Triops cancriformis (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas

KLAUS-PETER KELBER[1]

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, III.16: 383-394; (Verl. Dr. F. Pfeil), München.

Zusammenfassung: Die fossilen Triopsiden-Vorkommen der mitteleuropäischen Trias werden vorgestellt, mit Betonung der Lokalität Koppenwind aus dem süddeutschen Keuper. Zum besseren palökologischen Verständnis dieser lebenden Fossilien wird auf einige biologische und ökologische Aspekte der rezenten Notostraca näher eingegangen. Die fossilen Triopsiden von Koppenwind wurden von TRUSHEIM (1937) der lebenden Art *Triops cancriformis* zugeordnet, was sie zur ältesten heute noch existierenden Tierart macht.

Abstract: This paper reviews the fossil record of the tadpole shrimp *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca) on the basis of both specimens from the Germanic Triassic and on information from the literature. Fossil triopsids from the Koppenwind locality (Franconia, Germany), were assigned to the living species by TRUSHEIM (1937), thus making them the oldest living animal species.

Einleitung

Schon JOHANN WOLFGANG VON GOETHE muß von der eigentümlichen Schönheit des rezenten großen Rückenschalers (*Triops cancriformis)* fasziniert gewesen sein, versprach er doch nach dessen Auffindung aus der Umgebung von Jena für das nächste Tier dieser Art dem Finder einen Taler und für den dritten Fund gar einen Gulden. Trotz dieser verlockenden Angebote gelang es GOETHE damals nicht, ein zweites Objekt seiner wissenschaftlichen Begierde zu erlangen (RIETSCHEL 1971). Bessere Umstände widerfuhren FERDINAND TRUSHEIM, der im Sommer 1930 in einem schlammigen Feldgraben bei Iphofen im Steigerwald (Franken) eine *Triops*-Population beobachten konnte. Die hieraus resultierende »aktuo-paläontologische« Studie erbrachte, ergänzt durch Laborexperimente, erste Erkenntnisse über Fährtenbildung, Einbettung und Erhaltungsmöglichkeiten von Triopsiden (TRUSHEIM 1931). Durch eine glückliche Fügung war es TRUSHEIM schließlich vergönnt, im selben Gebiet eine Lagerstätte fossiler Triopsiden zu entdecken, zu bergen und zu bearbeiten. Die grundlegende Beschreibung dieser spektakulären Funde sowie deren wissenschaftsgeschichtlichen Auswirkungen sollen im Mittelpunkt der hier dargelegten Übersicht über die mitteleuropäischen *Triops*-Vorkommen der Trias stehen.

Die Lagerstätte fossiler Triopsiden von Koppenwind

FERDINAND TRUSHEIM (Abb. 1a) promovierte im Juli 1929 in Würzburg mit einer Arbeit über »Die Mittenwalder Karwendelmulde«. Nebenbei hatte er das Diplom eines Sport- und Schwimmlehrers erworben. Anschließend weilte er als Stipendiat an der neugegründeten Senckenberg-Forschungsanstalt für Meeresgeologie in Wilhelmshaven. Ab Mitte 1930 kehrte er als wissenschaftlicher Assistent an das Mineralogisch-Geologische Institut der Universität Würzburg zurück, wo er sich 1936 habilitierte und 1942 zum außerordentlichen Professor für Geologie und Paläontologie ernannt wurde (PLEIN 1997).

Offensichtlich versehen mit der Gabe des genauen Beobachtens und inspiriert durch die Tätigkeit eines Beobachters aktuo-geologischer und taphonomischer Vorgänge bei »Senckenberg am Meer« (Abb. 1b) gelang TRUSHEIM nur wenige Jahre nach der Beschreibung des rezenten *Triops cancriformis* die Entdeckung der Lagerstätte fossiler Triopsiden bei Koppenwind im Steigerwald (Franken, Süddeutschland). Aus einem Steinbruch im Coburger Sandstein (ältere geologische Bezeichnung: »Semionotensandstein«; Hassberge-Formation, zur Stratigraphie siehe BACHMANN et al., im vorliegenden Band) konnten ab Sommer 1934 und in zwei weiteren Aufsammlungskampagnen 1935 und 1936 etwa 500 *Triops*-Reste geborgen werden. Darunter waren ungefähr 70 Funde, bei denen der Körper im Zusammenhang mit dem Kopfschild fossil erhalten war (TRUSHEIM 1937). In der Überzahl wurden jedoch nur die Abdrücke der Kopfschilder ohne Spuren weiterer Körperteile (Abb. 2) sowie wenige Reste des Ab-

[1] KLAUS-PETER KELBER, Mineralogisches Institut der Universität Würzburg, Am Hubland, D-97074 Würzburg

Copyright © 1999 • ***Trias*** – *Eine ganz andere Welt* • Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München

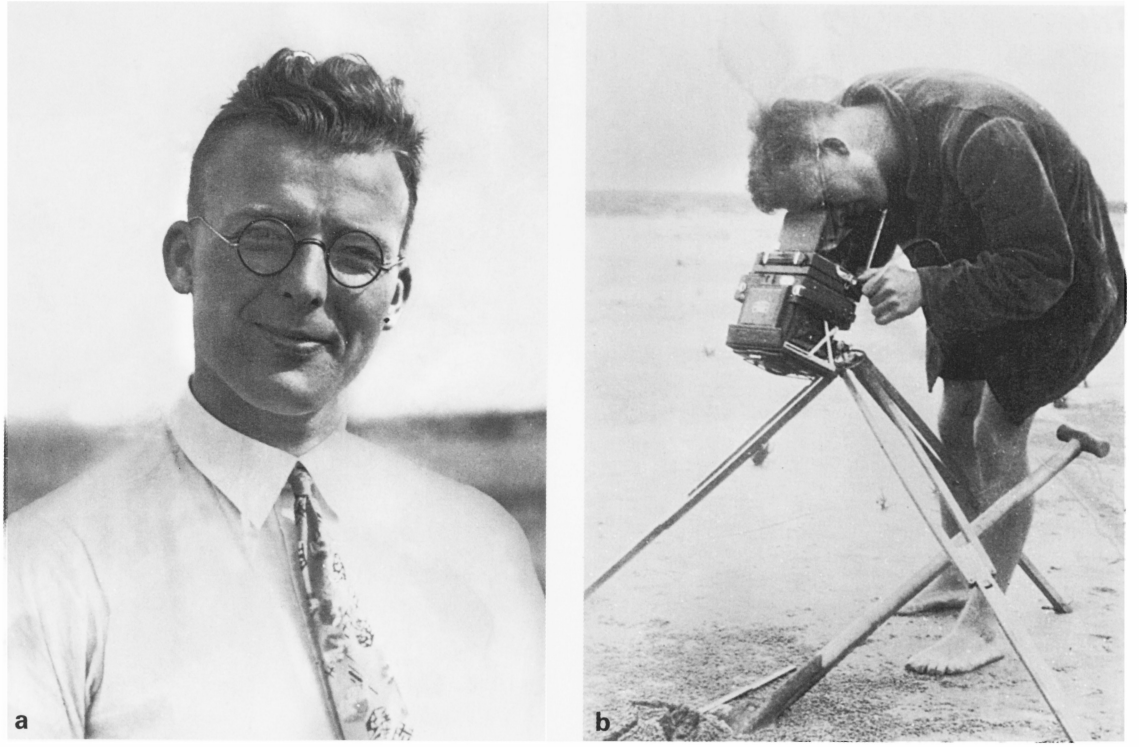


Abb. 1: FERDINAND TRUSHEIM (1906-1997); **a.** Um 1928, **b.** Bei »Senckenberg am Meer», ebenfalls um 1928. Foto: Familienbesitz.

domens (Hinterleibs) geborgen. Anstatt »Carapax« wird in dieser Arbeit der Begriff »Kopfschild« im Sinne von WALOSSEK (1993) verwendet (siehe auch DAHL 1991 und FREYER 1996). Die *Triops*-Fundhorizonte von Koppenwind werden heute nach der chronostratigraphischen Skala in das Nor gestellt, das einen Zeitabschnitt der Trias vor etwa 222 bis 212 Millionen Jahren umfaßt (MENNING 1995).

Die fossilen Überreste mehr oder weniger vollständig erhaltener Kadaver, aber auch leere Häutungshemden (Exuvien) lagen nebeneinander auf den Schichtflächen der feinen Ton- und Siltsteinlagen. Die vorzügliche Überlieferung gestattete den Nachweis der zartesten Körperanhänge, zum Beispiel der hauchdünnen Schwimmfüße (Exopoditen und Enditen) mit ihrem Borstenbesatz (Abb. 3c). Bei drei Exemplaren waren sogar die mit Eiern gefüllten Eibehälter erhalten.

