

Nachweise fossiler Notostraken in Deutschland – ein Überblick On the occurrences of fossil notostracans in Germany – an overview

Sebastian VOIGT, Norbert HAUSCHKE, Jörg W. SCHNEIDER

4 Abbildungen

Zusammenfassung:

Fossile Vertreter der Triopsiden (Crustacea: Notostraca) wurden in den Grenzen der Bundesrepublik Deutschland bisher in acht Fundhorizonten nachgewiesen. Entsprechende Fossilbelege stammen aus fluvio-lakustrinen Sedimenten des Oberkarbon, des Unteren und Oberen Perm sowie der Unteren und Oberen Trias. Das Material wurde bislang zwei Arten zugeordnet, dem ausschließlich fossil nachgewiesenen *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) sowie der rezent weit verbreiteten Spezies *Triops cancriformis* (BOSC, 1801). Die in jüngerer Zeit in Gesteinsserien des frühen Perm und der Unteren Trias zahlreicher entdeckten fossilen Triopsiden sind bis jetzt nur unzureichend oder gar nicht dokumentiert; eine taxonomische Bearbeitung des Materials steht noch aus bzw. ist in Vorbereitung. Nach den lithofaziellen Gegebenheiten der einzelnen Vorkommen lebten die karbonischen Triopsiden des Untersuchungsgebietes in perennierenden Seen, während die mesozoischen Vertreter an ephemere Gewässer, wie z.B. Playaseen, gebunden zu sein scheinen. Dieser Befund deutet auf eine offenbar im Perm erfolgte Verschiebung in der ökologischen Präferenz der Tiere hin. Sollte letztere morphologisch reflektiert sein, ließe sich der zeitliche Verlauf dieses bemerkenswerten evolutionsökologischen Trends eventuell genauer fixieren. Dies ist ein Aspekt, der die Notwendigkeit einer Revision des vorhandenen Materials an fossilen Triopsiden unterstreicht.

Anschrift der Autoren: Dr. Sebastian Voigt, Institut für Geologie, TU Bergakademie Freiberg, Bernhard-von-Cotta-Str. 02, D-09596 Freiberg; s.voigt@geo.tu-freiberg.de
Dr. Norbert Hauschke, Institut für Geowissenschaften, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Von-Seckendorff-Platz 3, D-06120 Halle; norbert.hauschke@geo.uni-halle.de
Prof. Dr. Jörg W. Schneider, Institut für Geologie, TU Bergakademie Freiberg, Bernhard-von-Cotta-Str. 02, D-09596 Freiberg; schneidj@geo.tu-freiberg.de

Summary:

Fossil representatives of triopsids or tadpole shrimps (Crustacea: Notostraca) have been recorded in Germany within eight horizons of fluvio-lacustrine deposits of Late Carboniferous, Early and Late Permian as well as Early and Late Triassic age. Specimens are assigned to two different taxa, to the extinct species *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870), and to the widely distributed extant species *Triops cancriformis* (BOSC, 1801). Numerous fossil triopsid specimens discovered in Early Permian and Early Triassic beds in recent years are not yet adequately studied. In particular, a taxonomic analysis of the material has to be done. Based on the lithofacies aspects of the occurrences the Carboniferous triopsids have been lived in perennial lake environments, whereas the Mesozoic representatives of the order seem to be restricted to ephemeral water bodies, like playa lakes. This observation suggests changes in the ecological preferences of these animals during the Permian period. If this change is reflected by morphology, then the temporal progression of the process might be constrained in more detail. It is only one aspect reinforcing the necessity of revision of the fossil triopsid material.

1. Einleitung

Triopsiden (Crustacea: Notostraca), in der populärwissenschaftlichen Literatur oft als ‚Urzeitkrebse‘ bezeichnet, haben eine lange Entwicklungsgeschichte, deren Kenntnis nicht zuletzt Fossilfunden aus Deutschland zu verdanken ist. So gelten die Exemplare von *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) aus dem Oberkarbon des Saarlandes als die ältesten gesicherten Belege von Notostraken (GUTHÖRL, 1934), auch wenn der phylogenetische Ursprung der Ordnung wahrscheinlich weiter zurückreicht (COPELAND 1957, WALOSSEK 1993, 1995). Darüber hinaus haben Funde fossiler Triopsiden aus dem süddeutschen Keuper (TRUSHEIM 1937, KELBER 1999), die sich äußerlich nicht vom rezenten *Triops cancrivormis* (BOSC, 1801) unterscheiden, maßgeblichen Anteil daran, dass diese Süßwasserkrebse heute zu den besten Beispielen „lebender Fossilien“ gerechnet werden (z.B. FISHER 1990, SUNO-UCHI et al. 1997). Angesichts dieser wissenschaftshistorischen Bedeutung der Notostraken erstaunt, dass die in den letzten Jahren vor allem in Ablagerungen des frühen Perm und der Unteren Trias vermehrt entdeckten Reste fossiler Triopsiden für die Fachwelt bislang eher von marginalem Interesse geblieben sind und bestenfalls in Faunenübersichten von Arbeiten mit regionalgeologischem und stratigraphischem Schwerpunkt Erwähnung fanden (z.B. ENGEL 1987, KOZUR & SEIDEL 1983, MARTENS 2003, SEEGIS 2005). Seit den mittlerweile klassischen Studien von GOLDENBERG (1870, 1877), SOERGEL (1928), GUTHÖRL (1934) und TRUSHEIM (1937) gelangen im Untersuchungsgebiet eine ganze Reihe von ergänzenden, aber bislang nur wenig beachteten Nachweisen von fossilen Triopsiden, die eine eingehende Untersuchung dieser interessanten Tiergruppe vor allem auch unter evolutionsökologischen Aspekten lohnend erscheinen lassen. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, einen Überblick über das Vorkommen der als Körperfossilien überlieferten Notostraken in Deutschland zu geben, wobei nicht nur das bis dato unpublizierte Material in die Betrachtungen einbezogen wird, sondern – soweit möglich – auch die litho- und biofaziellen Charakteristika des jeweiligen Fundhorizontes Berücksichtigung finden sollen.

2. Fossilbelege und Fundstellen

Im Folgenden werden alle in Deutschland entdeckten und den Verfassern bekannt gewordenen Vorkommen mit Körperfossilien von Triopsiden beschrieben. Die Darstellung erfolgt in chronologischer Reihenfolge, beginnend mit den stratigraphisch ältesten Belegen (vgl. Abb. 1). Das abgebildete Fossilmaterial ist in folgenden Sammlungen hinterlegt: FG - Sammlung des Geologischen Institutes der TU Bergakademie Freiberg; ZBS – Zentrum für Biodokumentation des Saarlandes, Landsweiler-Reden.



Abb. 1: Vorkommen fossiler Triopsiden in Deutschland. Alle bekannten Fundhorizonte liegen im stratigraphischen Intervall Oberkarbon bis Obere Trias.

2.1. Oberkarbon

Die stratigraphisch ältesten Belege fossiler Notostraken in Deutschland stammen aus dem Oberkarbon des Saarlandes. Es handelt sich dabei um isolierte Dorsalschilder aus lakustrinen Feinklastika der Göttelborn-Formation (Stefan A). Das Typusmaterial wurde von GOLDENBERG (1870) als *Lynceites ornatus* beschrieben und taxonomisch den Cladocera zugeordnet, wie aus dem Gattungsnamen hervorgeht, den der Autor in Anlehnung an den rezenten Büschelkrebs *Lynceus sphaericus*, heute *Chydorus sphaericus* (MÜLLER, 1785), geprägt hat. GOLDENBERG (1877, S. 39) erkannte später zwar eine gewisse Ähnlichkeit seiner Objekte mit dem Carapax rezenter Triopsiden („Apusiden“), hielt jedoch stets an seiner ursprünglichen Interpretation fest. Erst GUTHÖRL (1934) stellte *L. ornatus* zur Gattung *Triops*. Da das Originalmaterial zu GOLDENBERG (1870, 1877) nicht mehr auffindbar war, bestimmte GUTHÖRL (1934) aus Neuaufsammlungen einen Neotypus (Abb. 2A). Als Typuslokalität von *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) nennt GUTHÖRL (1934, S. 22) den „Bahndamm zwischen Tunnel und Bahnhof“ in Wiebelskirchen/Saar, das seit 1974 eine Stadtteilgemeinde von Neunkirchen ist.

