner distalen Hälfte auf die Lateralseite des Gonopoden dreht (Abb. 66–68).

Bei *Hyloniscus riparius* ist zwar distal am Endopodit II ein System aus mehreren breiten Rinnen entwickelt, doch unterscheidet sich dieses von den Strukturen der zuvor genannten Arten (Abb. 69). *Alpioniscus balthasari* und *Cantabroniscus primativus* besitzen neben Vertretern auch anderer Trichoniscidae-Gattungen ein stark verkürztes Endopodit II-Distalglied, während das Basalglied verlängert ist. Dieser Zustand repräsentiert eine Apomorphie relativ zum Oniscidea- und Synocheta-Grundplan. Die Distalglieder beider Arten zeigen mehr oder weniger schwach ausgeprägte Rinnen (Abb. 70–72), die sehr wahrscheinlich der Spermatophoren-Weiterleitung dienen, lassen sich jedoch nicht ohne weiteres mit den spezifischen Leitungskanülen von *Titanethes*, *Styliorniscus* und anderen Arten vergleichen.

Vielleicht gehen jedoch all die genannten Strukturen auf die medialen Rinnen der Endopodit II-Distalglieder zurück, die wahrscheinlich im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta vorliegen (Merkmal 70), weshalb sie generell homolog sein könnten. Eine enge und lange „Sperma-Injektionsröhre“ mag jedoch während der Evolution der Synocheta nur einmal entstanden und möglicherweise in Kombination mit stilettartigen Endopoditen I aufgetreten sein. Ob die Sperma-Kanüle der Endopodite II bereits als apomorphes Merkmal im Grundplan der Synocheta vorliegt und in einzelnen Gruppen abgewandelt wurde (*Cantabroniscus*,

Alpioniscus) oder erst im Grundplan eines untergeordneten Monophylum auftritt, dem sowohl Vertreter der Trichoniscidae als auch der Styloniscidae angehören könnten, ist an dieser Stelle nicht zu entscheiden. Das Merkmal sollte jedoch im Rahmen einer Überprüfung der Monophylie der Trichoniscidae nicht unberücksichtigt bleiben, da es vielleicht manchen Taxa der Familie primär fehlt.

In diesem Zusammenhang interessant erscheint die Tatsache, daß vergleichbare, komplexe Kopulationsapparate, bestehend aus unpaaren Genitalpapillen sowie den Pleopoden I und II, innerhalb der Landasseln mindestens zweimal konvergent entstanden sind. Einerseits benutzen Vertreter der Gattung *Titanethes* und Verwandte ihre stabförmigen Endopodite I, um Spermatophoren in Rinnen oder Röhren der Endopodite II zu befördern, während umgekehrt die männlichen Crinocheta ihre stabförmigen Endopodite II dazu verwenden, um Spermatophoren in Rinnen der Endopodite I zu transportieren.

Die Pleopoden-Endopodite II weiblicher Oniscidea gleichen hinsichtlich ihrer Gestalt den Basalgliedern der entsprechenden männlichen Extremitäten, was vermutlich auf morphogenetische Ursachen zurückzuführen ist. So inserieren in ursprünglicher Weise die Endopoditen II von *Ligia oceanica*, *Ligia novaezealandiae* und *Ligidium hypnorum* deutlich vom Medialrand des Protopoditen abgerückt und nehmen eine mehr oder weniger parallel zum Grundglied orientierte Position ein (Abb. 74–76). Der Endopodit II der Tylidae-Weibchen (Abb. 77) nimmt eine entsprechende Lage ein, doch ist die mediale Protopodit I-Region bei allen Vertretern der Familie reduziert (ERHARD 1995a: 53). Dagegen inserieren die weiblichen Endopodite II von *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae), *Cantabroniscus primitivus* (Synocheta) und *Deto marina* (Crinocheta) am Medialrand des Protopoditen und sind zu letzterem in einem rechten Winkel angeordnet (Abb. 78–80). Diese Merkmalsausprägung stellt eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta dar (Merkmal 87). Erwähnenswert sind in diesem Zusammenhang die Verhältnisse bei *Ligia italicica*, deren weibliche Endopodite II in ihrer Gestalt von jenen der übrigen Ligiiden etwas abweichen, da sie blattförmig erscheinen (Abb. 73). Es bleibt offen, ob dieser Befund einen ursprünglichen oder abgeleiteten Zustand relativ zum Oniscidea-Grundplan verkörpert.

Bei den Männchen von *Titanethes albus* ist der Muskel M 60, der als Antagonist zu M 61 bei den Ligiidae, Tylidae und Crinocheta den Pleopoden-Endopodit II bewegt (ERHARD 1995a: 58), vollständig reduziert. Diese Tatsache widerlegt die in ERHARD (1996: 23) vertretene Auffassung, daß der M 60 bei *Titanethes albus* vorhanden sei. Die Einschätzung erfolgte aufgrund einer Untersuchung von gefärbten Totalpräparaten der Pleopoden, in welchen der noch erhaltene M 61 einen vergleichbaren Verlauf nimmt wie M 60 bei den dahingehend untersuchten Crinocheten *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus*. Die genaueren Ansatzpunkte von Muskeln können anhand von Totalpräparaten häufig leider nicht exakt ermittelt werden. So wurde angenommen, daß bei *Titanethes albus* nicht der M 60, sondern M 61 fehlt. Die in vorliegender Arbeit berücksichtigten Serienschnitte von letzterer Art belegen jedoch aufgrund des an der dorsalen Endopodit-Basis lokalisierten Insertionsortes des Muskels zwischen beiden Artikulationspunkten der Protopodit-Endopodit-Gelenkung, daß dieser Muskel eindeutig mit dem bei den Ligiidae, Tylidae und Crinocheta vorhandenen M 61 zu homologisieren ist und der M 60 demzufolge fehlt.

M 60 konnte anhand von Pleopoden-Präparaten auch nicht bei *Cantabroniscus primitivus*, *Oritoniscus bonadonai*, *Alpioniscus balthasari* und weiteren Trichonisci-

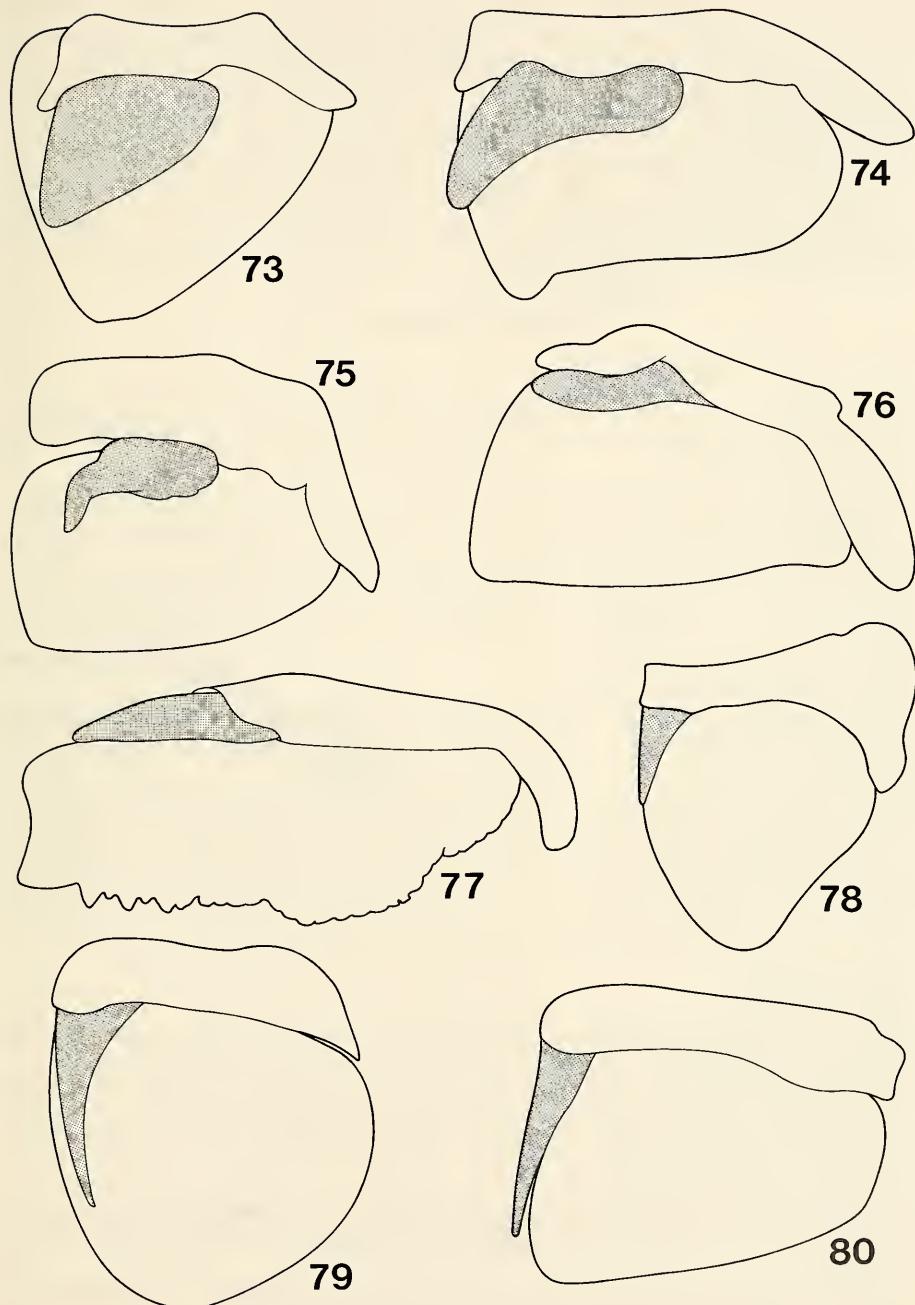


Abb. 73–80. Pleopoden II, ♀, von verschiedenen Oniscidea-Arten, Ansichten von dorsal, Endopodite II dunkel. - 73. *Ligia italica* (Ligiidae); - 74. *Ligia novaezealandiae* (Ligiidae); - 75. *Ligia oceanica* (Ligiidae); - 76. *Ligidium hypnorum* (Ligiidae); - 77. *Tylos spinulosus* (Tylidae); - 78. *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae); - 79. *Cantabroniscus primitivus* (Synocheta, Trichoniscidae); - 80. *Deto marina* (Cri-
nocheta, Scyphacidae).

dae-Arten festgestellt werden. Ungewiß bleibt die Merkmalsausprägung allerdings bei *Stylocoris magellanicus*, wo zwei Endopodit-Beweger auftreten. Gegenwärtig kann ohne die Untersuchung mikroskopischer Schnittserien nicht entschieden werden, ob M 60 auch bei *Stylocoris* und möglicherweise im Grundplan der Synocha fehlt. Im Mesoniscidae-Grundplan tritt der entsprechende Muskel nicht auf, weshalb ERHARD (1996: 23) unter der Annahme, daß M 60 bei *Titanethes* vorhanden sei, das Fehlen des Muskels als ein autapomorphes Reduktionsmerkmal der Mesoniscidae interpretierte. Dieses Merkmal 71R kann aufgrund der unsicheren Datenlage vorläufig nicht mehr in der phylogenetischen Analyse berücksichtigt werden.

4.3.3. Pleopoden III (Abb. 81–85)

4.3.3.1. *Titanethes albus*

Entsprechend des Oniscidea-Grundplanes (ERHARD 1995a: 72) artikuliert der Pleopoden-Protopodit III von *Titanethes albus* mit dem Pleon-Sternit III über einen posterior-medialen und einen anterior-lateralen Gelenkpunkt.