Das wichtigste und in seiner Konsequenz weitreichendste Ergebnis der Bearbeitung der fossilen Koppenwinder Triopsiden-Reste durch TRUSHEIM war die Erkenntnis, daß der morphologische Bau und die Organisation dieser Fossilien bis in alle nebensächlichen Merkmale der erhaltungsfähigen Skelettelemente mit dem rezenten *Triops cancriformis* Übereinstimmung zeigte (Abb. 3). Es war nicht möglich, irgendein Merkmal zu finden, durch das eine artliche Trennung der fossilen von der rezenten Form gerechtfertigt worden wäre (TRUSHEIM 1937). Der einzige augenfällige Unterschied bestand in der insgesamt geringen Größe der fossil dokumentierten Kopfschilder (Abb. 2). Unter etwa 100 vermessenen Stücken waren die kleinsten Schilder sieben Millimeter, die größten zwölf Millimeter lang. Die Größe der Koppenwinder Triopsiden-Population blieb also erheblich hinter der der rezenten Arten mit einer Kopfschild-Länge bis etwa 30 Millimetern zurück (FRYER 1988). Deshalb hat TRUSHEIM für den fossilen Vertreter den Namen *Triops cancriformis minor* vorgeschlagen.

Nur noch allgemeine Erwähnung fanden die Triopsiden-Funde durch die Mitautorschaft von TRUSHEIM in einer Aufsatzreihe der Würzburger Lokalpresse (MAXSEIN 1951). Die weitere Beschäftigung mit diesem faszinierenden Objekt blieb FERDINAND TRUSHEIM offenbar durch die Ereignisse des Zweiten Weltkrieges und nicht zuletzt durch seine langjährige Kriegsgefangenschaft verwehrt.

Dennoch wurde der berühmte Fundpunkt Koppenwind in den nächsten Jahrzehnten nicht vergessen. Wenige neue Triopsiden wurden von dort 1952 in populärer Form vorgestellt (ERBEN 1952). Im geologischen Führer der Region (RUTTE 1965) erschien eine detaillierte Profilskizze der Lokalität. Einer genaueren Untersuchung wurde die Fundstelle letztmalig anläßlich einer Diplomkartierung

unterzogen (KNOCH 1982). Nur mit Mühe konnten damals noch einige wenige *Triops*-Fossilfragmente, darunter Kopfschilder juveniler Individuen, zusammen mit wenigen Pflanzenresten (RUTTE & WILCZEWSKI 1995: Taf. 2, Fig. 12) geborgen werden. Die Fundstelle ist heute restlos erschöpft.

Wie bei kaum einer anderen Tiergruppe kann bei den Triopsiden als »Lebenden Fossilien« direkt von der Lebensweise der rezenten Formen auf die ökologischen Verhältnisse in der erdgeschichtlichen Vergangenheit geschlossen werden. Zum besseren Verständnis sei deshalb auf einige Aspekte des Körperbaus, der Biologie und Ökologie der rezenten Notostraca etwas näher eingegangen.

Zur Biologie und Ökologie der rezenten Notostraca

Triops cancriformis gehört zur Ordnung der Rükkenschaler (Notostraca), die unter den Krebstieren (Crustacea) zur Unterklasse der Blattfußkrebse (Phyllopoda) gerechnet werden (GRUNER 1993). Nomenklatorisch werden bei den Notostraca zur Zeit etwa neun bis elf Arten unterschieden (AKITA 1976, HAMER & RAYNER 1995, LINDER 1952, LONGHURST 1955b).

Der vordere Teil des Körpers von *Triops* (Abb. 4) wird vom Kopfschild überwölbt, der dorsal (auf der Rückenseite) gekielt und am hinteren Ende bogenförmig ausgeschnitten ist. Komplexaugen und »Dorsalorgan« (MARTIN & LAVERACK 1992) liegen auf der Oberseite des Kopfschildes. Die ersten Antennen sind kurz und einästig, Mandibeln (Mundgliedmaßenteile) und 1. Maxillen können Beißbewegungen ausführen. Der schlanke, frei bewegliche Rumpf besteht in Abhängigkeit von der Art aus 25 bis 44 Körperringen (FRYER 1988, GRUNER 1993, LINDER 1952, LONGHURST 1955b, MCLAUGHLIN 1980, SCHMINKE 1996, SCHRAM 1986). Das vorderste Rumpfbeinpaar trägt die tasterartig verlängerten Enditen. Die vorderen zwölf Rumpfsegmente zeigen je ein Beinpaar; an den folgenden Rumpfsegmenten stehen zwei und mehr Gliedmaßenpaare. Es können dann bis zu 71 Beinpaare auftreten, die jedoch an den hinteren Segmenten des Abdomens fehlen.

Triops (Abb. 5) wirbelt während seiner Fortbewegung über dem Grund den Schlamm auf und saugt ihn von der ventralen, also auf der Bauchseite gelegenen Nahrungsrinne her in die Filterkammern der vorderen Beinpaare ein. Der feine, qualmartig aus den sich verengenden Saugkammern austretende Schlamm sammelt sich hinter dem zehnten Beinpaar an. Dabei werden verwertbare Partikel zwischen den Beinen aussortiert und in der Nahrungsrinne mundwärts befördert. Deshalb finden sich im Darm manchmal auch Diatomeen, Fadenalgen, Moosblättchen und andere pflanzliche Partikel. Der feinste Schlamm aber strömt nach hinten ab. Neben den aufgewirbelten Bodensedimenten besteht die Nahrung aber auch aus größerer am Boden liegender Beute, wie altersschwachen Artgenossen (Abb. 6), Insektenlarven, Froschlaich, ja sogar kleinen Fröschen und Fischen bis zur eigenen Körpergröße (SCOTT & GRIGARICK 1978). *Triops* beraspelt mit den scharfen Endopoditen und den distalen Enditen (Abb. 4) der vorderen neun Beinpaare sein Opfer. Die abgeraspelten Teilchen werden von Beinpaar zu Beinpaar bis zu den Mundgliedmaßen befördert und dort von den Mandibeln mit ihren scharf bezahnten Schneiden gepackt und in den Mund geschoben (FRYER 1988, GRUNER 1993, SCHRAM 1986).

Abb. 2: Abdruck eines Kopfschildes von *Triops cancriformis minor* aus dem Keuper von Koppenwind. Das einzige noch existierende Exemplar aus den Aufsammlungen von TRUSHEIM in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Würzburg. Maßstab 2 mm. Foto: K.-P. Kelber.

