

온도가 긴꼬리투구새우 (*Triops longicaudatus* (LeConte): Triopsidae, Notostraca)의 부화에 미치는 영향

권순직 · 권혁영 · 전영철¹ · 이종은 · 원두희^{1,*}

(안동대학교 생명과학과, ¹(주)생태조사단 부설 두희자연환경연구소)

Effect of Temperature on Hatching Rate of *Triops longicaudatus* (Triopsidae, Notostraca).
Kwon, Soon-Jik, Hyeok-Young Kwon, Yung-Chul Jun¹, Jong-Eun Lee and Doo Hee Won^{1,*}
(Department of Biological Science, Andong National University, Andong 760-749, Korea;
¹Doohee Institute of Ecological Research (DIER), Korea Ecosystem Service Inc. (KES), Seoul
153-768, Korea)

The hatching rate of the eggs of *Triops longicaudatus* (LeConte), an endangered tadpole shrimp species in Korea, was experimented in different levels of temperature (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, and 50°C) under 24 L photoperiod conditions in incubator. Eggs of *T. longicaudatus* in this study were obtained from the adults collected from Andong-si, Gyeongsangbuk-do, Korea, in July 2006. The highest hatching rate was the 80.0 (±9.43)% in average at 35°C. The thermal threshold for hatching was derived at 6.66°C. However, eggs were not hatched both at 10°C and at 50°C during the experimental period.

Key words : *Triops longicaudatus*, Triopsidae, tadpole shrimp, hatching rate, temperature

서 론

긴꼬리투구새우는 배갑목 (Notostraca)의 투구새우과 (Triopsidae)에 속하는데, 배갑목에 속하는 종들 중 일부는 석탄기와 데본기의 화석자료로 기록되어있다 (Wallo-ssek, 1993; Kelber, 1999). 독일에서 발견된 후기 트라이아스기의 투구새우류 화석은 형태적인 측면에서 현존하는 투구새우류와 구별할 수 없을 정도로 유사하다 (Kelber, 1999). 긴꼬리투구새우는 몸의 상당부분이 갑각에 의하여 덮여있고, 원통형으로 넓고 납작하고 편평하여 형태적으로 특이한 형태를 하고 있다. 서식처에서 생육기간이 약 30일 정도로 매우 짧고, 서식지 면적이 제한적이다. 우리나라에서는 긴꼬리투구새우를 야생동·식물물보

호법 제2조에 의거 멸종위기야생동물II급으로 지정하여 보호하고 있다.

담수무척추동물에 해당하는 긴꼬리투구새우의 분포지는 북아메리카의 서부, 카리브해, 남아메리카, 갈라파고스섬, 하와이섬, 뉴칼레도니아, 일본 및 한국 등으로 알려져 있으며 (Linder, 1952; Longhurst, 1955; Akita, 1976; 윤 등, 1992), 국내에서는 1992년에 처음으로 창녕군과 삼천포시에서 보고되었다 (윤 등, 1992). 2006년 차세대핵심환경기술개발사업의 일환인 긴꼬리투구새우의 증식 및 복원기술개발사업과 관련하여 본 연구진이 국내 분포지 조사를 재실시한 결과 문경시, 안동시, 진주시, 강진군, 대구시, 울진군 등 우리나라의 남부지역에서 서식처를 추가로 발견하였다.

긴꼬리투구새우는 매우 특이한 부화 양상을 보이는데,

* Corresponding author: Tel: 02) 2026-8500, Fax: 02) 2026-8510, E-mail: drdoogy@kes.re.kr