Das Handstück mit dem Neotypus zu *T. ornatus* zeigt drei unterschiedlich vollständige Dorsalschilder kleinwüchsiger oder juveniler Triopsiden (Abb. 2A-C). Die merkmalsarmen, im Umriss ovalen, stark gewölbten Carapaces sind bis zu 4,5 mm lang und maximal 4 mm breit. Sie zeigen einen Suculus mit peripher verdickter Schale, an dessen Vorderrand ein medianer Kiel (Carina) entspringt, der sich über etwas mehr als die Hälfte der Länge des Dorsalschildes erstreckt. Im vorderen Viertel des Schildes lässt sich eine kleinere paarige und eine größere singuläre kreisförmige

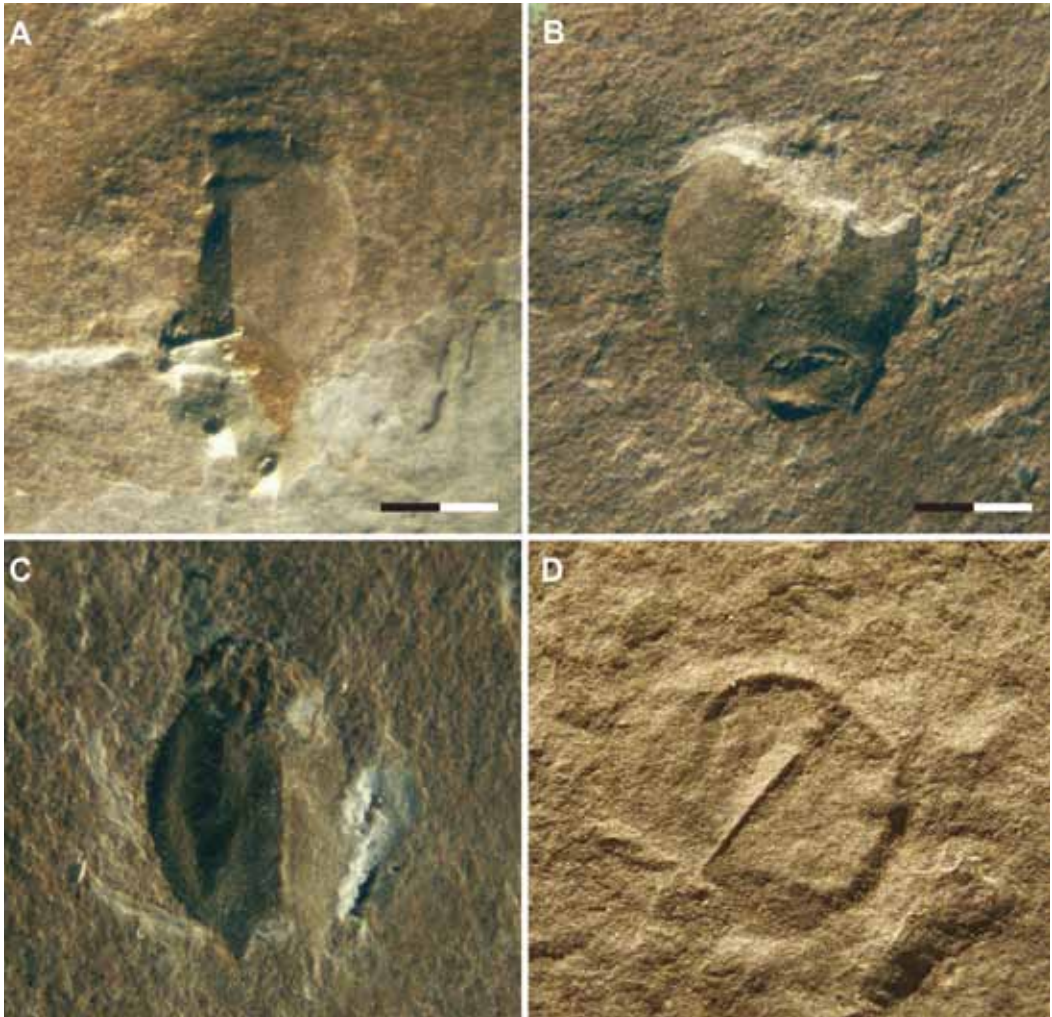


Abb. 2: Triopsiden aus dem Oberkarbon. A-C, *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) aus dem Stefan A von Wiebelskirchen/Saar; Figur A zeigt den Neotypus nach GUTHÖRL (1934). D, cf. *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) aus dem Stefan C von Moosbach bei Manebach, Thüringer Wald. Material: A-C, ZBS-D/315; D, FG 601/1/1, leg. R. WERNEBURG, Schleusingen. Maßstab: in mm.

Aufwölbung lokalisieren, die bereits GUTHÖRL (1934) als Mandibular- und Augenhöcker gedeutet hat. Die Triopsiden-Reste sind in einem graugrünen, dünnplattigen, uneben spaltenden und homogen erscheinenden Siltstein zusammen mit Conchostraken der Spezies *Pseudestheria limbata* (GOLDENBERG, 1877) erhalten. GUTHÖRL (1934) erwähnt von der Typuslokalität zusätzlich *Leaia baentschiana* GEINITZ, 1864, einen relativ großwüchsigen Conchostraken mit auffälliger Radialberippung. Nach ENGEL (1987) wurden zwischenzeitlich weitere einzelne Exemplare von *T. ornatus* in mehreren Horizonten der Göttelborn-Formation nachgewiesen, namentlich im

dritten, fünften und sechsten *Leaia*-Horizont sowie im *Papulata*- und im Unteren *Rimosa*-Horizont. Alle Einheiten werden von grauen Feinklastika mit karbonatischen Einschaltungen aufgebaut, die außer Triopsiden noch Bivalven, Conchostraken, Reste von Palaeonisciden und Acanthodiern sowie xenacanthide Süßwasserhaie geliefert haben und damit die Entstehung der fossilführenden Schichten in perennierenden Gewässern nahe legen.

Reste von oberkarbonischen Triopsiden sind auch aus der Möhrenbach-Formation (Stefan C) im Thüringer Wald bekannt (GEBHARDT et al. 1995, MARTENS 2003, SCHNEIDER & WERNEBURG 1996, 2007, WERNEBURG & SCHNEIDER 2000). Fundpunkt ist eine etwa 7 m mächtige Abfolge von grauen fluvio-lakustrinen Sedimenten des Ilmtal-Members, die am linken Ufer der Ilm nahe der ehemaligen Porzellanfabrik Moosbach südlich von Manebach anstehen (GK 25: 5331 Ilmenau). Fossilien führen hier vor allem geringmächtige Schwarzpelite und Karbonate, die neben Triopsiden zahlreiche Ichthyolithen von Süßwasserhaien, aber auch Reste von Palaeonisciden, Dipnoiern, Acanthodiern und temnospondylen Tetrapoden sowie Mollusken, *Spirorbis*, Ostracoden, Conchostraken, Flügel blattiger Insekten sowie Cordaiten-Blätter enthielten (GEBHARDT 1988a, b, GEBHARDT et al. 1995, MARTENS 1983a, REICHARDT 1932, SCHNEIDER 1985, SCHNEIDER & GEBHARDT 1993, SCHNEIDER & ZAJIC 1994, WERNEBURG 1996). Triopsiden sind selten und nur mit isolierten, wenige Millimeter großen Carapaces belegt (Abb. 2D). Die Dimension der Dorsalschilder, ihr kreisförmiger bis schwach ovaler Umriss und der deutlich hervortretende mediane Kiel erinnern an *Triops ornatus* aus dem Saarkarbon (SCHNEIDER & WERNEBURG 2007). Auch faziell lassen sich Parallelen zu dem südwestdeutschen Vorkommen erkennen: Das Ilmtal-Member repräsentiert den ältesten, lateral aushaltenden Seehorizont im Permokarbon des Thüringer Waldes. Mit Onkoiden, Trockenrissen, Resten eines großwüchsigen und im Adultstadium terrestrisch adaptierten Temnospondylen (*Onchiodon*) sowie Tetrapodenfährten (benachbarter Aufschluss am Schneidenmüllerskopf; vgl. VOIGT 2005) deuten diese Sedimente am Fundpunkt Moosbach auf eine Entstehung im ufernahen Flachwassergürtel eines größeren Sees hin.

