

**Zur Besiedlungsgeschichte des antarktischen
Schelfes am Beispiel der Isopoda
(Crustacea, Malacostraca)**

**Colonization of the Antarctic shelf by the Iopoda
(Crustacea, Malacostraca)**

Angelika Brandt

**Ber. Polarforsch. 98 (1991)
ISSN 0176 - 5027**

Angelika Brandt

Fachbereich 7, Biologie; AG Zoomorphologie; Universität Oldenburg;
Postfach 2503; 2900 Oldenburg; Bundesrepublik Deutschland

Die vorliegende Arbeit wurde 1991 im Rahmen einer Dissertation im Fachbereich 7 (Biologie) der Universität Oldenburg angefertigt. Einige Abschnitte wurden leicht verändert.

Inhalt

Zusammenfassung	I
Summary	III
1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	4
2.1. Bilderkartei	4
2.2. Expeditionen der FS "Polarstern" und FS "Walter Herwig"	4
2.2.1. Fanggeräte	4
2.2.2. Probenbearbeitung an Bord des FS "Polarstern"	5
2.3. Brasilianisch-deutsche Tauchexpedition auf King-George-Island (Süd-Shetland-Inseln)	5
2.4. Taxonomie und Phylogenie	5
3. Hintergrund: Geologie, Paläontologie und Klima	7
3.1. Entstehungsgeschichte der Antarktis	7
3.1.1. Historische Geologie (Auseinanderdriften von Gondwanaland)	7
3.1.1.1. Fossilien: Flora	13
3.1.1.2. Fossilien: Fauna	15
3.2. Hydrographie	19
4. Marine Zoogeographie der Antarktis: Stand der Forschung	23
4.1. Endemismus	24
4.2. Verbreitung	25
4.2.1. Faunistische Beziehungen zu Südamerika, Australien und Südafrika	31
4.2.2. Eurybathie	33
4.2.3. Beispiele für Submergenz - Emergenz	34
4.3. Bipolarität	36
4.4. Artenreichtum	36
4.5. Biogeographische Regionen der Antarktis	38
4.5.1. Der antarktische Lebensraum	38
4.5.2. Antarktische Regionen (Einteilungen)	40
4.6. Zoogeographische Analysen und Phylogenie	47
5. Biogeographie der antarktischen Isopoda	49
5.1. Horizontale Verbreitung	51
5.1.1. Verbreitung in antarktischen Regionen	91
5.1.2. Endemismen	101
5.1.3. Faunistische Beziehungen zu Südamerika, Australien und Südafrika	104
5.1.4. Bipolarität	107
5.2. Vertikale Verbreitung	109

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden	119
6.1. Mechanismen der horizontalen Ausbreitung	119
6.2. Vertikale Ausbreitung	121
6.2.1. Polare Submergenz versus Emergenz (bestehende Theorien und Überlegungen)	122
6.2.2. Neue Erkenntnisse	128
6.2.2.1. Phylogenie und Biogeographie der Serolidae	128
6.2.2.2. Gattungsdiagnosen	144
6.2.3. Phylogenie und Biogeographie der Arcturinae	149
6.2.4. Phylogenie und Biogeographie der Cymothoidea	156
6.2.5. Die Stenetriidae	158
6.2.6. Phylogenie und Biogeographie der Janiroidea	159
6.2.6.1. Die Acanthaspidiidae	159
6.2.6.2. Die Munnopsidae	164
6.2.6.3. Die Munnidae	172
6.2.6.4. Die Paramunnidae	172
6.2.6.5. Die Dendrotionidae, Haplomunnidae und Pleurocopidae . . .	174
6.2.6.6. Die Nannoniscidae	175
6.2.6.7. Die Desmosomatidae	175
6.2.6.8. Die Ischnomesidae	176
7. Diskussion	178
7.1. Material und Methoden	178
7.2. Herkunft der antarktischen Isopodenfauna	180
7.2.1. Folgen der Kontinentaldrift - Elemente der Gondwanafauna	181
7.2.2. Faunenelemente aus Südamerika - Magellanfauna	183
7.2.3. Faunenelemente aus der Tiefsee	185
7.2.4. Submergenz versus Emergenz	188
7.3. Effekte der miozänen Vereisung	190
7.4. Hohe Endemismusrate	194
7.5. Horizontale und vertikale faunistische Regionen	195
9. Literaturverzeichnis	201

Zusammenfassung

Vor dem Hintergrund der historischen Geologie, der Paläontologie und der Klimatologie wird in der vorliegenden Arbeit die biogeographische Verbreitung der Isopoda in der Antarktis untersucht. Fragen nach der Herkunft dieser Fauna, der Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfes sowie nach polarer Sub- oder Emergenz von antarktischen Isopoden können für einige gut untersuchte Taxa geklärt werden.

1) Der Prozentsatz der endemischen antarktischen Isopodenarten beträgt 87 % (302 Arten). In der Magellan-Region sind 48 von bisher 157 nachgewiesenen Arten (30,5 %) endemisch. Es gibt in der Antarktis 25 endemische Gattungen. Dies sind (von insgesamt 121 in der Antarktis nachgewiesenen Gattungen) 20,7 %. Auch der prozentuale Anteil der endemischen Arten einzelner antarktischer Regionen wurde errechnet.

2) Von den 346 in der Antarktis gefundenen Isopodenarten kommen 226 Arten nur auf dem Kontinentalschelf vor (65 %), 70 der 121 Gattungen (58 %) sind Schelfgattungen.

3) Ein Vergleich mit der Isopodenfauna im Süden der benachbarten Kontinente ergab eine Artengemeinsamkeit von 10 gleichen Arten zwischen Südafrika und der Antarktis (2,8 %). Bei Australien siedeln 11 Arten, die auch in der Antarktis nachgewiesen wurden (3,1 %), die höchste Artenübereinstimmung besteht mit 34 Arten zwischen Südamerika und der Antarktis (9,8 %).

4) Die horizontale Verbreitung der Isopoda wurde mit der weltweiten Verbreitung der Gattungen verglichen, um, in Verbindung mit der phylogenetischen Stellung dieser Taxa, Hinweise auf ihren möglichen Ursprung und die Richtung ihrer Verbreitung zu erhalten.

5) Haplomesus quadrispinosus Sars, 1879 (Ischnomesidae) ist die einzige bipolar nachgewiesene Isopodenart.

6) Einige Familien besitzen Gattungen, die auf dem antarktischen Kontinentalschelf gefunden werden können und andere, deren Arten nur in der Tiefsee vorkommen. Es gibt aber auch Familien, die sowohl antarktische Schelf- als auch Tiefseearten besitzen (z. B. Serolidae, Arcturidae, Munnopsidae, Munnidae, Ischnomesidae). Bei einer solchen Vertikalverbreitung stellte sich die Frage, ob polare Sub- oder Emergenz in diesen Familien vorliegt. Für Gattungen der Familien Serolidae und Bathynataliidae und Artgruppen der Acanthaspidiidae sowie für die Unterfamilien Arcturinae (Arcturidae) und Acanthocopinae (Munnopsidae) wurden phylogenetische Analysen durchgeführt und Dendrogramme erstellt.

7) Polare Submergenz ließ sich für die Familien Serolidae, Arcturidae, Stenetriidae, Acanthaspidiidae, Munnidae, Paramunnidae, Dendrotonidae, Haplomunnidae und Pleurocopidae sowie für die Unterordnung Cymothoidea, nachweisen. Polare Emergenz zeigen Arten der Familien Munnopsidae, Nannoniscidae, Desmosomatidae und Ischnomesidae.

8) Innerhalb die Familie Serolidae wurde die paraphyletische Gattung "Serolis" weiter aufgespalten. Es konnten zwei neue, wahrscheinlich monophyletische Gattungen errichtet werden. Dies sind Frontoserolis gen. n., deren Arten sich durch eine sehr charakteristische Ornamentierung ihres Cephalons auszeichnen und Thysanoserolis gen. n., deren Arten die Apomorphie eines dorsalen Borstenfeldes am Propodus des ersten männlichen Pereopoden besitzen. Die Arten von Heteroserolis Nordenstam, 1933, besitzen freie Pleomere, welche genau so breit sind wie das Pleotelson. Heteroserolis war von Nordenstam zunächst als Untergattung beschrieben worden, sie wird nun zu einer Gattung erhoben.

9) Durch phylogenetisch-zoogeographische Untersuchungen wurde am Beispiel der Familien Serolidae und Arcturidae gezeigt, daß die Arten der ursprünglichen Gattungen in der Antarktis eine Radiation erfahren haben, während die Arten der abgeleiteten Gattungen auch Lebensräume außerhalb des Südpolarmeeres (einige Arten der Arcturidae sogar die Nordhemisphäre) erobert haben. Nur die Arten einiger abgeleiteter Gattungen haben die antarktische Tiefsee erobert (z. B. Acutiserolis [Serolidae], Astacilla und Rectarcturus [Valvifera: Arcturidae]).

10) Die Biogeographie und Phylogenie der Familien Serolidae und Arcturidae zeigen, daß Verwandte der rezenten Arten bereits während des Tertiärs im Süden Gondwanas siedelten.

Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die spätmiozäne oder die pliozäne Vereisung die Schelfarten vollständig ausrottete. Die hohe Anzahl endemischer Arten sowie die phylogenetischen und biogeographischen Befunde, zumindest der Schelffamilien Serolidae und Arcturidae, zeigen, daß auch während der tertiären Klimaveränderung eine Benthosgemeinschaft existiert haben muß.

Summary

On the basis of historical geology of Antarctica, data from climatology and paleontology, the zoogeographic distribution of Isopoda in the Southern Oceans is investigated. Questions concerning the origin of this fauna, the history of the settlement of the Antarctic shelf, and the phenomena of submergence or emergence of Antarctic isopods can be answered for some already well analyzed taxa.

- 1) The percentage of endemic Antarctic isopods comprises 87 % (302 species). In the Magellan region 48 of the 157 described species (30,5 %) are endemic. 25 of the 121 genera known to be distributed in the Southern Oceans are endemic (20,7 %). The percentages of endemic species for certain Antarctic regions have been calculated.
- 2) 226 of 346 known Antarctic isopod species settle on the continental shelf (65 %) and 70 of 121 genera (58 %).
- 3) A comparison of the Antarctic isopod fauna with that of the neighbouring continents reveals a similarity of 10 species occurring in South Africa as well as in Antarctica (2,8 %). In Australia settle 11 species known from Antarctica (3,1 %), the highest similarity has been found between South America and Antarctica (34 species = 9,8 %).
- 4) The horizontal distribution of the Antarctic isopods has been analyzed on the basis of the worldwide distribution of these genera and their phylogenetic relationships, in order to reveal informations about the possible geographic origin and dispersal of these taxa.
- 5) Haplomesus quadrispinosus Sars, 1879 (Ischnomesidae) is the only known bipolar species.
- 6) Some families consist of species, which have only been found on the Antarctic continental shelf, the species of other families only occur in the deep-sea. There are some families consisting of Antarctic shelf- and deep-sea species (for example the Serolidae, Arcturidae, Munnopsidae, Munnidae, and Ischnomesidae). Within these families the question arises, whether the recent vertical distribution of the species is a consequence of polar submergence or emergence of the taxon. In order to solve this problem phylogenetic analyses of the families Serolidae, and Bathynataliidae, species-groups of the Acanthaspidiidae, and within the subfamilies Arcturinae (Arcturidae) and Acanthocopinae (Munnopsidae) have been done and dendrograms have been worked out.

7) Polar submergence is demonstrated for the families Serolidae, Arcturidae, Stenetriidae, Acanthaspidiidae, Munnidae, Paramunnidae, Dendrotonidae, Haplomunnidae and Pleurocopidae as well as for the suborder Cymothoidea. Polar emergence is shown for species of the families Munnopsidae, Nannoniscidae, Desmosomatidae and Ischnomesidae.

8) Within the family Serolidae the paraphyletic genus "Serolis" have been further revised. It was possible to define two new, probably monophyletic genera. These are Frontoserolis n. gen., whose species are characterized by a typical ornamentation of the cephalon, and Thysanoserolis n. gen., whose species bear the apomorphy of a dorsal field of setae on propodus of the first male pereopod. The species of Heteroserolis Nordenstam, 1933, possess two free pleonites, measuring the same width as the pleotelson. Heteroserolis was first described as a subgenus of Serolis by Nordenstam, it is now raised to genus level.

9) The phylogenetic-zoogeographical investigations of the families Serolidae and Arcturidae revealed that the species of the primitive genera had radiated in Antarctica, whereas the species of the more derived genera had also conquered Non-Antarctic environments (some species of the Arcturidae even the northern hemisphere). The deep-sea is only inhabited by species of some very derived genera (for instance Acutiserolis [Serolidae], Astacilla and Rectarcturus [Valvifera: Arcturidae]).

10) The data of the zoogeography and the phylogeny of the families Serolidae and Arcturidae support the hypothesis of an ancient Antarctic fauna, the ancestors of the recent fauna had already settled in South-Gondwana.

It seems to be quite improbable that the late Miocene or Pliocene ice-ages completely erased the Antarctic shelf fauna. The high percentage of endemic species and the data on the zoogeography and phylogeny of (at least) the shelf families Serolidae and Arcturidae show that even during the Tertiary climatic changes a benthos community must have existed.

1. Einleitung

Untersuchungen des antarktischen Benthos reichen zurück in die Zeit, als Dr. J. Eights an der ersten amerikanischen Expedition in die Antarktis teilnahm, 57 Jahre nachdem Cook den Polarkreis überschritten und das Interesse an der Antarktis geweckt hatte. Dieser Expedition folgten mehrere kleinere bis zu der ersten großen Expedition mit der HMS "Challenger" (1872-1876), aus der eine Fülle biologischer Ergebnisse mit vielen taxonomischen Neubeschreibungen hervorgingen. Diese und folgende Expeditionen gaben neben nationalen Interessen, Wal- und Robbenfang, auch Anlaß, sich mit der Fauna der Antarktis konkreter auseinanderzusetzen, denn es wurde schnell erkannt, daß die Antarktis neben vielen, bisher bereits bekannten Tierarten, auch viele neue Taxa beherbergt. Die Unberührtheit dieses Kontinents und seine reichhaltige Fauna führten schon bald zu Expeditionen, die ausschließlich der Erforschung der Antarktis gewidmet waren (z. B. die erste Deutschen Südpolarexpedition 1901-1903).

Seit dieser Zeit wurden viele neue Tierarten beschrieben. Leider blieben diese Untersuchungen bisher trotzdem sehr lückenhaft. Zunächst wurden aufgrund der Erreichbarkeit von Stationen, der Eissituationen und natürlichen geschützten Häfen nur bestimmte Gebiete untersucht. Von dem Probenmaterial wurde dann zuerst, auch aufgrund fehlender Spezialisten, das gut unterscheidbare und durch seine Größe relativ leicht zu bearbeitende Material aufgearbeitet. Das führte bei den Isopoden dazu, daß für einige Taxa, z. B. Serolis, Antarcturus, bereits viele Artbeschreibungen und Fundorte vorliegen, im Gegensatz zu den wesentlich kleineren Vertretern der Asellota, die aber sowohl auf dem antarktischen Schelf als auch in der angrenzenden Tiefsee nach bisherigen Beobachtungen eine sehr hohe Diversität aufweisen.

Kussakin (1973) berichtet, daß von 840 Asellotenarten nur 16 % im flachen Wasser gemäßigter Breiten verbreitet sind, die übrigen Arten verteilen sich zu gleichen Teilen in kalt-gemäßigten Breiten, polaren Gebieten und in Tiefen unterhalb von 2000 m. Heute dürfte die Zahl der beschriebenen Aselloten inzwischen auf weit über 1000 Arten angewachsen sein.

Die biogeographische Analyse der Aselloten erschwert die Tatsache, daß viele der beschriebenen Arten nur von einem einzigen Fundort bekannt sind und daß sich unter dem Material eines Fundortes oft mehr als 50 % neue Arten befinden (vgl. Hansen, 1916; Menzies, 1956, 1962 a, b; Wolff, 1962) deren Aufarbeitung und Neubeschreibung sehr mühsam und zeitaufwendig sind.

Diese Problematik und die Tatsache, daß die Taxonomie und Systematik in den letzten Jahrzehnten an Ansehen verloren haben und als "altertümliche" Wissenschaft betrachtet werden, haben dazu geführt, daß unser Kenntnisstand über Vorkommen und Verbreitung einzelner Taxa sehr lückenhaft ist.

Durch die autökologischen und ökophysiologischen Interessen und Schwerpunkte vieler Forschungsprogramme wurden bisher bereits verschiedene Anpassungsstrategien der Fauna an den Lebensraum Antarktis ergründet. So wurden beispielsweise bereits in den siebziger Jahren Untersuchungen zur groben Zusammensetzung der Benthosgemeinschaften durch den Einsatz von Unterwasserkameras, Tauchereinsätzen und Käfigversuchen (Dayton et al. 1970; Dayton & Hessler, 1972; Dayton et al., 1974) durchgeführt. White (1984) charakterisiert das antarktischen Benthos auf der Grundlage der bisherigen Forschung folgendermaßen: hohe Artendiversität, hohe Abundanzen, hohe Biomasse, Tendenz zum Riesenwuchs, hoher Grad an Endemismen, Unterrepräsentation einiger Taxa (z. B. Decapoda, Cirripedia), wenig planktonische Larven, häufige Viviparie und Brutpflege, lange Lebensdauer, geringe Wachstumsraten und verzögerte Reife. Durch die Erforschung ökologischer Zusammenhänge gewinnen auch "traditionelle" Fachgebiete, wie die Taxonomie, Systematik und Zoogeographie wieder an Bedeutung. Eine genaue Kenntnis der Formen (Artzugehörigkeit, phylogenetische Verwandtschaft, Verhalten, Funktionsmorphologie) ist die grundlegende Voraussetzung für die Bearbeitung vieler weiterführender Fragestellungen.

In der deutschen Polarforschung konnten im vergangenen Jahrzehnt eine Reihe ausführlicher zoogeographischer Untersuchungen an ausgewählten Taxa, wie z. B. den Holothuroidea, Mollusca und dem Macroplankton und Makrozoobenthos (vgl. Gutt, 1988; Hain, 1990; Piatkowski, 1987; Voß, 1988 und H. Wägele, 1987), vorgestellt werden. Diese Arbeiten beschränken sich hauptsächlich auf die Bereiche der Antarktischen Halbinsel und des Weddellmeeres, die in den vergangenen Jahren von dem FS "Polarstern" und dem FS "Walter Herwig" in der Antarktis vorrangig beprobt wurden.

Fragestellung und Ziel der vorliegenden Arbeit ist, neben dem Zusammentrag sämtlicher bisher bekannten Daten über biogeographische Verbreitungen der Isopoden der Antarktis, Aussagen über die mögliche Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfs auf der Grundlage dieser Tiergruppe machen zu können. Es waren zunächst genaue taxonomische Beschreibungen und phylogenetische Überlegungen notwendig, um verwandtschaftliche Verhältnisse der Taxa zu klären und zu erkennen, ob die so untersuchten Taxa des Schelfs phylogenetisch "ursprünglich" oder "abgeleitet" sind. Solche Analysen sind bisher sehr selten und wurden z. B. bei den Tanaidacea von Sieg (1988) durchgeführt. Von vielen Autoren wird zwar die Biogeographie einzelner Taxa teilweise sehr genau untersucht und eine Faunenäquivalenz antarktischer Formen zu denen anderer Regionen, wie z. B. der Magellan-Region, herausgearbeitet, es werden aber nie Hypothesen über mögliche Migrationsrouten dieser Taxa auf der Grundlage von phylogenetischen und biogeographischen Argumenten erarbeitet. Dadurch bleibt die zoogeographische Herkunft dieser Taxa ungewiß.

Die Bearbeitung dieser Fragestellung kann nur vor dem Hintergrund der historischen Geologie, Klimageschichte und Ozeanographie der Antarktis erfolgen.

Weitere interessante Fragen ergeben sich aus der Präsenz typischer Tiefseevertreter der Isopoda auf dem Schelf und am Kontinentalhang sowie die vertikalen Verbreitungsgrenzen

der "typischen" Schelfbewohner, die unterhalb des Schelfbereiches bisher nicht gefunden werden konnten.

In der vorliegenden Arbeit kann keine umfassende Erkenntnis gewonnen werden, da einige Regionen der Antarktis, wie z. B. die Bellingshausen-See, kaum untersucht sind. Auch aus dem Rossmeer liegen zoogeographische Daten nur recht lückenhaft vor, da in der Vergangenheit dort primär ökologisch gearbeitet wurde, aber nur wenig Material taxonomisch aufgearbeitet worden ist (siehe Arbeiten von Dayton). Weite Bereiche der Ostantarktis, z. B. das Gebiet um Enderbyland, sind faunistisch bisher ebenfalls nur wenig untersucht, da die Forschungsschwerpunkte russischer Taxonomen in den letzten Jahrzehnten vorrangig in nordpolaren Gebieten lagen (vgl. Arbeiten von Gurjanova, Kussakin).

Aus diesem Grund kann das Ziel der Arbeit neben der Zusammenfassung der bisherigen Erkenntnisse nur für einige, recht gut untersuchte Isopodenfamilien (z. B. Acanthaspidiidae, Anuropidae, Arcturidae, Desmosomatidae, Ischnomesidae, Munnidae, Paramunnidae, Serolidae, Stenetriidae, Munnopsidae) erfüllt werden.

2. Material und Methoden

2.1. Bilderkartei

Für die biogeographische Analyse aller bisher aus der Antarktis beschriebenen Isopoden-taxa mußten zunächst alle Daten über die Verbreitung gesammelt werden. Für die Aufarbeitung dieser Daten wurde neben den Originalarbeiten eine taxonomische Bilderkartei zur Hilfe genommen, die Abbildungen der Arten, Fundorte, Synonyme und Angaben zur Länge der Tiere enthält.

2.2. Expeditionen der FS "Polarstern" und FS "Walter Herwig"

Neben der Aufarbeitung der Literaturdaten wurde Material von Expeditionen des FS "Walter Herwig" (von Frau Dr. U. Mühlenhardt-Siegel) und von Expeditionen des FS "Polarstern" (von Herrn Dr. J. W. Wägele bereitgestellt) aussortiert und bestimmt, soweit es die verfügbaren Artbeschreibungen zuließen. In einigen Fällen war nur eine Determination bis auf Gattungsniveau möglich. Genaue Angaben zum Verlauf dieser Expeditionen und ihrer Arbeitsschwerpunkte sowie zu Stationslisten finden sich in den Expeditionsberichten (siehe z. B. Hempel 1983 a, b; Drescher et al., 1983; Kohnen, 1984; Hempel, 1985). Genaue Stationsangaben zu taxonomisch aufgearbeitetem Material befinden sich in der taxonomischen Literatur.

Während der Expedition ANT VIII/6 hatte ich Gelegenheit, an einem Fahrtabschnitt des FS "Polarstern" teilzunehmen und noch zusätzlich zu dem vorhandenen Material aus dem Bereich der Antarktischen Halbinsel, der Süd-Shetland-Inseln und des Weddellmeeres, Isopoden aus tiefen Gewässern von 2000 - 4500 m Tiefe vor der Prinzessin-Ragnhild- und der Prinzessin-Astrid-Küste auf dem Gunnerus- und Astrid-Rücken und der Maud-Kuppe zu sammeln. Genaue Stationslisten, Arbeitsberichte und Angaben über die Bodentopographie, Bathymetrie, Sedimentologie und Hydrologie dieser Untersuchungsgebiete werden in Kürze in den Berichten für Polarforschung publiziert.

2.2.1. Fanggeräte

Zur Benthosprobennahme auf den Forschungsschiffen "Walter Herwig" und "Polarstern" wurden Grundschieppnetze, das "Agassiztrawl" (Agassiz, 1888) sowie der Großkastengreifer eingesetzt. Der Einsatz dieser Geräte ist bereits mehrfach beschrieben (vgl. Gutt, 1988; Voß, 1988; Hain, 1990). Ihr Aufbau und ihre Funktion wurden außerdem anschaulich von Eleftheriou & Holme (1984) erläutert.

2.2.2. Probenbearbeitung an Bord des FS "Polarstern"

Während der Expedition Ant VIII/6 wurden die Proben aus einem Großkastengreifer wie folgt aufgearbeitet: An Deck wurde zunächst das überstehende Wasser mittels eines Schlauches abgesaugt und durch ein 0,1 mm Sieb gegeben, um aufschwimmende Crustaceen, insbesondere Copepoden aufzufangen. Von dem Sediment wurde dann in einem ersten Schritt mit einem Spatel der erste Zentimeter, danach in einem weiteren Schritt die 2-6-cm-Schicht abgetragen. Beide Fraktionen wurden im Labor vorsichtig aufgeschwämmt und dann durch Siebe mit den Maschenweiten 2,8 mm, 1,0 mm, 0,5 mm und 0,3 mm gewaschen, wobei immer zuerst die erste Schicht, in der sich ca. 98 % des zu erwartenden Tiermaterials befinden, aufgearbeitet wurde. Das so angereicherte Material wurde sodann mit Formaldehyd (4 %ig) fixiert und 3 - 5 Tage später in 70 %iges Ethanol überführt. Im Trockenlabor wurde anschließend damit begonnen, das Material auszusortieren und, soweit möglich, zu bestimmen.

2.3. Brasilianisch-deutsche Tauchexpedition auf King-George-Inseln (Süd-Shetland-Inseln)

Von Anfang Dezember 1989 bis zum 12. Januar 1990 habe ich mit meinen Kollegen Oliver Coleman und Gerd Meurs (Universität Oldenburg) und der Brasilianerin Tania Brito (Universidade de Sao Paulo) an der zweiten brasilianisch-deutschen Tauchexpedition teilgenommen. Dort wurde neben der Einrichtung kleiner ökologischer Versuche auch Crustaceenmaterial gesammelt (Amphipoda und Isopoda). Die Isopoda waren im Vergleich zu den abundanten Amphipoda jedoch selten und es waren auch weitaus weniger Arten vertreten.

2.4. Taxonomie und Phylogenie

Für Neu- und Nachbeschreibungen wurden die Isopodenarten zunächst in Dorsalansicht, falls möglich auch in Lateralansicht unter Zuhilfenahme eines Zeichentubus dargestellt (Stereomikroskop: Wild M5A und Forschungsmikroskop Leitz Dialux 20 EB). Die anschließende Präparation der Tiere erfolgte mit Nadeln aus angespitztem Wolframdraht. Die Extremitäten wurden dann in flüssige Glyceringelatine eingebettet, vollständig illustriert und später zur permanenten Fixierung mit Eukitt umschlossen.

Die theoretische Grundlage der taxonomischen und phylogenetischen Bearbeitung ist die phylogenetische Systematik nach Hennig (1966), welche die Errichtung monophyletischer Gruppen fordert. Diese Methode wurde in den letzten Jahren häufig diskutiert und hat in vielen wissenschaftlichen Arbeiten Anwendung gefunden (vgl. Ax, 1984; Ehlers, 1985; Hennig, 1969; Humphries & Parenti, 1986; Lorenzen, 1981; Schlee, 1971; Schminke, 1973; Wägele, 1989 und Wilson, 1989). Teilweise wurden bei der Verwendung von Hennigs Methode einige Definitionen unterschiedlich interpretiert (vgl. Ax, 1984; Haszprunar, 1986;

Lorenzen, 1981; Wiley, 1979 und Wilson, 1989). Die phylogenetische Analyse in der vorliegenden Arbeit erfolgt wie in Wägele (1989). In den Legenden zu den Dendrogrammen wird zunächst der apomorphe Zustand der Merkmale genannt, in eckiger Klammer dann der plesiomorphe Zustand. Die in den Quadraten dargestellten Zahlen beziehen sich jedoch immer nur auf die apomorphen Zustände der Merkmale, die bei den jeweiligen Taxa zum ersten Mal auftreten. Apomorphien, die für die Rekonstruktion von geringerem Wert sind (mehrfach konvergent entstanden), werden, wie bei Wägele (1989) durch gestrichelte Kästchen symbolisiert, und in den Legenden eingeklammert. Das für den Außengruppenvergleich herangezogene Taxon oder die Vergleichsgruppe sowie der plesiomorphe Zustand der Merkmale, werden in der anschließenden Diskussion dargestellt.

Es wird versucht, durch die Verknüpfung des phylogenetischen Systems einzelner Taxa mit ihrer Biogeographie Aussagen über die mögliche Herkunft und Verbreitung der antarktischen Isopoden zu erarbeiten (vgl. Humphries & Parenti, 1986).

Sowohl für die taxonomische als auch für die phylogenetische Bearbeitung war es teilweise notwendig, Typenmaterial aus den folgenden Museen anzufordern: British Museum of Natural History (BM[NH]), London; Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris; Senckenberg Museum (SMF), Frankfurt; Zoologisches Museum in Hamburg (ZMH); Zoologisches Museum in Berlin (ZMB) und dem Naturhistoriska Riksmuseet von Stockholm (NRS).

Typenmaterial der neuen Arten wurde im Britischen Museum in London deponiert, das übrige Material befindet sich zur Zeit in Oldenburg in der Sammlung von Herrn Dr. J. W. Wägele.

Während eines Forschungsaufenthaltes am Scripps Institution of Oceanography in La Jolla, California, im Labor von Herrn Dr. G. D. F. Wilson, war es außerdem möglich, Aselloten aus der Tiefsee vergleichend zu studieren.

Cuticularstrukturen sind für Taxonomie und Phylogenie sehr wichtige Merkmale, denen in der Vergangenheit teilweise nicht sehr viel Beachtung geschenkt wurde und deren Definition unterschiedlich gebraucht wird. Es wird daher im folgenden den Definitionen von Brandt (1988 a), Hessler (1970), Wilson & Hessler (1980, 1981), Brandt (1988, 1990) und Wilson (1989) gefolgt.

3. Hintergrund: Geologie, Paläontologie und Klima

Die Geschichte der heutigen Besiedlung kann nur vor dem Hintergrund der Entstehungsgeschichte der Antarktis, ihrer Klimageschichte, historischen Geologie und Ozeanographie verstanden werden (vgl. z. B. Van Andel, 1976; Birkenmajer, 1985; Dietz & Holden, 1970; Ekman, 1953; Harrington, 1965; Hellmer & Bersch, 1985; Kennett, 1977, 1980; Knox, 1980; Smith & Briden, 1977), die im folgenden Abschnitt zusammenfassend dargestellt werden.

3.1. Entstehungsgeschichte der Antarktis

Einige Jahrzehnte nachdem Alfred Wegener (1912) seine Kontinentalverschiebungstheorie formulierte, begannen geologische Forschungen mit dem Ziel, den genauen historisch-geographischen Zusammenhang unserer Kontinente zu erfassen (vgl. z. B. Dietz & Holden, 1970). Die Expeditionen zur Erforschung der Plattentektonik und Meeresbodenauffaltung hatten auch bald Formulierungen biogeographischer Beziehungen zwischen Kontinenten zur Folge (z. B. Wittmann, 1934). Eine biologisch sehr gut begründete Bestätigung der Kontinentaldrifttheorie lieferte Schminke (1975) mit der Darstellung der Verwandtschaft und Verbreitungsgeschichte der Syncarida (Crustacea). Schminke zeigte mit einer phylogenetischen und zoogeographischen Analyse, daß die Schwestergruppe einer in Australien-Neuseeland lebenden Gruppe in Südamerika vorkommt, und daß die Schwestergruppe einer westafrikanischen Gruppe ebenfalls in Südamerika vorkommt. Damit konnte Schminke (1975) nachweisen, daß Südamerika über kontinuierliches Land von Osten und Süden her erreicht werden konnte und demnach mit den übrigen Südkontinenten direkt verbunden gewesen sein muß (vgl. auch Brundin, 1975). Die interstitiellen Anaspidacea sind nur in Australien, Neuseeland und Südamerika verbreitet, worin deutlich wird, daß ihre Verbreitung in der Südhemisphäre nicht vor der Abtrennung von Südafrika stattfand (Schminke, 1975).

Um die biogeographische Verbreitung der Isopoda mit der historisch-geologischen Geschichte der Antarktis (neben den Ergebnissen der phylogenetischen Analysen der Isopoda) erklären zu können, sollen die wichtigsten geologischen Ereignisse kurz zusammenfassend dargestellt werden.

3.1.1. Historische Geologie (Auseinanderdriften von Gondwanaland)

Das Auseinanderweichen Gondwanalands wurde durch das allmähliche Nordostwärtsdriften Indiens im Trias (vor ca. 155 Millionen Jahren [MJ]) (Fütterer, pers. Mitt., nach Crook, 1981, erst vor 135 MJ) initiiert (vgl. auch Grikurov, 1982).

In der Kreide war die Antarktis noch fest mit Gondwanaland verbunden, seit dem Eozän hat sie eine polare Lage (vgl. Cocks, 1989; Crame, 1989; Creer, 1965; Frakes & Crowell,

1970; Frakes & Kemp, 1973). Vergletscherungen ereigneten sich in der Antarktis nicht vor Mitte des Tertiärs (vgl. Flohn, 1978; Kennett, 1977 a, b).

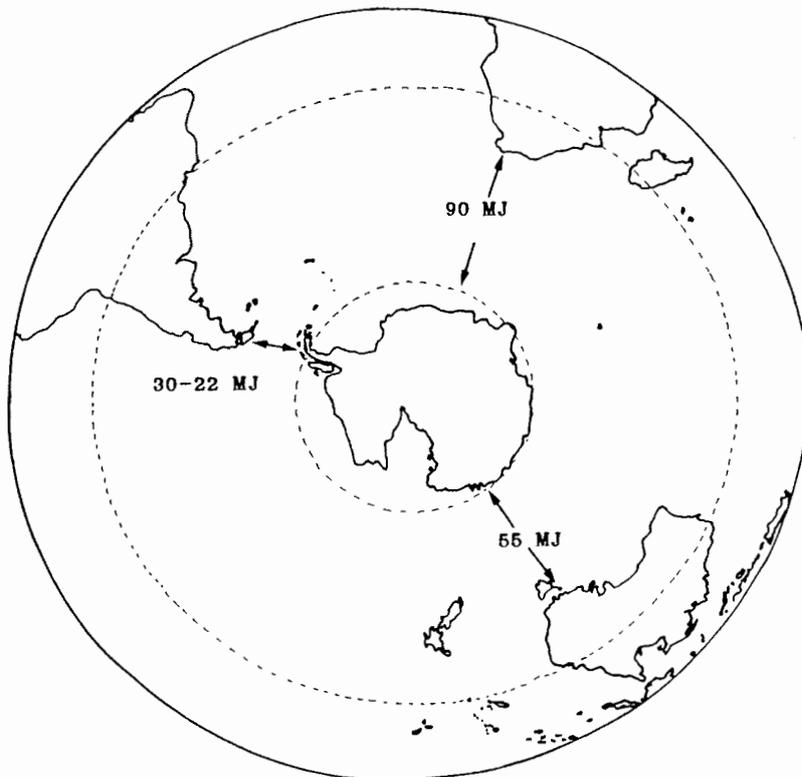


Abb. 1: Darstellung der zeitlichen Ablösung der Kontinente Afrika, Australien und Südamerika von der Antarktis.

Die Ablösung Afrikas (Coetzee, 1978; Dietz & Sproll, 1970) läßt sich vor ca. 90 Millionen Jahren ebenfalls ins Mesozoikum (Kreide) datieren, als Australien noch fest mit der Antarktis verbunden war (Kennett, 1977 a) (vgl. Abb. 1). Australien begann sich erst im Tertiär (Eozän, vor ca. 55 MJ) allmählich von der Antarktis abzulösen und nordostwärts zu driften, das Meer um Tasmanien beginnt sich zu formen. Die Nordwärtsverlagerung Australiens dauerte im Tertiär an. Der Südtasmanische Rücken zwischen verhinderte aber zunächst noch die Ausbildung einer zirkumpolaren Strömung bis in die Zeit des Oligozän (vor ca. 38 - 35 MJ) (Kennett et al., 1975), das antarktische Tiefenwasser wurde noch durch den Mittelatlantischen Rücken blockiert (Van Andel, 1976).

Im Eozän vor ca. 55 - 38 Millionen Jahren war daher das die Antarktis umgebende Meer noch warm gemäßigt (Knox, 1980) und Vegetation weit verbreitet (vgl. z. B. Askin, 1989;

Birkenmajer, 1985; Birkenmajer & Zastawniak, 1989; Chaloner & Creber, 1989; Dettmann, 1989; Stevens, 1989; vgl. auch 3.1.1.1.). Durch die weiter fortschreitende Trennung von Australien vor ca. 38 Millionen Jahren (Eozän-Oligozän Grenze) bis ins späte Oligozän (vor ca. 30 - 25 MJ) bildete sich zwischen diesem Kontinent und der Antarktis ein Graben von ausreichender Tiefe, der eine fast zirkumantarktische Strömung, mit größter Wirksamkeit in der Ostantarktis, erlaubte (vgl. Kennett et al., 1974, 1975; Kennett, 1977 b; Wilson, 1978). Die Entwicklung dieser Strömung führte zu ersten klimatischen Veränderungen; es gab kleinere lokale Vergletscherungen, Ablösungen kleinerer Eisschollen und die subantarktischen Wasseroberflächentemperaturen kühlten sich vom frühen bis zum späten Eozän von ca. 19° C auf 11° C ab, im Oligozän bis auf 7° C. Mit der Öffnung der Drake-Passage (Dalziel, 1974, 1983; Dalziel & Elliot, 1971) und der Bildung des Scotia-Bogens und -Beckens (vgl. Abb. 2) ebenfalls im mittleren bis späten Oligozän (vor ca. 30 - 22 MJ) (Barker & Burrell, 1982) erfolgte ein weiterer Temperatursturz der antarktischen Oberflächentemperaturen auf ca. 4° C Wassertemperatur.

Im Miozän sanken die Wassertemperaturen dann auf ca. 2,2 °C, und im späten Pleistozän bis auf ca. 1,5 °C ab (Kennett et al., 1972; Shackleton & Kennett, 1975 a; vgl. Abb. 3).

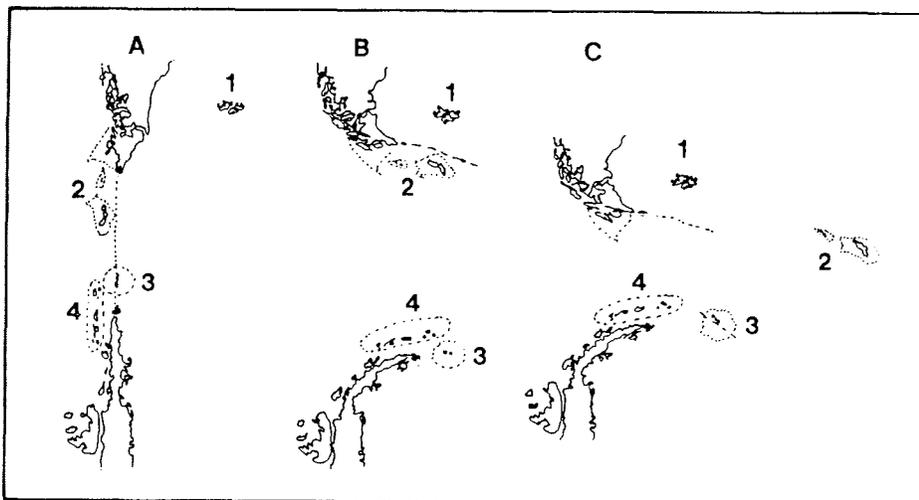


Abb. 2: Entwicklung des Scotia-Bogens und Lageveränderung der Inseln, besonders von Süd-Georgien (verändert nach Dalziel & Elliot, 1971). A: Spätes Mesozoikum; B: Frühes Tertiär; C: Holozän. 1: Falkland-Inseln; 2: Süd-Georgien und "Shag-Rocks"; 3: Süd-Orkney-Inseln; 4: Süd-Shetland-Inseln.

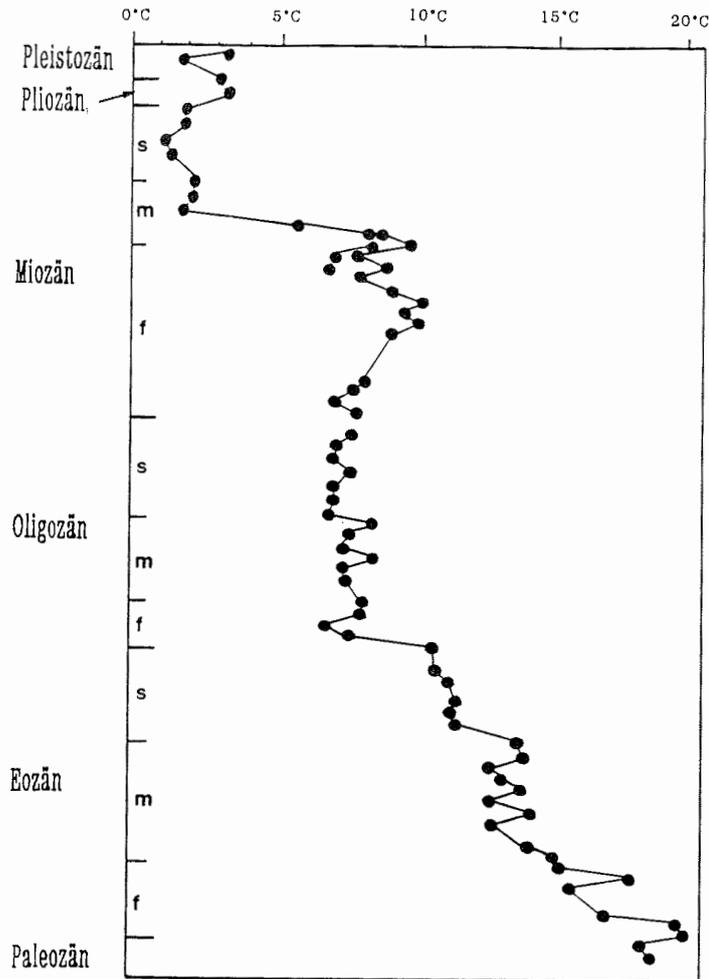


Abb. 3: Darstellung der Entwicklung der Paläotemperatur des Oberflächenwassers, (aufgrund von Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopenanalysen bei den Campbell-Inseln, den Macquarie-Inseln und dem Südtasmanischen Rücken; verändert nach Shackleton & Kennett, 1975). Die Abkürzungen s, m und f stehen für: s = spätes Miozän; m = mittleres Miozän; f = frühes Miozän.

Im Oligozän war auf dem Festland noch Flora (*Nothofagus*, vgl. 3.1.1.1.) nachweisbar, während sich das Meer schon stärker abgekühlt hatte. Die flachen, küstennahen Regionen waren längere Zeit gemäßigt als die marinen (vgl. Clarke & Crame, 1989).

Durch die Öffnung der Drake-Passage wurde die Antarktis schließlich völlig von den umgebenden Kontinenten isoliert und der Zirkumantarktisstrom konnte wirksam werden. Diese Isolation der Antarktis führte zum Beginn der Vereisung des Kontinentes (Kennett, 1977 b). Die Vergletscherung begann in der Westantarktis, wo sich bereits im frühen Miozän eine Eisdecke bildete, die weite Bereiche der Westantarktis bedeckte und bis zum Meer reichte (Denton et al., 1970). Im Bereich der Antarktischen Halbinsel ließen sich zu dieser Zeit noch Pflanzen nachweisen (vgl. Birkenmajer, 1985; 3.1.1.1.). Der Zirkumpolarstrom und die aus der Vergletscherung resultierende steigende Produktion von Meereis sowie die Abkühlung des antarktischen Oberflächenwassers bewirkten schließlich (im frühen Miozän vor ca. 22 MJ) u. a. die Bildung der Antarktischen Konvergenz bei ca. 50 - 60° südlicher Breite. Damit entwickelte sich ein bleibender starker Temperaturgradient zwischen den polaren und tropischen Wassermassen mit einigen Strömungen, die sich zwar in ihrer Breitenposition veränderten und ausdehnten, ihre Identität aber bis heute beibehielten (vgl. Menzies et al., 1973; Shackleton & Kennett, 1975 a). Die Entwicklung des Zirkumpolarstromes, und darauf folgend die Bildung des antarktischen Bodenwassers (vgl. 3.2.), führten zu einem schnellen Temperatursturz innerhalb von nur ca. 100.000 Jahren (siehe Abb. 3), der in den kühlgemäßigten Küstengebieten der Antarktis zu polaren Bedingungen führte. Dieses Geschehen muß eine große Krise des Benthos zur Folge gehabt haben (vgl. z. B. Bruun, 1956). Auf dem Land resultierte aus dieser Ereigniskette ein allmähliches Aussterben der Flora (z. B. der Nothofagus-Bestände, vgl. Birkenmajer, 1987 und 3.1.1.1.). Zeitlich gesehen erfolgten diese Auswirkungen an Land jedoch erst etwas später als im Meer.

Im mittleren Miozän (vor ca. 14 MJ) bildete sich eine dicke Eiskappe über der Ostantarktis (Fakes, 1983; Harrington, 1965; Kennett, 1978), was im späten Miozän wiederum zu einem erneuten Abfall der Wasseroberflächentemperaturen und zum Anstieg der Meer- und Treibeisbildungen führte (vgl. Kemp, 1978). Die Ostantarktis vereiste also später als die Westantarktis (Margolis et al., 1978).

Die Antarktische Konvergenz mit dem kalten antarktischen Oberflächenwasser verlagerte sich zu dieser Zeit um ca. 300 km nach Norden, was zeitlich auch mit einer weiteren größeren Ausdehnung der Eiskappe korrelierte (Shackleton & Kennett, 1975 b).

Gegen Ende des Miozäns und des beginnenden Pliozäns (vor ca. 7 - 5 MJ) war die Eisausdehnung am größten und bedeckte auch die Antarktische Halbinsel. Sie übertraf bei weitem die Ausdehnung des Eises der heutigen Zeit (Craddock, 1982, 1983 und Drewey, 1978), bedeckte die Bransfieldstraße und reichte im Norden bis zu den Süd-Shetland-Inseln (Birkenmajer, 1980, 1982, 1983, 1984; Denton et al., 1970). Auch die Meerestemperaturen fielen zu dieser Zeit erneut ab (vgl. Abb. 3). Dies Geschehen ging einher mit einem starken globalen Meeresspiegelabfall (vor ca. 5 - 4 MJ) und einer nördlichen Ausdehnung des Rosseisschelfes (Hays & Frakes, 1977; Hollin, 1962, 1965, 1970; Wilson, 1964, 1968, 1978) sowie des Schelfes des Weddellmeeres. Die Inseln des Scotia-Bogens blieben also auch während dieser maximalen Vereisung im Miozän/Pliozän von den Eismassen unberührt (vgl. Adie, 1963, 1964; Brundin, 1970; Dalziel & Elliot, 1971). Durch die nördliche

Ausdehnung des Eises, die Bildung von Treibeis und den Meeresspiegelabfall veränderte sich das ozeanische Ökosystem sehr stark (Van Zinderen Bakker, 1970). "Oceanic changes also had an important influence on palaeoecology during Antarctic glacial marine maxima, because the low sea-level during these periods created extensive habitats, for instance, along the east coast of Patagonia, where land connections developed between the Falkland Islands and South America, and in the New Zealand area. These land connections made it possible for the flora and fauna to migrate from the glaciated mainland to the present off-lying islands, where they could, at least in part, survive the ice ages" (Van Zinderen Bakker, 1970: S. 34). Das partielle Schmelzen dieser Eismassen im Quartär hob den Meeresspiegel wieder um ca. 135 m und ließ diese Landbrücken verschwinden (Voronov, 1960).

Im Quartär überschritt die Dicke der antarktischen Eisdecke einen kritischen Wert und führte zu Instabilitäten (vgl. Schubert & Yuen, 1982), außerdem schlossen sich einige zyklische Klimafluktuationen an (vgl. Grobe, 1986). Die Hauptvereisung des Pleistozäns läßt sich vor ca. 2,4 MJ datieren (Shackleton & Hall, 1984). In der Westantarktis war nach Heusser (1989) die größte pleistozäne Eisbedeckung vor ca. 21.000 - 17.000 Jahren (vgl. auch Cooke & Hays, 1978; Lingele & Clark, 1979; Stuiver et al., 1981). Diese Eisausdehnung in Verbindung mit den pleistozänen Vereisungen auf der nördlichen Halbkugel ging wiederum einher mit einem globalen Meeresspiegelabfall (vgl. Chappel, 1978; Hays, 1977, 1978; Hollin, 1962, 1965, 1970, 1980). Durch die Vereisung der Nordhemisphäre erfolgte weltweit ein weiterer leichter Temperaturrückgang, der wiederum auch das antarktische Eisschild leicht anwachsen ließ (vgl. Flohn, 1978; Hollin, 1962). Jedes klimatische Geschehen im Quartär, das zu einer Eisakkumulation auf dem antarktischen Kontinent geführt hat, kann dadurch die Spannungen in dieser Eismasse so beeinflussen haben, daß eine Zunahme des Eisabbruchs an der Schelfeiskante eine neue Eiszeit hervorrief (vgl. Flohn, 1978; Schubert & Yuen, 1982).

Die kältesten Bedingungen des Quartärs sind im Bereich der Antarktischen Halbinsel und in Südamerika nach Heusser (1989) vor ca. 20.000 Jahren zu datieren. Während der Temperaturfluktuationen kam es in dieser Zeit zunächst zu einer kurzzeitigen klimatischen Erwärmung gegen Ende der Eiszeit vor ca. 15.000 Jahren. Darauf folgte wiederum eine kältere Phase in der Zeit von ca. 13.000 - 10.500 Jahren; die maximalste Erwärmung war vor ca. 9.000 Jahren im frühen Holozän mit Temperaturen, die etwa 1 - 2 °C über den heutigen lagen. Klimafluktuationen blieben aber nicht nur auf die Antarktis beschränkt. Raup & Sepkoski (1986) beschreiben insgesamt 8 größere Episoden von Massensterben, die in den vergangenen 250 Millionen Jahren stattgefunden haben.

3.1.1.1. Fossilien: Flora

Die erforschte Fossilgeschichte der Flora reicht nicht ganz so weit zurück wie die der Fauna (Abb. 4).

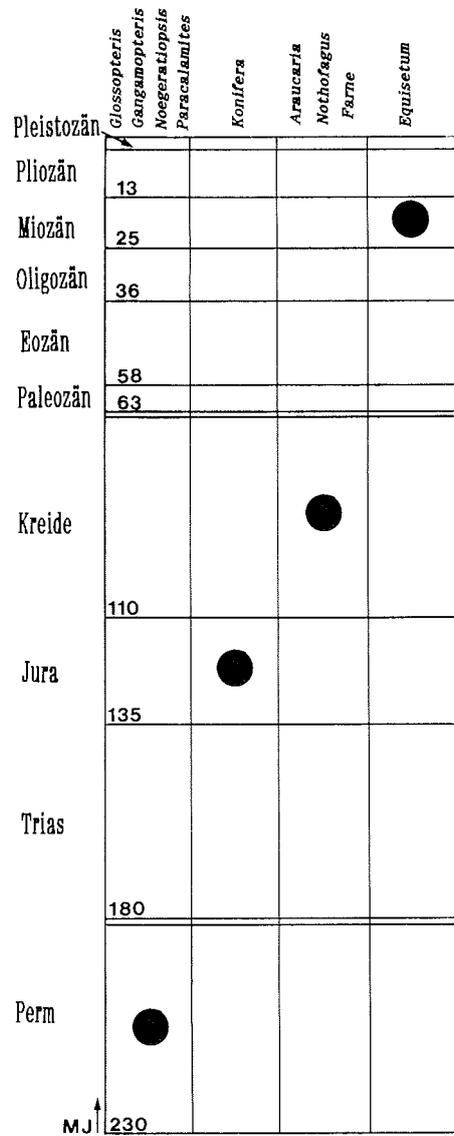


Abb. 4: Darstellung der frühesten fossilen Funde von Pflanzen in der Antarktis im Bereich der Antarktischen Halbinsel, hauptsächlich von Seymour und King-George. Die Zahlen geben den ungefähren Beginn der jeweiligen neuen geologischen Zeit an (in Millionen Jahren).

Schopf (1970) und Stephens (1989) berichten über Funde aus der Perm (Glossopteris, Gangamopteris, Noegerathiopsis, Paracalamites) anhand deren sich die Geschichte Gondwanalands teilweise rekonstruieren läßt.

Aus der hohen Jura (vor ca. 115 MJ) liegen Funde von Koniferen (Thomson, 1982 gibt keine Angaben, welche Gattungen vorliegen, daher ist in Abb. 4 bei diesem ältesten Fund keine Gattungsangabe gemacht worden) vor. Der erste Fossilfund der Gattung Araukaria (wurde zusätzlich angegeben) liegt aus dem Bereich der Westantarktis (Scotia-Bogen und Antarktische Halbinsel) vor.

Es wurden Araukarien, Nothofagus und Farne aus der Kreidezeit gefunden. Birkenmajer (1980) weist Fragmente von Blättern und Zweigen versteinerten Holzes nach und beschreibt versteinertes Holz von King-George (Süd-Shetland-Inseln) aus dem späten Mesozoikum und dem frühen Tertiär (vgl. auch Askin, 1989; Birkenmajer, 1985, 1987, 1988; Birkenmajer & Zastawniak, 1989; Chaloner & Creber, 1989; Dettmann, 1989; Humphries & Parenti, 1986; Stevens, 1989; Tokarski et al., 1987; Wace, 1965) (vgl. Abb. 4). Anhand von Wachstumsringen des Holzes läßt sich sogar teilweise die Abfolge warmer und kälterer Perioden rekonstruieren (Chaloner & Creber, 1989; Francis, 1986).

Die Antarktische Halbinsel zeichnete sich in der Kreide noch durch warmes, gemäßigtes Klima aus (vgl. 3.1.1.) und im frühen Tertiär führte der Anstieg der Niederschläge sogar zu einer blühenden Vegetation von Nothofagus-Wäldern (Mc Intyre & Wilson, 1966) mit Farnen im Unterwuchs. Eine große Anzahl der Arten entwickelte sich in der Kreide und im Tertiär direkt in der Antarktis (Askin, 1989; Humphries & Parenti, 1986), von wo aus sich einige nach Norden ausbreiteten und dabei ähnlichen Klimazonen folgten. Auch die obersten oligozänen pflanzenführenden Schichten (24,5 MJ) zeugen noch von einem gemäßigten Klima (vgl. Barker & Kennett, 1988; Cranwell et al., 1960). Der Beginn der kontinentalen Vergletscherung im Bereich der Antarktischen Halbinsel läßt sich anhand der Fossilfunde erst an der Oligozän/Miozän Grenze festmachen (Birkenmajer, 1985). Die Entwicklung einer dickeren Eiskappe und die fortschreitende Nordwärtsverlagerung von Australien führten im Miozän zu einem rapiden Rückgang an Niederschlägen in Australien, wodurch der Rückgang von Nothofagus brassi-Pollen in Südaustralien wahrscheinlich zu erklären ist (Kemp, 1978). Am Rossmeer, wo das Klima in dieser Zeit noch feuchter war, läßt sich Nothofagus auch noch bis zu der größeren Eisausdehnung im Pliozän nachweisen (Kemp & Barrett, 1975).

Equisetum wurde zusammen mit weiteren Funden von Araukarien und Nothofagus im Gebiet des Scotia-Bogens, Patagoniens, King-George und Seymour von Barton (1964) erst im mittleren Miozän nachgewiesen (vgl. Askin, 1989; Birkenmajer & Zastawniak, 1989), was davon zeugt, daß das Klima an Land zu dieser Zeit noch gemäßigt war, während sich die Wassertemperaturen bereits im späten Oligozän sehr stark abgekühlt hatten (vgl. 3.1.1. und Birkenmajer, 1987).

Harrington (1965) weist darauf hin, daß die Nothofagus-Flora (die auf King-George fossil nachgewiesen wurde) das antarktische Festland wahrscheinlich von Südamerika aus erobert

hat. Denn im Oligozän und Miozän verdrängte die Nothofagus-Flora die an die wärmeren Klimate adaptierte antarktische Flora. Da die rezente Verbreitung von Nothofagus neben einigen Arten in Patagonien und der Magellan-Region aber in Südneuseeland und im südpazifischen Raum liegt, muß diese Flora hier also schon im Tertiär existiert haben, was für die Theorie einer Weddell Provinz spricht, die sich zu Gondwanazeiten von Südamerika über den Bereich der Antarktischen Halbinsel bis nach Ostaustralien erstreckt haben soll (vgl. Askin, 1989; Barker et al., 1988; Chaloner & Creber, 1989; Stevens, 1989). Es ist anzunehmen, daß es auf den Süd-Shetland-Inseln (z. B. King-George) noch eine Flora bis gegen Ende des Miozäns gab. Erst als mit der maximalen Eisausdehnung an der Miozän-Oligozän Grenze die Süd-Shetland-Inseln vergletscherten, ist die terrestrische Flora dort ausgestorben.

3.1.1.2. Fossilien: Fauna

Die Funde der fossilen Fauna reichen zurück bis in die Zeit zwischen der späten Devon und der frühen Trias (Paläozoikum/Mesozoikum) (Abb. 5). Aus dieser Zeit beschreiben Cosgriff & Hammer (1983) fossile Labyrinthodontia (Amphibia) (vgl. Abb. 5) der Familien Brachyopidae, Capitosauridae, Lydekkerinidae und Rhytidosteidae, die sowohl bei der Ostantarktis, bei Südafrika, als auch bei Südtasmanien gefunden worden sind und früher bei Gondwana weit verbreitet waren (vgl. auch Molnar, 1989). Carrol & Winer (1977) geben eine vollständige Liste aller bisher gefundenen fossilen und rezenten Amphibiengattungen und Arten. Young (1989) berichtet von fossilen Fischen aus der späten Devon, die er als Aztec-Fischfauna bezeichnet.

Thomson (1982) beschreibt Ammoniten, Belemiten und Mollusken aus der Jura in der Westantarktis, von der Antarktischen Halbinsel und dem Scotia-Bogen (vgl. auch Doyle & Howlett, 1989). Die ältesten Fossilien von Mollusken (Gastropoden und Monoplacophoren) aus der späten Kambrium wiesen Webers & Yochelson (1989) aus der Westantarktis (Ellsworth Berge) nach. Aus der oberen Kreide weist dann Adie (1964) ebenfalls Ammoniten von der James Ross Insel nach, Ball (1960) Ammoniten, Decapoda und Serpulidae aus der Palmer Region, Birkenmajer (1980) und Feldmann & Tshudy (1989) ebenfalls Decapoda von der James Ross Insel. Eine neue Metanephrops-Art beschreibt Feldmann (1989) aus der oberen Kreide von Seymour bei der Antarktischen Halbinsel. Howarth (1957) wies Ammoniten aus der Kreide in der Westantarktis nach, dem Alexander- und Grahamland (vgl. auch Clarke & Crame, 1989).

Ross & Newman (1969) fassen die fossilen Funde der Cirripedia-Verwandten zusammen: Die ältesten Funde der Acrothoracica (Brachyzapfes elliptica var. gigantea Taylor) stammen von der Ostküste Alexanderlands. 3 Arten der Thoracica (Lepadomorpha), Euscalpellum antarcticum Withers, Zeugmatolepas georgiensis Withers und Cretiscalpellum aptiensis var. antarcticum Taylor, sind aus der späten Kreide von der Antarktischen Halbinsel, Alexanderland und der Annenkov Insel (54°29'S, 37°30'W) bekannt.

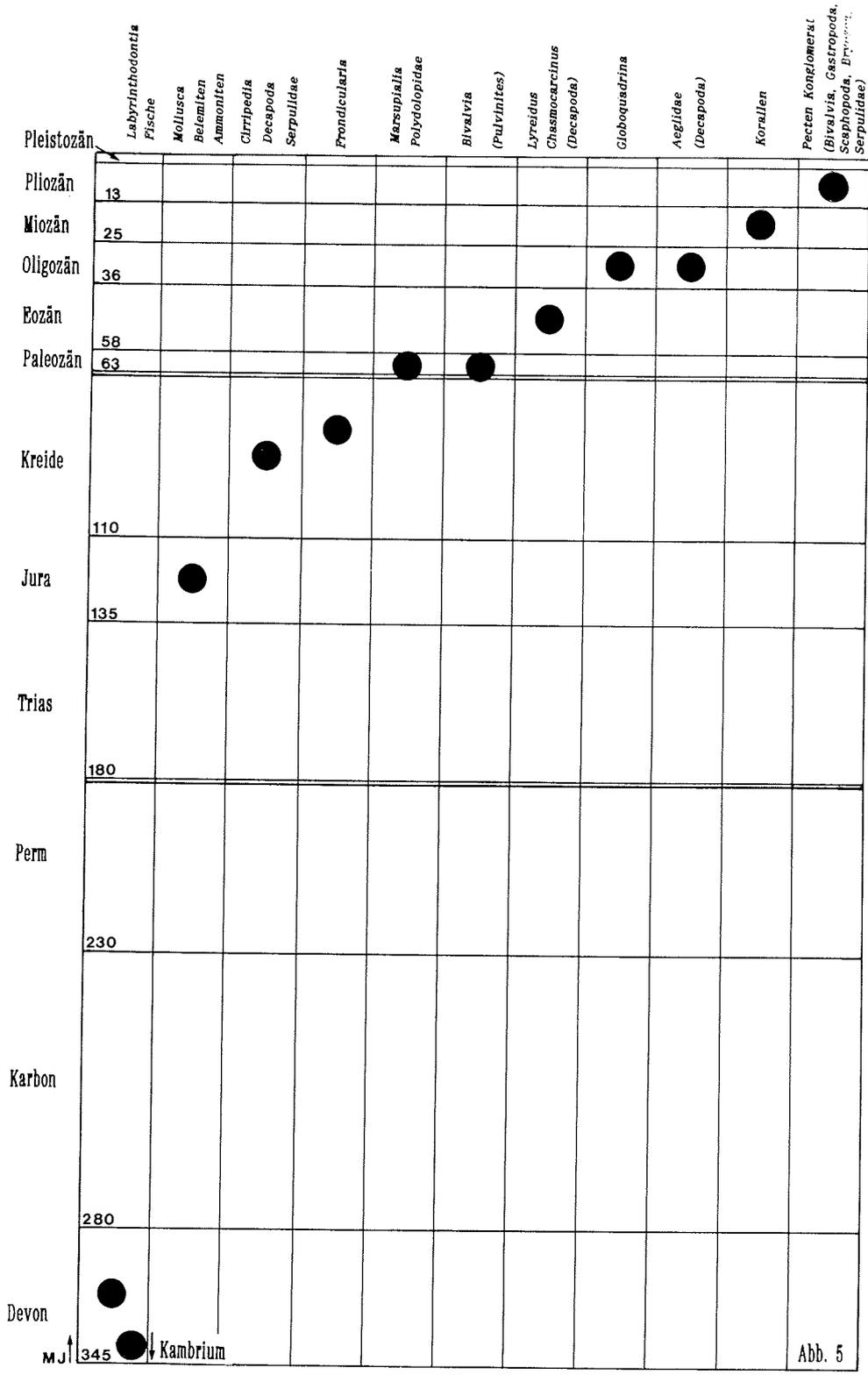


Abb. 5

Diese Funde bezeugen, daß in der Kreide die Meerestemperatur noch weit über der des Oligozäns gelegen haben muß, als sich die Wassertemperaturen plötzlich durch die zunehmende starke Vereisung sehr stark abkühlte (vgl. 3.1.1.), was zum Aussterben dieser Formen geführt haben muß. Die jüngste fossile Cirripedierart Hexelasma antarcticum Borradaile (Thoracica: Balanomorpha), (Fundort: 78°S 167°O), liegt aus dem Pleistozän vor. Die Tatsache, daß Balanomorpha zu dieser Zeit im südlichen Rossmeer nachgewiesen werden konnten zeigt, daß dieses Gebiet im Pleistozän nicht vereist gewesen sein konnte, da rezente balaniforme Cirripedier heute in der Antarktis sehr selten und nur in eisfreien Gebieten anzutreffen sind.

Aus dem späten Mesozoikum bis zum frühen Tertiär liegen z. B. Funde von Mollusca (Bivalvia, Pulvinites) von der Insel Seymour vor (Zinsmeister, 1976, 1978, 1982, 1984; Zinsmeister & Camacho 1982; Zinsmeister & Feldmann, 1984; vgl. Abb. 5). Aus dem Artbestand dieser Funde schließen die Autoren, daß eine Isolation der Weddell Provinz (Südamerika, Westantarktis, Ostaustralien [vgl. 3.1.1.1.]) bis ins späte Eozän vorgeherrscht haben muß, die sich erst mit dem Auseinanderweichen Gondwanalands langsam auflöste (vgl. auch Webers & Yochelson, 1989).

Aus dem Palaeozän liegen dann erste Funde von Marsupialiern (Thomson et al. 1983) und großen Vögeln sowie von decapoden Krebsen und Mollusken aus dem Bereich der Antarktischen Halbinsel vor (Birkenmajer, 1985). Bei Neuseeland und bei Seymour wurde die benthische Foraminifere Frondicularia rakauroana aus der späten Kreide gefunden (Huber & Webb, 1986). Nach Buzas & Culver (1984) ist die rezente Verbreitung von benthischen Foraminiferen, die unterhalb von ca. 200 m Tiefe vorkommen, seit ca. 26-26 Millionen Jahren unverändert geblieben. Der Beginn der Entwicklung der rezenten benthischen Foraminiferen bis in eine Tiefe von ca. 200 m läßt sich in die Zeit vor ca. 16 Millionen Jahren datieren. Dies läßt sich vermutlich dadurch erklären, daß der Litoralbereich bis in die Tiefe von ca. 200 m erst nach der maximalen Vereisung gegen Ende des Miozäns, Anfang Pliozäns von benthischen Foraminiferen langsam wiederbesiedelt werden konnte. Daher ist diese Zone auch durch jüngere Formen charakterisiert als der tiefere Bereich, in dem die Foraminiferen seit dem Oligozän (vgl. 3.1.1. Bildung der Antarktischen Konvergenz und Temperaturrückgang des Meeres) einen längeren Zeitraum zur physiologischen Adaptation an die polaren Bedingungen zur Verfügung hatten.

Abb. 5: Darstellung der frühesten fossilen Funde von Tieren in der Antarktis im Bereich der Antarktischen Halbinsel, hauptsächlich von Seymour und King-George. Die Zahlen geben den ungefähren Beginn der jeweiligen neuen geologischen Zeit an (in Millionen Jahren).

Woodburne & Zinsmeister (1982, 1984) beschreiben ebenfalls Marsupialia der Familie Polydolopidae von der Antarktischen Halbinsel und folgern, daß die Antarktische Halbinsel in der Kreide und im frühen Tertiär (evtl. bis ins späte Eozän) als Filter zwischen Südamerika und Australien gedient haben muß.

Aus dem Eozän liegen Untersuchungen und Beschreibungen fossiler Decapoda vor (Feldmann & Zinsmeister, 1984 a, b; Feldmann & Tshudy, 1989; Zinsmeister, 1984). Hierzu gehören Lyreidus antarcticus, Chasmocarcinus seymourensis von der Seymour Insel aus Tiefen zwischen 14 - 135 m und der Anomure Callianassa symmetrica von McMurdo.

Es besteht nach Feldmann & Zinsmeister (1984) eine sehr große Ähnlichkeit zwischen den fossilen Mollusken und Lyreidus aus dem Eozän von Seymour (vgl. Zinsmeister, 1986) mit der frühen Fauna des Paleozäns von Neuseeland. Dieses Verbreitungsareal (nördliche Antarktische Halbinsel - Westantarktis - Südastralien, Neuseeland) entspricht dem von Zinsmeister (1982 b) als "Weddellian Province" charakterisierten Gebiet. Die allmähliche Verbreitung von Lyreidus aus litoralen Bereichen der Antarktis in die Tiefsee der gemäßigten Breiten des Pazifiks scheint zeitlich direkt mit den in der Kreide beginnenden klimatischen Veränderungen zu stehen. Feldmann & Zinsmeister (1984) vermuten, daß sich das rezente Vorkommen von Lyreidus in tiefen Regionen der mittleren Breiten auf Adaptationen (z. B. an kälteres Wasser) an die tertiären Klimaänderungen zurückführen läßt. Ähnliche Verhältnisse liegen auch für andere Gruppen von Invertebraten vor, wie z. B. die Asteroidea (Blake & Zinsmeister, 1979) und Mollusca (Zinsmeister, 1982, 1984). "The dispersal pattern of several quite different taxa strongly suggests that the Early Tertiary fauna of Antarctica might be a key to understanding and distribution of many modern-day, deep-water Pacific organisms" (Feldmann & Zinsmeister, 1984: S. 1060; vgl. auch Sub- und Emergenz von Taxa: 4.2.3., 6.2.1. und 6.2.2.).

Aus dem Oligozän liegen erste Funde der rezenten Foraminifere Globoquadrina aus dem McMurdo Sund im Rossmeer (Cranwell et al., 1960) vor. Die Decapoda der Familie Aegliidae (vgl. Zinsmeister, 1976) überlebten die Vereisung des Miozäns wahrscheinlich nicht. Birkenmajer (1985) beschreibt Sedimentschichten aus dem frühen Pliozän von King-George, die sich durch Tonschiefer und Sandstein auszeichnen und reich an Korallen, Belemiten und Muscheln sind. Außerdem fand er (1980) ein Pecten-Konglomerat, das Bivalvia, Gastropoda, Scaphopoda, Bryozoa und Serpulidae sowie kleinere Micro- und Nanofossilien umfaßte (vgl. Abb. 5) und in dem sich auch Grabspuren von Tieren nachweisen ließen. Diese Fossilien zeigen, daß im Pliozän (nach dem Aussterben vieler mariner Formen im Oligozän und Miozän, die dem schnellen Temperaturabfall nicht standhalten konnten) bereits einige Invertebratengruppen an die herrschenden Verhältnisse angepaßt waren und in der Antarktis siedeln konnten.

Pleistozäne Palaeotemperaturschwankungen lassen sich z. B. durch die Kieselflagellatengattung Dictyochoa sehr gut nachweisen (Jendreyewski & Zarillo, 1972), welche sehr stenotherm ist und in antarktischen Gewässern bei leichtem Temperaturabfall und kälteren Perioden immer wieder ausgestorben ist. Solche Auswirkungen von Temperaturschwankun-

gen lassen sich auch in dem Wechsel der planktonischen Foraminiferenfauna in den Klimazyklen des Pliozäns und Pleistozäns erkennen (Keany & Kennett, 1972).

Die Fossilgeschichte zeigt, daß durch die tertiäre Klimaveränderung viele Taxa ausstarben, die das Südpolarmeer und die küstennahen Landgebiete bereits seit längeren geologischen Zeiträumen besiedelten (z. B. Glossopteris, Nothofagus, Labyrinthodontia, Belemniten, Ammoniten, Decapoda, Marsupialia). Am Beispiel von Lyreidus veranschaulichen Feldmann & Zinsmeister (1984), daß Neuseeland und die Antarktische Halbinsel im Tertiär noch in Verbindung gestanden haben müssen. Die rezente Verbreitung dieser Gattung in der Tiefsee mittlerer Breiten führen sie auf eine allmähliche Adaptation ihrer Vorfahren zurück, die in antarktischen Gewässern möglicherweise sukzessive in tiefere Regionen abgewandert sind. Ähnliche Vermutungen über die Submergenz von antarktischen Taxa in die Tiefsee äußern auch andere Autoren (vgl. 4.2.3., 6.2.1., 6.2.2.). Durch das Aussterben dieser Taxa wurden ökologische Nischen in der Antarktis frei, die es vielleicht denjenigen Organismen, die bereits ausreichende Adaptationen an diesen extremen Lebensraum aufwiesen oder präadaptiert waren, ermöglichten, dort ihre Radiation zu erfahren, z. B. innerhalb der Amphipoda, Isopoda, Echinodermata, Nototheniiformes, von einer Radiation zeugt ihr hoher Prozentsatz endemischer Arten (vgl. 4.1., 4.4. und 5.1.2.).

3.2. Hydrographie

Die hydrographischen Prozesse stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit der tertiären historischen Geologie der Antarktis. Das Auseinanderdriften von Gondwana nahm entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung der Zirkulation der Wassermassen, die wiederum für die klimatischen Veränderungen der Antarktis im Oligozän/Miozän bestimmend waren (vgl. 3.1.1.). Durch die geologischen Veränderungen bildeten sich Strömungen, wie z. B. der Zirkumpolarstrom und das nach Norden fließende antarktische Bodenwasser. Auch die Bildung der Antarktischen Konvergenz und die damit verbundene Isolation der Antarktis lassen sich auf diese Ereignisse zurückführen.

Der heutige Zirkumantarktisstrom begann sich in der Kreide langsam im Indischen Ozean zu entwickeln, wurde im späten Eozän und frühen Oligozän nach Osten durch die allmähliche Trennung Australiens von der Antarktis erweitert (Benson, 1976) und vervollständigte sich mit der Öffnung der Drake-Passage (Barker & Burrell, 1982; El Sayd, 1968; Gill, 1968; Gordon & Goldberg, 1970). Die Entwicklung dieser Strömung führte (durch den plötzlichen Temperatursturz auf 7 °C Wasseroberflächentemperatur im Oligozän) durch die kalten, die Antarktis isolierenden Wassermassen, zu einer großen Krise für die Benthosorganismen, deren Folgen in 3.1. bereits skizziert wurden (vgl. auch Abb. 6). Seit der starken Abkühlung im Oligozän/Miozän sind einige marine Organismen ausgestorben (vgl. Decapoda, z. B. in Zinsmeister, 1984; 3.1.1.1. und 3.1.1.2.), vielleicht weil sie sich nicht so schnell an die herrschenden Verhältnisse (die Abkühlung vollzog sich in einem Zeitraum von nur ca. 100.000 Jahren) adaptieren konnten. Einige Taxa der marinen Fauna waren aber auch in der Lage, den sich verschlechternden Lebensbedingungen

standzuhalten und in der Antarktis zu überleben oder sogar eine Radiation zu erfahren (z. B. Serolidae, vgl. 6.2.2.1.). Den rezenten antarktischen marinen Organismen standen seit dieser Zeit ca. 22 - 30 Millionen Jahre zur physiologischen Adaptation an diese extremen Kältebedingungen zur Verfügung. Fossilfunde belegen, daß bereits im Tertiär Organismen Adaptationen an die polaren Bedingungen besessen haben müssen, denn die rezente Foraminifere *Globoquadrina* läßt sich bereits aus dem Miozän nachweisen (vgl. Cranwell et al., 1960; 3.1.1.2.). Auswirkungen des die Antarktis umfließenden, isolierenden Zirkumantarktisstromes erfolgten an Land erst gegen Ende des Miozäns (vgl. 3.1.1.1.), aus dem noch Fossilfunde von *Nothofagus* vorliegen. Die terrestrische Flora hat nach Rückgang der Eismassen im Bereich der Antarktischen Halbinsel nicht wieder die Blüte erreicht wie zu Zeiten des Tertiärs.

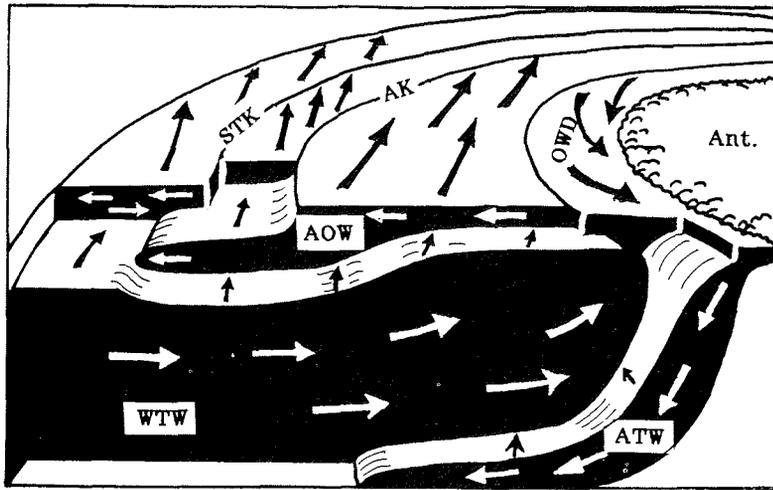


Abb. 6: Schematische Darstellung der antarktischen Wassermassen (nach Hedgpeth, 1969; S. 1). AK = Antarktische Konvergenz; Ant. = Antarktis; AOW = antarktisches Oberflächenwasser; ATW = antarktisches Tiefenwasser; OWD = Ost-Wind-Drift; STK = Subtropische Konvergenz; WTW = warmes Tiefenwasser.

Das Wasser des Zirkumpolarstroms speist sich sowohl aus antarktischem Wasser als auch warmem, stark salzhaltigem, sauerstoffreichem und nährstoffarmem Tiefenwasser aus dem Nordatlantik (Mantyla & Reid, 1983). Die Wassermasse des südlichen Ozeans läßt sich grob in drei Hauptkomponenten untergliedern (Hellmer & Bersch, 1985; vgl. auch Abb. 6): Das antarktische Oberflächenwasser, warmes Tiefenwasser und das antarktische Tiefenwasser. Das antarktische Oberflächenwasser formt eine Schicht, die etwa 200 m tief ist. Sie erstreckt sich bis zur Antarktischen Konvergenz. Hier trifft das kalte, weniger salzhaltige antarktische Oberflächenwasser auf das wärmere, salzigere subantarktische Oberflächenwasser und sinkt aufgrund seiner höheren Dichte in Schichten zwischen das subantarkti-

sche Wasser und das warme Tiefenwasser (vgl. Carmack & Foster, 1975; Hedgpeth, 1969). Die scharfe Temperaturgrenze an der Antarktischen Konvergenz resultiert also aus der dominanten Strömung, die sich nördlich bis ca. 50°S, im Pazifik bis teilweise 60°S erstreckt, wo ihre Wassermassen absinken (Maxwell, 1977; Ryther, 1963). Für das antarktische Benthos haben diese Wassermassen die geringste Bedeutung.

Warmes Tiefenwasser fließt aus nördlichen Breiten südwärts und wird durch Verdunstung konzentriert und abgekühlt. Im südlichen Ozean (ab einer Breite von ca. 35°S) steigt dieses sehr salzhaltige nordatlantische Wasser aus einer Tiefe von ca. 2000 m auf ungefähr 200 m an und verläuft weiter unter der flachen Schicht des antarktischen Oberflächenwassers (Deacon, 1959, 1960, 1964, 1983) und oberhalb des antarktischen Tiefenwassers, welches das antarktische Tiefsee-Benthos umgibt.

Bildung und Verlauf des antarktischen Tiefenwassers hängen wiederum unter anderem von der Temperatur und Salinität des warmen Tiefenwassers ab (Fofonoff, 1956).

Es wird angenommen, daß das Weddellmeer die Hauptquelle des salzarmen, das Rossmeer die Hauptquelle des salzhaltigen antarktischen Tiefenwassers ist (Hellmer & Bersch, 1985). Das kälteste Tiefenwasser befindet sich nahe des nordwestlichen Randes des Weddellmeeres (Deacon, 1977). Geformt wird es wahrscheinlich in dem Bereich der Schelfkante in südlichen und westlichen Teilen des Weddellmeeres (Foster & Carmack, 1977; Gordon, 1974, 1977, 1979, 1982; Knox, 1970).

Das warme Tiefenwasser wird zunächst durch das darüberliegende Winterwasser modifiziert, anschließend vermischt es sich mit dem stark salinen, westlichen Schelfwasser und bildet das kalte Weddell-Tiefenwasser (vgl. Foster & Carmack, 1976 a, b; 1977). Dieses neu gebildete Weddell-Tiefenwasser fließt im Uhrzeigersinn durch das Weddellmeer und vermischt sich weiter mit dem wärmeren Tiefenwasser, um schließlich das klassische antarktische Tiefenwasser zu bilden (Foster & Carmack, 1977), welches dann am Kontinentalhang aufgrund seiner höheren Dichte unter das warme Tiefenwasser sinkt (Foster & Middleton, 1980; Foster, 1984; Gill, 1973; Gill & Niiler, 1973; Gordon et al., 1977).

Die Richtung des Verlaufs des antarktischen Tiefenwassers wird stark durch die Topographie des Scotia-Bogens beeinflusst (Carmack & Foster, 1975) (vgl. Abb. 2). Die Ost-Wind-Drift sowie die Antarktische Halbinsel nehmen sicherlich ebenfalls Einfluß auf die Strömungsrichtung (Andersson et al., 1983; Hedgpeth, 1977; Ledbetter & Ciesielski, 1983). Der Verlauf des antarktischen Tiefenwassers kann für die Verbreitung der Tiefsee-Benthosorganismen von grundlegender Bedeutung sein. Das warme Tiefenwasser könnte für die Benthosbewohner der antarktischen Tiefsee die Bedeutung einer Verbreitungsbarriere bei der Antarktischen Konvergenz bedeuten, da sich hier kalte und warme Wassermassen vermischen. Der Temperaturunterschied des antarktischen Oberflächenwassers beträgt an der Konvergenz 3 - 4 °C (vgl. Eastman & Grande, 1989; Hellmer & Bersch, 1985), eine ähnliche Temperaturdifferenz ist auch an der Grenze, an der sich das warme Tiefenwasser über das antarktische Tiefenwasser schiebt, zu vermuten. Diese Barriere kann möglicherweise nur von Organismen, die höhere Temperaturen und geringere Salzgehalte tolerieren können

3. Hintergrund: Geologie, Paläontologie und Klima

überwunden werden. Durch das antarktische Oberflächenwasser können pelagische Organismen verbreitet werden, das warme Tiefenwasser beeinflusst außerdem bathypelagische Organismen der Antarktis, wie z. B. Anuropus (Isopoda: Anuropidae).

4. Marine Zoogeographie der Antarktis: Stand der Forschung

Es gibt bereits zahlreiche Untersuchungen zur Biogeographie einzelner Taxa in der Antarktis und den ihr benachbarten Regionen. Die umfangreichste Zusammenfassung gibt Dell (1972). Daher werden hier nicht die einzelnen Taxa mit ihren Artzusammensetzungen besprochen, sondern nur Besonderheiten in der Verbreitung und daraus abgeleitete Analysen diskutiert. Der antarktische Schelf verbindet sich mit der ihn umgebenden Tiefsee über einen breiten Kontinentalhang (vgl. 4.5.1.; Broch, 1961), an dem sowohl Elemente der Tiefsee als auch des Schelfes siedeln. Jedoch nimmt in den Weltozeanen die Abundanz der Individuen mit zunehmender Tiefe schnell ab (vgl. Hessler, 1974; Hessler et al., 1979), die Diversität einzelner Taxa, insbesondere der Peracarida (Sanders, 1968; Sanders & Hessler, 1965; Sanders et al., 1965) nimmt jedoch sehr zu (vgl. 4.2.2. und 4.2.3.). Ähnliche Verhältnisse sind auch in der Antarktis zu erwarten.

Fast jede größere Gruppe der Benthosorganismen läßt sich in der Antarktis nachweisen. Jedoch sind deren Vertreter mit teilweise sehr unterschiedlichen Abundanzen in der Antarktis anzutreffen. So sind zum Beispiel benthische Decapoda (Crustacea) sehr selten und brachyure Krebse wurden in antarktischen Gewässern bisher überhaupt nicht gefunden (vgl. Yaldwyn, 1965). Möglicherweise kommt es unter diesen extremen Lebensbedingungen (niedrige Temperaturen, teilweise sehr starke Strömungen) schon zu Problemen in der Larvalphase der Decapoda. So konnte Wolff (1961 b) auch nur einige wenige Decapoda (10 Arten mit wenigen Individuen) in der pazifischen Tiefsee nachweisen. Außerdem waren die peracariden Krebse, die sowohl in der Antarktis als auch in der Tiefsee der Weltozeane die Stelle der höheren Krebse einnehmen und dort eine Radiation erfahren haben, wahrscheinlich durch den Besitz ihres Marsupiums und ihre Brutpflege an diese extremen Lebensbedingungen gut präadaptiert (vgl. Hessler, 1974; Hessler & Wilson, 1983). Vertreter ihres Stammes hingegen, die sich über freischwimmende Larvenstadien verbreiten, waren an die tertiären Bedingungen weniger gut angepaßt. Dies erklärt auch das seltene Vorkommen anomurer Krebse.

Andere Tiergruppen, die neben den Peracarida in der Antarktis blühen, sind die Porifera, Ascidiacea, Gorgonaria, Hydroidea, Bivalvia, Polychaeta Sedentaria, Ophiuroidea und Crinoidea.

Vereinzelte Arten kommen in so hohen Abundanzen vor, daß sie teilweise über 80 % der gesamten Biomasse dieser Arten ausmachen, wie einige Vertreter der Echinoidea und Asteroidea (vgl. 4.2.). Darstellungen der häufigsten antarktischen Arten mit kurzen Beschreibungen finden sich in Wägele (1990).

4.1. Endemismus

In 4.5.2. wurden Einteilungen der Antarktis in unterschiedliche klimatische Regionen dargestellt. Diese Untergliederung des antarktischen Lebensraumes basiert hauptsächlich auf faunistischen Kriterien, wie z. B. der Verbreitung von Taxa in diesen Regionen. In engem Zusammenhang mit diesen regionalen klimatischen Gebieten steht auch der Grad an Endemismen innerhalb der antarktischen Taxa. Diejenigen Organismen, denen eine Adaptation an die tertiäre Klimaveränderung im Südpolarmeer gelungen ist und die sich dort ausgebreitet haben, sind in ihrer Verbreitung häufig auf die Antarktis oder Subantarktis beschränkt.

Es liegen bereits viele Publikationen über den Grad an Endemismen ausgewählter Taxa vor. Da die Autoren jedoch nicht immer erläutern, ob sie Süd-Georgien zur Subantarktis zählen und in welche geographischen Zonen sie die anderen subantarktischen Inseln, wie die Inseln des Scotia-Bogens, einteilen, können hier Endemismen meist nicht für antarktische Regionen, sondern nur prozentual für die Antarktis allgemein angegeben werden.

In zoogeographischen Untersuchungen von Foraminiferen (vgl. Kennett, 1968; Mc Knight, 1962; Uchio, 1969) wurde deutlich, daß insgesamt 67 Gattungen endemisch für die Antarktis sind. Wie hoch der prozentuale Anteil dieser Endemismen ist wurde von den Autoren (vgl. auch Hedgpeth, 1969) nicht zum Ausdruck gebracht.

Die Taxa, für die prozentuale Angaben über den Anteil ihrer endemischen Arten vorliegen, werden in Tabelle 1 dargestellt.

Unter den Vertebrata liegen die Fische mit 90 % an der Spitze der charakteristischen Antarktisfauna. Trotzdem ist nur eine relativ kleine Anzahl an Familien dort vertreten (vgl. Andriashev, 1965, 1985), was eventuell darauf zurückzuführen ist, daß nur wenige Familien die für die Antarktis notwendigen physiologischen Anpassungen besitzen (vgl. Arnaud, 1977; De Vries, 1969, 1970). Den überwiegenden Teil der antarktischen Fischfauna (81 %) machen die Nototheniiformes aus, die mit 4 Familien die Hochantarktis und mit einer Familie die Subantarktis besiedeln (vgl. auch Eastman & Grande, 1989). Inzwischen ist die Anzahl der beschriebenen antarktischen Fische sehr angestiegen. Andriashev (1987) berichtet über 88 % Endemiten (auf Artniveau; auf Gattungsniveau 76 %) an bodenlebenden Fischen. Die Nototheniiformen, deren Familie Nototheniidae inzwischen in 3 Unterfamilien untergliedert wurde (Andersen, 1984), sind jedoch unter den Fischen immer noch das häufigste Taxon in der Antarktis. Den hohen Prozentsatz der Endemiten dieser Familie erklärte Andriashev (1965) damit, daß die Vorfahren der rezenten Nototheniiformes bereits vor Beginn des Tertiärs die Küste von Grahamland besiedelt haben. Inzwischen stimmen die Ichthyologen darin überein, daß die Nototheniiformen sich zwar im Eozän entwickelt, ihre Radiation jedoch erst im Miozän erfahren haben. Auslöser für diese explosionsartige Entwicklung der Familie waren zunächst die geotektonischen Meeresbodenauffaltungen, welche das Auseinanderbrechen Gondwanas bewirkten und deren klimatische Folgen, die

zu polarem Klima in der Antarktis seit des Tertiärs geführt haben (vgl. Andersen, 1984; Andriashev, 1987).

Phylogenetische Analysen haben inzwischen die Hypothese einer jungen Nototheniiformen-Fauna bestätigt (vgl. Andersen, 1984). Eastman & Grande (1989) stellten fest, daß die Nototheniiformen im Tertiär in der Antarktis eine Radiation erfahren haben, da andere Fischfamilien in diesem Lebensraum fehlten. "Notothenioids fill roles occupied by taxonomically diverse fishes at lower latitudes" (Eastman & Grande, 1989: S. 249).

Tabelle 1: Prozentualer Anteil antarktischer Endemiten

Taxa	Endemismen	Autor / Bemerkungen
Porifera	72 %	Koltun, 1968, 1969, 1970; Dell, 1972
Actiniaria	80 %	Dell, 1972
Scleractinia	60 %	Dell, 1972
Octocorallia	56 %	Dell, 1972
Hydroidea	55 %	Dell, 1972
Polychaeta	38 %	Hartmann, 1966, 1967; Knox, 1977; Knox & Lowry, 1977; Sicinski, 1986
Bryozoa	58 %	Dell, 1972
Amphipoda	90 %	Knox, 1977; Knox & Lowry, 1977
Cumacea	93 %	Jones, 1969, 1971; Gallardo, 1987
Tanaidacea	78 % (1) 91 % (2)	Sieg, 1988 (1) Westantarktis (2) Ostantarktis
Isopoda	87 % (*) 66 % (K)	(*) vorliegende Untersuchung (K) Kussakin, 1973
Mollusca	64 %	Bertsch, 1985; Dell, 1964, 1968, 1969; Powell, 1969, 1965
Holothuroidea	85 %	Pawson, 1969 a (nach den Arbeiten von Gutt 1988, 1990 a, b sind höhere Werte zu erwarten).
Echinoidea	77 %	Clark, 1963; Fell, 1962
Ophiuroidea	76 %	Dearborn & Rommel, 1969; Fell, 1961
Asteroidea	69 %	Pawson, 1969 b
Ascidacea	84 %	Kott, 1969 a, b
Pisces	90 %	Andriashev, 1965, 1977, 1987; Eastman & Grande, 1989

Die Antarktis stellt weltweit die Region mit den höchsten Graden an Endemismen dar. In vielen Taxa liegen sie bei über 50 %. Diese Taxa müssen entweder Präadaptationen an die tertiären Klimaveränderungen aufgewiesen haben oder in der Lage gewesen sein, sich sehr schnell an die extremen Bedingungen anzupassen.

4.2. Verbreitung

Es gibt für einige Taxa bereits viele Untersuchungen zu ihrer horizontalen Verbreitung in der Antarktis. Bei einigen, wie z. B. den Foraminiferen, liegen zwar genaue Befunde zur horizontalen Verbreitung einzelner Arten vor (vgl. Kennett, 1968) und Artenzahlen (210)

werden für die Antarktis genannt, es wird jedoch nicht darauf hingewiesen, ob diese Arten auf bestimmte antarktische Regionen beschränkt sind.

Die Porifera wurden von Koltun (1970) mit 300 Schwammarten in der Antarktis beschrieben, von denen einige zirkumantarktisch nachweisbar sind, wie z. B. Rossella antarctica Carter, Scolymastra joubini Carter und Mycale tridens Hentschel. Andere sind wiederum nur auf die Westantarktis (z. B. Vertreter der Gattungen Steletta, Geodinella, Penares) oder die Ostantarktis (z. B. Clathria pauper Bronsted, Dolichancantha macrodon Hentschel und Desmacella vestibularis Wilson) beschränkt.

Unter den Scleractinia ist z. B. nur von der Art Fungiacyathus symmetricus bekannt, daß sie nur innerhalb der Antarktischen Konvergenz vorkommt, Balanophyllia chnous hingegen ist nur aus dem Rossmeer bekannt, 2 Arten kommen bis nach Südamerika vor, die anderen sind endemisch. Die Arten Dactylanthus antarcticus, Glyphoperidium bursa, Hormosoma scotti, Stomphia selaginella, Artemidactis victrix und Tealanthus incertus sind zirkumantarktisch verbreitete Actiniaria (Dell, 1972).

Die Anthipatharie Batypathes bifida wurde bisher nur im Weddellmeer, Euantipathes plana nur von den Macquarie-Inseln beschrieben. Von den Octocorallia kommt die Art, Kophobelemnon pauciflorum, nur an der Antarktischen Halbinsel vor (Dell, 1972).

Die Hydroidea besitzen einige Gattungen, die auf antarktische und subantarktische Regionen beschränkt sind (z. B. Abietinella, Billardia, Oswaldella und Stegella), während die Arten der Gattungen Plumularia (18 Arten), Campanularia (15 Arten) und Sertularella (40 Arten) sehr weit verbreitet sind (Dell, 1972). Die Stylasterina sind mit 15 von 19 Arten im subantarktischen Raum endemisch, in der Hochantarktis mit nur 5 von 12 Arten. Von diesen sind 6 zirkumantarktisch verbreitet, 4 bisher nur vom Scotia-Bogen und der Antarktischen Halbinsel bekannt und 2 Arten wurden nur aus der Ostantaktis beschrieben (Dell, 1972).

Die häufigsten Polychaetenfamilien sind die Polynoidae, Syllidae, Terebellidae, Maldanidae, Sabellidae, Serpulidae, Spionidae, Flabelligeridae, Ampharetidae und Opheliidae (Hartmann, 1966, 1967). Auch in diesem Taxon läßt sich eine ost- und eine westantarktische Fauna unterscheiden, es gibt außerdem einige endemische Arten für die Kerguelen-Inseln und die Süd-Orkney-Inseln, andere Arten sind nur auf die Hochantarktis beschränkt oder kommen nur an der Antarktischen Halbinsel, bei den Süd-Shetland-Inseln oder Inseln des Scotia-Bogens vor.

Für die Bryozoa zeichnet sich die Region um die Antarktische Halbinsel mit dem höchsten Artenvorkommen aus (Bullivant, 1969). Wichtige Vertreter wurden von Ristedt (1990) illustriert dargestellt.

Auch bei den Crustacea gibt es Arten und Gattungen, die auf bestimmte Regionen beschränkt sind. Bei den Ascothoracidae sind viele Arten zirkumantarktisch verbreitet oder Kosmopoliten, nur wenige Arten sind auf kleinere Regionen beschränkt, wie z. B. Ascothorax bulbosus Heegaard, die nur bei Süd-Georgien vorkommt (Newmann & Ross, 1971).

Süd-Georgien hat auch für die Amphipoda eine besondere Stellung, da dort viele hochantarktische Arten siedeln. 10 % der südgeorgischen Arten kommen auch bei den Kerguelen-Inseln vor (Knox & Lowry, 1977).

Apseudes spectabilis ist unter den Apsseudidae (Tanaidacea) auf Süd-Georgien beschränkt. 2 Arten der Neotanaidae kommen in der Ostantarktis (1 davon endemisch) und der angrenzenden Tiefsee vor. Die Tanaidae mit 3 Vertretern (2 endemische Arten) und die Leptocheliidae mit 2 Arten (1 endemische Art) sind auf die Westantarktis, speziell Süd-Georgien und den Scotia-Bogen beschränkt. Die übrigen Familien kommen sowohl in der Ost- als auch in der Westantarktis vor (Sieg, 1988).

Kussakin (1967, 1973), der sich mit den antarktischen Isopoden befaßte, untergliedert die Antarktis aufgrund der Wassermassen in 4 Zonen: 1) Einen pazifischen Sektor von der Eightys-Küste bis nach Adelieland (46 Arten, 5 davon endemisch); 2) einen indischen Sektor von Wilkesland bis zur Prinzessin-Ragnhild-Küste (103 Arten, 47 davon endemisch); 3) Grahamland von der Prinzessin Martha-Küste bis zur Bellingshausen-See, inclusive der Süd-Shetland-Inseln (69 Arten, 17 davon endemisch); 4) Süd-Georgien, Shag-Rocks, die Süd-Sandwich-Inseln und Bouvet. Um die rezente Verbreitung der Isopoda mit den bisherigen Daten Kussakins vergleichen zu können, soll die weitere Untergliederung der Antarktis auf der Grundlage von 120 Isopodenarten kurz dargestellt werden: Kussakin untergliedert die Antarktis außerdem in 7 Bereiche: 1) Eine ostantarktische Gruppe von Isopoden beinhaltet 62 Arten, die auf den Bereich des Schelfs und des Kontinentalabhangs beschränkt sind. Für diesen Bereich charakteristisch sind die Gattungen Zenobianopsis, Echinomunna und Coulmannia, 11 Arten der Munnidae, 7 Antarcturus- und 4 Serolis-Arten. 2) Die westantarktische Gruppe (im engeren Sinne) ist durch 16 endemische Arten charakterisiert: 4 Serolis-, 3 Antarcturus- und 2 Arten der Munnidae. 3) Die zirkumantarktische Gruppe ist durch 14 Arten aus den Gattungen Cirolana, Aega, Serolis, Leptanthura, Antias, Edotia, Neoarcturus und Antarcturus charakterisiert. 4) Die subantarktische Gruppe mit 15 endemischen Arten umfaßt auch 4 Serolis-, 3 Desmosoma-, 2 Antarcturus- und 2 Munna-Arten. 5) Die westantarktische Gruppe (im weiteren Sinne) beinhaltet 3 Arten, die von Süd-Georgien bis in die Westantarktis verbreitet sind und je eine Art der Gattungen Plakathrium, Antarcturus und Neoarcturus. 6) Aus der Ostantarktis und Süd-Georgien sind nur 3 Arten nachgewiesen, Eurycope frigida Vanhöffen, Austrosignum glaciale Hodgson und Ianthopsis nasicornis Vanhöffen. 7) In die pan-antarktische Gruppe, die auch in subantarktischen Bereichen vorkommt, gehören Arten der monotypischen Gattungen Ectias und Glyptonotus. Von den 58 auf Süd-Georgien nachgewiesenen Arten sind 14 endemisch für diese Insel. 25 sind bei der Antarktischen Halbinsel häufig nachgewiesen worden, 14 Arten sind auch aus der Ostantarktis bekannt. 21 Arten sind auch bei den Kerguelen-Inseln gefunden worden, 15 bei den Falkland-Inseln und 12 bei Feuerland. Auf Gattungsniveau ist die faunistische Beziehung Süd-Georgiens größer zur Hochantarktis als zur Subantarktis.

Decapoda sind in der Antarktis sehr selten. Die Arten Chorismus antarcticus (Pfeffer) und Notocrangon antarcticus (Pfeffer) sind zirkumantarktisch verbreitet (Dell, 1972), Spiontocaris antarcticus Hale ist bei Adelieland gefunden worden.

Für die Mollusca wurden ebenfalls bereits einige faunistische Regionen festgestellt. So bildet z. B. nach H. Wägele (1987, 1991) die Antarktische Halbinsel eine eigene faunistische Region für einige Taxa der Nudibranchia, für andere stellt sie aber auch eine Übergangszone mit sowohl sub- als auch hochantarktischen Elementen dar. In Süd-Georgien fehlen endemische Nudibranchia und es ist auch keine der auf der Antarktischen Halbinsel verbreiteten Nudibranchia von Süd-Georgien bekannt. Diese faunistische Sonderstellung Süd-Georgiens korreliert mit den Ergebnissen zur Zoogeographie der beschalten Mollusca (Hain, 1989). H. Wägele (1991) folgert, daß es für die Zoogeographie der Nudibranchia 2 Verbreitungsgrenzen gibt, einmal zwischen Süd-Georgien und dem Scotia-Bogen, die weitere an der Antarktischen Halbinsel ungefähr parallel zum 70. Breitengrad. Der Scotia-Bogen mit dem nördlichen Teil der Antarktischen Halbinsel bildet faunistisch eine eigene Region, eine Übergangszone zwischen der Subantarktis und der Hochantarktis.

Die Amphineura sind in der Antarktis nicht sehr häufig vertreten. Interessant ist, daß die Anzahl der Polyplacophora von Südamerika aus über den Scotia-Bogen und die Antarktische Halbinsel bis zur Hochantarktis und um den Kontinent herum nach Osten und Westen immer weiter abnimmt (Dell, 1972), was für eine Einwanderung dieses Taxons von Südamerika in die Antarktis, wahrscheinlich im späten Tertiär, sprechen könnte. Es liegen jedoch keine Daten über die phylogenetische Stellung der antarktischen Arten zur Unterstützung dieser Hypothese vor.

Unter den Scaphopoda ist Dentalium (Fissidentalium) majorinum zirkumantarktisch verbreitet. In Süd-Georgien sind bisher überhaupt keine Scaphopoda nachgewiesen worden (Dell, 1972).

