

Jürgen Kappel

**Ichnofossilien im Campanium des südöstlichen
Münsterlandes**

2003

Vorbemerkung

Die vorliegende Veröffentlichung entspricht inhaltlich im wesentlichen der in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität Ende 2002 eingereichten Dissertation.

Dem neustem Kenntnisstand angepasst, wird in dieser Arbeit erstmals die hochdiverse und exzellent erhaltende Ichnofauna aus dem Obercampanium der Beckum- und Vorhelm-Schichten (SE-Münsterland) detailliert und vollständig beschrieben. Die Untersuchungen erstreckten sich über den Zeitraum der Jahre 1999-2001 und wurden im Rahmen eines Projektes der ‚Paläontologischen Denkmalpflege Westfalen-Lippe‘ durchgeführt.

Aus der untersuchten Kalk-Mergel Schichtenfolge, die durch kalziklastische debritische und turbiditische Ablagerungen charakterisiert sind, werden insgesamt über 40 Ichnotaxa beschrieben. Davon werden zwei neue Ichnogenera und sechs neue Ichnospezies aufgestellt.

Bedingt durch die wirtschaftliche Nutzung der untersuchten Gesteine zur Zementherstellung, eröffneten die seinerzeit im Betrieb befindlichen neun Tagebaue eine hervorragende Aufschluss-situation. Diese ermöglichte neben dem Studium vertikaler Verteilungsmuster auch die intensive Untersuchung lateraler Verzahnungen hinsichtlich Sedimentologie, Ichnologie und Ökologie.

Diskutiert werden Taphonomie, Ökologie und Ethologie möglicher Erzeuger dieser Spurenfossilien, die räumliche und zeitliche Ausbildung und Entwicklung von verschiedener Spurengefügen, sowie deren steuernde Mechanismen. Zudem wird die Abhängigkeit der Ausbildung eines Spurengefüges von der sedimentären Fazies in Hinblick auf paläoökologische, paläogeographische sowie sequenzstratigraphische Analysen bewertet.

Dank

Diese Arbeit wurde im Rahmen eines Projektes der ‚Paläontologischen Denkmalpflege Westfalen-Lippe‘ durchgeführt, die hierzu finanzielle Unterstützung gewährte. In diesem Zusammenhang schulde ich Herrn Dr. A. HENDRICKS, ohne dessen Engagement diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre, sowie Herrn Dr. D. GREGORCZYK meinen Dank. Für das Einverständnis der Readymix Zementwerke GmbH & Co KG, der Phoenix Zementwerke, Krogbeumker GmbH & Co KG, der Dyckerhoff Zement GmbH, des Portland-Zementwerkes Bosenberg Bucker-Flürenbrock GmbH & Co. KG sowie der Anneliese Zementwerke AG zum Betreten ihrer Steinbrüche möchte ich mich bedanken. Für die Durchführung der Karbonatmessung bedanke ich mich zudem bei Herrn A. HARTING (Phoenix Zementwerke) herzlich.

Frau M. LOEVENICH und Herr M. GROHE sei für Zeichenarbeiten gedankt. Ebenfalls bedanke ich mich bei Frau I. REINICKE für die Fotoarbeiten. Für konstruktive Diskussionen hinsichtlich paläontologischer, sedimentologischer und ichnologischer Fragestellungen danke ich Herrn Dr. J. WELLE und Herrn Prof. Dr. R. T. BECKER. Für die Geduld und Lösung nomenklatorischer und taxonomischer Probleme sei Herrn Dr. M. BERTLING gedankt, dessen wertvolle Hinweise unverzichtbar für die Erstellung dieser Arbeit waren. Nicht zuletzt möchte ich Herrn Prof. Dr. F. STRAUCH meinen Dank bekunden, der mich bei der Fertigstellung dieser Dissertation betreute und dessen Rat mir stets eine wichtige Hilfe war.

Inhalt

Vorbemerkung.....	2
Dank	2
Inhalt.....	3
Kurzfassung.....	7
Abstract	7
1. Einleitung	8
2. Stand der Forschung	8
3. Geologischer Rahmen	9
4. Geologische Entwicklung	10
5. Lithostratigraphische Gliederung der Schichtenfolge	10
5.1. Untercampanium.....	10
5.1.1. Stromberg-Schichten.....	10
5.2. Obercampanium.....	11
5.2.1. Beckum-Schichten.....	11
5.2.2. Vorhelm-Schichten.....	13
6. Lithotypische Gliederung	14
6.1. Kalkbänke.....	14
Allgemeines.....	14
6.1.1. Turbidite.....	15
6.1.2. Debrite.....	15
Debrite der Unteren Beckum-Schichten.....	16
Debrite der Oberen Beckum- und Vorhelm-Schichten.....	16
6.1.3. Leitbänke - Amalgamierte Schichten.....	16
Deelbank.....	18
Kiebitzbank.....	19
Griesebank.....	19
Klipperbank.....	19
6.2. Pelagite.....	19
6.2.1. Mergelkalke.....	19
6.2.2. Kalkmergel.....	20
6.2.3. Mergel.....	20
7. Biostratigraphische Gliederung und Korrelation	20
8. Aufschlussituation	22
9. Arbeitsmethodik	22
10. Klassifikation	24
10.2. Ethologisch-ökologische Klassifikation.....	24
10.3. Morphologische Klassifikation.....	24
10.4. Taphonomie.....	25
10.5. Toponomie.....	26
11. Taxonomischer Teil	26
11.1. Radiale und elliptische Strukturen.....	26
11.1.1. Propfenförmige Spurenfossilien.....	26
<i>Bergaueria</i> PRANTL 1945.....	26
<i>Bergaueria perata</i> PRANTL 1945.....	27
<i>Bergaueria</i> isp.....	28
11.1.2. Propfenförmig aneinandergereihte Spurenfossilien.....	28
<i>Solanichnium</i> PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991.....	28
<i>Solanichnium confinis</i> n. isp.....	29
11.2. Radiale Strukturen.....	30
<i>Circulichnis</i> VIALOV 1971.....	30
<i>Circulichnis montanus</i> VIALOV 1971.....	30

<i>Laevicyclus</i> QUENSTEDT 1881.....	31
<i>Laevicyclus mongraensis</i> VERMA 1970.....	31
<i>Monticulichnus</i> n. igen.	32
<i>Monticulichnus puteus</i> n. isp.	34
11.3. Einfache und verzweigte Strukturen.....	35
11.3.1. Vertikale Formen.....	35
<i>Skolithos</i> HALDEMAN 1840	35
<i>Skolithos linearis</i> (HALDEMAN 1840).....	36
11.3.2. Horizontale Formen.....	36
<i>Alcyonidiopsis</i> MASSALONGO 1856	36
<i>Alcyonidiopsis longobardiae</i> MASSALONGO 1856.....	38
<i>Planolites</i> NICHOLSON 1873.....	39
<i>Planolites montanus</i> RICHTER 1937	40
<i>Planolites beverleyensis</i> (BILLINGS 1862)	40
<i>Palaeophycus</i> HALL 1847	41
<i>Palaeophycus heberti</i> (DE SAPORTA 1872).....	41
<i>Palaeophycus</i> isp.	42
11.4. U-förmige Spuren	42
<i>Arenicolites</i> SALTER 1857	42
<i>Arenicolites statheri</i> BATHER 1925	42
<i>Laqueichnus</i> n. igen.....	43
<i>Laqueichnus baloffi</i> n. isp.....	43
11.5. Verzweigte Strukturen	44
11.5.1. Dendritisch verzweigte Formen	44
<i>Chondrites</i> STERNBERG 1833.....	44
<i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823).....	45
<i>Chondrites targionii</i> (BRONGNIART 1828).....	47
Bandchondriten (nach EHRENBERG 1941).....	49
11.5.2. Y- bis T-förmig verzweigte Formen.....	50
<i>Thalassinoides</i> EHRENBERG 1944	50
<i>Thalassinoides suevicus</i> (RIETH 1932).....	51
? <i>Thalassinoides paradoxica</i> (WOODWARD 1830).....	53
<i>Spongeliomorpha</i> DE SAPORTA 1887	53
<i>Spongeliomorpha sudolica</i> (ZARECZNY 1878).....	54
<i>Sinusichnus</i> GIBERT 1996.....	54
<i>Sinusichnus sinuosus</i> GIBERT 1996	55
<i>Sinusichnus priesti</i> n. isp.	56
11.6. Gebündelte Formen.....	57
<i>Phycodes</i> RICHTER 1850	57
<i>Phycodes palmatus</i> (HALL 1852)	57
11.7. Rosettenförmige Strukturen	58
11.7.1 Hypichnische, rosettenförmige Spuren.....	58
<i>Lorenzina</i> DE GABELLI 1900	58
cf. <i>Lorenzina plana</i> (KSIĄŻKIEWICZ 1968).....	59
11.7.2. Hypichnische sternförmige Strukturen.....	59
? <i>Dactyloidites</i> HALL 1886.....	59
? <i>Dactyloidites</i> cf. <i>ottoi</i> (GEINITZ 1849).....	59
11.7.3. Endichnische rosettenförmige Strukturen.....	62
? <i>Glockerichnus</i> PICKERILL 1982	62
? <i>Glockerichnus</i> isp.	63
11.7.4. Verkettete, sternförmige Strukturen.....	64
<i>Sidichnus</i> n. igen.....	64
<i>Sidichnus catena</i> n.isp.	64
11.8. Spreitenstrukturen.....	65
11.8.1. U-förmige Spreitenbauten	65
<i>Rhizocorallium</i> ZENKER 1836	65

<i>Rhizocorallium jenense</i> ZENKER 1836	66
<i>Zoophycos</i> MASSALONGO 1855	68
<i>Zoophycos</i> cf. <i>velum</i> (VANUXEM 1842).....	71
<i>Zoophycos</i> isp.	71
11.8.2. Kammförmige Spreitenstrukturen	72
<i>Lophoctenium</i> RICHTER 1850	72
? <i>Lophoctenium</i> isp. A	73
? <i>Lophoctenium</i> isp. B	73
11.9. Gemischte Strukturen.....	73
<i>Phymatoderma</i> BRONGNIART 1849	73
<i>Phymatoderma granulatum</i> (SCHLOTHEIM 1822) BRONGNIART 1849	73
11.10. Spiralige Strukturen	74
11.10.1. Waagrecht verlaufende Spiralen	74
<i>Helicodromites</i> BERGER 1957	74
<i>Helicodromites mobilis</i> BERGER 1957.....	74
<i>Helicorhaphe</i> KSIAŹKIEWICZ 1961	76
<i>Helicorhaphe tortilis</i> KSIAŹKIEWICZ 1970.....	76
11.11. Biseriale, hypichnische Reihen unbekannter Genese.....	77
<i>Hostynichnium</i> PLIČKA & SIRÁŇOVÁ 1989.....	77
? <i>Hostynichnium</i> isp.	77
Rollmarken.....	79
Mögliche Genese der alternierenden Strukturen als Rollmarke	79
11.13. Gewundene und mäandrierende Strukturen	79
11.13.1. Einfache gewundene Strukturen	80
<i>Helminthopsis</i> HEER 1877	80
<i>Helminthopsis abeli</i> KSIAŹKIEWICZ 1977	81
11.13.2. Uhrglasförmige Strukturen	82
<i>Taenidium</i> HEER 1877	82
<i>Taenidium cameronensis</i> (BRADY 1947).....	83
<i>Taenidium</i> cf. <i>diesingi</i> (UNGER 1850).....	84
11.13.3. <i>Nereites</i> -Gruppe	85
<i>Dreginozoum</i> VON DER MARCK 1894.....	85
<i>Dreginozoum beckumensis</i> VON DER MARCK 1853	87
11.13.3. <i>Cosmorhaphe</i> -Gruppe	88
<i>Cosmorhaphe</i> FUCHS 1895	88
<i>Cosmorhaphe</i> isp.	89
<i>Flexorhaphe</i> n. igen.....	90
<i>Flexorhaphe crassa</i> (HEER 1877).....	91
11.14. Netzwerke	92
11.14.1. Unregelmäßige Netzwerke	92
<i>Megagraption</i> KSIAŹKIEWICZ 1968	92
<i>Megagraption irregulare</i> KSIAŹKIEWICZ 1968	93
<i>Megagraption submontanum</i> (AZPEITIA MOROS 1933).....	94
<i>Megagraption fornicatus</i> n. isp.....	95
11.14.2. Regelmäßige Netzwerke.....	96
<i>Paleodictyon</i> MENEGHINI 1850	96
Ichnosubgenus <i>Glenodictyum</i> VON DER MARCK 1863	98
<i>Paleodictyon (Glenodictyum) minimum</i> SACCO 1888.....	98
<i>Paleodictyon (Glenodictyum)</i> cf. <i>maximum</i> (EICHWALD 1868).....	99
<i>Paleodictyon (Glenodictyum) hexagonum</i> VON DER MARCK 1863	99
<i>Paleodictyon (Glenodictyum) italicum</i> VIALOV & GOLEV 1966.....	100
12. Ichnofossilvergesellschaftungen	101
12.1. Allgemeines	101
12.2. Sedimentologischer Kontext.....	101
12.3. Stratigraphische Verteilung der Ichnofauna.....	102
12.3.1. Stromberg-Schichten	102

12.3.2. Beckum-Schichten.....	102
Untere Beckum-Schichten.....	102
Grundbänke	102
Schlag- und Griesebank.....	104
Möllerbänke.....	104
Nünningsbänke.....	104
Obere Beckum-Schichten.....	104
12.3.3. Vorhelm-Schichten.....	104
13. Ichnofazies.....	105
14. Spurengilden, Paläoichnozöosen und Biesiedlungsstrategien.....	106
14.1. Gilden.....	106
14.1.1. <i>Paleodictyon</i> -Gilde.....	106
Räumliche Verteilung.....	106
Ökologie.....	108
14.1.2. <i>Chondrites</i> -Gilde.....	109
14.1.3. <i>Chondrites-Paleodictyon</i> -Paläoichnozöose.....	109
14.1.4. <i>Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium</i> -Gilde.....	110
14.1.5. <i>Spongiomorpha-Monticulichnus</i> -Gilde.....	111
14.1.6. <i>Sidichnus-Laqueichnus-Helicodromites</i> -Gilde.....	112
14.1.7. <i>Phymatoderma-Taenidium</i> -Gilde.....	112
15. Spurengefüge in den Beckum- und Vorhelm-Schichten und deren Genese.....	113
15.1. Allgemeines zu Stockwerkbau und Durchkreuzungsbeziehungen.....	113
15.2. Untere Beckum-Schichten.....	114
15.2.1. Debrite.....	114
Spurengefüge gering mächtiger Debrite.....	114
Spurengefüge mächtiger Debrite.....	114
15.2.2. Amalgamierte Ablagerungen.....	115
15.2.3. Turbidite.....	118
15.3. Obere Beckum- und Vorhelm-Schichten.....	120
15.3.1. Stockwerkgefüge.....	121
Landbank 8.....	121
Landbank 10.....	122
16. Kontrollierende Faktoren der Ichnofossilvergesellschaftungen.....	125
16.1. Sedimentation und Verfügbarkeit von Nährstoffen.....	125
16.2. Sauerstoff.....	127
17. Ichnofauna der Beckum- und Vorhelm-Schichten im Kontext vergleichbarer Spurenfossilvergesellschaftungen.....	129
18. Zyklen und Sequenzstratigraphie.....	130
18.1. Allgemeines.....	130
18.2. Paläogeographische Situation.....	132
18.3. Paläoklima.....	133
18.4. Sequenzstratigraphie.....	135
19. Zusammenfassung.....	136
20. Literatur.....	139

Tafeln

Glossar

Anhang

Anlagen

Kurzfassung

Diese Arbeit behandelt eine Vielzahl gut erhaltener Ichnofossilien des Obercampanium der südöstlichen Münsterländer Kreidemulde im Raum Beckum/Ennigerloh. Die Mehrzahl der Taxa wird erstmalig aus diesen Sedimenten vorgestellt. Die untersuchten Spurenfossilien lassen sich 48 Ichnospezies zuordnen.

Mit *Solanichnium confinis* n. isp.; *Monticulichnus puteus* n. igen., n. isp.; *Laqueichnus baloffi* n. igen., n. isp.; *Sinusichnus priesti* n. isp.; *Sidichnus catena*, n. igen., n. isp. und *Megagraption fornicatum* n. isp. sind sechs neue Ichnospezies aufgestellt. Neben den drei neuen Gattungen *Monticulichnus*, *Laqueichnus* und *Sidichnus* wird zudem mit *Flexorhapse* n. igen. ein weiteres neues Ichnogenus definiert.

Die hier aufgeschlossene Kalk-Mergel-Wechselfolge der Beckum- und Vorhelm-Schichten ist durch kalziklastische, debritische und turbiditische Schüttungen in feinkörnige pelagische Mergel charakterisiert. Sedimentologische Befunde weisen auf ein südöstlich gelegenes Liefergebiet, dem Lippstädter Gewölbe hin. Im Wesentlichen der *Nereites*-Ichnofazies zugehörig, fußt die Ausbildung der Ichnofauna hauptsächlich auf sedimentologische Parameter. Ist die Ichnofossilvergesellschaftung der Pelagite durch eine reichhaltige Graptoglyphen-Fauna und *Chondrites* charakterisiert, die eine ruhige und kontinuierliche Sedimentakkumulation dokumentieren, so bildet sich mit Schüttung der Debrite und Turbidite, und der damit verbundenen Zufuhr von Nährstoffen, eine durch Fodichnia (*Zoophycos*, *Dreginozoum*, *Rhizocorallium*) dominierte Spurenfossilvergesellschaftung aus. Diese wandelt sich mit zunehmender Lithifizierung zu einem durch Domichnia (*Thalassinoides*, *Spongiomorpha*, *Monticulichnus*) geprägten Spurengefüge.

Die Calcisphaeren-führenden Debrite und Turbidite der untersuchten Schichtenfolge zeigen insgesamt einen „fining-upward“-Trend. Dieser lässt auf eine Veränderung des Ablagerungsraumes von einer Hangfazies (Beckum-Schichten) in eine tiefere Beckenfazies (Vorhelm-Schichten) schließen. Vertikale Veränderungen in der Ausbildung der Ichnofauna untermauern diesen Trend.

Abstract

A vast number of well-preserved ichnofossils is described from Upper Campanian sediments of the south-eastern part of the Cretaceous Münster Basin near Beckum/Ennigerloh. The majority of the presented taxa is documented for the first time from these strata. The examined trace fossils are assigned to 48 ichnospecies. *Solanichnium confinis* n. isp.; *Monticulichnus puteus* n. igen., n. isp.; *Laqueichnus baloffi* n. igen., n. isp.; *Sinusichnus priesti* n. isp.; *Sidichnus catena*, n. igen., n. isp. and *Megagraption fornicatum* n. isp. are introduced. Another new genus, *Flexorhapse* n. igen. is defined.

The exposed Beckum and Vorhelm Formations consist of an alternation of debritic and turbiditic limestone layers and pelagic marls. The source of the allochthonous debrites and turbidites is located in the Lippstadt Dome, southeast of the study area. Dominated by trace fossils of the *Nereites*-ichnofacies, the assemblage is mainly controlled by sedimentary characteristics. Calm conditions, represented in the marly interbeds between the limestones, lead to a trace fossil assemblage composed of diverse graptoglyphids and *Chondrites*. Debrite- and turbidite flows and the associated input of nutrients, cause a Fodichnia dominated trace fossil assemblage with *Zoophycos*, *Dreginozoum* and *Rhizocorallium*. In the course of increasing lithification, Domichnia (*Thalassinoides*, *Spongiomorpha*, *Monticulichnus*) successively replace the previous ichnofabric.

The calcisphere-rich debrites and turbidites of the analyzed sedimentary succession generally show a “fining-upward” tendency. This trend fixes a change of the depositional environment from slope-facies into a deeper basin facies. The vertical changes of the ichnofaunal associations further substantiate this trend.

1. Einleitung

In dieser Arbeit, die in dem Zeitraum der Jahre 1999-2002 im Rahmen eines Projektes der ‚Paläontologischen Denkmalpflege Westfalen-Lippe‘ durchgeführt wurde, wird erstmals die hoch diverse und exzellent erhaltende Ichnofauna aus dem Obercampanium der Beckum- und Vorhelm-Schichten (SE-Münsterland) detailliert und vollständig beschrieben.

Bedingt durch die wirtschaftliche Nutzung der Gesteine zur Zementherstellung, eröffneten die derzeit in Betrieb befindlichen neun Tagebaue eine hervorragende Aufschlussituation. Diese ermöglicht neben dem Studium vertikaler Verteilungsmuster auch die intensive Untersuchung lateraler Verzahnungen hinsichtlich sedimentologischer, ichnologischer und paläoökologischer Fragestellungen.

Aus der untersuchten Kalk-Mergel Schichtenfolge, die durch kalziklastische debritische und turbiditische Ablagerungen charakterisiert ist, werden insgesamt über 40 Ichnotaxa beschrieben. Davon werden zwei neue Ichnogenera und sechs neue Ichnospezies aufgestellt.

Diskutiert werden Taphonomie, Ökologie und Ethologie möglicher Erzeuger dieser Spurenfossilien, die räumliche und zeitliche Ausbildung und Entwicklung verschiedener Spurengefügen, sowie deren steuernde Mechanismen. Zudem wird die Abhängigkeit der Ausbildung eines Spurengefüges von der sedimentären Fazies in Hinblick auf paläoökologische, paläogeographische sowie sequenzstratigraphische Analysen beschrieben.

2. Stand der Forschung

Sowohl die santonen als auch die campanen Schichten des zentralen und südöstlichen Münsterlandes haben aufgrund der wirtschaftlichen Bedeutung der Kalke bzw. Mergel als Bausteine, Rohstoffe sowie ihrer Asphalt- und Strontianitlagerstätten schnell das Interesse von Geologen und Paläontologen geweckt. Sie bilden Ressourcen für die Ziegelherstellung und Branntkalkgewinnung (Vorläufer der heutigen Zementindustrie).

Im Raum Beckum/Ennigerloh zeugen noch heute alte unterirdische Stollen vom Strontianitbergbau. Strontianit wurde als Bleiche in der Zuckerherstellung sowie später auch als Bestandteil von Leuchtpurmunition verwendet. Branntkalköfen zur Eigenversorgung waren auf zahlreichen Gehöften anzutreffen und belegen die

frühe wirtschaftliche Nutzung der karbonatischen Sedimente in dieser Gegend.

Am Ende des 19. Jahrhunderts hat VON DER MARCK (1858, 1863, 1873, 1889) erste geologische und paläontologische Arbeiten über die Sedimente des Raumes Beckum/Sendenhorst veröffentlicht. Sein besonderes Interesse galt dem Fossilinhalt der Oberkreide-Schichten, wobei er als erster die einzigartigen und gut erhaltenen Fische in den Sendenhorst-Schichten beschrieb. Zudem stammen von ihm die ersten chemischen Analysen der Gesteine aus diesem Gebiet (VON DER MARCK 1855). HOSIUS & VON DER MARCK (1880, 1885) sowie ROEMER (1854) haben Beiträge zur Flora der westfälischen Kreide geliefert, in denen sie auch erstmals einzelne Spurenfossilien nennen.

Eine erste, detaillierte, bio- und lithostratigraphische Gliederung der Beckumer Gegend stammt von GIERS (1934). Er wertete neben zahlreichen Profilaufnahmen umfangreiches Fossilmaterial aus und lieferte genauere Untersuchungen der Rutschmassen (Bärstein-Horizonte). Bei der biostratigraphischen Einteilung griff er auf die Gliederung der Mukronatenkreide in den Baumbergen zurück, die von SCHLÜTER (1872, 1876) veröffentlicht wurde. Die Spurenfossilien wurden von GIERS (1958, 1964) nur gestreift, viele seiner Ansicht nach „problematische Reste organischen Lebens“ ließ er jedoch außen vor.

Eine erste Übersicht über die Spurenfossilien in den Beckum-Schichten gab HÄNTZSCHEL (1964). Er beschrieb einige Funde in den Beckum-Schichten und diskutierte im Anschluss die Frage, ob die Ichnofazies dieser Einheit der einer Flysch- bzw. flyschartigen Sedimentation entspricht. Zusammenfassend stellte er fest, dass die „bisher noch unvollständigen Kenntnisse nicht ausreichen, um einem bestimmtem Physio- noch Biotop“ zu charakterisieren.

Mit weiterführenden Arbeiten über die Zyklik des Beckumer Campaniums befasste sich ARNOLD (1964a). VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) untersuchten schwerpunktmäßig die gradierten Schichten. ALBAT (1987) beschäftigte sich in seiner Diplomarbeit eingehend mit den Rutschmassen der Beckum- und Vorhelm-Schichten.

WOLF (1995) analysierte die allochthonen Sedimente der Beckum-Schichten bezüglich ihrer Sedimentationsprozesse, Paläogeographie und Faziesentwicklung. Eine detaillierte Bearbeitung der Ichnofossilien blieb bis heute jedoch aus.

3. Geologischer Rahmen

Die untersuchten oberkretazischen Sedimentgesteine der Stromberg, Beckum und Vorhelm-Schichten sind innerhalb des südöstlichen Münsterlandes im Raum Beckum-Ennigerloh in zahlreichen Steinbrüchen der dortigen Zementindustrie aufgeschlossen.

Die hier zu Tage tretenden Gesteine des Oberen und Unteren Campaniums sind Teil der Münsterländer Kreidemulde. In den Beckumer Bergen stellen sie, so wie die nördlicher gelegenen Baumberge die jüngsten geologischen Einheiten dar, die sich im Kern der Münsterländer Kreidemulde als Schichtstufen herausheben (Abb. 3.1).

Ruhrgebietes und des Sauerlandes diskordant. Die Grenze stellt eine Erosionsfläche dar, auf der das Kreidemeer sukzessive in südlicher Richtung transgredierte. Im Zentrum des Lippstädter Gewölbes, das einen Faltenbau quer zum variszischem Gebirge zeigt, wurden in mehreren Bohrungen devonische Massenkalke nachgewiesen (vgl. KREBS 1982).

Die östliche Begrenzung bildet das Egge-Gebirge, wo die mesozoischen Schichten der Münsterländer Kreidemulde auf jungkimmerisch dislozierten triassischen und jurassischen Sedimenten der Hessischen Senke und des Weserberglandes liegen. Am Teutoburger Wald sind die Münsterländer Oberkreidesedimente zum Teil nach Süden überkippt gelagert. Die Osning-Überschiebung

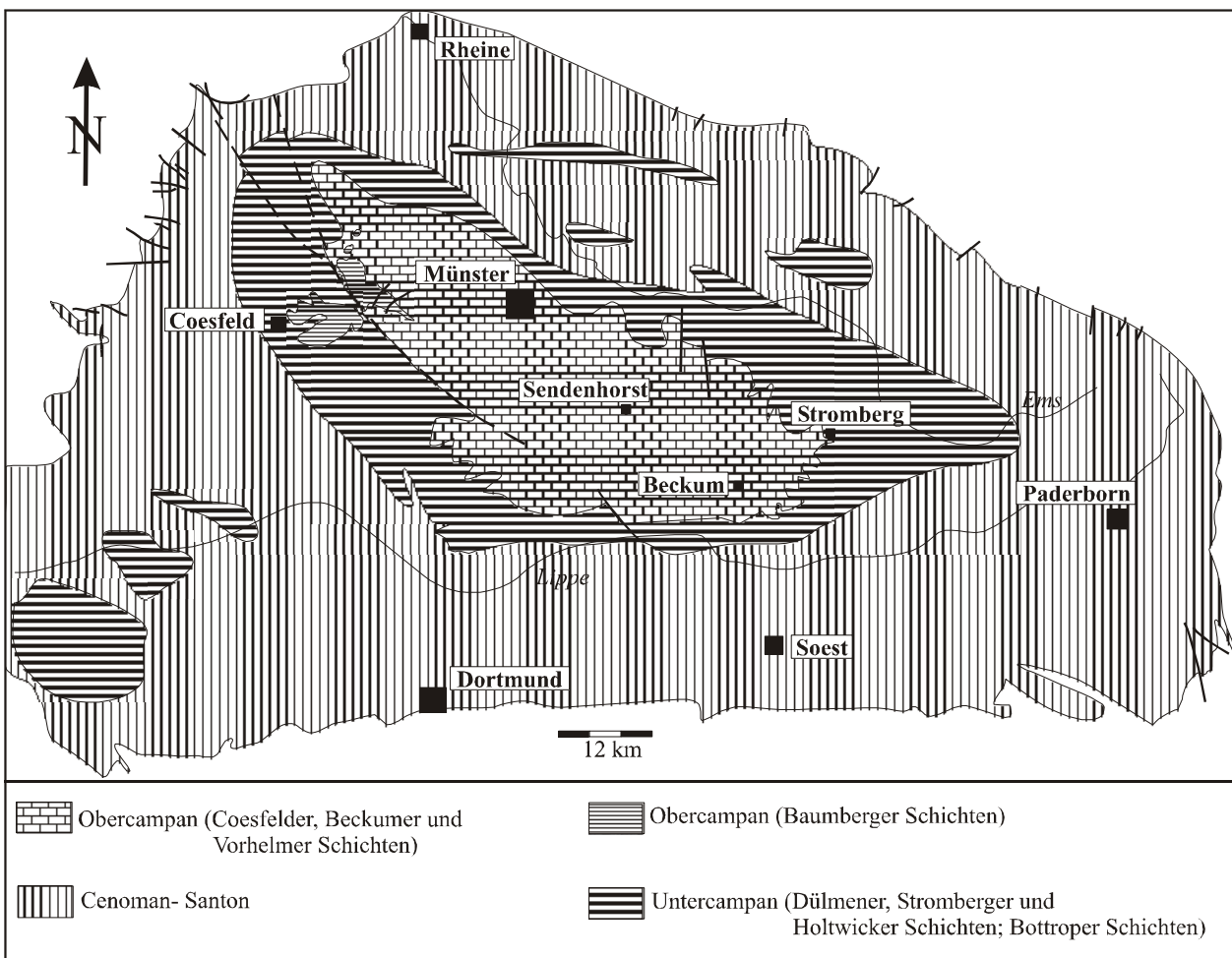


Abb. 3.1: Karte des Arbeitsgebietes mit der bisher kartierten Verbreitung des Unter- und Obercampaniums; leicht verändert nach RIEGRAF (1995).

Die Münsterländer Oberkreidemulde bildet eine Schüssel, die nach Westen und Nordwesten geöffnet ist und hier gegen die Holländische Triasplatte grenzt. Am Haarstrang im Süden und an der Paderborner Hochfläche im Südwesten überlagern die flach nach Norden einfallenden, oberkretazischen Gesteine der Münsterländer Kreidemulde variszisch gefaltetes Karbon des

bildet hier die geologische Grenze zum nördlich gelegenen Osnabrücker Bergland. Nach Westen wird das Münsterländer Kreidebecken durch die östlichen Randbrüche der Niederrheinischen Bucht begrenzt (WALTER 1995).

Unter einer quartären Bedeckung wird das Münsterländer Kreidebecken hauptsächlich aus Sandsteinen, Mergeln und Kalken des Unteren

Cenomaniums bis Oberen Campaniums aufgebaut. Diese Einheiten repräsentieren nach KAEVER & LOMMERZHEIM (1991) weitestgehend eine boreale, epikontinentale Beckenfazies, die zeitweise durch tethyale Faunenelemente geprägt ist. Im Norden erreichen diese Folgen eine Mächtigkeit von bis zu 2000 Metern, im Südwesten, bedingt durch geringere Sedimentationsraten, lediglich 500 Meter.

Das Campanium ist aufgrund der inzwischen erfolgten Abtragung innerhalb der Münsterländer Kreidemulde nur noch an Aufschlüssen in den Baumbergen und den Beckumer Bergen anzutreffen. Im Gebiet und auch außerhalb der Baumberge ist es mit sandigen Mergeln und Kalksandsteinen der Dülmener Schichten und mit Tonmergeln, sandigen Mergeln, Kalkmergeln und sandigen Kalksteinen der Osterwicker, den sandig-glaukonitischen Coesfeld-Schichten sowie mit Sandsteinen und Mergeln der Baumberger Schichten vertreten (KAEVER & LOMMERZHEIM 1991, LOMMERZHEIM 1991a). Das Campanium in den Beckumer Bergen ist vornehmlich durch Tonmergel sowie durch Kalkmergel der Stromberg-, Beckum- und Vorhelm-Schichten charakterisiert.

4. Geologische Entwicklung

Im Verlaufe des Devons und Karbons waren große Teile des heutigen Münsterlandes vom Meer bedeckt. In diesem Bereich bildete sich während des Oberkarbons die variszische Saumsenke aus. Gebirgsbildender Prozess war hierbei die Asturische Phase, welche vom oberen Westfalium bis ins Ober-Rotliegend reichte. Etwa im selben Zeitraum wurde das Münsterland herausgehoben; es blieb für ca. 130 Mio. Jahre Hochland und wurde dabei durch Erosion eingeebnet (ARNOLD 1977). Als Teil der Rheinischen Masse wurde das Münsterländer Becken durch Senkungen infolge der Austrischen Bewegungen (Albium bis Cenomanium) gebildet (LOMMERZHEIM 1991a). Ab der Unterkreide gelangte das nordwestliche Münsterland zeitweise unter marinen Einfluss. Im mittleren Albium griff das Meer in mehreren Schüben auf das Festland über, den Höhepunkt erreichte die Kreidetransgression nach KAEVER (1980) etwa an der Wende Coniacium/Santonium, wobei auch Teile des nördlichen Sauerlandes überflutet wurden. Aufgrund der Inversion des Niedersächsischen Beckens zum Hochgebiet bildete sich am nordnordöstlichen Rand des Münsterländer Beckens ein tiefes Becken aus, das mit bis zu 2500

Meter mächtigen kretazischen Sedimenten gefüllt wurde. Zu diesem Zeitpunkt war das Münsterländer Kreidebecken ein von Schwellen umgebenes Randmeer des nord-deutschen Beckens bzw. der Nordsee. Diese Schwellen wurden durch die subherzynische und laramische Bewegung weiter herausgehoben, wodurch die Verbindung zum freien Ozean weiter eingeschränkt wurde.

Die Großgleitung von Halle/Westf. im Coniacium stellt nach VOIGT (1977) das größte Ausmaß der tektonischen Unruhen dar. Diese enden vor dem Obercampanium und werden mit der allmählichen Heraushebung der Nordwestfälisch-Lippischen Schwelle in Verbindung gebracht. Anzeichen für fortschreitende Bodenunruhen manifestieren sich in synsedimentär deformierten Schichteinheiten in den Baumbergen und Beckumer Bergen (LOTZE 1951, 1957).

Im ausklingenden Campanium bewirkte die Laramische Orogenese und die damit gekoppelten eustatischen Meeresspiegelschwankungen eine schnelle Regression. Das Münsterländer Becken wurde wieder Festland und erhielt seine jetzige Muldenform. Marine oligozäne Sedimente sind im Nordsauerland aufgeschlossen; eine Überflutung des Münsterlandes während des Känozoikums ist daher nicht auszuschließen, zumal marine Ablagerungen in westlichen Randbereichen des Münsterlandes überliefert sind (vgl. KAEVER 1980). Quartäre Ablagerungen sind im Münsterländer Becken weit verbreitet. Das Inlandeis erreichte während der Elster- und Saale-Kaltzeit etwa die gleiche Ausdehnung und drang dabei bis zum Haarstrang vor (THOME 1983).

5. Lithostratigraphische Gliederung der Schichtenfolge

5.1. Untercampanium

5.1.1. Stromberg-Schichten

Nahe der Stromberger Straße ist zur Zeit im Steinbruch Phoenix, aufgrund eines etwa 10 Meter mächtigen Versatzes, der obere Teil der Stromberg-Schichten aufgeschlossen. Unterhalb der Beckum-Schichten (Grundbänke) stehen hier relativ monotone, graue Kalkmergelsteine an. In diesen Mergeln schalten sich regelmäßig bis zu ca. 25cm mächtige, kalkigere Bänke ein. Der meist gefleckte Hintergrund dieser Bänke deutet auf eine nahezu vollständige Bioturbation der Ablagerungen hin. Makrofossilien sind hier äußerst selten. Als Besonderheit sind glaukonitische, sandige Kalksteine zu nennen, die oft parallel- oder schrägschichtig sind. An der Basis setzen diese

Ablagerungen meist scharf ein und werden dann zum Hangenden von den Mergeln abgelöst. Eine schwach zu erkennende Gradierung könnte eventuell auf einen turbiditischen Charakter dieser Schüttungen hinweisen (vgl. Kap. 5.2.1.). Wegen des deutlich geringeren Karbonatanteils gegenüber den hangenden Beckum-Schichten sind die Stromberg-Schichten für die Zementherstellung ungeeignet.

5.2. Obercampanium

5.2.1. Beckum-Schichten

Die Kalk-Mergel-Wechselfolgen der Beckum-Schichten sind im Arbeitsgebiet mit bis zu 25 Metern Mächtigkeit im nördlichen Teil die dominierende Einheit. Durch ihren relativ hohen Kalkgehalt sind diese Gesteine zur Zementherstellung bestens geeignet. Einzelne Bänke sind früher von den Grubenarbeitern mit volkstümlichen Namen versehen worden, welche GIERS (1958) seiner feinstratigraphischen Gliederung zugrunde legt. Das Grundgerüst dieser Schichtenfolge bilden fünf signifikante Leithorizonte. Namentlich sind dies die Schlagbank, die Griesebank, die Deelbank, die Kiebitzbank und die Klipperbank (siehe Lithologisches Profil-Anlage A). Die untersten Bänke und damit die Abbausohle der Steinbrüche stellen die Grundbänke. Die einzelnen Kalkbänke sowie die genannten Leithorizonte sind grundlegend aus Ablagerungen Turbiditströmen (Trübestrome) und Debitströmen (Schuttströme) entstanden (siehe Kap. 6.1.).

Vollständige oder nur teilweise ausgebildete BOUMA-Sequenzen werden weltweit als Ablagerung eines Turbiditstromes (Trübestromes) interpretiert (Abb. 5.2.1.). Ein Turbiditstrom wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich definiert (BOUMA 1962, SANDERS 1965, MIDDLETON & HAMPTON 1973, LOWE 1982, MIDDLETON 1993). Allen Definitionen ist jedoch gemeinsam, dass es sich bei einem Turbiditstrom um einen gravitativen, turbulenten Sedimentfluss handelt, in dem die mitgeführten Sedimentpartikel als Suspensionsfracht transportiert werden (vgl. DOTT 1963, JOHNSON 1970).

Massive, ungradierte Sedimente mit einer basalen Scherzone gelten als typische Merkmale für eine Ablagerung aus einem Debitstrom. Ein Debitstrom ist als plastisch fließender Strom, gleichbedeutend einer „bingham-plastic“ definiert, in denen die Sedimentpartikel fast ausschließlich durch innere Scherkräfte in der Matrix transportiert werden (LOWE 1979, 1982). Dies ermöglicht den Transport von größeren Klasten. Eine Sortierung der Partikel tritt nur untergeordnet auf

(Abb. 5.2.2.). Debitströme werden nach JOHNSON (1970) „en masse“ abgelagert. Das aus einem Turbiditstrom abgelagerte Sediment wird in dieser Arbeit als Turbidit, das aus einem Debitstrom hervorgegangene Sediment respektive als Debit bezeichnet (Abb. 5.2.2.).

Innerhalb des Arbeitsgebietes unterliegt die Mächtigkeit dieser einzelnen allochthonen Kalkbänke im Gegensatz zu den Mergeln nur geringen Schwankungen. Somit wird die Gesamtmächtigkeit der Beckum-Schichten im Wesentlichen durch die Mächtigkeit der mergeligen Einheiten definiert. Im nördlichen Teil des Untersuchungsgebietes zeigt sich die größte Mächtigkeit (Steinbruch „Finkenberg“/Ennigerloh), im südlichen die geringste (Steinbruch „Mersmann“/Beckum).

Die debritischen und turbiditischen Kalkbänke treten innerhalb der Beckum-Schichten oft als Bankpacken auf, wobei die einzelnen Kalkbänke dieser Bankpacken durch geringmächtige Mergellagen (meist < 20cm) getrennt werden. Einzelne Bankpacken sind wiederum von mächtigeren Mergelpaketen unterbrochen. In den Beckum-Schichten treten mit den Grundbänken (Abbausohle), den Möllerbänken, den Nünningsbänken und den Landbänken vier solcher Kalksteinbankpacken auf. Mithilfe dieser Bankpacken unterteilt ARNOLD (1964a) die Beckum-Schichten zum einen in die Unteren Beckum-Schichten, von der Grundbank bis zur Kiebitzbank, und zum anderen in die Oberen Beckum-Schichten, oberhalb der Kiebitzbank bis in die höheren Landbänke reichend.

Nach WOLF (1995) tritt von den Grundbänken bis hin zur Unterkante der ersten Landbank ein breites Spektrum an proximalen allochthonen Gesteinen (Debite/Turbidite) auf, die sich deutlich von der relativ monotonen, distalen Kalk/Mergel Wechselfolge der Landbänke trennen lässt. Somit wären nach WOLF (1995) nur die Unteren Beckum-Schichten durch die Allochthonite gekennzeichnet. Es bleibt aber festzustellen, dass allochthone, gravitative Schüttungen in der gesamten Schichtenfolge auftreten.

Der Einteilung von WOLF (1995) wird in dieser Arbeit allerdings nicht gefolgt, da mit der Klipperbank (Obere Beckum-Schichten sensu WOLF) eine Einheit auftritt, die eine mit den Landbänken vergleichbare Lithologie aufweist. Somit wird die lithostratigraphische Grenze zwischen den Unteren und Oberen Beckum-Schichten ans Top der Kiebitzbank gelegt. Zudem zeigen die einzelnen Bänke in den Oberen Beckum-Schichten beginnend mit der Neuen Platte und der Klipperbank eine hellere Färbung sowie

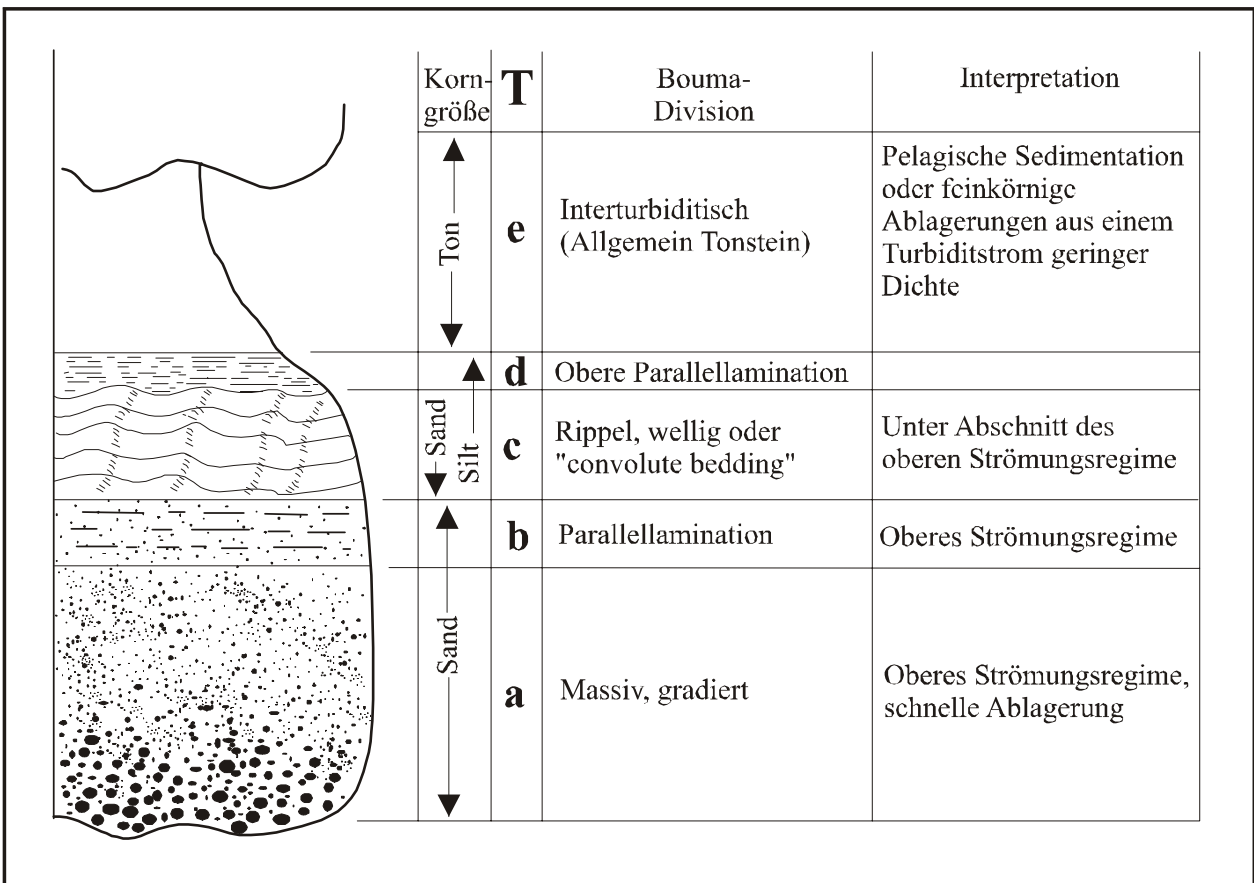


Abb. 5.2.1.: Idealierte BOUMA-Sequenz mit den typischen Strukturen eines Turbidites (nach BOUMA 1962).

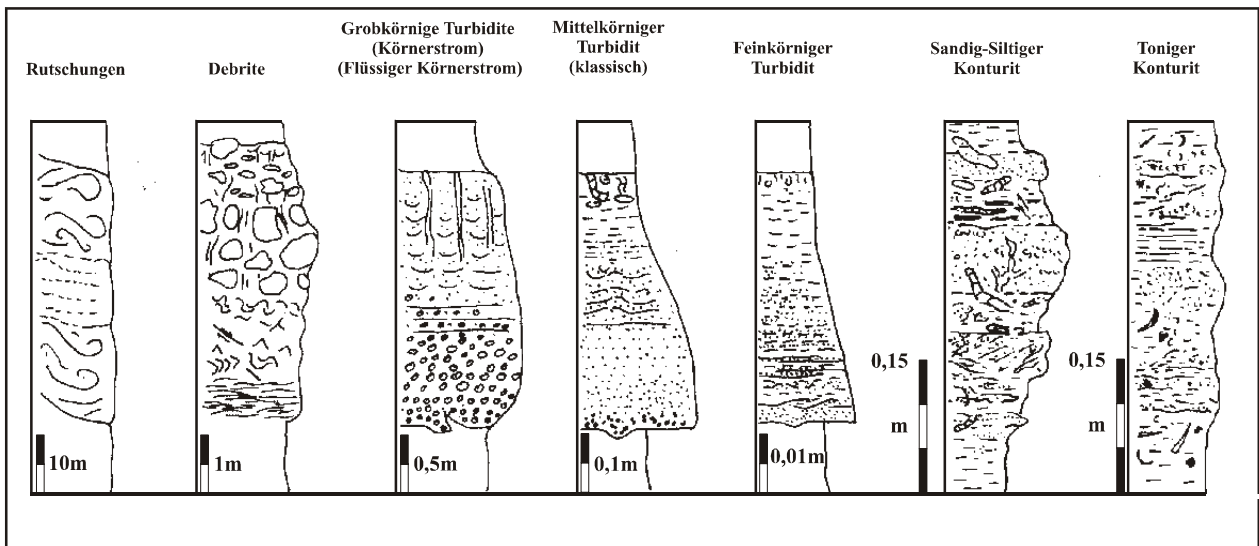


Abb. 5.2.2.: Idealierte Strukturen von Rutschmassen, Debriten, grobkörnigen, mittelkörnigen und feinkörnigen Turbiditen, sowie sandig-siltigen und tonigen Konturiten. Die Maßangaben beziehen sich auf die typischen Mächtigkeiten der dargestellten Sedimente. In den einzelnen Säulen nimmt die Korngröße nach rechts hin zu (aus STOW 1985).

eine deutlich differenziertere Ichnofauna (Kap. 12.3.). So sind die Debrite der Unteren Beckum-Schichten im Vergleich zu denen der Oberen Beckum-Schichten dunkler, flaserig ausgebildet und grobkörniger. Im Allgemeinen ist der Karbonatgehalt der einzelnen Bänke der

Oberen Beckum-Schichten geringer als in den Unteren Beckum-Schichten.

Im Zuge der Bearbeitung stellte sich heraus, dass GIERS (1958) die zweite Landbank entweder übersah, oder diese aufgrund der Aufschlussverhältnisse seinerzeit nicht überliefert war. Die von ihm beschriebene zweite Landbank entspricht

somit der dritten Landbank in dem hier vorgestellten Profil. Oberhalb der 10. Landbank befinden sich weitere signifikante Bänke, die von STUWE (1999) benannt werden. Dieser Schichtabschnitt wird von GIERS (1958) als Heßlingbänke bezeichnet.

Die Abgrenzung der Beckum-Schichten zu den Vorhelm-Schichten durch mehrere glaukonitische Kalksandsteinbänkchen, wie sie von GIERS (1958) vorgeschlagen wird, kann vom Bearbeiter im Gelände nicht nachvollzogen werden. Die stark verstellten Sedimente der Vorhelm-Schichten erlauben hier keine weitreichende laterale Korrelation. Einen guten Leithorizont bietet hier die zehnte Landbank, die über einer etwa 1,5 Meter mächtigen Hell/Dunkel-Rhythmik liegt. Die lithostratigraphische Grenze zwischen den Beckum-Schichten und den Vorhelm-Schichten wird somit oberhalb der 10. Landbank gelegt.

ARNOLD (1964a) scheidet in der Schichtenfolge der Beckum-Schichten mehrere Cyclotheme und Doppelcyclotheme aus. Dieser von ihm beschriebene Aufbau lässt sich jedoch nur schwer nachvollziehen und entspricht auch nicht mehr den heutigen Erkenntnissen bezüglich der Genese von Turbiditserien, deren Existenz ARNOLD (1964a) noch anzweifelt. Die einzelnen Kalkbänke repräsentieren ausnahmslos allochthone gravitative Schüttungen (Turbidite und Debrite), die in pelagischen Mergellagen eingeschaltet sind.

Diese treten in den Unteren Beckum-Schichten zwischen der Schlagbank und der Griesebank, in den Oberen Beckum-Schichten innerhalb der Landbänke auf. GIERS (1958) beschreibt zudem noch einen dritten Rutschmassenhorizont oberhalb der Deelbank im ehemaligen Steinbruch Flimmerberg. Die Rutschmassen werden von ALBAT (1987) umfassend beschrieben und interpretiert. Besonders ausgeprägt sind die synsedimentären Rutschmassen im südöstlichen Bereich des Arbeitsgebietes (Steinbruch Mersmann), im nördlichen Teil fehlen sie (Steinbruch Finkenberg).

5.2.2. Vorhelm-Schichten

Wie die Beckum-Schichten, so sind auch die Vorhelm-Schichten durch eine Kalk-Mergel-Wechselfolge charakterisiert. Der Karbonatgehalt der Vorhelm-Schichten ist aber vor allem in den einzelnen Kalkbänken weitaus geringer (bis zu 20%) als in vergleichbaren karbonatischen Bänken der Beckum-Schichten. Ihre Gesamtmächtigkeit wird von GIERS (1958) auf 80 Meter geschätzt. Sie erreichen im Arbeitsgebiet allerdings nur maximal 15 Meter (Steinbruch Bosenberg). Die Vorhelm-Schichten sind im Arbeitsgebiet weitestgehend durch synsedimentäre Rutschungen in denen die Schichtserien oftmals durch einen starken vertikalen Versatz gegeneinander verstellt sind, gekennzeichnet. Die starke laterale Inhomogenität



Abb. 5.2.3.: Kofferfalten als Rutschmassen in den Vorhelm-Schichten, Steinbruch Mersmann.

Sowohl die Unteren als auch die Oberen Beckum-Schichten zeigen ausgeprägte Rutschmassen mit Liegendfalten, Kofferfalten etc. (Abb. 5.2.2.).

der einzelnen Schichtpakete sowie das Fehlen von signifikanten Leitbänken erschweren zudem die Korrelation dieser Einheiten zwischen den

einzelnen Steinbrüchen. Selbst innerhalb eines Aufschlusses ist eine stratigraphische Einordnung einzelner Schichten häufig nur bedingt möglich, da sich das frische Gestein meist deutlich von den bereits verwitterten Serien unterscheidet. Im frischen Zustand einheitlich erscheinende Mergelpacke zerfallen nach kurzer Zeit in mehrere, durch ein tonig-mergeliges Zwischenmittel getrennte Bänke.

Eine Ausnahme bilden zwei dicht aufeinanderfolgende Bänke, die jeweils eine Gradierung ähnlich der T_a-Division in den Leitbänken innerhalb der Beckum-Schichten aufweisen. Die untere Bank zeigt diese Gradierung an ihrer Basis, die obere an deren Top. Die beiden beschriebenen Bänke treten sowohl im Steinbruch Readymix, als auch im Steinbruch Phoenix auf und folgen hier direkt der zehnten Landbank. Sie werden von STUWE (1999) als Doppelbank bezeichnet.

Im Steinbruch Readymix sind die Vorhelm-Schichten bis etwa 10 Meter Mächtigkeit nahezu ungestört aufgeschlossen. Dieses Profil lässt sich allerdings nach den bisherigen Beobachtungen nicht ohne weiteres auf andere Brüche übertragen. Hauptsächlich durch „weiche“, im verwitterten Zustand sehr helle, scherbüchig zerfallende Kalkmergel oder Mergelkalke repräsentiert, zeigen sie nur äußerst selten Schichtungsstrukturen. Häufig werden die Kalkbänke von einer dünnen (< 1cm), dunklen, relativ grobkörnig gradierten Lage abgeschlossen.

Mehrere Glaukonit führende Kalksandsteinbänke treten im Steinbruch Phoenix an der südlichen Bruchwand aus; die stratigraphische Einordnung in eine generalisierte Schichtenfolge ist hier jedoch nur bedingt möglich, da an dieser Stelle der gesamte Schichtverband durch synsedimentäre Rutschmassen, in denen zum Teil ganze Schichtpakete gegeneinander verstellt sind, stark gestört ist.

Beeindruckend ist eine über 15 Meter mächtige Rutschmasse, beginnend ab der zweiten bzw. dritten Landbank im Steinbruch Mersmann. Hier sind sowohl die Oberen Beckum-, als auch die hangenden Vorhelm-Schichten in großen Liegendfallen bis hin zu Kofferfallen verstellt (Abb. 5.2.3.).

Die von VON DER MARCK (1858, 1863, 1889a, b) beschriebenen Fischfunde der Sendenhorst-Schichten, die heutzutage nicht mehr aufgeschlossen sind, sind stratigraphisch wahrscheinlich dem oberen Teil der Vorhelm-Schichten zugehörig.

6. Lithotypische Gliederung

In der bearbeiteten Schichtenfolge lassen sich die aufgeschlossenen Sedimente grundsätzlich in zwei lithologische Gruppen gliedern. In die übergeordnete Gruppe der Pelagite fallen Mergelkalke, Kalkmergel und Mergel; in die Gruppe der Kalksteine lassen sich Turbidite und Debrite einordnen (Tab. 6.1). Die Debrite der Unteren Beckum-Schichten unterscheiden sich zudem von den Debriten der Oberen Beckum-Schichten sowie der Vorhelm-Schichten hinsichtlich ihres Gefüges und möglicherweise auch hinsichtlich ihrer Genese (Kap. 6.1.2.). Erstgenannte zeigen eine dunkelgraue Färbung, ein unregelmäßig-flaseriges, relativ grobkörniges Gefüge, letztere sind entschieden heller und feinkörniger. Charakteristisch für die Debrite der Oberen Beckum- sowie der Vorhelm-Schichten ist zudem ein geflecktes Gefüge. Amalgamierte debritische und turbiditische Schüttungen kommen in einzelnen Schichten, vornehmlich in den Leitbänken und somit ausnahmslos in den Unteren Beckum-Schichten vor. (z.B. Griesebank, Deelbank). Diese Sedimente werden hier ebenfalls in die Gruppe der Kalksteine gestellt.

Allochthonite	
Turbidite	
Amalgamierte Schichten	
Debrite	Untere Beckum-Schichten
	Obere Beckum- und Vorhelm-Schichten

Pelagite
Mergel
Mergelkalke
Kalkmergel

Tab. 6.1.: Übersicht über die lithologische Klassifikation in der bearbeiteten Schichtenfolge.

Die steuernden und kontrollierenden Prozesse, die zu der Ausbildung der hier vorgestellten Kalk-Mergel-Wechselfolge der Stromberg-, Vorhelm- und Beckum-Schichten führten, werden ausführlich in Kap. 18. erläutert.

6.1. Kalkbänke

Allgemeines: Bei Dünnschliff-Untersuchungen zeigt sich, dass die eingeschalteten Kalksteinbänke der hier untersuchten Kalk-

Mergel-Wechselfolge hauptsächlich aus Calcisphaeren in einer mikritischen Matrix aufgebaut werden. Von GIERS (1958, 1964) und VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) werden diese Mikrofossilien noch als Oligosteginen angesprochen. Sie kommen als Bestandteile kleinerer zusammenhängender Aggregate oder einzeln vor. Diese Mikrofossilien sind Zysten kalkiger Dinoflagellaten (KEUPP 1979, 1980, 1981 und KEUPP & KIENEL 1994). Der Kalkgehalt der Bänke wird maßgeblich durch den Anteil dieser Mikrofossilien bestimmt. Nach WOLF (1995) werden die untersten BOUMA-Divisionen der Turbidite sowie die Debrite von „Calcisphaeren-packstones“ aufgebaut, die zu etwa 60% aus Bioklasten bestehen (Nomenklatur nach DUNHAM 1962). Neben den gesteinsbildenden Calcisphaeren führen diese „packstones“ benthonische und planktische Foraminiferen, Brachiopodenfragmente, Muschelschalen, Echinoideenreste, Bryozoen, Fischzähnen, Ostracoden und selten Schwämme. In den mittleren Phasen der BOUMA-Sequenz herrschen „wackstones“ vor; Calcisphaeren stellen hier neben vereinzelt Foraminiferen die dominierende biogene Komponente.

Hinsichtlich sedimentärer Merkmale lassen sich, wie oben erwähnt, grundlegend drei unterschiedlich ausgebildete Kalkteintypen abgrenzen. Zum einen treten die als Leitbänke beschriebenen Kalkbänke auf, die durch amalgamierte Debrite und Turbidite gekennzeichnet sind, zum anderen debritische Einheiten. Die Debrite der Unteren Beckum Schichten unterscheiden sich, sich wie bereits erwähnt, von denen der Oberen Beckum- und Vorhelm-Schichten.

Hinzu kommen noch feste, gradierte, fein geschichtete, bzw. schräg geschichtete Kalkbänke vor, die Ablagerungen aus Suspensionsströmen (Turbidite) darstellen. Die Kalkbänke innerhalb der untersuchten Schichtenfolge werden von GIERS (1958) und VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) aufgrund ihres Habitus mit Kalken der Plänerfazies verglichen.

6.1.1. Turbidite

Deutlich ausgebildete Turbidite (BOUMA T_a-T_c-Division) finden sich direkt unterhalb der Kiebitzbank (Füchse) sowie unterhalb der Deelbank (Knäller und Brassbank). Ebenso strukturiert sind die Gelbe Bank, die Vierzöller-Bank innerhalb der Möllerbänke sowie die meisten Landbänke und die Neue Platte.

Wie beschrieben sind diese Gesteine vorwiegend aus kalkigen Calcisphaeren aufgebaut und können deshalb als Kalkturbidite oder allodapische Kalke im Sinne von MEISCHNER (1964) klassifiziert

werden. Solche Gesteine beinhalten Komponenten organischer und/oder anorganischer Herkunft.

Die Turbidite (allodapischen Kalke) in der untersuchten Schichtenfolge zeigen an ihrer Basis meist eine Gradierung (BOUMA T_a-Division), darauf folgend laminierte oder schräg geschichtete Einheiten (BOUMA T_b- und T_c-Division). Oft schließen die Bänke mit der fein laminierten BOUMA T_a-Division ab (vgl. Abb. 5.2.1.). Eine Ausnahme bildet die Schlagbank, denn sie zeigt nur eine normale Gradierung (BOUMA T_a-Division). Die BOUMA T_b-T_d-Divisionen fehlen. Im südlichen Teil des Arbeitsgebietes ist sie in die unterste Rutschmasse mit einbezogen.

An den Schichtunterseiten sind neben Rippeln, Strömungsmarken (besonders ausgeprägt an der Schicht direkt unterhalb der Kiebitzbank) zudem Schleif- und Stoßmarken, sowie verschiedene Spurenfossilien zu beobachten. Die scharfen basalen Kontakte und die gleitenden Übergänge in die hangenden Mergelfolgen dieser Ablagerungen belegen zudem eine turbiditische Herkunft (vgl. WALKER 1967).

Belastungsmarken mit verschiedenem Habitus treten häufig im Spaltrelief an den Grenzen der einzelnen BOUMA-Divisionen auf. „Climbing ripples“ und „convolute bedding“ untermauern zusätzlich den turbiditischen Charakter dieser Ablagerungen (Fuchs unter Kiebitzbank). Derartige Gefüge stellen nach SHANMUGAM (1997) neben einer normal gradierten BOUMA T_a-Division hinreichende Kriterien für eine Deutung als Ablagerung aus einem Turbiditstrom dar.

Einige Schichten zeigen eine Bioturbation, die im Allgemeinen auf den oberen Teil der Bänke beschränkt ist. Ein Anschliff der Bank unter der Kiebitzbank zeigt zum Beispiel im unteren Bereich eine Laminiierung mit darauf folgender Schrägschichtung, die nach oben hin in „climbing-ripples“ übergeht. Die obersten vier Zentimeter sind biogen entschichtet (Abb. 16.2.1.).

6.1.2. Debrite

Zwischen den Debriten der Oberen und Unteren Beckum-Schichten gibt es, wie oben bereits angedeutet, signifikante Unterschiede. Zeigen die Debrite in den Unteren Beckum-Schichten eine dunkle Färbung, einen weitaus höheren Karbonatgehalt, eine relativ große Korngröße und eine für diesen stratigraphischen Abschnitt typische intensive und vielfältige Bioturbation, so bieten die hier zunächst ebenfalls als Debrite angesprochenen Bänke in den Oberen Beckum-Schichten ein anderes Bild. Die feinkörnigen, „homogenen“ Kalke zeigen einen durch intensive

Bioturbation hervorgerufenen gefleckten Hintergrund („mottled background“).

Sowohl die Debrite der Unteren als auch die der Oberen Beckum-Schichten bestehen vorwiegend aus Calcisphaeren. Die Räume zwischen den einzelnen Calcisphaeren sind mit Mikrit verfüllt, so dass das Gestein mit einem Anteil von etwa 80% CaCO₃ nach der Nomenklatur von FÜCHTBAUER (1974) als dichtgepackter Biomikrit bezeichnet werden kann.

Debrite der Unteren Beckum-Schichten: Die debritischen, meist komplett bioturbaten, flaserig erscheinenden Kalkbänke sind innerhalb der Grundbänke, der Möllerbänke und der Nünningsbänke zahlreich vertreten. Insgesamt zeigen die Sedimente eine recht einheitliche Korngröße; parallele oder schräg geschichtete Einheiten kommen hier nicht vor.

Basale Scherzonen deuten auf gleitende oder rutschende Massenbewegungen hin. Hierdurch wird auch die Überlieferung von Graphoglypten oder anderen präsedimentären Spurenfossilien verhindert (vgl. Kap. 12.2.). Ablagerungen aus turbulent fließenden Turbiditströmen fehlt diese Scherzone. Diese für Debritströme typische Ablagerungsdynamik spiegelt sich auch in den phacoid gescherten Gesteinsklasten, oftmals Calcisphaerenaggregate, wider, wie sie auch von ALBAT (1987) beschrieben werden.

Die Mächtigkeiten der einzelnen Bänke ist über das gesamte Arbeitsgebiet relativ konstant. Die Schichtflächen zeigen ein unebenes, wulstiges Relief, wobei der Übergang zu den angrenzenden Mergeln manchmal recht unscharf ist. Im Querschnitt zeigen die Bänke dunkle tonige Partien als Folge von Entwässerung und Diagenese, was zu einem „flaserigen“ Erscheinungsbild führt. Dieses Gefüge ist eindeutig diagenetischer Natur, da die Tonsäume, welche die wulstige Ausbildung hervorrufen, zum Teil das Bioturbationsgefüge durchkreuzen. Dennoch bilden sich diese Tonsäume oftmals an Inhomogenitätsflächen wie z.B. Gangbegrenzungen aus, wodurch sich bestimmte Ichnofossilien als Spaltrelief herauspräparieren lassen.

Debrite der Oberen Beckum- und Vorhelm-Schichten: Die relativ hellen, feinkörnigen, hier als Debrite bezeichneten Ablagerungen der Oberen Beckum und Vorhelm-Schichten wirken im Vergleich zu den voran beschriebenen Debriten der Unteren Beckum-Schichten homogener. Charakteristisch für diese Sedimente ist das gefleckte Gefüge.

Karbonatische Sedimente mit einem „geflecktem Gefüge“ sind nach STOW et al. (1988) nicht nur typisch für Ablagerungen aus Debritströmen, sondern auch charakteristisch für Sedimente die durch Konturströme (Konturite) gebildet werden. Homogene, schlecht geschichtete, stark bioturbart aufgebaute Schichten („mottled background“), die selten eine primäre Lamination zeigen und deren grobes Material unregelmäßig konzentriert und sortiert ist, werden von STOW et al. (1998) in diesem Zusammenhang als „Tonige Konturite“ bezeichnet.

Konturite sind nach oben genannten Autoren in verschiedenen ozeanischen Bereichen zu finden. In abyssalen Bereichen unterhalb 2000m Wassertiefe verlaufen auch rezent, thermohalin induzierte Konturströme. Die hieraus resultierenden feinkörnigen Sedimente sind reich an biogenem Material (Foraminiferen, Diatomeen etc.). In mittleren Wassertiefen von 300 bis 2000 Metern entstehen vergleichbare Sedimente. Als Beispiel eines solchen rezenten Ablagerungsraumes soll nach oben genannten Autoren das Mittelmeer dienen.

Am äußeren Schelf sowie am oberen Schelfhang zwischen 50 und 300 Meter Tiefe stehen Konturströme (im weitesten Sinne) im Zusammenhang mit Bodenströmungen, wie sie durch Tiden oder Stürme hervorgerufen werden können.

Konturströme sind imstande, Sediment zu erodieren (z.B. Turbidite, Debrite), zu transportieren, zu modifizieren sowie große Mengen an Sediment umzulagern. Während Meeresspiegeltiefständen sind Konturströme besonders kräftig. SHANMUGAM et al. (1985) zeigen eine Korrelation zwischen Meeresspiegeltiefständen und von Konturströmungen aufgearbeiteten Turbiditen. STOW et al. (1998) stellen verschiedene klastische sowie biogene Konturite-Modelle vor, die sie darüber hinaus um sogenannte chemogene und Flachwasserkonturite ergänzen.

Da es für die Existenz von Bodenströmungen bzw. Konturströmungen keine eindeutigen Belege, wie zum Beispiel unterschiedlich orientierte Schrägschichtungsmuster gibt, bleibt die Genese der hier vorgestellten Sedimente letztendlich fraglich; sowohl gravitativ gesteuerte Debritströme, als auch Konturströme (im weitesten Sinne) bzw. Bodenströmungen können solch eine Substrattextur hervorrufen.

6.1.3. Leitbänke - Amalgamierte Schichten

Allgemeines: Wichtig für die lithostratigraphische Feingliederung sind amalgamierte turbiditische sowie debritische Ablagerungen, die als signifikante Leitbänke auf die Unteren

Beckum-Schichten beschränkt sind. Amalgamierte Strukturen und damit mehrere erosiv aufeinanderfolgende Schüttungsereignisse innerhalb einer Schicht, treten in der Griesbank, Kiebitzbank, Klipperbank und in der Deelbank auf.

Auffällig sind die an den Unterseiten der genannten Bänke auftretenden (gradierten) Horizonte aus grobem Material, die von GIERS (1958) als „Lesedecken“ bezeichnet werden. Sie dokumentieren in der Griesbank und in der Deelbank die BOUMA T_a-Division eines Turbidites. Hauptbestandteile dieser Lagen sind einige Millimeter große Calcisphaeren-Aggregate und oftmals glatt polierte, (gut) gerundete Quarzkörner, mit bis zu einem Millimeter Durchmesser. Hinzu kommen bis zu einem Zentimeter große, linsenförmige oder länglich-runde Karbonatklasten, die oftmals dachziegelartig aufeinanderliegen. Bis zu taubeneigroße Karbonatgerölle sind

Strömungsrichtung eingeregelt. VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) zeigen für die Komponenten in dieser Einheit eine sekundäre und somit allochthone Herkunft auf.

Auf den Schichtunterseiten dieser Horizonte sind häufig ausgeprägte Belastungsmarken, Strömungsmarken und Kolke, Schleifmarken und Rippelsysteme zu erkennen, wobei in den Rippeltälern das gröbste Material angehäuft wurde. Strömungskolke sind besonders deutlich in der Klipperbank zu beobachten, wo ein aufliegender, gradiertes, grobkörniger Horizont zum Teil taschenförmig in die unterliegende Kalkbank eintaucht. Da die Korngröße in diesen Taschen, vor allem an deren Basis, deutlich größer ist als an der Unterseite des „normal“ aufliegenden Horizontes, handelt es sich hier eindeutig um Strömungskolke und nicht um Belastungsmarken. Zudem fanden VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964)

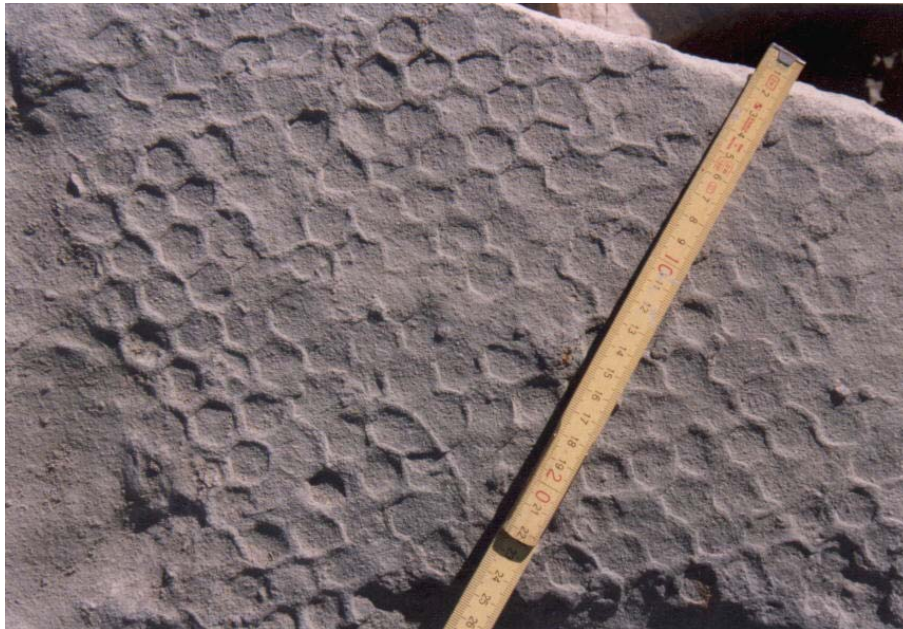


Abb. 6.1.1.: *Paleodictyon* an der Schichtunterseite der Deelbank (Steinbruch Nord - Geländeaufnahme)

im basalen Teil der Kiebitzbank am südlichen Rand des Arbeitsgebietes (Steinbruch Mersmann) aufgeschlossen. Untergeordnet treten neben Calcisphaeren auch Glaukonitkörner in einer mikritischen Matrix auf, die jedoch nur mit der Lupe oder unter dem Mikroskop sichtbar sind (Kiebitzbank, Deelbank). In großer Menge finden sich in diesen Lagen dazu noch Bruchstücke von Mikro- und Makrofossilien wie zum Beispiel Stacheln von Seeigeln und deren Gehäuseplatten, Muscheln (häufig *Inoceramen*), Brachiopoden, Cephalopoden (häufig: *Belemnitella mucronata* (SCHLOTHEIM)), Bryozoen, Foraminiferen, Ostracoden sowie Fischzähne und Knochen. Nicht selten sind länglich geformte Fossilien in

Belemnitenfragmente und andere größere Fossilbruchstücke, die mit der Strömung in diese als Fallen wirkende Vertiefungen gelangt sind.

Neben diesen physikalischen Strukturen wurde im Steinbruch Dykerhoff Nord an der Unterseite der Deelbank ein mehrere dm² großes *Paleodictyon* gefunden, das hier stellvertretend für eine Vielzahl biogen erzeugter Gefüge genannt sei (Abb. 6.1.1.).

Deelbank: Bei der Deelbank folgt dem oben beschriebenen, gradierten Abschnitt („Lesedecke“) ein etwa 7cm mächtiger, invers gradiertes, grobkörniger Horizont, der sich als Debitstrom erosiv in die normal gradierte BOUMA T_a-Division eingeschnitten hat (Abb. 6.2). Diese Grenze ist

phaerenaggregate, die in einer tonig-mergeligen Matrix „schwimmen“, belegen eindeutig eine Ablagerung aus einem Debitstrom. Hier ermöglichen die internen Scherkräfte des Debitstromes den Auftrieb von Geröllen jeglicher Größe und damit den Transport in jedem Niveau

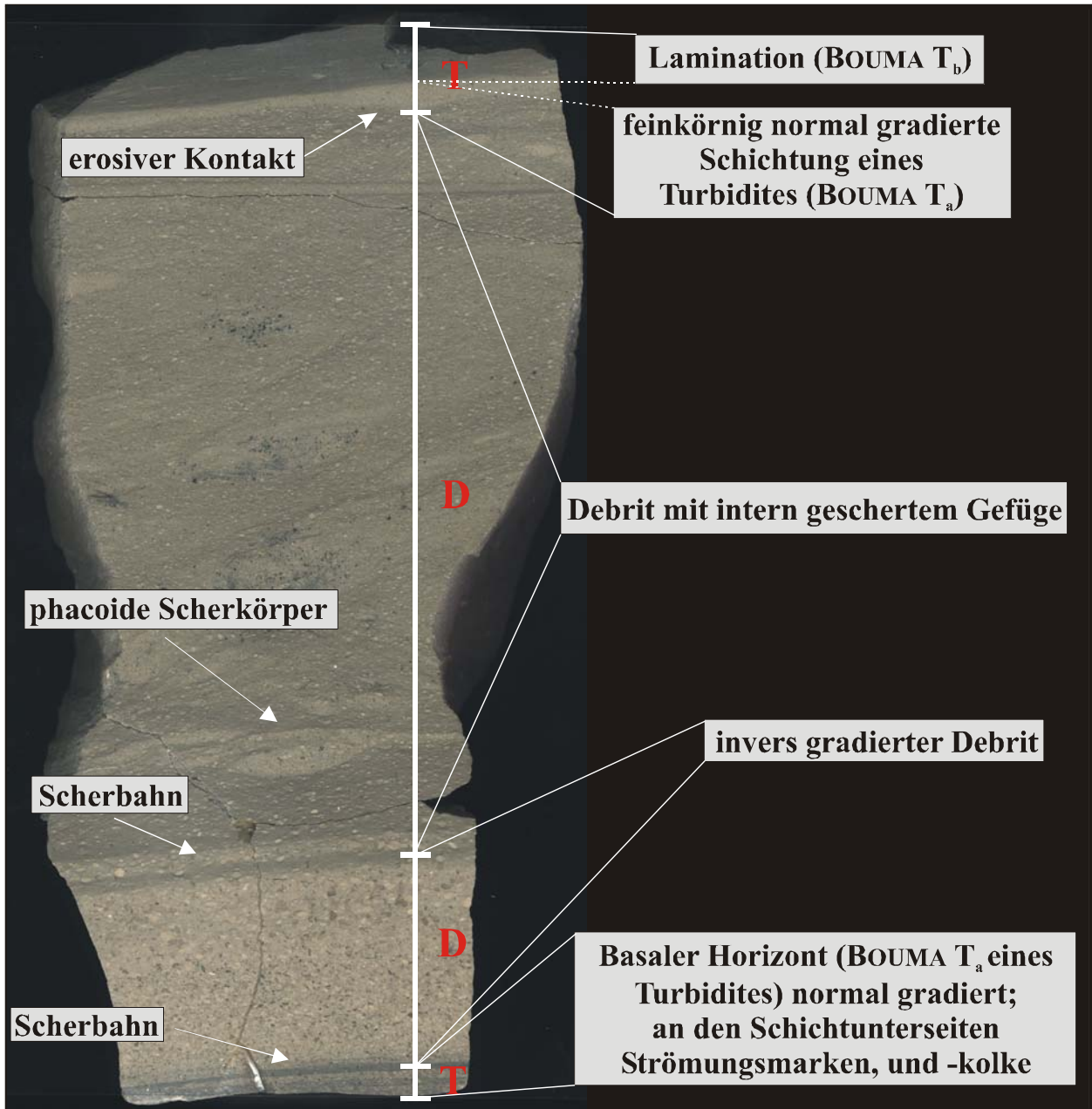


Abb. 6.2: Anschliff der Deelbank (P34621, P34622). Amalgamierte Turbidite und Debitrite (T=turbiditische Ablagerung, D=debitritische Ablagerung).

durch eine Scherzone gekennzeichnet, wie sie für Debitströme typisch ist. Ihr folgt, ebenfalls durch eine Scherzone unterbrochen, eine weitere bis zu 25cm mächtige debritische Ablagerung, die vorwiegend aus frühdiagenetisch verfestigten, resedimentierten „Calcisphaeren-Aggregaten“ aufgebaut wird und dessen Gefüge intern geschert ist. Phacoide Gesteinsfragmente und Calcis-

innerhalb des Stromes. Die schlagartige Ablagerung („freezing“) konserviert schlußendlich dieses Gefüge.

Am Top der Deelbank setzt dann wiederum eine feinkörnigere, normal gradierte Schichtung mit darauffolgender Lamination ein, die in diesem Fall die BOUMA T_a- und die BOUMA T_b-Divisionen eines Turbidites repräsentieren. Die Gradierung in

den BOUMA T_a-Divisionen verläuft meistens kontinuierlich, wobei zu den unterlagernden, als auch zu den überlagernden debritischen Einheiten ein sprunghafter Wechsel der Korngrößen auftritt, welcher besonders in verwittertem Zustand ins Auge fällt. Unterschiedliche Strömungsmechanismen und Strömungsgeschwindigkeiten zeigen sich hierfür verantwortlich.

Fein laminierte, bis zu 10cm mächtige Abschnitte der BOUMA T_b-Division gehen dann in schräg geschichtete Bereiche über. Die hier am Top der Griesebank aufgebauten Rippel sind speziell im Steinbruch Readymix gut zu studieren. In diesem Bereich (BOUMA T_c-Division) nimmt der Anteil der Calcisphaeren am Gesteinsaufbau stark ab, was zu einer relativen Erhöhung des Tonmineralanteils führt. Darauf folgen Setzungsstrukturen und/oder eine weitere feine, meist tonig-mergelige Lamination. Mit den oben beschriebenen Mergeln setzt dann die pelagische Normalsedimentation ein.

Kiebitzbank: Ein vergleichbares Bild bietet sich bei der Kiebitzbank; amalgamierte Debrite und Turbidite sind auch hier in den basalen Scherbahnen der Debrite dokumentiert. Die Kiebitzbank zeigt im höheren Bereich eine für diese Bank typische Flaserschichtung, die nach oben hin von Setzungsstrukturen („convolute bedding“) abgelöst wird. Manchmal werden diese Strukturen noch von einer feinen, tonig-mergeligen Lamination überlagert, bevor mit den weichen Mergeln die pelagische Sedimentation (BOUMA T_c-Division) einsetzt.

Griesebank: Mehrere übereinander folgende, normal gradierte Abschnitte (BOUMA T_a-Divisionen) sind in der Griesebank zu beobachten. Insgesamt nimmt die Korngröße der einzelnen gradierten Abschnitte in diesem Fall sukzessive nach oben hin ab. Diese Strukturen können Sedimentationsprozesse widerspiegeln, wie sie aus hochdichten turbiditischen Ablagerungen („high-density turbidity current“ sensu LOWE 1982) bekannt sind. Der zuoberst ausgebildeten BOUMA T_a-Division folgen dann alle weiteren BOUMA-Divisionen. Die BOUMA T_b-Division zeigt eine relativ feine, laminare Parallelschichtung, die durch deutliche Farbunterschiede auch makroskopisch sichtbar ist. Nach WOLF (1995) treten hier Calcisphaeren zahlenmäßig zurück, sind aber wie z.B. auch Foraminiferen in einzelnen dünnen Lagen angehäuft. Die parallele Lamination geht dann zum Hangenden in eine Schrägschichtung des unteren Strömungsregimes über. Als Besonderheit treten in der Griesebank innerhalb der BOUMA T_b-Division Duplex-

Strukturen auf, die auf gravitativ bedingte Verformungen der bereits verfestigten Sedimente hinweisen.

Klipperbank: Die Klipperbank zeigt einen zweiteiligen Aufbau, wobei der untere Horizont eine feinkörnige debritische Schüttung widerspiegelt, deren primäre Sedimentstrukturen durch ein starkes Bioturbationsgefüge überprägt sind, so dass ein geflecktes Gefüge ausgebildet ist („mottled background“). Mit einem scharfen lithologischen Kontakt lagert eine vergleichsweise grobkörnig ausgebildete Einheit auf. Strömungsmarken und -kolke zeugen von einem erosiven Einschnitt. Im verwitterten Zustand löst sich dieser Abschnitt zum Teil als isolierte Platte ab. Das Gefüge ist ähnlich der Basis der oben genannten amalgamierten Leitbänke.

6.2. Pelagite

In dieser Arbeit werden die pelagischen Mergelkalke, Kalkmergel und Mergel aufgrund ihrer gleichartigen Genese zusammenfassend als „Mergel“ oder Pelagite bezeichnet. Die Gesteine repräsentieren die „autochthone“ Hintergrundsedimentation, in die allochthone Debrite und Turbidite eingeschaltet sind. In den hier beschriebenen Sedimenten treten die Calcisphaeren weitestgehend isoliert voneinander auf. Die Mergelpartien können nach WOLF (1995) deshalb auch als „mudstones“ bezeichnet werden.

6.2.1. Mergelkalke

Bei den in dieser Arbeit als Mergelsteine angesprochenen Ablagerungen handelt es sich nach der Nomenklatur von FÜCHTBAUER (1974) um Ton- bis Kalkmergelsteine. Der Karbonatgehalt in diesen Einheiten variiert nach GIERS (1958) und eigenem Datenmaterial im Allgemeinen zwischen 40% und 65%. Er kann lokal durch eingelagerte, „flockig“ erscheinende Kalksteinklasten (Calcisphaeren-Aggregate) angehoben werden. Solche Mergel, die nur oberhalb der turbiditischen Leitbänke auftreten, werden von GIERS (1958) als „Flockenmergel“ angesprochen. Mit einem Kalkgehalt von 60-80% können sie auch als Mergelkalke bezeichnet werden. Die Calcisphaeren-Gerölle weisen bei einer Größe von bis zu 7mm eine linsenförmige Gestalt auf und stellen nach VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) Erosionsprodukte aus den unterliegenden gradierten Einheiten dar, die durch Fließprozesse und Durchbewegung des noch nicht verfestigten Materials aus dem ursprünglichen Gesteinsverband herausgerissen wurden und aus einer schlammigen Suspension resedimentiert wurden. Die feinen,

tonigen Partikel dieser Suspension, ursprünglich in einem ruhigen Milieu abgelagert, wurden die durch die erosive Wirkung des Turbiditstromes aufgewirbelt. Dies entspricht durchaus dem Szenario eines abklingenden Turbiditstromes. Das Auftreten dieser phacoiden Körper direkt oberhalb mächtiger Turbidite untermauert zudem die Tatsache, dass diese Ablagerungen der BOUMA T_d-Division entsprechen (Kap. 5.2.1., Kap. 6.1.1.). Zwar zeigen einige Bänke, wie zum Beispiel der Königsstein, der darauffolgende Fuchs, die untere Klipperbank, einige Landbänke und Teile der Vorhelm-Schichten einen vergleichbaren Karbonatgehalt, sie haben allerdings eine völlig andere Genese und werden deshalb zu den Turbiditen respektive Debriten gestellt.

6.2.2. Kalkmergel

Die Kalkmergel liegen entweder den „Flockenmergeln“ auf oder folgen direkt den Turbiditen und Debriten. Mit einem Karbonatgehalt von 40-60% zerfallen die bis zu 2m mächtigen Schichtpakete meist sehr schnell zu kleinen Scherben. Die Mergelfolgen sind meistens ungeschichtet, nur im frischen Zustand lässt sich gelegentlich eine Feinschichtung beobachten.

6.2.3. Mergel

Die Mergel sind durch ihre extrem dunkle Färbung zu erkennen. Der liegende Übergang zu den Kalkmergeln ist generell unscharf ausgebildet. Dünne Mergellagen sind häufig als Fugen zwischen den einzelnen Debriten und Turbiditen ausgebildet und ermöglichen so erst eine Differenzierung der einzelnen Bänke. Ihre Mächtigkeit schwankt zwischen wenigen Millimetern in den Fugen bis zu einem Meter oder mehr zum Beispiel im Liegenden der Nünningsbänke oder unterhalb der Landbänke.

Im oberem Teil der Vorhelm-Schichten treten in den Mergeln und Kalkmergeln „slumpings“ auf. Diese sind nur an frischen Abbauwänden zu sehen. Liegende, intraformationelle, feingeschichtete Rutschfalten sind mit harten, festen, karbonatreicheren Phacoiden durchsetzt.

Insbesondere die Kalkmergel und Mergel zeigen bioturbate Strukturen, besonders häufig tritt hier *Chondrites* auf.

7. Biostratigraphische Gliederung und Korrelation

Traditionell werden die Stromberg-Schichten mit den Osterwick-Schichten (ARNOLD 1964a) und die Beckum-Schichten mit den Coesfeld-Schichten im Coesfelder Raum korreliert (GIERS 1958, HISS 1992, 1995). Die Osterwick-Schichten wurden aufgrund ihrer ungenauen Definition ihrer lithostratigraphischen Grenzen (sensu ARNOLD 1964b) durch die Holtwick-Schichten emendiert (HISS 1995).

In ihrer biostratigraphischen Revision der Stromberg-Schichten des Untercampaniums zeigen KAPLAN et al. (1996), dass ihr tieferer Teil in die *granulata/quadrata*-Zone der Belemniten-Gliederung fällt, der mittlere Teil in die *lingua/quadrata*-Zone. Somit zeigen diese Schichten einen engen biostratigraphischen Zusammenhang zu den Dülmen-Schichten (Abb. 7.1). Die Belemnitenfauna erlaubt zudem eine Korrelation mit dem Bottroper Mergel, bzw. Bottrop-Schichten (vgl. ERNST 1964).

Das Vorkommen der Ammoniten *Patagiosites stobaei* (NILSSON) und *Scaphites gibbus* SCHLÜTER im oberen Abschnitt der Stromberg-Schichten (*gracilis/mucronata*-Zone) spricht dafür, dass dieser Teil der Schichtenfolge das gleiche Alter aufweist wie die Holtwick-Schichten im Raum der Baumberge. Die genannten Fossilien treten auch im höchsten Untercampanium Niedersachsens auf (SCHMID & ERNST 1975).

ARNOLD (1964a) unterscheidet im Oberen Untercampanium eine Zone mit *Scaphites gibbus*, die in ihrem oberen Teil durch das Auftreten von *Goniot euthis quadrata gracilis* STOLLEY und *Belemnitella mucronata senior* (SCHLOTHEIM) charakterisiert ist. GIERS (1964) stellt diesen Abschnitt der Stromberg-Schichten irrtümlich in das Obercampanium; die dort bisher bearbeitete Fauna gehört jedoch nach LOMMERZHEIM (1995) eindeutig in das Obere Untercampanium.

Im südöstlichen Münsterland entspricht laut KAPLAN et al. (1996) die *gracilis/mucronata*-Zone stratigraphisch den Stromberg-Schichten. Die Grenze Unter/Obercampanium liegt ihrer Auffassung nach somit an der Grenze von Beckum- zu den Stromberg-Schichten, und somit im Bereich der Grundbank. Diese könnte nach den oben genannten Autoren einen Kondensationshorizont widerspiegeln in dem der „overlap“ der *gracilis/mucronata*-Zone liegt.

RIEGRAF (freund. pers. Mitt.) vermutet diese Grenze ebenfalls im oberen Teil der Stromberg-Schichten, da RIEGRAF bei Everswinkel in diesem

Teil *Belemnitella mucronata* (SCHLOTHEIM), *Belemnitella praecursor* STOLLEY und *Goniotheuthis quadrata gracilis* in einer Folge von mehreren Profilm Metern vorkommend aufgefunden hat.

WIPPICH (1994) nennen aus der Bohrung Donar im nordwestlichen Münsterland *Hoplitoplacenticer as marrotti* COQUAND als erste Art dieser Gattung. Diese Art tritt in den Beckum-Schichten nicht auf. KAPLAN et al. (1996) vermuten, dass dies durch

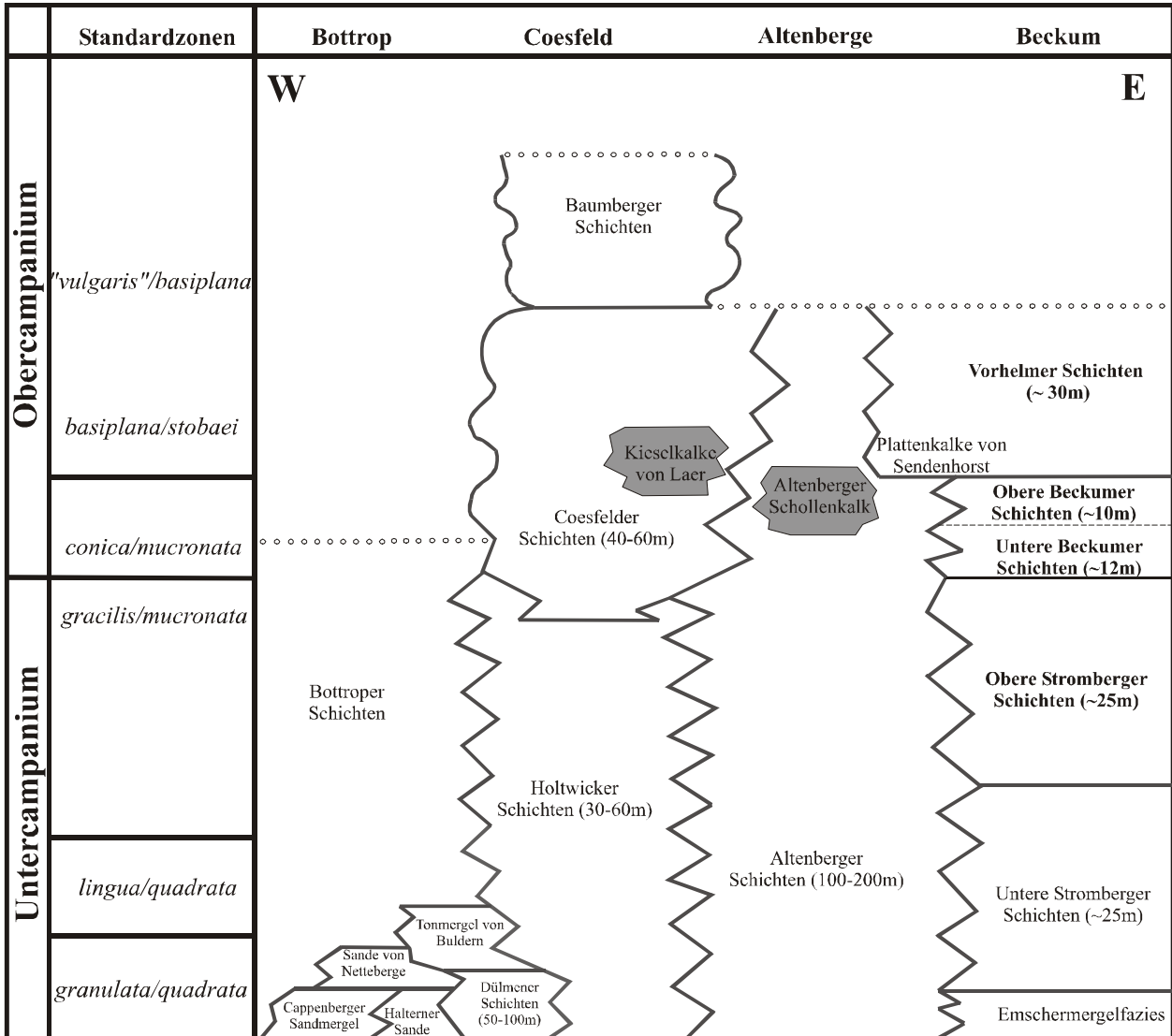


Abb. 7.1: Biostratigraphie des Campaniums in Westfalen (Schema). Vermutete Faziesgrenzen sind durch Zickzacklinien angedeutet. Nach RIEGRAF (1955) sowie KAPLAN et al. (1996).

Durch das Vorkommen von *Hoplitoplacenticer as* an den Basisbänken der Coesfeld- und Beckum-Schichten ergibt sich für das basale Obercampanium, das durch das erste Einsetzen eben dieser Gattung definiert ist (KENNEDY 1984, KÜCHLER & KUTZ 1989), eine eindeutige Korrelation (GIERS 1958, KAPLAN et al. 1996). Nach GIERS (1964) setzten die verschiedenen Vertreter dieser Gattung zeitlich gestaffelt, beginnend mit *H. dolbergense* (SCHLÜTER), *H. vari* (SCHLÜTER), *H. coesfeldiense* (SCHLÜTER) und *H. costulosum* (SCHLÜTER) in den Vorhelm-Schichten und abschließend mit *H. lemfoerdense* (SCHLÜTER) ein. LOMMERZHEIM (1995) und

die von ihnen postulierte Schichtlücke im Bereich der Grundbänke oder durch die Allochthonie der Sedimente zu begründen ist, die häufig eine Erhaltung der Makrofossilien verhindert. Nach KAPLAN et al. (1996) sind in den Vorhelm-Schichten noch keine Leitechiniden wie zum Beispiel *Galerites*, *Micraster (Isomicraster) stolleyi* LAMBERT oder *Galeola papillosa basiplana* ERNST nachgewiesen. *Micraster glyphus* SCHLÜTER, für das gesamte Untere Obercampanium typisch, scheint nach GIERS (1958) in den Stromberg-, Beckum- und Vorhelm-Schichten nicht selten zu sein. Häufig in den Vorhelm-Schichten ist *Echinocorys ovatus* LESKE. Diese

von ERNST (1970) als *E. pyramidalis* SIMSER bezeichnete Form ist im Raum Misburg (Hannover) typisch für die *stobaei/basiplana*- und die hangende *vulgaris*-Zone.

So stützt sich die biostratigraphische Einstufung der Vorhelm-Schichten im Wesentlichen auf die Ammonitenfauna. *Patagiosites stobaei* (= *Pachydiscus stobaei*) findet sich nach KAPLAN et al. (1996) besonders häufig oberhalb der Landbänke. Ihrer Meinung nach könnte dieses Vorkommen dem 2. *stobaei*-Horizont im Misburger Obercampanium, also der *stobaei/basiplana*-Zone, entsprechen. Unterstrichen wird dies durch *Hoplitoplacenteras vari*, der, häufig bis in die höheren Vorhelm-Schichten, in Misburg nur innerhalb der *stobaei/basiplana*-Zone vorkommt. *H. costulosum* und *H. coesfeldiense* sind im Raum Hannover-Misburg nicht nachgewiesen (SCHMID & ERNST 1975). Ersterer tritt im südöstlichen und nordwestlichen Münsterland später als *H. dolbergense* auf, letzterer taucht im nordwestlichen Münsterland vergleichsweise früher auf als in der bearbeiteten Schichtenfolge (KAPLAN et al. 1996).

8. Aufschlussituation

Seit der vorletzten Jahrhundertwende sind über das gesamte Gebiet zwischen Beckum und Ennigerloh zahlreiche Steinbrüche betrieben worden, welche mittlerweile bis auf einige Ausnahmen rekultiviert sind. Ältere, heute zum Teil unter Naturschutz stehende, nicht rekultivierte Steinbrüche liefern nur noch eingeschränkte Untersuchungsmöglichkeiten (Steinbruch „Vellern“, „Flimmerberg“, „Heßling“ und „Hellbach“). Die Bruchwände sind hier oft verschüttet oder bewachsen, die Gesteinsschichten selten zugänglich. Die starke Verwitterung dieser Einheiten schränkt die Beobachtungsmöglichkeiten ebenfalls stark ein. Derzeit wird im Raum Beckum in fünf großen Steinbrüchen Kalkstein zur Zementherstellung abgebaut. Im Einzelnen sind das die Steinbrüche „Nord“ und „Friedrichshorst“ der Firma Dykerhoff, die Steinbrüche „Stromberger Str.“ und „Kollenbusch“ der Firma Phoenix sowie die Steinbrüche „Readymix“ (früher Bomke & Bleckmann) und „Mersmann“ der Firma Readymix (Abb. 8.1.). Im Raum Ennigerloh liegen die Steinbrüche „Elsa“ und „Finkenberg“ der Firma Anneliese Zementwerke; südlich Vorhelm bereibt die Firma Bosenberg Zement einen großen Tagebau.

Die Aufschlussverhältnisse erlaubten im Zeitraum der Untersuchungen sowohl das gesamte Profil der Beckum-Schichten als auch Teile der Vorhelm-

Schichten feinstratigraphisch zu analysieren. Jede einzelne Schicht war zugänglich und konnte eingehend auf ihr ichnologisches und sedimentologisches Inventar bearbeitet werden.

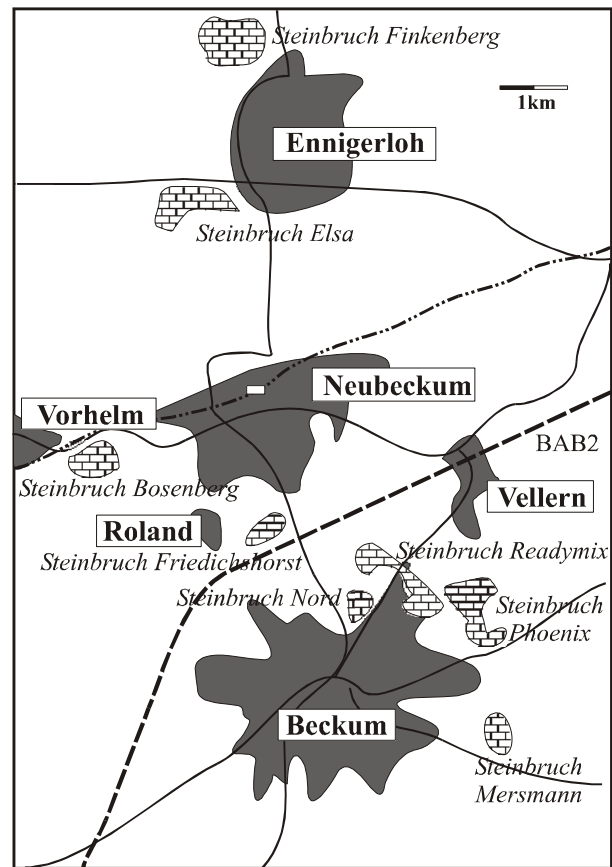


Abb. 8.1.: Untersuchte Tagebaue (grün) im Raum Beckum/Ennigerloh. Steinbruch Finkenberg: TK 25 Blatt 4114 Oelde, R3432300, H5747200; Steinbruch Elsa: TK 25 Blatt 4114 Oelde, R3432300, H5742800; Steinbruch Bosenberg: TK 25 Blatt 4213 Ahlen, R3429600, H5740200; Steinbruch Friedrichshorst: TK 25 Blatt 4214 Beckum, R3433000, H5739300; Steinbruch Nord: TK 25 Blatt 4214 Beckum, R3434500, H5737650; Steinbruch Readymix: TK 25 Blatt 4214 Beckum, R3435500, H5737900; Steinbruch Phoenix: TK 25 Blatt 4214 Beckum, R3436250, H5737700; Steinbruch Mersmann: TK 25 Blatt 4214 Beckum, R3436400, H5735400.

9. Arbeitsmethodik

Im Zuge der Untersuchungen wurden in erster Linie die Paläontologie, die Ichnologie, die Lithologie und die Stratigraphie der Beckum-Schichten, Vorhelm-Schichten sowie untergeordnet der Stromberg-Schichten an mehreren Profilen innerhalb der oben zitierten Steinbrüche bearbeitet. Durch den stetigen Abbau in allen Tagebauen änderte sich die Aufschlussituation über den Zeitraum von zwei Jahren ständig.

Hieraus resultierend konnte das gesamte Profil vollständig und detailliert untersucht werden.

Oftmals waren die Spurenfossilien nur an verwittertem Gestein zu studieren; somit bot insbesondere der Hangschutt an älteren Bruchwänden gute Fundmöglichkeiten, die dazu einwandfrei den entsprechenden Schichtgliedern zugeordnet werden konnten. Um eine möglichst vollständige Dokumentation des fossilen Materials und deren Vielfalt, speziell der verschiedenen Spurentypen zu gewährleisten, wurden zum Teil erhebliche Mengen an Gesteinsmaterial geborgen. Das so gewonnene Material ist unter den angegebenen Belegnummern im Naturkunde-Museum Münster deponiert (P34516 bis P34652). Da zum Teil an einem Belegstück mehrere Ichnotaxa auftreten, wird an einzelnen Belegnummern ein Buchstabe abgehängt der auf das jeweilige Ichnotaxon verweist.

Spuren, die in nicht transportfähigen Gesteinsblöcken auftraten, wurden zeichnerisch und fototechnisch dokumentiert. Neben der makroskopischen Betrachtung brachte speziell die Auflichtmikroskopie viele zusätzliche Hinweise bei der Untersuchung der Ichnofossilien.

Eine weitere Methode zur Untersuchung von Sediment- und Spurengefügen lieferten polierte Anschliffe der einzelnen Bänke. Amalgamierungen, Scherbahnen oder Duplex-Strukturen innerhalb von Turbiditen sind so lediglich an polierten Anschliffen zu erkennen. Um einen noch größeren Farbkontrast zu erzielen, wurden die anpolierten Gesteine zudem mit Wasser oder Öl benetzt. Neben den Sedimentstrukturen brachte diese Methode auch wertvolle Hinweise zur Interpretation der Ichnofossilien. Ähnliche Ergebnisse werden von verschiedenen Autoren beschrieben (vgl. BROMLEY 1981). Es erfolgte zwar auch die Anfertigung von Dünnschliffen ausgewählter Spurenfossilien, diese lieferten aber nur wenige zusätzliche Informationen.

Die Bestimmung der Ichnofossilien richtete sich überwiegend nach folgenden Arbeiten: OSGOOD (1970), HÄNTZSCHEL (1975), SEILACHER (1977), KSIAŹKIEWICZ (1977), PEMBERTON & FREY (1982), FILLON & PICKERILL (1990), FU (1991), UCHMAN (1995, 1998, 1999), CRIMES & CROSSLEY (1991), SCHLIRF (2000).

In dieser Arbeit werden nur die Ichnospezies bei ihrer Erstnennung jeweils mit Autor und Jahr angegeben, Makrofossilien lediglich mit Autor. Bei der Nennung rezenter Organismen wird auf beides verzichtet.

Das Vorkommen bestimmter Ichnofossilien wird in „sehr häufig“ (mehr als zehn Exemplare/1m³ Sedimentgestein), „häufig“ (mehr als ein

Exemplar/1m³), „gelegentlich“ (ein bis zehn Exemplare/10m³), „selten“ (weniger als ein Exemplar/10m³) bis „sehr selten“ (Einzelne Exemplare innerhalb der gesamten untersuchten Schichtenfolge) abgestuft.

Die quantitative Bestimmung des organischen Kohlenstoffgehaltes (TOC = total organic carbon) der sechs ausgewählten Proben erfolgte mit dem Simultanbestimmungsgerät CS-MAT 5500 der Firma Ströhlein Instruments. An allen Proben wurden Doppelmessungen durchgeführt; die Resultate gemittelt. Dabei wurde zunächst der Gesamtgehalt an Kohlenstoff (TC = total carbon) ermittelt. Um den TOC-Gehalt zu gewinnen, wird der Gehalt des anorganischen Kohlenstoff (TIC = total inorganic carbon) vom TC-Wert subtrahiert.

Der Elementbestimmung von Kohlenstoff liegt folgendes Messprinzip zugrunde: Mittels Infrarotspektroskopie wird nach der Verbrennung von ca. 100mg der zuvor pulverisierten Probe im Sauerstoffstrom der Kohlenstoffgehalt (TIC + TOC) gemessen. (vgl. Wertetabelle A im Anhang). Selbstverständlich ermöglichen die wenigen ausgewählten Proben aus der untersuchten Schichtenfolge keine detaillierte Analyse hinsichtlich Schwankungen des betreffenden geochemischen Parameters. Aufgrund der relativ einheitlichen Lithologie der untersuchten Schichten wären bei weiteren Messungen keine signifikanten Abweichungen im TOC-Gehalt zu erwarten, so dass die hier ermittelten TOC-Werte dennoch wichtige Anhaltspunkte zur geochemischen Interpretation liefern.

Die Karbonatbestimmung erfolgte nach dem Titrationsverfahren im Laboratorium der Firma Phoenix Zementwerke (Beckum).

10. Klassifikation

10.1. Allgemeines

Im Gegensatz zu Körperfossilien spiegeln Spurenfossilien im Allgemeinen das Verhalten ihres Erzeugers wider (SEILACHER 1967a). Nur selten repräsentieren sie deren Wachstum oder gewährleiten gar eine eindeutige systematische Zuordnung.

Eine ausführliche Diskussion über die Systematik und Taxonomie von Ichnofossilien wird zur Zeit heftig und intensiv geführt. HÄNTZSCHEL (1975) und EKDALE et al. (1984a) zeigen in ihren Arbeiten die grundlegenden Schwierigkeiten der Ichnotaxonomie auf. Die alphabetische Anordnung der verschiedenen Ichnotaxa im „Treatise“ (HÄNTZSCHEL 1975) spiegelt diese Problematik wider. Bezug nehmend auf die Kritik von SEILACHER (1992) ist solch eine alphabetische Klassifizierung der Ichnotaxa im Allgemeinen und für diese Arbeit im besonderen ungeeignet.

Unterschiedliche Klassifizierungen von Ichnofossilien basierend auf ökologischen, ethologischen, morphologischen und genetischen Aspekten sind unter anderem von SEILACHER (1953a, 1953b, 1964a, 1964b), LESSERTISSEUR (1955), VIALOV (1972) und KSIAŹKIEWICZ (1977) vorgestellt worden.

10.2. Ethologisch-ökologische Klassifikation

Die ökologisch-ethologische Klassifizierung, eingeführt von SEILACHER (1953a, 1953b, 1964b) und erweitert von MÜLLER (1962), folgt im Wesentlichen dem Verhaltensmuster von Organismen und unterliegt wie die Klassifizierung nach dem „paleoenvironment“ (z.B. Bathymetrie; SEILACHER 1964b, 1967b) oft einer subjektiven Betrachtungsweise. Somit schränkt der hohe Interpretationsanteil die Anwendung dieser Klassifikation stark ein. Komplexe Spurenfossilien im Sinne von MILLER (2003a) lassen sich ebenfalls nur schwer in das SEILACHER'sche Schema eingliedern, da deren paläobiologische Interpretation ebenso vielfältig sein kann wie deren Aufbau. Als Beispiel sollen *Zoophycos*, Graphoglypten oder auch zusammengesetzte Spurenfossilien (vgl. PICKERILL 1994, PICKERILL & NARBONNE 1995) dienen.

Die meisten Spurenfossilien in den Beckum-Schichten können in folgende ethologische Gruppen eingeteilt werden. Hauptsächlich treten Fressspuren (Fodichnia) auf, bei der eine dauerhaft angelegte Struktur die Ausbeutung des Sedimentes widerspiegelt. Weidespuren (Pascichnia) sowie Fallen- und Kultivierungs-Spuren (Agrichnia;

EKDALE et al. 1984a) sind häufig an den Sohlflächen der turbiditischen (allodapischen) Kalkbänke zu finden.

10.3. Morphologische Klassifikation

LESSERTISSEUR (1955) und VIALOV (1972) stellen in ihren Klassifikationen morphologische und genetische Kriterien in den Vordergrund. Auch hier verhindern vielfältige Interpretationsmöglichkeiten die nötige Stabilität. Insbesondere Ichnotaxa, die sowohl als Hypo-, Endo-, oder Epi-Relief auftreten (Kap. 10.5.), können innerhalb dieser Klassifikationen nur unbefriedigend eingeordnet werden.

In seiner Arbeit über die Spurenfossilien aus den Flysch-Ablagerungen der polnischen Karpaten klassifiziert KSIAŹKIEWICZ (1977) die verschiedenen Ichnotaxa nach rein morphologischen Gesichtspunkten. Er differenziert zehn Gruppen und unterscheidet in (1) kreisförmige und elliptische, (2) einfache, (3) verzweigte, (4) rosettenförmige, (5) Spreiten, (6) gewundene, (7) spiralförmige, (8) mäandrierende, (9) verzweigt gewundene und mäandrierende sowie (10) netzförmige Strukturen. Diese Einteilung ist relativ einfach und kann auch von „Laien“ gerade im Gelände schnell nachvollzogen werden. Sie fasst gleiche Formen in einer Gruppe zusammen und vermeidet die Beschreibung der verschiedenen Ichnotypen in einer alphabetischen Reihenfolge. Die morphologisch unterschiedlichen Gruppen formen nach dieser Klassifikation keine taxonomischen oder parataxonomischen Klassen, wodurch eine morphologisch „einheitliche“ Gruppe verschiedene Ichnotaxa beinhalten kann.

Nicht immer sind die Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen scharf, so dass es zu Überschneidungen kommen kann, wie zum Beispiel bei einfachen Formen mit nur ein oder zwei Verzweigungen (z.B. *Ophiomorpha annulata* LUNDGREN 1891). Ähnlich verhält es sich mit vertikal verzweigten Formen wie *Trichichnus* oder *Ophiomorpha*. Einige Ichnotaxa wie *Gyrochorte* nehmen eine Zwischenstellung zwischen einfachen und gewundenen Formen ein; *Helminthopsis* steht in Verbindung zu gewundenen und mäandrierenden Spuren (KSIAŹKIEWICZ 1977). Vertikale Gänge oder vertikale U-förmige Gänge werden mit keiner Gruppe direkt klassifiziert.

Um die Schwierigkeiten dieser recht starren Klassifikation zu lösen, schlägt UCHMAN (1995, 1999) vor, zur Unterscheidung von morphologisch/genetischen Gruppen die Klassifikation nach KSIAŹKIEWICZ (1977) durch Ideen aus den Klassifikationsmodellen von LESSERTISSEUR (1955), VIALOV (1968, 1972), SEILACHER (1977)

und HÄNTZSCHEL (1975) zu erweitern. Formen, die eine ähnliche Genese und Morphologie aufweisen, stellen nach UCHMAN (1995, 1999) Gruppen kleineren „Ranges“ dar, und werden nach ihren allgemein bekannten Repräsentanten wie z.B. *Scolicia*-Gruppe oder *Zoophycos*-Gruppe benannt. Graphoglyptiden können in diesem Schema als Sub-Unterteilungen der Klassifikation von KSIAŻKIEWICZ (1977) betrachtet werden. SEILACHER (1977) unterteilt in fortlaufende Mäander (inklusive spiralförmige Formen), uniramose Mäander, biramose Mäander, strahlenartige Formen, unregelmäßige Formen, und regelmäßige Netzwerke. W. MILLER (1991) trennt zudem noch die spiralförmigen Formen von den mäandrierenden Spuren, fügt aber uni- und biramose Formen mit vertikalen Öffnungen zusammen. Graphoglypten stellen nach SEILACHER (1977) offene Gangsysteme dar, die dem Erzeuger für eine mehrmalige Benutzung zur Verfügung stehen. Er vermutet, dass einfache Strukturen Fallen (*Spirorhapse*, *Cosmorhapse*) für wandernde Meiofauna, ähnlich dem rezenten Bau von *Paraonis fulgens* darstellen, komplexe Formen mit zahlreichen Öffnungen zum Meeresboden jedoch für den Anbau von Mikroben dienen, und somit eine chemosymbiotische Lebensweise des Erzeugers belegen (z.B. *Paleodictyon*, *Helicolithus*).

SCHLIRF (2000) vorgestellten Gliederungen angelehnt ist.

10.4. Taphonomie

Die unterschiedliche Erhaltung von Spurenfossilien kann dazu führen, dass ein gleicher Gang je nach Abstand zu einer lithologischen Grenze (z.B. Sand-/Tonstein) eine verschiedenartige Morphologie zeigt. Die uneinheitliche Taphonomie spiegelt sich dann in verschiedenen Namen wieder. Bekannte Beispiele sind *Scalarituba*, *Nereites* und *Neonereites*, die aufgrund dieser Problematik von UCHMAN (1995) synonym betrachtet werden und in der Gattung *Nereites* vereint werden. Eine ähnliche Problematik wird innerhalb der untersuchten Sedimente bei *Dreginozoum nereitiforme* VON DER MARCK 1894 verdeutlicht. Als Vollrelief an den Schichtoberseiten erhalten, offenbart dieses Spurenfossil als Abguss an den Turbiditunterseiten einen anderen Ergaltungstyp (Kap. 11.13.3.).