2.2. Perm

Funde von Triopsiden sind aus dieser Zeiteinheit von zwei Vorkommen im Unteren Perm (Goldlauter- und Oberhof-Formation im Thüringer Wald; vgl. FISCHER 2005, GEBHARDT 1988b, SCHNEIDER & WERNEBURG 2007) sowie aus einem Bohrkern mit Sedimenten des Oberen Perm (Oberrotliegend II im Norddeutschen Becken; vgl. SCHNEIDER & GEBHARDT 1993, GAST & GEBHARDT 1995) bekannt.

2.2.1. Unteres Perm

Auf dem Steinbruchgelände des Hartsteinwerkes „Fritz Neuland“ in Tabarz (GK 25: 5128 Ruhla) wird seit 1870 zur Gewinnung von Splitt ein Rotliegend-Vulkanit (Trachyandesit) abgebaut, dessen großflächig mit angeschnittenes Nebengestein sedimentäre Abfolgen der unteren Goldlauter-Formation (Assel, Unteres Perm) darstellen. Die rotbraunen bis grüngrauen, fluvio-lakustrinen Ablagerungen zählen dank intensiver Aufsammlungen der vergangenen zwei Jahrzehnte mittlerweile zu einem der bedeutendsten Fossilfundpunkte im Rotliegend des Thüringer Waldes (REINHOLD 1985, WERNEBURG 2002, MARTENS 2003, GEORGI 2007). Nachgewiesen sind Elemente einer mesophilen bis xerophilen Flora, vor allem Farnsamer und Koniferen, Süßwassermuscheln, Hydromedusen, Conchostraken, Triopsiden, blattide und andere Insekten, Palaeonisciden, Zähne und Stacheln xenacanthider Haie, mehrere Tausend Exemplare von Branchiosauriern und weitere Amphibien, ein diapsides Reptil sowie eine diverse Ichnofauna mit Spuren von Arthropoden und Tetrapoden (WERNEBURG 1988, 2001, 2002, MARTENS 1990, 1991, 2003, SCHNEIDER & WERNEBURG 1993, ZESSIN 1997, FISCHER 2005, VOIGT 2005). Von Triopsiden kennt man isolierte, etwa 8-10 mm lange Dorsalschilder von breitovalem Umriss (Abb. 3A-B), die in feinschichtigen Schluff- bis Feinsandsteinen im Niveau der dritten Abbausohle des Steinbruches nachgewiesen werden konnten (vgl. Profil von SCHNEIDER in FISCHER 2005). Die betreffenden Reste zeigen aufgrund schlechter Erhaltung – möglicherweise handelt es sich überwiegend nur um Abdrücke von Carapaces oder Exuvien („Häutungshemden“) von Triopsiden – allerdings kaum morphologische Details. Die Funde stammen aus zwei, lithofaziell unterschiedlichen Positionen: Triopsiden treten zusammen mit Conchostraken entweder in (1) graubraunen, uneben horizontal laminierten bis flaserigen Schluff-/Feinsandsteinen auf, die als Ablagerungen der verlandenden Litoralzone eines Sees interpretiert werden, oder (2) sie treten in flaser- bis rippelschichtigen, rotbraunen Schluff- bis Feinsandsteinen auf, bei denen nicht zuletzt die räumlich eng begrenzte Verbreitung der Fossilien eine Sedimentation in pfützenartigen Wasseransammlungen auf einer sandig-schluffigen Überschwemmungsebene nahelegt. Ob beide Bereiche tatsächlich auch als Habitat von Triopsiden fungierten oder ob es sich bei den Exemplaren der Seerandfazies möglicherweise nur um umgelagerte Panzerreste handelt, sollten weiterführende Studien der geologischen Verhältnisse des Vorkommens zu klären versuchen. Ein weiterer Seehorizont mit Triopsiden im Rotliegend des Thüringer Waldes befindet sich im Niveau der Oberen Sedimentzone der Oberhof-Formation (Assel bis Sakmar, Unteres Perm). Die Obere Sedimentzone wird von einer etwa 200 m mächtigen Abfolge fluviatiler Rotsedimente mit bis zu 5 m mächtigen Einschaltungen lakustriner Feinklastika aufgebaut, die zum jüngsten Seehorizont im Permokarbon-Profil des Thüringer Waldes gehören. Das lithofazielle Spektrum

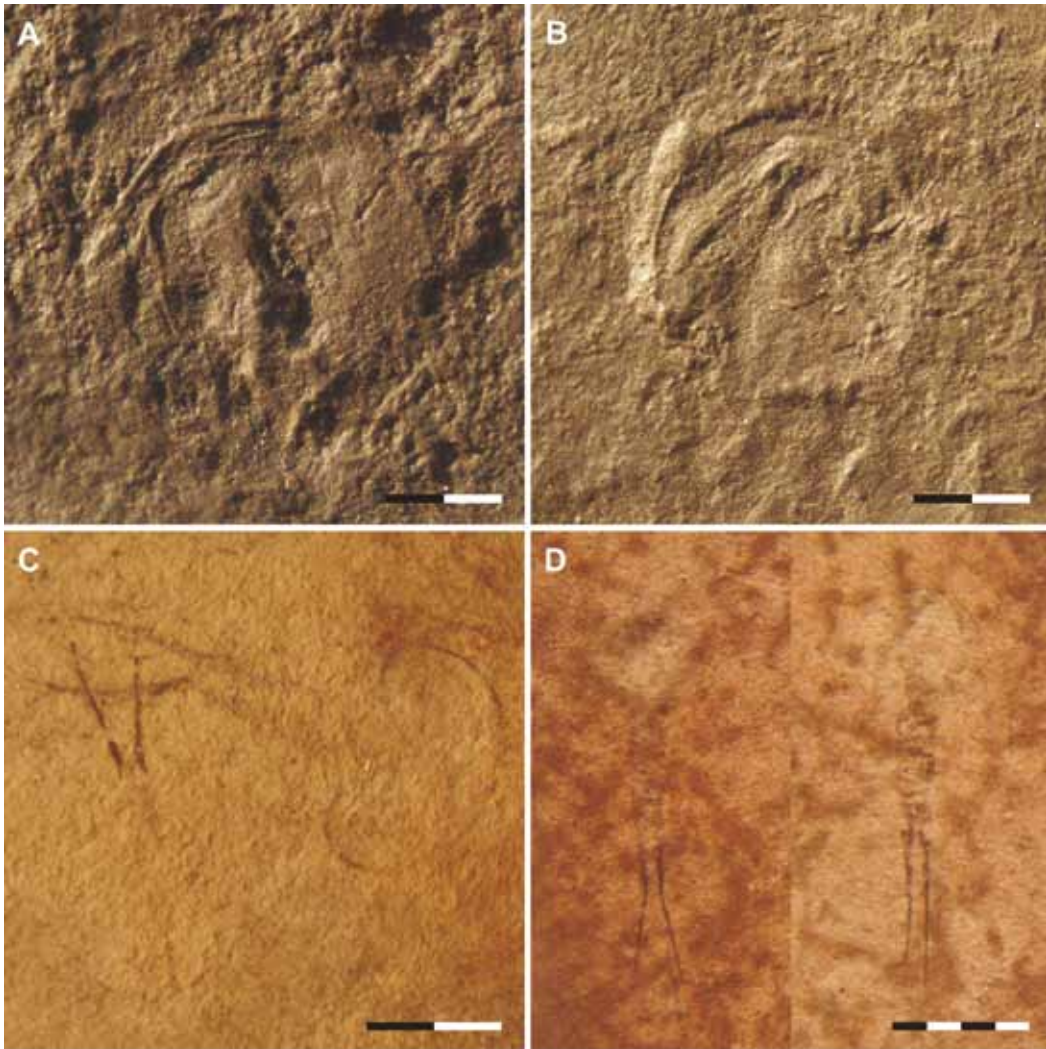


Abb. 3: Triopsiden aus dem Perm des Thüringer Waldes. A-B, Dorsalschilder bzw. Abdrücke von Dorsalschildern aus der Goldlauter-Formation, Steinbruch des Hartsteinwerkes „Fritz Neuland“ in Tabarz. C-D, Artikulierte Reste von Triopsiden aus der Oberhof-Formation, Lokalität ‚Heubergstraße‘ in Friedrichroda. Material: A-B, FG 601/2/1 und 2, C-D, FG 601/3/1 und 2. Maßstab: in mm.