Zwischen Protopodit und Exopodit ist lediglich eine monokondyle Gelenkung mit ventralem Fixpunkt entwickelt. An der Extremitäten-Dorsalwand bildet der Protopodit einen nach distal weisenden Lappen (Fl) aus, der zur Führung des Exopoditen dient. Der Exopodit III ist wie seine seriellen Homologa der Pleopoden I–II und IV–V an seiner Dorsalseite stark sklerotisiert, während die Ventralwand eine sehr zarte Cuticula trägt (Abb. 84). Letztere Ausprägung stimmt mit der Situation im Oniscidea-Grundplan überein.

Der kissenförmige Endopodit III (Abb. 82) besitzt zahlreiche oberflächliche Wölbungen und trägt einen distalen und einen lateralen Lappen. Von der Medialkante des Protopoditen abgesetzt inseriert der Endopodit über ausgedehnte Membranen an der Dorsalwand des Grundgliedes. Die Pleopoden-Endopodite IV und V von *Titanethes albus* tragen zudem eine Reihe von fingerförmigen Ausstülpungen, die sich an den medialen und lateralen Kanten sowie an den Ventralwänden der Extremitäten-Äste befinden (Abb. 85). Sie dienen möglicherweise der Oberflächen-Vergrößerung der respiratorisch und osmoregulatorisch tätigen Endopodite.

Die Muskulatur

M 71: Depressor des Protopoditen III. Entspringt medial am anterioren Pleon-Sternit III–Steg (PlStant III) und verläuft nach mediolateral an die dorsodistale Wand des Protopoditen III.

M 72: Depressor des Protopoditen III. Entspringt am anterioren Pleon-Sternit III–Steg und verläuft nach distal an die dorsodistale Wand des Protopoditen III.

M 73: Zieht den Endopodit III nach medial. Entspringt medial an der Protopodit III-Basis und verläuft laterodistal an die dorsale Basis des Endopoditen III.

Mm 74–75: Nicht vorhanden.

M 76: Bewegt den Exopodit III nach medial. Entspringt an der Protopodit III-Dorsalwand, verläuft distal und inseriert an der mediadorsalen Exopodit III-Basis. Aus zwei Bündeln aufgebaut.

M 77: Zieht den Exopodit III nach lateral. Entspringt an der Protopodit III-Ventralwand und verläuft laterodistal an die ventrolaterale Exopodit III-Basis.

M 78: Zieht den Exopodit III nach lateral. Entspringt proximal des M 76-Ursprungs an der Protopodit III-Dorsalwand und verläuft laterodistal an die ventrolaterale Exopodit III-Basis.

M 79: Nicht vorhanden.

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

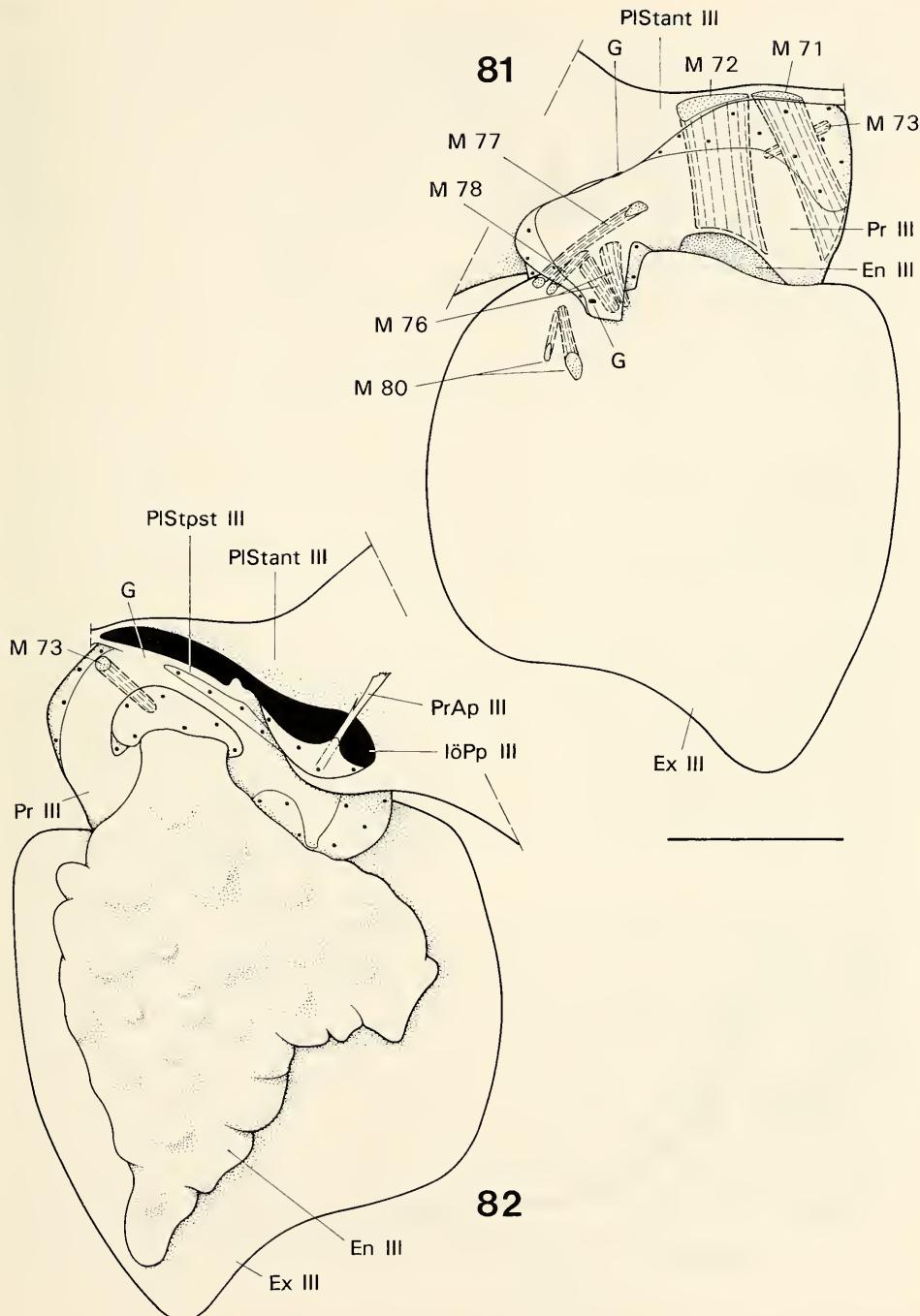


Abb. 81-82. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopode III. – 81. Ansicht von ventral; – 82. Ansicht von dorsal, nur M 73 eingezeichnet. – Maßstab: 0,5 mm.

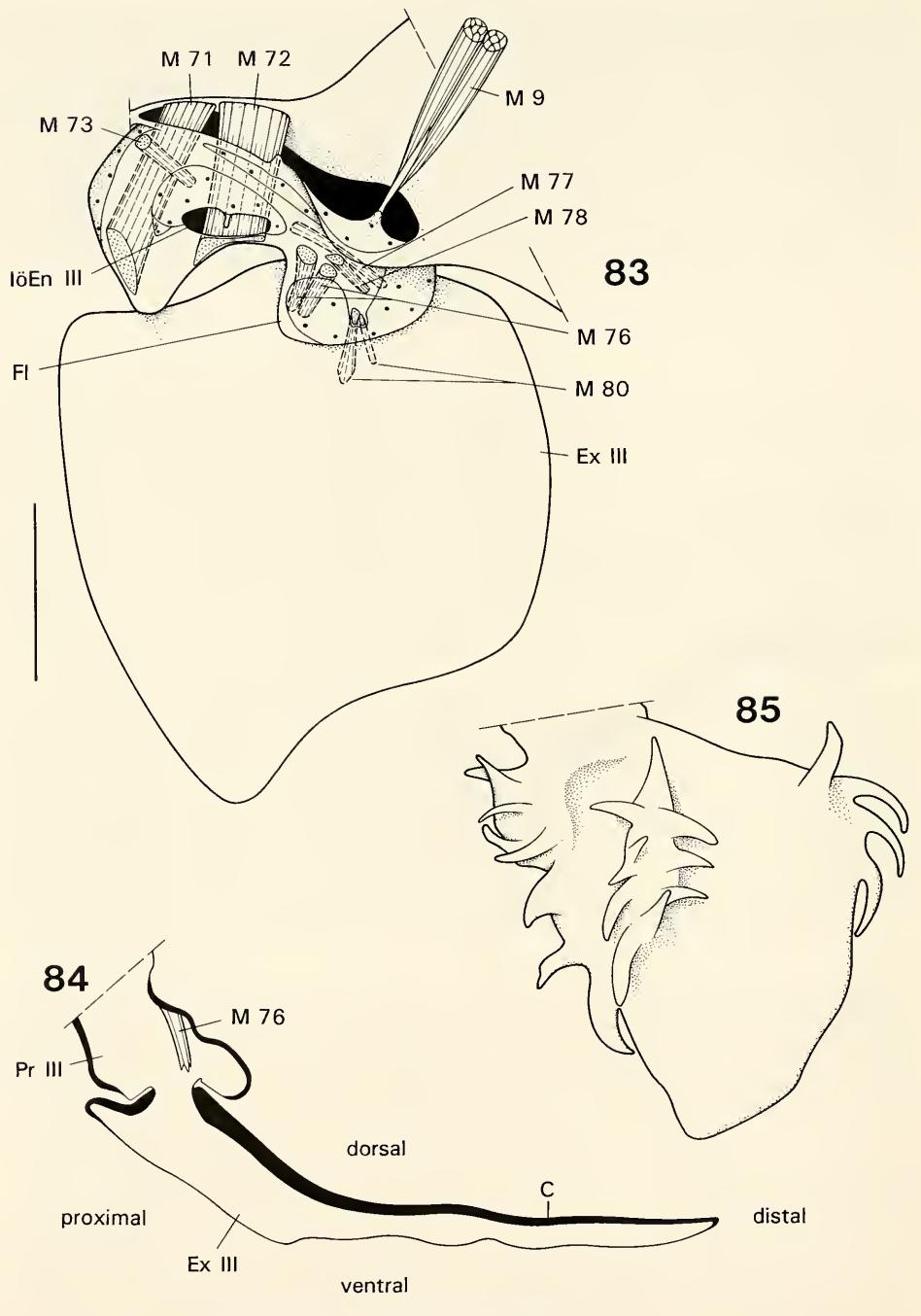


Abb. 83–85. *Titanethes albus*, ♂. – 83. Rechter Pleopode III, Endopodit entfernt, Ansicht von dorsal; – 84. Längsschnitt durch den Pleopoden-Protopoditen und -Exopoditen III, Cuticula und Muskulatur dargestellt; – 85. Linker Pleopoden-Endopodit V, Ansicht von ventral. – Maßstäbe: 0,5 mm.

4.3.3.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen

Die Aufhängung des Exopoditen III am Protopodit III erfolgt bei *Tylos latreillei*, *Mesoniscus alpicola* und den Crinocheten *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* jeweils über eine dikondyle Gelenkung, während bei *Ligia oceanica* und *Titanethes albus* nur ein ventraler Gelenkpunkt vorhanden ist (cf. ERHARD 1995a: 68, 1996: 23). Eine Annäherung an die Frage, welcher Artikulationstyp im Grundplan der Oniscidea auftritt, kann erst nach Vorliegen verlässlicher Daten von Vertretern der aquatischen Außengruppen erfolgen.