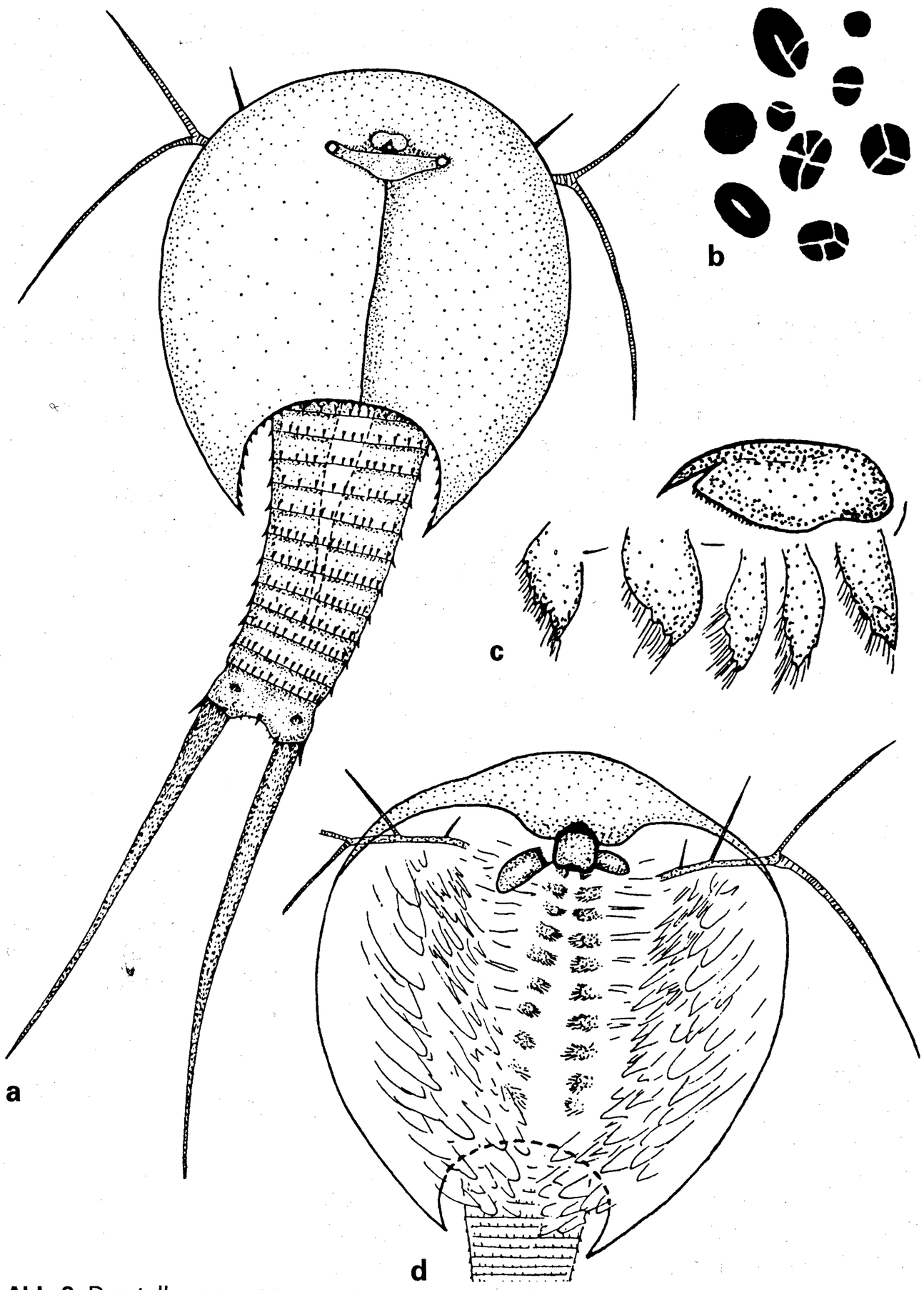


Abb. 3: Darstellungen von *Triops cancriformis minor* aus dem Keuper des Aufschlusses Koppenwind (aus TRUSHEIM 1937).
a. Rekonstruktion, Rükkenansicht.
b. Stark vergrößerte Ansicht der von radialen Sprüngen zerissenen Eier aus einer Eitasche.
c. Exopodit mit fünf bewimperten Enditen.
d. Rekonstruktion der Ventralseite. An der etwas verlagerten Mandibel war die bezahnte Kaufläche zu erkennen.

Rezente Notostraca sind, mit Ausnahme der Antarktis, weltweit verbreitet (ABELE 1982, TASCH 1969a, ZAFFAGNINI & TRENTINI 1980, WILLIAMS 1968). Sie kommen bevorzugt in Wasseransammlungen vor, die nach Regenfällen oder Überschwemmungen meist nur kurze Zeit existieren (RIEDER et al. 1979), aber auch in Reisfeldern und Karpfenjungbrut-Teichen. In den zeitweilig bewässerten Reisfeldern werden sie einerseits als Mittel zur biologischen Bekämpfung von Stechmückenlarven genutzt, andererseits können sie selbst durch das Anfressen der jungen Reispflanzen zur Plage werden (FRY & MULLA 1992, TAKAHASHI 1977). Der hauptsächlich in der Nähe des nördlichen Polarkreises lebende *Lepidurus arcticus* ist in permanenten Süßwasserseen heimisch (ADALSTEINSSON 1979, KAESTNER 1980).

Freilandbeobachtungen belegen sogar das Vorkommen in Salzseen des tibetischen Hochlandes (LONGHURST 1955b) und in Natriumsulfat-haltigen Wasseransammlungen eines temporären Flußsystems in Kanada (RETALLACK & CLIFFORD 1980). Die relativ gute physiologische Anpassung an wechselnde Salzgehalte, wie beispielsweise schwache Kochsalz- oder Meerwasserverdünnungen, konnte bei *Triops cancriformis* (PARRY 1961) und *Triops longicaudatus* (HORNE 1967) durch Laboruntersuchungen bekräftigt werden. Bei *T. longicaudatus* kann eine Salzkonzentration auch längerfristig ertragen werden, solange nur der Magnesiumgehalt des Gewässers niedrig ist. *T. longicaudatus* ist nicht fähig, vergleichsweise hohe Magnesiumkonzentrationen zu regulieren, wohingegen Natrium-, Chlorid-, Kalium-, Kalzium- und Schwefelgehalte gut kontrolliert werden können (HORNE 1968).

Der kritische Temperaturbereich einer länger anhaltenden Wassererwärmung liegt für *Triops granarius* aus dem Sudan nach CLOUDSLEY-THOMPSON (1965, 1966) bei 34 °C. Nach diesen Untersuchungen ist es unwahrscheinlich, daß die Tiere in den von der Sonne aufgeheizten Tümpeln längere Zeit bei einer Temperatur von mehr als 40 °C überleben können, es sei denn, sie würden ein kühleres Mikroklima im tieferen Wasser oder im Schlammboden vorfinden.

Das Geschlechtsverhältnis in Populationen der Notostraca variiert sehr stark. Auch die Triopsiden sind normalerweise zweigeschlechtig. Bei manchen Arten wurde angenommen, daß die Männchen im Verbreitungsgebiet nach Norden hin kontinuierlich abnehmen (FRANZÉN 1996, ZAFFAGNINI & TRENTINI 1980). Neue Ergebnisse (ENGELMANN et al. 1996) zeigen aber, daß Vergesellschaftungen von *Triops cancriformis* in Deutschland nördlich 50° N durch geschlechtliche Fortpflanzung entstanden und nur gelegentlich hermaphroditisch (zweigeschlechtig) sind. Freilandstudien belegen für *T. cancriformis* bei einer Lebensdauer von zwei Monaten die Geschlechtsreife innerhalb eines Monats (PETROV & CVETKOVIC 1996). Ähnliche Ergebnisse werden für *Triops granarius* mitgeteilt, wo ebenfalls innerhalb von sechs Tagen die Geschlechtsreife erreicht ist. Die Individuen haben dann gerade eine Kopfschildlänge von 6,5 Millimetern erreicht (SEAMAN et al. 1991).

Nach experimentellen Untersuchungen (THIEL 1963) dauert die Entwicklung der Eier ohne Austrocknung 13 bis 15 Tage, nach einer Austrocknungsphase aber nur drei bis vier Tage. Wie bei allen Krebsen unterliegen auch die Triopsiden

einer Metamorphose, die aber nicht, wie beispielsweise bei den Insekten, aus der Raupe beziehungsweise Puppe entwickelte Tiere hervorgehen läßt, sondern allmählich über verschiedene Larvenstadien (Nauplien) nach verschiedenen Häutungsphasen schrittweise zur Vollendung führt. Bei *Triops* wurden bis zu 40 Häutungen beobachtet. Die Nauplien schlüpfen offensichtlich erst, wenn die vorhergehende Generation nahezu abgestorben ist, vermutlich weil sie sonst durch Kannibalismus der ausgewachsenen Individuen der eigenen Art zu stark dezimiert werden würden. Demgegenüber wurden bei *T. cancriformis* bis zu drei Generationen gleichzeitig beobachtet (PETROV & CVETKOVIC 1996).

Die Eier, die nach Austrocknung kleiner temporärer Gewässer oft sehr lange im heißen Boden überdauern müssen, bleiben auch nach einer Aufheizung auf 80 °C, in Extremfällen sogar bis 103 °C noch lebensfähig (CARLISLE 1968). Warme Tagestemperaturen der oberen Wasserschichten begünstigen sowohl die Embryo-Entwicklung (KULLER & GASITH 1996) als auch eine insgesamt schnellere Entwicklung der geschlüpften Larven (FRY-OBRIEN & MULLA 1996).

Triops granarius liefert etwa 200 Eier bei einer Lebenszeit von nur 25 Tagen (MEINTJES 1996). Die gegenüber Austrocknung sehr widerstandsfähigen Eier können sich aber auch bei dauernder Wasserbedeckung entwickeln. Triopsiden-Eier können ohne Beeinträchtigung den Magen und Darmtrakt von Vögeln und Fischen passieren. Die Eischale ist mehrschalig aufgebaut und besitzt eine dicke Zone mit Hohlräumen (TOMMASINI et al. 1989). Man konnte noch nach 13 Jahren aus trockenem Schlamm, der aus Afrika stammte, durch Übergießen mit Wasser Triopsiden aufziehen (HÖRMANN VON HÖRBACH 1914). Größere Gefahr droht den im Schlamm verteilten Triopsiden-Eiern zur Zeit durch den Menschen, weil die Verdichtung des Bodens durch das Befahren mit Fahrzeugen die Eier leicht zerquetscht (HATHAWAY et al. 1996).

Das erfolgreiche Überlebensprinzip der »archaischen« Triopsiden resultiert aus der Anpassung an Extrembiotope. Die trockenheitsresistenten Eier können durch Vögel und Wind leicht transportiert werden. Durch das Verharren im Wartestadium sowie dem raschen, schubweisen Schlüpfen zum günstigsten Zeitpunkt ist eine optimale Verbreitung in Zeit und Raum garantiert.

