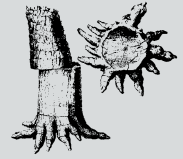


Der Carapax der Muschelschaler – ein Werkzeug für die Paläontologie?

Thorid Zierold, Chemnitz



Kurzfassung

Die Muschelschaler (Spinicaudata und Laevicaudata) gehören wie auch die Rückenschaler (Notostraca) und Feenkrebse (Anostraca) zu den Branchiopoda (Crustacea). Die bestehende Rezent-Taxonomie stützt sich vorrangig auf Merkmale des Weichkörpers, wohingegen bei fossilen Vertretern dieser Gruppe Merkmale des chitinhaltigen Carapax betrachtet werden. Für die Beschreibung des Carapax-Umrisses werden vor allem verbale Beschreibungen verwendet. Die vorliegende Arbeit untersucht, inwiefern sich objektive Carapax-Kriterien zur Determination dieser Gruppe eignen. Hierfür wurden Carapaxzeichnungen von vier Vertretern der Spinicaudata (*Imnadia yeyetta*, *Limnadia lenticularis*, *Leptestheria dahalacensis* und *Eoleptestheria ticinensis*) angefertigt. Ausgewählte Bereiche der Carapaxzeichnungen wurden nach mehreren Zwischenschritten digitalisiert. So konnten geometrische Merkmale, wie Länge, Höhe, Umfang, Fläche, äquivalenter Kreisdurchmesser und Formfaktor bestimmt werden. Die statistische Auswertung der Ergebnisse der Bildverarbeitungsanalyse hat ergeben, dass Länge, Höhe, Umfang, Fläche, äquivalenter Kreisdurchmesser und Formfaktor sehr gut für eine Determination des Carapax auf Familienebene geeignet sind und mit einer Kombination von Merkmalen auch Bestimmungen auf Artebene ermöglichen. Aufnahmen am Raster-Elektronen-Mikroskop haben gezeigt, dass die Oberfläche des Carapax artspezifisch ornamentiert ist.

Abstract

Clam shrimps (Spinicaudata and Laevicaudata), tadpole shrimps (Notostraca) and fairy shrimps (Anostraca) belonging to the Branchiopoda (Crustacea). The recent taxonomic system is based on soft body characters. While the fossil forms are characterized by their shape of the carapace. Therefore scientists often relate to verbal descriptions. The paper at hand investigates if objective criteria of the carapace are applicable to determine species. In total four spinicaudatan species (*Imnadia yeyetta*, *Limnadia lenticularis*, *Leptestheria dahalacensis* and *Eoleptestheria ticinensis*) have been investigated using digitalized drawing images to determine carapace length, high, area, equivalent circle diameter and a form factor. The statistical analysis supported that those parameter can be used to differentiate individuals at a family level. However, by combining selected features species can be classified too. Images taken by a scanning electron microscope have shown that species can be subdivided by their carapace ornamental structure.

Einleitung

Lebende Fossilien – das ist eine bemerkenswerte Gruppe von Organismen, die sich im Laufe der Erdgeschichte morphologisch nicht wesentlich verändert hat. Auf Grund ihrer Existenz seit etwa 400 Millionen Jahren verbunden mit der ‚morphologischen Statik‘ gehören die Muschelschaler zu den lebenden Fossilien (WALLOSSEK, 1993; SUNO-UCHI ET AL., 1997; ORR & BRIGGS, 1999). Die Muschelschaler (Spinicaudata und Laevicaudata) gehören wie auch die Rückenschaler (Notostraca) und Feenkrebse (Anostraca) zu den Branchiopoda (Crustacea) (Abb. 1).

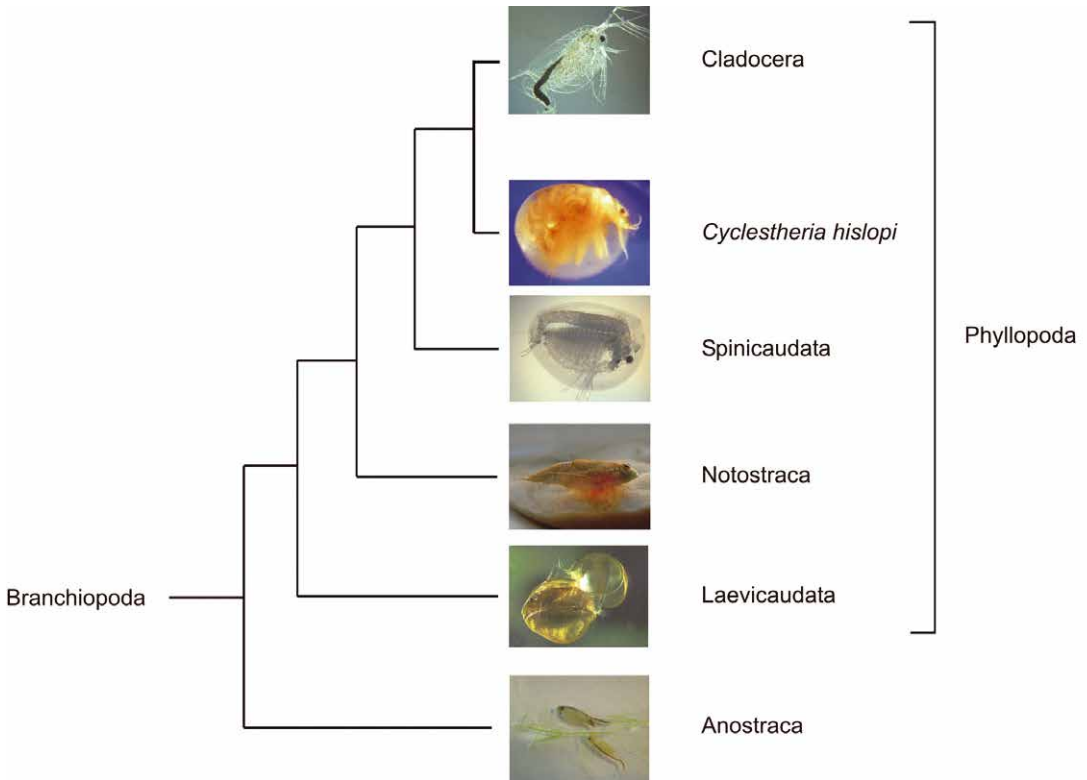
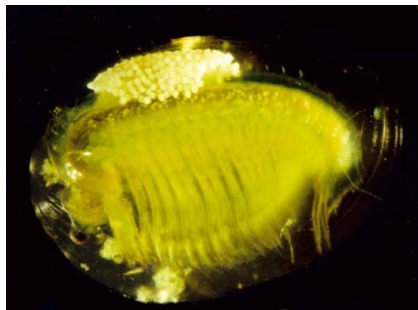


Abb. 1 Systematik der Branchiopoda (Braband et al. 2002). Anostraca und Phyllopoda sind deutlich trennbare Gruppen innerhalb der monophyletischen Gruppe der Branchiopoda. Die phylogenetische Rekonstruktion zeigt die Verwandtschaft der beiden Schwestergruppen Laevicaudata und den verbleibenden Phyllopoden.

Die frühesten Fossilfunde von spinicaudaten Krebstieren stammen aus dem Oberkarbon von Irland (ORR & BRIGGS 1999). In dieser Zeit bewohnten die muschelförmigen Phyllopoden die Flokkulenzschicht auf Schlammböden des Meeres (FRANK 1986). Als im Devon die Knochenfische die Meere und dann auch das Süßwasser besiedelten, unterlagen die ungeschützten Krebslarven dem Fraßdruck (BARNARD 1929, BELK 1992). Die Urzeitkrebse konnten sich nur in jenen Lebensräumen etablieren, die den Fischen nicht zugänglich waren. Hierzu gehören die kurzfristig wasserführenden, so genannten ephemeren Gewässer. Bis heute besiedeln die Branchiopoda diese Habitattypen auf allen Kontinenten außer der Antarktis (LUZIER & SUMMERFELT 1993, HÖDL & EDER 1996, BRENDONCK 1999). Spinicaudata und Laevicaudata können heute meist in Bodennähe ephemerer Gewässer oder an Wasserpflanzen beobachtet werden, wo sie organisches Material aus dem Wasser filtrieren (BELK 1992).