Durch rezent lebende callianassoide Krebse (z.B. *Callianassa major*, *C. californiensis* oder *Upobebia pugettensis*) erzeugte verzweigte Gangsysteme können bei annähernd gleicher Morphologie verschiedene Wandungsformen zeigen. In weichen, sandigen und instabilen Sedimenten sind die Wandungen aus agglutinierenden Pellets aufgebaut, die dem Gang

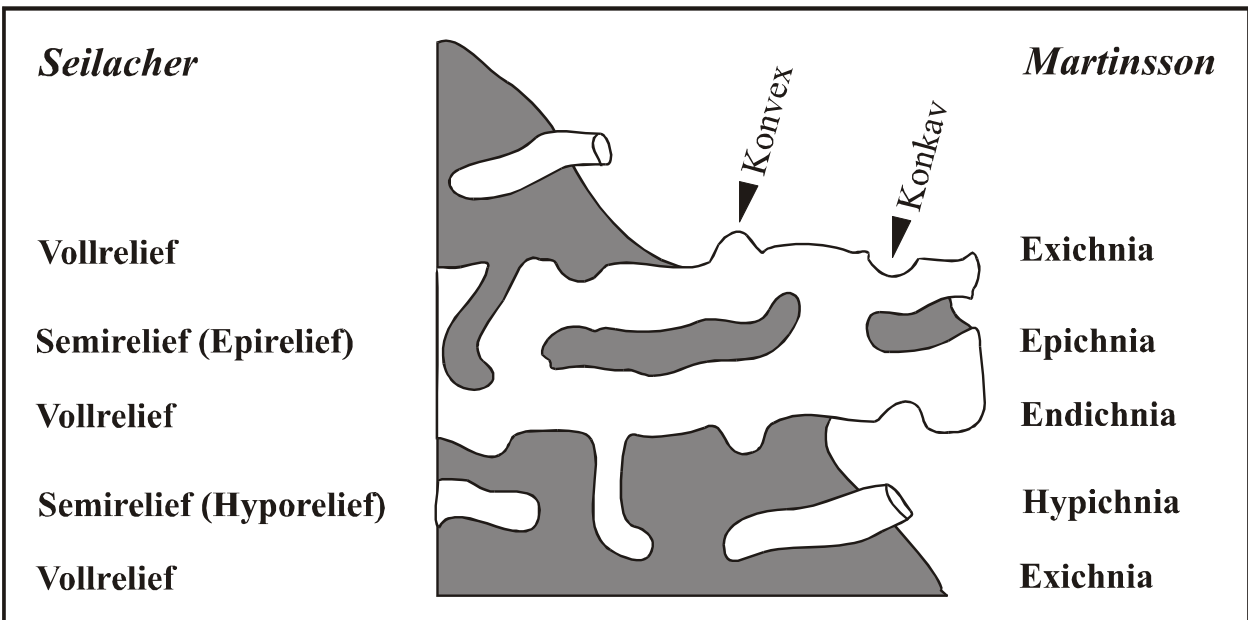


Abb. 10.5.1.: Stratinomische Klassifikation von Spurenfossilien in einem sandigen Substrat. Links Terminologie nach SEILACHER (1964), rechts Terminologie nach MARTINSSON (1965).

Allein morphologische Merkmale stellen in dieser Arbeit die Grundlage der Klassifikation, deren Einteilung im Wesentlichen den von KSIAŻKIEWICZ (1977), UCHMAN (1995) sowie

eine gewisse Stabilität verleihen (EKDALE et al. 1984a). In der fossilen Überlieferung entsprechen diese Wohnbaue der Form *Ophiomorpha nodosa*. In schlammigen und verfestigten Sedimenten fehlt solch eine Auskleidung der Wohngänge. Diese

Formen, die zudem mit einem Winkel von etwa 120° verzweigt sind, können im fossilen Zustand z.B. als *Thalassinoides suevicus* ausgebildet sein. Bleiben in festen, tonigen Sedimenten Kratzspuren des Erzeugers erhalten, würde dieser Gang als *Spongiomorpha* bezeichnet. Aufgrund dieser direkten Abhängigkeit vom Substrat fassen FÜRSICH (1973a) und zuletzt SCHLIRF (2000) daher *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* und *Spongiomorpha* unter dem gemeinsamen Synonym *Spongiomorpha* zusammen. In dieser Arbeit wird bei der Gattung *Sinusichnus* ein analoger Fall vorgestellt. *Sinusichnus sinuosus* GIBERT 1996 zeigt keine ornamentierten Wandungen, *S. priesti* n. isp. hingegen weist deutliche Kratzspuren (Bioglyphen) auf.

10.5. Toponomie

Für die Beschreibung der Erhaltung von Spurenfossilien werden je nach Autor verschiedene Terminologien und Kategorien verwendet (FREY 1971, 1973; HALLAM 1975; SIMPSON 1975). Weit verbreitet sind deskriptive Klassifikationen wie die von SEILACHER (1964a, 1964b) und MARTINSSON (1970). Beide Klassifizierungen beziehen sich hierbei auf die Lage eines Spurenfossils innerhalb einer oder zwischen zwei unterschiedlichen Lithologien (preservational classification nach MAGWOOD 1992). Die einzelnen Begriffe sind in Abb. 10.5.1. gegenübergestellt. In dieser Arbeit werden beide Terminologien benutzt. EKDALE et al. (1984a) erweiterten das vorgestellte System um den Begriff des „Spaltreliefs“ (cleavage relief). Dieser Begriff beschreibt im Gegensatz zu den an den Schichtgrenzen auftretenden Spuren (Semirelief *sensu* SEILACHER 1964a, 1964b) Ichnofossilien, die z.B. in einer laminierten Schicht durch „Zerschlagen“ als Semirelief auftreten, und die Morphologie einer Spur reflektieren, die eigentlich an der Sedimentoberfläche produziert wurde. Zudem ist eine Differenzierung nach dem ursprünglichen Bildungsort in Bezug zur Sedimentoberfläche möglich (HÄNTZSCHEL 1975; formational classification nach MAGWOOD 1992). Man trennt zwischen exogenen, direkt an der Sedimentoberfläche entstandenen Spuren, endogenen, im Sediment angelegten Strukturen und intergenen, an feinstratigraphischen Grenzen (z.B. Lamination) auftretenden Formen.

11. Taxonomischer Teil

11.1. Radiale und elliptische Strukturen

Einfache Spuren mit rundem oder elliptischen Umriss, überliefert als Hypo-, Epi- oder Vollrelief.

11.1.1. Pfropfenförmige Spurenfossilien

Einfache pfropfenförmige, konische, kegelförmige Spuren („plug-shaped“).

Bergaueria PRANTL 1945

Typichnospezies: *Bergaueria perata* PRANTL 1945: 52-53, Taf. 1, Abb. 1.

Diagnose: Zylindrische oder halbkugelförmige, vertikale Gänge mit glatten, unornamentierten Wänden und einem kreisförmigen bis ellipsoidem Querschnitt. Füllung im Wesentlichen strukturlos; Gerundete Basis, mit oder ohne flache, zentrale Depression oder radiale Rippen (PEMBERTON et al. 1988).

Bemerkungen: Als vertikale bis annähernd vertikale, konvexe, zylindrische Form tritt *Bergaueria* im Allgemeinen als Ausguss an Schichtunterseiten auf. Die Größe der Formen ist variabel, dennoch ist ein Durchmesser größer oder gleich der Höhe typisch für dieses Ichnogenus (PEMBERTON et al. 1988). Die abgerundete Basis beinhaltet eine oder mehrere Depressionen, einige Spezies zeigen radiale Rippen oder konzentrisch verlaufende Eindrücke. Durch die passive Verfüllung ist insbesondere in gradierten Schichten die Basis dieser Ausgüsse oft durch eine grobe Kornfraktion gekennzeichnet. Feine Strukturen können durch eine derartige Überlieferung jedoch verloren gehen.

Conostichus LESQUEREUX 1876 unterscheidet sich von *Bergaueria* durch seine ornamentierten Wände und weist eine Höhe auf, die etwa dem doppelten Gesamtdurchmesser entspricht. *Conichnus* MYANNIL 1966 zeigt einen stumpfkegeligen Habitus, *Astropolichnus* CRIMES & ANDERSON 1985 ist im Vergleich zu *Bergaueria* viel flacher ausgebildet.

Interpretation: *Bergaueria* stellt möglicherweise ein Domichnion oder Cubichnion eines Suspensionsfressers dar (FÜRSICH 1975). Ausgekleidete *Bergaueria* werden von PEMBERTON et al. (1988) als reine Domichnia gedeutet, ohne eine deutliche Auskleidung repräsentieren sie Cubichnia. Gerade wenn radiale Rippchen oder kreisförmige Strukturen erkennbar sind, könnte es

sich bei dem Erzeuger um Hohltiere insbesondere Seeanemonen handeln (PRANTL 1945, ALPERT 1973, PEMBERTON et al. 1988). CHAMBERLAIN (1971) deutet *Conostichus* ebenfalls als Negativ eines Seeanemonen-Wohnganges. Heutige Seeanemonen besiedeln fast alle Meeresräume und treten in von Gezeiten beeinflussten Flussmündungen bis in die abyssale Tiefsee auf.

Strukturlose *Bergaueria* (*B. perata*, *B. prantli*, *B. hemispherica*) können ebenfalls Ausgüsse terminaler Erweiterungen vertikaler Gänge darstellen, wie es UCHMAN (1998) am Beispiel des Ichnogenus *Mammilichnis* CHAMBERLAIN 1977 aufzeigt.

Bergaueria tritt in Flachwassersedimenten (CRIMES et al. 1977, MILLER & KNOX 1985, NARBONNE 1984, CRIMES & ANDERSON 1985) und in Turbiditserien auf (PRANTL 1945, KŚIAŹKIEWICZ 1977, CRIMES & CROSSLEY 1991, UCHMAN 1995) und ist weltweit ab dem späten Präkambrium (z.B. CRIMES & GERMS 1982) bis ins Miozän (UCHMAN 1995) bekannt (vgl. PEMBERTON et al. 1988, FILLION & PICKERILL 1990).

***Bergaueria perata* PRANTL 1945**
(Taf. I, Abb. 6.)

- * 1945 *Bergaueria perata* - PRANTL: 52-53, Taf.1, Abb. 1.
- 1988 *Bergaueria perata* PRANTL 1945 - PEMBERTON et al.: 879

[zur weiteren Synonymie siehe PEMBERTON et al. (1988)]

Diagnose: *Bergaueria* mit glatten Wänden; gerundete Apikalseite kann schwach ausgebildete radiale Riefen führen, die von einer oder mehreren, flachen, zentralen Depressionen strahlenförmig ausgehen (PEMBERTON et al. 1988).

Material: Häufig; z.B. 6. Landbank (einige Beobachtungen im Gelände).

Beschreibung: Pfropfenförmige, konvexe, hypichnische, meist kreisrunde Formen mit weitaus größerem (meist doppeltem) Durchmesser als Höhe, mit abgeflachter, strukturloser Apikalseite. Der Durchmesser reicht in der Regel von 1 bis 7cm bei einer maximalen Höhe von 4cm. Eine zentrale Depression ist aufgrund der meist unvollständigen oder schlechten Erhaltung nur selten ausgebildet, kommt aber vor. Diese misst dann bei einer etwa 3cm großen Form 5mm im Durchmesser und zeigt eine regelmäßig-runde Ausbildung. Die relativ steilen Wände markieren

Neigungswinkel von ca. 80°. Die durchweg an den Unterseiten von Turbiditen auftretenden Ausgüsse zeigen an ihrer unteren abgeflachten Basis die größte Kornfraktion. Als interne Schichtungsstrukturen sind Gradierung oder laminare (Fein-) Schichtung zu nennen. *B. prantli* tritt sehr häufig in Nestern mit bis zu sieben Exemplaren auf. Innerhalb dieser Nester, die auch von PEMBERTON et al. (1988) beschrieben werden, respektieren sich die einzelnen Individuen und halten Abstände von einigen Zentimetern.

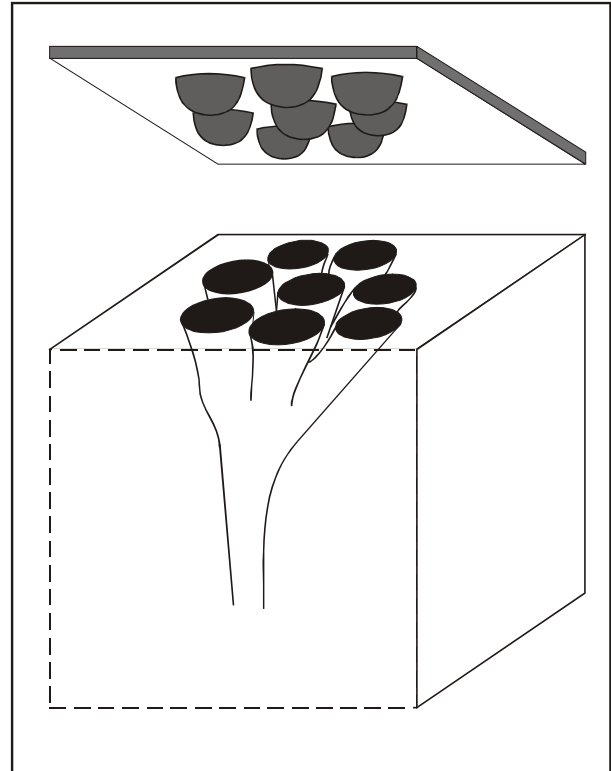


Abb. 11.1.1.: Eine Gruppe aus hypichnischen Knöpfen, bzw. epichnischen Gruben und die mögliche Rekonstruktion als *Parahaentzschelina*.

Bemerkungen: PEMBERTON et al. (1988) stellen *B. prantli* KŚIAŹKIEWICZ 1977 zu *B. perata* PRANTL 1945. *B. perata* zeigt im Vergleich zu *B. prantli* einen regelmäßigeren Habitus, steilere Seiten und eine relativ regelmäßig-runde, apikale Depression. Radiale Rippchen oder kreisförmig angeordnete Knötchen und Riefen fehlen bei beiden Arten. Durch den unregelmäßigen Habitus und die unregelmäßige apikale Depression stellt *B. prantli* daher eine separate Ichnospezies dar (FILLION & PICKERILL 1990, UCHMAN 1998). Beide Ichnospezies weisen keine deutlichen radialen Rippen auf, wie dies bei *B. radiata* ALPERT 1973 der Fall ist.

An Schichtgrenzen oder in Spaltreliefs zeigt *Parahaentzschelina* CHAMBERLAIN 1971 eine vergleichbare Ausbildung wie *B. perata*. Eine

Gruppe aus ovalen oder runden Mulden, Knöpfen, Gruben, Pocken, die eng beieinander liegen, charakterisieren diese Erhaltung, wobei in diesem die einzelnen Mulden vertikal verlaufende Schächte repräsentieren, die nach unten hin in einen Hauptschacht münden (Abb. 11.1.1.).

***Bergaueria* isp.**

(Taf. I, Abb. 5; Taf. 5, Abb. 7; Taf. XI, Abb. 1.)

Material: Sehr häufig, besonders in der 6. Landbank Steinbruch Finkenberg (P34559D, P34563D, P34570).

Beschreibung: Unterschiedlich große, hypichnische, konkave Hügel mit für *Bergaueria* typischer Form. Die Größe variiert von 1 bis 7cm im Durchmesser und reicht bis zu 4cm in die Höhe. Die Spur tritt vielfach an den Unterseiten der Turbidite auf und ist zum Teil stark angewittert, so dass keine eindeutige Zuordnung zu den bekannten Ichnospezies möglich ist. An ihrer Apikalseite zeigen die Strukturen die maximale Korngröße.

Bemerkungen: Strömungskolke, die ebenfalls an den Unterseiten der Turbidite auftreten, könnten sich vorzugsweise sekundär aus Depressionen biogener Herkunft am Meeresgrund gebildet haben.

Spurenfossilien, die nicht eindeutig einer *Bergaueria*-Spezies zuzuordnen sind, dennoch die charakteristische halbkugelige Form zeigen, treten weitaus häufiger auf als klar zu bestimmende Ichnospezies dieses Genus. Durch die passive Verfüllung der Eintiefungen am Meeresboden durch einen Turbiditstrom wird speziell bei einer intensiven Strömungsenergie die Konservierung von feinen radialen Rippen oder die vollständige Überlieferung der primären Apikaldepressionen als Negativrelief verhindert.

11.1.2. Pfropfenförmig aneinandergereihte Spurenfossilien

Einzelne pfropfenförmige, konische oder kegelförmige Formen, die in kleinen regelmäßigen oder unregelmäßigen Reihen angeordnet sind.

***Solanichnium* PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991**

Typichnospezies: *Solanichnium spinari* PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991: 79: Taf. 63, Abb. 1, 2.

Diagnose: Hypichnische, runde oder rechteckig gerundete bis ovale Schwellungen (Pfropfen), mit bis zu einem Zentimeter im Durchmesser, in

Linien aufgereiht oder einzeln (leicht verändert nach PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991).

Bemerkungen: Einzelne, an einem zentralen Gang aneinandergereihte Rippen oder Furchen werden durch die Ichnogattungen *Solanichnium* und *Hormosiroidea* SCHAFFER 1928 beschrieben. In den vorliegenden Fällen zeigt diese Spur jedoch keinen, die einzelnen Rippen verbindenden Strang wie dies bei *Hormosiroidea* zu beobachten ist (Abb. 11.1.2.). Dies ist auch nicht durch ein unterschiedliches Erosionsniveau zu erklären, da *Solanichnium* über das gesamte Arbeitsgebiet in der 5. Landbank auftritt, diese aber in ihrer Mächtigkeit von Südosten nach Nordwesten abnimmt und damit an ihrer Unterseite unterschiedliche Erosionsniveaus widerspiegelt. Sowohl flach als auch tief erodierte Spuren, z.B. an Strömungskolken, zeigen keinen verbindenden Strang.

Solanichnium ähnelt dem problematischem Genus *Taitia* CROOKALL 1931 aus dem oberen Silurium von Schottland. Die einzelnen aneinandergereihten rundlich-flachen Knöpfe sind bei dem zu letztgenannten Genus gleichwohl mit einen dünnen (1mm) Strang verbunden. Desweiteren zeigen die bis zu 1cm großen Körper eine deutliche Umrandung (Wandung?).

Vergleichbare Spuren werden auch von LINCK (1949) beschrieben. Zwar zeigt die von ihm als *Biformites* dargestellte, monospezifische und aus zwei Grundformen zusammengesetzte Spur deutliche Unterschiede zu *Solanichnium*, dennoch lassen sich auf seiner Taf. 4, unter Abb. 1 abgebildeten Schichtunterseite gleichartig aufgebaute Strukturen wie bei *Solanichnium* erkennen. LINCK (1949) beobachtete ausgehend von einem engen Abschnitt, der von longitudinalen Furchen unterteilt sein kann, einen durch markante transversale Furchen gegliederten Teil aus maximal 6 Querrippen. Letztgenannter Teil ist mehr oder weniger gleich den in den Beckum-Schichten aufgefundenen Formen. Dennoch ist *Biformites* insgesamt durch seinen handgranatenförmigen Habitus, der oben beschriebenen morphologischen Zweiteilung, sowie einer medialen Längsfurche definiert (Abb. 11.1.2.).

Solanichnium spinari wird von PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991 aus kretazischen und paläogenen Turbiditserien der Karparthen beschrieben.

***Solanichnium confinis* n. isp.**
(Taf. I, Abb. 1, Abb. 3.)

Locus typicus : Steinbruch Readymix, Beckum
Stratum typicum: Obercampan, Beckum-Schichten, Landbänke
Derivatio nominis: confinis (lat.): aneinandergrenzend
Holotyp: P34591

Diagnose: Einzelne, meist vier bis maximal sechs hypichnische, konkave, abgerundet-rechteckige bis ovale, mit geringem Abstand aneinandergereihte Rippen.

Material: Häufig; ausnahmslos an der Unterseite der 5. Landbank (P34590, P34591, P34609)

Beschreibung: An der Unterseite der Landbank 5 tritt *Solanichnium confinis* sehr häufig auf. Als konkaves Hyporelief sind einzelne, rechteckig gerundete bis ovale Rippen von ca. 1cm Breite und 0,5mm Länge in kurzen Abständen aneinandergereiht. Die einzelnen Rippen liegen sich an ihrer breiteren Seite gegenüber. Es kommen zwischen drei und sechs dieser Körper vor. Im Allgemeinen setzt sich diese Spur aber aus vier oder fünf dieser Rippen zusammen. Gelegentlich lässt sich eine sukzessive Größenzunahme der einzelnen Rippen beobachten, dies hängt allerdings oft mit der Überlieferungssituation an der Sohlfläche eines Turbidites zusammen und stellt daher kein diagnostisches Merkmal dar. Die einzelnen Rippen sind nicht miteinander verbunden. Kurze Gänge liegen unregelmäßig, locker verteilt mit Abständen von wenigen Zentimeter bis Dezimeter horizontal zur Schichtfläche.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu *Solanichnium spinari* zeigt *S. confinis* keine runden, sondern rechteckig-gerundete bis ovale Knöpfe, die ausnahmslos in einzelne Reihen angeordnet sind und die im Vergleich zu *S. spinari* etwas größer sind. Einzelne Knöpfe kommen somit nicht vor.

Interpretation: Als konkaves Hyporelief erhalten, spiegelt *Solanichnium confinis* eine prä-turbiditisch angelegte Lebensspur wieder. Der relativ einfache Aufbau lässt zunächst auf eine Ruhespur oder Wohnspur schließen. Die Anzahl der einzelnen Rippen würde in diesem Zusammenhang vielleicht die Größe und Form des Körpers oder einzelner Körperteile des Erzeugers widerspiegeln, wie zum Beispiel Eindrücke von Befestigungs bzw. Halteorganen semivagiler oder stationär lebender Tiere (vgl. PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991). Problematisch bleibt aber hier die Zuordnung zu einem bestimmten Organismus. Desweiteren ist es durchaus vorstellbar, dass die einzelnen Rippen Ausgüsse primärer Gangöffnungen eines (komplexen) Gangsystems am Meeresboden sind. Ihre oval-rechteckige Form limitiert jedoch diese Deutung. Rücken, die aus mehreren kleineren Kratern bestehend, sind aus rezenten Substraten der Tiefsee bekannt (HEEZEN & HOLLISTER 1971).

Bei den vorliegenden Strukturen handelt es sich aber höchstwahrscheinlich um Lebensspuren, die eine bestimmte Lebensweise ihres Erzeugers widerspiegeln, und eine gezielte Anpassung an ein pelagisches Milieu aufzeigen. Offene Kammern innerhalb eines recht festen Substrates, in dem nur geringe Bodenströmungen herrschen, könnten, dem Bewohner hier als Fallen für Meiofauna oder als Räume zur Züchtung von Mikroben gedient haben.

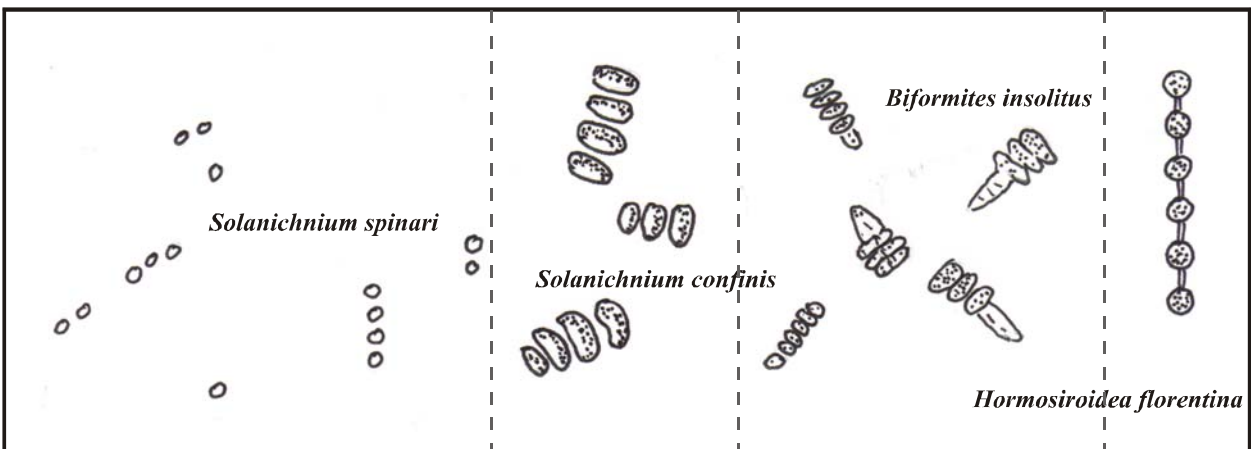


Abb. 11.1.2.: Morphotypen von *Solanichnium spinari* PLIČKA & NĚMCOVÁ 1991, *S. confinis* n. isp., *Biformites insolitus* LINCK 1949 und *Hormosiroidea florentina* SCHAFFER 1928 (ohne Maßstab).

11.2. Radiale Strukturen

Radiale, kreisförmige, wallartige Strukturen mit oder ohne zentralem Kanal oder Vertiefung.

Circulichnis VIALOV 1971

Typichnospezies: *Circulichnis montanus* VIALOV 1971: 91.

Diagnose: Zirkulare bis ovale, unverzweigte Kriechspur oder Gang (VIALOV 1971).

Bemerkungen: *Circulichnis* wird von verschiedenen Autoren aus Gesteinen ab dem Vendium(?) (FEDONKIN 1988) beschrieben (z.B. PICKERILL & KEPPIE 1981; PICKERILL et al. 1984; FILLION & PICKERILL 1984, 1990; YEH 1987, MCCANN & PICKERILL 1988, TCHOUMATCHENCO & UCHMAN 1999). Vergleichbare Formen aus rezenten abyssalen Sedimenten beobachten KITCHELL et al. (1978). Ebenfalls zu diesem Ichnogenus gehören die von KŚIAŹKIEWICZ (1977) als „scribing trace“ und die von CRIMES et al. (1981) als „Circling trace fossil“ beschriebenen Exemplare. FILLION & PICKERILL (1990) fügen zum Ichnogenus *Circulichnis* noch weitere, von verschiedenen Autoren nicht explizit als *Circulichnis* beschriebene Spuren hinzu. Die von ULRICH (1904) als *Helminthopsis magna* dargestellte Spur (HÄNTZSCHEL 1975 Abb. 44, 2a) entspricht jedoch nicht dem Ichnogenus *Circulichnis*, weil es sich hier um eine mäandrierende Spur handelt. Zwar zeigt die Abbildung (HÄNTZSCHEL 1975, Abb. 44, 2a) an der linken Seite eine kreisrunde Form, dennoch ist davon auszugehen, dass ULRICH (1904) sich in seiner Darstellung auf die mäandrierende Spur bezieht.

Circulichnis montanus VIALOV 1971 (Taf. IV, Abb. 7.)

- * 1971 *Circulichnis montanus* VIALOV: 91, Taf. 1, Abb. 1.
- 1977 Scribing trace? - KŚIAŹKIEWICZ: 149, Abb. 32.
- 1978 circular ridge - KITCHELL et al.: S. 174, Fig. 3, Abb. 17.
- 1981 „Circling trace fossils“ - CRIMES et al.: 975. (ohne Abb.)
- 1984 *Circulichnis montanus* VIALOV 1971 - PICKERILL et al.: 419, Abb. 5e.
- ? 1986 *Laevicyclus* F.A. QUENSTEDT, smaller form, PIENKOWSKI & WESTWALEWICZ-MOGILSKA: 57, Abb. 4c.
- 1988 *Circulichnis montanus* VIALOV 1971 - MCCANN & PICKERILL: 334, Abb. 3.4.

1990 *Circulichnis montanus* VIALOV 1971 - FILLION & PICKERILL: 22; Taf. 2, Abb. 1, 2.

1999 *Circulichnis montanus* VIALOV 1971 - TCHOUMATCHENCO & UCHMAN: 174, 175, Abb. 3a.

Diagnose: Glatte *Circulichnis* mit einen zylindrischen Querschnitt (VIALOV 1971).

Material: Oberseite Nünningsbank, Steinbruch Bosenberg; Unterseite Landbänke; selten (P34557, P34574).

Beschreibung: *Circulichnis* tritt als kreisrunder, konvexer, epichnischer Gang ohne zentrale „Röhre“ (vgl. *Laevicyclus*) mit einem äußeren Durchmesser von etwa 2cm und einem inneren Durchmesser von 1,2cm auf. Der Gang ist im Querschnitt nahezu rund. Den Top der Nünningsbank bildet eine gradierte, tonig-sandige, Seeigelstachel führende, dunkle, fast schwarze Lage. Der Gang von *Circulichnis* hebt sich hier deutlich durch seine Struktur und durch seine grünlich-silbrig glänzende Färbung hervor. Das Füllmaterial führt gegenüber dem umliegenden Gestein große Mengen an Glaukonit und Hellglimmer (Muskovit).

An der Unterseite der 5 Landbank treten mit einem Gesamtdurchmesser von lediglich 12mm kleinere *C. montanus* auf. Der kreisrunde, pyritreiche Wall misst 4mm im Durchmesser, so dass ein innerer zirkularer Bereich von ebenfalls 4mm ausgebildet ist. Häufig treten diese Strukturen nestförmig auf. Drei Individuen zeigen hier Abstände von maximal 3cm zueinander.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu der von VIALOV (1971) beschriebenen Form, deren äußerer Ring durch einen recht schmalen Durchmesser von wenigen Millimetern gekennzeichnet ist, ist der Gangdurchmesser hier bei einem relativ geringen äußeren Ringdurchmesser ausgesprochen groß (Verhältnis äußerer Durchmesser/innerer Durchmesser 1:6). Dieser Gang ist somit vergleichbar mit der von FILLION & PICKERILL (1990) dargestellten Spur, die ein Verhältnis von äußerem zu inneren Gangdurchmesser von 1:8 aufweist.

Interpretation: PICKERILL & KEPPIE (1981) schlagen für den Erzeuger dieser Spur einen wurmförmigen Organismus vor, der ein Tiefwasserregime bevorzugt. CRIMES et al. (1981) liefern keine Klärung der Herkunft.

***Laevicyclus* QUENSTEDT 1881**

Typichnospezies: *Laevicyclus mongraensis* VERMA 1970: 38, Taf. zwischen S. 37 und S. 38, Abb. 6.

Diagnose: Annähernd kreisrunde Körper, die im rechten Winkel zur Schichtung stehen; Durchmesser variiert in einigen Spezies; mit einem zentralen Kanal, der durch regelmäßige, konzentrische Kreise und einem Durchmesser von mehreren Zentimetern auf der Schichtfläche ausstreicht (nach HÄNTZSCHEL 1975).

Laevicyclus ist sowohl aus Flyschfolgen des tieferen Wassers (D'ALESSANDRO 1980, 1981; PIENKOWSKI & WESTWALEWICZ-MOGILSKA 1986; LESZCZYŃSKI & SEILACHER 1991) als auch aus Flachwassersedimenten bekannt (FREY & HOWARD 1970; KENNEDY 1970, NARBONNE 1984). Die Spur kommt vom Präkambrium (CRIMES 1970) bis zum Miozän vor (D'ALESSANDRO 1980, UCHMAN 1995).

***Laevicyclus mongraensis* VERMA 1970
(Taf. III, Abb. 6.)**

- 1881a,b *Laevicyclus* - QUENSTEDT: 577, Taf. 164, Abb. 35.
 1934 *Cyclozoon* - SCHMIDT: 5, Abb. 5, 9, 10, 12.; partim Abb. 7, 8.
 ? 1964 Entgasungskrater? - HÄNTZSCHEL: Taf. 3, Abb. 1.
 * 1970 *Laevicyclus mongraensis* VERMA, sp. nov. - VERMA: 38, Taf. zwischen S. 37 und 38, Abb. 6.
 * 1980 *Laevicyclus rotaeformis* ichnosp. n. - D'ALESSANDRO: 369, Taf. 43, Abb. 1, 2; Taf. 44, Abb. 1, 2.
 1981 *Laevicyclus rotaeformis* D'ALESSANDRO - D'ALESSANDRO: Taf. 43, Abb. 4.
 1986 *Laevicyclus* F.A. QUENSTEDT, smaller form - PIENKOWSKI & WESTWALEWICZ-MOGILSKA: 57, Abb. 4d,e.
 1989 *Laevicyclus* sp. - STEPANEK & GEYER: 20, Taf. 4, Abb. 31-33.
 1991 *Laevicyclus rotaeformis* D'ALESSANDRO - LESZCZYŃSKI & SEILACHER: 296, Abb. 4.
 1995 *Laevicyclus mongraensis* VERMA 1970 - UCHMAN: 12, Taf. 2, Abb. 6.
 1996a *Laevicyclus mongraensis* VERMA 1970 - TUNIS & UCHMAN: 171, Abb. 3b.

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1995)]

Diagnose: Hypichnischer oder epichnischer konvexer einzelner Ring mit zentralem Knopf oder kurzem Kanal. Durchmesser von Knopf und Ring ähnlich; Abstand zwischen Knopf und äußerem Ring gleichbleibend.

Material: Zwei Exemplare aus dem Hangschutt von feinsandigen, mergeligen Lagen am Top der Landbänke (Steinbruch Readymix; P34573).

Beschreibung: Ein konvexer wallförmiger Ring mit 4cm Außendurchmesser und bis zu 1cm Breite formt auf der Schichtoberseite(?) den äußeren Teil der Struktur; ein kalzitisch zementierter kurzer Kanal bildet in der Mitte dieses Ringes eine trichterförmige Eintiefung, an deren Rändern sich eine schwache konvexe Aufwölbung zeigt. Der Wall ist weitestgehend aus Calcisphaeren aufgebaut. Die meisten dieser Calcisphaeren sind feinkörnig pyritisiert, so dass häufig nur die äußere, kugelige Form erhalten ist. Dieses Spurenfossil tritt in den ca. 5mm dünnen feinkörnigen und gradierten Lagen auf, wie sie häufig als Top in den Landbänken zu finden sind. Hier zeigt sich, dass sowohl die innere trichterförmige Röhre als auch der äußere Wall nicht tiefer in die unterliegende Bank hineinreichen (vgl. mit *Monticulichnus*). Die Höhe dieses Spurenfossils beschränkt sich somit auf die Mächtigkeit der oben genannten Lage.

Bemerkungen: Nach den Zeichnungen von QUENSTEDT (1881b) zeigt *Laevicyclus mongraensis* einen eher scheibenförmigen Habitus mit einem konzentrischen ringförmigen Wall. Im Querschnitt ist in seiner Abbildung nicht eindeutig eine Röhre zu erkennen, obwohl er im zentralen Teil eine leichte Aufwölbung andeutet. HÄNTZSCHEL (1975) beschreibt *Laevicyclus* als zylindrischen Körper, der im rechten Winkel zur Sedimentoberfläche steht. Neben einem zentralen Kanal, dessen Länge er nicht näher definiert, stellt er im Gegensatz zu der von QUENSTEDT (1881a, b) und der in den Beckum-Schichten beschriebenen Form, die lediglich eine äußeren ringförmigen Wall zeigt, mehrere gleichförmige konzentrische Aufwölbungen dar. Auch FREY (1970) beschreibt einen inneren Kanal von etwa 0,5 bis 0,7cm Durchmesser, beobachtet aber 2-3 äußere Ringe. Auch die hohe Populationsdichte von 30 Individuen pro m² tritt in den Beckum-Schichten nicht auf. Ein ähnliches Fossil mit äußerst flachen, inneren Ringen und fehlenden zentralem Kanal wird in der Arbeit von KSIAŻKIEWICZ (1977) als „scribing trace“ abgebildet. Es ist allerdings eher dem Ichnogenus *Circulichnis* zuzuordnen. Das Ichnogenus *Circulichnis* VIALOV 1971 zeigt zwar ebenfalls einen ringförmigen Wall, ein zentraler Kanal fehlt jedoch. Eine Serie von vielen zirkularen Ringen und ein fehlender oder nur extrem schwach entwickelter äußerer Wall

unterscheidet *Laevicyclus* von *Palaeoscia* CASTER 1942 (vgl. OSGOOD 1970 Taf. 71 Abb. 3).

Interpretation: Neben der Vermutung, dass es sich bei *Laevicyclus* um eine Sedimentstruktur handelt (z.B. Gasexhalation oder Druckmarke, SCHMIDT 1934, BOYD 1975), sind die Meinungen über die Art des Erzeugers recht unterschiedlich. SEILACHER (1953a) beschreibt Spuren des Polychaeten *Scolecopsis squamata*, die durch verschiedene Verhaltensweisen in unterschiedlichen Biotopen entstehen. Bei bewegtem Wasser streckt der Wurm seine Tentakeln aus und „fischt“ so die Nahrungspartikel aus dem Wasserstrom; in ruhigem Milieu ist er allerdings gezwungen, mit seinen Tentakeln das Substrat aufzuwirbeln, um so an Nahrung zu gelangen. Durch diese Scharr- und Wühlbewegungen können dann um seine eigentliche Wohnröhre, insbesondere bei geringer Strömungsenergie, aufgeschüttete Wälle entstehen. Gerade in den sandig-mergeligen Lagen oberhalb der Landbänke, die, nach Abklingen der Tubiditschüttung die „normale“ Stillwasserfazies einleiten, ist solch ein aktiver Nahrungserwerb zu erwarten. Unter Umständen kann hier der Abstand des ringförmigen Walles zum inneren Kanal auf die Länge der Tentakel des Erzeugers hindeuten. Auch HEEZEN & HOLLISTER (1971) sowie KSIĄŻKIEWICZ (1977) setzten eine derartige Entstehung voraus.

Unbeantwortet bleibt unterdessen, warum der zementierte innere Kanal sich nicht ins unterliegende Gestein fortsetzt, was bei solch einem Modell logischerweise der Fall sein müsste. Aufgrund des konvexen Epireliefs ist *Laevicyclus* in den Beckum-Schichten eindeutig post-sedimentärer Herkunft. PIENKOWSKI & WESTWALEWICZ-MOGILSKA (1986) beschreiben aus den Karpaten *Laevicyclus* sowohl als post- als auch als präsedimentäre Fress/Wohnspur. TUNIS & UCHMAN (1996b) deuten *Laevicyclus*, die als konvexes Hyporelief überliefert sind, als Ausguss des oberen Teils eines vertikalen Ganges.

EKDALE et al. (1984b) beschreiben in einer rezenten, abyssalen Sedimentprobe einen großen,

offenen Kanal von 6mm Durchmesser, von dem aus einige radial verlaufende Rücken ausgehen. Diese Struktur ist ihrer Meinung nach von dem oben beschriebenen Anneliden erzeugt worden. Kreisrunde Rillen um einen hexactinelliden Schwamm herum werden von GAILLARD (1991) als Foto abgebildet.

***Monticulichnus* n. igen.**

Typichnospezies: *Monticulichnus puteus* n. isp.
Derivatio nominis: monticulus (lat.): kleiner Berg

1964 Ringwälle mit zentraler Vertiefung -
HÄNTZSCHEL: 304, Taf. 3, Abb. 2.

Diagnose: Zwei gleichförmig ausgebildete, im Allgemeinen kreisrunde, konvexe, wallförmige Ringe oder runde Buckel mit zentraler Depression an Ober- und Unterseite einer Schicht. In der Ringmitte (Depression) durch einen zentralen, schlitzförmigen oder runden, senkrecht zur Schicht verlaufenden Kanal mit deutlicher Wandung verbunden.

Bemerkungen: Diese Struktur wird aus den Beckum-Schichten erstmals von HÄNTZSCHEL (1964) beschrieben. Er deutet diese Form jedoch als Entgasungs- oder Entwässerungskrater. Solche auch als Sandvulkane bezeichneten Gebilde gehören in die Gruppe der Injektionsstrukturen und finden sich häufig an Oberflächen von syndimentären Rutschstrukturen (GILL & KUENEN 1958, PETTIJOHN & POTTER 1964). Bei einem variierenden Durchmesser von einigen Zentimetern bis wenigen Metern zeigen diese flachkegeligen Sedimentstruktur eine zentrale Grube. Hinsichtlich der Korngröße unterscheidet man Sandvulkane und Schlammvulkane. Grobkörnigere Sandvulkane zeigen steilere Flanken als feinkörnige Schlammvulkane. Die Entstehung von Sandvulkanen ist auf die Entwässerung des Porenvolumens von sandigem Substrat zurückzuführen, zu der es etwa durch Auflast, internen Druck oder auch durch seismische Aktivitäten kommen kann. Sand-

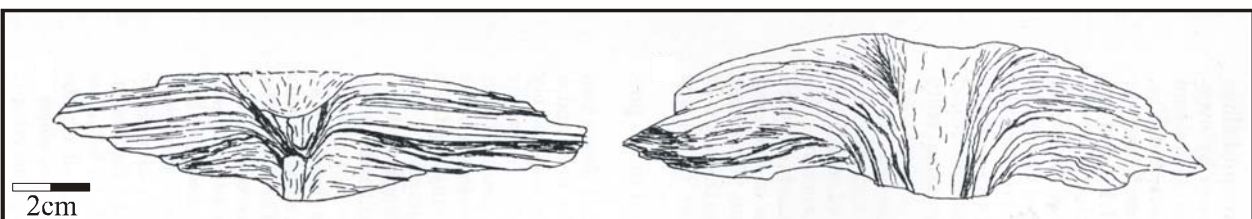


Abb. 11.2.1.: Typisches Gefüge eines Sandvulkanes im Querschnitt, mit zentralem Förderschlot und feiner, konvex nach oben gerichteter Lamination an den Flanken; aus GILL & KUENEN (1958).

vulkane können somit syn- und postsedimentärer Natur sein. Charakteristisch für das Gefüge von Sandvulkanen ist ein zentraler Förderschlot, der meistens eine andere Lithologie als das umliegende Gestein (typischerweise Sandstein in Tonstein) aufweist und am Top oftmals in einer feinen, an den Flanken des vertikalen Förderschachtes angelegten, konvex nach oben gerichteter Lamination mündet (BRUNE 1970).

Würde man das Gefüge von *Monticulichnus* als Produkt eines Sandvulkanen interpretieren, so setzt dies die Annahme einer Entwässerung des abgelagerten Sedimentes voraus. Eine solche Entwässerung wäre allerdings kurz nach der Ablagerung eines Turbidites oder Debrites oder erst wesentlich später nach weiterer Sedimentakkumulation und fortschreitenden Auflastdruck zu erwarten. Eine direkte Entstehung im Zuge von Debrit- und Turbiditablagerungen solcher Sandvulkane ist in ähnlicher Form experimentell unter anderem von KUENEN (1968), BRUNE (1970) oder NICHOLS et al. (1994) nachgewiesen. Diese Sandvulkane bilden sich in noch unverfestigten Substraten; es ist daher recht unwahrscheinlich, dass sich bei solch einem gebildeten Entgasungs- oder Entwässerungskrater eine vertikale, relativ dickwandige kalzitische Röhre ausbildet. Zudem würde die Entwässerung vor der Besiedlung durch Spuren erzeugendes Endobenthos stattfinden. Das Gefüge eines hieraus resultierenden Sandvulkanen wäre in diesem Fall durch nachfolgende Bioturbation überlagert. Dies ist jedoch in den Beckum-Schichten nicht der Fall, da *Monticulichnus* andere Spurengefüge durchkreuzt.

Wenn ein wasserhaltiger Turbidit oder Debrit von einer Mergellage abgeschlossen wird und es durch weitere Sedimentakkumulation und fortschreitenden Auflastdruck zu einer Entwässerung oder Entgasung dieser Schicht kommt, schließt sich durch den Belastungsdruck der als Hohlraum fungierende Kanal, nach dem Aufstieg von Gas oder Wasser, wieder. Desweiteren käme es zu einer Verstopfung im oberen Teil des Entwässerungsschlotes. Die Ausbildung eines kegelförmigen Walles mit feiner Lamination und fehlender zentraler Depression wäre die Folge.

Der nachfolgend beschriebene Aufbau von *Monticulichnus* lässt zwar zunächst auf einen Sandvulkan schließen, die Formenkonstanz und die gleichmäßige Verteilung und Größe von *Monticulichnus* sowie das Auftreten von ringförmigen Wällen bzw. runden Buckeln mit einer zentralen Depression an Schichtober- und Unterseite sprechen aber eindeutig für eine biologische Genese. Auch zeigt sich innerhalb dieses Gefüges kein Wechsel in der Lithologie; Laminationen fehlen ebenfalls.

CHAMBERLAIN (1971), KSIĄZKIEWICZ (1977), CRIMES et al. (1981) sowie UCHMAN (1998) beschreiben mit *Mammilichnis* eine mit *Monticulichnus* vergleichbare hypichnische Spur. In der Aufsicht gleicht *Monticulichnus* dem von CHAMBERLAIN (1971, 1977), CRIMES et al. (1981) und KSIĄZKIEWICZ (1977) als *Mammilichnis aggeris* CHAMBERLAIN 1971 abgebildeten Typ. Im Gegensatz zu *M. aggeris* unterscheidet sich die in den Beckum-Schichten auftretende Form durch einen zentralen kalzitischen Kanal, der an Schichtunter- und Oberseite zwei konvexe Hügel

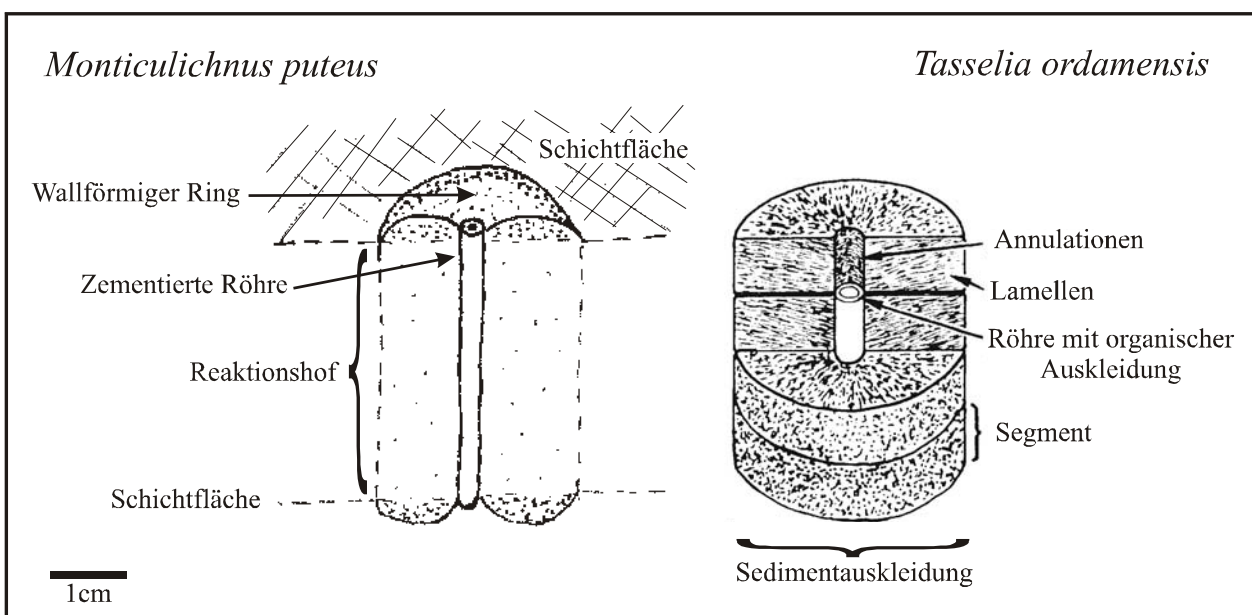


Abb. 11.2.2.: Morphologischer Vergleich zwischen *Monticulichnus puteus* n. isp. und *Tasselia ordamensis* (HEINZELIN 1964).

mit zentralem Apex verbindet. In der Aufsicht zeigt *Monticulichnus* die gleiche Morphologie wie *M. aggeris* und kann daher leicht mit dieser Ichnospezies verwechselt werden. Auch *Heterocongeridopsisichnium casteri* PLIČKA, NĚMCOVÁ & SIRÁŇOVÁ 1990 weist in der Aufsicht eine ähnliche Struktur auf. Eine, in seltenen Fällen auch bis zu drei innere Röhren werden von einem äußeren Wall umgeben. PLIČKA, NĚMCOVÁ & SIRÁŇOVÁ (1990) deuten *Heterocongeridopsisichnium casteri* als Röhren-gang eines sessilen Seeaals. Enge morphologische Beziehungen bestehen auch zu *Tasselia ordamensis* HEINZELIN 1964, von D'ALESSANDRO & IANNONE (1993) noch unter dem jüngeren Synonym *Caudichnus annulatus* aus dem Pleistozän beschrieben und zuletzt von WETZEL & BROMLEY (1996a) neu bearbeitet. Zwar ist *Monticulichnus* und *Tasselia* eine zentrale, axiale, ausgekleidete, bzw. zementierte Röhre mit umgebenden aufgearbeiteten Sediment gemein, dennoch zeigt das trommelförmig-zylindrische Ichnogenus *Tasselia* einen differenzierteren internen Aufbau, der durch eine Vielzahl aufeinander gestapelter, diskoidaler, meist flach oder leicht konkav nach oben gerichteter Segmente gekennzeichnet ist. Diese sind sukzessiv streng parallel zur Schichtfläche um die Röhre gepackt (Abb. 11.2.2). Im Anschliff sind feine Laminae, die von der zentralen Röhre ausgehend schräg zum äußeren Rand der Segmente verlaufen, zu erkennen. Der äußere Rand der inneren Röhre zeigt eine feine horizontale Streifung. WETZEL & BROMLEY (1996a) beobachten unterhalb der zentralen Röhre eine nestartige Kammer sowie eine weitere nur schwach ausgekleidete Röhre unterhalb der Kammer.

Ringförmige Wälle, die einen zentralen Kanal umgeben und sowohl an Schichtunter- wie Schichtoberseite vorkommen und typisch für *Monticulichnus* sind, fehlen bei *Tasselia*.

Im fossilem Zustand findet sich *Tasselia* im Gegensatz zu *Monticulichnus* oft als konkretionsartige Form (D'ALESSANDRO & IANNONE 1993, WETZEL & BROMLEY 1996a), kann physikalisch aufgearbeitet werden und damit parautochthon vorkommen.

Laevicyclus unterscheidet sich durch die Form des äußeren Ringes von *Monticulichnus*, wo eindeutig eine mehr kegelförmige Struktur zu beobachten ist. Anhand des bearbeiteten Materials ergibt sich zudem eine deutliche Differenzierung von *Monticulichnus* zu *Laevicyclus*. Erstgenanntes Genus zeigt einen durchgehenden Schacht, der zwei kreisförmige, mastoidförmige-konvexe Strukturen miteinander verbindet.

***Monticulichnus puteus* n. isp.**
(Taf. I, Abb. 7; Taf. V, Abb. 5.)

Locus typicus: Steinbruch West, Beckum.
Stratum typicum: Obercampan, Beckum-Schichten, Möllerbänke.
Derivatio nominis: puteus (lat.): Grube; Schacht.
Holotyp: P34649C

1964 Ringwälle mit zentraler Vertiefung -
HÄNTZSCHEL: 304, Taf. 3, Abb. 2.

Diagnose: *Monticulichnus* mit deutlich ausgebildeten Kanal; ringförmige Wälle aus dem gleichen Material wie das umliegende Gestein.

Material: Im gesamten Arbeitsgebiet häufig in den Möllerbänken (P34554, P34555, P34556, P34613).

Beschreibung: Sowohl an Schichtober- wie auch Schichtunterseite tritt jeweils ein kreisrunder, konvexer Wall mit zentraler Depression auf. Im muldenförmigen Zentrum dieser Wälle verläuft eine vertikale, oder leicht schräge, meist schlitzförmige Röhre, die beide Wälle miteinander verbindet.

Die außen etwa 7-8mm breite Röhre zeigt eine ca. 1-2mm breite Wandung, die sich gegen eine innere, dunkel gefärbte passive Verfüllung durch ihre helle Färbung abgrenzt. Diese nachträgliche Verfüllung besteht aus Calcisphaeren führenden, tonigen Mergeln. In nicht verfüllte Bereiche der Röhre sind zum Teil sekundäre Kalzitkristalle eingewachsen. Die ebenfalls kalzitisch zementierte Wandung der Röhren kann sowohl an der Schichtoberseite als auch an der Schichtunterseite herausgewittert sein. Die vertikalen Röhren sind im Allgemeinen nicht kreisrund, sondern schlitzförmig. Diese sind von einem bis zu 1cm breiten, dunkeln, z.T. durch Limonit-Ausfällung braun gefärbten, etwa 1cm breiten Reaktionshof mantelförmig umgeben. Dieser Hof ist allerdings nicht an jeder Spur zu beobachten und scheint daher eventuell eine diagenetische Besonderheit zu sein, kann aber auch die Reaktionszone eines bewässerten Baues widerspiegeln (BROMLEY 1999). Die Wandung der Röhre könnte hier der Katalysator für die Ausbildung einer solchen Reaktionszone sein.

Insgesamt zeigt *Monticulichnus puteus* eine hohe Formenkonstanz und ist auch hinsichtlich der Größe relativ einheitlich ausgebildet. Im Steinbruch Friedrichshorst wurden auf einer 0,5m² großen debritischen Bank sieben Exemplare gezählt. Die Abstände zwischen den einzelnen Formen reichen von 5 bis 25cm. An einer dünnen,

etwa 5-6 cm mächtigen debritischen Bank innerhalb der Möllerbänke ist eine besonders hohe Besiedlung festzustellen; sie liegt bei 15 Individuen auf 0,25m².

Interpretation: Die zentrale kalzitische Röhre von *Monticulichnus* zeigt zwar keine nachweisliche Sedimentumrandung, dennoch deutet die relativ dicke Wandung auf eine stabile Konstruktion hin, was besonders im verwitterten Zustand ins Auge fällt. Die Bedeutung oder Funktion der konkaven, kreisförmigen nur an den Schichtflächen auftretenden Wälle ist fraglich. Zum einen wäre es möglich, dass es sich bei dieser Sedimentakkumulation um den Aushub des zentralen offenen Ganges handelt, zum anderen könnten diese Wälle Abfalldepots eines Suspensionsfressers darstellen. Ersteres ist allerdings aufgrund der Volumendifferenz zwischen Röhre und Aushub eher unwahrscheinlich. Auch die Interpretation als Abfalldepot mag aufgrund der Substrat-beschaffenheit der ringförmigen Wälle, die dem umliegenden Gestein entspricht, fraglich erscheinen. Eventuell hatten die Ringwälle auch eine Schutzfunktion.

Monticulichnus wurde aktiv von seinem Erbauer im Sediment angelegt. Dies geschah zu einem relativ späten Zeitpunkt, da *Monticulichnus* andere Bioturbationsgefüge durchkreuzt. Sich überlagernde und durchkreuzende Ichnofossilien können neben einer zeitlich gegliederten Besiedlung auch unterschiedliche endobenthonische Stockwerke repräsentieren (siehe Kap. 15.2.), was hier jedoch aufgrund der fehlenden kontinuierlichen Sedimentation nicht gegeben ist. Im Gegensatz zum *Tasselia*-Erzeuger, der zur Stabilisierung seines Baues ein äußere Sedimentauskleidung um eine innere, mit organischem Material ausgekleidete Röhre bildet, reichte dem *Monticulichnus*-Bewohner eine einfache zementierte Röhre, da das Substrat zum Zeitpunkt der Besiedlung bereits relativ fest war.

Die oben angesprochene Segmentierung von *Tasselia* führt zu einer Erhöhung der Haftung des umgebenden Sedimentes bei gleichzeitiger Zunahme der Oberfläche. Diese Konstruktion wirkt wie ein durchlässiges Pfahlfundament (WETZEL & BROMLEY 1996a). Der *Monticulichnus*-Erzeuger dürfte eine entsprechende Strategie verfolgt haben, wenngleich hier ein weitaus stabileres Substrat vorliegt. Die oben beschriebene Reaktionszone deutet auf eine chemisch-physikalische Wechselwirkung zwischen Erzeuger und umgebenden Sediment hin, kann aber auch diagenetische Prozesse zwischen kalzitischer Röhrenwandung und umliegendem

Gestein dokumentieren. Der *Monticulichnus*-Erzeuger dürfte ein stationär lebender, suspensionsfressender, wurmartiger, (segmentierter?) Organismus gewesen sein, der gegebenenfalls in Gruppen angeordnet das Substrat besiedelt hat.

11.3. Einfache und verzweigte Strukturen

Zylindrische bis annähernd zylindrische, vornehmlich gerade, selten schwach sinusförmige Spuren mit oder ohne laterale Abzweigungen. Die Oberfläche kann glatt oder skulpturiert sein.

11.3.1. Vertikale Formen

Vornehmlich gerade, vertikale bis annähernd vertikale Gänge.

Skolithos HALDEMAN 1840

Typichnospezies: *Fucoides? linearis* HALDEMAN 1840: 3.

Diagnose: Unverzweigte, vertikale oder schwach geneigte, zylindrische oder subzylindrische, ausgekleidete bzw. nicht ausgekleidete Gänge mit 1 bis 15mm Durchmesser und mehreren Zentimetern Länge. Bei einer strukturlosen Gangfüllung kann die deutliche oder auch undeutliche Gangwandung glatt, rau oder annulliert sein, wobei der Gangdurchmesser innerhalb einer Spur variieren kann (ALPERT 1974).

Bemerkungen: *Monocraterion* TORELL 1870 zeigt zwar ein trichterförmiges Gänge, gilt aber als Synonym für *Skolithos* (z.B. SCHLIRF 2000). Insgesamt ist die taxonomische Stellung von *Rosselia*, *Skolithos*, *Cylindrichnus* und *Monocraterion* fraglich (UCHMAN & KRENMAYER 1995, GOLDRING 1996, JENSEN 1997, SCHLIRF 2000). So würden zum Beispiel *Skolithos linearis* mit trichterförmigem Gänge der Gattung *Monocraterion* zugesprochen werden, fehlt jedoch eine trichterförmige Erweiterung z.B. durch erosive Kappung, würde der gleiche Gang der Gattung *Skolithos* zugeordnet.

Interpretation: *Skolithos* kommt seit dem späten Präkambrium bis heute vornehmlich in flachmarinen Sedimenten vor (FILLION & PICKERILL 1990), und wird nach ALPERT (1974) möglicherweise von Anneliden und Phoroniden erzeugt. *Skolithos*-artige Röhren werden von EKDALE et al. (1984b) in Sedimentproben aus dem atlantischen Abyssal beobachtet, die dort neben

Planolites in der Übergangsschicht („transition layer“) dominieren (vgl. Kap. 15.3.).

***Skolithos linearis* (HALDEMAN 1840)**
(Taf. XIII, Abb. 2.)

- * 1840 *Fucoides? linearis* - HALDEMAN: 3
1974 *Skolithos verticalis* HALL 1843, - ALPERT: 663
(ohne Abb).
2000 *Skolithos linearis* (HALDEMAN 1840) - SCHLIRF:
151, Taf. 1, Abb. 2, 3.

[zur weiteren Synonymie siehe ALPERT (1974) und SCHLIRF (2000)]

Diagnose: Zylindrische bis subzylindrische, äußerst gerade, vertikale bis leicht gekrümmte oder geneigte Gänge. Mit deutlicher oder undeutlicher Gangwandung, auch annulliert (SCHLIRF 2000).

Material: Zahlreiche Beobachtungen im Gelände; sehr häufig in den Mergelpartien der Oberen Beckum- und Vorhelm-Schichten (P34646).

Beschreibung: *Skolithos linearis* kommt in den Beckum-Schichten recht häufig vor, tritt aber in unterschiedlichen morphologischen Varianten und verschiedenen taphonomischen Überlieferungen auf. In einer turbiditischen Bank unterhalb der Kiebitzbank reicht ein vertikaler Gang mit 0,4 mm Durchmesser der sich nach oben hin trichterförmig ausbreitet durch die komplette Bank (bis 7cm Mächtigkeit). Dieser Trichter erreicht etwa einen Durchmesser von 1cm. Zum Liegenden scheint der Gang abgeschlossen zu sein, hier tritt eine Pyritisierung der Wandung auf. Die den Gang umschließende 0,5mm dicke Wandung kann in einigen Fällen sekundär weggelöst sein, so dass die Gangfüllung in „Steinkernerhaltung“ auftritt. Die regellose Verfüllung gleicht bis auf den höheren sandigen Anteil sowie ihre erhöhten (primären?) Porosität dem umliegenden Gestein.

Ausgesprochen häufig kommt *Skolithos linearis* als langezogene, vertikale, oft bis zu einem halben Meter lange, ca. 1-3mm breite Röhre in den Mergelpartien der oberen Schichtenfolge vor. Prägnant hebt sich die limonitisierte, rötlich-braune, glatte Wandung von den umliegenden dunkelgrauen Mergeln ab. Die Wandung zeigt einen lagigen, kalzitischen Aufbau. Die Spurendichte ist relativ gering; einzelne Röhren halten Abstände von einigen Zentimetern.

Bemerkungen: SCHLIRF (2000) zeigt, dass zwischen den von ALPERT (1974) vorgestellten *Skolithos linearis* und *Skolithos verticalis* keine

signifikanten morphologischen Unterschiede festzustellen sind. Er stellt daher *S. verticalis* (HALL 1843) zu dem älteren Synonym *S. linearis* (HALDEMAN 1840). Der prismatische Kontakt zwischen einzelnen *S. verticalis*, wie er von ALPERT (1974) oder auch FILLION & PICKERILL (1990) beschrieben wird, ist laut SCHLIRF (2000) lediglich auf die enorme Gangdichte zurückzuführen und stellt somit kein primäres Verhaltensmuster des Erzeugers dar. Dennoch spiegeln sich die ökologische Strategie der Erzeuger in der Gangdichte wider.

Interpretation: In den Mergelpartien der Beckum-Schichten stellt *S. linearis* wahrscheinlich ein Domichnion eines Suspensions- oder Detritus fressenden Organismus dar. In Vergesellschaftung mit *Chondrites* muss dieser jedoch nährstoffarme und eventuell auch dysaerobe Bedingungen tolerieren oder gar bevorzugen. *Skolithos* zeigt hier eine deutlich limonitisierte Wandung, die durch die Oxidation von Pyrit entstanden ist. Pyrit bildet sich unter Sauerstoffabschluss und erhöhtem Anteil an organischem Material im Sediment. In diesem Fall hat der *Skolithos*-Erzeuger wahrscheinlich unverdautes Material in die Wandung eingebaut; die lagig kalzitische Ausbildung könnte solch eine sukzessive Anlagerung in einem Gang widerspiegeln. Die extreme Länge der vertikalen Gänge könnte eine ständige, der pelagischen Mergelsedimentation mitschreitende Aufwärtsverlagerung der Röhre signalisieren, auf ein langgezogenes, mehr oder weniger stationär lebendes Tier oder auf einen kurzen wurmartigen Organismus als Bewohner dieser Röhren hinweisen, der durch stetiges auf- und abkriechen seine lang gezogene Wohnröhre offen hält.

Im erstgenannten Fall würde die langsame Sedimentakkumulation entweder ein extrem hohes Lebensalter des Erzeugers oder ein ständiges Wechseln der Bewohnern der Röhre in mehreren Generationen implizieren.

11.3.2. Horizontale Formen

Meist gerade oder leicht gekrümmte, meist parallel der Schichtung oder leicht schräg dazu verlaufende Gänge; selten verzweigt.

Alcyonidiopsis MASSALONGO 1856

Typichnospezies: *Alcyonidiopsis longobardiae* MASSALONGO 1856: 48-49: Taf. 7, Abb. 1-2.

- non 1902 *Tomaculum* - GROOM: 127, Abb. 32-35
non 1939a *Syncoprulus* - RICHTER & RICHTER : 164-165.
non 1939b *Tomaculum* - RICHTER & RICHTER: 279-283.

- non 1975 *Tomaculum* - HÄNTZSCHEL: W143, Abb. 85,5.
 1977 *Alcyonidiopsis* MASSALONGO 1856 -
 CHAMBERLAIN: 7.
 1987 *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER - PICKERILL
 et al.: 86.
 1995 *Alcyonidiopsis* MASSALONGO 1856 - PICKERILL
 & NARBONNE: 55, Abb. 2b, 3.
 1995 *Alcyonidiopsis* MASSALONGO 1856 - UCHMAN:
 13.

[zur weiteren Synonymie siehe CHAMBERLAIN (1977) und UCHMAN (1995)]

Diagnose: Einfache, selten verzweigte, flache, mit fäkalen Pellets verfüllte Gänge (UCHMAN 1995).

Bemerkungen: Einfache, mit Pellets verfüllte (planare) Gänge wurden bisher fast ausschließlich durch die Ichnotaxa *Alcyonidiopsis* MASSALONGO 1856, *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER (1939a/b) oder *Tomaculum* GROOM 1902 (RICHTER & RICHTER 1939b) beschrieben.

CHAMBERLAIN (1977) betrachtet *Alcyonidiopsis* als älteres Synonym für *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER 1939a. Selbige bezeichnen einzelne Kotpillen („Kot in Pillen-Form von bestimmter Gestalt, ohne bezeichnende Verbindung miteinander“) als *Coprulus*. Aus diesen Kotpillen bestehende Gänge benennen sie als *Syncoprulus* („Kot-Pillen in erhaltungsfähigen Klumpen“). Aggregatisierungen, die aus ovoiden, etwa 2mm langen Kotpillen, welche einen Durchmesser von ca. 0,8 mm aufweisen, aufgebaut sind, werden von ihnen als *Syncoprulus pharmaceus* RICHTER & RICHTER 1939a bezeichnet. *Syncoprulus* fassen sie später jedoch als jüngeres Synonym der Gattung *Tomaculum* (RICHTER & RICHTER 1939b) auf. Diese Sichtweise wird weitestgehend auch von HÄNTZSCHEL (1962, 1975) vertreten.

GROOM (1902) beschreibt *Tomaculum* als zylindrisch-ellipsoide Kotpillen, die gelegentlich isoliert oder in Gruppen von zwei oder drei Exemplaren vorkommen. Nach ihm sind sie gewöhnlich in Paketen, in gebogenen Schnüren oder als Bänder auf Schichtoberflächen angesammelt. Basierend auf den Erläuterungen von GROOM bezeichnen viele Autoren (z.B. HOFMAN 1972, CHAMBERLAIN 1977, PICKERILL et al. (1987), PICKERILL & NARBONNE (1995), ORR et al. (1996) mit *Tomaculum* die einzelne Kotpille. Hieraus ergibt sich eine strenge nomenklatorische Trennung von einzelnen Kotpillen (*Tomaculum*) zu Pellet-führenden Gängen (*Alcyonidiopsis*) (vgl. CHAMBERLAIN 1977). *Coprulus* RICHTER & RICHTER 1939a ist folglich jüngeres Synonym von *Tomaculum*.

Dementgegen folgen EISERHARDT et al. (2001) in ihrer Revision von *Tomaculum* der Originalarbeit von GROOM (1902) und definieren dieses Ichnogenus für eine bestimmte Pillenform und zugleich für eine charakteristische Anordnung derartiger Pillen als Pakete, Schnüre oder Bänder, die an Schichtoberseiten abgelegt wurden. Hierzu ist *Syncoprulus* RICHTER & RICHTER (1939a) das jüngere Synonym. Nach EISERHARDT et al. (2001) kann *Coprulus* sensu RICHER & RICHTER (1939a) als informelle Bezeichnung für fäkale Einzelpellets dienen.

Problematisch ist dabei nach wie vor die Tatsache, dass hiermit wie bei GROOM (1902) sowohl einzelne Kotpillen als auch Schnüre oder Bänder, die als epibenthonischer Kot abgelagert wurden, als *Tomaculum* bezeichnet werden. Einzelne Pellets, die in ihrer Form und Größe denen in *Tomaculum* gleichen, treten vielfach auch in anderen Ichnofossilien und insbesondere bei *Alcyonidiopsis* auf (z.B. *Zoophycos*, *Rhizocorallium*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Phymatoderma*, *Thalassinoides* etc.). Im Allgemeinen hängt die Erhaltung von Pellets stark von der Beschaffenheit des Substrates sowie diagenetischen Prozessen ab. Möglicherweise beinhalten noch zahlreiche andere Gänge Pellets, die aber nicht immer überliefert sind.

Tomaculum (sensu GROOM 1902 und EISERHARDT et al. 2001) geht auf eine epibenthonische Lebensweise des Erzeugers (Gastropoden) zurück und steht damit im Gegensatz zu infaunalen Taxa wie *Alcyonidiopsis*. Die einzelnen Pellets könnten hier dann als *Coprulus* RICHTER & RICHTER (1939a) bezeichnet werden, da dieser Begriff von RICHTER & RICHTER (1939a) im Gegensatz zu *Syncoprulus* (= *Tomaculum*) recht unverbindlich als „mechanisch-ökologischer Name“ für einzelne Kotpillen eingeführt wird.

Kotklumpen wie sie z.B. von PICKERILL & NARBONNE (1995) beschrieben werden, die parallel zum geschichteten Sediment auftretenden und keinem differenzierten Gangsystem zuzuordnen sind, wären somit als *Tomaculum* (sensu EISERHARDT et al. 2001) zu bezeichnen. In diesem Fall greift aber auch die von CHAMBERLAIN (1977) dargestellte Synonymie zwischen *Alcyonidiopsis* und *Syncoprulus* nicht richtig. PICKERILL et al. (1987) favorisieren *Syncoprulus* als Ichnogenus-Name für Kotpillen-verfüllte Gänge und betrachten *Alcyonidiopsis* als *nomen oblitum*.

Zusammenfassend kann *Alcyonidiopsis* somit für infaunale Gänge definiert werden, die komplett mit Pellets einer bestimmten Größe und Form verfüllt sind. *Tomaculum* beschreibt Kotanhäufungen,

Schnüre oder Bänder, die deutlich epibenthonisch auf der Schichtfläche abgelagert wurden. *Coprulus* mag als informeller Name für Pellets bestimmter Gestalt dienen, gleichbedeutend ob deren Anlage epi- oder infaunal erfolgte.

Granularia POMEL 1849 zeigt im Gegensatz zu *Alcyonidiopsis* eine regelmäßige Verzweigung und lediglich eine Auskleidung mit Pellets, keine mehr oder weniger vollständige Verfüllung (CHAMBERLAIN 1977). Erstgenannter Unterschied stellt nach HOFMANN (1972) jedoch kein taxonomisches Kriterium dar. Zusammengesetzte Spurenfossilien aus *Planolites* und *Alcyonidiopsis* können mit *Granularia* verwechselt werden. Häufig arbeitet der *Planolites*-Erzeuger aber nur kurze Abschnitte von *Alcyonidiopsis*-Gängen auf, so dass hierdurch meistens ein klares Unterscheidungsmerkmal gegeben ist.

Nach PICKERILL & NARBONNE (1995) zeigt *Alcyonidiopsis* oft eine scharf definierte, regelmäßige Gangbegrenzung oder eine aus Pellets (*Coprulus* sensu RICHTER & RICHTER 1939a) aufgebaute äußere Wandung.

Phymatoderma granulatum (SCHLOTHEIM 1822), revidiert von FU (1991), kommt ebenfalls in den Beckum-Schichten vor, zeigt bei vergleichbarer pellet-Verfüllung aber deutlich fiederförmig verzweigte Gänge. FÜRSICH & KENNEDY (1975) beschreiben pelletführende „Seitenarme“ von *Kirklandia* CASTER 1945, einem mit *Gyrophyllites* GLOCKER 1841 vergleichbarem Ichnofossil, die in ihrer Ausbildung stark an *Alcyonidiopsis* erinnern.

***Alcyonidiopsis longobardiae* MASSALONGO 1856
(Taf. I, Abb. 2.)**

- * 1856 *Alcyonidiopsis longobardiae* - MASSALONGO: 48-49, Abb. 1-2, Taf. 7.
- 1894 Rhizokorallien-artige Absonderungen - VON DER MARCK: 7, Taf. 1, Abb. 9.
- non 1902 *Tomaculum problematicum* - GROOM: 127, Abb. 32-35.
- non * 1939a *Syncoprulus pharmaceus* n. sp. - RICHTER & RICHTER: 164, Abb. 1-7.
- non 1939b *Tomaculum problematicum* - RICHTER & RICHTER: 279-283 (ohne Abb.).
- non 1975 *Tomaculum problematicum* RICHTER & RICHTER - HÄNTZSCHEL: W143, Abb. 85,5.
- 1977 *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER 1939) - CHAMBERLAIN: 8, Abb. 2v, 3b, c, e.
- ? 1977 *Alcyonidiopsis pharmaceus* (RICHTER & RICHTER 1939) - CHAMBERLAIN: 8, Abb. 7e-h.
- 1995 *Alcyonidiopsis longobardiae* MASSALONGO 1856, - UCHMAN: 14, Taf. 11, Abb. 2.
- 1999 *Alcyonidiopsis longobardiae* MASSALONGO 1856 - UCHMAN: 83, Taf. 3, Abb. 1, 2; Taf. 5, Abb. 7; Taf. 6, Abb. 2, 3.
- 1999 *Alcyonidiopsis* isp. A. - UCHMAN: 84, Taf. 4, Abb.3.

Diagnose: Lineare und gewundene, geneigte und horizontale Gänge mit elliptischen Pellets mehr oder weniger einheitlicher Größe.

Material: Gelegentlich in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten sowie in den Landbänken (P34540, P34572, P34567, P34612).

Beschreibung: Die meist gewundenen, bis zu 3cm breiten, im Querschnitt ovalen Gänge von bis zu 20cm Länge sind selten verzweigt. Überkreuzungen einzelner Gänge kommen vor. Die Gangfüllung besteht fast ausschließlich aus ovoiden Pellets von ca. 1mm Breite und 2mm Länge, die mehr oder weniger orientierungslos angeordnet sind. Die Pellets sind im Wesentlichen aus pyritisierten Calcisphaeren aufgebaut und heben sich so deutlich schon durch ihre Färbung vom umliegenden Gestein ab. Die einzelnen Pellets können dicht gepackt sein oder auch lose mit kleinen Zwischenräumen im Gang liegen.

Aus den unteren Landbänken sind stark kompaktierte Gänge bekannt, die mit Pellets verfüllt sind und mit einer tonigen, glatten Wandung umschlossen werden. Die leicht gekrümmt verlaufenden „Röhren“ sind unverzweigt(?) und zeigen in unregelmäßigen Abständen leicht wulstige Ausbeulungen. Der Durchmesser der Gänge beträgt maximal 1cm (meist 0,5-0,7mm), die tonige Wandung ist nur wenige Zehntelmillimeter dick. Die einzelnen Pellets liegen innerhalb des Ganges meist dicht nebeneinander in einer „Matrix“ aus tonig-mergeligem Kalk, die sich durch ihre dunkelgraue Färbung deutlich vom umliegenden Gestein unterscheidet.

Pelletführende Gänge sind in den Beckum-Schichten nicht ausschließlich auf das Ichnogenus *Alcyonidiopsis* beschränkt. In konkaven thalassinoiden Gängen an der Unterseite der Knällerbank(?) sind Abdrücke von Pellets (*Coprulus*?) zu beobachten.

Bemerkungen: CHAMBERLAIN (1977) ordnet *Syncoprulus pharmaceus* RICHTER & RICHTER 1939a, (= *Tomaculum problematicum* RICHTER & RICHTER 1939b) der Gattung *Alcyonidiopsis* zu. Einzelne Pellets werden von ihm als *Tomaculum problematicum* GROOM 1902 bezeichnet.

Nach EISERHARDT et al. (2001) sind *Tomaculum problematicum* und *Syncoprulus pharmaceus* jedoch synonym und für epifaunal abgelegte Kotpakete, Schnüre oder Bänder, die aus einzelnen Pillen bestimmter Form aufgebaut sind, definiert. Die von CHAMBERLAIN (1977) als *Alcyonidiopsis pharmaceus* dargestellte Spur ist hingegen im

Sediment angelegt worden und entspricht damit nicht der Ichnospezies *Tomaculum problematicum* (= *Syncoprulus pharmaceus*) (vgl. EISERHARDT et al. 2001). Gemeinsam ist beiden allerdings die Form und Größe der einzelnen Pellets (*Coprulus*).

Alcyonidiopsis pharmaceus wird von CHAMBERLAIN (1977) für Gänge von 10-15mm Durchmesser mit relativ großen elliptischen Pellets mit einem Durchmesser von 1-1,5mm und einer Länge von 2-3mm definiert. Zwar entspricht die Größe der oben beschriebenen Pellets dieser Spezies, dennoch stellt sie kein ichnotaxonomisches Kriterium dar. Deshalb ist *A. pharmaceus* synonym zu *A. longobardiae*. Das gleiche gilt nur bedingt für die von UCHMAN (1999) eingeführte Spezies *A. bavaricus*. Die Größe der Pellets schwankt hier im Vergleich zu *A. longobardiae* (= *A. pharmaceus*) doch sehr stark. *A. bavaricus* stellt deshalb eine separate Ichnospezies dar (Abb. 11.3.1).

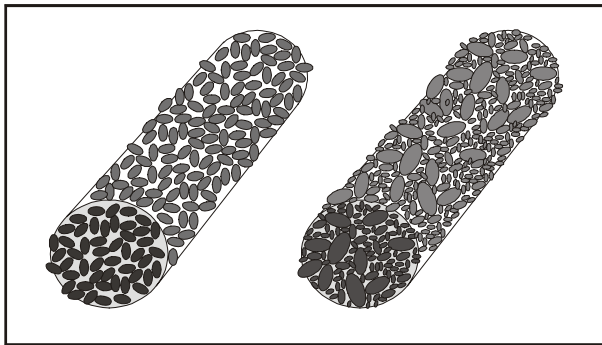


Abb. 11.3.1.: Links *Alcyonidiopsis pharmaceus* mit etwa gleichgroßen Pellets, rechts *Alcyonidiopsis bavaricus* mit unterschiedlichen großen Pellets (ohne Maßstab).

Interpretation: CHAMBERLAIN (1977) betrachtet *Alcyonidiopsis* als Fraßgang eines Polychaeten; bekannt ist dieses Spurenfossil vom Ordovizium bis ins Miozän (CHAMBERLAIN 1977, UCHMAN 1995). Es kommt vorwiegend in Trubiditserien vor (z.B. HEER 1865, 1877; CHAMBERLAIN 1977, UCHMAN 1995, 1999).

***Planolites* NICHOLSON 1873**

Typichnospezies: *Planolites vulgaris* NICHOLSON & HINDE 1875: 138-139.

Diagnose: Selten verzweigte, gerade oder gewundene, horizontal bis leicht geneigte, im Querschnitt runde bis elliptische Gänge ohne Auskleidung und mit glatten bis unregelmäßigen oder ornamentierten Wänden variabler Größe und Konfiguration. Die Gangfüllung ist biogen, meist

massiv und abweichend vom umliegenden Gestein. Gabelungen sind, wenn sie auftreten, nicht systematisch; auch fehlen Schwellungen an solchen Verzweigungen (FILLION & PICKERILL 1990).

Bemerkungen: Durch die fehlende Abbildung der Typuspezies *Planolites vulgaris* NICHOLSON & HINDE (1875) war *Planolites* lange Zeit nur unbefriedigend definiert (CHAMBERLAIN 1971). Auch stellte sich die Abgrenzung zu *Palaeophycus* HALL 1847, laut OSGOOD (1970) ein weiteres nicht einheitlich beschriebenes Ichnotaxon, als schwierig heraus, da beide als „zylindrische, irreguläre, unverzweigte, im Allgemeinen parallel zur Schichtung verlaufende Gänge“ bezeichnet wurden.

ALPERT (1975) unterscheidet oben genannte Ichnogenera anhand einer nicht vorhandenen (*Planolites*) oder vorhandenen (*Palaeophycus*) Verzweigung. Dieses Kriterium wandten unter anderem auch BENTON & TREWIN (1978), MCCARTHY (1979), MILLER (1979), PICKERILL & FORBES (1979) oder RATCLIFFE & FAGERSTROM (1980) an. Durch diagenetische Prozesse oder durch eine wiederholte (sekundäre) Aufarbeitung eines Ganges können falsche und scheinbare Verzweigungen zudem schnell zu einer Fehlinterpretation führen (PEMBERTON & FREY 1982). Somit ist das ALPERT'sche taxonomische Kriterium einer Verzweigung wenig praktikabel.

Eine bessere Handhabung zur Unterscheidung von *Planolites* und *Palaeophycus* liefern OSGOOD (1970) oder HÄNTZSCHEL (1975) anhand der Struktur der Gangwände und der Verfüllung. So ist *Planolites* durch eine fehlende Wandung oder Auskleidung definiert. Die Gangfüllung weicht aber (deutlich) vom umliegenden Gestein ab. Im Gegensatz dazu zeigt *Palaeophycus* eine ausgeprägte Auskleidung oder Wandung. Zudem ist die Gangfüllung gleich dem umliegenden Sediment. Eindringlich befassten sich PEMBERTON & FREY (1982) mit dem „*Planolites*-*Palaeophycus*-Dilemma“, deren Klassifikation hier übernommen wird (vgl. FILLION & PICKERILL 1990).

Planolites wird von PEMBERTON & FREY (1982) in drei Spezies eingeteilt. Diese Unterteilung basiert hauptsächlich auf Größe, Krümmung und Art der Wandung. Im Allgemeinen liefern diese Merkmale unzureichende Kriterien zur Spurenfossil-taxonomie. PEMBERTON & FREY (1982) zeigen, dass *P. montanus* bei einer durchschnittlichen Größe von 3mm das Maximum von 5mm nicht überschreitet. Ebenso verhält es sich bei *P.*

beverleyensis (durchschnittlich 8mm), das nur selten größer als 10mm vorkommt.

Planolites ist eines der Ichnogenera, die Kotpillen ihres Erzeugers beinhalten können. Nicht selten sind Gangabschnitte von *Planolites* erneut aufgearbeitet oder durchstoßen worden (falsche Verzweigung), so dass die selten vorkommenden echten Verzweigungen nur durch sorgfältige Untersuchungen festzustellen sind. Auch arbeiten die *Planolites* erzeugenden Organismen häufig andere Gänge auf, um die dort enthaltenen organischen Nährstoffe zu verwerten, und es entstehen zusammengesetzte Ichnofossilien (z.B. *Planolites* und *Alcyonidiopsis*, PICKERILL & NARBONNE 1995, HOWARD & FREY 1984).

Interpretation: *Planolites* gilt als extrem faziesunabhängig, und wird durch einen vermiformen Sedimentfresser produziert (z.B. PEMBERTON & FREY 1982, FILLION & PICKERILL 1990). Die vom umliegenden Gestein abweichende Gangwandung setzt eine aktive Verstopfung durch den Erzeuger voraus. *Planolites* ist seit dem Präkambrium bekannt (HÄNTZSCHEL 1975). Mit *Planolites* vergleichbare Strukturen kommen in rezenten, abysalen Sedimenten vor (EKDALE et al. 1984b).

***Planolites montanus* RICHTER 1937**
(ohne Abbildung)

- * 1937 *Planolites montanus* - RICHTER: 152, Abb. 1, 2; 153, Abb. 3, 4.
- 1982 *Planolites montanus* RICHTER 1937 - PEMBERTON & FREY: 869, Taf. 2, Abb. 4, 7; Taf. 3, Abb. 9.
- 1990 *Planolites montanus* RICHTER 1937 - FILLION & PICKERILL: 50, Taf. 12, Abb. 6-8; Taf. 13, Abb. 1.
- 1999 *Planolites montanus* RICHTER 1937 - UCHMAN: 82, Taf. 2 Abb. 1.

[zur weiteren Synonymie siehe PEMBERTON & FREY 1982]

Diagnose: Relativ kleine (<5mm im Durchmesser), kurvige bis verdrehte *Planolites* (PEMBERTON & FREY 1982).

Material: Häufig in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten (P34649D, P34563C).

Beschreibung: Relativ kleine (Durchmesser ca. 3mm, manchmal auch bis zu 7mm), stark gewundene Gänge, die parallel der Schichtung oder leicht geneigt verlaufen; mit relativ glatter Wandung. Die strukturlose Gangverfüllung ist dunkler als das umliegende Gestein.

Verzweigungen sind äußerst selten. Die Gänge sind häufig nur über kurze Distanzen zu beobachten, da sie meist durch andere Bioturbationsgefüge überlagert oder aufgearbeitet sind. Im Vergleich zu den von RICHTER (1937) abgebildeten *P. montanus* zeigen die beschriebenen Gänge in der untersuchten Schichtenfolge eine geringere Spurendichte.

***Planolites beverleyensis* (BILLINGS 1862)**
(Taf. I, Abb. 4.)

- * 1862 *Palaeophycus beverleyensis* - BILLINGS: 97, Abb. 86.
- 1982 *Planolites beverleyensis* (BILLINGS 1862) - PEMBERTON & FREY: 866, Taf. 1, Abb. 7; Taf. 2, Abb. 5, 8-9; Taf. 3., Abb. 1, 2, 7, 8; Taf. 5, Abb. 1, 2.
- 2000 *Planolites beverleyensis* (BILLINGS 1862) - SCHLIRF: 154, Text-Abb. 9; Taf. 1, Abb. 4.
- 2001 *Planolites beverleyensis* BILLINGS 1862 - UCHMAN: 8, Taf. 2, Abb. 4, 5; Taf. 14, Abb. 2.

[zur weiteren Synonymie siehe PEMBERTON & FREY 1982 und SCHLIRF 2000]

Diagnose: Relativ große, glatte, gerade bis leicht gekrümmte oder wellenförmige *Planolites* (PEMBERTON & FREY 1982).

Material: Besonders häufig in den Landbänken (P34633B).

Beschreibung: Innerhalb der Landbänke meist als lang gezogene, äußerst gerade, stark kompaktierte Gänge, die nur selten leichte Krümmungen aufweisen und meist innerhalb der Bänke als Spaltrelief bzw. Vollrelief auftreten. Der Gangdurchmesser schwankt im Allgemeinen zwischen 5 und 10mm. Die Länge kann bis zu mehreren Dezimetern reichen. Verzweigungen sind äußerst selten, kommen aber gelegentlich vor. Pellets treten in der Gangfüllung oft gehäuft auf. Die Gangwandung ist meistens glatt, fransig-wellige Abschnitte kommen aber seltener vor. Die Gangfüllung unterscheidet sich aufgrund ihrer dunkleren Färbung deutlich vom umliegenden Gestein. Oftmals ist die Füllung massig und ohne besondere Merkmale. Wulstartige, unregelmäßige Füllstrukturen deuten auf eine aktive Verfüllung hin. Auch die fehlende Verbindung der Gänge zur Schichtoberseite und damit zur Wassersäule impliziert eine aktive Verfüllung von aufgearbeitetem Material, das den Verdauungstrakt seines Erzeugers passiert haben muss.

Bemerkungen: Vereinzelt lassen sich in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten an meist

stark verwitterten Gesteinen relativ große (ca. 6 bis 7mm Durchmesser) und bis zu 10cm lange *Planolites* beobachten. Diese Gänge zeigen keine Wandung, weisen jedoch das gleiche strukturlose Füllmaterial auf wie das umliegende Gestein. Möglicherweise ist eine aus Tonmineralen aufgebaute Wandung hier nicht mehr überliefert. In diesem Fall müsste man die Spur dem Ichnogenus *Palaeophycus* zuschreiben. Dieses Beispiel unterstreicht die Problematik, da sowohl die Gangfüllung und auch die Gangwandung signifikante taxonomische Kriterien sind (vgl. PEMBERTON & FREY 1982, FREY & PEMBERTON 1985, FILLION 1989).

***Palaeophycus* HALL 1847**

Typichnospezies: *Palaeophycus tubularis* HALL 1847: 7, Taf. 2 Abb. 1, 2, 4, 5.

1982 *Palaeophycus* HALL 1847 - PEMBERTON & FREY: 850.

[zur weiteren Synonymie siehe PEMBERTON & FREY (1982)]

Diagnose: Gerade bis leicht kurvige, schwach wellige oder gewundene, glatte oder ornamentierte, typischerweise ausgekleidete, im Wesentlichen runde, vornehmlich horizontale Strukturen; Gangfüllung massiv und meist dem umliegenden Gestein entsprechend; Gabelungen sind, sofern sie auftreten, nicht systematisch; auch treten keine Schwellungen an den Gabelungspunkten auf (leicht verändert nach FILLION & PICKERILL 1990).

Bemerkungen: Aus der ursprünglichen Beschreibung (HALL 1847) geht hervor, dass das Ichnogenus *Palaeophycus* sowohl verzweigt als auch unverzweigt sein kann. Zudem beobachtete HALL eine sekundär-passive Verfüllung des Ganges und deutete ihn daraufhin als Wohngang. Untersuchungen von OSGOOD (1970) und PEMBERTON & FREY (1982) am Originalmaterial unterstreichen die Ausführungen von HALL (1847). Morphologische Aspekte wie kollabierte Gänge, sowie unregelmäßig verlaufende, ausgekleidete Gänge spiegeln hier primär offene Gänge wider. Deformation und passive Verfüllung modifizieren dann den endgültigen Habitus.

Palaeophycus unterscheidet sich von *Planolites* durch die passive Verfüllung, meist mit identischem Material wie das umgebende Gestein und durch eine deutliche Wandung. FILLION & PICKERILL (1990) interpretieren *Palaeophycus* als primär offenen Gang. Sparitische Zemente (insbesondere in karbonatischen Sedi-

menten), geopetale Gefüge oder auch primäre Sedimentstrukturen wie Lamination und Gradierung können auf eine passive Verfüllung hinweisen.

Interpretation: Neben der taxonomischen Trennung von *Planolites* und *Palaeophycus*, fällt die ethologische Trennung der beiden Ichnogenera aus paläoökologischer Sicht weitaus größerer Bedeutung zu. Die Gesamtcharakteristik eines passiv verfüllten, offenen Wohnanges der von einem Jäger oder Suspensionsfresser erzeugt wurde (*Palaeophycos*) unterscheidet sich deutlich von einem durch Versatzstrukturen(?) gekennzeichneten Gang eines mobilen Sedimentfressers (*Planolites*).

***Palaeophycus heberti* (DE SAPORTA 1872)**

* 1872 *Siphonites heberti* - DE SAPORTA: 110, Taf. 22, Abb. 1, 2.

1982 *Palaeophycus heberti* (SAPORTA 1872) - PEMBERTON & FREY: 861, Taf. 1, Abb. 4, 9; Taf. 4, Abb. 4.

1990 *Palaeophycus heberti* (DE SAPORTA 1872) - FILLION & PICKERILL: 45, Taf. 10, Abb. 14, 16.

[zur weiteren Synonymie siehe PEMBERTON & FREY (1982)]

Diagnose: Nicht ornamentierte *Palaeophycus* mit dicker Wandung (PEMBERTON & FREY 1982).

Material: Sehr häufig in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten (P34649B, P34563B, P34623D).

Beschreibung: Die meist geraden oder sanft bogenförmig verlaufenden, horizontal oder leicht schräg orientierten Gänge sind im Durchmesser etwa 1 bis 2 mm breit und als Epi-, Hypo- oder Vollrelief überliefert. Im Allgemeinen sind sie mit Längen von 1 bis 2 cm zu beobachten. Häufig sind die Gänge infolge der Kompaktion flachgedrückt, dennoch lassen sich gerade im verwittertem Zustand kreisrunde, offene Röhren beobachten, die nur noch die feste, aus Kalzit bestehende Wandung zeigen. Einige dieser Röhren zeigen kollabierte Abschnitte, die eindeutig eine primär offene Bauweise belegen.

P. heberti ist ausgesprochen häufig und tritt innerhalb der einzelnen Bänke insbesondere im oberen Teil auf und bildet hier ein enges Geflecht mit zum Teil mehr als 20 Gängen/dm². Hierdurch entstehen zahlreiche Überkreuzungen und falsche Verzweigungen (Möllerbänke). Echte Verzweigungen sind indessen extrem selten.

Bemerkungen: UCHMAN (1998) fügt der Diagnose ein Größenlimit (kleiner als 10mm) zu, weil seiner Meinung nach Überschneidungen zu *Thalassinoides* gegeben seien. *P. heberti* unterscheidet sich durch eine dicke Wandung von *P. tubularis* HALL 1847, durch fehlende Ornamentierungen oder Annulationen von *P. alternatus* PEMBERTON & FREY 1982, *P. striatus* HALL 1852 und *P. sulcatus* (MILLER & DYER 1878).

Interpretation: Kollabierte Gangabschnitte, offene Röhren und eine deutliche, feste Wandung sprechen dafür, *Palaeophycus heberti* als Domichnion eines Jägers oder Filtrierers zu deuten, das nach dem Verlassen passiv mit Sediment verfüllt wurde (vgl. PEMBERTON & FREY 1982, FILLION & PICKERILL 1990). Rezente Vertreter wie glyceride und nereide Polychaeten bauen vergleichbare Gänge (PEMBERTON & FREY 1982).

Palaeophycus isp.

Material: Gelegentlich an der Unterseite der Knällerbank (P34625A).

Beschreibung: An der Unterseite des Turbidites direkt unter der Kiebitzbank, liegen kurze, ca. 1cm lange, etwa 0,5 mm breite Gänge, die eine Wandung aus Pellets besitzen. Sie tauchen mit einem flachen Winkel in die Schicht ein, wodurch sich die eigentliche Länge der Gänge nur schwer bestimmen lässt. Sie sind (passiv?) mit dem gleichen Material wie das umgebende Gestein verfüllt. Ihre Entstehung ist wie die dort ebenfalls vorkommenden *Thalassinoides* postturbiditisch (Taf. IV, Abb. 3.). Bei diesem zusammengesetzten Spurenfossil (sensu PICKERILL 1994; PICKERILL & NARBONNE 1995) handelt es sich um *Palaeophycus* mit einer aus Pellets bestehenden (sekundären) Wandung.

11.4. U-förmige Spuren

Relativ einfache, U-förmige Gänge.

Arenicolites SALTER 1857

Typichnospezies: *Arenicola carbonaria* BINNEY 1852: 192, subsequeute Designation durch RICHTER (1924: 137).

Diagnose: Vertikale U-Röhren ohne Spreiten (FÜRSICH 1974a).

Bemerkungen: *Arenicolites* unterscheidet sich durch das Fehlen einer Spreitenstruktur von *Diplocraterion* TORELL 1870 (HAKES 1976). SCHLIRF (2000) beschreibt in V-förmigen *Arenicolites* spreitenähnliche Strukturen, die jedoch durch einfallendes Sediment oder durch Kollabieren des Ganges hervorgerufen werden.

Arenicolites statheri BATHER 1925

(Taf. V, Abb. 2.)

- * 1925 *Arenicolites statheri* - BATHER: 198, Taf. 14-16.
- 1974a *Arenicolites statheri* BATHER 1925 - FÜRSICH: 9, Abb. 5a, 6.
- 1975 *Arenicolites statheri* BATHER 1925 - FÜRSICH: 155, Abb. 3.
- 2000 *Arenicolites statheri* BATHER 1925 - SCHLIRF: 155, Abb. 10b; Taf. 2, Abb. 6.

Diagnose: Gerade, streng symmetrische *Arenicolites* (FÜRSICH 1974a).

Material: In den Mergelpartien der Unteren Beckum-Schichten, zusammen mit dem weitaus häufigerem *Skolithos*; Steinbruch Friedrichshorst (P34565).

Beschreibung: Vertikal verlaufende, etwa 8cm lange, symmetrische U-förmige Röhre. Die beiden parallel verlaufenden Schenkel stehen etwa 1cm auseinander. Die im Querschnitt 1mm breite Röhre zeigt eine deutlich limonitisierte Wandung. Die Verfüllung ist schwarz und besteht im Wesentlichen aus feinkörnigem Pyrit und Tonmineralen.

Bemerkungen: Die Gänge können mit oder ohne Wandungsauskleidung ausgestattet sein. Nicht selten beträgt diese bis zu 3mm (vgl. SCHLIRF 2000). Andere als *Arenicolites* beschriebene Ichnospezies unterscheiden sich, wie zum Beispiel *A. curvatus* GOLDRING 1962, *A. compressus* (SOWERBY 1829) oder *A. subcompressus* (EICHWALD 1860), durch ihren elliptischen Gangdurchmesser (FÜRSICH 1974a). Wieder andere Taxa zeigen trichterförmige Erweiterungen. Solche Strukturen sind jedoch selten überliefert und daher nur schlecht als ichnotaxonomisches Merkmal zu benutzen. Verzweigungen wie bei *A. frankonicus*, von TRUSHEIM (1934) aus dem Muschelkalk beschrieben, treten hier nicht auf. *A. variabilis* FÜRSICH 1974a zeigt im Vergleich zu *A. statheri* einen unregelmäßigen und unsymmetrischen Aufbau.

Interpretation: Nach HAKES (1976) und CHAMBERLAIN (1978a) diente *Arenicolites* als Wohn- und/oder Fressbau eines Suspensionsfressers, wie z.B. eines Polychaeten oder eines Krebses. Diese im Regelfall flachmarin vorkommende Form wird auch aus Tiefseesedimenten (CRIMES et al. 1977, 1981; PICKERILL & KEPPI 1981; SAVRDA et al. 1984; EDWARDS 1985) sowie aus nicht marinen Substraten (BROMLEY & ASGAARD 1979) beschrieben.

Arenicola marina (Polychaet) aus dem nordeutschen Watt konstruiert vergleichbare Baue ähnlich *Arenicolites*. Diese rezenten Gänge zeigen jedoch häufig eine J-förmige Struktur, sofern sie nicht in schnell trocken fallenden Sanden angelegt wurden. In solch einem Milieu zeigt der Bau von *Arenicola marina* eine U-Form, wobei jedoch ein Schenkel durch die fehlende Glimmer oder Tonauskleidung auffällt (RICHTER 1924, SCHÄFER 1962).

***Laqueichnus* n. igen.**

Typichnospezies: *Laqueichnus baloffi*
 Derivatio nominis: laqueus (lat.): Schlinge

Diagnose: Horizontaler, leicht gebogener, U-förmiger Gang ohne Spreiten, dessen Schenkel zunächst parallel verlaufen und dann im weiteren Verlauf kelchartig auseinandergehen. Charakteristisch sind kleine hakenförmige Fortsätze ein- oder beidseitig an der Außenwand des zum Teil eckig ausgebildeten Scheitelpunktes.

Bemerkungen: Das Ichnogenus *Laqueichnus* ist aufgrund seiner charakteristischen Form definiert und unterscheidet sich so z.B. von *Palaeophycus* und anderen einfachen, unverzweigten Gängen. Gangwandung und Verfüllung, die in den untersuchten Exemplaren einheitlich ausfallen, können möglicherweise zur Definition neuer Spezies herangezogen werden. *Laqueichnus* unterscheidet sich von *Arenicolites* wie auch von *Diplocraterion* durch seine horizontale Orientierung. Im Gegensatz zu *Diplocraterion* führt *Laqueichnus* keine Spreiten. Horizontal oder leicht schräg orientierte Gänge wie *Rhizocorallium* zeigen ebenfalls deutliche Spreiten.

***Laqueichnus baloffi* n. isp. (Taf. IV, Abb. 2.)**

Stratum typicum: Beckum-Schichten.
 Locus typicus: Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum).
 Derivatio nominis: baloffi: Zu Ehren von Paul Baloff (Verstorbener Sänger von Exodus).
 Holotyp: P34630

Diagnose: *Laqueichnus* mit dünner, annularer Wandung und einer Gangfüllung, die sich vom umliegenden Gestein unterscheidet.

Material: Sehr häufig in der 8. Landbank (P34529, P34530, P34531, P34575, P34630, P34634B, P34636, P34637).

Beschreibung: Horizontale oder leicht geneigte, meist aufgrund der Kompaktion flach gedrückte U-förmige Gänge, deren bis zu 5mm breite Schenkel zunächst in einem konstanten Abstand (ca. 1cm) mehr oder weniger parallel verlaufen, im weiteren Verlauf dann kelchförmig auseinander gehen. Gangdurchmesser im Wesentlichen konstant, im Scheitelpunkt und in davon entfernten Bereichen zum Teil verbreitert. Charakteristisch sind kleine hakenförmige Fortsätze ein oder beidseitig an der Außenwand des zum Teil eckig ausgebildeten Scheitelpunktes (Abb. 11.4.1.). Die leicht unregelmäßige Gangwandung ist relativ dünn und besteht aus dunklem, feinkörnigem Pyrit. Die Füllung unterscheidet sich durch ihre dunkle Färbung vom umliegenden Gestein, besteht aber ebenfalls weitestgehend aus Calcisphaeren. Dieses neue Taxon kommt ausgesprochen häufig vor, oft in hohen Populationsdichten (mit 10 bis 30 Exemplaren pro Quadratmeter).

Die Größe variiert beträchtlich zwischen wenigen Zentimetern bis zu 15cm. Die Größe des Gangdurchmessers reicht von 2-3mm bei kleinen Exemplaren bis zu 6mm bei größeren Spuren. Auffällig ist, dass insbesondere kleine Gänge relativ eng aneinander liegend vorkommen, wobei bis zu 10 Exemplare auf einem dm³ auftreten. Insgesamt wird aber nur eine relativ geringe Flächendeckungsrate erzielt. Alle Individuen liegen parallel zur Schichtfläche, ansonsten sind sie in keiner Weise orientiert. Einzelne Spuren durchkreuzen sich in der Regel nicht.

Interpretation: Bei der vorgestellten Form könnte es sich um eine Kombination eines Domichnions und Fodichnions handeln. Die Gangfüllung unterscheidet sich deutlich vom umliegenden Gestein. Aktive Stopfgefüge sind jedoch nicht zu erkennen sind, dennoch ist davon

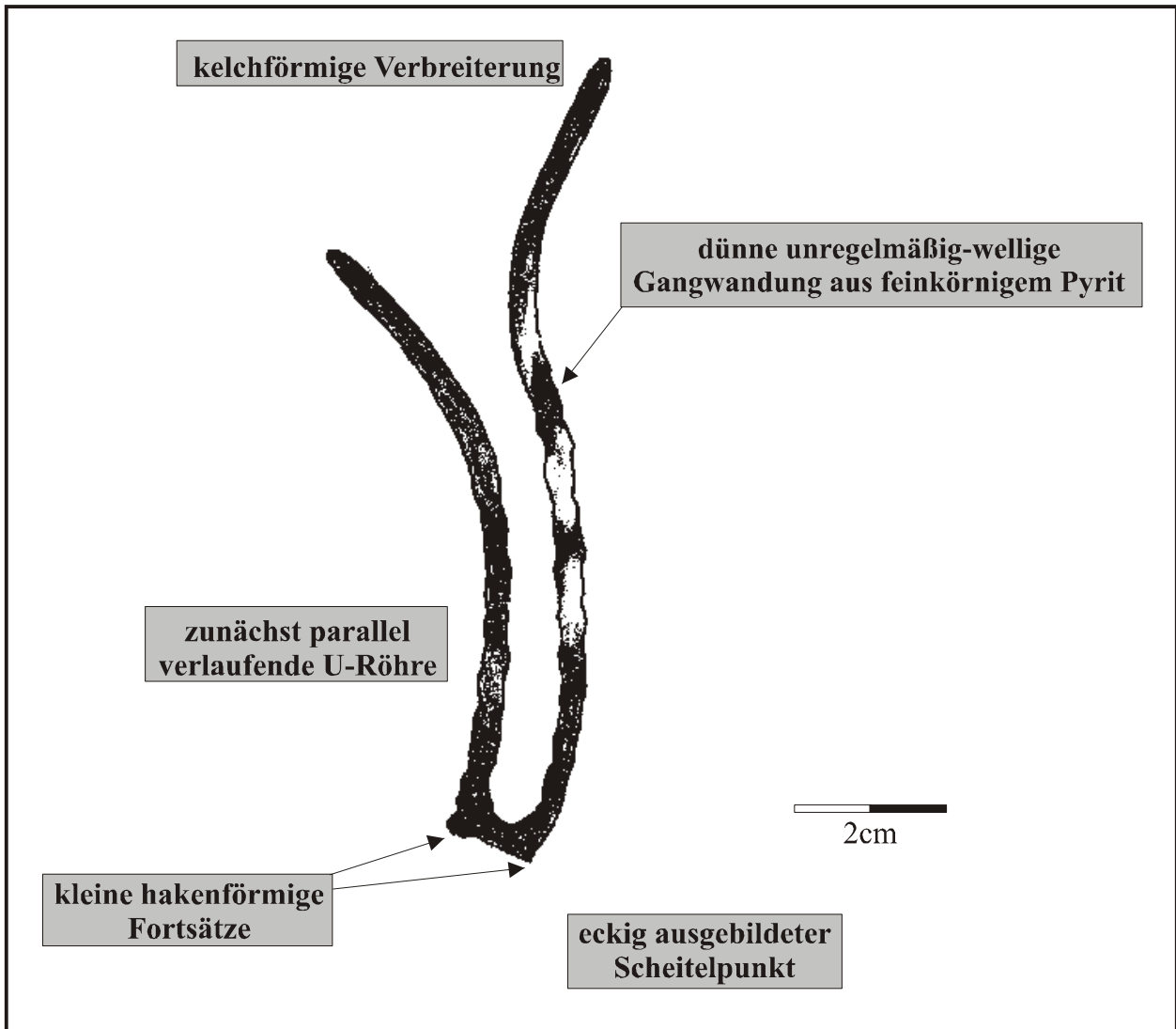


Abb. 11.4.1.: Generelle Morphologie von *Laqueichnus baloffi* n. gen. n. isp. (Obere Beckum-Schichten).

auszugehen, dass das Material in irgendeiner Form den Verdauungstrakt seines Erzeugers passiert haben muss. Fehlende Spreiten, wie sie etwa bei *Rhizocorallium* auftreten sowie eine niedrige Flächendeckungsrate sprechen gegen eine rein als Fraßgang angelegte Spur. Die dünne, pyritische Wandung wird kaum als zusätzliche Stabilisierung gedient haben. Sie spiegelt eventuell eine Kompaktion des anliegenden Sedimentes, insbesondere deren Tonminerale wider. Die Pyritisierung der Wandung ist dann in diesem Bereich auf die besonderen chemischen Prozesse zurückzuführen, die z.B. auch bei *Helicodromites* beobachtet werden. Hieraus ergibt sich, dass der Erzeuger der Spur diese auch zum Wohnen oder kurzzeitigen Verweilen bzw. Verstecken genutzt haben könnte. Die charakteristischen Haken an der U-Umbiegung könnten möglicherweise Wendenmanöver des Erzeugers dokumentieren. Die leicht wellige (annulare) Form der Gänge lässt auf einen segmentierten Organismus schließen.

11.5. Verzweigte Strukturen

Im Durchmesser runde oder elliptische, gerade oder leicht sinusförmig verlaufende, horizontal, schräge oder vertikal orientierte, dichotom gegabelte, kettenartig, fächerartig oder unregelmäßig verzweigte Gänge mit glatter oder skulpturierter Wandung.

11.5.1. Dendritisch verzweigte Formen

Unregelmäßig, dendritisch verzweigte Gänge.

Chondrites STERNBERG 1833

Typichnospezies: *Fucoides targionii* BRONGNIART (1828): 56, Taf. 4, Abb. 2-6; subseque Designation durch ANDREWS (1955: 130).

Diagnose: Wurzelartig verzweigte, aktiv verfüllte Gangsysteme ohne Wandstruktur, selten mit Stopflamellen (FU 1991).

Bemerkungen: Die Lebensspur *Chondrites* gehört zu den fucoiden Fressspuren. Der Name „Fucoide“ (Algenähnliche), im ursprünglichen Sinn für fossile Algen verwendet, wurde als Sammelbegriff für pflanzenähnliche, mehrfach verzweigte Tunnelbaue benutzt (FU 1991). *Chondrites* gehört zu den weit verbreitetsten und bekanntesten Spurenfossilien und tritt ab dem Unterkambrium (CRIMES 1987) auf und ist auch in rezenten Milieus, vornehmlich der Tiefsee beobachtet worden (z.B. EKDALE & BERGER 1978, WERNER & WETZEL 1981, SWINBANKS & SHIRAYAMA 1984). *Chondrites* wird in zahlreichen Veröffentlichungen beschrieben und erläutert. Aufgrund der ursprünglichen Deutung als Pflanze, der hohen Formenvielfalt und den daraus resultierenden unzähligen Artnamen, sowie der Heterogenität des Begriffs sind nach CHAMBERLAIN (1977) bereits über 170 Arten beschrieben. Wichtige Arbeiten zu *Chondrites* stammen unter anderem von FUCHS (1895), DERICHS (1928), RICHTER (1927, 1928, 1931), TAUBER (1949), WILCKENS (1947), SIMPSON (1957), OSGOOD (1970), FU (1991) sowie SAVRDA et al. (1991). OSGOOD (1970) und FÜRSICH (1974a) bezeichnen *Chondrites* als regulär verzweigte Tunnelsysteme mit meist einem (modifiziert nach FU 1991) oder wenigen Hauptschächten (vgl. SIMPSON 1957) vertikal zur Substratoberfläche, die zum Liegenden hin ein dendritisches Netzwerk aufbauen. Die Seitengänge kreuzen sich nicht, wobei die Verzweigung meist 2-4, maximal 6 Ordnungen aufweisen kann (FU 1991). Der Verzweigungswinkel liegt zwischen 15° und 90°, im Allgemeinen reicht er von 30°- 60°. Die Gänge sind entweder gleichmäßig verfüllt (SIMPSON 1957, OSGOOD 1970) oder mit einer Stopfstruktur versehen (WILCKENS 1947, SEILACHER 1959).

FU (1991) unterteilt *Chondrites* in vier Arten (*C. targionii*, *C. intricatus*, *C. patalus* und *C. recurvus*) wobei der Verzweigungszustand (Winkel, Zustand und Stufen) als grundlegendes morphologisches Differenzierungskriterium herangezogen wird. Nicht alle als *Chondrites* beschriebenen Formen passen jedoch in dieses Klassifikationsschema. So sind z.B. die von SCHAFHÄUTL (1851; Taf. 4, Abb. 2) als *C. aequalis* oder *C. caespitosus* (FISCHER-OOSTER 1858; Taf. 12, Abb. 6, 7) abgebildeten Formen keiner dieser Arten zuzuordnen (UCHMAN 1999). Zu den genannten Arten fügt UCHMAN (1999) mit *C. stellaris* eine weitere gültige Ichnospezies hinzu, die durch ihre geringe Größe (<30mm), sternförmigen Habitus und Verzweigungswinkel von unter 45° definiert ist. Die einzelnen Gänge sind 0,6-1mm stark.

Vielverzweigte Gangsysteme, in denen sich Zweige gabeln (im Gegensatz zur spitzwinkeligen Abspaltung eines Zweiges von einem Gang), unterschiedlich große Tunneldurchmesser auftreten oder anastomosierende Gänge vorkommen, werden nach EKDALE (1992) nicht der Gattung *Chondrites* zugesprochen.

***Chondrites intricatus* (BRONGNIART 1823)**
(Taf. I, Abb. 1.)

- | | | |
|-----|-------|--|
| * | 1823 | <i>Fucoides intricatus</i> - BRONGNIART: 311, Taf. 19, Abb. 8. |
| non | 1863 | <i>Chondrites intricatus</i> - VON DER MARCK: 83, Taf. 13, Abb. 16. |
| | 1932 | RIETH: Taf. 2, Abb. c, d. |
| | 1955 | <i>Chondrites</i> sp. - LESSERTISSEUR: Taf. 8, Abb. 13. |
| | 1955 | <i>Chondrites bollensis</i> ZITTEN - LESSERTISSEUR: Taf. 8, Abb. 10. |
| | 1991 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) STERNBERG 1833 - FU: 18, Abb. 9b, 9f, 10; Taf. 10, Abb. e; Taf. 2, Abb. a. |
| | 1995 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - UCHMAN: 14, Taf. 3, Abb. 3, 4, 7. |
| | 1996a | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - TUNIS & UCHMAN: 173, Abb. 4a. |
| | 1999 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - UCHMAN: 88, Taf. 4, Abb. 6, 7; Taf. 5, Abb. 1; Taf. 7, Abb. 1-3, 5; Text-Abb. 18. |
| | 1999 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - TCHOUMATCHENCO & UCHMAN: 181: Abb. 5b-d; Abb. 10d. |
| | 2000 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - SCHLIRF: 155, Taf. 2, Abb. 3-5. |
| | 2001 | <i>Chondrites intricatus</i> (BRONGNIART 1823) - UCHMAN: 10, Taf. 4, Abb. 3; Taf. 6, Abb. 4; Taf. 8, Abb. 6. |

[zur weiteren Synonymie siehe FU (1991)]

Diagnose: Kleines Gangsystem mit zahlreichen, radial nach unten gestreckten Zweigen (FU 1991).

Material: Sehr häufig in den Mergeln der Beckum- und Vorhelm-Schichten, dazu am Top vieler Bänke als konvexes Hyporelief an Schichtunterseiten (P34528, P34548, P34592, P34650C).

Beschreibung: Der Verzweigungswinkel von *C. intricatus* ist im Allgemeinen kleiner als 45°, wobei die einzelnen Gänge nur selten einen Durchmesser von mehr als 1mm aufweisen. Das dendritische Gangsystem ist insgesamt mindestens 20mm breit und zeigt im Allgemeinen einen Durchmesser von mehreren Zentimetern (vgl. FU 1991). Durch seine zahlreichen, gerade nach unten gestreckten Zweige zeigt *C. intricatus* auf Spaltflächen häufig ein feuerwerkartiges Bild.