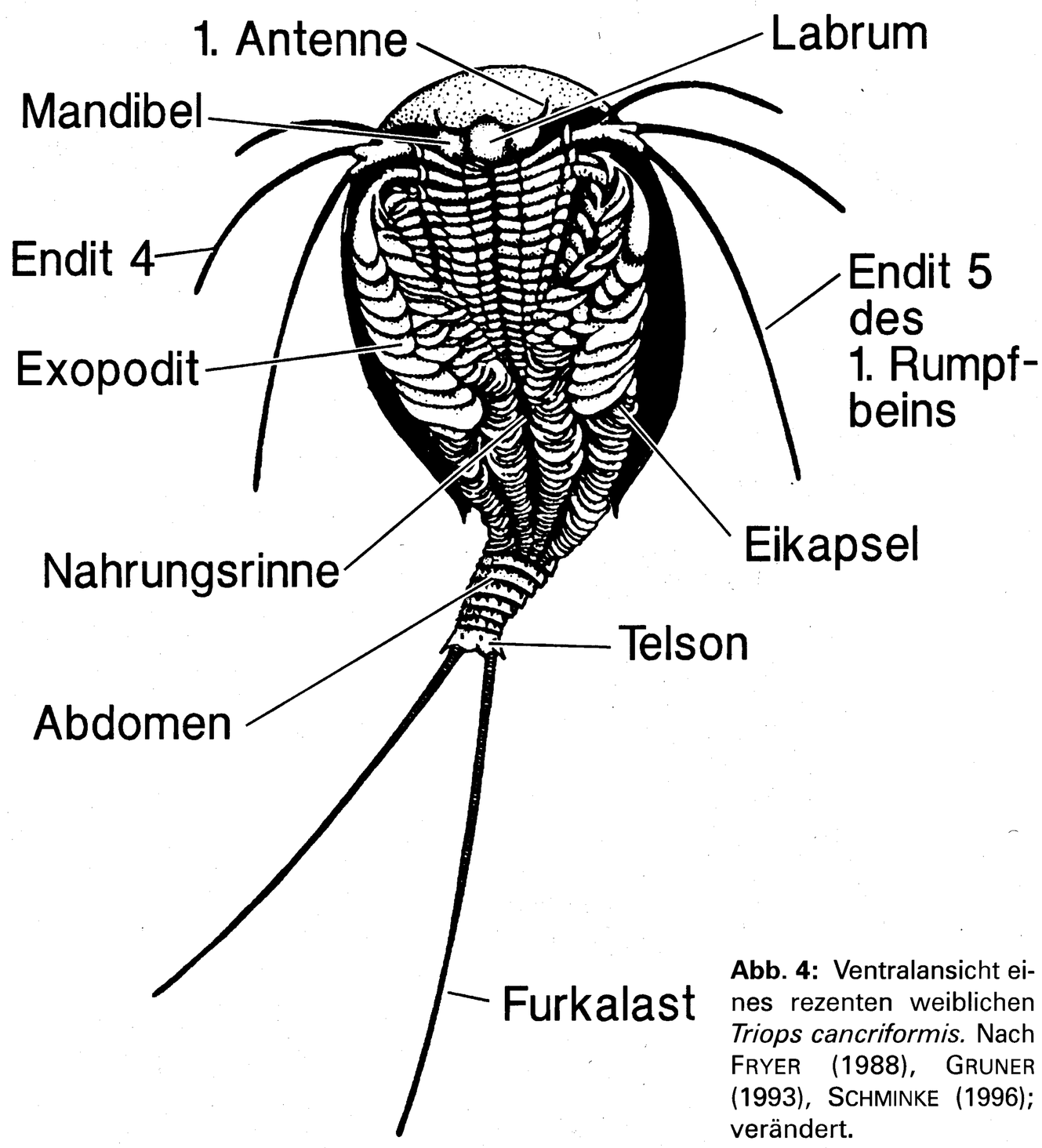


Abb. 4: Ventralansicht eines rezenten weiblichen *Triops cancriformis.* Nach FRYER (1988), GRUNER (1993), SCHMINKE (1996); verändert.

Das *Triops*-Vorkommen im Keuper von Koppenwind und seine Bedeutung für die Evolutionsforschung

Die Rekonstruktionszeichnung von *Triops cancriformis minor* (TRUSHEIM 1937: Abb. 1; vgl. Abb. 3a) fand Eingang in die paläontologische Literatur, zum Beispiel in DECHASEAUX (1953), GALL (1971), HÖLDER & SCHMIDT-EFFING (1972), KUHN-SCHNYDER & RIEBER (1984) und MÜLLER (1989). Von weitaus größerer Bedeutung war jedoch die Übernahme der Schlußfolgerung von TRUSHEIM, daß die Stammesgeschichte der Art *Triops cancriformis* offenbar bis in die Obere Trias zurückreicht. Teilweise mit, teilweise ohne ausdrückliche Nennung des Zitats von TRUSHEIM aus dem Jahre 1937 finden sich diesbezügliche Anmerkungen unter anderem in LONGHURST (1955a: 85), MAYR (1963: 577), SIMON & LIPPOLT (1967: 400), TASCH (1969b: R135), ZIEGLER (1972: 105), RIEDL (1975: 185), CZIHAK et al. (1978: 811), STANLEY (1979: 124), POTTS & DURNING (1980: 475), BRIGGS (1985: 363), KÄMPFE (1985: 333), FRYER (1988: 30) und MÜLLER (1989: 31).

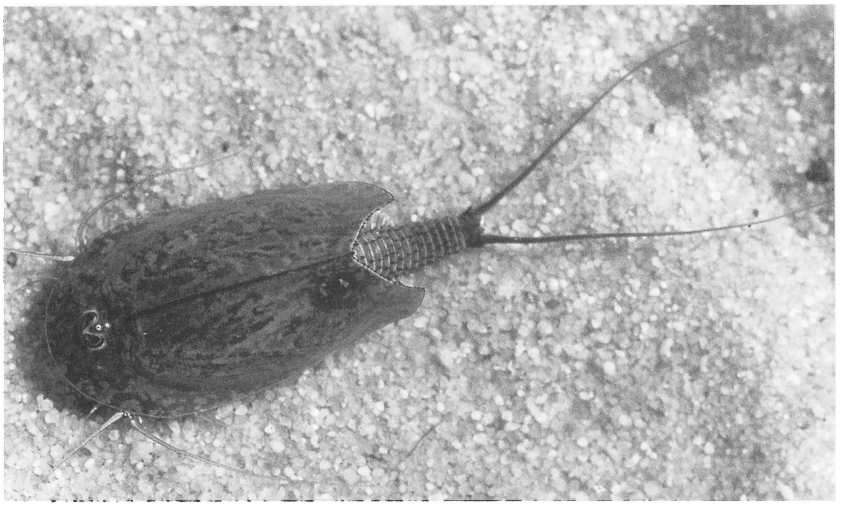
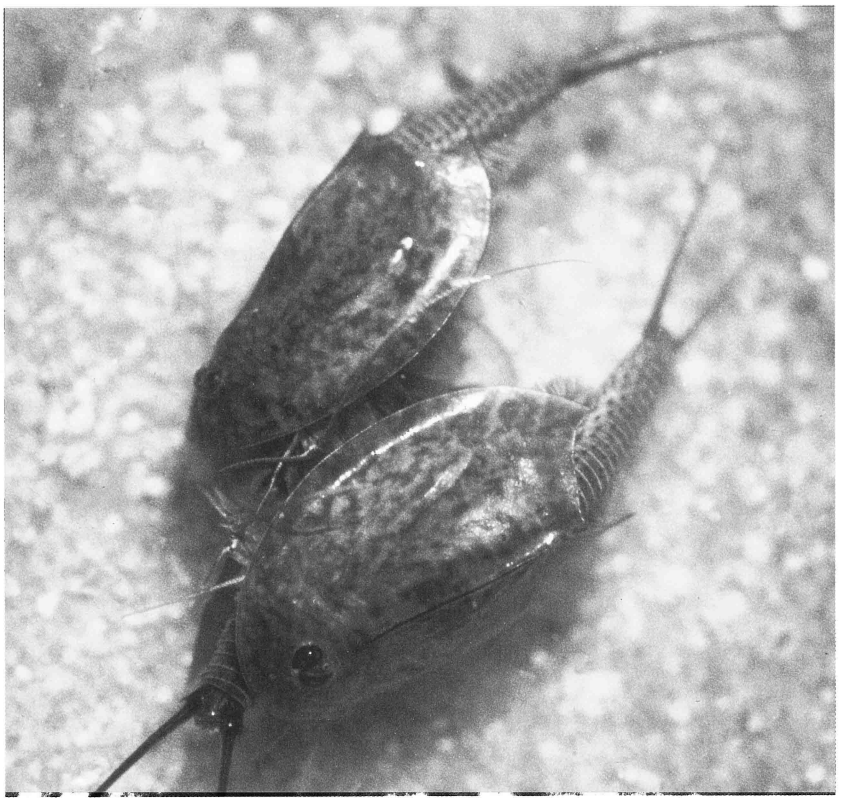


Abb. 5: Rezentes weibliches Individuum von *Triops cancriformis,* Süddeutschland. Foto: Dr. E.-G. Burmeister.