Fingerförmige Ausstülpungen an den Pleopoden-Endopoditen IV und V sind außer bei *Titanethes albus* ebenfalls bei *Titanethes dahli* und *Titanethes herzegowinensis* zu beobachten. Die letzten beiden Arten verfügen zusätzlich an den Pleopoden-Endopoditen III über derartige Strukturen. Da diese bisher bei keinen anderen Landisopoden-Arten dokumentiert sind, bleibt zu überprüfen, ob es sich hierbei um ein autapomorphes Merkmal der Gattung *Titanethes* handelt.

Wie im Grundplan der Oniscidea (ERHARD 1995a: 72) tragen die Pleopoden-Protopodite III der Synocheten *Cantabroniscus primitivus* und *Titanethes albus* jeweils zwei Depressoren Mm 71 und 72. Diese Situation ist auch für den Grundplan der Synocheta anzunehmen. Entsprechende Muskeln sind somit lediglich bei beiden Vertretern der Mesoniscidae in zahlreiche Einzelbündel aufgelöst, was eine Autapomorphie der Familie repräsentiert (Merkmal 74; cf. ERHARD 1996: 26).

Neben M 73 konnte ein zweiter Endopodit III-Lokomotor M 74 unter den berücksichtigten Arten bisher nur bei den Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* festgestellt werden. Ein von M 73 deutlich abgetrennter M 74 fehlt bei *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei*, *Mesoniscus alpicola*, *Cantabroniscus primitivus* und *Titanethes albus* offenbar primär (siehe auch ERHARD 1995a, 1996). Das Auftreten des Muskels bei den Crinocheta wird demzufolge als Autapomorphie der Gruppe interpretiert (Merkmal 88). Entsprechende Verhältnisse liegen auch bei den Pleopoden IV und V der Crinocheta vor, welche ebenfalls zusätzliche Endopodit-Lokomotoren Mm 84 und 92 besitzen.

Der mediale Exopodit III-Lokomotor M 76 ist bei *Ligia oceanica*, *Tylos latreillei* und *Mesoniscus alpicola* jeweils aus einem einzigen Muskelstrang gebaut (ERHARD 1995a, 1996). Diese einbündelige Ausprägung ist ebenfalls kennzeichnend für die zu M 76 seriell homologen Muskeln 50 und 63 der Pleopoden I und II aller dahingehend untersuchten Oniscidea-Arten. Hingegen besteht der M 76 der Synocheten *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus* und *Styloiscus magellanicus* sowie der Crinocheten *Deto marina*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* aus jeweils zwei deutlich getrennten Bündeln. Die Situation bei den Außengruppen *Ligia* und *Tylos* spricht für das Vorliegen eines einbündeligen M 76 im Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta. Daher kann der Besitz eins zweitägigen M 76 als eine Synapomorphie der Synocheta + Crinocheta interpretiert werden (Merkmal 89, cf. ERHARD 1995a: 68). Entsprechende Verhältnisse treffen ebenfalls für die zu M 76 seriell homologen Muskeln der Pleopoden IV und V, Mm 86 und 94, zu.

4.4. Uropoden (Abb. 86–88)

4.4.1. *Titanethes albus*

Die styliformen Uropoden der *Titanethes*-Arten sind auffallend mächtig entwickelt. Der Uropoden-Protopodit (UPr) einer Seite inseriert wie im Oniscidea-

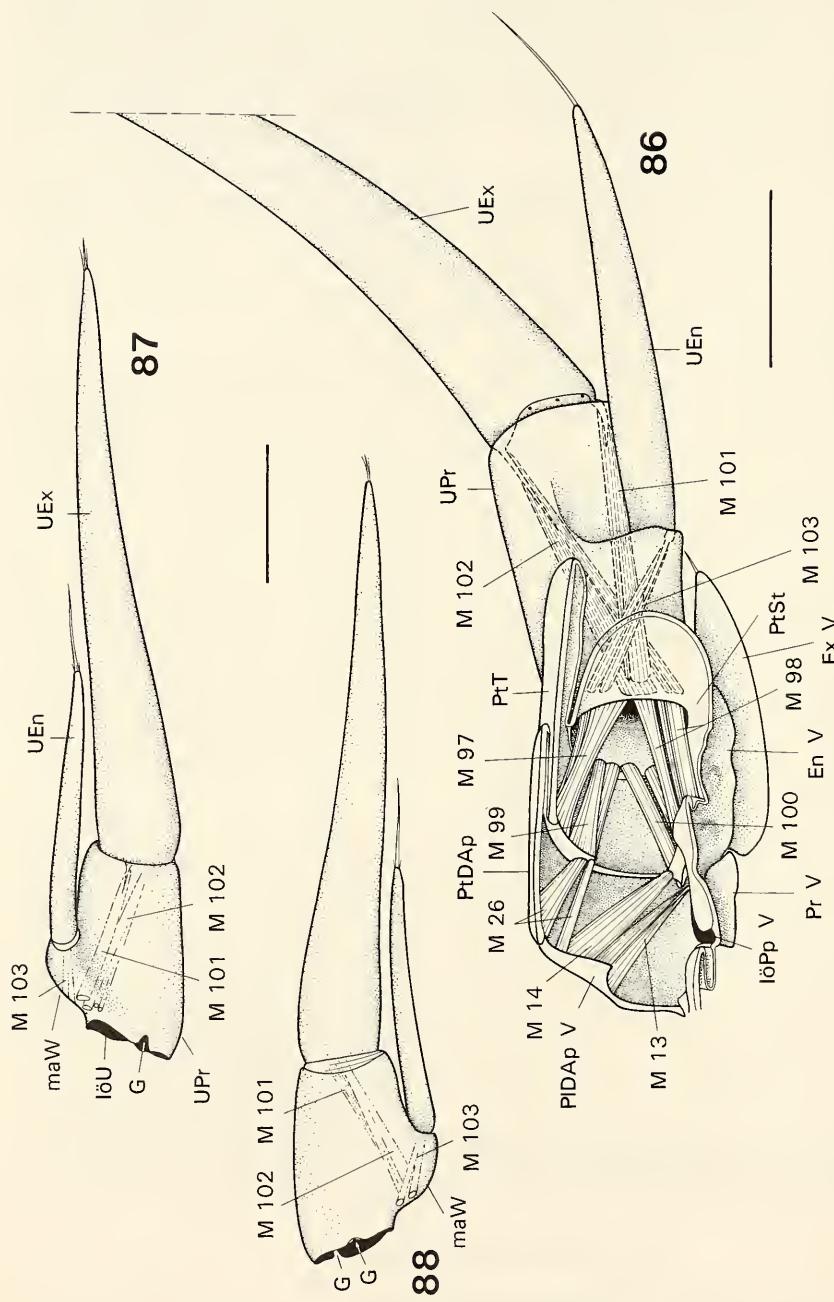


Abb. 86.
Titanthes albus, ♂, medianer Sagittalschnitt durch den caudalen Pleon-Rumpf, Ansicht von medial; Uropoden-Muskulatur sowie Mm 13, 14 und 26 eingezeichnet. — Maßstab: 1 mm.

Abb. 87-88.
Titanthes albus, ♂, Uropode, Skelet, intrinsische Muskulatur angedeutet. — 87. Ansicht von ventral; — 88. Ansicht von dorsal. — Maßstab: 1 mm.

Abb. 86.

— 87. Ansicht von ventral; — 88. Ansicht von dorsal. — Maßstab: 1 mm.

Grundplan (cf. ERHARD 1995a: 95) terminal am Pleotelson über eine dikondyle dorsoventral ausgerichtete Gelenkachse und kann nach medial und lateral gedreht werden. Der Endopodit (UEn) ist im Vergleich zum Exopodit (UEx) deutlich verkleinert und inseriert an einer subterminalen medialen Erweiterung des Protopoditen. Aufgrund der Ausbildung dieser medialen Erweiterung erfährt der Protopodit in seiner basalen Hälfte eine Querschnittsvergrößerung, weshalb neben der lateralen Insertionsöffnung des Protopoditen eine nach anterior gerichtete mediale Wand (maW) entwickelt ist, die den Analvalven eng anliegt. Wie im Landassel-Grundplan trägt die Basis des Endopoditen nur eine ventrale, jene des Exopoditen eine ventrale und eine dorsale Apophyse als Insertionsorte der Lokomotoren Mm 101–103.

Der Uropoden-Endopodit besitzt eine lange terminale Tastborste, die Spitze des Exopoditen trägt ein kurzes Borstenbündel.

Im Inneren des Uropoden-Protopoditen und des -Exopoditen von *Titanethes albus* befinden sich zahlreiche gelappte Drüsenkörper (GORVETT 1951: Fig. 2–7), deren Sekret über Protopodit und Exopodit abgegeben wird und nach GORVETT (1951, 1956) vornehmlich der Abwehr von Predatoren dient. Entsprechende Organe treten nach der Auffassung des Autors (1956) bei Vertretern aller Landassel-Gruppen auf. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ließen sich die Uropoden-Drüsen außer bei *Titanethes albus* eindeutig bei *Mesoniscus alpicola*, *Doto marina* und *Oniscus asellus* nachweisen.

Die Muskulatur

M 97: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Entspringt an der Vorderkante des Pleotelson-Tergits (PtT) und verläuft ventrocaudad an die dorsale Medialkante der Protopodit-Basis. Dreibündelig.

M 98: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Entspringt an der Cranialkante des Pleotelson-Sternits (PtSt), verläuft caudad und inseriert an der ventralen Medialkante der Protopodit-Basis. Vier- oder fünfbündelig.

M 99: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt an der Pleotelson-Dorsalapophyse (PtDAp) und verläuft ventrocaudad nach lateral an die Lateralkante der Protopodit-Basis. Zweibündelig.

M 100: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt an der lateralen Apophyse der Pleotelson-Sternit-Vorderkante und verläuft dorsocaudad nach lateral an die ventrale Lateralkante der Protopodit-Basis. Zweibündelig.

M 101: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach ventral. Entspringt an der medial-anterioren Wand des Uropoden-Protopoditen (maW) und verläuft nach laterodistal an die ventrale Apophyse der Exopodit-Basis. Zweibündelig.

M 102: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach dorsal. Entspringt an der medial-anterioren Wand des Uropoden-Protopoditen und verläuft laterodistal nach dorsal an die dorsale Apophyse der Exopodit-Basis. Dreibündelig.

M 103: Bewegt den Uropoden-Endopodit nach ventral. Entspringt dorsal an der medial-anterioren Wand des Uropoden-Protopoditen und verläuft nach ventrodistal an die Apophyse der ventralen Endopodit-Basis. Zweibündelig.

4.4.2. Vergleich mit anderen Oniscidea-Gruppen

Der anatomische Bau der Uropoden von *Titanethes albus* zeigt weitgehende Übereinstimmung mit der Situation im Oniscidea-Grundplan (ERHARD 1995a: 95) und lässt nur wenige Unterschiede hierzu erkennen: Das Vorhandensein eines gegenüber dem Uropoden-Exopoditen schwächer entwickelten Endopoditen repräsentiert vermutlich eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crino-

cheta (Merkmal 54; cf. SCHMALFUSS 1989, ERHARD 1995a, 1996, TABACARU & DANIELOPOL 1996a). Eine schwächere Ausbildung des Endopoditen im Vergleich zum Exopoditen innerhalb der Gattung *Ligidium* ist als Konvergenz zu deuten, sofern eine Monophylie der Familie Ligiidae zutrifft und im Grundplan der Familie wie bei *Ligia* gleich große Uropoden-Rami auftreten (ERHARD 1996: 30). Leider entziehen sich die Vertreter der Tylidae diesbezüglich einem anatomischen Vergleich, da ihnen der Uropoden-Exopodit fehlt (cf. ERHARD 1995a: 93, 1996: 30).

