

Jak równonogi z podrzędu Oniscidea wyszły na ląd

Aleksandra Cichoń

Warszawa 2026

Spis treści

1	Wstęp	2
1.1	Wprowadzenie	2
1.2	Charakterystyka Oniscidea	2
2	Filogeneza Oniscidea	3
2.1	Kontrowersje	3
2.2	Pozycja Oniscidea w obrębie rzędu Isopoda	3
2.3	Wewnętrzna struktura filogenetyczna Oniscidea	4
3	Droga z morza na ląd	4
3.1	Skamieniałości	4
3.2	Ramy czasowe	5
3.3	Bezpośrednia droga na ląd	5
4	Adaptacje do życia na lądzie	6
4.1	Adaptacje morfologiczne i fizjologiczne	7
4.1.1	Kutykula	7
4.1.2	Gruzoły skórne	7
4.1.3	System przewodzący wodę	7
4.1.4	Płuca pleopodialne	7
4.1.5	Marsupium	8
4.1.6	System czuciowy	8
4.2	Zmiany behawioralne	8
5	Podsumowanie	8

1 Wstęp

1.1 Wprowadzenie

Do podrzędu Oniscidea, czyli równonogów lądowych, należy niemal 4000 gatunków (Carpio-Díaz i in. 2023). Stanowią jedyną grupę skorupiaków, która w przeważającej większości występuje w środowisku lądowym (Broly, Deville i Maillet 2013), do którego przystosowały się z pomocą szeregu zmian morfologicznych i fizjologicznych. Zmiany obejmują każdy aspekt funkcjonowania organizmu ze szczególnym naciskiem na ograniczenie utraty wody z organizmu i lokomocję. Oniscidea kolonizują praktycznie każdy rodzaj biotopu na lądzie, nawet ekstremalne środowiska jak pustynie (przykładowo pustynny *Hemilepistus reaumuri*) czy wysokie góry (przykładowo *Protracheoniscus nivalis*, znaleziony powyżej 4725m (Beron 1997)).

1.2 Charakterystyka Oniscidea

Celem późniejszego omówienia adaptacji, niezbędne jest wdrożenie podstaw budowy równonogów lądowych, ograniczając zakres informacji do podstaw. Największe gatunki osiągają rozmiary powyżej 30mm (przykładowo *Porcellio hoffmannseggii* osiągają około 35mm). Równonogi lądowe mają dość prostą budowę, ciało jest spłaszczone grzbietobrzusznie i dzieli się na następujące elementy: głowotułów (głowę), pereon oraz pleon (wraz z pleotelsonem). Po bokach głowy znajdują się niewielkie oczy złożone, czasami występują gatunki bez oczu (Shultz 2018). Czułki I pary słabo wykształcone. Czułki II pary stosunkowo dobrze rozwinięte. Pereon składa się z 7 wolnych segmentów, z których każdy posiada po jednej parze odnóży (Shultz 2018). Pleon posiada 6 segmentów (5 z nich wolnych) (Shultz 2018). Każdy wolny segment pleonu opatrzony jest parą pleopodiów. Pleopodia zbudowane są z dwóch części: egzopoditu i endopoditu (Shultz 2018). Na 5 egzopoditach znajdują się płuca pleopodialne (Lillemets i Wilson 2002). Ostatni segment pleonu nazywany jest pleotelsonem (połączenie pleonu i telsonu) i jest opatrzony w parę uropodiów (Shultz 2018). Dorosłe samice posiadają workowatą strukturę nazywaną marsupium. Marsupium rozwinięte jest z 5 par oostegitów wyrastających z części biodrowej odnóży tułowiowych (Appel, Quadros i Araujo 2011). Samce od samic wyraźnie różnią się budową pleopodiów. U samców dwa pierwsze pleopodia są silnie przekształcone, pełniąc rolę w kopulacji

(Brusca i Wilson 1991).