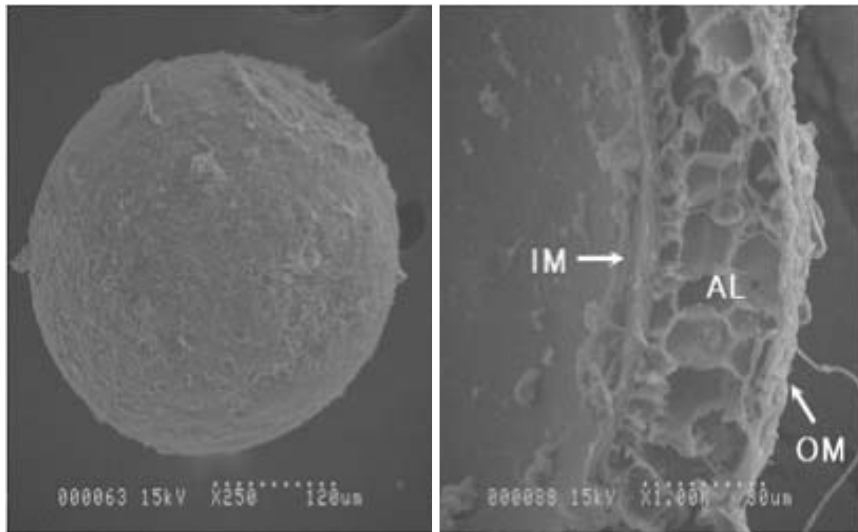


Fig. 1. Cross section of the eggshell of *T. longicaudatus*. IM, inner membrane; OM, outer membrane; AL, alveolar layer.

물속에 산란된 알은 반드시 일정기간의 건조기를 거친 후 다시 습윤상태가 되어야 부화와 성장이 일어난다. 물속에 산란된 알은 건조기를 거치지 않으면 계속 알 상태를 유지하게 된다. 알은 건조(desiccation)에 대한 내성이 강하여 극단적으로 건조한 환경에서도 생존할 수가 있다 (Longhurst, 1955; Thiel, 1963; Brendonck, 1996). 이 때 알은 내막, 공기층(alveolar layer) 및 외막에 의하여 외부 요인(건조, 자외선, 압력 등)으로부터 보호된다 (Brendonck, 1996; Fryer, 1996; Belmonte, 1998). 긴꼬리투구새우의 알의 공기층(alveolar layer)은 물속에서 액체로 채워져 있다가 건조기간을 거치면서 점차 액체가 빠져나가고 공기로 채워진다 (Fig. 1). 긴꼬리투구새우의 부화 과정에서 또 다른 특이 사항은 물속에 산란된 알이 건조-재습윤 환경이 되었더라도 전체의 알이 모두 한 번에 부화되는 것은 아니며, 일부의 알이 부화가 되고 남은 알은 계속 휴지상태를 유지하다가 건조-재습윤 환경을 2~3회 반복하는 동안 부화가 완료된다는 것이다 (Takahashi, 1977b). 이러한 부화 과정동안 일부의 알은 사멸하게 된다. 그러나 건조-재습윤 환경 이후 얼마의 알이 부화되는지, 얼마의 알이 사멸되는지, 그리고 알이 어느 정도의 기간까지 휴지상태를 유지할 수 있는지에 대해서는 아직까지 객관적이고 정확한 정보가 없는 실정이다.

긴꼬리투구새우는 부화 후 초기 2~3일 정도의 유생(nauplius) 시기에는 먹이를 먹지 않다가, 이후 성장 단계의 유생(juvenile) 시기가 되면서부터 유기퇴적물을 섭취하게 된다. 성적으로 성숙한 성체가 되면 유기물 및 동식물 성분의 먹이를 모두 섭식하는 잡식성이 된다. 투구새

우류는 부화 후 약 6일정도가 지나면 알을 생산할 수 있는 성체가 된다 (Fryer, 1988; Pennak, 1989; Weeks and Sassaman, 1990; Seaman *et al.*, 1991; Su and Mulla, 2001). 실험실 내에서 투구새우류의 수명은 약 14~40일 정도로 알려져 있다 (Weeks and Sassaman, 1990; Su and Mulla, 2001).

국내의 경우 긴꼬리투구새우는 멸종위기야생동물II급으로 지정·보호되고 있으나, 이 종에 대한 생물학적 연구 등이 거의 전무한 상태이다. 본 연구는 국가적 차원에서 주도하고 있는 차세대핵심환경기술개발사업 중 한국산 멸종위기동물의 보전과 복원의 일환으로 긴꼬리투구새우의 인공증식과 관련된 연구 내용 중 일부분으로 알의 부화에 미치는 온도의 영향을 파악하고자 실시되었다. 본 연구 결과는 화석생물인 긴꼬리투구새우에 대한 생태학적 기초자료를 축적하고 향후 이 종의 복원에 필요한 정보를 제공하는 데 기여할 수 있을 것으로 사료된다.

