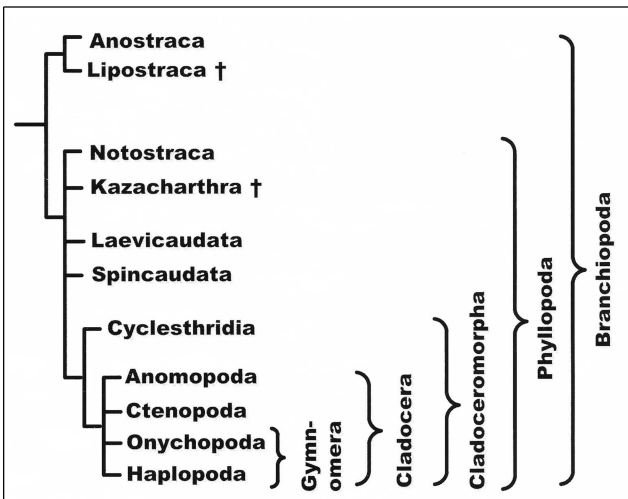
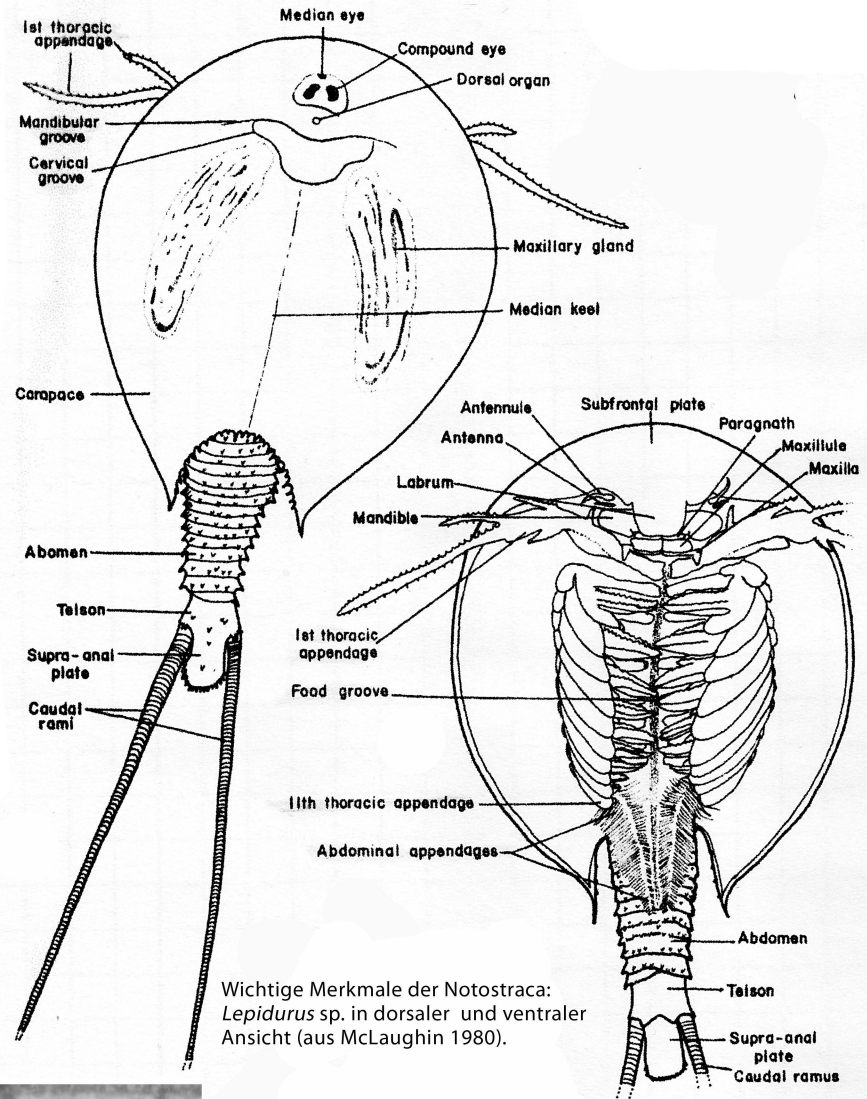
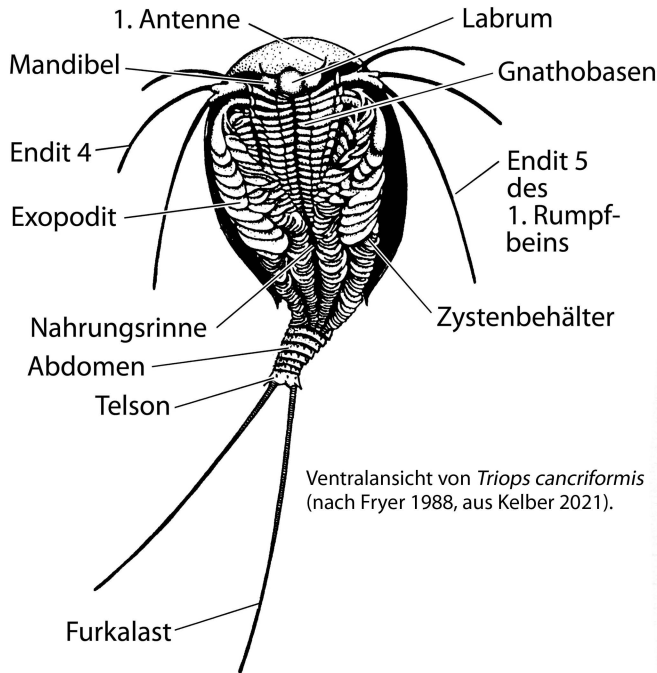


Fossile Triopsiden: Die Wiederentdeckung spektakulärer Krebse aus dem fränkischen Keuper

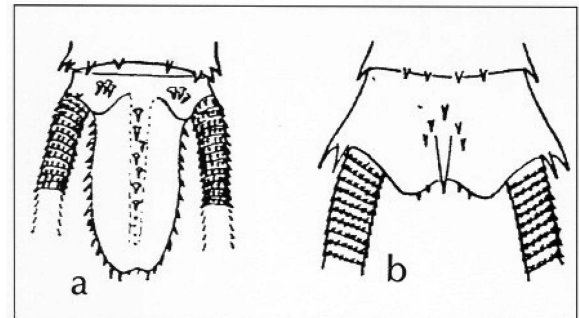
zusammengestellt von Klaus-Peter Kelber, Würzburg; kp-kelber@t-online.de



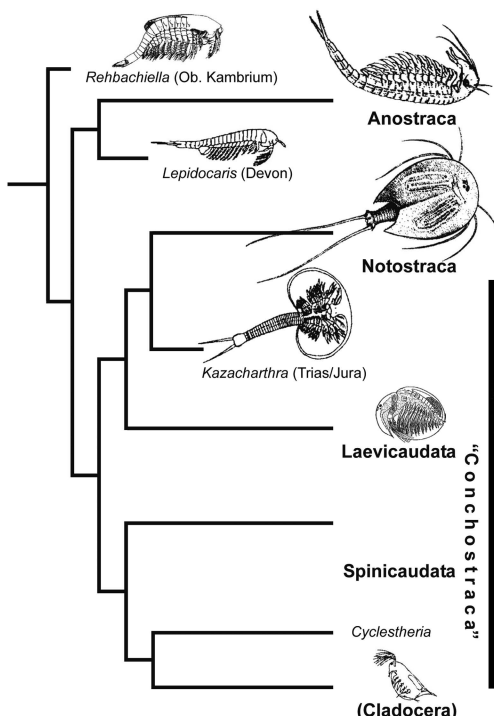
Gegenwärtig valide Stammesgeschichte der Branchiopoden (aus Graeves 2012).