der Schichtenfolge reicht von Playa-ähnlichen Ton-/Schluffsteinen und fluviatilen Rinnensanden einer Schwemmebene bis hin zu laminierten Karbonaten, die im Profundal eines ausgedehnten Sees abgelagert worden sind. An zwei Lokalitäten, im Leinatal bei Finsterbergen (GK 25: 5129 Waltershausen-Friedrichroda; GEBHARDT 1988b, SCHNEIDER & GEBHARDT 1993) und in einem Böschungsanschnitt entlang der Bundesstraße 88 am südlichen Ortsausgang von Friedrichroda (Lokalität ‚Heubergstrasse‘, GK 25: 5129 Waltershausen-Friedrichroda; GEBHARDT 1988b, SCHNEIDER

& GEBHARDT 1993, GEBHARDT in SCHNEIDER & WERNEBURG 2007), ist es gelungen, in den Seelaminiten Triopsiden (Abb. 3C-D) in körperlicher Erhaltung nachzuweisen. Es sind die einzigen Vorkommen von artikulierten Triopsidenresten im Jungpaläozoikum Deutschlands. In Friedrichroda wurden überwiegend kleine Exemplare von 10-15 mm Körperlänge gefunden, bei denen außer dem Dorsalschild gewöhnlich auch das Abdomen und die Furkalramii überliefert sind. Bemerkenswert erscheint der im Anschnitt nierenförmige Umriss des Dorsalschildes bei einigen der Individuen (vgl. Abb. 3D). Eine systematische Bearbeitung dieser interessanten Formen durch J. W. SCHNEIDER und R. WERNEBURG ist in Vorbereitung.

Die Fossilführung der fluvio-lakustrinen Abfolge im Bereich der Oberen Sedimentzone ähnelt von ihrer Zusammensetzung her dem Formenspektrum der Schichtenfolge der unteren Goldlauter-Formation im Steinbruch Tabarz. Nachgewiesen sind mesophile bis xerophile Florenelemente (Pteridophyten, Koniferen), aquatische Invertebraten (Muscheln, Ostracoden, Conchostraken, Triopsiden), blattide Insekten, Palaeonisciden, xenacanthide Haie, diverse Amphibien sowie Arthropoden- und Tetrapodenfährten (SCHNEIDER & WERNEBURG 2007). Die weite Verbreitung bilobater Spuren vom *Cruziana-Isopodichnus*-Typ, die im kontinentalen Milieu gemeinhin mit Notostraken in Verbindung gebracht werden (z.B. POLLARD 1985), unterstreicht die Vermutung, dass Triopsiden in den Feuchtarealen von Überschwemmungsebenen der oberen Oberhof-Formation ein ubiquitäres Faunenelement darstellten.

2.2.2. Oberes Perm

Aus feinschichtigen Tonsteinen eines Bohrkerns (Mirow 1/74) aus dem Niveau des bis zu 100 m mächtigen Dambeck-Member der Hannover-Formation (Elbe-Subgruppe, Oberrotliegend II, Oberes Perm) im östlichen Teil des Norddeutschen Beckens erwähnen SCHNEIDER & GEBHARDT (1993) fragliche Reste von Triopsiden. Es handelt sich um im Umriss rundliche Objekte von knapp 10 mm Durchmesser, die als isolierte Dorsalschilder von Notostraken gedeutet werden können. Neben diesen Funden unsicherer Zuordnung wurden an fossilen Resten lediglich noch Ostracoden in den Feinklastika des Dambeck-Member nachgewiesen (GAST & GEBHARDT 1995). Das Oberrotliegend II besteht im Zentralteil des Norddeutschen Beckens aus einer gemischt evaporitisch-siliziklastischen Abfolge, deren Gesteine als Ablagerungen einer Playa- bis Sabhka-Fazies mit perennierenden Salzseen und salinaren Schlamm- bis nassen Sandebenen mit vereinzelt fluviatilen Rinnen und Dünenanden interpretiert werden (z.B. PLEIN 1995, LEGLER 2006). Für die fossilführenden, pelitischen Abschnitte des Dambeck-Member der Bohrung Mirow sind wechselnde Salinitäten eines zeitweise evaporitisch betonten, zeitweise weitgehend ausgesüßten Playasees kennzeichnend (SCHNEIDER & GEBHARDT 1993).

2.3. Trias

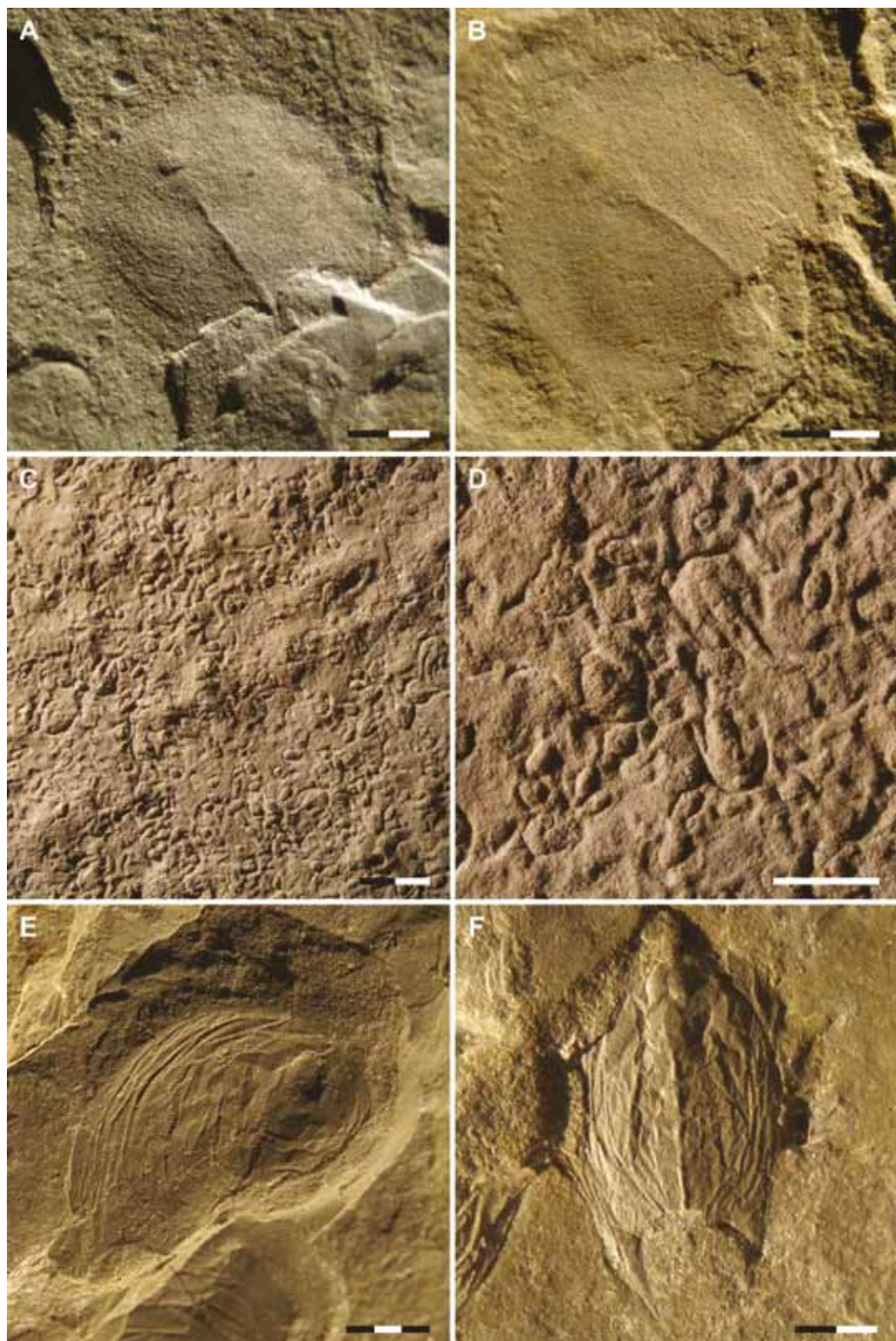
Das Vorkommen von Notostraken ist in der Trias des hier betrachteten Bereichs auf die beiden überwiegend kontinental geprägten Zeitabschnitte Buntsandstein und Keuper beschränkt. Demgegenüber konnten Notostraken in den weitgehend untermarinen Bedingungen abgelagerten Schichten des Muschelkalkes nicht nachgewiesen werden. Aus dem dreigliederten Buntsandstein (vgl. BACHMANN et al. 1999) sind Funde aus allen drei Untergruppen, also dem Unteren, Mittleren und Oberen Buntsandstein, bekannt geworden, wenn man den triaszeitlichen Ablagerungsraum in Mitteleuropa, das Germanische Becken (WURSTER 1964), zugrunde legt und im Falle des Oberen Buntsandsteins ausnahmsweise über die Grenzen Deutschlands hinausgeht. Die Funde aus dem Keuper beschränken sich auf den Mittleren Keuper und hier bislang allein auf die Hassberge-Formation, ein randfazielles Äquivalent des mittleren Teils der Weser-Formation (früher: Oberer Gipskeuper; vgl. BACHMANN et al. 1999, BEUTLER et al. 1999).