Ein Vergleich der beschalten Schnecken und Muscheln des Weddellmeeres (Hain, 1990) ergab, daß die meisten Schneckenarten eine faunistische Anbindung an hochantarktische Gebiete der Ostantarktis (Enderbyland, Davis Meer, Adelieland) besitzen, während viele Muschelarten eine zirkumantarktische Verbreitung aufweisen und auch aus den Regionen der vorgelagerten Inseln (Süd-Shetland-Inseln, Süd-Orkney-Inseln und den Kerguelen-Inseln) nachgewiesen werden konnten. Die Familie Littorinidae ist sehr weit verbreitet und beinhaltet einige Gattungen, die endemisch für bestimmte Regionen sind (vgl. 4.4.).

Bei der Verbreitung der Bivalvia (vgl. Powell, 1960, 1965, 1969) gibt es ebenfalls lokale Begrenzungen, wie z. B. für die Nuculidae, von denen angenommen wird, daß sie sich in der Antarktis entwickelt haben. Nucula notobenthalis Thiele ist bisher nur in der Ostantarktis nachgewiesen worden, Eunucula georgiana Dell hingegen ist endemisch für Süd-Georgien und leitet sich wahrscheinlich von Verwandten aus der Magellan-Region ab. Thracia meridionalis Smith ist zirkumantarktisch verbreitet, besiedelt den Scotia-Bogen und die Falkland-Inseln, die Kerguelen-, Marion- und die Prinz-Edward-Inseln.

Powell (1965) charakterisiert auf der Grundlage der Zoogeographie der Mollusken mehrere faunistische Regionen in den sub- und hochantarktischen Gewässern. Die Falkland-Inseln und Burdwood-Bank werden überwiegend durch eine Magellanfauna bestimmt, da sich diese Gebiete auf dem patagonischen Schelf in immer eisfreiem Wasser befinden. Süd-Georgien hingegen liegt relativ isoliert, umgeben von tiefem Wasser. Der Einfluß der kalten West-Wind-Drift führt sogar an Land zur Bildung von Gletschern. Die reichhaltige Fauna dieser Region ist daher auch durch viele endemische Taxa gekennzeichnet. Die Süd-Sandwich-Inseln besitzen Elemente von Süd-Georgien, aber auch Faunenelemente aus der Ostantarktis. Die Küstenlinie der Hochantarktis ist im Winter in den meisten Bereichen von Eis bedeckt und erlaubt daher nur in sehr wenigen Bereichen eine litorale Fauna. Die Kerguelen- und Macquarie-Inseln stellen ebenfalls eigene Regionen dar.

Die Unterfamilie Ctenocidarinae (Ctenocidaridae, Echinodermata) ist wahrscheinlich phylogenetisch sehr alt und besiedelt die Antarktis schon lange, sie kommt nur in der Subantarktis vor (Dell, 1972). Von den 5 endemischen Arten der Gattung Sterechinus ist Sterechinus neumayeri (Meissner) die häufigste.

Die typischsten antarktischen Taxa liefert die Familie Schizasteridae. Die Gattung Abatus ist mit 10 Arten auf antarktische- und subantarktische Regionen beschränkt und besitzt außerdem einige Arten in der benachbarten Tiefsee (Holme, 1964).

Über antarktische Asteroidea liegen ebenfalls bereits umfangreichere Arbeiten vor (vgl. Clark, 1962, 1963; Fell & Dawsey, 1969). Die meisten Arten sind zirkumantarktisch verbreitet oder auf die Magellan-Region oder die Subantarktis beschränkt. Einige sehr häufige Arten sind: Psilaster charcoti, Odonaster meridionalis, Perknaster fuscus antarcticus und Labidiaster annulatus.

Clark (1963) stellte fest, daß der Verbreitung der Asteroidea bei den Inseln des Scotia-Bogens ein ähnliches Muster zugrundeliegt, wie Fell (1961) für die Ophiuroiden beschreibt. Dabei bildet Süd-Georgien eine Verbreitungslücke zwischen den Magellanarten und den endemischen Arten der Antarktis. Nur 2 Gattungen, die sonst auf die Antarktis beschränkt sind reichen in ihrer Verbreitung bis nach Südamerika, Perknaster und Acodontaster. Von 37 im Rossmeer nachgewiesenen Arten kommen 13 auch in der Subantarktis oder südlich gemäßigten Breiten vor (Clark, 1963), keine reicht bis nach Neuseeland.

Carey (1972) konnte nachweisen, daß sich mit zunehmender Wassertiefe die Ernährungsweisen bzw. Artenzusammensetzungen der Asteroiden ändern. Dies liegt zum Teil sicher an dem sich ändernden Sediment aber auch an dem verminderten Nahrungsangebot für Räuber (vgl. Belyaev, 1958).

Die Verbreitung der Ophiuroiden wurde z. B. sehr gut von Fell (1961) und Fell et al. (1969) untersucht. Ophiuroiden sind in der Antarktis sehr häufig und können in Bereichen des Rossmeeres bis zu 30 % der Biomasse eines einzelnen Fanges ausmachen (Fell, 1961). Unter ihnen ist nach Fell (1961) Ophiacantha antarctica Koehler am häufigsten. Die Ostantarktis beherbergt 23 Gattungen und 38 Arten. 78 % der Gattungen und 47 % der Arten wurden auch bei der Antarktischen Halbinsel und bei Süd-Georgien nachgewiesen.

Von den 31 Gattungen und den 52 Arten der Antarktischen Halbinsel und Süd-Georgien wiederum kommen 45 % der Gattungen und 25 % der Arten auch bei den Falkland-Inseln und auf dem patagonischen Schelf vor (Fell, 1961). Für dieses Verbreitungsmuster macht Fell (1962) die West-Wind-Drift verantwortlich, die im Tertiär wirksam wurde. Eine Verbreitung mit dieser Strömung könnte auch durch driftende Pflanzenteile, die sogar noch in der atlantischen Tiefsee nachgewiesen wurden (vgl. Wolff, 1976, 1979), oder treibendes Eis erfolgt sein.

Von den uns bisher bekannten 23 Familien der Crinoidea (vgl. Dearborn & Rommel, 1969), kommen nur die Notocrinidae und die Antedonidae auf dem antarktischen Schelf und den Schelfbereichen von Süd-Georgien, Bouvet, Heard, den Kerguelen-, Prince-Edward, den Crozet- und den Gough-Inseln vor. Die Notocrinidae sind endemisch für diese Region und besitzen nur in der Gattung Notocrinus 2 Arten, die zirkumpolar verbreitet sind. Alle anderen in der Antarktis vertretenen Crinoiden gehören zu den Antedonidae.

Unter den Holothuroidea ist die Tiefseeordnung Elasiopoda mit 44 kosmopolitischen Arten aus der Antarktis und der Subantarktis bekannt. Vertreter der Molpadidae und der Apodidae, die in subantarktischen Regionen weit verbreitet sind, sind in der Hochantarktis verhältnismäßig selten. Aus der Familie der Phylloporidae weist Pawson (1969 a) nur eine Art für die Antarktis nach, von der Tiefseefamilie Synallactidae hingegen 8 Arten.

Die antarktische Ascidiengfauna besitzt ebenfalls Elemente, die entweder nur auf Bereiche der Ost- oder der Westantarktis beschränkt sind, oder nur auf den Süd-Orkney-Inseln oder auf Süd-Georgien vorkommen (vgl. Kott, 1969 a, b). Die Anzahl der endemischen Ascidiengarten nimmt nach Norden über den Scotia-Bogen ab, Süd-Georgien besitzt 4 endemische Arten, von denen 2 Arten auch auf den subantarktischen Inseln und 3 Arten in der Magellan-Region vorkommen.

Die Fische sind, wie bereits in 4.1. erwähnt, nur mit wenigen Familien in der Antarktis vertreten (Eastman & Grande, 1989). Neben den weit verbreiteten Nototheniiformes ist die Familie Myxinidae z. B. nur von den Süd-Shetland-Inseln bekannt, die Rajidae sind nur aus der Bellingshausen-See und der Nähe von Süd-Georgien bekannt. Auch die Liparidae besiedeln hauptsächlich Süd-Georgien. Die pelagischen Myctophidae besitzen 17 für die Hoch- und Subantarktis endemische Arten (Mc Ginnies, 1977). Mc Ginnies (1977) nimmt an, daß sich die rezente Myctophidenfauna erst im späten Tertiär entwickelt hat. Als Ursache für die Evolution der pelagischen und benthopelagischen Fische nimmt Andersen (1984) die Produktivität des Südpolarmeeres an: "The evolution of the eupelagic Pleuragramma and at least benthopelagic Cryothenia and Aethotaxis should also be seen in connection with a steady increase in Southern Ocean biogenic productivity throughout the Tertiary and Quarternary. Productivity accelerated during Miocene, and has probably reached a maximum today. The evolution of whales also appears to follow this pattern. In the early Oligocene the first filter-feeding forms appeared..." (Andersen, 1984: S. 32; vgl. auch Kennett, 1978; Miller, 1987).

Obwohl hier nur Beispiele für die Verbreitung einzelner Familien oder Gattungen gegeben werden, wird deutlich, daß einige dieser Taxa nur auf bestimmte Regionen beschränkt sind. Die zoogeographische Verbreitung zeigt, daß Taxa, die in der Magellan-Region vorkommen oft auch bei den Falkland-Inseln siedeln, häufig jedoch nicht mehr bei Süd-Georgien. Die Süd-Sandwich, Süd-Orkney und Süd-Shetland-Inseln zeigen viele faunistische Gemeinsamkeiten, Süd-Georgien hat für einige Taxa eine Sonderstellung (vgl. 4.5.2.). Die Crozet-Inseln und die Kerguelen-Inseln stellen, wie die Macquarie, Campbell- und die Auckland-Inseln, eine eigene faunistische Region dar. In der Hochantarktis kann wird von vielen Autoren außerdem eine Untergliederung in West- und Ostantarktis vorgenommen (vgl. 5.1.1. und 5.1.2.).

Interessant ist, daß bei Süd-Georgien viele endemische Taxa zu finden sind, andere Taxa wiederum, die dort fehlen, kommen entweder nur in der Magellan-Region oder bei den Süd-Sandwich, Süd-Orkney oder Süd-Shetland-Inseln vor. Dies kann an dem Einfluß der kalten West-Wind-Drift liegen, die bei Süd-Georgien, welche im Gegensatz zu den Falkland-Inseln innerhalb der Antarktischen Konvergenz liegt, bereits zu polarem Klima führt.

Neben den vielen endemischen Arten der Antarktis sind andere Arten sehr weit verbreitet und kommen auch bei den benachbarten Kontinenten vor.

4.2.1. Faunistische Beziehungen zu Südamerika, Australien und Südafrika

In vielen Invertebratengruppen gibt es eine enge faunistische Anbindung von antarktischen und subantarktischen Arten an die Fauna Südamerikas. So besteht der engste zoogeographische Bezug (Anzahl der in der Antarktis nachgewiesenen Arten, die auch in Südamerika, Südaustralien oder Südafrika vorkommen) antarktischer Schwämme zu Arten, die bei den Falkland-Inseln und in Südamerika vorkommen (vgl. Dell, 1972), während weniger in der Antarktis nachgewiesene Arten auch im australasiatischen Raum nachgewiesen worden sind. Diese Tatsache läßt sich vielleicht darauf zurückführen, daß Australien vor der Öffnung der Drake-Passage bereits viel weiter von der Antarktis entfernt war. Da die Entfernung von Südafrika zur Antarktis am weitesten ist (≈ 4000 km) und sich Afrika zuerst von Gondwana ablöste, sind hier auch die wenigsten Artübereinstimmungen zu erwarten.

Von den Coelenterata sind die Scleractiniaarten Flabellum impensum und Caryophyllium antarctica ebenfalls bis nach Südamerika verbreitet. Sonst kann die endemische antarktische Scleractinia-Fauna deutlich von der anderer Kontinente unterschieden werden.

Die Actinie Edwardsia intermedia ist an der Antarktischen Halbinsel, bei Süd-Georgien, Feuerland, und bei Süd Chile verbreitet. Choriactis leavis kommt auf den Süd-Shetland-Inseln, den Süd-Orkney Inseln, der Burdwood-Bank und Feuerland vor. Die Octocorallia sind durch die Pennatulariengattung Umbellula, die in allen Ozeanen der Welt vorkommt, auch an nicht-antarktische Regionen angebunden.

In Bezug auf die zoogeographische Verbreitung der Polychaeta zeigen die Auckland- und Campbell-Inseln eine höhere Faunenaffinität zu Neuseeland als zu der Antarktis (Knox, 1977). Die Magellan-Region beherbergt mit 16 % endemischen Arten von 20 untersuchten

Familien (vgl. Knox, 1977, S. 20) mehr endemische Polychaetenarten als die subantarktische Region (5 %). Einige typische Vertreter dieser Region sind: Capitella capitata, Cirratulus cirratus, Exogone heterosetosa und Artacama proboscidea. Die höchste Artengemeinsamkeit zeigt sich in diesem Bereich zwischen Feuerland und den Falkland-Inseln (41 %). Die wenigsten mit der Magellan-Region gemeinsamen Arten treten bei der Antarktischen Halbinsel auf (23 %; vgl. 4.2.). Dies ist nach Dell (1972) darauf zurückzuführen, daß die Magellan-Region ein Gebiet darstellt, in dem ein Faunenaustausch zwischen Südamerika und der Antarktischen Halbinsel über den Scotia-Bogen möglich ist. Daher ist die Magellanfauna sowohl an Arten, die eher für warm gemäßigte und subtropische Regionen charakteristisch sind, als auch für Arten kaltgemäßigter Regionen, wie die des Scotia-Bogens, sehr reich (Dell, 1972; vgl. 6.1.).

Der Scotia-Bogen zeichnet sich für die Amphipoda (vgl. 4.2.) mit 46 endemischen Arten aus, von denen die Oedicerotidae nach Knox & Lowry durch 20 Arten, von denen 70 % endemisch sind, charakterisiert werden. Eine faunistische Beziehung mit Südamerika zeigen einige zirkumantarktische Arten, wie Gitanopsis squamosa, Probolisca ovata und Paramoera fissicauda, die sich von der Magellan-Region über den Scotia-Bogen ausgebreitet haben (Knox & Lowry, 1977). Weiter verbreitet in dieser Region sind zum Beispiel Polycheria antarctica, Leucothoe spinicarpa, Orchomenella macronyx und Oedicerotides calmani. Süd-Georgien besitzt, wie Knox & Lowry (1977) vermuten, aufgrund der vielen geschützten Buchten mehr Amphipodenarten als alle anderen Inseln des Scotia-Bogens.

Die Magellan-Region, zu der Knox & Lowry (1977) auch die Falkland-Inseln und Burdwood-Bank zählen, zeichnet sich durch eine ebenso hohe Rate an Endemismen (53 %) der Amphipoden aus wie die subantarktische Region. Diese Region setzt sich aus 121 Arten (29 Familien) zusammen. Von diesen gehören 30 % den Familien Lysianassidae und Pontogeniidae an, aber auch die Familien Photidae, Phoxocephalidae und Stenothoidae sind in dieser Region häufig. Interessant ist, daß von den dort vertretenen Acanthonotozomatidae alle 7 Arten für diese Region endemisch sind. Wahrscheinlich bedingt durch die Präsenz eines breiten Schelfes besitzen Feuerland und die Falkland-Inseln die meisten gemeinsamen Arten. Die Affinität zu der Fauna der Antarktischen Halbinsel ist relativ gering, die meisten Arten sind nur teilweise über den Scotia-Bogen verbreitet. So ist Hyale hirtipalma nicht weiter verbreitet als bis nach Süd-Georgien und nur Gitanopsis squamosa und Probolisca ovata sind auch an der Antarktischen Halbinsel zu finden.

Sieg (1988) veranschaulicht, daß es in fast jeder Tanaidaceenfamilie Taxa gibt, die auch die Magellan-Region besiedeln, viele Arten sind auch außerhalb der Antarktis zu finden, Sieg spezifiziert diese Aussage jedoch nicht für bestimmte Kontinente. Nach Sieg gibt es keine von der eozänen Fauna ableitbaren Tanaidacentaxa in der Antarktis. Diese beschränken sich vielmehr auf das südliche Südamerika und auf Neuseeland (vgl. 4.2.3. und 4.6.).

Die für Süd-Georgien endemische Muschel Eunucula georgiana Dell (Nuculidae) leitet sich nach Powell (1960) wahrscheinlich von Verwandten aus der Magellan-Region ab. Zur

Stützung dieser Hypothese wurden jedoch keine phylogenetischen Untersuchungen durchgeführt. Die in der Antarktis sehr weit verbreitete Laternula elliptica (King & Broderip) besitzt verwandte Arten innerhalb der Gattung, die in tropischen und subtropischen Gewässern vom Roten Meer bis Japan und Australien verbreitet sind, 2 Arten kommen bei Tasmanien vor (Dell, 1972: S. 93). "The present Antarctic Fauna can be viewed as an active stage of colonization effect by the proximity of the South American Continent continued through the islands and Archipelagos of the Scotia Arc to the Antarctic Continent at Grahamsland" (Powell, 1969: S. 122). Die reichhaltigste Molluskenfauna ist in der Magellan-Region zu finden.

Auch bei den Holothuroidea scheint nach Pawson (1969 a, b) die Hauptverbreitung über Südamerika zu erfolgen.

Die Ascidien besitzen mindestens 7 subantarktische Arten gemeinsam mit der Magellan-Region.

Bei den Fischen sind die 3 antarktischen Arten der Familie Murenolepidae außerdem auf dem patagonischen Schelf nachgewiesen worden.

Die hier zitierten Autoren, die über die Biogeographie von antarktischen Taxa gearbeitet haben, beschrieben bisher keine faunistischen Beziehungen zu Südafrika und auch Beziehungen zu Südaustralien und Neuseeland werden nur selten benannt (vgl. Knox & Lowry, 1977: Polychaeta; Koltun, 1970: Schwämme).

4.2.2. Eurybathie

Unter dem litoralen antarktischen Benthos befinden sich einige Taxa, die eine sehr weite bathymetrische Verbreitung aufweisen und teilweise am Sockel des Kontinentalhanges oder sogar in der Tiefsee vorkommen. Die kosmopolitische Antipatharie Bathypathes patula, kommt z. B. bis in Tiefen von 4600 m vor (Dell, 1972). Die Gattung Umbellula (Octocorallia) ist sogar bis 5300 m Tiefe nachgewiesen worden (Dell, 1972). Dr. P. Marshall hat diese Gattung im Weddellmeer mit einem ferngesteuerten Unterwasservideogerät jedoch auch auf dem Schelf in ca. 400 m Tiefe gefilmt (pers. Mitt.). Diese Gattung wurde außerdem während mehrerer Expeditionen mit FS "Polarstern" auf dem Weddellmeer Schelf zwischen 100 - 1000 m gefunden (Voß, 1988) (polare Emergenz).

Auch die Polychaeta besitzen eurybathe Arten. Nicht nur in der Antarktis, sondern auch in der Tiefsee der Weltozeane sind die Polychaeten das häufigste Taxon, gefolgt von den Peracarida und den Bivalvia (Hessler & Jumars, 1974). In den Tiefseeproben, die während einer Expedition von FS "Polarstern" am Gunnerus- und Astrid-Rücken genommen wurden, waren die Polychaeten ebenfalls eines der häufigsten Taxa. Zwischen der antarktischen Tiefsee- und Schelffauna gibt es einige verbindende Elemente, wie z. B. Harmothoe crozetensis (Mc Intosh) (187 - 2926 m), Anobothrus patagonicus (Kinberg) (8 - 3397 m), Eunöa abyssorum Mc Intosh (83 - 4755 m) und Leaena antarctica Mc Intosh (13-3612 m) (Dell, 1972; Hartmann, 1966). Die Tatsache, daß Polychaeten sehr eurybath, zirkumpolar

verbreitet (Knox, 1977) und auch in der Tiefsee sehr häufig sind, wirft die Frage nach dem geographischen und bathymetrischen Ursprung dieses Taxons auf (vgl. 4.2.3.).

Es gibt viele Tanaidaceenarten, die sowohl in der Ost- und Westantarktis als auch in den angrenzenden Tiefseebecken zu finden sind, wie Arten der Nototanaidae, Pseudotanaidae, Typhlotanaidae und Anarthruridae (vgl. Sieg, 1988).

Unter den Mollusca zeigen die Nudibranchia eine bathymetrische Verteilung vom Litoral bis 5929 m, aus der Unterordnung Gnathodoridacea betrifft dies besonders die Gattung Bathydoris (Bertsch, 1985). Auch die Cephalaspidacea sind bis 3000 m Tiefe verbreitet, wenn auch ihr Hauptverbreitungsgebiet in flacheren Zonen liegt (Bertsch, 1985). Clarke (1962) stellte fest, daß bei vielen Gruppen der Mollusca eine eindeutige Beziehung zur Makrofauna der Tiefsee festzustellen ist. Die Gattung der Gastropoda mit der weitesten bathymetrischen Ausdehnung ist Bathydromus, die endemisch für die Antarktis ist und bis in Tiefen von 3423 m gefunden wurde (Dell, 1972). Die Muschel Nucula notobenthalis Thiele (Nuculidae) wurde aus einer Tiefe von 2725 m in der Ostantarktis beschrieben (Dell, 1972; Powell, 1960; vgl. auch 4.2.3.).

Bei den Echinodermata ist für die Crinoidea bekannt, daß in der an die Antarktis angrenzenden Tiefsee die Familien Bathyrcrinidae, Hyocrinidae, Thalassometridae und Pentametrocrinidae sehr weit verbreitet sind (Dearborn & Rommel, 1969). Bathyrcrinus australis A. H. Clark erreicht sogar Tiefen bis zu 4636 m. Es ist nicht bekannt, ob die Familien des Schelfes oder der Tiefsee phylogenetisch "älter" sind.

Die Tiefseeformen der Holothuroidea zeichnen sich mit 67 % Endemismen aus. Die Tiefseeordnung Elassiopoda ist z. B. mit 44 kosmopolitischen Arten aus der Antarktis und der Subantarktis bekannt (Pawson, 1969 a).

Bei den Ascidiacea lassen sich zwischen Tiefen von 2000 - 6000 m in der antarktischen Tiefsee 21 Arten nachweisen, von denen nur 6 Arten auch in der pazifischen, atlantischen oder indischen Tiefsee gefunden werden können (Kott, 1969).

Über die Tiefenverbreitung der Fischfauna der Antarktis liegen bisher nur wenig Angaben vor. Brassogigas brucei (Brotulidae) ist z. B. in 4571 m Tiefe im Weddellmeer gefunden worden. Wolff fand diese Gattung im Sunda- und Kermadec-Graben in Tiefen bis 7160 m (Wolff, 1961 a). Die übrigen Tiefseevertreter gehören meist der Familie Macrouridae an. Bei der Untersuchung der Vertikalzonierung der Fische betont Andriashev (1985) die Bedeutung von ozeanischen Rücken, "seamounts" und anderen Erhebungen für die Ausbreitung der Tiefseefauna in den Weltozeanen. Er nennt diese Zone (200 - 2000 m Tiefe), welche die Tiefseebecken der Ozeane miteinander verbindet, Thalassobathyal. Da diese Zone nach Andriashev (1965) oft durch eine erhöhte Planktonproduktion charakterisiert ist, befinden sich dort auch viele Fische.

4.2.3. Beispiele für Submergenz - Emergenz

Die oben erwähnte Eurybathie findet man nicht nur auf Artniveau, sondern auch für höhere Kategorien. In diesem Fall stellt sich die Frage nach der zeitlichen und räumlichen

Verknüpfung von Flach- und Tiefwasserarten. Es gibt hierzu Hypothesen, jedoch bisher keine phylogenetischen Analysen, die diese Hypothesen unterstützen würden.

Polychaeten sind sehr eurybath, zirkumpolar und auch in der Tiefsee der Weltozeane sehr weit verbreitet. Daher vermuten Knox (1977) und Knox & Lowry (1977), daß diese Fauna entweder aus der Tiefsee in die Antarktis eingewandert sein könnte oder sie sich von dort aus bei der Zunahme der Eismassen während der Eiszeiten weiter in die Tiefsee zurückgezogen haben könnte. Ob sich die phylogenetisch ursprünglicheren Arten der eurybathen Gattungen in der antarktischen Tiefsee oder auf dem Schelf befinden, diskutieren die Autoren jedoch nicht.

Sieg (1988) erklärt, daß die Tanaidaceenfauna der Ostantarktis sehr stark der Tiefseefauna ähnelt, während in der Westantarktis dagegen nur litorale Elemente vertreten sind. Ausgehend von seinen phylogenetischen Befunden folgert Sieg, daß "es während des ersten großen Kälteeinbruchs zu einer fast vollständigen Auslöschung der Ordnung in der Antarktis kam. Kalt-stenotherme eurybathe Arten haben danach das Schelf neu erobert. Erst im Pliozän, als es nach der Phase maximaler Vereisung zu einem geringfügigen Temperaturanstieg kam, wurde die Fauna der Westantarktis durch zum Teil ursprünglichere Formen aus der Magellan-Region ergänzt" (Sieg, 1988: S. 377) Sieg favorisiert für den Ursprung der litoralen Tanaidacea die Hypothese der Emergenz aus der Tiefsee.

Nach einem kurzen Vergleich über die Verhältnisse in anderen Taxa der Crustacea konstatiert Sieg, daß die Crustaceenfauna der Antarktis keine Reliktfauna darstellt, sondern ein wesentlicher Faunenanteil durch Emergenz aus der Tiefsee hervorgegangen ist. Dieser allgemeinen Aussage steht jedoch die Präsenz vieler endemischer antarktischer Isopoda auch aus Schelfbereichen entgegen, die evolutive Ausbreitung anderer Crustaceen ist bisher nicht untersucht worden.

Die Bivalvia sind in der Antarktis sehr häufig. Allen (1979) fand in einer Untersuchung des Tiefseebenthos heraus, daß ca. 10 % der Tiefseefauna der Weltozeane durch Bivalvia bestimmt werden, von denen die Protobranchia, Septibranchia und Thyasiridae wiederum ca. 95 % ausmachen (vgl. auch Clarke, 1962). Diese Taxa sind in der Antarktis zwar vorhanden aber selten und leiten sich wahrscheinlich von der Tiefseefauna der Weltozeane ab. Da Allen (1979) und Clarke (1962) keine Angaben über das phylogenetische Alter der Thyasiridae geben, kann die Frage nach Sub- oder Emergenz dieser Taxa vorläufig nicht beantwortet werden.

Bei den Echinoidea ist die Gattung Abatus (Schizasteridae) in der Antarktis sehr weit verbreitet und besitzt außerdem einige Arten in der benachbarten Tiefsee (Holme, 1964). "Of eight deep sea species several occur in two or more areas of the Antarctic, which are separated by abyssal depths. Protection of young and the absence of larval stages render transport by currents improbable and it seems most likely that the present distribution is due to upward migration from the deep sea" (Holme, 1964: S. 320 [vgl. auch Ekman, 1953]). Zwei weitere antarktische Familien, die Urechinidae und Pourtalesiidae, sind in der Tiefsee häufiger als auf dem Schelf (Dell, 1972). Ihr evolutiver Ursprung wurde jedoch bisher nicht

untersucht. Aufgrund der Eurybathie einiger Arten wurden bereits mehrfach Hypothesen über den möglichen Ursprung der Tiefsee- bzw. Antarktisauna aufgestellt, bisher hat jedoch nur Sieg (1988) seine Hypothese über die Herkunft der ostantarktischen Tanaidaceenfauna aus der umgebenden Tiefsee durch eine phylogenetische Analyse bestätigen können.

4.3. Bipolarität

Bipolarität ist sehr selten. Wird Bipolarität postuliert, so handelt es sich in der Regel um non-monophyletische Arten. Koltun (1969, 1970) hat für 3 von 300 Arten der Porifera Bipolarität nachgewiesen. Sipunculiden sollen sich nach Dell (1972) durch 7 bipolare Arten auszeichnen. Auch die Priapuliden wurden als gute Beispiele für Bipolarität herangezogen, bis eine kritische Überarbeitung ihrer Systematik ergab, daß sie eine viel weitere Verbreitung in der Tiefsee besitzen und die meisten als bipolar beschriebenen Spezies unterschiedliche Arten darstellen. Der Fund der Art Paralomis spectabilis (Crustacea, Anomura) in der Antarktis, die vorher nur von Grönland und Island bekannt war, stellt ein Beispiel für Bipolarität dar (Dell, 1972).

Die einzigen bipolare Isopodenart ist Haplomesus quadrispinosus Sars, 1879. Die Artbestimmung des antarktischen Materials erfolgte anhand des Typenmaterials aus dem Norwegischen Museum. Diese Art ist in der Arktis sehr weit verbreitet und liegt aus der Antarktis bisher nur mit einem einzigen Fund vom Gunnerus-Rücken (Ostantarktis) vor. Eine Migration dieser kaltstenohermen Art von Pol zu Pol ist nur über die Tiefsee denkbar.

4.4. Artenreichtum

Bei der Verbreitung einiger Ordnungen und Familien in der Antarktis (vgl. 4.2.), fällt auf, daß einige Taxa besonders häufig sind. So gehören von 300 in der Antarktis vertretenen Schwammarten 260 Arten der Klasse Demospongiae an (Koltun, 1970), die wahrscheinlich aufgrund mangelnder Konkurrenz eine starke Radiation erfahren haben. Auch die Glasschwämme (Rossellidae) sind recht häufig und ihre charakteristische, fast ausschließlich für die Antarktis endemische Gattung Rossella ist sehr artenreich. Nur R. nodastrella ist bei den Azoren gefunden worden.

Für die balaniformen Cirripedia ist eine Unterrepräsentanz in antarktischen Gewässern charakteristisch. Das Verhältnis von lepadiformen zu balaniformen Cirripedien ist ungefähr 32:1 und darauf zurückzuführen, daß die balaniformen Cirripedien im allgemeinen litorale Arten sind (Newman & Ross, 1971; Ross & Newman, 1969). Während Perioden starker Vereisung waren die balaniformen Arten wahrscheinlich mehr oder weniger ausgelöscht worden. Außerdem kann auch der relativ starke Eisgang in küstennahen Gebieten dafür verantwortlich sein, daß sich Larven entweder nicht festsetzen können, durch sich bildendes Eis zerstört oder Treibeis sofort wieder verdriftet werden. Im Winter besteht außerdem wegen der Vereisung des oberen Sublitorals für diese Formen keine Möglichkeit dort zu

überleben. Die weitaus häufigste lepadiforme Familie in der Antarktis ist die Fa. Scalpellidae mit der häufigsten Gattung Arcoscalpellum (20 endemische Arten).

Bei den Amphipoda sind die weitaus häufigsten Vertreter des subantarktischen Raumes die Lysiannassidae und Pontogeniidae (Knox & Lowry, 1977), gefolgt von den Hyalidae und Acanthonotozomatidae (nach Coleman, pers. Mitt., gehören die meisten Gattungen der Acanthonotozomatidae jetzt der Familie Iphimediidae [Coleman & Barnard, 1991] an. Die Eusiridae gehören mit zu den erfolgreichsten antarktischen Familien).

Die antarktische Gastropodenfauna zeigt eine große Artenvielfalt (Dell (1972). Von der Familie Littorinidae ist die Gattung Laevilitorina sehr artenreich und in allen antarktischen Regionen vorzufinden. Nur in der Ostantarktis siedeln weniger Arten dieser Gattung. Auch die Cominellidae und Buccinulidae sind sehr artenreiche Familien. Die Gattung Chlanidota ist ein Beispiel für eine Radiation mit lokalen Arten. Von den bekannten 8 Arten sind 6 auf die Region des Scotia-Bogens und auf Bouvet begrenzt, eine kommt nur in der Ostantarktis vor und die Verbreitung 1 Art reicht von der Ostantarktis bis zu den Kerguelen-Inseln (Dell, 1972).

Unter den Echinoidea sind die Gattungen Notocidaris, Ctenocidaris und Sterechinus sehr artenreich. Sterechinus neumayeri (Meissner) ist die häufigste und eine zirkumpolar verbreitete Art (Dell, 1972; Pawson, 1960 b).

Die antarktische Fischfauna wird überwiegend (81 %) durch die Nototheniiformes bestimmt (Andriashev, 1965). Von den Nototheniidae kommen fast alle 5 Gattungen ausschließlich in der Antarktis vor. Die 4 Gattungen der Harpagiferidae, Artedidraco, Dolloidraco, Histiodraco und Pogonophryne besiedeln mit 8 Arten hauptsächlich den antarktischen Kontinentalschelf. Die fünfte Gattung, Harpagifer, ist endemisch für die Subantarktis, nur 1 Art besiedelt auch die Antarktische Halbinsel. Die Familie Bathydraconidae, die Drachenfische, ist mit 6 Gattungen und 13 Arten entlang der Küste des antarktischen Kontinentes sehr häufig. Die hämoglobinlosen Chaenichthyidae oder Eisfische sind neben den Nototheniidae die bekanntesten und interessantesten antarktischen Fische. Sie sind mit 11 Arten aus 7 Gattungen zirkumantarktisch nachgewiesen worden, einige Arten und Gattungen sind auch aus der Subantarktis und von Süd-Georgien bekannt. Die fünfte Familie der Nototheniiformes (Bovichthyidae) lebt hauptsächlich in der Subantarktis.

Über die Frage, ob es sich bei dieser antarktischen Ordnung um ein "altes" Gondwana-Element handelt, das diesen Lebensraum bereits vor der miozänen Vereisung besiedelt hat oder ob die Nototheniiformen erst im Miozän/Pliozän ihre Radiation in der Antarktis erfahren haben, gab es unterschiedliche Auffassungen. Inzwischen ist die Hypothese einer tertiären Radiation der Nototheniiformen allgemein akzeptiert (vgl. Andersen, 1984; Andriashev, 1987; Eastman & Grande, 1989; Miller, 1987; vgl. auch 4.1.). Die Radiation dieser Ordnung liegt unter anderem wahrscheinlich in ihren physiologischen Anpassungen an die antarktischen Klimate begründet (vgl. Arnaud, 1977; De Vries, 1969, 1970; De Vries & Lin, 1977; Umminger, 1977; White, 1977).

4.5. Biogeographische Regionen der Antarktis

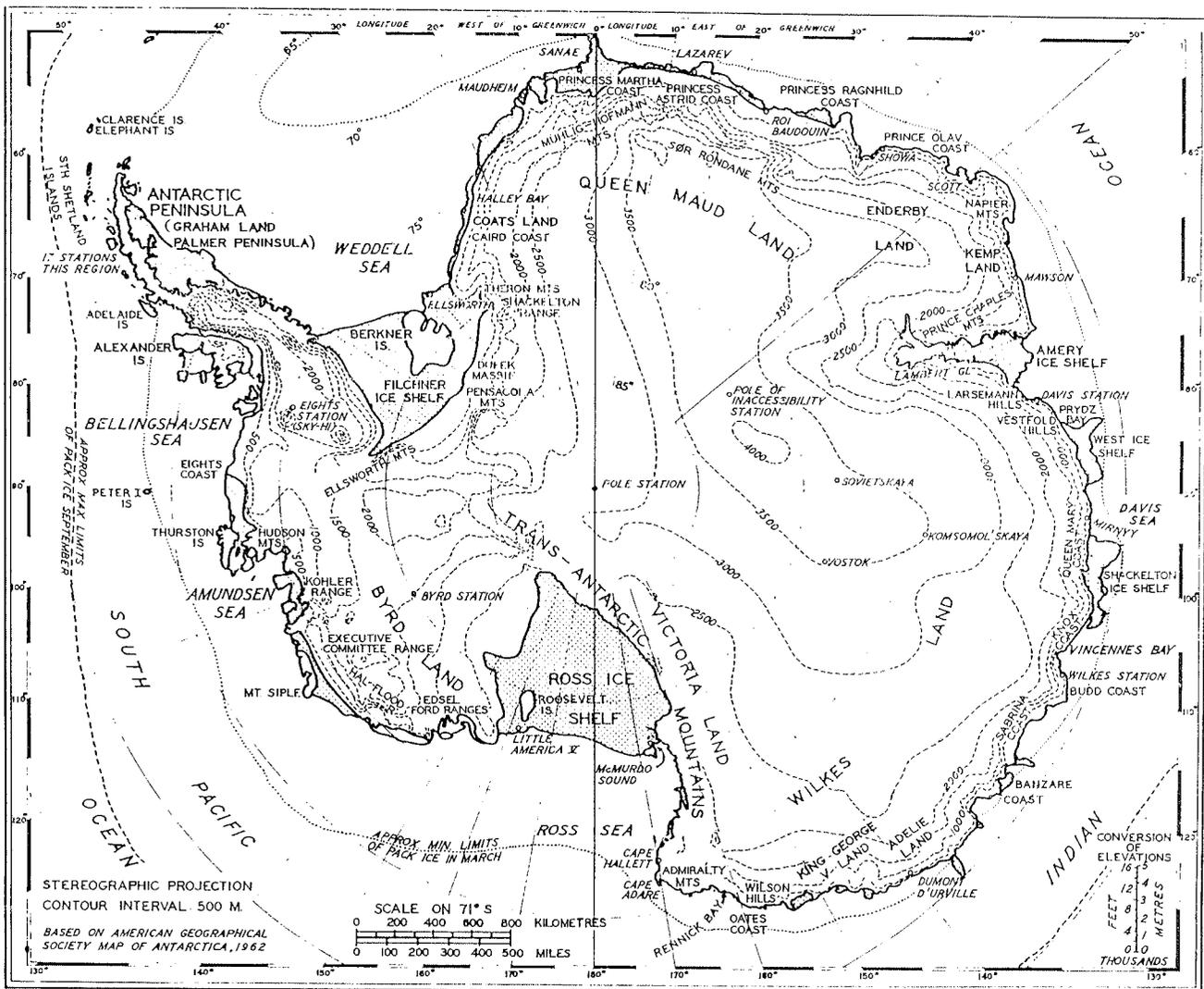
Viele Autoren haben die Verbreitungsmuster ausgewählter Invertebratentaxa untersucht (z. B. Andriashev, 1965; Dell, 1972; Hedgpeth, 1969, 1970, 1971; Knox, 1960; Knox & Lowry, 1977; Kussakin, 1967, 1973; Powell, 1965). Anhand dieser Daten kamen sie zu teilweise sehr unterschiedlichen Charakterisierungen der antarktischen Regionen (vgl. Knox, 1977), die in 4.5.2. skizziert werden. Zunächst soll jedoch kurz die Lage der Antarktis zu ihren benachbarten Inseln und ihre Verbindung zu den Kontinenten dargestellt werden (vgl. Johnson et al., 1980).

4.5.1. Der antarktische Lebensraum

Die Antarktis (vgl. Abb. 7 und 8) konnte von Organismen, die heute die Schelfregion und die umgebende Tiefsee besiedeln, auf unterschiedliche Weise erobert werden (vgl. Abb. 9): Sie konnte z. B. von Südamerika aus über die Inseln des Scotia-Bogens erfolgen. Außerdem war eine Besiedlung von den angrenzenden Ozeanbecken über die Tiefsee möglich (vgl. 7.2.2.; 7.3.), da eine hindernde Thermokline fehlt (Kussakin, 1973). Bei Organismen mit sehr weiter geographischer Verbreitung können oftmals ihre möglichen Migrationsrouten nicht festgestellt werden. In solchen Fällen ist es notwendig, durch phylogenetische Analysen die wahrscheinlich nächsten Verwandten dieser Taxa und durch zoogeographische Untersuchungen ihre mögliche Verbreitungsrichtung herauszufinden (vgl. Thenius, 1975). Der Kontinentalschelf um die Antarktis beträgt nicht wie bei den übrigen Kontinenten nur ca. 150 - 200 m Tiefe, sondern in der Regel 400 - 600 m, im Ross- und Weddellmeer sogar um 800 m Tiefe (Denton et al., 1971; vgl. auch Gallardo, 1987). In einigen Bereichen des Weddellmeeres werden auch Tiefen von weit über 1000 m erreicht (z. B. vor Halley Bay). Als mögliche Erklärung für dieses Phänomen wird das Gewicht der die Antarktis bedeckenden Eismasse (Deacon, 1964; Denton et al., 1971) diskutiert. In der Ostantarktis ist teilweise nur ein sehr schmaler Schelf vorhanden (Holme, 1964).

Ausgehend von dem Schelf erstreckt sich dann ein Kontinentalhang bis in ca. 3000 m Tiefe, mit Ausnahme des Scotia-Rückens vor der Antarktischen Halbinsel, des Macquarie-Rückens in der Region der Balleny-Inseln und der Scott-Insel und des Kerguelen-Gaussberg-Rückens. Diese Erhebungen wirken sowohl als Grenzen oder Barrieren für die sie umgebenden Tiefseebecken und können dadurch möglicherweise Migrationen von Benthosorganismen aus einem Tiefseebecken in die angrenzenden Becken verhindern. Gleichzeitig aber könnten sie den Organismen, die an flachere Lebensräume angepaßt sind, die Möglichkeit bieten, den Lebensraum Antarktis über diese Rücken z. B. von Südamerika, den Kerguelen-Inseln oder von Südaustralien, Neuseeland aus zu erreichen (vgl. 7.2.).

Abb. 7: Die Morphologie der Antarktis (aus Harrington, 1965; S. 4).



4. Marine Zoogeographie der Antarktis: Stand der Forschung

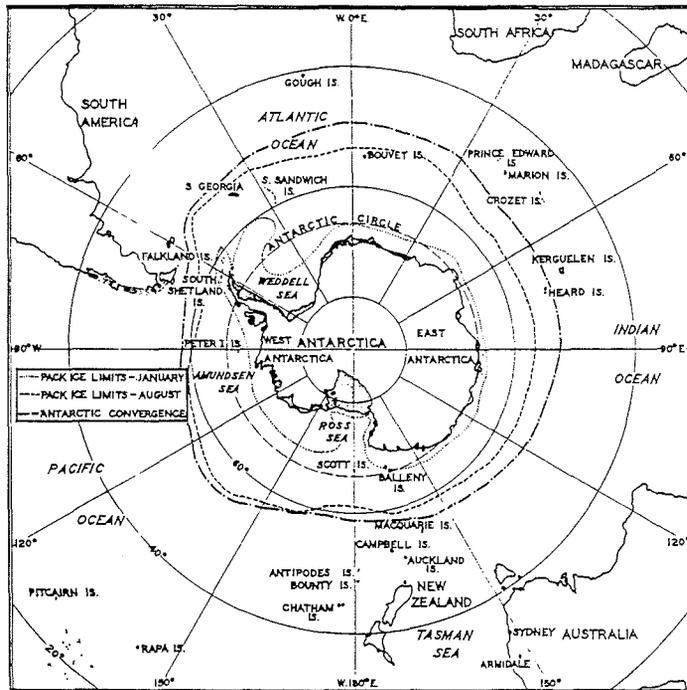


Abb. 8: Die Antarktis und ihre Beziehungen zu den benachbarten Kontinenten und Inseln (aus Harrington, 1965, S. 2).

4.5.2. Antarktische Regionen (Einteilungen)

Es liegen bereits eine Fülle von Einteilungen und Untergliederungen der Antarktis in unterschiedliche Regionen vor (vgl. Abb. 10). Eine von vielen Autoren zitierte Einteilung lieferte Hedgpeth (1969 [Abb. 11]).

Es ist problematisch, die antarktischen Gebiete auf der Basis einer einzigen Tiergruppe in faunistische Regionen einzuteilen, wie es bereits sehr häufig geschehen ist. Aus einer solchen Vorgehensweise resultierten dann auch sehr unterschiedliche Definitionen der Grenzen antarktischer Regionen (wie z. B. Sub- und Hochantarktis).

Kussakin (1967) berichtet über die Schwierigkeiten, die eine Einteilung der Antarktis in biogeographische Regionen auf der Basis der Verbreitung der Isopoden mit sich bringt. Er bemerkt, daß ein Vergleich zwischen der antarktischen Fauna und der anderer Gebiete schon allein deshalb schwierig ist, da viele litorale Formen der Isopoda, wie z. B. die Arten einiger Gattungen der Sphaeromatidea (vgl. Hurley & Jansen, 1977), an den

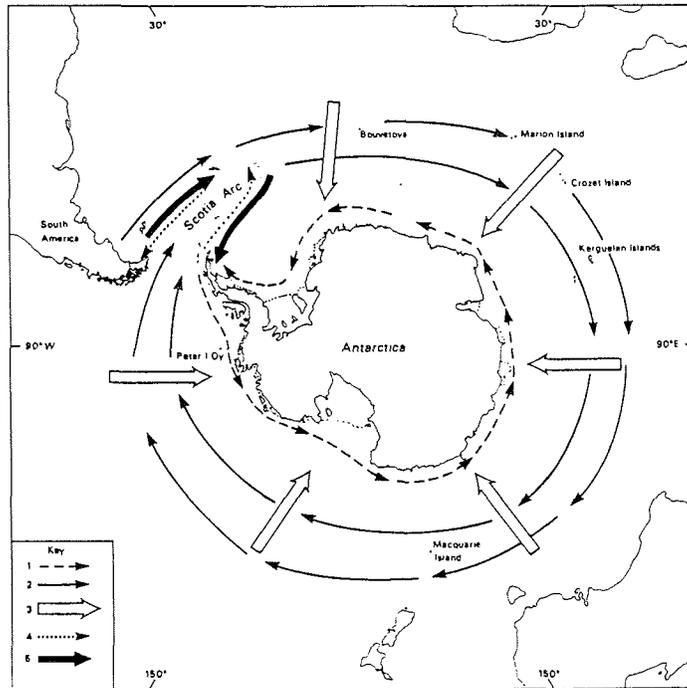


Abb. 9: Ursprung und mögliche Verbreitung der antarktischen marinen Fauna (nach Knox & Lowry, 1977). 1) Verbreitung durch Ost-Wind-Drift; 2) Verbreitung durch Westwinddrift; 3) Einwanderung durch Tiefseeorganismen; 4) Migration durch Tiefseeorganismen; 5) Migration über den Scotia-Bogen nach Süden.

antarktischen Stränden fehlen. Kussakin benutzt für die Charakterisierung der antarktischen Regionen eine von anderen Autoren abweichende Einteilung. Er untergliedert nach den Wassermassen und mit den über Isopoden gewonnenen Verbreitungsdaten einen pazifischen (Ross), einen indischen (Davis) und einen atlantischen (Weddellmeer) Sektor. Eine solche Einteilung sagt jedoch nur wenig über die Verbreitung der Isopoden aus. Kussakin bezieht sich bei dieser Einteilung auch eher auf die vertikale Zonierung (vgl. auch Kussakin, 1973). Eine Einteilung der Antarktis in zoogeographische Regionen auf der Grundlage einer einzigen Tiergruppe ist schwierig, da sich für andere Tiergruppen oftmals andere Grenzen der Regionen ergeben und daher die antarktischen zoogeographischen Regionen für alle Tiergruppen eigentlich separat definiert werden müßten. Für eine solche Einteilung kommt außerdem erschwerend hinzu, daß es überall faunistische Übergangsbereiche für unterschiedliche Taxa gibt, oft aber keine klaren Grenzen.

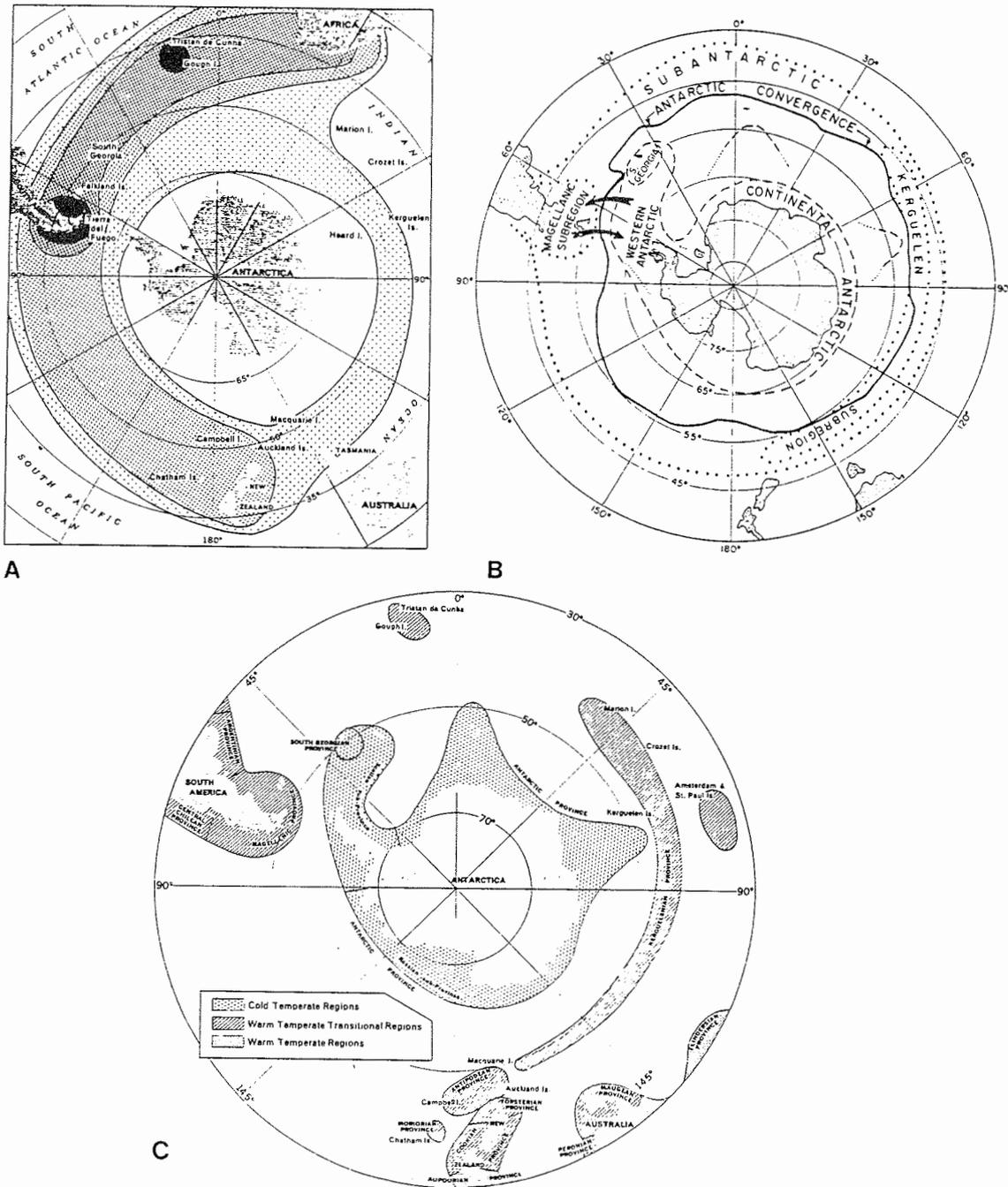


Abb. 10: Darstellung verschiedener biogeographischer Zonierungsmodelle der Antarktis (A: Holdgate, 1960; B: Hedgpeth, 1970; C: Knox, 1960).

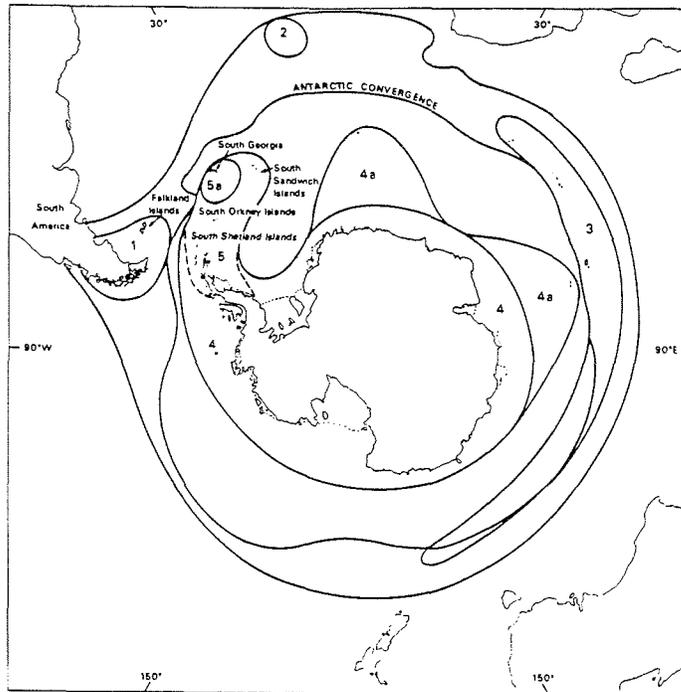


Abb. 11: Biogeographische Regionen (nach Hedgpeth, 1969). (1 - 3) Subantarktische Regionen (südliche Grenze - Antarktische Konvergenz). (1) Magellan Region; (4 - 5) Antarktische Region (nördliche Grenze - Antarktische Konvergenz); (4) Kontinentale Unterregion; (4a) Ausläufer der kontinentalen Unterregion; (5) Scotia Unterregion; (5a) Süd Georgische Region.

Einige der unterschiedlich verwendeten Einteilungen sowie die auf der Grundlage der biogeographischen Untersuchung aller bisher beschriebenen antarktischen Isopoden erarbeitete regionale Untergliederung der Antarktis soll im folgenden zusammenfassend dargestellt werden.

Nur wenige Autoren betrachten das Südpolarmeer als einheitliche Region (vgl. Powell, 1965, Dell, 1972). Meist wird jedoch eine Untergliederung der Antarktis und der sie umgebenden Inseln in bestimmte Regionen vorgeschlagen.

Magellan-Region: Die Magellan-Region wird von einigen Autoren als Unterregion der Subantarktis benannt (z. B. Hedgpeth, 1969, 1970; Knox 1960). Knox & Lowry (1977) beschreiben jedoch eine eigene Magellan-Region auf der Grundlage der Polychaeten- und Amphipodenverbreitungsdaten. Die zoogeographische Verbreitung der Isopoden veranschaulicht ebenfalls, daß die Magellan-Region, zu der nach den Daten von Knox & Lowry (1977) und auch nach den Isopodenverbreitungsdaten Feuerland, die Falkland-Inseln, die Shag-

Rocks und Burdwood-Bank zählen, eine eigene Fauna beherbergt, die sich von der der Subantarktis deutlich unterscheidet (die Falkland-Inseln haben mit Feuerland und Südpatagonien 31 Arten gemeinsam [vgl. 5.1.; 6.1.7.2.2.], mehr als die Inseln des Scotia-Bogens an gemeinsamen Arten aufweisen). Dies wird zum einen an der hohen Anzahl der Endemiten (Isopoda) deutlich (je über 20 Arten bei Südpatagonien und den Falkland-Inseln) (vgl. Tabelle 2 in 5.1.2.), zum anderen auch in der faunistischen Zusammensetzung, denn einige Taxa, wie z. B. die Sphaeromatidea, die Limnoriidae und einige Arten der Idoteidae sind in der Subantarktis und der Hochantarktis selten, in der Magellan-Region jedoch sehr häufig.

Subantarktis: Die meisten Autoren stimmen darin überein, daß südlich des 60. Breitengrades die antarktische Zone, und südlich des 48. Breitengrades die subantarktische Zone beginnt (vgl. z. B. Greene, 1964; Hedgpeth, 1969; Knox, 1960, 1977; Knox & Lowry, 1977; Kott, 1969 a, b; Nybelin, 1947, Regan, 1914). Teilweise werden diese Regionen auch als "Low-" und "High-Antarctic" beschrieben (Andriashev, 1965; Ekman, 1953).

In die subantarktische Region gehören nach den Einteilungen der meisten Autoren Bouvet, die Prinz-Edward-Inseln, Marion, die Crozet-Inseln, die Kerguelen-Inseln, Mc Donald, die Heard-, die Macquarie- und Campbell-Inseln, die Süd-Sandwich-Inseln und Süd-Georgien. Die Süd-Shetland-Inseln und die Süd-Orkney-Inseln würden jedoch, da sie südlich des 60. Breitengrades liegen, nach dieser Definition in die antarktische Region gehören. Diese Inselgruppen unterscheiden sich jedoch für die Isopoda faunistisch nicht sehr stark von Süd-Georgien und den Süd-Sandwich Inseln (vgl. 5.1.1.) und es ist daher nicht sinnvoll sie bereits zur Hochantarktis zu rechnen. Für die Verbreitung der Isopoda bilden die Süd-Orkney- und die Süd-Shetland-Inseln faunistisch eher eine Region mit Süd-Georgien und den Süd-Sandwich Inseln. Daher werden im folgenden Süd-Georgien, die Süd-Sandwich-Inseln, die Süd-Orkney- und Süd-Shetland-Inseln zur Scotia-Region zusammengefaßt. Auch Knox & Lowry (1977) faßten die Inseln des Scotia-Bogens als Scotia-Region (auf der Grundlage der Verbreitungsdaten der Polychaeta und Amphipoda) zusammen.

Scotia-Region: Adie (1964) räumt den Süd-Orkney-Inseln einen Sonderstatus ein, da sie sich geologisch und klimatisch von denen der Süd-Shetland-Inseln unterscheiden (ein solcher Sonderstatus spiegelt sich jedoch faunistisch in keiner Tiergruppe wider).

Süd-Georgien wird von Andriashev (1965), Dell (1964, 1968, 1972), Ekman (1953) und Regan (1914), der diese Zone als "glazialen Relikt" bezeichnet, zur Subantarktis gerechnet. Nach Powell (1951) gibt es auf der Grundlage der Verbreitung der Mollusca sogar eine Süd-Georgische-Provinz, zu der auch die Shag-Rocks gehören. Knox (1960) benennt ebenfalls eine Süd-Georgische-Provinz und räumt ihr eine Zwischenstellung zwischen der antarktischen und der subantarktischen Zone ein (vgl. auch Andriashev, 1965). Auch Kott (1969 a, b) definiert eine Süd-Georgische-Provinz, in der sie die Bellingshausen-See, die Antarktische Halbinsel und Süd-Georgien zusammenfaßt. Hedgpeth (1969, 1970, 1971) bezeichnet Süd-Georgien als eigenen Bezirk der Scotia-Subregion. Nach diesen unterschiedlichen Einteilungen scheint die Zugehörigkeit Süd-Georgiens zu den Inseln des Scotia-Bogens

problematisch zu sein. Süd-Georgien gehört zweifellos bereits zur Subantarktis (polares Klima; Lage innerhalb der Antarktischen Konvergenz). Es wurden hier bisher 49 Isopodenarten nachgewiesen (vgl. 5.1.2.). Von diesen sind 9 (= 18,3 %) Arten endemisch für Süd-Georgien, 12 Arten wurden bisher auch in der Magellan-Region nachgewiesen und 18 Arten auch bei den Süd-Orkney- und Süd-Shetland-Inseln. Bei den Süd-Sandwich-Inseln wurden nur 5 Arten gefunden, die auch bei Süd-Georgien siedeln. Süd-Georgien besitzt mehr endemische Isopodenarten als die Süd-Sandwich- und Süd-Orkney-Inseln, prozentual jedoch weniger als die Falkland-Inseln, die Süd-Sandwich- und die Süd-Shetland-Inseln. Da der Prozentsatz an Endemiten nicht wesentlich höher liegt als bei den übrigen Inselgruppen und mehr gemeinsame Arten mit den Süd-Orkney- und Süd-Shetland-Inseln vorkommen als mit den Falkland-Inseln, wird Süd-Georgien im folgenden, wie die Süd-Sandwich-, Süd-Orkney- und Süd-Shetland-Inseln, zur Scotia-Region gezählt.

Kerguelen-Region: Neben der Sonderstellung Süd-Georgiens wird den Kerguelen-Inseln von einigen Autoren eine eigene Unterregion eingeräumt (vgl. Andriashev, 1965; Greene, 1964; Kott, 1969 a, b). So benennen Greene (1964) und Kott (1969 a, b) eine gesonderte Kerguelen-Provinz, während Andriashev (1965), Knox & Lowry (1977) und Regan (1914) die Inseln Marion, die Crozet-Inseln, die Kerguelen-Inseln, die Heard- und Macquarie-Inseln in der Kerguelen-Unterregion zusammenfassen (vgl. auch Andriashev, 1987). Die Kerguelen- und die Crozet-Inseln besitzen 5 gemeinsame Isopodenarten, die nur auf diesen Inseln vorkommen, sie werden daher als Kerguelen-Region zusammengefaßt (zu dieser Region gehören auch die Marion- und die Prinz-Edward-Inseln) (vgl. 5.1.1.).

Macquarie-Region: Die Auckland-, Campbell- und Macquarie-Inseln besitzen zwar insgesamt 11 Arten, die auch bei der Kerguelen-Region vorkommen, diese sind jedoch im Südpolarmeer sehr weit verbreitet (z. B. *Iais pubescens* und *Notasellus sarsi*) und nicht auf die Kerguelen- und die Auckland-, Campbell- und Macquarie-Inseln beschränkt. Von diesen Inseln und Inselgruppen liegen bisher nur wenige Informationen über ihre Besiedlung durch Isopoden vor (vgl. 5.1.1.). Aufgrund ihrer Lage (außerhalb der Antarktischen Konvergenz; die Inseln unterliegen zoogeographisch stärker dem Einfluß Südaustraliens und Neuseelands als der Antarktis; vgl. Knox, 1960), ihrer geographischen Entfernung von den Kerguelen-Inseln (ca. 6000 km) und dem Fehlen von mit den Kerguelen Inseln gemeinsamen endemischen Arten (die nur bei diesen beiden Inselgruppen vorkommen) werden die Auckland-, Campbell- und Macquarie-Inseln im folgenden zur Macquarie-Region zusammengefaßt.

Hochantarktis: Die antarktische Region enthält ebenfalls unterschiedliche Klimazonen, was sich in der Artenzusammensetzung der einzelnen Regionen teilweise bemerkbar macht (vgl. 4. und 5.). Als Hochantarktis wird die gesamte küstennahe Schelfregion (zirkumantarktisch: Bellingshausen-See, Antarktische Halbinsel, Weddell- und Rossmeer und Ostantarktis) bezeichnet. Sie beherbergt eine charakteristische Isopodenfauna mit ca. 25 % (77 von 346) endemischen Arten (gegenüber der Subantarktis, wo 225 von 346 Arten [ca. 75 %] endemisch vorkommen) (vgl. 5.1.2.).-

Bei der Antarktischen Halbinsel siedeln noch 22 Arten der Magellan-Region und 30 Arten von Süd-Georgien und den Süd-Sandwich Inseln (vgl. 5.1.; Abb. 48). Die Halbinsel beherbergt jedoch auch Arten, die im Weddellmeer siedeln (31) oder in der Bellingshausen-See (28). Dies ist darauf zurückzuführen, daß bei der Antarktischen Halbinsel das Klima noch viel milder ist (nördliche Lage; stark ozeanisch beeinflusst; der Zirkumpolarstrom hat in der Drake Passage eine vergleichsweise hohe Geschwindigkeit [vgl. Hellmer & Bersch, 1985]) als in südlicheren Regionen. Daher wird die Antarktische Halbinsel, die sich durch eine hohe Produktivität und hohes Krillvorkommen auszeichnet, von einigen Autoren auch als maritime Antarktis bezeichnet (Hedgpeth, 1977; Knox, 1970) und der kontinentalen Antarktis (Andriashev, 1965; Hedgpeth, 1971; [die übrigen hochantarktischen Küsten sind stärker von kontinentalem Klima beeinflusst als von ozeanischem]) gegenübergestellt. Das südliche Weddell- und Rossmeer (bei $< 75^{\circ}\text{S}$) beherbergen bei den kältesten antarktischen Bedingungen teilweise besondere Faunenelemente (vgl. 5.1.1.). Diese Regionen werden daher im folgenden als extreme Hochantarktis bezeichnet.

Von vielen Autoren wird außerdem eine Untergliederung der Hochantarktis in Ost- und Westantarktis vorgenommen (z. B. von Adie, 1963; Andriashev, 1965; Craddock, 1983; Kussakin, 1973; Nybelin, 1947; Powell, 1951 und Sicinski, 1986). Dabei werden von diesen Autoren teilweise unterschiedliche Gebiete in diesen Regionen zusammengefaßt. So beschränkt sich nach Kussakin (1973) die Westantarktis auf die Region von Grahamland mit den Süd-Shetland- und den Süd-Orkney-Inseln und Bereichen des Weddellmeeres und der Bellingshausen-See (ein Bereich von ca. 90 Längengraden), während er alle übrigen Bereiche als Ostantarktis bezeichnet. Die am häufigsten verwendete Einteilung der Westantarktis, der Bereich von dem östlichen Weddellmeer bis zum westlichen Rossmeer (vgl. Adie, 1964; Hedgpeth, 1969; Knox, 1960; Zinsmeister, 1976, 1982, 1984) entspricht mehr oder weniger der "Weddellian Province" von Zinsmeister (vgl. auch 3.1.1.1. und 3.1.1.2.). Diese Einteilung von Zinsmeister basiert jedoch auf Fossilfunden von Mollusken, sie spiegelt jedoch nicht die rezente Verbreitung von Tiergruppen wider. Eine Einteilung in Ost- und Westantarktis wird zwar von vielen Autoren vorgenommen (siehe oben, meist erfolgt diese Einteilung entlang des transantarktischen Gebirges, vgl. z. B. Hedgpeth 1969), die Grundlage hierfür bilden jedoch eher geologische Verhältnisse als zoogeographische Verbreitungsmuster. Dennoch wird aus pragmatischen Gründen auch im folgenden für die Isopoda eine Untergliederung der Hochantarktis in West- und Ostantarktis vorgenommen, um ungefähre Regionen zu kennzeichnen (die Grenze des Transantarktischen Gebirges ist jedoch nicht mit einer faunistischen Grenze gleichzusetzen, sondern die Westantarktis besitzt auch Arten, die auch in der Ostantarktis nachgewiesen werden können und umgekehrt). Von der ostantarktischen Küste wurden bisher nur wenige Gebiete, beprobt und über die Isopodenfauna des Rossmeeres liegen bisher ebenfalls nur wenige Daten vor. Es ist möglich, daß in künftigen Probennahmen (entlang der Ostantarktis von ca. 30°W bis 170°O) eine höhere Anzahl gemeinsamer Arten des Weddell- und Rossmeeres mit der ostantarktischen Fauna nachgewiesen werden wird. Bisher besitzt jedoch die Ostantarktis (von

Neuschwabenland bis Kap Adare) mit 11 % endemischen Arten einen weitaus höheren Endemitenanteil als die hochantarktischen Regionen der Westantarktis (vgl. 5.1.2.).

4.6. Zoogeographische Analysen und Phylogenie

Für die Antarktis liegen viele taxonomische Beschreibungen vor, die Analyse der möglichen kausalen Zusammenhänge zwischen der Verbreitung der rezenten Formen, den historisch-geologischen Ereignissen sowie phylogenetischen Beziehungen von Arten und Gattungen wurden bisher jedoch weitgehend vernachlässigt. "Da die traditionellen Biogeographen - bei Nichtberücksichtigung der phylogenetischen Struktur der Vikarianzmuster - mit schwachen Indizien zu arbeiten hatten, überrascht es wenig, daß ihre Vorstellungen über die Geschichte der südkontinentalen Faunen, ein methodologischer Probestein, in vielen Punkten anfechtbar wurde" (Brundin, 1975: S. 374). Brundin fordert für die Erklärung biogeographischer Zusammenhänge die Durchführung einer phylogenetisch-biogeographischen Analyse nach Hennigs Prinzipien (vgl. Hennig, 1966).

Bei seiner Analyse der Herkunft der antarktischen Tanaidacea wendet Sieg (1988) die phylogenetische Analyse nach Hennig (1966) an. Ausgehend von Fossilfunden nimmt Sieg an, daß im Eozän bereits alle rezenten Familien existierten. In der Antarktis siedeln jedoch hingegen ausschließlich junge Taxa. Die Westantarktis besitzt noch einige phylogenetisch "jüngere" Taxa, die in der Ostantarktis jedoch fehlen. Nach Untersuchungen der Faunenzusammensetzung erkennt Sieg, daß die Ostantarktis z. T. durch Tanaidaceenformen charakterisiert ist, die in der antarktischen Tiefsee siedeln, in der Westantarktis hingegen litorale Formen dominant sind. Auf der Grundlage einer phylogenetischen Analyse und unter Erwägung historisch-geologischer und klimatischer Veränderungen kommt Sieg (1988) zu dem Ergebnis, daß sich die Tanaidaceenfauna der Ostantarktis aus emergenten Tiefseearten speist, die der Westantarktis wahrscheinlich auf Einwanderungen von Arten aus der Magellan-Region zurückzuführen ist (vgl. auch Sieg, 1986: phylogenetisch-biogeographische Analyse zur Klärung des Ursprunges der Tanaidacea) (vgl. 4.2.3.).

Watling & Thurstone (1989) diskutieren den Ursprung und die Verbreitung der Familie Iphimediidae (Amphipoda). Die Präsenz primitiver Gattungen auf der Nordhemisphäre, in Südafrika und in der Antarktis läßt vermuten, daß die Familie bereits vor der thermischen Isolation der Antarktis weit verbreitet war. Eine phylogenetische Analyse ergab, daß die ursprünglichsten Gattungen primär außerhalb der Antarktis verbreitet sind. Watling & Thurstone folgern weiter, daß diese primitiven Formen wahrscheinlich Relikte aus der Zeit sind, bevor die Antarktis sich abkühlte (vor 38 MJ). Die Radiation der Iphimediiden muß aber aufgrund ihrer weiten Verbreitung in der Antarktis auch in diesen Gewässern stattgefunden haben.

Der wahrscheinliche Beginn ihrer Radiation fällt zeitlich zusammen mit dem Beginn der Kaltwasserbildung, zunächst im atlantischen Sektor der Antarktis, später auch im pazifischen Sektor, als sich Australien im Eozän nach Norden zu bewegen beginnt (Watling & Thurstone, 1989). Nach Coleman (pers. Mitt.) wurden die Iphimediidae inzwischen revi-

diert (Coleman & Barnard, 1991). Die neuen Erkenntnisse zeigen, daß die urtümlichen Arten und Gattungen in der Antarktis vorkommen, wo sie ihre Radiation erfuhren, die phylogenetisch "abgeleitete" Gattungen kommen außerhalb der Antarktis vor.

Wägele (1989) diskutiert ebenfalls auf der Grundlage phylogenetischer Analysen Aspekte der Zoogeographie der Valvifera und der Sphaeromatidea. Er weist darauf hin, daß die Monophylie vieler Gattungen nicht nachgewiesen ist, was zoogeographische Analysen erschwert. Für die Arcturidae fällt auf, daß die urtümlichen Taxa auf die Südhemisphäre beschränkt sind (vgl. Kussakin, 1973; Wägele, 1989). Da die rezente Verbreitung, auch der primitiven Gattungen jedoch im subantarktischen und südborealen Raum liegt, sind zur Klärung ihres Ursprunges phylogenetische Analysen notwendig. Die Sphaeromatidea haben nach Wägele (1989) ihren Ursprung in den kälteren Meeren der Südhemisphäre, wahrscheinlich bereits in Südgonwana. Es ist zu vermuten, daß sich dort die Formen entwickelten, die später die Antarktis besiedelten (Plakathiidae, Serolidae). Einige Arten der Serolidae drangen an den beiden Küsten Amerikas weiter nach Norden vor, möglicherweise über die Karibik auch in den Ostpazifik. Nur die phylogenetisch jüngeren Sphaeromatidae haben die Tropen und die Nordhemisphäre erobert (Wägele, 1989).

Wägele hat mit diesen kurzen Behandlungen, der Anwendung phylogenetischer Ergebnisse auf die rezente Verbreitung von Taxa, den Anstoß zur konkreten Analyse der Besiedlungsgeschichte der Antarktis gegeben.

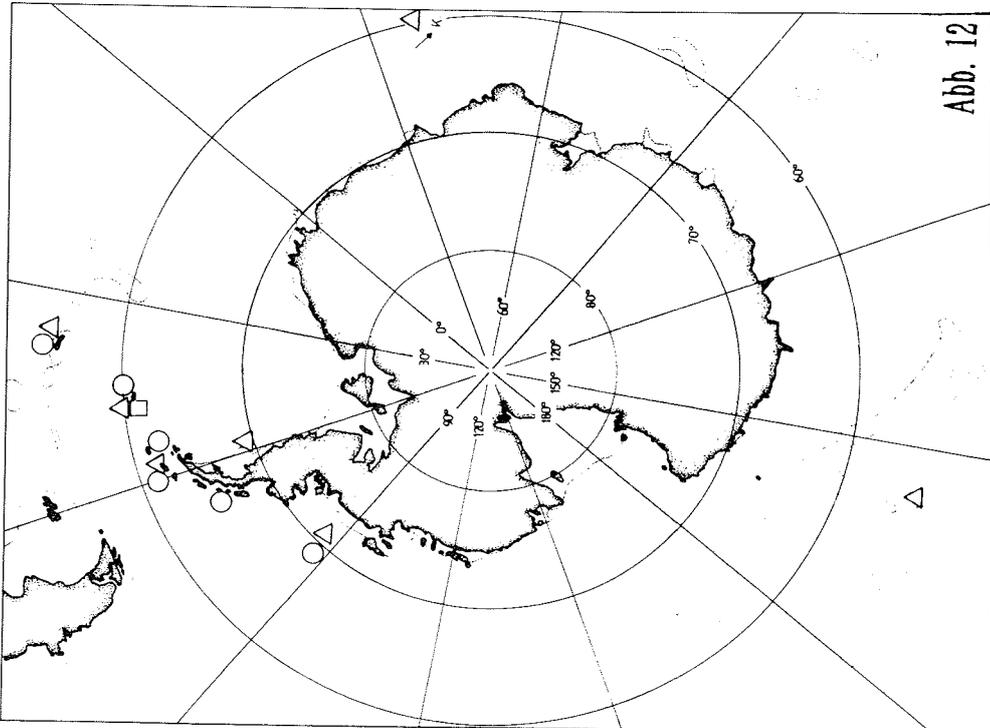
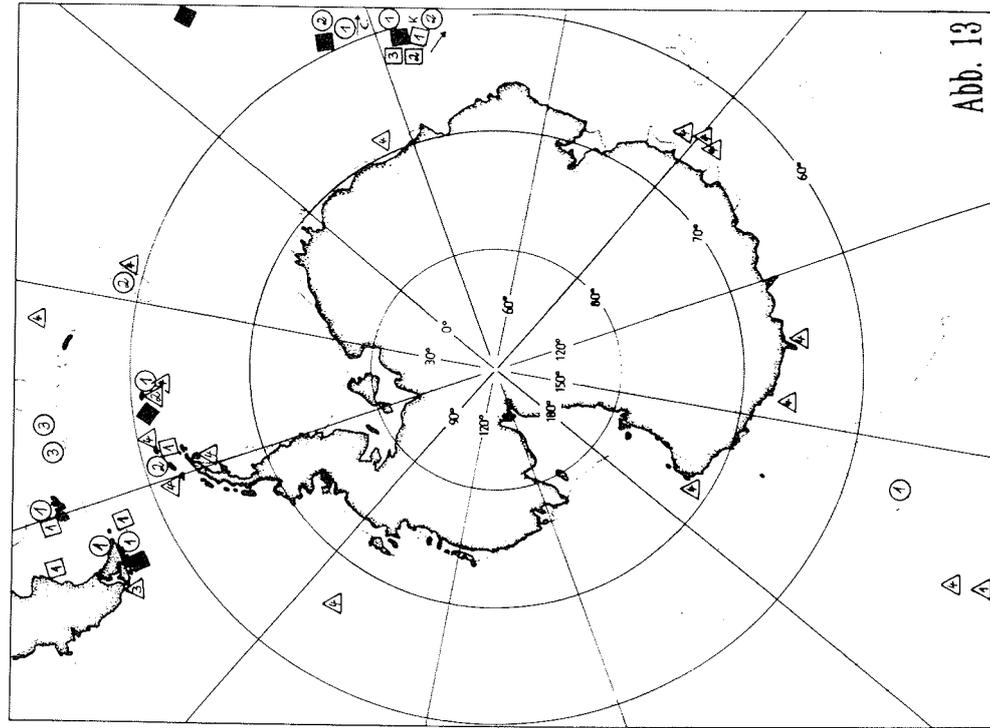
Im folgenden soll zunächst die Verbreitung aller rezenten antarktischen Isopoda dargestellt werden. Daran werden sich Überlegungen zum Ursprung einiger Taxa in der Antarktis unter Berücksichtigung sowohl historisch-geologischer Ereignisse als auch phylogenetischer Erkenntnisse anschließen.

5. Biogeographie der antarktischen Isopoda

Kussakin (1973) verfaßte seine Analyse über die Isopoda auf der Grundlage von ca. 120 Arten. Inzwischen hat sich die Anzahl der antarktischen Arten dieses Taxons auf 346 (394 inklusive Magellan-Region) erhöht, wodurch die von Kussakin dargestellten Verhältnisse, sowohl bezüglich faunistischer Regionen als auch der Vertikalverteilung, teilweise nicht mehr zutreffen und der Überarbeitung bedürfen.

Es soll zunächst die horizontale und die vertikale Verteilung aller beschriebenen antarktischen Isopoda dargestellt werden, daran anschließen werden sich Berechnungen und Überlegungen zu Endemismen, Eurybathie, faunistischen Regionen und zu der Herkunft der antarktischen Isopoda. Die Darstellung und Diskussion der Verbreitung der antarktischen Isopoden erfolgt auf Gattungsniveau, es wird dabei nach einzelnen Familien vorgegangen. In den Verbreitungskarten wurden alle antarktischen und magellanischen Arten berücksichtigt, ihre Verbreitung ist der Symbolik der Abbildungslegenden zu entnehmen. Um bestimmte Verbreitungsareale für verwandte Arten (Gattungen) herauszufinden, ist es notwendig, monophyletische Gruppen innerhalb der Isopoda in ihrer Verbreitung zu vergleichen, um anschließend Aussagen über den möglichen Ursprung und die Verbreitung dieser Isopodentaxa machen zu können. Die Verbreitung der Isopoden wird zunächst auf Gattungsniveau dargestellt, denn es gibt bisher auf Artniveau kaum phylogenetische Analysen der Isopoda.

In den Diskussionen zu der phylogenetischen Systematik einiger Taxa (6.2.2. ff.) wird dann die mögliche historische Ausbreitung dieser Gattungen innerhalb ihrer Familien diskutiert. Die Präsenz von Arten in bestimmten antarktischen Regionen wird in 5.1.1. aufgelistet. Die Verbreitungskarten geben in den Regionen, die für einige Gattungen Ballungszentren darstellen, nicht die exakten Koordinaten (der Neufunde und aller Literaturdaten) wieder. In solchen Fällen mußten dann die jeweiligen Symbole für die Arten teilweise nebeneinander aufgetragen werden, um noch eine Unterscheidung zu erlauben. Es ist für jede Art gewährleistet, daß die Region in der sie gefunden wurde, deutlich wird. Bei der Erstellung der Karten wurde versucht, sowohl verwandte Artgruppen als auch Gattungen mit einer ähnlichen Vertikalverbreitung zusammenfassend darzustellen. Es wird zunächst von den "litoralen" Arten ausgegangen, im weiteren Darstellungsverlauf erfolgt dann ein Übergang zu Arten des Kontinentalhangs und der Tiefsee. Auf den Verbreitungskarten soll das C die Besiedlung der Crozet-Inseln, das K die Besiedlung der Kerguelen-Inseln symbolisieren. Neben den antarktischen Verbreitungsdaten werden auch die Daten über die weitere Verbreitung bei den anderen Kontinenten zusammenfassend genannt.



5.1. Horizontale Verbreitung

Unterordnung Sphaeromatidea Wägele, 1989

Familie **Plakathriidae** Richardson, 1904

Aus der Familie der Plakathriidae (Abb. 12) sind Arten von Plakathrium in der Bellingshausen-See, von Anvers Island, den Süd-Orkney-Inseln und Süd-Georgien gefunden worden (vgl. z. B. Jaramillo, 1977; Kussakin, 1982; Monod, 1931; Nierstrasz, 1931; Wilson et al., 1986). Außerhalb der Antarktis liegen weitere Funde von Neuseeland und Chile vor.

Familie **Limnoriidae** White, 1850

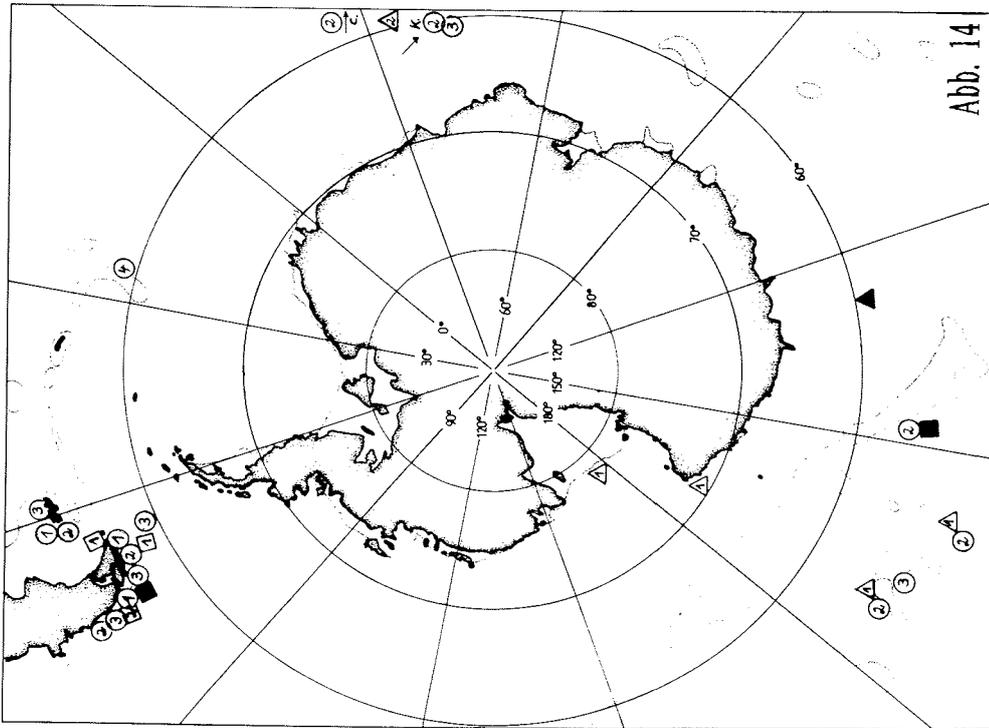
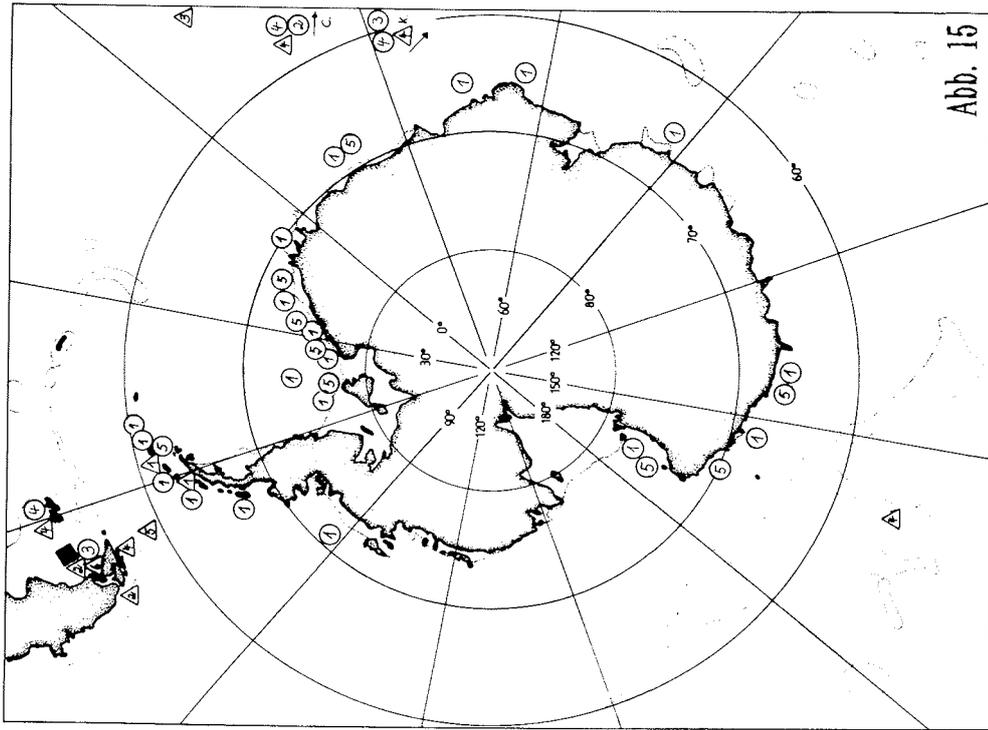
Die Gattung Phycolimnoria (Abb. 12) ist in der Antarktis von den Macquarie-Inseln, den Kerguelen-Inseln, aus der Bellingshausen-See, den der Antarktischen Halbinsel vorgelagerten Inseln, den Süd-Shetland-Inseln, dem nordöstlichen Weddellmeer, den Süd-Orkney-Inseln und Süd-Georgien bekannt. Außerdem lassen sich die Limnoriiden sowohl in Australien, Neuseeland, Europa, Mittelamerika (Atlantikküste), Südafrika und Japan nachweisen (vgl. z. B. Kussakin & Vasina, 1982; Richardson, 1913; Stephensen, 1947; Tattersall, 1920; Vanhöffen, 1914).

Familie **Sphaeromatidae** Latreille, 1825

Aus der Unterfamilie Dynameninae Bowman, 1981 (Abb. 13) sind Arten der Gattung Cassidinopsis Hansen, 1905 primär in der Subantarktis verbreitet. Man hat bisher Arten bei Feuerland, den Falkland-Inseln, bei Burdwood-Bank, den Süd-Sandwich-Inseln, Süd-Georgien und den Süd-Shetland-Inseln gefunden, einige bei den Crozet-Inseln, den Kerguelen- und den Macquarie-Inseln. Diese Gattung ist außerdem von der Westküste Patagoniens, von Südaustralien und Tasmanien nachgewiesen worden (vgl. z. B. Carvacho, 1977; Hale, 1937; Monod, 1926; Nierstrasz, 1931; Pfeffer, 1887; Stephensen, 1947; Studer, 1884;

Abb. 12: Verbreitung der Familien **Plakathriidae** und **Limnoriidae** in der Antarktis. Kreis: Plakathrium punctatissimum (Pfeffer, 1887); Dreieck: Phycolimnoria antarctica (Pfeffer, 1887); Quadrat: P. stephenseni.

Abb. 13: Verbreitung der Unterfamilie Dynameninae der **Sphaeromatidae** in der Antarktis. Kreis 1: Cassidinopsis emarginata (Guérin-Meneville, 1843); Kreis 2: C. maculata (Studer, 1884); Kreis 3: C. tuberculata Schultz, 1978; Dreieck 1: Cymodoella egregia (Chilton, 1892); Dreieck 2: C. georgiana Walker, 1901; Dreieck 3: C. sp. Walker, 1901; Dreieck 4: C. tubicauda Pfeffer, 1887; Schwarzes Quadrat: Ischyromene eatoni (Miers, 1875); Quadrat 1: Euvallentinia darwinii (Cunningham, 1871); Quadrat 2: E. fraudatrix Kussakin, 1982; Quadrat 3: E. ornata Kussakin, 1982.

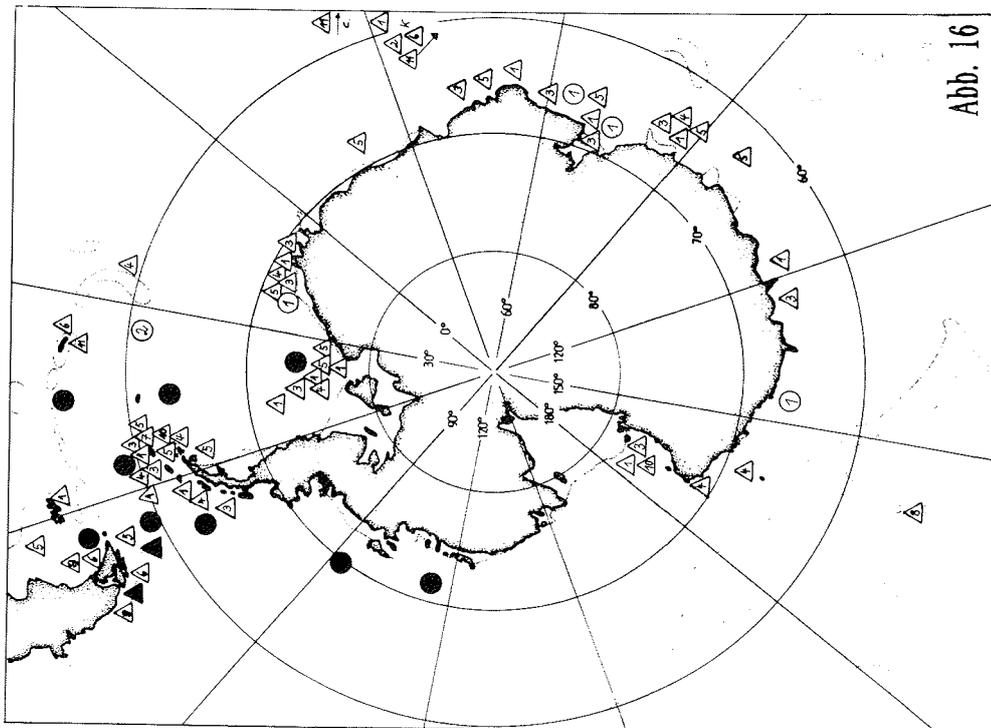
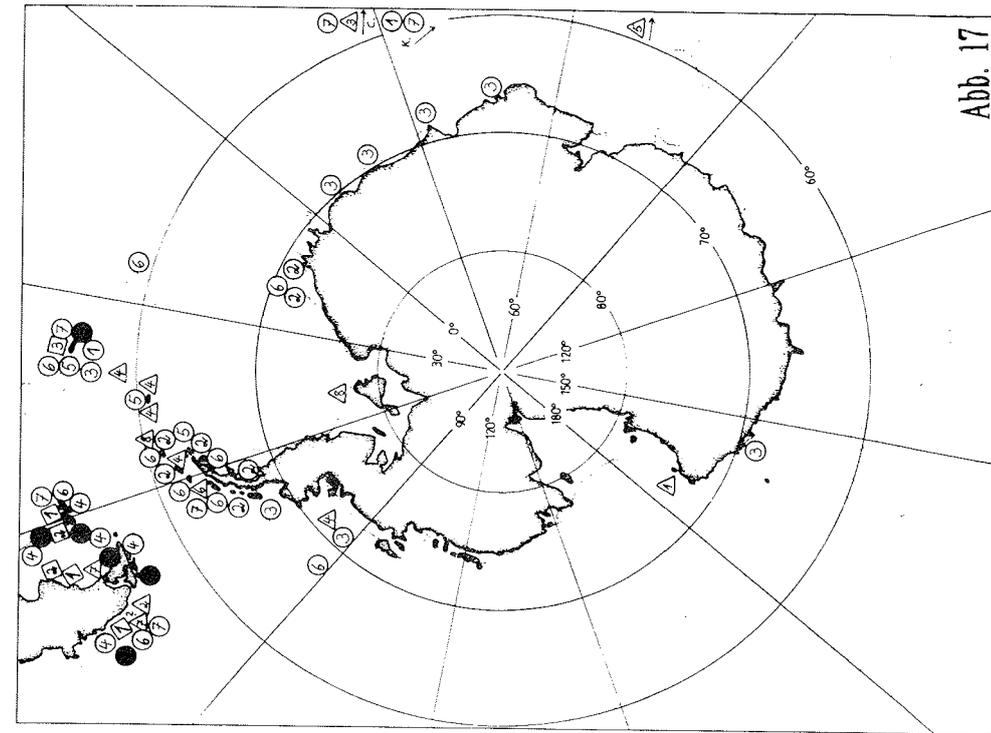


Tattersall, 1920). *Cymodocella* Pfeffer, 1887 (Abb. 13) ist zirkumantarktisch, bei den Campbell-Inseln, in der Bellingshausen-See, bei den Süd-Shetland-Inseln, Süd-Orkney- und den Süd-Sandwich-Inseln, nördlich der Falkland-Inseln bei Feuerland und in der Magellan-Region verbreitet. Diese Gattung ist auch von Südamerika, Südafrika, Südaustralien und Neuseeland bekannt (vgl. Brandt & Wägele, 1989; Hurley & Jansen, 1977; Richardson, 1906; Walker, 1901). *Ischyromene* Racovitza, 1908 (Abb. 13) ist nur von Feuerland, den Süd-Orkney-Inseln, aus dem Südatlantik und von den Crozet- und den Kerguelen-Inseln nachgewiesen worden. Außerhalb der Antarktis kommen Arten der Gattung bei allen benachbarten Kontinenten vor (Mittel- und Südamerika, Südafrika, Südaustralien und Neuseeland) (vgl. z. B. Sivertsen & Holthuis, 1980). Arten von *Euvallentinia* Stebbing, 1914 kommen nur in subantarktischen Gebieten vor. Die Gattung konnte bisher von Feuerland, Südwestpatagonien, den Falkland-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln und den Kerguelen-Inseln nachgewiesen werden. Weitere Funde liegen nur von Südamerika vor (Chile, Argentinien, Feuerland) (vgl. z. B. Beddard, 1886; Kussakin, 1967; Menzies, 1962; Richardson, 1906; Stebbing, 1914; Studer, 1884).

Die Unterfamilie Sphaeromatinae Milne-Edwards, 1840 (Sphaeromatidae) (Abb. 14) ist in der Antarktis durch mehrere Gattungen vertreten. Arten von *Cilicaeopsis* Hansen, 1905 wurden bisher nur in der Subantarktis zwischen Südaustralien und der Antarktis gefunden. Diese Gattung kommt außerdem bei Australien, Indonesien und bei Sri Lanka vor (Nierstrasz, 1931). *Cymodocea* (Leach, 1814) ist in der Antarktis bei Kap Adare, bei den Campbell-Inseln und den Macquarie-Inseln nachgewiesen worden. Außerhalb der Antarktis sind Arten dieser Gattung bei Australien, Tasmanien, Südafrika, Sri Lanka, Indonesien und im Mittelmeerraum verbreitet (vgl. z. B. Hurley & Jansen, 1977; Kussakin, 1967; Richardson,

Abb. 14: Verbreitung der Unterfamilie Sphaeromatinae der **Sphaeromatidae**. Schwarzes Dreieck: *Cilicaeopsis laevis* Hansen, 1905; Dreieck 1: *Cymodocea australis* Hodgson, 1902; Dreieck 2: *C. eatoni* Walker, 1901; Kreis 1: *Exosphaeroma calcarea* (Dana, 1854); Kreis 2: *E. gigas* (Leach, 1818); Kreis 3: *E. lanceolatum* (White, 1843); Kreis 4: *E. antarctica* Richardson; Quadrat 1: *Sphaeroma globicauda* Dana, 1853; Quadrat 2: *S. studeri* Vanhöffen, 1914; Schwarzes Quadrat: *Isocladus tristensis* Leach, 1818.

Abb. 15: Verbreitung der **Aegidae** in der Antarktis. Kreis 1: *Aega antarctica* Hodgson, 1910; Kreis 2: *A. crozetensis* Kussakin, 1982; Kreis 3: *A. edwardsi* Dollfus, 1891; Kreis 4: *A. falklandicum* Kussakin, 1967; Kreis 5: *A. glacialis* Tattersall, 1920; Dreieck 1: *Aega koltuni* Kussakin, 1967; Dreieck 2: *A. magnifica* Walker, 1901; Dreieck 3: *A. pushkini* Kussakin & Vasina, 1982; Dreieck 4: *A. septemcarinata* Kussakin, 1982; Dreieck 5: *A. ushakovi* Kussakin, 1967; *A. punctulata* Miers, 1881; Schwarzes Quadrat: *Rocinela australis* Schioedte & Meinert, 1880.



1906). Exosphaeroma Stebbing, 1900 ist auf subantarktische Gebiete beschränkt. Die Arten dieser Gattung sind in der Magellan-Region verbreitet und können sonst noch bei den Falkland-Inseln, den Süd-Sandwich-Inseln, den Crozet-Inseln den Kerguelen-, Macquarie- und Campbell-Inseln gefunden werden. Arten der Gattung Exosphaeroma sind, wie auch die von Sphaeroma, weltweit verbreitet (vgl. z. B. Carvacho, 1982; Monod, 1931; Nordenstam, 1931; Ortmann, 1911; Stephensen, 1947; Studer, 1884; Tattersall, 1914, 1918; Vanhöffen, 1914). Arten der Gattung Sphaeroma Latreille, 1802 kommen in der Antarktis nur in der Magellan-Region vor (Walker, 1901). Isocladus Miers, 1876 ist bei Südafrika, und Südaustralien nachgewiesen und ihre Arten kommen in der Subantarktis nur in der Magellan-Region und südlich von Tasmanien vor (Kussakin, 1982; Ramirez, 1974).

Unterordnung Cymothoidea Leach, 1814

Familie "Aegidae" Leach 1815

Von dieser Familie (Abb. 15) sind in der Antarktis bisher nur die Gattungen Aega Leach, 1815 und Rocinela Leach, 1818 nachgewiesen worden. Rocinela-Arten kommen neben der weltweiten Verbreitung nur in der Magellan-Region vor (Ortmann, 1911; Schioedte & Meinert, 1880; Walker, 1901). Aega ist weltweit und zirkumantarktisch verbreitet, ihre Arten kommen in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, den Prinz-Edward-Inseln, den Crozet-Inseln, den Kerguelen- und Macquarie-Inseln vor (vgl. z. B. Amar & Roman, 1973;

Abb. 16: Verbreitung der Cirolanidae in der Antarktis. Kreis 1: Anuropus antarcticus Hale, 1982; Kreis 2: A. australis Schultz, 1977; Schwarzes Dreieck: Cirolana magellanica Walker, 1901; Dreieck 1: Natanolana albinota Vanhöffen, 1914; Dreieck 2: N. anophthalma Kussakin & Vasina, 1982; Dreieck 3: N. intermedia Vanhöffen, 1914; Dreieck 4: N. obtusata Vanhöffen, 1914; Dreieck 5: N. oculata Vanhöffen, 1914; Dreieck 6: N. palidocula (Kussakin & Vasina, 1982); Dreieck 7: N. sp. 1 Stephensen, 1947; Dreieck 8: N. sp. 2 Hale, 1937; Dreieck 9: N. pastorei Giambiagi, 1925; Dreieck 10: N. meridionalis Hodgson, 1910; Dreieck 11: N. nitida; Schwarzer Kreis: Protognathia bathypelagica (Schultz, 1977).

Abb. 17: Verbreitung der Serolidae (Gattungen Frontoserolis, Serolis und Thysanoserolis) in der Antarktis. Dreieck 1: Serolis acuminata Sheppard, 1957; Dreieck 2: S. acutangula Grube, 1871; Dreieck 3: S. antarctica Beddard, 1886; Dreieck 4: S. ovata Sheppard, 1957; Dreieck 5: S. monodi; Dreieck 6: S. rugosa Kussakin, 1982; Dreieck 7: S. serresi Lucas, 1877; Dreieck 8: S. aestimabilis Brandt, 1988; Kreis 1: Frontoserolis aspera (Sheppard, 1933); Kreis 2: F. bouvieri (Richardson, 1906); Kreis 3: F. glacialis (Tattersall, 1921); Kreis 4: F. kempi (Sheppard, 1933); Kreis 5: F. pagenstecheri (Pfeffer, 1887); Kreis 6: F. polita (Pfeffer, 1887); Kreis 7: F. septemcarinata; Schwarzer Kreis: Serolis paradoxa (Fabricius, 1775); Quadrat 1: Thysanoserolis elliptica (Sheppard, 1933); Quadrat 2: T. exigua (Nordenstam, 1933); Quadrat 3: T. platygaster (Sheppard, 1933).

Brandt, im Druck a; Hale, 1952; Hodgson, 1910; Kussakin, 1982; Kussakin & Vasina, 1980, 1982; Nierstrasz, 1931). Aega antarctica Hodgson, 1910 und Aega glacialis Tattersall, 1920 sind die einzigen Arten der Gattung, die in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet sind.

Familie "**Cirolanidae**" Dana, 1853

Diese Familie ist in der Antarktis durch Arten der Gattungen Cirolana Leach, 1818 und Natanolana Bruce, 1981 vertreten (Abb. 16). Cirolana magellanica kommt nur in der Magellan-Region bei Feuerland vor. Die Arten dieser Gattung sind sonst weltweit verbreitet (vgl. z. B. Bruce, 1981; Hale, 1952; Hodgson, 1910; Tattersall, 1920; Vanhöffen, 1914). Alle übrigen Arten gehören der Gattung Natanolana an, die neben ihrer weltweiten Verbreitung in der Hochantarktis fast zirkumantarktisch vorkommt, mit Ausnahme des Gebietes der Bellingshausen- und der Amundsen-See, wo sie bisher nicht nachgewiesen wurde. In der Subantarktis ließen sich Arten dieser Gattung bisher in der Magellan-Region, von Süd-Georgien, von den Crozet-Inseln, den Kerguelen- und Macquarie-Inseln nachweisen (vgl. z. B. Brandt, 1988 b; Bruce, 1981; Carvacho, 1977; Hodgson, 1910; Kussakin, 1967).