3 Zysten ("Dauereier") von *Triops cancriformis* auf Millimeterpapier (aus Zierold 2006).



Die Körperenden von *Lepidurus apus* (a) und von *Triops cancriformis* (b) (aus Eder & Hödl 1996).



Stammbaum der Branchiopoda (aus Eder & Hödl 2003).

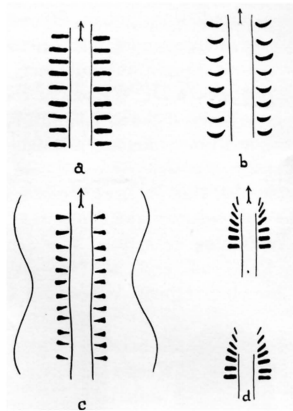


Triops australiensis, SEM-Foto. Abkürzungen: a1 = antenna; ce = compound eye; md = mandible; tl1, tl2 = trunk limbs; te = telson. (aus Olesen 2009).

2



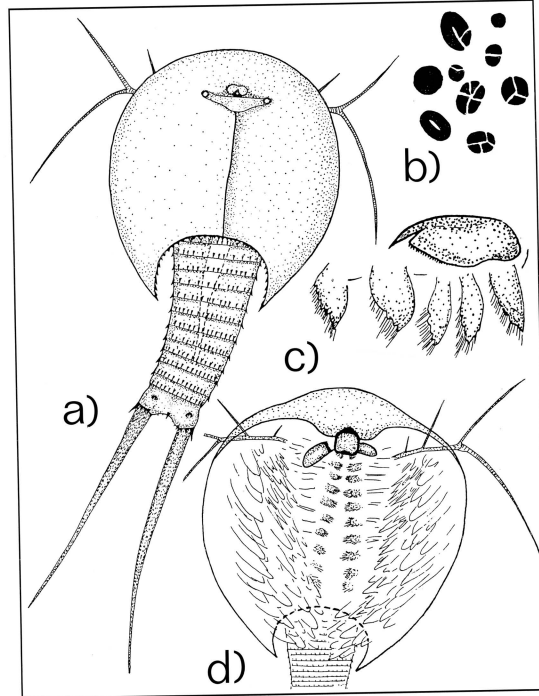
Ferdinand Trusheim (1906-1997). Foto um 1928. (Foto aus Familienbesitz, Archiv K.-P. Kelber)



Pionierleistung Ferdinand Trusheims auf den Fachgebiet der Ichnologie (der Wissenschaft fossiler Lebensspuren): Unterschiedliche Fährten-Typen des rezenten *Triops cancriformis*. Aus Trusheim 1931.

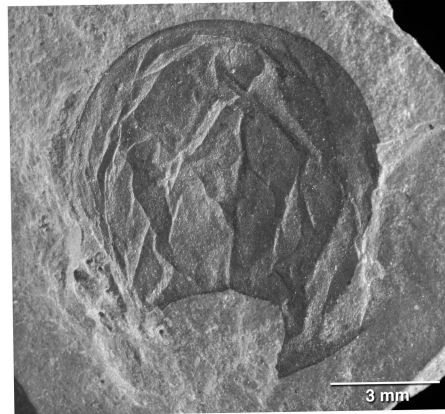


Die Fundstelle Koppenwind mit der ausgebeuteten Tonlinse über der massiven Sandsteinbank. Aus Trusheim 1937.



Das einzige noch erhaltene *Triops*-Fossil aus Trusheims Ausgrabungen von Koppenwind (1934, 1935, 1936). Trusheims Sammlungsmaterial muss als verschollen gelten.

< Links: Originalzeichnungen von *Triops cancriformis minor* aus Trusheim 1937. a: Rekonstruktion, Dorsalansicht. b: Von Sprüngen zerissene Zysten. c: Exopodit mit 5 bewimperten Enditen. d: Rekonstruktion, Ventralansicht.



Mikrofoto aus Trusheim 1937, Subfrontalplatte, Labrum und Mandibeln zeigend.



Österreichische Briefmarke: „Älteste lebende Tierart der Welt“.



Fig. 4. Fossil of a *Triops cancriformis* (tadpole shrimp), Strata: Coburger Sandstein, Hassberge-Formation, Carnian, Triassic. Found in quarry near Passmühle, Ebelsbach valley, Franconia, Germany. Collection of Klaus-Peter Kelber

frustrated and unresolved potential for the mechanomorphic figures trapped there.⁹

The metaphor of the empty machine evokes another of Huyghe's textual sources and inspirations: science-fiction novelist Preserving Machine" (1953). The stoffe preservation of the world's artistic forms great pieces of classical music y live on and be propagated in perpet bird" and the "Beethoven beetles," Jamesakes' particular characteristics, ringle and do battle with one another. cophony that bears no resemblance auling instead represents something ick's fantasy that an animal or insect preserve aspects of human culture, red in many of Huyghe's own works, including his recent and haunting film *Untitled (Human Mask)* (2014, p. 55), in which a macaque that had been trained by its owners to work in their sushi restaurant becomes the riveting and only occupant of a postapocalyptic world.

Fotografie eines fossilen *Triops* sp. aus den Hassbergen, abgebildet in einem farbigen Kunstkatalog des Metropolitan Museum New York als Sinnbild eines „living fossil“. Aus Alteveer et al. 2015, Pierre Huyghe Sonderausstellung.