Die Muschelschaler sind einfache, kleine, etwa 3 bis 18 mm lange Krebse, deren Körper - mit einem inneren Komplexauge - von einer zweiklap-pigen Schale (Carapax) umhüllt ist (Abb. 2) (KAESTNER, 1967; FLÖSSNER, 1972). Dieser chitinhaltige Carapax besteht nach GRUBE (1965) aus drei Schalenblättern, dem äußeren Blatt (eigentliche Schale), dem mittleren Blatt (Mantel) und dem inneren Blatt (Membran). Das äußere Blatt (Scha-

Abb. 2 Ein in Deutschland vorkommender Muschelschaler, *Limnadia lenticularis* (Spinicaudata, Branchiopoda), im Adult-Stadium. Der Weichkörper mit dem dunklen Komplexauge ist durch den transparenten Carapax zu erkennen. Im Rückenbereich befinden sich die bereits produzierten Dauer-Eier.

le) wird bei der Häutung nicht abgeworfen, sondern bildet eine der bei adulten Exemplaren meist zahlreich übereinander liegenden Chitinschalen mit den jeweils am Außenrand des Carapax liegenden Anwachsstreifen. Das mittlere Blatt (Mantel) enthält zahlreiche Blutgefäße, Muskelbänder und Bindegewebe. Der Mantel wird an der Innenseite von einer relativ dünnen Chitinmembran überzogen (inneres Blatt). Nur diese Membran wird bei der Häutung abgeworfen. Die beiden Carapaxklappen sind über einen Schalenschließmuskel verschließbar (THOMAS 1988, LUZIER & SUMMERFELT 1993).

Rezente Arten der Muschelschaler (Spinicaudata und Laevicaudata) sind in zahlreichen Studien beschrieben worden (so in NOWIKOFF 1905, WEBB & BELL 1979, RIEDER & SPANIOL 1980, DURGA PRASAD et al. 1981, MOHAMMAD 1986, THIERY 1986, TIMMS 1986, VIDRINE et al. 1987, THIERY 1988, MARTIN 1989, SCANABISSI SABELLI & TOMMASINI 1990, MARINECK & PETROV 1992, MARTIN & CHRISTIANSEN 1995, MARTIN & DAVIS 2001, MARTIN & BOYCE 2003). Schwerpunkte dieser Arbeiten sind morphologische Kriterien sowie Habitatparameter der Lebensräume und Untersuchungen zum Co-Vorkommen mit anderen Branchiopoden.

Die bestehende Rezent-Taxonomie stützt sich vorrangig auf Merkmale des Weichkörpers, wohingegen bei fossilen Vertretern dieser Gruppe Merkmale des chitinhaltigen Carapax betrachtet werden (Abb. 3). In der Rezent-Taxonomie ist der Begriff ‚Conchostraca‘ für die Gruppe der Muschelschaler durch die Klassifikation in ‚Spinicaudata‘ und ‚Laevicaudata‘ ersetzt worden. In der Fossil-Taxonomie ist der Begriff Conchostraca jedoch noch zu finden.

Untersuchungen fossiler Muschelschaler gehen häufig auf stratigraphische und palökologische Studien zurück (z. B. VOLZ 1896, TASCH 1987, KOZUR & MOCK 1993, SCHNEIDER & RÖSSLER 1996, JONES & CHEN 2000, VANNIER et al. 2003, OLEMPKA, 2004, SCHNEIDER et al. 2005). Die Untersuchungen zeigen, dass während der Oberen Trias die spinicaudaten Krebstiere eine weit verbreitete Faunengruppe kontinentaler Gewässer (süß, brackig) waren (TASCH 1963, FRANK 1986). Die Artbeschreibung fossiler Muschelschaler basiert auf der Umrissform des Carapax sowie auf der Art und Weise der Zuwachsstreifen (Anwachskurve). Zusätzlich zur Formbeschreibung wird die artspezifische Carapax-Ornamentierung zur Klassifikation herangezogen (MARTENS 1985).

Für die Beschreibung des Carapax-Umrisses verwenden zahlreiche Autoren verbale Beschreibungen wie gedrunken-eiförmig, länglich-oval, rundlich (GRUBE 1853, BARNARD 1929, FLÖSSNER 1972, MARTENS 1985, FRYER 1987, ROHN 1987, EDER & HÖDL 1996, VANNIER et al. 2003). Diese teilweise auch subjektiven Beschreibungen wirken sich besonders in der Fossil-Taxonomie nachteilig aus, in welcher heute eine unübersichtlich große Anzahl beschriebener Arten existiert (GÖRETZKI 2003). Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, an rezenten Vertretern der spinicaudaten Krebstiere eine objektive Methode zu erarbeiten, mit welcher die Carapaxausprägung beschrieben werden kann. Die Ergebnisse werden anschließend hinsichtlich ihrer Eignung für die Klassifikation fossiler Muschelschaler diskutiert.

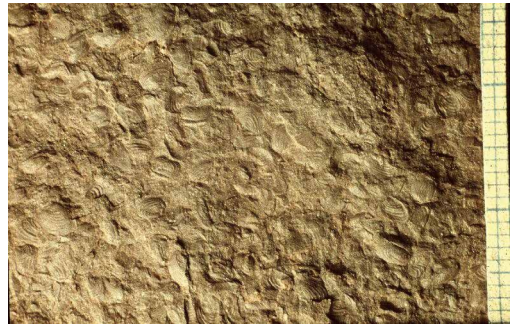


Abb. 3 Abdruck von spinicaudaten Krebstieren.

Material und Methoden

Studienmaterial für morphologische Untersuchungen

In der Studie wurden insgesamt vier Arten zweier unterschiedlicher Familien der Gruppe der Spinicaudata untersucht.

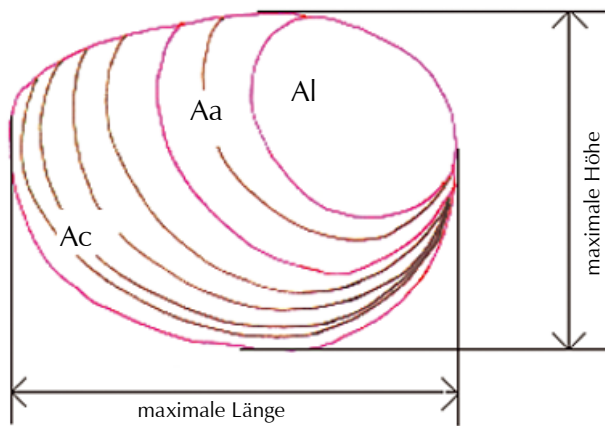
Limnadiidae

- *Limnadia lenticularis* Deutschland (Königswartha) und Österreich („Blumengang“-Senke);
- *Limnadia yeyetta* aus Frankreich (Camargue) und Österreich („Blumengang“-Senke);

Leptestheriidae

- *Leptestheria dahalacensis* aus Österreich („Blumengang“-Senke) und
- *Eoleptestheria ticinensis* aus Österreich („Blumengang“-Senke).

Die Untersuchung der Variabilität des Carapax erfolgte an in 70%igem Ethanol konservierten Spinicaudaten. Für die Beantwortung der Fragestellung, wie stark die Anzahl der Zuwachslinien bei etwa gleich großen Individuen variiert, wurden die zur Verfügung stehenden Proben in Größenklassen eingeteilt. Anschließend wurden aus jeder Klasse, sofern möglich, mindestens 5 Individuen gezeichnet (Leica Stereomikroskop mit Zeichenspiegel). Die Zeichnungen wurden anschließend