C. intricatus kommt in einigen Schichten, insbesondere in den Mergelkalken und Mergel massenhaft vor und ist hier nicht selten die einzige Ichnospezies.

beobachten, der innerhalb der Gangfüllung regelmäßig verteilt ist und somit nicht der Wandungsauskleidung diene. Das gesamte Gangsystem variiert in seiner horizontalen Ausdehnung

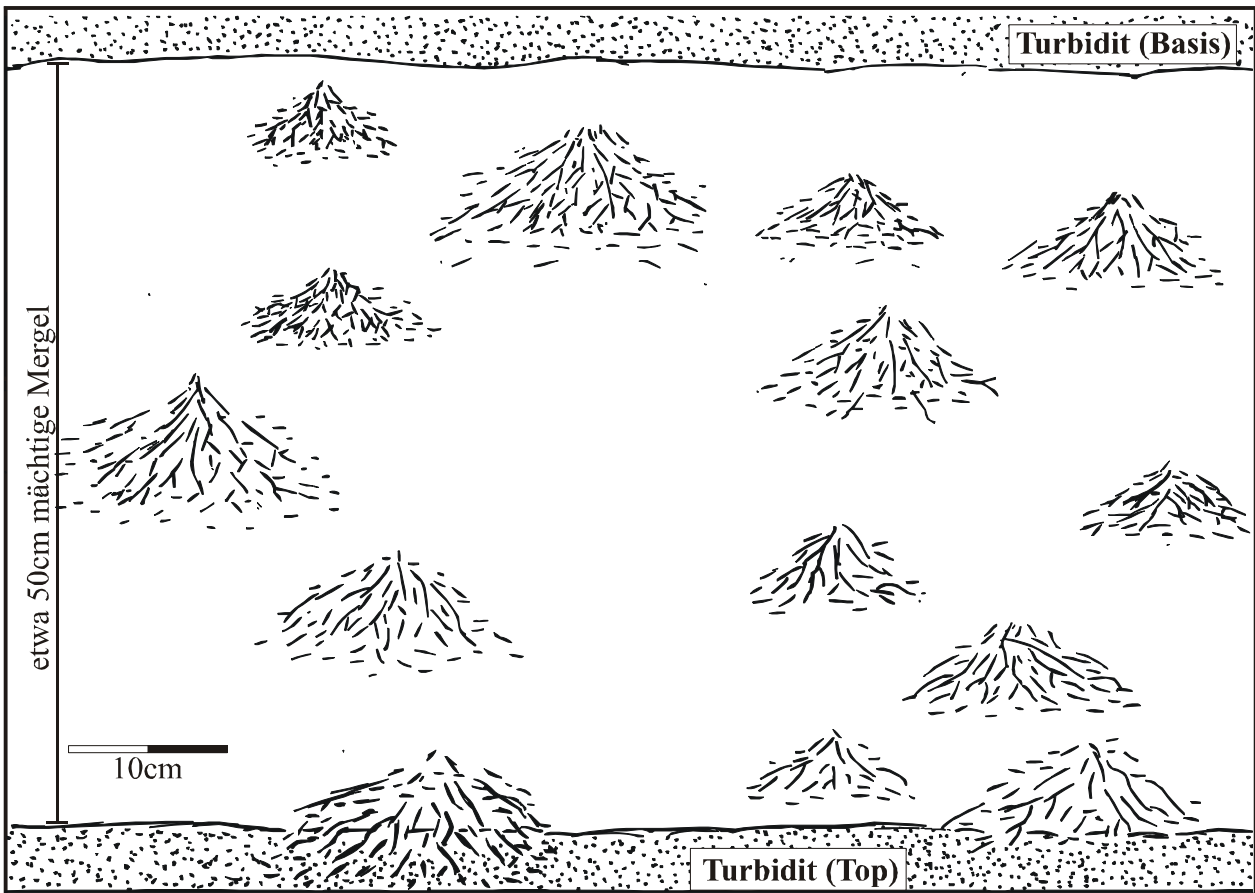


Abb. 11.5.1.: Vertikale Verteilung einzelner *Chondrites*-Gangsysteme in einem Mergelpaket (Obere Beckum-Schichten).

Die Spezies tritt als Spaltrelief sowohl in den Mergeln als auch in einzelnen Kalkbänken (Turbidite/Debrite), hier insbesondere im oberen Bereich der Schichten, als konvexes, kreisrundes Vollrelief auf. Im letztgenannten Fall erkennt man unter dem Mikroskop, dass die durch einen deutlichen Farbkontrast vom umliegenden Gestein unterscheidbaren Gänge keine Auskleidung besitzen. Die eng gelagerten Calcisphaeren im umliegenden Substrat weisen auf eine lokale Kompaktion hin, die vom Gangerzeuger durch Verdrängung des Sedimentes hervorgerufen wurde.

In den weniger karbonatischen, stark kompaktierten Mergelpartien ist *C. intricatus* oft durch den scharfen Farbkontrast gut zu erkennen. Bedingt durch die hohe Kompaktion lässt sich das Verzweigungsmuster in diesem Bereich sehr gut an den Spaltflächen nachvollziehen. Die sehr dunklen, im Querschnitt ellipsoiden Gänge erhalten ihre Färbung durch pyritisierte Calcisphaeren. Zudem ist ein erhöhter Anteil an Hellglimmer zu

im Wesentlichen zwischen 5 und 15cm. Der Gangdurchmesser schwankt je nach Gesamtgröße des Gangsystems zwischen 0,5 und 2mm, bleibt aber innerhalb des Systems konstant. Der Gangdurchmesser verhält sich proportional zur Gesamtgröße von *C. intricatus*. Je geringer der Gangdurchmesser, desto kleiner ist das gesamte Gangsystem. Typisch ist die feuerwerkartige Ausbildung von *C. intricatus* an Spaltflächen. Die Verzweigungswinkel sind relativ einheitlich und bewegen sich zwischen 35-50°; auch Verzweigungen bis 70° kommen aber vor. Einzelne „gerade“ Abschnitte ohne Abzweigungen messen selten mehr als 1cm. Das Verzweigungsmuster dieser Ichnospezies erscheint eher zufällig oder unregelmäßig alternierend, keineswegs jedoch symmetrisch oder dichtotom. Meistens kommen Verzweigungen der zweiten und dritten Ordnung vor. Innerhalb eines Gangsystems schneiden sich die einzelnen Äste nicht, sondern respektieren sich gegenseitig (Phobotaxis). Gleiches wurde bereits von RICHTER (1927), DERICHS (1928),

SIMPSON (1957) und OSGOOD (1970) beobachtet und unter anderen von SEILACHER (1990) und FU (1991) in Hinblick auf die Interpretation der Lebensweise des Erzeugers genutzt.

Die dreidimensionale Ausbildung des verzweigten Gangsystems ist gleichmäßig und nicht auf einzelne Schichten oder Lagen beschränkt. Besonders in den weichen Mergelpartien lässt sich die räumliche Ausbildung von *C. intricatus* im Spaltrelief rekonstruieren. *C. intricatus* zeigt eine nach unten gerichtete baumartige Verzweigung, welche meist von einem Punkt ausgeht und in einem einzigen Hauptschacht mündet.

Die Besiedlung kann so dicht sein, dass sich einzelne Gangsysteme überschneiden. Dies ist vor allen in den kalkigeren Abschnitten, zum Beispiel am Top der Turbidite/Debrite der Fall. Das gleiche beobachtet unter anderen auch SIMPSON (1957) in liassischen Gesteinen, wo sich einzelne Systeme durch ihre Farbe unterscheiden. In den, den Kalkbänken zwischengeschalteten Mergelpartien respektieren sich einzelne Systeme und halten Abstand. Die Abstände einzelner Systeme sind uneinheitlich und schwanken stark zwischen wenigen Zentimetern und einigen Dezimetern (selten mehr als 0,5m).

An frischen Abbruchkanten lässt sich diese Verteilung auch in der vertikalen Fortsetzung studieren. Als Beispiel sei ein etwa 50cm mächtiges Mergelpaket genannt, in dem *C. intricatus* in unregelmäßigen Abständen zwischen 1cm und 12cm über die gesamte Mächtigkeit auftritt (Abb. 11.5.1). Einzelne Systeme erstrecken sich bis in die unterliegende Bank.

C. intricatus kommt innerhalb von einfachen Gängen in den Vorhelm-Schichten (evtl. *Thalassinoides*) als Bandchondrit vor. Bandchondriten sind zusammengesetzte Spurenfossilien die aus *Chondrites* aufgebaut sind, die von ihrem Erzeuger in einen zuvor angelegten Gang (z.B. *Thalassinoides*, *Planolites*) konstruiert wurden.

***Chondrites targionii* (BRONGNIART 1828)**
(Taf. 4, Abb. 4.)

1828 *Fucoides targionii* - BRONGNIART 1828: 65, Taf. 4, Abb. 2, 6.

1999 *Chondrites targionii* (BRONGNIART 1828) - UCHMAN: 92, Taf. 5, Abb. 2-5, Taf. 7, Abb. 3.

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1999)]

Diagnose: *Chondrites* mit deutlich ausgebildeten, primär aufeinander folgenden Verzweigungen, welche vornehmlich leicht kurvig

verlaufen. Der Verzweigungswinkel ist im Allgemeinen scharf. Die meisten Tunnel sind lediglich ein paar Millimeter breit (UCHMAN 1999).

Material: Als Spaltrelief innerhalb der Neuen Platte. *C. targionii* kommt im Vergleich zu *C. intricatus* wesentlich seltener vor (P34560).

Beschreibung: Baumförmige *Chondrites* mit schwach kurvigen Gängen, die von einem Hauptgang primär aufeinander folgend abzweigen, wobei Verzweigungen der zweiten Ordnung dominieren. Die Seitenäste liegen dann leicht erhoben über dem Hauptgang. Die Verzweigungswinkel schwanken zwischen 10° und 50°. Einzelne Äste respektieren einander. Die Gesamtgröße reicht bis zu 20cm, der Gangdurchmesser kann bis zu 3mm betragen, bleibt aber innerhalb eines Systems konstant. Die Verfüllung unterscheidet sich durch einen deutlichen Farbunterschied vom umliegenden Gestein, was auf den extrem geringen Anteil an Calcisphaeren im Vergleich zu dem den Bau umgebenden Sediment zurückzuführen ist.

Das Verzweigungsmuster von *Ch. targionii* weist auf einen aktiven Bauvorgang hin. Der Erzeuger trieb zunächst die distalen Gänge nach vorne und legte dann die abzweigenden Äste retrusiv von distal nach proximal an. Ein weiteres Indiz für einen retrusiven Bauvorgang liefert die Tatsache, dass die proximalen Gänge bei ihrer Ausbreitung von den distalen Gängen behindert werden (Phobotaxis).

Interpretation: *Chondrites* erinnert durch seine regelmäßigen Verzweigungen an eine Pflanze. Das gesamte System hat im Allgemeinen eine horizontale Ausdehnung von 2-15cm (FU 1991). Der Durchmesser der Gänge bleibt innerhalb eines Systems weitestgehend gleich und reicht von 0,5mm bis 0,5cm (FU 1991, UCHMAN 1999). RICHTER (1927) und TAUBER (1949) zeigen, dass einige verzweigte *Chondrites*-Netzwerke auf bestimmte Lagen im Sediment beschränkt sind. Im Gegensatz dazu weist *C. intricatus* in den bearbeiteten Sedimenten eine gleichmäßige Raumaufteilung auf, die nicht auf einzelne Horizonte beschränkt ist. Besonders in den weichen Mergelpartien ist durch stetiges Abspalten kleiner Gesteinseinheiten die räumliche Ausbildung rekonstruierbar. FU (1991) listet verschiedene Flächendeckungsraten ausgewählter *Chondrites* auf. Sie zeigen mit Werten <40% im Vergleich zu echten Sedimentfressern mit der Fähigkeit der Thigmotaxis (>50%) eine wesentlich geringere Rate. Somit nützen die *Chondrites*-Tiere den ihnen zur Verfügung stehenden Raum nur in

beschränktem Maße aus. Mit einer wurzelförmigen Verzweigung erhöht sich die Kontaktfläche zum umliegenden Sediment. Das Gesamtvolumen von aufgearbeitetem Sediment, dass für einen echten Sedimentfresser von Bedeutung wäre, wird durch ein solches Verzweigungsmuster jedoch nicht erhöht.

Ein wichtiger Punkt zur Interpretation des Ichnogenus *Chondrites* stellt die Tatsache dar, dass sich die einzelnen Gänge dieses verzweigten Gangsystems nicht berühren oder durchkreuzen. RICHTER (1927) beschreibt diesen Vorgang durch den Terminus der Phobotaxis, die „Angst des gegenseitigen Berührens“. In einer zweidimensionalen (Schicht-) Ebene endet ein Gangzweig, bevor er auf einen anderen Zweig trifft. In einem dreidimensionalen System überkreuzen sich zwar einzelne Abzweigungen, sie durchkreuzen sich jedoch nicht. Starke Kompaktion in sehr feinkörnigen Sedimenten kann allerdings eine „Pseudodurchkreuzung“ zweier Tunnel suggerieren (OSGOOD 1970).

C. intricatus zeigt, wie oben erwähnt, nur einen Hauptschacht (vgl. FU 1991). Auch UCHMAN (1999) konnte an Material aus dem rhenodanubischen Flysch der Alpen gleiches beobachten. Dies steht im Kontrast zu den Ausführungen von SIMPSON (1957), der in seiner Rekonstruktion davon ausgeht, dass *Chondrites* aus mehreren Hauptschächten aufgebaut ist.

TAUBER (1949) untersucht an *C. furcatus* (= *C. targionii*) die chemische Zusammensetzung der Verfüllung und vergleicht sie mit dem umgebenden Gestein. Gerade im Karbonatgehalt und im Gehalt an Eisensulfid ergeben sich signifikante Unterschiede. Seiner Meinung nach benutzt der Erzeuger der *Chondrites*-Spur ausgewähltes Material für die Auskleidung seiner Röhre, wobei Kalk gemieden wird. Aus seinen Beobachtungen geht hervor, dass die Gänge von *Chondrites* ausgeprägte Wandungen aufweisen. Diese sind im untersuchten Material nicht ausgebildet.

EKDALE & BERGER (1978) beschreiben aus rezenten Sedimentkernen *Chondrites* als konkaves Epirelief, bzw. als loses, agglutinierendes Gangsystem auf dem Substrat liegend. Innerhalb des Sedimentes können sie jedoch keine Gänge von *Chondrites* beobachten, was eventuell auf den fehlenden Farbkontrast zurückzuführen ist (Fossilisationbarriere). Viele Autoren gehen davon aus, dass es sich bei dem *Chondrites*-Erzeuger um einen Wurm handelt. SIMPSON (1957) schreibt *Chondrites* ähnlich wie FERGUSON (1965) Sipunculiden zu, die mit ihrer beweglichen Proboscis diese Struktur angelegt haben könnten.

SWINBANKS & SHIRAYAMA (1984) machen Nematoden als Erzeuger verantwortlich, da sie diese Organismen in rezenten Tiefseesedimenten zusammen mit ihrer Größe entsprechenden *Chondrites*-Gängen gemeinsam vorkommend aufgefunden haben. Als weitere mögliche Erzeuger werden vor allem in der jüngeren Literatur kleine grabende Crustaceen genannt (EKDALE 1992). Nach EKDALE (1992) legen im Vergleich zu den meisten grabenden Würmern rezent lebende Crustaceen weitaus vielfältigere, verzweigte, offene Gangsysteme an. Zudem sind viele Crustaceen vagile Sedimentfresser der Tiefsee. Nur in diesem Milieu sind zur Zeit rezente *Chondrites*-Baue beschrieben. Auch die hohe Aktivität dieser Tiere, die „ständig umherhetzen, graben und fressen“, spiegelt sich in der Ausbildung von *Chondrites* wider (BROMLEY 1999). Zudem leben viele Crustaceen in sauerstoffarmen oder sauerstofffreien Sedimenten.

Nach SEILACHER (1990) geht *Chondrites* auf die Aktivität eines sich durch Chemosymbiose ernährenden Erzeugers zurück. Diese Ernährung erfolgt über chemosymbiotische Bakterien, die innerhalb eines offenen Ganges vom Erzeuger in einem reduzierenden Milieu „gezüchtet“ werden. Der Erzeuger dieser Spur arbeitet nach SEILACHER (1990) das Sediment bewusst nicht ganz auf, um Platz zwischen den Entnahmestellen zu lassen. Diese Sulfidquelle wird durch kontinuierliche Entnahme von Sediment ständig verlagert, wobei vorherige Entnahmestellen durch ein Stopfgefüge verschlossen werden, was eine Minimierung des Aushubs bedeutet (KOTAKE 1989, FU 1991). Die eingeschränkte Permeabilität in den fein mergeligen Sedimenten könnte die recht eng ständigen Verzweigungen von *Chondrites* in den Beckum- und Vorhelm-Schichten erklären. Zur Wassersäule offene Tunnel ermöglichen dem Bewohner auch bei reduzierenden Bedingungen innerhalb des Sedimentes die Sauerstoffzufuhr. Rezente, wurzelartige Verzweigungsmuster sind von RÖDER (1971) bei Polychaeten (*Paraonis fulgens*) und bei Muscheln (*Thyasira flexuosa*, *Th. sarsi*) beobachtet worden. *Paraonis fulgens* baut wurzelartige Gangsysteme in der Reduktionszone und spiralige bzw. mäandrierende Gänge in der Oxidationszone. Thyasiriden graben mit ihrem Fuß wurzelförmige Gänge, die wahrscheinlich zur H₂S-Versorgung von mit ihnen in Endosymbiose lebenden chemoautotrophen Prokaryonten dienen (Abb. 11.5.2.). Diese sitzen in den Kiemen der Muscheln und nutzen den reduzierten Schwefel als Energiequelle (DANDO & SOUTHWARD 1986). Die Muscheln verwerten den von den Bakterien hergestellten Sauerstoff. Rezente Thyasiriden

bevorzugen dunkle, sauerstoffarme, feinkörnige tonige Sedimente in Gebieten mit geringer Produktivität und/oder hohen Hydrogensulfid-Gehalten (ALLEN 1958). In diesen graben sie sich bis zum 10-fachen ihrer Größe in das Substrat ein. Bandchondriten reflektieren in diesem Zusammenhang eine spezielle Lebensweise der *Chondrites*-Erzeuger. Diese bevorzugen Gänge anderer Tiere, weil durch die erhöhte Porosität in einem Gang die Anreicherung H_2S -haltiger Porenwasser begünstigt wird. Voraussetzung hierfür ist ein locker verfüllter, standfester Gang; die Größe spielt lediglich eine untergeordnete Rolle (FU 1992). Die bakterielle Zersetzung des organischen Materials aus der Verfüllung oder der Wandung der verlassenen Gänge bietet ein geeignetes Milieu für die Chemosymbiose (BROMLEY 1999).

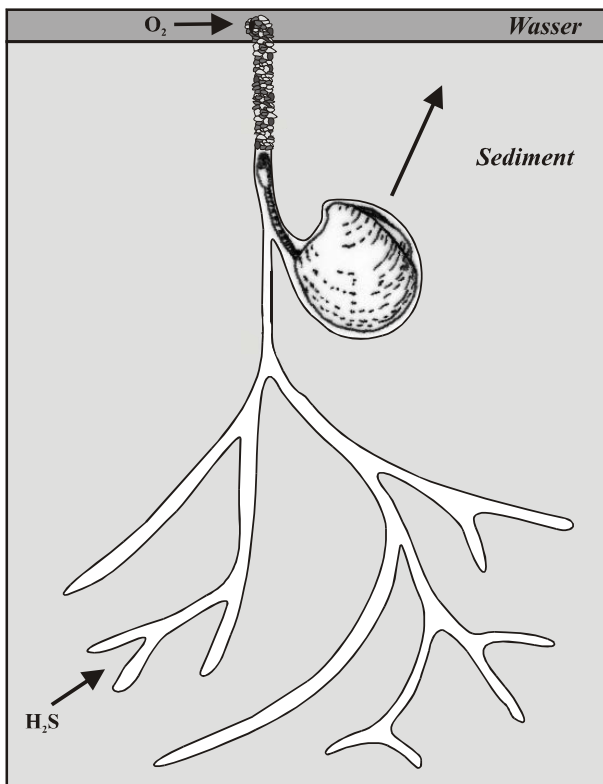


Abb. 11.5.2.: *Thyasira flexuosa* in Lebendstellung und deren *Chondriten*-artiges Gangsystem (nach SEILACHER 1990)

Einige Bänke der Oberen Beckum-Schichten führen häufig *Baculites* sp. In den debritischen oder turbiditischen Schüttungen ist dieses Makrofossil eindeutig allochthon. Auffällig ist das vermehrte Auftreten von *Chondrites intricatus* im direkten Umfeld von *Baculites* sp. Dies ist möglicherweise dadurch zu erklären, dass im Sediment unter anaeroben Bedingungen das organische Material von *Baculites* sp. degradiert wird. So kommt es in diesem Bereich zur Bildung

von H_2S . Dieses H_2S wird dann vom *Chondrites*-Erzeuger nach oben dargestelltem Muster verwertet. Aufgrund fehlender Hartteile, wie z.B. Muschelschalen handelt es sich bei den in den Beckum- und Vorhelm-Schichten vorkommenden *Chondrites* wahrscheinlich um verzweigte Gangbaue wurmförmiger Organismen, die nach oben skizzierte Lebensweise das Sediment besiedeln.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die *Chondrites*-Erzeuger extreme ökologische Situationen toleriert oder gar bevorzugt. Das können sowohl hochoxische Sedimente (WETZEL 1991, LESZCZYŃSKI & UCHMAN 1993) als auch Sedimente, die durch starke Schwankungen der Sauerstoffanreicherung und Sauerstoffabfuhr gekennzeichnet sind, sein (SEILACHER 1978, BROMLEY & EKDALE 1984a, SAVRDA & BOTTJER 1986).

Chondrites wird von SIMPSON (1957) als Produkt eines Sedimentfressers, von SEILACHER (1990) und FU (1991) als Erzeugnis eines in Chemosymbiose lebenden Organismus und von KOTAKE (1991a) als Spur eines Weidegängers interpretiert.

Bandchondriten (nach EHRENBURG 1941)

Material: Mergelige Landbänke (P34642, P34643).

Beschreibung: Als Bandchondriten werden zusammengesetzte Spurenfossilien bezeichnet, die durch *Chondrites* bestimmt sind, die einen zuvor angelegten Gang wie z.B. *Planolites* durchkreuzen oder aufarbeiten (vgl. UCHMAN 1999: Taf. 2, Abb. 4).

Im vorliegenden Fall scheinen die einzelnen „Äste“ in Längsrichtung in einem 5cm breiten Band eingeregelt zu sein. Der Verzweigungswinkel dieser *Chondrites* ist sehr gering (selten $>30^\circ$), und die sich abzweigenden Gänge verlaufen fast immer in eine Richtung. Die einzelnen bis 1mm breiten Gänge durchkreuzen sich äußerst selten (Phobotaxis) und sind wie der Rest des Gesteines stark kompaktiert. Hieraus ergibt sich die Schwierigkeit, einen zuvor angelegten Gang nachzuweisen, der nachfolgend vom *Chondrites*-Erzeuger aufgearbeitet wurde. Häufig sind einfache (verfüllte) Gänge ohne Wandung in stark kompaktierten Gesteinen nur durch Bandchondriten nachzuweisen (vgl. UCHMAN 1999, Taf. 2, Abb.4). Bandchondriten sind keine eigene Spezies, sondern lediglich stenomorphe Formen von *Ch. intricatus*.

Bemerkungen: EHRENBERG (1941) beschreibt wie FUCHS (1894, 1895), KREJCI-GRAF (1936), SIMPSON (1957) oder BROMLEY & EKDALE (1984a) verästelte Formen innerhalb der gesamten Gangfüllung. Auf den Oberflächen körperlich erhaltener Gangkerne wird *Chondrites* unter anderem von SAPORTA (1884), KREJCI-GRAF (1938), HÄNTZSCHEL (1962, 1975), BROMLEY & FREY (1974) oder FU (1991) beschrieben. Nach BROMLEY & EKDALE (1984b) kommt in den oberkretazischen Ablagerungen Dänemarks *Chondrites* häufig in Gangfüllungen von *Thalassinoides* vor.

11.5.2. Y- bis T-förmig verzweigte Formen

Diese Gruppe beinhaltet regelmäßige bis unregelmäßig-verzweigte, horizontale und vertikale Gänge wie *Thalassinoides*, *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* und *Sinusichnus*.

Thalassinoides EHRENBERG 1944

Typichnospezies: *Thalassinoides callianassae* EHRENBERG 1944: 358; abgebildet in EHRENBERG 1938: Taf. 28, Abb. 5.

Diagnose: Große Gangsysteme, bestehend aus glattwandigen, vornehmlich zylindrischen Komponenten, Verzweigungen sind Y- bis T-förmig, typischerweise vergrößert an den Gabelungen. Gangdurchmesser können innerhalb des gegebenen Systems variieren (HOWARD & FREY 1984).

Bemerkungen: *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* und *Thalassinoides* (SOT) werden von einigen Autoren als synonym betrachtet und unter dem ältesten Ichnogenus *Spongeliomorpha* zusammengefasst (FÜRSICH 1973a, SCHLIRF 2000) oder hinsichtlich ihrer systematischen Stellung diskutiert (KENNEDY 1967, BROMLEY & FREY 1974, UCHMAN 1995). Alle genannten Spurengattungen können Teil eines zusammenhängenden Gangsystems sein, welches von einem Organismus angelegt wurde. Die Gangwandung des Gangsystems wird der speziellen Beschaffenheit des Substrates angepasst. Übergänge zwischen *Ophiomorpha* und *Thalassinoides* innerhalb eines Ganges werden unter anderem von KEMPER (1968), KENNEDY & MAYDOUGALL (1969), KENNEDY & SELLWOOD (1970), MÜLLER (1970, 1971b), RASMUSSEN (1971), HESTER & PRYOR (1972), BROMLEY & FREY (1974), FÜRSICH (1974a), FREY et al. (1978) und UCHMAN (1995) beschrieben.

Innerhalb dieses Systems werden zudem noch *Gyrolithes* SAPORTA 1884 sowie mit *Teichichnus* SEILACHER 1955 vergleichbare Spreitenstrukturen beobachtet (FREY et al. 1978, UCHMAN 1995). In den hier bearbeiteten Beckum-Schichten treten Übergänge von *Thalassinoides* zu *Spongeliomorpha* auf. Desweiteren sind in den thalassinoiden und spongeliomorphen Gangsystemen *Teichichnus*-ähnliche Spreiten sowie sinusförmig verlaufende Gangabschnitte, die dem Ichnogenus *Sinusichnus* entsprechen, zu beobachten (Abb. 11.5.3.).

Würde man bei der Zusammenfassung der SOT-Gruppe alle morphologischen Komponenten berücksichtigen und homolog bewerten, wäre *Gyrolithes* das älteste Synonym. Weder *Gyrolithes* noch *Teichichnus* zeigen aber die typischen Merkmale der SOT-Gruppe, wie z.B. die horizontal oder vertikal, Y- oder T-förmig verzweigten Gangsysteme. Somit ist *Gyrolithes* schlecht als ältestes Synonym geeignet. *Sinusichnus* zeigt ebenfalls eine typische, strenge, sinusförmige Geometrie und stellt deshalb ebenfalls ein eigenständiges Ichnogenus dar, das nichtsdestoweniger eng mit der SOT-Gruppe verknüpft ist. Insgesamt bleibt die Akkumulation von SOT unter einem gemeinsamen Synonym, wie sie unter anderem von FÜRSICH (1973a) und zuletzt von SCHLIRF (2000) vorgeschlagen wurde, problematisch. Ausschlaggebend für die Trennung von SOT ist die Struktur der Wandung. Je nach Substratkohäsivität ist die Wandung knotig, glatt oder zeigt Kratzspuren. In weichem Sediment legt der Erzeuger zur Stabilisierung eine aus Knoten bestehende Wandung an, somit zeigen z.B. *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* und *Thalassinoides* mehr oder weniger die gleiche morphologische Gesamtstruktur, unterscheiden sich aber hinsichtlich ihrer Wandung. Diese resultiert jedoch aus dem unterschiedlichen Verhaltensmuster eines Erzeugers, welches durch die Substratbeschaffenheit bestimmt und abgerufen wird.

Spongeliomorpha kommt nur in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten vor, *Thalassinoides* hingegen ist in der gesamten Schichtenfolge häufig vertreten. Dies reflektiert die in Kap. 5.2. vorgestellte lithostratigraphische Zweigliederung der Beckum-Schichten. Mit *Thalassinoides paradoxicus* ist zudem eine weitere Form beschrieben, die direkte Rückschlüsse auf das Sediment zulässt. *Th. paradoxicus* tritt nur in der Grundbank auf, die als signifikante Basis die lithofaziale Grenze zwischen Beckum- und Vorhelm-Schichten markiert und als Festgrund interpretiert wird (vgl. KAPLAN et al. 1996).

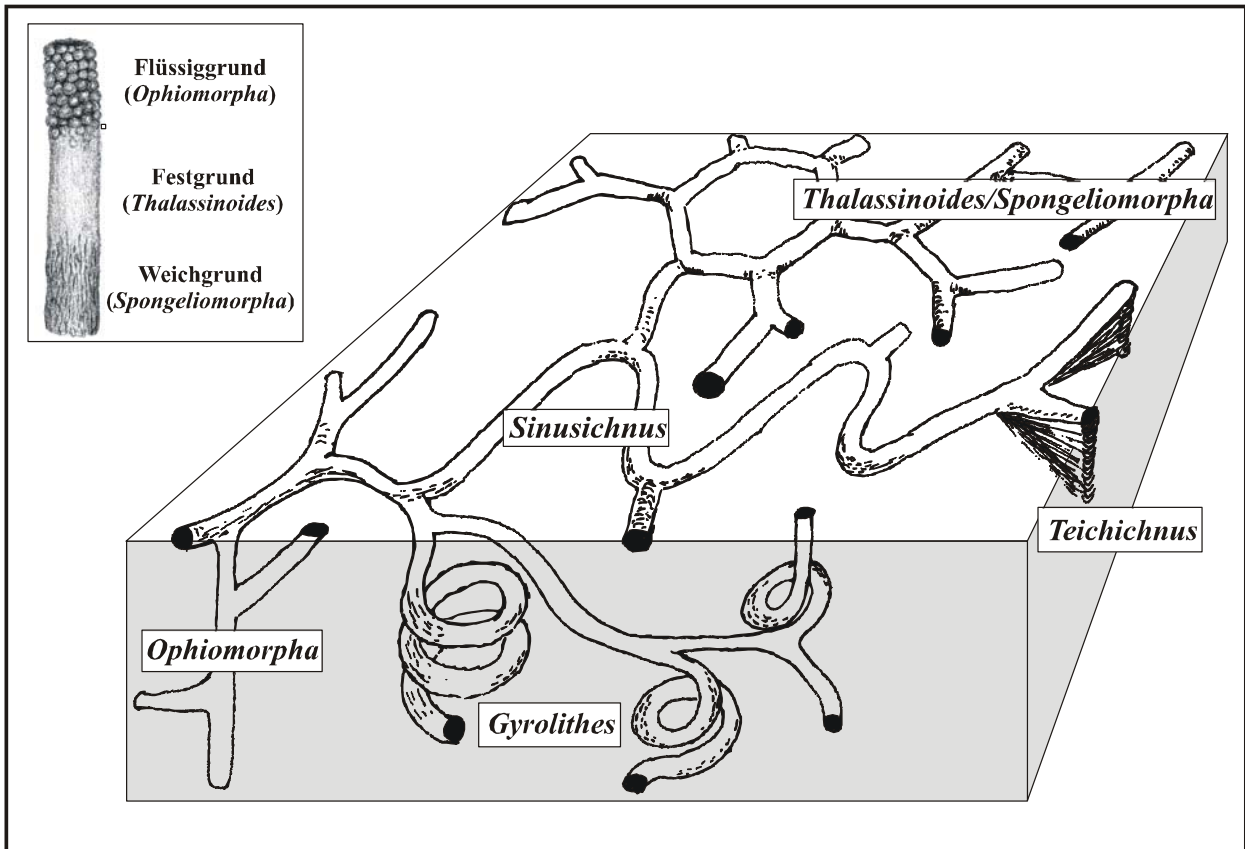


Abb. 11.5.3.: Generelle Gangmorphologien der SOT-Gruppe; *Gyrolithes* kommt innerhalb der Beckum- und Vorhelm-Schichten nicht vor. Oben links: Gangwandungen in Abhängigkeit vom Substrat (aus SCHLIRF 2000).

***Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932)**
(Taf. IV, Abb. 1, Abb. 3, Abb. 6.)

- * 1932 *Spongites suevicus Quenstedti* RIETH: 275, Text-Abb. 6.
- 1932 *Cylindrites suevicus* QUENST. RIETH: Taf. 1, Abb. a-c.
- 1932 Spongiomorphen; Fucoiden; Spongiten - RIETH: Taf. 2, Abb. a-d; Taf. 3, Abb. a, b; Taf. 4, Abb. c.
- 1932 *Spongites saxonicus* - RIETH: Taf. 5, Abb. a.
- 1944 *Thalassinoides callianassae* - EHRENBERG 1944: 358; abgebildet in EHRENBERG 1938: Taf. 28, Abb. 5.
- 1967 *Thalassinoides* cf. *suevicus* (RIETH) - KENNEDY: 140, Taf. 1, Abb. 2.
- 1973a *Spongiomorpha suevica* (RIETH 1932) - FÜRSICH: 730, Abb. 6.
- 1974a *Spongiomorpha suevica* (RIETH 1932) - FÜRSICH: 24, Abb. 17b, 18-19, 20a-c, 21-24 [non ? Abb. 20d = ?*Spongiomorpha sudolica*].
- 1977 *Buthotrephis* aff. *palmata* HALL 1852 - KŚIAŹKIEWICZ: 75, Text-Abb. 10n.
- 1977 *Buthotrephis* aff. *succulens* HALL 1847 - KŚIAŹKIEWICZ: 75, Text-Abb. 10c.
- 1977 *Buthotrephis* sp. indet. - KŚIAŹKIEWICZ: 76, Text-Abb. 10d, o, r.
- ? 1977 *Buthotrephis* sp. indet. - KŚIAŹKIEWICZ: 76, Text-Abb. 10m, p, s, x.
- * 1990 *Thalassinoides foedus* ichnosp. nov. - MIKULÁŠ: 328, Taf. 2, Abb. 2; Taf. 4, Abb. 3;

Taf. 5, non Abb. 1, 5 [= *Paleodictyon* isp.]; Taf. 7, non Abb. 1 [= *Paleodictyon* isp.].

- * 1995 *Thalassinoides horizontalis* n. ichnosp. - MYROW : 72, Abb. 6a-c, 7a-d, 8a, b, 9.
- 1995 *Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932) - UCHMAN: 21, Taf. 5, Abb. 3, 5-6; Taf. 6, Abb. 2, 3, 5.
- 2000 *Spongiomorpha suevica* (RIETH 1932) - SCHLIRF: 163, Taf. 5, Abb. 1-4.

[zur weiteren Synonymie siehe FÜRSICH (1973a) und SCHLIRF (2000)]

Diagnose: Vornehmlich horizontale, mehr oder weniger regelmäßig verzweigte, meist zylindrische Gangsysteme; dichotome Gabelungen sind häufiger als T-förmige Verzweigungen (UCHMAN 1995).

Material: Zahlreich in der gesamten Schichtenfolge (P34541B, P34625B, P34626, P34644, P34635B). *Thalassinoides suevicus* ist im gesamten Profil außerordentlich häufig und tritt in nahezu jeder Bank auf.

Beschreibung: Prinzipiell lassen sich in der bearbeiteten Schichtenfolge drei unterschiedliche Erhaltungsformen trennen: Zum einen *Th. suevicus* mit einer Gangverfüllung, die nicht dem

umliegenden Gestein entspricht (Obere Beckum-Schichten), zum anderen *Th. suevicus* als Vollrelief in den Debriten der Unteren Beckum-Schichten. Postturbiditische *Th. suevicus* stellen eine weitere spezifische (hypichnische) Erhaltungsform dar, die an einem Turbidit direkt unterhalb der Kiebitzbank (Fuchs) zu studieren sind.

In den Oberen Beckum-Schichten (Landbänken) sind die Gänge stark kompaktiert. Sie weisen hier häufig nur eine geringe Höhe von wenigen Millimetern auf. Zudem unterscheidet sich die passive Verfüllung (dunkler Mergelkalk) deutlich von dem umliegenden Gestein (heller Calcisphaeren-Kalk). Dichotome Verzweigungen sind besonders häufig. An den Verzweigungspunkten ist eine Verdickung des Gangdurchmessers zu beobachten. Charakteristisch ist auch die vorwiegend horizontale Orientierung des Gangsystems. *Thalassinoides suevicus* ist in diesem Bereich auf die tieferen Abschnitte in den Bänken (z.B. 10. Landbank) beschränkt (vgl. Kap. 15.3.1.).

In den Unteren Beckum-Schichten besteht die Gangfüllung von *T. suevicus* im Wesentlichen aus dem gleichen Material wie die gesamte Schicht. Die Gangsysteme sind durch die stärker verfestigte Wandung oder Auskleidung besonders gut im verwitterten Zustand zu studieren. Die Gänge, die in der Regel einen Durchmesser zwischen 0,5 und 5cm aufweisen, sind meist gerade oder leicht gekrümmt und zeigen deutliche Y-förmige, verdickte Verzweigungen. Teile eines Ganges können kollabiert sein, was auf eine offene Bauweise schließen lässt.

Komplexe Gangsysteme, die aus *Thalassinoides* und *Spongiomorpha* aufgebaut sind, treten äußerst selten auf. Meistens findet man innerhalb einer Bank nur eine der oben genannten Spuren.

Ein extrem großer Gang ist im Steinbruch Phoenix beobachtet worden. Hier wird bei einer Länge von mehr als einem Meter ein Durchmesser von über 8cm erreicht. Aufgrund der Größe zeigt sich allerdings keine Verzweigung, so dass nicht mit letzter Sicherheit feststeht, ob es sich bei diesem Gang tatsächlich um *Thalassinoides* handelt, oder hier ein besonders großes Exemplar von *Planolites* vorliegt.

Th. suevicus tritt zudem als Vollrelief bzw. als konvexes Hyporelief an der Unterseite der Bank oberhalb der Nünningsbank auf. Hier sind die bis zu 3cm breiten, glatten Gänge deutlich deformiert, so dass die Höhe in der Regel nicht die Hälfte der Breite übersteigt. Die passiv verfüllten Gänge sind mit Winkeln von 45°-90° verzweigt, einzelne unverzweigte Abschnitte können bis zu 10cm lang sein, gelegentlich sogar bis zu 20cm. An den

Verzweigungspunkten sind die Gänge fast immer angeschwollen. Auch zwischen den Verzweigungen kann es zu unregelmäßigen Schwellungen kommen. Einzelne Gänge durchkreuzen sich nicht, sondern überschneiden sich. Die Gänge sind eindeutig postsedimentärer Natur, sie durchschlagen zum Teil Schleifmarken und Sedimentstrukturen. Einige Gänge beginnen in Rippeltälern und verlaufen dann häufig im schwachen Winkel zur Strömungsrichtung.

Bemerkungen: *Thalassinoides horizontalis* MYROW (1995) und *Th. foedus* MIKULÁŠ (1990) zeigen keine signifikanten Unterschiede zu *Th. suevicus* und stellen deshalb jüngere Synonyme dar (vgl. SCHLIRF 2000).

Interpretation: *Thalassinoides suevicus* kommt als Fazies brechende Form besonders häufig in flach marinen Bereichen vor. Als Erzeuger gelten hauptsächlich Crustaceen (zusammengefasst unter anderem von FREY et al. 1984 sowie BROMLEY 1999). Rezente, flach marine Karbonatsedimente sind oft durch verzweigte Gangsysteme gekennzeichnet, die in ihrer Form verschiedenen Ichnospezies von *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* und *Spongiomorpha* gleichen. Die meisten dieser grabenden Crustaceen gehören callianassinoiden Decapoden an. *Callianassa*, *Upogebia* oder *Alpheus* sind einige Vertreter. Von ihnen aufgebaute, endobenthonische Gangsysteme werden als das Produkt eines Sedimentfressers, Fallenstellers oder Kultivierers gedeutet (EKDALE et al. 1984a, BROMLEY 1999). Möglicherweise besteht ihre Hauptnahrung aus Bakterien, die sich wiederum von organischem Material ernähren. Insgesamt scheint die Ernährungsweise jedoch weitaus komplexer zu sein (vgl. Kap. 14.1.). So zeigen HOWARD & FREY (1975), dass einige callianassinoiden Arten Gangabschnitte oder spezielle Kammern in ihren Gangsystemen mit Seegras verstopfen, um darin Bakterien zu kultivieren. POWELL (1974) beschreibt signifikante Anteile planktischen Materials aus dem Mageninhalt von *Callianassa californiensis*, was eine suspensionsfiltrierende Nahrungsaufnahme impliziert.

Die passiv verfüllten *Th. suevicus*-Gänge dokumentieren in diesem Zusammenhang wohl ein offenes Gangsystem, in dem der Bewohner seinen Nahrungsbedarf wahrscheinlich durch das Kultivieren von Bakterien oder durch das Filtrieren einströmender Wässer deckte. Eventuell diente ein solches offenes Netzwerk auch als Falle für einwandernde Meiofauna.

?*Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830)
(Taf. V, Abb. 6.)

- (*1830 *Spongia paradoxica*, - WOODWARD: 5.)
(1967 *Thalassinoides paradoxica* (WOODWARD), - KENNEDY: 142: Taf. 3, 4, Taf. 8, Abb. 5, Taf. 9, Abb. 2, Text-Abb. 4, 5a, b.)
(1970 *Thalassinoides cf. paradoxica* (WOODWARD), - FREY & HOWARD: 160: Taf. 1b.)

Diagnose: Spärlich bis dicht, aber unregelmäßig verzweigte, subzylindrische bis zylindrische Gänge die mit verschiedenen Winkeln zur Schichtfläche orientiert sind. T-förmige Schnittpunkte sind häufiger als Y-förmige. Einzelne Sprosse haben nicht immer den gleichen Durchmesser wie der Mutterzweig (HOWARD & FREY 1984).

Material: Zahlreich in der Grundbank.

Beschreibung: *Th. paradoxicus* tritt in der bearbeiteten Schichtenfolge in der Grundbank auf und verleiht dieser ihren typisch unregelmäßig, flaserigen, nodularen Habitus, der sich in einer ungleichmäßig welligen Schichtoberseite mit zahlreichen unregelmäßigen Vertiefungen widerspiegelt. Die Gänge sind somit als offenes, konkaves Relief erhalten. Eine Verfüllung der asymmetrischen, unterschiedlich großen, stark verzweigten Gänge tritt in diesem Bereich nicht auf. Auch scheint das offene Gangsystem nur auf den oberen Bereich der Bank beschränkt zu sein. Die Ausbildung eines relativ flachen, verzweigten Gangsystems am Top eines Substrates spiegelt eine Besiedlungsstrategie wider, wie sie nicht untypisch für Festgründe ist. Solch eine Strategie ist auf die fortschreitende Verfestigung des Substrates zurückzuführen, die es den Bewohnern erschwerte, tiefer liegende Bereiche zu besiedeln.

Interpretation: Nach FÜRSICH (1974a) ist der Erbauer von *Th. paradoxicus* möglicherweise ein decapoder Krebs. Rezente Gänge von *Alpheus* ähneln *Th. paradoxicus* sehr (SHINN 1968). RASMUSSEN (1971) schildert vergleichbare Gänge von der Maastrichtium/Paläozän-Grenze, die er dem callianassinoiden Krebs *Ctenocheles* zuschreibt.

Th. paradoxicus scheint in der Grundbank als offener Bau in einer früh verfestigten Matrix (Festgrund) angelegt worden zu sein. Solche Strukturen sind nicht selten und werden unter anderem von BROMLEY (1967) und FÜRSICH (1973b) beschrieben. *Thalassinoides* mit L-förmigen, S- oder U-förmigen, in allen Richtungen verlaufenden Gängen mit fehlenden

Verbreiterungen an den Verzweigungspunkten sind typisch für Festgründe (BROMLEY 1967). Frühdiagnostisch verfestigte Bereiche bilden im Substrat Barrieren, die von der grabenden Infauna umgangen werden und zu den oben beschriebenen Gangsystemen führen. Eng aufeinander folgende Festgründe liefern oft ein charakteristisches Besiedlungsbild. Die grabenden Crustaceen, die noch nicht zementierte Festgründe aufarbeiten, werden durch die unterliegenden, bereits zementierten Lagen oftmals daran gehindert in die Tiefe zu graben. Ein horizontal ausgebildetes Netzwerk ist die Folge. Finden sich in den unteren Festgründen jedoch vorhandene, alte Gänge die mit weichem Substrat verfüllt sind, so werden diese erneut benutzt. Als Resultat entsteht ein dreidimensionales Netzwerk, das sich über mehrere aufeinanderfolgende Erosionsflächen (Festgründe) erstreckt (BROMLEY 1967). Solch ein „aufgelegtes“ Gangsystem („imposed horizontality“) wurde von WOODWARD (1830) irrtümlich als Hornschwamm (*Spongia paradoxica* = *Thalassinoides paradoxicus*) gedeutet. Neben diesen Netzwerken unterscheidet BROMLEY (1967) noch „freiwillig horizontale“ („voluntary horizontality“) Netzwerke, die in einer definierten Distanz in Abhängigkeit zu den jeweiligen Milieubedingungen zur Sediment/ Wassergrenze liegen.

Callianasside Krebse leben heutzutage als Sedimentfresser in größeren Gruppen in thalassinoiden Gangsystemen. In unverfestigtem Sediment zunächst als Sedimentfresser lebend, müsste der Bewohner innerhalb der hier beschriebenen Gangsysteme bei fortschreitender Zementation seine Ernährungsstrategie von Sedimentfressen auf Suspensionsfressen umstellen oder aber über beide Strategien verfügen. Eine weitere Möglichkeit ist durch einen Wechsel des Bewohners innerhalb eines solchen Gangsystems gegeben. Beispiele werden von BROMLEY (1967) vorgestellt. Insgesamt bleibt aber festzustellen, dass Festgründe meistens typisch für Bereiche des flachen Wassers sind.

***Spongiomorpha* DE SAPORTA 1887**

Typichnospezies: *Spongiomorpha iberica* DE SAPORTA 1887: 299: Taf. 6, Abb. 2, 3 [= *Spongia sudolica* (ZARĘCZNY 1878)].

1887 *Spongiomorpha* - SAPORTA 1887: 299: Taf. 6, Abb. 2, 3. [= *Spongia sudolica* (ZARĘCZNY 1878)]

1975 *Spongiomorpha* DE SAPORTA - HÄNTZSCHEL: W109, Abb. 2a, b.

non 1973a *Spongiomorpha* sensu FÜRSICH: 7.

- non 1974a *Spongeliomorpha* sensu FÜRSICH:19.
 non 1981 *Spongeliomorpha* sensu FÜRSICH et al.: 546.
 non 2000 *Spongeliomorpha* sensu SCHLIRF: 158.

Diagnose: Zylindrische Gangsysteme mit vornehmlich horizontalen Elementen, manchmal schräg zur Schichtoberfläche. Verzweigungen Y-förmig mit 60°-Winkeln. Gänge enden mit einem Konus (kleines Horn). Gänge bedeckt mit subparallelen „carenae“ oder mit sich kreuzenden „carenae“ (subrhomboidales Gitter) (CALZADA 1981).

Bemerkungen: Wie oben beschrieben, stellen einige Autoren *Thalassinoides* und *Ophiomorpha* zum ältesten gemeinsamen Synonym *Spongeliomorpha*. BROMLEY & FREY (1974) schlagen vor, *Spongeliomorpha* aufgrund der schlechten Definition ganz aufzugeben. CALZADA (1981) untersucht Material der Typlokalität von *Spongeliomorpha* (*Sp. iberica*) und verbessert so die Definition der Gattung *Spongeliomorpha*.

Spongeliomorpha iberica SAPORTA 1887 ist die Typichnospezies von *Spongeliomorpha* SAPORTA 1887. *Sp. iberica* ist jedoch als Ichno-speziesname ungültig, da *Spongia sudolica* ZARĘCZNY 1878 als älteres Synonym gilt (MARCINOWSKI & WIERZBOWSKI 1975). Somit hat letztgenannte Ichnospezies Priorität.

***Spongeliomorpha sudolica* (ZARĘCZNY 1878)**
(Taf. II, Abb. 5.)

- * 1878 *Spongia sudolica* n. sp., - ZARĘCZNY: 245, Taf. 4.
 1887 *Spongeliomorpha iberica*, - DE SAPORTA: 299, Taf. 6, Abb. 2, 3 [= *Spongia sudolica* (ZARĘCZNY 1878)].

Diagnose: Endichnia und Fodichnia parallel der Schichtfläche, subzylindrisch, gerade, mit Verzweigungen von 60° Winkeln. Subrhomboidale oder subparallele „carenae“, mit kleinen Riefen, die senkrecht dazu verlaufen (CALZADA 1981 für *Sp. iberica*).

Material: Häufig in den Unteren Beckum-Schichten (P34645, P34674); fehlt in den Oberen Beckum-Schichten und in den Vorhelm-Schichten.

Beschreibung: Meist 1-3cm breite, verzweigte Gänge mit charakteristischer Ornamentierung (Bioglyphen). Die Gänge bauen häufig ein meist schichtparalleles, weitspanniges Netzwerk (mehrere m²) auf, dessen Gabelungen im Allgemeinen Y-förmig und seltener T-förmig sind.

Leicht bogige oder kurvige Gangabschnitte mit bis zu 30cm Länge kommen vor. Die Bioglyphen zeigen meist ein deutliches Netzwerk mit kleinen rautenförmigen Maschen, die besonders im angewitterten Zustand gut zu studieren sind.

Interpretation: Die zahlreichen Bioglyphen an den Wandungen von *Spongeliomorpha sudolica* belegen, dass die Erzeuger dieser Spur höchstwahrscheinlich Crustaceen waren, die in oben beschriebener Weise das Substrat bewohnen. Im Gegensatz zu *Thalassinoides suevicus* zeigt *Spongeliomorpha sudolica* keine passive Verfüllung. Somit ist *Sp. sudolica* wohl eher ein Gangsystem, das von einem Sedimentfresser angelegt wurde, der aktiv mit seinen Gliedmaßen das Sediment nach Nahrung durchsuchte und so in einem relativ festen Substrat charakteristische Kratz- oder Wühlspuren hinterließ.

***Sinusichnus* GIBERT 1996**

Typichnospezies: *Sinusichnus sinuosus* GIBERT 1996: 251, Taf. 1, Abb. 1-5.

Diagnose: Horizontal ausgebildetes Gangsystem mit sinusförmigen Elementen und multipler Verzweigung (GIBERT 1996).

Bemerkungen: GIBERT (1996) beschreibt unter dem Namen *Sinusichnus sinuosus* eine mit *Thalassinoides* vergleichbare Form, die sich lediglich durch ihre sinusförmig gebogenen Tunnel von den meist geraden *Thalassinoides*-Gängen unterscheidet. Die Verzweigungen sind wie bei *Thalassinoides* Y- oder T-förmig, wobei das erste Verzweigungsmuster überwiegt.

Die Ausbildung der Wandung sowie die Art der Verfüllung dieser sinusförmigen Spur haben nach der Diagnose von GIBERT (1996) für die Klassifizierung dieser Form keine Bedeutung.

Die Eingliederung in das Ichnogenus *Thalassinoides* bereitet bei einer glatten Wandung von *Sinusichnus sinuosus* wenig Probleme, weil die derzeit gültigen Ichnospezies von *Thalassinoides* weniger durch wandungstypische Merkmale als durch Charakteristika in der Ausbildung des gesamten Gangsystems definiert sind. *Sinusichnus priesti* n. isp. zeigt eine skulpturierte Wandung und müsste demzufolge dem Ichnogenus *Spongeliomorpha* zugeordnet werden. Die gültigen Ichnospezies von *Spongeliomorpha* sind derzeit sowohl durch ihren Habitus (z.B. *Sp. sicula* D'ALESSANDRO & BROMLEY 1995) als auch durch typische Merkmale der Wandung definiert (z.B. *Sp. oraviense* KSIĄŻKIEWICZ 1977). Würde zum

Beispiel bei *Sinusichnus priesti* eine Gangskulptur, wie sie für *Sp. oraviense* dargestellt wird, auftreten, so könnten sich bei einer gegebenen Synonymie zwischen *Sinusichnus sinuosus* zu *Thalassinoides*, respektive *Sinusichnus priesti* n. isp. zu *Spongeliomorpha* taxonomische Probleme ergeben, die bei einer Beibehaltung der Gattung *Sinusichnus* nicht auftreten würden. Verschiedene Wandungsformen würden in diesem Fall unterschiedliche Ichnospezies der Gattung *Sinusichnus* hervorrufen.

Beschreibung: Hypichnische, konkave, sinusförmige Spur von unterschiedlicher Größe. Große Exemplare erreichen einen Gang-durchmesser bis zu 2cm. Die Amplitudenhöhe kann hier bis zu 12cm betragen, wobei die Wellenlänge 50-60cm erreicht (Verhältnis: Wellenlänge/Amplitude=5). Kleinere Exemplare haben einen Gangdurchmesser von 5mm, eine Amplitude von 15mm und eine Wellenlänge von ca. 8cm (Verhältnis=5,3). Verzweigungen kommen vor, sind aber relativ selten. Oft zweigen kleinere Äste Y-förmig ab.



Abb. 11.5.4.: *Sinusichnus sinuosus* an der Unterseite der Deelbank (Steinbruch Friedrichshorst). Oben rechts erkennt man schwach eine Y-förmige Verzweigung.

Spongeliomorpha und *Thalassinoides* sowie *Ophiomorpha* werden in der vorliegenden Arbeit durch ihre Wandungsform definiert. *Sinusichnus* hat eine strenge sinusförmige Geometrie, einzelne Spezies dieser Ichnogattung werden je nach Ausbildung der Wandung klassifiziert.

Sinusichnus unterscheidet sich von *Cochlichnus*, das ebenfalls einen sinusförmigen Gangverlauf aufweist, durch seine Verzweigungen.

***Sinusichnus sinuosus* GIBERT 1996**

* 1996 *Sinusichnus sinuosus* - GIBERT: 251, Taf. 1, Abb. 1-5.

Diagnose: Horizontal ausgebildetes Gangsystem mit sinusförmigen Elementen und multipler Verzweigung und glatter Wandung (verändert nach GIBERT 1996).

Material: An der Unterseite der Deelbank (Abb. 11.5.4.); (P34655).

Als konvexer Ausguss an der Unterseite recht grobkörniger Turbidite ist ein mit Bioglyphen versehener Gang nur bedingt überlieferungsfähig. Es ist somit nicht auszuschließen, dass auch in diesem Fall primär eine skulpturierte Wandung vorlag, die in den unterliegenden, feinkörnigen Mergeln angelegt wurde und dann durch einen Turbiditstrom ausgegossen wurde. Die Spur ist mit Strömungsrippeln, Kolkmarken und Schleifspuren vergesellschaftet.

Bemerkungen: *Sinusichnus sinuosus* zeigt sowohl in den Abbildungen von GIBERT (1996) als auch im untersuchten Material eine deutlich glatte Wandung. Dem gegenüber unterscheidet sich *Sinusichnus priesti* n. isp. durch seine skulpturierte Wandung.

***Sinusichnus priesti* n. isp.**
(Taf. II, Abb. 2; Taf. III, Abb. 1.)

Stratum typicum: Beckum-Schichten.
Locus typicus: Steinbruch Ready mix (Beckum).
Derivatio nominis: priesti: zu Ehren von Judas Priest (Musikgruppe).
Holotyp: Abb. 11.5.5 (wegen der Größe nicht transportabel).

Diagnose: *Sinusichnus* mit Kratzspuren (Bioglyphen).

Material: Aus den Unteren Beckum-Schichten (P34568).

Bemerkungen: Die von GIBERT (1996) als *Sinusichnus sinuosus* abgebildeten Gänge zeigen mit Ausnahme eines limonitisierten und damit diagnetisch überprägten Gangsystems eine glatte Wandung. Das hier bearbeitete Material gleicht hinsichtlich seiner äußeren Form diesen Spuren, zeigt aber eine Wandung, die deutlich mit Bioglyphen besetzt ist. Deshalb wird das hier beschriebene Material einer neuen Spezies (*S. priesti*) zugeschrieben. Diese ist durch ihre mit Bioglyphen skulpturierte Wandung innerhalb der Gattung definiert.



Abb. 11.5.5.: *Sinusichnus priesti* n. isp. (Holotyp) mit Y-förmiger Verzweigung (linker Pfeil) und T-förmiger Verzweigung (rechter Pfeil) (Nünningsbänke, Beckum-Schichten; Steinbruch Nord).

Beschreibung: Streng sinusförmig gewundene, horizontale, epichnische oder endichnische Gänge mit multipler, meist T-förmiger oder Y-förmiger Verzweigung (Abb. 11.5.5.). Der Gangdurchmesser kann in Einzelfällen bis zu 5cm betragen. Die Wellenlänge beträgt ähnlich wie bei *Sinusichnus sinuosus* etwa 50-60cm und zeigt eine Amplitude von ca. 12-15cm. *Sinusichnus priesti* zeigt neben der relativ strengen Sinusform zudem noch ausgeprägte Kratzspuren, die sich spitzwinkelig kreuzen und so ein rautenförmiges Maschenwerk aufbauen. Dies ist speziell im verwitterten Zustand gut zu erkennen. Einzelne Abschnitte eines solchen Gangsystems können kollabiert sein, so dass im Anschnitt kein (flachgedrückt) ovaler, sondern ein unregelmäßigenförmiges bzw. knochenförmiges Querprofil auftritt. Übergänge von *Sinusichnus priesti* zu *Spongeliomorpha sudolica* kommen vor.

Interpretation: Sowohl *Sinusichnus priesti* als auch *S. sinuosus* zeigen eine strenge geometrische Ausbildung. GIBERT et al. (1999) belegen einen engen Zusammenhang zwischen Gangmorphologie und Lebensweise des Erzeugers. *S. sinuosus* und *S. priesti* zeigen durch die im bearbeiteten Material auftretenden Kratzspuren und geraden thalassinoiden Gangelementen eine enge Verwandtschaft zu den Spuren der SOT-Gruppe, deren Erzeuger Crustaceen sind. Sinuose Gangsysteme sind aus rezenten Milieus zwar noch nicht beschrieben worden, dennoch sind aus offenen, netzwerkartigen Gangsystemen Crustaceen als Erbauer bekannt (BROMLEY 1999). Gleichzeitig deutet der regelmäßige sinuose Gangverlauf von *S. sinuosus* und *S. priesti* auf ein Verhaltensmuster hin, wie es auch in Graphoglypten wiederzufinden ist (GIBERT et al. 1999). Somit dokumentiert dieses Spurenfossil als Fodichnion und Agrichnion eine kombinierte

Ernährungsweise seines Erzeugers, die aus Suspensions- und Sedimentfressen besteht. Der Erzeuger ändert nach GIBERT et al. (1999) im Verlauf seiner Ontogenese seine Ernährungsstrategie. Juvenile Formen legen relativ kleine *S. sinuosus* als Agrichnia an (strenge regelmäßige Geometrie), adulte Tiere konstruieren große *S. sinuosus*, die sie als Fodichnia nutzen (weniger strenge Geometrie; Spreiten kommen vor).

11.6. Gebündelte Formen

Diese Gruppe beinhaltet verzweigte Gänge, die von einem Hauptgang oder zentralen Punkt, wie z.B. bei *Phycodes*, gebündelt ausgehen.

Phycodes RICHTER 1850

Typichnospezies: *Phycodes circinatus* RICHTER 1853: 30.

Diagnose: Horizontale, gebündelte Gänge, die nach außen gerichtet als konvexes Hyporelief erhalten sind. Das Gesamtmuster ist nierenförmig, gebündelt, fächerförmig, besenartig, hufartig, linear, sichelförmig oder rund. Einige Formen bestehen aus mehreren Hauptzweigen mit Spreitenstruktur, die distal in eine Vielzahl von freien Zweigen münden. In anderen Formen fehlen Spreiten, und die Verzweigungen sind einseitig gerichtet oder mehr zufällig. Einzelne Zweige sind zylindrisch zugespitzt, fein geringelt oder glatt (FILLION & PICKERILL 1990).

Bemerkungen: RICHTER (1850) stellt *Phycodes* erstmals aus den gleichnamigen ordovizischen Phycodenschichten bzw. dem Phycodenquarzit des Thüringischen Schiefergebirges vor. Mit *Phycodes circinatum* definiert RICHTER (1853) die nomenklatorisch gültige Typichnospezies (vgl. FILLION & PICKERILL 1990). MÄGDEFRAU (1934) deutet die von RICHTER (1853) beschriebene Form als Pflanze und korrigiert deshalb den seiner Meinung nach orthographischen Fehler im Speziesnamen und ändert ihn in *Phycodes circinatum*. Da es sich jedoch bei *Phycodes* eindeutig um ein Spurenfossil handelt, lautet die korrekte Schreibweise dennoch *Phycodes circinatus* (FILLION & PICKERILL 1990). Nach OSGOOD (1970) und HÄNTZSCHEL (1975) ist *Phycodes* für eng gepackte Bündel definiert. GEYER & UCHMAN (1995) ordnen die kurvige, kurz-verzweigte Spur *Phycodes pedum* (SEILACHER 1955) dem Ichnogenus *Trichophycus* zu.

Phycodes palmatus (HALL 1852) (Taf. II, Abb. 4.)

- * 1852 *Buthotrephis palmata* - HALL: Taf. 7, Abb. 1b [Abgebildet in OSGOOD 1970: Taf. 67, Abb. 3.]
- 1852 *Buthotrephis palmata* - HALL: Taf. 6, Abb. 1, aus SEILACHER 1955.
- 1955 *Phycodes palmatum* (HALL) - SEILACHER: 127; Taf. 23, Abb. 3, 5(?); Taf. 25, Abb. 1.
- 1955 cf. *Phycodes palmatus* (HALL) - SEILACHER: Taf. 23, Abb. 4, Taf. 25, Abb. 2.
- 1977 *Buthotrephis* aff. *palmata* HALL 1852 - KSIAŹKIEWICZ: 75, Text-Abb. 10h.
- 1977 *Buthotrephis* aff. *succulens* HALL 1847 - KSIAŹKIEWICZ: 75, Text-Abb. 10a, e, k, l, t.
- 1977 *Buthotrephis* aff. *bifurcata* n. ichnosp. - KSIAŹKIEWICZ: 76, Taf. 5, Abb. 14; Text-Abb. 10z.
- 1977 *Buthotrephis bilix* n. ichnosp. - KSIAŹKIEWICZ: 76, Taf. 5, Abb. 13.
- 1977 *Buthotrephis* sp. indet. - KSIAŹKIEWICZ: 76; Text-Abb. 10b.
- ? 1977 *Buthotrephis* sp. indet. - KSIAŹKIEWICZ: 76; Text-Abb. 10f, g, i, j, u, w, y.
- ? 1982 *Planolites beverleyensis* (BILLINGS) - PEMBERTON & FREY: Taf. 1 Abb. 7.
- 1990 *Phycodes palmatus* (HALL 1852) - FILLION & PICKERILL: 47, Taf. 11, Abb. 11, 14(?).
- 1998 *Phycodes bilix* (KSIAŹKIEWICZ 1977) - UCHMAN: 130, Abb. 30a-c.

Diagnose: *Phycodes*, bestehend aus mehreren dicken und runden horizontalen Ästen, die nahezu von einem Punkt ausgehend handförmig oder fingerförmig verzweigt sind (FILLION & PICKERILL 1990).

Material: Ein Exemplar aus dem Hangschutt; Steinbruch Nord (P34543).

Beschreibung: Spitzwinkelig (<30°) verzweigte, isolierte, horizontale, blind endende Gänge, die von einem Punkt ausgehen und eine handförmige Struktur bilden. Gangdurchmesser relativ konstant (0,5-0,8cm); Gesamtdurchmesser ca. 10cm. Die Verfüllung besteht aus pyritiserten, schwarz gefärbten Calcisphaeren und hebt sich daher deutlich vom hellen Gestein ab; Spreiten fehlen.

Bemerkungen: HALL (1843) beschreibt unter dem Genus *Buthotrephis* verschiedene Formen, wobei die meisten zu der Gattung *Chondrites* gehören (OSGOOD 1970). Nicht zuletzt deshalb betrachtet HÄNTZSCHEL (1975) *Buthotrephis* als Synonym zu *Chondrites*. Mit *B. palmata* (HALL 1852) ist jedoch eine Spur beschrieben, die mit ihren gebündelten Gängen eindeutig dem Ichnogenus *Phycodes* zugesprochen werden kann. SEILACHER (1955) stellt *B. palmata* demzufolge zum Ichnogenus *Phycodes*. FILLION &

PICKERILL (1990) korrigieren die Grammatik in *P. palmatus*.

OSGOOD (1970, Pl. 67 Abb. 3 und 7) bildet zwei als *Buthotrephis palmata* bezeichnete Spuren ab und bleibt somit bei dem von HALL (1852) aufgestellten Genusnamen. Im Vergleich dazu zeigt der von SEILACHER (1955) vorgestellte Bauplan von *P. palmatus* (= *P. palmata* senu SEILACHER) Abweichungen von den von OSGOOD (1970) abgebildeten Spuren und den HALL'schen Syntypen dieser Gattung (FILLION & PICKERILL 1990). Durch die schwach ausgebildete Spreitenstruktur ergeben sich nach FILLION & PICKERILL (1990) Gemeinsamkeiten mit der von ihnen aufgestellten Art *Phycodes wabanensis*. Die handförmige Verzweigung ist nach FILLION & PICKERILL (1990) kennzeichnend für *P. palmatus*. Dieses typische handförmige Verzweigungsmuster findet sich auch in einigen Ichnofossilien wieder, die von KSIAŹKIEWICZ (1977) als *Buthotrephis* abgebildet werden. UCHMAN (1998) stellt einige dieser Formen in seiner Revision zu *Phycodes* und ordnet sie der Spezies *P. bilix* (KSIAŹKIEWICZ 1977) zu. Diese Art unterscheidet sich mit ihren „locker“ gepackten und im distalen Abschnitt selten verzweigten Gängen jedoch nur unwesentlich von *P. palmatus*, so dass *P. bilix* als Synonym von *P. palmatus* aufgefasset wird.

Interpretation: *Phycodes* wird als Fodichnion eines Anneliden (SEILACHER 1955, HÄNTZSCHEL 1975) oder einer Seefeder angesehen (BRADLEY 1980, 1981). Für SEILACHER (1964b) gilt *Phycodes* als verlässlicher Indikator für die flachmarine *Cruziana*-Ichnofazies. HAKES (1985) beschreibt *Phycodes* aus brackischen Ablagerungen, NARBONNE (1984) aus der Tiefsee. *Phycodes* tritt ab dem frühen Kambrium (NARBONNE et al. 1987) bis ins Miozän auf (BRADLEY 1981).

In dem untersuchten Material deutet die dunkle (pyrithaltige) Verfüllung auf ein Fodichnion hin, dessen Erzeuger von einem Punkt ausgehend das Sediment in gelegentlich verzweigten, isoliert von einander angelegten, sich handförmig ausbreitenden Gängen ausbeutet. Nach Nährstoffen durchsuchte Gänge werden nachfolgend als „Müllhalde“ genutzt und wieder verstopft.

11.7. Rosettenförmige Strukturen

Unter solchen Strukturen werden in dieser Arbeit sternförmige und rosettenförmige Strukturen wie z.B. *Lorenzina* und *Glockerichnus* zusammengefasst. Es wird eine taphonomische Unterteilung in hypichnische und in meist komplexere, endichnisch überlieferte Strukturen vorgenommen.

11.7.1. Hypichnische, rosettenförmige Spuren

Die Spuren sind in der Schichtenfolge ausschließlich als Negativabgüsse an Schichtunterseiten gebunden. Sie treten hauptsächlich in feinkörnigen Turbiditen auf. KSIAŹKIEWICZ (1977) unterteilt rosettenförmige, radiale Ichnotaxa, die an Schichtober- bzw. Unterseiten auftreten, anhand der Morphologie, wobei die Gleichmäßigkeit, Länge und Form der radialen Stränge, das Fehlen, bzw. die Ausbildung eines zentralen Feldes (Areola) ausschlaggebend sind.

Lorenzina DE GABELLI 1900

Typichnospezies: *Lorenzina apenninica* DE GABELLI 1900: 1, Taf. 1, Abb. 1.

Diagnose: Einfache, kleine, glatte, hypichnische Rippen, die in ein oder zwei runden Reihen angeordnet sind und strahlenförmig von einem ovalen oder runden zentralen Bereich (Areola) ausgehen. Die Rippen können einheitliche oder verschiedene Längen aufweisen sowie regelmäßig oder unregelmäßig verteilt sein. Gelegentlich erstrecken sich die einzelnen Rippen von einem, den zentralen Bereich umgebenden Ring (UCHMAN 1995).

Bemerkungen: Basis für eine ichnospezifische Gliederung dieses Taxons ist der Durchmesser des gesamten Fossils, der Durchmesser der Areola sowie die Anzahl und Form der einzelnen strahlenförmigen Rippen (z.B. VIALOV 1968, KSIAŹKIEWICZ 1970, 1977). SEILACHER (1977) sowie KSIAŹKIEWICZ (1977) betrachten *Bassaenia* RENZ (1925) synonym zu *Lorenzina*. SEILACHER (1977) fügt desweiteren *Sublorenzina* KSIAŹKIEWICZ (1977) zu *Lorenzina* hinzu, da sich diese Formen lediglich in der Regelmäßigkeit ihrer radialen Rippen und deren Längen unterscheidet. Diese Kriterien stellen auch nach UCHMAN (1995) akzessorische Merkmale dar und sind daher nur für die Klassifikation auf Ichnospeziesebene ausschlaggebend.

Ein weiteres problematisches Taxon ist *Capodistria* VIALOV 1968, weil nach UCHMAN (1995) eine Unterscheidung zu unregelmäßigen *Sublorenzina* (= *Lorenzina*) häufig schwierig ist. Lediglich das Auftreten von einzelnen oder mehreren kleinen Knubbeln im zentralen Bereich von *Capodistria*, deren ethologische Deutung bisher unklar ist, gilt in diesem Fall als Unterscheidungskriterium. UCHMAN (1998) stellt ein Modell vor, das ver-

schiedene Arten von *Lorenzina* innerhalb eines Baues als unterschiedliche Erhaltungsvarianten bezüglich der Erosionstiefe zeigt. Die morphologischen Unterschiede zwischen *L. carpathica* (ZUBER 1910), *L. apenninica* GABELLI 1900 und *L. kuznari* KSIAŹKIEWICZ 1977 können in diesem Modell durch verschiedene Inklinationwinkel der radialen Elemente erklärt werden (UCHMAN 1998).

Volkichnium PFEIFFER 1965 zeigt keine Areola und hat 6 bis 8 tunnelförmige, meist ungleichmäßig langen Strahlen. Im Gegensatz zu *Glockerichnus* zeigt *Lorenzina* keine dichotom verzweigten radialen Gänge und meist eine ausgeprägte Areola.

Interpretation: *Lorenzina* tritt vom Kambrium (CRIMES & ANDERSON 1985) bis ins Miozän (UCHMAN 1995) auf. HEEZEN & HOLLISTER (1971) beschreiben aus der rezenten Tiefsee radiale, kreisrund angeordnete Löcher (Kraterringe).

cf. *Lorenzina plana* (KSIAŹKIEWICZ 1968)
(Taf. II, Abb. 3.)

- (* 1968 *Sublorenzina plana* - KSIAŹKIEWICZ: 10, Taf. 5, Abb. 1, 2.)
(1988 *Lorenzina plana* (KSIAŹKIEWICZ 1968) - UCHMAN: 134, Abb. 37, 38.)

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1998)]

Diagnose: Unregelmäßige *Lorenzina* mit kurzen radialen Rippen mit gerundeten externen Enden oder zusammengesetzt aus einem unregelmäßigen Kranz aus Knöpfen (UCHMAN 1998).

Material: Ein Exemplar aus der 6. Landbank (P34553).

Beschreibung: An der Unterseite der 6. Landbank tritt diese nur schlecht erhaltene Form als konvexes Hyporelief auf. Mit einem Gesamtdurchmesser von 3cm zeigt sie mehrere, lediglich bis zu einem halben Millimeter breite, maximal 4mm lange, radial verlaufende, sich zum Teil verzweigende? Rippchen. Winzige, bis maximal 0,5mm große Knötchen sind zwischen den einzelnen Rippchen unregelmäßig angeordnet.

Interpretation: SEILACHER (1977) zählt *Lorenzina* zu den Graphoglypten. *Lorenzina* wird als Spur von verschiedenen Organismen wie z.B. Anneliden (HÄNTZSCHEL 1975), Krabben (NOWAK 1957) oder Sipunculiden (HEEZEN &

HOLLISTER 1971) gedeutet. KSIAŹKIEWICZ (1977) betrachtet *Lorenzina* als Fressspur einer Hydromeduse, *Sublorenzina* als Werk eines Polychaeten. Aufgrund der Komplexität von *Lorenzina* scheint die Deutung als Fressspur einer Hydromeduse jedoch sehr gewagt (UCHMAN 1998). Als hypichnische Spur, die durch einen Turbidit konserviert wurde, repräsentiert *Lorenzina* keine Spur, die direkt an der Sedimentoberfläche angelegt wurde. So ist es recht unwahrscheinlich, dass eine Hydromeduse für diese Struktur verantwortlich ist.

11.7.2. Hypichnische sternförmige Strukturen

Radialstrahlige Spuren, deren einzelne Arme von einem gemeinsamen Punkt ausgehen.

?*Dactyloidites* HALL 1886

Typichnospezies: *Dactyloidites asterinides* FITCH 1850 (nach FÜRSICH & BROMLEY 1985).

- 1896 *Brooksella* - WALCOTT: 611-614.
1964 *Haentzschelinia* - VIALOV: 112-115.

Diagnose: Vertikale, radiale Spreitenstruktur mit zentralem Schacht (FÜRSICH & BROMLEY 1985).

Bemerkungen: *Dactyloidites otto* (GEINITZ 1849) ist eine rosettenförmige endogene Spur, die durch eine zentrale Röhre und unvollständig radial verzweigte, protrusive Spreiten aufgebaut ist. Dieses Verhaltensmuster ist nach FÜRSICH & BROMLEY (1985) gleich dem der Ichnogenera *Brooksella* WALCOTT 1896 und *Haentzschelinia* VIALOV 1964. Letzt genannte sind daher synonym zu *Dactyloidites* HALL 1886.

?*Dactyloidites* cf. *otto* (GEINITZ 1849)
(Taf. III, Abb. 2, Abb. 3.)

- (* 1849 *Spongia otto* - GEINITZ: 264, Taf. 12, Abb. 6, 7.)
(1930 *Spongia otto* GEINITZ 1849 - HÄNTZSCHEL: 261, Abb. 1-3.)
(* 1964 *Haentzschelinia kolymensis* - VIALOV: 113, Abb. 2.)
(* 1964 *Haentzschelinia pygmaea* - VIALOV: 115, Abb. 3.)
(1975 *Haentzschelinia otto* (GEINITZ 1849) - HÄNTZSCHEL: W68, Abb. 3a, b.)
(1985 *Dactyloidites otto* (GEINITZ 1849) - FÜRSICH & BROMLEY: 199, Abb. 1-10.)
(1993 *Dactyloidites otto* (GEINITZ 1849) - PICKERILL et al.: 1070, Abb. 2, 3.)

(1995 *Dactyloidites ottoi* (GEINITZ 1849) - GIBERT et al.: 770, Text-Abb. 2, Taf. 91, Abb. 2-4.)

Diagnose: *Dactyloidites* mit verzweigten, radial bis subradialen protrusiven Spreiten (FÜRSICH & BROMLEY 1985).

Material: Ausnahmslos an der Unterseite der Deelbank.

Beschreibung: Sternförmige Spur mit 15 bis 17 relativ regelmäßig radial verlaufenden, nur selten verzweigten, konkaven, hypichnischen Rippen mit 1mm Durchmesser und 7-8mm Länge, die von einem zentralen, kreisförmigen, maximal 5mm großen Bereich (keine ausgeprägte Areola) ausgehen. Der Gesamtdurchmesser der kompletten Spur beträgt maximal 3cm. Die Erhaltung ist zum Teil relativ schlecht. Bei einigen Exemplaren ist oft ein „dunkler Schatten“ und nur selten ein

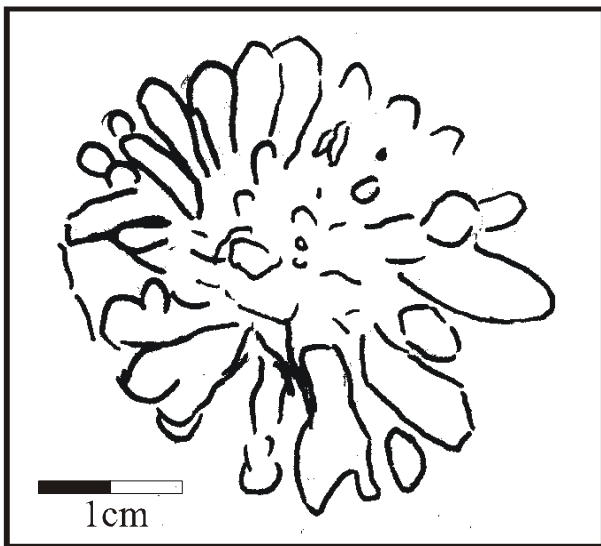


Abb. 11.7.1.: Skizze von ?*Dactyloidites ottoi* aus den Beckum-Schichten.

konvexes Hyporelief überliefert. Einige dieser Exemplare zeigen dennoch bis zu 1,5cm lange radialstrahlige, keulenförmige, leicht erhabene Rippen. Ihr Durchmesser beträgt etwa 1mm.

In weiteren Stücken fällt eine Stapelung einzelner sich überlappender „Sterne“ auf, die als konvexes Hyporelief nach unten hin kleiner werden (Abb. 11.7.1.). Die gesamte Ausbildung bleibt aber streng radial. Ein mittlerer zentraler Schacht ist nicht zu erkennen.

Bemerkungen: HÄNTZSCHEL (1930, 1975) deutet *Dactyloidites ottoi* (= *Haentzschelinia ottoi*) erstmals als Spurenfossil. Zuvor wurde es von GEINITZ (1849) als *Spongia ottoi* dargestellt und als lithistider Schwamm interpretiert (Die Abb. 6

seiner Arbeit zeigt einen „unvollständigen Stern mit einem Stiel“; Abb. 7 eine vollständige *D. ottoi*, die den Spuren aus den Beckum-Schichten entspricht). HÄNTZSCHEL (1930) zeigt, dass *D. ottoi* sowohl konvexe als auch als konkave Stränge aufweisen kann. In seiner Abbildung 2 (S. 265) lässt sich gelegentlich eine dichotome Verzweigung einzelner Strahlen erkennen. Neben diesem Merkmal stimmen vor allem die Form und Größe des gesamten Fossils sowie die leicht keulenförmige Gestalt der Strahlen mit der in den Beckum-Schichten auftretenden Form überein. Auch könnte nach seiner Diagnose die beschriebene Spur dieser Ichnospezies zugeordnet werden.

Neueste Funde von FÜRSICH & BROMLEY (1985), PICKERILL et al. (1993) und GIBERT et al. (1995) ermöglichen jedoch eine dreidimensionale Rekonstruktion dieser Ichnospezies und somit auch eine neue Interpretation ihrer Entstehung. Im Gegensatz zu der von HÄNTZSCHEL (1975) vorgestellten Spur konnten die oben genannten Autoren weitere typische Merkmale dieser Gattung beschreiben. Sie beruhen im Wesentlichen auf folgenden Eigenschaften: Zum einen die Präsenz eines zentralen Schachtes, von dessen unterem Ende die radialen Elemente abzweigen, zum anderen die Dreidimensionalität der radialen Tunnel und ihre komplexe Internstruktur sowie das Überlappen mehrerer Rosetten. Dies kann anhand der hier vorliegenden zweidimensional-konvexen Spuren bzw. Ausgüssen nur unvollständig erfasst werden (vgl. Abb. 11.7.2.).

D. ottoi wird von FÜRSICH & BROMLEY (1985) als sternförmiges konvexes Epirelief abgebildet und beschrieben. Hier sind die einzelnen Arme und deren typisch dreistrahliges Verzweigungsmuster deutlich zu erkennen (Abb. 11.7.3.).

In den Beckum-Schichten tritt ?*D. ottoi* nur schlecht erhalten, meist unvollständig und ausnahmslos an der Unterseite der Deelbank (Turbidit) auf. Als Abguss könnte diese Struktur durchaus einen Ausschnitt des komplexen dreidimensionalen Spurenfossils *D. ottoi* zeigen. Dennoch kann in diesem Fall die taxonomische Stellung der dargestellten Spur nicht eindeutig geklärt werden. Es könnte sich bei der sternförmigen Spur möglicherweise auch um *Glockerichnus* handeln.

Das hier dargestellte Ichnofossil zeigt trotz gewisser Ähnlichkeiten einige Unterschiede zu der von FÜRSICH & BROMLEY (1985) als *D. ottoi* beschriebenen Ichnospezies. Als zweidimensionales Hyporelief unterscheidet es sich deutlich von den oben beschriebenen Taxa. Ein zentraler Schacht ist nicht zu erkennen, sein Fehlen

wäre aber durch die besondere Erhaltung dieser Form zu erklären. Auffällig ist allerdings die vollständig radiale Ausbildung der strahlenförmigen Struktur in den Beckum-Schichten. So decken die von FÜRSICH & BROMLEY (1985), PICKERILL et al. (1993) und GIBERT et al. (1995) dargestellten einzelnen, radialstrahlig angeordneten Gänge etwa 180°-270° eines Kreises ab, die in den Beckum-Schichten

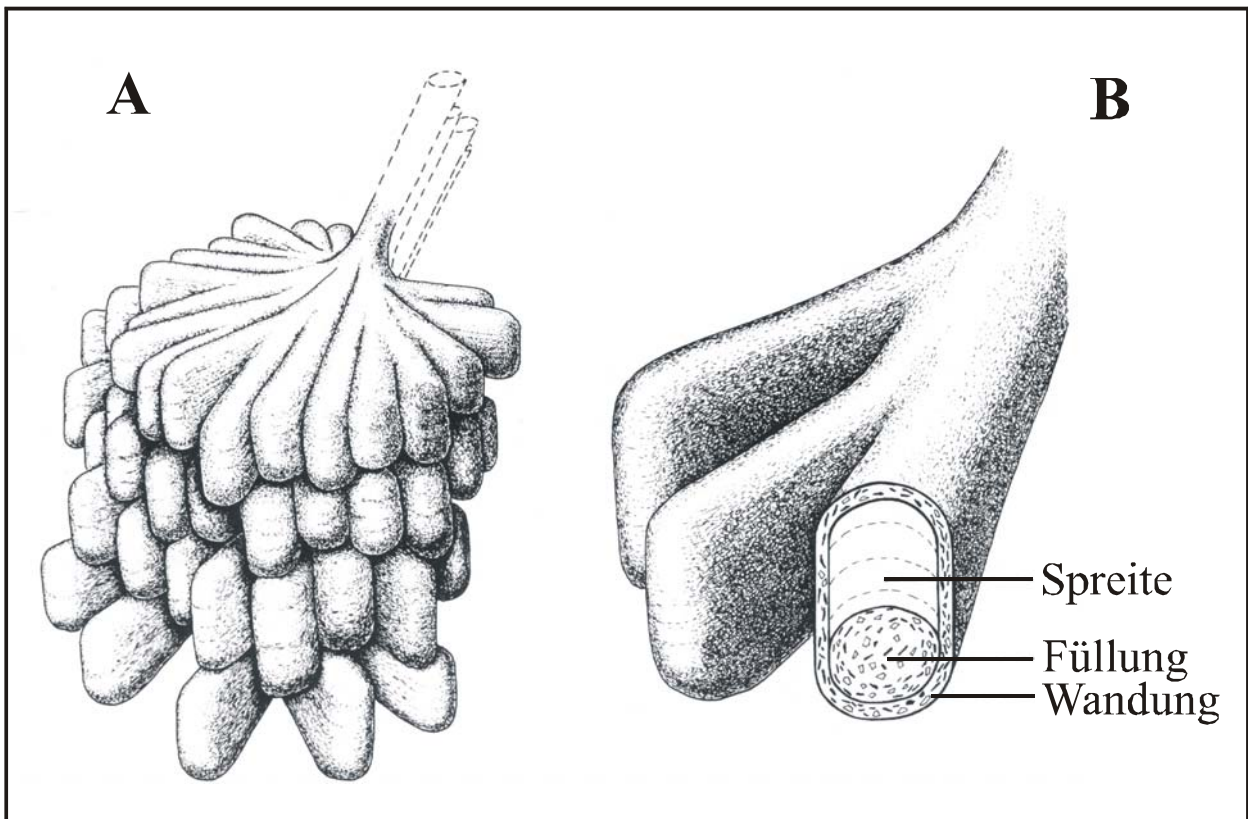


Abb. 11.7.2.: Rekonstruktion von *Dactyloidites ottoi*. A: Vierstöckige Anlage; B: Detail eines Fingers (aus FÜRSICH & BROMLEY 1985).

auf tretenden einen vollständigen Kreis. Auch das typische Verzweigungsmuster, welches in drei Hauptpunkten mündet (FÜRSICH & BROMLEY 1985), zeigt sich in den Formen der Beckum-Schichten nicht. Ansatzweise ist jedoch eine Überlappung einzelner „Sterne“ zu erkennen (Abb 11.7.3).

Die hier vorgestellte Spur unterscheidet sich von *Lorenzina pustulosa* KSIAŻKIEWICZ 1977 durch die eng aneinander liegenden einzelnen Strahlen und einen kleinen zentralen Bereich. *Lorenzina pustulosa* ist durch unregelmäßig lange, radiale Rippen und fehlende Areola definiert. Im Gegensatz zu *Glockerichnus* sind die radialen Strahlen des vorgestellten Typs nur ausnahmsweise verzweigt.



Abb. 11.7.3.: *Dactyloidites ottoi* mit typischem Verzweigungsmuster, ausgehend von drei Hauptpunkten. Wandung stark verwittert (Pfeil); 2km östl. Qilakitsoq, Grönland; Balken=1cm (aus FÜRSICH & BROMLEY 1985).

Interpretation: FÜRSICH & BROMLEY (1985) und auch KEIJ (1965) interpretieren *D. ottoi* als Produkt eines infaunalen Sedimentfressers, der in einem vertikalen Schacht lebt und sukzessiv von dessen unterem Ende ausgehend radial verlaufende Tunnel gräbt. Wird in diesem Stadium der Tunnel weiter nach unten verlegt, so entstehen spreitenförmige Strukturen, was in dem Material aus den Beckum-Schichten nicht zu beobachten ist. Nach der Fertigstellung einer vollständigen Rosette verlagert der Erzeuger seinen Bau sukzessiv nach unten. So können drei- bis vier-stöckige Strukturen entstehen (FÜRSICH & BROMLEY 1985).

TRUSHEIM (1930) beschreibt aus dem norddeutschen Watt offene sternförmige Fraßspuren von *Corophium*, die einen Durchmesser von 25mm erreichen und zwischen 10 und 20 einzelne Strahlen besitzen. Diese sind etwa 1mm breit und tief. Das Tier frisst den detritushaltigen Schlick und türmt das unverdaute Material in einem zentralen Kegel um den Röhrenaussgang auf. Diese Spur wird sowohl unter Wasser als auch bei Ebbe angelegt.

RICHTER (1924, 1927) beschreibt ebenfalls aus dem norddeutschen Watt sternförmige, von Polychaeten wie z.B. *Eteone* oder Phyllodoceidae erzeugte Spuren, die sich jedoch durch die Heterogenität ihrer Strahlenlänge und durch das Auftreten von gebogenen und verzweigten Strahlen sowie durch einen zentral gelegenen Kanal von *Corophium* unterscheiden. Dieser gäbe dem Polychaeten zum einen Schutz und könnte zum anderen unverdaute Nahrungsreste beherbergen (RICHTER 1927, HÄNTZSCHEL 1930, 1970). Diese Deutung als epigenetische Fraßspur wurde bereits von MORIN (1907) diskutiert. Er vergleicht sie mit rezenten Spuren der Winkerkrabbe (*Uca pugnax*). Zwar besitzen Baue innerhalb dieses Faziesbereiches nur ein äußerst geringes Erhaltungspotential, im pelagischen Milieu könnte eine solche, primär an der Schichtoberfläche angelegte Struktur durch einen Turbidit an dessen Unterseite konserviert werden. Gerade in Hinblick auf die Anlage der Sterne innerhalb des Substrates wird durch die erosive Wirkung eines Trübestromes eine solche Form als Hyporelief überliefert. Problematisch bleibt jedoch die Rekonstruktion des zentralen Bereiches, denn weder Kotpillen (-abdrücke) noch ein zentraler Kanal (Abguss) lassen sich eindeutig nachweisen. Zudem könnte die hier dargestellte Form auch als offener Bau ein Agrichnion dokumentieren und somit in die Gruppe der Graphoglypten fallen. Aus der Tiefsee werden sternförmige Spuren unter anderem von HEEZEN & HOLLISTER (S. 207, 1971) vorgestellt.

11.7.3. Endichnische rosettenförmige Strukturen

Meist komplexe, rosettenförmige oder sternförmige Strukturen.

?*Glockerichnus* PICKERILL 1982

Typichnospezies: *Glockeria glockeri* KSIAŹKIEWICZ 1968: 9.

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1998)]

Diagnose: Gewöhnlich dichotom verzweigte Rippen, radialstrahlig von einem zentralen Punkt oder einer zentralen Höhle ausgehend. Gelegentlich Ausbildung einer undeutlichen bilateralen Symmetrie (UCHMAN 1995).

Bemerkungen: *Glockerichnus* wird von PICKERILL (1982) für *Glockeria* KSIAŹKIEWICZ 1968 eingeführt, weil letztgenannter Name bereits von einem Trilobitengenus präokkupiert ist. Zwar stellt VIALOV (1989) *Glockeria* und somit auch *Glockerichnus* als jüngere Synonyme zu *Stelloglyphus* VIALOV 1964, dennoch sprechen laut UCHMAN (1995) die dichotom verzweigten „Arme“, die fehlende Areola sowie ein vertikal verlaufender Schacht für eine Trennung dieser Genera. Auch KSIAŹKIEWICZ (1977) weist auf die Vergleichbarkeit von *Glockerichnus* (= *Glockeria*) und *Stelloglyphus* hin.

Interpretation: *Glockerichnus* kommt fast ausschließlich in Turbiditfolgen vor, und ist dort als hypichnische Form seit dem Ordovizium überliefert. Vergleichbare rezente Spuren sind aus über 1600 Metern vom Tiefseeboden fotografiert worden (EKDALE & BERGER 1978). Auch aus nicht marinen Rotsedimenten des Perms sind fragliche *Glockerichnus* bekannt (MIKULÁŠ 1993).

?*Glockerichnus* isp.

(Taf. III, Abb. 4; Taf. VI, Abb. 1.)

Material: Gelegentlich; Landbänke (P34587, P34588).

Beschreibung: Die Formen, die gelegentlich in den Landbänken auftreten, besitzen einen unregelmäßigen, etwa 1 bis 3cm breiten, senkrecht zur Schichtung verlaufenden zentralen „Kanal“. Von diesem zweigen meist gerade, oft dichotom verzweigte, flach gedrückte Gänge unterschiedlicher Länge (1 bis 15cm) radialstrahlig ab. Diese blind endenden Gänge verlaufen mehr oder weniger parallel zur Schichtung (Abb. 11.7.1.).

Auffällig ist, dass im „oberen“ Teil der Form die abzweigenden Gänge kürzer sind als im unteren und mittleren Abschnitt. Insgesamt erscheint das Spurenfossil in vertikaler Richtung gedrunken, was auf die diagenetische Kompaktion zurückzuführen ist.

verzweigte Gänge einzeln oder gebündelt radialstrahlig abzweigen. Abweichend von der hier vorgestellten Lebensspur zeigt *Arenituba verso* neben geraden Gängen auch leicht gekrümmte, gewundene oder sinusförmige Gänge (vgl. STANLEY & PICKERILL 1995).

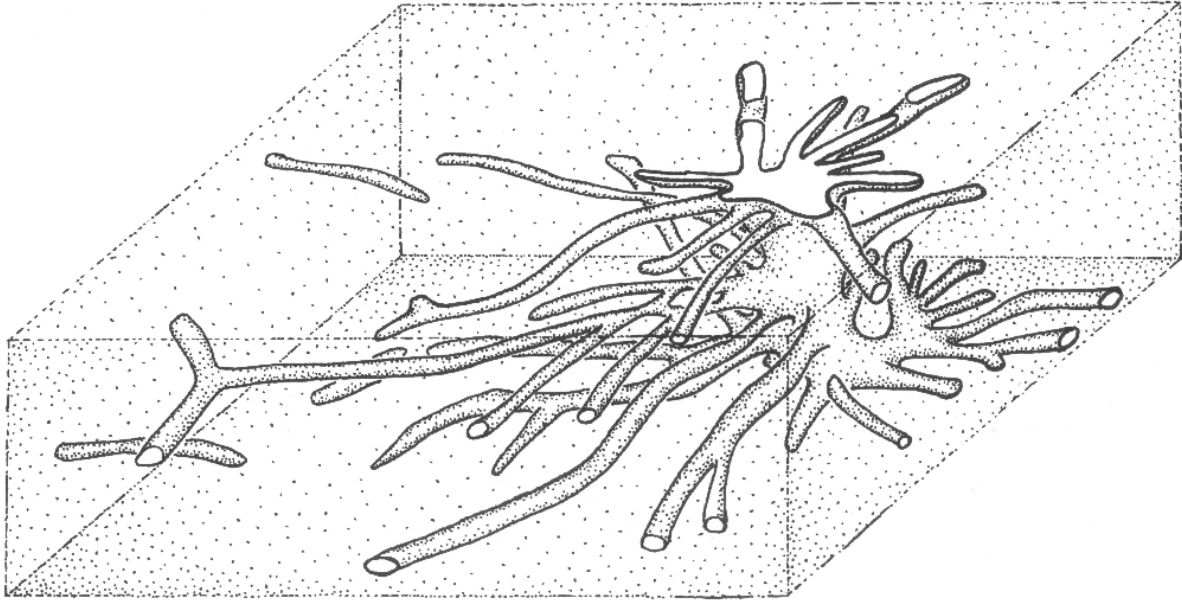


Abb. 11.7.1.: Rekonstruktion von ?*Glockerichnus* isp. (ohne Maßstab; Obere Beckum-Schichten).

Die radialstrahlig verlaufenden Gänge weisen eine glatte Wandung auf und heben sich durch eine dunkle Färbung, bedingt durch die Anreicherung an pyritisierten Calcisphaeren, vom umgebenden Gestein ab.

Bemerkungen: HÄNTZSCHEL (1964) beschreibt aus den Beckum-Schichten sternförmige Spuren, die durch Kotpillenabdrücke granuliert erscheinen. Die einzelnen „Strahlen“ haben eine Größe von 1-2mm Breite und 3 bis 4cm Länge. Mittelpunkt dieses Systems ist eine etwa 1cm große Vertiefung. Im Zuge der Untersuchungen wurden größere, vergleichbare Formen gefunden. Eventuell entspricht diese Struktur nicht dem Ichnogenus *Glockerichnus*. Das Auftreten innerhalb des Sedimentkörpers unterscheidet sich durchaus von dem meist als konvexes Hyporelief vorkommenden „zweidimensionalen“ *Glockerichnus*. Ausgüsse an Turbiditunterseiten konservieren gewöhnlich nur einen eingeschränkten Teil eines Ichnofossils. Somit kann es aber durchaus möglich sein, dass gewöhnliche, hypichnische *Glockerichnus* horizontalisierte Ausschnitte der oben beschriebenen Struktur dokumentieren.

Arenituba verso (CHAMBERLAIN 1971) weist ebenfalls eine zentrale Grube oder einen zentralen Schacht auf, von dem unregelmäßige, zum Teil

Interpretation: Bei dieser Spur handelt es sich um ein radialstrahlig angeordnetes Gangsystem eines Sedimentfressers. Im Substrat lebend hat dieser, ausgehend von einer zentralen Röhre, das umliegende Sediment ausgebeutet, in dem er in unregelmäßigen Abständen und in unterschiedlichen vertikalen Niveaus einzelne, gerade und gelegentlich verzweigte Gänge angelegt hat. Diese dienten ihm neben dem Nahrungserwerb auch gleichzeitig als Stauraum für anfallende unverwertbare Partikel und Fäkalprodukte (Pellets). Zu vermuten ist, dass die zentrale Röhre zudem nach oben hin offen war und so eine Kommunikation zwischen dem im Sediment lebenden Organismus und der Wassersäule gegeben war.

11.7.4. Verkettete, sternförmige Strukturen

Sternförmige Spurenfossilien, die durch einzelne Gänge miteinander verbunden sind.

Sidichnus n. igen.

Typichnospezies: *Sidichnus catena*.

Derivatio nominis: Sidus (lat.): Sternbild.

Diagnose: Horizontale bis subparallele, sternförmige bis blumenartige, endichnische Gänge, die

durch einen dünnen, geraden oder leicht gebogenen Hauptgang in regelmäßigen Abständen miteinander verbunden sind und in einen größeren blumenkohlartigen Hauptstern münden.

Bemerkungen: Die neu aufgestellte Ichnogattung *Sidichnus* zeigt in der bearbeiteten Schichtenfolge hinsichtlich Form und Größe eine ausgesprochen homogene Ausbildung und ist durch eine Spezies vertreten.

Sternförmige und rosettenförmige Spuren wie *Lorenzina* und *Glockerichnus* zeigen im Gegensatz zu *Sidichnus* einen wesentlich regelmäßigeren Aufbau und sind überwiegend als Hyporelief beschrieben. Charakteristisch für *Sidichnus* ist die Verkettung einzelner sternförmiger, blumenkohlartiger Spurengefüge.

Einzelne kugelartige Gebilde, die mit einem dünnen Hauptgang verbunden sind, werden von SCHAFFER (1928) unter dem Namen *Hormosiroidea* beschrieben. Diese Spur weist aber nur einen, meist geraden Hauptgang auf, an dem streng kugelförmige Gebilde aufgereiht sind.

***Sidichnus catena* n. isp.**

(Taf. III, Abb. 5, Abb. 6; Taf. IV, Abb. 5.)

Stratum typicum: Beckum-Schichten
Locus typicus: Steinbruch Friedrichshorst (Dyckerhoff)
Derivatio nominis: catena (lat.): Kette
Holotyp: P34525

Diagnose: Endichnische *Sidichnus* mit zwei geraden bis leicht bogenförmigen „Sternketten“, die V-förmig in einen größeren unregelmäßig-blumenkohlartigen Hauptstern münden. Es sind bis zu 9 kleine, polymorphe Sterne an einer Kette aufgereiht. Die verschiedenen Exemplare zeigen eine hohe Formenkonstanz.

Material: Besonders häufig in der 7., 8. (P34524, P34525, P34526, P34634C) und 10. Landbank (P34542).

Beschreibung: Ausgehend von einem ca. 1cm großen, unregelmäßigen, blumenkohlartigen „Stern“ mit ungleich langen und verzweigten kurzen Strahlen zweigen zwei bogenförmige Äste ab. In regelmäßigen Abständen sind an diesen Ästen mehrere kleinere Sterne von 5-8mm Durchmesser aufgereiht (Abb. 11.7.2.). Maximal neun Sterne, mindestens jedoch 1 Stern wurden pro Ast gezählt.

Die sich nach distal ausbreitenden Äste verlaufen nicht exakt parallel zur Schichtung. Der Hauptstern liegt etwas tiefer als die leicht nach oben verlaufenden Äste.

Die in ihrer Länge variierenden, lobenförmigen Strahlen des flechtenartigen Ausgangssternes bedecken etwa drei Viertel eines Kreises. Vom Zentrum aus gabeln sich, wie beschrieben, zwei signifikante Äste schwalbenschwanzförmig ab und verlaufen durch den freien Kreisraum. Die Füllung hebt sich durch ihre braune bis schwarze Färbung (Limonit/Pyrit) stark vom hellen Gestein ab. Die Vertreter dieser neuen Spurenart, die außerordentlich häufig in den beschriebenen Schichten auftreten, sind auffällig formkonstant.

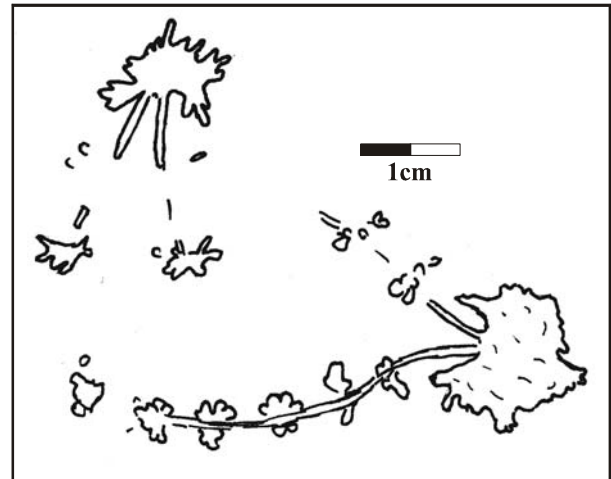


Abb. 11.7.2.: *Sidichnus catena* n. isp. aus den Oberen Beckum-Schichten, mit einem blumenkohlartigen Hauptstern und zwei davon abzweigenden Ästen, an denen in regelmäßigen Abständen kleinere Sterne angelegt sind. Oben links eine Form mit lediglich zwei kleineren Sternen (P34526 oben links, P34542 unten).

Interpretation: Die Genese dieser Struktur ist nicht eindeutig geklärt. In einem speziellen Fall ist eine passive Verfüllung einer vergleichbaren Struktur belegt, die aber nur durch einen „Arm“ überliefert ist (8. Landbank). Deutlich tritt hier das größte Material im zentralen Ast auf, während die im Substrat tiefer liegenden aufgereihten „Sternchen“ mit feinkörnigem Material verfüllt sind.

Somit wird ein Gangsystem beschrieben, das ausgehend von einem höher gelegenen zentralen Kanal (mit relativ grobkörnigem Material passiv verfüllt) an seiner Unterseite mehrere kleine sternförmige Fressspuren(?) aufweist. Der Kanal dokumentiert somit eine offene Verbindung zu den einzelnen Fresssternen. Der darin vorkommende Pyrit deutet auf einen erhöhten Gehalt an organischem Material. Ein gewisser Gehalt an Fäkalprodukten dürfte vom Erzeuger dem Füllmaterial dieser Gänge (aktiv) beigemischt worden sein.

Zur Anlage solch einer Spur könnte ihr Erbauer möglicherweise von oben her in das Substrat

eindringen. Dann verfolgt er entlang eines schräg nach unten verlaufenden offenen Tunnels in regelmäßigen Abständen eine „sternförmige Futterstrategie“, in der er die erzeugten Gänge selbst wieder mit dem von ihm aufgearbeiteten Material verstopft. Dies hält die für einen Sedimenttransport benötigte Energie gering. Nach einem gewissen Abstand wendet er sich und legt hierbei einen etwas größeren sternförmigen Fraßbau an (Hauptstern). In gleicher Weise wie oben beschrieben kehrt er dann zur Substratoberfläche zurück. Dessen ungeachtet bleibt unklar, wohin der Erzeuger den Aushub seines offenen Tunnels befördert, möglicherweise an die Sedimentoberfläche, von der aus das Material durch Bodenströmungen verfrachtet wird. Ebenso problematisch ist in diesem Fall die Tatsache, dass diese Spur im gesamten Sedimentkörper einer Bank auftritt, was natürlich einen Aushub wie oben beschrieben erheblich komplizieren würde. Denkbar ist, dass der Erzeuger das feinkörnige, relativ feste Sediment dieser Schichten verdrängt und so einen offenen Tunnel konstruiert. Möglich wäre auch, dass die sternförmigen „Kapseln“ Brutkammern für die Züchtung von Mikroben oder Bakterien darstellen (Agrichnia).

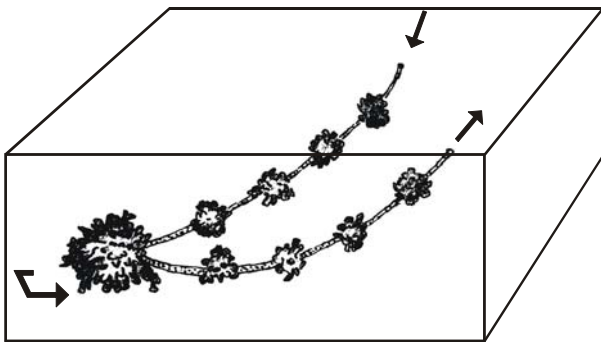


Abb. 11.7.3.: Mögliche Rekonstruktion von *Sidichnus catena* als Fodichnion eines Sedimentfressers, der von oben in das Substrat eindringt und dann entlang eines Hauptganges in regelmäßigen Abständen das Sediment aufarbeitet. Der große blumenkohlartige Hauptstern dokumentiert den Wendepunkt, an dem der Organismus wiederum entlang eines Hauptganges, in gleichmäßigen Abständen nach Nährstoffen suchend, zur Sedimentoberfläche zurückkehrt.

11.8. Spreitenstrukturen

11.8.1. U-förmige Spreitenbaue

Diese Gruppe beinhaltet horizontale bis vertikale, U-förmige oder aus U-förmigen oder J-förmigen Spreiten zusammengesetzte Spreitenstrukturen wie etwa *Zoophycos*, *Diplocraterion* oder *Rhizocorallium*.

Allgemeines: Horizontale Spreitenstrukturen sind in den Unteren Beckum-Schichten außerordentlich häufig. Nicht immer ist jedoch eindeutig festzustellen, ob es sich bei den Strukturen um *Rhizocorallium* oder *Zoophycos* handelt. Häufig sind nur planare, lobenförmige Spreitenfelder zu erkennen, die aufgrund ihrer Form beiden Ichnogattungen zugesprochen werden können. Trotz alledem zeigen sich nicht zuletzt in stark verwitterten Bänken deutliche, komplexe Spreitenbaue, die eindeutig mit dem Ichnogenus *Zoophycos* identifiziert werden können.

***Rhizocorallium* ZENKER 1836**

Typichnospezies: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836: 219.

[zur weiteren Synonymie siehe FÜRSICH (1974b)]

Diagnose: U-förmiger Spreitenbau, parallel oder leicht geneigt zur Sedimentoberfläche. Einzelne Spreitenglieder mehr oder weniger parallel und deutlich; Verhältnis Röhrenquerschnitt zum Durchmesser einer Spreite >1:5 (FÜRSICH 1974b).

Bemerkungen: FÜRSICH (1974b) gliedert *Rhizocorallium* in drei Arten. *R. jenense* besteht aus mehr oder weniger geraden, kurzen und häufig schräg zur Schichtung angeordneten Spreiten und wird als Wohnbau eines Suspensionsfilterers gedeutet. *R. irregulare* ist charakterisiert durch lange, gewundene, gegabelte oder planspirale Spreitenbaue, *R. uliarensense* durch trochospirale Spreitenbaue. Letztere lassen nach FÜRSICH (1974b) eine Interpretation als Fodichnia zu. Diese sowohl auf morphologischen wie ethologischen Merkmale aufbauende Klassifikation erlaubt zwar eine einfache taxonomische Gliederung, ist aber gerade in Grenzfällen schwer anzuwenden. *Rhizocorallium* ist ab dem Kambrium (SEILACHER 1955) bekannt und kommt in nahezu allen marinen Bereichen beschrieben.

***Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836**

(Taf. VI, Abb. 2, Abb. 4; Taf. VII, Abb. 5; Taf. VIII, Abb. 4.)

- * 1836 *Rhizocorallium jenense* - ZENKER: 219.
 1955 *Rhizocorallium* (= *Corophioides devonicus*) HECKER - LESSERTISSEUR: Taf. 9, Abb. 1.
 1974b *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836 - FÜRSICH: 18, Abb. 14a.
 1979 *Rhizocorallium* - BASAN & SCOTT: S. 10, Abb. 4; S. 13, Abb. 6., S. 15, Abb. 7.

- 1985 *Rhizocorallium* type B (?*R. cf. R. jenense* ZENKER, 1836) - EAGAR et al.: 143: Taf. 5c, 6a, b.
 1985 *Rhizocorallium* cf. *R. jenense* ZENKER 1836 - EAGAR et al.: 143, Taf. 14 b-e.
 2000 *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836 - SCHLIRF: 171, Text-Abb. 25; Taf. 7, Abb. 7-9.

Diagnose: Mehr oder weniger gerade, kurze, U-förmige, vornehmlich schräg zur Schichtfläche verlaufende und manchmal vertikal retrusive Spreitenbaue (FÜRSICH 1974b).

Material: Häufig in den Unteren Beckum-Schichten; gelegentlich in den Oberen Beckum- und Vorhelm-Schichten (P34516, P34519, P34521, P34532, P34533, P34534, P34535, P34536, P34537, P34623B, P34651).

Beschreibung: Die in der Schichtenfolge auftretenden Arten liegen meist parallel zur Schichtfläche; nicht alle Formen zeigen einen U-förmigen Umriss. Kratzspuren sowie Pellets kommen sehr häufig und gemeinsam vor. Letztere sind sowohl in den Spreiten als auch in den äußeren Röhren zu beobachten und verleihen dieser Spur einen nodularen Habitus.

In den bearbeiteten Folgen kann eine Unterteilung dieser Ichnospezies in verschiedenen Morphobzw. Taphotypen erfolgen:

- Rhizocorallium jenense* als post-sedimentäre Struktur an Turbiditunterseite
- Rhizocorallium jenense* in den Debriten (relativ klein, dafür häufig)
- Relativ große *Rhizocorallium jenense* mit relativ großer U-Röhre und mit Spreiten, die fast ausnahmslos aus Pellets aufgebaut sind.

Rhizocorallium jenense als post-turbiditische Spur: *Rhizocorallium jenense* tritt als konvexes Hyporelief im Fuchs direkt unter der Kiebitzbank als postturbiditische Spur auf. Hier ist *R. jenense* mit *Thalassinoides suevicus* vergesellschaftet, ist hier aber weitaus seltener.

Die zungenförmigen, protrusiven Baue überlappen sich gelegentlich, sind etwa 4cm breit und 6cm lang. Im Anschnitt der Schicht zeigt sich, dass sich *R. jenense* nach oben hin bis in den laminierten Bereich des Turbidites fortsetzt (vgl. Kap. 15.2.3.). Der *Rhizocorallium*-Erzeuger hat hier vorzugsweise den gradierten Teil (BOUMA T_a-Division) des Turbidites aufgearbeitet. Auffällig ist die Vielzahl an eingelagerten Pellets, die fast 90% des Spurengefüges stellen. Die ovoiden Pellets sind nicht größer als 1mm, bewirken aber trotzdem eine lokale Vergrößerung der maximalen Korngröße.

Diese Form von *R. jenense* spiegelt das Verhalten eines Sedimentfressers wider, der bevorzugt an Schichtgrenzen seine Fraßbaue anlegt. Solche Grenzen zeigen oftmals erhöhte Gehalte an verwertbaren Nährstoffen und werden deshalb bevorzugt vom Endobenthos aufgearbeitet.

Rhizocorallium jenense in den Debriten:

Hier treten U-förmige, zum Teil gewundene *R. jenense* auf, die bis zu 12cm lang sein können und eine etwa 1cm breite, deutlich ausgebildete Röhre mit ausgeprägten Kratzspuren aufweisen. Die Spreiten beinhalten zum Teil Pellets. Einzelne lobate Spreitenstrukturen können in einer relativ großen Vielzahl innerhalb einer Schichteinheit auftreten, in der sie jedoch meist auf deren obersten Teil beschränkt sind. Die Spreitenbaue liegen nahezu schichtparallel und bilden im Anschnitt senkrecht zur Schichtfläche unregelmäßige, uhrglasförmige Gefüge. *R. jenense* tritt hier zusammen mit *Thalassinoides*, *Spongeliomorpha* und *Zoophycos* auf.

Einzelne U-Röhren zeigen zum Teil retrusive Spreiten, die auf eine schräg nach oben hin gerichtete Verlagerung der bewohnten Röhre schließen lassen. Solche Formen sind nach FÜRSICH (1974b) als Gänge eines Suspensionsfressers zu interpretieren.

An einigen Exemplaren erkennt man, dass die Spreiten von einem Arm ausgehend kontinuierlich in einem Winkel von etwa 10-20° abzweigen (*merging arm* sensu BASAN & SCOTT 1979). Der andere Arm (*truncating arm* sensu BASAN & SCOTT) zeigt hingegen eine ausgeprägte Diskontinuität zu den Spreiten, welche sich in einer grabenähnlichen Eintiefung zwischen Spreiten und Arm ausdrückt. BASAN & SCOTT (1979) unterscheiden so „rechts- und links-händige“ *Rhizocorallium*.