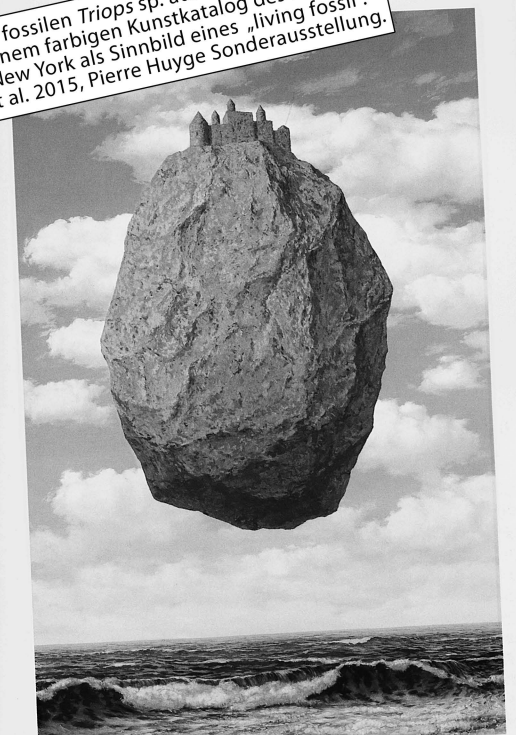
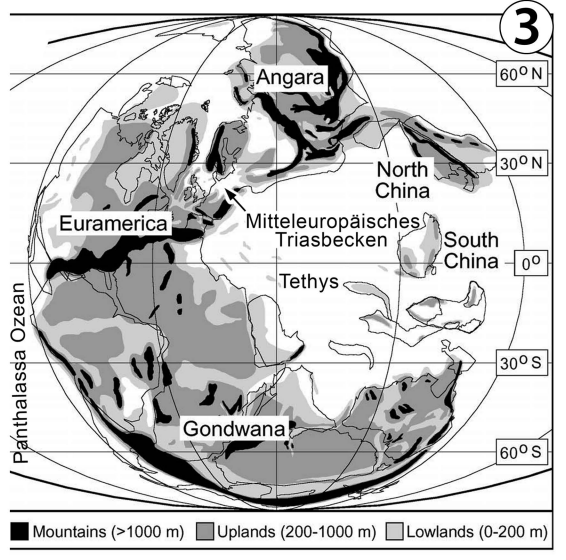
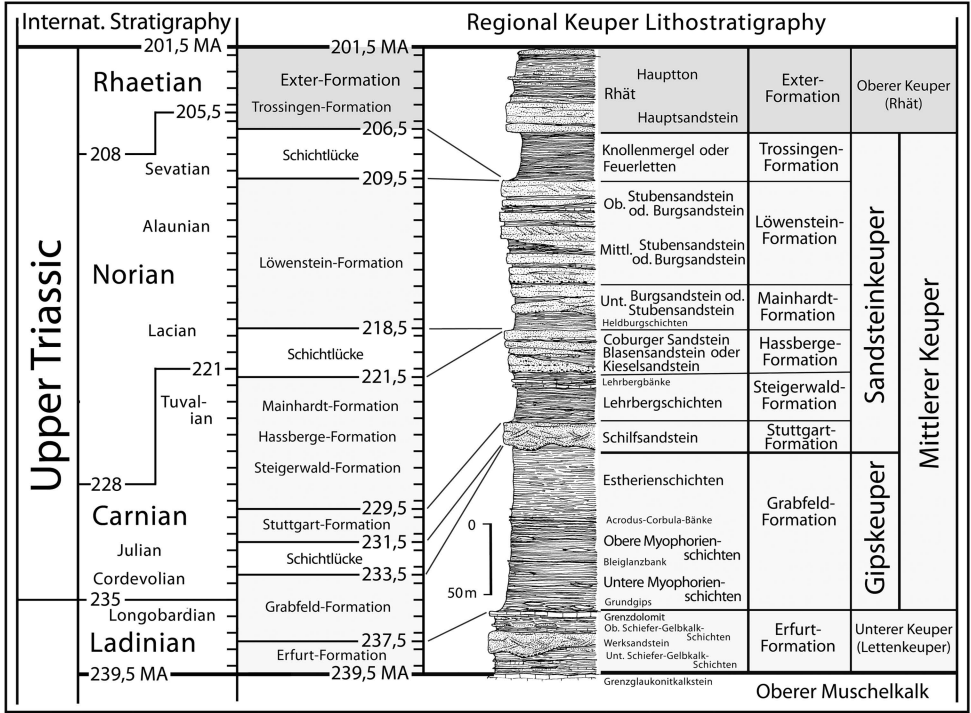


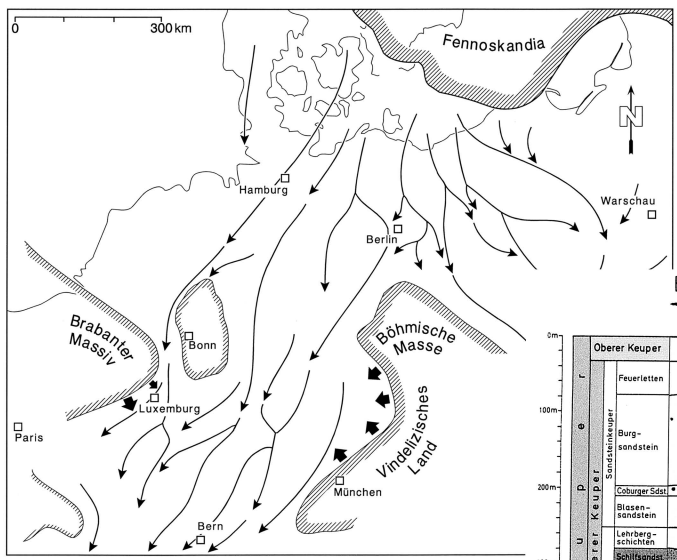
Fig. 5. René Magritte (Belgian, 1898-1967). *Le Château des Pyrénées* (The Castle of the Pyrenees), 1959. Oil on canvas, 78 3/4 x 57 1/8 in. (200 x 145 cm). Israel Museum, Jerusalem. Gift of Harry Torczyner, New York, to American Friends of the Israel Museum (B85.0081)



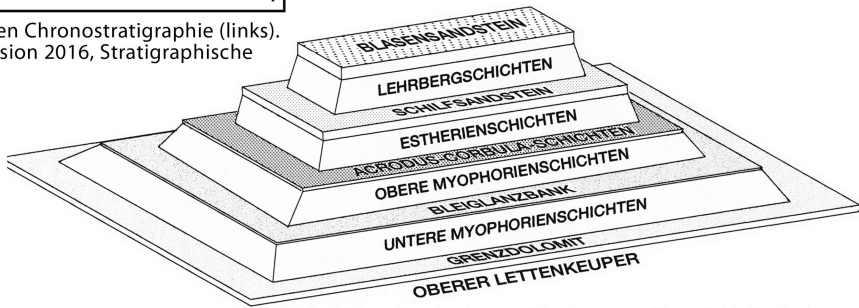
Fassade des Metropolitan Museums in New York.



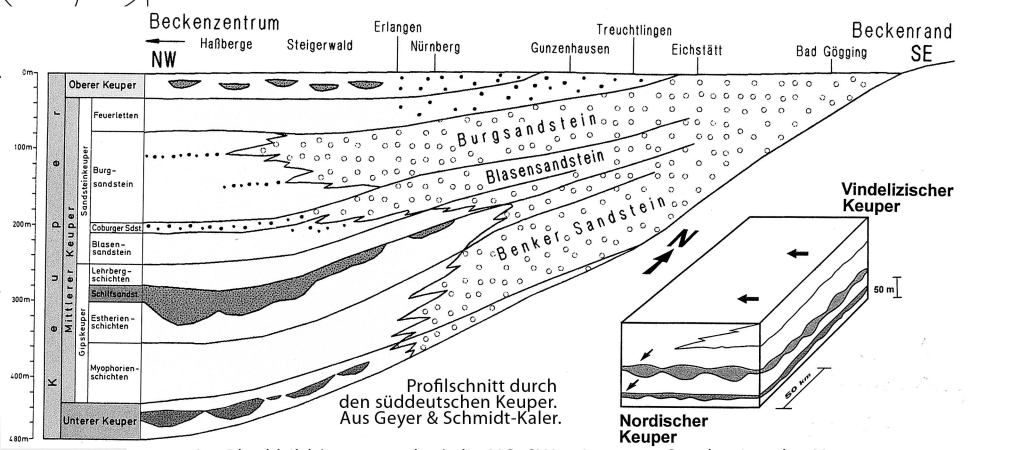
Regionale Lithostratigraphie (rechts), im Vergleich mit der internationalen Chronostratigraphie (links). Umgezeichnet nach Angaben der Deutschen Stratigraphischen Kommission 2016, Stratigraphische Tabelle von Deutschland. MA = Alter in Millionen Jahren.