4.5. Weitere anatomische Merkmale der Oniscidea

Ergänzend werden im folgenden weitere für die phylogenetische Diskussion relevante Merkmale der Landasseln behandelt, welche nicht in der vorangehenden Pleon-Dokumentation oder in ERHARD (1995a, 1996) berücksichtigt werden konnten.

4.5.1. Verringerung der Mitteldarmdrüsen-Anzahl (Merkmal 90 R)

Innerhalb der Oniscidea variiert die Anzahl der Mitteldarmdrüsen, was von VANDEL (1943: Fig. 64–69) veranschaulicht wird. Bei *Ligia oceanica* treten drei Paar wohlentwickelte Verdauungsdrüsen auf, die ausgehend vom Magen bis in die craniale Pleon-Region reichen (HEWITT 1907, NICHOLLS 1931). Ein entsprechender Zustand ist vermutlich im Oniscidea-Grundplan verwirklicht, da die meisten der aquatischen Isopoden ebenfalls drei oder sogar vier Paar Mitteldarmdrüsen besitzen, wie Vertreter der Phreatoicidea, Valvifera und Sphaeromatidea belegen (WÄGELE 1992). Bei untersuchten Vertretern der übrigen Oniscidea-Gruppen treten nur mehr zwei Paar Verdauungsdrüsen-Schlüche auf. VANDEL (1943) weist jedoch darauf hin, daß *Ligidium hypnorum* und *Tylos latreillei* noch Rudimente des äußeren dritten Drüsenauges besitzen, während diese bei *Helleria brevicornis* (Tylidae) und dem Synocheten *Oritoniscus flavus* vollständig reduziert sind. Eigene Untersuchungen bestätigen letzteren Zustand ebenfalls für *Mesoniscus alpicola* und den Crinochenen *Doto marina*. Die geschilderte Reduktion des dritten Mitteldarmdrüsen-Paars kann als mögliche Synapomorphie aller Oniscidea mit Ausnahme der Gattung *Ligia* in der phylogenetischen Diskussion berücksichtigt werden (Kap. 6.). Ist die Monophylie der Familie Ligiidae jedoch ausreichend gut zu begründen und liegt die plesiomorphe Ausprägung von *Ligia* folglich im Grundplan der Familie vor, so kann das Merkmal 90 R als eine mögliche Synapomorphie der Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta diskutiert und die Reduktion des dritten Drüsen-Paars als eine Konvergenz letzterer Gruppe und der Gattung *Ligidium* interpretiert werden.

4.5.2. Verschmelzung des Cephalon mit dem Thorax-Tergit I (Merkmal 91)

Im Grundplan der Isopoda (SCHMALFUSS 1974: 17) ist das Tergit des Maxillipedens Segmentes (Thorax-Segment I) mit dem Kopf verwachsen, die Grenze ist allerdings als dorsale Furche (Fossa occipitalis sensu GRUNER 1965–1966) deutlich erkennbar. Innerhalb der Oniscidea ist dieser Zustand bei den Vertretern der Gattungen *Ligia* und *Ligidium* erhalten (Abb. 89–90). Eine vollständige Verschmelzung des Thorax-Tergits I mit dem Cephalon ohne Ausbildung einer dorsalen Furche ist hingegen bei allen Vertretern der Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta vorhanden (Abb. 91–94). Dieses Merkmal 91 wird hier als Synapomorphie der letzteren vier Gruppen verstanden.

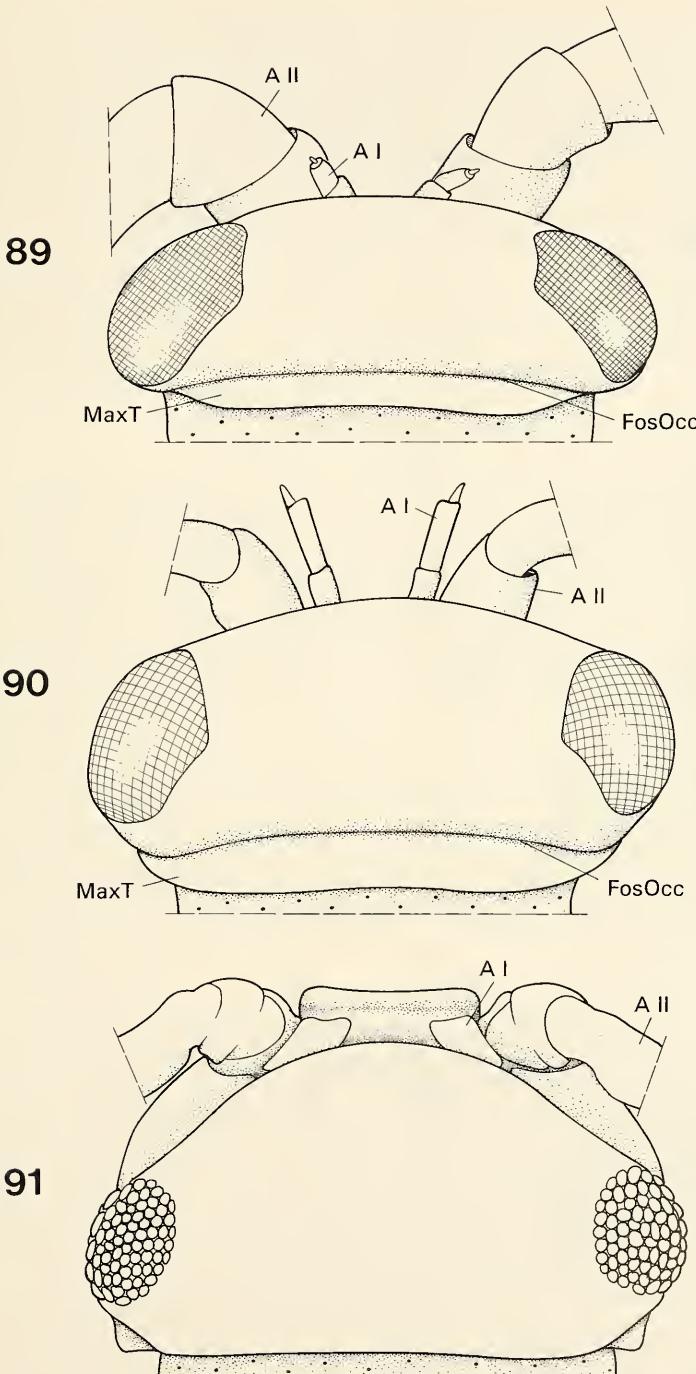
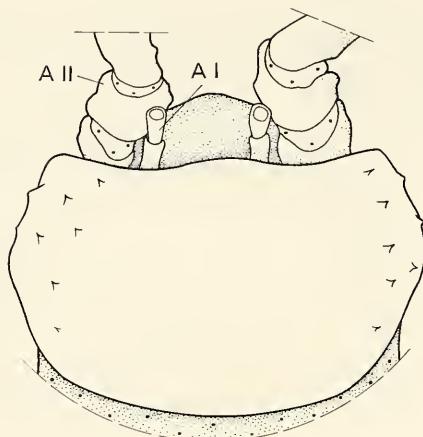
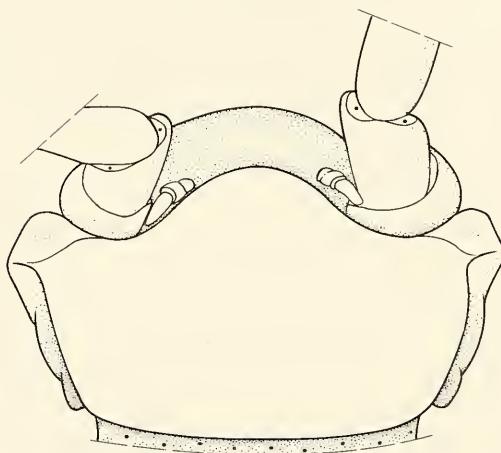


Abb. 89–91. Cephalothorax verschiedener Oniscidea-Arten, Ansichten von dorsal. – 89. *Ligeria oceanica* (Ligiidae); – 90. *Ligidium hypnorum* (Ligiidae); – 91. *Tylos spinulosus* (Tylidae). – Maßstäbe: 1 mm.

92



93



94

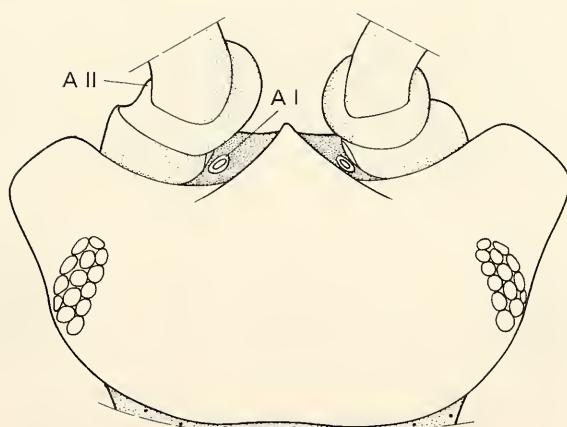


Abb. 92–94. Cephalothorax verschiedener Oniscidea-Arten, Ansichten von dorsal. – 92. *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae); – 93. *Cantabroniscus primitivus* (Syno-
cheta, Trichoniscidae); – 94. *Deto marina* (Crinocheta, Scyphacidae). – Maß-
stäbe: 0,5 mm.

4.5.3. Kotyledonen (Merkmal 92)

HOESE (1984) und HOESE & JANSSEN (1989) belegen das Vorhandensein von Kotyledonen im Marsupium von bruttragenden Weibchen bei Arten der Crinocheta-Gruppen Philosciidae, Oniscidae, Trachelipodidae, Porcellionidae, Armadillidiidae und Armadillidae. Eigene Untersuchungen bestätigten das Vorkommen von Kotyledonen bei Weibchen der basalen Crinocheta-Art *Doto marina* (Scyphacidae) während BARNARD (1932) entsprechendes für *Doto echinata* meldet. Dagegen konnten oben genannte Autoren keine Kotyledonen bei Vertretern der Ligiidae, Tylidae und Trichoniscidae feststellen. Ein Fehlen der Organe gaben TABACARU & DANIELOPOL (1996a: 73) ferner für die Familie Mesoniscidae an. Diese Merkmalsverteilung spricht dafür, daß der Besitz von Kotyledonen auf die Crinocheta beschränkt ist und das Merkmal als Apomorphie im Grundplan der Gruppe vorliegt.

4.5.4. Pars molaris (Merkmal 93)

VANDEL (1943) weist auf den Verlust des Molarprocessus der Mandibeln bei den Vertretern der Crinocheta hin. Er betont jedoch, daß Vertreter der Scyphacidae (*Armadilloniscus*) einen intermediären Typus veranschaulichen und Reste des Kaufortsatzes tragen (VANDEL 1943: Fig. 31). Diesbezügliche Untersuchungen bestätigten den Besitz einer deutlich aufragenden und zumeist stark geriefelten oder beborsteten Pars molaris für *Ligia oceanica*, *Ligidium hypnorum* (Ligiidae), *Tylos latreillei*, *Helleria brevicornis* (Tylidae), *Mesoniscus alpicola* (Mesoniscidae), *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus* und *Styloniscus magellanicus* (Synocheta). Bei den Scyphacidae-Arten *Armadilloniscus ellipticus* und *Doto marina* (Crinocheta) fehlen diese Kaufortsätze. Die entsprechende Region trägt hier mehrere bis zahlreiche Fiederborsten, welche über einen kleinen Sockel am Mandibel-Körper eingelenkt sein können. Derartige Fiederborsten oder Borstenbündel tragen ebenfalls die Vertreter der übrigen Crinocheta-Gruppen anstelle einer pars molaris. Dieser Zustand liegt aufgrund der geschilderten Merkmalsverteilung sehr wahrscheinlich als autapomorphes Merkmal im Crinocheta-Grundplan vor (cf. WÄGELE 1989, TABACARU & DANIELOPOL 1996a, b).