Rhizocorallium jenense mit deutlicher U-Röhre und Spreiten aus Pellets: Diese endichnischen *R. jenense* finden sich ausnahmslos in den Oberen Beckum-Schichten und treten hier gelegentlich auf. Ihre Gesamtgröße variiert stark. Die größten Exemplare erreichen eine Länge bis zu 25cm und haben eine Breite von etwa 7-10cm. Kleinere Spuren sind meist relativ langgestreckt (bis ca. 9cm) und schmal (etwa 2,5cm), wobei innerhalb der U-Umbiegung die maximale Breite erreicht wird und so ein leicht keulenförmiger Gesamthabitus ins Auge fällt. Diese leichte distale Verbreiterung ist Ausdruck des Wachstums des Erzeugers. Viele Formen zeigen eine kompaktierte U-Röhre, die sich durch ihre dunkle Füllung vom umgebenden Gestein abhebt. Insbesondere bei den größeren

Exemplaren ist eine klare, wenn auch dünne Wandung zu erkennen. Bei diesen misst die U-Röhre etwa 1,5 bis 2cm. Auffällig sind die bei allen Exemplaren aus kleinen (>1mm) Pellets aufgebauten Spreiten (Abb. 11.8.1., Abb. 11.8.2.). Die Pellets liegen lose und unregelmäßig verteilt, manchmal eingeregelt, in Spreiten gehäuft zwischen den beiden U-Schenkeln. Neben den Pellets tritt kein weiteres aktiv eingelagertes Material auf.

Nicht eindeutig geklärt ist, ob insbesondere kleine, langgezogene Exemplare nicht der Ichnospezies *Rhizocorallium irregulare* MAYER 1954 zugeordnet werden sollten. *R. irregulare* ist als „lange, sinusförmige, gegabelte oder planspiralige, im Allgemeinen horizontale U-förmige Spreitengänge“ definiert (FÜRSICH 1974b). Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass einzelne, relativ langgezogene, im leichten Bogen verlaufende U-förmige Spreitengänge einem gemeinsamen Punkt und somit einer gemeinsamen Röhre entspringen. In diesem Fall wären die U-förmigen Spreitenbaue dann sukzessiv von oben nach unten in verschiedenen Richtungen bogenförmig angelegt worden. Sichere Hinweise hierfür, wie zum Beispiel Gabelungspunkte oder planspiralig verlaufende Spreitengänge, sind aber nicht beobachtet worden.

Interpretation: FÜRSICH (1974b) interpretiert *Rhizocorallium jenense* als Domichnion eines Suspensionsfressers. *R. irregulare* und *R. uliarensense* werden von ihm als Fodichnia eines Sedimentfressers gedeutet. Diese ethologische Klassifizierung kann in dem bearbeiteten Material jedoch nicht ohne weiteres übernommen werden.

Die kurzen, relativ kleinen *R. jenense* in den Debriten sind hauptsächlich am Top der Schichten aufzufinden. Sie zeigen Kratzspuren, und ihre Spreiten können pelletales Material führen. Ferner repräsentieren sie wohl den Wohnbau eines Suspensionsfressers, der in den einzelnen Spreiten die unverdaulichen Nährstoffe in Form von Pellets einbaute und seinen Bau so kontinuierlich verlagerte. Die U-förmige Röhre erlaubt dabei eine gut funktionierende Wasserzirkulation und Belüftung des Baues. Kratzspuren sprechen hier eindeutig für Crustaceen als Erzeuger (vgl. WEIGELT 1929, SEILACHER 1955, 1967a, FÜRSICH 1974b). Kurze, vertikale retrusive Strukturen sind nach FÜRSICH (1974b) typisch für Gänge eines Suspensionsfressers und implizieren zugleich eine geringe Sedimentationsrate, da der Bewohner eines solchen Baues schnelle Sedimentationsraten nicht, wie etwa der Erzeuger von *Arenicolites* oder *Diplocraterion*, durch die

Verlagerung seines Baues kompensieren kann. Der Bewohner müsste in diesem Fall entweder sterben oder einen neuen Gang anlegen. Nach der Ablagerung eines Debristromes schreitet lediglich die geringe pelagische Sedimentation fort, weshalb die beschriebene Bauform für diesen Faziesraum ideal ist.

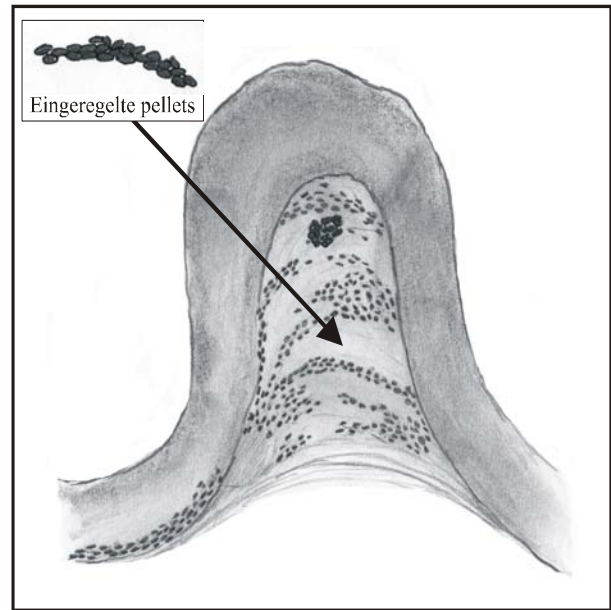


Abb. 11.8.1.: *Rhizocorallium jenense* mit aus Pellets aufgebauten Spreiten. Obere Beckum-Schichten (P34651).

Anders verhält es sich bei den in den Landbänken auftretenden *Rhizocorallium*. Innerhalb der einzelnen Bänke beutet der *Rhizocorallium*-Erzeuger das Sediment großflächig nach möglichen Nährstoffen aus, die an Schichtgrenzen oder internen sedimentären Grenzflächen akkumuliert sein können. Ausgeschiedenes Material wird als kompakte Pellets in Spreiten verstaut. Verzweigte oder trochospiralige *Rhizocorallium*, die als typische Fodichnia verstanden werden, erlauben aufgrund ihrer komplexen Morphologie nur eine eingeschränkte Wasserzirkulation. Auffällig ist, dass solche Formen in den Beckum-Schichten nicht beobachtet werden konnten. Dies könnte damit zusammenhängen, dass *R. jenense* zwar in den Sedimenten der Landbänke als Fodichnion angelegt wurde, der Bewohner aber auf eine Kommunikation mit der über ihm liegenden Wassersäule angewiesen war und diese durch eine einfache und große U-Röhre gewährleistet. Diese zirkulierenden Wässer könnten für den Bewohner zudem eine zusätzliche Nahrungsquelle darstellen. So ist eine kombinierte Lebensweise aus Filtrieren und Sedimentfressen durchaus vorstellbar.



Abb. 11.8.2.: *Rhizocorallium jenense* mit aus Pellets aufgebauten Spreiten (Obere Beckum-Schichten P34651).

Zoophycos MASSALONGO 1855

Typichnospezies: fraglich (HÄNTZSCHEL 1975): W120.

Diagnose: Spreitenstrukturen, aufgebaut aus einer Vielzahl von schmalen, mehr oder weniger U- bis J-förmigen protrusiven Gängen variabler Länge und Orientierung. Die Spreiten sind in Spiralen mit runden, elliptischen oder lobaten Umrissen arrangiert; ein zentraler, vertikaler Tunnel oder eine äußere Röhre kann auftreten (UCHMAN 1999).

Bemerkungen: *Zoophycos* ist eines der am häufigsten vorkommenden Ichnofossilien. Vom Kambrium bis ins Quartär ist *Zoophycos* weltweit in nahezu allen marinen Sedimenten vertreten und Namensgebend für die *Zoophycos*-Ichnofazies. *Zoophycos* wird von MASSALONGO 1885 erstmalig erwähnt; eine Vielzahl an Genera und Artnamen sind seitdem diesem Ichnogenus zugesprochen worden (HÄNTZSCHEL 1975), mit ebenso vielen verschiedenen Interpretationen (vgl. OLIVERO 1994: Tab. 1b sowie Tab. 3). Eine dringend notwendige Revision von *Zoophycos* blieb bisher aus (vgl. UCHMAN 1995, OLIVERO 2003, BROMLEY & HANKEN 2003). Grundlage dieser Arbeit ist die von CHAMBERLAIN (2000) vorgestellte Klassifizierung.

Im Laufe der Zeit breitete sich *Zoophycos* von flachmarinen Faziesräumen in tiefe Meeresbereiche aus (OSGOOD & SZMUC 1972).

SEILACHER (1986) sowie CHAMBERLAIN (2000) zeigen zudem eine zeitliche Evolution der *Zoophycos*-Morphologie verschiedener Spezies auf. Eindrucksvoll wird solch ein Trend von OLIVERO (2003) aus subalpinen jurassisch-kretazischen Sedimentfolgen SE-Frankreichs aufgezeigt. Verschiedene Morphotypen einer vergleichsweise einheitlichen *Zoophycos*-Form werden innerhalb dieser Schichtenfolge lobater und größer je tiefer die Bathymetrie. Zudem wird mit abnehmendem Alter nach OLIVERO (2003) die Morphologie komplexer.

Die *Zoophycos*-Ichnofazies ist für äußere litorale und bathyale Bereiche definiert (SEILACHER 1967b, FREY & PEMBERTON 1984). Dennoch wird diese Spur auch in flachmarinen (BOTTJER et al. 1988, MILLER 1991) oder tiefmarinen Sedimenten (WETZEL & WERNER 1981, BOTTJER et al. 1988, KOTAKE 1989, OLIVERO 1994, OLIVERO & GAILLARD 1996) beobachtet. Die Wassertiefe (unterhalb der Wellenbasis) ist aber allgemein kein Ausschlag gebender ökologischer Faktor für endobenthonische Organismen.

Zoophycos wird von vielen Autoren als planare, große, normalerweise horizontale, oder auch leicht geneigte, ovale, elliptische, runde, regelmäßige oder unregelmäßige Spur mit mehr oder weniger Loben beschrieben. Verschiedene morphologische Modelle werden unter anderem von SEILACHER (1967a), SIMPSON (1970), KOTAKE (1989, 1991b), WETZEL & WERNER (1981), BROMLEY & EKDALE (1984b), MILLER & D'ALBERTO (2001), BROMLEY & HANKEN (2003) vorgestellt.

Trotz der teilweise komplexen Morphologie zeigt *Zoophycos* einige generelle Charakteristika. OLIVERO (1994) stellt die fundamentalen morphotypischen Elemente auf der Grundlage von SARLE (1906) vor. Eine äußere (Grab)-Röhre, in der der Erzeuger lebt, umgibt die gesamte Spur (Lobus). Diese ist jedoch nur ausgebildet, wenn die Laminae durch eine lobate (U-förmige) Sondierung erzeugt wurden; sie fehlt, wenn eine hakenförmige (J-förmige) Strategie verfolgt wurde (CHAMBERLAIN 2000). Durch die sukzessive Verlagerung dieser Röhre durch den Erzeuger entstehen bogenförmige Loben (primäre Laminae oder Hauptlaminae). Sekundäre Laminae liegen schräg oder leicht geneigt innerhalb der primären Laminae und belegen als Stopfgefüge eine Ausbeutung des Sedimentes auf zwei aufeinanderfolgend angelegten Galerien. Hierbei bleibt das Sedimentvolumen konstant, der *Zoophycos*-Erzeuger führt das von ihm aufgearbeitete Sediment komplett in eine aktiv gestopfte Spreitenstruktur (Abb. 11.8.3.).

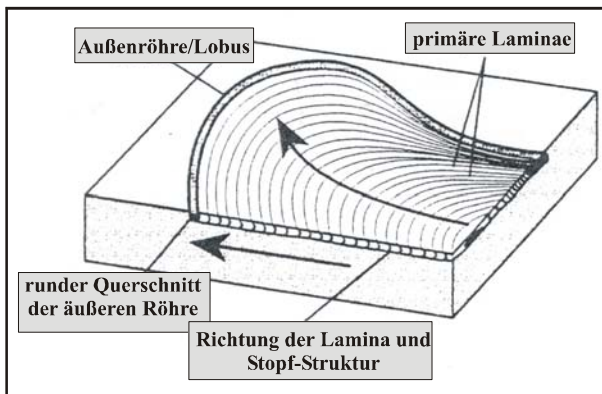


Abb. 11.8.3.: Wichtige Charakteristika eines *Zoophycos*-Lobus. Die Pfeile geben die Konstruktionsrichtung des Lobus an. Diese spiegelt sich in den konvex-gewölbten primären Laminae wider, die im Querschnitt ein konkaves Versatzgefüge aufweisen (aus OLIVERO & GAILLARD 1996).

Wichtige Merkmale zur Klassifizierung von *Zoophycos* sind die Form in Auf- und Seitenansicht, Größe der einzelnen Bauelemente, Dreh- und Ausrichtung der Spirale, Ausbildung der Hauptlamellen (primäre Laminae), Form und Aufbau der äußeren Umrandung sowie Form und Ansatz der Loben (lang und eng oder flach und breit). CHAMBERLAIN (2000) stellt anhand dieser rein morphologischen Kriterien eine Checkliste vor, die einer weitestgehend eindeutigen Klassifizierung von *Zoophycos* dienen kann. WETZEL & WERNER (1981) stellen die grundlegenden Bauelemente von *Zoophycos* vor. Diese setzen sich aus den von OLIVERO (1994) vorgestellten fundamentalen morphotypischen

Elementen zusammen. Aus ihnen lassen sich die verschiedenen Morphotypen von *Zoophycos* ableiten. Insgesamt zeigt *Zoophycos* drei grundlegende Morphotypen, die im Einzelnen eine helicoidale, trompetenförmige und zungenförmige Ausbildung aufweisen. Als einzelne Bauelemente definieren WETZEL & WERNER (1981) neben den augenfälligen Fraßspreiten zudem Schachtspreiten als axialen Teil des Ganges und Umlenkspreiten (deviation-spreiten) als Übergang zu den externen Fraßspreiten (feeding-spreiten). Regressionspreiten zeigen die rückwärtige (Fraß)-Bewegung zu den Schachtspreiten an (Abb. 11.8.4.). Alle Elemente entstehen durch die Verlagerung einer J- oder U-förmigen Basisröhre. Diese kann offen oder aktiv verfüllt sein. Ein Versatzbau, der mit einer U-Röhre umgeben ist, belegt ein offenes System, das durch zwei Öffnungen mit dem Meeresboden verbunden ist. Bei einer den Versatzbau umgebenden J-förmigen Röhre besteht nur ein offener Kontakt zur Meeresoberfläche.

Konstruktions- elemente	Form der Basisröhre	
	U-Form	J-Form
Schachtspreiten Blockdiagramm ~2cm		
Umlenkspreiten Blockdiagramm ~4cm		
Regressionspreiten Blockdiagramm ~3cm		
Fraßspreiten kontinuierlich Aufsicht >15cm		
diskontinuierlich Apexlinie		

Abb. 11.8.4.: Konstruktionselemente von *Zoophycos* (aus WETZEL & WERNER 1981).

Die von WETZEL & WERNER (1981) aus quartären Kernbohrungen beschriebenen Bauteile lassen sich nicht vollständig auf fossiles Material übertragen.

Mehr oder weniger vertikale Schächte, welche die Fraßfelder mit der Substratoberfläche verbinden, sind nur aus rezenten Kernbohrungen bekannt. Die Schachtspreiten in diesen meist langen schlanken Röhren sind somit fossil nicht überliefert (CHAMBERLAIN 2000) oder nur sehr schlecht oder unvollständig erhalten (MILLER & D'ALBERTO 2001). Regressionsspreiten sind von WETZEL & WERNER (1981) nur in zungenförmigen *Zoophycos* mit einer J-förmigen Basisröhre beobachtet worden.

Werden nur wenige Spreitenloben ausgebildet, entstehen zungenförmige *Zoophycos*, mit Zunahme der Loben bilden sich dann trompetenförmige und helicoidale Formen aus (Abb. 11.8.5.).

Die Größe von *Zoophycos* steht im direkten Zusammenhang zu den einzelnen Bauteilen. Insgesamt liefert die Größe einen wichtigen Parameter zur Beantwortung von ökologischen, faziesanalytischen sowie stratigraphischen Fragestellungen (MARINTSCH & FINKS 1978). Ver-

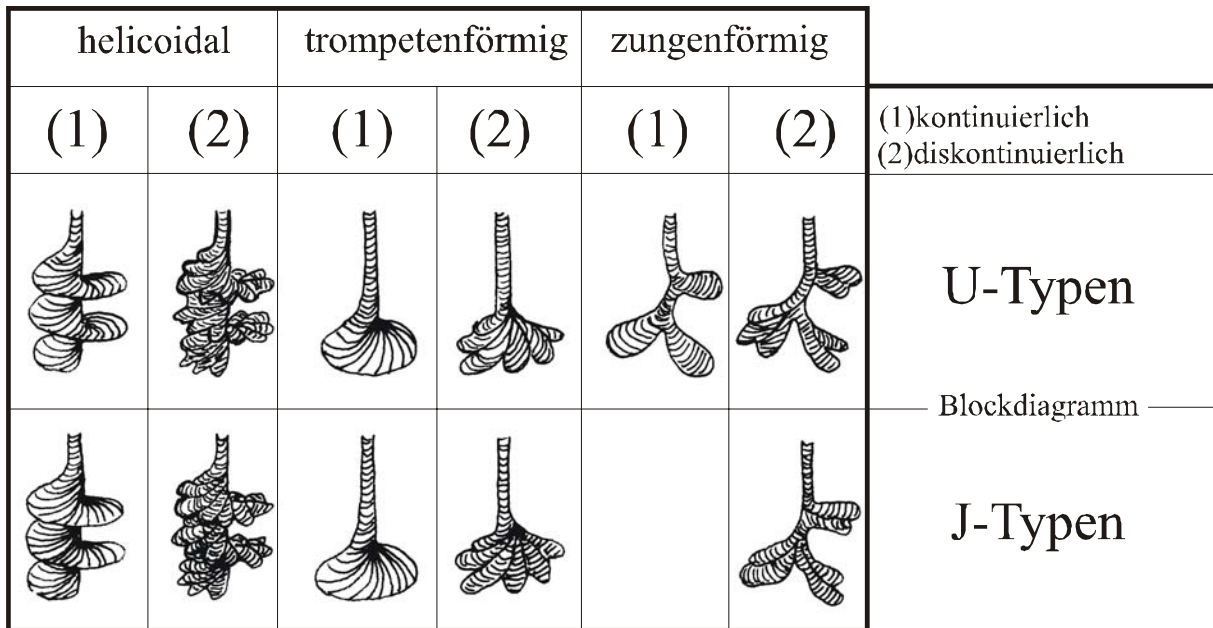


Abb. 12.8.5.: Morphotypen von *Zoophycos*. Unterteilt in kontinuierlich und diskontinuierlich geformte Spreiten. U-Typen dokumentieren offene Röhren, J-Typen dagegen blind endene Röhren (aus WETZEL & WERNER 1981).

Der wichtigste und größte Teil der *Zoophycos*-Baue wird von den Fraßspreiten aufgebaut. Die Ausbildung der Randröhre sowie der Gesamtform hängt im Wesentlichen von der Beschaffenheit der Basisröhre (J- oder U-förmig) ab. Zusätzlich wird die Form der Spreiten durch die Richtung der Spreitenprogression bestimmt. Im einfachen Fall wird durch die Aufarbeitung eines bestimmten Sedimentvolumens eine einheitliche Spreitenführung ausgebildet. Die Apexlinie (sensu WETZEL & WERNER 1981 S. 193. Fig. 8) verläuft in diesem Fall kontinuierlich um den zentralen Teil (vgl. Abb. 11.8.4.). Als Beispiel seien helicoidale und trompetenförmige *Zoophycos* aufgeführt.

Komplexere *Zoophycos* bilden mehrere Fraßspreiten (Loben) aus, wobei die einzelnen Loben mit den vorher angelegten verbunden sind. Die Apexlinie zeigt bei einer U-förmigen Basisröhre im proximalen Bereich einen konzentrischen Verlauf, im distalen Bereich einen radialen Verlauf. Liegt den Loben eine J-förmige Basisröhre zugrunde, verhält es sich umgekehrt.

messen werden neben der Gesamtgröße auch die einzelnen Loben, Röhrendurchmesser, Schachtlänge, Mächtigkeit der Spreiten etc.

Typisch für die Spreiten ist die rhythmische Laminierung, welche von vielen Autoren beschrieben und hinsichtlich ihrer ökologischen Aussage interpretiert wird (z.B. SARLE 1906, SIMPSON 1970, EKDALE 1977, WETZEL & WERNER 1981, OLIVERO 1994, 2003, KOTAKE 1989, MILLER & D'ALBERTO 2001). SIMPSON (1970) beschreibt eine Lamellenstruktur aus Haupt- und Nebenlaminae. REINECK (1973), EKDALE (1977) und WETZEL & WERNER (1981) zeigen, dass ein Teil der Lamellen im Wesentlichen aus Pellets aufgebaut wird. Diese können als einzelne elliptische Körner, deformiert, amalgamiert oder als zusammenhängende homogene Masse überliefert sein. Nach WETZEL & WERNER (1981) eignet sich die interne Spreitenstruktur nicht zur Charakterisierung der Gangmorphologie (vgl. EKDALE 1977).

***Zoophycos cf. velum* (VANUXEM 1842)**
(Taf. V, Abb. 1.)

- (*1842 *Fucoides velum* - VANUXEM: 160, Abb. 30.)
(1971 *Zoophycos circinatus* (BRONGNIART) -
CHAMBERLAIN: 242, Taf. 29, Abb. 3.)
(1990 *Zoophycos* isp. - MIKULÁŠ: 330, Taf. 6, Abb. 1,
2.)

Diagnose: Sich verbreiternde hemielliptische bis nahezu runde, horizontale Spreitenloben, die solitär oder mehrfach von einer zentralen Röhre ausgehen. Breite des Baues von 2cm bis mehrere Dezimeter. Im Wesentlichen kontinuierliche Spreiten-Felder; gebündelte Spreiten erzeugen rudimentäre kleine oder große Laminae sowie unterbrochene Felder.

Material: Ausnahmslos in den Unteren Beckum-Schichten; häufig (P34522).

Beschreibung: Zungenförmige bis lobenförmige, rund bis lang gezogene unregelmäßige Spreitenstrukturen, die parallel zur Schichtung verlaufen. Äußere Röhren oder Tunnel sowie zentrale Schächte fehlen. Die Größe dieser *Zoophycos*-Baue reicht von mehreren Zentimetern bis zu einigen Dezimetern. Die hier beschriebene Spezies ist nur an verwitterten Schichtober- und Unterseiten der Debrite zu studieren. Im Querschnitt lassen sich protrusive Spreiten nachweisen. Kratzspuren sowie Pellets treten in fast allen *Z. velum* auf.

Innerhalb einzelner doppelagiger *Zoophycos*-Loben treten sowohl protrusive wie auch retrusive Spreiten auf. Ähnliche Beobachtungen machte OLIVERO (1994). In diesen Fällen ist die genaue taxonomische Bezeichnung dieser *Zoophycos*-Form schwierig, denn die doppelagige Anordnung zweier (Spreiten)-Loben ist ein charakteristisches Merkmal von *Z. circinatus*.

***Zoophycos* isp.**
(Taf. VI, Abb. 6.)

Beschreibung: In Anschnitten einzelner Bänke (z.B. Grundbank, Nünningsbank) sind oftmals bis zu 25cm lange und bis zu 2cm breite, horizontal orientierte, uhrglasförmige Spreitengefüge mit außenliegender Röhre zu beobachten, die dem Ichnogenus *Zoophycos* zuzuordnen sind. Hellere und damit kalkreichere Spreiten wechseln sich mit dunklen oftmals durch Pellets oder durch ein pelletales Material aufgebauten, tonreicheren Partien ab. Serienanschnitte erlauben zwar eine dreidimensionale Rekonstruktion dieses Spuren-

fossils, dennoch lässt sich diese lobaten Spreitenfelder, die als Fraßspreiten gedeutet werden, keiner bestimmten Ichnospezies zuordnen. Helicoidale oder trompetenförmige Morphologien lassen sich hier ebenso, wie nach oben hin führende Schachtspreiten nicht nachweisen.

Material: Häufig in den Unteren Beckum-Schichten (P34523, P34572).

Interpretation: Die Anatomie und Ethologie des *Zoophycos*-Erzeugers spiegelt sich in der Ausbildung der Spur wider und kann zur Identifizierung des Lebensraumes beitragen. Der rhythmische Bewegungsvorgang, der die *Zoophycos*-Spreiten herstellt, impliziert nicht automatisch, dass der gesamte Organismus innerhalb der Basisröhre gelebt haben muss, sondern eventuell nur der vordere Teil des Tieres (SIMPSON 1970, WETZEL & WERNER 1981). Die aktive Aussortierung der verwertbaren Nahrungspartikel im Substrat führt zu einer Anreicherung von feinkörnigem, futterreichem Material, welches gegenüber der grobkörnigen Fraktion bevorzugt der Nahrungsaufnahme dient. Das gesamte aufgearbeitete Sediment wird direkt in ein Stopfgefüge überführt. Der kurze Transportweg führt zu einer deutlichen Energieminimierung. Lebt ein Organismus tief im Sediment, so ist die Zufuhr mit Sauerstoff gesättigtem Meerwasser eine wichtige Voraussetzung für die Respiration. WETZEL & WERNER (1981) zeigen, dass sich bei einem relativ hohen Sauerstoffgehalt eine J-förmige Basisröhre mit nur einer Öffnung zur Meeresoberfläche ausbildet. Bei geringerem Sauerstoffgehalt legt der Organismus eine U-förmige Basisröhre an.

KOTAKE (1989) stellt eine andere Lebensweise vor. Der nur zum Teil eingegrabene Organismus nimmt den vorzugsweise auf der Sedimentoberfläche angesammelten Detritus auf. Das ausgeschiedene fäkale Material (Pellets) wird dann vom Organismus aktiv als Spreitenstruktur im Sediment verstaubt. Eine strikte räumliche Trennung von Nahrungsaufnahme, Wohnen (Schutz) und Abfallentsorgung ist die Folge. Mit Hilfe von AMS-¹⁴C-Datierungen konnten LÖWEMARK & WERNER (2001), LÖWEMARK & SCHÄFER (2003) aus quartären Tiefseeproben nachweisen, dass das Material in *Zoophycos*-Spreiten im Vergleich zum umliegenden Sediment einige Tausend Jahre jünger ist. Dies ist nur durch einen nach unten gerichteten Materialtransport zu erklären. Dies deutet auf selektives Detritusfressen des Spurenerzeugers an der Sedimentoberfläche hin. Die beschriebene Lebensweise ist jedoch stark

von der Beschaffenheit des Substrates abhängig. Nur wenn ausreichend Porenraum vorhanden ist, kann der Organismus die Zunahme des aktiv gestopften Sedimentvolumens ausgleichen. In verfestigten Sedimenten ist solch eine Lebensweise eher unwahrscheinlich.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass verschiedene Faktoren die Ausbildung und Verteilung von *Zoophycos* kontrollieren. Paläobathymetrie, die Durchlüftung des Bodenwassers, der Gehalt an organischem Kohlenstoff, Produktions- und Sedimentationsrate und Substratbeschaffenheit stellen die wesentlichsten Einflüsse dar.

OLIVERO (1996) zeigt an jurassischen und kretazischen Kalk-Mergel-Wechselfolgen, dass die Häufigkeit von *Zoophycos* in Abhängigkeit zur Karbonatproduktivität, Sedimentationsrate und Substratkonsistenz steht. *Zoophycos* tritt hier in bestimmten sequenzstratigraphischen Positionen auf und kann so als Marker von Sequenzgrenzen dienen. Nach OLIVERO (1996) stellen Schwankungen in der Sauerstoffsättigung des Bodenwassers nicht die Hauptursache für die Ausbildung einer *Zoophycos*-Gemeinschaft dar.

WETZEL & WERNER (1981), EKDALE (1977) sowie OLIVERO (2003) schlagen Sipunculiden (Spritzwürmer), die mit einer dehnbaren und vorstülpbaren Proboscis ausgestattet sind, als möglichen Erzeuger von *Zoophycos* vor. Dieses stark muskulöse Organ ist hervorragend zur Lokomotion im Substrat geeignet. Verschiedene Morphotypen und variable Internstrukturen von *Zoophycos* deuten auf den oben beschriebenen wurmartigen Organismus hin (WETZEL & WERNER 1981). Die große Länge der Röhre in Relation zum Gesamtdurchmesser, die Möglichkeit der aktiven Sortierung der Substratpartikel mit Tentakeln oder ähnlichen Werkzeugen, die von HANSEN (1978) an Sipunculiden beobachtet worden sind, die unterschiedliche Höhe der Fraßspreiten und der sukzessiv nach unten hin abnehmende Durchmesser legen peristaltische Bewegungen des erzeugenden Organismus durch seinen Hautmuskelschlauch nahe. Desweiteren weisen die alternierenden Lamellen von Pellets und aussortiertem Sediment darauf hin, dass sowohl Mund und Anus den gleichen Bereich innerhalb eines Tunnels passiert haben müssen. Ein U-förmiger Verdauungstrakt wäre hier optimal. Sipunculiden besiedeln nahezu alle marinen Bereiche von 1 bis 5000m Wassertiefe. Mit ihren Tentakeln fressen sie selektiv, wobei sie thigmotaktisch vorgehen (KAESTNER 1969). Die

Respiration dieser Organismen geschieht über ihre Kutikula, was eine adäquate Anpassung an peristaltische Bewegungen im schlammigen Sediment darstellt.

11.8.2. Kammförmige Spreitenstrukturen

Diese Gruppe umfasst Fressbaue mit zahlreichen, annähernd gleich langen, etwas gekrümmten und sich eng berührenden, kammförmigen Zweigen (nach FU 1991).

Lophoctenium RICHTER 1850

Typichnospezies: *Lophoctenium comosum* RICHTER 1851: 563 (nach FU 1991)

Diagnose: Zahlreiche, annähernd gleich lange, in der Regel nach einer Seite gebogene Zweige, die ihrerseits aus dicht nebeneinander stehenden, spitzwinklig von der Achse ausgehenden Fiedern aufgebaut sind. Die Fiedern verlaufen entweder kammförmig zu einer Seite oder sie stehen grätenförmig nach beiden Seiten. Die gebogenen Zweige schmiegen sich lückenlos aneinander oder bleiben ohne direkte Berührung (nach der Beschreibung von FU 1991).

Bemerkungen: RICHTER (1850) beschreibt aus den Nereitenschichten des thüringischen Devons mit *Lophoctenium* kammförmig gegliederte Fossilien, die er als Graptolithen interpretiert. Mittlerweile als Spurenfossil etabliert, wird *Lophoctenium* als Fressbau mit blind endenden, fiederförmig angeordneten Gängen interpretiert (z.B. SEILACHER 1954, 1955, 1959, PFEIFFER 1968, CHAMBERLAIN 1971, HÄNTZSCHEL 1975, KSIAŹKIEWICZ 1977, KERN 1978, MILLER 1986, FU 1991).

Lophoctenium besitzt in der Regel einen Hauptast, von dem mehrere Seitenäste mit fiederförmigen Anhängen abgehen. Die vorliegenden Einzelexemplare besitzen einen sich fiederförmig aufspaltenden Gang. Durch die Art der Verzweigung ergibt sich ein Unterschied zu *Chondrites*. Füllung und Größe der Gänge beider vorliegenden Spezies sind aber durchaus ähnlich.

?*Lophoctenium* isp. A (Taf. VI, Abb. 5.)

Material: Einzelexemplar aus den Vorhelschichten (Steinbruch Phoenix; P34561).

Beschreibung: Endichnischer, horizontaler, etwa 5cm langer, bogenförmiger Gang mit

fiederartigen Fortsätzen auf beiden Seiten. Von einem Hauptgang zweigen unregelmäßig alternierend und in unregelmäßigen Abständen kleine fiederartige Fortsätze ab. Zum distalen Ende hin nimmt die Anzahl der Fortsätze zu. Gangwandung und Gangdurchmesser sind unregelmäßig. Die feinkörnige, strukturlose Füllung hebt sich durch ihre dunkle Färbung deutlich vom umgebenden, gleichfalls feinkörnigen Gestein ab. Anhand der Verzweigungsstruktur lässt sich ein retrusiver Bauvorgang rekonstruieren. Die hier vorgestellte Spur zeigt das grundlegende Bauprinzip von *L. comosum* RICHTER 1951.

?*Lophoctenium* isp. B
(Taf. VI, Abb. 3.)

Material: Einzelexemplar aus den Vorhelmschichten (Steinbruch Phoenix; P34562).

Beschreibung: Endichnischer, horizontaler, bilateraler, fiederförmiger Bau. Ausgehend von einem zentralen Punkt zweigen sich in entgegengesetzter Richtung einzelne unregelmäßige, fiederartige Gänge in distaler Richtung auf, so dass eine palmwedelartige Struktur entsteht. Der Gesamtdurchmesser der Struktur beträgt ca. 5cm. Die Verfüllung entspricht der von ?*Lophoctenium* isp. A.

Bemerkungen: Dieser Typ zeigt eine mit *Chondrites recurvus* (BRONGNIART 1823) vergleichbare Form. *Ch. recurvus* zeigt im Gegensatz zu dem fiederförmigen Gangumriss von *Lophoctenium* deutlich ausgeprägte Gangbegrenzungen sowie ein klares Verzweigungsmuster der ersten und zweiten Ordnung. Beide Taxa von *Lophoctenium* liegen nur in Einzelexemplaren vor, so dass eine nähere systematische Einstufung ohne Abschätzung der Variationsbreite nicht sinnvoll ist.

11.9. Gemischte Strukturen

In diese Gruppe fallen meist komplexe Formen, die aus einer Kombination mehrerer Strukturen zusammengesetzt sind. *Cladichnus* oder *Phymatoderma* sind zwei Vertreter.

***Phymatoderma* BRONGNIART 1849**

Typichnospezies: *Algacites granulatus* SCHLOTHEIM (1822) - BRONGNIART 1849: 59.

Diagnose: Horizontales bis fast horizontales Spurenfossil mit unregelmäßig verzweigten Loben, die von einem Punkt ausgehen. Die unregelmäßigen Ecken der Loben können handförmige Enden zeigen. Häufig sind die Loben mit Pellets verfüllt, die senkrecht zur Längsachse der Loben angeordnet sind (UCHMAN 1998).

Bemerkungen: FU (1991) betrachtet das Auftreten von Pellets innerhalb der lobenförmigen Gänge als diagnostisches Merkmal. UCHMAN (1998) beschreibt hingegen Spuren, die nur zum Teil eine pelletale Verfüllung aufweisen.

FU (1991) beschreibt mit *P. granulatum* und *P. alcicorne* zwei Arten, diesen fügt UCHMAN (1999) mit *P. penicillum* eine weitere hinzu. Erforschungsgeschichte und weitere Bemerkungen zu dieser Gattung werden von FU (1991) ausführlich dargelegt.

***Phymatoderma granulatum* (SCHLOTHEIM 1822)**
BRONGNIART 1849
(Taf. IX, Abb. 3; Taf. XI, Abb. 5.)

- * 1822 *Algacites granulatus* - SCHLOTHEIM: 45, Taf. 5, Abb. 1.
- 1991 *Phymatoderma granulatum* (SCHLOTHEIM 1822) BRONGNIART 1849 - FU 28: Taf. 4, Abb. a-f.

[zur weiteren Synonymie siehe FU (1991)]

Diagnose: Baumförmiges, aber dicht verzweigtes Gangsystem mit deutlich erkennbaren Kotpillen an der Wand und am Rande; fiederartige Gangbegrenzung (FU 1991).

Material: Relativ häufig in den Landbänken und im unteren Abschnitt der Vorhelm-Schichten (P34614, P34615, P34616, P34617).

Beschreibung: Im untersuchten Material verzweigt sich *Phymatoderma granulatum* unregelmäßig bis hin zur 3. Ordnung. Nach FU (1991) kommen Verzweigungen bis zur 4. Ordnung vor. Die fiederartigen, lobenförmigen Zweige zweigen in einem spitzen Winkel von einem Hauptast ab, wobei das gesamte, bis zu 20cm große System nahezu in einer Ebene liegt. Allgemein tritt in den Beckum-Schichten nur ein Hauptgang auf; so ist die dargestellte Spur eher astförmig verzweigt als baumförmig. Der Gangdurchmesser variiert innerhalb der verschiedenen Äste und an den Verzweigungspunkten. Das komplette Gangsystem ist ausnahmslos mit runden und ovoiden Pellets verfüllt. Diese heben sich durch ihre dunkle

Färbung deutlich vom hellen Hintergrund ab. Ein anderes Füllmaterial kommt nicht vor. Eine Wandung fehlt. Lediglich in schmalen Gängen sind die ovoïden Pellets senkrecht zur Gangachse orientiert. Eine uhrglasförmige Streifung, wie sie von FU (1991) beschreiben wird, tritt nicht auf. Hier sind die Pellets meist alternierend übergreifend zweireihig angeordnet. Dies belegt einen aktiven Versatz der Pellets durch den Erzeuger.

Bemerkungen: Durch das wurzelartige Muster zeigt *P. granulatum* eine Gemeinsamkeit mit *Chondrites*. Die unregelmäßig fiederartige Verzweigung, die fast parallele Orientierung zur Schichtfläche sowie die Pellet-verfüllten Gänge erlauben allerdings eine Unterscheidung. *Alcyonidiopsis* zeigt im Gegensatz zu *Phymatoderma* eine deutlichere Gangbegrenzung sowie weitaus weniger Verzweigungen.

P. alcorni (FISCHER-OOSTER 1858) weist eine klare bilaterale Symmetrie auf. Eine chondritenartige Verzweigung tritt nicht auf. *P. penicillum* UCHMAN 1999 führt an den distalen Enden der rosettenförmig angeordneten Loben die meisten Verzweigungen, was in diesem Bereich zu einer pinselförmigen Struktur führt.

Interpretation: FU (1991) deutet die Spur als Bau eines Sedimentfressers. Mit einer Flächendeckungsrate von 40-50% liegt diese zwar unter dem von FU (1991) beobachteten Niveau, dennoch sprechen die ausschließlich aus Pellets bestehende Verfüllung und die schichtparallele Orientierung für die oben genannte ethologische Deutung. FU (1991) leitet den Bauvorgang von der Anordnung der Kotpillen und von der *Chondrites*-artigen Verzweigung ab. Das System wird demzufolge progressiv von flacher zu tiefer und von proximal zu distal gebaut, während einzelne Gänge nach der distalwärts konvexen Stopfstruktur retrusiv verstopft werden. Bereits beim Eingraben suchte der Erzeuger nach Nahrung; die anfallenden Pellets werden dann seitlich verstaut (FU 1991). Die hierbei entstandenen fiederartigen Ansätze dienen somit als „Müllkippe“; der eigentliche Hauptgang wird erst beim Verlassen, bzw. bei rückwärtiger Bewegung, retrusiv verstopft.

Nach FU (1991) braucht der Erzeuger von *Phymatoderma* mehr Sauerstoff als der Erzeuger von *Chondrites*. Im Gegensatz zu *P. alcorni* gräbt der Erzeuger von *P. granulatum* tiefer im Sediment und ist daher stärker vom intragranularen Sauerstoffgehalt abhängig als beispielsweise der *P. alcorni*-Erzeuger, der am Top des Substrates lebte (FU 1991).

11.10. Spiralige Strukturen

Diese Gruppe umfasst Gänge, die spiralförmig im Sediment angelegt sind.

11.10.1. Waagrecht verlaufende Spiralen

Mehr oder weniger parallel der Schichtung verlaufende Gänge wie *Helicodromites*, *Helicorhapha* oder *Helicolithus*.

Helicodromites BERGER 1957

Typichnospezies: *Helicodromites mobilis*, - BERGER: 539, Abb. 1.

Diagnose: Waagrecht verlaufende, nicht mäandrierende, spiralförmige Lebensspur (BERGER 1957).

Bemerkungen: Im Gegensatz zu *Helicolithus* zeigt *Helicodromites* keinen mäandrierenden Verlauf der um eine horizontale Achse gewickelten Gänge. Eng oder direkt aneinanderliegende Gangwindungen treten bei *Helicorhapha* auf und bilden neben der Größe das wichtigste taxonomische Kriterium zur Unterscheidung von *Helicodromites*.

Helicodromites mobilis BERGER 1957

(Taf. VIII, Abb. 5; Taf. XI, Abb. 4.)

- * 1957 *Helicodromites mobilis* - BERGER: 539, Abb. 1.
- 1966 Zeichnung eines Gangs von *Notomastus* - HERTWECK & REINECK: 434, Abb. 6.
- 1966 Spiraliger Teil des Gangsystems von *Notomastus* - HERTWECK & REINECK: 434, Abb. 7.
- 1984 *Helicodromites* - NARBONNE: Abb. 8b.
- ? 1985 Trace G, Trace K - HILL: 200, Abb. 2g, k.
- 1999 *Helicodromites* - BALDWIN & MCCAIVE: 381, Abb. 7a, b.
- 2002 *Helicodromites mobilis* - KAPPEL: 111, Abb. 3.

Diagnose: Endichnischer, spiralförmiger, korkenzieherartiger, in horizontaler Richtung oder leicht schräg zur Schichtung verlaufender, glattwandiger, unverzweigter Gang mit annähernd kreisförmigem Querschnitt. Einzelne Windungen berühren sich nicht (verändert nach BERGER 1957).

Material: In der 10. Landbank überall reichhaltig, mehr als 10 Exemplare auf einem halben Quadratmeter (P34541A, P34569).

Beschreibung: Spiralförmig verlaufende Gänge mit konstanten Durchmessern von 1mm bis 7mm. Die einzelnen Windungen liegen meist eng nebeneinander. Bei fünf bis sechs Spiralen erreicht ein 3mm breiter Gang etwa eine Gesamtlänge von

5-8cm. Die einzelnen Spiralen liegen zwar mit ihrer Windungsachse parallel zur Schichtung, weisen aber sonst keine weitere Orientierung auf. Verbunden sind die einzelnen Spiralen mit unregelmäßig verlaufenden, S-förmigen Gängen mit gleicher Ausbildung wie in den spiraligen Abschnitten. Ihre Länge schwankt von 1cm bis zu 20cm. Verzweigungen fehlen auch hier. In einigen Fällen kann eine Verbindung zur Schichtoberfläche nachgewiesen werden. Diese Gänge können auch umbiegen und „parallel“ zur Spiralachse zurücklaufen.

Gangwandung und Gangfüllung unterscheiden sich deutlich, da die Gangwandung fast immer eine rotbraune, limonitische Färbung, hervorgerufen durch die Verwitterung von Pyrit, aufweist. Die Gangfüllung ist schwarz und beinhaltet pyritische Substanz. Die Wandung besteht aus mehreren feinen (kalzitischen) Lagen. Zwischen Gangfüllung (meist ca. 2mm Durchmesser) und der lagigen Wandung (ca. 0,1-0,3mm Stärke) liegt ein dünnes kalzitisches „Bändchen“. Im nicht verwitterten Zustand sind die Gänge durch kleine Pyritkristalle schwarz gefärbt. Der von BERGER (1957) beschriebene Holotyp weist ebenfalls eine solche Struktur auf.

Bemerkungen: *Helicodromites mobilis* wird unter anderem von NARBONNE (1984) beschrieben; diese Spur aus silurischen, subtidalen Schelfsedimenten unterscheidet sich durch engere sowie weiter auseinander liegende Windungen von der Beckumer Form.

In terrestrischen Flugsandablagerungen fand MÜLLER (1971a) vergleichbare Spuren (*Helicorhapse*), die sich durch ihren kleineren Gesamtdurchmesser von *Helicodromites* in den Beckum-Schichten unterscheiden.

Interpretation: Rezente, mit *Helicodromites mobilis* vergleichbare Strukturen werden von BALDWIN & MCCAVE (1999) innerhalb von Tiefseesedimenten beobachtet. Sie kreuzen hier bei über 4000m Wassertiefe in definierten Stockwerken (zweites Stockwerk; 16mm-4cm) von Echnioiden erzeugte Versatzgefüge. Desweiteren treten in diesem Stockwerk Graphoglypten sowie *Monocraterion*, *Skolithos* und *Chondrites* der archetypischen *Nereites*-Ichnofazies auf (BALDWIN & MCCAVE 1999).

Zwei mit *Helicodromites mobilis* vergleichbare Spuren werden von HILL (1985) aus rezenten, etwa 30m tiefen Ablagerungen des inneren (Fig. g) sowie des äußeren (Fig. a) Kontinentalschelfs im Golf von Mexico abgebildet. Diese helicoidalen

Gänge kommen vorzugsweise in tonig-siltigen Ablagerungen vor.

Nach HERTWECK & REINECK (1966) ist der Erzeuger dieser Gänge in dem Polychaeten *Notomastus* zu suchen. Sie beschreiben in der Nordsee spiralförmige Gänge dieses Polychaeten aus 30m Wassertiefe. Mit Kunstharz ausgegossene *Notomastus latericeus*-Gänge stimmen sowohl in Größe des Gang- und Windungsdurchmessers sowie im Abstand der Windungen mit der in den Beckum-Schichten auftretenden Form exakt überein.

Vergesellschaftet sind die Gangsysteme von *Notomastus* hier mit Gängen von *Echiurus* (*Rhizocorallium*), *Cerianthus*, *Callianassa* (*Thalassinoides*, *Spongiomorpha*), *Echniocardium* (*Muensteria*/*Taenidium*) sowie Gängen von *Scalibregma*. Die beiden „Enden“ einer Spirale sind durch unregelmäßig vertikal verlaufende Gänge mit der Sediment/Wassergrenze verbunden. Treten genügend *Echiurus echiurus*-Gänge auf, werden diese miteinander verknüpft und so der Kontakt zur Wassersäule hergestellt (REINECK et al. 1967). Das *Notomastus*-Gangsystem ist auf die obersten Stockwerke beschränkt (bis ca. 10cm Tiefe).

Wie oben beschrieben, gilt ein mit *Notomastus* verwandter Polychaete als Erzeuger von *Helicodromites*. Dieser bewegt sich durch das Substrat und legt so einen (Fraß-) Gang mit hohem Gehalt an organischer Substanz an. Ein erhöhter O₂-Verbrauch durch die Verwesung innerhalb dieses Ganges ist die Folge. Durch die fehlende offene Verbindung zur Oberfläche entsteht in dem Gang ein anoxisches Milieu. Durch bakterielle Reduktion wird in Kombination mit Fe-Mineralen aus organischer Substanz Pyrit gebildet (BERNER 1984). H₂S wird frei und löst sich im Porenwasser. Der hohe Karbonatgehalt (>65%) in dieser Schüttung führt zur Neutralisierung des HS⁻ mit einhergehender Erhöhung des pH-Wertes und der Ausfällung von CaCO₃. Somit ist die oben beschriebene kalzitische Wandung durch einen diagenetischen Effekt als Grenzflächenprodukt zwischen anoxischem, organischem Material und kalkigem, oxischem Porenwasser entstanden (vgl. BERTLING 1999).

***Helicorhapse* KŚIAŹKIEWICZ 1970**

Typichnospezies: *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970: 686, Abb. 1t.

Diagnose: Gänge, die helicoidal um eine horizontale Achse gedreht sind und sich mehr oder

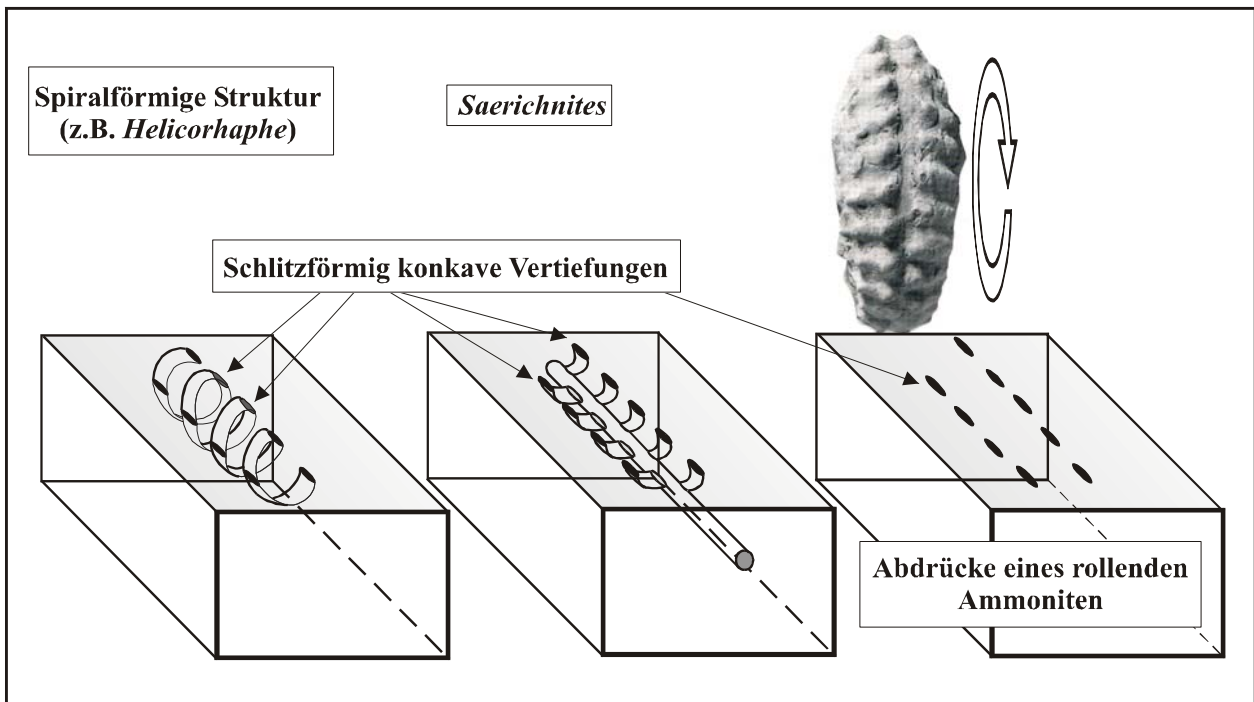


Abb. 11.11.1.: Verschiedene Möglichkeiten zur Genese zweireihig angeordneter Knötchen. Die primär eingetieften Formen werden nachfolgend als konkave Knötchen an der Unterseite eines Turbidites konserviert.

weniger gegenseitig berühren und eng aneinander liegen (verändert nach KŚIAŹKIEWICZ 1977).

Bemerkungen: Drei Ichnospezies, *H. tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970, *H. crimesi* KOZUR et al. 1996 und *H. meandriformis* PLIČKA & KOKLOUSOVÁ 1989 sind gültig. *H. tortilis* ist eine schmale, bis zu 1,2mm breite und 50mm lange Spur, die aus einzelnen elliptischen Segmenten aufgebaut ist, die einen helicoidalen Gangverlauf belegen. KOZUR et al. (1996) beschreiben zylindrische Segmente (7 Stück/cm), die über eine Gesamtlänge von bis zu 1m aufgereiht sind. *H. meandriformis* ist durch einen mäanderförmigen bzw. hufeisenartigen Verlauf des helicoidalen Ganges, bzw, dessen schiffchenartig erhaltende Einzelsegmente definiert.

Helicorhapse wird von KŚIAŹKIEWICZ (1969: 885, Taf. 2, Abb. 3) ohne formell ausgewiesene Typichnospezies aufgestellt. Gültige Typichnospezies ist somit *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970.

Helicolithus AZPEITIA MOROS 1933 und *Helicodromites* BERGER 1957 zeigen einen ähnlichen schraubenzieherartigen Verlauf. Die einzelnen Windungen berühren sich jedoch nicht und scheinen somit „in die Länge gezogen“ zu sein. *Helicolithus* ist kleiner als *Helicodromites* und unterscheidet sich zudem durch den mäanderartigen Verlauf.

VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964) beschreiben „1cm lange, schraubenförmig gedrehte Gänge von etwa

1mm Stärke“ als *Helicolithus samploi* AZPEITIA MOROS 1933 aus gradierten Grünsanden zwischen Laer und Rothenfelde.

Helicorhapse tortilis KŚIAŹKIEWICZ 1970 (Taf. VIII, Abb. 3.)

- 1961 *Helicorhapse* (n.F.) - KŚIAŹKIEWICZ 1969: 885, Taf. 2, Abb. 3.
- * 1970 *Helicorhapse tortilis* ichnosp. n. - KŚIAŹKIEWICZ: 286, Abb. 1t.
- 1975 *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970 - HÄNTZSCHEL: W70, Abb. 43, 4.
- 1977 *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970 - KŚIAŹKIEWICZ: 116: Taf. 11, Abb. 10.
- 1995 *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970 - CRIMES & McCALL: 236, Abb. 3a.
- ? 1998 *Helicorhapse* isp. - UCHMAN: 173, Abb. 77.
- 1998 *Helicorhapse tortilis* KŚIAŹKIEWICZ 1970 - UCHMAN: 173, Abb. 78.

Diagnose: Relativ schmale Gänge, die helicoidal um eine horizontale, gerade verlaufende Achse gedreht sind und sich mehr oder weniger gegenseitig berühren und eng aneinander liegen.

Material: Einzelexemplar als konvexes Hyporelief an der 6. Landbank (P34611).

Beschreibung: Das als konvexe Hyporelief erhaltene Stück ist insgesamt etwa 13cm lang und 1cm breit. Die schlecht erhaltene Spur besteht aus vier trapezförmigen Rippen sowie sieben weiteren,

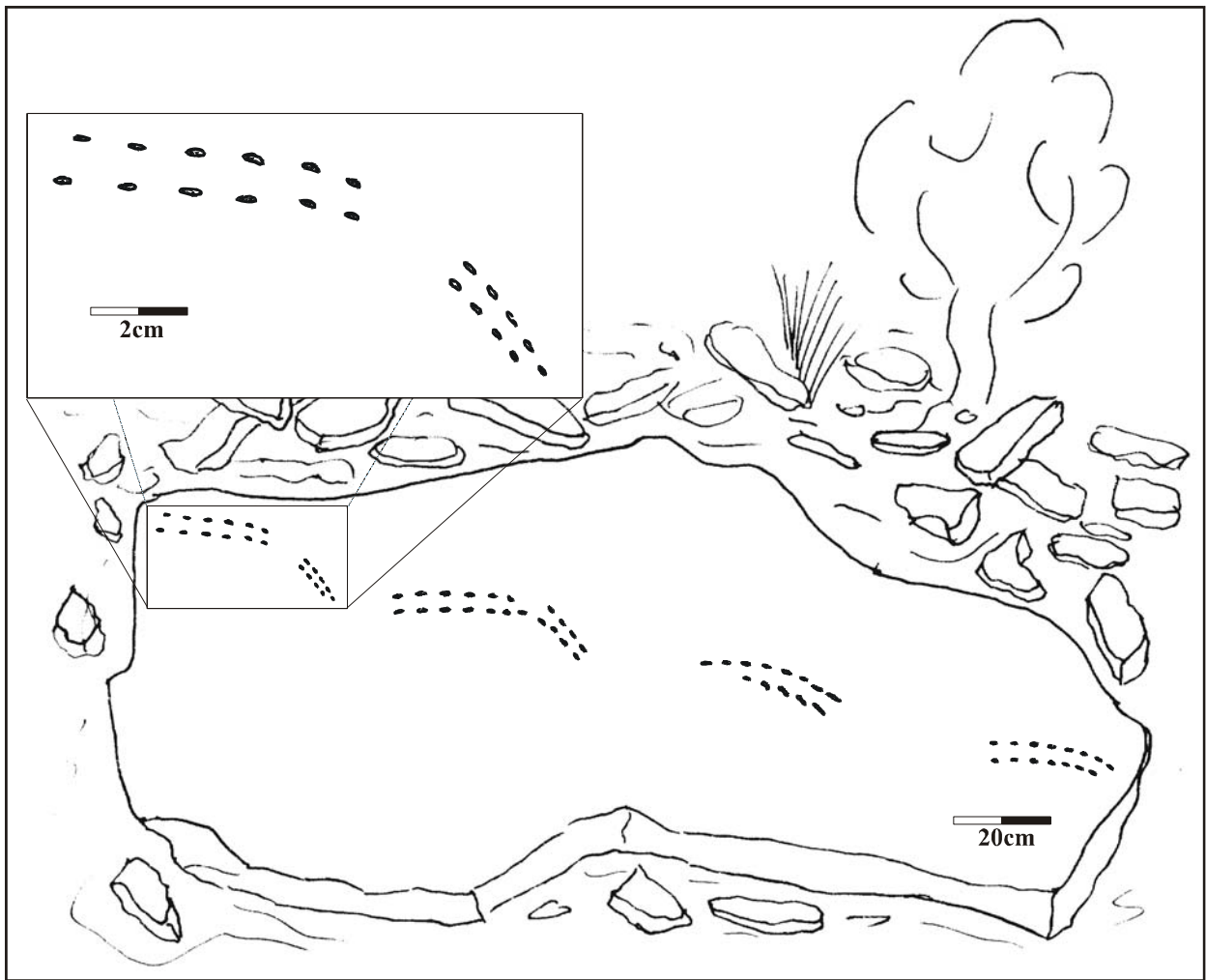


Abb. 11.11.2.: Großer Block der 6. Landbank (Steinbruch Finkenberg), mit einer über die ganze Schichtfläche verlaufenden biseriellen Spur (*Hostynichnium* isp.) oder einer Rollmarke; die Strömungsrichtung verläuft von „rechts oben“ nach „links unten“.

nur an den Trapezrändern erhaltenen, kleinen, schlitzförmigen Aufwölbungen. Diese sind 1cm breit, etwa 5mm lang und bis zu 2mm tief. Zwischen den einzelnen Rippen ist ein 1mm breiter Spalt erkennbar. Spitz zulaufende, kleine Auslenkungen an den Trapezecken sprechen für einen um eine horizontal verlaufende Achse gewickelten Gang.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu *Helicolithus* zeigt die Beckumer Form, neben einem fehlenden mäandrierenden Verlauf, wesentlich größere Segmente von etwa 5mm Länge bei einer Gesamtbreite von 1cm. Dennoch deuten die ausgelenkten „Spitzen“ der Segmente auf einen helicoidalen Verlauf des Gangsystems um eine horizontale Achse hin, was der Ichnospezies *H. tortilis* entspricht.

Interpretation: Durch die hypichnische Erhaltung als Abguss an der Unterseite eines Turbidites ergibt sich, dass der hier auftretende Gang primär unverfüllt gewesen sein muss. Gleiches muss auch für die von KSIĄŻKIEWICZ

(1970, 1977) oder KOZUR et al. (1996) beschriebenen Formen gelten. Dass der Gangdurchmesser den tatsächlichen Windungsdurchmesser widerspiegelt, kann nur vermutet werden, da die Struktur im oberen Teil durch Erosion gekappt worden ist. Ein Gesamtdurchmesser von über 2cm ist allerdings eher unwahrscheinlich.

11.11. Biseriale, hypichnische Reihen unbekannter Genese

Hostynichnium PLIČKA & SIRÁŇOVÁ 1989

Typichnospezies: *Hostynichnium duplex* PLIČKA & SIRÁŇOVÁ 1989: 109: Taf. 63, Abb. 1, 2.

Diagnose: Unterbrochene Doppelspur mit positivem Hyporelief. Die Parallelprojektion der einzelnen Spuren beträgt 2-2,5cm (PLIČKA & SIRÁŇOVÁ 1989).

Bemerkungen: *Hostynichnium* ist aus eozänen, feingradiert-sandigen Turbiditfolgen der Karpaten bekannt.

?*Hostynichnium* isp.
(Taf. VIII, Abb. 1.)

Material: Häufig in der Landbank 6, Steinbruch Finkenberg (P34559B).

Beschreibung: Einzelne, hypichnische, in biserialen Reihen verlaufende, alternierende sowie parallel angeordnete schlizförmige Knötchen treten vielfach an der Unterseite der 6. Landbank auf. Verbindungen zwischen den einzelnen Knötchen sind nicht zu beobachten.

Der Abstand zwischen den einzelnen Knötchen wird zu einem Ende hin schmaler. Nach einer Länge von etwa 6-7 biserialen Ausgüssen folgt am schmaleren Ende ein Rechtsknick dieser Doppelreihe. Zwei weitere Rücken mit jeweils vier Zapfen folgen direkt. Nach einem gewissen Abstand (bis zu 10cm) wiederholt sich dann leicht versetzt die komplette Struktur (Abb. 11.11.2.).

Bemerkungen: Im Gegensatz zu *Helicorhaphé tortilis*, wo die einzelnen Knötchen in direkter Verbindung mit einem Abguss einer helicoidalen Spur stehen, zeigt *Hostynichnium* sp. keine Verbindungen der einzelnen Knötchen. So sind weder ein helicoidaler Gang noch andere, die einzelnen Knoten verbindende Gänge oder Schächte nachzuweisen. Eine derartige hypichnische Überlieferung tritt ebenfalls sehr häufig bei *Saerichnites abruptus* BILLINGS 1866 auf.

UCHMAN (1995) zeigt anhand eines Modells die verschiedenen Erhaltungsmöglichkeiten von *Saerichnites* BILLINGS 1866 (vgl. Abb. 11.11.1). Obwohl *Saerichnites* kein schraubenförmiger Gang ist, lassen sich aus dem Modell von UCHMAN (1995) alternierende oder symmetrisch angeordnete vertikale bis subvertikale Knoten, welche in mehr oder weniger parallelen Reihen angeordnet sind, ablesen. Ein „plötzliches“ Abknicken der Reihen, wie es vielfach an der Unterseite der 6. Landbank zu beobachten ist, wird weder von PLIČKA & SIRÁŇOVÁ (1989) noch von UCHMAN (1995) beschrieben.

Der geknickte Verlauf und die parallele Anordnung dieser Struktur zur Strömungsrichtung deuten auf eine Rollmarke hin. Zudem treten die Zapfen parallel zueinander auf. Zwar sind auch Lebensspuren oftmals zur Strömungsrichtung ausgerichtet, hier aber dokumentieren Schleifmarken und Strömungskolke die Transportrichtung

des Turbiditstromes und nicht die (Paläo-) Strömungsverhältnisse in der Wassersäule, an die sich die Erzeuger von Lebensspuren anpassen würden (z.B. BARWIS 1985). Die skizzierte Schichtunterseite würde in diesem Fall eine von *Hoplitoplacenticeras dolbergense*-Gehäusen hervorgerufene Rollmarke aufweisen, wobei eine Marke mit mehreren Eindrücken/Ausgüssen eine torkelnde Bewegung des Gehäuses reflektieren würde. Zwei weitere Marken(?) wären lediglich durch nur einen „Abdruck“ erhalten (Abb 11.11.1.).

Das häufige Auftreten (im Gegensatz zum Vorkommen von *H. dolbergense*) und die genetisch belegte Verwandtschaft zu *Helicorhaphé* sprechen hingegen für eine Lebensspur.

Kennzeichnend für Rollmarken ist nach SEILACHER (1963b) eine regelmäßige Repetition von zwei oder mehr Formenelementen innerhalb einer Sequenz mit einem streng linearen Verlauf, bei gleicher paralleler Ausrichtung wie vergesellschafteter Marken (Strömungsrichtungsindikatoren). Zusammenfassend bleibt in diesem Fall die Genese dieser Struktur offen. Handelt es sich um eine Spur, die möglicherweise von einem nahe am Meeresboden lebenden Fisch erzeugt wurde (vgl. PLIČKA & SIRÁŇOVÁ 1989), so ist die formelle Namensgebung zulässig. Handelt es sich jedoch bei diesen Doppelreihen um eine Rollmarke, so ist eine Namensgebung unzulässig.

Rollmarken: Durch das Luftkammersystem eines Ammoniten verhält sich die Schale eines toten Tieres hinsichtlich ihres Transportverhaltens in einer Strömung eigengesetzlich und abweichend von anderen tierischen Hartteilen. Durch die sukzessive Füllung der Luftkammern mit Wasser treibt das Ammonitengehäuse nahezu in Lebenstellung umher. In dieser Position verweilen dann die Gehäuse am Boden, bis sie schließlich umkippen. Durch die Strömungen wird dann das Gehäuse ähnlich einem Wasserrad angetrieben. Aufgrund des Strömungsdruckes, der auf die Flanken der Ammonitengehäuse wirkt, wird zudem eine Richtungsänderung während der Rollphase weitestgehend vermieden. Auf dem Substrat entstehen dann durch Eindrücke der Schale charakteristische Rollmarken, die zum Teil sogar bestimmten Ammonitengattungen zugeordnet werden können. So beschreiben SEILACHER (1963b) und BARTEL (1978) aus den Solnhofener Plattenkalken Rollmarken von Ammoniten der *Perisphinctes*-Gruppe.

Unterschiedliche „Rollverhalten“ verschiedener Morphotypen werden von SEILACHER (1963b) beschrieben. Aufgeblähte Gehäuse wie das von *Aspidoceras* rollen bei starker Strömung ventral

über die Mündung hinweg. Die Eindrücke der lateralen Knoten verlängern sich dann zu „Schrammen“ und erinnern dann zusammen mit den Eindrücken des restlichen Gehäuses an Abdrücke bekrallter Extremitäten. So deutete ABEL (1930) diese Marken als Schwimmfährten einer Schildkröte (*Ichnium megapodium*). Rollmarken von *Perisphinctes* werden von ihm als Schwimmfährte des Fisches *Undina* gedeutet.

Zerbrochene Ammoniten bewirken ein abnormales Transport- bzw. Rollverhalten. Bei einem gewissen Auftrieb torkeln sie und hinterlassen verschiedene Rollmuster. Ammonitengehäuse ohne Gasfüllung und daher ohne Auftrieb werden, auf dem Substrat schleifend oder auf ihrer Flanke bewegt (SEILACHER 1963b).

Mögliche Genese der alternierenden Strukturen als Rollmarke: Fragliche Rollmarken treten an der Unterseite der 6. Landbank auf, einer feinkörnigen Turbidit-schüttung mit den BOUMA T_b bis T_d-Divisionen (Taf. VIII, Abb. 2.). Sie sind vergesellschaftet mit Schleifspuren und Kolkmarken. Als (prä-turbiditische) Spurenfossilien treten *Megagraption fornicatum*, *Paleodictyon minimum* sowie *Helminthorhapse flexuosa* und *Bergaueria* isp. auf. Die Rollmarken zeigen einen mehr oder weniger geraden Verlauf. Typisch ist jedoch ein „Rechtsknick“ in der Rollspur, auf dessen mögliche Genese später eingegangen wird. Die einzelnen biserialen Ausgüsse bestehen, wie oben beschrieben, aus jeweils fünf bis sechs Zapfen. Der mit dem Turbiditstrom hochkant (passiv) rollende Ammonit hat sich somit mit seinen Stacheln in ein relativ festes Sediment eingedrückt. Durch die unregelmäßige Rollbewegung aufgrund der hervorstehenden Mündung kommt es zu besagter Marke, die sich in dem Rechtsknick widerspiegelt. Dieser Knick kann schon durch kleinste Heterogenitäten im Mündungsbereich des Ammoniten zustande kommen. Dass die Rollspur nicht komplett „durchgeht“, kann zum einen durch einen hüpfenden und rollenden Transport des Gehäuses erklärt werden, zum anderen durch die erosive Schüttung des Turbidites. Letztere kann aber als relativ gering eingestuft werden, da selbst solch filigrane Spuren wie *P. minimum* noch erhalten sind.

Aus den Beckum-Schichten sind mit *Hoplitoplacenticeras dolbergense* und *Scaphites gibbus* zwei „beknotete“ Ammoniten bekannt (GIERS 1964, KAPLAN et al. 1996). Bei *Scaphites gibbus* treten diese Knoten paarweise nur an der Wohnkammer auf; der Phragmokon zeigt hingegen eine Berippung. Letztere müsste sich bei einem

rollenden Transport als Abdruck im Sediment bemerkbar machen. Dies ist jedoch nicht zu erkennen, so dass als möglicher „Verursacher“ dieser Marke nur *Hoplitoplacenticeras dolbergense* in Frage kommt. Selbst die Reduzierung der Ornamentierung zu feineren, kleineren Knoten im finalen Abschnitt des adulten Gehäuses wäre an der Rollmarke sichtbar; die Ausgüsse werden zum „Knick“ hin kleiner.

11.12. Gewundene und mäandrierende Strukturen

Wegen der Vielzahl an Übergängen zwischen mäandrierenden und gewundenen Formen fasst UCHMAN (1995) die von KSIĄŻKIEWICZ (1977) formal in zwei getrennte Gruppen gegliederten Spuren zu einer Gruppe zusammen. Diese Gruppe beinhaltet strukturlose, zopfartige und uhr-glasförmige Spurengefüge. Bekannte Vertreter sind unter anderem *Gyrochorte* HEER 1865, *Nereites* MACLEAY 1839, *Scolicia* DE QUATREFAGES 1849, *Taenidium* HEER 1877, *Cosmorhapse* FUCHS 1895 und *Helminthorhapse* SEILACHER 1977 (= *Flexorhapse* n. ichnogen.).

11.12.1. Einfache gewundene Strukturen

Diese Gruppe beinhaltet einfache unregelmäßig gewundene Gänge.

Helminthopsis HEER 1877

Typichnospezies: *Helminthopsis hieroglyphica* HEER 1877 in MAILLARD 1887: Taf. 2, Abb. 4.

[zur weiteren Synonymie siehe HAN & PICKERILL (1995)]

Diagnose: Einfache, unverzweigte, langgezogene, zylindrische Gänge mit Kurven, Windungen oder unregelmäßigen, offenen Mäandern (nach WETZEL & BROMLEY 1996b).

Bemerkungen: Die Gattung *Helminthopsis* wird von HEER (1877) mit drei verschiedenen Spezies aufgestellt (*magna*, *intermedia*, *labyrinthica*). In seiner Definition von *Helminthopsis* geht HEER (1877) ausschließlich auf die geometrischen Merkmale ein. Füllstruktur, prä- oder postturbiditische Entstehung sowie der Durchmesser der Röhre werden von ihm vernachlässigt, da sie seiner Meinung nach abhängig von der Körpergröße ihres Erzeugers sind. Diese drei Arten spiegeln nach WETZEL & BROMLEY (1996b) eine breite morphologische Bandbreite wider und gehören verschiedenen Ichnogenera an. HEER 1877 stellt zwar drei

verschiedene Spezies zu *Helminthopsis* auf, benennt aber keine Typichnospezies. Diese wird von ULRICH (1904) mit *Helminthopsis magna* subsequent designiert. ANDREWS (1955), HÄNTZSCHEL (1962, 1975) HAN & PICKERILL (1995) akzeptieren inkorrekterweise *H. magna* HEER 1877 als Typichnospezies. Diese bilobate Form entspricht aber nach KSIAŹKIEWICZ (1977), WETZEL & BROMLEY (1996b) und UCHMAN (1995) dem Ichnogenus *Scolicia* DE QUATREFAGES 1849 (= *Taphrhelminthopsis* KSIAŹKIEWICZ). Damit ist *Helminthopsis* synonym zu *Scolicia*.

Um die konzeptionelle Stabilität von *Helminthopsis* zu gewährleisten, schlagen WETZEL & BROMLEY (1996b) *Helminthopsis hieroglyphica* als neue Typichnospezies vor, obwohl diese Form von HEER nicht publiziert wurde, sondern lediglich in Briefen und mit einer Beschriftung in seiner Sammlung benannt wurde. Erstmals wurde *H. hieroglyphica* in der Arbeit von MAILLARD (1887; Taf. 2, Abb. 4) abgebildet, dort jedoch nicht weiter erläutert. Trotz dieser historisch ungültigen Definition, die *H. hieroglyphica* nicht verfügbar macht, ist die Art auch nach HAN & PICKERILL (1995) angeblich eine gültige Ichnospezies. Im Wissen um diese Problematik bevorzugen letztgenannte Autoren *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977 als Typichnospezies. Trotzdem muss *H. magna* als Typichnospezies behalten werden, solange die Internationale Kommission der Zoologischen Nomenklatur (International Commission on Zoological Nomenclature, ICZN) nicht eine andere Spezies (z.B. *H. abeli* oder *H. hieroglyphica*) zur Typichnospezies deklariert. Mehr noch, selbst die Gültigkeit der Gattung *Helminthopsis* die streng genommen durch die zweifelhafte, subsequeunte Designation ULRICH's synonym zu *Scolicia* ist, ist in Frage gestellt. Als etabliertes, weltweit bekanntes Taxon wird in dieser Arbeit jedoch auf die Einführung einer neuen Gattung verzichtet und stattdessen zur Anrufung der Internationalen Kommission der Zoologischen Nomenklatur geraten, um *Helminthopsis* endgültig und zweifelsfrei zu etablieren.

HAN & PICKERILL (1995) prüfen 21 beschriebene Ichnospezies der Gattung *Helminthopsis*, wobei nach ihren Untersuchungen *H. abeli*, *H. granulata* und *H. hieroglyphica* gültig sind. Sie benutzen zudem pelletale Füllung, Granulationen sowie Ornamentationen als taxonomische Merkmale (z.B. *H. granulata* KSIAŹKIEWICZ 1968). Die Ausbildung und Überlieferung dieser Strukturen sind, im Gegensatz zu dem geometrischen Muster, jedoch stark von der Beschaffenheit des Sedimentes abhängig. Gerade als Hyporelief-

Ausguss eines Turbidites würden solche Merkmale nicht immer erhalten bleiben. Nach strenger Auslegung des von HAN & PICKERILL (1995) vorgestellten Konzeptes sind demnach Pellet-führende, *Helminthopsis*-artige Gänge dem Ichnogenus *Alcyonidiopsis* einzugliedern.

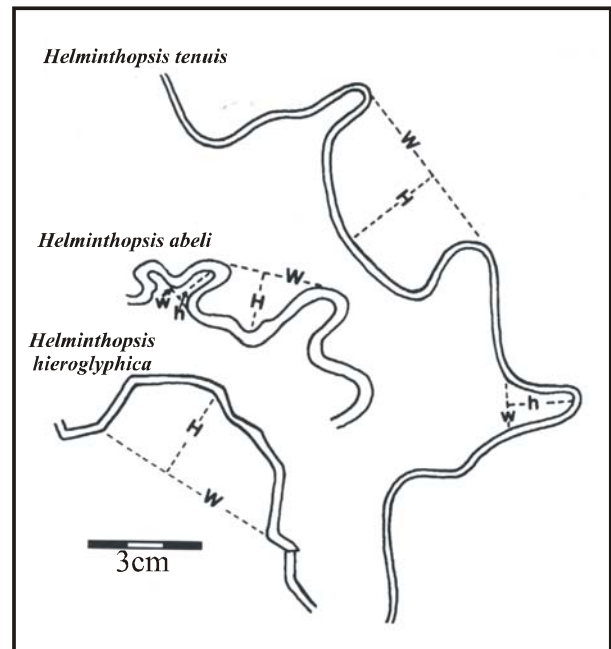


Abb. 11.12.1.: Typische Geometrie der gültigen *Helminthopsis*-Spezies. *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ (1977, Text-Abb. 21c), *Helminthopsis hieroglyphica* WETZEL & BROMLEY (1966b, Text-Abb. 5, 7) und *Helminthopsis tenuis* (KSIAŹKIEWICZ 1968, Taf. 4, Abb. 1). H; W = Höhe und Weite der großen Mäanderwindungen; h; w = Höhe und Weite der kleinen Mäanderwindungen (aus WETZEL & BROMLEY 1996b)

Im Unterschied zu HAN & PICKERILL's Konzept benutzen WETZEL & BROMLEY (1996b) eine strikte Klassifizierung nach dem geometrischen Muster (Abb. 11.12.1.). Da das geometrische Muster hier das entscheidende taxonomische Merkmal sein soll, wird das Material der Beckum-Schichten entsprechend der Klassifikation von WETZEL & BROMLEY (1996b) eingeordnet. Dennoch stellen Ornamentationen, Granulationen oder auch Pellets wichtige Gesichtspunkte dar und sollten deshalb bei der Beschreibung und Interpretation nicht unberücksichtigt bleiben. Zur einfachen Klassifikation von *Helminthopsis* nach geometrischen Merkmalen dient die von WETZEL & BROMLEY (1996b, S. 15 Tab. 1) vorgestellte tabellarische Gliederung (Abb. 11.12.1; Tab. 11.12.1.).

	<i>H. abeli</i>	<i>H. abeli</i>	<i>H. abeli</i>	<i>H. abeli</i>	<i>H. hieroglyphica</i>	<i>H. tenuis</i>
	Bereich nach WETZEL & BROMLEY (1996b)	Beckum-Schichten Exemplar P34580	Beckum-Schichten Exemplar P34650B	Beckum-Schichten Exemplar P34579	Bereich nach WETZEL & BROMLEY (1996b)	Bereich nach WETZEL & BROMLEY (1996b)
enge Windung					fehlt	
Breite	1-2	2-7	8	2-3		6-10
Höhe	2-3	5-6	5	4-5		2-5
weite Windung						
Breite	4-6	8	7-8	7-9	10	20-25
Höhe	2-4	5	2-4	3-5	20	10-15
Gesamtlänge/Ø		10	5	unterbrochen		

Tabelle: 11.12.1.: Geometrische Maßeinheiten der drei gültigen *Helminthopsis*-Ichnospezies. Der Röhrendurchmesser ist hier abhängig von der Körpergröße des Erzeugers. Somit entsprechen die angegebenen Windungsmaße der Multiplikation des Gangdurchmessers (nach WETZEL & BROMLEY 1996b).

***Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977**
(Taf. IX, Abb. 2, Abb. 6.)

- 1935 Ausguß der Kriechspur eines Wurmes? - ABEL: 290, Abb. 261b.
- * 1977 *Helminthopsis abeli* n. ichnosp. - KSIAŹKIEWICZ: 117, Taf. 12, Abb. 5., Text-Abb. 21a, b, f.
- 1977 *Helminthopsis tenuis* KSIAŹKIEWICZ - KSIAŹKIEWICZ: 120, Text-Abb. 21, q, t-x.
- 1977 *Helminthopsis hieroglyphica* HEER - KSIAŹKIEWICZ: 119, Text-Abb. 21k-l.
- 1990 *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977 - FILLION & PICKERILL: 36, Taf. 8, Abb. 11.
- 1995 *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977 - HAN & PICKERILL: 103: Abb. 7a-e, 8a.
- 1998 *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977 - UCHMAN: 176, Abb. 82.

[zur weiteren Synonymie siehe HAN & PICKERILL (1995)]

Diagnose: *Helminthopsis* mit vornehmlich tief gewölbten oder hufeisenförmigen Mäandern (nach UCHMAN 1998).

Material: Landbank 6 (P34650B, P34579, P34580).

Bemerkungen: KSIAŹKIEWICZ (1977) wählt für die Ichnospezies als Lectotyp die Fig. 261B (=Fig. 21c in KSIAŹKIEWICZ 1977) aus ABEL (1935). Seine Beschreibungen zu den von ihm abgebildeten Spuren (Fig. 21a, b-d bis h) entsprechen jedoch nicht der von ABEL (1935) abgebildeten Form (=Lectotyp sensu KSIAŹKIEWICZ 1977). Unabhängig davon stellt SEILACHER (1977) korrekterweise die von ABEL

(1935) abgebildete und von KSIAŹKIEWICZ (1977) als Lectotyp ausgewiesene Form zum Ichnogenus *Cosmorhapha*.

Trotz der falschen Ausweisung des Lectotyps sind die von KSIAŹKIEWICZ (1977) beschriebenen Spuren aus den polnischen Karpaten, die sich durch die einfache Mäanderführung von ABEL's Form unterscheiden, dennoch als Grundlage für die Diagnose der Ichnospezies *H. abeli* geeignet, weil der von KSIAŹKIEWICZ (1977, Taf. 12 Abb. 5) hinterlegte Cotyp auch gerade Abschnitte zeigt (vgl. UCHMAN 1998).

Nach HAN & PICKERILL (1995) stellt *H. abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977 ein Synonym von *H. tenuis* KSIAŹKIEWICZ 1968 dar. Zwar ist in diesem Fall *H. tenuis* das ältere Synonym, doch da KSIAŹKIEWICZ (1977) seine Form mit der von ABEL (1935, Fig. 21c) vergleicht, greift nach HAN & PICKERILL (1995) das Prioritätsprinzip nicht.

Demgegenüber trennen KSIAŹKIEWICZ (1968, 1977) und WETZEL & BROMLEY (1996b) die Ichnospezies *H. abeli* und *H. tenuis* aufgrund morphologischer Unterschiede: *H. tenuis* zeigt nach WETZEL & BROMLEY (1996b) keine hufeisenförmigen Mäanderwindungen, wohingegen *H. abeli* durch hufeisenförmige Windungen gekennzeichnet ist.

Diese Auffassung steht allerdings im Gegensatz zu den Abbildungen bei KSIAŹKIEWICZ (1977; Fig. 21), wo sowohl die von ihm als *H. abeli* als auch einige als *H. tenuis* (Holotyp) bezeichneten Spuren hufeisenförmige Mäanderwindungen aufweisen. KSIAŹKIEWICZ (1977) benutzt mit der Größe ein nur unzureichendes diagnostisches Kriterium zur Unterscheidung von *H. abeli* und *H. tenuis*. Er

definiert *H. tenuis* (= *H. abeli* sensu HAN & PICKERILL) durch die Alternation von engen Mäandern mit großer Amplitude und weiten Schleifen mit geringer Amplitude, ohne genaue geometrische Maßeinheiten zu benennen. Deshalb wird eine eindeutige Abgrenzung von *H. abeli* (sensu KŚIAŹKIEWICZ 1977) zu *H. tenuis* (sensu KŚIAŹKIEWICZ 1977) erschwert. Die erweiterte Diagnose von WETZEL & BROMLEY (1996b, S.15, Tab.1) hinsichtlich der oben genannten Ichnospezies ist durch ihre eindeutig definierten geometrischen Parameter nötig, sofern man U-förmige und hufeisenförmige Mäanderschleifen sowie das Verhältnis von engen Windungen zu weiten Windungen voneinander trennen möchte. Sie wird aufgrund der klar zu fassenden, geometrischen Parameter in dieser Arbeit übernommen.

Beschreibung: *Helminthopsis abeli* KŚIAŹKIEWICZ (1977) zeigt in den Beckum-Schichten die typische Ausbildung eines konvexen Hyporeliefs. Der Gangdurchmesser beträgt 2-3mm, die Mäander zeigen einen unregelmäßigen Verlauf, wobei hufeisenförmige Schleifen auftreten. Die geometrischen Parameter sind aus Tab. 11.12.1. zu entnehmen. Die Länge einzelner Gänge kann bis zu 21cm erreichen.

Interpretation: *Helminthopsis* wird als fazies-übergreifendes eurybathes Ichnotaxon vom späten Präkambrium (NARBONNE et al. 1987) bis ins Holozän (SWINBANKS & MURRAY 1981) beschrieben. Im Regelfall tritt es jedoch in Flyschablagerungen des tieferen Wassers auf (PICKERILL 1981). Die meisten Exemplare repräsentieren Pascichnia eines wurmähnlichen Organismus, gegebenenfalls Anneliden. Womöglich sind auch Priapuliden für diese Spuren verantwortlich (KŚIAŹKIEWICZ 1977, FILLION & PICKERILL 1990).

11.12.2. Uhrglasförmige Strukturen

Spurenfossilien mit uhrglasförmigen Stopfgefüge sind vornehmlich durch die Ichnogenera *Muensteria* STERNBERG 1833, *Keckia* GLOCKNER 1841, *Taenidium* HEER 1877 sowie *Beaconites* VIALOV 1962 in der Literatur beschrieben worden (z.B. FISCHER-OOSTER 1858, HEER 1877, KEIGHLEY & PICKERILL 1994).

Die Beschaffenheit der Wandung eines Ganges oder einer Stopfstruktur zusammen mit dem Auftreten oder Fehlen einer Verzweigung sind signifikante Kriterien zur Unterscheidung dieser Ichnogenera, die eine uhrglasförmige Versatzstruktur bzw. eine meniskusförmige Stopfstruktur („meniscate trace fossils“) gemein haben.

D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) und KEIGHLEY & PICKERILL (1994) beschäftigen sich ausführlich mit dieser Gruppe.

Taenidium HEER 1877

Typichnospezies: *Taenidium serpentinum* HEER 1877: 117: Taf. 45, Abb. 9, 10b.

1833 *Muensteria* - STERNBERG: 31-32, Taf. 6, Abb. 4, Taf. 7 Abb. 3.

[zur weiteren Synonymie siehe KEIGHLEY & PICKERILL (1994)]

Diagnose: Uneinheitlich orientierte, gerade, gewundene, gekurvt oder sinusförmige, zylindrische Gänge ohne Wandung mit Versatzgefüge („backfill“). Sekundär aufeinander folgende Verzweigungen treten auf, echte Verzweigungen fehlen (KEIGHLEY & PICKERILL 1994).

Bemerkungen: *Taenidium* zeigt im Gegensatz zu *Beaconites* VIALOV 1962 keine Wandung. Große Gänge mit uhrglasförmigen Stopfgefüge werden von verschiedenen Autoren häufig als *Beaconites barretti* bezeichnet, selbst wenn diese keine Wandung aufweisen. Da hier jedoch die Wandung neben dem uhrglasförmigen Stopfgefüge das Ausschlag gebende taxonomische Kriterium ist, wird eine Klassifizierung solcher Gänge je nach ihrer Morphologie und nach der Ausbildung des Stopfgefüges vorgenommen (KEIGHLEY & PICKERILL 1994).

D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987, S. 751) betrachten *Beaconites* als „dubios“ und stellen es zu *Taenidium*, obwohl sie später bemerken (S. 757), dass es so scheint als habe *Beaconites* eine Wandung. Auf ihren Abbildungen sind die Details einer Wandung nur schlecht zu erkennen.

STERNBERG (1833) stützt nach D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) die Algengattung *Muensteria* auf sechs Spezies. Zwei dieser Spezies sind für Algen, eine für einen Koproliten aus den Solnhofner Plattenkalken aufgestellt. Zwei weitere gehören zu *Chondrites*. Letztere, *M. geniculata*, mit charakteristischen Spreiten ist designierte Typichnospezies von *Hydrancylus* FISCHER-OOSTER 1858. Somit ist nach D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) *Muensteria* als Ichnogenus ungültig, stellt aber als Pflanzentaxon ein *nomen dubium* dar.

Sowohl *Taenidium* als auch *Ancorichnus* sind ohne Wandung. *Taenidium* zeigt allerdings einen simplen „one stage backfill“ (keinen Mantel, keine Wandung), *Ancorichnus* hingegen zeigt einen „two

stage fill“ mit innerer uhrglasförmiger Verfüllung und äußerem Mantel (=äußere Verfüllung). Das uhrglasförmige Stopfgefüge kann homogen oder heterogen ausgebildet sein, mit oder ohne fäkales Material. Die einzelnen Ichnospezies sind anhand der Ausbildung der meniskusartigen Verfüllung definiert.

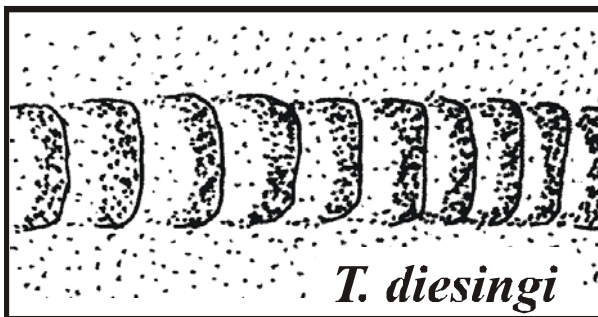
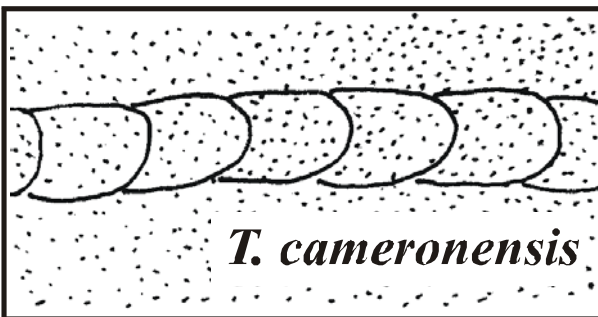
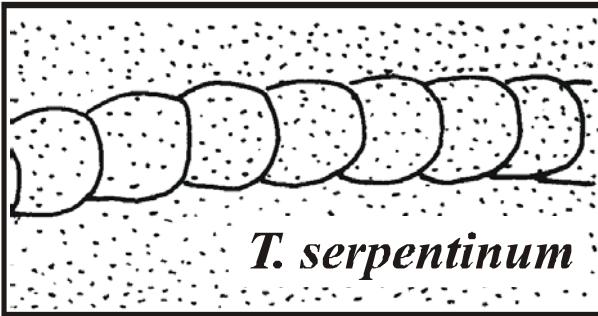


Abb. 11.12.2.: Gültige Ichnospezies von *Taenidium*. (verändert nach KEIGHLEY & PICKERILL 1994).

***Taenidium cameronensis* (BRADY 1947)**
(Taf. Taf. IX, Abb. 1, Abb. 5.)

- * 1947 *Scolecocoprus cameronensis* - BRADY: 471, Taf. 69, Abb. 1.
- 1955 *Scolecocoprus cameronensis* BRADY - LESSERTISSEUR: 58, Abb. 33c (Kopie von BRADY 1947, Taf. 69, Abb. 1).
- 1987 *Taenidium cameronensis* (BRADY) - D'ALESSANDRO & BROMLEY: 743, Abb. 6.
- 2001 *Taenidium cameronensis* (BRADY 1947) - UCHMAN: 20, Taf. 10, Abb. 2.

Diagnose: Gänge mit uhrglasförmigen Stopfgefüge ohne Wandung; sekundär aufeinander

folgende Verzweigungen sowie Überschneidungen treten auf. Die tiefen, konkaven meniskusförmigen Segmente sind gewöhnlich länger als breit (D'ALESSANDRO & BROMLEY 1987).

Material: Im gesamten Arbeitsgebiet häufig in den Landbänken und Vorhelm-Schichten (P34517, P34518, P34528, P34549, P34550, P34551, P34552, P34576, P34583).

Beschreibung: Die einzelnen, etwa 1cm bis 1,7cm breiten, leicht gewundenen, mehr oder weniger schichtparallel verlaufenden Gänge sind stark kompaktiert. Einzelne Gänge haben einen relativ konstanten Durchmesser und sind zum Teil sekundär aufeinander folgend verzweigt („secondary successive branching“ sensu BROMLEY 1999). Die Stopfstruktur ist unregelmäßig; einzelne Menisken zeigen eine unterschiedliche Größe, wobei große dunkel gefärbte, stark konkave Segmente mit dünnen hellen Segmenten in unregelmäßigen Abständen wechseln. Die Grenze einzelner Menisken ist häufig unregelmäßig wulstig-schlierig, was auf ein wasserhaltiges Substrat während der aktiven Verstopfung durch den Erzeuger schließen lässt.

Bemerkungen: Leider ist *T. cameronensis* nicht klar von D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) redefiniert worden, da die Illustration von D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) nicht der Originalzeichnung der Typusart *Scolecocoprus cameronensis* BRADY gleicht, sondern dem Ichnotaxon *S. arizonensis*, welches laut KEIGHLEY & PICKERILL (1994) mit der Ichnospezies *Taenidium serpentinum* synonym ist. *T. cameronensis* D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) unterscheidet sich bei einem relativ homogenen Stopfgefüge durch längere Menisken in Relation zum Gangdurchmesser von *T. serpentinum* (vgl. Abb. 11.13.2). Zudem sind die Abstände zwischen den einzelnen Menisken bei *T. serpentinum* relativ konstant.

***Taenidium cf. diesingi* (UNGER 1850)**
(Taf. VII, Abb. 4.)

- (* 1850 *Caulerpites diesingi* - UNGER: 8.)
- (1959 *Muensteria* - SEILACHER: 1071, Tab. 2, Abb. 28.)
- (1986 *Muensteria* ichnosp. - D'ALESSANDRO et al.: 299, Abb. 5b.)
- (* 1987 *Taenidium satanassi* ichnosp. nov. - D'ALESSANDRO & BROMLEY: 755, Text-Abb. 2, 3, 6c, 8a-d, 9.)
- (1995 *Taenidium satanassi* D'ALESSANDRO & BROMLEY - UCHMAN: 39, Taf. 11, Abb. 3.)

(1999 *Taenidium diesingi* (UNGER 1850) - UCHMAN: 134, Taf. 19, Abb. 3, Text-Abb. 11 (Kopie der Originalzeichnung von UNGER 1852).

Diagnose: Sinusförmiges bis fast gerades *Taenidium*; die Füllung besteht aus gleichmäßig alternierenden, meniskusförmigen Segmenten, wobei jedes Segment eine mehr oder weniger einheitliche Größe aufweist und aus zwei verschiedenen Sedimenttypen besteht. Die Segmente sind beträchtlich kürzer als breit. Die Menisken sind schwach gebogen (D'ALESSANDRO & BROMLEY 1987).

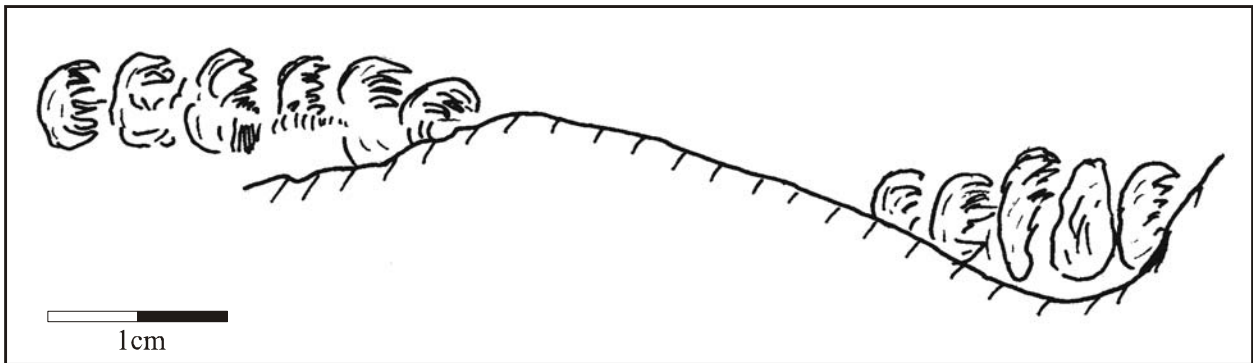


Abb. 11.12.3.: *Taenidium cf. diesingi* aus den Unteren Beckum-Schichten mit schlierig-wulstigen Segmenten (Menisken), die sich durch ihre dunkle Färbung vom umgebenden Gestein abheben. (P34518).

Material: Einzelexemplar aus den Unteren Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (P34518).

Beschreibung: Die etwa 7cm lange und 1cm breite Spur zeigt mehrere, gleichmäßig ausgebildete meniskusförmige Versatzstrukturen. Mehrere dunkle Menisken folgen bei fehlender Wandung aufeinander. Zwischen ihnen befindet sich das gleiche Gestein wie umliegend. Schlieren deuten auf eine Erzeugung in unverfestigtem Substrat hin. Die Menisken beinhalten keine Pellets und unterscheiden sich lediglich durch den Farbkontrast vom umliegenden Gestein (Abb. 11.12.3.).

Im Unterschied zu der von D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) abgebildeten Form zeigen die Menisken hier eine eher ovale Form und beinhalten keine Pellets. Durch den fehlenden Mittelstrang unterscheidet sich die in den Beckum-Schichten aufgefundene Form von *Dreginozoum nereitiformes*. Dies kann jedoch eine taphonomische Ursache haben.

Bemerkungen: UNGER (1850) bildet mit *Caulerpites diesingi* eine Struktur ab, die aufgrund der mit Pellets ausgefüllten Menisken der Ichnospezies *T. satanassi* (D'ALESSANDRO & BROMLEY 1987) gleicht. Zwar ist eine pellet-Verfüllung der meniskusförmigen Segmente nach

der Diagnose von D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) nicht zwingend nötig, dennoch ist dies typisch für diese Ichnospezies. Somit ist *T. satanassi* ein jüngeres Synonym von *C. diesingi* (UNGER 1850) (UCHMAN 1999).

In der hier beschriebenen Form ist solch eine Pellet-Verfüllung nicht gegeben, dennoch kann diese aufgrund der einheitlichen Segmente und der Segmentverfüllung mit zwei verschiedenen Sedimenttypen unter Vorbehalt zu dieser Ichnospezies gerechnet werden.

Interpretation: Uhrglasförmige Versatzstrukturen sind typische Spurengefüge Sedimentfressender Infauna. Wechsellagerungen von leicht veränderten und stark modifizierten Sedimenten, die überwiegend aus Kotmaterial bestehen, spiegeln ein aktiv erzeugtes Versatzgefüge wider, das der Erzeuger beim Durchdringen des Sedimentes hinter sich gelassen hat. Solch ein Bauvorgang benötigt nur ein Minimum an Materialtransport. Insgesamt ist der Gangdurchmesser nur unwesentlich größer als der Erbauer selbst, um einen Sedimenttransport nach hinten zu ermöglichen. Häufig kommt es hierbei zu einer Kornsortierung, wobei nährstoffreiche Partikel durch den Erzeuger aussortiert und in seinen Verdauungstrakt aufgenommen werden. Abschließend wird das fäkale Material häufig als Pellets wechsellagernd zwischen nicht aufgearbeitetem oder am Tier vorbei transportiertem Sediment akkumuliert.

11.12.3. *Nereites*-Gruppe

HÄNTZSCHEL (1962) sowie CHAMBERLAIN & CLARK (1973) fassen in der *Nereites*-Gruppe folgende Ichnotaxa zusammen: *Dreginozoum* VON DER MARCK 1894, *Halimedides* LORENZ VON LIBURNAU 1902, *Neonereites* SEILACHER 1960, *Nereites* MACLEAY 1839, *Radionereites* GREGORY 1969, und *Scalarituba* WELLER 1899.

Polykampton OOSTER 1869 und *Saerichnites* BILLINGS 1866 zählen sie jedoch nur bedingt dazu. Die Verwandtschaft zwischen *Nereites* und anderen Formen, insbesondere *Neonereites* und *Scalarituba*, wird von vielen Autoren kontrovers diskutiert. Während SEILACHER & MEISCHNER (1965), CHAMBERLAIN (1971), D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987), RINDSBERG (1994), UCHMAN (1995) und MANGANO et al. (2000) davon ausgehen, dass die oben genannten Ichnotaxa nur unterschiedliche Erhaltungsvariationen aufweisen, die nicht durch eine signifikante Änderung des Verhaltens des Erzeugers eintritt (wie z.B. bei zusammengesetzten Spurenfossilien), betrachten HAKES (1976), BENTON (1982a), PICKERILL & HARLAND (1988), FILLION & PICKERILL (1990), PICKERILL (1991), CRIMES & MCCALL (1995) und ORR et al. (1996) diese als separate Ichnotaxa. Auch PFEIFFER (1968) unterteilt die nach SEILACHER (1960) genetisch zusammengehörigen Formen *Nereites* und *Lophoctenium globulare* GÜMBEL 1879 aufgrund ihrer taphonomischen Überlieferung.

***Dreginozoum* VON DER MARCK 1894**

Typichnospezies: 1858 *Serpula beckumensis* VON DER MARCK: 236. [als „Petrefact des oberen Plänerkalkes“ bereits 1853, 404: Taf. 9, Abb. 2, 3, 4 von VON DER MARCK abgebildet]

Diagnose: Schwach gewundener, dünner Strang, bis zu 1mm breit, mit schmalen, ovalen, scheibenförmigen, kantengerundeten Anhängen an beiden Seiten. Diese sind eng aneinander gereiht und leicht schräggestellt, ähnlich einer Geldrolle (leicht verändert nach HÄNTZSCHEL 1975).

Bemerkungen: In dem hier bearbeiteten Material treten zwei unterschiedliche Erhaltungsformen der monospezifischen Gattung *Dreginozoum* auf, die jedoch eindeutig auf nur eine Ichnospezies zurückzuführen sind. Als Vollrelief erhalten, zeigt *Dreginozoum* durch einen medianen Tunnel mit kaffeebohnenförmigen Loben, die den Tunnel um etwa die Hälfte umschließen, seinen vollständigen Habitus. Dieser unterscheidet sich von *Nereites* durch die unterschiedliche Ausbildung von Ober- und Unterseite. Sind, wie zum Beispiel bei *N. jacksoni* EMMONS 1844, jeweils zwei Loben paarweise links und rechts von dem medianen Mittelgang angesetzt, so tritt bei *Dreginozoum* lediglich ein zusammenhängendes Segment auf. In der Aufsicht gleicht diese Struktur jedoch *N. jacksoni* sehr. Ebenfalls weist der

mediane Tunnel bei *Dreginozoum* kein erkennbares Stopfgefüge auf.

Als hypichnischer Abguss an den Unterseiten zeigt *Dreginozoum* je nach Erosionstiefe des Turbidites unterschiedliche Erhaltungsformen. Einmal ist nur der mediale Strang überliefert, ein anderes Mal tritt die Form mit deutlich biserialen Loben auf. Nicht selten zeugt lediglich ein „Druckschatten“ von der Anwesenheit dieses Taxons.

CHAMBERLAIN (1971) beschreibt einzelne *Nereites*-Spezies unterschiedlicher Erhaltung als hypichnische, biseriale Loben oder Pusteln oder auch als epichnische, mediane Furchen mit Loben an beiden Seiten. Ähnliche Formen werden auch von ORR et al. (1996) beschrieben. Im Detail wird dieses Erhaltungsproblem von UCHMAN (1995) bearbeitet; er unterstreicht die Bedeutung eines zentralen Tunnels, umgeben von aufgearbeitetem Sediment, als wichtiges diagnostisches Merkmal (sensu FÜRSICH 1974c). Als akzessorische Merkmale (sensu FÜRSICH 1974c) werden von UCHMAN (1995) unter anderem der Verlauf, die Größe und Ausbildung des zentralen Tunnels und der umgebenden Zone (Form der Loben), die Art der Erhaltung sowie die selektive Überlieferung bestimmter morphologischer Elemente aufgeführt (Abb. 11.12.4.). Seiner Meinung nach sollte die Art der Erhaltung hier keine Grundlage für die Taxonomie auf Gattungsniveau sein, womit *Scalarituba* als jüngeres Synonym betrachtet werden sollte. Auch sollte *Neonereites* nicht als separates Ichnotaxon angesehen werden, weil es nach D'ALESSANDRO (1980) sowie UCHMAN (1995) eine besondere Erhaltung verschiedener Ichnotaxa wie zum Beispiel *Nereites* oder auch *Hormosiroidea* darstellt. Übergangsformen von *Nereites* zu *Neonereites* werden unter anderem von DELGADO (1910) und von LUDWIG (1869) als Gattung *Delesserites* bezeichnet. Übergänge von *Scalarituba missouriensis* SEILACHER und *Neonereites uniserialis* SEILACHER sind in den Arbeiten von CHAMBERLAIN & CLARK (1973) und TURNER & BENTON (1984) dargestellt. Als einen der Hauptgründe für die Differenzierung von *Nereites*, *Neonereites* und *Scalarituba* nennt PICKERILL (1991) die extreme Seltenheit einer Erhaltung der diagnostischen Merkmale dieser Gattungen in einer einzelnen Form. Zudem sind seiner Meinung nach nicht alle Ichnospezies von *Neonereites* ohne Probleme in *Nereites* oder *Scalarituba* unterzubringen. Auch bereitet die Rekonstruktion der internen Morphologie häufig Probleme. Nicht zuletzt könnte die Zusammen-

führung oben genannter Ichnotaxa zu Doppeldeutigkeiten führen.

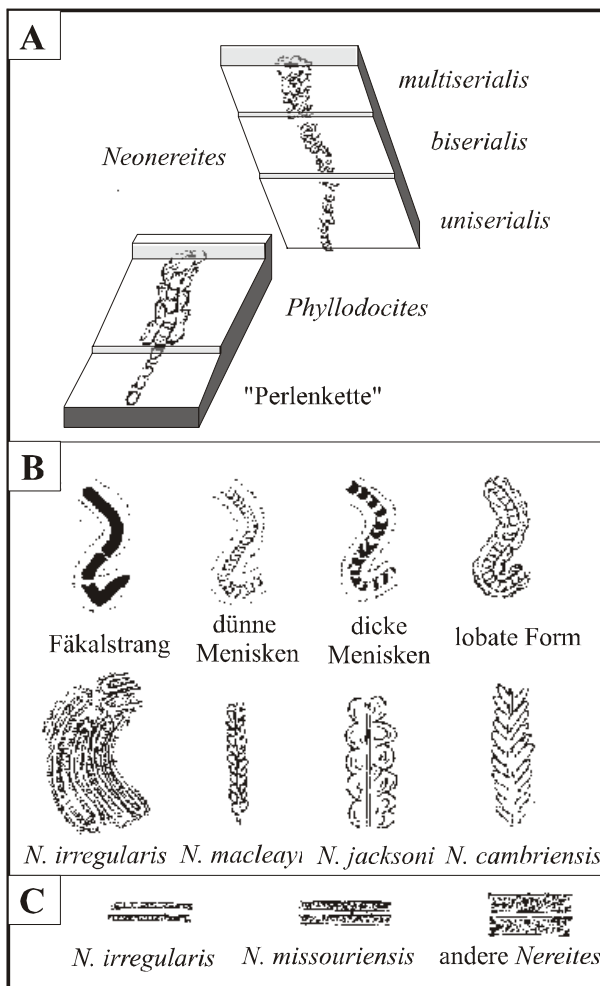


Abb. 11.12.4.: Erhaltungsvarianten von *Nereites*. **A:** Erhaltungsform von *Neonereites* mit Übergängen zu *Neonereites* und *Phyllocytes/Nereites*. **B:** Ausgewählte Beispiele von *Nereites*. **C:** Proportionen von zentralem Tunnel/Strang und aufgearbeiteter Zone (aus UCHMAN 1995, nach Vorlagen von CHAMBERLAIN 1978b, MARINSCH & FINKS 1982 und BENTON 1982b).

CHAMBERLAIN (1971) und CHAMBERLAIN & CLARK (1973) beschreiben *Scalarituba missouriensis* (= *Nereites missouriensis* sensu UCHMAN 1995) sowohl mit deutlichen ausgeprägten (=erhaltenen) externen Loben (CHAMBERLAIN 1971) als auch ohne eine erkennbare aufgearbeitete Zone, wobei sie im letztgenannten Beispiel die besondere Verwandtschaft zu *Taenidium* verdeutlichen. D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987), KEIGHLEY & PICKERILL (1994), UCHMAN (1995) und SCHLIRF (2000) unterstreichen ebenfalls die gemeinsamen Merkmale von *Nereites* und *Taenidium*. Polierte Anschliffe können laut SCHLIRF (2000) in problematischen Fällen eine falsche Identifikation vermeiden.

Zuletzt zeigen MANGANO et al. (2000), dass taphonomische Aspekte signifikante Informationen über Paläoökologie, Sedimentologie oder Stratigraphie geben, jedoch keine Bedeutung für die Ichnotaxonomie haben sollten. Auch sie beobachten Übergänge von einer *Neonereites uniserialis*-Erhaltung zu einer *Nereites*-Erhaltung. Eine Übersicht über die derzeit gültigen *Nereites*-Arten stellen MANGANO et al. (2000) vor.

Wie erwähnt, treten grundsätzlich zwei Erhaltungsformen von *Dreginozoum* in der untersuchten Schichtenfolge auf. Als postturbiditisch bzw. postdebrisches Vollrelief zeigt *Dreginozoum* nahezu immer die gleiche Ausbildung. Taphonomisch bedingte Übergangsformen fehlen. Unterschiedliche Erosionstiefen turbiditischer Schüttungen bedingen an präsedimentären *Dreginozoum* differenzierbare Erhaltungstypen, die im Einzelnen verschiedene Taxa dokumentieren könnten. Dennoch sind alle Erhaltungstypen eindeutig auf die postsedimentäre „Grundform“ zurückzuführen.

Dreginozoum beckumensis VON DER MARCK 1858

(Taf. V, Abb. 3, Abb. 4; Taf. X, Abb. 1, Abb. 2, Abb. 5.)

- 1853 Petrefact des oberen Plänerkalkes - VON DER MARCK: 404: Taf. 9, Abb. 2, 3, 4.
- * 1858 *Serpula beckumensis* - VON DER MARCK: 236
- * 1894 *Dreginozoum nereitiforme* - VON DER MARCK: 6, Taf. 1, Abb. 1-6
- 1964 „*Nereites*“ sp. VON DER MARCK (Oberseite) - GIERS: 289, Taf. 8, Abb. 4.
- 1964 *Dreginozoum nereitiforme* VON DER MARCK - HÄNTZSCHEL: 297: Taf. 2, Abb. 1-5.
- 1975 *Dreginozoum* VON DER MARCK, 1894 - HÄNTZSCHEL: W184, Abb. 107, 2a, b.
- ? 1981 *Dreginozoum nereitiforme* VON DER MARCK, 1894 - D'ALESSANDRO: 530, Taf. 41, Abb. 1.

Diagnose: Wie für das Ichnogenus.

Material: Zahlreich in den Unteren Beckum-Schichten, insbesondere in den Möller- und Nünningsbänken (P34563A, P34564, P34571, P34573, P34623A, P34649A).

Beschreibung: Gewundene, bogenförmige, zum Teil U-förmig verlaufende Gänge, die an ihrer Oberseite aus einem zentralen, meist etwa 1mm breiten Strang mit beiderseits gegenüberliegenden ovalen, leicht erhabenen Anhängen aufgebaut sind. Diese Anhänge bilden gleichbleibend große, kaffeebohnenförmige, bis zu 1,5cm breite gerundete Körper, die unterhalb des Stranges direkt und regelmäßig, leicht schräg gestellt aneinandergereiht sind. Somit sind Ober- und Unterseite

unterschiedlich ausgebildet. Die unverzweigten Stränge können insgesamt mehrere Dezimeter lang sein und verlaufen im Allgemeinen unregelmäßig gewunden. Streng geführte Mäander treten nicht auf. Insgesamt liegt *Dreginozoum beckumensis* in verschieden großen Exemplaren vor, wobei die Bandbreite der Gesamtdurchmesser zwischen 0,5 und 2,5cm variiert. Einzelne Gänge weisen bei gleichen Größenverhältnissen zwischen zentralem Strang und angehängten kaffeebohnenförmigen Körpern (Loben) jedoch immer einen gleichbleibenden Durchmesser auf. An verwitterten Gängen zeigt sich, dass die einzelnen kaffeebohnenförmigen Loben eine interne, horizontale Lagenstruktur (Stopfgefüge) aufweisen (Abb. 11.12.5.). Gleiches beobachtet schon VON DER MARCK (1853, Abb. 2; 1894, Abb. 5) in anpolierten und mit Salzsäure angeätzten Exemplaren. Im Dünnschliff lässt sich kein signifikanter Materialwechsel zwischen Spur und umliegendem Gestein beobachten. Nahezu vollständig aus Calcisphaeren aufgebaut, zeigt sich das Material im Vergleich zum umgebenden Gestein fester und weist einen geringeren Tongehalt und somit einen höheren CaCO_3 -Anteil auf. Neben der oben geschilderten Ausbildung, die vorwiegend in den Debriten zu beobachten ist, tritt, wie einleitend erwähnt, eine weitere Erhaltungsform als Hyporelief an der Unterseite von Deel- und Kiebitzbank auf (P34564). Hier ist *D. beckumensis* meistens nur durch einen dunklen Schatten überliefert, der insbesondere bei nasser Witterung deutlich zu erkennen ist. Gelegentlich tritt ein schwacher Halbabbguss der Form auf; medialer Strang und die äußeren ovalen Anhänge, wie sie als typische Form in der Aufsicht zu sehen sind, bilden hier ein konkaves Hyporelief.

D. beckumensis ist auf die Unteren Beckum-Schichten beschränkt und ist dort mit *Palaeophycus*, *Planolites*, *Spongeliomorpha*, *Thalassinoides* und *Monticulichnus* vergesellschaftet.

Bemerkungen: *Dreginozoum beckumensis* wird erstmals von VON DER MARCK (1853) aus „Schichten mit *Belemnites mucronatus*“ in der Nähe von Dolberg bei Hamm beschrieben. In dieser Arbeit noch nicht als *Dreginozoum beckumensis* bezeichnet, weist VON DER MARCK auf eine gewisse Ähnlichkeit dieser Form zu *Nereites* hin. Später fand er die gleiche Form in den Beckum-Schichten und bezeichnete sie als *Serpula beckumensis* n. sp. (VON DER MARCK 1858).

In einer eigens diesem Fossil gewidmeten Arbeit benannte er es erneut und gab ihm den Namen

Dreginozoum nereitiforme (VON DER MARCK 1894). Er verglich *D. beckumensis* (= *D. nereitiforme*) mit einer von GEINITZ (1883) als *Gyrochorte sulcata* dargestellten Form aufgrund ähnlich ausgebildeter Oberseiten. Ungeklärt bleibt jedoch die Struktur der Unterseiten der von GEINITZ aus den Septarienton Mecklenburgs beschriebenen Spur. *Dreginozoum nereitiforme* VON DER MARCK 1894 ist somit jüngeres Synonym zu *Serpula beckumensis* VON DER MARCK 1858 und gleicht der Struktur, die VON DER MARCK noch ohne formellen Namen im Jahre 1853 abbildet. Da es sich bei diesem Taxon jedoch einwandfrei nicht um eine *Serpula* handelt, ist der Name *Dreginozoum beckumensis* (VON DER MARCK 1858) valid.