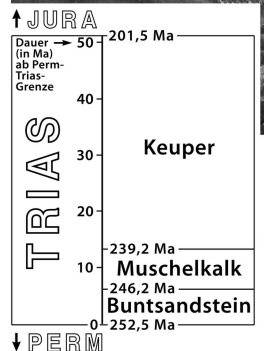
Paläogeographische Karte Mitteleuropas mit den Flusssystemen des Schilfsandsteins (Nordischer Keuper, dünne Pfeile) und den fluviatilen Sandsteinschüttungen des Vindelizischen Keupers. Aus Kelber 2000 (Terra Nostra 00/4: 120-142), nach Dittrich 1989.



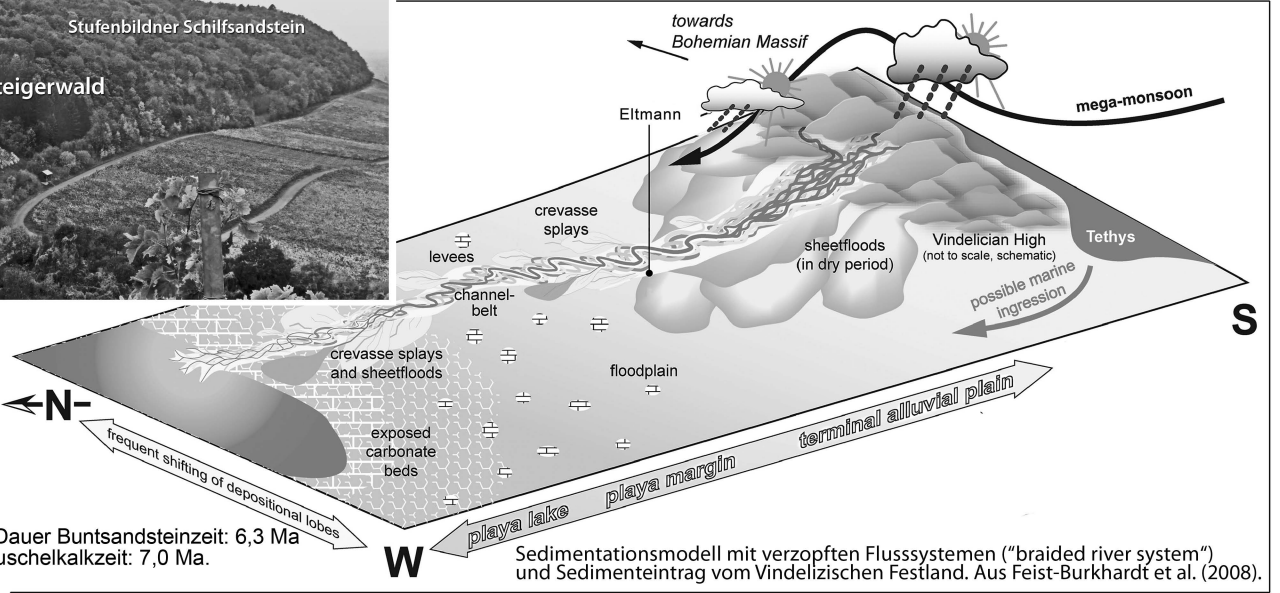
Stufenbildner (Sandsteine) und Verebnungen (Tone, Schluffsteine) in der Schichtenfolge des fränkischen Keupers (aus Geyer 2002).



Im Blockbild (unten rechts) die NO-SW-orientierten Sandsteine des Unteren Keupers und des Schilfsandsteins (Nordischer Keuper) und die Ost-West geschütteten Sandsteine des Vindelizischen Keupers. Nach Ricken et al. 1998.

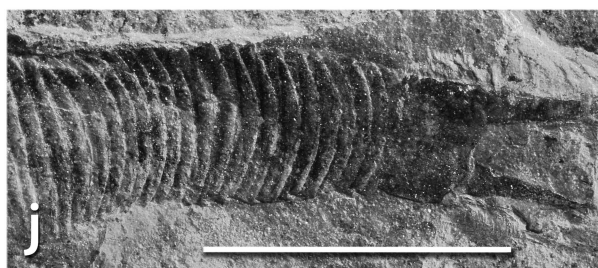
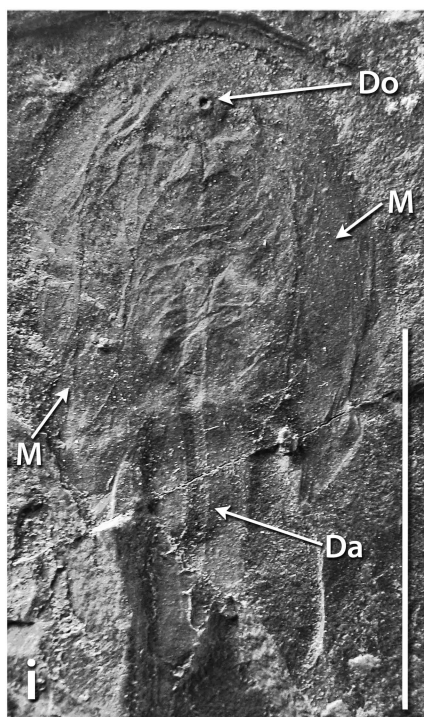
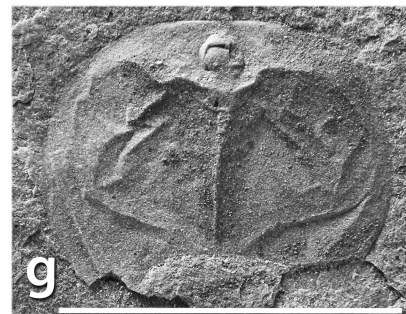
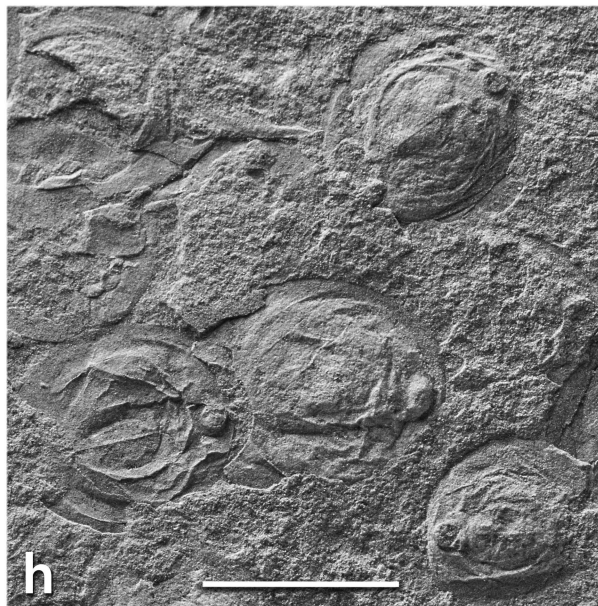
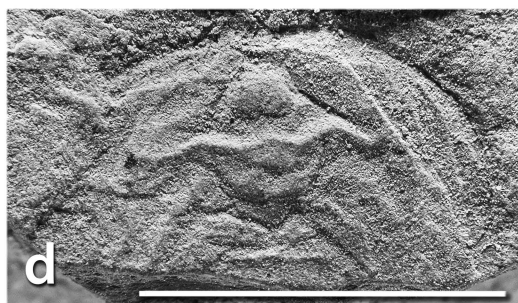
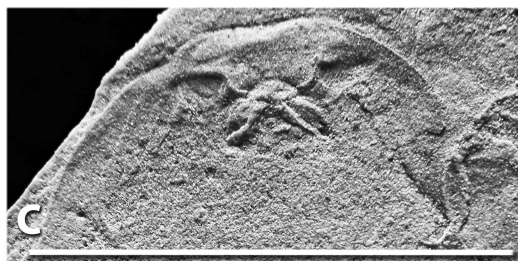
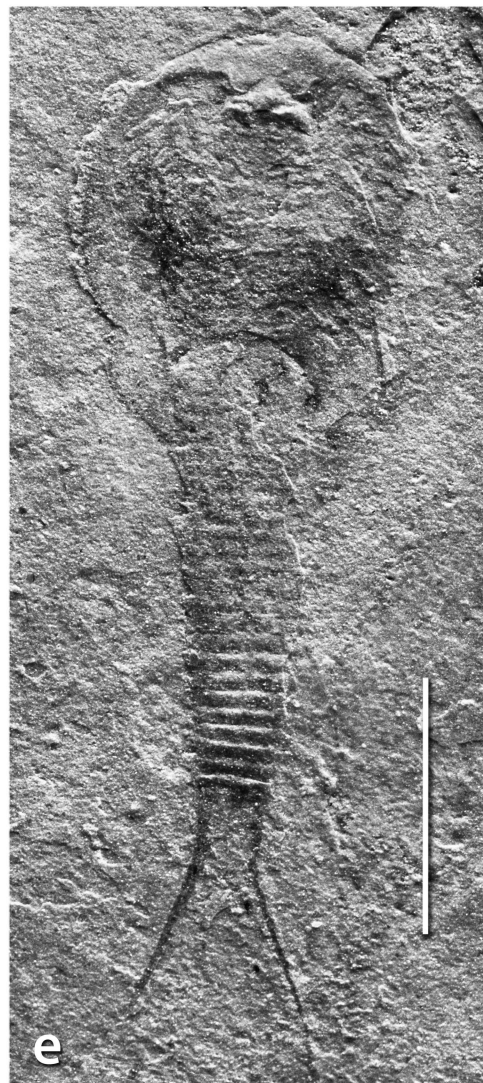