2.3.1. Buntsandstein

Funde von Triopsiden wurden erstmals von KOZUR & SEIDEL (1983) aus dem Unteren Buntsandstein Mitteldeutschlands erwähnt; dabei handelt es sich allerdings um bislang unpubliziertes Material. Funde liegen zudem aus dem basalen Bereich der Bernburg-Formation (vgl. HAUSCHKE & SZURLIES 1998), dem höheren Abschnitt des Unteren Buntsandsteins, vor. Dieses Material, bei dem es sich ausschließlich um Kopfschilder handelt (Abb. 4A-B), stammt aus dem südlich von Bernburg (Sachsen-Anhalt) gelegenen Tagebau Beesenlaublingen. Der Erstnachweis fossiler Notostraken dieser Lokalität gelang im Jahre 2003 B. LEGLER, damals TU Freiberg. Die Belege fanden bereits bei HAUSCHKE & SZURLIES (2006) Erwähnung; eine systematische Bearbeitung dieser bislang ältesten Triopsiden aus der Trias ist in Vorbereitung. Die Notostraken sind bisher nur in Assoziation mit Conchostraken beobachtet worden, obgleich der Aufschluss auch eine Fisch- und Arthropoden-Fauna lieferte. Im Gegensatz zu den Notostraken sind Conchostraken, die sich im Buntsandstein als vorzügliche Leitfossilien eignen, sehr häufig. KOZUR (in: KNAUST & HAUSCHKE 2005) gibt einen Überblick über das Vorkommen und die Reichweiten der einzelnen Taxa in der dort aufgeschlossenen Schichtenfolge. Erwähnenswert für Beesenlaublingen ist schließlich noch der Erstfund eines Xiphosuren aus dem Unteren Buntsandstein (HAUSCHKE & WILDE 2000). Neben den genannten Körperfossilien wurden auch verschiedene Lebensspuren beschrieben (KNAUST & HAUSCHKE 2004, 2005), von denen einige, wie *Rusophycus eutendorfensis*, *Diplichnites triassicus*, *Diplopodichnus biformis* und *Stiallia pilosa*, Triopsiden zugeordnet werden. Andere

Lebensspuren deuten auf Conchostraken und Insekten als Erzeuger hin; letztere konnten jedoch als Körperfossilien bislang nicht nachgewiesen werden. Die in Beesenlaublingen aufgeschlossene Rotsedimentfolge ist zyklisch aufgebaut, wobei die durchschnittlich zehn Meter mächtigen fining-upward-Zyklen (Sohlbankzyklen) im basalen Bereich durch eine Scharung von Feinsandsteinbänken und Einschaltungen oolithischer Kalksteinbänke (Rogenstein) und im höheren Bereich durch eine dominierend tonig-siltige Abfolge von eher gelblich-grauer Farbe charakterisiert sind (HAUSCHKE & SZURLIES 1998, 2006). Auffallend sind Einschaltungen dezimetermächtiger Bereiche, in denen Linsen- und Flaserschichtung vorherrscht. Ein hervorstechendes Merkmal sind Trockenrisse, die in der gesamten Sedimentfolge sehr häufig sind, darunter auch das Pseudofossil *Manchuriophycus*, eine an gerippte Sedimentoberflächen gebundene Rissstruktur. Oszillationsrippeln finden sich nicht selten am Top mehrere Zentimeter mächtiger Sandsteinbänke. Das sedimentologische Merkmalsinventar deutet in Verbindung mit der charakteristischen Schichtentwicklung und der Fossilführung auf Ablagerungen in flachen ephemeren Seen (Playaseen), die immer wieder trocken fielen, hin.

Nachweise von Triopsiden aus dem Mittleren Buntsandstein Deutschlands bleiben bislang ebenfalls auf den mitteldeutschen Raum beschränkt. So erwähnten KOZUR & SEIDEL (1983) Funde aus der Detfurth-Formation, allerdings ebenfalls ohne Ortsangabe und Beschreibung. Aus der Solling-Formation (Thüringer Chirotherien-sandstein) liegen hingegen gut dokumentierte Triopsiden-Funde vor (Abb. 4C-D). Als Erster beschrieb diese SOERGEL (1928), noch unter der Gattungsbezeichnung *Apudites* (entspricht: *Triops*; vgl. SCHMIDT 1938), von Bad Berka an der Ilm in Thüringen, womit es sich um die ersten publizierten Nachweise der Notostraken-Gattung *Triops* aus der Trias Deutschlands handelt. SOERGEL untersuchte detailliert die Zusammenhänge zwischen den fossil überlieferten Notostraken und dem einbettenden Sediment, um daraus Rückschlüsse auf das Ablagerungsmilieu und den Lebensraum ziehen zu können. Er rekonstruierte einen austrocknenden Süßwasser-Tümpel, in dem die Triopsiden infolge des zunehmenden Sauerstoffmangels verendet seien. Die Begleitfauna besteht aus Conchostraken. Neben Lebensspuren von Invertebraten ist auch eine Fährte von *Chirotherium sickleri* belegt. Aus dem Gesamtbefund leitete SOERGEL ein gemäßigtes bis maximal semiarides Klima ab, das in Folge der Röt-Transgression zeitweilig feuchter gewesen sein müsse. Eine vergleichbare Situation fand WERNEBURG (1994) auf einer Sandsteinplatte vor, die im Naturhistorischen Museum Rudolstadt aufbewahrt wird. Obgleich eine Fundortangabe fehlte, vermutete der Autor aufgrund von Vergleichen eine ähnliche Provenienz wie bei dem von SOERGEL (1928) beschriebenen Material. Neben Triopsiden fanden sich auf der Platte Conchostraken und die Fährte von *Rhynchosauroides bornemanni*, wie sie bisher nur von Harras bei Eisfeld/Südthüringen und Bad Berka bekannt geworden ist.



Fundmeldungen von Notostraken aus dem Oberen Buntsandstein Deutschlands fehlen bislang. Dass diese aber in einem entsprechenden Ablagerungsmilieu auch in diesem höheren Teil des Buntsandsteins zu erwarten sind, belegen Funde aus dem benachbarten Frankreich. Ein Triopside wurde aus dem Voltzien-Sandstein der nördlichen Vogesen zuerst von SCHIMPER (1853) als *Apudites antiquus* neu beschrieben, später aber von GALL (1971) im Sinne von TRUSHEIM (1937) zu *Triops cancriformis minor* gestellt. Es handelt sich bei den Fundschichten im Voltzien-Sandstein um randmarine deltaishe Sedimentabfolgen, aus denen eine hochdiverse und reiche Flora und Fauna beschrieben worden ist (GALL 1971, GALL & GRAUVOGEL-STAMM 1999).