Abb. 6: Zwei Exemplare von *Triops cancriformis* benagen einen Artgenossen. Foto: Dr. E.-G. Burmeister.



Am treffendsten kommt die Konsequenz der Triopsiden-Bearbeitung von Koppenwind in einem in mehreren Auflagen erschienen Lehrbuch der Evolutionsbiologie zum Ausdruck, das mittlerweile auch in deutscher Sprache vorliegt (FUTUYMA 1990: 451): »...der rezente Kiemenfuß (*Triops cancriformis* ...) ist nicht zu unterscheiden von 180 Millionen Jahre alten Fossilien der Trias, die denselben Artnamen erhalten haben. Dieses Krebstier ist die älteste bekannte, lebende Tierart...«. Anzumerken bleibt, daß, wie schon erwähnt, nach der aktuellen Zeitskala (MENNING 1995) die Funde aus dem Nor nach der gegenwärtigen Chronostratigraphie nicht 180, sondern zwischen 222 bis 212 Millionen Jahre alt sind.

Kritik über die Unzulänglichkeit des fossilen Materials zur Bewertung der zur Artbestimmung erforderlichen Merkmale (ELDREDGE 1984) konnte zurückgewiesen werden (FRYER 1985: 110; 1988: 30), weil TRUSHEIM nicht nur die Abdrücke der relativ merkmalsarmen Kopfschilder, sondern darüber hinaus eine Reihe weiterer wichtiger morphologischer Kriterien zur Beurteilung zugänglich waren. Fossil überlieferte Details der Triopsiden von Koppenwind waren der gesägte hintere Rand des Kopfschildes, der Höcker des »Dorsalorgans« und der Komplexaugen, das Abdomen (Hinterleib) mit den Furkalästen, das Labrum, die Mandibeln sowie Fragmente der merkmalsreichen Gliedmaßen, teilweise mit Erhaltung der gefüllten Eibehälter (Abb. 3).

In einer kürzlich erschienen Studie einer japanischen Forschergruppe (SUNO-UCHI et al. 1997) wurde die stammesgeschichtliche Entwicklung der Triopsiden und deren Verwandtschaftsverhältnisse unter Berücksichtigung der DNA-Sequenzen näher untersucht. Auch für diese Arbeit war die Publikation von TRUSHEIM aus dem Jahre 1937 der zentrale Ausgangspunkt.

Die Beschreibung der rezenten Triopsiden-Population durch TRUSHEIM im Jahre 1931 gilt als aktuo-paläontologische Pionierforschung zur Ichnofauna- (Spurenfauna-) Entstehung (TASCH 1969a). Auch für diese Thematik lieferte *Triops cancriformis minor* (TRUSHEIM 1937) überzeugende Beweise. Die Beschreibung des gut erhaltenen fossilen Materials der Lokalität Koppenwind ermöglichte den Vergleich der Größenverhältnisse zwischen dem vermuteten Spurenerzeuger und dem geologisch gleichaltrigen Spurenfossil *Isopodichnus* (POLLARD 1985).

Weitere fossile Vorkommen aus dem mitteleuropäischen Perm und Buntsandstein

Die Notostraca mit den rezenten Gattungen *Triops* und *Lepidurus* reichen mit einer eigenständigen Evolutionsgeschichte (GRAY 1988, TASCH 1973, WALOSSEK 1993, 1995) bis in das Karbon, wahrscheinlich sogar bis in das Devon zurück (Abb. 7a, 7b). Bei besserer Fossilerhaltung der Funde, zum Beispiel aus der Obertrias von Nordamerika (GORE & TRAVERSE 1986) und aus dem Jura Chinas (CHEN-

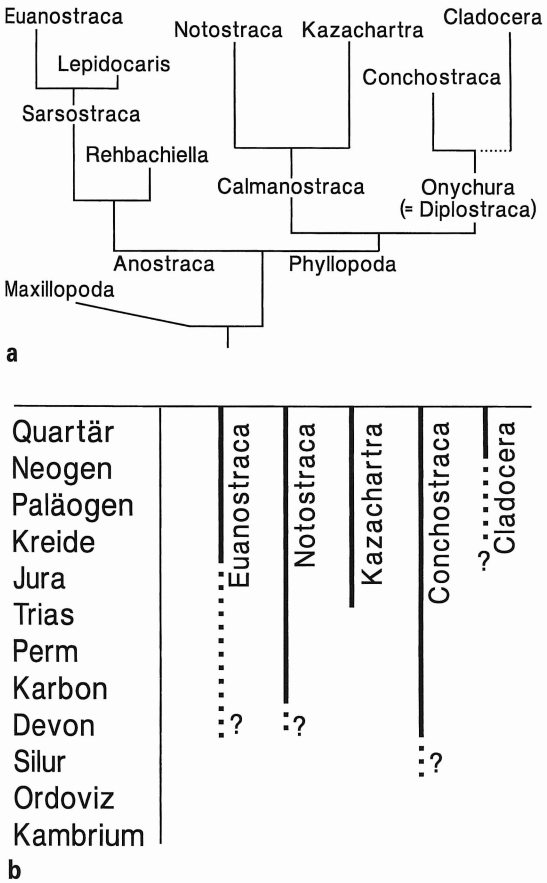


Abb. 7: a. Verwandtschaftsdiagramm der Notostraca zu anderen Gruppen fossiler Crustacea. – **b.** Stratigraphische Reichweite einiger Crustacea. Nach WALOSSEK (1993 und 1995).

PEJ-JI 1985), ist die Feststellung der Bearbeiter, daß das von ihnen bearbeitete Material offensichtlich mit dem rezenten *Triops cancriformis* große Übereinstimmung zeigt, sehr bemerkenswert. Dies betrifft auch das Vorkommen von *Triops cancriformis permiensis* aus dem Perm von Lodève, Frankreich (GAND et al. 1997), bei dem sogar die diffusen Umrisse der Maxillardrüse fossil dokumentiert sind. Weitere Funde aus dem Unterrotliegend der Oberhof-Formation von Thüringen sind in Bearbeitung (persönliche Mitteilung von Prof. J. SCHNEIDER, Freiberg).

Detailreiche Abdrücke von Triopsiden wurden auch aus dem Voltziensandstein (Oberen Buntsandstein) der Vogesen bekannt (GALL & GRAUVOGEL-STAMM, im vorliegenden Band). SCHIMPER (1853) bildete drei gut erhaltene Exemplare unter dem Namen *Apudites antiquus* ab. Diese Individuen lassen sich durch die Ausbildung des Telsons eindeutig der Gattung *Triops* zuordnen. Spätere Funde, die ebenfalls *Triops cancriformis* zugerechnet wurden (GALL 1971), zeigen sogar fossil erhaltene Weichteile (Abb. 8). Allerdings waren bei den abgebildeten Resten (GALL 1971: Taf. 7, Fig. 3 und 4) die kennzeichnenden Organe Telson und Furca nicht erhalten. Auch diese Fossilien entstammen dem schnell wechselnden amphibischen Milieu kurzzeitiger Wasserkörper (BRIGGS & GALL 1990, GALL 1985; GALL & GRAUVOGEL-STAMM, im vorliegenden Band).

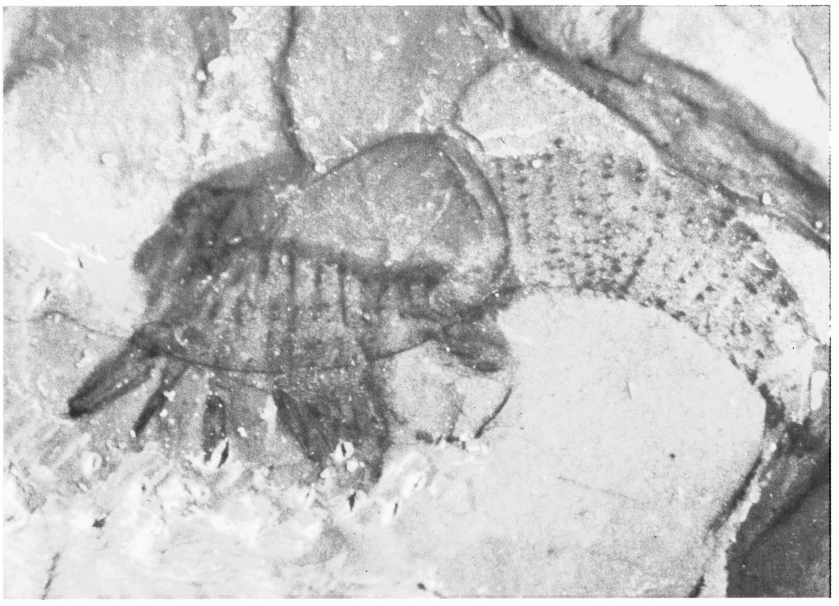


Abb. 8: *Triops* cf. *cancriformis,* Seitenansicht, mit Weichteilerhaltung. Voltziensandstein (Oberer Buntsandstein), Grès à meules (Werkstein), Vilsberg, Vogesen, Frankreich. Abbildungsoriginal zu GALL (1971, Taf. 7, Fig. 4). Die Bildhöhe beträgt etwa 7 mm. Foto: Dr. L. Grauvogel-Stamm, Strasbourg.