Familie **Anuropidae** Stebbing, 1893

Die Arten der Gattung Anuropus Beddard, 1886 (Abb. 16), sind in Amerika, im Ostpazifik und bei Neuseeland verbreitet, in der Antarktis kommen Arten südwestlich der Süd-Sandwich-Inseln, im Weddellmeer, vor Enderbyland, in der Prydz-Bucht und vor der Adelielküste vor (Hale, 1952; Schultz, 1977).

Familie **Protognathiidae** Wägele & Brandt, 1988

Diese Familie mit der monotypischen Gattung Protognathia Wägele & Brandt, 1988 konnte in der Subantarktis bisher bei Feuerland, zwischen Burdwood-Bank und Süd-Georgien, bei

Abb. 18: Verbreitung der **Serolidae** (Gattungen Frontoserolis und Leptoserolis) in der Antarktis. Kreis 1: Frontoserolis waegelei (Brandt, 1988); Kreis 2: F. leachi (Brandt, 1988); Kreis 3: F. nobilis (Brandt, 1988); Kreis 4: F. reptans (Brandt, 1988); Kreis 5: F. serratus (Brandt, 1988); Dreieck 1: Leptoserolis nototropis (Sheppard, 1953); Dreieck 2: L. orbiculata (Sheppard, 1933).

Abb. 19: Verbreitung der **Serolidae** (Gattungen Ceratoserolis, Cristaserolis, Cuspidoserolis) in der Antarktis. Dreieck 1: Ceratoserolis trilobitoides (Eights, 1833); Dreieck 2: C. meridionalis (Bruce, 1908); Dreieck 3: C. pasternaki (Kussakin, 1967); Kreis 1: Cristaserolis plana (Dana, 1853); Kreis 2: C. gaudichaudii (Audouin & Edwards, 1840); Quadrat 1: Cuspidoserolis gerlachei (Monod, 1925); Quadrat 2: C. johnstoni (Hale, 1852); Quadrat 3: C. luethjei (Wägele, 1986).

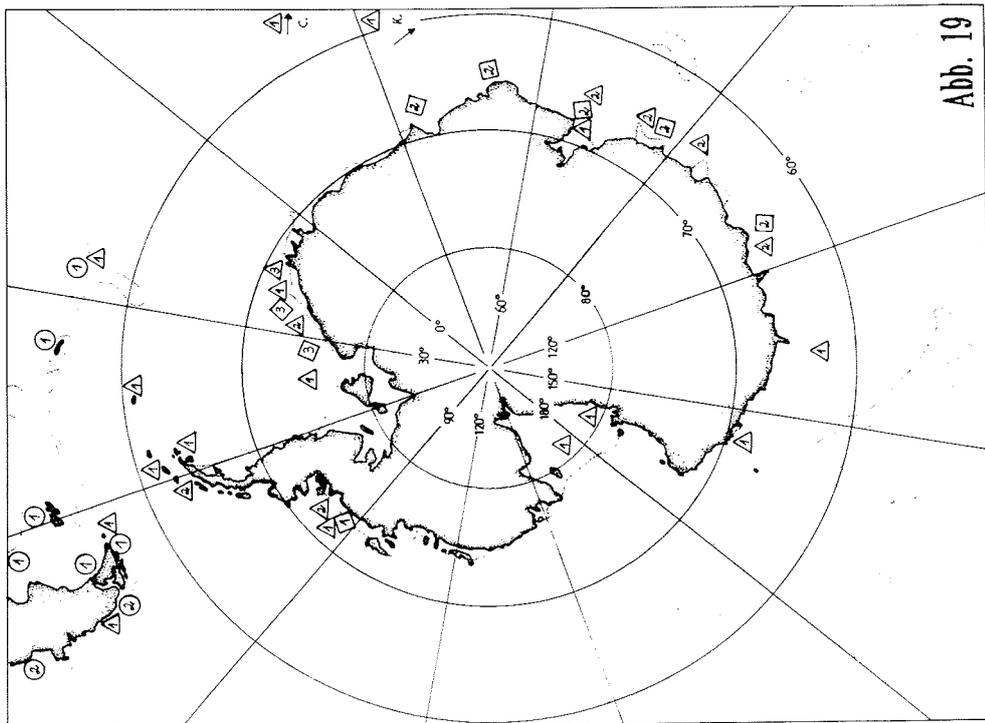


Abb. 19

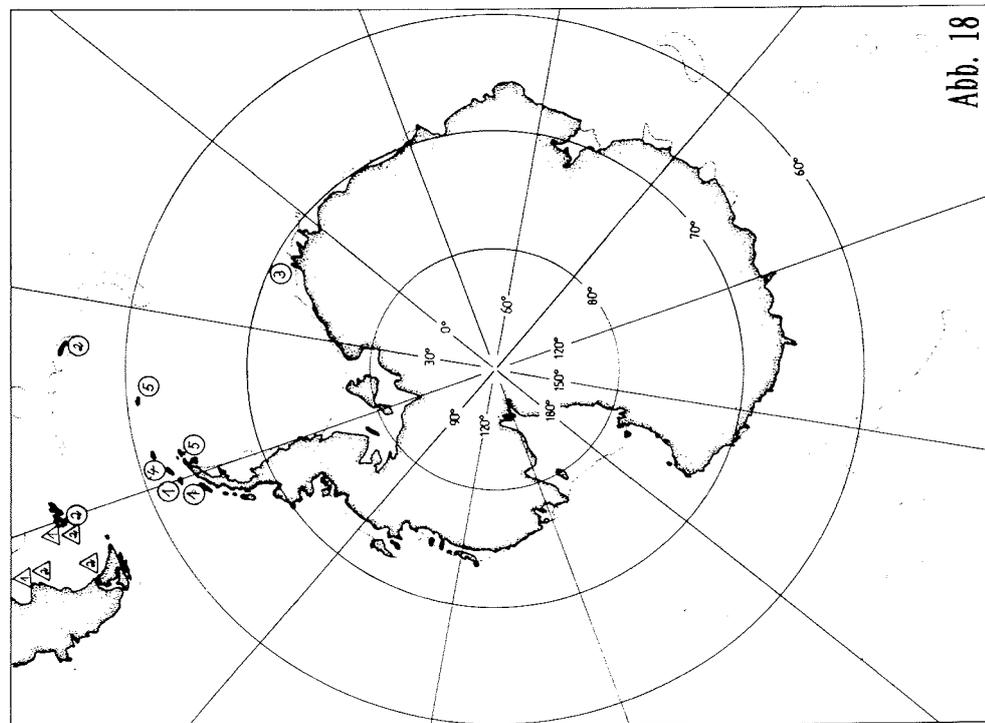
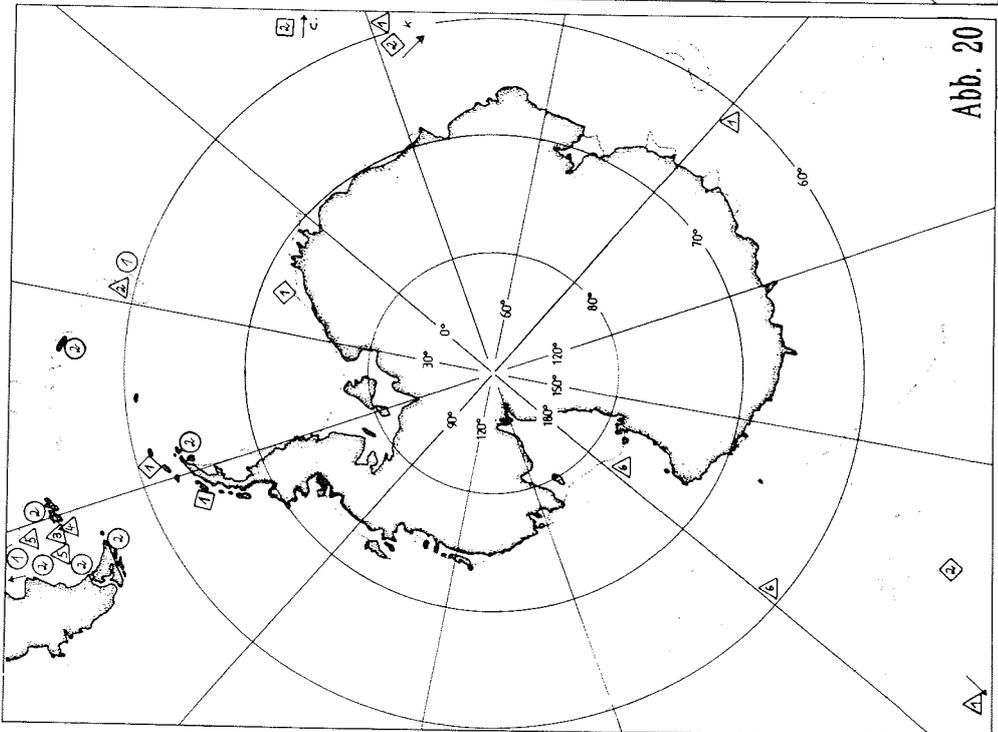
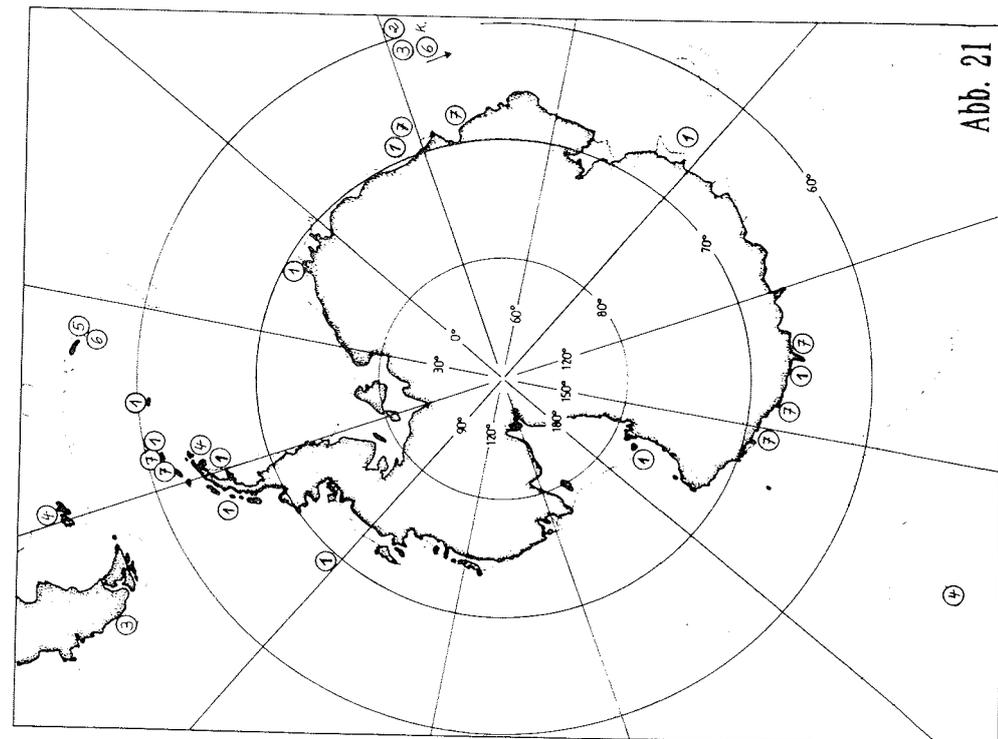


Abb. 18



den der Antarktischen Halbinsel vorgelagerten Inseln, im Weddellmeer und in der Bellingshausen und Amundsen-See nachgewiesen werden (Schultz, 1977, 1978; Wägele & Brandt, 1988; vgl. Abb. 16).

Unterordnung Sphaeromatidea Wägele, 1989

Familie **Serolidae** Dana, 1853

Die meisten Gattungen der antarktischen Serolidae kommen in flachem Wasser vor. Arten der paraphyletischen Gattung "Serolis" Leach, 1818 (Abb. 17) sind in der Magellan-Region, bei den Süd-Orkney-Inseln, bei den Süd-Shetland-Inseln, den Crozet-Inseln, in der Bellingshausen-See, im Weddell- und Rossmeer und aus dem Südindik nachgewiesen worden (vgl. z. B. Beddard, 1884, 1886; Brandt, 1988 b; Kussakin & Vasina, 1982; Nierstrasz, 1931; Nordenstam, 1933; Richardson, 1906, 1908; Sheppard, 1933, 1957). Außerhalb der Antarktis ist diese Gattung nur von Südamerika und Südaustralien bekannt und nur eine Art, Serolis brinki Kensley, 1977 ist bisher bei Südafrika an der Küste von Natal gefunden worden. Frontoserolis n. gen. (Abb. 17 und 18) ist in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Sandwich-Inseln, bei den Crozet-Inseln und den Kerguelen-Inseln, bei den Süd-Orkney-Inseln und den Süd-Shetland-Inseln, in der Bellingshausen-See, im Weddellmeer, vor der Prinzessin-Astrid- und Prinzessin-Ragnhild-Küste sowie östlich von Kap Adare nachgewiesen worden. Die meisten Arten sind jedoch in der Magellan-Region über den Scotia-Bogen, bis zur Antarktischen Halbinsel verbreitet. Aus anderen Gebieten liegen keine Funde vor. Die Arten der Gattung Heteroserolis Nordenstam, 1933 sind im Nordwesten Südamerikas und bei Australien und Tasmanien gefunden worden.

Arten der Gattung Thysanoserolis n. gen. (Abb. 17) kommen nur in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln und bei Süd-Georgien vor.

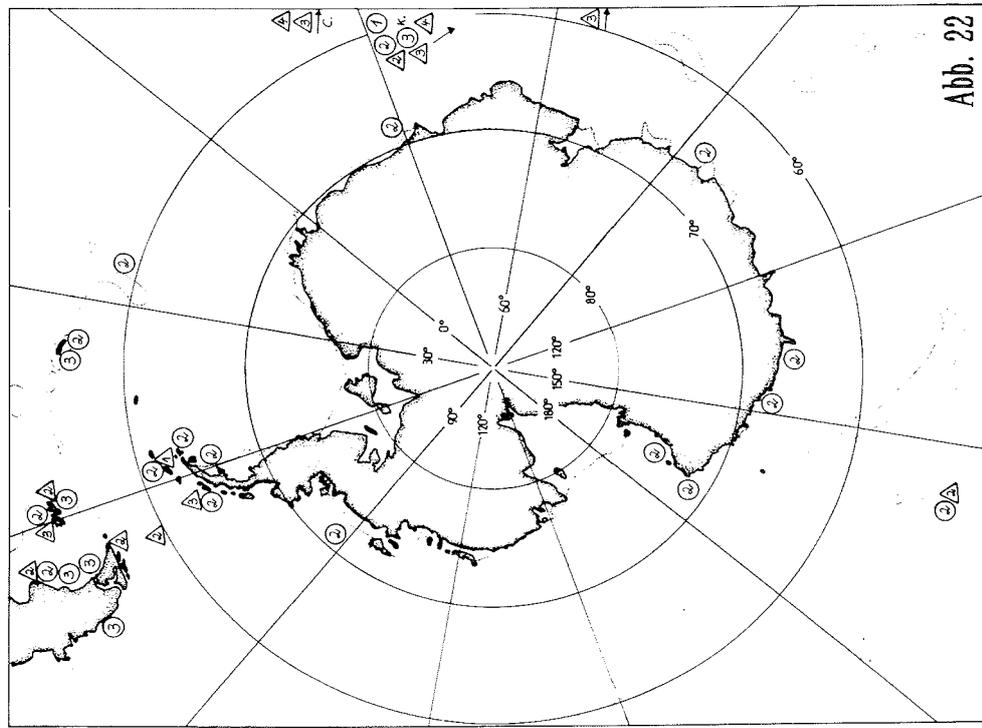
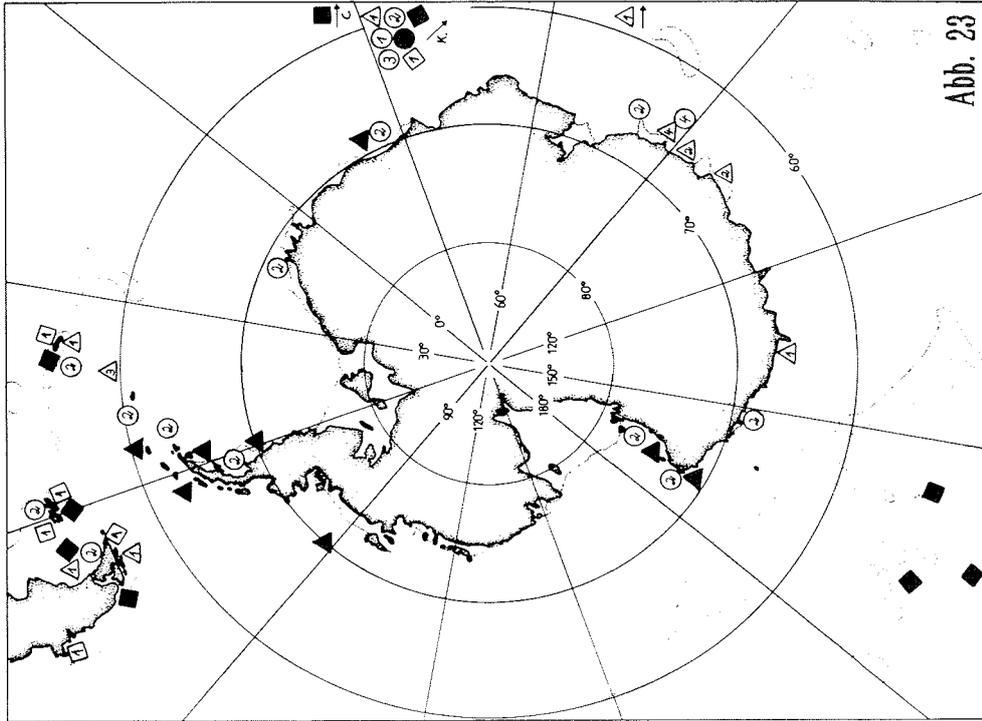
Abb. 20: Verbreitung der **Serolidae** (Gattungen Acanthoserolis, Acutiserolis und Spinoserolis) in der Antarktis. Kreis 1: Acanthoserolis polaris (Richardson, 1911); Kreis 2: A. schythei (Lütken, 1858); Dreieck 1: Acutiserolis bromleyana (Suhm, 1874); Dreieck 2: A. macdonnellae (Menzies, 1962); Dreieck 3: A. margaretae (Menzies, 1962); Dreieck 4: A. maryannae (Menzies, 1962); Dreieck 5: A. neaera (Beddard, 1884); Dreieck 6: A. spinosa (Kussakin, 1967); Quadrat 1: Spinoserolis beddardi (Calman, 1920); Quadrat 2: S. latifrons (White, 1847).

Abb. 21: Verbreitung der **Pleurocopidae** (Asellota) (Gattung Antias) in der Antarktis. Kreis 1: Antias charcoti Richardson, 1906; Kreis 2: A. concavatus Carvacho, 1977; Kreis 3: A. dimorphis Menzies, 1962; Kreis 4: A. hispidus Vanhöffen, 1914; Kreis 5: A. hofsteini Nordenstam, 1933; Kreis 6: A. marmoratus Vanhöffen, 1914; Kreis 7: A. mawsoni Hale, 1937.

Die Gattung Leptoserolis Brandt, 1988 b (Abb. 18) ist bisher nur bei Patagonien und in der Magellan-Region sowie bei den Falkland-Inseln nachgewiesen worden. Südamerika ist die einzige Region, in der Arten dieser Gattung bisher gefunden wurden (Bastida & Torti, 1967; Moreira, 1972; Sheppard, 1933). Ceratoserolis (Cals, 1977) (Abb. 19) ist in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet und besitzt außerdem Arten in Südpatagonien, bei Feuerland, bei den Süd-Sandwich, Süd-Orkney und Süd-Shetland-Inseln, den Crozet- und den Kerguelen-Inseln (vgl. z. B. Brandt, 1988 b; Cals, 1977; Eights, 1883; Kussakin, 1967, 1982; Studer, 1884; Walker, 1901; Vasina, 1982). Arten der Gattung Cristaserolis Brandt, 1988 b (Abb. 19) kommen nur bei West- und Ostpatagonien, in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln und bei Süd-Georgien vor und sind sonst nur von Südchile bekannt (vgl. z. B. Bastida & Torti, 1970; Moreira, 1974; Richardson, 1911). Cuspidoserolis Brandt, 1988 b (Abb. 19) ist in der Hochantarktis (Bellingshausen-See, Weddellmeer, Gunnerus-Rücken, Enderbyland, Fram-Bank, Davis-See und Budd-Küste) nachgewiesen worden (vgl. Hale, 1952; Monod, 1925; Wägele, 1986). Acanthoserolis Brandt, 1988 b (Abb. 20) kommt außerhalb der Subantarktis nur in Südamerika (Brasilien, Uruguay, Argentinien, Chile) vor. In der Subantarktis siedeln Arten bei Feuerland, den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, bei den Süd-Sandwich-Inseln und bei den Inseln der Antarktischen Halbinsel (vgl. z. B. Lütken, 1858; Richardson, 1911). Arten von Acutiserolis Brandt, 1988 b (Abb. 20) sind bisher in Südamerika, im Südatlantik und bei Neuseeland gefunden worden, in der Antarktis kommen Arten bei den Falkland-Inseln, den Süd-Sandwich-Inseln, den Kerguelen-Inseln, in der Nähe der Gauss-Station sowie bei den Auckland-Inseln und an der Oates-Küste vor (vgl. z. B. Beddard, 1884; Kussakin, 1967; Menzies, 1962; Suhm, 1876). Spinoserolis Nordenstam, 1933 (Abb. 20) ist bisher bei den Süd-Shetland-Inseln, aus dem Weddellmeer, von den

Abb. 22: Verbreitung der **Janiridae** (Gattung Notasellus) und **Joeropsidae** (Gattung Joeropsis) (Asellota) in der Antarktis. Kreis 1: Notasellus chilensis (Menzies, 1962); Kreis 2: N. sarsii Pfeffer, 1887; Kreis 3: N. trilobatus Richardson, 1910; Dreieck 1: Joeropsis antarctica Menzies & Schultz, 1968; Dreieck 2: J. curvicornis (Nicolet, 1849); Dreieck 3: J. intermedius Nordenstam, 1933; Dreieck 4: J. marionis Beddard, 1886.

Abb. 23: Verbreitung der **Janiridae** (Asellota) (Gattungen Austrofilius, Caecianiropsis, Ectias, Iais, Jathrippa und Neojaera) in der Antarktis. Kreis 1: Austrofilius arnaudi Kussakin & Vasina, 1980; Kreis 2: A. furcatus Hodgson, 1910; Kreis 3: A. pusillus (Barnard); Kreis 4: A. serratus Vanhöffen, 1914; Schwarzer Kreis: Caecianiropsis ectiformis (Vanhöffen, 1914); Schwarzes Dreieck: Ectias turqueti Richardson, 1906; Schwarzes Quadrat: Iais pubescens (Dana, 1852); Quadrat 1: Jathrippa longicauda (Chilton, 1884); Dreieck 1: Neojaera antarctica (Pfeffer, 1887); Dreieck 2: N. pallida (Kussakin, 1982); Dreieck 3: N. caeca Kussakin, 1984; Dreieck 4: N. octodentata (Vanhöffen, 1914).



Crozet-Inseln, den Kerguelen- und von den Campbell-Inseln nachgewiesen worden und kommt sonst hauptsächlich im indopazifischen Raum vor (Brandt, 1988 b; Calman, 1920; Nordenstam, 1933).

Unterordnung Asellota Latreille, 1802

Überfamilie Janiroidea Sars, 1897

Familie **Pleurocopidae** Fresi & Schiecke, 1972

Von dieser Familie, deren Arten nur auf dem Schelf vorkommen, ist die Gattung Antias Richardson, 1906 (Abb. 21) in der Hochantarktis zirkumpolar verbreitet. Ihre Arten kommen bei Südwestpatagonien, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Orkney-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln, den Kerguelen-Inseln und bei den Campbell-Inseln vor (vgl. z. B. Carvacho, 1977; Kensley, 1976; Nierstrasz, 1941; Richardson, 1906, 1908; Sivertsen & Holthuis, 1980; Vanhöffen, 1914). Außerhalb der Antarktis ist diese Gattung in Mittel- und Südamerika verbreitet, nur eine Art, Antias extans (Barnard, 1914) ist in Südafrika nachgewiesen worden.

Familie **Joeropsidae** Nordenstam, 1933

Von dieser Familie kommt Joeropsis Koehler, 1885 mit 4 Arten in der Antarktis vor (Abb. 22). Diese Gattung ist auf die Subantarktis beschränkt, ihre Arten kommen bei Südostpatagonien, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Sandwich-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln, den Crozet-Inseln, den Kerguelen- und den Macquarie-Inseln vor. Die Gattung ist außerdem im Mittelmeer, bei den Kurilen und an beiden Küsten Mittelamerikas nachgewiesen worden (vgl. z. B. Birstein, 1968; Kussakin & Vasina, 1980, 1982; Menzies & Schultz, 1968; Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914; Wolff, 1962).

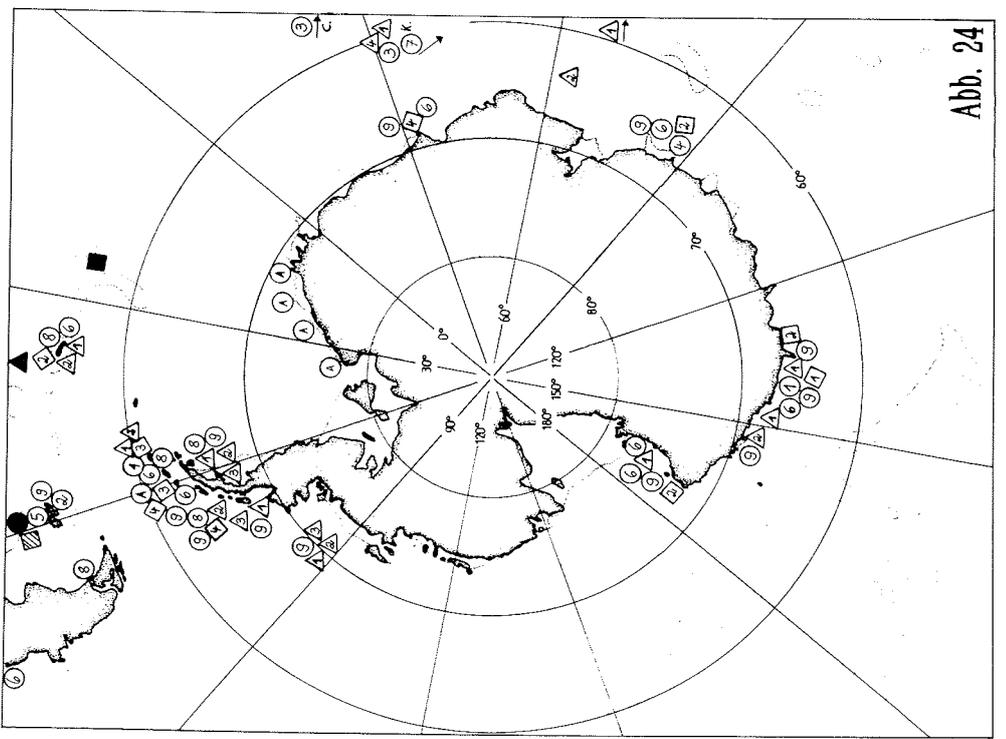
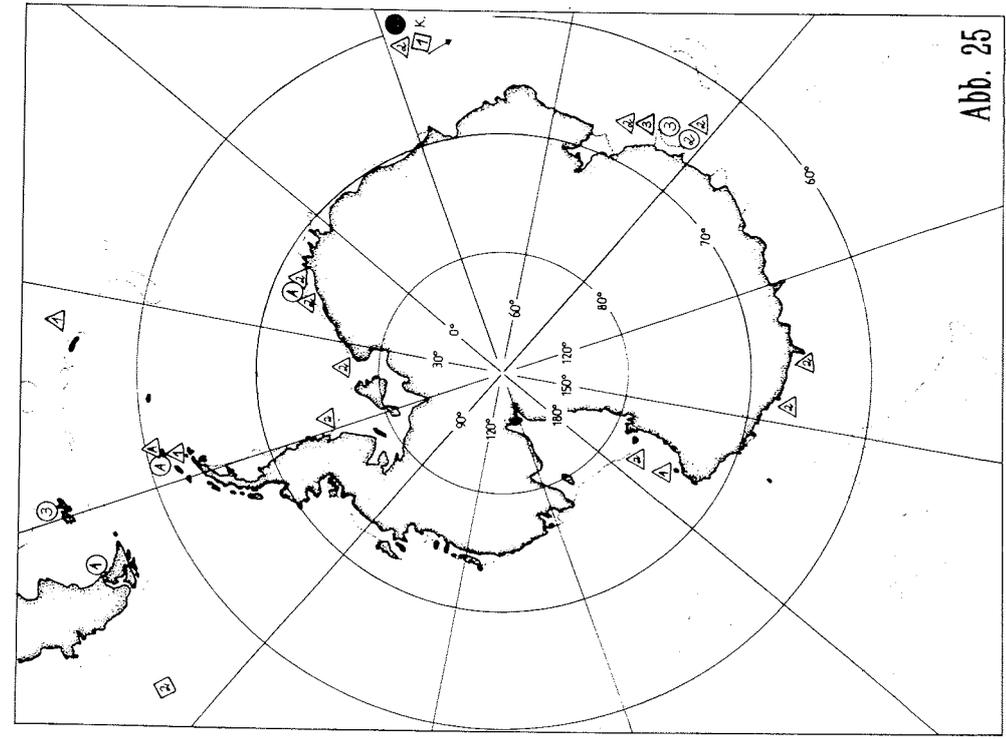
Familie **Janiridae** Sars, 1899

Von den Janiridae kommen mehrere Gattungen in der Antarktis vor. Notasellus Pfeffer, 1887 (Abb. 22) ist zirkumantarktisch verbreitet, es kommen Arten in Südpatagonien, in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Sandwich, Süd-Shetland, bei den Kerguelen- und den Macquarie-Inseln vor. Außerdem wurde diese Gattung in Südamerika und Südafrika nachgewiesen (vgl. z. B. Amar & Roman, 1973; Hodgson, 1910; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1931; Pfeffer, 1887; Vanhöffen, 1914; Vasina, 1982). Caecianiropsis Menzies & Petit, 1956 (Abb. 23) wurde bisher nur bei den Kerguelen-Inseln nachgewiesen (Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914). Arten der Gattung Ectias Richardson, 1906 (Abb. 12) sind bei den Süd-Shetland-Inseln und an der Prinzessin-Astrid-Küste verbreitet, eine Art wurde vor Südafrika gefunden (vgl. z. B. Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941; Richardson, 1906, 1913; Tattersall, 1920). Arten von Iais Bovallius, 1886 (Abb. 23) sind in ihrer Verbreitung beschränkt auf Südpatagonien und die Magellan-Region, die Falkland-Inseln, die Crozet-, und Kerguelen-, Macquarie- und

Campbell-Inseln. Arten dieser Gattung wurden auch in Mittelamerika, Südafrika, Sri Lanka, Indonesien und Südaustralien gefunden (vgl. z. B. Barnard, 1914; Beddard, 1886; Miers, 1879; Ortmann, 1911; Sivertsen & Holthuis, 1980; Studer, 1879; Vanhöffen, 1914). Arten der Gattung Iathrippa Leach, 1814 (Abb. 23) wurden bisher nur in Südwestpatagonien, der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien und den Kerguelen-Inseln gefunden. Die Gattung ist außerdem in Mittel- und Südamerika und in Südaustralien verbreitet (vgl. z. B. Beddard, 1886; Kussakin & Vasina, 1980; Nierstrasz, 1941; Sivertsen & Holthuis, 1980; Tattersall, 1920). Neojaera Nordenstam, 1933 (Abb. 23) ist mit einigen Arten in der Hochantarktis nur in der Ostantarktis gefunden worden und kommt außerdem in der Magellan-Region, bei Süd-Georgien und den Kerguelen-Inseln vor. In Südamerika (Peru, Chile), Südafrika und in der Arktis wurde diese Gattung ebenfalls nachgewiesen (Nierstrasz, 1941; Schultz, 1976; Sivertsen & Holthuis, 1980; Vanhöffen, 1914).

Familie **Paramunnidae** Vanhöffen, 1914

Aus dieser Familie kommen mehrere Gattungen in der Antarktis vor (Abb. 24 und 25). Arten von Paramunna Sars, 1866 (Abb. 24) sind in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet, außerdem bei Westpatagonien, in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, Süd-Georgien, den Crozet- und bei den Kerguelen-Inseln. Weitere Funde von Arten dieser Gattung außerhalb der Antarktis wurden von England, Skandinavien, Irland, den Lofoten, Südafrika und Kalifornien bekannt (vgl. z. B. Hale, 1937; Kensley, 1980; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Richardson, 1906, 1913; Sivertsen & Holthuis, 1980). Arten von Austrosignum Hodgson, 1910 (Abb. 24) sind bisher nur in der Antarktis gefunden worden (Falkland-Inseln, Süd-Georgien, Süd-Shetland-Inseln, Antarktische Halbinsel, Gunnerus-Rücken, Davis-See, Dumont D'Urville und Kap Adare) (vgl. z. B. Amar & Roman, 1973; Hale, 1937; Hodgson, 1910; Monod, 1931; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Vanhöffen, 1914). Arten der Gattung Antennulosignum Nordenstam, 1933 (Abb. 24) sind bisher nur bei den Falkland-Inseln gefunden worden (Nordenstam, 1933). Abyssianira (Menzies, 1956) (Abb. 24) wurde neben ihrer Verbreitung in Süd- und Ostaustralien und Osttasmanien sonst nur nördlich von Süd-Georgien in der argentinischen Tiefsee nachgewiesen (Just, 1990; Menzies, 1956, 1962). Arten von Bathygonium Kussakin, 1984 (Abb. 24) sind bisher nur östlich der Süd-Sandwich-Inseln gefunden worden (Kussakin, 1984). Arten der Gattung Pleurogonium Sars, 1864 (Abb. 25) kommen nur bei den Kerguelen-Inseln vor. Einige Arten wurden auch bei Kalifornien und in der Arktis gefunden (vgl. z. B. Beddard, 1886; Nierstrasz, 1941; Sivertsen & Holthuis, 1980). Pleurosignum-Arten Vanhöffen, 1914 (Abb. 25) wurden in der Antarktis bisher in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln, im Weddellmeer und in der Davis-See nachgewiesen. Eine Art wurde auch bei Südafrika gefunden (vgl. z. B. Menzies, 1962; Nordenstam, 1933; Sivertsen & Holthuis, 1980; Vanhöffen, 1914). Coulmannia Hodgson, 1910 (Abb. 14) konnte bisher nur in der Antarktis nachgewiesen werden. Arten dieser Gattung kommen bei Süd-Georgien, Elephant, im Weddellmeer, bei den Amsterdam Inseln, den Kerguelen-Inseln, in der Davis-See, bei



Dumont D'Urville, vor der Adelie-Küste, bei der Coulman-Insel und im Rossmeer im McMurdo Sund vor (vgl. z. B. Amar & Roman, 1982; Hale, 1937; Hodgson, 1910; Kussakin, 1982; Tattersall, 1920). Neasellus-Arten Beddard, 1886 (Abb. 25) sind nur aus dem pazifischen Sektor der Antarktis und von den Kerguelen-Inseln bekannt (Beddard, 1886).

Familie **Munnidae** Sars, 1899

Diese Familie besitzt 6 Gattungen in der Antarktis (Abb. 26). Von diesen ist Astrurus Beddard, 1886 (Abb. 26) (nach Wägele, 1989 = incertae sedis) bisher im Weddellmeer, bei den Kerguelen-Inseln, in der Davis-See und bei den Macquarie-Inseln nachgewiesen

Abb. 24: Verbreitung der **Paramunnidae** (Asellota) (Gattungen Paramunna, Austrosignum; Munnogonium; Antennulosignum; Abyssianira und Bathygonium) in der Antarktis. Kreis 1: Paramunna arnaudi Amar & Roman, 1973; Kreis 2: P. dentata Nordenstam, 1933; Kreis 3: P. foresti Carvacho, 1977; Kreis 4: P. gaussi Vanhöffen, 1914; Kreis 5: P. integra Nordenstam, 1933; Kreis 6: P. lunata (Hale, 1937); Kreis 7: P. dilatata Vanhöffen, 1914; Kreis 8: P. subtriangulata (Richardson, 1908); Kreis 9: P. serrata (Richardson, 1908); Kreis A: Paramunna spec., undeterminiertes AWI-Material; Dreieck 1: A. rostrata (Hodgson, 1910); Dreieck 2: P. antarctica (Richardson, 1906); Dreieck 3: A. gaini (Richardson, 1913); Dreieck 4: P. kerguelensis Vanhöffen, 1914. Quadrat 1: Austrosignum dubia (Hale, 1937); Quadrat 2: A. glaciale Hodgson, 1910; Quadrat 3: A. spinosum Kussakin, 1982; Quadrat 4: A. incisa (Richardson, 1908); Quadrat straffiert: Munnogonium falklandicum (Nordenstam, 1913); Schwarzer Kreis: Antennulosignum elegans Nordenstam, 1933; Schwarzes Dreieck: Abyssianira argentensis Menzies, 1962; Schwarzes Quadrat: Bathygonium moskalevi Kussakin, 1984.

Abb. 25: Verbreitung der **Paramunnidae** (Asellota) (Gattungen Pleurogonium, Pleurosignum, Coulmannia, und Neasellus) in der Antarktis. Schwarzer Kreis: Die Arten Pleurosignum albidum Beddard, 1886 und P. serratum Beddard 1886 kommen beide auf den Kerguelen-Inseln vor; Kreis 1: Pleurosignum chilense Menzies, 1962; Kreis 2: P. elongatum Vanhöffen, 1914; Kreis 3: P. magnum Vanhöffen, 1914; Kreis A: Pleurosignum spec., undeterminiertes AWI-Material; Dreieck 1: Coulmannia australis Hodgson, 1910; Dreieck 2: C. frigida Hodgson, 1910; Dreieck 3: C. spinifer (Hodgson, 1910); Quadrat 1: Neasellus kerguelensis Beddard, 1886; Quadrat 2: N. occultum (Schultz, 1977). 1973; Carvacho, 1977; Kussakin, 1982; Kussakin & Vasina, 1982; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1887; Schultz, 1976). Austrofilius Hodgson, 1910 (Abb. 23) ist in der Hochantarktis auf der ostantarktischen Seite artenreicher als in der Westantarktis und kommt sonst noch in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, Süd-Georgien, den Süd-Orkney-Inseln, den Süd-Shetlands und den Kerguelen-Inseln vor. Außerdem wurde diese Gattung bei Südafrika nachgewiesen (vgl. z. B. Amar & Roman, 1973; Hodgson, 1910; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1931; Pfeffer, 1887; Vanhöffen, 1914; Vasina, 1982).

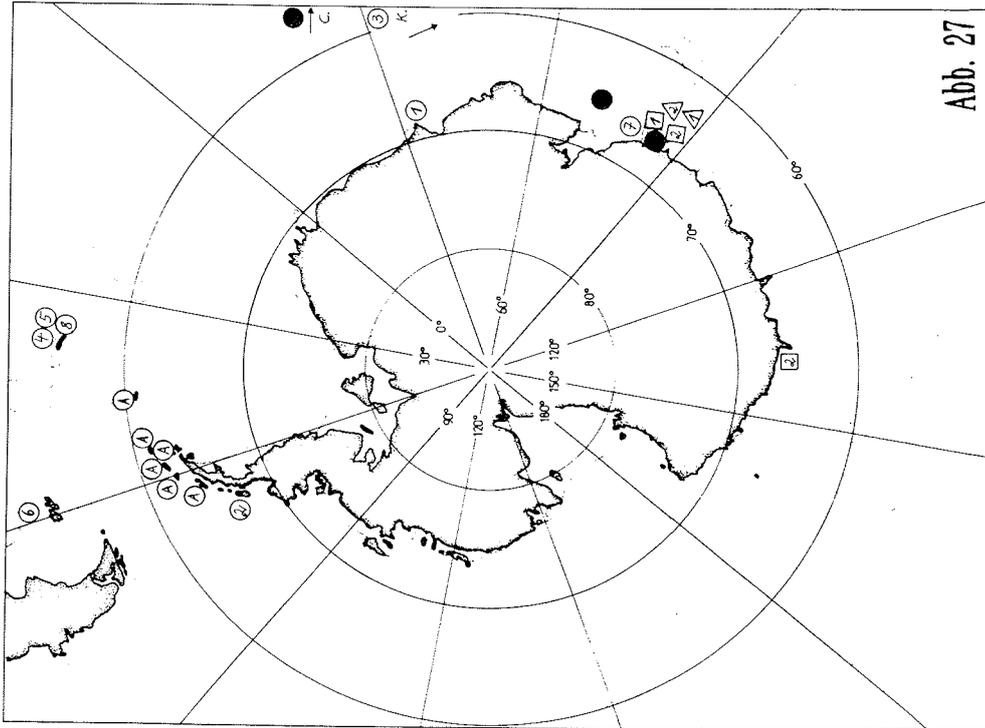


Abb. 27

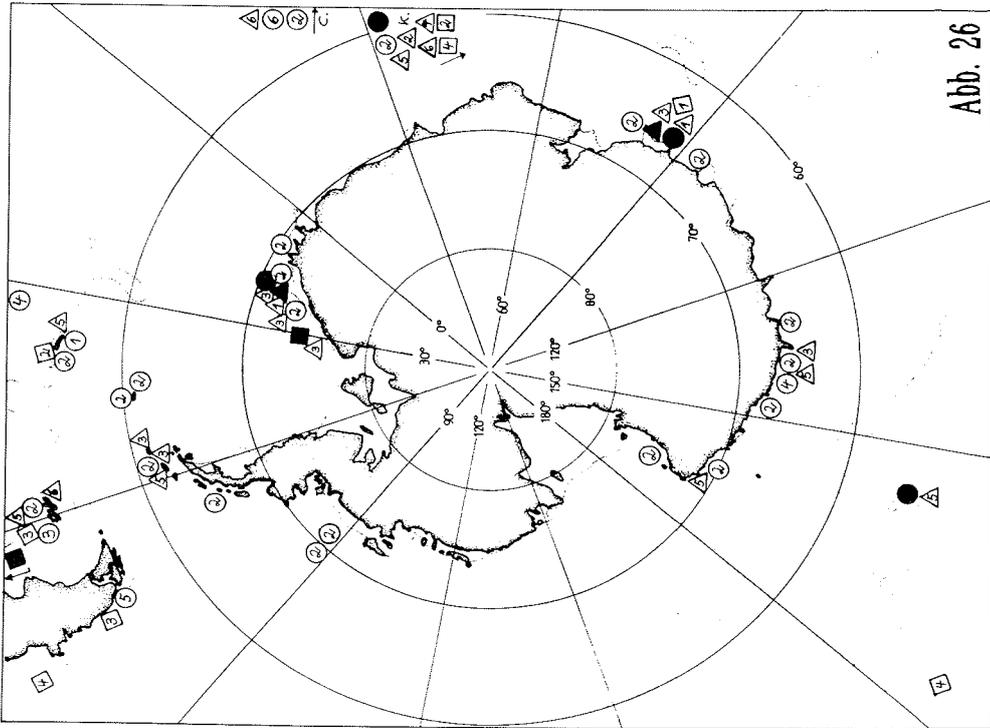


Abb. 26

worden (Beddard, 1886; Kussakin, 1967, 1982; Vanhöffen, 1914). Echinomunna-Arten Vanhöffen, 1914 (Abb. 26) sind ebenfalls nur aus der Antarktis bekannt und wurden bisher nur im Weddellmeer und in der Davis-See gefunden (Kensley, 1976; Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914). Zoromunna Menzies & George, 1972 (Abb. 26) kommt mit nur einer Art im Weddellmeer und bei Ostpatagonien vor (Menzies & George, 1972). Munna Krøyer, 1839 (Abb. 26) ist weltweit und zirkumantarktisch verbreitet, ihre Arten kommen in der Subantarktis außerdem bei Feuerland, den Falkland-Inseln, Süd-Georgien, den Süd-Orkney, den Crozet-, den Kerguelen- und Macquarie-Inseln vor (vgl. z. B. Amar & Roman, 1973; Carvacho, 1977; Hale, 1937; Menzies, 1962; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Pfeffer, 1887; Vanhöffen, 1914; Vasina, 1982). Arten von Uromunna (Abb. 26) sind bisher bei den Falkland-Inseln, bei Südwestpatagonien und den Auckland-Inseln, außerhalb der Antarktis in Australien und Südamerika nachgewiesen worden (vgl. Menzies, 1962; Nordenstam, 1933; Sivertsen & Holthuis, 1980).

Abb. 26: Verbreitung der **Munnidae** (Asellota) (Gattungen Astrurus, Echinomunna, Zoromunna und Munna) in der Antarktis. Schwarzer Kreis: Astrurus crucicauda Beddard, 1886 kommt bei den Kerguelen-Inseln und bei den Macquarie-Inseln vor; A. ornatus Vanhöffen, 1914 ist nur von der Gauss-Station bekannt; Schwarzes Dreieck: Echinomunna horrida Vanhöffen, 1914; Schwarzes Quadrat: Zoromunna setifrons Menzies & George, 1972; Kreis 1: Munna affinis Nordenstam, 1933; Kreis 2: M. antarctica (Pfeffer, 1887); Kreis 3: M. argentinæ Menzies, 1962; Kreis 4: M. bituberculata Nordenstam, 1933; Kreis 5: M. chilensis Menzies, 1962; Kreis 6: M. crozetensis Kussakin & Vasina, 1982; Dreieck 1: Munna cryophila Vanhöffen, 1914; Dreieck 2: M. dentata Vanhöffen, 1914; Dreieck 3: M. globicauda Vanhöffen, 1914; Dreieck 4: M. kerguelensis Kussakin & Vasina, 1982; Dreieck 5: M. maculata Beddard, 1886; Dreieck 6: M. pallida Beddard, 1886; Quadrat 1: Munna psychrophila Vanhöffen, 1914; Quadrat 2: M. studeri; Quadrat 3: M. (Uromunna) nana Nordenstam, 1933; Quadrat 4: M. (Uromunna) schauinslandi Sars, 1905.

Abb. 27: Verbreitung der **Nannoniscidae** (Asellota) (Gattungen Austroniscus und Nannoniscus), der **Desmosomatidae** (Asellota) (Gattung Desmosoma) und der **Dendrotionidae** (Asellota) (Gattung Acanthomunna) in der Antarktis. Dreieck 1: Austroniscus ovalis Vanhöffen, 1914; Dreieck 2: A. rotundatus Vanhöffen, 1914; Quadrat 1: Nannoniscus australis Vanhöffen, 1914; Quadrat 2: N. bidens Vanhöffen, 1914; Kreis 1: Desmosoma antarcticum Kussakin, 1982; Kreis 2: D. anversense Schultz, 1979; Kreis 3: D. auritum Carvacho, 1977; Kreis 4: D. australis Nordenstam, 1933; Kreis 5: D. brevipes Nordenstam, 1933; Kreis 6: D. falklandicum Nordenstam, 1933 (= Eugerdella); Kreis 7: D. longimanus (Vanhöffen, 1914) (= Disparella); Kreis 8: D. modestum Nordenstam, 1933; Kreis A: Desmosoma spec., undeterminiertes AWI-Material; Schwarzer Kreis: Acanthomunna spinipes (Vanhöffen, 1914) (= Mormomunna).

Familie **Nannoniscidae** Hansen, 1916

Diese Familie ist in der Antarktis mit 2 Gattungen vertreten (Abb. 27), Nannoniscus Sars, 1869 und Austroniscus Vanhöffen, 1914. Ihre Arten wurden nur in der Davis-See bei der Gauss-Station und bei Dumont D'Urville nachgewiesen. Nannoniscus-Arten sind außerdem im Nordatlantik, Arten von Austroniscus sind auch bei Westgrönland und östlich von Japan im Kurilen-Kamchatka-Graben gefunden worden (Siebenaller & Hessler, 1981).

Familie **Desmosomatidae** Sars, 1899

Nur Arten einer Gattung dieser Familie kommen in der Antarktis vor (Abb. 27). Desmosoma-Arten Sars, 1899 können bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, bei den Süd-Orkney, den Süd-Shetland-Inseln, bei der Antarktischen Halbinsel, auf dem Gunnerus-Rücken, in der Davis-See und bei den Kerguelen-Inseln gefunden werden, außerdem kommen Arten in der Arktis und im Mittelmeer vor (vgl. z. B. Brandt, im Druck d); Carvacho, 1977; Hessler, 1970; Kussakin, 1982; Nordenstam, 1933; Vanhöffen, 1914).

Familie **Dendrotionidae** Vanhöffen, 1914

Arten der Gattung Acanthomunna Beddard, 1884 (Abb. 27) kommen bei den Kerguelen-Inseln, nordöstlich von Enderbyland und bei der Fram-Bank vor, außerdem wurden Arten bei Island, im Südatlantik, bei Kalifornien und bei Neuseeland gefunden (Kensley, 1978; Vanhöffen, 1914).

Abb. 28: Verbreitung der **Idoteidae** (Gattungen Idotea, Pentidothea) und **Holognathidae** (Gattung Zenobianopsis) (Valvifera) in der Antarktis. Kreis 1: Idotea annulata Dana, 1853; Kreis 2: I. brevicauda Dana, 1849; Kreis 3: I. metallica Bosc, 1802; Kreis 4: I. rotundicauda Pfeffer, 1890; Kreis 5: I. unguolata Miers, 1883 (= Paridothea); Schwarzer Kreis: Pentidothea elongata (White); Schwarzes Dreieck: Zenobianopsis caeca Hale, 1946; Schwarzes Quadrat: Zenobianopsis rotundicauda Kussakin, 1967 (Holognathidae).

Abb. 29: Verbreitung der **Idoteidae** (Gattungen Crabyzos, Edotia und Erichsonella) und **Holognathidae** (Gattung Cleantis) (Valvifera) und der Familie **Chaetiliidae** (Valvifera) (Gattung Glyptonotus) in der Antarktis. Schwarzes Dreieck: Crabyzos elongatus (Miers, 1881); Dreieck 1: Cleantis granulatus Heller, 1861; Dreieck 2: C. linearis Dana, 1849; Kreis 1: Edotia annulata (Dana, 1853); Kreis 2: E. bilobata Nordenstam, 1933; Kreis 3: E. corrugata Sheppard, 1957; Kreis 4: E. lilljeborgi Ohlin, 1901; Kreis 5: E. magellanica Cunningham, 1871; Kreis 6: E. oculata Ohlin, 1901; Kreis 7: E. oculopetiolata Sheppard, 1957; Kreis 8: E. pulchra Brandt, 1990; Kreis 9: E. tuberculata Guerin-Meneville, 1843; Schwarzer Kreis: Erichsonella nordenskjöldi (Ohlin, 1901); Schwarzes Quadrat: Glyptonotus antarcticus Eights, 1853.

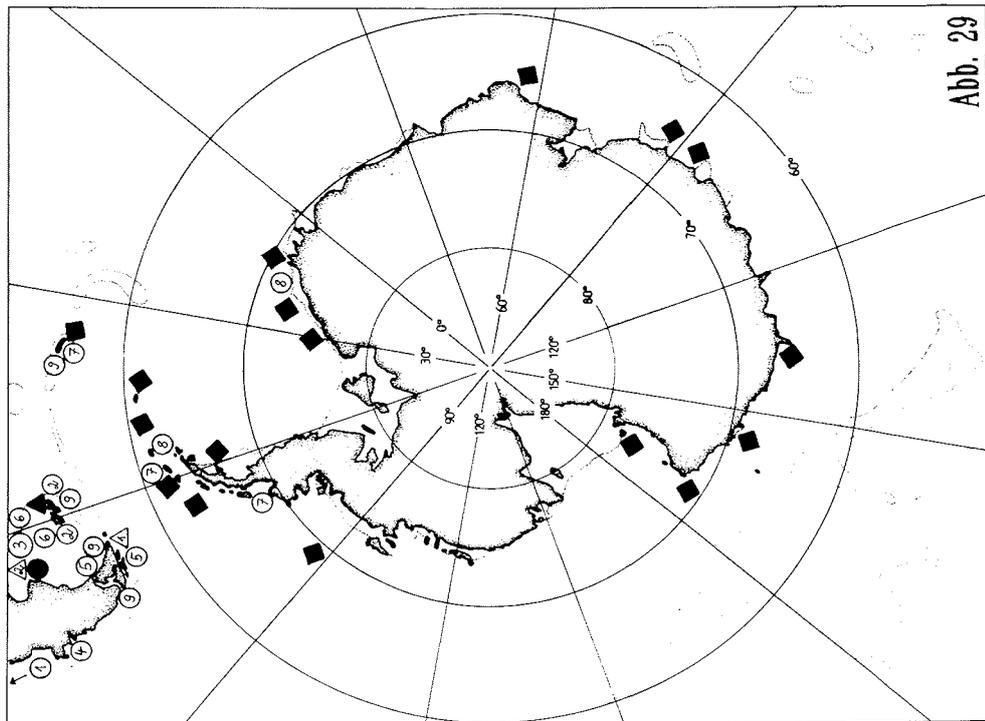


Abb. 29

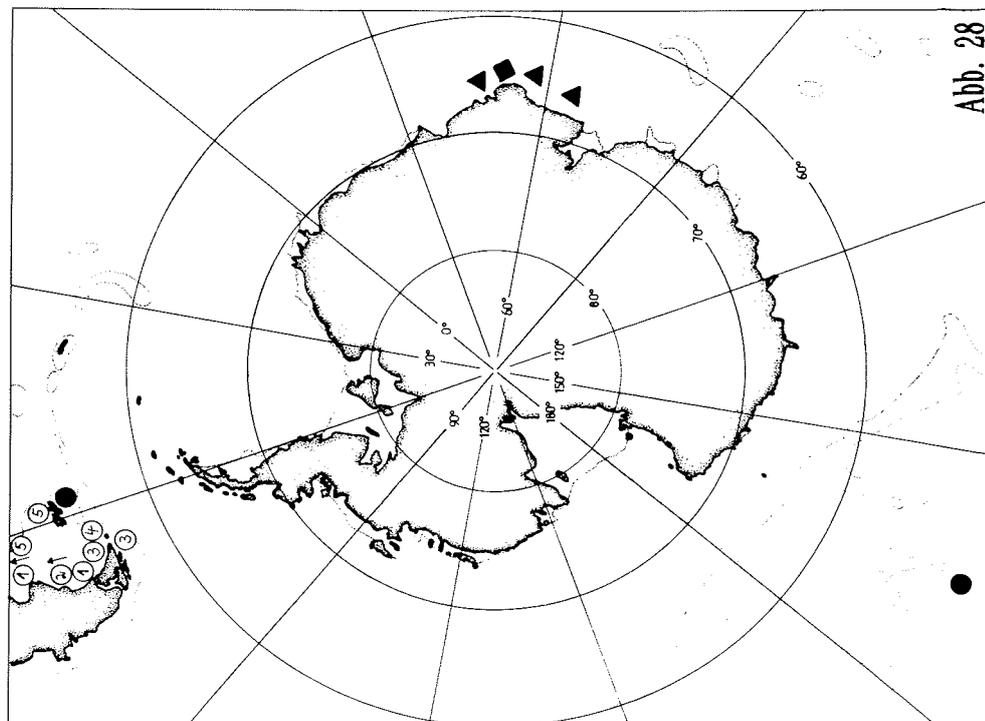


Abb. 28

Unterordnung Valvifera Sars, 1882

Familie **Holognathidae** Thomson, 1904

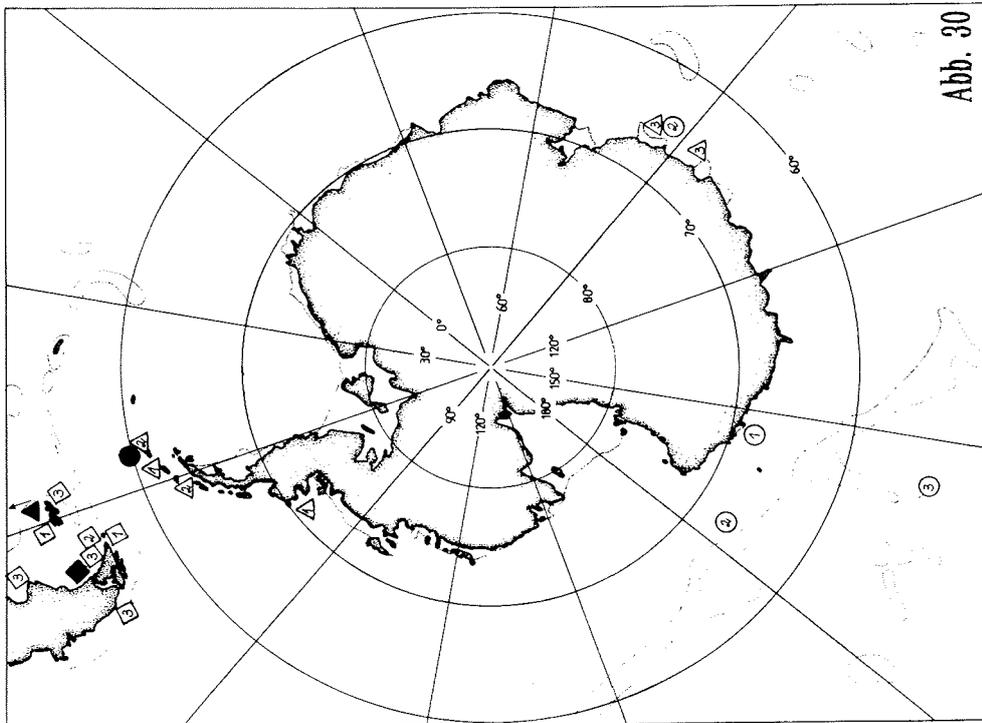
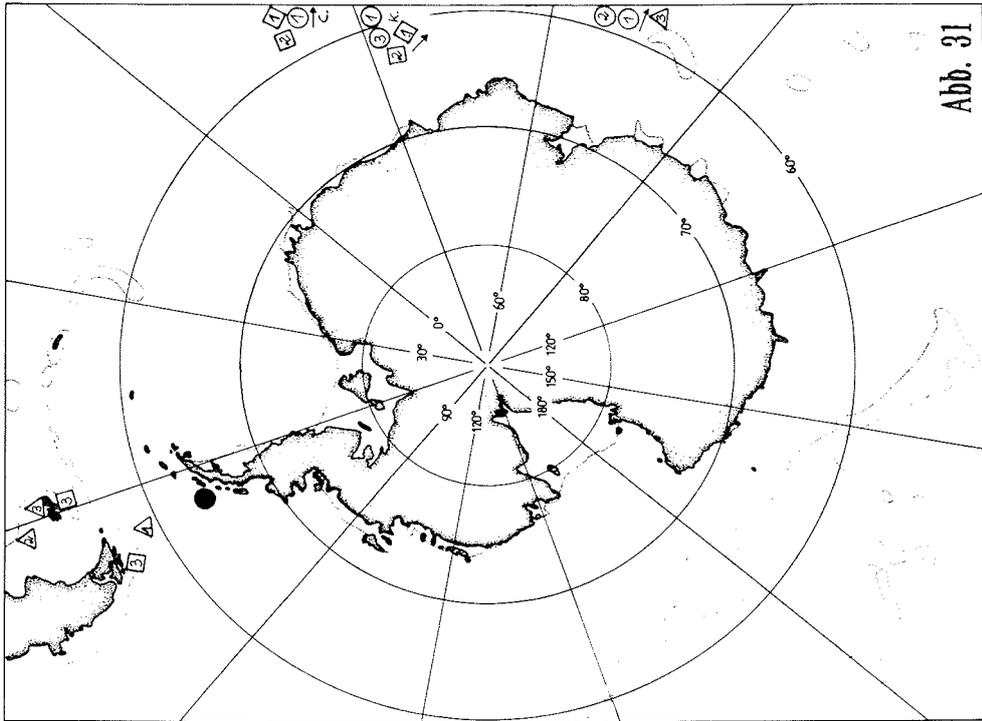
Zenobianopsis-Arten Hale, 1946 (Abb. 28) sind bisher nur in der Antarktis bei Enderbyland gefunden worden. Arten von Cleantis Dana, 1849 (Abb. 29) sind in der Antarktis nur aus Ostpatagonien und von Feuerland bekannt, einige Arten können außerdem in Mittel- und Südamerika, bei Südindien, bei Südastralien und Neuseeland gefunden werden (vgl. z. B. Dana, 1853; Kensley, 1976; Miers, 1883; Ohlin, 1901). Alle bisher beschriebenen antarktischen Valviferen wurden von Wägele (1991) in einer Monographie zusammengefaßt.

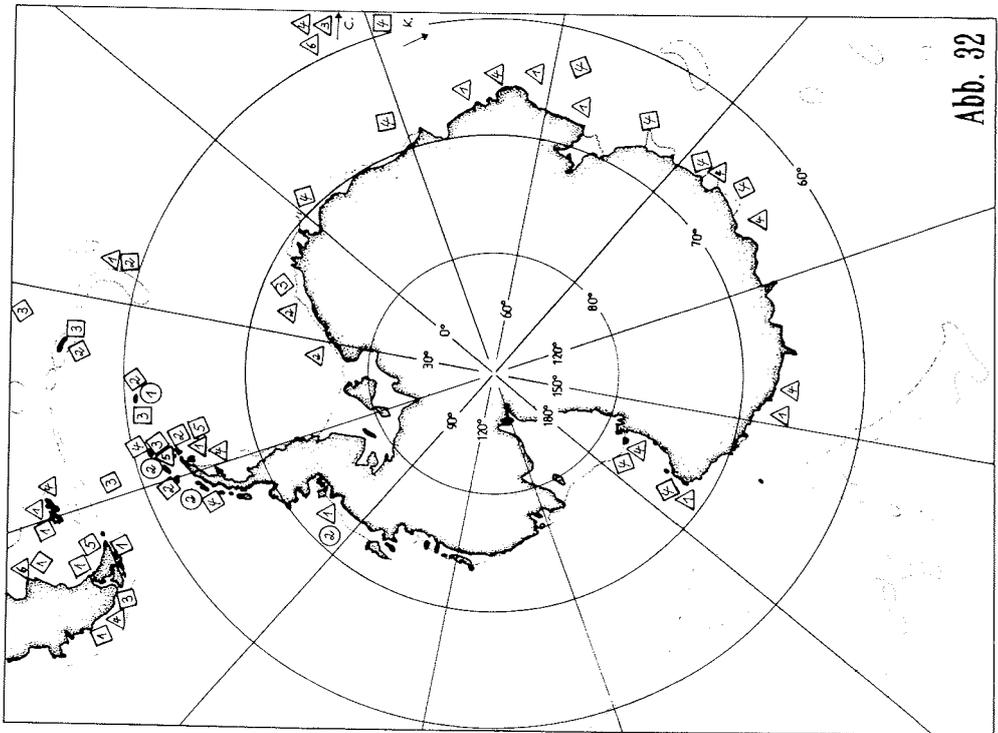
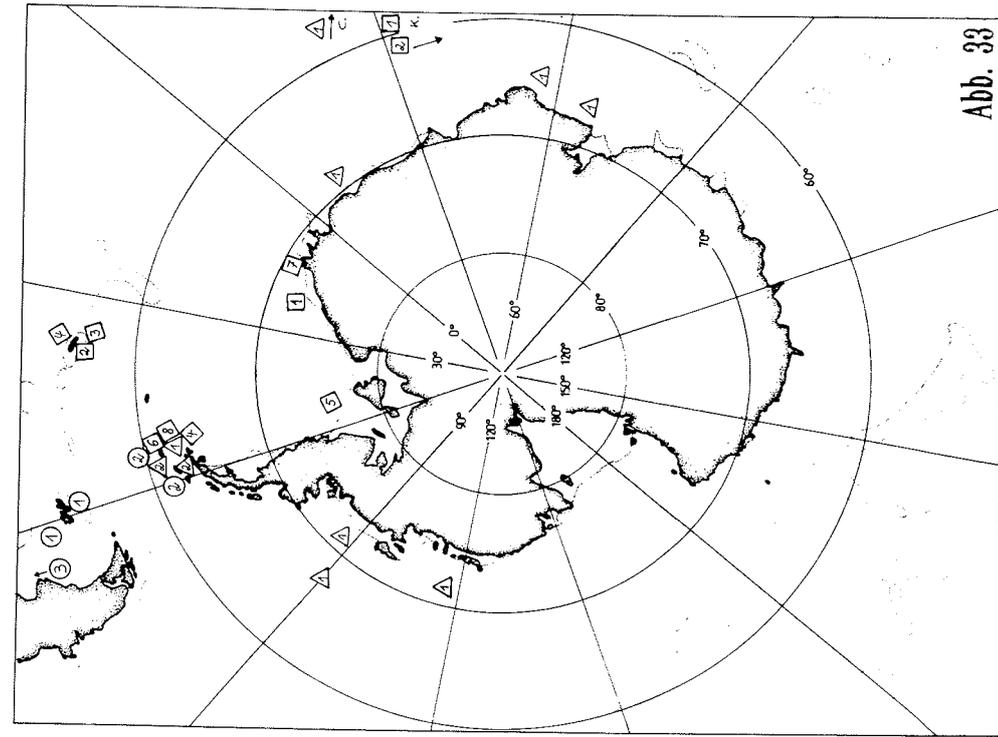
Familie **Idoteidae** Samouelle, 1819

Aus dieser Familie kommen 5 Gattungen in der Antarktis vor (Abb. 28 und 29). Idotea Fabricius, 1798 (Abb. 28) ist weltweit verbreitet und wurde außerdem in der Subantarktis in Südpatagonien und bei den Falkland-Inseln nachgewiesen (vgl. Cunningham, 1871; Dana, 1853; Miers, 1883; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933). Pentidothea-Arten Richardson, 1905 (Abb. 28) sind bei Neuseeland, Südastralien, Westamerika, bei den Macquarie- und den Falkland-Inseln verbreitet (Nierstrasz, 1917). Arten von Crabyzos Bate, 1863 (Abb. 29) sind in der Subantarktis bisher nur bei den Falkland-Inseln gefunden worden, außerdem in Südastralien, Neuseeland und Südafrika (Hale, 1927; Nierstrasz, 1941; Poore, 1981 a). Edotia Guerin-Meneville, 1843 (Abb. 29) wurde in der Arktis und vor beiden Küsten Amerikas nachgewiesen, außerdem kommen Arten dieser Gattung in West- und Ostpata-

Abb. 30: Verbreitung der **Arcturidae** (Unterfamilie Arcturinae; Valvifera) (Gattungen Paradolichiscus, Rectarcturus, und Tuberarcturus), der Xenarcturinae (Arcturidae) (Gattung Xenarcturus) und der **Chaetiliidae** (Valvifera) (Gattungen Macrochiridothea und Notidotea) in der Antarktis. Kreis 1: Paradolichiscus debilis (Hale, 1937); Kreis 2: P. gaussianus (Vanhöffen, 1914); Kreis 3: P. opiliones Schultz, 1981; Schwarzer Kreis: Rectarcturus tuberculatus Schultz, 1981; Dreieck 1: Tuberarcturus belgicae (Monod, 1926); Dreieck 2: T. cactiformis (Kussakin, 1967); Dreieck 3: T. drygalskii (Vanhöffen, 1914); Schwarzes Dreieck: Xenarcturus spinulosus Sheppard, 1957; Quadrat 1: Macrochiridothea kruimeli Nierstrasz, 1918; Quadrat 2: M. michaelseni Ohlin, 1901; Quadrat 3: M. stebbingi (Ohlin, 1901); Schwarzes Quadrat: Notidotea rotundicauda (Miers, 1881).

Abb. 31: Verbreitung der Arcturinae (**Arcturidae**, Valvifera) (Gattungen Arcturides, Cylindrarcturus, Astacilla und Neastacilla) in der Antarktis. Kreis 1: Arcturides cornutus Studer, 1882; Kreis 2: A. miersii (Studer, 1884); Kreis 3: A. tribulis (Hale, 1946); Schwarzer Kreis: Cylindrarcturus elongatus Schultz, 1981; Dreieck 1: Astacilla diomedea Benedict, 1898; Dreieck 2: A. estadoensis Schultz, 1981; Dreieck 3: A. falklandica (Ohlin, 1901); Quadrat 1: Neastacilla kerguelensis (Vanhöffen, 1914); Quadrat 2: N. marionis (Beddard, 1886); Quadrat 3: N. magellanica (Ohlin, 1901).





gonien, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Shetland-Inseln, bei der Anvers Insel und im Weddellmeer vor (vgl. z. B. Brandt, 1990 a; Guérin-Méneville, 1944; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933; Sheppard, 1957; Ohlin, 1901; Ortmann, 1911). Arten von Erichsonella Richardson, 1900 (Abb. 29) können an der amerikanischen Ost- und Westküste und bei Südostpatagonien gefunden werden (vgl. z. B. Nierstrasz, 1941).

Familie **Chaetiliidae** Dana, 1853

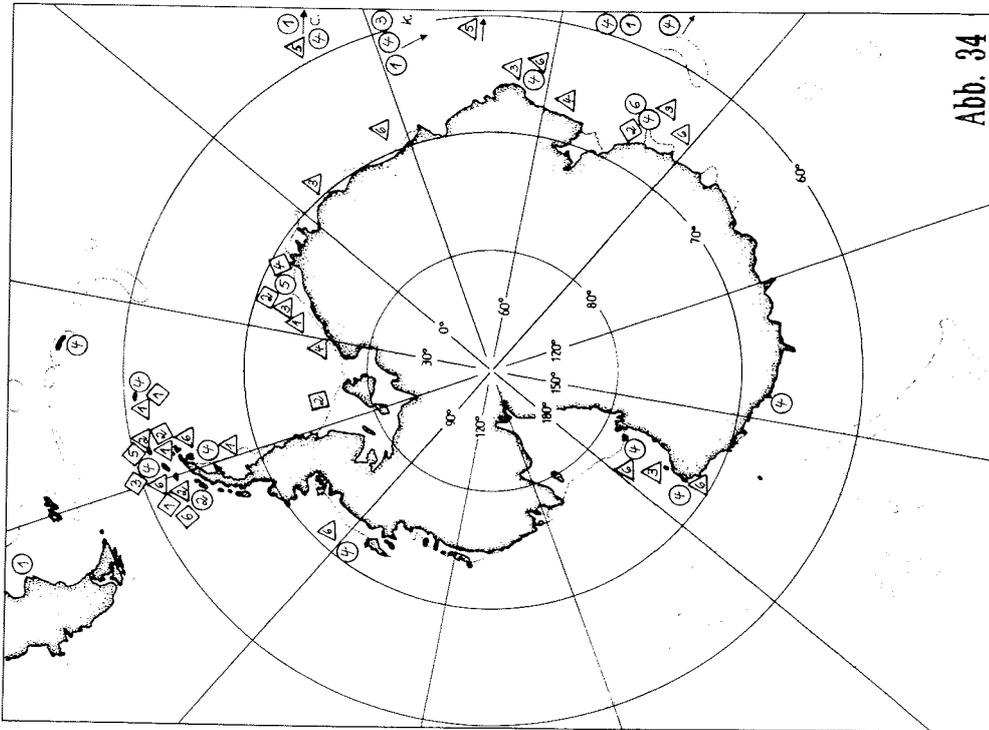
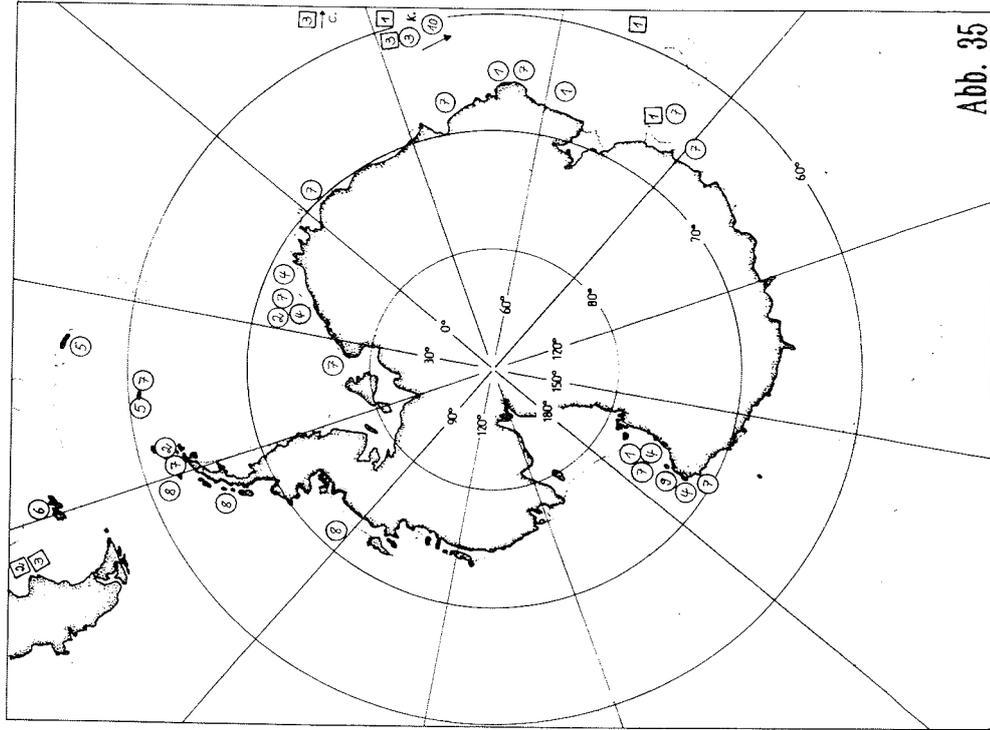
Glyptonotus antarcticus Eights, 1853 (Abb. 29) ist in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet, außerdem bei Süd-Georgien, bei den Süd-Orkney und den Süd-Shetland-Inseln (vgl. z. B. Nordenstam, 1933; Richardson, 1906, 1913; Tattersall, 1920; Vanhöffen, 1914). Macrochiridothea-Arten Ohlin, 1901 (Abb. 30) kommen nur bei Patagonien, Feuerland und den Falkland-Inseln vor, Notidotea Nicholls, 1937 (Abb. 30) wurde bisher nur in der Magellanstraße und bei Neuseeland nachgewiesen (z. B. Miers, 1881). Einige Arten von Macrochiridothea sind in Südamerika verbreitet (vgl. z. B. Menzies, 1962; Moreira, 1972, 1973; Nierstrasz, 1941; Ohlin, 1901; Sheppard, 1957).

Familie **Arcturidae** Sars, 1897

15 Gattungen dieser Familie (Unterfamilie: Arcturinae) kommen in der Antarktis vor (Abb. 30 - 35). Arten von Paradolichiscus Schultz, 1981 (Abb. 30) sind bisher nur in der Ostantarktis, der Davis-See, vor der Adelie-Küste, nördlich von Kap Adare und bei den Macquarie-Inseln nachgewiesen worden (Schultz, 1981; Vanhöffen, 1914). Arten der

Abb. 32: Verbreitung der Arcturinae (Arcturidae, Valvifera) (Gattungen Acantharcturus, Chaetarcturus und Litarcturus) in der Antarktis. Kreis 1: Acantharcturus acanthurus (Monod, 1925); Kreis 2: A. acutipleon Schultz, 1981; Dreieck 1: Chaetarcturus adareanus (Hodgson, 1902); Dreieck 2: C. bovinus (Brandt & Wägele, 1988); Dreieck 3: C. brunneus (Beddard, 1886); Dreieck 4: C. franklini (Hodgson, 1902); Dreieck 5: C. longispinosus Brandt, 1990; Dreieck 6: C. aculeatus (Kussakin, 1967); Quadrat 1: Litarcturus americanus (Beddard, 1886); Quadrat 2: L. antarcticus (Bouvier, 1910); Quadrat 3: L. granulatus (Nordenstam, 1933); Quadrat 4: L. lillei (Tattersall, 1920); Quadrat 5: L. coppingeri (Miers, 1881).

Abb. 33: Verbreitung der Arcturinae (Arcturidae, Valvifera) (Gattungen Fissarcturus und Neoarcturus) und der Pseudidotheinae (Arcturidae, Valvifera) (Gattung Pseudidothea) in der Antarktis. Dreieck 1: Fissarcturus hirticornis (Monod, 1926); Dreieck 2: F. emarginatus Brandt, 1990; Quadrat 1: Neoarcturus mawsoni (Hale, 1946); Quadrat 2: N. stebbingi (Beddard, 1886); Quadrat 3: N. digitatus (Nordenstam, 1933); Quadrat 4: N. rugosus (Nordenstam, 1933); Quadrat 5: N. scelerosus Brandt, 1990; Quadrat 6: N. elongatus Brandt, 1990; Quadrat 7: N. robustus Brandt, 1990; Quadrat 8: N. minutus Brandt, 1990; Kreis 1: Pseudidothea bonnierii Ohlin, 1901; Kreis 2: P. scutata (Sheppard, 1957); Kreis 3: P. miersi (Studer).



Gattung Rectarcturus Schultz, 1981 (Abb. 30) sind bisher im Scotia-Becken, nördlich von Elephant gefunden worden (Schultz, 1981). Xenarcturus Sheppard, 1957 (Xenarcturinae) (Abb. 30) ist ebenfalls nur von Ostpatagonien bekannt (Sheppard, 1957). Tuberarcturus-Arten Brandt, 1990 a (Abb. 30) sind bisher nur in der Antarktis bei den Süd-Shetland-Inseln und in der Davis-See bei der Gauss-Station gefunden worden (Brandt, 1990 a; Kussakin, 1967, 1982; Vanhöffen, 1914). Arcturides Studer, 1882 (Abb. 31) konnte in der Subantarktis bei den Crozet-Inseln und den Kerguelen-Inseln nachgewiesen werden (vgl. z. B. Beddard, 1886; Kussakin, 1982; Nierstrasz, 1941; Sheppard, 1957; Studer, 1882). Cylindrarcturus Schultz, 1981 (Abb. 31) ist nur von Anvers Island bekannt (Schultz, 1981). Astacilla Cordiner, 1793 (Abb. 31) ist weltweit verbreitet, außerdem kommen Arten dieser Gattung bei den Falkland-Inseln, in der Drake-Passage und östlich der Kerguelen-Inseln vor, die meisten Funde liegen jedoch aus der Arktis vor (vgl. z. B. Menzies, 1962; Nierstrasz, 1941; Ohlin, 1901; Schultz, 1981; Stebbing, 1914). Neastacilla-Arten Tattersall, 1921 (Abb. 31) kommen in Südamerika, Südafrika, Indien, Südaustralien und Neuseeland vor, in der Arktis sind einige Arten gefunden worden. In der Subantarktis wurde diese Gattung bei Feuerland, bei den Falkland-Inseln, den Crozet- und bei den Kerguelen-Inseln nachgewiesen (vgl. z. B. Hale, 1946; Kussakin, 1967; Nordenstam, 1933; Vanhöffen, 1914). Acantharcturus Schultz, 1981 (Abb. 32) ist bisher nur in der Antarktis nachgewiesen worden, 2 Arten kommen bei den Süd-Orkney-Inseln, den der westlichen Antarktischen Halbinsel vorgelagerten Inseln und in der Bellingshausen-See vor (Schultz, 1981). Chaetarcturus Brandt, 1990 a (Abb. 32) konnte bisher im Nordwestpazifik, bei den Kurilen und im Ochotzkischen Meer

Abb. 34: Verbreitung der Arcturinae (Arcturidae, Valvifera) (Gattung Antarcturus) in der Antarktis. Kreis 1: Antarcturus spinosus; Kreis 2: A. alimus Schultz, 1978; Kreis 3: A. australis Hodgson, 1910; Kreis 4: A. furcatus (Studer, 1882); Kreis 5: A. giganteus Brandt, 1990; Kreis 6: A. glacialis Beddard, 1886; Dreieck 1: Antarcturus hempeli Wägele, 1988; Dreieck 2: A. hodgsoni Richardson, 1913; Dreieck 3: A. horridus Tattersall, 1920; Dreieck 4: A. johnstoni Hale, 1946; Dreieck 5: A. oryx Zur Strassen, 1902; Dreieck 6: A. polaris (Hodgson, 1902); Quadrat 1: Antarcturus signiensis White, 1979; Quadrat 2: A. spinacoronatus Schultz, 1978; Quadrat 3: A. strasseni Brandt, 1990; Quadrat 4: A. weddelli Brandt, 1990; Quadrat 5: A. schmidti Brandt, 1990; Quadrat 6: A. usitatus Schultz, 1978.

Abb. 35: Verbreitung der Arcturinae (Arcturidae, Valvifera) (Gattungen Oxyarcturus und Dolichiscus) in der Antarktis. Quadrat 1: Oxyarcturus beliaevi (Kussakin, 1967), Quadrat 2: O. dubius (Kussakin, 1967); Quadrat 3: O. spinosus (Beddard, 1886); Kreis 1: Dolichiscus hiemalis (Hodgson, 1910); Kreis 2: D. mirabilis (Brandt, 1988); Kreis 3: D. studeri (Beddard, 1886); Kreis 4: D. acanthaspidus Schultz, 1981; Kreis 5: D. diana Schultz, 1981; Kreis 6: D. georgei Kussakin & Vasina, 1980; Kreis 7: D. meridionalis (Hodgson, 1910); Kreis 8: D. pfefferi Richardson, 1913; Kreis 9: D. profundus Schultz, 1981; Kreis 10: D. subantarcticus Kussakin & Vasina, 1980.

nachgewiesen werden, in der Hochantarktis ist diese Gattung zirkumantarktisch verbreitet, einige Arten kommen in der Magellan-Region, bei den Falkland-Inseln, bei den Süd-Sandwich-Inseln und bei den Crozet-Inseln vor (vgl. z. B. Beddard, 1886; Brandt & Wägele, 1988; Hodgson, 1902; Nierstrasz, 1941; Nordenstam, 1933;). Litarcturus-Arten Brandt, 1990 a (Abb. 32) kommen in der Hochantarktis ebenfalls zirkumantarktisch vor. Außerdem kann man Arten dieser Gattung in Südamerika in Ostpatagonien, bei Feuerland, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, bei den Süd-Sandwich, den Süd-Orkney, den Süd-Shetland-Inseln und bei den Kerguelen-Inseln finden (vgl. z. B. Brandt, 1990 a; Bouvier, 1910, 1911; Kussakin, 1982; Stephensen, 1947; Studer, 1884; Wägele, 1988, 1991). Fissarcturus Brandt, 1990 a (Abb. 33) ist bisher nur in der Antarktis nachgewiesen worden (fast ausschließlich in der Hochantarktis). Ein Fundort ist von den Crozet-Inseln bekannt, außerdem ist die Gattung bei den Süd-Shetland-Inseln nachgewiesen worden, einige Arten kommen in der Bellingshausen und Amundsen-See, vor der Prinzessin-Astrid-Küste und bei Enderbyland vor. Aus der Ostantarktis liegen weniger Funde vor als aus der Westantarktis (Hale, 1946; Kussakin, 1967, 1982; Monod, 1926; Stephensen, 1947). Pseudidothea Ohlin, 1901 (Pseudidotheinae) (Abb. 33) ist bisher nur bei Südpatagonien, den Falkland und den Süd-Shetland-Inseln nachgewiesen worden. Aus der Hochantarktis und nicht-antarktischen Gewässern ist diese Gattung nicht bekannt (Brandt & Wägele, 1990; Nordenstam, 1933; Ohlin, 1901; Sheppard, 1957). Neoarcturus Barnard, 1914 (Abb. 33) ist außerhalb der Antarktis bisher in Patagonien, bei Südafrika und in Südaustralien gefunden worden. In der Antarktis wurden Arten dieser Gattung von Süd-Georgien, von den Süd-Shetland-Inseln, aus dem Weddellmeer und von den Kerguelen-Inseln nachgewiesen (vgl. z. B. Brandt, 1990 a; Hale, 1946; Kussakin, 1967, 1982; Nordenstam, 1933; Stephensen, 1947). Antarcturus Zur Strassen, 1902 (Abb. 34) ist zirkumantarktisch in Südafrika bei Skandinavien und im Nordpolarmeer verbreitet (die in der Arktis verbreiteten Arten der Gattung stellen wahrscheinlich Arten der Gattung Arcturus dar; vgl. Gattungsdiagnose von Antarcturus in Brandt, 1990 a). In der Antarktis kommen Arten dieser Gattung neben einem einzigen Fund von Südostpatagonien und Süd-Georgien, bei den Crozet-Inseln, den Kerguelen-Inseln und in der Hochantarktis fast zirkumantarktisch vor. Viele Funde liegen aus der Region der Antarktischen Halbinsel und dem Weddellmeer vor, nur in der Region um Dumont D'Urville sind bisher keine Funde zu verzeichnen (vgl. z. B. Brandt, 1990 a; Hodgson, 1910; Kussakin, 1967; Richardson, 1913; Tattersall, 1920; Wägele, 1987, 1988; Zur Strassen, 1902). Oxyarcturus Brandt, 1990 a (Abb. 35) wurde bisher nur in Südostpatagonien und in subantarktischen Gewässern bei den Crozet- und den Kerguelen-Inseln nachgewiesen (Kensley, 1977, 1978; Kussakin, 1967). Arten von Dolichiscus Richardson, 1913 (Abb. 35) sind in Südamerika, Südaustralien und in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet, einige Arten kommen bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Orkney-Inseln und Süd-Shetland-Inseln und den Kerguelen-Inseln vor (vgl. z. B. Brandt, 1990 a; Hale, 1946; Hodgson, 1910; Kussakin, 1967; Kussakin & Vasina, 1980; Schultz, 1981; Tattersall, 1920).

Unterordnung Asellota Latreille, 1802

Überfamilie Janiroidea Sars, 1897

Familie **Acanthaspidiidae** Menzies, 1962

Aus dieser Familie kommen beide Gattungen in der Antarktis vor (vgl. Brandt, 1991). Die Gattung Ianthopsis Beddard, 1886 (Abb. 36) ist, neben ihrer Verbreitung in Chile, Neuseeland und einer Art, die in Ostgrönland und bei Island gefunden wurde, in der Hochantarktis fast zirkumantarktisch nachgewiesen worden, nur von der Prinzessin-Astrid-Küste und von der Adelie-Küste liegen bisher keine Funde vor. Einige Arten sind in Südostpatagonien, bei Feuerland, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Orkney-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln und bei den Kerguelen-Inseln gefunden worden (vgl. z. B. Beddard, 1886; Brandt, 1991; Kussakin & Vasina, 1982; Monod, 1926; Nordenstam, 1933; Stephensen, 1947; Tattersall, 1920; Vanhöffen, 1914). Acanthaspidia-Arten Stebbing, 1893 (Abb. 37) kommen häufiger in der Sub- als in der Hochantarktis vor. Bisher wurden Arten bei und nordöstlich von den Falkland-Inseln gefunden, nordöstlich der Süd-Sandwich-Inseln, südöstlich der Süd-Orkney-Inseln, bei den Süd-Shetland-Inseln und im Südatlantik weit vor der Prinzessin-Ragnhild-Küste. In der Hochantarktis sind bisher nur 2 Arten gefunden worden, Acanthaspidia drygalskii Vanhöffen, 1914 im Weddellmeer und in der Davis-See, und A. acanthonotus Beddard, 1886 nur in der Davis-See. Außerdem sind Arten dieser Gattung vor Namibia und Südafrika, in der Karibik, bei Westgrönland, den Lofoten, bei Island und Nordbrasilien gefunden worden (vgl. z. B. Brandt, 1991; Beddard, 1886; Menzies & Schultz, 1868; Vanhöffen, 1914; Vasina & Kussakin, 1982).

Familie **Katianiridae** Svarvarsson, 1987

Bisher liegt nur ein Fund von K. setifera Kussakin, 1982 (Abb. 37) in der Prydz Bucht, östlich von Enderbyland vor (vgl. Kussakin, 1982; Svarvarsson, 1987). Die Arten dieser Familie sind hauptsächlich im Nordpolarmeer verbreitet (vgl. Kensley, 1984; Svarvarsson, 1987).

Familie **Mesosignidae** Menzies & George, 1972

Mesosignum antarcticum Menzies, 1962 (Abb. 37; einzige antarktische Art) ist bisher in der Bellingshausen-See und beim Gunnerus-Rücken gefunden worden. Diese Gattung wurde außerdem in der Karibik und im Westen Mittelamerikas (Pazifik) nachgewiesen (vgl. Brandt, im Druck, c; Menzies & Frankenberg, 1967; Menzies & George, 1972; Schultz, 1979).

Familie **Munnopsidae** Sars, 1869

Diese Familie kommt mit 6 Unterfamilien in der Antarktis vor (Abb. 38-42). Von den Lipomerinae Wilson, 1989 ist Coperonus Wilson, 1989 (Abb. 38) in der Antarktis am häufigsten nachgewiesen worden; bisher von Süd-Georgien, den Süd-Shetland-Inseln, aus dem Weddellmeer und von der Gauss-Station in der Davis-See. Eine Art wurde vor der argentinischen Küste nachgewiesen (vgl. Brandt, in Vorbereitung; Wilson, 1989).

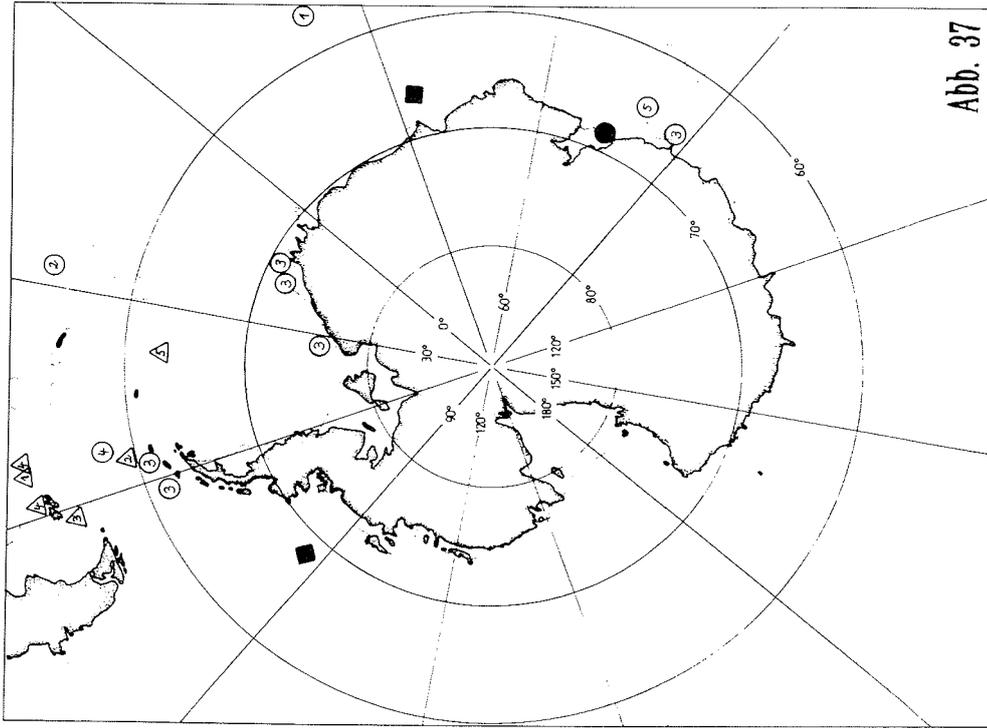


Abb. 37

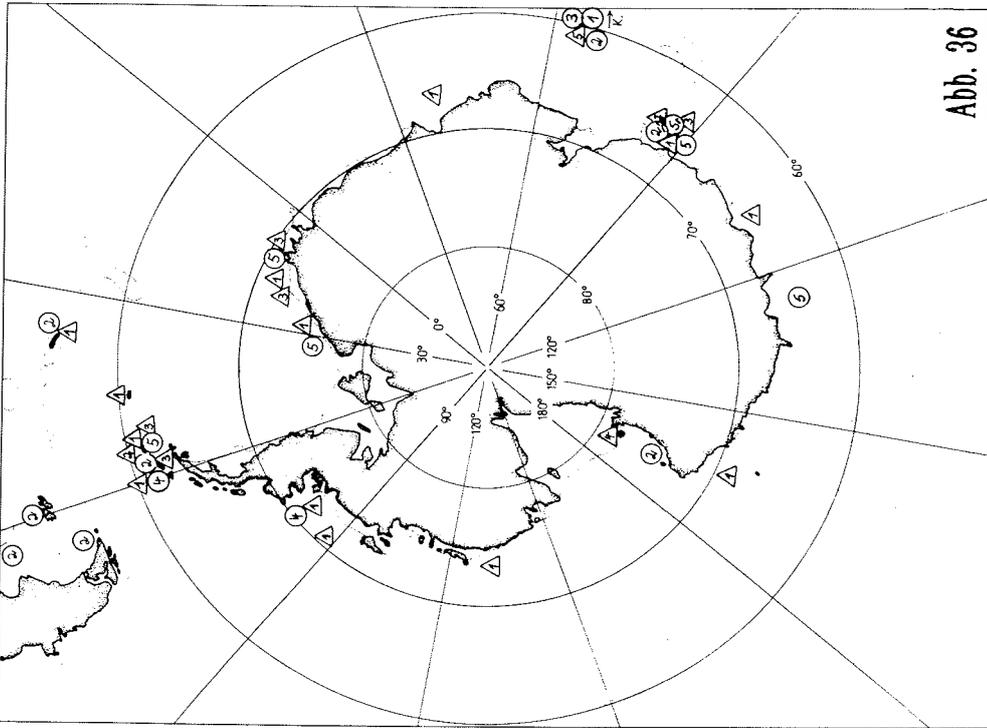


Abb. 36

Lionectes Wilson, 1989 (Abb. 38) wurde bisher nur im Weddellmeer gefunden. Es ist nur Lionectes humicephalotus bekannt (Wilson, 1989). Die Arten der Gattung Eurycope Sars, 1863 (Eurycopinae) (Wilson, 1989) (Abb. 39) kommen hauptsächlich in hochantarktischen Gebieten vor. Bisher liegen Funde von den Falkland-Inseln, aus dem Weddellmeer, von der Prinzessin-Astrid-Küste und aus der Davis-See von der Gauss-Station vor sowie aus der Subantarktis von den Kerguelen-Inseln. Diese Gattung ist sehr weit verbreitet, es kommen Arten östlich und westlich von Amerika, im Nordpolarmeer, an der Westküste Afrikas bis nach Südafrika und im Japanischen Becken vor (vgl. z. B. Kussakin, 1982; Menzies, 1962; Vanhöffen, 1914; Wilson & Hessler, 1981; Wolff, 1956). Disconectes Wilson & Hessler, 1981 (Eurycopinae Wilson, 1989) (Abb. 39) wurde bisher bei Feuerland in der Magellan-Region, im Weddellmeer und bei der Gauss-Station in der Davis-See nachgewiesen. Außerhalb des Südpolarmeeres kommen Arten dieser Gattung bei Nordbrasilien, im Nordpolarmeer sowie im Kermadec-Graben nordöstlich von Neuseeland vor (vgl. z. B. Vanhöffen, 1914; Wilson & Hessler, 1981; Wolff, 1956). Munneurycope Stephensen, 1913 (nach Wilson, 1989 = incertae sedis) (Abb. 39) ist in der Subantarktis, im Südpazifik, bei Süd-Georgien und in der Bellingshausen-See verbreitet. Weitere Funde liegen aus dem Nordpolarmeer, dem Südatlantik, -indik, und Südpazifik und von Tasmanien und Neuseeland (Kermadec-Graben) vor (vgl. z. B. Schultz, 1977, 1978). Aus der Unterfamilie Acanthocopi-nae Wolff, 1962 (Munnopsidae) kommt nur eine Art der Gattung Acanthocope

Abb. 36: Verbreitung der **Acanthaspidiidae** (Asellota) (Gattung Ianthopsis) in der Antarktis. Kreis 1: Ianthopsis beddardi Kussakin & Vasina, 1982; Kreis 2: I. bovallii (Studer, 1884); Kreis 3: I. certus Kussakin & Vasina, 1982; Kreis 4: I. monodi Nordenstam, 1933; Kreis 5: I. multispinosa Vanhöffen, 1914; Dreieck 1: Ianthopsis nasicornis Vanhöffen, 1914; Dreieck 2: I. nodosa Vanhöffen, 1914; Dreieck 3: I. ruseri Vanhöffen, 1914; Dreieck 4: I. sp. Tattersall, 1920; Dreieck 5: I. studeri Kussakin & Vasina, 1982.

Abb. 37: Verbreitung der **Acanthaspidiidae** (Asellota) (Gattung Acanthaspidia), der **Katianiridae** (Asellota) (Gattung Katianira) und der **Mesosignidae** (Asellota) (Gattung Mesosignum) in der Antarktis. Kreis 1: Acanthaspidia bifurcatoides Vasina & Kussakin, 1982; Kreis 2: A. curtispinosa Vasina & Kussakin, 1982; Kreis 3: A. drygalskii Vanhöffen, 1914; Kreis 4: A. iolanthoidea Vasina & Kussakin, 1982; Kreis 5: A. acanthonotus Beddard, 1886 (= Iolanthe, nach Brandt, 1991 synonym mit Acanthaspidia); Dreieck 1: Acanthaspidia longiramosa Beddard, 1886); Dreieck 2: A. porrecta Menzies & Schultz, 1968; Dreieck 3: A. sulcatacornia Menzies & Schultz, 1968; Dreieck 4: A. mucronata (Menzies & Schultz, 1968) (= Paracanthaspidia, nach Brandt, 1991 synonym mit Acanthaspidia); Dreieck 5: I. pleuronotus (Menzies & Schultz, 1968) (= Iolanthe, nach Brandt, 1991 synonym mit Acanthaspidia); Schwarzer Kreis: Katianira setifera Kussakin, 1982; Schwarzes Quadrat: Mesosignum antarcticum Schultz, 1979.

in der Subantarktis (Abb. 40) und im südtasmanischen Meer vor. Die Gattung ist auch in Südamerika (Brasilien, Argentinien), in der Karibik und bei Südafrika verbreitet (Beddard, 1886; Nierstrasz, 1941; Wolff, 1962). Die Unterfamilie Syneurycopinae Wolff, 1962 (Munnopsidae) besitzt in der Antarktis nur eine Art der Gattung Syneurycope Hansen, 1916 (Abb. 40). Sie wurde bisher bei den Falkland-Inseln und im Weddellmeer gefunden. Außerdem kommen Arten dieser Gattung im Nordpolarmeer, im Atlantik bei Südafrika sowie vor der amerikanischen Ostküste vor (Haugness & Hessler, 1979; Menzies, 1962). Ilyarachna Sars, 1864 (Ilyarachninae Hansen, 1916) (Abb. 40) konnte bisher bei den Falkland-Inseln, den Süd-Orkney-Inseln, bei den Süd-Shetland-Inseln, im Weddellmeer, bei der Gauss-Station in der Davis-See sowie bei den Crozet-Inseln und den Kerguelen-Inseln nachgewiesen werden. Einige Arten wurden auch im Nordpolarmeer, im Mittelmeer, vor Südafrika, vor Südamerika, in dem Japanischen Becken und dem Kermadec-Graben bei Neuseeland gefunden (vgl. z. B. Hansen, 1916; Kensley, 1980; Kussakin, 1982; Nordenstam, 1933; Thistle, 1980; Vanhöffen, 1914; Wolff, 1956, 1962). Von den Munnopsinae Sars, 1869 ist Munnopsoides Tattersall, 1904 (Abb. 40) aus der Bellingshausen-See, aus dem südwestlichen Weddellmeer und von den Crozet-Inseln bekannt (Beddard, 1886; Monod, 1926; Nierstrasz, 1941; Wolff, 1962). Paramunnopsis-Arten Hansen, 1916 (Abb. 40) sind bisher nur in der Ostantarktis vor dem Shackleton Eisschelf gefunden worden (Gurjanova, 1932; Schultz, 1977, 1978; Tattersall, 1905; Vanhöffen, 1914). Beide Gattungen sind im Nordpolarmeer, bei Südafrika und im Südpazifik verbreitet, Munnopsoi-

Abb. 38: Verbreitung der **Munnopsidae**, Lipomerinae (Asellota) (Gattungen Coperonus und Lionectes) in der Antarktis. Coperonus sp. Brandt, in Vorbereitung; Kreis A: Coperonus spec., undeterminiertes AWI-Material; Kreis 1: Coperonus sp. 1 Brandt, in Vorbereitung; Kreis 2: Coperonus sp. 2 Brandt, in Vorbereitung; Kreis 3: C. sp. 3 Brandt, in Vorbereitung; Kreis 4: C. sp. 4 Brandt, in Vorbereitung; Kreis 5: C. sp. 5 Brandt, in Vorbereitung; Dreieck 1: Coperonus sp. 6 Brandt, in Vorbereitung; Dreieck 2: C. sp. 7 Brandt, in Vorbereitung; Dreieck 3: C. sp. 8 Brandt, in Vorbereitung; Dreieck 4: C. frigida (Vanhöffen, 1914); Dreieck 5: C. nordenstami Wilson, 1989; Quadrat 1: Lionectes humicephalotus Wilson, 1989.