**Abb. 4**

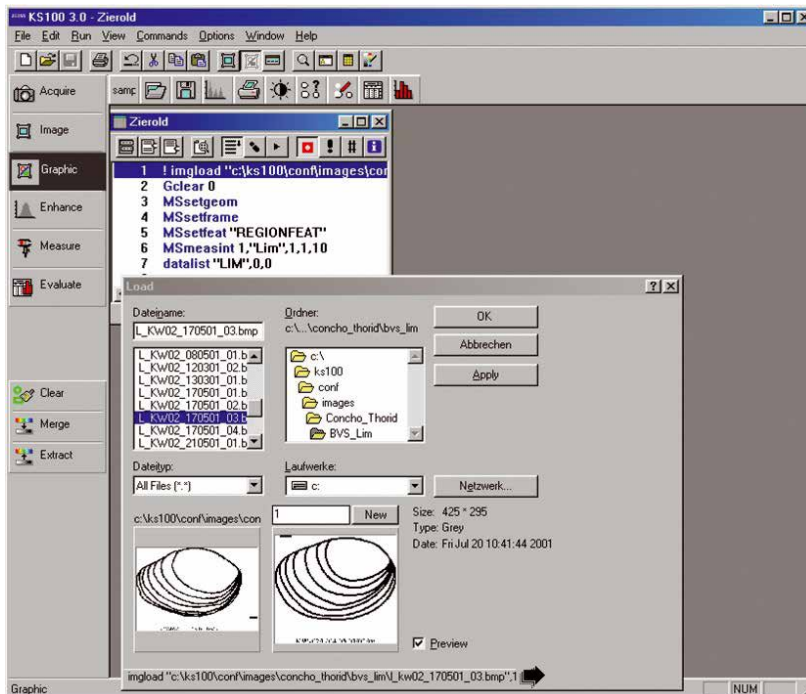
Skizze der Merkmalserhebungen an Spinicaudata mit dem BVS KS 100. Die rote Markierung verdeutlicht die Umfangmessungen der jeweiligen Carapaxschalen. Al = Fläche der Larvialschale, Aa = Fläche, die vom entsprechenden Anwachsstreifen eingeschlossen wird, Ac = Fläche der Marginalschale (letzter Anwachsstreifen des adulten Carapax). Die maximale Länge bzw. Höhe muss nicht wie in der Abb. dargestellt waagrecht bzw. senkrecht verlaufen.

digitalisiert, um diese in das Programm zur Erfassung biostatistischer Merkmale zu importieren. Für die Aufnahme metrischer Carapaxmerkmale wurde im Bildverarbeitungssystem (BVS) KS 100 (inaktive Variante) eine Methode entwickelt, nacheinander verschiedene Anwachsstreifen der digitalisierten Bilder abzugreifen (Abb. 4, Box 1). Die so gewonnenen Daten wurden in das Statistikprogramm StatGraphic exportiert.

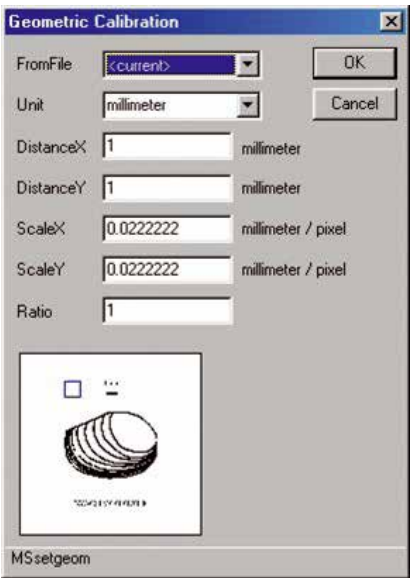
Unbeschädigte Exemplare wurden zusätzlich fotografisch dokumentiert. Für die Erfassung und Darstellung der Schalenornamentstruktur wurde das Raster-Elektronenmikroskop eingesetzt, wobei man die zu untersuchenden Objekte einer Kohlenstoffbedampfung unterzog.

Box 1: Arbeitsschritte im Bildverarbeitungssystem KS 100 zur Ermittlung metrischer Carapaxmerkmale:

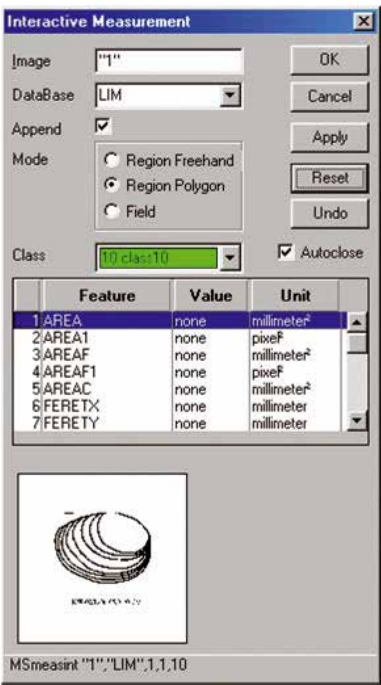
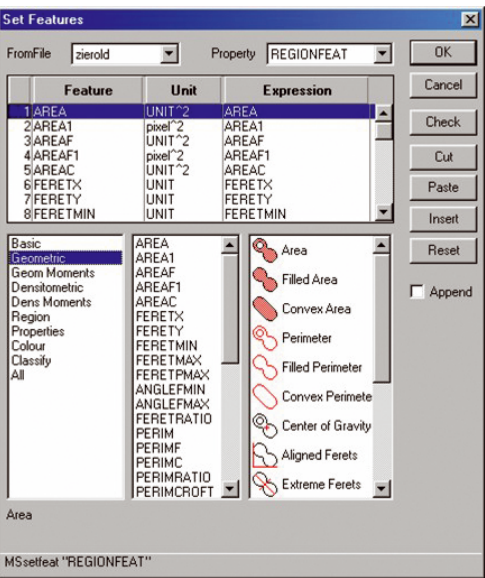
1) Laden der zuvor gescannten und im CorelDraw8 bearbeiteten Abbildung



2) Definition des Maßstabes

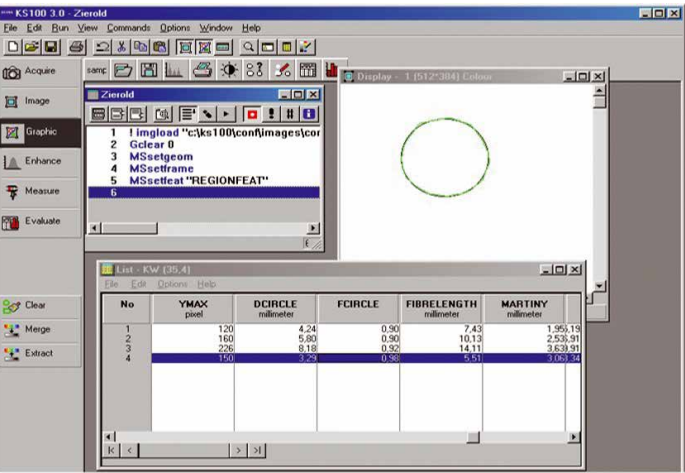


3) Definition der zu bestimmenden Merkmale



4) Interaktive Messung: Dazu wurden die Anwachslinien digitalisiert. Die so entstandenen Polygone wurden zur Berechnung der Merkmale verwendet.

5) Arbeitsbereich im Bildverarbeitungssystem mit Programmablauf (Macro, kleines linkes Fenster), Bildanzeige (kleines rechtes Fenster) und Ergebnisliste (unteres Fenster)



6) Exportieren der Ergebnisliste nach Excel bzw. StatGraphic

Ergebnisse

Die im Rahmen der Untersuchungen erfassten geometrischen Carapaxmerkmale von insgesamt 125 Individuen der Arten *Limnadia yeyetta* HERTZOG 1935, *Limnadia lenticularis* Linné 1761, *Leptestheria dahalacensis* RÜPPEL 1834 und *Eoleptestheria ticinensis* BALSAMO-CRIVELLI 1859 sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

I. yeyetta und *L. lenticularis* als Vertreter der Familie Limnadiidae unterscheiden sich durch die Absenz eines Wirbels am vorderen dorsalen Rand des Carapax deutlich von *L. dahalacensis* und *E. ticinensis* als Vertreter der Familie der Leptestheriidae (vgl. Abb. 5 oben).