Trias-Chronostratigraphie. Dauer Buntsandsteinzeit: 6,3 Ma (Millionen Jahre). Dauer Muschelkalkzeit: 7,0 Ma. Dauer Keuperzeit ~38 Ma.



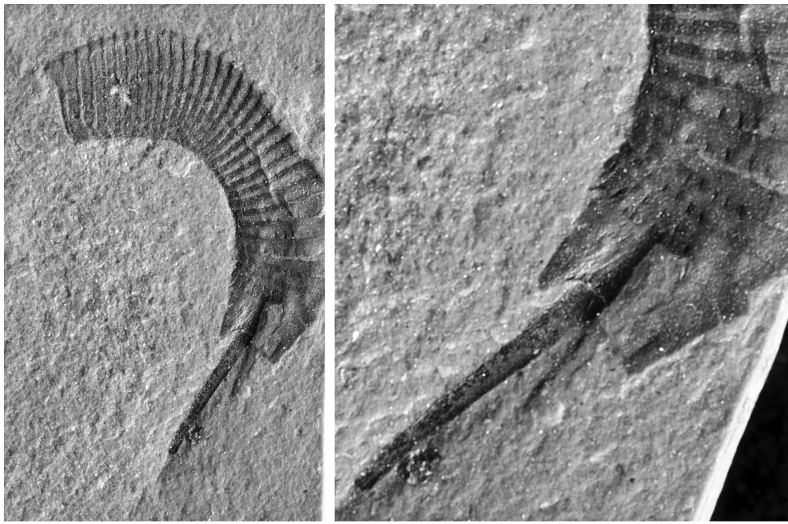
Sedimentationsmodell mit verzopften Flusssystemen ("braided river system") und Sedimenteintrag vom Vindelizischen Festland. Aus Feist-Burkhardt et al. (2008).

4

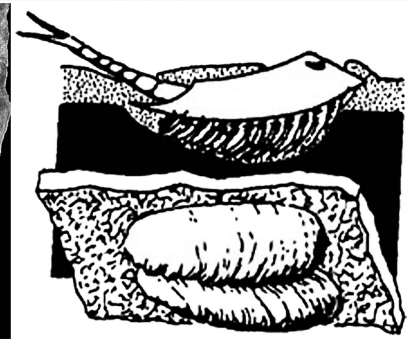
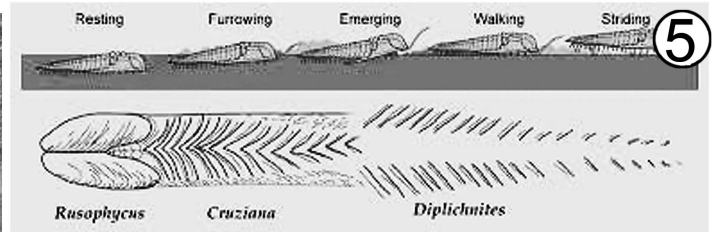


Neufunde von *Triops* sp. aus den Steinbrüchen des Coburger Sandsteins (Hassberge-Formation, Tuvalium, Karnium, Trias) im Ebelsbacher Steinbruchrevier der Haßberge. Maßstab: 1 cm. a: Die aktive Bergung der Fundschicht aus dem Anstehenden (1990). Die Leiter an der Steinbruchwand steht auf einem ca. 50 cm hohen Schuttkegel auf dem Dach des unteren Werksteins (Unterbau, „Unterer Bildhauersandstein“). Im Oberem Bildbereich der obere Werkstein (Oberbau, „Oberer Bildhauersandstein“). b: Die feinrhythmisch geschichtete Bank aus dem Anstehenden mit millimeterdünnen wechselnden Lagen aus blaugrauen Tonstein- und gelb-beigen Schluffsteinlagen. Etwa in der Mitte dieser Bank liegt die Schichtfläche mit einer Triopsiden-Massenvergesellschaftung (z. B. Abb. h). c: *Triops* sp., Ventralansicht mit hervorragend erhaltenen Abdrücken der Subfrontal-Platte, des Labrums, der Mandibeln und der ersten Antennen.