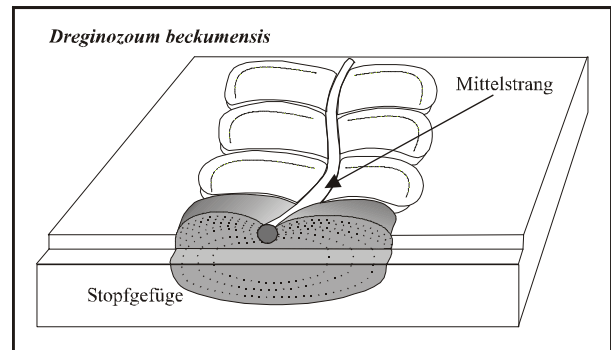


Abb. 11.12.5.: *Dreginozoum beckumensis*: Rekonstruktion des internen Stopfgefüges einzelner kaffeebohnen-förmiger Loben.

Interpretation: *Dreginozoum beckumensis* wird, wie schon gesagt von VON DER MARCK zunächst als *Serpula*, später als Rest eines unbekanntes Weichtieres gedeutet. HÄNTZSCHEL (1964) sieht in der Form Laichkapselschnüre eines Prosobranchiers. Keine dieser Interpretationen ist zufriedenstellend. Zwar zeigen rezente Laichkapselschnüre einen vergleichbaren Habitus ähnlich der vorliegenden Struktur, dennoch deuten einige signifikante Merkmale auf die aktive Erzeugung dieser Spur durch benthonische Infauna hin.

Auffällig ist, dass *D. beckumensis* im Sedimentkörper einheitlich orientiert ist und vornehmlich an den Grenzflächen zwischen Kalkbänken und Mergelpartien auftritt. Würde es sich bei dieser Struktur um Laichkapselschnüre handeln, so wäre eine immerzu gleichartige Einbettung eher unwahrscheinlich, da möglicherweise bereits geringe Strömungen Drehungen hervorrufen könnten, die sich in unterschiedlich orientierten Strängen nieder-schlagen müssten. Desweiteren treten weder auffällige Gangwandungen noch interne Strukturen auf, die eine Deutung dieser

Gebilde als Laichkapselschnüre rechtfertigen. Im Gegenteil, in stark angewitterten oder angeätzten Exemplaren lässt sich innerhalb der kaffeebohnenförmigen Körper ein Stopfgefüge nachweisen. Zusätzlich deutet der Materialwechsel zwischen Gang und umliegendem Gestein auf eine aktive Kornsorrierung durch den Erzeuger hin. Innerhalb des medialen Stranges tritt jedoch keine weitere, makroskopisch erkennbare Stopfstruktur auf. Das gehäufte Auftreten von *D. beckumensis* an Schichtgrenzen spiegelt die Strategie eines Sedimentfressers wider, diese Flächen, die häufig durch einen erhöhten Anteil an verwertbaren Nährstoffen gekennzeichnet sind, intensiv auszubeuten.

Wie schon aus den Bemerkungen zu entnehmen ist, zeigt *Dreginozoum* hinsichtlich seiner Morphologie und Ethologie eine direkte Verwandtschaft zu den Spurenfossilien der *Nereites*-Gruppe. WETZEL & UCHMAN (2001) zeigen, dass der *Nereites*-Erzeuger stratifizierte Substrate bevorzugt. Er folgt Laminae oder Lagen, welche reich an Nährstoffen sind. Neben der sedimentären Laminierung tritt in geschichteten Sedimenten zudem eine geochemische Stratifikation auf, an der sich der *Nereites*-Erzeuger chemotaktisch orientiert. Nach der Ablagerung eines Turbidites bildet sich häufig eine neue Redoxgrenze aus. Sie ist gekennzeichnet durch eine extrem hohe mikrobakterielle Aktivität, da bestimmte Mikroben durch den geochemischen Gradienten, insbesondere an der Mn-Reduktionszone und an der Redoxgrenze, hervorragende Lebensbedingungen vorfinden. Diese Grenze kann durch das gehäufte Vorkommen von *Pascichnia* wie *Nereites*, *Scolicia* oder *Dreginozoum*

dokumentiert sein. Der *Nereites*-Erzeuger hält keine offene Verbindung zur Wassersäule, so dass er in einem durchlüfteten Environment oberhalb der Redoxgrenze lebt (dysaerobisch).

11.12.4. *Cosmorhaphe*-Gruppe

Diese von SEILACHER (1977) aufgestellte Gruppe beinhaltet regelmäßige, kontinuierliche, unverzweigte Mäander. Zu dieser Gruppe zählen neben *Cosmorhaphe* auch *Flexorhaphe* sowie *Cochlichnus* HITCHCOCK 1858 (UCHMAN 1995).

Cosmorhaphe FUCHS 1895

Typichnospezies: *Helminthopsis sinuosa* AZPEITIA MOROS (1933): 45, Abb. 24b (subsequente Designation HÄNTZSCHEL 1975).

- 1895 *Cosmoraphe* (falsch geschrieben) - FUCHS: 395.
- 1895 *Cosmorhaphe* - FUCHS: 447 (auf dieser Seite zwei mal richtig geschrieben).
- 1935 *Spiroraphe* - ABEL: Abb. 263.

Diagnose: Unverzweigte, graphoglyptide Gänge mit zwei Mäander-Ordnungen oder Undulationen (SEILACHER 1977).

Bemerkungen: Zwar illustrierte FUCHS (1895, Pl. 6 Fig. 1) eine vollständige Form von *Cosmorhaphe*, er stellt aber keine neue Art inklusive Diagnose auf. Daher schlägt HÄNTZSCHEL (1975) *Cosmorhaphe* (= *Helminthopsis*) *sinuosa* AZPEITIA MOROS 1933 als Typ-Ichnospezies vor. Somit ist der Name *Cosmorhaphe* valid. Zwar unterscheidet sich diese Form durch eine höhere Unregelmäßigkeit und geringere Amplitude der Mäanderführung und



Abb. 11.12.6.: Unvollständiges Bruckstück mit *Cosmorhaphe* isp. (P34582; Steinbruch Elsa).

entspricht damit nicht genau der Originalbeschreibung von FUCHS (1895), dennoch beinhaltet *C. sinuosa* AZPEITIA MOROS 1933 alle taxonomischen Merkmale dieser Gattung (SEILACHER 1977). PFEIFFER (1968) beschreibt mit *Cosmorhapse timida* eine Art, die durch „lang hingezogene Äste der Spurbahn thigmotaktische Fühlung halten“. In diesem Fall bilden aber nur einzelne Teile der Spur Mäander. Weitere Spezies werden unter anderem von KSIAŹKIEWICZ (1977) vorgestellt.

Cosmorhapse isp.

(Taf. VII, Abb. 1, Abb. 3; Taf. X, Abb. 3.)

Material: Ein Exemplar, 6. Landbank (Abb. 11.12.6.), Steinbruch Elsa (P34582); eine Beobachtung im Steinbruch Finkenberg (Abb. 11.12.7.).

Beschreibung: An dem Bruchstück aus der 6. Landbank weist *Cosmorhapse isp.* insgesamt 8 Mäanderwindungen der ersten Ordnung und eine der zweiten Ordnung auf (Abb. 11.12.6.). Aufgrund der unvollständigen Überlieferung kann keine spezifische Zuordnung dieses Fundes vorgenommen werden.

Im aufgefahrenen Schutt des Steinbruches Finkenberg wurde eine weitere, mit *Cosmorhapse* vergleichbare Form an der Unterseite der 6(?) Landbank gefunden. Mäanderwindungen mit meist hufeisenförmigen Loben, deren maximale Breite in den Umbiegungen liegt, deuten auf *Cosmorhapse* hin. Leider sind hier nur Mäanderwindungen der ersten Ordnung zu erkennen, die in einzelnen losen Windungen auftreten (Abb. 11.12.6.). Eine zweifelsfreie Bestimmung ist somit nicht möglich. Insgesamt liegen die zu beobachtenden Gänge parallel der Paläoströmung des Turbiditstromes. Im vorliegenden Fall ist die dargestellte Spur auf einen tiefer erodierten Abschnitt an der Schichtunterseite beschränkt und stellt eventuell nur einen Ausschnitt eines weitaus vielschichtigeren Spurenfossils dar.

Kreisförmige sowie kurze zwischengeschaltete, hakenförmige Gangfragmente könnten, einzeln betrachtet, mit Schleifmarken verwechselt werden, wie sie zum Beispiel von Fischwirbelkörpern erzeugt werden (vgl. PETTIJOHN & POTTER 1964, Taf. 68).

Dennoch handelt es sich hier zweifelsfrei um ein Spurenfossil, da die zwar kurzen, aber in sich geschlossenen hufeisenförmigen Windungen eindeutig den Charakter eines Graphoglypten belegen.

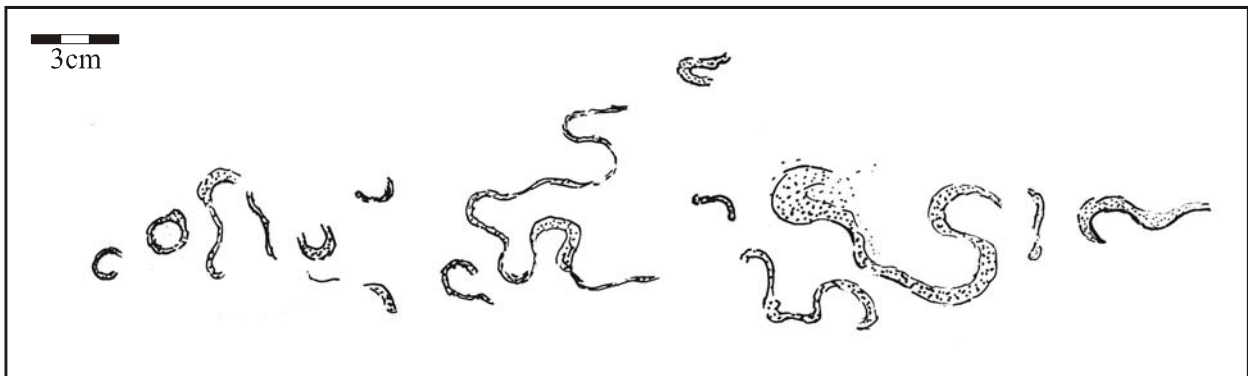


Abb.11.12.7.: Skizze von *Cosmorhapse isp.* (Steinbruch Finkenberg).

Als konvexes Hyporelief erreichen die Amplituden der Mäander erster Ordnung bei einer relativ konstanten Amplitudenbreite eine Amplitudenhöhe von 15-23mm. Der Gangdurchmesser variiert von 3-7mm, wobei in den Umbiegungen die maximale Breite erreicht wird. Zudem zeigt der glatte, unverzweigte Gang keine einheitliche morphologische Form, sondern ist an den Innenwindungen leicht angeschrägt und an den Außenwindungen steil abfallend. Aufgrund der Größe und relativ hohen Amplitude könnte diese Form entweder als *C. helminthopsidea* SACCO 1888 oder als *C. lobata* SEILACHER 1977 bezeichnet werden.

Interpretation: *Cosmorhapse* kommt als Graptoglyptid vor allem in „Flysch“-Ablagerungen seit dem Ordovizium vor (HÄNTZSCHEL 1975), älteste Formen treten bereits im Kambrium auf (NARBONNE et al. 1987). Spuren, die eine mit *Cosmorhapse* vergleichbare Morphologie zeigen, sind von EKDALE & BERGER (1978) aus flachen Stockwerken in Tiefseesedimenten von über 4000 Meter beschrieben worden. Laut KSIAŹKIEWICZ (1977) handelt es sich bei *Cosmorhapse* um Bewegungsspuren, Weidespuren oder Fressbaue eines wurmartigen Organismus oder eines Gastropoden.

Bei einem Exemplar wird der mäandrierende Gang durch kleine Strömungsmarken unterbrochen. Desweiteren zeigen die Innenwindungen und Außenwindungen des Ganges typische Anzeichen einer Strömungserosion, die zu kolkartigen Ausspülungen in diesen Bereichen führte (asymmetrischer Gangdurchmesser). Dies untermauert die prä-turbiditische Anlage dieses Graphoglypten und dessen offene Bauweise. Dass diese komplexe Spur nicht das Resultat einer recht schnellen Bewegung eines hoch vagilen Organismus ist, wird durch die hohe Amplitude sowie durch die Mäander mehrerer Ordnung nahezu ausgeschlossen. Diese Struktur zeigt also ein offenes System in einem flachen Stockwerk an, welches durch einen Turbidit freigelegt wurde. Solch ein System erlaubt dem Bewohner wiederholte Besuche und bietet durch die Vielzahl an Windungen eine ständige Durchspülung und erfüllt daher alle Anforderungen für eine Anbaukultur (EKDALE et al. 1984a).

***Flexorhapse* n. igen.**

Typichnospezies: *Helminthoida japonica*, - TANAKA 1970: 54, Taf.10, Abb. 2.

Derivatio nominis: flexuous (lat.): gebogen

1995 *Helminthorhapse* SEILACHER 1977 - UCHMAN: 40.

1998 *Helminthorhapse* SEILACHER 1977 - UCHMAN: 175.

Diagnose: Unverzweigtes Spurenfossil mit kleinem Gangdurchmesser und eng geführten Mäandern erster Ordnung und großer Amplitude. Im Allgemeinen als konvexes Hyporelief erhalten (nach SEILACHER 1977 und UCHMAN 1995).

Bemerkungen: SEILACHER (1977) stellt für unverzweigte glatte Gänge, die als eng geführte Mäander verlaufen, die Gattung *Helminthorhapse* auf. Er weist diesem Ichnogenus explizit die Typichnospezies *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL 1851 zu. Der Holotyp von *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL ist während des zweiten Weltkrieges zerstört worden. Nach den Originalzeichnungen SCHAFFHÄUTL's ist eine Erhaltung als Epirelief anzunehmen. In dieser Zeichnung ist an einigen Stellen eine Umgebung-zone mit aufgearbeitetem Sediment angedeutet, so dass *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL 1851 eine Erhaltungsvariante von *Helminthoida irregularis* SCHAFFHÄUTL 1851 darstellt (UCHMAN 1995). Der Holotyp von *Helminthoida irregularis* SCHAFF-

HÄUTL weist nach UCHMAN (1995) alle diagnostischen Merkmale von *Nereites* auf, wobei dicht gepackte regelmäßig verlaufende Mäander in einigen Teilen des Ganges mit *Helminthoida labyrinthica* HEER 1865 identisch sind und somit beide als *Nereites irregularis* SCHAFFHÄUTL 1851 zu bezeichnen sind. Hieraus ergibt sich, dass sowohl die Ichnospezies *Helminthoida crassa*, *Helminthoida irregularis* und *Helminthoida labyrinthica* als auch das Ichnogenus *Helminthorhapse* synonym zu *Nereites* sind (vgl. UCHMAN 1995).

Auch SEILACHER (1977) unterstreicht die Synonymie zwischen *Helminthorhapse labyrinthica* und *Nereites* aufgrund der Kombination einer mit Fäkalmaterial verstopften, zentralen Röhre und eines aufgearbeiteten Hofes. Aufgearbeitetes Sediment außerhalb der Mäander, wie bei *Helminthoida labyrinthica* (= *Nereites irregularis*), ist nach SEILACHER (1977) bei *Helminthorhapse* nicht zu beobachten; auch stoßen die einzelnen mäandrierenden Gänge nicht gegeneinander. So weisen die Beschreibungen und Abbildungen SEILACHER's zwar eine neue Ichnogattung aus, die aber durch den fehlenden bzw. unkorrekt gewählten Holotyp synonym zu *Nereites* ist.

Die Trennung von *Helminthoida* SCHAFFHÄUTL 1851 und *Helminthorhapse* SEILACHER 1977 wird auch in den Arbeiten von CRIMES et al. (1981), CRIMES & ANDERSON (1985), CRIMES & CROSSLEY (1991) sowie MCCANN (1993) kontrovers diskutiert.

Aufgrund der oben beschriebenen Problematik schlägt UCHMAN (1995) *Helminthorhapse japonica* (TANAKA 1970) als Typichnospezies für *Helminthorhapse* SEILACHER vor. Da es nicht zulässig ist, zum zweiten Mal eine Typichnospezies zu definieren, bleibt *Helminthorhapse* weiterhin synonym zu *Nereites*. Für unverzweigte Gänge mit kleinem Gangdurchmesser und eng geführten Mäandern erster Ordnung und großer Amplitude wird deshalb mit *Flexorhapse* eine neue Ichnogattung vorgestellt. Typichnospezies ist *Flexorhapse japonica* (TANAKA 1970).

Die Regelmäßigkeit in der Mäanderführung, die Distanz zwischen einzelnen Mäandern, das Auftreten oder Fehlen einer Bauchung in den gekurvten Abschnitten der Mäander stellen nach SEILACHER (1977) wichtige Kriterien zur Einstufung von *Flexorhapse* dar. Neben den von SEILACHER (1977) als *Helminthorhapse* vorgestellten Spezies stellt *Flexorhapse miocenica* (SACCO), von KSIĄŻKIEWICZ (1977) als *Helminthoida* re-definiert, eine weitere gültige Art dar (UCHMAN 1995).

***Flexorhapse crassa* (HERR 1877)**

(Taf. VII, Abb. 2; Taf. VIII, Abb. 6; Taf. IX, Abb. 4.)

- non 1851 *Helminthoida crassa* SCH. - SCHAFFHÄUTL: 142, Taf. 9, Abb. 11.
- partim*1877 *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL - HEER: 167, Taf. 68, Abb. 1, 2, 5. [non Taf. 68, Abb. 3, 4. = *Nereites irregularis* (SCHAFFHÄUTL 1851)]
- 1959 *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL - SEILACHER: 1068, Abb. 5.
- non 1970 *Helminthoida* (?) aff. *molassica* HEER - KSIAŹKIEWICZ: 298, Abb. 2j.
- 1970 *Helminthoida crassa* - KSIAŹKIEWICZ: 296, Abb. 2d-f.
- partim 1977 *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL - KSIAŹKIEWICZ: 159: Taf. 21, Abb. 3, 5; Text-Abb. 34b-c, f, h, k-n, q-r [non Taf. 21, Abb. 4, 6-8, Text-Abb. 34d-e, g, i, o, p, s = *Flexorhapse japonica*, Text-Abb. 21j = *Flexorhapse* isp.]
- 1977 *Helminthorhapse crassa* (SCHAFFHÄUTL) - SEILACHER: 300, Abb. 3h.
- 1985 *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL - CRIMES & ANDERSON: 312, Abb. 7.1, 7.2.
- 1991 *Helminthorhapse crassa* (SCHAFFHÄUTL) - LESZCZYŃSKI & SEILACHER: 297, Abb. 3, 5, 6, 8.
- non 1994 *Helminthorhapse crassa* SCHAFFHÄUTL - CRIMES & FEDONKIN: 80, Abb. 6d.
- * 1995 *Helminthorhapse flexuosa* isp. n. - UCHMAN: 40, Taf. 11, Abb. 5-7.
- 1998 *Helminthorhapse flexuosa* UCHMAN 1995 - UCHMAN: 175, Abb. 80.

Diagnose: *Flexorhapse* mit relativ tiefen, häufig unregelmäßig und schlecht geführten Mäandern, ohne Bauchungen in den kurvigen Abschnitten (UCHMAN 1995).

Material: Häufig; Landbank 6 (P34650A, P34559A, P34577, P34578, P34589, P34593A).

Bemerkung: Erstmals beschreibt HEER (1877 Taf. 68, Abb. 1, 2, 5.) einige mäandrierende Gänge in Hyporelieferhaltung ohne aufgearbeiteten Hof als *Helminthoida crassa* (= *Flexorhapse crassa*). Den gleichen Namen benutzt er auch für andere Spuren, die aber *Nereites* zugehörig sind (Taf. 68, Abb. 3, 4.).

Für gewundene Gänge ohne aufgearbeiteten Hof benutzt KSIAŹKIEWICZ (1977) ebenfalls den Namen *Helminthoida crassa* (sensu *Helminthorhapse* UCHMAN 1995). Er verwendet *H. crassa* im gleichen Sinne wie HEER (1877 Taf. 68, Abb. 1, 2, 5).

Für einen Teil der als konvexes Hyporelief erhaltenen Spuren, die von KSIAŹKIEWICZ (1977) als *Helminthoida crassa* SCHAFFHÄUTL und von SEILACHER (1977) als *Helminthorhapse crassa* bezeichnet werden, führt UCHMAN (1995) die Ichnospezies *Helminthorhapse flexuosa* ein. Diese Art stellt aber aus den oben dargelegten Gründen

jedoch ein Synonym von *Helminthoida crassa* sensu HEER (1877, Taf. 68, Abb. 1, 2, 5.) dar. Der Artname *crassa* bildet ungeachtet seiner teilweisen Synomie zu *Nereites irregularis* innerhalb der neuen Gattung *Flexorhapse* eine gültige Ichnospezies.

Flexorhapse japonica unterscheidet sich durch die enge Mäanderführung und durch Ausbauchungen in den Wendungen von *Flexorhapse crassa* (UCHMAN 1995).

Beschreibung: Konkave, hypichnische, mäandrierende Gänge mit etwa 1-2mm Durchmesser, in einzelnen Individuen jedoch gleich bleibend, wobei in den U-förmigen Windungen häufig eine Vergrößerung des Gangdurchmessers auftritt. Diese Verdickungen kommen relativ oft nur an einer Seite (entweder an der sich nach links oder der nach rechts drehenden Windungen) der Mäanderwindungen vor. Diese Struktur kann unter Umständen auf verschiedene Erhaltungszustände zurückzuführen sein. Selbst geringfügige Unterschiede der Erosionstiefe eines Turbidites, wie sie zum Beispiel an Strömungsmarken, Kolken oder Rippeln auftreten, können im Ausguss Variationen des Gangdurchmessers anzeigen. Auffällig bleibt jedoch die Tatsache, dass eine Vergrößerung des Gangdurchmessers nur in den Mäanderwindungen verkörpert wird.

Die Amplitude der Gänge beträgt ca. 4cm, wobei diese recht einheitlich eingehalten wird. In der Regel liegen die Mäander ein bis höchstens drei Gangdurchmesser auseinander, rücken jedoch nicht selten bis auf einige Zehntel Millimeter aneinander heran (Mundweite). Die Windungsbreite (Bodenweite) reicht von 3-5mm. In seltenen Fällen scheinen einzelne Windungen verzweigt zu sein. Da dies jedoch eher untergeordnet auftritt, soll es hier kein taxonomisches Kriterium sein. Interessant ist, dass die Mäander häufig senkrecht zur Schüttungsrichtung verlaufen.

Interpretation: *Flexorhapse crassa* wird ab dem Unteren Kambrium aus Flachwasser-sedimenten beschrieben (CRIMES & ANDERSON 1985). Aus rezenten Tiefseebecken sind Fotografien vergleichbarer Spuren bekannt, die möglicherweise Enteropneusten zugeordnet werden können (EWING & DAVIS 1967). Ähnliche Abbildungen werden von JOHNSON et al. (1971) aus dem Atlantik vorgestellt.

Nach UCHMAN (1995) ist *Flexorhapse* auf die flacheren Stockwerke beschränkt. *Nereites irregularis* wird vornehmlich von Sedimentfressern in mittleren Stockwerken angelegt.

11.13. Netzwerke

Diese Gruppe ist durch regelmäßige und unregelmäßige Netzwerke wie *Paleodictyon* MENEHINI 1850 oder *Megagraption* KSIAŹKIEWICZ 1968 charakterisiert.

11.13.1. Unregelmäßige Netzwerke

In dieser Gruppe sind unregelmäßig aufgebaute Netzwerke wie z.B. *Megagraption* vereint.

Megagraption KSIAŹKIEWICZ 1968

Typichnospezies: *Megagraption irregulare* n. „sp.“
KSIAŹKIEWICZ: 5, Text-Abb. 3.

Diagnose: Spurenfossilien, die gewöhnlich als hypichnische, irreguläre Netzwerke überliefert sind (UCHMAN 1998).

Bemerkungen: Sowohl SEILACHER (1977) als auch KSIAŹKIEWICZ (1977) definieren *Megagraption* als hypichnische, mäandrierende, schwach gewundene bandförmige Gänge mit lateralen Ästen, die Netze aus unregelmäßigen, nicht immer geschlossenen Polygonen aufbauen. Die von den genannten Autoren aufgeführte Mäanderform ist jedoch bei den von ihnen dargestellten Exemplaren nicht immer erkennbar (UCHMAN 1998). Einige der von ihnen abgebildeten Spezies zeigen zwar zum Teil mäanderartige Abschnitte, dennoch ist insbesondere in vollständig überlieferten Exemplaren nicht selten ein unregelmäßiges Netzwerk zu erkennen. Besonders die von KSIAŹKIEWICZ (1977) als *Protopaleodictyon submontanum* beschriebene Form zeigt eine deutliche Tendenz zur Bildung von geschlossenen, unregelmäßigen Maschen und wird daher in die Gattung *Megagraption* integriert. Die strenge Mäanderführung eines Hauptganges wie etwa bei *Protopaleodictyon incompositum* ist nicht erkennbar. Somit unterscheidet sich *Megagraption* von *Protopaleodictyon* zum einen durch seine geschlossenen Maschen oder die Tendenz solche zu bilden; zum anderen durch die fehlende Mäanderführung bzw. durch die Ausbildung von unvollständigen Mäandern (vgl. UCHMAN 1998).

Mit *Pseudopaleodictyon hartungi* definiert PFEIFFER (1968) auf der Grundlage der von GEINITZ (1867) als *Palaeophycus hartungi* beschriebenen Form eine mit *Megagraption* vergleichbare Spur, die sich durch überkreuzende Gänge, angeordnet in extrem unregelmäßigen Polygonen unterschiedlicher Niveaus, von *Megagraption* unterscheidet. Gleiches gilt für die kambrische Form *Multina magna*, die wie

Pseudopaleodictyon ebenfalls durch überkreuzte Gänge gekennzeichnet ist (ORLOWSKI 1968). Trotzdem stellen PEMBERTON & FREY (1982) sowie HÄNTZSCHEL (1977) *Pseudopaleodictyon* zu *Protopaleodictyon*.

Squamodictyon VIALOV & GOLEV 1966, eine weitere netzwerkartige Struktur, ist durch variable, drei- bis vierseitige Netze gekennzeichnet, deren Umriss denen von Fischeschuppen ähnelt. Solch eine Ausbildung ist bei *Megagraption* nicht zu beobachten.

Die Verwandtschaftsverhältnisse von *Olenichnus* FEDONKIN 1985 zu *Megagraption* werden von JENSEN (1997) ausführlich diskutiert. Die von FEDONKIN (1985) und JENSEN (1997) beschriebenen Formen zeigen alle Merkmale (Verzweigungsmuster, unregelmäßig ausgebildete Maschen), die in der hier vorgestellten Definition von *Megagraption* gegeben sind. Lediglich der Überlieferungszustand als postturbiditisches, konkaves Hyporelief kann als Grundlage für die Trennung von *Olenichnus* und *Megagraption* dienen. Vertikal zur Sedimentoberfläche verlaufende Gänge treten bei *Olenichnus* meist als Knöpfe auf (JENSEN 1997). Eine direkte Verbindung dieser vertikalen Komponenten mit dem horizontal liegenden Netzwerk ist in den kambrischen Sedimenten nur selten zu beobachten (JENSEN 1997). Vertikale Schächte, die das flach liegende Netzwerk mit der Wassersäule verbunden haben könnten, zeigen sich im vorliegenden Material bei *M. irregulare* in der 8. Landbank. Meist an den Verzweigungspunkten gelegen, sind auch sie mit dunklem Material des der 8. Landbank aufliegenden Turbidites verfüllt. Die Kürze dieser Schächte wird möglicherweise durch die erosive Wirkung des Turbidites oder durch Kompaktion hervorgerufen. Erstgenanntes Kriterium scheint aufgrund der geringen Mächtigkeit des Turbidites eine eher untergeordnete Rolle gespielt zu haben.

JENSEN (1997) beschreibt zudem sekundäre sukzessive Verzweigungen, die er auf erneute Aufarbeitung von kollabierten oder passiv verfüllten Gangabschnitten zurückführt. Die von ihm beschriebene grobkörnige Verfüllung einiger Gangabschnitte weist auf eine solche passive Verfüllung hin. Dieser Erhaltungszustand zeigt sich auch in den Beckum-Schichten. Sukzessive sekundäre Verzweigungen treten dagegen nicht auf. *Megagraption irregulare* ist am Top der 8. Landbank mit zwei Varianten überliefert. Durch die Verfüllung von dunklem, gröberem, gradiertem Material eines nur wenige Millimeter mächtigen Turbidit zeigt sich die netzartige Gangstruktur zum einen als dunkler, mit grobkörnigem Detritus verfüllter Gang, zum anderen als (rezent

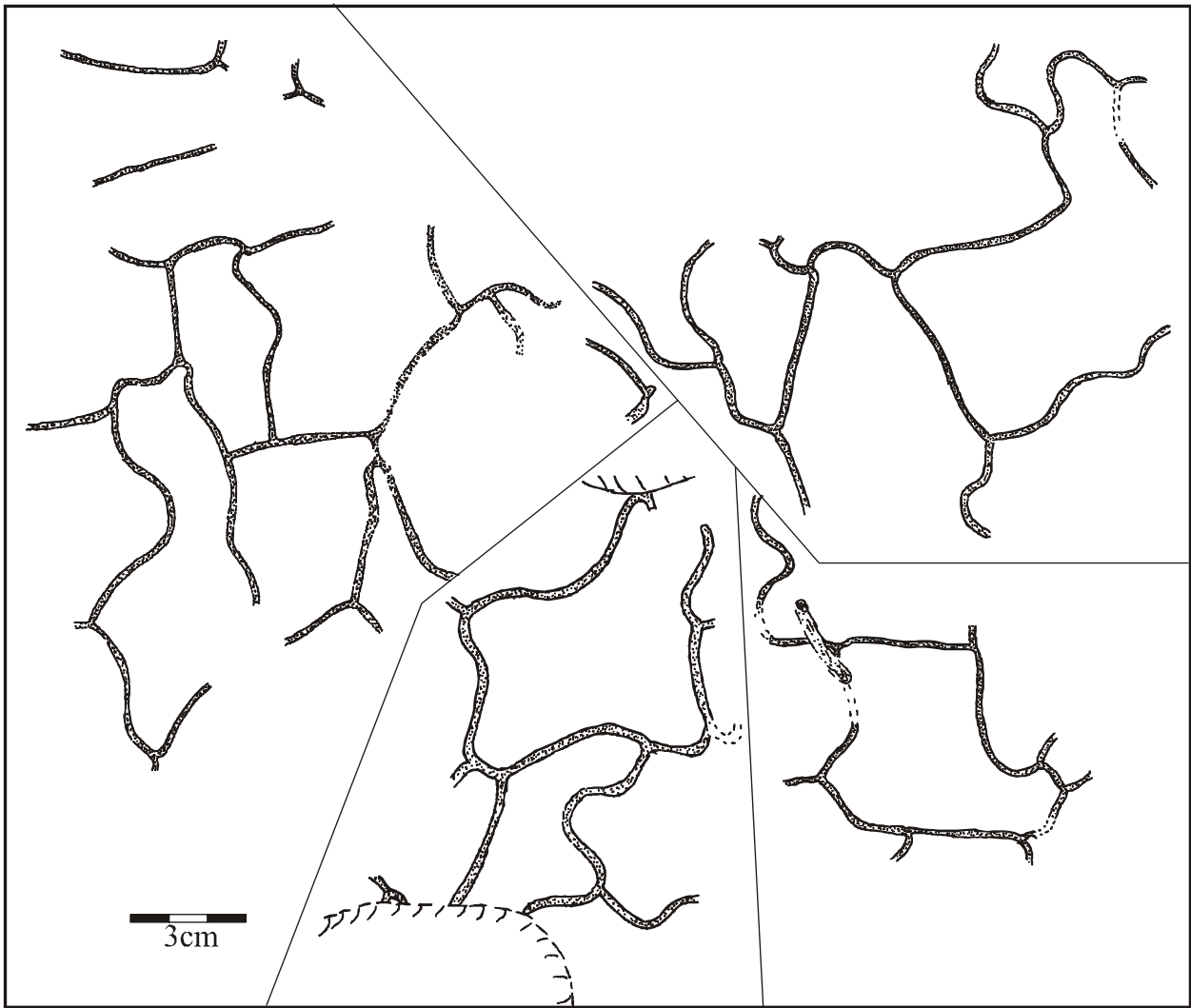


Abb. 11.13.1.: Verschiedene *M. irregulare* aus den Beckum-Schichten (Unten Mitte P34631; andere Geländeskizzen).

ausgewaschenes) konkaves Epirelief an der eigentlichen Schichtoberseite. In dem beschriebenen Fall handelt es sich also um eine postsedimentär angelegte Spur am Top einer debritischen Schichteinheit, die als Ausguss eines geringmächtigen Turbidites konserviert wurde.

Zusammenfassend ist *Megagraption* für unregelmäßig geformte Netzwerke definiert (UCHMAN 1988), *Paleodictyon* für regelmäßige Netzwerke (UCHMAN 1995). *Protopaleodictyon* ist für mäandrierende Gänge mit abzweigenden Ästen definiert, ein deutliches Netzwerk wird nicht ausgebildet. *Pseudopaleodictyon* unterscheidet sich im Wesentlichen durch überkreuzte Gänge von *Megagraption*.

***Megagraption irregulare* KSIĄŻKIEWICZ 1968**
(Taf. XII, Abb. 2, Abb. 3, Abb. 4, Abb. 5.)

* 1968 *Megagraption irregulare* n. "sp." - KSIĄŻKIEWICZ: 5, Text-Abb. 3.

- * 1968 *Megagraption tenue* n. "sp." - KSIĄŻKIEWICZ: 5, Taf. 3 Abb. 1.
- 1970 *Megagraption irregulare* KSIĄŻKIEWICZ - KSIĄŻKIEWICZ: 305, Abb. 6b.
- 1970 *Megagraption tenue* KSIĄŻKIEWICZ - KSIĄŻKIEWICZ: 305, Abb. 6c.
- 1977 *Protopaleodictyon submontanum* (AZPEITIA) - KSIĄŻKIEWICZ: 177, Taf. 25, Abb. 3, Text-Abb. 41, a, o [non Taf. 25, Abb. 1, 2, 4, 5, Text-Abb. 44b-n, p = *Megagraption submontanum*]
- 1977 *Megagraption irregulare* KSIĄŻKIEWICZ - KSIĄŻKIEWICZ: 185, Taf. 25, Abb. 6-8, Text-Abb. 44b, g [non Text-Abb. 44a = *Thalassinoides* isp.]
- non 1977 *Megagraption* aff. *irregulare* KSIĄŻKIEWICZ - KSIĄŻKIEWICZ: Taf. 25, Abb. 9 [= *Thalassinoides* isp.]
- 1977 *Megagraption tenue* KSIĄŻKIEWICZ - KSIĄŻKIEWICZ: 185, Taf. 25, Abb. 10.
- non 1977 *Megagraption irregulare* KSIĄŻKIEWICZ - SEILACHER : 321, Abb. 11a, d [= *Megagraption submontanum*]
- 1981 *Megagraption irregulare* KSIĄŻKIEWICZ 1968 - D'ALESSANDRO: 537, Text-Abb. 14.
- * 1989 *Megagraption angulare* n. ichnosp. - STEPANEK & GEYER: 22, Text-Abb. 6a-e, g, Taf. 3, Abb.

- 19, 21-24 [non Text-Abb. 6f, Taf. 3, Abb. 20 = ?*Megagraption submontanum*]
 1998 *Megagraption irregulare* KŚIAŹKIEWICZ 1968 - UCHMAN: 193, Abb. 104.
 2001 *Megagraption irregulare* KŚIAŹKIEWICZ - UCHMAN: 28, Taf. 12, Abb. 2, 3.

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1998)]

Diagnose: *Megagraption* mit Maschen, ausnahmslos aufgebaut aus schwach gewundenen Gängen, welche meist mit Winkeln von 90° abzweigen (UCHMAN 1998).

Material: Als konvexes Hyporelief an der Unterseite der Neuen Platte, in situ am Top der 8. Landbank; Steinbruch Friedrichshorst (P34585A, P34629, P34631, P34632, P34633A, P34634A).

Beschreibung: Gerade oder leicht gewundene Gänge mit meist T-förmigen Verzweigungen. Einzelne Abschnitte in den meist gerade verlaufenden Gängen zeigen nicht selten sinusförmige Biegungen (Abb. 11.13.1.). Auffällig ist, dass an den Abzweigungen der gerade Verlauf durch eine kleine, sinusförmige Krümmung gestört wird, so dass am „oberen“ T-Balken eine spitze Einkerbung entsteht. Der Durchmesser des Ganges bleibt hierbei konstant. Er variiert je nach Exemplar zwischen 2 und 4mm. Die unregelmäßig geformten Maschen messen zwischen 5 und 7cm im „Durchmesser“.

Bemerkungen: *Megagraption irregulare* unterscheidet sich von *Megagraption submontanum* durch seine weitestgehend geraden Gänge. Die einzelnen Maschen von *M. submontanum* werden von deutlich gewundenen Gängen aufgebaut.

Interpretation: *M. irregulare* ist ab dem Silurium (CRIMES & CROSSLEY 1991) bis ins Miozän bekannt (D’ALESSANDRO 1981) und tritt hauptsächlich in Tiefwassersedimenten, vornehmlich Turbiditserien auf.

***Megagraption submontanum* (AZPEITIA MOROS 1933)**

(Taf. X, Abb. 4; Taf. XI, Abb. 2.)

- * 1933 *Cylindrites submontanus* n. sp. - AZPEITIA MOROS: 44, Abb. 21b.
 ?* 1989 *Megagraption angulare* n. ichnosp. - STEPANEK & GEYER: 22, Text-Abb. 6f, Taf. 3, Abb. 20.
 1998 *Megagraption submontanum* (AZPEITIA MOROS 1933) - UCHMAN: 194; Abb. 105.

[zur weiteren Synonymie siehe UCHMAN (1998)]

Diagnose: *Megagraption* mit Maschen, die aus deutlich gewundenen Gängen aufgebaut sind. Abzweigungen in rechten Winkeln sind häufig (UCHMAN 1998).

Material: An der Unterseite der Neuen Platte (P34538, P34539, P34584, P34586, P34593B).

Beschreibung: Unregelmäßige, konvexe, hyp-ichnische Netzwerke, die aus gewundenen Gängen von ca. 4mm Breite aufgebaut sind. Diese Gänge zeigen sinusförmige, hufeisenförmige, und schwach wellenförmige Verläufe. Gerade Abschnitte kommen nicht oder nur untergeordnet vor. Die sinusförmigen und hufeisenförmigen Windungen weisen durchschnittlich eine Windungsbreite von 2 bis 4cm auf. In der Regel beträgt der Verzweigungswinkel 90°.

Bemerkungen: *Megagraption submontanum* kommt ausschließlich in Turbiditserien vor und ist ab dem Unterkarbon bekannt (STEPANEK & GEYER 1989).

***Megagraption fornicatum* n. isp.**

(Taf. XII, Abb. 1, Abb. 6.)

Stratum typicum: Beckum-Schichten
 Locus typicus: Steinbruch Friedrichshorst (Dykerhoff)
 Derivatio nominis: fornicatus (lat.): in einem Bogen gewölbt.
 Holotyp: P34603.

Diagnose: Unregelmäßiges Netzwerk, bestehend aus meist recht kurzen Gängen, die in unterschiedlichen Winkeln zwischen 60-90° abzweigen und verschiedene unregelmäßige, aber vollständige Polygone bilden. Innerhalb des Netzwerkes treten längere, kreis- bis bogenförmige Abschnitte auf, an deren äußerer Krümmung kurze Gänge abzweigen. Von den Verzweigungspunkten verlaufen Schächte in vertikaler Richtung.

Material: Als konvexes Hyporelief der 6. Landbank häufig im Steinbruch Finkenberg; als Epirelief in der 8. Landbank; Steinbruch Friedrichshorst (P34603, P34604, P34604, P34605, P34606, P34607, P34608, P34635A, P34641).

Beschreibung: Unregelmäßiges Netzwerk aus unterschiedlich großen Polygonen, meist vier- bis sechseckig, mit Verzweigungswinkeln von 60°-90°. Die offenen Verzweigungen sind T- oder kreuzförmig. Unverzweigte Gangabschnitte sind oftmals nicht länger als 1cm. Die Breite der Gänge beträgt in der Regel 2-4mm (Abb. 11.13.2.). Umbiegungen oder leichte Richtungswechsel der Gänge sind oft scharf ausgebildet. Teilweise

kommen offene Polygone vor, was aber häufig taphonomisch bedingt ist. Die „Maschenweite“ reicht von 2mm bis maximal 2,3cm, im Durchschnitt beträgt sie etwa 7-8mm. Kurze, vertikale Schächte (maximal 3mm, im Schnitt 1mm), die nach oben reichen, sind oftmals an den Kreuzungspunkten zu beobachten. In den 8. Landbank sind sie überwiegend als punktförmige Knöpfe am Top der Schicht erhalten. Auffällig sind längere bogen- oder kreisförmige Gänge, an deren äußerer Krümmung kurze Äste mit einem Winkel von ca. 90° abzweigen. Solche Bereiche zeigen innerhalb des unregelmäßigen Netzwerkes einen sternförmigen oder rosettenartigen Charakter. Als konkaves Hyporelief der 6. Landbank sowie als in situ-Erhaltung am Top der 8. Landbank ist die Spur häufig über einige dm² zu beobachten.

Bemerkungen: *M. irregulare* zeigt im Vergleich zu *M. fornicatum* deutlich größere Maschen. Bogen- und kreisförmig verlaufende Gänge mit nach außen abzweigenden kurzen Gängen fehlen bei erstgenannter Spezies. *M. submontanum* ist als unregelmäßiges Maschenwerk, das aus kurvigen oder mäandrierenden Gängen aufgebaut wird, definiert. Somit ist *M.*

fornicatum durch das kombinierte Auftreten von verzweigten, kurzen, geraden Gängen und längeren, gekrümmten Gängen charakterisiert, die im Vergleich zu *M. submontanum* und *M. irregulare* ein relativ engmaschiges und unregelmäßiges Netzwerk mit unterschiedlich großen Maschen aufbauen. Enge, nahezu gleichgroße, aber unregelmäßig geformte Maschen werden von *Megagraption aequale* beschrieben (SEILACHER 1977). Anastomierende Undulationen der zweiten Ordnung überwiegen in dieser Spezies. Kurze gerade, stark verzweigte Gangabschnitte, wie sie typisch für *M. fornicatum* sind, fehlen bei den letztgenannten Spezies ebenso wie bei *M. submontanum* und *M. irregulare*. Insgesamt ist das Verhältnis von Gangbreite zu relativer Maschengröße bzw. Verzweigungsintensität bei *M. fornicatum* (durchschnittliche Gangbreite zu durchschnittlicher Maschenbreite = 2mm/1cm) größer als bei *M. irregulare* (2mm/6cm) und *M. submontanum*. Ein weiterer Unterschied zu den genannten Taxa besteht in den Verzweigungswinkeln, die im Allgemeinen nur selten 90° aufweisen.



Abb. 11.13.2.: *Megagraption fornicatum* n. isp.. 8. Landbank (Beckum-Schichten), Steinbruch Friedrichshorst (Geländeskizze).

11.13.2. Regelmäßige Netzwerke

Diese Gruppe beinhaltet regelmäßige, hexagonale Netzwerke wie *Paleodictyon*.

Paleodictyon MENEGHINI 1850

Typichnospezies: *Paleodictyon strozzii* nov. MENEGHINI in SAVI & MENEGHINI (1850): 484.

Diagnose: Dreidimensionales Gangsystem mit einem horizontal orientierten Netz mit regulären oder irregulären hexagonalen Maschen und vertikalen Schächten. Meistens ist nur das Netz erhalten (UCHMAN 1995).

Bemerkungen: Die außerordentlich hohe Regelmäßigkeit von *Paleodictyon* veranlasste viele Bearbeiter, in *Paleodictyon* ein Körperfossil zu sehen (z.B. SACCO 1939) und es als Algen, Schwämme, Korallen oder als Laich von Fischen oder Mollusken zu deuten. (vgl. HÄNTZSCHEL 1975). Selbst in neuerer Zeit wird *Paleodictyon* noch als Alge gedeutet (KUSHLIN 1981). Indessen ist die Ansicht, dass es sich bei *Paleodictyon* um ein Spurenfossil handelt, akzeptiert (z.B.

KSIAŹKIEWICZ 1970, 1977; SEILACHER 1977, CRIMES & CROSSLEY 1980, 1991; MCCANN & PICKERILL 1988, UCHMAN 1995, CRIMES & MCCALL 1995).

Zwei unterschiedliche Klassifikationen dieses Ichnotaxons sind derzeit im Gebrauch. Eine von SEILACHER (1977) vorgestellte basiert auf der Entwicklung des Netzwerkes, eine andere, erstmals von NOWAK (1959) vorgeschlagen, fußt ausschließlich auf morphologischen Parametern (vgl. VIALOV & GOLEV 1964, 1965, 1966, KSIAŹKIEWICZ 1977). Erstgenannte Klassifikation berücksichtigt vorwiegend biologische Parameter und ist daher stark von der Interpretation des jeweiligen Bearbeiters abhängig, letztere basiert auf dem Verhältnis von Maschenweite und Gangdurchmesser. Dies steht nicht im Widerspruch zu der Tatsache, dass die Größe eines Ichnofossils keine Grundlage für die Ichnotaxonomie darstellen sollte. In diesem Fall scheinen vielmehr die Relationen der oben genannten Parameter ein wichtiges Klassifikationskriterium zu sein (UCHMAN 1995, CRIMES & MCCALL 1995). UCHMAN (1995) stellt eine Klassifikation basierend auf der Korrelation von maximaler Maschenweite zu Gangdurchmesser

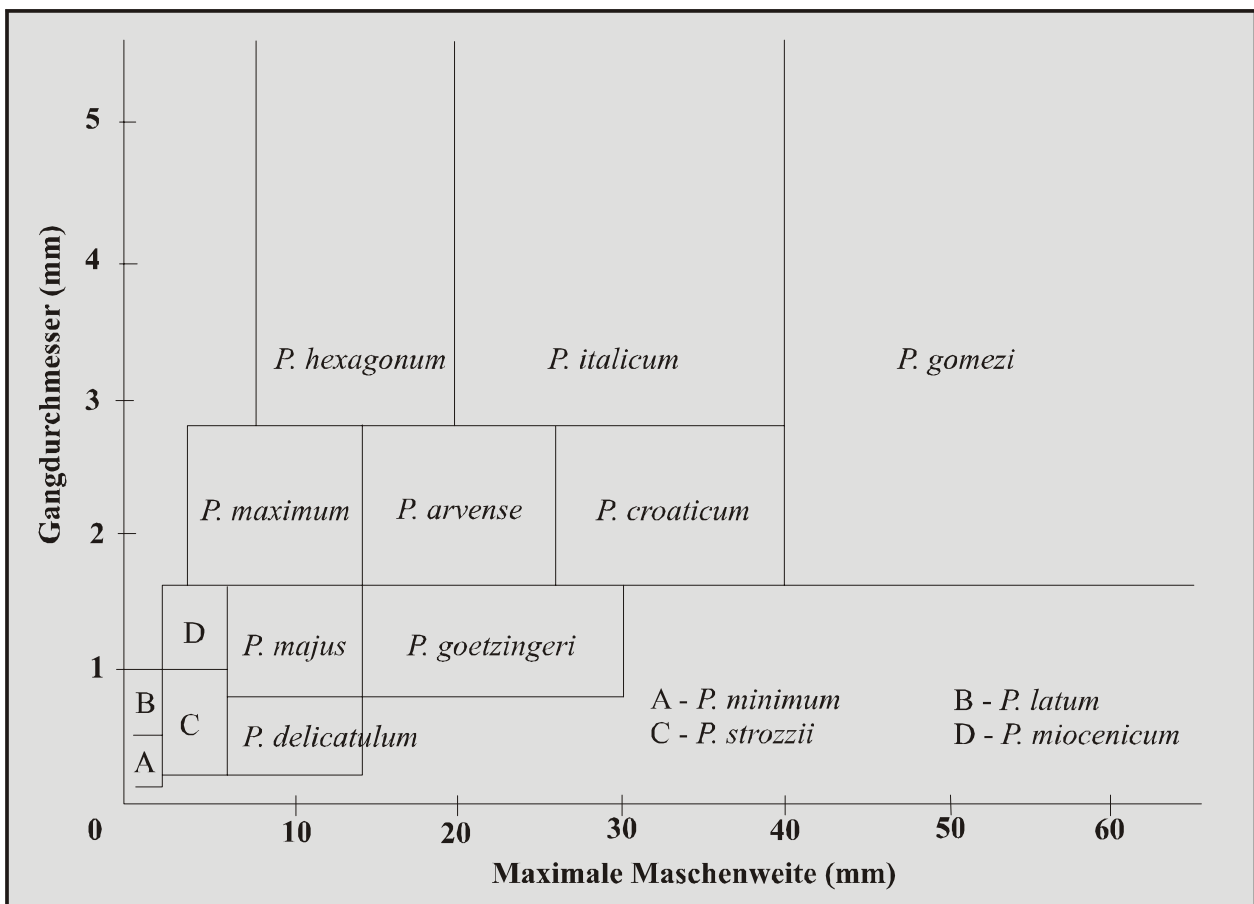


Abb. 11.13.1.: Morphometrische Klassifikation der verschiedenen *Paleodictyon*-Ichnospezies, aufbauend auf dem Verhältnis zwischen Gangdurchmesser und Maschenweite (aus UCHMAN 1995).

vor. In dieser Unterteilung ist ein Trend zu dünnbandigen und dickbandigen *Paleodictyon* zu beobachten.

Eine weitere taxonomische Revision erfolgt durch die Arbeit von CRIMES & MCCALL (1995), in der auch geometrische Aspekte berücksichtigt werden. Sowohl die Klassifikation von CRIMES & MCCALL (1995) als auch die von UCHMAN (1995) erlauben eine ausreichende und befriedigende Klassifizierung der verschiedenen *Paleodictyon*-Spezies. In dieser Arbeit wird das Klassifikationsschema von UCHMAN (1995) übernommen (Abb. 11.13.1). Die in den Beckum-Schichten auftretenden Arten sind anhand ihrer geometrischen Parameter vermessen und klassifiziert worden (Tab. 11.13.1.). SEILACHER (1977) verwendet Ichnosubgenus-Namen für *Paleodictyon*; *Squamodictyon*, *Glenodictyum* und *Ramidiction*. Letzteres Ichnosubgenus wird von SEILACHER für Spuren gebraucht an denen vertikale Schächte überliefert sind. Die Separation von *Ramidiction* und *Paleodictyon* auf subgenetischen Niveau ist nach UCHMAN (1995) problematisch, da jedes *Glenodictyum*-Ichnotaxa als auch *Ramidiction*, also mit vertikalen Schächten erhalten sein kann. Im Gegensatz zu *Squamodictyon* zeigt *Paleodictyon* regelmäßige und symmetrische Hexagone; *Squamodictyon* beschreibt hingegen variable, drei- bis vierseitige Netze, deren Umriss denen von Fischschuppen ähnelt. Somit sind *Squamodictyon* und *Glenodictyum* als Ichnosubgattungen valid.

Interpretation: ABEL (1935), SEILACHER (1954) sowie NOWAK (1959) deuteten *Paleodictyon* zunächst als Netzwerke, die von einem wurmähnlichen Organismus angelegt wurden. Nach neueren Untersuchungen unter anderem von RÖDER (1971), SEILACHER (1977) oder EKDALE et al. (1984b) wird *Paleodictyon* durch einen unbekanntem Organismus erzeugt, der sich mit Hilfe des am Meeresgrund liegenden, offenen Netzwerks von „eingefangenen“ oder kultivierten Mikroorganismen ernährt (Agrichnia).

Ein besonders großes Exemplar wird mit *Paleodictyon gomezi* AZPEITIA MOROS 1933 von WETZEL (2000) aus dem eoänen Flysch in der Nähe von Zumaya (Spanien) beschrieben. Dieses Exemplar stammt von einer Turbiditunterseite und spiegelt eine Spur wider, die durch einen tief erodierenden Turbidit freigelegt bzw. an konserviert wurde und daher wohl von einem tief grabenden Organismus erzeugt worden ist. Nach CRIMES & CROSSLEY (1991) steht die Größe eines *Paleodictyon* in Abhängigkeit zur Penetrationstiefe des Erzeugers.

Zwar wird *Paleodictyon* auch aus flachmarinen Ablagerungen und aus kontinentalen Sedimenten beschrieben (z.B. ARCHER & MAPLES 1984, PICKERILL 1990, HANTZPERGUE & BRANGER 1992), generell gilt dieses Ichnogenus jedoch allgemein als Indikator für die marine Tiefsee. Mit Ausnahme des Unterkambriums (CRIMES & ANDERSON 1985, PACZESNA 1985) und des Ordoviziums (STANLEY & PICKERILL 1998), wo

Exemplar/Nummer	Maschenweite gemittelt, von Ecke zu Ecke (mm)	Gangdurchmesser gemittelt (mm)	Ichnotaxon nach UCHMAN 1995
P34589	16,3 max. 17,5	5,8	<i>P. hexagonum</i>
P34600	14,6 max. 15,9	7,0	<i>P. hexagonum</i>
P34581	24,4 max. 25,1	9,4	<i>P. italicum</i>
P34599	15,5 max. 16,6	5,5	<i>P. hexagonum</i>
P34546	16,7 max. 16,7	5,5	<i>P. hexagonum</i>
P34544	4,1 max. 5,7	2,4	<i>P. maximum</i>
P34628	24,0 max. 26,0	4,5	<i>P. italicum</i>
P34544	4,1 max. 5,0	2,7	<i>P. maximum</i>
P34545	3,5 max. 4,3	2,5	<i>P. maximum</i>
P34595	1,7 max. 2,2	0,2	<i>P. minimum</i>
P34594	1,6 max. 2,0	0,2	<i>P. minimum</i>
P34597	16,8 max. 18,0	7,1	<i>P. hexagonum</i>
P34598	19,2 max. 20,1	7,5	<i>P. hexagonum</i>
P34601	18,8 max. 20,0	5,5	<i>P. hexagonum</i>

Tab. 11.13.1.: Geometrische Daten der in den Beckum- und Vorhelm-Schichten aufgefundenen *Paleodictyon*.

Paleodictyon aus Flachwasserablagerungen beschrieben wird, ist es während des gesamten Phanerozoikums fast ausnahmslos aus Sedimenten des marinen Tiefwassers bekannt. In ordovizischen Tiefseesedimenten ist es relativ selten (SEILACHER 1963a, PICKERILL 1980, MCCANN 1990), innerhalb des Siluriums häufig (z.B. WOOD & SMITH 1959, WEBBY 1969, CRIMES & CROSSLEY 1980, 1991, BENTON 1982b, PICKERILL & HARLAND 1988); es tritt sowohl im Devon (z.B. SEILACHER 1964b) als auch im Karbon (z.B. PFEIFFER 1968) und im Perm (z.B. KOZUR et al. 1996) auf. Besonders oft wird es aus dem Mesozoikum und Känozoikum beschrieben (z.B. WANNER 1949, VIALOV & GOLEV 1964, TANAKA 1970, 1971; KSIĄŻKIEWICZ 1977, MCCANN & PICKERILL 1988, UCHMAN 1995, 2001, TUNIS & UCHMAN 1996). Aus rezenten Tiefseeablagerungen sind *Paleodictyon*-ähnliche Spuren aus Fotografien und auch aus Kastengreiferproben bekannt (z.B. EKDALE 1980, SWINBANKS 1982, EKDALE et al. 1984b, ROMERO 1989, GAILLARD 1991).

Ichnosubgenus *Glenodictyum* VON DER MARCK 1863

Paleodictyon (Glenodictyum) minimum SACCO 1888

(Taf. XI, Abb. 6; Taf. XIII, Abb. 6.)

- * 1888 *Paleodictyon minimum* SACC. - SACCO: 11, Taf. 1, Abb. 6.
 1981 *Paleodictyon minimum* SACCO - D'ALESSANDRO: 537, Taf. 41, Abb. 3, 6.
 1987 *Paleodictyon minimum* SACCO 1888 - PLIČKA: 177: Taf. 46, Abb. 4, 6; Taf. 47, Abb. 2, 4, 7; Taf. 48, Abb. 2.
 2001 *Paleodictyon minimum* SACCO 1888 - UCHMAN: 28: Taf. 14, Abb. 1.

Diagnose: Sehr kleines *Glenodictyum*; Maschengröße bis 2mm und Gangbreite bis 0,5mm (UCHMAN 1995).

Material: Besonders häufig als konkaves Hyporelief an der Neuen Platte und der 6. Landbank (P34585B, P34594, P34595).; in situ am Top der 8. Landbank. Als konkaves Hyporelief zudem in der Knällerbank; nur Steinbruch Finkenberg

Beschreibung: Sehr kleines *Paleodictyon* mit geringer Maschenweite von durchschnittlich etwa 1-2mm und extrem dünnen Gängen, die nicht breiter als einen halben Millimeter sind. *P. minimum* kommt oft fleckenartig als unregelmäßige, runde, wenige cm² große Form vor. Vielfach finden sich auf den Schichtunterseiten in

unregelmäßigen Abständen von einigen Zentimetern bis wenigen Dezimetern mehrere *P. minimum*. Dies ist speziell an der Neuen Platte und an der Landbank 6 (Steinbruch Finkenberg) zu beobachten.

Interpretation: Die Überlieferung und damit das Auftreten von *P. minimum* ist entscheidend an die Korngröße und Erosionstiefe eines Turbidites gebunden. Beispielhaft sei die Knällerbank erwähnt, die im südöstlichen Teil des Arbeitsgebietes etwa 7cm mächtig ist und an ihrer Basis (T_b) keine feinen Spuren wie *P. minimum* führt. Im nördlichen Abschnitt des Arbeitsgebietes beträgt die Mächtigkeit der Knällerbank nur noch 3-4cm, die Korngröße ist im Vergleich kleiner, was eine sukzessive Abnahme der Erosionstiefe des Turbiditstromes von Südosten nach Norden hin impliziert. Die Neue Platte (T_b-T_d) zeigt im Arbeitsgebiet eine vergleichsweise einheitliche Mächtigkeit von ca. 3-4cm; *P. minimum* kommt daher im gesamten Arbeitsgebiet als konkaves Hyporelief an dieser Bank vor. Die Freilegung von *P. minimum* wird somit nur durch eine flache Erosion eines feinkörnigen Turbiditstromes ermöglicht.

Paleodictyon (Glenodictyum) cf. maximum (EICHWALD 1868) (Taf. XIII, Abb. 4.)

- (* 1868 *Cephalites maximus* - EICHWALD: 82, Taf. 7, Abb. 12.)
 (1995 *Paleodictyon cf. nodosum* SEILACHER 1977 - CRIMES & MCCALL: 244, Abb. 6e.)
 (1995 *Paleodictyon (Glenodictyum) maximum* (EICHWALD 1868) - UCHMAN: 54, Taf. 14, Abb. 9.)

Diagnose: Mittelgroßes *Glenodictyum* mit dicken Gängen: Maschenweite bis zu 14mm und Gangbreite von 1,6 bis 2,8mm (UCHMAN 1995).

Material: An der Unterseite der 6. Landbank, besonders häufig: Steinbruch Finkenberg (P34544, P34545, P34602, P34559C).

Beschreibung: Typisch für die in dieser Schichtenfolge auftretende konvexe, hypichnische Spur sind die im Verhältnis zur Maschenweite relativ breiten und „dicken“ Gänge. Die einzelnen Innenseiten der hexagonalen Maschen sind deshalb oft extrem kurz, so dass sie nicht selten runde oder unregelmäßige, kleine Innenräume bilden. Die einzelnen Maschen sind bei leichten Schwankungen im Allgemeinen gleich groß. Während das

umgebende Gestein neben den Calcisphaeren einen hohen Anteil an tonigen Partikeln aufweist, sind die Gänge mehr oder weniger ausschließlich von Calcisphaeren aufgebaut. Grund hierfür kann die typische Kornfraktionierung während einer Turbiditablagerung sein.

Da das vorliegende Material relativ formkonstant ist, scheint diese Ausbildung typisch zu sein und ist somit nicht auf eine spezielle Überlieferung (in einem bestimmten Erosionsniveau) oder auf präerosiven Einsturz zurückzuführen (vgl. UCHMAN 1995, Taf. 15, Abb. 1). CRIMES & MCCALL (1995, S. 245, Abb. 6e) bilden mit *Paleodictyon* cf. *nodosum* exakt den gleichen Typ aus der Makran Range (Iran) ab. Sie deuten die gitterförmig angelegten kleinen Gruben allerdings als erodierte vertikale Schächte eines *Paleodictyon*-Netzes und nicht als eigentliche Maschen. Insgesamt weist dieses *Paleodictyon* aufgrund der vergleichsweise breiten Gänge eine höhere Flächendeckungsrate auf als andere *Paleodictyon*. Ob dies eine andere ethologische Interpretation hinsichtlich der Lebensweise des Erzeugers erfordert, scheint fraglich.

Diese Form ist zwar innerhalb des von UCHMAN (1995) vorgestellten Klassifikations-schemas einzuordnen, unterscheidet sich aber durch die extrem breiten Gänge und durch fast runde, äußerst kleine Mascheninnenräume von anderen *Paleodictyon*-Spezies.

Aufgrund ihrer geometrischen Abmessungen wird die hier beschriebene Form unter Vorbehalt der Ichnospezies *P. maximum* zugeordnet.

***Paleodictyon (Glenodictyum) hexagonum* VON DER MARCK 1863**
(Taf. XIII, Abb. 1, Abb. 5.)

- * 1863 *Glenodictyum hexagonum* - VON DER MARCK: 6.
- 1873 *Glenodictyum hexagonum* v. d. M. - VON DER MARCK: 68, Taf. 2, Abb. 10.
- 1964 *Paleodictyon giganteum* PERUZZI - HÄNTZSCHEL: 299, Taf. 3, Abb. 3.
- 1995 *Paleodictyon (Glenodictyum) hexagonum* VON DER MARCK - UCHMAN: 54, Taf. 14, Abb. 8, 10, Taf. 15, Abb. 2-6, Text-Abb. 26a.

Diagnose: Mittelgroßes *Paleodictyon* mit sehr dicken Gängen: Maschenweite 8-20mm und Gangdurchmesser mehr als 2,8mm (UCHMAN 1995).

Material: Relativ selten als konvexes Hyporelief an der Unterseite von Turbiditen innerhalb der gesamten Schichtenfolge (Deelbank, Griesebank) im gesamten Arbeitsgebiet; selten in

den Landbänken (P34546, P34547, P34597, P34598, P34599, P34600, P34601).

Beschreibung: Sehr regelmäßiges, hexagonales Netzwerk, mit etwa 4mm breiten Gängen und einer Maschenweite von knapp 2cm. *P. hexagonum* kommt als konvexes Hyporelief an den Schichtunterseiten von relativ grobkörnigen und mächtigen Turbiditen vor. Variationen in der Erosionstiefe, wie sie zum Beispiel an Strömungskolken entstehen, rufen Erhaltungszustände als Vollrelief oder Halbreilief hervor. Ein Netzwerk von fast 0,5m² wurde im Steinbruch West aufgefunden. Generell zeigt *P. hexagonum* in den Beckum-Schichten eine Gesamtgröße von wenigen dm².

Bemerkungen: VON DER MARCK (1863) fand erstmals dieses *Paleodictyon* in der Oberkreide von Beckum. Ohne Kenntnis des bereits 1850 eingeführten Ichnogenus *Paleodictyon* benannte er es *Glenodictyum hexagonum* n. g. n. sp.. Er deutete es als eine den Schwämmen nahestehende Koralle.

***Paleodictyon (Glenodictyum) italicum* VIALOV & GOLEV 1966**
(Taf. XI, Abb. 3; Taf. XIII, Abb. 3.)

- * 1886 *Paleodictyon maximum* SACCO - SACCO: 306, Abb. 9.
- 1965 *Paleodictyon italicum* nom. nov. - VIALOV & GOLEV: 106, Taf. 4, Abb. 1.
- 1995 *Paleodictyon italicum* SACCO - UCHMAN: 55, Taf. 14, Abb. 11.

Diagnose: *Paleodictyon* mit einer maximalen Maschenweite von 21mm bis 40mm und einem Gangdurchmesser größer 2,8mm (UCHMAN 1995).

Material: 8. Landbank (P34628; Steinbruch Friedrichshorst); Untere Beckum-Schichten (Steinbruch Phoenix P34581).

Beschreibung: *P. italicum* ist in der bearbeiteten Schichtenfolge sowohl als konvexer Ausguss an Schichtunterseiten sowie als Vollrelief im höchsten Teil der 8. Landbank erhalten (vgl. SEILACHER 1977, S. 291 – Taf. 2). Hier zeigt sich *P. italicum* direkt unterhalb eines dunklen, feinkörnigen, gradierten Turbidites, welcher dieser Bank aufliegt. Das Füllmaterial des *Paleodictyon*-Netzwerkes ist dem in der gradierten, maximal 1cm mächtigen Lage, die vorwiegend aus Calcisphaeren aufgebaut ist (>80%), gleich. Zudem sind bis ca. 3mm große Klaster aus dem umliegenden hellen, pelitisch-feinkörnigen

Mergelkalk (ca. 50% Calcisphaeren) mit eingeschwemmt. Die Gangbegrenzung ist leicht unregelmäßig, dennoch ist ein gleichmäßiges hexagonales Muster ausgebildet. Eine Wandung fehlt. Die Maschenweite beträgt maximal 26mm, liegt aber im Allgemeinen zwischen 23-25mm, der Gangdurchmesser reicht von 3-5,2mm, wobei eine schwache Verdickung an den Verzweigungen zu beobachten ist. Der im Querschnitt nahezu rechteckige Gang reicht bis maximal 6mm in die Tiefe.

Nach oben hin verlaufende Schächte sind bei dieser Form nicht zu beobachten. Diese sind entweder primär nicht ausgebildet gewesen oder durch die Erosion des aufliegenden Turbidites zerstört worden. Da dieser jedoch extrem feinkörnig und geringmächtig ist, kann man eher davon ausgehen, dass *P. italicum* wohl als offenes Maschenwerk flach im Sediment lag oder nur extrem kurze Schächte hatte. Hierfür sprechen auch die oben beschriebenen eingeschwemmten oder eingefallenden Klasten aus dem umliegenden Sediment.

Bemerkungen: *Paleodictyon maximum* SACCO 1886 ist ein jüngeres homonym von *Cephalites maximus* (EICHWALD 1868), welches wiederum synonym zu *Paleodictyon* ist. Aus diesem Grund führen VIALOV & GOLEV (1965) den neuen Ichnospezies-Namen *P. italicum* ein (UCHMAN 1995).

12. Ichnofossilvergesellschaftungen

12.1. Allgemeines

Aufbauend auf den systematischen Teil und der dort aufgeführten synökologisch-ethologischen Interpretation der einzelnen Ichnotaxa (Kap. 11.), erfasst dieser Teil der Arbeit das ichnologische Inventar in seiner Gesamtheit in räumlicher und zeitlicher Entwicklung sowie deren steuernde Prozesse.

Basierend auf der quantitativen Zuordnung einzelner Taxa innerhalb der Schichtenfolge (Ichnofossilvergesellschaftung) und der Diversität der Ichnofauna (Kap. 12.3.), wird die Ichnofazies der Beckum- und Vorhelm-Schichten diskutiert (Kap. 13.). Die Ichnofazies (sensu SEILACHER 1964b, 1967b) ist eine charakteristische Assoziation von Spurenfossilien, die sich in Raum und Zeit wiederholt und die ökologischen Bedingungen des Lebensraumes, wie Bathymetrie, Salinität und Substratbeschaffenheit widerspiegelt (BROMLEY 1999).

Zur Charakterisierung der zeitlichen und räumlichen Entwicklung einer Gemeinschaft sowie ihres Lebensraumes dient die Aufstellung von funktionalen Gruppen und ökologischen Gilden, die sich im Wesentlichen auf die synökologische und ethologische Interpretation einzelner Ichnotaxa stützt. Innerhalb der ichnologischen Betrachtungsweise gehören Ichnospezies, die gleiche Verhaltensmuster zeigen, zu einer homogenen trophischen Gruppe gehören und eine ähnliche Position (Stockwerk) im Sediment einnehmen zu einer ökologischen Gilde. Mit Hilfe der verschiedenen Gilden, die im Einzelnen in Kap 14. vorgestellt werden, lassen sich zeitlich und räumlich gestaffelte Besiedlungsstrategien rekonstruieren und so die teilweise komplexe Ökologie einzelner Paläoichnozöosen aufschlüsseln.

Die Analyse des Spurengefüges (Kap. 15.) liefert Aussagen über die Entwicklung des O₂-Gehaltes im Sediment, die Zufuhr und den Gehalt an Nährstoffen, die Entwicklung und Ausbildung von Stockwerkgefügen. Zusätzlich erlaubt diese Analyse die Darstellung von Sedimentationsprozessen und Ablagerungsdynamiken (Kap. 15.3., Kap. 16.).

Das Spurengefüge („ichnofabric“) beinhaltet sowohl die Textur als auch die Struktur von Bioturbationsgefügen und schließt die Beschreibung und Interpretation von bestimmbar und unbestimmbar Biodeformationsgefügen in räumlicher Beziehung zu den physikalischen Sedimentstrukturen ein (UCHMAN 1999). Wichtige Hinweise für die Analyse des Spurengefüges liefert

die ethologische Zuordnung der Ichnotaxa auf der Basis von eindeutig bestimmbar ichnotaxonomischen Merkmalen oder ähnlichen Verhaltensmustern (Spurengilden).

Speziell die zeitliche und räumliche Kopplung zwischen der Ausbildung bestimmter Ichnofossilvergesellschaftungen in Abhängigkeit von der Ablagerungsdynamik und der Sedimentbeschaffenheit, hier insbesondere des vertikal differenzierten Sauerstoffgehaltes im Substrat und des verfügbaren Nährstoffangebotes, schlägt sich in der (zeitlich-räumlichen) Ausbildung charakteristischer Spurengilden und Stockwerkgefügen nieder.

Die Stellung der Beckum- und Vorhelm-Schichten wird hinsichtlich ihrer ichnologischen Befunde mit anderen vergleichbaren Fundstätten entsprechend eines generellen Gesamtkontextes diskutiert (Kap. 17.).

Ferner liefern die gewonnenen Daten wichtige Hinweise zur Rekonstruktion des Lebensraumes bzw. des Ablagerungsraumes und ihrer ökologischen, bathymetrischen und paläogeographischen Parameter.

Wechselnde Ichnofossilvergesellschaftungen erlauben unter Einbeziehung signifikanter sedimentologischer Befunde sowie paläogeographischer und paläoklimatischer Daten eine sequenzstratigraphische Interpretation.

12.2. Sedimentologischer Kontext

Insgesamt zeigen die Beckum- und Vorhelm-Schichten eine reichhaltige Ichnofauna, die sich in einer Vielzahl von Ichnospezies widerspiegelt. Das gesamte ichnologische Inventar einer lithostratigraphischen Einheit wird als Spurenfossilvergesellschaftung bezeichnet.

Die Artenvielfalt der Ichnofauna und Beziehungen einzelner Gruppen innerhalb einer Spurenfossilvergesellschaftung geben wichtige Hinweise zur ichnologischen, sedimentologischen und ökologischen Analyse. Die Spurenfossilvergesellschaftung liefert Informationen zur Diversität der Spurenerzeuger, deren Anatomie und Lebensweise. Ferner enthält sie Daten der Überlieferungsgeschichte und dient als Basis der Ichnofazies-Analyse.

Generell spiegeln Turbidite und Debrite, wie sie in der bearbeiteten Schichtenfolge auftreten, katastrophale, kurzzeitige Massenbewegungen wider. Im flachen Wasser akkumuliertes Sedimentmaterial wird als Debritleit- oder Turbiditleitstrom gewöhnlich in bathyalen oder abyssalen Tiefen transportiert und dort abgelagert, wo eine kontinuierliche pelagische Hintergrund-

sedimentation von pelitischem Material die Regel ist (Kap. 6.).

Epichnische und endichnische Spurenfossilien sind somit in turbiditischen und debritischen Ablagerungen eindeutig postsedimentär angelegt worden. Hypichnische Spuren an Turbiditunterseiten hingegen können sowohl prä- als auch postturbiditisch sein. Präsedimentäre Ichnofossilien, wie Graphoglypten (*sensu* SEILACHER 1977) sind häufig charakteristisch für turbiditische Serien (Fluschfolgen) und zeigen komplexe geometrische Muster (z.B. SEILACHER 1962, 1964a; KSIAŹKIEWICZ 1977; CRIMES et al. 1981, UCHMAN 1995, 1999, 2001). Diese Spuren werden im pelagischen Substrat angelegt und durch die erosiv wirkende Ablagerung des Turbidites von diesem ausgegossen und so an dessen Unterseite konserviert. Der Bildungsort von prä-turbiditischen Ichnofossilien ist nahe der Sediment/Wasser-Grenze (z.B. CRIMES 1977, EKDALE 1980, WERNER & WETZEL 1981). Diese Spuren dokumentieren daher die chemischen und physikalischen Parameter, speziell die O₂-Konzentration am Meeresgrund.

Graphoglypten, bzw. präsedimentäre Spuren sind in der untersuchten Schichtenfolge ausnahmslos an turbiditische Ablagerungen gebunden. Im Gegensatz zu laminar fließenden und „en masse“ abgelagerten, debritischen Schüttungen zeigen Turbiditströme ein turbulentes Fließverhalten (Kap. 6.1.). Das turbulente Fließverhalten einer Wasser-Sedimentmischung ermöglicht die Überlieferung der meist feinen Graphoglypten. Debitströme, die in der Regel durch eine basale Scherzone gekennzeichnet sind, erlauben keine Erhaltung derartige Strukturen. Strömungsmarken, Schleifmarken, Kolke oder auch Rippeln (Schrägschichtung) fehlen in Debiten ebenfalls.

Postsedimentäre Spuren, die im übrigen auch an Sohlflächen von Turbiditen auftreten können, sind von ihrem Erzeuger oft tief im Substrat angelegt worden, um zum Beispiel Nahrungspartikel, die häufig an der „ehemaligen“ Sediment/Wasser-Grenze akkumuliert werden, auszubeuten. In einem turbiditischen System reflektieren postsedimentäre Spuren, die sowohl hyp-, end- oder epichnisch sein können, die kurzzeitigen Umweltbedingungen nach einer Turbiditablagerung (SEILACHER 1978).

12.3. Stratigraphische Verteilung der Ichnofauna

12.3.1. Stromberg-Schichten

In dem derzeit aufgeschlossenen, oberen Teil der Stromberg-Schichten treten innerhalb einer Mergel-Kalkmergel-Wechselfolge in den stärker karbonatischen Einheiten, die im Wesentlichen als Turbidite oder Debitrite gedeutet werden, keine taxonomisch klassifizierbaren Spuren auf. Das gefleckte Gefüge dieser Einheiten ist das Resultat einer komplett homogenen Bioturbation dieser allochthonen Sedimente.

12.3.2. Beckum-Schichten

Untere Beckum-Schichten: Die Ichnofauna der Unteren Beckum-Schichten ist ausgesprochen artenreich. Als prä-turbiditische Spuren dominieren *Paleodictyon hexagonum*, *Sinusichnus sinuosus* und *Bergaueria* isp.. Häufige postsedimentäre Lebensspuren in diesem stratigraphischen Abschnitt sind *Thalassinoides suevicus*, *Spongeliomorpha sudolica*, *Rhizocorallium jenense*, *Zoophycos* cf. *velum*, *Zoophycos* isp., *Planolites montanus*, *Palaeophycus heberti* und *Monticulichnus puteus*. *Dreginozoum beckumensis* kommt sowohl prä-, als auch postsedimentär vor. *Chondrites intricatus* ist zum größten Teil auf die pelagisch-mergeligen Ablagerungen beschränkt und tritt hier mannigfaltig auf (Abb. 12.3.1.).

Die Turbidite der Unteren Beckum-Schichten sind durch eine relativ grobkörnige BOUMA T_a-Division gekennzeichnet, an deren Unterseiten die prä-turbiditischen Spuren konserviert sind. Da feine Graphoglyphen, wie z.B. *Flexorhappe*, *Helminthopsis* oder *Paleodictyon minimum* in der Regel nur in ausgesprochen feinkörnigen Turbiditen überliefert werden, ist ihr Fehlen in diesen stratigraphischen Abschnitt möglicherweise durch die Abwesenheit solcher feinkörnigen Turbidite zu erklären (siehe Tab. 13.1.1.).

Grundbänke: Die Grundbänke, insbesondere die bis zu einem halben Meter mächtige untere Bank, sind durch das Vorkommen von *Thalassinoides paradoxicus* gekennzeichnet. Dieses Gangsystem, typisch für Festgründe, prägt speziell im oberen Teil das charakteristische Erscheinungsbild der Grundbank (Kap. 11.5.2.). Neben *Th. paradoxicus*, *Planolites montanus* und *Palaeophycus heberti* tritt zudem noch *Zoophycos* isp. auf. Präsedimentäre Spurengefüge sind in den debritischen Grundbänken nicht zu beobachten (Kap. 12.2.).

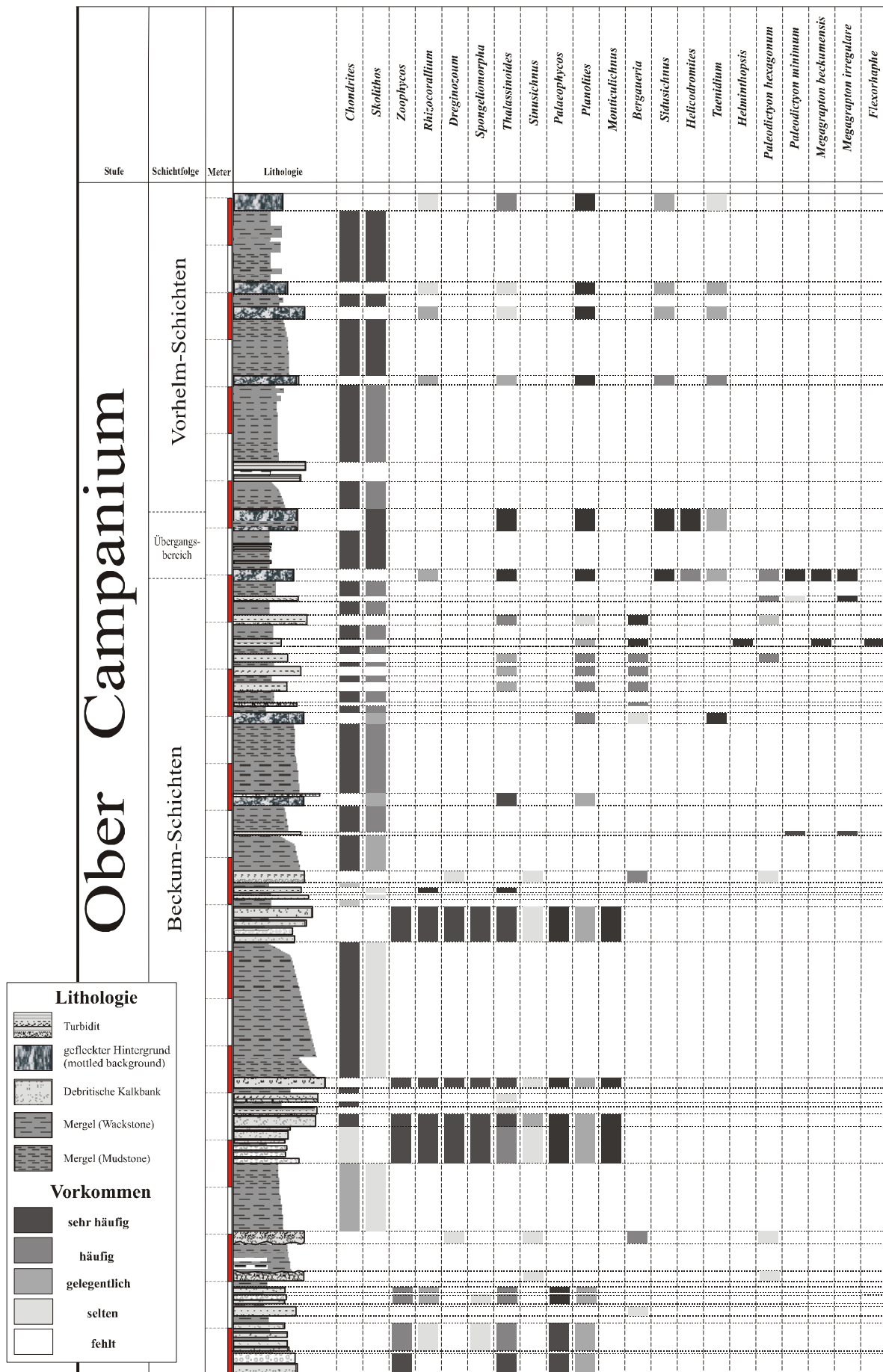


Abb. 12.3.1.: Vorkommen der Ichnofossilien in den Beckum- und Vorhelm-Schichten.

Schlag- und Griesebank: Sowohl die Schlag- als auch die Griesebank sind aus einem Turbiditstrom abgelagert worden, bzw. zeigen amalgamierte Turbidite und Debrite (Kap. 6.1.2.). In beiden Fällen treten keine postturbiditischen Spuren auf. Das primäre Sedimentgefüge ist somit nicht durch endobenthische Infauna modifiziert worden. Als prä-turbiditische Spuren sind *Paleodictyon hexagonum* und *Sinusichnus sinuosus* nur selten zu finden.

Möllerbänke: Die Möllerbänke sind aus mehreren, meist vollständig durchwühlten Debriten aufgebaut. Innerhalb dieser Schichtenfolge repräsentiert die Knällerbänke eine Ablagerung aus einem Turbiditstrom, die Deelbank ist durch amalgamierte turbiditische und debritische Schüttungen charakterisiert. Letztere weist als präsedimentäre Spuren *Paleodictyon hexagonum*, *Sinusichnus sinuosus* und *Dreginozoum beckumensis*, *Bergaueria* isp. und *?Dactyloidites* cf. *ottoi* auf.

Die Knällerbänke zeigt die BOUMA T_b- bis T_d-Divisionen. Der obere Teil (BOUMA T_d-Division) ist vollständig durchwühlt, es treten *Thalassinoides*, pelletführende *Rhizocorallium* und *Planolites* auf. Der untere Teil ist bioturbationsfrei. Ein vergleichbares Gefüge zeigt auch der Turbidit (BOUMA T_b- bis T_d-Division) direkt oberhalb der Nünningsbank. Hier sind *Thalassinoides suevicus* und *Rhizocorallium jenense* als postsedimentäre Taxa an der Schichtunterseite zu studieren.

Die Debrite in den Möllerbänken führen eine hochdiverse Ichnofauna. Diese ist hauptsächlich durch *Dreginozoum beckumensis*, *Thalassinoides suevicus*, *Spongiomorpha sudolica*, *Sinusichnus priesti*, *Planolites montanus*, *Palaeophycus heberti*, *Monticulichus puteus*, *Rhizocorallium jenense*, *Zoophycos velum* und *Zoophycos* isp. vertreten. Untergeordnet kommen noch *Alcyonidiopsis pharmaceus* und *Skolithos linearis* vor.

Eine Besonderheit stellt eine ca. 3-5cm mächtige, dunkle, relativ feinkörnige Lage direkt oberhalb der Vierzöllerbank dar. In ihr findet sich ausschließlich *Chondrites intricatus*. In den pelagischen Mergeln zwischen der Griesebank und den Möllerbänken fehlt *Chondrites intricatus*.

Nünningsbänke: Wie die Möllerbänke so zeigen auch die Nünningsbänke eine hohe Ichnofossildiversität, die generell mit der der Möllerbänke zu vergleichen ist. Der Nünningsbank liegt eine dünne, feinkörnige, sandig-glaukonitische Lage auf. In ihr finden sich

Laevicyclus mongraensis und *Circulichnis montanus*.

Obere Beckum-Schichten: Wie die Unteren Beckum-Schichten, so sind auch die Oberen Beckum-Schichten durch eine relativ hohe Spurenfossildiversität gekennzeichnet. Als prä-turbiditische Spuren treten vor allem in der Neuen Platte und den Landbänken 1 bis 6 *Bergaueria* isp. bzw. *Bergaueria perata*, *Megagraption fornicatum* (Landbank 6), *M. irregulare*, *M. submontanum* (Neue Platte), *Paleodictyon hexagonum*, *P. italicum*, *P. minimum*, *P. maximum*, *Helminthopsis abeli*, *Flexorhapha crassa*, *Helicorhapha tortilis* (Landbank 6) und *Solanichnium confinis* (Landbank 5) sowie untergeordnet *Cosmorhapha* isp. auf. Die Neue Platte und die Landbänke 1 bis 6 zeigen primäre Sedimentstrukturen. Gradierte BOUMA T_a-Divisionen sind ebenso wie Schrägschichtung und laminare Schichtung häufig zu beobachten.

Im Vergleich dazu sind die höheren Landbänke durch einen gefleckten Hintergrund gekennzeichnet. Primäre Schichtungsstrukturen sind äußerst selten. Vor diesem Hintergrund stellen *Thalassinoides suevicus*, *Planolites beverleyensis*, *Helicodromites mobilis*, *Sidichnus catena*, *Laqueichnus baloffi*, *?Glockerichnus* isp., *Phymatoderma granulatum* und *Rhizocorallium jenense*, *Taenidium cameronensis* postsedimentäre Vorzugsspurenfossilien („elite trace fossils“) dar. Am Top der Landbank 8 sind *Megagraption fornicatum*, *M. irregulare*, *Paleodictyon minimum* und *P. hexagonum* in situ durch einen sehr dünnen (maximal 1cm mächtig) Turbidit konserviert worden. *Chondrites intricatus* und *Skolithos linearis* sind sowohl in den pelagischen Mergeln, als auch in den zwischengeschalteten debritischen Kalkbänken sehr häufig.

12.3.3. Vorhelm-Schichten

Oberhalb der 10. Landbank nimmt die Diversität der Ichnofauna zu Hangenden sukzessiv ab. Neben den immer noch zahlreich auftretenden *Chondrites intricatus* und *Skolithos linearis* kommen nur noch gelegentlich *Thalassinoides suevicus*, *Planolites beverleyensis* und *Taenidium cameronensis* vor. Trotzdem sind die Ablagerungen nicht frei von Bioturbation. Vielmehr zeigen die debritischen Schichten zumeist einen gefleckten Hintergrund, in dem allerdings mit Ausnahme der oben genannten Taxa keine Vorzugsspurenfossilien auftreten.

13. Ichnofazies

SEILACHER (1964b, 1967b) beobachtet, dass wiederholt vorkommende Vergesellschaftungen gewisser Ichnotaxa mit bestimmten Paläomilieus verknüpft sind. Diese charakteristischen Ichnofossilassoziationen, die in Abhängigkeit zu den ökologischen Bedingungen des Lebensraumes stehen, werden von ihm als Ichnofazies bezeichnet. SEILACHER stellt insgesamt sechs verschiedene Ichnofazies auf, die mit Ausnahme der *Glossifungites*-Ichnofazies, welche für Omissions-flächen und Festgründe typisch ist, im Wesentlichen bathymetrisch definiert sind. Weitere Arbeiten zur Ichnofazies werden unter anderem von BROMLEY et al. (1984), EKDALE et al. (1984), FREY & PEMBERTON (1984), EKDALE (1985), FREY et al. (1990) und PEMBERTON et al. (1990, 1992) vorgestellt. Die Ichnofazies steht nach BROMLEY & ASGAARD (1991) im engen Zusammenhang mit der sedimentären Fazies und setzt sich aus Biofazies und Taphofazies zusammen. Erstere wird durch die Ökologie der Spurenerzeuger bestimmt, letztere basiert hauptsächlich auf taphonomischen Merkmalen.

Die untersuchte Schichtenfolge dokumentiert ein Ablagerungsmilieu, in dem es zu bedeutenden gravitativen Massenbewegungen, die durch Debristströme und Turbiditschüttungen belegt sind, gekommen ist. In diesem Milieu treten vielfältige sedimentäre Faziesbereiche auf, die durch ihre typischen Sedimentstrukturen gekennzeichnet sind (z.B. BOUMA 1962, NELSON & KULM 1973, WALKER & MUTTI 1973, SHANMUGAM & MIOLA 1984, SHANMUGAM et al. 1995). Zudem weisen die differenzierten sedimentären Faziesbereiche oft eine bestimmte Ichnofazies auf, deren Ausbildung jedoch lokal durch mannigfache Variationen in der Zusammensetzung und Ausbildung der sie aufbauenden Ichnotaxa bestimmt wird (z.B. CRIMES 1976, CRIMES & CROSSLEY 1980, 1991, UCHMAN 1999).

HÄNTZSCHEL (1964) ordnet die Spurenfaua der Beckum-Schichten keiner festen Ichnofazies zu. Seiner Meinung nach zeigt sie zwar Anklänge an die Ichnofazies des Flysches, entspricht aber mehr den Ichnozönosen epikontinentaler Sedimente. Er begründet dies damit, dass bis auf *Paleodictyon* keine weiteren Graphoglypten auftreten, und Taxa wie *Thalassinoides* charakteristisch für flache Meeresbereiche sind.

Mit der vorliegenden Arbeit werden neben *Paleodictyon*, welches in der bearbeiteten Schichtenfolge durch vier Arten vertreten ist, mit *Cosmorhapse* isp., *Flexorhapse*, *Helminthopsis*, *Megagraption* und *Helicorhapse* weitere

Graphoglypten erstmals vorgestellt. Diese Formen sind typisch für die *Nereites*-Ichnofazies, wie sie von SEILACHER für Turbiditablagerungen und deren spezielle sedimentologische und taphonomische Rahmenbedingungen definiert wird. Die Ichnofossilvergesellschaftung in einem turbiditischen Regime wird als dreiteiliges taphonomisches System verstanden (BROMLEY 1999): Die so genannte Hintergrundgemeinschaft besiedelt das pelagische Sediment. In den Beckum- und Vorhelm-Schichten beinhaltet diese hauptsächlich *Chondrites* und *Skolithos* und die oben genannte Graphoglyptenfauna (Tab. 13.1.1.). Durch Turbidite freigelegt und konserviert, bildet das oberste Stockwerk dieser Gemeinschaft, das durch die Graphoglyptenfauna charakterisiert ist, die prä-turbiditische Suite der *Nereites*-Ichnofazies (vgl. Kap. 14.1.1.). Nachfolgend werden die Turbidite und Debrite von der postsedimentären Gemeinschaft besiedelt. Auch die hieraus resultierende Spurengemeinschaft wird in die *Nereites*-Ichnofazies gestellt. Sie ist in den Unteren

Ichnospezies	Vorkommen	
	Untere Beckum-Schichten	Obere Beckum-Schichten
<i>Solanichnium confinis</i>		X
? <i>Lorenzina plana</i>		X
<i>Helicorhapse tortilis</i>		X
<i>Flexorhapse crassa</i>		X
<i>Helminthopsis abeli</i>		X
<i>Cosmorhapse</i> isp.		X
<i>Megagraption irregulare</i>		X
<i>Megagraption fornicatum</i>		X
<i>Megagraption submontanum</i>		X
<i>Paleodictyon minimum</i>		X
<i>Paleodictyon hexagonum</i>	X	
<i>Paleodictyon italicum</i>	(X)	
<i>Paleodictyon</i> cf. <i>maximum</i>		X

Tab. 13.1.1.: Verteilung der Graphoglyptenfauna in den Beckum-Schichten.

Beckum-Schichten hauptsächlich durch *Thalassinoides*, *Spongiomorpha*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Rhizocorallium*, *Monticulichnus* und *Dreginozoum* gekennzeichnet.

Gleichbedeutend der lithologischen Gliederung der Beckum-Schichten ergibt sich eine Zweiteilung der Spurenfossilvergesellschaftungen (Kap. 5.2., Kap. 12.3.). Sind die Unteren Beckum-Schichten eher durch grobkörnige allochthone Sedimente gekennzeichnet in denen außer *Paleodictyon* keine weiteren Graphoglypten auftreten, zeigen die Oberen Beckum-Schichten eine vielfältige Graphoglyptenassoziation. Zudem unterscheiden sich die Einheiten durch ihre postsedimentäre Spurenfossilvergesellschaftung. SEILACHER (1974) schlägt eine Unterteilung der *Nereites*-Ichnofazies in eine *Paleodictyon*-Ichnosubfazies und in eine *Nereites*-Ichnosubfazies vor, diese beiden Ichnofazies sind in der bearbeiteten Schichtenfolge jedoch nicht ohne weiteres den Unteren, bzw. Oberen Beckum-Schichten zuzuweisen. Die *Paleodictyon*-Ichnosubfazies bezieht sich nach SEILACHER (1974) auf distale sandigere Bereiche von Turbiditfächern, die *Nereites*-Ichnosubfazies, vorrangig durch Vertreter mäandrierender Spuren charakterisiert, ist eher auf die tonigen Ablagerungen der Tiefseeebene, beschränkt. Nach SEILACHER (1974) ist die *Paleodictyon*-Ichnosubfazies durch mehrere Zentimeter mächtige Turbidite gekennzeichnet, die an ihrer scharfen Erosionsbasis ausgegossene, primär offene Tunnelsysteme wie *Paleodictyon* und andere Graphoglypten zeigen. Zwischengeschaltete Tonsteine können Ichnotaxa der *Nereites*-Ichnosubfazies beinhalten. Die *Nereites*-Ichnosubfazies ist laut SEILACHER (1974) vornehmlich durch Stopfgänge von Sedimentfressern charakterisiert. *Oldhamia*, *Chondrites*, *Nereites*, *Dictyodora*, *Phycosiphon*, *Zoophycos*, etc. stellen hier die typischen Vertreter in den meist gering mächtigen, feinen Turbiditlagen.

Die Ichnofauna der Unteren Beckum-Schichten weist mit der Vielzahl an Fodichnia zwar viele Gemeinsamkeiten mit der *Nereites*-Ichnosubfazies auf, die Einheit dokumentiert mit ihren grobkörnigen und mächtigen Turbiditen und Debriten im Vergleich zu den Oberen Beckum-Schichten aber wohl ein proximaleres Ablagerungsgebiet (Kap. 5.2.). Vielgestaltige Graphoglypten, wie sie typisch für die *Paleodictyon*-Ichnosubfazies sind, treten vielmehr in den Oberen Beckum-Schichten und damit in distaleren Bereichen auf. So zeigt sich, dass die von SEILACHER (1974) vorgestellten Ichno-(sub)fazies nicht zwangsläufig an bestimmte Paläomilieus gebunden sind. Diese Problematik

wird auch von EKDALE (1988) und FREY et al. (1990) angeschnitten.

14. Spurengilden, Paläoichnozöosen und Besiedlungsstrategien

Spurenfossilvergesellschaftungen, und damit alle Spurenfossilien einer bestimmten Gesteinseinheit, können gleichzeitig als einzelne Taxa einer ökologisch gleichartigen Gruppe oder aus verschiedenen sich überlagernden Bioturbationsprozessen aufgebaut sein (BROMLEY 1999). Spurenfossilvergesellschaftungen, die offenbar auf eine einzelne Lebensgemeinschaft zurückgehen, werden nach BROMLEY & ASGAARD (1979) sowie BOTTJER et al. (1986) als Paläoichnozöose bezeichnet.

Spurenfossilien, die ein vergleichbares oder ähnliches (trophisches) Verhalten ihres Erzeugers widerspiegeln und/oder innerhalb eines Aktivitätsniveau (Stockwerkes) auftreten, werden als Spurengilde zusammengefasst. Zeitliche und räumliche Besiedlungsszenarien können unter der Berücksichtigung von Spurengilden innerhalb komplexer Paläoichnozöosen oder Spurenfossilvergesellschaftungen rekonstruiert werden. Die Steuerungsmechanismen einer Spurenfossilvergesellschaftung, wie zum Beispiel Sedimentationsdynamik, Substratbeschaffenheit und Sauerstoffgehalt, Nährstoffzufuhr, Bathymetrie oder Salinitätsschwankungen, schlagen sich in der Ausbildung des Spurengefüges nieder.

14.1. Gilden

Innerhalb der Beckum- und Vorhelm-Schichten können sechs verschiedene Spurengilden ausgeschieden werden, die sich im Wesentlichen über die ethologischen, insbesondere den trophischen Gemeinsamkeiten der in ihr zusammengefassten Spurenfossilien definieren. Im Einzelnen sind das die *Paleodictyon*-Gilde und die *Chondrites*-Gilde, zusammengefasst zu der *Chondrites-Paleodictyon*-Paläoichnozöose, sowie die *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium*-Gilde, die *Spongiomorpha-Monticulichnus*-Gilde, die *Sidichnus-Laqueichnus-Helicodromites*-Gilde und die *Phymatoderma-Tanidium*-Gilde.

14.1.1. *Paleodictyon*-Gilde

Räumliche Verteilung: In der untersuchten Schichtenfolge kommen die verschiedenen Ichnofossilien der *Paleodictyon*-Gilde in der Regel als konvexe Formen an den Turbiditunterseiten vor. Im Einzelnen sind dies die Ichnospezies der

Gattungen *Paleodictyon*, *Megagraption*, *Flexorhapse*, *Helminthopsis*, *Cosmorhapse* und *Solanichnium*. Diese Graphoglypten dokumentieren als Abguss offene, meist geometrisch komplexe Gangsysteme, die in relativ flachen Stockwerken im pelagischem Substrat von ihrem Erzeuger angelegt wurden. Die unterschiedlichen Erosionstiefen der Turbidite und die damit verbundene Überlieferung verschiedener Horizonte innerhalb des pelagischen Substrates ermöglichen eine (vertikale) Rekonstruktion der post-turbiditischen Spurengemeinschaft (Abb. 14.1.1.). Die vertikale Zonierung dieser Spurengemeinschaft fußt auf einen stratifizierten endobenthonischen Lebensraum, der als Stockwerkgefüge bezeichnet wird (vgl. Kap. 15.). So steht die Größe eines *Paleodictyon*-Maschenwerkes in einem direkten Zusammenhang zu der Mächtigkeit des Turbidites, der dieses ausgegossen hat. Große *Paleodictyon* (z.B. *P. italicum*, *P. hexagonum*) kommen an (mächtigen) und grobkörnigen Turbiditen vor

(Schlagbank, Griesebank, Deelbank), kleine *Paleodictyon* (z.B. *P. minimum*) sind auf geringmächtige Turbidite begrenzt (Neue Platte, Landbank 6, etc.). Zwar kann das Fehlen von feinen Graphoglypten in mächtigen Turbiditen auf die Korngröße zurückzuführen sein, umgekehrt aber führen feinkörnige, gering mächtige Turbidite keine großen *Paleodictyon*. *P. minimum*, *Megagraption irregulare* sowie *Megagraption submontanum* kommen als konkaves Hyporelief nur in geringmächtigen Turbiditen (Neue Platte) vor und belegen innerhalb der pelagischen Mergel so das höchste Stockwerk direkt an der Substratoberfläche. *Cosmorhapse* isp., *Megagraption fornicatum*, *Flexorhapse flexuosa*, *Helminthopsis abeli* und *Helicorhapse tortilis* (Landbank 6) sind etwas tiefer angelegt. Dieses Stockwerk liegt aber immer noch relativ nah an der Sedimentoberfläche. In diesem Niveau ist auch *Solanichnium confinis* anzusiedeln (Landbank 5). *Paleodictyon hexagonum* und *P. italicum* charakterisieren den tiefsten Teil dieses

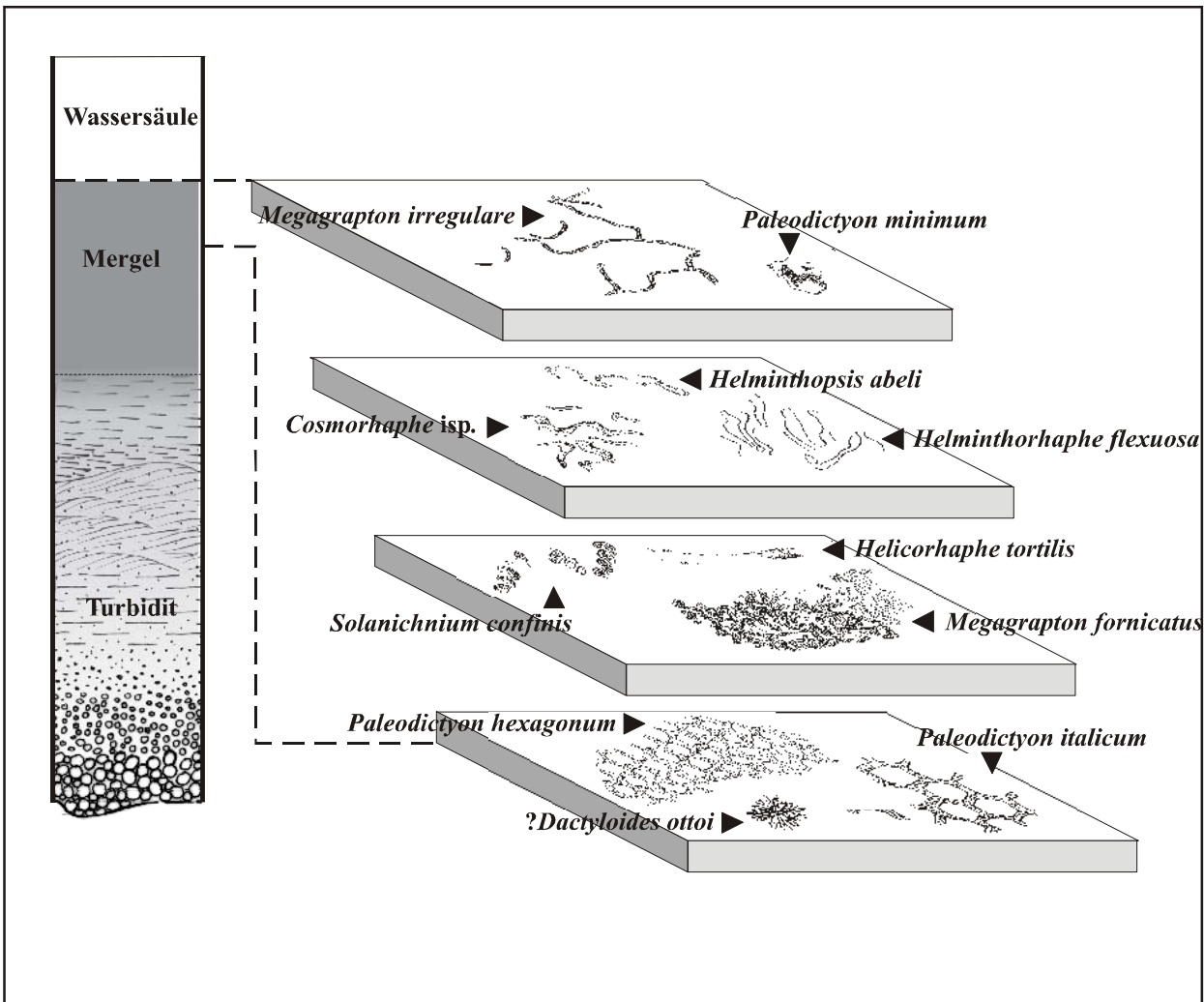


Abb. 14.1.1: Rekonstruktion des Stockwerkgefüges innerhalb der *Paleodictyon*-Gilde (Mergel), mit *M. irregulare* und *P. minimum* als flachstes Stockwerk, *P. hexagonum*, *P. italicum* und *?D. ottoii* als tiefste Gemeinschaft.

Stockwerkes. Durchkreuzungen einzelner Graphoglypten sind nicht überliefert und erlauben daher keine weiteren Aussagen hinsichtlich eines Stockwerkgefüges.

Das Vorkommen von *?Dactyloidites cf. ottoi* ist derzeit nur auf die Deelbank im Steinbruch Elsa begrenzt. Die Überlieferung dieser sternförmigen, hypichnischen Form ist somit auf ein klar definiertes Erosionsniveau und damit einem eng abgestecktem Stockwerk beschränkt, welches wahrscheinlich mehr oder weniger in der gleichen Ebene wie *P. hexagonum* liegt, da *P. hexagonum* mit *?Dactyloidites cf. ottoi* zusammen vorkommt.

Zwar liegen die verschiedenen Ichnospezies der *Paleodictyon*-Gilde unterschiedlich tief im Sediment, insgesamt dokumentieren sie jedoch das oberste Stockwerk innerhalb des pelagischen Substrates, dessen tiefere Stockwerke durch die *Chondrites*-Gilde charakterisiert sind (Kap. 14.1.2.). Präsedimentäre Graphoglypten flacher Stockwerke werden unter anderem von SEILACHER (1964, 1977), CRIMES (1977), LESZCZYŃSKI & SEILACHER (1991), UCHMAN (1995), TUNIS & UCHMAN (1996) und WETZEL & UCHMAN (1997) beschrieben.

Ökologie: Die hoch diverse Graphoglyptenfauna (Tab. 13.1.1.) der *Paleodictyon*-Gilde spiegelt optimale Bedingungen, insbesondere des O₂-Gehaltes wider. Auch der Gesamtgehalt an organischen Kohlenstoff (0,17-0,55%) in den Mergeln deutet nicht auf limitierte Sauerstoffverhältnisse in der Wassersäule hin.

Das oben beschriebene endobenthonische Stockwerkgefüge der verschiedenen Graphoglypten korrespondiert gleichwohl mit der interstitiellen Verteilung des Sauerstoffes im Sediment. Tief im Substrat angelegte Formen tolerieren weitaus geringere Sauerstoffkonzentrationen als flach angelegte Spuren. Dieser Zusammenhang wird auch von LESZCZYŃSKI (1991) beobachtet. Im Vergleich zu den Oberen Beckum-Schichten und den Vorhelm-Schichten zeigen die Unteren Beckum-Schichten nur wenige Graphoglypten. Dies muss jedoch nicht zwangsläufig auf einen geringen Sauerstoffgehalt im Wasser oder Substrat zurückzuführen sein, sondern kann durchaus mit der maximalen Korngröße der Turbidite (BOUMA T_a-Division) zusammenhängen, die eine Konservierung von filigranen Graphoglypten ausschließt. Auch tritt mit *P. hexagonum* eine Ichnospezies auf, die nach LESZCZYŃSKI (1991) aerobe Bedingungen dokumentiert. Nach seinen Untersuchungen tolerieren die Erzeuger von *P. minimum* und *Flexorhapse crassa* (= *Helminthorhapse crassa*

LESZCZYŃSKI) hohe Schwankungen des Sauerstoffgehaltes und kommen daher in tiefen und flachen Ebenen des Graphoglypten-Stockwerkes vor. In den bearbeiteten Sedimenten sind diese Formen, wie bereits erwähnt nur in relativ feinkörnigen Turbiditen überliefert und deshalb wohl Vertreter flacher Stockwerke.

Die *Paleodictyon*-Gilde ist ausnahmslos durch *Agrichnia* und *Pascichnia* gekennzeichnet. Komplizierte geometrische Gangsysteme, die mit Turbiditen und pelagischen Ablagerungen assoziiert sind und hochspezialisierte Verhaltensweisen der Erzeuger anzeigen, werden von MILLER (1991) als *Agrichnia* bezeichnet. Derartige Verhaltensweisen wie das Einfangen von Meiobenthos (*Paraonis*-Modell RÖDER 1971), das Züchten von Mikroben („mushroom garden“ Modell), die Jagd nach Infauna, sowie die Verwertung von gelöstem Kohlenstoff und andere Methoden des Nahrungserwerbs wie Chemosymbiose oder die Konstruktion von Mehrzwecknetzen sind durch die verschiedenen Graphoglypten belegt.

Im Vergleich zu den rasch abgelagerten Debriten und Turbiditen repräsentieren die Mergel innerhalb der gesamten Schichtenfolge, insbesondere in den mächtigen Paketen zwischen den einzelnen allochthonen Bankpacken, eine kontinuierlich gleichbleibende pelagische Sedimentation. In diesem stabilen, nährstoffarmen Lebensraum angelegt, dokumentieren die Graphoglypten als Klimax-Formen ein hochspezialisiertes Fressverhalten ihrer Erzeuger, die über einen längeren Zeitraum das Substrat in den höheren Stockwerken besiedelten. Sie gehören der Gruppe der sogenannten „single layer colonizers“ flacher Stockwerke an. Klimax-Gemeinschaften treten in Lebensräumen auf, in denen Veränderungen langsam und vorhersagbar ablaufen. In ihnen entwickeln sich nach EKDALE (1985) verschiedene Spurenfossilassoziationen, in den die einzelnen Ichnogenera die vielfältigen Verhaltensmuster ihrer Erzeuger anzeigen (Abb. 14.1.2.). Mit der katastrophalen und raschen Ablagerung eines Turbidites oder eines Debrites werden die Bewohner dieser Gemeinschaft und deren Lebensspuren oft vollständig ausgelöscht.

Ungewöhnlich ist in diesem Zusammenhang das Vorkommen von *Dreginozoum beckumensis* als präsedimentäres Hyporelief an der Deel- und Kiebitzbank (Kap. 11.12.3.). Nicht zu den Graphoglypten zählend, wird diese Spur als Fodichnion gedeutet. Möglicherweise zeugt diese Struktur aber von der Ausbeutung von Mikroben, die an der Redoxgrenze gehäuft vorkommen. Die

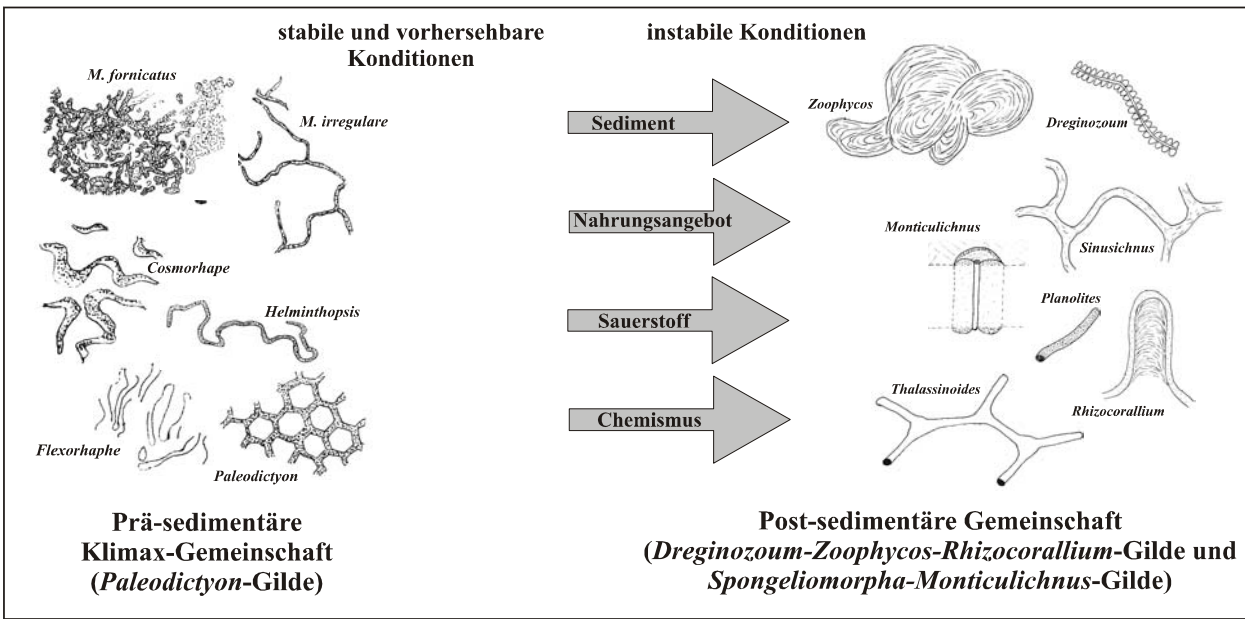


Abb. 14.1.2.: Ausbildung unterschiedlicher Spurenfossilgemeinschaften, die durch die Stabilität und Vorhersehbarkeit der physikalischen Umweltbedingungen hervorgerufen werden am Beispiel der Unteren Beckum-Schichten. links: geometrisch komplexe Agrichnia der *Paleodictyon*-Gilde (Graphoglypten); rechts: Postsedimentäre Gemeinschaft. Veränderungen des Nahrungsmittelangebotes, der chemischen Gradienten innerhalb des neu geschaffenen Sedimentes insbesondere des Sauerstoffgehaltes sowie Veränderungen der Substratkonsistenz führen zur Ausbildung verschiedener (relativ kurzzeitiger) Spurenfossilvergesellschaftungen.

Redoxgrenze, die durch eine erhöhte mikrobakterielle Aktivität gekennzeichnet ist, korreliert wahrscheinlich mit der Sediment/Wasser Grenze (Kap. 14.1.4.).

14.1.2. Chondrites-Gilde

Chondrites intricatus und *Skolithos linearis* stellen die Ichnospezies der *Chondrites*-Gilde, welche die tieferen Stockwerke innerhalb der pelagischen Substrate besiedelt. Das häufig auftretende *Chondrites intricatus* wird als Gangsystem eines in Chemosymbiose lebenden Organismus gedeutet, der dysaerobe Bedingungen toleriert (vgl. Kap. 11.5.1.). Dies schlägt sich in der Besiedlung der tieferen Stockwerke nieder, die nur unzureichend belüftet werden, zumal der *Chondrites*-Bau keine permanente Durchströmung von Wasser gewährleistet, wie es z.B. in einem U-förmigen Bau der Fall wäre.