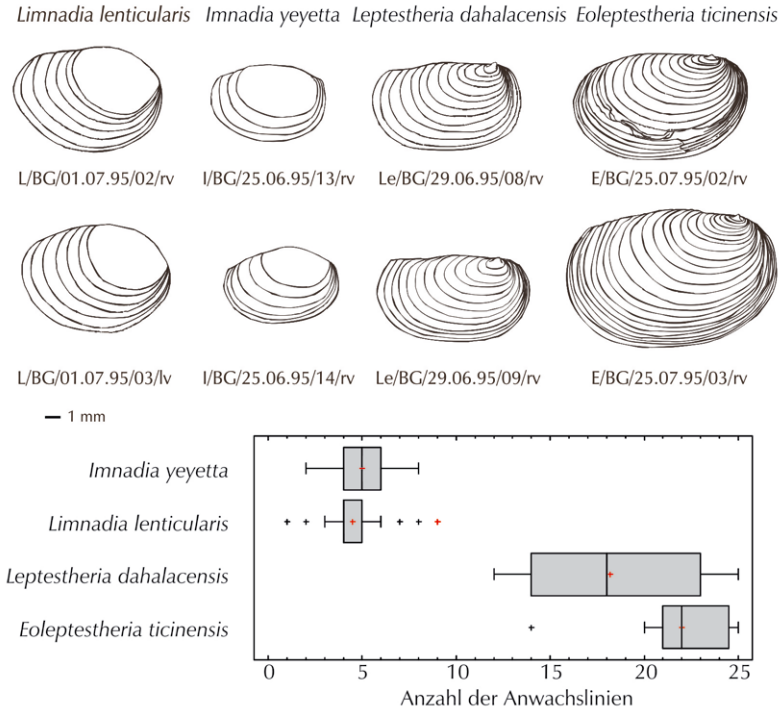


Abb. 5

Gegenüberstellung ausgewählter Arten der gezeichneten Individuen (oben) mit Box-Plot Darstellung (unten) zum Vergleich der Anwachslinienanzahl.

Die Anzahl der Anwachslinien ist vom Alter und vom Häutungsrythmus der Individuen abhängig, aus diesem Grund wurden in der Studie ausschließlich nahezu gleichaltrige Individuen berücksichtigt. Wie in Abb. 5 dargestellt konnten signifikante Unterschiede bezüglich der Anzahl der Anwachslinien zwischen den untersuchten Arten festgestellt werden. Individuen der Familie der Limnadiidae haben im Erwachsenenstadium generell weniger Anwachslinien (weniger als 10) als vergleichbar alte Individuen der Familien der Leptestheriidae (wesentlich mehr als 10). Innerhalb der Leptestheriidae konnte für die *E. ticinensis* die höchste Anzahl der Anwachslinien festgestellt werden (25). Diese Art unterscheidet sich hinsichtlich der Anwachslinien signifikant von der untersuchten Schwesterart *L. dahalacensis*.

In Zuchtversuchen (ZIEROLD, 2001) konnte beobachtet werden, dass sich die Lagerungsdichte der Anwachsschalen mit zunehmendem Alter deutlich erhöht. In letzterem Entwicklungsstatus sind die zahlreichen übereinander gelagerten Carapaxschalen, visuell nicht mehr voneinander zu trennen. Bei adulten Individuen, deren Carapaxgröße nicht mehr zunimmt, führen die sehr eng zusammen gedungen Anwachslinien zu einer Verdickung des Carapaxrandes. GRUBE (1965) beobachtete Häutungen im adulten Stadium der Spinicaudata, ohne Bildung eines neuen Anwachsstreifens. Lediglich ein neues äußeres Blatt entstand, das nicht über den Rand des vorausgehenden Anwachsstreifens hinausragte. Somit ist keine neue Anwachslinie sichtbar.

Hinsichtlich des Verhältnisses von Carapax-Höhe zu -Länge (Y/X) unterscheiden sich die Individuen der Arten *I. yeyetta* und *L. lenticularis* signifikant von *L. dahalacensis* und *E. ticinensis* (Abb. 6). Bei ausschließlicher der Betrachtung des Y/X Verhältnisses der Larvialschale unterscheiden sich *I. yeyetta* und *L. lenticularis* signifikant. Bei den Leptestheriidae konnte ein deutlicher Unterschied des Y/X Verhältnisses für die Marginalschale nachgewiesen werden.

Die Parameter Fläche und Umfang verhalten sich analog. *L. dahalacensis* und *E. ticinensis* besitzen im Vergleich zu *I. yey-*

Tabelle 1 Übersicht der Mittelwerte der erfassten Carapaxmerkmale für die Anwachsgebiete Larvialschale, zweite Anwachsline und Marginalschale (n= Anzahl der Individuen, AL = Anwachsline, A = Fläche, Y = Höhe, X = Länge, Y/X = Verhältnis von Höhe zu Länge, u = Umfang, äqui d = dem Anwachsgebiet entsprechenden äquivalenten Kreisdurchmesser, F = Formfaktor)

Art	Population	Gesamt- anzahl AL	Wirbel	Anwachs- bereich	n	A [mm ²]	Y [mm]	X [mm]	Y/X	u [mm]	äqui d [mm]	F
<i>Limnadia yeyetta</i>	Blumengang (Österreich)	5,00	nein	Larval	42	12,338	3,285	4,817	0,681	13,766	3,910	0,873
				2. AL	42	23,788	4,765	6,391	0,747	18,788	5,437	0,905
				Marginal	42	31,375	5,521	7,233	0,766	21,430	6,234	0,916
<i>Limnadia lenticularis</i>	Blumengang (Österreich)	4,89	nein	Larval	20	21,540	4,473	6,217	0,719	17,902	5,164	0,907
				2. AL	15	36,665	5,955	7,876	0,756	23,125	6,726	0,920
				Marginal	18	57,449	7,397	9,473	0,781	28,286	8,291	0,934
<i>Limnadia lenticularis</i>	Königswartha (Deutschland)	4,18	nein	Larval	31	20,806	4,498	6,060	0,742	17,652	5,107	0,915
				2. AL	31	37,925	6,124	8,038	0,762	23,691	6,904	0,927
				Marginal	31	53,826	7,261	9,584	0,758	28,141	8,210	0,930
<i>Leptestheria dahalacensis</i>	Blumengang (Österreich)	18,20	ja	Larval	20	0,555	0,633	1,174	0,539	3,068	0,821	0,797
				2. AL	20	2,002	1,137	2,219	0,512	5,766	1,551	0,802
				6. AL	20	10,358	2,641	4,748	0,556	12,848	3,568	0,850
<i>Eoleptestheria tictensis</i>	Blumengang (Österreich)			12. AL	15	38,254	5,347	8,711	0,614	24,365	6,919	0,890
				Marginal	20	55,393	6,163	10,509	0,586	28,963	8,208	0,887
		22,00	ja	Larval	12	0,823	0,752	1,403	0,536	3,677	0,992	0,791
<i>Eoleptestheria tictensis</i>	Blumengang (Österreich)			2. AL	12	2,913	1,388	2,653	0,523	6,971	1,885	0,793
				6. AL	12	13,292	3,128	5,365	0,583	14,502	4,036	0,843
				12. AL	11	53,792	6,705	9,989	0,671	28,477	8,227	0,913
				Marginal	12	86,987	8,475	12,623	0,671	36,031	10,459	0,917

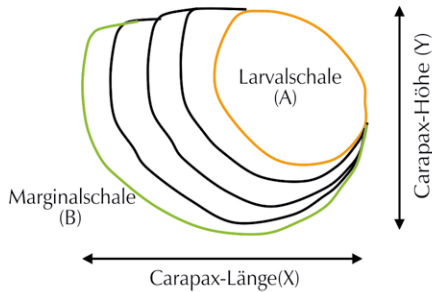
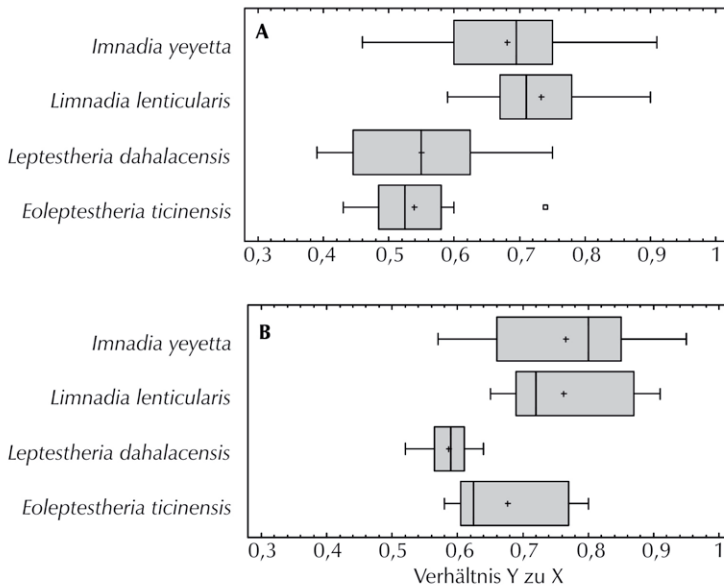


Abb. 6

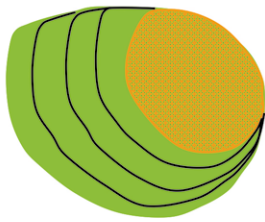
Schematische Darstellung der gemessenen Parameter zur Ermittlung des Höhe-Länge Verhältnisses der entsprechenden Carapaxbereiche (oben). Statistische Auswertung der Ergebnisse mittels Multiple-Box-Plot-Analyse getrennt für die Larvialschale (A) und die Marginalschale (B).



etta und *L. lenticularis* eine sehr kleine Larvialschale (Abb. 7). Die Marginalschalen erreichen bei *E. ticinensis* die größten Werte (127 mm²). Bei Individuen von *L. yeyetta* konnte die kleinste Marginalschale (15 mm²) festgestellt werden.