Unter Verwendung der Gattungsbezeichnung *»Apudites«* beschrieb SOERGEL (1928) sehr detailliert reliefierte Abdrücke aus dem Chirotheriensandstein (Oberen Buntsandstein) von Berka an der Ilm. SOERGEL stützte sich besonders auf die Überlieferung des Kopfschildes mit der Andeutung eines »Augenbuckel«, desweiteren auf die Form und Gliederung des eher diffus überlieferten Abdomen. Zwei über einen Quadratmeter große Fossilplatten, die mit Triopsiden besetzt waren und die der Arbeit von SOERGEL zugrunde lagen, werden in der Sammlung der Bergakademie Freiberg aufbewahrt (persönliche Mitteilung Prof. J. SCHNEIDER, Freiberg). Ein ähnliches Exponat wurde in der paläontologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Rudolstadt entdeckt und von WERNEBURG (1994) beschrieben.

Neue Vorkommen aus dem fränkischen Keuper

Trotz intensiver Nachsuche im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Würzburg ist es nicht gelungen, die Triopsiden-Originale

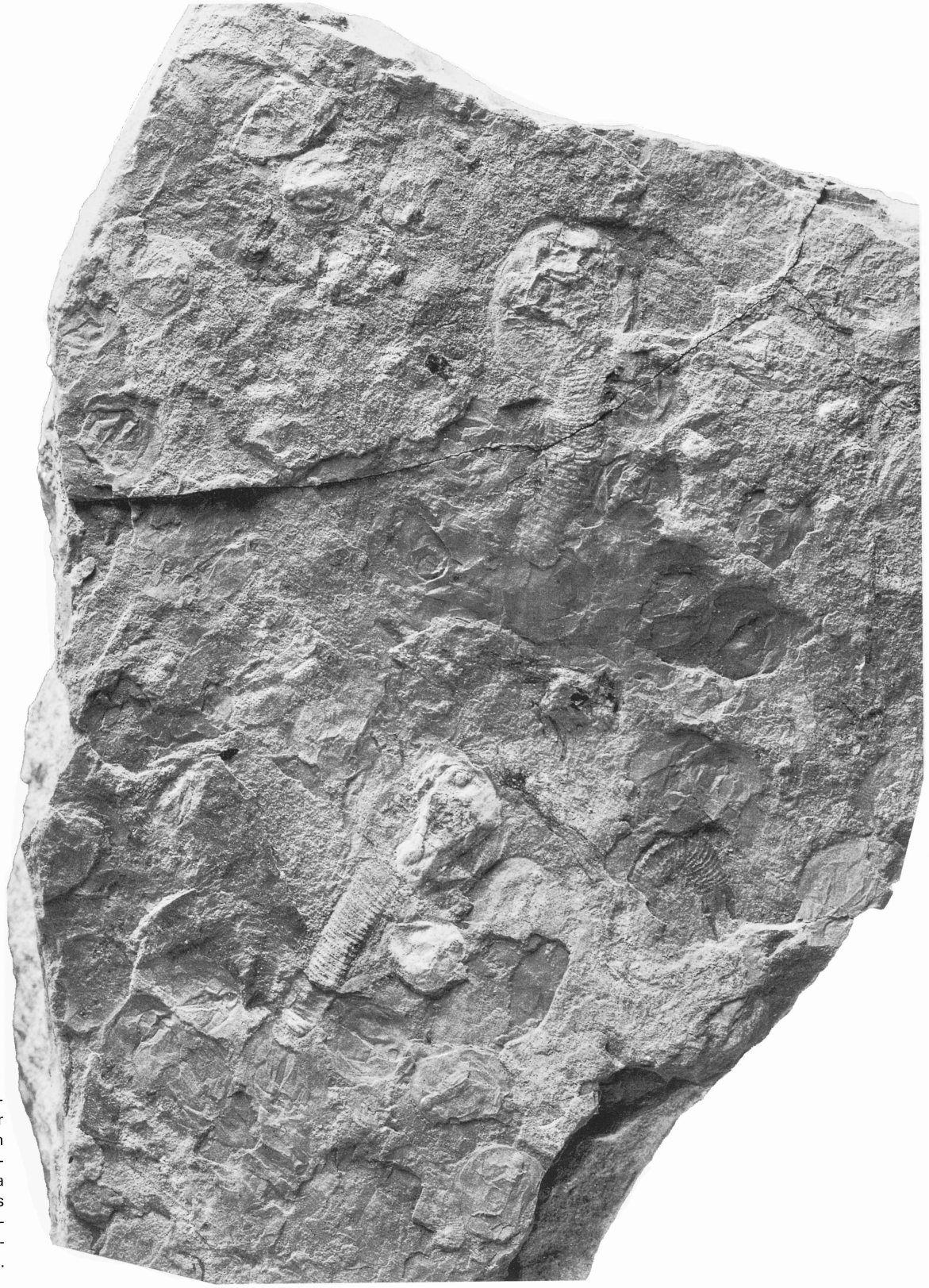


Abb. 9: Population fossiler Triopsiden aus dem Coburger Sandstein des Ebelsbacher Steinbruchreviers (Franken). Vorwiegend Abdrücke isolierter Kopfschilder. Im rechten Bildbereich ist ein Abdomen mit Telson und Furca zu erkennen. Zwei etwas größere, beinahe intakt erhaltene Exemplare sind jeweils etwa 37 mm lang. Foto: K.-P. Kelber.

von Koppenwind aus der Veröffentlichung von TRUSHEIM (1937) aufzuspüren. Bis auf den einzigen Abdruck eines Kopfschildes (Abb. 2) müssen diese unschätzbar wertvollen Fossilien, wahrscheinlich bedingt durch Kriegseinwirkungen, als verschollen gelten. Um so willkommener sind deshalb Neufunde aus dem fränkischen Keuper, die den Verlust des von TRUSHEIM bearbeiteten Materials kompensieren helfen.

Durch gezielte Suche des Verfassers nach Lagerstätten fossiler Pflanzen im Steinbruchrevier des weißen Mainsandsteins von Ebelsbach (Coburger Sandsteinn, Hassberge-Formation) wurde völlig überraschend eine neue Lagerstätte fossiler Triopsiden entdeckt, die in den letzten Jahren ausgegraben werden konnte und Hunderte von Individuen lieferte. Die Funde liegen auf den Schichtflächen feinrhythmisch geschichteter Ton- und Siltsteine. Dieses lokale Vorkommen stellt eine Einschaltung lakustriner (in Seen abgelagerter) Sedimente im Schichtverband mit Fluß- und Playa-Sedimenten des Coburger Sandsteins dar (VON FREYBERG 1968, KERN & AIGNER 1997, MADER 1990).

Die fossilen Triopsiden sind mit Conchostraken, Fisch- und Pflanzenresten vergesellschaftet. Überwiegend liegen nur schwach kontrastierende farblose Abdrücke vor (Abb. 9), doch wurden gelegentlich auch beinahe vollständig erhaltene Individuen fossil überliefert (Abb. 10). Durch die Überlieferung des Telsons (Endglied des Hinterleibs bei Krebsen; Abb. 9, rechter Bildbereich; Abb. 10) ist die Zuordnung zur Gattung *Triops* gesichert. Nur bei wenigen Stücken sind durch Manganoxid-Einfärbung oder durch verbliebene Substanzreste Umrißlinien und körperliche Details deutlicher nachgezeichnet. Es konnten aber auch außergewöhnliche Details beobachtet werden, zum Beispiel die Steinkern-Erhaltung des Darmtraktes und eigentümliche Verformungen der Kopfschild-Abdrücke, die wahrscheinlich auf besondere Umstände der Fossil-Diagenese zurückzuführen sind. Im Gegensatz zu dem Vorkommen von Koppenwind konnten auch größere Exemplare geborgen werden (Abb. 9), die in ihren Ausmaßen eher den Abmessungen heutiger ausgewachsener Populationen von *Triops cancriformis* entsprechen (KELBER 1998).

Abb. 10: Abdruck eines beinahe vollständig erhaltenen Exemplars von *Triops cancriformis* aus dem Coburger Sandstein des Ebelsbacher Steinbruchreviers. Foto: K.-P. Kelber.

Dank

Für die freundliche Bereitschaft und Hilfe, nach den Triopsiden-Originalen von TRUSHEIM zu fahnden, danke ich Herrn Dr. G. GEYER, Dr. M. HEINZE und Dr. W. TRAPP, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Würzburg. Frau Dr. LÉA GRAUVOGEL-STAMM, Institut de Géologie, Université Louis Pasteur Strasbourg, und Dr. E.-G. BURMEISTER, Zoologische Staatssammlung München, danke ich für die Überlassung von Bildmaterial. Herrn Prof. J. SCHNEIDER, TU Bergakademie Freiberg, verdanke ich Angaben über permische Triopsiden-Vorkommen, Herrn Prof. D. WALOSSEK, Universität Ulm, Hinweise zur Literatur. Besonderer Dank gebührt Frau Dr. URSULA TRUSHEIM, München, für Auskünfte und die Bereitstellung von Bildmaterial.