2 Filogeneza Oniscidea

2.1 Kontrowersje

Filogeneza Oniscidea była przedmiotem wielu badań. Kwestią, którą wielokrotnie poddawano wątpliwości była monofiletyczność tej grupy. Starsze badania opierające się na ocenie cech morfologicznych i występowania równonogów lądowych wskazywały na to, że są one grupą polifiletyczną (Vandel 1943; Vandel 1965). Kolejne badania i prace, przykładowo „A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations” Brusca, Richard & Wilson, George. (1991) oraz “Phylogeny of the terrestrial Isopoda (Oniscidea): a review” Schmidt, Christian. (2008) wspierały jednak tezę monofiletyczności. Dalsze badania dotyczące pochodzenia Oniscidea oparte na rybosomalnym RNA (18S i 28S) oraz genach mitochondrialnych podważały tę kwestię, wskazując na możliwą parafiletyczność lub polifiletyczność tej grupy, co oznaczałoby kilkukrotne wyjście na ląd (Lins, Ho i Lo 2017). Do tych samych wniosków doszedł Dimitriou i wsp., w 2019 roku w publikacji „Genetic evidence against monophyly of Oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods” gdzie do badań wykorzystano wysoce konserwatywne geny kodujące białka jądrowe (nAK i PEPCCK) wraz z analizą rybosomalnego RNA (18S i 28S). Najnowsze dostępne badania wspierają założenie, że Oniscidea są grupą monofiletyczną (Thomas Thorpe 2024), gdzie jeden wspólny przodek przystosował się do życia na lądzie. Autorzy podkreślają, że możliwe jest, iż wyniki badań opartych na sekwencjach jądrowego rybosomalnego RNA wskazujące na nie-monofiletyczność Oniscidea mogą być spowodowane przyciąganiem długich gałęzi (long-branch attraction).

2.2 Pozycja Oniscidea w obrębie rzędu Isopoda

Oniscidea stanowią jeden z 11 podrzędów Isopoda. Oniscidea tworzą grupę siostrzaną z kładem „CLVS”, grupującym Cymothooidea, Limnoriidea, Valvifera i Sphaeromatidea (Thomas Thorpe 2024). W morfologicznej analizie, Oniscidea przypisano do grupy „short-tailed” wraz z Phreatoicidea, Asellota, Microcerberidea, Oniscidea, oraz Calabozoida (Brusca i Wilson 1991). Grupa ta charakteryzuje się skróconym pleotelsonem i uznawana jest za bardziej prymitywną pod kątem ewolucyjnym (Brusca

i Wilson 1991).

2.3 Wewnętrzna struktura filogenetyczna Oniscidea

Wewnątrz podrzędu Oniscidea wyznaczono 5 kladów, są to: Diplocheta, Tylida, Microcheta, Synocheta, Crinocheta. Diplocheta (rodzina Ligiidae i Ligidiidae) (Thomas Thorpe 2024) charakteryzuje się cechami pośrednimi między formami lądowymi oraz wodnymi, dając nam pewnego rodzaju obraz na to, jak mogły wyglądać formy przejściowe między formami morskimi a współczesnymi formami lądowymi (Schmidt 2008). Tylida (rodzina Tylidae) obejmuje formy nabrzeżne (z wyjątkiem w pełni lądowych *Helleria*), posiadają one nietypowe struktury oddechowe, wyróżniające je od innych grup (Dimitriou, Taiti i Sfenthourakis 2019). Microcheta (rodzina Mesoniscidae) prowadzi w pełni lądowy tryb życia, lecz wymagają wysokiej wilgotności (Dimitriou, Taiti i Sfenthourakis 2019). Synocheta obejmuje rodziny Trichoniscidae i Styloniscidae (Thomas Thorpe 2024). Crinocheta skupia najwięcej rodzin: Armadillidae, Stenoniscidae, Paraplatyarthridae, Balloniscidae, Oniscidae, Porcellionidae, Agnaridae, Trachelipodidae, Cylisticidae, Armadillidiidae, Platyarthridae, Alloniscidae, Detonidae, oraz Actaeciidae (Thomas Thorpe 2024). W tej grupie zauważono wyraźny podział na dwa klady: grupę z półkuli północnej (Porcellionidae, Trachelipodidae, Agnaridae, Armadillidae i Oniscidae) i grupę półkuli południowej (Paraplatyarthridae i Armadillidae) (Thomas Thorpe 2024). Grupy Crinocheta, Synocheta i Microcheta uznaje się za bardziej rozwinięte ze względu na występowanie bardziej zaawansowanych przystosowań do życia na lądzie, w kontraście do grup wcześniejszych, czyli Diplocheta i Tylida posiadających wiele cech związanych z życiem wodnym (Thomas Thorpe 2024). Według badań Thomas Thorpe, Jessica A., 2024 grupy Tylida i Diplocheta tworzą grupę siostrzaną dla grupy Crinocheta i Synocheta.