Das feinkörnige, mergelige Sediment ist in den tiefen Stockwerken frei von Sauerstoff. Dies zeigt sich speziell an den limonitisierten Gangwandungen von *Skolithos linearis*. Dieser Limonit entstand sekundär aus unter anaeroben Bedingungen gebildetem Pyrit. Ein Substrat muss jedoch nicht von Anfang an frei von Sauerstoff sein; die Zersetzung von totem organischem Material sowie der Verbrauch des Sauerstoffes durch infaunale Organismen reduzieren bei eingeschränkter Zufuhr von aeroben Wässern den O₂-Gehalt im Sediment. Die geringe Permeabilität

der Mergel mag hier hauptverantwortlich für das Fehlen von Sauerstoff sein.

Die meist sehr langen *Skolithos*-Röhren sind wahrscheinlich von ihrem Erzeuger tief ins Substrat penetriert worden. Eine weitere Möglichkeit wäre, dass diese langgestreckten Röhren von mehreren Generationen eines Organismus sukzessiv mit fortschreitender Sedimentakkumulation nach oben hin aufgebaut wurden. *Skolithos linearis* wird als Bau eines Suspensions- oder Detritusfresser gedeutet (vgl. Kap. 11.3.1.).

14.1.3. Chondrites-Paleodictyon-Paläoichnozönose

Die *Chondrites-Paleodictyon*-Paläoichnozönose setzt sich in der hier untersuchten Schichtenfolge aus der *Chondrites*-Gilde (tiefes Stockwerk) und der *Paleodictyon*-Gilde (flaches Stockwerk) zusammen. Sie beinhaltet somit Ichnofossilien, deren Erzeuger an ein extrem nährstoffarmes Milieu angepasst waren. Das ansonsten sauerstofffreie oder dysaerobe Sediment führt nur in den höchsten Stockwerken, die durch Spuren der *Paleodictyon*-Gilde gekennzeichnet sind, einen gewissen Anteil an Sauerstoff, der von der überliegenden gut durchlüfteten Wassersäule zugeführt wird (vgl. Abb. 15.2.1.).

14.1.4. *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium-Gilde*

Diese Gemeinschaft ist durch *Dreginozoum beckumensis*, *Rhizocorallium jenense*, *Planolites montanus* sowie durch *Zoophycos* isp. bzw. *Zoophycos* cf. *velum* charakterisiert und beschränkt sich auf die debritischen Schüttungen der Unteren Beckum-Schichten (Abb. 15.2.1.).

Dreginozoum beckumensis ist innerhalb dieser Schichtenfolge oft an Schichtgrenzen gebunden und dokumentiert daher die Ausbeutung von nährstoffhaltigen Lagen, wie es typisch für *Pascichnia* ist (vgl. Kap. 11.12.3.). Ein ähnliches Verhalten wird für die Erzeugung von *Nereites*, einem mit *Dreginozoum* verwandten Ichnogenus von WETZEL & UCHMAN (2001) rekonstruiert. Der *Nereites*-Erzeuger folgt Lagen, die reich an Nährstoffen sind. Die fehlende interne Stratifizierung der Debrite bewirkte in den Unteren Beckum-Schichten, dass speziell die Schichtgrenzen zwischen den Debriten und Mergeln vom *Dreginozoum*-Erzeuger favorisiert wurden.

Die Erzeuger endostratraler *Pascichnia* benötigen einen hohen Sauerstoffgehalt im Substrat, da sie keine permanente Verbindung zur Wassersäule haben. Als Nahrungsgrundlage dient ihnen organisches Material, welches aber nur in O₂-untersättigten Sedimenten über längere Zeiträume erhalten bleibt (EKDALE & MASON 1988). Hieraus ergibt sich, dass die Besiedlung eines debritischen oder turbiditischen Substrates durch den *Dreginozoum*-Erzeuger zeitlich begrenzt sein muss oder aber auf höhere und damit gut durchlüftete Stockwerke beschränkt war. Der *Dreginozoum*-Erzeuger unterhielt keine offene Verbindung zur Wassersäule, so dass er in einem durchlüfteten Environment oberhalb der Redoxgrenze lebte (dysaerobisch) und die obersten Stockwerke debritischer Substrate, bzw. deren Top bevorzugte, da hier ein erhöhtes Nahrungsangebot zur Verfügung steht.

Nach der Ablagerung eines Debrites oder Turbidites bildet sich relativ schnell eine neue Redoxgrenze aus. Dieses ist charakterisiert durch eine extrem hohe mikrobakterielle Aktivität.

An der Mn-Reduktionszone und an der Redoxgrenze finden bestimmte Mikroben hervorragende Lebensbedingungen. Diese dienen verschiedenen, sich chemotaktisch orientierenden Organismen als Nahrungsgrundlage. Diese Grenzen können durch das gehäufte Vorkommen von *Pascichnia* wie *Nereites*, *Scolicia* oder *Dreginozoum* dokumentiert sein.

Wie erwähnt, kommt *D. beckumensis* auch hypichnisch als Abguss an den Unterseiten von Turbiditen und damit innerhalb der *Chondrites-*

Paleodictyon-Paläoichnozönose in den obersten Stockwerken der pelagischen Mergel vor (Kap. 14.1.1.). Als präsedimentäres Ichnofossil scheint das Vorkommen von *D. beckumensis* als Fodichnion in einem nährstoffarmen Substrat zunächst ungewöhnlich. Der Erzeuger könnte aber nach oben genannten Gesichtspunkten an der Redox-Grenze, die möglicherweise mit der Sediment/Wasser Grenze korrespondiert, durchaus die nötigen Nährstoffe aufgefunden haben.

Zoophycos und *Rhizocorallium* bilden als Spreitenstrukturen Fodichnia, wobei der *Rhizocorallium*-Erzeuger eher die oberen und mittleren Stockwerke debritischer Substrate besiedelt, der *Zoophycos*-Erzeuger dagegen tiefere Ebenen aufarbeitet (Abb. 15.2.1.).

Rhizocoralline Spreitenbaue sind zum Teil bevorzugt an nährstoffreichen Lagen angelegt, was sich insbesondere in den postsedimentären Spuren an den Unterseiten einiger Turbidite zeigt („elite layer“ sensu UCHMAN 1999). Als epichnische Baue dokumentieren sie aber auch Spuren eines Suspensionsfressers (FÜRSICH 1974b). Kurze, vertikale retrusive Strukturen, wie sie vielfach an epichnischen *R. jenense* zu studieren sind, implizieren nach FÜRSICH (1974b) eine geringe Sedimentationsrate (Kap. 11.8.1.). Da nach der Ablagerung eines Debristromes keine weitere signifikante Sedimentation einsetzt, dürfte die beschriebene Bauform für diesen Faziesraum ideal sein.

Rezente Studien belegen, dass die Ausbildung und Lebensweise der Infauna zum großen Teil durch Schwankungen des Sauerstoffgehaltes im Bodenwasser beeinflusst wird. Auch in fossilen Ablagerungen stellen Sauerstoffschwankungen einen wichtigen Faktor dar (BROMLEY & EKDALE 1984a, SAVRDA & BOTTJER 1986, 1989, 1994). Als Gangstruktur der tiefsten Stockwerke wird der *Zoophycos* erzeugende Organismus direkt durch die Sauerstoffsättigung des Substrats und des Bodenwassers beeinflusst (z.B. WETZEL 1983, EKDALE & MASON 1988). Sauerstoffuntersättigung im Sedimentkörper begünstigt die Erhaltung von organischem Material, das als Nahrungsgrundlage für Sediment fressende Infauna dient (WETZEL & WERNER 1981). Die Erzeuger von *Zoophycos* und *Rhizocorallium* halten durch offene U- oder J-förmige Röhren den Kontakt zur überliegenden Wassersäule und minimieren dadurch die Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt des interstitialen Porenwassers. Für Tiefwassersedimente zeigen WETZEL & WERNER (1981), dass *Zoophycos* in Sedimenten, die durch einen einem hohen C_{org}-Gehalt von über 2% charakterisiert sind, fehlen. Hohe C_{org}-Gehalte

entstehen durch einen Überschuss an Nährstoffen, was wiederum auf hohe Sedimentationsraten zurückzuführen ist (vgl. MÜLLER & SUESS 1979). Nimmt die Sedimentationsrate und somit auch der C_{org} -Gehalt ab, tritt *Zoophycos* nach oben genannten Autoren häufiger auf. *Zoophycos*, *Chondrites* und *Planolites* belegen daher eine Anpassung der Organismen an mehr oder weniger nährstoffarme Milieus (WETZEL & WERNER 1981). Auch in den Unteren Beckum-Schichten steht das Vorkommen von *Zoophycos* in direkter Abhängigkeit zum Substrat. *Zoophycos* kommt wie oben beschrieben in tieferen Stockwerken calcisphaerenführender Debrite vor. Indirekt ergibt sich somit ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten von *Zoophycos* und dem Karbonatgehalt der besiedelten Sedimente, der im Wesentlichen von dem Anteil der Calcisphaeren bestimmt wird. *Zoophycos* belegt eine hochspezialisierte Ernährungsweise seines Erzeugers (vgl. Kap. 11.8.1.). Diese spezielle Lebensform zeigt sich innerhalb der Schichtenfolge nur in Sedimenten bestimmter Korngröße und Mächtigkeit, die aber einen gewissen Anteil an verwertbaren (Calcisphaeren-) Material aufweisen (Kap. 15.).

OLIVERO (1996) beschreibt eine direkte Abhängigkeit des Auftretens von *Zoophycos* zu erhöhten Sedimentationsraten, die in entsprechenden Faziesräumen primär mit erhöhter Karbonatproduktivität (RICKEN 1991, 1993) einhergehen kann. Nach OLIVERO (1996) begünstigt eine alternierende Sedimentation von Karbonaten und Mergeln die Besiedlung durch den *Zoophycos*-Erzeuger. *Zoophycos* erreicht seine größte Dimension in Weich- und Festgründen. Ein hoher Karbonatgehalt in den Substraten unterstützt eine Verhärtung des Sedimentes und somit die Kolonisation durch die Tiere (OLIVERO 1996). Zudem zeigt OLIVERO (1996) einen Zusammenhang zwischen der Sedimentationsdynamik (Sequenzstratigraphie) und der Häufigkeit von *Zoophycos* in einer Kalk-Mergel-Wechselfolge. In jurassischen und kretazischen Kalk-Mergel-Folgen tritt *Zoophycos* mit *Chondrites* auf und zeigt hier seine höchste Populationsdichte am Top der Kalkbänke. Das maximale Auftreten von *Zoophycos* korreliert im Wesentlichen mit den Schüttungen während eines „lowstand system tract“ (LST) (vgl. Kap. 18.4.). In den Ablagerungen eines „transgressive system tract“ (TST) fehlt diese Spur (OLIVERO 1996).

14.1.5. *Spongeliomorpha*-*Monticulichnus*-Gilde

Die *Spongeliomorpha*-*Monticulichnus*-Gilde setzt sich aus den Ichnospezies *Spongeliomorpha*

sudolica, *Thalassinoides suevicus*, *Sinusichnus priesti*, *Palaeophycus heberti* und *Monticulichnus puteus* zusammen (Abb. 15.2.2.). Sie kommt ausschließlich in den Unteren Beckum-Schichten vor. *Spongeliomorpha*, *Thalassinoides* und *Sinusichnus* sind sowohl genetisch als auch morphotypisch miteinander verwandt (Kap. 11.5.2). Die Erzeuger dieser verzweigten Gangsysteme sind, wie in Kap. 11.5.2. ausgeführt, in callianassinoiden Decapoden zu suchen (vgl. FREY et al. 1984, BROMLEY 1999).

BROMLEY & FREY (1974) zeigen eine breite Variation der Gangmorphologien von *Thalassinoides*, *Ophiomorpha*, *Spongeliomorpha* und *Gyrolithes* auf. Zurückzuführen ist dies auf die hohe Bandbreite der möglichen Erzeuger, auf die Verbreitung in fast allen Milieus, auf Unterschiede im Verhaltensmuster der Erzeuger und auf die diagenetische Modifizierung der Gangsysteme. FREY & MAYOU (1971), PHILLIPS (1971), CHAKRABARTI (1981), sowie GRIFFS & SUCHANEK (1991) beobachten bei grabenden Crustaceen eine Anpassung der Ganggeometrie an ihre Körpergröße, an ihre Ernährungsweise, an den Sauerstoffgehalt des Wassers und an das bewohnte Substrat. Somit ist die Gangmorphologie ein dynamisches Produkt aus anatomischem Bauplan und dem an die jeweiligen Umweltbedingungen angepassten Verhalten.

Die Lebensweise callianassinoider Krebse wird von verschiedenen Autoren eingehend beschrieben (vgl. BROMLEY 1999). Die endobenthonischen Gangsysteme werden häufig als das Produkt von Sedimentfressern gedeutet (EKDALE et al. 1984, BROMLEY 1999). So ernährten sich die Krebse wahrscheinlich hauptsächlich von Bakterien, die das organische Material im Sediment zersetzten.

Diese Organismen waren aber auch in der Lage, ihre Nahrung durch Filtrieren, durch Sediment fressen, durch Züchtung von Mikroben, chemosymbiotisch und auch als Fallensteller zu gewinnen (HOWARD & FREY 1975, POWELL 1974), was nicht zuletzt durch Beobachtungen an rezent lebenden Arten untermauert wird. Aus diesen Untersuchungen, unter anderem von GRIFFIS & SUCHANEK (1991), ROWDEN et al. (1998) oder auch NICKELL et al. (1998) sind Wechsel in der Art der Ernährungsweise einzelner callianassinoider Krebse durch entsprechende Gang-architekturen belegt. Callianassinoiden Crustaceen bewohnen vom Intertidal bis Abyssal (unterhalb 3000m Wassertiefe; vgl. WETZEL 1981) fast alle marinen Lebensräume in fast allen Substraten (SWINBANKS & MURRAY 1981, BROMLEY 1999). Dazu zeigen sie eine hohe Toleranz gegenüber Schwankungen von Salinität, Sauerstoff und Temperatur. In

Versuchen überlebte *Callianassa californiensis* bis zu 138 Stunden in anoxischen Aquarien, wobei sie bis kurz vor ihrem Tod noch voll aktiv war (THOMPSON & PRITCHARD 1969). Durch ihr flexibles Skelett können sie hohe turbulente Strömungen oder Transporte überleben. Selbst das Absaugen durch Tauchpumpen oder ähnliche Geräte überstehen sie ohne großen Schaden (GRIMM & FÖLLMI 1994). YEO & RISK (1979) beobachteten endobenthonische Crustaceen, die durch einen Hurricane „en masse“ verfrachtet wurden.

GRIMM & FÖLLMI (1990, 1994) beschreiben in alternierenden, gravitativen „event-beds“ *Gyrolithes* und *Thalassinoides*. Erstere sind auf schwach, letztere auf intensiv durchwühlte Schichten beschränkt. Nach den oben genannten Autoren werden callianassinoide Krebse mit gravitativen Massenbewegungen ins Bathyal transportiert, überleben diesen Transport und graben sich dann spontan spiralförmig ins Sediment. Durch fortschreitende grabende Tätigkeiten dieser Organismen werden die zuvor erzeugten Gänge (*Gyrolithes*) dann sukzessiv aufgearbeitet (*Thalassinoides*). Auch in tieferen Abschnitten des Meeres gewährleisten sauerstoffreiche Wässer, die mit dem gravitativen Massenstrom mitgeführt wurden, eine ausreichende Überlebenszeitspanne für die Krebse (vgl. HÜLSEMANN & EMERY 1961). In dieser Zeit verändern sie das primäre sedimentäre Gefüge ihres „neuen“ endobenthonischen Lebensraumes.

So spiegeln *Spongeliomorpha*, *Thalassinoides* und *Sinusichnus* eine relativ vielfältige Bandbreite unterschiedlicher Ernährungsstrategien endobenthonischer Crustaceen wider. Ihre Gangsysteme dokumentieren eine kombinierte Ernährungsweise aus Filtrieren, Sedimentfressen, Züchten, Fallen stellen und chemosymbiotischer Lebensweise. Eventuell sind die Erzeuger dieser Gänge mit dem Debitstrom in den Ablagerungsraum transportiert worden und konnten aufgrund des vorhandenen Nährstoffangebotes dort ein vielfältiges Bioturbationsgefüge ausbilden.

Monticulichnus puteus stellt in diesem Zusammenhang das letzte Stadium dieser Besiedlung dar. *M. puteus* wird als Domichnion eines sessilen Suspensionsfressers gedeutet (vgl. Kap. 11.2.).

14.1.6. *Sidichnus-Laqueichnus-Helicodromites*-Gilde

Bei diesen hier erstmals beschriebenen Formen handelt es sich um Taxa, die sehr häufig in bestimmten Abschnitten der Schichtenfolge vorkommen (Obere Landbänke). Innerhalb dieser

feinkörnig, debritischen Ablagerungen treten *Laqueichnus baloffi* und *Helicodromites mobilis* in den oberen und mittleren Stockwerken auf. *Sidichnus catena* kommt stockwerkübergreifend vor. *Helicodromites* und *Sidichnus* werden als Fodichnia infaunal lebender Organismen gedeutet. Beide Formen zeigen keine offenen Verbindungen zur Wassersäule. Die Erzeuger dieser Spuren deckten ihren Sauerstoffbedarf daher vornehmlich aus dem Porenwasser. Um eine möglichst hohe Respirationsrate zu gewährleisten, verzichteten sie auf eine feste Wandung. Zwar zeigt *Helicodromites* eine deutliche, kalzitisch zementierte Wandung, diese ist jedoch sekundär als Grenzflächenprodukt zwischen anoxischem, organischem Material und kalkigem, oxischem Porenwasser entstanden (vgl. Kap. 11.10.1.).

Rezente, mit *Helicodromites* vergleichbare Spuren sind aus dem norddeutschen Watt (HERTWECK & REINECK 1966), dem Golf von Mexiko (HILL 1985) und aus der abyssalen Tiefsee bekannt. Möglicherweise bevorzugen die Erzeuger dieser Spur ein feinkörniges Sediment innerhalb extremer Lebensräume.

Laqueichnus belegt einen flexiblen Nahrungserwerb des Erbauers. Dieser konnte möglicherweise als Sedimentfresser, Detritusfresser oder auch als Filtrierer seine Nahrungsgrundlage sichern.

Die *Sidichnus-Laqueichnus-Helicodromites*-Gilde ist also weitestgehend durch Fodichnia definiert. Die Artenarmut und die hohe Individuenzahl, die dieser Gemeinschaft eigen sind, lassen möglicherweise auf eine opportunistische Strategie schließen (vgl. EKDALE 1985). Opportunistische Arten zeigen hohe Reproduktion und Wachstumsraten und weisen oftmals eine breite Toleranz gegenüber Milieuveränderungen auf (PIANKA 1970). Diese Arten sind in der Regel Pioniere, die nach abrupten oder katastrophalen Veränderungen des Milieus den Lebensraum schnell besiedeln. Vergleichbare Gemeinschaften können sich aber auch unter nährstoffarmen Bedingungen ausbilden. Im Allgemeinen sind solche Gemeinschaften recht kurzlebig. Solche Lebensgemeinschaften sind nicht zwangsläufig durch vergleichsweise einfache Verhaltensweisen, bzw. Lebensweisen ihrer Mitglieder charakterisiert, vielmehr sind auch komplexe Spurengefüge und damit spezialisierte Verhaltensmuster solcher Gemeinschaften nachgewiesen (MILLER & JOHNSON 1981, M.F. MILLER 2003).

14.1.7. *Phymatoderma-Taenidium*-Gilde

Diese Gilde ist im Wesentlichen auf die feinkörnig-debritischen Schüttungen der Vorhelm-

Schichten beschränkt. Kennzeichnend sind die Ichnospezies *Phymatoderma granulatum*, *Taenidium cameronensis*, *Glockerichnus* isp. und *Rhizocorallium jenense*. Letztere Spezies zeigt innerhalb der gesamten Schichtenfolge mehrere Morphotypen. Typisch für diese Gilde sind aber *R. jenense*, deren Spreiten fast durchgehend aus Pellets aufgebaut sind (Kap. 11.8.1.). Oft sind diese *R. jenense* zudem durch eine relativ breite äußere U-Röhre charakterisiert. Diese *Rhizocorallium* werden als infaunale Gänge interpretiert. Die breite durchgängige U-Röhre gewährleistete dem Erzeuger die Kommunikation mit der Wassersäule. Die Durchspülung des Baues erlaubte sowohl die Zufuhr von Sauerstoff als auch die Zufuhr von Nährstoffen. Unverdauliche Reste wurden dann als Pellets in ein Spreitengefüge akkumuliert. Eventuell wechselte der Erzeuger je nach Nährstoffangebot seine Ernährungsweise zwischen Filtrieren und Sedimentfressen.

Taenidium und *Phymatoderma* spiegeln innerhalb dieser Spurengemeinschaft die Aktivitäten von Sediment fressenden Tieren wider, wobei der Erzeuger von *Taenidium* das aufgearbeitete Material direkt in ein Stopfgefüge überführte. Der Erzeuger von *Phymatoderma* dürfte dem hingegen das Sediment aktiv nach Nahrungspartikeln durchsucht haben. Diese selektive Ernährung führt zu einer Verringerung der ausgeschiedenen Faeces, die in diesem Fall in Pellets akkumuliert wird. Zudem minimiert sich der für die Unterbringung des fäkalen Materials benötigte Stauraum.

Der Erbauer von *Glockerichnus* isp. verfolgt eine etwas andere Futterstrategie, in dem er aus einer zentralen Position das ihn umgebene Sediment in radialstrahlig angelegten Gängen nach Nahrung durchsucht. So reflektiert *Glockerichnus* isp. eine Wohn- und Fraßstruktur.

Die *Phymatoderma-Taenidium*-Gilde ist also im Wesentlichen durch endobenthonische Fodichnia gekennzeichnet. Innerhalb dieser ethologischen Gruppe zeigen die Spuren aber trotzdem noch eine vielschichtige Ernährungsweise ihrer Erzeuger an (z.B. *R. jenense*).

15. Spurengefüge in den Beckum- und Vorhelm-Schichten und deren Genese

Die Unteren Beckum-Schichten sind, wie in Kap. 5.2. ausführlich dargestellt, durch die Wechsellagerung von allochthonen gravitativen Schüttungen und pelagischen Mergel charakterisiert. Debrite, Turbidite und amal-

gamierte Debrite bzw. Turbidite kennzeichnen die allochthonen Sedimente. Sowohl die amalgamierten Einheiten (Kap. 6.1.2.), die Turbidite (Kap. 6.1.1.), die Debrite (Kap. 6.1.3.) als auch die Mergel (*Chondrites-Paleodictyon*- Paläoichnozönose - Kap. 14.) zeigen typische Spurengefüge mit charakteristischen Spurenfossilgesellschaftungen und deren unterschiedlichen Spurengilden. Innerhalb der Oberen Beckum-Schichten und den Vorhelm-Schichten lassen sich auch in debritischen Ablagerungen deutlich ausgebildete (eingefrorene) Stockwerkgefüge nachweisen.

15.1. Allgemeines zu Stockwerkbau und Durchkreuzungsbeziehungen

Subaquatische Sedimente weisen aufgrund ihrer physikalischen, chemischen und biologischen Parameter eine vertikale Zonierung auf. Hieraus resultiert ein vertikal gegliederter endobenthischer Lebensraum, der ein Stockwerkgefüge („tiering“) besitzen kann (BOTTJER & AUSICH 1982, WERNER & WETZEL 1981). Stockwerkgefüge sind nicht nur für marine endobenthonische Gemeinschaften typisch, sondern lassen sich auch im Süßwasser und terrestrischen Raum beobachten.

Im marinen, endobenthonischen Milieu wird die Ausbildung eines Stockwerkgefüges unter anderem durch Wassertiefe, Salinität, Nahrungsangebot, Substratcharakter, Strömungsverlauf und Strömungsenergie, Sedimenteintrag sowie den O₂-Gehalt im Wasser und im Sediment (Porenwasser) kontrolliert. Das Bestreben bestimmter Organismen sich einzugraben, dient neben dem Nahrungserwerb häufig als Schutz vor potentiellen Feinden. Die kontrollierenden Umweltfaktoren können sich mit der Zeit ändern, was zu einem Wechsel der Infauna führen kann und sich dann in der Ausbildung von Stockwerkgefügen niederschlägt.

Aus der vertikalen Zonierung von infaunalen Lebensgemeinschaften resultiert ein komplexes (sedimentäres) Gefüge mit einem Nebeneinander von verschiedenen Spurengilden und Ichnozönosen. Die verschiedenen endobenthonischen Stockwerke werden durch eine oder mehrere Spuren repräsentiert, die in einem bestimmten Abstand zur Sedimentoberfläche angelegt worden sind (BROMLEY & EKDALE 1986). Flachgrabende Organismen besiedeln wasserhaltiges, unkonsolidiertes Substrat, tiefer grabende Formen bevorzugen standhafteres Sediment. Mit fortschreitender kontinuierlicher Sedimentakkumulation wandern die einzelnen Stockwerke sukzessiv nach oben, wodurch die Spuren flacher Stockwerke von Spuren tieferer Stockwerke

überlagert werden. Die gegenseitigen Durchkreuzungsbeziehungen der verschiedenen Ichnospezies erlauben eine Rekonstruktion des Stockwerkgefüges. Zudem beeinflusst ein Stockwerkbau die Taphonomie der Spurenfossilien, in dem Maße, dass tiefer angelegte Strukturen am augenfälligsten in Erscheinung treten und das Gefüge dominieren. Die vielfältigen Gründe hierfür werden von BROMLEY & EKDALE (1986) ausführlich diskutiert.

Nicht immer aber dokumentieren Durchkreuzungsbeziehungen unterschiedlicher Ichnofossilien ein Stockwerkgefüge. Sie können auch das Resultat einer zeitlich gegliederten Besiedlung verschiedener Spurengilden oder Spurenzönosen sein, insbesondere wenn eine sukzessive Verlagerung des Stockwerkgefüges durch ausbleibende oder zu starker Sedimentation verhindert wird. Die Ichnotaxa der Erzeuger die das Sediment zuletzt besiedelten, heben sich so gegenüber den vorangegangenen Spurengefügen hervor. Die fortschreitende Besiedlung von differenzierten Spurensuiten oder Gilden hängt nicht zuletzt mit der Veränderung der Substratkonsistenz zusammen, die sich fortlaufend durch Entwässerung, Kompaktion, Zementation bis hin zur sekundären Mineralisation von einem Weich- zu einem Festgrund wandeln kann.

Durchkreuzungsbeziehungen einzelner Ichnotaxa spiegeln grundsätzlich die zeitlich gegliederte Besiedlung endobenthonischer Organismen und deren Lebensspuren in einem definierten Raum wieder (vgl. UCHMAN 1995).

Im Allgemeinen als Schlüssel zur Modellierung von Stockwerkgefügen benutzt, können Durchkreuzungsbeziehungen speziell in Ablagerungen, die durch diskontinuierliche Sedimentation gekennzeichnet sind, eine zeitlich gegliederte Besiedlung unterschiedlicher Faunengilden dokumentieren. Turbidit- oder Debritereignisse sind hierfür ein gutes Beispiel (Kap. 14.).

In nahezu stabilen Lebensräumen, die durch eine gleichmäßige Sedimentation gekennzeichnet sind, liefern Durchkreuzungsbeziehungen aber wichtige Hinweise zur Modellierung eines Stockwerkgefüges. Solche Stockwerkgefüge sind häufig in pelagischen Ablagerungen zu beobachten und treten, wie beschrieben in der untersuchten Schichtenfolge innerhalb der *Chondrites-Paleodictyon*-Paläoichnozönose auf.

15.2. Untere Beckum-Schichten

15.2.1. Debrite

Innerhalb der debritischen Schüttungen der Unteren Beckum-Schichten können zwei mehr oder weniger grundlegende Spurengefüge in

Abhängigkeit von der Schichtdicke und der Korngröße definiert werden. Dennoch kommen Überschneidungen und Variationen zwischen den nachfolgend beschriebenen Spurengefügen vor.

Spurengefüge gering mächtiger Debrite: Das im Arbeitsgebiet typische Spurengefüge von geringmächtigen Debriten (<10cm Mächtigkeit) wird im Wesentlichen von Spezies der *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium* Spurengilde sowie der *Spongeliomorpha-Monticulichnus* Spurengilde aufgebaut. Sehr häufig sind noch *Palaeophycus heberti* und *Planolites berverleyensis*. Mit Ausnahme von *Rhizocorallium* und *Zoophycos*, die im Gegensatz zu den mächtigen Debriten nur untergeordnet auftreten, bilden die genannten Taxa ein komplett durch Bioturbation geprägtes Gefüge.

D. beckumensis wird von *Thalassinoides suevicus* und *Spongeliomorpha sudolica* durchkreuzt. *Spongeliomorpha sudolica* tritt ebenso häufig auf, wenn auch in etwas geringer Dichte. Im Vergleich zu *Palaeophycus heberti* tritt *Planolites montanus* in geringerer Anzahl auf (ca. 10 Exemplare/m²). *Monticulichnus puteus* zeigt eine Spurendichte von ca. 10 Exemplaren auf einen Quadratmeter, wobei es zu einzelnen „Anhäufungen“ von wenigen (2-4) Exemplaren kommen kann. *Monticulichnus puteus* durchkreuzt bis auf *Palaeophycus heberti* alle anderen Spurengefüge.

Das aus geringmächtigen Debriten beschriebene Spurengefüge zeigt mit Ausnahme von *Dreginozoum beckumensis*, welches an lithologische Grenzflächen gebunden ist, keine stratifizierte Ausbildung. Dennoch lassen die Durchkreuzungsbeziehungen der einzelnen Ichnotaxa auf eine zeitlich oder räumlich gestaffelte Besiedlungsdynamik schließen. Durchkreuzungsbeziehungen, die sich auf die sukzessive Verlagerung eines räumlich gegliederten Lebensraumes (Stockwerkgefüge) zurückführen lassen, sind aufgrund der diskontinuierlichen Sedimentation nicht zu erwarten (Kap. 15.1.).

Spurengefüge mächtiger Debrite: Im Gegensatz zu geringmächtigen Debriten weisen mächtige Debrite noch ein räumlich gegliedertes Spurengefüge auf, das sich aus den gleichen Spurengilden wie in den geringmächtigen Debriten aufbaut. Im Vergleich zu diesen treten in den mächtigen Debriten vor allem *Rhizocorallium* und *Zoophycos* auf. *Monticulichnus* ist hier nur selten zu beobachten.

Das Auftreten von *Zoophycos* ist oft auf den unteren Abschnitt einer debritischen Bank

beschränkt. In der Nüningsbank kommt *Zoophycos* isp. ausschließlich 12-25cm unterhalb des Tops vor. Die horizontal verlaufenden Spreitengefüge mit einer maximalen Länge von über 30cm und einer Breite von bis zu 2cm werden nur selten von anderen Spuren durchkreuzt oder überlagert. Im oberen Teil der Bank finden sich häufig die Ichnotaxa der *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium*- sowie der *Spongeliomorpha-Monticulichnus*-Spurengilde; selten sind allerdings *Dreginozoum beckumensis* und *Thalassinoides suevicus*. Die Ausbildung des hier vorliegenden Spurengefüges unterliegt sowohl einer zeitlich gestaffelten Besiedlung ethologisch verschiedener Endobionten, als auch auf deren Bestreben, bestimmte, für sie ideale Horizonte im Substrat zu besiedeln. In diesem Fall verhindert die diskontinuierliche Sedimentation eine nach oben hin gerichtete Migration der verschiedenen endobenthonischen Stockwerke (z.B. *Zoophycos*). Die Veränderung des Substrates infolge von Entwässerung, Kompaktion und Zementation bewirkt neben der Verfestigung des Substrates zudem eine signifikante Abnahme des Sauerstoffgehaltes im interstitialen Porenwasser. Hieraus resultiert eine zeitlich gestaffelte Erneuerung der Infauna, die sich sukzessive an die jeweiligen physikalisch-chemischen und biologischen Parameter des Substrates anpasst. So bilden sich zunächst die Fodichnia und Pascichnia der *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium*-Spurengilde aus, die dann von dem Gefüge der *Spongeliomorpha-Monticulichnus*-Spurengilde überlagert werden. Tief im Substrat angelegte *Zoophycos* bleiben hiervon allerdings verschont und dokumentieren so ein relativ früh angelegtes Spurengefüge. In den gering mächtigen Debriten repräsentieren Domichnia wie *Monticulichnus puteus* oder *Palaeophycus heberti* die letzte Besiedlungsstufe (Abb. 15.2.1. und Abb. 15.2.2.). Kurz nach der Ablagerung eines Debrites ist das neu geschaffene, nährstoffreiche Substrat in den obersten, wasserhaltigen und sauerstoffgesättigten Stockwerken vornehmlich durch flachgrabende Organismen der Durchmischungsschicht („mixed layer“) sowie *Planolites montanus* gekennzeichnet. Das unterste, eventuell sauerstofflimitierte Stockwerk beinhaltet *Zoophycos* isp.. *Rhizocorallium jenense* ist als Produkt eines Suspensionsfressers in mittleren und oberen Stockwerken angelegt worden. Pascichnia wie *Dreginozoum beckumensis* belegen die Ausbeutung von nährstoffhaltigen Lagen. Die

Erzeuger solcher endostratler Pascichnia benötigen einen hohen Sauerstoffgehalt im Substrat, da sie keine permanente Verbindung zur Wassersäule haben. Als Nahrungsgrundlage dient ihnen organisches Material, was nur in O₂-untersättigten Sedimenten über längere Zeiträume erhalten bleibt (EKDALE & MASON 1988).

15.2.2. Amalgamierte Ablagerungen

Amalgamierte Bänke, wie z.B. die Griesebank, Kiebitzbank oder die Deelbank führen an ihrer normal gradierten Basis (BOUMA T_a-Division) im Wesentlichen nur Graphoglypten. Postsedimentäre Spurengefüge treten nicht auf. Das Fehlen postsedimentärer Ichnofossilien scheint zunächst ungewöhnlich, kann aber auf die besondere Sedimentationsdynamik, die diesen Ablagerungen zugrunde liegt, zurückzuführen sein (Kap. 6.1.2.). Schnell aufeinanderfolgende Schüttungen, seien sie turbiditischer oder debritischer Natur, verhindern bzw. behindern die Besiedlung des Substrates und zerstören durch ihre erosive Wirkung bereits ausgebildete endobenthonische Lebensgemeinschaften und deren Spurengefüge. Zwar werden Stockwerkgefüge und daraus resultierende Spurengefüge nicht immer automatisch durch ein Turbiditereignis konserviert und „eingefroren“, weil speziell tief grabende Organismen solch ein katastrophales Ereignis überleben können, dennoch kann die mehrmalige und schnelle Wiederholung dieser Prozesse, wie sie in den amalgamierten Einheiten dokumentiert sind, die gesamte Infauna weiträumig zerstören, so dass eine (erneute) Besiedlung dieser Einheiten eingeschränkt wird. Das Besiedlungsfenster dieser Einheiten ist deshalb nur relativ kurz „offen“. Es beschreibt die Zeit, die zur Besiedlung neu geschaffenen Substrate zur Verfügung steht (POLLARD et al. 1993). Bei langsamer Sedimentakkumulation wäre dies mehr oder weniger die gesamte Zeit offen.

Mit fortschreitender Akkumulation von pelagischem Material und einhergehender Kompaktion und Überlagerung der amalgamierten Schichten wird die Zugänglichkeit dieser Einheiten durch Endobionten bis auf weiteres verhindert. Diagenetische Prozesse führen außerdem zu einer Zementation dieser Einheiten. So können, auch in einem eigentlich „lebensfreundlichen“ Milieu, die primären Sedimentstrukturen erhalten bleiben, ohne dass sie durch eine endobenthische Infauna modifiziert werden.

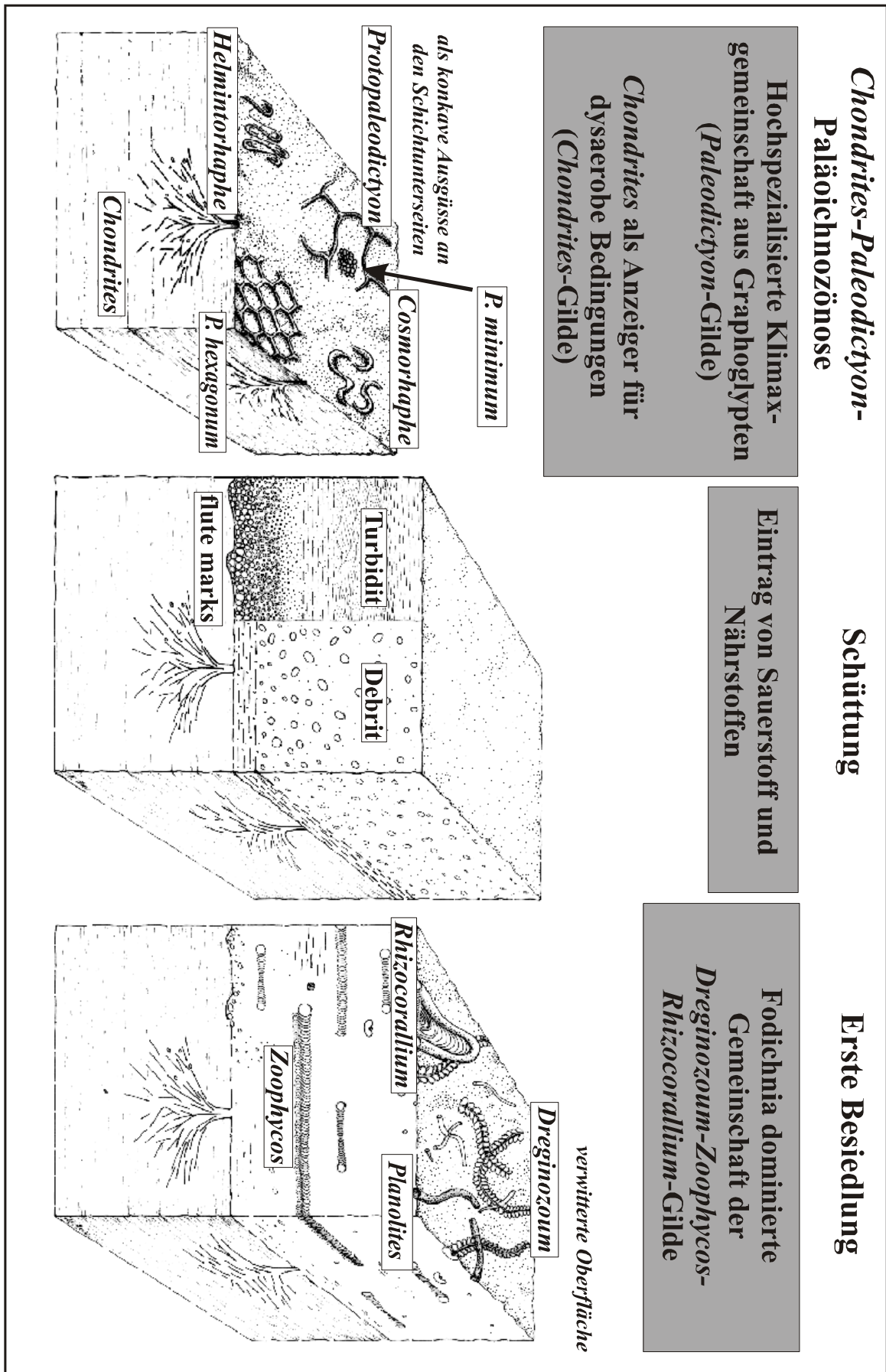


Abb. 15.2.1.: Modell der zeitlich-räumlichen Ausbildung der Chondrites-Paleodictyon-Palaeoichnoscene und erste Besiedlung durch Vertreter der Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium-Gilde (vgl. Abb. 15.2.2.).

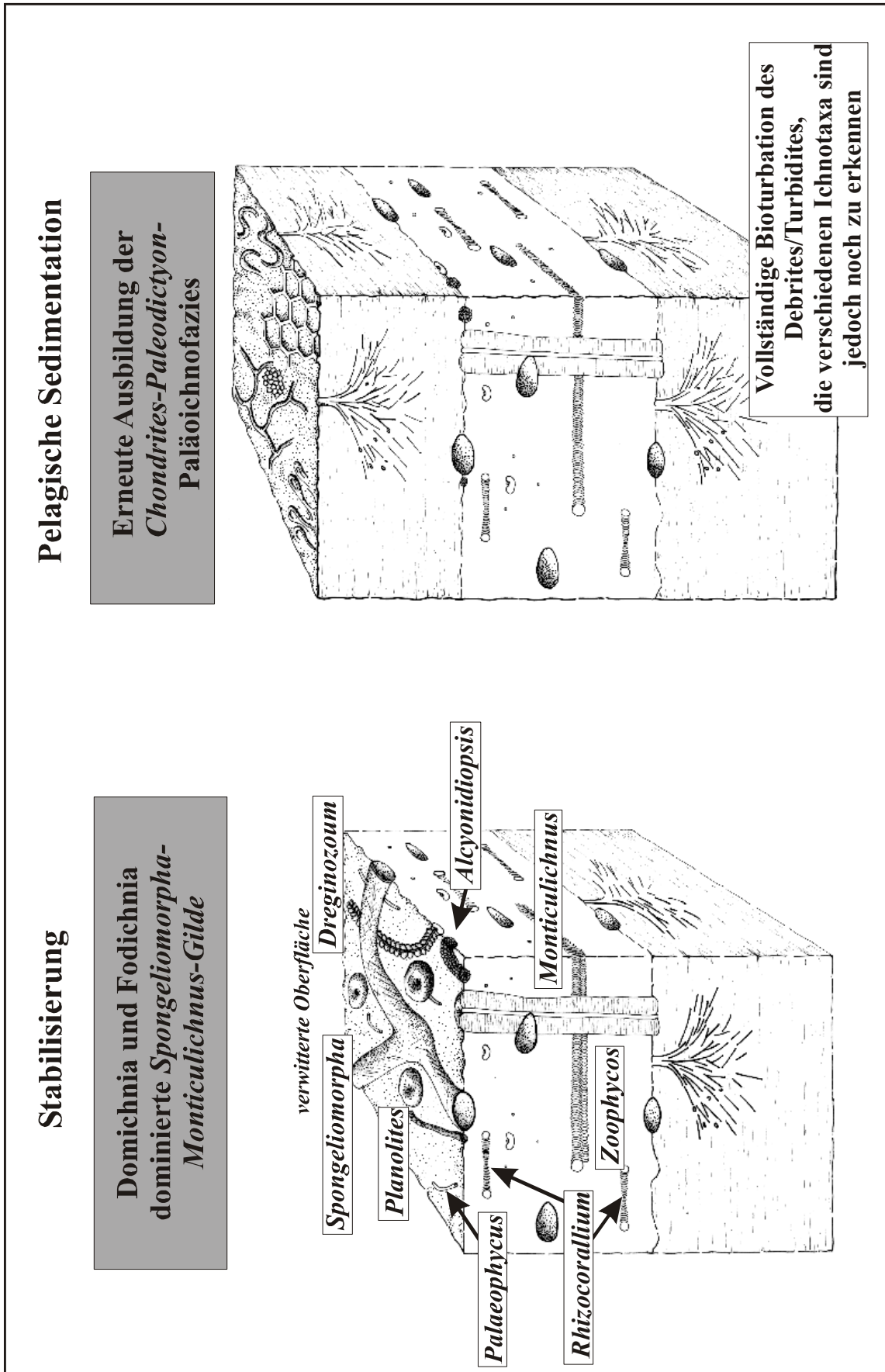


Abb. 15.2.2.: Stabilisierung der Postsedimentären Gemeinschaft mit Ausbildung der *Spongeliomorpha*-*Monticulichnus*-Gilde. Mit fortschreitender pelagischer Sedimentakkumulation erneute Ausbildung der *Chondrites*-*Paleodictyon*-Ichnozönose (vgl. Abb. 15.2.1.).

Zusätzlich können Korngröße und Kornsortierung limitierend auf die Ausbildung einer infaunalen Lebensgemeinschaft einwirken. Sedimentfresser, wie zum Beispiel Holothurien oder bestimmte Anneliden reagieren sehr empfindlich auf die minimale oder maximale Korngröße (RHOADS 1974, EKDALE et al. 1984). Filtrierer hingegen verhalten sich sensibel gegenüber feinkörnigem Material, weil ein hoher Feinpartikelgehalt in einer Suspension einen negativen Effekt auf deren Filterapparate haben kann.

Die amalgamierten Ablagerungen weisen im Vergleich zu den debritischen oder auch turbiditischen Schichten eine größere Korngröße auf. Neben der oben geschilderten Sedimentationsdynamik könnte dies ein weiterer Faktor sein, der die Ausbildung speziell der sedimentfressenden Infauna einschränkt. Die ebenfalls bioturbationsfreie Schlagbank zeigt eine vergleichbare Korngröße und soll hier als weiteres Indiz für die limitierende Wirkung bestimmter (grober) Kornfraktionen gelten.

15.2.3. Turbidite

Innerhalb turbiditischer Serien gliedert UCHMAN (1999) das Spurengefüge einzelner Turbidite in eine Fleckenschicht („spotty layer“), die oberste, total durchwühlte Lage einer turbiditischen Schichteinheit und in eine Vorzugsschicht („elite layer“) (Abb. 15.2.1.). Erstere ist mit der Durchmischungsschicht („mixed layer“ nach BERGER et al. 1979; EKDALE et al. 1984) in rezenten Ablagerungen zu vergleichen und beschränkt sich in Turbiditserien auf die BOUMA Divisionen-T_d und T_e (Kap. 6.1.1.). Die Vorzugsschicht entspricht der aus rezenten Ablagerungen bekannten Übergangsschicht („transitional layer“). Die Fleckenschicht und die Vorzugsschicht unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Lithologie: Die Fleckenschicht ist im Anschnitt generell durch (flache) ovale Flecken (*Thalassinoides*, *Planolites*) vor einen vollständig bioturbaten Hintergrund charakterisiert. Auch Graphoglypten gehören dieser Zone an. Als präsedimentäre Formen an den Unterseiten von auflagernden Turbiditen sind sie Teil der so genannten Hintergrund-Ichnofauna.

Manchmal kommen nach UCHMAN (1999) auch *Ophiomorpha* und *Chondrites* mit deutlich scharfen Begrenzungen in dieser Zone vor. Als „multi-layer“-Besiedler sind sie aus hangenden Schichten von ihren Erzeugern bis in diese tiefer liegende Zone penetriert worden. Solche Ichnofossilien gehören der exichnischen Vorzugszone („exichnial elite zone“) an.

Die Vorzugsschicht ist im Allgemeinen durch Ichnofossilien tief grabender Organismen gekennzeichnet. Mergelige Turbidite enthalten gewöhnlich *Chondrites*, *Planolites*, *Nereites* sowie *Scolicia*, die vor einem komplett durchwühltem Hintergrund im oberen Teil (Obere Vorzugsschicht), und einem durch primäre Sedimentstrukturen gekennzeichneten unterem Teil (Untere Vorzugsschicht) auftreten. Die Gänge in diesem Bereich sind häufig mit Sediment aus der Fleckenschicht verfüllt.

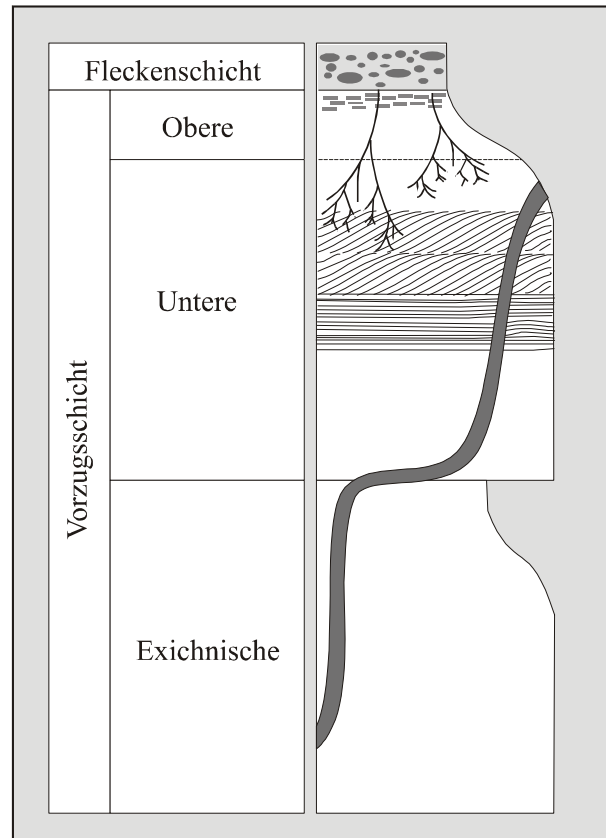


Abb. 15.2.1.: Grundlegendes Spurengefüge in Turbiditen und Pelagiten (nach UCHMAN 1999).

In den Beckum- und Vorhelm-Schichten kommen im Vergleich zu den debritischen Ablagerungen Turbidite relativ selten vor. Das oben vorgestellte Modell ist deshalb nur auf die wenigen hier auftretenden Turbidite zu übertragen.

Die Mehrzahl der einzelnen Bänke innerhalb der Unteren Beckum-Schichten ist durch debritische Schüttungen oder amalgamierte Turbidite und Debrite gekennzeichnet. Turbidite mit typischer BOUMA-Sequenz wie die Schlagbank, die Vierzöllerbank, die Knällerbänk oder die Bänk über der Kiebitzbänk bleiben die Ausnahme. Diese Ablagerungen zeigen mit Ausnahme der Schlagbank, die keine postsedimentären Spurenfossilien führt, ein mehr oder weniger einheitlich gegliedertes Spurengefüge.

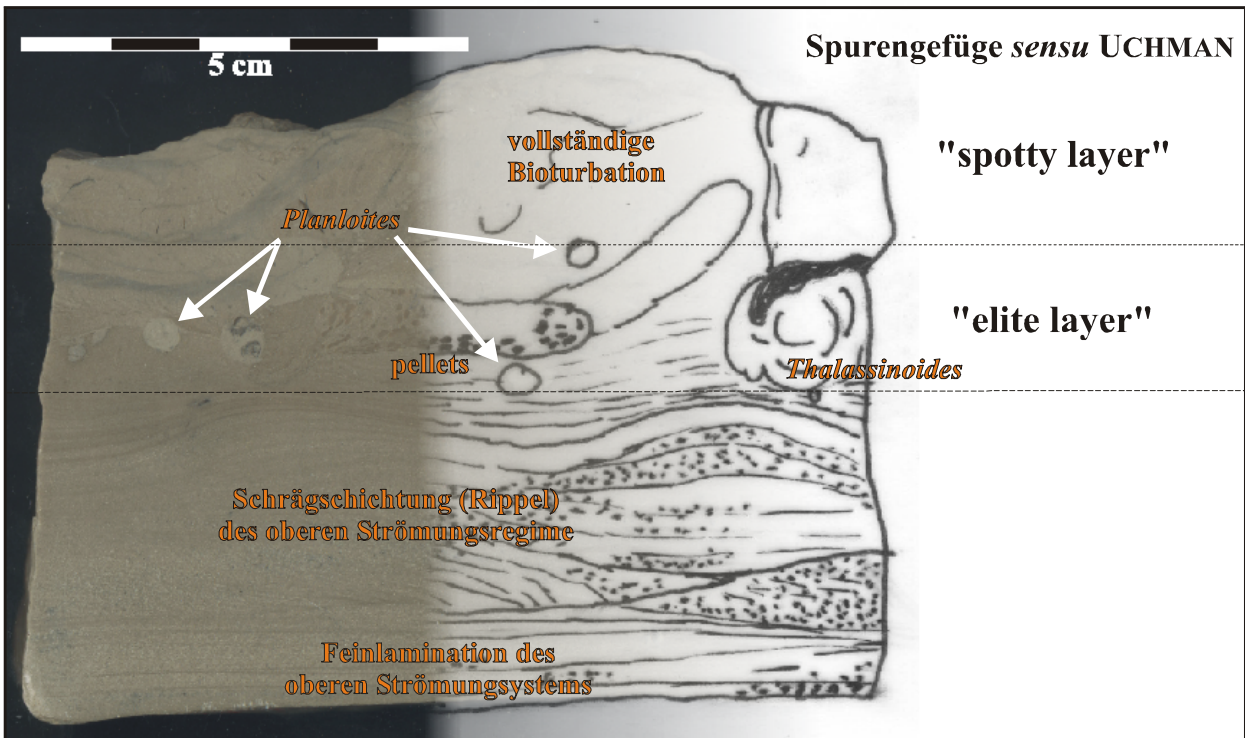


Abb. 15.2.1.: Anschliff eines Turbidites (Bank unterhalb der Kiebitzbank). Primäre Sedimentstrukturen werden im oberen Teil durch vollständige Bioturbation ausgelöscht. *Planolites*, *Thalassinoides* und ?*Alyonidiopsis* (Pellets) bestimmen den mittleren Teil und überlagern hier primäre Sedimentgefüge (P34520).

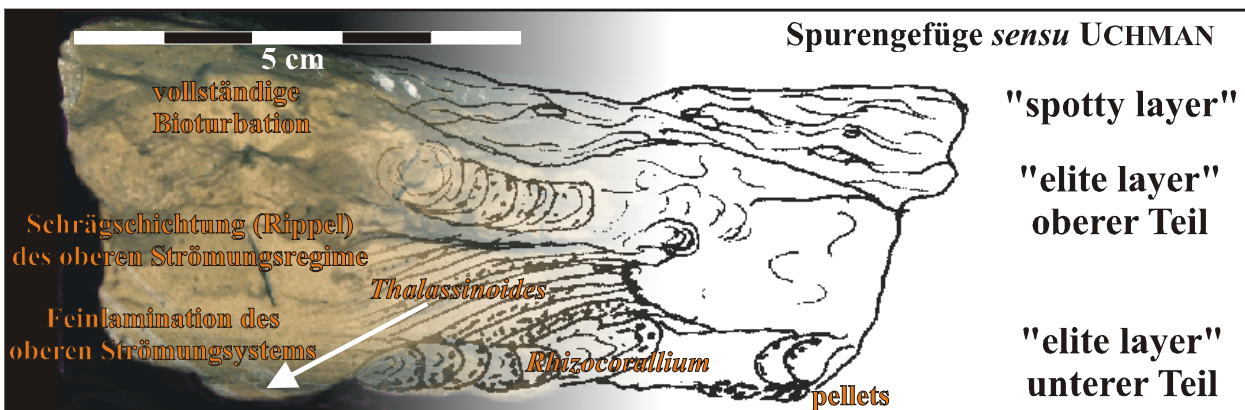


Abb. 15.2.2.: Anschliff eines Turbidites (Turbidit direkt oberhalb der Nüningsbank), mit *Rhizocorallium* und *Thalassinoides*, die als exichnische Gänge den unteren Teil der Vorzugsschicht („elite layer“) charakterisieren (P34519).

Charakteristisch für diese Ablagerungen ist der scharfe, erosive Kontakt zwischen der Unterseite der Turbidite und den darunter liegenden Mergeln. Der Übergang zu den aufliegenden Mergeln ist hingegen wesentlich kontinuierlicher ausgebildet. Diese etwa 1cm mächtige Übergangszone ist diagenetisch überprägt und durch ein unregelmäßig-flaseriges Gefüge gekennzeichnet, das einen vergleichsweise hohen Tonanteil aufweist. Innerhalb der maximal 2cm mächtigen Lage treten *Planolites beverleyensis* und *Alyonidiopsis pharmaceus* auf. Im Anchnitt sind helle, flachgedrückte ovale Flecken innerhalb des flaserigen Gefüges zu erkennen. Sie

dokumentieren möglicherweise *Planolites* und *Thalassinoides* bzw. *Spongiomorpha*. Dieser Abschnitt entspricht der oben beschriebenen Fleckenschicht und liegt im Bereich der BOUMA T_d-Division; zum Hangenden liegen die pelagischen, durch *Chondrites* gekennzeichneten, ansonsten bioturbationsarmen Mergel auf (vgl. Abb. 15.2.1.).

Oftmals wird das Sediment innerhalb der Fleckenschicht als rein pelagisch oder hemipelagisch gedeutet. Die intensive Bioturbation innerhalb dieses Bereiches erzeugt jedoch eine Vermischung von pelagischem, feinkörnig mergeligen und turbiditischen, Calcisphaeren-führenden Sediment-

material. Pelagisches Substrat wird durch die Wühlätigkeit der Organismen in das turbiditische Sediment befördert, wie auch turbiditisches Sediment durch die Förderaktivität von bestimmten Organismen in pelagische Einheiten verfrachtet wird (vgl. UCHMAN 1995, 1999).

Am Top eines Turbidites bildet sich direkt nach dessen Ablagerung eine dünne Durchmischungsschicht aus (vgl. BERGER et al. 1979). Durch den hohen Wassergehalt dieser Lage zeigen die Ichnofossilien keinen scharfen lithologischen Kontrast. Die nachfolgende Entwässerung führt zu einer starken Kompaktion in dieser Lage. Durch diagenetische Überprägung kann sich dann ein unregelmäßig-flaseriges Gefüge ausbilden, wie es oben beschrieben wird.

Im Gegensatz zu anderen vergleichbaren Turbiditserien zeigen die pelagischen Mergel der Beckum-Schichten bis auf *Chondrites* und *Skolithos* sowie den Vertretern der *Paleodictyon*-Gilde keine Anzeichen einer (intensiven) Bioturbation. Die intensive Aufarbeitung des Sedimentes durch endobenthonische Infauna ist somit im Wesentlichen auf die turbiditischen und debritischen und damit allochthonen Sedimente beschränkt. Dies zeigt, dass trotz der sehr geringen Sedimentationsrate eine biologische Aufarbeitung der Pelagite ausblieb. Würde die Rate der Bioturbation mit der Rate der fortschreitenden pelagischen Akkumulation Schritt halten, so entstünde in diesem Bereich eine völlige Aufarbeitung des Sedimentes.

Nach UCHMAN (1999) hängt die Mächtigkeit der Fleckenschicht vom Betrag der pelagischen Sedimentation und der Erosion bzw. Wiederablagerung zwischen den einzelnen Turbiditereignissen ab. Letztendlich aber fußt die Ausbildung der Fleckenschicht nicht nur auf die Ablagerungsdynamik der pelagischen Sedimente sondern steht auch im direkten Zusammenhang mit den endobenthonischen Faunen. Sind diese an bestimmte Substrate und deren (bio-)chemisch-physikalischen Eigenschaften, insbesondere die Nährstoffen gebunden, so bleibt die kontinuierliche Aufarbeitung der pelagischen Sedimente und damit die Ausbildung einer signifikanten Fleckenschicht aus. Grundsätzlich ist die Fleckenschicht innerhalb der turbiditischen Ablagerungen in der Schichtenfolge nur undeutlich ausgebildet, was neben den dargelegten Gründen auch auf die starke diagenetische Überprägung zurückzuführen ist.

UCHMAN (1999) beschreibt einen deutlichen lithologischen Kontrast zwischen Turbidit und Fleckenschicht. Diese Grenze wird nur durch mobile Spurenerzeuger wie zum Beispiel

Echniodermen (*Scolicia*) oder Crustaceen (*SOT*) durchbrochen.

In den Turbiditen der Unteren Beckum-Schichten ist die Vorzugsschicht durch *Thalassinoides*, *Rhizocorallium* und *Planolites* charakterisiert. Der obere Teil (BOUMA Division-T_c-T_d) ist meist vollständig durchwühlt, wobei *Thalassinoides* dominiert. *Rhizocorallium* und *Planolites* treten im unteren Abschnitt der Vorzugsschicht auf, die ansonsten durch primäre Sedimentstrukturen wie Lamination und Schrägschichtung gekennzeichnet ist. Als postsedimentäre Spuren kommen *Thalassinoides suevicus* und *Rhizocorallium jenense*, wie sie von der Unterseite des Turbidites direkt oberhalb der Nünningsbank bekannt sind, vor (Abb. 15.2.2.). Solche Strukturen sind typisch für den unteren Teil der Vorzugsschicht. Einige Exemplare von *Skolithos linearis* reichen von den pelagischen Mergeln bis in unterlagernde Turbidite. Sie sind als Produkt eines „multi-layer“-Besiedlers aus jüngeren hangenden Schichten in die unterliegende ältere Turbidite penetriert worden und gehören somit der exichnischen Vorzugsschicht an.

15.3. Obere Beckum- und Vorhelm-Schichten

Die Sedimente der Oberen Beckum-Schichten und der Vorhelm-Schichten sind durch relativ feinkörnige Turbidite und Debrite (lutitische Mergelkalke) gekennzeichnet. Die feinkörnigen Turbidite, die vorwiegend in den Oberen Beckum-Schichten auftreten (Neue Platte, Landbänke 1-6), zeigen bis auf die bereits geschilderte Graphoglyptenfauna kein ausgeprägtes Spurengefüge. Postturbiditische Spuren sind äußerst selten, so dass hier kein besonderes Spurengefüge vorliegt. Die zuvor aus den Unteren Beckum-Schichten beschriebenen Spurengefüge treten hier nicht auf.

Ein anderes Bild bietet sich in den lutitischen, „gefleckten“, debritischen Mergelkalken (Landbank 7-10; Obere Vorhelm-Schichten). Diese sind durch Vertreter der *Sidichnus-Laqueichnus-Helicodromites*-Gilde sowie Spezies der *Phymatoderma-Taenidium*-Gilde charakterisiert. Neben diesen Formen kommt noch *Thalassinoides suevicus* sehr häufig vor. *Chondrites intricatus* und *Skolithos linearis* stellen, wie auch in den Unteren Beckum-Schichten die Ichnofauna in den Mergelpartien.

Augenfällig ist die vertikale Zonierung einzelner Ichnospezies; diese ist besonders ausgeprägt in der 8. und in der 10. Landbank. Die einzelnen Spezies treten hier vor einen gefleckten Hintergrund als

eingefrorenes Stockwerkgefüge auf, das im Folgenden detailliert beschrieben wird.

15.3.1. Stockwerkgefüge

Rezente pelagische Substrate können hinsichtlich ihres Stockwerkgefüges in drei Zonen eingeteilt werden: In die Durchmischungsschicht („surface mixed layer“), die Übergangsschicht („transition layer“) und die unbeeinflusste Schicht („historical layer“) (BERGER et al. 1979; EKDALE et al. 1984). Durch schnell grabende und flach endobenthonische Organismen erzeugt, zeigt die Durchmischungsschicht (3-15cm) ein komplett homogenes Bioturbationsgefüge. Aufgrund geringer Scherkräfte im Sediment, der kontinuierlichen Modifizierung durch fortschreitende Aufarbeitung des Sedimentes, starker Kompaktion und sukzessiver Durchwühlung des Sedimentes durch Gänge aus der Übergangsschicht besitzen die Spuren der Durchmischungsschicht nur ein sehr geringes Erhaltungspotential (EKDALE & BERGER 1978, BERGER et al. 1979).

Die Durchmischungsschicht geht nach unten in die heterogene Übergangsschicht über. Dieser Horizont ist sowohl durch offene als auch durch aktiv verfüllte Gänge charakterisiert, welche von den dort auf Nahrungssuche gehenden Organismen angelegt wurden. Die gesteigerte Festigkeit sowie die erhöhte Kompaktion des Sedimentes, die Neigung der Gänge durch diagenetische Prozesse hervorgehoben zu werden und das Fehlen einer erneuten biogenen Aufarbeitung tragen dazu bei, dass die in der Übergangsschicht produzierten Gänge ein hohes Erhaltungspotential besitzen (BROMLEY & EKDALE 1986).

Mit fortschreitender Sedimentation und damit einhergehender aufwärts gerichteter Migration der Fauna gehen die Sedimente der Durchmischungsbzw. Übergangsschicht progressiv in Ablagerungen der unbeeinflussten Schicht über. In dieser Zone tritt keine weitere Bioturbation auf. Unter unveränderten Bedingungen, wie zum Beispiel geringe Sedimentationsraten oder kontinuierliche Oxidation, beinhaltet die unbeeinflusste Schicht zwei temporär getrennte Spurenfossilassoziationen: ein homogenes oder geflecktes („mottled“) Gefüge der Durchmischungsschicht, das durch das definierte Spurenggefüge der Übergangsschicht überlagert wird.

Die Ausbildung und Überlieferung eines Stockwerkgefüges hängt unter anderem mit der Sedimentationsdynamik des jeweiligen Milieus zusammen. In den Debiten und Turbiditen der Unteren Beckum-Schichten sind zwar deutliche Überlagerungen verschiedener Spurentypen zu studieren, sie fußen aber im Wesentlichen auf einer

zeitlich gestaffelten Besiedlung unterschiedlich angepasster Endobionten und deren ethologisch differenzierbaren Spurenggefügen (Kap. 14.). Dies ist vor allem auf die diskontinuierliche Sedimentation dieser Einheiten zurückzuführen.

Ein anderes Bild ergibt sich in den Oberen Beckum-Schichten. Hier sind speziell in den höheren Landbänken „eingefrorene Stockwerke“ zu beobachten. Zum einen setzt zwischen den einzelnen Turbiditereignissen jeweils eine relativ lange Periode pelagischer Sedimentation ein, zum anderen liegen der Landbank 8, 9 und 10 dünne, dunkle, gering mächtige (maximal 1cm) Turbidite auf, die möglicherweise eine Sauerstoffzufuhr in tiefere Bereiche verhinderten. Zusätzlich löschten diese Schüttungen die am Top lebenden Organismen, deren Anwesenheit durch Graphoglypten belegt ist, aus (Kap. 15.3.1.).

„Eingefrorene Stockwerkgefüge“ können nach SAVRDA & BOTTJER (1986) auf ein schnelles Deoxidationsereignis zurückgehen, in dessen Folge die Redoxgrenze über die Wasser-Sedimentgrenze wandert. ORR (1994) zeigt, dass auch (schnell) aufeinanderfolgend abgelagerte Turbidite oder Debiten (event-beds) eingefrorene Profile produzieren können.

Landbank 8: Abb. 15.3.1. zeigt die vertikale Gliederung der Ichnofauna in der Landbank 8. Dem lutitischen Kalkmergel liegt ein etwa 5-10mm mächtiger Turbidit auf. Als konkaves Epirelief sind Graphoglypten wie *Paleodictyon minimum*, *Paleodictyon italicum*, *Megagraption irregulare* und *Megagraption fornicatum* von diesem ausgegossen worden und so „in situ“ erhalten. Etwas tiefer in der Bank kommen dann *Laqueichnus baloffi* und *Sidichnus catena* vor. In den unteren Stockwerken findet man *Thalassinoides suevicus*. Im erläuterten Fall repräsentiert die Graphoglyptenfauna (*Paleodictyon*-Gilde) eine Klimax-Gemeinschaft, die mit ihrer speziellen Lebensweise die gut durchlüfteten oberen Stockwerke des Sedimentes besiedelt (Kap. 14.1.1.). *L. baloffi* und *S. catena* nehmen als Opportunisten die mittleren Stockwerke ein. Ein nährstoffreiches Substrat gewährleistet für diese Fodichnia eine solide Lebensgrundlage. Hierfür wäre ein O₂-untersättigtes Substrat ideal, das wiederum aber limitierend auf die Respiration der infaunal lebenden Organismen einwirkt. Da weder *L. baloffi* noch *S. catena* Verbindungen zur Wassersäule aufwiesen, muss ein gewisser Sauerstoffgehalt im Porenwasser vorhanden gewesen sein.

Mit deutlich vom umgebenden Gestein abweichenden Gangfüllungen aus dunkelgrauem

Tonmergel belegt *Thalassinoides suevicus* primär offene Gangsysteme callianassinoider Krebse (Kap. 11.5.2.). Diese ernähren sich nach POWELL (1974) sowohl von Detritus im Substrat als auch von Nahrungspartikeln, die sie aus der Suspension aufnehmen. Durch das Heraustransportieren von unverdaulichen Resten wird das Gangsystem, nicht zuletzt für die Durchspülung mit sauerstoffreichen Wässern, „offen“ gehalten (BROMLEY 1999). Zudem kann es als Falle für kleine Organismen oder einwandernde Meiofauna dienen, die eine zusätzliche Nahrungsquelle für den Bewohner darstellen. Desweiteren belegen dort eingebettete Schlangensterne die offene Bauweise dieser Gangsysteme (Abb. 15.3.2.). Die Schlangensterne sind oftmals stark oxidiert und angelöst, nur einzelne Stücke des Originalskelettes sind noch erhalten, strömungsbedingte Einregelungen der Arme oder überschlagende Körperscheiben sind nicht zu beobachten. Die Frage, ob die Schlangensterne in den Gangsystemen gelebt, oder ob sie dort eingespült wurden lässt sich somit nicht endgültig klären. Die epibenthonische, standorttreue Lebensweise der Schlangensterne als Filtrierer deutet aber eher auf ein postmortales Eindringen hin.

Ein weiteres Indiz für ein sauerstoffkontrolliertes Stockwerkgefüge liefert die Tatsache, dass große *Laqueichnus baloffi* in tieferen, kleine *L. baloffi* in flacheren Stockwerken auftreten. BROMLEY & EKDALE (1984b) zeigen in Sedimenten der Schreibkreide Dänemarks eine Beziehung zwischen Stockwerkstiefe und Gangdurchmesser auf. So treten in tiefen Stockwerken vornehmlich kleine Gänge auf, in höheren weitaus größere Gänge. Nach ihnen bestimmen *Planolites* und *Thalassinoides* das oberste Stockwerk, die mittleren Stockwerke werden von großen, die tieferen von kleineren *Zoophycos* dominiert. Danach folgen zunächst große *Chondrites*. Im tiefsten Stockwerk treten schmale *Chondrites* auf. So steht die Größe von *Laqueichnus baloffi* im direkten Zusammenhang mit dem Sauerstoffgehalt des Substrates. Als offenes Gangsystem stellt *Thalassinoides suevicus* hier eine Struktur dar, die von einem Organismus erzeugt wurde, der einen permanenten Kontakt zur überlagernden Wassersäule hält und daher im Wesentlichen unabhängig von O₂-Gehalt des interstitialen Porenwasser ist (vgl. WETZEL 1981, 1983). Auffällig ist ebenfalls die Anhäufung von Makrofossilien am Top dieser Bank. *Tetragonites obscurus* (SCHLÜTER) und *Eutrephoceras*

darupensis SCHLÜTER finden sich hier sehr oft. Etwas tiefer in der Schicht kommt *Baculites* sp. gehäuft vor. Der besondere Transportmechanismus eines Debritstromes kann hierfür verantwortlich sein (KAPPEL 2002). Nicht selten sind Debrite durch eine Anhäufung der größten Klaster am Top gekennzeichnet (z.B. SHANMUGAM 1997).

Landbank 10: In der Landbank 10 ist ein weiteres eingefrorenes Stockwerkgefüge abgeschlossen. Abweichend von der Landbank 8 fehlen am Top bis auf *M. irregulare* Graphoglypten weitestgehend, obwohl auch dieser lutitischen Kalkmergelbank ein geringmächtiger Turbidit aufliegt (Abb. 15.3.3.). Prägend für das Spurenggefüge sind neben dem sehr häufig vorkommenden *Helicodromites mobilis* noch *Planolites montanus* und *Thalassinoides suevicus*. Vertikale, einfache limonitisierte Röhren von *Skolithos linearis* bestimmen weiterhin das Bild. Auch hier besiedelten die Erzeuger der offenen thalassinoiden Gangsysteme die tieferen Stockwerke. *Helicodromites* ist auf die mittleren Abschnitte beschränkt und wird als Fodichnion gedeutet, dessen Erzeuger eine gewisse Sauerstoffsättigung im Porenwasser des Sedimentes benötigt. Genau wie bei *Skolithos linearis* ist die kalzitische Wandung sekundär an der Grenzfläche zwischen anoxischem, organischem Füllmaterial und kalkigem, oxischem Porenwasser ausgefällt worden (KAPPEL 2002). Als Makrofossilien treten in den obersten drei Zentimeter dieser Bank häufig *Baculites* sp. sowie *Scaphites (Scaphites) gibbus* SCHLÜTER auf. Seltener sind Gastropoden und weitere Ammoniten, welche auch ausschließlich am Top der Schicht zu beobachten sind. *Mactra bosquetiana* STOLICZKA kommt innerhalb der gesamten Bank vor, außerordentlich oft jedoch in den obersten 10 cm, dort manchmal über 10 Exemplare in einem handgroßen Stück (P34558, P34610). Die fragilen Schalen sind vollständig überliefert, oft nach oben gewölbt eingeregelt, manchmal sogar doppelklappig erhalten, was auf einen sanften gravitativen Transport in einer debritischen Suspension schließen lässt. Nach STRAUCH (1990) können selbst feine Muschelklappen ohne größere Abrasion relativ weit transportiert werden. Mactridae sind im Allgemeinen aktive, flachgrabende vagile Endobionthen, die Flachwasserbereiche mit starker Strömungsenergie bevorzugen.

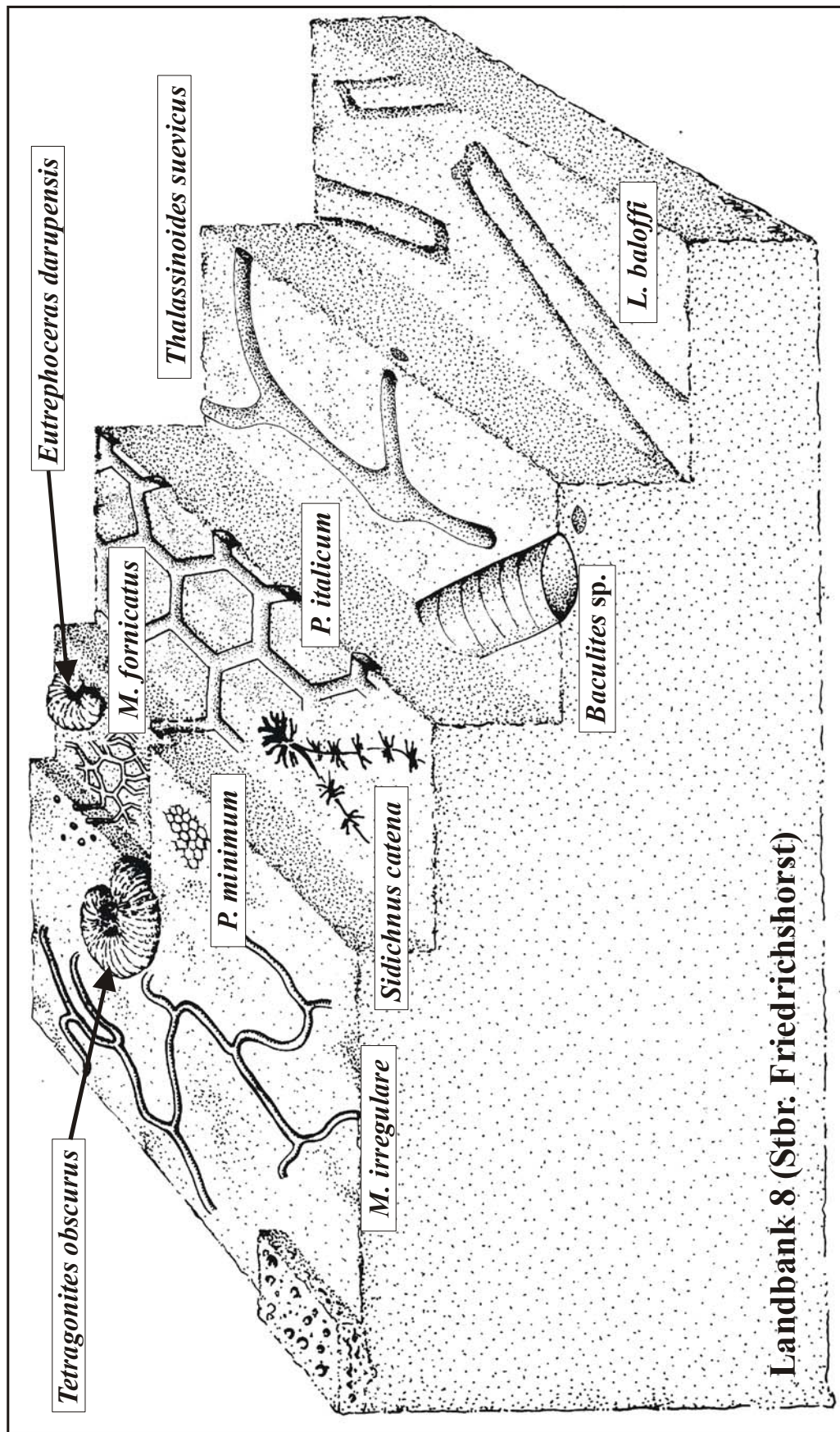


Abb. 15.3.1.: Eingefrorenes Stockwerkgefüge der 8. Landbank (Stbr. Friedrichshorst). Das oberste Stockwerk ist durch verschiedene Graphoglypten gekennzeichnet, die unteren durch (offene) *Thalassinoides suevicus*-Gangsysteme, und *Laqueichnus baloffi*. Die vertikale Zonierung der Makrofossilien ist möglicherweise auf unterschiedliche Transportverhalten innerhalb eines Debitstromes zurückzuführen.



Abb. 15.3.2.: Postmortal(?) eingebetteter Schlangensterne in einem thalassinoiden Gangsystem (P345654).

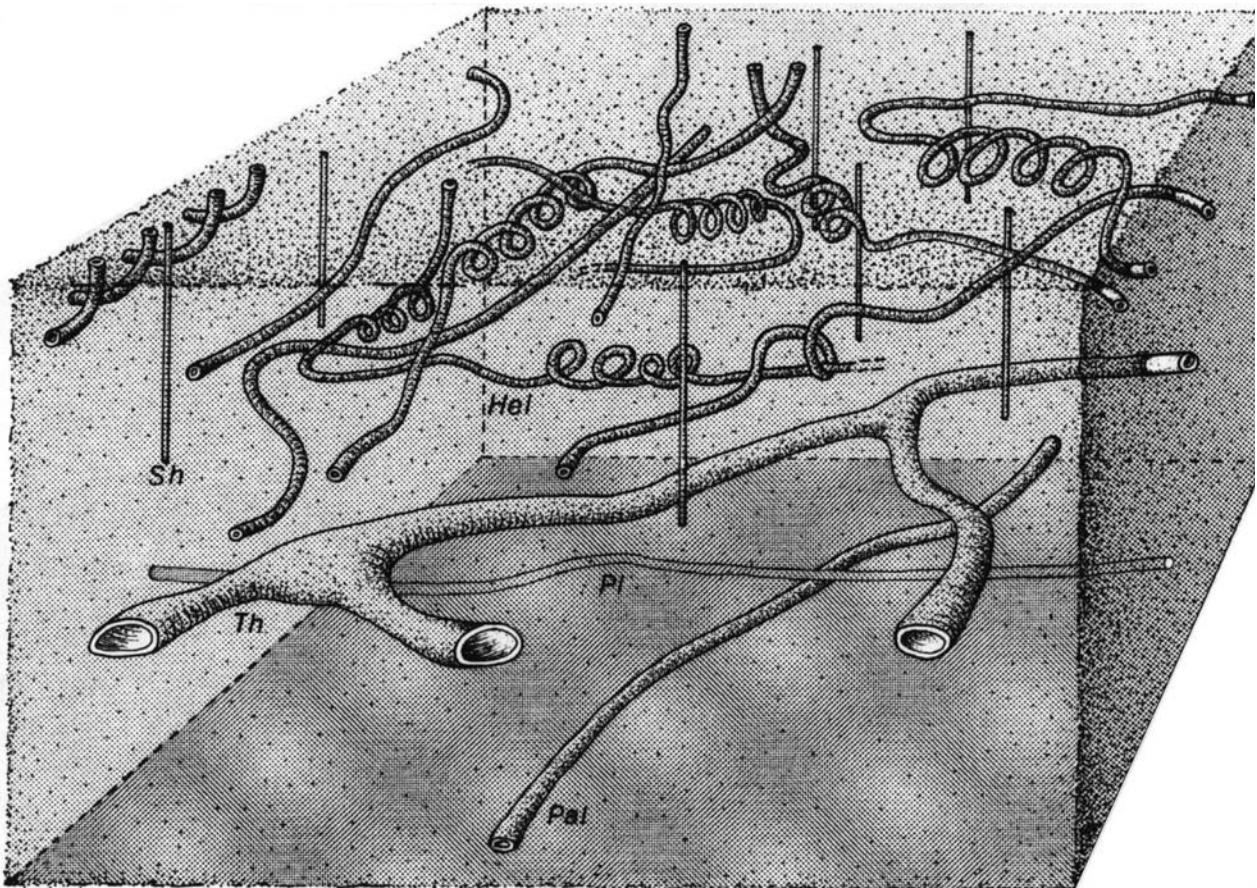


Abb. 15.3.3.: Stockwerkgefüge in der 10. Landbank. Sh= *Skolithos linearis*, Hel= *Helicodromites mobilis*, Pl= *Planolites beverleyensis*, Pal= *Palaeophycus heberti*, Th= *Thalassinoides suevicus* (aus KAPPEL 2002).

Die gesamte Makrofauna ist allotop, und hier höchstwahrscheinlich in einer feinkörnigen, hoch suspensiven, debritischen Schüttung transportiert und eingebettet worden. Unterschiedliche Schwebverhalten der vorgestellten Makrofauna

während des Transportes in einer debritischen-laminaren Suspension führten so wahrscheinlich zu der oben beschriebenen vertikalen Zonierung der Körperfossilien in dieser Bank. Ebenso könnte sich die vertikale Zonierung der Körperfossilien aus

einer mehrphasigen Sedimentation dieser Schichteinheit erklären. Die Zonierung der Körperfossilien reflektiert die primären Sedimentstrukturen, welche durch die intensive Bioturbation zerstört worden sind. In diesem Fall wären die Körperfossilien mehr oder weniger autochthon. Solche Sedimente sind typisch für Ablagerungen die durch Bodenströmungen modifiziert worden sind (STOW et al. 1988).

16. Kontrollierende Faktoren der Ichnofossilvergesellschaftungen

Die Ichnofossilvergesellschaftungen in der untersuchten Schichtenfolge werden wie oben ausgeführt, im Wesentlichen durch die Sedimentationsbedingungen und der damit verbunden Verfügbarkeit und Zufuhr von Nährstoffen, sowie durch den Sauerstoffgehalt des Bodenwassers und insbesondere des Porenwassers kontrolliert.

16.1. Sedimentation und Verfügbarkeit von Nährstoffen

Die allochthonen, karbonatischen Schüttungen der Beckum- und Vorhelm-Schichten zeigen wie die pelagischen Mergel der Hintergrundsedimentation einen geringen Gehalt an organischen Nährstoffen (TOC-Wert: 0,17-0,55). Allerdings könnte der primäre Anteil organischen Gehalts vor allem in den Turbiditen und Debriten weitaus höher gewesen sein. Der enorme Anteil an Calcisphaeren, indirekt am Karbonatgehalt der Gestein ablesbar, deutet wohlmöglich auf eine schlagartige Zufuhr von organischen Nährstoffen hin. Dieses Material wird dann sukzessive von der endobenthonischen Infauna verwertet und durch Sauerstoff setzt. Ein niedriger TOC-Wert ist die Folge. So steht der Gehalt an Calcisphaeren in direktem Zusammenhang mit dem primären Gehalt organischem Materials in den Sedimenten.

Die Erhöhung des Karbonatgehaltes in den allodapischen Schüttungen ist hier im Wesentlichen auf eine Erhöhung des Calcisphaerenanteils und die steigende Produktion von karbonatischen Detritus im Liefergebiet zurückzuführen. BOTTJER et al. (1986) setzten das gehäufte Auftreten von Calcisphaeren mit einer hohen Produktivität gleich. Aufgrund der Herkunft von Kontinentabhängigen oder äußeren Schelfbereichen enthalten „frisch“ abgelagerte Turbidite oder Debrite normalerweise einen beträchtlichen Anteil an organischem Inhalt (WILSON et al. 1985).

Mit dem periodischem Eintrag von calcisphaerenreichen Turbidit- und Debritströmen kann einem, durch Nährstoffarmut gekennzeichneten Raum organisches Material zugeführt werden. Der schnelle Transport des vornehmlich biogenen Materials verhindert die Zersetzung der organischen Materie in der aeroben Wassersäule, so dass das frisch abgelagerte Sediment ausreichend Nährstoffe für Sediment und Detritus fressende Infauna bietet. Ihre nachfolgende Besiedlungsdynamik schlägt sich im oben beschriebenen Spurengefüge nieder (Kap. 15.2.). Mit erhöhtem Karbonatgehalt steigt die Artenvielfalt der Ichnofauna (vgl. TCHOUMATCHENCO & UCHMAN 1999). So zeigen die Allochthonite der Unteren Beckum-Schichten im Vergleich zu den karbonatärmeren Vorhelm-Schichten eine weitaus vielfältigere Ichnofauna (Abb. 12.3.1.). Ein Anstieg des CaCO_3 -Gehaltes im Substrat bewirkt außerdem eine höhere Scherspannung und damit eine bessere Überlieferung der Gangränder (EKDALE & BERGER 1978). Zudem erleichtert ein hoher Karbonatgehalt den Bau von offenen Gangsystemen.

An der neu abgelagerten Sedimentoberfläche eines Turbidites oder Debrites wird das organische Material oxidiert, weil es dem sauerstoffgesättigten Meerwasser ausgesetzt ist. Der Sauerstofftransport in das Sediment wird zudem durch die dort lebenden und grabenden Organismen erhöht oder erst gewährleistet (REIMERS et al. 1986). In Sedimenten, die reich an organischen Material sind, korrespondiert die Oxidationszone mit der Durchmischungsschicht (GLUD et al. 1994). Mit der Abnahme des organischen Materials nahe der Oberfläche verlagert sich die Oxidationszone sukzessive weiter nach unten, was zur vollständigen Zersetzung des organischen Materials führt. Die niedrigen C_{org} -Gehalte in den allochthonen Sedimenten, indirekt an der hellen Färbung der Sedimente abzulesen, spiegeln dies wider (TOC [total organic carbon] = 0,17-0,55). Zudem belegt die Spurenfaua, insbesondere in den debritischen Ablagerungen ein gut durchlüftetes Sediment.

JUNG et al. (1997) zeigen, dass bei einer sehr geringen Sedimentation (<1-2cm/1000 J.) die Oxidationszone mit etwa 5cm/1000 J. nach unten progradiert. Eine höhere Sedimentationsrate und damit erhöhter Nachschub von frischem organischen Material würde die vollständige Zersetzung von organischem Material verhindern. Der Gesamtgehalt an organischem Kohlenstoff ist nach SCHLANGER & JENKYN (1976) und EDWARDS (1985) ein brauchbarer Indikator zur

Rekonstruktion von Sauerstoffkonzentrationen in Paläobecken. Die Abnahme von organischem Kohlenstoff geht mit der Zunahme von Sauerstoff im Meerwasser einher. In Sedimenten, die unter O₂-reichen Bedingungen abgelagert wurden, tritt nach PRATT et al. (1986) nur schlecht erhaltene organische Substanz auf.

organische Material vor allen Dingen der Oxidation, so dass insbesondere hemipelagische Sedimente tiefer Meeresbereiche wenig organisches Material führen, da dies auf seinem „Weg nach unten“ oftmals vollständig oxidiert wird. Der geringe Anteil von organischem Material in den bearbeiteten Pelagiten kann somit nicht

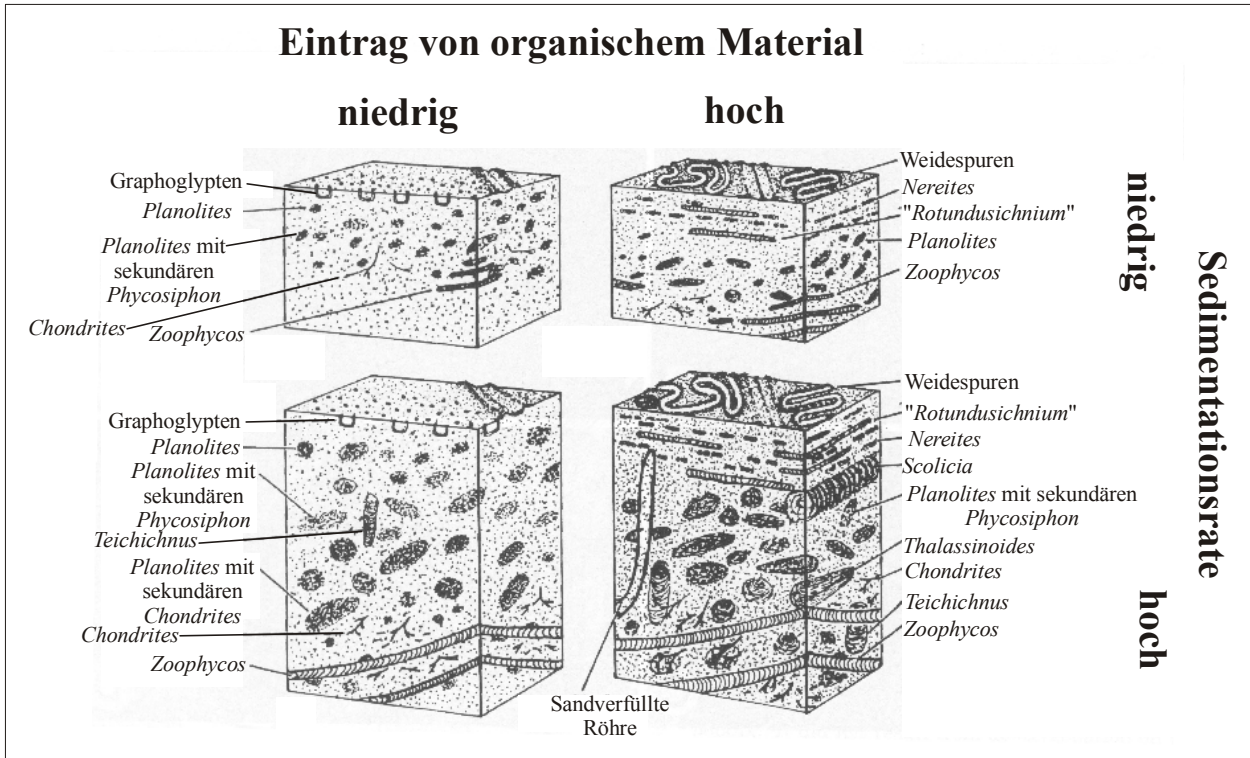


Abb. 16.1.1.: Ausbildung des Spurengefüges in hemipelagischen Milieu als Resultat variierender Sedimentationsrate und veränderter Zufuhr organischem Materials; ohne Einschränkung durch den Sauerstoffgehalt im Bodenwasser. *A:* Geringer Eintrag von organischem Material und geringe hemipelagische Sedimentation; die Mächtigkeit der Bioturbationszone ist gering, kleine Gänge, Graphoglypten sind häufig. *B:* Hoher Eintrag von organischem Material, geringe hemipelagische Sedimentation; hohe Dichte von Fraßgängen nahe der Oberfläche, tiefer im Substrat angelegte Gänge sind gewöhnlich klein, die Mächtigkeit der Bioturbationszone ist begrenzt. *C:* Geringer Eintrag von organischem Material, hohe hemipelagische Sedimentationsrate; Graphoglypten sind häufig, erweiterte Bioturbationszone, Gangdurchmesser sind nicht verkleinert, die Aufarbeitung prä-existierender Gänge kommt vor. *D:* Hoher Eintrag von organischem Material und hohe Sedimentationsrate; ausgedehnte Bioturbationszone, keine größenreduzierten Gänge, tief im Substrat angelegte Gänge haben offene Verbindungen zur Wassersäule, Fraßgänge nahe der Oberfläche zeigen eine hohe Dichte, häufig ist die Aufarbeitung prä-existierender Gänge (aus WETZEL & UCHMAN 1998).

Die hemipelagischen Mergel weisen ebenfalls einen relativ geringen Gehalt an organischen Material auf, was sich indirekt in der reichhaltigen Graphoglyptenfauna widerspiegelt (SEILACHER 1977). Vergleichbares wird von EKDALE (1980) aus rezenten Beobachtungen geschildert. Bis auf *Chondrites* und *Skolithos* fehlen tief im Sediment angelegte Bioturbationsgefüge. Offene Gangsysteme, die eine Verbindung zur Wassersäule aufweisen, kommen ebenfalls nicht vor.

Der Nettoüberschuss des in der photischen Zone gebildeten organischen Materials wird als Primärproduktion bezeichnet. Bis zur endgültigen Ablagerung am Ozeanboden unterliegt das

ohne weiteres auf eine geringe Produktion in der lichtdurchfluteten Wassersäule zurückzuführen sein. Hohe hemipelagische Sedimentationsraten führen zu einer Überlagerung und damit zu einer Konservierung des organischen Materials, das dann von tief grabenden Organismen verwertet werden kann.

Das Spurengefüge der pelagischen Mergel der Beckum- und Vorhelm-Schichten ist durch Ichnogenera der *Chondrites-Paleodictyon*-Paläoichnözönose gekennzeichnet. Diese Spurenfossilvergesellschaftung ist typisch für stabile Lebensräume, die durch geringe Sedimentationsraten und eingeschränkte Zufuhr von Nährstoffen charakterisiert sind.

WETZEL & UCHMAN (1998) weisen in hemipelagischen Ablagerungen, die durch Sedimentakkumulation und durch den Eintrag von organischem Material kontrolliert werden, differenzierte Spurengefüge aus (Abb. 16.1.1.). Diese resultieren aus der Höhe und dem relativen Verhältnis zwischen Sedimentakkumulation und Zufuhr von organischem Material. Entscheidend ist hier, dass der Sauerstoffgehalt nicht limitierend auf die Spurenssoziationen einwirkt. Das Spurengefüge geringen organischen Inputs und niedriger Sedimentationsrate ist durch Graphoglypten, *Chondrites* sowie *Zoophycos* charakterisiert und somit vergleichbar mit dem Spurengefüge der Pelagite in den Beckum- und Vorhelm-Schichten.

16.2. Sauerstoff

Sauerstoff ist für fast alle am Meeresboden vorkommenden Metazoen lebenswichtig. Ohne Sauerstoff zersetzt sich organisches Material nur sehr langsam (Kap. 16.1.). Sowohl der Sauerstoffanteil am Meeresboden als auch der Sauerstoffgehalt des Porenwassers wirkt sich auf die Ausbildung von endobenthonischen Lebensgemeinschaften aus und schlägt sich im Spurengefüge nieder. Detaillierte Analysen des Stockwerkbaus liefern oftmals Daten, die zur Erfassung von Sauerstoffschwankungen dienen (SAVRDA & BOTTJER 1987, 1994; BROMLEY 1999).

Insgesamt zeigen die niedrigen C_{org} -Gehalte sowohl in den pelagischen als auch in den debritischen und turbiditischen Sedimenten der

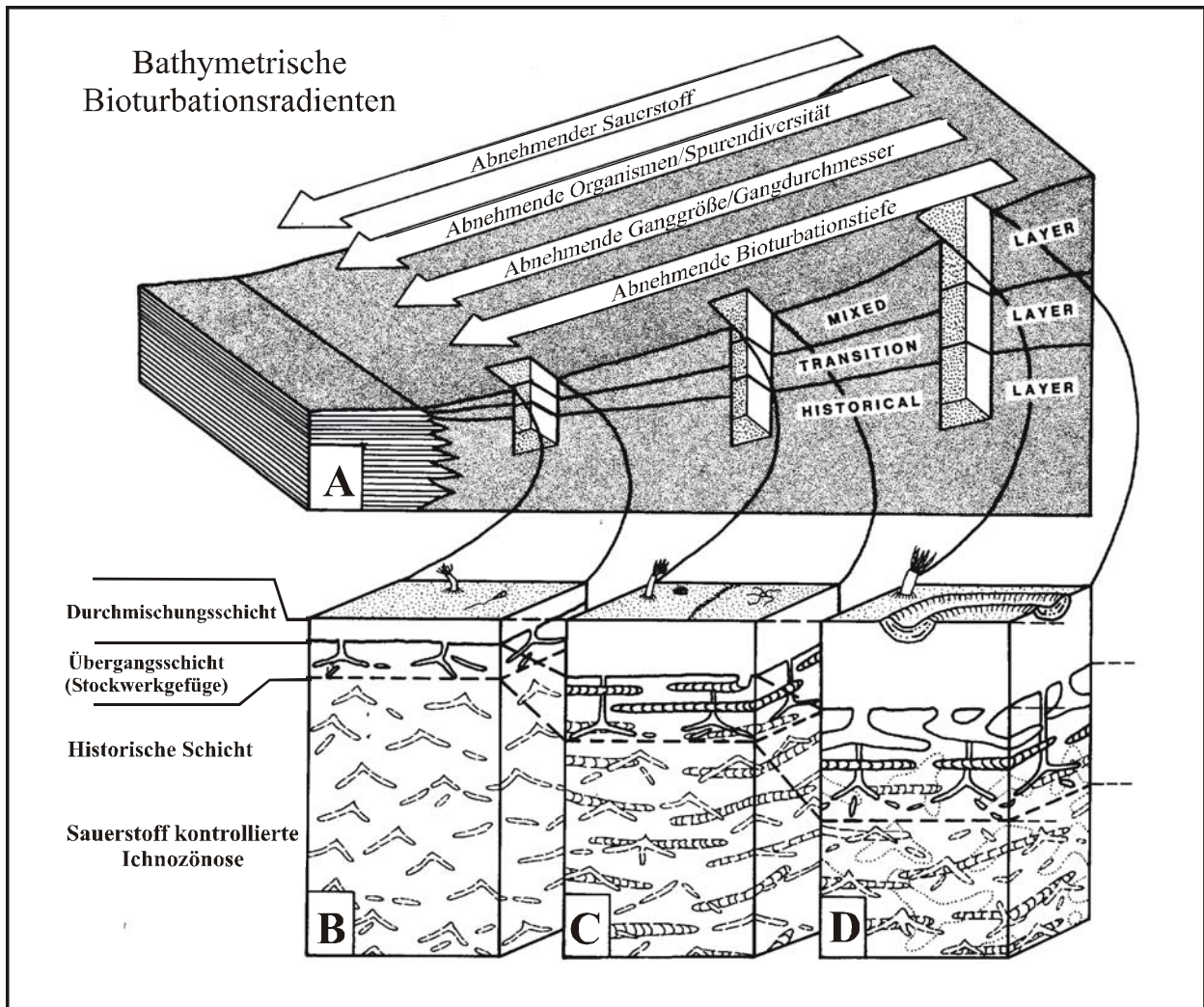


Abb. 16.2.1.: Generelles Bioturbationsmuster in feinkörnigen pelagischen Substraten und Ausbildung biogener Sedimentstrukturen bei sinkenden Sauerstoff im Bodenwasser (A). Sauerstoff abhängige Ichnozönosen (B-D), auf der Basis von Diversität, Gangdurchmesser und Penetrationstiefe von Gängen aus der Übergangsschicht in die unbeeinflusste Schicht, als Grundlage zur Auswertung der Sauerstoffverhältnisse in kontinuierlich überlieferten Schichten (leicht verändert nach SAVRDA & BOTTJER 1987).

Beckum- und Vorhelm-Schichten sowie die Ichnofauna ein gut durchlüftetes Bodenwasser an. In Abhängigkeit der Korngröße der unterschiedlichen Lithologien der Kalk-Mergel Wechselfolge und der diskontinuierlichen Sedimentation kommt es allerdings zu signifikanten Veränderungen der Sauerstoffkonzentration innerhalb des Substrates.

Direkt nach ihrer Ablagerung sind die allochthonen Sedimente vollständig mit Sauerstoff gesättigt, wenn bei dem Transport sauerstoffreiches Wasser hinzugeführt wurde. Im Anschluss entsteht dann kontinuierlich ein Sauerstoffmangel, insbesondere im unteren Teil des Turbidites, weil der Sauerstoffverbrauch nicht mit der Sauerstoffneubildung durch Diffusion aus der Wassersäule Schritt hält. Das gleiche gilt für das von dem Turbidit abrupt überdeckte Sediment. Hier wird der Sauerstoff vor allem durch die Oxidation der organischen Substanz verbraucht, die vor der eigentlichen Turbiditablagerung akkumuliert wurde (WETZEL & UCHMAN 2001). Fehlt im unteren Teil eines Turbidites oder Debrites der Sauerstoff, so entfällt die Zersetzung des organischen Materials, welches insbesondere an sedimentäre Diskontinuitätsflächen gebunden ist. Diese Flächen sind durch das erhöhte Vorkommen endostratärer Pascichnia (z.B. *Dreginozoum beckumensis*) gekennzeichnet (Kap. 14.1.4.).

Auch geht die zeitlich gegliederte Besiedlung durch ethologisch differenzierte Spurengilden zum Teil auf sich verändernde Sauerstoffkonzentrationen innerhalb des Sedimentkörpers zurück. So zeigen tief im Substrat angelegte *Zoophycos* limitierte Sauerstoffkonzentrationen an (Kap. 11.8.1.). Innerhalb der Stockwerkgefüge in den Oberen Beckum-Schichten zeigt *Laqueichnus baloffi* in Abhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration in tieferen Abschnitten kleinere Gangdurchmesser als in höheren Bereichen. WETZEL (1981, 1983) beobachtet, dass häufig die Gangdurchmesser von bestimmten „Ichnofossilgruppen“ wie zum Beispiel einfache Röhren, Gangsysteme oder Spreiten mit zunehmender Stockwerkstiefe und damit sinkendem Sauerstoffgehalt abnehmen.

EKDALE & MASON (1988) stellen ein allgemein gültiges Modell zur Rekonstruktion des Sauerstoffpegels im interstitialem Porenwasser vor. In fossilen Sedimenten, die durch anaerobes Porenwasser (<0,1ml O₂/l H₂O) charakterisiert sind, treten nach oben genannten Autoren keine Spurenfossilien auf. In anaeroben Substraten finden sich Spuren von hochspezialisierten, opportunistischen Sedimentfressern, wie zum Beispiel *Zoophycos* oder *Chondrites*, deren

Erzeuger durch die Zirkulation von anaeroben oder dysaeroben Oberflächenwässern oder durch eine chemosymbiotische Lebensweise der euxinischen Beschaffenheit des Sedimentes trotzen. Mit Einsetzen eines dysaeroben Zustandes im Porenwasser (0,1-1,0ml O₂/1l H₂O) treten zunächst durch Fodichnia dominierte, dann von Pascichnia dominierte Paläoichnozöosen auf. Domichnia dominierte Sedimente spiegeln aber nicht unbedingt hohe Sauerstoffgehalte des Porenwassers wider, vielmehr belegen sie eine gewisse Festigkeit des Substrates und ein hohe Sauerstoffsättigung des Bodenwassers (vgl. EKDALE & MASON 1988).

RHOADS & BOYER (1982) stellten in rezenten flach marinen Bereichen mit der Zunahme von Sauerstoff eine von dem EKDALE & MASON-Modell abweichende Besiedlungsabfolge, beginnend mit Domichnia über Pascichnia hin zu Fodichnia fest. In fossilen Ablagerungen werden erste Besiedlungsnachweise von suspensionsfressenden Organismen normalerweise durch die nachfolgende Aktivität der Sedimentfresser ausgelöscht. Bildet sich die letztgenannte Gemeinschaft zum Beispiel durch Sauerstoff-Defizite nicht aus, so könne die von den Suspensionsfressern erzeugten Gänge (häufig *Skolithos*-Typ) erhalten bleiben.

RHOADS & MORSE (1971), ROSENBERG (1977), THOMPSON et al. (1985) und EDWARDS (1985) beschreiben in ihren Studien sowohl in rezenten als auch in fossilen Lebensgemeinschaften, dass mit abnehmenden O₂-Gehalt eine Reduktion des Artenreichtums, der Biomasse und der Körpergröße einhergeht. In benthonischen bzw. endobenthonischen Gemeinschaften nimmt nach CLUFF (1980), BROMLEY & EKDALE (1984a), PRATT (1984), EKDALE (1985) sowie SAVRDA & BOTTJER (1987, 1989) mit abnehmenden interstitialem Sauerstoffgehalt auch die Artenvielfalt der Ichnofauna, der Gangdurchmesser und die vertikale Verbreitung von biogenen Strukturen ab. Auf diese Parameter basierend, stellen SAVRDA & BOTTJER (1986, 1987, 1989) Sauerstoff kontrollierte Ichnozöosen („oxygen related ichnocoenoses“=ORI) vor (Abb. 16.2.1.). Sie benutzen zur Interpretation von O₂-beeinflussten Ichnozöosen ein Modell mit vier endobenthischen Stockwerken vor. Da das obere Stockwerk, die Durchmischungsschicht, nur in außergewöhnlichen Fällen überliefert wird, stellen sie drei Spurentypen vor, die unterhalb der Durchmischungsschicht mit abnehmendem Gangdurchmesser in zunehmender Stockwerkstiefe und damit abnehmenden O₂-Gehalt des stadialen Porenwassers auftreten. Dieses Modell ist jedoch

auf mehr oder weniger feinkörnige Sedimente begrenzt. Extreme Massenbewegungen, wie sie zum Beispiel in Turbiditen, Debriten oder Tempestiten auftreten, können für einen Abschluss vom Meerwasser zum Porenwasser der unterliegenden Sedimente führen. Weiter können solche katastrophalen Ereignisse zu einer Modifizierung oder zum Auslösen der in situ-Faunengemeinschaften führen. Zudem kommt es zur Einfuhr von allochthonen Wässern und Faunen. Ein schwankender Sauerstoffpegel ist die Folge.

Deutlicher zeigt sich der abnehmende Sauerstoffgehalt des Porenwassers in den pelagischen Einheiten der untersuchten Schichtenfolge. Relativ flache Stockwerke besiedelnd belegt die vielfältige Graphoglypten-fauna (*Paleodictyon*-Gilde) ein in diesem Abschnitt gut durchlüftetes Sediment (Kap. 14.1.1). Tief im Substrat angelegte *Chondrites* dokumentieren dysaerobe Bedingungen (Kap. 14.1.2.). Innerhalb dieses stabilen Lebensraumes bewirkt die langsame, aber stetige pelagische Sedimentation eine sukzessive Verlagerung dieser Stockwerke.

Spurengänge, die auf Sauerstoffschwankungen oder Sauerstoffminimum-Zonen in der Wassersäule hinweisen, wie sie zum Beispiel durch Veränderungen des Strömungsmusters hervorgerufen werden, kommen nicht vor (vgl. SAVRDA & BOTTJER 1986, 1987, 1989).

17. Ichnofauna der Beckum- und Vorhelm-Schichten im Kontext vergleichbarer Spurenfossilergesellschaften

Die Ichnofauna in den Beckum- und Vorhelm-Schichten ist aufgrund ihrer Zusammensetzung mit anderen Spurenfossilergesellschaften turbiditischer Serien unterschiedlichen Alters vergleichbar. So werden im Kontext einer vergleichenden Schelf-Schelfhang-Becken Faziesanalyse Spurenfossilergesellschaften in Turbiditserien (Flyschfolgen) von zahlreichen Autoren aus allen Teilen der Welt beschrieben.

Diese Studien eröffnen die Möglichkeit, Veränderungen der Ichnofauna mit lithofaziellen Wechseln zu korrelieren (EKDALE et al. 1984a).

Einige wichtige Fundpunkte derartiger Ichnofossilergesellschaften stellen die silurischen Schichten der Aberystwyth Grits Formation in Wales (CRIMES & CROSSLEY 1991), die karbonischen Sedimente des Quachita Flysches (CHAMBERLAIN 1971, 1978a), jurassische Schelf,

Hang und Beckensedimente des Atlas Troges (z.B. EKDALE & WARME 1975), jurassische bis tertiäre Flyschsedimente aus den polnischen Karpaten (KSIAŹKIEWICZ 1977), die klassischen Fundstellen der Gesteine unterkretazischen bis eozänen Alters des Rhenodanubischen Flysches (zusammenfassend dargestellt von UCHMAN 1999), kretazische Schichtfolgen der Point Loma Formation im Bereich San Diego (KERN & WARME 1974), der tertiäre Zumaya Flysch in Nordspanien (CRIMES 1973, 1976, 1977), die tertiären Turbiditserien des Gorgoglione Flysch des südlichsten Apennin (D'ALESSANDRO 1980, 1982), die eozänen bis miozänen Sedimente der Makran Range im südöstlichen Iran (CRIMES & MCCALL 1995), sowie die miozänen Turbidite der Marnoso-Arenacea Formation des nördlichen Apennin (UCHMAN 1995). Weitere Arbeiten über die Ichnofauna in Turbiditserien stammen unter anderem von TUNIS & UCHMAN (1996a, 1996b), KOZUR et al. (1996), WETZEL & UCHMAN (1997), TCHOUMATCHENCO & UCHMAN (1999).

Grundsätzlich ist allen Ichnofossilergesellschaften eine hochdiverse Graphoglyptenfauna gemein. *Palaeodictyon*, *Megagraption*, *Protopalaeodictyon*, *Bergaueria*, *Flexorhapha* und *Helminthopsis* sind repräsentative Vertreter dieser Fauna und treten neben den Vorkommen in der untersuchten Schichtenfolge an vielen der oben genannten Lokalitäten auf.

Auch das Auftreten von *Chondrites* in den zwischengelagerten pelagischen bzw. tonig-siltigen Ablagerungen wird häufig beschrieben, so zum Beispiel von EKDALE & WARME (1975), KSIAŹKIEWICZ (1977), UCHMAN (1995, 1999), TUNIS & UCHMAN (1996b), WETZEL & UCHMAN (1997). Gemeinsamkeiten zu anderen Turbiditserien ergeben sich auch in der Zusammensetzung der postsedimentären Spurenfossilergesellschaftung. Zwar sind *Thalassinoides*, *Spongiomorpha* nicht typisch für die *Nereites*-Ichnofazies, dennoch treten sie nicht selten innerhalb der *Nereites*-Ichnofazies auf, wobei sie oft mit *Ophiomorpha* vergesellschaftet sind; eine Form die oftmals als Milieuindikator für relativ flache Wassertiefen dient. So tritt *Ophiomorpha* unter anderem in der Point Loma Formation (KERN & WARME 1974) im Zumaya Flysch (CRIMES 1973, 1976, 1977) und in der Marnoso-Arenacea Formation (UCHMAN 1995) auf. *Zoophycos*, *Planolites* und *Rhizocorallium* stellen als Fodichnia, bzw. Domichnia charakteristische postsedimentäre Taxa turbiditischer Serien da.

Mehr oder weniger einzigartig ist das Vorkommen von *Dreginozoum nereitiforme*, eine Form, die

zwar eine Verwandtschaft zum häufig beschriebenen Spurenfossil *Nereites* aufweist, sich aber dennoch deutlich von diesem unterscheidet. Nach D'ALESSANDRO (1981) tritt *D. nereitiforme* noch im Gorgoglione Flysch auf.

Die hier erstmals beschriebenen Taxa *Sidichnus* und *Laqueichnus* sind bisher nicht aus Turbiditserien bekannt. Spiralförmige, prä-sedimentäre Gänge wie *Helicorhaphé* oder *Helicolithus* sind hingegen weltweit aus Turbiditfolgen untersucht (z.B. KSIĄŻKIEWICZ 1977, D'ALESSANDRO 1980, CRIMES & CROSSLEY 1991), infaunal angelegte, postsedimentäre *Helicodromites* hingegen kommen äußerst selten vor. *Helicodromites* stellt eine spezielle (opportunistische) Anpassung an ein bestimmtes, möglicherweise nährstoffarmes Milieu dar (Kap. 14.1.6.).

Insgesamt zeigt die Ichnofauna der Beckumer und Vorhelmer Schichten somit typische Vertreter weltweit bekannter Turbiditserien. Dennoch beinhaltet die Schichtenfolge einige Taxa, die zum Teil nur in dieser Region auftreten und so die lokalen Milieubedingungen in einem globalen Gesamtkontext unterstreichen.

18. Zyklen und Sequenzstratigraphie

18.1. Allgemeines

Die Ausbildung submariner Fächer bzw. Turbiditfolgen wird im Allgemeinen durch den Sedimenttyp, den Grad der Sedimentzufuhr, den tektonischen Rahmen und dessen Aktivität sowie durch Meeresspiegelschwankungen kontrolliert (STOW et al. 1985). In karbonatischen Systemen fußt die Lithologie der abgelagerten Gesteine auf den relativen Eintrag von Kalziumkarbonat, organischem Kohlenstoff und siliziklastischem Material (RICKEN 1991). Die Genese von Kalk-Mergel Wechselfolgen wird durch die terrigene Verdünnung, durch die Karbonatproduktivität oder durch Karbonatlösung gesteuert (EINSELE & RICKEN 1991).

SAVRDA et al. (1991) beschreiben aus Kalk-Mergel-Wechselfolgen spezifische Stockwerk-muster in den kalkigen Einheiten. Die unterschiedlichen Stockwerkgefüge dokumentieren Schwankungen des Sauerstoffgehaltes im Wasser (Redoxzyklen). Gesteuert werden diese Schwankungen durch Meeresströmungen, die durch wechselnde Salinitätsverhältnisse kurzzeitige Sauerstoffminimum-Zonen ausbilden können und vornehmlich in flachen und mittleren Wassertiefen auftreten (ARTHUR et al. 1987).

Auffällig ist der hohe Anteil an C_{org} in den Mergelpartien.