5. Merkmale der phylogenetischen Analyse

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen phylogenetisch relevanten Merkmale werden durch bestehende Literatur-Angaben ergänzt (cf. SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989, ERHARD 1995a, 1996, TABACARU & DANIELOPOL 1996a, b). Die Numerierung der Merkmale wurden aus ERHARD (1995a, 1996) übernommen. Argumente, die für Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Crinocheta von Bedeutung sind oder Apomorphien einzelner Arten beschreiben (cf. ERHARD 1995a) sowie unsichere und fehlinterpretierte Transformationsreihen werden hier nicht berücksichtigt. Deshalb entstehen Lücken im Numerierungscode, die jedoch für das Verständnis der phylogenetischen Argumentation ohne Bedeutung sind.

Die plesiomorphen (□) und apomorphen (■) Merkmalspaarungen sind im folgenden aufgelistet und die jeweiligen Ausprägungen der berücksichtigten Oniscidea-Gruppen in einem Argumentationsschema dargestellt (Abb. 95). Treten hinsichtlich eines Merkmals drei unterschiedliche Ausprägungen auf, so werden sie mit a, b, c gekennzeichnet und der intermediäre Zustand mit dem Symbol „■“ dargestellt. In

Klammern gesetzte Angaben am Ende der Merkmalsbeschreibungen verweisen jeweils auf die Quelle der ausführlichen Dokumentation eines Merkmals.

- 1: Ohne Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich nicht modifiziert; mit Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich modifiziert (ERHARD 1995a: 97).
- 2: (a) paarige Genitalpapillen; (b) Genitalpapillen partiell verwachsen; (c) Genitalpapillen vollständig verwachsen (Kapitel 4.3.1.2. und ERHARD 1996: 5).
- 3R: Genitalpapillen 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. 4.1.2.).
- 6: Frei bewegliche Pleomeren; nahezu unbewegliche Pleomeren (ERHARD 1995a: 97).
- 7: M 1 wie seine seriellen Homologa des Pereion als Rumpf-Flexor entwickelt (oder *Tylos*-spezifisch abgewandelt, cf. ERHARD 1995a); M 1 der Männchen als Pleopoden II-Lokomotor modifiziert (Kap. 4.2.2.1.).
- 12R: Medialer Ast des M 3 vorhanden; medialer Ast des M 3 vollständig reduziert (Kap. 4.2.2.3.).
- 14: Mm 9, 11, 13 entspringen caudal an den Pleon-Tergiten; Mm 9, 11, 13 entspringen cranial an den Dorsalapophysen der Pleon-Tergit-Vorderkanten (Kap. 4.2.2.4.).
- 15: Mm 2 und 6 entspringen caudal oder in der Mitte der Pleon-Tergite I und II; Mm 2 und 6 entspringen an den Dorsalapophysen der Pleon-Tergit-Vorderkanten (Kap. 4.2.2.4.).
- 23: Pleopoden-Endopodite I der Männchen ohne dorsomediale Spermarinnen; Endopodite I der Männchen lanzenförmig und mit dorsomedialen Spermarinnen (Kap. 4.3.1.2. und ERHARD 1995a: 98).
- 25R: Lokomotor des Pleopoden-Endopoditen I, M 47, vorhanden; M 47 nicht vorhanden (Kap. 4.3.1.2.).
- 26: Endopodit I-Muskel M 49 nicht vorhanden; M 49 vorhanden (Kap. 4.3.1.2.).
- 27R: Pleopoden-Epipedite I wohlentwickelt, mit Strukturen des Wasserleitungssystems; Epipedite II deutlich ausgebildet und beborstet; Epipedite I reduziert, ohne WLS-Strukturen; Epipedite II reduziert, ohne Borsten-Gruppen (Kap. 4.3.1.2. und 4.3.2.2.).
- 28R: Pleopoden I der Männchen mit wohlentwickeltem Exo- und Endopodit sowie einer medialen Protopodit-Region; mediale Region des Pleon-Sternits I vorhanden; vollständige Reduktion der ersten Pleopoden-Endopodite, der medialen Protopodit I-Region und der medialen Regionen des Pleon-Sternits I (ERHARD 1995a: 98, 1996: 32).
- 33: Keine komplexe Co-Adaptation 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. 4.3.2.2.).
- 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. 4.3.2.2.).
- 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, 1996: 32).

- 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 (Kap. 4.3.1.2.).
- 54: Uropoden-Endopodit und Exopodit von gleicher Größe; Uropoden-Endopodit gegenüber Exopodit deutlich schwächer entwickelt (Kap. 4.4.2.).
- 56: Uropoden-Protopodit styliform, über dorsoventrale Gelenkachse terminal am Pleotelson inserierend und caudad über das Körperende ragend, Uropoden-Exopodit und Endopodit wohlentwickelt; Uropoden-Protopodit plattenförmig, ventral am Pleotelson gelegen und über zwei eng benachbarte, laterale Gelenkpunkte artikulierend, die geschlossene Pleon-Umrisslinie vom 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; Wasserleitungssystem vorhanden (SCHMALFUSS 1989, WAGELE 1989).
- 60R: 1. Antenne wohlentwickelt, vielgliedrig; extreme Reduktion der 1. Antenne, maximal 3 Glieder vorhanden (SCHMALFUSS 1989, WAGELE 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, WAGELE 1989).
- 67R: Genitalpapille(n) wohlentwickelt; Genitalpapillen in der Länge deutlich reduziert (ERHARD 1996: 5).
- 68: Mm 18, 20, 22, 24 und 26 einbündelig; Mm 18, 20, 22, 24 und 26 zweibündelig (Kap. 4.2.2.5.).
- 69: Zwischen anteriorem Pleon-Sternit I-Steg und Protopodit I-Ventralwand breiter Membranbereich entwickelt, Protopodit I-Depressor M 48 vorhanden (Pleopoden-Protopodit I der Tylidae stark reduziert!); anteriorer Pleon-Sternit I-Steg mit Protopodit I-Ventralwand verschmolzen, M 48 vollständig reduziert, Protopodit I weitgehend unbeweglich (ERHARD 1996: 18).
- 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. 4.3.2.2.).
- 72: Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II ♂ ohne Einkerbung und vorspringendes Läppchen; Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II ♂ mit Einkerbung und nach dosolateral gerichtetes Läppchen (ERHARD 1996: 23).
- 73: Pleopoden-Endopodite III–V von einheitlicher Form und nach distal gerichtet; Pleopoden-Endopodite III–V in 2 bzw. 3 Lappen gespalten, ein Ast der Endopodite IV und V zum Protopoditen gerichtet (ERHARD 1996: 26).
- 74: Die Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V Mm 71 und 72, 81 und 82 sowie 89 und 90 jeweils als mehr oder weniger einheitliche Muskeln entwickelt; Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V in zahlreiche Einzelstränge aufgelöst (ERHARD 1996: 26).
- 75: Die seriell homologen Endopodit-Muskeln Mm 73, 83 und 91 entspringen an den ventralen oder medialen Seiten der Pleopoden-Protopodite III–V; Mm 73, 83 und 91 entspringen an den dorsalen Seiten der Protopodite III–V (ERHARD 1996: 26).
- 76R: (a) Augen aus zahlreichen Ommatidien bestehend; (b) Augen aus drei Ommatidien bestehend (Reduktionen sekundär möglich); (c) Augen fehlend.
- 77R: Distalglied der 1. Antenne wohlentwickelt; Distalglied der 1. Antenne reduziert³⁾.

³⁾ Die unterschiedlichen Rückbildungen der Antennulae in den Familien Ligiidae, Tylidae und Mesoniscidae sowie bei untergeordneten Taxa der Crinocheta werden als konvergente Entwicklungen aufgefaßt (ERHARD 1995a: 106, 1996: 35).

- 78: Mm 19, 21, 23, 25 und 26a cranial an den Pleon-Tergiten entspringend und nach caudal gerichtet; Mm 19, 21 und 23 caudal an den Tergiten entspringend und leicht nach cranial gerichtet, Mm 25 und 26a vollständig reduziert (M 25 im Tylidae-Grundplan erhalten) (Kap. 4.2.2.5.).
- 79R: Caudaler Pleon-Abschnitt mit sklerotisierten, medianen Sternalprocessus; sklerotisierte Sternalprocessus reduziert (Kap. 4.1.1.).
- 80: Pleopoden-Protopodit-Levatores Mm 2 und 6 aus drei Bündeln gebaut; Mm 2 und 6 aus maximal 2 Bündeln gebaut (Kap. 4.2.2.4.).
- 81: Pleopoden-Protopodit-Levatores Mm 9, 11 und 13 aus drei Bündeln gebaut; Mm 9, 11 und 13 aus 2 Bündeln gebaut (Kap. 4.2.2.4.).
- 82: Strukturen des Wasserleitungssystems an der Epipodit I-Ventralwand entwickelt; WLS-Strukturen auf die Epipodit I-Dorsalwand verlagert (Kap. 4.3.1.2.).
- 83R: Pleopoden-Endopodite I ♀ blattförmig entwickelt; Pleopoden-Endopodite I ♀ fehlend (Kap. 4.3.1.2.).
- 84: Insertionsbereich des Pleopoden-Endopoditen I schmal, Gelenkungsmembran zwischen Protopodit I und Endopodit I dorsal und ventral entwickelt; Insertionsbereich des Endopoditen I außergewöhnlich breit, Gelenkungsmembran zwischen Protopodit I und Endopodit I nur dorsal entwickelt (Kap. 4.3.1.2.).
- 85: Pleopoden-Protopodit I ohne einen aus zahlreichen Einzelbündeln aufgebauten Muskel; mächtiger, aus zahlreichen Einzelbündeln bestehender Muskel der medialen Protopodit I-Region vorhanden (Kap. 4.3.1.2.).
- 86R: Pleopoden-Exopodit I-Lokomotor M 55 vorhanden; M 55 vollständig reduziert (Kap. 4.3.1.2.).
- 87: Pleopoden-Endopodite II ♀ inserieren deutlich abgerückt vom Protopodit-Medialrand und nehmen eine zum Grundglied parallele Position ein; Endopodite II ♀ äußerst medial am Protopodit inserierend, in rechtem Winkel zu diesem angeordnet und nach caudal gerichtet (Kap. 4.3.2.2.).
- 88: Pleopoden-Endopodit-Lokomotoren Mm 74, 84 und 92 nicht vorhanden; Mm 74, 84 und 92 vorhanden (Kap. 4.3.3.2.).
- 89: Exopodit-Lokomotoren der Pleopoden III–V Mm 76, 86 und 94 einbündelig; Mm 76, 86 und 94 zweibündelig (Kap. 4.3.3.2.).
- 90R: Drei Paar wohlentwickelte Mitteldarmdrüsen vorhanden; zwei Paar Mitteldarmdrüsen vorhanden; drittes, äußerstes Paar rudimentär oder fehlend (Kap. 4.5.1.).
- 91: Tergit des Maxillipedens-Segmentes durch Fossa occipitalis vom Cephalon getrennt; vollständige Verschmelzung des „Maxillipedens-Tergits“ mit dem Cephalon, Fossa occipitalis nicht vorhanden (Kap. 4.5.2.).
- 92: Bruttragende Weibchen ohne Kotyledonen im Marsupium; Bruttragende Weibchen mit Kotyledonen (Kap. 4.5.3., WÄGELE 1989).
- 93: Mandibeln mit Pars molaris; Mandibeln ohne Pars molaris, entsprechende Region mit Fiederborsten oder Borstenbündel (Kap. 4.5.4., VANDEL 1943, WÄGELE 1989).
- 94R: Krallen der Pereiopoden-Dactylopoditen paarig; Krallen unpaar (TABACARU & DANIELOPOL 1996a: 74).
- 95: Medialer Endit der 1. Maxille mit 3 Pinselborsten; Medialer Endit mit 2 Pinselborsten (VANDEL 1943, WÄGELE 1989).
- 96: Weibchen ohne inneren Brutsack; Weibchen mit innerem Brutsack (TABACARU & DANIELOPOL 1996a, b).