3 Droga z morza na ląd

3.1 Skamieniałości

Przeszkodą do określenia dokładnej ścieżki ewolucyjnej jest niewielka ilość dostępnych skamieniałości. Ze względu na właściwości biochemiczne ich pancerza, w tym brak woskowej epikutykuli (Girling 1979; Hild, Marti i Ziegler 2008), fosylizacja

jest szczególnie utrudniona. Skamieniałości Oniscidea wymagają także stanowisk o wyjątkowym stanie zachowania (Lagerstätte) (Broly, Deville i Maillet 2013). Ponadto, przeszkodą jest nieciągły charakter osadzania się osadów kontynentalnych, a także niedobór odsłaniających je wychodni (Broly, Deville i Maillet 2013). Oprócz skamieniałości, dobrym źródłem wiedzy ukazującym ewolucję tych organizmów są okazy zachowane w bursztynie, mimo negatywnego wpływu kwaśnych składników w świeżej żywicy negatywnie wpływających na kalcytową kutykulę (Schmalfuss 1984). Jedne z najstarszych skamieniałości pochodzą z okresu kredy, około 110 milionów lat temu (Broly, Deville i Maillet 2013). Skamieniałości te są zachowane właśnie jako inkluzje w bursztynie, pochodzące z północnej Hiszpanii (Alonso, Arillo, Barrón i in. 2000; Delclòs, Arillo, Peñalver i in. 2007), południowo-zachodniej Francji (Perrichot 2004) i Birmy (A. Ross i in. 2010). Starsze ślady występowania równonogów poruszających się po lądzie pochodzą z późnej jury. Są to skamieniałości śladowe *Pterichnus isopodicus* powstałe prawdopodobnie na błotnistym substracie, który podlegał okresom emersji (Broly, Deville i Maillet 2013; Gaillard, Hantzpergue, Vannier i in. 2005).

3.2 Ramy czasowe

Analizy molekularne i filogenetyczne wskazują, że Oniscidea wyewoluowały w erze paleozoiku około 298 milionów lat temu na granicy karbonu i permu (Thomas Thorpe 2024). Linia ta oddzieliła się od morskiej grupy siostrzanej „CLVS” około 308 milionów lat temu (Thomas Thorpe 2024). Między tymi szacunkami, a zapisem kopalnym występuje duża luka. Luka wynika z braku wystarczającej ilości skamieniałości, którego przyczyny opisano w poprzednim podpunkcie. Zdecydowana większość współczesnych rodzin Oniscidea była już wykształcona i szeroko rozpowszechniona w środkowym kenozoiku (Broly, Deville i Maillet 2013).

3.3 Bezpośrednia droga na ląd

Przodkowie Oniscidea należeli do grupy morskich Isopoda zaliczającej się do grupy „short-tailed” (Brusca i Wilson 1991). Ich cechy, takie jak grzbietobrzuszne spłaszczenie ciała i tryb życia skupiający się na chodzeniu po dnie były szczególnym ułatwieniem w drodze do lądowego życia (Edney 1968). Duże znaczenie ma także zapłodnienie wewnętrzne i rozwój jaj w marsupiach, występujące u morskich równonogów jak i form lądowych (Edney 1968). Wyjście na ląd było prawdopodobnie