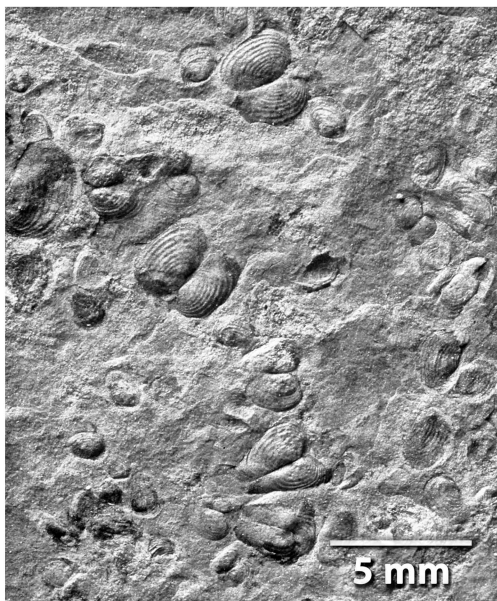
d: *Triops* sp., Dorsalansicht mit Augenhügel und Mandibularrinne. e: *Triops* sp., Ventralansicht, komplettes Exemplar mit Subfrontal-Platte, Labium, Mandibeln und schwachen Abdrücken der Gnathobasen, und der ersten Antennen. f: *Triops* sp., komplettes Individuum. g: *Triops* sp., relativ unverdrücktes Kopfschild mit Augenhügel und „Mittelgrat“. h: *Triops* sp., Vergesellschaftung von Kopfschildern, teilweise noch mit konvexem Relief. i: *Triops* sp., Kopfschild, Dorsalansicht, mit teilweise erhaltenem Abdomen. Do = Dorsal- oder Nackenorgan; M = schwacher Umriss der Maxillendrüse; Da = Darmtrakt im Abdominalbereich. j: *Triops* sp., gefaltetes Abdomen mit Telson und fragmentarisch erhaltener Furca. k: *Triops* sp., aus größerem Substrat bestehende Füllung des Darmtraktes in Steinkernerhaltung. Im rechten Bildbereich ist noch die schwache Querstreifung des Abdomen-Abdrucks zu erkennen.



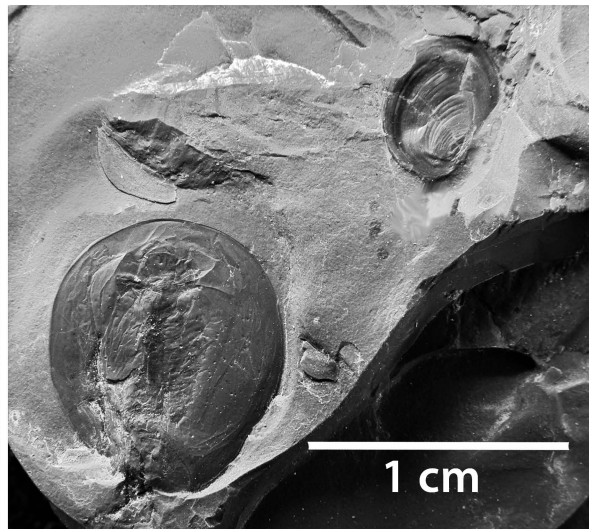
Triops sp., Neufund aus dem Coburger Sandstein des Ebelsbachtals. Im Detail sind kleine Stachelspitzen auf dem ringförmig gegliederten Abdomen erkennbar.



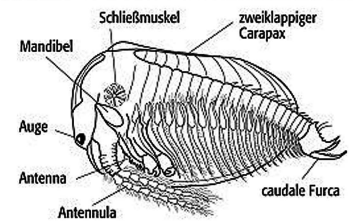
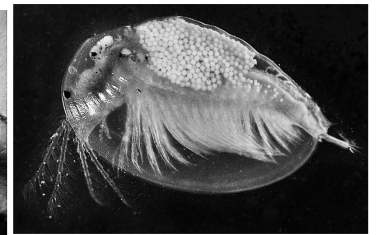
Die Entstehung des Spurenfossils *Rusophycus*. Aus Benton et al. 2009.



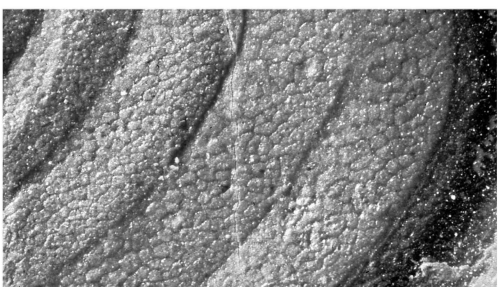
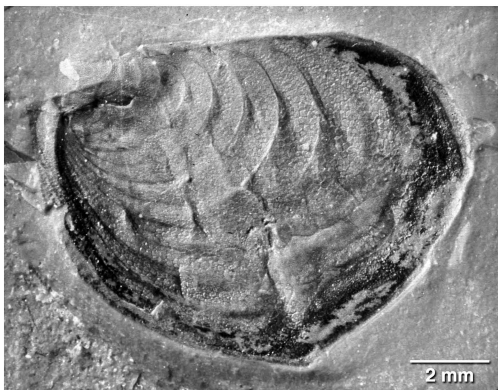
Fossile Schalenabdrücke des Muschelkrebsses *Euestheria kozuri* (Klasse Branchiopoda, Ordnung Spinicaudata, Familie Euestheriidae), aus dem Coburger Sandstein des Steigerwalds.



Vergesellschaftung von *Triops* sp. und *Euestheria kozuri*.



Fotografie und Bezeichnung der Organe von rezenten Spinicaudata, vormal's „Estherien“, „Conchostraca“ (Blattfußkrebse, Branchiopoda). Foto: U. Savalli; Schemazeichnung Spektrum der Wissenschaft.

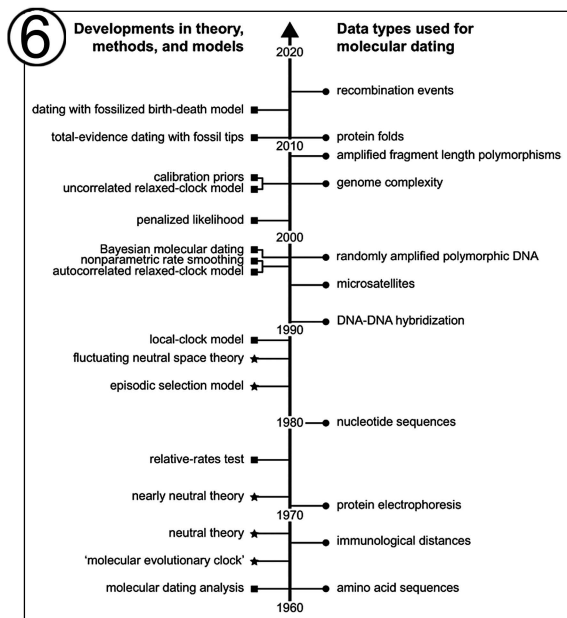


Laxitextella freybergi (Spinicaudata „Conchostraca“, Crustacea), benannt nach dem Pionier der fränkischen Keuperforschung, Bruno von Freyberg. Aus Geyer & Kelber (2018).