Abb. 8 visualisiert die signifikanten Unterschiede hinsichtlich des äquivalenten Kreisdurchmessers im Vergleich der Arten der Limnadiidae mit den Arten der Leptestheriidae. Berücksichtigt man in der statistischen Analyse ausschließlich die Werte für den Bereich der Larvialschale, dann unterscheiden sich die Arten innerhalb der Limnadiidae signifikant. Die Reduktion der Parameter auf den Marginalbereich ermöglicht eine Unterscheidung zwischen *L. yeyetta* und *E. ticinensis*. Der Formfaktor als Maß für die Abweichung vom idealen Kreis unterscheidet sich signifikant zwischen den Familien Limnadiidae (*L. yeyetta* und *L. lenticularis*) und Leptestheriidae (*L. dahalacensis* und *E. ticinensis*) (Abb. 9). Für den Bereich der Larvialschale unterscheiden sich die Arten innerhalb der Limnadiidae. Hinsichtlich des Formfaktors des Marginalbereiches sind *L. lenticularis* und *L. dahalacensis* differenzierbar. Mit diesem Faktor konnten die bisher in der Literatur verwendeten subjektiven Beschreibungen für die Form des Carapax (länglich, gestreckt, oval, rundlich) objektiviert werden.

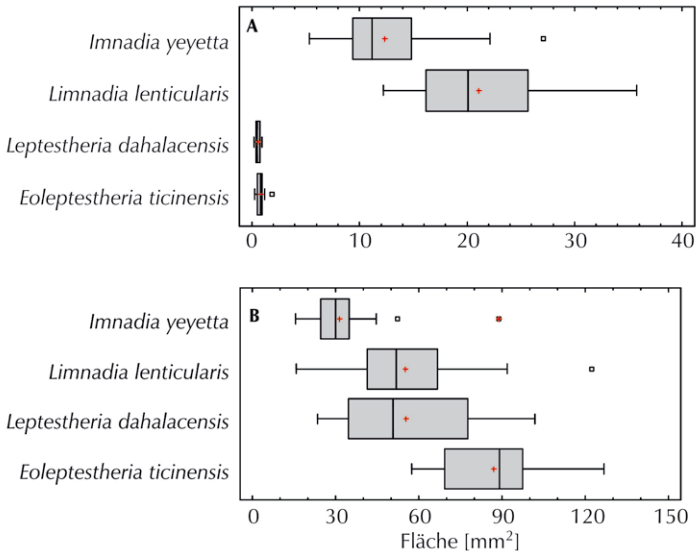
In der Analyse mittels Raster Elektronen-Mikroskop (REM) wurden nur Individuen von drei der vier untersuchten Arten berücksichtigt, da auf Grund starker Verunreinigungen des Carapax' die Kohlenstoffbedampfung von *E. ticinensis* nicht erfolgreich vollzogen werden konnte. Aus methodischen Gründen und zu Vergleichszwecken wurde zunächst eine Art mit überaus deutlicher Ornamentierung, *Caenestheriella donaciformis*, verwendet (vgl. Abb. 10a). Das Bild der REM-Analyse des Carapax' von *L. dahalacensis* zeigt, dass Rinnen und Furchen senkrecht zu den Anwachslinien verlaufen (vgl. Abb. 10b). Die Carapax-Ornamentierung von *L. lenticularis* und *L. yeyetta* unterscheidet sich deutlich von jener bisher genannter Arten (vgl. Abb. 10c und d). Knötchenartige Erhebungen kennzeichnen den Carapax von *L. lenticularis*, wohingegen porrenartigen Vertiefungen bei *L. yeyetta* markant sind.



Flächen der Larval-(A) und Marginalschale (B)

Abb. 7

Schematische Darstellung zur Ermittlung der Carapax-Fläche (oben). Die Box-Plot-Darstellungen zeigen die Ergebnisse für die Larvalschale (A) und die Marginalschale (B) der vier untersuchten Arten.



Diskussion

Die Anwendung der merkmalsarmen Gruppe der Spinicaudata für biostratigraphische Korrelationen wird von zahlreichen Autoren diskutiert (Kobayashi, 1973; Kozur, 1977; Foster & Jones, 1994; Vannier *et al.*, 2003; Schneider *et al.*, 2005). Das bestehende taxonomische System ist unter permanenter Revision und Erweiterung (Jones & Chen, 2000; Goretzki, 2003). Darüber hinaus sind die Grenzen eines stratigraphischen Bereiches unscharf oder gar nicht bekannt und die Verbreitungsgebiete der jeweils beschriebenen Art nicht detailliert untersucht (Kozur, 1993; Foster & Jones, 1994; Bachmann & Kozur, 2004). Ein weiterer Nachteil besteht darin, dass vor allem verbale Beschreibungen für die Definition einer Art (fossil wie rezent) vorhanden sind.

So wird der Umriss des Carapax' von *L. lenticularis* von zahlreichen Autoren als gedrunen-eiförmig bis länglich-oval beschrieben (Barnard, 1929; Grube, 1965; Flössner, 1972; Martens, 1985; Mohammad, 1986; Eder & Hödl, 1996). Verbale Beschreibungen zum Carapax von *I. yeyetta* sind bei verschiedenen Autoren zu finden. Straškraba (1965) berichtet vom ovalen Carapax der Weibchen, wobei der dorsale Rand etwas erhöht ist und die Ecken etwas gerundet sind. Männchen dieser Art besitzen nach Meinung des Autors einen etwas länger gestreckten ovalen Carapax. Für Hödl & Eder (2001) ist *I. yeyetta* ein mit *L. lenticularis* zum Verwechseln ähnlicher Muschelschaler. Nach deren Meinung unterscheidet sich *I. yeyetta* von *L. lenticularis* zum einen durch die leicht bucklige Schale und zum anderen durch das stete Vorhandensein von Männchen und Weibchen. Letzteres ist in fossilen Belegen kaum nachzuweisen. Entsprechende Beschreibungen zum Carapax existieren auch für *L. dahalacensis*. Hödl & Eder (2001) beschreiben ihn als bohnenförmige Schale mit schwacher Wirbelbildung, Straškraba (1965) als leicht gerundet und Scanabissi & Tomasini (1990) als gestreckt. Nach Aussagen von Scanabissi & Tomasini (1990) ist bei weiblichen Individuen von *L. dahalacensis*-Weibchen der hintere dorsale Carapaxrand deutlich abgerundet. Bei männlichen Individuen ist der Dorsalrand gerade. Aus eigenen Arbeiten ist dieser Unterschied nicht deutlich hervorgegangen. Der Carapax von *E. ticinensis* wird von Hödl & Eder (2001) als ovale Schale mit schwacher Wirbelbildung beschrieben. Nach der Beschreibung von Scanabissi & Tomasini (1990) besitzt der gesamte Carapax dieser