재료 및 방법

1. 시험재료 및 인공사육

실험에 사용된 재료는 경상북도 안동시에서 채집된 긴꼬리투구새우 (*Triops longicaudatus*)의 알을 사용하였다. 시료의 채집은 2006년 7월에 환경부로부터 멸종위기종에 대한 포획 허가를 받은 후 수행하였으며, Scoop net (mesh size 1 × 1 mm)을 이용하여 성체 중 가슴다리의 11

번째 부속지인 알주머니(egg-pouch)에 알이 있는 개체들을 선별하여 최대 20개체 이내로 포획하였다. 포획한 개체들은 인공사육을 위하여 18L의 플라스틱 용기에 서식지의 물을 담아 실험실의 사육용기로 옮겼다. 3개의 사육용기(600×300×350 mm)는 논에서 채취한 흙(soil)을 넣어 바닥 재료로 사용하였고 광원은 1,500 Lux를 유지하였다. 사육용기에 약 20 L 정도의 물을 넣고, 기포발생기(air pump)를 가동하였으며, 수온이 약 26~28°C 정도로 유지되었을 때 포획한 개체들을 방사하였다.

사육을 통하여 얻어진 알들은 흙과 함께 다른 용기로 옮겨서 직사광선을 받지 않는 곳에서 자연 건조시켰다. 용기 내 토양에 포함되어 있는 알을 몇 개의 군(group)으로 분리하기 위하여 일정량의 흙과 함께 여러 개의 또 다른 사육용기로 옮겨서 각 용기에 증류수 1L를 넣었다. 이때 물위에 뜨는 부유물을 체(sieve, mesh size 200 μm)로 걸러내는 방법(Su and Mulla, 2001)을 통하여 알만을 순수하게 분리하여 실험에 사용하였다.

2. 부화 실험

알의 부화 및 사육에 적합한 온도를 파악하기 위하여 순수 분리된 긴꼬리투구새우 알 30개를 각각 10°C부터 50°C 온도 범위까지 5°C 간격으로 환경설정된(광주기 24 L, 광도 1,500 Lux) 인큐베이터에 넣어 2회 반복실험을 수행하였다. 이러한 온도 설정(10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, 40°C, 45°C, 50°C)은 긴꼬리투구새우 알의 최적 부화 온도가 15~30°C라는 기존의 연구 결과(Zierold, 2006)를 확인하고, 또한 부화가 일어나지 않는 최저온도와 최고온도를 알아보려고 하였기 때문이다. 또한, 1시간 간격으로 알의 부화 유무를 육안으로 확인하여 알이 부화되었다고 판단되는 경우 해당 시료(nauplius)를 인큐베이터에서 꺼내어 해부현미경으로 개체 상태를 확인하였다.

알의 발육임계온도는 온도별 발육기간을 역수로 전환하여 발육속도를 구한 후 온도와의 직선회귀를 통하여 산출하였으며, 비선형발육속도모형으로는 Sharpe and DeMichele(1977)이 제안하고, Schoolfield et al.(1981)이 수정한 아래의 식을 이용하였다.

$$r(T) = \frac{RHO_{25} \frac{T}{298.15} \exp\left[\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]}$$

여기에서 r(T)는 절대온도(K)에서의 발육속도(1/발육

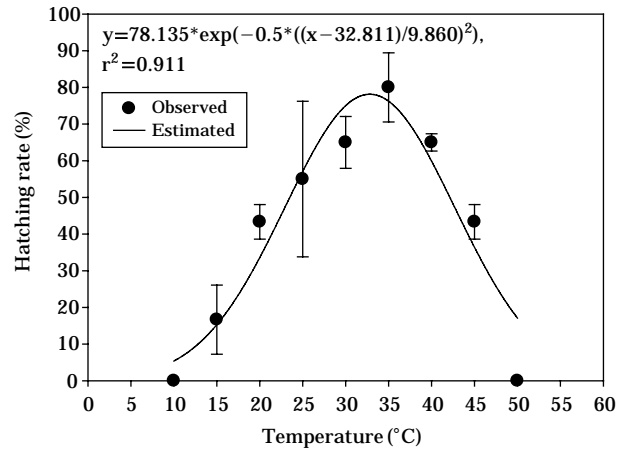


Fig. 2. Hatching rate of *T. longicaudatus* on each temperature condition.