Abb. 39: Verbreitung der **Munnopsidae**, Eurycopinae (Asellota) (Gattungen Eurycope, Disconectes und Munneurycope (incertae sedis) in der Antarktis. Kreis 1: Eurycope gausi Wolff, 1956; Kreis 2: E. vicarius Vanhöffen, 1914; Kreis 3: E. wolffi Kussakin, 1982; Dreieck 1: Disconectes curta (Vanhöffen, 1914); Dreieck 2: D. ovalis (Vanhöffen, 1914); Dreieck 3: D. antarctica (Vanhöffen, 1914); Dreieck A: Disconectes spec., undeterminiertes AWI-Material; Quadrat 1: Munneurycope acutiperaeons (Schultz, 1978); Quadrat 2: M. crassa (Vanhöffen, 1914); Quadrat 3: M. antarctica Schultz, 1977.

des auch bei Neuseeland. Arten der Gattung Microprotus Richardson, 1910 (Acanthocopinae) (Abb. 40) wurden bisher nur bei der Gauss-Station in der Antarktis gefunden, außerdem in der Beringsee, im Pazifik, im Japanischen Graben und im Kurilen-Kamchatka-Graben (Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914). Munnopsurus Richardson, 1912 (Munnopsinae) (Abb. 40) konnte bisher in der Bellingshausen-See und bei Süd-Georgien nachgewiesen, einige Arten konnten auch im Nordpolarmeer und bei Südafrika gefunden werden (Monod, 1926; Nierstrasz, 1941). Echinozone Sars, 1899 (Ilyarachinae) (Abb. 41) ist in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet und kommt bei Feuerland, nordöstlich von Süd-Georgien und südöstlich der Kerguelen-Inseln sowie im Südpazifik vor. Arten dieser Gattung sind außerdem in der Arktis, in Südwestamerika und bei Australien gefunden worden (vgl. Amar & Roman, 1973; Beddard, 1886; Brandt, 1990 b; Carvacho, 1977; Hale, 1937; Hodgson, 1910; Kussakin, 1982; Schultz, 1976, 1977, 1979). Die Arten von Betamorphia Hessler & Thistle, 1975 (Abb. 42) (incertae sedis) sind bisher nur von Feuerland und in der Hochantarktis aus dem Weddellmeer nachgewiesen worden. Weitere Funde liegen aus der Davis Straße (Nordpolarmeer), von der Westküste Afrikas, Südafrika, von Südamerika und Japan vor (vgl. Hessler & Thistle, 1975). Storhyngura-Arten Vanhöffen, 1914 (Abb. 42) (Acanthocopinae) kommen sowohl in der Sub- als auch in der Hochantarktis, dort hauptsächlich in der Westantarktis vor, außerdem bei Feuerland, bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Süd-Sandwich-Inseln, den Süd-Shetland-Inseln, in der Bellingshausen-See und im Weddellmeer. In der Ostantarktis wurden Arten dieser Gattung bisher nur in der Davis-See gefunden (vgl. z. B. George & Menzies, 1968; Monod, 1926; Wolff, 1956, 1962). Arten von Storhyngura kommen außerdem im Nordpolarmeer, im Nordwestpazifik, im Atlantik, bei Südamerika, im Japanischen Graben und bei

Abb. 40: Verbreitung der **Munnopsidae**, Acanthocopinae (Asellota) (Gattung Acanthocope), Syneurycopinae (Gattung Syneurycope), Ilyarachninae (Gattung Ilyarachna) und Munnopsinae (Gattungen Munnopsoides, Paramunnopsis), Microprotus (Acanthocopinae) und Munnopsurus (incertae sedis) in der Antarktis. Kreis 1: Acanthocope spinicauda Beddard, 1886; Gestricheltes Quadrat: Syneurycope heezeni Menzies, 1962; Dreieck 1: Ilyarachna antarctica Vanhöffen, 1914; Dreieck 2: I. crozetensis Kensley, 1980; Dreieck 3: I. nordenstami Wolff, 1962; Dreieck A: Ilyarachna spec., nicht determiniertes AWI-Material; Quadrat 1: Munnopsoides australis (Beddard, 1886); Quadrat 2: Paramunnopsis oceanica (Tattersall, 1905); gestrichelter Kreis 1: Microprotus antarcticus Vanhöffen, 1914; gestrichelter Kreis 2: Munnopsurus australis; gestrichelter Kreis 3: M. leavis (Schultz, 1978).

Abb. 41: Verbreitung der **Munnopsidae**, Ilyarachninae (Asellota) (Gattung Echinozone) in der Antarktis. Weißes Dreieck: Echinozone bispinosa; weißer Kreis: E. spinosa; schwarzer Kreis: E. quadrispinosa; schwarzes Dreieck: E. magnifica.

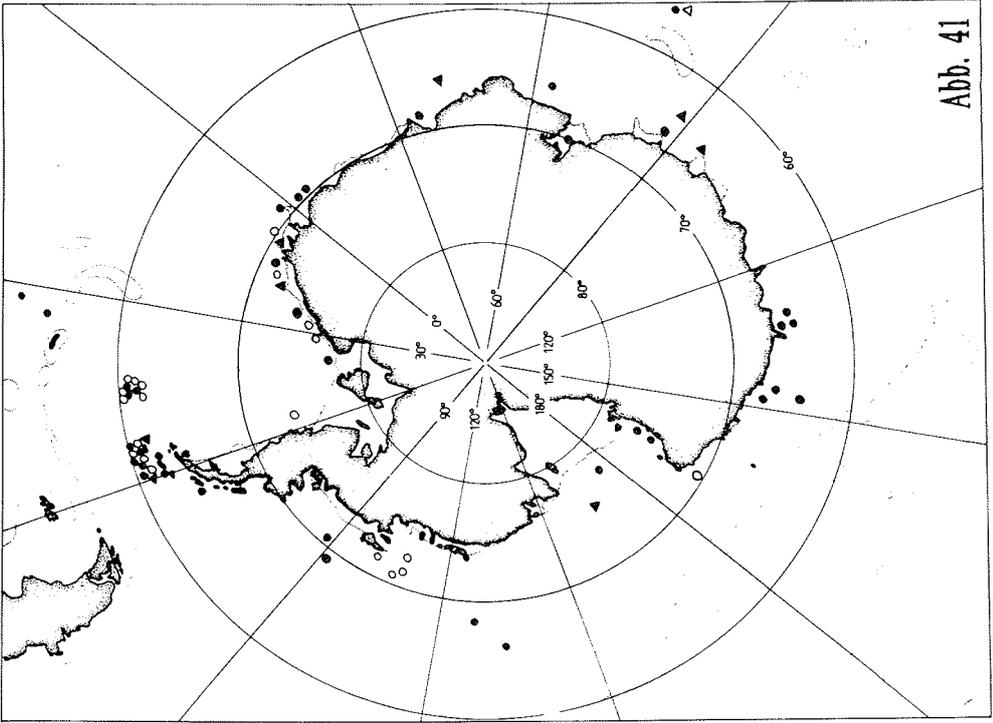


Abb. 41

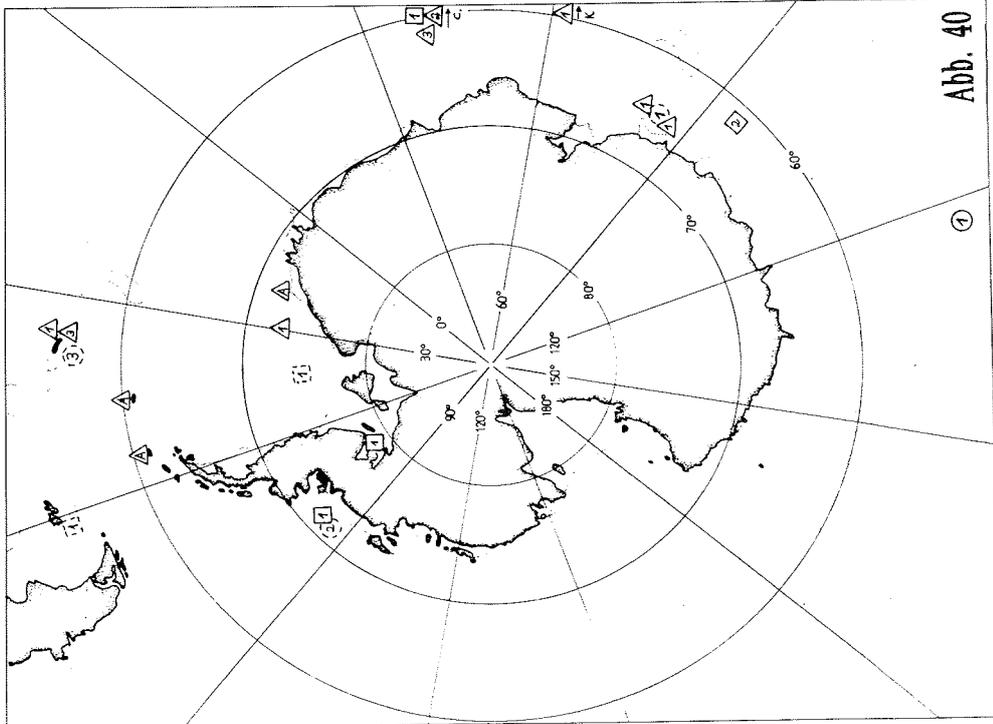


Abb. 40

Neuseeland vor.

Familie **Stenetriidae** Hansen, 1905

Von der Familie Stenetriidae (Abb. 43) kommen 10 Arten der Gattung Stenetrium Haswell, 1881 in der Antarktis vor. Stenetrium-Arten sind im Südatlantik vor der südamerikanischen Küste sehr häufig gefunden worden, einige kommen bei Feuerland und bei den Falkland-Inseln, im Scotia-Bogen bei Burdwood-Bank vor Süd-Georgien, bei den Süd-Shetland-Inseln, im Weddellmeer, bei Enderbyland und in der Davis-See vor. Arten dieser Gattung wurden außerdem in Mittel- und Südamerika, bei Hawaii, im Mittelmeer, bei Südafrika, Südastralien, Tasmanien und im Kermadec-Graben bei Neuseeland nachgewiesen (Schultz, 1978; Vanhöffen, 1914; Vasina, 1982).

Familie **Haploniscidae** Hansen, 1916

Diese Familie (Abb. 44) besitzt zwei antarktische Gattungen. Von diesen konnten Arten von Antennuloniscus Menzies, 1962 bisher nur in der Westantarktis bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien und in der Drake-Passage gefunden werden. Außerhalb der Antarktis wurden Arten im Atlantik vor der Westküste Afrikas (bis Südafrika) gefunden (Menzies, 1962; Menzies & Schultz, 1968). Haploniscus Richardson, 1908 ist bisher in der Antarktis mit 2 Arten aus der Ostantarktis, aus dem Südatlantik, vom Gunnerus-Rücken, vor Enderbyland und aus der Davis-See, außerdem aus der Arktis, dem Südostpazifik, Süd-

Abb. 42: Verbreitung der **Munnopsidae** (Asellota) (Betamorpha [incertae sedis]) und (Storothyngura [Acanthocopinae]) in der Antarktis. Dreieck 1: Betamorpha indentifrons (Menzies, 1968); Dreieck 2: B. megaloccephalis Thistle & Hessler, 1977; Dreieck 3: B. fusiformis (Menzies, 1962); Kreis 1: Storothyngura argentina George & Menzies, 1968; Kreis 2: S. birsteini Menzies, 1962; Kreis 3: S. challengerii Wolff, 1962; Kreis 4: S. elegans Vanhöffen, 1914; Kreis 5: S. eltaninae George & Menzies, 1968; Kreis 6: S. falcata George & Menzies, 1968; Quadrat 1: Storothyngura fragilis (Beddard, 1886); Quadrat 2: S. furcata Wolff, 1956; Quadrat 3: S. praegrans George & Menzies, 1968; Quadrat 4: S. robustissima; Quadrat 5: S. scotia George & Menzies, 1968; Quadrat 6: S. sepigia George & Menzies, 1968.

Abb. 43: Verbreitung der **Stenetriidae** (Asellota) (Gattung Stenetrium) in der Antarktis. Kreis 1: Stenetrium acutum Vanhöffen, 1914; Kreis 2: S. haswelli Beddard, 1886; Kreis 3: S. rotundatum Vanhöffen, 1914; Kreis 4: S. smirnovi Vasina, 1982; Kreis 5: S. weddellensis (Schultz, 1978) (= Protallocoxa); Dreieck 1: Stenetrium beddardi Kussakin; Dreieck 2: S. inflectofrons Schultz, 1982; Dreieck 3: S. serraticaudum Kussakin, 1984; Dreieck 4: S. virinale Schultz, 1982; S. drakensis (Schultz, 1982) (= Protallocoxa).

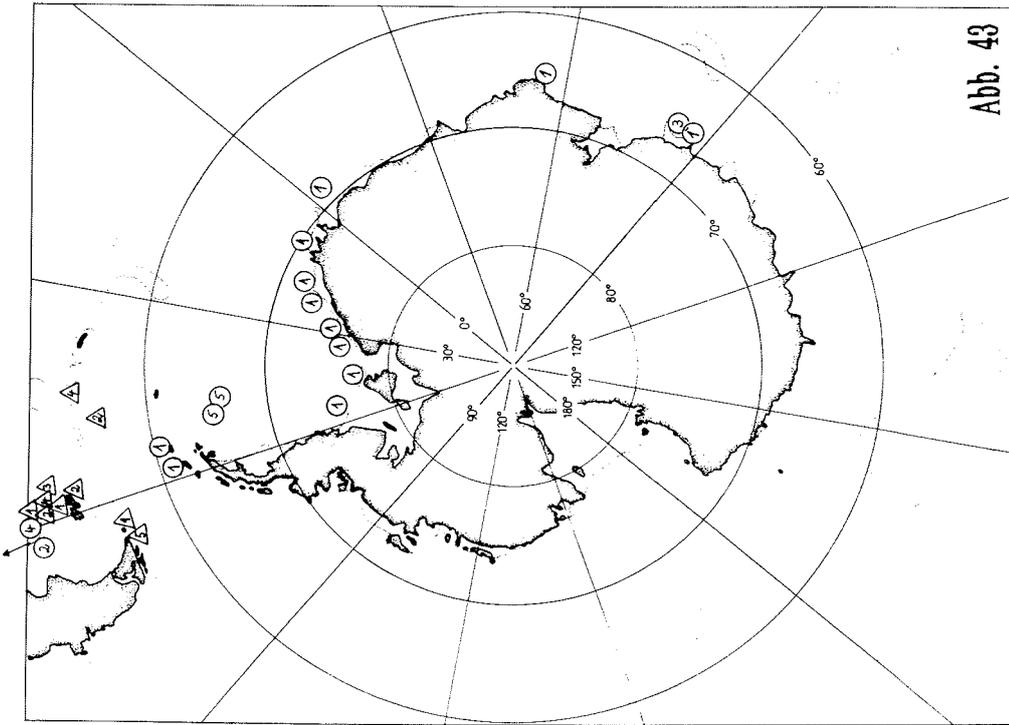


Abb. 43

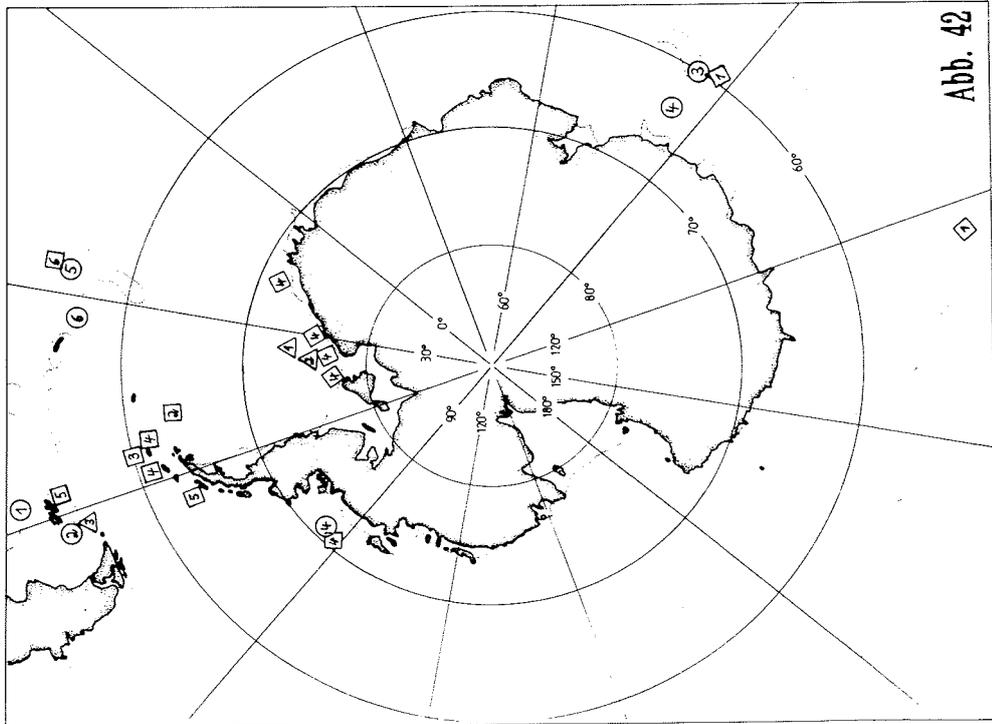


Abb. 42

amerika (Brasilien), von Südafrika, aus dem Kurilen-Kamchatka-Graben, dem Japanischen Becken und Neuseeland nachgewiesen worden (vgl. Birstein, 1968; Brandt, im Druck e; Vanhöffen, 1914; Wolff, 1962).

Familie **Ischnomesidae** Wolff, 1962

Vier Gattungen dieser Familie kommen in der Antarktis vor (Abb. 45). Baktromesus Wolff, 1962 wurde bisher bei den Süd-Shetland-Inseln, bei der Gough Insel, bei Südafrika und im Nordwestpazifik nachgewiesen (Kussakin, 1982). Arten von Haplomesus Richardson, 1908 konnten bisher vor der Mac-Robertson-Küste in Ostenderbyland und beim Gunnerus-Rücken vor Prinzessin-Ragnhild-Küste nachgewiesen werden. Einige Arten dieser Gattung kommen auch im Nordpolarmeer, im Kurilen-Kamchatka-Graben, im Japanischen Meer, im Nordwestpazifik und bei Südafrika vor (Birstein, 1968; Brandt, im Druck d). Ischnomesus Richardson, 1908 ist bei den Süd-Shetland-Inseln und bei dem Gunnerus-Rücken nachgewiesen worden. Weitere Fundorte sind aus dem Nordpolarmeer, dem Mittelmeer, von Südafrika, Südastralien und Südamerika bekannt (Brandt, im Druck d; Schultz, 1979; Wolff, 1962). Rhabdomesus-Arten Richardson, 1908 wurden in der Antarktis bisher nur in der Davis-See gefunden, sind aber auch im Nordwestpazifik, im Südatlantik vor Brasilien, bei Südafrika und im Kurilen-Kamchatka-Graben nachgewiesen worden (Nierstrasz, 1941; Vanhöffen, 1914).

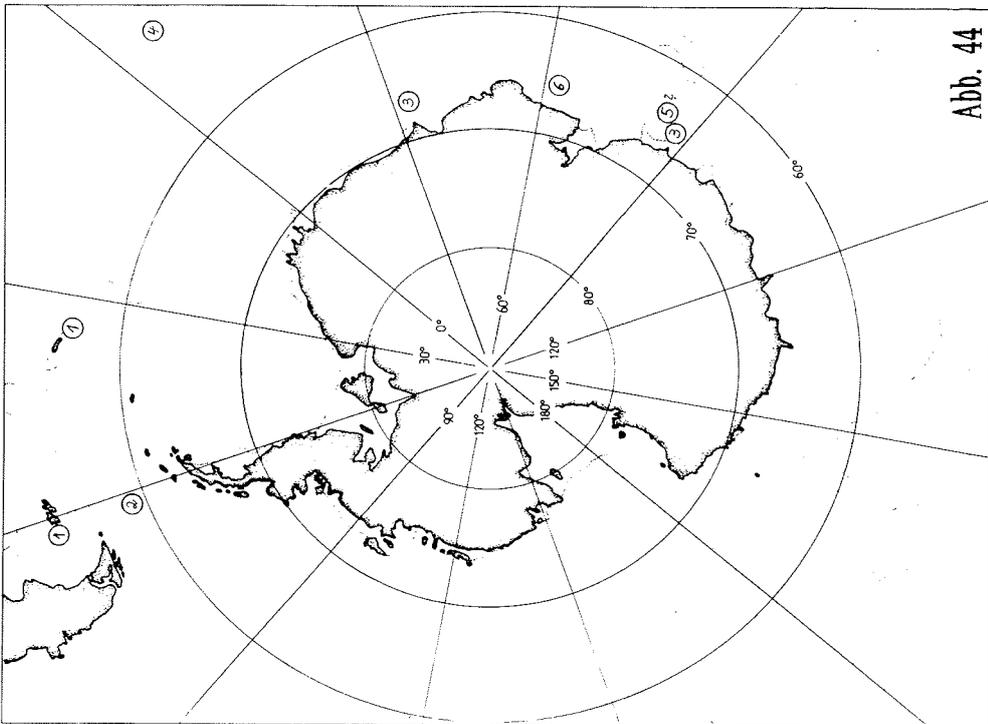
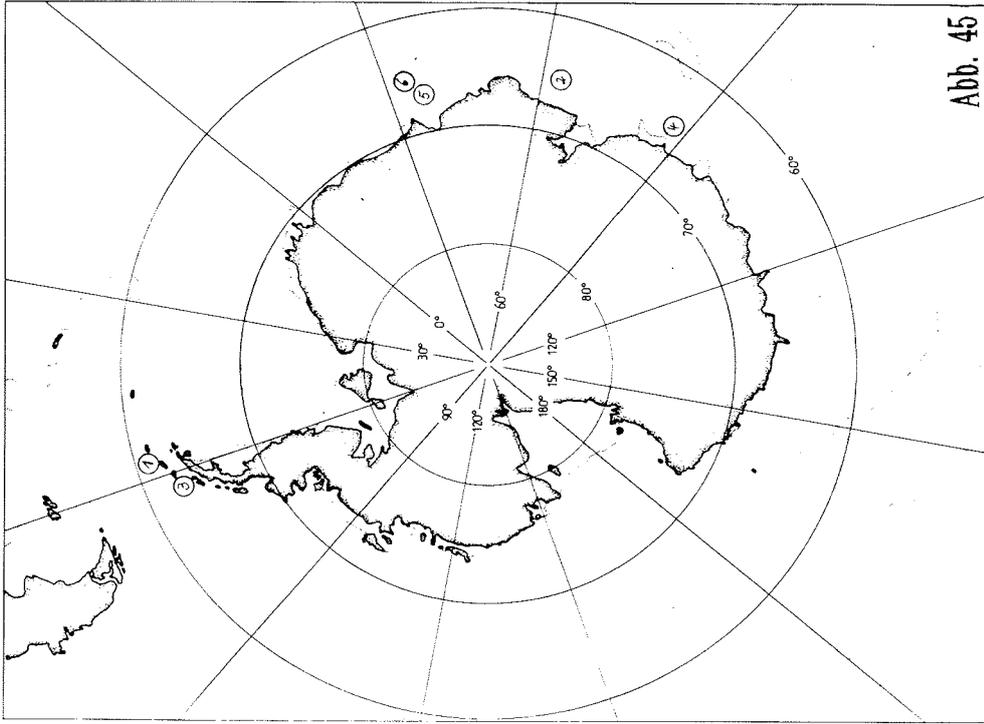
Unterordnung Anthuridea Leach, 1818

Familie **Hyssuridae** Wägele, 1981

Aus dieser Familie (Abb. 46) kommen Eisothistos-Arten im Weddell- und im Rossmeer und in der Ostantarktis vor. Weitere Fundorte sind aus dem Mittelmeer, von Brasilien, aus dem Japanischen Becken, aus dem südindischen und pazifischen Ozean und von Südaustra-

Abb. 44: Verbreitung der **Haplonicidae** (Asellota) (Gattungen Antennuloniscus und Haplonicus) in der Antarktis. Kreis 1: Antennuloniscus ornatus Menzies, 1962; Kreis 2: A. subellipticus Menzies & Schultz, 1968; Kreis 3: Haplonicus antarcticus Vanhöffen, 1914; Kreis 4: H. similis Birstein, 1968; Kreis 5: H. curvirostris Vanhöffen, 1914; Kreis 6: H. oviformis Birstein, 1968.

Abb. 45: Verbreitung der **Ischnomesidae** (Asellota) (Gattungen Baktromesus, Haplomesus, Ischnomesus und Rhabdomesus) in der Antarktis. Kreis 1: Baktromesus antarcticus Kussakin, 1982; Kreis 2: Haplomesus antarcticus Birstein, 1968; Kreis 3: Ischnomesus antarcticus Schultz, 1979; Kreis 4: Rhabdomesus inermis; Kreis 5: Haplomesus quadrispinosus Sars, 1879; Kreis 6: Ischnomesus curtispinis Brandt, im Druck d.



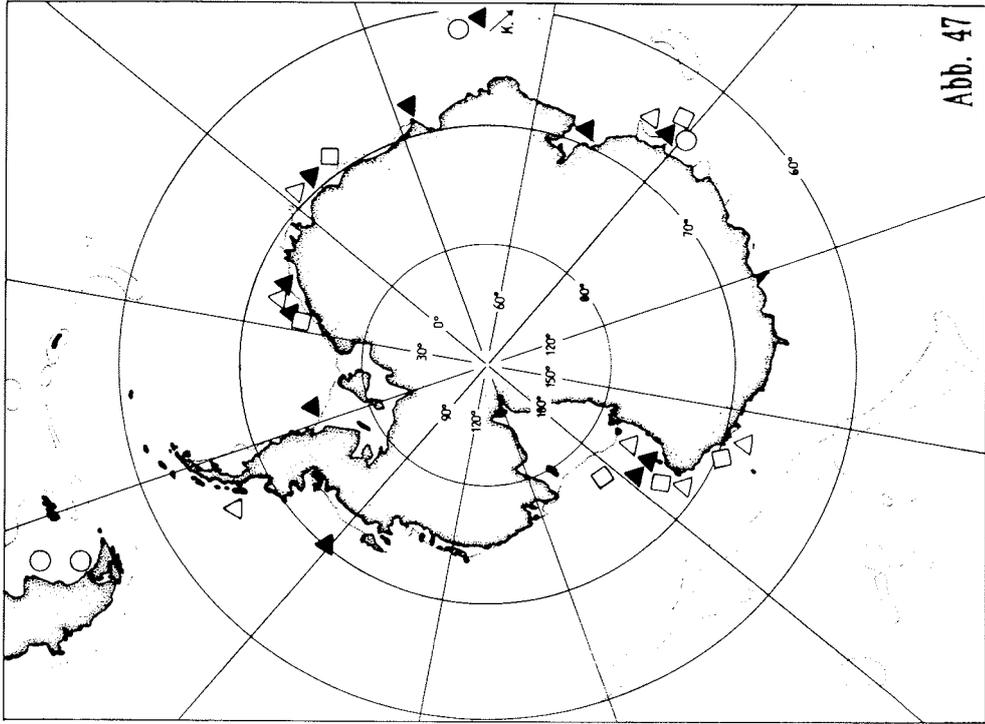


Abb. 47

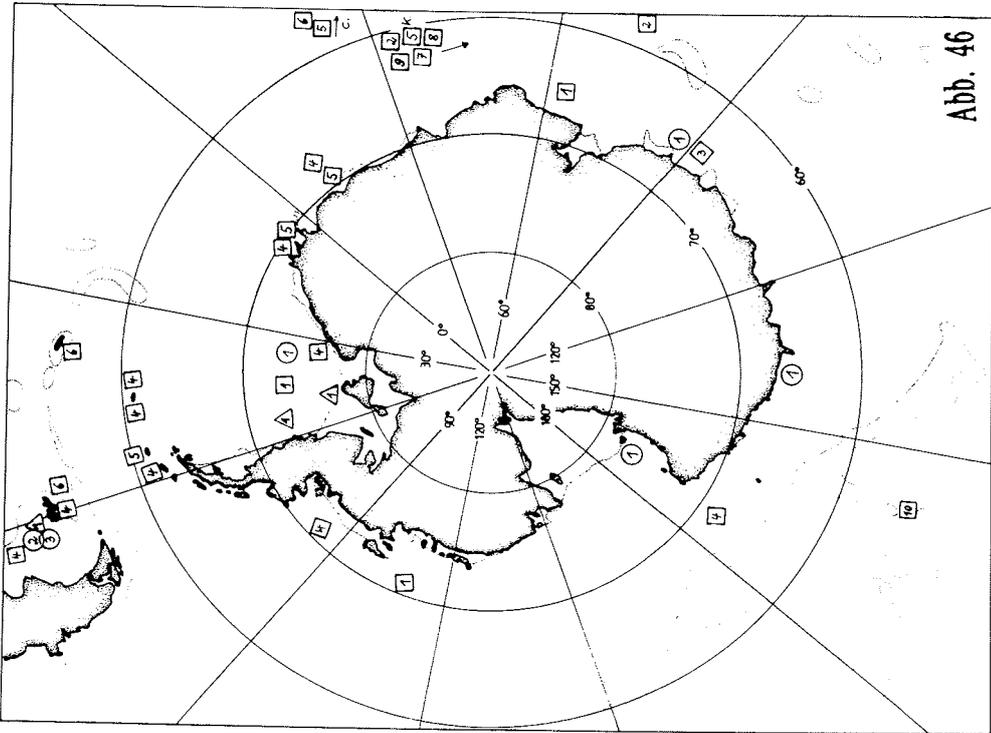


Abb. 46

lien bekannt (vgl. Vanhöffen, 1914; Wägele, 1984). Arten von Belura sind bei Tasmanien und Südastralien sowie in Südostpatagonien nachgewiesen worden (Poore & Lew Ton 1988). Kupellonura-Arten Barnard, 1925 sind in Patagonien in der gleichen Region verbreitet wie Arten von Belura, außerdem im Mittelmeer, bei Ost- und Südastralien und Neuseeland (Barnard, 1925; Kensley, 1975, 1982; Negoescu, 1984; Menzies & Frankenberg, 1966; Poore & Lew Ton, 1988; Wägele, 1981, 1985).

Familie **Anthuridae** Leach, 1814

Aus dieser Familie kommen Arten von Malacanthura Barnard, 1925 (Abb. 46) nördlich der Falkland-Inseln und im Südwestpazifik vor. Diese Gattung ist weltweit verbreitet (Kensley, 1982).

Familie **Paranthuridae** Menzies & Glynn, 1968

Die Paranthuridae (Abb. 46) sind in der Antarktis mit den meisten Gattungen der Anthuridea vertreten. Accalathura ist möglicherweise zirkumantarktisch verbreitet, da diese Gattung bisher in der Bellingshausen-See, im Weddellmeer und bei Ostenderyland nachgewiesen wurde (vgl. Kussakin, 1967; Poore, 1981 b; Wägele, 1984). Valoranthura ist bisher in der Subantarktis in der Region der Kerguelen-Inseln gefunden worden, kommt aber auch im Nordpolarmeer, im Angola Becken, im Mittelmeer, bei Kalifornien und bei Japan vor (vgl. Kensley, 1978; Kussakin, 1967; Poore & Lew Ton, 1985). Leptanthura ist eine in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitete Gattung, aus der Arten bei Südostpatagonien, den Falkland-, Süd-Orkney und den Süd-Shetland-Inseln gefunden wurden. Außerdem kommen Arten dieser Gattung im Nordpolarmeer, im Mittelmeer, bei Südafrika, in der

Abb. 46: Verbreitung der Anthuridea in der Antarktis. Familie **Hyssuridae**: Kreis 1: Eisothistos antarcticus Vanhöffen, 1914; Kreis 2: Belura acuticauda (George & Negoescu, 1985); Kreis 3: Kupellonura racovitzai George & Negoescu, 1985. Familie **Anthuridae**: Dreieck 1: Malacanthura antarctica Kensley, 1982; Familie **Paranthuridae**: Quadrat 1: Accalathura gigantissima Poore, 1981; Quadrat 2: Valoranthura elegans (Kussakin, 1967); Quadrat 3: Leptanthura antarctica Kussakin, 1967; Quadrat 4: L. glacialis Hodgson, 1910; Quadrat 5: Paranthura antarctica Kussakin, 1967; Quadrat 6: Colanthura pingouin Kensley, 1980; Quadrat 7: Paranthura neglecta Beddard, 1886; Quadrat 8: Colanthura anophthalma Kussakin & Vasina, 1982; Quadrat 9: C. latimana Kussakin & Vasina, 1982; Quadrat 10: Califanthura lowryi Poore, 1984.

Abb. 47: Verbreitung der **Gnathiidae** (Cymothoidea) (Gattungen Euneognathia und Gnathia) in der Antarktis. Schwarzes Dreieck: Euneognathia gigas (Beddard, 1886); weißes Dreieck: Gnathia polaris Hodgson, 1902; weißes Quadrat: G. hodgsoni Vanhöffen, 1914; weißer Kreis: G. antarctica (Studer, 1883).

Karibik und bei Südastralien und Tasmanien sowie Neuseeland vor (Hodgson, 1910; Kensley, 1982; Kussakin, 1967; Wägele, 1984). Paranthura-Arten kommen in der Antarktis bei den Süd-Shetland-Inseln, der Prinzessin-Astrid-Küste, den Crozet- und den Kerguelen-Inseln vor. Diese Gattung ist bisher bei allen Kontinenten nachgewiesen worden, bei Afrika jedoch nur bei Madagaskar (Kussakin, 1967; Wägele, 1984). Arten von Colanthura wurden bisher nur in der Subantarktis bei den Falkland-Inseln, bei Süd-Georgien, den Crozet- und den Kerguelen-Inseln gefunden. Außerhalb des Südpolarmeeres wurde diese Gattung in Westamerika, in Indonesien, bei Japan, den Kurilen, Südastralien und Tasmanien nachgewiesen (vgl. z. B. Kensley, 1980). Califanthura liegt bisher nur mit einem Fund von Macquarie vor. Sonst ist diese Gattung von Kalifornien, Mexiko und Neuseeland nachgewiesen worden (Negoescu, 1984; Poore, 1984; Sivertsen & Holthuis, 1980).

Unterordnung Cymothoidea Leach, 1814

Familie **Gnathiidae** Leach, 1814

Aus der Familie Gnathiidae kommen in der Antarktis zwei Gattungen vor (Abb. 47). Euneognathia Stebbing, 1893 und Gnathia Leach, 1814 sind hauptsächlich in der Hochantarktis zirkumantarktisch verbreitet, in der Region östlich der Davis-See bis zur George-V-Küste sind bisher keine Funde zu verzeichnen (vgl. z. B. Beddard, 1886; Brandt, im Druck, b; Hodgson, 1902; Kussakin, 1967; Monod, 1926; Vanhöffen, 1914). Beide Gattungen wurden auch bei den Kerguelen-Inseln nachgewiesen, Gnathia auch in der Magellan-Region. Während Euneognathia-Arten bisher nur in der Antarktis gefunden wurden, ist Gnathia weltweit, auch in der Arktis, verbreitet (Kussakin, 1967; Schultz, 1978).

Die Untersuchung der Biogeographie der in der Antarktis verbreiteten Isopoda hat ergeben, daß es, wie bereits von Kussakin (1967, 1973) postuliert, auch für die Isopoda bestimmte Verbreitungsareale in der Antarktis gibt (vgl. 4.5.2.). Dennoch kann die von Kussakin vorgenommene Untergliederung der Antarktis in die Sektoren der Weltozeane (vgl. 4.5.2.) für die Verbreitung der bisher in der Antarktis nachgewiesenen Isopoda nicht bestätigt werden. Die Verbreitungskarten veranschaulichen, daß Arten einiger Gattungen in bestimmten Regionen besonders häufig vorkommen (vgl. 5.1.1.). Dies ist z. B. die Magellan-Region für die Arten der Sphaeromatidae, Plakathriidae, Limnoriidae und Serolidae (Sphaeromatidea). Die Magellan-Region (Südpatagonien und Feuerland) beherbergt viele Isopodenarten, die auch bei den Falkland-Inseln vorkommen (vgl. 7.2.2.). Diese Gebiete liegen außerhalb der Antarktischen Konvergenz, ihr Klima ist milder als das von Süd-Georgien. Süd-Georgien liegt innerhalb der Antarktischen Konvergenz und unterliegt bereits dem Einfluß des Zirkumpolarstromes. Die Insel zeichnet sich auch durch eine von der Magellan-Region (vgl. 4.5.2.) und den Falkland-Inseln unterscheidbare Fauna aus. Die übrigen Inseln des Scotia-Bogens, die Süd-Sandwich-Inseln, die Süd-Orkney-Inseln und die Süd-Shetland-Inseln gehören faunistisch einer Region an und beherbergen viele Taxa, die auch die Antarktische Halbinsel besiedeln (z. B. Arten der Sphaeromatidea und Arcturidae).

Die größte Artenübereinstimmung zeigen die Süd-Shetland-Inseln mit der Antarktischen Halbinsel. Die Crozet-Inseln und die Kerguelen-Inseln besitzen ebenfalls eine eigene Fauna, die jedoch auch Übereinstimmungen von Arten zeigt, die sonst in der Antarktis bisher nicht nachgewiesen wurden (vgl. 5.1.1.). Eine weitere faunistische Region bilden die Macquarie-, Campbell- und die Auckland-Inseln, die bisher wenig beprobt wurden (vgl. 4.5.2.: Einteilungen der Antarktis in Regionen).

Innerhalb der Hochantarktis kann die Ost- und Westantarktis durch die Lage des transantarktischen Gebirges charakterisiert werden (vgl. Hedgpeth, 1969). Es gehören sowohl das Weddell- als auch das Rossmeer zur Westantarktis, die Ostantarktis erstreckt sich von Neu-Schwabenland bis zum Norden von Victorialand bei Kap Adare (keine zoogeographisch klar abgrenzbaren Regionen!).

5.1.1. Verbreitung in antarktischen Regionen

Viele in der Antarktis verbreitete Arten leben nur in südborealen Meeren oder im Südpolarmeer (vgl. 5.1.2.), so z. B. die meisten Arten der Serolidae und Arcturidae. Eine systematische Überarbeitung dieser beiden Familien (vgl. 6.2.2.1., 6.2.2.2. und 6.2.3.) hat dazu geführt, daß wahrscheinlich nur noch die Gattungen "Serolis" (Serolidae) und "Antarcturus" (Arcturidae) polyphyletischen Ursprunges sind. Die von Wägele (1989) publizierten phylogenetischen Analysen der Gattungen dieser Familien wurden für die Eingliederung neuer Gattungen überarbeitet und erweitert (vgl. Brandt, 1988 b, 1990). Ein Vergleich der zoogeographischen Verbreitung von Gattungen mit ihrer Stellung im phylogenetischen System ermöglichte die Formulierung von Hypothesen über den möglichen Ursprung einiger Isopodenfamilien (vgl. 6.2.2.). -

Die Aufzählung der Isopodenarten, die in den folgenden Regionen gefunden wurden hat den Charakter eines Nachschlagewerkes und soll Biogeographen helfen, künftig schnell zu erkennen, ob das neu "erbeutete" Material bereits in der Region nachgewiesen worden war. Außerdem bildet dieses Kapitel die Grundlage für die in 5.1.2. errechneten Endemismen. In 5.1. wurde bereits deutlich, daß die von Hedgpeth (1969) publizierte Einteilung der Antarktis in biogeographische Regionen für die Isopoda nur teilweise zutrifft (vgl. 4.5.2.). Daher soll im folgenden zunächst das Vorkommen aller Isopoden in den antarktischen Regionen dargestellt werden, die endemischen Arten dieser Regionen werden zunächst nur mit dem Symbol (*) markiert. Die prozentuale Verteilung der Endemiten der antarktischen Regionen wird in 5.1.2. zusammengefaßt. Das Vorkommen von sub- und hochantarktischen Isopodenarten und -gattungen bei anderen Kontinenten (Südafrika, Australien, Südamerika) wird in 5.1.3. dargestellt.

Viele Arten, besonders die Bewohner des oberen Litorals, sind in der Subantarktis häufiger als in der Hochantarktis. Einige Arten sind endemisch für Inseln oder die Magellan-Region, sie sind ebenfalls mit dem Symbol (*) gekennzeichnet (vgl. 5.1.2.).

MAGELLAN-REGION

Südpatagonien und Feuerland:

Acanthoserolis polaris, Acanthoserolis schythei, Acutiserolis margaretae *, Acutiserolis neaera *, Aega edwardsi, Aega magnifica, Aega punctulata *, Aega punctulata *, Aega semicarinata, Aega ushakovi *, Antarcturus spinosus, Antennulosignum subellipticus *, Antias dimorphus, Astacilla diomedea *, Austrofilius furcatus, Betamorpha fusiformis, Cassinopsis emarginata, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus aculeatus, Chaetarcturus franklini, Cirolana magellanica *, Cleantis granulosa, Cleantis linearis, Cristaserolis plana, Cristaserolis gaudichaudii *, Cymodocella spec., Disconectes antarctica, Edotia lilljeborgi *, Edotia magellanica *, Edotia tuberculata, Euvallentinia darwini, Exosphaeroma calcaerea *, Frontoserolis kempfi, Gnathia antarctica, Iais pubescens, Ianthopsis bovalli, Iathrippa longicauda, Idotea annulatus, Idotea brevicauda, Idotea metallica, Idotea rotundicauda, Ischynomene eatoni, Isocladus tristensis, Joeropsis curvirostris, Leptoserolis nototropis, Leptoserolis orbiculata, Litarcturus americanus, Litarcturus coppingeri *, Litarcturus granulatus, Macrochiridothea kruimeli, Macrochiridothea michaelsoni *, Macrochiridothea stebbingi, Munna chilensis *, Natatolana oculata, Natatolana palidocula, Natatolana pastorei *, Neastacilla magellanica, Neojaera antarctica, Notasellus sarsii, Notasellus trilobatus, Notidotea rotundicauda, Oxyarcturus dubius *, Oxyarcturus spinosus, Paramunna lunata, Paramunna subtriangulata, Pleurosignum chilense *, Protognathia bathypelagica, Pseudidothea bonnieri, Pseudidothea miersi *, Rochinela australis, Serolis acutangula *, Serolis serresi *, Sphaeroma globicauda *, Sphaeroma studeri *, Stenetrium beddardi, Stenetrium drakensis *, Thyanoserolis elliptica, Thyanoserolis exigua, Uromunna nana, Uromunna schauinslandi, Xenarcturus spinosus *, Zoromunna setifrons *.

Die meisten Arten, die in der Magellan-Region verbreitet sind, besitzen auch Populationen in nördlicheren Regionen Patagoniens oder sind auch bei anderen Inseln des Scotia-Bogens verbreitet. Einige der Arten, die in der Magellan-Region vorkommen, besiedeln auch die Falkland-Inseln, kommen aber bei keiner anderen Insel des Scotia-Bogens vor. Die Arten, die nur die Magellan-Region und die Falkland-Inseln besiedeln, werden daher bei der Auflistung der Arten der Falkland-Inseln außerdem mit einem hochgestellten M gekennzeichnet.

Falkland-Inseln

Acanthaspida longiramosa *, Acanthaspida mucronata *, Acanthoserolis schythei, Acanthaspida sulcatocornia *, Acutiserolis maryannae *, Aega falklandica, Aega semicarinata, Antennuloniscus ornatus *, Antennulosignum elegans *, Antias hispidus, Astacilla estadoensis *, Astacilla falklandica, Austrofilius furcatus, Cassinopsis emarginata, Chaetarcturus adareanus, Chaetarcturus franklini, Colanthurus pingouin, Crabyzos elongatus, Cristaserolis plana, Desmosoma falklandicum *, Dolichiscus georgei *, Edotia bilobata *, Edotia corrugata *, Edotia oculata *, Edotia tuberculata, Euvallentinia darwini, Exosphaeroma calcaerea,

Exosphaeroma gigas, Frontoserolis kemp^M, Frontoserolis leachi, Iais pubescens, Ianthopsis bovalli^M, Iathrippa longicauda, Idotea unguolata, Joeropsis curvicornis, Kupellonura racovitzai^{*}, Leptanthura glacialis^{*}, Leptoserolis nototropis^M, Leptoserolis orbiculata^M, Litarcturus americanus^M, Macrochiridothea kruimeli^M, Macrochiridothea stebbingi^M, Malacanthura antarctica^{*}, Munna antarctica, Munna argentiniae^{*}, Munna maculata, Natatolana albinota, Neastacilla magellanica^M, Notasellus sarsii, Notasellus trilobatus, Paramunna dentata^{*}, Paramunna integra^{*}, Paramunna serrata, Paramunna subtriangulata, Pentidothea elongata, Pleurosignum magnum, Pseudidothea bonnieri^M, Stenetrium beddardi^M, Stenetrium haswelli, Stenetrium inflectofrons^{*}, Stenetrium serrataudum^{*}, Stenetrium smirnovi, Stenetrium virinale, Storhyngura argentina^{*}, Storhyngura birsteini^{*}, Storhyngura scotia, Syneurycope heezeni, Thysanoserolis elliptica^M, Thysanoserolis exigua^M, Uromunna nana, Xenanthura acuticauda^{*}.

SUBANTARKTIS SCOTIA-REGION

Süd-Georgien

Abysianira argentensis^{*}, Acanthoserolis schythei, Antarcturus furcatus, Antias hofsteini, Antias marmoratus, Austrofilius furcatus, Cassidinopsis tuberculata, Colanthura pingouin, Coperonus nordenstami^{*}, Coulmannia australis, Cristaserolis plana, Cymodocella tubicauda, Desmosoma australis^{*}, Desmosoma longimanus^{*}, Desmosoma modestum^{*}, Dolichiscus diana, Echinozone quadrispinosa, Edotia oculopetiolata, Edotia tuberculata, Frontoserolis aspera, Frontoserolis glacialis, Ianthopsis bovallii, Ianthopsis nasicornis, Ilyarachna antarctica, Ilyarachna nordenstami, Litarcturus antarcticus, Litarcturus granulatus, Munna antarctica, Munna bituberculata^{*}, Munna maculata, Munna studeri, Munneurycope acutiperaeons^{*}, Munnopsurus laevis, Natatolana pallidocula, Neoarcturus digitatus^{*}, Neoarcturus rugosus, Neoarcturus stebbingi, Neojaera antarctica, Notasellus sarsii, Notasellus trilobatus, Paramunna antarctica, Paramunna lunata, Paramunna rostrata, Phycolimnoria antarctica, Plakathrium punctatissimum, Protognathia bathypelagica, Stenetrium virinale, Storhyngura falcata^{*}, Thysanoserolis platygaster^{*}.

Süd-Sandwich-Inseln

Acanthoserolis polaris, Acutiserolis macdonnellae^{*}, Anuropus antarcticus, Bathygonium moskalevi^{*}, Cassidinopsis maculata, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Cristaserolis plana, Cymodocella tubicauda, Exosphaeroma antarctica^{*}, Iais pubescens, Iathrippa longicaudata, Litarcturus antarcticus, Notasellus sarsii, Storhyngura eltaninae^{*}, Storhyngura sepihia^{*}.

Süd-Orkney-Inseln

Acantharcturus acanthurus^{*}, Antarcturus furcatus, Antarcturus hempeli, Antarcturus signiensis, Antias charcoti, Austrofilius furcatus, Ceratoserolis trilobitoides, Cymodocella

emarginata, Cymodoce georgiana, Dolichiscus diana, Dolichiscus meridionalis, Echinozone quadrispinosa, Echinozone spinosa, Frontoserolis leachi, Frontoserolis pagenstecheri, Ianthopsis nasicornis, Ischyromene eatoni, Leptanthura glacialis, Litarcturus antarcticus, Litarcturus granulosus, Munna antarctica, Natatolana oculata, Neojaera caeca *, Phycolimnoria antarctica, Plakathrium punctatissimum, Serolis ovata.

Süd-Shetland-Inseln

Acantharcturus acutipleon, Acanthaspidia drygalskii, Acanthaspidia porrecta *, Acanthoserolis schythei, Aega antarctica, Aega glacialis, Aega koltuni *, Aega semicarinata, Antarcturus furcatus, Antarcturus hempeli, Antarcturus hodgsoni, Antarcturus polaris, Antarcturus schmidti *, Antarcturus signiensis, Antarcturus spinacoronatus, Antarcturus straseni *, Antias charcoti, Antias mawsoni, Austrofilius furcatus, Bactromes antarcticus *, Cassinidopsis maculata, Ceratoserolis meridionalis, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Chaetarcturus franklini, Chaetarcturus longispinosus *, Coperonus spec. 7 *, Coperonus spec. 6 *, Coperonus spec. 2 *, Coperonus spec. 1 *, Coulmannia australis, Cylindrarcturus elongatus *, Cymodoce tubicauda, Dolichiscus meridionalis, Dolichiscus mirabilis, Dolichiscus pfefferi, Echinozone quadrispinosa, Echinozone spinosa, Ectias turqueti, Edotia oculopetiolata, Edotia pulchra, Euvalentinia darwinii, Fissarcturus emarginatus *, Fissarcturus hirticornis, Frontoserolis bouvieri, Ianthopsis bovallii, Ianthopsis monodi, Ianthopsis multispinosa, Ianthopsis nasicornis, Ianthopsis nodosa, Ianthopsis ruseri, Ischnomes antarcticus *, Joeropsis antarcticus *, Joeropsis intermedius, Leptanthura glacialis, Litarcturus antarcticus, Litarcturus granulosus, Litarcturus lillei, Munna antarctica, Munna globicauda, Munna maculata, Natatolana albinota, Natatolana intermedia, Natatolana obtusata, Natatolana oculata, Neoarcturus elongatus *, Neoarcturus minus*, Neoarcturus rugosus, Notasellus sarsii, Paramunna antarctica, Paramunna arnaudi, Paramunna lunata, Paramunna rostrata, Paramunna serrata, Paramunna subtriangulata, Pseudidothea scutata *, Rectarcturus tuberculatus *, Serolis ovata, Serolis reptans *, Serolis rugosa, Serolis serratus, Serolis waegelei *, Spinoserolis beddardi, Stenetrium acutum, Storhyngura praegrans *, Storhyngura robustissima, Storhyngura scotia, Tuberarcturus belgicae *, Tuberarcturus cactiformis *.

KERGUELEN-REGION

Crozet-Inseln

Acanthomunna spinipes, Aega crozetensis *, Aega semicarinata, Antarcturus furcatus, Antarcturus oryx, Antarcturus spinosus, Arcturides cornutus, Cassinidopsis emarginata, Cassinidopsis maculata, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus aculeatus, Chaetarcturus brunneus *, Chaetarcturus franklini, Colanthur pingouin, Exosphaeroma gigas, Fissarcturus hirticornis, Iais pubescens, Ilyarachna crozetensis *, Ilyarachna nordenstami, Ischyromene eatoni, Joeropsis intermedius, Joeropsis marionis, Munna antarctica, Munna croze-

tensis *, Munna pallida, Neastacilla kerguelensis, Neastacilla marionis, Oxyarcturus spinosus, Paramunna foresti, Paranthura antarctica, Serolis antarctica *.

Einige Arten, die bei den Kerguelen-Inseln verbreitet sind, kommen auch bei den Crozet-Inseln vor. Diese Arten sind in der Aufzählung mit einem hochgestellten C gekennzeichnet.

Kerguelen-Inseln

Acutiserolis bromleyana, Aega edwardsi, Aega falklandica, Aega semicarinata, Antarcturus australis *, Antarcturus furcatus, Antarcturus spinosus, Antias concavatus *, Antias dimorphus, Antias marmoratus, Arcturides falklandica *, Arcturides miersi *, Astrurus crucicauda, Austrofilius arnaudi *, Austrofilius furcatus, Austrofilius pusillus *, Caecianiropsis ectiformis *, Cassidinopsis emarginata, Cassidinopsis maculata, Ceratoserolis trilobitoides, Colanthurus anophthalma *, Colanthurus latimanus *, Coulmannia frigida, Cymodocea eatoni *, Desmosoma auritum *, Dolichiscus studeri *, Dolichiscus subantarcticus *, Eurycope vicarius, Euvalentinia darwinii, Euvalentinia fraudatrix *, Euvalentinia ovata *, Exosphaeroma gigas, Exosphaeroma lanceolatum, Fissarcturus hirticornis, Frontoserolis aspera, Gnathia antarctica, Iais pubescens, Ianthopsis beddardi *, Ianthopsis certus *, Ianthopsis studeri *, Iathrippa longicauda, Ilyarachna antarctica, Ischyromene eatoni, Joeropsis curvicornis, Joeropsis intermedius, Joeropsis marionis ^c, Litarcturus lillei, Munna antarctica, Munna dentata *, Munna kerguelensis *, Munna maculata, Munna pallida ^c, Munna studeri, Natanolana albinota, Natanolana anophthalma *, Natanolana nitida, Natanolana palidocula, Neasellus kerguelensis *, Neastacilla kerguelensis ^c, Neastacilla marionis ^c, Neoarcturus mawsoni, Neoarcturus stebbingi, Neojaera antarctica, Notasellus chilensis *, Notasellus sarsii, Notasellus trilobatus, Oxyarcturus beliaevi, Oxyarcturus spinosus, Paramunna dilatata *, Paramunna foresti ^c, Paramunna rostrata, Paranthura antarctica, Paranthura neglecta *, Pleurogonium albidum *, Pleurogonium serratum *, Spinoserolis latifrons, Uromunna schauinslandi, Valoranthura elegans *.

MACQUARIE-REGION

Macquarie-Inseln

Aega semicarinata, Astrurus crucicauda, Califanthura lowryi *, Cassidinopsis emarginata, Cymodocea australis, Exosphaeroma gigas, Iais pubescens, Munna maculata, Notasellus sarsii, Phycolimnoria antarctica.

Auckland-Inseln

Antias hispidus, Iais pubescens, Paradolichiscus opiliones *, Pentidothea elongata, Spinoserolis latifrons.

Campbell-Inseln

Cymodocella egregia, Cymodocella tubicauda, Exosphaeroma gigas, Exosphaeroma lanceolatum, Uromunna schauinslandi.

HOCHANTARKTIS

In der Hochantarktis sind nur wenige Arten zirkumantarktisch verbreitet (die Arten, die Kosmopoliten sind, werden im folgenden mit einem (K) gekennzeichnet. Danach werden die Arten aufgelistet, die endemisch für die Hochantarktis sind und schließlich werden die Arten genannt, die in den hochantarktischen Regionen Bellingshausen-See, Weddell- und Rossmeer und in der Ostantarktis vorkommen. Es werden dabei alle in diesen Regionen nachgewiesenen Isopoden berücksichtigt, die endemischen Arten werden auch hier mit einem (*) gekennzeichnet. Schließlich folgt eine Liste der Isopodenfauna der extremen Hochantarktis (südliches Weddell- und Rossmeer).

Zirkumantarktische Verbreitung:

Accalathura gigantissima, Aega antarctica, Aega glacialis, Antarcturus furcatus (K), Antarcturus polaris, Ceratoserolis meridionalis, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Chaetarcturus franklini, Cymodocella tubicauda, Echinozone magnifica, Echinozone quadrispinosa, Ectias turqueti, Glyptonotus antarcticus, Gnathia polaris, Ianthopsis nasicornis, Leptanthura glacialis, Litarcturus lillei, Notasellus sarsii, Paramunna lunata, Serolis glacialis.

Verbreitung beschränkt auf die Hochantarktis:

(W) = Westantarktis (O) = Ostantarktis

Acanthaspidia acanthonotus (O), Accalathura gigantissima, Acutiserolis spinosa (W), Aega antarctica, Aega glacialis, Antarcturus giganteus (W), Antarcturus glacialis (O), Antarcturus horridus, Antarcturus johnstoni, Antarcturus polaris, Antarcturus spinacoronatus, Antarcturus spinosus (O), Anuropus antarcticus (O), Austrofilius serratus (O), Austroniscus ovalis (O), Austroniscus rotundatus (O), Austrosignum dubia, Betamorpho megaloccephalus (W), Ceratoserolis meridionalis, Chaetarcturus bovinus (W), Coperonus frigida (O), Coperonus spec. 3 (W), Coperonus spec. 5 (W), Coulmannia frigida, Coulmannia spinifer, Cuspidoserolis johnstoni (O), Cuspidoserolis luethjei (W), Desmosoma antarcticum (O), Desmosoma anversense (W), Desmosoma longimanus (O), Disconectes antarctica (O), Disconectes curta (O), Disconectes ovalis (O), Dolichiscus hiemalis, Dolichiscus meridionalis, Dolichiscus pfefferi (W), Dolichiscus profundus (W), Echinomunna horrida, Ectias turqueti, Eisothistos antarcticus, Eurycope gaussi (O), Eurycope wolffi (O), Gnathia polaris, Haplomesus antarcticus (O), Haploniscus oviformis (O), Ianthopsis studeri (W), Ischnomesus sp. curtispinis (O), Katianira setifera (O), Leptanthura antarctica, Litarcturus coppingeri (W), Mesosignum antarcticum, Munna cryophila, Munna globicauda, Munna psychrophila,

Munneurycope crassa, Munnopsurus australis (W), Nannoniscus australis (O), Nannoniscus bidens (O), Neoarcturus robustus (W), Neoarcturus scelerosus (W), Neojaera octodentata (O), Neojaera pallida (O), Paradolichiscus dubius (O), Paradolichiscus gaussianus (O), Paramunna serrata, Pleurosignum elongatum, Rhabdomesus inermis (O), Serolis acuminata (W), Serolis bouvieri (W), Serolis glacialis, Stenetrium rotundatum (O), Stenetrium weddellensis (W), Storhyngura challengerii (O), Storhyngura elegans, Tuberarcturus drygalskii (O), Zenobianopsis caeca (O), Zenobianopsis rotundicauda (O).

Bellingshausen-See

Acantharcturus acutipleon, Accalathura gigantissima, Aega antarctica, Antarcturus furcatus, Antarcturus polaris, Antias charcoti, Ceratoserolis meridionalis, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Cuspidoserolis gerlachei *, Cymodocella tubicauda, Dolichiscus pfefferi, Echinozone quadrispinosa, Echinozone spinosa, Ectias turqueti, Euneognathia gigas, Fissarcturus hirticornis, Frontoserolis glacialis, Frontoserolis polita, Glyptonotus antarcticus, Ianthopsis monodi, Ianthopsis nasicornis, Leptanthura glacialis, Mesosignum antarcticum, Munna antarctica, Munneurycope crassa, Munnopsoides australis, Munnopsurus australis *, Notasellus sarsii, Paramunna antarctica, Paramunna gaini, Paramunna rostrata, Paramunna serrata, Phycolimnoria antarctica, Plakathrium punktatum, Protognathia bathypelagica, Serolis ovata, Storhyngura elegans, Storhyngura robustissima, Tuberarcturus belgicae.

Weddellmeer

Acanthaspida drygalskii, Aega antarctica, Aega glacialis, Antarcturus giganteus *, Antarcturus hempeli, Antarcturus horridus, Antarcturus johnstoni, Antarcturus spinacoronatus, Antarcturus weddelli *, Antias charcoti, Anuropus antarcticus, Astrurus spec., Austrofilius furcatus, Ceratoserolis meridionalis, Ceratoserolis pasternaki, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus bovinus *, Coperonus spec. 4 *, Coperonus spec. 5 *, Coperonus spec. 8 *, Coperonus spec. 3 *, Coulmannia frigida, Cuspidoserolis luethjei *, Dolichiscus acanthaspidis, Dolichiscus georgei, Dolichiscus meridionalis, Dolichiscus mirabilis, Echinomunna horrida, Edotia pulchra, Frontoserolis bouvieri, Frontoserolis nobilis *, Frontoserolis polita, Gnathia hodgsoni, Gnathia polaris, Glyptonotus antarcticus, Ianthopsis multispinosa, Ianthopsis nasicornis, Ianthopsis ruseri, Ilyarachna crozetensis, Lionectes humicephalotus *, Litarcturus granulosus, Munna antarctica, Munna cryophila, Munna globicauda, Munnopsoides australis, Natatolana albinota, Natatolana intermedia, Natatolana obtusata, Natatolana oculata, Neoarcturus mawsoni, Neoarcturus robustus *, Neoarcturus scelerosus *, Serolis aestimabilis *, Spinoserolis beddardi, Stenetrium acutum, Syneurycope heezeni, Zoromunna setifrons.

Rossmeer

Acutiserolis spinosa, Aega antarctica, Aega glacialis, Antarcturus furcatus, Antarcturus horridus, Antarcturus polaris, Antias charcoti, Austrofilius furcatus, Austrosignum glaciale,

Austrosignum spinosum, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Chaetarcturus franklini, Coulmannia australis, Coulmannia frigida, Cymodocella tubicauda, Dolichiscus acanthaspides *, Dolichiscus hiemalis, Dolichiscus meridionalis, Dolichiscus profundus *, Echinozone magna, Ectias turqueti, Eisothistos antarcticus, Euneognathia gigas, Glyptonotus antarcticus, Gnathia hodgsoni, Gnathia polaris, Ianthopsis bovallii, Litarcturus lillei, Munna antarctica, Natatolana albinota, Natatolana intermedia, Natatolana meridionalis *, Notasellus sarsii, Paramunna lunata, Paramunna rostrata, Paramunna serrata, Serolis acuminata *.

Ostantarktis

Acanthaspida acanthonotus, Acanthaspida drygalskii, Acanthomunna spinipes, Accalathura gigantissima, Acutiserolis bromleyana, Aega antarctica, Aega glacialis, Antarcturus furcatus, Antarcturus glacialis, Antarcturus horridus, Antarcturus johnstoni, Antarcturus polaris, Antarcturus polaris, Antarcturus spinacronatus, Antias charcoti, Antias mawsoni, Anuropus antarcticus, Astrurus ornatus, Austroniscus ovalis *, Austroniscus rotundatus *, Austrosignum dubius, Austrosignum glaciale, Austrosignum incisa *, Austrosignum spinosum, Ceratoserolis meridionalis, Ceratoserolis trilobitoides, Chaetarcturus adareanus, Coperonus frigida, Coulmannia frigida, Coulmannia spinifer *, Cuspidoserolis johnstoni *, Cymodocea australis, Cymodocella tubicauda, Desmosoma antarcticum *, Desmosoma longimanus *, Disconectes antarcticus, Disconectes curta *, Disconectes ovalis *, Dolichiscus hiemalis, Dolichiscus meridionalis, Echinomunna horrida, Echinozone magna, Echinozone quadrispinosa, Ectias turqueti, Eisothistos antarcticus, Euneognathia gigas, Eurycope gausi *, Eurycope vicarius *, Eurycope wolffi *, Fissarcturus hirticornis, Frontoserolis glacialis, Glyptonotus antarcticus, Gnathia antarctica, Gnathia hodgsoni, Gnathia polaris, Haplomesus antarcticus *, Haplomesus quadrispinosus, Haploniscus antarcticus *, Haploniscus curvirostris *, Haploniscus oviformis *, Ianthopsis bovallii, Ianthopsis multispinosa, Ianthopsis nasicornis, Ianthopsis nodosa, Ianthopsis ruseri, Ilyarachna crozetensis, Ischnosoma curtispinis *, Leptanthura antarctica, Leptanthura glacialis, Litarcturus lillei, Mesosignum antarcticum, Microprotus antarcticus *, Munna antarctica, Munna bituberculata *, Munna cryophila, Munna globicauda, Munna maculata, Munna psychrophila *, Munneurycope crassa, Nannoniscus australis *, Nannoniscus bidens *, Natatolana albinota, Natatolana intermedia, Natatolana obtusata, Natatolana oculata, Neojaera antarcticus, Neojaera octodentata, Neojaera pallidus, Notasellus sarsii, Oxyarcturus beliaevi, Paradolichiscus debilis *, Paradolichiscus gaussianus *, Paramunna antarctica, Paramunna arnaudi, Paramunna gausi *, Paramunna lunata, Paramunna rostrata, Paramunna serrata, Paramunnopsis oceanica, Paranthura antarctica, Pleurosignum elongatum *, Pleurosignum magnum *, Rhabdomesus inermis *, Stenetrium acutum, Stenetrium rotundatum *, Storothyngura challengerii *, Storothyngura elegans, Storothyngura fragilis, Tubarcturus drygalskii *, Zenobianopsis caeca *, Zenobianopsis rotundicauda *.

Extreme Hochantarktis

(Südliches Weddell- und Rossmeer bei ca. 75° - 77°S)

Das südliche Ross- und Weddellmeer stellen die kältesten Regionen der Hochantarktis dar, sie erfordern die höchsten Anpassungen ihrer Bewohner. Es wäre daher zu erwarten, daß sich diese Gebiete durch eine charakteristische Fauna auszeichnet, die aus einigen wenigen sehr kälteadaptierten Arten besteht. Aus dem Süden dieser Meere (besonders aus dem Rossmeer) liegen jedoch nur wenig Daten über die Verbreitung von Isopodenarten vor. Hinzu kommt, daß die meisten der nachgewiesenen Arten auch zirkumantarktisch, teilweise auch in der Scotia- oder Magellan-Region gefunden werden können und daher keine typischen Bewohner der extremen Hochantarktis darstellen. Zukünftige Probennahmen in dieser Region werden notwendig sein, um die Frage zu klären, wie viele endemische Arten es in dieser Region gibt. Im folgenden werden zunächst die Arten genannt, die im Süden des Weddellmeeres siedeln. In Klammern werden die Regionen genannt, in denen die Arten außerdem nachgewiesen worden sind. Die endemischen Arten werden außerdem ebenfalls mit einem (*) gekennzeichnet, die Arten, die auch im südlichen Rossmeer (extreme Hochantarktis beider Meere) vorkommen, werden mit ^(R) gekennzeichnet.

Südliches Weddellmeer

Acanthaspidia drygalskii (Ostantarktis und Süd-Shetland-Inseln), Antarcturus johnstoni (Enderbyland), Antarcturus spinacoronatus (Süd-Shetland-Inseln und Gauss-Station), Ceratoserolis trilobitoides (zirkumantarktisch) ^(R), Chaetarcturus bovinus (*), Coperonus sp. 8 (*), Coulmannia frigida (77°S) ^(R) (Ostantarktis und Kerguelen-Inseln), Cuspidoserolis luethjei (74°S) (*), Dolichiscus acanthaspidus ^(R), Dolichiscus meridionalis ^(R) (Ostantarktis und Süd-Shetland-Inseln), Euneognathia gigas ^(R) (zirkumantarktisch), Glyptonotus antarcticus ^(R) (76° - 77°S, zirkumantarktisch), Gnathia hodgsoni ^(R) (Ostantarktis), Gnathia polaris ^(R) (zirkumantarktisch), Ianthopsis multispinosa (Ostantarktis und Süd-Shetland-Inseln), Ianthopsis nasicornis (Ostantarktis und Süd-Shetland-Inseln), Leptanthura glacialis (zirkumantarktisch, Scotia- und Magellan-Region), Lionectes humicephalotus (Süd-Shetland-Inseln), Malacanthura antarctica (Magellan-Region), Munna antarctica ^(R), (75°S, zirkumantarktisch, Kerguelen-Inseln, Scotia- und Magellan-Region), Munna globicauda (75°S, Ostantarktis, Süd-Shetland-Inseln), Neoarcturus scelerosus (*), Stenetrium acutum (77°S, Süd-Shetland-Inseln, Ostantarktis), Storhyngura robustissima (77°S, Süd-Shetland-Inseln und Bellingshausen-See), Zoromunna setifrons (75°S, Südargentinien).

Im südlichen Weddellmeer sind bisher 3 endemische Arten gefunden worden.

Südliches Rossmeer

(Acutiserolis spinosa (südlicher Pazifik), Antarcturus furcatus (zirkumantarktisch), Antarcturus horridus (Ostantarktis), Antarcturus polaris (zirkumantarktisch, Süd-Shetland-Inseln), Antias charcoti (zirkumantarktisch), Austrofilius furcatus (zirkumantarktisch und Scotia Region), Austrosignum glaciale (Ostantarktis), Chaetarcturus franklini (zirkum-

antarktisch und Magellan-Region), Coulmannia frigida (Ostantarktis und Kerguelen-Inseln), Dolichiscus hiemalis (Ostantarktis), Dolichiscus profundus (*), Ectias turqueti (zirkumantarktisch und Scotia Region), Eisothistos antarcticus (Ostantarktis), Euneognathia gigas (zirkumantarktisch), Glyptonotus antarcticus (zirkumantarktisch), Gnathia hodgsoni (Ostantarktis), Gnathia polaris (zirkumantarktisch), Ianthopsis bovallii (zirkumantarktisch, Scotia- und Magellan-Region), Litarcturus lillei (zirkumantarktisch, Ausnahme: Bellingshausen-See, Kerguelen- und Süd-Shetland-Inseln), Munna antarctica (zirkumantarktisch, Kerguelen-Inseln, Scotia- und Magellan-Region), Natatolana meridionalis (*), Notasellus sarsii (zirkumantarktisch), Paramunna lunata (zirkumantarktisch und Scotia Region), Paramunna rostrata (zirkumantarktisch bis Scotia Region), Paramunna serrata (zirkumantarktisch und Falkland-Inseln).

Im südlichen Rossmeer sind bisher 2 endemische Arten gefunden worden.

Vergleicht man nun die Präsenz von Arten bestimmter Regionen des Südpolarmeeres mit ihrem Vorkommen in benachbarten Zonen (diese Zonen entsprechen nicht genau den biogeographischen Regionen), so ergeben sich auf Artniveau für bestimmte Zonen die folgenden Übereinstimmungen (die Prozentzahlen in eckigen Klammern geben die Anzahl der in diesen Zonen gemeinsamen Arten (nicht endemische Arten) im Verhältnis zu allen bisher in der Magellan-Region und der Antarktis nachgewiesenen 394 Isopodenarten wieder) (vgl. Abb. 48): Region 1 (Magellan-Region, Falkland-Inseln und nördlicher Bereich der Antarktischen Halbinsel, inclusive vorgelagerten Inseln); in diesen Regionen treten 22 Arten gemeinsam auf [5,6 %]. Region 2 (Magellan-Region, Falkland-Inseln und Süd-Georgien); hier gibt es 25 gemeinsame Arten [6,3 %]. Die Region 3 (Süd-Georgien und Süd-Sandwich-Inseln bis zur nördlichen Antarktischen Halbinsel, inclusive Inseln) besitzt 30 gemeinsame Arten [7,6 %]. Region 4 (nördliche Antarktische Halbinsel bis Bellingshausen- und Amundsen-See): 28 gemeinsame Arten [7,1 %]. Region 5 (nördliche Antarktische Halbinsel bis südliches Weddellmeer) besitzt 31 Arten, die in beiden Regionen vorkommen [7,8 %]. Region 6 (Bellingshausen-See und südliches Weddellmeer) hat nur 16 gemeinsame Arten [4,1 %]. Region 7 (Ross- und Weddellmeer); hier gibt es 20 gemeinsame Arten [5,1 %]. Region 8 (östliches Weddellmeer und Enderbyland); 33 Artenübereinstimmungen [8,4 %]. Region 9 (westliches Rossmeer und Gauss-Station) weist 25 Arten auf, die in beiden Regionen vorkommen [6,3 %] (vgl. Abb. 48). Nach diesem Vergleich ist die Artenübereinstimmung zwischen der Antarktischen Halbinsel und dem Weddellmeer am größten, was wahrscheinlich auf den Einfluß der West-Wind-Drift zurückzuführen ist.

Vergleicht man die zugrundeliegende Verbreitung der Isopoda in der Antarktis mit den in 4.5.2. unterschiedlichen biogeographischen Untergliederungen der Antarktis in Regionen, so trifft die von Hedgpeth (1969; vgl. 4.5.2.) vorgeschlagene Einteilung auch für die Isopoda weitgehend zu.

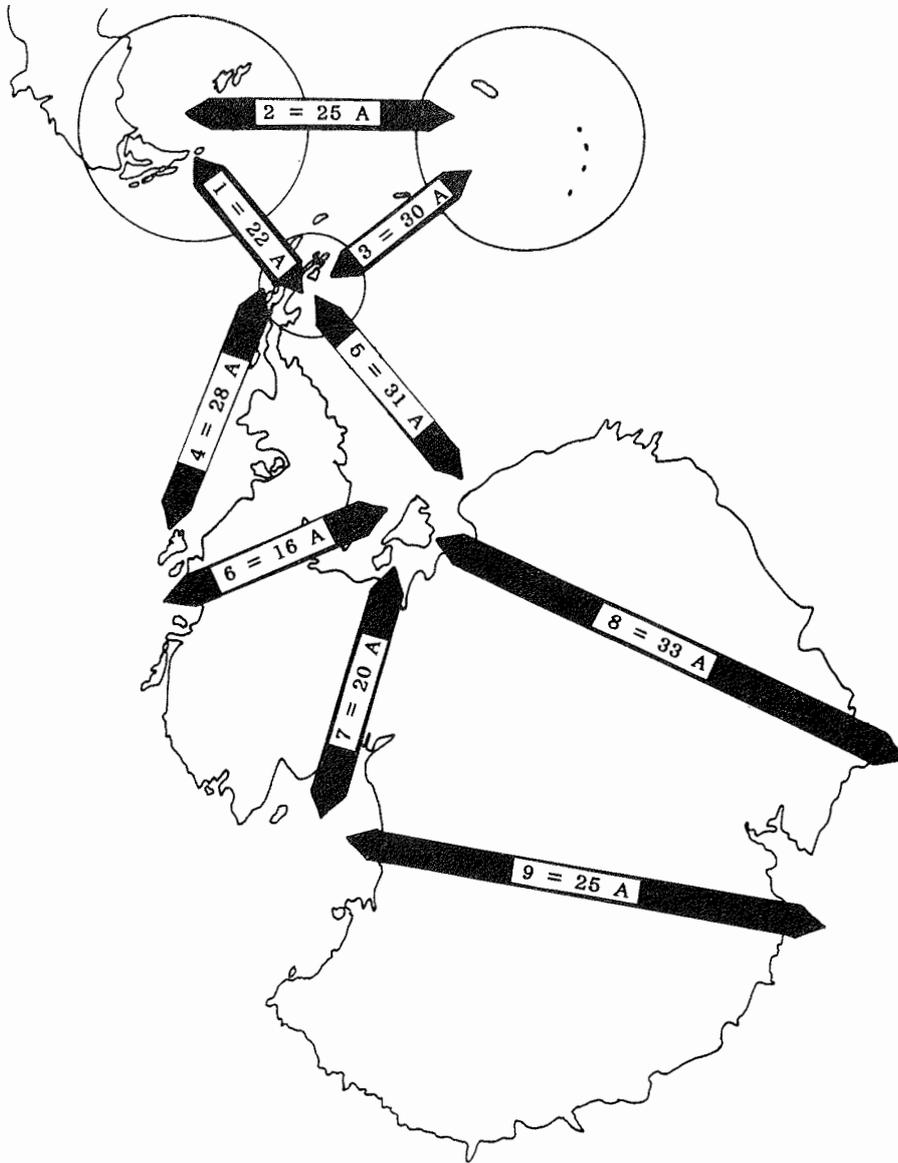
Der prozentuale Anteil der für bestimmte antarktische Regionen und die Magellan-Region endemischen Arten wird im folgenden Kapitel dargestellt.

5.1.2. Endemismen

In einigen antarktischen Regionen und in der Magellan-Region gibt es Arten, die bisher von keinen anderen Fundorten bekannt wurden (vgl. 5.1.1.). Die endemischen Arten, die in diesen Regionen vorkommen, wurden bereits genannt (vgl. (*) und 5.1.1.).

Von den 121 in der Antarktis bekannten Gattungen sind die folgenden 25 Gattungen endemisch (subantarktische- und hochantarktische Regionen) (die Angaben zu den Gattungen in den Klammern beziehen sich auf die Anzahl der in dieser Gattung vertretenen endemischen Arten): Acantharcturus (2), Antennulosignum (1), Arcturides (3), Astrurus (2), Austrosignum (4), Bathygonium (1), Ceratoserolis (3), Coulmannia (3), Cuspidoserolis (3), Cylindrarcturus (1), Echinomunna (1), Euneognathia (1), Fissarcturus (2), Frontoserolis (12), Glyptonotus (1), Leptoserolis (2), Lionectes (1), Neasellus (2), Oxyarcturus (3), Paradolichiscus (3), Pseudidothea (3), Tuberarcturus (3), Xenarcturus (1), Zenobianopsis (2), Zoromunna (1). Damit sind 20,7 % der in der Antarktis nachgewiesenen Gattungen endemisch (sowohl für die Sub- als auch für die Hochantarktis).

Die Anzahl der für die südliche Magellan-Region, Sub- und Hochantarktis endemischen Arten liegt mit 350 von 394 Arten bei ca. 89 % (ohne Magellan-Region = 87 %). Betrachtet man die Magellanregion (Südpatagonien, Feuerland und die Falkland-Inseln) gesondert, so siedeln dort 48 endemische Arten, das ist ein prozentualer Anteil von 30,5 %. Errechnet man die Endemismen für die Sub- und Hochantarktis allein, so kann man dort 302 endemische unter den 346 dort vertretenen Arten zählen. Damit liegt der Prozentsatz der antarktischen Endemismen der Isopoda immer noch bei 87,2 % und bleibt vergleichbar mit dem anderer Taxa wie z. B. den Fischen oder den Amphipoden (vgl. Andriashev, 1965, 1987; Knox & Lowry, 1977; Sieg, 1988 und 4.1.). In der Hochantarktis beträgt der Anteil der endemischen Arten (77 Arten) noch 25,5 %. Von diesen Arten kommen nun wiederum 18 Arten (ca. 23 %) nur in der Westantarktis und 32 Arten (ca. 42 %) nur in der Ostantarktis vor (vgl. 5.1.1.).



Der Anteil an Endemiten, die in 5.1.1. für die sub- und hochantarktischen Regionen gekennzeichnet wurden, wird nachfolgend in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Tabelle 2: Endemiten der Magellan- und einiger sub- und hochantarktischer Regionen

Region	E Arten	Anzahl Endemiten	Endemiten (%) (reg. Bezug)	Endemiten (*) (ges. Ant. %)
MAGELLAN-REGION				
Magellan-Region	87	26	29,9	6,6
Falkland-Inseln	70	22	31,4	5,6
SUBANTARKTIS				
Süd-Georgien	49	9	18,3	3,0
Süd-Sandwich-I.	16	5	31,2	1,7
Süd-Orkney-I.	26	2	7,7	0,7
Süd-Shetland-I.	91	23	25,3	7,6
Crozet-I.	31	5	16	1,7
Kerguelen-I.	80	28	35	9,3
Macquarie-I.	10	1	10	0,3
Auckland-I.	5	1	20	0,3
Campbell-I.	7	-	-	-
HOCHANTARKTIS				
Bellingshausen S.	40	2	5	0,7
Weddellmeer	68	13	17,4	4,3
Rossmeer	39	3	7,7	1,0
Ostantarktis	111	34	30	11,2

(*) In Spalte 4 von Tabelle 2 wird der prozentuale Anteil der Endemiten einiger Regionen zur gesamten Antarktis (302 Arten) dargestellt, in Spalte 3 der regionale Bezug.

Abb. 48: Darstellung der Artenübereinstimmungen in unterschiedlichen Regionen der Antarktis. Die Zahl vor dem Gleichheitszeichen definiert die Faunenäquivalenzen der verglichenen Regionen: 1 = Feuerland/Magellan-Region und Falkland die Inseln werden mit der nördlichen Antarktischen Halbinsel verglichen; 2 = Feuerland/Magellan-Region und die Falkland-Inseln werden mit Süd-Georgien und den Süd-Shetland-Inseln verglichen; 3 = Süd-Georgien und den Süd-Shetland-Inseln werden mit der nördlichen Antarktischen Halbinsel verglichen; 4 = die nördliche Antarktische Halbinsel wird mit der Bellingshausen-See verglichen; 5 = die nördliche Antarktische Halbinsel wird mit dem Weddellmeer verglichen; 6 = die Bellingshausen-See wird mit dem Weddellmeer verglichen; 7 = das Weddell- und das Rossmeer werden verglichen; 8 = das Weddellmeer wird mit der Ostantarktis in der Region von Enderbyland verglichen; 9 = das Rossmeer wird mit der Ostantarktis in der Region der Gauss-Station verglichen. Die Zahl hinter dem Gleichheitszeichen gibt die Anzahl der auf beiden Seiten der Pfeile siedelnden Arten an (A = Arten).

In der Magellan-Region und auf den Falkland-Inseln kommen insgesamt 11 endemische Arten gemeinsam vor, die bisher nur in diesen beiden Gebieten gefunden werden konnten. Dies sind 7 % aller in diesen beiden Regionen nachgewiesenen Arten. Bei den Kerguelen- und den Crozet-Inseln kommen 5 gemeinsame Arten vor, von denen aus anderen Regionen keine Funde vorliegen, für die Kerguelen- und die Crozet-Inseln sind dies 4,5 % aller auf diesen Inseln gefundenen Arten (vgl. 5.1.1.).

Insgesamt betrachtet hat die Subantarktis mit 225 endemischen Arten mit ca. 74,5 % den höchsten Anteil an Endemiten.

Süd-Georgien besitzt zwar verglichen mit den Falkland-Inseln relativ wenig endemische Arten, aufgrund der Nähe zu diesen Inseln zeigt Süd-Georgien jedoch noch eine faunistische Anbindung an diese Inseln und die Magellan-Region. Aufgrund der polaren Bedingungen, hervorgerufen durch den Zirkumantarktisstrom, gibt es bei Süd-Georgien jedoch auch Faunenelemente, die bei der Antarktischen Halbinsel oder in hochantarktischen Regionen vorkommen.

In 3.1. wurde dargestellt, daß sich die Inseln des Scotia-Bogens (vgl. Abb. 2) erst im Tertiär von dem südamerikanischen Festland entfernt haben, während vorher eine fast kontinuierliche Verbindung von Südamerika zur Antarktischen Halbinsel bestand (vgl. "Weddellian Province", Zinsmeister 1982 b, 1984). Durch Meeresbodenauffaltungen und Plattentektonik entfernte sich besonders Süd-Georgien sehr weit vom südamerikanischen Festland, was zur Folge hatte, daß die Arten, die vorher die Region Südamerikas und die vorgelagerten Inseln, wie Süd-Georgien besiedelt hatten, vom amerikanischen Festland immer mehr isoliert wurden, bis schließlich ein Faunenaustausch zwischen diesen Gebieten so sehr erschwert war, daß die weitere Evolution dieser Arten weitgehend unabhängig voneinander erfolgte.

5.1.3. Faunistische Beziehungen zu Südamerika, Australien und Südafrika

Die faunistischen Beziehungen von antarktischen und subantarktischen Isopodengattungen zu den benachbarten Kontinenten und ihre weitere Verbreitung wurde bereits unter 5.1. dargestellt. Um das mögliche Alter der Arten und Gattungen in der Antarktis diskutieren zu können, soll noch einmal dargestellt werden, welche Gattungen in Südafrika, Australien, Tasmanien, Neuseeland und in Südamerika (Gondwanaregionen) verbreitet sind (vgl. 3.1.1.).

Präsenz von Isopodengattungen in der Sub- und Hochantarktis und in Südafrika: Acanthaspida, AcanthoCOPE, Accalathura, Aega, Antarcturus, Antennuloniscus, Antias, Astacilla, Austrofilus, Baktromesus, Betamorpha, Cirolana, Crabyzos, Cymodoce, Cymodoce, Ectias, EuryCOPE, Exosphaeroma, Gnathia, Haplomesus, Haploniscus, Iais, Idotea, Ilyarachna, Ischnomesus, Ischyromene, Isocladus, Janira, Leptanthura, Litarcturus, Malacanthura, Munna, Munnopsoides, Natatolana, Neastacilla, Neoarcturus, Neojaera, Notasellus, Paramunna, Paramunnopsoides, Paranthura, Paridothea, Pleurosignum, Rhabdomesus, Rocinela, Serolis (nur 1 Art am Kontinentalhang), Sphaeroma, Stenetrium.

Präsenz von Isopodengattungen in der Sub- und Hochantarktis und in Südastralien (A), Tasmanien (T) und Neuseeland (N): Abyssianira (A, T), Acanthomunna (N), Accalathura (A, T), Aega (A, T, N), Antarcturus (A), Anuropus (N), Astacilla (A, T, N), Belura (A, T), Califanthura (N), Cassidinopsis (A, T), Cilicaeopsis (A), Cirolana (A, N), Cleantis (A, N), Colanthura (A, T), Crabyzos (A, N), Cymodoce (A, T, N), Cymodocella (A, N), Dolichiscus (A), Echinozone (A), Eisothistos (A), Exosphaeroma (A, N), Gnathia (A, N), Haploniscus (N), Iais (A, N), Ianthopsis (N), Idotea (T, N), Ischnomesus (T), Ischyromene (A, N), Isocladus (A), Jathrippa (A), Kupellonura (A, N), Leptanthura (T, N), Limnoria (A), Malacanthura (T), Munna (N), Munneurycope (T, N), Munnopsoides (N), Natatolana (A, T, N), Neastacilla (A, N), Neoarcturus (A), Notidothea (N), Paranthura (A, T, N), Paridothea (A, N), Pentidothea (A, N), Plakathrium (N), Rocinela (A, T), Serolis (A, N), Sphaeroma (A, N), Stenetrium (A, T, N), Storthyngura (N), Uromunna (A).

Präsenz von Isopodengattungen in der Sub- und Hochantarktis und in Südamerika: Acanthaspidia, AcanthoCOPE, Aega, Antias, Astacilla, Betamorpha, Cassidinopsis, Cirolana, Cleantis, Coperonus, Cymodocella, Disconectes, Dolichiscus, Edotia, Eisothistos, Euvalentinia, Haplomesus, Ianthopsis, Idotea, Ilyarachna, Ischnomesus, Ischyromene, Isocladus, Jathrippa, Joeropsis, Macrochiridothea, Mesosignum, Munna, Munneurycope, Munnopsoides, Natatolana, Neoarcturus, Neojaera, Notasellus, Notidothea, Paridothea, Pentidothea, Plakathrium, Rearcturus, Rhabdomesus, Rocinela, Serolis, Sphaeroma, Stenetrium, Storthyngura, Uromunna.

Innerhalb dieser Gattungen gibt es einige Arten, die südlich der Antarktischen Konvergenz siedeln und auch im Süden der oben genannten Kontinente vorkommen. Die Anzahl der in der Antarktis verbreiteten Arten, die auch Südafrika besiedeln, welches sich von Gondwana schon vor ca. 90 Millionen Jahren ablöste und von der Antarktis am weitesten (≈ 4000 km) entfernt ist, ist am geringsten. Die Anzahl der in der Antarktis vorkommenden Arten, die auch den australischen Raum besiedeln, ist etwas höher (Entfernung von der Antarktis ≈ 3000 km), die meisten der in der Antarktis verbreiteten Arten sind in Südamerika zu finden, welches erst mit der Öffnung der Drake-Passage vollständig von der Antarktis getrennt war (Entfernung von der Antarktis ≈ 1000 km; vgl. 3.1.1.). Diese Artenübereinstimmung der benachbarten Kontinente mit der Antarktis korreliert sowohl mit der zeitlichen Ablösung der Kontinente von Gondwana (vgl. 3.1.) als auch mit der geographischen Entfernung dieser Kontinente und der damit verbundenen der Isolation ihrer Fauna von der Antarktis. Daher ist auch die Artenübereinstimmung mit Südafrika am geringsten, viele der Arten, die Gondwana besiedelten und mit dem afrikanischen Kontinent nach Norden verdriftet wurden, sind heute möglicherweise ausgestorben oder zu anderen Arten evolviert. In Australien standen der Fauna ca. 55 - 38 Millionen Jahre zu ihrer (von der Gondwanafauna unabhängigen) Evolution zur Verfügung (vgl. 3.1.1.), in Südamerika hingegen nur 30 - 22

Millionen Jahre, was als Grund dafür angenommen werden kann, daß Südamerika noch die meisten der auch in der Antarktis siedelnden Arten beherbergt.

In der Sub- und Hochantarktis nachgewiesene Arten, die auch in Südafrika verbreitet sind: Acanthomunna spinipes, Austrofilius furcatus, Exosphaeroma gigas, Exosphaeroma lanceolatum, Haploneiscus curvirostris, Iais pubescens, Idotea unguolata, Joeropsis curvicornis, Neoarcturus stebbingi, Paramunnopsis oceanica. 10 von 346 antarktischen Arten (2,8 %) sind auch in Südafrika verbreitet (vgl. Abb. 49).

In der Sub- und Hochantarktis nachgewiesene Arten, die auch in Südastralien, Neuseeland verbreitet sind: Acutiserolis bromleyana, Crabyzos elongatus, Cymodocella australis, Cymodocella egregia, Exosphaeroma gigas, Iais pubescens, Idotea metallica, Idotea unguolata, Joeropsis curvicornis, Notidothea rotundicauda, Pentidothea elongata. In dieser Region sind von den antarktischen Arten 11 (3,1 %) vorhanden (vgl. Abb. 49).

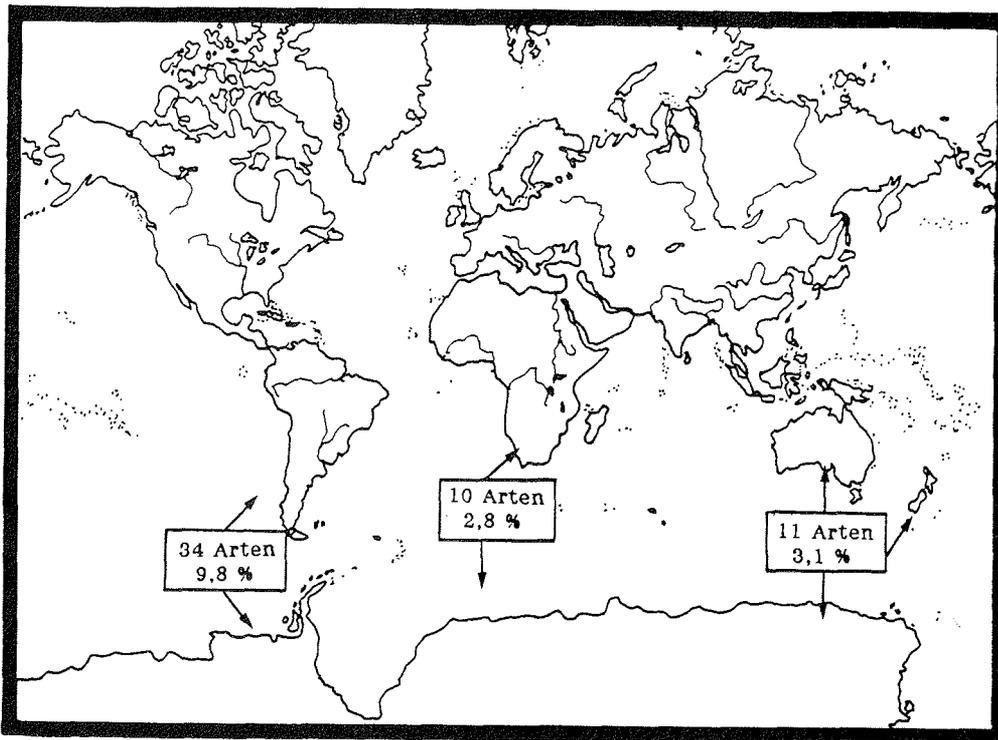


Abb. 49: Darstellung der Anzahl der in der Antarktis nachgewiesenen Arten, die auch in einem benachbarten Kontinent gefunden werden können (in Prozent).

In der Sub- und Hochantarktis nachgewiesene Arten, die auch in Südamerika (Südpatagonien und Magellan-Region) verbreitet sind: Acanthomunna spinipes, Acanthoserolis polaris, Acanthoserolis schythei, Acutiserolis neara, Aega edwardsi, Antennuloniscus subellipticus, Antias dimorphis, Chaetarcturus adareanus, Cleantis granulosa, Cristaserolis gaudichaudii, Erichsonella nordenskjöldi, Euvalentinia darwinii, Exosphaeroma calcarea, Iais pubescens, Idotea annulata, Idotea brevicauda, Idotea metallica, Idotea unguolata, Joeropsis curvirostris, Joeropsis intermedius, Leptanthura glacialis, Leptoserolis nototropis, Litarcturus granulatus, Macrochiridothea stebbingi, Munna chilensis, Munneurycope antarctica, Notasellus trilobatus, Pseudidothea miersi, Serolis elliptica, Serolis paradoxa, Stenetrium acutum, Stenetrium haswelli, Syneurycope heezeni, Uromunna nana. 34 der 346 antarktischen Arten (9,8 %) sind in dieser Region verbreitet (vgl. Abb. 49).

Von diesen Arten sind nur Joeropsis curvirostris, Iais pubescens und Idotea unguolata im Süden aller drei Kontinente vorzufinden. Acanthomunna spinipes in Südamerika und Südafrika, Exosphaeroma gigas besiedelt sowohl den Süden Afrikas als auch Australiens. Die meisten der oben genannten Arten kommen jedoch nur im Süden eines Kontinentes vor.

5.1.4. Bipolarität

Da die meisten der antarktischen Arten endemisch sind, wäre ein bipolares Vorkommen nur für 44 Arten, die in ihrer Verbreitung nicht auf die Antarktis beschränkt sind, möglich. Die nicht endemischen antarktischen Arten kommen jedoch meist nur im Süden der benachbarten Kontinente vor (vgl. 5.1.3.).

Haplomesus quadrispinosus ist die einzige Art, die im Nordpolarmeer sehr weit verbreitet ist, kürzlich aber auch im Südpolarmeer östlich des Gunnerus-Rückens (Prinzessin-Ragnhild-Küste) gefunden worden ist. Dies ist der einzige Fall, für den Bipolarität auf Artniveau nachgewiesen werden konnte (die Vermutung der bipolaren Verbreitung dieser Art wurde an dem Holotypus aus dem Norwegischen Museum verifiziert).

Einige der antarktischen Gattungen sind sehr weit verbreitet und kommen auch in der Arktis vor. Antarktische Gattungen, die auch im Nordpolarmeer vorkommen, sind: Acanthaspidia, Aega, Astacilla, Austroniscus, Desmosoma, Disconectes, Echinozone, Edotia, Eurycope, Gnathia, Haplomesus, Haplomiscus, Ianthopsis, Idotea, Ilyarachna, Ischnomesus, Janira, Katianira, Leptanthura, Malacanthura, Munna, Munneurycope, Munnopsoides, Nannoniscus, Natatolana, Neojaera, Paramunna, Paramunnopsis, Paranthura, Pentidothea, Pleurogonium, Rocinela, Storthingura, Syneurycope, Valoranthura. Dies sind 29 % (35) der 121 aus dem Südpolarmeer bekannten Gattungen.

Bisher blieb die Darstellung der antarktischen Isopodenfauna auf die horizontale Verbreitung beschränkt. Vergleicht man die Fänge unterschiedlicher Tiefen, so lassen sich auch für die vertikale Verbreitung der Isopoden Grenzen erkennen (vgl. 5.2.).

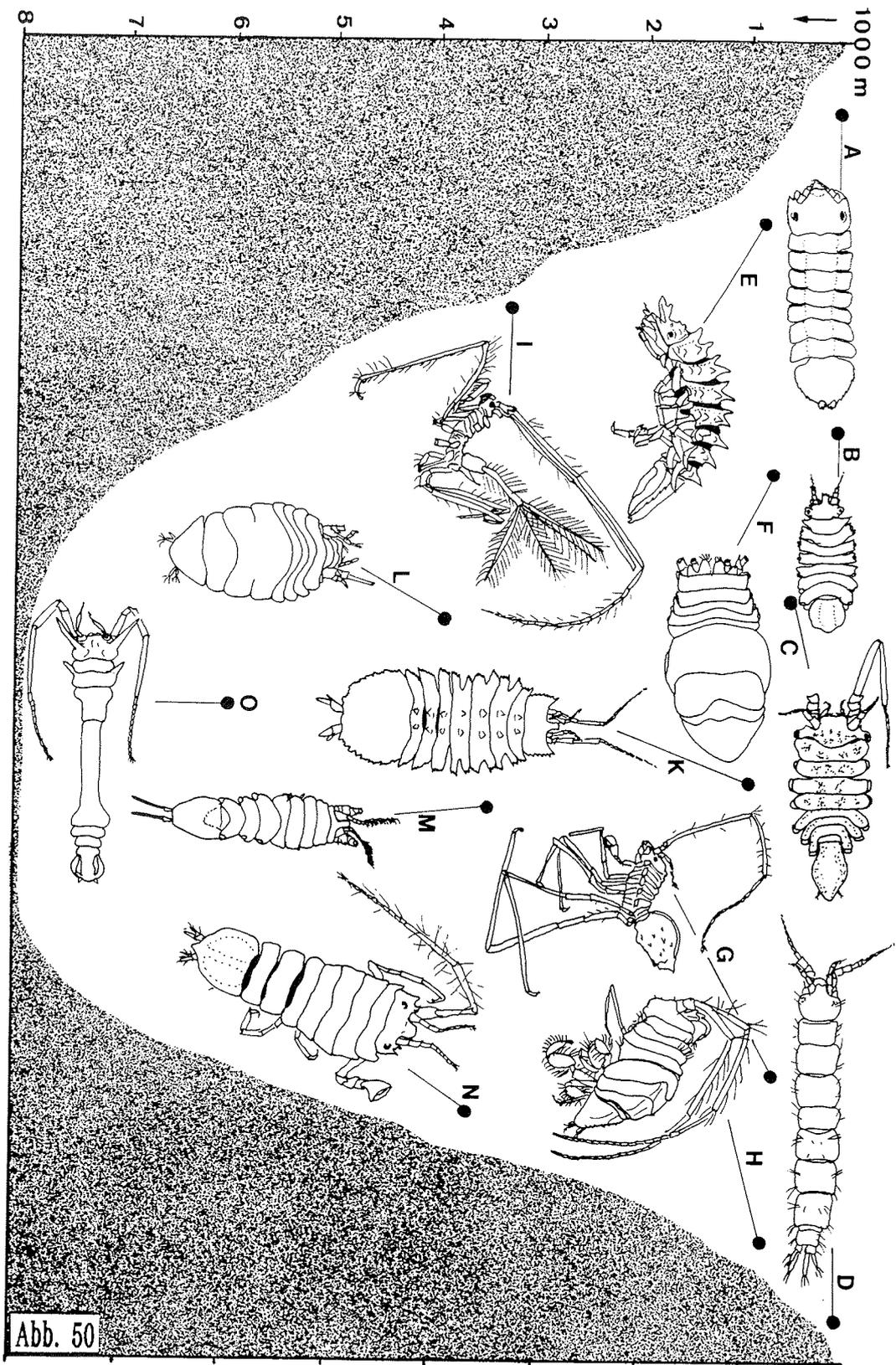


Abb. 50

5.2. Vertikale Verbreitung

Bei den Isopoda gibt es einige Arten, die in bestimmten Tiefenzonen besonders häufig sind. Abbildung 50 gibt Beispiele für Tiefen, in denen einige Arten (Asellota) am häufigsten vorkommen.

Die Vertikalverbreitung der Isopodenfamilien, die in der Antarktis und der Magellan-Region präsent sind, wird in Abb. 51 präsentiert. Es wird in dieser Abbildung deutlich, daß einige Familien nur den Schelf besiedeln, andere hingegen am Kontinentalhang sehr häufig sind, eine dritte Familiengruppe ist fast ausschließlich auf die antarktische Tiefsee beschränkt.

Da sich innerhalb der Isopodenfamilien die Vertikalverbreitung der Gattungen jedoch unterscheidet, wird nachfolgend anhand der Abbildungen 52 - 54 die Vertikalverbreitung der Isopodengattungen für die Regionen Schelfbereich, Kontinentalhang und Tiefsee dargestellt. Die Tiefenangaben beziehen sich nur auf die in der Antarktis und Magellan-Region nachgewiesenen Arten.

I. Die Vertikalverbreitung von Isopodengattungen auf dem Schelf wird in Abbildung 52 dargestellt. Da in den graphischen Darstellungen die genaue Tiefen der flachsten und tiefsten Funde der Taxa nicht genau zu erkennen sind, wird die genaue Vertikalerstreckung der Gattungen und Familien in den Abbildungslegenden genannt.

Von der Unterordnung der Sphaeromatidea kommen die Arten aller Gattungen auf dem antarktischen Schelf vor. Auch die Arten der Gattungen der Serolidae sind bis auf wenige Ausnahmen auf dem antarktischen Schelf verbreitet, nur 8 Arten aus 3 Gattungen wurden bisher am Kontinentalhang gefunden (vgl. Abb. 19, 20). Die Gattung "Serolis", die auf dem Kontinentalschelf verbreitet ist, besitzt in der Antarktis nur die Art, Serolis monodi, die bisher nur in 3250 m Tiefe gefunden wurde.