Triassic Time Scale										
AGE (Ma)	Epoch/Age (Stage)	Polarity Chron	Tethyan Ammonoids	Boreal Ammonoids	N. American Conodonts	Vertebrate Zones	Spores, Pollen	Conchostracan Zones	Mega-Cycles R T	
225	Norian		<i>Malayites paulckeri</i>	<i>Malayites dawsoni</i>	<i>Epigondolella quadrata</i>	Jamanian	<i>Granuloperculatopsis rudis</i>	<i>Euestheria buravasi</i> ? <i>Euestheria n. sp.</i>		
228.4								<i>Palaeolimnadia schwanbergensis</i>		
230	Late Carnian		<i>Anatropites spinosus</i>	<i>Klamathites macrolobatus</i>	<i>Metapolygnathus nodosus</i>	Otischalkian	<i>Camerosporites secatus</i>	<i>Laxitextella freybergi</i> - <i>P. schwanbergensis</i>		Car3-
			<i>Tropites subbulbatus</i>	<i>Tropites welleri</i>	<i>Metapolygnathus carpaticus</i>			<i>Laxitextella seegisi</i>		
			<i>Tropites dilleri</i>	<i>Tropites dilleri</i>	<i>Metapolygnathus polygnathiformis</i>			<i>Eosolimnadiopsis gallegeri</i>		
			<i>Austrotetrachyceras austriacum</i>	<i>Srenites nanseni</i>				[Schilfsandstein fauna]		
			<i>Trachyceras aonoides</i>	<i>Austrot. obesum</i>				<i>Laxitextella laxitexta</i>		
			<i>Trachyceras aon</i>	<i>Trachyceras desatoyense</i>	<i>Metapolygnathus tadpole</i>			<i>Laxitextella multireticulata</i>		
			<i>Daxatina canadensis</i>	<i>Daxatina canadensis</i>	<i>Metapolygnathus intermedius</i>			<i>Euestheria minuta</i>		
			<i>Frankites regoedanus</i>	<i>Frankites sutherlandi</i>	<i>Paragondolella inclinata</i>					
237.0	Mid-Ladinian					Berdyanian	<i>Parasuchus</i> (=Paleorhinus) (phytosaur)	<i>Heliosaccus dimorphus</i>		
241.5										

Laxitextella freybergi, ein internationales Index-Fossil, erstmals aus dem fränkischen Keuper (siehe Geyer & Kelber 2018).

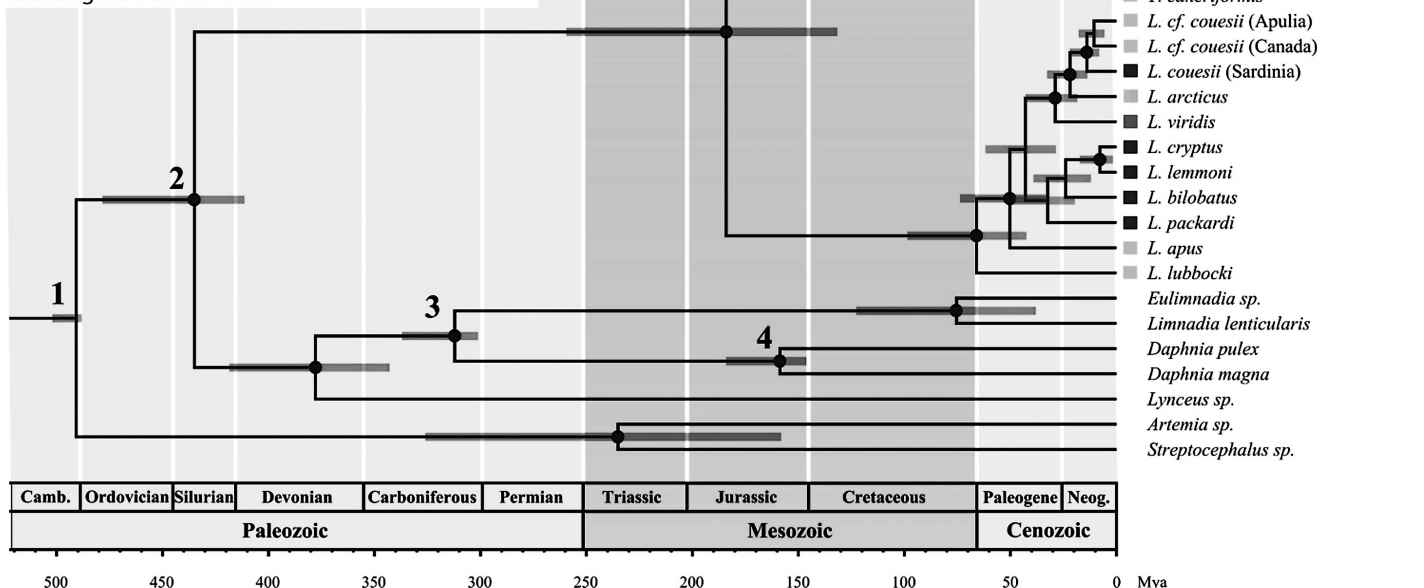
Internationale chronostratigraphische Feingliederung mit dem Indexfossil *Laxitella freybergi*, erstmals entdeckt und beschrieben aus dem fränkischen Keuper. Aus Ogg et al. 2020.



„...results point to the existence of cryptic species within the current classification scheme for *Lepidurus*, the need for further taxonomic work within the Notostraca in general, and the role that genetic techniques can play in clarifying the systematics of morphologically conservative groups ...“

Aus J.L. King and R. Hanner, 1998

Zeitschiene wichtiger molekularbiologischer Entwicklungen. Aus Ho 2020.



Phylogenetischer Stammbaum von 38 Notostraca-Arten und sieben weiteren Branchiopoden-Gattungen. Nach den molekularbiologischen Befunden entwickelten sich die meisten rezenten Notostraca-Arten im Tertiär. Aus Matthers et al. 2013.

Weiterführende Literatur

Rezente Notostraca, Körperbau, Anatomie

Fryer, G. (1985): Structure and habits of living branchiopod crustaceans and their bearing on the interpretation of fossil forms. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci., 76: 103-113.

Fryer, G. (1988): Studies on the functional morphology and biology of the Notostraca (Crustacea, Branchiopoda). – Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 321: 27-124.

Longhurst, A.R. (1955): A review of the Notostraca. – British Museum (Nat. History), Bull. (Zoology), 3: 1-54; London.

McLaughlin P.A. 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 177 S.

Olesen, J. & Möller, O.S. (2014): Notostraca. – In: Martin, J.W. et al. (Hrsg.): Atlas of Crustacean Larvae. – S. 40-46; (Johns Hopkins University Press), Baltimore.

Rezente Notostraca, Lebensweise

Eder, E. (2006): Urzeitkrebse. – In: Oberleitner, I. et al. (Hrsg.): Salzlebensräume in Österreich. S. 92-98. Bundesumweltamt, Wien.

Eder, E. & Hödl, W. (1996): Bestimmungshilfen zur Erkennung heimischer Anostraca, Notostraca und Conchostraca. – Stapfia, 42: 111-136.

Eder, E. & Hödl, W. (2003): Catalogus Novus Faunae Austriae, No. 1. Die Groß-Branchiopoden Österreichs: Crustacea: Branchiopoda excl. Cladocera. – Biosystematics and Ecology, 20: 1-56.

Kunz, K. (2022): Entdecke die Urzeitkrebse Triops, Feenkrebse & Co. 64 S. Natur u. Tier Verlag.

Rezente Notostraca, Verbreitung

Brendonck, L. et al. (2008): Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. – Hydrobiologia, 595: 167-176.

Löffler, H. (1964): Vogelzug und Crustaceenverbreitung. – Zool. Anz. Suppl. (Verh. Dt. Zool. Ges. 2.-6. Juni 1963), 27: 311-316.