wynikiem wielu czynników. Część z nich wspierała także rozwój owadów i zwiększenie ich różnorodności (Broly, Deville i Maillet 2013). Droga Oniscidea na ląd jest w pewnym rodzaju unikalna, ponieważ zakłada się, że pominęły one etap słodkowodny, przechodząc bezpośrednio z mórz na ląd (Hornung 2011; Thomas Thorpe 2024). Samo przejście miało prawdopodobnie następujący przebieg. Przodkowie Oniscidea wyszli na ląd poprzez strefę lasów przybrzeżnych, na które wpływ miały kolejne transgresje morskie (C. A. Ross i J. R. P. Ross 1988; Greb, DiMichele i Gastaldo 2006), tworząc idealne środowisko do procesu terrestrializacji (Broly, Deville i Maillet 2013). Oznacza to, że pierwotne Oniscidea skolonizowały ląd poprzez baseny paraliczne (paralic basins) (Golonka i Ford 2000; Broly, Deville i Maillet 2013). Były one idealnym środowiskiem przejściowym, zapewniając wysoką wilgotność, gradient zasolenia oraz bazę pokarmową (Broly, Deville i Maillet 2013). Następnie skolonizowały nowopowstałe w późnym paleozoiku (okres karbonu i permu) nisze ekologiczne: gęste lasy wraz z drzewiastymi paprociami i prymitywnymi roślinami nagonasiennymi. Lasy te posiadały obfitą ściółkę, z dostępnym rozkładającym się drewnem, obfitym pożywieniem (martwą roślinność) i dostępnymi schronieniami (Paris 1963; Paris 1965; Edney 1968; Broly, Deville i Maillet 2013). W całym procesie zasiedlenia środowiska lądowego pomocna mogła być hiperoksygenacja atmosfery (około 35% O₂ w porównaniu do dzisiejszych 21%) (Berner, Beerling, Dudley i in. 2003; Graham i in. 1995), która wspierała pasywne oddychanie (Broly, Deville i Maillet 2013). Jako model obrazujący formę przejściową uznaje się rodzaj *Ligia* (Carefoot i Taylor 1995). *Ligia* zasiedla strefę przybrzeżną, posiada prosty system transportu wody, częściowo otwarte marsupium i otwarte pleopody (Carefoot i Taylor 1995). System transportu wody jest systemem otwartym, pobierającym wodę siłami kapilarnymi przez 6 i 7 parę pereopodów, która potem przekazywana jest do innych części ciała przez system przewodzący wodę i wydalający rozcieńczone produkty przemiany azotu (mocz) (Hornung 2011). System ten jest homologiczny i musiał wyewoluować u wspólnego przodka Oniscidea (Schmalfuss 2005).

4 Adaptacje do życia na lądzie

Oniscidea posiadają wiele cech, które pozwoliły im na tak skuteczną inwazję środowisk lądowych. Część z nich wyewoluowała podczas wyjścia na ląd, część z nich pochodzi od ich wodnych przodków. Zmiany dotyczą cech morfologicznych, fizjologicznych,

ekologicznych i behawioralnych (Hornung 2011).

4.1 Adaptacje morfologiczne i fizjologiczne

4.1.1 Kutykula

Kutykula jest powłoką, stanowiącą barierę między środowiskiem zewnętrznym a organizmem równonoga (Hornung 2011). Kutykula zbudowana jest z zewnętrznej epikutykuli, egzokutykuli, endokutykuli i wewnętrznej warstwy błoniastej (Hornung 2011). Epikutykula, egzokutykula i endokutykula zawierają amorficzny węglan wapnia i kryształy kalcytu (Roer i Dillaman 1984). Jej struktura wykazuje wysokie podobieństwo do struktur występujących u skorupiaków, jednak u równonogów lądowych występuje dodatkową warstwę woskową i cementową, co może wskazywać na ewolucyjną adaptację do życia na lądzie (Compere 1991).

4.1.2 Gruczoły skórne

Gruczoły te występują tylko u równonogów lądowych, a ich ujścia rozsiane są po ciele równonoga: na kutykuli, bocznych segmentach tułowia i odwłoka i uropodiach (Gorvett 1952; Hornung 2011). Możliwe, że struktury te pełniły kilka ról: najpierw wydalniczą (Gruner 1966), odstraszają drapieżniki (pająki) (Gorvett 1952; Gruner 1966), oraz nitki wytwarzane z substancji wydzielanej z nich mogą służyć przyczepowi do podłoża (Hornung 2011).

4.1.3 System przewodzący wodę

System transportu wody (WCS) jest systemem otwartym, opierającym się na systemie rynienek, które dzięki siłom kapilarnym transportują i utrzymują wilgoć, a także odpowiadają za wydalanie NH_3 po resorpcji wody, co jest unikalne dla Oniscidea (Hoese 1981; Hoese 1984; Hornung 2011).

4.1.4 Płuca pleopodialne

Płuca pleopodialne to struktury oddechowe, znajdujące się na egzopoditach pleopodów u równonogów lądowych. Są one interesujące pod kątem ewolucyjnym, ponieważ można zauważyć wzrost ich specjalizacji wraz z tokiem adaptowania się do życia w coraz suchszych środowiskach (Hoese 1982; Hornung 2011).

4.1.5 Marsupium

Marsupium występuje u zwierząt z nadrzędu Peracarida. Oniscidea odziedziczyły tę strukturę po swoich morskich przodkach. Struktura ta uległa ewolucji celem adaptacji do środowiska lądowego (Hornung 2011).