2.3.2. Keuper

Ferdinand TRUSHEIM, der in einer Arbeit von 1931 über aktuo-paläontologische Studien am rezenten *Triops cancriformis* berichtet hatte, publizierte nur wenige Jahre später die ersten Fossilfunde von Triopsiden aus dem Keuper (TRUSHEIM 1937). Er konnte in einem Steinbruch bei Ebrach im Steigerwald, zwischen den fränkischen Ortschaften Koppenwind und Untersteinbach, etwa 500 Notostraken-Reste aus graugrünen Schiefertönen bergen, die sich in einer flach schüsselartigen Vertiefung am Top des liegenden Coburger Sandsteins (früher: Semionotensandstein) der Hassberge-Formation abgelagert hatten. Aufgrund der Aufschlussituation rekonstruierte der Autor einen austrocknenden Tümpel mit einem Durchmesser von etwa 15 m. Hinweise auf ein vollständiges Trockenfallen geben Trockenrisse und Steinsalzkristallmarken (früher als Steinsalzpseudomorphosen bezeichnet), wobei betont werden muss, dass Letztere nicht auf subaerisch auskristallisierte Steinsalzwürfel zurückführen sind. Die Steinsalzwürfel, die heute als Steinsalzkristallmarken vorliegen, wurden vielmehr intrasedimentär durch zur trockenengefallenen Sedimentoberfläche aufsteigende konzentrierte Porenwässer gebildet (HAUDE 1970, HAUSCHKE 1989, HAUSCHKE & VATH 2000), was eine längere subaerische Exposition der betreffenden Bereiche nahelegt. In den Fundschichten selber fand TRUSHEIM Conchostraken und Lebensspuren, des Weiteren etwa anderthalb Meter darüber eine Phytosaurier-Fährte. Sein Triopsiden-Material konnte er mit Recht als das reichste und am besten erhaltene bezeichnen, das jemals in Deutschland geborgen

Abb. 4: Triopsiden aus der Trias. A-B, Dorsalschilder bzw. Abdrücke von Dorsalschildern aus der Bernburg Formation, Tontagebau Beesenlaublingen, Sachsen-Anhalt. C-D, Conchostraken und Triopsiden aus der Solling-Formation von Bad Berka an der Ilm, Thüringen. E-F, *Triops cancriformis* (BOSC, 1801) aus dem süddeutschen Keuper, Coburger Sandstein, Hassberge-Formation, Ebelsbach/Franken. Material: A-B, FG 601/4/1 und 2, leg. B. LEGLER, Wietze; C-D, FG 114/3, E-F, FG 601/5/1 und 2, leg. K.-P. KELBER, Würzburg. Maßstab: A-B und E-F, in mm, C-D, in cm.

wurde; selbst die unscheinbarsten Details des Körpers sind fossil überliefert worden. Die eingehenden taxonomischen Untersuchungen und der Vergleich mit dem rezenten *Triops cancriformis* ergaben, dass zwischen den Funden aus der Trias und den mehr als 200 Millionen Jahre jüngeren heutigen Formen keinerlei Unterschiede an den erhaltungsfähigen Körperteilen festzustellen sind. Wegen der gegenüber dem rezenten *Triops cancriformis* geringeren Größe nannte TRUSHEIM die Neufunde *Triops cancriformis minor*. Seither gilt dieser Notostrake unter den Invertebraten als die langlebigste Art in der Erdgeschichte. Leider müssen die Aufsammlungen von TRUSHEIM als Kriegsverluste gelten (KELBER 1999). Bei einer Nachbeprobung durch RUTTE & WILCZEWSKI (1995) an der gleichen Fundstelle, die heute vollständig ausgebeutet ist, konnten nur wenige Triopsiden-Reste geborgen werden. Hunderte von Neufunden von der ebenfalls in Franken gelegenen Lokalität Ebelsbach beschrieb unlängst KELBER (1999; vgl. Abb. 4E-F). Die Triopsiden stammen aus feinschichtigen Ton- und Siltsteinen, die in den Coburger Sandstein eingeschaltet sind und als lakustrine Fazies innerhalb eines fluviatilen Ablagerungsraumes gedeutet werden. In den Seesedimenten wurden neben Pflanzenresten auch Conchostraken, Fische und die Lebensspur *Isopodichnus* sp. nachgewiesen. Bereits 1998 hatte KELBER an seinem Material Messungen vorgenommen, die deutlich aufzeigten, dass darunter auch größere Exemplare als in dem von TRUSHEIM untersuchten Material zu finden waren, die von den Maßen her an adulte Entwicklungsstadien des rezenten *Triops cancriformis* heranreichen. Das deutet darauf hin, dass TRUSHEIM offensichtlich keine voll ausgewachsenen Populationen vorliegen hatte, weshalb KELBER (1999) mit Recht auf den Zusatz „minor“ im Artnamen verzichtete.

Aus einem zeitlichen Äquivalent des bayerischen Coburger Sandsteins, dem in Baden Württemberg Kieselsandstein genannten Schichtabschnitt der Hassberge-Formation, bildete SEEGIS (1999) ein fast vollständiges Exemplar von *Triops cancriformis* ab. Als Fundort wird Sulzbach an der Murr angegeben. SEEGIS (1999) weist darauf hin, dass die wahrscheinlich von Triopsiden erzeugte Lebensspur *Isopodichnus eutendorfensis* innerhalb des Keupers von Süddeutschland auch in der *Acrodus/Corbula*-Bank (Grabfeld-Formation), im Schilfsandstein (Stuttgart-Formation) sowie im Kieselsandstein nachgewiesen werden konnte.

3. Schlussfolgerungen und Ausblick

Fossile Notostraken sind in Deutschland aus acht Fundhorizonten mit kontinentalen Ablagerungen des Oberkarbon, des Unteren und Oberen Perm sowie der Unteren und Oberen Trias nachgewiesen. Das stratigraphische Intervall (ca. 305 - 220 Mio. a) umfasst damit einen Zeitabschnitt von etwa 85 Millionen Jahren. Körperfossilien von Triopsiden aus jüngeren Sedimenten fehlen bislang, was in erster Linie damit

zusammenhängen dürfte, dass terrestrische Ablagerungen insbesondere der Jura- und Kreidezeit in Deutschland unterrepräsentiert sind. Einen weiteren Grund für den Mangel an entsprechenden Nachweisen könnte jedoch in der einzigartigen Evolutionsökologie der Notostraken begründet sein: Wie in der vorangehenden Übersicht dargelegt, stammen die oberkarbonischen Triopsiden aus Sedimenten, die als Ablagerungen größerer, perennierender Seen gedeutet werden, während die triassischen Formen ausnahmslos in Schichtfolgen ephemerer, nur kurzzeitig existierender Gewässer anzutreffen sind (vgl. SOERGEL 1928, TRUSHEIM 1937, HAUSCHKE & SZURLIES 2006). Rezent treten Triopsiden in flachen, selten mehr als 1,5 m tiefen, temporären Gewässern auf, die durch einen mindestens jährlichen Wechsel von aquatischen und terrestrischen Phasen gekennzeichnet sind (ZIEROLD 2006). Der Fossilbefund deutet daraufhin, dass das Überleben in astatischen Wasserkörpern möglicherweise eine Adaption darstellt, die die Triopsiden im späten Jungpaläozoikum durchliefen, als Schwemm- und Schlammebenen mit einer Vielzahl kleinerer, voneinander isolierter Wasseransammlungen weit verbreitet waren. Da ephemere Gewässer geologisch äußerst kurzlebige Gebilde mit geringem Überlieferungspotential sind, mag die ökologische Präferenz der Triopsiden für temporäre Flachwasserhabitats, einerseits das Überleben dieser Tiere bis in die Gegenwart begünstigt haben, andererseits aber auch die Häufigkeit fossiler Nachweise limitieren. Neben dem geringen Fossilisationspotential ist es aufgrund der begrenzten lateralen Erstreckung schon ein großer Zufall, derartige fossile Lebensräume überhaupt zu entdecken. Und selbst dann gibt es keine Gewähr dafür, dass die einstigen Wasseransammlungen tatsächlich von Notostraken besiedelt waren. Wie punktuell das Auftreten der Tiere ist, machen Funddokumentationen rezenter Triopsiden deutlich (z.B. wurden *Triops* und *Lepidurus* in Großbritannien über einen Zeitraum von etwa 300 Jahren lediglich fünf Mal beobachtet, vgl. FOX 1949).