Abb. 50: Vertikalvorkommen einiger Isopoda, die charakteristisch für bestimmte Tiefenregionen sind: A) Joeropsis antarcticus; B) Notasellus sarsii; C) Munna kerguelensis; D) Vermetias caudiculata; E) Ianthopsis nasicornis; F) Coperonus spec.; G) Munna globicauda; H) Echinozone aries; I) Zoromunna setifera; K) Acanthaspidia drygalskii; L) Disconectes antarctica; M) Paramunnopsis oceanica; N) Stenetrium acutum; O) Haplomesus quadrispinosus.

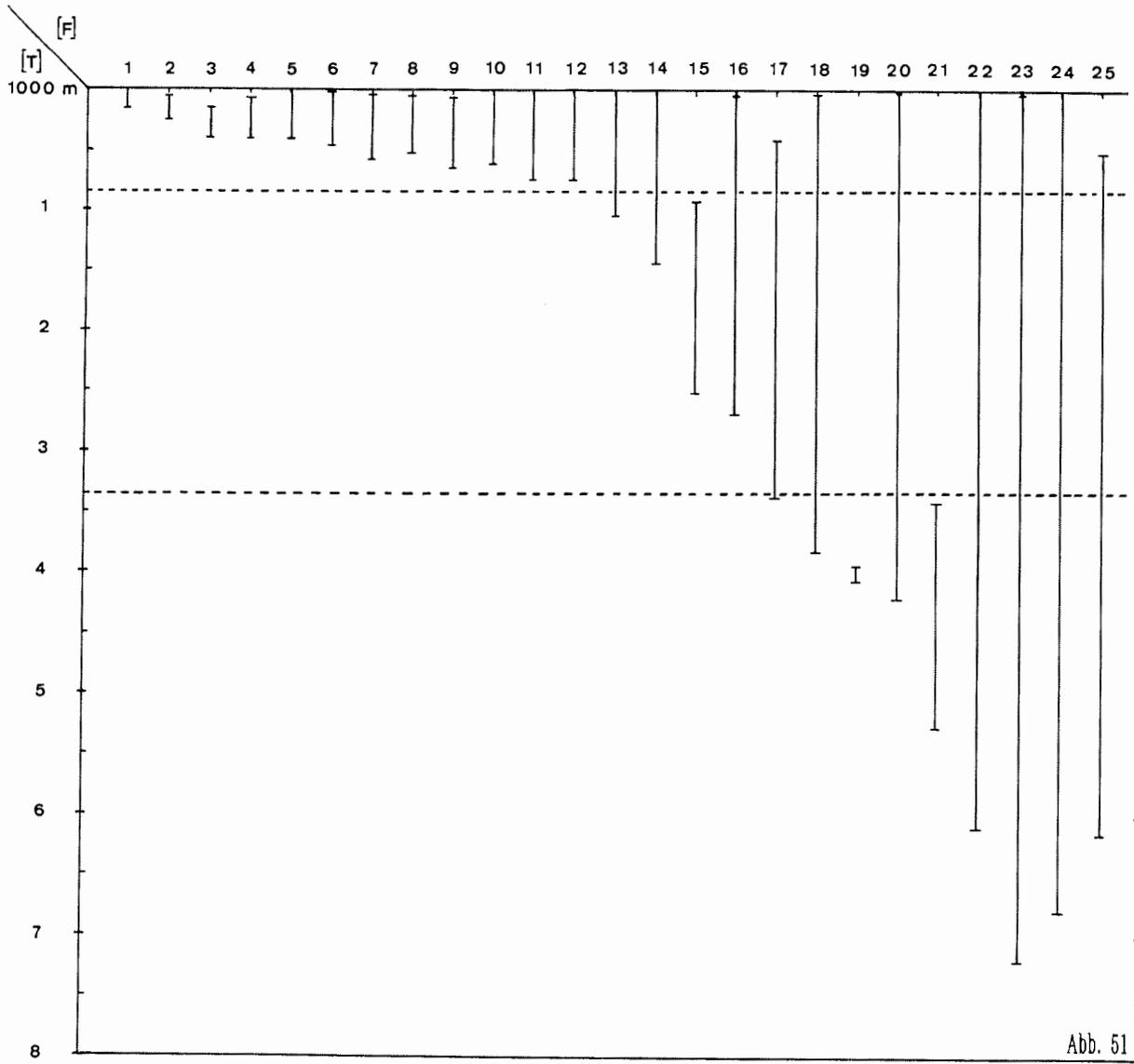


Abb. 51

Auch die in der Antarktis vorkommenden Arten der Janiridae, Paramunnidae, Munnidae und Dendrotionidae, Pleurocopidae, von der Unterordnung der Valvifera die Arten der Idoteidae und Chaetiliidae und Arten der meisten Gattungen der Arcturidae (vgl. Abb. 52), Pseudidotheidae, Xenarcturidae, einige Gattungen der Ischnomesidae und Munnopsidae (Lipomerinae) und der Anthuridea, sind Schelfarten. Die Arten der Nannoniscidae und Desmosomatidae sind hauptsächlich in der Tiefsee gefunden, in der Antarktis jedoch auch im Schelfbereich nachgewiesen worden.

II. Die Vertikalverbreitung von Isopodengattungen am Kontinentalhang wird in Abbildung 53 dargestellt. Einige Arten dieser Gattungen sind zwar auch schon auf dem Schelf gefunden worden, die meisten Arten kommen jedoch tiefer vor; daher werden sie hier als Kontinentalhanggattungen klassifiziert.

Von den Serolidae kommen nur Arten aus 3 Gattungen in dieser Region vor, außerdem Arten der Anuropidae, Joeropsidae, Paramunnidae, Munnidae, Holognathidae, Arcturidae, Acanthaspidiidae, Munnopsidae und Stenetriidae (vgl. Abb. 53).

Abb. 51: Vertikalverbreitung der sub- und hochantarktischen Isopodenfamilien. Abszisse: F = Familien; Ordinate: Tiefe (in 1000 m). Die Zahlen auf der Abszisse symbolisieren die folgenden Familien: 1) Pleurocopidae (0 - 95 m); 2) Desmosomatidae (16 - 250 m); 3) Dendrotionidae (196 - 385 m); 4) Nannoniscidae (70 - 385 m); 5) Hyssuridae (0 - 385 m); 6) Anthuridae (0 - 454 m); 7) Paranthuridae (13 - 655 m); 8) Chaetiliidae (10 - 580 m); 9) Cirolanidae (35 - 670 m); 10) Sphaeromatidae (0 - 610 m); 11) Aegidae (0 - 700 m); 12) Janiridae (0 - 700 m); 13) Idoteidae (0 - 1180 m); 14) Joeropsidae (0 - 1408 m); 15) Anuropidae (851 - 2502 m); 16) Paramunnidae (10 - 2681 m); 17) Stenetriidae (385 - 3397 m); 18) Serolidae (6 - 3813 m); 19) Mesosignidae (3981 - 4038 m); 20) Arcturidae (1 - 4209 m); 21) Haploniscidae (3300 - 5300 m); 22) Munnidae (0 - 6110 m); 23) Acanthaspidiidae (3 - 7210 m); 24) Munnopsidae (0 - 6730 m); 25) Ischnomesidae (500 - 6071 m). Die römischen Ziffern auf der rechten Seite der Abbildungen stehen für das hauptsächlichliche Vorkommen der Isopoden in den folgenden Regionen: I = Schelfbereich; II = Kontinentalhang; III = Antarktische Tiefsee. Die Hauptverbreitung der Isopoda in diesen Regionen wird durch die gestrichelte Linie verdeutlicht. Die Verbreitung der Gattungen, die innerhalb der Familien teilweise nur in Region I oder nur in Region II oder III anzutreffen sind (z. B. Serolidae), wird in Abb. 52 - Abb. 54 dargestellt.

Abb. 52: Verbreitung von Isopodengattungen auf dem sub- und hochantarktischen Schelf und benachbarten Gebieten. G = Gattungen: 1) Califanthura (13 m; Macquarie-Region); 2) Crabzyos (18 m; Falkland Inseln); 3) Antennulosignum (22 m); 4) Sphaeroma (25 m; Patagonien); 5) Isocladus (27 m; Patagonien und Macquarie-Region); 6) Astacilla (31 m); 7) Ischyromene (3 - 44 m); 8) Cirolana (0 - 75 m); 9) Antias (0 - 95 m); 10) Belura (108 m; Patagonien); 11) Kupellonura (108 m; Patagonien); 12) Austrosignum (22 - 150 m); 13) Ectias (6 - 80 m); 14) Cristaserolis (12 - 107 m); 15) Leptoserolis (92 - 162 m); 16) Iais (0 - 270 m); 17) Pleurogonium (50 - 260 m); 18) Desmosoma (16 - 250 m); 19) Cylindrarcturus (64 - 89 m); 20) Valoranthura (100 - 198 m); 21) Heteroserolis (36 - 275 m); 22) Acanthomunna (196 - 355 m); 23) Idotea (0 - 300 m; Patagonien); 24) Neastacilla (208 m); 25) Exosphaeroma (0 - 270 m); 26) Phycolimnoria (0 - 293 m); 27) Plakathrium (0 - 300 m); 28) Cymodocella (0 - 270 m); 29) Rocinela (0 - 270 m; Patagonien); 30) Protognathia (265 - 293 m); 31) Pleurosignum (385 m); 32) Echinomunna (385 m); 33) Munna (0 - 385 m); 34) Austroniscus (70 - 385 m); 35) Nannoniscus (135 - 385 m); 36) Edotia (0 - 391 m); 37) Xenarcturus (119 - 256 m); 38) Neoarcturus (32 - 310 m); 39) Eisothistos (385 m); 40) Malacanthura (108 - 454 m); 41) Paranthura (3 - 334 m); 42) Leptanthura (400 m); 43) Accalathura (500 m); 44) Cilicaeopsis (0 - 411 m); 45) Cassidinopsis (0 - 483 m); 46) Euvallentinia (0 - 500 m); 47) Spinoserolis (6 - 378 m); 48) Acanthoserolis (22 - 430 m); 49) Austrofilius (3 - 385 m); 50) Neojaera (0 - 385 m); 51) Coulmannia (3 - 400 m); 52) Fissarcturus (168 - 500 m); 53) Tuberarcturus (100 - 500 m); 54) Macrochiridothea (22 - 309 m); 55) Baktromesus^(*) (500 - 560 m); 56) Glyptonotus (10 - 580 m); 57) Jathrippa (12 - 450 m); 58) Cymodocea (0 - 611 m); 59) Natatolana (35 - 670 m); 60) Pseudidothea (117 - 545 m); 61) Colanthura (3 - 604 m); 62) Ischnomesus^(*) (274 m); 63) Aega (1 - 700 m); 64) Serolis^{*} (1 - 700 m); 65) Frontoserolis (0 - 700 m); 66) Thysanoserolis (0 - 728 m); 67) Notasellus (0 - 700 m); 68) Paramunna (10 - 700 m); 69) Arcturides (47 - 650 m); 70) Litarcturus (10 - 680 m); 71) Lionectes (6 - 659 m); 72) Acantharcturus (180 - 857 m).

* Serolis monodi wurde als einzige Art in 3250 m Tiefe gefunden.

^(*) Baktromesus und Ischnomesus leiten sich phylogenetisch von Verwandten aus der Tiefsee ab, sind in der Antarktis bisher jedoch nur auf dem Kontinentalschelf gefunden worden.

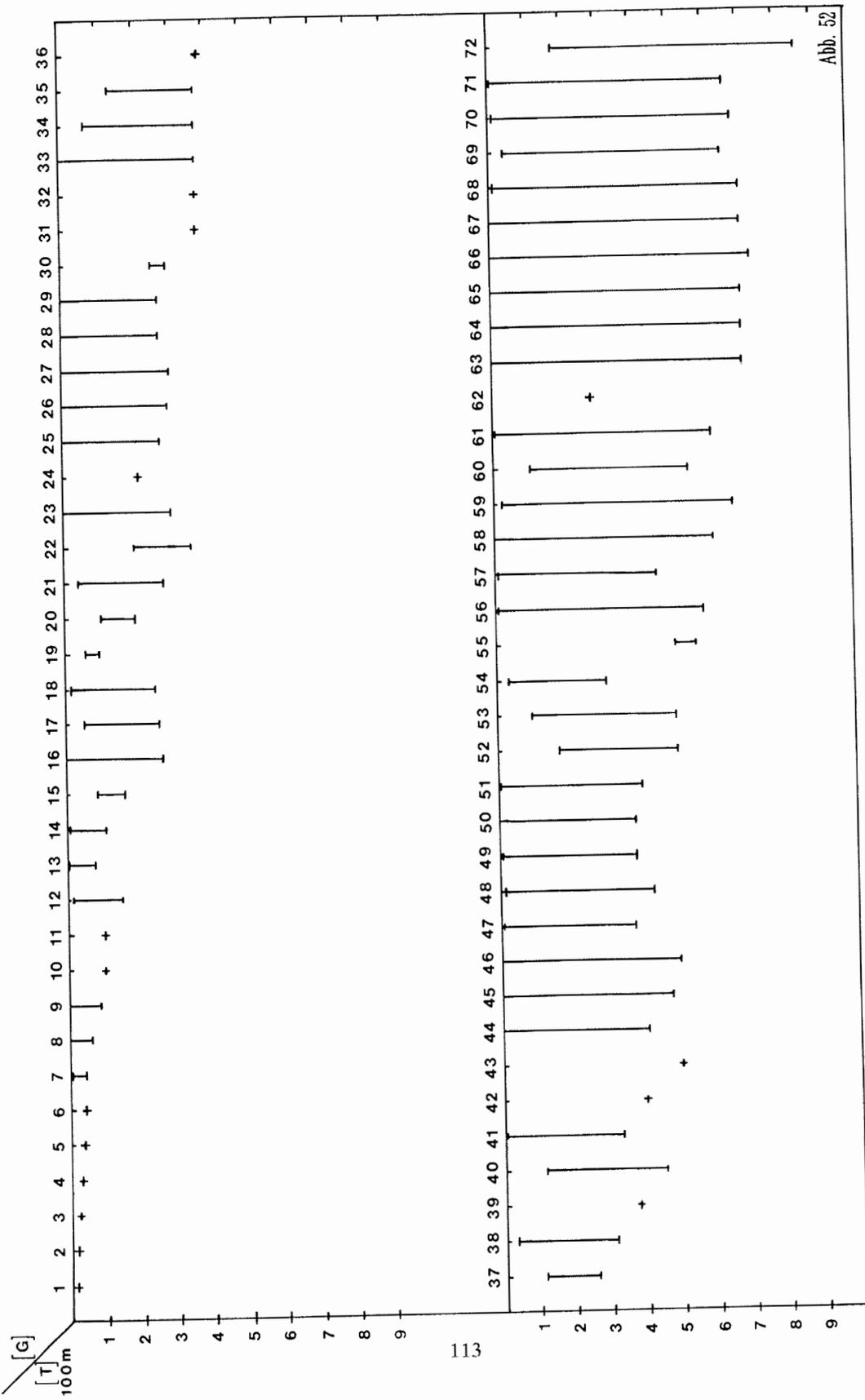


Abb. 52

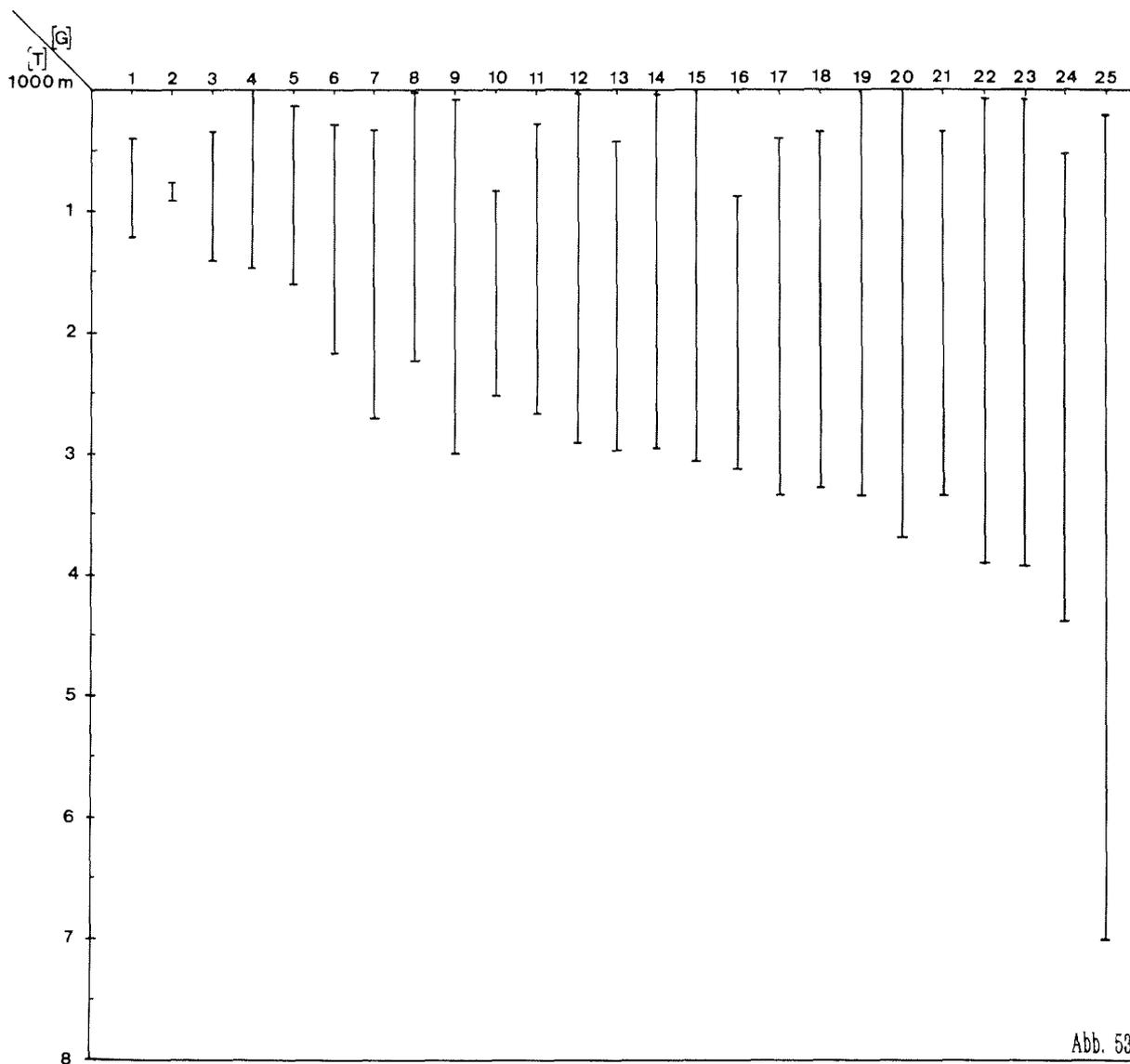


Abb. 53

Abb. 53: Verbreitung von sub- und hochantarktischen Isopodengattungen am Kontinentalhang. G = Gattungen. 1) Zenobianopsis (219 - 1180 m); 2) Bathygonium (800 - 900 m); 3) Neasellus (200 - 1370 m); 4) Joeropsis (0 - 1408 m); 5) Astrurus (141 - 1660 m); 6) Cuspidoserolis (189 - 2217 m); 7) Ceratoserolis (180 - 2759 m); 8) Chaetarcturus (10 - 2280 m); 9) Oxyarcturus (54 - 3000 m); 10) Anuropus (800 - 2502 m); 11) Coperonus (139 - 2707 m); 12) Echinozone (11 - 2820 m); 13) Munnopsis (400 - 2926 m); 14) Dolichiscus (24 - 2907 m); 15) Antarcturus (1 - 3063 m); 16) Munneurycope (860 - 3118 m); 17) Munnopsurus (400 - 3423 m); 18) Stenetrium (385 - 3397 m); 19) Ianthopsis (3 - 3423 m); 20) Paramunnopsis (0 - 3705 m); 21) Disconectes (385 - 3423 m); 22) Eurycope (26 - 3839 m); 23) Acutiserolis (25 - 3813 m); 24) Paradolichiscus (526 - 4209 m); 25) Ilyarachna (1 - 7000).

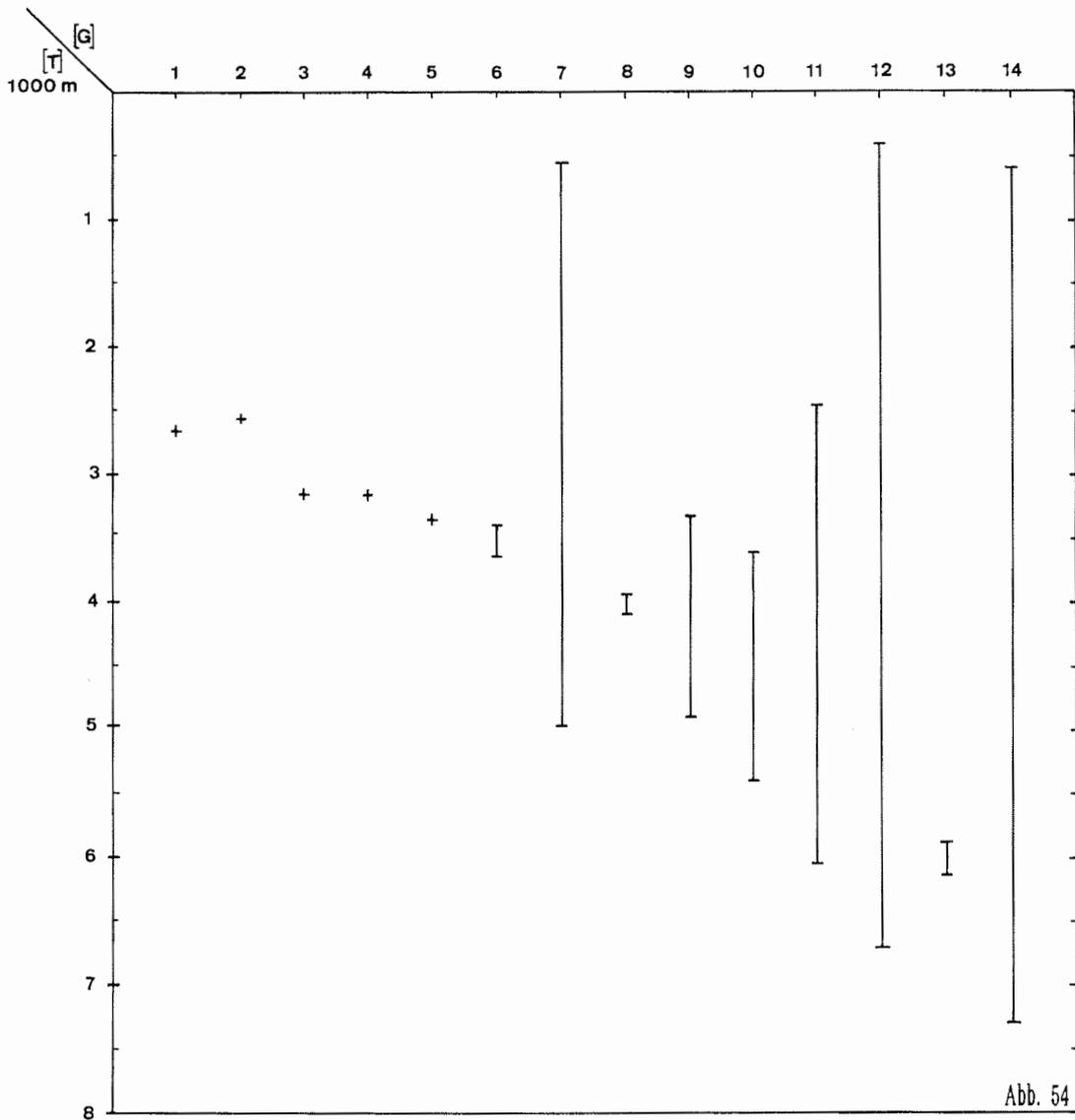


Abb. 54: Verbreitung von Isopodengattungen in der antarktischen Tiefsee. G = Gattungen.
 1) Abyssianira (2681 m); 2) Haplomesus (2641 m); 3) AcanthoCOPE (3200 m); 4) SyneuryCOPE (3200 m); 5) Microprotus (3398 m); 6) Rectarcturus (3477 - 3590 m);
 7) Betamorpha (587 - 4980 m); 8) Mesosignum (3981 - 4048 m); 9) Haploniscus (3300 - 4800 m); 10) Antennuloniscus (3600 - 5300 m); 11) Rhabdomesus (2450 - 6071 m); 12) Storthingura (400 - 6730 m); 13) Acanthomunna 5900 - 6110 m); 14) Acanthaspida (567 - 7210 m).

III. Die Vertikalverbreitung von Isopodengattungen in der antarktischen Tiefsee wird in Abbildung 54 dargestellt. Die hier angeführten Gattungen kommen teilweise auch noch mit einer Art auf dem Kontinentalschelf vor, da jedoch die Mehrzahl der Arten für abyssale Regionen charakteristisch sind, werden diese Gattungen alle als typische Tiefseegattungen klassifiziert.

Diese Tiefseegattungen gehören den Familien Paramunnidae, Munnidae, Acanthaspidiidae, Munnopsidae, Mesosignidae, Haploniscidae, Ischnomesidae und eine Gattung der Familie Arcturidae an.

Eurybathie

Die meisten antarktischen Isopodenarten haben eine eng begrenzte bathymetrische Verbreitung und unterscheiden sich in ihrer Vertikalverbreitung von anderen Arten dieser Gattungen teilweise sehr stark. Es gibt jedoch auch einzelne Arten, die bisher aus Fängen von mehreren hundert, teilweise sogar mehreren tausend Metern Tiefenunterschied nachgewiesen werden konnten. Die Tiefenverbreitung dieser antarktischen Arten wurde in 5.2. mitberücksichtigt, da die anderen Arten der entsprechenden Gattungen jedoch viel weniger eurybath sind, sollen die Arten mit der größten Vertikalverbreitung im folgenden herausgestellt werden.

Für die Sphaeromatidae (Dynameninae) zeigt Cassinidopsis emarginata mit einer Vertikalverbreitung von 0 - 270 m ein (für diese Familie) sehr weites bathymetrisches Vorkommen, die meisten Arten der Sphaeromatidae kommen in der Antarktis in sehr flachem Wasser vor, die tiefsten Fänge kommen aus 270 m Tiefe.

Aus der Familie Aegidae zeigt Aega glacialis (15 - 700 m) die weiteste bathymetrische Verbreitung, Natatolana obtusata mit einer Verbreitung zwischen 180 - 750 m die weiteste für die Cirolanidae.

Die Arten der Gattung "Serolis" kommen mit Ausnahme von Serolis monodi, die in einer Tiefe von 3250 m gefunden wurde, bis 700 m Tiefe vor. Aus der Gattung Ceratoserolis besitzt C. meridionalis (785 - 2759 m) die größte Vertikalverbreitung. Da die beiden anderen Arten dieser Gattung jedoch auf dem Schelf sehr weit verbreitet sind, wurde Ceratoserolis als Schelfgattung charakterisiert. Cuspidoserolis johnstoni besitzt ebenfalls eine sehr weite bathymetrische Verbreitung (290 - 2217 m), obwohl die anderen Arten dieser Gattung auf dem Schelf siedeln.

Innerhalb der Flachwasserfamilie Janiridae (Asellota) kommt Notasellus sarsii vom Litoral bis in eine Tiefe von 700 m auf dem antarktischen Schelf vor.

Aus der Familie Paramunnidae ist Neasellus kerguelensis mit einer Vertikalverbreitung bis in fast 1400 m Tiefe eine eurybathie Art (vgl. Abb. 53).

Zenobianopsis caeca (Holognathidae) ist mit einer Vertikalverbreitung von 219 bis 1180 m Tiefe ebenfalls sehr eurybath.

Die meisten antarktischen Arten der Valvifera sind, wie auch die der Familie Sphaeromatidae, charakteristisch für eine relativ begrenzte Tiefenregion. Paradolichiscus gaussianus ist

jedoch zwischen 2450 bis 3492 m Tiefe gefunden worden. Für die typischen Schelftaxa zeigen Arcturides cornutus (47 - 650), Acantharcturus acutipleon (274 - 857 m) und Litarcturus americanus (40 - 680 m) eine weite Vertikalverbreitung. Antarcturus furcatus konnte bisher von 0 bis 3000 m Tiefe gefunden werden und A. glacialis sogar bis in 3063 m Tiefe. Da diese antarktischen Arten der Gattung Antarcturus vom Schelf bis in die Tiefsee vertreten sind, wird die Vertikalverbreitung dieser Gattung bei den Kontinentalhanggattungen dargestellt.

Aus der Gattung Oxyarcturus besitzt O. spinosus die größte Tiefenerstreckung zwischen 54 und 2500 m. Dolichiscus meridionalis besitzt in dieser Gattung die für das Südpolarmeer weiteste bathymetrische Erstreckung von 24 bis 2000 m. Die meisten Arten dieser Gattung kommen jedoch auch auf dem Schelf vor, aufgrund der Funde von 2 Arten aus Tiefen am Fuße des Kontinentalhanges, wurde diese Gattung jedoch ebenfalls als Gattung der Kontinentalhangregion charakterisiert.

Ianthopsis (Acanthaspidiidae) wurde bisher als typische Schelfgattung angesehen. Sie besitzt jedoch Vertreter, die auch schon in der antarktischen Tiefsee (3423 m) gefunden worden sind. Da in jüngsten Untersuchungen (Material von Expeditionen des FS "Polarstern") zum Beispiel auch I. nasicornis, die bisher nur bis in eine Tiefe von 385 m nachgewiesen wurde, in 1800 m Tiefe gefangen und I. multispinosa, die ebenfalls nur bis 385 m bekannt gewesen ist, in 1200 m Tiefe gefunden worden ist, wird Ianthopsis ebenfalls als eurybathe Kontinentalhanggattung (vgl. Abb. 53) charakterisiert (vgl. Brandt, 1991).

Die weiteste Vertikalverbreitung für die Munnopsidae weist Ilyarachna antarctica (Ilyarachninae) auf (217 - 7000 m) (dies ist die weiteste bathymetrische Erstreckung, die für eine antarktische Isopodenart nachgewiesen werden konnte). Diese Art wurde in der Antarktis bis ca. 3500 m Tiefe gefunden, Wolff (1956) konnte sie jedoch im Kermadec-Graben in 7000 m Tiefe nachweisen. Die Munnopsinae zeigen in der Antarktis ebenfalls ein breites bathymetrisches Vorkommen mit Paramunnopsis oceanica (0 - 3705 m). Von den als incertae sedis bezeichneten Gattungen der Munnopsidae kommt Betamorpha fusiformis zwischen 587 bis 3906 m Tiefe vor. Storhyngura furcata (Acanthocopinae) ist mit einer Vertikalerstreckung von 336 bis 6730 m Tiefe ebenfalls sehr eurybath.

Die Arten der Stenetriidae sind in ihrer vertikalen Verbreitung meist sehr eingeschränkt, Stenetrium acutum ist jedoch als eurybath zu bezeichnen und kommt zwischen 150 und 3397 m Tiefe vor.

Bei den Haploniscidae besitzt Haploniscus antarcticus mit einer Vertikalverbreitung von 385 bis 3663 m Tiefe die weiteste bathymetrische Erstreckung (vgl. Brandt, im Druck e).

Die Ischnomesidae sind durch 2 eurybathe Arten aus 2 Gattungen charakterisiert, die eine sehr weite vertikale Verbreitung aufweisen: Rhabdomesus inermis kommt zwischen 2450 und 6071 m Tiefe und Haplomesus quadrispinosus zwischen 699 und 4150 m Tiefe vor. Es wird deutlich, daß die als eurybath beschriebenen Schelfarten (vgl. Gattungen der Sphaeromatidea) im Vergleich zu den Arten, die am Kontinentalhang oder in der Tiefsee vorkommen, immer noch eine relativ begrenzte und eher geringe bathymetrische Verbrei-

tung aufweisen. Die breitere Vertikalverteilung der eurybathen Kontinentalhang- oder Tiefseearten könnte z. B. im Nahrungsangebot begründet liegen, da das Nahrungsangebot auf dem Schelf in den oberen 100 m Tiefe stärker variiert und prozentual schnell abnimmt, während sich dies in der Tiefsee kaum bemerkbar macht.

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoda

Die in der Antarktis nachgewiesenen Arten gehören zum Teil weltweit verbreiteten Gattungen an, deren geographischer Ursprung jedoch nicht bekannt ist. Zur Klärung der Herkunft dieser Isopoden ist eine phylogenetische Analyse der Arten dieser Gattungen und ihrer Verwandten notwendig; die Kenntnisse über ihre zoogeographische Verbreitung und ihre phylogenetischen Stellung müssen dann verknüpft werden. Durch eine Korrelation dieser Befunde mit den geologisch-tektonischen sowie klimatischen Ereignissen können Aussagen über das mögliche Alter und den wahrscheinlichen Ursprung sowie die Verbreitung der Taxa gemacht werden.

6.1. Mechanismen der horizontalen Ausbreitung

In Kapitel 5.1.1. wurde bereits dargestellt, daß einige Arten und Gattungen für eine bestimmte antarktische Region endemisch sind, in 5.1.3. wurden die Beziehungen von Arten und Gattungen zu den benachbarten Kontinenten dargestellt.

Bei Kosmopoliten (z. B. Cymodoce, Aega, Rocinela, Gnathia, Cirolana, Joeropsis, Munna, Idotea, Eurycope, Ilyarachna) läßt sich der biogeographische Ursprung nur schwer bestimmen. Eine phylogenetische Analyse kann darüber aufklären, ob Arten ursprünglich oder abgeleitet sind. Die Zoogeographie der Taxa und die historische Geologie der Antarktis können in Verbindung mit den phylogenetischen Daten helfen, die Herkunft der Taxa zu klären. Die Mechanismen, die zu der rezenten Verbreitung der antarktischen Isopodentaxa geführt haben könnten, sind die folgenden: Die Taxa, die auf subantarktische Gebiete, wie z. B. die Magellan-Region, Inseln des Scotia-Bogens oder die Kerguelen-Inseln beschränkt sind, könnten in die Subantarktis aus gemäßigten Breiten eingewandert sein und sich dann in der Antarktis ausgebreitet haben, da sie dort konkurrenzlos neue ökologische Nischen erobern konnten. Diese Arten könnten aber auch vorher bereits in Gondwana gesiedelt haben und sich durch das tertiäre "Auseinanderbrechen" Gondwanas mit den Kontinenten nach Norden bewegt haben, wo sie weiter evolvierten oder sie wurden während der miozänen Vereisung in nördlichere antarktische Regionen verdrängt, wo sie nach Rückgang der Eismassen ihre hauptsächliche Verbreitung beibehielten. Dies kann möglicherweise aufgrund mangelnder physiologischer Anpassungen, die ein Überleben in der kalten Hochantarktis nicht erlaubten, geschehen sein oder aufgrund der Isolation durch die Scotia-Tiefsee, die für benthische Schelforganismen eine Verbreitung erschwert. Die Vereisung des oberen Litorals der Hochantarktis im Winter könnte aber auch bestimmten Taxa, wie z. B. einigen Sphaeromatiden, eine Wiederbesiedlung dieses Gebietes nicht erlaubt haben, was einen möglichen Grund für das Fehlen dieser Formen in der Hochantarktis darstellen könnte.

Einige der auf dem Schelf nachgewiesenen Arten besitzen verwandte Arten in der zirkumantarktischen Tiefsee oder in der Tiefsee der Weltozeane. Ohne phylogenetische Analyse ist eine Klärung des Ursprunges (Antarktis oder Tiefsee) dieser Arten nicht möglich (vgl. 6.2.).

Der horizontalen Ausbreitung der Taxa können auch andere Mechanismen zugrundeliegen. Parasitische Isopoden können durch ihre Wirte teilweise über weite geographische Regionen verbreitet werden und dadurch auch in polare Regionen (Arktis und Antarktis) gelangen. Eine solche Verbreitung in die Antarktis (oder von der Antarktis aus weltweit) über Fische könnte innerhalb der kosmopolitischen Gattungen Aega, Rocinela (Aegidae) und Gnathia (Gnathiidae) erfolgt sein. In der Antarktis konnten sich die Arten dieser Gattungen dann möglicherweise über die nototheniiformen Fische, die im Tertiär eine Radiation erfuhren (vgl. Eastman & Grande, 1989), weiter (Aega und Gnathia sogar zirkumantarktisch) ausbreiten. Eine weitere Ausbreitung dieser Taxa ist aber auch über aktive Migration (Schwimmen) denkbar. Die Aegiden sind, wie auch die Cirolaniden, weniger die Seroliden und Sphaeromatiden, gute Schwimmer. Es ist daher auch möglich, daß diese Familien, die alle zirkumantarktisch verbreitete Arten besitzen, ihre Habitate durch aktive Migration erobert haben.

Wie eine aktive Migration der horizontalen und vertikalen Ausbreitung (vgl. Schwimmfähigkeiten der Munnopsidae und Desmosomatidae [Hessler & Strömberg, 1989]) zugrunde liegen kann, ist auch eine passive Verdriftung von Organismen durch Strömungen für die horizontale und vertikale Verbreitung der Isopoden denkbar (z. B. Limnoriidae, die leicht mit Braunalgen verdriften; ebenso ist eine Verdriftung mit Ankereis möglich). Eine solche Verbreitung ist bei den neritischen, verzweigten Taxa, wie z. B. den Asellota (z. B. Dendrotonidae, Haplomunnidae, Munnidae und Paramunnidae), die nicht schwimmen können, leicht vorstellbar. Strömungen, die eine passive Verdriftung (die auch über driftende Pflanzenteile, an denen sich Benthosbewohner festklammern können, erfolgen könnte) in der Antarktis ermöglichen, sind der Zirkumpolarstrom, die aus der Ost-Wind-Drift resultierende Strömung gegen den Uhrzeigersinn entlang des antarktischen Festlandes (vgl. Hellmer & Bersch, 1985), das antarktische Tiefenwasser, aber auch das warme Tiefenwasser und das antarktische Oberflächenwasser (vgl. 3.2.). Der Zirkumpolarstrom, der besonders wirksam in subantarktischen Regionen ist, könnte so z. B. Isopoden von den Macquarie- und Campbell-Inseln, von Südtasmanien oder auch Südaustralien in Richtung Viktorialand oder bis zum Rossmeer in die Westantarktis verbreitet haben oder von der Magellan-Region zu den Falkland-Inseln, von dort nach Süd-Georgien oder anderen Inseln des Scotia-Bogens, von der Antarktischen Halbinsel ins Weddellmeer oder sogar bis Neu-Schwabenland. Eine passive Verdriftung von litoralen Arten gegen den Uhrzeigersinn entlang des antarktischen Festlandes kann durch die Ost-Wind-Drift begünstigt werden. Das antarktische Tiefenwasser, das im Weddell- und im Rossmeer gebildet wird (vgl. Deacon, 1977; Gordon, 1982; Hellmer & Bersch, 1985), könnte besonders die Submergenz von Isopoden fördern (vgl. Acanthaspidiidae, Arcturidae, Munnidae, Paramunnidae), da diese Strömung dem

Kontinentalhang folgt und in die antarktische Tiefsee verläuft. Über das warme Tiefenwasser könnte möglicherweise die bathypelagische Art Anuropus antarcticus (Anuropidae) in die Antarktis gelangt sein. Eine weitere Möglichkeit, wie Arten oder Gattungen, die in der Antarktis verbreitet sind auch zu anderen Kontinenten gelangt sein könnten, ergibt sich aus der geologischen Geschichte der Antarktis. So könnten durch die allmähliche Auflösung Südgonwanalands und die Nordwärtsverlagerungen von Afrika, Australien und schließlich Südamerikas zu Vikarianzen von Arten und Gattungen geführt haben (Arten und Gattungen, die ihre Verbreitung in Südgonwanaland hatten, haben sich teilweise mit den ablösenden Kontinenten von der Antarktis entfernt und sich dann sowohl im Süden der benachbarten Kontinente als auch in der Antarktis weiterentwickelt [vgl. Serolidae und Arcturidae; vgl. auch Lageveränderung Süd-Georgiens in Abb. 2]).

Die hohe Endemismusrate in der Antarktis (vgl. 4.1. und 5.1.2.) zeigt, daß die Antarktis durch ihre von den anderen Kontinenten isolierte Lage, eine besondere Bedeutung für die Evolution von Organismen hat. Die Abwesenheit dieser Organismen in den benachbarten Kontinenten bedeutet aber nicht, daß sich die Organismen in der Antarktis in situ entwickelt haben müssen. Diese endemischen Taxa könnten bei den anderen Kontinenten auch ausgestorben oder später in die Antarktis eingewandert sein und sich dort dann weiterentwickelt haben, in ihren ursprünglichen Lebensräumen jedoch ausgestorben sein. Liegt die rezente Verbreitung der Taxa nur in der Antarktis und im Süden der benachbarten Kontinente (Südafrika, Australien, Südamerika) vor, so ist ein Ursprung dieser Fauna in Südgonwanaland möglich. Eine solche Hypothese kann z. B. durch Ergebnisse von phylogenetischen und biogeographischen Analysen der Taxa (unter Einbeziehung der geologischen Geschichte der Antarktis) unterstützt werden. Ohne die Kenntnis über die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Arten kann jedoch der Ursprung der Besiedlung der rezenten Lebensräume aller Taxa nicht ermittelt werden.

6.2. Vertikale Ausbreitung

Wie in 5.2 dargestellt gibt es sowohl typische Schelfisopoden, als auch Arten, die besonders am Kontinentalhang verbreitet sind bzw. Arten, die nur in der Tiefsee vorkommen. Innerhalb dieser 3 Gruppierungen gibt es einzelne Arten, die von der für ihre Gattung charakteristischen Vertikalverbreitung abweichen. So besitzen z. B. Tiefseeisopoden verwandte Arten, die auf dem Kontinentalschelf vorkommen (z. B. Acanthaspidia drygalskii). Einige der Schelfgattungen besitzen jedoch auch Tiefseearten (z. B. Cuspidosero-lis johnstoni).

Es ist bereits viel über die Herkunft der Tiefseeisopoden, die an die dort herrschenden erschwerten Lebensbedingungen, wie niedrige Temperaturen, permanente Dunkelheit, hohe Druckverhältnisse und verhältnismäßig geringes Nahrungsangebot sehr gut angepaßt sein müssen, spekuliert worden.

Unter den Tiefseeisopoden ist es die Unterordnung der Asellota (vgl. Wolff, 1962), die in der Tiefsee zahlenmäßig überaus dominant ist. Hessler & Thistle (1975) berichten, daß

einzelne Dredgefänge in der atlantischen Tiefsee teilweise 50 - 100 Individuen beinhalten können. Die Polarsternexpedition ANT VIII/6 hat gezeigt, daß in der antarktischen Tiefsee, zumindest in der Region vor der Prinzessin-Ragnhild- und der Prinzessin-Astrid-Küste, die Abundanz der Isopoden weit unter diesen Werten liegt. Dies liegt aber wahrscheinlich in der dortigen Sedimentbeschaffenheit mit ihrem relativ geringen Anteil an organischem Kohlenstoff begründet.

Es gibt in der Tiefsee viele Familien, die in diesem Lebensraum eine Radiation erfahren haben müssen (vgl. auch Abb. 50), die Vielfältigkeit ihrer äußeren Morphologien ist teilweise spektakulär.

Darstellungen der hohen Diversität in der Tiefsee finden sich zum Beispiel illustriert in Birstein (1963), Menzies (1962) Menzies et al. (1973) und Wolff (1956, 1962).

Wie ist es nun zu dieser hohen Diversität der Isopoden in der Tiefsee gekommen? Haben sie ihren Ursprung in der Tiefsee oder haben sie die Tiefsee vom flachen Wasser aus erobert? Die folgenden Kapitel sollen helfen, diese Fragen zu beantworten.

6.2.1. Polare Submergenz vs. Emergenz (bestehende Theorien und Überlegungen)

Viele Autoren haben sich bereits Gedanken über die Frage nach dem möglichen Ursprung der Tiefseeorganismen gemacht, sind jedoch teilweise zu recht konträren Ansichten gelangt. Einige Autoren vertreten die Theorie der Submergenz (z. B. Bruun, 1956, 1959; Kussakin, 1973; Menzies et al., 1973; Menzies & Imbrie, 1958; Schultz, 1979) und nehmen an, daß sich die heutige Tiefseefauna von Vorfahren ableitet, die sich auf dem Schelf entwickelt und dann von dort aus die Tiefsee sukzessive erobert haben. Die andere Theorie ist die der polaren Emergenz (vgl. z. B. Belayev, 1974; Broch, 1961; Hessler & Thistle, 1975; Hessler & Wilson, 1983; Thistle & Hessler, 1977; Wilson & Hessler, 1987; Zenkevitch & Birstein, 1960). Nach dieser Theorie haben sich die Tiefseeisopoden in der Tiefsee in situ entwickelt und dort ihre Radiation erfahren, bevor sie dann den Kontinentalschelf, besonders in den hohen Breiten der Antarktis, erobert haben. Einige dieser Überlegungen sollen im folgenden kurz zusammenfassend dargestellt werden.

Submergenz

Ekman (1953) vertritt die Ansicht, daß der antarktische Schelf schon während langer geologischer Perioden ein Zentrum für die Entwicklung und Ausbreitung mariner Organismen gewesen sein muß. Da es seit der miozänen Vereisung ein sehr kalter Lebensraum ist, vorher aber durch tropische Klimate gekennzeichnet war (vgl. 3.1.1.), nimmt Ekman (1953) an, daß wahrscheinlich viele tropische Formen zu dieser Zeit aus der Antarktis "geflüchtet" sein müssen.

Bruun (1956, 1957, 1959) ist der Meinung, daß die Tiefseefauna jünger ist und sich erst in pleistozänen Zeiten entwickelte, da sie im Verhältnis zu der Schelffauna artenarm ist (Bruun, 1959). Dies könnte jedoch bestenfalls für die antarktische Tiefsee angenommen

werden; in der Tiefsee gemäßigter Breiten ist diese Aussage nicht mit den hohen Diversitätsergebnissen von Sanders und Hessler vereinbar (Sanders & Hessler, 1969; Sanders et al., 1965). Es stellt sich die Frage, ob sich eine solche Diversität in jungen Biotopen entwickeln kann.

Die Vereisung im Miozän, die auch das Tiefenwasser erheblich abkühlte, mußte nach Bruun (1956) katastrophale Folgen für die Fauna des Abyssals und Hadals gehabt haben. Daher ist es nach Meinung Bruuns (1957) wahrscheinlicher, daß nur relativ eurybathe Arten die physiologische Präadaptation für die klimatischen Veränderungen besaßen, während der Eiszeiten den kalten Temperaturen in der Tiefsee standhalten konnten. Vom Abyssal aus ist dann eine Besiedlung des Hadals leicht vorstellbar (vgl. Wolff, 1960). Wolff (1960) ist sogar der Ansicht, daß die jüngste Vereisung im Pleistozän ebenfalls noch einmal zu einer hohen Extinktionsrate geführt haben müsse. Dagegen spricht die Präsenz von Tiefseefamilien (z. B. Desmosomatidae, Nannoniscidae, Macrostylidae), die in diesem Lebensraum aufgrund ihrer Anpassungen bereits lange leben müssen.

Menzies & Imbrie (1958) stellten bereits fest, daß die Tiefsee weniger Elemente aus dem Paläozoikum beherbergt als das Süßwasser oder die flachen Meere. *Neopilina* ist der einzige paläozoische faunistische Fund aus der Tiefsee. Das relative Alter der marinen Formen nimmt ihrer Meinung nach mit zunehmender Tiefe ab. Problematisch ist, daß von den Isopoden überhaupt keine Fossilien aus der Antarktis bekannt sind (vgl. Schram, 1982), so daß keine Beweise darüber vorliegen, wo die Isopoden damals gesiedelt haben. Das Alter aller Tiefseefamilien (z. B. Macrostylidae, Desmosomatidae, Thambematidae, Echinothambematidae) ist bisher nicht bekannt.

Nach Dahl (1954: S. 43) ist die Tiefseefauna ebenfalls nicht sehr alt: "The Crustacean fauna of the deep sea does not give the impression of great age, but various, notably Mesozoic, types have been preserved there." Für diese Vermutung gibt Dahl jedoch keine Belege.

Kussakin (1973) verteidigt die Ansicht, daß sich die Tiefseeisopoden aus einer Invasion von Isopoden aus dem Flachwasser der hohen Breiten, besonders der Antarktis ableiten. "...the tropical shallow-water fauna proves to be the most ancient, while the shallow fauna of cold and temperate waters may be regarded as geologically more recent. The deep sea fauna is considered to be the youngest" (Kussakin, 1973: S. 19). Die primitivsten Isopoden, die Phreatoiciden, haben sich wahrscheinlich zunächst auf den Kontinentalschelfen tropischer Regionen entwickelt (vgl. auch Fresi et al., 1980). Später entwickelten sich Taxa, die heute im flachen Wasser der Antarktis sehr abundant und divers sind, und erst dann haben sie von dort aus die Tiefsee erobert. Für den Beginn dieses Geschehens nimmt Kussakin die Zeit nach dem späten Tertiär mit dem Einsetzen der Abkühlung der Antarktis an. Durch die Zunahme der Eismassen kam es zu einem Absinken des Kontinentalschelfes (vgl. 3.1.1.), was den Stimulus zur Einwanderung in die Tiefsee gab, da eine hindernde Thermokline fehlt und sich dort neue Lebensräume boten. Hinzu kam, daß durch die Entwicklung des kalten Tiefenwassers (vgl. 3.2.) eine mögliche sukzessive Verbreitung der

Tiere über den Tiefseeboden nach Norden gegeben war und sowohl eine aktive als auch eine passive Verbreitung in genau der Richtung ermöglichte, welche die antarktischen Isopoden bei ihrer Eroberung der Tiefsee auch genommen haben. Daher ist Kussakin (1973) der Ansicht, daß die Tiefseeisopoden, insbesondere die Janiroidea erst seit miozänen Zeiten die Tiefsee besiedeln. Kussakin (1973) war der erste, der zur Erklärung seiner Hypothese der polaren Submergenz Daten der historischen Geologie und der Hydrographie heranzog. Kussakin hat jedoch seine Hypothesen nicht durch phylogenetische Analysen bekräftigt. In 6.2.2.1. wird durch eine phylogenetische Analyse der Gattungen der Serolidae Kussakins Hypothese für diese Familie (vgl. auch 6.2.3. Familie Arcturidae) unterstützt. Später stimmt Kussakin (1988) mit Hessler und Thistle (1975) darin überein, daß es eine "alte" Tiefseefauna gibt, welche die Tiefsee schon seit längerer geologischer Zeiträume besiedelt, wie auch eine "junge" Tiefseefauna, die Submergenz in die Tiefsee zeigt.

Auch Menzies et al. (1973) sind der Überzeugung, daß die Tiefseeisopoden ihren Ursprung im flachen Wasser polarer Regionen, insbesondere der Antarktis haben, welche die Hauptquelle für die Besiedlung der Tiefsee ist. Eine hohe Diversität der Isopoda auf Gattungsniveau ist für den antarktischen Lebensraum charakteristisch und sogar noch bis in größere Tiefen und abyssale faunistische Provinzen nachzuweisen (vgl. 4.5.). Menzies et al. (1973) gehen davon aus, daß die durch die Zunahme der Eismassen hervorgerufene Verkleinerung des antarktischen Kontinentalschelfes (und auch epikontinentaler Seen) zu einer Überbevölkerung der verbliebenen Gebiete führte. Aus diesem zunehmenden Druck für die Schelfbewohner resultierte dann schließlich die Tiefseeinvasion. Ein Überleben der Benthosbewohner während der miozänen Vereisung muß nicht zwangsläufig in der Tiefsee stattgefunden haben, die Organismen könnten auch direkt unter dem Schelfeis oder am Kontinentalhang die Vereisungen (Miozän, Pliozän) überlebt haben und später dann den antarktischen Schelf wiederbesiedelt haben (vgl. Andriashev, 1987; Littlepage & Pearse, 1962; Stockton, 1982; vgl. auch 7.3.). Eine hohe Diversität, die Menzies et al. (1973) zur Begründung ihrer Hypothese nennen, muß nicht zwangsläufig auf ein hohes (phylogenetisches) Alter dieser Fauna deuten, sondern kann auch auf eine Radiation von Taxa in kürzeren Zeiträumen zurückgehen. Hessler & Sanders (1967) und Sanders & Hessler (1969) wiesen auch eine hohe Diversität in der atlantischen Tiefsee nach.

Als typisches Beispiel für submergente Isopoden werden häufig die Serolidae zitiert (vgl. z. B. Menzies et al., 1973). Diese Gattung ist fast ausschließlich auf die Südhemisphäre beschränkt und teilweise mit besonders hohen Abundanzen auf dem antarktischen Kontinentalschelf, aber auch an den Südostküsten von Südamerika und Australien, zu finden. Nur wenige Arten drangen nach Nordamerika vor. Innerhalb der Serolidae gibt es eine Gattung, Acutiserolis Brandt (1988), die bis ins Bathyal vorgedrungen ist. Diese monophyletische Gattung zeichnet sich durch eine Reihe apomorpher Merkmale aus (Brandt, 1988, S.21). Charakteristisch ist, daß bei diesen Arten die Augen bereits Reduktionen unterliegen. Alle Vertreter besitzen zwar noch die für die Serolidae typischen linsenförmigen Augen, jedoch sind sie rudimentär. Die Anzahl der Ocellen ist bei allen Individuen vermindert, über

die Funktionstüchtigkeit dieser Augen liegen keine Untersuchungen vor. Bei dieser Gattung muß angenommen werden, daß sie sich von ihren verwandten Schelfbewohnern, die alle im flachen Wasser leben, ableitet. Es wird deutlich, daß der Verlust von Augen ein Prozeß ist, der sich nur über einen langen Zeitraum hinweg erstrecken kann (vgl. Aussage von Hessler & Thistle [1975] über den Ursprung der Tiefseefauna in tertiären Zeiten). Nur durch die phylogenetische Analyse konnte der wahrscheinliche biogeographische Ursprung der Gattungen der Familie und ihre weitere Verbreitung ermittelt werden.

George (1977, 1979) kommt nach seiner Analyse der Tiefseefauna ebenfalls zu dem Schluß, daß die Tiefsee erst nach den warmen Perioden des Mesozoikums erobert wurde. Als typische Vertreter, die tiefere Zonen vom Flachwasser aus besiedelten, nennt er die Gattungen *Cirolana*, *Gnathia* und *Munna* (George, 1977). Phylogenetische Argumente zur Stützung diese Hypothese liefert jedoch auch George (1977) nicht.

Emergenz

Zenkevitch & Birstein (1960) und Birstein (1961) sind der Ansicht, daß die Tiefseefauna alt ist. "Owing to the uniform and stable environmental conditions and the sparse population of the abyssal zone, the evolution of its fauna must have been a much slower process than in the shelf area with its highly variable conditions, and dense population rich in species. There is no wonder that the abyssal zone has become a refuge, as in caves, and presumably, interstitial waters, archaic forms are preserved almost unmodified" (Zenkevitch & Birstein, 1960: S. 22). Ihrer Meinung nach muß die Tiefseefauna sehr alt sein, da die Lebensbedingungen in der Tiefsee während langer geologischer Zeiträume relativ konstant gewesen sein müssen. Die möglichen Folgen der miozänen Klimaverschlechterung (die auch starken Einfluß auf die Wassertemperaturen der Tiefsee hatte) für die Tiefseefauna, diskutieren Zenkevitch und Birstein (1960) und Birstein (1961) jedoch nicht. Das Alter der Tiefseefauna wird ihrer Meinung nach auch in der hohen Artendiversität deutlich, zu deren Entwicklung die Fauna nur über einen langen Zeitraum hinweg in der Lage gewesen sein kann, dieses Argument wird auch später von Hessler & Sanders (1967) und von Hessler & Thistle (1975) verwendet.

Sanders & Hessler (1969) und Sanders et al. (1965) beschreiben die Benthosfauna der Isopoden in der Tiefsee als außerordentlich divers. Sie sind der Ansicht, daß eine solche Diversität nur in sehr "alten" und in Bezug auf die Lebensbedingungen relativ konstanten Umwelten entstehen könnte, die auf eine lange Entwicklungsgeschichte zurückblicken können. Dies Argument trifft zumindest für die antarktische Tiefsee nicht zu, da durch die miozäne Klimaveränderung auch die Lebensbedingungen in der antarktischen Tiefsee sehr erschwert wurden (vgl. Bildung des antarktischen Bodenwassers in 3.2.), zumindest die Wassertemperaturen der Tiefsee sind nicht über einen längeren Zeitraum konstant als die des Schelfes.

Wie bereits erwähnt, sind Menzies et al. (1973) der Ansicht, daß die Isopoden, die nach dem Miozän die Tiefsee eroberten, mehr oder weniger ein "Vakuum" füllten, das dadurch

entstanden war, daß die dortige Fauna durch den plötzlichen Temperatursturz ausstarb. Argumente gegen eine solche Theorie lieferten Hessler & Sanders (1967) mit der extrem hohen Diversität in der Tiefsee, die einen so jungen Ursprung der Tiefsee als sehr unwahrscheinlich erscheinen läßt.

Hessler & Thistle (1975) untersuchten Gattungen der Familie Ilyarachninae, die wohl in der Tiefsee verbreitet sind, deren Hauptverbreitungsgebiet aber eher flachere Meere darstellen. Die Gattung Echinozone erreicht die höchste Diversität in flachen antarktischen Regionen. Trotzdem sprechen nach Hessler & Thistle (1975) alle Daten dafür, daß sich diese Familie in der Tiefsee entwickelt hat und sich von dort aus in allen Weltozeanen ausgebreitet hat. Hessler und Thistle (1975) folgern aus ihren biogeographischen und phylogenetischen Daten, daß sich die Ilyarachnidae in situ in der Tiefsee entwickelt haben müssen und aus der Unterfamilie, den Eurycopinae, hervorgegangen sind. Sie begründen dies mit der Gattung Betamorpha Hessler & Thistle, 1975. "Betamorpha" links the Eurycopidae and Ilyarachnidae both morphologically and evolutionarily" (Thistle & Hessler, 1977: S. 276; Thistle & Hessler, 1976). Wilson (1989) stellt auf der Basis von unterschiedlichen phylogenetischen Computeranalysen 7 verschiedene Kladogramme für die Munnopsidae vor, in keinem dieser Stammbäume hat jedoch "Betamorpha" eine verbindende Position zwischen den Eurycopidae und den Ilyarachnidae. Nach Wilsons (1989) Theorie sind sowohl Ilyarachna als auch "Betamorpha" sehr abgeleitete Gattungen der Munnopsidae. Augen sind ein charakteristisches Merkmal der kosmopolitischen Flachwasserfamilien und in diesem Lebensraum für das Überleben notwendig (Nahrungssuche, Flucht vor Räubern). In der Tiefsee jedoch haben sie keine Funktion. Daher sind auch alle Familien, die primär in der Tiefsee verbreitet sind, blind. Interessanterweise gibt es unter diesen Tiefseefamilien jedoch eine Ausnahme: Innerhalb der Dendrotonidae besitzt die primitivste Gattung, Acanthomunna, noch sehr gut entwickelte und funktionsfähige Augen. Diese Art lebt im oberen Bathyal. Nach Meinung Hesslers & Thistles (1975) spricht jedoch das Fehlen dieses Merkmals in allen anderen Familien eindeutig für eine adaptive Radiation und läßt keinen Zweifel an einer Evolution dieser Gruppe in der Tiefsee, wo Augen funktionslos sind und daher im Laufe der Evolution verloren gingen. Für diese Hypothese spricht auch die fast vollständige Reduktion der Augen der Tiefseegattung Acutiserolis Brandt (1988), deren "abgeleitete" Arten durch polare Submergenz die Tiefsee als neuen Lebensraum erschlossen haben (vgl. 6.2.2.1.).

Hessler & Wilson (1983) konstatieren, daß die primitivsten Vertreter der Asellota, die Aselloidea (vgl. auch z. B. Fresi et al., 1980; Wolff, 1962), im Süßwasser leben. Die etwas höher entwickelten nächsten Verwandten dieser Überfamilie, die Stenetrioidea und die Gnathostenetrioidea sind marine Flachwasserbewohner, die bis in Tiefen von ca. 500 m Tiefe vorkommen. Die am höchsten entwickelte Überfamilie, die Janiroidea, kommt sowohl im Süßwasser als auch im Meer vor, ist aber in der Tiefsee am höchsten entwickelt. Von den 24 Familien der Janiroidea (nach Wägele [1989] sind es 22 Familien mit 7 Unterfamilien der Munnopsidae) sind nach Hessler & Wilson (1983) nur 6 Familien ausschließlich

oder hauptsächlich auf den Schelfbereich beschränkt. Dies sind die Joeropsidae, Janiridae, Microparasellidae, Munnidae, Paramunnidae und Pleurocopidae. Die anderen Familien sind in ihrer Verbreitung hauptsächlich in der Tiefsee konzentriert. Sie zeichnen sich dort durch eine hohe Diversität auf Gattungs- und Artebene aus und zeigen mannigfaltige morphologische Anpassungen an den Lebensraum. Phylogenetische Analysen dieser Familien liegen bisher aber nicht vor.

Die Verfechter der Emergenztheorie gehen davon aus, daß aus dem Fehlen von Augen auch ein Tiefseeursprung für diese Familien gefolgert werden kann. Von dort aus haben diese Familien dann die Schelfregionen höherer Breiten, insbesondere der Antarktis erobert. Das Fehlen der Augen bei den Verwandten dieser Tiefseefamilien ist ein Beispiel für die Irreversibilität der Evolution (vgl. 6.2.6.2.). Bei den Tiefseeseroliden, die rudimentäre Augen haben kann daher angenommen werden, daß sie die Tiefsee noch nicht sehr lange besiedeln. Haben sie ihre Augen jedoch erst einmal völlig reduziert, so bleiben sie (auch bei Rückbesiedlung des Schelfes) blind (vgl. *Serolis brinki*, *Serolis monodi* in 6.2.2.1.).

Unter den Familien, die schon seit sehr langer Zeit die Tiefsee besiedeln, sind die urtümlichen Gattungen und Arten auch in der Tiefsee zu vermuten (vgl. Kussakin, 1988). Hessler & Wilson (1983) halten der Theorie Kussakins (1973) (siehe oben) entgegen, daß sich das Absinken des Kontinentes wahrscheinlich nicht sehr stark auf die marinen Invertebraten ausgewirkt haben kann. Die Meeresspiegelerhöhung ist ein verhältnismäßig langsamer Prozeß verglichen mit der Lebensspanne der Invertebraten und kann sich nach Meinung Hesslers und Wilsons nur in einer Verkleinerung der Habitate und daraus resultierend in einer Verkleinerung der Populationsgröße manifestieren. Der hohe Grad an morphologischen Anpassungen an die Tiefseebedingungen sowie die große Diversität kann nur für eine lange evolutionäre Geschichte sprechen. Selbst wenn eine adaptive Radiation stattgefunden hat, muß diese vor der Zeit der maximalen Vereisung im Tertiär begonnen haben (Hessler & Thistle, 1975).

Mit dieser Gegenüberstellung der Hypothesen zur polaren Sub- und Emergenz von Taxa wird deutlich, daß es auf beiden Seiten Argumente gibt, welche die jeweiligen Hypothesen stützen. So gibt es sicherlich eine Tiefseefauna, welche die Tiefsee schon seit langer geologischer Zeiträume besiedelt und Taxa besitzt, die auch flachere Regionen des antarktischen Kontinentalhanges oder den Schelf erobert haben (polare Emergenz), aber auch Einwanderungen in die Tiefsee, die mehrfach unabhängig voneinander stattgefunden haben müssen (polare Submergenz). Für viele Taxa bleibt ihr genauer Ursprung noch zu klären, da ihre unmittelbaren Verwandten bisher nicht bekannt sind (z. B. Echinothambematidae, Haploniscidae, Thambematidae). Zur Klärung der Herkunft der polaren Fauna, sowohl des Schelfes als auch der Tiefsee, ist eine phylogenetische Analyse der Familien notwendig.

6.2.2. Neue Erkenntnisse

Im folgenden sollen diejenigen Taxa auf ihre Biogeographie und phylogenetische Stellung (vgl. Humphries & Parenti, 1986) untersucht werden, die weder reine Schelf- noch Tiefseegruppen darstellen, sondern sowohl teilweise auf dem antarktischen Schelf in tieferen Regionen (z. B. 800 m), als auch am Kontinentalhang oder in der Tiefsee vorkommen. Das Ziel dieser Untersuchung ist, durch die Verknüpfung von Daten der geologischen Entwicklung der Antarktis, der biogeographischen Verbreitung von antarktischen Isopoden und ihre phylogenetische Position, Aussagen über die Verbreitungsgeschichte dieser Taxa auf dem antarktischen Schelf zu erarbeiten und herauszufinden, ob bei den Taxa, die sowohl auf dem Schelf als auch in der Tiefsee siedeln polare Sub- oder Emergenzerscheinungen vorgelegen haben. Abbildung 55 gibt einige Beispiele für sub- oder emergente Isopodenarten.

6.2.2.1. Phylogenie und Biogeographie der Serolidae

In 6.2.1. wurde darauf hingewiesen, daß die Familie Serolidae wahrscheinlich ein Beispiel für Submergenz von Isopoden darstellt.

Wägele (1989) arbeitete bereits ein System der Familiengruppen der Sphaeromatidea aus, in dem die Serolidae das Adelphotaxon zu den Bathynataliidae darstellen. Diese phylogenetischen Ergebnisse lassen sich sehr gut mit der rezenten Verbreitung der Bathynataliidae und der Serolidae sowie mit der Entwicklungsgeschichte der Antarktis in Verbindung bringen. Die Bathynataliidae kommen nur bei Südafrika und der Ostküste Neuseelands vor, die Serolidae sind jedoch aus Südafrika nicht bekannt, mit Ausnahme von *Serolis brinki* Kensley, 1978 vom Kontinentalhang vor Natal (Südafrika). Da diese Art jedoch nicht auf dem Schelf siedelt, keine Augen besitzt und eher typische Tiefseemerkmale aufweist, ist es sehr wahrscheinlich, daß sich diese Art von Verwandten der Gattung *Atlantoserolis* ableitet, welche die atlantische Tiefsee besiedelt. Da die Serolidae aber in Australien und am häufigsten in der Region der Westantarktis und Südamerikas anzutreffen sind, müssen sie sich nach der Trennung Südafrikas von Südgonwanaland vor ca. 90 MJ wahrscheinlich von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Bathynataliidae abgeleitet haben, die zu dieser Zeit noch in Südgonwanaland existiert haben. Die Plakathiidae, die sich zu einem früheren Zeitpunkt aus Vorfahren der Serolidae und Bathynataliidae entwickelt haben, sind in Südamerika, Australien und Neuseeland verbreitet. Der Ursprung der Serolidae ist wahrscheinlich, frühestens vor 90 Millionen Jahren, spätestens jedoch vor ca. 55 Millionen Jahren zu datieren: in dem Zeitraum zwischen der Trennung Südafrikas und der Neuseelands und Australiens von Südgonwanaland. Mit Wägeles (1989) phylogenetischer Analyse der Sphaeromatidea ist schon eine Verwandtschaft der Serolidae mit den Bathynataliidae und Verwandten der primitiven Sphaeromatidea, wie den Plakathiidae, ausreichend begründet. Um jedoch die nähere Verwandtschaft der Tiefseegattungen, aber auch der Schelfvertreter der Serolidae, erklären zu können, wurde eine weitergehende stammesgeschichtliche Analyse der Bathynataliidae und der Serolidae auf Gattungsniveau durchgeführt.

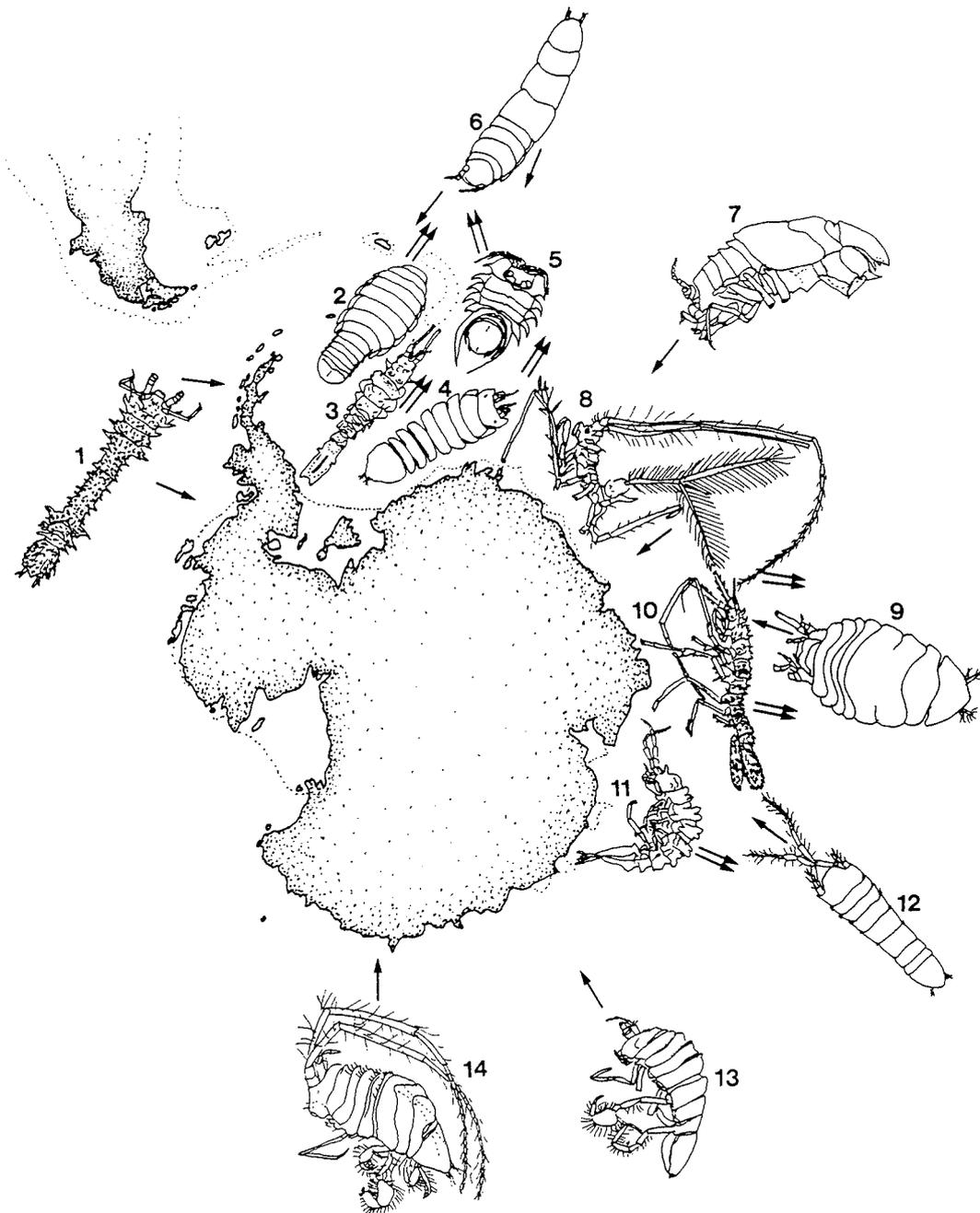


Abb. 55: Einige Isopodengattungen der Antarktis, die Sub- oder Emergenz zeigen (Submergenz = Doppelpfeil; Emergenz = einfacher Pfeil). 1) Ischnomesus; 2) Anuropus; 3) Dolichiscus; 4) Stenetrium; 5) Acutiserolis; 6) Desmosoma; 7) Coperonus; 8) Zoromunna; 9) Disconectes; 10) Paradolichiscus; 11) Ianthopsis; 12) Nannoniscus; 13) Ilyarachna; 14) Echinozone.

Bei dieser phylogenetischen Analyse wurden alle bisher bekannten Arten der Bathynataliidae und der Serolidae berücksichtigt; zu Wägeles phylogenetischer Untersuchung der Bathynataliidae, die auf 3 Gattungen basierte, wird außerdem Basserolis Poore, 1985 (vgl. auch Poore, 1990) hinzugefügt.

Ein Vergleich der taxonomischen Abbildungen der Arten führte zu den folgenden Umstellungen von Vertretern der paraphyletischen Gattung Serolis in andere Gattungen:

<u>Serolis venusta</u> Moreira, 1977	=	<u>Atlantoserolis venusta</u> (Moreira, 1977)
<u>Serolis agassizi</u> George, 1986	=	<u>Atlantoserolis agassizi</u> (George, 1986)
<u>Serolis insignis</u> Moreira, 1977	=	<u>Acanthoserolis insignis</u> (Moreira, 1977)
<u>Serolis sheppardae</u> Bastida & Torti, 1969	=	<u>Leptoserolis sheppardae</u> (Bastida & Torti, 1969)

Die Gattung Serolis stellt, wie bereits erwähnt, keine monophyletische Gruppe dar. Brandt (1988) definierte bereits einige neue, wahrscheinlich monophyletische Gattungen. Ein erneuter genauer Vergleich der vorhandenen taxonomischen Illustrationen der Arten mit ihren Verbreitungsdaten führte zur Errichtung von zwei weiteren Gattungen, die ebenfalls wahrscheinlich monophyletisch sind sowie der Erhebung der von Nordenstam (1933) errichteten Untergattung Heteroserolis zur Gattung. Von vielen Arten liegen, eine phylogenetische Analyse der Familie erschwerend, nur sehr lückenhafte Illustrationen der äußeren Morphologie vor. Oftmals wurden neben einer Habituszeichnung nur einige Mundwerkzeuge oder Extremitäten dargestellt, vollständige taxonomische Beschreibungen sind eher die Ausnahme, weshalb in Einzelfällen die Zuordnung von Arten unter Vorbehalt erfolgt.

Die Vorschläge von Nordenstam (1933) und Sheppard (1933), die Gattung "Serolis" aufzugliedern, wurden bisher von anderen Autoren nicht aufgegriffen, denn sie stellten keine monophyletischen Gruppen dar. Nur Spinoserolis Nordenstam (1933), die Nordenstam nach ursprünglichem Vorschlag von Calman (1920) zunächst als Untergattung definierte, wurde von Brandt (1988) zu einer Gattung erhoben sowie Heteroserolis (Nordenstam, 1933 [vgl. 6.2.2.2.]).

Die Errichtung zweier neuer Gattungen innerhalb der Serolidae hat dazu geführt, daß von Serolis nur noch 12 Arten (davon 11 antarktische Arten) in dieser paraphyletischen Gattung verbleiben. Diese Arten der Gattung Serolis sind: Serolis acuminata Sheppard, 1957; Serolis acutangula Grube, 1871; Serolis aestimabilis Brandt, 1988; Serolis antarctica Beddard, 1884; Serolis brinki Kensley, 1978; Serolis gracilis Beddard, 1886; Serolis mirabilis Moreira, 1976; Serolis monodi Cals, 1979; Serolis ovata Sheppard, 1957; Serolis paradoxa Fabricius, 1775; Serolis rugosa Kussakin, 1982 und Serolis serresi Lucas, 1877. Es ist zu erwarten, daß nach einer genauen Nachbeschreibung einige dieser Arten noch zu den bereits existierenden Gattungen zugeordnet oder in einer weiteren Gattung teilweise zusammengefaßt werden können.

Insgesamt gehören nun die folgenden Gattungen der Familie Serolidae an: Acanthoserolis Brandt, 1988; Acutiserolis Brandt, 1988; Atlantoserolis Cals, 1982; Ceratoserolis Cals, 1977; Cristaserolis Brandt, 1988; Cuspidoserolis Brandt, 1988; Frontoserolis n. gen.; Glabrososerolis Menzies, 1962; Heteroserolis Nordenstam, 1933; Leptoserolis Brandt, 1988; Serolina Poore, 1987; Serolis Leach, 1818; Spinoserolis Nordenstam, 1933 und Thysanoserolis n. gen. Die Diagnosen der neuen Gattungen lassen sich in 6.2.2.2. nachlesen.

Diese Gattungen setzen sich aus den folgenden Arten zusammen: **Acanthoserolis**: A. insignis (Moreira, 1977); A. polaris (Richardson, 1911); A. schythei (Lütken, 1858). Verbreitung: Brasilien, Uruguay, Argentinien, Patagonien, Süd-Sandwich-Inseln (vgl. Abb. 56 C).

Acutiserolis: A. bromleyana (Suhm, 1874); A. macdonnellae (Menzies, 1962); A. margaretae (Menzies, 1962); A. maryannae (Menzies, 1962); A. neaera (Beddard, 1884); A. spinosa (Kussakin, 1967). Verbreitung: Argentinien, Kap Horn, Scotia-Becken, Falkland-Inseln, Süd-Sandwich-Inseln, Kerguelen-Inseln, Australien, Tasmanien, Neuseeland (vgl. Abb. 56 C).

Atlantoserolis: A. agassizi (George, 1986); A. menziesi (Hessler, 1970); A. vema (Menzies, 1962); A. venusta (Moreira, 1977). Verbreitung: Atlantische Tiefsee vor Brasilien, Argentinien und im Nordwestatlantik (vgl. Abb. 56 A).

Ceratoserolis: C. meridionalis (Bruce, 1980); C. pasternaki (Kussakin, 1967); C. trilobitoides (Studer, 1879) zirkumantarktisch (vgl. Abb. 56 C).

Cristaserolis: C. gaudichaudii (Audouin & Edwards, 1840); C. marplatensis (Bastida & Torti, 1970); C. plana (Dana, 1853); C. similis (Moreira, 1974). Verbreitung: Brasilien, Uruguay, Argentinien, Chile, Feuerland (vgl. Abb. 56 A).

Cuspidoserolis: C. gerlachei (Monod, 1925); C. johnstoni (Hale, 1952); C. luethjei (Wägele, 1986). Verbreitung: Bellingshausen-See, Weddellmeer, Ostantarktis (vgl. Abb. 56 C).

Frontoserolis: F. aspera (Sheppard, 1933); F. bouvieri (Richardson, 1906); F. glacialis (Tattersall, 1921); F. kempfi (Sheppard, 1933); F. leachi (Brandt, 1988); F. nobilis (Brandt, 1988); F. pagenstecheri (Pfeffer, 1887); F. polita (Pfeffer, 1887); F. reptans (Brandt, 1988); F. septemcarinata (Miers, 1875); F. serratus (Brandt, 1988); F. waegelei (Brandt, 1988). Verbreitung: Patagonien, Süd-Shetland-Inseln, Süd-Orkney-Inseln, Weddellmeer, Oatesland, Kerguelen-Inseln (vgl. Abb. 56 C).

Glabroserolis: *G. specialis* Menzies, 1962. Verbreitung: Atlantische Tiefsee vor Südafrika (vgl. Abb. 56 A).

Heteroserolis: *H. australiensis* (Beddard, 1884); *H. carinata* (Lockington, 1877); *H. elongata* Harrison & Poore, 1984; *H. foresti* (Bastida & Torti, 1870); *H. laevis* (Richardson, 1911); *H. levidorsata* (Harrison & Poore, 1984); *H. longicaudata* (Harrison & Poore, 1984); *H. mgrayi* (Menzies & Frankenberg, 1966); *H. pallida* (Beddard, 1884); *H. tropica* (Glynn, 1976); *H. tuberculata* (Grube, 1875). Verbreitung: Mittel- und Südamerika, Patagonien, Südastralien, Tasmanien (vgl. Abb. 56 B).

Leptoserolis: *L. bonaerensis* (Bastida & Torti, 1969); *L. nototropis* (Sheppard, 1933); *L. orbiculata* (Sheppard, 1933); *L. sheppardae* (Bastida & Torti, 1969); *L. veaperta* (Moreira, 1972). Verbreitung: Brasilien, Argentinien, Falkland-Inseln (vgl. Abb. 56 A).

Serolina: *S. acaste* Poore, 1987; *S. bakeri* (Chilton, 1917); *S. clarella* Poore, 1987; *S. delaria* Poore, 1987; *S. elongata* (Beddard, 1884); *S. eugeniae* Poore, 1987; *S. granulata* Poore, 1987; *S. holia* Poore, 1987; *S. kawina* Poore, 1987; *S. minuta* (Beddard, 1884); *S. nepea* Poore, 1987; *S. oriella* Poore, 1987; *S. yongei* (Hale, 1933). Verbreitung: West- und Südastralien (vgl. Abb. 56 B).

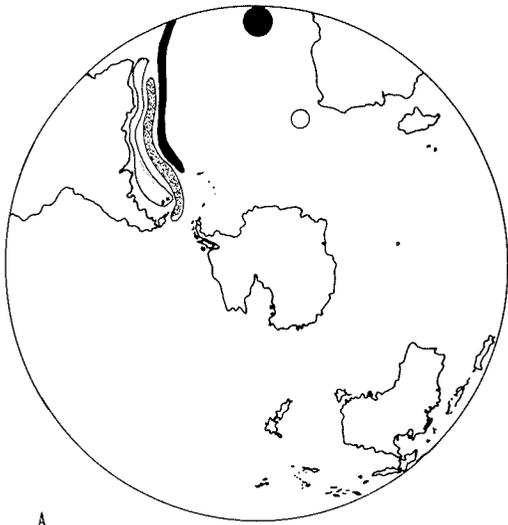
Spinoserolis: *S. beddardi* (Calman, 1920); *S. latifrons* (White, 1847). Verbreitung: Süd-Shetland-Inseln, Crozet- und Kerguelen-Inseln (vgl. Abb. 56 B).

Thysanoserolis: *T. arcuata* (Moreira, 1977); *T. completa* (Moreira, 1972); *T. elliptica* Sheppard, 1933); *T. exigua* (Nordenstam, 1933); *T. inermis* (Moreira, 1974); *T. platygaster* (Sheppard, 1933); *S. uaperta* (Moreira, 1971 [nach Brandt, 1988 war diese Art fälschlicherweise in die Gattung *Leptoserolis* transferiert worden, nach der Gattungsdiagnose von *Thysanoserolis* gehört diese Art jedoch in diese neue Gattung]). Verbreitung: Brasilien, Uruguay, Chile, Patagonien, Falkland-Inseln und Süd-Georgien (vgl. Abb. 56 B).

Phylogenetisches System der Serolidae

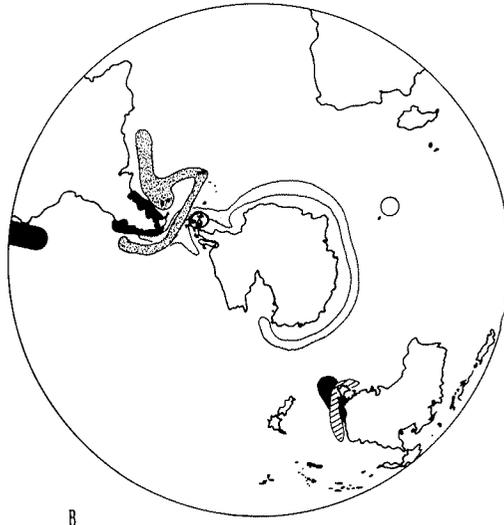
Wägele (1989) hatte bereits eine Phylogenie der Bathynataliidae auf der Grundlage von 3 Gattungen aufgestellt. Die Bearbeitung dieser Familie muß jedoch wegen der Analyse der Stellung der Gattung *Basserolis* noch einmal aufgegriffen werden. Daher folgen die

Abb. 56 A-C: Schematische Darstellung der Horizontalverbreitung der Gattungen der Familie Serolidae.



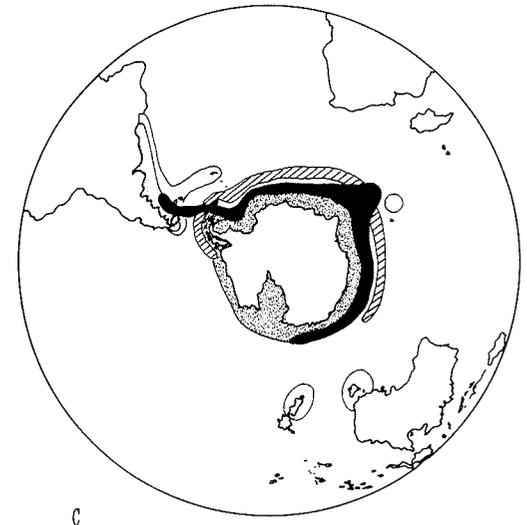
A

-  ATLANTOSEROLIS
-  GLABROSEROLIS
-  CRISTASEROLIS
-  LEPTOSEROLIS



B

-  HETEROSEROLIS
-  SPINOSEROLIS
-  THYSANOSEROLIS
-  SEROLIS
-  SEROLINA



C

-  FRONTOSEROLIS
-  ACANTHOSEROLIS
-  CERATOSEROLIS
-  ACUTISEROLIS
-  CUSPIDOSEROLIS

Merkmale 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 21, 22, 23, 25, 28, 29, 30 der Verwendung von Wägele (1989) (vgl. Abb. 57).

Merkmale (Abb. 57):

- 1 Cephalothorax mediad mit Pereomer 1 verwachsen [Cephalothorax mediad nicht mit Pereomer 1 verwachsen].
- 2 (Mandibel ohne Borstenlobus und ohne pars molaris) [Mandibel mit Borstenlobus und mit pars molaris].
- 3 Maxilliped mit 3 Palpusgliedern und einem rudimentären 4. Glied [Maxilliped mit 5 Palpusgliedern].
- 4 Pereomer 6 umschließt Pereomer 7, Pereomer 7 ohne Coxalplatten [Pereomer 7 nicht von Pereomer 6 umrahmt, Coxalplatten wie bei den vorhergehenden Pereomeren].
- 5 Pleotelson mit lateral herabgezogenen und ventral mediad gerichteten Rändern, Atemkammer ventral einengend [Atemkammer nur lateral von Pleotelson geschützt].
- 6 Uropodensympodit lang und breit, distale Rami verkürzt [Rami nicht verkürzt, länger als Sympodit].
- 7 Sympodite der Pleopoden 1 - 3, besonders bei Pleopod 1, etwas verlängert [Sympodite kürzer und schmaler].
- 8 Epimere der Pleomere so weit verlängert wie Coxalplatten der Pereomere, Pleotelson umrahmend [Epimere der Pleomere nicht verlängert oder nicht vorhanden].
- 9 Uropoden ventrad verlagert [Uropoden lateral am Pleotelson inserierend].
- 10 Propodus von Pereopod 1 fast so lang wie Basis, schlank [Propodus kürzer als Basis, oval].
- 11 2. Glied des Mandibelpalpus extrem verlängert, länger als Mandibelkörper [Mandibelpalpus ungefähr so lang wie Mandibelkörper, zweites Glied nicht verlängert].
- 12 Cephalothorax mit verschmolzenem erstem Pereomer 1,5 - 2 mal so lang wie Pleotelson [Cephalothorax mit verschmolzenem erstem Pereomer kürzer als Pleotelson].
- 13 Pleotelson fast so breit wie Pleomere mit Epimeren [Pleotelson schmaler als Pleomere mit Epimeren].
- 14 Cephalothorax und Pereomer 1 breiter als Pereomer 2 [Cephalothorax und Pereomer 1 schmaler als Pereomer 2].
- 15 Maxillipedenpalpus nur eingliedrig [Maxillipedenpalpus dreigliedrig].
- 16 Uropodensympodit caudad verbreitert und verlängert, so breit und fast so lang wie Exopodit [Uropodensympodit caudad nicht verbreitert und verlängert].
- 17 (Kleine knopfförmige Augen caudolateral an Cephalothorax) [Augen linsenförmig, lateral des Cephalothorax inserierend].
- 18 Pleotelson nur ein Drittel so breit wie Cephalothorax [Pleotelson mehr als ein Drittel so breit wie Cephalothorax].

- 19 Uropodensympodit lang und schlank, mehr als doppelt so lang wie Rami, caudad nicht verbreitert [Uropodensympodit kurz, caudad verbreitert, trapezförmig].
- 20 Propodus von Pereopod 1 fast dreieckig, proximal fast doppelt so breit wie distal [Propodus von Pereopod 1 oval, proximal nicht verbreitert].
- 21 Uropoden mit nur einem kurzen, distalen Ramus [Uropoden zweiästig].
- 22 Beide Rami des ersten Pleopoden verlängert, operculat [Pleopod 1 kurz, nicht operkulat].
- 23 (Augen reduziert) [Augen vorhanden].
- 24 Maxillipedenepipodit sehr kurz, fast rund [Maxillipedenepipodit länger, fast so lang wie Endit].
- 25 Caudale Spitzen der Coxalplatten 2 - 6 laterad gerichtet [caudale Spitzen der Coxalplatten ventrocaudad gerichtet].
- 26 Maxillipedenendit distal breiter als proximal [Maxillipedenendit distal schmaler als proximal].
- 27 Sympodit des Pleopod 3 distomedial verlängert, bis zur Hälfte des Endopoditen reichend [Sympodit des Pleopod 3 nicht verlängert].
- 28 Uropodenrami reduziert [Rami nicht reduziert].
- 29 Pleopoden 1 - 3 mit verlängertem, laterad gerichtetem, trapezförmigen bis dreieckigen Sympoditen, kleine Rami mit langen Schwimmborsten [Sympodit nicht verlängert, ventrocaudad gerichtet, Schwimmborsten kürzer].
- 30 Exopodit von Pleopod 4 operculat, Endopodit wenig chitinisiert, ohne Schwimmborsten [Exopodit von Pleopod 4 nicht operculat, mit Schwimmborsten].
- 31 Cephalothorax charakterisiert durch frontomediale Erhebung, 2 runde mediale bis caudomediale Erhebungen und caudomedial von diesen Strukturen eine kleine runde oder quadratische Erhebung [Cephalothorax nur mit sehr kleinen Strukturen].
- 32 Pleotelson auf jeder Seite mit 1 - 3 Dornen oder dornartigen Erhebungen [Pleotelson glatt oder selten mit lobusartigen Erhebungen].
- 33 Pleotelson mit dorsomedialem Kiel, lateral davon Muster aus 2 Dornen oder Erhebungen, medial oder frontomedial noch ein weiterer Dorn [Dornenmuster des Pleotelsons nicht in dieser Form vorhanden].
- 34 Cephalothorax mit lobusartiger Erhebung frontomedial der Augen (teilweise mit caudomedialer Invagination, fehlt evtl. sekundär) [Cephalothorax ohne lobusartige Erhebung frontomedial der Augen].
- 35 Coxalplatten von Pereomer 6 verlängert und spitz [Coxalplatten von Pereomer 6 nicht länger als 5. Coxalplatte, niemals so spitz].
- 36 Cephalothorax mit mediocaudaler Vorwölbung oder Dorn [Cephalothorax medio-caudal anders strukturiert].
- 37 Cephalothorax mit sehr stark verlängertem mediocaudalem Dorn, bis mindestens zum 2. Pereomer reichend [Cephalothorax mit kürzerem oder ohne Dorn].

- 38 Pleotelson verlängert, ungefähr so lang wie Thorax, sehr breit [Pleotelson kürzer als Thorax, schmaler].
- 39 Alle Coxalplatten sehr verlängert, caudad weisend, Coxalplatten von Pereomer 6 und auch Epimere von Pleomer 1 extrem verlängert und weit über den caudalen Rand des Pleotelsons hinausreichend [Epimere und Coxalplatten viel kürzer, nicht über caudalen Rand des Pleotelsons hinausreichend].
- 40 Pleotelson mit mindestens 1 frontomedialen Dorn und lateral davon ausgehend 2 caudad verlaufende Erhebungen, die mediolateral dornartig enden [Pleotelson wie bei M. 33].
- 41 Cephalothorax mit mediocaudaler tropfenförmiger Vorwölbung [Cephalothorax mediocaudal mit Dornen oder kleiner Erhebung].
- 42 Caudomedial der Augen zwei Erhebungen, deren caudale Ränder lappenartig verzweigt sind [Erhebungen caudomedial der Augen glatt].
- 43 Pleotelson mit folgendem Dornenmuster: drei frontomediane Dornen, 1 Paar mediolaterale Erhebungen, mediodorsaler Kiel mit einigen kurzen, spitzen Dornen, laterofrontal dieses Kiels eine gebogene Erhebung, die in einen kleinen mediolateralen Dorn ausläuft, caudaler Rand meist ebenfalls mit vielen kleinen Dornen, Apex des Pleotelsons meist spitz ausgezogen [Dornenmuster des Pleotelsons wie bei M. 42].
- 44 Pleotelson caudal so breit wie frontal, mit 3 dorsofrontalen und 3 dorsocaudalen Dornen [Pleotelson sich caudad etwas verjüngend, Dornenmuster wie bei M. 42].
- 45 Epimere der Pleomere dem Pleotelson lateral direkt anliegend und bis zur Uropodeninsertion reichend [Epimere nicht direkt dem lateralen Rand des Pleotelsons anliegend].
- 46 Pereopod 1 der Männchen mit Borstenfeld distodorsal des Propodus, manchmal auch ventral der Basis [Pereopod 1 nicht in dieser Form sexualdimorph].
- 47 Appendix masculina über langen Stiel mit Endopoditen des Pleopod 2 verbunden [appendix masculina ohne Stiel].
- 48 Männlicher Pereopod 2 mit langen Fiederborsten an Merus und Carpus, Dactylus mit verlängerter lobusartiger Klaue [Männlicher Pereopod 2 ohne lange Fiederborsten an Merus und Carpus, Dactylus mit normaler, nicht verlängerter Klaue].
- 49 Männlicher Pereopod 7 breiter als weiblicher P7, Dactylus verkürzt und beim Männchen hakenförmig [Pereopod 7 ohne Geschlechtsdimorphismus].
- 50 Pleonepimere verkürzt, Pleotelson nicht lateral umgreifend [Pleonepimere Pleotelson lateral umgreifend].
- 51 (Cephalothorax mit kleiner halbmondförmiger Erhebung caudomedial der Augen) [Cephalothorax ohne diese Erhebung].
- 52 (Augen sehr klein) [Augen nicht verkleinert].
- 53 Pereopod 1 beim Männchen mit ventralem Borstenbüschel an Carpus [keine Ausbildung dieses Geschlechtsdimorphismus].

- 54 (Rami der Uropoden sehr lang und schlank, ca. doppelt so lang wie Sympodit) [Rami der Uropoden kürzer und breiter].
- 55 (Augen knopfförmig) [Augen seleniform].
- 56 Sympodite der Uropoden extrem verlängert, teilweise länger als Rami [Sympodite der Uropoden nicht verlängert, kürzer als Rami].
- 57 (Augen fehlen) [Augen vorhanden].
- 58 (Körperumriß herzförmig, Pereomere 1 und 2 am breitesten) [Körperumriß oval].
- 59 Exopodit des Uropoden sehr klein [Exopodit und Endopodit sehr gut entwickelt].
- 60 Pleomere 1 und 2 nur halb so breit wie Pleotelson, nicht breiter als Pereomer 7 [Pleomere 1 und 2 mehr als halb so breit wie Pleotelson, breiter als Pereomer 7].
- 61 (Uropod einästig, Exopodit reduziert) [Uropod zweiästig, Exopodit vorhanden].
- 62 (Augen seleniform, sehr schmal) [Augen breiter].
- 63 Pleomere 1 und 2 breiter als Pereomer 7, aber schmaler als frontaler Rand des Pleotelsons und lateral von Pleotelson umfaßt [Pleomere 1 und 2 mindestens so breit wie Pleotelson].
- 64 Uropoden sehr stark chitinisiert; Uropodensympodit verschmolzen mit Endopodit und sehr lang, Exopodit ungefähr in der Mitte des Synendopoditen inserierend, Synendopodit kann als Wehrorgan abgespreizt werden [Uropoden nicht stärker chitinisiert, zweiästig, Synendopodit kürzer, fungiert nicht als Wehrorgan].
- 65 (Stiel an appendix masculina reduziert) [Stiel an appendix masculina vorhanden].

Die Verwandtschaftsgruppen A und B geben das Schwestergruppenverhältnis der Bathynataliidae zu den Serolidae wieder, deren Monophylie durch 4 Synapomorphien (Merkmale 1 - 4) begründet werden kann. Die Außengruppen zu diesen beiden Schwesterfamilien bilden die primitiven Sphaeromatidae und die Plakathriidae (vgl. Wägele, 1989). Die Bathynataliidae sind wiederum durch 4 Synapomorphien gekennzeichnet (Merkmale 5 - 8), von denen das wichtigste Merkmal die ventrale Einengung der Atemkammer durch die lateral herabgezogenen und ventral mediad gerichteten Ränder des Pleotelsons ist. Gruppe C stellt das Schwestergruppenverhältnis von Basserolis und Biremia dar, die durch die synapomorphen Merkmale 9 - 11 (ventrale Verlagerung der Uropoden, schlanker Propodus des ersten Pereopoden, zweites Glied des Mandibelpalpus verlängert) gekennzeichnet sind. Beide Gattungen zeichnen sich aber wiederum durch einige Apomorphien aus (Merkmale 12 - 16 für Basserolis und 17 - 19 für Biremia), durch die ihre Monophylie begründet wird. Die Adelphotaxa Naudea und Bathynatalia besitzen 4 synapomorphe Merkmale (Merkmale 20 - 23), von denen das wichtigste die Verlängerung der beiden Rami des ersten Pleopoden ist, die als Operkulum die folgenden Pleopoden bedecken. Naudea ist durch einen kurzen runden Maxillipedenepipoditen charakterisiert.

Innerhalb der Serolidae (Verwandtschaftsgruppe B) bilden E und I zwei größere Verwandtschaftsgruppen, die einige näher miteinander verwandte Gattungen vereinen. In Gruppe E, die durch die synapomorphen Merkmale 32 und 33 (spezielle Ausdifferenzierung und

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden

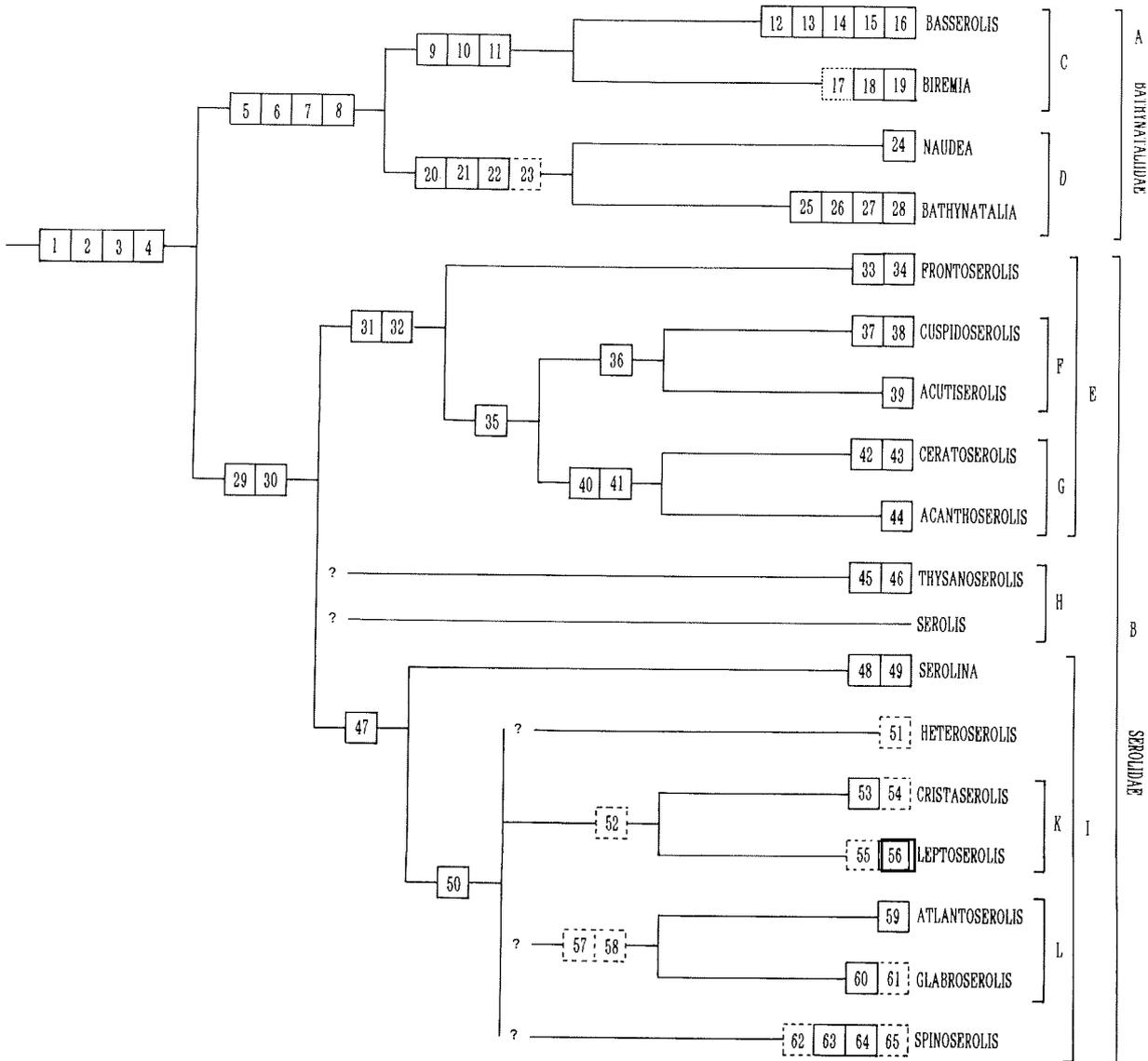


Abb. 57: Verwandtschaft der Serolidae (B) und Bathynataliidae (A).