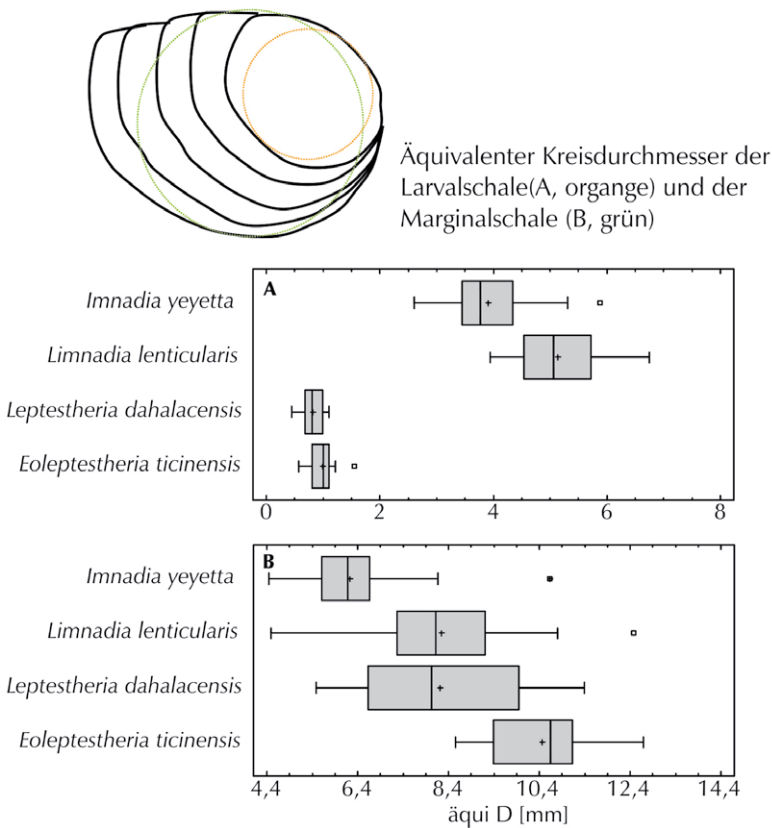


Abb. 8 Schematische Darstellung zur Ermittlung des äquivalenten Kreisdurchmessers für Larval- und Marginalschale (oben). Die Box-Plot-Darstellungen zeigen die Ergebnisse für die Larvalschale (A) und die Marginalschale (B) der vier untersuchten Arten.

Art eine gestreckte Form mit kurz gerundeten Ecken. STRAŠKRABA (1965) räumt bei seiner Definition zum Carapax mehr Spielraum ein: der Carapax ist gestreckt oder leicht oval mit gerundeten oberen Ecken bis zu gestreckt oder leicht oval mit deutlicher hinteren Ecke.

Nachfolgend fasse ich die untersuchten metrischen Kriterien unter dem Aspekt der Eignung zur Klassifizierung zusammen: Auf Familienebene ist die **Anzahl der Anwachslineien** durchaus ein mögliches Differenzierungskriterium. Für die Determination auf Gattungs- sowie auf Artebene ist die Anzahl der AL kein geeignetes Determinationskriterium, da die Anwachslineienanzahl der untersuchten Arten innerhalb der beiden Familien nicht sehr deutlich variiert und bereits innerhalb einer Art starke Schwankungen auftreten. Nach STRAŠKRABA (1965) und ZAFFAGNINI (1971) liegt die Anzahl der Anwachslineien für *L. lenticularis* bei sechs. Die eigenen Untersuchungsergebnisse der Rezentstudien beinhalten einen Maximalwert von neun Anwachslineien. Demnach ist dieses Carapaxmerkmal in der Fossiltaxonomie nicht für die Differenzierung von Arten geeignet. Gegen eine Anwendung der Anwachslineien zur Determination von Arten sprachen sich bereits FRANK (1986) und MARINČEK & PETROV (1991) aus.

Das **Höhen/Längen-Verhältnis** des Carapax' (Y/X) unterscheidet sich deutlich zwischen den beiden Familien Limnadiidae und Leptestheriidae. Innerhalb der Limnadiidae kann das Y/X-Verhältnis bezogen auf die Larvalschale und innerhalb der Leptestheriidae bezogen auf die Marginalschale als Unterscheidungskriterium verwendet werden. Entsprechendes gilt für die **Fläche** und den **Umfang** der Larvalschale bzw. der Marginalschale. Bei Individuen der Art *L. lenticularis* konnte die größte Larvalschale festgestellt werden. MARTENS (1985) schreibt, dass *L. lenticularis* unter allen bisher bekannten fossilen und rezenten Conchostraken den größten Carapax im letzten larvalen Stadium besitzt.

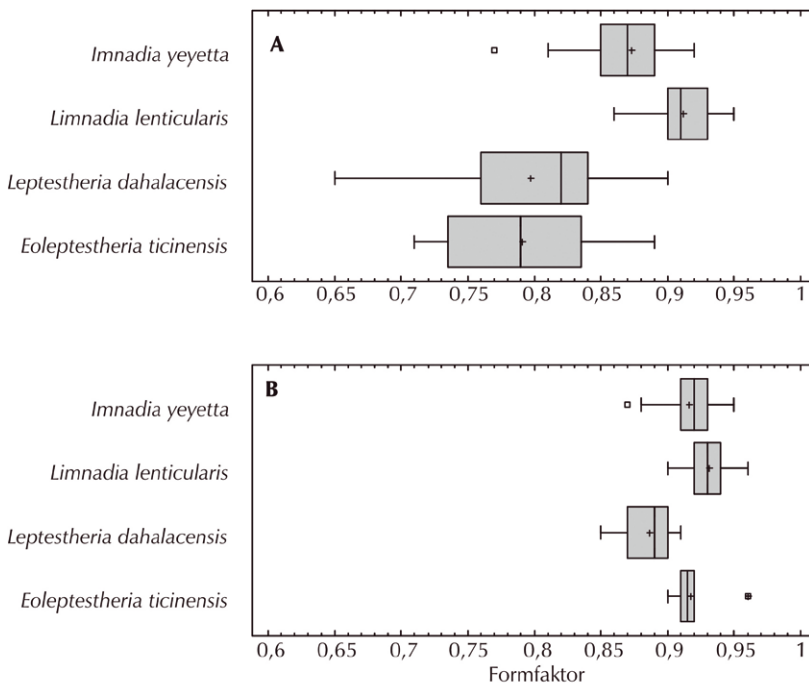
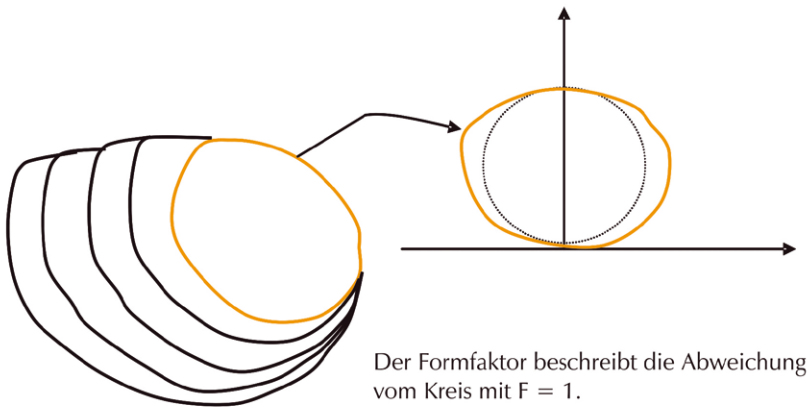


Abb. 9 Skizze zum Prinzip der Ermittlung des Formfaktors, welcher ein Maß für die Abweichung vom idealen Kreis darstellt. Die Box-Plot-Darstellungen zeigen die Ergebnisse für die Larvalschale (A) und die Marginalschale (B) der vier untersuchten Arten.

Die **äquivalenten Kreisdurchmesser** (äquid) der Larvalschalen der untersuchten Familien unterscheiden sich sehr deutlich voneinander. In den zwei untersuchten Arten der Imnadiidae ist dieses Merkmal im Mittel fünfmal größer als bei den Arten der Familie Leptestheriidae. Dieser Unterschied verringert sich mit zunehmender Größe der Individuen. Dieses Merkmal eignet sich bezogen auf die Larvalschale für eine Differenzierung von *I. yeyetta* im Vergleich zu *L. lenticularis* und bezogen auf die Marginalschale für die Unterscheidung von *L. dahalacensis* und *E. ticinensis*. Analog zum äquivalenten Kreisdurchmesser verhält sich der ermittelte **Formfaktor**. Wobei für letzteren größere Standardabweichungen auftraten. Beide Merkmale wurden bisher in keiner Artbeschreibung (rezent wie fossil) eingesetzt. Meiner Meinung nach sind diese jedoch durchaus geeigneter als das Heranziehen von Länge und Höhe des Carapax oder die Betrachtung des Längen-Verhältnisses zwischen Larval- und Marginalschale, wie in MARTENS (1985) beschrieben.