6. Diskussion

Die Monophylie der Oniscidea ist durch eine Reihe von stichhaltigen Apomorphien ausreichend gut begründet (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989, BRUSCA & WILSON 1991, TABACARU & DANIELOPOL 1996a, b). Beispielhaft werden hier die Merkmale 59 und 60 R genannt (Abb. 95–96).

Innerhalb der Oniscidea können nach ERHARD (1995a) drei basale Gruppen unterschieden werden: Die Familien Ligiidae und Tylidae sowie das Monophylum Meso-

niscidae + Synocheta + Crinocheta, für welches TABACARU & DANIELOPOL (1996a) den Namen Orthogonopoda vorschlagen. Die Monophylie letzterer Gruppe ist mittlerweile sehr gut durch die Merkmale 2b, 7, 34, 35, 54, 68, 82 und 87 abgesichert. Hier von stehen die Argumente 2b, 7, 34, 35 und 87 alle mit der evolutiven Veränderung der äußereren männlichen Genitalorgane in Beziehung und bilden zusammen einen sehr gewichtigen Merkmalskomplex.

Eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft bilden ebenfalls alle Vertreter der Familie Tylidae, die durch zahlreiche Synapomorphien ausgezeichnet sind (1, 3 R, 4, 6, 28 R, 37 R, 47, 56, 57, 77 R, 78 und 96).

Schwieriger gestaltet sich die Absicherung der Familie Ligiidae als Monophylum. Die Vertreter vor allem der Gattung *Ligia* tragen eine Vielzahl von Plesiomorphien relativ zum Oniscidea-Grundplan, Autapomorphien der Ligiidae wurden bisher nicht dokumentiert. Einzige Ausnahme repräsentiert das von TABACARU & DANIELOPOL (1996a: 74, 1996b: 178) genannte Merkmal, welches den Besitz von Macrochaeten an Exopodit und Endopodit der männlichen Pleopoden I beschreibt. Die Autoren weisen darauf hin, daß „primitive“ Vertreter der Gattung *Ligia* das Merkmal nicht besitzen. Es liegt also möglicherweise nicht im Grundplan der Familie vor. So trägt beispielsweise *Ligia novaezealandiae* keine Macrochaeten an den männlichen Pleopoden I. Die Männchen der Art besitzen sehr lange Genitalpapillen, welche in der Lage sind, die Spermatophoren am Ende der Pleopoden-Endopodite II abzusetzen. Macrochaeten, welche der Weiterleitung von Spermatophoren dienen, wären in diesem Fall überflüssig. *Ligia oceanica* besitzt im männlichen Geschlecht nur am Exopodit I Macrochaeten, die gefiedert sind, jedoch nicht am Endopodit I (ERHARD 1995a: Abb. 32). *Ligia italica* und *Ligidium hypnorum* hingegen tragen an beiden Extremitäten-Ästen ungefiederte Macrochaeten (Abb. 48). Innerhalb der Familie liegen demnach unterschiedliche Ausprägungen vor, Einzelheiten zur Lesrichtung sind momentan jedoch nicht bekannt. Offen ist ebenfalls die Frage, ob die Fiederborsten der männlichen Pleopoden-Exopoditen I von Vertretern einiger Trichoniscidae-Gattungen wie *Hyloniscus*, *Oritoniscus*, *Trichoniscoides* und *Scotoniscus* Homologa der Ligiidae-Macrochaeten darstellen oder ob entsprechendes für die borstenförmigen Endopodit I-Distalglieder vieler Synocheta-Arten anzunehmen ist. Das Merkmal erscheint aufgrund der erläuterten Befunde gegenwärtig zu ungenau dokumentiert, um es als aussagekräftiges Argument in einer phylogenetischen Analyse berücksichtigen zu können.

Somit bleibt die Monophylie der Ligiidae zunächst ungesichert und es sollte die Möglichkeit einer Paraphylie der Familie diskutiert werden. Hierfür stehen sogar mehrere Argumente zur Verfügung: So fehlen bei den Gruppen *Ligidium*, Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta die sklerotisierten Sternalprocessus des Pleon, während diese bei *Ligia* erhalten sind (Merkmal 79 R, Kap. 4.1.1.). Nur Vertreter der Gattung *Ligia* besitzen in ursprünglicher Weise drei Paar wohlentwickelte Mitteldarmdrüsen, während bei allen übrigen Landassel-Gruppen das dritte Paar rudimentär vorliegt oder fehlt (Merkmal 90 R, Kap. 4.5.1.). Bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta sind die Uropoden-Endopodite schwächer entwickelt als die Exopodite. Ein ähnlicher Zustand ist ebenfalls bei Vertretern der Gattung *Ligidium* festzustellen, wo das Merkmal möglicherweise im Grundplan der Gruppe vorliegt (Merkmal 54, Kap. 4.4.2.). Schließlich befinden sich Strukturen des Wasserleitungssystems am Epipoditen des Pleopoden I bei *Ligia* und den Tylidae an der Ventralwand, während entsprechende Borsten und Schuppen bei den Mesoniscidae, Sy-

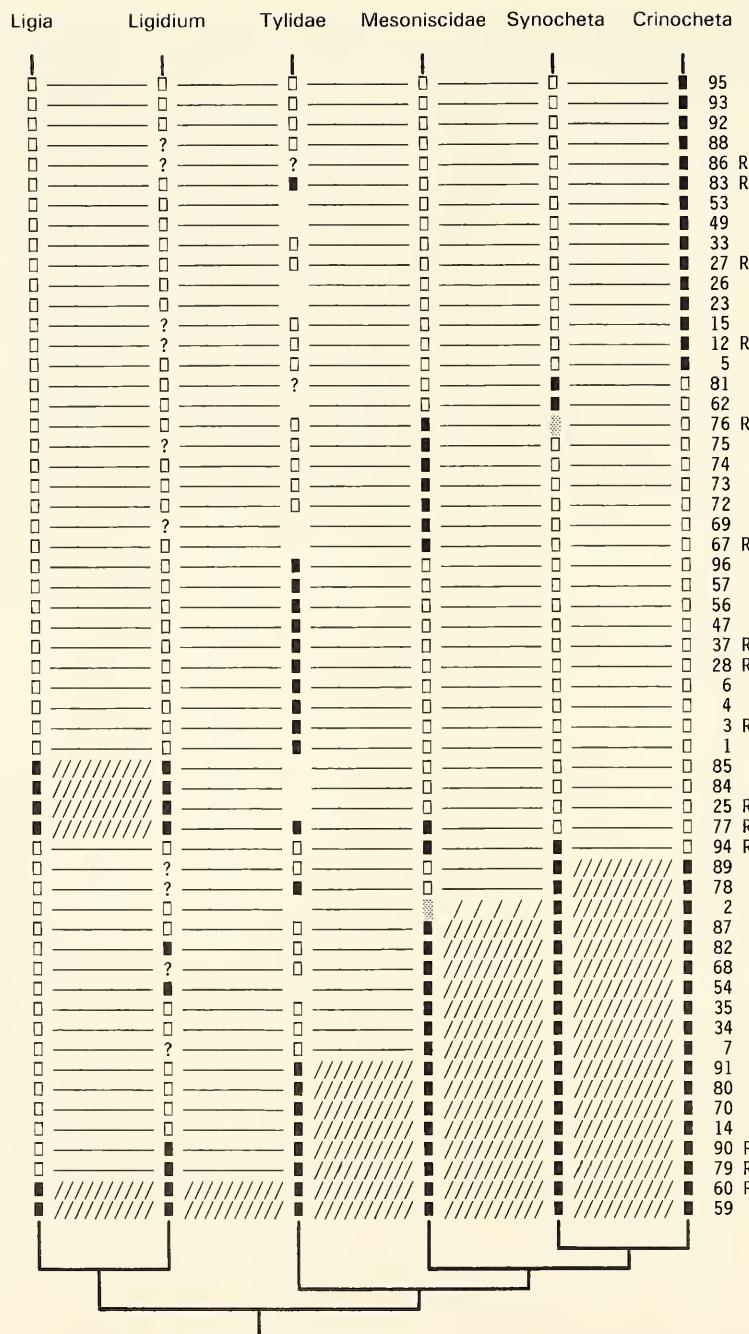


Abb. 95. Argumentationsschema zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Landassel-Hauptgruppen. □ = Plesiomorphie; ■ = Apomorphie; ■//■ = apomorphe Homologie; ■■ = Konvergenz; R = Reduktionsmerkmal; fehlendes Symbol = Merkmalszustand nicht zu ermitteln; ? = Merkmalszustand noch nicht überprüft; ■■■ = intermediärer Zustand dreier unterschiedlicher Ausprägungen eines Merkmals.