Literatur

ABELE, L. G. (1982): Biogeography. – In: ABELE, L. G. [Hrsg.]: The Biology of Crustacea, **1**. – Systematics, the fossil record and biogeography. – 241-304; New York, London (Academic Press)

ADALSTEINSSON, H. (1979): Seasonal variation and habitat distribution of benthic Crustacea in Lake Myvatn in 1973. – Oikos, **32**: 195-201; Kopenhagen.

AKITA, M. (1976): Classification of Japanese tadpole shrimps. – Dobutsugaku-Zasshi, Zool. Mag., **85**: 237-247; Tokyo.

BRIGGS, D. E. G. (1985): Current Happenings, Short summaries of recent work. Current item, 1. Arthropod palaebiology. – Paleobiology, **11**: 361-367; Lawrence.

BRIGGS, D. E. G. & GALL, J.-C. (1990): The continuum in soft-bodied biotas from transitional environments: a quantitative comparison of Triassic and Carboniferous Konservat-Lagerstätten. – Paleobiology, **16**: 204-218; Lawrence.

CARLISLE, D. B. (1968): *Triops* (Entomostraca) eggs killed only by boiling. – Science, **161**: 279-280; Washington.

CHEN-PEJ-JI (1985): Jurassic *Triops* from South China – With a discussion on the distribution of Notostraca. Gushengwu-Xuebao. – Acta Palaeont. sinica, **24**: 285-293; o.O.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1965): The lethal temperature of *Triops granarius* (LUCAS) (Branchiopoda, Notostraca). – Hydrobiologia, **25**: 424-425; The Hague.

— (1966): Orientation responses of *Triops granarius* (LUCAS) (Branchiopoda: Notostraca) and *Streptocephalus* ssp. (Branchiopoda: Anostraca). – Hydrobiologia, **27**: 33-38; The Hague.

CZIHAK, G., LANGER, H. & ZIEGLER, H. (1978): Biologie. Ein Lehrbuch. – 861 S.; Berlin, New York (Springer).

DAHL, E. (1991): Crustacea Phyllopoda and Malacostraca: a reappraisal of cephalic and thoracic shield and fold systems and their evolutionary significance. – Phil. Trans. R. Soc. London, (B) **334**: 1-26; London.

DECHASEAUX, C. (1953): Classe des Crustacés. Sousclasse des Branchiopodes. – Traité de Paléontologie puplié sons la direction de J. PIVETEAU, **3**: Les formes ultimes d'Invertébrés: morphologie et évolution. – 257-268; Paris (Masson & Cie).

ELDREDGE, N. (1984): Simpson´s inverse: bradytely and the phenomenon of living fossils. – In: ELDREDGE, N. & STANLEY, S. M. [Hrsg.]: Living fossils. – 272-277; New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo (Springer).

ENGELMANN, M., HOHEISEL, G., HAHN, T., JOOST, W., VIEWEG, J. & NAUMANN, W. (1996): Populationen von *Triops cancriformis* (BOSC) (Notostraca) in Deutschland nördlich 50° N sind nicht klonal und höchstens fakultativ hermaphroditisch. – Crustaceana, **69**: 756-768; Leiden.

ERBEN, H. K. (1952): Ein Methusalem unter den Krebsen. – Kosmos, **48**: 571-573; Stuttgart.

FRANZÉN, Å. (1996): Branchiopod crustaceans in the temporary waters of Fennoscandia. – Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica, **72**: 37-46; o.O.

FREYBERG, B. VON (1968): Zur Keuperstratigraphie von Ebelsbach und Ziegelanger (Main). – Geol. Bl. NO-Bayern, **18**: 49-53; Erlangen.

FRY, L. L. & MULLA, M. S. (1992): Effect of drying period and soil moisture on egg hatch of the tadpole shrimp Notostraca Triopsidae. – J. Econ. Entomol., **85**: 65-69; o.O.

FRY-OBRIEN, L. L., & MULLA, M. S. (1996): Optimal conditions for rearing the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae), a biological control agent against mosquitoes. – J. Amer. Mosquito Control Assoc., **12**: 446-453; o.O.

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; Edinburgh.

— (1988): Studies on the functional morphology and biology of the Notostraca (Crustacea, Branchiopoda). – Phil. Trans. R. Soc. London, (B) **321**: 27-124; London.

— (1996): The carapace of the branchiopod Crustacea. – Phil. Trans. R. Soc. London, (B) **351**: 1703-1712; London.

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

GAND, G., GARRIC, J. & LAPEYRIE, J. (1997): Biocénoses à Triopsidés (Crustacea, Branchiopoda) du Permien du Bassin de Lodève (France). – Geobios, **30**: 673-700; Villeurbanne.

GALL, J.-C. (1971): Faunes et paysages du Gres a Voltzia du Nord des Vosges. Essai paleoecologique sur le Buntsandstein superieur. – Mém. Serv. Carte geol. Als. Lorr., **34**: 1-318; Strasbourg.

— (1985): Fluvial depositional environment evolving into deltaic setting with marine influences in the Buntsandstein of Northern Vosges (France). – In: MADER, D. [Hrsg.]: Aspects of fluvial sedimentation in the Lower Triassic Buntsandstein of Europe. – Lecture Notes Earth Sci., **4**: 449-477; Berlin.

GORE, P. J. W. (1986): Triassic Notostracans in the Newark Supergroup, Culpeper Basin, Northern Virginia. – J. Paleont., **60**: 1086-1094; Lawrence.

GRAY, J. (1988): Evolution of the freshwater ecosystem: The fossil record. – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Paleoecol., **62**: 1-214; Amsterdam.

GRUNER, H.-E. (1993): 1. Klasse Crustacea. – In: GRUNER, H.-E., MORITZ, M. & DUNGER, W. [Hrsg.]: Wirbellose Tiere, 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta). Lehrbuch der Speziellen Zoologie – 448-1009; Jena (G. Fischer).

HAMER, M., & RAYNER, N. A. (1995): A note on the taxonomy and distribution of *Triops* SCHRANK (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca) in southern Africa. – Ann. Natal Museum, **36**: 9-19; o.O.

HATHAWAY, S. A., SHEEHAN, D. P. & SIMOVICH, M. A. (1996): Vulnerability of branchiopod cysts to crushing. – J. Crustacean Biol., **16**: 448-452; o.O.

HÖLDER, H. & SCHMIDT-EFFING, R. (1972): Die Trias – Beginn des Erdmittelalters. – In: HEBERER, G. & WENDT, H. [Hrsg.]: Ergänzungsband Entwicklungsgeschichte der Lebewesen, Grzimeks Tierleben, Enzyklopädie des Tierreiches. – 263-297; Zürich (Kindler).

HÖRMANN VON HÖRBACH, O. (1914): Bemerkungen über die Lebensweise von *Limnadia hermanni* und *Apus cancriformis*. – Mitt. philomat. Ges. Elsaß-Lothringen, **5** (21. Jg.): 185-190; Straßburg.

HORNE, F. R. (1967): Active uptake of sodium by the freshwater Notostracan *Triops longicaudatus*. – Comp. Biochem. Physiol., **21**: 525-531; Oxford.

— (1968): Survival and ionic regulation of *Triops longicaudatus* in various salinities. – Physiol. Zool., **41**: 180-186; Chicago.

KAESTNER, A. (1980): Zoology, **3**: Invertebrate, Crustacea. – 523 S.; Huntington, New York (R. E. Krieger Publ. Comp.).

KÄMPFE, L. (1985): Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. – 424 S; Stuttgart (G. Fischer).

KELBER, K.-P. (1998): New Triopsids (Crustacea, Notostraca) from the Upper Triassic of Frankonia, Germany. – In: Epicontinental Triassic International Symposium Halle, Sept. 21-23, 1998, Abstracts. – Hallesches Jb. Geowiss., (B) Beih., **5**: 85-86; Halle (Saale).

KERN, A. & AIGNER, T. (1997): Faziesmodell für den Kieselsandstein (Keuper, Obere Trias) von SW-Deutschland: eine terminale alluviale Ebene. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1997** (5): 267-285; Stuttgart.

KNOCH, G. (1982): Geologische Bestandsaufnahme des NW-Quadranten von Blatt 6129 Burgwindheim der topographischen Karte von Bayern 1:25000. – Diplomarb. Univ. Würzburg. – 69 S.; Würzburg. – [Unveröff.].