4.1.6 System czuciowy

Równonogi lądowe wykształciły specjalny receptor znajdujący się na czułkach, odpowiadający za kontrolę wilgotności otoczenia (Schmalfuss 1998).

4.2 Zmiany behawioralne

Adaptacje behawioralne obejmują szereg zachowań występujących u równonogów lądowych, takich jak agregacja (Caubet, O'Farrell i Lefebvre 2008; Hornung 2011), konglobacja (Smigel i Gibbs 2008; Zamora-Camacho 2023), aktywność nocna (Hornung 2011) oraz korzystanie ze schronień.

5 Podsumowanie

Oniscidea są jedyną grupą skorupiaków, która niemal w całości uniezależniła się od środowiska wodnego. Ich ścieżka ewolucyjna jest unikalna ze względu na ominięcie etapu słodkowodnego i bezpośrednie przejście z wód morskich do środowisk lądowych (Hornung 2011; Thomas Thorpe 2024). Sukces ten jest wynikiem synergii wielu adaptacji morfologicznych, fizjologicznych i behawioralnych.

Piśmiennictwo

- Alonso, J., A. Arillo, E. Barrón i in., 2000. „A new fossil resin with biological inclusions in lower Cretaceous deposits from Álava (Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin)”. W: *Journal of Paleontology* 74.1, s. 158–178.
- Appel, Carina, Aline Quadros i Paula Araujo, 2011. „Marsupial extension in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)”. W: *Nauplius* 19, s. 123–128.
- Berner, R. A., D. J. Beerling, R. Dudley i in., 2003. „Phanerozoic atmospheric oxygen”. W: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31, s. 105–134.
- Beron, P., 1997. *On the High Mountain Isopoda Oniscidea in the Old World*.

- Broly, Pierre, Pascal Deville i Sébastien Maillet, 2013. „The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea)”. W: *Evolutionary Ecology* 27, s. 461–476.
- Brusca, Richard i George Wilson, 1991. „A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations”. W: *Memoirs of the Queensland Museum* 31, s. 143–204.
- Carefoot, T. H. i B. E. Taylor, 1995. „Ligia: a prototypal terrestrial isopod”. W: *Terrestrial Isopod Biology*. Oprac. M. A. Alikhan. Rotterdam: A.A. Balkema International Publishers, s. 47–60.
- Carpio-Díaz, Yesenia i in., 2023. „New records of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Colombia”. W: *ZooKeys / Revistas de Biología* 32, s. 399–408.
- Caubet, Y., G. O’Farrell i F. Lefebvre, 2008. „Geographical variability of aggregation in terrestrial isopods: What is the actual significance of such behaviour?” W: *Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology ISTIB-07*, s. 137–148.
- Compere, P., 1991. „Fine structure and elaboration of the epicuticle and the pore canal system in tergite cuticle of the land isopod *Oniscus asellus* during a moulting cycle”. W: *Proceedings of the Third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods*, s. 169–175.
- Delclòs, X., A. Arillo, E. Peñalver i in., 2007. „Fossiliferous amber deposits from the Cretaceous (Albian) of Spain”. W: *C. R. Palevol* 6, s. 135–162.
- Dimitriou, Andreas, Stefano Taiti i Spyros Sfenthourakis, 2019. „Genetic evidence against monophyly of Oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods”. W: *Scientific Reports* 9, s. 18508.
- Edney, E. B., 1968. „Transition from Water to Land in Isopod Crustaceans”. W: *American Zoologist* 8.3, s. 309–326.
- Gaillard, C., P. Hantzpergue, J. Vannier i in., 2005. „Isopod trackways from the Crayssac Lagerstätte, Upper Jurassic, France”. W: *Palaeontology* 48.5, s. 947–962.
- Girling, M. A., 1979. „Calcium carbonate-replaced arthropods from archaeological deposits”. W: *Journal of Archaeological Science* 6, s. 309–320.
- Golonka, J. i D. Ford, 2000. „Pangean (Late Carboniferous-Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies”. W: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 161, s. 1–34.