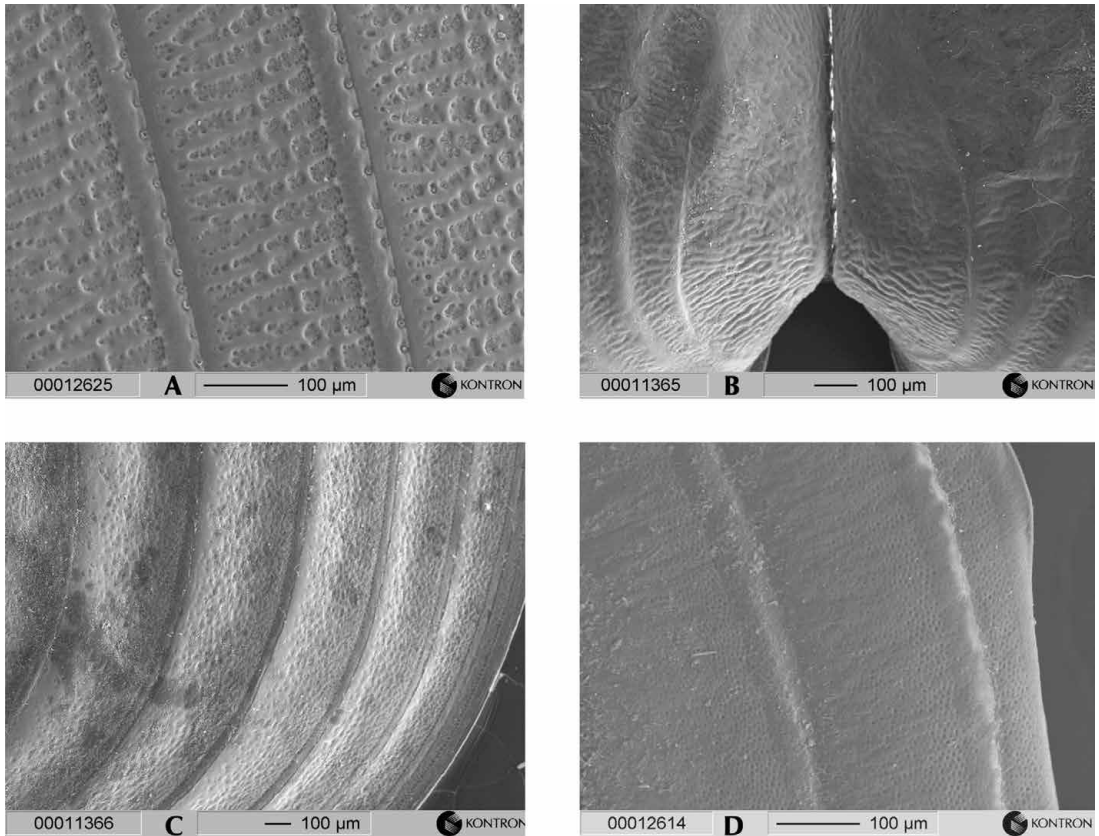


Abb. 10 REM-Aufnahmen der Ornamentierung auf der Außenseite des Carapax' von vier verschiedenen spinicaudaten Krebstierarten. A) Umfangreiche und deutliche Ornamentierung auf der linken Carapaxseite von *C. donaciformis*. B) Ornamentierung im Bereich des Wirbels von *L. dahalacensis*. Die Rinnen und Furchen verlaufen jeweils senkrecht zum Anwachsstreifen. C) Ornamentierung der linken Carapaxseite von *L. lenticularis*. Auf dem Carapax sind knollenartige Erhebungen erkennbar. D) Ornamentierungen der linken Carapaxseite von *L. yeyetta*. Auf dem Carapax dominieren porenartige Vertiefungen.

Eine entscheidender Beitrag zur Taxonomie der Muschelschaler gelang GRUBE (1965) und MARTENS (1985). Beide Autoren veröffentlichten ein System für rezente und fossile Spinicaudata und Laevicaudata, dass besonders die Ornamentierung der Carapaxoberfläche berücksichtigte. Diese Muster bestehen aus rasterartig verteilten Knötchen, radial orientierten, zum Teil aufgabelnden Striemen oder netzförmigen Strukturen aus erhabenen oder miteinander verbundenen Leisten (MARTENS, 1985). Die in dieser Arbeit gezeigten REM-Aufnahmen bestätigen, dass diese Methode für eine eindeutige Differenzierung herangezogen werden kann, jedoch bedarf es hier einer zentralen Datenbank, die die bereits vorhandenen Aufnahmen archiviert, die metrischen Daten in angemessener Weise verwaltet und so einer breiten Forscherschaft digital zur Verfügung stellt.

Für die Anwendung der metrischen Carapaxkriterien zur Determination fossiler Conchostraken sollten zunächst die Merkmale auf Familienebene untersucht werden. Für eine Artbestimmung bzw. Revision ist es empfehlenswert, verschiedene Anwachsgebiete des Carapax' zu untersuchen. Wie die Arbeit gezeigt hat, eignet sich beispielsweise die Larvialschale für eine Differenzierung auf Artebene innerhalb der Limnadiidae, wohingegen die Marginalschale zur Differenzierung innerhalb der Leptestheriidae betrachtet werden kann. Aufgrund von Deformationen und Beschädigungen kann die Marginalschale in Einzelfällen nicht zur Aufnahme der Merkmale verwendet werden. Aus diesem Grund sollten weitere Anwachsgebiete (z.B. 2., 6. und 12. Anwachsline) vermessen werden.

Literatur

- BACHMANN, G.H. & KOZUR, H.W. (2004): The Germanic Triassic: correlations with the International scale, numerical ages and Milankovitch cyclicity. – *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften Teil B*, **26**: 17-62.
- BARNARD, K.H. (1929): Order 3. Conchostraca. – *Annals of the South African Museum*, **28**: 242-265.
- BELK, D. (1992): Observations on the clam shrimp of Arizona. – *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, **26**: 132-138.
- BRABAND, A.; RICHTER, S.; HIESEL, R. & SCHOLTZ, G. (2002): Phylogenetic relationships within the Phyllopoda (Crustacea, Branchiopoda) based on mitochondrial and nuclear markers. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **25**: 229-244.
- BRENDONCK, L. (1999): Conchostraca. *Freshwater Invertebrate Guide Book 2: Crustacea I*, S. 59-80.
- DURGA PRASAD, M.K.; RADHAKRISHNA, Y.; KHALAF, A.N. & AL-JAAFERI, A.R. (1981): *Eocycticus spinifer* sp. nov. (Conchostraca: Cyzicidae) from Iraq. – *Hydrobiologia*, **78**: 195-203.
- EDER, E. & HÖDL, W. (1996): Die Gross-Branchiopoden der österreichischen Donau-Auen. – *Stapfia*, **42**: 85-92.
- FLÖSSNER, D. (1972): Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda – Fischläuse, Branchiura. In: FLÖSSNER, D. (Hrsg.) *Tierwelt Deutschlands*, S. 39-106; Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).
- FOSTER, C.B. & JONES, P.J. (1994): Correlation between Australia and the type Tatarian, Russian Platform, evidence from Palynology and Conchostraca: a discussion. – *Permian*, **24**: 36-43.
- FRANK, P.W. (1986): Conchostraca. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **62**: 399-403.
- FRYER, G. (1987): A new classification of the branchiopod Crustacea. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **91**: 357-383.
- GORETZKI, J. (2003): Biostratigraphy of Conchostracans: A Key for the Interregional Correlations of the Continental Palaeozoic and Mesozoic – Computer-aided Pattern Analysis and Shape Statistics to Classify Groups Being in Characteristics, Dissertation, Technische Universität Bergakademie Freiberg.
- GRUBE, A.E. (1853): *Bemerkungen ueber die Phyllopoden nebst einer Uebersicht ihrer Gattungen und Arten*. 115 S.; Berlin (Verlag der Nicolai'schen Buchhandlung).
- GRUBE, A.E. (1965): Über die Gattungen *Estheria* und *Limnadia* und einen neuen *Apus*. – *Archiv Naturgeschichte*, **31**: 203-282.
- HÖDL, W. & EDER, E. (1996): Die Gross-Branchiopoden der oesterreichischen March-Auen. – *Stapfia*, **42**: 29-50.
- HÖDL, W. & EDER, E. (2001): Urzeitkrebse (Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Rote Liste ausgewählter Tiergruppen*, Amt d. Nö. Landesregierung St. Pölten, S. 4-33.
- JONES, P.J. & CHEN, P.-J. (2000): Carboniferous and Permian Leaioida (Branchiopoda: Conchostraca) from Australia: Taxonomic Revision and Biostratigraphic Implications. – *Records of the Australian Museum*, **52**: 223-244.
- KAESTNER, A. (1967): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. S. 940-946; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- KOBAYASHI, T. (1973): On the clasification of the Fossil Conchostraca and the discovery of Estheriids in the Cretaceous of Borneo. In: KOBAYASHI, T. & TORIYAMA, R. (Hrsg.) *Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, S. 47-72. Tokyo (University of Tokyo Press).
- KOZUR, H. (1977): Beiträge zur Stratigraphie des Perms: Teil I. Probleme der Abgrenzung und Gliederung des Perms. – *Freiberger Forschungshefte Reihe, C* **319**: 77-121.
- KOZUR, H. (1993): Range charts of conchostracans in the Germanic Buntsandstein. In: LUCAS, S.G. & MORALES, M. (Hrsg.), *The nonmarine Triassic*. *New Mexico Mus. Nat. Hist. & Sci., Bull.*, **3**: 249-253.
- KOZUR, H. & MOCK, R. (1993): The importance of conchostracans for the correlation of continental and marine beds. In: LUCAS, S.G. & MORALES, M. (Hrsg.), *The Nonmarine Triassic*, *Bulletin* **3**: 261-266.
- LUZIER, J.M. & SUMMERFELT, R.C. (1993): A review of the ecology and life history of clam shrimps (orders Spinicaudata, Laevicaudata, formerly order Conchostraca: Branchiopoda). – *Prairie Naturalist*, **25**: 55-64.
- MARINCEK, M. & PETROV, B. (1991): A review of the Conchostraca (Crustacea) of Yugoslavia. – *Hydrobiologia*, **212**: 273-282.
- MARINCEK, M. & PETROV, B. (1992): On a new species of the genus *Leptestheria* G.O. SARS, 1896 (Conchostraca, Crustacea). – *Glasnik Prirodnjackog Muzeja u Beogradu*, **B 47**: 107-120.
- MARTENS, T. (1985): Taxonomische Probleme der Conchostraca Crustacea, Phyllopoda) unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität des Carapax. – *Freiberger Forschungshefte, C* **400**: 44-76.
- MARTIN, J.M. (1989): *Eulimnadia belki*, a new clam shrimp from Cozumel, Mexico (Conchostraca: Limnadiidae) with a review of central and south American species of the genus *Eulimnadia*. – *Journal of Crustacean Biology*, **9**: 104-114.
- MARTIN, J.M. & BOYCE, S.L. (2003): New records of *Cyclestheria hislopi* (BAIRD, 1859) (Crustacea: Branchiopoda: Diplost-raca: Cyclestherida) in southeast Asia. – *The Raffles Bulletin of Zoology*, **51**: 215-218.
- MARTIN, J.M. & CHRISTIANSEN, J.C. (1995): A morphological comparison of the phyllopodous thoracic limbs of a leptosracan