KUHN-SCHNYDER, E. & RIEBER, H. (1984): Paläozoologie. Morphologie und Systematik der ausgestorbenen Tiere. – 390 S.; Stuttgart, New York (G. Thieme).

KULLER, Z. & GASITH, A. (1996): Comparison of the hatching process of the tadpole shrimps *Triops cancriformis* and *Lepidurus apus lubbocki* (Notostraca) and its relation to their distribution in rain-pools in Israel. – Hydrobiologia, **335**: 147-157; The Hague.

LINDER, F. (1952): Contributions to the morphology and taxonomy of the Branchiopoda Notostraca with special reference to North American species. – U. S. National Museum, Proc., **102**: 1-69; Washington.

LONGHURST, A. R. (1955a): Evolution in the Notostraca. – Evolution, **9**: 84-86; o.O.

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

MADER, D. (1990): Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe, **1**: Buntsandstein. – 936 S. – **2**: Keuper and Index. – 937-1582; Stuttgart, New York (G. Fischer).

MARTIN, J. W. & LAVERACK, M. S. (1992): On the distribution of the crustacean dorsal organ. – Acta Zoologica, **73**: 357-368; Stockholm.

MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. – 797 S.; Cambridge, Mass. (Belknap Press, Harvard Univ.).

MAXSEIN, A. (1951): Mainfranken von Grund auf. Betrachtungen zur Erdgeschichte der Heimat. – Mainfränkisches Land, eine neue Reihe heimatkundlicher Schriften, **2**: 48 S.; Würzburg (Fränkische Gesellschaftsdruckerei).

MCLAUGHLIN, P. A. (1980): Comparative morphology of recent crustacea. – 177 S.; San Francisco (Freeman).

MEINTJES, S. (1996): Observations on some reproductive traits of *Triops granarius* (LUCAS) (Crustacea: Notostraca). – Hydrobiologia, **325**: 213-218; The Hague.

MENNING, M. (1995): A numerical time scale for the Permian and Triassic periods: An integrated time analysis. – In: SCHOLLE, P. A., PERYT, T. M. & ULMER-SCHOLLE, D. S. [Hrsg.]: The Permian of Northern Pangea, **1**: 77-97; Berlin, Heidelberg (Springer).

MÜLLER, A. H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie, **2**, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Hemichordata – 3. Aufl.: 775 S.; Jena (VEB G. Fischer).

PARRY, G. (1961): Chloride regulation in *Triops*. – Nature, **192**: 468-469; London.

PETROV, B. & CVETKOVIC, D. M. (1996): Seasonal dynamics of *Triops cancriformis* (BOSC, 1801) (Crustacea, Branchiopoda) in the Banat Province in Yugoslavia. – Tiscia, **30**: 39-43; Szeged.

PLEIN, E. (1997): Prof. Dr. FERDINAND TRUSHEIM 24.04.1906 – 28.06.1997. – Nachr. dtsch. geol. Ges., **62**: 45-46; Hannover.

POLLARD, J. E. (1985): *Isopodichnus,* related Arthropod trace fossils and Notostracans from Triassic fluvial sediments. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci., **76**: 273-285; Edinburgh.

POTTS, W. T. W. & DURNING, C. T. (1980): Physiological evolution in the Branchiopods. – Comp. Biochem. Physiol., **67 B**: 475-484; Oxford.

RETALLACK, J. T. & CLIFFORD, H. F. (1980): Periodicity of Crustaceans in a saline prairie stream of Alberta, Canada. – Am. Midl. Nat., **103**: 123-132; Notre Dame.

RIEDER, N., GRÖSSLE, L., HAVELKA, P. & OTT, H. (1979): Über das Auftreten einiger seltenerer Blattfußkrebse im Raum Karlsruhe. – Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdeutschland., **38**: 135-139; Karlsruhe.

RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. – 372 S.; Hamburg, Berlin (P. Parey).

RIETSCHEL, P. (1971): Niedere Krebse. – Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches, **1**: 436-468; Zürich (Kindler).

RUTTE, E. (1965): Mainfranken und Rhön. – Slg. geol. Führer, **43**: 221 S.; Berlin (Borntraeger).

RUTTE, E. & WILCEWSKI, N. (1995): Mainfranken und Rhön. – Slg. geol. Führer, **74**, 3. Aufl.: 232 S.; Berlin, Stuttgart (Borntraeger).

SCHIMPER, W. P. (1853): Paleontologica alsatica ou Fragments paléontologiques des différents terrains stratifiés qui se rencontrent en Alsace. – Mém. Soc. Museum Hist. Nat. Strasbourg, **4** (2. und 3. Liefg.): 1-10; Strasbourg.

SCHMINKE, H. K. (1996): Crustacea. – In: WESTHEIDE, W. & RIEGER, R. [Hrsg.]: Spezielle Zoologie, **1**: Einzeller und wirbellose Tiere. – 909 S.; Stuttgart (G. Fischer).

SCHRAM, F. R. (1986): Crustacea. – 606 S.; New York, Oxford (Oxford Univ. Press).

SCOTT, S. R. & GRIGARICK, A. A. (1978): Observations on the biology and rearing of the tadpole shrimp *Triops longicaudatus* (LECONTE) (Notostraca: Triopsidae). – Wasmann J. Biol., **36**: 116-126; San Francisco.

SCOTT, S. R. & GRIGARICK, A. A. (1979): Laboratory studies of factors affecting egg hatch of *Triops longicaudatus* (LECONTE) (Notostraca: Triopsidae). – Hydrobiologia, **63**: 145-152; The Hague.

SEAMAN, M. T., KOK, D. J., VON SCHLICHTING, B. J. & KRUGER, A. J. (1991): Natural growth and reproduction in *Triops granarius* (LUCAS) (Crustacea: Notostraca). – Hydrobiologia, **212**: 87-94; The Hague.

SIMON, W. & LIPPOLT, H. J. (1967): Geochronologie als Zeitgerüst der Phylogenie. – In: HEBERER, G. [Hrsg.]: Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre, **1**: 161-233; Stuttgart (G. Fischer).

SOERGEL, W. (1928): Apodiden aus dem Chirotherium-Sandstein. – Paläont. Z., **10**: 11-41; Berlin.

STANLEY, S. M. (1979): Macroevolution – pattern and process. – 332 S.; San Francisco (Freeman).

STORCH, V. & WELSCH, U. (1991): Systematische Zoologie. Begründet von A. REMANE, V. STORCH, U. WELSCH. – 4. Aufl.: 731 S.; Stuttgart (G. Fischer).

SUNO-UCHI, N., SASAKI, F., CHIBA, S. & KAWATA, M. (1997): Morphological stasis and phylogenetic relationships in tadpole shrimps, *Triops* (Crustacea: Notostraca). – Biol. J. Linnean Soc., **61**: 439-457; London.

TAKAHASHI, F. (1977): Pioneer life of the tadpole shrimps, *Triops* spp. (Notostraca: Triopsidae). – Appl. Entomol. Zool., **12**: 104-117; Tokyo.

TASCH, P. (1969a): New observations on the notostracan *Triops longicaudatus* in natural and cultural situations. – Transact. Kansas Acad. Sci., **72**: 323-329; Lawrence.

— (1969b): Branchiopoda. – In: MOORE, R. G. [Hrsg.]: Treatise on invertebrate paleontology, **R**, Arthropoda. – 128-191. – Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press.; Lawrence.

— (1973): Paleobiology of the invertebrates. – 946 S.; New York, London, Sydney, Toronto (J. Wiley & Sons).

THIEL, H. (1963): Zur Entwicklung von *Triops cancriformis* BOSC. – Zool. Anz., **170**: 62-68; Leipzig.

TOMMASINI, F., SCANABISSI SABELLI, F. & TRENTINI, M. (1989): Scanning electron microscope study of eggshell development in *Triops cancriformis* (BOSC) (Crustacea, Notostraca). – Vie Milieu, **39**: 29-32; o.O.

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

— (1937): Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens. – Paläont. Z., **19**: 198-216; Berlin.

WALOSSEK, D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachiella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. – Fossils and Strata, **32**: 1-202; Oslo.

— (1995): The Upper Cambrian *Rehbachiella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. – Hydrobiologia, **298**: 1-13; The Hague.

WERNEBURG, R. (1994): Ein Triopside aus dem Buntsandstein Thüringens. – Rudolstädter nat. hist. Schr., **6**: 21-23; Rudolstadt.

WILLIAMS, W. D. (1968): The distribution of *Triops* and *Lepidurus* (Branchiopoda) in Australia. – Crustaceana, **14**: 119-126; Leiden.

ZAFFAGNINI, F. & TRENTINI, M. (1980): The distribution and reproduction of *Triops cancriformis* (BOSC) in Europe (Crustacea Notostraca). – Monitore zool. ital. (N.S.), **14**: 1-8; Florenz.

ZIEGLER, B. (1972): Einführung in die Paläobiologie, **1**: Allgemeine Paläontologie. – 245 S.; Stuttgart (E. Schweizerbart).