기간)이고, R은 기체상수(1.987 cal degree⁻¹ mol⁻¹)이며, RHO25는 상온(25°C)에서의 평균발육속도이다. HA는 모델에서 가정한 속도조절효소(rate-controlling enzyme)가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도(K)이고, HL은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화이다. TH는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 정도로 활성을 저해 받게 되는 온도(K)이며, HH는 발육상온에서 이와 관련된 엔탈피의 변화를 의미한다. 매개변수의 추정은 Wagner et al.(1984)이 제시한 SAS프로그램을 이용하였다.

결 과

1. 최적부화온도

실험 결과 긴꼬리투구새우의 알은 인큐베이터 실험조건에서 10°C 및 50°C에서는 부화 현상이 일어나지 않았으나, 이들 온도를 제외한 다른 온도의 인큐베이터에서는 모두 부화 현상이 발생하였다. 실험을 위해 설정된 온도 조건 중 가장 높은 부화 성공률을 보인 온도는 35°C이었고, 실험에 사용된 30개의 알 중에서 24.0(±2.83)개가 부화에 성공하여 평균 부화 성공률이 80.0(±9.43)%로 나타났다(Fig. 2). 35°C, 40°C 및 45°C 등 비교적 고온에서 사육된 알의 경우 첫 부화가 일어나는데 평균 5.3시간이 걸렸으며, 부화기간은 각각 5, 4, 3시간으로 비교적 짧은 시간에 집중적으로 부화되었다. 그런데 40°C와 45°C에서의 부화 성공률은 35°C에서 보다는 낮았다. 반면에 낮은 온도 조건의 경우(15°C, 20°C, 25°C) 상대적으로 첫