- Govett, H., 1952. „The tegumental glands in the land Isopoda C. The lobed glands: the properties of their secretion and their mode of action”. W: *Quarterly Journal of Microscopical Science* 93, s. 17–29.
- Graham, J. B. i in., 1995. „Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution”. W: *Nature* 375, s. 117–120.
- Greb, S. F., W. A. DiMichele i R. A. Gastaldo, 2006. „Evolution of wetland types and the importance of wetlands in earth history”. W: *Wetlands through time*. T. 399. Geological Society of America Special Paper, s. 1–40.
- Gruner, H. E., 1966. *Krebstiere oder Crustacea. 5. Isopoda*. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Hild, Sabine, Othmar Marti i Andreas Ziegler, 2008. „Spatial distribution of calcite and amorphous calcium carbonate in the cuticle of the terrestrial crustaceans *Porcellio scaber* and *Armadillidium vulgare*”. W: *Journal of Structural Biology* 163, s. 100–108.
- Hoese, B., 1981. „Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea)”. W: *Zoomorphology* 98, s. 135–167.
- Hoese, B., 1982. „Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea)”. W: *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 107, s. 396–422.
- Hoese, B., 1984. „The marsupium in terrestrial isopods”. W: *Symposia of the Zoological Society of London* 53, s. 65–76.
- Hornung, Elisabeth, 2011. „Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structure, physiology and behavior”. W: *Terrestrial Arthropod Reviews* 4, s. 95–130.
- Lillemets, Birgitta i George Wilson, 2002. „Armadillidae (Crustacea: Isopoda) from Lord Howe Island: new taxa and biogeography”. W: *Records of the Australian Museum* 54, s. 71–98.
- Lins, L. S. F., S. Y. W. Ho i N. Lo, 2017. „An evolutionary timescale for terrestrial isopods and a lack of molecular support for the monophyly of Oniscoidea (Crustacea: Isopoda)”. W: *Organisms Diversity & Evolution* 17, s. 813–820.
- Paris, O. H., 1963. „The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather”. W: *Ecological Monographs* 33, s. 1–22.

- Paris, O. H., 1965. „Vagility of P32 labeled isopods in grassland”. W: *Ecology* 46, s. 635–648.
- Perrichot, V., 2004. „Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna”. W: *Geologica Acta* 2, s. 9–22.
- Roer, R. i R. Dillaman, 1984. „The structure and calcification of the crustacean cuticle”. W: *American Zoologist* 24, s. 893–909.
- Ross, A. i in., 2010. „Burmese Amber”. W: *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester: Siri Scientific Press, s. 208–235.
- Ross, C. A. i J. R. P. Ross, 1988. „Late Paleozoic transgressive-regressive deposition”. W: *Sea-level changes: an integrated approach*. T. 42. Society of Economic Paleontologists i Mineralogists Special Publication, s. 227–247.
- Schmalfuss, H., 1984. *2 new species of the terrestrial isopod genus pseudarmadillo from dominican amber collection stuttgart crustacea isopoda pseudarmadillidae*.
- Schmalfuss, H., 1998. „Evolutionary strategies of the antennae in terrestrial isopods”. W: *Journal of Crustacean Biology* 18.1, s. 18–24.
- Schmalfuss, H., 2005. „Utopioniscus kuehni n. gen., n. sp. (Isopoda: Oniscoidea: Synocheta) from submarine caves in Sardinia”. W: *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A* 677, s. 1–21.
- Schmidt, Christian, 2008. „Phylogeny of the terrestrial Isopoda (Oniscoidea): a review”. W: *Arthropod Systematics & Phylogeny* 66, s. 191–226.
- Shultz, J. W., 2018. „A guide to the identification of the terrestrial Isopoda of Maryland, U.S.A. (Crustacea)”. W: *ZooKeys* 801, s. 207–228.
- Smigel, J. T. i A. G. Gibbs, 2008. „Conglobation in the pill bug, *Armadillidium vulgare*, as a water conservation mechanism”. W: *Journal of Insect Science* 8, s. 44.
- Thomas Thorpe, Jessica A., 2024. „Phylogenomics supports a single origin of terrestriality in Isopods”. W:
- Vandel, A., 1943. „Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres)”. W: *Bull. Biol. France Belg. Suppl.* 30, s. 1–143.
- Vandel, A., 1965. „Sur l'existence d'oniscoides tres primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphyletisme des isopodes terrestres”. W: *Ann. Speleologie* 20, s. 489–518.

Zamora-Camacho, F. J., 2023. „Keep the ball rolling: sexual differences in conglobation behavior of a terrestrial isopod under different degrees of perceived predation pressure”. W: *PeerJ* 11, e16696.