Der enorme Anteil an Calcisphaeren in den allochthonen Schüttungen belegt, dass der organisch-karbonatische Detritus dieser Sedimente im entschiedenen Maße der planktischen Produktion entstammt. Die Genese der bearbeiteten Kalk-Mergel-Wechselfolge ist somit im Wesentlichen auf Schwankungen der Karbonatproduktion und des Eintrages an karbonatischen Material zurückzuführen.

Die Schwankungen des karbonatischen Eintrages, wie sie zum Beispiel in den rhythmisch angeordneten Bankpacken dokumentiert sind, stehen im direkten Zusammenhang mit der Kapazität der Karbonat-Produktion im Oberflächen nahen Wasser der photischen Zone des Liefergebietes (vgl. BOTTJER et al. 1986, COTILLON 1991, EINSELE & RICKEN 1991, RICKEN 1991). Diese Produktivitätszyklen sind im erheblichen Maße klimatisch kontrolliert, werden aber zusätzlich durch den Eintrag von Nährstoffen und terrigenem Material beeinflusst (z.B. EINSELE & RICKEN 1991, WETZEL 1991). Außerdem wirken sich Meeresspiegelschwankungen entscheidend auf den Grad der Produktivität aus. Diese regionalen wie globalen Schwankungen werden durch Volumenveränderungen des Beckenwassers gesteuert. Die globalen Schwankungen werden nach PITMAN (1978, 1979) durch variierenden Sedimenteintrag (Meeres-spiegelanstieg von 2,0mm/1000Jahre), durch Kontinentkollisionen und Subduktion (1,6mm/ 1000J), durch das Wachsen von Seebergen (0,2mm/1000J) und durch das Anschwellen der Mittelozeanischen Rücken (6,7mm/1000J) kontrolliert. Die Kopplung dieser Faktoren bewirkt nach PITMAN (1979) ein Gesamtvolumen eines Anstieges nicht über 2,0mm/1000J hinaus. Eine Ausnahme bildet jedoch das An- und Abschmelzen von polaren Eiskappen, wodurch enorme Meeresspiegelschwankungen von bis zu 10mm/1000J erreicht werden können. Im Vergleich können regionale Schwankungen weitaus stärker ausfallen; lokale tektonische Ereignisse sind hierbei hauptsächlich verantwortlich. Während der Kreide oder des Juras fallen Meeresspiegelschwankungen im Vergleich zu Perioden mit vereisten Polkappen wesentlich geringer aus (vgl. PITMAN 1979, STOW et al. 1995, OLIVERO 1996). Die Freilegung großer Schelfplattformen bleibt in eisfreien erdgeschichtlichen Epochen weitestgehend aus (COTILLON 1992). In Epochen vereister Polkappen wandert die Küstenlinie bei erhöhten Meeresspiegelständen

landeinwärts, wodurch sich die Ablagerung von siliziklastischem Material weitestgehend auf die Schelfbereiche beschränkt. Im Zuge eines Meeresspiegelanstieges steigt, sofern es die klimatischen Gegebenheiten zulassen, die Karbonatproduktion. Überschreitet die Produktion den dort bereitgestellten Akkumulationsraum, wird das überschüssige karbonatisch-detritische Material in angeschlossene Becken transportiert und bildet dort sogenannte Hochstandsschüttungen („highstand sheddings“) aus (EMERY & MYERS 1996).

Im Laufe von Meeresspiegeltiefständen wandert die Küstenlinie beckeneinwärts und gibt so weite Areale der subaerischen Erosion frei, mit der Konsequenz eines reduzierten Karbonateintrages bei steigender Zufuhr terrigenem Material in das angeschlossene Becken. Dies ist nicht zuletzt auch auf die vorrangig chemische Lösung der freigelegten Karbonate zurückzuführen (COTILLON 1992). Besonders ausgeprägt sind gravitative, karbonatische Schüttungen an steilen Hängen. Unter diesen Bedingungen dokumentieren mergelige Intervalle Meeresspiegeltiefstände, während karbonatreichere Abfolgen respektive Meeresspiegelhochstände anzeigen würden.

Nach SHANMUGAM et al. (1985) bewirkt eine hohe Karbonatproduktivität während eines angehobenen Meeresspiegels in Kombination mit der durch eine Senkung des Meeresspiegels verbundene Freilegung von Karbonatplattformen eine allzeit moderate turbiditische Aktivität während aller Phasen der Meeresspiegelschwankungen. Nach FÜCHTBAUER (1974) sind globale Meeresspiegelhochstände mit Perioden stärkerer chemischer (karbonatischer) Produktion verbunden, Meeresspiegeltiefstände Perioden starker klastischer Sedimentation.

Diese Zusammenhänge, die an quartären Ablagerungen unter anderen von COTILLON (1992) und HARRIS et al. (1990) beobachtet wurden, lassen sich nach STOW et al. (1995) und OLIVERO (1996) jedoch nicht ohne weiteres auf eisfreie Perioden übertragen (vgl. EMERY & MYERS 1996). In eisfreien Perioden, wie zum Beispiel der Kreide, nimmt die Produktivität mit steigendem Meeresspiegel in Richtung der Küstenlinie zu. Das dort produzierte karbonatische Material wird an den Plattformen in Ästuaren, Lagunen oder strandnahen Bereichen abgelagert (NORMARK 1978, STOW 1981, POSAMENTIER et al. 1988). Dies bewirkt einen Rückgang an gelösten Karbonaten und eingeschwemmten kontinentalen Nährstoffen in den angeschlossenen Becken. Diese sind damit durch eine Hungersedimentation gekennzeichnet.

Zudem verringert sich die Planktonproduktion in küstenfernen Bereichen (POSAMENTIER et al. 1988, COTILLON 1992, MATTHEWS & PERLMUTTER 1994). Als Folge nimmt der Anteil der mergeligen Sedimente gegenüber den von den Plattformen ins tiefere Becken geschütteten karbonatischen Turbiditen zu.

Die Tonmergelfazies der Oberen Stromberg-Schichten, in die gelegentlich karbonatische Turbidite eingeschaltet sind, spiegelt solch ein Milieu während eines Meeresspiegelhochstandes wider.

Auf der anderen Seite bewirkt ein fallender Meeresspiegel eine zum Becken hin gerichtete Zunahme der Karbonatproduktion, die sich durch die Ablagerung von karbonatreichen Sedimenten, planktischer und benthonischer Produktion am äußeren Schelf oder Kontinentalhang bis ins Becken widerspiegelt. Diese Bereiche sind oftmals durch „upwelling“-Zonen gekennzeichnet. Zudem wird, wenn auch in geringerem Ausmaß, weiterhin karbonatischer Detritus und Schutt von den Plattformen in die oben genannten Bereiche transportiert. In der Folge bilden sich im sequenzstratigraphischen Sinne am Kontinentalhang oder am äußeren Becken sogenannte „lowstand wedges“, bestehend aus Debriten und/oder Turbiditen (SARG 1988).

Die Allochthonite der Beckum- und Vorhelm-Schichten sind, wie in Kap. 6. geschildert fast ausschließlich aus Calcisphaeren aufgebaut. Im Allgemeinen ist die Calcisphaeren-Assoziation des Campaniums monogenerisch; in den meisten Gesteinen ist lediglich die Gattung *Pithonella* LORENZ mit der Art *P. sphaerica* (KAUFMANN) nachgewiesen (NIEBUHR 1995). Diese Art dominiert auch in den Turbiditen und Debriten der Beckum-Schichten (KEUPP 1991b, WOLF 1995, NIEBUHR 1995). Pithonelloideen treten gesteinsbildend im Bereich des offenen Schelfs auf. In küstennahen Ablagerungen wie zum Beispiel in den Kalkareniten und Grünsanden des nordwestdeutschen Campaniums fehlen sie (NIEBUHR 1995). Im Grenzbereich des Unter/Obercampaniums finden sich massenhaft Calcisphaeren, so neben den Beckumer Vorkommen auch in der Meerdorfer Schreibkreide, auf Rügen und im Obersten Untercampanium sowie Untersten Obercampanium der Peiner Oberkreidemulde. In zu letztgenannten Vorkommen tritt ein häufiger Wechsel zwischen massenhaft calcisphaerenführenden Gesteinen und eingeschalteten calcisphaerenfreien oder -armen Gesteinen auf (WILLEMS 1992).

Das massenhafte Auftreten von Calcisphaeren (*P. sphaerica*) markiert nach KEUPP (1987, 1991a)

einen transgressiven Trend im Bereich der Cenomanium/Turonium Grenze, kann aber auch wie im niedersächsischen Campanium, eine regressive Tendenz an der Sequenzgrenze des Unter/Obercampanium anzeigen (NIEBUHR 1995). LOMMERZHEIM (1991a) zeigt für das Münsterländer Becken ein Häufigkeitsmaximum an Calcisphaeren für das höchste Untercampanium bis tiefste Obercampanium. Hier soll es nach LOMMERZHEIM (1991a) zu einem maximalen „upwelling“ gekommen sein. NIEBUHR (1995) korreliert das Verteilungsmuster von Calcisphaeren ebenfalls mit „upwelling“-Systemen.

Calcisphaeren-Maxima sind oft an Schwellengegenden gebunden. Ob für ihre Akkumulation jedoch bestimmte Strömungsmuster innerhalb eines Beckens verantwortlich sind, ist nicht immer eindeutig zu klären (pers. Mitt. F. WIESE).

Aus den oben dargelegten Gründen belegen die allochthonen, calcisphaerenreichen Turbidite und Debrite des Obercampaniums der Beckum-Schichten niedrige Meeresspiegelstände. Die erhöhte planktische Produktivität der Calcisphaeren wird eventuell durch verstärktes „upwelling“ hervorgerufen.

18.2. Paläogeographische Situation

Das Münsterländer Kreidebecken bildete sich ab dem Albium auf dem Nordteil des paläozoischen Grundgebirges der Rheinischen Masse. Dieser Teil wurde während der höchsten Unterkreide als Ausgleichsbewegung mit verstärktem „rifting“ abgesenkt. Diese Subsidenz fällt mit einem globalen Anstieg des Meeresspiegels zusammen (ZIEGLER 1982, HAQ et al. 1988). Als Randmeer des Nordseebeckens wurde das Münsterländer Kreidebecken im Süden von der mitteleuropäischen Insel Rheno-Bohemia und in anderen Richtungen von submarinen Schwellen umgeben. Diese Schwellen heben sich infolge subherzynischer Inversionsbewegungen zwischen dem Niedersächsischen Tektogen und dem Westholländischen Beckens lokal wechselnd ab dem Turonium bis ins Campanium.

WOLF (1995) weist für die allochthonen Sedimente im Beckumer Raum eine Strömungsrichtung von SE nach NW nach. Als Herkunftsgebiet nimmt er den Bereich der Lippischen Schwelle an (Abb. 18.2.1.). Subherzynische Bewegungen, bereits ab dem Turonium durch Großgleitungen belegt (VOIGT 1977), wirkten sich auch noch auf die hier bearbeitete Schichtenfolge aus. So ist die Peiner Phase, die unter anderem zur Heraushebung des Harzes führte, zeitgleich der Sedimentation des Unter/Obercampanium-Grenzbereiches und damit der Stromberg- bzw. Beckum-Schichten.

Ausgehend von den subherzynen Bewegungen, die durch die Kollision des Alpen-Karpaten Deckensystems mit dem Rand des helvetischen Schelfes bedingt waren, kam es wie oben beschrieben im Bereich der Nordsee, Norddeutschland, Dänemarks und Polen zur Inversion der mesozoischen Gräben und Becken. Diese kompressive-transpressive Tektonik führte im südöstlichen Münsterland zur Wiederbelebung der paläozoischen Strukturen. An der Nahtstelle zwischen dem Rheinischen Schiefergebirge und der Münsterländer Plattform kam es im Bereich des Lippstädter Gewölbes zum Aufstieg saurer und intermediärer Intrusiva. Die Heraushebung des Lippstädter Gewölbes führte somit zur Bildung eines Hanges, der sich nach Norden hin vertieft. Synsedimentäre Rutschungen belegen eine gewisse (mind. 3°) Neigung des pelagischen Ablagerungsraumes der aufgezeigten Schichtenfolge von SE nach NW. Dieser NW-SE-streichende Senkungstrog, dessen Senkungszentrum sich im Verlaufe der höheren Oberkreide vom NE-Rand des Beckens nach SW auf die Rheinische Masse verlagerte (VOIGT 1963, ARNOLD 1964b), erreichte laut KAEVER & LOMMERZHEIM (1991) seine maximale Subsidenz im Untersten Obercampanium im Bereich Drensteinfurt - Beckum. Nach den genannten Autoren hielt diese „Tiefseephase“ mit 200 bis 400 Metern Wassertiefe bis ins höhere Obercampanium an (Abb. 18.2.1.).

Der Wechsel der Tonmergelfazies in eine Kalkmergelfazies, die im Arbeitsgebiet mit dem Übergang der Stromberg-Schichten in die Beckum-Schichten signifikant untermauert wird, ist durch die erhöhte Produktion von Calcisphaeren und einem Abfall des Meeresspiegels zu erklären. Mit Hebung der Lippischen Schwelle während der Peiner Phase kam es zur Ausbildung eines weiten und relativ flachen Schelfes. „Upwelling“ während Kaltwasserphasen niedriger Meeresspiegelstände führten möglicherweise zu einer extrem hohen Calcisphaeren-Produktion in der photischen Zone (Kap. 18.1.). Hohe Raten an planktischen Foraminiferen, Radiolarien, Diatomeen und Schwammnadeln im pelagischen Campanium des Münsterlandes belegen nach RIEGRAF (1995) aufsteigende kühle Tiefenwässer aus dem heutigen Nordseeraum.

Mit einer erhöhten Produktivität steigt nach RICKEN (1991) die Sedimentationsrate, so dass die Ablagerung von kalkigen Bankpacken mit einer hohen Sedimentationsrate bei gleichzeitigem Meeresspiegeltiefstand korrespondiert. Mit fallendem Meeresspiegel werden die Hangbereiche instabil, dies führt zu Rutschungen und zu einer Anhäufung der Debrite- und Turbiditschüttungen,

wie sie in weiten Teilen der Beckum-Schichten auftreten. (vgl. SHANMUGAM et al. 1995). Daraus resultiert ein Anwachsen der Schüttungsfächer. SHANMUGAM et al. (1985) und SHANMUGAM & MOIOLA (1984) zeigen, dass die Ablagerung klastischer Karbonatbänke und Debrite in einem engen Zusammenhang mit Meeresspiegel-niedrigständen steht, was nicht nur für das Känozoikum und mesozoische Zeiten, sondern auch für das Paläozoikum, gilt.

Somit dokumentieren die Beckum-Schichten im Vergleich zu den unterlagernden Stromberg-Schichten einen niedrigen Meeresspiegel. Die rhythmisch angeordneten Bankpacken der Beckum-Schichten (Grundbänke, Möllerbänke, Nünningsbänke) spiegeln in diesem Zusammenhang niedrigste Meeresspiegelstände bzw. Phasen extremer Karbonatproduktivität wider, während die zwischengelagerten Mergelpartien kleinere, lokale Meeresspiegelanstiege anzeigen.

als wie sie bisher angenommen wurde (100m; VOIGT & HÄNTZSCHEL 1964). LOMMERZHEIM (1991) gibt für das Obercampan im Bereich der Bohrung Metelen eine maximale Tiefe von 140m an, weist aber darauf hin, dass das Beckenzentrum etwa im Bereich Beckum-Ennigerloh gelegen haben dürfte. In diesem Bereich deuten insbesondere die in dieser Arbeit vorgestellten typischen Flyschfaunen der *Nereites*-Ichnofazies auf eine Wassertiefe von möglicherweise bis zu mehreren Hundert Metern hin.

18.3. Paläoklima

Für die Diskussion der Paläoklimatologie kommt der Nachweis globaler Klimazyklen, hergeleitet aus lithologischen und faunistischen Wechselfolgen, eine entscheidende Bedeutung zu (KEMPER 1987). Das Norddeutsche Becken mit seinen Randmeeren ist aufgrund seiner Lage im Übergangsbereich zwischen borealen und tethyalen Faunenprovinzen und den Verbindungen zu

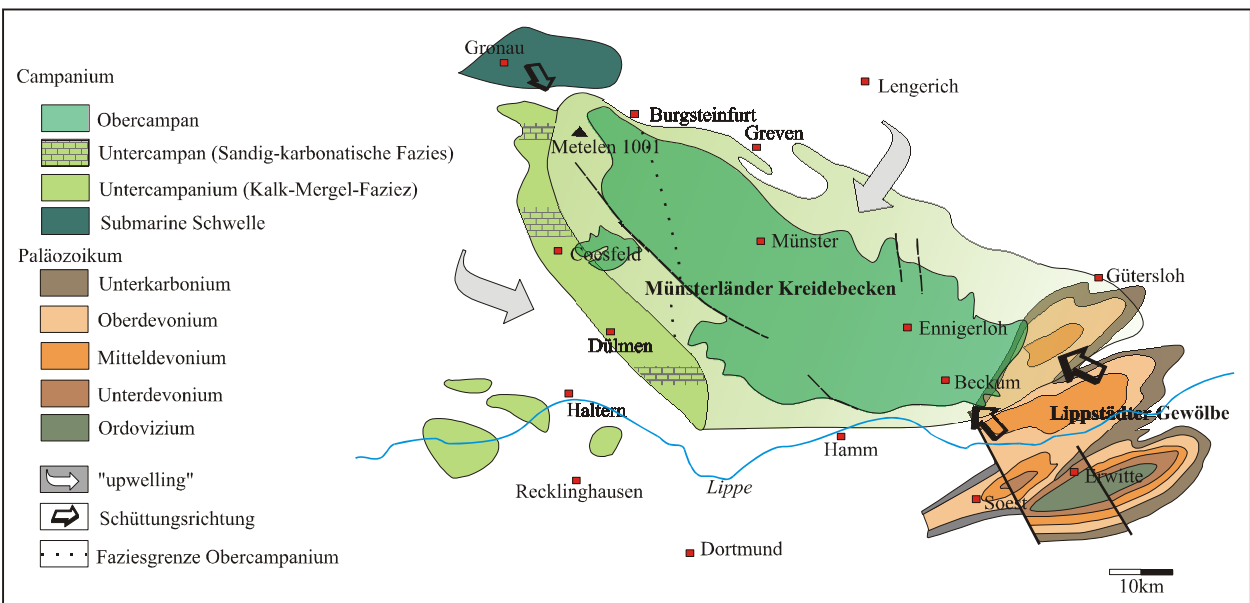


Abb. 18.2.1.: Karte mit dem Münsterländer Kreidebecken und dem südöstlich vorgelagerten Lippstädter Gewölbe. Während des Untercampaniums gliedert sich das Münsterländer Kreidebeckens in eine westliche, sandig-karbonatische und in eine östliche, tonige „Tiefwasserfazies“. Im Obercampanium verschiebt sich diese Faziesgrenze weiter nach Osten (nach HOYER et al. 1974, JÖDIKE et al. 1982, KAEVER & LOMMERZHEIM 1991, RIEGRAF 1995).

Insgesamt zeigt die Schichtenfolge der Beckumer und Vorhelm-Schichten einen „fining-upward“ Trend, der sich auch im Karbonatgehalt der Allochthonite niederschlägt. Letzterer leitet sich direkt aus dem Gehalt an Calcisphaeren bzw. Calcisphaeren-Aggregate, und damit aus der Produktivität im Liefergebiet ab. Diese Tendenz deutet auf einen steigenden Meeresspiegel bzw. die Verlagerung des Sedimentationsraumes in eine distalere Fazies. Die in dieser Arbeit vorgestellten sedimentologischen und ichnologischen Befunde deuten auf eine wesentlich höhere Wassertiefe hin,

polaren Meeren von besonderem Interesse für paläoklimatische Untersuchungen (LOMMERZHEIM 1991). Der Übergangsbereich zwischen kühlen und warmen Wassermassen verschob sich in diesem Bereich in Abhängigkeit von veränderten klimatischen Bedingungen entweder nach Norden oder Süden. Diese Verschiebungen spiegeln sich in den Sedimenten und deren Faunenassoziationen wider.

Die bearbeitete Schichtenfolge gliedert sich ähnlich der Bohrung Metelen in eine Tonmergel-Fazies (mittleres Untercampanium bis unteres

Obercampanium) und in eine Kalkmergelfazies (mittleres bis höheres Obercampanium). Die Schüttung des detritischen Materials, besonders ausgeprägt während Phasen tektonischer Aktivität, erfolgte im Bereich des NW-Münsterlandes aus nördlicher bzw. nordwestlicher Richtung, im SE-Münsterland aus südöstlicher Richtung. KAEVER & LOMMERZHEIM (1991) zeigen anhand der Auswertung der Bohrung Metelen ein gemäßigtes Klima für das Obercampanium auf. Insgesamt fand nach oben genannten Autoren vom

oberen Unterampanium bis ins mittlere Obercampanium eine Abkühlung statt. In dem von ihnen bearbeiteten Profil zeigen sich zudem Hinweise, die unabhängig vom allgemeinen Klimatrend das Vordringen von warmen und kühlen Wassermassen belegen. Die maximale Intensität dieser Vorstöße liegt im mittleren Unterampanium und ist mit einem geringen Temperaturgradienten innerhalb der Wassersäule verknüpft. Mikropaläontologische Befunde innerhalb der untersuchten Schichtenfolge ergeben

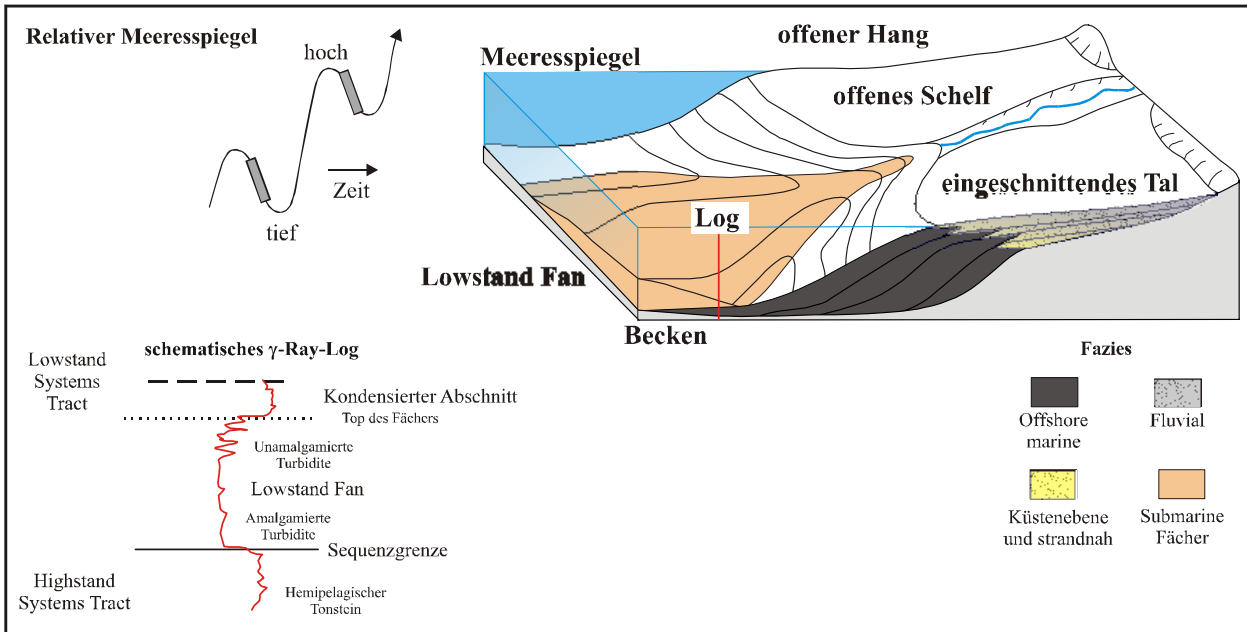


Abb. 18.4.1.: Generalisierte fossile Signatur eines Tiefstandsfächer („lowstand fan“; verändert aus EMERY & MYERS 1996).

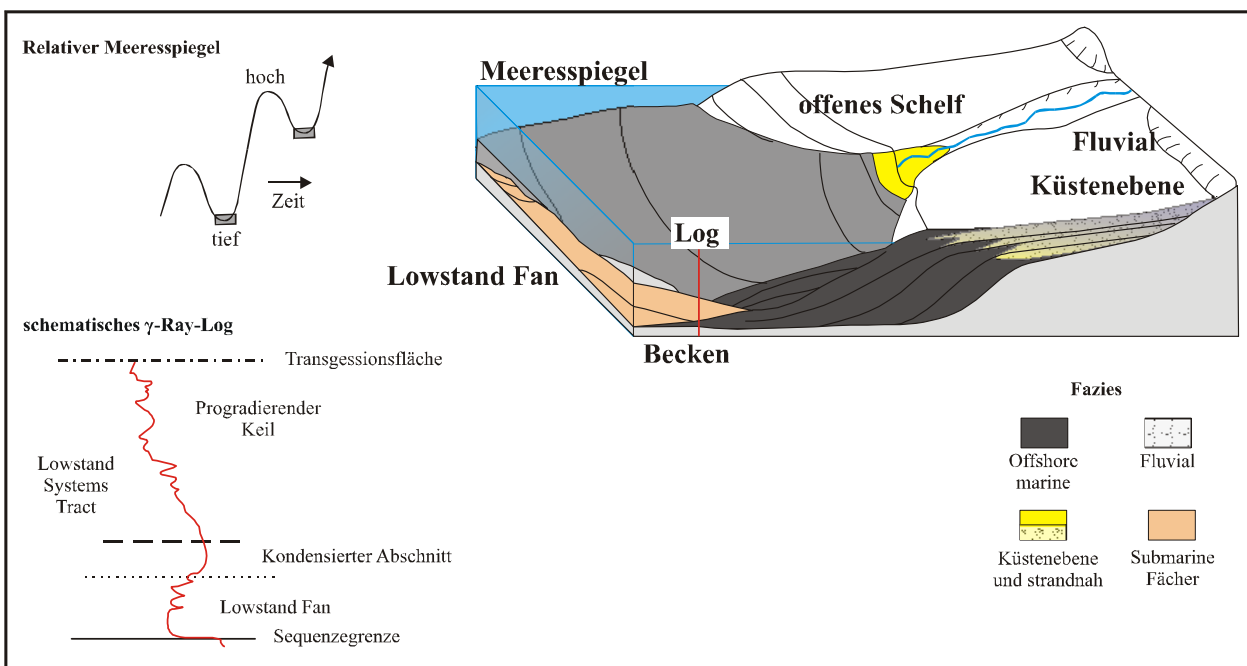


Abb. 18.4.2.: Generalisierte fossile Signatur „lowstand system tract“ (verändert aus EMERY & MYERS 1996).

ein vergleichbares Bild (RIEGRAF 1995). Wechselnde und hohe Anteile an Globigerinen und Heteroheliciden in Verbindung mit kurzzeitigem Vorkommen von Globotruncanen und *Schakoina* in den Beckumer und Vorhelm-Schichten deuten nach RIEGRAF (1995) auf die Überschiebung oder Modifizierung von kühlen Wässern durch warme Strömungen hin. Die kühleren Wassertemperaturen gehen entweder auf zunehmende Wassertiefen oder auf „upwelling“ aus dem Nordseeraum zurück.

18.4. Sequenzstratigraphie

Karbonatzyklen treten in Größenordnungen von wenigen Zentimetern bis mehreren Hundert Metern auf und sind in weiten Teilen der Norddeutschen und Münsterländer Kreide zu beobachten (z.B. ARNOLD 1963, 1964a,b, ARNOLD & WOLANSKY 1964, FIEGE 1952, GASSE 1987, KEMPER 1982, 1987, LOMMERZHEIM 1991, NIEBUHR 1995). Sequenzstratigraphische Analysen des Campaniums im Münsterländer Becken liegen von KAEVER & LOMMERZHEIM (1991) und LOMMERZHEIM (1995), aus dem niedersächsischen Raum von NIEBUHR (1995) und von SCHÖNFELD (1990) aus der holsteinischen Schreibkreide vor.

Die Tonmergelfazies der höheren Stromberg-Schichten spiegelt eine ruhige pelagische Sedimentation eines tieferen Beckens wider, in das nur selten feinkörnige, gravitative Schüttungen eingebracht werden. Distale Turbidite deuten auf ein relativ entferntes Liefergebiet hin und dokumentieren einen relativen Meeresspiegelhöchststand. Dieser Abschnitt wird als HST („highstand system tract“) gedeutet. Diese Ansicht wird auch von KAPLAN et al. (1996) vertreten. Das schlagartige Einsetzen der Kalkmergelfazies der Unteren Beckum-Schichten ist durch mächtige gravitative Schüttungen gekennzeichnet. Amalgamierte Debrite und Turbidite sind häufig und belegen einen Tiefstandfächer („lowstand-fan“) innerhalb eines LST (Abb. 18.4.1. und Abb. 18.4.2.). Ein relativer Meeresspiegelabfall führt nach POSAMENTIER & VAIL (1988) sowie SARG (1988) zu der Ausbildung von Tiefstandfächern, die vom Schelf gespeist werden. Durch den Meeresspiegelabfall begünstigt, steigt wie oben geschildert die Produktion von Calcisphaeren, was durch „upwelling“ zusätzlich unterstützt werden kann. Die Sequenzgrenze zwischen dem HST und dem Tiefstandfächer des LST liegt somit direkt an der Grundbank. Dieser Hiatus zeigt sich auch in dem Auftreten von *Thalassinoides paradoxicus*, das dieser Bank den Charakter eines Festgrundes verleiht. KAPLAN et al. (1996) vermuten ebenfalls eine Sequenzgrenze mit

dem Einsetzen der Grundbänke. Direkt unterhalb der Grundbänke findet sich nach GIERS (1958) besonders häufig der Großammonit *Patagiosites stobaei*, der nach KAPLAN et al. (1996) im sequenzstratigraphischen Kontext ein Merkmal eines TST darstellen soll. Ihrer Meinung nach korreliert dieses Großammoniten-Ereignis mit dem ersten *stobaei*-Häufigkeitsmaximum am Top der *gracilis/mucronata*-Zone im Raum Hannover. Dennoch zeugt das schlagartige Massenaufreten von Calcisphaeren wohl eher von einem regressiven Trend (Kap. 18.1.). So ist die aus der nieder-sächsischen Kreide im oberen Drittel der *gracilis/mucronata*-Zone beschriebene Regression durch eine zunehmende planktische Produktivität gekennzeichnet, die sich in „packstones“ pithonelloider Calcisphaeren niederschlägt (NIEBUHR & ERNST 1991, NIEBUHR 1995).

Zudem tritt *Zoophycos* lediglich in den Unteren Beckum-Schichten auf (Kap. 12, Kap. 15.). OLIVERO (1996) korreliert das maximale Auftreten von *Zoophycos* mit den Schüttungen eines LST. In den Ablagerungen des TST fehlt diese Spur (OLIVERO 1996). Dies ist ferner in den Oberen Beckum- und Unteren Vorhelm-Schichten der Fall, die hier ebenso als Ablagerungen eines TST interpretiert werden.

Im sequenzstratigraphischen Kontext kann der lithofazielle Übergang zwischen Stromberg- und Beckum-Schichten der *gracilis/senior* Zone (= *gracilis/mucronata* Zone) in die *conica senior* Zone (= *conica/mucronata* Zone) sensu SCHULZ et al. (1984) mit der Sequenzgrenze 4.1/3.5 nach HAQ et al. (1988) korreliert werden.

Dies erlaubt eine Korrelation mit dem Lägerdorf-Profil (SCHÖNFELD 1990) sowie den Bohrungen Metelen (KAEVER & LOMMERZHEIM 1991) und Herbern 45 (LOMMERZHEIM 1995). In dieser Zuordnung liegt die Grenze Obercampanium/Untercampanium in der Sequenz 4.1 (HAQ et al. 1988) und damit unterhalb dem biostratigraphischen Übergang der *gracilis/senior* Zone in die *conica/senior* Zone (sensu SCHULZ et al. 1984). In diesem Fall würde die Grenze Untercampanium/Obercampanium im unteren Teil der Beckum-Schichten (Grundbänke) zu finden sein.

Durch einen „fining-upward“ Trend untermauert, repräsentieren die Oberen Beckum-Schichten und Unteren Vorhelm-Schichten einen ausgehenden LST oder einen bereits beginnenden TST.

KAPLAN et al. (1996) nehmen eine Sequenzgrenze im Übergangsbereich der Beckum-Schichten zu den Vorhelm-Schichten an, die sowohl sedimentologisch als auch faunistisch weniger markant ausfällt, hinsichtlich der Ichnofauna aber einige Besonderheiten aufweist. So beschränken sich

einige Ichnotaxa wie *Helicodromites mobilis*, *Sidichnus catena* oder auch *Laqueichnus baloffi* lediglich auf diesen Bereich.

Diese Grenze trennt den LST, der mit den Grundbänken beginnt, und den nachfolgenden TST voneinander. Nach KAPLAN et al. (1996) lässt sich diese Grenze mit der von KAEVER & LOMMERZHEIM (1991) und LOMMERZHEIM (1995) beschriebenen, weniger markanten Sequenzgrenze im unteren Teil der *basiplana/stobaei*-Zone (= *basiplana/spiniger* Zone) korrelieren. Sie entspricht der Sequenzgrenze 4.1/4.2 (HAQ et al. 1988).

Möglicherweise liegt diese Sequenzgrenze aber auch an der Grenze der Unteren/Oberen Beckum-Schichten (Klipperbank), da sich hier neben der Lithologie auch die Spurenfauna signifikant verändert (Kap. 5., Kap. 12.). Nichtsdestoweniger ist auch hier der lithologische Wechsel nicht so signifikant wie an der Basis der Beckum-Schichten.

19. Zusammenfassung

Im südöstlichen Teil der Münsterländer Kreidemulde (NW-Deutschland) sind im Raum Beckum-Ennigerloh Kalk-Mergel-Wechselfolgen des Obercampaniums in zahlreichen Steinbrüchen der dortigen Zementindustrie aufgeschlossen. Calcisphaeren-führende Debrite und Turbidite schalten sich hier in pelagische Mergel ein. Stratigraphisch den Beckum- und Vorhelm-Schichten zugehörig ist diese Schichtenfolge durch eine reichhaltige Ichnofauna gekennzeichnet, die in dieser Arbeit erstmals vollständig beschrieben wird. Die untersuchten Spurenfossilien lassen sich 48 Ichnospezies zuordnen. Sechs neue Ichnospezies sind mit *Solanichnium confinis* n. isp.; *Monticulichnus puteus* n. igen., n. isp.; *Laqueichnus baloffi* n. igen., n. isp.; *Simusichnus priesti* n. isp.; *Sidichnus catena*, n. igen., n. isp. und *Megagraption fornicatum* n. isp. aufgestellt. Neben den drei Gattungen *Monticulichnus*, *Laqueichnus* und *Sidichnus* wird zudem mit *Flexorhappe* n. igen. ein weiteres neues Ichnogenus definiert.

Die Beckum-Schichten gliedern sich sowohl lithostratigraphisch als auch hinsichtlich ihrer Ichnofauna in die Unteren und Oberen Beckum Schichten. So kommen *Zoophycos*, *Monticulichnus* und *Spongeliomorpha* nur in den Unteren Beckum Schichten, *Helicodromites*, *Laqueichnus*, *Sidichnus*, *Taenidium* und zahlreiche Graphoglypten ausnahmslos in den Oberen Beckum-Schichten vor.

Insgesamt entspricht die Ichnofauna in den Beckum- und Vorhelm-Schichten der *Nereites*-Ichnofazies (sensu SEILACHER 1964b, 1967b). Die Spurenfossilvergesellschaftung dieser Fazies reflektiert die typischen sedimentären und taphonomischen Bedingungen innerhalb eines Turbiditsystems. Typisch ist eine hochdiverse Graphoglyptenfauna. Vergleichbare Spurenfossilvergesellschaftungen werden weltweit aus Turbiditserien beschrieben.

In der untersuchten Schichtenfolge zeichnen sich im Wesentlichen die für ein Turbiditsystem charakteristischen Sedimentationsbedingungen, die im Allgemeinen durch den rhythmischen oder zyklischen Eintrag von gravitativen Sedimentströmen in ein pelagisches Milieu gekennzeichnet sind, für die Ausbildung der verschiedenen Spurenfossilvergesellschaftungen verantwortlich (Abb. 19.1.1.).

Als Hintergrundsedimentation belegen die pelagischen Mergel der Beckum- und Vorhelm-Schichten eine ruhige, vorhersagbare und kontinuierliche Sedimentakkumulation. Dies führte zur Ausbildung einer Klimax-Spurengemeinschaft, die durch Vertreter der *Chondrites-Paleodictyon*-Paläoichnozönose gekennzeichnet ist. Diese Ichnozönose setzt sich aus der *Chondrites*- und der *Paleodictyon*-Spurengilde zusammen. Die zahlreichen Graphoglypten innerhalb der *Paleodictyon*-Gilde zeigen als Agrichnia den hoch spezialisierten Nahrungserwerb ihrer Erzeuger auf. *Chondrites*, als dominierendes Spurenfossil der *Chondrites*-Gilde, dokumentiert in diesem Zusammenhang die chemosymbiotische Lebensweise seines Erzeugers. Die *Chondrites-Paleodictyon*-Ichnozönose zeigt ein deutlich ausgeprägtes Stockwerkgefüge. Das oberste, mehr oder weniger direkt an der Sediment-Wassergrenze gelegene Stockwerk ist durch die verschiedenen Ichnofossilien der *Paleodictyon*-Gilde definiert. Innerhalb dieses Stockwerkes besiedelten die Erzeuger von großen Formen, wie z.B. *P. italicum* oder *P. hexagonum* die tieferen Bereiche, die Erzeuger kleinerer Strukturen die höheren Abschnitte (z.B. *P. minimum*). Das tiefste Stockwerk innerhalb der *Chondrites-Paleodictyon*-Ichnozönose wird weitestgehend durch *Chondrites intricatus* bestimmt.

Ein anderes Bild bietet sich in den debritischen und turbiditischen Ablagerungen. Die schlagartige Schüttung der debritischen und turbiditischen Sedimente führte zunächst zur meist vollständigen Eliminierung der Klimax-Gesellschaft (*Chondrites-Paleodictyon*-Ichnozönose). Die mit der Sedimentakkumulation verbundene Zufuhr von Nährstoffen ermöglichte dann die Besiedlung dieser Sedimente durch vorwiegend sediment-

fressende Infauna, für die jetzt die nötigen Ressourcen bereitgestellt waren. Diese Lebensgemeinschaft ist durch die Vielzahl der Fodichnia aus der *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium*-Gilde belegt. Mit zunehmender Ausbeutung und Aufarbeitung des Substrates verändert sich diese

Lebensgemeinschaft und wird sukzessiv durch Organismen abgelöst, deren Spuren einen vielfältigeren Nahrungserwerb widerspiegeln. Die Spurenfossilvergesellschaftung dieser Lebensgemeinschaft ist innerhalb der *Spongiomorpha-Monticulichnus*-Gilde zusammengefasst.

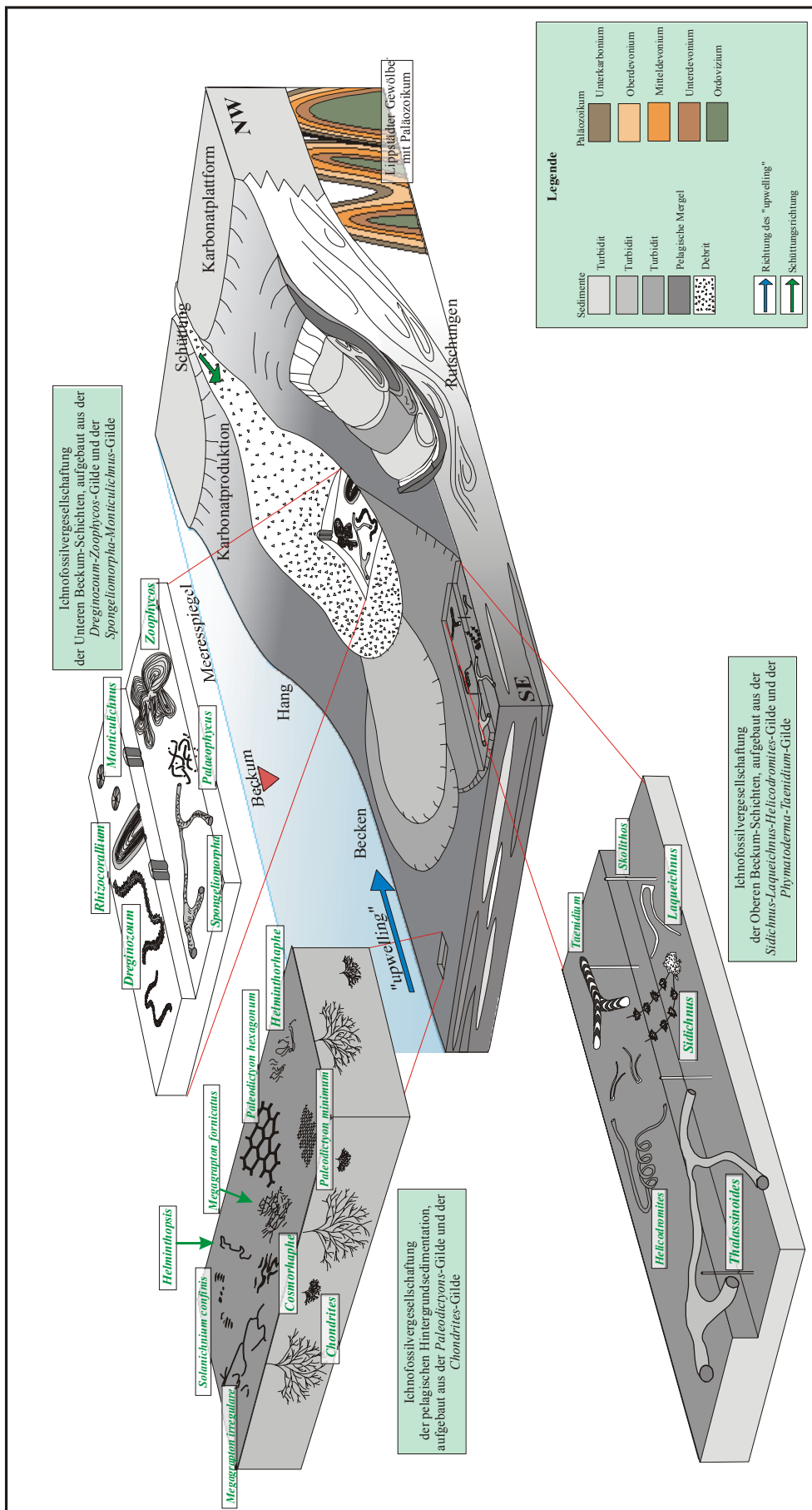


Abb. 19.1.1.: Faziesmodell und Ablagerungsraum der obercampanen Beckum- und Vorhelm-Schichten mit ihren faziesabhängigen Ichnofossilvergesellschaftungen.

Einzelne Gänge und Bioturbationsgefüge überlagern oder durchkreuzen die biogen erzeugten Strukturen der *Dreginozoum-Zoophycos-Rhizocorallium*-Gilde. Mit fortschreitender pelagischer Sedimentation stellen sich dann wieder die „normalen“ Verhältnisse ein und es kommt wiederum zur Ausbildung der *Chondrites-Paleodictyon*- Paläoichnozönose.

Der Nachweis von eingefrorenen Stockwerkgefügen in den Debriten der Oberen Beckum-Schichten spiegelt die vertikale Zonierung der endobenthonisch lebenden Organismen wider. Diese Zonierung resultiert hauptsächlich aus der Sauerstoff- und Nährstoffverteilung im Sediment und Wasser sowie der Substratbeschaffenheit und der daran angepassten Lebensweise der endobenthonischen Infauna. Tief im Sediment angelegte offene Gangsysteme wie *Thalassinoides suevicus* oder auch durch breite U-Röhren gekennzeichnete *Rhizocorallium jenense* ermöglichen dem Bewohner dieser Gänge die Zufuhr von nährstoffhaltigen und sauerstoffreichem Meerwasser. Flacher lebende Organismen, wie zum Beispiel die Erzeuger von *Planolites montanus* bevorzugen unverfestigte, durchlüftete Substrate. Dies belegen auch infaunale Fodichnia wie *Phymatoderma granulatum* oder *Taenidium cameronensis*, die zudem auf eine intensive Verwertung der Nährstoffen im Sedimentkörper hinweisen. Etwas tiefer vorkommende *Helicodromites mobilis* sind in festeren Sediment angelegt worden. In diesem Bereich kann die Zersetzung von organischem Material jedoch lokal zum vollständigen Sauerstoffverbrauch führen, was durch pyritisierte Gangverfüllungen (*Helicodromites*, *Sidichnus*) dokumentiert wird.

Innerhalb der untersuchten Schichtenfolge sind *Helicodromites mobilis*, *Laqueichnus baloffi* und *Sidichnus catena* nur auf die oberen Landbänke und untersten Vorhelm-Schichten beschränkt. Diese artenarme Spurengemeinschaft spiegelt möglicherweise eine opportunistische Lebensweise und damit eine breite Toleranz gegenüber Milieuveränderungen wider.

Die fast ausschließlich Calcisphaeren-führenden Debrite und Turbidite der Beckum- und Vorhelm Schichten zeigen generell einen „fining-upward“-Trend. Strömungsindikatoren und Mächtigkeitsabstufungen einzelner Schichten wiesen auf ein südöstlich liegendes Liefergebiet, dem Lippstädter Gewölbe hin (vgl. WOLF 1995). Synsedimentäre Rutschmassen, gleichartiger Orientierung, belegen zudem ein deutliches Paläorelief, was sich von Südosten nach Nordwesten vertiefte. „Upwelling“

aus dem Nordseeraum und ein sinkender Meeresspiegel mit Beginn des Obercampan führten in dieser Region zu einer erhöhten Calcisphaerenproduktion und damit einhergehend zur Ausbildung submariner Tiefstandsfächer, wie sie durch die Unteren Beckum-Schichten dokumentiert sind.

Die zum Hangenden hin feiner werdenden Schüttungen („fining-upward“), lassen auf eine Verlagerung des Faziesraumes schließen. Sind die Unteren Beckum-Schichten noch deutlich durch hangfazielle Merkmale gekennzeichnet, so repräsentieren die Oberen Beckum-Schichten und Unteren Vorhelm-Schichten ein eher den Übergang zu einer Beckenfazies. Dieser Trend wird auch durch die vertikalen Veränderungen innerhalb der Spurenfossilvergesellschaftungen unterstrichen. Im sequenzstratigraphischen Sinne sind diese Sedimente wahrscheinlich einem ausgehenden LST oder einen bereits beginnenden TST zuzuordnen.

- ABEL, O. (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. 644 S., 530 Abb.; Jena (Gustav Fischer).
- ALBAT, R. (1987): Zur Geologie des Beckumer Raumes unter besonderer Berücksichtigung der Rutschmassen. - Diplomarbeit Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Münster, 118 S., 49 Abb., 2 Anl.; Münster (unveröffentl.).
- D'ALESSANDRO, A. (1980): Prime osservazioni sulla Ichnofauna Miocenica della «Formation di Gorgoglione» (Castelmezzano, Potenza). - Rivista Italiana di Paleontologia, **86**(2): 357-398, 11 Abb., 9 Taf.; Mailand.
- D'ALESSANDRO, A. (1981): Processi tafonomici e distribuzione delle tracce fossili nel Flysch di Gorgoglione (Appennino Meridionale). - Rivista Italiana di Paleontologia **87**(3): 511-560, 14 Abb., 1 Tab., 8 Taf.; Mailand.
- D'ALESSANDRO, A. & BROMLEY, R.G. (1987): Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. - Palaeontology, **30**(2): 743-763, 11 Abb.; London.
- D'ALESSANDRO, A. & BROMLEY, R.G. (1995): A new ichnosppecies of *Spongeliomorpha* from the Pleistocene of Sicily: Journal of Paleontology, **69**(2): 393-398, 7 Abb.; Lawrence.
- D'ALESSANDRO, A., EKDALE, A.A. & SONNINO, M. (1986): Sedimentologic significance of turbidite ichnofacies in the Saraceno Formation (Eocene), southern Italy. - Journal of Sedimentary Petrology, **56**(2): 294-306, 9 Abb.; Tulsa.
- D'ALESSANDRO, A. & IANNONE, A. (1993): *Caudichmus*: New ichnogenus for a drum-shaped ichnofossil. - Journal of Paleontology, **67**(6): 1075-1079, 4 Abb., 1 Taf.; Lawrence.
- ALLEN, J.A. (1958): On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). - Philosophical transactions of the Royal Society of London, Serie B, **241**: 421-484, 18 Taf.; London.
- ALPERT, S.P. (1973): *Bergaueria* PRANTL (Cambrian and Ordovician) a probable actinian trace fossil. - Journal of Paleontology, **47**: 919-924, 3 Abb., 1 Taf.; Lawrence.
- ALPERT, S.P. (1974): Systematic review of the genus *Skolithos*. - Journal of Paleontology, **48**(4): 661-669, 3 Abb., 1 Taf.; Lawrence.
- ANDREWS, H.N. JR. (1955): Index of generic names of fossil plants, 1820-1950 based on the compendium index of paleobotany of the United States Geological Survey. - United States Geological Survey, Bulletin **1013**: 262 S.; Washington D.C..
- ARCHER, A.W. & MAPLES, C.G. (1984): Trace fossil distribution across a marine- to- nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. - Journal of Paleontology, **58**(2): 448-466, 8 Abb.; Lawrence.
- ARNOLD, H. (1963): Das Oberkreideprofil der Bohrung Münsterland 1. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **11**: 33-44, 3 Abb.; Krefeld.
- ARNOLD, H. (1964a): Zur Lithologie und Zykliz des Beckumer Campans. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 577-598, 8 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Krefeld.
- ARNOLD, H. (1964b): Die höhere Oberkreide im nordwestlichen Münsterland. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 649-678, 6 Abb., 3 Tab.; Krefeld.
- ARNOLD, H. (1977): Geologische Karte von Nordrhein-Westfalen 1:100 000, C 4314, Gütersloh, Erl.: 156 S., 31 Abb., 10 Tab., 1 Taf.; Krefeld.
- ARNOLD, H. & WOLANSKI, D. (1964): Litho- und Biofazies der Oberkreide im südöstlichen Münsterland nach neueren Kernbohrungen. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 421-478, 13 Abb., 5 Tab.; Krefeld.
- ARTHUR, M.A., SCHLANGER, S.O. & JENKINS, H.C. (1987): The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event, II. Paleooceanographic controls on organic-matter production. In: BROOKS, J. & FLEET, A.J. (Hrsg.): Marine petroleum source rocks. - Geological Society of London, Special Publication, **26**: 401-420; London.
- AZPEITIA MOROS, F. (1933): Datos para el estudio paleontológico del Flysch de la Costa Cantábrica y de algunos otros puntos de España. - Boletín del Instituto Geológico y Minero de España, **53**: 1-65; 19 Taf.; Madrid.
- BALDWIN, C.T. & MCCAVE, I.N. (1999): Bioturbation in an active deep-sea area: implications for models of trace fossil tiering. - Palaios, **14**(4): 375-388, 11 Abb.; Lawrence.
- BARTEL, K.W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 S., 50 Abb., 2 Tab., 16 Farbtaf., 64 Taf.; Thun (Ott Verlag).
- BARWIS, J.H. (1985): Tubes of the modern polychaete *Diopatra cuprea* as current velocity indicators and as analogs for *Skolithos-Monocraterion*. - In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments. - Society of Economic Paleontologists and

- Mineralogists, Special Publication, **35**: 225-233, 8 Abb.; Tulsa.
- BASAN, P.B. & SCOTT, R.W. (1979): Morphology of *Rhizocorallium* and associated traces from the Lower Cretaceous Purgatoire Formation, Colorado. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **28**: 5-24, 8 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- BATHER, F.A. (1925): U-shaped burrows near Blea Wyke. - *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **20**: 185-199, 3 Taf.; Manchester.
- BENTON, M.J. (1982a): *Dictyodora* and associated trace fossils from the Palaeozoic of Thuringia. - *Lethaia*, **15**(2): 115-132, 10 Abb.; Oslo.
- BENTON, M.J. (1982b): Trace fossils from Lower Palaeozoic ocean-floor sediments of the Southern Uplands of Scotland. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **73**(2): 67-87, 23 Abb., 1 Tab.; Edinburgh.
- BENTON, M.J. & TREWIN, N.H. (1978): Discussion and comments on NICHOLSON'S 1872 manuscript "Contributions to the study of the errant annelides of the older Paleozoic rocks." - *University of Aberdeen Department of Geology and Mineralogy Publication*, **1**: 1-16; Aberdeen.
- BERGER, W. (1957): Eine spiralförmige Lebensspur aus dem Rupel der bayrischen Beckenmolasse. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1957**(12): 538-540, 1 Abb.; Stuttgart.
- BERGER, W.H., EKDALE, A.A. & BRYANT, P.P. (1979): Selective preservation of burrows in deep-sea carbonates. - *Marine Geology*, **32**(3-4): 205-230, 15 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- BERNER, R.A. (1984): Sedimentary pyrite formation: An update. - *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**: 605-615, 14 Abb., 2 Tab.; Amsterdam.
- BERTLING, M. (1999): Taphonomy of trace fossils at omission surfaces (Middle Triassic, East Germany). - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**: 27-40, 9 Abb.; Amsterdam.
- BILLINGS, E. (1862): New species of fossils from different parts of the Lower, Middle and Upper Silurian rocks of Canada. - In: *Palaeozoic Fossils, Vol. 1 (1861-1865)*, 426 S., 401 Abb.; Montreal (Geological Survey of Canada, Dawson Brothers).
- BILLINGS, E. (1866): Catalogue of the Silurian fossils of the Island of Anticosti with descriptions of some new genera and species. - *Publication of the Geological Survey of Canada*, **427**: 93 S., 28 Abb.; Montreal (Dawson Brothers).
- BOTTJER, D.J., ARTHUR, M.A., DEAN, W.E., HATTIN, D.E. & SAVRDA, C.E. (1986): Rhythmic bedding produced in Cretaceous pelagic carbonate environments: sensitive recorders of climatic cycles. - *Paleoceanography*, **1**: 467-481, 8 Abb.; Washington.
- BOTTJER, D.J. & AUSICH, W.I. (1982): Tiering and sampling requirements in paleocommunity reconstruction. - *Proceedings of the Third North American Paleontologic Convention*, **1**: 57-59; Montreal.
- BOTTJER, D.J., DROSER, M.L. & JABLONSKI, D. (1988): Paleoenvironmental trends in the history of trace fossils. - *Nature*, **333**(6170): 252-255, 2 Abb.; London.
- BOUMA, A.H. (1962): Sedimentology of some flysch deposits. 168 S., 31 Abb., 17 Tab., 8 Taf., 3 Anh.; Amsterdam (Elsevier).
- BOYD, D.W. (1975): False or misleading traces. - In: FREY, R.W. (Hrsg): *The study of trace fossils*: 65-83, 9 Abb.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).
- BRADLEY, J. (1980): *Scolicia* and *Phycodes*, trace fossils of *Renilla* (Pennatulacea). - *Pacific Geology*, **14**: 73-86.
- BRADLEY, J. (1981): Paleoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (lower Beacon Supergroup), Antarctica. - *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **24**: 615-652; Wellington.
- BRADY, L.F. (1947): Invertebrate tracks from the Coconino sandstone of Northern Arizona. - *Journal of Paleontology*, **21**(5): 466-472, 2 Abb., 4 Taf.; Lawrence.
- BROMLEY, R.G. (1967): Some observations on burrows of thalassinidean Crustacea in chalk hardgrounds. - *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **123**(2): 157-182, 5 Abb., 11 Taf. London.
- BROMLEY, R.G. (1975): Trace fossils at omission surfaces. In: FREY, R.W. (Hrsg): *The study of trace fossils*: 399-428, 18 Abb.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).
- BROMLEY, R.G. (1981): Enhancement of visibility of structures in marly chalk: modification of the Bushinsky oil technique. - *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **29**: 111-118, 6 Abb.; Copenhagen.
- BROMLEY, R.G. (1999): Spurenfossilien. 347 S., 188 Abb.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).

- BROMLEY, R.G. & ASGAARD, U. (1979): Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, east Greenland. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **28**: 39-80, 22 Abb.; Amsterdam.
- BROMLEY, R.G. & ASGAARD, U. (1991): Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. - *Lethaia*, **24**(2): 153-163, 7 Abb.; Oslo.
- BROMLEY, R.G. & EKDALE, A.A. (1984a): *Chondrites*: a trace fossil indicator of anoxia in sediment. - *Science*, **224**: 872-874, 2 Abb.; Washington D.C..
- BROMLEY, R.G. & EKDALE, A.A. (1984b): Trace fossil preservation in flint in the European Chalk. - *Journal of Paleontology*, **58**(2): 298-311, 17 Abb.; Lawrence.
- BROMLEY, R.G. & EKDALE, A.A. (1986): Composite ichnofabric and tiering burrows. - *Geological Magazine*, **123**(1): 49-65, 8 Abb.; London.
- BROMLEY, R.G. & FREY, R.W. (1974): Redescription of the trace fossil *Gyrolithes* and taxonomic evaluation of *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* and *Spongiomorpha*. - *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **23**: 311-335, 11 Abb., 1 Tab.; Copenhagen.
- BROMLEY, R.G. & HANKEN, N.M. (2003): Structure and function of large, lobed *Zoophycos*, Pliocene of Rhodos, Greece. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **192**: 79-100, 19 Abb.; Amsterdam.
- BROMLEY, R.G., PEMBERTON, S.G. & RAHMANI, R.A. (1984): A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. - *Journal of Paleontology*, **58**(2): 488-498, 10 Abb.; Lawrence.
- BRONGNIART, A.T. (1823): Observations sur les Fucoids. - *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, **1**: 301-320, 3 Taf.; Paris.
- BRONGNIART, A.T. (1828): Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches de globe. 488 S., 166 Taf.; Paris (G. Dofour & E. d'Ocagne).
- BRONGNIART, A.T. (1849): Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique. - *Dictionnaire Universel Histoire Naturelle*, **13**: 1-27 (152-176); Paris.
- BRUNE, R.V. (1970): The origin and significance of sand volcanoes in the Bude Formation (Cornwall). - *Sedimentology*, **15**(1): 211-228, 12 Abb., 2 Tab.; Oxford.
- CALZADA, S. (1981): Revisión del icno *Spongiomorpha iberica* SAPORTA, 1887 (Mioceno de Alcoy, España). - *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica*, **79**: 189-195, 1 Abb., 2 Taf.; Madrid.
- CASTER, K.E. (1942): Two siphonophores from the Paleozoic. - *Palaeontographica Americana*, **3**(14): 1-30, 6 Abb., 2 Taf.; Ithaca, New York.
- CASTER, K.E. (1945): A new jellyfish (*Kirklandia texana* CASTER) from the Lower Cretaceous of Texas. - *Palaeontographica Americana*, **3**(18): 173-220, 8 Abb., 5 Taf.; Ithaca.
- CHAKRABARTI, A. (1981): Burrow patterns of *Ocypode ceratophthalma* and their environmental significance. - *Journal of Paleontology*, **55**(2): 431-441, 13 Abb.; Lawrence.
- CHAMBERLAIN, C.K. (1971): Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, Southeast Oklahoma. - *Journal of Paleontology*, **45**(2): 212-246: 8 Abb., 2 Tab., 4 Taf.; Lawrence.
- CHAMBERLAIN, C.K. (1977): Ordovician and Devonian trace fossils from Nevada. - *Nevada Bureau of Mines and Geology Bulletin*, **90**: 1-23, 7 Abb.; Reno.
- CHAMBERLAIN, C.K. (1978a): A guidebook to the trace fossils and paleoecology of the Ouachita Geosyncline. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*. 68 S.; Tulsa.
- CHAMBERLAIN, C.K. (1978b): Recognition of trace fossils in cores. In: BASAN, P.B. (Hrsg.): *Trace fossil concepts*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course*, **5**: 119-166, 130 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- CHAMBERLAIN, C.K. (2000): Prologue to the study of *Zoophycos*. In: RINDSBERG, A.K. & UCHMAN, A. (Hrsg): *Ichnology Newsletter*, **22**: 13-23, 8 Abb., 1 Tab.; Kraków.
- CHAMBERLAIN, C.K. & CLARK, D.L. (1973): Trace fossils and conodonts as evidence for deep-water deposits in the Oquirrh Basin of Central Utah. - *Journal of Paleontology*, **47**(4): 663-682, 3 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Lawrence.
- CLUFF, R.M. (1980): Paleoenvironment of the New Albany Shale Group (Devon-Mississippian) of Illinois. - *Journal of Sedimentary Petrology*, **50**(3): 767-780, 10 Abb.; Tulsa.
- COTILLON, P. (1991): Varves, beds, and bundles in pelagic sequences and their correlation (Mesozoic of SE France and Atlantic). In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.): *Cycles and Events in Stratigraphy*.

- 820-839, 9 Abb.; Berlin Heidelberg (Springer Verlag).
- COTILLON, P. (1992): Search for eustacy record in deep Tethyan deposits through the study of sedimentary flux variations. Application to the Upper-Thithonian-Lower Aptian series at DSDP Site 534 (central Atlantic). - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **91**: 263-275, 14 Abb.; Amsterdam.
- CRIMES, T.P. (1970): The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and palaeoecology with examples from lower Paleozoic strata. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): Trace fossils. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 101-126, 9 Abb., 5 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- CRIMES, T.P. (1973): From limestones to distal turbidites: a facies and trace fossil analysis in the Zumaya flysch (Paleocene-Eocene), North Spain. - *Sedimentology*, **20**(1): 105-131, 15 Abb., 4 Tab.; Oxford.
- CRIMES, T.P. (1976): Sand fans, turbidites, slumps and the origin of the Bay of Biscay: a facies analysis of the Guipuzcoan Flysch. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **19**: 1-15, 4 Abb.; Amsterdam.
- CRIMES, T.P. (1977): Trace fossils of an Eocene deep-sea fan, northern Spain. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): Trace fossils 2. - *Geological Journal, Special Issue*, **9**: 71-90, 2 Abb., 4 Tab., 7 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- CRIMES, T.P. (1987): Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. - *Geological Magazine*, **124**(2): 97-119, 14 Abb.; London.
- CRIMES, T.P. & ANDERSON, M.M. (1985): Trace fossils from Late Precambrian-Early Cambrian strata of southeastern Newfoundland (Canada): temporal and environmental implications. - *Journal of Paleontology*, **59**(2): 310-343, 16 Abb.; Lawrence.
- CRIMES, T.P. & CROSSLEY, J.D. (1980): Interturbidite bottom current orientation from trace fossils with an example from the Silurian flysch of Wales. - *Journal of Sedimentary Petrology*, **50**(3): 821-830, 8 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- CRIMES, T.P. & CROSSLEY, J.D. (1991): A diverse ichnofauna from Silurian flysch of the Aberystwyth Grits Formation, Wales. - *Geological Journal*, **26**(1): 27-64, 18 Abb., 3 Tab.; Liverpool.
- CRIMES, T.P. & FEDONKIN, M.A. (1994): Evolution and dispersal of deep sea traces. - *Palaios*, **9**(1): 74-83, 7 Abb., Ann Arbor.
- CRIMES, T.P. & GERMS, G.J.B. (1982): Trace fossils from the Nama Group (Precambrian-Cambrian) of Southwest Africa (Namibia). - *Journal of Paleontology*, **56**(4): 890-907, 3 Abb., 1 Tab, 2 Taf.; Lawrence.
- CRIMES, T.P., GOLDRING, R., HOMEWOOD, P., VAN STUIJVENBERG, J. & WINKLER, W. (1981): Trace fossil assemblages of deep-sea fan deposits. Gurnigel and Schlieren flysch (Cretaceous-Eocene), Switzerland. - *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **74**(3): 953-995, 13 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Basel.
- CRIMES, T.P., LEGG, I., MARCOS, A. & ARBOLEYA, M. (1977): ?Late Precambrian-Lower Cambrian trace fossils from Spain. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): Trace fossils 2. - *Geological Journal, Special Issue*, **9**: 91-138, 10 Abb., 3 Tab., 8 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- CRIMES, T.P. & MCCALL, G.J.H. (1995): A diverse ichnofauna from Eocene-Miocene rocks of the Makran Range (S.E. Iran). - *Ichnos*, **3**: 231-258, 9 Abb, 3 Tab.; Yverdon.
- CROOKALL, R. (1931): On some curious fossils from the Downtonian and Lower Old Red Sandstone of Scotland. - *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **50**(2): 175-178, 1 Taf.; Edinburgh.
- DANDO, P.R. & SOUTHWARD, A.J. (1986): Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus *Thyasira*. - *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **66**: 915-929, 5 Abb., 4 Tab.; London.
- DELAGO, J.F.N. (1910): Terrainspaléozoïques du Portugal. Étude sur les fossiles des schistes à néréïtes de San Domingos et des schistes à néréïte et à graptolites de Barrancos. - *Commission du Service Géologique du Portugal*, **56**: 68 S., 51 Taf. ; Lissabon.
- DERICHS, F. (1928): Über Flysch-*Chondriten*. - *Senckenbergiana Maritima*, **9**: 214-219, 3 Abb.; Frankfurt a. M..
- DOTT, R.H. JR. (1963): Dynamics of subaqueous gravity depositional processes. - *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, **47**(1): 104-128, 19 Abb. 3 Tab.; Tulsa.
- DUNHAM, R.J. (1962): Classification of carbonate rocks according to depositional texture. - *Memoires of the American Association of Petroleum Geologists*, **1**: 108-121, 1 Tab., 7 Taf.; Tulsa.

- EAGAR, BAINES, COLLINSON, HARDY, OKOLO & POLLARD (1985): Trace fossils assemblages and their occurrence in silesian (mid-carboniferous) deltaic sediments of the central Pennine basin, England. In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **35**: 99-149, 9 Abb., 14 Taf.; Tulsa.
- EDWARDS, B.D. (1985): Bioturbation in a dysaerobic, bathyal basin: California Borderland. In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **35**: 309-331, 13 Abb.; Tulsa.
- EHRENBERG, K. (1938): Bauten von dekapoden (*Callianassa* sp.) aus dem Miozän (Burdigal) von Burgschleinitz bei Eggenburg im Gau Nieder-Donau (Niederösterreich). - Paläontologische Zeitschrift, **20**(3-4): 263-284, 3 Taf.; Stuttgart.
- EHRENBERG, K. (1941): Über einige Lebensspuren aus dem Oberkreideflysch von Wien und Umgebung. - Palaeobiologica, **7**(4): 282-313, 10 Abb.; Wien.
- EHRENBERG, K. (1944): Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoda Krebse. - Paläontologische Zeitschrift, **23**(3-4): 354-359; Stuttgart.
- EICHWALD, E. (1860): *Lethaia Rossica* ou paléontologie de la Russie, Bd. 1: 1657 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- EICHWALD, E. (1868): *Lethaia Rossica* ou paléontologie de la Russie, Bd. 2: 1304 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- EINSELE, G. & RICKEN, W. (1991): Limestone-Marl Alternation - an overview. In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Cycles and Events in Stratigraphy. 23-47, 10 Abb., 1 Tab.; Berlin Heidelberg (Springer Verlag).
- EISERHARDT, K.H., KOCH, L. & EISERHARDT, W.L. (2001): Revision des Ichnotaxon *Tomaculum* GROOM, 1902. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **221**(3): 325-358, 8 Abb., 2 Diag., 1 Tab.; Stuttgart.
- EKDALE, A.A. (1977): Abyssal trace fossils in worldwide Deep Sea Drilling Project. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): Trace fossils 2. - Geological Journal, Special Issue, **9**: 139-182, 1 Abb., 3 Taf.; Liverpool.
- EKDALE, A.A. (1980): Graphoglyptid burrows in modern deep-sea sediment. - Science, **207**: 304-306, 1 Abb., 1 Tab.; Washington D.C..
- EKDALE, A.A. (1985): Paleoecology of the marine endobenthos. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **50**: 63-81, 7 Abb.; Amsterdam.
- EKDALE, A.A. (1992): Muckracking and Mudslinging: the Joys of Deposit-Feeding. In: MAPLES, C.G. & WEST, R.R. (Hrsg.): Trace fossils. - Short Courses in Paleontology, **5**: 145-171, 7 Abb.; Knoxville.
- EKDALE, A.A. & BERGER, W.H. (1978): Deep-sea ichnofacies: modern organism traces on and in pelagic carbonates of the western equatorial Pacific. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **23**: 263-278, 12 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- EKDALE, A.A., BROMLEY, R.G. & PEMBERTON, S.G. (1984a): Ichnology: The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course, **15**: 317 S., 107 Abb., 21 Tab.; Tulsa.
- EKDALE, A.A. & MASON, T.R. (1988): Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. - Geology, **16**(8): 720-723, 2 Abb.; Boulder.
- EKDALE, A.A., MULLER, L.N. & NOVAK, M.T. (1984b): Quantitative ichnology of modern pelagic deposits in the abyssal Atlantic. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **45**: 193-221, 19 Abb., 4 Tab.; Amsterdam.
- EKDALE, A.A. & WARME, J.E. (1975): Trace fossil facies in the Jurassic High Atlas trough, Morocco. - Annual Meeting Abstracts - American Association of Petroleum Geologists and Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, **2**: 21; Tulsa.
- EMERY, D. & MYERS, K.J. (1996): Sequence Stratigraphy. 297 S., zahlr. Abb.; Oxford (Blackwell Science).
- EMMONS, E. (1844): The Taconic System; based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island. 68 S., 6 Taf.; Albany (Carroll & Cook).
- ERNST, G. (1964): Neue Belemnitenfunde in der Bottroper Mulde und die stratigraphische Stellung der Bottroper Mergel. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 175-198, 6 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Krefeld.

- ERNST, G. (1970): Faziesgebundenheit und Ökomorphologie bei irregulären Echiniden der nordwestdeutschen Oberkreide. - *Paläontologische Zeitschrift*, **44**(1-2): 41-62, 8 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
- EWING, M. & DAVIS, R.A. (1967): Lebensspuren photographed on the ocean floor. In: HERSEY, J.B. (Hrsg.): *Deep-sea photography*. - *Oceanographic Studies*, **3**: 259-294, 104 Abb.; Baltimore (J. Hopkins).
- FEDONKIN, M.A. (1985): Paleoichnology of the Vendian Metazoa. In: SOKOLOV, B.S. & IWANOWSKI, A.B. (Hrsg.): *The Vendian System, Vol. 1. Paleontology*. 132-137; Berlin (Springer).
- FEDONKIN, M.A. (1988): Paleoichnology of the Precambrian-Cambrian transition in the Russian Platform and Siberia. In: LANDING, E., NARBONNE, G.M. & MYROW, P. (Hrsg.): *Trace fossils, small shelly fossils and the Precambrian-Cambrian boundary-proceedings*. - *New York State Museum Bulletin*, **463**: S. 12 [Abstract]; Albany.
- FERGUSON, L. (1965): A note on the emplacement of sediment in the trace-fossil *Chondrites*. - *Proceedings of the Geological Society of London*, **1622**: 79-82, 2 Abb.; London.
- FIEGE, K. (1952): Sedimentationszyklen und Epirogenese. - *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **103**(1): 17-22, 1 Tab.; Hannover.
- FILLION, D. (1989): Les critères discriminants à l'intérieur du triptyque *Palaeophycus-Planolites-Macaronichnus*. Essai de synthèse d'un usage critique. - *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Mécanique, Physique, Chimie, Série 2*, **309**(1): 169-172, 1 Abb.; Paris.
- FILLION, D. & PICKERILL, R.K. (1984): Systematic ichnology of the Middle Ordovician Trenton Group, St. Lawrence Lowland, eastern Canada. - *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **20**: 1-41; Fredericton.
- FILLION, D. & PICKERILL, R.K. (1990): Ichnology of the Upper Cambrian? To Lower Ordovician Beii Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. - *Palaeontographica Canadiana*, **7**: 1-119, 10 Abb., 18 Taf.; Toronto.
- FISCHER-OOSTER, C. v. (1858): Die fossilen Fucoiden der Schweizer Alpen, nebst Erörterungen über deren geologisches Alter. 72 S., 18 Taf.; Bern (Huber).
- FITCH, A. (1850): A historical, topographical and agricultural survey of the County of Washington, Part 2-5. - *Transactions of the New York State Agricultural Society*, **9** (1849): 753-944; Albany.
- FREY, R.W. (1970): Trace fossils of Fort Hays Limestone Member of Niobrara chalk (Upper Cretaceous), west-central Kansas. - *The University of Kansas Paleontological Contributions*, **53** (Cretaceous 2): 1-41, 5 Abb., 4 Tab., 10 Taf.; Lawrence.
- FREY, R.W. (1971): Ichnology - The study of fossil and recent lebensspuren. In: PERKINS, B.F. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Louisiana State University, Miscellaneous Publications*, 71-1: 91-125, 21 Abb.; Louisiana State University (Baton Rouge).
- FREY, R.W. (1973): Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. - *Journal of Sedimentary Petrology*, **43**(1): 6-19, 6 Abb.; Tulsa.
- FREY, R.W. & MAYOU, T.V. (1971): Decapod burrows in Holocene barrier island beaches and washover fans, Georgia. - *Senckenbergiana Maritima*, **3**: 53-77, 4 Taf.; Frankfurt a.M..
- FREY, R.W. & PEMBERTON, S.G. (1984): Trace fossil facies model. In: WALKER, R.G. (Hrsg.): *Facies models*. - *Geoscience Canada, Reprint series, Vol. 1*: 189-207, 14 Abb., 2 Tab.; Ottawa
- FREY, R.W. & PEMBERTON, S.G. (1985): Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. - *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **33**(1): 72-115; Calgary.
- FREY, R.W. & HOWARD, J.D. (1970): Comparison of Upper Cretaceous ichnofaunas from siliceous sandstones and chalk, Western Interior Region, U.S.A.. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 141-166, 8 Abb., 3 Tab.; Liverpool (Seel House Press).
- FREY, R.W., CURRAN, H.A. & PEMBERTON, S.G. (1984): Tracemaking activities of crabs and their environmental significance: the ichnogenus *Psilonichnus*. - *Journal of Paleontology*, **58**(2): 333-350, 9 Abb., 2 Tab.; Lawrence.
- FREY, R.W., HOWARD, J.D. & PRYOR, W.A. (1978): *Ophiomorpha*: Its morphologic, taxonomic, and environmental significance. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **23**: 199-229, 14 Abb.; Amsterdam.
- FREY, R.W., PEMBERTON, G. & SAUNDERS, T.D.A. (1990): Ichnofacies and Bathymetry: a passive relationship. - *Journal of Paleontology*, **64**(1): 155-158, 1 Abb., 1 Tab.; Lawrence.

- FU, S. (1991): Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophoctenoider Lebensspuren. - Courier Forschungsinstitut Senkenberg, **135**: 1-79, 35 Abb., 1 Tab., 8 Taf.; Frankfurt a. M.
- FUCHS, T. (1894): Über pflanzenähnliche „Fossilien“, durch rinnendes Wasser hervorgebracht. - Naturwissenschaftliche Wochenschrift, **9**: 229-231; Jena.
- FUCHS, T. (1895): Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. - Denkschriften der Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **62**: 369-448, 9 Taf.; Wien.
- FÜCHTBAUER, H. (1974): Sediments and sedimentary rocks 1. 2. Aufl.: 464 S., 199 Abb., 39 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FÜRSICH, F.T. (1973a): A revision of the trace fossils *Spongiomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1973**(12): 136-156, 8 Abb.; Stuttgart.
- FÜRSICH, F.T. (1973b): *Thalassinoides* and the origin of nodular limestone in the Corallian Beds (Upper Jurassic) of Southern England. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1973**(3): 136-156, 8 Abb.; Stuttgart.
- FÜRSICH, F.T. (1974a): Corallian (Upper Jurassic) trace fossils from England and Normandy. - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **13**: 1-51, 36 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- FÜRSICH, F.T. (1974b): Ichnogenus *Rhizocorallium*. - Paläontologische Zeitschrift, **48**(1-2): 16-28, 2 Abb.; Stuttgart.
- FÜRSICH, F.T. (1974c): On *Diplocraterion* TORELL 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils. - Journal of Paleontology, **48**(5): 952-962, 5 Abb.; Lawrence.
- FÜRSICH, F.T. (1975): Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy. - Lethaia, **8**(2): 151-172, 16 Abb., 1 Tab.; Oslo.
- FÜRSICH, F.T. & BROMLEY, R.G. (1985): Behavioural interpretation of a rosetted spreite trace fossil: *Dactyloidites otto* (GEINITZ). - Lethaia, **18**(3): 199-207, 10 Abb.; Oslo.
- FÜRSICH, F.T. & KENNEDY, W.J. (1975): *Kirklandia texana* CASTER. - Cretaceous Hydrozoan medusoid or trace fossil chimaera? - Palaeontology, **18**(4): 655-679, 4 Abb., 3 Taf.; London.
- FÜRSICH, F.T., KENNEDY, W.J. & PALMER, T.J. (1981): Trace fossils at a regional discontinuity surface: the Austin/Taylor (Upper Cretaceous) contact in Central Texas. - Journal of Paleontology, **55**(3): 537-551, 5 Abb., 4 Taf.; Lawrence.
- GABELLI, L. DE (1900): Sopra un' interessante importe medusoide. - Il Pensiero Aristotelico nella Scienza moderna, **1**(2): 74-78, 1 Taf.; Bologna.
- GAILLARD, C. (1991): Recent organism traces and ichnofacies on the deep-sea floor off New Caledonia, southwestern Pacific. - Palaios, **6**(3): 302-315, 14 Abb., 1 Tab.; Lawrence.
- GASSE, W. (1987): Mikropaläontologie, Sedimentologie und Geochemie der Emscherfazies (Oberkreide) des südlichen Münsterlandes. - Dissertation GPI Univ. Münster, 295 S., 12 Taf.; Münster (unveröffentl.).
- GEINITZ, H.B. (1849): Das Quadersandsteingebirge oder Kreidegebirge in Deutschland. 292 S., 12 Taf.; Freiberg (Craz & Gerlach).
- GEINITZ, H.B. (1867): Die organischen Überreste im Dachschiefer von Wurzbach bei Lobenstein. In: GEINITZ, H.B. & LIEBE, T.: Über ein Äquivalent der takonischen Schiefer Nordamerikas in Deutschland und dessen geologische Stellung. - Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum, **33**(3): 1-24, 8 Taf.; Halle/Saale.
- GEINITZ, E. (1883): Die Flötzformationen Mecklenburgs. - Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg, **37**: 1-151, 246-205, 6 Taf.; Güstrow.
- GEYER, G. & UCHMAN, A. (1995): Ichnofossil assemblages from the Nama Group (Neoproterozoic-Cambrian) in Namibia and the Proterozoic-Cambrian boundary revisited. - Beringeria, Special issue **2**: 175-202, 10 Abb., 1 Tab.; Würzburg.
- GIBERT, J.M. DE (1996): A new decapod burrow system from the NW mediterranean Pliocene. - Revista Española de Paleontología, **11**(2): 251-254, 1 Abb., 1 Taf.; Madrid.
- GIBERT, J. M. DE, KYUNGWAN, J & MARTINELL, J. (1999): Ethologic and ontogenic significance of the Pliocene trace fossil *Sinusichnus sinuosus* from northwestern Mediterranean. - Lethaia, **32**(1): 31-40, 7 Abb.; Oslo.
- GIBERT, J.M. DE, MARTINELL, J. & DOMÈNECH, R. (1995): The rosetted feeding trace fossil *Dactyloidites otto* (GEINITZ) from the Miocene of Catalonia. - Geobios, **28**(6): 769-776, 5 Abb., 1 Taf.; Lyon.
- GIERS, R. (1934): Die Schichtenfolge der Mukronatenkreide der Beckumer Hochfläche. - Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1934**, B: 471-476; Stuttgart.

- GIERS, R. (1958): Die Mukronatenkreide im östlichen Münsterland. Fazies, Stratigraphie und Lagerung. - Geologisches Jahrbuch, Beihefte, **34**: 148 S., 12 Abb., 4 Taf.; Hannover.
- GIERS, R. (1964): Die Großfauna der Mukronatenkreide (unteres Obercampan) im östlichen Münsterland. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 213-294, 10 Abb., 3 Tab., 8 Taf.; Krefeld.
- GILL, W.D. & KUENEN, PH. H. (1958): Sand volcanoes on slumps in the Carboniferous of County Clare, Ireland. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **113**(4): 441-460, 7 Abb., 3 Taf.; London.
- GLOCKNER, F.E. (1841): Über die kalkführende Sandsteinformation auf beiden Seiten der mittleren March, in der Gegend zwischen Kwassitz und Kreamsier. - Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum, **33** Abh. III: 1-24, 8 Taf.; Halle a. d. Saale.
- GOLDRING, R. (1962): The trace fossils from the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. - Paläontologische Zeitschrift, **36**(3-4): 232-251, 5 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- GOLDRING, R. (1996): The sedimentological significance of concentrically laminated burrows from Lower Cretaceous Cambertonites, Oxfordshire. - Journal of the Geological Society, **153**(2): 255-263, 9 Abb.; London.
- GREGORY, M.R. (1969): Trace fossils from the turbidite facies of the Waitemata Group, Whangaparoa Peninsula, Auckland. - Transactions of the Royal Society of New Zealand. Earth Sciences, **7**: 1-20, 6 Abb., 8 Taf.; Wellington.
- GRIFFS, R.B. & SUCHANEK, T.H. (1991): A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea). - Marine Ecology Progress Series, **79**: 171-183, 1 Abb., 5 Tab.; New York.
- GRIMM, K.A. & FÖLLMI, K.B. (1990): Doomed pioneers: Event deposition and bioturbation in anaerobic marine environments. - Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **74**(5): 666; Tulsa.
- GRIMM, K.A. & FÖLLMI, K.B. (1994): Doomed Pioneers: Allochthonous crustacean trace-makers in anaerobic basinal strata, Oligo-Miocene San Gregorio Formation, Baja California Sur, Mexico. - Palaios, **9**(4): 313-334, 11 Abb., 3 Tab.; Tulsa.
- GROOM, T. (1902): The sequence of the Cambrian and associated beds of the Malvern Hills. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **58**: 89-149, 35 Abb.; London.
- GÜMBEL, C.W. (1879): Geognostische Beschreibung des Fichtelgebirges mit dem Frankenwalde und dem westlichen Vorlande. **3**, 698 S.; Gotha (Perthes).
- HAKES, W.G. (1976): Trace fossils and depositional environment of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, north-east Kansas. - University of Kansas Paleontological Contributions, **63**: 1-46, 11 Abb., 5 Tab., 13 Taf.; Lawrence.
- HAKES, W.G. (1985): Trace fossils in Late Pennsylvanian cyclothems, Kansas. In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **35**: 21-35, 3 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Tulsa.
- HALDEMANN, S.S. (1840): Supplement to number one of „A monograph of the Limniades, or freshwater univalve shells of North America“, containing descriptions of apparently new animals in different classes, and the names and characters of the subgenera in *Paludina* and *Anculosa*. 3 S.; Philadelphia.
- HALL, J. (1843): Palaeontology of New York. Part IV. - Survey of the Fourth Geological District. 683 S.; Albany (Carroll & Cook).
- HALL, J. (1847): Palaeontology of New York, Volume I. 338 S., 87 Taf.; Albany (C. Van Benthuyzen).
- HALL, J. (1852): Palaeontology of New York, Volume II. 362 S.; Albany (C. Van Benthuyzen).
- HALL, J. (1886): Note on some obscure organisms in the roofing slate of Washington County, New York. - Trustees of the New York State Museum of Natural History, 39th Annual Report, Vol. **160**; 11 Taf.; New York.
- HALLAM, A. (1975): Preservation of trace fossils. In: FREY, R.W. (Hrsg.): The study of trace fossils: 55-63, 6 Abb.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).
- HAN, Y. & PICKERILL, R.K. (1995): Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* HEER 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. - Ichnos, **4**: 83-118, 10 Abb., 2 Tab.; Yverdon.
- HANSEN, M.D. (1978): Nahrung und fressverhalten bei Sedimentfressern dargestellt am Beispiel von Sipunculiden und Holothuriern. - Helgoländer Wissenschaftliche Meeres-

- untersuchungen, **31**: 191-221, 1 Abb., 9 Tab.; Hamburg.
- HANTZPERGUE, P. & BRANGER, P. (1992): L'ichnogenere *Paleodictyon* dans les dépôts néritiques de l'Oxfordien supérieur Nord-Aquitain (France). - *Geobios*, **25**(2): 195-205, 4 Abb., 1 Tab.; Lyon.
- HÄNTZSCHEL, W. (1930): *Spongia ottoii* GEINITZ, ein sternförmiges Problematikum aus dem sächsischen Cenoman. - *Senckenbergiana*, **12**(4): 261-274; 3 Abb.; Frankfurt a.M.
- HÄNTZSCHEL, W. (1962): Trace fossils and problematica. In: MOORE, R.C. (Hrsg.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, part W*, W177-W245, 41 Abb.; New York Lawrence (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- HÄNTZSCHEL, W. (1964): Spurenfossilien und Problematika im Campan von Beckum (Westf.). - *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **7**: 295-308, 4 Taf.; Krefeld.
- HÄNTZSCHEL, W. (1970): Star-like trace fossils. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 201-214, 2 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- HÄNTZSCHEL, W. (1975): Trace fossils and problematica. - In: TEICHERT, C. (Hrsg.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellanea, Supplement I: W1-W269*, 110 Abb.; Boulder, Colo. And Lawrence, Kansas (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- HARRIS, P.T., DAVIES, P.J. & MARSHALL, J.F. (1990): Late Quaternary sedimentation on the Great Barrier Reef continental shelf and slope east of Townsville, Australia. - *Marine Geology*, **94**(1-2): 55-77, 11 Abb., 3 Tab.; Amsterdam.
- HAQ, B.U., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. (1988): Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. In: WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G.ST.C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (Hrsg.): *Sea-level changes: an intergraded approach*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**: 71-108, 17 Abb., 2 Tab., 6 Anh.; Tulsa.
- HEER, O. (1865): *Die Urwelt der Schweiz*. 622 S., 368 Abb., 11 Taf.; Zürich (F. Schulthess).
- HEER, O. (1877): *Flora Fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz*. 182 S., 70 Taf.; Zürich (J. Würster & Co.).
- HEEZEN, B.C. & HOLLISTER, C.D. (1971): *The face of the deep*. - 659 S., (illustr.); New York (Oxford University Press).
- HEINZELIN, J. DE (1964): Pogonophores fossiles ? - *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **53**: 501-510.
- HESTER, N.C. & PRYOR, W.A. (1972): Blade-shaped crustacean burrows of Eocene age: a composite form of *Ophiomorpha*. - *Bulletin of the Geological Society of America*, **83**(1): 677-688, 12 Abb., 1 Tab.; Boulder.
- HERTWECK, G. & REINECK, H.E. (1966): Untersuchungsmethoden von Gangbauten und anderen Wühlgefügen mariner Bodentiere. - *Natur und Museum*, **96**(11): 429-438, 9 Abb.; Frankfurt a. M..
- HILL, G.W. (1985): Ichnofacies of a modern size-graded shelf, Northwestern Gulf of Mexico. In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): *Biogenic structures: Their use in interpreting depositional environments*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **35**: 195-210, 10 Abb., 4 Tab.; Tulsa.
- HISS, M. (1992): Introduction, In: ERNST, G., HARRIES, P., HISS, M., KAEVER, M.J., KAPLAN, U., KETTELHACK, C., SKUPIN, K., WOLF, E.O. & WOOD, C.J.: *The Middle and Upper Cretaceous of the Münsterland (Westphalia). Field Excursion A-1*. 4th International Cretaceous Symposium: 1-12, 1 Abb.; Hamburg.
- HISS, M. (1995): Kreide. In: DROZDZEWSKI, D., HISS, M., LEHMANN, F., MICHEL, G., SKUPIN, K., STAUDE, H., THIERMANN, A., DAHM-ARENS, H. & FINKE, W.: *Geologie im Münsterland*: 41-65, 12 Abb.; Krefeld.
- HITCHCOCK, E. (1858): *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its footprints*. 220 S., 60 Taf.; Boston (W. White.).
- HOFMAN, H.J. (1972): Systematically branching burrows from the Lower Ordovician (Québec Group) near Québec, Canada. - *Paläontologische Zeitschrift*, **46**(3): 186-198, 7 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- HOSIUS, A. & MARCK, W. v.D. (1880): *Die Flora der westfälischen Kreideformation*. - *Palaeontographica*, **26**: 125-241, 21 Taf.; Kassel.
- HOSIUS, A. & MARCK, W. v.D. (1885): *Nachtrag zur Flora der westfälischen Kreideformation*. - *Palaeontographica*, **31**: 3-7, 2 Taf.; Kassel.
- HOWRAD, J.D. & FREY, R.W. (1975): Regional animal-sediment characteristics of Georgia

- estuaires. - *Senckenbergiana Maritima*, **7**: 33-103, 14 Taf., 9 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a.M.
- HOWARD, J.D. & FREY, R.W. (1984): Characteristic trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east-central Utah. - *Canadian Journal of Earth Sciences*, **21**(2): 200-219, 25 Abb., 1 Tab.; Ottawa.
- HOYER, P. CLAUSEN, C.D., LEUTERITZ, K., TEICHMÜLLER, R. & THOME, K.N. (1974): Ein Inkohlungsprofil zwischen dem Gelsenkirchener Sattel des Ruhrkohlebeckens und dem Ostsauerländer Hauptsattel des Rheinischen Schiefergebirges. - *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **24**: 161-172, 1 Abb., 1 Karte; Krefeld.
- HÜLSEMANN, J. & EMERY, K.O. (1961): Stratification in recent sediments of Santa Barbara Basin as controlled by organisms and water character. - *Journal of Geology*, **69**(3): 279-290, 7 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Chicago.
- JENSEN, S. (1997): Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. - *Fossils & Strata*, **42**: 1-110; 67 Abb.; Oslo.
- JÖDIKE, H., KEIL, M., BLOHM, E.K. & WAGENITZ, V. (1982): Magnetotellurische und geoelektrische Untersuchungen im Gebiet der magnetischen Anomalie von Soest-Erwitte und ihre Bedeutung für die stratigraphische Einstufung des prädevonischen Konduktors im Untergrund Nordwestdeutschlands. - *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **30**: 363-403, 15 Abb., 1 Tab.; Krefeld.
- JOHNSON, A.M. (1970): *Physical Processes in Geology*: 577 S.; San Francisco (Freeman, Cooper, and Co.).
- JOHNSON, G.L., GIRESE, P., DANGEARD, L. & JAHN, W.H. (1971): Photographies de fonds bathyaux et abyssaux de l'Océan Atlantique entre 30 degrés N et l'équateur; mission du Kane 9. - *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières. Section 4 : Géologie Générale, Vol. 1* : 59-68 ; Paris.
- KAESTNER, A. (1969): *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I. Wirbellose*, 1 Teil, 3 Ed. 989 S., 676 Abb.; Stuttgart (Fischer).
- KAEVER, M.J. (1980): *Geologie des westlichen Münsterland*. - *Führer vor- und frühgeschichtlicher Denkmäler*, **45**: 20-39, 4 Abb., 1 Tab.; Mainz.
- KAEVER, M.J. & LOMMERZHEIM, A. (1991): Die Bohrung Metelen 1001. *Stratigraphie, Palökologie und Fazies zyklischer Sedimente des Campans im nordwestlichen Münsterland* (NW-Deutschland). - *Facies*, **24**: 267-284, 9 Abb.; Erlangen.
- KAPLAN, U., KENNEDY, W.J. & ERNST, G. (1996): *Stratigraphie und Ammonitenfaunen des Campan im südöstlichen Münsterland. - Geologie und Paläontologie in Westfalen*, **43**: 133 S., 3 Abb., 41 Taf.; Münster.
- KAPPEL, J. (2002): *Helicodromites mobilis* BERGER 1957 from the Campanian of Westphalia (NW-Germany). - *Münsterische Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **93**: 109-118, 4 Abb.; Münster.
- KEIGHLEY, D.G. & PICKERILL, R.K. (1994): The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. - *Palaeontology*, **37**(2): 305-337, 6 Abb., 1 Taf.; London.
- KEIJ, A.J. (1965): Miocene trace fossils from Borneo. - *Paläontologische Zeitschrift*, **39**(3-4): 220-228, 3 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- KEMPER, E. (1968): Einige Bemerkungen über die Sedimentationsverhältnisse und die fossilen Lebensspuren des Bentheimer Sandsteines (Valanginium). - *Geologisches Jahrbuch*, **86**: 49-90, 13 Abb., 8 Taf.; Hannover.
- KEMPER, E. (1982): Das späte Apt und frühe Alb Nordwestdeutschlands. - *Geologisches Jahrbuch, Serie A*, **65**. 703 S., zahlr. Abb.; Hannover.
- KEMPER, E. (1987): Das Klima der Kreide-Zeit. - *Geologisches Jahrbuch, Reihe A*, **96**: 5-185, 38 Abb., 20 Taf.; Hannover.
- KENNEDY, W.J. (1967): Burrows and surface traces from the Lower Chalk of southern England. - *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **15**: 125-167, 7 Abb., 9 Taf.; London.
- KENNEDY, W.J. (1970): Trace fossils in the Chalk environment. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 263-282, 5 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- KENNEDY, W.J. (1984): Ammonite faunas and the 'standard zones' of the Cenomanian to Maastrichtian Stages in their type areas, with some proposals for the definition of the stage boundaries by ammonites. - *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **33**(1-2): 147-161, 6 Tab.; Kopenhagen.
- KENNEDY, W.J. & MACDOUGALL, J.D.S. (1969): Crustacean burrows in the Weald Clay (Lower Cretaceous) of south-eastern England and their environmental significance. - *Palaeontology*, **12**(3): 459-471, 1 Abb., 1 Taf.; London.

- KENNEDY, W.J. & SELLWOOD, B.W. (1970): *Ophiomorpha nodosa* LUNDGREN, a marine indicator from Sparnacian of southeast England. - Proceedings of the Geologists' Association, **81**(1): 99-110, 3 Abb., 2 Taf.; London.
- KERN, J.P. (1978): Trails from the Vienna Woods: paleoenvironments and trace fossils of Cretaceous to Eocene Flysch, Vienna Austria. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **23**: 231-262, 10 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- KERN, J.P. & WARME, J.E. (1974): Trace fossils and bathymetry of the Upper Cretaceous Point Loma Formation, San Diego, California. - Bulletin of the Geological Society of America, **85**(1): 893-900, 8 Abb.; Boulder.
- KEUPP, H. (1979): Lower Cretaceous Calcisphaerulidae and their relationship to calcareous dinoflagellate cysts. - Bulletin de Centre de la Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine, **3**: 651-663, 6 Taf.; Pau.
- KEUPP, H. (1980): *Pithonella patriciagreeleyae* BOLLI 1974, eine kalkige Dinoflagellaten-Zyste mit interner Paratabulation (Unter-Kreide, Speeton/SE-England). - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1980**(9): 513-524, 5 Abb.; Stuttgart.
- KEUPP, H. (1981): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten der borealen Unter-Kreide (Unter-Hauterivium bis Unter-Albium). - Facies, **5**: 1-190, 26 Abb., 53 Taf.; Erlangen.
- KEUPP, H. (1991a): Kalkige Dinoflagellaten-Zysten aus dem Eibrunner Mergel (Cenoman-Turon-Grenzbereich) bei Bad Abbach/Süddeutschland. - Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, **134**: 127-145, 1 Abb., 4 Taf.; Berlin.
- KEUPP, H. (1991b): „*Palinosphaera*“: Irrwege eines mikropaläontologischen Taxons. - Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, **134**: 147-159, 1 Abb., 1 Taf.; Berlin.
- KEUPP, H. & KIENEL, U. (1994): Wandstrukturen bei Pithonelloideae (Kalkige Dinoflagellaten-Zysten): Biomineralisation und systematische Konsequenzen. - Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, **50**: 197-217; Wien.
- KITCHELL, J.A., KITCHELL, J.F., JOHNSON, G.L. & HUNKINS, K.L. (1978): Abyssal traces and megafauna: a comparison of productivity, diversity and density in the Arctic and Antarctic. - Paleobiology, **4**(2): 171-180, 4 Abb.; Jacksonville.
- KOTAKE, N. (1989): Paleocology of the *Zoophycos* producers. - Lethaia, **22**(3): 327-341, 14 Abb.; Oslo.
- KOTAKE, N. (1991a): Packing process for the filling material in *Chondrites*. - Ichnos, **1**: 277-285; Chur.
- KOTAKE, N. (1991b): Non-selective surface deposit feeding by the *Zoophycos*-producers. - Lethaia, **24**(4): 379-385, 8 Abb.; Oslo.
- KREBS, W. (1982): Das Altpaläozoikum des Lippstädter Gewölbes und seine regional-geologische Stellung in den Kaledoniden Mitteleuropas. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **30**: 201-222, 3 Abb., 1 Tab.; Krefeld.
- KREJCI-GRAF, K. (1936): Zur Natur der Fukoiden. - Senckenbergiana, **18**(5): 308-315, 5 Abb.; Frankfurt a. M.
- KREJCI-GRAF, K. (1938): Ein Grabgang mit *Chondrites*-Füllung. - Senckenbergiana, **20**(6): 463-464, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- KSIĄŻKIEWICZ, M. (1961): O niektórych problematykach z fliszu Karpat Polskich (Część II). - Kwartalnik Geologiczny, **5**: 882-890, 2 Taf.; Warschau.
- KSIĄŻKIEWICZ, M. (1968): O niektórych problematykach z fliszu Karpat Polskich (Część III). - Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego w Krakowie, **38**(1): 3-17, 6 Abb., 6 Taf.; Kraków.
- KSIĄŻKIEWICZ, M. (1970): Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): Trace fossils. - Geological Journal, Special Issue, **3**: 283-322, 8 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- KSIĄŻKIEWICZ, M. (1977): Trace-fossils in the flysch of the polish Carpathians. - Palaeontologia Polonica, **36**: 208 S., 45 Abb., 17 Tab., 29 Taf.; Warschau-Krakau.
- KOZUR, H.W., KRÄINER, K. & MOSTLER, H. (1996): Ichnology and Sedimentology of the Early Permian Deep-water Deposits from the Lercara-Roccapalumba Area (Western Sicily, Italy). - Facies, **34**: 123-150, 4 Abb. 8 Taf.; Erlangen.
- KÜCHLER, T. & KUTZ, T. (1989): Biostratigraphie des Campan bis Unter-Maastricht der E-Barranca und des Urdiroz/Imiscoz-Gebietes (Navarra, N-Spanien). In: WIEDMANN, J. (Hrsg.): Cretaceous of the Western Tethys. Proceedings of the 3rd International Cretaceous Symposium, Tübingen: 191-213, 8 Abb.; Stuttgart.
- KUENEN, PH. H. (1968): Settling convection and grain-size analysis. - Journal of Sedimentary

- Petrology, **38**(3): 817-831, 10 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- KUSHLIN, B.K. (1981): On the algal nature of *Paleodictyon*. - Izvestiya Akademii Nauk SSSR. Seriya Geologicheskaya, **1981**(4): 67-78; Moskau.
- LESQUERUEUX, L. (1876): Spezies of fossil marine plants from the Carboniferous measures. - Annual report of the Geological Survey of Indiana, **7** (1875): 134-145, 2 Taf.; Indianapolis.
- LESSERTISSEUR, J. (1955): Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. - Mémoires de la Société Géologique de France, **74**: 1-150, 68 Abb., 11 Taf.; Paris.
- LESZCZYŃSKI, S. (1991): Oxygen-related controls on predepositional ichnofacies in turbidites, Guipúzcoan Flysch (Albian-Lower Eocene), Northern Spain. - Palaios, **6**(3): 271-208, 5 Abb, 4 Tab.; Tulsa.
- LESZCZYŃSKI, S. & SEILACHER, A. (1991): Ichnocoenoses of a turbidite sole. - Ichnos, **1**: 293-303; Chur.
- LESZCZYŃSKI, S. & UCHMAN, A. (1993): Biogenic structures of organics-poor siliciclastic sediments: Examples from Paleogene variegated shales, Polish Carpathians. - Ichnos, **2**: 267-275; Yverdon.
- LINCK, O. (1949): Lebens-Spuren aus dem Schilfsandstein (Mittl. Keuper km2) NW-Württembergs und ihre Bedeutung für die Bildungsgeschichte der Stufe. - Verein für Vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jahreshfte **97-101**: 1-100, 5 Abb., 8 Taf.; Stuttgart.
- LOMMERZHEIM, A. (1991): Mikropaläontologische Indikatoren für Paläoklima und Paläobathymetrie in der borealen Oberkreide: Bohrung Metelen 1001 (Münsterland, NW-Deutschland; Obersanton bis Obercampan). - Facies, **24**: 183-254, 23 Abb., 3 Tab., 8 Taf.; Erlangen.
- LOMMERZHEIM, A. (1995): Stratigraphie und Ammonitenfaunen des Santons und Campans im Münsterländer Becken (NW-Deutschland). - Geologie und Paläontologie in Westfalen, **40**: 97 S., 19 Abb., 8 Taf.; Münster.
- LORENZ VON LIBURNAU, J.R. (1902): Ergänzung zur Beschreibung der fossilen *Halimeda fuggeri*. - Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **3**(1): 685-712, 2 Taf.; Wien.
- LOTZE, F. (1951): Über synorogene Sedimentation. - Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, **102**(1): 163 S.; Hannover.
- LOTZE, F. (1957): Über Probleme der Gebirgsbildung. - Arbeitsgemeinschaft für Forschung des Landes Nordrhein-Westfalens, **37**: 1-28, 12 Abb.; Köln, Opladen.
- LOWE, D.R. (1979): Sediment gravity flows: Their classification and problems of application to natural flows and deposits. - In: DOYLE, L.J. & PILKEY, O.H. (Hrsg.): Geology of Continental Slopes. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **27**: 75-82, 4 Abb.; Tulsa.
- LOWE, D.R. (1982): Sediment gravity flows II. Depositional models with special reference to the deposits of high-density turbidity currents. - Journal of Sedimentary Petrology, **52**(1): 279-297, 13 Abb.; Tulsa.
- LÖWEMARK, L. & SCHÄFER, P. (2003): Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and ¹⁴C study of modern deep-sea *Zoophycos*. - Palaeogeography, Palaeo-climatology, Palaeoecology, **192**: 101-121, 15 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- LÖWEMARK, L. & WERNER, F. (2001): Dating errors in high-resolution stratigraphy: a detailed X-ray radiograph and AM-¹⁴C study of *Zoophycos* burrows. - Marine Geology, **177**: 191-198, 5 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- LUDWIG, R. (1869): Fossile Pflanzenreste aus dem Paläolithischen Formationen der Umgebung von Dillenburg, Biedenkopf und Friedberg und aus dem Saalfeldischen. - Palaeontographica, **17**: 105-128, 11 Taf.; Stuttgart.
- LUNDGREN, B. (1891): Studier ofver fossilforande lösa block. - Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar, **13**: 11-121, 2 Abb.; Stockholm.
- MACLEAY, W.S. (1839): Note on the Annelida. In: MURCHINSON, R.I.: The Silurian System, Pt. II: 699-701; London (J. Murray).
- MÄGDEFRAU, K. (1934): Über *Phycodes circinatum* REINH. RICHTER aus dem thüringischen Ordovicium. - Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Bände, **72**(B): 259-282, 6 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- MAGWOOD, J.P.A. (1992): Ichnotaxonomy; a burrow by any other name...?. In: MAPLES, C.G. & WEST, R.R. (Hrsg.): Trace fossils. - Short Courses in Paleontology, **5**: 15-33; Knoxville.
- MAILLARD, G. (1887): Considération sur les fossiles décrits comme Algues. - Société

- Paléontologique de la Suisse, Mémoires, **14**: 1-40, 5 Taf.; Zürich.
- MANGANO, M.G., BUATOIS, L.A., MAPLES, C.G. & WEST, R.R. (2000): A new ichnospecies of *Nereites* from carboniferous tidal-flat facies of Eastern Kansas, USA: Implications for the *Nereites-Neonereites* debate. - *Journal of Paleontology* **74**(1): 149-157, 4 Abb; Lawrence.
- MARCINOWSKI, R. & WIERZBOWSKI, A. (1975): On the nature of decapode burrows "*Spongia sudolica*" of ZARĘCZNY (1878). - *Acta Geologica Polonica*, **25**(9): 399-405, 2 Abb., 2 Taf.; Warschau.
- MARCK, W. v.D. (1853): Ein Petrefakt des oberen Plänerkalkes von Westphalen. - *Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westphalens*, **10**: 404-406, 3 Abb., 1 Taf.; Bonn.
- MARCK, W. v.D. (1855): Chemische Untersuchungen von Gesteinen der oberen westfälischen Kreidebildungen. - *Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westphalens*, **12**(2): 263-282; Bonn.
- MARCK, W. v.D. (1858): Über einige Wirbeltiere, Kruster und Cephalopoden der Westfälischen Kreide. - *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, **10**(2): 231-271, 2 Taf.; Berlin.
- MARCK, W. v.D. (1863): Fossile Fische, Krebse und Pflanzen aus dem Plattenkalk der jüngsten Kreide in Westphalen. - *Palaeontographica*, **11**: 1-83, 14 Taf.; Kassel.
- MARCK, W. v.D. (1873): Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische und anderer Tierreste aus der jüngsten Kreide sowie Aufzählung sämtlicher seither in der westfälischen Kreide aufgefundener Fischreste. - *Palaeontographica*, **22**: 55-74, 2 Taf.; Kassel.
- MARCK, W. v.D. (1885): 3. Nachtrag zu den Fischen der oberen Kreide Westfalens. - *Palaeontographica*, **31**: 233-267, 5 Taf.; Kassel.
- MARCK, W. v.D. (1889a): Über den Strontianit und die Kreidefische Westfalens. - *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westphalens*, **46**(1): 38-39; Bonn.
- MARCK, W. v.D. (1894): *Dreginozoum nereitiforme*, ein vergessenes Fossil der oberen Kreide Westfalens von Dolberg bei Hamm. - *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westphalens*, **51**(1): 1-9, 1 Taf.; Bonn.
- MARCK, W. v.D. (1898b): Über die Verwandtschaft der syrischen Fischschichten mit denen der oberen Kreide Westfalens. - *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westphalens*, **46**(2): 139-164, 1 Tab.; Bonn.
- MARINSCH, E.J. & FINKS, R.M. (1982): Lower Devonian ichnofacies at Highland Mills, New York and their gradual replacement across environmental gradients. - *Journal of Paleontology*, **56**(5): 1050-1078, 4 Abb., 5 Taf.; Lawrence.
- MARTINSSON, A. (1970): Toponymy of trace fossils. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 323-330, 2 Abb.; Liverpool (Seel House Press).
- MASSALONGO, A. (1855): *Zoophycos*, novum genus plantarum fossilium. 52 S., 3 Taf.; Verona (Antonelli).
- MASSALONGO, A. (1856): *Studii Palaeontologici*. 53 S., 7 Taf.; Verona (Antonelli).
- MATTHEWS, M.D. & PERLMUTTER, M.A. (1994): Global cyclostratigraphy: an application to the Eocene Green River Basin. In: DE BOER, P.L. & SMITH, D.G. (Hrsg.): *Orbital Forcing and Cyclic Sequences*. - *International Association of Sedimentologists, Special Publications*, **19**: 459-481, 10 Abb., 1 Tab.; Oxford.
- MAYER, G. (1954): Neue Beobachtungen an Lebensspuren aus dem unteren Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) von Wiesloch. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh.*, **99**(2): 223-229, 5 Taf.; Stuttgart
- MCCANN, T. (1990): Distribution of Ordovician-Silurian ichnofossil assemblages in Wales; implications for Phanerozoic ichnofaunas. - *Lethaia*, **23**(3): 242-255, 9 Abb.; Oslo.
- MCCANN, T. (1993): A *Nereites* ichnofacies from the Ordovician-Silurian Welsh Basin. - *Ichnos*, **3**: 39-56; Yverdon.
- MCCANN, T. & PICKERILL, R.K. (1988): Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. - *Journal of Paleontology*, **62**(3): 330-348, 7 Abb.; Lawrence.
- MCCARTHY, B. (1979): Trace fossils from the Permian shoreface-foreshore environment, eastern Australia. - *Journal of Paleontology*, **53**(2): 345-366, 11 Abb., 1 Taf.; Lawrence.
- MEISCHNER, K.D. (1964): Allodapische Kalke, Turbidite in Riff-Nahen Sedimentations-Becken. In: BOUMA, A.H. & BROUWER, A.

- (Hrsg.): developments in sedimentology, **3**: 156-191, 5 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Amsterdam (Elsevier).
- MIDDLETON, G.V. (1993): Sediment deposition from turbidity currents. - Annual Review of Earth and Planetary Sciences, **21**: 89-114, 4 Abb.; Palo Alto.
- MIDDLETON, G.V. & HAMPTON, M.A. (1973): Sediment gravity flows: mechanics of flow and deposition. In: MIDDLETON, G.V. & BOUMA, A.H.: Turbidites and Deep-water Sedimentation. - Proceedings of Pacific Section Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course: 1-38, 10 Abb.; Anaheim.
- MIKULÁŠ, R. (1990): Trace fossils from the Zahorany Formation (Upper Ordovician, Bohemia). - Acta Universitatis Carolinae, Geologica, **3**: 307-335; 2 Abb., 7 Taf. Prag.
- MIKULÁŠ, R. (1993): Not on trace fossils from the nonmarine Early Permian of the Podkrkonoši Basin. - Zprávy o geologických výzkumech v roce **1993**: 66-67; Prag.
- MILLER, M.F. (1979): Paleoenvironmental distribution of trace fossils in the Catskill deltaic complex, New York State. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **28**: 117-141, 5 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.
- MILLER, M.F. (1991): Morphology and paleoenvironmental distribution of Paleozoic *Spirophyton* and *Zoophycos*: implications for the *Zoophycos* ichnofacies. - Palaios, **6**: 410-425, 8 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- MILLER, M.F. (2003): Styles of behavioral complexity recorded by selected trace fossils. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **192**: 33-43, 5 Abb.; Amsterdam.
- MILLER, M.F. & JOHNSON, K.G. (1981): *Spirophyton* in alluvial-tidal facies of the Catskill deltaic complex: possible biological control of ichnofossil distribution. - Journal of Paleontology, **55**(5): 1016-1027, 3 Abb., 3 Tab.; Lawrence.
- MILLER, M.F. & KNOX, L.W. (1985): Biogenic structures and depositional environments of a Lower Pennsylvanian coal-bearing sequence, northern Cumberland Plateau, Tennessee, U.S.A. In: CURRAN, H.A. (Hrsg.): Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **35**: 67-98, 10 Abb., 2 Taf.; Tulsa.
- MILLER, S.A. & DYER, C.B. (1878): Contributions to paleontology, No. **2**: 11 S., 2 Taf.; Cincinnati (Privat Publikation).
- MILLER, W. III (1986): Discovery of trace fossils in Franciscan turbidites. - Geology, **14**: 343-345, 4 Abb.; Boulder.
- MILLER, W. III (1991): Paleocology of graphoglyptids. - Ichnos, **1**: 305-312, 3 Abb.; Yverdon.
- MILLER, W. III (2003): Paleobiology of complex trace fossils. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **192**: 3-14, 3 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- MILLER, W. III & D'ALBERTO, L.D. (2001): Paleoethologic implications of *Zoophycos* from Late Cretaceous and Paleocene limestones of the Venetian Prealps, northeastern Italy. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **166**: 237-247, 7 Abb.; Amsterdam.
- MOORE, D.G. & SCRUTON, P.C. (1957): Minor internal structures of some Recent unconsolidated sediments. - Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **41**(2): 2723-2751, 16 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- MORIN, H. (1907): Ein Rätsel weniger. - Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, **57**: 267; Wien.
- MÜLLER, A.H. (1962): Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. - Freiburger Forschungshefte C, **151**: 5-49, 21 Abb.; Berlin.
- MÜLLER, A.H. (1970): Über Ichnia vom Typ *Ophiomorpha* und *Thalassinoides* (Vestigia invertebratorum, Crustacea). - Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, **12**(10): 775-787, 4 Abb., 2 Taf.; Berlin.
- MÜLLER, A.H. (1971a): Über Ichnia vom Typ *Helicorhapha* und *Helicodromites* aus Gegenwart und geologischer Vergangenheit. - Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, **13**(1): 72-79, 2 Taf.; Berlin.
- MÜLLER, A.H. (1971b): Bioturbation durch Dekapoda (Crustacea) in Sandsteinen der sächsischen Oberkreide. - Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, **13**(9): 696-707, 1 Abb., 5 Taf.; Berlin.
- MÜLLER, P.J. & SUESS, E. (1979): Productivity, sedimentation rate and sedimentary organic matter in oceans. I. Organic carbon preservation. - Deep-sea Research, **26**(12): 1347-1362; Oxford.