Die Belege fossiler Notostraken Deutschlands wurden bisher zwei Arten, *Triops ornatus* (GOLDENBERG, 1870) und *Triops cancriformis* (BOSC, 1801), zugeordnet. Der überwiegende Teil des mittlerweile bekannten Fossilmaterials harret jedoch noch einer taxonomischen Untersuchung. Eine Revision aller bekannten Formen einschließlich morphologischer Detailbeschreibungen des bislang nicht erfassten Materials erscheint auch deshalb lohnenswert, weil es nicht unwahrscheinlich ist, dass die vermutete Veränderung in der ökologischen Präferenz mit einer Umgestaltung des Bauplanes der Tiere einherging. Im Idealfall ließe sich anhand des morphodynamischen Musters die vermeintliche Anpassung der Triopsiden an eine Existenz in temporären Gewässern zeitlich genauer fixieren.

Literatur

- BACHMANN, G. H., BEUTLER, G., HAGDORN, H. & HAUSCHKE, N. (1999): Stratigraphie der Germanischen Trias.- In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. [Hrsg.]: Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter.- 81-104, 17 Abb.; München (Pfeil).
- BEUTLER, G., HAUSCHKE, N. & NITSCH, E. (1999): Faziesentwicklung des Keupers im Germanischen Becken. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. [Hrsg.]: Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter.- 129-174, 31 Abb.; München (Pfeil).
- COPELAND, M. J. (1957): The arthropod fauna of the Upper Carboniferous of the Upper Carboniferous rocks of the Maritime Provinces.- Geological Survey of Canada Memoir, **286**: 1-110, 2 Abb., 21 Taf.; Ottawa.
- ENGEL, H. (1987): Charakterfauna des Saarkarbon.- Documenta naturae, **39**: 1-42, 8 Abb., 7 Taf.; München.
- FISCHER, J. (2005): Tektonik, Beckenentwicklung und Entwässerungssysteme im Variscikum - Bezüge zur Paläobiogeographie hybodonter Haie.- Unveröffent. Diplomarbeit, TU Bergakademie Freiberg: 103 S., 34 Abb., 9 Anh.; Freiberg.
- FISHER, D.C. (1990) Rate of evolution in living fossils.- In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. [Hrsg.]: Paleobiology.- 152-159, 3 Abb.; London (Blackwell Scientific).
- FOX, H. M. (1949): On *Apus*: its rediscovery in Britain, nomenclature and habits.- Proc. Zool. Soc. London, **119**: 693-702, 1 Taf.; London.
- GALL, J. C. (1971): Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléocéologique sur le Buntsandstein supérieur. Mém. Serv. Carte géol. Als. Lorr., **34**: 1-318, 39 Abb., 36 Taf.; Strasbourg.
- GALL, J. C. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (1999): Paläoökologie des Oberen Buntsandsteins am Westrand des Germanischen Beckens: Der Voltziensandstein im nordöstlichen Frankreich als deltaische Bildung. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. [Hrsg.]: Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter.- 283-298, 31 Abb.; München (Pfeil).
- GAST, R. & GEBHARDT, U. (1995): 4.4 Elbe-Subgruppe.- In: PLEIN, E. [Hrsg.]: Stratigraphie von Deutschland I – Norddeutsches Rotliegendbecken.- Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **183**: 121-145, 25 Abb.; Frankfurt.
- GEBHARDT, U. (1988a): Taxonomie und Palökologie von *Lissodus lacustris* n. sp. (Hybodontoida) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke.- Freiburger Forschungshefte, **C 419**: 38-44, 2 Abb., 2 Taf.; Freiberg.
- GEBHARDT, U. (1988b): Mikrofaziesanalyse und stratigraphisch-regionalgeologische Interpretation terrestrischer Karbonate der varistischen Molasse (Mitteleuropa, Permokarbon).- Freiburger Forschungshefte, **C 427**: 30-59, 21 Bilder, 3 Tab., 9 Taf.; Leipzig.
- GEBHARDT, U., GAITZSCH, B., SCHNEIDER, J. & RÖSSLER, R. (1995): Stratigraphy and facies of the Middle European Continental Carboniferous and Permian.- Guide to Excursion A5, XIII. Internat. Congr. on Carboniferous-Permian, August 28 – September 2, 1995, Supplement book: 30 S., 16 Abb.; Krakow (Polish Geological Institute).
- GEORGI, R. (2007): Spezialkartierung Steinbruch Tabarz – Thüringer Wald.- Unveröffent. Belegarbeit, TU Bergakademie Freiberg: 68 S., 11 Abb., 12 Anl.; Freiberg.
- GOLDENBERG, F. (1870): Zwei neue Ostracoden und eine Blattina aus der Steinkohlenformation von Saarbrücken.- N. Jb. Min., Geol. Paläont., **1870**: 287-289, 2 Abb.; Stuttgart.
- GOLDENBERG, F. (1877): Die fossilen Thiere aus der Steinkohlenformation von Saarbrücken, Heft II.- 54 S., 2 Taf.; Saarbrücken (Möllinger).
- GUTHÖRL, P. (1934): Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes.- Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt Neue Folge, **164**: 1-215, 116 Abb., 30 Taf.; Berlin.
- HAUDE, R. (1970): Die Entstehung von Steinsalz-Pseudomorphosen.- N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1970**: 1-10, 9 Abb.; Stuttgart.
- HAUSCHKE, N. (1989): Steinsalzkristallmarken – Begriff, Deutung und Bedeutung für das Playa-Playasee-Faziesmodell.- Z. dtsh. geol. Ges., **140**: 355-369, 6 Abb.; Hannover.
- HAUSCHKE, N. & SZURLIES, M. (1998): Excursion B. Stratigraphy, sedimentary environment and cyclicity of Buntsandstein and Lower Muschelkalk in the Central Germanic Basin (North of the Harz Mountains). – In: BACHMANN, G. H., BEUTLER, G. & LERCHE, I. [Hrsg.]: Excursions of the International Symposium on the Epicontinental Triassic.- Hallesches Jb. Geowiss., Reihe B, Beih. **6**: 86-98, 8 Abb.; Halle (Saale).
- HAUSCHKE, N. & SZURLIES, M. (2006): Kontinentale Perm-Trias-Grenze und Buntsandstein nördlich von Halle (Saale) – Fazies, Bio-, Log-, Zyklen- und Magnetostratigraphie (Exkursion M am 22. April 2006). - Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N.F., **88**: 427-452, 10 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