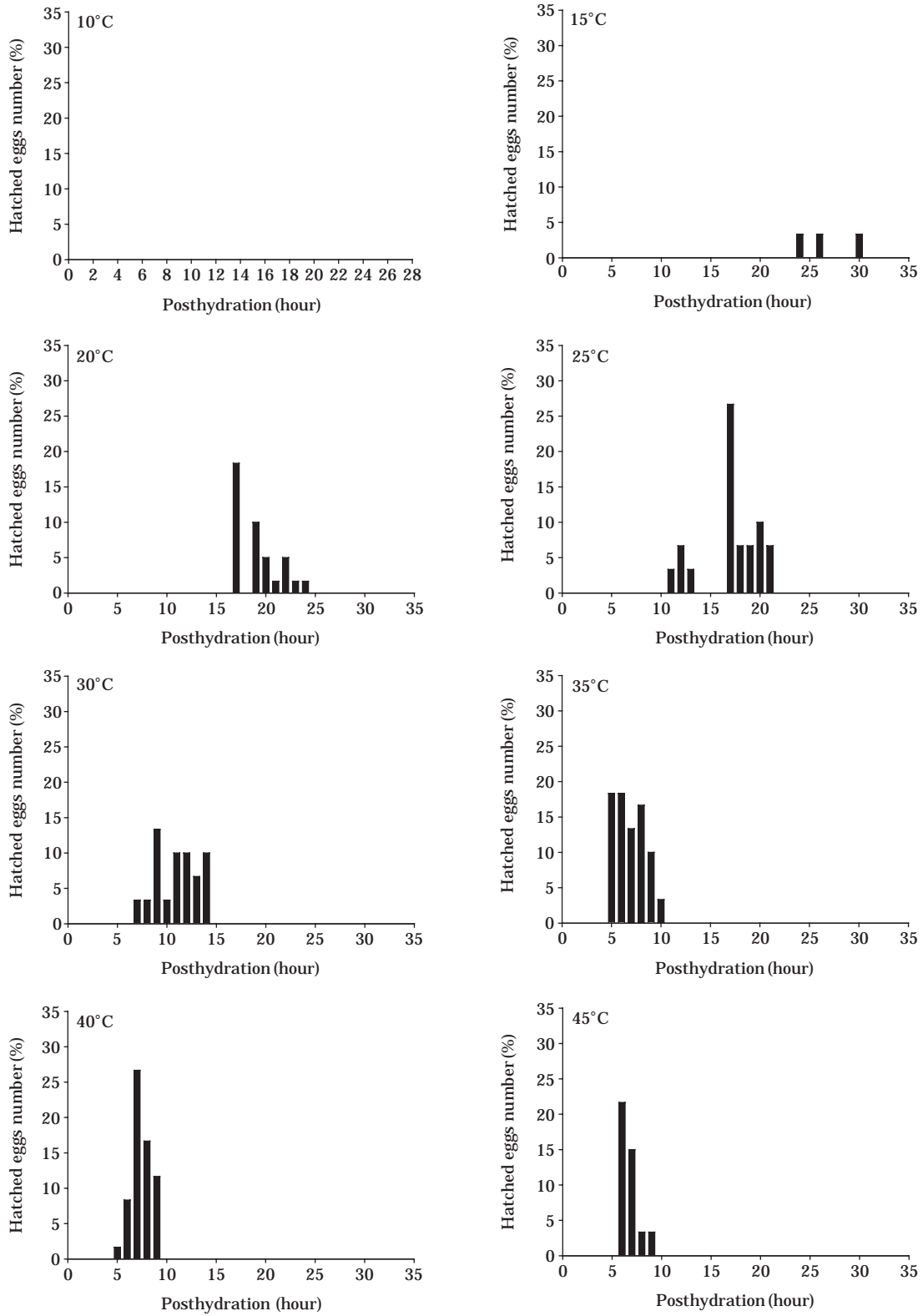
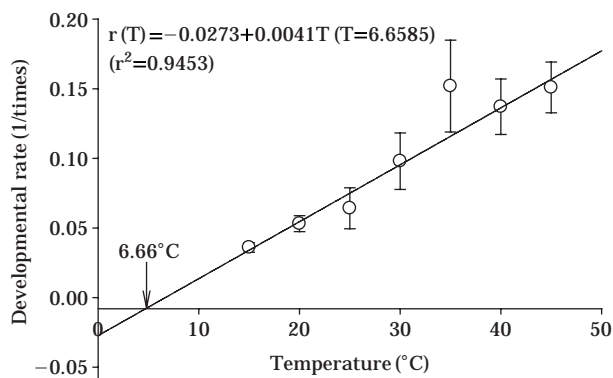


Fig. 3. Hatching rate of *T. longicaudatus* by each temperature and posthydration.

Table 1. Hatching rate of *T. longicaudatus* on each temperature condition.

Water temperature (°C)	Mean egg number	Hatched success (%)	H ₀	H ₅₀	H ₁₀₀	Hatched duration (hour)
10	30	0.00 (±0.00)	—	—	—	—
15	30	16.67 (±9.43)	25	27	31	6
20	30	43.33 (±4.71)	17	19	24	7
25	30	55.00 (±21.21)	11	14	18	7
30	30	65.00 (±7.07)	7	11	14	7
35	30	80.00 (±9.43)	5	7	10	5
40	30	65.00 (±2.36)	5	7	9	4
45	30	43.33 (±4.71)	6	7	9	3
50	30	0.00 (±0.00)	—	—	—	—

H₀ : Hatching initiation, H₅₀ : Hatching turnover, H₁₀₀ : Hatching termination

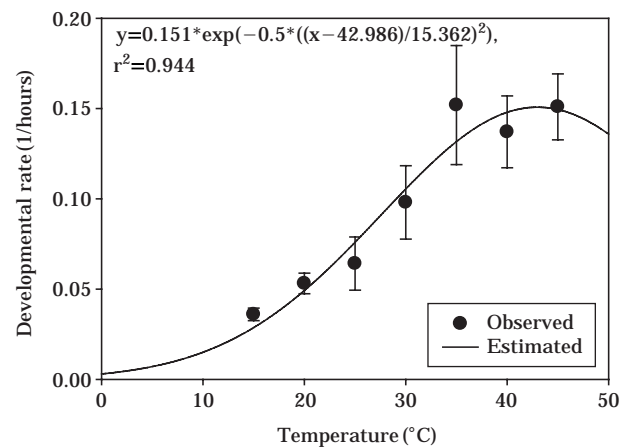
**Fig. 4.** The derived thermal threshold for egg hatching.