- MUÑIS, F. & MAYORAL, E. (2001): Ei icnogénero *Spongeliomorpha* en el Neógeno superior de la Cuenca del Guadalquivir (área de Lepe-Ayamonte, Huelva, España). - Revista Española de Paleontología, **16**(1): 115-130, 7 Abb., 3 Tab.; Madrid.
- MYANNIL, R.M. (1966): O Vertikalnykh norkakh zaryvaniya v Ordovikskikh izvestiyakh Pribaltiki [A small vertically excavated cavity in Baltic Ordovician limestone]. - Akademiya Nauk SSSR, Paleontologicheskii Institut: 200-207, 2 Abb., 2 Taf.; Moskau.
- MYROW, P.M. (1995): *Thalassinoides* and the enigma of early Paleozoic open-framework burrow systems. - Palaios, **10**(1): 58-74; 9 Abb., 3 Tab.; Tusla.
- NARBONNE, G.M. (1984): Trace fossils in upper Silurian tidal flat to basin slope carbonates of arctic Canada. - Journal of Paleontology, **58**(2): 398-415, 10 Abb.; Lawrence.
- NARBONNE, G.M., MYROW, P., LANDING, E. & ANDERSON, M.M. (1987): A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian boundary, Fortune Head, Burin Peninsula, southeastern Newfoundland. - Canadian Journal of Earth Sciences, **24**(2): 1277-1293, 8 Abb.; Ottawa.
- NELSON, C.H. & KULM, L.D. (1973): Submarine fans and deep-sea channels. In: MIDDLETON, G.V. & BOUMA, A.H.: Turbidites and Deep-water Sedimentation. - Proceedings of Pacific Section Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course: 39-78, 22 Abb.; Anaheim.
- NICHOLS, R.J., SPARKS, R.S.J. & WILSON, C.J.N. (1994): Experimental studies of the fluidization of layered sediments and the formation of fluid escape structures. - Sedimentology, **41**(2): 233-253, 11 Abb, 2 Tab.; Oxford.
- NICHOLSON, H.A. (1873): Contributions to the study of the errant annelides of the older Paleozoic rocks. - Proceedings of the Royal Society of London, **21**: 288-290; London.
- NICHOLSON, H.A. & HINDE, G.J. (1875): Notes on the fossils of the Clinton, Niagara and Guelph formations of Ontario, with descriptions of new species. - Canadian Journal of Science, Literature and History, **14**: 137-160; Toronto.
- NICKELL, L.A., ATKINSON, R.J.A. & PINN, E.H. (1998): Morphology of thalassinidean (Crustacea: Decapoda) mouthparts and pereopods in relation to feeding, ecology and grooming. - Journal of Natural History, **32**(1): 733-761, 8 Abb.; London.
- NIEBUHR, B. (1995): Fazies-Differenzierungen und ihre Steuerungsfaktoren in der höchsten Oberkreide von S-Niedersachsen/Sachsen-Anhalt (N-Deutschland). - Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, **174**: 131 S., 43 Abb., 6 Tab., 12 Taf.; Berlin.
- NIEBUHR, B. & ERNST, G. (1991): Faziesgeschichte und Entwicklungsdynamik von Campan, Maastricht und Eozän im Beienroder Becken (E-Niedersachsen). - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **142**(2): 251-283, 9 Abb., 4 Taf.; Hannover.
- NORMARK, W.R. (1978): Fan valleys, channels, and depositional lobes on modern submarine fans; characters for recognition of sandy turbidite environments. - Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **62**(2): 912-931, 12 Abb.; Tulsa.
- NOWAK, W. (1957): Quelques hiéroglyphes étoilés des karpates de Flysch extérieures. - Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego w Krakówie, **26**: 187-224; Kraków.
- NOWAK, W. (1959): *Paleodictyum* w. Karpatach fliszowych. - Kwartalnik Geologiczny, **3**: 103-125, 9 Abb., 6 Taf.; Warschau.
- OLIVERO, D. (1994): La trace fossile *Zoophycos* dans le Jurassique du sud-est de la France. - Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, **129**: 329 S., 108 Abb., 6 Tab., 15 Taf.; Lyon.
- OLIVERO, D. (1996): *Zoophycos* distribution and sequence stratigraphy; examples from the Jurassic and Cretaceous deposits of southeastern France. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **123**: 273-287, 7 Abb.; Amsterdam.
- OLIVERO, D. (2003): Early Jurassic to Late Cretaceous evolution of *Zoophycos* in the french Subalpine Basin (southeastern France). - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **192**: 59-78, 15 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- OLIVERO, D & GAILLARD, C. (1996): Paleoecology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France. - Ichnos, **4**: 249-260, 18 Abb.; Yverdon.
- OOSTER, W.A. (1869): Die organischen Reste der *Zoophycos*-Schichten der Schweizer Alpen. In: OOSTER, W.A. & FISCHER-OOSTER, C.: Protozoa Helvetica.- Mittheilungen aus dem Berner Museum der Naturgeschichte über merkwürdige Thier und Pflanzenreste der schweizerischen Vorwelt, **1**: 15-35, 9 Taf.; Basel (H. Georg).
- ORLOWSKI, S.R.A. (1968): Kambry antykiliny Łysogórskiej Gór Świętokrzyskich

- [Cambrian of Łysogory Anticline in the holy cross mountains]. - *Biuletyn Geologiczny*, **10**: 153-222, 12 Abb., 2 Tab., 4 Taf.; Warszawa.
- ORR, P.J. (1994): Trace fossil tiering within event beds and preservation of frozen profiles: an example from the lower Carboniferous of Menorca. - *Palaios*, **9**(2): 202-210, 16 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- ORR, P.J., BENTON, M. & TREWIN, N.H. (1996): Deep marine trace fossil assemblage from the Lower Carboniferous of Menorca, Balearic Islands, western Mediterranean. - *Geological Journal*, **31**(3): 235-258, 12 Abb., 1 Tab.; Liverpool.
- OSGOOD, R.G. (1970): Trace fossils of the Cincinnati Area. - *Palaeontographica Americana*, **6**(41): 281-444, 29 Abb., 27 Taf.; Ithaca, New York.
- OSGOOD, R.G. & SZMUC, E.J. (1972): The trace fossil *Zoophycos* as an indicator of water depth. - *Bulletin of American Paleontology*, **62**(271). 22 S., 2 Abb., 2 Taf.; Ithaca, New York.
- PACZESNA, J. (1985): Ichnorodzaj *Paleodictyon* MENEGHINI Z dolnego kambru Zbilutki (Gory Swietokrzyskie). - *Kwartalnik Geologiczny*, **29**: 589-596; Warszawa.
- PEMBERTON, S.G. & FREY, R.W. (1982): Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. - *Journal of Paleontology*, **56**(4): 843-881, 2 Abb., 5 Taf.; Lawrence.
- PEMBERTON, S.G., FREY, R.W. & BROMLEY, R.G. (1988): The ichnotaxonomy of *Conostichnus* and other plug-shaped ichnofossils. - *Canadian Journal of Earth Sciences*, **25**(6): 866-892, 12 Abb., 8 Tab.; Ottawa.
- PEMBERTON, S.G., FREY, R.W. & SAUNDERS, T.D.A. (1990): Trace fossils. In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (Hrsg.): *Palaeobiology - a Synthesis*. 355-362, 11 Abb., 1 Tab.; Oxford (Blackwell Scientific Publications).
- PEMBERTON, S.G., MACEACHERN, J.A. & FREY, R.W. (1992): Trace fossils facies models: environmental and allostratigraphic significance. In: WALKER, R. & JAMES, N.P. (Hrsg.): *Facies Models - Response to sea-level change*. - Geological Association of Canada. 47-72, 25 Abb., 2 Tab.; Ottawa.
- PETTIJOHN, F.J. & POTTER, P.E. (1964): *Atlas and Glossary of primary sedimentary structures*. - 370 S., 117 Taf.; Berlin Göttingen Heidelberg New York (Springer Verlag).
- PFEIFFER, H. (1965): *Volkichnium volki* n. gen., n. sp. (Lebensspuren) aus dem Phycodenschichten Thüringens. - *Geologie*, **14**(10): 1266-1268, 2 Abb.; Berlin.
- PFEIFFER, H. (1968): Die Spurenfossilien des Kulms (Dinant) und Devons der Frankenwälder Querzone (Thüringen). - *Jahrbuch der Geologie*, **2**(1966): 651-717, 5 Abb., 10 Taf.; Berlin.
- PHILIPPS, P.J. (1971): Observations on the biology of mudshrimps of the genus *Callianassa* (Anomura: Thalassinidae) in Mississippi Soud. - *Gulf Research Reports*, **3**: 165-196.
- PIANKA, E.R. (1970): On r- and K-selection. - *American Naturalist*, **104**(940): 592-597, 2 Abb., 1 Tab.; Chicago.
- PICKERILL, R.K. (1981): Phanerozoic flysch trace fossil diversity - observations based on an Ordovician flysch ichnofauna from the Aroostook-Metapedia carbonate belt of northern New Brunswick. - *Canadian Journal of Earth Sciences*, **17**(2): 1259-1270, 5 Abb.; Ottawa.
- PICKERILL, R.K. (1981): Trace fossils in a Lower Palaeozoic submarine canyon sequence - the Siegas Formation of northwestern New Brunswick, Canada. - *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **17**: 37-58; Fredericton.
- PICKERILL, R.K. (1982): *Glockerichnus*, a new name for the trace fossil *Glockeria* KSIĄŻKIEWICZ 1968. - *Journal of Paleontology*, **56**(3): 816; Lawrence.
- PICKERILL, R.K. (1990): Nonmarine *Paleodictyon* from the Carboniferous Albert Formation of southern New Brunswick. - *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **26**: 157-163; Fredericton.
- PICKERILL, R.K. (1991): The trace fossil *Neonereites multiserialis* PICKERILL and HARLAND, 1988 from the Devonian Wapske Formation, northwest New Brunswick. - *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **27**: 119-126; Fredericton.
- PICKERILL, R.K. (1994): Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: DONOVAN, S.K. (Hrsg.): *The Palaeobiology of Trace fossils*: 3-42, 3 Abb.; Chinchester (Wiley).
- PICKERILL, R.K., DONOVAN, S.K. & DIXON, H.L. (1993): The trace fossil *Dactyloidites otto* (GEINITZ, 1849) from the Neogene August Town Formation of South Central Jamaica. - *Journal of Paleontology*, **67**(6): 1070-1074, 3 Abb.; Lawrence.
- PICKERILL, R.K., FILLION, D. & HARLAND, T.L. (1984): Middle Ordovician trace fossils in carbonates of the Trenton Group between Montreal and Quebec City, St. Lawrence

- Lowland, eastern Canada. - *Journal of Paleontology*, **58**(2): 416-439, 12 Abb.; Lawrence.
- PICKERILL, R.K. & FORBES, W.H. (1979): Ichnology of the Trenton Group in the Québec City area. - *Canadian Journal of Earth Sciences*, **16**(3): 2022-2039, 13 Abb.; Ottawa.
- PICKERILL, R.K., FYFFE, L.R. & FORBES, W.H. (1987): Late Ordovician - Early Silurian trace fossils from the Matapedia Group, Tobique River, Western New Brunswick, Canada. - *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **23**: 77-88; Fredericton.
- PICKERILL, R.K. & HARLAND, T.L. (1988): Trace fossils from the Silurian slope deposits, North Greenland. In: PEEL, J.S. (Hrsg.): *Cambrian-Jurassic fossils, trace fossils and stratigraphy from Greenland*. - *Grønlands Geologiske Undersøgelse, Rapport*, **137**: 119-133, 6 Abb. Copenhagen.
- PICKERILL, R.K. & KEPPIE, J.D. (1981): Observations on the ichnology of the Meguma Group (?Cambro-Ordovician) of the Nova Scotia.- *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **17**: 130-138; Fredericton.
- PICKERILL, R.K. & NARBONNE, G.M. (1995): Composite and compound ichnotaxa: a case example from the Ordovician of Québec, eastern Canada. - *Ichnos*, **4**: 53-69, 8 Abb.; Yverdon.
- PIEŃKOWSKI, G. & WESTWALEWICZ-MOGLISKA, E. (1986): Trace fossils from the Podhale Flysch Basin, Poland - an example of ecologically based lithocorrelation. - *Lethaia*, **19**(1): 53-65, 8 Abb.; Oslo.
- PITMAN, W.C. (1978): Relationship between eustacy and stratigraphic sequences of passive margins. - *Bulletin of the Geological Society of America*, **89**(2): 1389-1403, 8 Abb., 2 Tab.; Boulder.
- PITMAN, W.C. (1979): The effect of eustatic sea level changes on stratigraphic sequences at Atlantic margins. In: WATKINS, J. S., MONTADERT, L., DICKERSON, P. W. (Hrsg.): *Geological and geophysical investigations of continental margins*. - *Memoires of the American Association of Petroleum Geologists*, **29**: 453-460; Tulsa.
- PLIČKA, M. (1987): Fossil traces in the Inner-Carpathian Paleogene of Slovakia, Czechoslovakia. - *Západné Karpaty, séria paleontológia*, **12**: 125-196, 35 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Bratislava.
- PLIČKA, M. & KOKOLUSOVÁ, A. (1989): *Helicorhapha meandriiformis* sp. n. a new fossil trace from Carpathian Flysch of Czechoslovakia. - *Západné Karpaty, séria paleontológia*, **13**: 113-117, 2 Abb., 1 Taf.; Bratislava.
- PLIČKA, M. & NĚMCOVÁ, A. (1991): *Solanichnium spinari* n. ichnogen, n. sp. and *Monomorphichnus lineatus* CRIMES et al. 1977, new trace fossils in the Carpathian Flysch sediments in Czechoslovakia. - *Západné Karpaty, séria paleontológia*, **15**: 79-85, 4 Abb., 2 Taf.; Bratislava.
- PLIČKA, M., NĚMCOVÁ, A. & SIRÁŇOVÁ, S. (1990): Two new trace fossils in Czechoslovak Carpathian Flysch - result of the activity of eel-like fish (Anpuilliformes). - *Západné Karpaty, séria paleontológia*, **14**: 109-123, 8 Abb., 4 Taf.; Bratislava.
- PLIČKA, M. & SIRÁŇOVÁ, Z. (1989): *Hotynichnium duplex* ichnogen. n. sp. n. - a new trace fossil from the Carpathian flysch of Czechoslovakia. - *Západné Karpaty, séria paleontológia*, **13**: 109-112, 1 Abb., 1 Taf.; Bratislava.
- POLLARD, J.E., GOLDRING, R. & BUCK, S.G. (1993): Ichnofabrics containing *Ophiomorpha*: significance in shallow-water facies interpretation. - *Journal of the Geological Society*, **150**: 149-164, 9 Abb.; London.
- POMEL, A. (1849): *Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France*. - *Amtliche Berichte über die Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte Aachen*, **25**: 254-332; Aachen.
- POSAMENTIER, H.W., JERVEY, M.T., VAIL, P.R. (1988): Eustatic controls on clastic deposition, II. Conceptual framework. In: WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G.ST.C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (Hrsg.): *Sea-level changes: an intergraded approach*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**: 109-124, 19 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- POSAMENTIER, H.W. & VAIL, P.R. (1988): Eustatic controls on clastic deposition II - Sequence and systems tract models. In: WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G.ST.C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (Hrsg.): *Sea-level changes: an intergraded approach*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**: 125-154, 36 Abb.; Tulsa.
- POWELL, R.R. (1974): The functional morphology of fore-guts of the thalassinid crustaceans, *Callianassa californiensis* and *Upogebia pugettensis*. - *University of California Publication in Zoology*, **102**: 1-14

- PRANTL, F. (1945): Two new problematic trails from the Ordovician of Bohemia. - Académie tchéquie des sciences, Bulletin international, Classe des sciences mathématiques et naturelles et de la médecine, **46**: 49-59, 4 Abb., 2 Taf.; Prag.
- PRATT, L.M. (1984): Influence of paleoenvironmental factors on preservation of organic matter in Middle Cretaceous Greenhorn Formation, Pueblo, Colorado. - Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **68**(9): 1146-1159, 7 Abb., 6 Tab.; Tulsa.
- PRATT, L.M., CLAYPOOL, G.E. & KING, J.P. (1986): Deep ocean black shales; organic geochemistry and paleoceanographic setting. - Marine Geology, **70**(1): 67-84, 7 Abb, 2 Tab.; Amsterdam.
- QUATREFAGES, M.A. DE (1849): Note sur la *Scolicia prisca* (A. DE Q.), annélide fossile de la craie. - Annales des Sciences Naturelles, Série 3, Zoologie, **12**: 265-266; Paris.
- QUENSTEDT, F.A. (1881a): Petrefactenkunde Deutschlands. 1 Abth., **6.1** Korallen (Röhren und Steinkorallen). 1093 S.; Leipzig (L.F. Fues).
- QUENSTEDT, F.A. (1881b): Atlas zu den Röhren und Steinkorallen. 1 Abth., **6.2**. 82 Taf.; Leipzig (L.F. Fues)
- RASMUSSEN, H.W. (1971): Echinoid and crustacean burrows and their diagnostic significance in the Maastrichtian-Danian of Stevns Klint, Denmark. - Lethaia **4**(2): 191-216, 17 Abb.; Oslo.
- RATCLIFFE, B.C. & FAGERSTROM, J.A. (1980): Invertebrate lebensspuren of Holocene floodplains: their morphology, origin and paleoecological significance. - Journal of Paleontology, **54**(3): 614-630, 4 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Lawrence.
- REINECK, H.E. (1973): Schichtung und Wühlgefüge in Grundproben vor der ostafrikanischen Küste. - „Meteor“ Forschungsergebnisse, Serie C, **16**: 67-81, 17 Abb.; Berlin.
- REINECK, H.E., GUTMANN, W.F. & HERTWECK, G. (1967): Das Schlickgebiet südlich Helgoland als Beispiel rezenter Schelfablagerungen. - Senckenbergiana, **49**: 261-309, 15 Abb. 2 Tab.; Frankfurt a. M..
- RENZ, C. (1925): Problematische Medusenabdrücke aus der Olonos-Pindos-Zone des Westpeleponnes. - Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel, **36**: 220-223, 1 Abb.; Basel.
- RHOADS, D.C. (1974): Organism-sediment relations on the muddy sea floor. - Oceanography and Marine Biology Annual Review, **12**: 263-300
- RHOADS, D.C. & BOYER, L.F. (1982): The effect of marine benthos on physical properties and chemical diagnosis of the estuarine seafloor. In: MCCALL, P.L. & TEVESZ, M.J.S. (Hrsg.): Animal-sediment relations. The biogenic alteration of sediments. 3-52, 14 Abb., 3 Tab.; New York (Plenum Press).
- RHOADS, D.C. & MORSE, J. (1971): Evolutionary and ecologic significance of oxygen deficient marine basins. - Lethaia, **4**(4): 413-428, 5 Abb., 1 Tab.; Oslo.
- RICHTER, R. (1850): Aus der thüringischen Grauwacke. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **2**: 198-206, 2 Taf.; Berlin.
- RICHTER, R. (1851): Über thüringische Graptolithen. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **3**: 563-566; Berlin.
- RICHTER, R. (1853): Gaea von Saalfeld. - Programm der Realschule Saalfeld: 3-32.
- RICHTER, R. (1924): Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie VII-XI. - Senckenbergiana, **6**(1): 119-165, 8 Abb.; Frankfurt a. M..
- RICHTER, R. (1927): Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. - Paläontologische Zeitschrift, **9**(2): 193-240, 4 Taf.; Stuttgart.
- RICHTER, R. (1928): Psychische Reaktionen fossiler Tiere. - Palaeobiologica, **1**: 225-244, 1 Abb., 23 Taf.; Wien.
- RICHTER, R. (1931): Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteines. - Senckenbergiana, **13**(5): 299-342, 16 Abb., Frankfurt a. M..
- RICHTER, R. (1937): Marken und Spuren aus allen Zeiten. I-II. - Senckenbergiana, **19**(1): 150-169, 14 Abb.; Frankfurt a. M..
- RICHTER, R. & RICHTER, E. (1939a): Eine Lebensspur (*Syncoprulus pharmaceus*) gemeinsam dem rheinischen und böhmischen Ordoviciem. - Senckenbergiana, **21**(1): 152-167, 8 Abb.; Frankfurt a. M..
- RICHTER, R. & RICHTER, E. (1939b): Die Kot-Schnur *Tomaculum* GROOM (= *Syncoprulus* RUD. & E. RICHTER), ähnliche Scheitelplatten und beider stratigraphische Bedeutung. - Senckenbergiana, **21**(3-4): 278-291, 5 Abb.; Frankfurt a. M..

- RICKEN, W. (1991): Variation of sedimentation rates in rhythmically-bedded sediments - distinction between depositional types. In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Cycles and Events in Stratigraphy. 167-187, 10 Abb.; Berlin Heidelberg (Springer Verlag).
- RIEGRAF, W. (1995): Radiolarien, Diatomeen, Cephalopoden und Stratigraphie im pelagischen Campanium Westfalens (Oberkreide, NW-Deutschland). - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **197**: 129-200, 22 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- RIETH, A. (1932): Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus den Jura Schwabens. - Geologische und Paläontologische Abhandlungen, **19**(4): 257-294, 35 Abb., 5 Taf.; Jena.
- RINDSBERG, A.K. (1994): Ichnology of the Upper Mississippian Hartsville Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous Formations. - Geological Survey of Alabama, Bulletin **158**: 1-107, 6 Abb., 16 Tab., 22 Taf.; Tuscaloosa.
- RÖDER, H. (1971): Gangsysteme von *Paraonis fulgens* LEVINSSEN 1883 (Polychaeta) in ökologischer, ethologischer und aktuopaläontologischer Sicht. - Senckenbergiana Maritima, **3**: 3-51; Frankfurt a. M..
- ROEMER, A. (1854): Die Kreidebildungen Westfalens. - Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westfalens, **11**: 29-180; Bonn.
- ROMERO-WETZEL, M.B. (1989): Branched burrow-systems of the enteropneust *Stereobalanus canadensis* (SPENGLER) in deep-sea sediments of the Voering Plateau, Norwegian Sea. - Sarsia, **74**(2): 85-89; Bergen.
- ROWDEN, A.A., JONES, M.B. & MORRIS, A.W. (1998): The role of *Callianassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) in sediment resuspension in the North Sea. - Continental Shelf Research, **18**(11): 1365-1380, 4 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Oxford.
- ROSENBERG, R. (1977): Benthic makrofaunal dynamics, production, and dispersion in an oxygen-deficient estuary of west Sweden. - Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **26**: 107-133; Amsterdam.
- SACCO, F. (1886): Impronte organiche dei terreni terziari del Piemonte. - Atti della Reale Accademie delle Scienze di Torino, **21**: 297-348; Turin.
- SACCO, F. (1888): Note di Paleoicnologia Italiana. - Atti della Societ Italiana di Scienze Naturali, **31**: 151-192, 2 Taf.; Mailand.
- SACCO, F. (1939): *Paleodictyon*. - Accademia delle Scienze di Torino, Memoire, **69**: 267-285, 2 Taf.; Turin.
- SALTER, J.W. (1857): On annelide-burrows and surface markings from the Cambrian rocks of the Longmynd. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **13**: 199-206: 5 Taf.; London.
- SANDERS, J.E. (1965): Primary sedimentary structures formed by turbidity currents and related re-sedimentation mechanics. In: MIDDELTON, G.V.: Primary sedimentary structures and their hydrodynamic interpretation. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **12**: 192-219, 3 Abb., 3 Taf.; Tulsa.
- SAPOTRA, G. DE (1872): Paléontologie française ou description des fossiles de la France [commencée par Alcide d'Orbigny et] continuée par une réunion de paléontologistes. 2 série. Végétaux. Plantes jurassique, Vol **1**: 1-432, 60 Taf.; Paris (G. Masson).
- SAPORTA, G. DE (1884): Les organismes problématiques des anciennes mers. 100 S., 13 Taf.; Paris (G. Masson).
- SAPORTA, G. DE (1887): Nouveaux documents relatifs aux organismes problématiques des anciennes mers. - Bulletin de la Société Géologique de France, Série 3, Vol. **15**: 286-302, 5 Taf.; Paris.
- SARG, J.F. (1988): Carbonate Sequence Stratigraphy. In: WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G.St.C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (Hrsg.): Sea-level changes: an intergraded approach. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, **42**: 155-181, 23 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- SARLE, C.F. (1906): Preliminary note on the nature of *Taonurus*. - Proceedings of the Rochester Academy of Science, **4**: 211-214, 2 Abb.; Rochester, New York.
- SAVI, P. & MENEGHINI, G.G. (1850): Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche concernati la geologia della Toscana e dei paesi limitrofi. - Appendix. In: MURCHINSON, R.I.: Memoria sulla struttura geologica delle Alpi, degli Apennini e dei Carpazi, 246-528, 1 Taf.; Firenze (Stemparia granuciale).

- SAVRDA, C.H. & BOTTJER, D.J. (1986): Trace fossil model for reconstruction of paleooxygenation in bottom waters. - *Geology*, **14**(1): 3-6, 5 Abb.; Boulder.
- SAVRDA, C.H. & BOTTJER, D.J. (1987): The exarobic zone, a new oxygen-deficient biofacies. - *Nature*, **327**: 54-56, 2 Abb.; London.
- SAVRDA, C.H. & BOTTJER, D.J. (1989): Trace fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper Cretaceous Niobara Formation, Colorado. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **74**: 49-74, 15 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- SAVRDA, C.H. & BOTTJER, D.J. (1994): Ichnofossils and ichnofabrics in rhythmically bedded pelagic/hemipelagic carbonates: recognition and evaluation of benthic redox cycles. In: DE BOER, P.L. & SMITH, D.G. (Hrsg.): *Orbital Forcing and Cyclic Sequences*. - International Association of Sedimentologists, Special Publications, **19**: 195-210, 10 Abb.; Oxford.
- SAVRDA, C.H., BOTTJER, D.J. & GORSLINE, D.S. (1984): Development of a comprehensive oxygen-deficient marine biofacies model: evidence from Santa Monica, San Pedro, and Santa Barbara basins, California Continental Borderland. - *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, **68**(9): 1179-1192, 11 Abb., 3 Tab.; Tulsa.
- SAVRDA, C.H., BOTTJER, D.J. & SEILACHER, A. (1991): Redox-related benthic events. In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A.: *Cycles and events in stratigraphy*: 524-541, 7 Abb.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).
- SCHÄFER, W. (1962): *Actuo-Paläontologie nach Studien der Nordsee*. 666 S., 277 Abb., 36 Taf.; Frankfurt (Waldemar Kramer).
- SCHAFTHÄUTL, K.E. (1851): *Geognostische Untersuchungen des südbayrischen Alpengebirges*. 208 S., 45 Taf.; München (Literarisch-artistische Anstalt).
- SCHAFFER, F.X. (1928): *Hormosiroidea florentina* n. g., n. sp., ein Fucus aus der Kreide der Umgebung von Florenz, - *Paläontologische Zeitschrift*, **10**(2): 212-215, 3 Abb.; Stuttgart.
- SCHLIRF, M. (2000): Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). - *Geologica et Palaeontologica*, **34**: 145-213, 31 Abb., 11 Taf.; Marburg.
- SCHLOTHEIM, E.F. v. (1822): *Nachträge zur Petrefactenkunde*. - 1. Abt.. 100 S., 21 Taf.; Gotha (Becker).
- SCHLÜTER, C. (1972): Die Cephalopoden der oberen deutschen Kreide, Teil 1. - *Palaeontographica*, **21**: 1-120, 55 Taf.; Kassel.
- SCHLÜTER, C. (1876): Die Cephalopoden der oberen deutschen Kreide, Teil 2. - *Palaeontographica*, **24**: 1-144, 20 Taf.; Kassel.
- SCHMID, F. & ERNST, G. (1975): Ammoniten aus dem Campan der Lehrter Westmulde und ihre stratigraphische Bedeutung. - 1 Teil: *Scaphites, Bostrychoceras* und *Hoplitoplacenticeras*. - Bericht der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, **119**: 315-359, 2 Abb, 3 Taf.; Hannover.
- SCHMIDT, M. (1934): *Cyclozoon philippi* und verwandte Gebilde. - Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, **1934**(6): 1-31, 4 Taf.; Heidelberg.
- SCHÖNFELD, J. (1990): Zur Stratigraphie und Ökologie benthischer Foraminiferen im Schreibkreide-Richtprofil von Lägerdorf/Holstein. - *Geologisches Jahrbuch, Serie A*, **117**: 3-151, 23 Abb., 10 Tab., 6 Taf.; Hannover.
- SCHULZ, M.G., ERNST, G., ERNST, H. & SCHMID, F. (1984): Coniacian to Maastrichtian stage boundaries in the standard section of the Upper Cretaceous white chalk of NW-Germany (Lägerdorf - Krons Moor - Hemmoor): Definitions and proposals. - *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **33**(1-2): 203-215, 4 Abb.; Kopenhagen.
- SEILACHER, A. (1953a): Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **96**(3): 421-452, 10 Abb., 14 Taf.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1953b): Studien zur Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **98**(1): 87-124, 5 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1954): Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. - *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **105**: 213-227, 3 Abb., 2 Taf.; Berlin.
- SEILACHER, A. (1955): Spuren und Fazies im Unterkambrium. In: SCHINDEWOLF, O.H. & SEILACHER, A.: *Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Parkistan)*. - Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, *Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, **10**: 117-143, 6 Abb., 6 Taf.; Mainz.

- SEILACHER, A. (1959): Zur ökologischen Charakteristik von Flysch und Molasse. - *Ecologiae Geologicae Helvetiae*, **51** (1958): 1062-1078, 1 Abb., 3 Taf.; Basel.
- SEILACHER, A. (1960): Lebensspuren als Leitfossilien. - *Geologische Rundschau*, **49**(1): 41-50, 3 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1962): Paleontological studies on turbidite sedimentation and erosion. - *Journal of Geology*, **70**(2): 227-234, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Chicago.
- SEILACHER, A. (1963a): Lebensspuren und Salinitätsfazies. - *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **10**: 81-94, 6 Abb., 1 Tab.; Krefeld.
- SEILACHER, A. (1963b): Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1963**(11): 593-615, 9 Abb.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1964a): Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. - *Sedimentology*, **3**: 253-256, 1 Tab.; Oxford.
- SEILACHER, A. (1964b): Biogenic sedimentary structures. In: IMBRIE, J. & NEWELL, N.D.: *Approaches to paleoecology*: 296-316, 8 Abb., 1 Tab.; New York London Sydney (John Wiley & Sons, Inc.).
- SEILACHER, A. (1967a): Fossil behavior. - *Scientific American*, **217**(2): 72-80, 25 Abb.; Washington.
- SEILACHER, A. (1967b): Bathymetry of trace fossils. - *Marine Geology*, **5**(5-6): 413-428, 4 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.
- SEILACHER, A. (1977): Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. - In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils 2*. - *Geological Journal, Special Issue*, **9**: 289-334, 15 Abb., 3 Taf.; Liverpool (Seel House Press).
- SEILACHER, A. (1978): Use of trace fossil assemblages for recognizing depositional environments. In: BASAN, P.B. (Hrsg.): *Trace fossil concepts*. - *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course*, **5**: 167-181, 10 Abb.; Tulsa.
- SEILACHER, A. (1986): Evolution of behavior as expressed in marine trace fossils. In: NITECKI, M.H. & KITCHELL, J.A. (Hrsg.): *Evolution of animal behavior. Paleontological and field approaches*. 62-87, 12 Abb.; Oxford University Press.
- SEILACHER, A. (1990): Aberrations in Bivalve Evolution Related to Photo-and Chemosymbiosis. - *Historical Biology*, **3**(4): 289-312, 5 Abb.; Chur.
- SEILACHER, A. (1992): Quo vadis ichnology?. - In: MAPLES, C.G. & WEST, R.R. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Short Courses in Paleontology*, **5**: 224-238, ; Knoxville.
- SEILACHER, A. & MEISCHNER, D. (1965): Fazies-Analyse im Paläozoikum des Oslo-Gebietes. - *Geologische Rundschau*, **54**(2): 596-619, 13 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- SHANMUGAM, G. (1997): The Bouma Sequence and the turbidite mind set. - *Earth-Science Reviews*, **42**(4): 201-229, 16 Abb.; Amsterdam.
- SHANMUGAM, G. & BLOCH, R.B., MITCHELL, S.M., BEAMISH, G.W. J., HODGKINSON, R.J., DAMUTH, J.E., STRAUME, T., SYVERTSEN, S.E. & SHIELDS, K.E. (1995): Basin-floor fans in the North Sea: sequencestratigraphical models vs. sedimentary facies. - *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, **79**(4): 477-512, 24 Abb., 4 Tab.; Tulsa.
- SHANMUGAM, G. & MIOLOA, R.J. (1984): Eustatic control of calciclastic turbidites. - *Marine Geology*, **56**(1-4): 273-278, 4 Abb.; Amsterdam.
- SHANMUGAM, G., MOIOLA, R.J. & DAMUTH, J.E. (1985): Eustatic Control of Submarine Fan Development. In: BOUMA, A.H., NORMARK, W.R. & BARNES, N.E.: *Submarine Fans and Related Turbidite Systems*: 23-28, 7 Abb., 1 Tab.; New York Berlin Heidelberg Tokyo (Springer Verlag).
- SHINN, E.A. (1968): Burrowing in recent lime sediments of Florida and the Bahamas. - *Journal of Paleontology*, **42**(4): 879-894, 4 Taf.; Tusla.
- SIMPSON, S. (1957): On the trace fossil *Chondrites*. - *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **122**(4): 475-499, 2 Abb., 4 Taf.; London.
- SIMPSON, S. (1970): Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*. In: CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Hrsg.): *Trace fossils*. - *Geological Journal, Special Issue*, **3**: 505-514, 4 Abb.; Liverpool (Seel House Press).
- SIMPSON, S. (1975): Classification of trace fossils. In: FREY, R.W. (Hrsg.): *The study of trace fossils*: 39-54, 2 Abb., 5 Tab.; Berlin Heidelberg New York (Springer Verlag).
- SOWERBY, J. (1829): *The mineral conchology of Great Britain*, vol. 6. 230 S. London.
- STANLEY, D.C.A. & PICKERILL, R.K. (1995): *Arenituba*, a new name for the trace fossil ichnogenus *Micatuba* CHAMBERLAIN, 1971. -

- Journal of Paleontology, **69**(3): 612-614, 2 Abb.; Lawrence.
- STANLEY, D.C.A. & PICKERILL, R.K. (1998): Systematic Ichnology of the Late Ordovician Georgian Bay Formation of Southern Ontario, Eastern Canada. – Royal Ontario Museum Publications in life Sciences, **162**: 56 S., 2 Abb., 13 Taf.; Toronto.
- STEPANEK, J. & GEYER, G. (1989): Spurenfossilien aus dem Kulm (Unterkarbon) des Frankenwaldes. – *Beringeria*, **1**: 1-55, 8 Abb., 3 Tab., 7 Taf.; Würzburg.
- STERNBERG, K.M. v. (1833): Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Teil 5, 6: 1-80; Leipzig.
- STOW, D.A.V. (1981): Laurentian Fan: morphology, sediments, processes, and growth pattern. - Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **65**(1): 375-393, 13 Abb.; Tulsa.
- STOW, D.A.V. (1985): Deep-sea clastics: where are we and where are we going? In: BRECHLEY, P.J. & WILLIAMS, B.P.J.: Sedimentology. Recent developments and applied aspects. 67-93, 13 Abb., 1 Tab.; Oxford (Blackwell Scientific Publications).
- STOW, D.A.V., FAUGÈRES, J.C., VIANA, A. & GONTHIER, E. (1998): Fossil contourites: a critical review. - Sedimentary Geology, **115**(1-4): 3-31, 7 Abb., 2 Tab.; Amsterdam.
- STOW, D.A.V., HOWELL, D.G. & NELSON, C.H. (1995): Sedimentary, Tectonic and Sea-Level Controls. In: BOUMA, A.H., NORMARK, W.R. & BARNES, N.E.: Submarine Fans and Related Turbidite Systems: 15-22, 6 Abb.; New York Berlin Heidelberg Tokyo (Springer Verlag).
- STOW, D.A.V., READING, H.G. & COLLINSON, J.C. (1986): Deep Seas. In: Reading, H.G. (Hrsg.): Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy, 3rd ed.: 395-453, 83 Abb., 3 Tab.; Oxford (Blackwell Science).
- STRAUCH, F. (1990): Zur Gliederung einiger känozoischer Schill-Typen. - Neues Jahrbuch zur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **181**: 417-430, 1 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- STUWE, T. (1999): Fossilien aus dem Campan des Altkreises Beckum. - Abhandlungen des Arbeitskreises Paläontologie Hannover, Jahrgang **27**: 105-119, 2 Abb., 8 Taf.; Hannover.
- SWINBANKS, D.D. (1982): *Paleodictyon*: the traces of infaunal xenophyophores ?. - Science, **218**, 47-49, 2 Abb.; Washington D.C..
- SWINBANKS, D.D. & MURRAY, J.W. (1981): Biosedimentological zonation of boundary bay tidal flats, Fraser River Delta, British Columbia. - Sedimentology, **28**(2): 201-237, 22 Abb., 5 Tab.; Amsterdam.
- SWINBANKS, D.D. & SHIRAYAMA, Y. (1984): Burrow stratigraphy in relation to manganese diagenesis in modern deepsea carbonates. - Deep-Sea Research, **31**: 1197-1223; Oxford.
- TANAKA, K. (1970): Sedimentation of the Cretaceous flysch sequence in the Ikushumbetsu area, Hokkaido, Japan. - Geological Survey of Japan, Report, **236**: 1-102, 48 Abb., 12 Taf.; Kawasaki-shi.
- TANAKA, K. (1971): Trace fossils from the Cretaceous flysch of the Ikushumbetsu area, Hokkaido, Japan. - Geological Survey of Japan, Report, **242**: 31 S., 1 Abb., 11 Taf.; Kawasaki-shi.
- TAUBER, A.F. (1949): Paläobiologische Analyse von *Chondrites furcatus* STERNBERG. - Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt Wien, **92**(3-4): 141-154, 3 Abb.; Wien.
- TCHOUMATCHENCO, P. & UCHMAN, A. (1999): Lower and Middle Jurassic flysch trace fossils from the eastern Stara Planina Mountains, Bulgaria: A contribution to the evolution of Mesozoic ichnodiversity.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **213**(2): 169-199, 11 Abb.; Stuttgart.
- THOME, K.N. (1983): Gletschererosion und -akkumulation im Münsterland in angrenzenden Gebieten. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **166**(1): 116-138, 2 Abb.; Stuttgart.
- THOMPSON, J.B., MULLINS, H.T., NEWTON, C.R. & VERCOUTERE, T.L. (1985): Alternative biofacies model for dysaerobic communities. - Lethaia, **18**(2): 167-179, 10 Abb.; Oslo.
- THOMPSON, L.C. & PRITCHARD, A.W. (1969): Respiratory adaptations of two burrowing crustaceans, *Callianassa californiensis* and *Upogebia pugettensis*, (Decapoda, Thalassinidae). - Biological Bulletin, **136**: 274-287, 3 Abb., 4 Tab.; Woods Hoole.
- TORELL, O.M. (1870): Petrificata Suecana Formationis Cambricae. - Lunds Universitets Arsskrift 6, Teil 2, Num. **8**: 1-14.
- TRUSHEIM, F. (1930): Sternförmige Fährten von *Corophium*. - Senckenbergiana, **12**(4): 254-260, 3 Abb.; Frankfurt a.M..
- TRUSHEIM, F. (1934): Ein neuer Leithorizont im Hauptmuschelkalk von Unterfranken. - Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Bände, **71**: Abt. B, 3: 407-421, 2 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- TUCKER, M.E. (1969): Crinoidal turbidites from the Devonian of Cornwall and their

- paleogeographic significance. - *Sedimentology*, **13**(3-4): 281-290, 6 Abb.; Oxford.
- TUNIS, G. & UCHMAN, A. (1996a): Trace fossils and facies changes in Cretaceous-Eocene flysch deposits of the Julian Prealps (Italy and Slovenia): consequences of regional and world-wide changes. - *Ichnos*, **4**: 169-190, 12 Abb.; Yverdon.
- TUNIS, G. & UCHMAN, A. (1996b): Ichnology of Eocene flysch deposits of the Istria Peninsula, Croatia and Slovenia. - *Ichnos*, **5**: 1-22, 19 Abb., 1 Tab.; Yverdon.
- TURNER, B.R. & BENTON, M.J. (1983): Paleozoic trace fossils from the Kufra Basin, Libya. - *Journal of Paleontology*, **57**(3): 447-460, 5 Abb.; Lawrence.
- UCHMAN, A. (1995): Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). - *Beringeria*, **15**: 115 S., 33 Abb., 5 Tab., 16 Taf.; Würzburg.
- UCHMAN, A. (1998): Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. - *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **68**: 105-218, 112 Abb., 1 Tab.; Warschau, Krakow.
- UCHMAN, A. (1999): Ichnology of the Rhenodanubian Flysch (Lower Cretaceous-Eocene) in Austria and Germany. - *Beringeria*, **25**: 67-173, 26 Abb., 15 Tab., 20 Taf.; Würzburg.
- UCHMAN, A. (2001): Eocene flysch trace fossils from the Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. - *Beringeria*, **28**: 3-41, 3 Abb., 14 Taf.; Würzburg.
- UCHMAN, A. & KRENMAYR, H.G. (1995): Trace fossils from Lower Miocene (Ottangian) molasse deposits of Upper Austria. - *Paläontologische Zeitschrift*, **69**(3): 503-524, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- ULRICH, E.O. (1904): Fossils and age of the Yakutat Formation. Description of collections made chiefly near Kodiak, Alaska. - *Harriman Alaska Expedition, Geology and Paleontology*, **4**: 125-146, 11 Taf.; Washington.
- UNGER, F. (1850): *Genera et species plantarum fossilium*. 627 S. Vindbonae (W. Braumüller).
- UNGER, F. (1952): Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt. 364 S.; Wien (W. Braumüller).
- VANUXEM, L. (1842): *Natural History of New York. Geology of New York, Part III. Comprising the survey of the third geological district*. 306 S.; Albany (J. & A. White and J. Visscher).
- VERMA, K.K. (1970): Occurrence of trace fossils in the Bagh Beds of Amba Dongar Aerea, Gujarat State. - *Indian Geoscience Association Journal*, **12**: 37-40; Hyderabad.
- VIALOV, O.S. (1962): Problematika of the Beacon Sandstone at Beacon Height West, Antarctica. - *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **5**: 718-732, 11 Abb.; Wellington.
- VIALOV, O.S. (1964): Zvezdchatye ieroglify iz Triasa severovostoka Sibiri. - *Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Geologii I Geofiziki*, **5**: 115-115, 3 Abb.; Novosibirsk.
- VIALOV, O.S. (1968): O zvezdchatykh problematikakh [On star-shaped problematica]. - *Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva*, **5**: 326-343, 4 Abb., 2 Taf.; Moskau.
- VIALOV, O.S. (1971): Redkie problematiki iz mezozoya Pamira i Kavkaza [Rare Mesozoic problematica from the Pamir and Caucasus]. - *Paleontologicheskii Sbornik*, **7**: 85-93, 2 Taf.; Lvov.
- VIALOV, O.S. (1972): Printsipy klassifikatsii sledov zhizni [The principles of the classification of traces of life]. - *Paleontologicheskii Sbornik*, **9**: 60-66; Lvov.
- VIALOV, O.S. (1989): Paleoichnologicheskie etiudi. - *Paleontologicheskii Sbornik*, **26**: 72-78; Lvov.
- VIALOV, O.S. & GOLEV, B.T. (1964): Printsipy podrazdeleniya *Paleodictyon*. - *Izvestiya Vysshih Utziebnikh Zaviedeniy, Geologiya i Razviedka*, **1**: 37-49, 3 Abb.; Moskau.
- VIALOV, O.S. & GOLEV, B.T. (1965): O drobnom podrazdieleni gruppy *Paleodictyonidae*. - *Byulletin Moskovskovo Obshchestva Ispityvania Prirody, Oteil Geologii*, **40**(2): 93-114; Moskau.
- VIALOV, O.S. & GOLEV, B.T. (1966): Kritichieskiy obzor novich ili maloizviestnikh sviedeniya o nahodakh *Paleodictyonidae*. - *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego*, **36**(2): 181-198, 3 Abb., 2 Taf.; Kraków.
- VOIGT, E. (1959): Die ökologische Bedeutung der Hartgründe („Hardgrounds“) in der oberen Kreide. - *Paläontologische Zeitschrift*, **33**: 129-147, 1 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
- VOIGT, E. (1963): Über Randtröge vor Schollenrändern und ihre Bedeutung im Gebiet der Mitteleuropäischen Senke und angrenzender Gebiete. - *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **114**(2): 378-418, 15 Abb.; Hannover.

- VOIGT, E. (1977): Neue Daten über die submarine Großgleitung turoner Gesteine im Teutoburger Wald bei Halle/Westf. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **128**(1): 57-79, 5 Abb., 2 Taf.; Hannover.
- VOIGT, E. & HÄNTZSCHEL, W. (1964): Gradierte Schichtung in der Oberkreide Westfalens. - Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **7**: 495-548, 7 Abb., 3 Tab., 18 Taf.; Krefeld.
- WALCOTT, C.D. (1896): Fossil jelly fishes from the Middle Cambrian terrane. - Proceedings of the United States National Museum, **18**: 611-614, 2 Taf.; Washington.
- WALKER, R.G. (1967): Turbidite sedimentary structures and their relationship to proximal and distal depositional environments. - Journal of Sedimentary Petrology, **37**(1): 25-43, 11 Abb., 3 Tab.; Tulsa.
- WALKER, R.G. & MUTTI, E. (1973): Turbidite facies and facies associations. In: MIDDELTON, G.V. & BOUMA, A.H.: Turbidites and Deep-water Sedimentation. - Proceedings of Pacific Section Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course: 119-158, 14 Abb., 2 Tab.; Anaheim.
- WALTER, R. (1995): Geologie von Mitteleuropa. 6 Aufl. 566 S., 151 Abb., 12 Tab.; Stuttgart (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägeli und Obermiller).
- WANNER, J. (1949): Lebensspuren aus der Obertrias von Seran (Molukken) und der Alpen. - Ecologiae Geologicae Helvetiae, **42**(1): 183-195, 5 Abb.; Basel.
- WEBBY, B.D. (1969): Trace fossils (Pascichnia) from the Silurian of New South Wales, Australia. - Paläontologische Zeitschrift, **43**(1-2): 81-94, 5 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- WEIGELT, J. (1929): Fossile Grabschächte brachyurer Decapoden als Lokalgeschiebe in Pommern und das Rhizocoralliumproblem. - Zeitschrift für Geschiebeforschung, **5**(1-2): 1-42, 4 Taf.; Berlin.
- WELLER, S. (1899): Kinderhook faunal studies. I. The fauna of the vermicular sandstone at Northview, Webster County, Missouri. - Transactions of the Academy of Science of St. Louis, **9**: 9-51, 5 Taf.; St. Louis.
- WERNER, F. & WETZEL, W. (1981): Interpretation of biogenic structures in oceanic sediments. - Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, **31**: 275-288, 15 Abb.; Bordeaux.
- WETZEL, A. (1981): Ökologische und stratigraphische Bedeutung biogener Gefüge in quartären Sedimenten am NW-afrikanischen Kontinentrand. - „Meteor“ Forschungsergebnisse, Serie C, **34**: 1-47, 31 Abb., 8 Tab., 4 Anh.; Berlin.
- WETZEL, A. (1983): Biogenic sediment structures in an modern upwelling region: northwestern African continental margin. In: THIEDE, J. & SUESS, E. (Hrsg.): Coastal Upwelling - Its Sediment Record. Part **B**: Sedimentary Records of Ancient Coastal Upwelling. 123-144, 10 Abb., 4 Tab.; New York (Plenum Press).
- WETZEL, A. (1991): Ecologic interpretation of deep-sea trace fossil communities. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **85**: 47-69, 10 Abb., 6 Tab.; Amsterdam.
- WETZEL, A. (2000): Giant *Paleodicyon* in Eocene flysch. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **160**: 171-178, 5 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- WETZEL, A. & BROMLEY, R.G. (1996a): The ichnotaxon *Tasselia ordamensis* and its junior synonym *Caudichnus annulatus*. - Journal of Paleontology, **70**(3): 523-526, 5 Abb., 1 Taf.; Lawrence.
- WETZEL, A. & BROMLEY, R.G. (1996b): Re-evaluation of the ichnogenus *Helminthopsis* - a new look at the type material. - Palaeontology, **39**(1): 1-19, 7 Abb., 1 Tab.; London.
- WETZEL, A. & UCHMAN, A. (1997): Ichnology of deep-sea fan overbank deposits of the Ganei Slates (Eocene, Switzerland) - a classical flysch trace fossil locality studied first by OSWALD HEER. - Ichnos, **5**: 139-162, 7 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- WETZEL, A. & UCHMAN, A. (1998): Deep-sea benthic food content recorded by ichnofabrics: a conceptual Model based on observations from Paleogene Flysch, Carpathians, Poland. - Palaios, **13**: 533-543, 8 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- WETZEL, A. & UCHMAN, A. (2001): Sequential colonization of muddy turbidites in the Eocene Beloveza Formation, Carpathians, Poland. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **168**: 171-186, 8 Abb., 3 Tab.; Amsterdam.
- WETZEL, A. & WERNER, F. (1981): Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **32**: 185-212, 17 Abb., 2 Tab.; Amsterdam.
- WILCKENS, O. (1947): Paläontologische und geologische Ergebnisse der Reise von KOHL-

- LARSEN (1928-1929) nach Süd-Georgien. - Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **474**: 75 S., 9 Taf.; Frankfurt a. M..
- WIPPICH, M. (1994): Biostratigraphie und Paläontologie im Campan (Oberkreide) der Baumberge (nordwestliches Münsterland). - Diplomarbeit Univ. Tübingen, 88 S., 14 Abb., 5 Taf., 1 Kt.; Tübingen (unveröffentl.).
- WILLEMS, H. (1992): Kalk-Dinoflagellaten aus dem Unter-Maastricht der Insel Rügen. - Zeitschrift für Geologische Wissenschaften, **20**(1): 155-178, 1 Tab., 6 Taf.; Berlin.
- WOLF, E.O. (1995): Sedimentologie, Paläogeographie und Faziesentwicklung der Allochthonite des Campan von Beckum/Zentrales Münsterland. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E, **16**: 305-333, 11 Abb.; Berlin.
- WOOD, A. & SMITH, A.J. (1959): The sedimentation and sedimentary history of the Aberystwyth Grits (Upper Ilandoverian). - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **114**(2): 163-195, 10 Abb., 3 Taf.; London.
- WOODWARD, S. (1830): A synoptic table of British Organic remains. - XIII + 50 S., 1 Taf.; London & Norwich.
- YEH, C.C. (1987): A deep water trace fossil assemblage from Wheeler Gorge, Ventura County, California. In: BOTTJER, D.J. (Hrsg.): New concepts in the use of biogenic sedimentary structures for paleoenvironmental interpretation. - Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Pacific Section Book, **52**: 49-56.
- YEO, R.K. & RISK, M.J. (1979): Intertidal catastrophes: Effect of storms and hurricanes on intertidal benthos of Minas Bay, Bay of Fundy. - Journal of the Fisheries Research Board of Canada, **36**: 667-669; Ottawa.
- ZARĘCZNY, S. (1878): O srednich warstwach kredowych w krakowskim okregu. - Sprawa Komunikacyjna Fiziografii Akademi Umiejętności, **12**: 176-246, 5 Taf.; Kraków. (aus MARCINOWSKI & WIERZBOWSKI 1975)
- ZENKER, J.C. (1936): Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebung besonders in naturwissenschaftlicher und medicinischer Beziehung. 338 S., 1 Karte; Jena (Wackenhoder).
- ZIEGLER, P.A. (1982): Geological Atlas of Western and Central Europe. 130 S., 29 Abb., 38 Karten, 2 Leg.; Amsterdam (Elsevier Scientific Publication, Shell Internat.).
- ZUBER, R. (1910): Eine fossile Meduse aus dem Kreideflysch der ostgalizischen Karparthen. - Verhandlungen der Geologischen Reichsanstalt, **1910**: 57; Wien.

Tafel I

Abb. 1.: *Solanichnium confinis* n. isp., P34591, konvexes Hyporelief; Obere Beckum-Schichten, 5. Landbank, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 3cm.

Abb. 2.: *Alcyonidiopsis longobardiae* MASSALONGO 1856, P34572; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Bosenberg (Vorhelm). Balkenlänge: 2cm.

Abb. 3.: Detailaufnahme von *Solanichnium confinis* n. isp., P34591, konvexes Hyporelief; Obere Beckum-Schichten, 5. Landbank, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

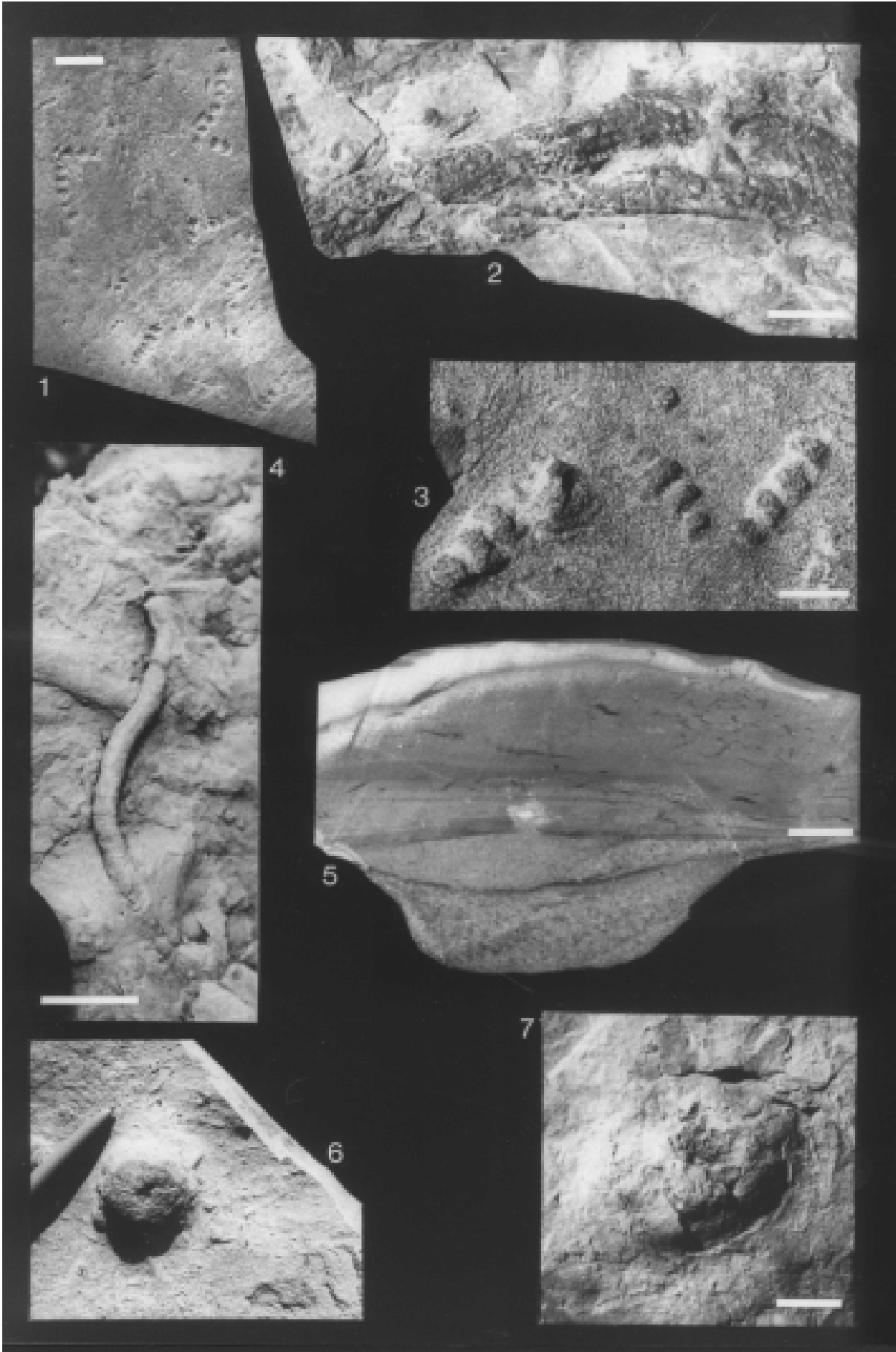
Abb. 4.: *Planolites beverleyensis* (BILLINGS 1862); Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh). Balkenlänge: 2,5cm.

Abb. 5.: *Bergaueria* isp., P34570, konvexes Hyporelief; Obere Beckum-Schichten, 6. Landbank, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 6.: *Bergaueria perata* PRANTL 1945 (Geländeaufnahme); Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh).

Abb. 7.: *Monticulichnus puteus* n. isp. mit schlitzförmiger, zentraler Röhre, konvexes Epirelief; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Tafel I



Tafel II

Abb. 1.: *Chondrites intricatus* (BRONGNIART 1823), P34527; Untere Beckum-Schichten, Vierzöllerbank, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 7cm.

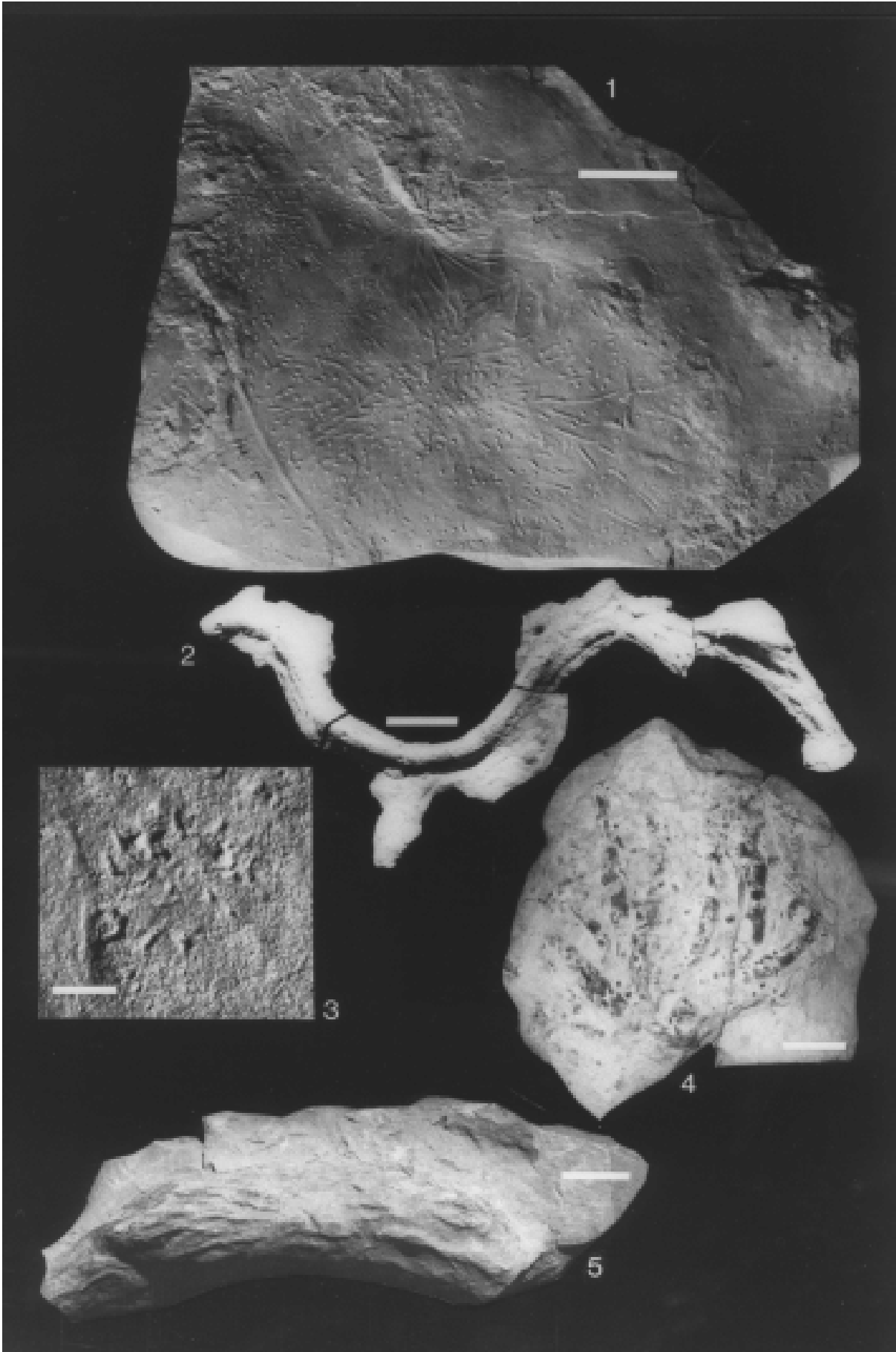
Abb. 2.: *Sinusichnus priesti* n. isp., P34568, Y-förmige Verzweigungen sind nur andeutungsweise zu erkennen; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 3cm.

Abb. 3.: cf. *Lorenzina plana* (KSIĄŻKIEWICZ 1968), P34553, konvexes Hyporelief, Obere Beckum-Schichten, 6. Landbank, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 4.: *Phycodes palmatus* (HALL 1852), P34543; ?Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 5.: *Spongiomorpha sudolica* (ZARECZNY 1878), P34645 Bruchstück; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Tafel II



Tafel III

Abb. 1.: *Sinusichnus priesti* n. isp. (Geländeaufnahme); Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (Ennigerloh). Balkenlänge: 12cm.

Abb. 2.: Geländeaufnahme von ?*Dactyloidites* cf. *ottoi* (GEINITZ 1849); Unterseite Deelbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (Ennigerloh).

Abb. 3.: Geländeaufnahme von ?*Dactyloidites* cf. *ottoi* (GEINITZ 1849); Unterseite Deelbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (Ennigerloh).

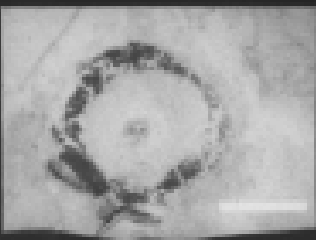
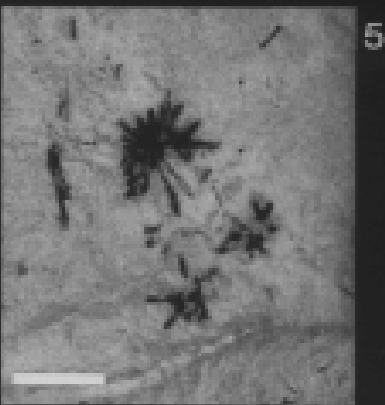
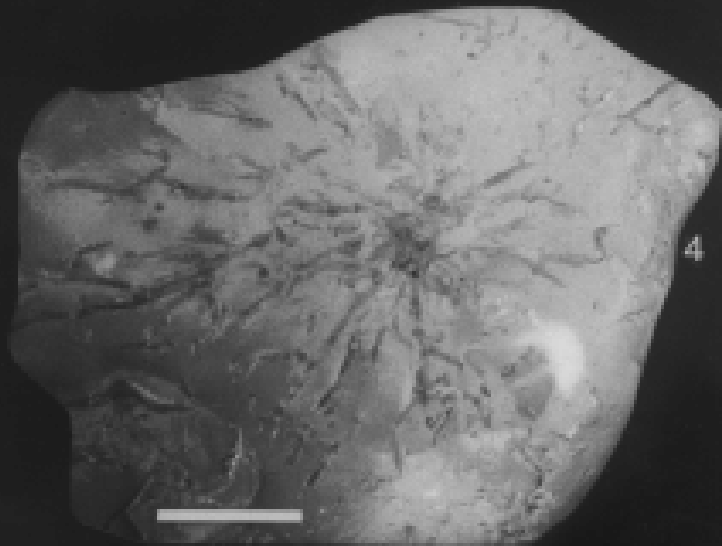
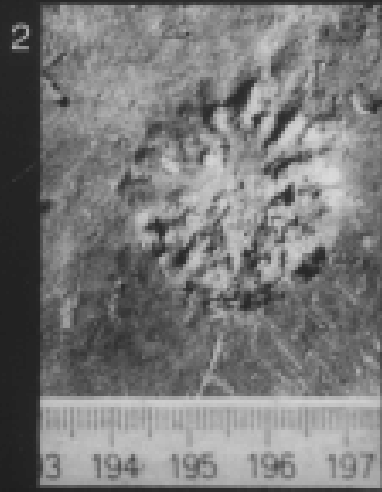
Abb. 4.: ?*Glockerichnus* isp., P34587; Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 4cm.

Abb. 5.: *Sidichnus catena* n. isp., P34526; 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: *Laevicyclus mongraensis* VERMA 1970, P34652, konvexes Epirelief; Nünningsbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 7.: *Sidichnus catena* n. isp., P34525; 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 3cm.

Tafel III



Tafel IV

Abb. 1.: *Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932), P34541B; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 2.: *Laqueichnus baloffi* n. isp., P34630; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 3.: *Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932), P34625; Turbidit direkt unterhalb der Kiebitzbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Mersmann (Beckum). Balkenlänge: 6cm.

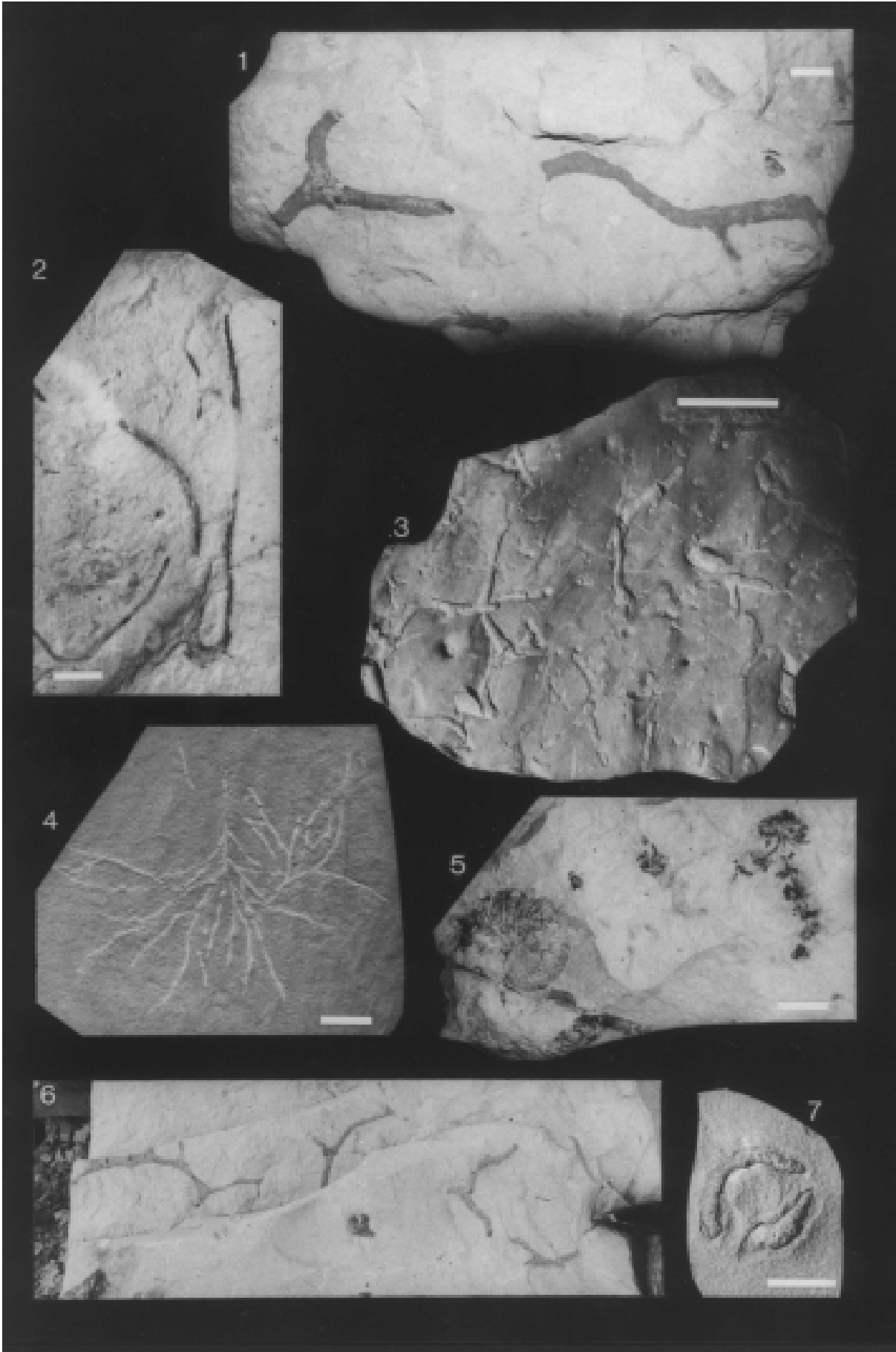
Abb. 4.: *Chondrites targionii* (BRONGNIART 1828), P34560; Neue Platte, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 5.: *Sidichnus catena* n. isp. und *Scaphites gibbus* SCHLÜTER, P34542; 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: Geländeaufnahme von *Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932); Klipperbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Mersmann (Beckum).

Abb. 7.: *Circulichnis montanus* VIALOV 1971, P34557; Nünningsbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Bosenberg (Vorhelm). Balkenlänge: 1,5cm.

Tafel IV



Tafel V

Abb. 1.: *Zoophycos cf. velum* (VANUXEM 1842), P34522, Untere Beckum-Schichten; Steinbruch Bosenberg (Vorhelm). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 2.: *Arenicolites statheri* BATHER 1925 (Geländeaufnahme); Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum).

Abb. 3.: Oberseite von *Dreginozoum beckumensis* VON DER MARCK 1858, P34573A, Untere Beckum-Schichten; Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

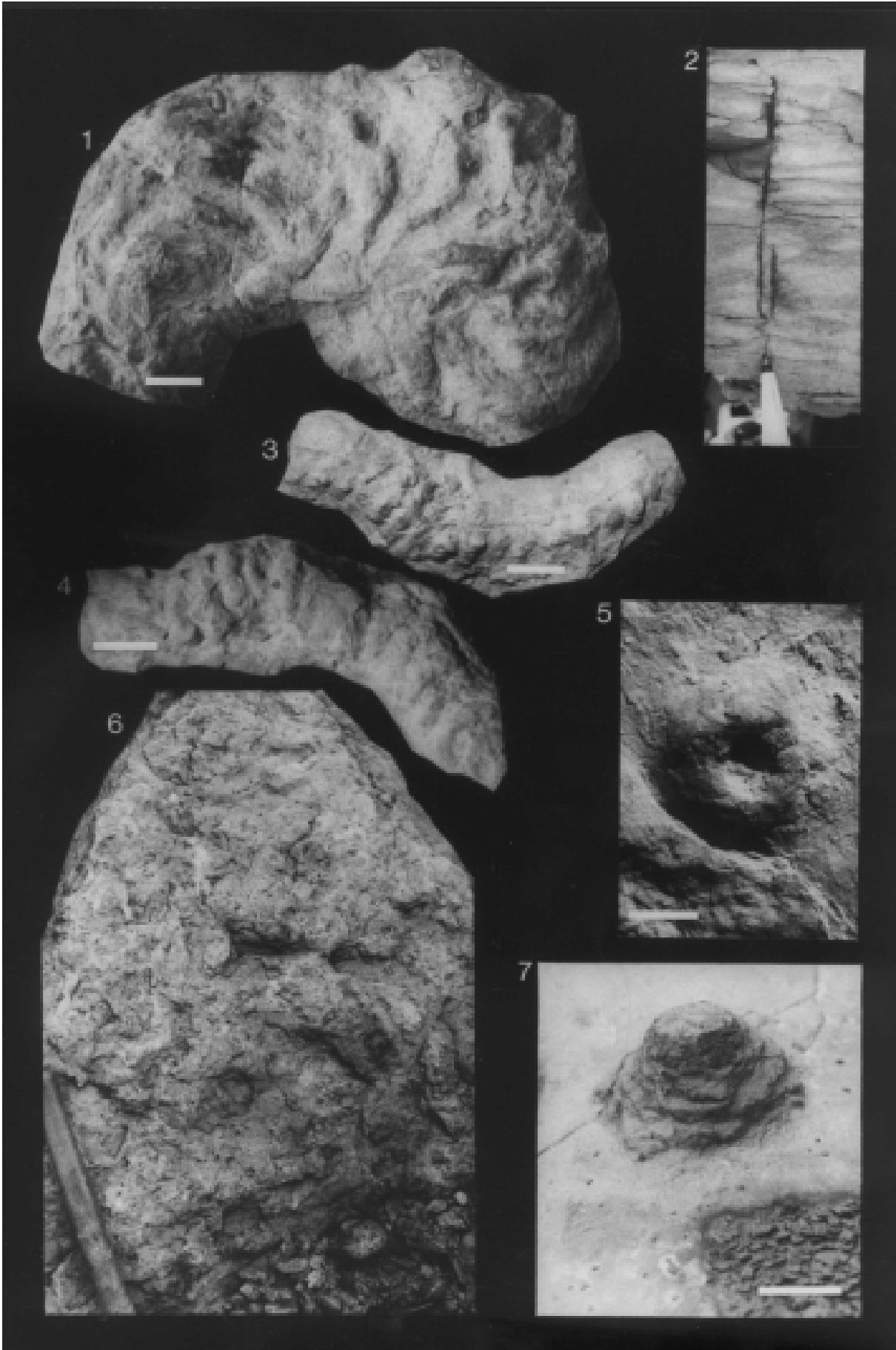
Abb. 4.: Unterseite von *Dreginozoum beckumensis* VON DER MARCK 1858, P34573A, Untere Beckum-Schichten; Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 5.: *Monticulichnus puteus* n. isp., innere zentrale Röhre nur schlecht sichtbar, konvexes Epirelief; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: Geländeaufnahme von *?Thalassinoides paradoxicus* (WOODWARD 1830); Oberseite der Grundbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum).

Abb. 7.: Besonders großes Exemplar (konvexes Hyporelief) von *Bergaueria* isp., Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum). Balkenlänge: 2cm.

Tafel V



Tafel VI

Abb. 1.: ?*Glockerichnus* isp., P34587; Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum).
Balkenlänge: 4cm.

Abb. 2.: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836, P34533; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

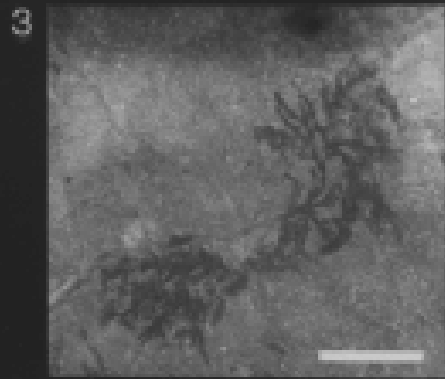
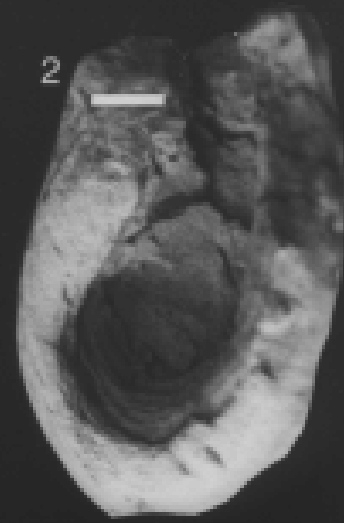
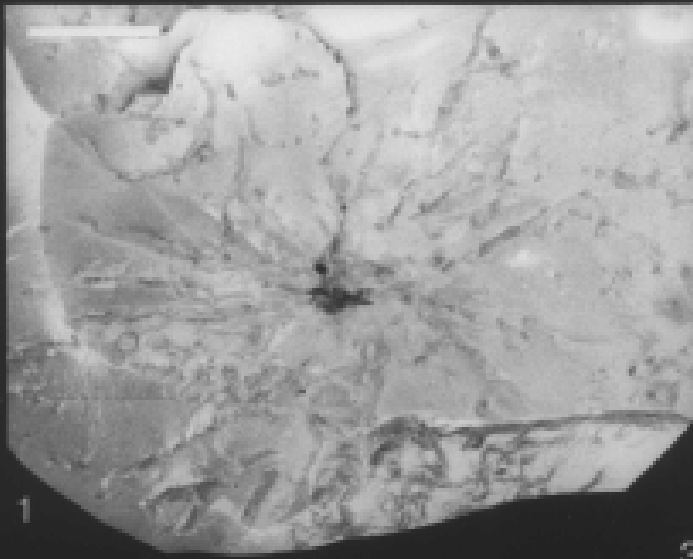
Abb. 3.: ?*Lophoctenium* isp. B, P34562; Vorhelm-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum).
Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 4.: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836, P34534; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 5.: ?*Lophoctenium* isp. A, P34561; Vorhelm-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum).
Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: *Zoophycos* isp.; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum).

Tafel VI



Tafel VII

Abb. 1.: *Cosmorhappe* isp. (Geländeaufnahme), konvexes Hyporelief, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh).

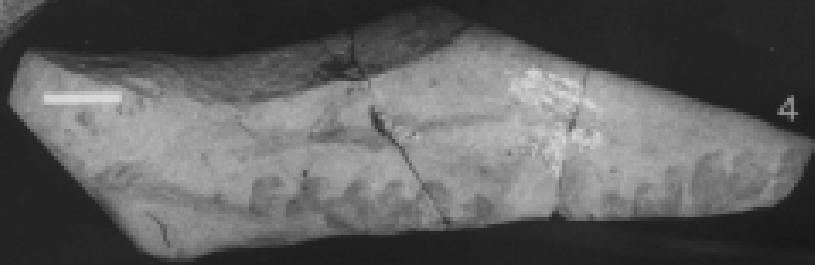
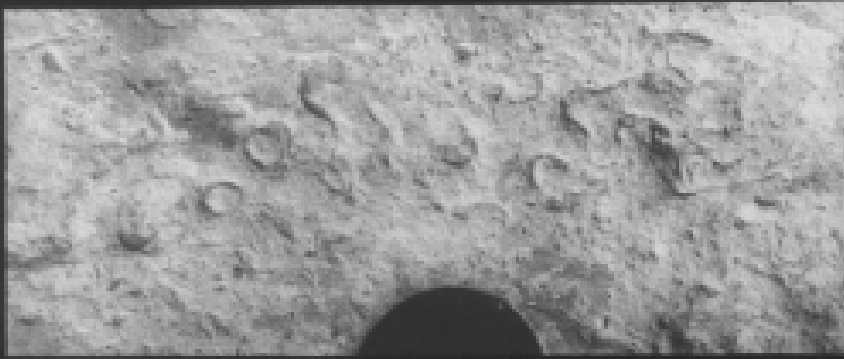
Abb. 2.: *Flexorhappe crassa* HEER 1877 (konvexes Hyporelief), P34577; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 3.: *Cosmorhappe* isp. (Geländeaufnahme), konvexes Hyporelief, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh).

Abb. 4.: *Taenidium* cf. *diesingi* (UNGER 1850), P34518; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (Ennigerloh). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 5.: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836, P34516; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch West (Beckum). Balkenlänge: 4cm.

Tafel VII



Tafel VIII

Abb. 1.: ?*Hostynichnium* isp., P34559; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 2.: Rollspur(?) eines Ammoniten, 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh).

Abb. 3.: *Helicorhaphé tortilis* KSIĄŻKIEWICZ 1970 (konvexes Hyporelief); P34611, 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh). Balkenlänge: 1,3cm.

Abb. 4.: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836 mit eingelagerten Pellets, durchkreuzt von *Thalassinoides suevicus* (RIETH 1932), konvexes Hyporelief, P34519; Turbidit direkt unterhalb der Kiebitzbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Mersmann (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 5.: *Helicodromites mobilis* BERGER 1957, aus KAPPEL 2002, P29088; 10. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: *Flexorhaphé crassa* HEER 1877 (konvexes Hyporelief), P34593; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix. Balkenlänge: 1cm.

Tafel VIII



Tafel IX

Abb. 1.: *Taenidium cameronensis* (BRADY 1947), P34552; Vorhelm-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 2,5cm.

Abb. 2.: *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977, konvexes Hyporelief, P34579; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

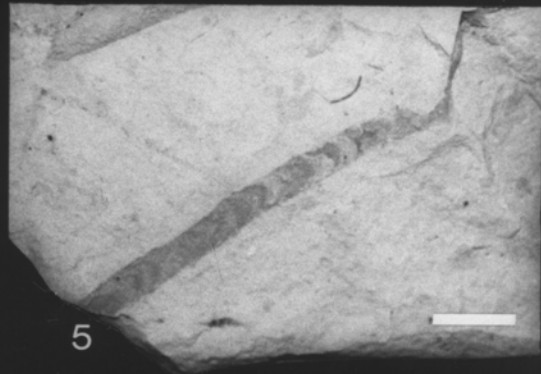
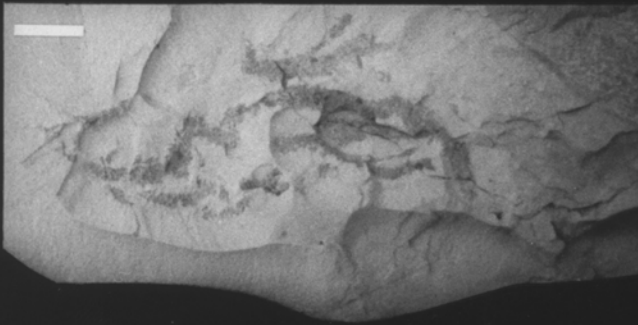
Abb. 3.: *Phymatoderma granulatum* (SCHLOTHEIM 1822) BRONGNIART 1849, P34614; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 4.: *Flexorhappe crassa* (HEER 1877), konvexes Hyporelief, P34559; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 5.: *Taenidium cameronensis* (BRADY 1947), P34517; Vorhelm-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 6.: *Helminthopsis abeli* KSIAŹKIEWICZ 1977, konvexes Hyporelief, P34580; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Tafel IX



Tafel X

Abb. 1.: *Dreginozoum beckumensis* VON DER MARCK 1853, Aufsicht P34649; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh). Balkenlänge: 2cm.

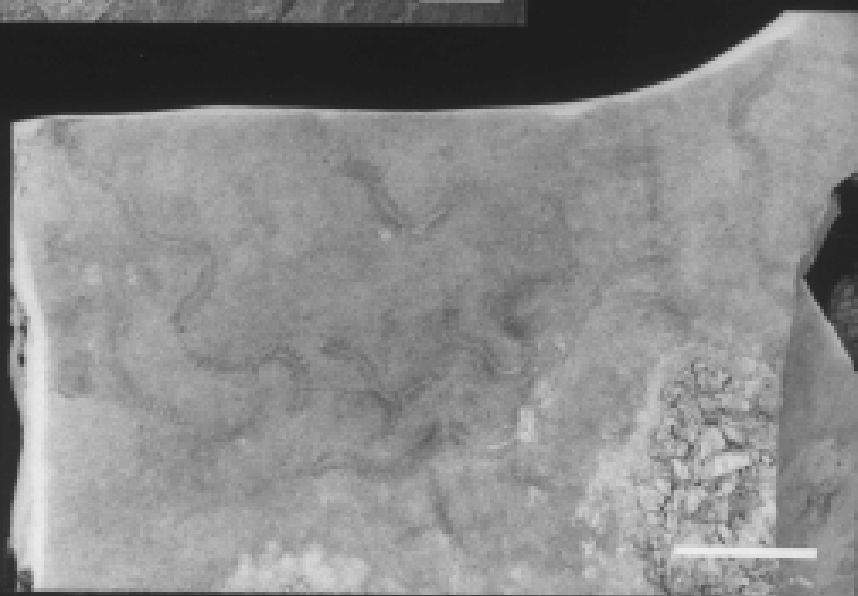
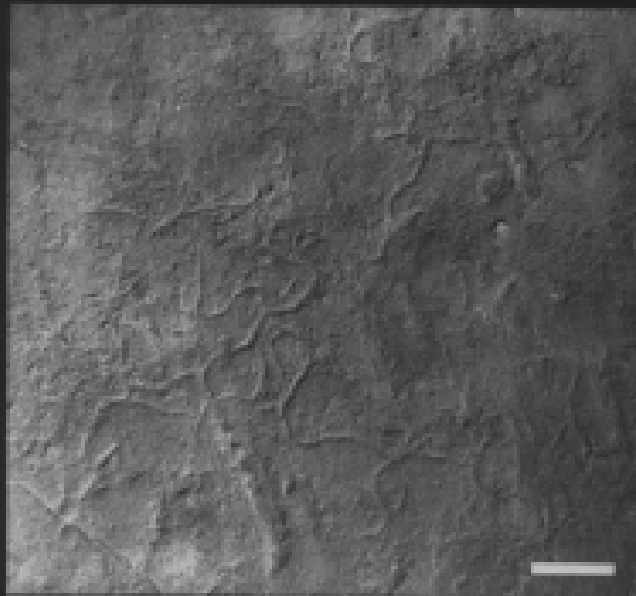
Abb. 2.: *Dreginozoum beckumensis* VON DER MARCK 1853, Aufsicht, P34573B; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 3.: *Cosmorhapse* isp. P34582, konvexes Hyporelief; Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh). Balkenlänge: 2cm.

Abb. 4.: *Megagraptum submontanum* (AZPEITIA MOROS 1933), P34586, konvexes Hyporelief; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 5.: *Dreginozoum beckumensis* VON DER MARCK 1853 (Geländeaufnahme, P34564); Deelbank, Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 10cm.

Tafel X



Tafel XI

Abb. 1.: *Bergaueria* isp., P34559, konvexes Hyporelief; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenbergr (Ennigerloh). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 2.: *Megagraption submontanum* (AZPEITIA MOROS 1933), P34584; konvexes Hyporelief; Neue Platte, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 2cm.

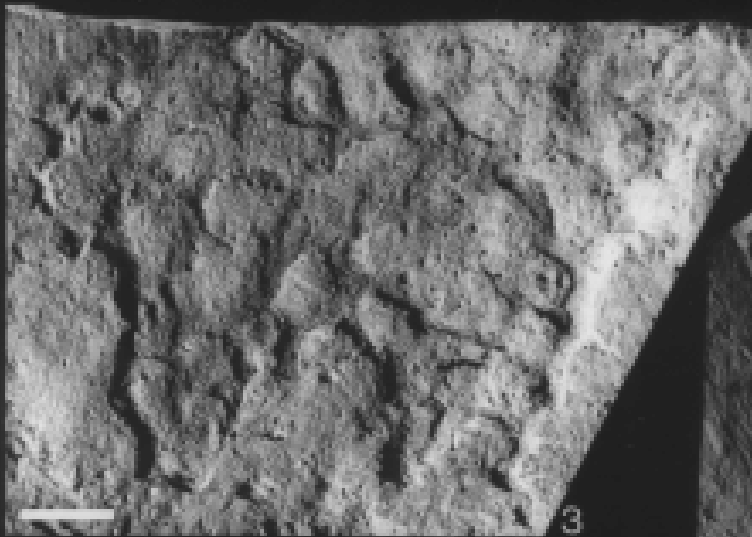
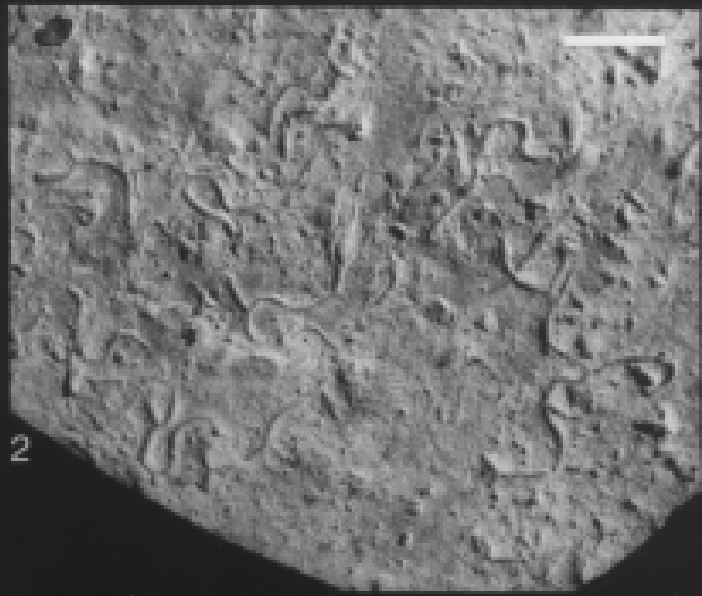
Abb. 3.: *Paleodictyon (Glenodictyum) italicum* VIALOV & GOLEV 1966, P34581 konvexes Hyporelief; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum). Balkenlänge: 3cm.

Abb. 4.: *Helicodromites mobilis* BERGER 1957, aus KAPPEL 2002, P29088; 10. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Nord (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 5.: Nahaufnahme von *Phymatoderma granulatum* (SCHLOTHEIM 1822) BRONGNIART 1849, P34614; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Abb. 6.: *Paleodictyon (Glenodictyum) minimum* SACCO 1888, P34594 konvexes Hyporelief; Neue Platte, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

Tafel XI



Tafel XII

Abb. 1.: *Megagraptum fornicatum* n. isp., P34603, konvexs Hyporelief; 6. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenbergl (Ennigerloh). Balkenlänge: 2cm.

Abb. 2.: *Megagraptum irregulare* KSIAŹKIEWICZ 1968, P34631, konkaves Epirelief; 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: 1,5cm.

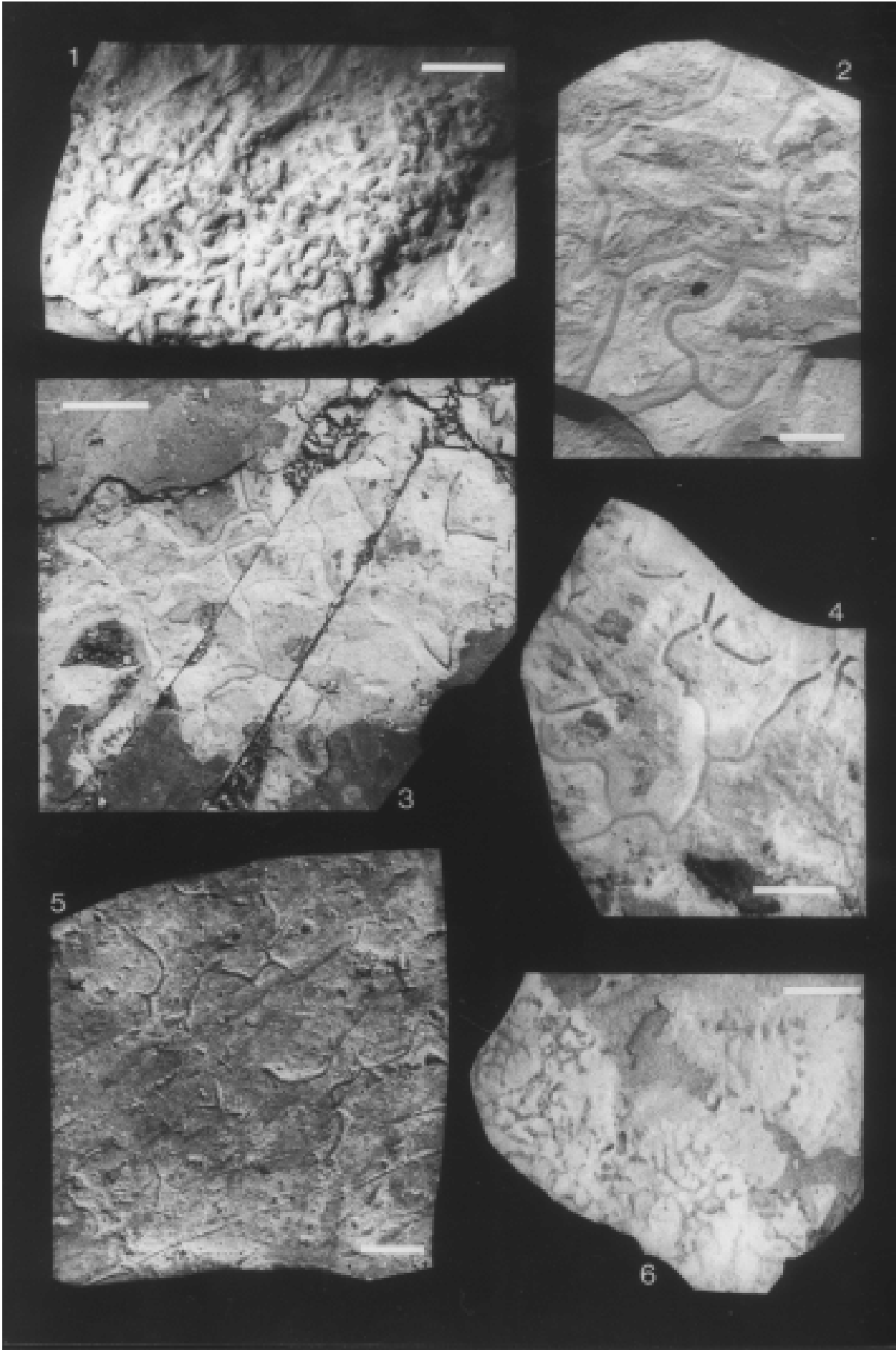
Abb. 3.: *Megagraptum irregulare* KSIAŹKIEWICZ 1968 (Geländeaufnahme, Aufsicht, konkaves Epirelief); 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: ca. 10cm.

Abb. 4.: *Megagraptum irregulare* KSIAŹKIEWICZ 1968, P34629, konkaves Epirelief; 8. Landbank, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: 3cm

Abb. 5.: *Megagraptum irregulare* KSIAŹKIEWICZ 1968, P34585A, konvexes Hyporelief; Neue Platte, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 2cm.

Abb. 6.: *Megagraptum fornicatum* n. isp. unten links mit *Sidichnus catena* n. isp (oben rechts als schlecht erhaltener Ausguss) am Top der 8. Landbank, P34641; Steinbruch Friedrichshorst (Neubeckum). Balkenlänge: 3cm.

Tafel XII



Tafel XIII

Abb. 1.: *Paleodictyon (Glenodictyum) hexagonum* VON DER MARCK 1863, P34597, konvexes Hyporelief; Untere Beckum-Schichten, Steinbruch Elsa (Ennigerloh). Balkenlänge: 3cm.

Abb. 2.: *Skolithos linearis* (HALDEMAN 1840), Geländeaufnahme; Vorhelm-Schichten, Steinbruch Phoenix (Beckum). Balkenlänge: 1,5cm.

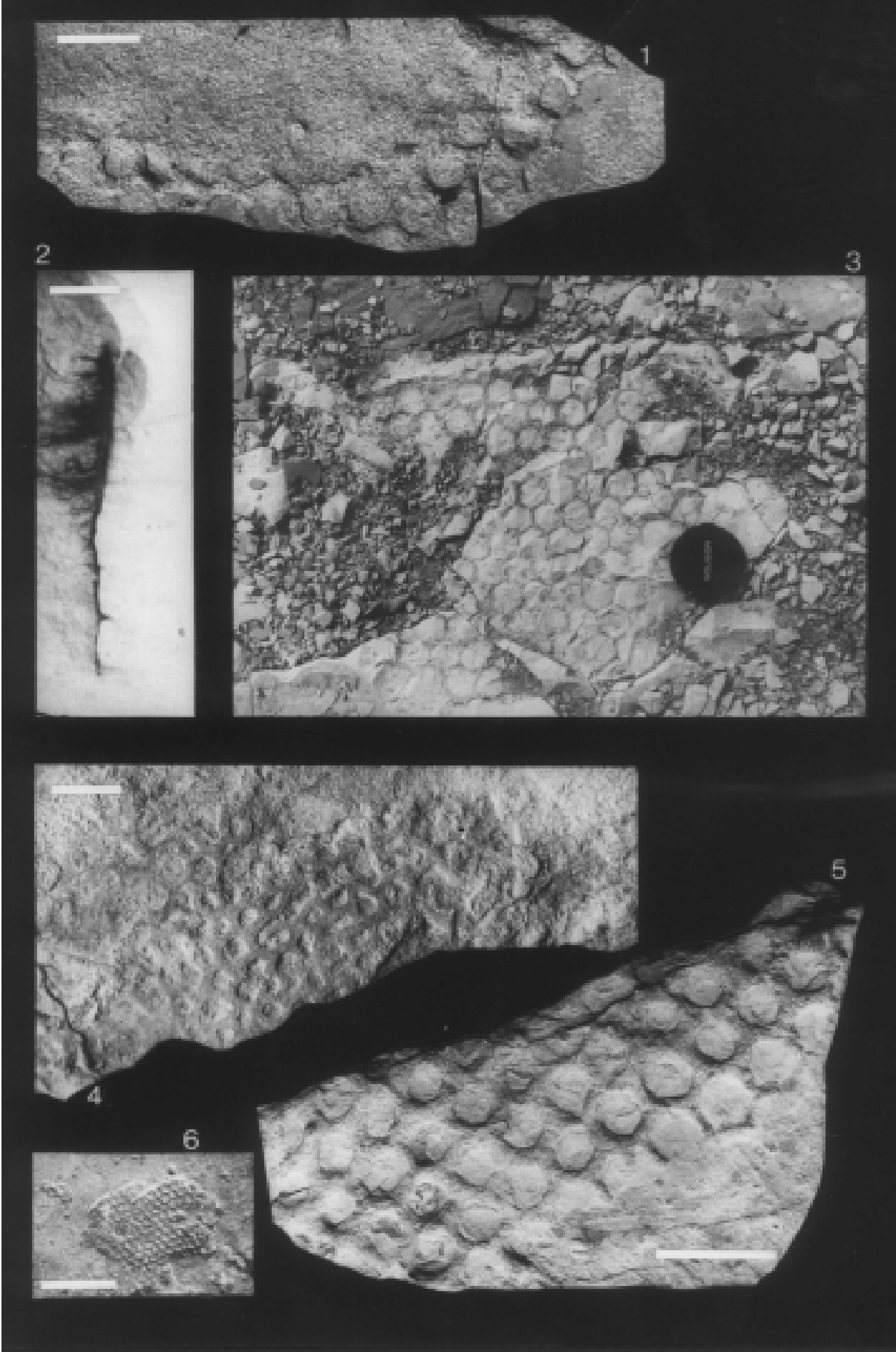
Abb. 3.: *Paleodictyon (Glenodictyum) italicum* VIALOV & GOLEV 1966 (Geländeaufnahme), konkaves Epirelief; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Friedrichshorst (Beckum).

Abb. 4.: *Paleodictyon (Glenodictyum) cf. maximum* (EICHWALD 1868), P34602, konvexes Hyporelief; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Finkenberg (Ennigerloh). Balkenlänge: 1,5cm.

Abb. 5.: *Paleodictyon (Glenodictyum) hexagonum* VON DER MARCK 1863, P34598, konvexes Hyporelief; Landbänke, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 6cm.

Abb. 6.: *Paleodictyon (Glenodictyum) minimum* SACCO 1888, P34595, konvexes Hyporelief; Neue Platte, Obere Beckum-Schichten, Steinbruch Readymix (Beckum). Balkenlänge: 1cm.

Tafel XIII



Glossar

Abguss/Ausguss: Negativform eines (konkaven) offenen Ganges, Gangsystems oder Teil eines Ganges. In dieser Arbeit vorwiegend als konvexes Hyporelief an Turbiditen vorliegend.

Aerobes Milieu: Ablagerungsmilieu mit ausreichend freiem Sauerstoff.

Agrichnion: Dauerhafter Wohnbau, um Organismen als Nahrungsquelle zu fangen, zu kultivieren oder zur Chemosymbiose zu nutzen (nach EKDALE et al. 1984a).

aktive Verfüllung: Gangfüllung die vom Erzeuger selbst angelegt wurde, oftmals Spreiten oder Versatzstrukturen.

Amalgamierte Strukturen: Mehrere sich erosiv überlagernde Sedimentkörper innerhalb einer Schicht.

Anaerobes Milieu: Ablagerungsmilieu ohne freien Sauerstoff.

Ausgleichsstruktur: Strukturen die von einem Organismus angelegt werden, der seine Position relativ zum Gewässerboden mit allmählicher oder geringer Sedimentaufschüttung oder Abtrag anpasst.

Auskleidung: Material, das vom Bewohner eines Ganges als Grabgangwandung verwendet wird.

Benthos: Flora und Fauna eines See- oder Meeresbodens.

Besiedlungsfenster: Zeit die zur Besiedlung eines Substrates zur Verfügung steht (POLLARD et al. 1993).

Bioglyphen: Skulpturierungen oder Ornamentierungen an einer Gangwandung, die durch Kratzen oder Graben des Erzeugers entstehen.

Bioturbation: Prozess bei dem das primäre Sedimentgefüge durch die Aktivität oder das Wachstum von Organismen gestört wird.

Bioturbationsgefüge: Sedimentgefüge, das durch die Wühl- und/oder Grabtätigkeit von Organismen geschaffen wurde. Meist in sehr weichen oder unverfestigten Sedimenten.

Chemosymbiose: Kommensale Vergesellschaftung zwischen einem Wirtstier und lithotrophen Bakterien. Aus dem von dem Wirt bereitgestellten Sauerstoff oxidieren die Bakterien verschiedene Substanzen, wodurch Kohlenstoff gebunden und Kohlehydrate sowie Enzyme produziert werden.

Cubichnion: Spur eines zeitweise am Boden ruhenden Organismus (SEILACHER 1953b).

Debrit: Ablagerung aus einem Debritstrom.

Debritstrom: Plastisch fließender Strom, gleichbedeutend einer „bingham-plastic“, in denen die Sedimentpartikel fast ausschließlich

durch innere Scherkräfte in der Matrix transportiert werden (LOWE 1979, 1982).

Detritusfresser: Ein Sedimentfresser, der die nährstoffreiche oberste Schicht des Substrates als Nahrungsquelle nutzt.

Durchmischungsschicht: Oberste Schicht des Substrates, die vollständig bioturbat aufgearbeitet und homogenisiert ist (BERGER et al. 1979).

Domichnion: Dauerhafter Wohnbau innerhalb eines Substrates (SEILACHER 1953a).

echte Verzweigung: Verzweigung eines Spurenfossils, in dem die einzelnen Grabgänge gleichzeitig offen waren (BROMLEY 1999).

endichnisch: Spurenfossilhaltung innerhalb einer Schicht.

endobentisch: Das Endobenthos betreffend; Organismen, die im Sediment eines See- oder Meeresbodens leben.

epibenthisch: Das Epibenthos betreffend; Organismen, die auf dem Sediment eines See- oder Meeresbodens leben.

epichnisch: Spurenfossilhaltung an der Oberseite einer Schicht.

Epirelief: Bezeichnung für ein Spurenfossil, welches an der Oberseite einer Schichtfläche entweder als konkaves oder konvexes Semirelief erhalten ist.

event: Katastrophales Ablagerungsereignis, z.B. Turbidit oder Sturmsediment.

exichnische Vorzugszone: Spurengefüge mit deutlichen Gangbegrenzungen innerhalb eines Turbidites, das durch tief penetrierte Gänge aus höher liegenden Einheiten erzeugt wurde (UCHMAN 1999).

Festgrund: Substrat, das aus festem, aber unzementiertem Sediment besteht.

Fleckenschicht: Spurengefüge, in einem Turbidit (T_d - T_e -Division) oberhalb der Vorzugs-schicht. Total bioturbate Einheit mit typisch „fleckigem“ Gefüge (UCHMAN 1999).

Flüssiggrund: Substrat, das aus wassergesättigtem Sediment besteht und eine flüssige Konsistenz besitzt (EKDALE et al. 1984a).

Fodichnion: Spur eines nicht vagilen Sedimentfressers (SEILACHER 1953a).

Gang: Raum im Sediment der durch ein Tier eingenommen und aufrecht erhalten wird. Meist in unverfestigten Sedimenten.

Gangfüllung: Material welches den Gang ausfüllt; kann aktiv (Versatz) oder passiv durch Sedimenteintrag erfolgen.

Gangsystem: Verzweigte und/oder miteinander verbundene Gänge, typischerweise mit Schächten und Tunneln.

gefleckter Hintergrund: Primäre Fleckung aus einer Vielzahl rundlichen, knolligen, röhrenförmigen und unregelmäßigen Gebilden aus Sediment, die von einer Grundmasse kontrastierenden Gefüges umgeben sind. Sie sind im allgemeinen auf organische Bohrlöcher und Bauten zurückzuführen (MOORE & SCRUTON 1957).

Graphoglypten: Geometrisch komplizierte schichtparallele Gangsysteme, die sowohl dem dauerhaften Wohnen als auch der Kultivierung von Mikroorganismen oder als Falle zur Nahrungsgewinnung dienen.

Hartgrund: Synsedimentär zementierter Meeresboden. Intergranularer Zement erzeugt ein hartes Substrat, das für grabende Tiere undurchdringbar ist (VOIGT 1959).

hypichnisch: Spurenfossilhaltung an der Unterseite einer Schicht.

Hyporelief: Bezeichnung für ein Spurenfossil, welches an der Unterseite einer Schichtfläche entweder als konkaves oder konvexes Semirelief erhalten ist.

Ichnofazies: Im großmaßstäblichen Sinne von SEILACHER (1964b, 1967b) für sich wiederholende Spurenfossilgesellschaftungen in einer bestimmten sedimentären Fazies oder Ablagerungsraum eingeführt.

Ichnogenus: Gattungsname (*Kursiv* mit Großbuchstabe geschrieben), mit dem formal Spurenfossilien bezeichnet werden. Abgekürzt mit „igen.“ oder „ichnogen.“.

Ichnospezies: Artname (*kursiv klein* geschrieben), der formal auf Spurenfossilien angewendet wird. Abgekürzt als „isp.“ oder „ichnosp.“.

Ichnozönose: Eine unverfälschte Gesellschaft von Spurenfossilien, die sich aus der Tätigkeit einer endobenthischen Lebensgemeinschaft ableitet. Für fossiles Material: Paläoichnozönose.

infaunal: Im Sediment lebende Organismen betreffend.

interstitieller Sauerstoff: Sauerstoff innerhalb eines Sedimentkörpers, oftmals im Porenwasser gebunden.

Konturrit: Ablagerung aus einem Konturstrom.

Konturstrom: Konturfolgende Bodenströmungen entlang langer Sedimentrücken, Seebergen oder Kontinentalrändern. Typisch für tiefe ozeanische Milieus, nach STOW et al. (1998) aber auch auf flache Meeresbereiche übertragbar.

Kultivierung: Anbau von Mikroben als Nahrungsquelle.

Maschenwerk: Gangsystem mit meist strengem „zweidimensionalen“ geometrischen Muster.

Meiofauna: In der Größe zwischen Makro- und Mikrofauna liegend.

Meiobenthos: Meiofauna die im Intergranularraum des Sedimentes lebt.

Netzwerk: Unregelmäßig vernetztes Gangsystem mit ausgeprägter „dreidimensionaler“ Ausbildung.

Opportunisten: Organismen, die sehr schnell freie Nischen besiedeln können, insbesondere Lebensräume, deren Umweltbedingungen zeitweilig eingeschränkt sind und keine Besiedlung zulassen.

Pascichnion: Durch vagile Detritus- oder Sedimentfresser erzeugte Weidespuren.

postsedimentär: Nach der Ablagerung eines Sedimentes. In dieser Arbeit im Sinne auf einer debritischen, oder turbiditischen Schüttung folgend.

postturbiditisch: Spur, die nach der Ablagerung eines Turbidites angelegt wurde.

prä-turbiditisch: Spur, die vor der Ablagerung eines Turbidites angelegt wurde.

primär aufeinander folgende Verzweigungen: Eine verzweigte Struktur, die aus einem unverzweigtem Grabgang durch wiederholte Sondierungen in das benachbarte Substrat entsteht (BROMLEY 1999).

protrusiv: Durch die Bewegung in distaler Richtung erzeugte Spreite, von den Gangöffnungen weg.

Redoxgrenze: Grenzfläche in einem aquatischen Substrat an der oxidierende durch reduzierende Prozesse abgelöst werden. Grenze zwischen aeroben und anaeroben Sediment.

retrusiv: Bei einer Bewegung in proximaler Richtung erzeugte Spreite, auf die Gangöffnung zu.

Röhre: Gang mit fester, meist zementierter Wandung.

Schacht: Vorwiegend vertikaler Gang oder vertikale Komponente eines Gangsystems.

scratch-marks: Skulpturierungen oder Ornamentierungen an einer Gangwandung, die durch Kratzen oder Graben des Erzeugers entstehen.

Sedimentfresser: Ein Tier, das auf dem Substrat abgelagerte, oder im Substrat angelagerte Nahrung aufnimmt.

sekundär aufeinander folgende Verzweigung: Unverzweigter Gang mit abzweigender Struktur. Der Erzeuger dringt zunächst in dem Grabgang ein, folgt der früheren Füllung und weicht dann von ihr ab (BROMLEY 1999).

Spaltrelief: Bezeichnung für eine Spurenfossilhaltung die an einer Spaltfläche eines Gesteins auftritt.

Spreite: Laminierte biogene Struktur aus dicht aufeinanderfolgenden Tunnelwandungen, die

durch einen sich verlagernden Grabgang (mit der Breitseite voran) erzeugt wurden.

Spurenfossil/Ichnofossil: Fossilisierte Struktur, die im unverfestigten Sedimenten, in Sedimentgesteinen oder anderen Substraten durch die Aktivität oder das Wachstum von Organismen angelegt wird.

Spurenfossilvergesellschaftung: Mehrere Spurenfossilien innerhalb einer Gesteinseinheit oder eines ursprünglich gemeinsamen Lebensraumes.

Spurengefüge: Textur und Interstruktur eines Sedimentes durch Bioturbation unterschiedlichen Ausmaßes.

Spurengilde: Eine Gruppe von Ichnospezies, die gleiches Verhalten zeigen und zu der gleichen trophischen Gruppe gehören und innerhalb des Sedimentkörpers die gleiche Position einnehmen, bzw. das gleiche Stockwerk besiedeln.

Spurensuite: Untergruppe einer heterogenen Spurenfossilgemeinschaft, die eine Annäherung an ökologisch reine Ichnozöosen darstellt (BROMLEY 1975).

Stockwerkbau/Stockwerkgefüge: Vertikale Unterteilung einer Gemeinschaft. In endobenthonischen Gemeinschaften leben verschiedene Arten in unterschiedlichen Niveaus unterhalb der Sedimentoberfläche (BOTTJER & AUSICH 1982).

Stopfgefüge/Versatzgefüge: Entsteht, wenn ein Tier beim Durchdringen des Sedimentes Material aktiv hinter sich ablagert.

Strang: Meist dünne, horizontal verlaufende Gänge, die gerade, kurvig, gewunden, spiralförmig, meist unverzweigt geformt sind andere Gangkomponenten miteinander verbinden können.

Suspensionsfresser: Ein Tier, das organische (lebende oder abgestorbene) Partikel und anorganischen Detritus aus der Wassersäule fängt und frisst.

trophische Gruppe: Übergeordnete Bezeichnung von Arten die zu einer Gruppe gleicher Ernährungsweise gehören, z.B.: Suspensionsfresser, Sedimentfresser.

Tunnel: Vorwiegend horizontaler Gang oder horizontale Bereiche eines Gangsystems.

Turbidit: Ablagerung aus einem Turbiditstrom, typischerweise als BOUMA-Sequenz ausgebildet (BOUMA 1962).

Turbiditstrom: Gravitativer, turbulenter Sedimentfluss, in dem die mitgeführten Sedimentpartikel als Suspensionsfracht transportiert werden (vgl. DOTT 1963, JOHNSON 1970).

Übergangsschicht: Zone unterhalb der Durchmischungsschicht, in der durch die Aktivität tiefgrabender Organismen eine heterogene Sedimententschichtung stattfindet (BERGER et al. 1979).

Uhrglasförmiges Versatzgefüge/Stopfgefüge: Form des Stopfgefüges mit uhrglasförmigen Sedimentlagen (konvex/konkav); sichelförmig im Querschnitt.

unbeeinflusste Schicht: Zone unterhalb der Übergangsschicht und damit unter dem tiefsten Stockwerk grabender Tiere. Hier findet keine Bioturbation statt (BERGER et al. 1979).

Vollrelief: Spurenfossil, das dreidimensional in einer Schichteinheit erhalten ist; also nicht entlang einer Schichtfläche (Semirelief).

Vorzugsschicht: Spurengefüge innerhalb eines Turbidites unterhalb der Fleckenschicht. Gliedert sich in eine obere und untere Einheit. In der oberen Einheit hebt sich das Spurengefüge tiefgrabender Organismen vor einen komplett durchwühlten, in der unteren vor den primären Sedimentstrukturen ab (UCHMAN 1999).

Vorzugsspurenfossil: Ein Ichnotaxon, dessen Struktur während der Diagenese eine Verstärkung erfährt (z.B. Farbverstärkung, konkretionäre Entwicklung) und dadurch deutlicher überliefert wird als andere Ichnotaxa derselben Gesellschaft.

Wandung: Konstruktionsmaterial an der Gangbegrenzung einschließlich Verdichtung und Störungszonen im anliegenden Sediment. Die Wandung kann Skulpturierungen oder Ornamentierungen aufweisen (Bioglyphen oder „scratch-marks“), die durch Kratzen oder Graben des Erzeugers entstehen.

Weichgrund: Weiches unverfestigtes Sediment, vermittelt zwischen Flüssig- und Festgrund.

Zusammengesetzte Spurenfossilien: Spurenfossilien mit Übergängen mindestens zweier verschiedener Ichnospezies - in der Regel von einem Erzeuger stammend; z.B. Übergänge von *Thalassinoides*, *Spongeliomorpha* und *Ophiomorpha* innerhalb eines Gangsystems (vgl. PICKERILL 1994, PICKERILL & NARBONNE 1995).

Anhang

Probe	TC% (Gesamtkohlenstoff)	TIC% (Gesamt inorganischer Kohlenstoff)	TOC% (Gesamt organischer Kohlenstoff).
Mergel zwischen LB1 und LB2	7,53	7,36	0,17
Mergel zwischen LB3 und LB4	7,24	7,01	0,23
Mergel zwischen LB5 und LB6	7,46	7,06	0,4
Mergel über LB10	5,71	5,26	0,45
Mergel zwischen Doppelbank	5,75	5,2	0,55
3LB (Turbidit)	10,69	10,44	0,25