Weitere Fachartikel zu Stratigr. und Fazies des Keupers unter: <http://www.equisetites.de/palbot/triassic/sequence.html>

Zu "Lebende Fossilien" unter: <http://www.equisetites.de/palbot/evolution/lfossils.html>

Zu "Molecular Clock and/or versus the Fossil Record" unter http://www.equisetites.de/palbot/evolution/molecular_clock.html

Siehe auch: <http://www.equisetites.de/kelber.html#References>

Trusheim und seine Triopsiden-Entdeckungen

Plein, E. (1997): Prof. Dr. FERDINAND TRUSHEIM 24.04.1906 - 28.06.1997. – Nachr. Dt. Geol. Ges. 62: 45-46; Hannover.

Trusheim, F. (1931): Aktuo-paläontologische Beobachtungen an Triops cancriformis Schaeffer (Crust. Phyll.). – Senckenbergiana, 13: 234-243; Frankfurt am Main.

Trusheim, F. (1937): Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens. – Palaeont. Z., 19: 198-216. Berlin.

Neuere Triopsidenfunde aus dem Keuper

Kelber, K.-P. (1998): New Triopsids (Crustacea, Notostraca) from the Upper Triassic of Frankonia, Germany. – Halesches Jb. Geowiss., Reihe B, Beih. 5: 85-86; Halle (Saale).

Kelber, K.-P. 1999. *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas. – In: Hauschke, N. & Wilde, V. eds. Trias. Eine ganz andere Welt: 383-394, München, (F. Pfeil).

Kelber, K.-P. (2021): Triopsiden (Crustacea, Notostraca) im Mittleren Keuper (Hassberge-Formation) Frankens. – In: Hauschke, N. et al. (eds.): Aufbruch in das Erdmittelalter, vol. 2, chapter C16, p. 455-462; München (Friedrich Pfeil).

Knoch, G. (1982): Geologische Bestandsaufnahme des NW-Quadranten von Blatt 6129 Burgwindheim der topographischen Karte von Bayern 1: 25 000. – 69 S., (unpubl. Diplomarbeit), Geol. Inst., Universität Würzburg.

Seegis, D. 1999. Die Wirbellosen-Fauna des Keupers: Zusammensetzung und ökologische Aussagemöglichkeiten. In: Trias. Eine ganz andere Welt, eds. N. Hauschke und V. Wilde, 371-382. München: Friedrich Pfeil.

Voigt, S. et al. (2008): Nachweise fossiler Notostraken in Deutschland – ein Überblick. – Abh. Ber. Naturkd. Magdeburg, 31: 7-24.

Wagner, P., J.T. Haug, J. Sell, C. Haug 2018. A fossil crustacean from the Upper Triassic of southern Germany with kazacharthran affinities. – Paleontological Research, 22: 57-63.

Zur Geologie des Keupers

Geyer, G. (2002): Geologie von Unterfranken und angrenzenden Regionen. – Fränkische Landschaft. Arbeiten zur Geographie von Franken, 2: 1-588; (Klett-Perthes), Gotha.

Hornung, J., & Aigner, T. (2004): Sedimentäre Architektur und Poroperm-Analyse fluviatiler Sandsteine: Fallbeispiel Coburger Sandstein, Franken. – Halesches Jahrbuch für Geowissenschaften B, Beiheft, 18: 121-138.

Kelber, K.-P. & Nitsch, E. (2005): Paläoflora und Ablagerungsräume im unterfränkischen Keuper (Exkursion H am 1. April 2005). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., 87: 217-253;

Triops als Erzeuger fossiler Lebensspuren

Pollard, J. E. (1985): *Isopodichnus*, related arthropod trace fossils and notostracans from Triassic fluvial sediments. – Transactions of the Royal Society of Edinburgh, B, 76: 273-285.

Schlirf, M. et al. (2001): Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south-eastern Germany). – Paläontologische Zeitschrift, 75: 71-96.

Laxitexta freybergi, ein chronostratigraphisch wichtiges Indexfossil

Geyer, G. & Kelber, K.-P. (2018): Spinaudata (Archostraca, Crustacea) from the Middle Keuper (Upper Triassic) of the southern Germanic Basin, with a review of Carnian-Norian taxa and suggested biozones. – PalZ, 92: 1-34.

J.G. Ogg et al. (2020): The Triassic period. In PDF, Geological Time Scale 2020, Volume 2: 903-953.

„Lebende Fossilien“

Alteveer, I. et al. (2015): Pierre Huyghe: The Roof Garden Commission. – The Metropolitan Museum of Art, New York. 64 S., (Yale University Press), New Haven und London.

Futuyama, D.J. (1990): Evolutionsbiologie. – 679 S.; (Birkhäuser Verlag), Basel, Boston, Berlin.

Grandcolas, P. et al. (2014): Relict species: a relict concept? – Trends in Ecology and Evolution, 29: 655-663.

Werth, A.J. & Shear, W.A. (2014): The evolutionary truth about living fossils. – Am. Sci., 102: 434-443.

Molekulare Phylogenie und „molecular clock“

M. Dohrmann und G. Wörheide (2017): Dating early animal evolution using phylogenomic data. Scientific reports, 7.

S.Y.W. Ho and S. Duchêne (2014): Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. Molecular ecology, 23: 5947-5965.

Kumar, S. (2005): Molecular clocks: four decades of evolution. – Nature Reviews Genetics, 6: 654-662.

Wörheide, G., Dohrmann, M. & Yang, Q. (2015): Molecularpaleobiology – Progress and perspectives. – Palaeoworld, 25: 138-148.

Notostraca und „molecular clock“

Ikeda, K.T. et al. (2015): Identification, expression, and molecular evolution of microRNAs in the "living fossil" *Triops cancriformis* (tadpole shrimp). – RNA, 21: 230-242.

King, J.L. & Hanner, R. (1998): Cryptic Species in a "Living Fossil" Lineage: Taxonomic and Phylogenetic Relationships within the Genus *Lepidurus* (Crustacea: Notostraca) in North America. – Molecular Phylogenetics and Evolution, 10: 23-36.

Korn, M. et al. (2013): Molecular phylogeny of the Notostraca. – Mol. Phylogenet. Evol., 69: 1159-1171.

Luchetti, A. et al. (2021): Comparative genomics of tadpole shrimps (Crustacea, Branchiopoda, Notostraca): Dynamic genome evolution against the backdrop of morphological stasis. – Genomics, 111.

Mathers, T.C. et al. (2013): Multiple global radiations in tadpole shrimps challenge the concept of "living fossils". – PeerJ, 1: e62.

Vanschoenwinkel, B. et al. (2012): Toward a global phylogeny of the "living fossil" crustacean order of the Notostraca. – PLoS ONE, 7: e34998.

Wagner, P. et al. (2017): Ontogenetic sequence comparison of extant and fossil tadpole shrimps: no support for the "living fossil" concept. – PalZ, 91.

Wolfe, J.M. et al. (2016): Fossil calibrations for the arthropod tree of life. – Earth-Sci. Rev., 160: 43-110.

Zierold, T. et al. (2009): Sex ratio, reproductive mode and genetic diversity in *Triops cancriformis*. – Freshwater Biology, 54: 1392-1405.