부화시기도 늦었고 부화기간도 길었으며 부화 성공률도 낮은 것으로 나타났다(Fig. 3). 본 실험에서 부화가 일어난 최저 온도인 15°C의 경우 25시간이 경과한 후에 부화가 시작되었다(Table 1).

긴꼬리투구새우의 각 실험온도 조건에서의 알의 부화 성공률은 35°C에서 80.0 (±9.43)%로 가장 높게 나타났고, 30°C (65.0 ± 7.07%)와 40°C (65.0 ± 2.36%)에서 두 번째로 높게 나타났다. 반면에, 15°C에서는 16.7 (±9.43)%로서 가장 낮은 부화 성공률을 보였다(Table 1). 결과적으로 알의 첫 부화시기, 부화기간 및 부화 성공률을 종합적으로 고려하면 긴꼬리투구새우의 부화에 최적온도범위는 25~35°C인 것으로 판단되었다.

2. 발육임계온도

각 온도 조건에서 알의 부화실험을 통하여 부화율 및 부화시간에 대해 얻어진 정보를 바탕으로 긴꼬리투구새우 알의 저온 발육임계온도를 추정하여 보았으며, 결과는 6.66°C ($Y=0.0039398X-0.0258130$, $r^2=0.945$)로 나타났

**Fig. 5.** Egg developmental rate of *T. longicaudatus* on each temperature condition.

다(Fig. 4). 평균발육속도를 Schoolfield *et al.* (1981)과 Wagner *et al.* (1984)이 제시한 온도발육모델에 적용하여 비선형 회귀분석을 실시한 결과는 Fig. 5와 같다. 속도조절효소의 활성이 50%로 억제되는 온도인 TH는 44.2392°C이었으며, RHO25는 -273.0749°C, HA가 12594.1394°C, 그리고 HH가 33019.0289°C로 나타났다.

일반적으로 긴꼬리투구새우는 서식처에서 5~7월에 약 20~30일 정도 짧은 기간 동안 관찰된다. 안동지역의 경우 성장기간 동안의 평균온도는 21.9 (±2.2)°C이었다. 국내의 경우 긴꼬리투구새우는 서식지 조사 결과 대부분이 논(paddy fields)에서 발견되었고, 일부 자연적 또는 인위적으로 형성된 웅덩이와 같은 불안정한 환경에서도 서식하는 것으로 나타났다. 이들 국내 출현종의 경우 수컷개체가 발견되지 않아 대부분 자웅동체의 개체군이 서식하는 것으로 추정된다. 긴꼬리투구새우는 화학물질(제초제, 살충제 등)에 영향을 받는 것으로 알려져 있으나

어느 정도 영향을 받는지에 대해서는 자료가 없는 실정이다. 따라서 이 종에 대한 보전 및 복원을 위해서 전국적 분포, 서식처 특성, 독성학적 연구 등 생태 전반에 걸쳐 추가적인 연구가 필요할 것으로 사료된다.