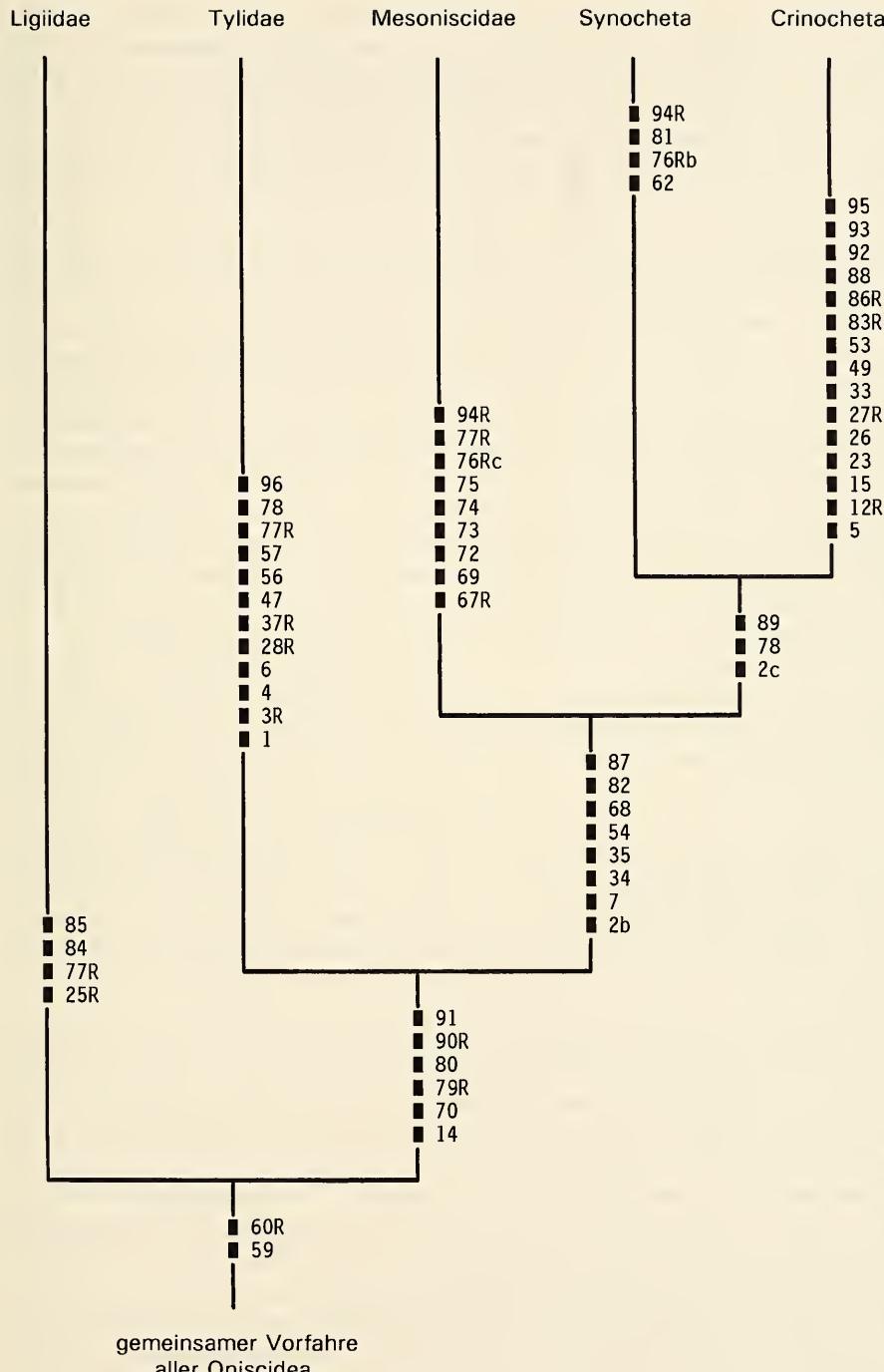


Abb. 96. Stammbaum der Oniscidea, rekonstruiert auf der Basis der in vorliegender Arbeit dargestellten Argumentation. Die Ziffern kennzeichnen Autapomorphien monophyletischer Taxa, welche in Kap. 5. erläutert sind.

nocheta und Crinocheta sowie bei *Ligidium* auf der Dorsalseite auftreten (Merkmal 82, Kap. 4.3.1.2.). Die ersten zwei Merkmale könnten für eine Monophylie aller Landassel mit Ausnahme der Gattung *Ligia* sprechen, während letztere Argumente die Gattung *Ligidium* in die verwandschaftliche Nähe der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta rücken. Es sei angemerkt, daß alle vier Merkmale aufgrund des reduktiven Charakters oder der fehlenden Komplexität nicht besonders aussagekräftig erscheinen.

Indessen liefert die vorliegende Untersuchung mehrere Befunde, welche sehr deutlich gegen eine Paraphylie der Ligiidae sprechen. So beschreiben die Merkmale 84, 85 und 25 R eine komplexe apomorphe Skelet-Konstruktion und Muskel-Ausstattung der ersten Pleopoden, welche bei *Ligia* und *Ligidium* zu beobachten ist (Kap. 4.3.1.2. und Abb. 47–48). Ein entsprechender Bau der Pleopoden I konnte weder bei weiteren Oniscidea-Gruppen, noch bei aquatischen Isopoden festgestellt werden. Zusammen mit diesen Merkmalen scheinen auch die sich auffallend gleichen Reduktionen des dritten Antennula-Gliedes von *Ligia* und *Ligidium* zu einem winzigen Rudiment (Abb. 89–90) ein weiteres Indiz für deren enge Verwandtschaft zu sein (Merkmal 77 R, Fußnote 2) und ERHARD 1995a: 106, 1996: 33).

Im Lichte der erläuterten Argumente, wird hier an der traditionellen Auffassung festgehalten, daß die Familie Ligiidae ein Monophylum repräsentiert. Gleichzeitig werden die apomorphen Ausprägungen der Merkmale 79 R, 90 R, 54 und 82 als Konvergenzen zwischen *Ligidium* und anderen Oniscidea-Taxa aufgefaßt.

Die in ERHARD (1996) postulierte Hypothese eines Schwesterngruppen-Verhältnisses zwischen den Ligiidae einerseits und den Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta andererseits konnte durch vorliegende Untersuchung bekräftigt werden (Abb. 96). Gegenwärtig stehen sechs Merkmale zur Verfügung (14, 70, 79 R, 80, 90 R, 91), die für eine Monophylie aller non-ligiiden Landasseln sprechen. Gewichtige Argumente stellen die Merkmale 14, 70 und 91 dar, welche eine apomorphe Anordnung der Pleopoden-Remotoren Mm 9, 11 und 13, die Bildung einer medialen Sperma-Röhre zwischen den männlichen Pleopoden-Endopodit II-Distalgliedern sowie die vollständige Verschmelzung des „Maxillipeden-Tergits“ mit dem Kopf beschreiben (Kap. 4.2.2.4., 4.3.2.2. und 4.5.2.). Die Reduktionsmerkmale 79 R und 90 R treten ebenfalls bei der Gattung *Ligidium* auf und sind deshalb weniger aussagekräftig.

Das von BRUSCA & WILSON (1991) und TABACARU & DANIELOPOL (1996a, b) vorgeschlagene Schwesterngruppenverhältnis zwischen den Tylidae („Tylomorpha“) und allen übrigen Oniscidea („Ligiamorpha“) konnte durch vorliegende Untersuchung nicht bestätigt werden und ist momentan auch durch kein aussagekräftiges Argument abzusichern. Das einzige, von TABACARU & DANIELOPOL (1996a, b) angeführte Merkmal zur Begründung der Gruppe „Ligiamorpha“ („Verschmelzung der Coxalplatten mit den Pereion-Tergiten“) erscheint wenig stichhaltig, da es ungenügend dokumentiert und stark konvergenzverdächtig ist. Eine ausführliche Diskussion des Argumentes erfolgt in ERHARD (1996: 33).

Die von WÄGELE (1989: 115) und GRUNER (1993: 883) vertretene These einer nahen Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Tylidae und den Ligiidae (= „Diplochaeta“) beruht auf der Verwendung von Konvergenzen und Argumenten von geringer Aussagekraft, die in ERHARD (1995a: 106) eingehend diskutiert werden. Unter Berücksichtigung der hier dargelegten Befunde sollte das Taxon „Diplochaeta“ sensu WÄGELE (1989) als paraphyletische Gruppe eingezogen werden.

Schon zu Zeiten der typologischen Klassifikationen und später auch in phylogenetisch-systematischen Analysen (SCHMALFUSS 1989, WÄGELE 1989, ERHARD 1995a, b, 1996) wurde ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Synocheta und Crinocheta angenommen, das bisher nur durch das Merkmal 2c begründet werden konnte. Es charakterisiert die vollständige Verschmelzung der ursprünglich paarigen Genitalpapillen zu einem unpaaren Organ. Zur ausführlichen Diskussion des Argumentes siehe ERHARD (1996: 37). TABACARU & DANIELOPOL (1996b: 177) betrachten indessen die strukturelle Übereinstimmung der Genitalpapillen beider Gruppen als Konvergenz, ohne jedoch eine stichhaltige Argumentation für diese Einschätzung zu liefern. WÄGELE (1989: 115) beschreibt mit seinen Merkmalen 14, 16, 17 weitere Synapomorphien der Synocheta und Crinocheta, die sich nach Überprüfung allerdings als wenig aussagekräftig erwiesen (ERHARD 1996: 37).

Das Studium der Pleon-Morphologie bei Vertretern der Synocheta erbrachte zwei zusätzliche Argumente, die für eine Monophylie der Gruppe Synocheta + Crinocheta sprechen. Von besonderer Bedeutung ist hierbei die komplexe und apomorphe Anordnung der Pleon-Muskeln Mm 18–26, welche bei den untersuchten Vertretern der Synocheta und Crinocheta in einem exakt identischen Zustand vorliegen (Merkmal 78). *Mesoniscus alpicola* und damit auch der Grundplan der Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta zeigt indessen eine im Vergleich zu *Ligia oceanica* wenig veränderte, plesiomorphe Situation des entsprechenden Muskel-Systems (Kap. 4.2.2.5.). Ferner tritt eine zweibündelige Ausprägung der Exopodit-Lokomotoren Mm 76, 86 und 94 in den Pleopoden III–V nur bei den Synocheta und Crinocheta auf, während entsprechende Muskeln bei den Mesoniscidae, Tylidae und Ligiidae stets einästig vorliegen (Merkmal 89, Kap. 4.3.3.2.). Alle drei genannten Positiv-Merkmale lassen gemeinsam das postulierte Schwestergruppenverhältnis von Synocheta und Crinocheta etwas gesicherter erscheinen, doch sollte diesbezüglich nach zusätzlichen Indizien gefahndet werden.

Eine nahe Verwandtschaft zwischen den Mesoniscidae und Synocheta ist momentan weniger gut zu begründen. Die von TABACARU & DANIELOPOL (1996a: 76) hierfür genannten drei Merkmale werden in ERHARD (1996: 36) diskutiert. Demzufolge besteht entgegen der erneut erläuterten Ansicht von TABACARU & DANIELOPOL (1996b: 180) kein Zusammenhang hinsichtlich der Bildung von unpaaren Spermatophoren bei Vertretern der Synocheta und Mesoniscidae. Die aus zwei Komponenten gebaute Spermatophore der Mesoniscidae entsteht infolge der benachbarten terminalen Mündung beider Vasa deferentia an der extrem verkürzten Genitalpapille. Jene der Synocheta wird hingegen aufgrund der Verschmelzung der Samenleiter im distalen Teil der Genitalpapille gebildet, welcher bei den Mesoniscidae mit Sicherheit vollständig reduziert ist. Diese unterschiedlichen anatomischen Befunde geben nach Ansicht des Autors keinen direkten Hinweis auf ein bestehendes Schwestergruppenverhältnis beider Taxa.

Allein das auch in vorliegender Arbeit berücksichtigte Merkmal 94 R (TABACARU & DANIELOPOL 1996a: Merkmal 30), der Besitz einer einfachen Kralle an den Pereiopoden anstelle einer Doppelklaue wie in ursprünglicher Weise bei Ligiidae, Tylidae und den Crinocheta erhalten, lässt sich als stichhaltiges Argument und mögliche Synapomorphie der Mesoniscidae und Synocheta anführen (cf. ERHARD 1996: 36). Doch handelt es sich um Reduktionsmerkmale beider Taxa, deren Homologie nicht nachzuweisen ist. So kann das Argument die Hypothese einer Monophylie der Synocheta + Crinocheta nicht nachhaltig entkräften.

Die Monophylie der Mesoniscidae sowie der Crinocheta ist nicht mehr anzuzweifeln, da sie jeweils durch eine Vielzahl von teilweise sehr aussagekräftigen Merkmalen abzusichern ist (Abb. 96). Jedes einzelne Argument sollte dennoch genauestens überprüft werden. Merkmale die lediglich Tendenzen innerhalb eines Monophylum beschreiben (cf. TABACARU & DANIELOPOL 1996a: Merkmale 25, 35, 41, 43; TABACARU & DANIELOPOL 1996b: 173), jedoch bekanntermaßen nicht in dessen Grundplan vorliegen, können auch nicht als Autapomorphien der Gruppe Verwendung finden. Ein entsprechendes Vorgehen wäre mit der Methodik der Phylogenetischen Systematik sensu HENNIG (1966) nicht zu vereinbaren.