Ornamentierung des Cephalothorax und des Pleotelsons) gekennzeichnet ist, stellt Frontoserolis die Außengruppe zu den Adelphotaxa Cuspidoserolis/Acutiserolis und Ceratoserolis/Acanthoserolis dar (zur Verwandtschaft der Arten der Gattung Frontoserolis siehe 6.2.2.2.). Die Gruppen F und G besitzen das synapomorphe Merkmal der Verlängerung und distalen Zuspitzung der Epimeren des sechsten Pereomeres. Die Schwestergruppen Cuspidoserolis (Merkmale 38 - 40) und Acutiserolis (M. 39) lassen sich wiederum durch die mediocaudale Vorwölbung oder den Dorn des Cephalothorax (M. 36) miteinander in enge Beziehung setzen. Sie unterscheiden sich voneinander durch einige apomorphe Merkmale, z. B. fehlt der verlängerte Caudaldorn des Cephalothorax von Cuspidoserolis bei Acutiserolis.

Gruppe G (synapomorphe Merkmale 40 und 41) ist durch die Ausdifferenzierung des Cephalothorax mit einer mediocaudalen tropfenförmigen Vorwölbung (M. 41) und die charakteristische Bedornung des Pleotelsons (M. 40) definiert. Die Adelphotaxa Ceratoserolis (Merkmale 42, 43) und Acanthoserolis (M. 44) sind sehr leicht durch das für Acanthoserolis apomorphe Merkmal der extremen Verlängerung der sechsten Coxalplatten und der Pleonepimere zu unterscheiden.

Gruppe H setzt sich aus der polyphyletischen Gattung "Serolis" und der wahrscheinlich monophyletischen Gattung Thysanoserolis zusammen, deren phylogenetische Stellung noch nicht geklärt werden konnte (die mögliche Verwandtschaft einiger Arten der Gattung Thysanoserolis wird in 6.2.2.2. dargestellt). Beide Gattungen sind aber auf jeden Fall näher mit der Gruppe I als mit Gruppe E verwandt, da bei beiden die Coxalplatten der Pereomere und Epimere der Pleomere nicht so spitz und verlängert sind wie bei Gruppe E. Zu Gruppe I können sie aber dennoch nicht zugeordnet werden, da die Epimere der Pleomere länger sind und das Pleotelson lateral noch umfassen, was bei Gruppe I nicht der Fall ist.

Gruppe I ist durch den Besitz eines sehr langen Stiels an dem appendix masculina des 2. Pleopoden charakterisiert (M. 47). Die Arten Acanthoserolis schythei und Thysanoserolis uaperta besitzen nicht das synapomorphe Merkmal 47 (möglicherweise haben sie es reduziert), sie besitzen aber auch einen kurzen Stiel an ihrem appendix masculina, welcher jedoch viel kürzer ist als bei den Arten, welche die Synapomorphie 47 besitzen. Alle übrigen Arten der Serolidae besitzen keinen Stiel an ihrem appendix masculina. Serolina ist die Außengruppe zu den Gruppen K und L sowie den Gattungen Heteroserolis und Spinoserolis mit unbekanntem Ursprung. Heteroserolis und Spinoserolis sind aber dennoch mit den Gruppen K und L näher verwandt, da sie mit diesen die Synapomorphie der Verkürzung der Pleonepimere teilen, die nicht mehr länger sind als das Pleotelson breit ist. Heteroserolis besitzt ein Pleotelson, das länger ist als der Cephalothorax und das erste Pereomer, außerdem ist es fast halb so breit wie der Thorax und der Cephalothorax besitzt nur eine kleine, halbmondförmige Erhebung caudomedial der Augen. Die mögliche Verwandtschaft einiger Arten der Gattung Heteroserolis wird in 6.2.2.2. diskutiert. Das Schwestergruppenverhältnis (Gruppe K) von Cristaserolis (Merkmale 53 und 54) und Leptoserolis (Merkmale 55 und 56) liegt nur in dem schwachen Merkmal der sehr kleinen

Augen begründet (M. 52). Diese beiden Gattungen können aber durch einige Apomorphien, wie z. B. den Besitz sehr verlängerter Sympoditen an den Uropoden (M. 56), wie bei der Gattung Leptoserolis, unterschieden werden. Cristaserolis besitzt sehr kleine, schmale Uropoden, die mediolateral des Pleotelsons inserieren. Die Uropodeninsertionsstelle von Leptoserolis ist nicht bekannt, die Uropoden dieser Gattung sind auch schmal, jedoch sehr lang, der Uropodensympodit ist extrem verlängert, die Rami sind kurz. Die Uropodenrami von Cristaserolis hingegen sind länger als der Sympodit. Die Adelphotaxa Atlantoserolis (Merkmal 59) und Glabroserolis (Merkmale 60 und 61) lassen sich durch die Synapomorphien (Merkmale 57 und 58) der vollständigen Reduktion der Augen und der charakteristischen herzförmigen Körperform miteinander in Beziehung setzen. Innerhalb der Gattung Atlantoserolis ist bei A. menziesi und bei A. venusta der Endopodit des Uropoden mit dem Sympoditen verschmolzen. Glabroserolis kann von Atlantoserolis durch eine weiter fortgeschrittene Reduktion der Pleomere (M. 60), die in dieser Gattung nur noch so breit sind wie das siebente Pereomer, unterschieden werden. Von Glabroserolis sind nur wenige Merkmale bekannt. Dennoch ist eine nähere Verwandtschaft dieser Gattung zu Atlantoserolis sehr wahrscheinlich, da in Atlantoserolis der Exopodit des Uropoden schon sehr weit reduziert und klein ist, bei Glabroserolis fehlt er völlig. Auch die geographische Verbreitung dieser beiden Gattungen läßt vermuten, daß sich Glabroserolis, die in der atlantischen Tiefsee vor Südafrika gefunden worden ist, von Verwandten der Gattung Atlantoserolis ableitet, die ebenfalls bisher nur in der atlantischen Tiefsee vor Südamerika und im Nordwestatlantik nachgewiesen werden konnte (vgl. auch Abb. 56 A - C). Eine Abstammung der Art Serolis brinki, die am Kontinentalhang vor der Ostküste Südafrikas vor Natal gefunden wurde, ebenfalls blind ist und auch ein gestieltes appendix masculina besitzt, von Verwandten der Gruppe L ist möglich. Sie müßte aber schon vor der Bildung der Gattungen der Gruppe L erfolgt sein, da die Pleonepimeren von Serolis brinki noch länger sind als bei der gesamten Gruppe I, was darauf hinweisen würde, daß Serolis brinki mit seiner altertümlichen Morphologie wahrscheinlich von Vorfahren der rezenten Arten der Serolidae abstammt. Serolis monodi, die bisher nur bei Enderbyland gefunden wurde, zeichnet sich durch sehr ähnliche Körpermerkmale aus wie S. brinki. Die Coxalplatten überragen die nachfolgenden nicht, die Epimere der Pleomere sind etwas kürzer als die Coxalplatten des sechsten Pereomers, die Augen sind ebenfalls reduziert. Im Gegensatz zu S. brinki sind das 6. und 7. Pereomer bei S. monodi dorsal jedoch verschmolzen, das Pleotelson besitzt nach ca. zwei Dritteln seiner Länge starke Einkerbungen, in deren Buchten winzige Uropoden inserieren. Da leider überhaupt keine Abbildungen von den Extremitäten dieser Art vorliegen, können über ihre mögliche nähere Verwandtschaft keine Hypothesen formuliert werden. Serolis monodi leitet sich jedoch wahrscheinlich wie Serolis brinki von Atlantoserolis- oder Glabroserolis-Verwandten ab, ihre Vorfahren besiedelten den Kontinentalschelf (polare Submergenz).

Nach George (1986) haben die Seroliden die Tiefsee erst nach der miozänen Vereisung erobert, als sich auch die antarktische Tiefsee durch die wirksame Isolation des Zirkumantarktisstromes abkühlte.

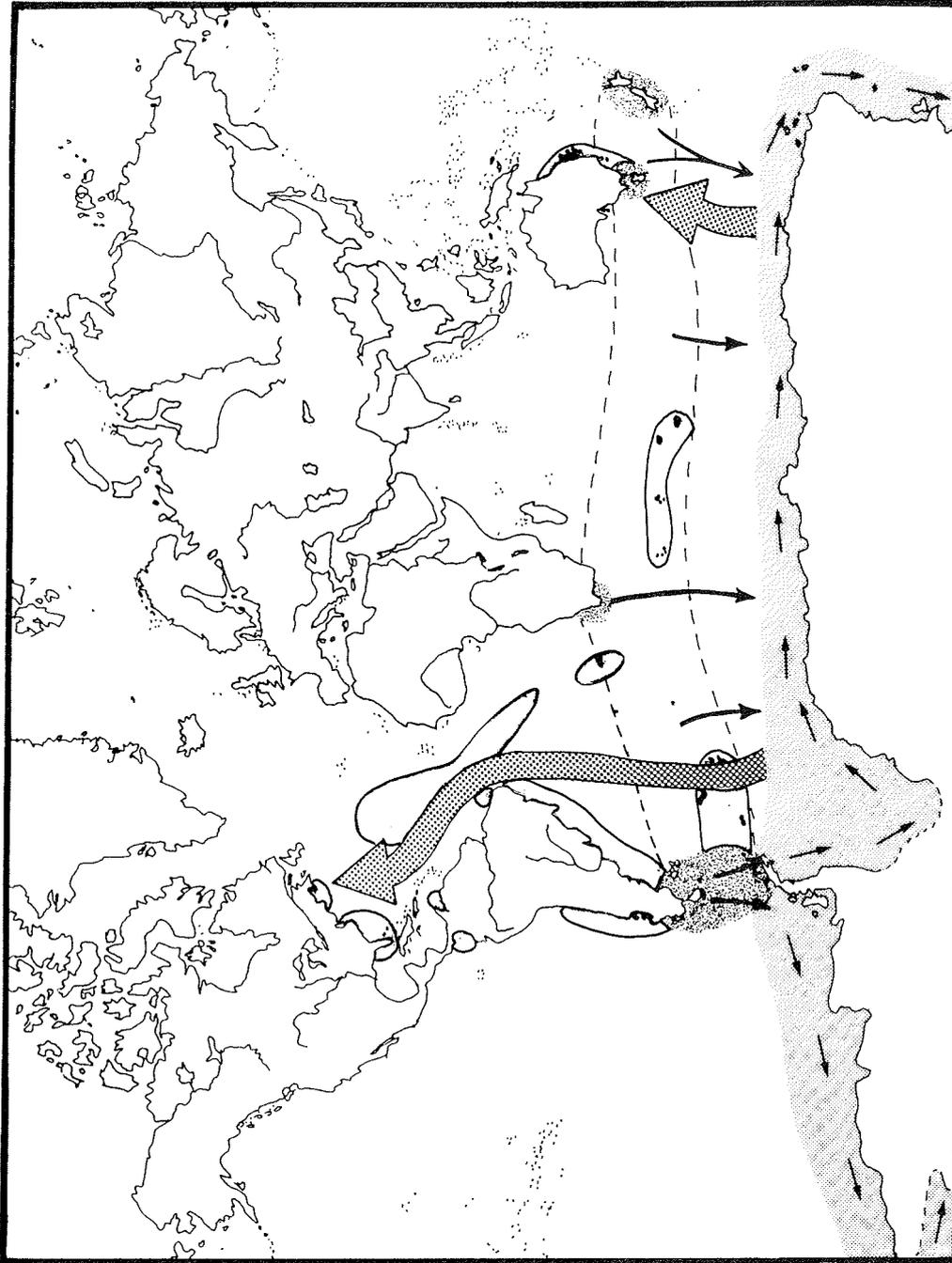
Die Stellung von Spinoserolis ist nicht geklärt. Die Uropoden von Cristaserolis sind ähnlich, wie die von Spinoserolis, sehr klein (lang und dünn), sie liegen in mediolateralen Einwölbungen des Pleotelsons, bei Spinoserolis inserieren sie laterofrontal. Bei Cristaserolis ist jedoch ein sehr langer Endopodit vorhanden, daher ist nicht geklärt, ob Spinoserolis möglicherweise näher verwandt ist mit Cristaserolis und nur einen verschmolzenen Synendopoditen ausgebildet hat.

Spinoserolis gehört aufgrund der Synapomorphie der reduzierten Epimere der Pleomere in Gruppe I. Möglicherweise stellt Spinoserolis die Schwestergruppe zu Gruppe L dar, denn Spinoserolis ist schon durch den Besitz sehr kleiner und schmaler Augen charakterisiert. Die Pleomere sind bei Spinoserolis vom Pleotelson umrahmt, anders als bei Gruppe K und bei Heteroserolis oder Serolina, aber breiter als bei Glabroserolis, wo die Pleomere nur so breit sind wie das siebente Pereomer. Nur vollständige Nachbeschreibungen vieler Arten dieser Gattungen können zu einer genaueren Ausarbeitung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Serolidae beitragen.

Biogeographie (vgl. Abb. 56, 58)

Die geographische Verbreitung der Gattungen der Serolidae wurde bereits zu Beginn dieses Kapitels dargestellt. Abbildung 56 faßt die geographischen Regionen, in denen die Gattungen bisher nachgewiesen wurden, schematisch zusammen. Vergleicht man diese Verbreitungsgebiete mit den Ergebnissen der phylogenetischen Analyse (vgl. Abb. 57), so kann man erkennen, daß diejenigen Gattungen, die auch im Süden von Australien vorkommen, wie z. B. Heteroserolis und besonders die endemische Gattung Serolina, die ihre Radiation im Westen und Süden Australiens erfahren haben, wahrscheinlich nach der Ablösung Australiens evolviert sind und sich dort dann ausgebreitet haben. Serolina ist die phylogenetisch "ursprünglichste" Gattung der Gattungsgruppe I, die nicht hochantarktisch, sondern südamerikanisch und südaustralisch ist. Gruppe K kommt ausschließlich in Südamerika vor (Atlantik bis Tropen), Gruppe L ist in der atlantischen Tiefsee verbreitet. Gruppe E hingegen ist antarktisch und subantarktisch gemäßigt. In der Hochantarktis kommen nur die Gattungen "Serolis", Frontoserolis, Cuspidoserolis und Ceratoserolis (zirkumpolar) vor. Die extreme Hochantarktis wird nur von den Arten Ceratoserolis trilobitoides, Cuspidoserolis luethjei und Serolis acuminata besiedelt. Frontoserolis kommt ebenfalls in der Hochantarktis vor, gehört aber zu den primitiveren Gattungen der Serolidae, aus deren Vorfahren auch Ceratoserolis und Cuspidoserolis hervorgegangen sind. Sie alle haben in der Antarktis wahrscheinlich ihre Radiation erfahren. Acanthoserolis (Abb. 56 C) ist eine phylogenetisch abgeleitete Gattung, die aber geographisch auf Südostpatagonien

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden



beschränkt ist und das Adelphotaxon zu Ceratoserolis darstellt sowie sich aus mit dieser Gattung gemeinsamen Vorfahren ableitet. Atlantoserolis, Glabroserolis, Cristaserolis und Leptoserolis stellen ebenfalls phylogenetisch "junge" Gattungen dar, die sich phylogenetisch von Vorfahren ableiten, die sie gemeinsam mit der australischen Gattung Serolina hatten und die bereits Südgonwanaland besiedelt haben müssen, bevor sich Australien vor mehr als 55 Millionen Jahren von Südgonwanaland trennte. Atlantoserolis und Glabroserolis sind sehr abgeleitete atlantische Tiefseegattungen, deren Vorfahren und Ursprung bisher ungeklärt geblieben ist. Diese Gattungen leiten sich wahrscheinlich von südamerikanischen Vorfahren ab. Acutiserolis kommt, wie Serolina, in Südastralien, aber auch in Südneuseeland, bei den Kerguelen-Inseln, bei Südwestpatagonien und den Falkland-Inseln vor. Diese Gattung ist, wie auch ihre Schwestergattung Cuspidoserolis, abgeleitet. Die Arten von Acutiserolis haben alle die Tiefsee erobert und besitzen nur noch rudimentäre Augen (polare Submergenz). Es muß angenommen werden, daß die Radiation der Gattungen der Serolidae bereits an der Küste von Südgonwanaland stattgefunden haben muß, kurz bevor sich Australien von Südgonwana abgelöst hatte, wie die Verbreitung der Gattung Serolina vermuten läßt. Abbildung 58 (Seite 142) faßt die Ausbreitung und Radiation der Familie Serolidae schematisch zusammen: In der Antarktis sind Gattungen vertreten, die sich von Vorfahren ableiten, die südlich von Südafrika, Australien und Südamerika gesiedelt haben (gestrichelte Region mit schwarzen Pfeilen, die auf die Antarktis gerichtet sind). In der Antarktis (wahrscheinlich schon in Südgonwanaland) haben sie ihre Radiation erfahren und sich weiterentwickelt (Pfeile, die um die Antarktis herum weisen), bis schließlich einige Gattungen von der Antarktis aus andere Biotope, wie z. B. die Küsten Südamerikas bis nach Nordamerika (Georgia) erobert haben (breite Pfeile) oder von dort aus die atlantische Tiefsee.

Abb. 58: Schematische Darstellung der geographischen Ausbreitung der Serolidae: Verbreitung der Bathynataliidae (Schwestergruppe der Serolidae) in Südafrika und Südastralien und der urtümlichen Plakathiidae (in der Magellan-Region, bei den Süd-Shetland-Inseln sowie bei Australien und Neuseeland). Die Serolidae und Bathynataliidae leiten sich wahrscheinlich von einem Vorfahren ab, der bereits an der Südküste Gondwanas siedelte (gestrichelte Region). Von dort aus entwickelten sich wahrscheinlich Taxa, die dann die Antarktis besiedelten (Serolidae), wo sie eine Radiation erfuhren und heute zirkumantarktisch verbreitet sind (kleine Pfeile um die Antarktis). Einige Gattungen haben, durch die allmählich nach Norden driftenden Kontinente des ehemaligen Südgonwanalands, ihre Radiation im Süden von Australien (Serolina) und im Süden Südamerikas (z. B. Cristaserolis und Leptoserolis) erfahren. Nur wenige Arten drangen entlang der Ostküste Amerikas nach Norden (siehe breite Pfeile) und möglicherweise von der Karibik aus vor Bildung der Panama Landbrücke auch in den Ostpazifik oder von Ostamerika aus in die atlantische Tiefsee vor (z. B. Gattungen Atlantoserolis, Glabroserolis).

6.2.2.2. Gattungsdiagnosen

Frontoserolis gen. n.

Diagnose: Körper breit, oval, dorsoventral abgeflacht. Kopf mit kleiner, frontomedialer Erhebung zwischen den seleniformen großen Augen, teilweise mit kleiner caudomedialer Invagination. Caudomedial der Augen 2 Loben und caudad in deren Mitte eine weitere kleine runde bis quadratische Erhebung. Pereomere teilweise mit kurzen caudomedialen caudad gerichteten Dornen; Coxalplatten von Pereomer 1 - 6 breit und laterocaudad verlängert, Coxalplatten 2 - 4 mit dorsalen Verschmelzungslinien; sechste Coxalplatte ungefähr so lang wie die Epimeren der Pleomere, bis zur Insertion der Uropoden, medio-lateral des Pleotelsons, reichend. Pleotelson mit longitudinalem medianem Kiel, lateral davon ein Muster aus zwei Dornen oder Erhebungen, teilweise auch medial oder fronto-medial noch ein weiterer Dorn. Das Pleotelson verjüngt sich ab der Uropodeninsertion stark caudad. Maxillipedenpalpus mit 3 Gliedern. Carpus des männlichen Pereopod 1 medial ohne Borsten und auch ohne Borstenfeld distodorsal des Propodus. Propodus des männlichen Pereopod 2 proximal verbreitert, ungefähr so breit wie die halbe Länge des Gliedes medial besetzt mit zusammengesetzten Dornen, deren Anzahl proximal am höchsten liegt. Appendix masculina an Pleopod 2 ohne Stiel, Endopodit breit oval, klein, mit vielen langen Schwimmborsten. Uropoden zweiästig, Sympodit trapezförmig, Exopodit mehr als halb so lang wie Endopodit.

Typusart: Frontoserolis waegelei (Brandt, 1988)

= Serolis waegelei Brandt, 1988

Ethymologie: Der Name der Gattung ist abgeleitet aus dem lateinischen Begriff "front", was Stirn bedeutet, in Verbindung mit dem Gattungsnamen "Serolis". Es bezieht sich auf das für diese Gattung typische Muster des Cephalons.

Die Artenzusammensetzung der Gattung und ihre Verbreitung wurde bereits in 6.2.2. dargestellt.

Bemerkungen: Frontoserolis ist sehr leicht durch die Ornamentierung des Cephalothorax, wie die kleine frontomediale Erhebung zwischen den Augen, die teilweise eine kleine caudomediale Invagination besitzt sowie die 2 großen Loben caudomedial der Augen und caudad in deren Mitte eine weitere kleine runde bis quadratische Erhebung, von den Arten der anderen Gattungen zu unterscheiden. Außerdem besitzt diese Gattung ein charakteristisches Dornenmuster auf dem Pleotelson; dorsomedial verläuft ein Kiel, lateral davon befindet sich ein Muster aus 2 Dornen mit einem weiteren medialen oder frontomedialen Dorn.

Diese Gattung ist sehr nahe verwandt mit den Gattungen Cuspidoserolis, Acutiserolis, Ceratoserolis und Acanthoserolis, da alle diese Gattungen verlängerte Coxalplatten und Epimeren der Pleomeren besitzen, die mindestens bis zur Mitte des Pleotelsons reichen. Außerdem sind sie teilweise durch eine ähnliche Ornamentierung des Cephalothorax und des Pleotelsons gekennzeichnet. Trotzdem können diese Gattungen von Frontoserolis leicht unterschieden werden: Cuspidoserolis besitzt den charakteristischen langen Dorn mediocaudal des Cephalothorax und ein viel breiteres und längeres Pleotelson, Acutiserolis hat sehr lange sechste Coxalplatten, die das Pleotelson überragen. Außerdem ist in dieser Gattung eine Reduktion der Augen festzustellen, die meisten Arten besitzen nur noch rudimentäre Augen mit wenigen Ocellen, über deren Funktionalität keine Untersuchungen vorliegen. Frontoserolis-Arten hingegen besitzen sehr große Augen und kürzere Coxalplatten. Ceratoserolis besitzt ebenfalls ein ähnliches Muster auf dem Cephalothorax, was diese Gattung in nahe Verwandtschaft mit Frontoserolis stellt. Jedoch sind bei Ceratoserolis die lobusartigen Erhebungen caudomedian der Augen an ihrem caudalen Rand noch lappenartig verzweigt und das Pleotelson der Arten dieser Gattung ist durch ein ähnliches Dornenmuster gekennzeichnet wie bei denen von Frontoserolis. Dennoch ist es deutlich unterscheidbar, denn z. B. auf dem medianen Kiel befindet sich noch eine kleine, longitudinale Dornenreihe, die bei Arten von Frontoserolis nicht vorhanden ist, außerdem zeichnet sich Ceratoserolis bei 2 von 3 Arten durch einen gesägten caudalen Rand des Pleotelsons aus, der Apex des Pleotelsons ist immer spitz und zeigt die Tendenz zur Verlängerung (vgl. C. meridionalis). Acanthoserolis ist ebenfalls nahe verwandt mit den übrigen bereits diskutierten Gattungen (siehe auch 6.2.2.1.), kann aber sowohl anhand der Oberflächenstrukturen des Cephalothorax als auch des Pleotelsons unterschieden werden. Mediofrontad der Augen befindet sich bei den Arten von Acanthoserolis kein breiter Lobus, sondern nur 2 - 4 sehr kleine halbrunde Erhebungen, die Körperform gleicht eher der von Ceratoserolis, die Epimeren der Pleomere sind laterocaudal sehr weit verlängert und sehr spitz und das Pleotelson besitzt ein ähnliches sehr typisches Dornenmuster (vgl. Merkmale 40 und 41 in der phylogenetischen Analyse).

Innerhalb der Gattung Frontoserolis ist es sehr schwierig, phylogenetische Beziehungen zu entdecken, da viele Arten nicht vollständig beschrieben worden sind. Trotzdem kann man feststellen, daß aufgrund des Dornenmusters auf dem Pleotelson einige Arten näher miteinander verwandt sind. Dies betrifft F. aspera, F. bouvieri, die als sehr charakteristische Apomorphie die kutikuläre Verdickung an den Rändern des Cephalothorax, den Coxalplatten und Epimeren der Pleomere und des Pleotelsons besitzen und dadurch von den anderen Arten der Gattung sehr leicht unterschieden werden können. Ebenfalls aufgrund der Dorsalstruktur des Pleotelsons lassen sich F. reptans und F. septemcarinata in nähere Verwandtschaft stellen, F. leachi ist wahrscheinlich am nächsten mit F. serratus verwandt.

Thysanoserolis gen. n.

Diagnose: Körper lang, oval, dorsoventral abgeflacht. Coxalplatten, Pleonepimere und Uropoden in den ganzrandigen Körperumriß eingepaßt. Kopf glatt, mit großen Augen. Pereomere glatt, mit kurzen dorsalen caudomedialen caudad gerichteten, dornartigen Fortsätzen; Coxalplatten der Pereomere 1 - 6 breit und laterocaudad verlängert, aber caudolaterale Spitzen nur bis zum frontolateralen Rand der nachfolgenden Coxalplatten reichend. Coxalplatten 2 - 5 mit dorsalen Verschmelzungslinien; Epimeren der sechsten Coxalplatte kürzer als Epimeren der Pleomere, Epimer des zweiten Pleomeres länger als das des ersten, bis zur Insertion der Uropoden reichend.

Pleotelson mit longitudinalem medianem Kiel, ohne Dornenmuster, Apex gerundet oder sich leicht zuspitzend. Maxillipedenpalpus mit 3 Gliedern. Carpus des männlichen Pereopod 1 medial ohne Borsten, aber mit Borstenfeld distodorsal des Propodus, teilweise auch distoventral der Basis desselben Pereopoden. Propodus des männlichen Pereopoden 2 proximal nur etwas verbreitert. Appendix masculina an Pleopod 2 ohne Stiel, Endopodit breit oval, klein, mit vielen langen Schwimmborsten. Uropoden klein, zweiästig, Sympodit trapezförmig, Exopodit halb bis fast so lang wie Endopodit.

Typusart: Thysanoserolis completa (Moreira, 1972)
= Serolis completa Moreira, 1972

Ethymologie: Der Name der Gattung ist abgeleitet aus dem griechischen Begriff "thysan", der "Franse" bedeutet, in Verbindung mit dem Gattungsnamen "Serolis". Er bezieht sich auf das für diese Gattung typische dorsale Borstenfeld am Propodus des männlichen ersten Pereopoden.

Bemerkungen: Thysanoserolis n. gen kann von den anderen Gattungen der Serolidae dadurch unterschieden werden, daß die Epimere der Pleomere dem Pleotelson lateral direkt anliegen und daß die Männchen an ihrem zweiten Pereopoden distodorsal des Propodus ein Borstenfeld besitzen, das den Männchen der übrigen Gattungen fehlt.

Obwohl bei einigen Arten nur sehr wenige Merkmale bekannt sind und auch die Arten verwandter Gattungen teilweise Nachbeschreibungen bedürfen, läßt sich feststellen, daß Thysanoserolis näher verwandt mit Cristaserolis, Heteroserolis, Leptoserolis, und Serolina ist, da bei allen diesen Arten die Coxalplatten lateral nicht direkt dem Pleotelson anliegen. Die Coxalplatten von Thysanoserolis sind auch nicht viel länger als die der nachfolgenden Pereomere und sie laufen auch nicht spitz zu, wie bei den Gattungen Acanthoserolis, Acutiserolis, Ceratoserolis, Cuspidoserolis und Frontoserolis.

Cristaserolis kann jedoch von Thysanoserolis durch die Apomorphien der lateral kürzeren Epimere der Pleomere und ein ventrales Borstenfeld am Carpus des ersten Pereopoden unterschieden werden. Heteroserolis besitzt im Gegensatz zu Thysanoserolis ebenfalls schmalere Epimeren der Pleomere und außerdem ein schmaleres Pleotelson. Leptoserolis

kann auch durch schmalere Pleonepimeren und durch einen sehr verlängerten Sympoditen am Uropoden von Thysanoserolis unterschieden werden. Serolina besitzt schmalere Pleonepimeren, der männliche Pereopod 2 besitzt lange Fiederborsten ventral an Merus und Carpus, der Dactylus dieses Pereopoden ist beim Männchen durch eine lobusartig verlängerte Klaue charakterisiert, außerdem durch einen verkürzten, hakenförmigen Dactylus an Pereopod 7 der Männchen.

Thysanoserolis ist in ihrem Vorkommen auf Südamerika, die Falkland-Inseln und Süd-Georgien beschränkt. In dieser Gattung gibt es zwei Gruppen, die näher miteinander verwandt sind; die jeweiligen Arten stellen wahrscheinlich Schwesterarten dar. Dies sind T. completa und T. elliptica, die beide in Brasilien vorkommen, T. elliptica ist aber auch in Patagonien und auf den Falkland-Inseln gefunden worden. Charakteristisch für die Arten ist die Uropodeninsertion, die an den Caudalrand des Pleotelsons verlagert ist, und die Reduktion der Größe der Uropoden. Lateral werden die Uropoden noch von den Epimeren der Pleomere umfaßt, ihr Aussehen erinnert an die kleinen, caudal inserierenden Uropoden der Joeropsidae (Asellota). T. elliptica besitzt scheinbar kein dichtes Borstenfeld dorsal am Propodus des ersten männlichen Pereopoden. Da Sheppard (1933) in ihrer Abbildung des ersten Pereopoden jedoch 3 kurze Härchen an der Stelle eingezeichnet hat, wo sich das für diese Gattung charakteristische Borstenfeld befindet, könnte dies ein Hinweis darauf sein, daß das abgebildete Tier möglicherweise noch nicht die männlichen Geschlechtsmerkmale vollständig ausgebildet hatte. T. completa besitzt als apomorphes Merkmal an den beiden Rami der Uropoden und am distolateralen Rand des Sympoditen lange, gefiederte Borsten. Zwei weitere Schwesterarten in dieser Gattung sind wahrscheinlich T. inermis (Südbrasilien) und T. platygaster (Süd-Georgien), die beide durch den Besitz eines kleinen vierten Palpusgledes am Maxillipeden gekennzeichnet sind. T. platygaster unterscheidet sich jedoch von T. inermis in mehreren Merkmalen und bedarf dringend der Nachbeschreibung. T. platygaster ist durch lange, aber sehr schmale, seleniforme Augen charakterisiert. Da Sheppard (1933) jedoch einen Hof um diese schmalen, spaltförmigen Augen gezeichnet hat, ist es nicht ganz sicher, ob die Augen wirklich so schmal sind wie es auf der Abbildung erscheint. T. platygaster besitzt außerdem im Gegensatz zu T. inermis kein Borstenfeld am Propodus des männlichen ersten Pereopoden.

Heteroserolis Nordenstam, 1933

Diagnose: Körper breit, oval, dorsoventral abgeflacht. Kopf mit kleiner, halbrunder Erhebung caudomedian zwischen den seleniformen, großen Augen. Coxalplatten von Pereomer 1 - 6 breit und laterocaudal verlängert, ihre caudolateralen Spitzen überragen aber nicht die Epimeren der folgenden Pereomere. Coxalplatten 2 - 4 mit dorsalen Verschmelzungslinien; Epimeren der sechsten Coxalplatte länger als Epimeren der Pleomere, caudal nicht die Insertion der Uropoden erreichend. Pereomer 6 und 7 mediodorsal verschmolzen.

Epimere der Pleomere lateral genau bis zum frontolateralen Beginn des Pleotelson reichend. Pleotelson mit longitudinalem, medianem Kiel, ohne Dornenmuster, mit kleinen Tuberkeln

oder Schuppen. Pleotelson ab Uropodeninsertion sich stark caudad verjüngend. Maxillipedenpalpus mit 3 Gliedern. Carpus des männlichen Pereopod 1 medial ohne Borsten und auch ohne Borstenfeld distodorsal des Propodus. Propodus des männlichen Pereopod 2 proximal verbreitert, ungefähr so breit, wie die halbe Länge des Gliedes, ventromedial ist er mit vielen zusammengesetzten Dornen besetzt, deren Anzahl von proximal bis distad nicht abnimmt. Appendix masculina an Pleopod 2 mit sehr langem Stiel, Endopodit breit oval, klein, teilweise mit sehr wenigen, langen Schwimmborsten. Uropoden zweiästig, Sympodit trapezförmig bis quadratisch, Exopodit fast so lang wie Endopodit, beide Rami sehr lang.

Typusart: Heteroserolis australiensis (Beddard, 1884)
= Serolis australiensis Beddard, 1884

Bemerkungen: Heteroserolis Nordenstam, 1933 war zunächst nur als Untergattung definiert worden. Nordenstam nannte nur die beiden Arten Serolis (Heteroserolis) australiensis Beddard, 1884 und Serolis (Heteroserolis) longicaudata als dieser Untergattung zugehörig, er definierte noch keine Typusart. Sheppard (1933) akzeptierte diese Untergliederung der Gattung Serolis, die Nordenstam (1933) vorgenommen hatte nicht, sie nennt jedoch auch keine Argumente gegen diese Entscheidung. Auch Brandt (1988) erkennt diese Untergliederung Nordenstams noch nicht an, erst durch die genaue phylogenetische Analyse aller Merkmale wurde deutlich, daß sich neben den von Nordenstam (1933) vorgeschlagenen Arten inzwischen noch mehr Arten in dieser Gattung zusammenfassen lassen (vgl. z. B. Glynn, 1976; Harrison & Poore, 1984). Heteroserolis kann von den anderen Gattungen durch die typische mediocaudale, kleine, halbrunde Erhebung des Cephalothorax sowie durch die charakteristische Breite der Epimeren der Pleomere, die bei allen Arten dieser Gattung gleich ist, unterschieden werden. Nordenstam (1933) nannte außerdem als Merkmal die Verschmelzung des sechsten und siebten Pereomers. Innerhalb dieser Gattung treten folgende Variationen auf: Einige Arten besitzen eine glatte Körperoberfläche, während H. australiensis und H. tuberculata durch viele Tuberkeln auf dem Dorsum gekennzeichnet sind. H. tropica besitzt eine charakteristische Pigmentierung ihrer gesamten Körperoberfläche. Von den Arten H. australiensis, H. carinata, H. foresti, H. mgrayi, H. pallida und H. tuberculata besitzen einige Pereomere und teilweise auch die Pleomere mediocaudale, dornenartige Fortsätze.

Diese Gattung ist wahrscheinlich am nächsten verwandt mit Cristaserolis und Leptoserolis, welche ebenfalls Pleomere besitzen, die so breit sind wie das Pleotelson. Cristaserolis besitzt kleine Augen, die Epimere der Pleomere sind lateral etwas länger als bei Heteroserolis und der Sympodit der Uropoden ist schmaler als bei Heteroserolis, die Rami sind sehr lang und schlank. Leptoserolis zeichnet sich durch eine ovalere Körperform aus, das Pleotelson ist nicht so schmal wie bei Heteroserolis. Außerdem besitzt diese Gattung viel kleinere Augen als Heteroserolis und der Sympodit der Uropoden von Leptoserolis ist im Gegensatz zu der Gattung Heteroserolis sehr stark verlängert (im Verhältnis zu den Rami).

Innerhalb der Gattung *Heteroserolis* gibt es 2 Artgruppen, die näher miteinander verwandt sind, was auch mit ihrer geographischen Verbreitung korreliert. Dies sind zum einen die Arten, die auf die südaustralische, tasmanische Region beschränkt sind: *H. australiensis*, *H. levidorsata*, *H. longicaudata*, *H. pallida* und *H. tuberculata*. Sie besitzen einen konkaven caudalen Apex des Pleotelsons, während der Apex des Pleotelsons bei den mittel- und südamerikanischen Arten (*H. carinata*, *H. foresti*, *H. laevis*, *H. mgrayi* und *H. tropica*) rund ist (Menzies und Frankenberg, [1966] zeichneten den caudalen Rand des Pleotelsons bei *H. mgrayi* zwar konkav, Paul & Menzies, [1971], publizierten jedoch einen gerundeten Apex bei dieser Art, und auch Kensley & Schotte [1989] veröffentlichten eine Abbildung dieser Art, bei welcher der caudale Apex des Pleotelsons gerade, aber nicht konkav, ist). Innerhalb der Gruppe der mittelamerikanischen Arten sind *H. carinata* (Kalifornien) und *H. mgrayi* (Golf von Mexiko, Venezuela, Georgia) näher miteinander verwandt (sie stellen möglicherweise amphiamerikanische Zwillingarten dar), denn beide Arten sind charakterisiert durch ein verlängertes und sehr schmales zweites Palpusglied am Maxillipeden. Hessler (1972) (vgl. auch George, 1986) geht davon aus, daß diese Arten Zwillingarten darstellen, die durch die Bildung der Panama-Landbrücke (vgl. Woodring, 1966) geographisch voneinander isoliert wurden. Von den südamerikanischen Arten weist *H. foresti* (Brasilien, Uruguay, Argentinien) die Synapomorphie der Reduktion des dritten Palpusgliedes am Maxillipeden auf. Wahrscheinlich ist *H. laevis* näher verwandt mit dieser Arten, da bei *H. laevis* das dritte Palpusglied am Maxillipeden bereits sehr klein ist. Bisher können innerhalb dieser Gattung nur diese Hinweise auf Verwandtschaft festgestellt werden, eine genaue phylogenetischen Analyse auf Artniveau wird erst möglich sein, wenn einige der Arten nachbeschrieben worden sind und mehr Merkmale für eine phylogenetische Analyse zur Verfügung stehen als nur die des Habitus.

6.2.3. Phylogenie und Biogeographie der Arcturinae

Die phylogenetische Verwandtschaft der Arcturinae wurde erstmals von Wägele (1989) dargestellt. Dieses System kann, auf der Grundlage einiger neuer, wahrscheinlich monophyletischer Gattungen (Brandt, 1990), noch etwas erweitert werden (vgl. Abb. 59). Da jedoch einige Gattungen dieser Unterfamilie nur mit einer einzigen Art endemisch für eine bestimmte Region in der Antarktis sind, andere Gattungen wahrscheinlich nicht monophyletische sind und revidiert werden müssen, kann bisher keine Analyse auf Artniveau erfolgen. Wägele (1989) stellte die Arcturinae als Schwestergruppe den Xenarcturinae gegenüber (vgl. Brusca, 1984). Das Adelphotaxon zu diesen beiden Unterfamilien bilden die Pseudidotheinae (Arcturides Studer, 1882; *Pseudidothea*, Ohlin, 1901). Die Holidotheinae bilden das Adelphotaxon der Pseudarcturinae, Xenarcturinae und Arcturinae. An der Basis der Valviferen stehen die Holognathidae Thomson, die das Adelphotaxon zu allen höheren Valviferenfamilien (Chaetiliidae, Idoteidae, Amesopodidae und Arcturidae) bilden.

Das von Wägele (1989) vorgeschlagene Kladogramm der Arcturinae wird nur geringfügig verändert, die neuen Gattungen eingearbeitet. Daher folgen die Merkmale 1, 2, 3, 6, 9, 10, 11, 16, 17, 18, 21, 22 und 23 der Verwendung von Wägele (1989).

Merkmale (Abb. 59):

- 1 Pereopod 2 mit schlankem Propodus und kurzem Dactylus, Klauen reduziert [Propodus breiter, Dactylus nicht verkürzt, Klauen vorhanden].
- 2 Pereopod 1 mit flachem, abgerundeten Dactylus, Klauen reduziert [Dactylus gebogen, zylindrisch, mit Klauen].
- 3 Vorderkörper (Pereomere 1 - 4) und Pleotelson in Ruhestellung dorsad gebogen; Pereomere 5 - 7 deutlich schlanker als Pereomere 1 - 4; Körper zylindrisch, nicht dorsoventral abgeflacht [Körper lang-oval, nicht dorsal U-förmig krümmbar].
- 4 Antenna mit mehr als 4 Flagellumgliedern [Antenna mit maximal 4 - 5 Flagellumgliedern (Ausnahme: Pseudarcturella und Cylindrarcturus)].
- 5 Dactylus mit Filterborsten [Dactylus ohne Filterborsten].
- 6 Dorsale Klaue der Pereopoden 2 - 4 dünn und lang (fast so lang wie Dactylus) [dorsale Klaue nicht verlängert].
- 7 Dactylus von Pereopod 1 mit 3 - 4 klauenartigen Fortsätzen [Dactylus mit nicht mehr als 2 Klauen].
- 8 Pleotelson lang, zylindrisch, apikal sich spitz verjüngend [Pleotelson nicht verlängert, dorsoventral etwas abgeflacht, apikal nicht verjüngend].
- 9 Dactylus von Pereopod 1 distal verdickt und mit dichtem Borstenbesatz (Klaue jedoch nicht verkürzt) [Dactylus nicht verdickt].
- 10 Pleotelson verbreitert, mit mediodorsalem, caudal spitz endendem Kiel [dorsaler Pleotelsonkiel fehlt, Pleotelson nicht verbreitert].
- 11 Dactylus des 2. Pereopoden sehr kurz, Klaue länger als Propodus; Dactylus des 4. Pereopoden fehlend [Dactyli nicht verkürzt oder reduziert].
- 12 Dorsum nur mit kleinen Dörnchen oder Tuberkeln, lange spitze Dornen, Kopfdornen und caudolaterale Dornen des Pleotelsons reduziert [Dorsum mit langen, kräftigen Dornen].
- 13 Pleotelson breit, fast rund, "aufgebläht" [Pleotelson nicht "aufgebläht"].
- 14 Cephalothorax laterad verlängert, Mundwerkzeuge bedeckend (Nordenstam, 1933) [Cephalothorax laterad nicht verlängert, Mundwerkzeuge nicht verdeckend].
- 15 Medial zwischen langen caudolateralen Dornen des Pleotelsons ein dritter, spitzer Dorn [kein Dorn zwischen den caudolateralen Dornen des Pleotelsons].
- 16 Dactylus von Pereopod 2 - 4 ungefähr so lang wie Propodus [Dactylus kürzer als Propodus].

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden

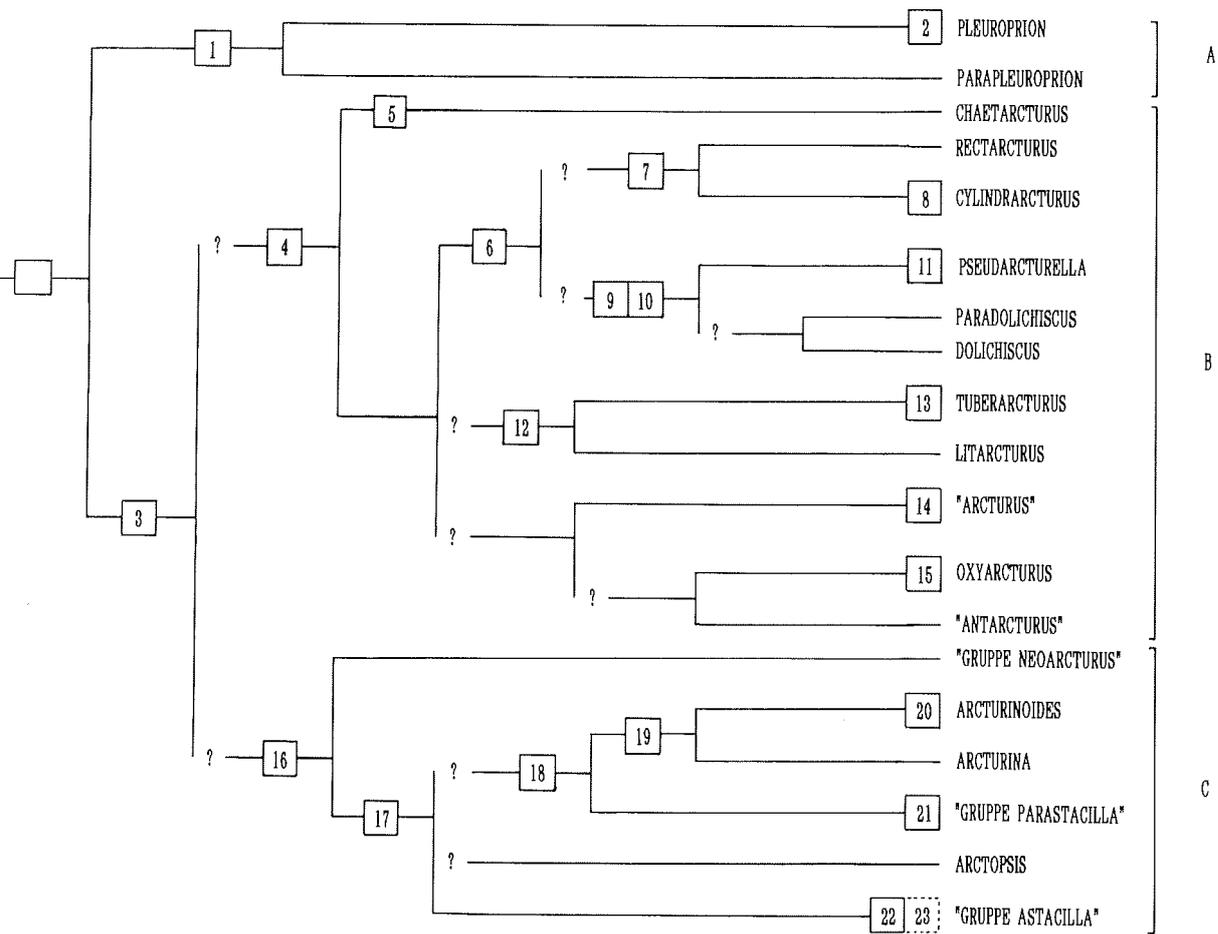


Abb. 59: Verwandtschaft der Gattungen der Arcturinae.

- 17 Pereomer 4 verlängert, Filterbeine dadurch verkürzt [Pereomer 4 nicht verlängert].
- 18 Dactylus von Pereopod 2 - 4 (sekundär) viel kürzer als Propodus [Dactylus nicht verkürzt].

- 19 Drittes oder drittes und viertes Palpusglied des Maxillipeden verbreitert [Palpusglieder des Maxillipeden nicht verbreitert].
- 20 Männliche Genitalpapille distal dreilappig [männliche Genitalpapille distal höchstens zweilappig].
- 21 Dactylus des Pereopod 1 verkürzt, oval, Klauen reduziert [Dactylus zylindrisch, gebogen, nicht verkürzt, mit Klauen].
- 22 Geißel der zweiten Antenne mit Längsreihen kräftiger Schuppen auf der Ventralseite [Schuppen fehlen].
- 23 (Dactylus von Pereopod 2 - 4 ohne Klauen) [Dactylus mit Klauen].

Das Adelphotaxon zu Gruppe B und C der Arcturinae ist Gruppe A, die aus den Gattungen Pleuropriion und Parapleuropriion besteht. Sie besitzen einen Habitus, der dem der urtümlicheren Formen, wie den Xenarturinae und den Pseudidotheinae, gleicht, da eine dorsale Krümmung wie bei den übrigen Arcturinae noch nicht möglich ist. Die Arten dieser Gattungen sind fast ausschließlich auf die Nordhemisphäre (Nordostatlantik und Nordwestpazifik) beschränkt, nur ein Fund liegt aus Südafrika vor.

Gruppe B besitzt an den Antennen mehr als 4 Flagellumglieder, in dieser Gruppe besitzt jedoch nur Chaetarcturus Brandt (1990) lange Filterborsten an den Dactyli (Merkmal 5), die übrigen Gattungen dieser Gruppe haben Dactyli ohne Filterborsten.

Die Gattungen Rectarcturus Schultz, 1981; Cylindrarcturus Schultz, 1981; Pseudarcturella Tattersall, 1921; Paradolichiscus Schultz, 1981 und Dolichiscus Richardson, 1913 besitzen alle eine verlängerte, dünne Klaue der Pereopoden 2 - 4 (Merkmal 6). Rectarcturus und Cylindrarcturus zeichnen sich durch das synapomorphe Merkmal 7 (mehrere klauenartige Fortsätze des Dactylus von Pereopod 1) aus. Pseudarcturella, Paradolichiscus und Dolichiscus besitzen alle ein verbreitertes Pleotelson mit mediodorsalem, caudal spitz endendem Kiel (Merkmal 10) und eine distale Verdickung des Dactylus mit dichtem Borstenbesatz (Merkmal 9).

Die Synapomorphie für die Schwestergattungen Tuberarcturus Brandt (1990) und Litarcturus Brandt (1990) ist die Reduktion der langen Dornen auf dem Dorsum (Merkmal 12), Tuberarcturus zeichnet sich außerdem durch die Verdickung des Pleotelsons (Merkmal 13) aus. Die Gattungen "Arcturus" Latreille (1804) und "Antarcturus" Zur Strassen (1902) stellen noch paraphyletische Gattungen dar, die überarbeitet werden müssen, bevor mehrere apomorphe Merkmale die monophyletische Verwandtschaft der Arten dieser Gattungen begründen können. "Arcturus" kann nach der Gattungsdiagnose von Nordenstam (1933) von "Antarcturus" durch den laterad verlängerten Cephalothorax, der die Mundwerkzeuge seitlich bedeckt, unterschieden werden. Oxyarcturus Brandt (1990) besitzt als apomorphes Merkmal einen zusätzlichen spitzen, etwas kürzeren Dorn zwischen den caudolateralen Dornen des Pleotelsons.

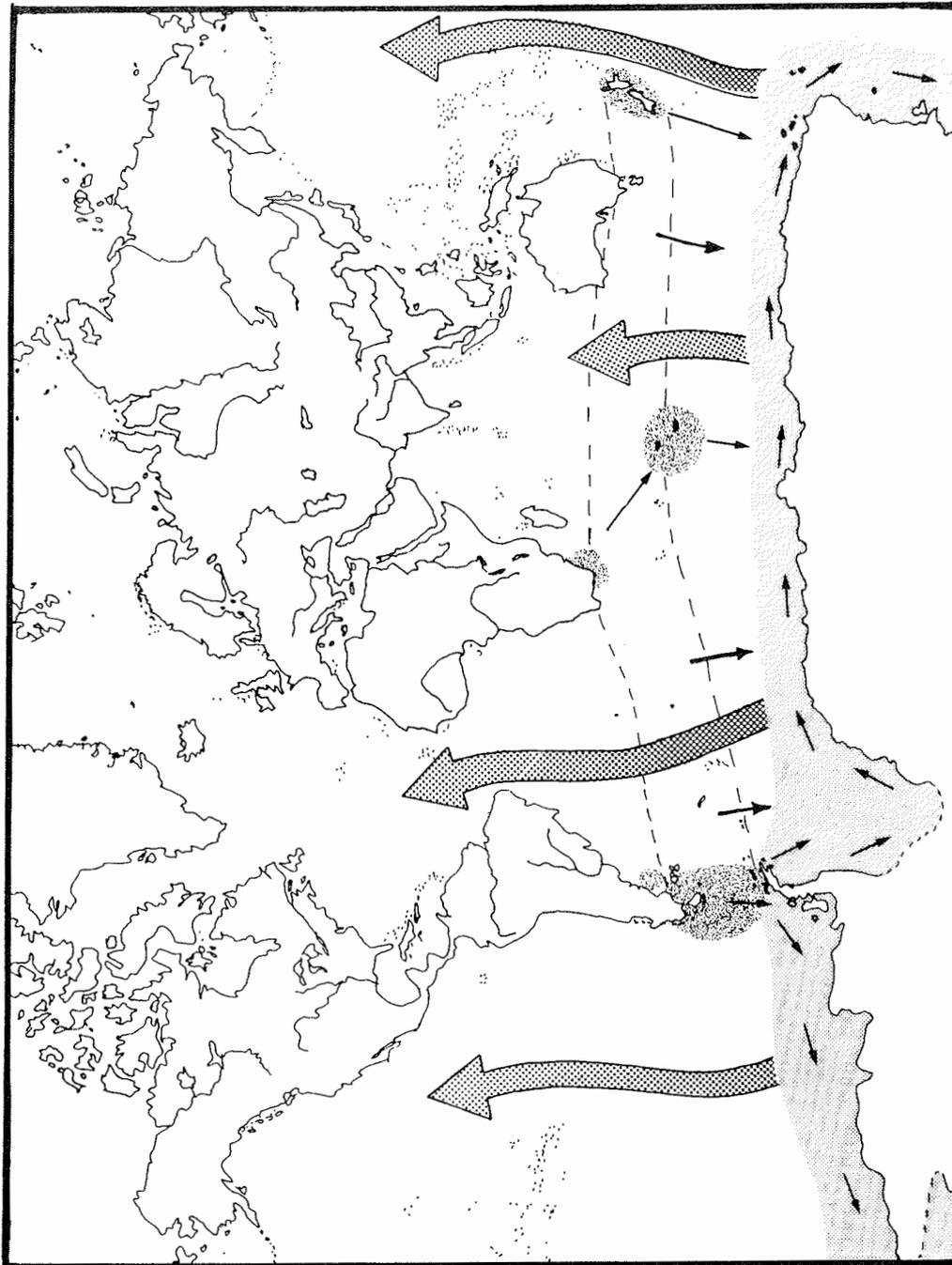
Die geographische Verbreitung der Arten dieser Gattungen liegt hauptsächlich in der Südhemisphäre und mit vielen endemischen Gattungen in der Antarktis. Chaetarcturus ist

z. B. neben 5 endemischen antarktischen Arten nur noch in Nordpatagonien und sonst im Nordwestpazifik bei den Kurilen nachgewiesen worden. Rectarcturus ist außerhalb der Antarktis im Argentinischen Becken verbreitet, Cylindrarcturus ist endemisch für die Antarktis. Auch die übrigen Arten der Gruppe B haben ihr Hauptverbreitungsgebiet mit vielen endemischen Arten in der Antarktis und besitzen nur wenige Arten im Süden der benachbarten Kontinente (vgl. 5.1.). Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß Gruppe B ihre Radiation in der Antarktis erfahren hat.

Gruppe C ist durch die Synapomorphie gekennzeichnet, daß die Dactyli der Pereopoden 2 - 4 ungefähr so lang sind wie die Propodi (Merkmal 16). Die "Gruppe Neoarcturus" Barnard (1914) wird den übrigen Gattungen dieser Gruppe als Schwestergruppe gegenübergestellt, da sie kein verlängertes 4. Pereomer und einen kürzeren Dactylus von P 2 - 4 (Merkmale 17 und 18) besitzt. In die "Neoarcturus-Gruppe" gehören die Gattungen Acantharcturus Schultz, 1981; Austroarcturus Kensley, 1975; Caecarcturus Schultz, 1981; Fissarcturus Brandt, 1990; Mixarcturus Brandt, 1990; Neoarcturus Barnard, 1914; Spectrarcturus Schultz, 1981; Spinarcturus Kensley, 1978 und Thermoarcturus Paul & Menzies, 1971. Innerhalb dieser Gruppe ist bei Acantharcturus und Mixarcturus die Klaue des ersten Pereopoden reduziert, distal befinden sich nur sehr viele Borsten, der Dactylus von Acantharcturus ist länger als der Propodus dieser Gattung. Bei Acantharcturus, Mixarcturus und Neoarcturus ist der Merus distodorsal der Pereopoden 2 - 4 in einen spitzen Dorn verlängert, der Carpus von Acantharcturus besitzt distoventral des Pereopoden 1 eine Verlängerung in einen Dorn. Eine Apomorphie für Spectrarcturus ist der Besitz zweier langer Dornen am Dactylus, die länger sind als das Glied selbst. Bei Spinarcturus sind die Glieder des ersten Pereopoden verkürzt und breit, Dactylus und Propodus sind viel breiter als bei den anderen Gattungen. Bei Thermoarcturus sind fast alle Filterborsten der Pereopoden 2 - 4 reduziert. Da viele dieser Gattungen nur mit einer Art bekannt sind, die Arten aber nicht vollständig dokumentiert wurden, sind Nachbeschreibungen notwendig, um alle Merkmale bei allen Arten vergleichen zu können. Auch in dieser Gruppe liegt die Hauptverbreitung in der Südhemisphäre mit vielen endemischen Gattungen und Arten in der Antarktis (vgl. 5.1.) und verwandten Arten im Süden von Südafrika, Australien und Südamerika.

Innerhalb der Gruppe C besitzen die Gattungen Arcturinooides Kensley (1977) und Arcturina Koehler, 1911 sowie die "Gruppe Parastacilla" das synapomorphe Merkmal, daß der Dactylus der Pereopoden 2 - 4 viel kürzer ist als der Propodus (Merkmal 18). Arcturinooides und Arcturina sind durch die Verbreiterung mindestens des dritten Palpusgliedes des Maxillipeden charakterisiert (Merkmal 19), Arcturinooides (die Männchen) besitzt eine distal "dreilappige" Genitalpapille (Merkmal 20). Für Arctopsis Barnard, 1920 ist kein autapomorphes Merkmal bekannt, die Arten der Gattung können aber aufgrund der Synapomorphie des Merkmales 17 in die Verwandtschaft der Gruppen Parastacilla und Astacilla gestellt werden. Die Gruppe Parastacilla setzt sich aus den Gattungen Agularcturus Kensley, 1984; Idarcturus Barnard, 1914; Neastacilla Tattersall, 1921 und Parastacilla Hale, 1924

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden



zusammen. Die Synapomorphie für diese Gruppe ist der Merkmalskomplex der Verkürzung des Dactylus des ersten Pereopoden und die Reduktion seiner Klauen (Merkmal 21). Ein charakteristisches autapomorphes Merkmal für die Gattung Agularcturus ist die Verlängerung des Dactylus der Pereopoden 2 - 4, der länger ist als der Propodus und die Reduktion der Klauen an diesem Glied. Außerdem ist das appendix masculina dieser Gattung 1,5 mal so lang wie der Endopodit und ist distomedial gespalten. Parastacilla ist durch den autapomorphen Besitz von ventralen Dornen am ersten Pereopoden gekennzeichnet.

Die "Gruppe Astacilla" ist durch die Ausbildung einer ventralen Schuppenreihe am Flagellum der Antenna charakterisiert (Merkmal 22), die möglicherweise die spannerrau-penartige Fortbewegung unterstützen können (vgl. Wägele, 1989). Außerdem sind bei den Gattungen dieser Gruppe die Klauen der Dactyli der Pereopoden 2 - 4 reduziert. Gattungen dieser Gruppe sind Arcturella Sars, 1899; Arcturoopsis Koehler, 1911; Astacilla Cordiner, 1795 und Edwinjoycea Menzies & Kruczynski, 1983. Die Arten von Astacilla sind innerhalb dieser Gruppe durch den Besitz einer Y-förmigen Spitze der Genitalpapille gekennzeichnet. Die Verbreitung der Gruppe C liegt hauptsächlich in den mittleren Breiten, und besonders in der Nordhemisphäre. Nur die noch vergleichsweise phylogenetisch ursprünglicheren Gattungen der Gruppe Neoarcturus innerhalb der Gruppe C besitzen noch einige antarktische Gattungen mit endemischen Arten (vgl. 5.1.), während die abgeleitete-ten Gattungen in nördlicheren Regionen verbreitet sind.

Abb. 60: Schematische Darstellung der geographischen Verbreitung der Valvifera. Die Verbreitung der urtümlichen Unterfamilien der Arcturidae (Pseudidotheine, Xenarcturinae und Holidotheinae) ist auf die Südhemisphäre beschränkt, die urtümlichsten Gattungen der Arcturinae sind in der Südhemisphäre ebenfalls am häufigsten nachgewiesen worden. Aufgrund der phylogenetischen und zoogeographischen Befunde kann angenommen werden, daß sich die Arcturidae von Vorfahren ableiten, die wahrscheinlich Süd Gondwana besiedelten (gestrichelte Region). Von ihnen leiten sich die Holidotheinae (Südafrika), Xenarcturinae (Südpatagonien) und Pseudidotheinae (Südpatagonien, Falkland Inseln, Süd-Shetland-Inseln, Crozet-Inseln, Kerguelen-Inseln und Neuseeland) ab sowie die Arcturinae, deren urtümlichsten Gattungen (z. B. Chaetarcturus, Neoarcturus; vgl. 6.2.3.) in der Antarktis eine Radiation erfahren haben und zirkumantarktisch verbreitet sind (kleine Pfeile um die Antarktis herum). Die Arten hochentwickelter, phylogenetisch abgeleiteter Gattungen (z. B. Astacilla, Neastacilla) haben dann auch die Nordhemisphäre und die Tiefsee erobert und sind heute weltweit verbreitet (breite Pfeile). Die urtümlichen Gattungen Pleuroprion und Parapleuroprion der Arcturinae besiedelten bereits die Nordhemisphäre, sie bilden einen Seitenzweig zu den übrigen Arcturinae, der sich wahrscheinlich schon sehr früh abgespalten hat.

Biogeographie (vgl. Abb. 60)

In einem Vergleich der Verbreitung der Gattungen oder Unterfamilien der Arcturidae (Wägele, 1989) fällt auf, daß die Holidotheinae, die Schwestergruppe zu den übrigen Unterfamilien der Arcturidae (vgl. Wägele, 1989), auf Südafrika beschränkt sind und keine Arten in der Antarktis oder bei einem benachbarten Kontinent besitzen. Sie sind wahrscheinlich erst nach der Ablösung Afrikas von Südgonwanaland evolviert. Von mit den Holidotheinae gemeinsamen Vorfahren leiten sich die Pseudidotheinae mit ihrer Verbreitung bei Südamerika, den Süd-Shetland-Inseln, den Crozet- und den Kerguelen-Inseln und bei Neuseeland ab. Diese Unterfamilie hat sich also wahrscheinlich vor mehr als 55 MJ entwickelt, als sowohl Neuseeland und Australien als auch Amerika noch fest mit Gondwanaland verbunden waren. Die Xenarcturinae, die Schwestergruppe der Arcturinae, sind bisher nur mit einem einzigen Fund aus Patagonien bekannt geworden. Die ursprünglichen Arcturidae haben sich wahrscheinlich in Südgonwana entwickelt und in der Antarktis ihre Radiation erfahren (vgl. mit Phylogenie in Abb. 59). Einige jüngere Gattungen (Arcturina, "Gruppe Astacilla" und "Gruppe Parastacilla") haben sich wahrscheinlich von antarktischen Vorfahren abgeleitet und dann aber erst in der Nordhemisphäre ihre Radiation erfahren. Abbildung 60 faßt die wahrscheinliche biogeographische Ausbreitung der Arcturinae schematisch zusammen: Die Vorfahren der Arcturinae besiedelten bereits die Küsten Südgonwanas (Antarktis, Südafrika, Neuseeland und Südamerika; gestrichelte Region), von denen sich die urtümlichen antarktischen Gattungen wahrscheinlich phylogenetisch ableiten (schwarze Pfeile). Diese haben dann in der Antarktis ihre Radiation erfahren und dort sehr viele Gattungen hervorgebracht (kleine Pfeile, die um die Antarktis herum weisen). Von diesen antarktischen Gattungen leiten sich dann jüngere Gattungen und Gattungsgruppen phylogenetisch ab, die auch die Nordhemisphäre und die Tiefsee erobert haben (breite Pfeile).

6.2.4. Phylogenie und Biogeographie der Cymothoida

Die Verwandtschaft der Familien der Cymothoida Leach, 1814 wurde von Wägele (1989) ausführlich, unter Einbeziehung aller bisherigen Publikationen über Gattungen und Familien dieser Unterordnung, erläutert. Da seitdem keine systematischen Umstellungen oder Beschreibungen neuer monophyletischer Gruppen erfolgt sind, kann dieses System weder überarbeitet noch erweitert werden. Einen Stammbaum der Familien der Cymothoida präsentiert Wägele (1989, Seite 198, Abb. 93), die Verwandtschaft von Anuropus und den nicht-monophyletischen Gattungsgruppen der "Cirolanidae" veranschaulicht der Autor (1989; Seite 206; Abb. 97) ebenfalls.

In Wägeles Kladogramm der Familien der Cymothoida stellen die Phoratopidae Hale, 1925 die urtümlichste Familie dieser Unterordnung da. Sie sind mit nur einer Gattung, Phoratopus Hale, 1925 sehr selten und endemisch für Südaustralien. Die Protognathiidae Wägele & Brandt, 1988 und ihre Schwestergruppe, die Gnathiidae Leach, 1814 sind aus einem mit den Phoratopidae gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen. Die Gnathiidae sind weltweit und

auch zirkumantarktisch verbreitet. Ihre Schwesterfamilie, die Protognathiidae, mit der monotypischen Gattung Protognathia (Schultz, 1978; vgl. Wägele & Brandt, 1988) ist endemisch für die Sub- und Hochantarktis und die Magellan-Region. Die Gnathiidae haben einen gemeinsamen Vorfahren mit den Protognathiidae, sie sind wahrscheinlich jünger als 55 MJ und entwickelten sich möglicherweise erst kurz vor der Öffnung der Drake-Passage vor 30-22 MJ (wie wahrscheinlich auch die Protognathiidae). Das Alter von Protognathia läßt sich jedoch bisher nicht genau rekonstruieren. Nachdem sich die Gnathiidae wahrscheinlich zunächst in der Südhemisphäre ausgebreitet haben, ist es dieser parasitischen Gattung gelungen (möglicherweise durch Wanderungen ihrer Wirte), sich weltweit auszubreiten (vgl. 6.1.). Die Gnathiidae sind hauptsächlich Schelfformen, einige wenige Gattungen haben jedoch auch die Tiefsee erobert (vgl. Camp, 1988) (Submergenz), wie z. B. Bathygnathia Camp, 1988 (3700-3800 m) und Akidognathia Stebbing, 1912 (als Tiefenangabe nur Abyssal), die sich von den Schelfformen ableiten.

Die Anuropidae, mit der einzigen bathypelagischen Gattung Anuropus, sind in der Antarktis mit 2 endemischen Arten im Scotia-Becken und in der Tiefsee der Ostantarktis verbreitet, sonst kommen Arten der Gattung nur in Neuseeland und bis Mittelamerika im Ostpazifik vor. Diese Verbreitung läßt sich sehr gut mit dem Kladogramm der Cymothoidea (Wägele, 1989) vereinbaren. Die Anuropidae hätten sich demnach wahrscheinlich von einem mit den Gnathiidae gemeinsamen Vorfahren aus der Ostantarktis abgeleitet. Die Arten der Familie Anuropidae zeigen Anpassungsmerkmale an das Leben in der Tiefsee, wie z. B. Reduktion der Augen. Da sie aber die einzige Familie der Cymothoidea sind, welche die Tiefsee erobert hat, und ihre Vorfahren ebenfalls Flachwasserformen waren, stellt diese Familie ohne Zweifel ein Beispiel für Submergenz in die Tiefsee dar.

Die nicht-monophyletische Familie "Cirolanidae" Harger, 1880, die in der Antarktis mit 7 endemischen Arten der Gattung Natatolana Bruce, 1981 zirkumantarktisch nachgewiesen wurde, ist sonst weltweit, auch in der Arktis, verbreitet. Die meisten Gattungen dieser Familie besiedeln jedoch die Südhemisphäre. Da die "Cirolanidae" sehr gute Schwimmer sind, ist eine weltweite aktive Ausbreitung ihrer Taxa vorstellbar (vgl. 6.1.).

Die "Aegidae" Dana, 1852 stellen nach Wägele (1989) ebenfalls eine nicht-monophyletische Gruppe dar, ihr Schwestergruppenverhältnis zu den Cymothoidea ist jedoch unumstritten. Die "Aegidae" sind auf jeden Fall stärker abgeleitet als die "Cirolanidae". Wo jedoch ihre direkten Vorfahren zu suchen sind, kann erst nach einer Revision der Familie geklärt werden. Die "Aegidae" sind mit den Gattungen "Aega" (11 endemische Arten) und "Rocinela" (1 endemische Art) in der Sub- und Hochantarktis häufig. Da beide Gattungen weltweit verbreitet sind und ihre Verwandtschaft zu der ebenfalls weltweit verbreiteten Familie "Cirolanidae" bisher nicht geklärt werden konnte, könnte ein Ursprung aus Vorfahren der "Cirolanidae" in nicht-antarktischen Gewässern möglich sein (vgl. 6.1.). Revisionen beider Familien sind zur Klärung des Ursprungs der "Aegidae" notwendig.

6.2.5. Die Stenetriidae

Stenetrium ist eine altertümliche Gattung, deren Arten alle Kontinente besiedeln. Da ihr Hauptverbreitungsgebiet jedoch in der Südhemisphäre liegt, ist es möglich, daß die Arten dieser Gattung bereits zur Gondwanafauna gehörten, noch bevor sich Afrika von der Antarktis abgelöst hat und nach Norden gedriftet ist (vor mehr als 90 MJ).

Die Stenetriidae stellen eine relativ ursprüngliche Familie dar, die an der Basis der janiroiden Linie der Aselloten steht (Wägele, 1989, S. 65). Aus dieser Familie siedeln in der Antarktis nur Arten der Gattung Stenetrium, die weltweit, aber hauptsächlich in der Südhemisphäre, verbreitet sind. Die Arten der Gattung Stenetrium kommen vom Litoral bis in die Tiefsee vor, alle Arten - auch die Tiefseebewohner - besitzen Augen. Viele Arten besiedeln die Magellan-Region (patagonische Region nördlich der Falkland-Inseln; vgl. 5.1.). Die meisten Funde von S. acutum liegen von den Süd-Shetland-Inseln, aus dem Weddellmeer, von Enderbyland und der Gauss-Station vor.

S. acutum ist wahrscheinlich nicht näher mit den südafrikanischen Arten verwandt, da sich diese meist am distoventralen Rand des Propodus des Pereopoden 1 durch kräftige, dornartige Vorsprünge auszeichnen, die bei allen antarktischen Arten fehlen. Die einzige südafrikanische Art, die S. acutum ähnlich ist, ist S. abyssale Wolff, 1962, die jedoch auch bei Neuseeland und Tasmanien vorkommt. Ihr Rostrum und Cephalothorax sind länger als bei S. acutum, der Propodus des Pereopoden 1 ist distoventral zwar glatt, dorsal besitzt der P1 des Männchens jedoch keine Borsten. S. acutum steht möglicherweise in näherer Verwandtschaft mit S. beddardi Kussakin, 1967, die ca. 1000 km nordöstlich der Falkland-Inseln in 680 m Tiefe gefunden wurde. Der Habitus dieser beiden Arten ist sehr ähnlich, das Rostrum von S. beddardi ist etwas kürzer und die Augen größer, was eventuell daran liegen kann, daß S. beddardi noch nicht die Tiefsee erobert hat, wie S. acutum, die bis in 3397 m Tiefe zu finden ist. Auch fehlen beim Männchen von S. beddardi die dorsalen Borsten am Pereopoden 1, die Uropoden von S. beddardi sind etwas kleiner als die von S. acutum. S. weddellensis (nördliches Weddellmeer), besitzt ebenfalls einen sehr ähnlichen Habitus wie S. acutum, ihr Rostrum ist jedoch etwas länger, der Cephalothorax ist laterofrontal der Insertion der Antennula glatt und besitzt keinen Vorsprung, wie S. acutum, die Uropoden sind kürzer und besitzen weniger lange Borsten an den Rami.

S. acutum leitet sich wahrscheinlich von südamerikanischen Verwandten ab, da diese Art die meisten Gemeinsamkeiten mit patagonischen Arten aufweist, welche ihrerseits wahrscheinlich am nächsten verwandt sind mit Arten nördlicherer Regionen Südamerikas. Viele Beschreibungen sind nicht vollständig und nicht vergleichbar. Es ist daher nicht möglich, eine phylogenetische Analyse dieser artenreichen Gattung auf der Grundlage von Habitusmerkmalen durchzuführen, da viele Arten einen ähnlichen Habitus aufweisen. Eine Abstammung der antarktischen Schelfarten von südamerikanischen Verwandten oder gemeinsamen Vorfahren, die bereits in Südgondwana siedelten und der antarktischen

Tiefseebewohner von antarktischen Schelfarten (polare Submergenz) ist jedoch sehr wahrscheinlich.

6.2.6. Phylogenie und Biogeographie der Janiroidea

Zu den Janiroidea gehören Familien und Gattungen, die sehr schlecht beschrieben sind, eine Tatsache, die wahrscheinlich hauptsächlich auf ihre geringe Größe und Fragilität zurückzuführen ist. Wägele (1989) faßt den Kenntnisstand der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Gruppe zusammen und schlägt Kladogramme für alle Taxa vor, wobei die Stellung einzelner Taxa noch unsicher bleibt und wahrscheinlich auch erst nach vollständigen Revisionen ganzer Familien geklärt werden kann.

Hier werden nur diejenigen Familien aufgegriffen, die Arten besitzen, die entweder Submergenz in oder Emergenz aus der Tiefsee des Südpolarmeeres aufweisen.

6.2.6.1. Die Acanthaspidiidae

Die Familie Acanthaspidiidae wurde von Brandt (1991) revidiert. Drei der bisher 5 Gattungen wurden aufgelöst, die Familie setzt sich nun nur noch aus den 2 Gattungen Acanthaspidia Stebbing, 1898 und Ianthopsis Beddard, 1886 zusammen. Acanthaspidia besitzt die Apomorphien eines stark gesägten oder bedornen Pleotelsonrandes und eines extrem verlängerten Sympoditen des Uropoden, während die Uropodenrami sehr kurz sind. Ianthopsis kann zur Zeit nur durch 5 Synapomorphien mit Acanthaspidia definiert werden. Erst wenn alle Arten der Gattung Ianthopsis nachbeschrieben worden sind und dadurch für eine phylogenetische Analyse bedeutsame Merkmale herangezogen werden können, wird es möglich sein Autapomorphien für diese Gattung zu nennen und eventuell diese Gattung weiter aufzuspalten.

Da von vielen Arten jedoch noch unvollständige Beschreibungen vorliegen und im Rahmen der genannten Arbeit (im Druck, d) nicht alle Arten nachbeschrieben werden konnten, kann auch eine phylogenetische Analyse auf Artniveau noch nicht erfolgen.

Zur Zeit kann nur auf der Grundlage von einigen wenigen schwachen Merkmalen eine nähere, mögliche Verwandtschaft von Artengruppen innerhalb der beiden Gattungen aufgezeigt werden (vgl. Abb. 61).

Die Stellung von Ianthopsis pulchra (Hansen, 1916) ist sehr zweifelhaft. Der Maxillipedenpalpus dieser Art besitzt ein drittes, sich distad stark verjüngendes Glied (bei allen anderen Arten der Familie ist dieses Glied schlank), der Dactylus des ersten Pereopoden ist sehr kurz, der Carpus leicht verbreitert, wie es auch für die Gattungen Janirella Bonnier, 1896 und "Janiralata" Menzies, 1951 charakteristisch ist. Eine detaillierte Nachbeschreibung, besonders der Pereopoden 2 - 7 wird Auskunft über die Stellung dieser Art geben. Bis dahin muß sie als "incertae sedis" gelten.

Wägele faßte die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen der "iolelloiden" Gattungen und Familien in einem Dendrogramm zusammen (1989, Seite 84, Abb. 43). Darin zeichnen sich die Taxa "Janiralata", Jaerella Richardson, 1911, Rhacura Richardson, 1908 und Iolella

Richardson, 1905 durch urtümlichere Merkmale aus als z. B. die Katianiridae, Mesosignidae oder Mictosomatidae. Zu diesen Merkmalen gehören z. B. der Besitz von glatten seitlich gespaltenen Tergiten der Pereomere 2 - 4, eine glatte Körperoberfläche, der Besitz von Augen, ein subchelater erster Pereopod mit verbreitertem Carpus und kleinem Dactylus, Pereopoden 2 - 4 mit 3 Dactylusklaue, Uropoden mit kurzem Sympoditen und längeren Rami, die Rami sind mindestens so lang wie der Sympodit.

Von den in der Familie Acanthaspidiidae verbliebenen Gattungen besitzt Ianthopsis ebenfalls einige Arten, die noch primitive Merkmale aufweisen. Die meisten Arten von Ianthopsis besitzen noch Augen, wie ihre "ioelloiden" Verwandten, die Uropodenrami sind noch viel länger als bei der Gattung Acanthaspidia, die lateral gespaltenen Tergitlappen sind in der Regel noch kürzer als bei Acanthaspidia und nicht so stark eingekerbt, die Körperoberfläche ist weniger strukturiert und besitzt in der Regel (Ausnahme: Ianthopsis multispinosa) weniger Dornen (oft nur Erhebungen) und das Pleotelson besitzt keine kräftige laterale Bedornung.

Die für die beiden Gattungen der Acanthaspidiidae synapomorphen Merkmale (Merkmale 1 - 5 im Dendrogramm in Abb. 61) sind die verzweigten Dornen am Exopoditen der ersten Maxille, die Ausstattung des Exopoditen von Pleopod 3 mit mehr als 3 Schwimmborsten, das extrem verlängerte appendix masculina des männlichen zweiten Pleopoden, das mindestens zwei mal so lang ist wie der Sympodit oder länger, der Uropodensympodit, der mindestens so lang wie die Rami ist und die kleinen punktförmigen Augen.

Innerhalb dieser Gattungen ist die Stellung von Ianthopsis certus Kussakin & Vasina, 1982 (Kerguelen) und von Acanthaspidia drygalskii Vanhöffen, 1914 (zirkumantarktisch) aus den folgenden Gründen ungewiß: Ianthopsis certus besitzt Uropoden mit einem extrem verlängerten Sympoditen, einer Autapomorphie der Gattung Acanthaspidia, außerdem ist der laterale Rand des Pleotelsons stärker gesägt als bei anderen Arten von Ianthopsis. Wenn durch eine genaue Nachbeschreibung dieser Art mehr Merkmale für eine phylogenetische Analyse nutzbar gemacht werden können, wird sich möglicherweise herausstellen, daß Ianthopsis certus in die Gattung Acanthaspidia gehört. Daher wird diese Art auch in keine mögliche Verwandtschaft von Artgruppen gestellt. Acanthaspidia drygalskii besitzt nicht das für diese Gattung apomorphe Merkmal der Uropoden mit dem langen Sympoditen. Bei dieser Art sind der Sympodit und der Endopodit zum Synendopoditen (bisher sonst bei keiner anderen Art der Familie beschrieben) verschmolzen. Der Exopodit ist sehr klein und inseriert nach einem Drittel der Gesamtlänge des Synendopoditen. Der Synendopodit dieser Art besitzt außerdem eine laterale Reihe von kleinen Fiederborsten, ein Merkmal, das innerhalb dieser Familie bisher nur in ähnlicher Weise bei Ianthopsis ruseri Vanhöffen, 1914 (Süd-Shetland-Inseln und Gauss-Station) und I. multispinosa Vanhöffen, 1914 (zirkumantarktisch) beschrieben wurde. Bei diesen Arten befinden sich diese Fiederborsten jedoch medial des Uropodenendopoditen (detaillierte Nachbeschreibungen anderer Arten dieser Familie werden dieses Merkmal vermutlich noch bei mehreren anderen Arten aufzeigen). Eine weitere Besonderheit, die A. drygalskii von den übrigen Arten der Gattung Acanthaspidia unter-

scheidet, ist das sehr große, breite Pleotelson (das bisher für keine andere Art dieser Gattung beschrieben wurde), dessen Rand zwar gesägt ist, jedoch nicht so stark, wie es für diese Gattung typisch ist. Ein interessantes Merkmal stellt auch der kleine dornartige Fortsatz des 3. Maxillipedengliedes von A. drygalskii dar, das sonst nur bei der Art I. ruseri beschrieben wurde, ebenso wie die pars molaris der Mandibel, die bei A. drygalskii (wie auch bei I. ruseri) schmal und spitz ist und keine breite Kaufläche wie die übrigen Arten der Familie besitzt. Nachbeschreibungen werden diese Merkmale (möglicherweise Sympleiomorphien) vielleicht noch bei anderen Arten der Acanthaspidiidae aufzeigen. Da A. drygalskii nicht die für Acanthaspidia apomorphen Merkmale besitzt, muß diese Art bis auf weiteres als "incertae sedis" gelten.

Die wahrscheinlich primitivsten Vertreter der Gattung Ianthopsis sind die Arten der "Ianthopsis ruseri" Gruppe, die noch die sympleiomorphen Merkmale des Besitzes von Augen aufweisen sowie eine relativ glatte Körperoberfläche ohne Dornen oder nur mit kleinen Erhebungen besitzen. In diese Gruppe gehören I. bovalli (Studer, 1884) (zirkumantarktisch, Kerguelen-Inseln und Südamerika), I. ruseri Vanhöffen, 1914 (Süd-Shetland-Inseln und Gauss-Station) und I. studeri Kussakin & Vasina, 1982 (Kerguelen-Inseln). I. studeri ist außerdem durch die Autapomorphie einer reduzierten pars molaris (nur noch eine kleine, halbrunde Erhebung vorhanden) charakterisiert.

Die "Ianthopsis multispinosa" Gruppe ist eine Gruppe, die ein stärker strukturiertes Dorsum mit Borsten oder Dornen besitzt. In diese Gruppe gehören I. beddardi, (Studer) (Kerguelen); I. laevis Menzies, 1962 (Süd Chile); I. monodi Nordenstam, 1933 (Süd-Shetland-Inseln und Bellingshausen-See); I. multispinosa Vanhöffen, 1914 (zirkumantarktisch), und I. studeri Kussakin & Vasina, 1982 (Kerguelen-Inseln); I. nasicornis Vanhöffen, 1914 (zirkumantarktisch) und I. nodosa Vanhöffen, 1914 (Süd-Shetland-Inseln).

I. nasicornis ist durch ein sehr langes appendix masculina (≈ 3 mal so lang wie Sympodit) des Pleopod 2 gekennzeichnet. I. nodosa ist in die Tiefsee eingewandert (Submergenz), die sie wahrscheinlich schon lange besiedelt; die Augen dieser Art sind bereits vollständig reduziert. I. monodi besitzt ein sehr langes und spiralisiertes appendix masculina. I. multispinosa zeichnet sich durch mehrere apomorphe Merkmale aus: Vollständige Reduktion der Augen; starke Verlängerung aller Coxalplatten; lange Dornen mediodorsad der Pereomere (eine ähnlich starke Bedornung ist für I. monodi beschrieben worden); Uropoden extrem verlängert (1/3 so lang wie Körper) und Endopodit mit 2 Gruppen kleiner, gefiederter Scolopodialborsten, aber Rami noch so lang wie Sympodit. Diese sehr "abgeleitete" Art war bisher nur bis in eine Tiefe von ca. 400 m bei der Gauss-Station gefunden worden, bei Expeditionen mit FS "Polarstern" wurde sie im Weddellmeer jedoch auch noch in 1200 m Tiefe gefunden (Zimmermann, pers. Mitt.).

Die beiden folgenden Artgruppen der Gattung Acanthaspidia zeichnen sich durch mehrere Apomorphien aus (Merkmale 6 - 8 im Dendrogramm): Der laterale Pleotelsonrand besitzt lange Dornen oder ist tief gesägt (M. 6), der Uropodensympodit ist extrem verlängert, die Rami sind sehr kurz (M. 7), die Augen sind reduziert (M. 8). Die wahrscheinlich

ursprünglicheren *Acanthaspidia*-Arten gehören der "*Acanthaspidia typhlops*" Gruppe an. Zu ihr gehören die folgenden Arten: *A. curtispinosa* Vasina & Kussakin, 1982 (Süd-Sandwich-Inseln); *A. decorata* (Hansen, 1895) (Zentralatlantik); *A. mucronata* Menzies & Schultz, 1968; *A. natalensis* Kensley, 1977 (Südafrika); *A. sulcatacornia* Menzies & Schultz, 1968 (Patagonien und Magellan-Region) und *A. typhlops* (Island und Norwegen). Diese Gruppe besitzt Epimeren der Pereomere, die seitlich das Pleotelson nicht überragen, der Uropodensympodit ist (soweit illustriert) bei diesen Arten noch breiter und besitzt Rami, die ungefähr 2 mal so lang sind wie der Sympodit. *A. sulcatacornia* besitzt ein sehr schmales 7. Pereomer und kurze Uropoden mit einem breiten Sympoditen. Die Abbildung von Menzies & Schultz (1968) zeigt wahrscheinlich das letzte Mancastadium dieser Art. Bei *A. typhlops* sind die Epimeren der Pereomere am breitesten und sehr spitz, auch das Pleotelson dieser Art ist sehr breit. Bisher konnte nur der Uropod von einer Manca beschrieben werden (Brandt, 1991; beim Holotypus waren die Uropoden abgebrochen), sollte er sich bei den erwachsenen Tieren als sehr dünn mit sehr kleinen Rami erweisen, so gehört diese Art möglicherweise der folgenden Gruppe an.

Die Gruppe mit den am weitesten abgeleiteten Merkmalen ist die "*Acanthaspidia acanthonotus*" Gruppe. Bei ihren Vertretern sind die beiden Rami der Uropoden sehr klein und fast gleich groß, der Sympodit der Uropoden ist sehr dünn und die Epimere des 7. Pereomeren sind caudolateral verlängert und reichen ungefähr bis zur Mitte des Pleotelsons, teilweise sogar noch weiter caudad. In diese Gruppe gehören die Arten *A. acanthonotus* (Beddard, 1886) (Gauss-Station); *A. bifurcata* Menzies, 1962 und *A. bifurcatoides* Vasina & Kussakin, 1982 (bei den Crozet-Inseln) (möglicherweise stellt *A. bifurcata* das letzte Mancastadium von *A. bifurcatoides* dar); *A. hanseni* Birstein, 1960 (Nordwestpazifik); *A. iolanthoidea* Vasina & Kussakin, 1982 (Scotia-Becken); *A. laevis* Chardy, 1975 (bei den Azoren); *A. longiramosa* Vasina & Kussakin, 1982 (argentinisches Becken und nördlich der Falkland-Inseln); *A. neonotus* Menzies & George, 1972 (brasilianisches Becken); *A. pleuronotus* Menzies & Schultz, 1968 (Scotia-Becken und südlich der Süd-Orkney-Inseln) und *A. porrecta* Menzies & Schultz, 1968 (Süd-Shetland-Inseln und Scotia Meer). Innerhalb dieser Gruppe zeichnen sich *A. bifurcata*, *A. bifurcatoides*, *A. hanseni*, *A. laevis* und *A. porrecta* durch ein frontal gespaltenes Rostrum aus sowie maximal einen dorsalen Dorn auf den Pereomeren, während bei den anderen Arten dieser Gruppe das Rostrum sehr lang und spitz ist. Die Coxalplatten sind bei dieser Artengruppe ebenfalls noch etwas länger und spitzer und auf Pereomer 4 von *A. iolanthoidea* und *A. neonotus* befinden sich je 2 mediodorsale lange Dornen. *A. longiramosa* besitzt auf allen Pereomeren je 2 kurze Dornen. Aus der "*Acanthaspidia typhlops*" Gruppe zeichnet sich auch *A. typhlops* durch ein stark gespaltenes Rostrum aus sowie die beiden Arten *A. curtispinosa* und *A. sulcatacornia*, bei denen das Rostrum mediofrontad leicht konkav eingewölbt ist.

Leider sind die meisten Arten dieser Familie unzureichend beschrieben. Nur detaillierte Beschreibungen, besonders der männlichen Pleopoden 1 und 2, die ein wichtiges Merkmal darstellen, hier aber mangels Vergleichsmöglichkeiten nicht herangezogen werden können,

könnten die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten dieser Familie klären. Wichtig sind hierbei z. B. auch die Ausbildungen der "Stiletfführungsrillen" an den Spitzen der männlichen ersten Pleopoden, die Form und die Länge der Stilette des appendix masculina des 2. Pleopoden sowie Form und Beborstung des Exo- und Sympoditen desselben Pleopoden. Die Acanthaspidiidae haben wahrscheinlich ihre Radiation in der Antarktis erfahren, wo 19 Arten endemisch vorkommen. Nur wenige Arten kommen auch in der Nordhemisphäre, meist im Atlantik, vor. I. pulchra, die möglicherweise nicht in diese Familie gehört, wurde wie A. typhlops bei Island gefunden. A. typhlops stellt eine bereits relativ abgeleitete Art dieser Familie dar und hat diesen nördlichen Lebensraum wahrscheinlich über die atlantische Tiefsee erreicht. Eine Migration der Arten der Gattungen Ianthopsis (nach Chile, Neuseeland und Südastralien) und Acanthaspidia (nach Brasilien und Südafrika) zu den anderen Kontinenten über die atlantische und pazifische Tiefsee ist möglich, diese Arten könnten aber auch durch die Auflösung Gondwanas, das sie bereits besiedelten, mit diesen Kontinenten von der Antarktis (Südgondwana) passiv nach Norden verbreitet worden sein. Die beiden Arten A. hanseni und A. laevis gehören der "A. acanthonotus" Gruppe an und besitzen sehr abgeleitete Merkmale, sie liegen in ihrer Verbreitung auch sehr weit von ihren Stammgruppenvertretern entfernt im Nordwestpazifik bzw. bei den Azoren.

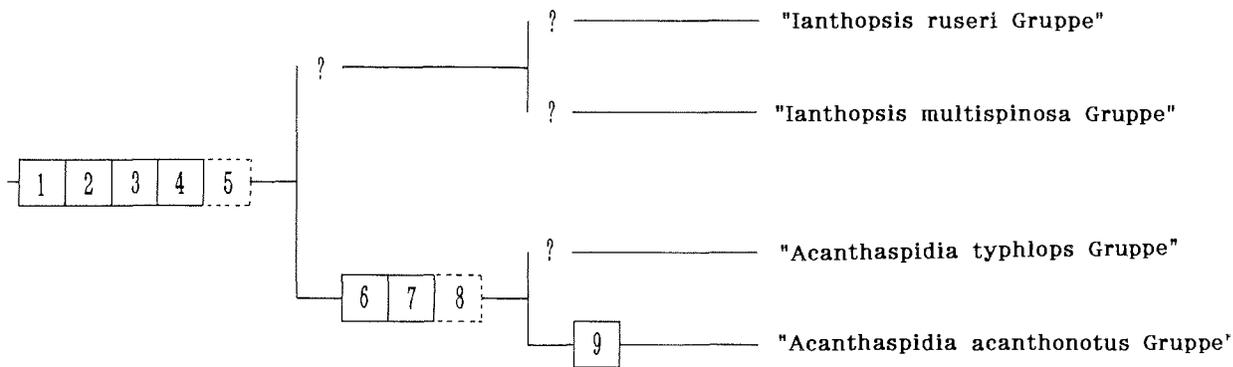


Abb. 61: Verwandtschaft von Artgruppen der Acanthaspidiidae.

Die apomorphen **Merkmale** der Arten der Gattungsgruppen innerhalb der Acanthaspidiidae sind die Folgenden (vgl. Abb. 61):

- 1 Dornen des Exopoditen der ersten Maxille stark verzweigt [Dornen unverzweigt].
- 2 Exopodit des dritten Pleopoden mit mehr als 3 Schwimmborsten [Exopodit des Pleopod 3 ohne Schwimmborsten].
- 3 Appendix masculina des männlichen Pleopod 2 sehr lang, ca. doppelt so lang wie der Sympodit oder länger [Appendix masculina kürzer].
- 4 Sympodit des Uropoden so lang wie Rami [Rami länger als Uropodensympodit].
- 5 (Augen klein, punktförmig) [Augen groß, rund].
- 6 Pleotelson lateral mit langen Dornen oder tief gesägt [Pleotelson lateral glatt oder schwach gesägt].
- 7 Uropodensympodit extrem verlängert, Rami sehr kurz [Uropodensympodit so lang wie Rami].
- 8 (Augen reduziert) [Augen vorhanden].
- 9 Epimere des 7. Pereomeren caudolateral verlängert, bis zur Mitte des Pleotelsons reichend oder länger [Epimere des 7. Pereomeren nicht bis zur Mitte des Pleotelsons reichend].

6.2.6.2. Die Munnopsidae

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Munnopsidae wurden von Wilson (1989, s. S. 104 ff.) auf der Grundlage der phylogenetischen Systematik neu definiert und von Wägele (1989) weitgehend übernommen. Nach Wägele gehören jedoch die Gattungen Storthyngura Vanhöffen, 1914 und Microprotus Richardson, 1909 zu der Unterfamilie Acanthocopininae, die zusammen mit Acanthocope Beddard, 1885 die Synapomorphie der dorsalen und lateralen Bedornung der Pereomere und des Pleotelsons aufweisen (vgl. Wägele, 1989, S. 87 - 89), während Wilson (1989) Storthyngura und Microprotus als "incertae sedis" erklärt. Da diese drei Gattungen jedoch Synapomorphien besitzen, ist eine Monophylie ihrer Arten sehr wahrscheinlich und die Beibehaltung einer Unterfamilie begründet.

Die Munnopsidae sind eine typische Tiefseefamilie, die bei allen Gattungen und Arten die Augen vollständig reduziert hat. Ihre Verbreitung ist weltweit, die meisten Gattungen sind in allen Ozeanen vertreten.

Nach Wägele (1989) ist innerhalb der Acanthocopininae Storthyngura die urtümlichste Gattung, ihre Hauptverbreitung in der Antarktis liegt in Südpatagonien und der Magellan-Region, in der Scotia-Tiefsee, bei den Süd-Shetland-Inseln sowie im tiefen Weddellmeer (vgl. auch George, 1987). Innerhalb dieser Tiefseegattung sind in der Antarktis nur die Arten S. elegans Vanhöffen, 1914 und S. robustissima Monod, 1926 teilweise auf dem Kontinentalschelf anzutreffen. Es ist anzunehmen, daß diese Arten aus der Tiefsee in die Bellingshausen-See, in das südliche Weddellmeer und zu der Gauss-Station heraufgewandert sind (polare Emergenz). Die meisten Funde der Arten dieser Gattung liegen aus der Westantarktis vor. Acanthocope und Microprotus sind reine Tiefseeformen, die vor allem im

südlichen Indischen Ozean vor der Ostantarktis vorgefunden werden können. Da Storhyngura mit Ausnahme von Südafrika fast weltweit verbreitet ist und z. B. die abgeleitete Gattung AcanthoCOPE hauptsächlich in der Südhemisphäre, auch bei Südafrika verbreitet ist, ist der genaue geographische Ursprung dieser Unterfamilie nicht zu klären, die Verbreitung der Arten erfolgte über die Tiefsee der Weltozeane. Nach George & Menzies (1968) hat sich Storhyngura wahrscheinlich in der Antarktis entwickelt und von dort aus die anderen Lebensräume erobert. Diese Hypothese wird von George (1987) noch einmal aufgegriffen, denn er postuliert, daß sich die Art Storhyngura torbeni George (1987), die im Puerto-Rico-Graben gefunden wurde, von S. eltaninae aus der antarktischen Tiefsee (Süd-Sandwich-Graben) ableitet. Er nimmt an, daß S. eltaninae mit der Strömung des antarktischen Bodenwassers im Tertiär allmählich in die subantarktische Tiefsee gelangte, und dann aus dieser Art weitere Arten der Gattung Storhyngura, wie S. torbeni, in der Karibik evolviert sind. George bedient sich zur Unterstützung dieser Hypothese jedoch keiner phylogenetischen Argumente. Er diskutiert zwar morphologische Übereinstimmungen, erklärt jedoch nicht, ob es sich dabei um Sympleiomorphien oder um Synapomorphien handelt.

Phylogenetische Verwandtschaft der Gattungen der Acanthocopinae (erweitert nach Wägele, 1989):

Merkmale (Abb. 62):

- 1 Pereomere 1 - 7 mit dorsofrontalen, kräftigen Dornen [Dornen fehlen].
- 2 Pereomere seitlich spitz auslaufend, Pleotelson mit 2 lateralen Dornen [Pleotelson ohne Dornen; Pereomere ohne laterale Spitzen].
- 3 Laterale Spitzen der Pereomere und des Pleotelsons verlängert [laterale Spitzen nicht verlängert].
- 4 1. und 2. Antennaglied mit lateralem, langem Dorn [Dornen fehlen].
- 5 Uropoden dünn und fast so lang wie Pleotelson [Uropoden dünn und kürzer als Pleotelson].
- 6 Uropodenexopodit völlig reduziert oder sehr klein [Uropodenexopodit fast so lang wie Endopodit].
- 7 Pleotelson mediocaudal mit 1 sehr langen, spitzen Stachel, so lang wie Pleotelson [Pleotelson ohne Stachel].
- 8 Mandibelpalpus reduziert, klein und dünn, mit wenigen distalen Borsten am 3. Glied [Mandibelpalpus nicht reduziert].
- 9 (Pleotelson breiter oder so breit wie lang, mit 2 lateralen und 2 caudalen Dornen, die an der Basis breit sind) [Pleotelson schmaler als breit, ohne Dornen].
- 10 Exopodit des männlichen Pleopod 2 mit ventralem Borstenbüschel. [Borstenbüschel fehlt].

Die Merkmale 1 - 5 folgen der Verwendung von Wägele (1989), für die Arten der Gattungen Acanthocope und Microprotus werden 5 weitere Autapomorphien genannt.

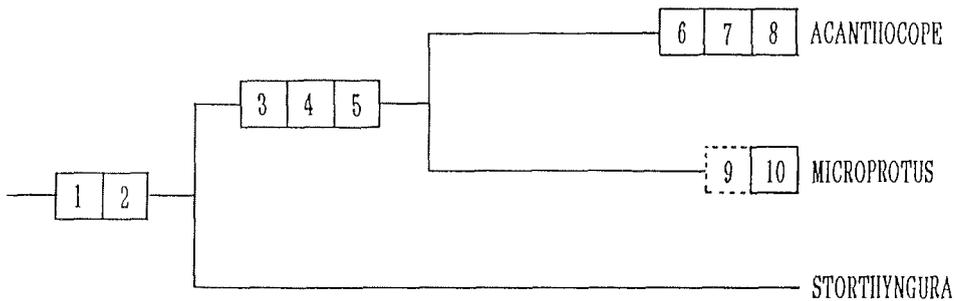


Abb. 62: Verwandtschaft der Gattungen der Acanthocopinae.

Phylogenetische Verwandtschaft der Arten der Gattung Acanthocope (das leere Kästchen symbolisiert die Autapomorphie der Gattung).

Merkmale (Abb. 63):

- 1 Pereomer 7 mit Pleotelson verschmolzen [Pereomere alle frei].
- 2 Pereomere 5 - 7 und Pleotelson verschmolzen [Pereomere 5 - 7 frei].
- 3 Dornen dorsomedian der posterioren Pereomere (1 - 4) kurz [Dornen fehlen].
- 4 Pleotelson mediodorsal mit longitudinaler Reihe von kleinen Dornen [Pleotelson glatt].
- 5 Dorsomediane Dornen der posterioren Pereomere frontad gebogen, das vorhergehende Pereomer überragend [Dornen nicht so weit frontad gebogen].
- 6 Pleotelson laterocaudal vor den zweiten, caudolateralen Dornen stark eingeschnitten und sehr schmal [Pleotelson vor dem zweiten Dorn etwas schlanker, aber nie stark eingeschnitten].
- 7 Pereomer 4 mit 1 sehr langen mediodorsalen und frontad gerichteten Dorn, der den Cephalothorax überragt [Pereomer 4 mit 2 Dornen].
- 8 Pleotelson mit kräftigen Dornen versehen, entweder ein dorsofrontaler oder 2 dorsolaterale kleinere [Pleotelson ohne Dornen].
- 9 Cephalothorax mit halbrunder Reihe aus 10 kleinen Dornen [Cephalothorax glatt].

Diese phylogenetische Analyse der Arten von Acanthocope wurde durchgeführt, um die wahrscheinliche Herkunft und die Verwandtschaft der einzigen subantarktischen Art, A. spinicauda, zu erklären.