고 찰

긴꼬리투구새우의 알은 물속에 산란된 후 서식처가 건조되었다가 다시 물이 차게되면 몇 일내에 부화하게 되는데, 이때 전체 산란된 알 중 일부만 부화하고 대부분은 부화되지 않은 상태로 생존하게 된다. 부화하지 않고 남은 알들은 다시 몇 번의 건조-습윤 과정을 거치면서 부화가 완료된다 (Takahashi, 1997). 이러한 생존전략방법은 변화를 예측할 수 없는 환경상태에서 긴꼬리투구새우의 개체군을 유지하기 위한 독특한 생존전략이라 할 수 있다 (Takahashi, 1997). 이러한 긴꼬리투구새우는 국내에서 멸종위기야생동물II급에 해당하는 생물종으로서 그 희귀성과 함께 현존하는 화석생물이라는 점에서 연구 대상으로서의 가치가 큰 것으로 사료된다. 본 연구는 긴꼬리투구새우의 부화율 등을 알아보기 위하여 실험실내에서 여러 온도 조건으로 설정된 인큐베이터 (LCC-420LP)를 사용하여 인공사육을 실시하였다. 멸종위기야생동물 중 담수무척추동물을 소재로 온도가 부화에 미치는 영향을 파악하기 위한 실험으로 김 등 (2006)의 연구가 있다. 김 등은 곤충류 중에 습지에 서식하는 꼬마잠자리의 부화양상을 연구하였는데, 꼬마잠자리는 최적온도인 30°C에서 산란 후 7일에서 22일까지 총 16일 동안 알이 모두 부화하는 것으로 밝혀졌다. 긴꼬리투구새우 알을 사용한 본 연구에서는 부화에 필요한 일정의 환경조건이 기충족되면 최적온도인 35°C에서 5시간 후부터 부화가 시작되어 10시간 정도가 되면 부화가 완료되는 것으로 확인되었다. 생태적 특성이 다른 꼬마잠자리와 비교하는 것에 대한 적합성 검토 여부를 떠나 긴꼬리투구새우는 상대적으로 매우 빠른 시간 내에 부화가 시작되고 완료된다는 사실을 알 수 있었다. 긴꼬리투구새우의 부화온도범위는 15~45°C로 비교적 넓은 온도범위였는데, 이는 이들이 일시적으로 형성되는 불안정한 서식환경에서 살아남기 위한 생존전략이라 할 수 있다 (Scholnick, 1995). 그러나 긴꼬리투구새우는 35°C 이상의 온도가 지속적으로 유지될 경우 부화한 개체들은 대부분 수 시간 내에 사멸하는 것으로 나타났다. 즉, 높은 온도는 이들의 부화에는 지장이 없으나 생존에는 불리한 환경조건임을 알 수 있었다. 결론적으로 본 연구를 통하여 긴꼬리투구새우의 알이 부

화하는데 최적인 온도범위는 25~35°C 정도임을 확인할 수 있었고, 이러한 온도는 계절적인 요소를 고려할 경우 여름철 수온 정도임을 알 수 있었다.

국내에 서식하는 긴꼬리투구새우의 출현시기는 봄에서 여름으로, 이 시기는 국내 영농 여건상 서식처에 인위적인 간섭이 많은 때이다. 따라서 멸종위기야생동물II급 종인 긴꼬리투구새우에 대한 서식처의 보전 및 복원과 관련하여 이들이 출현한 농경지나 일시적으로 조성된 웅덩이 등과 유사한 대체서식지를 조성하는 것도 매우 의미 있는 일이라 판단된다. 또한 긴꼬리투구새우 전반에 관한 연구가 진전됨으로써 생태학적 특성뿐만 아니라 현존하는 화석생물의 진화적 기원을 밝히는 것도 매우 중요하리라 사료된다.

적 요

긴꼬리투구새우 알의 온도별 부화율을 파악하기 위하여 여러 온도조건 (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50°C)으로 설정된 인큐베이터에서 실험을 수행하였다. 실험재료로 사용된 긴꼬리투구새우의 알은 2006년 7월 경상북도 안동시 일대의 농경지에서 포획한 것이다. 부화 성공률은 35°C에서 80.0 (±9.43)%로 가장 높게 나타났다. 온도조건 중 10°C와 50°C에서는 부화 현상이 일어나지 않았다. 본 연구 결과 긴꼬리투구새우의 부화 최저임계온도는 6.66°C, 최적 부화 온도는 35°C로 나타났으며, 부화 가능 온도 범위는 15~45°C로 비교적 넓은 것으로 확인되었다.

사 사

본 연구는 환경부 차세대핵심연구사업 (과제번호 052-081-048)에 의하여 수행되었습니다.

인 용 문 헌

- 김동진, 염진화, 윤태중, 배연재. 2006. 꼬마잠자리 (*Nannophya pygmaea* Rambur: Libellulidae, Odonata) 알의 부화에 미치는 온도의 영향. 한국응용곤충학회지 45(3): 381-383.
- 윤성명, 김 원, 김훈수. 1992. 한국산 투구새우류 1종, *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846) (배갑 목, 투구새우 과)의 재기재. 한국동물분류학회지 특간 3: 59-66.
- Akita, M. 1976. Classification of Japanese tadpole shrimps. *Zool. Mag.* 85: 237-247.