- HAUSCHKE, N. & VATH, U. (2000): Zur Bildung und geologischen Überlieferung würfelförmiger und pyramidaler Steinsalzkrystalle in der Germanischen Trias.- Beitr. Geol. Thüringen, N.F., **10**: 53-73, 10 Abb.; Jena.
- KELBER, K.-P. (1998): New Triopsids (Crustacea, Notostraca) from the Upper Triassic of Frankonia, Germany.- Hallesches Jb. Geowiss., Reihe B, Beih. **5**: 85-86, 1 Abb.; Halle (Saale).
- KELBER, K.-P. (1999): *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. [Hrsg.]: Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter. 383-394, 10 Abb.; München (Pfeil).
- KNAUST, D. & HAUSCHKE, N. (2004): Trace fossils versus pseudofossils in early Triassic playa deposits, Germany.- Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **215**: 87-97, 4 Abb.; Amsterdam.
- KNAUST, D. & HAUSCHKE, N. (2005): Living conditions in a Lower Triassic playa system of Central Germany: evidence from ichnofauna and body fossils.- Hallesches Jb. Geowiss., Reihe B, Beih. **19**: 95-108, 1 Tab., 2 Taf.; Halle (Saale).
- KOZUR, H. & SEIDEL, G. (1983): Die Biostratigraphie des unteren und mittleren Buntsandsteins des Germanischen Beckens unter besonderer Berücksichtigung der Conchostracen. Teil II zur Revision der Conchostracen-Faunen des unteren und mittleren Buntsandsteins.- Z. geol. Wiss., **11**: 429-464, 2 Abb.; Berlin.
- LEGLER, B. (2006): Faziesentwicklung im Südlichen Permbecken in Abhängigkeit von Tektonik, eustatischen Meeresspiegelschwankungen des Proto-Atlantik und Klimavariabilität (Oberrotliegend, Nordwesteuropa).- Schr.-R. Dt. Ges. Geowiss., **47**: 108 S., 53 Abb., 7 Tab., 1 Beil., 1 CD; Hannover.
- MARTENS, TH. (1983a): Zur Taxonomie, Biostratigraphie und Ökologie der Conchostraca (Phyllopora, Crustacea) des Jungpaläozoikums der DDR, Teil I.- Freiberger Forsch.-H., **C 382**: 7-105, 60 Abb., 46 Taf.; Leipzig.
- MARTENS, TH. (1983b): Zur Taxonomie, Biostratigraphie und Ökologie der Conchostraca (Phyllopora, Crustacea) des Jungpaläozoikums der DDR, Teil II.- Freiberger Forsch.-H., **C 384**: 24-48, 3 Abb., 6 Tab., 8 Taf.; Leipzig.
- MARTENS, TH. (1990): Rieseninsekt im Rotliegenden.- Fossilien, **7** (1): 3-4, 1 Abb.; Stuttgart.
- MARTENS, TH. (1991): Ein besonderes Fossil.- Paläont. Z., **65** (3/4): 225-226, 2 Abb.; Stuttgart.
- MARTENS, TH. (2003): Thüringer Wald.- Sammlung geologischer Führer, **95**: 252 S., 68 Abb., 17 Tab.; Stuttgart (Borntraeger).
- PLEIN, E. (1995): Stratigraphie von Deutschland I: Norddeutsches Rotliegendbecken, Rotliegend-Monographie Teil II.- Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **183**: 1-193, 81 Abb., 10 Tab., 8 Taf.; Frankfurt.
- 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, 7 Abb., 2 Tab.; Edinburgh.
- REICHARDT, W. (1932): Tierische Reste aus den untersten Gehreren Schichten im oberen Ilmtal.- Beitr. Geol. Thür., **3**: 222-225, 2 Abb.; Jena.
- REINHOLD, A. (1985): Dokumentation des Steinbruches im Schotterwerk Tabarz unter Berücksichtigung der Tektonik.- Unveröffent. Ingenieurarbeit, TU Bergakademie Freiberg: 25 S., 35 Bilder, zahlr. Anh.; Freiberg.
- RUTTE, E. & WILCZEWSKI, N. (1995): Mainfranken und Rhön.- Sammlung geologischer Führer, **74**, 3. Aufl.: 232 S., zahlr. Abb.; Stuttgart (Bornträger).
- 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.): -10; Strasbourg.
- SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias.- 461 S., 1220 Abb.; Oehringen (Hohenlohe'sche Buchhandlung Ferdinand Rau).
- SCHMIDT, M. (1938): Die Lebewelt unserer Trias, Nachtrag.- 143 S., zahlr. Abb.; Oehringen (Hohenlohe'sche Buchhandlung Ferdinand Rau).
- SCHNEIDER, J. (1985): Elasmobranchier-Zahntypen (Pisces, Chondrichthyes) und ihre stratigraphische Verbreitung im Karbon und Perm der Saale-Senke (DDR).- Freiberger Forschungshefte, **C 400**: 90-100, 3 Bilder, 4 Taf.; Leipzig.
- SCHNEIDER, J. & GEBHARDT, U. (1993): Litho- und Biofaziesmuster in intra- und extramontanen Senken des Rotliegend (Perm, Nord- und Ostdeutschland).- Geol. Jb., **A 131**: 57-98, 13 Abb.; Hannover.
- SCHNEIDER, J. & WERNEBURG, R. (1993): Neue Spiloblattinidae (Insecta, Blattodea) aus dem Oberkarbon und Unterperm von Mitteleuropa sowie die Biostratigraphie des Rotliegend.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **7/8**: 31-52, 10 Abb., 6 Taf.; Schleusingen.
- SCHNEIDER, J. & WERNEBURG, R. (1996): Exkursion 6: Faunen und Floren im Perm des Thüringer Waldes.-

- Terra Nostra, Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung, **96 (5)**: 127-167, 19 Abb.; Köln.
- SCHNEIDER, J. & WERNEBURG, R. (2007): Exkursion E4: Permokarbon des Thüringer Waldes. – In: ELICKI, O. & SCHNEIDER, J. W. [Hrsg.]: Exkursionsführer 77. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft: 141-179, 12 Abb.; Freiberg.
- SCHNEIDER, J. & ZAJIC, J. (1994): Xenacanthiden (Pisces, Chondrichthyes) des mitteleuropäischen Oberkarbon und Perm.- Freiburger Forschungshefte, C **452**: 101-151, 31 Abb., 3 Taf.; Leipzig.
- SEEGIS, D. (1999): Die Wirbellosen-Fauna des Keupers: Zusammensetzung und ökologische Aussagemöglichkeiten. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. [Hrsg.]: Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter. 371-382, 1 Tab, 1 Taf.; München (Pfeil).
- SEEGIS, D. (2005): 4.1.9 Muscheln und weitere Invertebraten.- In: DEUTSCHE STRATIGRAPHISCHE KOMMISSION [Hrsg.]: Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper.- Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **253**: 61-64, 2 Tab.; Frankfurt.
- SOERGEL, W. (1928): Apudiden aus dem *Chirotherium*-Sandstein. Die Geschichte eines fossilen Tümpels.- Palaeont. Z., **10**: 11-42, 4 Taf.; Berlin.
- SUNO-UCHI, N., SASAKI, F., CHIBA, S. & KAWAKA, M. (1997): Morphological stasis and phylogenetic relationships in tadpole shrimps (*Triops*).- Biol. J. Linn. Soc. **61**: 439-457, 9 Abb.; Oxford.
- TRUSHEIM, F. (1931): Aktuo-paläontologische Beobachtungen an *Triops cancriformis* Schaeffer (Crust. Phyll.).- Senckenbergiana, **13**: 234-243, 5 Abb.; Frankfurt am Main.
- TRUSHEIM, F. (1937): Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens.- Palaeont. Z., **19**: 198-216, 10 Abb., Taf. 13 und 14; Berlin.
- VOIGT, S. (2005): Die Tetrapodenichnofauna des kontinentalen Oberkarbon und Perm im Thüringer Wald – Ichnotaxonomie, Paläoökologie und Biostratigraphie.- 305 S., 52 Abb., 32 Anl.; Cuvillier Verlag, Göttingen.
- WALOSSEK, D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea.- Fossils and Strata **32**: 1-202, 54 Abb., 5 Tab., 34 Taf.; Oslo.
- WALOSSEK, D. (1995): The Upper Cambrian *Rehbachella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea.- Hydrobiologia, **298**: 1-13, 7 Abb., 1 Tab.; Dordrecht.
- WERNEBURG, R. (1988): Die Stegocephalen (Amphibia) der Goldlauterer Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm) des Thüringer Waldes, Teil III: *Apateon dracyiensis* (BOY), *Branchierpeton reinholdi* n. sp. und andere.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **7**: 80-96, 12 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Erfurt.
- WERNEBURG, R. (1994): Ein Triopside aus dem Buntsandstein Thüringens.- Rudolstädter nat. hist. Schr., **6**: 21-23, 2 Abb.; Rudolstadt.
- WERNEBURG, R. (1996): Temnospondyle Amphibien aus dem Karbon Mitteldeutschlands.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **11**: 23-64, 25 Abb., 3 Tab.; Schleusingen.
- WERNEBURG, R. (2001): *Apateon dracyiensis* – eine frühe Pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegend, Teil 1: Morphologie.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **16**: 17-36, 16 Abb., 2 Tab.; Schleusingen.
- WERNEBURG, R. (2002): *Apateon dracyiensis* – eine frühe Pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegend, Teil 2: Paläoökologie.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **17**: 17-32, 10 Abb.; Schleusingen.
- WERNEBURG, R. & SCHNEIDER, J. W. (2000): Klassische Fossillokalitäten der kontinentalen Perm- und Triaszeit im südlichen Thüringen.- Terra Nostra 00/4, 70. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Coburg 2000, Exkursionsführer: 75-97; Berlin.
- WURSTER, P. (1964): Geologie des Schilfsandsteins.- Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, **33**: 1-140, 57 Abb.; Hamburg.
- ZESSIN, W. (1997): *Thuringoedischia trostheidei* nov. gen. et nov. sp. (Insecta, Orthoptera) aus dem unteren Rotliegenden von Thüringen.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **16**: 172-183, 9 Abb.; Erfurt.
- ZIEROLD, T. (2006): Zum Vorkommen von *Triops cancriformis* (Notostraca) in periodisch Wasser führenden Lebensräumen und deren Gefährdung.- Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **29**: 83-92, 4 Abb., 2 Tab.; Stollberg.