Die in dieser Phylogenie dargestellten Schwestergruppen besiedeln unterschiedliche geographische Regionen. So kommt z. B. Acanthocope acutispina Beddard, 1886 in

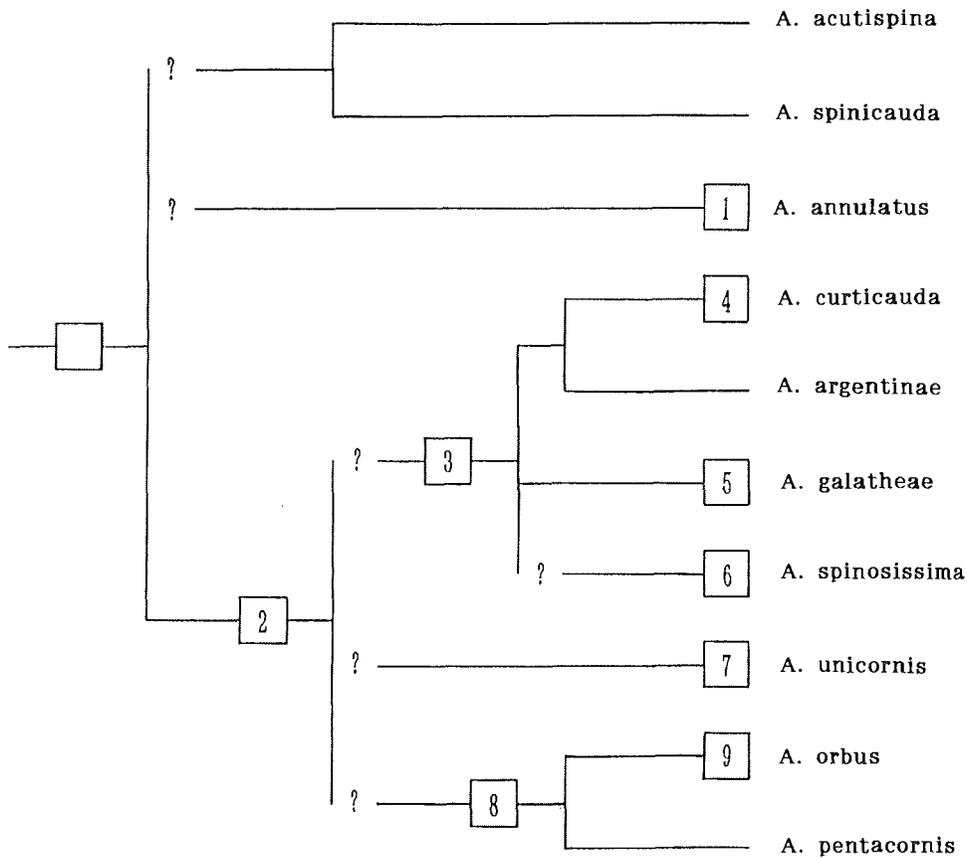


Abb. 63: Verwandtschaft der Arten von Acanthocope.

Argentinien vor, die subantarktische Schwesterart A. spinicauda Beddard, 1886 hingegen ist im Südindik gefunden worden. Möglicherweise sind die näheren Verwandten dieser Arten ausgestorben, so daß dadurch diese weite geographische Entfernung dieser Schwesterarten erklärt werden könnte. Der geographische Ursprung der Gattung ist nicht erkennbar. Die Arten, die vor Südafrika und Namibia gefunden werden können, A. annulatus Menzies, 1962 und A. unicornis Menzies, 1962, teilen keine Apomorphien. Da die Beschreibungen der einzelnen Arten jedoch teilweise sehr unvollständig sind, konnten bei dieser phylogenetischen Analyse nur Merkmale des Habitus herangezogen werden. Wenn durch

Nachbeschreibungen mehr Merkmale verfügbar gemacht werden, wird sich herausstellen, ob Umgruppierungen in dem phylogenetischen System von AcanthoCOPE erfolgen müssen.

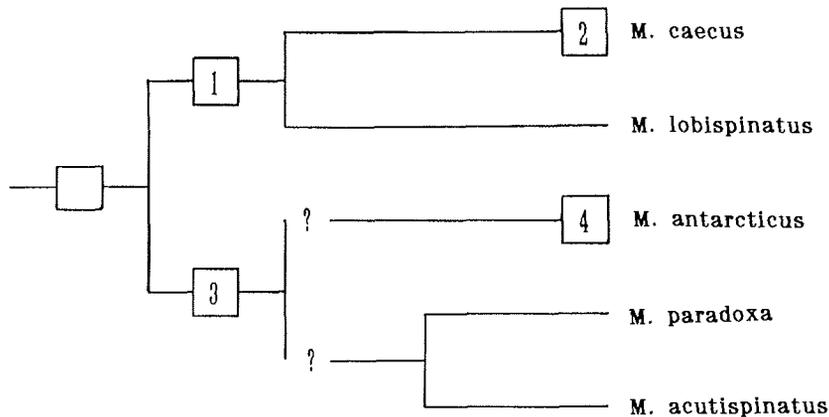


Abb. 64: Verwandtschaft der Arten von Microprotus.

Phylogenetische Verwandtschaft der Arten der Gattung Microprotus (das leere Kästchen symbolisiert die Synapomorphie der Arten).

Merkmale (Abb. 64):

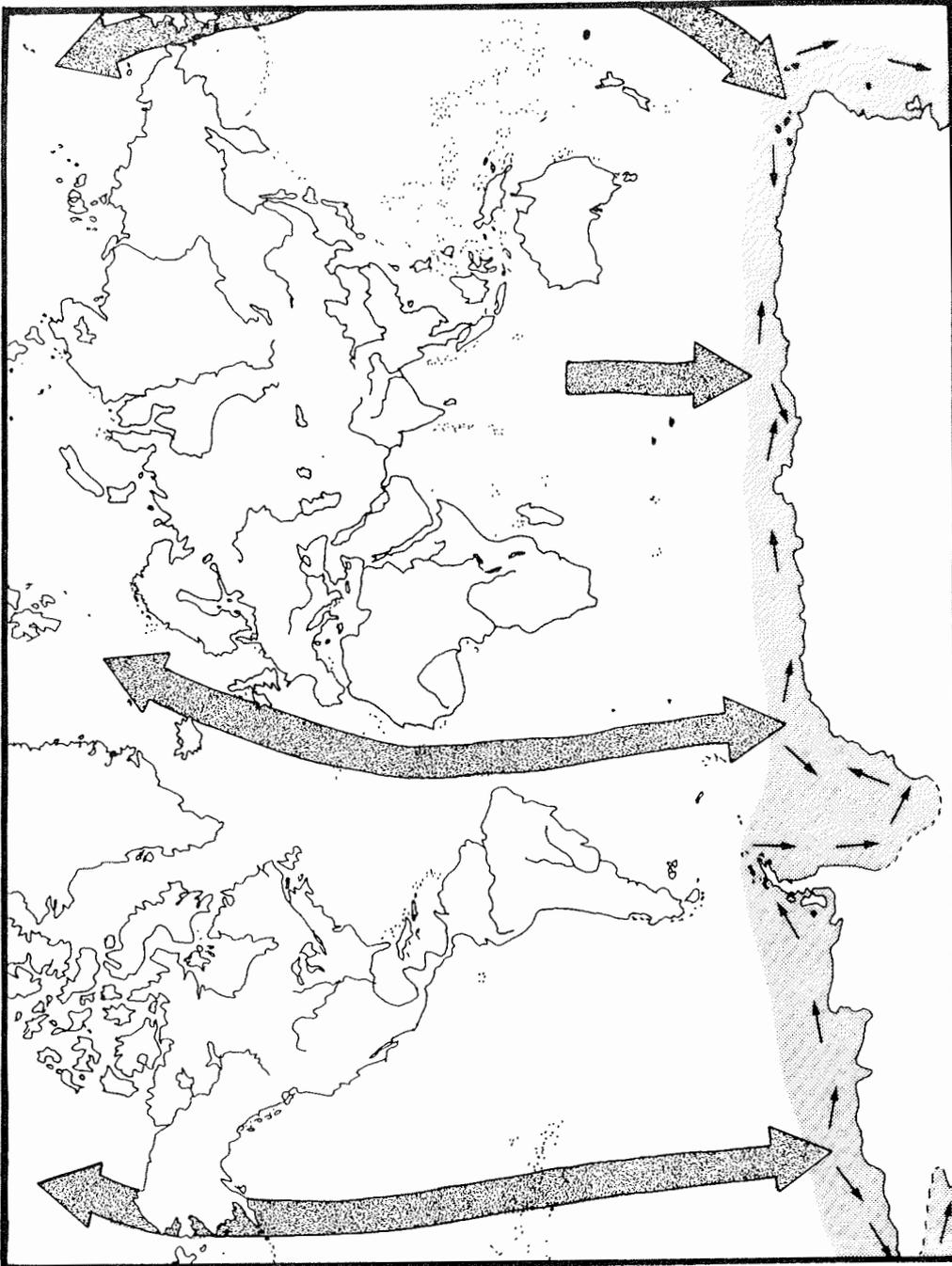
- 1 Caudomediale Stacheln des Pleotelsons distal abgerundet und leicht mediad gebogen [caudomediale Stacheln des Pleotelsons gerade, nicht mediad gebogen].
- 2 Dorsale und laterale Dornen der Pereomere dünn und glatt [dorsale und laterale Dornen dicker und mit Tuberkeln oder kleinen Dornen besetzt].
- 3 Caudomediale Dornen des Pleotelsons verlängert [caudomediale Dornen des Pleotelsons nicht verlängert].
- 4 Laterocaudale Dornen des Pleotelsons sehr lang und stark caudad gebogen, bis zur Hälfte der caudalen Dornen reichend [Dornen kurz, nicht so weit caudad gebogen].

Die Verbreitung dieser Tiefseegattung erfolgte ebenfalls über die Tiefsee der Weltozeane. Die Präsenz der Arten M. antarcticus Vanhöffen, 1914 auf dem antarktischen Kontinentalschelf in 549 m Tiefe und von M. caecus Wilson, Kussakin & Vasina, 1989 bei den Aleuten am oberen Kontinentallhang in ca. 600 m Tiefe sind Beispiele für Emergenz von Arten innerhalb der Tiefseegattung Microprotus. Die Arten, die bisher nur in ca. 600 m Tiefe gefunden wurden, zeigen noch wie ihre verwandten Arten alle morphologischen Adaptationen an das Leben in der Tiefsee (z. B. vollständige Reduktion der Augen).

Es ist zur Zeit nicht möglich, die phylogenetische Verwandtschaft der Arten der Gattung Storthyngura auszuarbeiten, da von vielen Arten nur sehr wenige Merkmale, meist nur die des Habitus bekannt sind, die Merkmale der Extremitäten können daher nicht herangezogen werden. Die hohe Artenzahl verbietet die Erstellung eines phylogenetischen Systems einzig auf der Grundlage von Habitusmerkmalen.

Hessler & Strömberg (1989) stellten fest, daß sich alle Arten der Familie Munnopsidae (z. B. Arten der Gattungen Ilyarachna, Echinozone und Eurycope) rückwärts unter Zuhilfenahme der posterioren Pereopoden ins Sediment eingraben. Die Munnopsidae stellen die Schwestergruppe zu den Familien Nannoniscidae, Desmosomatidae und Macrostylidae dar, deren Arten alle vorwärts mit den anterioren Pereopoden graben (vgl. 6.2.6.7.; 6.2.6.8.). Die Eurycopinae sind in der Antarktis mit den Gattungen Eurycope Sars, 1864 und Disconectes Wilson & Hessler, 1981 vertreten. Sie stellen nach Wilson (1989) und Wägele (1989) die ertümlichsten Vertreter der Munnopsidae dar. In der Antarktis kommen sie zwar von Feuerland bis zur Gauss-Station in der Ostantarktis vor, die meisten Funde dieser beiden Gattungen kommen jedoch aus der Ostantarktis. Die Arten von Eurycope sind mit Ausnahme von Australien fast weltweit verbreitet und auch die von Disconectes sind sehr weit verbreitet, beide Gattungen besitzen auch Arten in der Arktis. Die Schwestergruppe zu den übrigen Unterfamilien der Munnopsidae ist die Unterfamilie Eurycopinae (vgl. Wägele, 1989; Wilson, 1989). Von den Eurycopidae können nur Disconectes curta (Vanhöffen, 1914), D. antarctica (Vanhöffen, 1914) und Eurycope wolffi Kussakin, 1982 auf dem Kontinentalschelf gefunden werden (polare Emergenz). Von den Ilyarachninae kommen in der Antarktis Arten der Gattungen Ilyarachna Sars, 1864 und Echinozone Sars, 1899 vor (vgl. Brandt, 1990 b). Ilyarachna antarctica Vanhöffen, 1914 besitzt die größte bathymetrischen Verbreitung (217 - 7000 m Tiefe). In der Antarktis wurden Arten dieser Tiefseegattung jedoch hauptsächlich auf dem Kontinentalschelf gefunden. Ilyarachna-Arten kommen mit Ausnahme von Australien und Neuseeland fast weltweit vor und ihre Verbreitung bei den Inseln des Scotia-Bogens, im Weddellmeer und in der Ostantarktis bis zu der Gauss-Station deutet an, daß diese Gattung die Antarktis über die atlantische Tiefsee erobert haben könnte und dann möglicherweise im Laufe ihrer Evolution (unterstützt durch die West-Wind-Drift; vgl. 6.1.) bis zur Gauss-Station gelangt sein könnte. Echinozone Sars, 1899 hingegen ist zirkumantarktisch verbreitet, E. hispinosa Kussakin & Vasina, 1982 kommt nur im antarktischen Sektor des Indischen Ozeans vor, E. spinosa Hodgson, 1902 nur in der Westantarktis. Außerhalb der Antarktis sind Arten dieser Gattung hauptsächlich bei Ostaustralien, in der nordskandinavischen Region und in der Arktis sowie im Ostpazifik bei Peru nachgewiesen worden. Aufgrund der Anpassungserscheinungen der Arten dieser Gattungen an die Tiefsee ist aber auch eine mehrfache Einwanderung in die Antarktis über die Tiefsee des Atlantiks oder des Indiks denkbar (polare Emergenz).

6. Die Verbreitungsgeschichte der antarktischen Isopoden



Die Lipomerinae sind mit bisher 2 Gattungen aus der Antarktis bekannt. Lionectes humicephalotus Wilson, 1989 ist als einzige endemische Art der Gattung nur bei den Süd-Shetland-Inseln und im nördlichen Weddellmeer gefunden worden, die Gattung Coperonus Wilson, 1989 ist mit mehreren Arten in der Antarktis (Süd-Georgien, Süd-Shetland-Inseln, im Weddellmeer und bei der Gauss-Station) nachgewiesen worden, ein Fund liegt aus der argentinischen Tiefsee vor. Die anderen Gattung dieser Unterfamilie sind hauptsächlich in der atlantischen Tiefsee verbreitet: Hapsidohedra Wilson, 1989 ist im Golf von Mexiko, vor Südamerika und bei Ostneuseeland gefunden worden, Lipomera Tattersall, 1905 vor der Westküste Irlands und im Gay-Head-Bermuda-Transect, Mimocopelates Wilson, 1989 im Nordatlantik. Coperonus wird sowohl von Wägele (1989) als auch von Wilson (1989) als "ursprünglichste" Gattung betrachtet. Coperonus-Arten sind in der südatlantischen Tiefsee und in der Antarktis verbreitet, daher ist eine Abstammung der Lipomerinae von Vorfahren, die ihre Verbreitung ebenfalls in der südatlantischen Tiefsee (vielleicht sogar der Subantarktis) hatten, möglich. Von dort aus könnten sie sowohl nach Norden (Irland) als auch nach Süden in die Antarktis eingewandert sind.

Von den Munnopsinae sind in der Antarktis die Gattungen Munnopsoides Tattersall (Bellingshausen-See und Crozet-Inseln), 1905, Paramunnopsis Hansen, 1916 (Ostantarktis, Knox-Küste) und Munnopsurus Richardson, 1912 (Süd-Georgien und Bellingshausen-See) nachgewiesen worden. Ihre Arten sind sonst, wie die der Gattungen Betamorpha (incertae sedis) und Munneurycope (incertae sedis), weltweit verbreitet, ihr Ursprung ist jedoch, aufgrund vieler noch ungeklärter phylogenetischer Zusammenhänge, ungewiß.

Abbildung 65 (Seite 170) faßt die mögliche zoogeographische Ausbreitung der Familie Munnopsidae zusammen: Die rezenten Gattungen und Arten der Familie leiten sich von Tiefseeformen ab, die über die Tiefsee der Weltozeane auch die polaren Regionen (Arktis und Antarktis) erobert haben (dicke schwarze Pfeile). In der Antarktis haben sich dann einige Arten, wahrscheinlich erst nach der miozänen Isolation der Antarktis, zirkumantarktisch ausgebreitet (kleine schwarze Pfeile, die um die Antarktis herum weisen) und neue Arten hervorgebracht, die von dort aus wiederum in die Tiefsee der Weltozeane eingewandert sind (kleine breite Pfeile).

Abb. 65: Schematische Darstellung der geographischen Ausbreitung der Munnopsidae. Ursprung der Gattungen in der Tiefsee der Weltozeane (breite Pfeile). Von dort Ausbreitung in die Arktis und in die Antarktis, wo einige Gattungen, wie z. B. Echinozone, zirkumantarktisch verbreitet sind (kleine Pfeile um die Antarktis herum).

6.2.6.3. Die Munnidae

Aus der Familie Munnidae kommen in der Antarktis Arten der endemischen Gattungen Astrurus, Echinomunna und Zoromunna und der weltweit verbreiteten Gattung Munna vor (vgl. 5.1.). Astrurus ornatus wurde am antarktischen Kontinentalhang vor der Gauss-Station gefunden, Zoromunna setifrons wurde in der Tiefsee des Weddellmeeres und vor Patagonien nachgewiesen. Die Gattung Munna besitzt weltweit nur Schelfarten, M. argentiniae ist jedoch auch in der argentinischen Tiefsee in 3839 m Tiefe gefunden worden. Diese Art ist blind und besitzt auch nicht die für Vertreter der Gattung Munna typischen Augenstiele. Das Dorsum zeichnet sich durch viele lange Borsten aus. M. antarctica und M. maculata, die ebenfalls in dieser Region gefunden werden können, besitzen lange, breite Augenstiele und Augen. Bei M. pallida fehlen die Augenstiele ebenfalls, diese Art besitzt aber kleine runde Augen auf dem breiten Cephalothorax. Munna stellt keine monophyletische Gruppe dar, viele Arten müssen nachbeschrieben werden, bevor verwandtschaftliche Zusammenhänge der Arten dieser Gattung erkannt werden können. Möglicherweise gehört die Tiefseeart M. argentiniae einer anderen Gattung an. Da die Arten der Gattung Munna weltweit verbreitet und auch zirkumantarktisch vorkommen, ist es möglich, daß die Munnidae schon eine sehr alte Familie darstellen, die bereits existiert hat, bevor Pangaea auseinanderbrach (vor ca. 225 MJ; vgl. Dietz & Holden, 1980), oder ihre Arten erst in jüngerer Zeit eine Radiation erfahren haben. Die Gattung Munna ist wahrscheinlich phylogenetisch älter als Zoromunna, Echinomunna und Astrurus, diese Tiefseegattungen leiten sich zweifellos von Vorfahren, die den Schelf besiedelten, ab (polare Submergenz).

6.2.6.4. Die Paramunnidae

Die Paramunnidae sind nach Wägele (1989) die Schwesterfamilie zu den Adelphotaxa Dendrotionidae und Haplomunnidae. Die Arten dieser Familie sind in Südafrika, Südostaustralien, Osttasmanien, in Mittel- und Südamerika, in Skandinavien und im Nordpolarmeer sehr weit verbreitet. Arten der Gattung Paramunna sind in der Antarktis zirkumpolar auf dem Kontinentalschelf nachgewiesen. Arten der Gattungen Austrosignum, Antennulosignum, Bathygonium, Coulmannia und Neasellus sind endemisch für die Antarktis und Subantarktis, die von Neasellus kommen auch am Kontinentalhang vor. Abyssianira war ursprünglich von Menzies (1956) in die eigene Familie Abyssianiridae eingeordnet worden. Wolff (1962) zählte Abyssianira zu den Antiasidae, nach Wägele (1989) und Just (1990) gehört die Gattung in die Familie Paramunnidae, wodurch die Familie Abyssianiridae, die nur aus dieser Gattung bestand, ein jüngeres Synonym für die Paramunnidae sind. Die antarktischen Arten von Abyssianira sind neben ihrer Verbreitung im Scotia-Becken und der argentinischen Tiefsee auch bei Südaustralien und Tasmanien nachgewiesen worden. Der Cephalothorax ist ähnlich wie bei Neasellus, die Augenstiele sind aber kürzer, die Augen nicht reduziert, die Uropoden sind sehr klein.

Die Arten der Gattung Austrosignum sind denen von Abyssianira ähnlich. Austrosignum ist eine zirkumantarktisch nachgewiesene Gattung und endemisch für die Antarktis.

Neasellus kommt mit 2 endemischen Arten in der Subantarktis des südlichen Pazifiks und bei den Kerguelen-Inseln vor. Diese Gattung leitet sich phylogenetisch wahrscheinlich von Paramunna-ähnlichen Vorfahren ab und besitzt verlängerte laterale, caudad gebogene Coxalplatten. Die Augentiele sind zwar noch vorhanden, Ommatidien fehlen aber. Das Pleotelson besitzt eine laterocaudale und eine mediocaudale Einwölbung, die bei den übrigen Gattungen der Paramunnidae fehlt. Neasellus kerguelensis ist wahrscheinlich die jüngere der beiden Arten, da sie noch einige weitere abgeleitete Merkmale, wie einen gesägten Körperumriß und ein wesentlich verbreitertes erstes Pereomer, besitzt.

Bathygonium ist nur mit einer Art, Bathygonium moskalevi, aus dem Südatlantik bekannt. Der Cephalothorax der Arten von Bathygonium ist dem der Arten von Neasellus sehr ähnlich, die Coxalplatten sind aber lateral sehr spitz, das Pleotelson ist länger und schmaler und besitzt keine laterocaudalen Einwölbungen. Diese Gattung ist wahrscheinlich ebenfalls phylogenetisch abgeleitet.

Austrosignum ist eine fast zirkumantarktisch verbreitete Gattung, die auch Arten in Süd- und Mittelamerika und im Mittelmeer besitzt. Der Zirkumpolarstrom könnte die weite Verbreitung der Arten dieser Gattung begünstigt haben. Im Vergleich zu der Gattung Paramunna ist Austrosignum jedoch "abgeleitet". Sie besitzt einen ähnlichen Habitus wie Neasellus, der Kopf ist schmaler, die Augentiele sind kürzer, das Pleotelson besitzt flachere Einwölbungen.

Von der Gattung Coulmannia sind nur 3 für die Antarktis endemische Arten gefunden worden, die fast zirkumantarktisch vorkommen. Diese Gattung hat sehr lange und spitze Coxalplatten, die lateral alle gespalten sind. Außerdem besitzt Coulmannia mediodorsale Dornen und Borsten auf dem Dorsum, das Pleotelson ist caudal verlängert und spitz. Die Augentiele sind kürzer als bei Neasellus. Nach Wägele ist diese Gattung als urtümlicher einzustufen, weil ihre Antennengeißel noch lang ist. Vergleicht man Coulmannia aber mit Arten der Gattung Paramunna, so kann man feststellen, daß die Arten von Paramunna einen Mandibelpalpus besitzen, die Arten von Coulmannia den Mandibelpalpus jedoch reduziert haben, was als Argument dafür sprechen würde, daß Paramunna "urtümlicher" ist als Coulmannia.

Die Arten der Gattung Pleurogonium sind auch in Mittelamerika, Skandinavien und der Arktis verbreitet und besitzen kurze Coxalplatten, keine Augentiele und ein rundovales Pleotelson. Diese Gattung ist wahrscheinlich urtümlicher als Neasellus, Bathygonium, Austrosignum, Abyssianira und Coulmannia. Die Arten der Gattung Pleurosignum (vgl. Abb. 25, aus der auch in Südafrika Arten nachgewiesen werden konnten), besitzen Augentiele, ein proximal verlängertes Pleotelson und verlängerte, spitze Coxalplatten. Diese Gattung leitet sich wahrscheinlich ebenfalls von Paramunna-ähnlichen Vorfahren ab.

Die Gattung Paramunna ist keine monophyletische Gruppe (Winkler, mündl. Mitt.), ihre Typusart P. bilobata und P. integra sind die einzigen Arten der Gattung, die der Gat-

tungsdiagnose entsprechen. Alle übrigen Arten zeichnen sich durch eigene Synapomorphien aus und müssen in eine gesonderte Gattung gestellt werden. Die phylogenetische Verwandtschaft der Gattungen der Paramunnidae ist noch nicht geklärt. Die meisten Arten sind unzureichend beschrieben worden, fast alle Arten dieser Familie müssen nachbeschrieben werden, um eine phylogenetische Analyse zu erlauben. Daher ist der geographische Ursprung dieser Familie, die aber wahrscheinlich schon sehr lange existiert (vgl. mögliche historische Ausbreitung der Gattung Austrosignum), bisher nicht bestimmbar. Die Tiefseearten leiten sich jedoch vermutlich von Schelfarten ab, die Augen besitzen (polare Submergenz).

6.2.6.5. Die Dendrotionidae, Haplomunnidae und Pleurocopidae

Aus der Familie Dendrotionidae ist in der Antarktis die Art Acanthomunna spinipes bei den Crozet-Inseln, der Fram-Bank und bei der Gauss-Station gefunden worden. Außerdem wurden Arten der Gattung Acanthomunna bei Neuseeland, bei Kalifornien und im Atlantik bei Island gefunden. In der Antarktis ist diese Art nur in maximal 385 m Tiefe gefunden worden, die bathymetrische Verbreitung dieser Gattung reicht jedoch bis in 4885 m Tiefe. A. spinipes besitzt sehr kleine Augen, die übrigen 3 Arten der Gattung sind, wie auch fast alle Arten der Schwestergruppe, der Familie Haplomunnidae, blind. Das Adelphotaxon zu diesen beiden Schwesterfamilien stellt die Familie Pleurocopidae dar, die in der Antarktis mit 7 Arten der Gattung Antias vertreten ist. Diese Familie ist urtümlicher als die Familien Dendrotionidae und Haplomunnidae (Wägele, 1989) und besitzt funktionstüchtige Augen auf Stielen. Die Arten dieser Familie kommen meist im Sublitoral, aber auch bis 400 m Tiefe vor, Arten der Gattung Antias sind in der Antarktis sehr weit (zirkumantarktisch) verbreitet und kommen außerdem bei Südchile und Südafrika vor. Die Pleurocopidae sind wahrscheinlich nicht monophyletisch, die äußere Morphologie ihrer Arten und Gattungen ist sehr vielgestaltig, viele Arten besitzen große Uropoden, ähnlich wie die Dendrotionidae. Diese 3 Familien stehen phylogenetisch den anderen munnoiden Familien Munnidae und Paramunnidae gegenüber und leiten sich phylogenetisch demnach ebenfalls von Schelfbewohnern ab (polare Submergenz). Die Arten dieser Familien besitzen jedoch teilweise einen sehr heterogenen Habitus, ihre Einwanderung in die Tiefsee hat sich wahrscheinlich, auch in den Polargebieten, mehrfach parallel vollzogen. Viele Arten dieser Familien sind bisher nur unvollständig beschrieben worden, eine Nachbeschreibung aller Arten und eine phylogenetische Analyse wird den geographischen Ursprung der Gattungen erklären helfen und es wird vielleicht möglich sein, zu erkennen, wo Einwanderungen von Arten dieser Familien in die Tiefsee stattgefunden haben. Die meisten Arten der Pleurocopidae, Haplomunnidae und Dendrotionidae sind in der Südhemisphäre gefunden worden, sie sind nicht nur in der Antarktis sondern auch in Südamerika und Australien sehr weit verbreitet, Neuseeland besiedeln nur sehr wenige Arten. Es ist möglich, daß diese Familien sich erst kurz vor der Ablösung Australiens von Süd Gondwana von Vorfahren der rezenten Munnidae und Para-

munnidae ableiten, welche weltweit sehr weit verbreitet und wahrscheinlich schon sehr alt sind.

6.2.6.6. Die Nannoniscidae

Die Nannoniscidae sind die Schwestergruppe zu den Desmosomatidae, das Adelphotaxon zu diesen beiden Familien sind die Macrostylidae. Die Munnopsidae haben mit diesen Familien einen gemeinsamen Vorfahren (Wägele, 1989; vgl. auch Brandt, im Druck d). Diese Familien stellen Tiefseefamilien dar, die aber auch einige Arten auf dem Schelf besitzen (polare Emergenz).

Die Nannoniscidae besitzen 11 Gattungen (vgl. Siebenaller & Hessler, 1977, 1981), von denen 2 in der Antarktis mit je 2 endemischen Arten vorkommen. Die phylogenetische Verwandtschaft dieser Arten läßt sich bisher nicht erkennen, weil von den meisten Arten nur sehr wenige Merkmale bekannt sind. Die Nannoniscidae, besonders die Arten der Gattungen Austroniscus und Nannoniscus sind in der Nordhemisphäre (bis zur Arktis) sehr weit verbreitet. Während Nannoniscus hauptsächlich in Tiefen von ca. 5000 m vorkommt, kann man Austroniscus auch in Tiefen von 500 bis 5000 m finden. Beide Gattungen sind in der Antarktis in nur 385 m Tiefe bei der Gauss-Station gefunden worden (Ostantarktis). Die nahe Verwandtschaft dieser Gattungen mit den anderen Tiefseefamilien (Desmosomatidae, Macrostylidae und Munnopsidae; vgl. Brandt, im Druck d) läßt keinen Zweifel daran, daß sie die Tiefsee schon sehr lange besiedeln müssen. Die antarktischen Arten der Nannoniscidae leiten sich wahrscheinlich von Tiefseevorfahren der Nordhemisphäre ab, wo sie am weitesten verbreitet sind. Sie haben ihren heutigen Lebensraum wahrscheinlich über die Tiefsee des Atlantiks, Indiks oder Pazifiks erreicht (polare Emergenz).

6.2.6.7. Die Desmosomatidae

Die Tiefseefamilie Desmosomatidae ist das Adelphotaxon zu den Nannoniscidae. Die phylogenetische Nähe der Desmosomatidae zu den Nannoniscidae und Macrostylidae äußert sich auch in ihrem Grabverhalten. Die Arten der Desmosomatidae graben sich (wie auch die Arten der Ischnomesidae) vorwärts unter Zuhilfenahme ihrer vorderen Pereopoden ins Sediment ein (Hessler & Strömberg, 1989). Die Arten des Adelphotaxons zu diesen drei Familien (Munnopsidae) hingegen (z. B. Ilyarachna) graben rückwärts mit ihren Pereopoden 5 - 7. Die Desmosomatidae stellen ein Taxon dar, das den antarktischen Schelf von der Tiefsee aus erobert hat (polare Emergenz). Alle Arten dieser Familie sind wie ihre Verwandten blind. Nur Arten der Gattung Desmosoma (Desmosomatinae Hessler, 1970) sind bisher bis ins Sublitoral vorgedrungen (z. B. Desmosoma auritum und Desmosoma falklandicum). In der Antarktis sind Arten dieser Gattung bisher am häufigsten in der Region des Scotia-Bogens, aber auch vor der Prinzessin-Ragnhild-Küste und bei der Gauss-Station nachgewiesen worden. Weitere Funde von Desmosoma-Arten liegen hauptsächlich aus der Nordhemisphäre, vor allem in der arktischen Region des Atlantiks und Pazifiks in Tiefen zwischen ca. 200 und 6000 m vor. Im südlichen Indischen Ozean wurden nur D.

brevicauda Menzies & George, 1972 und D. dolosus Menzies & George, 1972 gefunden. Die phylogenetisch am nächsten verwandten Gattungen von Desmosoma sind Eugerda Meinert, 1890 und Torwolia Hessler, 1970 (vgl. Wägele, 1989). Die Arten beider Gattungen sind auf die Nordhemisphäre beschränkt, Torwolia-Arten nur auf den Nordatlantik (2000 - 5100 m), Eugerda-Arten wurde auch im Nordwestpazifik nachgewiesen (105 - 4800 m). Da Torwolia sich durch einen verbreiterten Propodus des ersten Pereopoden (propodo-subchelat) von den beiden anderen Gattungen unterscheidet und außerdem ihre Arten bisher nur in der Tiefsee gefunden wurden, Desmosoma und Eugerda aber auch den Schelf erobert haben, ist es möglich, daß Desmosoma und Eugerda Adelphotaxa darstellen. Diese drei Gattungen stellen eine monophyletische Gruppe dar, da sie die Synapomorphie eines ersten Pereopoden besitzen, der schlanker ist als der Pereopod 2. Die Verbreitung der Gattungen Desmosoma und Eugerda läßt einen Ursprung in der Nordhemisphäre möglich erscheinen. Die antarktischen Arten sind wahrscheinlich aus Verwandten der Tiefseearten des Nordatlantiks evolviert und haben sich dann, möglicherweise begünstigt durch den Zirkumpolarstrom, weiter nach Osten ausgebreitet.

6.2.6.8. Die Ischnomesidae

Die Ischnomesidae Hansen (1916) sind eine Tiefseefamilie (Augen sind bei keiner Art vorhanden), deren Herkunft bisher nicht geklärt ist. Wägele (1989) diskutiert ihre mögliche Verwandtschaft zu den Echinothambematidae Menzies (1956). Diese Hypothese kann jedoch erst nach einer gründlichen Revision beider Familien überprüft werden.

Hessler & Strömberg (1989) beobachteten, wie sich die Arten der Ischnomesidae vorwärts ins Substrat eingraben, wie es auch die der Nannoniscidae, Desmosomatidae und Macrostylidae tun. Dies könnte eventuell als Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft der Ischnomesidae mit den Nannoniscidae, Desmosomatidae und Macrostylidae gedeutet werden. Über das Verhalten der Echinothambematidae (deren Verwandtschaft mit den Ischnomesidae diskutiert wird [Wägele, 1989]) liegen keine Beobachtungen vor.

Die Ischnomesidae sind in der Antarktis mit 4 Gattungen vertreten. Die ursprüngliche Gattung Ischnomesus kommt mit 2 Arten bei der Palmer Station (I. antarcticus) und bei dem Gunnerus-Rücken vor der Prinz-Harald-Küste (I. curtispinis) vor. I. antarcticus kommt auf dem Kontinentalschelf in 274 m Tiefe vor (polare Emergenz). Diese Gattung ist bei allen Kontinenten, auch in der Arktis, meist aber in der Tiefsee bis über 8000 m Tiefe verbreitet.

Baktromesus antarcticus Kussakin (1982) kommt ebenfalls auf dem Kontinentalschelf bei den Süd-Shetland-Inseln vor (polare Emergenz) und leitet sich möglicherweise von Vorfahren der Art B. elegans Menzies (1962) ab, von der nur wenige Merkmale bekannt sind, sie kommt nordöstlich der Falkland-Inseln vor. Da Baktromesus sonst nur von Südafrika bekannt ist, ist ein Ursprung dieser antarktischen Art im Südatlantik möglich.

Von der Gattung Rhabdomesus wurde in der Antarktis nur die endemische Art R. inermis vor der Gauss-Station gefunden. Rhabdomesus wurde bisher nur in der Tiefsee (2450 -

6071 m) nachgewiesen. Die Arten, die möglicherweise zu den nächsten Verwandten von R. inermis gehören, kommen im Südatlantik (SA) oder Südindik (SI) vor und wurden fast alle von Menzies (1962) beschrieben. Dies sind R. granulatus (SA/SI), R. natalensis Kensley, 1984 (SA/SI), R. productus (SA), R. regularis (SA), R. simplex (SA/SI), R. simulans (SA) und R. spinulosus (SA).

Haplomesus wurde mit 2 Arten in der Antarktis bei Enderbyland nachgewiesen. H. antarcticus ist endemisch für diese Region, H. quadrispinosus ist bipolar. Haplomesus ist in der Arktis sehr weit verbreitet, nur wenige Arten kommen im Nordwestpazifik, im Japanischen Graben und bei Südafrika vor. H. antarcticus und H. quadrispinosus sind möglicherweise nahe miteinander verwandt, denn sie besitzen fast das gleiche Dornenmuster auf dem Dorsum. H. antarcticus ist nur in 2641 m Tiefe gefunden worden, während H. quadrispinosus auch im Schelfbereich (polare Emergenz) (699 - 4159 m Tiefe) gefunden worden ist. Da Haplomesus hauptsächlich in der Arktis verbreitet ist und nur einige Arten im Südatlantik vor Südafrika vorkommen, besiedelten die Vorfahren dieser Arten wahrscheinlich den Nordpazifik (Arktis), die Besiedlung der Antarktis konnte erst später nach erfolgreicher Ausbreitung über die atlantische Tiefsee erfolgen. Da der Atlantik sich jedoch erst zu Beginn des Jura langsam öffnete (vor ca. 135 MJ) und seine Öffnung erst gegen Ende der Kreide (vor ca. 65 MJ) abgeschlossen war, kann die Migration dieser Gattung nach Süden bis in die Antarktis über die atlantische Tiefsee auch erst in der Kreide erfolgt sein.

7. Diskussion

Die Isopoda gehören zu den ältesten fossil erhaltenen Peracarida (Schram, 1982), ihre Funde reichen bis ins untere Karbon zurück (Schram, 1970), aus der Antarktis liegen jedoch keine Fossilien vor. Daher können Untersuchungen über den möglichen Ursprung der antarktischen Isopoda nur durch genaue biogeographische und phylogenetische Analysen erfolgen. Da das Wissen über Lebensweisen, mögliche Verbreitungsmodi oder Vikarianzerscheinungen, Einwanderungen und Austerben in bestimmten Regionen vieler Isopodenfamilien jedoch sehr lückenhaft ist (z. B. Echinothambematidae, Macrostylidae, Thambematidae) oder es unterschiedliche Hypothesen zu ihrer phylogenetischen Verwandtschaft gibt (z. B. Munnopsidae, vgl. Wägele, 1989; Wilson, 1989), falls phylogenetische Analysen überhaupt durchgeführt werden konnten (in vielen Familien sind die für phylogenetische Analysen entscheidenden Merkmale nur unzureichend beschrieben oder unbekannt), ist es für viele Isopodenfamilien zur Zeit nicht möglich eindeutige Aussagen über ihre mögliche Besiedlungsgeschichte zu erarbeiten. Kussakin (1973) untersuchte die Horizontal- und Vertikalverbreitung der marinen Isopoden unter besonderer Berücksichtigung der Tiefseefauna. Seine Arbeit stellte die erste detaillierte geographische Untersuchung der Isopodenfauna dar. Er diskutierte dabei nicht nur den möglichen Ursprung einzelner Taxa, sondern ermittelte auch ihre Hauptverbreitungsgebiete (von den Tropen bis in polare Regionen und in die Tiefsee). Kussakin (1973) arbeitete dabei auch faunistische Gemeinsamkeiten der Tiefseeisopoden und der Isopoden heraus, die den antarktischen Schelf besiedeln, und versuchte auf der Grundlage der historischen Geologie die Hypothese einer geologisch jungen Isopodenfauna der Tiefsee zu begründen (vgl. 6.2.1. und 7.2.4.).

In der vorliegenden Arbeit wird eine zoogeographische Analyse für die in der Magellan-Region und der Antarktis verbreiteten Isopoda vorgestellt. Um die Herkunft dieser Fauna erklären zu können, wurden außerdem einige neue phylogenetische Grundlagen erarbeitet. In vielen Taxa liegen keine neueren Erkenntnisse vor, die zu einer Überarbeitung der bestehenden phylogenetischen Systeme führen könnten. In solchen Fällen wurde auf die von Wägele (1989) publizierten Ergebnisse phylogenetischer Analysen zurückgegriffen.

Bevor die Ergebnisse im einzelnen diskutiert werden können, soll zunächst auf methodische Schwierigkeiten eingegangen werden.

7.1. Material und Methoden

Schwierigkeiten bei der Interpretation der biogeographischen Zonierung ergeben sich aus der Tatsache, daß einige antarktische Regionen bisher kaum beprobt wurden. Zu diesen gehören z. B. die Bellingshausen- und Amundsen-See sowie das östliche Rossmeer, aus denen keine oder nur einige wenige Isopodenfunde vorliegen. Aus der Ostantarktis, besonders von der Küste vor Wilkesland liegen auch wesentlich weniger Daten über das

Vorkommen von Benthosorganismen vor als aus der Region des Weddellmeeres oder von der Antarktischen Halbinsel, die auf Expeditionen der FS "Polarstern" und "Walter-Herwig" intensiv beprobt wurden und deren Faunenzusammensetzung dadurch gut bekannt ist. Diese biogeographischen Lücken führen dazu, daß sich das Bild der Besiedlung der Antarktis möglicherweise ändert, wenn mehr Funde aus diesen Regionen vorliegen. Dieser Mangel über die Kenntnis der Fauna antarktischer Regionen gilt auch für die antarktische Tiefsee, die bisher wenig beprobt wurde. Biogeographisch besonders interessant ist auch die Tiefsee der Scotia Region, da dort die Grenze der Magellan-Region und der Subantarktis verläuft (sowohl eine klimatisch-hydrographische Grenze als auch eine Verbreitungsgrenze für viele Isopoden; vgl. 4.5.2.). Eine gezielte Beprobung sowohl vom südpatagonischen Kontinentalschelf bis in die nördliche Scotia-Tiefsee als auch vom Kontinentalschelf der Antarktischen Halbinsel aus bis in die südliche Scotia-See, könnte helfen Besiedlungsrichtungen von verwandten Isopoden, die in beiden Regionen siedeln zu klären, wenn auch die Fauna der Scotia-Inseln gut bekannt ist. Außerdem könnten durch eine solche Beprobung entlang des Kontinentalhanges vom Schelf bis in die Tiefsee polare Sub- und Emergenzerscheinungen von benthischen Taxa leichter geklärt werden.

Da, wie bereits erwähnt, keine fossilen Isopoden vorliegen, muß für die Formulierung von Hypothesen über die Besiedlung der Antarktis und der anderer geographischer Regionen auf die Daten der Biogeographie und die Ergebnisse phylogenetischer Analysen zurückgegriffen werden. Dies setzt detaillierte und vollständige Beschreibungen der Arten einer Gattung voraus, da alle Merkmale einer Art verfügbar sein müssen, um morphologische Vergleiche zu erlauben (vgl. 2.4.). Ein solcher Vergleich ist jedoch nicht immer möglich, da viele Autoren in ihren Artbeschreibungen nicht alle Extremitäten abbilden, wodurch bedeutsame Merkmale für eine phylogenetische Analyse nicht herangezogen werden können. Bei einigen, besonders den Tiefseearten ist eine vollständige Beschreibung jedoch oft nicht immer möglich, da viele Arten sehr fragil sind und bereits Extremitäten abgebrochen sein können, sobald das Material das Schiff erreicht. Dies ist besonders bei Tiefseeaselloten sehr häufig der Fall.

Die Artendiversität ist in der Tiefsee zwar sehr hoch (vgl. Hessler & Wilson, 1983; Sanders, 1968; 1969; 1977; 1979; Vinogradova, 1979), die Abundanz der Arten und die Biomasse nimmt jedoch mit zunehmender Tiefe sehr schnell ab (in ca. 3000 m beträgt die Biomasse nur noch 0,8 g/m²; Belyaev, 1958). Daher ist es nicht selten, daß in einer Probe oft nur ein einziges Individuum einer Art enthalten ist und daher bei Neubeschreibungen nicht auf Paratypen zurückgegriffen werden kann, falls der Holotypus beschädigt ist.

Die teilweise ungeklärten phylogenetischen Beziehungen zwischen den Gattungen einer Familie erschweren es ihre Herkunft und die spätere Besiedlung von neuen Lebensräumen zu erklären.

7.2. Herkunft der antarktischen Fauna

Die antarktische Fauna ist unterschiedlicher Herkunft (vgl. Dell, 1968). Es liegen bereits viele Bestandsaufnahmen benthischer Taxa, die in der Antarktis siedeln, vor, die Autoren haben jedoch nur selten Vermutungen über die phylogenetische Verwandtschaft dieser Taxa geäußert oder die Herkunft dieser Benthosbewohner zu erklären versucht. Nur bei den Tanaidacea (Sieg, 1988) und den Nototheniiformes (vgl. Andersen, 1984; Andriashev, 1987; Eastman & Grande, 1989) wurde versucht, die bisherigen Ergebnisse der phylogenetischen Verwandtschaft mit der zoogeographischen Verbreitung zu verknüpfen, und es gelang den Autoren, Aussagen über die wahrscheinliche Herkunft und die Ausbreitung dieser Taxa zu machen.

Nach Kussakin (1973) beherbergen die tropischen Gebiete die phylogenetisch älteste Isopodenfauna; die Fauna der Antarktis ist etwas jünger, die der Tiefsee am jüngsten. Die Annahme Kussakins, daß die antarktische Fauna älter ist als die der Tiefsee, trifft nicht für alle Taxa zu (vgl. 6.2.1. und 6.2.2.), sondern nur für die Arten der serolidenartigen Sphaeromatidea, die Familie Arcturidae, die munnoiden Janiroiden und die Acanthaspidiiden (vgl. 6.2.2.1.; 6.2.3.; 6.2.6.1.). Von den anderen Taxa (z. B. die Familien Munnopsidae, Nannoniscidae, Desmosomatidae und Ischnomesidae) ist bekannt, daß alle Verwandten der auf dem antarktischen Kontinentalschelf nachgewiesenen Arten in der Tiefsee leben, die sie schon lange besiedeln (vgl. Hessler et al., 1979; Hessler & Wilson, 1983). Diese Familien haben in der Tiefsee ihre Radiation erfahren, die zeitliche und räumliche Eroberung dieses Lebensraumes ist jedoch nicht bekannt (vgl. 6.2.6.2.; 6.2.6.6.; 6.2.6.7.; 6.2.6.8.). Als gesichert gilt, daß die primitiven rezenten Janiroidea janiriden-ähnliche Tiere mit Augen sind (Wägele, 1989).

Wahrscheinlich leiten sich alle höheren Asellota von Verwandten dieser Isopoden ab. Der Zeitpunkt, zu dem dies geschehen ist, läßt sich jedoch nicht feststellen, da bisher keine Isopoden gefunden worden sind, die phylogenetische Verbindungsglieder zwischen den sehr abgeleiteten Familien, wie die Ischnomesidae, und den primitiven Familien der Janiroidea darstellen. Da die Fossilfunde der Isopoden bis ins Karbon zurückreichen, konnten die Isopoden seit mindestens 300 Millionen Jahren evolvieren. Viele rezente Isopodentaxa sind weltweit verbreitet und es ist nicht bekannt, wo ihr geographische Ursprung liegt. In 6.1. wurden verschiedene Mechanismen dargestellt, die der horizontalen Verbreitung von Isopodentaxa zugrundegelegen haben können. Zu diesen gehörten neben der aktiven Migration (z. B. durch Schwimmen oder Wanderung) die passive Verdriftung von Individuen durch Strömungen (was auch die vertikale Verbreitung von Taxa beeinflussen kann), die Verbreitung von Parasiten durch Wanderungen ihrer Wirte, oder schließlich Vikarianzerscheinungen wie die Verbreitung von Taxa durch Kontinentaldrift. Durch solche Prozesse wurden wahrscheinlich seit des Auseinanderbrechens von Pangaea (vgl. 3.1.) Populationen von Benthosorganismen allmählich geographisch, wenn ihnen nicht die Möglichkeiten zur aktiven Ausbreitung gegeben waren. So sind z. B. durch das Auseinanderbrechen von Gond-

wana (3.1.) einige Isopodentaxa im Süden der sich ablösenden Kontinente von Gondwana isoliert worden und haben dann sowohl im Süden der Kontinente als auch in der Antarktis eine unabhängige Evolution erfahren (vgl. 6.2.2.; 7.2.1.).

7.2.1. Folgen der Kontinentaldrift - Elemente der Gondwanafauna

Die historisch-geologischen Ereignisse, die zur Auflösung Gondwanas geführt haben, und die durch sie bedingten klimatischen und hydrographischen Veränderungen des Südkontinentes, wurden in Kapitel 3. ausführlich erläutert. Mit der Frage nach der Herkunft der rezenten antarktischen Isopodenfauna ist auch die Frage nach der zoogeographischen Verbreitung von Arten und Gattungen außerhalb des Südpolarmeeres verknüpft (vgl. 5.1.3.). Es läßt sich feststellen, daß nur 10 (davon 9 endemische) von den bisher 121 in der Sub- und Hochantarktis nachgewiesenen Isopodengattungen weder in Afrika, Australien noch Südamerika vorkommen. Die weite Verbreitung der Isopodengattungen (die antarktische Arten besitzen) bei mindestens 2 der benachbarten Kontinente oder sogar bei Afrika, Australien und Südamerika, legt nahe, für diese antarktischen Isopodentaxa die Hypothese einer "alten Gondwanafauna" zu formulieren. Auf Artniveau zeigt sich eine Korrelation zwischen der Anzahl, der sowohl in der Antarktis als auch im Süden von Afrika, Australien und Südamerika nachgewiesenen Arten und der räumlichen und zeitlichen Isolation dieser Kontinente von der Antarktis (vgl. 3.; 5.3.1.). So besitzt Südafrika, welches sich bereits vor 90 Millionen Jahren von Gondwana ablöste und ca. 4000 km von der Antarktis entfernt liegt, nur 10 Arten, die auch in der Antarktis vorkommen; Australiens Ablösung von Gondwana begann erst vor ca. 55 Millionen Jahren, dieser Kontinent ist von der Antarktis heute ca. 3000 km entfernt und besitzt 11 Arten, die auch in der Antarktis siedeln; Südamerika, dessen Ablösung vor ca. 30 - 22 Millionen Jahren zu der vollständigen Isolation der Antarktis führte, beherbergt bei einer Entfernung von nur ca. 1000 km von der Antarktis noch 34 mit diesem Kontinent gemeinsame Arten (siehe Abb. 49). Die afrikanischen und australischen Isopoden hatten seit der Ablösung der Kontinente von Gondwana 55 - 90 Millionen Jahre zur Verfügung, eine von ihren Verwandten unabhängige Evolution zu erfahren und neue Arten hervorzubringen. Ein Austausch ihres genetischen Materials mit den Artgenossen in Südgondwana wurde aufgrund der fortschreitenden räumlichen Isolation immer schwieriger oder sogar unmöglich. Seit der Ablösung Südamerikas von der Antarktis vor mindestens 22 Millionen Jahren stand den Isopoden ebenfalls ein genügend langer Zeitraum zur Evolution neuer Arten zur Verfügung. Es besiedeln zwar 34 Arten sowohl die Magellan-Region als auch die Region der Antarktischen Halbinsel (inclusive Süd-Shetland-Inseln), die hohe Endemitenzahl in diesen Gebieten (vgl. 5.1.2. [Magellan-Region = 26 Arten; Süd-Shetland-Inseln = 23 Arten]) zeigt jedoch, daß dort auch für die Evolution von neuen Arten genügend Zeit und Raum zur Verfügung stand. Durch die sich von Gondwana ablösenden Kontinente kam es also teilweise zu Vikarianzen von Arten, welche daraufhin eine unabhängige Evolution, teilweise sogar Radiation (vgl. 6.2.2.1.; 6.2.3.) erfahren haben. Dies ist auch bei den Inseln des Scotia-Bogens wahrscheinlich zum Teil in ähnlicher Weise

geschehen, besonders bei Süd-Georgien (die Insel veränderte ihre Lage aufgrund der tertiären tektonischen Ereignisse sehr stark (vgl. 3.1. und Abb. 2) wo Arten von dem Festland isoliert wurden (siehe Endemismen in 5.1.2.). Aber auch Einwanderungen in Gebiete wie Süd-Georgien nach der miozänen oder pliozänen Vereisung könnten zu der heutigen endemischen Fauna dieser Insel geführt haben, wenn dort freie ökologische Nischen eine adaptive Radiation bestimmter Taxa erlaubt haben.

Dell (1968; 1972) nimmt an, daß eine Besiedlung der Antarktis von Südamerika aus über die Inseln des Scotia-Bogens auch heute noch möglich ist. In 5.1.1. wurde gezeigt, daß die Magellan-Region mit den Falkland-Inseln 11 gemeinsame Arten besitzt, die außerhalb dieser Regionen bisher nicht nachgewiesen worden sind. Ein möglicher Austausch von Arten dieser Region läßt sich leicht durch den breiten Kontinentalschelf, aber auch durch die klimatischen Bedingungen erklären. Schwieriger ist es jedoch, einen möglichen Austausch von Arten zwischen den Falkland-Inseln und Süd-Georgien, aber auch von Süd-Georgien zu den anderen Inseln des Scotia-Bogens zu erklären. Die klimatischen Bedingungen Süd-Georgiens unterscheiden sich aufgrund der Lage der Insel (innerhalb der Antarktischen Konvergenz) sehr stark von den der Falkland-Inseln, dadurch unterscheidet sich auch die Fauna. In 4.2. und 4.5. wurde bereits auf die (in bezug auf die Benthosorganismen) faunistische Sonderstellung Süd-Georgiens hingewiesen. Die Inseln des Scotia-Bogens sind alle von Tiefsee (bis 4000 m Tiefe) umgeben, wodurch ein aktiver Faunenaustausch benthischer Schelfbewohner von Insel zu Insel ausgeschlossen ist. Einem Faunenaustausch zwischen den Inseln des Scotia-Bogens könnten jedoch auch andere Mechanismen (vgl. 6.1.) zugrundeliegen, wie z. B. passive Verdriftung durch Strömungen. Solche Mechanismen, wie auch die Möglichkeit, daß Isopodentaxa in bestimmten geographischen Regionen (wie den ehemaligen Gondwana-Kontinenten) ausgestorben sein können oder diese Kontinente erst viel später besiedelt haben, erschweren es, den zeitlichen und räumlichen Ursprung der Arten zu erkennen. Aus der rezenten Verbreitung von Isopodentaxa in Afrika, Australien und Südamerika kann daher auch noch kein Gondwanaursprung für diese Taxa postuliert werden. Es kann sich auch um Taxa handeln, deren Vorfahren Pangaea bereits besiedelten, bevor sich Gondwana abgespalten hat oder um Arten, die in diese Lebensräume erst in jüngerer Zeit eingewandert sind.

Nur die Verknüpfung der zoogeographischen Daten mit denen über die phylogenetische Stellung der Taxa kann Indizien dafür geben, daß ein Gondwanaursprung für einige Isopodentaxa sehr wahrscheinlich ist.

Bei den Familien Serolidae und Arcturidae wird die Zoogeographie und ihre Besiedlungsgeschichte der Antarktis verständlich, wenn man die Evolution der Taxa kennt und heranzieht (vgl. 6.2.2.1. und 6.2.3.). Die rezente Verbreitung von verwandten Familien der Serolidae und Arcturidae, die sich von einem mit diesen Familien gemeinsamen Vorfahren ableiten, liegt im Süden Südafrikas (Bathynataliidae, Holidotheinae), Südaustraliens, Tasmaniens und Neuseelands (Bathynataliidae, Pseudidotheinae) und bei der Antarktischen Halbinsel (Pseudidotheinae, Plakathriidae). Die Arcturidengattungen Pleuropriion und Parapleuropriion

sind sehr primitiv und besiedeln auch die Nordhemisphäre (Skandinavien und Japan). Sie sind die Schwestergruppe zu den übrigen Gattungen der Arcturinae, mit denen sie einen gemeinsamen Vorfahren haben. Da sich die Arcturinae jedoch alle von gemeinsamen Vorfahren mit den Xenarcturinae und Pseudidotheinae ableiten, die rezent nur die Südhemisphäre besiedeln, ist ein Gondwanaursprung dieser Familie sehr wahrscheinlich. In der Antarktis erfuhren die urtümlichen Arcturinae, wie z. B. Antarcturus (vgl. Kussakin, 1973), ihre Radiation, während die höher entwickelten Gattungen, wie z. B. Astacilla und Parastacilla, die sich wahrscheinlich phylogenetisch von Verwandten der "Neoarcturus-Gruppe" (vgl. 6.2.3.) ableiten, die Nordhemisphäre erobert haben, wo sich auch die Arten der Gattungen Pleuroprion und Parapleuroprion ausgebreitet haben. Die Serolidae leiten sich von einem mit den Bathynataliidae gemeinsamen Vorfahren ab, der ebenfalls Gondwana besiedelt haben muß (vgl. 6.2.2.1.).

Die Kenntnisse über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft der Gattungen dieser beiden Familien sind gute Indizien dafür, daß die Familien Serolidae und Arcturidae wahrscheinlich von Gondwana-Vorfahren abstammen.

Die phylogenetische Verwandtschaft der Cymothoidea und der besprochenen Familien der Janiroidea (vgl. 6.2.4., 6.2.5. und 6.2.6.1.) ist bisher weniger gut bekannt, die Hypothesen über den Ursprung dieser Familien sind damit auch weniger gut begründet. Für die Acanthaspidiidae kann jedoch auch ein Gondwanaursprung, zumindest ein Ursprung in der Südhemisphäre angenommen werden, eine Ausarbeitung der phylogenetischen Verwandtschaft auf Artniveau, nachdem Nachbeschreibungen aller Arten vorliegen, wird diese Hypothese möglicherweise unterstützen.

7.2.2. Faunenelemente aus Südamerika - Magellanfauna

Wie bereits in 5.1. dargestellt, sind einige Arten in ihrer Verbreitung auf die Magellan-Region und Feuerland beschränkt. Von 87 in dieser Region bisher nachgewiesenen Arten sind 26 (ca. 30 %) endemisch, 11 der dort gefundenen Arten (12,4 %) sind sonst nur bei den Falkland-Inseln nachgewiesen worden. Die endemischen Magellanarten gehören den Valvifera (4 Arten der Idoteidae, Pseudidotheinae und Xenarcturinae und 4 weitere Arten der Arcturinae), den Serolidae (4 Arten), "Cirolanidae" (4 Arten), "Aegidae" (4 Arten), Sphaeromatidae (2 Arten), Munnidae (2 Arten) und Stenetriidae, Acanthaspidiidae und Haploniscidae (je 1 Art) an. Die hohe Anzahl der endemischen Arten der Arcturidae und Serolidae in dieser Region kann in dem (wahrscheinlichen) Gondwanaursprung dieser Familien begründet liegen (vgl. 6.2.2.1. und 6.2.3.). Die Arten einiger Familien (z. B. Sphaeromatidae, Idoteidae) dieser Region sind in der Antarktis während der Vereisungen wahrscheinlich ausgestorben, da sie den sich verschlechternden klimatischen Bedingungen nicht standhalten konnten. Da die endemischen südamerikanischen Arten der Familie Idoteidae und Unterfamilien Pseudidotheinae und Xenarcturinae jedoch phylogenetisch ursprüngliche Formen darstellen und auch verwandte Arten der Pseudidotheinae noch bei

den Kerguelen und bei Neuseeland vorkommen, ist es wahrscheinlich, daß sie während klimatisch günstigerer Zeiten die Küsten Südgonduanas besiedelten.

Da sich Südamerika erst vor ca. 30 - 22 Millionen Jahren im Tertiär von der Antarktis ablöste (vgl. 3.) und die heutige Entfernung zwischen Südamerika und der Antarktis nur ca. 1000 km beträgt, sind zwischen der südamerikanischen und der antarktischen Isopodenfauna auch mehr Artenübereinstimmungen zu vermuten als zwischen Afrika oder Australien und der Antarktis (vgl. 5.1. und 7.2.). Die Isopoden hatten nach der Öffnung der Drake-Passage ca. 22 Millionen Jahre zur unabhängigen Evolution sowohl in der Magellan-Region als auch in der Antarktis (speziell der Westantarktis und der Region der Antarktischen Halbinsel) zur Verfügung. Da, wie in 3.1. dargestellt, schon seit ca. 55 - 38 Millionen Jahren eine die Ostantarktis isolierende Strömung existierte und dadurch auch bereits die Wassertemperaturen etwas kühler waren, hatten die Arten, welche die Region der Antarktischen Halbinsel besiedelten möglicherweise auch eine etwas längere Zeit zur physiologischen Adaptation an die sich verschlechternden klimatischen Bedingungen zur Verfügung. Hinzu kommt, daß das Klima bei der Antarktischen Halbinsel milder ist (und möglicherweise auch zu Zeiten der maximalen Vereisungen milder war), da es stärker ozeanischen Einflüssen unterliegt als die übrigen Schelfbereiche der Hochantarktis, die eher kontinentalen Einflüssen unterliegen.

Da der Zirkumpolarstrom eine relativ hohe Geschwindigkeit besitzt (Hellmer & Bersch, 1985), war wahrscheinlich für benthische Schelfbewohner eine Migration von Südamerika in die Antarktis und umgekehrt schon bald nach der Öffnung der Drake-Passage (auch durch die klimatische Barriere der Antarktischen Konvergenz) nicht mehr möglich. Einige Autoren sind jedoch der Ansicht, daß über die Inseln des Scotia-Bogens auch heute noch ein faunistischer Austausch zwischen Südamerika und der Antarktis möglich ist (z. B. Dell, 1972; Fell, 1961). Da bei den Isopoden die Artengemeinsamkeiten von der Magellan-Region mit zunehmender Entfernung über die Inseln des Scotia-Bogens abnehmen wird deutlich, daß zumindest innerhalb dieser Tiergruppe ein Faunenaustausch zwischen der Magellan-Region und der Antarktischen Halbinsel nur selten stattfindet. Sieg (1988) nimmt aufgrund der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Tanaidacea sogar an, daß sich die Tanaidaceenfauna der Westantarktis nach der miozänen Vereisung aus Verwandten der Magellan-Region speist, da die Schelffauna der Tanaidacea im Tertiär völlig ausgestorben ist. Bei der Besiedlung der Antarktis durch die Isopoda lagen andere Prozesse zugrunde (vgl. 7.3.). Die Antarktische Halbinsel kann von Südamerika aus von benthischen Schelfarten (aufgrund der Tiefseebarrriere) nicht aktiv besiedelt werden. Auch die Wahrscheinlichkeit der Verdriftung ist sehr reduziert, da die Inseln des Scotia-Bogens alle von Tiefsee (Ausnahme: Falkland-Inseln) umgeben sind. Mögliche Mechanismen, die zu einer Verbreitung von Taxa von Südamerika aus in die Antarktis geführt haben könnten, wurden in 6.1. dargestellt. Eine Verbreitung über den Scotia-Bogen kann nur passiv über Wirte (Parasiten) oder durch Strömungen (Benthosbewohner könnten auf diese Weise mit Algen

verdriftet werden) oder Stürme (z. B. Zyklone von der Magellan-Region in Richtung der Antarktischen Halbinsel) erfolgt sein.

Während das Klima der Magellan-Region und der Falkland-Inseln noch kaltgemäßigt ist, sind für die bei Süd-Georgien siedelnden Organismen (aufgrund der Lage innerhalb der Antarktischen Konvergenz) schon besondere physiologische Anpassungen notwendig. Die Süd-Sandwich-Inseln sind geologisch wahrscheinlich jünger als Süd-Georgien (vgl. Andriashev, 1987), ihre Entstehung ist in unmittelbarem Zusammenhang mit der Bildung des tiefen Süd-Sandwich-Grabens zu sehen. Vergleicht man die Anzahl der Arten der Scotia-Inseln, die sie mit der Magellan-Region gemeinsam haben (nicht endemische Arten), so zeigt sich, daß die größte Artenübereinstimmung zwischen der Magellan-Region und den Falkland-Inseln besteht (was auf den breiten Schelf zurückgeführt werden kann), die Artenübereinstimmungen der weiteren Inseln des Scotia-Bogens und der Magellan-Region aber mit zunehmender Entfernung von Südamerika abnimmt (vgl. Tabelle 3). Der etwas höhere Prozentsatz der gleichen Arten der Süd-Shetland-Inseln mit der Arten der Magellan-Region ist wahrscheinlich auf die intensive Beprobung dieser Region (im Verhältnis zu Süd-Georgien, den Süd-Sandwich-Inseln und den Süd-Orkney-Inseln) zurückzuführen. Diese zoogeographischen Verhältnisse bei den Isopoden sprechen eher für eine weitgehend unabhängige Evolution der Magellanfauna und der Fauna der Süd-Shetland-Inseln, als für die Hypothese einer Besiedlung der Westantarktis durch Arten aus der Magellan-Region seit des späten Miozäns.

Tabelle 3: Vergleich der gemeinsamen (nicht endemischen) Arten der Inseln des Scotia Bogens mit denen der Magellan-Region (in der Magellan-Region wurden bisher 87 Isopodenarten nachgewiesen; vgl. 5.1.2.).

Region	Σ reg. Arten	Σ g. Arten / M (*)	% g. Arten/ M
Falkland-I.	70	31	19,7
Süd-Georgien	49	13	9,6
Süd-Sandwich-I.	16	6	5,8
Süd-Orkney-I.	26	5	4,4
Süd-Shetland-I.	91	13	7,3

(*) Σ g. Arten / M = Summe der gemeinsamen Arten, welche die jeweilige genannte Inselgruppe mit der Magellan-Region gemeinsam hat. In der nächsten Spalte wird der prozentuale Anteil der gemeinsamen Arten zu der Anzahl aller in beiden Regionen nachgewiesenen Arten dargestellt; Spalte 1 zeigt die Summe der regionalen (nicht endemischen) Arten.

7.2.3. Faunenelemente aus der Tiefsee

Die Untersuchung der horizontalen Verbreitung der antarktischen Isopoda (vgl. 5.2.; 6.2.) zeigt, daß die meisten Tiefseebewohner (der Antarktis, wie auch der Tiefsee der Welt-ozeane) zu den Janiroidea (Asellota) gehören (vgl. Abb. 50).

Abbildung 54 zeigt, daß Arten von 12 Isopodengattungen unterhalb von 3000 m Tiefe in der Antarktis siedeln. Dies sind die Gattungen Abyssianira, Acanthaspidia, AcanthoCOPE, Antennuloniscus, Rhabdomesus, Mesosignum, Microprotus, Rectarcturus, Rhabdomesus, Storothyngura, SyneuryCOPE und Zoromunna. Aber auch Arten der Gattung Ilyarachna (Abb. 53) sind in der Tiefsee am häufigsten. Die Vertikalverbreitung dieser Gattung erstreckt sich bis 7000 m Tiefe, da die Art Ilyarachna antarctica im Kermadec-Graben in dieser Tiefe gefunden wurde (Wolff, 1956). Sonst ist die Art im Südpolarmeer bis 3423 m Tiefe verbreitet. Da sie aber auch im tiefen Weddellmeer und östlich von Süd-Georgien gefunden wurde, ist es sehr wahrscheinlich, daß diese Art auch in größeren Tiefen im Süd-Sandwich-Graben siedelt. Die antarktischen Arten der beiden Gattungen Abyssianira und Haplomesus wurden in der Antarktis am Fuße des Kontinentalhangs in ca. 2600 m Tiefe nachgewiesen. Die meisten dieser Gattungen sind Tiefseegattungen, ihre Arten leiten sich phylogenetisch von Vorfahren aus der Tiefsee ab. Von den Gattungen Abyssianira und Bathygonium (Paramunnidae) wurden bisher nur in der südargentinischen Tiefsee (Abyssianira) und im Süd-Sandwich-Graben (Bathygonium) in der antarktischen Tiefsee je eine Art gefunden. Da diese Gattungen der Familie Paramunnidae angehören (vgl. Just, 1990; Wägele, 1989), deren Arten sich phylogenetisch von Schefformen ableiten, müssen auch die Vorfahren dieser beiden Gattungen auf dem Schelf gesiedelt haben. Es ist jedoch nicht bekannt, wann und wo die Eroberung der Tiefsee durch die Arten der Gattungen Abyssianira und Bathygonium stattfand.

Die Arten der Familie Nannoniscidae und Desmosomatidae besiedeln die Tiefsee der Weltozeane wahrscheinlich schon sehr lange (vgl. 6.2.6.6. und 6.2.6.7.). Daher müssen sich auch die in der antarktischen Tiefsee nachgewiesenen Arten der Gattungen Austro-niscus und Nannoniscus (Nannoniscidae) und Desmosoma (Desmosomatidae) von Vorfahren aus der Tiefsee ableiten. Die Familie Dendrotonidae besitzt viele Arten, die in der Tiefsee leben. Da eine phylogenetische Verwandtschaft dieser Familie zu den Haplomunnidae und Pleurocopidae besteht (vgl. 6.2.6.5.; Wägele, 1989), müssen auch die Arten der Gattung Acanthomunna irgendwann vom Schelf aus die Tiefsee erobert haben. Wann dies geschehen ist, läßt sich bisher nicht rekonstruieren. Die direkten Vorfahren von Acanthomunna spinipes, die in der antarktischen Tiefsee bei den Crozet-Inseln und bei der Davis-See aber auch vor Südafrika nachgewiesen wurden, besiedelten wahrscheinlich bereits die atlantische oder indische Tiefsee.

Katianira setifera (Katianiridae) wurde in der antarktischen Tiefsee bei Enderbyland (Ostantarktis) gefunden. Die meisten Funde der Arten der Gattung Katianira liegen aus der Nordhemisphäre (speziell der arktischen Region) vor. Die in der Antarktis nachgewiesene Art leitet sich von Vorfahren aus der Tiefsee des Pazifiks, Atlantiks oder Indischen Ozeans ab. Eine mögliche phylogenetische Verwandtschaft der Familie Katianiridae mit der Familie Acanthaspidiidae wird diskutiert (vgl. Svarvarsson, 1987; Wägele, 1989), ist aber noch nicht endgültig geklärt. In der Diskussion über den Ursprung der Familie Acanthaspidiidae (vgl. 6.2.6.1.) zeigte sich, daß sich die Gattung Acanthaspidia phylogenetisch von

der primitiveren Gattung Ianthopsis ableitet. Damit ist polare Emergenz für die Gattung Acanthaspidia nachgewiesen. Wann die Arten dieser Gattung die Tiefsee erobert haben, ist ungeklärt, wahrscheinlich besiedeln sie die Tiefsee aber schon sehr lange, da die Arten, die auch auf dem Kontinentalschelf nachgewiesen werden konnten (z. B. Acanthaspidia drygalskii) blind sind. Die in der antarktischen Tiefsee nachgewiesenen Arten der Gattung Acanthaspidia leiten sich wahrscheinlich von Verwandten aus der Tiefsee der Weltozeane ab, einige Arten haben den Schelf sekundär erobert (polare Emergenz dieser Arten aus der Tiefsee).

Aus der Familie Mesosignidae ist in der antarktischen Tiefsee nur Mesosignum antarcticum (Bellingshausen und Kosmonauten See) gefunden worden. Die nächsten Verwandten dieser Art besiedeln die pazifische Tiefsee vor Mittelamerika und die Karibik. Die genaue phylogenetische Stellung der Arten dieser Gattung ist nicht bekannt (vgl. Brandt, im Druck c). Die Arten der Familie Munnopsidae besiedeln die Tiefsee der Weltozeane schon lange (vgl. 6.2.6.2.). Die zoogeographische Herkunft der in der antarktischen Tiefsee nachgewiesenen Arten der Gattungen Disconectes (Eurycopinae), Echinozone und Ilyarachna (Ilyarachninae), Munnopsoides und Paramunnopsis (Munnopsinae) und Storothyngura (Acanthocopinae) kann nicht geklärt werden, da die phylogenetische Verwandtschaft zwischen den Tiefseearten ungeklärt ist und die Arten der Gattungen weltweit verbreitet sind. Die Arten der Gattung Coperonus (Lipomerinae) wurden bisher fast ausschließlich in der Westantarktis (Sub- und Hochantarktis) nachgewiesen (vgl. Brandt, in Vorbereitung). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die im Weddellmeer nachgewiesenen Arten von Vorfahren aus der atlantischen Tiefsee abstammen.

Der Ursprung der Arten der in der antarktischen Tiefsee und auf dem Schelf nachgewiesenen Gattungen der Familie Ischnomesidae (Baktromesus, Rhabdomesus, Ischnomesus und Haplomesus) und Haploniscidae (Antennuloniscus und Haploniscus) ist nicht bekannt. Die antarktischen Arten haben diesen Lebensraum ebenfalls über die Tiefsee erobert.

Die Tiefseegattungen Rectarturus (Arcturidae; vgl. 6.2.3.) und Zoromunna (Munnidae; vgl. 6.2.6.3.) leiten sich phylogenetisch von Schelfgattungen ab (polare Submergenz). Die Arten der Gattung Rectarturus wurden bisher nur in der argentinischen Tiefsee nachgewiesen. Daher ist es wahrscheinlich, daß die in der Scotia-See gefundene Art R. tuberculatus entweder von antarktischen Vorfahren oder von Vorfahren aus der südatlantischen Tiefsee abstammt. Zoromunna setifrons ist die einzige Art der Gattung, es ist nicht bekannt, wann diese Art die Tiefsee erobert hat und welches ihre nächsten Verwandten sind. Es wird deutlich, daß die meisten der in der antarktischen Tiefsee nachgewiesenen Arten die Tiefsee wahrscheinlich schon lange besiedeln. Einige Tiefseearten haben den Schelf der Antarktis erobert. Dies sind Baktromesus antarcticus, Ischnomesus antarcticus, Storothyngura robustissima, Acanthaspidia drygalskii und antarktische Arten der Gattungen Echinozone, Ilyarachna, Disconectes, Coperonus (vgl. 7.2.4.).

7.2.4. Submergenz versus Emergenz

Polare Sub- und Emergenzen von Isopoden werden bereits seit einigen Jahrzehnten diskutiert. Die bisherigen Überlegungen der Isopodologen wurden in 6.2.1. vergleichend gegenübergestellt.

Hessler & Thistle (1975) folgerten nach einer Diskussion über dieses Thema, daß sich ein großer Teil der Aselloten in situ in der Tiefsee entwickelt haben muß (vgl. Ekman, 1953: S. 310: "the deep-sea fauna has existed for a very long time"; Hessler & Wilson, 1983), außerdem stelle die Präsenz eines Taxons sowohl in der Tiefsee als auch auf dem Schelf keinen Beweis für ihren Flachwasserursprung dar. In der Tiefsee sind unter den Crustaceen besonders die Peracarida sehr zahlreich und außerdem äußerst divers (Sanders, 1979; Sanders, Hessler & Hampson, 1965). Wie die Diversität nehmen auch die Endemismen mit zunehmender Tiefe zu (Vinogradova, 1959), was vergleichbar mit den Verhältnissen in der Antarktis ist, wo mit Zunahme der südlichen Breite die Endemismen ebenfalls zunehmen. Als eine mögliche Ursache für die hohe Diversität der Peracarida in der Tiefsee wird die relativ hohe Stabilität der Umwelt diskutiert, die eine sehr spezialisierte Einnischung erlaubt sowie das geologische Alter dieses Lebensraumes (Sanders, 1969, 1977, 1979; Wilson & Hessler, 1987). Dieser "Stability-Time"-Hypothese von Sanders (1969) zur Erklärung der Diversität der peracariden Krebse in der Tiefsee stellen Dayton & Hessler (1972) ihre "Biological-Disturbance"-Hypothese gegenüber. Dayton & Hessler sind der Ansicht, daß die räumliche und zeitliche Homogenität der Tiefseelebensräume das Konkurrenzpotential der Benthosbewohner im Kampf um die ökologischen Nischen sehr stark begrenzt. Räuberische größere epibenthische Organismen oder Weidegänger hingegen würden die Konkurrenz des Makrozoobenthos erhöhen und den "Motor" für die Diversifikation darstellen.

Die Stabilität in der Tiefsee kann z. B. durch den Eintrag an größeren Nahrungsteilen (totes Tiermaterial) für kurze Zeit gestört werden (Stockton & De Laca, 1982). Solche Nahrungseinträge sind für die Aufrechterhaltung der Diversität in der Tiefsee außerordentlich wichtig (Grassle, 1977). Bei den Amphipoda gibt es in der Tiefsee einen hohen Prozentsatz an Gigantismus (De Broyer, 1977; vgl. auch Wolff, 1960), während bei den Isopoda kleinere, eher verzweigte Formen (Asellota, Janiroidea) dominant sind (Hessler & Wilson, 1983). Nach Thiel (1975) nimmt die Größe der Organismen mit zunehmender Tiefe und in Abhängigkeit von der Abnahme der Nahrungsressourcen ab; damit korreliert die Abnahme der Biomasse in größeren Tiefen. Große Individuen sind in der Tiefsee auch auf große Nahrungsmengen angewiesen. Diese können sie nur erhalten, indem sie sich räuberisch von anderen Lebewesen in ihrem Lebensraum ernähren oder indem sie saprophag (Macroflora und -fauna) leben (Dayton & Oliver, 1977; Wolff, 1979 a, b) und nur dann fressen, wenn tote Tiere den Tiefseeboden erreichen. Dies setzt physiologische Anpassungen, wie die Speicherung von Fettreserven (Siebenaller & Somero, 1989; Somero et al. 1983), über längere Zeiträume, voraus sowie eine große Mobilität dieser Organismen und die Fähigkeit, schnell schwimmen zu können. Die kleinen Detritusfresser hingegen leben

meist eingegraben im Substrat, wodurch sie wahrscheinlich Räubern entgehen; teilweise sind sie auch mit langen Dornen auf ihrer Körperoberfläche bewehrt (wie viele Arten der Tiefseeasellota), die einen Schutz gegen kleinere Räuber darstellen könnten. Isopoden und Amphipoden haben in der Tiefsee scheinbar unterschiedliche Lebensstrategien entwickelt. Diese Peracaridentaxa und auch die Tanaidacea sind in der Tiefsee erfolgreich. Ein Grund dafür könnte der Besitz eines Marsupiums und ihre damit verbundene Brutpflege sein, welche wahrscheinlich auch für die "Blüte" der Peracariden (die durch die Ausbildung des Marsupiums in Gondwanaland für die tertiären Klimaveränderungen gewissermaßen präadaptiert waren) in der Antarktis verantwortlich sind.

Belyaev (1974) schrieb, daß die Tiefseefauna sowohl "alte" Elemente beherbergt, als auch sekundäre Tiefseegruppen, die erst in jüngerer Zeit eine Einwanderung in diesen Lebensraum meistern konnten. Bei den meisten sekundären Tiefwasserformen nimmt die Anzahl der Arten mit zunehmender Tiefe ab, bei den phylogenetisch ursprünglichen Tiefseebewohnern hingegen scheint sie mit zunehmender Tiefe zuzunehmen (vgl. auch Kussakin, 1988).

Die phylogenetisch-zoogeographischen Analysen (6.2.2.) haben gezeigt, daß es eine Tiefseefauna gibt, welche die Tiefsee schon während langer Zeit besiedelt. Es gibt Einwanderungen aus der Antarktis in die Tiefsee (polare Submergenz), die mehrfach parallel und unabhängig stattgefunden haben (vgl. 6.2.2.). Zu den Taxa, für die nach dem heutigen Kenntnisstand Submergenz in die Tiefsee angenommen werden muß, gehören z. B. die Serolidae (Acutiserolis, Ceratoserolis, Cuspidoserolis), die Arcturidae (Dolichiscus, Oxyarcturus, Paradolichiscus, Rectarcturus), die Acanthaspidiidae (Acanthaspidia) und einige Arten der Stenetriidae. Arten der Familien, die sich durch einen munnoiden Habitus auszeichnen und die miteinander näher verwandt sind (Dendrotionidae, Haplomunnidae, Munnidae, Paramunnidae, Pleurocopidae) lassen sich von Vorfahren ableiten, die noch Augen besaßen. Diese Familien sind nach Wilson (1987) phylogenetisch ursprünglicher als die primitiven Janiridae. Wilson (1976), der die Phylogenie der Haplomunnidae diskutiert (Wilson, 1976, S. 571), hypothetisiert einen Ursprung dieser Familien aus Janiriden-ähnlichen Vorfahren, die im flachen Wasser gelebt haben (polare Submergenz). Die Arten der Familie Pleurogonidae, die nach Wilson (1980) in der Tiefsee viel häufiger vorkommen als auf dem Schelf und die besser an die Tiefsee angepaßt zu sein scheinen als die Munnidae, haben ihre Radiation wahrscheinlich in der Antarktis oder schon in Gondwana erfahren.

Die Acanthaspidiidae (Janiroidea) zeigen nach Kussakin (1973) Emergenz aus der Tiefsee (Gattung Acanthaspidia). Da sich jedoch Ianthopsis durch ursprünglichere Merkmale auszeichnet als die Gattung Acanthaspidia, ist es wahrscheinlicher, daß sich letztere aus Ianthopsis-ähnlichen Vorfahren, die Augen besaßen, abgeleitet haben (vgl. 6.2.6.1.). Damit zeigt auch diese Familie polare Submergenz in die Tiefsee. Die Gattungen der Nannoniscidae (vgl. 6.2.6.6.; Siebenaller und Hessler, 1977, 1981), Munnopsidae, Ischnomesidae und Haplomunnidae, besitzen überwiegend Tiefseegattungen, die phylogenetisch ursprünglicher

sind als die Gattungen, die einige wenige Arten besitzen, welche den Kontinentalschelf erobert haben: Alle Arten dieser Familien (auch die Schelfarten) sind blind und besiedeln die Tiefsee wahrscheinlich schon seit langer Zeit (vgl. 6.2.2.). Die Desmosomatidae (Hessler, 1970), die Schwestergruppe zu der Nannoniscidae (vgl. 6.2.6.7., Brandt, im Druck; Wägele, 1989) besiedeln die Tiefsee ebenfalls schon lange. Nach einer Revision dieser Familie wird sich zeigen, daß die endemischen Arten, die auf dem antarktischen Schelf gefunden werden können, sich phylogenetisch von den antarktischen Tiefseearten ableiten (polare Emergenz).

Für einige Familien der Janiroidea (Echinothambematidae, Janirellidae, Joeropsidae, Microparasellidae, Mictosomatidae) bleibt ihr genauer Ursprung noch zu klären, ihre näheren Verwandten sind bisher nicht bekannt; von diesen Familien wurden in der Antarktis bisher keine Arten nachgewiesen.

Die in den Kapiteln 6.2.2. ff. dargestellten Überlegungen haben ergeben, daß sowohl polare Sub- als auch Emergenz bei unterschiedlichen Isopodentaxa stattgefunden haben. Die von Knox & Lowry (1977) dargestellte Abbildung zum Ursprung und zur Verbreitung der antarktischen marinen Fauna (siehe Abb. 9), müßte daher um dicke Pfeile, die in die Tiefsee weisen, ergänzt werden.

7.3. Effekte der miozänen Vereisung

Die geologischen und hydrologischen Veränderungen, welche die miozäne Vereisung bewirkt haben, wurden in Kapitel 3. zusammenfassend dargestellt.

Die Vereisung des Kontinentes führte nicht nur zu einem fast vollständigen Auslöschen der Flora und Fauna des Festlandes (vgl. 3.1.1.1.; 3.1.1.2.; Birkenmajer, 1987), sie hatte auch tiefgreifende Folgen für die marinen Organismen, da sich die Wasseroberflächentemperaturen vom Eozän bis zum Miozän um ca. 15 °C abkühlten (vgl. 3.1.1.; Menzies et al., 1973; Shackleton & Kennett, 1975 a).

Diese starken klimatischen Veränderungen haben dazu geführt, daß nur jene Organismen in den antarktischen Gewässern überleben konnten, die entweder an diese extremen Lebensbedingungen präadaptiert waren oder so hohe physiologische Toleranzen aufwiesen, daß sie dieser starken Abkühlung standhalten konnten (Umminger, 1977). Arnaud (1977) beschreibt die Anpassungen an die niedrigen Temperaturen von Fischen in der Antarktis entweder als "resistance adaptations", wenn die Toleranzgrenze für die niedrigste Temperatur, welcher der Organismus noch standhalten kann, herabgesetzt wird, oder als "capacity adaptations", wenn eine Erhöhung der Stoffwechselrate erreicht wird. White (1977) bringt zum Ausdruck, daß das polare Ökosystem für die Organismen sehr stark limitierende Faktoren aufweist. Die Peracariden konnten wahrscheinlich durch ihre Brutpflege (Besitz des Marsupiums, das den Larven Schutz [vor Räubern und gegen Verdriftung durch Strömung] bietet) der tertiären Klimaveränderung standhalten und sind daher im Südpolarmeer erfolgreicher als andere Crustaceen. Die Aufzucht der Larven im Marsupium hat jedoch auch eine eingeschränkte Verbreitungsmöglichkeit zur Folge, die nach

White (1977) als ein möglicher Grund für die hohe Endemismusrate in der Antarktis betrachtet werden kann.

Die Abkühlung des Südpolarmeeres ließ an der Oligozän-Miozän-Grenze zuerst eine Eisddecke in der Westantarktis entstehen, die bis zum Meer reichte (Denton et al., 1970). Insgesamt akkumulierte im Miozän ca. die Hälfte der heute in der Antarktis vorhandenen Eismasse. Diese Vereisung führte zu einem Absinken des Meeresspiegels und weiteren, in 3.1.1. beschriebenen Folgen. Trotz der starken Eisausdehnung, die gegen Ende des Miozäns und während des beginnenden Pliozäns am größten war, ist ein Überleben einiger mariner Taxa in der Antarktis in biologischen Refugien während dieser Eiszeitalter (da die Artenzahl innerhalb einiger Taxa in der Antarktis sehr hoch ist, z. B. *Antarcturus*, *Antias*, *Munna*) und dort auch viele endemische Arten [302] siedeln) ebensogut möglich, wie eine Radiation dieser Formen. Sieg (1988) stellt fest, daß bei den Tanaidacea im Eozän bereits alle rezenten Familien evolviert waren, in der Antarktis heute aber nur phylogenetisch abgeleitete Taxa siedeln. Daher geht Sieg davon aus, daß es während des großen Kälteeinbruches zu einer fast vollständigen Auslöschung der Tanaidaceenfauna in der Antarktis kam und später kalt-stenotherme eurybathe Arten den Schelf neu erobert haben.

Sieg konnte nachweisen, daß sich die heutige antarktischen Tanaidaceenfauna aus Arten speist, die sich phylogenetisch von Verwandten aus der Tiefsee ableiten. "Erst im Pliozän dann, als es nach der Phase maximaler Vereisung zu einem geringfügigen Temperaturanstieg kam, wurde die Fauna der Westantarktis durch zum Teil phylogenetisch ursprünglichere Formen aus der Magellan-Region ergänzt" (Sieg, 1988: S. 377). Nach Meinung Siegs (1988) deuten die aus anderen Crustaceenordnungen zur Verfügung stehenden Daten (Cirripedia, Ostracoda, Decapoda und Isopoda) in die gleiche Richtung. Ein vollständiges Aussterben der antarktischen Schelffauna im Miozän und eine sich an diese maximale Vereisung anschließende schnelle Radiation einiger Taxa wäre zwar prinzipiell möglich gewesen, ist jedoch unwahrscheinlich, da die phylogenetischen Analysen und zoogeographischen Vergleiche einiger Taxa ergeben haben, daß die Antarktis auch phylogenetisch ursprünglichere Formen beherbergt, die diesen Lebensraum schon vor der miozänen Vereisung besiedelt haben müssen (Isopoda: Serolidae, Arcturidae; Amphipoda: Iphimedidae).

Die Ostracoda sind sehr gute Leitfossilien (Hartmann, 1986), die wahrscheinlich seit dem Eozän (Hartmann, 1988) auftreten. Nach einer vergleichenden Untersuchung der antarktischen benthischen Ostracoden stellte Hartmann (1990) fest, daß der überwiegende Teil der antarktischen Ostracodenfauna einer alten Litoralfauna angehört (Fossilien und Lichtsinnesorgane weisen darauf hin). Nur ein kleiner Teil der Taxa entstammt vermutlich der Tiefsee. Sie ersetzen die aussterbenden litoralen Gruppen (Hartmann, 1990).

Die Vertikalverbreitung der Isopoden wurde in 5.2. dargestellt. In Abbildung 52 wurde die bathymetrische Verbreitung der antarktischen Schelfgattungen dargestellt. Es zeigte sich, daß von den 121 antarktischen Isopodengattungen 72 Gattungen der Magellan-Region und der Antarktis bisher nur auf dem Schelf nachgewiesen wurden. Von diesen sind nur

die Gattungen Baktromesus und Ischnomesus Tiefseegattungen, von denen in der Antarktis nur jeweils eine Art auf dem Kontinentalschelf siedelt. Das heißt, in der Sub- und Hochantarktis sind 70 Isopodengattungen nur auf dem Schelf vertreten (Abb. 52). Die Summe der antarktischen Schelfarten dieser Gattungen (vgl. Abb. 12 - 46) ist 226. Nach Sieg (1988) müßte die Schelffauna während der miozänen Vereisung ausgestorben und erst im Pliozän durch Arten aus der Magellan-Region wiederbesiedelt worden sein. Für diese Besiedlung hätten ca. 13 Millionen Jahre zur Verfügung gestanden. In der Diskussion über die Faunenelemente aus der Magellan-Region (vgl. 7.2.2.) wurde deutlich gemacht, daß die Anzahl der Arten, welche die einzelnen Inseln oder Inselgruppen des Scotia-Bogens mit der Magellan-Region gemeinsam besitzen, von den Falkland-Inseln mit zunehmender Entfernung vom südamerikanischen Festland (Süd-Georgien, Süd-Sandwich-Inseln, Süd-Orkney-Inseln) abnimmt. Diese Tatsache und die für das Südpolarmeer nachgewiesene hohe Endemismusrate der Isopoden (87 %; vgl. 5.1.2.) sprechen gegen die von Sieg (1988) postulierte "junge" Crustaceenfauna der Antarktis. Die 226 Schelfarten hätten nach seiner Hypothese die Antarktis seit dem Pliozän entweder über die Magellan-Region (denn Einwanderungen in die Antarktis aus der Tiefsee gibt es nur sehr wenige; vgl. 6.2.; 6.2.6.2.; 6.2.6.6. - 6.2.6.8.; 7.2.3.) erreicht haben müssen oder in der Antarktis in maximal 13 Millionen Jahren eine Radiation erfahren haben, die eine so hohe Artenzahl hervorgebracht hätte, was für die Isopoda, Amphipoda und Ostracoda unwahrscheinlich erscheint. Die phylogenetisch-biogeographischen Analysen der Isopoden zeigen außerdem, daß zumindest für die Radiation der Arten der Familien Serolidae und Arcturidae (Schelffamilien) ein längerer Zeitraum (mehr als 55 Millionen Jahre) zur Verfügung gestanden haben muß. In 7.2.2. wurden die Schwierigkeiten diskutiert, die einer Migration von benthischen Taxa aus der Magellan-Region über den Scotia-Bogen zur Antarktischen Halbinsel entgegenstehen. Der Zirkumpolarstrom könnte eine Verbreitung von vagilen Organismen, möglicherweise auch eine Verdriftung von benthischen Organismen über treibende Pflanzenteile bis zu den Süd-Sandwich-Inseln unterstützen; wie aber sollten diese Organismen denn die Süd-Shetland-Inseln oder die Antarktische Halbinsel entgegen dieser Strömung erreicht haben? Es ist zwar denkbar, daß einige Individuen durch sehr starke Winde auch mit Pflanzenteilen bis zur Antarktischen Halbinsel verdriftet sein könnten, was z. B. für Arten der Gattungen Phycolimnoria, Cassidinopsis, Cymodocella, Ischyromene und Euvalentina angenommen werden kann (Cymodocella tubicauda ist die einzige Art, die sich - wahrscheinlich von der Antarktischen Halbinsel aus - zirkumantarktisch ausgebreitet hat); die hohe Rate endemischer antarktischer Arten zeugt jedoch davon, daß eine solche Verbreitung von Südamerika aus (möglicherweise auch über den Zirkumpolarstrom) sehr selten sein muß.

Biologische Refugien

Die hohe Anzahl der antarktischen (Sub- und Hochantarktis) endemischen Isopodenarten (302), die hohe Anzahl der Schelfarten (226), wie die Tatsache, daß nur relativ wenige Isopodenarten den antarktischen Kontinentalschelf von der sie umgebenden Tiefsee aus

erobert haben (z. B. Ischnomesus antarcticus, Baktromesus antarcticus, Arten der Gattungen Desmosoma, Austroniscus und Nannoniscus) lassen vermuten, daß ein Teil dieser Fauna (auch der Schelfarten) die miozäne Vereisung in biologischen Refugien überlebt haben muß. Für die Evolution dieser Artenfülle wäre ein Zeitraum ausgehend von dem Pliozän wahrscheinlich nicht ausreichend lang gewesen.

Während des späten Miozäns und des beginnenden Pliozäns bedeckten die Eismassen wahrscheinlich den gesamten Kontinentalschelf, was dazu führte, daß die litoralen Organismen entweder ausstarben oder in biologischen Refugien überlebten. Dies kann, wie bereits erwähnt, möglicherweise in der ostpatagonischen Region geschehen sein (Van Zinderen Bakker, 1970), oder bei den Inseln des Scotia-Bogens, die nicht vereist waren. Es wäre auch denkbar, daß einige Taxa durch die sich nach Norden ausbreitenden Eismassen nur bei nördlicheren Inseln, wie King-George, Elephant oder den Süd-Orkney-Inseln überleben konnten, von wo aus sie nach der maximalen Vereisung die Region der Westantarktis (Antarktischen Halbinsel, Bellingshausen-See und Weddellmeer) wiederbesiedeln konnten, da es in der Antarktis keine Konkurrenz gab. Eine Migration zu den Süd-Orkney-Inseln würde wahrscheinlich aufgrund der West-Ost-Strömung des Zirkumpolarstromes möglich sein, der umgekehrte Weg zurück zur Antarktischen Halbinsel ist jedoch schwer vorstellbar. Eine andere Vermutung wäre, daß Verwandte der Organismen, die auf dem Schelf durch das Eis verdrängt wurden, die Zeit der starken Vereisung in der oberen Region des Kontinentalthanges überlebt haben könnten und später von dort aus im Pliozän oder Pleistozän zurück auf den Schelf gewandert sind. Der starke Meeresspiegelabfall könnte diese Strategie begünstigt haben, einige Organismen könnten durch ein solches Überleben auch Präadaptation an eine Einwanderung in die Tiefsee erlangt haben (vgl. Submergenz von antarktischen Seroliden, die Tiefseegattungen leiten sich phylogenetisch von Vorfahren aus der Antarktis ab [vgl. 6.2.2.1.]). Eine wahrscheinlichere und einfachere Erklärung für das Überleben der Schelfisopoden während der tertiären Vereisungen wäre jedoch, daß zumindest ein Teil der Arten in tieferen, eisfreien Regionen auf dem Kontinentalschelf (wie z. B. in der tiefen Halley Bucht im Weddellmeer) überlebt hat. Unter der dicken Eisdecke konnte es keine Primärproduktion geben, die Strömungsverhältnisse während der Glazialzeiten veränderten sich stark, Vertikalströmungen in und aus der Tiefsee verloren ihre Wirksamkeit. Dennoch haben möglicherweise horizontale Strömungen unter der Eisdecke genügend Nahrung eingetragen, die ein Überleben einiger Benthosbewohner sicherstellte. Einige benthische Schelforganismen haben wahrscheinlich die tertiären Klimakatastrophen in biologischen Refugien auf dem Schelf überlebt haben, wofür es Argumente gibt. Littlepage & Pearse (1962) haben erstmalig gezeigt, daß 22 km von der Schelfeiskante entfernt im Rossmeer Benthosgemeinschaften existierten (z. B. Actinien, Polychaeten, Copepoden, Amphipoden, Isopoden, Tanaidaceen, Echinoiden). Einige Jahre später wurden cryopelagische Fische (T. borchgrevinki) in 80 km Entfernung vom offenen Rossmeer unter einer 275 m dicken Eisschicht gefunden (vgl. Andriashev, 1987). 1979 wurden jedoch noch weitaus spektakulärere Funde gemacht. Unter dem Rosseisshelf

wurden 475 km vom offenen Meer entfernt in 597 m Tiefe Benthosgemeinschaften nachgewiesen (vgl. Azam et al., 1979; Bruchhausen et al., 1979; Lipps et al., 1979). Dieses Bohrloch (J9) befand sich bei 82°22.5'S 168°37.5'W, das Meereis war 420 m dick, die Wassersäule darunter betrug 237 m (Lipps et al., 1979). Neben den Fangkäfigen für die Organismen wurden außerdem Kameras eingesetzt und Wasser-, wie auch Bodenproben, genommen. Nach wenigen Stunden waren bereits 131 Amphipoden (*Orchomene spec.*) und ein Individuum von *Ceratoserolis trilobitoides* (Isopoda) in dem Käfig, die Aufnahmen zeigten jedoch, daß mindestens 400 - 500 Amphipoden um den Käfig herumschwammen (Lipps et al., 1979; vgl. auch Stockton, 1982). Auch Fische (*Trematomus loennbergi*; vgl. Andriashev, 1987) wurden neben Meiofauna (Muscheln, Schnecken, Ostracoden und Foraminiferen) nachgewiesen. Infauna fehlte: Azam et al. (1979) wiesen nach, daß die mikrobielle Aktivität in dem Sediment sehr gering (vergleichbar mit den Werten von Tiefseeproben) waren. "This is 10^3 to 10^4 times less activity than in the Ross Sea around McMurdo Sound, and is probably the slowest rate of turnover of D-glucose pool reported for any oceanic environment" (Azam et al., 1979: S. 452). J9 beweist, daß auch ohne Primärproduktion Leben von Benthosorganismen unter dem Eis existiert. Es gibt daher keinen Grund zu der Annahme, daß während des Tertiärs kein Leben zwischen Eis und Schelf möglich gewesen sein könnte. Diese Argumente, die für das Überleben (eines Teils der benthischen Isopoden) sprechen, zeigen, daß Siegs (1988) Hypothese der jungen Crustaceenfauna der Antarktis zumindest für einige Crustaceentaxa (Isopoda: Serolidae, Arcturidae; Amphipoda: Iphimediidae; einige Arten der Ostracoda) sehr unwahrscheinlich ist.

7.4. Hohe Endemismusrate

Zu den Effekten der miozänen Vereisung gehört auch die hohe Endemismusrate unterschiedlicher Taxa, die aus der Isolation der Antarktis resultiert. Unter den Endemiten (302 Arten = 87 %) befinden sich auch sehr viele Schelfarten (226 von 346 Isopodenarten der Sub- und Hochantarktis wurden auf dem Schelf nachgewiesen). Auch bei den Amphipoden beträgt der Anteil der Endemiten 90 % (vgl. 4.1.). Diese Fakten sprechen gegen die Theorie von Sieg (1988) (vgl. 4.1. und 5.1.2.). Wie in 4.1 dargestellt, liegt der Prozentsatz an Endemismen vieler Taxa in der Antarktis weit über 70 % (Schwämme, Actiniaria, Echinodermata, Ascidiacea), bei einigen Taxa sogar fast 90 % (Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Tanaidacea der Ostantarktis, Fische [Nototheniiformes]). Die Evolution so vieler endemischer Arten aus den verschiedenen Tierstämmen im Südpolarmeer seit dem späten Pliozän ist sehr unwahrscheinlich. Die phylogenetisch-biogeographischen Untersuchungen an den Isopoda zeigen, daß dies zumindest für die Isopodenfamilien Serolidae, Arcturidae, Acanthaspidiidae, Stenetriidae, Munnidae, Paramunnidae, Dendrotionidae und für die Cymothoidea wahrscheinlich nicht zutrifft (vgl. 6.2.2). Bei den Fischen nimmt z. B. die Anzahl an endemischen Arten von der Hochantarktis zur Subantarktis, den ihr benachbarten Inseln und der Magellan-Region hin ab (vgl. 4.1.), was ebenfalls gegen die Hypothese sprechen würde,

daß während des Miozäns alle antarktischen Arten ausgestorben sind und sich die Fauna der Westantarktis erst im Pleistozän wieder aus Magellanarten speiste.

Da bisher für keine anderen antarktischen Taxa phylogenetisch-biogeographische Untersuchungen durchgeführt wurden, können keine Aussagen über die phylogenetische Stellung ihrer endemischen antarktischen Arten gemacht werden. Ob ähnlich wie bei einigen Isopodentaxa (vgl. 6.2.2., bei vielen Familien, die Submergenz in die Tiefsee zeigen) die Antarktis nach ihrer Isolation von Gondwanaland als "Inkubator" (vgl. Watling & Thurstone, 1989) für eine Radiation auch bei anderen Taxa fungiert hat, bleibt noch zu klären.

7.5. Horizontale und vertikale faunistische Regionen

Es ist sehr schwierig, allgemeingültige zoogeographische Regionen auf der Grundlage aller antarktischen Taxa aufzustellen. Die am häufigsten zitierte Definition von Hedgpeth (1969) scheint heute von den meisten Autoren angenommen worden zu sein. Diese Einteilung trifft jedoch für die Isopoda nicht uneingeschränkt zu (vgl. 5.1. und 5.1.1.), denn es ist sehr schwierig exakte zoogeographische Regionen mit klaren Grenzen zu formulieren, da es überall faunistische Übergangsbereiche gibt (vgl. 4.5.2.). Durch genaue Untersuchungen der horizontalen und vertikalen Verbreitung von Arten sowie ihrer phylogenetischen Stellung kann die Herkunft dieser Faunenelemente und die Frage, ob die eurybathen antarktischen Arten sub- oder emergente Formen darstellen, weitgehend geklärt werden (vgl. 6.).