- (*Nebalia* sp.) and a spinicaudata conchostracan (*Leptestheria* sp.), with comments on the use of Phyllopoda as a taxonomic category. – Can. J. Zool., **73**: 2283-2291.
- MARTIN, J.W. & DAVIS, G.E. (2001): An updated classification of the recent Crustacea. – Science series, **39**: 1-19, 58-59, 115-123.
- MOHAMMAD, M.-B.M. (1986): Two new species of Conchostraca (Crustacea: Branchiopoda) from Iraq. – Hydrobiologia, **140**: 11-19.
- NOWIKOFF, M. (1905): Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis* L. – Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, **78**: 37-627.
- OLEMPKA, E. (2004): Late Triassic spinicaudatan crustaceans from southwestern Poland. – Acta Palaeontologica Polonica, **49**: 429-442.
- ORR, P.J. & BRIGGS, D.E.G. (1999): Exceptionally preserved conchostracans and other Crustaceans from the upper Carboniferous of Ireland. – Special Papers in Palaeontology, **62**: 1-67.
- RIEDER, N. & SPANIOL, H. (1980): Die Rezeptoren an den ersten Antennen von *Leptestheria dahalacensis* RÜPPEL (Crustacea, Conchostraca). – Zoomorphology, **95**: 169-179.
- ROHN, R. (1987): Conchostrácões da formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior) no estado do Paraná e no estado de Santa Catarina. – Bol. IG-USP, Sér. Cient., 27-66.
- SCANABISSI SABELLI, F. & TOMMASINI, S. (1990): Occurrence of *Leptestheria dahalacensis* RÜPPEL, 1837 and *Eoleptestheria ticiensis* (BALSAMO-CRIVELLI, 1859) (Conchostraca, Leptestheriidae) in Emilia-Romagna, Italy, new morphological data. – Crustaceana, **59**: 259-264.
- SCHNEIDER, J.W. & RÖSSLER, R. (1996): *Stratigraphie des Oberkarbons – Biostratigraphie der Rotfolgen*. DGMK-Berichte, Forschungsbericht **459-3/3**; Hamburg.
- SCHNEIDER, J.W.; GORETZKI, J. & RÖSSLER, R. (2005): Biostratigraphisch relevante nicht-marine Tiergruppen im Karbon der variscischen Vorsenke und der Innensenken. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **254**: 103-118.
- STRASKRABA, M. (1965): Taxonomic studies on Czechoslovak Conchostraca, 1. Familiy Limnadiidae. – Crustaceana, **9**: 263-273.
- SUNO-UCHI, N.; SASAKI, F.; CHIBA, S. & KAWAKA, M. (1997): Morphological stasis and phylogenetic relationships in tadpole shrimps (*Triops*). – Biological Journal of the Linnean Society, **61**: 439-457.
- TASCH, P. (1963): Evolution of the Branchiopoda. In: WHITTINGTON, H.B. & ROLFE, W.D. (Hrsg.) Phylogeny and evolution of Crustacea, S. 145-162, Harvard University.
- TASCH, P. (1987): Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift. – The Geological Society of America, Memoir, **165**: 1-290.
- THIERY, A. (1986): Les Crustacés Branchiopodes (Anostraca, Notostraca et Conchostraca) du Maroc occidental. I. inventaire et répartition. – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **122**: 145-155.
- THIERY, A. (1988): *Maghrebestheria maroccana* n. gen., n. sp., nouveau représentant des Lepthestheriidae au Maroc (Conchostraca). – Crustaceana, **54**: 43-56.
- THOMAS, R.D.K. (1988): Evolutionary convergence of bivalve shells: a comparative analysis of constructional constraints on their morphology. – American Zoologist, **28**: 267-276.
- TIMMS, B.V. (1986): *Cyclestheria hislopi* (Conchostraca) in Australia. – Crustaceana, **51**: 302-305.
- VANNIER, J.; THIERY, A. & RACHEBOEUF, P.R. (2003): Spinicaudatans and ostracods (Crustacea) from the Montceau Lagerstätte (Late Carboniferous, France): morphology and palaeoenvironmental significance. – Palaeontology, **46**: 99-1030.
- VIDRINE, M.F.; SISSOM, S. & McLAUGHLIN, R.E. (1987): *Eulimnadia texana* PACKARD (Conchostraca: Limnadiidae) in rice fields in Southwestern Louisiana. – The Southwestern Naturalist, **32**: 1-4.
- VOLZ, W. (1896): Neue Funde aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Landesanstalt, **48**: 976-982.
- WALLOSSEK, D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. – Fossils and Strata, **32**: 1-202.
- WEBB, J.A. & BELL, G.D. (1979): A new species of *Limnadia* (Crustacea: Conchostraca) from the Granite Belt in Southern Queensland and Northern New South Wales. – Proc. Linn. Soc. N.S.W., **103**: 232-245.
- ZAFFAGNINI, F. (1971): Alcune precisazioni sullo sviluppo post embrionale del conchostraco *Limnadia lenticularis* (L.). – Memorie dell' Istituto Italiano, **27**: 45-60.
- ZIEROLD, T. (2001): Untersuchung phänotypischer Merkmalsausprägungen an Conchostraca (Crustacea). 76 S., Diplomarbeit, Technische Universität Bergakademie Freiberg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Museums für Naturkunde Chemnitz](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Zierold Thorid

Artikel/Article: [Der Carapax der Muschelschaler – ein Werkzeug für die Paläontologie? 83-96](#)