Zur Absicherung der Monophylie der Synocheta stehen augenblicklich nur die Merkmale 62, 76 Rb, 81 und das bei den Mesoniscidae vermutlich konvergent auftretende Merkmal 94 R zur Verfügung. Die in WÄGELE (1989) und TABACARU & DANIELOPOL (1996a) genannten Argumente, welche die Transformation des männlichen Pleopoden-Endopoditen I zu einem zweigliedrigen Gonopoden beschreiben, können möglicherweise keine Verwendung finden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß im Synocheta-Grundplan ein männlicher Endopodit I vorliegt, der eingliedrig ist und anatomisch nur wenig von jenem der Mesoniscidae abweicht (Kap. 3.2. und 4.3.1.; ERHARD 1996: 38). Trotz der geringen Anzahl von Merkmalen kann die Monophylie der Synocheta jedoch durch das stichhaltige Argument 62 („Verschmelzung der Vasa deferentia innerhalb der unpaaren Genitalpapille“) befriedigend abgesichert werden. Dagegen sind die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Gruppe, wie in Kap. 3.2. teilweise dargelegt, weitgehend unbekannt. Nur weitere, vergleichend-anatomische Studien können zur Klärung der Vielzahl an offenen Fragen beitragen.

7. Danksagung

Folgenden Personen gilt mein aufrichtiger Dank: Herrn Dr. H. SCHMALFUSS (SMNS) für zahlreiche Diskussionen zu phylogenetischen Fragen, für die tatkräftige Unterstützung bei der Aufsammlung und fotografischen Dokumentation von *Titanethes albus* in Slowenien sowie der Bereitstellung von Isopoden-Material; Herrn Dr. J. NOTENBOOM (Bilthoven) und seinem Speleologen-Team für die äußerst freundliche Hilfe bei der Suche nach *Cantabroniscus primitivus* in Höhlen des Cantabrischen Gebirges in Nord-Spanien; Herrn Dr. S. TAITI (Florenz) für Informationen zur Verbreitung von *Cantabroniscus primitivus*; Herrn Prof. Dr. W. MAIER und Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) sowie den Mitarbeitern der zoologischen Schausammlung Tübingen für die Bereitstellung des histologischen Labors und ihre Hilfsleistungen; Frau S. LEIDENROTH (SMNS) für die Anfertigung der rasterelektronenoptischen Aufnahmen; Miss A. J. A. GREEN (Launceston) für die Überlassung von Isopoden-Material.

8. Literatur

- BARNARD, K. H. (1932): Contribution to the crustacean fauna of South Africa. 11. Terrestrial isopods. – Ann. S. Afr. Mus. 30: 179–388; Kapstadt.
- BORUTZKY, E. V. (1962): Fauna of terrestrial isopods (Isopoda terrestria) in the caves of the Crimea in zoogeographical aspect. – Zool. Zh. 41: 193–202; Moskau.
- (1969): A new family Turanoniscidae fam. n. (Isopoda, Oniscoidea) from termitaria of Middle Asia. – Zool. Zh. 48: 499–504; Moskau.
- 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: 1–114; 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.
 - (1996): Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea). – *Stuttgarter Beitr. Naturk. (A)* 538: 1–40; Stuttgart.
- GORVETT, H. (1951): The tegumental glands in the land Isopoda. B. The lobed glands: Structure and distribution. – *Quart. J. microsc. Sci.* 92: 275–296; London.
- (1956): Tegumental glands and terrestrial life in woodlice. – *Proc. zool. Soc. Lond.* 126: 291–314; London.
- GRUNER, H.-E. (1953): Der Rollmechanismus bei kugelnden Landisopoden und Diplopoden. – *Mitt. zool. Mus. Berl.* 29: 148–179; Berlin.
- (1965–1966): Krebstiere oder Crustacea. V. Isopoda. Lief. 1 und 2. – In: DAHL, M. & PEUS, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands, Teil 51 und 53: 380 pp.; Jena (G. Fischer Verlag).
 - (1993): Crustacea. – In: Kaestner, A., Lehrbuch der Speziellen Zoologie 1, Teil 4: Arthropoda (ohne Insecta): 448–1030; Jena, Stuttgart & New York (G. Fischer Verlag).
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic Systematics*. – 263 pp.; Urbana, Chicago & London (Univ. Illinois Press).
- HEWITT, C. G. (1907): *Ligia*. – *Proc. Trans. Liverpool biol. Soc.* 21: 65–100, tab. 1–4; Liverpool.
- HOESE, B. (1984): The marsupium in terrestrial isopods. – *Symp. zool. Soc. Lond.* 53: 65–76; London.
- HOESE, B. & JANSSEN, H. H. (1989): Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. – *Monitore zool. ital. (N. S.)*, Monogr. 4: 153–173; Florenz.
- KRAUTER, D. (1980): Ein rasch arbeitendes, schonendes Mazerationsmittel für Chitinpräparate: Diäthylentriamin. – *Mikrokosmos* 69: 395–397; Stuttgart.
- LEGRAND, J.-J. (1946): Les coaptations sexuelles des Oniscoidea. – *Bull. biol. Fr. Belg.* 80: 241–388, tab. 4–6; Paris.
- NICHOLLS, A. G. (1931): Studies on *Ligia oceanica*. II. The processes of feeding, digestion and absorption, with a description of the structure of the foregut. – *J. mar. biol. Ass. U. K. (N. S.)* 17: 675–706, tab. 1; Plymouth.
- RIJOA, E. (1952): Estudios carcinologicos XXIX. Un nuevo Genero de Isopodo Triconiscido de la Cueva de Ojo de Agua Grande, Paraje Nuevo, Cordoba. – *An. Inst. Biol. Univ. Méx.* 23: 227–241; México D.F.
- SCHMALFUSS, H. (1974): Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis-Familie Tylidae (Crustacea). – *Z. Morph. Tiere* 78: 1–91; Berlin.
- (1979): Die Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. 1. Beitrag: Gattung *Ligidium* (Ligidae). – *Stuttgarter Beitr. Naturk. (A)* 324: 1–15; Stuttgart.
 - (1981): Die Isopoden der Nördlichen Sporaden (Ägäis). – *Stuttgarter Beitr. Naturk. (A)* 343: 1–24; Stuttgart.
 - (1986): Landasseln aus Nord-Iran (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). – *Senckenberg. biol.* 66: 377–397; Frankfurt/Main.
 - (1989): Phylogenetics in Oniscidea. – *Monitore zool. ital. (N. S.)*, Monogr. 4: 3–27; Florenz.
- SCHMÖLZER, K. (1965): *Ordnung Isopoda (Landasseln)*. – Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas 4 u. 5: 468 pp.; Berlin (Akademie Verlag).
- SCHULTZ, G. A. (1983): Two species of *Tylos* Audouin from Chile, with notes on species of *Tylos* with three flagellar articles (Isopoda: Oniscoidea: Tylidae). – *Proc. biol. Soc. Wash.* 96: 675–683; Washington.
- SOIKA GIORDANI, A. (1954): Studi di ecologia e biogeografia. XII. Ecologia, sistematica, biogeografia ed evoluzione del *Tylos latreillei* Auct. (Isop. Tylidae). – *Boll. Mus. civ. Stor. nat. Venezia* 7: 63–83; Venedig.
- STROUHAL, H. (1939): *Titanethes* Schiödte. Landasseln aus Balkanhöhlen in der Kollektion „Biospeologica balcanica“ von Prof. Dr. ABSOLON. 6. Mitteilung. – *Stud. Geb. Karstforsch. (Biol. Ser.)* 5: 1–34; Brünn.

- (1953): Neue Trichoniscinen aus türkischen Höhlen (2. Beitrag zur Kenntnis der türkischen Isopoden). – *Notes biospéol.* 8: 167–183; Paris.
- (1971): Die Isopoda terrestria der Höhlen von Eregli am Schwarzen Meer (5. Beitrag zur Kenntnis der türkischen Isopoden). – *Int. J. Speleol.* 3: 351–385, Taf. 113–123; Weinheim.
- TABACARU, I. (1993a): Sur la classification des Trichoniscidae et la position systématique de *Thaumatoniscus orghidani* Tabacaru, 1973 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). – *Trav. Inst. Spéléol. „Émile Racovitza“* 32: 43–85; Bukarest.
- (1993b): Sur *Caucasonethes vandeli* n. sp. (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) isopode terrestre cavernicole de Roumanie. – *Mém. Biospéol.* 20: 231–238; Saint Gérons.
- (1994): Les Trichoniscidae des grottes de Roumanie. Description d'une nouvelle espèce troglobie: *Trichoniscus racovitzai* n. sp. (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). – *Trav. Inst. Spéléol. „Émile Racovitza“* 33: 49–61; Bukarest.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D. L. (1996a): Phylogénie des isopodes terrestres. – *C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. III)* 319: 71–80; Paris.
- & DANIELOPOL, D. L. (1996b): Phylogénie et convergence chez les isopodes terrestres. – *Vie Milieu* 46: 171–181; Banyuls-sur-Mer.
- VANDEL, A. (1943): Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (isopodes terrestres). – *Bull. biol. Fr. Belg. (Suppl.)* 30: 1–136; Paris.
- (1948): Espèces nouvelles d'isopodes terrestres cavernicoles et endogés. Espèces françaises, nouvelles ou peu connues de Trichoniscidae. 4. Note. – *Notes biospéol.* 2: 2–27; Paris.
- (1950): Isopodes terrestres recueillis par C. BOLIVAR et R. JEANNEL (1928) et le Dr. HENROT (1946). – *Biospéologica* 71: 183–210; Paris.
- (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.
- (1953a): La classification de la famille des Trichoniscidae (Crustacés: Isopodes terrestres). – *Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2. Sér.)* 25: 276–278; Paris.
- (1953b): Isopodes terrestres récoltés dans les grottes de la Corse, par le Professeur P.-A. REMY, en 1942 et 1948. – *Notes biospéol.* 8: 153–166; Paris.
- (1960): Isopodes terrestres (1. partie). – *Faune Fr.* 64: 416 pp.; Paris.
- (1965a): Sur l'existence d'oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des isopodes terrestres. – *Annls Spéléol.* 20: 489–518; Paris.
- (1965b): Les „Trichoniscidae“ cavernicoles (Isopoda terrestria; Crustacea) de l'Amérique du Nord. – *Annls Spéléol.* 20: 347–389; Paris.
- VERHOEFF, K. W. (1926): Über Isopoden der Balkanhalbinsel, gesammelt von Herrn Dr. I. BURESCHE. 31. Isopoden-Aufsatzz. – *Mitt. Bulg. ent. Ges.* 3: 135–158; Sofia.
- VERHOEFF, K. W. & STROUHAL, H. (1967): Isopoda terrestria der Türkei, 4. Aufsatzz, und über Anpassungen an die Volvation bei den Kuglerfamilien Armadillidiidae, Eubelidae und Armadillidae (91. Isopoden-Aufsatzz). – *Zool. Jb. (Abt. Syst.)* 93: 465–506; Jena.
- WÄGELE, J. W. (1989): Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. – *Zoologica* 140: 1–262; Stuttgart.
- (1992): Isopoda. – In: HARRISON, F. W. & HUMES, A. G. (eds.): *Microscopic anatomy of invertebrates* 9: 529–617; New York (Wiley-Liss).
- WAHRBERG, R. (1922): Terrestre Isopoden aus Australien. – *Ark. Zool.* 15: 1–298; Uppsala.

Anschrift des Verfassers:

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