Viele Faunenelemente sind auf dem Schelf nicht sehr zahlreich vertreten, kommen aber in größeren Tiefen häufiger vor (vgl. 4.2.2., 4.2.3.). Diese Fauna könnte sich aus den benachbarten Tiefseebecken ableiten oder durch die zunehmende Vereisung (aufgrund einer fehlenden Thermokline [Kussakin, 1973]) in tiefere Bereiche abgewandert sein (Sub- und Emergenz von Taxa, vgl. 4.2.3., 6.2.1. - 6.2.6.8. und 7.2.4.).

Phylogenetische Analysen (vgl. 6.2.2.) haben in Verknüpfung mit den zoogeographischen Daten für die Isopoda ergeben, daß sich die antarktischen Gattungen entweder nur aus reinen Schelf- oder Tiefseearten zusammensetzen oder den Gattungen Arten angehören, die Sub- oder Emergenz im Südpolarmeer zeigen und daher auch am Kontinentalhang häufig vertreten sind.

Reine Schelfgattungen in der Magellan-Region und der Antarktis sind: Plakathrium (Plakathriidae); Phycolimnoria (Limnoriidae); Cassinopsis, Cilicaeopsis, Cymodocea, Cymodocella, Euvalentinia, Exosphaeroma, Ischyromene, Isocladus, Sphaeroma (Sphaeromatidae); Aega, Rocinela (Aegidae); Cirolana, Natatolana (Cirolanidae); Protognathia (Protognathiidae); Acanthoserolis, Cristaserolis, Frontoserolis, Heteroserolis, Leptoserolis, Serolis, Spinoserolis, Thyanoserolis (Serolidae); Austrofilus, Caecianiroopsis, Ectias, Iais, Iathrippa, Neojaera (Asellota, Janiroidea, Janiridae); Antennulosignum, Austrosignum, Coulmannia, Paramunna, Pleurogonium, Pleurosignum (Paramunnidae); Echinomunna, Munna (Munnidae); Cleantis (Valvifera, Holognathidae), Crabyzos, Erichsonia, Idotea, Pentidothea (Valvifera, Idoteidae); Arcturides, Astacilla, Cylindrarcturus, Fissarcturus, Litarcturus, Neastacilla, Neoarcturus, Pseudidothea, Tuberarcturus, Xenarcturus (Valvifera, Arcturidae); Glyptonotus, Macrochirido-

thea, Notidothea (Valvifera, Chaetiliidae); Antias (Janiroidea, Pleurocopidae); antarktische Gattungen der Anthuridae, Hyssuridae und Paranthuridae (Anthuridea); Gnathia (Cymothoidea, Gnathiidae).

Reine Tiefseegattungen in der Antarktis sind: Abyssianira (Paramunnidae); Zoromunna (Munnidae); Acanthocope, Microprotus, Storhyngura (Janiroidea, Munnopsidae, Acanthocopiniae); Syneurycope (Janiroidea, Munnopsidae; Syneurycopinae); Betamorpha (Janiroidea, Munnopsidae, incertae sedis); Mesosignum (Mesosignidae); Antennuloniscus, Haploniscus (Haploniscidae); Haplomesus, Rhabdomesus (Ischnomesidae); Rectarcturus (Valvifera, Arcturidae).

Submergente antarktische Gattungen, die Schelf- und Tiefseearten besitzen, die sich aber phylogenetisch von Schelfformen ableiten, sind: Acutiserolis, Ceratoserolis, Cuspidoserolis (Serolidae); Anuropus (Cymothoidea, Anuropidae); Joeropsis (Janiroidea; Joeropsidae); Bathygonium, Neasellus (Janiroidea, Paramunnidae); Astrurus (Janiroidea, Munnidae); Zenobianopsis (Valvifera, Holognathidae); Acantharcturus, Antarcturus, Chaetarcturus, Dolichiscus, Oxyarcturus, Paradolichiscus (Valvifera, Arcturidae); Acanthaspidia, Ianthopsis (Janiroidea, Acanthaspidiidae); Stenetrium (Stenetriidae); Euneognathia (Cymothoidea, Gnathiidae).

Emergente antarktische Gattungen, die Tiefsee- und Schelfarten besitzen, die sich aber phylogenetisch von Tiefseegattungen ableiten: Austroniscus, Nannoniscus (Janiroidea, Nannoniscidae), Desmosoma (Janiroidea, Desmosomatidae); Coperonus, Lionectes (Janiroidea, Munnopsidae, Lipomerinae); Echinozone, Ilyarachna (Janiroidea, Munnopsidae; Ilyarachninae); Disconectes, Eurycope (Janiroidea, Munnopsidae, Eurycopinae); Munnopsoidea, Munnopsurus, Paramunnopsis, (Janiroidea, Munnopsidae, Munnopsinae); Munneurycope (Janiroidea, Munnopsidae, incertae sedis); Baktromesus, Ischnomesus (Janiroidea, Ischnomesidae).

Diese Darstellung zeigt, daß innerhalb der antarktischen Isopoda nur Arten einiger Gattungen der antarktischen Janiroidea Emergenz aus der Tiefsee zeigen.

Es läßt sich in fast allen Taxa (Ausnahme: Fische) eine hohe Artenzahl in der Magellan-Region, in der Region des Scotia-Bogens und bei der Antarktischen Halbinsel feststellen. Dies liegt wahrscheinlich sowohl an den günstigeren klimatischen Bedingungen und an dem gemäßigten klimatischen Einfluß, dem auch die Antarktische Halbinsel noch unterliegt (vgl. Hedgpeth, 1977; Knox, 1970; 4.5.2.) als auch an der Tatsache, daß sich Südamerika erst vor ca. 22 Millionen Jahren vollständig von der Antarktischen Halbinsel trennte und auch heute mit nur ca. 1000 km Entfernung der nächste Kontinent ist. Daher war ein Faunenaustausch zwischen diesen Regionen länger möglich als z. B. zwischen Australien oder Afrika und der Antarktis.

Die West-Wind-Drift könnte ebenfalls als mögliches Verbreitungselement fungieren, (Dell, 1972). Sie existiert seit des Tertiärs und könnte für benthische Organismen im Zusammenhang mit treibenden Pflanzenteilen oder Eisschollen von Bedeutung sein. Eine derartige Verbreitung ist jedoch für Tiefwasserformen nicht sehr wahrscheinlich (vgl. 7.2.2.). Für

Echinodermata (Asteroidea) wurde eine Verdriftung ihrer Larven durch den Zirkumpolarstrom (vor allem in der Subantarktis) nachgewiesen (vgl. Fell & Dawsey, 1969). Für die Brutpflege betreibenden Peracariden ist eine solche Verbreitung jedoch nicht sehr leicht möglich (vgl. 6.1. und 7.2.2.). Die Mollusca, die balaniformen Cirripedier, wie auch andere sessile Taxa, besiedeln in der Antarktis den oberen Litoralbereich nicht, was wahrscheinlich an dem Eisgang liegt (vgl. z. B. Newman & Ross, 1971).

Einige Taxa, wie zum Beispiel Arten der Arcturidae (Valvifera) und Serolidae, zeichnen sich durch einen hohen Grad an Endemismen und die Präsenz phylogenetisch urtümlicher Formen (z. B. Pseudidothea scutata [Stephensen, 1947]), auch im antarktischen (Sub- und Hochantarktis) Schelfbereich, aus (vgl. 7.3.). Die Pseudidotheinae besiedeln den Schelf der Antarktischen Halbinsel und kommen bei den Süd-Shetland-Inseln vor, die von ihren Vorfahren abgeleiteten Arcturinae (z. B. primitive Gattungen wie Antarcturus) haben auch die Hochantarktis erfolgreich erobert, wo sie eine Radiation erfahren haben (vgl. 6.2.3.). Dies ist auch für Arten der Serolidae sowie der Iphimediidae (Amphipoda) und Arten der nototheniiformen Fische nachgewiesen. Diese Taxa können aufgrund ihrer Abundanz und Diversität im antarktischen Litoralbereich während der maximalen Vereisung nicht ausgestorben sein, sie müssen in Refugien überlebt haben (vgl. 7.3.).

Süd-Georgien hat für die Verbreitung vieler Taxa eine besondere Bedeutung und zeichnet sich, wenn nicht durch einen hohen Grad an endemischen Formen, so durch eine von den übrigen Inseln des Scotia-Bogens distinkte Fauna aus (vgl. 4.2.). Bei Süd-Georgien kommen 9 endemische Isopodenarten vor, das sind ca. 18 % der dort nachgewiesenen Arten, weniger als bei den Falkland-Inseln, wo 22 endemische Arten (31 %) nachgewiesen wurden (vgl. 3.1.; 4.1.; 4.5. und 5.1.2.). Von den Ascothoracidae kommt z. B. Ascothorax bulbosus nur bei Süd-Georgien vor. Auch die Amphipoda, Tanaidacea, Bivalvia, Ascidiacea und die Fische besitzen Arten, die nur bei Süd-Georgien vorkommen. Für die Asteroidea bildet Süd-Georgien eine Verbreitungslücke zwischen den Magellanarten und den hochantarktischen Arten (Fell, 1961). Die von den Falkland-Inseln deutlich zu unterscheidende Fauna Süd-Georgiens, wie auch das Fehlen von Arten, die bei Südpatagonien, Feuerland und den Falkland-Inseln vorkommen (z. B. Arten der Gattungen Cymodocea, Exosphaeroma, Sphaeroma und Isocladus), läßt sich durch den Einfluß des kalten Zirkumpolarstromes, der auf Süd-Georgien schon polares Klima hervorruft (die Insel liegt außerdem innerhalb der Antarktischen Konvergenz) erklären. Im Gegensatz dazu ist das Klima der Falkland-Inseln, die noch mit dem patagonischen Schelf in Verbindung stehen und durch die vorgelagerte, weiter nach Süden reichende Magellan-Region weniger stark der West-Wind-Drift exponiert sind, noch relativ gemäßigt.

Viele der in der Westantarktis am häufigsten verbreiteten Arten wurden aber auch mit einigen Funden aus der Ostantarktis bekannt (z. B. Accalathura gigantissima, Antarcturus hiemalis, A. johnstoni, Coulmannia spinifer, Ectias turqueti, Serolis glacialis u.a.; vgl. 5.1.1.) was entweder durch die West-Wind-Drift oder die Ost-Wind-Drift entlang des Kontinentes (umgekehrtes Verhältnis) begünstigt werden könnte.

Die von Kussakin (1967, 1973) vorgestellte Einteilung der Antarktis in biogeographische Regionen auf der Grundlage von horizontalen Verbreitungsdaten der Isopoda wurde bereits dargestellt (vgl. 4.2.). Inzwischen hat sich die Anzahl der für die Antarktis beschriebenen Isopodenarten mehr als verdoppelt, die von Kussakin beschriebenen Regionen sind aufgrund der Neufunde für viele Taxa nicht mehr gültig, da viele Gattungen auch in anderen Regionen nachgewiesen worden sind. Kussakin untergliederte die Antarktis auf der Grundlage der Wassermassen zunächst in 4 Zonen. Diese Einteilung ist nicht sinnvoll, da die Isopodenarten nicht endemisch für diese Regionen sind und sowohl aktive Migrationen in andere Regionen möglich sind (wie z. B. für *Aega*; vgl. 6.1.) als auch die Möglichkeit der passiven Verdriftung (durch die Ost- oder Westwinddrift) gegeben ist (vgl. 6.1.). Die Aufteilung der Ostantarktis in einen pazifischen und einen indischen Sektor trifft nicht zu, da viele der in der Ostantarktis nachgewiesenen Arten von Neuschwabenland bis Kap Adare gefunden worden sind (vgl. Abb. 12 - 47). Die Region von Grahamland bis zur Bellingshausen-See zeichnet sich durch eine enge faunistische Anbindung an die nördliche Antarktische Halbinsel und die Süd-Shetland-Inseln (nach Kussakin der atlantische Sektor) aus (28 Arten; vgl. Abb. 48). Die vierte Region (Süd-Georgien, Shag-Rocks, die Süd-Sandwich-Inseln und Bouvet) muß um die Süd-Orkney und die Süd-Shetland-Inseln ergänzt werden (vgl. 4.5.2.), die für die Isopoda faunistisch die Scotia Region bilden. Die Übereinstimmung an Arten von Süd-Georgien und den Süd-Sandwich-Inseln ist geringer als von Süd-Georgien und den Süd-Orkney-Inseln. Kussakin charakterisierte auch eine ostantarktische Gruppe mit 62 Arten (inzwischen sind in der Region 111 Arten nachgewiesen worden). Da die Ostantarktis auch eine faunistische Anbindung an die Westantarktis (besonders im Weddell- und Rossmeer) aufweist wird deutlich, daß eine zoogeographische Untergliederung in Ost- und Westantarktis nicht möglich ist und die Grenzen dieser Regionen nur auf der Grundlage von geologischen Verhältnissen (Transantarktisches Gebirge) festlegbar sind. Die von Kussakin für die Ostantarktis genannten charakteristischen Gattungen *Antarcturus* und *Serolis* sind inzwischen zirkumantarktisch nachgewiesen (vgl. 5.1.; 6.2.2.1. und 6.2.3.). *Coulmannia*-Arten wurden auch im Weddellmeer und bei Süd-Georgien nachgewiesen und *Echinomunna* ebenfalls im nördlichen Weddellmeer. Nur *Zenobianopsis* ist endemisch für den östlichen Teil der Antarktis. Die Arten der Gattung *Munna* kommen in allen Regionen der Sub- und Hochantarktis vor. Auch die von Kussakin zitierten Beispiele für westantarktische Isopoda (vgl. 4.2.) sind heute nicht mehr gültig.

Einige Arten, die bisher nur in der Westantarktis nachgewiesen wurden, sind in 5.1.1. aufgelistet, ebenso, wie die 21 zirkumantarktisch (Hochantarktis) nachgewiesenen Arten. Kussakin untergliedert auch in der Subantarktis ost- und westantarktische Isopoden. Es ist jedoch sinnvoller, auf der Grundlage der in Kapitel 5.1. dargestellten zoogeographischen Befunde der Isopoda eine Scotia-, Kerguelen- und Macquarie-Region zu definieren (vgl. 4.2.5.). Die von Kussakin als pan-antarktisch beschriebenen monotypischen Gattungen *Ectias* und *Glyptonotus* sind nicht die einzigen Taxa, die sowohl bei Inseln des Scotia-Bogens als auch an der Antarktischen Halbinsel, in der Bellingshausen-See oder im Weddellmeer

nachgewiesen worden sind (vgl. Abb. 48). Die Inseln des Scotia-Bogens können durch das litorale Benthos nicht aktiv erobert werden. Gelingt es einigen Organismen, trotz der starken zirkumantarktischen Strömung (vgl. 6.1.) z. B. durch Verdriftung mit Pflanzen zu den Süd-Shetland-Inseln zu gelangen, so könnten sie sich von dort aus weiter in die Bellingshausen-See oder das Weddellmeer über die Antarktische Halbinsel ausbreiten. Voß (1988) ist der Ansicht, daß das Weddellmeer eine Brückenfunktion zwischen der Antarktischen Halbinsel und der Ostantarktis hat, die für viele Benthosbewohner die Verbreitung nach Osten erleichtert und damit auch die Besiedlung der Hochantarktis aus günstigeren klimatischen Regionen wie z. B. von der Antarktischen Halbinsel aus begünstigen kann. Dies erscheint jedoch nicht sehr wahrscheinlich, da der Schelf des Weddellmeeres viel südlicher liegt als z. B. der von Neuschwabenland und außerdem die Strömungsrichtungen (Ost-Wind-Drift entlang des Kontinentes sowie die östlichen Strömungen innerhalb des Weddellmeeres) eher eine Verdriftung in entgegengesetzter Richtung begünstigen würden. Die Analyse aller bisher in der Sub- und Hochantarktis nachgewiesenen Isopoden hat zu der in Kapitel 4.5. diskutierten Einteilung der Antarktis in zoogeographische Regionen geführt.

Es wurden in dem letzten Jahrzehnt viele Bestandsaufnahmen des antarktischen Teilökosystems Weddellmeer durchgeführt (vgl. z. B. Gutt, 1988; Hain, 1990; Voß, 1988). In der vorliegenden Arbeit wird erstmalig, neben einer Bestandsaufnahme der gesamten antarktischen Isopodenfauna, die Herkunft einiger Taxa auf der Grundlage von phylogenetischen Analysen zu erklären versucht.

8. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. J. W. Wägele (Universität Oldenburg), der die vorliegende Arbeit betreute und sowohl in der Theorie als auch für die Praxis wertvolle Anregungen gab. Herrn Prof. Dr. H. K. Schminke möchte ich für die Anregungen während meines Studiums und die Bereitstellung meines Arbeitsplatzes nicht minder danken.

Diese Arbeit wurde durch finanzielle Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (WA 530/1 und Wa 530/5-2).

Dem Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, besonders Herrn Prof. Dr. Hempel und Herrn Prof. Dr. Fütterer danke ich für die logistische Unterstützung während der Polarsternexpedition Ant VIII/6. Außerdem möchte ich mich recht herzlich bei Frau Dr. U. Mühlenhardt-Siegel bedanken, die mir sehr viel Material von "Walter Herwig"-Expeditionen zur Verfügung stellte sowie nochmals bei Herrn Dr. Wägele für die Bereitstellung seines, während mehrerer Polarsternexpeditionen gesammelten Isopodenmaterials.

Typenmaterial wurde mir freundlicherweise von Herrn Prof. Dr. Hartmann (ZMH), Ms J. Ellis (BM[NH]), Prof. Dr. T. Monod (MNHN), Prof. Dr. H. E. Gruner (ZMB), Dr. Türkay (SMF), Prof. Dr. T. Wolff (ZMK), Dr. M. Christiansen (ZMN) und Dr. A. Andersson (NMS) zur Verfügung gestellt.

Frau Dr. Heike Wägele stellte mir die Karte der Antarktis für die Biogeographie zur Verfügung.

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich außerdem bei meinen lieben Kollegen Dr. O. Coleman, Dr. T. Glatzel, T. Schwarz, A. Zimmermann, U. Walter, H. B. Julfs und H. Winkler, die mir oft durch Zuspruch über schwierige und frustrierende Momente hinweggeholfen haben, für ihre große Geduld und die vielen Jahre freundschaftlicher Zusammenarbeit.

Mein besonderer Dank gilt außerdem Frau Dr. C. Tag für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Herrn R. Meyer für die Hilfestellungen mit dem Textverarbeitungsprogramm WordPerfect und die Bereitstellung eines Laserdruckers sowie meinen Eltern für ihren Zuspruch.

9. Literaturverzeichnis

- Adie, R. J. (1963): Geological Evidence on possible Antarctic land connections. In: Gressitt, J. L. (ed.), *Pacific Basin Biogeography*. Honolulu, pp. 455-463.
- Adie, R. J. (1964): Geological History. In: Priestly, R. & R. J. Adie & G. de Q. Robin (eds.), *Antarctic Research*. London, pp. 117-162.
- Agassiz, A. (1888): Three cruises of the United States Coast and Geodetic Surface Steamer "Blake". Volume I. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge* 14, 314 pp.
- Allen, J. A. (1979): The Adaptations and Radiation of Deep-Sea Bivalves. *Sarsia* 64: 19-27.
- Amar, R. & M. L. Roman (1973): Invertebratés marines des VII^{ème} et XV^{ème} Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie. Tanaïdacs et Isopodes. *Tethys* 5 (4): 561-599.
- Andersen, N. C. (1984): Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and Subantarctic. *Steenstrupia* 10 (1): 1-34.
- Anderson, J. B., C. Blake, E. Donald, N. C. Myers & R. Wright (1983): Development of a polar glacial-marine sedimentation model from Antarctic Quaternary deposits and glaciological information. In: Molnia, B. F. (ed.), *Glacial-marine sedimentation*, Plenum Press, New York, pp. 233-264.
- Andriashev, A. P. (1965): A general review of the Antarctic fish fauna. In: Van Oye, P. & J. Van Miegham (eds.), *Biogeography and Ecology in Antarctica*. Den Haag, pp. 491-550.
- Andriashev, A. P. (1977): Some Additions to Schemes of the Vertical Zonation of Marine Bottom Fauna. In: Llano, G. (ed.), *Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf Publ. Co., Houston, Texas*, pp. 351-360.
- Andriashev, A. P. (1987): A general review of the Antarctic bottom fish fauna. In: Kullander, S. O. & B. Fernholm (Hrsg.), *Proc. V. Congr. Europ. Ichthyol., Stockholm*, S. 357-372.

- Arnaud, P. M. (1977): Adaptations within the Antarctic Marine Benthic Ecosystem. In: Llano, G. (ed.), Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf Publ. Co., Houston, Texas, pp. 135-157.
- Askin, R. A. (1989): Endemism and heterochroneity in the Late Cretaceous (Campanian) to Paleocene palynofloras of Seymour Island, Antarctica: implications for Origins, dispersal and palaeoclimates of southern floras. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 107-119.
- Ax, P. (1984): Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 349 Seiten.
- Azam, F., J. R. Beers, L. Campbell, A. F. Carucci, O. Holm-Hansen, F. M. H. Reid & D. M. Karl (1979): Occurrence and metabolic activity of organisms under the Ross Ice Shelf, Antarctica, at Station J9. Science 203: 451-453.
- Ball, H. W. (1960): Upper Cretaceous Decapoda and Serpulidae from James Ross Island, Graham Land). Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports 24: 1-30.
- Barker, P. F. & J. Burrell (1982): The influence upon Southern Ocean Circulation, Sedimentation, and Climate of the opening of the Drake-Passage. In: Craddock, C. (ed.), Antarctic Geoscience, University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin 43: pp. 377-385.
- Barker, P. F. & J. P. Kennett (1988): Weddell Sea palaeoceanography: preliminary results of ODP leg. 113. Palaeoceanogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 67: 75-102.
- Barnard, K. H. (1914): 3. Additions to the Marine Isopoda with notes on some previously incompletely known species. Ann. S. Afr. Mus. 10: 325-442.
- Barnard, K. H. (1925): Contributions to the Crustacean fauna of South Africa. 9. Further additions to the list of Isopoda. Ann. S. Afr. Mus. 20: 381-412.
- Barton, C. M. (1964): Significance of the Tertiary fossil floras of King-George-Island, South Shetland Islands. In: Adie, R. J. (ed.), Antarctic Ecology, North-Holland Publ. Co., Amsterdam, pp. 603-609.

- Bastida, E. & M. R. Torti (1967): Una nueva especie de Isopoda Serolidae para las costas de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 39 (3): 573-582.
- Bastida, E. & M. R. Torti (1970): Crustáceos Isópodos: Serolidae. *Resultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso. Ann. Inst. Océanogr.* 47 (9): 61-105.
- Beddard, F. E. (1884): Report on the Isopoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. Pt. I. The genus Serolis. *Challenger Reports, Zool.* 11: 1-85.
- Beddard, F. E. (1886): Report on the Isopoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. *Challenger Reports, Zool.* 17 (48): 1-175.
- Belyaev, G. M. (1958): Some patterns in the quantitative distribution of bottom fauna in the Antarctic. *Soviet Antarctic Inform. Bull.* 1: 119-121.
- Belyaev, G. M. (1974): On the age of the deep-sea fauna of the ocean and the ultra-abysal fauna of trenches. *Bull. Mosk. Ispital. Prirordi. Otd. Biolog.* 79: 94-112 (in Russisch).
- Benson, R. H. (1976): The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages. *Lethaia* 8: 69.
- Bertsch, H. (1985): Antarctic opisthobranchs: a preliminary report on specimens collected by the United States Antarctic Research program. *West. Soc. Malac. Ann. Rep.* 17: 22-26.
- Birkenmajer, K. (1980): Report on geological investigations of King-George-Island. Warszawa, *Stud. Geol. Pol.* 64: 89-105.
- Birkenmajer, K. (1982): Report on geological investigations of King-George-Island and Nelson Island (South Shetland Islands, West Antarctica), in 1980, 81. *Stud. Geol. Pol.* 74: 175-197.
- Birkenmajer, K. (1983): Extent and course of the Pliocene glaciations in West Antarctica. Varsovie, *Bull. Acad. Pol. Terre* 30: 9-20.
- Birkenmajer, K. (1984): Geology of the Cape Melville area, King-George-Island (South Shetland Islands, Antarctica). Warszawa, *Stud. Geol. Pol.* 79: 7-36.

- Birkenmajer, K. (1985): Onset of the Tertiary continental glaciation in the Antarctic Peninsula sector (West Antarctica). *Acta Geol. Pol.* 35 (1/2): 1-32.
- Birkenmajer, K. (1987): Oligocene-Miocene glacio-marine sequences of King-George-Island. *Palaeontol. Pol.* 49: 9-36.
- Birkenmajer, K. (1989): Late Cretaceous - early Tertiary floras of King-George Island, West Antarctica: their stratigraphic distribution and palaeoclimatic significance. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 227-240.
- Birstein, J. A. (1963): Deep water isopods of the north-western part of the Pacific Ocean. (Transl. Indian. Nat. Sci. Documentation Centre, New Dehli). *Akad. Nauk. USSR Trud Inst. Moscow, Okeanolog.*, pp. 1-214, (138 figs.).
- Birstein, J. A. (1968): Deep-sea Asellota from the Antarctic and Subantarctic. *Biol. Rep. Sov. Antarct. Exped.* 4: 141-152.
- Blake, D. B. & W. J. Zinsmeister (1979): Two early Cenozoic sea stars (class Asterozoa) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *J. Paleontol.* 53 (5): 1145-1154.
- Bouvier, E. L. (1910): Quelques Crustacés des l'Amerique et des Sandwich du Sud. *Riv. Chilena Hist. Nat.* Vol XIV: 178-182.
- Bouvier, E. L. (1911): Note sur les Arcturus. *Ann. Mus. Nac. Buenos-Aires* 14 (3): 401.
- Brandt, A. (1988, a): Morphology and ultrastructure of the sensory spine, a presumed mechanoreceptor of the isopod *Sphaeroma hookeri* (Crustacea, Isopoda), and remarks on similar spines in other peracarids. *J. Morphol.* 198: 219-229.
- Brandt, A. (1988, b): Antarctic Serolidae and Cirolanidae (Crustacea: Isopoda): New Genera, New Species, and Redescriptions. Koeltz Scientific Books, Königstein, pp. 1-143.
- Brandt, A. (1990 a): Antarctic Valviferans (Crustacea, Isopoda, Valvifera) New Genera, New Species, and Redescriptions. Brill, Leiden, pp. 1-176.
- Brandt, A. (1990 b): The Deep Sea Genus *Echinozone* Sars, 1897 and its occurrence on the continental shelf of Antarctica (Ilyarachnidae, Munnopsidae, Isopoda, Crustacea). *Antarctic Science*, 2(3): 215-219.

- Brandt, A. (1991): Revision of the Acanthaspididae Menzies, 1962 (Asellota, Isopoda, Crustacea). *Journal of the Linnean Society of London* 102: 203-252.
- Brandt, A. & J. W. Wägele (1988): Antarcturus bovinus n. sp., a new Weddell Sea isopod of the family Arcturidae (Isopoda, Valvifera). *Polar Biol.* 8: 411-419.
- Brandt, A. & J. W. Wägele (1989): Redescriptions of Cymodocella tubicauda Pfeffer, 1887 and Exosphaeroma gigas (Leach, 1818) (Crustacea, Isopoda, Sphaeromatidae). *Antarctic Science* 1 (3): 205-214.
- Brandt, A. & J. W. Wägele (1990): Redescription of Pseudidothea scutata (Stephensen, 1947) (Crustacea, Isopoda; Valvifera) and adaptations to a microphageous nutrition. *Crustaceana* 58 (1): 97-105.
- Brandt, A. (im Druck, a): Redescriptions of the Most Frequent Antarctic Fish Parasites Aega glacialis Tattersall, 1921 and Aega antarctica Hodgson, 1910 (Crustacea, Isopoda, Aegidae). *Senckenbergiana maritima* XXX.
- Brandt, A. & J. W. Wägele (im Druck, b): Parasitic Isopoda of the Family Gnathiidae from the Atlantic Sector of the Southern Ocean, Redescription and Remarks on the Synonymy (Crustacea, Isopoda). *Senckenbergiana maritima* XXX.
- Brandt, A. (im Druck, c): Biogeography and redescription of the deep sea isopod Mesosignum antarcticum Schultz, 1979 (Isopoda, Asellota, Mesosignidae). *Zoologischer Anzeiger* XXX.
- Brandt, A. (im Druck, d): New Asellota from the Antarctic deep-sea (Crustacea, Isopoda, Asellota), with descriptions of two new genera. *Zoologica Scripta* XXX.
- Brandt, A. (im Druck, e): The occurrence of the asellote isopod genera Haplomesus, Ischnomesus (Ischnomesidae) and Haploniscus (Haploniscidae) in Antarctica, with two redescriptions and description of Ischnomesus curtispinis n. sp. *Mitt. zool. Mus. Berlin* XXX.
- Brandt, A. (in Vorbereitung): Revision of the genus Coperonus (Isopoda: Munnopsidae: Lipomerinae).
- Broch, H. (1961): Benthonic problems in Antarctic and Subantarctic waters. *Scient. Res. Norw. Ant. Exp. 1927-1929*, 3 (38): 1-32.

9. Literaturverzeichnis

- Bruce, N. L. (1981): The Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia: New Species and a New Genus from Southeastern Australia. *Rec. Austr. Mus.* 33 (13): 644-672.
- Bruchhausen, P. M., J. A. Raymond, S. S. Jacobs, A. L. De Vries, E. M. Thorndike & H. H. De Witt (1979): Fish, crustaceans, and the sea floor under the Ross Ice Shelf. *Science* 203: 449-501.
- Brundin, L. (1970): Antarctic Land Faunas and their History. In: Holdgate, M. W. (ed.), *Antarctic Ecology I*: 41-53.
- Brundin, L. (1975): Phylogenetische Biogeographie als Glied der Evolutionsbiologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 372-380.
- Brusca, R. C. (1984): Phylogeny, evolution and biogeography of the marine isopod Subfamily Idoteinae (Crustacea: Isopoda: Idoteidae). *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 20 (7): 99-134.
- Brusca, R. C. & B. R. Wallerstein (1979): The marine isopod crustaceans of the Gulf of California. II. Idoteinae. New genus, new species, new records and comments on the morphology, taxonomy and evolution within the family. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 92 (2): 253-271.
- Bruun, A. F. (1956): The abyssal fauna: Its ecology, distribution and origin. *Nature, London* 177: 1105-1108.
- Bruun, A. F. (1957): Deep-sea fauna and abyssal depths. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Vol. I: Ecology*. Geol. Soc. Am. Mem. 67: 641-672. New York: N. Y. Lithographing, pp. 1-1296.
- Bullard, E. C., J. E. Everett & A. G. Smith (1965): The fit of the continents around the Atlantic. *Phil. Transact. Roy. Soc. Lond.* 1088: 41-51.
- Bullivant, J. S. (1969): Bryozoa. *Antarctic Map Folio Series* 11: 22-23.
- Buzas, M. A. & S. J. Culver (1984): Species duration and evolution: Benthic Foraminifera on the Atlantic continental margin of North America. *Science* 225: 829-830.
- Calman, W. T. (1920): A new species of the Isopod genus *Serolis*. (*Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 9 (6): 299-304.

- Cals, P. (1977): Dérive continentale et spéciation du complex. Ceratoserolis nov. gen., Crustacés antarctiques benthiques connus de l'Arc de la Scotia aux îles Kerguelen. C. R. Hebd. Seance Acad. Sci., Paris 284: 2273-2276.
- Camp, D. K. (1988): Bathygnaethia yukatensis, new genus, new species, from abyssal depths in the Caribbean Sea, with a list of gnathiid species described since 1926 (Isopoda: Gnathiidae). J. Crust. Biol. 8 (4): 668-678.
- Carey, A. G. (1972): Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast Pacific Ocean. Ophelia 10: 35-47.
- Carmack, E. L. & T. D. Foster (1975): Circulation and distribution of oceanographic properties near the Filchner Ice Shelf. Deep Sea Research 22: 77-90.
- Carroll, R. L. & L. Winer (1977): Patterns of Amphibian evolution: an extended example of the incompleteness of fossil record. Appendix: classification of Amphibians and list of genera and species known as fossils. In: Hallam, A.(ed.), Pattern of Evolution, Elsevier, Amsterdam, pp. 405-437.
- Carvacho, A. (1977): Sur une importante collection d'isopodes des îles Kerguelen. Extrait de CNRA, 42: 173-191.
- Carvacho, A. (1982): Isopodos litorales de la costa de Concepcion, Chile central. Studies Neotrop. Fauna Environ. 17 (4): 195-207.
- Chaloner, W. G. & G. T. Creber (1989): The phenomenon of forest growth in Antarctica: a review. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 85-88.
- Chappel, J. (1978): Theories of upper quaternary ice ages. In: Pittock, A. B. & L. A. Frakes, (eds.), Climatic change and variability, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 221-225.
- Clapperton, C. M. & D. E. Sugden (1988): Holocene glacier fluctuations in South America and Antarctica. Quat. Sci. Rev. 7: 185-198.
- Clark, A. M. (1962): Asteroidea. Rep. B. A. N. Z. Antarctic Res. Exped., B, 9 (1): 1-104.

- Clark, H. E. S. (1963): The Fauna of the Ross Sea, Pt. 3, Asteroidea. Bull. N. Z. Dept. Scient. Ind. Res. 151: 1-84.
- Clarke, A. J. (1962): Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. Bull. Natn. Mus. Can. 181: 1-114.
- Clarke, A. J. & J. A. Crame (1989): The origin of the Southern Ocean marine fauna. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 253-268.
- Cocks, L. R. M. (1989): Antarctica's place within Cambrian to Devonian Gondwana. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 9-14.
- Coetzee, J. A. (1978): Late Cainozoic palaeoenvironments of southern Africa. In: Van Zinderen Bakker (ed.), "Antarctic glacial history and world palaeoenvironments", pp. 115-127.
- Coleman, Ch. O. & Barnard, J. L. (1991): Revision of Iphimediidae (Amphipoda, Gammaridea). Proc. Biol. Soc. Wash. 104 (2): 253-268.
- Cooke, D. W. & J. D. Hays (1982): Estimates of Antarctic ocean seasonal sea-ice cover during glacial intervals. In: Craddock, C. (ed.), "Antarctic Geoscience", University of Wisconsin Press, Madison, pp. 1017-1025.
- Cosgriff, J. W. & W. R. Hammer (1983): The Laborinthodont Amphibians of the earliest Triassic from Antarctica, Tasmania and South Africa. In: Oliver, R. L., P. R. James & J. B. Jago (eds.), Antarctic Earth Science, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 590-592.
- Craddock, C. (1982): Antarctica and Gondwanaland. In: Craddock, C. (ed.), Antarctic Geoscience I, University of Wisconsin Press, Wisconsin, 3-14.
- Craddock, C. (1983): The East Antarctica - West Antarctica Boundary between the Ice Shelves: A Review. In: Oliver, R. L., P. R. James & J. B. Jago (eds.), Antarctic Earth Science, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 94-97.
- Crame, J. A. (1989): Origins and evolution of the Antarctic biota: an introduction. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 1-8.

- Cranwell, L. M., H. J. Harrington & I. G. Speden (1960): Lower Tertiary microfossils from the Mc Murdo Sound, Antarctica. *Nature* 186: 700-702.
- Creer, K. M. (1965): Paleomagnetic data from the Gondwanic Continents. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond (A)*: 1088: 27-40.
- Crook, K. (1981): The break-up of the Australian-Antarctic segment of Gondwanaland. In: A. Keast (ed.), *Ecological Biogeography of Australia*, pp. 3-13.
- Cunningham, R. O. (1871): Notes on the Reptiles, Amphibia, Fishes, and Crustacea obtained during the voyage of H. M. S. Nassau in the years 1866-1869. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 27: 465-502.
- Dahl, E. (1954): The distribution of deep-sea Crustacea. On the distribution and origin of the deep sea bottom fauna. *Int. Union Biol. Sci. (B)* 16: 43-48.
- Dalziel, I. W. D. (1974): Evolution of the Margins of the Scotia Sea. In: Burk, C. A. et al. (eds.), *Geology of Continental Margins*, pp. 567-579.
- Dalziel, J. W. D. (1983): The evolution of the Scotia Arc: A review. In: Oliver, R. L., James, P. R. J. & J. B. Jago (eds.), *Antarctic Earth Science*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 283-288.
- Dalziel, I. W. D. & D. H. Elliot (1971): The Scotia Arc and Antarctic Margin. In: Steckli, F. G., A. E. M. Naira (eds.), *The ocean basins and margins Vol. I, The South Atlantic*. Plenum Press, New York, pp. 171-245.
- Dana, J. D. (1853): Crustacea Part II. *U. S. Explor. Exped.* 13: 689-1618.
- Dayton, P. K. & R. R. Hessler (1972): Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Res.* 19: 199-208.
- Dayton, P. K. & J. S. Oliver (1977): Antarctic soft bottom benthos in oligotrophic and eutrophic environments. *Science* 197: 55-58.
- Dayton, P. K., G. A. Robillard & R. T. Paine (1970): Benthic faunal zonation as a result of anchor ice formation at McMurdo Sound, Antarctica. In: Holdgate, M. W. (ed.), *Antarctic Ecology*, Academic Press, London, pp. 244-258.

9. Literaturverzeichnis

- Dayton, P. K., G. A. Robillard, R. T. Paine & L. B. Dayton (1974): Biological community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecological monographs* 44 (1): 105-128.
- Deacon, G. E. R. (1959): The Antarctic Ocean. *Science Progress* pp. 647-660.
- Deacon, G. E. R. (1960): The southern cold temperate zone. *Proc. Roy. Soc. Lond. (B)*: 152: 441-447.
- Deacon, G. E. R. (1964): The Southern Ocean. In: Priestly, R., R. J. Adie & G. de Q. Robin (eds.), *Antarctic Research*, pp. 292-307.
- Deacon, G. E. R. (1977): Antarctic water masses and circulation. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*, pp. 11-17.
- Deacon, G. E. R. (1983): Kerguelen, Antarctic and Subantarctic. *Deep Sea Res.* 30: 77-81.
- Dearborn, J. H. & J. A. Rommel (1969): Crinoidea. *Am. Geogr. Soc. Antarct. Map Folio Series* 11: 35-36.
- De Broyer, C. (1977): Analysis of the Gigantism and Dwarfness of Antarctic and Subantarctic Gammaridean Amphipoda. In: Llano, G. (ed.), *Proc. of the Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf. Publ. Co. Huston, Texas*, S. 327-334.
- Dell, R. K. (1964): Zoogeography of Antarctic Benthic Mollusca. *Symp. Hermann, Paris*, pp. 259-262.
- Dell, R. K. (1968): Benthic faunas of the Antarctic. In: "Symposium on Antarctic Oceanography", Santiago, Chile, Scott Polar Research Institute, Cambridge, pp. 110-118.
- Dell, R. K. (1969): Benthic Mollusca. *Antarctic Map Folio Series* 11: 25-26.
- Dell, R. K. (1972): Antarctic Benthos. *Adv. Mar. Biol.* 10: 1-216.
- Denton, G. H., R. L. Armstrong & M. Stuiver (1970): Late Cenozoic glaciation in Antarctica: The record in the McMurdo Sound region. *Antarct. J. U. S.* 5: 15-21.

- Denton, G. H., R. L. Armstrong & M. Stuiver (1971): The late Cenozoic glacial history of Antarctica. In: Turekian, K. K. (ed.), *The Late Cenozoic glacial ages*, Yale University Press, pp. 267-306.
- Dettman, M. E. (1989): Antarctica: Cretaceous cradle of austral temperate rainforests? In: Crame, J. A. (ed.), *"Origin and Evolution of the Biosphere"*, Geological Society Special Publication, London, 47: 89-105.
- De Vries, A. L. (1969): Freezing resistance in Fishes of the Antarctic Peninsula. *Antarctic J. U. S.* 4: 104-105.
- De Vries, A. L. (1970): Freezing resistance in Antarctic Fishes. In: Laws, R. M. (ed.), *Antarctic Ecology*, Academic Press, London, New York, Vol. I: 320-328.
- De Vries, A. L. & Y. Lin (1977): The Role of Glycoprotein Antifreezes in the Survival of Antarctic Fishes. In: Llano, G. A. (Hrsg.), *Proc. Third SCAR Symp. Antarct. Biol. Gulf. Publ. Co. Huston, Texas*, pp. 439-458.
- Dietz, R. S. & J. C. Holden (1970): Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to Present. *J. Geophys. Res.* 75: 4939-4956.
- Dietz, R. S. & W. P. Sproll (1970): Fit between Africa and Antarctica. *Science* 167 (3925): 1612-1614.
- Doyle, P. & P. Howlett (1989): Antarctic belemnite biogeography and the break-up of Gondwana. In: Crame, J. A. (ed.), *"Origin and Evolution of the Biosphere"*, Geological Society Special Publication, London, 47: 167-182.
- Drescher, H. E., G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz & J. Voss (1983): Das biologische Programm der Antarktis - Expedition mit FS "Polarstern". *Ber. Polarforsch.* 12: 1-34.
- Drewry, D. J. (1978): Aspects of the early evolution of West Antarctic ice. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.), *Antarctic glacial history and world paleoenvironments*, ICSU & SCAR Proc. Symp. 10. INQUA congress at Birmingham, U. K. Balkema, Rotterdam, pp. 25-32.
- Eastman, J. T. & L. Grande (1989): Evolution of the Antarctic fish fauna with emphasis on the recent notothenioids. In: Crame, J. A. (ed.), *"Origin and Evolution of the Biosphere"*, Geological Society Special Publication, London, 47: 241-252.

- Ehlers, U. (1985): Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, pp. 1-317.
- Ekman, S. (1953): Zoogeography of the sea. Sigwick & Jackson, London, pp. 1-417.
- Eleftheriou, A. & N. A. Holme (1984): Macrofauna Techniques. In: Holme, N. A. & A. D. Mc Intyre (eds.), Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, pp. 140-216.
- Feldmann, R. M. & W. J. Zinsmeister (1984 a): First occurrence of fossil decapod crustaceans (Callianassidae) from the McMurdo Sound region, Antarctica. J. Paleontol. 58: 1041-1045.
- Feldmann, R. M. & W. J. Zinsmeister (1984 b): New fossil crabs (Decapoda: Brachyura) from the La Meseta Formation (Eocene) of Antarctica: Paleogeographic and biogeographic implications. J. Paleontol. 58 (4): 1046-1061.
- Feldmann, R. M. (1986): Paleobiogeography of two decapod crustacean taxa in the southern hemisphere: Global conclusions with sparse data. In: Gore, R. H. & K. L. Heck (eds.), Crustacean Biogeography. Acad. of Nat. Sciences Philad., Balkema, Rotterdam, Boston, pp. 5-19.
- Feldmann, R. M. (1989): Metanephrops jenkinsi n. sp. (Decapoda: Nephropidae) from the Cretaceous and Paleocene of Seymour Island, Antarctica. J. Paleont. 63: 64-69.
- Feldmann, R. M. & D. M. Tshudy (1989): Evolutionary pattern in macrurous decapod crustaceans from Cretaceous to early Cenozoic rocks of the James Ross Island region, Antarctica. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 183-195.
- Fell, H. B. (1961): New genera and species of Ophiuroidea from the Antarctic. Trans. R. Soc. N. Z. 88: 839-841.
- Fell, H. B. (1962): West-wind-drift dispersal of echinoderms in the southern hemisphere. Nature 193: 759-761.
- Fell, H. B. & S. Dawsey (1969 a): Asteroidea. Antarctic Map Folio Series 11: 41.
- Fell, H. P., T. Holzinger & M. Sherraden (1969 b): Ophiuroidea. Antarctic Map Folio Series 11: 42-43.

- Flohn, H. (1978): Comparison of Antarctic and Arctic climate and its relevance to climatic evolution. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.), "Antarctic glacial history and world paleoenvironments", ICSU & SCAR, proc. symp. 10. INQUA congress, Birmingham, U.K., 172 pp., pp. 3-13.
- Fofonoff, N. P. (1956): Some properties of sea water influencing the formation of Antarctic Bottom Water. *Deep Sea Res.* 4: 32-35.
- Foster, T. D. (1984): The marine environment. In: Laws, R. M. (ed.), *Antarctic Ecology* Vol. II. Academic Press, London, pp. 345-371.
- Foster, T. D. & E. C. Carmack (1976 a): Frontal zone mixing and Antarctic bottom water formation in the Southern Weddell Sea. *Deep. Sea Res.* 23: 301-317.
- Foster, T. D. & E. C. Carmack (1976 b): Temperature and salinity structure in the Weddell Sea. *J. Phys. Oceanogr.* 6: 36-44.
- Foster, T. D. & E. C. Carmack (1977): Antarctic bottom water formation in the Weddell Sea. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*. Antarctic Institute of North America, Canada, pp. 167-177.
- Foster, T. D. & J. H. Middleton (1980): Bottom water formation in the western Weddell Sea. *Deep Sea Res.* 27: 367-381.
- Frakes, L. A. (1983): Problems in Antarctic marine geology: A revision. In: Oliver, L., P. R. James & J. B. Jago. (eds.), *Antarctic Earth Science*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 375-378.
- Frakes, L. A. & J. C. Crowell (1970): Geological Evidence for the Place of Antarctica in Gondwanaland. *Antarct. J. U. S.* 5: 67-69.
- Frakes, L. A. & E. M. Kemp (1973): Paleogene continental positions and evolution of climate. In: Tarling, D. H. & S. K. Runcorn (eds.), *Implications on Continental Drift and Earth Sciences* Vol. I. Academic Press, New York, pp. 539.
- Francis, J. E. (1986): Growth rings in cretaceous and tertiary wood from Antarctica and their palaeoclimatic implications. *Palaeont.* 28: 665-684.
- Fresi, E., E. Idato & M. B. Scipione (1980): The Gnathostenetroidea and the evolution of primitive asellote isopods. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 14: 119-136.

- Gallardo, V. A. (1987): The sublittoral macrofaunal benthos of the Antarctic shelf. *Environment International* Vol 13: 71-81.
- Gallardo, V. A., J. G. Castillo, M. A. Retamal, A. Yanez, H. J. Moyano & J. G. Hermosilla (1977): Quantitative studies on the soft bottom macrobenthic animal communities of shallow Antarctic bays. In: Llano, G. A. (ed.), *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proc. Third SCAR Symp. Antarct. Biol.* Smithsonian Institution, Washington, pp. 361-387.
- George, R. Y. (1977): Dissimilar and similar trends in Antarctic and Arctic marine benthos. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*, pp. 391-408.
- George, R. Y. (1979): What adaptive strategies promote immigration and speciation in the deep-sea environment. *Sarsia* 64 (1-2): 61-66.
- George, R. Y. (1986): *Serolis agassizi*, n. sp. from the deep sea off Cape Fear, North Carolina (Crustacea: Isopoda). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 99 (1): 46-50.
- George, R. Y. (1987): *Storthyngura torbeni*, a new species of hadal isopod from the Puerto Rico Trench and an hypothesis on its origin (Crustacea: Eurycopidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100 (4): 681-686.
- George, R. Y. & R. J. Menzies (1968): Species of *Storthyngura* (Isopoda) from the Antarctic with descriptions of six new species. *Crustaceana* 14: 275-301.
- Gill, A. E. (1968): The effect of Drake-Passage on the Circumpolar Current. In: *Symp. on Antarct. Oceanogr.* Scott. Polar Res. Inst., Cambridge, pp. 68.
- Gill, A. E. (1973): Circulation and bottom water production in the Weddell Sea. *Deep Sea Res.* 20: 111-140.
- Gill, A. E. & P. P. Niiler (1973): The theory of the seasonal variability in the ocean. *Deep Sea Res.* 20: 141-177.
- Gordon, A. L. (1974): Varieties and variability of Antarctic Bottom water. *Colloques Internationaux du CNRS. No. 215. Processus de formation des eaux océaniques profondes*, pp. 33-47.
- Gordon, A. L. (1977): International Southern Ocean studies. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans.* Antarctic Institute of North America, Canada, pp. 219-225.

- Gordon, A. L. (1979): Circulation of Weddell Gyre and Antarctic Circumpolar Current in South Atlantic. *Antarct. J. U. S.* 14 (5): 112-113.
- Gordon, A. L. (1982): Weddell Deep Water variability. *J. Mar. Res. Suppl.* Vol. 40: 199-217.
- Gordon, A. L. & J. A. Goldberg (1970): Circumpolar characteristics of Antarctic waters. *Antarctic Map Folio Series*, Vol. 18, Amer. Geogr. Soc., New York, pp. 1-35.
- Gordon, A. L., H. W. Taylor & D. T. Georgi (1977): Antarctic oceanographic zonation. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*. Antarctic Institute of North America, Canada, pp. 45-77.
- Grassle, J. F. (1977): Slow recolonization of deep-sea sediment. *Nature, Lond.* 265: 618-619.
- Greene, S. W. (1964): Plants of the Land. In: Priestly, R., R. J. Adie & G. de Q. Robin (eds.), *Antarctic Research*, pp. 240-253.
- Grikurov, G. E. (1983): A review of the Ross fold belt of the transantarctic mountains as a boundary structure between East Antarctica and West Antarctica. In: Oliver, L., P. R. James & J. B. Jago (eds.), *Antarctic Earth Science*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 93.
- Grobe, H. (1986): Spätpleistozäne Sedimentationsprozesse am antarktischen Kontinentalhang vor Kapp Norvegia, östliche Weddell See. *Ber. Polarforsch.* 27: 1-121.
- Gurjanova, E. (1933): Die marinen Isopoden der Arktis. *Fauna Arctica*, 6 (5): 391-470.
- Gutt, J. (1988): Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken (Holothuroidea, Echinodermata) im Weddellmeer (Antarktis). *Ber. Polarforsch.* 41: 1-87.
- Gutt, J. (1990 a): New Antarctic holothurians (Echinodermata) - I. Five new species with four new genera of the order Dendrochirotia. *Zoologica Scripta* 19 (1): 101-117.
- Gutt, J. (1990 b): New Antarctic holothurians (Echinodermata) - II. Four new species of the orders Aspidochirotida, Elaspodida and Apodida. *Zoologica Scripta* 19 (1): 119-127.

- Hain, S. (1989): Beiträge zur Biologie der beschalten Mollusken (Kl. Gastropoda & Bivalvia) des Weddellmeeres, Antarktis. Dissertation, Fachbereich 2 (Biologie) der Universität Bremen, Seite 1-298.
- Hain, S. (1990): Die beschalten benthischen Mollusken (Gastropoda und Bivalvia) des Weddellmeeres, Antarktis. Ber. Polarforsch. 70: 1-181.
- Hale, H. M. (1927): The Crustaceans of South Australia. Part I (Eumalacostraca). Adelaide (Gov. Printer), Seiten 1-201, 202 Abbildungen.
- Hale, H. M. (1937): Isopoda and Tanaidacea in: Australasian Antarctic Expeditions. Zool. and Bot. 2 (2): 1-45.
- Hale, H. M. (1946): Isopoda Valvifera. Rept. B.A.N.Z.A.R. Expedition 1929-31. Ser. B 5 (3): 163-212.
- Hale, H. M. (1952): Isopoda, families Cymothoidae and Serolidae. British Australian, New Zealand Antarctic Research Expedition 1929-1931, Repts. Ser. B 6 (2): 21-36.
- Hansen, H. J. (1905): On the morphology and classification of the Asellota-group of crustaceans, with descriptions of the genus Stenetrium Hasw. and its species. Proc. Zool. Soc. Lond. 2: 302-331.
- Hansen, H. J. (1916): Crustacea Malacostraca: The Order Isopoda. Danish Ingolf Expedition 3 (5): 1-262, plates 1-16.
- Harrington, H. J. (1965): Geology and morphology of Antarctica. In: Van Oye, P. & J. Van Miegham (eds.), Biogeography and Ecology in Antarctica. Monogr. Biol. Vol. 15, pp. 1-71.
- Harrison, K. & G. C. B. Poore (1984): Serolis (Crustacea, Isopoda, Serolidae) from Australia, with a new species from Victoria. Mem. Mus. Victoria 45: 13-31.
- Hartman, O. (1966): Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. Am. Geophys. Union Antarct. Res. Ser. 7: 1-158.
- Hartman, O. (1967): Benthonic Zonation in Antarctica, as Displayed by Marine Annelids (Polychaeta) Based on Published and New Records from Intertidal to Hadal Depths. Scient. Rep. Jap. Antarct. Res. Exped. Spec. Issue 1: 192-204.

- Hartmann, G. (1986): Biogeographie und Plattentektonik. Gondwana und die rezente Verteilung der Organismen. *Naturwissenschaften* 8: 471-480.
- Hartmann, G. (1988): Gibt es biologische Argumente zur Entstehung der Süderdeile? *Die Geowissenschaften* 6 (9): 270-275.
- Hartmann, G. (1990): Antarktische benthische Ostracoden VI. Auswertung der Reise der "Polarstern" ANT VI-2 (1. Teil, Meiofauna und Zehnererien) sowie Versuch einer vorläufigen Auswertung aller bisher vorliegenden Daten. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 87: 191-245.
- Haszprunar, G. (1986): Die klad-evolutionäre Klassifikation - Versuch einer Synthese. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 24: 89-109.
- Haugnes, J. A. & R. R. Hessler (1979): A revision of the subfamily Syneurycopinae (Isopoda: Asellota: Eurycopidae) with a new genus and species (Bellibos buzwilsoni). *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 19 (10): 121-151.
- Hays, J. D. (1977): Late Pleistocene climatic history of the Antarctic. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans. Antarctic Institute of North America, Canada*, p. 571.
- Hays, J. D. (1978): A review of the late Quaternary climatic history of Antarctic Seas. In: Van Zinderen Bakker (ed.), *Antarctic Glacial History and World Paleoenvironments*, pp. 25-32.
- Hayes, D. E. & L. Frakes (1977): The results of the legg 28 deep sea drilling project and the late Cenozoic history of Antarctica. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans. Antarctic Institute of North America, Canada*, pp. 579-580.
- Hedgpeth, J. W. (1969): Introduction to Antarctic Zoogeography. *Am. Geogr. Soc., Antarctic Map Folio Series* 11: 1-41.
- Hedgpeth, J. W. (1970): Marine Biogeography of the Antarctic Regions. In: Holdgate, M. W. (ed.) *Antarctic Ecology* 1: 97-104.
- Hedgpeth, J. W. (1971): Perspectives of benthic ecology in Antarctica. *Am. Ass. Adv. Sci., Washington*, pp. 93-136.
- Hedgpeth, J. W. (1977): The Antarctic Marine Ecosystem. In: Llano, G. (ed.), *Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf. Publ. Co. Huston, Texas*, pp. 3-10.

- Hellmer, H. H. (1985): The Southern Ocean. Ber. Polarforsch. 26: 1-115.
- Hempel, G. (1983 a): Die erste Antarktis-Expedition von FS "Polarstern". Ber. Polarforsch., Sonderheft 2.
- Hempel, G. (ed.) (1983 b): Die Expedition ANTARKTIS I mit FS "Polarstern" 1982/83. Ber. Polarforsch. 14.
- Hempel, G. (1985): Die Expedition ANTARKTIS III mit FS "Polarstern" 1984/85. Ber. Polarforsch. 25: 1-223.
- Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics. University Illinois Press, Urbana, 1-263.
- Hennig, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. Verlag W. Kramer, Frankfurt, Seite 1-436.
- Hessler, R. R. (1970): The Desmosomatidae (Isopoda, Asellota) of the Gay Head-Bermuda Transect. Bull. Scripps. Inst. Oceanography 15: 1-185.
- Hessler, R. R. (1974): The structure of Deep Benthic Communities from Central Oceanic Water. In: The Biology of the Oceanic Pacific, Oregon State University Press, pp. 79-93.
- Hessler, R. R. & P. A. Jumars (1974): Abyssal community analysis from replicate box cores in the Central North Pacific. Deep Sea Res. 21: 185-209.
- Hessler, R. R. & H. L. Sanders (1967): Faunal diversity in the deep sea. Deep Sea Res. 14: 65-78.
- Hessler, R. R. & D. Thistle (1975): On the place of origin of deep sea isopods. Mar. Biol. 32: 155-165.
- Hessler, R. R., G. D. F. Wilson & D. Thistle (1979): The deep-sea isopods: a biogeographic and phylogenetic overview. Sarsia 64: 67-75.
- Hessler, R. R. & G. D. F. Wilson (1983): The origin and biogeography of malacostracan crustaceans in the deep sea. In: Sims, R. W., J. H. Price & P. E. S. Whalley (eds.), Evolution, Time and Space: The Emergence of the Biosphere. Systematic Association 23: 227-254.

- Hessler, R. R. & J. O. Strömberg (1989): Behavior of Janiroidean Isopods (Asellota), with Special Reference to Deep-Sea Genera. *Sarsia* 74: 145-159.
- Heusser, L. J. (1989): Climate and chronology of Antarctica and adjacent South America over the past 30.000 yr. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 76: 31-37.
- Hodgson, T. V. (1902): Crustacea. Rep. Coll. Nat. Hist., made in the Antarctic Regions during the voyage of the "Southern Cross", London, William Cloves & Sons, pp. 228-261.
- Hodgson, T. V. (1910): Isopoda. *Nat. Antarct. Exped. 1901-1904, Vol. V*, pp. 1-77.
- Hollin, J. T. (1962): On the glacial history of Antarctica. *J. Glac.* 4: 173-195.
- Hollin, J. T. (1965): Wilson's theory of ice ages. *Nature* 208: 12-16.
- Hollin, J. T. (1970): Antarctic Ice Surges. *Ant. J. U. S.* pp. 155-156.
- Hollin, J. T. (1980): Climate and sea level in isotope stage 5: an East Antarctic ice surge at \approx 95.000 B.P. *Nature*, 283: 629-633.
- Holme, N. A. (1964): Benthos in Antarctic Waters. *Biologie Antarctique, Paris*, pp. 319-322.
- Howarth, M. K. (1957): Upper Jurassic and Cretaceous Ammonite faunas of Alexander Land and Graham Land. *F. I. D. S. Scientific Reports* 21: 1-13.
- Huber, B. T. & P. N. Webb (1986): Distribution of Fronidicularia rakauroana (Finlay) in the southern high latitudes. *J. Foramin. Res.* 16: 135-140.
- Humphries, C. J. & L. R. Parenti (1986): *Cladistic Biogeography*. Oxford monographs on biogeography, No. 2, Clarendon Press, Oxford, pp. 1-98.
- Hurley, D. E. & K. P. Jansen (1977): The Marine Fauna of New Zealand: Family Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir* 63, pp. 1-96.
- Jaramillo, E. (1977): Aega antarctica Hodgson y Plakathrium typicum Chilton, en bahía south Antártica Chilena (Crustacea, Isopoda). *Ser. Cient. Inst. Antárt. Chileno* 5 (1): 59-64.

- Jendrzejewski, J. P. & G. A. Zarillo (1972): Late Pleistocene palaeotemperature oscillations defined by silicoflagellate changes in a subantarctic deep-sea core. *Deep-Sea Res.* 19: 327-329.
- Johnson, G. L., J. R. Vanney, D. J. Drewey & G. de Q. Robin (1980): General bathymetric chart of the oceans (GEBCO), 5.18, Antarktis. Can. Hydrogr. Serv. Ottawa, Canada.
- Jones, N. S. (1971): The Fauna of the Ross Sea. *Bull. N. Z. Dep. Scient. Ind. Res.* 206: 33-34.
- Jones, N. S. & H. L. Sanders (1972): Distribution of Cumacea in the deep Atlantic. *Deep-Sea Res.* 19: 217-246.
- Just, J. (1990): Abyssianiridae, a synonymy of Paramunnidae (Crustacea: Isopoda: Asellota), with two new species of *Abyssianira* from South-Eastern Australia. *Mem. Mus. Victoria* 50 (2): 403-415.
- Keany, J. & J. P. Kennett (1972): Pliocene-early Pleistocene paleoclimatic history recorded in Antarctic-Subantarctic deep-sea cores. *Deep Sea Res.* 19: 529-548.
- Kemp, F. M. (1978): Tertiary climatic evolution and vegetation history in the Southeast Indian Ocean region. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 24: 169-200.
- Kemp, F. M. & P. J. Barrett (1975): Antarctic glaciation and early Tertiary vegetation. *Nature* 258: 507.
- Kennett, J. P. (1968): The Fauna of the Ross Sea: Part 6: Ecology and Distribution of Foraminifera. *Bull. N. Z. Dep. Scient. Ind. Res.* 186: 1-48.
- Kennett, J. P. (1977 a): Cenozoic history of the Circumantarctic current. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*. Antarctic Institute of North America, Canada, p. 575.
- Kennett, J. P. (1977 b): Cenozoic evolution of Antarctic glaciation. *J. Geophys. Res.* 82 (27): 3843-3860.
- Kennett, J. P. (1978): Cenozoic evolution of Circumantarctic paleoceanography. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.), *Antarctic Glacial History and World Paleoenvironments*, pp. 25-37.

- Kennett, J. P. (1980): Paleooceanographic and biogeographic evolution of the southern oceans during the Cenozoic and Cenozoic microfossil datums. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 31: 123-152.
- Kennett, J. P., R. E. Burns, J. E. Andrews, M. Churkin, T. A. Davies, P. Dumitrica, A. R. Edwards, J. S. Galshouse, G. H. Peckham & G. V. Van der Lingen (1972): Australian-Antarctic continental drift, paleocirculation changes and Oligocene deep-sea erosion. *Nature Phys. Sci.* 239: 51.
- Kennett, J. P., R. C. Houtz, P. B. Andrews, A. R. Edwards, V. A. Gostin, M. Hajos, M. A. Hampton, D. G. Jenkins, S. V. Margolis, A. T. Ovenshine & K. Perch-Nielsen (1974): Development of the Circum-Antarctic Current. *Science* 186: 144.
- Kennett, J. P., R. E. Houtz, P. B. Andrews, V. P. Edwards, V. A. Gostin, M. Hajos, M. A. Hampton, D. G. Jenkins, S. V. Margolis, A. T. Ovenshine & K. Perch-Nielsen (1975): Antarctic glaciation and the development of the Circum-Antarctic current. In: *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, U. S. Government Printing Office, Washington DC, Vol. 29: p. 1155.
- Kensley, B. (1975): Marine Isopods from the continental shelf of South Africa. *Ann. J. Afr. Mus.* 67 (4): 35-89.
- Kensley, B. (1976): Isopodan and Tanaidacean Crustacea from the southern Indian Ocean (Crustacea, Isopoda, Asellota). *Annals S. Afr. Mus.* 69 (11): 261-323.
- Kensley, B. (1977): New records of marine Crustacea Isopoda from South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* 72 (13): 239-265.
- Kensley, B. (1978): The South African Museum's Meiring Naude Cruises Part 7: Marine Isopoda. *Ann. S. Afr. Mus.* 74 (5): 125-157.
- Kensley, B. (1978): A new Marine Isopod Family from the South-Western Indian Ocean. *Ann. S. Afr. Mus.* 75: 41-49.
- Kensley, B. (1978): Guide to the marine isopods of Southern Africa. *South Afr. Mus.*, Cape Town pp. 1-173.
- Kensley, B. (1980): Marine Isopods from Marion, Prince Edward, and Crozet Islands (Crustacea, Isopoda). *Ann. S. Afr. Mus.* 82 (5): 155-185.

- Kensley, B. (1982): Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea, Isopoda). *Smithsonian Contr. Zool.* 346: 1-60.
- Kensley, B. (1984): The South African Museums Missing Naude Cruises, Part 15. Marine Isopoda of the 1977, 1978, 1979 Cruises. *Ann. S. Afr. Mus.* 213-301.
- Kensley, B. & M. Schotte (1989): Guide to the marine isopod Crustaceans of the Caribbean. *Smithsonian Institution Press*, Washington, D. C., and London, pp. 1-308.
- Knox, G. A. (1969): Littoral ecology and biogeography of the Southern Oceans. *Proc. Roy. Soc. Lond, Ser. B* 152: 577-624.
- Knox, G. A. (1970): Antarctic Marine Ecosystems. In: Holdgate, M. W. (ed.), *Antarctic Ecology* 1: 69-96.
- Knox, G. A. (1977): The Antarctic polychaete fauna: its characteristics, distribution patterns and evolution. In: Llano, G. A. (ed.), *Proc. Third SCAR Symp. Antarct. Biol. Gulf. Publ. Co. Huston, Texas*: pp. 1111-1126.
- Knox, G. A. (1980): Plate tectonics and the evolution of intertidal and shallow-water benthic biotic distribution patterns of the southwest Pacific. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 31: 267-297.
- Knox, G. A. & J. K. Lowry (1977): A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the Amphipoda and Polychaeta. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans, Antarct. Inst. North America*, pp. 423-462.
- Kohnen, H. (1984): Die Expedition ANTARKTIS I mit FS "Polarstern" 1983/1984. *Ber. Polarforsch.* 19: 1-185.
- Koltun, V. M. (1968): Spicules of sponges as an element of the bottom sediments of the Antarctic. In: *Symp. on Ant. Oceanogr. Scott Polar Research Inst., Cambridge*, pp. 121-123.
- Koltun, V. M. (1969): Porifera. *Am. Geogr. Soc. Antarctic Map Folio Series* 11: 13-14.
- Koltun, V. M. (1970): Sponges of the Arctic and Antarctic: a faunistic review. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 25: 285-297.

- Kott, P. (1969 a): Ascidiacea. Am. Geogr. Soc. Antarctic Map Folio Series 11: 43-44.
- Kott, P. (1969 b): Antarctic Ascidiacea. Am. Geophys. Union. Antarct. Res. Ser. 13: pp. 1-239.
- Kussakin, O. G. (1967): Isopoda and Tanaidacea from the coastal zones of the Antarctic and Subantarctic. In: Biological Results of the Soviet Antarctic Expedition (1955-58). 3. Issl. Fauny Morei 4(12): 220-380 (in Russisch).
- Kussakin, O. G. (1973): Peculiarities of the geographical and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep sea fauna origin. Mar. Biol. 23: 19-34.
- Kussakin, O. G. (1982): Additions to the isopod fauna of the Antarctic shelf (on material of the Soviet Antarctic Expedition 1965-1968. In: Fauna and distribution of Crustacea in Southern and Antarctic waters. A. J. Kafanov und O. G. Kussakin (eds.), Akademia Nauk, USSR, Vladivostok, pp. 73-105.
- Kussakin, O. G. (1988): On the problem of the so called secondary deep sea fauna of the World Ocean. Biol. Morya (Vladivost.) 4: 16-19 [In Russ. with Russ. and Engl. summary].
- Kussakin, O. G. & G. S. Vasina (1980): 2 new Crustacean isopod species of the antarctic genus Dolichiscus [in Russian with English summary]. Biol. Morya (Vladivostok) 2: 31-37.
- Kussakin, O. G. & G. S. Vasina (1980): Additions to the marine Isopoda and Gnathiidea of Kerguelen Islands (Southern Indian Ocean) 9 (4): 355-369.
- Kussakin, O. G. & G. S. Vasina (1980): Additions to the fauna of the benthic Isopoda and Gnathiidea (Crustacea) of subantarctic waters of the Indian Ocean. 2: Isopoda (Valvifera and Asellota) and Gnathiidae. Tethys 10 (4): 315-336.
- Ledbetter, M. T. & P. F. Ciesielskii (1983): Bottom-current erosion in the South Atlantic of the Southern Ocean. In: Oliver, R. L., P. R. James & J. B. Jago (eds.), Antarctic Earth Science, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 390-392.
- Lingele, C. S. & J. A. Clark (1979): Antarctic ice-sheet volume at 18.000 years B.P. and Holocene sea-level changes at the west Antarctic margin. J. Glaciol. 24: 213-230.

- Lipps, J. M., T. E. Ronan & T. E. De Laca (1979): Life below the Ross Ice Shelf. *Science* 203: 447-449.
- Littlepage, J. L. & J. S. Pearse (1962): Biological and Oceanic Observations under an Antarctic Ice Shelf. *Science* 137: 679-681.
- Lorenzen, S. (1981): Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. Veröff. Inst. Meeresforsch., Bremerhaven, Suppl. 7: 1-472.
- Lütken, C. F. (1858): Beskrivelse af en ny Serolis Art. Vidensk. Medd. nat. Foren Kjøbenhavn, S. 98, Abb. 1.
- Mantyla, A. W. & J. L. Reid (1983): Abyssal characteristics of the World Ocean waters. *Deep Sea Res.* 30: 803-833.
- Margolis, S. V. & J. P. Kennett (1971): Cenozoic paleoglacial history of Antarctica recorded in Subantarctic deep-sea cores. *Am. J. Sci.* 271: 1-36.
- Margolis, S. V., P. M. Kroopnick & D. E. Goodney (1978): Cenozoic and late Mesozoic paleoceanographic and paleoglacial history recorded in Circum-Antarctic deep-sea sediments. *Mar. Geol.* 25: 131-147.
- Maxwell, J. G. H. (1977): The Breeding Biology of Chorismus antarcticus (Pfeffer) and Notocrangon antarcticus (Pfeffer) (Crustacea, Decapoda) and its Problems of the Impoverished Antarctic Decapod Fauna. In: Dunbar, M. J. (ed.), *Polar Oceans*. Antarctic Institute of North America, Canada, pp. 335-341.
- Mc Ginnis, R. F. (1977): Evolution within pelagic ecosystems: Aspects of the distribution and evolution of the family Myctophidae. In: Ilano, G. (Hrg.); *Adaptations within antarctic marine ecosystems*, S. 547-557.
- Mc Intyre, O. G. & G. J. Wilson (1966): Preliminary palynology of some Antarctic Tertiary erratics. *N. Z. J. Bot.* 4: 315-321.
- Mc Knight, D. G. (1962): The distribution of Foraminifera off parts of the Antarctic coast. *Bull. Am. Paleont.* 44: 65-158.
- Menzies, R. J. (1956): New abyssal tropical Atlantic isopods with observations on their biology. *Amer. Mus. Novitates* 1798: 1-16.

- Menzies, R. J. (1962 a): The Isopoda of abyssal depths in the Atlantic Ocean. *Abyssal Crustacea*, Vema Res. Ser. 1: 79-206.
- Menzies, R. J. (1962 b): The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods. *Fysiogr. Sällsk. I Lund (N.S.)* 42 (11): 1-162.
- Menzies, R. J. (1962 c): On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 47: 339-358.
- Menzies, R. J. & D. Frankenberg (1966): Handbook of the common marine isopod crustaceans of Georgia. Univ. Georgia Press Athens: 1-93.
- Menzies, R. J. & G. A. Schultz (1968): Antarctic isopod Crustacea II: Families Haploneiscidae, Acanthaspidiidae, and Joeropsidae, with diagnoses of new genera and species. *Antarct. Res. Ser.* 11: 141-184.
- Menzies, R. J. & George, R. Y. (1972): Isopod Crustacea of the Peru-Chile Trench. *Anton Bruun Rept.* 9: 1-124.
- Menzies, R. J., R. Y. George & G. T. Rowe (1973): Abyssal environment and ecology of the World Oceans. Wiley Interscience, New York, pp. 1-488.
- Menzies, R. J. & J. Imbrie (1958): On the Antiquity of the Deep Sea Bottom Fauna. *Oikos* 9 (II): 193-210.
- Miers, E. J. (1879): Crustacea of Kerguelen. *Phil. Trans.* 168: 200-214.
- Miers, E. J. (1883): Revision of the Idotheidae, a Family of sessile-eyed Crustacea. *J. Linn. Soc. Zoology* 16: 1-88.
- Miller, R. G. (1987): Origins and pathways possible for the fishes of the Antarctic Ocean. In: Kullander, S. O. & B. Fernholm (Hrsg.), *Proc. V. Congr. Ichthyol.*, Stockholm, S. 373.
- Molnar, R. E. (1989): Terrestrial tetrapods in Cretaceous Antarctica. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 131-140.

- Monod, T. (1925): Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale (1. partie: Tanaidacea, Anthuridea, Valvifera). Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc. 5 (3): 61-85.
- Monod, T. (1926): Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes. Resultats du voyage de la Belgica, Rapports Scientifiques. Zoologie, pp. 1-67.
- Monod, T. (1931): Tanaidacés et isopodes subantarctique de la collection Kohl-Larsen du Senckenberg Museum. Senckenbergiana 13 (1): 10-30.
- Moreira, P. S. (1972): Species of Serolis (Isopoda, Flabellifera) from southern Brazil. Bolm. Inst. Oceanog. S. Paulo 20: 85-144.
- Moreira, P. S. (1973): Species of Macrochiridothea Ohlin, 1911 (Isopoda, Valvifera) from Southern South Brazil, with notes on remaining species of the genus. Bolm. Inst. Oceanog. S. Paulo 22: 11-47.
- Moreira, P. S. (1974): New records of species of Serolis (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) from Southern Brazil. Bolm. Inst. Oceanog. S. Paulo 23: 103-119.
- Negoescu, I. (1984): The study of the anthuridean isopods (Crustacea, Isopoda, Anthuridea) from the cruises of the French oceanographic vessels. Travaux Mus. Hist. nat. "Gr. Antipa" 26: 45-59.
- Newman, W. A. & A. Ross (1971): Antarctic Cirripedia. Am. Geophys. Union Antarct. Res. Ser. 14: 1-257.
- Nierstrasz, H. F. (1918): Alte und neue Isopoden. Zool. Mededeel. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden. Vol. 4 (2): 103-142.
- Nierstrasz, H. F. (1931): Die Isopoden der Siboga-Expedition III. Isopoda Genuina II. Flabellifera. Siboga Exped. 32c: 1-111.
- Nierstrasz, H. F. (1941): Die Isopoden der Siboga-Expedition. 4. Isopoda Genuine. 3. Gnathiidea, Anthuridea, Valvifera, Asellota, Phreatoicidea. Siboga-Exped. Monogr. 32: 205-308.
- Nordenstam, Å. (1931): Tanaidacea and marine Isopoda from Juan Fernandez. Nat. Hist. Juan Fernandez & Easter Islands, Uppsala, 3 (4): 525-552.

- Nordenstam, Å. (1933): Marine Isopoda of the families Serolidae, Idotheidae, Pseudidotheidae, Arcturidae, Parasellidea, Stenetriidae, mainly from the South Atlantic. Further Zool. R. Swed. Antarct. Exped. 1901-1903. 3 (1): 1-284.
- Nybelin, O. (1947): Antarctic Fishes. Scient. Result. Norw. Antarct. Exped. 1927-1928. 26: 1-76.
- Ohlin, A. (1901): Isopoda from Tierra del Fuego and Patagonia. Wiss. Ergebn. schwed. Exped. Magellans-land 2: 261-306.
- Ortmann, A. E. (1911): Crustacea of Southern Patagonia. Princeton N. J. Rep., Princeton Univ. Exp. Patagonia 1896-1899; 3 (Zool.): 635-667
- Paul, A. Z. & R. J. Menzies (1971): Sub-tidal isopods of the Fosa de Cariaco, Venezuela, with descriptions of two new genera and twelve new species. Boln. Inst. oceanogr. Cumana 10 (1): 29-48.
- Pawson, D. L. (1969 a): Holothuroidea. Am Geogr. Soc. Antarct. Map Folio Series 11: 36-38.
- Pawson, D. L. (1969 b): Echinoidea. Am Geogr. Soc. Antarct. Map Folio Series 11: 38-41.
- Pfeffer, G. (1887): Die Krebse von Süd-Georgien nach der Ausbeute der Deutschen Station, 1882-83. Jahrb. Hamburg. Wissenschaftl. Anstalten IV: 44-150.
- Piatkowski, U. (1987): Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischem Makroplankton. Ber. Polarforsch. 34: 1-150.
- Poore, G. C. B. (1981 a): Marine Isopoda of the Snares Islands, New Zealand - 1. Gnathiidea, Valvifera, Anthuridea and Flabellifera. New Zealand, J. Zool. 8 (3): 331-348.
- Poore, G. C. B. (1981 b): Paranthurid Isopods (Crustacea, Isopoda, Anthuridea) from South eastern Australia. Mem. natn. Mus. Vict. No. 42: 55-88.
- Poore, G. C. B. (1984): Redefinition of Munna and Uromunna (Crustacea: Isopoda: Munnidae, with descriptions of five species from coastal Victoria. Proc. R. Soc. Vict. 96 (2): 61-81.

- Poore, G. C. B. (1987): Serolina, a new genus for Serolis minuta Beddard (Crustacea: Isopoda: Serolidae), with descriptions of eight new species from Eastern Australia. Mem. Mus. Victoria 48 (2): 141-189.
- Poore, G. C. B. (1990): Two new species of isopod crustaceans belonging to Australian endemic genera (Serolidae and Chaetiliidae). Mem. Mus. Vict. 51: 99-107.
- Poore, G. C. B. & H. M. Lew Ton (1988): Antheluridae, a new family of Crustacea (Isopoda: Anthuridea) with new species from Australia. J. Nat. Hist. 22 (2): 489-506.
- Poore, G. C. B. & H. L. Lew Ton (1990): The Holognathiidae (Crustacea: Isopoda: Valvifera) expanded and redefined on the basis of body-plan. Invertebr. Taxon. 4: 55-80.
- Powell, A. B. W. (1951): Antarctic and Subantarctic Mollusca. "Discovery" Rep. 26: 47-196.
- Powell, A. B. W. (1960): Antarctic and subantarctic mollusca. Rec. Auck. Inst. Mus. 5 (3-4): 117-193.
- Powell, A. B. W. (1965): Mollusca of Antarctic and Subantarctic Seas: Biogeography and Ecology in Antarctica. Monogr. Biol. 15: 333-380.
- Ramirez, A. M. (1974): Isopodos littorales y marinos de la Bahía de Concepcion (Crustacea, Isopoda). Boletín. Soc. Biol. Concepcion 48: 409-421.
- Raup, D. M. & J. J. Sepkoski (1986): Periodic Extinction of Families and Genera. Science 231: 833-836.
- Regan, C. T. (1914): Fishes. Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. Terra Nova Exped. 1910, 1: 1-54.
- Richardson, H. E. (1906): Sur les Isopodes de l'expédition française antarctique. Bulletin Muséum, Paris, (C. R. Acad. Sci.) pp. 187-188.
- Richardson, H. E. (1908): Crustacés, Isopodes. Expedition Antarctique Française (1903-1905) commandée par le Dr. Jean Charcot. Mem. 2. Crustacés pp. 1-21.

- Richardson, H. E. (1911): Isopodes du Sandwich du Sud. *Ana. Mus. Nac. Hist. Natural. Buenos Aires*, Ser. 3, Vol. 14, pp. 395-400.
- Richardson, H. E. (1913): Crustacés Isopodes. *Deuxieme Expédition Antarctique Française (J. Charcot), 1908-1910*. In: Menzies, 1962, pp.1-24.
- Ristedt, H. (1990): Bryozoa. In: Sieg, J. & J. W. Wägele (Hrsg.), *Fauna der Antarktis*. Parey, Hamburg, 37-44.
- Ross, A. & W. A. Newman (1969): Cirripedia. *Antarctic Map Folio Series* 11: 30-32.
- Ryther, J. H. (1963): Geographic variations in productivity. In: Hill, M. N. (ed.), *The Sea*, Interscience Publications, New York, pp. 347-380.
- Sanders, H. L. (1968): Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102: 243-282.
- Sanders, H. L. (1969): Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. *Brookhaven Symp. in Biology, Diversity and Stability in Ecological Systems* 22: 71-81.
- Sanders, H. L. (1977): Evolutionary ecology and the deep-sea benthos. In: *Changing Scenes in Natural Sciences, 1776-1976*, Academy of Natural Sciences, Special Publication 12: 223-243.
- Sanders, H. L. (1979): Evolutionary Ecology and Life-History Patterns in the Deep-Sea. *Sarsia* 64: 1-7.
- Sanders, H. L. & R. R. Hessler (1969): Ecology of the deep-sea benthos. *Science* 163: 1419-1424.
- Sanders, H. L., Hessler, R. R. & Hampson, G. R. (1965): An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda Transect. *Deep Sea Res.* 12: 845-867.
- Schioedte J. C. & F. Meinert (1878-1880): *De Cirolanis Aega simulantibus commentatio brevis*. *Naturhist. Tidsskr.* (3)12: 279-302.
- Schlee, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogese mit Hennigs Prinzip. *Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 20: 1-62.

- Schminke, H. K. (1975): Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Syncarida. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 384-388.
- Schopf, J. M. (1970): Gondwana Paleobotany. *Antarct. J. U. S.* 5: 62-66.
- Schram, F. R. (1970): Isopod from the Pennsylvanian of Illinois. *Science* 169 (3948): 854-855.
- Schram, F. R. (1982): The fossil record and evolution of Crustacea. In: Abele, L. G. (Hrsg.): *The Biology of Crustacea. 1. Systematics, the fossil record and biogeography* 93-147.
- Schubert, G. & D. A. Yuen (1982): Initiation of ice ages by creep instability and surging of the East Antarctic ice sheet. *Nature* 296: 127-130.
- Schultz, G. A. (1976): Species of asellotes (Isopoda: Paraselloidea) from Anvers Island, Antarctica. *Ant. Res. Ser.* 26: 1-35.
- Schultz, G. A. (1977): Bathypelagic isopod Crustacea from Antarctic and southern seas. *Biol. Antarct. Seas V, Ant. Res. Ser.* 23 (3): 69-128.
- Schultz, G. A. (1978): Nonasellote isopod crustaceans from Anvers Island and other Antarctic locations. *Antarct. Res. Ser.* 28 (2/3): 21-42.
- Schultz, G. A. (1979): Aspects of the distribution of isopod crustaceans in the Antarctic and Southern Seas. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 3: 60-66.
- Schultz, G. A. (1979): A New Asellota (Stenetriidae) and Two, One New, Anthuridea (Anthuridae) from Bermuda (Crustacea, Isopoda). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91 (4): 904-911.
- Schultz, G. A. (1981): Arcturidae from the Antarctic and Southern Seas (Isopoda, Valvifera) Part. I. *Biol. Antarct. Seas X, Ant. Res. Ser.* 32: 63-94.
- Schultz, G. A. (1979): Aspects of the evolution and origin of the deep-sea isopod crustaceans. *Sarsia* 64: 77-83.

- Shackleton, N. J. & M. A. Hall (1984): Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project hole 552 H: Pli-Pleistocene glacial history. In: Roberts, D. G. & D. Schnitker (eds.), Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, Vol. 81, U. S. government printing office, Washington, pp. 599-609.
- Shackleton, N. J. & J. P. Kennett (1975 a): Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of the Antarctic glaciation: Oxygen and carbon isotope analyses in DSDP Sites 277, 279 and 281. Initial Repts. Deep Sea Drill. Proj. 29: 743-756.
- Shackleton, N. J. & J. P. Kennett (1975 b): Late Cenozoic Oxygen and carbon isotopic changes at DSDP site 284: implications for glacial history of the northern hemisphere. In: Kennett, J. P., R. E. Houtz (eds.), Initial Repts. Deep Sea Drill. Proj. 29. U. S. Government Printing Office, Washington DC, pp. 801-807.
- Sheppard, E. M. (1933): Isopod Crustacea Pt. I. The family Serolidae. Discovery Reports 7: 253-362.
- Sheppard, E. M. (1957): Isopod Crustacea: Part II: The Suborder Valvifera. Families: Idotheidae, Pseudidotheidae and Xenarcturidae fam. nov. With a supplement to Isopod Crustacea, part I. The Family Serolidae. Discovery Reports 29: 141-198.
- Sicinski, J. (1986 a): Application of the dendrite analysis in the discussion on the biogeography of the Antarctic. Pol. Polar Res. 7 (3): 305-317.
- Sicinski, J. (1986 b): Benthic assemblages of Polychaeta in choosen regions of the Admiralty Bay (King-George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res. 7 (1-2): 63-78.
- Siebenaller, J. F. & R. R. Hessler (1977): The Nannoniscidae (Isopoda, Asellota): Hebefustis n. gen. and Nannoniscoides Hansen. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 19 (2): 17-44.
- Siebenaller, J. F. & R. R. Hessler (1981): The genera of the Nannoniscidae (Isopoda, Asellota). Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 19 (16): 227-250.
- Siebenaller, J. F. & G. N. Somero (1989): Biochemical Adaptation to the Deep-Sea. Rev. Aquat. Sci. 1: 1-25.

- Sieg, J. (1986): Distribution of the Tanaidacea: Synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns. In: Gore, R. H. & K. L. Heck (eds.), Crustacean Biogeography, Balkema, Rotterdam, Boston, pp. 165-194.
- Sieg, J. (1988): Das phylogenetische System der Tanaidacea und die Frage nach Alter und Herkunft der Crustaceenfauna des antarktischen Festlandssockels. Z. Zool. Syst. Evolutforsch. 26: 363-379.
- Sivertsen, E. & L. Holthuis (1980): The marine isopod crustacea of the Tristan da Cunha Archipelago. Gunneria 35: 1-128.
- Smith, A. G. & J. C. Briden (1977): Mesozoic and Cenozoic Paleontological Maps. Camb. Earth Science Series, Cambridge University Press, pp. 1-63.
- Somero, G. N., J. F. Siebenaller & P. Hochachka (1983): Biochemical and physiological adaptations of deep-sea animals. In: Rowe, G. T. (Hrg.) Deep-Sea Biology. The Sea. 8: 261-330.
- Stebbing, T. R. R. (1914): Crustacea from the Falkland Islands collected by Mr. Rupert Vallentin, Pt. II. Proc. Zool. Soc. Lond. 341-378.
- Stephensen, K. (1947): Tanaidacea, Isopoda, Amphipoda and Pycnogonida. Sci. Res. Norwegian Antarctic Expedition, Oslo, 27: 1-90 (26 figs.).
- Stevens, G. R. (1989): The nature and timing of biotic links between New Zealand and Antarctica in Mesozoic and early Cenozoic times. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 141-166.
- Stockton, W. L. (1982): Scavenging Amphipods from under the Ross Ice Shelf, Antarctica. Deep. Sea Res. 29 (1): 819-835.
- Stockton, W. L. & T. E. De Laca (1982): Food falls in the deep-sea: occurrence, quality, and significance. Deep Sea Res. 29 (2A): 157-169.
- Studer, T. (1879): Beiträge zur Kenntnis niederer Thiere von Kerguelenland. Arch. Naturg. 45: 19-34.
- Studer, T. (1882): Über eine neue Art Arcturus und eine neue Gattung der Idotheiden. Sitz. Ges. Naturf. Fr. Berlin, pp. 56-58.

- Studer, T. (1884): Isopoden, gesammelt während der Reise der S.M.S. Gazelle um die Erde 1874-76. Abhandl. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, pp. 1-28.
- Stuiver, M., G. H. Denton, T. J. Huges & J. L. Fastook (1981): History of the marine ice sheet in West Antarctica during the last glaciation: a working hypothesis. In: Denton, G. H. & T. J. Huges (eds.), The last great ice sheet, John Wileys and Sons, New York, pp. 319-436.
- Suhm, R. von (1876): Preliminary report on Crustacea during the cruise of A. M. S. "Challenger" in the Southern Sea. Proc. Roy. Soc. Lond. 24: 591.
- Svarvarsson, J. (1987): Systematics and Zoogeography of Arctic Deep-Sea Asellote Isopods (Crustacea, Isopoda), with Notes on the Biology of the Eurycopid Eurycope brevirostris Hansen, 1916 (Asellota, Eurycopidae). Dissertation, Universität Göteborg.
- Tattersall, W. M. (1905): The marine fauna of the coast of Ireland. Scient. Invest. Fisheries Branch, Ireland, II: 1-90.
- Tattersall, W. M. (1914): The Schizopoda, Stomatopoda and non-Antarctic Isopoda of the Scottish National Antarctic expedition. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 49 (4): 865-894.
- Tattersall, W. M. (1918): Order Isopoda: Tribe Flabellifera. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 49: 880-890.
- Tattersall, W. M. (1920): Crustacea: 6. Tanaidacea and Isopoda. Nat. Hist. Rep. r. Antarct. Terra Nova Exped. 3 (8): 191-258.
- Thenius, E. (1975): Biogeography in the view of Earth Sciences. The Paleogeography as the basis of a historical biogeography. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1974: 358-372.
- Thiel, H. (1975): The size structure of the deep-sea benthos. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 60: 575-606.
- Thistle, D. (1980): A revision of Ilyarachna (Crustacea, Isopoda) in the Antarctic with four new species. J. Nat. Hist. 14 (1): 111-143.
- Thistle, D. & R. R. Hessler (1976): Origin of a deep-sea family, the Ilyarachnidae (Crustacea, Isopoda). Syst. Zool. 25 (2): 110-116.

- Thistle, D. & R. R. Hessler (1977): A revision of Betamorpha (Isopoda, Asellota) in the world ocean with three new species. *Zool. J. Linn. Soc.* 60: 275-295.
- Tokarski, A. K., W. Danowski & E. Zastawniak (1987): On the age of fossil flora from Barton Peninsula, King-George Island, West Antarctica. *Pol. Polar Res.* 8: 293-302.
- Thomson, M. R. A. (1982): Mesozoic Paleogeography of West Antarctica. In: Craddock, C. (ed.), *Antarctic Geoscience*. University Wisconsin Press, Madison, Wisconsin 37: 331-337.
- Thomson, M. R. A. (1983): The Antarctic Peninsula - A Late Mesozoic - Cenozoic Arc (review). In: Oliver, R. L., P. R. James & J. B. Jago (eds.), *Antarctic Earth Science, Proc. Fourth Symp. Antarct. Earth Sciences*, Univers. Adelaide, Australia, pp. 289-294.
- Uchio, T. (1960): Foraminifera assemblages of the Antarctic Ocean. *Antarctic Rec.* 11: 48-49.
- Umminger, B. L. (1977): Mechanisms of Cold Adaptation in Polar Marine Animals. In: Llano, G. (Hrsg.), *Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf. Publ. Co. Houston, Texas S.* 397-409.
- Van Andel, T. H. (1976): An eclectic overview of plate tectonics, paleogeography, and paleoceanography. In: Gray, J. & A. Boucot, (eds.), *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*. *Proc. Biol. Colloqu., Oregon State Univ.* 37: 9-25.
- Vanhöffen, E. (1914): Die Isopoden der Deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. *Dt. Südpolar Exp.* 15, *Zool.* 7 (4): 447-598.
- Van Zinderen Bakker, E. M. (1970): Quaternary climates and Antarctic biogeography. In: Holdgate, M. W. (ed.), *Antarctic Ecology I*: 31-40.
- Vasina, G. S. 1982): A new species of the genus Stenetrium (Crustacea, Isopoda, Stenetriidae) from drifting macroalgae from the area of the Patagonian Shelf. in Russian]. In: Kafanov, A. I. & O. G. Kussakin, (eds.), *Fauna and Distribution of Crustacea in Southern and Antarctic waters*. Akademia Nauk, USSR, Vladivostok, pp. 106-109.

- Vinogradova, N. G. (1959): Vertical zonation of the deep-sea bottom fauna. Reprints. Intern. Oceanogr. Congr. 1959: 392-393.
- Vinogradova, N. G. (1979): The geographic distribution of the abyssal and hadal (ultra-abyssal) fauna in relation to the vertical zonation of the ocean. *Sarsia* 64 (4): 41-55.
- Voronov, P. S. (1960): Attempt to reconstruct the ice sheet of Antarctica at the time of maximum glaciation on earth. *Sov. Antarct. Exped. Inform. Bull.* 23: 15-19.
- Voß, J. (1988): Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). *Ber. Polarforsch.* 45: 1-145.
- Wace, N. M. (1965): Vascular plants. In: Van Oye, J. & Van Miegham (eds.), *Biogeography and Ecology in Antarctica*, Den Haag, S. 201-263.
- Wägele, H. (1987): Zur Taxonomie, Phylogenie und Biologie antarktischer Nudibranchia. Dissertation, Fachbereich Biologie der Universität Oldenburg, S. 1-227.
- Wägele, H. (1991): Distribution of some endemic Antarctic Nudibranchia. *J. Mollusc. Stud.* 57: 337-345.
- Wägele, J. W. (1981): Neubeschreibung und Vergleich der mediterranen Paranthura-Arten (Crustacea, Isopoda, Anthuridea). *Mar. Ecology* 3 (2): 109-132.
- Wägele, J. W. (1984): Studies on Antarctic Crustacea Isopoda. 1. Anthuridea from the Weddell Sea. *Polar Biol.* 99-117.
- Wägele, J. W. (1985): Two new genera and twelve new species of Anthuridea (Crustacea: Isopoda) from off the West Coast of New Zealand. *N. Z. J. Zool.* 12: 363-423.
- Wägele, J. W. (1986): Serolis luethjei n. sp., a new isopod crustacean from the Weddell Sea. *Polar Biol.* 5: 145-152.
- Wägele, J. W. (1987): The Feeding Mechanism of Antarcurus and a Redescription of A. spinacoronatus Schultz, 1978 (Crustacea: Isopoda: Valvifera). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 316: 429-458.

- Wägele, J. W. (1988): Note on the Arcturidae from the Weddell Sea and description of Antarcturus hempeli, n. sp. (Crustacea, Isopoda, Valvifera). Zool. Scr. 17 (2): 195-211.
- Wägele, J. W. (1989): Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller), Stuttgart, Seite 1-262.
- Wägele, J. W. (1990): Asteroidea. In: Sieg, J. & J. W. Wägele (Hrsg.): Fauna der Antarktis. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, S. 172-176.
- Wägele, J. W. (1990): Echinoidea. In: Sieg, J. & J. W. Wägele (Hrsg.): Fauna der Antarktis. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, S. 170-172.
- Wägele, J. W. (1991): Antarctic Isopoda Valvifera. In: Wägele, J. W. & J. Sieg (eds.), Synopses of the Antarctic Benthos, Vol. 2, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, pp. 1-213.
- Wägele, J. W. & Brandt, A. (1985): New West Atlantic localities for the stygobiont paranthurid Curassanthura (Crustacea, Isopoda, Anthuridea) with redescription of C. bermudensis n. sp. Bijdr. Dierkd. 55 (2): 324-330.
- Wägele, J. W. & Brandt, A. (1988) Protognathia n. gen. bathypelagica (Schultz, 1978) rediscovered in the Weddell Sea: A missing link between the Gnathiidae and the Cirolanidae (Crustacea, Isopoda). Polar Biology 8: 359-365.
- Walker, A. O. (1901): Contributions to the malacostracan Fauna of the mediterranean. J. Linn. Soc. Lond. 28: 290-307.
- Watling, L. & M. H. Thurston (1989): Antarctica as an evolutionary incubator: evidence from the cladistic biogeography of the Amphipod family Iphimediidae. In: Crame, J. A. (ed.), Origins and Evolution of the Antarctic Biota. Geological Society Special Publication No. 47: 297-313.
- Webers, G. F. & E. L. Yochelson (1989): Late Cambrian molluscan faunas and the origin of the Cephalopoda. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 29-42.
- Wegener, A. (1912): Die Entstehung der Kontinente. Geolog. Rundsch. 3: 276-292.

- White, M. (1977): Ecological Adaptations by Antarctic Poikilotherms to the Polar Marine Environment. In: Llano, G. (Hrsg.), Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol. Gulf. Publ. Co., Huston, Texas, S. 197-208.
- White, M. (1984): Marine Benthos. In: Laws, R. M. (ed.), Antarctic Ecology II: 421-461.
- Wiley, E. O. (1979): An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. Syst. Zool. 28: 308-337.
- Wilson, A. T. (1964): Origin of ice ages: an ice shelf theory for Pleistocene glaciation. Nature 201: 147-149.
- Wilson, A. T. (1968): Past surges in the West Antarctic ice sheet and their climatological significance. In: Van Zinderen Bakker E. M. (ed.), Antarctic glacial history and world palaeoenvironments, pp. 25-37.
- Wilson, A. T. (1978): Glacial history of New Zealand and the Ross Dependency, Antarctica. In: Van Zinderen Bakker, (ed.), "Antarctic glacial history and world palaeoenvironments", Seiten 15-24.
- Wilson, G. D. F. (1976): The systematic and evolution of Hapломunna and its relatives (Isopoda, Hapломunnidae, new family). J. Nat. Hist. 10: 569-580.
- Wilson, G. D. F. (1980): Incipient speciation in a deep-sea eurycopeid isopod (Crustacea). American Zoologist 20 (4): 815.
- Wilson, G. D. F. (1987): The road to the Janiroidea: Comparative morphology and evolution of the asellote isopoda crustaceans. Z. f. Systematik u. Evolutforsch. 25 (4): 257-280.
- Wilson, G. D. F., Thistle, D. & R. R. Hessler (1976): The Plakathiidae (Isopoda, Flabellifera): déjà vu. Zool. J. Linn. Soc. 58 (4): 331-343.
- Wilson, G. D. F. & R. R. Hessler (1980): Taxonomic characters in the morphology of the genus Eurycope (Crustacea, Isopoda) with a redescription of E. cornuta Sars, 1864. Cahiers de Biologie 21: 241-263.
- Wilson, G. D. F. & R. R. Hessler (1981): A revision of the genus Eurycope (Isopoda, Asellota) with description of three new genera. J. Crust. Biol. 1(3): 401-423.

- Wilson, G. D. F. & R. R. Hessler (1987): Speciation in the Deep Sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 185-207.
- Wilson, G. D. F. (1989): A Systematic Revision of the Deep Sea Subfamily Lipomerinae of the Isopod Crustacean Family Munnopsidae. *Bull. Scripps. Inst. Ocean. San Diego, University of California Press, Berkley, Los Angeles, London, Vol. 27:* 1-138.
- Wittmann, O. (1934): Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. Die antarktischen Beziehungen. *Zoogeographica* 2: 246-304.
- Wolff, T. (1956): Isopoda from depths exceeding 6.000 meters. "Galathea" Rep. 2: 85-157.
- Wolff, T. (1960): The hadal community, an introduction. *Deep Sea Res.* 6: 95-124.
- Wolff, T. (1961 a): The deepest recorded fishes. *Nature* 190 (4772): 283.
- Wolff, T. (1961 b): A bathyal-abyssal hermit crab with a calcified asymmetrical abdomen. *Nature* 190 (4772): 931-932.
- Wolff, T. (1962): The systematics and biology of bathyal and abyssal isopod Asellota. "Galathea" Rept. 6: 1-320.
- Wolff, T. (1976): Utilization of seagrass in the deep sea. *Aquatic Botany* 2: 161-174.
- Wolff, T. (1979 a): Macrofaunal utilization of plant remains in the deep sea. *Sarsia* 64: 117-136.
- Wolff, T. (1979 b): Animals associated with seagrass in the deep-sea. In: Phillips, R. C. & C. P. Mc Roy (Hrsg.); *A Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem*. Garland, New York, 199-224.
- Woodburne, M. O. & W. J. Zinsmeister (1982): Fossil land mammals from Antarctica. *Science* 218: 284-286.
- Woodburne, M. O. & W. J. Zinsmeister (1984): The first land mammals from Antarctica and its biogeographical implications. *J. Paleontol.* 58 (4): 913-948.
- Woodring, W. P. (1966): The Panama land bridge as a sea barrier. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 110: 425-433.

- Yaldwin, J. C. (1965): Antarctic and Subantarctic Decapod Crustacea. In: Van Oye, J. & Van Miegham (eds.), *Biogeography and Ecology in Antarctica*, Den Haag, Seite 324-332.
- Young, G. L. (1989): The Aztec fish fauna (Devonian) of Southern Victoria Land: evolutionary and biogeographic significance. In: Crame, J. A. (ed.), "Origin and Evolution of the Biosphere", Geological Society Special Publication, London, 47: 43-62.
- Zenkevitch, L. A. & J. A. Birstein (1960): On the problem of the antiquity of the deep-sea fauna. *Deep Sea Res.* 7: 10-23.
- Zinsmeister, W. J. (1976): Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. In: Gray, J., A. J. Boucot (eds.), *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment*, Oregon State University Press, Corvallis, pp. 349-355.
- Zinsmeister, W. J. (1978): Three new species of *Pulvinites* (Mollusca: Bivalvia) from Seymour Island (Antarctic Peninsula) and Southern California. *J. Paleontol.* 52 (3): 565-569.
- Zinsmeister, W. J. (1982 a): Geological observations of the recently discovered marine Tertiary sequence at Cape Melville, King-George-Island. *Antarct. J. U. S.* 17 (5): 40.
- Zinsmeister, W. J. (1982 b): Review of the Upper Cretaceous - Lower Tertiary Sequence on Seymour Island, Antarctica. *J. Geol. Soc. London*, 139: 779-785.
- Zinsmeister, W. J. (1984): Late Eocene Bivalves (Mollusca) from the La Meseta Formation Collected during the 1974-1975 Joint Argentine-American Expedition to Seymour Island, Antarctic Peninsula. *J. Paleontol.* 58 (6): 1497-1527.
- Zinsmeister, W. J. & H. H. Camacho (1982): Late Eocene to possibly Earliest Oligocene Molluscan Fauna of the La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctic Peninsula. In: Craddock, C. (ed.), *Antarctic Geoscience*, University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 33: 299-304.
- Zinsmeister, W. J. & R. M. Feldmann (1984): Cenozoic high latitude heterochrony of southern hemisphere marine faunas. *Science* 224: 281-283.

9. Literaturverzeichnis

Zur Strassen, O. (1902): Über die Gattung Arcturus und die Arcturiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Zool. Anz. 25: 682-689.