- Belmonte, G. 1998. Resurrection and time travelling: diapause in crustaceans (and others). *Trends Ecol. Evol.* **13**: 4-5.
- Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: What we can learn from large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* **320**: 85-97.
- Fryer, G. 1988. Studies on the functional morphology and biology of Notostraca (Crustacea: Branchiopoda). Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. *Biological Sciences* **321**: 27-124.
- Fry-Obrien, L.L. and M.S. Mulla. 1996. Optimal conditions for rearing the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae), a biological control agent against mosquitoes. *Journal of American Control Association* **12**(Part 1): 446-453.
- Kelber, K.-P. 1999. *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas. Trias, eine ganz andere Welt: Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter, pp. 383-394.
- Linder, F. 1952. Contributions to the morphology and taxonomy of the Branchiopoda Notostraca, with special reference to the North American species. *Proc. U.S. natn Mus.* **102**: 1-69.
- Longhurst, A.R. 1955. A review of the Notostraca. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **3**: 1-57.
- Nicole, M. Harings. 2008. Behavioral and morphological ontogeny of the tadpole shrimp *Triops longicaudatus* (LeConte) (Notostraca: Triopsidae). Dissertation for the degree Master of Science. Biology Eastern New Mexico University. 58pp.
- Pennak, R.W. 1989. Fresh-Water Invertebrates of the United States: Protozoa Mollusca. Third Edition. John Wiley and Sons, Inc., New York. pp. 803.
- Seaman, M.T., D.J. Kok, B.J. von Schichting and A.J. Kruger. 1991 Natural growth and reproduction in *Triops granarius* (Lucas) (Crustacea: Notostraca). *Hydrobiologia* **212**: 87-94.
- Scholnick, D.A. 1995. Sensitivity of metabolic rate, growth, and fecundity of tadpole shrimp *Triops longicaudatus* (LeConte) (Crustacea: Notostraca). *Wasmann Journal of Biology* **36**: 116-126.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe and C.E. Magnuson. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on reaction rate theory. *J. Theor. Biol.* **88**: 719-731.
- Su, T. and M.S. Mulla. 2001. Ecological of nutritional factors and soil addition on growth, longevity and fecundity of the tadpole shrimp *Triops newberryi* (Notostraca: Triopsidae), a potential biological control agent of immature mosquitoes. *Journal of Vector Ecology* **26**: 43-50.
- Takahashi, F. 1975. Effect of light on the hatching of eggs in *Triops granarius* (Notostraca: Triopsidae). *Environmental Control in Biology* **13**: 29-33.
- Takahashi, F. 1977a. Pioneer life of the tadpole shrimps, *Triops* spp. (Notostraca: Triopsidae). *Applied Entomology and Zoology* **12**: 104-117
- Takahashi, F. 1977b. *Triops* spp. (Notostraca: Triopsidae) for the biological control agent of weeds in rice paddies in Japan. *Entomophaga* **22**: 351-357.
- Takahashi, F. 1977c. Generation carryover of a fraction of population members as an animal adaptation to unstable environmental conditions. *Research on Population Ecology* **18**: 235-242.
- Thiel, H. 1963. Zur Entwicklung von *Triops cancriformis* BOSC. *Zool. Anz.* **170**: 62-68.
- Thiéry, A. 1996. Large branchiopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) from temporary inland waters of the Arabian Peninsula. Fauna of Saudi Arabia, pp. 37-98.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield and R.N. Coulson. 1984. Modeling insect development rate: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **77**: 208-225.
- Wallossek, D. 1993. The Upper Cambrian Rehbachiella and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata*. **32**: 1-202.
- Weeks, S.C. and C. Sassaman. 1990. Competition phenotypically variable and uniform populations of the tadpole shrimp *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae). *Oecologia* **82**: 552-559
- Zierold, T. 2006. Morphological variation and genetic diversity of *Triops cancriformis* (Crustacea: Notostraca) and their potential for understanding the influence of post-glacial distribution and habitat fragmentation. Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades. Doter rerum naturalium. 212pp.

(Manuscript received 26 November 2008,
Revision accepted 21 February 2009)